

УДК 612.821

## ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ НА ДВИЖЕНИЕ ЗВУКОВЫХ СТИМУЛОВ ПРИ МЕЖУШНЫХ РАЗЛИЧИЯХ ПО ИНТЕНСИВНОСТИ

© 2024 г. Л. Б. Шестопалова\*, Е. А. Петропавловская

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

\*e-mail: shestopalovaib@infran.ru; shestolido@mail.ru

Поступила в редакцию 16.01.2024 г.

После доработки 15.02.2024 г.

Принята к публикации 11.03.2024 г.

Исследованы вызванные потенциалы мозга человека в ответ на начало движения звукового стимула (motion-onset response, MOR), созданного за счет линейных изменений междушумных различий по интенсивности ( $\Delta I$ ). Структура MOR при изменении  $\Delta I$  совпадала с описанными в литературе ответами, полученными при изменении междушумных различий по времени. Амплитуда компонента cN1 увеличивалась со скоростью движения, независимо от его направления, а компонента cP2 — только при движении от центра к периферии. Амплитуда компонентов cP1 и cN2 не зависела от скорости движения. Центробежное движение вызывало больший ответ, чем центростремительное, что соответствует полусферной модели латерализации (модели оппонентных каналов). В характеристиках потенциала MOR информация о направлении движения (к центру или к периферии) отражалась в более широком временном интервале, чем информация о скорости.

*Ключевые слова:* пространственный слух, междушумные различия по интенсивности, вызванные потенциалы, ответ на начало движения

DOI: 10.31857/S0044467724030056

Электрофизиологическая реакция мозга человека на движение источника звука наиболее корректно выделяется из вызванного потенциала при стимуляции в парадигме отсроченного движения, предполагающей разнесение во времени момента включения сигнала и момента начала движения. Первые попытки исследовать отдельно суммарный потенциал, вызванный изменением пространственных признаков, отставленным во времени относительно включения стимула, были сделаны Sams и соавт. (Sams et al., 1993) и Mäkelä, McEvoy (1996). Движение звуковых образов моделировалось при помощи мгновенного изменения междушумных различий по времени ( $\Delta T$ ) в середине стимула (Sams et al., 1993) либо путем введения в середину стимула амплитудно-модулированных участков разной длительности (Mäkelä, McEvoy, 1996). Регистрация суммарных магнитоэнцефалографических потенциалов (МЭГ) позволила обоим группам авторов получить четко выраженные ответы на начало движения или изменение положения, которые не перекрывались с ответами на включение и имели латентность 100–130 мс от начала движения.

Впоследствии парадигма отсроченного движения, созданного за счет  $\Delta T$ , была усовершен-

ствована при регистрации ЭЭГ (Варфоломеев, Старостина, 2006; Krumbholz et al., 2007). Реакция на начало движения получила название motion-onset response (MOR) и была неоднократно зарегистрирована при разных видах пространственных признаков. Помимо варьирования междушумных различий по времени  $\Delta T$ , субъективное ощущение движения формировали в условиях свободного поля (за счет последовательного переключения динамиков) или с применением передаточных функций головы (head-related transfer functions, HRTF), т.е. частотных характеристик сигнала при разных угловых положениях источника ( $\Delta T$ : Shestopalova et al., 2021a,b; Шестопалова и др., 2020; свободное звуковое поле: Getzmann, 2011; Getzmann, Lewald, 2011, 2012; Kreitewolf et al., 2011; Grzeschik et al., 2016; Sarrou et al., 2018; передаточные функции головы: Getzmann, 2009; Grzeschik et al., 2010, 2013).

Основными компонентами потенциала MOR считаются раннее негативное и позднее позитивное колебание (“change”-N1, cN1, и “change”-P2, cP2 соответственно). Ответ на начало движения имеет большую латентность, чем ответ на включение стимула. Амплитуда и ла-

тентность этой реакции тесно коррелируют с уровнем субъективного различения и зависят от различных свойств стимула, таких как скорость и направление движения (Getzmann, 2009, 2011; Getzmann, Lewald, 2010). Зависимость характеристик MOR от скорости движения изучена при создании пространственных эффектов при помощи передаточных функций головы (Getzmann, 2009). Потенциал MOR был тем более выраженным и ранним, чем выше была скорость стимула, причем значимый эффект скорости был обнаружен и для амплитуды, и для латентности обоих его основных компонентов (сN1 и сP2). Ранний позитивный компонент сP1 от скорости не зависел. Аналогичные зависимости MOR от скорости движения получены при движении стимулов за счет линейных изменений  $\Delta T$  (Shestopalova et al., 2021a, b; Шестопалова и др., 2020). Исследование взаимосвязи MOR и направления движения в условиях свободного звукового поля показало, что MOR локализован преимущественно в полушарии, контралатеральной стимуляции, но контралатеральное преобладание компонента сN1 зависело от положения начальной точки, а компонента сP2 – от направления движения (Getzmann, 2011). Аналогичных данных относительно потенциала MOR, вызванного движением, созданным за счет межшумных различий по интенсивности ( $\Delta I$ ), в литературе нет. Настоящее исследование направлено на восполнение этого пробела.

Сравнение реакций на движение к центру и к периферии имеет важный теоретический аспект: оно традиционно применяется в экспериментах, направленных на изучение нейронального кодирования слухового пространства. Существуют две основные модели кодирования латерализации: топографическая модель (place code model), предполагающая упорядоченную узкую настройку нейронных популяций на определенные положения источника звука (Joris et al., 1998), и “полусферная модель” (hemifield model), которая основывается на соотношении активности двух противоположных популяций, имеющих широкую настройку на левое и правое акустическое полупространство (Salminen et al., 2009). Полусферная модель также носит название opponent-channel model (модель оппонентных каналов). Согласно этой модели, смещение звукового образа от центра к периферии (т.е. по направлению к рецептивному полю) вызывает больший ответ, чем смещение к центру. Экспериментальные подтверждения полусферной модели получены при записи ВП (Magezi, Krumbholz, 2010; Briley et al., 2013).

В литературе продолжается дискуссия по поводу того, справедлива ли полусферная модель в равной степени для разных видов локализационных признаков. Истоки этой дискуссии связаны с вопросом о том, в каких отделах слуховой системы кодирование положения за счет  $\Delta I$  или  $\Delta T$  является параллельным (независимым), а в каких – интегрированным. С одной стороны, имеются свидетельства в пользу интеграции признаков уже на уровне ствола мозга (Riedel, Kollmeier, 2002). С другой стороны, накоплены данные о независимой обработке  $\Delta I$  и  $\Delta T$  вплоть до слуховой коры (Ungan et al., 2001; Tardif et al., 2006). Более позднее исследование (Edmonds, Krumbholz, 2014) показало, что слуховая кора осуществляет интегрированное кодирование латерализации звукового образа, но в то же время сохраняет и независимую информацию относительно  $\Delta I$  и  $\Delta T$ . Наконец, в работе Salminen и соавт. (Salminen et al., 2015) методом избирательной пространственной адаптации было подтверждено наличие кортикальных популяций нейронов, чувствительных одновременно к обоим признакам – как к  $\Delta I$ , так и к  $\Delta T$ . Эти результаты стали аргументом в пользу интегрированного представления обоих признаков в слуховой коре, но все же не дали определенного вывода относительно справедливости полусферной модели для стимулов с  $\Delta I$  и  $\Delta T$ .

