

Компоненты вызванного потенциала в исследовании перцептивного научения

Клеева Д.Ф.

*Научно-технологический университет «Сириус», г. Сочи, Российская Федерация; Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики» (НИУ ВШЭ), г. Москва, Российская Федерация
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6040-2154>, e-mail: dkleeva@gmail.com*

Ребрейкина А.Б.

*Научно-технологический университет «Сириус», г. Сочи, Российская Федерация; Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской академии наук (ИВНД и НФ РАН), г. Москва, Российская Федерация
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5714-2040>, e-mail: anna.rebreikina@gmail.com*

Сысоева О.В.

*Научно-технологический университет «Сириус», г. Сочи, Российская Федерация; Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской академии наук (ИВНД и НФ РАН), г. Москва, Российская Федерация
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4005-9512>, e-mail: olga.v.sysoeva@gmail.com*

Перцептивное научение определяется как повышение эффективности выполнения перцептивных задач в результате накопления опыта или тренировок. Данный обзор посвящен анализу изменений компонентов вызванных потенциалов (ВП) после зрительного и слухового перцептивного обучения у человека. Применение метода ЭЭГ, имеющего высокое временное разрешение, позволяет проследить пространственно-временную динамику изменений работы мозга при научении, остающуюся за кадром поведенческих экспериментальных исследований. Проведенный обзор нейрофизиологических исследований свидетельствует об изменениях на всех уровнях сенсорного анализатора при перцептивном научении, начиная с ранних сенсорных компонентов ВП (С1) и заканчивая более поздними интегративными компонентами (N170, MMN, P2). Также проанализированы краткосрочные и долгосрочные эффекты научения. Нейрофизиологические данные, рассмотренные в обзоре, могут служить доказательной основой для разработки новых подходов к созданию эффективных методик обучения, а также объективной оценки уже существующих практик посредством выявления динамики нервных процессов на определенных этапах обработки стимула.

Ключевые слова: перцептивное научение, вызванные потенциалы, N1, N170, MMN, P2, музыкальная компетентность.

Финансирование: Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) в рамках научного проекта № 19-313-51039.

Для цитаты: Клеева Д.Ф., Ребрейкина А.Б., Сысоева О.В. Компоненты вызванного потенциала в исследовании перцептивного научения [Электронный ресурс] // Современная зарубежная психология. 2020. Том 9. № 2. С. 34—45. DOI: <https://doi.org/10.17759/jmfp.2020090203>

Components of Event-Related Potentials in studies of perceptual learning

Daria F. Kleeva

*Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia;
National Research University «Higher School of Economics», Moscow, Russia
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6040-2154>, e-mail: dkleeva@gmail.com*

Anna B. Rebreikina

*Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia;
Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5714-2040>, e-mail: anna.rebreikina@gmail.com*

Olga V. Sysoeva

*Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia;
Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4005-9512>, e-mail: olga.v.sysoeva@gmail.com*

Perceptual learning is defined by increased effectiveness of completing perceptual tasks as a result of experience or training. This review presents the analysis of changes in the components of event-related potentials (ERPs) after visual and auditory perceptual learning in humans. The use of the EEG method, which has a high temporal resolution, makes it possible to trace the spatio-temporal dynamics of changes in the functioning of the brain during learning, which remains hidden in behavioral experimental studies. A review of neurophysiological studies indicates that perceptual learning induces changes across all levels of cortical hierarchy, starting with the early sensory components of ERPs (C1) and ending with the later integrative components (N170, MMN, P2). We also analyzed the short-term and long-term effects of learning. The reviewed neurophysiological data can serve as the basis for the development of new approaches of effective learning, as well as for the objective evaluation of existing methodics by assessing neuronal dynamics at different stages of stimuli processing.

Keywords: perceptual learning, event-related potentials, N1, N170, MMN, P2, expertise.

Funding: The reported study was funded by Russian Foundation for Basic Research (RFBR), project number 19-313-51039.

For citation: Kleeва D.F. Rebreikina A.B., Sysoeva O.V. Components of Event-Related Potentials in studies of perceptual learning [Elektronnyi resurs]. *Sovremennaya zarubezhnaya psikhologiya = Journal of Modern Foreign Psychology*, 2020. Vol. 9, no. 2, pp. 34—45. DOI:<https://doi.org/10.17759/jmfp.2020090203> (In Russ.).

Введение

Проблема усвоения новой информации и навыков — научения — актуальна для специалистов множества различных направлений деятельности: общественных наук, педагогики, психологии, молекулярной биологии, искусственного интеллекта. Почему в одном случае мы учимся быстро и непроизвольно, а научение иным навыкам требует времени и упорства? Как организовать обучение наиболее эффективным и экономичным с точки зрения расхода когнитивных ресурсов образом? Чтобы ответить на эти вопросы, необходимо понимание нейрофизиологических процессов, лежащих в основе научения. Методы электроэнцефалографии позволяют объективно оценить пространственно-временную динамику изменений работы мозга в результате научения, пролить свет на его нейрофизиологические механизмы.

Перцептивное научение определяется как повышение эффективности выполнения перцептивных задач в результате накопления опыта или тренировок. Этот тип научения лежит в основе таких более высокоуровневых процессов, как перцептивная категоризация и обнаружение девиантных стимулов. Нейрофизиологические данные, представленные в обзоре, свидетельствуют, что именно на примере перцептивного научения возможно проиллюстрировать, как научение меняет наше восприятие и самые ранние этапы обработки информации. Нейрофизиологические данные позволяют ученым составить представление об имплицитных и эксплицитных составляющих научения, а также о происходящих при этом краткосрочных и долгосрочных изменениях в работе мозга. Эти положения, в свою очередь, могут служить доказательной основой для создания новых подходов к разработке более эффективных методик обучения.

В качестве нейрофизиологических маркеров перцептивного научения в данном обзоре рассматриваются компоненты вызванных потенциалов (ВП) электроэнцефалограммы (ЭЭГ) или магнитоэнцефалограммы

(МЭГ). Эти неинвазивные методы позволяют регистрировать спонтанную и вызванную мозговую активность с высоким временным разрешением, что открывает широкие возможности для изучения нейрональных процессов, лежащих в основе сложных когнитивных операций. В основе метода ВП лежит процедура усреднения сигналов, возникающих в ответ на многократные предъявления изучаемого стимула. Стандартные компоненты вызванных потенциалов характеризуются локализацией, латентностью и амплитудой и соответствуют отдельным этапам обработки информации мозгом, протекающим в первые десятки и сотни миллисекунд после предъявления стимула.

Процесс перцептивного научения может происходить как естественным образом — под воздействием накапливаемого перцептивного опыта, что позволяет сопоставлять показатели экспертов и новичков в какой-либо области, — так и в лабораторных условиях, где испытуемых тренируют на умение различать или классифицировать ранее не различимые сигналы. В большинстве случаев тренировка осуществляется с использованием внешнего подкрепления и обратной связи. Обычно нейрофизиологические эффекты научения изучаются посредством простых парадигм нейровизуализации (например, сравнения ВП на «выученные» и «невыученные» стимулы) и сопоставляются с поведенческими эффектами научения (например, точностью распознавания и временем ответа, необходимым для выполнения задания).

В данном обзоре мы проанализировали изменения компонентов вызванных потенциалов (ВП), регистрируемых в первые 250 мс после предъявления стимула, чтобы проследить воздействие перцептивного обучения на ранние этапы обработки информации мозгом. Мы рассмотрели особенности краткосрочных и долгосрочных изменений компонентов ВП при перцептивном научении на примере зрительной и слуховой модальностей как наиболее исследованных на поведенческом и нейрофизиологическом уровнях.

