

ОСОБЕННОСТИ ФОКАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ СИММЕТРИЧНЫХ ОБЛАСТЕЙ КРЫШИ СРЕДНЕГО МОЗГА ЛЯГУШКИ В УСЛОВИЯХ БИ- И МОНОКУЛЯРНОЙ СТИМУЛЯЦИИ

Хренкова В.В., Золотухин В.В., Золотухин П.В.

Южный федеральный университет, г. Ростов-на-Дону, Россия

vvhrenkova@sfnedu.ru

Восприятие и опознание зрительных образов обеспечивается работой обоих полушарий головного мозга. Одновременная и взаимосвязанная работа двух опознающих систем позволяет добиться высокой надежности принимаемых решений [1]. В результате исследований на животных разного эволюционного уровня и людях накоплено большое количество информации, свидетельствующей о межполушарных различиях, возникающих при опознании зрительных образов. Несмотря на имеющиеся многочисленные данные о разнице в пространственно-временной организации работы левого и правого полушария при распознавании зрительных образов, об особенностях нейрональной организации симметричных пунктов зрительных зон коры [1-5], нейрофизиологические механизмы, лежащие в основе межполушарных различий, до конца не выяснены.

Целью настоящей работы являлось исследование механизмов взаимоотношений симметричных областей крыши среднего мозга (КСМ) - высшего зрительного центра амфибий - по показателям фокальной активности при би- и монокулярной стимуляции.

Методика исследования

Опыты проводились в соответствии с биоэтическими нормами на взрослых самцах озерной лягушки *Rana ridibunda*, обездвиженных тубокурарин-хлоридом (d-тубокурарин) из расчета 0,15 мг на 100 г массы животного. С глаз лягушки удаляли третье веко, над областью среднего мозга снимали кожу, удаляли кость и сросшуюся с ней твердую мозговую оболочку. Эксперименты ставили через 40-60 минут после темновой адаптации животного.

Исследовали вызванную активность нейронов симметричных росто-латеральных областей зрительных долей, которые, в соответствии с картами Р. Гейза [6], являются зонами проекции стимула, предъявляемого в центре зрительного поля.

Стекловыми микроэлектродами (диаметр кончика 1 мкм, сопротивление 5-10 МОм), заполненными раствором 2,5 М КСl, отводили фокальные потенциалы (ФП) одного функционального слоя КСМ с помощью системы MAP32 (Plexon Inc., США).

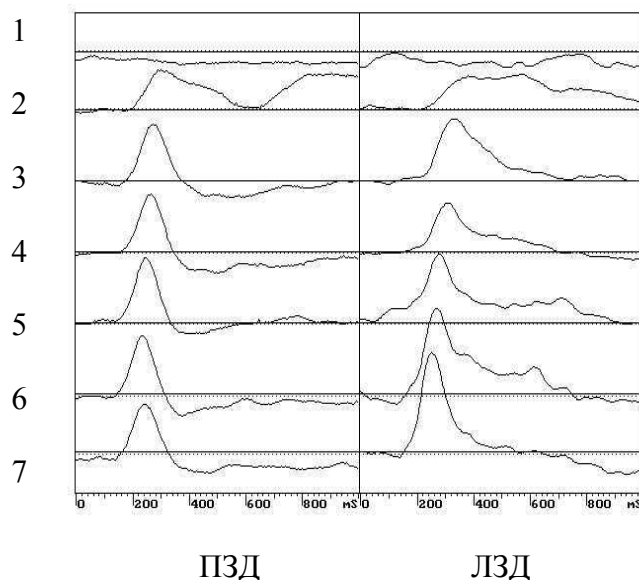
Би- и монокулярно предъявляемые зрительные стимулы (стационарные квадраты размером 12 угл. град. увеличивающейся яркости от 32 до 224 cd/m², с шагом 32 cd/m² (яркость фона – 0,625 cd/m²) формировались с помощью программно-аппаратного комплекса, созданного на базе персонального компьютера [7], на экране монитора, расположенного на расстоянии 18 см от глаз животного [8]. Длительность экспозиции стимула составляла 100-1000 мс.

Измерение и сравнительный анализ характеристик ФП осуществлялся с помощью автоматической системы на базе IBM PC. Анализировались изменения временных и амплитудных характеристик усредненных и одиночных ФП. Статистическая обработка результатов экспериментов осуществлялась с помощью программ MS Excel. Использовались критерий ϕ -Фишера для долей и t-критерий Стьюдента.

