

Г.И. Протасевич, А.И. Кубарко

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЛОКАЛИЗАЦИИ ВИЗУАЛЬНЫХ ЦЕЛЕЙ И ИСПРАВЛЕНИЕ ОШИБОЧНЫХ ДВИЖЕНИЙ ГЛАЗ МОЗГОВЫМ ДЕТЕКТОРОМ ОШИБОК

УО «Белорусский государственный медицинский университет»

Приводятся данные о точности локализации визуальных объектов боковым зрением, использовании их координат для формирования движений глаз и временных параметрах обнаружения и коррекции различных типов ошибочных глазных саккад мозговым детектором здоровых людей.

Выявленные различия в продолжительности латентных периодов, длительности и других показателях нормальных, дисметричных саккад, движений ошибочного направления и коррекционных саккад используются для обсуждения выбора мозговым детектором типа сенсорных сигналов для обнаружения и исправления ошибок движений глаз.

Ключевые слова: мозговой детектор ошибок, нормальные и дисметричные движения глаз, саккады, антисаккады, чтение.

G.I. Protasevich, A.I. Kubarko

DETERMINATION OF LOCALIZATION OF VISUAL TARGETS AND CORRECTION OF ERROR EYE MOVEMENTS BY BRAIN ERROR DETECTOR

The data on the accuracy of localization of visual targets by peripheral vision, using their coordinates for the formation of eye movements and the time parameters of the detection and correction of various types of erroneous eye saccades by a brain detector of healthy people is given. The data on differences in duration of the latency, duration and other indices of normal, dysmetric saccades, erroneous direction of eye movements and corrective saccades are used for discussion on types of sensory signals used by the brain detector for revealing and correction of erroneous eye movements.

Key words: brain error detector, normal and dysmetric eye movements, saccades, antisaccades, reading.

Ранее было показано, что на предъявление звуковых или световых стимулов глаза человека совершают к ним быстрые повороты (саккады) с латентностью 180-240 мс [2,14]. При неточном переводе взора в координату предъявляемой визуальной цели, т.е. осуществлении дисметричной саккады, она исправляется небольшой коррекционной саккадой с латентностью около 90 мс [2]. При осуществлении зеркальных движений глаз (антисаккад), кроме дисметричных движений, наблюдаются ошибочные движения глаз, когда первоначально они выполняют саккаду и затем, обычно еще до ее завершения, исправляют ошибку коррекционным движением. Временные показатели осуществления нормальных и ошибочных саккад, время необходимое для обнаружения ошибочных движений глаз и их исправления увеличиваются у пациентов с рассеянным склерозом [3].

Выдвинуто предположение, что обнаружение неточностей движений глаз и их исправление, происходит с участием мозгового детектора ошибок, исследование механизмов которого стало в последние годы предметом пристального внимания нейрофизиологов и психологов [1,5,7,22]. Предполагается, что в функционирование мозгового детектора ошибок вовлечены нейронные сети, распределенные в коре передней части поясной извилины, коре медиальной поверхности лобной доли, коре латеральной поверхности префронтальной области, передней части островка, базальных ядрах [10,12,13,16,20,21]. При этом нейроны коры передней части поясной извилины, глазных полей теменной, лобной и дополнительной моторной коры, вероятно, принимают непосредственное участие в процессах выявления и коррекции ошибочных движений глаз, но их механизмы остаются пока недостаточно из-

ученными [13,16]. В частности, пока исследователи не располагают достаточными сведениями о показателях функционирования мозгового детектора по исправлению ошибочных движений, наблюдаемых в контролируемых условиях.

Целью настоящего исследования было изучить точность локализации визуальных целей при осуществлении быстрых движений глаз на предъявление световых (СС), звуковых (ЗС) и электрических стимулов (ЭС); точность перемещения глаз на начало строки текста при чтении; временные показатели выявления и коррекции мозговым детектором допускаявшихся ошибок движений.

Показатели движений глаз изучены у 46 здоровых студентов добровольцев возраста 18-30 лет: в условиях предъявления СС, ЗС и воздействия слабого ЭС; и у 40 - при чтении художественного текста. К исследованию допускались те из них, у которых при ежегодном медицинском обследовании офтальмологами и невропатологами не было выявлено зрительных и глазодвигательных нарушений. Исследование проводилось в затемненном помещении после 10-15 минутной адаптации испытуемого к темноте. Испытуемый располагался в кресле напротив монитора так, чтобы расстояние глаз до экрана было 30 см. Подбородок и, тем самым, голова испытуемого фиксировались с помощью специальной регулируемой по высоте подставки таким образом, чтобы глаза испытуемого находились на уровне центра дисплея. Испытуемых просили отслеживать глазами движения визуальной цели на экране или читать стандартный художественный текст. Движения глаз регистрировались методами синхронизированных электро- и видеоокулографии. Для минимизации влияния эмоционального состояния ис-

пытуемых на выявление мозгом ошибочных действий, исследования проводились в условиях максимального комфорта и сотрудничества с испытуемыми по точному выполнению заданий.

