

УДК 612.821

## КОНСТАНТЫ ВОСПРИЯТИЯ ОТСРОЧЕННОГО ДВИЖЕНИЯ ЗВУКОВЫХ СТИМУЛОВ

© 2020 г. В. В. Семенова<sup>а</sup>, \* \*\* , Е. А. Петропавловская<sup>а</sup>, Л. Б. Шестопалова<sup>а</sup>, Н. И. Никитин<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение науки Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: [semenovavv@infran.ru](mailto:semenovavv@infran.ru)

\*\*e-mail: [irvama@gmail.com](mailto:irvama@gmail.com)

Поступила в редакцию 01.10.2019 г.

После доработки 25.10.2019 г.

Принята к публикации 01.11.2019 г.

Исследование посвящено изучению способности слуховой системы человека к различению движения источника звука, предъявляемого с задержкой относительно включения сигнала. Эксперименты проводились в условиях бинауральной стимуляции с использованием звуковых стимулов, моделирующих отсроченное движение источника звука. Движение стимула создавалось за счет линейного изменения межшумной задержки ( $\Delta T$ ) во времени. Вначале стимул был неподвижным (в течение 1000 мс) и располагался по центру головы, затем перемещался от центра головы в сторону правого или левого уха. Были использованы 7 скоростей движения звука (80, 120, 160, 200, 240, 320, 480 град/с), для каждой из которых получали индивидуальные психометрические кривые, используя  $\Delta T$  в качестве независимой переменной. Оценивали долю правильных ответов и время реакции испытуемых при распознавании направления движения стимула при разных скоростях его движения, а также величину минимально различимого угла движения. На основании полученной зависимости минимального различимого угла движения от скорости движения стимула проведена оценка порогового угла смещения стимула (около 4 град) и величины времени интеграции пространственной слуховой информации (около 40 мс).

**Ключевые слова:** пространственный слух, движение звука, пороги восприятия, интеграция слуховой информации

DOI: 10.31857/S0301179820020095

### ИНТЕГРАЦИЯ СЛУХОВОЙ ИНФОРМАЦИИ ПРИ ЛОКАЛИЗАЦИИ ДВИЖУЩИХСЯ ИСТОЧНИКОВ ЗВУКА

#### *Инерционность слуховой системы*

Локализация движущегося источника звука тесно связана с инерционными процессами слуховой системы [2, 4]. Вследствие этой инерционности движение источника звука обнаруживается не мгновенно, а по прошествии некоторого промежутка времени, связанного с интеграцией акустической информации. По данным исследований на человеке, величина этого промежутка времени колеблется в пределах 80–150 мс [1, 4, 7, 14]. Инерционность слуховой системы приводит к ухудшению остроты пространственного восприятия быстрых перемещений источника звука. Количественно это выражается в том, что минимальный различимый угол движения возрастает с ростом скорости движения [14, 27, 28]. При этом время обнаружения движения источника звука (время достижения минимального различимого угла) сокращается с увеличением скорости дви-

жения [14, 20, 27]. Все вместе взятое позволяет заключить, что быстрые движения источника звука различаются грубо, но быстро, тогда как медленные движения оцениваются точнее, но за больший промежуток времени.

#### *Разрешающая способность слуховой системы*

Мерой пространственной разрешающей способности слуховой системы служит минимальный различимый угол (minimum audible angle, МАА). Для неподвижных источников звука величина этого угла была измерена в широком диапазоне частот и положений источников звука. Наименьшие значения МАА получены при расположении источника звука вблизи средней линии головы. В этом случае пороговый угол составляет величину порядка 1–3 градусов в зависимости от частоты сигнала. Со смещением от средней линии головы МАА возрастает до 7 или более градусов [24].

Для движущихся источников звука аналогичным показателем пространственной разрешающей способности слуха служит минимальный

различимый угол движения (minimum audible movement angle, МАМА). При измерении МАМА использовались различные приемы и способы формирования движения источника звука и разные скорости его движения. Haggis и Sergeant (1971) перемещали на тележке динамик со скоростью 2.8 град/с. При предъявлении тона частотой 500 Гц величина МАМА составила 2–4 градуса. Perrott и Musicant (1977) использовали динамик, укрепленный на конце штанги, вращающейся со скоростью от 90 до 360 град/с. Для тона 500 Гц с увеличением скорости движения источника величина МАМА монотонно увеличивалась от 8.3 град (для 90 град/с) до 21.2 град (360 град/с). Практически линейное возрастание МАМА с ростом скорости движения источника звука было показано в работе Perrott & Tucker (1988) при использовании широкого диапазона частот (500–3700 Гц) и скоростей движения источника звука от 8 до 128 град/с. Кроме того, работа показала более высокое пространственное разрешение для низкочастотных сигналов (ниже 1000 Гц) по сравнению с высокочастотными.

Grantham (1986) моделировал движение источника звука в свободном звуковом поле с использованием двух неподвижных динамиков, расположенных перед испытуемым. Кажущееся движение источника создавалось путем обратных изменений уровней сигнала на динамиках (изменений стереобаланса); сигналом служил тон 500 Гц, моделирующий движение со скоростями от 22 до 360 град/с. Величина МАМА достигала минимума в 5 град при расположении источника звука по средней линии головы (0 град) и возрастала до 30 и более град при его боковом расположении (90 град). Критической величиной оказалось время движения: при длительностях менее 150 мс (в диапазоне скоростей от 22 до 360 град/с) МАМА резко возрастала на 5–20 град и более. Ухудшение пространственного различения с уменьшением времени движения указывает на существование минимального времени интеграции, необходимого для формирования ощущения движения источника звука.

Значение интеграции слуховой информации при локализации движущегося источника звука демонстрируют данные работы Perrott, Marlborough (1989). В исследовании сравнивали МАМА при непрерывном действии движущегося источника и при его кратковременном включении в начале и конце движения. Оказалось, что величина МАМА при непрерывном действии движущегося источника существенно меньше, чем при его мгновенном перемещении из начального в конечное положение. Эти данные позволяют заключить, что на конечном участке движения источника звука оценка степеней его смещения определяется не только его конечным положением, но и совокупной пространственной информацией на всем протяжении участка движения.

### *Временное окно интеграции*

В обзоре Carlile и Leung (2016) делается обобщающий вывод, что для источников звука, движущихся в горизонтальной плоскости, величина МАМА приблизительно в два-три раза больше, чем МАА для неподвижных стимулов. Кроме того, функция зависимости МАМА от длительности стимула характеризуется наличием асимптоты для длительностей больше 200 мс, и резким возрастанием при длительностях менее 100 мс. Авторы обзора приходят к заключению, что для обнаружения движения стимула необходимо определенное количество информации, определяемой длительностью стимула и пройденным расстоянием.

Оценка времени интеграции слуховой информации при локализации движущихся источников звука проведена в работе Chandler, Grantham (1992). Оценивалась длительность сигнала, при которой величина МАМА достигает значения, превышающего величину МАА на 25%. Измеряемая величина была обозначена как “минимальное время интеграции” (minimum integration time, MIT). По данным авторов, время интеграции варьирует в широких пределах в зависимости от типа стимула: от 336 мс для стимулов, расположенных по средней линии головы, до 116 мс — для узкополосных стимулов, смещенных от центра на 60 градусов.

Данные проведенных исследований позволяют заключить, что (а) наименьшие значения МАМА для движущихся источников звука в два-три раза превышают значения МАА для неподвижных источников звука; (б) величина МАМА возрастает с увеличением скорости движения источника звука и с уменьшением длительности стимула.