Таким образом, изучение реакции на движение к центру и к периферии за счет  $\Delta I$  может дать новую информацию относительно нейронального кодирования акустического пространства. Кроме того, стимулы с движением, созданным за счет  $\Delta I$ , представляют особый интерес при моделировании акустических сцен с несколькими конкурирующими источниками звука, поскольку при наложении сигналов с разными паттернами  $\Delta I$  не возникают изменения их взаимной корреляции. Перед настоящим исследованием была поставлена задача создать стимулы с линейными изменениями  $\Delta I$  и изучить свойства потенциала MOR, вызванного движением с разной скоростью и в разных направлениях в левой и правой половине акустического пространства. Впервые будут получены данные о зависимости MOR от скорости при движении к центру и к периферии. Если в результате будет наблюдаться более выраженный MOR при движении от центра к периферии, чем в обратном направлении, это будет свидетельствовать о справедливости полусферной модели латерализации (модели оппонентных каналов) для отсроченного движения стимулов, созданного за счет  $\Delta I$ .

## МЕТОДИКА

*Этические нормы.* Все исследования проведены в соответствии с принципами биомедицинской этики, сформулированными в Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующих обновлениях, и одобрены Комиссией по этике ФГБУН Института физиологии им. И.П. Павлова РАН (Протокол № 22-02). Каждый участник исследования предоставил добровольное письменное информированное согласие, подписанное им после разъяснения ему потенциальных рисков и преимуществ, а также характера предстоящего исследования.

*Условия эксперимента и испытуемые.* До участия в экспериментах все испытуемые проходили предварительное тестирование – опрос о состоянии здоровья, стандартную процедуру тональной аудиометрии и тест для определения коэффициента праворукости (Доброхотова, Брагина, 1994). Был установлен следующий критерий нормального слуха: отклонение моноауральных порогов слышимости от популяционной кривой менее чем на 10 дБ в диапазоне частот от 125 Гц до 10 кГц, при разнице порогов левого и правого уха не более 10 дБ в частотном диапазоне ниже 500 Гц, 5 дБ от 500 до 1500 Гц и 10 дБ выше 2 кГц. В экспериментах приняли участие 18 праворуких испытуемых (6 мужчин и 12 женщин) в возрасте от 18 до 45 лет (средний возраст  $27.8 \pm 1.4$  лет) с нормальным слухом и без истории неврологических заболеваний (по отчетам испытуемых).

Во время экспериментов испытуемые располагались в кресле внутри экранированной звукоизолированной камеры. Испытуемым дихотическим способом предъявлялись звуковые сигналы, и при этом велась запись электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Во время звуковой стимуляции испытуемые читали книгу по своему выбору. Подробное описание синтеза сигналов и процедуры эксперимента изложено в нашей предыдущей работе (Шестопалова и др., 2022). Ниже приведены только наиболее важные сведения.

*Стимулы.* Исходными сигналами служили отрезки белого шума, синтезированные с частотой дискретизации 96 кГц и фильтрованные в полосе 200–10 000 Гц. Звуковые стимулы преобразовывались в аналоговую форму при помощи многоканальной аудиоплаты Gina24 (Echo Audio, США) и предъявлялись дихотически с помощью звукоизлучателей Etymotic ER-2 (Etymotic Research Inc., США). Звуководы излучателей фиксировались в слуховых проходах с помощью

ушных вставок, которые обеспечивали подавление внешних шумов на 30 дБ.

Пространственное положение стимулов задавалось величиной межухных различий по интенсивности ( $\Delta I$ ). Стимулы состояли из трех фрагментов, следующих друг за другом без паузы: 1) начального стационарного участка длительностью 1000 мс с постоянной величиной  $\Delta I$ , равной 0 или  $\pm 10$  дБ; 2) участка движения длительностью 200 или 400 мс с линейным изменением  $\Delta I$  от 0 до  $\pm 10$  дБ или от  $\pm 10$  до 0 дБ, которое создавалось за счет синхронного нарастания и убывания уровня сигнала на 5 дБ в левом и правом каналах; 3) конечного стационарного участка длительностью 800 или 600 мс соответственно, с постоянной конечной величиной  $\Delta I$ , равной  $\pm 10$  дБ или 0 дБ. Полная длительность стимулов составляла 2000 мс. Они вызывали у слушателей сначала ощущение неподвижного звукового образа, а затем его плавного движения. Расчетные угловые скорости движения стимулов на втором участке, вычисленные на основе соотношения “10 дБ = 90 град”, составили 450 град/с (быстрый) и 225 град/с (медленный) для длительностей участка движения 200 или 400 мс соответственно.

Временная структура эпохи стимуляции показана на рис. 1. Длительность эпохи составляла 9070 мс. В течение каждой эпохи стимул повторялся три раза. Интервал между концом одного стимула и началом следующего составлял 770 мс.

*Процедура эксперимента.* Стимулы, реакции на которые рассматриваются в настоящей работе, представляли собой контрольные условия (“условия тишины”, т.е. предъявления стимулов в отсутствие акустических помех) в проекте по исследованию маскировки. Измерение моноауральных порогов и центрирование звукового образа описаны в предыдущих работах из этого проекта (Шестопалова и др., 2022, 2023). Интенсивность сигнала на обоих каналах устанавливали на уровне 45 дБ над моноауральными пороговыми слышимости.

Тип экспериментальной серии определялся скоростью движения стимула (медленный, быстрый), т.е. следовал принципу “одна серия – одна скорость”. Чередование серий было рандомизировано индивидуально и по всей группе. Каждая серия включала в себя 4 вида стимулов, в соответствии с направлением движения в его среднем фрагменте (центробежное – от центра влево или вправо, либо центростремительное – слева или справа к центру). Эпохи с каждым ви-

дом стимулов, звучащих в тишине (без фоновой помехи), повторялись по 3 раза в пределах одной серии, чередуясь в квазислучайном порядке между собой и с другими стимулами (звучавшими на фоне помехи). В течение всей серии опытов каждому из испытуемых предъявляли каждый из видов контрольных эпох 36–39 раз, что соответствовало (с учетом трехкратного повторения стимула внутри эпохи) предъявлению 108–117 сигналов каждого вида.

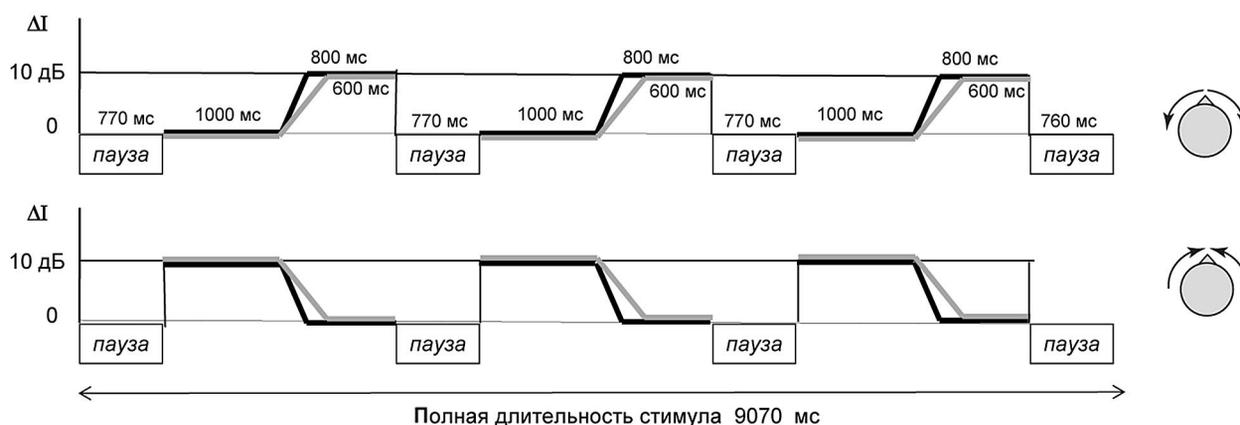
Межстимульный интервал от начала эпохи до начала следующей был фиксирован и составлял 10 000 мс, включая паузу 930 мс между окончанием одной эпохи и началом следующей. Запись одной серии продолжалась около 8 мин. Каждый испытуемый проходил эксперимент в течение 3 дней с интервалом 1–2 недели.

