

УДК 612.846+612.821.1+612.812.2

АСИММЕТРИЯ АМПЛИТУДНО-ВРЕМЕННЫХ СВОЙСТВ ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННЫХ САККАД У ОБЕЗЬЯН В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СЛОЖНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СХЕМЫ ЗРИТЕЛЬНОЙ СТИМУЛЯЦИИ

© 2005 г. Л. В. Терещенко, С. А. Молчанов, О. В. Колесникова,
А. В. Латанов, В. В. Шульговский

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

Поступила в редакцию 19.10.2004 г.

Принята в печать 04.04.2005 г.

На трех обезьянах *Macaca rhesus* исследовано выполнение зрительно-вызванных саккад при одношажном изменении положения стимула с использованием стандартной схемы предъявления GAP-OVERLAP. В работе применяли две пространственные схемы: предъявление стимулов по горизонтальному меридиану (одномерная) и предъявление стимулов в пределах прямоугольной области зрительного поля (двумерная). Выявлено наличие асимметричных фокусов коротко- и длиннolatентных саккад в двумерном зрительном поле. Методом дисперсионного факторного анализа показано, что фактор размерности (одномерная или двумерная схема стимуляции) оказывает большее влияние на латентный период саккад, чем фактор латерализации (предъявление слева или справа от центра взора). Точность выполнения зрительно-вызванной саккады уменьшается с ростом ее эксцентриситета в обеих пространственных схемах стимуляции.

Ключевые слова: обезьяна, саккада, асимметрия, двумерное зрительное поле.

Asymmetry of the Amplitude-Temporal Properties of Visually-Guided Saccades in Monkeys Depending on the Spatial Scheme of the Visual Stimulation

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

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

The properties of visually-guided saccades were studied in three monkeys (*Macaca rhesus*). Traditional single-step GAP-OVERLAP temporal paradigms were used. Target stimuli were presented in accordance with two spatial stimulation schemes: (i) along the horizontal meridian (one-dimensional scheme) and (ii) within rectangle part of the visual field (two-dimensional scheme). We revealed asymmetric focuses of short- and long-latency saccades in the two-dimensional scheme of stimulation. The MANOVA revealed that the factor of dimensionality influenced saccadic latency to a greater extent than the factor of lateralization of stimuli (presenting in the right or left visual hemifields). Accuracy of saccades decreased with increasing in their eccentricity in both spatial schemes of stimulation.

Key words: monkey, saccade, asymmetry, two-dimensional visual field.

В исследованиях процессов зрительного восприятия, внимания и движений глаз широкое распространение получила схема предъявления зрительных стимулов по горизонтальному меридиану справа и слева от центра поля зрения [9, 14, 17, 21, 24, 28]. Такая схема стимуляции традиционно используется для изучения механизмов целенаправленного глазодвигательного поведения, но в то же время существенно сужает спектр возмож-

ных глазодвигательных реакций и, как следствие, снижает вариабельность параметров их выполнения.

В некоторых работах, посвященных изучению функциональной асимметрии у человека, приводятся данные о латеральных различиях параметров саккад, совершаемых в разных направлениях (вправо или влево). У лиц с явно выраженным

профилем асимметрии наблюдаются небольшие различия параметров саккад в направлении вправо и влево [5]. 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]. Таким образом, функциональная асимметрия мозга человека находит отражение и в свойствах целенаправленных саккадических движений глаз.

“Доминирование” правосторонних окулomotorных реакций, по-видимому, связано с доминированием ведущей руки в манипуляционной деятельности, что требует точной и быстрой зрительно-моторной координации. Процессы зрительно-моторной координации тесно связаны с процессами внимания, которое существенно влияет на параметры целенаправленных саккад, а также на распознавание зрительных стимулов [11, 25]. С одной стороны, облегчение правосторонних саккад свидетельствует о доминировании левого полушария в осуществлении целенаправленных окулomotorных реакций. С другой стороны, по данным клинических исследований, в процессах внимания доминирует правое полушарие [10, 19, 20]. 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, сопровождающей так называемое явное внимание (*overt orienting*) [25].

Кроме “горизонтальной” у приматов имеет место и “вертикальная” асимметрия. В ряде работ показано, что саккады, совершаемые в направлении вниз относительно горизонтального меридиана (ниже уровня глаз), имеют меньшие ЛП и более высокую точность [8], что связано с манипуляционными движениями рук в нижней части поля зрения у приматов.

