

КОНТРАСТНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В УСЛОВИЯХ «СУХОЙ» ИММЕРСИИ

© 2020 г. И.И. Шошина*, **, И.С. Соснина***, К.А. Зеленский***, В.Ю. Карпинская****, В.А. Ляховецкий*, С.В. Пронин*

*Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, 199034, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 6

**Санкт-Петербургский государственный университет, 190121, Санкт-Петербург, ул. Галерная, 58-60

***Институт медико-биологических проблем РАН, 123007, Москва, Хорошевское шоссе, 76а

****Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», 190121, Санкт-Петербург, ул. Союза Печатников, 16

E-mail: shoshinaii@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2019 г.

После доработки 19.02.2020 г.

Принята к публикации 04.06.2020 г.

Проведена оценка контрастной чувствительности зрительной системы в различных диапазонах пространственных частот в условиях «сухой» иммерсии, используемой для моделирования физиологических эффектов микрогравитации. Контрастная чувствительность в диапазоне низких и высоких пространственных частот позволяет судить о функциональном состоянии магно- и парвоцеллюлярной нейронных систем, формирующих дорзальный и вентральный потоки информации из затылочных во фронтальные отделы коры головного мозга. В исследовании приняли участие десять добровольцев, время пребывания которых в условиях «сухой» иммерсии составило 21 сутки. Контрастную чувствительность регистрировали в динамике с помощью метода визоконтрастометрии. В качестве стимулов использовали элементы Габора. Установлено повышение контрастной чувствительности в диапазоне низких пространственных частот, к восприятию которых специфична магноцеллюлярная система, на третий день нахождения в условиях иммерсии и через день после окончания эксперимента, по сравнению с фоновыми значениями. Контрастная чувствительность в диапазоне высоких пространственных частот, к которым специфична парвоцеллюлярная система, в эксперименте не изменялась. Таким образом, получены данные о включенности магноцеллюлярной нейронной системы в процессы адаптации к экстремальным условиям среды.

Ключевые слова: контрастная чувствительность, нейронные сети, магноцеллюлярная и парвоцеллюлярная система, пространственно-частотная фильтрация, иммерсия, микрогравитация, адаптация.

DOI: 10.31857/S0006302920040237

Зрительное восприятие играет ведущую роль в обеспечении головного мозга информацией, необходимой ему для принятия решения, построения внутренней картины внешнего мира, адаптации к меняющимся условиям среды.

С позиций теории пространственно-частотной фильтрации зрительное восприятие обеспечивается в результате различения пространственно-частотных характеристик зрительных стимулов множеством относительно «узких» фильтров (каналов) – нейронных комплексов, настроенных на восприятие разных пространственных частот [1, 2]. Каналов много, однако условно можно выделить основные из них – крупноклеточные магноцеллюлярные и мелкоклеточные парвоцеллюлярные каналы, наличие которых было показано еще нобелевскими лауреатами Д. Хьюбелом и Т. Визелом [3, 4]. Работа магно- и парвоцеллю-

лярной систем рассматривается как частный случай работы механизмов глобального и локального анализа, в которой могут быть задействованы и другие пути.

Магноцеллюлярная система представлена большими ганглиозными клетками с большими рецептивными полями [5], с проекциями к магноцеллюлярным слоям латерального колленчатого тела и затем к слою 4Cα первичной зрительной коры. Нейроны этой системы более чувствительны к низким пространственным и высоким временным частотам [6, 7], обеспечивая тем самым быстрое проведение информации к нейронам преимущественно дорзального пути головного мозга [8, 9]. Эти свойства определяют ведущую роль магноцеллюлярных каналов в обработке информации о глобальной организации стимула

[10, 11], в процессах «предвнимания» [10–13] и анализе движения [14].

