

ISSN 0044-4677

Том 61, Номер 5

Сентябрь - Октябрь 2011



ЖУРНАЛ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

имени И.П. Павлова



<http://www.naukaran.ru>
<http://www.maik.ru>

журналу **60** лет
1951–2011



“НАУКА”

СОДЕРЖАНИЕ

Том 61, номер 5, 2011

Краткие сообщения

Homeostatic Changes of Short-Term Plasticity of GABAergic Synaptic Transmission in Rat Hippocampal Cell Cultures

S. Y. Ivanova, M. V. Storozhuk

517

Обзоры, теоретические статьи

Сон и беременность

E. M. Руцкова, M. L. Пигарева

521

Параметры оптимальной фильтрации сигнала при тетродной регистрации нейронной активности

A. Г. Горкин

534

Физиология высшей нервной (психической) деятельности человека

Особенности спектральной мощности ритмов ЭЭГ у детей с ранним детским аутизмом и их связь с развитием различных симптомов шизофрении

E. A. Лущекина, E. D. Подрезная, B. C. Лущекин, B. Ю. Новотоцкий-Власов, B. B. Стрелец

545

Активация структур мозга по данным ФМРТ при просмотре видеосюжетов и припомнании показанных действий

B. Л. Ушаков, B. M. Верхлютов, P. A. Соколов, M. B. Ублинский, B. B. Стрелец,
A. Ю. Аграфонов, A. B. Петряйкин, T. A. Ахадов

553

Роль “предыстории” в воспроизведении последовательностей движений правой или левой руки: кодирование положений, движений, структуры элементов последовательности

E. B. Боброва, B. A. Ляховецкий, E. P. Борщевская

565

Ряд электрофизиологических и гемодинамических характеристик процессов слухового избирательного внимания в норме и при шизофрении

I. С. Лебедева, T. A. Ахадов, A. B. Петряйкин, B. Г. Каледа, A. H. Бархатова,
C. A. Голубев, E. E. Румянцева, A. M. Вдовенко, E. A. Фуфаева, N. A. Семенова

573

Особенности регуляторных и информационных компонентов познавательной деятельности у детей 7–10 лет с локальными отклонениями на ЭЭГ правого полушария

O. A. Семенова, P. И. Мачинская

582

Физиология поведения; обучение и память

Звук улучшает различение слабых интенсивностей света в зрительной коре кролика

B. B. Полянский, D. Э. Альмуколов, D. B. Евтихин, B. B. Чернышев

595

Активность нейронов перед поведенческой реакцией и перед ее “пропуском” при оборонительной доминанте

H. H. Карамышева, A. B. Богданов, A. Г. Галашина

606

Влияние блокады рецепторов D1/D2 дофамина на поведение крыс, различающихся по выраженности импульсивности и самоконтроля

M. И. Зайченко, Г. X. Мержанова

615

Методика

Интеграция видеоокулографии и электроэнцефалографии для исследования зрительного селективного внимания у человека

H. C. Ермаченко, A. A. Ермаченко, A. B. Латанов

631

ФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ;
ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ

УДК 612.822.3

**ЗВУК УЛУЧШАЕТ РАЗЛИЧЕНИЕ СЛАБЫХ ИНТЕНСИВНОСТЕЙ СВЕТА
В ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЕ КРОЛИКА**

© 2011 г. В. Б. Полянский, Д. Э. Альмуколов, Д. В. Евтихин, Б. В. Чернышев

Биологический факультет Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова,
e-mail: pol@neurobiology.ru

Поступила в редакцию 19.10.2010 г.

Принята в печать 20.12.2010 г.

Опыты проведены на четырех европейских кроликах (*Oryctolagus cuniculus*). Кроликам были вживлены посеребренные электроды в кость над первичной зрительной корой для регистрации вызванных потенциалов. Сначала регистрировались вызванные потенциалы на замену окологорловых зрительных стимулов 0.28 и 0.31 $\text{кд}/\text{м}^2$, затем к этим стимулам добавлялся звук (2000 Гц, 84 дБ, продолжительность 40 мс). Одиночный звук ответа не вызывал. Измерение амплитуды волны *N1* (85–110 мс) показало, что величина ответа на замены комплексов звук + свет статистически превосходит в 1.6 раза ответ на замены световых стимулов. Далее производились попарные замены световых стимулов восьмыми интенсивностями в диапазоне 0.28–20.2 $\text{кд}/\text{м}^2$ друг на друга и на основе факторного анализа реконструировалось сенсорное пространство интенсивностей. Оно сравнивалось с полученным аналогичным способом сенсорным пространством, где к тем же зрительным стимулам добавлялся звук. Анализ расстояний между концами векторов, представляющих стимулы, показал, что добавление звука приводит к расширению пространства, занимаемого малыми интенсивностями света (0.28; 1.02; 3.05; 6.35 $\text{кд}/\text{м}^2$), в среднем в 1.4 раза и упорядочивает расположение интенсивностей в пространстве, строго от меньших – к большим. В то же время звук сужает пространство, ограниченное стимулами с большими интенсивностями (8.48; 13.7; 16.8; 20.2 $\text{кд}/\text{м}^2$), в среднем в 1.33 раза. Предполагается, что добавление звука приводит к улучшению различия малых интенсивностей света и несколько ограничивает различие высоких интенсивностей. Сенсорные пространства, построенные по данным замены комплексных стимулов звук + свет, как и в случае световых стимулов, оказались двумерными, что свидетельствует в пользу предположения об интеграции этих раздражителей в единый комплекс при их совместной подаче.

Ключевые слова: сенсорное пространство, векторное кодирование, мультисенсорное взаимодействие, комплексы звук + свет, первичная зрительная кора кролика.

Sound Improves Distinction of Low Intensities of Light in the Visual Cortex of a Rabbit

V. B. Polyansky, D. E. Alymkulov, D. V. Evtikhin, B. V. Chernyshev

Lomonosov State University, Moscow,

e-mail: pol@neurobiology.ru

Electrodes were implanted into cranium above the primary visual cortex of four rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). At the first stage, visual evoked potentials (VEPs) were recorded in response to substitution of threshold visual stimuli (0.28 and 0.31 cd/m^2). Then the sound (2000 Hz, 84 dB, duration 40 ms) was added simultaneously to every visual stimulus. Single sounds (without visual stimuli) did not produce a VEP-response. It was found that the amplitude of VEP component *N1* (85–110 ms) in response to complex stimuli (visual and sound) increased 1.6 times as compared to “simple” visual stimulation. At the second stage, paired substitutions of 8 different visual stimuli (range 0.38–20.2 cd/m^2) by each other were performed. Sensory spaces of intensity were reconstructed on the basis of factor analysis. Sensory spaces of complexes were reconstructed in a similar way for simultaneous visual and sound stimulation. Comparison of vectors representing the stimuli in the spaces showed that the addition of a sound led to a 1.4-fold expansion of the space occupied by smaller intensities (0.28; 1.02; 3.05; 6.35 cd/m^2). Also, the addition of the sound led to an arrangement of intensities in an ascending order. At the same time, the sound 1.33-times narrowed the space of larger intensities (8.48; 13.7; 16.8; 20.2 cd/m^2). It is suggested that the addition of a sound improves a distinction of smaller intensities and impairs a dis-

tinction of larger intensities. Sensory spaces revealed by complex stimuli were two-dimensional. This fact can be a consequence of integration of sound and light in a unified complex at simultaneous stimulation.

