

## **Временные параметры обработки сенсорных сигналов головным мозгом при осуществлении ошибочных глазных саккад и их коррекции**

*Белорусский государственный медицинский университет*

В статье приведены данные количественной оценки статических и динамических свойств коррекционных саккад здоровых людей. Различия в продолжительности латентных периодов, максимальной скорости и других показателей коррекционных саккад, используются для обсуждения стратегий мозга по обработке сенсорных сигналов и организации нормальных и коррекционных движений глаз. Ключевые слова: саккады глаз, коррекционные саккады, механизмы регуляции.

При осуществлении человеком горизонтальных визуальных саккад, могут регистрироваться одиночные гипометричные движения глаз, когда взор не достигает визуальной цели (имеется “недолет” координат ее расположения) или гиперметричные, когда взор не останавливается на цели вследствие “перелета” места ее расположения. Такие дисметричные движения глаз могут наблюдаться как при выполнении прямых-центрифугальных, так и возвратных-центрипетальных саккад. Дисметричные движения глаз обычно исправляются дополнительными коррекционными саккадами (КС) небольшой амплитуды [4].

При осуществлении произвольных-антисаккадических движений, когда необходимо перевести взор в сторону противоположную координате внезапно появившегося в поле зрения визуального объекта, кроме дисметричных движений, могут наблюдаться ошибочные направления движения глаз, вследствие того, что мозг не может подавить просаккаду-рефлекторную саккадическую реакцию поворота глаз к неожиданному раздражителю. Ошибочные направления саккад могут наблюдаться при осуществлении горизонтальных слуховых саккад, когда глаза совершает ошибочную саккаду при затруднении дифференцировки направления звука, подаваемого раздельно в каждое ухо. Такие ошибки движения глаз так же исправляются дополнительной КС. Коррекционные саккады инициируются через промежуток времени, затрачиваемый мозгом для процессинга сигналов ошибок исполнения саккад и формирования новой двигательной программы КС [14].

Целью настоящего исследования был анализ временной динамики обнаружения и коррекции мозгом дисметричных и ошибочных саккад у здоровых молодых людей.

### Материал и методы

Проанализированы показатели КС, с помощью которых корригировались дисметричные и ошибочные саккады, зарегистрированные при осуществлении около 2,4 тыс циклов горизонтальных саккадических движений глаз 28-ю здоровыми испытуемыми 18-40 летнего возраста.

Модели движений зрительных объектов, при слежении за перемещениями которых у испытуемых возникали визуальные рефлекторно-произвольные или произвольные саккадические движения глаз, а так же тесты, при выполнении которых, у испытуемых вызывались слуховые саккады описаны нами ранее [3].

Предлагавшиеся испытуемым парадигмы движения объектов, позволяли

моделировать условия, способствовавшие осуществлению дисметричных саккад с последующим их исправлением КС [18].

Техника регистрации электроокулограмм (ЭОГ), управление характером, скоростью, направлением и другими параметрами движений объектов на экране монитора, задавались оригинальными компьютерными программами [3,4].

Показатели нормометричных и КС испытуемых (угол отклонения, длительность, латентный период (ЛП), синхронность, достигавшиеся максимальные значения скорости и ускорения саккад) рассчитывались с помощью оригинальных компьютерных программ и выражались средними значениями, вычисленными из многих циклов движений глаз, выполненных испытуемыми.

#### Результаты и обсуждение

Проанализирована динамика коррекции 220 циклов дисметричных и 73 циклов ошибочных саккадических движений глаз, наблюдавшихся при осуществлении испытуемыми саккад и антисаккад в горизонтальной плоскости. Вид и динамические характеристики КС, осуществлявшихся при исправлении дисметричных движений глаз представлен на рис.1. Из представленных на нем записей гипометричных движений глаз видно, что степень гипометрии горизонтальных саккад могла быть различной. В большинстве случаев гипометрия была небольшой и могла корригироваться одиночной КС. В некоторых случаях, при выполнении антисаккадических движений глаз регистрировались более выраженные гипометричные саккады, и для достижения конечных координат мнимой визуальной цели, требовалось осуществление ряда КС. Движения глаз при этом приобретали ступенчатый характер. Гипометричные саккады наблюдались чаще при осуществлении прямых центрифугальных движений глаз и реже при осуществлении возвратных центрипетальных движений. Гиперметричные саккады (рис.1) чаще наблюдались при осуществлении центрипетальных движений, когда, по условиям тестирования, возврат взора в центральную координату визуального объекта осуществлялся в отсутствие последнего, т.е. по памяти испытуемого.

