

ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИИ СЛУХА

Альтман Я.А., член-корреспондент РАН, Вайтулевич С.Ф., кандидат биологических наук, Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН,
Вартанян И.А., доктор биологических наук, Андреева И.Г., кандидат биологических наук, Малинина Е.С., доктор биологических наук
Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН

Вводные замечания

За последние 50 лет физиология слуха сформировалась в развернутую область науки как по многочисленности дисциплин, составляющих эту область знания, так и по разнообразию методов исследования. При сравнительно полном рассмотрении физиология слуха включает в себя следующие основные разделы.

а) **Психоакустика** является частью экспериментальной психологии и представляет данные о различении человеком и животными (в последнем случае принято говорить о поведенческих исследованиях) физических параметров акустических сигналов. Весьма распространенным в психоакустических исследованиях является создание локальных математических моделей, оперирующих понятиями радиофизики (фильтр, интегратор и др.), которые могут определять процедуры, проводимые слуховой системой при различении конкретных классов звуковых сигналов. По методам к этому разделу примыкают исследования нарушений слуховой функции при повреждении центральных отделов мозга человека (нейропсихология слуха) и исследования нарушений различительных способностей слуховой системы при экспериментальном разрушении слуховых центров у животных.

б) **Биофизика и физиология периферического отдела слуховой системы** включает: чисто физические исследования прохождения акустических сигналов через наружное и среднее ухо; химические и электрофизиологические исследования жидкостных сред периферического отдела слуховой системы – улитки внутреннего уха, во взаимодействии с которыми (средами) развиваются процессы возбуждения рецепторного аппарата улитки; биофизические исследования механических колебаний базилярной мембраны как основы возбуждения слуховых рецепторов (волосковых клеток) при действии звука; исследование с помощью электрофизиологических методов характеристик возбуждения слуховых рецепторов с учетом функционирования их мембран и встроенных в них ионных каналов, а также процесса передачи возбуждения с рецепторов на волокна слухового нерва. В последнее время при исследовании внутреннего уха интенсивно изучается подвижность (мотильность) волосковых клеток и связанная с нею отоакустическая эмиссия.

в) **Физиология путей и центров слуховой системы** в качестве наиболее развитого метода исследования использует электрофизиологический, позволяющий инвазивным (проникающим в структуру) путем исследовать активность одиночных нейронов центров слуховой системы или их совокупностей (вызванные потенциалы) при кодировании самых разнообразных параметров акустических сигналов. При этом в последнее время эти электрофизиологические исследования концентрировались вокруг вопросов картирования – отражения различных свойств звуковых сигналов в топографически упорядоченном расположении нейронов в слуховых центрах. Кроме того, в последние 10–15 лет достаточно широко исследуются функциональные карты различных по иерархии структур мозга человека при различных видах его деятельности (в том числе при восприятии звуковых сигналов) с помощью сложных аппаратных методов. К ним относятся анализ функциональной топографии мозга с помощью позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ), ядерно-магнитного резонанса (fMRI), термоэнцефалоскопии, регистрации магнитных реакций и др. Широкое распространение получил также неинвазивный метод регистрации различных классов слуховых вызванных потенциалов человека и животных.

д) **Сравнительная физиология слуха** – область, использующая перечисленные в пп. «а–г» подходы при исследовании самого широкого перечня различных видов животных, разного уровня развития слуховой функции и разной среды обитания. Эта область включает также исследование своеобразной формы акустической ориентации ряда водных и наземных животных – эхолокации.

Изложенное выше деление, естественно, носит в определенной мере условный, схематический характер, и составлено буквально методом перечисления. Тем не менее, оно позволяет представить всю сложность структуры современного исследования физиологии слуха.

I. Общий анализ проблематики исследований по физиологии слуха

1. Психоакустика

Основные положения о восприятии такого базового свойства звуковых сигналов как

громкость (субъективный коррелят интенсивности звуковых сигналов) сформулированы в последних десятилетиях XX века (см. обзоры Цвиккер, Фельдкеллер, 1971; Альтман и др., 1990). Что касается узкополосных звуковых сигналов (как правило, чистые тоны), то установлена зависимость их громкости от частоты звуковых сигналов, дифференциальная чувствительность слуховой системы при восприятии громкости, улучшение этих характеристик восприятия при увеличении длительности стимулов (до 100–200 мс) и др. Постепенно наметился переход в исследованиях восприятия громкости от тональных (или узкополосных) сигналов к восприятию более сложных звуковых сигналов, в частности широкополосных (многокомпонентных по спектру сигналов) и сигналов с изменяющейся амплитудой (разные виды амплитудной модуляции). Спектральная зависимость восприятия громкости при действии широкополосных сигналов оказалась связанной с таким свойством частотной избирательности слуха как критическая полоса (см. обзоры Фрейдин, 1968; Цвиккер, Фельдкеллер, 1971). Критической полосой принято считать частотный диапазон широкополосного маскира, маскирующего другой звук с данной частотой, дальнейшее расширение которого (диапазона частот маскира) не приводит к увеличению уровня маскировки маскируемого сигнала. Установлено, что в пределах критической полосы громкость не зависит от ширины полосы частот сигнала. При расширении этой полосы громкость сигнала возрастает. Отсюда последовал теоретический вывод, подтвержденный экспериментально – громкость звука любой степени спектральной сложности является суммой громкостей в наборе критических полос. Что касается амплитудно-модулированных сигналов, то дифференциальная чувствительность по громкости также зависит от частоты несущей и частоты модуляции (см., например, Long, Cullen, 1985). Если говорить о самых последних работах, то они уточняют соотношения способностей слуховой системы к различению громкости стимулов при обнаружении биений (Hellman, Hellman, 2001) и различению интенсивности при использовании тональных посылок с Гауссовской огибающей (постоянная энергия и разная длительность). Предложена модель, предполагающая наличие в слуховой системе «внутренних» временно-спектральных окон при восприятии громкости (Schijndel et al., 1999).

Спектр звуковых сигналов определяет восприятие высоты. Это наиболее ранняя по времени исследования область слухового восприятия. Значительное количество работ, выполненных уже достаточно строго с физической точки зрения, известно с середины XIX века. Постепенно

уточняясь при появлении электроакустики, эти исследования позволили получить основные данные по восприятию человеком высоты. Исходным положением, объясняющим возможность этого восприятия, послужил принцип «места», сформулированный Гельмгольцем и предполагающий, что анализ частоты тонов пространственно распределен в улитковой перегородке (прямые измерения были впоследствии сделаны Бекеша; Bekesy, 1960). Значительно раньше, чем при исследовании громкости, при изучении восприятия высоты звуков перешли к изучению восприятия многокомпонентных звуков со сложным спектром. Было установлено, что при действии таких звуков и наличии в них периодичности может восприниматься высота, которая физически отсутствует в спектре сигналов (разные обозначения – высота периодичности, виртуальная высота, остаток – *periodicity pitch*, *virtual pitch*, *residue*, *соотв.*). Естественно, что эти факты противоречили теории «места», поэтому было предложено в виде объяснения наличие временного механизма, «извлекающего высоту» сигнала (Альтман и др., 1990). Дальнейшая разработка вопроса позволила выявить дополнительно ряд феноменов, характеризующих как временной, так и пространственный принципы восприятия высоты (сдвиг частоты при действии многокомпонентных непериодических сигналов, область доминантного восприятия одной частоты в многокомпонентном сигнале и др.). Исследование восприятия многокомпонентных сигналов продолжается и в настоящее время. Так, уточняется восприятие высоты амплитудно-модулированных сигналов за счет набора спектральных фильтров (Sek, Moore, 2003), исследуются области частотного доминирования (Everts et al., 2002), нелинейность при восприятии амплитудно-модулированных сигналов, связанная с наличием окна для извлечения высоты в виртуальном тоне (Grose et al, 2002).

Большое внимание исследователей в области психоакустики привлекает **маскировка**, что обусловлено широкой распространенностью этого явления в окружающей акустической среде человека и животных. В общем виде маскировка проявляется в ухудшении слышимости одного звука (маскируемый звук) в присутствии другого (маскер). Чисто классический подход изучения ухудшения слышимости «полезного» сигнала при маскировке (Цвиккер и Фельдкеллер, 1971) в последней трети XX века привел к попыткам изучения с помощью маскировки частотного разрешения (Альтман и др., 1990). Предполагается, что частотное разрешение в слуховой системе обеспечивается набором частотных фильтров. При маскировке слуховая система слушателя настроена на фильтр, соответствующий диапазону маскируемого сигнала.

Диапазон частотного фильтра принято определять значением отношения мощности пороговой интенсивности маскируемого тона к спектральной мощности шума (критическое отношение). Измеренная таким образом ширина частотных фильтров при одновременной маскировке широкополосным шумом (маскируемый сигнал и masker подаются одновременно) зависит от частоты маскируемого тона (Glasberg, Moore, 1986). Данные о характеристиках частотных фильтров слуха были исследованы также при маскировке узкополосными шумами, неодновременной маскировке, действии нескольких маскеров, в том числе при их временном взаимодействии. Основным в этих работах было экспериментальное обоснование наличия в слуховой системе частотных фильтров на основе описания их свойств. В самом конце прошлого столетия наметился переход к изучению маскировки при использовании сложных сигналов – амплитудно-модулированных звуков (McFadden, 1987), шумов с гребенчатым спектром (сложение двух шумов с временной задержкой одного шума относительно другого дает волнообразную спектральную огибающую – «гребенку», Glasberg et al, 1984). Так, при взаимной маскировке двух амплитудно-модулированных сигналов обнаружено наличие большей маскировки при определенных частотах модуляции и отсутствии маскировки при близко расположенных частотах модуляции (Sheft, Yost, 1997). Повторно выполнены измерения психометрических функций при разном соотношении интенсивности маскируемого звука и маскера при предшествующей маскировке, результатом которых стал вывод, что форма психометрических функций определяется нелинейностью колебаний базилярной мембраны Кортиева органа (Oxenham, Plack, 2000; Schairer et al., 2003). Сравнение асимметрии маскировки между обычным и гребенчатым шумами позволило установить, что обычный широкополосный шум маскирует гребенчатый шум лучше, чем при обратном соотношении маскера и маскируемого сигнала даже при сходных спектральных областях шума (Krumbholz, Nobbe, 2001). Исследование маскировки щелчка низкой частотой с разной фазой маскирующего сигнала выявило зависимость маскировки от фазы низкочастотного маскера (Mroviniski et al., 1995).

Временные характеристики деятельности слуховой системы обычно описываются рядом эффектов. Важным критерием влияния длительности звуковых сигналов на слуховое восприятие является временная суммация – снижение порогов слышимости при увеличении длительности стимула до определенного значения (это значение обозначают как крити-

ческое время суммации). Кроме того, существенным является сравнение субъективной оценки длительности сигнала и ее физического значения, а также дифференциальной чувствительности к длительности звуковых сигналов. Детальная разработка этого вопроса была осуществлена во второй половине XX века (см. Zwillocki, 1960; Zwicker, 1975). Интересной проблемой является чувствительность слуховой системы к фазе сигнала. Длительное время, со времен классика естествознания Гельмгольца, считалось, что ухо является «глухим» к фазовым отношениям многокомпонентного тонального сигнала. Лишь сравнительно недавно было установлено, что слуховая система оценивает фазовые отношения в стимулах изменением качества восприятия (Ложкин, 1971; Vuunen, 1976). В дополнение к известным данным о фазовой чувствительности было показано, что фазовая чувствительность слухового фильтра варьирует в зависимости от уровня сигналов и частоты (Dau, 2001).

Существенным, особенно в связи с рядом клинических тестов, явилось исследование адаптации в слуховой системе (Альтман и др., 1990). В последние годы слуховая адаптация привлекает к себе внимание в связи со слуховым восприятием разных качеств звуковых сигналов. Исследование количественных временных характеристик восприятия при стимуляции без адаптации и при ее наличии (адаптация вызвана маскирующими звуками) позволило установить несколько компонентов процесса адаптации (Formby et al., 2002). Значимыми при исследовании других временных эффектов являются данные об отсутствии влияния резкого или плавного включения – выключения сигнала при задаче обнаружения прерывистости в непрерывном шумовом сигнале (Allen et al., 2002), а также данные о различении временных характеристик в последовательности шумовых посылок, свидетельствующие о лучшем различении «дежурного цикла» интервалов и длительностей посылок, чем провалов в последовательности (Wiegrebe, Krumbholz, 1999). Среди приведенных выше работ по исследованию временных эффектов в слуховой системе наиболее интересным представляется обоснование неизвестной ранее возможности временного разрешения при монауральном прослушивании сигналов. Так, при действии повторяющегося волнообразного шума (iterated rippled noise или описанного выше гребенчатого шума) испытуемые оказались способны различить когерентный шум с одной характеристикой «гребенки» от менее когерентного шума при временных задержках между шумами, равными нескольким десяткам микросекунд (Krumbholz et al., 2003). Такие величины различаемых задержек известны

при бинауральном прослушивании сигналов и служат признаком при локализации источника звука в горизонтальной плоскости. Однако то, что моноауральное прослушивание обнаруживает такую временную чувствительность, является значимым фактом, особенно с учетом предположения авторов о маловероятном использовании спектральных характеристик при различении шумов.

Заканчивая это краткое изложение по психофизическому исследованию слуховой функции, следует указать на ряд основных итоговых соображений. Первое состоит в том, что разделение исследований в области психоакустики в определенной мере искусственно. Каждый звуковой сигнал, включенный в психофизический эксперимент, обладает амплитудой (интенсивностью), частотным и фазовым спектром и длительностью. Этим определяется достаточно переплетающаяся картина по рассмотрению параметров звуковых сигналов, описанных в отдельных разделах изложения. Второе соображение характеризует основную тенденцию современного этапа психоакустических исследований как переход от анализа восприятия простых свойств звуковых сигналов к сложным характеристикам сигналам, независимо от того, какие стороны слуховой функции подвергаются рассмотрению. И последнее соображение состоит в том, что совершенно принципиальных и новых описаний свойств слуховой системы и теоретических положений ее деятельности, с нашей точки зрения, за последние годы не приведено в литературе. Резко контрастирует с этим положением другая область психоакустики, которая будет рассмотрена ниже, – речь идет об исследованиях пространственного слуха.