В ряде работ [12, 27] поднимается проблема асимметрии высших зрительных функций у низших приматов. По данным морфологических исследований [12], у низших приматов (*Macaca mulatta*) выявлено увеличение орбитальной и дорзлатеральной частей лобной доли правого полушария по сравнению с левым. В указанной работе ставится проблема доминантности правого полушария в обработке зрительной информации (в частности, кратковременной памяти) у низших приматов.

Более приближенной к естественной зрительной среде является схема зрительной стимуляции с изменением как горизонтальной, так и вертикальной координаты стимула-цели, в направле-

нии которого совершается саккада. Использование такой схемы стимуляции требует применения двухкоординатной системы регистрации и анализа движений в эксперименте, а также использования большего числа зрительных стимулов. Возможно, по этим причинам схема двухкоординатной зрительной стимуляции используется в немногих работах: исследование вертикальных, косых саккад [3, 16], саккад к фиксированным точкам зрительного поля [7, 22, 23]. При этом число используемых положений зрительных стимулов-целей обычно относительно невелико.

В настоящей работе исследованы целенаправленные саккадические движения глаз у низших приматов (*Macaca rhesus*) с использованием одномерной и двумерной схем предъявления зрительных стимулов в относительно широком диапазоне. Целью работы является изучение изменений амплитудно-временных параметров саккад в зависимости от усложнения условий эксперимента при переходе от одно- к двумерной пространственной схеме стимуляции.

МЕТОДИКА

Работа проведена на трех обезьянах *Macaca rhesus* – обезьяны А, Д и К. Исследовали целенаправленные саккады, выполняемые животными на периферический стимул-цель (ПС) после предшествующей фиксации взгляда на центральном фиксационном стимуле (ЦФС).

Обезьян обучали выполнять инструментальную реакцию – движение рычагом “на себя” в ответ на уменьшение яркости ПС. Такие инструментальные реакции подкрепляли 0.2 мл молока. В 15–25% от общего числа реализаций ПС не предъявляли, а уменьшали яркость ЦФС с целью сохранения необходимости фиксирования взгляда на нем. По завершении обучения обезьяны устойчиво выполняли целенаправленные саккады на задаваемые ПС.

Зрительные стимулы предъявляли бинокулярно при жесткой фиксации головы.

В работе проведено две серии экспериментов. В первой серии ПС предъявляли по горизонтали в одном из 10 положений по 5 с каждой стороны от ЦФС. Расстояние между ПС и ЦФС изменяли с шагом 3.4 угл. град., а весь диапазон эксцентриситета ПС составлял ± 17 град. по горизонтальной оси. В первой серии эксперименты проведены на двух обезьянах (А и Д).

Во второй серии ПС предъявляли в двумерном зрительном поле с изменением как горизонтальной, так и вертикальной координаты стимула. ПС предъявляли в 34 узлах воображаемой прямоугольной решетки 7×5 , в которой положение ЦФС соответствовало ее центральному узлу. Шаг изменения горизонтального и вертикального по-

ложения ПС составлял 6.5 град. Таким образом, диапазон эксцентриситета ПС составлял ± 19.5 град. по горизонтали и ± 13.0 град. по вертикали. Эксперименты во второй серии проведены на всех трех обезьянах.

В обеих экспериментальных сериях использовали три традиционные временные схемы предъявления стимулов: ПС включали с временной задержкой 300–400 мс после выключения ЦФС (схема 1, GAP); ПС включали одновременно с выключением ЦФС (схема 2, NO DELAY); ПС включали при включенном ЦФС, который выключали по истечении 400 мс (схема 3, OVERLAP). Выбор временной схемы стимуляции и положения ПС в каждой экспериментальной реализации осуществлялся равновероятно псевдослучайным образом. Длительность экспозиции ЦФС и ПС варьировала в диапазоне 700–1000 мс с шагом 100 мс. Размер всех стимулов составлял 0.2 град. Реализацию считали корректной, а глазодвигательные реакции животного использовали для дальнейшего анализа, если животные осуществляли инструментальную реакцию в течение 1000 мс после уменьшения яркости ПС.

Движения глаз регистрировали с использованием двухкоординатной электромагнитной методики (search coil). Подробное описание данной методики, операции по имплантации проволочного витка и специального оборудования приведено в нашей ранней работе [2]. Проволочный виток имплантировали в один глаз. Предъявление стимулов, регистрация положения глаза по двум координатам и положения рычага, запись оцифрованных данных на диск компьютера осуществлялись автоматически, для чего авторами было разработано оригинальное программное обеспечение. Положение глаза регистрировалось с периодом 2 мс, а положение рычага – с периодом 10 мс.

