

**ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ (ПСИХИЧЕСКОЙ)
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА**

УДК 612.822.3 + 612.825.54

**ВЛИЯНИЕ СЛОЖНОСТИ ЗРИТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ
НА ВЫПОЛНЕНИЕ САККАД У ЧЕЛОВЕКА С РАЗНЫМ ПРОФИЛЕМ
ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АСИММЕТРИИ**

© 2009 г. О. В. Колесникова, Л. В. Терещенко, А. В. Латанов,
В. В. Шульговский

*Кафедра высшей нервной деятельности, биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
e-mail: O.Kolesnikova@neurobiology.ru*

Поступила в редакцию 03.12.2008 г.

Принята в печать 09.02.2009 г.

У 47 праворуких испытуемых с правым и левым ведущим глазом исследованы латентные периоды зрительно-вызванных саккад, совершаемых по горизонтальному, вертикальному и диагональному направлениям в поле зрения. Использовали три уровня пространственно-временной сложности зрительной среды и две стандартные временные схемы зрительной стимуляции “с задержкой” и “с перекрытием”. У испытуемых с левым ведущим глазом саккады чаще совершаются быстрее в ипсилатеральном по отношению к ведущему глазу направлении, чем в контралатеральном (53 против 20%); у испытуемых с правым ведущим глазом уменьшение латентных периодов в ипси- и контралатеральном направлениях отмечается в равных пропорциях (соответственно у 25 и 22%). Таким образом, выявлена зависимость между доминированием глаза и пространственной асимметрией латентных периодов саккад.

Ключевые слова: внимание, саккады, латентный период, функциональная асимметрия.

**Saccadic Latency in Human with Different Profiles of Functional Asymmetry
Depending on Visual Space Complicity**

O. V. Kolesnikova, L. V. Tereshchenko, A. V. Latanov, V. V. Shulgovsky

*Lomonosov State University, Moscow,
e-mail: O.Kolesnikova@neurobiology.ru*

The latencies of visually-guided saccades of 47 right-handed subjects (32 with right leading and 15 with left leading eyes) were studied. Stimulation paradigm was spatially bidimensional, and stimuli were presented along horizontal, vertical and oblique axes. Three levels of visual space complicity and two traditional single-step GAP and OVERLAP temporal paradigms were used. A half of the left-leading-eye subjects had shorter latencies of the saccades directed towards the left (ipsilateral) hemifield, whereas only one fifth of the subjects demonstrated shorter latencies of saccades towards the right (contralateral) hemifield (53% vs 20%). Only one fourth of right-leading-eye subjects had shorter latencies of saccades towards the ipsilateral hemifield and one fifth of these subjects had shorter latencies of the saccades towards the contralateral hemifield (20% vs 25%). The interrelation between eye dominance and spatial asymmetry of saccadic latencies is revealed.

Key words: attention, saccades, saccadic latency, functional asymmetry.

Функциональная асимметрия головного мозга является одной из важнейших индивидуальных особенностей человека, определяющей другие его физиологические, психофизиологические, а также психологические свойства. Неравенство анатомических и физиологических особенностей человека по отношению к

“правому” и “левому” пространству, “верху” и “низу” выражается понятием индивидуального профиля асимметрии. Индивидуальный профиль функциональной асимметрии человека определяется сочетанием проявлений неравенства в моторной, сенсорной и психической сферах [1].

Сенсорная и моторная асимметрии лежат в основе асимметрии внимания. Внимание играет ключевую роль в переработке зрительной информации и генерации зрительно-вызванных саккад [21]. В свою очередь движения глаз у приматов тесным образом связаны с процессами зрительного восприятия [14, 21].

У лиц с явно выраженным профилем асимметрии наблюдаются небольшие различия параметров саккад в направлениях вправо или влево [12]. Так, праворукие испытуемые выполняют саккады слева направо (в направлении ведущей руки) с достоверно меньшими латентными периодами (ЛП), чем саккады в противоположную сторону. У леворуких испытуемых такой асимметрии выявлено не было [18]. Кроме того, левосторонние саккады у праворуких и правосторонние саккады у леворуких испытуемых были более точными, чем саккады в противоположных направлениях [19]. Ряд авторов отмечают отсутствие асимметрии ЛП саккад для левого и правого зрительных полуполей в тестах с саккадами и антисаккадами у праворуких испытуемых [11, 13]. В других работах отмечены меньшие ЛП саккад на стимулы, предъявляемые в правое полуполе [10]. Таким образом, функциональная асимметрия мозга человека находит отражение и в свойствах целенаправленных саккадических движений глаз.