Возникающие при движении глаз изменения величины роговично-сетчаточного потенциала отводились неполяризуемыми AgCl_2 электродами от поверхности кожи у наружных и внутренних уголков глаз, усиливались усилителем биоэлектрических потенциалов "Bioelektric amplifier AB-60G" фирмы "Nihon kohden" (Япония), и после преобразования в цифровую форму с частотой дискретизации 500 Гц подавались на вход компьютера для формирования электроокулограммы. Видеорегистрация движений глаз проводилась с помощью цифровой камеры PS3EYE фирмы «Sony» с частотой 120 кадров за сек в условиях инфракрасной подсветки светодиодами.

1) Дизайн исследований

В качестве одного из подходов к наблюдению ошибочных движений глаз было слежение саккадами за быстрым перемещением на экране монитора точечной визуальной цели. При этом испытуемых просили, как можно быстро переводить глаза из центра экрана в новую координату, когда цель мгновенно смещалась с координаты (0x0y) в координаты $-20x0y$ или $+20x0y$ и, зафиксировав взор на цели, быстро возвращать его в центр экрана (рис. 1). К моменту возврата взора светящейся точки в центре экрана уже не было и, таким образом, если центрифугальная саккада (ЦФС) осуществлялась в координату реального расположения визуальной цели, то центрипетальная (ЦПС) осуществлялась по памяти.

В условиях осуществления таких быстрых баллистических движений глаз, нервные центры, контролирующие сокращение глазных мышц, должны обеспечивать высокую точность посылки команд для начального поворота глазных яблок с ускорением и последующего их прецизионного торможения для фиксации взора на цели [17]. Точный контроль реципрокных отношений центров, регулирующих сокращение и расслабление наружных глазных мышц при осуществлении саккад, даже у здорового человека достигается не всегда, и его нарушение проявляется возникновением ошибок в виде гипометричных или гиперметричных ЦФС и ЦПС саккад (рис.2).

В качестве критерия обнаружения мозговым детектором таких дисметричных саккад использовали факт их исправления коррекционной саккадой (рис.2).

У каждого испытуемого записывали 13-15 циклов саккадических и антисаккадических движений глаз. При этом было зарегистрировано и проанализировано 600 ошибочных гипометричных и 288 ошибочных гиперметричных движений.

Для наблюдения ошибочных движений глаз, их выявления мозговым детектором и коррекции испытуемым предлагалось быстро перемещать глаза в зеркальную координату по отношению к координате предъявляемой визуальной цели и осуществив антисаккаду, после кратковременной фиксации взора в мнимой точке экрана, возвращать глаза в его центр (рис.3).

У здоровых людей ошибки при выполнении антисаккад могли проявляться дисметричными движениями глаз и движениями неправильного направления (рис.4).

Обычно, допущенные в этих условиях ошибки движений глаз также исправляются с помощью коррекционных саккад, что принималось за критерий их обнаружения мозговым детектором (рис.2 и 5).

Дополнительная верификация характера допущенных ошибок при выполнении антисаккад, проводилась при анализе видеозаписи движений глаз. Видеозапись распаковывалась на видеокadres и при их просмотре идентифицировалась правильность или ошибочность движений глаз.

Для наблюдения нормальных и ошибочных движений глаз на действие ЗС или ЭС испытуемых просили быстро поворачивать глаза с центральной фиксационной точки экрана на одну из постоянно светящихся точек, расположенных по горизонтали на расстоянии 20 угловых град от центра (рис. 6). Поворот глаз в условиях действия ЗС необходимо было осуществлять в момент, когда в правое или левое ухо испытуемого с помощью стереонаушников подавался звуковой сигнал надпороговой силы, в диапазоне частот 1-3 кГц, длительностью 10 мс. Поворот глаз в условиях действия ЭС просили осуществлять в момент, когда на кожу правой или левой руки испытуемого воздействовал слабый электрический ток. Для наблюдения саккад испытуемых просили поворачивать глаза к светящейся точке, расположенной на той же стороне с которой воспринимался стимул, а для антисаккад – к точке на противоположенной стороне по отношению к воспринимавшемуся стимулу.

Электрическое раздражение наносилось на кожу с помощью электродов, соединенных с электростимулятором. Использовался импульс постоянного электрического тока длительностью 5 мс и силой, слегка превышавшей пороговую.

В отдельной серии наблюдений методами электро- и видеоокулографии исследована точность перемещения взора с помощью саккад с окончания прочитанной строки на начало другой при чтении текста. При этом часто регистрировались ошибочные гипометричные или гиперметричные движения, исправлявшиеся коррекционными саккадами (рис.7).

Формирование на экране движущихся визуальных объектов, их скорости, направления перемещения и других параметров движения задавались с помощью оригинальных компьютерных программ [5].

2) Анализ записей движений глаз.

С помощью специальной компьютерной программы электро- и видеоокулограммы движений глаз записаны синхронно с регистрацией параметров перемещения светящейся цели на экране монитора (времени предъявления, направления, скорости, угла перемещения и других). В случае чтения текста рассчитывались угловые размеры строк, число знаков, номер строки. Это позволяло соотносить элементы электро- и видеоокулограмм с событиями на экране, наблюдавшимися испытуемым, и оценивать характер отслеживания этих событий движением глаз. По результатам обработки электро- и видеоокулограмм с помощью оригинальных компьютерных программ рассчитывались латентные периоды, амплитуды, продолжительность, скорость и другие параметры нормальных, ошибочных и коррекционных движений глаз.