**Регистрация и обработка ЭЭГ.** Регистрацию ЭЭГ проводили при помощи хлорсеребряных электродов, в 32 точках по международной системе 10–20, с заменой точек отведения РО3/РО4 на С5/С6. Дополнительные электроды располагали на мочках ушей. Горизонтальную и вертикальную электроокулограммы записывали при помощи электродов, установленных над правым глазом и под левым глазом, ближе к их внешнему краю. Активность регистрировалась с помощью энцефалографа ActiveTwo (BIOSEMI, Голландия) и специально разработанной программы, обеспечивающей фильтрацию сигналов и запись

на жесткий диск компьютера. ЭЭГ оцифровывалась в полосе 0–102 Гц с частотой дискретизации 2048 Гц с последующим понижением до частоты 512 Гц.

Непрерывную запись ЭЭГ разбивали на эпохи длительностью 10 000 мс. Эпохи, содержащие нестереотипные артефакты, удаляли вручную на основе визуального поиска избыточных изменений потенциала в большинстве каналов (не более 2% эпох). После этого вычисляли потенциал в каждом канале относительно усредненного потенциала всех электродов и фильтровали в диапазоне 0.5–45 Гц. Оставшиеся артефакты удаляли при помощи метода анализа независимых компонент (ICA), основанного на алгоритме infomax и реализованного в модуле EEGLab среды MATLAB (Delorme et al., 2007). После устранения артефактов ЭЭГ восстанавливали, и в качестве референса принимали усредненный потенциал электродов на мочках ушей. Затем проводили коррекцию ЭЭГ относительно базовой линии по предстимульному участку длительностью 930 мс перед началом маскера.

**Анализ данных.** Для получения вызванных потенциалов (ВП) ЭЭГ дополнительно фильтровали в полосе 2–30 Гц. Записи ЭЭГ в каждом из 32 каналов усредняли отдельно по всем типам стимулов для каждого испытуемого. Формирование выборок для анализа ответов на начало движения (MOR) в каждом отведении происхо-



**Рис. 1.** Временная структура эпохи стимуляции в парадигме отсроченного движения. Вверху – движение стимулов влево и вправо от средней линии головы (от центра), внизу – движение слева и справа к центру. Черные линии – быстрое движение, серые – медленное. По оси X – время. По оси Y – межшумные различия по интенсивности. Направление движения задается за счет синхронного нарастания и убывания уровня сигнала в левом и правом каналах.

**Fig. 1.** Temporal structure of a single stimulation epoch employed in the delayed motion paradigm. Top row: leftward and rightward sound motion from the head midline (from center). Bottom row: sound motion from left and right to center. Black and grey lines show fast and slow motion, respectively. The X axis is time. The Y axis is interaural level differences (ILDs). The direction of motion is set by synchronously increasing and decreasing the signal level in the left and right channel.

дило следующим образом. Вначале в пределах каждой эпохи выделяли участки, соответствующие реакции на каждое из трех повторений стимула, и усредняли их между собой. Затем усредняли реакции на одинаковые стимулы, предъявляемые в разных сериях. Таким образом были сформированы выборки участков ЭЭГ, содержавших ВП на начало движения, отдельно для каждой скорости и направления движения. Для каждого условия у каждого испытуемого в среднем было отобрано и усреднено  $108 \pm 1$  (среднее  $\pm$  ст. ошибка) участков ЭЭГ.

Для анализа эффектов скорости и направления движения индивидуальные записи ЭЭГ усредняли по группе 24 фронтально-центральных электродов (Fz, Cz, Fp1, AF3, F3, F7, FC1, FC5, C3, C5, T7, CP1, CP5, Fp2, AF4, F4, F8, FC2, FC6, C4, C6, T8, CP2 и CP6). Для получения гранд-усредненных потенциалов проводили усреднение по группе в целом. Измеряли индивидуальные амплитуды компонентов cP1, cN1, cP2 и cN2, усредненные в окне шириной 50 мс, центрированном на соответствующем пике гранд-усредненного потенциала, а также величину потенциала на участках длительностью 200 мс перед началом движения, получая потенциал базовой линии. Достоверность выделения каждого из компонентов MOR проверяли при помощи одностороннего парного t-теста, в ходе которого усредненные в окне амплитуды каждого компонента (по индивидуальным данным,  $n = 18$ ) сравнивали со средними значениями потенциала базовой линии (также  $n = 18$ ).

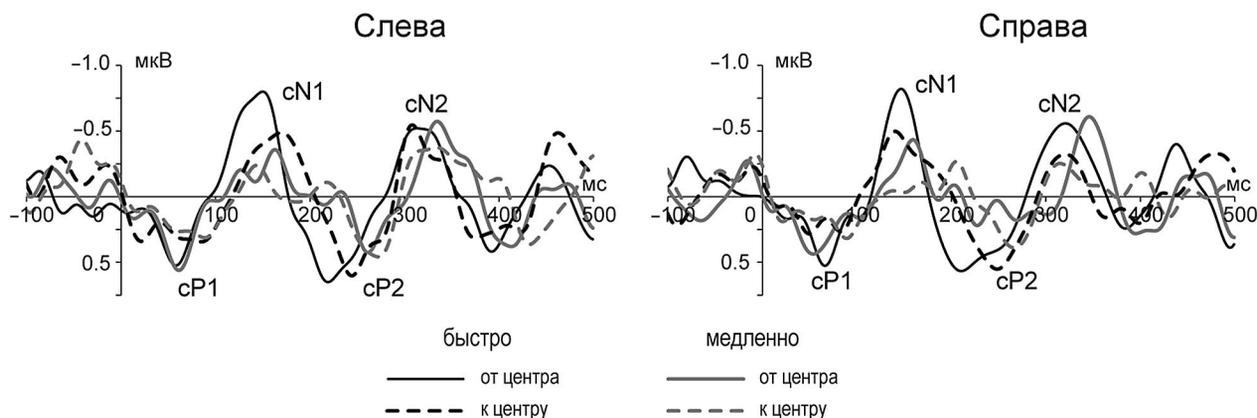
Величины амплитуд подвергали 3-факторному дисперсионному анализу (repeated measures ANOVA, rmANOVA) с факторами Скорость (медленно, быстро), Направление (от центра, к центру) и Сторона (слева, справа). При отклонении данных от сферичности применяли поправку к степеням свободы Гринхауза–Гайссера. При проведении множественных сравнений применяли поправку Бонферрони. Все сравнения проводили с уровнем значимости  $p < 0.05$ .

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Начало движения стимула вызывало небольшой по амплитуде, но стабильный суммарный ответ во всех экспериментальных условиях (рис. 2).

Помимо основных компонентов MOR (cN1 и cP2), наблюдались также ранний позитивный компонент cP1 и поздний негативный компонент cN2. Достоверность идентификации компонентов MOR при сравнении с базовой линией приведена в табл. 1. Позитивные отклонения cP1 и cP2 достоверно обнаруживались во всех условиях ( $p < 0.05$ ). Негативный компонент cN1 значимо отличался от базовой линии только при быстром движении, а cN2 надежнее обнаруживался при движении от центра, чем к центру.

Влияние скорости и направления движения, а также стороны звучания стимула на амплитуду компонентов MOR оценивали при помощи дисперсионного анализа с повторными измерениями



**Рис. 2.** Реакции на начало движения (MOR) для левосторонних и правосторонних стимулов. Усреднение по группе 24 фронтально-центральных электродов и по всей выборке ( $n = 18$ ). Черные линии – быстрое движение, серые – медленное, сплошные – движение от центра, пунктирные – движение к центру.