Можно предположить, что меньшие ЛП правосторонних саккад у правшей связаны с доминированием ведущей руки в манипуляционной деятельности, что требует точной и быстрой зрительно-моторной координации в правом полуполе зрения. В то же время по точности правосторонние саккады у правшей уступают левосторонним [19]. Процессы зрительно-моторной координации тесно связаны с процессами внимания, которое существенно влияет на параметры целенаправленных саккад, а также на распознавание зрительных стимулов [15, 23]. С одной стороны, облегчение правосторонних саккад свидетельствует о доминировании левого полушария в осуществлении целенаправленных окуломоторных реакций. С другой стороны, по данным М. Рушуорза с соавт. [22], в процессах зрительно-пространственного внимания доминирует правое полушарие. По-видимому, у человека имеет место сложное взаимодействие между процессами внимания и осуществления произвольных движений, локализованных в разных полушариях. При этом связь между этими процессами не всегда очевидна, поскольку

выделение зрительного объекта (скрытое направленное внимание, *covert orienting*) возможно без активации каких-либо моторных систем, сопровождающих так называемое явное внимание (*overt orienting*) [23].

Кроме “горизонтальной” у приматов имеет место и “вертикальная” асимметрия. Так, в работе В. Жу и В. Кинга [27] показано, что у обезьян более короткие латентные периоды, большие скорости и большую точность имеют зрительно-вызванные саккады, выполняемые вверх. Эти данные полностью согласуются с аналогичными результатами, полученными в экспериментах на человеке [16, 19, 26]. Такую более высокую чувствительность внимания (и как следствие этого меньшие ЛП) к стимулам в верхней части зрительного поля авторы объясняют тем, что в верхней части зрительного поля расположены потенциально более “сильно действующие” стимулы по отношению к сдвигу внимания. В результате такие саккады имеют более короткие ЛП по сравнению с саккадами, выполненными к стимулам в нижней части зрительного поля.

Как отмечалось выше, предполагается, что зрительное внимание непосредственно связано с процессом генерации саккад [21, 23]. Исследования, посвященные неоднородности поля внимания по горизонтали и вертикали поля зрения человека, демонстрируют большее пространственное “разрешение” внимания, направленного вниз [25].

Асимметрия временных параметров саккад у человека зависит также и от пространственного расположения зрительных стимулов (по всей плоскости поля зрения), от числа положений стимулов на плоскости поля зрения [4], от временной схемы (парадигмы) зрительной стимуляции, используемой для инициации целенаправленных саккад [16, 17, 26].

В исследованиях процессов зрительного восприятия, внимания и движений глаз наиболее распространена относительно простая пространственная схема предъявления зрительных стимулов по горизонтали справа и слева, по вертикали сверху и снизу от центра поля зрения [7, 26]. Такая схема стимуляции традиционно используется для изучения механизмов целенаправленного глазодвигательного поведения, но в то же время существенно сужает спектр возможных глазодвигательных реакций и, как следствие, снижает вариабельность параметров их выполнения.

Более приближенной к естественной зрительной среде является пространственная схе-

ма зрительной стимуляции, когда стимулы-цели, в направлении которых совершаются саккады, предъявляются по всей плоскости поля зрения. Использование такой схемы стимуляции требует применения двухкоординатной системы регистрации и анализа движений в эксперименте, а также использования большего числа зрительных стимулов.

Как было указано выше [12, 18], доминирование руки у человека оказывает влияние на асимметрию выполнения саккад по горизонтали. В то же время в литературе практически отсутствуют сведения о влиянии сенсорной асимметрии (на примере доминирования глаза) на временные параметры саккад у человека. В настоящей работе мы предъявляли стимулы в плоскости поля зрения с целью исследования асимметрии выполнения зрительно-вызванных саккад, совершаемых по разным направлениям в поле зрения, в зависимости от пространственной (от числа и положения стимулов в плоскости поля зрения) и временной (разные временные схемы зрительной стимуляции) сложности зрительной среды у человека.

МЕТОДИКА

В экспериментах участвовали 47 праворуких испытуемых обоего пола – 32 с правым ведущим глазом (группа П) и 15 – с левым ведущим глазом (группа Л) в возрасте 18–25 лет. Для выявления мануального предпочтения использовали теппинг-тест, тестирование по самооценке и опросник мануальной доминантности [1, 8]. Для определения ведущего глаза применяли модифицированный тест Розенбаха [1]. Предварительно испытуемых ознакомили с характером исследования. Все испытуемые дали добровольное письменное согласие на участие в эксперименте.

В качестве стимулов использовали 9 красных светодиодов, расположенных на плоскости черной панели размером 40 × 27 град. зрительного поля на расстоянии 57 см от глаз испытуемых. Один из светодиодов, расположенный в центре панели, использовали как центральный фиксационный стимул (ЦФС). Периферические стимулы (ПС) располагали справа и слева от ЦФС на расстоянии 6.7 и 20.1 град. и сверху и снизу от ЦФС на расстоянии 6.7 и 13.4 град. В одной из серий для стимуляции использовали 17 светодиодов, добавив 8 светодиодов (по 2 в каждый из 4 квадрантов), расположенных с абсолютными координатами 13.4 и 20.1 град.

по горизонтали и 6.7 и 13.4 град. по вертикали относительно ЦФС соответственно. Длительность экспозиции ЦФС варьировала в псевдослучайном порядке от 700 до 1000 мс, а ПС – от 1000 до 1300 мс с шагом 10 мс.