Область исследований пространственного слуха условно разделяется на два подраздела – изучение особенностей восприятия локализации неподвижных источников звука и движущихся. В исследованиях **локализации неподвижных источников звука** особое внимание в последние годы уделяется восприятию звуковых источников в ближнем поле. Так, установлено, что при малых расстояниях искажения звуковой волны приводят к спектральным особенностям, которые могут быть использованы слуховой системой для оценки расстояния до звучащего объекта. Теоретические расчеты и измерения на манекене для расстояний от 0,12 до 1,0 м показали возрастание интерауральных амплитудных различий для латеральных источников, тогда как интерауральные временные различия не зависели от расстояния (Brungart, Rabinowitz, 1999). Моноауральное прослушивание (применение заглушки) шумов

разного спектрального состава в условиях ближнего и дальнего поля выявило, что для точной оценки испытуемыми малых расстояний важны низкочастотные составляющие спектра (Brungart, 1999). В условиях ближнего поля оценка удаленности при малых расстояниях была лучше, чем при больших и зависела от азимута (Brungart, Rabinowitz, 1999). Подтверждение того, что оценка расстояния ухудшается при его увеличении, получено и в условиях дальнего поля при расстояниях от 3 до 16 м (Loomis et al., 1998). Ошибки локализации по элевации в исследованном диапазоне не зависели от расстояния до источника звука, а по азимуту – ухудшались с уменьшением расстояния.

Разработка вопросов восприятия человеком **движения источника звука** в трехмерном пространстве достаточно интенсивно проводилась в последней трети прошлого века (Альтман и др., 1990; Middlebrooks, Green, 1991) и продолжается в настоящее время. Укажем, что обсуждение группируется вокруг двух основных гипотез. Согласно первой гипотезе, предложенной и последовательно разрабатываемой в отечественной литературе (Altman, 1968; Альтман и др., 1981), существуют нейроны – детекторы движения, которые непосредственно реагируют на определенные направление и скорость при перемещении звукового образа по азимуту. Эти представления получили подтверждение в ряде психоакустических исследований (Perrott, Marlborough, 1989). В частности, при скорости движения широкополосного сигнала, равной 20 град/с, показано, что минимальное слышимое расстояние по азимуту меньше для непрерывного движения по сравнению с условиями, когда движущийся динамик звучит только в начале и конце пути. Вторая гипотеза состоит в том, что при анализе движения слуховая система выполняет сравнение начального и конечного положения движущегося звукового источника, и на основании сравнения двух последовательных положений делается вывод о том, что источник звука движется (Grantham, 1986; Middlebrooks, Green, 1991). В англоязычной литературе эта гипотеза получила название теории «мгновенного фотоснимка» («snapshot» theory).

Согласно данным работ некоторых авторов (Chandler, Grantham, 1992; Grantham, 1997) наиболее высокая разрешающая способность в азимутальном направлении достигается слуховой системой при локализации неподвижных, а не движущихся источников звука. Минимальное время наблюдения (интеграции) слуховой системой за движением источника звука, необходимое для возникновения восприятия этого движения, по разным данным колеблется, в основном, в диапазоне 100–150 мс при движении источника в горизонтальной и вертикальной

плоскостях (Altman, Viscov, 1977; Grantham, 1997; Hofman, Van Opstal, 1998; Sabery, Hafter, 1997; Strybel, Fujimoto, 2000). В 2–3 раза большее время интеграции (300–400 мс) установлено при движении звукового образа по радиальной координате (Андреева, Варганиян, 1997). Причем возрастание азимутального угла радиального движения звукового образа от 0° до 90° вызывало увеличение порогов по длительности звучания на 100 мс (Андреева, Альтман, 2000). Влияние параметров временной структуры на воспринимаемую скорость движения показано в работах (Варганиян и др. 1999; Strybel et al., 1998).

Важным вопросом механизма локализации является его *помехоустойчивость*. Исследования помехоустойчивости слуховой системы независимо от пространственного положения источника звука рассматривались нами выше при анализе работ, связанных с маскировкой. Между тем, пространственный слух имеет ряд особенностей, повышающих помехоустойчивость слуховой системы. Так, если при маскировке источника звука возникают интерауральные различия стимуляции по времени (фазе) или интенсивности в маскируемом сигнале или маскере, то уровень маскировки уменьшается (феномен бинаурального освобождения от маскировки – БОМ, или BMLD – binaural masking level difference). Последняя треть прошлого века характеризовалась интенсивной разработкой вопросов БОМ для неподвижных источников звука (звуковых образов). Из последних работ в этом направлении отметим выявление большего освобождения от маскировки при локализации в горизонтальной, нежели в вертикальной плоскости (Good, Gilkey, 1995; 1996). При этом высокочастотные сигналы оказались более «полезными» для бинаурального освобождения от маскировки (Lorenzi et al., 1999). Вторым феноменом, характеризующим помехоустойчивость пространственного слуха, является эффект предшествования («precedence effect», иначе его называют «эффект первой волны»). Основная суть феномена состоит в следующем: если два источника звука разнесены в пространстве и один из них включается раньше, чем другой, то звуковой сигнал локализуется наблюдателем у ранее включенного источника. Последние годы это взаимодействие двух сигналов исследовалось в зависимости от спектра и других условий их предъявления. Значимым результатом явилась демонстрация эффекта предшествования в сагиттальной плоскости (Litovsky et al., 1997). Эффект предшествования как группа явлений, связанная с восприятием прямого и отраженного звука, подробно рассмотрен в обзоре (Litovsky et al., 1999). Для полноты приведем третий из основных феноменов, характеризующий помехоустойчивость слуховой системы при локализации, так назы-

ваемый «эффект вечеринки» («cocktail party effect»). Суть феномена состоит в способности наблюдателя выделить один источник звука (как правило, речевой сигнал) из множества звуков другой локализации. Некоторые последние данные, касающиеся бинауральных и моноауральных факторов формирования этого феномена, приведены в работах (Brungart et al., 2001; Brungart, Simpson, 2002a, b; Yost et al., 1996).

Последние два десятилетия в области исследований пространственного слуха характеризуются пристальным вниманием к вопросам формирования *акустической виртуальной реальности* (АВР). АВР представляет собой иллюзию внешней акустической сцены, элементы которой, как правило, перемещаются в пространстве. Создание АВР основано на достаточно глубоком знании характеристик различных параметров слухового восприятия, позволяющем моделировать (синтезировать) эти параметры так, чтобы создать вонне испытуемого иллюзию акустической сцены. Принципиальную роль в разработке этого направления сыграли успехи изучения первичной обработки звуковых сигналов слуховой системой, начатые только в конце 70-х годов прошлого века (см. Wightman, Kistler, 1989 a, b; Middlebrooks, Green, 1991). Остановимся на этом подробнее и, прежде всего, поясним, в чем состоит сущность первичного преобразования звукового сигнала при его переходе из свободного звукового поля к барабанной перепонке. Процесс этот обусловлен столкновением звуковых волн с туловищем и головой, а также избирательной дирекционально-зависимой фильтрацией звукового сигнала в наружном ухе. Совместное влияние этих факторов выражается в фазовом и амплитудном изменении спектрального профиля сигнала (измеряемого по отношению звукового давления в отсутствие субъекта к звуковому давлению в присутствии субъекта вблизи его барабанной перепонки) и обозначается как передаточная функция головы (HRTF – head-related transfer function). Поскольку передаточная функция отражает преобразование для данного положения источника звука, ее спектральные характеристики соответствуют дискретному положению этого источника в пространстве. Полное отражение акустического пространства осуществляется всем множеством передаточных функций (Brugge, Reale/Бругге, Риэл, 2000). Цифровая обработка передаточных функций, синтез на ее основе звуковых стимулов, предъявление их с помощью головных телефонов наблюдателю позволило создать у слушателя экстернализацию звукового образа, т. е. вынос его в точку пространства, близкую к возможному реальному положению стимулов в свободном звуковом поле при данном сочетании параметров звуковых сигналов (Hartmann, Wittenberg, 1996;

Wightman, Kistler, 1989 a, b). При этом сразу же возникла существенная трудность при синтезировании звуков для создания АВР – оказалось, что существуют значительные индивидуальные различия HRTF у разных наблюдателей. Эти различия, обусловленные размерами головы, ушной раковины и различиями в акустических свойствах левого и правого ушей, являются препятствием для формирования виртуальной акустической реальности с сохранением единой структуры слухового пространства для всех слушателей. Существенно снижает величину индивидуальных различий HRTF метод частотного шкалирования (Middlebrooks, 1999). Надежность воспроизведения виртуальной среды по отношению к смещению и вращению головы была изучена в трех плоскостях (Takeuchi et al., 2001). Более устойчивое воспроизведение достигалось при малых расстояниях между двумя динамиками по сравнению с большими. Заметные искажения восприятия возникают при латеральном смещении головы всего на 5 см (Rose et al., 2002). Определенные способы синтеза HTRF позволяют избежать ошибок локализации в передне-заднем направлении («front-back confusions») (Hill et al., 2000). Интерполяция сигналов АВР и реальных звуков в соседние точки пространства показала, что при смещении до 6 град интерполяция не требуется, при смещении на 10–15 – широкополосные стимулы отличаются от реальных по тембру, а при 20 и более град – по тембру и положению в пространстве (Langendijk, Bronkhorst, 2000).

АВР использовалась при оценке таких параметров восприятия движущихся звуковых образов как дифференциальные пороги скорости движения (Carlile, Best, 2002). Результаты по порядку величин совпали с данными, полученными при использовании иллюзии движения при дихотической стимуляции (см. Альтман, 1983). Кроме того, использование АВР позволило установить влияние на точность локализации звука последовательной маскировки, когда полезный сигнал подается после маскира (Langendijk et al., 2001), и одновременной маскировки при динамически меняющемся маскере (Saberli et al., 2002).

АВР достаточно широко использовалась при исследовании восприятия речевых сигналов. Поскольку физиология восприятия речи является отдельной дисциплиной, вкратце укажем на некоторые результаты, полученные в этой области. Исследования в области физиологии речи связаны, главным образом, с разборчивостью речи при разных пространственных положениях источников речевых сигналов и маскирующих сигналов. Установлено, что разнесение источников звука в пространстве улучшает разборчивость речи (Freeman et al., 2001; Hawley et al., 2001).

2. Физиология путей и центров слуховой системы

В этом разделе будут рассмотрены два основных вопроса современной нейрофизиологии слуха, неоднородные по тематике, но привлекающие к себе основное внимание исследователей в последнее время. Речь идет о картировании и о нейрофизиологических механизмах пространственного слуха.

Структурно-функциональное картирование в различных отделах слуховой системы в настоящее время интенсивно проводится электрофизиологическим методом с использованием простых и сложных акустических сигналов (см. обзор Nelken, 2002). История вопроса восходит к работам Тунтури, выполненным в 1946 г. и установившим правильное пространственное представление звуковых частот в слуховой коре собаки (Tunturi, 1962). Вслед за этим топонимические карты слуховых центров изучались и показаны во всех отделах слуховой системы – от кохлеарных ядер до коры головного мозга. Рассмотрим топографическое распределение основных свойств нейронов на примере слуховой области коры AI. Исследования, выполненные преимущественно на кошках, установили четкую топонимическую организацию этой области (Abeles, Goldstein, 1970; Heil, 1997 a, b; Merzenich et al., 1975; Morel et al., 1993 и многие другие), причем в центре AI находятся нейроны с наиболее узкими частотно-пороговыми кривыми (Heil et al., 1992; Schreiner, 1995; Schreiner, Mendelson, 1990). Нейроны, расположенные вентрально и дорсально от центра AI, имеют более широкие частотно-пороговые кривые (Schreiner, Sutter, 1992). Наиболее низкочастотные нейроны, с максимальной по величине реакцией относительно характеристической (оптимальной) частоты и наиболее коротким скрытым периодом, находятся в центре AI (Mendelson et al., 1997). Пространственное распределение нейронов с разными порогами коррелирует с пространственным распределением нейронов с наиболее выраженными (максимальными) ответами на характеристическую частоту (Schreiner et al., 1992). Нейроны с одинаковыми или близкими частотами образуют вертикально расположенные колонки. Несколько изочастотных колонок формируют изочастотную полосу (Aitkin, 1990). Следует отметить, что изочастотные полосы, обнаруженные в различных отделах слуховой системы и наиболее детально изученные в задних холмах и в слуховой зоне коры, отчетливо выражены только при низких уровнях интенсивности сигналов. Слуховые области коры, которые максимально активируются при сверхпороговых уровнях тонов, мало напоминают карты, выявленные при пороговой стимуляции (Phillips et

al., 1994). Данные по картированию слуховой коры, полученные на других животных (Liu, Suga, 1997; Schulze, Langner, 1997; Tanaka et al., 1994 и др.), подтверждают результаты изучения зоны AI у кошек, описанные выше.

В настоящее время предпринимаются попытки описать карты, отражающие не только частоты и интенсивности, но и другие свойства звуковых стимулов, в том числе сложных. Так, все еще дискутируется наличие функциональных карт, отражающих чувствительность нейронов к направлению и скорости частотной модуляции. Ряд авторов утверждает их наличие на уровне слуховой области коры и задних холмов (Ehret, 1997a, b; Kovalsky et al., 1996a, b; Riketts et al., 1998; Shamma et al., 1993), в то время как другие авторы это отрицают (Heil et al., 1992). Изучается также порядковое представительство настройки нейронов на ритмы амплитудной модуляции. Например, у домашней мыши амплитудно-модулированные тоны имеют порядковое представительство в AI в соответствии с «лучшей» частотой амплитудной модуляции, причем лучшие частоты уменьшаются в дорсо-вентральном направлении каждой изочастотной полосы (Steibler et al., 1997). Карта представительства периодичности амплитудной модуляции ортогональна по отношению к тонотопическому градиенту (Langner et al., 1997; Schreiner, Langner, 1988a). Описано упорядоченное расположение нейронов, реагирующих на эхо (эффект Доплера) у летучих мышей (Suga, 1990). Для оценки пространственного распределения активности нейронов на сложные стимулы используются также двухтоновые комплексы, позволяющие оценить боковое (латеральное) торможение (Shamma et al., 1993). Известно, что области частот торможения выше и ниже характеристической частоты асимметричны во всех отделах слуховой системы у различных млекопитающих (Вартанян, 1978; Вартанян и др., 1999; Egorova et al., 2001; Ehret, Schreiner, 1997; Sutter, Schreiner, 1991). У хомяков индекс асимметрии (соотношение ширины высоко- и низкочастотной тормозной зоны) минимален в центре AI и имеет тенденцию увеличиваться и становиться положительным на одном конце изочастотной полосы и отрицательным на другом конце той же полосы (Shamma et al., 1993). У кошек подобное явление не было обнаружено (Rotman et al., 2000). Еще одним дискуссионным вопросом является существование независимого относительно тонотопической карты представительства ощущения высоты (субъективный коррелят частоты тона). Применение магнитоэнцефалографии у человека позволило показать, что чистые тоны разных частот не только имеют четкую пространственную локализацию в первичной слуховой области коры, но и звуки различной высоты

также имеют пространственное представительство в этой зоне. Оси этих двух карт различны и ортогональны по отношению друг к другу (Langner et al., 1997). Существует, однако, мнение, что такое заключение недостаточно обосновано из-за методических особенностей работы (Lutkenhoner et al., 2001). В других исследованиях с применением того же метода были получены данные, приведшие к выводу о том, что тонотопическая и звуковысотная карты у человека идентичны (см. Pantev et al., 1996). Таким образом, вопрос о звуковысотном представительстве остается открытым.

