

На правах рукописи

**Гвоздева Алиса Петровна**

**ИНЕРЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В СЛУХОВОЙ СИСТЕМЕ ПРИ  
ЛОКАЛИЗАЦИИ ПРИБЛИЖАЮЩЕГОСЯ ЗВУКОВОГО ОБРАЗА**

03.03.01 – физиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2015

Работа выполнена в Лаборатории сравнительной физиологии сенсорных систем Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук

**Научный руководитель:**

доктор биологических наук

**Андреева Ирина Германовна**

**Официальные оппоненты:**

**Бобошко Мария Юрьевна**, доктор медицинских наук, заведующая лабораторией слуха и речи научно-исследовательского центра государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Первый Санкт-Петербургский государственный медицинский университет им. акад. И.П. Павлова» Минздрава России

**Огородникова Елена Александровна**, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией психофизиологии речи Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института физиологии им. И.П. Павлова Российской Академии Наук

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Защита состоится «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2015 г. в \_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 002.127.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук (194223, Санкт-Петербург, пр. Тореза, д. 44).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук, <http://www.iephb.ru/sovet.htm>

Автореферат разослан «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2015 г.

Ученый секретарь диссертационного совета:

доктор биологических наук

**Парнова Римма Германовна**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Слуховая оценка изменения расстояния до источников звука имеет важное биологическое значение для человека и животных, т.к. является необходимым условием для ориентации в окружающем пространстве. Приближающиеся звуковые источники могут представлять опасность, а удаляющиеся – быть объектами преследования. От точности локализации и времени, необходимого для этого процесса, зависит выбор дальнейших действий субъекта. Несмотря на высокую значимость локализации звуковых источников, движущихся по радиальной координате, этот вопрос пространственного слуха остается наименее изученным.

Локализация движущихся звуковых источников, в том числе приближающихся и удаляющихся, характеризуется инерционностью – сохранением во времени определенного состояния слуховой системы в целом или отдельных ее элементов при анализе динамических свойств звуковых сигналов (Альтман, 2008). Все проявления инерционности можно разделить на возникающие во время локализации движения и после нее. К первым относят: восприятие непрерывно движущихся источников звука при их моделировании последовательностями звуковых посылок (Висков, 1975; Вартанян, Черниговская, 1980; Strybel et al., 1992); обнаружение движения по разным координатам пространства, которое требует некоторого времени наблюдения за источником – от 60 до 400 мс (Андреева, Альтман, 2000; Saberi, Perrott, 1990; Vliegen, Van Opstal, 2004); оценку положений начальной и конечной точек траектории движения, происходящую с запаздыванием во времени (Петропавловская и др., 2010, 2011; Altman et al., 1999; Getzmann, 2005). Ко вторым проявлениям инерционности относят слуховое последствие движения – изменение восприятия направления и скорости движения звуковых источников (тестовых стимулов) после прослушивания другого движущегося источника (адаптирующего стимула). Это явление связывают с функционированием в слуховой системе нейронов детекторов движения, которые могут избирательно реагировать на изменения отдельных признаков локализации звуковых источников (Grantham, Wightman, 1979; Deas et al., 2008). В результате стимуляции происходит изменение функционального состояния нейронов детекторов, вызывающее искажение восприятия скорости и направления движения последующих стимулов.

Временные показатели инерционности имеют ключевое значение для понимания механизмов слухового анализа движения, представление о которых развивается в рамках двух основных гипотез. Первая гипотеза основана на том, что слуховой анализ движения выполняется нейронами детекторами, избирательно реагирующими на его направление и скорость. Такие нейроны были обнаружены на разных уровнях слуховой системы, начиная с уровня задних холмов и до слуховой коры (Альтман, 2011; Altman, 1968; Gersuni, Vartanian, 1973; Ahissar et al., 1992; Wilson, O’Neil, 1998; McAlpine et al., 2000). Согласно другой гипотезе процесс анализа движения

осуществляется теми же нейрональными структурами, которые участвуют в локализации неподвижных звуковых источников (Grantham, 1986, 1989; Middlebrooks, Green, 1991; Chandler, Grantham, 1992; Grantham, 1997). Такой анализ движения, называемый покадровым, происходит посредством сопоставления последовательных положений источника звука и предполагает интеграцию слуховой информации о движении в течение длительного времени – порядка 300 мс (Grantham, 1997). Проверки этих гипотез сводятся к сравнению пространственной и временной разрешающей способности слуха при локализации движущихся и перемещающихся «скачком» звуковых источников и не дают однозначного ответа на вопрос о том, какой из двух возможных механизмов работает в слуховой системе (Getzmann, Lewald, 2012; Shestopalova et al., 2012).

Для решения данного вопроса представляет интерес исследование временных показателей локализации прерывистого движения источника звука, которое можно рассматривать как последовательную смену его положений. Источники звуков с высокой биологической значимостью, такие как звуки шагов человека и животных, речь и коммуникативные сигналы, имеют прерывистую структуру (Кожевникова, 1980; Zellner, 1994; Catchpole, Slater, 1995). Локализация движущихся прерывистых источников практически не изучена, поскольку внимание исследователей было сконцентрировано на механизмах анализа непрерывного движения звуковых источников с использованием моделей такого движения – звуковых образов (Альтман, 2011). В связи с этим обстоятельством была определена цель и поставлены задачи исследования.

**Цель работы.** Целью данной работы является определение временных характеристик инерционности слуховой системы во время и после локализации звуковых источников при моделировании их приближения и удаления последовательностями широкополосных шумовых посылок.

**Задачи исследования:**

1. Определить пороги восприятия непрерывного и прерывистого приближения звуковых образов – последовательностей шумовых посылок в широком диапазоне их длительностей.
2. Выполнить оценку относительных дифференциальных порогов по расстоянию при восприятии моделей непрерывного и прерывистого движения звуковых источников по радиальной координате.
3. Проверить, возникает ли слуховое последствие прерывистого приближения источников звука при моделировании такого движения последовательностями шумовых посылок.
4. Оценить продолжительность слухового последствия приближения при длительной адаптации к нему.

**Научная новизна исследования.** Впервые определены пороги восприятия непрерывного и прерывистого приближения источника звука при его моделировании последовательностями шумовых посылок, длительности которых изменялись в широком диапазоне. Выявлено монотонное увеличение порогов восприятия непрерывного и прерывистого движения по

периоду следования шумовых посылок и снижение порога по паузе между шумовыми посылками с увеличением их длительности от 5 до 100 мс. Получены данные, свидетельствующие о том, что при минимальной длительности звучания, которая необходима для определения направления движения по радиальной координате, равной 400 мс, возможна оценка его качества на уровне не менее 75% ответов о непрерывности или прерывистости движения.

Определены относительные дифференциальные пороги по расстоянию для локализации источников звука, непрерывное или прерывистое движение которых моделировали с малыми, менее 1 м/с, скоростями. Установлено, что при данных скоростях движения пороги не отличаются от измеренных ранее относительных дифференциальных порогов по расстоянию для неподвижных звуковых источников.

Впервые показано, что при адаптации к прерывисто приближающимся звуковым образам возникает слуховое последствие движения. Эффекты наблюдали только в случае, когда адаптирующие и тестовые стимулы были прерывисто движущимися. Совпадение ритмической структуры стимулов приводило к повышению величины эффектов. Если адаптирующие и тестовые стимулы обладали разными качествами движения, то последствие не возникало. Эти факты позволили сделать предположение о том, что в локализации прерывисто приближающихся звуковых источников участвуют нейрональные структуры, избирательно реагирующие именно на это перцептивное качество движения.

