

СЕЛЕКТИВНАЯ МОДУЛЯЦИЯ ЗВУКОМ ОТВЕТОВ НЕЙРОНОВ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ И НКТ КРОЛИКА НА МЕНЯЮЩИЕСЯ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА

В.Б. Полянский, Д.Э. Алымкулов, Д.В. Евтихин, Б.В. Чернышев

Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В.
Ломоносова.

E-mail: pol@neurobiology.ru

We have recorded an evoked potentials (in the visual cortex and LGN) and discharges of neurons (in the visual cortex) of a fixed awaked rabbits in response to paired replacement of the visual stimuli with different intensities. Then the same stimuli were presented simultaneously with sound. Sound by itself doesn't lead to response. In both structures sound leads to increase of N1-phase of VEP by an average of 35% at the lowest light intensities. Analysis of responses 92 neurons of the visual cortex revealed two groups of cells. Neurons of the first group (31%) significantly (on average 41%) increased their responses to complex "sound+light" only at very low light intensities. The second group of neurons (19%), in contrast, demonstrated a significant increase (on average 30%) of discharges in response to the highest intensities. We have concluded that the sound modulation of neuronal activity of the visual cortex and the LGN is a complex nonlinear way.

Введение

В последние 5 – 10 лет во многих работах показано [1, 2], что в считавшихся ранее унимодальных зонах коры (в первую очередь, в зрительной) происходят мультисенсорные взаимодействия, которые приходится на ранние стадии анализа в интервале 50 – 100 мс от начала стимуляции [3, 4]. При этом остаётся неясным, каковы оптимальные условия для взаимодействия, например, звука и света на нейронах зрительной коры, и какое влияние оказывает такой атрибут зрительного стимула как интенсивность. Решению данных вопросов была посвящена основная часть работы. Кроме того, мы регистрировали ЗВП от НКТ кролика для выявления мультимодальных взаимодействий в этой структуре.

Методика

Опыты проведены на 10 европейских кроликах (*Oryctolagus cuniculus*). Предварительно кролику делали операцию под нембуталовым наркозом (40 мг/кг) и местной анестезией. Для регистрации ЗВП в кость над зрительной корой (AP = 10; L = 7) вживлялись

посеребренные электроды. Для опытов с НКТ электроды вживлялись согласно координатам AP = 8; L = 5; H = 6. Индифферентные электроды располагались в носовой кости. Для регистрации нейронов зрительной коры над отверстием в кости устанавливали плексигласовую шахту, на которой в опыте закреплялся микроманипулятор.

В опыте бодрствующий кролик фиксировался в деревянном станке. На экране монитора производились замены зрительных стимулов с разной интенсивностью (от 0.28 до 20 кд/м²) в парах (всего 7 пар). Затем те же опыты повторялись, но с добавлением звука (70 дБ, 2000Гц, 40 мс) к началу каждого светового стимула. Измерялась амплитуда пика N1 (50 – 100 мс). Значения амплитуд усреднялись, и производилось их сравнение на замену световых и комплексных стимулов [5]. В опытах с записью нейронов подсчитывалось число спайков в раннем разряде ответа (50 – 100 мс). Проанализированы ответы 92 нейронов зрительной коры.

Следующий этап эксперимента с регистрацией ЗВП и ответов нейронов зрительной коры состоял в замене 8 зрительных стимулов с разной интенсивностью (от 0.28 до 20 кд/м²) друг на друга (всего 64 комбинации). Далее та же программа повторялась со звуком. После этого по данным амплитуд фазы N1 ЗВП или по числу спайков в раннем разряде ответов нейронов зрительной коры строились матрицы ответов 8x8. На основе этих матриц рассчитывали матрицы корреляции между векторами, представляющими стимулы. Затем матрицы корреляций подвергались факторному анализу, в результате чего выделялись факторы, которые служили основой для сенсорных пространств интенсивности

света и комплексов «свет+звук». Факторный анализ и статистическая обработка проводилась с использованием программы Statistica (Statsoft). Для сравнения ответов на свет и комплексы использовался непараметрический критерий Вилкоксона.

Результаты

Регистрация вызванных потенциалов

По результатам 48 опытов на зрительной коре мы проанализировали отличия амплитуд фаз N1 ЗВП на замены комплексов «свет+звук» и на замены световых стимулов разной интенсивности. На рис. 1 показаны отношения ответов на комплексы к ответам на свет разных интенсивностей (темные столбики).