Имеют ли параметрические карты функциональное значение? По мнению ряда авторов, имеют, по крайней мере, если вопрос касается биологически значимых сигналов (Nelken et al., 1999). Например, в ряде работ показано, что спектральные максимумы натуральных звуков у кошек с точки зрения ширины полосы частот и отношения сигнал/шум очень отчетливо представлены в пространственном распределении корковой популяции нейронов (Phillips et al., 1994; Rotman et al., 2000). Вместе с тем, какова роль изученных и описанных карт центров слуховой системы в известных психоакустических феноменах, остается не ясным. Не ясно также, кто или что считывает информацию слуховой коры как высшего центра слуховой сенсорной системы. Такую функцию могли бы выполнять специализированные нейроны – детекторы сложных признаков, как, например, в зрительной системе. Детекторы признаков обычно определяются как нейроны, которые отвечают на сочетание двух или нескольких физических параметров стимуляции, но не реагируют или крайне слабо реагируют на каждый отдельный параметр. Детекторы такого «жесткого» типа не описаны в большинстве работ, посвященных этому вопросу. Другая точка зрения подразумевает, что нейроны даже в высших отделах слуховой системы могут обладать линейными или почти линейными свойствами (Koning et al., 1996; Versnel, Shamma, 1998). Действительно, многие свойства слухового восприятия можно объяснить на базе рассмотрения свойств слухового нерва (Young, Davis, 2002). В то же время показано, что ответы центральных слуховых нейронов даже на уровне среднего мозга и дорсального кохлеарного ядра могут отражать нелинейные способы преобразования слуховой информации (Nelken, Young, 1997; Nelken et al., 2001). Недавние исследования позволяют предположить, что к функциям слуховой коры относится классификация (parsing) слуховых событий (Heil, 1997 a, b; Fishman et al., 2000); определение новизны звуков; анализ трудных для восприятия тихих звуков (Nelken et al., 2001); панорамное кодирование местонахождения источника звука (Middlebrooks et al., 1994).

Особое место в нейрофизиологических основах картирования признаков звукового мира занимает вопрос о том, каким образом трехмерные объемные карты подкорковых отделов слуховой системы (Ehret, 1997a; Fuzessery, Hall, 1996; Langner et al., 2002) преобразуются в двумерные карты экранной структуры – слуховой коры (AI) (Ehret, Schreiner, 1997; Hage, Ehret, 2003; Schreiner, Langner, 1997). Состояние исследований в этой области пока находится на уровне формулирования гипотез и создания моделей взаимоотношений карт задних холмов и слуховой коры (Hage, Ehret, 2003). На сегодняшнем уровне знаний нельзя также однозначно ответить и на вопрос о наличии или отсутствии нейронов-детекторов. Однако независимо от ответа о детекторных или фильтрующих свойствах нейронов слуховых центров вопрос о том, что же происходит с информацией, закодированной в нейрональных реакциях, требует ответа. Его поиски привели к предположению, что слуховые обратные связи действуют как селекторы сигналов, обеспечивая настройку подкорковых центров на параметры, которые необходимы для слуховой коры (Yan, Suga, 1999; Zhang, Suga, 1997; Zhang et al., 1997). Все вышесказанное определяет особую актуальность нейрофизиологических исследований, направленных на получение ответов на поставленные вопросы.

Нейрофизиологические механизмы пространственного слуха всегда привлекали внимание исследователей. В последние годы интерес к этой проблеме еще более усилился. Причина обострения интереса к нейрофизиологическим механизмам пространственного слуха, с одной стороны, обусловлена прогрессом психоакустических исследований в этой области физиологии. С другой стороны, появление новых методических возможностей при анализе реакций нейронов слуховых центров (описанной выше техники акустической виртуальной реальности, возможности сочетания ионофоретической блокады синаптической медиаторов и электрофизиологической регистрации импульсной активности, прогресс в области программного обеспечения) позволило углубить исследование механизмов, лежащих в основе ключевых гипотез пространственного слуха. К таким гипотезам прежде всего относится детекция слуховыми нейронами направления движения (Altman, 1968; 1972), существование специализированных областей мозга, связанных с обработкой акустического пространства, и полушарная специализация пространственной акустической обработки у человека (Альтман, 1983).

Следует заметить, что осознание необходимости разработки динамического аспекта отражения акустического пространства нейронами

слуховых центров во многом обусловлено успехами этого направления в других модальностях, особенно в зрительной. Стремление к проведению аналогий между процессами обработки сигналов в зрительной (а иногда и в соматосенсорной) и слуховой системах является характерной особенностью современных концептуальных обзоров акустической литературы и обусловлено надеждой на продвижение в понимании общих проблем кодирования сенсорной информации. Примеров удачных «зрительных аналогий» в слуховой системе, свидетельствующих об общности принципов нейронального кодирования, накопилось немало. К ним можно отнести построение схем акустических детекторов движения на основе схем зрительного движения (обзор Wagner et al., 1997); привлечение контрастного механизма для обоснования чувствительности слуховых нейронов к положению стационарных и направлению движения динамических акустических стимулов (Малинина, Вартанян, 2003а; Malone, Semple, 2001); обоснование на нейрональном уровне феномена опережающего сенсорного образа, выражающегося в сдвиге реакции на движущийся стимул в направлении, встречном движению, и предположительно связанного с упреждающей стратегией обнаружения движущегося объекта (Никитин и др., 2003). И, наконец, привлечение для исследования спектральной и динамической селективности слуховых нейронов акустических аналогов световых решеток – широкополосных звуков с синусоидальными спектральными профилями, определяемых как движущаяся спектральная рябь (ripple) или спектральные гребенки (см. обзор Shamma, 2001). Разумеется, принципы слуховой корковой организации в данном случае рассматриваются не только в связи с пространственным анализом, но и анализом других качеств, отражающих структуру звуков и необходимых для восприятия речи (биоакустических сигналов у животных) и музыки (например, гармонических комплексов и упоминавшейся в разделе «Психоакустика» высоты периодичности – periodicity pitch).

На системном уровне поиск аналогий с организацией зрительной системы, подразумевающей разделение информационных потоков о свойствах объекта и его локализации (вентральный путь «что» и дорсальный «где») породил серию работ по обоснованию информационного разделения слуховых нервных путей. В слуховой версии антерио-вентральный канал обработки участвует в идентификации акустических стимулов посредством анализа его спектральных и временных характеристик, постерио-дорсальный – специализируется на локализации источника звука, обнаружении его движения и пространственного разделения

звуков. Экспериментальное обоснование такого функционального разделения путей обработки слуховой информации у человека выполнялось несколькими исследовательскими группами с использованием ПЭТ и функционального магнитно-резонансного картирования при выполнении задач по определению характеристик стимула, а также статической и динамической акустической локализации (см. Warren et al., 2002; Zatorre et al., 2002). Результаты этих исследований трактуются их исполнителями как доказательство наличия в коре головного мозга определенных областей, раздельно реагирующих на объект-значимые и пространственно-значимые черты звукового стимула. Обосновывается также существование отдельных, слабо перекрывающихся областей, реагирующих на стационарный и движущийся источник звука, что может быть отнесено к реализации рассмотренного выше функционального картирования. Однако сопоставление функций этих корковых областей с данными об их нейрональной специализации, полученными в физиологических экспериментах на животных, не всегда совпадают. Это вызывает скептическое отношение к существованию независимых «что» и «где» каналов обработки (Cohen, Wessinger, 1999; Middlebrooks, 2002). Отчасти скептицизм касается и обособленности обработки движения от локализации стационарных источников звука, которая вступает в противоречие со многими фактами, свидетельствующими о вкладе «статической» чувствительности нейронов в анализ движения (Ingham et al., 2001; Никитин, 2003). Впрочем, самим авторам идеи «что» и «где» также приходится прибегать к корректировке «независимости» информационных каналов. Так, пришлось ввести предположение, что постерио-дорсальный путь, отвечающий за пространственную обработку, участвует также и в восприятии речи (Zatorre et al., 2002). Допускается, что в основе такого совмещения функций лежит интеграция нейронами спектро-временных черт сигнала с локализацией этих событий. Немаловажная роль в таком совмещении отведена чувствительности нейронов этого пути к «спектральному движению», т. е. к отражению перемещения пиков акустической энергии через улитку, которое может отражать компоненты речевых и коммуникационных сигналов. Нейроны, комбинирующие чувствительность к биоакустическим сигналам с пространственной чувствительностью, найдены в каудальной части верхней височной извилины у макак (Tian et al., 2001). Предполагается, что эти нейроны могут играть важную роль в разделении (а возможно и идентификации) звуков на основе пространственных признаков. Несмотря на многие противоречия, модель функционального разделения

путей обработки слуховой информации является на сегодняшний день основной рабочей гипотезой для исследований функциональной организации слуховых областей коры. Несомненно также, что она находится в развитии и нуждается в продуманных экспериментальных подходах. Одним из важных результатов разработки модели раздельных объект-значимых и пространственно-значимых нервных путей является подтверждение функциональной полушарной специализации у человека, а именно, ведущей роли правой нижней теменной коры в пространственном анализе (Zatorre et al., 2002). Вопрос о сочетании межполушарной асимметрии с функциональным разделением информационных путей представляется особенно перспективным для дальнейшей разработки.

Как указывалось, возможность создания виртуального акустического пространства повлекла за собой серию исследований, пытавшихся обосновать способы нейрофизиологического анализа спектрального профиля передаточных функций (HRTF, см. выше – Психоакустика; пространственный слух). Было констатировано, что нейроны слуховых центров исследованных видов животных реагируют на виртуальные стимулы так, как если бы они предъявлялись из тех же точек пространства, которые эти стимулы представляют (Брюгге, Риэл/Brugge, Reale, 2000; Delgutte et al., 1999; Poon, Brugge, 1993b). При этом, по крайней мере, нейроны первичной слуховой области коры различают «свои» и «чужие» передаточные функции (Mrsic-Flogel et al., 2001). Однако ответить на вопрос, каким образом обрабатывается информация, заложенная в передаточных функциях, оказалось значительно сложнее, и процесс исследования в этой области только начинает переходить от описательного уровня к аналитическому. Строго говоря, передаточные функции (виртуальные стимулы) содержат как бинауральные признаки локализации (межушные различия стимуляции по интенсивности и по времени), так и моноуральные спектральные дирекционально-зависимые признаки (максимумы и минимумы звукового давления). Именно спектральные признаки стали предметом пристального внимания исследователей в связи с их способностью отражать локализацию источника звука в пространстве изменением положения на частотной оси. Значимость спектральных признаков психофизически неоднократно обосновывалась – они критичны для локализации в медианной вертикальной плоскости, улучшают локализацию в сагиттальном направлении и могут использоваться для уточнения локализации по азимуту, особенно в условиях моноурального прослушивания (см. обзоры Hofman, Van Opstal, 2002; Middlebrooks, Green, 1991; Musicant et al., 1990). Проявление интереса к

монауральному спектральному локализационному механизму обусловлено также и тем, что сведения о нем на нейрональном уровне крайне недостаточны (по сравнению с нейрофизиологическим обоснованием бинаурального механизма слуха, в большой степени обязанным работам сотрудников лаборатории физиологии слуха Ин-та физиологии им. И.П. Павлова).

В разработке монаурального спектрального механизма можно выделить несколько направлений. Первое направление связано с исследованием особенностей реагирования нейронов слуховых центров (Малинина, Вартанян 2003а, б; Nelken, Young, 1994; Yu, Young, 2000) на имитируемые спектральные признаки – спектральные минимумы в широкополосном шуме и спектральные максимумы (полосовые шумы). Второе направление исследований сконцентрировано на определении монауральной дирекциональной чувствительности центральных слуховых нейронов (главным образом азимутальной) при тестировании их широкополосными шумами из различных точек пространства (Imig et al., 2000; Poirier et al., 2003; Samson et al., 1993; 2000). Результатом исследований этих двух направлений стало понимание, что монауральные спектральные признаки анализируются в центрах слуховой системы на основе контрастного механизма при участии торможения, отражают не только элевацию, но и азимут (а скорее всего отражают траекторию в пространстве), и что путь передачи монауральной спектральной информации сохраняется в тонотопическом слуховом пути от периферии до первичной области слуховой коры. Такой вывод поддерживается данными третьего направления исследований, обосновывающих существование отдельных монаурального, спектрального и бинаурального (на основе межшумных различий стимуляции) путей обработки пространственной информации. Это обоснование базируется на данных экспериментов с перерезкой «бинауральных» и «монауральных» восходящих проекций кохлеарных ядер, т. е. проекций, идущих к первому пункту конвергенции бинауральной информации – верхнему оливарному комплексу, или идущих в обход его. Повреждение монауральных путей вызывало большой поведенческий дефицит у кошек при ориентировании на источник звука в вертикальной плоскости (May, 2000; Sutherland, 1998). К доказательствам независимости монаурального и бинаурального путей следует также отнести обнаружение нейрональных градиентов пространственной азимутальной и элевационной настройки в передних холмах у нескольких видов животных (Sterbing, 2002), а также пространственные и временные различия кортикального представительства азимутальной и элевационной локализации у человека, выявленные

при измерении кортикальной активности с помощью магнитоэнцефалографии (Fujiki et al., 2002). Вместе с тем имеются данные о том, что нейроны нетонотопических областей слуховой коры кошек (AI и AES) получают информацию на основе как бинауральных, так и монауральных признаков локализации и реагируют одинаково хорошо как на азимут, так и на элевацию источника звука (Xu et al., 1998). Возможно, эти данные отражают различные этапы обработки пространственной информации – аналитический (одна координата акустического пространства) и интегративный (ряд координат).