Временные параметры движений глаз измеряли на электроокулограммах. Латентный период оценива-



Рис.1. Схематическое представление левостороннего смещения светящейся точечной цели (•) на экране монитора (1), нормальной ЦФС глаз в новую координату цели через латентный период ЛП (2), периода фиксации и ЦПС (3).

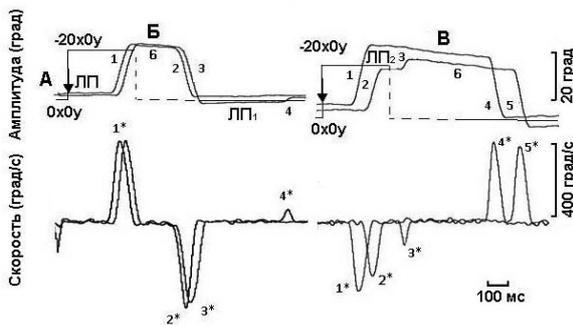


Рис.2. Электроокулограммы саккадических движений глаз. А (сверху) - световая стимуляция. Сплошной линией изображено положение видимой точечной цели на экране и ее координаты по осям Х и Y. В момент отмеченный стрелкой цель мгновенно смещается с центра экрана (координата 0x0y) на 20 град влево (в координату -20x0y) и остается там в течение 300 мс. Штриховой линией показан промежуток времени 300 мс, в течение которого цель на экране отсутствовала до ее появления в центре экрана. Б (сверху): 1 – нормометричные ЦФС влево, 2 – нормометричная ЦПС, 3 – ошибочная гиперметричная ЦПС, 4 – коррекционная саккада. В (сверху): 1 – нормометричная ЦФС, 2 – ошибочная гипометричная ЦФС, 3 – коррекционная саккада, 4,5 – нормометричные ЦПС. ЛП, ЛП1, ЛП2 – латентные периоды саккад, 6 – межсаккадический период фиксации взгляда. Б, В (снизу): графики изменения угловых скоростей глаз 1*, 2*, 3*, 4*, 5* во время осуществления саккад 1,2,3,4,5, соответственно.

ли по промежутку времени от момента изменения координат расположения на экране визуальной цели до начала записи саккад или антисаккад. Продолжительность нормальных, ошибочных саккад и антисаккад, а также коррекционных саккад определяли по времени их начала и завершения. Продолжительность межсаккадической фиксации взгляда рассчитывали по промежутку времени от завершения предыдущей саккады до начала следующей.

Оценку амплитуды саккад и антисаккад проводили в основном по видеоокулограммам, результаты анализа которых позволяют более точно оценивать амплитудные параметры движений глаз, чем при анализе электроокулограмм. Для получения графической записи траектории движений глаз, каждый кадр видеозаписи подвергался компьютерной обработке, позволявшей определить размеры зрачка и координаты его центра. Затем по изменениям расположения координат центра зрачка на последовательных кадрах строился график динамики траектории движений глаз (рис. 7). Для повышения точности оценки угла и направления поворота глаза испытуемых проводили калибровку видеоокулографической записи.

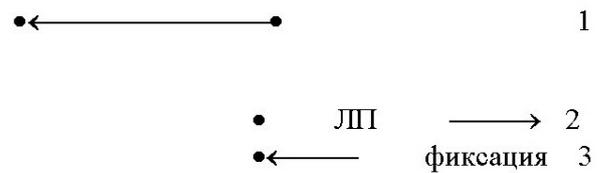


Рис.3. Схематическое представление левостороннего смещения визуальной цели (•) на экране монитора (1), нормальной антисаккады глаз в мнимую точку через латентный период – ЛП (2), периода фиксации и ЦПС (3).

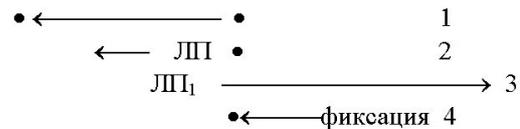


Рис.4. Схематическое представление левостороннего смещения визуальной цели (•) на экране монитора (1), ошибки направления движения глаз через латентный период – ЛП (2), ее исправления коррекционной саккадой без ЛП или через ЛП1 (3), периода фиксации и ЦПС (4).

С учетом точности выполнения испытуемыми инструкций по слежению движениями глаз за перемещением визуальной цели на экране, по величинам латентных периодов, длительности саккад и антисаккад, коррекционных саккад, межсаккадических интервалов и скоростных показателей движений глаз выявлялись совершенные испытуемыми ошибки и рассчитывались временные интервалы, в течение которых они обнаруживались и исправлялись мозговым детектором ошибок.