**Fig. 2.** Motion-onset responses (MORs) for the left-side and right-side stimuli. MORs were averaged over 24 frontocentral electrodes and over the whole group of subjects ( $n = 18$ ). Black and gray lines show fast and slow motion, respectively. Solid and dashed lines represent motion from center and to center.

**Таблица 1.** Временные интервалы, в которых проводилось измерение средних амплитуд компонентов MOR (мс). Звездочками показана значимость отличия средних амплитуд от базовой линии по результатам одностороннего парного t-критерия (17 степеней свободы). Усреднение по 24 фронто-центральных отведениям  
**Table 1.** Time windows used to measure mean amplitudes of the MOR deflections (in ms). Asterisks indicate whether these mean amplitudes differed significantly from the baseline, according to the one-tailed paired t-tests (17 degrees of freedom). The responses were averaged over 24 frontocentral recording sites

Скорость	Траектория	Компонент MOR			
		cP1	cN1	cP2	cN2
Быстро	от Центра Влево	31–81 ***	123–173 ***	193–243 ***	287–337 **
Быстро	от Центра Вправо	39–89 ***	121–171 ***	184–234 ***	295–345 ***
Быстро	Слева к Центру	59–109 ***	143–193 *	217–267 ***	281–331
Быстро	Справа к Центру	24–74 *	113–163 *	223–273 ***	293–343
Медленно	от Центра Влево	35–85 ***	137–187	234–284 **	309–359 *
Медленно	от Центра Вправо	27–77 ***	133–183	201–251 *	318–368 **
Медленно	Слева к Центру	63–113 **	119–169	246–296 ***	307–357 *
Медленно	Справа к Центру	63–113 *	180–230	240–290 ***	289–339

Примечание. \* –  $p < 0.05$ , \*\* –  $p < 0.01$ , \*\*\* –  $p < 0.001$ .

Note. \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

(repeated measures ANOVA, mANOVA, табл. 2). Факторами анализа были Скорость (медленно, быстро), Направление (от центра, к центру) и Сторона (слева, справа). Сторона звучания стимула (слева или справа от средней линии головы) не оказывала достоверного влияния ни на один из компонентов MOR ( $p > 0.05$ ), поэтому для иллюстрации результатов статистического анализа данные для левой и правой стороны были усреднены (рис. 3, 4). На рис. 4 представлены средние амплитуды компонентов MOR для быстрого и медленного движения (черные и серые столбики) по направлению к центру и периферии. Статистически значимые различия по фактору скорости показаны сплошными линиями со стрелками, а по фактору направления – горизонтальным пунктиром.

Амплитуда компонента cP1 не зависела ни от скорости, ни от направления, ни от стороны звучания стимула ( $p > 0.05$ ). Для амплитуды cN1 выявлены главные эффекты Скорости и Направления ( $F(1, 17) = 22.07$ ,  $p < 0.001$  и  $F(1, 17) = 9.97$ ,  $p < 0.01$ ), в отсутствие значимых взаимодействий ( $p > 0.05$ ). Главные эффекты были связаны с тем, что быстрое движение вызывало больший ответ

cN1, чем медленное, а движение от центра – больший ответ, чем к центру. Последующий анализ проводили на основе попарных сравнений по каждому фактору в отдельности, т.к. стояла задача подтвердить эффект направления при разных скоростях. Попарные сравнения показали, что эффект Направления достигал значимости только за счет ответов на быстрое движение, так как в случае медленного движения реакции на движение от центра и к центру не различались ( $p > 0.05$ ). Эффект Скорости был значимым для обоих направлений движения ( $p < 0.001$  при движении от центра и  $p < 0.05$  при движении к центру).

Для амплитуды cP2 был выявлен единственный главный эффект Скорости ( $F(1, 17) = 17.52$ ,  $p < 0.001$ ), также связанный с большим ответом на быстрое движение, в отсутствие значимых взаимодействий ( $p > 0.05$ ). Согласно попарным сравнениям, эффект Скорости достигал значимости только для ответов на движение от центра ( $p < 0.001$ ).

Для амплитуды cN2 обнаружен единственный главный эффект Направления ( $F(1, 17) = 5.94$ ,

**Таблица 2.** Результаты ( $F$  и  $\eta^2$ ) 3-факторной rmANOVA средних амплитуд компонентов cP1, cN1, cP2 и cN2 потенциала MOR. Факторами ANOVA были Скорость (медленно, быстро), Направление (от центра, к центру) и Сторона (слева, справа). Степени свободы  $df = (1, 17)$  ( $df$  эффекта и  $df$  ошибки). Все поправки Гринхауза–Гайссера были равны единице.

Звездочками обозначены уровни значимости: \* –  $p < 0.05$ , \*\* –  $p < 0.01$ , \*\*\* –  $p < 0.001$ .

**Table 2.** The results ( $F$  and  $\eta^2$ ) of 3-ways rmANOVA for mean amplitudes of cP1, cN1, cP2 and cN2 MOR components. The ANOVA factors were Velocity (slow, fast), Direction (from center, to center) and Side (left, right). Degrees of freedom  $df = (1, 17)$  ( $df$  of effect and  $df$  of error). Greenhouse–Geisser epsilons were equal to 1 in all the comparisons. Asterisks indicate the levels of significance: \*\*\* –  $p < 0.001$ , \*\* –  $p < 0.01$ , \* –  $p < 0.05$

Факторы ANOVA	cP1	cN1	cP2	cN2
Скорость	$F = 0.02$ $\eta^2 = 0.001$	$F = 22.07^{***}$ $\eta^2 = 0.565$	$F = 17.52^{***}$ $\eta^2 = 0.508$	$F = 0.60$ $\eta^2 = 0.016$
Направление	$F = 2.59$ $\eta^2 = 0.132$	$F = 9.97^{**}$ $\eta^2 = 0.370$	$F = 0.23$ $\eta^2 = 0.014$	$F = 5.94^*$ $\eta^2 = 0.259$
Сторона	$F = 0.65$ $\eta^2 = 0.037$	$F = 0.039$ $\eta^2 = 0.002$	$F = 0.69$ $\eta^2 = 0.039$	$F = 0.58$ $\eta^2 = 0.033$
Скорость * Направление	$F = 0.01$ $\eta^2 = 0.000$	$F = 0.86$ $\eta^2 = 0.048$	$F = 3.46$ $\eta^2 = 0.169$	$F = 0.07$ $\eta^2 = 0.004$
Скорость * Сторона	$F = 0.04$ $\eta^2 = 0.002$	$F = 0.16$ $\eta^2 = 0.009$	$F = 0.35$ $\eta^2 = 0.020$	$F = 0.64$ $\eta^2 = 0.013$
Направление * Сторона	$F = 0.16$ $\eta^2 = 0.009$	$F = 0.04$ $\eta^2 = 0.002$	$F = 0.39$ $\eta^2 = 0.022$	$F = 0.84$ $\eta^2 = 0.047$
Скорость * Направление * Сторона	$F = 0.24$ $\eta^2 = 0.014$	$F = 0.05$ $\eta^2 = 0.003$	$F = 0.05$ $\eta^2 = 0.003$	$F = 0.12$ $\eta^2 = 0.007$

$p < 0.05$ ), связанный с большей величиной ответа на движение от центра, чем к центру. Эффект скорости, значимый для компонентов cN1 и cP2, для волны cN2 оказался незначимым ( $p > 0.05$ ). Взаимодействия также отсутствовали ( $p > 0.05$ ).