Парвоцеллюлярная система представлена мелкими ганглиозными клетками с маленькими рецептивными полями [12], с проекциями к парвоцеллюлярным слоям латерального колленчатого тела и затем к слою 4СВ первичной зрительной коры, а также слоям IVA и VIA. Нейроны этой системы более чувствительны к высоким пространственным и низким временным частотам [12, 13, 15–18]. Они обеспечивают медленное по сравнению с магноцеллюлярными нейронами проведение информации преимущественно к нейронам вентрального пути, пролегающего через нижневисочную зону коры головного мозга [8]. Эти свойства определяют ведущую роль парвоцеллюлярных каналов в процессах выделения отдельных объектов и деталей объектов, т.е. локального анализа зрительного поля [11]. Нейроны магноцеллюлярных каналов активируются на низких уровнях контраста (до 16%), отвечают за периферическое зрение, парвоцеллюлярные нейроны активируются при достижении контраста порядка 10% и продолжают отвечать вплоть до полного насыщения и обеспечивают центральное зрение [18–20].

Результаты исследований функционального состояния и характера взаимодействия магно- и парвоцеллюлярной систем на разных уровнях обработки информации в условиях хронического стресса и психопатологии свидетельствуют о значимости согласованной работы этих систем для формирования целостного представления об окружающей среде и адаптивного поведения. Рассогласование взаимодействия магно- и парвоцеллюлярной нейронных систем, соответственно механизмов глобального и локального анализа изображений, приводит к стойким сенсорным нарушениям, наблюдающимся, в частности, при шизофрении [21–27]. В ходе изучения функционального состояния этих систем в условиях хронического стресса показано повышение контрастной чувствительности в диапазоне низких пространственных частот и, соответственно, активности магноцеллюлярной системы [28], обеспечивающей глобальный механизм анализа зрительной информации. Еще более выраженное повышение активности магноцеллюлярной системы по сравнению с состоянием хронического стресса характерно для больных шизофренией с первым психотическим эпизодом [21, 24]. Обращает внимание тот факт, что при переходе в состояние ремиссии эти пациенты демонстрируют такую же контрастную чувствительность в диапазоне низких пространственных частот, как и психически здоровые испытуемые. С позиций теории адаптации переход от здоровья к болезни представляет собой процесс постепенного снижения степени адаптации организма к окружаю-

щим условиям, т.е. болезнь является результатом недостаточности адаптационных механизмов, их истощения и срыва [29, 30]. В связи с этим пограничные состояния и собственно психоз также рассматриваются как состояние дезадаптации.

Данные, полученные ранее на модели профессионального выгорания [28] и модели шизофрении [21–24], позволили предположить, что функциональное состояние магноцеллюлярной системы, которое может быть зафиксировано путем оценки контрастной чувствительности в диапазоне низких пространственных частот, отражает процессы адаптации системы зрительного восприятия в ответ на воздействие экстремальных факторов. Изменение чувствительности любой из оппонентных магноцеллюлярной или парвоцеллюлярной нейронных систем приводит к рассогласованию в их работе, а степень рассогласования, можно сказать, определяет функциональное состояние субъекта.

В ходе исследований с регистрацией электроэнцефалограммы у космонавтов при решении ими задачи навигации показано, что микрогравитация приводит к функциональной реорганизации дорзального пути [31]. Дорзальный путь, как было указано выше, формируется отростками нейронов магноцеллюлярной системы.

С целью получить свидетельства того, что процесс адаптации организма к экстремальным воздействиям сопровождается изменением чувствительности магноцеллюлярной системы, было предпринято исследование по оценке контрастной чувствительности в условиях «сухой» иммерсии, используемой в гравитационной физиологии для моделирования физиологических эффектов невесомости [32].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

К участию в исследовании врачебно-экспертной комиссией были допущены десять добровольцев-испытателей (средний возраст 29.8 ± 1.2 года). Все исследования были неинвазивными. Оборудование соответствовало нормам безопасности. Все испытуемые находились в условиях 21-суточной «сухой» иммерсии: были погружены в ванну размером $200 \times 100 \times 100$ см (рис. 1), наполненную водой, температуру которой поддерживали на уровне $33.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. Поверхность воды была покрыта свободно плавающей водонепроницаемой тканью. Площадь ткани более чем в два раза превосходила площадь зеркала воды. Таким образом, испытуемый, будучи погруженным в толщу воды, был изолирован от непосредственного контакта с ней, в связи с чем, данный метод и получил название «сухой» иммерсии. Режим дня во время иммерсии включал время на проведение экспериментальных процедур, гигиениче-



Рис. 1. Демонстрация условий «сухой» иммерсии и предъявления стимулов в эксперименте с оценкой контрастной чувствительности зрительной системы в разных диапазонах пространственных частот.