Таким образом, восприятие движения источника звука можно охарактеризовать двумя взаимосвязанными величинами: воспринимаемым слушателем угловым смещением источника звука и временем, необходимым для обнаружения этого смещения. Эти две величины можно рассматривать как константы восприятия, представленное, соответственно, величиной МАМА и временем интеграции слуховой информации, необходимым для обнаружения движения источника звука.

### *Звуковые стимулы с отсроченным началом движения*

Традиционно в психофизических исследованиях используют сигналы, в которых движение источника звука начинается сразу после включения сигнала. Между тем, нейрофизиологические исследования показывают, что начало движения и включение сигнала представляют собой разные слуховые события. В связи с этим, в электрофизиологических исследованиях стали использовать сигналы, в которых включение звуковой стимуляции и движение источника звука разнесены

во времени. В начале звуковой стимуляции предъявляется неподвижный источник звука, который по прошествии некоторого промежутка времени начинает движение в заданном направлении. Такие сигналы обозначаются как “звуковой стимул с отсроченным началом движения”. Стимулы такого типа получили применение в электрофизиологических исследованиях на человеке при регистрации слуховых вызванных потенциалов [9, 16–18, 23].

К настоящему времени характеристики психофизического восприятия сигналов с отсроченным началом движения не изучены. С целью определения этих характеристик в настоящем исследовании проведена оценка констант восприятия, характеризующих обнаружение движения источника звука при использовании стимулов с отсроченным началом движения. Основными задачами исследования служили: определение доли правильных ответов и времени реакции при распознавании направления движения звука при различных скоростях движения стимула; определение минимально различимого угла смещения, необходимого для обнаружения движения стимула (МАМА) и оценки времени интеграции акустической информации.

## РЕАКЦИЯ НА ДВИЖЕНИЕ КАК ОТДЕЛЬНОЕ СЛУХОВОЕ СОБЫТИЕ: МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИССЛЕДОВАНИЮ

### *Испытуемые*

Эксперименты проведены на 13 испытуемых (3 мужчин, 10 женщин, все праворукие) с нормальным слухом в возрасте от 19 до 41 года (средний возраст  $26.1 \pm 6.6$  лет). Каждому испытуемому присваивали двухбуквенный код. При выполнении задачи испытуемые располагались в кресле внутри экранированной звукоизолированной камеры и выполняли задачу по различению звуковых стимулов, нажимая клавиши на специальной клавиатуре согласно инструкции. Перед участием в экспериментах испытуемые подписывали информированное согласие. Каждый испытуемый проходил полный экспериментальный цикл.

### *Стимулы*

Звуковые сигналы представляли собой отрезки белого шума, фильтрованного в полосе 100–1300 Гц, синтезированные в цифровом виде с частотой дискретизации 96 кГц. Фронты нарастания и спада длительностью 10 мс сглаживались косинусоидальной функцией. Синтезированные сигналы преобразовывали в аналоговую форму с помощью многоканальной звуковой карты Gina24 (Echo Audio, США). Сигналы подавались непосредственно к барабанной перепонке с помощью внутриканальных звукоизлучателей ER-2 (Etymotic Research Inc., США). Неравномерность ам-

плитудно-частотных характеристик излучателей в диапазоне 0.1–10 кГц составляла  $\pm 3$  дБ. Герметизация звукоизлучателей обеспечивала дополнительное подавление внешних шумов на 30 дБ. Интенсивность сигналов устанавливалась на уровне 50 дБ над порогом слышимости на каждом ухе испытуемого.

Эксперименты проводились в условиях бинауральной звуковой стимуляции с использованием звуковых стимулов, моделирующих движение источника звука с отсроченным началом движения. Стимул состоял из неподвижного фрагмента длительностью 1000 мс, в течение которого звук воспринимался как неподвижный, расположенный в области средней линии головы. За ним без паузы следовал фрагмент, моделирующий плавное перемещение источника звука от средней линии головы в сторону правого или левого уха. Длительность этого участка варьировала в зависимости от скорости движения стимула (рис. 1, табл. 1). Движение источника звука моделировалось путем динамических изменений межполушарной задержки ( $\Delta T$ ) в сигнале. Стимулы синтезировали на основе одного и того же исходного сигнала путем линейного сдвига отсчетов (растяжения или сжатия) на участке движения в соответствии с заданной величиной  $\Delta T$  [3, 11]. Затем производили передискретизацию и сплайн-интерполяцию отсчетов. Для создания эффекта движения на одно из ушей подавали преобразованный сигнал, а на другое – исходный сигнал.

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

Угловые скорости движения стимула рассчитывались на основе данных работы Петропавловской с соавторами (2011), выполненной с использованием тех же стимулов. В пределах задержек до 300 мкс была получена близкая к линейной зависимость воспринимаемого положения стимула от величины  $\Delta T$ , при которой значение  $\Delta T = 300$  мкс соответствовало угловому смещению звукового образа на 45 град. Полученное соотношение ( $300 \text{ мкс}/45 \text{ град} = 6.67 \text{ мкс}/\text{град}$ ) использовалось для перевода величины  $\Delta T$  в угловые градусы.

### *Психофизическая процедура*

Испытуемым были предъявлены серии звуковых стимулов, движущихся вправо или влево от средней линии головы. Стимулы были рандомизированы по направлениям движения. Испытуемый получал инструкцию после каждого предъявления стимула нажимать одну из двух клавиш в зависимости от воспринимаемого направления движения звука (вправо или влево). В пределах одной серии скорость стимулов оставалась посто-



**Рис. 1.** Схематическое представление звуковых сигналов. На рисунке приведены примеры стимулов со скоростями движения 80 град/с (пунктир) и 480 град/с (сплошная линия). Для примера выбраны величины междушумной задержки  $\Delta T = 200$  мкс и  $\Delta T = 50$  мкс. Длительность участка движения указана цифрами. Длительность стационарного участка всех сигналов 1000 мс. Пропорции не сохранены.

янной, а блоки с разными  $\Delta T$  предъявлялись в порядке уменьшения  $\Delta T$  от 200 до 10 мкс. Каждая серия состояла из 9 блоков по 40 стимулов в каждом (20 левонаправленных и 20 правонаправленных) и длилась около 15 минут с небольшими перерывами между блоками. Было использовано 7 видов серий, соответствующих скоростям 80, 120, 160, 200, 240, 320, 480 град/с. Предъявление разных серий было рандомизировано по скоростям, однако последовательность блоков внутри серии оставалась неизменной (от больших  $\Delta T$  к меньшим). Каждый тип серии предъявляли испытуемому 3–4 раза.

#### Анализ данных

По результатам ответов испытуемого для каждой  $\Delta T$  и каждой скорости определяли долю пра-

вильных ответов и время реакции, вычисленное относительно конца звучания стимула. Были получены индивидуальные психометрические функции для каждого испытуемого, которые строили как зависимость доли правильных ответов от величины междушумной задержки (рис. 2). Каждая психометрическая кривая содержала 9 точек, соответствующих девяти блокам (9 значений  $\Delta T$ ). Каждая точка индивидуальной психометрической кривой получена усреднением результатов 3–4 повторений соответствующего блока.