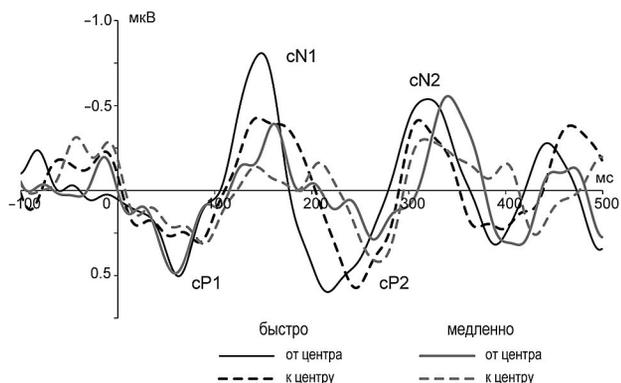
Для уточнения связи описанных выше эффектов с возможной межполушарной асимметрией был проведен дополнительный статистический анализ rmANOVA, в который был введен фактор Полушарие (левое, правое). Выборки для этого анализа формировались следующим образом. Были выделены симметричные электродные кластеры в левом (FC1, Fp1, AF3, F3, C3, FC5, C5, F7, T7) и правом полушариях (FC2, Fp2, AF4, F4, C4, FC6, C6, F8, T8). Индивидуальные записи ЭЭГ этих отведений усредняли в левом и правом кластерах для каждого из экспериментальных условий. В левом и правом кластерах индивидуальные значения средних амплитуд компонентов cP1, cN1, cP2 и cN2 определяли в окне шириной 50 мс, центрированном на соответствующем пике потенциала, усредненного по всей выборке ( $n = 18$ ) и по группе 24 электродов. Таким образом, дополнительный анализ включал факторы Скорость (медленно, быстро), Направление (от центра, к центру), Сторона звучания (слева, справа), Полушарие

(левое, правое). Результаты попарных сравнений этого анализа приведены ниже.

Для компонента cP1 в попарных сравнениях обнаружены эффекты на грани значимости: взаимодействие Направление\*Сторона\*Полушарие ( $F(1, 17) = 3.34, p = 0.085$ ). Эффект направления, связанный с большей величиной ответа на движение от центра, чем к центру, проявился в правом полушарии при левосторонней (контралатеральной) стимуляции ( $p = 0.06$ ). Кроме того, ответ был сильнее справа при движении от центра влево (контралатерально,  $p = 0.06$ ).

Для компонента cN1 взаимодействие Направление\*Сторона\*Полушарие было значимым ( $F(1, 17) = 13.76, p < 0.01$ ). Получено уточнение локализации описанного выше эффекта Направления (ответ сильнее при движении от центра): он достигал значимости только в полушариях, контралатеральных стимуляции ( $p < 0.05$ ). Как и в случае cP1, ответ cN1 был сильнее справа при движении от центра влево ( $p < 0.001$ ).

Для компонента cP2 получены значимые взаимодействия Скорость\*Направление\*Полушарие ( $F(1, 17) = 4.80, p < 0.05$ ) и Направление\*Сторона\*Полушарие ( $F(1, 17) = 5.07, p < 0.05$ ). Описанный выше эффект Скорости (ответ сильнее



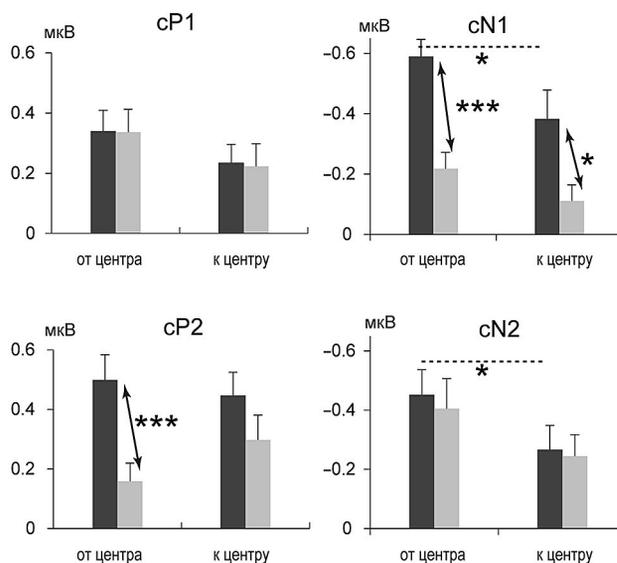
**Рис. 3.** Реакции на начало движения (MOR), усредненные по всей выборке ( $n = 18$ ) и по сторонам звучания стимулов (слева и справа). Обозначения как на рис. 2.

**Fig. 3.** Motion-onset responses (MORs) averaged over the whole group of subjects ( $n = 18$ ) and over the left and right side of acoustic space. Other designations are the same as in Fig. 2.

при быстром движении) проявился в обоих полушариях, но только при движении от центра ( $p < 0.001$ ). Кроме того, была выявлена межполушарная асимметрия: как и для cP1 и cN1, ответ cP2 был сильнее справа при движении от центра влево ( $p < 0.05$ ).

Для компонента cN2 выявлено значимое взаимодействие  $\text{Скорость} * \text{Направление} * \text{Сторона} * \text{Полушарие}$  ( $F(1, 17) = 7.13, p < 0.05$ ). Различия между направлениями были значимы только в правом полушарии при правосторонней (ипсилатеральной) стимуляции ( $p < 0.05$ ). Межполушарная асимметрия cN2 зависела от скорости: при медленном движении от центра влево или справа к центру ответ был значимо сильнее слева ( $p < 0.05$ ), а при быстром движении от центра вправо ответ был сильнее справа ( $p < 0.05$ ), то есть в обоих случаях ипсилатерально направлению, а не стороне стимуляции.

Скальповое распределение амплитуд компонентов MOR в реакции на быстрое движение приведено на рис. 5. При построении топограмм использовали амплитуды ответа в каждом отведении, усредненные в окне шириной 25 мс, центрированном на пике соответствующего ответа, усредненного по группе 24 фронтально-центральных электродов. Пунктирными линиями показаны значимые попарные сравнения, выявленные при 4-факторном анализе.

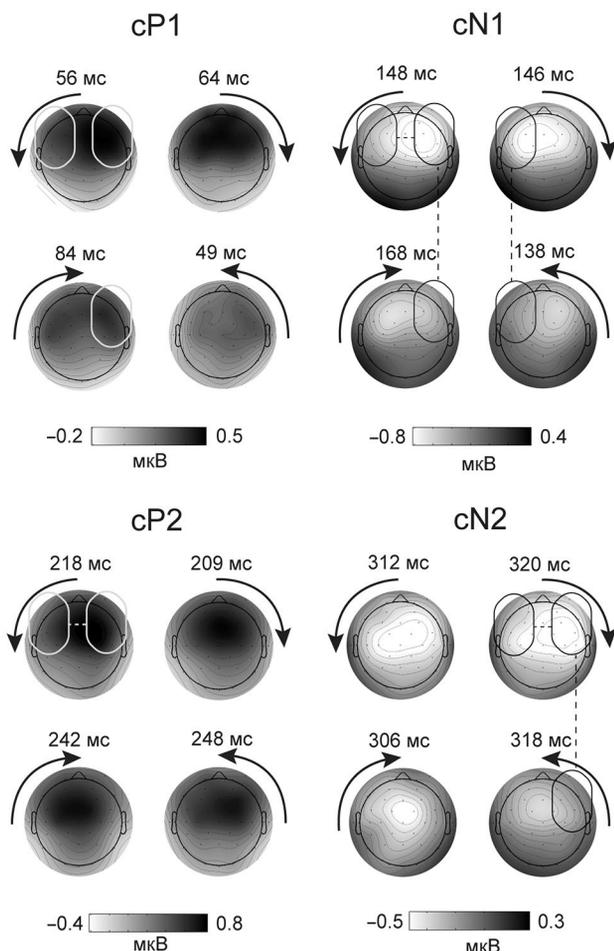


**Рис. 4.** Влияние скорости и направления движения на амплитуду компонентов MOR ( $n = 18$ ). Черные столбики – быстрое движение, серые – медленное. Статистически значимые различия по фактору скорости показаны сплошными линиями со стрелками, а по фактору направления – горизонтальным пунктиром. Уровень значимости обозначен звездочками: \*\*\* –  $p < 0.001$ , \* –  $p < 0.05$ . Вертикальные черточки показывают стандартную ошибку среднего.

