

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

УДК 612.822.3 + 612.825.54

**ЗАВИСИМОСТЬ ЛАТЕНТНЫХ ПЕРИОДОВ САККАДИЧЕСКИХ
ДВИЖЕНИЙ ГЛАЗ ЧЕЛОВЕКА ОТ СЛОЖНОСТИ
ЗРИТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ**

© 2006 г. **О. В. Колесникова, Л. В. Терещенко, С. А. Молчанов,
А. В. Латанов, В. В. Шульговский**

*Кафедра высшей нервной деятельности Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
e-mail: latanov@protein.bio.msu.ru*

Поступила в редакцию 06.06.2005 г.

Принята в печать 07.10.2005 г.

У 10 праворуких испытуемых с правым ведущим глазом исследованы латентные периоды саккадических движений глаз с использованием пространственно двумерной зрительной стимуляции, когда стимулы предъявляли по горизонтальному и вертикальному меридиану. В работе использовали три стандартные временные схемы зрительной стимуляции (GAP – NO DELAY – OVERLAP) в отдельных опытах (простая зрительная среда), а также, варьируя три временные схемы псевдослучайно с равной вероятностью в одном опыте, что является усложнением временных параметров зрительной стимуляции (сложная зрительная среда). Выявлена асимметрия латентных периодов зрительно вызванных саккад по горизонтальному и вертикальному меридианам, которая носит индивидуальный характер для каждого испытуемого. Методом дисперсионного факторного анализа показано, что фактор усложнения временных параметров (простая или сложная зрительная среда) оказывает большее влияние на латентный период саккад, чем фактор положения стимула (предъявление слева или справа, сверху или снизу от центра взора).

Ключевые слова: человек, саккады, асимметрия, зрительная среда.

**Asymmetry of the Latent Periods of Saccades in Human Depending
on Visual Space Complicity**

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

Department of Higher Nervous Activity, Lomonosov State University, Moscow, e-mail: latanov@protein.bio.msu.ru

Saccadic latencies of visually-guided saccades of 10 right-handed subjects with right-leading eyes were studied. Stimulation paradigm was spatially bidimensional, and stimuli were shown along horizontal and vertical meridians. Three traditional single-step GAP – NO DELAY – OVERLAP temporal paradigms were used. In the first experiment, each paradigm was applied separately (simple visual space). In the second experiment, all the three paradigms were varied pseudo-random order and equiprobably, which complicated the time parameters of visual stimulation (complicated visual space). Asymmetry of visually-guided saccades along the vertical and horizontal meridians was revealed. The character of this asymmetry varied between subjects. MANOVA showed that the factor of visual space complicity (simple or complicated visual space) affected the latent period of saccades to a greater extent than the factor of stimulus lateralization (stimulus presentation in the left/right or upper/lower visual hemifields).

Key words: human, saccades, saccadic latency, asymmetry, visual space.

Целенаправленные саккадические движения глаз играют важную роль в процессах восприятия пространственно-сложной зрительной среды [10]. В связи с высокой чувствительностью к изменяющимся условиям внешней среды и состоянию организма, например уровню активации головного мозга, саккадические движения глаз широко используются для исследования когнитивных процессов.

Развитие бинокулярного зрения, формирование центральной зрительной ямки (фовеа) и использование приматами манипуляторных движений рук, по-видимому, привели к усложнению механизмов внимания, появлению механизма оценки глубины пространства и ряда других свойств высшей нервной деятельности, которые резко выделили приматов из общего ряда млекопитающих [9].

Асимметричное использование рук (право- или левостороннее мануальное предпочтение) является видовым признаком человека и рассматривается как базовый признак, определяющий образование более сложных форм асимметрий, проявляющихся в практике, зрительно-моторной координации, речи и т.д. [6].

Внимание играет важную роль в переработке зрительной информации и генерации зрительно-вызванных саккад [24]. Баллистические движения глаз совершаются так быстро, что после их запуска скорректировать их траекторию невозможно. В этом случае воздействие внимания, определяющее моторное действие, реализуется до момента начала реального движения [4].

Влияние внимания на процесс подготовки и выполнения саккад показано в экспериментах с одношажным изменением положения стимулов. Обнаружено, что латентные периоды (ЛП) саккад зависят от временных соотношений между предъявляемыми стимулами [13, 14, 16, 17, 23, 28].

Первоначальные исследования, связанные с поиском латерализации параметров саккад, выявили разницу в ЛП саккад в зависимости от вертикальной координаты стимула. В некоторых исследованиях [21, 28] имеются указания на недостаточную точность вертикальных саккад, совершенных вниз, по сравнению с саккадами, направленными к верхнему стимулу. В других работах приводятся сходные данные. Так, В. Жу с соавт. [28] описывают более короткие ЛП, большие скорости и большую точность для саккад, совершенных вверх.