Результаты исследования

1. Фокальные потенциалы симметричных областей КСМ при бинокулярной стимуляции

В ответ на бинокулярную стимуляцию в симметричных областях КСМ регистрировались ФП сходной формы и относительно равной амплитуды (рис.1).



1-7 - градации интенсивности стимулов. ПЗД - правая зрительная доля, ЛЗД - левая зрительная доля. По оси абсцисс - длительность, по оси ординат - амплитуда ответа. 0 ms - начало подачи стимула, 1000ms - окончание

Рисунок 1 - Фокальные потенциалы симметричных областей крыши среднего мозга, формируемые при бинокулярном предъявлении стимулов увеличивающейся яркости

ФП были представлены негативными и позитивными волнами, количество и последовательность которых зависела от глубины отведения. В поверхностных слоях ФП появлялись через 100-300 мс после воздействия и были представлены одной - двумя ранними негативными (длительностью 80 - 300мс) и поздней (длительностью до 400 мс) волнами. В средних слоях длительность латентного периода первичного компонента ФП варьировала в пределах 160-400 мс, и ФП был представлен слабой негативной (или позитивной) волной, вслед за которой регистрировали следовую негативную волну (общая длительность ФП - до 600 мс). В глубоких слоях через 190-500 мс после предъявления стимулов регистрировались ранняя позитивная (длительностью 150-250мс) и поздняя негативная (длительностью до 500 мс) волны. Амплитуда ФП, в зависимости от яркости стимула, изменялась в широких пределах (100-800 мкВ).

Характеристиками ФП, по которым судили о симметрии-асимметрии вызванной активности, были пороги появления, латентные периоды (начальные и пиковые), длительность, амплитуда.

В 60% случаев при предъявлении околопороговых стимулов (32 cd/m²) ФП появлялись в симметричных областях не одновременно, а в одной из зрительных долей раньше. В большинстве случаев, не зависимо от глубины локализации электродов, фокус активности появлялся раньше в левой зрительной доле.

В таблицах 1 и 2 приведены данные анализа соотношения минимальных ЛП ФП симметричных областей КСМ, появившихся на стимулы увеличивающейся яркости.

Таблица 1 - Количественное соотношение ФП (%) с более короткими ЛП (по началу ФП), зарегистрированных одновременно в симметричных областях (n=85).

Доля с более короткими ЛП ФП	Градации интенсивности оформленного стимула						
	1	2	3	4	5	6	7
Левая	14,3±7	56,1±11	66,7±10	50±11	40,4±11	45,7±11	48,5±11
Правая	71,4±9	41,7±10	30,3±10	43,8±11	51,4±11	48,6±11	33,3±10
Нет различий	14,3±7	2,2±1	3,0±2	6,2±4	8,6±4	5,7±4	18,2±8

Таблица 2 - Количественное соотношение ФП (%) с более короткими пиковыми ЛП, зарегистрированных одновременно в симметричных областях (n=85).

Доля с более короткими ЛП ФП	Градации интенсивности оформленного стимула						
	1	2	3	4	5	6	7
Левая	32,3±10	52,6±11	61,2±11	71,4±10	64,7±10	68,7±10	75,0±9

Правая	65,2±10	42,1±10	30,3±9	25,7±9	26,5±9	25,7±9	18,8±8
Нет различий	2,5±2	5,3±3	8,5±5	2,9±2	8,8±5	5,6±4	6,2±4

