ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА, 2021, том 47, № 5, с. 37–47

УДК 612.821

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ ПРИ РАЗЛИЧЕНИИ НАПРАВЛЕНИЯ ДВИЖЕНИЯ ЗВУКОВЫХ СТИМУЛОВ В УСЛОВИЯХ ДИХОТИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ

© 2021 г. В. В. Семенова[1, *, **], Е. А. Петропавловская[1], Л. Б. Шестопалова[1], С. Ф. Вайтулевич[1]

[1]*ФГБУН Институт физиологии имени И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия*

**E-mail: semenovavv@infran.ru*

***E-mail: irvama@gmail.com*

Поступила в редакцию 06.10.2020 г.
После доработки 19.01.2021 г.
Принята к публикации 20.02.2021 г.

Исследование посвящено изучению асимметрии различения направления движения звуковых стимулов. Праворукие испытуемые определяли направление движения конечного участка звукового стимула (влево или вправо от средней линии головы), следовавшего за центральным неподвижным фрагментом. Ощущение движения создавалось за счет линейного изменения межушной задержки (ΔT) во времени. Были использованы семь скоростей движения от 80 до 480 град/с. Величина смещения изменялась от хорошо различимых до исчезающе малых значений, при этом длительность участка движения пропорционально уменьшалась. Оценивали долю правильных ответов и время реакции. По мере усложнения задачи (малое смещение за короткое время), испытуемые чаще фиксировали движение стимулов вправо, чем влево. Однако количество правильных ответов было выше при выборе движения влево. Выявленная асимметрия не коррелировала со степенью доминирования правой руки у испытуемых.

Ключевые слова: пространственный слух, движение звука, пороги восприятия, асимметрия локализации.

DOI: 10.31857/S0131164621050118

Феномены асимметрии пространственного слухового восприятия у человека долгое время являлись предметом пристального изучения. Традиционно во многих работах исследовалась функциональная асимметрия слуховой системы в условиях раздельной (дихотической) звуковой стимуляции левого и правого уха. Было неоднократно описано лучшее восприятие речевых стимулов при стимуляции правого уха (*right ear advantage*), связанное с доминантностью левого полушария в отношении обработки речи [1–4]. Преимущество правого уха обнаружено также при различении длительности речевых и музыкальных стимулов [5]. Напротив, преимущество левого уха обнаружено при предъявлении невербальных стимулов, в частности, комплексных гармонических сигналов, мелодий, естественных звуков окружающей среды или звуков, связанных с эмоциями [3, 6–10]. Считается, что доминирование левого уха отражает правополушарную специализацию обработки невербальных стимулов. Современный подход предполагает рассматривать специализацию полушарий мозга не относительно видов стимулов, а относительно акустических параметров. В такой парадигме эффекты доминирования одного из ушей при дихотической стимуляции отражают лучшее временнóе разрешение левой слуховой коры и лучшее спектральное разрешение правой слуховой коры [11–14].

В исследованиях пространственной слуховой функции основной акцент чаще всего ставился на асимметрию электрической или гемодинамической активности полушарий мозга, возникающую при обработке звуковых сигналов, поступающих из левой и правой части акустического пространства. Относительно межполушарной асимметрии были выдвинуты две основные гипотезы: преимущественная обработка в полушарии, контралатеральном стороне звуковой стимуляции (“контралатеральное доминирование”), и преобладающая роль правой слуховой коры в анализе пространственных признаков звука (“правостороннее доминирование”). Обе гипотезы были неоднократно подтверждены экспериментально, однако вопрос о специализации полушарий мозга в реа-

Таблица 1. Возраст испытуемых и коэффициент праворукости

N	Испытуемый	Возраст	Коэффициент праворукости, %
1	*VA*	24	44
2	*PE*	41	83
3	*VK*	25	60
4	*OL*	21	61
5	*FD*	30	67
6	*KR*	25	44
7	*SG*	19	36
8	*SH*	25	67
9	*LV*	20	68
10	*BK*	20	80
11	*KL*	22	89
12	*VP*	35	75
13	*KS*	32	65
14	*EM*	21	31
15	*AC*	32	45
Среднее	–	26.1	61
Ст. ош.	–	1.8	5

Примечание: в нижних строках указаны среднее по выборке и стандартная ошибка.

лизации пространственного слуха до сих пор не получил однозначного решения [15].

Асимметрия психофизических показателей локализации источников звука изучена в меньшей степени, несмотря на то, что в целом накоплено множество результатов психофизических экспериментов по обнаружению или различению движения звуковых стимулов, а также по измерению точности локализации [16]. Большинство исследований асимметрии локализации неподвижных звуков приводят к заключению о перцептивном предпочтении стимулов, расположенных в левой стороне пространства, что соответствует представлениям о преимущественной роли правого полушария мозга при обработке пространственной информации [17–23]. В то же время, для движущихся звуковых стимулов асимметрия восприятия остается до сих пор неизученной.

Поскольку настоящее исследование проводилось в соответствии с процедурой определения минимального различимого угла движения (*minimum audible movement angle*, *MAMA*), следует отдельно остановиться на свидетельствах асимметрии в этой парадигме. В классических работах на данную тему не выявлено предпочтения левой или правой стороны пространства [24–28]. В более современной работе *J. Lewald* [29] испытуемые определяли, слева или справа от средней линии расположен стимул, азимутальное положение которого задавалось при помощи межушных различий по интенсивности (ΔI). При $\Delta I = 0$ стмулы воспринимались как расположенные справа, а их центрирование достигалось введением отрицательной коррекции. В работе *P. Voss et al.* [22] при определении минимально различимого угла для неподвижных стимулов в свободном поле получен более высокий процент правильных ответов, когда стимулы предъявлялись слева. Цель настоящего исследования состояла в выявлении перцептивного предпочтения звуковых стимулов, движущихся с разными скоростями влево или вправо от средней линии головы. Измерялись показатели времени реакции и доли правильных ответов при выполнении испытуемыми задачи по определению *MAMA*.

МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на 15 испытуемых (3 мужчин, 12 женщин) с нормальным слухом в возрасте от 19 до 41 года (средний возраст 26.1 ± 1.8 лет, табл. 1). До начала опытов все испытуемые подписали информированное согласие и прошли стандартную процедуру аудиометрии, а также тест для определения коэффициента праворукости [30]. Испытуемые располагались в кресле внутри экранированной звукоизолированной камеры и выполняли задачу по различению звуковых стимулов, нажимая клавиши на специальной клавиатуре согласно инструкции. Каждый испытуемый проходил полный экспериментальный цикл.

Стимулы. Звуковые сигналы представляли собой отрезки белого шума, фильтрованного в полосе 100–1300 Гц, синтезированные 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 *Gina*24 (разрешение 24 бита, частота дискретизации 96 кГц, *Echo Audio*, США). Сигналы подавали непосредственно к барабанной перепонке с помощью внутриканальных звукоизлучателей *ER*-2 (*Etymotic Research Inc.*, 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 устанавливали на уровне 50 дБ над порогом слышимости на каждом ухе испытуемого. Звукоизолированная камера обеспечивала звукозаглушение не менее 46 дБ в полосе до 20 кГц.

Эксперименты проводили в условиях дихотической стимуляции с использованием звуковых стимулов, моделирующих движение источника звука с отсроченным началом движения. Стимул

состоял из двух слитных фрагментов – т.н. “неподвижного” и “движущегося”. Первый фрагмент – стационарный ($\Delta T = 0$ мкс) 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. Межстимульный интервал от конца динамического фрагмента предыдущего стимула до начала стационарного фрагмента следующего был постоянным и составлял 1000 мс.

Движение источника звука моделировали путем динамических изменений межушной задержки (ΔT) в сигнале. Стимулы синтезировали на основе одного и того же исходного сигнала путем линейного сдвига отсчетов (растяжения) на участке движения в соответствии с заданной величиной ΔT [31, 32]. Затем производили передискретизацию и сплайн-интерполяцию отсчетов. Для создания эффекта движения на одно из ушей подавали преобразованный сигнал, а на другое – исходный сигнал. Таким образом, испытуемые работали с иллюзией движения звукового стимула. В дальнейшем термин “движущийся” звуковой стимул/звук – это программно созданная иллюзия движения источника звука.

Угловые скорости движения стимула рассчитывали на основе данных работы Е.А. Петропавловской и др., выполненной с использованием аналогичных стимулов [33]. В пределах задержек от 0 до 300 мкс в этой работе 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. Соотношение 300 мкс/45 град = 6.67 мкс/град использовали для перевода величины ΔT в угловые градусы.

В ходе пилотных экспериментов были выбраны 9 величин ΔT, лежащих вблизи порога различения направления движения сигналов: $\Delta T = 200$, 100, 80, 60, 50, 40, 30, 20, 10 мкс. Длительность участка движения изменялась в соответствии с изменениями ΔT для создания набора скоростей движения стимула 80, 120, 160, 200, 240, 320, 480 град/с (подробная схема на рис. 1). Таким образом, для каждой скорости движения была создана линейка из 9 блоков стимулов, начинающаяся с большого смещения ($\Delta T = 200$ мкс, соответствует 30 град) за длительный отрезок времени и заканчивающаяся малым смещением ($\Delta T = 10$ мкс, соответствует 1.5 град) за короткое время [33]. В ходе экспериментальной серии длительность движущегося фрагмента постепенно сокращалась, а межстимульный интервал оставался неизменным и был подобран так, чтобы испытуемый успевал дать ответ даже при максимальной длительности участка движения.

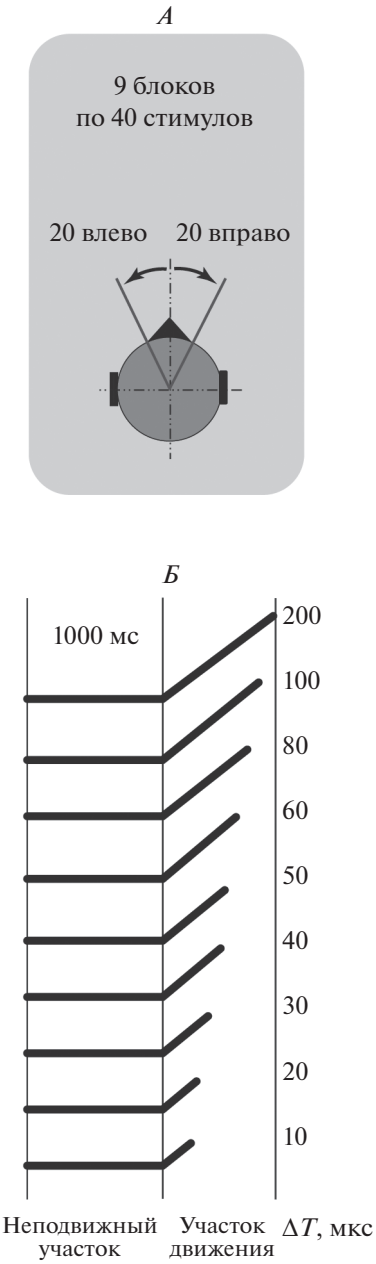

Рис. 1. Общая схема эксперимента.
А – структура экспериментальной серии, состоящей из 9 блоков по 40 стимулов, движущихся влево или вправо от средней линии головы. *Б* – структура звукового сигнала в разных блоках (неподвижный участок и участок движения). Каждый блок стимулов соответствовал одному из 9 значений ΔT. В пределах каждой серии блоки следовали в порядке уменьшения ΔT, а длительность участка движения в каждом последующем блоке уменьшалась таким образом, чтобы скорость стимула оставалась постоянной. Тем самым соблюдался принцип “одна серия – одна скорость”.