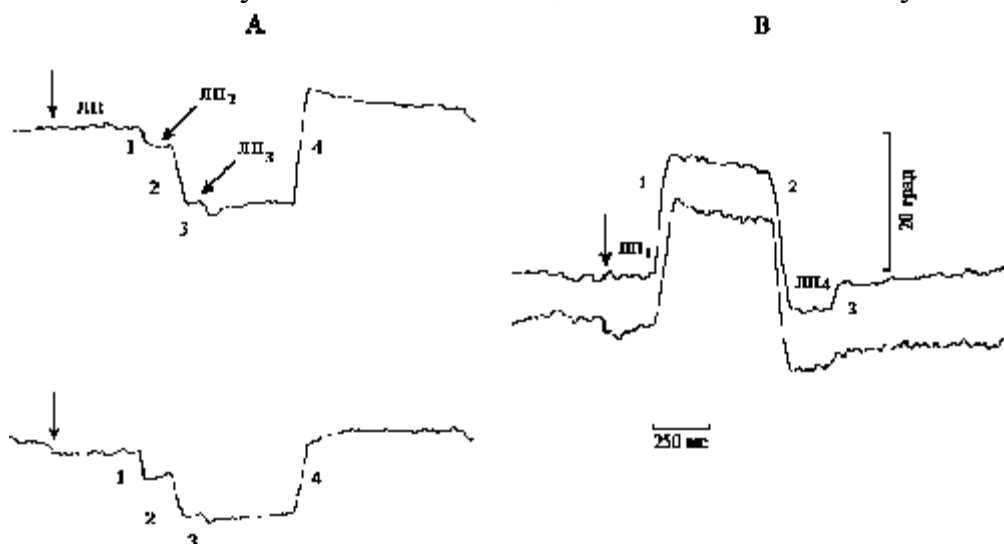


Рис.1. Электроокулограммы саккадических движений глаз на предъявление визуальных объектов. А. 1-прямые центрифугальные левосторонние гипометричные саккады правого (сверху) и левого (снизу) глаз; 2,3 – коррекционные саккады; 4 – нормометричные возвратные центрипетальные саккады. В. 1 – прямые центрифугальные правосторонние нормометричные саккады глаз; 2 – гиперметричные возвратные центрипетальные саккады; 3 – коррекционные саккады.

ЛП, ЛП1-латентные периоды центрифугальных саккад; ЛП2, ЛП3, ЛП4 – латентные периоды коррекционных саккад.

Сводные результаты анализа коррекции дисметричных саккад представлены в таблице 1. Пример оценки скорости саккадических движений глаз приведен на рис. 2.

Анализ динамики движений глаз показал, что средняя длительность нормометричных прямых и возвратных саккад у здоровых испытуемых колебалась в пределах 67-71 мс. Значения достигавшейся максимальной угловой скорости поворота глаз при выполнении нормометричных саккад были в пределах 350 – 370 град/с и изменялись пропорционально углу поворота глаз. Так, при осуществлении гипометричных движений (угол отклонения 15,5 град), максимальная скорость саккад составляла  $273,7 \pm 62,8$  град/с, а при гиперметричных саккадах (угол отклонения 25,1 град) –  $466,8 \pm 102,7$  град/с. Значения достигавшиеся максимальной скорости КС были меньшими, чем скорости нормометричных движений, и при коррекции дисметричных движений глаз (угол поворота глаз составил около 4,3 град), максимальная скорость КС колебалась в пределах 102 – 109 град/с. Средняя величина саккадической дисметрии при отклонении глаз на угол 20 град и величина КС были близкими по амплитуде и составили около 4,5 град. Продолжительность КС саккад колебалась в пределах 39-48 мс.

Обращают на себя внимание величины ЛП прямых саккад и КС испытуемых. Так, ЛП прямых нормометричных и гипометричных движений глаз составили  $239,7 \pm 28,9$  мс, а ЛП коррекционных движений глаз после выполнения гиперметричных саккад  $240,6 \pm 42,4$  мс и не отличались по их величине. В то же время длительность ЛП коррекционных саккад после выполнении гипометричных движений составила лишь  $96,0 \pm 27,4$  мс ( $p < 0.001$ ).

Из сопоставления показателей нормальных, дисметричных и ошибочных саккад (табл. 1) видно, что они отличаются не только по своим средним значениям, но показатели дисметричных и ошибочных движений имеют существенно большую дисперсию, чем такие же показатели нормальных саккад. Так, если длительность нормальных саккад при отклонении глаз на 20 град составила  $67,8 \pm 7,8$  мс, то длительность гиперметричных саккад составила  $84,3 \pm 19,4$  мс, гипометричных –  $60,5 \pm 15,8$  мс и ошибочных –  $60,5 \pm 17,6$  мс.