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

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ И ИХ ОБРАБОТКА

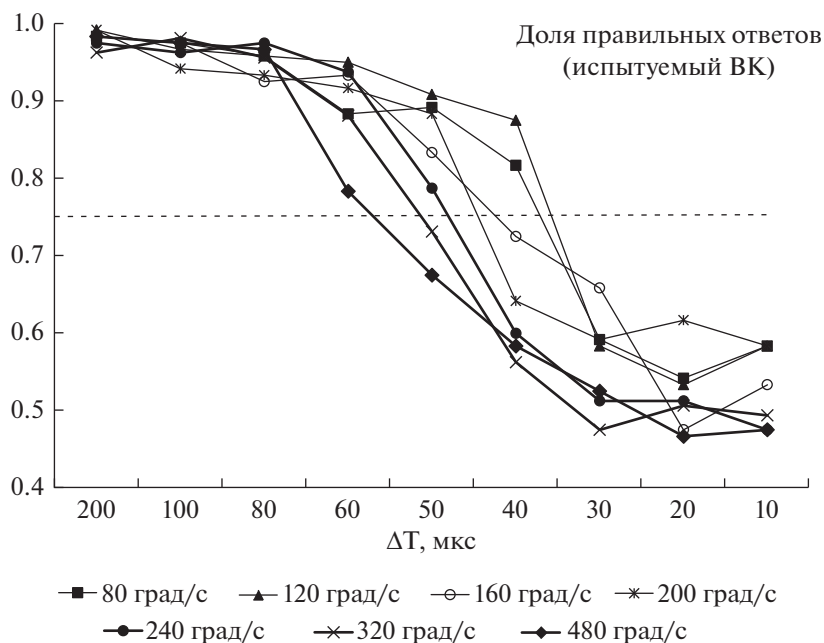
### Построение психометрических функций

Для каждого из испытуемых получены величины доли правильных ответов и времени реакции. По индивидуальным данным для каждой из скоростей движения построена психометрическая функция как зависимость доли правильных ответов от междушумной задержки  $\Delta T$  в стимуле (рис. 2).

**Таблица 1.** Параметры синтеза звуковых сигналов на примере стимулов со скоростями движения 80 и 480 град/с

$\Delta T$ , мкс	Угол смещения, град	80 град/с		480 град/с	
		длительность участка движения, мс	полная длительность стимула, мс	длительность участка движения, мс	полная длительность стимула, мс
200	30	375.00	1395.00	62.50	1082.50
100	15	187.50	1207.50	31.25	1051.25
90	13.5	168.75	1188.75	28.13	1048.13
80	12	150.00	1170.00	25.00	1045.00
70	10.5	131.25	1151.25	21.88	1041.88
60	9	112.50	1132.50	18.75	1038.75
50	7.5	93.75	1113.75	15.63	1035.63
40	6	75.00	1095.00	12.50	1032.50
30	4.5	56.25	1076.25	9.38	1029.38
20	3	37.50	1057.50	6.25	1026.25
10	1.5	18.75	1038.75	3.13	1023.13

Длительность участка движения вычисляли как частное угла смещения и угловой скорости. Величина длительности стимула состоит из неподвижного участка (1000 мс), длительности участка движения и фронтов нарастания (по 10 мс в начале и конце стимула).



**Рис. 2.** Пример индивидуальных психометрических функций (испытуемый ВК). По оси ординат — доля правильных ответов, по оси абсцисс — величины  $\Delta T$  (мкс) в порядке уменьшения от 200 до 10 мкс, выбранные для проведения тестирования. Тонким и толстым линиям соответствуют разные скорости движения звука, указанные ниже. Горизонтальным пунктиром отмечена величина доли правильных ответов 0.75, принимаемая в качестве порога различения движения.

Аналогичные кривые были получены по групповым данным, а также по индивидуальным и групповым величинам времени реакции (рис. 3). При больших  $\Delta T$  доля правильных ответов близка к 1. При уменьшении междушумной задержки доля правильных ответов снижалась, причем, тем стремительнее, чем выше скорость движения звука: при более высоких скоростях различение ухудшается уже при  $\Delta T = 80$  мкс.

*Зависимость доли правильных ответов от междушумной задержки и скорости движения*

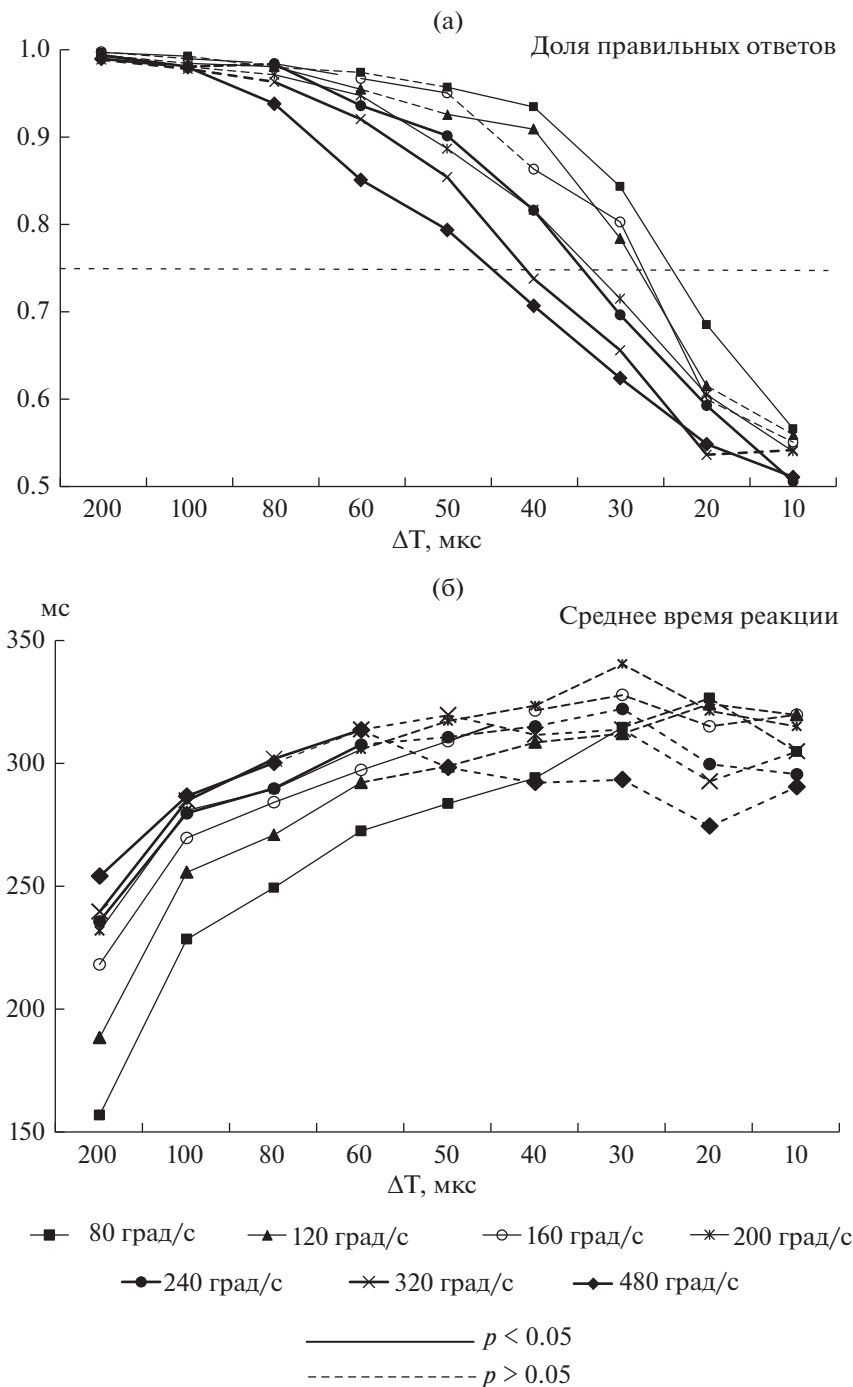
Двухфакторный дисперсионный анализ доли правильных ответов с факторами “скорость” (7 градаций) и “межушная задержка” (последовательно сокращаемая величина  $\Delta T$ , 9 градаций) выявил главные эффекты факторов “скорости” ( $F(2.85; 34.16) = 27.91, p < 0.001$ ) и “межушной задержки” ( $F(1.55; 18.54) = 210.53, p < 0.001$ ). Обнаружено также значимое взаимодействие “скорость”  $\times$  “межушная задержка” ( $F(6.89; 82.71) = 7.66, p < 0.001$ ). Результаты попарных сравнений доли правильных ответов при соседних величинах  $\Delta T$  показаны на рис. 3а: сплошные линии соответствуют достоверным различиям между соседними точками каждой кривой ( $p < 0.05$ ); пунктирные участки — недостоверным различиям между соседними точками ( $p > 0.05$ ). Уровень вероятности правильных ответов в 75% (доля правильных ответов 0.75) был принят в качестве порога различения направления движения. Околопороговой области междушумных задержек

соответствуют величины от 20 до 50 мкс, и, согласно попарным сравнениям, доли правильных ответов при соседних величинах  $\Delta T$  в этой области различаются достоверно ( $p < 0.05$  для всех предъявлявшихся скоростей движения).