Психофизическая процедура. На предварительном этапе каждого эксперимента у всех испытуемых измеряли пороги слышимости для обоих

ушей. Далее выставляли уровень интенсивности 50 дБ над порогом на обоих каналах, дихотически предъявляли идентичные шумовые посылки и проводили центрирование звукового образа. Процедура центрирования состояла в том, что испытуемый должен был сообщать нажатием клавиш на клавиатуре, ощущает ли он положение звука как "центральное" (звуковой образ расположен по средней линии головы) или правее/левее центра. В зависимости от отчетов испытуемого, для каждого из ушей проводили коррекцию интенсивности, таким образом, чтобы стимул занял центральное положение. Для каждого испытуемого вычисляли разницу между порогами слышимости на правом и левом ухе, а также величину коррекции по результатам центрирования.

В основной части эксперимента испытуемым были предъявлены серии звуковых стимулов, движущихся вправо или влево от средней линии головы. Стимулы были рандомизированы по направлениям движения. После каждого предъявления стимула испытуемому следовало нажимать одну из двух клавиш в зависимости от воспринимаемого направления движения звука (вправо или влево). В пределах одной серии скорость стимулов оставалась постоянной, а блоки с разными ΔT предъявляли в порядке уменьшения ΔT от 200 до 10 мкс (9 градаций). Каждая серия состояла из 9 блоков по 40 стимулов в каждом (20 левонаправленных и 20 правонаправленных) и длилась около 15 мин 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. Общая схема эксперимента приведена на рис. 1.

Анализ данных. Для каждой ΔT и каждой скорости стимула определяли долю правильных ответов и время реакции, вычисленное относительно конца звучания стимула. Долю правильных ответов рассчитывали как количество правильно распознанных стимулов по отношению к общему числу предъявленных стимулов соответствующего направления. Также фиксировали количество ошибочных правых и левых ответов, и общее количество правых и левых нажатий.

Были получены индивидуальные психометрические функции для каждого испытуемого, которые строили как зависимость доли правильных ответов от величины межушной задержки отдельно для право- и левонаправленных звуковых стимулов. Каждая психометрическая кривая содержала 9 точек, соответствующих девяти стимульным блокам (9 значений ΔT). Каждая точка индивидуальной психометрической кривой получена усреднением результатов 3–4 повторений соответствующего блока.

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:

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

где R и L – соответствующие показатели для движения звукового стимула в правую и левую стороны. Достоверность отличий коэффициентов асимметрии от нуля для каждого типа сигнала по всей выборке испытуемых проверяли при помощи двустороннего t-теста с уровнем значимости $p < 0.05$.

Статистические сравнения коэффициентов асимметрии проводили 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 применяли поправку Гринхауза–Гайссера.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Все испытуемые были правшами: значения коэффициента праворукости варьируют от 31 до 89% (в среднем 61 ± 5%), в соответствии со стандартной шкалой теста праворукости: от –100% для абсолютных левшей к +100% для абсолютных правшей, с нулевым значением для амбидекстров (табл. 1). Разница порогов слышимости правого и левого уха (до центрирования звукового образа) составляла порядка 1–3 дБ. Важно отметить, что при этом не было преобладания какой-либо стороны на групповом уровне: у 7 испытуемых пороги были ниже на левом ухе, у 8 – на правом, в отличие от правостороннего смещения, выявленного на групповом уровне в задаче на локализацию источника звука в работе *J. Lewald* [29]. При помощи корреляционного теста Спирмена проверено наличие связи между коэффициентом праворукости и разницей порогов до и после центрирования, а также между коэффициентом праворукости и величиной коррекции, которая вводилась в ходе центрирования звукового стимула. Оба теста не показали наличия связи ($p > 0.05$). В то же время была подтверждена ожидаемая отрицательная связь ($\rho = -0.804$, $p < 0.05$) между разницей порогов до центрирования и величиной коррекции,

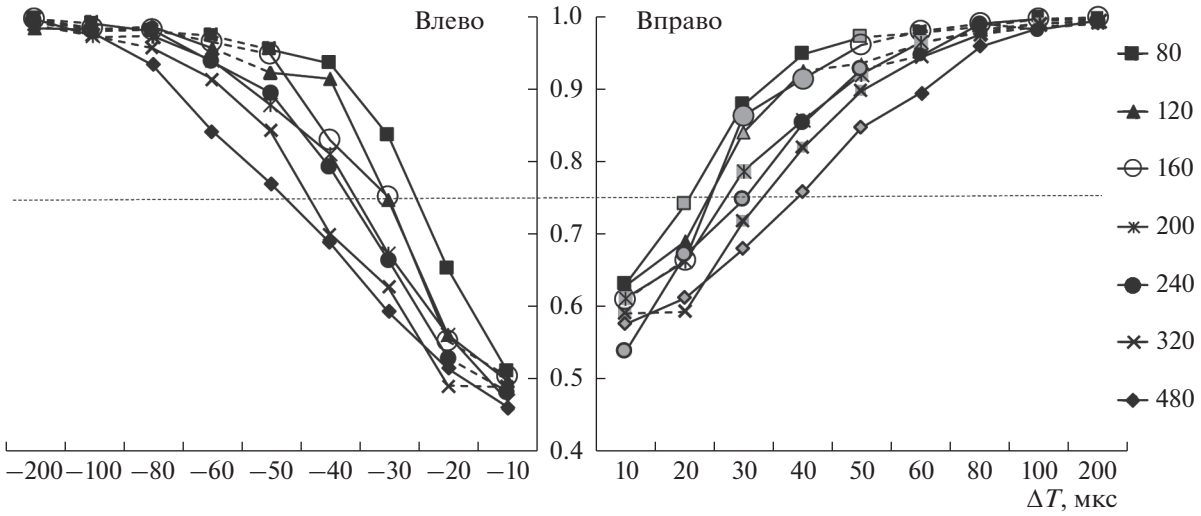

Рис. 2. Зависимость доли правильных ответов от величины межушной задержки для право- и левонаправленных звуковых стимулов.
По оси ординат – доля правильных ответов от количества предъявленных стимулов правой или левой стороны, по оси абсцисс – величины ΔT (мкс) в порядке уменьшения от 200 до 10 мкс. 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.

