

УДК 612.821

ВЛИЯНИЕ СЛУХОВОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ МАСКИРОВКИ НА МЕЖПОЛУШАРНУЮ АСИММЕТРИЮ ВЫЗВАННЫХ ОТВЕТОВ

© 2023 г. Л. Б. Шестопалова¹ *, Е. А. Петропавловская¹, Д. А. Саликова¹, В. В. Семенова¹

¹ФГБОУН Институт физиологии имени И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: shestopalovalb@infran.ru, shestolido@mail.ru

Поступила в редакцию 08.11.2022 г.

После доработки 26.01.2023 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

Работа направлена на исследование межполушарной асимметрии электрической активности мозга в условиях слуховой пространственной маскировки. Используются неподвижные маскиры различной латерализации и движущиеся тестовые сигналы. Пространственные эффекты создавали за счет междушумных различий по интенсивности. Регистрировали ответы на включение сигнала (*ON*-ответ), на начало движения (*motion-onset response*, *MOR*) и на выключение сигнала (*OFF*-ответ) при предъявлении на фоне маскира и в тишине. Для построения топограмм и анализа асимметрии измеряли амплитуды каждого компонента реакции, усредненные в симметричных электродных кластерах левого и правого полушарий. Анализ *ON*-ответов показал, что волна N1 демонстрирует контралатеральное преобладание при предъявлении сигнала в тишине, а при маскировке контралатеральность усиливается. Межполушарная асимметрия компонента P2 отсутствовала при предъявлении сигнала в тишине, а во всех комбинациях маскира и сигнала амплитуда P2 была больше в правом полушарии. Асимметрия обоих компонентов была максимальной при разнесении маскира и начального участка сигнала на 180 град. Напротив, в реакции на начало движения (*MOR*) асимметрия проявлялась только в тишине: волна cN1 была более выражена на стороне, контралатеральной сигналу. Топография *OFF*-ответа не зависела от присутствия маскира.

Ключевые слова: ЭЭГ, вызванные потенциалы, латерализация, маскировка, асимметрия.

DOI: 10.31857/S0131164622600811, **EDN:** XBLNJV

Важнейшими признаками, по которым слуховая система человека определяет азимутальное положение источников звука, являются междушумная задержка по времени (ΔT) и/или междушумные различия по интенсивности (ΔI). Известны две базовые концепции, описывающие проявления функциональной асимметрии при обработке пространственных признаков звуковых сигналов: контралатеральное доминирование (большая роль отводится полушарию мозга, контралатеральному стороне звуковой стимуляции) и правостороннее доминирование (преобладающая роль приписывается правой слуховой коре). Обе концепции получили значительное количество экспериментальных подтверждений [1]. В то же время имеются свидетельства более сложной картины латерализации мозговой активности, получившей название “модель игнорирования” (*neglect model*) и описывающей различия в степени контралатеральности между левой и правой слуховой корой [2]. Согласно этой модели, правое полушарие реагирует на звуковые сигналы с левой и с правой стороны, создавая глобальное представление акустического пространства, тогда как левое полушарие реагирует в основном на сигналы, поступающие из контралатеральной (правой) стороны простран-

ства (неподвижные сигналы: [3–5]; движущиеся сигналы: [6, 7]; угловые смещения за счет переключения динамиков: [8]).

В реальной звуковой среде человек сталкивается с необходимостью ориентироваться в потоке звуков, приходящих одновременно от разных источников. Если восприятие одного сигнала ухудшается в присутствии других сигналов, то такое ухудшение восприятия называют маскировкой. Пространственная маскировка наиболее выражена, когда междушумные различия (по времени, фазе или интенсивности) в маскире и сигнале близки. Когда пространственные параметры маскира и сигнала становятся различны, и угловое расстояние между ними растет, наблюдается освобождение от маскировки (*spatial release from masking*, *SRM*) [9].

Большая часть работ, посвященных освобождению от маскировки, выполнена с применением неподвижных сигналов [9]. Литература относительно маскировки стимулов с изменяющимися пространственными признаками образует довольно мозаичную картину. Имеются экспериментальные свидетельства того, что движение звукового стимула приводит к улучшению его обнаружения по сравнению с неподвижным сигнала-

лом, расположенным в его начальной точке [10, 11]. Было установлено, что при введении в тестовый сигнал изменений ΔT в середине, в начале или в конце сигнала, наиболее сильной маскировке дихотическим маскером ($\Delta T = 0$, $\Delta I = 0$) подвержены сигналы с $\Delta T = 0$ в начале. При введении изменяющихся междушумных различий по интенсивности (ΔI) уровень маскировки не зависел от того, в какой части стимула величина ΔI была минимальной [12]. В нескольких работах было показано, что движение само по себе, как отдельный признак, не способствовало разделению конкурирующих звуковых потоков и не являлось фактором, улучшающим распознавание тестовых стимулов [13–15]. Таким образом, до сих пор, остается невыясненным, приводит ли движение звукового стимула к улучшению его восприятия в условиях маскировки по сравнению с неподвижным сигналом.

Также во многом незавершенным остается описание нейрональных основ пространственной маскировки, в отличие от ее психофизических проявлений. В частности, представляют интерес изменения топографии активности мозга, вызванной звуковой стимуляцией в условиях пространственной маскировки и в тишине. Настоящее исследование посвящено именно этим вопросам.

Современный подход к изучению нейрональных реакций на движение звука предполагает разнесение во времени момента включения стимула и начала его движения (отсроченное движение). Это позволяет исследовать реакцию на движение отдельно от неспецифического ответа на включение звука (*ON*-ответа), показателями которого считаются компоненты вызванного потенциала *N1* и *P2*. Ответ на начало движения (*motion-onset response*, *MOR*) состоит из раннего негативного (*cN1*) и последующего позитивного компонентов (*cP2*) [6, 16, 17]. Амплитуда компонентов *cN1* и *cP2* монотонно увеличивается с ростом скорости движения, а их латентность уменьшается [17–20].

Настоящая работа направлена на выяснение вопроса об изменениях топографии потенциалов мозга, вызванных стимулами с отсроченным движением в тишине и в условиях пространственной маскировки неподвижными маскерами разной латерализации. Применялась парадигма пространственной маскировки некоррелированных шумовых сигналов в условиях пассивного прослушивания. Поставлена задача проанализировать топографию вызванных ответов на включение звука (компоненты *N1* и *P2 ON*-ответа), на начало его движения (*cN1* и *cP2 MOR*-ответа) и на выключение звука (компоненты *N1* и *P2 OFF*-ответа).

МЕТОДИКА

В экспериментах принимали участие 18 право- и леворуких испытуемых (6 мужчин и 12 женщин) в возрасте от 18 до 45 лет (средний возраст 27.8 ± 1.4 лет) с нормальным слухом и без истории неврологических заболеваний (по отчетам испытуемых).

Условия эксперимента. До участия в экспериментах все испытуемые проходили предварительное тестирование — опрос о состоянии здоровья, стандартную процедуру тональной аудиометрии и тест Н.Н. Брагиной и Т.А. Доброхотовой [21] для определения коэффициента праворукости. Был установлен следующий критерий нормального слуха: отклонение моносуральных 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.

Во время экспериментов испытуемых располагали в кресле внутри экранированной звукоизолированной камеры. Испытуемым дихотическим способом предъявляли звуковые сигналы, и при этом вели 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 [22].

Стимулы. Исходными сигналами служили два отрезка белого шума, синтезированные с частотой дискретизации 96 кГц и фильтрованные в полосе 200–10000 Гц. Шумовые посылки, используемые в дальнейшем для создания тестового и маскирующего стимулов (сигнала и маскера, соответственно), были синтезированы независимо, что обеспечивало отсутствие корреляции между ними. Это позволяет создавать два независимых слуховых образа при одновременном предъявлении стимулов, созданных на основе некоррелированных шумовых посылок. Все звуковые стимулы преобразовывали в аналоговую форму при помощи многоканальной аудиоплаты *Gina24* (*Echo Audio*, США) и предъявляли дихотически с помощью звукоизлучателей *Etymotic ER-2* (*Etymotic Research Inc.*, США). Звуководы излучателей фиксировали в слуховых проходах с помощью ушных вставок, которые обеспечивали подавление внешних шумов на 30 дБ.