Двухфакторный дисперсионный анализ величин времени реакции по факторам “скорость” (7 градаций) и “межушная задержка” (последовательно сокращаемая величина  $\Delta T$ , 9 градаций) не выявил ни значимых главных эффектов, ни их взаимодействия ( $p > 0.05$ ). Результаты попарных сравнений величины времени реакции при соседних величинах  $\Delta T$  показаны на рис. 3б: сплошные линии соответствуют достоверным различиям между соседними точками каждой кривой ( $p < 0.05$ ); пунктирные участки — недостоверным различиям между соседними точками ( $p > 0.05$ ). В околопороговой области величины времени реакции при соседних величинах  $\Delta T$  не различаются достоверно. Результаты анализа позволяют заключить, что время реакции является слабым показателем различительной способности испытуемых, и в дальнейшем он не был взят в анализ.

*Вычисление эквивалентов МАМА и МАА*

Для каждой индивидуальной психометрической функции доли правильных ответов от  $\Delta T$  была выполнена линейная аппроксимация отрезка, пересекающего значение 0.75, принятое за порог различения направления движения. На осно-



**Рис. 3.** Усредненные по всей группе зависимости доли правильных ответов (психометрические функции) (а) и среднего времени реакции (б) от величины межушной задержки. По оси абсцисс – величины  $\Delta T$  (мкс) в порядке уменьшения от 200 до 10 мкс, выбранные для проведения тестирования. Тонким и толстым линиям соответствуют разные скорости движения звука, указанные посередине. Сплошными участками – достоверные различия между соседними точками каждой кривой (ANOVA,  $p < 0.05$ ); пунктирные участки – недостоверные различия между соседними точками каждой кривой (ANOVA,  $p > 0.05$ ). Горизонтальной пунктирной линией (а) обозначен принятый пороговый уровень различения сигналов в 0.75 верных ответов.

ве аппроксимации получены величины минимальной различимой (пороговой) межушной задержки  $\Delta T$  и соответствующие им пороговые длительности участка движения. Полученную по-

роговую величину  $\Delta T$  пересчитывали в угловые градусы, исходя из представленного выше соотношения по формуле (1). В угловом выражении МАМА представлялась как:

$$\text{МАМА (град)} = \Delta T (\text{мс}) \times \frac{45}{300}. \quad (1)$$

Таким образом, для каждого испытуемого получена зависимость МАМА от скорости движения. Аналогичная зависимость для усредненных по группе значений приведена на рис. 4а. Исходя из предположения о линейном характере данной зависимости, выполнена линейная регрессия. Статистическая значимость регрессии оценивалась при помощи F-критерия ( $p < 0.05$ ). Свободный член в уравнениях регрессии соответствовал движению с “нулевой скоростью”, т.е. неподвижному стимулу. Его величина характеризует теоретическое значение минимального различимого угла для неподвижного стимула (МАО) (рис. 4а). Полученные в результате экстраполяции уравнений регрессии к нулю величины МАО, а также значимость регрессии и  $R^2$  (коэффициент детерминации), приведены в табл. 2А.

*Зависимость времени достижения МАМА от времени смещения на один градус*

Для каждой скорости движения звуковых стимулов было вычислено время смещения стимула на один градус  $t$  (мс/град) по формуле (2):

$$t (\text{мс/град}) = \frac{1000}{v (\text{град/с})}, \quad (2)$$

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

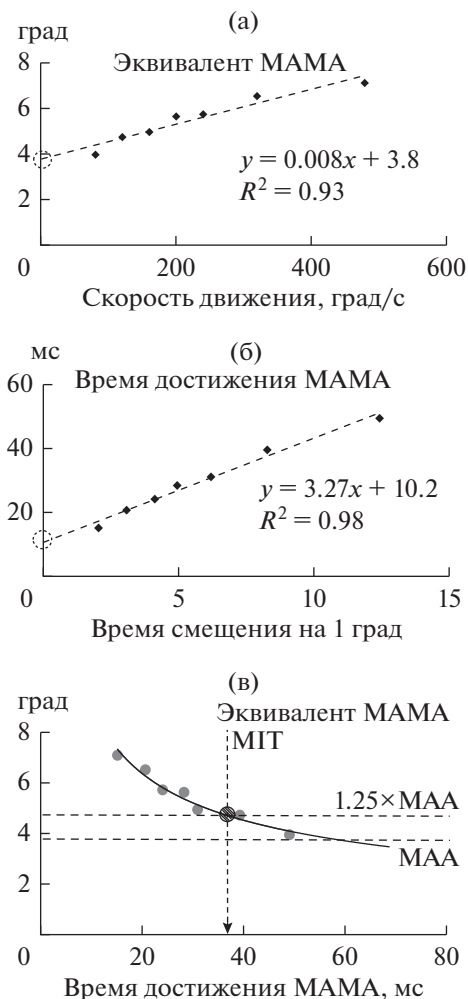
Полученные величины обратно пропорциональны скорости. Чем больше скорость, тем меньше время, за которое сигнал смещается на один градус.

*Анализ индивидуальных данных*

Для индивидуальных зависимостей времени достижения МАМА от времени смещения на один градус также была выполнена линейная регрессия. Аналогичная зависимость для усредненных по группе значений приведена на рис. 4б. Свободный член в этих уравнениях регрессии можно рассматривать как время обнаружения мгновенного перемещения стимула, т.е. обнаружения движения с бесконечно большой скоростью (рис. 4б, табл. 2Б).

На следующем этапе индивидуальные пороговые величины длительности участка движения и соответствующей пороговой задержки  $\Delta T$  были усреднены по всей группе испытуемых, после чего построены grand-усредненные зависимости МАМА от скорости движения, а также времени достижения МАМА от времени смещения на один градус, и по ним выполнена линейная регрессия (рис. 4а, б). Результаты регрессии приведены в табл. 2 внизу.

Зависимость значения эквивалента МАМА (т.е. величины минимальной различимой (пороговой) междушумной задержки  $\Delta T$ , выраженной в угловых



**Рис. 4.** Зависимость эквивалента МАМА от скорости движения стимула (а) и от времени достижения МАМА (в), а также времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус (б) в среднем по группе испытуемых.  
 (а) По оси абсцисс – скорость движения стимула (град/с), по оси ординат – величины эквивалента МАМА (град).  
 (б) По оси абсцисс – время смещения звукового стимула на 1 градус (мс), по оси ординат – минимальные различимые (пороговые) величины длительности участка движения (мс). Пунктирными линиями на (а) и (б) показаны результаты линейной регрессии, ниже приведены соответствующие уравнения. Кружками выделены результаты экстраполяции линий регрессии к нулю.  
 (в) По оси абсцисс – время достижения МАМА (мс), по оси ординат – величины эквивалента МАМА (град). Горизонтальными пунктирными линиями обозначены уровень значения минимального различимого угла для неподвижного стимула (МАО) (обозначено кружком на (а)) и уровень величины, на 25% превышающей МАО. Вертикальным пунктиром с кружком показано время интеграции слуховой информации, рассчитанное по способу Chandler & Grantham (1992).