поскольку коррекция вводилась с целью компенсировать отклонения при определении порогов. Таким образом, ни разница порогов на правом и левом ухе, ни величина коррекции не выявили у испытуемых явных сенсорных предпочтений того или другого уха при определении положения неподвижного звукового образа, и не были связаны с моторной функциональной асимметрией, выражающейся в доминировании правой руки.

Для каждого из испытуемых получены величины доли правильных ответов относительно количества предъявленных стимулов и времени реакции для левонаправленных и правонаправленных звуковых сигналов. Трехфакторный дисперсионный анализ величин времени реакции по факторам “сторона” (2 градации), “скорость” (7 градаций) и “межушная задержка” не выявил ни значимых главных эффектов, ни их взаимодействия ($p > 0.05$). Аналогичный результат получен в предыдущей работе [34], поэтому время реакции не рассматривалось далее в анализе и было признано слабым показателем различительной способности испытуемых.

Для каждой из скоростей движения по групповым данным построена психометрическая функция как зависимость доли правильных ответов от межушной задержки ΔT в стимуле (рис. 2).

При больших ΔT доля правильных ответов близка к единице, что соответствует точному распознаванию направления движения. С уменьшением межушной задержки доля правильных ответов снижалась тем стремительнее, чем выше скорость движения стимула: при более высоких скоростях различение ухудшается уже при $\Delta T = 80$ мкс. Такая закономерность характерна для обоих направлений движения.

Трехфакторный дисперсионный анализ доли правильных ответов с факторами “сторона” (2 градации), “скорость” (7 градаций) и “межушная задержка” (последовательно сокращаемая величина ΔT, 9 градаций) выявил главные эффекты факторов “стороны” ($F(1,0; 14,0) = 14.9$, $p < 0.05$), “скорости” ($F(2,84; 39,74) = 32.2$, $p < 0.001$) и “межушной задержки” ($F(1,57; 22,0) = 239.5$, $p < 0.001$). Обнаружены также значимые взаимодействия “сторона” – “межушная задержка” ($F(1,56; 21,85) = 10.1$, $p < 0.05$) и “скорость” – “межушная задержка” ($F(7,56; 104,51) = 8.8$, $p < 0.001$).

Результаты попарных сравнений доли правильных ответов при соседних величинах ΔT отмечены на рис. 2 типом линии: сплошные линии соответствуют достоверным различиям между соседними точками каждой кривой ($p < 0.05$); пунктирные участки – недостоверным различиям между соседними точками ($p > 0.05$). В качестве порога различения направления движения был принят уровень вероятности правильных ответов в 75% (доля правильных ответов 0.75). Околопороговой области межушных задержек соот-

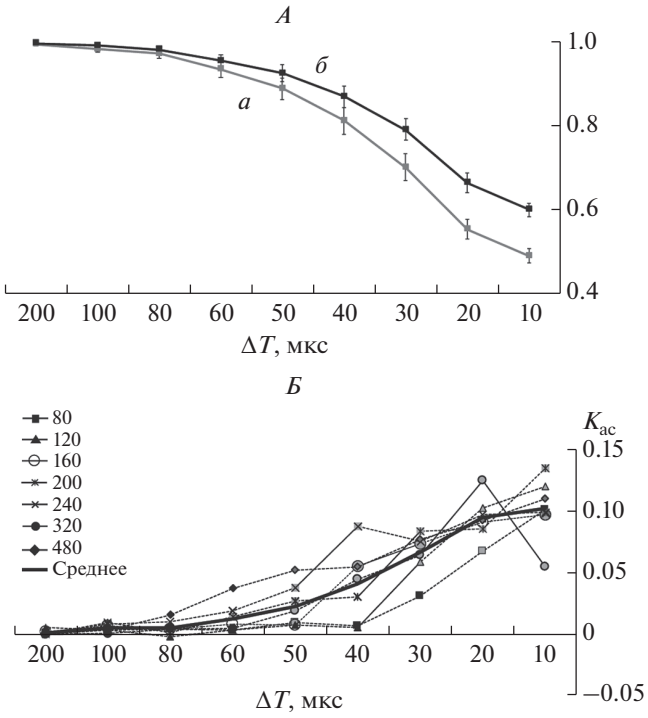

Рис. 3. Доля правильных ответов от количества предъявленных стимулов (*А*) и коэффициент асимметрии (*Б*) в зависимости от межушной задержки.
А – по оси ординат – доля правильных ответов, по оси абсцисс – величины ΔT (мкс) в порядке уменьшения от 200 до 10 мкс. *а* – доля правильных "левых" нажатий (правильно распознанные стимулы, движущиеся влево); *б* – 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.

ветствуют величины от 20 до 50 мкс, и, согласно попарным сравнениям, доли правильных ответов при соседних величинах ΔT в этой области различаются достоверно ($p < 0.05$ для всех скоростей движения) как в левом, так и в правом направлении движения.