У каждого из 46 испытуемых за время одного и того же тестирования методом электроокулографии записывались саккады и антисаккады обоих глаз и одновременно методом видеоокулографии записывались эти движения левого глаза на действие СС, ЗС и ЭС. На каждый стимул записано и проанализировано около 650 циклов движений глаз, включавших ЦФС, ЦПС и антисаккады. Полученные данные о показателях динамики нормометричных, дисметричных и ошибочных саккад и антисаккад на различные стимулы представлены в таблицах 1, 2, 3.

Из приведенных в таблицах 1,2,3 данных видно, что временные затраты сенсорных и глазодвигательных структур зрительной системы на подготовку и осуществление ЦФС саккад и антисаккад на различные стимулы неодинаковы. Так ЛП, отражающий затраты времени на восприятие воздействия стимула и иницирование поворота глаз, оказался более коротким для ЦФС саккад на ЗС (201 ± 34 мс $p < 0.001$) и на ЭС (206 ± 33 мс $p < 0.001$), чем для саккад на СС (254 ± 34 мс). Большая продолжительность ЛП была для антисаккад, чем саккад, на все применявшиеся стимулы, но меньшая для антисаккад на ЗС и ЭС, чем для антисаккад на СС, однако эти различия не были статистически значимыми.

Частота допускаявшихся испытуемыми дисметрич-

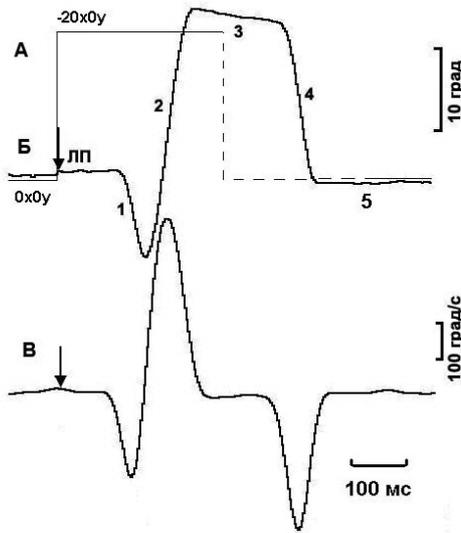


Рис.5. Электроокулограмма горизонтальной антисаккады ошибочного направления на левосторонний световой стимул. А (сверху) - зрительная стимуляция. Сплошной линией изображено положение видимой цели на экране и ее координаты по осям X и Y. В момент отмеченный стрелкой визуальная цель мгновенно смещается с центра экрана (координата 0x0y) на 20 град влево (в координату -20x0y) и остается там в течение 300 мс. Штриховой линией показан промежуток времени 300 мс, в течение которого цель на экране отсутствовала до ее появления в центре экрана. Б. 1- ошибочная саккада, 2- коррекционная саккада, 3- межсаккадическая фиксация взора, 4- ЦПС, 5 - фиксация взора в центре монитора. ЛП - латентный период. В. График динамики изменения скорости поворота глазных яблок во время саккад.

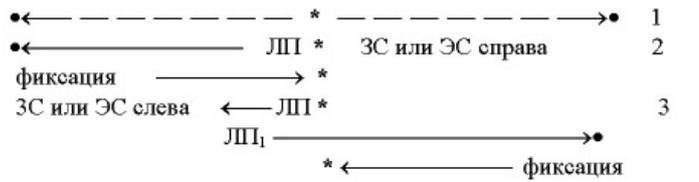


Рис.6. Схематическое представление расположения светящихся точек на экране монитора (1); антисаккадического поворота глаз на 20 град влево (* ← ЛП*) , их фиксации и возврата в центральное положение (→ *) на действие ЗС или ЭС справа (2); ошибки направления движения глаз на ЗС или ЭС слева при осуществлении антисаккады (← ЛП*), ее исправления коррекционной саккадой (ЛП1 → *) , периода фиксации и ЦПС (* ←) (3).

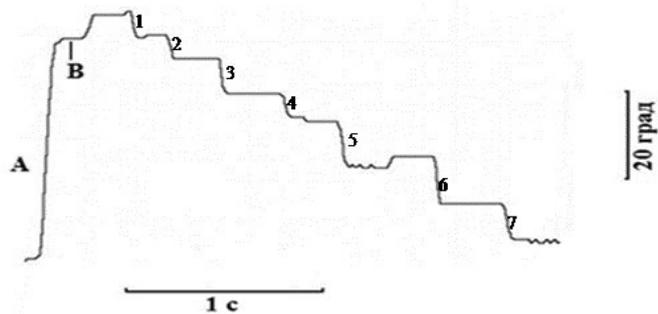


Рис.7. Видеоокулограмма движений глаз при чтении строки текста. А - гипометричная саккада поворота глаз с окончания предыдущей строки на начало новой; ЛП коррекционной саккады (В). Цифрами отмечены саккады, используемые для перемещения глаз при чтении строки.

ных движений составила от 2.3 до 13.3% случаев. Амплитуда гипометричных саккад и антисаккад на все стимулы была на 2 – 5 град меньше, а гиперметричных саккад и антисаккад на 2 – 4 град больше, чем нормометричных. Особенно интересным было то, что ЛП коррекционных саккад, с помощью которых исправлялись гипометрические движения на все применявшиеся стимулы, был более чем в 2 раза короче, чем ЛП нормометричных ЦФС саккад. ЛП коррекции гипо- и гиперметричных ЦПС саккад и антисаккад на все типы стимулов также был короче, чем ЛП нормометричных, но более продолжительным, чем ЛП коррекции ЦФС ($p < 0.001$).