Интерес к нейрональной обработке спектральных признаков, заложенных в передаточных функциях (максимумов и минимумов), имеет и другой аспект. Предполагается, что на их основе в процессе накопления акустического опыта осуществляется индивидуальная калибровка передаточных функций, требуемая для точной локализации. Этот процесс, по-видимому, допускает переучивание к новым спектральным признакам, возникающим вслед за искусственным изменением формы уха (работы группы Hofman et al. 1998, 2002). Важность практического приложения этих исследований в слухопротезировании стимулировала физиологические исследования пластичности звуковой локализации как в процессе развития, так и во взрослом состоянии (см. обзор King et al., 2001). Проблема нейрофизиологического субстрата пластичности и адаптации при оценке акустического пространства, а также проблема взаимодействия этих процессов с опытом других сенсорных систем являются на сегодняшний день одними из наиболее популярных исследовательских направлений.

Несмотря на внимание, которое уделялось в последнее время монауральному локализационному механизму, его исследование нельзя считать завершенным по многим причинам. Одна из них состоит в том, что спектральные локализационные признаки взаимодействуют со спектрами сигналов (например, речи, биоакустических сигналов, музыки), которые должны быть локализованы. Не ясно, каким образом решается эта двусмысленность. Некоторые подходы к ее разрешению обсуждались выше при рассмотрении проблемы «что» и «где». Еще одна неопределенность заключается в том, что обработку спектрального монаурального механизма связывают с высокой частотной селективностью нейронов и выраженными тормозными процессами, влияющими на возбуждательную область ответа. Однако после центрального ядра заднего холма такие нейроны, по-видимому, редки. Но даже если их количества достаточно для сохранения высокой спектральной чувствительности, не ясно, каким образом она поддержи-

вается у нейронов с широкой частотной или пространственной настройкой. Поскольку пространственные рецептивные поля большинства корковых нейронов, тестированных как виртуальными стимулами, так и стимулами, предъявляемыми из свободного поля, оказались очень большими даже при умеренных интенсивностях, в настоящее время ведется активный поиск способов обеспечения пространственной остроты внутри таких полей. Решение проблемы связывают с рассмотрением способов кодирования, иных, чем количеством спайков, – функциональных градиентов латентности и величины ответа (Брюгге, Риэл/Brugge, Reale, 2000; Reale, Brugge 2000), временных паттернов ответа (Xu et al., 1998), координации активности различных групп кортикальных нейронов (Jenison, 2000).

Анализ нейрофизиологической литературы, связанной со способами кодирования акустической информации (как пространственной, так и отражающей структуру звуков), указывает на то, что проблемы временного кода одиночных нейронов или целых сетей и синхронизации активности популяций кортикальных нейронов находятся в центре внимания ведущих слуховых лабораторий мира (см. обзоры Eggermont, 2001; Grothe, Klump, 2000). Особого внимания внутри проблемы временного кодирования заслуживают две концепции. Одна из них рассматривает возможность представления информации о локализации звука на основе краткосрочного временного паттерна спайков вместо интегрирования активности внутри большого временного окна (Middlebrooks et al., 1994) и представляет интерес для решения проблемы временной стратегии восприятия. Другая – сосредоточена на роли торможения в формировании входов с различными временными свойствами и, в конечном итоге, предполагает создание на основе взаимодействия этих входов селективных фильтров для анализа звуков со сложной временной структурой (см. обзор Grothe, Klump, 2000). Возможно, что разработка проблемы временного кодирования акустической информации поможет решить задачу различных способов ее представления на уровне среднего мозга (топографические карты настройки на отдельные параметры и их сочетание) и переднего мозга – кластеры подобно настроенных нейронов (Cohen, Knudsen, 1999). Во всяком случае, гипотеза второй нейрональной оси временной обработки в слуховой системе, топографически ортогональной оси спектральной обработки, выдвинута, и ведется работа по ее обоснованию (Langner et al., 2002).

Проблема нейрональных механизмов, связанных с взаимодействием звуков во времени и пространстве, решается на основе виртуальных стимулов, представляющих различные

точки акустической сферы. Этот круг исследований, проводимых несколькими группами, включает как эффект предшествования – комплекс феноменов, связанных с идентификацией и локализацией звуков в условиях их реверберации и отражения при интервалах времени между ними, меньших 50 мс (Litovsky, Delgutte, 2002; Spitzer et al., 2003), так и эффект кондиционирования – влияния опережающего звука на запаздывающий при интервалах времени, больших 50 мс (Real, Brugge, 2000). Данные, полученные в результате этих исследований, свидетельствуют об обусловленности временной взаимосвязи ответов нейронов положением в пространстве опережающего и запаздывающего стимулов и трактуются с точки зрения различной роли моноауральных и бинауральных признаков локализации и участия различных источников торможения в подавлении реверберации звуков. Такое подавление может улучшить выделение стимула из окружающих звуков.

Проблема пространственно-временных взаимодействий звуков тесно связана с проблемой нейрональной обработки акустического движения. Недавно созданные на основе виртуальных стимулов варианты алгоритмов движения (Jacobson et al., 2001) очень привлекательны с точки зрения исследования отражения нейронами акустического движения по любой из траекторий на акустической сфере, но пока требуют тестирования как в психофизических, так и в электрофизиологических экспериментах и не являются основным методическим приемом для исследования динамических свойств слуховых нейронов. Надежды на раскрытие этих механизмов, естественно, не ограничиваются созданием движения в виртуальном пространстве и породили разнообразие методов и подходов, которые существенно улучшили понимание этой проблемы в последние годы. Так, постоянно увеличивается количество работ, свидетельствующих о возможности отражения направления и скорости движения не только величиной ответа, но и сдвигом настроечных кривых реакции, границ рецептивных полей, функций латентности (Никитин, 2003; Ingham et al., 2001; Wilson, O'Neill, 1998). Перевод плоскости движения из горизонтальной (в течение многих лет практически единственно доступной исследованию) в вертикальную и наклонную (Wilson, O'Neill, 1998) привел к осознанию сходства способов отражения нейронами движения, независимо от того, на основе каких признаков – бинауральных или моноауральных, оно происходит. Вместе с тем выросло и осознание важности выявления механизмов селективности движения, повлекшее за собой серию исследований по «динамическому обуславливанию», которые продолжаются и в настоящее время

(Malone B., Semple, 2001; Malone et al., 2002). Данные работ этого направления показали, что ответы нейронов на отдельные значения как бинауральных признаков локализации, так и моноуральных спектральных стимулов, могут подавляться или обогащаться в зависимости от контекста, в котором они возникают, и длительность эффекта может составлять от десятков миллисекунд до секунд. Эффект обуславливания приводит к тому, что ответы нейронов внутри последовательности стимулов, спектры которых варьируют по частотной оси, могут зависеть от направления варьирования (Малинина, Вартанян, 2003а, б). Предполагается, что ответы слуховых нейронов содержат информацию не столько о мгновенной позиции стимула, сколько о траектории движения по некоему (любому) градиенту ответа. Сумма этих градиентов будет определять пространственно-временную область ответа нейрона.

Дискуссионным остается вопрос природы обуславливания – зависит ли ответ на акустический стимул от «истории» предыдущего стимула или от «истории» ответа на этот предыдущий стимул? При кажущейся тавтологии за этими «историями» могут стоять различные механизмы формирования избирательной чувствительности к направлению движения. Активно разрабатываются две гипотезы – изменение баланса торможения и возбуждения и селективная адаптация среди различно настроенных афферентов (см. для обзора Malone B., Semple, 2001). Для тестирования этих предположений успешно используются методы математического моделирования динамических свойств нейронов с учетом как посттормозной отдачи, так и адаптации, опосредованной частотой разрядов (Vorisyuk et al., 2002). Другим способом проверки адаптационной и тормозной гипотез является ионофоретическое введение блокаторов тормозных медиаторов для выяснения их влияния на чувствительность нейронов к «контекст-зависимому» движению (McAlpine, Palmer, 2002). В настоящее время трудно сказать, победит ли какая-либо из этих гипотез или в конечном итоге произойдет их объединение, т.к. процесс накопления знаний о разнообразии проявлений торможения в слуховой системе, в том числе и на внутриклеточном уровне (Kuwada et al., 1997), а также синаптических модификациях, подлежащих активно-зависимым адаптивным изменениям ответа (Wu et al., 2002), продолжается.

Проблема пространственно-временных (спектро-временных) полей слуховых нейронов и их динамики, которой мы неоднократно касались по ходу освещения нейрофизиологических механизмов слуха, постоянно обогащается новыми методами исследования. Результатом разработки одного из таких методов,

сочетающего характеристику рецептивных полей в двух пространственных измерениях (по азимуту и элевации) и временном измерении (на основе обратной корреляции спайков, вызванных звуковыми стимулами) стала демонстрация «пространственно-временной неразделенности» части рецептивных полей нейронов первичного поля слуховой коры А1 (Jenison et al., 2001). Такая пространственно-временная неразделенность рассматривается авторами как отражение чувствительности нейронов к акустическому движению. Описание типов пространственно-временных полей и стратегия обработки акустической информации внутри них (не только пространственной) составляют один из наиболее сложных и наиболее перспективных участков исследования способов кодирования акустической информации (Schnupp et al., 2001; Shamma, 2001).

Одним из приемов исследований нейрофизиологических механизмов слуха является **регистрация слуховых вызванных потенциалов** (СВП). В последние два десятилетия большой интерес вызвали неинвазивно регистрируемые у человека СВП, естественным следствием чего явилось большое количество работ (в том числе и монографий), посвященных особенностям их характеристик и их изменениям при различных функциональных состояниях человека (Альтман, Вайтулевич, 1992; Хечинашвили, Кеванишвили, 1985; Naatanen, 1992; Polish, Starr, 1983). Однако недостатком исследований слуховой функции методом регистрации СВП явилась некоторая неопределенность их взаимосвязи, во-первых, с параметрами звуковой информации и, во-вторых, с местоположением генераторов этих потенциалов в структурах головного мозга. Поэтому в последние годы многие исследования были направлены на решение именно этих задач. К настоящему времени появились многочисленные работы по изучению феномена **негативности расогласования** (НР, в английском варианте – MMN – mismatch negativity) фронтально-центрального компонента слухового потенциала, возникающего в том случае, когда в последовательности повторяющихся гомогенных (стандартных) стимулов появляются редкие, имеющие какие-либо отличия в физических характеристиках, девиантные стимулы. НР представляет собой разностную волну, полученную вычитанием потенциалов, зарегистрированных на стандартный стимул, из потенциалов, полученных на девиантный сигнал. Исследования некоторых авторов показали, что НР следует рассматривать как отражение работы специфического детектора различий, т. е. как результат процесса сравнения, зависящего от кодирования разных видов акустической ин-

формации в сенсорной памяти (Levanen et al., 1993; Naatanen, 1995; Schroger, 1996). НР была зарегистрирована, когда девиантные стимулы отличались от стандартных по частоте (Sams et al., 1985), интенсивности (Naatanen et al., 1987), по величине межстимульных интервалов (Naatanen et al., 1983), по длительности (Paavilainen et al. 1989), по пространственному положению неподвижного источника звука, вызванному тональным стимулом (Paavilainen et al., 1989), более сложной временной или динамической структурой (Schroger et al., 1995). НР была выявлена при пропусках стимулов в их гомогенной последовательности (Yabe et al. 1997). Эти многочисленные исследования показали, что НР может служить объективной мерой слухового различения акустических параметров звуковых сигналов.

Изучение СВП в различных слуховых ситуациях дополнилось в последние годы исследованием магнитных коррелятов СВП с помощью магнитоэнцефалографии (МЭГ). При записи МЭГ-ответа регистрируется экстракраниальное магнитное поле на уровне поверхности черепа, продуцируемое определенным нейрональным событием. Анализ МЭГ-ответа позволяет определить на скальпе локализацию максимумов исходящих и входящих линий магнитного поля и воспроизвести топографическую карту пространственного распределения амплитуды и полярности магнитных полей, возникающих с определенным латентным периодом. Магнитное поле головы рассматривается как дипольное, где его крайние участки с противоположной полярностью демонстрируют симметричность. МЭГ имеет два основных свойства: позволяет определить локализацию источников вызванных полей с точностью до миллиметра и регистрирует только тангенциальный компонент мозговой активности (в основном, коркового уровня). В литературе собрано достаточно сведений относительно соответствия и различий отдельных компонентов СВП (P1, N1, P2 и MMN) и их магнитных эквивалентов. С помощью МЭГ-ответов определена локализация генераторов этих компонентов при решении некоторых слуховых задач (восприятие различных частот и длительностей стимулов, фонетических и музыкальных звуков и т.д.), рассмотрена структурная и функциональная асимметрия височных долей правого и левого полушарий мозга человека (Kaiser et al., 2002; Lutkenhoner, Steinstrater, 1998; Naatanen/Наатанен, 2000; 2001; Pantev et al., 1998; Tervaniemi et al., 1999; Woldorff et al., 1998). Во многих появившихся к настоящему времени работах с помощью регистрации СВП и НР исследуется фундаментальное свойство слуховой системы – временная интеграция (Gage, Roberts, 2000; Mc Evoy et al., 1997; Loveless et al., 1996; Poppel, 1997; Sussman et al., 1999; Winkler

et al., 1998; Yabe et al., 1998; 2001). В этих работах показано, что в сенсорной (экоической) памяти существует определенное временное окно («окно интеграции») длительностью 150–170 мс.

Использование в последние годы современных методов, основанных на количественном отображении локальных мозговых кровотоков (позитронно-эмиссионная томография, функциональное картирование мозга с помощью магнитного резонанса) дало дополнительную и весьма существенную возможность определения активированных зон мозга при обработке слуховых признаков (Tervaniemi et al., 2000). В последние годы резко увеличилось число работ, исследующих характеристики различных СВП (их магнитных эквивалентов) и НР, возникающих при выполнении одной из важнейших особенностей слуховой функции – **локализации источника звука в пространстве**. Бинауральное взаимодействие как основа процесса локализации звука исследуется довольно давно (Альтман, Вайтулевич, 1992). В большинстве работ изучалось отдельно влияние на параметры **коротколатентных** СВП либо интерауральной задержки по времени, либо интерауральной разницы по интенсивности, вызывающих у испытуемых ощущение латерализации звукового образа либо в одном и том же направлении, либо в противоположных (Brantberg et al., 1999 a, b; Furst et al., 1985). В частности, было показано, что первый негативный компонент бинауральной разницы потенциалов, образующийся на временном уровне волны V коротколатентных СВП, становится невыраженным при величинах интерауральных разностей, превышающих 1,6 мс и 16 дБ, т.е. была установлена обратная корреляция между появлением первого негативного компонента бинауральной разности потенциалов и психофизическим явлением латерализации (McPherson, Starr, 1985). В другой работе (Riedal, Kollmeier, 2002) исследовали бинауральную разницу потенциалов в условиях феномена латерализации. Установлено, что амплитуды бинауральной разности потенциалов и волны V коротколатентных СВП одинаковым образом зависят от условий стимуляции: наибольшие амплитуды наблюдаются при положении стимула по средней линии головы, наименьшие – при его латеральном положении. Значительная разница в реакциях при действии этих двух видов стимулов позволила авторам сделать вывод о том, что интерауральные разницы по времени и интенсивности не обрабатываются независимо. Это утверждение поддерживает гипотезу о том, что информация о латерализации источника звука у людей уже представлена на уровне ствола мозга.