В целом, доля правильных ответов в случае правонаправленных звуков оказывается достоверно выше, чем для левонаправленных, при всех скоростях движения звукового стимула в диапазоне ΔT от 10 до 50 мкс ($p < 0.05$). Такие различия показаны на рис. 2 цветом маркера психометрических кривых: достоверно большей доле правильных ответов соответствует маркер серого цвета.

Усредненные по скоростям зависимости доли правильных ответов от ΔT демонстрируют предпочтение правого направления движения на групповом уровне (рис. 3, *А*). Для выявления характера такого предпочтения был рассчитан коэффициент асимметрии K_{ac} как разность доли правильных ответов на движение вправо и влево, деленная на их сумму. Зависимость K_{ac} от ΔT по групповым данным приведена на рис. 3, *Б*. В околопороговой области, начиная от ΔT = 50 мкс (вплоть до 10 мкс), K_{ac} отличен от нуля (*t*-тест, $p < 0.05$, серый цвет маркера), при всех скоростях движения звукового стимула. Причем, чем выше скорость движения, тем выше значимость коэффициента. Так, при больших скоростях (480, 320 и 240 град/с) K_{ac} отличен от нуля при всех значениях ΔT от 50 до 10 мкс, а при меньших скоростях – только при некоторых отдельных значениях ΔT ($p < 0.05$).

В большинстве случаев K_{ac} принимал положительные значения (от 0.001 до 0.12), что свидетельствует о предпочтении правого направления движения. Двухфакторный дисперсионный анализ K_{ac} по факторам "скорость" (7 градаций) и "межушная задержка" (последовательно сокращаемая величина ΔT, 9 градаций) выявил единственный главный эффект фактора "межушной задержки" ($F(1,39; 19,50) = 10.29$, $p < 0.05$). Эффект скорости отсутствует: при различных скоростях движения стимула значения коэффициента близки к среднему (сплошная черная линия на рис. 3, *Б*).

На индивидуальном уровне K_{ac} принимал значения от –0.07 до 0.44, увеличиваясь при малых величинах ΔT. Возможную связь между индивидуальными значениями K_{ac} и степенью праворукости проверяли при помощи корреляционного теста Спирмена. Достоверной корреляции не обнаружено ($p > 0.05$).

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

Для того чтобы исключить вклад разного количества "правых" и "левых" ответов в асимметрию, нормировали количество правильных ответов на общее количество ответов левой или правой стороны (а не на количество предъявленных

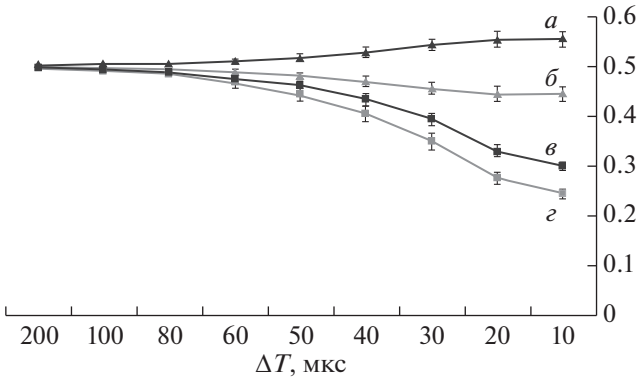

Рис. 4. Доля правильных ответов и общая доля нажатий левой и правой стороны.
По оси ординат – для кривых с треугольными маркерами (*а*, *б*) – доля правильных ответов от общего числа предъявленных стимулов (40 стимулов в каждом блоке); для кривых с квадратными маркерами (*в*, *г*) – доля правильных ответов от числа предъявленных правых или левых стимулов по отдельности (по 20 стимулов в каждом блоке). По оси абсцисс – величины ΔT (мкс) в порядке уменьшения от 200 до 10 мкс. Черные кривые (*а*, *в*) соответствуют выбору правого направления движения звукового стимула, серые кривые (*б*, *г*) – выбору левого направления. Треугольные маркеры показывают общее количество нажатий на клавишу для выбора соответствующего направления, квадратные маркеры – только правильные ответы. *а* – все правые нажатия, *б* – все левые нажатия, *в* – правильные правые нажатия, *г* – правильные левые нажатия.

стимулов, как делалось ранее). Нормированные таким образом психометрические кривые приведены на рис. 5, *А*.

Коэффициент асимметрии, вычисленный по нормированным значениям доли правильных ответов (K_{ac} (норм)) принимал отрицательные значения на околопороговом уровне при всех скоростях движения (рис. 5, *Б*). Индивидуальные данные демонстрируют наибольший разброс значений K_{ac} (норм) (от –0.1 до 0.02) при $\Delta T = 30$ мкс. Отрицательные значения коэффициента соответствуют предпочтению левой стороны при различении направления движения звукового сигнала. K_{ac} (норм) отличен от нуля (*t*-тест, $p < 0.05$) в околопороговой области в диапазоне ΔT 40–60 мкс при всех скоростях движения, однако в целом значимость K_{ac} (норм) несколько ниже, чем в случае ненормированных данных. Достоверность отличий K_{ac} (норм) от нуля показана серым цветом маркеров на рис. 5, *Б*.

