

Нейронные пути и механизмы контроля глазных саккад и визуально ведомых моторных реакций



А.И.Кубарко
Белорусский
государственный
медицинский
университет



Ю.А.Кубарко
Минский
консультативно
диагностический
центр

В статье приведены данные количественной оценки показателей разных типов саккадических движений глаз и визуально ведомых моторных реакций здоровых людей: латентности, длительности, фиксации, слитности движений. Обсуждаются центральные и периферические механизмы контроля саккадических движений глаз. Ключевые слова: саккады глаз, моторные реакции, механизмы регуляции.

A.I.Kubarko, J.A.Kubarko
Neurons pathways and control mechanisms of eye`s saccades and visual guided motor responses
The datas of a quantitative estimation of parameters different saccadic eye movements and visual guided motor reactions of the healthy people: latency, continuation, fixation, conjunctive of eye movements are given in the articles. The control mechanisms of central nervous system for saccadic eye movements are discussed.
Key words: eye`s saccades, motor responses, control mechanisms.

Известно, что наибольшая плотность распределения фоторецепторов, обеспечивающая максимальную разрешающую способность зрения или его остроту, наблюдается в фовеальной области сетчатки. При смещении изображения всего на 2 угловых градуса от центра фовеа острота зрения падает примерно на 50 %. Поэтому для обеспечения наилучшего зрения и успешного выполнения действий, контролируемых зрением, требуется поддерживать точную проекцию изображения зрительных объектов в пределах 0,5 угловых градусов в этой части центральной ямки сетчатки [5]. Неудивительно, что в ходе эволюции нервной системы и, в частности, зрительного анализатора, в ней сформировались многочисленные структуры, функцией которых стало сопряжение сенсорного и моторного компонентов зрения. У человека в контроле и согласовании этих функций зрения принимают участие более 30-ти областей мозга [10].

Мозг использует различные типы движений глаз для проекции и удерживания изображения визуальных объектов в области центральной ямки сетчатки. При этом быстрым или саккадическим движениям глаз отводится роль в обеспечении мгновенного перевода взора на заинтересовавший нас объект и фиксации на нем зрительного внимания. Удерживание проекции изображения статических визуальных объектов на сетчатке обеспечивается механизмами фиксации взора, а проекции изображения движущихся объектов - механизмами плавных следящих движений. Саккадические движения глаз контролируются рядом областей мозга, каждая из которых вносит свой вклад в характер, динамику и координацию этих движений. Становится все более очевидным, что подобно тому, как у каждого человека имеется индивидуальный характер походки, почерка и других двигательных навыков, движения глаз, при их внешнем сходстве у разных людей, вероятно, так же имеют индивидуальные различия. Изменения движений глаз нередко наблюдаются при нарушении функций центральной нервной системы и по характеру этих изменений можно судить о состоянии сенсомоторных функций отдельных структур мозга [9].

Целью настоящего исследования было проведение сравнительного анализа статических показателей быстрых движений глаз, осуществлявшихся в условиях предъявления визуальных и звуковых сигналов здоровым испытуемым 18-40 летнего возраста.

Материалы и методы. Движения глаз регистрировались методом электроокулографии (ЭОГ), а управление характером движений, скоростью, направлением и другими параметрами движений визуальных объектов на экране монитора, задавалось оригинальными компьютерными программами [1].

Для выполнения рефлекторно-произвольных саккадических движений глаз испытуемому предъявляли на равномерном темном фоне, в центре экрана монитора объект в виде квадрата красного цвета размером 3 мм, который каждые 3 сек совершал скачкообразные только горизонтальные или горизонтальные и вертикальные перемещения на угловые расстояния 20° от точки в центре экрана и затем возвращался назад в центр. Очередность перемещения объекта вправо, влево, вверх, вниз определялась компьютерной программой в произвольном порядке. Перед началом тестирования испытуемого просили фиксировать взор на объекте, находящемся в центре экрана. При появлении объекта в новой координате на периферии экрана, ему предлагалось как можно быстрее перебросить на него взор, зафиксировать его в этой координате, а затем, как можно быстрее вернуть взор в исходную центральную координату. К моменту возврата взора в центр экрана, свечение объекта в нем ещё отсутствовало и, таким образом, испытуемые осуществляли возврат взора в исходную координату экрана по памяти.