Для исследования влияния усложнения временных параметров зрительной стимуляции на ЛП саккад в работе использовали две стандартные временные схемы зрительной стимуляции [16, 27]: схема “с задержкой” (ПС предъявляли после выключения ЦФС с интервалом 200 мс) и схема “с перекрытием” (ПС предъявляли до выключения ЦФС с перекрытием 500 мс).

Саккады регистрировали методом бинокулярной электроокулографии (ЭОГ) [3]. Для регистрации горизонтальных саккад чашечковые электроды накладывали у наружного (височного) и внутреннего (у переносицы) краев правого и левого глаз; для регистрации вертикальных саккад – у верхнего (над бровью) и нижнего краев правого и левого глаз.

Для автоматизированного предъявления стимулов и регистрации ЭОГ применяли комплексную экспериментальную установку, управляемую интегрированной системой “CONAN” (Россия) [6]. Регистрирующий блок установки включал 17-канальный электроэнцефалограф “Nihon Kohden” ME-175E (Япония), аналого-цифровой преобразователь L-154 (L-CARD, Россия), а также IBM-совместимый персональный компьютер. ЭОГ регистрировали с постоянной времени 1.5 с и верхней границей частот 25 Гц. Аналого-цифровое преобразование потенциалов производили с частотой 512 Гц.

Во время опыта испытуемые находились в затемненной, звукоизолированной, экранированной камере в положении сидя. Голову испытуемого не жестко фиксировали при помощи подголовника, исключающего движения головы испытуемого.

Обработку ЭОГ проводили с применением оригинального программного обеспечения, позволяющего автоматически определять начало и окончание саккады, с последующим визуальным контролем. Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью статистического пакета программ “STATISTICA”. Достоверность различий средних величин ЛП определяли с помощью непараметрического критерия Вилкоксона (Z-статистика). Для оценки влияния факторов эксперимента на ЛП саккад использовали методы дисперсионного факторного анализа.

Таблица 1. Средние значения ЛП (мс) со значениями ошибки средней в трех сериях эксперимента
Table 1. Means and standart errors of saccadic latencies (ms) in three series of the experiment

Схема предъявления зрительных стимулов		“С задержкой”	Z-критерий, уровень значимости	“С перекрытием”	Z-критерий, уровень значимости
Серия 1	Группа П <i>N</i> = 12	156 ± 1 <i>n</i> = 3383	1.51 <i>p</i> < 0.14	210 ± 1 <i>n</i> = 3577	2.78 <i>p</i> < 0.01
	Группа Л <i>N</i> = 7	162 ± 1 <i>n</i> = 2184		236 ± 2 <i>n</i> = 1908	
Серия 2	Группа П <i>N</i> = 13	160 ± 1 <i>n</i> = 3456	0.03 <i>p</i> < 0.98	248 ± 1 <i>n</i> = 3435	0.31 <i>p</i> < 0.76
	Группа Л <i>N</i> = 5	163 ± 1 <i>n</i> = 1360		257 ± 2 <i>n</i> = 1363	
Серия 3	Группа П <i>N</i> = 7	142 ± 1 <i>n</i> = 3050	<i>p</i> < 0.612	230 ± 1 <i>n</i> = 3228	0 <i>p</i> < 1
	Группа Л <i>N</i> = 3	146 ± 1 <i>n</i> = 1268		224 ± 2 <i>n</i> = 1242	

Примечание. *N* – число испытуемых; *n* – количество саккад в выборке.

С целью исследования влияния временных параметров зрительной стимуляции на асимметрию выполнения саккад в первой серии временные схемы зрительной стимуляции предъявляли в отдельных опытах (раздельное предъявление). Во второй серии две временные схемы предъявляли псевдослучайно с равной вероятностью в одном опыте (смешанное предъявление), что является усложнением временных параметров зрительной стимуляции. В третьей серии использовали добавочные стимулы, расположенные по диагонали, что является усложнением пространственных параметров зрительной стимуляции, и смешанное предъявление временных схем.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Достоверных различий между ЛП саккадических движений глаз у мужчин и женщин во всех сериях эксперимента не выявлено, поэтому данные по всем испытуемым были усреднены.

ЛП саккад и соотношение классов саккад в трех сериях

В табл. 1 приведены усредненные значения ЛП саккад по группам испытуемых при предъявлении двух схем зрительной стимуляции в трех сериях эксперимента. Во всех трех сериях отмечено достоверное увеличение ЛП саккад в схеме “с перекрытием” по сравнению со схемой “с задержкой” (*p* < 0.001; табл. 1). Однако достоверные различия между длительностями ЛП саккадических движений глаз в группах П

и Л не выявлены (кроме первой серии в схеме “с перекрытием”). Следует отметить существенное увеличение длительности (*p* < 0.001) ЛП саккад в схеме “с перекрытием” во второй серии по сравнению с первой серией – на 38 и 21 мс соответственно для групп П и Л. Также отмечены более длительные ЛП в группе Л по сравнению с группой П в первой серии в схеме “с перекрытием”.