Ряд авторов указывают на влияние различных временных схем предъявления зрительных стимулов на асимметрию ЛП саккад. По данным Дж. Голдринга и Б. Фишера [18], для саккад, совершенных вверх, в задании с временным перекрытием зрительных стимулов (overlap), характерен меньший ЛП, чем для саккад, совершенных в противоположном направлении. Для парадигмы с временной задержкой зрительных стимулов (gap) такой эффект асимметрии ослаблен и инвертирован [18].

В работе Х. Вебер и Б. Фишера [25], посвященной исследованию асимметрий саккад вдоль горизонтального меридиана, приводятся данные, указывающие на взаимодействие временной задержки (gap) с величиной асимметрии. Асимметрия ЛП саккад более выражена при временной задержке между центральным и периферическим стимулом 200 мс, при этом же интервале отмечалось большее число экспресс-саккад. Авторы этой работы считают, что наблюдаемая ими асимметрия обуславливается экспресс-саккадами. Х. Хонда [19] считает, что на формирование асимметрии может влиять так называемый центр тяжести внимания, кроме того, автор указывает на отсутствие прямой связи между асимметрией и парадигмой экспери-

мента (gap или overlap). Как отмечалось выше, предполагается, что зрительное внимание непосредственно связано с процессом генерации саккад. Исследования, посвященные неоднородности поля внимания относительно горизонтального и вертикального меридиана, демонстрируют большее пространственное "разрешение" внимания, направленного вниз [24]. В работе В. Моисеевой с соавт. [3] выявлена связь между ЛП горизонтальных саккад и латерализацией полушарий.

Метрики каждой саккады различны и во многом зависят от координат стимула в зрительном поле [19, 25, 28]. При усложнении структуры зрительного окружения увеличивается ЛП саккад, а при усложнении пространственного расположения информационно значимых стимулов уменьшается точность саккад [8].

В большинстве работ, посвященных данной проблеме, используется только линейная или меридианная системы предъявления стимулов. В то же время в предыдущих работах нашей лаборатории [8, 9] было показано, что предъявление стимулов только в горизонтальном меридиане не позволяет выявить выраженной асимметрии саккадических движений глаз, тогда как введение второй координаты приводит к значительному усложнению пространственного распределения длительности ЛП саккад, совершенных к стимулам, предъявляемым в разных участках поля зрения.

Целью настоящей работы являлось изучение влияния усложнения временных параметров зрительной стимуляции на асимметрию ЛП глазодвигательных реакций у человека в выборке испытуемых с однородным профилем функциональной асимметрии в условиях двумерной зрительной стимуляции, когда стимулы предъявляли по горизонтальному и вертикальному меридиану в одном опыте.

МЕТОДИКА

В экспериментах участвовали 10 праворуких испытуемых с правым ведущим глазом (6 женщин и 4 мужчины). Возраст испытуемых составлял от 18 до 25 лет.

Предварительно испытуемых ознакомили с характером исследования. Все испытуемые дали добровольное письменное согласие на участие в эксперименте.

Для выявления мануального предпочтения испытуемых использовали следующие тесты: теппинг-тест, тестирование по самооценке, тест на одновременные действия обеих рук и опросник мануальной доминантности [1]. Для определения ведущего глаза использовали модифицированный тест Розенбаха [1].

Для зрительной стимуляции применяли девять красных светодиодов, расположенных на плоско-

Таблица 1. Усредненные значения латентных периодов саккад со значениями ошибки среднего при предъявлении трех схем зрительной стимуляции в двух сериях эксперимента

Схема зрительной стимуляции	Первая серия $M \pm m$	Вторая серия $M \pm m$
Схема I	157.2 ± 1.1 (n = 2819)	159.0 ± 1.0 (n = 2761)
Схема II	191.0 ± 1.0 (n = 2258)	193.0 ± 1.0 (n = 2956)
Схема III	215.9 ± 1.1 (n = 2888)	246.4 ± 1.4 (n = 2796)

Примечание. M – среднее значение, m – ошибка среднего, n – число саккад.

сти черной панели размером 27×40 град. зрительного поля (марка АЛ307АМ, диаметром 3 мм, составляющие $18'$ зрительного поля; сила света 0.1–0.15 мКд при силе тока 10 мА; длина волны 0.62–0.7 мкм) [5]. Центральный светодиод с координатами $x = 0$, $y = 0$ применяли в качестве центрального фиксационного стимула (ЦФС). Расстояние от ЦФС до глаз испытуемого составляло 57 см. Остальные восемь светодиодов применяли в качестве периферических стимулов (ПС). ПС были расположены справа и слева относительно ЦФС на расстоянии 6.7 и 20.1 град. и сверху и снизу относительно ЦФС на расстоянии 6.7 и 13.4 град. Длительность экспозиции ЦФС варьировала в псевдослучайном порядке от 700 до 1000 мс, а ПС – от 1000 до 1300 мс с шагом 10 мс.