Keywords: sensory space, vector encoding, multisensory interaction, sound and light complex, primary visual cortex.

В последнее время внимание многих нейрофизиологов направлено на изучение мультимодальных взаимодействий в ранее считавшихся унимодальными зонах коры (*V1*, *A1* и др.), при этом исследователи полагают, что эти взаимодействия происходят на ранних этапах высшего зрительного анализа, начиная с первичной зрительной коры, а по времени — в интервале 80–150 мс от начала стимуляции [7–10, 16–19, 21, 25, 26]. Этому есть и морфологические подтверждения. Так, в работе [24] показаны прямые проекции из слуховой (*A1*) и париетальной коры к полям *V1* и *V2* макаки — к периферическому представительству зрительного поля. Прямые проекции в зону *V1* из первичной слуховой и мультисенсорной коры выявлены также в других работах [11, 13].

Весьма интересны исследования на людях, показавшие влияние звука на прямую стимуляцию первичной зрительной коры человека. Так, в работе [25] зрительная кора (*V1*) подпорогово раздражалась транскраниальной магнитной стимуляцией (ТМС). В случае, когда за 30–150 мс до ТМС подавали звук, у испытуемых возникал фосфен, ранее на подпороговую ТМС не проявлявшийся. Значит, в самой зоне *V1* в это время происходит взаимодействие зрительной и слуховой информации, последняя усиливает зрительный ответ, и возникает фосфен. Подобные же данные получены в другой работе [26], где при подаче одной вспышки, сопровождаемой двумя щелчками, испытуемые ощущали две вспышки. Авторы установили, что происходит модуляция зрительной активности звуком с коротким латентным периодом в случаях, когда ощущаются иллюзорные вспышки.

Значительно раньше были получены подробные сведения о реакциях на звук в первичной зрительной коре кролика [20]. Авторы отмечают наличие клеток с ответами на звук. Влияние звука на зрительные ответы были в основном облегчающими и специфическими (не связанными с arousal). В работе [22] показано, что ответы на комплекс звук + свет в поле *V2* кошки являются более четкими и контрастными, чем ответы на свет.

Было также обнаружено, что для многих звукочувствительных клеток в зрительной коре кошки звуковые и зрительные рецептивные поля совпадают в пространстве [5, 15, 22, 23]. В работе [27] установлено, что 28% клеток поля *V1* у кошек показали специфические ответы на определенные параметры звука (частота, модуляция во времени и т.п.). Авторы предполагают, что специфичность ответов нейронов зоны *V1* на звук может говорить о корректировке зрительного образа со стороны незрительных стимулов.

В одной из последних работ [28] указывается на электрофизиологическое подтверждение того факта, что у человека и обезьяны мультимодальные взаимодействия происходят в зонах, ранее считавшихся мономодальными. В активной саккадической задаче, когда обезьяна должна была ориентировать взор навстречу зрительному или комбинированному (звук + свет) стимулу, у 49 нейронов авторы наблюдали значительную редукцию латентного периода двигательной реакции на комплекс, но только тогда, когда зрительный стимул был среднего контраста.

Итак, накоплено значительное количество данных о мультимодальных взаимодействиях в “унисенсорных” первичных зонах коры, но многое остается неясным. В частности, малоизвестно, при каких оптимальных условиях наступает облегчение реакции на комплекс по сравнению с ответами на его компоненты, как происходит само взаимодействие модальностей, их интеграция в самостоятельный комплекс. Необходимо разработать модельные системы, где можно было бы качественно и количественно оценить взаимодействие и интеграцию модальностей [18]. Нам представляется, что такой моделью может быть реконструированное сенсорное пространство комплексов звук + свет, построенное на базе теории векторного кодирования информации Е.Н. Соколова [6]. Ранее, используя эту теорию, мы показали [4], что можно построить четырехмерное цветовое пространство, где одна плоскость отражает различные интенсивности стимулов, а другая — разные спектральные характеристики тех же стимулов.

В другом нашем исследовании [2] на нейронах зрительной коры кролика было реконструировано двумерное сенсорное пространство комплексов различных атрибутов зрительного стимула — интенсивности и ориентации.

В настоящей работе мы продолжаем исследования по векторному кодированию сенсорной информации и фокусируем внимание на взаимодействии такого важнейшего атрибута светового стимула, как интенсивность, с незрительным стимулом — звуком.

МЕТОДИКА

Опыты проведены на четырех европейских кроликах (*Oryctolagus cuniculus*) в возрасте 1.5–2 года массой 3–3.5 кг. Предварительно кролику делали операцию под нембуталовым наркозом (40 мг/кг) и местной анестезией (2%-ный новокаин). После разреза кожи и очистки черепа от надкостницы в обоих полушариях над первичной зрительной корой с помощью бора были сделаны 3–4 отверстия (координаты $AP = -10$, $L = 7$). Отверстия не просверливались полностью, до оболочек мозга оставалось 0.3–0.5 мм. В отверстия вставлялись посеребренные электроды (диаметром 0.5 мм), индифферентные электроды вживлялись в носовую кость. Электроды на черепе закреплялись акриловой пластмассой.

В опыте кролика помещали в деревянный станок, голову жестко фиксировали бинтами. В таком состоянии кролик мог спокойно находиться в опыте несколько часов, а его глаза не совершали существенных движений [29]. Затем кролика помещали в экранированную звукоизолированную камеру на расстоянии 53 см от экрана электронно-лучевого монитора. Регистрация зрительных вызванных потенциалов (ЗВП) производилась с полушария, противоположного стимулируемому глазу.

Потенциалы подавались на усилитель конструкции Ю.Б. Кузнецова и затем — на аналогоцифровой преобразователь (АЦП) в компьютер “Pentium-4”, управляющий экспериментом и служащий для обработки экспериментальных результатов. Использовали два монитора, один находился в камере с кроликом и служил для предъявления стимулов, на другом осуществлялся вывод нейрофизиологических данных, поступающих с АЦП. Программа Б.В. Чернышева предусматривает обработку поступающей информации *on-line*, а также позволяет зарегистрировать и проанализировать всю оригинальную макроактивность мозга во время опыта.