Таблица 1

Показатели динамики визуальных саккадических движений глаз испытуемых

Вид саккад	ЛП	Дли- тель- но- сть	Амп- литу- да	Макс. скор- ость	ЛП	Дли- тель- но- сть	Амп- литу- да	Макс. скор- ость
	мс	мс	град	град/с	мс	мс	град	град/с
Нормо- метрич- ная	Прямая (n 1845)				Возвратная (n 1845)			
	239,7 +	67,8 +	20,0 +	349,6 +	-	70,7 +	20,0 -	372,0 +
	28,9	7,8	0,7	82,7		10,6	0,9	81,9
Гипо- метрич- ная	Прямая (n=98)				Коррекционная (n=98)			
	239,7 1	60,5 1	15,5 1	273,7 1	96,0 1	39,3 1	4,3 1	102,5 1
	28,9	15,8	1,3	62,8	27,4	8,1	1,5	21,3
Гипер- метрич- ная	Возвратная (n=122)				Коррекционная (n=122)			
	-	84,3 ±	25,1 ±	466,8 ±	240,6 ±	48,1 ±	4,3 ±	108,9 ±
		19,4	5,1	102,7	42,4	19,6	2,5	24,2
Ошиб- ка движе- ния	Ошибочная сакк. (n=51)				Коррекционная сакк. (n=51)			
	254,8 ±	60,5 ±	14,5 ±	313,9 ±	88,6 ±	95,2 ±	31,1 ±	464,5 ±
	95,8	17,6	5,8	122,0	37,3	30,9	10,2	179,8
	p<,05				p<,01			

n – число проанализированных саккад;

p – достоверность различий между показателями гипо-, гипер-, ошибочных и коррекционных саккад и аналогичными показателями нормометричных саккад; в остальных случаях достоверность различий приведенных, но не отмеченных знаком “p” показателей в таблице составляет p<,001

Угол, на который отклонялись глаза до прерывания исполнения ошибочных саккад, составил  $14,5 \pm 5,8$  град и продолжительность ошибочных саккад составляла  $60,5 \pm 17,6$  мс. Длительность КС составила  $95,2 \pm 30,9$  мс и глаза при их выполнении отклонялись в среднем на угол  $31,1 \pm 10,2$  град. Из сопоставления разниц значений угловых амплитуд отклонений глаз при совершении нормальных (20 град) и ошибочных движений (14,5 град), а так же при выполнении КС (31,1 град) не трудно рассчитать, что средняя ошибка движения составляла 5,5 град, а амплитуда КС составляла около 11 град. Из этого следует, что при исправлении ошибочных саккад глаза совершали гиперметричные движения.

Из табл.1 видно, что длительность ЛП ошибочных саккад была большей, чем нормальных и составила  $254,8 \pm 95,8$  мс (p<0,05), а ЛП коррекции ошибок движений глаз составил  $88,6 \pm 37,3$  мс и был существенно короче такового для нормометричных саккад (p<0,001). Динамика изменений скорости, ускорения и других показателей КС представлена на окулограммах рис.2.