1. Зрительное перцептивное научение

Компонент С1

Многочисленные поведенческие исследования показали, что одним из свойств перцептивного научения является его специфичность по отношению к обучаемому стимулу [40]. Этот вопрос был в большей степени исследован в зрительной модальности. Так, например, было показано, что при обучении различению ориентации линий в одном зрительном полуполе эффект не переносился на линии, предъявляемые в другом зрительном полуполе [40]. Однако недавние исследования показали возможность переноса научения на другие стимулы и модальности в определенных условиях [14]. Вопрос о специфичности перцептивного научения напрямую связан с тем, на каком уровне в мозговой организации зрительного анализатора происходят изменения в репрезентации стимула после обучения. Современные нейрофизиологические исследования помогают в поиске ответа на этот вопрос.

Самым ранним компонентом зрительного ВП является компонент С1, возникающий в период 65—90 мс после предъявления стимула. Характерной особенностью данного компонента является то, что он меняет свою полярность в зависимости от того, в какое зрительное полуполе предъявляется стимул (верхнее или нижнее). Такая инверсия компонента в зависимости от зоны предъявления стимула связывается с крестообразной формой ретинотопически организованной первичной зрительной коры и таким образом косвенно свидетельствует о зоне генерации данного компонента. Изменение амплитуды компонента С1 после обучения различению зрительных стимулов (таких как ориентации синусоидальных решеток и текстур) было неоднократно показано в исследованиях по перцептивному научению [14; 33; 34]. Например, в работе Вао с коллегами [33] месяц обучения по различению ориентации диагональных синусоидальных решеток привел к улучшению их различения на 30%, что сопровождалось увеличением амплитуды С1 в ответ на предъявление именно диагональных, а не горизонтальных решеток. Более того, присутствующая в этом исследовании инверсия компонента С1 в зависимости от зоны предъявления стимула указывает на то, что изменения происходили на уровне первичной зрительной коры. Об этом же свидетельствует специфичность увеличения С1 к обучаемой ориентации стимула. Таким образом, можно считать, что перцептивное научение отражается на начальном уровне обработки зрительного сигнала в коре мозга.

Однако несмотря на то, что компонент С1 возникает уже через 50—60 мс после предъявления стимула, его изменения могут быть связаны не только с пластичностью первичной зрительной коры, но и с нисходящим влиянием более высокоуровневых процессов. Так, после обучения различению ориентации решеток в одной локации эффекты научения наблюдались также и при выполнении задания уже в другой

локации (относящейся к противоположному полушарию) [14]. При этом увеличение компонента С1 наблюдалось и в этом случае, что указывает на возможность модуляции данного компонента вышестоящими структурами. Необходимо также отметить, что изменения С1 наблюдаются как после многодневных, так и после менее продолжительных тренировочных сессий [14; 33; 34]. Эффект обучения оценивался в этих исследованиях не менее чем через сутки после тренировки, что не исключает влияния эффектов консолидации памяти, происходящих в ночное время, даже на этот ранний компонент.

Компоненты N1, P2

Зрительное перцептивное научение отражается и в более поздних теменно-затылочных компонентах. Так, перцептивное научение вызывает уменьшение амплитуды и латентности негативного компонента N1, регистрируемого через 120—170 мс после предъявления хорошо различимого надпорогового стимула [4; 34; 42] и увеличение амплитуды N1, когда стимул становится различимым только после обучения [50]. Такие изменения компонента N1 после перцептивного обучения могут означать автоматизацию процесса обработки «выученного» стимула и меньшую затрату ресурсов внимания на этот процесс (когда стимул изначально надпороговый) и, наоборот, увеличение ресурсов внимания (когда стимул становится различимым только после обучения). Связь изменений компонента N1 с модулирующим влиянием вышестоящих отделов подтверждается и данными о генерализации эффекта снижения амплитуды N1 на стимулы, которым не обучали [4].

Следующий за N1 компонент зрительного ВП — позитивный компонент с латентностью 180—240 мс (P2). Топография распределения выраженности данного компонента соотносится с активацией зрительной коры, а время его возникновения указывает на возможность модулирующего влияния фронтальных отделов. В соответствии с теорией информационного синтеза А.М. Иваницкого и теорией повторного входа Эдельмана [1], данный компонент может отражать синтез информации о физических и сигнальных свойствах стимула. При перцептивном научении было выявлено увеличение амплитуды компонента P2 [4; 42], причем это увеличение было характерно только для обучающего стимула и не наблюдалось для других стимулов — т. е. изменения этого компонента отличались специфичностью к стимулу. Полученные результаты могут свидетельствовать о вторичных изменениях на уровне зрительной коры.

Важно подчеркнуть, что компонент P2, регистрируемый в задних отделах коры, не идентичен другому позитивному компоненту, регистрируемому примерно на тех же временных латентностях, но во фронтальных отделах. Этот фронтальный компонент P170 значительно уменьшался после перцептивного научения, и это уменьшение длилось как минимум полгода [36]. Изменения фронтального P170 после научения может

быть интерпретировано как уменьшение нисходящего влияния со стороны высокоуровневых областей мозга при обработке обучающего стимула.

Перцептивная компетентность (компонент N170)

Естественный перцептивный опыт человека, а также длительное научение в той или иной области, предполагающие овладение способностью к различению стимулов заданного класса (и приводящие к формированию компетентности), могут фасилитировать процесс перцептивного научения в той же или смежных модальностях. Одним из стимулов, к которому мы с детства сформировали высокую компетентность, является лицо. Многие авторы полагают, что лицо обрабатывается отдельной мозговой системой, и даже была выделена отдельная зона мозга, так называемая веретенообразная область распознавания лиц, находящаяся в веретенообразной извилине нижней височной коры.

Одним из наиболее ярких проявлений особенности восприятия лиц в поведенческих исследованиях является эффект переворачивания лица (face-inversion effect), если предъявлять лицо перевернутым, оно будет распознаваться с большим трудом, нежели иные перевернутые объекты. Это, в частности, может быть вызвано проблематичностью целостного анализа перевернутого лица и переходом к оценке частных признаков. Таким образом, возможность целостного восприятия лиц выделяет эту категорию стимулов среди многих других.

Нейрофизиологическим коррелятом восприятия лиц считается негативный компонент N170 с латентностью около 170 мс, регистрируемый в затылочных и теменно-височных отведениях. Как показывает ряд исследований [12], этот компонент ВП был ярко выражен в ответ на предъявление человеческого лица и еще больше увеличивался, когда лица предъявлялись в перевернутом виде. При этом латентность данного компонента также увеличивалась. Тем не менее, компонент N170 повышает свою амплитуду не только в ответ на лица, но и, в частности, на написанные слова в сравнении с набором символов и иными контрольными стимулами [25]. И, что немаловажно, при предъявлении перевернутых слов на английском языке наблюдалось то же усиление компонента N170 и его задержка, сопоставимые с эффектом, наблюдаемом при предъявлении перевернутых лиц [10]. Указанная тенденция не наблюдалась среди тех испытуемых, которые не являлись носителями английского языка с рождения, что подтверждает связь этиологии компонента N170 с опытом и компетенцией. Связь компонента N170 со зрительной компетенцией проявлялась и при восприятии таких стимулов, как отпечатки пальцев, в ответ на поворот которых происходила задержка компонента N170 в теменных и височных областях экспертов [9], или графики ЭКГ и рентгеновские снимки, в ответ на предъявление которых происходило увеличение компонента N170 у испытуемых-кардиологов и пульмонологов [2]. При просмотре последова-

тельности фотографий птиц и собак у орнитологов компонент N170 был более выражен в ответ на предъявление фотографий птиц, а у кинологов — в ответ на предъявление фотографий собак [45].