В каждой экспериментальной серии зарегистрировано около 5000 корректных реализаций для каждого животного. Для первичной обработки экспериментальных данных применяли специально разработанное программное обеспечение, позволяющее в автоматическом режиме выделять саккады в двухкоординатных записях движений глаз [1]. Для каждой выделенной саккады автоматически вычислялись ее параметры: ЛП, амплитуда и направление. Точность определения пространственных параметров саккад составляла 0.2 град.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Латентные периоды саккад. Усредненные значения ЛП саккад к ПС со значениями стандартных отклонений с использованием обеих схем стимуляции приведены в табл. 1.

Таблица 1. Средние значения и стандартные отклонения ЛП целенаправленных саккад к ПС в эксперименте

Временная схема	Обезьяна А	Обезьяна Д	Обезьяна К
Одномерная схема зрительной стимуляции			
Схема 1	114.0 ± 35.1 мс (n = 961)	78.2 ± 22.7 мс (n = 425)	–
Схема 2	167.7 ± 43.4 мс (n = 1142)	116.4 ± 20.7 мс (n = 1716)	–
Схема 3	206.4 ± 81.3 мс (n = 978)	284.6 ± 144.0 мс (n = 1515)	–
Двумерная схема зрительной стимуляции			
Схема 1	100.1 ± 27.3 мс (n = 1092)	75.8 ± 19.6 мс (n = 455)	117.9 ± 53.1 мс (n = 609)
Схема 2	135.7 ± 29.6 мс (n = 2014)	118.7 ± 17.2 мс (n = 2660)	175.3 ± 35.6 мс (n = 2252)
Схема 3	181.1 ± 64.4 мс (n = 1243)	170.1 ± 52.2 мс (n = 2339)	225.1 ± 75.6 мс (n = 1768)

Одномерная схема стимуляции. На графике зависимости длительности ЛП от эксцентриситета ПС для обезьяны А выделяются локальные минимумы в обеих половинах тестируемого поля зрения. Саккады с амплитудой 4.5–6.5 град. выполнялись с наименьшими ЛП в обе стороны во всех трех схемах эксперимента (рис. 1, А). Для саккад больших амплитуд длительности ЛП растут с увеличением эксцентриситета ПС.

У обезьяны Д только при стимуляции по схеме 3 зависимость ЛП от положения ПС имеет сходный характер (рис. 1, Б). ЛП минимальны у саккад с амплитудами 4.4–5.8 град. При стимуляции по схеме 2 ЛП саккад слабо увеличивались, а при стимуляции по схеме 1 ЛП саккад практически не изменялись с удалением ПС от ЦФС.

Двумерная схема стимуляции. Полученные в данной серии результаты представлены в виде поверхностей с изолиниями равных величин, аппроксимированных методом наименьших квадратов. Эти поверхности отражают зависимость ЛП саккад от эксцентриситета ПС по двум координатам (рис. 2).

Зависимость ЛП саккад от положения ПС существенно различается в разных временных схемах предъявления ПС. У всех трех животных отчетливо выделяются области зрительного пространства, в направлении которых саккады выполняются с меньшими ЛП (фокусы коротколатентных саккад). У обезьян А и Д также показано наличие фокусов длиннолатентных саккад. Положение выявленных фокусов оказалось асимметрично относительно как горизонтальной, так и вертикальной осей поля зрения.



Рис. 1. Зависимость длительностей латентных периодов (ЛП) саккад от положения периферического стимула (ПС) в трех временных схемах смены стимулов при горизонтальном предъявлении стимулов для двух обезьян (А – обезьяна А, В – обезьяна Д). Цифрами обозначены графики зависимостей для разных экспериментальных схем: 1 – схема 1, 2 – схема 2 и 3 – схема 3. По оси абсцисс – положение ПС. Отрицательные значения соответствуют положениям ПС слева от центрального фиксационного стимула (ЦФС), положительные – справа; по оси ординат – длительности ЛП саккад, мс.

Fig. 1. Saccade latency to various peripheral stimuli in horizontal meridian (one-dimensional spatial scheme) being used three schemes of temporal paradigms (1–3 – schemes 1–3, respectively). The horizontal axis: position of the stimulus. The positive values correspond to the right position, negative coordinates correspond to the left position of peripheral stimulus with respect to the central fixation point.