Длительность периода межсаккадической фиксации при выполнении нормальных саккад и антисаккад близка к длительности ЛП их инициирования. Из таблиц 1 - 3 видно, что продолжительность ЦПС была больше, чем ЦФС, одной из возможных причин чего может быть возврат взора в центральную точку фиксации по памяти.

Кроме допускавшихся испытуемыми гипометричных и гиперметричных движений, при осуществлении саккад и антисаккад, ими допускались ошибки в выборе направления поворота глаз. Данные, характеризующие движения глаз в этих условиях приведены в табл.4.

Как видно из таблицы 4, испытуемые совершали движения глаз ошибочного направления чаще при осуществлении антисаккад на ЭС и ЗС и реже на СС, на который ошибки саккад не отмечались вовсе. Коррекционные саккады по исправлению ошибок на-

правления движений глаз на все типы стимулов осуществлялись через ЛП в 2-4 раза более короткий, чем длительность ЛП при безошибочном движении глаз. Обращает на себя внимание, что коррекционные саккады были гипометричными и их длительность была короче, чем длительность безошибочных движений глаз.

Результаты анализа саккад, использовавшихся при переводе взора с окончания прочитанной строки на начало новой показали (таблица 5), что их длительность составила 128 ± 28 мс, а неточность поворота при гипометрии составила 3.3, и при гиперметрии 1.2 угл. град ($p < 0.05$). При этом гипометричные саккады допускались в 59%, а гиперметричные лишь в 8% случаев. Дисметричные саккады при чтении также исправлялись коррекционными саккадами, ЛП которых составил 159 ± 13 мс при гипометрии и 183 ± 91 мс при гиперметрии.

Анализ степени дисметрий, допускавшихся при осуществлении саккад и антисаккад на действие ЭС, ЗС, СС, и саккад, использовавшихся для перемещения взора с окончания прочитанной строки текста на начало новой, показал, что неточность поворота глаз не превышала 5 град и не зависела от характера стимула или других условий, при которых осуществлялись саккады и антисаккады.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что мозг человека, используя боковое зрение, в 87 – 97 % случаев способен с высокой точностью определять пространственные координаты визуальных объектов и использовать их для расчета угла поворота глаз. В 3 – 13% случаев, допускающихся

Клинический обзор

Таблица 1. Показатели динамики саккадических и антисаккадических движений глаз на электрический стимул

Вид саккад и анти-саккад	ЛП, мс	Длительность, мс	Амплитуда, град	Фиксация, мс	Фиксация, мс	ЛП, мс	Длительность, мс	Амплитуда, град
	Центрифугальная				Центрипетальная			
Норм. саккада (n=650)	206±33	71±13	20±4	211±96	211±96	-	85±12	20±3
Гипометричн. Коррекция	206±33 58±27	67±8 30±8	16±2 4±2	140±75 (n=87)	211±96 (n=17)	- 139±54	54±14 32±5	16±1 4±1
Гиперметричн. Коррекция	206±33 74±29	91±7 30±10	23±2 3±2	133±31 (n=30)	211±96 (n=19)	- 158±66	81±3 29±7	22±1 2±1
Норм. антисакк (n=650)	230±55	75±11	20±3	182±52	182±52	-	87±11	20±2
Гипометричн. Коррекция	230±55 88±33	70±17 34±9	17±2 4±2	100±48 (n=81)	182±52 (n=48)	- 154±63	55±9 39±11	17±1 3±1
Гиперметричн. Коррекция	230±55 76±28	98±8 29±6	23±2 3±2	112±27 (n=22)	182±52 (n=29)	- 141±39	106±34 27±9	22±1 2±1

n – число случаев; приведенные изменения показателей коррекционных движений достоверны по отношению к нормальным (p не менее 0.05), за исключением результатов выделенных курсивом

Таблица 2. Показатели динамики саккадических и антисаккадических движений глаз на звуковой стимул

Вид саккад и анти-саккад	ЛП, мс	Длительность, мс	Амплитуда, град	Фиксация, мс	Фиксация, мс	ЛП, мс	Длительность, мс	Амплитуда, град
	Центрифугальная				Центрипетальная			
Норм. саккада (n=650)	201±34	72±9	20±3	215±89	215±89	-	82±10	20±2
Гипометричн. Коррекция	201±34 75±29	63±9 30±7	17±2 3±2	132±48 (n=64)	215±89 (n=49)	- 157±43	60±17 34±10	18±1 2±1
Гиперметричн. Коррекция	201±34 70±21	90±9 31±9	23±2 3±2	148±46 (n=23)	215±89 (n=37)	- 150±76	113±19 43±8	24±3 4±2
Норм. антисакк (n=650)	230±48	73±10	20±3	209±95	209±95	-	88±11	20±3
Гипометричн. Коррекция	230±48 65±25	65±12 32±12	16±3 4±2	39±59 (n=74)	209±95 (n=22)	- 135±57	57±8 47±11	17±3 3±1
Гиперметричн. Коррекция	230±48 72±31	102±14 29±7	22±2 2±1	127±34 (n=25)	209±95 (n=15)	- 176±72	106±23 31±8	23±1 3±2

n – число случаев; приведенные изменения показателей коррекционных движений достоверны по отношению к нормальным (p не менее 0.05), за исключением результатов выделенных курсивом