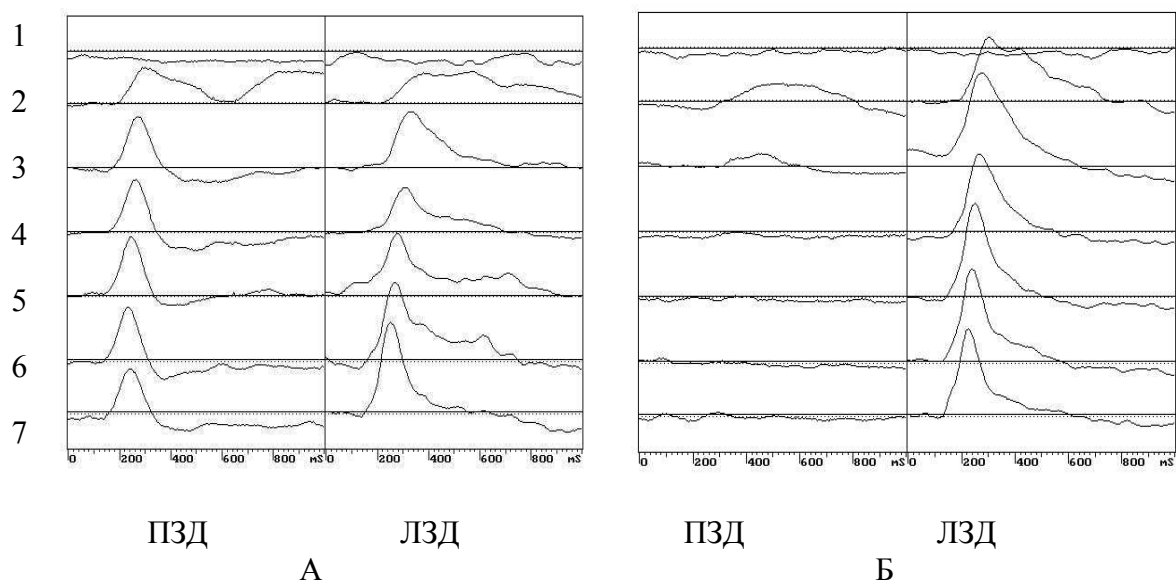
Из таблиц 1 и 2 следует, что при предъявлении минимального по яркости стимула (32 cd/m^2) в большинстве случаев более короткие начальные и пиковые ЛП были зарегистрированы в правой зрительной доле ($p \leq 0,05$). При яркости стимула 64 cd/m^2 достоверных различий в длительности обоих видов ЛП в симметричных областях не выявлено. При яркости стимула 96 cd/m^2 более раннее развитие ФП зарегистрировано в левой зрительной доле. При дальнейшем увеличении яркости стимула время появления ФП в обеих долях было практически равновероятным. При этом ФП с более короткими пиковыми ЛП при применении стимулов яркостью $96 - 224 \text{ cd/m}^2$ достоверно чаще регистрировались в левой зрительной доле.

При анализе соотношения амплитуд суммарных ФП левой и правой зрительных долей в 10-19% случаев различий не обнаружено, в 47-66% случаев амплитуда ФП была больше в правой доле ($p \leq 0,05$), в остальных случаях - в левой.

Таким образом, при бинокулярном предъявлении стимулов различной яркости в большинстве случаев фокус возбуждения формировался в начале в одной зрительной области (доминирующей), а затем, через 20-50 мс, в симметричной. При околопороговых яркостях стимула доминирующей долей достоверно чаще являлась правая (по величине начальных и пиковых ЛП; $p \leq 0,05$), при пороговых – доминирование областей было равновероятно (по величине начальных и пиковых ЛП), при сверхпороговых доминирующей областью преимущественно являлась левая область (по величине пиковых ЛП; $p \leq 0,05$).

2. Фокальные потенциалы симметричных областей при монокулярной стимуляции

При монокулярной стимуляции регистрировали ФП в ипси- и контралатеральной долях. Спустя 20-50 мс после появления ФП в контралатеральной доле, ФП регистрировались в ипсилатеральной доле, в основном в поверхностных слоях. ФП ипсилатеральной области были представлены позитивно-негативным колебанием с амплитудой около 100 мкВ. Структурно-временные параметры ФП контралатеральной зрительной доли на монокулярную стимуляцию несколько отличались от таковых на бинокулярную стимуляцию. Эти отличия заключались в разнице в длительности начальных и пиковых ЛП, величине амплитуды и компонентном составе (рис.2).



1-7 - градации интенсивности стимулов. ПЗД - правая зрительная доля, ЛЗД - левая зрительная доля. По оси абсцисс - длительность, по оси ординат - амплитуда ответа. 0 ms - начало подачи стимула, 1000ms - окончание

Рисунок 2 - Фокальные потенциалы симметричных областей крыши среднего мозга, формируемые при бинокулярном (А) и монокулярном (Б) предъявлении стимулов увеличивающейся яркости

Выявлено два типа различий структурно-временных характеристик контралатеральных ФП на монокулярную стимуляцию по сравнению с ФП на бинокулярную стимуляцию: 1 - ЛП уменьшались; величина амплитуды или не изменялась, или увеличивалась; структура усложнялась за счет дополнительных ранних и поздних компонентов; 2 - ЛП удлинялись; амплитуда уменьшалась; структура упрощалась - происходило уменьшение количества первичных или вторичных волн.