Двухфакторный дисперсионный анализ K_{ac} (норм) с факторами “скорость” (7 градаций) и “межушная задержка” (9 градаций) выявил главный эффект фактора “межушной задержки” ($F(2,47; 34,61) = 4.9$, $p < 0.05$). Обнаружено также значимое взаимодействие “скорость” – “межушная задержка” ($F(7,55; 105,76) = 2.2$, $p < 0.05$). Попарные сравнения демонстрируют, что коэффициенты асимметрии отличаются друг от друга, главным образом, при далеко отстоящих друг от друга (не соседних) значениях межушной задержки. Таким образом, нормирование данных на общее количество ответов левой или правой стороны привело к инверсии асимметрии распознавания направления движения с правосторонней на левостороннюю.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В работе исследовалась асимметрия распознавания направления движения звуковых стимулов (влево или вправо от средней линии головы). Процедура психофизического тестирования соответствовала задаче определения минимального различимого угла движения (*minimum audible movement angle*, *MAMA*). Слушателям предъявлялись движущиеся влево или вправо стимулы, которые в каждом последующем блоке становились все более и более короткими, при этом скорость движения стимула оставалась постоянной.

Согласно полученным 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 ее оценки. 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). Это означает отсутствие асимметрии при распознавании левонаправленных и правонаправленных звуковых стимулов в условиях, когда их различение значительно выше порога. При уменьшении межушной задержки ниже 50 мкс K_{ac} возрастал и становился положителен, что соответствует более успешному распознаванию правонаправленных стимулов в околопороговых условиях. 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. 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

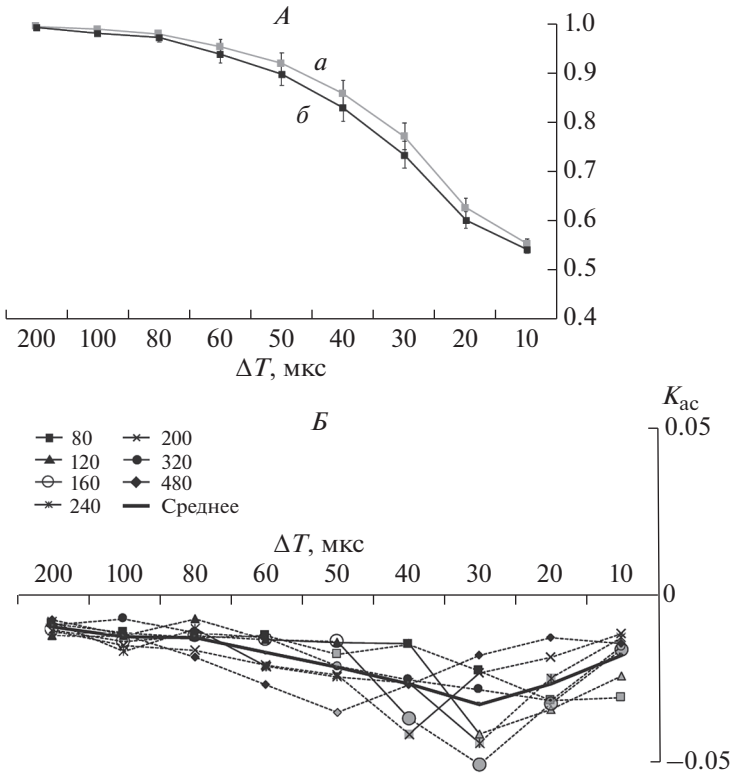

Рис. 5. Доля правильных ответов от общего количества право- и левосторонних ответов (*А*) и коэффициент асимметрии (*Б*) в зависимости от межушной задержки (нормированные данные).
А – кривые: *а* – доля правильных левых нажатий от общего количества ответов левой стороны (правильно распознанные стимулы, движущиеся влево), *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 см. рис. 3, *Б*.

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.

Асимметрия пространственного слухового восприятия была неоднократно описана в литературе. В ряде исследований сравнивалась точность локализации по вертикали при монауральном прослушивании левым или правым ухом, либо при бинауральном прослушивании [29, 35–37]. В других работах исследовалась точность локализации стимулов в левой или правой части акустического пространства [19–21, 23, 38]. Только в одной из перечисленных работ [37] не было обнаружено значимых проявлений асимметрии. Выводы остальных авторов сходятся на большей точности локализации левосторонних стимулов, что может объясняться доминированием правого полушария при выполнении пространственных задач.

В литературе также имеются свидетельства того, что асимметрия восприятия может систематически изменяться в зависимости от параметров стимуляции, в том числе – межушных различий стимуляции. Так, изначально присутствующий эффект доминирования правого уха (*right ear advantage, REA*) для речевых стимулов может быть скомпенсирован и даже обращен в “преимущество левого уха” (*left ear advantage*, *LEA*) исключительно за счет варьирования параметров стимуляции [4]. Аналогичное явление было описано в исследовании взаимосвязи между асимметрией восприятия и слуховым пространственным вниманием [39]. Увеличение длительности фокусировки внимания в дихотических условиях приводило к исчезновению эффекта правого уха при восприятии вербальных стимулов. Кроме того, преимущество левого уха, наблюдавшееся при выполнении несложных заданий, постепенно сменялось преимуществом правого уха по мере усложнения задания. Авторы приходят к заключению, что когда праворукие испытуемые сталкиваются со сложным дихотическим заданием, возникает общая тенденция смещения внимания в сторону правого уха.

В нашем эксперименте также имело место постепенное усложнение задания в ходе каждой серии. Важно иметь в виду, что в пределах серии скорость стимула оставалась постоянной, а для

этого при уменьшении ΔT (т.е. укорочении траектории стимула) параллельно сокращалась и длительность участка движения. Поэтому сложность задачи распознавания направления движения была связана с обоими факторами, 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” [40, 41] исходила из установленного нейрофизиологическими исследованиями доминирования контралатерального слухового пути над ипсилатеральным, и связывала асимметрию с функциональным преимуществом одного из полушарий мозга. Согласно “теории внимания” *M. Kinsbourne* [42, 43], 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 *M. Kinsbourne*, 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 [44]. 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 [4, 45–47].

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 [11–14], и может иметь преимущество при обработке коротких звуковых фрагментов, содержащих динамические изменения.