ских операций и выполнение профилактических мероприятий. Один раз в день испытуемых извлекали из ванны и укладывали на каталку в строго горизонтальном положении для проведения гигиенических процедур, занимавших не более 15 мин.

Так как процесс адаптации – динамическое образование, соответственно контрастную чувствительность зрительной системы регистрировали в динамике. Фоновые замеры проводили дважды до начала эксперимента за 48 ч и за 24 ч до помещения в ванну. Далее замеры контрастной чувствительности проводили на третьи, десятые и двадцатые сутки нахождения в условиях «сухой» иммерсии и через сутки после «выемки».

С помощью метода визоконтрастометрии [33] регистрировали контрастную чувствительность зрительной системы в диапазоне низких, средних и высоких пространственных частот, к которым в разной степени чувствительны нейроны магноцеллюлярной и парвоцеллюлярной системы. Для этого использовали компьютерную программу, разработанную С.В. Прониным в Институте физиологии им. И.П. Павлова РАН, позволяющую формировать тестовые изображения на мониторе любого типа без предварительной его калибровки.

Для передачи яркостного профиля тестовых изображений в ней использованы вариации плотности случайно расположенных на черном фоне белых точек. Для измерения порогового контраста применена адаптивная «лестничная» процедура (adaptive staircase procedure). Стимулы предъявляли на экране монитора с диагональю 40 см, разрешением 1024×600 пикселей, частотой обновления 60 Гц. В случайном порядке слева или справа от центра экрана выводили элементы Габора с пространственной частотой 0.4, 0.8, 1.0, 3.0, 6.0 и 10.0 цикл/град. Задача испытуемого состояла в том, чтобы нажать на правую кнопку мыши, если он видит изображение справа, левую кнопку – если видит изображение слева. Выбор просили делать и тогда, когда испытуемый не был уверен, что видит тестовое изображение. Измерения начинали с контраста 0.5 и понижали его до порогового уровня, при котором испытуемый с вероятностью 0.5 допускал хотя бы одну ошибку, после чего контраст начинал колебаться вокруг этого уровня. Шаг изменения контраста составлял 20%. Количество повторов для каждой пространственной частоты равнялось восьми. Измерения проводили в темноте, источником освещения был только экран монитора.

Иммерсионную ванну с установленным на ней на расстоянии 1.5 м от испытуемого монитором накрывали плотной черной тканью, не пропускающей солнечный свет (рис. 1). Монитор был установлен так, чтобы уровень расположения глаз испытуемого примерно соответствовал середине экрана. Наблюдение осуществляли бинокулярно. Острота зрения всех испытуемых соответствовала норме.

Статистическую обработку данных выполняли с помощью критерия Манна–Уитни пакета статистических программ SPSS-11.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных данных выполнен исходя из представлений об изменении контрастной чувствительности в разных диапазонах пространственных частот и контрастно-частотной специфичности магноцеллюлярной и парвоцеллюляр-

ной систем. Контрастную чувствительность при восприятии элементов Габора с пространственной частотой 0.4 и 0.8 цикл/град рассматривали как чувствительность в диапазоне низких пространственных частот, 1.0 и 3.0 цикл/град – средних пространственных частот, 6.0 и 10.0 цикл/град – высоких пространственных частот.

Средние фоновые показатели контрастной чувствительности испытуемых в диапазоне низких пространственных частот составили 10.4 ± 5.1 , средних частот – 11.7 ± 3.6 , высоких пространственных частот – 4.6 ± 2.6 (рис. 2). На третьи сутки нахождения в условиях «сухой» иммерсии контрастная чувствительность в диапазоне низких пространственных частот составила 13.6 ± 4.9 , средних – 12.5 ± 4.5 , высоких пространственных частот – 5.0 ± 2.2 . В результате статистического анализа полученных данных установлено, что при адаптации к условиям «сухой» иммерсии происходит достоверное повышение контрастной чувствительности в диапазоне низких пространственных частот ($p < 0.02$), к восприятию которых специфична магноцеллюлярная система.