Стимулы предъявляли бинокулярно, положение ПС меняли в псевдослучайном порядке, положение ЦФС в ходе эксперимента не меняли. Испытуемого инструктировали фиксировать взор на ЦФС, а при появлении ПС как можно быстрее перевести взор в его направлении. Временной интервал между сменой стимулов (выключением ПС и включением ЦФС) изменяли псевдослучайным образом в каждой реализации в заданных пределах, препятствуя образованию рефлекса на время.

В работе использовали три временные схемы зрительной стимуляции: схема I (GAP) – ПС предъявляли после выключения ЦФС с интервалом 200 мс; схема II (NO DELAY) – ПС предъявляли одновременно с выключением ЦФС; схема III (OVERLAP) – ПС предъявляли до выключения ЦФС с перекрытием 500 мс. В первой серии эксперимента использовали три временные схемы зрительной стимуляции в отдельных блоках. Во второй серии эксперимента все три временные схемы предъявляли псевдослучайно с равной вероятностью в каждом из трех блоков, что является усложнением временных параметров зрительной стимуляции. В каждом опыте зрительные стимулы

предъявляли тремя блоками по 350 ПС, разделенными 5- минутными паузами.

Для регистрации саккадических движений глаз использовали метод бинокулярной электроокулографии [2]. Для регистрации горизонтальных саккадических движений глаз чашечковые электроды диаметром 10 мм накладывали у наружного (височного) и внутреннего (у переносицы) краев ведущего глаза. Для регистрации вертикальных саккадических движений глаз чашечковые электроды накладывали у верхнего (над бровью) и нижнего краев ведущего глаза. Электрические потенциалы усиливали с использованием 17-канального электроэнцефалографа “Nihon Kohden” ME-175E, Япония (постоянная времени 1.5 с; верхняя частота фильтрации 25 Гц). Для аналого-цифрового преобразования сигналов с частотой 512 Гц использовали плату L-154 (L-CARD, Россия).

Во время опыта испытуемые находились в затемненной, звукоизолированной, экранированной камере в положении сидя. В эксперименте использовали оригинальный подголовник, исключаящий движения головы испытуемого.

Для автоматического предъявления стимулов и регистрации электроокулограммы использовали комплексную экспериментальную установку под контролем интегрированной системы “CONAN” на базе IBM-совместимого персонального компьютера.

Обработку электроокулограммы проводили с применением оригинального программного обеспечения, позволяющего автоматически определять начало и конец движения глаза, с последующим визуальным контролем. Латентным периодом считали период времени от момента включения ПС до начала саккады. Для анализа выбирали реализации без артефактов от посторонних движений испытуемых (80% от общего числа реализаций).

Стандартную статистическую обработку данных производили с помощью статистического пакета “STADIA”. Достоверность различий средних величин ЛП определяли с помощью непараметрического критерия Вилкоксона (Z-статистика). Для оценки влияния факторов эксперимента на ЛП саккад использовали непараметрические методы дисперсионного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Зависимость ЛП саккад от схемы зрительной стимуляции

Достоверных различий между ЛП саккадических движений глаз у мужчин и женщин не выявлено, поэтому данные по всем испытуемым были усреднены. В табл. 1 приведены усредненные значения ЛП саккад со значениями ошибки среднего при предъявлении всех трех схем зрительной стимуляции в двух сериях эксперимента.

Выявлено, что введение межстимульного интервала 200 мс в схеме I приводит к достоверному уменьшению ЛП саккад в среднем на 34 мс в первой ($Z = 8.39, p < 0.001$) и на 34 мс во второй ($Z = 23.46, p < 0.001$) сериях эксперимента по сравнению с ЛП саккад в экспериментальной схеме II. Введение перекрытия в 500 мс в схеме III приводит к увеличению ЛП саккад в среднем на 59 мс в первой серии ($Z = 36.03, p < 0.001$) и на 87 мс во второй серии ($Z = 47.63, p < 0.001$) по сравнению с ЛП саккад в экспериментальной схеме I. Различия в длительности ЛП саккад в экспериментальных схемах II и III составляют 25 мс в первой серии ($Z = 7.04, p < 0.001$) и 53 мс во второй серии ($Z = 27.02, p < 0.001$).