Вопрос о том, является ли обработка информации об интерауральных различиях стимуля-

ции по времени и амплитуде единым или раздельными процессами, обсуждается и в работах, регистрирующих определенные компоненты **длиннолатентных** СВП и НР. В одной из работ исследовались НР, вызываемые одним из трех девиантов, определяемым или интерауральной задержкой по времени, или интерауральным различием по интенсивности, или этими двумя разностями совместно. Полученные НР на отдельно предъявляемые девианты, обусловленные задержкой по времени или интенсивности, существенно не отличались. В то же время НР, полученные при совместном действии задержек по времени или различий по интенсивности, имели большую амплитуду ((Schroger, 1996). Это обстоятельство, по мнению автора, наилучшим образом объясняется тем, что интерауральные задержки по времени и различия по интенсивности могут частично обрабатываться одновременно и в тоже время независимо. В какой-то степени эти выводы подтверждаются и другой работой (Ungan P. et al., 2001), где рассматривалось местоположение дипольных источников компонента N1 длиннолатентных СВП при действии сигналов с интерауральными задержками по времени и различиями по интенсивности. Авторы установили, что характеристики компонента N1, вызванного или временными задержками, или амплитудными различиями стимуляции, различались по скальповой топографии. Отмечена также значительная разница в местоположении и ориентации диполей, образованных временными и амплитудными различиями. Авторы делают вывод о том, что интерауральные задержки по времени и интенсивности обрабатываются различными путями и/или в различных областях слуховой коры. Продолжаются исследования характеристик НР, возбуждаемых определенными пространственно-локализационными параметрами двух сигналов. Так, не установлена значимая разница в амплитудах НР при разнесении в градусах по азимуту стандартных и девиантных стимулов (Raavilainen et al., 1989; Colin et al., 2002). Приведенные данные свидетельствуют о том, что окончательные выводы о способах и путях кодирования временных и интенсивностных интерауральных различий по критерию СВП, лежащих в основе локализации звука в пространстве, далеки от разрешения.

Изложенное касалось локализации неподвижного источника звука. Что касается исследования локализации в пространстве **движущегося источника звука**, то в зарубежных работах оно началось значительно позже, чем в отечественных. В последние годы в связи с использованием современных методов – fMRI и ПЭТ – появились несколько спорные, но достаточно революционные выводы. В цикле ра-

бот Гриффитса с соавт. (Griffiths et al., 2000) было показано, что интерауральные временные (фазовые) и амплитудные различия билатерально активируют премоторную кору и теменную кору справа, т. е. анализ движения звука в пространстве осуществляется и за пределами первичной слуховой коры. Эти же авторы утверждают, что узор активности не меняется при изменении направления движения звука. Таким образом, была подтверждена гипотеза о завершающих этапах локализации вне пределов «классической» слуховой системы и о роли правой теменной области коры как уровня отсчета («схема тела») при локализации источника звука (см. обзор Альтман, 2003). С другой стороны, результаты работ группы Гриффитса в определенной степени коррелируют с предположениями о функциональном разделении процессов идентификации («что») и локализации («где») слуховых событий по двум специализированным слуховым путям (Alain et al., 2001; Rauschecker et al., 1997; Romanski et al., 1999). Это касается и разделения этой информации в слуховой и фронтальной коре, а также в обязательной активации при пространственных задачах правой теменной области коры. До некоторой степени аналогичные выводы сделаны и в работе (Anourova et al., 2001), где при выполнении задач по определению высоты и локализации звука установлена разница в латентности и амплитуде компонентов N1 и N1m длиннолатентных СВП.

Краткое заключение. Если коротко суммировать широкий фронт исследований по физиологии слуха, то наиболее важные задачи исследования условно можно разделить на ряд основных, актуальных проблем:

1. В психоакустических исследованиях:

а) переход исследования множественных различительных способностей слуховой системы человека от простых сигналов к сигналам многокомпонентным, изменяющим спектр составляющих во времени;

б) изучение пространственного слуха, особенно в рамках нового и оригинального метода акустической виртуальной реальности.

2. В электрофизиологических исследованиях:

а) всестороннее (с применением разнообразных методов картирования) исследование пространственно упорядоченного представительства различных параметров звука в нейронной сети разных по иерархии слуховых центров;

б) анализ на основе приемов акустической виртуальной реальности особенностей реакций нейронов слуховых центров и тем самым определение нейрональных механизмов формирования этой реальности;

в) исследование нейрофизиологических механизмов движения источника звука;

г) частным случаем перечисленных выше (пп. а–в) исследований является регистрация вызванных потенциалов человека и картирование их проявления, в основном, при решении наблюдателем задач пространственного слуха.

Следует подчеркнуть, что проблематика и результаты *исследований в России по физиологии слуха* полностью актуальны в рамках международных исследований. Так, в институтах РАН, где практически сосредоточены основные научные силы по исследованию физиологии слуха, нижеприведенный перечень демонстрирует сказанное.

Систематические исследования восприятия человеком движущихся в пространстве источников звука (звуковых образов) проводятся в Институте физиологии им. И.П. Павлова РАН. Основные результаты – характеристика восприятия источника звука при его движении в вертикальной плоскости, характеристика помехоустойчивости слуховой системы при локализации неподвижных и движущихся источников звука (бинауральное освобождение от последовательной маскировки); анализ этой же помехоустойчивости слуховой системы по критерию электрических реакций средне-мозгового центра слуховой системы и ее коркового уровня; описание топографически упорядоченного представительства в нейронах слуховой области коры животных чувствительности к межшумным фазовым различиям (их картирование); закономерные изменения слуховых вызванных потенциалов человека при локализации движущихся звуковых образов, в частности, по критерию негативности рассогласования.

Вопросы пространственного слуха человека (локализация движения звукового образа при его приближении удалении), картирование свойств нейронов средне-мозгового центра слуховой системы, отражение спектральных признаков в нейрональной активности на этом же уровне слуховой системы при локализации источника звука в вертикальной плоскости находятся в центре внимания работ в Институте эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН. В этом же Институте (совместно с Институтом физиологии им. И.П. Павлова) проводятся генетические исследования вокализации беспозвоночных.

В Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН получены развернутые результаты по восприятию человеком сложных сигналов с гребенчатым спектром. В этом же Институте продолжают сравнительно-физиологические исследования слуха дельфинов.

В Акустическом Институте также исследуется пространственный слух (освобождение от маскировки), проводится нейрофизиологический анализ временных свойств сигналов, мо-

делирование активности периферических нейронов при действии сложных сигналов.

Степень влияния проводимых в России работ по физиологии слуха на решение указанных проблем весьма велика. В первую очередь речь идет о проблеме восприятия движущегося источника звука (звукового образа), которая впервые была поставлена в отечественных работах в конце шестидесятых – начале семидесятых годов XX века. Это же относится к описанию нового класса нейронов-детекторов направления и скорости движения звукового образа (Институты физиологии и эволюционной физиологии и биохимии РАН). Приоритетные исследования были выполнены в Акустическом Институте и Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по различным способностям физиологии слуха водных млекопитающих. К сожалению, эти исследования сейчас крайне затруднены.

Отечественный потенциал исследования физиологии слуха можно оценить как хороший с учетом весьма ограниченного круга лабораторий, занимающихся проблемой. Обеспечение оборудованием следует оценить как удовлетворительное, за исключением того, которое необходимо для обеспечения таких современных методов исследования как магнитоэнцефалография и магнитный резонанс, а также нейрофармакологических исследований. Эти методы по сути отсутствуют из-за огромной для отечественного финансирования науки стоимости приборов.

II. Исследования по физиологии слуха, финансируемые РФФИ

По нашим данным за период с 1994 г. РФФИ поддержал более 20 проектов по указанной выше проблематике физиологии слуха. **Основные проблемы**, которые решались при поддержке РФФИ:

1. Закономерности восприятия человеком движущихся источников звука в горизонтальной, вертикальной плоскостях и при приближении и удалении источника. Функциональная асимметрия полушарий при локализации движущегося звукового образа в горизонтальной плоскости.

2. Помехоустойчивость слуховой системы человека при локализации сложных звуковых сигналов и движущихся источников звука (освобождение от маскировки).

3. Различение частоты слуховой системой человека при использовании сигналов с гребенчатым спектром.

4. Нейрофизиологические механизмы локализации источника звука в вертикальной плоскости.

5. Нейрофизиологические корреляты картирования спектрального состава сигналов и межшумной фазовой чувствительности как признака при локализации источника звука.

6. Моделирование временных свойств волокон слухового нерва при действии амплитудно-модулированных сигналов.

Основные результаты по перечисленным выше проблемам, полученным при поддержке РФФИ:

1. Установлены время интеграции и дифференциальные пороги по скорости восприятия движения источника звука человеком в горизонтальной, вертикальной плоскостях и при приближении и удалении источника при разном направлении движения. Установлено взаимодействие межшумных различий стимуляции по времени и интенсивности при движении источника звука в горизонтальной плоскости. Установлена ведущая роль правого полушария в различных ситуациях локализации движущегося звукового образа.

2. Установлено, что освобождение от последовательной маскировки при локализации человеком движущихся источников звука проявляется в сдвиге траектории движения.

3. Описаны закономерности различения частоты слуховой системой человека при использовании сигналов с гребенчатым спектром.

4. Установлены закономерности формирования избирательной реакции нейронов слуховой системы при локализации источника звука в вертикальной плоскости.

5. Установлены особенности реакции нейронов разных типов в слуховых центрах и их пространственная организация, а также наличие пространственной организации межшумной фазовой чувствительности.

6. Описаны количественные характеристики реакций нейронов средне-мозгового и коркового отделов слуховой системы, отражающие ее помехоустойчивость при последовательной маскировке движущегося источника звука.

7. Создана функциональная модель свойств волокон слухового нерва при действии амплитудно-модулированных сигналов.

8. Получены результаты, характеризующие деятельность слуховой системы дельфина при анализе временных свойств сигнала и проведено их сопоставление с различением временных свойств сигнала у человека. Создана функциональная модель явления.

Практические результаты:

1. Разработаны рекомендации по ориентации оператора в трехмерном пространстве по акустическому каналу связи (в рамках контракта с НАСА – NASA № 10110, рук. Я.А. Альтман).

2. Создана диагностическая методика, направленная на выявление очага и степени поражения центральных отделов мозга на основе характеристик восприятия движущихся звуковых образов.

3. Проведен анализ и сопоставление проблематики работ по проектам РФФИ и перечнем актуальных проблем физиологии слуха на современном этапе развития мировой науки.

Следует отметить, что проблематика работ, финансируемых РФФИ, находится в полном соответствии с рядом ключевых направлений в мировой литературе по физиологии слуха. Так, психофизические исследования в области физиологии слуха касаются таких важнейших проблем как локализация источников звука и восприятие движения этих источников в трехмерном акустическом пространстве. Исследуются различные аспекты движения звукового образа в горизонтальной плоскости (д.б.н. Е.А. Радионова, грант 03-06-80371а, к.м.н. Н.Н. Полевая, грант 97-06-80286), в вертикальной плоскости (д.м.н. Я.А. Альтман, гранты 96-04-48030, 99-04-49826) и при приближении и удалении источника (д.б.н. И.А. Варганиян, грант 97-04-48224а). Важной проблеме помехоустойчивости слуховой системы при локализации посвящены работы к.ф.м.н. В.Н. Телепнева, касающиеся обнаружения сложных звуковых сигналов (грант 95-04-11944а) и д.б.н. И.А. Варганиян (00-04-48600, 03-04-49411), связанные с исследованием помехоустойчивости слуховой системы при приближении и удалении звукового образа. Различные стороны разрешающей способности слуховой системы человека при использовании сигналов с частотным гребенчатым фильтром систематически и плодотворно исследуются д.б.н. А.Я. Супиным (96-04-48036а и 99-04-48345).

Нейрофизиологический анализ операций, осуществляемых слуховой системой при различении звуковых сигналов, также проводится в актуальных направлениях изучения физиологии слуха. Исследование общих вопросов временного анализа сложных звуковых сигналов в слуховой системе амфибий и функциональное моделирование этого процесса проводится д.б.н. Н.Г. Бибиковым (гранты 96-04-49197а, 99-04-49110). Оригинальны разработки Н.А. Дубровского по экспериментальному исследованию пространственного слуха у дельфина и человека (97-04-49091, 00-04-49311). Проблемам структурно-функционального картирования активности слуховых нейронов средне-мозгового слухового центра посвящены исследования И.А. Варганиян по международному гранту ДФГ-РФФИ-96-04-00122), установивших соотношения возбуждающих и тормозных зон рецептив-

ных полей 4-х типов нейронов при действии двухтоновых стимулов.

Значительная группа работ, проведенных в рамках грантов РФФИ, касалась нейрофизиологического анализа механизмов пространственного слуха. В первую очередь отметим связанное с вышеизложенными исследованиями по картированию установление и дальнейшее изучение топографической организации межшумной фазовой чувствительности в слуховой области коры (Я.А. Альтман, 99-04-49826 и к.б.н. Л.М. Котеленко, грант 02-04-49092). Развернуты и продолжаются исследования по нейрофизиологическим механизмам локализации источника звука в вертикальной плоскости (к.б.н. Е.С. Малининой (гранты 97-04-48312, 00-04-48516, 03-04-48033)). Значительная часть работ выполнена по исследованию помехоустойчивости слуховой системы при локализации источника звука. Так, нейрональные механизмы помехоустойчивости при освобождении от последовательной маскировки изучены на уровне средне-мозгового центра слуховой системы к.б.н. Н.Н. Бехтеревым (грант 00-04-49436) и на уровне слуховой коры при движении зву-

кового образа Я.А. Альтман (грант 02-04-48044). Помехоустойчивость слухового восприятия звуковых образов, движущихся по азимуту и в радиальном направлении, анализирована по критерию слуховых вызванных потенциалов человека (Я.А. Альтман 02-04-48044 и И.А. Вартамян 00-04-48600).