Пространственное положение всех стимулов задавали величиной междушумных различий по интенсивности (ΔI). В эксперименте использовали три типа маскеров, различавшихся только пространственным положением ($\Delta I = -10, 0$ и $+10$ дБ) и обозначенных как левый, центральный и правый (рис. 1). Эти стимулы вызывали ощущение неподвижного звукового образа, расположенного вблизи левого уха, либо около средней линии головы, либо у правого уха. Длительность предъявления каждого маскера составляла 9070 мс.

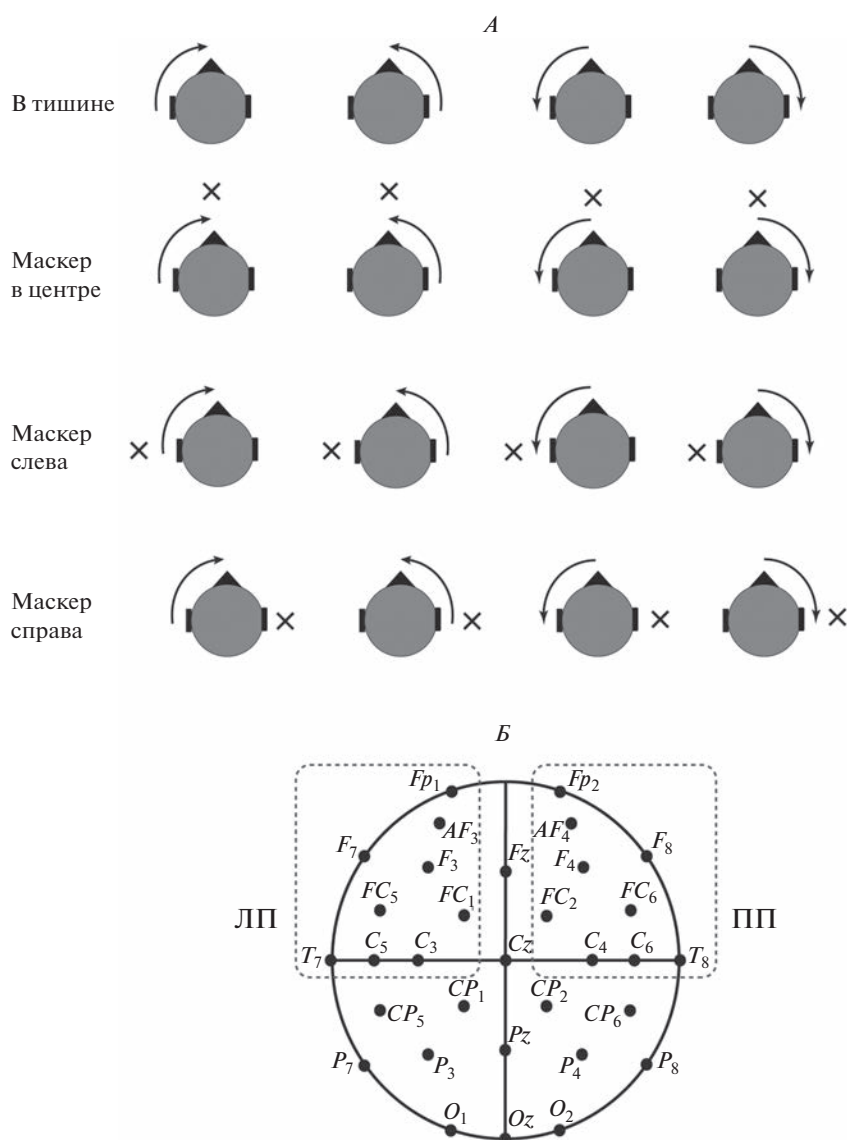


Рис. 1. Схема взаимного расположения звукового сигнала и маскира в четырех экспериментальных условиях (А) и расположение электродов на голове испытуемого (Б).

Стрелками обозначены траектории движения звуковых стимулов, крестиками — положение маскира. Пунктиром показаны кластеры электродов для статистического анализа в левом (ЛП) и правом (ПП) полушариях мозга.

Тестовые сигналы состояли из трех фрагментов, следующих друг за другом без паузы: 1) начального стационарного участка длительностью 1000 мс с постоянной величиной ΔI , равной 0 или ± 10 дБ, 2) участка движения длительностью 200 или 400 мс с линейным изменением ΔI (от 0 до ± 10 дБ и от ± 10 до 0 дБ), 3) конечного стационарного участка длительностью 800 или 600 мс соответственно, с постоянной конечной величиной ΔI , равной ± 10 или 0 дБ. Полная длительность тестового сигнала составляла 2000 мс. Данные стимулы вызывали сначала ощущение неподвижного звукового образа, а затем его плавного движения. Расчетные угловые скорости движения стимулов на втором участке, вычисленные на основе соот-

ношения “10 дБ = 90 град”, составили 450 град/с (быстрый) и 225 град/с (медленный) для длительностей участка движения 200 или 400 мс соответственно. Выбор диапазона скоростей определяли граничными условиями формирования потенциала *MOR*: нижняя граница расчетной скорости при дихотической стимуляции составляет приблизительно 90 град/с [20]. Для проведения исследования были выбраны скорости, позволяющие в тишине получить выраженный электрофизиологический ответ.

В условиях одновременной маскировки тестовые стимулы предъявляли на фоне непрерывно звучащего маскира. За время звучания маскира тестовый стимул повторяли три раза. Интервал

между включением маскера и первого тестового сигнала, как и интервалы от конца одного стимула до начала другого, составляли по 770 мс. Отставление начала тестового стимула от маскера позволяло разделить реакции на включение сигнала и на включение маскера. Временная структура эпохи стимуляции в условиях обособленного предъявления тестовых стимулов (в тишине, без маскера) была точно такой же, как в условиях маскировки.

Процедура эксперимента. Измерение монауральных порогов и центрирование звукового образа описаны в работе [22]. Интенсивность сигнала на обоих каналах устанавливали на уровне 45 дБ над монауральными порогоми слышимости. Интенсивность маскера превосходила тестовый стимул на 5 дБ. Суммирование тестового сигнала и маскера в условиях маскировки приводило к увеличению общей интенсивности стимулов на 6 дБ.

Тип экспериментальной серии определялся пространственным положением маскера (Центральный, Левый, Правый) и скоростью движения тестового стимула (медленный, быстрый), т.е. следовал принципу “одна серия — один маскер” и “одна серия — одна скорость”. Вид тестового стимула определялся скоростью (медленно, быстро) и направлением движения в его среднем фрагменте (от центра влево или вправо, либо слева или справа к центру). Все серии состояли из 8 видов стимулов: 4 вида стимулов без маскера и те же 4 вида в сочетании с маскером (центральным, левым или правым в разных сериях). В пределах одной серии эпохи стимуляции чередовались в квазислучайном порядке, причем эпохи без маскера повторялись по 3 раза, а эпохи с маскером — по 8 раз. Этим обеспечивалось уравнивание количества ответов для каждого вида стимулов, поскольку эпохи без маскера были одними и теми же в сериях с разным положением маскера. Межстимульный интервал от начала эпохи до начала следующей был фиксирован и составлял 10000 мс, включая паузу 930 мс между окончанием одной эпохи и началом следующей. Серии каждого типа предъявлялись минимум 4 раза каждому из испытуемых. Чередование серий было рандомизировано индивидуально и по всей группе. Каждый из видов эпох с маскером был предъявлен испытуемому минимум 32 раза, что соответствовало (с учетом трехкратного повторения стимулов) предъявлению 96 тестовых сигналов каждого вида. Запись одной серии продолжалась около 8 мин. В течение одного экспериментального дня на одном испытуемом записывали по 6–8 серий. Таким образом, каждый испытуемый проходил эксперимент в течение 3–4 дней с интервалом 1–2 нед.

Регистрация и обработка ЭЭГ. Регистрацию ЭЭГ проводили при помощи хлорсеребряных электродов, в 32 точках по международной систе-

ме 10–20, с заменой точек отведения PO_3/PO_4 на C_5/C_6 . 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 регистрировали с помощью энцефалографа *ActiveTwo* (*Biosemi*, Голландия) и специально разработанной программы, обеспечивающей фильтрацию сигналов и запись на жесткий диск компьютера. ЭЭГ оцифровывали в полосе 0–102 Гц с частотой дискретизации 2048 Гц с последующим понижением до частоты 512 Гц.