Соотношение классов саккад в трех схемах зрительной стимуляции

В соответствии с общепринятыми критериями [17] в зависимости от длительности ЛП саккады разделяют на три класса: экспресс-саккады (ЭС) с ЛП от 80 до 120 мс, быстрые регулярные саккады (БРС) с ЛП от 121 до 200 мс и медленные регулярные саккады (МРС) с ЛП от 201 до 500 мс.

При использовании временной схемы III отмечается достоверное увеличение доли МРС (74%) во второй серии по сравнению с первой серией (54%; $Z = 2.0, p < 0.05$) и соответствующее уменьшение доли БРС (44% в первой серии и 25% во второй серии; $Z = 2.0, p < 0.05$). Достоверных различий между числом ЭС, БРС и МРС в первой и во второй сериях в схемах I и II не выявлено (рисунок).

Во второй серии эксперимента усложнение временных параметров зрительной стимуляции приводит к достоверному увеличению числа МРС и соответствующему уменьшению доли БРС в экспериментальной схеме III у 9 испытуемых ($Z = 2.85, p < 0.005$). У одного испытуемого не выявлено достоверных различий длительности ЛП саккад между двумя сериями эксперимента.

Пространственная асимметрия ЛП саккад

В первой серии эксперимента пространственная асимметрия ЛП по горизонтальному меридиану выражена у 6 испытуемых с меньшими значениями ЛП саккад, выполненных в правую (3 человека) или левую (3 человека) часть зрительного поля. Во второй серии – у 7 испытуемых с меньшими значениями ЛП саккад, выполненных в правую (3 человека) и левую (4 человека) часть зрительного поля. Пространственная асимметрия ЛП саккад по вертикальному меридиану в первой серии выражена у 9 испытуемых с меньшими значениями ЛП саккад, выполненных в верхнюю (6 человек) или нижнюю (3 человека) часть зрительного поля; во второй серии – у 7 испытуемых с меньшими значениями ЛП саккад, выполненных в верхнюю (5 че-

ловек) или нижнюю (2 человека) часть зрительного поля.

Зависимости между различными временными схемами предъявления зрительных стимулов и асимметрией ЛП саккад не обнаружено.

Анализ количественного соотношения классов саккад выявил, что асимметрия среднего ЛП саккад по горизонтальному меридиану обусловлена разным соотношением числа трех классов саккад (ЭС, БРС и МРС) в правой и левой части поля зрения, по вертикальному меридиану зависит от разного соотношения числа БРС и МРС к верхней и нижней части поля зрения.

Изменение пространственной асимметрии ЛП саккад от первой серии ко второй в группах “мужчины” и “женщины” неодинаково (табл. 2). Для саккад, выполненных по вертикальному меридиану, в группе “мужчины” асимметрия ЛП в двух сериях эксперимента не меняется. В группе “женщины” такой закономерности не выявлено. Для саккад, выполненных по горизонтальному меридиану, не выявлена общая тенденция к изменению асимметрии как у мужчин, так и у женщин.