Отдельные исследования посвящены сравнительной физиологии слуха: изучается слуховое поведение дельфинов (упомянутые выше гранты) и насекомых (д.б.н. А.В. Попов, грант 00-04-48879)

Таким образом, гранты, поддержанные РФФИ, разрабатывают ряд актуальных проблем физиологии слуха. Следует, однако, отметить, что в то время как изучение вопросов пространственного слуха ведется широко и разнонаправленно, такая важная проблема, как функциональное картирование в слуховой системе, осуществляется в единичных работах, поддержанных РФФИ. Кроме перечисленных выше групп исследователей научные школы по физиологии слуха, насколько нам известно, в России отсутствуют, хотя есть отдельные квалифицированные специалисты, работающие в разных учреждениях РФ.

Литература

1. Альтман Я.А., Бибииков Н.Г., Вартамян И.А. и соавт. Слуховая система (ред. Я.А. Альтман). Л.: Наука, 1990. 620 с.
2. Альтман Я.А. Локализация движущегося источника звука. Л.: Наука, 1983. 176 с.
3. Альтман Я.А. Локализация звука. Нейрофизиологические механизмы. Л.: Наука, 1972. 214 с.
4. Альтман Я.А. Функциональная асимметрия мозга и игнорирование среды // *Журн. эволюц. биохимии и физиологии*. 2003. Т. 39. С. 27–32.
5. Альтман Я. А., Вайтулевич С.Ф. Слуховые вызванные потенциалы человека и локализация источника звука. СПб.: Наука, 1992. 136 с.
6. Андреева И.Г., Альтман Я.А. Пороговая длительность звуковых сигналов при восприятии человеком радиального движения звукового образа различного азимутального направления // *Сенсорные системы*. 2000. Т. 14. № 1. С. 11–17.
7. Андреева И.Г., Вартамян И.А. Влияние временной интеграции громкости на восприятие удаления-приближения источников звука // *Физиология человека*. 1997. Т. 23. № 6. С. 5–11.
8. Блауэрт Й. Пространственный слух. М.: Энергия, 1979, 224 с.
9. Брюгге Дж. Ф., Риэл Р.А. Исследование пространственной чувствительности нейронов первичной слуховой коры кошки // *Рос. физиол. журн.* 2000. Т. 86. № 7. С. 854–876.
10. Вартамян И.А. Слуховой анализ сложных звуков. Л.: Наука, 1978. 152 с.
11. Вартамян И.А., Андреева И.Г., Мазинг А.Ю., Маркович А.М. Оценка восприятия человеком скорости и ускорения приближения и удаления источника звука // *Физиология человека*. 1999. Т. 25. № 5. С. 38–47.
12. Вартамян И.А., Егорова М.А., Эрст Г. Проявление основных свойств критических полос в нейрональной активности задних холмов мыши // *Докл. РАН*. 1999. Т. 368. № 2. С. 270–272.
13. Ложкин В.Н. Монауральные фазовые эффекты // *Акуст. журн.* 1971. Т. 17. № 1. С. 1–8.
14. Малинина Е.С., Вартамян И.А. Активность нейронов заднего холма мыши в зависимости от положения и направления перемещения спектрального контраста // *Рос. физиол. журн.* 2003а. Т. 89. № 6. С. 639–656.
15. Малинина Е.С., Вартамян И.А. Тормозно-возбудительные взаимодействия в рецептивных полях слуховых нейронов, избирательных к направлению перемещения спектральных контрастов // *Журн. эволюц. биохимии и физиологии*. 2003. Т. 39. № 3. С. 260–270.

16. Наатанен Р. Негативность рассогласования как показатель восприятия звуков речи мозгом человека // *Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова*. 2000. Т. 86. № 11. С. 1481–1499.
17. Никитин Н.И., Варфоломеев А.Л., Котеленко Л.М. Реакция нейронов слуховой коры кошки на движущийся стимул с динамической изменяющейся межполушарной задержкой // *Рос. физиол. журн.* 2003. Т. 89. № 6. С. 639–656.
18. Супин А.Я., Попов В. В Измерение частотной разрешающей способности слуха с помощью гребенчатых спектров: принципы, методы, основные данные // *Сенсорные системы*. 1997. Т. 11. С. 5–36.
19. Фрейдин А.А. О роли критических полос в обработке информации слуховой системой человека // *Акуст. журн.* 1968. Т. 14. № 3. С. 321–336(3).
20. Хечинашвили С.Н., Кеванишвили З.Ш. Слуховые вызванные потенциалы человека. Тбилиси: Сабчота сакартвело, 1985. 365 с.
21. Цвиккер Э., Фельдкеллер Р. Ухо как приемник информации. М.: Связь, 1971. 256 с.
22. Abeles M., Goldstein M.H.Jr. Functional architecture in cat primary auditory cortex: columnar organization and organization according to depth // *J. Neurophysiol.* 1970. V. 33. P. 72–187.
23. Aitkin L.M. The auditory cortex. London: Chapman and Hall, 1990. 252 p.
24. Alain C., Arnott S., Hevenor S., Graham S., Grady C. «What» and «where» in the human auditory system // *Psychology*. 2001. V. 98. P. 12301–12306.
25. Alain C., Woods D., Cavarrubias D. Activation of duration-sensitive auditory cortical fields in human // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1997. V.104. 531–539.
26. Alho K., Escera C., Schröger E. Event-related brain potentials indices of involuntary attention to auditory stimulus changes // *Detection of change: Event-related potential and fMRI finding* / (Ed.: J. Polich). Kluwer Academic Publishers, 2003. P. 24–41.
27. Allen P.D., Virag T.M., Ison J.R. Humans detect gaps in broadband noise according to effective gap duration without additional cues from abrupt envelope change // *J. Acoust. Soc. Am.* 2002. V. 112. N 6. P. 2967–2974.
28. Altman J.A. Are there neurons detecting direction of sound source motion? // *Exp. Neurol.* 1968. V. 22. P. 13–25.
29. Altman J.A., Viskov O.V. Discrimination of perceived movement velocity for bused auditory image in dichotic stimulation // *J. Acoust. Soc. Am.* 1977. V. 61. N 3. P. 816–819.
30. Anourova I., Nikouline V., Ilmoniemi R., Hotta J., Aronen H., Carlson S. Evidence for dissociation of spatial and nonspatial auditory information processing // *Neuroimage*. 2001. V. 14. P. 1268–1277.
31. Bekesy G. von. Experiments in hearing. NY: McGraw-Hill, 1960. 745 p.
32. Borisjuk A., Semple M.N., Rinzel J.J. Adaptation and inhibition underlie responses to time-varying interaural phase cues in model of inferior colliculus neurons // *Neurophysiol.* 2002. V. 88. P. 2134–2146.
33. Brantberg K., Fransson P.A., Hansson H., Rosenhall U. Binaural interaction component in human ABR is stable within the 0 to 1–ms range of interaural time differences // *Audiol. Neurootol.* 1999. V. 4. P. 88–94.
34. Brantberg K., Fransson P.A., Hansson H., Rosenhall U. Measures of the binaural interaction components in human auditory brainstem response using objective detection criteria // *Scand. Audiol.* 1999. V. 28. P. 15–26.
35. Brungart D.S., Rabinowitz W.M. Auditory localization of nearby sources. Head-related transfer functions // *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 106. N 3. Pt. 1. P. 1465–1479.
36. Brungart D.S., Simpson B.D. The effects of spatial separation in distance on the informational and energetic masking of a nearby speech signal // *J. Acoust. Soc. Am.* 2002a. V. 112. N 2. P. 664–676.
37. Brungart D.S., Simpson B.D. Within-ear and across-ear interference in a cocktail-party listening task // *J. Acoust. Soc. Am.* 2002b. V. 112. N 6. P. 2985–2995.
38. Buunen T.J.F. On the perception of phase differences in acoustic signals. Delft, W.D. Meinema. 1976. 101 p.
39. Carlile S., Best V. Discrimination of sound source velocity in human listeners // *J. Acoust. Soc. Am.* 2002. V. 111. N 2. P. 1026–1035.
40. Chandler D.W., Grantham D.W. Minimum audible movement angle in the horizontal plane as a function of stimulus frequency and bandwidth, source azimuth, and velocity // *J. Acoust. Soc. Am.* 1992. V. 91. P. 1624–1636.
41. Cohen Y.E., Knudsen E.I. Maps versus clusters: different representations of auditory space in the midbrain and forebrain // *Trend. Neurosci.* 1999. V. 22. P. 128–135.
42. Cohen Y.E., Wessinger C.M. Who goes there? // *Neuron*. 1999. V. 24. P. 769–771.
43. Colin C., Radeau M., Soquet A., Dachy B., Deltenre P. Electrophysiology of spatial scene analysis: the mismatch negativity (MMN) is sensitive to the ventriloquism illusion // *Clinical Neurophysiol.* 2002. V. 113. P. 507–518.

44. Dau T. Toward a measure of auditory filter phase response // *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 110. N 6. P. 3169–3178.
45. Delgutte B., Joris P.X., Litovsky R.Y., Yin T.C. Receptive fields and binaural interactions for virtual-space stimuli in the cat inferior colliculus // *J. Neurophysiol.* 1999. V. 81. N 6. P. 2833–2851.
46. Doeller C., Opitz B., Mecklinger A., Krick C., Reith W., Schröger E. Prefrontal involvement to preattentive auditory deviance detection: neuroimaging and electrophysiological evidence // *NeuroImage*. 2003. V. 20. P. 1270–1282.
47. Ehret G. The auditory midbrain «shunting yard» of acoustical information processing // *The Central Auditory System* / Ehret G., Romand R. (eds). New York: Oxford University Press. 1997. P. 259–316.
48. Ehret G., Schreiner C.E. Frequency resolution and spectral integration (critical band analysis) in single units of the cat primary auditory cortex // *J. Comp. Physiol.(A)*. 1997. V. 181. P. 635–650.
49. Eggermont J.J. Between sound and perception: reviewing the search for a neural code // *Hear. Res.* 2001. V. 157. P. 1–42.
50. Egorova M., Ehret G., Vartanian I., Esser K.H. Frequency responses areas of neurons in the mouse inferior colliculus. I. Threshold- and tuning- characteristics. *Exp. Brain. Res.* 2001. V. 140. P. 145–161.
51. Everts S.D., Verhey J.L., Dau T. Spectro-temporal processing in the envelope of frequency domain // *J. Acoust. Soc. Am.* 2002. V. 112. N 5. P. 2921–2931.
52. Fishman Y.I., Reser D.N., Arezzo J., Steinschneider M. Complex tone processing in primary auditory cortex of the awake monkey. II. Pitch versus critical band representation // *J. Acoust. Soc. Am.* 2000. V. 108. P. 247–262.
53. Formby C., Rutledge D.E., Sherlock L.P. Exponential processes in human auditory excitation and adaptation // *Hear. Res.* 2002. V. 164. N 1. P. 215–230.
54. Freeman R.L., Balakrishnan U., Helfer K.S. Spatial release from informational masking in speech recognition // *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 109. N 5. Pt. 1. P. 2112–2122.
55. Fujiki N., Riederer K.A.J., Jousmaki V., Makela J.P., Hari R. Human cortical representation of virtual auditory space: differences between sound azimuth and elevation // *Europ. J. Neurosci.* 2002. V. 16. P. 2207–2213.
56. Furst M., Levine R.A., McGaffigan P.M. Click lateralization is related to the component of the dichotic brainstem auditory evoked potentials of human subjects // *J. Acoust. Soc. Am.* 1985. V. 78. P. 1644–1651.
57. Gage N., Roberts T. Temporal integration: reflections in the M100 of the auditory evoked field // *Neuroreport*. 2000. V. 11. P. 2723–2726.
58. Gilkey R., Anderson T. (Eds.) *Binaural and spatial hearing in real and virtual environments*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Assoc. 1997, 795 p.
59. Glasberg B., Moore B., Nimmo-Smith T.H. Comparison of auditory filter shape derived with three different maskers // *J. Acoust. Soc. Am.* 1984. V. 75. N 2. P. 536–544.
60. Glasberg B., Moore B. Auditory filter shape in subjects with unilateral and bilateral cochlear impairment // *J. Acoust. Soc. Am.* 1986. V. 79. N 4. P. 1026–1033.
61. Good M.D., Gilkey R.H. Sound localization in noise: the effect of signal-to-noise ratio // *J. Acoust. Soc. Am.* 1996. V. 99. N 2. P. 1108–1117.
62. Grantham D.W. Auditory motion perception: snapshots revisited // *Binaural and spatial hearing in real and virtual environment* / New Jersey: Lawrence Erlbaum associates, Gilkey R.H., Anderson T.R. eds., 1997. P. 295–313.
63. Griffiths T.D. Human complex sound analysis // *Clinical Science*. 1999. V. 96. P. 231–234.
64. Griffiths T.D., Green G., Rees A., Rees G. Human brain areas involved in the analysis of auditory movement // *Human Brain Mapping*. 2000. V. 9. P. 72–80.
65. Griffiths T.D., Rees G., Rees A., Green G., Witton C., Rowe D., Buchel C., Turner R., Frackowiak R. Right parietal cortex is involved in perception of sound movement in human // *Nature Neuroscience*. 1998. V. 1. P. 74–79.
66. Grose J.H., Hall J.W., Buss E. Virtual pitch integration for asynchronous harmonics // *J. Acoust. Soc. Am.* 2002. V. 112. N 6. P. 2956–2961.
67. Grothe B., Klump G.M. Temporal processing in sensory systems // *Current Opinion in Neurobiology*. 2000. V. 10. P. 467–473.
68. Hartmann W. M., Wittenberg A. On the externalization of sound images // *J. Acoust. Soc. Am.* 1996. V. 99. N 6. P. 3678–3688.
69. Hawley M.L., Litovsky R.Y., Colburn H.S. Speech intelligibility and localization in a multi-source environment // *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 105. N 6. P. 3436–3448.
70. Heil P. Auditory cortical onset responses revisited. II. Response strength // *J. Neurophysiol.* 1997. V. 77. P. 2642–2660.