Непрерывную запись ЭЭГ разбивали на эпохи длительностью 10000 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* [23]. 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 в каждом канале на включение (*ON*-ответ), на начало движения (*MOR*) и на выключение сигнала (*OFF*-ответ) происходило следующим образом:

- 1) в пределах каждой эпохи выделяли участки, соответствующие реакции на каждое из трех повторений тестового сигнала, и усредняли их между собой;

- 2) усредняли реакции на одинаковые стимулы в тишине, регистрируемые в качестве контроля в сериях с разным положением маскера. Таким образом, для анализа потенциала *MOR* были сформированы выборки участков ЭЭГ, содержащих ВП на начало движения, отдельно для каждой скорости и направления движения. Для каждого условия у каждого испытуемого в среднем было отобрано и усреднено 97 ± 1 (среднее $\pm$ ст. ошибка) участков ЭЭГ;

- 3) для анализа *ON*- и *OFF*-ответов в каждом из условий усредняли реакции на сигналы, содержавшие разные скорости во втором временном фрагменте (изменения ΔI в течение 200 или 400 мс), а для ответов на центральные участки сигналов усредняли также реакции на разные на-

правления движения (для *ON*-ответов — влево и вправо от центра, для *OFF*-ответов — слева и справа к центру). В результате были сформированы выборки участков ЭЭГ, содержащих ВП на включение и на выключение сигнала в трех возможных положениях (слева, справа или в центре), звучащего в тишине либо на фоне левого, центрального или правого маскера. Для анализа *MOR* этого усреднения не делали.

С учетом устранения артефактов, в среднем у каждого испытуемого для дальнейшего анализа *ON*- и *OFF*-ответов было отобрано 394 ± 12 участков ЭЭГ для центрального положения сигнала и по 197 ± 6 участков ЭЭГ для левого и правого.

Для анализа межполушарной асимметрии вызванной активности были выделены симметричные электродные кластеры в левом ($FC_1, Fp_1, AF_3, F_3, C_3, FC_5, C_5, F_7, T_7$) и правом полушарии ($FC_2, Fp_2, AF_4, F_4, C_4, FC_6, C_6, F_8, T_8$) (рис. 1, Б). Индивидуальные данные ЭЭГ этих отведений усредняли в левом и правом кластере для каждого из экспериментальных условий (рис. 1, А). Для получения гранд-усредненных потенциалов в каждом условии и каждом кластере проводили усреднение по группе в целом. Для определения пиковой латентности каждого из компонентов ВП, относительно которой центрируется временное окно при измерении ВП в обоих кластерах, индивидуальные записи ЭЭГ для каждого условия и каждого события усредняли по симметричной группе 24 фронтально-центральных электродов ($Fz, Cz, Fp_1, AF_3, F_3, F_7, FC_1, FC_5, C_3, C_5, T_7, CP_1, CP_5, Fp_2, AF_4, F_4, F_8, FC_2, FC_6, C_4, C_6, T_8, CP_2$ и CP_6).

В левом и правом кластерах индивидуальные значения средних амплитуд компонентов N1, P2 и N2 *ON*- и *OFF*-ответов, а также компонентов сN1 и сP2 *MOR*, определяли в окне шириной 50 мс, центрированном на соответствующем пике потенциала, усредненного по всей выборке ($n = 18$) и по группе 24 электродов. Измеренные амплитуды *ON*- и *OFF*-ответов подвергали 3-факторному дисперсионному анализу (*repeated measures ANOVA, rmANOVA*) с факторами Маскер (без маскера, левый, центральный, правый), Сигнал (левый, центральный, правый) и Полушарие (левое, правое). Амплитуды компонентов сN1 и сP2 *MOR* подвергали 4-факторному дисперсионному анализу (*repeated measures ANOVA, rmANOVA*) с факторами Маскер (без маскера, левый, центральный, правый), Скорость сигнала (быстро, медленно), Направление (от центра влево, от центра вправо, слева к центру, справа к центру) и Полушарие (левое, правое). Для всех компонентов реакции межполушарную асимметрию рассматривали как взаимодействия, включающие фактор Полушарие.

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 ИССЛЕДОВАНИЯ

ВП на тестовый сигнал в условиях маскировки. Пример ВП в реакции на тестовый сигнал, предъявленный в тишине или на фоне маскера, приведен на рис. 2. Маскировка оказывала существенное влияние как на амплитуду, так и на латентность основных колебаний ВП. Компоненты N1, P2 и N2 в условиях маскировки развивались позже и достигали меньшей величины, чем в реакции на сигнал в тишине. Подробное исследование влияния пространственной маскировки на параметры ВП описано в работе [22].

Межполушарная асимметрия ON-ответа. Пространственное распределение амплитуд компонентов N1 и P2 *ON*-ответа существенно изменялось в зависимости от взаимного расположения сигнала и маскера (рис. 3 и 4). Количественная оценка межполушарной асимметрии реакций на тестовый сигнал в тишине и в условиях маскировки проводилась путем сравнения амплитуд основных компонентов ВП в реакциях левого и правого электродных кластеров ($FC_1, Fp_1, AF_3, F_3, C_3, FC_5, C_5, F_7, T_7$ и $FC_2, Fp_2, AF_4, F_4, C_4, FC_6, C_6, F_8, T_8$). Дисперсионный анализ (*rmANOVA*) средних амплитуд компонентов N1, P2 и N2 (Маскер (без маскера, левый, центральный, правый) $\times$ Сигнал (левый, центральный, правый) $\times$ Полушарие (левое, правое)) выявил значимые главные эффекты Маскера и Сигнала для всех трех компонентов. Результаты *rmANOVA* приведены в табл. 1. Главный эффект полушария был обнаружен только для компонента P2: в правом полушарии амплитуда P2 была больше, чем в левом ($p < 0.05$). Результаты попарных сравнений для 3-факторного взаимодействия показаны на рис. 3 и 4: пунктирными рамками выделены случаи достоверных различий ($p < 0.05$).

Максимум волны N1 при предъявлении сигнала в тишине (рис. 3, верхний ряд) занимал фронтально-центрально-латеральное положение (Fz, FC_1, FC_2), со смещением в правое полушарие в случае левого и центрального сигнала ($p < 0.05$ и $p = 0.056$ в попарных сравнениях) и статистически незначимым левосторонним смещением для правого сигнала ($p > 0.05$). Таким образом, при обособленном предъявлении латерализованных сигналов наблюдалась тенденция к контралатеральному доминированию волны N1, сильнее выраженная при левосторонней стимуляции. На фоне маскера, расположенного у противоположного сигнала уха (рис. 3, маскер 180 град), контралатеральность ответа N1 относительно положения сигнала ($p < 0.05$) усиливалась по сравнению с ответом в тишине. При сближении сигнала и маскера на 90 град в случае латерализованных сигналов контралатеральное доминирование оставалось ста-