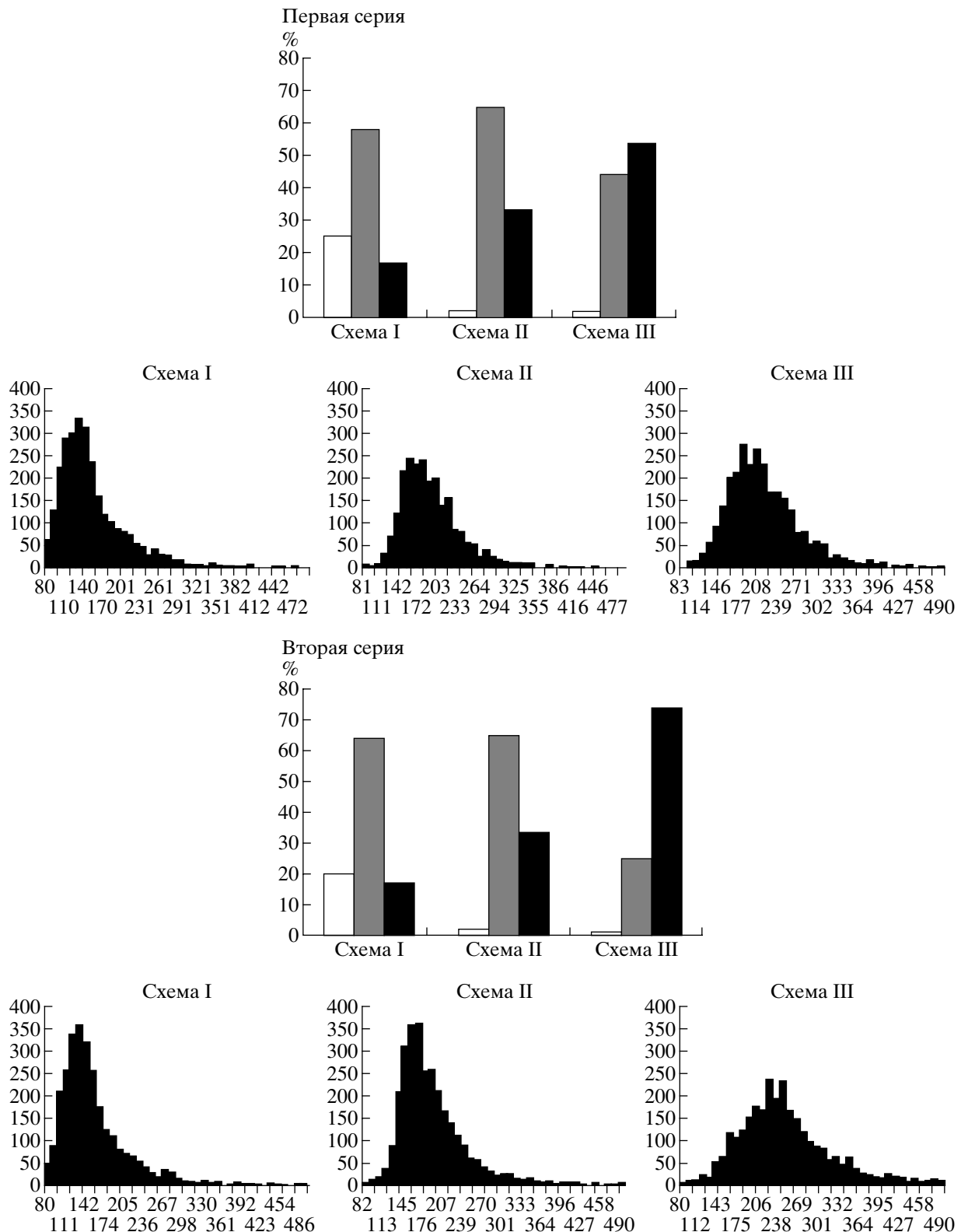
Данные факторного анализа

Использование трех временных схем предъявления зрительных стимулов в двух сериях эксперимента позволяет исследовать влияние на ЛП саккад трех факторов (табл. 3): фактор 1 – усложнение временных параметров зрительной стимуляции (в таблице – “сложность зрительной среды”); фактор 2 – предъявление стимулов в правую или левую (для горизонтальной оси), в верхнюю или нижнюю (для вертикальной оси) половину поля зрения (“положение стимула”); фактор 3 – временное соотношение между ЦФС и ПС (“временное соотношение стимулов”). Мы 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 “сложность зрительной среды” на длительность ЛП саккад у 10 испытуемых для стимулов, расположенных по горизонтали, и у 8 испытуемых для стимулов, расположенных по вертикали; достоверное влияние фактора “положение стимула” у 7 испытуемых для стимулов, расположенных по горизонтали, и у 9 испытуемых для стимулов, расположенных по вертикали; достоверное влияние фактора “временное соотношение стимулов” у всех испытуемых по горизонтальной и вертикальной координатам.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У всех испытуемых средние значения ЛП саккад при предъявлении зрительных стимулов в схеме с временным перекрытием зрительных стиму-



Гистограммы, отображающие соотношение долей (в процентах) разных классов саккад и гистограммы распределения длительности ЛП саккад в трех схемах зрительной стимуляции; две серии эксперимента. Светлым, серым и темным цветом показаны доли экспресс-саккад, быстрых регулярных саккад и медленных регулярных саккад соответственно. Данные по всем испытуемым усреднены.

The histograms displaying the correlation of shares (%) of different populations of saccades and histograms of saccadic latencies distribution in three paradigms of visual stimulation in two series of the experiment. White, grey and black columns express the shares of the fast regular and slow regular saccades respectively. The results were averaged over all tested.

Таблица 2. Средние значения латентных периодов по трем схемам зрительной стимуляции со значениями ошибки среднего в двух сериях эксперимента для саккад, совершенных в правую или левую (горизонтальный меридиан), верхнюю или нижнюю (вертикальный меридиан) половину поля зрения индивидуально для каждого испытуемого