Произвольные движения глаз осуществлялись при выполнении антисаккад. При этом испытуемым демонстрировали те же – горизонтальные движения объекта на экране, но их инструктировали совершать движения глаз в зеркальном направлении по отношению к объекту, переместившемуся в боковую координату и затем, как можно быстрее возвращать взор в центр экрана. Испытуемых просили так же совершать сочетанные типы движений, цикл которых состоял из антисаккады и следовавшей за ней саккады.

Для выполнения рефлекторно-произвольных слуховых саккад испытуемым подавали через наушники звуковой сигнал либо в правое, либо в левое ухо и просили совершать быстрые движения глаз в координату постоянно светящейся точки на экране.

расположенной на стороне уха, в которое подавался звук. Кроме того, при предъявлении испытуемым звуковых сигналов исследовались показатели недифференцированной саккадической реакции, когда испытуемых просили совершать движения глаз только в одну сторону независимо от направления подаваемого им звукового сигнала.

В отдельной серии опытов исследовалось время (латентный период - ЛП) простой сенсомоторной реакции испытуемых, когда их просили нажимать на клавишу ввода компьютера при появлении на экране визуального объекта или подаче через наушники звуковых сигналов.

Проанализировано более 2-х тыс циклов саккадических движений глаз выполненных 26 здоровыми испытуемыми и около 1800 показателей ЛП сенсомоторной реакции, определенных у 174 испытуемых.

Показатели саккад испытуемых (синхронность движения обоих глаз, угол отклонения, длительность саккад, ЛП, продолжительность фиксации взора на объекте): ЛП простой и дифференцированной сенсомоторной реакции, рассчитывались с помощью оригинальных компьютерных программ и выражались средними значениями вычисленными из многих циклов движений, выполнявшихся каждым испытуемым.

Результаты и обсуждение. На рис.1 приведены электроокулограммы (ЭОГ) одиночного цикла горизонтальных саккадических движений глаз испытуемого, на которых демонстрируются основные статические показатели саккад. Обычно испытуемые выполняли нормометрические прямые (центрифугальные) саккады, когда взор при его переводе в новую точку фиксации точно достигал цели (A1,B1, рис 1). Однако, в ряде случаев (чаще при осуществлении антисаккад и слуховых саккад) взор при его переводе в новую координату не достигал цели в результате “недолета” и при этом осуществлялась прямая гипометрическая саккада (B2), которая тут же корректировалась небольшой коррекционной саккадой (B3). В других случаях, чаще при возвратных (центрипетальных) саккадах и антисаккадах (A3,4; B5,6), взор испытуемых не достигал цели вследствие ее “перелета”. При этом регистрировалась гиперметрическая саккада (A4), корректировавшаяся новой коррекционной саккадой (A5).

Латентный период движений рассчитывался по длительности временного интервала от момента предъявления (отмечен стрелками на рис.1) визуального или звукового сигнала до начала осуществления саккады, или от момента завершения неточной саккады до начала коррекционной (ЛП1;ЛП2). Продолжительность периода фиксации взора (A2,B4) в реальной или кажущейся координате визуального объекта оценивалась по длительности интервала между окончанием прямой и началом возвратной саккады.