71. Heil P., Rajan R., Irvine D.R.F. Sensitivity of neurons in cat primary auditory cortex to tones and frequency-modulated stimuli. II: Organization of responses properties along the isofrequency dimension // *Hear. Res.* 1992. V. 63. P. 135–156.
72. Hellman W.S., Hellman R.P. Revisiting relations between loudness and intensity discrimination // *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 109. N 5. Pt. 1. P. 2098–2102.
73. Hill P.A., Nelson P.A., Kirkeby O., Hamada H. Resolution of front-back confusion in virtual acoustic imaging systems // *J. Acoust. Soc. Am.* 2000. V. 108. N 6. P. 2901–2910.
74. Hofman P.M., Van Opstal A.J. Bayesian reconstruction of sound localization cues from responses to random spectra // *Biol. Cybern.* 2002. V. 86. P. 305–316.
75. Hofman P.M., Van Opstal A.J. Spectro-temporal factors in two-dimensional human sound localization // *J. Acoust. Soc. Am.* 1998 V. 103. N 5. Pt. 1. P. 2634–2648.
76. Hofman P.M., Van Riswick J.G., Van Opstal A.J. Relearning sound localization with new ears // *Nat. Neurosci.* 1998. V. 1. P. 417–421.
77. Hofman P.M., Vlaming M.S. M. G., Termeer P.J.J. Van Opstal A.J. A method to induce swapped binaural hearing // *Journal of Neuroscience Methods.* 2002. V. 113. P. 167–179.
78. Huotilainen M., Wincler I., Alho K., Escera C., Virtanen J., Ilmoniemi R., Jaaskelainen I., Pekkonen E., Näätänen R. Combined mapping of human auditory EEG and MEG responses // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1998. V. 108. P. 370–379.
79. Imig T.J., Bibikov N.G., Poirier P., Samson F.K. Directionality derived from pinna-cue spectral notches in cat dorsal cochlear nucleus // *J. Neurophysiol.* 2000. V. 83. N 2. P. 907–995.
80. Ingham N.J., Hart H.C., McAlpine D. Spatial receptive fields of inferior colliculus neurons to auditory apparent motion in free field // *J. Neurophysiol.* 2001. V. 85. P. 23–33.
81. Jacobson G., Poganiatz I., Nelken I. Synthesizing spatially complex sound in virtual space: an accurate offline algorithm // *Journal of Neurosci. Methods.* 2001. V. 106. P. 29–38.
82. Jenison R.L. Correlated cortical populations can enhance sound localization performance // *J. Acoust. Soc. Am.* 2000. V. 107. P. 414–421.
83. Jenison R.L., Schnupp J.W.H., Reale R.A., Brugge J.F. Auditory space-time receptive field dynamics revealed by spherical white-noise analysis // *J. Neurosci.* 2001. V. 21. N 12. P. 4408–4415.
84. Kaiser J., Birbaumer N., Lutzenberger W. Magnetic oscillatory responses to lateralization changes of natural and artificial sounds in human // *European J. of Neurosci.* 2002. V. 15. P. 345–354.
85. Kaiser J., Lutzenberger W., Birbaumer N. Simultaneous bilateral mismatch response to right – but leftward sound lateralization // *Neuroreport.* 2000. V. 11. P. 2889–2892.
86. King A.J., Jan W.H. Schnupp J.W. H., Doubell T.P. The shape of ears to come: dynamic coding of auditory space // *Trend in Cognitive Sciences.* 2001. V. 5. N 6. P. 261–270.
87. Kovalski N., Depireux D.A., Shamma S.A. Analysis of dynamic spectra in ferret primary auditory cortex. II. Prediction of unit responses to arbitrary dynamic spectra // *J. Neurophysiol.* 1996b. V. 76. P. 3524–3534.
88. Koning P., Engel A.K., Singer V. Integration or coincidence detector? The role of the cortical neuron revisited // *Trends Neurosci.* 1996. V. 19. P. 130–137.
89. Krumbholz K., Patterson R.D., Nobbe A., Fastl H. Microsecond temporal resolution in monaural hearing without spectral cues // *J. Acoust. Soc. Am.* 2003. V. 113. N 5. P. 2790–2800.
90. Krumbholz K., Nobbe A. Asymmetry of masking between noise and iterated rippled noise // *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 110. N 4. P. 2096–2107.
91. Kuwada S., Batra R., Yin T.C., Oliver D.L., Haberly L.B., Stanford T.R. Intracellular recordings in response to monaural and binaural stimulation of neurons in the inferior colliculus of the cat // *J. Neurosci.* 1997. V. 17. P. 7565–7581.
92. Langendijk E.H., Bronkhorst A.W. Contribution of spectral cues to human sound localization // *J. Acoust. Soc. Am.* 2002. V. 112. N 4. P. 1583–1596.
93. Langendijk E.H., Kistler D.J., Wightman F.L. Sound localization in the presence of one or two distracters // *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 109. N 5. Pt. 1. P. 2123–2134.
94. Langner G., Sama M., Heil P., Schulze H. Frequency and periodicity are represented in orthogonal maps in the human auditory cortex: evidence from magnetoencephalography // *J. Comp. Physiol.(A).* 1997. V. 181. P. 665–676.
95. Langner G., Albert M., Briede T. Temporal and spatial coding of periodicity information in the inferior colliculus of awake chinchilla (*Chinchilla laniger*) // *Hear. Res.* 2002. V. 168. P. 110–130.
96. Levänen S., Hari R., McEvoy L., Sams M. Responses of the human auditory cortex to changes to one vs. two stimulus feature // *Exp. Brain Res.* 1993. V. 97. P. 177–183.

97. Litovski R.Y., Delgutte B. Neural correlates of the precedence effect in the inferior colliculus: effect of localization cues // *J. Neurophysiol.* 2002. V. 87. P. 976–994.
98. Litovsky R.Y., Colburn H.S., Yost W.A., Guzman S.J. The precedence effect // *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 106. N 4. Pt. 1. P. 1633–1654.
99. Liu W., Suga N. Binaural and callosal organization of the primary auditory cortex of the mustached bat // *J. Comp. Physiol. A.* 1997. V. 181. P. 599–605.
100. Loomis J.M., Klatzky R.L., Philbeck J.W., Golledge R.G. Assessing auditory distance perception using perceptually directed action // *Percept. Psychophys.* 1998. V. 60. N 6. P. 966–980.
101. Long G.R., Cullen J.K. Intensity difference limen at high frequencies // *J. Acoust. Soc. Am.* 1985. V. 78. N 2. P. 507–513.
102. Lorenzi C., Gatehouse S., Lever C. Sound localization in noise in normal-hearing listeners // *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 105. N 3. P. 1810–1820.
103. Loveless N., Levänen S., Jousmaki V., Sams M., Hari R. Temporal integration in auditory sensory memory: neuromagnetic evidence // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1996. V. 100. P. 220–228.
104. Lutkenhoner B., Lamertmann C., Ross B., Steinstrater O. Tonotopic organization of the human auditory cortex revisited: High-precision neuromagnetic studies // *Physiological and psychophysical of auditory function* / Maastricht: Shaker Publishing. BV. Houtsma A., Kohlrausch A., Prijs V., Schoonhoven R. eds., 2001. P. 13.
105. Lutkenhoner B., Steinstrater O. High-precision neuromagnetic study of the functional organization of the human auditory cortex // *Audiol. Neurolog.* 1998. V. 3. P. 191–213.
106. Malone B., Scott B.H., Semple M.N. Context-dependent adaptive coding of interaural phase disparity in the auditory cortex of awake macaques // *J. Neurosci.* 2002. V. 22. N 11. P. 4625–4638.
107. Malone B., Semple M.N. Effects of stimulus context on the representation of frequency in the gerbil inferior colliculus // *J. Neurophysiol.* 2001. V. 86. P. 1113–1130 (114).
108. May B.J. Role of the dorsal cochlear nucleus in the sound localization behavior of cats // *Hear. Res.* 2000. V. 148. P. 74–87.
109. McAlpine D., Palmer A.R. Blocking GABA-ergic inhibition increases sensitivity to sound motion cues in the inferior colliculus // *J. of Neurosci.* 2002. V. 22. N 4. P. 1443–1453.
110. McEvoy L., Levänen S., Loveless N. Temporal characteristics of auditory sensory memory: neuromagnetic evidence // *Psychophysiol.* 1997. V. 34. P. 308–316.
111. McFadden D. Comodulation detection differences using noise band signals // *J. Acoust. Soc. Am.* 1987. V. 81. N 5. P. 1519–1527.
112. McPherson D.L., Starr A. Auditory time-intensity cues in the binaural interaction component of the auditory evoked potentials // *Hear. Res.* 1995. V. 89. P. 162–171.
113. Mendelson J.R., Schreiner C.E., Sutter M.L. Functional topography of cat primary auditory cortex: responses latencies // *J. Comp. Physiol.(A).* 1997. V. 181. P. 8615–633.
114. Middlebrooks J.C., Clock A.E., Xu L., Green D.M. A panoramic code for sound location by cortical neurons // *Science.* 1994. V. 264. P. 842–844.
115. Middlebrooks J.C. Auditory space processing: Here? There or everywhere? // *Nature neuroscience.* 2002. V. 5. N 9. P. 824–826.
116. Middlebrooks J.C. Individual differences in external-ear transfer functions reduced by scaling in frequency // *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 106. N 3. Pt. 1. P.1480–1492.
117. Middlebrooks J.C., Green D.M. Sound localization by human listeners // *Ann. Rev. Psychol.* 1991. V. 42. P. 135–159.
118. Morel A., Garraghty P.E., Kaas J.H. Tonotopic organization architectonic fields and connections of auditory cortex in macaque monkeys // *J. Comp. Neurol.* 1993. V. 335. P. 437–459.
119. Mrovinski D., Gerull G., Nubel K., Sholz G. Masking and pitch shift of tone bursts and clicks by low-frequency tones // *Hear. Res.* 1995. V. 85. N 1. P. 95–102.
120. Mrsic-Flogel T.D., King A.J., Jenison R.L., Shnupp J.W.H. Listening through different ears alters spatial response fields in ferret primary auditory cortex // *J. Neurophysiol.* 2001. V. 86. P. 1043–1046.
121. Musicant A.D., Chan J.C. K., Hild J.E. Direction-dependent spectral properties of cat external ear: New data and cross-species comparisons // *J. Acoust. Soc. Am.* 1990. V. 87. N 2. P. 757–781
122. Nager W., Kohlmetz C., Joppich C., Mobes J., Munte T.F. Tracking of multiple sound sources defined by interaural time differences: brain evidence in human // *Neuroscience Letters.* 2003. V. 344. P. 181–184.
123. Näätänen R. Attention and brain function. N-Y: Hillsdale, 1992.
124. Näätänen R. Separate representation of stimulus frequency, intensity and duration in auditory sensory memory: an event-related potentials and dipole-model analyses // *J. of Cognitive Neurosci.* 1995. V. 7. P. 133–143.

125. Näätänen R. The perception of speech sounds by the human brain as reflected by the mismatch negativity (MMN) and its magnetic equivalent (MMNm) // *Psychophysiology*. 2001. V. 38 P. 1–21.
126. Näätänen R., Jiang D., Lavikainen J., Reinikainen J., Paavilainen P. Event-related potentials a memory traces for temporal features // *Neuroreport*. 1983. V. 5. P. 310–312.
127. Näätänen R., Paavilainen P., Alho K., Reinikainen J., Sams M. The mismatch negativity to intensity changes in an auditory stimulus sequence // *Current trends in event related potentials research*. 1987. Suppl. 40. P. 125–131.
128. Nelken I., Jacobson G., Ahdul L., Ulanovsky N. Neuronal correlates of comodulation masking release in auditory cortex of cats // *Physiological and Psychophysical Bases of Auditory Function* / Houtsma A., Kohlrausch A., Prijs V., Schoonhoven (eds). Maastricht: Shaker Publishing BV. 2001. P. 243–271.
129. Nelken I., Young E.D. Linear and nonlinear spectral integration in Type IV neurons of the dorsal cochlear nucleus. I. Region of linear interaction // *J. Neurophysiol.* 1997. V. 78. P. 790–799.
130. Nelken I., Young E.D. Two separate inhibitory mechanisms shape the responses of 2dorsal cochlear nucleus type IV units to narrowband and wideband stimuli // *J. Neurophysiol.* 1994. V. 71. N 6. P. 2446–2462.
131. Opitz B., Rinne T., Mecklinger A., von Cramon Y., Schröger E. Differential contribution of frontal and temporal cortices to auditory change detection: fMRI and ERP results // *Neuroimage*. 2002. V. 15. P. 167–174.
132. Oxenham A.J., Plack C.J. Effects of masker frequency and duration in forward masking: further evidence for the influence of peripheral nonlinearity // *Hear. Res.* 2000. V. 150. N 1. P. 258–266.
133. Paavilainen P., Alho K., Reinikainen K., Sams M., Näätänen R. Right hemisphere dominance of different mismatch negativities // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1991. V. 78. P. 466–479.
134. Paavilainen P., Karlsson M., Reinikainen K., Näätänen R. Mismatch negativity to change in spatial location of auditory stimulus // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1989. V. 73. P. 129–141.
135. Pantev C., Ross B., Berg P., Elbert T., Rockstroh B. Study of the human auditory cortices using a whole-head magnetometer: left vs. right hemisphere and ipsilateral vs. contralateral stimulation // *Audiol. Neurootol.* 1998. V. 3. P. 183–190.
136. Pantev C., Elbert T., Ross B., Eulitz C., Terhardt E. Binaural fusion and the representation of virtual pitch in the human auditory cortex // *Hear. Res.* 1996. V. 100. P. 164–170.
137. Perrott D.R., Marlborough K. Minimum audible movement angle: Marking the end points of the path traveled by a moving sound source // *J. Acoust. Soc. Am.* 1989. V. 85. P. 1773–1775.
138. Phillips D.P., Semple M.N., Calford M.V., Kitzes L.M. Level-dependent representation of stimulus frequency in the cat primary auditory cortex // *Exp. Brain Res.* 1994. V. 102. P. 210–226.
139. Poirier P., Samson F.K., Imig T.J. Spectral shape sensitivity contributes to the azimuth tuning of neurons in the cat's inferior colliculus // *J. Neurophysiol.* 2003. V. 89. P. 2760–2777.
140. Polich J.M., Starr A. Middle-, late- and long-latency auditory evoked potentials // *Bases auditory brain-stem evoked* / Ed. Moore E. 1983. P. 345–363.
141. Polich J.M. (Ed.) *Detection of change: Event-related potential and fMRI finding*. Kluwer Academic Publishers. 2003. P. 200.
142. Poon P.W.F., Brugge J.F. Virtual space receptive fields of single auditory nerve fibers // *J. Neurophysiol.* 1993b. V. 70. P.667–676.
143. Pöppel E. Hierarchical model of temporal perception // *Trends Cogn. Sci.* 1997. V. 1. P. 56–61.
144. Rauschecker J.P., Tian B., Pons T., Mishkin M. Serial and parallel processing in rhesus monkey auditory cortex // *J. Comp. Neurol.* 1997. V. 382. P. 89–103.
145. Reale R.A., Brugge J.F. Directional sensitivity of neurons in the primary auditory (AI) cortex of cat to successive sounds ordered in time and space // *J. Neurophysiol.* 2000. V. 84. N 1. P. 435–450.
146. Riedel H., Kollmeier B. Auditory brain-stem responses evoked by lateralized clicks: is lateralization extracted in the human brain-stem? // *Hear. Res.* 2002. V. 163. P. 12–26.
147. Romanski L.M., Tian B., Fritz J., Goldman-Rakis P.S., Rauschecker J. Dual streams of auditory afferents target multiple domains in primate prefrontal cortex // *Nature Neurosci.* 1999. V. 2. P. 1131–1136.
148. Rose J., Nelson P., Rafaely B., Takeuchi T. Sweet spot size of virtual acoustic imaging systems at asymmetric listener locations // *J. Acoust. Soc. Am.* 2002. V. 112. N 5. Pt. 1. P. 1992–2002.
149. Rotman Y., Bar Yosef O., Nelken I. Relating cluster and population responses to natural sounds and tonal stimuli in cat primary auditory cortex // *Hear. Res.* 2000. V. 138. P. 43–49.
150. Saberi K., Hafter E.R. Experiments on auditory motion discrimination // *Binaural and spatial hearing in real and virtual environment* / New Jersey: Lawrence Erlbaum Assoc., Gilkey R.H., Anderson T.R. eds., 1997. P. 315–327.
151. Saberi K., Tirtabudi P., Petrosyan A., Perrott D.R., Strybel T.Z. Concurrent motion detection based on dynamic changes in interaural delay // *Hear. Res.* 2002. V. 174. N 1–2. P. 149–157.