У обезьяны А в схеме 1 выявлен фокус длиннолатентных саккад в правой половине поля зрения (координаты $X = 7$ угл. град., $Y = 0$ угл. град.). Во всех трех временных схемах выражено уменьшение ЛП саккад при изменении положения ПС от верхней к нижней границе области предъявления стимулов. У обезьяны Д во всех трех схемах длительности ЛП саккад уменьшались с изменением положения ПС в направлении справа налево (рис. 2, А). В схеме 3 выявлен фокус коротколатентных саккад в левой половине поля зрения ($X = -10$ угл. град., $Y = -3$ угл. град.). У обезьяны К в схеме 2 выявлена область коротколатентных саккад (центр имеет координаты $X = 6$ угл. град., $Y = -4$ угл. град.; рис 2, В). Аналогично в схеме 3 есть фокус коротколатентных саккад ($X = 3$ угл. град., $Y = -6$ угл. град.). Так же как и для обезьяны А, наблюдалось укорочение ЛП саккад при изменении положения ПС от верхней к нижней границе области предъявления стимулов и у обезьяны К.



Рис. 2. Зависимость длительностей ЛП саккад от положения ПС для временной схемы 2 при предъявлении стимулов в двумерном поле для двух обезьян (А – обезьяна Д, В – обезьяна К). Длительности ЛП даны изолиниями равных величин. Кружками отмечены положения ПС. По оси абсцисс – горизонтальная координата положения ПС, по оси ординат – вертикальная. Отрицательные значения соответствуют положениям ПС слева или снизу, положительные – справа или сверху от ЦФС для соответствующей оси.

Fig. 2. Saccade latency to various peripheral stimuli in two-dimensional spatial scheme; the temporal scheme 2 being used for monkeys D (A) and K (B). Both axes mark the angular position of the stimulus. The positive values correspond to the right and upper position, while the negative coordinates correspond to the left and lower position for the respective axes. Latencies are shown by isolines of constant values, circles mark position of the stimulus.

Точность выполнения саккад. В эксперименте с предъявлением ПС по горизонтальному меридиану показателем, отражающим точность выполнения саккад, является величина стандартного отклонения величин амплитуд саккад, выполненных к соответствующему ПС. Чем выше точность выполнения саккад к ПС, тем меньше разброс амплитуд саккад, выполненных к нему.

На рис. 3 приведены графики изменений стандартных отклонений амплитуд саккад при предъявлении ПС в горизонтальном меридиане. Видно, что с увеличением эксцентриситета ПС точность выполнения саккад уменьшается. Для саккад к ПС с эксцентриситетом 3.4 град. величина стандартного отклонения у обеих обезьян находится в пределах 0.32–0.43 град., для эксцентриситета 17 град. – 0.95–1.47 град.

У обезьяны А (рис. 3, 1) точность выполнения саккад в правую половину поля зрения выше, чем в левую. Для саккад, выполненных к ПС с эксцентриситетом 17 град., величина стандартного отклонения амплитуд саккад в правую половину поля зрения составляет 0.95 град. против 1.47 для саккад в левую половину. У обезьяны Д (рис. 3, 2) точность выполнения саккад одинакового эксцентриситета в обе половины поля зрения практически совпадает.

При предъявлении ПС в двумерном зрительном поле показателем, характеризующим точность выполнения саккад, является среднее значение расстояния между конечными точками всех саккад, выполненных к одному ПС до средневзвешенного по обеим координатам значения (далее – величина ошибки). Так же как и для предъявления стимулов в горизонтальном меридиане, здесь чем выше точность выполнения саккады, тем меньше величина ошибки выполнения саккады.

У всех трех обезьян точность выполнения саккады падает с увеличением эксцентриситета. Для

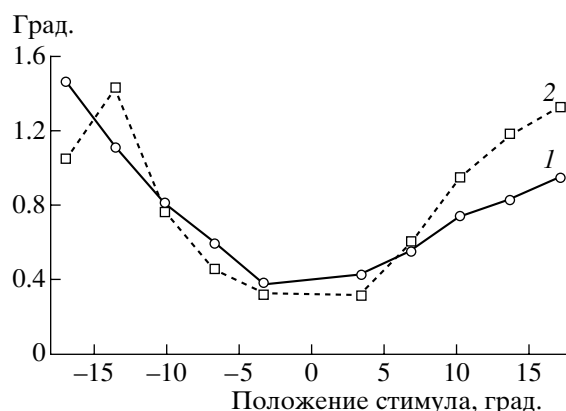


Рис. 3. Точность выполнения саккад при предъявлении ПС в горизонтальном меридиане (1 – обезьяна А, 2 – обезьяна Д). По оси абсцисс – положение ПС, по оси ординат – стандартное отклонение амплитуды саккады к соответствующему ПС.