В предварительных экспериментах были найдены величины оптимальных околовороговых зрительных стимулов (0.28 и 0.31 кд/м²), а также установлены оптимальные характеристики влияния звука на мгновенные замены упомянутых зрительных стимулов (2000 Гц, 84 дБ громкости и 40 мс продолжительности звукового стимула). Следует сказать, что при данных параметрах звукового стимула ответа на него в зрительной коре по показателям ВП не было.

Дальнейший эксперимент проходил в два этапа. На первом этапе проводилось 6 однотипных серий опытов: сначала записывались ЗВП на замены черно-белых стимулов с минимальными интенсивностями света (при прямой и обратной замене), а затем — те же замены световых стимулов, но к свету добавлялся звуковой стимул. Каждая серия состояла из 8 опытов. Каждый опыт включал в себя замены пары стимулов со звуком и без звука. Всего было проведено 48 опытов. Подсчитывались амплитуды пиков *P1* (55–80 мс от начала замен) и *N1* (85–110 мс). После этого данные по каждой серии из 8 опытов усреднялись и производилось сравнение амплитуд волн на замену “чистых” световых стимулов и комплексов свет + звук.

Второй этап эксперимента состоял в заменах 8 зрительных стимулов разной интенсивности (0.28; 1.02; 3.05; 6.35; 8.48; 13.7; 16.8; 20.2 кд/м²), далее в работе эти интенсивности будут обозначаться цифрами от 1 до 8) друг на друга во всех возможных комбинациях (всего 64 комбинации). В том же опыте предъявлялся указанный набор зрительных стимулов, но уже с добавлением звука. Параметры звука (2000 Гц, 84 дБ, 40 мс) входят в число оптимальных величин, воспринимаемых кроликом [14]. После этого по данным амплитуд ВП (в первую очередь волны *N1*) строились матрицы ответов 8 на 8, в которых каждый стимул представлялся вектором — строкой, составленной из амплитуд ВП при замене этого стимула на 7 других. Всего было построено 8 матриц для зрительных стимулов без звука и 8 матриц для зрительных стимулов с добавлением звука. Далее рассчитывали матрицы корреляций между векторами, представляющими стимулы. Корреляционные матрицы векторов подвергались факторному анализу, в результате чего выявлялись факторы, которые служили основой для построения сенсорных пространств интенсивностей света и комплексов звук + свет. Всего

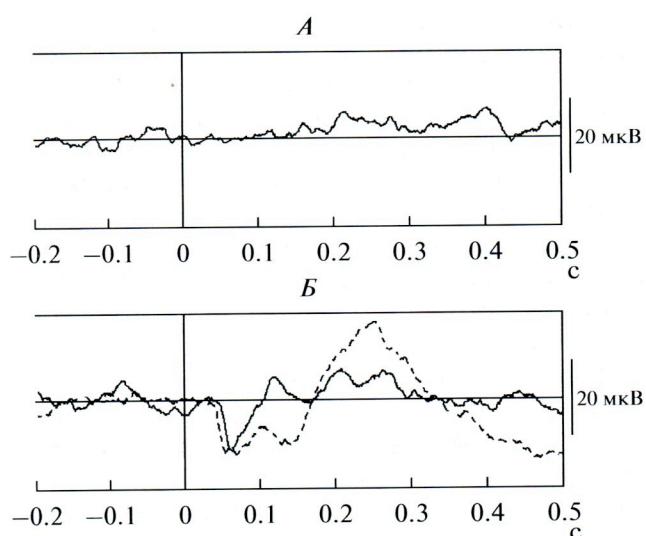


Рис. 1. Оригинальные записи вызванных потенциалов в зрительной коре кролика. *А* – реакция на звук. *Б* – ответы на замену интенсивностей света с 0.28 на 0.31 $\text{кд}/\text{м}^2$ (пунктирная) и на замену тех же интенсивностей в комплексе со звуком (сплошная линия).

Fig. 1. Visual evoked potentials in rabbit's primary visual cortex. *A* – in response to sound. *B* – in response to substitution of different intensities of light ($0.28 \text{ cd}/\text{m}^2$ to $0.31 \text{ cd}/\text{m}^2$) (dotted line); in response to substitution of the same intensities simultaneously with the sound (continuous line).

было реконструировано по 8 сенсорных пространств на свет и комплексы.

Факторный анализ и статистическая обработка проводились с использованием программы Statistica (Statsoft). Для сравнения амплитуд фаз ЗВП на свет и на комплексы использовался непараметрический критерий Вилкоксона.

Эксперименты проводили в соответствии с положением Комиссии по этике МГУ им. М.В. Ломоносова о работе с экспериментальными животными с соблюдением принципов гуманности, изложенных в директивах Европейского Сообщества (86/609/ЕС) и одобренных Комитетом по медицинской этике.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На рис. 1, *А* показана реакция на звуковой стимул (2000 Гц, 84 дБ, 40 мс). Видно, что ранние ответы на звук (в интервале 60–120 мс) отсутствуют. На рис. 1, *Б* представлена усредненная по 30 предъявлениям запись зрительных вызванных потенциалов на замену зрительных

стимулов с интенсивностью $0.28 \text{ кд}/\text{м}^2$ на стимул с интенсивностью $0.31 \text{ кд}/\text{м}^2$ (пунктирная линия). Хорошо видны начальные пики ВП: *P1* (60 мс), *N1* (105 мс). Представлены также замены стимулов с теми же интенсивностями, но с добавлением к каждому световому стимулу звука (сплошная линия) – амплитуда волн *N1* увеличивается с 10 до 22 мкВ.

Далее по результатам 48 опытов мы проанализировали отличия амплитуд ЗВП в ответах на замену комплексов звук + свет и на замену двух световых стимулов. В табл. 1 приведены результаты шести серий (по 8 опытов в каждой), где суммированы данные по опытам в каждой серии (со стандартным отклонением). Здесь представлены амплитуды ответов как на прямые, так и на обратные замены стимулов. Видно, что для волны *N1* амплитуда ответов на комплекс превышает амплитуду ответов на “чистый” свет. Для волны *P1* таких различий, как правило, не наблюдается.

Как видно на гистограммах (рис. 2), построенных по данным табл. 1, в подавляющем большинстве случаев ответы на комплекс свет + звук значимо ($p < 0.05$) отличаются от ответов на “чистый” свет. Эти различия выражаются в увеличении ответа, при этом изменения касались почти исключительно волны *N1* (как при прямой (*А*), так и при обратной замене стимулов – *Б*). В среднем по всем опытам увеличение амплитуды фазы волны *N1* на замены комплексов по сравнению с заменой интенсивностей света составило 60%.