152. Sams M., Paavilainen P., Alho K., Näätänen R. Auditory frequency discrimination and event-related potentials // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1985. V. 62. P. 437–448.
153. Samson F.K., Barone W.P., Irons W.A., Clarey J.C., Poirier P., Imig T.J. Directionality derived from differential sensitivity to monaural and binaural cues in cat's medial geniculate body // *J. Neurophysiol.* 2000. V. 84. P. 1330–1345.
154. Samson F.K., Clarey J.C., Barone W.P., Imig T.J. Effects of plugging on single-unit azimuth sensitivity in cat primary auditory cortex. I. Evidence for monaural directional cues // *J. Neurophysiol.* 1993. V. 70. N 2. P. 492–510.
155. Schairer K.S., Nizami L., Reimer J.F., Jeastadt W. Effects of peripheral nonlinearity on psychometric functions for forward masked tone // *J. Acoust. Soc. Am.* 2003. V. 113. N 3. P. 1560–1573.
156. Schijndel N.H., Houtgast T., Festen J.M. Intensity discrimination of Gaussian-windowed tones // *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 105. N 6. P. 3425–3435.
157. Schnupp J.W.H., Msrac-Flogel T.D., King A.J. Linear processing of spatial cues in primary auditory cortex // *Nature.* 2001. V. 414. N 8. P. 200–204.
158. Schreiner C.E. Order and disorder in auditory cortical maps // *Curr. Opin Neurobiol.* 1995. V. 5. P. 489–496.
159. Schreiner C.E., Langner G. Laminar fine structure of frequency organization in auditory midbrain // *Nature.* 1997. V. 388. P. 383–386.
160. Schreiner C.E., Sutter M.L. Topography of excitatory bandwidth in cat primary auditory cortex: single-neuron versus multiple-neuron recording // *J. Neurophysiol.* 1992. V. 68. P. 1487–1502.
161. Schröger E. Interaural time and level differences; integrated or separated processing? // *Hear. Res.* 1996. V. 96. P. 191–198.
162. Schröger E., Tervaniemi M., Näätänen R. Time course of loudness in the tone patterns in automatically represented by the human brain // *Neurosci. Lett.* 1995. V. 202. P. 117–120.
163. Schröger E., Winkler I. Presentation rate and magnitude of stimulus deviance effects on human preattentive change detection // *Neuroscience Lett.* 1995. V. 193. P. 185–188.
164. Schröger E., Wolff C. Fast pre-attentive of location: a functional basis for selective listening // *Neurosci. Lett.* 1997. V. 232. P. 5–8.
165. Schröger E., Wolff C. Mismatch response of the human brain to changes in sound location // *NeuroReport.* 1996. V. 7. P. 3005–3008.
166. Schulze H., Langner G. Periodicity coding in the primary auditory cortex of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*): two different coding strategies for pitch and rhythm? // *J. Comp. Physiol. A.* 1997. V. 181. P. 651–663.
167. Sek A., Moore B.C.J. Testing the concept of modulation filter bank // *J. Acoust. Soc. Am.* 2003. V. 113. N 5. P. 2801–2811.
168. Shamma S.A., Fleshman J.W., Wiser P.W., Versnel H. Organization of response areas in the ferret primary auditory cortex // *J. Neurophysiol.* 1993. V. 69. P. 367–383.
169. Shamma S. On the role of space and time in auditory processing // *Trends in Cognitive Sciences.* 2001. V. 5. N 8. P. 340–348.
170. Sheft S., Yost W.A. Modulation detection interference with two-component masker modulators // *J. Acoust. Soc. Am.* 1997. V. 102. N 2. Pt. 1. P. 1106–1112.
171. Shtyrov Y., Kujala T., Ahveninen J., Tervaniemi M., Alku P., Ilmoniemi R., Näätänen R. Noise-induced shift in hemispheric lateralization of speech processing // *Neurosci. Lett.* 1998. V. 251. P. 141–144.
172. Spitzer M.B., Bala A.D., Takahashi T.T. Auditory spatial discrimination by barn owls in simulated echoic conditions // *J. Acoust. Soc. Am.* 2003. V. 113. N 3. P. 1631–1645.
173. Sterbing S.J., Hartung K., Hoffmann K.-P. Representation of sound source direction in the superior colliculus of the guinea pig in a virtual auditory environment // *Exp. Brain Res.* 2002. V. 142. P. 570–577.
174. Stiebler I., Neulist R., Ficht I, Ehret G. The auditory cortex of the house mouse: left right differences, tonotopic organization and quantitative analysis of frequency representation // *J. Comp. Physiol. A.* 1997. V. 181. P. 559–571.
175. Strybel T.Z., Span S.A., Witty A.M. The effect of timing and spatial separation on the velocity of auditory apparent motion // *Percept. Psychophys.* 1998. V. 60. N 8. P. 1441–1451.
176. Strybel T.Z., Fujimoto K. Minimum audible angles in the horizontal and vertical planes: Effects of stimulus onset asynchrony and burst duration // *J. Acoust. Soc. Am.* 2000. V. 108. N 6. P. 3092–3095.
177. Suga N. Cortical computational maps for auditory imaging // *Neural Networks.* 1990. V. 3. P. 3–21.
178. Supin A. Ya., Popov V.V., Milechina O.N., Tarakanov N.B. Frequency-temporal resolution of hearing measured by rippled noise // *Hear. Res.* 1997. V. 108. № 1–2. P. 17–27.

179. Supin A. Ya., Popov V.V., Milechina O.N., Tarakanov M.B. Rippled-spectrum resolution dependence on level // *Hear. Res.* 2003. V. 185. N 1–2. P. 1–12.
180. Sussman E., Wincler I., Ritter W., Alho K., Näätänen R. Temporal integration of auditory stimulus deviance as reflected by mismatch negativity // *Neurosci. Lett.* 1999. V. 264. P. 161–164.
181. Sutherland D.P., Masterton R.B., Glendenning K.K. Role of acoustic striae in hearing: Reflexive responses to elevated sound sources // *Behav. Brain Res.* 1998. V. 97. P. 1–12.
182. Sutter M.L., Schreiner C.E. Physiology and topography of neurons with multiplexed tuning curves in cat primary auditory cortex // *J. Neurophysiol.* 1991. V. 65. P. 1207–1226.
183. Takeuchi T., Nelson P.A., Hamada H. Robustness to head misalignment of virtual sound imaging systems // *J. Acoust. Soc. Am.* 2001. V. 109. N 3. P. 958–971.
184. Tanaka H., Komatuzaki A., Taniguchi I. Spatial distribution of response latency in the anterior fields of the auditory cortex of the guinea pig // *Audiol. Jpn.* 1994. V. 37. P. 222–228.
185. Tervaniemi M., Ilvonen T., Karma K., Alho K., Näätänen R. The musical brain: brain waves reveal the neurophysiological basis of musicality in human subjects // *Neurosci. Lett.* 1997. V. 226. P. 1–4.
186. Tervaniemi M., Kujala A., Alho K., Virtanen J., Ilmoniemi R., Näätänen R. Functional specialization of the human auditory cortex in processing phonetic and musical sounds: a magnetoencephalographic (MEG) study // *Neuroimage.* 1999. V. 9. P. 330–336.
187. Tervaniemi M., Medvedev S.V., Alho K., Pachomov S.V., Randes M.S., van Zuijen T.L., Näätänen R. Lateralized automatic auditory processing of phonetic versus musical information: a PET study // *Human brain mapping.* 2000. V. 10. N 2. P. 74–79.
188. Tian B., Reser D., Durham A., Kustov A., Rauschecker J.P. Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex // *Science.* 2001. V. 292. P. 290–293.
189. Titinen H., Alho K., Huottilainen M., Ilmoniemi R.J., Simola J., Näätänen R. Tonotopic auditory cortex and the magnetoencephalographic (MEG) equivalent of mismatch negativity // *Psychophysiology.* 1993. V. 30. P. 537–540.
190. Tunturi A.R. Frequency arrangement in anterior ectosylvian auditory cortex of dog // *Am. J. Physiol.* 1962. V. 203. P. 185–193.
191. Ungan P., Yagcioglu S., Goksoy C. Differences between the N1 waves of the responses to interaural time and intensity disparities: scalp topography and dipole sources // *Clin. Neurophysiol.* 2001. V. 112. P. 485–498.
192. Versnel H., Shamma S.A. Spectral-ripple representation of steady-state vowels in primary auditory cortex // *J. Acoust. Soc. Am.* 1998. V. 103. P. 2502–2514.
193. Virtanen J., Ahveninen J., Ilmoniemi R., Näätänen R., Pekkonen E. Replicability of MEG and EEG measures of the auditory N1/N1m response // *EEG Clin. Neurophysiol.* 1998. V. 108. P. 291–298.
194. Wagner H., Dirk Kautz D., Poganiatz I. Principles of acoustic motion detection in animals and man // *Trends Neurosci.* 1997. V. 20. P. 583–588.
195. Warren J.D., Zielinski B.A., Green G.G. R., Rauschecker J.P., Griffiths T.D. Perception of sound-source motion by the human brain // *Neuron.* 2002. V. 34. P. 139–148.
196. Wiegand L., Krumbholz K. Temporal resolution and temporal masking properties of transient stimuli // *J. Acoust. Soc. Am.* 1999. V. 108. N 5. P. 2746–2556.
197. Wightman F. L., Kistler D.J. Headphone simulation of free-field listening. II. Psychophysical validation // *J. Acoust. Soc. Am.* 1989b. V. 85. P. 868–878.
198. Wilson W.W., O'Neill W.E. Auditory motion induces directionally dependent receptive field shifts in inferior colliculus neurons // *J. Neurophysiol.* 1998. V. 79. P. 2040–2062.
199. Winkler I. Change detection in complex auditory environment: beyond the oddball paradigm // *Detection of change: Event-related potential and fMRI finding* / Ed. Polich J. Kluwer Academic Publishers. 2003. P. 61–81.
200. Winkler I., Czigler I., Jaramillo M., Paavilainen P., Näätänen R. Temporal constraints of auditory event synthesis: evidence from ERPs // *Neuroreport.* 1998. V. 9. P. 495–499.
201. Wu S.H., Ma C.L., Sivaramakrishnan S., Oliver D.L. Synaptic modification in neurons of the central nucleus of the inferior colliculus // *Hearing Research.* 2002. V. 168. P. 43–54.
202. Xu L., Furukawa S., Middlebrooks J. C. Sensitivity to Sound-Source Elevation in Nontopographic Auditory Cortex // *J. Neurophysiol.* 1998. V. 80. P. 882–894.
203. Yabe H., Winkler I., Czigler I., Koyama S., Sutoh T., Hiruma T., Kaneko S. Organizing sound sequences in the human brain: the interplay of auditory streaming and temporal integration // *Brain res.* 2001. V. 897. P. 222–227.

204. Yabe H., Koyama S., Kakigi R., Gunji A., Tervaniemi M., Sato Y., Kaneko S. Automatic discriminative sensitivity inside temporal window of sensory memory as a function of time // *Cognitive Brain Research*. 2001. V. 12. P. 39–48.
205. Yabe H., Tervaniemi M., Reinikainen K., Näätänen R. Temporal window of integration revealed by MMN to sound omission // *NeuroReport*. V. 8. P. 1971–1974.
206. Yabe H., Tervaniemi M., Sinkkonen J., Huotilainen M., Ilmoniemi R., Näätänen R. Temporal window of integration of auditory information in the human brain // *Psychophysiol*. 1998. V. 35. P. 615–619.
207. Yan J., Suga N. Corticofugal amplification of facilitative auditory responses of subcortical combination-sensitive neurons in the mustached bat // *Neurophysiol*. 1999. V. 1. P. 817–824.
208. Yost W.A., Dye R.H. Jr., Sheft S. A simulated «cocktail party» with up to three sound sources // *Percept. Psychophysiol*. 1996. V. 58. N 7. P. 1026–1036.
209. Young E.D., Davis K.A. Circuitry and function of the dorsal cochlear nucleus // *Integrative function in the mammalian auditory pathway* / N-Y: Springer-Verlag, Oertel D., Fay R.R., Popper A.N. eds., 2002. P. 160–206.
210. Yu J.J., Young E.D. Linear and nonlinear pathways of spectral information transmission in the cochlear nucleus // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2000. V. 97. P. 11780–11786.
211. Zatorre R.J., Bouffard M., Ahad P., Belin, P. Where is «where» in human auditory cortex? // *Nature neurosci*. 2002. V. 5. N 9. P. 905–909.
212. Zwicker E. Scaling // *Handbook of Sensory Physiology*. V. 5, part 2. Berlin: Springer Verlag. 1975. P. 401–458.
213. Zwislocki J. Theory of temporal auditory summation // *J. Acoust. Soc. Am.* 1960. V. 32. N 2. P. 431–441.