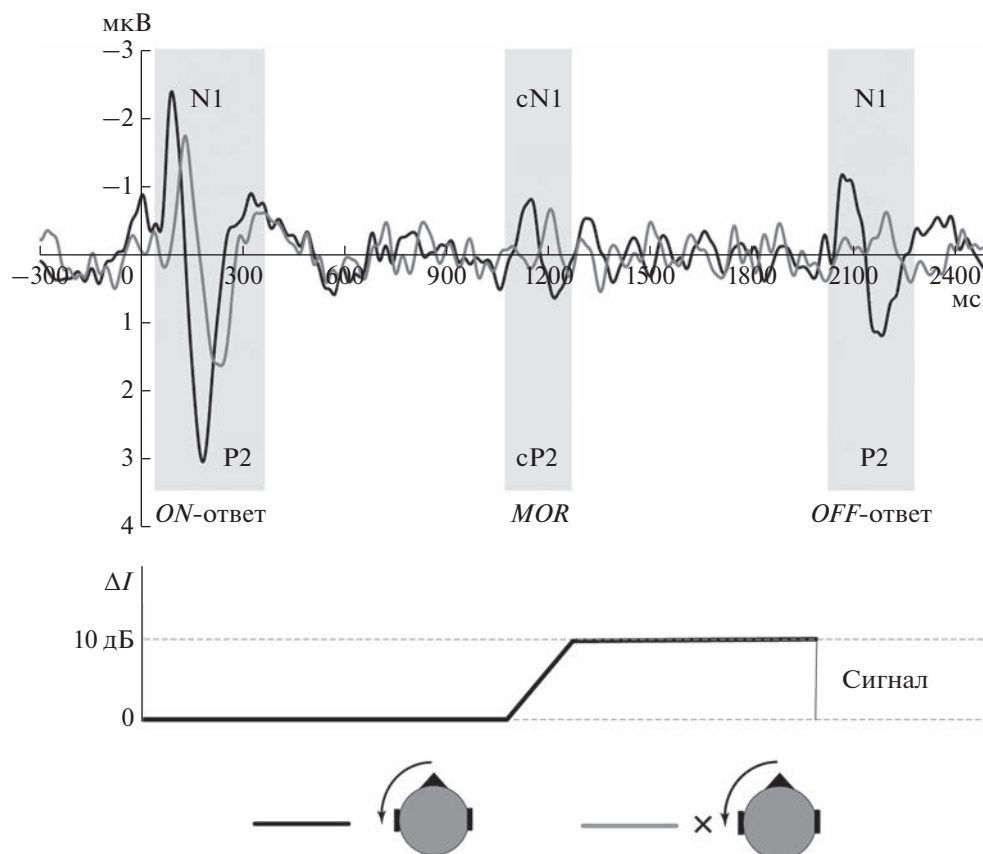


Рис. 2. Пример вызванных потенциалов в реакции на тестовый сигнал без маскира (черная кривая) и в присутствии маскира (серая кривая).

Усреднение по группе 24 фронтально-центральных электродов и по всей выборке испытуемых ($n = 18$). В нижней части — схематическое изображение тестового звукового сигнала относительно времени развития вызванного ответа.

статистически значимым только для левого сигнала (с центральным маскиром, $p < 0.05$), а в случае центрального сигнала сохранялось правостороннее доминирование в присутствии только правого маскира ($p < 0.05$). При совпадении положения сигнала и маскира (рис. 3, маскир 0 град) наблюдалось слабое контралатеральное (правостороннее) доминирование реакции на левый сигнал и на фоне левого маскира ($p = 0.054$).

Максимум компонента P2 демонстрировал асимметричное расположение только в условиях маскировки (рис. 4). Статистическая значимость межполушарных различий ($p < 0.05$) наблюдалась в тех же пространственных комбинациях, что и у компонента N1 (см. пункт на рис. 3 и 4), но в отличие от N1 смещение фокуса P2 было всегда

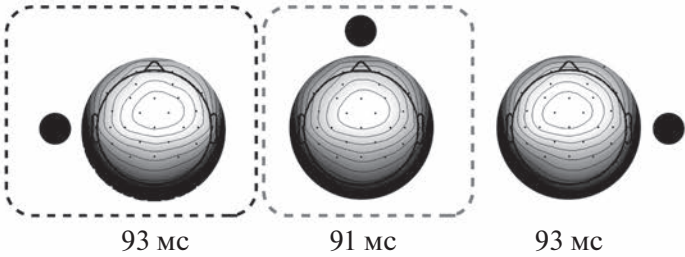
правосторонним. Фокус активности компонента N2 оставался во фронтально-центральной позиции независимо от условий маскировки. Дисперсионный анализ (*rmANOVA*) не выявил значимых межполушарных различий амплитуд N2 ($p > 0.05$). Хотя взаимодействие Маскир $\times$ Полушарие достигло уровня значимости ($p < 0.05$), оно не подтвердилось в последующих попарных сравнениях.

Межполушарная асимметрия MOR. Взаимное расположение сигнала и маскира оказывало влияние на пространственное распределение только негативного компонента MOR — волны cN1. Результаты дисперсионного анализа (*rmANOVA*) средних амплитуд cN1 (Маскир (без маскира, левый, центральный, правый) $\times$ Скорость сигнала (быстро, медленно) $\times$ Направление (от центра

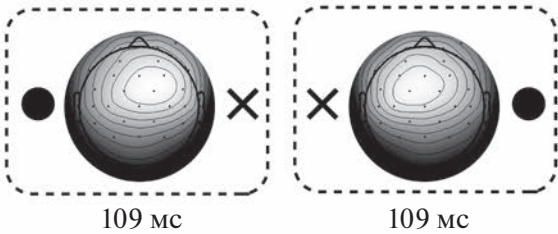
Рис. 3. Топография амплитуды компонента N1 ответа на включение (ON-ответ) в четырех условиях: в тишине, а также при разном взаимном расположении маскира и сигнала (гранд-усреднение, $n = 18$).

Для построения топограмм использованы амплитуды N1 в каждом отведении, усредненные в окне шириной 50 мс, центрированном на пике соответствующего ответа, усредненного по группе 24 фронтально-центральных электродов. Пиковые латентности, использованные для центрирования временных окон, приведены под топограммами. Градиентная шкала показывает величину ответа (мкВ). Кружками обозначены начальные точки траекторий движущихся сигналов, крестиками показано положение маскира. Черным пунктиром обозначены статистически значимые межполушарные различия, серым пунктиром — случаи пограничной статистической значимости.