Таким образом, установлено, что подпороговый звук, сам по себе не вызывающий какого-либо отклонения в ВП зрительной коры кролика, все же оказывает модулирующее влияние на ответ коры по различию интенсивности зрительных стимулов. Эта модуляция происходит достаточно рано как по времени (85–110 мс), так и по месту в иерархии зрительной системы кролика (в первичной зрительной коре).

Второй этап эксперимента был связан с построением сенсорных пространств. Согласно теории векторного кодирования [6] вся сенсорная информация в мозге кодируется в виде векторов, соответствующих тем или иным стимулам. Все стимулы располагаются на поверхности n -мерного сферического евклидова пространства.

В нашем случае мы получали значения амплитуд ВП на замены 8 зрительных стимулов

Таблица 1. Сравнение амплитуд волн *P1* и *N1* ЗВП при прямых и обратных заменах двух интенсивностей света (0.28 и $0.31 \text{ кд}/\text{м}^2$) и заменах тех же стимулов в комплексе со звуком. Средняя амплитуда волн (A_{cp}) указана в микровольтах. Приведены также стандартные отклонения (Ст. откл.) амплитуд волн

Table 1. Comparison of VEP amplitudes (phase *P1* and *N1*) in response to direct and return substitution of two intensities ($0.28 \text{ cd}/\text{m}^2$ and $0.31 \text{ cd}/\text{m}^2$) without sound and with simultaneous sound. Cells contain average amplitudes, μV . Also the standard deviation is shown

Номер серии опытов	Значение	Замена яркости без звука				Замена яркости со звуком			
		<i>P1</i>		<i>N1</i>		<i>P1</i>		<i>N1</i>	
		0.28 на 0.31 $\text{кд}/\text{м}^2$	0.31 на 0.28 $\text{кд}/\text{м}^2$	0.28 на 0.31 $\text{кд}/\text{м}^2$	0.31 на 0.28 $\text{кд}/\text{м}^2$	0.28 на 0.31 $\text{кд}/\text{м}^2$	0.31 на 0.28 $\text{кд}/\text{м}^2$	0.28 на 0.31 $\text{кд}/\text{м}^2$	0.31 на 0.28 $\text{кд}/\text{м}^2$
1	A_{cp}	5.63	6.75	7.75	7.63	9.63	7.88	10.00	7.13
	Ст. откл.	2.33	0.89	2.38	1.51	2.07	1.55	1.93	1.36
2	A_{cp}	13.38	10.13	10.38	6.75	12.38	9.38	17.75	14.50
	Ст. откл.	1.92	2.30	2.45	1.67	1.85	1.19	1.28	1.60
3	A_{cp}	9.75	5.88	9.88	8.63	7.63	7.50	11.13	12.88
	Ст. откл.	1.91	1.46	2.70	2.62	1.85	1.69	1.81	1.46
4	A_{cp}	7.38	6.63	9.00	6.38	7.38	6.63	10.50	9.38
	Ст. откл.	2.77	3.38	3.25	2.77	1.30	1.19	3.21	1.41
5	A_{cp}	13.88	12.13	7.63	5.50	13.13	9.88	12.38	11.63
	Ст. откл.	1.81	1.73	2.00	1.77	0.99	1.36	0.92	2.77
6	A_{cp}	12.63	11.00	10.50	6.88	12.38	10.13	13.25	11.63
	Ст. откл.	2.20	1.69	1.31	2.03	1.30	1.36	2.25	1.51

различных интенсивностей (от едва различимых 0.28 ; 1.02 до вполне ярких – 16.8 ; $20.2 \text{ кд}/\text{м}^2$). Таким образом, в этом наборе были как очень слабые стимулы, так и стимулы со средней и более высокой интенсивностью. В результате обработки результатов по данным одного опыта (25.02.10) было построено двумерное ахроматическое пространство интенсивностей (рис. 3, *A*). В таблице на рисунке приведены собственные значения факторов X_1 – X_4 , полученных с помощью факторного анализа и образующих пространство, а также их собственные дисперсии и общая дисперсия факторов. Такие таблицы приведены для каждой из представленных проекций (рис 3, *A*, *B*; рис. 4, *A*, *B*).

Затем снова производилась стимуляция теми же раздражителями, но к каждому зрительному стимулу добавлялся звук (его параметры см. в “Методике”). После той же процедуры обработки было построено сенсорное пространство комплексных стимулов звук + свет (рис. 3, *B*). Визуальный анализ свидетельствует о том, что сенсорные пространства *A* и *B* различаются, в ответах на комплексы наблюдается расширение расстояний между стимулами с малой интенсивностью света. Более того, при заменах световых стимулов (рис. 3, *A*) слабые интенсивности (*1*–*3*) расположены на плоско-

сти не в “правильном” порядке, вместо *1*:*2*:*3* происходит инверсия *3*:*2*:*1*. Видимо, в данных условиях для кролика эти стимулы плохо различимы. При добавлении звука (рис. 3, *B*) происходит упорядочение комплексов, они располагаются по ранжиру (*1*, *2*, *3*, *4*) и, кроме того, отстоят друг от друга на гораздо большее расстояние, чем это было на плоскости стимулов без звука (табл. 2, опыт 1). В пространстве комплексов явно увеличивается общая длина расстояний внутри комплексов *1*–*4* ($13 + 15 + 79 = 107$ град.), между тем как в чисто ахроматическом пространстве она составляет $7 + 6 + 28 = 41$ град.

Что же касается стимулов более высоких интенсивностей, то тут также наблюдается некоторая закономерность. Если для чисто зрительных стимулов сумма расстояний с 4-й по 8-ю интенсивность составляет 192 град., то для комплексов звук + свет она равна только 110 град. Таким образом, для более высоких интенсивностей их зона в сенсорном пространстве сужается.