Fig. 3. Accuracy of saccade's performance for monkeys A (1) and D (2) being used one-dimensional spatial scheme. Abscissa: position of the stimulus. Ordinate: standard deviation of saccade amplitude.

саккад, выполняемых к ПС с минимальным эксцентриситетом 6.5 град., величина ошибки составляет 1.1 град. для обезьяны А, 1.6 град. для обезьяны Д и 1.2 град. для обезьяны К. Для максимального эксцентриситета 23.3 град. (косые саккады к ПС в углах стимульной решетки) величина ошибки выполнения саккады составляет 4.0, 5.7 и 4.6 град. для обезьян А, Д и К соответственно.

Предугадывающие саккады. Во время интервала задержки между исчезновением ЦФС и появлением ПС в схеме 1 в ряде случаев обезьяны выполняют саккады без стимула-цели – предугадывающие саккады.

В обеих схемах пространственного предъявления ПС конечные точки предугадывающих саккад

Таблица 2. Результаты многофакторного анализа для ЛП саккад

Фактор	Обезьяна А		Обезьяна Д	
	F-критерий	p-уровень	F-критерий	p-уровень
Совокупно по обеим схемам зрительной стимуляции				
Временное соотношение	1517.779 (df = 868)	<0.001	1295.774 (df = 362)	<0.001
Размерность	369.298 (df = 434)	<0.001	205.122 (df = 181)	<0.001
Латерализация стимуляции	56.201 (df = 434)	<0.001	0.050 (df = 181)	0.82
Одномерная схема зрительной стимуляции				
Временное соотношение	2926.102 (df = 826)	<0.001	1513.705 (df = 270)	<0.001
Латерализация стимуляции	573.646 (df = 413)	<0.001	403.409 (df = 135)	<0.001
Двумерная схема зрительной стимуляции				
Временное соотношение	3545.668 (df = 900)	<0.001	4070.341 (df = 260)	<0.001
Латерализация стимуляции	2613.866 (df = 450)	<0.001	8720.849 (df = 130)	<0.001

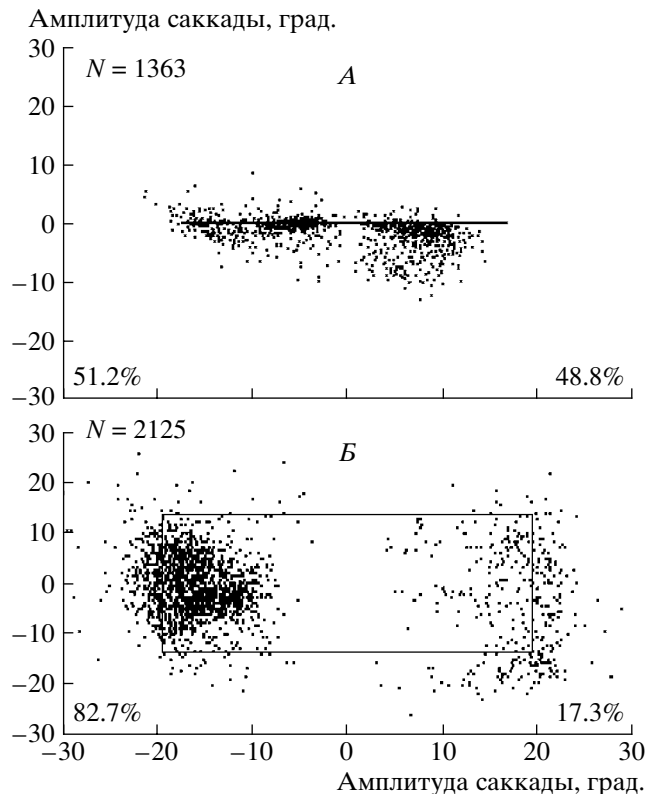


Рис. 4. Распределение конечных точек предугадывающих саккад у обезьяны Д при предъявлении ПС в горизонтальном меридиане (А) и в двумерном поле (Б). Толстой горизонтальной линией на А и рамкой на Б отмечен диапазон предъявления ПС. *N* – число приведенных предугадывающих саккад. В процентах приведены доли предугадывающих саккад, выполненных соответственно в левую и правую половины поля зрения.