Закрывая животному поочередно левый и правый глаз, выявили неоднозначные изменения ЛП ФП контралатеральных областей: уменьшение длительности ЛП ответа в субдоминантной области и увеличение в доминантной; уменьшение длительности ЛП в субдоминантной, без изменений в доминантной; уменьшение длительности ЛП как в доминантной, так и в субдоминантной долях; увеличение длительности ЛП ФП в обеих симметричных областях.

Исходя из выявленных изменений структурно-временных характеристик ФП при переходе от би- к монокулярной стимуляции нами показаны следующие возможные взаимоотношения симметричных областей:

1. Тормозно-облегчающие влияния: доминирующая доля оказывала тормозное влияние на субдоминантную, а субдоминантная оказывала тонизирующее влияние на доминирующую.

2. Одностороннее тормозное влияние доминирующей доли на субдоминантную.

3. Взаимотонизирующие влияния.

4. Взаимотормозные влияния.

Заключение

В симметричных областях КСМ в условиях специфической бинокулярной стимуляции, обеспечивающей их гомологичность, формировалась функциональная асимметрия фокусов активности. Выявленная асимметрия, наряду со стационарными свойствами, обладала динамическими характеристиками. Стационарные свойства обусловлены морфофункциональными особенностями зрительной системы лягушки (сетчаточных элементов, зрительных путей, нейронов КСМ). Динамические характеристики определялись условиями стимуляции и функциональными отношениями между симметричными областями зрительного центра. Функциональные связи симметричных областей осуществляются через межтекстальную комиссуру, которая, очевидно, играет такую же важную роль в межтекстальном взаимодействии, как и мозолистое тело в парной деятельности мозга высших позвоночных [9].

Полученные результаты дополняют данные исследований последних лет, посвященных изучению стационарных и динамических свойств функциональной межполушарной асимметрии [10-12].

Литература

1. Невская А.А., Леушина Л.И. Асимметрия полушарий головного мозга и опознание зрительных образов. 1990. Л: Наука. 152 с.

2. Кураев Г.А. Функциональная асимметрия коры мозга и обучение. 1982 РГУ. 160 с.

3. Николаенко Н.Н. Взаимодействие полушарий мозга в процессе восприятия и опознания. Сенсорные системы: Сенсорные процессы и асимметрия полушарий. 1985. Л. С. 47-49

4. Хренкова В.В., Золотухин В.В., Штерн Е.В. Фокальные потенциалы симметричных областей КСМ. Физиологический журнал. .1995. №12. С. 48-53

5. Николаенко Н.Н. Роль правого и левого полушарий мозга в оценке положения объектов в бинокулярном поле зрения. Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1997. №4. В.5. С.449-461
6. Gaze R.M., Jacobson M. A study of the retino-tectal projection during regeneration of the optic nerve in the frog. Proc. Roy. Soc. London. 1963. В 157. P. 420-448
7. Хренкова В.В., Золотухин В.В., Золотухин П.В. Цветочувствительные нейроны крыши среднего мозга лягушки *Rana ridibunda* // Валеологии. №1.2008.С.20-26
8. Letvin J. Y., Maturana H.R., Pitts W.H., McCulloch W.S. Two remarks on the visual system of the frog. Sensory communication. W. A. Rosenblith (Ed.) Cambridge, M. I. T. Press. 1959 P. 757-776
9. Бианки В.Л. Механизмы парного мозга. Л. 1989. 263 с.
10. Фокин В.Ф. Стационарные и динамические свойства функциональной межполушарной асимметрии. Журнал Асимметрия. 2007. Том 1. №1. С. 77-79
11. Червяков А.В., Фокин В.Ф. Динамика функциональной межполушарной асимметрии под влиянием запаха лаванды. Журнал Асимметрия. 2008. Том 2. №3. С.32-40
12. Фокин В.Ф., А.И.Боравова, Н.С.Галкина, Н.В.Пономарева, И.А.Шимко Стационарная и динамическая организация функциональной межполушарной асимметрии. Руководство по функциональной межполушарной асимметрии. 2009. М.:Научный мир. С. 389-428