Всего мы сравнили 8 сенсорных пространств с чисто зрительными и 8 – с комплексными стимулами, при этом соответствующие пространства (зрительное и ком-

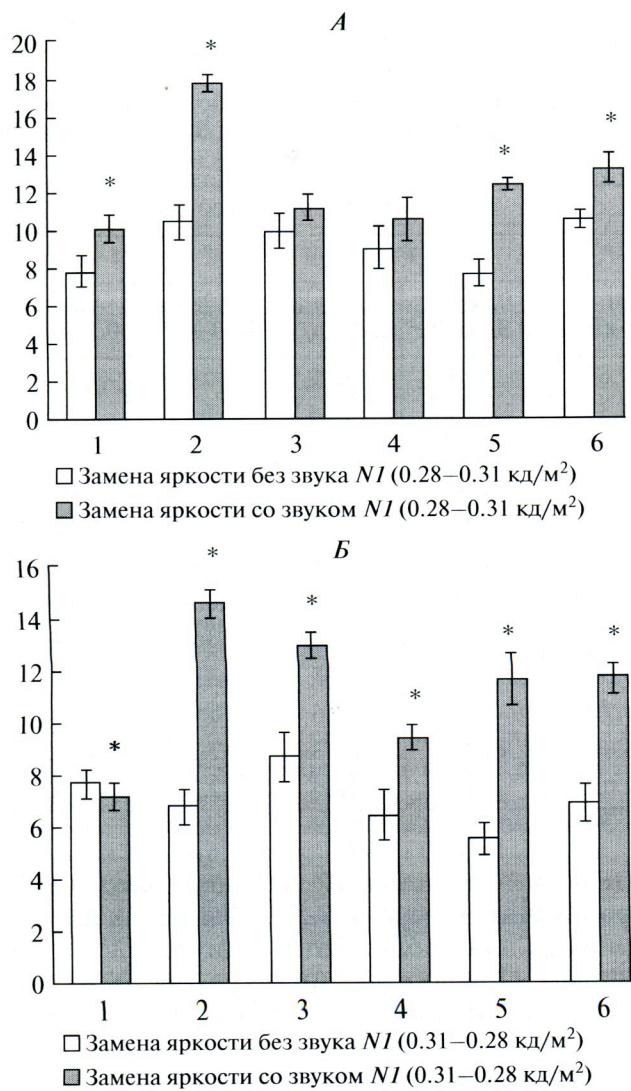


Рис. 2. Сравнение амплитуд волны $N1$ ЗВП на замену двух интенсивностей света 0.28 и $0.31 \text{ кд}/\text{м}^2$ (светлые столбики) и на замену комплексов звука с теми же интенсивностями (серые столбики). *А* – при прямой замене стимулов. *Б* – при обратной замене стимулов. По оси абсцисс – номера серий опытов, по оси ординат – амплитуда волны, μV . Звездочками отмечены амплитуды ответов на комплексы свет + звук, достоверно отличающиеся ($p < 0.05$) от амплитуд на замену зрительных стимулов без звука. В гистограммах указаны стандартные ошибки среднего. Рисунок построен по данным табл. 1.

Fig. 2. Comparison of VEP amplitudes (phase $N1$). White columns: amplitudes in response to substitution of two intensities ($0.28 \text{ cd}/\text{m}^2$ and $0.31 \text{ cd}/\text{m}^2$). Gray columns: amplitudes in response to substitution of complex stimuli (light and sound). *A* – substitution from 0.28 to $0.31 \text{ cd}/\text{m}^2$. *B* – substitution from 0.31 to $0.28 \text{ cd}/\text{m}^2$. Abscissa: experimental session. Ordinate: amplitude, μV . Standard errors of the mean are shown on histograms. The figure is represented on the basis of table 1 data.

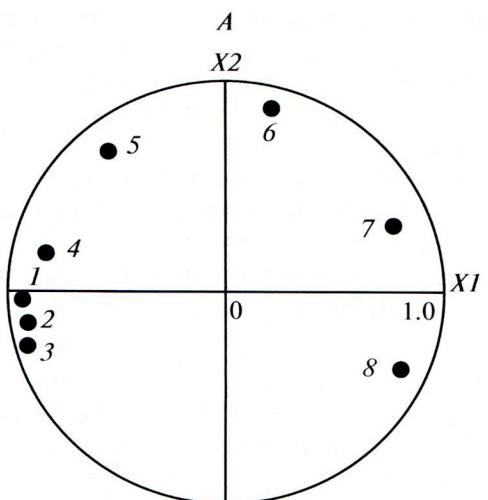
плексное) строились по данным одного и того же опыта.

Полученные числовые значения представлены в табл. 2. Хорошо видно, что общая длина расстояний на интенсивности $1–4$ вместе со звуком практически во всех пространствах превышает аналогичную длину в пространствах чисто зрительных. В среднем это увеличение длины расстояний (а вместе с тем зонами, ограниченными сравниваемыми векторами) составляет около 43%. В то же время расстояния, ограниченные стимулами с более высокими интенсивностями ($4–8$), во всех пространствах на комплексные стимулы уменьшаются и сужаются по сравнению с чисто зрительными пространствами. Это сужение составляет примерно 33%. Если сравнить сумму всех расстояний между стимулами ($1–8$) в ответах на замену световых стимулов и в ответах на комплексные стимулы, то статистической разницы между этими выборками нет. Следовательно, происходит перераспределение уровней различия в сторону малых интенсивностей света.

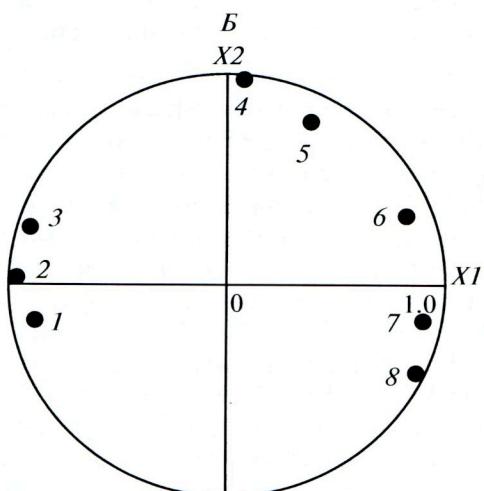
Усредненные (по 8 опыта) пространства представлены на рис. 4. Видно, что при переходе от чисто зрительных к комплексным пространствам зона с низкими значениями интенсивностей ($1–4$) расширяется, а зона с более высокими интенсивностями ($4–8$) – сужается. Суммарно это выражается следующим образом: зона $1–4$ (свет) = 583 град., зона $1–4$ (комплекс) = 834 град., превышение составляет 1.43 раза ($p < 0.05$). В то же время зона $4–8$ (свет) = 1338 град., зона $4–8$ (комплексы) составляет 1040 град., уменьшение в 1.33 раза ($p < 0.05$).

Таким образом, звук, сам по себе являющийся подпороговым, оказывает несомненное модулирующее влияние не просто на сами ответы на стимулы, усиливая их, он улучшает различение именно весьма слабых стимулов, одновременно снижая отличие сильных стимулов друг от друга.