Интересно, что тренировка по различению гендерной принадлежности лиц приводила к снижению амплитуды компонента N170 в правой затылочно-теменной области на лица, предъявляемые при обучении [44]. Это наблюдение может говорить об облегчении обработки знакомых лиц. Таким образом, компонент N170 возможно рассматривать не исключительно как нейрофизиологический коррелят восприятия лиц, а более широко, как маркер зрительной компетентности и сформированности перцептивных прототипов.

Подобные изменения компонента N170 демонстрируются и после перцептивного научения, смоделированного в лабораторных условиях. Так, в одном из экспериментов испытуемых обучали различать шахматные доски определенных прототипных категорий. Поворот этих стимулов на 180 градусов продемонстрировал, что соответствующий эффект более выражен для знакомых категорий, как на поведенческом уровне, так и на уровне изменений амплитуды компонента N170 [31]. Для изучения компетентности использовались также искусственно сгенерированные изображения «гриблы» (greebles), которые сопоставимы с лицами тем, что содержат небольшое число ключевых характеристик общей конфигурации [16]. В рамках одного из исследований испытуемым предлагалось в течение двух недель выполнять задания на идентификацию и категоризацию этих изображений. После обучения наблюдался выраженный компонент N170, как в ответ на предъявление лиц, так и в ответ на предъявление гриблов. В условиях предъявления перевернутых лиц или гриблов происходили усиление компонента и его задержка [38]. В тех случаях, когда испытуемые не выполняли тренировочные задания и компетентность в области распознавания и категоризации гриблов не формировалась, усиление выраженности компонента N170 на перевернутые гриблы не возникало [48]. Таким образом, изменения компонента N170 были связаны с научением и эффективностью распознавания и не являлись результатом пассивного просмотра стимулов.

Подводя промежуточный итог анализа совокупности данных, возможно заключить, что зрительное перцептивное научение и компетентность меняют работу первичных и вторичных зон зрительной коры уже на самом раннем этапе обработки зрительной информации, перестраивая рецептивные поля нейронов. Этот эффект отражается в изменении самого раннего компонента зрительного ВП — С1 и появлении реакции компонента N170 на переворачивание изображений. Уменьшение теменно-затылочного компонента N1 предполагает большую автоматизацию обработки стимула после обучения, меньшую вовлеченность вышестоящих мозговых структур, отвечающих за внимание. Увеличение теменно-затылочного компонента P2 после обучения указывает на изменения протекания

процесса синтеза информации о физических характеристиках стимула, поступивших от внешнего входа и активируемых репрезентаций из памяти, происходящего в зрительной коре в период 150—250 мс.

2. Слуховое перцептивное научение

Компоненты N1 и MMN

Одним из самых ранних эффектов перцептивного научения в слуховой модальности является изменение негативного компонента N1, регистрируемого во фронтально-центральных и височных областях в период 75—150 мс после предъявления стимула. Такая топография и время ответа соответствуют активации слуховой коры. Когда испытуемым предлагали выявлять пары различных гласных, предъявляемых одновременно в потоке слуховой информации, компонент N1 уменьшал свою латентность только для тех испытуемых, которые дополнительно тренировались выделять эти гласные в течение недели, разделяющей тестовые блоки [35].

Перцептивное научение в ряде случаев может сопровождаться улучшением выполнения задания в течение первого часа обучения (быстрое перцептивное обучение), которому могут сопутствовать изменения в сенсорных путях. Так, часовая тренировка различения слогов приводила, помимо улучшения поведенческих показателей, к снижению амплитуды компонента N1 [3].

Другой негативный ответ слуховой коры регистрируется в теменных отведениях на латентностях 120—180 мс. Его увеличение после перцептивного научения происходило в правом полушарии, где нейроны, отвечающие за слуховую обработку, предположительно специализируются на анализе спектральных характеристик звуков [8].

Перцептивное научение влияет и на компонент ВП, называемый негативностью рассогласования (MMN). MMN возникает примерно через 100—300 мс после предъявления девиантных стимулов в череде повторяющихся идентичных стандартных стимулов. MMN имеет максимальную выраженность в лобных и центральных отведениях с инверсией полярности в зоне мастоидов. Исследования локализации данного компонента свидетельствуют об участии в его генерации слуховой коры и, предположительно, правых фронтальных отделов [11]. В одном из исследований [5] испытуемым предлагалось различать сложные стандартные и девиантные звуковые паттерны, отличающиеся последним звуком. MMN в ответ на девиантный стимул появлялась сразу после обучения. Дополнительное увеличение MMN и улучшение скорости и точности поведенческих ответов наблюдалось через 36 часов после обучения. Это свидетельствует о влиянии на изменения MMN долговременных нейрофизиологических перестроек, в частности связанных с эффектом консолидации памяти, происходящим во время сна.

Было показано, что после обучения дискриминации трудно различимых стимулов усиление MMN переносилось на другие проще различаемые девианты [18]. Таким образом, тренировка в различении очень похожих стимулов может приводить к улучшению различения других стимулов.

Компонент P2

В слуховом ВП, так же как и в зрительном, присутствует позитивный компонент P2 с латентностью 150—250 мс. Он максимально выражен во фронтально-центральных и височных отведениях ЭЭГ. Его латентность и топография позволяют предположить, что он также отражает процесс информационного синтеза между входящей, в данном случае слуховой, информацией и репрезентациями, поступающими из памяти, что согласуется с имеющимися экспериментальными данными [5; 20; 35; 41].

Большинство исследований сходятся на том, что P2 увеличивается после перцептивного научения. Так, было установлено, что после научения различению слогов «мба» и «ба», происходило увеличение амплитуды P2 [20]. Увеличение амплитуды компонента P2 наблюдалось и после обучения различению сложных периодических тонов разных частот [15]. В рамках другого эксперимента [35] испытуемым предлагалось выявить пары различных гласных, предъявляемых одновременно. Следует подчеркнуть, что увеличение амплитуды компонента P2 в этом исследовании после научения сопровождалось и более точным выполнением задания. Также в уже ранее упомянутом исследовании Atienza, кроме изменения компонента MMN, компонент P2 увеличивался через 24 часа после научения, что сопровождалось уменьшением времени реакции на обученные стимулы [5]. Связь компонента P2 с эффектами научения, регистрируемыми на поведенческом уровне, подтверждается и выявленной обратной корреляцией между амплитудой компонента P2 и скоростью моторного ответа на предъявляемые стимулы [49].

Эффекты слухового перцептивного научения наблюдаются и в условиях зашумления [6]. После того как испытуемым предлагалось задание на обнаружение тона (861 или 1058 Гц) на фоне шума разной выраженности (отношение сигнал-шум варьировалось от -10 до -24 дБ), в последующий день регистрировалось увеличение точности обнаружения целевого сигнала при отношении сигнал-шум, равном -21 дБ. Это сопровождалось увеличением амплитуды компонента P2 в ответ на целевой сигнал при пассивном прослушивании тонов.

Примечательно, что дополнительное повышение амплитуды компонента P2 происходит на следующий день после тренировки или воздействия стимула и может длиться месяцами [5; 20]. Это увеличение P2 может происходить в том числе благодаря консолидации памяти во время сна, что потенциально усиливает эффект перцептивного научения [19]. В одном из

исследований [41] амплитуда P2 сравнивалась между тремя сессиями, разделенными одинаковыми интервалами времени. В одной группе эти сессии происходили утром, вечером и утром, а в другой группе — вечером, утром и вечером. Показательно, что дополнительное увеличение амплитуды P2 происходило только после сна, а не по прошествии того же времени в течение дня, что подтверждает важный вклад ночного сна в эффекты перцептивного научения.