На десятые сутки испытуемые демонстрировали практически такую же контрастную чувствительность, как и до начала эксперимента (фоновые показатели). На двадцатые сутки нахождения в условиях «сухой» иммерсии показатели не изменились. Однако через сутки после «выемки» из ванны вновь произошло повышение контрастной чувствительности в диапазоне низких пространственных частот относительно фонового уровня и показателей на десятые и двадцатые сутки нахождения в условиях «сухой» иммерсии. Контрастная чувствительность составила 12.4 ± 5.0 ($p < 0.02$). В диапазоне средних пространственных частот также произошло некоторое увеличение контрастной чувствительности – до 12.5 ± 3.7 на третьи сутки и 12.9 ± 3.9 после «выемки» по сравнению с контрастной чувствительностью в фоне, равной 11.6 ± 3.6 . Контрастная чувствительность в диапазоне высоких пространственных частот, так же как и в диапазоне средних пространственных частот, в эксперименте достоверно не изменялась. Фоновые значения контрастной чувствительности в диапазоне высоких пространственных частот составили 4.6 ± 2.6 , на третьи сутки «сухой» иммерсии – 5.0 ± 4.7 , после «выемки» – 5.5 ± 2.5 .

Таким образом, достоверное повышение контрастной чувствительности в диапазоне низких пространственных частот, к восприятию которых специфична магноцеллюлярная система, в условиях «сухой» иммерсии свидетельствует о повышении активности этой системы при адаптации к средовым воздействиям. Контрастная чувствительность в диапазоне высоких пространствен-

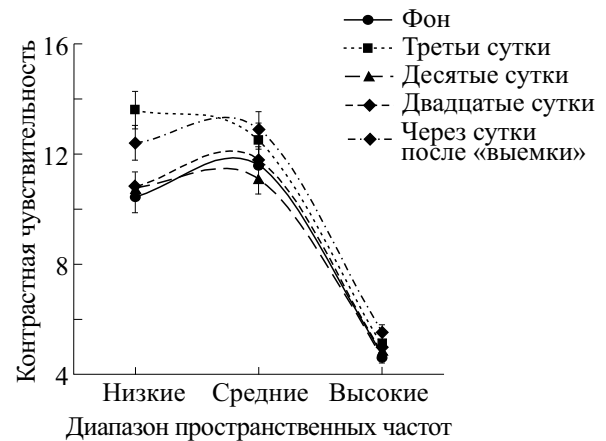


Рис. 2. Показатели контрастной чувствительности в разных диапазонах пространственных частот до начала эксперимента (фон), в условиях «сухой» иммерсии (третьи, десятые и двадцатые сутки) и через сутки после ее окончания (после «выемки» из ванны).

ных частот, к восприятию которых более специфична парвоцеллюлярная система, не изменяется, соответственно, активность этой системы в экстремальных условиях «сухой» иммерсии остается прежней. Так как активность одной из оппонентных систем возрастает, а другой – остается прежней, можно говорить о рассогласовании в работе этих систем при адаптации к новым условиям среды. При этом маркером процесса адаптации является функциональное состояние магноцеллюлярной системы, нейроны которой формируют дорзальный путь передачи информации из затылочных в передние отделы коры головного мозга и обеспечивают глобальный механизм анализа информации (от общего к частному). Чувствительность парвоцеллюлярной системы, формирующей вентральный путь передачи информации из затылочных в передние отделы коры мозга и обеспечивающей механизм локального анализа (от частного к общему), при адаптации к экстремальным условиям «сухой» иммерсии не изменяется.

Полученные данные согласуются с результатами исследований на модели профессионального выгорания (по сути, хронического стресса) и модели шизофрении, которые также могут рассматриваться как примеры состояний дезадаптации (срыва адаптации в случае с шизофренией).