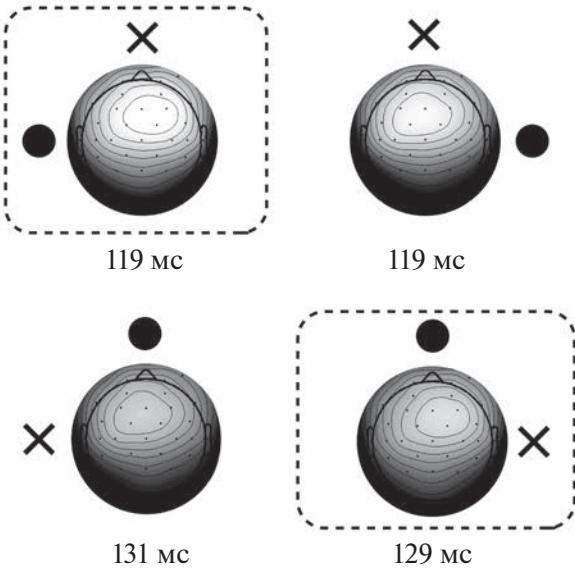
ОН-ответ N1
В тишине



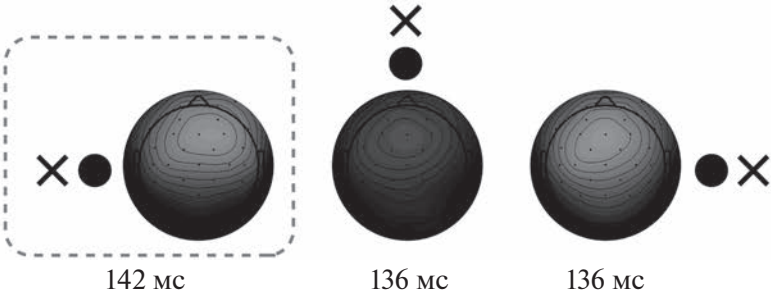
Маскер 180 град



Маскер 90 град



Маскер 0 град



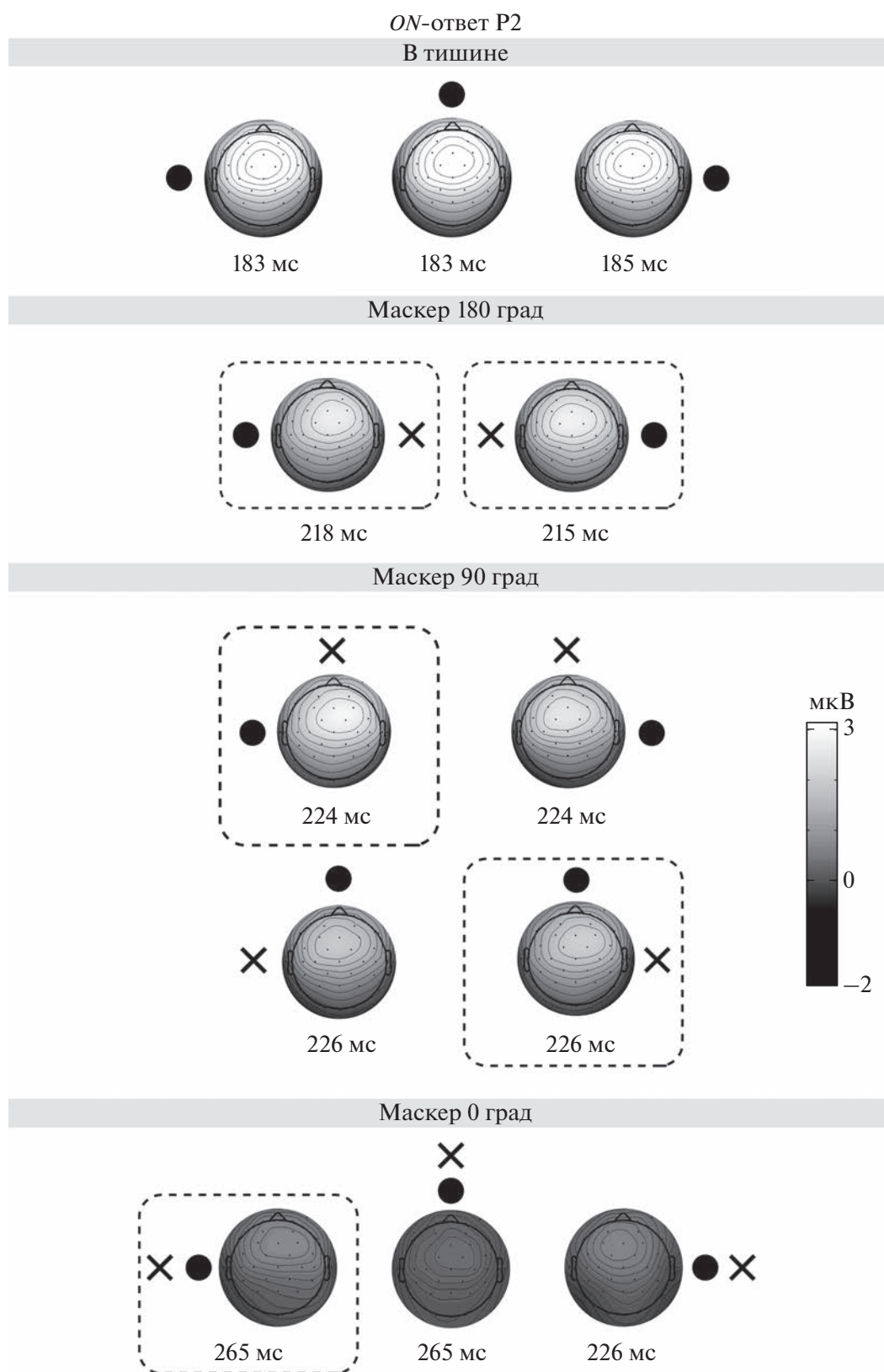


Рис. 4. Топография амплитуды компонента P2 ответа на включение (*ON*-ответ) в четырех условиях: в тишине, а также при разном взаимном расположении маскера и сигнала (гранд-усреднение, $n = 18$). Остальные обозначения см. рис. 3.

Таблица 1. Результаты (F , p и эpsilon) 3-факторной *rmANOVA* средних амплитуд компонентов N1, P2 и N2 в реакциях на тестовый сигнал

Факторы <i>ANOVA</i> (df)	N1		P2		N2	
	F	p	F	p	F	p
Маскер (3, 51)	34.94	<0.001 $\epsilon = 0.46$	110.92	<0.001 $\epsilon = 0.57$	15.20	<0.001 $\epsilon = 0.69$
Сигнал (2, 34)	46.44	<0.001 $\epsilon = 0.82$	19.23	<0.001 $\epsilon = 0.80$	4.82	<0.05 $\epsilon = 0.76$
Полушарие (1, 17)	3.41	0.08	7.51	<0.05	1.62	0.22
Маскер $\times$ Сигнал (6, 102)	39.44	<0.001 $\epsilon = 0.31$	66.66	<0.001 $\epsilon = 0.41$	9.94	<0.001 $\epsilon = 0.67$
Маскер $\times$ Полушарие (3, 51)	8.66	<0.001 $\epsilon = 0.81$	0.89	0.42 $\epsilon = 0.68$	3.17	<0.05 $\epsilon = 0.82$
Сигнал $\times$ Полушарие (2, 34)	31.26	<0.001 $\epsilon = 0.69$	8.72	<0.01 $\epsilon = 0.71$	2.87	0.08 $\epsilon = 0.92$
Маскер $\times$ Сигнал $\times$ Полушарие (6, 102)	2.10	0.09 $\epsilon = 0.65$	8.08	<0.001 $\epsilon = 0.76$	1.37	0.25 $\epsilon = 0.71$

Примечание: факторами *ANOVA* были Маскер (без маскера, левый, центральный, правый), Сигнал (левый, центральный, правый) и Полушарие (левое, правое). Степени свободы (df) приведены в названиях строк (степень свободы эффекта и степень свободы ошибки). Отличные от единицы величины поправок Гринхауза-Гайссера приведены под соответствующими величинами p .

влево, от центра вправо, слева к центру, справа к центру) $\times$ Полушарие (левое, правое)) приведены в табл. 2.

Обнаружены главные эффекты Скорости ($F(1, 17) = 36.40$, $p < 0.001$), Направления ($F(2.1, 36.4) = 5.22$, $p < 0.01$) и Полушария ($F(1, 17) = 5.90$, $p < 0.05$). Главный эффект Полушария отражал большую активность в правом полушарии. Значимый эффект межполушарной асимметрии проявлялся только во взаимодействии Направление $\times$ Полушарие ($(F(2.9, 48.6) = 2.94$, $p < 0.05)$). Согласно попарным сравнениям, амплитуда сN1 в правом электродном кластере была больше, чем в левом, при движении справа налево (от правого уха к центру и от центра к левому уху, $p < 0.05$). Однако при таких сравнениях не выявляется вклад маскировки в асимметрию, поэтому целесообразно рассматривать трехфакторное взаимодействие Маскер $\times$ Направление $\times$ Полушарие ($F(6.2, 104.7) = 1.63$, $p > 0.05$). Это взаимодействие в целом не значимо, но в попарных сравнениях обнаружено высоко значимое различие ($p < 0.001$): только в отсутствие маскера при движении сигнала от центра влево амплитуда сN1 была больше в правом полушарии, чем в левом (рис. 5). Во всех остальных условиях межполушарные различия были далеки от уровня значимости ($p > 0.05$).

Аналогичный анализ (*rmANOVA*) средних амплитуд волны сP2 показал, что фактор Полушарие не был значимым и не входил ни в одно значимое взаимодействие ($p > 0.05$). Фронтально-центрального распределение сP2 не изменялось ни при каких экспериментальных условиях.

Межполушарная асимметрия OFF-ответа. Дисперсионный анализ (*rmANOVA*) средних амплитуд компонентов N1, P2 и N2 ответа на выключе-

ние сигнала с факторами Полушарие (левое, правое), Маскер (без маскера, левый, центральный, правый) и Сигнал (левый, центральный, правый)) показал, что ни один из компонентов OFF-ответа не демонстрировал межполушарной асимметрии ($p > 0.05$): их пространственное распределение оставалось фронтально-центрального вне зависимости от экспериментальных условий.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследовали межполушарную асимметрию электрической активности мозга в условиях слуховой пространственной маскировки. Использовали неподвижные маскиры разной латерализации и тестовые сигналы, соответствующие парадигме отсроченного движения. Пространственные эффекты создавали за счет межшумных различий по интенсивности. Измеряли амплитуду ВП в реакции на включение тестового сигнала, на его движение и на выключение. Согласно полученным результатам, пространственная маскировка оказывала различное влияние в разных временных интервалах вызванных реакций.