Ряд исследований ставят под сомнение связь компонента P2 именно с аспектом научения. Например, по итогам одного из экспериментов [39], увеличение амплитуды компонента P2 (200—300 мс) происходило как у испытуемых, которые подвергались перцептивному обучению, так и у испытуемых, которые не обучались различению. При этом на поведенческом уровне улучшение в различении слогов происходило только после обучения. По итогам другого исследования [20] также наблюдалось увеличение выраженности компонента P2 (150—250 мс), как у обученных, так и у необученных групп, причем это увеличение наступало еще до блока тренировки на этапе первого контрольного выполнения задания на различение, словно компонент увеличивался под воздействием стимулов как таковых. Однако полностью исключить компонент P2 как маркер перцептивного научения пока не представляется возможным, так как он может быть коррелятом не столько результативности или успешности овладения способностью к различению, сколько непосредственно процесса овладения этой способностью. Этот процесс, в свою очередь, может быть связан с эффектами автоматического распознавания и категоризации стимулов, что соответствует обнаружению обратной корреляции между амплитудой компонента P2 и скоростью моторного ответа на предъявляемые стимулы [49].

Музыкальная компетентность (компоненты P1, N1, MMN и P2)

Музыкальное образование — яркий пример продолжительного перцептивного опыта в слуховой модальности, отражающегося на успешности слухового перцептивного научения. Продолжительная обработка музыкальных стимулов отражается на функциональных особенностях мозга.

Отражение музыкальной компетентности на компонентах ВП нельзя назвать однозначным. Ранний компонент слухового ВП, P1, возникающий примерно через 50 мс после предъявления стимула и генерирующийся в извилине Гешля, показывает, как увеличение амплитуды у музыкантов при прослушивании тонов различных частот [43], так и ее уменьшение при прослушивании гармонических тонов [30]. Аналогично, наблюдалось увеличение выраженности компонента N1 в слуховой коре у музыкантов при прослушивании синусоидальных тонов и инструментальных звуков [7] и первых стимулов в серии звуков фортепиано [22]. В рамках других исследований чувствительность ком-

понента N1 к музыкальной компетентности выявлена не была: при прослушивании звуков фортепиано амплитуда компонента N1m (аналог компонента N1, зарегистрированный с помощью МЭГ) была увеличена в сравнении с условием прослушивания шума как среди музыкантов, так и среди испытуемых без музыкального опыта [23], а при прослушивании синусоидальных тонов различных частот амплитуда компонента N1m была одинаковой для групп музыкантов-профессионалов, музыкантов-любителей и испытуемых без музыкального опыта. Однако связь изменений таких ранних ответов, как P1 и N1, с перцептивным научением не сильно выражена и в классических работах с перцептивным научением, которые были рассмотрены выше. Таким образом, ранние изменения на уровне первичной слуховой области не являются доминирующими при слуховом перцептивном научении.

Данные об изменениях компонента P2, связанных с музыкальной компетентностью, оказались менее противоречивыми. В одном из исследований тестировалось звуковое восприятие профессионалами (скрипачами, пианистами) и испытуемыми без музыкального опыта отдельных нот инструментов (скрипки, фортепиано) и камертонных чистых тонов (гармоничных колебаний). Для обеих групп музыкантов на все типы стимулов амплитуда компонента P2 была более выраженной [13]. Подобное увеличение амплитуды компонента P2 в ответ на звуковой стимул (независимо от его типа) была продемонстрирована у пианистов в сравнении с испытуемыми без «музыкального опыта» в другом исследовании [26]. Более того, было показано, что музыкальная компетентность влияет на чувствительность компонента P2 к сложности предъявляемых звуков: у музыкантов было обнаружено увеличение амплитуды P2 с повышением спектральной сложности звуковых тонов. Магнитоэнцефалографический аналог компонента P2 (P2m) в ответ на предъявление последовательностей музыкальных звуков также был увеличен у музыкантов по сравнению с немусыкантами. Это увеличение наблюдалось в большей степени для аккордов, а не для отдельных тонов [22], что можно связать с уже описанной выше чувствительностью P2 к сложности стимулов у лиц с музыкальным опытом.

Долгосрочные эффекты музыкальной компетентности могут распространяться и на обработку спектральных характеристик речевых звуков: успешность научения соотносению предъявляемых аудиально псевдослов-химер (полученных с помощью изменения спектральных характеристик звуков) с их визуально представленными эквивалентами был выражен больше у испытуемых с музыкальным опытом, чем без него, что сопровождалось также уменьшением времени длительности микросостояния ЭЭГ, подобного компоненту P2 [28]. Следует отметить, однако, что перенос эффектов музыкальной компетентности на сферу речи может быть связан не только с экспертизой как таковой, но и с исходными слуховыми навыками [24]. Так, у испытуемых без музыкального образова-

ния, но с высокими показателями по результатам теста на музыкальные способности (PROMS Musicality Test) было обнаружено увеличение амплитуд компонентов N1 и P2 в ответ на предъявление речевых стимулов в сравнении с группой испытуемых с низкими показателями по тесту. Обнаруженный эффект был устойчив к зашумленности стимулов, а амплитуды компонентов N1 и P2 у испытуемых с высокими показателями теста были идентичны амплитудам тех же компонентов, зарегистрированных у группы музыкантов.

Повышенная способность к обработке девиантных стимулов также может быть следствием музыкальной компетентности, что отражается на MMN. При предъявлении стандартных мелодий, среди которых встречаются отклонения, влияющие на воспринимаемые интервалы, MMN в ответ на эти девиантные мелодии была более выражена у музыкантов, что указывает на их улучшенную способность автоматически регистрировать изменения в структуре мелодии [27]. Нужно отметить, что в контрольном условии, когда предъявлялись лишь стандартные и девиантные тона различных частот, MMN была одинаково выражена в обеих группах независимо от музыкального образования, что указывает на специфичность приобретенного музыкального опыта именно к музыкальным стимулам. Другое исследование [47] продемонстрировало, что музыканты (в данном случае скрипачи) проявляли повышенную чувствительность к темпоральным вариациям слогов, сопровождаемую увеличением MMN в слуховой коре. Более того, выраженный нейрональный ответ наблюдался в отношении гласных звуков, и это соотносится с тем фактом, что деятельность музыкантов предполагает извлечение тональной и, соответственно, частотной информации. Музыканты более успешно различают типы музыкальных аккордов, что сопровождается проявлением MMN на минорные и обращенные аккорды [29], а также на слегка фальшивые аккорды в череде мажорных [21]. В другом исследовании [17] испытуемые прослушивали последовательности тонов, которые можно было сгруппировать по высоте тона или по их длительности. В конце одной из последовательностей предъявлялся девиантный стимул. MMN в ответ на девиант в условии, когда стимулы группировались по высоте тона, не отличалась между музыкантами и контрольной группой. Вместе с тем в условии группировки стимулов по длительности MMN была более выражена у музыкантов. Следовательно, механизм автоматической категоризации звуковых стимулов не является универсальным и ряд характеристик звукового потока (таких как группировка по длительности) усваивается при продолжительном перцептивном научении.

Таким образом, исследования показывают, что обучение музыке приводит к устойчивым, длительным улучшениям определенных аспектов слухового восприятия, связанных с музыкальным опытом, что

сопровождается изменением нейрофизиологической репрезентации слуховых стимулов.