Впервые выполнена оценка продолжительности слухового последствия при длительной адаптации к приближению. Исследование динамики величины эффекта при длительной адаптации к движению в течение 60 с показало, что в процессе угасания последствия выделяются две компоненты эффекта: быстрая, характеризующаяся резким уменьшением величины эффекта почти в два раза, и медленная, выражающаяся в плавном экспоненциальном затухании эффекта.

**Научно-практическая ценность работы.** Результаты работы позволяют расширить представления о механизмах, лежащих в основе слуховой локализации движущихся звуковых источников и ориентации человека в окружающем пространстве. Полученные временные закономерности слухового восприятия движения могут учитываться при формировании виртуальной реальности. Выполненные в работе оценки временной и пространственной разрешающей способности при локализации движущихся звуковых образов могут быть использованы в качестве нормативных данных для создания методов экспертной оценки состояния пространственного слуха при ушной патологии. Результаты исследования использованы в курсах лекций по физиологии слуха для аспирантов ИЭФБ РАН в 2015 г.

### ***Положения, выносимые на защиту***

1. Инерционность слухового анализа проявляется в возможности восприятия непрерывного приближения звуковых источников при его моделировании последовательностями шумовых посылок в широком диапазоне их длительностей. Пороговые значения паузы между шумовыми посылками для восприятия непрерывного движения монотонно уменьшаются с увеличением длительности посылок.

2. Для моделей непрерывного и прерывистого движения звуковых источников с малыми околопороговыми скоростями наблюдается асимметрия дифференциальных порогов восприятия приближения и удаления: порог восприятия удаления более чем в три раза выше соответствующего порога для приближения.

3. После адаптации к непрерывному приближению возникает последствие, проявляющееся в изменении восприятия моделей непрерывно движущихся источников звука, а после адаптации к прерывистому приближению происходит изменение восприятия моделей прерывисто движущихся звуковых источников. В соответствии с существующими представлениями о механизмах слухового последствия движения, это может свидетельствовать о наличии нейрональных структур, избирательно реагирующих на движение определенного качества.

4. Слуховое последствие приближения представляет собой сочетание двух процессов с разными временными характеристиками, начинающихся сразу после длительной адаптации к движению: кратковременного, в течение одной секунды, с быстрым уменьшением величины эффекта примерно наполовину, и длительного (около 30 с), отражающего медленное угасание эффекта.

***Апробация работы.*** Результаты исследования представлены в виде устных и стендовых докладов на XII, XIV Всероссийских медико-биологических конференциях молодых исследователей «Фундаментальная наука и клиническая медицина» (Санкт-Петербург, 2009; 2011); на XXXVIII и XL неделях Науки СПбГПУ (Санкт-Петербург, 2009, 2011); на Всероссийской молодежной конференции-школе «Нейробиология интегративных функций мозга» (Санкт-Петербург, 2011); на 6, 7, 9 и 10-м международных междисциплинарных конгрессах «Нейронаука для медицины и психологии» (Судак, 2010, 2011, 2013, 2014); на XV Всероссийской научно-технической конференции «Нейроинформатика-2013» (Москва, 2013); на VI Всероссийской конференции-школе, посвященной памяти чл.-корр. АН СССР Г.В. Гершуни «Физиология слуха и речи» (Санкт-Петербург, 2013); на Международном конгрессе FENS Featured Regional Meeting (Чехия, Прага, 2013); на конференции «Ориентация и навигация животных» (Москва, 2014); на XI конференции Немецкого общества нейронаук в г. Геттингене (Германия, 2015); на VIII ежегодной научно-практической конференции с международным участием «Нарушения слуха и современные технологии реабилитации» (Санкт-Петербург, 2015). По теме диссертации опубликовано 18 печатных работ (4 статьи в

рецензируемых журналах из Перечня ВАК РФ, 1 статья в сборнике научных трудов, 13 тезисов докладов).

**Структура и объём работы.** Диссертация изложена на 123 страницах и состоит из введения, обзора литературы – глава 1, описания методики – глава 2, описания результатов исследования – глава 3, обсуждения – глава 4, выводов и списка литературы, который включает 153 источника (из них 120 иностранных). Работа иллюстрирована 31 рисунком и 9 таблицами.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Испытуемые и экспериментальное помещение.** В работе принимали участие 44 взрослых здоровых испытуемых обоего пола (из них 12 мужчин) в возрасте от 18 до 50 лет с нормальным слухом. В шести различных экспериментальных блоках испытуемым было предложено прослушать 118 серий стимулов. Во время экспериментов испытуемые находились в звукозаглушенной анэхоидной камере объемом 62.2 м<sup>3</sup>, ослабление уровня наружных шумов в которой составляло не менее 40 дБ в диапазоне частот 0.5 до 16 кГц.

**Модели движения.** В работе задействовали две модели движения. Первая модель включала только один признак локализации приближения и удаления звуковых источников – линейное изменение амплитуды сигнала в месте прослушивания (Вартанян, Черниговская, 1980; Vartanyan, Andreeva, 2007). При моделировании приближения мы предъявляли испытуемому последовательность посылок белого шума в диапазоне частот 150-20000 Гц, далее шумовые посылки, с линейно увеличивающейся амплитудой с помощью одного динамика, расположенного фронтально (0° азимута) на уровне ушей испытуемого. Эту модель применяли в опытах по определению порогов восприятия непрерывного и прерывистого движения по радиальной координате. Модель позволяла однозначно определять временную структуру сигнала.

Во второй модели, разработанной в Лаборатории физиологии слуха Института физиологии им. И.П. Павлова РАН, приближение или удаление звукового образа формировали противоположно направленными изменениями интенсивности звука одновременно на двух динамиках, расположенных напротив испытуемого на разном расстоянии (Пак, Огородникова, 1997; Огородникова, Пак, 1998). Увеличение амплитуды широкополосного звукового сигнала на ближнем динамике и ее уменьшение на дальнем приводило к возникновению иллюзии приближения звукового источника. Снижение амплитуды сигнала на ближнем излучателе и ее увеличение на дальнем создавало у слушателя иллюзию удаления звукового источника. Модель применяли в частях работы, посвященных оценке пространственной разрешающей способности слуха, а также исследованию слухового последствия приближающегося звукового источника. Она позволяла создавать иллюзию движения не только за счет изменения

амплитуды сигнала, но содержала бинауральные признаки радиального движения (Altman, Andreeva, 2004) и давала возможность зафиксировать начало и конец траектории движения. Особенностью этой модели была сложность в оценке временных параметров последовательностей посылок в месте их прослушивания.

В экспериментах по **определению порогов восприятия непрерывного и прерывистого приближения звукового источника** приняли участие девять испытуемых (из них трое мужчин), каждый из которых прослушивал 12 серий стимулов. В качестве стимулов применяли последовательности шумовых посылок длительностью 5, 10, 20, 40, 70 или 100 мс, разделенных паузами 10, 20, 30... 140 или 150 мс. Амплитуда каждой посылки была постоянной, от посылки к посылке её величина линейно изменялась так, что разность амплитуд первой и последней посылок составляла 40 дБ. Максимальный уровень интенсивности всех стимулов в месте прослушивания был равен 67 дБ УЗД. Акустические измерения здесь и далее проводили при помощи микрофона 4145, предусилителя 2639 и усилителя 2606 фирмы "Брюль и Кьер". Продолжительность стимулов составляла 400 мс, что соответствует минимальному времени необходимому для определения направления движения по радиальной координате (Андреева, 2004), и 1000 мс - время избыточное для этой задачи. Воспроизведение звуковых сигналов выполнялось на компьютере со звуковой платой Sound Blaster SB-16, затем сигналы поступали на усилитель Technics (SE-A800S, SU-C800U) и динамик SONY XSF1720 с выровненной амплитудно-частотной характеристикой в диапазоне частот используемых стимулов. Динамик был расположен в акустической камере на расстоянии 1.1 м напротив испытуемого, на уровне его глаз. Испытуемых просили ответить на вопрос «непрерывно или прерывисто движется звуковой образ?» и нажать на одну из двух кнопок на пульте, которые соответствовали ответам «непрерывно» и «прерывисто». Пороги восприятия непрерывного и прерывистого приближения определяли трансформированным методом вверх-вниз (Zwislocki, Relkin, 2001) на уровне 75 % ответов о данном перцептивном качестве движения. Определение достоверности различия порогов восприятия непрерывного и прерывистого движения при одинаковых длительностях шумовых посылок, а также различий порогов одного качества движения при разных длительностях посылок производили непараметрическим парным методом Вилкоксона.