**Таблица 2.** Результаты регрессионного анализа зависимости углового эквивалента МАМА от скорости движения стимула (А) и времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус (Б)

	$T$ , мс	Эквивалент МАА (град)	Ст. ош.	$R^2$	F	$p(F)$		$A$ , град	$IT_{\min}$ , мс	Ст. ош.	$R^2$	F	$p(F)$
PE	1.52	3.4	0.5	0.10	0.58	0.482		2.70	5.2	2.1	0.94	77.50	0.000
VA	6.44	3.6	0.5	0.72	12.63	0.016		3.41	5.6	2.2	0.96	112.68	0.000
OL	3.41	4.6	0.3	0.67	10.30	0.024		4.66	3.3	1.6	0.99	397.67	0.000
VK	16.5	1.4	0.5	0.94	80.71	0.000		2.42	11.2	2.7	0.88	37.02	0.002
KR	7.2	2.2	0.3	0.90	42.88	0.001		2.07	7.6	1.5	0.95	92.07	0.000
FD	10.45	6.7	0.7	0.73	13.65	0.014		5.57	16.2	4.3	0.94	77.65	0.000
SG	7.35	5.3	1.3	0.30	2.16	0.201		3.34	17.6	9.1	0.55	6.23	0.055
SH	7.29	3.5	0.6	0.65	9.32	0.028		2.80	10.9	2.9	0.89	41.91	0.001
LV	13.74	3.8	0.2	0.99	383.15	0.000		3.46	15.5	1.1	0.99	479.80	0.000
BK	9.78	4.3	0.5	0.84	26.90	0.004		3.15	15.5	3.0	0.91	49.45	0.001
KS	5.6	2.8	0.4	0.75	15.14	0.012		2.03	9.4	2.1	0.89	41.24	0.001
VP	5.21	3.2	0.4	0.74	14.40	0.013		2.82	7.3	1.9	0.95	99.40	0.000
KL	4.97	4.1	0.2	0.86	31.18	0.003		4.38	3.7	1.1	0.99	692.47	0.000
Средне расчетное	7.65	3.8	0.5	0.71	49.46	0.061		3.29	9.9	2.7	0.91	169.62	0.005
Из уравнения регрессии	7.65	3.8	0.3	0.93	61.97	0.001		3.27	10.2	1.3	0.98	285.42	0.001

В строках, содержащих двухбуквенные коды испытуемых, приведены индивидуальные результаты регрессионного анализа. Ниже – результаты их усреднения. В последней строке – результаты регрессионного анализа, проведенного по усредненным пороговым величинам всей группы испытуемых.

В столбцах: ст. ош. – стандартная ошибка свободного члена уравнений регрессии;  $R^2$  – коэффициент детерминации; F – величины F-статистики;  $p(F)$  – соответствующий уровень значимости.

А:  $T$  – коэффициент наклона линейной регрессии; эквивалент МАА – свободный член уравнения регрессии, то есть расчетное значение минимального различимого угла для неподвижного стимула.

Б:  $A$  – коэффициент наклона линейной регрессии;  $IT_{\min}$  – свободный член уравнения регрессии, то есть расчетное значение времени обнаружения мгновенного смещения звукового стимула.

градусах с учетом коэффициента 6.67 мкс/град) от скорости движения стимула по всей группе испытуемых приведена на рис. 4а. Зависимость МАМА от скорости движения оказалась практически линейной (уровень значимости регрессии  $p < 0.05$ ) для 11 испытуемых; для двух испытуемых регрессия не достоверна (испытуемые PE ( $R^2 = 0.1$ ;  $F = 0.58$ ,  $p > 0.05$ ) и SD ( $R^2 = 0.3$ ;  $F = 2.16$ ,  $p > 0.05$ )) (табл. 2А). Регрессионный анализ групповых данных также показал высокую значимость линейной зависимости ( $R^2 = 0.9$ ;  $F = 61.97$ ,  $p < 0.001$ ). При экстраполяции линии регрессии к нулю были получены индивидуальные теоретические значения минимального различимого угла для неподвижного стимула (МАА). Значение, полученное усреднением индивидуальных данных ( $3.8 \pm 0.5$  град), совпадает с результатом регрессионного анализа групповых данных ( $3.8 \pm 0.3$  град) (нижняя часть табл. 2А).

#### Оценка минимального времени интеграции

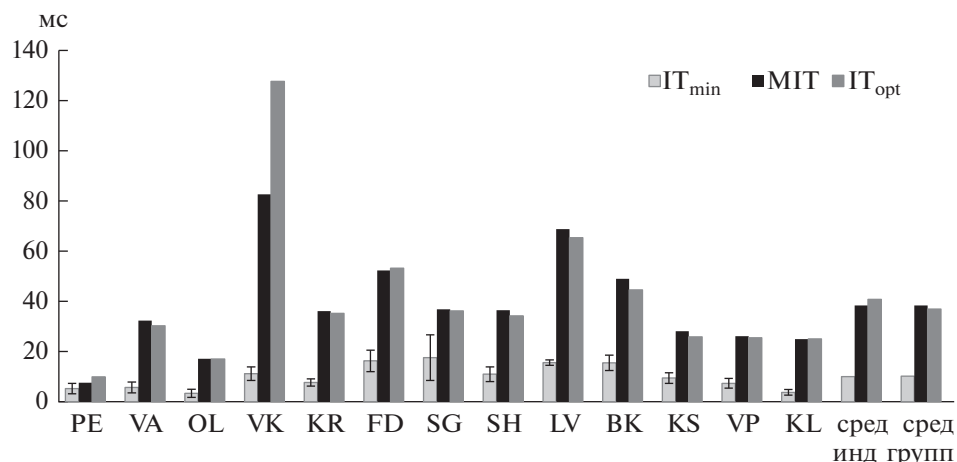
Усредненная по всей группе испытуемых зависимость времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус приведена на рис. 4б. Чем

больше время смещения на один градус (меньше скорость), тем больше время достижения МАМА (время обнаружения движения). Однако, даже для мгновенного перемещения стимула (нулевое время смещения) время обнаружения остается не равным нулю. Его величина выражена свободным членом в уравнениях регрессии. Результаты регрессионного анализа индивидуальных зависимостей времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус ( $t$ , формула (2)) приведены в табл. 2Б. Линейная регрессия была высоко значима у всех испытуемых ( $p < 0.001$ ), кроме одного (испытуемый SG). Согласно регрессионному анализу групповых данных, расчетное время обнаружения мгновенного перемещения стимула равно  $10 \pm 1$  мс, а по усредненным индивидуальным данным получено значение  $10 \pm 3$  мс (табл. 2Б внизу). Этот показатель можно рассматривать как минимальное время интеграции высоких скоростей движения звука  $IT_{\min}$  (рис. 5).

#### Оценка оптимального времени интеграции

На рис. 4в среднegrupповые величины эквивалента МАМА представлены как функция порого-





**Рис. 5.** Временное окно интеграции. Светло-серые столбцы соответствуют значению минимального времени интеграции, рассчитанному по результатам регрессионного анализа времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус (IT<sub>min</sub>); черные столбцы соответствуют величине времени интеграции (MIT), рассчитанному по способу, описанному в работе Chandler & Grantham (1992); темно-серые столбцы представляют величину времени интеграции, рассчитанную альтернативным способом (IT<sub>opt</sub>). Приведены данные расчета времени интеграции при усреднении величин индивидуальных данных и по групповым данным.

вой длительности участка движения (времени достижения МАМА).