Таблица 3. Показатели динамики саккадических и антисаккадических движений глаз на световой стимул

Вид саккад и анти-саккад	ЛП, мс	Длительность, мс	Амплитуда, град	Фиксация, мс	Фиксация, мс	ЛП, мс	Длительность, мс	Амплитуда, град
	Центрифугальная				Центрипетальная			
Норм. саккада (n=650)	254±34	70±10	20±3	187±71	187±71	-	81±11	20±3
Гипометричн. Коррекция	254±34 70±19	68±11 30±6	17±2 3±2	109±35 (n=46)	187±71 (n=17)	- 176±50	54±10 32±12	17±1 3±1
Гиперметричн. Коррекция	254±34 92±16	98±16 25±8	22±2 2±1	96±16 (n=32)	187±71 (n=21)	- 148±35	97±26 38±8	22±1 2±0,5
Норм. антисакк (n=650)	267±49	85±10	20±2	240±73	240±73	-	87±9	20±2
Гипометричн. Коррекция	267±49 51±17	72±17 30±11	15±3 5±3	187±71 (n=71)	240±73 (n=24)	- 187±61	56±9 32±4	17±1 3±1
Гиперметричн. Коррекция	267±49 74±21	103±11 36±12	23±2 3±2	174±66 (n=16)	240±73 (n=19)	- 166±41	119±3 41±10	24±1 4±1

n – число случаев; приведенные изменения показателей коррекционных движений достоверны по отношению к нормальным (p не менее 0.05), за исключением результатов, выделенных курсивом

Таблица 4. Параметры нормальных движений глаз и движений ошибочного направления

Длительность в мс	Электростимуляция	Звуковая стимуляция	Световая стимуляция
ЛП норм. саккад	206±33Δ	201±34*	254±34*;Δ
ЛП коррекц. сакк.	53±23Δ n=11	64±21* n=26	-
Амплит. коррекц. саккад угл.град	14±5	17±4	-
Длительность коррекц. саккад	48±18	60±15	-
ЛП норм. анти-саккад	230±55ΔΔ	230±48**	267±49***
ЛП коррекц. анти-саккад	68±27ΔΔ n=61	90±15** n=40	57±14*** n=11
Амплит.коррекц. антисак, угл.град	14±5	16±5	16±5
Длительность коррекц. саккад	53±20	58±18	68±20

* – $p < 0,001$, изменение ЛП коррекционной саккады на ЗС по сравнению с ЛП нормометричной саккады на ЗС и СС;
 ** – $p < 0,001$, изменение ЛП коррекционной антисаккады на ЗС по сравнению с ЛП нормометричной антисаккады на ЗС;
 *** – $p < 0,001$, изменение ЛП коррекционной антисаккады на СС по сравнению с ЛП нормометричной антисаккады на СС;
 Δ – $p < 0,001$, изменение ЛП коррекционной саккады на ЭС по сравнению с ЛП нормометричной саккады на ЭС и СС;
 ΔΔ – $p < 0,001$, изменение ЛП коррекционной антисаккады на ЭС по сравнению с ЛП нормометричной антисаккады на ЭС.

быстрых дисметричных движений глаз, мозг с погрешностью от 7.5 до 25% определяет координаты объекта. При этом необходимо учитывать, что неточность поворота глаз в координату расположения визуальной цели, может быть связана не только с ошибкой определения координат боковым зрением, но и с ошибкой самого движения глаз.

Независимо от причин, допущенная ошибка в точности поворота глаз, уже через несколько десятков мс обнаруживается мозговым детектором ошибок. Последующие действия по исправлению выявленной ошибки могут отличаться в зависимости от ее типа. Если движение глаз было гипо- или гиперметричным, то, как правило, оно исправляется коррекционной саккадой через ЛП, более короткий чем ошибочное движение. В случае, когда допущена ошибка в выборе направления движения, осуществляемая саккада, несмотря на баллистический характер этого движения, может прерываться в начале, в середине или на ее завершающем этапе и исправляется новой коррекционной саккадой. Длительность ЛП такой коррекционной саккады может быть от 0 мс до 90±15 мс. В отдельных случаях ошибка в выборе направления движения может оставаться неисправленной или исправляется новым саккадическим

движением.

Поскольку ошибки движений глаз могут выявляться уже через 60 мс от начала движения, то можно предполагать, что мозговой детектор ошибок способен выявлять их еще во время ЛП, когда реальное движение глаз не началось. Это предположение основывается также на экспериментальных данных о том, что активность нейронов глазного поля, расположенного в коре лобной доли мозга обезьян, чувствительных к движению глаз, повышается еще до поступления к ним по каналам обратной связи сигнала об ошибке, а некоторые нейроны активируются еще до завершения ошибочной саккады [16]. Изменение нейронной активности в этой области коры выявляется у человека до регистрации или одновременно с регистрацией отрицательного потенциала, возникающего в ответ на совершенную ошибку [18]. Полученные нами данные, что коррекционная саккада при исправлении движения глаз в ошибочном направлении обычно осуществлялась еще до завершения ошибочного движения не противоречит этим данным литературы.