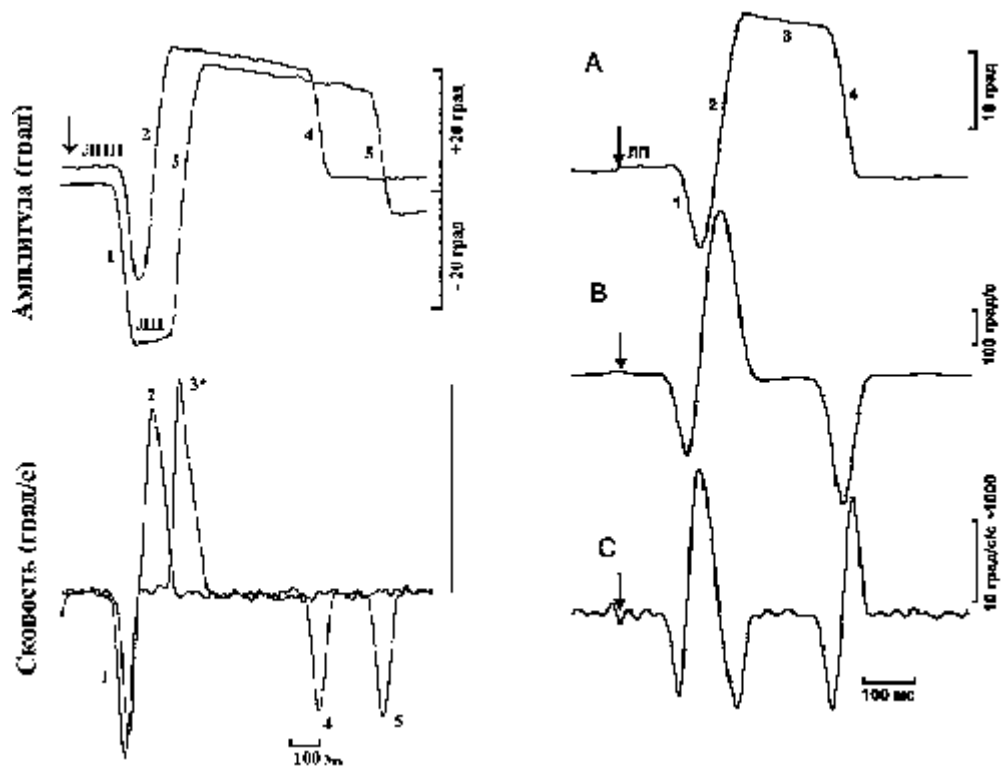


Рис.2. Латентные периоды (ЛП); динамика изменения скорости (1,2,3 внизу слева, В справа) и ускорения (С справа) ошибочных саккад (1); коррекционных (2,3 слева и 2А справа) саккад. 4,5 (вверху) – возвратные центрипетальные саккады и изменения их скорости. (4,5 внизу слева; В справа). 3А – период фиксации.

Как видно на приведенных окулограммах, для ошибочных и КС отмечается пропорциональная зависимость скорости от амплитуды саккады. Подобная зависимость отмечалась для дисметричных движений глаз и их КС, а так же описана для нормальных саккад [4,8].

На рис. 2, 3 приведены примеры окулограмм, демонстрирующие динамические показатели саккад и временные возможности мозга в обнаружении, прерывании ошибочных саккад и инициировании КС. Из анализа окулограмм следует, что максимальные скорости движения глаз во время выполнения саккад достигались к 30-ой мс от их начала при осуществлении ошибочных и к 33-ой мс при осуществлении КС. Максимальное ускорение глаз при выполнении ошибочных и КС развивалось к 21-ой мс.

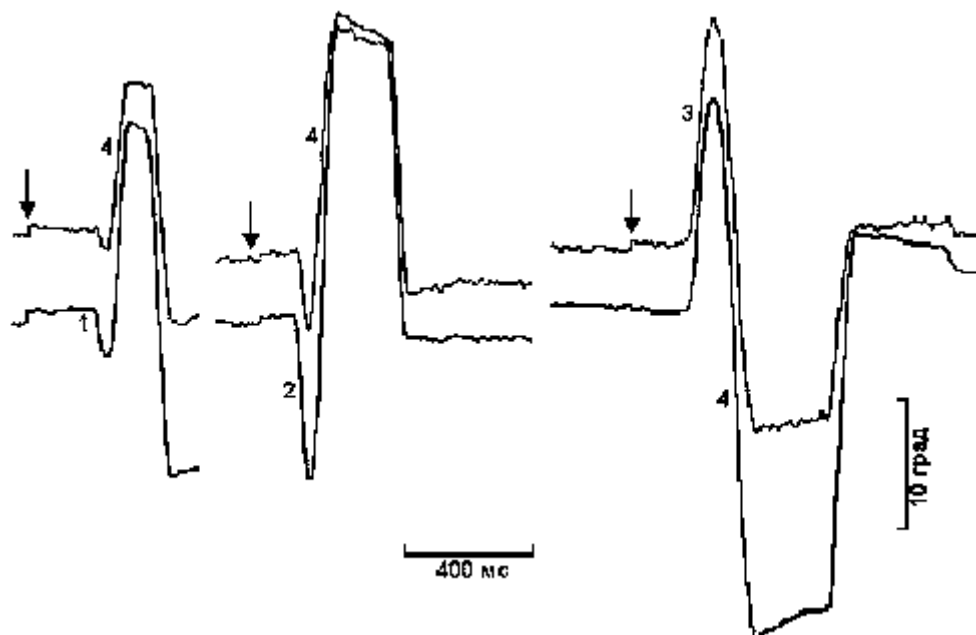


Рис.3. Угловые отклонения глаз при прерывании выполнения ошибочных саккад: центрифугальных вправо (1,2), центрифугальной влево (3,) и длительность ЛП между окончанием ошибочных и началом их коррекционных саккад (4). Стрелками показан момент предъявления испытуемым визуального объекта; кривые более черного цвета отражают динамику движений левого, а светлые – правого глаза.

На окулограммах рис. 3 видно, что движения обоих глаз при осуществлении ошибочных и КС происходили относительно синхронно, но амплитуда идентичных саккад для каждого глаза могла несколько отличаться. На записях движений глаз рис. 3 видно так же, что мозг мог обнаруживать ошибочность движения и прерывать саккаду в начале (1), в середине (2) ее осуществления, или к моменту ее завершения (3). Если в среднем прерывание саккад наблюдалось при отклонении глаз на угол около 60% от ожидавшегося, то в отдельных случаях их остановка наблюдалась уже при отклонении лишь на угол 15-20% от ожидавшегося. При этом достижение максимума ускорения и начало его снижения регистрировались на 10-ой мс осуществления ошибочной саккады.