В соответствии с общепринятыми критериями в зависимости от длительности ЛП саккады разделяют на три класса: экспресс-саккады (ЭС) с ЛП 80–120 мс, быстрые саккады (БС) с ЛП 120–200 мс и медленные саккады (МС) с ЛП 200–500 мс.

При использовании временной схемы “с перекрытием” отмечается достоверное увеличение доли МС (81% от общего количества саккад) во второй серии по сравнению с первой серией (61%) (*Z* = 2.0; *p* < 0.05) и соответствующее уменьшение доли БС (37% в первой серии и 18% во второй серии) (*Z* = 2.0; *p* < 0.05). Достоверных различий между относительным числом ЭС, БС и МС в первой и во второй сериях в схеме “с задержкой” не выявлено (рис. 1).

В третьей серии эксперимента в схеме “с перекрытием” отмечается уменьшение относительного числа МС (60%) по сравнению со второй серией (81%) (*Z* = 2.0; *p* < 0.05) и соответствующее увеличение доли БС (38% в третьей серии и 18% во второй серии) (*Z* = 2.0; *p* < 0.05). Достоверных различий между относительным числом ЭС, БС и МС во второй и в

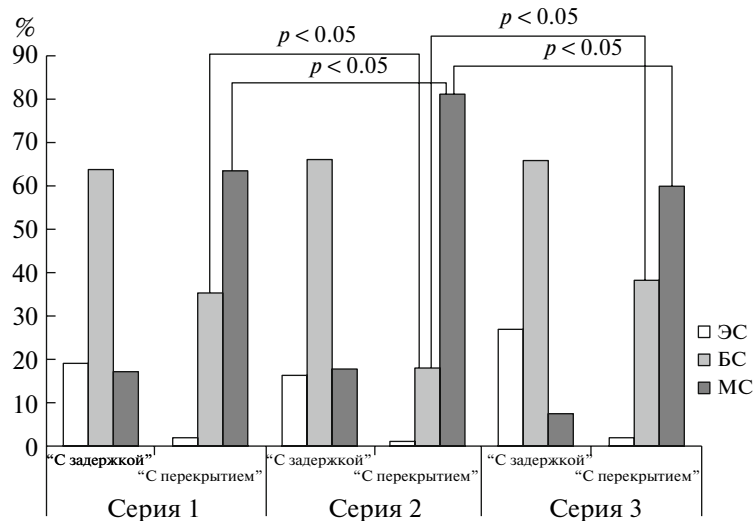


Рис. 1. Соотношение классов саккад в зависимости от схемы зрительной стимуляции в трех сериях эксперимента. Данные приведены для 10 испытуемых. По горизонтали – схема зрительной стимуляции, по вертикали – доля ЭС, БС и МС.

Fig. 1. The histograms display the correlation of shares (%) of different saccades populations in two paradigms of visual stimulation in three series of experiment. White, grey and black shares express fast regular and slow regular saccades respectively for 10 subjects.

третьей сериях в схеме “с задержкой” не выявлено.

Влияние сложности зрительной стимуляции на ЛП саккад

Для анализа были взяты данные только по 10 испытуемым, которые приняли участие во всех трех сериях эксперимента.

Использование двух временных схем предъявления зрительных стимулов в трех сериях эксперимента позволяет исследовать влияние на ЛП саккад трех факторов (табл. 2 и 3): фактор 1 – временное соотношение между ЦФС и ПС (в таблицах – “временное соотношение стимулов”); фактор 2 – усложнение

Таблица 2. Влияние трех факторов на ЛП саккад, выполненных по горизонтали для каждого испытуемого
Table 2. Influence of three factors (MANOVA test) on saccadic latencies in horizontal direction. No significant influence is marked in grey

Испытуемые	Горизонтальная координата					
	фактор 1 “временное соотношение стимулов”		фактор 2 “сложность зрительной среды”		фактор 3 “положение стимула”	
	F-критерий	p-уровень	F-критерий	p-уровень	F-критерий	p-уровень
Б.А.	554.86	<0.001	39.95	<0.001	44.34	<0.001
Б.О.	305.49	<0.001	12.84	<0.001	24.68	<0.001
Б.Т.	719.16	<0.001	62.66	<0.001	63.78	<0.001
В.А.	273.6	<0.001	10.45	<0.001	1.02	<0.313
Д.М.	529.11	<0.001	34.04	<0.001	51.28	<0.001
З.М.	337.42	<0.001	4.38	<0.05	46.86	<0.001
С.А.	584.1	<0.001	34.59	<0.001	13.94	<0.001
Е.Е.	378.87	<0.001	50.98	<0.001	35.67	<0.001
Д.Н.	30.53	<0.001	24.28	<0.001	0.30	<0.586
М.Д.	807.22	<0.001	6.25	<0.01	4.06	<0.05

Примечание. Серым цветом отмечено отсутствие достоверного влияния фактора.