Для оценки **пространственной разрешающей способности слуха при локализации источников звука движущихся по радиальной координате** было создано две серии стимулов, которые девять испытуемых (из них двое мужчин) прослушивали по два раза. В этой части работы использовали модель движения с двумя динамиками, удаленными на 1.1 и 4.5 м от испытуемого (0° азимута, 0° элевации), что позволяло оценить относительные изменения расстояния до моделируемого звукового источника. Стимулы представляли собой последовательности импульсов шума с двумя типами ритмических структур, различавшихся перцептивным признаком:



прерывистое или непрерывное движение. Первый тип ритмической структуры представлял собой последовательности шумовых посылок продолжительностью 7 мс с паузами 3 мс и при прослушивании создавал у испытуемых иллюзию непрерывного движения источника звука. Последовательности второго типа, состоявшие из 15-миллисекундных посылок с паузами 93 мс, создавали иллюзию прерывистого движения. Для каждого из двух типов последовательностей было создано семь сигналов длительностью 1 с каждый: три сигнала создавали иллюзию приближения источника звука, три – иллюзию удаления, и один сигнал формировал неподвижный звуковой образ. Суммарный уровень интенсивности сигналов, создающих иллюзию движения, в месте прослушивания изменялся (уменьшался/увеличивался) от их начала к концу на 1, 2 или 3 дБ. Изменения интенсивности сигнала на 1-3 дБ соответствовали относительному изменению расстояния до звукового источника на 11.5-35 % в соответствии с расчетом, представленным в работе (Coleman, 1963). Поскольку расстояние между динамиками составляло 3.4 м, а продолжительность стимулов – 1 с, скорости движения звуковых образов не превышали 1 м/с. Максимальный уровень интенсивности сигналов в точке прослушивания был равен 65 дБ. Сигналы предъявляли испытуемым в случайном порядке двумя сериями по 70 (7 сигналов x 10 повторений) с паузой между предъявлениями 5 с. В серии ритмическая структура сигналов не изменялась. В этой и последующих частях работы воспроизведение стимулов осуществлялось на персональном компьютере MicroXPerts с внешней звуковой картой Creative E-MU0202 с помощью оригинальной программы, созданной в среде MatLab. Со звуковой карты аналоговый сигнал направляли на профессиональный усилитель мощности NevaAudio SA-3004 и предъявляли испытуемому с помощью двух динамиков Klipsch R-3800-C с выровненной амплитудно-частотной характеристикой. Каждый из девяти испытуемых, принимавших участие в этой части работы, прослушивал серии с непрерывными и прерывистыми стимулами по два раза. Испытуемых просили ответить на вопрос: «приближается или удаляется звуковой образ?», нажав на одну из двух кнопок на пульте. По результатам прослушивания каждой серии строили психометрические кривые, отражающие процент ответов «удаляется» на стимулы с разными относительными изменениями расстояния до моделируемого звукового источника. Проводили линейную экстраполяцию наклонного участка усредненных по группе испытуемых психометрических кривых и определяли пороговые значения изменения расстояния для восприятия приближения или удаления на уровне 75 %. Статистическую обработку данных проводили по показателям биномиального распределения.

При исследовании *слухового последствия непрерывного и прерывистого приближения звукового образа*, было сформировано 8 основных и две контрольные серии стимулов, каждую из которых девять испытуемых (из них двое мужчин) прослушивали по два раза. В сериях применяли вторую из описанных выше моделей движения - последовательности широкополосных шумовых посылок с четырьмя типами

ритмических структур: две из них создавали иллюзию непрерывного движения, еще две – иллюзию прерывистого движения (табл. 1).

**Таблица 1.** Временные параметры последовательностей шумовых посылок, применявшихся для создания иллюзии непрерывного и прерывистого движения звуковых источников по радиальной координате.

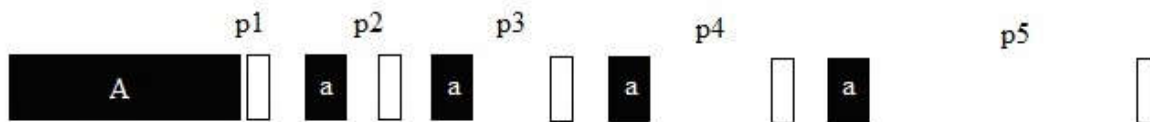
Характер движения	Продолжительность шумовой посылки, мс	Продолжительность паузы между посылками, мс
1. Непрерывное		
Тип 1	26	5
Тип 2	7	3
2. Прерывистое		
Тип 3	15	93
Тип 4	9	83

При одновременном предъявлении сигналы с дальнего динамика достигали места расположения испытуемого позже, чем сигналы с ближнего динамика, что приводило к временной задержке около 10 мс и формировало сложную ритмическую структуру сигналов в месте их прослушивания. Непрерывные стимулы первого типа не имели пауз и характеризовались периодическим изменением амплитуды в месте прослушивания, т.к. шумовые посылки с дальнего динамика накладывались на паузы в звучании последовательностей с ближнего динамика. Стимулы второго типа сохраняли свою первоначальную структуру, т.к. задержка в приходе звука от дальнего динамика к месту прослушивания была равна периоду следования. Прерывистые стимулы третьего и четвертого типов в точке прослушивания с учетом временной задержки имели следующие параметры: длительности шумовых посылок 25 и 19 мс, продолжительности пауз – 83 и 73 мс, соответственно. Адаптирующие стимулы создавали на основе каждого из четырех описанных выше типов ритмических структур. Их длительность была одинаковой и составляла 1 с, максимальный уровень интенсивности в месте прослушивания был равен 70 дБ, а их амплитуда линейно увеличивалась от начала к концу на 12 дБ. Тестовые стимулы с ритмическими структурами второго и третьего типов были той же длительности. Они имели разную скорость и направление движения (скорость изменения амплитуды в месте прослушивания -3, -2, -1, 0, 1, 2 или 3 дБ/с). Максимальный уровень интенсивности этих стимулов составил 65 дБ УЗД в месте расположения головы испытуемого. Восемь основных серий включали разные сочетания адаптирующих и тестовых стимулов: четыре серии с непрерывными тестовыми стимулами второго типа (Т2) и одним из четырех типов адаптирующих стимулов (А1, А2, А3 и А4), а также четыре серии с прерывистыми тестовыми стимулами третьего (Т3) типа и одним из четырех типов адаптирующих стимулов. Период адаптации представлял собой пять следующих друг за другом без паузы адаптирующих стимулов. За ними через 40 мс следовал один из семи тестовых стимулов. Основные серии содержали по 70 пар «период адаптации и тестовый стимул», разделенных интервалом для ответа испытуемого 5 с. Две контрольные серии

без адаптации содержали по 70 тестовых стимулов второго или третьего типа, которые следовали в случайном порядке каждые 5 секунд. Во всех сериях испытуемого просили определить направление движения тестового стимула: «приближается» или «удаляется». Девять испытуемых прослушивали все серии по два раза. По результатам прослушивания серий строили психометрические кривые, отражавшие процент ответов «удаляется» на тестовые стимулы после адаптации к движению и в контрольных условиях без адаптации. О наличии слухового последействия судили по сдвигу усредненных по группе психометрических кривых после адаптации к движению относительно среднегрупповых контрольных кривых. Достоверность смещения в точках, соответствующих разным стимулам, оценивали с помощью одностороннего биномиального критерия. В качестве суммарного показателя последействия использовали процент ответов «удаляется» на все тестовые стимулы экспериментальной серии. Оценку достоверности отличия данного показателя после адаптации к движению от соответствующего показателя в контроле для группы испытуемых проводили непараметрическим парным методом Вилкоксона.