Заключение

Подводя итоги анализу изменений компонентов ВП с латентностью менее 250 мс при зрительном и слуховом перцептивном научении, можно заключить, что эти изменения охватывают все уровни обработки информации о внешнем сигнале, начиная от ранних этапов идентификации стимула и заканчивая более поздними этапами сложных процессов консолидации памяти.

В зрительной модальности зарегистрированы изменения сенсорного компонента С1, снижение амплитуды компонента N1 и увеличение компонента P2. Основной долгосрочный эффект научения, как в результате искусственного научения в рамках исследования, так и в результате формирования естественной либо профессиональной компетентности, проявляется в увеличении амплитуды компонента N1 (N170). Кроме того, о компетентности может свидетельствовать эффект переворачивания стимула. В слуховой модальности наиболее устойчивый эффект научения проявляется в увеличении амплитуды компонента P2, связываемого с синтезом информации о физических и сигнальных свойствах стимула. Он проявляется уже после однократной обучающей серии и сохраняется в течение нескольких месяцев после обучения. Кроме того, рассмотренные нами компоненты ВП обладают генераторами, как в первичных, так и в ассоциативных областях области коры головного мозга. Этот аспект является дополнительным подтверждением того, что перцептивное научение изменяет не только ранние этапы обработки информации, но и более поздние, связанные с интеграцией репрезентаций стимулов с процессами внимания и памяти.

Накопленные поведенческие и нейрофизиологические данные о механизмах перцептивного научения имеют перспективы использования при создании методик как для реабилитации, так и для предупреждения различных нарушений восприятия. Так, уже была продемонстрирована эффективность зрительной перцептивной тренировки у людей со сниженным зрением, амблиопией, потерей центрального зрения и иными нарушениями [32]. Рассматриваются возможности использования перцептивного научения для восстановления и профилактики нарушений чтения. Кроме того, изучаются факторы, способствующие генерализации перцептивного научения и переноса на нетренированные функции.

Исследования нейрофизиологических механизмов помогают в этой практической сфере и в будущем могут быть использованы для неинвазивной объективной оценки эффективности методик научения, выявляя специфические изменения нервных процессов на определенных этапах обработки стимула.

Литература

1. *Иваницкий А.* Синтез информации в ключевых отделах коры как основа субъективных переживаний // Журнал высшей нервной деятельности. 1997. Т. 47. № 2. С. 209—225.
2. A neural marker of medical visual expertise: implications for training / L. Rourke [et al.] // *Advances in Health Sciences Education*. 2016. Vol. 21. № 5. P. 953—966. DOI:10.1007/s10459-016-9712-7
3. *Alain C., Campeanu S., Tremblay K.* Changes in Sensory Evoked Responses Coincide with Rapid Improvement in Speech Identification Performance // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2010. Vol. 22. № 2. P. 392—403. DOI:10.1162/jocn.2009.21279
4. An event-related potential study on perceptual learning in grating orientation discrimination / Y. Song [et al.] // *NeuroReport*. 2007. Vol. 18. № 9. P. 945—948. DOI:10.1097/WNR.0b013e3281527795
5. *Atienza M., Cantero J.L., Dominguez-Marin E.* The time course of neural changes underlying auditory perceptual learning // *Learning & Memory*. 2002. Vol. 9. № 3. P. 138—150. DOI:10.1101/lm.46502
6. Auditory detection learning is accompanied by plasticity in the auditory evoked potential / M.G. Wisniewski [et al.] // *Neuroscience Letters*. 2020. Vol. 721. 5 p. DOI:10.1016/j.neulet.2020.134781
7. *Baumann S., Meyer M., Jäncke L.* Enhancement of Auditory-evoked Potentials in Musicians Reflects an Influence of Expertise but not Selective Attention // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2008. Vol. 20. № 12. P. 2238—2249. DOI:10.1162/jocn.2008.20157
8. *Bosnyak D.J., Eaton R.A., Roberts L.E.* Distributed Auditory Cortical Representations Are Modified When Non-musicians Are Trained at Pitch Discrimination with 40 Hz Amplitude Modulated Tones // *Cerebral Cortex*. 2004. Vol. 14. № 10. P. 1088—1099. DOI:10.1093/cercor/bhh068
9. *Busey T.A., Vanderkolk J.R.* Behavioral and electrophysiological evidence for configural processing in fingerprint experts // *Vision Research*. 2005. Vol. 45. № 4. P. 431—448. DOI:10.1016/j.visres.2004.08.021
10. *Dering B., Hoshino N., Theiry G.* N170 modulation is expertise driven: evidence from word-inversion effects in speakers of different languages // *Future trends in the biology of language*. 2013. 16 p.
11. Differential Contribution of Frontal and Temporal Cortices to Auditory Change Detection: fMRI and ERP Results / B. Opitz [et al.] // *NeuroImage*. 2002. Vol. 15. № 1. P. 167—174. DOI:10.1006/nimg.2001.0970
12. *Eimer M.* The face-sensitive N170 component of the event-related brain potential // *The Oxford handbook of face perception* / Eds. A. Calder [et al.]. OUP Oxford, 2011. P. 329—344.
13. Enhancement of Neuroplastic P2 and N1c Auditory Evoked Potentials in Musicians / A. Shahin [et al.] // *The Journal of Neuroscience*. 2003. Vol. 23. № 13. P. 5545—5552. DOI:10.1523/JNEUROSCI.23-13-05545.2003
14. ERP C1 is top-down modulated by orientation perceptual learning / G.-L. Zhang [et al.] // *Journal of Vision*. 2015. Vol. 15. № 10. P. 1—11 DOI:10.1167/15.10.8
15. Evoked-potential changes following discrimination learning involving complex sounds / I. Orduña [et al.] // *Clinical Neurophysiology*. 2012. Vol. 123. № 4. P. 711—719. DOI:10.1016/j.clinph.2011.08.019
16. *Gauthier I., Tarr M.J.* Becoming a “Greeble” Expert: Exploring Mechanisms for Face Recognition // *Vision Research*. 1997. Vol. 37. № 12. P. 1673—1682. DOI:10.1016/S0042-6989(96)00286-6
17. Grouping of Sequential Sounds—An Event-Related Potential Study Comparing Musicians and Nonmusicians / T.L. van Zuijen [et al.] // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2004. Vol. 16. № 2. P. 331—338. DOI:10.1162/089892904322984607
18. Human Central Auditory Plasticity Associated With Tone Sequence Learning / J.M. Gottselig [et al.] // *Learning & Memory*. 2004. Vol. 11. № 2. P. 162—171. DOI:10.1101/lm.63304
19. *Irvine D.R.F.* Auditory perceptual learning and changes in the conceptualization of auditory cortex / D.R.F. Irvine [et al.] // *Hearing Research*. 2018. Vol. 366. P. 3—16. DOI:10.1016/j.heares.2018.03.011
20. Is the auditory evoked P2 response a biomarker of learning? / K.L. Tremblay [et al.] // *Frontiers in Systems Neuroscience*. 2014. Vol. 8. Article ID 28. 13 p. DOI:10.3389/fnsys.2014.00028
21. *Koelsch S., Schröger E., Tervaniemi M.* Superior pre-attentive auditory processing in musicians // *Neuroreport*. 1999. Vol. 10. № 6. P. 1309—1313. DOI:10.1097/00001756-199904260-00029
22. *Kuriki S., Kanda S., Hirata Y.* Effects of Musical Experience on Different Components of MEG Responses Elicited by Sequential Piano-Tones and Chords // *Journal of Neuroscience*. 2006. Vol. 26. № 15. P. 4046—4053. DOI:10.1523/JNEUROSCI.3907-05.2006
23. *Lütkenhöner B., Seither-Preisler A., Seither S.* Piano tones evoke stronger magnetic fields than pure tones or noise, both in musicians and non-musicians // *NeuroImage*. 2006. Vol. 30. № 3. P. 927—937. DOI:10.1016/j.neuroimage.2005.10.034
24. *Mankel K., Bidelman G.M.* Inherent auditory skills rather than formal music training shape the neural encoding of speech // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018. Vol. 115. № 51. P. 13129—13134. DOI:10.1073/pnas.1811793115
25. *Maurer U., Brandeis D., McCandliss B.D.* Fast, visual specialization for reading in English revealed by the topography of the N170 ERP response // *Behavioral and Brain Functions*. 2005. Vol. 1. № 13. 12 p. DOI:10.1186/1744-9081-1-13
26. Modulation of P2 auditory-evoked responses by the spectral complexity of musical sounds / A. Shahin [et al.] // *Neuro Report*. 2005. Vol. 16. № 16. P. 1781—1785. DOI:10.1097/01.wnr.0000185017.29316.63