Межполушарная асимметрия ON-ответа. ON-ответ представлял собой ВП на включение неподвижных начальных участков сигнала, расположенных по центру или около левого/правого уха. При обособленном предъявлении сигнала (в тишине) наблюдалось контралатеральное преобладание волны N1. Этот результат находится в соответствии с данными литературы, поскольку в целом ряде работ были описаны более сильные или более ранние ответы от полушария, контралатерального сигналу [24–27]. В ситуации самой слабой маскировки, возникавшей при угловом рас-

Таблица 2. Результаты (F , p и ϵ) 4-факторной *rmANOVA* средних амплитуд компонента cN1 MOR в реакциях на движущийся тестовый сигнал

Факторы ANOVA (df)	Амплитуда cN1	
	F	p
Маскер (3, 51)	2.64	0.06, $\epsilon = 0.96$
Скорость (1, 17)	36.40	<0.001
Направление (3, 51)	5.22	<0.01 , $\epsilon = 0.71$
Полушарие (1, 17)	5.90	<0.05
Маскер $\times$ Скорость (3, 51)	3.11	<0.05 , $\epsilon = 0.76$
Маскер $\times$ Направление (9, 153)	39.44	<0.05 , $\epsilon = 0.68$
Скорость $\times$ Направление (3, 51)	1.86	0.17, $\epsilon = 0.67$
Маскер $\times$ Скорость $\times$ Направление (9, 153)	0.87	0.50, $\epsilon = 0.51$
Маскер $\times$ Полушарие (3, 51)	0.56	0.63, $\epsilon = 0.92$
Скорость $\times$ Полушарие (1, 17)	1.82	0.20
Маскер $\times$ Скорость $\times$ Полушарие (3, 51)	0.22	0.81, $\epsilon = 0.66$
Направление $\times$ Полушарие (3, 51)	2.94	<0.05 , $\epsilon = 0.95$
Маскер $\times$ Направление $\times$ Полушарие (9, 153)	1.63	0.15, $\epsilon = 0.68$
Скорость $\times$ Направление $\times$ Полушарие (3, 51)	1.64	0.20, $\epsilon = 0.83$
Маскер $\times$ Скорость $\times$ Направление $\times$ Полушарие (9, 153)	0.73	0.64, $\epsilon = 0.71$

Примечание: факторами ANOVA были Маскер (без маскера, левый, центральный, правый), Скорость (быстро, медленно), Направление (от центра влево, от центра вправо, слева к центру, справа к центру) и Полушарие (левое, правое). Степени свободы (df) приведены в названиях строк (степень свободы эффекта и степень свободы ошибки). Отличные от единицы величины поправок Гринхауза-Гайссера приведены рядом с соответствующими величинами p .

стоянии 180 град между маскером и сигналом [22], контралатеральность волны N1 относительно положения сигнала становилась сильнее. Можно сказать, что максимум N1 смещался в сторону маскера, как если бы маскер подавлял активность преимущественно на контралатеральной ему стороне. Аналогичный характер асимметрии наблюдался при угловом разнесении 90 град: правосторонний маскер подавлял ответ на центральный сигнал в большей степени в левом (контралатеральном маскеру) полушарии. При сильно выраженной маскировке, когда маскер расположен вблизи начала траектории сигнала, асимметрия практически отсутствовала.

В целом усиление асимметрии распределения N1 в условиях маскировки связано, скорее всего, именно с угловым разнесением маскера и сигнала. В начале эпохи стимуляции звучит только маскер, и реакция на него формируется за счет нейронных популяций, настроенных на соответствующие межзвучные различия. Затем включение тестового сигнала в другой точке пространства создает заметное слуховое событие, и в реакцию на него вовлекаются другие нейронные группы. В результате можно наблюдать выраженный суммарный ответ (рис. 2) и контралатеральное смещение фокуса активности.

Следует также отметить, что в момент включения сигнала на фоне маскера величина прироста интенсивности в левом и правом акустическом канале различалась в зависимости от взаимного расположения сигнала и маскера. Максимальный

прирост интенсивности в канале наблюдается, когда маскер латерализуется с противоположной данному каналу стороны пространства, а сигнал — с той же стороны. Согласно нашим данным, фокус активности N1 смещается в сторону, противоположную каналу, в котором прирост интенсивности максимален. Амплитуду компонента N1 в наибольшей степени связывают с величиной изменений энергии в акустическом раздражителе [28]. Наблюдаемое усиление асимметрии N1 при маскировке позволяет предположить, что на предсознательном этапе (до переключения внимания на стимул) слуховая система использует для выделения сигнала из шума как бинауральные, так и моноуральные признаки, в то время как на уровне осознанного восприятия (после переключения внимания) происходит оценка только бинаурального признака — положения слитного звукового образа.

Компонент N1 считается показателем предсознательной обработки стимулов, тогда как волна P2 предположительно отражает переключение внимания [29]. Эти функциональные различия приводят к различиям в топографии волн N1 и P2. Межполушарная асимметрия компонента P2 отсутствовала при предъявлении сигнала в тишине, что также соответствует литературным данным [27], но проявлялась при маскировке. Однако, в отличие от компонента N1, во всех комбинациях маскера и сигнала амплитуда P2 была больше в правом полушарии. В принципе, правосторонняя асимметрия также соответствует данным литера-

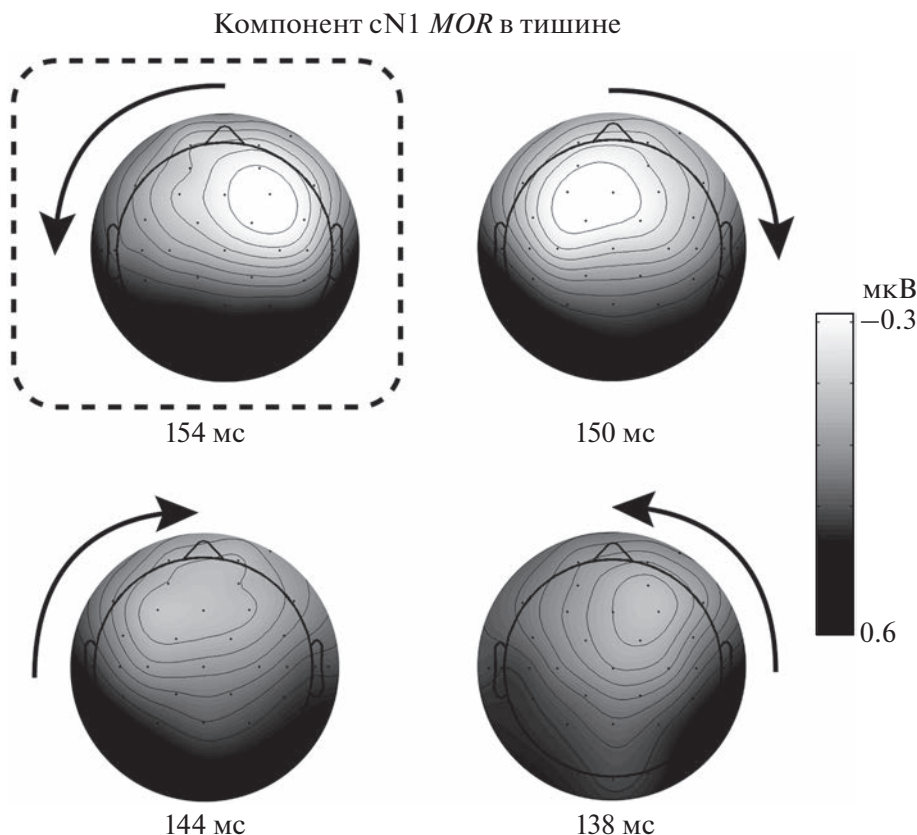


Рис. 5. Топография амплитуды компонента сN1 ответа на движение (*MOR*) в отсутствие маскера (гранд-усреднение, $n = 18$). Стрелками показаны траектории движения тестовых стимулов. Латентности указаны относительно момента начала движения. Остальные обозначения см. рис. 3.

туры, свидетельствующим о важности слуховой коры правого полушария для локализации источника звука (нейрохирургические данные: [30–32]; данные функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ) и магнитоэнцефалографии (МЭГ): [33–35]). Возможно, при одновременном звучании двух сигналов из разных точек пространства слуховая система решает более сложную локализационную задачу, на которую переключается непроизвольное внимание даже в условиях пассивного прослушивания. Согласно существующим представлениям, нейронные сети, связанные с непроизвольным слуховым вниманием, способны перестраивать изначально существующую контралатеральную асимметрию слуховой системы. Активация этих сетей высокого порядка приводит к тому, что структуры правой фронтотемной коры обрабатывают сигналы, поступающие не только слева, но и с обеих сторон акустического пространства [2, 36, 37]. Можно предположить, что правосторонняя асимметрия P2 в условиях пространственной маскировки отражает именно эти процессы.

Межполушарная асимметрия *MOR*. В реакции на начало движения межполушарная асимметрия проявлялась только в тишине. Иными словами,

пространственная маскировка движущегося сигнала приводила к исчезновению различий в величине *MOR* между полушариями, при любом взаимном расположении сигнала и маскера. В отсутствие маскировки негативный компонент *MOR* (волна сN1), вызванный движением сигнала от центра влево, был более выражен в правом полушарии, т.е. на стороне, контралатеральной сигналу. Максимум сN1 был расположен в области электрода F_4 (рис. 5). При движении сигнала от центра вправо максимум сN1 был смещен влево, т.е. также в контралатеральное полушарие, но область максимума захватывала среднюю линию (электроды F_3 , FC_1 и Fz), и смещение не достигало статистической значимости. Движение сигнала слева и справа к центру приводило к незначительному смещению активности в направлении, противоположном направлению движения: сдвигу влево при движении слева к центру и сдвигу вправо при движении справа к центру.