В последней части работы, посвященной *оценке продолжительности непрерывного приближения звукового образа и изменения величины этого эффекта в первые секунды после адаптации*, принимали участие 17 испытуемых (из них пять мужчин). Было подготовлено 94 экспериментальные серии, в которых применяли стимулы, формирующие у испытуемых иллюзию непрерывного движения: односекундные последовательности широкополосных шумовых посылок длительностью 41 мс, разделенных паузами 9 мс. Такая временная структура обеспечивала восприятие движения как непрерывного. Адаптирующий стимул представлял собой модель приближающегося со скоростью 3.4 м/с источника звука. Максимальный уровень его интенсивности в точке прослушивания составлял 67 дБ. Пять тестовых стимулов создавали иллюзию медленного движения источника звука по радиальной координате с околопороговыми скоростями: два стимула создавали иллюзию приближения, еще два – иллюзию удаления, амплитуда импульсов еще одного тестового стимула оставалась постоянной (модель неподвижного звукового источника). Максимальный УЗД тестовых стимулов в точке прослушивания составлял 62 дБ.

Экспериментальные серии представляли собой сочетание длительного периода адаптации со следующими за ним пятью тестовыми стимулами, выбиравшимися в случайном порядке и разделенными периодами дополнительной адаптации. Пауза между периодом адаптации и тестовыми стимулами увеличивалась для каждого последующего тестового стимула серии (рис. 1). Продолжительность последействия оценивалась для двух длительностей адаптации к приближающемуся звуковому образу – 20 и 60 с при участии групп из пяти и семи испытуемых, соответственно. Динамику величины слухового последействия в первые секунды после длительной 60-секундной адаптации к приближающемуся звуковому образу оценивали по результатам прослушивания экспериментальных серий пятью испытуемыми.



**Рисунок 1.** Схема экспериментальных серий для оценки последействия при длительной адаптации к приближающемуся звуковому образу.

A – период адаптации, а – период дополнительной адаптации, p1-p5 – паузы между периодом адаптации и тестовым стимулом, белые прямоугольники – тестовые стимулы.

Принципиальная схема серий для трех этих экспериментов была заимствована из работы Нилона и Дженисона (Neelon, Jenison, 2003). Временные параметры серий представлены в табл. 2.

**Таблица 2.** Временные параметры экспериментальных серий для оценки продолжительности слухового последействия и динамики величины этого эффекта в первые секунды после длительной адаптации к приближающемуся звуковому образу.

Длительность адаптации к приближению, с	Длительность периода дополнительной адаптации, с	Продолжительность пауз p1-p5, с	Время, которое дается испытуемому на ответ, с
20	5	0.04, 5, 7, 10, 15	5
60	10	0.04, 5, 10, 15, 30	5
60*	10	0.1, 0.3, 0.6, 1, 3	5

\* - при оценке динамики величины последействия движения в первые секунды после адаптации.

Каждый эксперимент состоял из 30 серий с адаптацией и контрольной серии без адаптации, в которой тестовые стимулы повторялись по десять раз в случайном порядке. Испытуемые прослушивали серии по два раза. Во всех сериях их просили определить направление движения тестовых стимулов: «приближается» или «удаляется» и нажать соответствующую кнопку на пульте. О наличии последействия движения судили по сдвигу психометрических кривых, отражающих процент ответов «удаляется» на тестовые стимулы в каждом эксперименте. Для количественной оценки слухового последействия применяли суммарный процент ответов испытуемого «тестовый стимул удаляется» на все тестовые стимулы при одинаковой паузе между окончанием адаптации к движению и тестовым стимулом. Эти показатели сравнивали с соответствующим индивидуальным показателем в контроле. Достоверность различий индивидуальных суммарных процентов в контроле и после адаптации к движению при разных значениях паузы между периодом адаптации и тестовым стимулом для группы испытуемых определяли непараметрическим парным методом Вилкоксона. Для выявления динамики величины последействия вычисляли относительный суммарный показатель последействия: отношение

индивидуальных суммарных процентов после адаптации к движению к соответствующему индивидуальному показателю в контроле. Полученные величины усредняли для группы испытуемых и строили кривые, отражающие зависимость относительных суммарных показателей слухового последствия от паузы между периодом адаптации и тестовым стимулом.

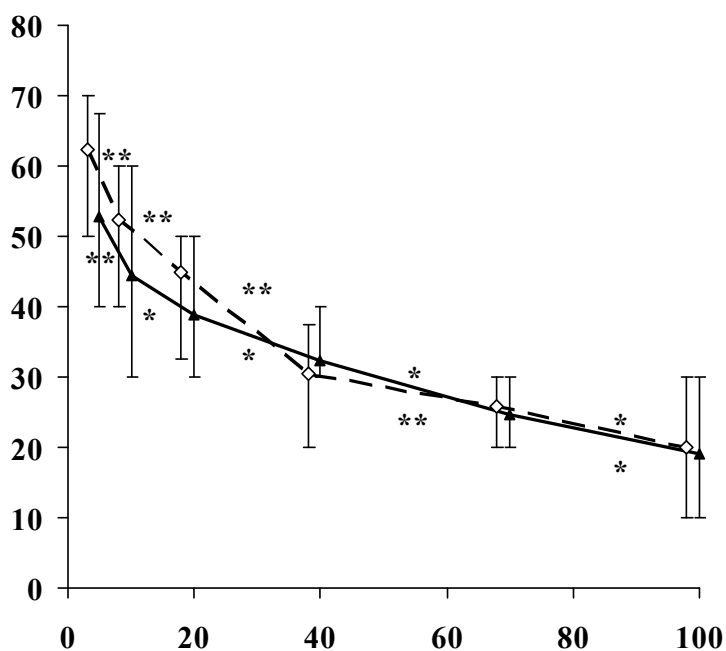
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На первом этапе работы определяли *пороги восприятия непрерывного и прерывистого приближения звукового источника* в условиях моделирования движения последовательностями шумовых посылок разной длительности. При оценке порогов для двух длительностей стимулов (400 и 1000 мс) оказалось, что уже при длительности 400 мс определение испытуемыми непрерывности и прерывистости движения происходило на уровне не менее 75% ответов о данных перцептивных качествах движения в интервале длительностей посылок от 5 до 100 мс. Таким образом, продолжительность стимулов, достаточная для уверенного восприятия непрерывности или прерывистости движения, не превышала минимальную длительность прослушивания, необходимую для определения направления движения. Попарное сравнение средних по группе порогов для длительностей стимулов 400 и 1000 мс не выявило между ними достоверных различий при одинаковых продолжительностях шумовых посылок. Отсутствие различий в порогах восприятия данных перцептивных качеств движения при продолжительностях стимуляции 400 и 1000 мс позволило провести расчет порогов суммарно по обоим этим длительностям.

Полученные в нашей работе и в работе (Вартанян, Черниговская, 1980) пороги восприятия непрерывного движения по паузе при длительности посылки 5 мс составляли около 50 мс. Эти пороги совпадали со временем, в течение которого последовательные звуковые посылки могут сохранять взаимное маскирующее действие (Самойлова, 1956; Elliot, 1962; Wright, 1964). Увеличение длительности шумовых посылок в нашей работе приводило к монотонному снижению величины порога восприятия непрерывного движения до 20 мс. Это можно объяснить повышением порога маскировки для длительных посылок по сравнению с короткими и более ранним завершением действия маскера. Об уменьшении эффекта обратной маскировки для продолжительных сигналов по сравнению с короткими сигналами свидетельствуют результаты ряда работ (Pickett, 1959; Burgtorf, 1963; Deatherage, Evans, 1969). Таким образом, можно предположить, что последовательная (прямая и обратная) маскировка оказывает влияние на восприятие непрерывности движения.