**Fig. 4.** Effects of motion velocity and direction on the magnitude of MOR components ( $n = 18$ ). Black and grey bars show fast and slow motion, respectively. Statistically significant differences in velocity and direction are shown by solid arrowed lines and horizontal dashed lines, respectively. Asterisks indicate the significance level: \*\*\* –  $p < 0.001$ , \* –  $p < 0.05$ . Vertical bars show the standard errors of means.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В представленной работе исследовали влияние скорости и направления движения стимулов, созданного за счет линейных изменений  $\Delta I$ , на характеристики потенциала MOR. Согласно литературным данным, в самом общем виде структура ответа на начало движения одинакова при применении разных пространственных признаков и состоит из трех устойчиво генерируемых волн: cP1, cN1 и cP2 (Getzmann, Lewald, 2010). По данным этих авторов, при стимуляции в свободном звуковом поле или при использовании передаточных функций головы (HRTF), включающих спектральные признаки, компоненты cN1 и cP2 развиваются на 30–50 мс раньше и достигают большей величины, чем при создании пространственных эффектов только за счет межшумных различий по времени или интенсивности ( $\Delta T$  или  $\Delta I$ ). В нашей работе эффект



**Рис.5.** Топограммы амплитуды компонентов MOR (n = 18). Для построения топограмм амплитуда ответа в каждом отведении была усреднена в окне шириной  $\pm 25$  мс, центрированном на пике соответствующего ответа, усредненного по группе 24 фронтно-центральных электродов. Латентности соответствующих пиков в каждом условии указаны над топограммами. Направления движения стимулов показаны стрелками. Пунктирными линиями показаны значимые попарные сравнения, выявленные при 4-факторном анализе *rmANOVA* (Скорость (медленно, быстро), Направление (от центра, к центру), Сторона звучания (слева, справа), Полушарие (левое, правое)).

**Fig. 5.** Topography of the MOR components (n = 18). To calculate the topograms, the mean response amplitude at each electrode was measured in the 50-ms wide window centered at the corresponding peak of the response averaged over 24 frontocentral electrodes. Peak latencies used in each condition are given above the topograms. The directions of sound motion are shown by arrowed lines. Dashed lines indicate the significant post-hocs ( $p < 0.05$ ) revealed by *rmANOVA* (Velocity (slow, fast)\*Direction (from center, to center)\*Side (left, right)\*Hemisphere (left, right)).

движения создавали за счет межзвучных различий по интенсивности  $\Delta I$ . Как и следовало ожидать, наблюдались компоненты cP1, cN1 и cP2, а при

движении от центра к периферии формировалось также позднее негативное отклонение cN2. С точки зрения сопоставления характеристик MOR при стимуляции с  $\Delta I$  и  $\Delta T$  представляют интерес результаты нашей недавней работы (Shestopalova et al., 2021b). В том исследовании использовался такой же временной паттерн отсроченного движения, как в настоящей работе, но движение стимулов создавалось за счет изменений  $\Delta T$  и имело только одно направление – от центра к периферии. Сравнение показало, что временная структура MOR была приблизительно одинакова при стимуляции за счет  $\Delta I$  или  $\Delta T$ , а амплитуда MOR была несколько выше при стимуляции с использованием  $\Delta T$ , как и в работе Getzmann, Lewald (2010). Безусловно, прямое сопоставление характеристик MOR не будет корректным без экспериментального определения точного соответствия между воспринимаемым смещением звукового образа при каждом значении  $\Delta I$  и  $\Delta T$ , поэтому строгое сравнение MOR при этих двух видах стимуляции возможно только в рамках единого исследования (напр., Altmann et al., 2017).

Скальповое распределение амплитуд MOR чаще всего описывается как контралатеральное доминирование, но оно может несколько отличаться при разных видах пространственных признаков. Стимуляция в свободном поле или с применением передаточных функций головы приводила к суперпозиции эффектов контралатерального и правостороннего доминирования реакции (Getzmann, Lewald, 2010). По мнению авторов, это может быть связано с произвольным переключением внимания и с активизацией нейронных сетей высокого порядка. В целом явления межполушарной асимметрии выражены сильнее в случае движения экстернализованных звуковых образов, чем при дихотической стимуляции. Топографию MOR при стимуляции с  $\Delta I$  и  $\Delta T$  можно сравнить по данным настоящей работы (рис. 5) и наших предыдущих работ (Shestopalova et al., 2021a; Шестопалова и др., 2020; Шестопалова и др., 2023). Распределение cN1 и cP2 было контралатеральным при движении от центра как за счет  $\Delta T$ , так и за счет  $\Delta I$ . В случае  $\Delta I$  (настоящая работа) асимметрия была несколько более выраженной и соответствовала описанному в литературе данным при использовании  $\Delta T$  (Magezi, Krumbholz, 2010).

*Эффект скорости стимула.* Факторами, оказавшими влияние на величину MOR, были скорость и направление движения стимула. Быстрое движение вызывало более сильные ответы cN1 и

cP2, чем медленное, в полном соответствии с литературными данными (Getzmann, 2009; Getzmann, Lewald, 2012; Shestopalova et al., 2021b; Семенова и др., 2022; Shestopalova et al., 2024). Увеличение амплитуды ответа со скоростью изменения  $\Delta I$ , соответствующего движению в горизонтальной плоскости, было также получено в ранней работе (Mäkelä, McEvoy, 1996). Однако в их исследовании применялись тональные стимулы с относительно коротким интервалом от начала звучания до начала движения, а ответ регистрировался методом МЭГ, поэтому прямое сопоставление полученных величин с нашими данными невозможно. В качестве механизма, обеспечивающего возникновение MOR и его зависимость от скорости, было предложено освобождение от адаптации (Getzmann, 2009; Getzmann, Lewald, 2011). Величина ответа может зависеть от продолжительности адаптирующего воздействия стационарного участка стимула до начала движения.

Согласно полученным в настоящем исследовании данным, величина самого раннего и самого позднего компонентов — cP1 и cN2 — от скорости не зависела. Для волны cN1 эффект скорости был значимым как при центробежном движении, так и при центростремительном. В то же время влияние скорости на амплитуду cP2 достигло статистической значимости только в случае движения от центра к периферии. При движении стимула к центру разница между ними оказалась меньше. Эффект скорости для cN1 и cP2 проявлялся одинаково в обоих полушариях.

*Эффект направления движения.* Влияние направления движения (к центру или к периферии) иллюстрируется сплошными и пунктирными кривыми на рис. 3, а также топограммами рис. 5. Статистическая значимость фактора направления обнаружена для негативных компонентов cN1 и cN2, вызванных быстрыми стимулами: движение вызывало больший ответ, если оно было направлено от центра к периферии, чем к центру. При этом эффект направления концентрировался в случае cN1 в контралатеральных стимулах полушариях, а в случае cN2 — только справа, ипсилатерально стимуляции.