27. Musical Training Enhances Automatic Encoding of Melodic Contour and Interval Structure / T. Fujioka [et al.] // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2004. Vol. 16. № 6. P. 1010—1021. DOI:10.1162/0898929041502706
28. Musicianship boosts perceptual learning of pseudoword-chimeras: an electrophysiological approach / J. Kühnis [et al.] // *Brain Topography*. 2013. Vol. 26. № 1. P. 110—125. DOI:10.1007/s10548-012-0237-y
29. Musicianship facilitates the processing of Western music chords—An ERP and behavioral study / P. Virtala [et al.] // *Neuropsychologia*. 2014. Vol. 61. P. 247—258. DOI:10.1016/j.neuropsychologia.2014.06.028
30. Nikjeh D.A., Lister J.J., Frisch S.A. Preattentive Cortical-Evoked Responses to Pure Tones, Harmonic Tones, and Speech: Influence of Music Training // *Ear and Hearing*. 2009. Vol. 30. № 4. P. 432—446. DOI:10.1097/AUD.0b013e3181a61bf2
31. Perceptual learning and inversion effects: Recognition of prototype-defined familiar checkerboards / C. Civile [et al.] // *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*. 2014. Vol. 40. № 2. P. 144—161. DOI:10.1037/xan0000013
32. Perceptual Learning at Higher Trained Cutoff Spatial Frequencies Induces Larger Visual Improvements / D. Wu [et al.] // *Frontiers in Psychology*. 2020. Vol. 11. Article ID 265. 9 p. DOI:10.3389/fpsyg.2020.00265
33. Perceptual Learning Increases the Strength of the Earliest Signals in Visual Cortex / M. Bao [et al.] // *Journal of Neuroscience*. 2010. Vol. 30. № 45. P. 15080—15084. DOI:10.1523/JNEUROSCI.5703-09.2010
34. Perceptual learning induces changes in early and late visual evoked potentials / M. Ahmadi [et al.] // *Vision Research*. 2018. Vol. 152. P. 101—109. DOI:10.1016/j.visres.2017.08.008
35. Perceptual learning modulates sensory evoked response during vowel segregation / K.S. Reinke [et al.] // *Cognitive Brain Research*. 2003. Vol. 17. № 3. P. 781—791. DOI:10.1016/S0926-6410(03)00202-7
36. Qu Z., Song Y., Ding Y. ERP evidence for distinct mechanisms of fast and slow visual perceptual learning // *Neuropsychologia*. 2010. Vol. 48. № 6. P. 1869—1874. DOI:10.1016/j.neuropsychologia.2010.01.008
37. Ritter W., Simson R., Vaughan Jr H.G. Event-Related Potential Correlates of Two Stages of Information Processing in Physical and Semantic Discrimination Tasks // *Psychophysiology*. 1983. Vol. 20. № 2. P. 168—179. DOI:10.1111/j.1469-8986.1983.tb03283.x
38. Rossion B., Curran T., Gauthier I. A defense of the subordinate-level expertise account for the N170 component // *Cognition*. 2002. Vol. 85. № 2. P. 189—196. DOI:10.1016/S0010-0277(02)00101-4
39. Sheehan K.A., McArthur G.M., Bishop D.V.M. Is discrimination training necessary to cause changes in the P2 auditory event-related brain potential to speech sounds? // *Cognitive Brain Research*. 2005. Vol. 25. № 2. P. 547—553. DOI:10.1016/j.cogbrainres.2005.08.007
40. Shiu L.P., Pashler H. Improvement in line orientation discrimination is retinally local but dependent on cognitive set // *Perception & Psychophysics*. 1992. Vol. 52. № 5. P. 582—588. DOI:10.3758/bf03206720
41. Sleep-dependent neuroplastic changes during auditory perceptual learning / C. Alain [et al.] // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2015. Vol. 118. P. 133—142. DOI:10.1016/j.nlm.2014.12.001
42. Specificity and generalization of visual perceptual learning in humans: an event-related potential study / Y. Ding [et al.] // *NeuroReport*. 2003. Vol. 14. № 4. P. 587—590. DOI:10.1097/00001756-200303240-00012
43. Structural and functional asymmetry of lateral Heschl's gyrus reflects pitch perception preference / P. Schneider [et al.] // *Nature Neuroscience*. 2005. Vol. 8. № 9. P. 1241—1247. DOI:10.1038/nn1530
44. Su J., Tan Q., Fang F. Neural correlates of face gender discrimination learning // *Experimental brain research*. 2013. Vol. 225. № 4. P. 569—578. DOI:10.1007/s00221-012-3396-x
45. Tanaka J.W., Curran T. A Neural Basis for Expert Object Recognition // *Psychological Science*. 2001. Vol. 12. № 1. P. 43—47. DOI:10.1111/1467-9280.00308
46. Task-dependent activation latency in human visual extrastriate cortex / A. Fort [et al.] // *Neuroscience Letters*. 2005. Vol. 379. № 2. P. 144—148. DOI:10.1016/j.neulet.2004.12.076
47. The encoding of vowels and temporal speech cues in the auditory cortex of professional musicians: An EEG study / J. Kühnis [et al.] // *Neuropsychologia*. 2013. Vol. 51. № 8. P. 1608—1618. DOI:10.1016/j.neuropsychologia.2013.04.007
48. The N170 occipito-temporal component is delayed and enhanced to inverted faces but not to inverted objects: an electrophysiological account of face-specific processes in the human brain [Электронный ресурс] / B. Rossion [et al.] // *Neuroreport*. 2000. Vol. 11. № 1. P. 69—72. URL: http://files.face-categorization-lab.webnode.com/200000651-6e24a6f1c7/Rossion_2000_Neuroreport.pdf (дата обращения: 15.06.2020).
49. Tong Y., Melara R. D., Rao A. P2 enhancement from auditory discrimination training is associated with improved reaction times // *Brain Research*. 2009. Vol. 1297. P. 80—88. DOI:10.1016/j.brainres.2009.07.089
50. Visual Perceptual Learning in Human Object Recognition Areas: A Repetition Priming Study Using High-Density Electrical Mapping / G.M. Doniger [et al.] // *NeuroImage*. 2001. Vol. 13. № 2. P. 305—313. DOI:10.1006/nimg.2000.0684
51. Yin R.K. Looking at upside-down faces // *Journal of Experimental Psychology*. 1969. Vol. 81. № 1. P. 141—145. DOI:10.1037/h0027474