Таким образом, оценка контрастной чувствительности зрительной системы в динамике позволила установить участие магноцеллюлярной системы, обеспечивающей механизм глобального анализа информации, в процессах адаптации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предпринято исследование по оценке контрастной чувствительности зрительной системы в динамике: до, во время воздействия условий «сухой» иммерсии, используемой для моделирования физиологических эффектов микрогравитации, и после окончания ее воздействия на организм человека. Контрастная чувствительность в разных диапазонах пространственных частот позволяет судить о функциональном состоянии магно- и парвоцеллюлярной нейронных систем. Магноцеллюлярная система более специфична к низким пространственным частотам, парвоцеллюлярная система – высоким пространственным частотам. Установлено изменение в ходе исследований контрастной чувствительности зрительной системы в диапазоне низких пространственных частот, к которым специфична магноцеллюлярная система. Таким образом, показана роль магноцеллюлярной системы в процессах адаптации к меняющимся условиям среды, что может служить маркером процессов адаптации/деадаптации.

Получены дополнительные свидетельства важности согласованной работы магноцеллюлярной и парвоцеллюлярной нейронных систем для адаптивного поведения.

Результаты работы могут найти практическое применение в системе медицинского контроля лиц, работающих в экстремальных условиях, в частности у космонавтов для оценки эффективности подготовки к полету, мониторинга состояния зрительной системы в условиях воздействия неблагоприятных факторов, в частности невесомости, а также позволят найти объяснения тем эффектам, что наблюдаются в условиях таких воздействий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-013-00036).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Процедура исследований была предварительно рассмотрена и одобрена Комиссией по биоэтической этике Института медико-биологических проблем РАН. Каждый испытуемый в соответствии с положением Хельсинкской декларации прав человека подписал информированное согласие на участие в исследовании.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. F. W. Campbell and J. G. Robson, *J. Physiol.* **197**, 551 (1968).
2. В. Д. Глезер, В. А. Иванов и Т. А. Щербач, *Физиол. журн.* **59** (2), 206 (1973).
3. D. H. Hubel and T. N. Wiesel, *J. Physiol.* **195**, 215 (1968).
4. D. Hubel and T. Wiesel, *J. Neurosci.* **3**, 1116 (1983).
5. L. J. Croner and E. Kaplan, *Vision Res.* **35**, 7 (1995).
6. J. Kulikowski, in *Seeing Contour and Colour*, Ed. by J. Kulikowski, C. Dickinson, and I. Murray (Pergamon Press, Oxford, 1989).
7. D. Regan, *Human Perception of Objects: Early Visual Processing of Spatial Form Defined by Luminance, Color, Texture, Motion, and Binocular Disparity.* (Sinauer, Sunderland, 2000).
8. W. H. Merigan and J. H. R. Maunsell, *Annu. Rev. Neurosci.* **16**, 369 (1993).
9. Я. Дж. Куликовский и Э. Робсон, *Оптич. журн.* **66** (9), 37 (1999).
10. S. De la Rosa, R. N. Choudhery, and A. Chatziastros, *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* **37**, 38 (2011).
11. D.J. Calderone, M.J. Hoptman, A. Martinez et al., *Cereb. Cortex* **23**, 1849 (2013).
12. M. Conci, T. Tollner, M. Leszczynski, and H. J. Muller, *Neuropsychologia* **49**, 2456 (2011).
13. J. F. De Souza, S. P. Dukelow, J. S. Gati, et al., *J. Neurosci.* **20**, 5835 (2000).
14. A. Thiele, K. R. Dobkins, and T. D. Albright, *Neuron* **32**, 351 (2001).
15. S. Keri, A. Antal, G. Szekeres, et al., *J. Neuropsychiatry Clin. Neurosci.* **14**, 190 (2002).
16. P. D. Butler, S. M. Silverstein, and S. C. Dakin, *Biol. Psychiatry* **64**, 40 (2008).
17. E. Kaplan and R. Shapley, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **83**, 2755 (1986).
18. J. H. R. Maunsell, T. A. Nealey, and D. D. DePriest, *J. Neurosci.* **10**, 3323 (1990).
19. J. J. Kulikowski, V. Walsh, and I. J. Murray, *Limits of vision* (Macmillan Press, Lond., 1991).
20. L. G. Ungerleider and M. Mishkin, In *Analysis of visual behavior*, Ed. by D. J. Ingle, M. A. Goodale, and R. J. W. Mansfield (MIT Press, Cambridge, 1982), pp. 549–586.
21. И. И. Шошина и Ю. Е. Шелепин, *Механизмы глобального и локального анализа зрительной информации при шизофрении* (ВВМ, СПб., 2016).
22. I. Shoshina, Y. Shelepin, S. Konkina, et al., *Neurosci. Behav. Physiol.* **44** (2), 244 (2014).
23. I. I. Shoshina and Yu. E. Shelepin, *Neurosci. Behav. Physiol.* **45** (5), 512 (2015).
24. I. I. Shoshina, Y. E. Shelepin, E. A. Vershinina, and K. O. Novikova, *Human Physiol.* **41** (3), 251 (2015).