Влияние направления движения наблюдалось и для позитивных отклонений. Межполушарная асимметрия cP1 и cP2 проявлялась только при движении от центра влево: оба ответа были сильнее в контралатеральном полушарии. При движении к центру асимметрия отсутствовала. Эффект направления, связанный с большей

величиной ответа на движение от центра, чем к центру, проявился у волны cP1 в правом полушарии при контралатеральной стимуляции. Кроме того, для компонента cP2 только при движении от центра обнаружен значимый эффект скорости (больший ответ на быстрое движение).

Как было сказано во Введении, эффект направления имеет важное значение в контексте полусферной модели кодирования слухового пространства. В последнее время полусферная модель для  $\Delta I$  была подтверждена при использовании метода фМРТ (McLaughlin et al., 2016) и метода кальциевой двухфотонной визуализации нейронной активности (Panniello et al., 2018). Несколько иные результаты получены в недавней работе Ozmeral et al. (2019): для стимулов с  $\Delta T$  ответ был больше при смещении к периферии, чем к центру, независимо от стороны пространства, а для стимулов с  $\Delta I$  реакции зависели от стороны пространства. По данным этих авторов, для правосторонних стимулов ипсилатеральный ответ N1 был больше при смещении к центру, чем к периферии. Для левосторонних стимулов контралатеральный N1 был больше при смещении к периферии, чем к центру, а ипсилатеральный P2 был больше при смещении к центру, чем к периферии. При этом в отведении Cz практически не было различий ответа на движение к центру и от центра за счет  $\Delta I$ .

Результаты нашей работы демонстрируют более выраженный MOR при движении от центра к периферии, чем в обратном направлении, вне зависимости от стороны звучания стимула. Таким образом, наши данные подтверждают справедливость полусферной модели латерализации (модели оппонентных каналов) для отсроченного движения стимулов, созданного за счет  $\Delta I$ . Однако значимый эффект направления получен нами только при быстром движении, при отсутствии взаимодействия факторов скорости и направления. В связи с этим важно отметить, что в приведенных выше работах не использовалось плавное движение стимулов с разными скоростями. Под смещением стимула авторы этих работ подразумевали мгновенное изменение его положения, в соответствии с парадигмой избирательной пространственной адаптации, применявшейся ранее при записи ВП для подтверждения полусферной модели (Magezi, Krumbholz, 2010; Briley et al., 2013). С учетом интегрирующей временной функции бинауральной слуховой системы, мгновенное смещение эквивалентно движению с очень большой скоростью. Поэтому неудивительно, что именно при быстром движении

в нашей работе наблюдались максимальные различия между реакцией на смещение к центру и к периферии, сходные с ответами на мгновенное перемещение.

Единственное исследование эффекта направления в парадигме отсроченного плавного движения выполнено Getzmann (2011) в условиях свободного звукового поля. В этой работе неподвижные начальные участки сигналов были локализованы слева и справа от средней линии под углом  $\pm 44$  град, а движение было направлено от них к центру или к периферии. Амплитуды сN1 и сP2 в вертексном отведении не зависели ни от положения начала траектории, ни от направления движения. Сравнение реакции левого и правого полушарий показало, что компонент сN1 был больше в полушарии, контралатеральном положению начала траектории, и не зависел от направления движения. Компонент сP2 был больше при движении к центру, чем к периферии; при движении к периферии сP2 был больше в полушарии, контралатеральном направлению движения. На первый взгляд, эти результаты расходятся с полусферной концепцией нейронального кодирования. Однако автор не усмотрел расхождения и предложил следующую интерпретацию: при движении к периферии усиливается активность нейронов, настроенных на периферическую область, вследствие чего усиливается реакция контралатерального полушария; при движении к центру нарастает активность нейронов, настроенных на фронтальный сектор, и контралатеральность ответа снижается.

*Время интеграции пространственных признаков.* В упомянутой выше работе (Getzmann, 2011) было высказано интересное предположение о том, что ранний негативный и поздний позитивный компоненты MOR отражали два последовательных этапа обработки пространственной информации. Эта точка зрения находится в соответствии с концепцией, ранее предложенной при анализе ответов на стимулы, в которых начало движения совпадало с началом звучания (Discommun et al., 2002). В этой работе влияние пространственных признаков было обнаружено только в позднем позитивном компоненте вызванных потенциалов, и было высказано предположение о существовании двух нейрональных сетей, одна из которых ответственна за обработку первичных акустических признаков, а другая — за распознавание направления движения. Впоследствии в работе, посвященной фазовой синхронизации, лежащей в основе MOR, мы не нашли подтверждения концепции двухэтапной обра-

ботки движения, но обнаружили свидетельства динамической перестройки нейронных ансамблей в течение времени обработки информации о движении стимула (Shestopalova et al., 2021a).

Результаты настоящей работы свидетельствуют, что влияние направления заметно уже в интервале сP1, достигает значимости в интервале сN1, затем уменьшается, но сохраняется вплоть до позднего компонента сN2. Таким образом, потенциал MOR отражает обработку информации о направлении движения (центробежном или центростремительном) на широком временном отрезке. Если исходить из предположения, что время развития компонентов MOR связано со временем интеграции пространственной информации в группах нейронов, чувствительных к соответствующим признакам, то можно заключить, что информация о направлении движения обрабатывается обширной нейронной популяцией, которая характеризуется широким набором временных окон интеграции. С другой стороны, влияние скорости полностью отсутствует в начале развития MOR (волна сP1), достигает максимума в интервале волны сN1 и заканчивается в интервале сP2. Следовательно, обработка информации о скорости стимула характеризуется более узким временным интервалом, по сравнению с направлением. По данным Семеновой с соавт. (2022), диапазон латентностей MOR, характеризующий обработку информации о движении стимулов с  $\Delta T$ , не превышает 140–180 мс. Как было сказано выше, структура MOR приблизительно одинакова для стимулов с  $\Delta T$  и  $\Delta I$ , поэтому можно считать, что результаты настоящей работы согласуются с этой оценкой времени интеграции при обработке информации о скорости движения.

## ВЫВОДЫ

Реакция на начало движения (MOR) при межшумных различиях по интенсивности  $\Delta I$  имела такую же структуру, как было описано в литературе при межшумных различиях по времени  $\Delta T$ .

Эффект скорости был значимым для волн сN1 и сP2: быстрое движение вызывало больший ответ. Амплитуда самого раннего и самого позднего компонентов MOR (сP1 и сN2) не зависела от скорости движения.

Эффект направления движения проявлялся в большей величине негативных компонентов сN1 и сN2 в реакции на центробежное движение, чем центростремительное, а в случае позитивных

компонентов сР1 и сР2 – в изменении их скальпового распределения и появлении межполушарной асимметрии при центробежном движении.

Результаты, полученные для отсроченного движения стимулов, созданного за счет ΔI, находятся в соответствии с полусферной моделью латерализации (моделью оппонентных каналов).