Следует также отметить, что сенсорные пространства комплексных стимулов, как и чисто зрительные пространства, оказались двумерными. На рис. 4, где представлены усредненные световые и комплексные пространства, собственные значения и процент описываемой дисперсии данных почти полностью совпадают: собственные значения только двух факторов превышают единицу, процент описываемой двумя факторами дисперсии данных около 80, а оставшиеся факторы малозначимы и описыва-



Фактор	$X1$	$X2$	$X3$	$X4$
Собственное значение	4.3	1.5	0.9	0.5
Собственная дисперсия, %	54	19	11	7
Накопленная дисперсия, %	54	73	84	91



Фактор	$X1$	$X2$	$X3$	$X4$
Собственное значение	4.6	2.0	0.9	0.4
Собственная дисперсия, %	58	25	7	4
Накопленная дисперсия, %	58	83	90	94

ют небольшой процент дисперсии. Все это, видимо, свидетельствует о том, что комбинированные раздражители звук + свет воспринимаются зрительной системой как единые стимулы, т.е. происходит их интеграция в комплекс.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наши результаты касаются влияния звукового стимула (2000 Гц, громкостью 84 дБ и

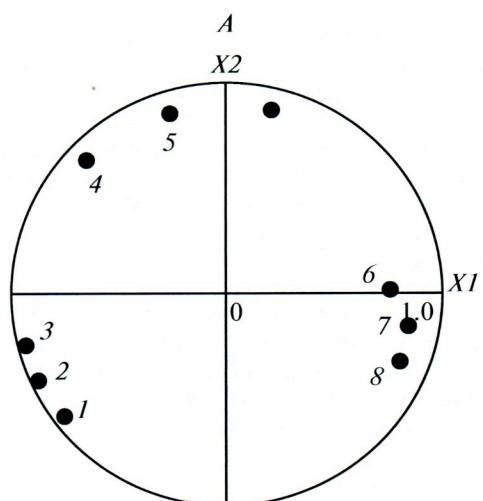
Рис. 3. Отдельные сенсорные пространства (по данным опыта 25.02.10). А – пространство, реконструированное по заменам разных интенсивностей света. Б – пространство, реконструированное по заменам тех же интенсивностей света в комплексе со звуком. Числы 1–8 означают интенсивности света, приведенные в разделе “Методика”. Видно, как на рис. 3, Б (представляющего пространство комплексов звук + свет) по сравнению с пространством интенсивностей “чистого” света (рис. 3, А) расширяется зона для слабых интенсивностей света (1–4) и сужается зона для средних и высоких интенсивностей света (4–8). В таблицах приведены собственные значения факторов $X1$ – $X4$, а также их собственные дисперсии и общая дисперсия факторов.

Fig. 3. Sensory spaces (session 25/02/10). А – the space revealed by use of light with different intensities. Б – the space revealed by use of the same intensities simultaneously with sound. Numbers 1–8 correspond to intensities of light (see “Методика”). You can see the expansion of space area with smaller intensities and narrowness of area with larger intensities in (Б) in comparison with (А). Tables contain eigenvalues of factors $X1$ – $X4$ and also their own dispersions and the total dispersion of factors.

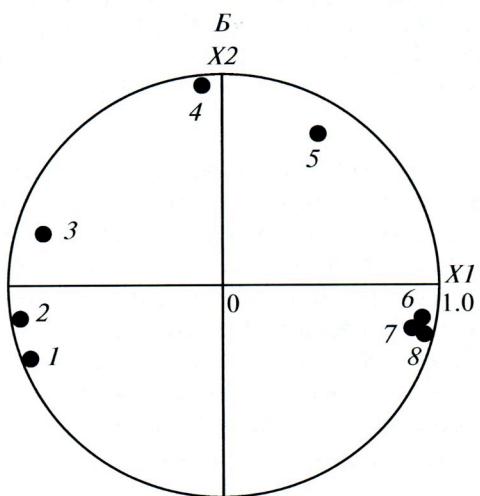
продолжительностью 40 мс) на амплитуду вызванного потенциала, отражающего мгновенную замену двух зрительных стимулов в первичной зрительной коре кролика. Эта пара в предварительной серии опытов специально подбиралась. Из литературы известно [20, 22, 25, 28], что звук в большей мере влияет на более слабые, менее контрастные зрительные стимулы. Подобные же факты получены и подтверждены нами.

Что касается влияния самого звука на зрительную кору, в подавляющем большинстве случаев звук не вызывал прямого ответа в виде ЗВП (рис. 1, А). Однако модулирующее действие звука было налицо. Это видно из рис. 1, 2 и табл. 1 и 2. На первом этапе эксперимента удалось выявить в каждой из шести серий опытов влияние звука на замену зрительных стимулов (0.28 на 0.31 кд/м² и обратно). При этом в пяти случаях влияние оказывалось на обратную замену стимулов и в четырех – на прямую замену. Можно предположить, что разная очередь замен не имеет принципиального значения для модулирующего действия звука.

Следует заметить, что при анализе разных пиков ВП только амплитуда пика $N1$ отражает четкие направленные изменения под действием звука. Еще ранее было установлено, что эта фаза ответа отражает обработку информации о



Фактор	$X1$	$X2$	$X3$	$X4$
Собственное значение	4.5	1.8	0.6	0.4
Собственная дисперсия, %	56	22	8	6
Накопленная дисперсия, %	56	78	86	92



Фактор	$X1$	$X2$	$X3$	$X4$
Собственное значение	4.9	1.7	0.5	0.4
Собственная дисперсия, %	62	21	7	5
Накопленная дисперсия, %	62	83	90	95

Рис. 4. Усредненные сенсорные пространства (по 8 сериям опытов). *А* – усреднение по данным замен 8 интенсивностей света. *Б* – усреднение по данным замен тех же интенсивностей в комплексе со звуком. Обозначения как на рис. 3.

Fig. 4. Averaged sensory spaces (8 sessions). *A* – the space revealed by use of light with different intensities. *B* – the space revealed by use of the same intensities simultaneously with sound. Signs like in Fig. 3.

различиях в таких атрибутах зрительного стимула, как интенсивность, цвет, ориентация. Это относится как к измерению ВП у человека [1], так и при регистрации ВП и нейронной активности у животных [2–4]. То же подтверждают в своих работах и другие авторы [9, 11, 16–18, 22, 25]. Вероятно, в интервале 85–110 мс отражается обработка информации не только о самых разных параметрах зрительного стимула, но и о модуляции зрительных ответов звуковыми стимулами.

В работе установлено, что влияние звука на ответы при замене слабых зрительных стимулов было статистически значимым и облегчающим (табл. 1, рис. 2). В целом амплитуда $N1$ ВП под действием звука увеличивалась в 1.6 раза.

Возник вопрос: как проявляется влияние звука на замену зрительных стимулов разной интенсивности? Есть ли здесь просто облегчение ответа, или оно ведет к лучшему различению стимулов по интенсивности?