References

1. Ivanitskii A. Sintez informatsii v klyuchevykh otdelakh kory kak osnova sub"ektivnykh perezhivaniy [Synthesis of information in key sections of the cortex as the basis of subjective experiences]. *Zhurnal vysshei nervnoi deyatel'nosti = [Journal of Higher Nervous Activity]*, 1997. Vol. 47, no. 2, pp. 209—225. (In Russ.).
2. Rourke L. et al. A neural marker of medical visual expertise: implications for training. *Advances in Health Sciences Education*, 2016. Vol. 21, no. 5, pp. 953—966. DOI:10.1007/s10459-016-9712-7
3. Alain C., Campeanu S., Tremblay K. Changes in Sensory Evoked Responses Coincide with Rapid Improvement in Speech Identification Performance. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2010. Vol. 22, no. 2, pp. 392—403. DOI:10.1162/jocn.2009.21279
4. Song Y. et al. An event-related potential study on perceptual learning in grating orientation discrimination. *NeuroReport*, 2007. Vol. 18, no. 9, pp. 945—948. DOI:10.1097/WNR.0b013e3281527795
5. Atienza M., Cantero J.L., Dominguez-Marin E. The time course of neural changes underlying auditory perceptual learning. *Learning & Memory*, 2002. Vol. 9, no. 3, pp. 138—150. DOI:10.1101/lm.46502
6. Wisniewski M.G. et al. Auditory detection learning is accompanied by plasticity in the auditory evoked potential. *Neuroscience Letters*, 2020. Vol. 721, 5 p. DOI:10.1016/j.neulet.2020.134781
7. Baumann S., Meyer M., J ncke L. Enhancement of Auditory-evoked Potentials in Musicians Reflects an Influence of Expertise but not Selective Attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2008. Vol. 20, no. 12, pp. 2238—2249. DOI:10.1162/jocn.2008.20157
8. Bosnyak D.J., Eaton R.A., Roberts L.E. Distributed Auditory Cortical Representations Are Modified When Non-musicians Are Trained at Pitch Discrimination with 40 Hz Amplitude Modulated Tones. *Cerebral Cortex*, 2004. Vol. 14, no. 10, pp. 1088—1099. DOI:10.1093/cercor/bhh068
9. Busey T.A., Vanderkolk J.R. Behavioral and electrophysiological evidence for configural processing in fingerprint experts. *Vision Research*, 2005. Vol. 45, no. 4, pp. 431—448. DOI:10.1016/j.visres.2004.08.021
10. Dering B., Hoshino N., Theirry G. N170 modulation is expertise driven: evidence from word-inversion effects in speakers of different languages. *Future trends in the biology of language*, 2013. 16 p.
11. Opitz B. et al. Differential Contribution of Frontal and Temporal Cortices to Auditory Change Detection: fMRI and ERP Results. *NeuroImage*, 2002. Vol. 15, no. 1, pp. 167—174. DOI:10.1006/nimg.2001.0970
12. Eimer M. The face-sensitive N170 component of the event-related brain potential. In Calder A. [et al.] (eds.), *The Oxford handbook of face perception*. OUP Oxford, 2011, pp. 329—344.
13. Shahin A. et al. Enhancement of Neuroplastic P2 and N1c Auditory Evoked Potentials in Musicians. *The Journal of Neuroscience*, 2003. Vol. 23, no. 13, pp. 5545—5552. DOI:10.1523/JNEUROSCI.23-13-05545.2003
14. Zhang G.-L. et al. ERP C1 is top-down modulated by orientation perceptual learning. *Journal of Vision*, 2015. Vol. 15, no. 10, pp. 1—11 DOI:10.1167/15.10.8
15. Orduña I. et al. Evoked-potential changes following discrimination learning involving complex sounds. *Clinical Neurophysiology*, 2012. Vol. 123, no. 4, pp. 711—719. DOI:10.1016/j.clinph.2011.08.019
16. Gauthier I., Tarr M.J. Becoming a “Greeble” Expert: Exploring Mechanisms for Face Recognition. *Vision Research*, 1997. Vol. 37, no. 12, pp. 1673—1682. DOI:10.1016/S0042-6989(96)00286-6
17. van Zuijen T.L. et al. Grouping of Sequential Sounds—An Event-Related Potential Study Comparing Musicians and Nonmusician. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2004. Vol. 16, no. 2, pp. 331—338. DOI:10.1162/089892904322984607
18. Gottselig J.M. et al. Human Central Auditory Plasticity Associated With Tone Sequence Learning. *Learning & Memory*, 2004. Vol. 11, no. 2, pp. 162—171. DOI:10.1101/lm.63304
19. Irvine D.R.F. et al. Irvine D.R.F. Auditory perceptual learning and changes in the conceptualization of auditory cortex. *Hearing Research*, 2018. Vol. 366, pp. 3—16. DOI:10.1016/j.heares.2018.03.011
20. Tremblay K.L. et al. Is the auditory evoked P2 response a biomarker of learning? *Frontiers in Systems Neuroscience*, 2014. Vol. 8, article ID 28, 13 p. DOI:10.3389/fnsys.2014.00028
21. Koelsch S., Schröger E., Tervaniemi M. Superior pre-attentive auditory processing in musicians. *Neuroreport*, 1999. Vol. 10, no. 6, pp. 1309—1313. DOI:10.1097/00001756-199904260-00029
22. Kuriki S., Kanda S., Hirata Y. Effects of Musical Experience on Different Components of MEG Responses Elicited by Sequential Piano-Tones and Chords. *Journal of Neuroscience*, 2006. Vol. 26, no. 15, pp. 4046—4053. DOI:10.1523/JNEUROSCI.3907-05.2006
23. Lütkenhöner B., Seither-Preisler A., Seither S. Piano tones evoke stronger magnetic fields than pure tones or noise, both in musicians and non-musicians. *NeuroImage*, 2006. Vol. 30, no. 3, pp. 927—937. DOI:10.1016/j.neuroimage.2005.10.034
24. Mankel K., Bidelman G.M. Inherent auditory skills rather than formal music training shape the neural encoding of speech. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018. Vol. 115, no. 51, pp. 13129—13134. DOI:10.1073/pnas.1811793115
25. Maurer U., Brandeis D., McCandliss B.D. Fast, visual specialization for reading in English revealed by the topography of the N170 ERP response. *Behavioral and Brain Functions*, 2005. Vol. 1, no. 13. 12 p. DOI:10.1186/1744-9081-1-13