Испытуемые	Горизонтальный меридиан			
	первая серия		вторая серия	
Женщины	влево $M \pm t$	вправо $M \pm t$	влево $M \pm t$	вправо $M \pm t$
В.А.	153 ± 3 мс	142 ± 3 мс*	159 ± 3 мс	152 ± 3 мс*
Д.М.	251 ± 6 мс	228 ± 5 мс**	265 ± 6 мс	238 ± 5 мс**
Б.Т.	141 ± 2 мс	150 ± 2 мс**	158 ± 3 мс	180 ± 3 мс**
З.М.	164 ± 3 мс	183 ± 3 мс*	180 ± 5 мс	189 ± 4 мс
Б.А.	160 ± 4 мс	163 ± 3 мс	177 ± 4 мс	194 ± 4 мс**
М.М.	190 ± 4 мс	181 ± мс	186 ± 4 мс	197 ± 4 мс*
Мужчины				
Б.В.	181 ± 4 мс	204 ± 4 мс**	167 ± 3 мс	194 ± 3 мс**
Б.О.	216 ± 6 мс	203 ± 6 мс	253 ± 7 мс	242 ± 7 мс
С.А.	159 ± 3 мс	152 ± 3 мс*	165 ± 3 мс	167 ± 3 мс
П.А.	196 ± 6 мс	184 ± 6 мс	194 ± 6 мс	184 ± 5 мс*
Вертикальный меридиан				
Женщины	вверх $M \pm t$	вниз $M \pm t$	вверх $M \pm t$	вниз $M \pm t$
З.М.	188 ± 3 мс	213 ± 4 мс**	203 ± 6 мс	233 ± 6 мс**
В.А.	182 ± 3 мс	214 ± 5 мс**	190 ± 3 мс	225 ± 3 мс**
Б.Т.	157 ± 2 мс	172 ± 3 мс**	186 ± 3 мс	193 ± 3 мс
Д.М.	248 ± 5 мс	233 ± 5 мс*	262 ± 6 мс	253 ± 5 мс
М.М.	200 ± 4 мс	190 ± 3 мс**	195 ± 4 мс	186 ± 4 мс
Б.А.	188 ± 3 мс	198 ± 3 мс	216 ± 4 мс	202 ± 3 мс**
Мужчины				
П.А.	196 ± 4 мс	247 ± 7 мс**	199 ± 6 мс	208 ± 8 мс**
Б.В.	189 ± 3 мс	220 ± 3 мс**	193 ± 3 мс	209 ± 3 мс**
Б.О.	203 ± 8 мс	254 ± 7 мс*	270 ± 8 мс	297 ± 8 мс**
С.А.	166 ± 3 мс	160 ± 2 мс*	184 ± 4 мс	161 ± 3 мс**

Примечание. Цветом отмечено достоверно меньшее значение ЛП саккад. * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.001$. M – среднее значение, t – ошибка среднего.

лов (схема III – OVERLAP) более длительны, чем в схеме без временной задержки (схема II – NO DELAY). В свою очередь усредненные ЛП саккад в схеме II имеют большую длительность, чем в схеме с временной задержкой между стимулами (схема I – GAP). Такое соотношение ЛП при различных временных схемах стимуляции согласуется с общепринятыми данными [12, 13, 16, 17, 23, 28] и является подтверждением адекватности полученных результатов.

Наши результаты показывают наличие асимметрии ЛП при выполнении зрительно вызванных саккад, которая обусловлена изменением длительностей ЛП и соотношением числа ЭС, БРС и МРС,

совершенных в правую и левую, а также в верхнюю и нижнюю половину поля зрения. Тем не менее асимметрия ЛП саккад по горизонтальному и вертикальному меридиану носит индивидуальный характер для каждого испытуемого при использовании всех трех временных схем предъявления ПС.

Тем не менее ряд авторов [3, 20] указывают на то, что у праворуких испытуемых правосторонние саккады имеют меньшие ЛП по сравнению с левосторонними саккадами. В то же время Л. Терещенко с соавт. [8] обнаружили, что у обезьян выполнение саккад облегчено в контралатеральную половину поля зрения по отношению к доминирующей

Таблица 3. Влияние трех факторов на латентные периоды саккад, выполненных по горизонтали и вертикали для каждого испытуемого в отдельности