Информация о направлении движения (к центру или к периферии) отражается в характеристиках потенциала MOR в более широком временном интервале, чем информация о скорости.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Госпрограммы 47 ГП “Научно-технологическое развитие Российской Федерации” (2019–2030).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Семеновой В.В. и Саликовой Д.А. за неоценимую помощь в сборе данных.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варфоломеев А.Л., Старостина Л.В. Слуховые вызванные потенциалы человека при иллюзорном движении звукового образа. *Росс. Физиол. Журн. им. Сеченова*. 2006. 92 (9): 1046–1057.
- Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Левши. М.: Книга, 1994. 232 с.
- Семенова В.В., Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Саликова Д.А., Никитин Н.И. Латентность вызванного потенциала как показатель интегрирования акустической информации о движении звука. *Физиология человека*. 2022. 48 (4): 57–68.
- Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Саликова Д.А., Семенова В.В. Влияние слуховой пространственной маскировки на межполушарную асимметрию вызванных ответов. *Физиология человека*. 2023. 49 (4): 16–29.
- Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Саликова Д.А., Семенова В.В., Никитин Н.И. Слуховые вызванные потенциалы человека в условиях пространственной маскировки. *Физиология человека*. 2022. 48 (6): 32–43.
- Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Семенова В.В., Никитин Н.И. Ритмическая активность мозга человека, связанная с движением звуковых стимулов. *Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова*. 2020. 70 (5): 616–634.
- Altmann C.F., Ueda R., Bucher B., Furukawa S., Ono K., Kashino M. et al. Trading of dynamic interaural time and level difference cues and its effect on the auditory motion-onset response measured with electroencephalography. *NeuroImage*. 2017. 159: 185–194.
- Briley P.M., Kitterick P.T., Summerfield A.Q. Evidence for Opponent Process Analysis of Sound Source Location in Humans. *J. Assoc. Res. Otolaryngol.* 2013. 14 (1): 83–101.
- Delorme A., Sejnowski T., Makeig S. Enhanced detection of artifacts in EEG data using higher-order statistics and independent component analysis. *NeuroImage*. 2007. 34 (4): 1443–1449.
- Ducommun C.Y., Murray M.M., Thut G., Bellmann A., Viaud-Delmon I., Clarke S., Michel C.M. Segregated processing of auditory motion and auditory location: an ERP mapping study. *NeuroImage* 2002. 16: 76–88.
- Edmonds B.A., Krumbholz K. Are interaural time and level differences represented by independent or integrated codes in the human auditory cortex? *J. Assoc. Res. Otolaryngol.* 2014. 15: 103–114.
- Getzmann S. Effect of auditory motion velocity on reaction time and cortical processes. *Neuropsychologia*. 2009. 47: 2625–2633.
- Getzmann S. Auditory motion perception: onset position and motion direction are encoded in discrete processing stages. *European Journ. Neurosci.* 2011. 33: 1339–1350.
- Getzmann S., Lewald J. Effects of natural versus artificial spatial cues on electrophysiological correlates of auditory motion. *Hear. Res.* 2010. 259: 44–54.
- Getzmann S., Lewald J. The effect of spatial adaptation on auditory motion processing. *Hear. Res.* 2011. 272 (1–2): 21–29.
- Getzmann S., Lewald J. Cortical processing of change in sound location: Smooth motion versus discontinuous displacement. *Brain Research*. 2012. 1466: 119–127.
- Grzeschik R., Böckmann-Barthel M., Mühler R., Hoffmann M.B. Motion-onset auditory-evoked potentials critically depend on history. *Exp. Brain Res.* 2010. 203: 159–168.
- Grzeschik R., Böckmann-Barthel M., Mühler R., Verhey J.L., Hoffmann M.B. Direction-specific adaptation of motion-onset auditory evoked potentials. *European Journ. Neurosci.* 2013. 38: 2557–2565.
- Grzeschik R., Lewald J., Verhey J.L., Hoffmann M.B., Getzmann S. Absence of direction-specific cross-modal visual-auditory adaptation in motion-onset ERPs. *European Journ. Neurosci.* 2016. 43 (1): 66–77.
- Joris X., Smith P.H., Yin T.C. Coincidence detection in the auditory system: 50 years after Jeffress. *Neuron*. 1998. 21: 1235–1238.

- Kreitewolf J., Lewald J., Getzmann S.* Effect of attention on cortical processing of sound motion: An EEG study. *NeuroImage*. 2011. 54: 2340–2349.
- 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. Neurophysiol.* 2007. 97: 1649–1655.
- Magezi D.A., Krumbholz K.* Evidence for opponent channel coding of interaural time differences in human auditory cortex. *J. Neurophysiol.* 2010. 104 (4): 1997–2007.
- Mäkelä J.P., McEvoy L.* Auditory evoked fields to illusory sound source movements. *Exp. Brain Res.* 1996. 110 (3): 446–454.
- McLaughlin S.A., Higgins N.C., Stecker G.C.* Tuning to Binaural Cues in Human Auditory Cortex. *J. Assoc. Res. Otolaryngol.* 2016. 17: 37–53.
- Ozmeral E.J., Eddins D.A., Eddins A.C.* Electrophysiological responses to lateral shifts are not consistent with opponent-channel processing of interaural level differences. *J. Neurophysiol.* 2019. 122 (2): 737–748.
- Panniello M., King A.J., Dahmen J.C., Walker K.M.M.* Local and global spatial organization of interaural level difference and frequency preferences in auditory cortex. *Cereb. Cortex.* 2018. 28: 350–369.
- Riedel H., Kollmeier B.* Auditory brain stem responses evoked by lateralized clicks: is lateralization extracted in the human brain stem? *Hear. Res.* 2002. 163: 12–26.
- 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. 4 (10): e7600.
- Salminen N.H., Takanen M., Santala O., Lamminsalo J., Altoe A., Pulkki V.* Integrated processing of spatial cues in human auditory cortex. *Hear. Res.* 2015. 327: 143–152.
- Sams M., Hämäläinen M., Hari R., McEvoy L.* Human auditory cortical mechanisms of sound lateralization: I. Interaural time differences within sound. *Hear. Res.* 1993. 67:89–97.
- Sarrou M., Schmitz P.M., Hamm N., Rübsamen R.* Sound frequency affects the auditory motion-onset response in humans. *Exp. Brain Res.* 2018. 236: 2713–2726.
- Shestopalova L.B., Petropavlovskaja E.A., Salikova D.A., Semenova V.V.* Temporal integration of sound motion: Motion-onset response and perception. *Hear. Res.* 2024. 441: 108922.
- Shestopalova L.B., Petropavlovskaja E.A., Semenova V.V., Nikitin N.I.* Lateralization of brain responses to auditory motion: A study using single-trial analysis. *Neurosci. Res.* 2021a. 162: 31–44.
- Shestopalova L.B., Petropavlovskaja E.A., Semenova V.V., Nikitin N.I.* Brain Oscillations evoked by sound motion. *Brain Research.* 2021b. 1752: 147232.
- Tardif E., Murray M.M., Meylan R., Spierer L., Clarke S.* The spatio-temporal brain dynamics of processing and integrating sound localization cues in humans. *Brain Res.* 2006. 1092: 161–176.
- Ungan P., Yagcioglu S., Goksoy C.* Differences between the N1 waves of the responses to interaural time and intensity disparities: scalp topography and dipole sources. *Clin. Neurophysiol.* 2001. 112: 485–498.

## MOTION ONSET RESPONSES ELICITED BY SOUND STIMULI WITH INTERAURAL LEVEL DIFFERENCES

**L. B. Shestopalova<sup>#</sup>, E. A. Petropavlovskaja**

*Pavlov Institute of Physiology, RAS,  
Saint-Petersburg, Russia*

*<sup>#</sup>e-mail: shestopalovalb@infran.ru; shestolido@mail.ru*

We studied the evoked responses of the human brain elicited by the onset of sound motion (motion-onset response, MOR). Sound motion was created by means of linear changes in the interaural level differences (ILD). The structure of the ILD-related MOR was similar to that reported in the studies which used changes in the interaural time delay. The amplitude of the cN1 component increased with sound velocity, regardless of motion direction, and the cP2 deflection increased only in the case of motion from the center to the periphery. The amplitude of both cP1 and cN2 components did not depend on motion velocity. Centrifugal motion evoked a stronger MOR than centripetal motion, which corresponds to the hemifield model of lateralization (i.e. opponent channels model). Our findings suggest that motion direction (towards the center or towards the periphery) was reflected in the MOR potential in a wider time interval than velocity.

*Keywords:* spatial hearing, interaural level differences, evoked responses, motion-onset response