Нижний горизонтальный пунктир на рис. 4в показывает теоретическое значение МАА, полученное из уравнения регрессии (рис. 4а). Для оценки времени интеграции для низких скоростей движения использовался критерий оптимального различения, предложенный в работе Chandler & Grantham (1992): верхний горизонтальный пунктир на рис. 4в показывает уровень, на 25% превышающий МАА. Соответствующая этому угловому смещению скорость движения была определена по уравнению регрессии (рис. 4а). Затем этой величине скорости находили соответствие, исходя из уравнения зависимости времени достижения МАМА от времени смещения на 1 градус (рис. 4б). Минимальное значение IT<sub>opt</sub> составило 9.9 мс (испытуемый PE), максимальное – 127.5 мс (испытуемый VK). В результате усреднения индивидуальных величин значение IT составило 40.7 ± 8.3 мс, а по групповым данным – 36.9 мс. Величины времени интеграции для низких скоростей движения, рассчитанные двумя описанными выше способами для индивидуальных и групповых данных, показаны серыми и черными столбцами на рис. 5.

### КОНСТАНТЫ ВОСПРИЯТИЯ ДЛЯ СТИМУЛОВ С ОТСРОЧЕННЫМ НАЧАЛОМ ДВИЖЕНИЯ

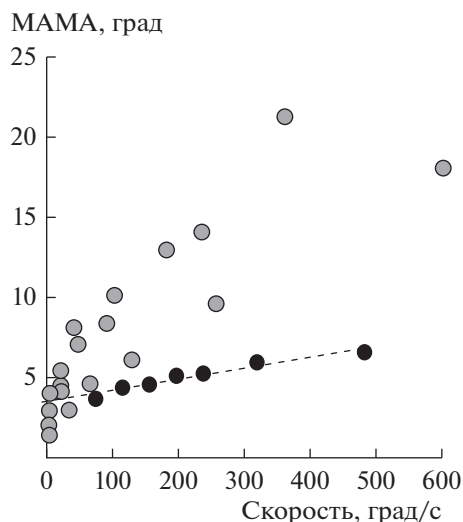
В исследовании определены константы восприятия, характеризующие обнаружение движения звука для стимулов с отсроченным началом движения. Для оценки угловой и временной кон-

стант восприятия были измерены доля правильных ответов и время реакции испытуемых.

Величины времени реакции при уменьшении междушумной задержки увеличивались от 150 до 300 мс. Эта закономерность была сильнее выражена при низких скоростях движения по сравнению с высокими. Однако достоверные изменения этого показателя были обнаружены только в диапазоне междушумных задержек от 60 до 200 мкс. В области пороговых значений ΔT, полученных описанным выше способом, время реакции значимо не менялось, что свидетельствует о слабой связи данного показателя с различительной способностью слуховой системы. Возможно, это объясняется тем, что время реакции включает в себя помимо времени обнаружения еще и время принятия решения, а также время подготовки двигательного ответа.

#### *Зависимость МАМА от скорости движения звукового стимула и эквивалент МАА*

Зависимость МАМА от скорости движения звукового стимула оказалась линейна для большинства испытуемых. С увеличением скорости движения звука увеличивался и минимальный угол, необходимый для обнаружения смещения стимула. Величина эквивалента МАА, соответствующая движению с “нулевой скоростью”, составила 3.8 град (табл. 2А). Это значение соответствует данным мета-анализа Carlile & Leung (2016), согласно которому минимальные величины угла МАА для разных скоростей движения звука находятся в диапазоне 1.5–4 град (рис. 6). В целом, функция зависимости МАМА от скорости для стимулов с отсроченным началом движения имеет меньший наклон, чем аналогичные зависимости, приведенные в обзоре



**Рис. 6.** Зависимость величины угла МАМА от скорости движения звукового стимула. Серыми кружками показаны данные мета-анализа, приведенного в работе Carlile & Leung (2016); черными кружками – результаты настоящего исследования.

Carlile & Leung (2016) (черные и серые кружки на рис. 6 соответственно). Иными словами, при восприятии движения, начинающегося после действия стационарного участка, минимальный различимый угол движения в момент включения стимула. По всей видимости, такие условия звуковой стимуляции способствуют “обострению” восприятия отсроченного движения, описанному впервые в работе Getzmann (2008).

#### *Минимальное и оптимальное время интеграции динамической пространственной слуховой информации*

При помощи регрессионного анализа зависимости пороговой длительности участка движения от времени смещения звукового стимула на один градус было вычислено время обнаружения мгновенного перемещения стимула (рис. 4б). Согласно полученным результатам, эта величина составляет около 10 мс. Этот показатель можно трактовать как минимальное время интеграции  $IT_{\min}$ , то есть как нижнюю границу временного “окна восприятия” движущихся стимулов (светло-серые столбцы на рис. 5). На основе анализа величин МАМА и времени интеграции для высоких и низких скоростей движения звукового стимула можно оценить и верхнюю границу окна интеграции динамической пространственной слуховой информации. Верхней границей “окна восприятия” движущихся стимулов условно можно считать показатель  $IT_{\text{opt}}$  (optimal integration time).

Первоначально величина  $IT_{\text{opt}}$  была нами рассчитана по способу, описанному в работе Chan-

dlar & Grantham (1992), исходя из коэффициента наклона линии регрессии, показанной на рис. 4а. Авторами этой работы предложена формула (3) линейной связи между величиной МАМА и скоростью движения стимула:

$$\text{МАМА (град)} = T \times v (\text{град/с}) + \text{ММА}, \quad (3)$$

где  $v$  – скорость движения стимула,  $T$  – коэффициент наклона прямой, ММА – минимально различимый угол для неподвижного стимула. Соответственно, зависимость величины МАМА от длительности стимула имеет вид гиперболы, которая асимптотически стремится к величине ММА. Авторы предложили оценивать время, необходимое для достижения оптимального пространственного разрешения (МИТ), исходя из величины углового смещения, которая превышает ММА на 25%. Согласно формуле (3), в которой при расчетах  $v$  следует представить в виде соотношения  $\text{МАМА}/t$  (где  $t$  – пороговая длительность участка движения), а вместо величины МАМА подставить  $1.25 \times \text{ММА}$ , величина МИТ оценивается как  $5 \times T$  и составляет 38.3 мс для полученных нами индивидуальных и среднегрупповых данных (черные столбцы на рис. 5).

Интересно, что согласно результатам нашего исследования, зависимость МАМА от пороговой длительности участка движения не имеет вида гиперболы и не стремится асимптотически к величине ММА (в особенности на индивидуальном уровне). Поэтому, на наш взгляд, оценивать величину МИТ как  $5 \times T$ , используя коэффициент наклона линейной регрессии рис. 4а, было бы не вполне корректно. Кроме того, величину МИТ нельзя рассматривать как “минимальное” время интеграции, поскольку в такой оценке не учитывается случай “мгновенного смещения” или очень высоких скоростей движения стимула. В связи с этим нами был выполнен альтернативный способ расчета оптимального времени интеграции (optimal integration time,  $IT_{\text{opt}}$ ), опирающийся на регрессионные зависимости, приведенные на рис. 4а, б.

Полученные таким способом данные представлены темно-серыми столбцами на рис. 5. Результаты применения обоих алгоритмов достаточно близки. При расчете с учетом индивидуальных уравнений регрессии результат составил 38.3 мс по первому способу и 40.7 мс – по второму, а при расчете с использованием уравнений регрессии по среднегрупповым данным – 38.3 мс и 36.9 мс. Таким образом, можно считать время интеграции  $IT_{\text{opt}}$  приблизительно равным 40 мс.