Испытуемые	Горизонтальная координата					
	фактор 1 “сложность зрительной среды”		фактор 2 “положение стимула”		фактор 3 “временное соотношение стимулов”	
Женщины	F-критерий	p-уровень	F-критерий	p-уровень	F-критерий	p-уровень
Б.А.	80.37	<0.001	25.01	<0.001	433.47	<0.001
Б.Т.	131.49	<0.001	59.48	<0.001	424.85	<0.001
В.А.	7.38	<0.01	10.61	<0.01	91.13	<0.001
Д.М.	10.23	<0.01	27.77	<0.001	107.7	<0.001
З.М.	6.58	<0.05	15.23	<0.001	158.09	<0.001
М.М.	4.48	<0.05	4.38	<0.05	221.64	<0.001
Мужчины						
Б.В.	19.52	<0.001	65.93	<0.001	98.39	<0.001
Б.О.	26.255	<0.001	1.802	<0.179	179.857	<0.001
П.А.	12.382	<0.001	0.028	<0.868	98.672	<0.001
С.А.	46.2	<0.001	0.25	<0.616	351.1	<0.001
Испытуемые	Вертикальная координата					
	фактор 1 “сложность зрительной среды”		фактор 2 “положение стимула”		фактор 3 “временное соотношение стимулов”	
Женщины	F-критерий	p-уровень	F-критерий	p-уровень	F-критерий	p-уровень
Б.А.	45.46	<0.001	2.50	<0.114	448.46	<0.001
Б.Т.	147.08	<0.001	25.54	<0.001	457.22	<0.001
В.А.	6.23	<0.05	118.99	<0.001	116.17	<0.001
Д.М.	13.40	<0.001	4.24	<0.05	94.03	<0.001
З.М.	14.33	<0.001	43.13	<0.001	156.32	<0.001
М.М.	0.08	<0.778	9.03	<0.01	315.35	<0.001
Мужчины						
Б.В.	2.62	<0.106	62.83	<0.001	69.48	<0.001
Б.О.	29.622	<0.001	28.3	<0.001	75.241	<0.001
П.А.	26.772	<0.001	119.19	<0.001	65.037	<0.001
С.А.	29.95	<0.001	42.09	<0.001	304.11	<0.001

руке. Наши результаты согласуются с полученными на людях данными, в которых отмечается индивидуальный профиль право- левосторонней асимметрии для каждого испытуемого [19].

Согласно данным факторного анализа наибольшее влияние на ЛП саккад (в соответствии со значением F-критерия) оказывает изменение временного соотношения между моментами предъявления ЦФС и ПС (при анализе по трем факторам и в 10 из 10 случаев по обеим сериям эксперимента), что подтверждается многочисленными работами [13, 15, 16, 24].

Фактор усложнения временных параметров зрительной стимуляции (первая или вторая серия)

является следующим по значимости и оказывает большее влияние на ЛП саккад, чем фактор положения стимула.

Обнаруженные различия в пространственной асимметрии саккадических движений глаз по вертикальному меридиану в группах “мужчины” и “женщины” можно объяснить с позиций функциональной асимметрии мозга. Так, ряд авторов [26, 27] считают, что мужчины проявляют более выраженную асимметрию по сравнению с женщинами, для которых характерна диффузная локализация паттернов и более симметричное распределение функций в мозге. Кроме того, существуют данные об анатомической асимметрии моторной коры,

мозолистого тела у мужчин и женщин [11, 27], что также может вносить свой вклад в корковую организацию саккадических движений глаз.

Усложнение временных свойств зрительной среды (одновременное использование трех временных схем в одном опыте) приводит к увеличению среднего значения ЛП в схеме OVERLAP, которое связано с увеличением доли МРС и выявляет более сложную картину пространственного распределения длительности ЛП зрительно вызванных саккад для всех испытуемых, что подтверждает данные, полученные на обезьянах [8].

В управлении саккадическими движениями глаз задействован ряд подкорковых и корковых структур головного мозга, роль которых в организации глазодвигательных реакций многофункциональна. Так, базальные ганглии, верхнее двухолмие, мозолистое тело, латеральное колеччатое тело и некоторые ядра таламуса не только осуществляют координацию различных глазодвигательных программ, но и участвуют в интеграции сигналов, обеспечивающих мультисенсорное управление саккадами. Дж. Финдли и Р. Уолкер [15] предложили модель генерации саккад, основанную на параллельной обработке и конкурентном ингибировании зрительной информации. Согласно этой модели существуют два обособленных пути, связанных с пространственным (“где?”) и временным (“когда?”) программированием саккады. Исходя из этого, можно предположить, что в условиях простой зрительной среды (первая серия) программирование саккады осуществляется по пространственному пути (“где?”), при усложнении временных параметров зрительной стимуляции (вторая серия) возникает конкурирующее взаимодействие двух путей (пространственного и временного), что приводит к увеличению ЛП саккад в схеме OVERLAP.

Таким образом, увеличение длительности ЛП саккад при усложнении временных параметров зрительной стимуляции обусловлено процессами в высших отделах глазодвигательной системы и связано с рядом когнитивных функций.

Тем не менее характер изменения показателя пространственной асимметрии неоднозначен, поэтому в дальнейшем планируется провести исследования с пространственно-временным усложнением зрительной стимуляции и сравнить результаты.

ВЫВОДЫ

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

2. Асимметрия латентных периодов саккад по горизонтальному и вертикальному меридиану носит индивидуальный характер для каждого испытуемого.