Небольшая длительность ЛП коррекционных саккад свидетельствует о том, что при исправлении ошибочных движений глаз могут использоваться несколько типов сигналов обратной афферентации: от фоторецепторов сетчатки, от проприорецепторов наружных глазных мышц, из аппарата пространственной зрительной памяти и, вероятно, копии эфферентных сигналов, уже посланных моторными центрами ствола мозга к наружным мышцам глаз и к нейронным структурам, контролирующим точность выполняемого движения [5, 18].

Принято считать, что одновременная обработка и интеграция визуальных сигналов, сигналов проприо- и тактильных рецепторов принципиально важна для осуществления движений скелетными мышцами и их коррекции. Допускается, что решение детектора ошибок о текущей позиции глаз и точности их движения основано на результатах сравнения поступающих к его структурам афферентных сигналов с копией внутренних эфферентных сигналов, посланных к наружным глазным мышцам ранее [9, 11].

Выбор детектором типа сигналов, используемых для определения точности исполнения движений глаз и коррекции ошибочных движений, вероятно, зависит от временных ограничений их проведения, восприятия, обработки и использования глазодвигательными центрами для осуществления коррекции движений глаз.

Известно, что на проведение сигналов от сетчатки к нейрону первичной зрительной коры и их обработку в ней затрачивается около 70 мс. Затраты времени на обработку сенсорных сигналов, используемых для программирования саккад составляют около 80 мс “saccadic dead time” [19], а минимальные затраты времени на совершение саккады в направлении знакомого лица человека около 100 мс [8].

При ошибках, допущенных во время осуществления гипометричных саккад или саккад ошибочного направления, когда длительность ЛП нормальных саккад (200 - 240 мс) в несколько раз превышает время, затрачивавшееся на обнаружение ошибки направления движения и начало ее ис-

Таблица 5. Показатели динамики движений глаз при чтении художественного текста

Длит-ть перевода взора на новую строку, мс	Ампл-да гипометр., угл. град	Частота гипометр., %	ЛП коррекц. саккад, мс	Ампл-да гиперметр., угл. град	Частота гиперметр., %	ЛП коррекц. саккад, мс
128±28	3.3*	59	159±13	1.2*	8	183±91

* – $p < 0.05$, изменение амплитуды гиперметрии по сравнению с амплитудой гипометрии

Клинический обзор

правления коррекционной саккадой (90 ± 15 мс ($p < 0.001$), и время, необходимое для коррекции гипометрии – 159 ± 13 мс ($p < 0.01$) при саккадическом перемещении глаз на начало новой строки при чтении, имеются явные временные ограничения возможности получения детектором ошибок сигналов о совершенной ошибке от сетчатки.

Вероятно, что в подобных случаях осуществления движений глаз, мозговой детектор ошибок может использоваться для выявления ошибочных движений, сигналы от проприорецепторов наружных глазных мышц, которые проводятся к нейронам глазодвигательных центров мозга за время около 10-20 мс [8], а спустя 70 мс после их поступления в ЦНС, выявляются изменения электромиографической активности поперечно-полосатых мышц [18].

Временные возможности использования детектором ошибок сигналов от проприорецепторов более вероятны, так как затраты времени на обработку зрительных сигналов, используемых для осуществления коррекционных саккад, составляют около 143 мс [19]. Для расчета текущего положения глазных яблок, по-видимому, могут использоваться копии эфферентных сигналов, уже посланных к центрам, контролирующим наружные глазные мышцы. Источниками таких сигналов могут быть нейронные структуры зрительных полей коры большого мозга, ствола мозга и мозжечка, хранящие копии эфферентных команд и связанные с глазодвигательными центрами ствола короткими локальными нейронными сетями для срочного обеспечения их сигналами обратной связи [14,17].

Наши предположения согласуются с ранее высказанными о том, что окуломоторная система мозга может функционировать как в условиях отсутствия обратной связи, так и в автономном (автоматическом) режиме [9]. Согласно предположениям [В.Филина, 2002], «проприорецепторы наружных глазных мышц срабатывают только при резких рывках мышц во время саккад, и таким образом глазодвигательные центры мозга получают во время саккады мгновенную информацию сразу от 12 мышц двух глаз об изменении положения глаз в орбите на данный момент времени и координате визуального объекта».

Сигналы, извлекаемые из аппарата зрительной памяти о координатах визуальной цели, могут, вероятно, использоваться для выявления и коррекции дисметричных центрипетальных саккад и антисаккад, осуществившихся по памяти. На ЛП их запуска затрачивается в 1.5-3 раза времени больше, чем для коррекции одноименных центрифугальных дисметричных движений.