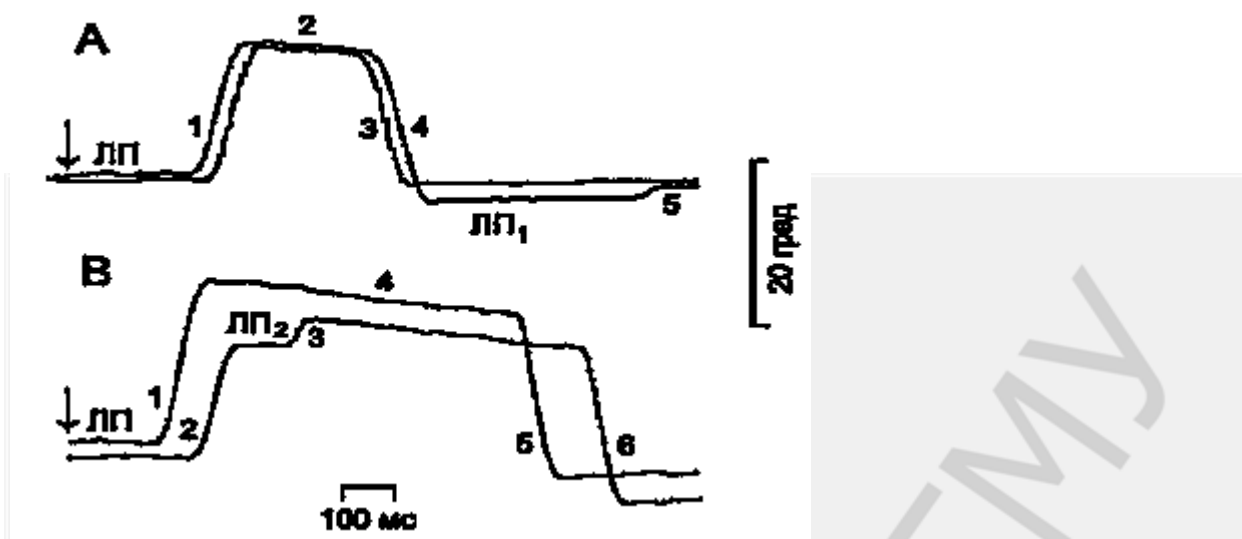


Рис.1. Статические характеристики саккадических движений глаз на предъявление визуальных объектов. А (сверху): 1 – прямые нормометрические саккады, 2 - фиксация взора на визуальном объекте, 3 – возвратная нормометрическая, 4 – возвратная гиперметрическая саккада, 5 – коррекционная саккада. В (снизу): 1 – прямая нормометрическая, 2 – прямая гипометрическая, 3 – коррекционная, 4 – фиксация, 5,6 – нормометрические возвратные саккады. ЛП, ЛП1, ЛП 2 – латентные периоды. Стрелками отмечен момент предъявления визуальных или звуковых сигналов.

Длительность саккад оценивалась по продолжительности интервала от начала саккады до ее окончания. Все значения статических показателей саккадического цикла выражались в мс.

Сводные данные анализа статических показателей движений глаз испытуемых приведены в табл 1, из которой видно, что длительность ЛП изученных саккад колебалась от 162,6 мс до 291,5 мс. В этих же временных пределах колебались значения длительности ЛП простой сенсомоторной реакции (СМР) здоровых испытуемых на предъявление визуального объекта в центре экрана, когда их инструктировали как можно быстрее нажимать клавишу ввода клавиатуры компьютера на появление объекта. При этом ЛП СМР мужчин (n=37) составил 280,0±41,9 мс и ЛП СМР женщин (n=89) - 300,0±49,7 мс. Длительность ЛП прямых рефлекторно-произвольных слуховых саккад составила у испытуемых 201,3±55,4 мс и была самой короткой по сравнению с длительностью ЛП подобных им прямых визуальных саккад (240,3±32,6 мс) или произвольных визуальных антисаккад (257,0±37,2 мс).

Длительность ЛП слуховых саккад, при выполнении которых от испытуемых не требовалось дифференцировать направление звука, была еще короче и составила 162,6±35,8 мс (?ЛП = 38,7 мс). Более низкие значения ЛП выявлены и при исследовании сенсомоторной реакции на звуковой сигнал, когда не требовалось осуществления дифференцированного двигательного ответа - 243,6±48,9 мс у мужчин (n=47), 268,8±54,1 мс у женщин (n=127). Длительность ЛП сенсомоторной реакции возрастала при осуществлении движений, дифференцированных по направлению звукового сигнала - 317,6±82,3 мс (?ЛП = 74,0 мс) у мужчин (n=47) и 398,6±209,2 мс (?ЛП = 129,8 мс) у женщин (n=127).