Заметное расхождение величин  $IT_{\text{opt}}$  при расчете разными способами наблюдается только у испытуемого ВК (82.5 и 127.5 мс соответственно, рис. 5). Такое расхождение значений связано с тем, что уравнение линейной регрессии (зависимость МАМА от скорости движения стимула) у данного испытуемого характеризуется большими значениями коэффициента  $T$  (коэффициент наклона линейной регрессии) при маленьких значениях эквивалента ММА

(табл. 2). Величина МАМА быстро возрастает со скоростью, поэтому величина  $МАМА = 1.25 \times МАА$  достигается в узком диапазоне скоростей, границу которого можно получить подстановкой индивидуальных коэффициентов регрессии в уравнение (3). У испытуемого ВК этот диапазон составил от 0 до 21 град/с и оказался самым узким среди всей группы. Узкому диапазону скоростей соответствует очень широкое временное окно от 11 до 83 мс, потому что для достижения угла порядка  $1.25 \times МАА$  звуку, движущемуся со скоростью 21 град/с, требуется не менее 83 мс. У испытуемого LV, например, тоже большой наклон линии регрессии, но величина эквивалента МАА находится в среднем диапазоне значений, и расхождение между двумя оценками нет. Другой пример представляет испытуемый РЕ: маленький наклон той же линии регрессии при средней величине эквивалента МАА. Значение МАМА в данном примере медленно растет со скоростью. Поэтому значение  $МАМА = 1.25 \times МАА$  обнаруживается в широком диапазоне скоростей от 0 до 566 град/с. Широкому диапазону скоростей соответствует узкое временное окно от 5.2 до 10 мс, потому что для достижения угла порядка  $1.25 \times МАА$  звуку, движущемуся со скоростью 566 град/с, достаточно всего 10 мс.

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

По оценкам разных авторов, исследовавших восприятие движения звука различными методическими приемами, для формирования ощущения движения человеку необходимо определенное время наблюдения за перемещающимся в горизонтальной плоскости звуковым образом – в пределах 100–150 мс [4]. Граничные условия формирования движения звукового стимула исследовались с использованием звуковых щелчков [1, 6, 10, 12], шумовых посылок и тональных сигналов [14, 20, 21, 27, 32] с различными конфигурациями и условиями предъявления каждого типа сигналов. В работах с использованием щелчков ощущение движения создавалось за счет повышения частоты повторения стимулов, а в работах с движением в свободном поле – за счет физического перемещения источника звука. Минимальное временное окно, необходимое для появления ощущения движения, в психофизическом эксперименте составило около 80 мс [10], другие вышеупомянутые авторы получили величины того же порядка (100–150 мс).

*Особенности восприятия стимулов с отсроченным началом движения*

Как было сказано выше, приведенные в литературе величины времени интеграции более чем в два

раза превосходят величину окна интеграции, полученную в нашем исследовании. Это связано, на наш взгляд, прежде всего с тем, что во всех рассмотренных работах (в отличие от нашего исследования) начало движения совпадало с включением звука, и время интеграции включало в себя период формирования реакции на включение звука. Из ряда электрофизиологических исследований известно, что латентность ответа на включение, представляющего собой комплекс компонентов N1P2 слухового вызванного потенциала, составляет 80–100 мс [25]. Величина окна интеграции, полученная в упомянутых выше психофизических исследованиях, вероятно, состоит из времени ответа на включение и граничного минимального значения времени, необходимого для распознавания движения. Поскольку в нашем исследовании события включения и начала движения звука разнесены во времени, и величина стационарного участка сигнала известна, то мы получили значение верхней границы окна интеграции (около 40 мс), не зависящее от оценки момента появления звука на слуховой сцене.

*Влияние адаптации*

Другая причина малой величины оптимального времени интеграции, полученной в нашей работе, может быть связана с явлением адаптации популяций нейронов, реагирующих на звуковой стимул с отсроченным началом движения. Это явление исследовано в ряде психофизических и электрофизиологических работ [15, 17–19, 29–31]. Так, более быстрое обнаружение движения при наличии предваряющего стационарного участка в сигнале было описано ранее в психофизической работе Getzmann (2008). Важно подчеркнуть, что время обнаружения движения уменьшалось с увеличением длительности стационарного участка. В работе Getzman, Lewald (2011) влияние адаптации на кортикальную обработку движения изучалось в двух условиях, а именно, когда предваряющий начало движения стимул (адаптер) располагался либо неподвижно по средней линии головы, либо состоял из разбросанных в пространстве фрагментов. Было показано, что наихудшее психофизическое различение движения и наиболее низкая амплитуда вызванного ответа (motion onset response) наблюдаются в случае, когда пространственное расположение траектории движения перекрывается с областью расположения фрагментов адаптера. И наоборот, движение различается наиболее эффективно, когда положение стационарного адаптера совпадает с началом траектории движения. В тот момент, когда звук начинает движение, популяции нейронов, чувствительные к латеральным положениям звука и не участвовавшие в обработке центрального адаптера, оказываются вовлечены в обработку движения, что приводит к увеличению амплитуды ответа за счет вклада нейронов, ранее не подвергшихся действию адаптирующего сигнала. Таким образом, чувствительность к движению может повышаться в результате

предшествующего действия неподвижного звукового стимула.

Аналогичные временные показатели были получены в работе Петропавловской с соавторами (2010), где изучалась способность человека локализовать начальные точки траекторий при плавном движении или скачкообразном перемещении слитных звуковых образов влево или вправо от средней линии головы. В этой работе приведены данные о времени запаздывания локализации, которое вычислялось на основании величины смещения воспринимаемого положения начальной точки траектории движения звука и скорости движения звукового образа. Время запаздывания локализации варьировало в разных группах испытуемых от 20 до 100 мс, в среднем же составило 40 мс, что согласуется с величиной времени интеграции, полученной в нашем исследовании.

Интересно отметить, что в электрофизиологических исследованиях вызванных ответов на начало движения (motion onset response), проведенных также в парадигме отсроченного движения, отмечены большие латентности реакции на начало движения (компонент сN1: 140–180 мс), по сравнению с ответом на включение сигнала (компонент N1: 100 мс) [5, 23, 16]. В зависимости от условий стимуляции, разница в латентности вызванных ответов на включение и на начало движения может составлять от 40 до 80 мс, что по порядку величины соответствует временным константам, полученным как в нашем исследовании, так и в работе Петропавловской с соавторами (2010). Поэтому в дальнейшем целесообразно провести сравнение полученных нами временных констант с результатами электрофизиологического исследования.

#### *Константы восприятия движения как самостоятельного слухового события*

В заключение следует подчеркнуть, что константы восприятия отсроченного движения характеризуют бинауральные механизмы обработки движения звукового стимула как самостоятельного (не связанного с включением сигнала) слухового события. Как угловые, так и временные показатели свидетельствуют о существенном повышении чувствительности слуховой системы к движению звукового стимула при введении в него неподвижного начального фрагмента. В настоящей работе получены угловые константы восприятия движения, а именно — эквивалент МАМА (около 4 град) и зависимость эквивалента МАМА от скорости движения. Кроме того, описаны способы вычисления границ окна интеграции, характеризующего процесс анализа динамической пространственной информации. Нижняя граница этого временного окна, представляющая собой время обнаружения мгновенного перемещения стимула, составила около 10 мс. Верхняя граница окна есть независящее от скорости оптимальное время интеграции движения звука, оцениваемое приблизительно в 40 мс. По всей ви-

димости, окно здесь не следует понимать как строго фиксированный временной промежуток между 10 и 40 мс: предложенную нами верхнюю границу окна (40 мс) скорее следует рассматривать как оптимальное время интеграции движения звука любой скорости с возможностью более быстрой (и неточной) интеграции высоких скоростей движения. В целом же, окно временной интеграции является динамической характеристикой, которая изменяется в зависимости от индивидуальных особенностей человека и пространственных характеристик звука.