В 38% случаев, наблюдавшихся визуальных ошибочных саккад, их коррекция осуществлялась практически без ЛП или он был менее 80 мс (рис.2,3), а среднее значение ЛП инициирования коррекционных саккад ( $88,8 \pm 37,3$  мс) оказалось короче более чем в 2 раза, чем продолжительность ЛП нормальных саккад ( $239,7 \pm 28,9$  мс).

При исследовании слуховых саккад и динамики коррекции ошибок их выполнения, выявлен ряд различий в сравнении с визуальными саккадами. Так ЛП нормальных слуховых саккад оказался короче, чем визуальных (201,3 мс и 239,7 мс, соответственно; табл.1,2). В то же время продолжительность слуховых саккад и их максимальная скорость при одинаковом угле поворота глаз были больше, чем визуальных. ЛП ошибочных слуховых саккад так же оказался более коротким, чем визуальных антисаккад ( $207,6 \pm 72,2$  мс и  $254,8 \pm 95,8$  мс, соответственно). Особенностью коррекции ошибочных слуховых саккад оказалось то, что в отличие от коррекции визуальных саккад, ни в одном из наблюдавшихся случаев инициировании слуховых, не зарегистрировано нулевого или близкого к нулю значения латентного периода КС, а ЛП коррекции ошибочных слуховых саккад был более длительным ( $113,2 \pm 59,6$  мс), чем визуальных ( $88,6 \pm 37,3$  мс).

Из анализа данных времени прерывания ошибочных саккад следует, что структуры мозга, контролирующие движения глаз, уже в течение первых десятков мс осуществления саккад не только получали сигналы о направлении их движения, но успевали оценивать его точность и посылать эфферентные сигналы, вызывавшие последующее торможение движения глазных яблок.

Таблица 2

Показатели динамики слуховых саккадических движений глаз испытуемых

Вид саккад	ЛШ	Дли- тель- но- сть	Ам- плиту- да	Макс скор ость	ЛШ	Дли- тель- но- сть	Ам- плиту- да	Макс. скор ость
	мс	мс	град	град/с	мс	мс	град	град/с
Нормо- метрич ная	Прямая (n 560)				Возвратная (n 560)			
	201,3	71,5	20,0	359,3	-	78,2	20,0	374,6
	+	+	+	+	+	+	+	+
	55,4	8,1	0,6	76,7		11,6	0,9	83,9
Ошиб- ка движе- ния	Ошибочная сакк. (n=22)				Коррекционная сакк. (n=22)			
	207,6	67,6	17,3	344,8	113,2	100,4	36,2	497,3
	⊥	⊥	⊥	⊥	⊥	⊥	⊥	⊥
	72,2	15,4	4,6	86,8	59,6	19,8	9,6	127,0

По их динамическим характеристикам – высокой скорости, кратковременности, саккады глаз принято относить к баллистическим движениям, в ход осуществления которых внесение каких-либо изменений невозможно. Однако, в экспериментах на животных было показано, что если во время осуществления саккад подвергнуть электрической стимуляции омнипаузные нейроны интерпозитного ядра шва ствола мозга, то в этот момент саккады прерываются [17]. На основании результатов более ранних исследований саккадических движений глаз человека предполагалось, что минимальное время задержки в глазодвигательной системе, достаточное для того, чтобы оказать влияние на осуществление саккад, должно быть меньше длительности самой саккады [2]. Таким образом, в условиях наших наблюдений, возможность вмешаться в ход осуществления саккад на угол 20 град, могла быть реализована через минимальный промежуток времени от их начала, или не ранее чем 60-70 мс (табл.1).

Из полученных нами данных следует, что мозг человека может обнаруживать ошибочность направления выполняемых антисаккад и прерывать их уже при отклонении глаз на угол 15-20% от ожидавшегося или всего через 10-30 мс от их начала. С помощью каких механизмов возможна реализация столь быстрых реакций глазодвигательной системы мозга±

При поиске ответа на этот вопрос необходимо иметь в виду системный характер организации зрительных функций [5] и важно выяснить наиболее вероятную природу афферентных сигналов, используемых мозгом для оценки точности выполнения саккад и вероятные нейронные пути, используемые им для коррекции столь кратковременных и быстрых движений.

Учитывая одинаковую поперечно-полосатую природу наружных мышц глаз, осуществляющих их саккадические движения, и других скелетных мышц, можно попытаться провести сравнительный анализ сенсорных механизмов, с помощью которых мозг оценивает их функциональное состояние и корригирует сокращение.

Известно, что для оценки напряжения и коррекции произвольных сокращений поперечно-полосатых скелетных мышц используются афферентные сигналы проприорецепторов, тактильных рецепторов, вестибулорецепторов, фоторецепторов сетчатки, на основании анализа которых моторные центры ЦНС посылают эфферентные команды к мышцам для коррекции их тонического напряжения или сокращения. Для оценки и коррекции движений глаз так же могут использоваться афферентные сигналы такой же природы [7,9]. Однако ранее было показано, что проприоцептивные сигналы от рецепторов глазных мышц имеют малое значение в регуляции их тонуса и быстрых сокращений, в сравнении с определяющим значением таких же проприоцептивных сигналов скелетных мышц в регуляции сокращения последних. Проприоцептивные сигналы наружных мышц глазных яблок скорее используются для медленного приспособления движений глаз к изменениям сенсорных функций зрения [21].