Пороги восприятия прерывистого движения звукового источника по паузе были максимальными при длительности шумовых посылок 5 мс и монотонно снижались с ее увеличением, как и в случае непрерывного движения. При коротких посылках, длительностью от 5 до 20 мс, пороги

восприятия прерывистого движения по паузе были достоверно выше соответствующих порогов непрерывного движения (рис. 2). Разница порогов



**Рисунок 2.** Медианные по группе из девяти испытуемых величины порогов восприятия непрерывного (сплошная линия) и прерывистого (пунктирная линия) приближения звуковых образов по паузе между шумовыми посылками. N = 18.

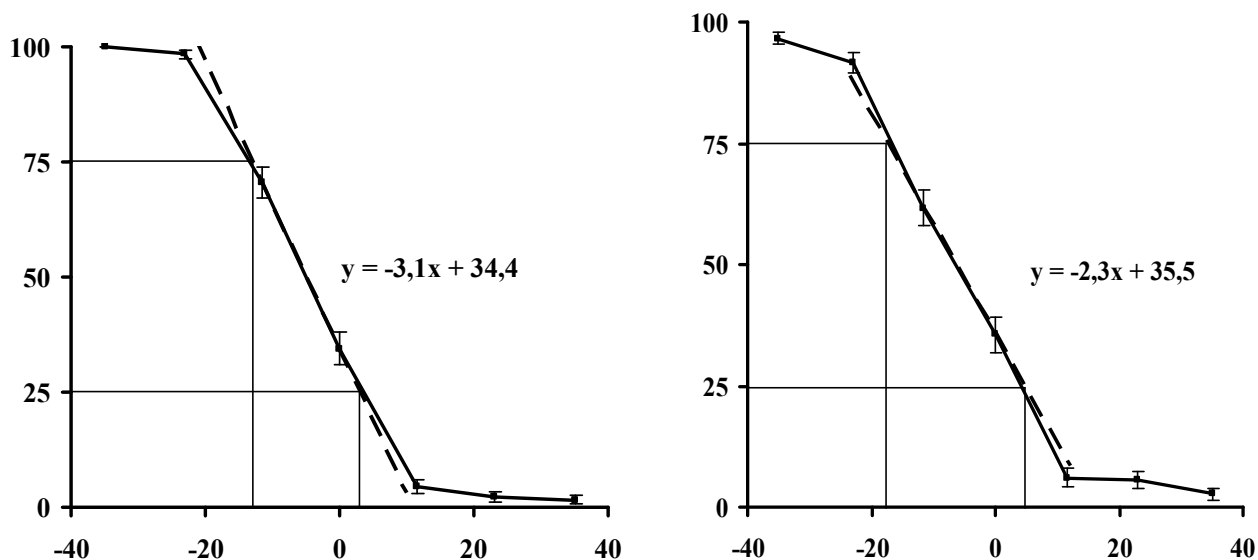
По оси абсцисс – длительность импульса в последовательности, мс, по оси ординат – пауза между шумовыми посылками, мс. Показаны первая (25 %) и третья (75 %) квартили. Обозначены достоверные различия между соседними значениями порогов одного и того же качества движения: \*\* -  $p < 0.01$ , \* -  $p < 0.05$ , непараметрический парный метод Вилкоксона.

при коротких шумовых посылках составляла около 10 мс и демонстрировала зону перехода от восприятия непрерывного к восприятию прерывистого движения. По-видимому, восприятие прерывистого движения возникало в том случае, когда пауза между шумовыми посылками становилась больше времени последовательной маскировки. При длительных посылках (от 40 до 100 мс) пороги непрерывного и прерывистого движения по паузе монотонно снижались до 20 мс и достоверно не отличались друг от друга при одинаковых продолжительностях посылок, т.е. зона перехода не была нами выявлена. Это, вероятно, было обусловлено тем, что величина обратной маскировки нелинейно зависит от временной задержки между маскируемым сигналом и маскером (Elliot, 1962). Она максимальна тогда, когда маскер следует за маскируемым сигналом без паузы. Задержка в 25 мс приводит к резкому снижению величины маскировки, а при дальнейшем изменении задержки от 25 до 50 мс происходит ее медленное уменьшение. При задержке между маскером и маскируемым сигналом 50 мс (порог для 5-мс шумовых посылок) кривая, отражающая изменение величины маскировки со временем, имеет малый наклон. Увеличение задержки на несколько миллисекунд приводит к относительно небольшому снижению величины маскировки. Возможно, по этой причине возникала продолжительная 10-миллисекундная зона перехода от восприятия непрерывного к восприятию прерывистого движения при его моделировании короткими посылками. При задержке в 20 мс (порог для 100-мс шумовых посылок) даже незначительные ее изменения будут приводить к существенному изменению величины обратной маскировки. В связи с этим, зона перехода от восприятия непрерывного движения к прерывистому движению должна составлять

единицы миллисекунд и была меньше шага измерения в нашей работе. Данные литературы о характеристиках одновременной маскировки позволяют объяснить наблюдавшуюся нами инерционность восприятия приближающихся звуковых источников во времени. Она проявлялась в том, что источник, имеющий прерывистую ритмическую структуру, при определенных временных параметрах стимуляции воспринимался слушателем как непрерывный.

***Пространственная разрешающая способность слуха при локализации непрерывного и прерывистого движения звуковых источников по радиальной координате.*** На втором этапе работы были определены относительные дифференциальные пороги по расстоянию для непрерывного и прерывистого движения звуковых образов. Суммарные по группе из девяти испытуемых психометрические кривые, отражающие восприятие стимулов, моделирующих непрерывное и прерывистое приближение и удаление на разное расстояние, представлены на рис. 3 а и б, соответственно. Для непрерывного и для прерывистого движения суммарные психометрические кривые имели особенность, отличавшую их от классической психометрической кривой: неподвижный тестовый стимул оценивался испытуемыми преимущественно как приближающийся, а медленно удаляющийся – как неподвижный. Дифференциальные пороги для непрерывных и для прерывистых звуковых образов, определяли относительно неподвижного стимула, интенсивность которого в точке прослушивания была постоянной. Поэтому пороги восприятия удаления были существенно больше, чем соответствующие пороги для приближения. Для непрерывно движущихся звуковых образов дифференциальный порог восприятия приближения составил  $3 \pm 2$  %, а порог восприятия удаления  $13 \pm 2$  %. Соответствующие пороги восприятия прерывисто движущихся звуковых образов составили  $5 \pm 2$  % и  $17 \pm 2$  %. Как для непрерывного, так и для прерывистого движения пороги восприятия удаления были достоверно ( $p < 0.01$ ) выше порогов для приближения. Этот результат можно объяснить двумя особенностями слуха человека. Во-первых, при малых расстояниях до 1 м происходит переоценка расстояния до источника звука, которая с увеличением расстояния между испытуемым и звуковым источником уменьшается и после 4-5 м сменяется недооценкой (Coleman, 1963; Gardner, 1969; Holt, Thurlow, 1969; Mershon, Bowers, 1979). Таким образом, при приближении источника происходит расширение субъективного акустического пространства, что может приводить к снижению дифференциального порога для приближающихся звуковых источников. При удалении источника от слушателя систематическая недооценка расстояния приводит к субъективному сжатию акустического пространства и соответствующему увеличению дифференциального порога. Во-вторых, при медленном понижении интенсивности тонального стимула испытуемые оценивают его громкость как постоянную, а тон постоянной интенсивности в диапазоне длительностей единиц секунд воспринимается как тон с нарастающей громкостью (Rawdon-Smith, Gridley, 1935; Small, 1977). Таким

образом, нет однозначного соответствия между изменением интенсивности сигнала во времени и изменением его громкости, что может влиять на оценку испытуемыми радиально движущихся звуковых образов и приводить к показанной в нашей работе разнице между дифференциальными порогами при удалении и приближении.