Таблица 1

Статические показатели саккад здоровых молодых людей

	Визуал. горизонт. сакк. А	Слух. горизонт. сакк. В	Визуал. горизонт. антисакк. С	Визуал. горизонт. анти+сакк. D	Визуальн. горизонт. сакк. из 4-х напр. Е	Визуал. вертик. сакк из 4-х напр. F	Слух. горизонт. недифф. сакк. G
Латен- тный период	(n=26)				(n=22)		
	240,3 ± 32,6 ($<001D$)	201,3 ± 55,4 ($<01A$)	257,0 ± 37,2	291,5 ± 45,2 ($<05C$)	254,4 ± 26,4	263,6 ± 37,3	162,6 ± 35,8 ($<01B$)
Длит. прям. сакк.	67,8 ± 7,8 ($<001C$)	71,5 ± 8,1 ($<05B^*$, $<01C$)	80,5 ± 12,4 ($<001A$, $<01B$)	78,2 ± 11,6 ($<001A$)	68,0 ± 6,5	66,4 ± 9,0	68,5 ± 7,3 ($<01G^*$)
Длит. возвр. сакк.	70,7 ± 10,6 ($<05B$)	78,2 ± 11,6 ($<05B^{**}$)	72,9 ± 10,7 ($<05C^{**}$)	72,5 ± 12,0	70,9 ± 10,3	69,0 ± 11,2	76,5 ± 9,7
Фикса- ция	276,4 ± 130,5 ($<05C$)	334,7 ± 166,2	354,6 ± 132,6	280,4 ± 76,0	265,7 ± 79,1 ($<05C$)	290,3 ± 94,3	363,0 ± 142,6
Длит. цикла	667,5 ± 213,4	670,9 ± 171,0	755,9 ± 135,2	1490,2 ± 266,0	654,3 ± 98,2	673,5 ± 114,9	683,7 ± 136,7

* - по отношению к длительности возвратных саккад

** - по отношению к длительности прямых саккад

n – число испытуемых;

- в скобках указано значение P (степень достоверности различий) без нуля перед запятой.

Из таблицы 1 видно так же, что длительность ЛП произвольных визуальных антисаккад возрастает до 291,5?45,2 мс при усложнении двигательной задачи (последовательное выполнение антисаккады и саккады) и тенденция увеличения ЛП отмечается для саккад, осуществлявшихся в условиях возрастания с 2-х до 4-х вариантов предлагавшихся направлений движения визуальных объектов.

Средние значения длительности саккад при угле отклонения глаз в пределах 20 град колебались от 66,4 мс (вертикальные саккады) до 80,5 мс (горизонтальные антисаккады). При этом длительность (67,8?7,8 мс) прямых произвольно-рефлекторных визуальных саккад была меньше длительности (80,5?12,4 мс) прямых произвольных визуальных антисаккад. В целом, длительность прямых произвольно-рефлекторных саккад оказалась больше длительности аналогичных обратных саккад, в то время как длительность прямых произвольных антисаккад была больше длительности таких же возвратных антисаккад.

Значения длительности фиксации (265,7 – 290,3 мс) были близкими к длительности ЛП при осуществлении визуальных саккад, когда по условиям их выполнения испытуемым требовалось перевести взор из координаты светящейся точки на периферии экрана в его центр. При выполнении слуховых саккад и визуальных антисаккад длительность фиксации возрастала до 334,7 – 363,0 мс, хотя при выполнении сложных последовательных саккад фиксация была менее продолжительной (280,4?76 мс).

Продолжительность саккадического цикла, включавшего ЛП, длительность прямой возвратной саккад и фиксации, была близкой (654,3-683,7мс) для визуальных и слуховых саккад. В то же время продолжительность произвольного цикла визуальных антисаккад (755,9?135,2 мс) оказалась больше, чем продолжительность цикла рефлекторно-произвольных визуальных саккад (667,5?213,4 мс).

Как правило, при выполнении саккад наблюдалась относительная синхронность их начала и окончания обоими глазами, однако динамика саккад, осуществлявшихся приводящим и отводящим глазом, могла несколько отличаться.