Мы избрали для исследования метод реконструкции сенсорных пространств, который использовали ранее для изучения различий между атрибутами зрительного стимула и их комплексами [12]. Сначала были построены сенсорные пространства интенсивности по 8 зрительным стимулам (рис. 3, *А*; 4, *А*), где набор интенсивностей был широк: так, первые 4 интенсивности ($0.28; 1.02; 3.05; 6.35 \text{ кд}/\text{м}^2$) были весьма слабыми, плохо различаемыми кроликом, а последние 4 ($8.48; 13.7; 16.8; 20.2 \text{ кд}/\text{м}^2$) – средней и высокой интенсивности. Для измерения различий мы использовали расстояния между точками в градусах на плоскости, отражающей интенсивности светового стимула. Оказалось, что если сравнивать межстимульные расстояния сенсорного пространства “чистого” света (табл. 2, рис. 3, *А*; 4, *А*) и такие же расстояния у комплексов со звуком (табл. 2, рис. 3, *Б*; 4, *Б*), то очевидно, что звук оказывает двойкое действие на разницу между интенсивностями.

Если суммировать расстояния на слабейшие интенсивности света (1–4) для каждого из пространств, то средняя длина расстояний (для 8 пространств – табл. 2) для комплексов звук + свет (834 град.) будет статистически значимо (критерий Вилкоксона, $p < 0.05$) отличаться от соответствующей суммы для “чистого” света (583 град.) – в 1.43 раза. Это хорошо видно как на материале одного опыта (рис. 3), так и на суммированном (по 8 опыта) пространстве (рис. 4). Заметно, что в ряде

Таблица 2. Углы (в градусах) между векторами, представляющими стимулы с разными интенсивностями света в зрительном ахроматическом пространстве и в сенсорном пространстве комплексов звук + свет для слабых (1–4) и сильных (4–8) интенсивностей света. Значения интенсивностей света даны в разделе “Методика”

Table 2. Angles (deg.) between vectors in simple achromatic and complex sensory spaces for low (1–4) and high (4–8) intensities. Numbers 1–8 correspond to the intensities of light (see “Methods”)

Вид замены	Стимулы с разными интенсивностями света	Угол между векторами стимулов, град.							
		опыт 1	опыт 2	опыт 3	опыт 4	опыт 5	опыт 6	опыт 7	опыт 8
Замена зрительных стимулов	1–2	7	20	22	10	10	19	12	4
	2–3	6	17	1	9	9	29	18	23
	3–4	28	38	20	46	46	85	45	59
	<i>Сумма 1–4</i>	<i>41</i>	<i>75</i>	<i>43</i>	<i>65</i>	<i>65</i>	<i>133</i>	<i>75</i>	<i>86</i>
	4–5	39	13	30	21	21	20	24	36
	5–6	52	59	92	123	123	68	91	39
	6–7	55	28	72	8	8	22	30	37
	7–8	46	53	65	23	23	37	7	23
	<i>Сумма 4–8</i>	<i>192</i>	<i>153</i>	<i>259</i>	<i>175</i>	<i>175</i>	<i>147</i>	<i>152</i>	<i>135</i>
Замена комплексов звук + свет	1–2	13	2	2	13	9	14	7	25
	2–3	15	70	31	20	14	16	19	50
	3–4	79	20	54	77	76	51	73	84
	<i>Сумма 1–4</i>	<i>107</i>	<i>92</i>	<i>87</i>	<i>110</i>	<i>99</i>	<i>81</i>	<i>99</i>	<i>159</i>
	4–5	22	34	55	14	9	41	61	18
	5–6	41	61	58	97	71	75	38	55
	6–7	33	18	13	8	25	1	5	35
	7–8	14	25	14	28	28	17	3	23
	<i>Сумма 4–8</i>	<i>110</i>	<i>138</i>	<i>140</i>	<i>147</i>	<i>133</i>	<i>134</i>	<i>134</i>	<i>131</i>

случаев (рис. 3) сектор с малыми интенсивностями не только расширяется под действием звука (как весь, так и между отдельными интенсивностями), а стимулы следуют друг за другом в порядке строгой очередности — от меньших значений к большим. Согласно теории векторного кодирования [6] центральный угол между векторами служит мерой различия между стимулами, представленными этими векторами. Все это говорит о том, что под действием звука происходит улучшение различия между малыми и даже оклопороговыми интенсивностями света.

В то же время прослеживается и другая закономерность. Если более высокие интенсивности (стимулы 4–8) в полученных пространствах дают общую сумму расстояний на “чистый” свет 1388 град. (табл. 2), то на комплексы эта сумма уменьшается до 1040 град. (критерий Вилкоксона, $p < 0.05$). Таким образом, эти интенсивности в сенсорном пространстве как бы

“сжалась” в 1.33 раза. Описанные выше феномены, безусловно, новые, они были выявлены благодаря модельным опытам по реконструкции векторных сенсорных пространств. Такая модель позволяет количественно оценить влияние звука на те или иные параметры светового стимула и их отличие друг от друга.

Для малых интенсивностей света вполне можно предположить, что под действием звука улучшается их различие. Что же касается больших интенсивностей, то, по-видимому, в зрительной системе проявляется переключение обработки информации на анализ малых интенсивностей (что может происходить в природе в сумерках для кролика: звук обостряет восприятие малых интенсивностей для лучшей ориентации в среде, а различие больших интенсивностей все равно происходит, хотя надежность несколько снижается).

Следует также отметить, что реконструированные пространства как с “чистым” све-

том, так и с комплексами звук + свет имеют явную двумерную основу. Добавление к световым стимулам звука не влечет за собой увеличения числа факторов, т.е. базисной размерности пространства. Это, видимо, означает, что звук и свет воспринимаются в едином комплексе, это объединение представляет собой уже интеграцию данных модальностей.

Наконец, можно отметить, что подобный векторный подход влияния звука (и вообще незрительного стимула) на световой ответ нейрона является перспективным с точки зрения создания модели взаимодействия мультисенсорной информации и ее интеграции [18].

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что звуковой тон частотой 2000 Гц, громкостью 84 дБ и продолжительностью 40 мс, который сам по себе не вызывает ответа, значимо влияет на амплитуду волны N1 ВП зрительной коры кролика при заменах световых стимулов 0.28 и 0.31 кд/м², увеличивая ее амплитуду в среднем на 60%.