Fig. 4. Spatial distribution of anticipatory saccade end-point in one-dimensional (А) and two-dimensional (Б) schemes of stimulus presentation for monkey D. Thick horizontal line in (А) and rectangular frame in (Б) show field of stimulus presentation in the visual space. *N* – total number of anticipatory saccades shown. Part of the anticipatory saccades performed in the direction to the right and left visual hemifields are shown in percent, respectively.

имеют две области концентрации, по одной в левой и правой половине поля зрения (рис. 4). При предъявлении ПС в горизонтальном меридиане вертикальная компонента предугадывающих саккад мала, указанные области вытянуты вдоль линии предъявления стимулов (рис. 4, А). Доли предугадывающих саккад, выполняемых вправо и влево, приблизительно равны. Относительное число саккад, выходящих за пределы горизонтального диапазона ПС, также мало (1.5% от общего числа саккад).

В случае двумерного предъявления ПС наблюдается асимметричное выполнение предугадывающих саккад (82.7% влево, 17.3% вправо у обезьяны Д), доля гиперметричных саккад увеличивается до 24.8% (рис. 4, Б).

Использованные схемы предъявления зрительных стимулов позволяют исследовать влияние на ЛП саккад трех экспериментальных факторов: размерность пространственного поля предъявляемых стимулов (в табл. 2 – размерность), временное соотношение между ЦФС и ПС (временное соотношение), а также предъявление стимулов в правую или левую половину поля зрения (латерализация стимуляции). Соответственно для одно- и двумерной схем стимуляции в отдельности можно выявить влияние на ЛП саккад двух последних факторов – временного соотношения и латерализации стимуляции (табл. 2).

Методом многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA) выявлено высокодостоверное влияние ($p < 0.001$) каждого из указанных факторов на ЛП саккад. Только для обезьяны Д при анализе по трем факторам влияние фактора латерализации стимуляции на ЛП саккад недостоверно. В то же время по одно- и двумерной схемам стимуляции в отдельности показано достоверное влияние этого фактора на ЛП саккад у этого животного.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У всех обезьян ЛП саккад при предъявлении зрительных стимулов в схеме с временным перекрытием зрительных стимулов (схема 3) более длительны, чем в схеме без временной задержки (схема 2), в которой они в свою очередь имеют большую длительность, чем в схеме с временной задержкой между стимулами (схема 1). Такое соотношение ЛП при различных временных схемах стимуляции согласуется с общепринятыми данными [4, 6, 9, 11, 13–15, 26] и является подтверждением адекватности полученных результатов.

Наши результаты показывают наличие асимметрии при выполнении зрительно-вызванных саккад. В наибольшей степени асимметрия проявляется в изменении длительностей ЛП саккад и в долях выполнения предугадывающих саккад в правую и левую половину поля зрения.

Наибольшее влияние на ЛП саккад (в соответствии со значением *F*-критерия) оказывает изменение временного соотношения между моментами предъявления ЦФС и ПС (в обоих случаях при анализе по трем факторам и в трех из четырех случаев по обеим пространственным схемам стимуляции в отдельности), что подтверждается многочисленными работами [4, 6, 13, 15, 26].

Фактор размерности поля предъявления зрительных стимулов (одномерная или двумерная схема стимуляции) является следующим по значимости и оказывает большее влияние на ЛП саккад, чем фактор латерализации. Следовательно, при изучении процессов, связанных с предъявлением стимулов в обеих половинах поля зрения, напри-

мер асимметрии выполнения саккад, следует учитывать и влияние более сильного фактора.

С переходом от одномерного к двумерному полю предъявления зрительных стимулов возрастает влияние как фактора временного соотношения, так и фактора латерализации стимуляции. Это выражается большими значениями F-критерия для этих факторов при двумерной схеме стимуляции по сравнению с одномерной. У обезьяны Д в схеме с предъявлением стимулов в двумерном зрительном поле фактор латерализации имеет даже большее влияние на ЛП саккад, чем фактор временного соотношения.