Одним из важных показателей, характеризующих состояние функций глазодвигательных структур мозга, является длительность ЛП саккадических движений глаз и сенсомоторных реакций. ЛП включает в себя временные затраты органов зрения или слуха и их афферентных структур мозга на восприятие, обработку и передачу в первичную сенсорную кору визуального или звукового афферентных сигналов; их обработку, формирование в зрительных (слуховых) полях коры программы предстоящего рефлекторного или произвольного движения, в соответствии со значимостью сигнала и/или полученной инструкцией; передачу эфферентных команд к глазодвигательным центрам ствола мозга и далее к наружным глазным мышцам. Как следует из приведенных результатов исследования, даже для здоровых людей характерна существенная разница в длительности ЛП саккад и простой двигательной реакции.

Согласно существующим данным, полученным на экспериментальных животных и наблюдениям с помощью функционального магниторезонансного исследования динамики активности мозга у людей, выполнявших саккады, упрощенная схема запуска рефлекторно-произвольных визуальных саккад представляется следующим образом (рис.2). После поступления из сетчатки (Кортиева органа) афферентных сигналов в первичную зрительную (слуховую) кору и их обработки, активации нейронами зрительной (слуховой) коры саккадических нейронов глазного поля теменной коры, они по нисходящим путям активируют саккадические нейроны передних бугорков 4-холмия среднего мозга, а последние подавляют активность так называемых омнипаузных нейронов ствола мозга [2]. Поскольку, будучи активными, омнипаузные нейроны оказывают тормозное влияние на нейроны генератора саккад ствола мозга, то снятие этого торможения после подавления их активности, сопровождается взрывной активностью нейронов стволового генератора саккад, включая центры горизонтального и вертикального взоров, активацией нейронов глазодвигательных ядер и запуском саккад.

Для запуска произвольных саккад требуется активация уже не столько глазного поля теменной коры, сколько глазных полей лобной (префронтальной - поле 8 по Бродману; дополнительной моторной и дорзолатеральной) коры. Нейроны глазных полей лобной коры далее активируют нейроны верхних бугорков и в дальнейшем используются те же нейронные пути, что и для запуска рефлекторных саккад [6].



Рис.2. Схематическое представление нейронных путей организации глазных саккад и визуально ведомых моторных реакций. Тонкими сплошными линиями представлены пути рефлекторных саккад; толстыми сплошными – произвольных саккад; пунктирными – моторных реакций мышц предплечья и кисти. Другие пояснения приведены в тексте.

Таким образом, основные различия ЛП визуальных и слуховых рефлекторных или произвольных саккад могут быть объяснены различными временными затратами на обработку, анализ афферентных сигналов и формирование моторных программ запуска саккадических движений глаз. Так, из различий длительности ЛП дифференцированных и недифференцированных слуховых саккад следует, что мозг здоровых молодых людей на осуществление этой операции тратит около 40 мс. Затраты мозгом времени на подобные операции закономерно возрастают при усложнении двигательных задач и, например, для осуществления сложных последовательных саккад в тесте антисаккада+саккада, составили около 50 мс.

Использование различных нейронных путей могут быть объяснены меньшие величины ЛП глазных саккад, чем ЛП простой сенсомоторной реакции, реализуемой мышцами кисти руки. Для осуществления этой реакции требуется осуществление активации нейронами глазного поля лобной коры (поле 8), нейронов первичной моторной коры (поле 4) в области представительства кисти, и дальнейшая передача эфферентных команд по кортикоспинальному пути к моторным нейронам спинного мозга на уровне С7-С8, Т1, иннервирующим мышцы кисти [2]. При этом, более короткий ЛП глазных саккад целесообразен и с той точки зрения, что визуально ведомые - даже самые быстрые движения руки, должны предваряться более ранним, саккадическим поворотом глаз к интересующему объекту [8].

Наблюдавшиеся нами и другими авторами различия продолжительности прямых и возвратных (по памяти) саккад у одного и того же испытуемого [9], являются, вероятно, следствием с одной стороны чрезвычайной сложности нейронных механизмов, контролирующих точность саккадических движений, а с другой - различными условиями (например, наличием или отсутствием в поле зрения испытуемого визуального объекта), в которых функционируют эти механизмы.