**Рисунок 3.** Суммарные по группе из девяти испытуемых психометрические кривые, показывающие вероятность оценок «звуковой образ удаляется» для непрерывных (слева) и прерывистых (справа) стимулов, моделирующих разное относительное смещение звуковых источников по радиальной координате. Прерывистой линией показана экстраполяция линейного участка психометрической кривой, с помощью которой определяли дифференциальные пороги. Представлены соответствующие уравнения.  $N = 180$ .

По оси абсцисс – относительное смещение звукового образа в %, рассчитанное по формуле, предложенной в работе (Coleman, 1963); по оси ординат – вероятность ответа в %. Указана ошибка среднего для биномиального распределения.

Различия в величинах дифференциальных порогов приближения и удаления звуковых источников также были продемонстрированы в работе (Simpson, Stanton, 1973). Расчет относительных дифференциальных порогов по данным этой работы показал следующее: порог для приближения составил 13 %, а для удаления – 47 %. Итак, и в нашем исследовании, и в работе Симпсона и Стентона соответствующие пороги отличались друг от друга в 3-4 раза. В нашем исследовании применялись широкополосные шумовые сигналы, поэтому полученные пороги были существенно ниже, чем в упомянутой работе, где использовали тональные послы частотой 1600 Гц, которые хуже локализуются (Blauert, 1997).

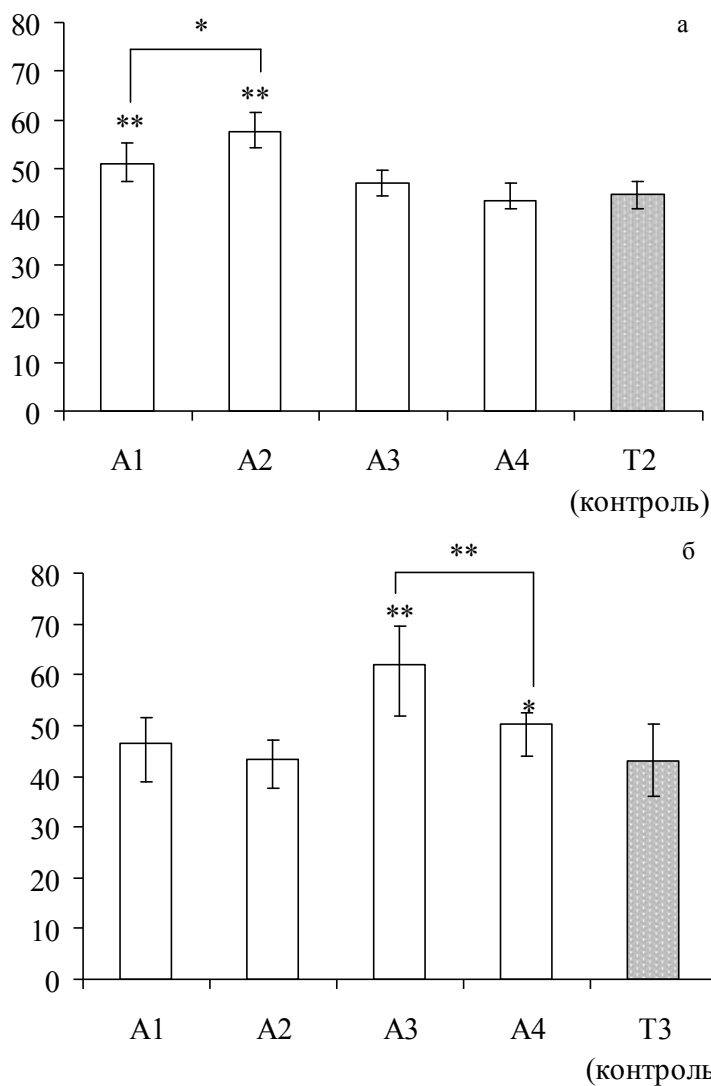
Результаты нашей работы свидетельствуют о том, что относительные дифференциальные пороги по расстоянию для прерывисто движущихся источников звука не отличаются от соответствующих порогов для непрерывно движущихся источников. Качество движения (его непрерывность или прерывистость) не оказывало влияния на



пространственную разрешающую способность восприятия источников звука, движущихся по радиальной координате.

**Слуховое последствие непрерывно и прерывисто приближающихся звуковых источников.** Согласно представлениям о механизмах слухового последствия, данный эффект возникает в том случае, когда на одном из этапов слуховой обработки информации о движении источников звука (адаптирующего и тестового стимулов) участвуют одни и те же нейрональные структуры (Deas et al., 2008; Dong et al., 2000). Изменение состояния этих нейрональных структур в процессе прослушивания адаптирующего стимула приводит к тому, что восприятие скорости и направления движения последующих тестовых стимулов искажается. Следующий этап работы состоял в применении психоакустического метода слуховой адаптации к движению для решения вопроса о том, участвуют ли в анализе непрерывного и прерывистого приближения и удаления одни и те же нейрональные структуры, или этот анализ осуществляется разными нейрональными структурами? Эффект слухового последствия приближающегося звукового источника был исследован с участием девяти взрослых испытуемых в условиях: 1) когда адаптирующий и тестовый стимулы имели одинаковые качества движения; 2) когда адаптирующий и тестовый стимулы обладали разными качествами движения.

Суммарный по группе испытуемых процент ответов на непрерывные тестовые стимулы после адаптации к движению стимулами с одинаковым ритмическим паттерном был на 13 % выше контрольного значения без адаптации (рис. 4а). Несмотря на пятикратные различия в частоте предъявления шумовых посылок, величина последствия, полученная в нашем исследовании и в работе (Андреева, Малинина, 2010), была одинаковой при совпадении ритмических паттернов непрерывных адаптирующего и тестовых стимулов. В результате адаптации к непрерывному движению стимулами с ритмическим паттерном, отличным от паттерна тестового стимула, получили увеличение суммарного процента ответов в среднем по группе на 7 % по сравнению с контролем. Таким образом, когда ритмические структуры непрерывного адаптирующего и тестовых стимулов различались, величина последствия приближения была почти вдвое меньше, чем при совпадении их ритма. Возможно, это связано с последствием ритма, которое было ранее показано в работе (Becker, Rasmussen, 2007). Наблюдавшийся эффект авторы объясняли адаптацией нейрональных структур, избирательно чувствительных к временной структуре стимуляции, а не к движению. В наших экспериментах при прослушивании испытуемыми адаптирующего стимула также могло происходить изменение состояния нейрональных структур, чувствительных к ритму и, как следствие, изменение восприятия ритма тестовых стимулов. Известно, что увеличение ритма вызывает у испытуемых субъективное ощущение увеличения скорости движения источника, которое моделируют с помощью ритмической последовательности (Вартанян и др., 1999).



**Рисунок 4.** Средняя по группе испытуемых вероятность ответов "тестовый стимул удаляется" на все непрерывные (а) и прерывистые (б) тестовые стимулы после 5-секундной адаптации к непрерывному (A1, A2) и прерывистому (A3, A4) приближающемуся звуковому образу, а также на непрерывные T2 и прерывистые T3 стимулы в контрольных условиях без адаптации. N = 18.

По оси ординат - вероятность ответов "тестовый стимул удаляется", %.