Таблица 3. Влияние трех факторов на ЛП саккад, выполненных по вертикали для каждого испытуемого
Table 3. Influence of three factors (MANOVA test) on saccadic latencies in vertical direction. No significant influence is marked in grey

Испытуемые	Вертикальная координата					
	фактор 1 “временное соотношение стимулов”		фактор 2 “сложность зрительной среды”		фактор 3 “положение стимула”	
	<i>F</i> -критерий	<i>p</i> -уровень	<i>F</i> -критерий	<i>p</i> -уровень	<i>F</i> -критерий	<i>p</i> -уровень
Б.А.	568.83	<0.001	66.79	<0.001	0.26	<0.609
Б.О.	176.35	<0.001	19.51	<0.001	22.81	<0.001
Б.Т.	767.9	<0.001	90.99	<0.001	0.25	<0.618
В.А.	247.14	<0.001	67.89	<0.001	82.74	<0.001
Д.М.	515.47	<0.001	37.39	<0.001	8.15	<0.01
З.М.	287.2	<0.001	43.62	<0.001	25.28	<0.001
С.А.	572.76	<0.001	25.10	<0.001	101.6	<0.001
Е.Е.	162.48	<0.001	57.96	<0.001	85.72	<0.001
Д.Н.	204.92	<0.001	26.76	<0.001	135.86	<0.001
М.Д.	474.76	<0.001	62.33	<0.001	7.15	<0.01

Примечание. Серым цветом отмечено отсутствие достоверного влияния фактора.

временных (раздельное или смешанное предъявление схем) или пространственных (добавление стимулов по диагонали) параметров зрительной стимуляции (в таблице — “сложность зрительной среды”); фактор 3 — положение стимулов в правой или левой (по горизонтали), в верхней или нижней (по вертикали) частях поля зрения (“положение стимула”). Исследовали влияние на ЛП саккад трех факторов по горизонтали и вертикали для каждого испытуемого в отдельности.

Методом многофакторного анализа MANOVA выявлено достоверное влияние первого фактора “временное соотношение стимулов” у всех испытуемых по горизонтальной и вертикальной координатам; достоверное влияние фактора “сложность зрительной среды” на ЛП саккад у всех испытуемых для стимулов, расположенных по горизонтали и по вертикали; достоверное влияние фактора “положение стимула” у 8 испытуемых для стимулов, расположенных по горизонтали, и у 8 испытуемых для стимулов, расположенных по вертикали.

Длительность ЛП в зависимости от “доминирования глаза”

Относительно небольшое число испытуемых в каждой серии не позволяет выявить статистически достоверные различия по длительностям ЛП саккад, выполненных в противоположных направлениях по горизонтали и вертикали. Для оценки выраженности асим-

метрии выполнения саккад целесообразно объединить данные, полученные во всех трех сериях.

Методом однофакторного анализа ANOVA выявлено достоверное влияние фактора “профиль асимметрии” (смешанный или однородный по руке и глазу) на длительность ЛП саккад по горизонтали ($F = 36.4$; $p < 0.001$) и вертикали ($F = 26.3$; $p < 0.001$). Эти результаты подтверждают наши данные о больших значениях длительности ЛП у испытуемых группы Л по сравнению с группой П (табл. 1).

Пространственная асимметрия в выполнении саккад

В табл. 4 представлены обобщенные данные по пространственной асимметрии у испытуемых обеих групп соответственно в отдельных сериях и суммарно по всем сериям. Большая часть испытуемых по результатам трех серий как в группе П, так и в группе Л демонстрируют асимметрию по вертикали с более короткими ЛП саккад в направлении ПС верхней части поля зрения. В группе Л у большей части испытуемых (8 из 15 по всем сериям) отмечаются более короткие ЛП в направлении ПС левой части поля зрения, в то время как в группе П такая тенденция ЛП саккад в ипсилатеральном (ведущему глазу) направлении отсутствует, и фокусы меньших ЛП распределены относительно симметрично (табл. 4).

Таблица 4. Выраженность (по числу испытуемых) пространственной асимметрии выполнения саккад в трех сериях эксперимента в зависимости от доминирования глаза

Table 4. The number of subjects with spatial asymmetry of saccadic latencies in three series of the experiment depending on domination of an eye

Ведущий глаз	Левый				Правый			
Горизонтальный меридиан								
Серии	←	•	→	Число испытуемых	←	•	→	Число испытуемых
1	4	2	1	7	2	7	3	12
2	2	2	1	5	2	8	3	13
3	2	0	1	3	3	2	2	7
Всего	8	4	3	15	7	17	8	32
Всего, %	53	27	20	100	22	53	25	100
Вертикальный меридиан								
Серии	↑	•	↓	Число испытуемых	↑	•	↓	Число испытуемых
1	2	4	1	7	8	2	2	12
2	4	1	0	5	7	4	2	13
3	1	2	0	3	1	3	3	7
Всего	7	7	1	15	16	9	7	32
Всего, %	47	46	7	100	50	28	22	100

Примечание. Стрелками (← →) отмечено направление саккад с достоверно меньшими ЛП; • – число испытуемых без асимметрии выполнения саккад.