Для более оперативного сопряжения сенсомоторных функций и быстрой коррекции движений глаз, нейронными структурами зрительного анализатора используются сигналы о смещении визуального изображения на сетчатке [13]. Хотя считается общепринятым, что во время саккадических движений глаз чувствительность сетчатки понижается, но не исключается, что остаточная чувствительность сетчатки может оказаться достаточной для формирования сигналов, которые могут использоваться мозгом для реализации функций зрения [12].

В исследованиях на людях и в экспериментах на животных было установлено, что минимальное время, через которое мозг может получить сигналы от сетчатки для организации ответной глазодвигательной реакции составляет более 70 мс [6]. Эта временная длительность согласуется также с данными анализа времени появления ранних волн зрительных вызванных потенциалов мозга человека [1]. Предполагается, что временной интервал в 70 мс необходим для обработки зрительных сигналов в сетчатке, их передачи в мозг по зрительным путям и для организации ответной глазодвигательной реакции [14]. По данным функционального магниторезонансного исследования временных затрат мозга на формирование реакции внимания, здоровые испытуемые затрачивают на смещение зрительного внимания около 100 мс [11,13].

Повышение нейронной активности в первичной зрительной коре может быть зарегистрировано через 40-60 мс после презентации зрительного стимула, в париетальной коре через 80 мс и через 100 мс визуальная информация достигает глазных полей коры лобных долей мозга [22]. Глазодвигательная система мозга в первые 100 мс после зрительной стимуляции находится в, так называемом, открытом петлевом периоде, когда в силу скоростных ограничений передачи и обработки визуальных сигналов, сигналы сетчатки еще не могут использоваться для управления движениями глаз [14]. Из этого следует, что коррекция движения глаз с использованием сигналов сетчатки может быть реализована не ранее чем через 100 мс после действия зрительного стимула, что и наблюдалось нами в большей части случаев коррекции ошибочных саккад, для которых ЛП превышал 100 мс.



Схема нейронных путей организации и коррекции быстрых движений глаз

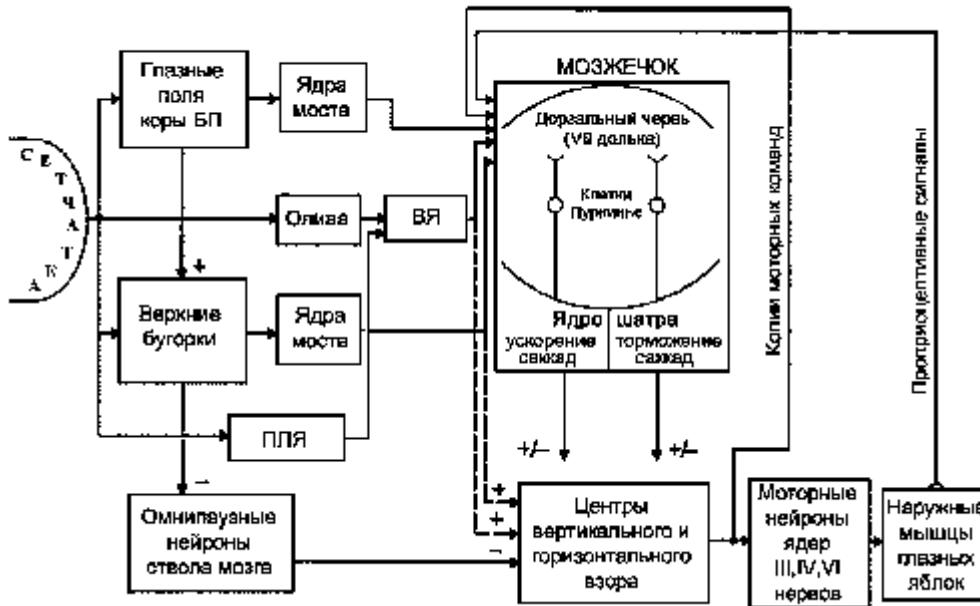


Рис.4. Схематичное представление структур мозга и нейронных путей запуска саккад и контроля за осуществлением саккадических движений глаз (модификация схемы Optican LM, Quaia С.-2002). БП – большие полушария, ВЯ – вестибулярные ядра, ПЛЯ – периподъязычное ядро. Другие пояснения даны в тексте.