Звездочками над столбцами обозначены достоверные отличия данных после адаптации к движению от контроля (\* -  $p < 0.05$ , \*\* -  $p < 0.01$ ). Также указаны достоверные различия данных после адаптации в условиях, когда адаптирующий и тестовый стимулы одного перцептивного качества имели совпадающую и не совпадающую ритмическую структуру. Показаны первая (25 %) и третья (75 %) квантили.

Адаптация к прерывистому приближению источника звука вызывала изменение восприятия прерывистых тестовых стимулов. Эффект последействия был максимальным при совпадении ритмической структуры прерывистых адаптирующего и тестовых стимулов и составил 19 % (рис. 4б). В том случае, когда ритмические структуры прерывистых адаптирующего и тестового стимулов различались, величина последействия была равна 7%.

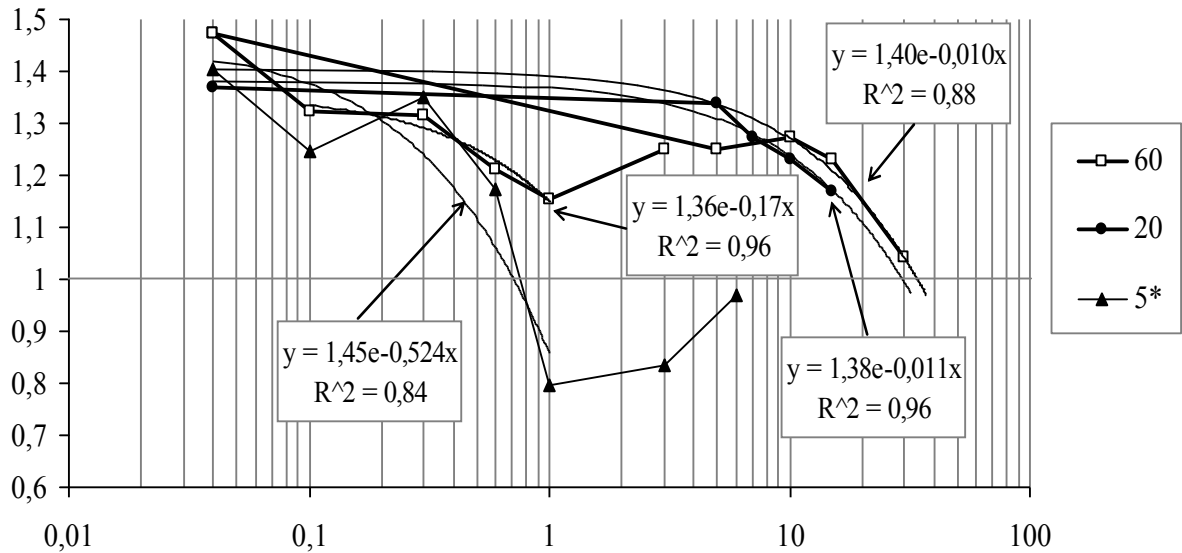
Обнаруженный эффект последействия прерывистого движения позволял предположить, что нейрональные структуры, избирательно реагирующие на движение, могли принимать участие не только в обработке информации о непрерывном, но и о прерывистом движении. После адаптации к прерывистому движению не возникало изменений в восприятии непрерывных тестовых стимулов. Адаптация к непрерывному движению также не приводила к достоверным изменениям восприятия прерывистых стимулов. В соответствии с представлениями о механизмах слухового последействия движения отсутствие этого эффекта в случае тестовых и адаптирующих стимулов разных перцептивных качеств свидетельствует о

том, что восприятие непрерывного и прерывистого движения опосредуется разными нейрональными структурами, чувствительными к движению.

**Продолжительность слухового последствия приближающегося звукового источника** была определена при длительностях адаптации 20 и 60 с. В обоих случаях наблюдали «положительный» эффект последствия: восприятие направления движения тестовых стимулов изменялось в сторону, противоположную направлению движения адаптирующих стимулов при всех величинах паузы между окончанием периода адаптации и началом тестового стимула. Минимальная пауза составляла 0.04 с – время, при котором адаптирующий и тестовый стимулы уже не могли оказывать друг на друга значимого маскирующего действия (Самойлова, 1956; Elliot, 1962; Wright, 1964). Относительный суммарный показатель слухового последствия при предъявлении тестового стимула через 0.04 с после длительной двадцати- и шестидесятисекундной адаптации составил 1.41, достоверных различий между этими показателями выявлено не было. Через 0.04 с после пятисекундной адаптации к приближающемуся звуковому источнику такую же величину последствия получили в работе (Андреева, 2010). Изменение продолжительности адаптации в 12 раз не влияло на величину эффекта – эта величина оказывалась одинаковой сразу после адаптации к движению, т.е. величина последствия движения не определялась длительностью адаптации.

По результатам экспоненциальной экстраполяции данных получили: при 20-секундной адаптации к приближению звукового источника эффект последствия полностью угасает к 29 секунде, а при 60-секундной адаптации – к 34 секунде (рис. 5). Продолжительность слухового последствия достоверно не изменялась при ее увеличении от 20 до 60 с. Сопоставление наших данных с результатом работы (Андреева, 2010) показало, что при снижении длительности адаптации от 20 до 5 с продолжительность последствия уменьшалась до 0.7 с.

Оценка динамики слухового последствия в первые секунды после 60-секундной адаптации к движению показала, что величина этого эффекта быстро уменьшалась и становилась минимальной при паузе 1 с, с последующей тенденцией к увеличению при паузе 3 с (рис. 5). В динамике длительного последствия движения нами были обнаружены изменения, которые характерны для этого же эффекта после кратковременной адаптации к движению (Андреева, 2010). В этой работе после кратковременной пятисекундной адаптации к приближающемуся звуковому источнику «положительный» эффект угасал в течение первой секунды, затем происходила смена направления эффекта на противоположное (рис. 5).



**Рисунок 5.** Зависимость относительных суммарных показателей слухового последствия от паузы между периодом адаптации и тестовым стимулом при разной продолжительности адаптации к приближающемуся звуковому источнику.

По оси абсцисс - пауза между периодом адаптации и тестовым стимулом, с. По оси ординат – относительный суммарный процент ответов на тестовый стимул "удаляется" (нормированный относительно контрольного значения без адаптации). Обозначения продолжительности периода адаптации даны справа на графике. Гладкие кривые отражают аппроксимацию полученных данных. Указаны значения квадратов коэффициентов корреляции.

Можно предположить следующее: кратковременная стимуляция 5 с запускает один адаптационный процесс, а при более длительной, по крайней мере, уже при 20-секундной стимуляции к нему присоединяется еще один процесс, возможно, происходящий на другом этапе обработки слуховой информации и вызывающий резкое увеличение длительности последствия движения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование инерционных свойств слуховой системы во время и после прослушивания звуковых образов, движущихся по радиальной координате, проведенное в рамках данной работы, позволило получить новые данные о механизмах слуховой локализации движущихся звуковых источников. Инерционные свойства слуховой системы, проявляющиеся во время локализации источников, движущихся по радиальной координате, были оценены во временном и пространственном отношении. В качестве временных характеристик инерционности нами были определены пороги восприятия непрерывного и прерывистого приближения звуковых источников при моделировании их движения последовательностями шумовых посылок в широком диапазоне их (посылок) длительностей. Выявленная зависимость этих порогов по периоду и по паузе между шумовыми посылками в последовательностях от длительности посылок может быть объяснена уменьшением эффекта взаимной неодновременной

маскировки посылок с увеличением их продолжительности. Было установлено, что минимального времени, необходимого для определения направления движения звукового образа по радиальной координате, в 400 мс достаточно, для того, чтобы оценить его прерывистость или непрерывность на уровне не менее 75% ответов о данных перцептивных качествах движения. Таким образом, задача определения качества движения не требовала большего времени наблюдения за движущимся источником, чем задача определения направления его движения. Пространственная разрешающая способность слуховой системы при локализации медленного непрерывно и прерывисто движущихся источников звука по радиальной координате была практически одинаковой. При значительных различиях в ритмической структуре непрерывно и прерывисто движущихся звуковых источников это свидетельствует об отличиях временных параметров интеграции информации об их движении и позволяет предположить, что локализация непрерывно и прерывисто движущихся звуковых источников выполняется разными нейрональными структурами.