При добавлении диагональных стимулов характер асимметрии выполнения саккад по вертикали существенно изменяется. Если у испытуемых обеих групп вместе в первой и второй сериях минимальный ЛП вверх наблюдался у 21 из 37, то в третьей серии это отмечалось только у 2 из 10 испытуемых (табл. 4). По критерию согласия долей такие различия в пропорциях оказались высоко достоверными ($Z = 2.42$; $p < 0.0154$).

У испытуемых с левым ведущим глазом саккады чаще совершаются с меньшим ЛП в ипсилатеральном, чем в контралатеральном направлении (53 против 20%); у испытуемых с правым ведущим глазом уменьшение ЛП в ипси- и контралатеральном направлениях отмечается в равных пропорциях (соответственно у 25 и 22%; рис. 2). Кроме того, доли испытуемых групп П и Л, у которых саккады чаще имеют меньшие ЛП в ипсилатеральном направлении, статистически достоверно различаются.

Для саккад, выполненных в вертикальном направлении, характерны меньшие ЛП в верх-

нюю часть зрительного поля независимо от доминирования глаза (табл. 4, рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У всех испытуемых средние значения ЛП саккад при предъявлении зрительных стимулов в схеме с временным перекрытием зрительных стимулов (схема “с перекрытием”) более длительны, чем в схеме с временной задержкой между стимулами (схема “с задержкой”) (табл. 1, рис. 1). Такое соотношение ЛП саккад при различных временных схемах стимуляции согласуется с общепринятыми данными [16, 24, 27] и является подтверждением адекватности полученных результатов.

Согласно данным факторного анализа наибольшее влияние на ЛП саккад (табл. 2 и 3) оказывает изменение временного соотношения между моментами предъявления ЦФС и ПС, что подтверждается многочисленными работами [16, 25], а также фактор усложнения временных или пространственных параметров зрительной стимуляции (первая, вторая или

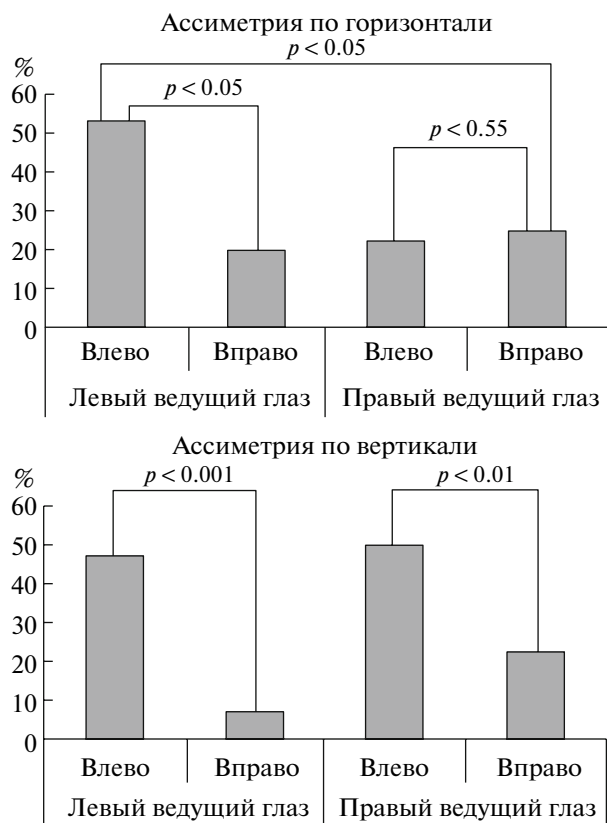


Рис. 2. Асимметрия выполнения саккад у испытуемых с правым и левым ведущим глазом. По вертикали — доля испытуемых с достоверно меньшими ЛП, %. Статистическая оценка различий долей проводилась с использованием Z-критерия согласия частот.

Fig. 2. Asymmetry of saccadic latencies in subjects with right-leading and left-leading eyes. On vertical axis — a share (%) of subjects with significant shorter saccades latencies.

третья серия). Фактор положения стимула (слева или справа, сверху или снизу) является следующим по значимости (табл. 2 и 3).

Из данных литературы [20] известно, что преимущество одной или другой половины поля зрения может меняться при выполнении одной и той же задачи в зависимости от ожидания наблюдателя, от характера инструкции, от того, предъявляются ли вербальные и невербальные стимулы порознь или вперемешку, от порядка ответа, от предшествующих или сопутствующих (конкурирующих друг с другом) задач. Принято считать, что основным фактором, который определяет асимметрию полушарий при зрительном восприятии и последующей ответной целенаправленной деятельности, является не характер стимула или задачи, а способ ее решения [5, 9]. В связи с

этим относительно простая парадигма наших экспериментов (совершение зрительно-вызванной саккады) при вариации условий стимуляции значительно упрощает интерпретацию полученных результатов.

Наши результаты показывают наличие индивидуальной асимметрии при выполнении зрительно-вызванных саккад, которая обусловлена изменением длительностей ЛП саккад, совершенных в правую и левую, а также в верхнюю и нижнюю половину поля зрения (табл. 4, рис. 2).