Помимо когнитивного контроля, асимметрия восприятия в принципе может быть связана с доминированием правой или левой руки. Имеются свидетельства того, что использование доминирующей руки способствует привлечению внимания к ипсилатеральной стороне [48]. Принято считать, что функциональная асимметрия сильнее выражена у правшей, чем у левшей, поскольку левши образуют более гетерогенную популяцию в отношении асимметрии [4, 23]. Однако прямой причинно-следственной связи между доминированием руки и степенью латерализации, ассоциированных с вниманием областей мозга, пока установить не удается, так как данные на эту тему чрезвычайно противоречивы [49].

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 [50]. 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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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 ло-

кализационной 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.

Этические нормы. Все исследования проведены в соответствии с принципами биомедицинской этики, сформулированными в Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующих обновлениях, и одобрены Этическим комитетом Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург).

Информированное согласие. Каждый участник исследования представил добровольное письменное информированное согласие, подписанное им после разъяснения ему потенциальных рисков и преимуществ, а также характера предстоящего исследования.

Финансирование работы. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-315-90016 и программы фундаментальных исследований Государственных Академий № ГП-14, раздел 63.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Kimura D.* Cerebral dominance and the perception of verbal stimuli // Can. J. Psychol. 1961. V. 15. P. 166.
2. *Tervaniemi M., Hugdahl K.* Lateralization of auditory-cortex functions // Brain Res. Brain Res. Rev. 2003. V. 43. № 3. P. 231.
3. *Špajdel M., Jariabková K., Riečanský I.* The influence of musical experience on lateralisation of auditory processing // Laterality. 2007. V. 12. № 6. P. 487.
4. *Hugdahl K.* Information Processing in the Cerebral Hemispheres / The Two Halves of the Brain // Eds. Hugdahl K., Westerhausen R. Cambridge. MA: MIT Press, 2010. P. 694.
5. *Brancucci A., D'Anselmo A., Martello F., Tommasi L.* Left hemisphere specialization for duration discrimination of musical and speech sounds // Neuropsychologia. 2008. V. 46. № 7. P. 2013.
6. *Kimura D.* Left-right differences in the perception of melodies // Q. J. Exp. Psychol. 1964. V. 16. P. 355.
7. *Hugdahl K., Bronnick K., Kyllingsbaek S. et al.* Brain activation during dichotic presentations of consonant–vowel and musical instrument stimuli: A 15O-PET study // Neuropsychologia. 1999. V. 37. № 4. P. 431.
8. *Mead L.A., Hampson E.* Asymmetric effects of ovarian hormones on hemispheric activity: Evidence from dichotic and tachistoscopic tests // Neuropsychology. 1996. V. 10. № 4. P. 578.
9. *Zatorre R.J., Evans A.C., Meyer E., Gjedde A.* Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing // Science. 1992. V. 256. № 5058. P. 846.
10. *Brancucci A., Babiloni C., Rossini P.M., Romani G.L.* Right hemisphere specialization for intensity discrimination of musical and speech sounds // Neuropsychologia. 2005. V. 43. № 13. P. 1916.
11. *Zatorre R.J., Belin P., Penhune V.B.* Structure and function of auditory cortex: Music and speech // Trends Cogn. Sci. 2002. V. 6. № 1. P. 37.
12. *Zatorre R.J.* Sound analysis in auditory cortex // Trends Neurosci. 2003. V. 26. № 5. P. 229.
13. *Hickok G., Poeppel D.* The cortical organization of speech processing // Nat. Rev. Neurosci. 2007. V. 8. № 85. P. 393.
14. *Tallal P., Gaab N.* Dynamic auditory processing, musical experience and language development // Trends Neurosci. 2006. V. 7. № 29. P. 382.
15. *Вайтулевич С.Ф., Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Никитин Н.И.* Функциональная межполушарная асимметрия мозга человека и слуховая функция // Физиология человека. 2019. Т. 45. № 2. С. 103.
Vaitulevich S.F., Petropavlovskaya E.A., Shestopalova L.B., Nikitin N.I. Functional interhemispheric asymmetry of human brain and audition // Human Physiology. 2019. V. 45. № 2. P. 202.
16. *Альтман Я.А.* Пространственный слух. СПб.: Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, 2011. 311 с.
17. *Feinstein S.* The accuracy of diver sound localization by pointing // Undersea Biomed. Res. 1975. V. 2. № 3. P. 173.
18. *Wells M.J., Ross H.E.* Distortion and adaptation in underwater sound localization // Aviat. Space Environ. Med. 1980. V. 51. P. 767.
19. *Burke K.A., Letsos A., Butler R.A.* Asymmetric performances in binaural localization of sound in space // Neuropsychology. 1994. V. 32. № 11. P. 1409.
20. *Abel S.M., Giguère C., Consoli A., Papsin B.C.* Front/back mirror image reversal errors and left/right asymmetry in sound localization // Acustica. 1999. V. 85. P. 378.
21. *Abel S.M., Giguère C., Consoli A., Papsin B.C.* The effect of aging on horizontal plane sound localization // JASA. 2000. V. 108. № 2. P. 743.
22. *Voss P., Lassonde M., Gougoux F. et al.* Early and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far space // Curr. Biol. 2004. V. 14. № 19. P. 1734.
23. *Savel S.* Individual differences and left/right asymmetries in auditory space perception. I. Localization of low-frequency sounds in free field // Hear. Res. 2009. V. 255. № 1–2. P. 142.
24. *Grantham D.W.* Detection and discrimination of simulated motion of auditory targets in the horizontal plane // JASA. 1986. V. 79. № 6. P. 1939.
25. *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.
26. *Perrott D.R., Musicant A.D.* Minimum audible movement angle: Binaural localization moving sound // JASA. 1977. V. 62. № 6. P. 1463.
27. *Perrott D.R., Tucker J.* Minimum audible movement angle as a function of signal frequency and the velocity of the source // JASA. 1988. V. 83. № 4. P. 1522.
28. *Carlile S., Leung J.* The perception of Auditory motion // Trends in Hearing. 2016. V. 20. P. 1. https://doi.org/10.1177/2331216516644254