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Альтман Я.А.* Локализация движущегося источника звука. Ленинград: Наука. 1983. 176 с.
2. *Альтман Я.А.* Инерционные процессы в слуховой системе при локализации движущихся источников звука // Журн. высшей нервной деятельности. 2008. Т. 58. № 3. С. 309.
3. *Альтман Я.А., Вайтулевич С.Ф., Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б.* Различение человеком динамических изменений пространственного положения звуковых образов (электрофизиологическое и психофизическое исследование) // Физиология человека. 2010. Т. 36. № 1. С. 1–9.
4. *Альтман Я.А.* Пространственный слух. Санкт-Петербург: Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН. 2011. 311 с.
5. *Варфоломеев, Старостина*, 2006. Слуховые вызванные потенциалы человека при иллюзорном движении звукового образа // Российский физиологический журнал им. Сеченова. 2006. Т. 92. № 9. С. 1046–1057.
6. *Висков О.В.* О восприятии движения слитного звукового образа // Физиология человека. Т. 1. С. 371–376.
7. *Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Вайтулевич С.Ф.* Проявления инерционности слуховой системы при локализации движущихся звуковых образов малой длительности // Физиология человека. 2010. Т. 36. № 4. С. 1–10.
8. *Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Вайтулевич С.Ф.* Предсказательная способность слуховой системы при плавном движении и скачкообразном перемещении звуковых образов малой длительности // Журн. высшей нервной деятельности. 2011. Т. 61. № 3. С. 1–13.
9. *Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Семенова В.В., Никитин Н.И.* Вызванные потенциалы на звуковые стимулы с отсроченным началом движения в условиях активного и пассивного прослушивания // Журн. высшей нервной деятельности. 2016. Т. 66. № 5. С. 565–578.
10. *Altman J.A., Viskov O.V.* Discrimination of perceived movement velocity for focused auditory images in dichotic stimulation // J. Acoustical Society of America. 1977. V. 61. P. 816–819.

11. Altman J.A., Vaitulevich. S.Ph., Shestopalova L.B., Petropavlovskaja E.A. How does mismatch negativity reflect auditory motion? // *Hearing research*. 2010. V. 268. P. 194–201.
12. Blauert J. On the lag of lateralization caused by interaural time and intensity differences // *Audiology* 1972. V. 11. P. 265–270.
13. Carlile S., Lueng J. 2016. The perception of Auditory motion. *Trends in Hearing*. V. 20. P. 1–19.
14. Chandler D.W., Grantham D.W. Minimum audible movement angle in the horizontal plane as a function of stimulus frequency and bandwidth, source azimuth, and velocity // *The J. Acoustical Society of America*. 1992. V. 91. № 3. P. 1624–1636.
15. Getzmann S. Effects of velocity and motion-onset delay on detection and discrimination of sound motion // *Hearing Research*. 2008. V. 246. P. 44–51.
16. Getzmann S. Effect of auditory motion velocity on reaction time and cortical processes // *Neuropsychologia*. 2009. V. 47. P. 2625–2633.
17. Getzmann S. Auditory motion perception: onset position and motion direction are encoded in discrete processing stages // *European J. Neuroscience*. 2011. V. 33. P. 1339–1350.
18. Getzmann S., Lewald J. Effects of natural versus artificial spatial cues on electrophysiological correlates of auditory motion // *Hearing Research*. 2010. V. 259. P. 44–54.
19. Getzmann S., Lewald J. Cortical processing of change in sound location: Smooth motion versus discontinuous displacement // *Brain Research*. 2012. V. 1466. P. 119–127.
20. Grantham D.W. Detection and discrimination of simulated motion of auditory targets in the horizontal plane. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 1986. V. 79. № 6. P. 1939–1949.
21. Grantham D.W., Wightman F.L. Detectability of varying interaural temporal differences. // *J. Acoustical Society of America*. 1978. V. 63. P. 511–523.
22. Harris J.D., Sergeant R.L. Monaural/binaural minimum audible angles for a moving sound source // *J. Speech and Hearing Research*. 1971. V. 14. P. 618–629.
23. Krumbholz K., Hewson-Stoate N., Schönwiesner M. Cortical response to auditory motion suggests an asymmetry in the reliance on inter-hemispheric connections between the left and right auditory cortices // *J. Neurophysiology*. 2007. V. 97. P. 1649–1655.
24. Mills A.W. On the minimum audible angle. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 1958. V. 30. № 4. P. 237–246.
25. Näätänen R., Picton T.W. The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: A review and an analysis of the component structure // *Psychophysiology*. 1987. V. 24. P. 375–425.
26. Perrott D.R., Marlborough K. Minimum audible movement angle: Marking the end points of the path traveled by a moving sound source // *J. Acoustical Society of America*. 1989. V. 85. № 4. P. 1773–1775.
27. Perrott D.R., Musicant A.D. Minimum audible movement angle: Binaural localization moving sound // *J. Acoustical Society of America*. 1977. V. 62. № 6. P. 1463–1466.
28. Perrott D.R., Tucker J. Minimum audible movement angle as a function of signal frequency and the velocity of the source // *J. Acoustical Society of America*. 1988. V. 83. № 4. P. 1522–1526.
29. Salminen N.H., May P.J.C., Alku P., Tiitinen H. A population rate code of auditory space in the human cortex // *PLoS One*. 2009. V. 4. № 10. e7600.
30. Salminen N.H., Tiitinen H., Miettinen I., Alku P., May P.J. Asymmetrical representation of auditory space in human cortex // *Brain Research*. 2010. V. 1306. 93e99.
31. Salminen N.H., Tiitinen H., May P.J.C. Auditory spatial processing in the human cortex // *Neuroscientist*. 2012. XX (X). P. 1–11.
32. Witton C., Simpson M.I., Henning J.B., Rees A., Green G.G.R. Detection and direction discrimination of diotic and dichotic ramp modulation in amplitude and phase // *J. Acoustical Society of America*. 2003. V. 113. P. 468–477.

## Perception Thresholds for Sound Stimuli with Delayed Motion Onset

V. V. Semenova<sup>1, \*, \*\*, E. A. Petropavlovskaja<sup>1</sup>, L. B. Shestopalova<sup>1</sup>, and N. Y. Nikitin<sup>1</sup></sup>

<sup>1</sup>*Pavlov Institute of Physiology RAS, Saint-Petersburg, Russia*

\*e-mail: semenovavv@infran.ru

\*\*e-mail: irvama@gmail.com

Human ability to discriminate moving sound stimuli was investigated in a psychophysical experiment. Sound motion was produced by linear changes of interaural time differences (ITDs). Sound stimuli consisted of two parts: a stationary 1000-ms midline sound followed by moving fragments of various durations which shifted leftward or rightward from midline. Healthy adult participants ( $N = 13$ ) discriminated left or right direction of motion. Hit rates and mean reaction times were measured separately for each of the conditions. We employed 7 velocities of sound motion (80, 120, 160, 200, 240, 320 and 480 deg/s) and obtained individual psychometric functions for each velocity using stimulus ITD as an independent variable. A linear regression was performed for the dependence of minimum audible movement angle (MAMA) and motion detection time upon sound velocity. Reliable estimates of minimum audible angle (about 4 deg) and dynamic window of temporal integration for spatial auditory processing (about 40 ms) were obtained on the individual and group level.

**Keywords:** auditory motion, spatial hearing, delayed motion onset, perception threshold, minimal audible angle, temporal integration

**Acknowledgments:** The reported study was funded by RFBR, project number 19-315-90016 and by the program of fundamental scientific research of State Academies for 2013-2020 (GP-14, section 63)