26. Shahin A. et al. Modulation of P2 auditory-evoked responses by the spectral complexity of musical sounds. *NeuroReport*, 2005. Vol. 16, no. 16, pp. 1781—1785. DOI:10.1097/01.wnr.0000185017.29316.63
27. Fujioka T. et al. Musical Training Enhances Automatic Encoding of Melodic Contour and Interval Structure. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2004. Vol. 16, no. 6, pp. 1010—1021. DOI:10.1162/0898929041502706
28. Kühnis J. et al. Musicianship boosts perceptual learning of pseudoword-chimeras: an electrophysiological approach. *Brain Topography*, 2013. Vol. 26, no. 1, pp. 110—125. DOI:10.1007/s10548-012-0237-y
29. Virtala P. et al. Musicianship facilitates the processing of Western music chords—An ERP and behavioral study. *Neuropsychologia*, 2014. Vol. 61, pp. 247—258. DOI:10.1016/j.neuropsychologia.2014.06.028
30. Nikjeh D.A., Lister J.J., Frisch S.A. Preattentive Cortical-Evoked Responses to Pure Tones, Harmonic Tones, and Speech: Influence of Music Training. *Ear and Hearing*, 2009. Vol. 30, no. 4, pp. 432—446. DOI:10.1097/AUD.0b013e3181a61bf2
31. Civile C. et al. Perceptual learning and inversion effects: Recognition of prototype-defined familiar checkerboards. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, 2014. Vol. 40, no. 2, pp. 144—161. DOI:10.1037/xan0000013
32. Wu D. et al. Perceptual Learning at Higher Trained Cutoff Spatial Frequencies Induces Larger Visual Improvements. *Frontiers in Psychology*, 2020. Vol. 11, article ID 265, 9 p. DOI:10.3389/fpsyg.2020.00265
33. Bao M. et al. Perceptual Learning Increases the Strength of the Earliest Signals in Visual Cortex. *Journal of Neuroscience*, 2010. Vol. 30, no. 45, pp. 15080—15084. DOI:10.1523/JNEUROSCI.5703-09.2010
34. Ahmadi M. et al. Perceptual learning induces changes in early and late visual evoked potentials. *Vision Research*, 2018. Vol. 152, pp. 101—109. DOI:10.1016/j.visres.2017.08.008
35. Reinke K.S. et al. Perceptual learning modulates sensory evoked response during vowel segregation. *Cognitive Brain Research*, 2003. Vol. 17, no. 3, pp. 781—791. DOI:10.1016/S0926-6410(03)00202-7
36. Qu Z., Song Y., Ding Y. ERP evidence for distinct mechanisms of fast and slow visual perceptual learning. *Neuropsychologia*, 2010. Vol. 48, no. 6, pp. 1869—1874. DOI:10.1016/j.neuropsychologia.2010.01.008
37. Ritter W., Simson R., Vaughan Jr H.G. Event-Related Potential Correlates of Two Stages of Information Processing in Physical and Semantic Discrimination Tasks. *Psychophysiology*, 1983. Vol. 20, no. 2, pp. 168—179. DOI:10.1111/j.1469-8986.1983.tb03283.x
38. Rossion B., Curran T., Gauthier I. A defense of the subordinate-level expertise account for the N170 component. *Cognition*, 2002. Vol. 85, no. 2, pp. 189—196. DOI:10.1016/S0010-0277(02)00101-4
39. Sheehan K.A., McArthur G.M., Bishop D.V.M. Is discrimination training necessary to cause changes in the P2 auditory event-related brain potential to speech sounds? *Cognitive Brain Research*, 2005. Vol. 25, no. 2, pp. 547—553. DOI:10.1016/j.cogbrainres.2005.08.007
40. Shiu L., Pashler H. Improvement in line orientation discrimination is retinally local but dependent on cognitive set. *Perception & Psychophysics*, 1992. Vol. 52, no. 5, pp. 582—588. DOI:10.3758/bf03206720
41. Alain C. et al. Sleep-dependent neuroplastic changes during auditory perceptual learning. *Neurobiology of Learning and Memory*, 2015. Vol. 118, pp. 133—142. DOI:10.1016/j.nlm.2014.12.001
42. Ding Y. et al. Specificity and generalization of visual perceptual learning in humans: an event-related potential study. *NeuroReport*, 2003. Vol. 14, no. 4, pp. 587—590. DOI:10.1097/00001756-200303240-00012
43. Schneider P. et al. Structural and functional asymmetry of lateral Heschl's gyrus reflects pitch perception preference. *Nature neuroscience*, 2005. Vol. 8, no. 9, pp. 1241—1247. DOI:10.1038/nn1530
44. Su J., Tan Q., Fang F. Neural correlates of face gender discrimination learning. *Experimental brain research*, 2013. Vol. 225, no. 4, pp. 569—578. DOI:10.1007/s00221-012-3396-x
45. Tanaka J. W., Curran T. A Neural Basis for Expert Object Recognition. *Psychological Science*, 2001. Vol. 12, no. 1, pp. 43—47. DOI:10.1111/1467-9280.00308
46. Fort A. et al. Task-dependent activation latency in human visual extrastriate cortex. *Neuroscience Letters*, 2005. Vol. 379, no. 2, pp. 144—148. DOI:10.1016/j.neulet.2004.12.076
47. Kühnis J. et al. The encoding of vowels and temporal speech cues in the auditory cortex of professional musicians: An EEG study. *Neuropsychologia*, 2013. Vol. 51, no. 8, pp. 1608—1618. DOI:10.1016/j.neuropsychologia.2013.04.007
48. Rossion B. et al. The N170 occipito-temporal component is delayed and enhanced to inverted faces but not to inverted objects: an electrophysiological account of face-specific processes in the human brain [Elektronnyi resurs]. *Neuroreport*, 2000. Vol. 11, no. 1, pp. 69—72. URL: http://files.face-categorization-lab.webnode.com/200000651-6e24a6f1c7/Rossion_2000_Neuroreport.pdf (Accessed 15.06.2020).
49. Tong Y., Melara R.D., Rao A. P2 enhancement from auditory discrimination training is associated with improved reaction times. *Brain Research*, 2009. Vol. 1297, pp. 80—88. DOI:10.1016/j.brainres.2009.07.089
50. Doniger G.M. et al. Visual Perceptual Learning in Human Object Recognition Areas: A Repetition Priming Study Using High-Density Electrical Mapping. *NeuroImage*, 2001. Vol. 13, no. 2, pp. 305—313. DOI:10.1006/nimg.2000.0684
51. Yin R.K. Looking at upside-down faces. *Journal of Experimental Psychology*, 1969. Vol. 81, no. 1, pp. 141—145. DOI:10.1037/h0027474

Информация об авторах

Клеева Дария Федоровна, исполнитель проекта РФФИ № 19-313-51039, реализуемого на базе Научно-технологического университета «Сириус», Сочи, Россия; стажер-исследователь, Институт когнитивных нейронаук, Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики» (НИУ ВШЭ), г. Москва, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6040-2154>, e-mail: dkleeva@gmail.com

Ребрейкина Анна Борисовна, кандидат биологических наук, исполнитель проекта РФФИ № 19-313-51039, реализуемого на базе Научно-технологического университета «Сириус», Сочи, Россия; научный сотрудник лаборатории высшей нервной деятельности человека, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской академии наук (ИВНД и НФ РАН), г. Москва, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5714-2040>, e-mail: anna.rebreikina@gmail.com

Сысоева Ольга Владимировна, кандидат психологических наук, руководитель проекта РФФИ № 19-313-51039, реализуемого на базе Научно-технологического университета «Сириус», Сочи, Россия; ведущий научный сотрудник лаборатории высшей нервной деятельности человека, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии Российской академии наук (ИВНД и НФ РАН), г. Москва, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4005-9512>, e-mail: olga.v.syssoeva@gmail.com

Information about the authors

Daria F. Kleeva, Junior Researcher on RFBR № 19-313-51039, Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia; Research Assistant, Institute of Cognitive Neuroscience, National Research University «Higher School of Economics», Moscow, Russia, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6040-2154>, e-mail: dkleeva@gmail.com

Anna B. Rebreikina, PhD in Biology, Senior Researcher on RFBR № 19-313-51039, Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia; Researcher, Laboratory of Human Higher Nervous Activity, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5714-2040>, e-mail: anna.rebreikina@gmail.com

Olga V. Syssoeva, PhD in Psychology, PI on RFBR № 19-313-51039, Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia; Leading Researcher, Laboratory of Human Higher Nervous Activity, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4005-9512>, e-mail: olga.v.syssoeva@gmail.com

Получена 01.04.2020
Принята в печать 06.06.2020

Received 01.04.2020
Accepted 06.06.2020