Пространственная асимметрия по вертикали заключается в меньших ЛП саккад, выполненных в верхнюю часть зрительного поля (табл. 4, рис. 2), что согласуется с данными, полученными другими исследователями [16, 19, 27]. Такая более высокая чувствительность внимания к стимулам в верхней части зрительного поля может быть связана с тем, что в верхней части зрительного поля расположены потенциально более “сильно действующие” стимулы по отношению к сдвигу внимания.

Дж. Т. Хаттон и Дж. Паллет [18] указывают на то, что у праворуких испытуемых правосторонние саккады имеют меньшие ЛП по сравнению с левосторонними. По данным Х. Хонды [17], асимметрия выполнения саккад не зависит от доминирования руки и носит индивидуальный характер. Поэтому данные о влиянии доминирующей руки на ЛП саккад носят противоречивый характер.

В работе В.В. Моисеевой с соавт. [10] показана зависимость асимметрии выполнения саккад от доминирования глаза; к целям, расположенным ипсилатерально по отношению к доминирующему глазу, ЛП саккад оказались меньше, чем к целям, контралатеральным доминирующему глазу. В данной работе авторы использовали монокулярную стимуляцию, т.е. стимулировали только ведущий глаз.

В работе И.Е. Лазарева и А.В. Киренской [7] приводятся противоположные данные для праворуких испытуемых: ЛП саккад к стимулам, предъявляемым контралатерально ведущему глазу, у испытуемых с правым ведущим глазом оказались меньше. Для испытуемых с левым ведущим глазом такой закономерности не выявлено. Возможно, это связано с тем, что в эксперименте испытуемые для инициации каждой реализации нажимали и удерживали клавишу, тем самым усложняя глазодвигательную задачу зрительно-моторным взаимодействием глаза и руки.

По нашим данным, профиль функциональной асимметрии оказывает влияние на временные параметры целенаправленных саккад, так как пространственно-временная асимметрия выполнения саккад (левосторонняя) более выражена у испытуемых группы Л (табл. 4, рис. 2). У испытуемых группы П подобной ипсилатеральной асимметрии не выявлено.

У праворуких испытуемых ведущая рука контролируется левым полушарием, и доминирование правого глаза оказывает дополнительную “нагрузку” на левое полушарие. Мы предполагаем, что при выполнении саккады в ипсилатеральном направлении у таких испытуемых левое полушарие, управляющее правосторонними саккадами, не может обеспечить более эффективную деятельность глазодвигательной системы. У испытуемых с левым ведущим глазом в генерации целенаправленных саккад в ипсилатеральном направлении участвует правое полушарие, “свободное” от контроля правой ведущей руки. Это обеспечивает более эффективную деятельность глазодвигательной системы в ипсилатеральном направлении по отношению к ведущему глазу.

Более длительные ЛП саккад у праворуких испытуемых с левым ведущим глазом (табл. 1), возможно, связаны с тем, что в целенаправленной деятельности участвуют два доминантных (отдельно для руки и глаза) полушария, и интеграция их совместной работы требует большего времени. Так, в первой серии (с раздельным применением временных схем) ЛП саккад у праворуких испытуемых с левым ведущим глазом более длительны в схеме “с перекрытием” (табл. 1). Такая тенденция хотя и остается во второй серии (при использовании двух временных схем в одном опыте), но становится недостоверной. В третьей серии при добавлении диагональных стимулов различия в ЛП у двух групп испытуемых практически исчезают. По-видимому, при пространственно-временном усложнении зрительной стимуляции взаимодействие усложняется участием левого полушария в управлении ведущим правым глазом. Это подтверждается данными нейропсихологических исследований [2], что левое полушарие ответственно за индивидуальное ощущение течения времени.

Нам не удалось выявить каких-либо закономерных изменений в асимметрии выполнения саккад с усложнением как временных (раздельное и смешанное предъявление временных схем), так и пространственных (добавление стимулов по диагонали) свойств зри-

тельной стимуляции. Проявление асимметрии ЛП саккад оказалось переменным среди испытуемых. Тем не менее отмечено, что усложнение временных параметров приводит к увеличению длительности ЛП саккад, которое обусловлено увеличением количества МС (табл. 1, рис. 1), и мы обнаружили также некоторые тенденции уменьшения асимметрии по вертикали в третьей серии (табл. 4).

Приведенные примеры свидетельствуют о значительной переменности индивидуальной асимметрии ЛП саккад в зависимости от условий зрительной стимуляции.

ВЫВОДЫ

1. Усложнение временных параметров зрительной стимуляции приводит к увеличению длительности латентных периодов саккад.

2. Латентные периоды целенаправленных саккад более длительны у испытуемых со смешанным (по руке и глазу) профилем асимметрии.

3. Выявлена взаимосвязь между доминированием глаза и пространственной асимметрией выполнения саккад по горизонтали, которая более выражена у испытуемых со смешанным (по руке и глазу) профилем асимметрии.