Согласно данным литературы, топография *MOR* в отсутствие маскировки, чаще всего, описывается как контралатеральное доминирование. Так, по данным [6], максимум распределения *MOR* находился в полушарии, контралатеральном направлению движения, причем ответ на движение влево

имел большую степень контралатеральности, чем на движение вправо. В этой работе движение было создано за счет линейного изменения ΔT . В нашем предыдущем исследовании ([19]: также линейные изменения ΔT) топография амплитуды компонента cN1 характеризовалась правосторонним фронтально-центральной максимумом реакции на движение влево и билатеральным распределением реакции на движение вправо.

Систематическое исследование латерализации MOR в тишине было выполнено в условиях свободного звукового поля [27]. В этой работе неподвижные начальные участки сигналов были локализованы слева и справа от средней линии под углом ± 44 град, а движение было направлено от них к центру или к периферии. Контралатеральное преобладание cN1 определялось положением начальной точки траектории (слева или справа). Движение к центру или к периферии в левой половине акустического пространства вызывало большую активацию правого полушария. При стимуляции в правой половине пространства ситуация была иной: движение вправо (к периферии) вызывало больший ответ левого полушария, а движение влево (к центру) вызывало симметричный ответ обоих полушарий. Компонент cP2 демонстрировал контралатеральность направлению движения, независимо от положения начальной точки. Движение влево в левой части пространства вызывало больший ответ правого полушария, тогда как движение вправо в правой части пространства вызывало больший ответ слева.

В настоящем исследовании движение сигнала создавалось за счет линейного изменения ΔI . Известно, что акустические признаки, применяемые для создания пространственных эффектов (изменения ΔI или ΔT , передаточные функции головы или стимуляция в свободном поле) влияют не только на амплитуду и латентность компонентов MOR, но и на их пространственное распределение. Стимуляция в свободном поле или с применением передаточных функций приводила к суперпозиции эффектов контралатерального и правостороннего доминирования вызванной активности. Предполагается, что это связано с произвольным переключением внимания и с вовлечением нейронных сетей высокого порядка [38]. Явления межполушарной асимметрии выражены сильнее в случае движения экстернализованных звуковых образов, чем при изменениях ΔI или ΔT . Поэтому неудивительно, что полученные нами результаты только частично соответствуют описанным в работе [27]: асимметрия волны cN1 при движении от периферии к центру в нашей работе оказалась незначительной, а компонент cP2 вообще не демонстрировал асимметрии.

Топография ответов на движение с разными скоростями исследована в работах S. Getzmann и J. Lewald [17, 18, 27]. Сравнение MOR, вызванного плавным движением со скоростями 90, 180 и

360 град/с, показало, что контралатеральность MOR уменьшалась при снижении скорости, а при скорости 90 град/с активация наблюдалась только в правом полушарии [17]. С другой стороны, впоследствии была описана меньшая контралатеральность MOR в реакции на мгновенное смещение стимула, чем на плавное движение [18]. В нашей предыдущей работе [19] при движении стимулов со скоростями 255 и 450 град/с не обнаружено достоверной связи межполушарной асимметрии MOR со скоростью. Согласно данным настоящего исследования, скорость сигнала также не оказывала значимого влияния на распределение MOR по поверхности головы. Таким образом, взаимосвязь скорости стимула и топографии MOR остается до конца не выясненной.

Межполушарная асимметрия OFF-ответа. Распределение OFF-ответа было симметричным при всех экспериментальных условиях, сохраняя максимум во фронтально-центральной области. Это свидетельствует о существенных отличиях топографии OFF-ответа от топографии ON-ответа, хотя набор пространственных положений неподвижных участков сигнала, вызывавших OFF- и ON-ответы, был одинаковым. Вероятно, разница в распределении ON- и OFF-ответов связана с их функциональными различиями. Существует точка зрения, что за реакции на включение и выключение сигнала могут быть ответственны отчасти различные популяции нейронов с различными свойствами [39–42]. Фронтально-центральное распределение OFF-ответа в принципе может возникать как результат совместной работы широко распределенной нейронной сети, активность которой направлена на перцептивную группировку стимулов [43]. Отсутствие асимметрии OFF-ответа не позволяет отнести возможные произвольные переключения слухового внимания к ключевым факторам возникновения межполушарной асимметрии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Появление фонового маскера на слуховой сцене усиливало межполушарную асимметрию ON-ответа на сигнал по сравнению с тишиной. При этом компонент N1 демонстрировал контралатеральное преобладание, а компонент P2 — правостороннее. Асимметрия обоих компонентов была максимальной при разнесении маскера и начального участка сигнала на 180 град, т.е. при самой слабой маскировке. При сближении маскера с начальным участком сигнала асимметрия N1 и P2 ослабевала и сохранялась только при левосторонней стимуляции.

В отличие от ON-ответа, в реакции на начало движения межполушарная асимметрия проявлялась только в тишине: волна cN1 при движении от центра влево была более выражена на контралатеральной стороне, т.е. справа. В условиях маски-

ровки различий между потенциалами *MOR* левого и правого полушарий не было.

Таким образом, проведенное исследование выявило принципиально различное влияние слуховой пространственной маскировки на топографию разных компонентов ВП, регистрируемых в парадигме отсроченного движения. В начале эпохи стимуляции, т.е. в ответе на включение, наблюдалось усиление межполушарной асимметрии компонентов ВП при маскировке. Оно было связано с тем, что включение сигнала представляло достаточно заметное слуховое событие в пределах эпохи, особенно при большом угловом расстоянии между маскером и начальным положением сигнала. В середине эпохи, реакция на движение была сильно подавлена и запаздывала относительно ответа в тишине, поэтому асимметрию распределения *MOR* невозможно было наблюдать. В конце эпохи не обнаружено асимметрии в топографии *OFF*-ответа ни в тишине, ни при маскировке. Таким образом, влияние одновременной пространственной маскировки на межполушарную асимметрию ВП в парадигме отсроченного движения сосредоточено, главным образом, в интервале реакции на включение сигнала.

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 (Санкт-Петербург) (Протокол № 22-02).

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

Финансирование работы. Работа выполнена при поддержке РНФ (грант № 22-25-00033).