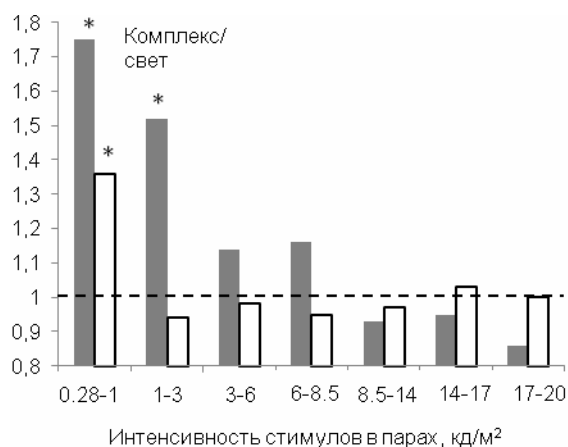


Рис. 1. Отношения амплитуд фаз N1 ЗВП на комплексы к амплитудам на свет для зрительной коры (темные столбики) и для НКТ (светлые столбики). Звездочка – статистически значимое отличие ($p < 0.05$). Пунктирная линия – уровень отсутствия изменений.

Видно, что при замене слабых интенсивностей (0.28 – 1; 1 – 3 кд/м²) добавление звука существенно усиливает ответы на свет ($p < 0.01$). Превышение составляет соответственно 1.75 и 1.52 по сравнению с ответом на свет. Далее следует уменьшение влияния звука. Похожую, но не столь выраженную, зависимость можно увидеть и при анализе амплитуд N1 ЗВП в НКТ. На рис. 1 представлены отношения ответов на комплексы «свет+звук» к ответам на свет (светлые столбики). Видно, что только при заменах самых низких интенсивностей (0.28 – 1 кд/м²) наблюдается значимое, отличное от ответов на «чистый» свет усиление ответа (на 36%; $p < 0.01$). Далее никакого усиления нет,

наблюдается даже некоторое торможение ответа, впрочем, статистически незначимое.

Регистрация нейронов зрительной коры.

В наших опытах не было обнаружено нейронов, непосредственно отвечающих на звук при использованных параметрах стимуляции. Вместе с тем при сравнении ответов на свет и комплекс можно видеть, что звук влияет на световой ответ, причем на разные нейроны влияет специфическим образом. Эту специфику влияний по данным ЗВП выявить не удавалось. Были обнаружены две группы нейронов.

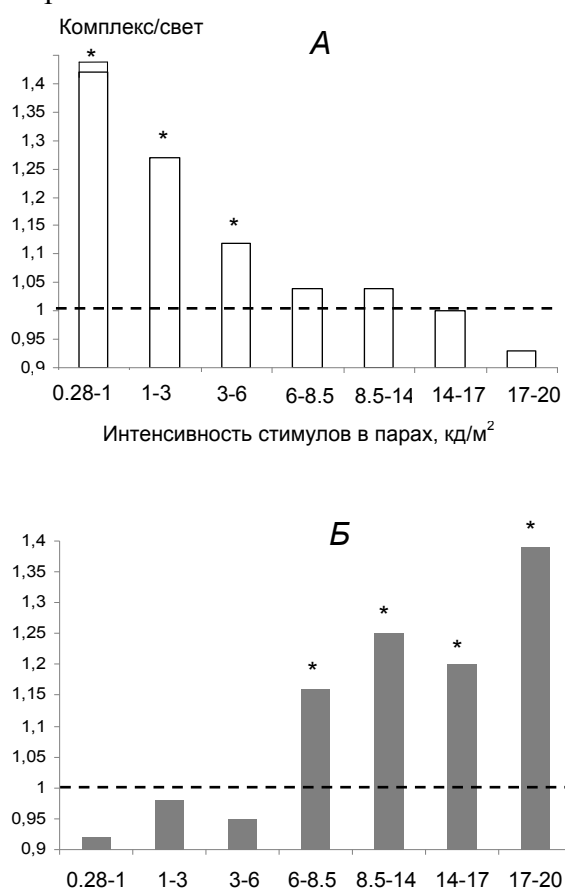


Рис. 2. Отношения частот разрядов нейронов первичной зрительной коры на комплексные стимулы к частотам на световые стимулы. А – влияние звука на стимулы с низкой интенсивностью. Б – влияние звука на стимулы с высокой интенсивностью. Остальные обозначения как на рис. 1.

Нейроны первой группы (20 из 63, или 31%) показали (рис. 2, А) значимое увеличение начального разряда на комплекс (50 – 100 мс от момента замены стимулов) по сравнению с ответом на свет при заменах самых низких интенсивностей (0.28 – 1

кд/м²) в среднем на 42%. Затем соотношение ответов комплекс/свет снижается (1.27; 1.12) и далее разница между ответами на комплекс и свет статистически исчезает.

Вторая группа нейронов (12 из 63, или 19%) вела себя прямо противоположным образом (рис. 2, Б). Здесь ответ на комплекс при замене низких интенсивностей света (0.28 – 6 кд/м²) мало отличается от ответов на свет, но при заменах высоких интенсивностей (14 – 20 кд/м²) ответ на комплекс начинает значительно отличаться от ответов на свет (превышение на 25, 21, 39%, $p < 0.05$).

Сенсорные пространства нейронов зрительной коры.