2. Реконструкция и сравнение сенсорных пространств при замене 8 зрительных стимулов разных интенсивностей (в диапазоне 0.28–20.2 кд/м²) и 8 комплексов (звук 2000 Гц, 84 дБ, 40 мс и свет тех же интенсивностей) показали, что длина расстояний между точками, представляющими стимулы, при действии звука значимо увеличивается (в среднем на 42%) для стимулов с малыми интенсивностями света (0.28–6.35 кд/м²). В то же время звук сужает зону для средних и высоких интенсивностей (8.48–20.2 кд/м²) в среднем в 1.33 раза.

3. Предполагается, что звук, примененный в комплексе со светом, улучшает различение малых интенсивностей зрительного стимула и несколько снижает различение высоких интенсивностей.

4. Поскольку все сенсорные пространства, реконструированные при подаче световых и комплексных (звук + свет) стимулов, оказались двумерными, можно предполагать, что звук и свет здесь интегрируются в единый комплекс.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 10-04-00313).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Измайлова Ч.А., Исаичев С.А., Коршунова С.Г., Соколов Е.Н. Спецификация цветового и яркостного компонентов зрительного вызванного потенциала у человека. Журн. высш нерв. деят. 1998. 48(5): 777–787.
2. Полянский В.Б., Альмуколов Д.Э., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н., Чернышев Б.В. Ответы нейронов зрительной коры кролика на изменения ориентации и интенсивности зрительных стимулов. Журн. высш. нерв. деят. 2010. 60(1): 32–43.
3. Полянский В.Б., Альмуколов Д.Э., Соколов Е.Н., Радзивеская М.Г., Рудерман Г.Л. Отражение в вызванных потенциалах зрительной коры кролика изменений в ориентации и интенсивности линий. Журн. высш. нерв. деят. 2008. 58(6): 688–699.
4. Полянский В.Б., Евтихин Д.В., Соколов Е.Н. Вычисление цветовых и яркостных различий нейронами зрительной коры кролика. Журн. высш. нерв. деят. 2005. 55(1): 60–70.
5. Полянский В.Б., Рудерман Г.Л., Воронежская Е.Е., Исаев И.В. Звукоспецифические нейроны в зрительной коре кошки. Журн. высш. нерв. деят. 1988. 38(3): 546–549.
6. Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: Учебно-методический коллектор “Психология”, 2003. 287 с.
7. Allman B.L., Keniston L.P., Meredith M.A. Sub-threshold auditory inputs to extrastriate visual neurons are responsive to parametric changes in stimulus quality: sensory-specific versus non-specific coding. Brain Res. 2008. 1242: 95–101.
8. Allman B.L., Keniston L.P., Meredith M.A. Not just for bimodal neurons anymore: the contribution of unimodal neurons to cortical multisensory processing. Brain. Topogr. 2009. 21(3–4): 157–167.
9. Bolognini N., Senna I., Maravita A., Pascual-Leone A., Merabet L.B. Auditory enhancement of visual phosphene perception: the effect of temporal and spatial factors and of stimulus intensity. Neurosci. Lett. 2010. 477(3): 109–114.
10. Budinger E., Heil P., Hess A., Scheich H. Multisensory processing via early cortical stages: connections of the primary auditory cortical field with other sensory systems. Neuroscience. 2006. 143(4): 1065–1083.
11. Clavagnier S., Falchier A., Kennedy H. Long-distance feedback projections to area V1: implications for multisensory integration, spatial awareness, and visual consciousness. Cogn. Affect. Behav. Neurosci. 2004. 4(2): 117–126.
12. Evtikhin D.V., Polianskii V.B., Alymkulov D.E., Sokolov E.N. Coding of luminance and color differences on neurons in the rabbit’s visual system. Spanish. J. Psychol. 2008. 11(2): 349–362.
13. Falchier A., Clavagnier S., Barone P., Kennedy H. Anatomical evidence of multimodal integration in primate striate cortex. J. Neurosci. 2002. 22(13): 5749–5759.

14. *Fay R.R.* Hearing in vertebrates, a psychophysiological datebook. Winnetka, Illinois: Hill-Fay Assoc. 1988: 379–380.
15. *Fishman M.C., Michael C.R.* Integration of auditory information in the cat's visual cortex. *Vision Res.* 1973. 13(8): 1415–1419.
16. *Foxe J.J., Schroeder C.E.* The case for feedforward multisensory convergence during early cortical processing. *Neuroreport.* 2005. 16(5): 419–423.
17. *Ghazanfar A.A., Shroeder C.E.* Is neocortex essentially multisensory? *Trends Cogn. Sci.* 2006. 10(6): 278–285.
18. *Kayser C., Logothetis N.K.* Do early sensory cortices integrate cross-modal information? *Brain Struct. Funct.* 2007. 212(2): 121–132.
19. *Liu Q., Qiu J., Yang J., Zhang Q., Sun H.J.* The effect of visual reliability on auditory-visual integration: an event-related potential study. *Neuroreport.* 2007. 18(17): 1861–1865.
20. *Lomo T., Mollica A.* Activity of single units in the primary optic cortex in the unanaesthetized rabbit during visual, acoustic, olfactory and painful stimulation. *Arch. Ital. Biol.* 1962. 100(1): 86–120.
21. *Meienbrock A., Naumer M.J., Doehrmann O., Singer W., Muckli L.* Retinotopic effects during spatial audio-visual integration. *Neuropsychologia.* 2007. 45(3): 531–539.
22. *Morrell F.* Specificity of non-visual input to visual cortical neurons. *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1971. 31(4): 413–414.
23. *Morrell F.* Visual system's view of acoustic space. *Nature (Engl.)* 1972. 238(5358): 44–46.
24. *Rockland K.S., Ojima H.* Multisensory convergence in calcarine visual areas in macaque monkey. *Int. J. Psychophysiol.* 2003. 50(1–2): 19–26.
25. *Romei V., Murray M.M., Merabet L.B., Thut G.* Occipital transcranial magnetic stimulation has opposing effects on visual and auditory stimulus: implications for multisensory interactions. *J. Neurosci.* 2007. 27(43): 11465–11472.
26. *Shams L., Kamitan Y., Thompson S., Shimoto S.* Sound alters visual evoked potentials in humans. *Neuroreport.* 2001. 12(17): 3849–3852.
27. *Spinelli D.N., Starr A., Barrett T.W.* Auditory specificity in unit recording from cat's visual cortex. 1968. 22(1): 75–84.
28. *Wang Y., Celebrini S., Trotter Y., Barone P.* Visuo-auditory integrations in the primary visual cortex of the behaving monkey: electrophysiological evidence. *BioMed Central Neurosci.* 2008. 9: 79–93.
29. *Wyrwitz A.M., Chen N., Li I., Weiss C., Distehoff J.F.* fMRI of visual system activation in conscious rabbit. *Magn. Reson. Med.* 2000. 44(3): 474–478.