Можно предполагать, что одним из вероятных источников сигналов, используемых мозгом для инициирования КС с ЛП менее 100 мс, являются структуры мозга, хранящие внутренние мозговые копии двигательных сигналов, вырабатываемых в процессе формирования моторной программы предстоящих саккад сенсорными и глазодвигательными центрами коры, среднего мозга, ствола, мозжечка и другими центрами ЦНС, контролирующими сенсомоторные функции зрения (рис.4).

Весьма вероятно, что ключевую роль в мгновенной коррекции ошибочных и гипометричных саккад, играют нейронные структуры и пути верхних бугорков четверохолмия, дорзального червя и ядра шатра мозжечка [16,17]. Показано, что верхние бугорки 4-холмия являются частью структур обратной связи слежения за траекторией саккад, при участии которых глаза, совершая компенсаторные движения при повороте головы (вследствие вестибуло-глазного рефлекса) после внезапной остановки вращения головы, останавливаются через ЛП  $44,5 \pm 18,6$  мс, но если движение головы возобновляется, то глаза вновь начинают двигаться уже через ЛП примерно 250 мс [15]. Остановка глаз, при внезапной остановке вращения головы, может, вероятно, рассматриваться как случай коррекции движения в ходе его осуществления, в то время как движение глаз после возобновления движения головы, можно рассматривать как новое движение, требующее для его осуществления формирования новой моторной программы.

К нейронным структурам дорзального червя (дольки 6 и 7), которые могут быть причастны к хранению копии моторной программы осуществляемой саккады, поступают по каналам локальной обратной связи сигналы копии моторных команд, уже посланных нейронами верхних бугорков и центров горизонтального и/или вертикального взоров к мотонейронам ядер глазодвигательных нервов (рис.4). Можно предполагать, что анализ соответствия параметров предстоящих саккад параметрам, запрограммированным в моторных командах, осуществляется еще до их

начала – во время латентного периода и продолжается в начале осуществления саккад. Одним из подтверждений этого предположения могут быть выявленные нами различия в обнаружении и коррекции ошибочных визуальных и слуховых саккад. Так, при большей длительности ЛП ошибочных визуальных (254,8 мс, табл.1), чем слуховых (207,6 мс, табл.2), глазодвигательные структуры ствола мозга и мозжечка располагали большим промежутком времени, обеспечивающим более раннее выявление и прерывание ошибочной визуальной саккады – при средней длительности 60,5 мс и повороте глаз на угол 14,5 град. Прерывание ошибочных слуховых саккады наблюдалось более поздно, чем визуальных, -при их средней длительности 67,6 мс и угле поворота глаз 17,3 град. Кроме того, как это видно на рис.3, визуальные ошибочные саккады могли быть обнаружены и прерваны уже в самом их начале, а ЛП их коррекции мог быть близким к нулю. Обнаружение и прерывание ошибочных слуховых саккад наблюдалось более поздно, а ЛП инициирования слуховых КС был длительнее (113,2 мс, табл.2), чем коррекционных визуальных (88,6 мс, табл.1).

Мозжечок, на основании сличения хранящихся и поступающих сигналов, в случае их несовпадения, вероятно, и вырабатывает дополнительные корректировочные двигательные команды, которые используются для прерывания ошибочных саккад и запуска коррекционных саккад [6,14]. Важное значение мозжечка в коррекции ошибочных саккад, вытекает и из современных представлений о его роли в организации и координации сенсорных и двигательных функций головного мозга, а так же его возможностей предсказания событий и обучения [10].

В частности, через связи ядер мозжечка с ядрами таламуса и верхних бугорков, мозжечок принимает непосредственное участие в ориентации внимания, программировании и последующем исполнении саккадических движений глаз [15,20].

Использование локальных каналов обратных связей, в описанной нейронной сети инициирования и коррекции саккад, может быть одним из объяснений наблюдавшегося нами прерывания саккад вскоре после их начала и очень коротких ЛП ( $88,6 \pm 37,3$  мс) КС саккад, использовавшихся для исправления ошибочных движений глаз.

Из анализа динамики коррекции гипометричных движений глаз вытекает, что нейронные механизмы, близкие к описанным, могут использоваться и для коррекции гипометрии ( $ЛП=96,0 \pm 27,4$  мс), осуществляемой по ходу еще незавершенного движения глаз. Напротив, для коррекции гиперметричных движений, наблюдаемых при завершении центрипетальных саккад, глазодвигательные структуры мозга используют, вероятно, иные механизмы. Возможно, что КС в этом случае представляют собой новое движение, а не скорректированное продолжение предшествовавшего. При этом допустимо, что мозг для инициирования нового движения может использовать сигналы сетчатки об ошибочности осуществленного гиперметричного движения и, с учетом величины допущенной ошибки, формировать двигательную программу корректировочного движения. Подтверждением такого предположения является большая длительность ЛП ( $240,6 \pm 42,4$  мс), равная длительности ЛП ( $239,7 \pm 28,9$  мс) инициирования нормальных центрифугальных саккад (табл.1).