В особой серии экспериментов были построены сенсорные пространства зрительных и комплексных стимулов для нейронов первой и второй групп (рис. 3).

На рис. 3, А, Б представлены усредненные сенсорные пространства ($n=6$) ответов на разные интенсивности света (А) и комплексов «свет+звук» (Б). В пространстве комплексов угловое расстояние между двумя самыми низкими интенсивностями света (0,28 и 1 кд/м²) на 40% больше, чем в ответах на свет, т.е., различие этих интенсивностей при воздействии звука улучшается. В то же время точки, соответствующие высоким интенсивностям на рис 3, Б, компактно группируются. Угловые расстояния внутри этой группы меньше, чем на рис 3, А.

На рис 3, В, Г представлены усредненные сенсорные пространства ($n=6$) на свет (В) и комплексы (Г) нейронов второй группы. Здесь при самых низких интенсивностях угловые расстояния в ответах на свет превосходят ответы на комплекс на 52 и 57%. В области средних и высоких интенсивностей угловые расстояния в пространстве комплексов начинают превалировать над соответствующими расстояниями в пространстве интенсивности.

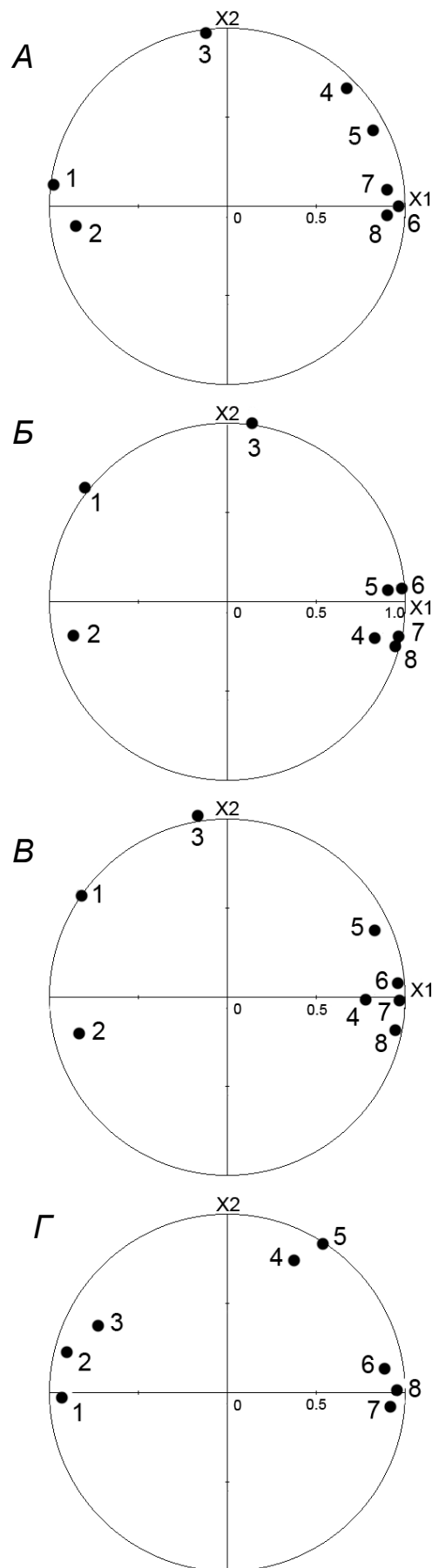


Рис. 3. Усреднённые сенсорные пространства двух групп нейронов. А, В – пространства световых стимулов. Б, Г – пространства комплексных стимулов «свет+звук».

Заключение

Исследования зрительной коры и НКТ кролика с помощью регистрации ЗВП на замены разных интенсивностей света со звуком и без звука показало, что значимое усиление ответов звук происходит лишь на самые низкие интенсивности света. У определенной части нейронов ЗК (31%) также выявлена подобная закономерность. Возможно, это связано с экологией кролика – сумеречного животного. Звуки помогают кролику различать низкие интенсивности света, что улучшает приспособленность животного к окружающей среде.

В то же время исследование отдельных нейронов ЗК показывает, что имеются клетки с противоположными свойствами – с усилением ответов на большие интенсивности стимулов, что, видимо, свидетельствует о сложности межмодального взаимодействия в структурах зрительной системы кролика.

Литература

1. Ghazanfar A.A., Shroeder C.E. Is neocortex essentially multisensory? Trends Cogn. Sci. 2006. 10(6): 278-285.
2. Kayser C., Logothetis N.K. Do early sensory cortices integrate cross-modal information? Brain Struct. Funct. 2007. 212(2): 121-132.
3. 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.
4. 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.
5. Полянский В.Б., Алымкулов Д.Э., Евтихин Д.В., Чернышев Б.В. Звук улучшает различение слабых интенсивностей света в зрительной коре кролика. Журн. высш. нервн. деят. 2011. 61(5): 595-605.

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