Хорошо известно, что в первичной зрительной коре (V1, поле 17 по Бродману), локализация нейронов, воспринимающих визуальные сигналы сетчатки, определяется ретинотопическими координатами или картой места. Таким образом, различные точки на карте зрительной коры соответствуют определенным координатам на сетчатке [4]. В то же время, нейронный формат саккадических моторных команд совершенно отличается от

сенсорного. Глазодвигательные стволовые мотонейроны кодируют характеристики саккад частотно-временными показателями посылки их эфферентных нервных импульсов. В частности, длительность (размер) саккад пропорционален общему числу посланных к наружным мышцам глаз нервных импульсов. При этом глазные мотонейроны расположенные в ядрах 3-го, 4-го и 6-го краниальных нервов, побуждают глазные мышцы двигать глазами уже не в сетчаточных, а в краниотопических координатах, т.е. относительно координат головы [3]. Это значит, что мозг должен трансформировать визуальные сенсорные стимулы, которые кодированы местом расположения активных нейронов в визуальной коре (двухмерное кодирование местом), в саккадические команды для глазодвигательных мотонейронов, которые кодируют свои двигательные команды частотой и продолжительностью разрядов (трехмерное временное кодирование) [7].

Такое кодирование облегчается в условиях наличия в поле зрения визуального объекта, что и отражается более короткими и более точными прямыми саккадами и затрудняется в отсутствие визуального объекта. Действительно, из таблицы 1 видно, что длительность антисаккад и возвратных саккад по памяти больше, чем прямых, и при их осуществлении выявляется меньшая точность движений глаз.

Таким образом, при проведении настоящего исследования получен массив оригинальных данных, характеризующих различные типы нормальных саккадических движений глаз здоровых молодых людей. Сопоставление некоторых полученных нами данных о нормальных характеристиках саккад с подобными данными, приводимыми другими авторами [9], применявшими современные методы исследования, показывает, что они находятся в хорошем соответствии. Это свидетельствует об адекватности примененных нами методических подходов к оценке саккадических движений глаз, и дает возможность их использования для объективной количественной оценки функционального состояния структур мозга, контролирующей глазные движения.

Полученные характеристики саккадических движений глаз могут использоваться в качестве нормативных при проведении нейро-офтальмологических обследований больных заболеваниями ЦНС.

Литература

1. Кубарко А.И., Колесникова М.Л., Кубарко Н.П. Характер саккадических движений глаз при рассеянном склерозе // *Здравоохранение.* - 2003. - №1, С.18-22.
2. Biren M., Schaal S. Forward models in visomotor control // *J.Neurophysiol.* – 2000. - Vol.88. - P. 942-953.
3. Crawford J., Guitton D., Guitton D. Visual-motor transformations required for accurate and kinematically correct saccades // *J.Neurophysiol.* – 1997. - Vol.78. - P. 1447-1467
4. Groch M.J. How is a sensory map read out? Effects of microstimulation in visual area MT on saccades and smooth pursuit eye movements // *J. Neurosci.* – 1997. - Vol.17. - P. 4312-4330
5. Jacobs R. J. Visual resolution and contour interaction in the fovea and periphery // *Vision Res.*-1979.- Vol.19.- P.1187-1195.
6. Kimmig M., Greenlee W., Gondan M., Schira M., Kassubek J., Mergner T. Relationship between saccadic eye movements and cortical activity as measured by fMRI: quantitative and qualitative aspects // *Exp. Brain Res.* – 2001. - Vol. 141. - P.184–194
7. Klier E., Crawford J.D. Human oculomotor system accounts for 3-D eye orientation in the visual-motor transformation for saccades // *J.Neurophysiol.* – 1998. - Vol.80. - P. 2274-2290.

8. Lawrence S.H., Calton J.L., Dickinson A.R., Lawrence B.M. Eye hand coordination saccades are faster when accompanied by a coordinated arm movement // J.Neurophysiol. - 2002. -Vol.87. - P. 2279-2286

9. Leigh R.J., Zee D.S. The neurology of eye movements. 3-rd ed. New York: Oxford University Press: 1999

10. O'Driscoll G.A., Alpert N.M., Matthysse S.W., Levy D.L., Rauch S.L., Holzman P.S. Functional neuroanatomy of antisaccade eye movements investigated with PET // Proc. Natl. Acad. Sci. -1995. - Vol. 92. - P. 925-929.

РЕПОЗИТОРИЙ БГМУ