Таким образом из полученных нами данных следует, что:

-саккады глаз представляют собой особый тип корригируемых баллистических движений;

- мозг здорового человека еще во время латентного периода способен вести сравнительную оценку соответствия параметров предстоящей саккады, заложенных в моторной программе и моторных командах ее осуществления;

- при обнаружении ошибки направления саккад или гипометрии в ходе осуществления движения глаз, мозг исправляет их коррекционными саккадами, используя для их запуска наиболее короткие нейронные пути;

- при обнаружении гиперметрии на завершающем этапе движения, ее исправление осуществляется преимущественно посредством инициирования новой коррекционной саккады через более длительный ЛП

### **Литература**

1. Гнездицкий В.В. Вызванные потенциалы мозга в клинической практике // Москва, "МЕДпресс-информ".-2003.-246с.

2. Гуревич Б.Х. Движения глаз как основа пространственного зрения и как модель поведения // Л.: Наука.-1971.-231 с.

3. Кубарко А.И., Кубарко Ю.А. Нейронные пути и механизмы контроля глазных саккад и визуально ведомых моторных реакций // Белорусский медицинский журнал.-2005.-№1.-С.60-63.

4. Кубарко А.И., Кубарко Ю.А. Динамика саккадических движений глаз и ее механизмы // Белорусский медицинский журнал.-2005.-№3.-С.77-79.

5. Митькин А.А. Системная организация зрительных функций // М.: Наука.-1988.-200 с

6. Becker W. Do correction saccades depends exclusively on retinal feedback± A note on the possible role of non-retinal feedback //Vision Res.-1976.-Vol.16.-P.425-427.

7. Blumer R., Wasicky R., Brugger P.C., Hoetzenecker W., Wicke W.L.M., Lukas J-R. Number, distribution and morphologic particularities of encapsulated proprioceptors in pig extraocular muscles // Invest Ophthalmol Vis Sci.-2001.-Vol.42.-P.3085-3094

8. Boghen D, Troost B.T, Daroff R.B, Dell'Osso L.F, Birkett J.E. Velocity characteristics of normal human saccades // Invest Ophthalmol Vis. Sci.-1974.-Vol.13.-P.619-623.

9. Buisseret P. Influence of extraocular muscle proprioception on vision // Physiol Rev.-1995.-Vol 75.-P.323 – 338

10. Courchesne E. Prediction and preparation: anticipatory role of the cerebellum in diverse neurobehavioral functions // Behav Brain Sci.-1997.-Vol.20.-P.248-249.

11. Desimone R., Dunean J. Neural mechanisms of selective visual attention // Annu. Rev.Neurosci.-1995.-Vol.18.-P.193-222.

12. Garcia-Perez M.A. Intrasaccadic perception // J. Neurosci.-2001.-Vol.21.-P.7313-7322.

13. Goldberg M.E., Colby C.L. Oculomotor control and spatial processing // Curr Opin Neurobiol.-1992.-Vol.2.-P.198-202.

14. Leigh R.J., Kennard C. Using saccades as a research tool in the clinical neurosciences // Brain. – 2003.-Vol.7. – P.1-18.

15. Matsuo S., Bergeron A., Guitton D. Evidence for gaze feedback to the cat superior colliculus: discharges reflect gaze trajectory perturbations // J Neurosci.-2004.-Vol.24.-P.2760-2773

16. Missal M., Keller E.L. Common inhibitory mechanism for saccades and smooth-

pursuit eye movements // J Neurophysiol.-2002.-Vol.88.-P.1880-1892.

17. Neeraj GJ, Keller EL. Comparison of saccades perturbed by stimulation of the rostral superior colliculus, the caudal superior colliculus, and the omnipause neuron region // J.Neurophysiol.-1999.-Vol. 82.-P.3236-3253.

18. Ohtsuka K, Sawa M, Takeda M. Accuracy of memory-guided saccades. // Ophthalmologica.-1989.-Vol.198.-P.53-56.

19. Optican LM, Quaia C. Distributed model of collicular and cerebellar function during saccades // Ann. NY Acad.Sci.-2002.-Vol.956.-P.164-177.

20. Robijanto S., Kaneko Ch.R.S., Fuchs A.F. Evidence that the superior colliculus participates in the feedback control of saccadic eye movements // J Neurophysiol.-2002.-Vol.87.-P.679-695.

21. Weir C.R, Knox P.C, Dutton G.N. Does extraocular muscle proprioception influence oculomotor control± // Br J Ophthalmol.-2000.-Vol. 84.-P.1071-1074.

22. Yasuo T, Fukuda H, Ugawa Y, Hikosaka O, Kanazawa I. Visualization of the information flow through human oculomotor cortical regions by transcranial magnetic stimulation // J.Neurophysiol.-1998.-Vol.80.-P.936-946.