4. Пространственная асимметрия выполнения саккад по вертикали характеризуется меньшими значениями латентных периодов саккад в верхнюю часть зрительного поля и не зависит от доминирования глаза.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48166).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Функциональная асимметрия человека. 2-е изд. перераб. и доп. М.: Медицина, 1988. 240 с.
2. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Левши. М.: Книга, лтд, 1994. 232 с.
3. Владимиров А.А. Методы исследования движения глаз. М.: Изд-во МГУ, 1972. 99 с.
4. Колесникова О.В., Терещенко Л.В., Молчанов С.А., Латанов А.В., Шульговский В.В. Зависимость латентных периодов саккадических движений глаз человека от сложности зрительной среды. Журн. высш. нерв. деят. 2006. 56(2): 202–210.
5. Коновалов В. Ф., Отмахова Н. А. Особенности межполушарных взаимодействий при запечатлении информации. Вопр. психологии. 1984. 4: 96–102.

6. Кулаичев А.П. Компьютерная электрофизиология. М.: Изд-во МГУ, 2002. 379 с.
7. Лазарев И.Е., Киренская А.В. Влияние фактора ведущего глаза на характеристики саккад и медленных потенциалов ЭЭГ. Физиология человека. 2008. 34(2): 1–11.
8. Ларин И.В., Степанов В.Г., Хатемлянская Е.А. Определение право-леворукости по асимметрии двигательной реакции. Журн. высш. нерв. деят. 1995. 45(3): 608–611.
9. Леушина Л.И., Невская А.А., Павловская М.Б. Различия способов обработки зрительной информации в правом и левом полушариях. Психол. журн. 1981. 3: 81–94.
10. Моисеева В.В., Славуцкая М.В., Шульговский В.В. Латеральные различия в величине латентных периодов саккад при монокулярном предъявлении стимулов с “перекрытием” в ведущий и неведущий глаз. Журн. высш. нерв. деят. 2003. 53(1): 33–40.
11. Beydagi H., Yilmaz A., Suer C. The effect of direction on saccadic eye movement parameters. J. Basic. Clin. Physiol. Pharmacol. 1999. 10(1): 73–77.
12. Bracewell R.M., Husain M., Stein J.F. Specialization of the right hemisphere for visuomotor control. Neuropsychologia. 1990. 28(8): 763–775.
13. Constantinidis T. S., Smyrnis N., Evdokimidis I., Stefanis N.C., Avramopoulos D., Giouzelis I., Stefanis C.N. Effects of direction on saccadic performance in relation to lateral preferences. Exp. Brain Res. 2003. 150(4): 443–448.
14. Delinte A., Gomez C.M., Decostre M.F., Crommelinck M., Roucoux A. Amplitude transition function of human express saccades. Neurosci. Res. 2002. 42(1): 21–34.
15. Deubel H., Schneider W.X. Saccade target selection and object recognition: evidence for a common attentional mechanism. Vision Res. 1996. 36(12): 1827–1837.
16. Goldring J., Fischer B. Reaction times of vertical prosaccades and antisaccades in gap and overlap tasks. Exp. Brain Res. 1997. 113(1): 88–103.
17. Honda H. Idiosyncratic left-right asymmetries of saccadic latencies: examination in a gap paradigm. Vision Res. 2002. 42: 1437–1445.
18. Hutton J.T., Palet J. Lateral saccadic latencies and handedness. Neuropsychologia. 1986. 24: 449–451.
19. Jagla F., Zikmund V., Mashonkina T.R., Yakimoff N.A. The accuracy of saccadic eye movements is associated with their horizontal and vertical direction. Bratisl. Lek. Listy. 1992. 93(6): 287–377.
20. Kinsbourne M. Evolution of language in relation to lateral action. Asymmetrical Function of the Brain. Ed. Kinsbourne M. N.Y.: Cambridge Univ. Press. 1978: 553–565.
21. Posner M.I. Orientation of attention. Quart. J. Exp. Psychol. 1980. 32: 3–25.
22. Rushworth M.F., Ellison A., Walsh V. Complementary localization and lateralization of orienting and motor attention. Nat. Neurosci. 2001. 4(6): 656–661.
23. Schall J.D., Bichot N.P. Neural correlates of visual and motor decision processes. Curr. Opin. in Neurobiol. 1998. 8: 211–217.
24. Sparks D.L. The brainstem control of saccadic eye movements. Nat. Neurosci. Rev. 2002. 3: 952–964.
25. Talgar C.P., Carrasco M. Vertical meridian asymmetry in spatial resolution: visual and attentional factors. Psychon. Bull. Rev. 2002. 4: 714–722.
26. Tzelepi A., Yang Q., Kapoula Z. The effect of transcranial magnetic stimulation on the latencies of vertical saccades. Exp Brain Res. 2005. 164: 67–77.
27. Zhou W., King W.M. Attentional sensitivity and asymmetries of vertical saccade generation in monkey. Vision Res. 2002. 42: 771–777.