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вайтулевич С.Ф., Петропавловская Е.А., Шестопалова Л.Б., Никитин Н.И. Функциональная межполушарная асимметрия мозга человека и слуховая функция // Физиология человека. 2019. Т. 45. № 2. С. 103.
Vaitulevich S.F., Petropavlovskaya E.A., Shestopalova L.B., Nikitin N.I. Functional interhemispheric asymmetry of human brain and audition // Human Physiology. 2019. V. 45. № 2. P. 202.
2. Teshiba T.M., Ling J., Ruhl D.A. et al. Evoked and intrinsic asymmetries during auditory attention: implications for the contralateral and neglect models of functioning // Cereb. Cortex. 2013. V. 23. № 3. P. 560.
3. Deouell L.Y., Bentin S., Giard M.H. Mismatch negativity in dichotic listening: evidence for interhemispheric differences and multiple generators // Psychophysiology. 1998. V. 35. № 4. P. 355.
4. Kaiser J., Lutzenberger W., Preissl H. et al. Right-hemisphere dominance for the processing of sound-source lateralization // J. Neurosci. 2000. V. 20. № 17. P. 6631.
5. Salminen N.H., Tiitinen H., Miettinen I. et al. Asymmetrical representation of auditory space in human cortex // Brain. Res. 2010. V. 1306. P. 93.
6. 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. V. 97. № 2. P. 1649.
7. Schönwiesner M., Krumbholz K., Rübsamen R. et al. Hemispheric asymmetry for auditory processing in the human auditory brainstem, thalamus, and cortex // Cereb. Cortex. 2007. V. 17. № 2. P. 492.
8. 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. V. 14. № 1. P. 83.
9. Litovsky R.Y. Spatial release from masking // Acoust. Today. 2012. V. 8. № 2. P. 18.
10. Альтман Я.А., Вайтулевич С.Ф. Слуховые вызванные потенциалы человека и локализация источника звука. СПб.: Наука, 1992. 136 с.
11. Альтман Я.А. Пространственный слух. СПб.: Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, 2011. 311 с.
12. Bibee J.M., Stecker G.C. Spectrotemporal weighting of binaural cues: Effects of a diotic interferer on discrimination of dynamic interaural differences // J. Acoust. Soc. Am. 2016. V. 140. № 4. P. 2584.
13. Böhm T.M., Shestopalova L., Bendixen A. et al. The role of perceived source location in auditory stream segregation: Separation affects sound organization, common fate does not // Learn. Percept. 2013. V. 5. № 2. P. 55.
14. Shestopalova L., Böhm T.M., Bendixen A. et al. Do audio-visual motion cues promote segregation of auditory streams? // Front. Neurosci. 2014. V. 8. P. 64.
15. Pastore M.T., Yost W.A. Spatial Release from Masking with a Moving Target // Front. Psychol. 2017. V. 8. P. 2238.
16. Варфоломеев А.Л., Старостина Л.В. Слуховые вызванные потенциалы человека при иллюзорном движении звукового образа // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2006. Т. 92. № 9. С. 1046.
17. Getzmann S. Effect of auditory motion velocity on reaction time and cortical processes // Neuropsychologia. 2009. V. 47. № 12. P. 2625.
18. Getzmann S., Lewald J. Cortical processing of change in sound location: smooth motion versus discontinuous displacement // Brain Res. 2012. V. 1466. P. 119.
19. Shestopalova L.B., Petropavlovskaya E.A., Semenova V.V., Nikitin N.I. Brain oscillations evoked by sound motion // Brain Res. 2021. V. 1752. P. 147232.
20. Семенова В.В., Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А. и др. Латентность вызванного потенциала как показатель интегрирования акустической информации о движении звука // Физиология человека. 2022. Т. 48. № 4. С. 57.
Semenova V.V., Shestopalova L.B., Petropavlovskaya E.A. et al. Latency of motion onset response as an integrative measure of processing sound movement // Human Physiology. 2022. V. 48. № 4. P. 401.
21. Доброхотова Т.А., Брагина Н.Н. Левши. М.: Книга, 1994. 232 с.

22. Шестопалова Л.Б., Петропавловская Е.А., Саликова Д.А. и др. Слуховые вызванные потенциалы человека в условиях пространственной маскировки // Физиология человека. 2022. Т. 48. № 6. С. 32.
Shestopalova L.B., Petropavlovskaya E.A., Salikova D.A. et al. Event-related potentials in conditions of auditory spatial masking in humans // *Human Physiology*. 2022. V. 48. № 6. P. 633.
23. Delorme A., Sejnowski T., Makeig S. Enhanced detection of artifacts in EEG data using higher-order statistics and independent component analysis // *NeuroImage*. 2007. V. 34. № 4. P. 1443.
24. Fujiki N., Riederer K.A.J., Jousmäki V. et al. Human cortical representation of virtual auditory space: differences between sound azimuth and elevation // *Eur. J. Neurosci*. 2002. V. 16. № 11. P. 2207.
25. Palomäki K., Alku P., Mäkinen V. et al. Sound localization in the human brain: neuromagnetic observations // *Neuroreport*. 2000. V. 11. № 7. P. 1535.
26. Palomäki K.J., Tiitinen H., Mäkinen V. et al. Spatial processing in human auditory cortex: the effects of 3D, ITD, and ILD stimulation techniques // *Brain Res. Cogn. Brain Res*. 2005. V. 24. № 3. P. 364.
27. Getzmann S. Auditory motion perception: onset position and motion direction are encoded in discrete processing stages // *Eur. J. Neurosci*. 2011. V. 33. № 7. P. 1339.
28. Somervail R., Zhang F., Novembre G. et al. Waves of Change: Brain Sensitivity to Differential, not Absolute, Stimulus Intensity is Conserved Across Humans and Rats // *Cereb. Cortex*. 2021. V. 31. № 2. P. 949.
29. Lewald J., Getzmann S. Electrophysiological correlates of cocktail-party listening // *Behav. Brain Res*. 2015. V. 292. P. 157.
30. Tanaka H., Hachisuka K., Ogata H. Sound lateralisation in patients with left or right cerebral hemispheric lesions: relation with unilateral visuo-spatial neglect // *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry*. 1999. V. 67. № 4. P. 481.
31. Zatorre R.J., Penhune V.B. Spatial localization after excision of human auditory cortex // *J. Neurosci*. 2001. V. 21. № 16. P. 6321.
32. Spierer L., Bellmann-Thiran A., Maeder Ph. et al. Hemispheric competence for auditory spatial representation // *Brain*. 2009. V. 132. Pt. 7. P. 1953.
33. Zatorre R.J., Mondor T.A., Evans A.C. Auditory attention to space and frequency activates similar cerebral systems // *NeuroImage*. 1999. V. 10. № 5. P. 544.
34. Brunetti M., Belardinelli P., Caulo M. et al. Human brain activation during passive listening to sounds from different locations: an fMRI and MEG study // *Hum. Brain Mapp*. 2005. V. 26. № 4. P. 251.
35. Tiitinen H., Salminen N.H., Palomäki K.J. et al. Neuro-magnetic recordings reveal the temporal dynamics of auditory spatial processing in the human cortex // *Neurosci. Lett*. 2006. V. 396. № 1. P. 17.
36. Petit L., Simon G., Joliot M. et al. Right hemisphere dominance for auditory attention and its modulation by eye position: an event-related fMRI study // *Restor. Neurol. Neurosci*. 2007. V. 25. № 3–4. P. 211.
37. Richter N., Schröger E., Rübsamen R. Hemispheric specialization during discrimination of sound sources reflected by MMN // *Neuropsychologia*. 2009. V. 47. № 12. P. 2652.
38. Getzmann S., Lewald J. Effects of natural versus artificial spatial cues on electrophysiological correlates of auditory motion // *Hear. Res*. 2010. V. 259. № 1–2. P. 44.
39. Abeles M., Goldstein M.H., Jr. Responses of single units in the primary auditory cortex of the cat to tones and to tone pairs // *Brain Res*. 1972. V. 42. № 2. P. 337.
40. He J., Hashikawa T., Ojima H., Kinouchi Y. Temporal integration and duration tuning in the dorsal zone of cat auditory cortex // *J. Neurosci*. 1997. V. 17. № 7. P. 2615.
41. Recanzone G.H. Response profiles of auditory cortical neurons to tones and noise in behaving macaque monkeys // *Hear. Res*. 2000. V. 150. № 1. P. 104.
42. Phillips D.P., Hall S.E., Boehnke S.E. Central auditory onset responses, and temporal asymmetries in auditory perception // *Hear. Res*. 2002. V. 167. № 1–2. P. 192.
43. Szabó B.T., Denham S.L., Winkler I. Computational Models of Auditory Scene Analysis: A Review // *Front. Neurosci*. 2016. V. 10. P. 524.

Spatial Auditory Masking Affects the Interhemispheric Asymmetry of Evoked Responses

L. B. Shestopalova^{a,*}, E. A. Petropavlovskaya^a, D. A. Salikova^a, V. V. Semenova^a

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

^{*}*E-mail: shestopalovalb@infran.ru; shestolido@mail.ru*

Interhemispheric asymmetry of electrical brain activity was investigated in the conditions of spatial auditory masking. Moving test signals were presented either in silence or against the background of stationary maskers of various spatial positions. The spatial properties of the stimuli were defined by interaural level differences (ILD). Onset-energy responses (ON-responses), motion-onset responses (MOR) and OFF-responses were analyzed. To compute the topograms and to analyze asymmetry, the amplitudes of each component were averaged over the symmetric electrode clusters in the left and right hemispheres. The ON-responses showed a contralateral dominance of the N1 component in silence, and the degree of contralateral bias increased in masking conditions. Interhemispheric asymmetry of the P2 component was absent in silence. However, the P2 amplitude was higher in the right hemisphere in all combinations of masker and signal. The asymmetry of both deflections was maximal when the masker and the initial portion of the signal were separated by 180 degrees. On the contrary, the interhemispheric asymmetry of the motion-onset response was found only in silence: the cN1 deflection was biased to the side contralateral to the signal. The topography of the OFF-response was symmetrical under all experimental conditions.

Keywords: EEG, event-related potentials, lateralization, masking, asymmetry.