Было показано, что прерывисто движущиеся звуковые источники, при моделировании их движения последовательностями широкополосных шумовых посылок, могут вызывать последствие движения. Слуховое последствие движения рассматривают как следствие изменения состояния нейронов детекторов при локализации движущихся источников звука (Grantham, 1998; Deas et al., 2008). Таким образом, наличие последствия прерывистого движения указывает на участие в локализации прерывисто движущихся звуковых источников нейронов детекторов движения. Слуховое последствие не возникало при разных качествах движения адаптирующих и тестовых стимулов. Это также свидетельствует о том, что в локализации непрерывно и прерывисто движущихся источников участвуют разные нейрональные структуры, по-видимому, различающиеся временными характеристиками интеграции информации о движении. Продолжительность слухового последствия движения – еще одна характеристика инерционности слуховой локализации движущихся звуковых источников, проявляющейся после восприятия движения – была оценена нами при двух длительностях адаптации к непрерывному приближающемуся звуковому источнику: 60 и 20 с. При 60-секундной адаптации слуховое последствие продолжалось около 34 с, а при 20-секундной – 29 с, эти результаты достоверно не различались. Таким образом, уменьшение длительности адаптации к движению в три раза не повлияло на продолжительность последствия. В последствии можно было выделить два процесса – кратковременный, продолжающийся около одной секунды и, вероятно, отражающий сенсорную компоненту эффекта, и длительный (около 30 с), связанный с процессами адаптации на другом этапе обработки информации о движении.

## ВЫВОДЫ

1. Оценка испытуемыми непрерывности или прерывистости приближения звукового источника, которое моделировали последовательностями широкополосных шумовых посылок, была возможна уже при длительности прослушивания 400 мс – минимальной длительности, необходимой для устойчивого определения направления движения по радиальной координате. Пороговые значения паузы между шумовыми посылками длительностью от 5 до 100 мс в последовательности, моделирующей непрерывное движение источника звука, монотонно уменьшались по средним по группе испытуемых данным от 53 до 19 мс, а в последовательности, моделирующей прерывистое движение, - от 63 до 20 мс.

2. Относительные дифференциальные пороги по расстоянию для восприятия качества моделируемого движения источников звука с медленными (околопороговыми) скоростями - непрерывного или прерывистого, составили для приближения 3 и 5 %, а для удаления - 13 и 17 %, соответственно. Различия между порогами восприятия этих качеств движения не были выявлены.

3. После адаптации к непрерывному или прерывистому приближению, которое моделировали последовательностями широкополосных шумовых посылок, возникало слуховое последствие движения. Оно проявлялось только в том случае, когда адаптирующий и тестовый стимулы обладали одним и тем же перцептивным качеством движения, т.е. были непрерывными или прерывистыми.

4. Слуховое последствие движения продолжалось около 30 с после адаптации к непрерывному приближению в течение нескольких десятков секунд. Трехкратное уменьшение продолжительности адаптации с 60 до 20 с не приводило к достоверному уменьшению длительности эффекта.

5. В динамике величины последствия было выявлено два одновременно развивающихся по экспоненциальному закону процесса: кратковременный, длительностью около одной секунды, характеризующийся быстрым снижением величины эффекта, и длительный (около 30 с), отражающий её медленное угасание.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК

1. Гвоздева А.П., Андреева И.Г. Слуховое последствие прерывистого и непрерывного приближения звуковых образов // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. – 2015. – Т. 101. – № 4. – С. 468-480.
2. Андреева И.Г., Гвоздева А.П. Пороги непрерывного приближения звуковых источников с ритмическими структурами характерными для

- биологически значимых сигналов // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2015. – Т. 51. – № 1. – С. 29-36.
3. Андреева И.Г., Бахтина А.В., Гвоздева А.П. Разрешающая способность слуха человека по расстоянию при приближении и удалении звуковых образов разного спектрального состава // Сенсорные системы. – 2014. – Т. 28. – № 4. – С. 468-480.
  4. Гвоздева А.П., Андреева И.Г. Оценка продолжительности слухового последствия при длительной адаптации к приближению звукового источника // Сенсорные системы. – 2013. – Т. 27. – № 3. – С. 205-215.

#### **Работы, опубликованные в сборниках трудов**

5. Гвоздева А.П., Андреева И.Г. Эффекты кратковременной и длительной адаптации к движению // Сборник научных трудов (в трех частях) по материалам школы-семинара «Современные проблемы нейроинформатики». – 2013. – Ч.1. – С. 199-209.

#### **Работы, опубликованные в материалах конференций и конгрессов**

6. Gvozdeva A.P., Short-term auditory adaptation to continuous and interrupted motion in human // 11th Göttingen Meeting of the German Neuroscience Society. – 2015. – T18-4D.
7. Андреева И.Г., Гвоздева А.П. Особенности локализации непрерывно и прерывисто движущихся звуковых источников // Ориентация и навигация животных. Тезисы научной конференции. – 2014. – С. 4.
8. Гвоздева А.П., Андреева И.Г. Временные показатели и процессы, определяющие восприятие непрерывного и прерывистого движения // 10-й Международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии». – 2014. – С. 116.
9. Гвоздева А.П. Слуховое восприятие непрерывного и прерывистого движения при его моделировании разными ритмическими структурами // VI Всероссийская конференция-школа, посвященная памяти чл.-корр. АН СССР Г.В. Гершуни «Физиология слуха и речи». – 2013. – С.23-24.
10. Gvozdeva A. Duration of the auditory aftereffect caused by approaching sound source // FENS featured regional meeting. Book of abstracts. – 2013. – С. 320.
11. Гвоздева А.П. Длительное последствие приближающегося источника звука // 9-й Международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии». – 2013. – С.109-110.
12. Гвоздева А.П. Продолжительность слухового последствия приближающегося источника звука // Всероссийская молодежная конференция-школа «Нейробиология интегративных функций мозга». – 2011. – Т. 11. – С. 19.
13. Андреева И.Г., Николаева А.В., Гвоздева А.П. Последствие движения источника звука: влияние спектральной области сигнала // 7-й Международный междисциплинарный конгресс «Нейронаука для медицины и психологии». – 2011. – С.59-60.

14. Гвоздева А.П. Влияние движущегося источника звука на восприятие других источников при кратковременной и длительной адаптации // XL Неделя Науки СПбГПУ. – 2011. – С. 7-8.
15. Гвоздева А.П. Продолжительность слухового последствия движения // XIV Всероссийская медико-биологическая конференция молодых исследователей “Фундаментальная наука и клиническая медицина”, – 2011. – С. 64.
16. Андреева И.Г., Гвоздева А.П., Николаева А.В. Исследование кратковременной адаптации к приближению и удалению источника звука: временной аспект // 6-й Международный Междисциплинарный Конгресс «Нейронаука для медицины и психологии». – 2010. – С. 50-51.
17. Гвоздева А.П., Николаева А.В. Продолжительность последствия при радиальном движении источника звука // XXXVIII Неделя Науки СПбГПУ. – 2009. – С. 8-9.
18. Гвоздева А.П. Слуховые иллюзии непрерывного и прерывистого приближения для его моделей с разной ритмической структурой // XII Всероссийская медико-биологическая конференция молодых исследователей «Фундаментальная наука и клиническая медицина». – 2009. – С. 85-86.