3. Взаимосвязь между профилем функциональной асимметрии и пространственной асимметрией саккадических движений глаз не выявлена.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 05-04-48259).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. Функциональная асимметрия человека. М.: Медицина, 1981. 288 с.
2. Владимиров А.А. Методы исследования движения глаз. М.: Изд-во МГУ, 1972. 99 с.
3. 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. Т. 53. № 1. С. 33–40.
4. Наатанен Р. Внимание и функции мозга. М.: Изд-во МГУ, 1998. 560 с.
5. Полупроводниковые приборы: диоды, тиристоры, оптоэлектронные приборы. Справочник / Под ред. Горюнова Н.Н.. М.: Энергоатомиздат, 1987. 744 с.
6. Симерницкая Э.Г. Доминантность полушарий. М.: Изд-во МГУ, 1978. 93 с.
7. Терещенко Л.В., Молчанов С.А., Колесникова О.В., Латанов А.В., Шульговский В.В. Изменения временных свойств зрительно-вызванных саккад в зависимости от усложнения зрительной среды у обезьян // Тезисы XIX съезда Физиологического о-ва им. И.П. Павлова // Рос. физиол. журн. 2004. Т. 90. № 8. Ч. 1. С. 403.
8. Терещенко Л.В., Молчанов С.А., Кузнецов Ю.Б., Латанов А.В. Асимметрия временных характеристик саккад и манипуляторных реакций у обезьян // Материалы Юбилейной Международной конференции по нейрокибернетике, посвященной 90-летию со дня рождения проф. А.Б. Когана. Ростов-на-Дону: Изд-во ООО “ЦВВР”, 2002. Т. 2. С. 242–245.
9. Шульговский В.В. Физиология целенаправленного поведения млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 1993. 224 с.
10. Ярбус А.Л. Роль движений глаз в процессе зрения. М.: Наука, 1965. 166 с.
11. Amunts K., Jancke L., Mohlbeyer H., Steinmetz H., Zilles K. Interhemispheric asymmetry of the human motor cortex related to handedness and gender // *Neuropsychologia*. 2000. V. 38. P. 304–312.
12. Boch R., Fischer B. Further observations on the occurrence of express-saccades in the monkey // *Exp. Brain Res.* 1986. V. 63. P. 487–494.
13. Boch R., Fischer B., Ramsperger E. Express-saccades of the monkey: reaction times versus intensity, size, duration, and eccentricity of their targets // *Exp. Brain Res.* 1984. V. 55. P. 223–231.
14. Findlay J.M., Walker R. A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition // *Behav. Brain Sci.* 1999. V. 16. P. 661–721.

15. *Fischer B.* The preparation of visually guided saccades // *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* 1987. V. 106. P. 1–35.
16. *Fischer B., Boch R.* Saccadic eye movements after extremely short reaction times in the monkey // *Brain Res.* 1983. V. 260. P. 21–26.
17. *Fischer B., Ramsperger E.* Human express saccades: extremely short reaction times of goal directed eye movements // *Exp. Brain Res.* 1984. V. 57. P. 191–195.
18. *Goldring J., Fischer B.* Reaction times of vertical pro-saccades and antisaccades in gap and overlap tasks // *Exp. Brain Res.* 1997. V. 113. № 1. P. 88–103.
19. *Honda H.* Idiosyncratic left-right asymmetries of saccadic latencies: examination in a gap paradigm // *Vision Res.* 2002. V. 42. P. 1437–1445.
20. *Hutton J.T., Palet J.* Lateral saccadic latencies and handedness // *Neuropsychology.* 1986. V. 24. № 3. P. 449–451.
21. *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. V. 93. № 6. P. 287–377.
22. *Posner M.I.* Orienting of attention // *Q. J. Exp. Psychol.* 1980. V. 32. P. 3–25.
23. *Sparks D., Rohrer W.H., Zhang Y.* The role of the superior colliculus in saccade initiation: a study of express saccades and the gap effect // *Vision Res.* 2000. V. 40. № 20. P. 2763–2777.
24. *Talgar C.P., Carrasco M.* Vertical meridian asymmetry in spatial resolution: visual and attentional factors // *Psychon. Bull. Rev.* 2002. V. 4. P. 714–722.
25. *Weber H., Fischer B.* Gap duration and location of attention focus modulate the occurrence of left/right asymmetries in the saccadic reaction times of human subjects // *Vision Res.* 1995. № 7. P. 987–998.
26. *Wisniewski A.B.* Sexually-dimorphic patterns of cortical asymmetry, and the role fore sex steroid hormones in determining cortical patterns of lateralization // *Psychoneuroendocrinology.* 1998. V. 23. P. 519–547.
27. *Witelson S.F.* The relationship of hand preference to anatomy of the corpus callosum in man // *Brain Res.* 1991. V. 545. № 1/2. P. 175–182.
28. *Zhou W., King W.M.* Attentional sensitivity and asymmetries of vertical saccade generation in monkey // *Vision Res.* 2002. V. 42. P. 771–779.