25. B. P. Keane, D. Paterno, S. Kastner, and S. M. Silverstein, *J. Abnormal Psychol.* **125** (4), 543 (2016).
26. S. M. Silverstein and R. Rosen, *Schizophr. Res. Cog.* **2** (2), 46 (2015).
27. Z. Wang, Z. Yu, Z. Pan, et al., *Front. Psychol.* **9**, 850 (2018).
28. I. I. Shoshina, E. Zavyalova, and R. Sergienko, *Int. J. Psychophysiol.* **131**, 93 (2018).
29. Ф. З. Меерсон, *Адаптация к стрессовым ситуациям и физическим нагрузкам* (Медицина, М., 1988).
30. С. Н. Шилов, И. А. Игнатова, Т. А. Муллер и др., *Фундаментальные исследования*, № 1–6, 1275 (2015).
31. G. Cheron, A. Leroy, E. Palmero-Soler, et al., *PLoS One* **9** (1), e82371 (2014).
32. E. Tomilovskaya, T. Shigueva, D. Sayenko, et al., *Front. Physiol.* **10**, 284 (2019).
33. Ю. Е. Шелепин, Л. Н. Колесникова и Ю. И. Левкович, *Визоконтрастометрия* (Наука, СПб., 1985).

Contrast Sensitivity of the Visual System in the “Dry” Immersion Conditions

I.I. Shoshina*, **, I.S. Sosnina***, K.A. Zelenskiy***, V.Yu. Karpinskaya****, V.A. Lyakhovetskii*, and S.V. Pronin*

*Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, nab. Makarova 6, St-Petersburg, 199034 Russia

**Saint Petersburg State University, Galernaya ul. 58-60, St. Petersburg, 190121 Russia

***Institute of Biomedical Problems, Russian Academy of Sciences, Khoroshevskoe Shosse 76a, Moscow, 123007 Russia

****National Research University “Higher School of Economics”, ul. Soyuza Pechatnikov 16, St. Petersburg, 190121 Russia

We have studied the contrast sensitivity of the visual system in various ranges of the spatial frequencies in the “dry” immersion conditions that simulate the physiological effects of microgravity. The contrast sensitivity in the range of low and high spatial frequencies is indicative of the functional state of the magnocellular and parvocellular neuronal pathways, which form dorsal and ventral information flow from occipital to frontal lobe. 10 volunteers were recruited to participate in this study. They were exposed to “dry” immersion for 21 days. The contrast sensitivity of the visual system was recorded with a method of visiocontrastometry. The Gabor elements were used as stimuli. An increase in the contrast sensitivity was registered in the low spatial frequency range with specific sensitivity of the magnocellular pathway to these frequencies on the third day of immersion and one day after the end of the experiment, compared to background values. The contrast sensitivity in the high spatial frequency range with specific sensitivity of the parvocellular pathway to these frequencies in the experiment remained unchanged. Thus, our findings show that the magnocellular neuronal pathway is involved in the processes of adaptation to the extreme ambient conditions.

Keywords: contrast sensitivity, neural networks, magnocellular system, parvocellular system, spatial-frequency filtration, microgravity, immersion, adaptation