29. *Lewald J.* Gender-specific hemispheric asymmetry in auditory space perception // Cogn. Brain Res. 2004. V. 19. P. 92.
30. *Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н.* Левши. М.: Книга, 1994. 232 с.
31. *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. 83.
Altman J.A., Vaitulevich S.Ph., Petropavlovskaya E.A., Shestopalova L.B. Discrimination of the dynamic properties of sound source spatial location in humans: electrophysiology and psychophysics // Human Physiology. 2010. V. 36. № 1. P. 72.
32. *Altman J.A., Vaitulevich. S.Ph., Shestopalova L.B., Petropavlovskaia E.A.* How does mismatch negativity reflect auditory motion? // Hear. Res. 2010. V. 268. № 1–2. P. 194.
33. *Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Вайтулевич С.Ф.* Предсказательная способность слуховой системы при плавном движении и скачкообразном перемещении звуковых образов малой длительности // Журн. высш. нерв. деят. им. И.П. Павлова. 2011. Т. 61. № 3. С. 293.
34. *Семенова В.В., Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Никитин Н.И.* Константы отсроченного восприятия звуковых стимулов // Успехи физиологических наук. 2020. Т. 51. № 2. С. 55.
35. *Ivarsson C., De Ribaupierre Y., De Ribaupierre F.* Functional ear asymmetry in vertical localization // Hear. Res. 1980. V. 3. P. 241.
36. *Butler R.A.* Asymmetric performances in monaural localization of sound in space // Neuropsychologia. 1994. V. 32. № 2. P. 221.
37. *Giguère C., Vaillancourt V.* Vertical sound localization in left, median and right lateral planes // Canadian Acoustics – Acoustique Canadienne. 2011. V. 39. № 4. P. 3.
38. *Duhamel J.-R., Pinek B., Brouchon M.* Manual pointing to auditory targets: performances of right versus left handed subjects // Cortex. 1986. V. 22. P. 633.
39. *Mondor T.A., Bryden M.P.* On the relation between auditory spatial attention and auditory perceptual asymmetries // Percept. Psychophys. 1992. V. 52. № 4. P. 393.
40. *Kimura D.* Functional asymmetry of the brain in dichotic listening // Cortex. 1967. V. 3. P. 163.
41. *Bryden M.P.* An overview of the dichotic listening procedure and its relation to cerebral organization / Handbook of dichotic listening // Ed. Hugdahl K. Chichester, England: Wiley, 1988. P. 1.
42. *Kinsbourne M.* The cerebral basis of lateral asymmetries in attention // Acta Psychol. 1970. V. 33. P. 193.
43. *Kinsbourne M.* The mechanism of hemispheric control over the lateral gradient of attention / Attention and Performance // Eds. Rabbitt P.M.A., Domic S. London. Academic Press, 1975. P. 81.
44. *Kinsbourne M.* Orientational bias model of unilateral neglect: Evidence from attentional gradients within hemispace / Unilateral neglect: Clinical and experimental studies // Eds. Robertson I.H., Marshall J.C. Hillsdale. NJ: Erlbaum, 1993. 24 p.
45. *Asbjørnsen A.E., Hugdahl K.* Attentional effects in dichotic listening // Brain Lang. 1995. V. 49. № 3. P. 189.
46. *Jäncke L., Specht K., Shah J.N., Hugdahl K.* Focused attention in a simple dichotic listening task: An fMRI experiment // Brain Res. Cogn. Brain Res. 2003. V. 16. № 2. P. 257.
47. *Thomsen T., Rimol L.M., Ersland L., Hugdahl K.* Dichotic listening reveals functional specificity in prefrontal cortex: An fMRI study // NeuroImage. 2004. V. 21. № 1. P. 211.
48. *Mildner V., Stankovic' D., Petkovic' M.* The relationship between active hand and ear advantage in the native and foreign language // Brain Cogn. 2005. V. 57. № 2. P. 158.
49. *Cazzoli D., Chechlacz M.* A matter of hand: Causal links between hand dominance, structural organization of fronto-parietal attention networks, and variability in behavioural responses to transcranial magnetic stimulation // Cortex. 2017. V. 86. P. 230.
50. *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. Pt. B. P. 493.

Asymmetric Performance During Discrimination of Sound Motion Direction in Dichotic Conditions

V. V. Semenova[a, *, **], E. A. Petropavlovskaia[a], L. B. Shestopalova[a], S. Ph. Vaitulevich[a]

[a] *Pavlov Institute of Physiology RAS, St. Petersburg, Russia*

**E-mail: semenovavv@infran.ru*

***E-mail: irvama@gmail.com*

This study focused on the left-right asymmetry in the discrimination of moving sound stimuli in dichotic conditions. Healthy adult right-handed participants discriminated left or right direction of motion. The sound stimuli consisted of two parts: a stationary midline sound followed by moving fragments of various durations which shifted leftward or rightward from midline. Seven velocities of motion (from 80 to 480 deg/s) were produced by linear changes of interaural time differences (ITDs). Hit rates and mean reaction times were measured separately in each of the conditions. With increasing task complexity due to decreasing sound shifts in shorter time, the percentage of rightward responses became higher than that of leftward responses. However, the total amount of leftward responses contained a larger portion of hits. This asymmetry in performance showed no correlation with the consistency of hand preference.

Keywords: auditory motion, spatial hearing, sound motion, localization asymmetry.