Таким образом, результаты настоящего исследования свидетельствуют о том, что мозг человека в 87 – 97 % случаев способен, используя боковое зрение, с высокой точностью определять пространственные координаты визуальных объектов и использовать их для расчета угла саккадического поворота глаз. Мозговой детектор ошибок и зрительная система могут мгновенно выявлять, корректировать различные варианты допускаемых ошибок быстрых баллистических движений глаз. Предполагается, что с этой целью детектор может использовать сигналы нескольких типов: от проприорецепторов наружных мышц глаза, фоторецепторов сетчатки, аппарата визуальной памяти и копии эфферентных сигналов, посланных к нейронным структурам, контролирующим точность выполняемого движения в соответствии с его моторной программой. Выбор типа сигналов мозговым детектором для определения точности исполнения движений глаз и их коррекции при ошибочности этих движений, зависит от временных, светочувствитель-

ных ограничений возможности их восприятия, скорости обработки сигналов зрительной системой и их использования глазодвигательными центрами для осуществления коррекции движений глаз.

Литература

1. Киреев, М.В., Старченко М.Г., Пахомов С.В., Медведев С.В. Этапы мозгового обеспечения заведомо ложных ответов // Физиология человека.- 2007.- т. 33. № 6- с.5-13.
2. Кубарко, А.И. Временные параметры обработки сенсорных сигналов головным мозгом при осуществлении ошибочных глазных саккад и их коррекции // Медицинский журнал.-2006.- №4(18).- с.64-68.
3. Кубарко, А.И., Кубарко Н.П. Коррекционные глазные саккады у больных рассеянным склерозом // Журнал неврологии и психиатрии им Корсакова, 2008.-№6.- с.47-51.
4. Кубарко, А.И. Дифференцированное использование зрительной системой сигналов обратной афферентации для коррекции ошибочных и дисметричных движений глаз // Журнал Гродненского медицинского университета, 2009.-№2.-стр.172-173.
5. Кубарко, А.И. Обнаружение и коррекция ошибочных движений глаз мозговым детектором ошибок при слежении за перемещающимся объектом // Физиология человека, 2012, том 38, № 2, с.23–30.
6. Филин, В.А. Автоматия саккад. МГУ.-2002.- 248 с.
7. Bechtereva, N.P., Shemyakina N.V., Starchenko M.G. et al. Error detection mechanisms of the brain: Background and prospects // Int. J. Psychophysiol. 2005.- vol. 58.- p. 227-235.
8. Crouzet, S.M., Kirchner H., Thorpe S.J. Fast saccades toward faces: face detection in just 100 ms // J.Vision.-2010.-vol.10.-p.11-17.
9. Donaldson, I.M.L., The functions of the proprioceptors of the eye muscles, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B., 2000, vol. 355, pp.1685-1754.
10. Falkenstein, M., Heilscher H., Dziobek I. et al. Action monitoring, error detection and the basal ganglion: an ERG study // Neuroreport.-2001.-vol.12.-p.157-161.
11. Gandevia, S.C., Smith, J.L., Crawford, M., et al., Motor commands contribute to human position sense // J. Physiol., 2006, vol. 571, pp.703–710.
12. Gehring, W.J., Fencsik D.E. Functions of the medial frontal cortex in the processing of conflict and errors // J.Neurosci.-2001.-vol.21.-p.9430-9437.
13. Jessup, R. K., Busemeyer J.R., Brown J.W. Error effects in anterior cingulate cortex reverse when error likelihood is high // J. Neurosci.-2010.-vol.30.-№9.-p.3467-3472.
14. Leigh, R.J., Kennard C. Using saccades as a research tool in the clinical neurosciences // Brain. – 2003. - vol.7. – p.1-18.
15. Miles, F.A. Parametric adjustment in the oculomotor system // Prog. Brain Res., 1986, vol. 64, pp.367-380.
16. Murthy, A., Ray S., Shorter S.M., Priddy E.G., et al. Frontal eye field contribution to rapid corrective saccades // Neurophysiol. - 2007.vol.97.-p.1457-1469.
17. Optican, L.M., Quaia C. Distributed model of collicular and cerebellar function during saccades //Ann. NY Acad. Sci.-2002.- vol.956.- p.164-177.
18. Rodriguez-Fornells, A., Kurzbuch A.R., Munte Th. Time course detection and correction in humans: neurophysiological evidence // J.Neurosci.-2002.-vol.22.-№22.- p.9990-9996.
19. Sharika, K.M., Ramakrishnan, A., Murthy, A., Control of predictive error correction during a saccadic double-step task // J. Neurophysiol., 2008, vol. 100, pp.2757-2770.
20. Taylor, S.F., Stem E.R., Gehring W.J. Neural systems for error monitoring: recent findings and theoretical perspectives // Neuroscientist.-2007.-vol. 13.-№2.- p.160-172.
21. Ullsperger, M., van Cramon D.Y. Neuroimaging of performance monitoring: error detection and beyond // Cortex.-2004.- vol. 40.-p.593-604.
22. Yeung, N., Cohen J.D., Botvinnick M.M. The neuronal basis of error detection conflict monitoring and the error-related negativity // Psychol Rev.-2004.- vol.111.- p.931-959.

Поступила 8.04.2013 г.