Исследованные параметры зрительно-вызванных саккад при предъявлении стимулов в двумерном поле имеют более сложную зависимость от пространственных координат стимула, чем при стимуляции по горизонтальному меридиану (наличие четко выраженных фокусов коротко- и длинноразнолатентных саккад). Проявление такой асимметрии может указывать на сложное взаимодействие между процессами внимания и выполнения произвольных движений.

ВЫВОДЫ

1. Асимметрия амплитудно-временных свойств зрительно-вызванных саккад определяется пространственными особенностями зрительной стимуляции.

2. Пространственное усложнение зрительной среды (двумерное поле стимулов вместо одномерного) усиливает асимметрию выполнения целенаправленных саккад.

3. Изменение размерности поля предъявления зрительных стимулов оказывает большее влияние на латентные периоды саккад, чем предъявление стимулов в разных половинах поля зрения относительно вертикального меридиана.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 02-04-48742).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Терещенко Л.В. Асимметрии параметров саккад и движений рук у обезьян в норме и патологии: Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1999. 105 с.
2. Терещенко Л.В., Кузнецов Ю.Б., Латанов А.В., Шульговский В.В. Методика хронической электромагнитной регистрации движений глаз и головы у обезьян // Журн. высш. нерв. деят. 2000. Т. 50. № 5. С.889–894.
3. Becker W., Jurgens R. Human oblique saccades: quantitative analysis of the relation between horizontal and vertical components // Vision. Res. 1990. V. 30. P. 893–920.
4. Boch R., Fischer B. Further observations on the occurrence of express-saccades in the monkey // Exp. Brain Res. 1986. V. 63. P. 487–494.
5. Bracewell R.M., Husain M., Stein J.F. Specialization of the right hemisphere for visuomotor control // Neuropsychologia. 1990. V. 28. № 8. P. 763–775.
6. Braun D., Breitmeyer B.G. Relationship between directed visual attention and saccadic reaction times // Exp. Brain Res. 1988. V. 73. P. 546–552.
7. Cheal M.L., Lyon D. Attention effects on form discrimination at different eccentricities // Q. J. Exp. Psychol. [A]. 1989. V. 41. P. 719–746.
8. Collewijn H., Erkelens C.J., Steinman R.M. Binocular coordination of human vertical saccadic eye movements // J. Physiol. (Engl). 1988. V. 404. P. 183–197.
9. Crawford T.J., Muller H.J. Spatial and temporal effects of spatial attention on human saccadic eye movements // Vision Res. 1992. V. 32. P. 293–304.
10. De Renzi E., Colombo A., Faglioni P., Gibertoni M. Conjugate gaze paresis in stroke patients with unilateral damage. An unexpected instance of hemispheric asymmetry // Arch. Neurol. 1982. V. 39. P. 482–486.
11. Deubel H., Schneider W.X. Saccade target selection and object recognition: evidence for a common attentional mechanism // Vision Res. 1996. V. 36. № 12. P. 1827–1837.
12. Falk D., Hildebolt C., Cheverud J., Vannier M., Helmkamp R.C., Konigsberg L. Cortical asymmetries in frontal lobes of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) // Brain Res. 1990. V. 512. P. 40–45.
13. Fischer B., Boch R. Saccadic eye movements after extremely short reaction times in the monkey // Brain Res. 1983. V. 260. P. 21–26.
14. Fischer B., Ramsperger E. Human express saccades: effects of randomization and daily practice // Exp. Brain Res. 1986. V. 64. № 3. P. 569–578.
15. Fischer B. The preparation of visually guided saccades // Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol. 1987. V. 106. P. 1–35.
16. Galeazzi G.M., Mucignat C., Barbieri C., Rizzolatti G., Umiltà C. Orientation strategy implicit in spatial attention // Boll. Soc. Ital. Biol. Sper. 1991. V. 67. P. 629–634.
17. Hughes H.C., Zimba L.D. Spatial maps of directed visual attention // J. Exp. Psychol. [Hum. Percept]. 1985. V. 11. P. 409–430.
18. Hutton J.T., Palet J. Lateral saccadic latencies and handedness // Neuropsychologia. 1986. V. 24. № 3. P. 449–451.
19. Jutai J.W. Cerebral asymmetry and the psychophysiology of attention // Int. J. Psychophysiol. 1984. V. 1. P. 219–225.
20. Ladavas E., Del Pesce M., Provinciali L. Unilateral attention deficits and hemispheric asymmetries in the control of visual attention // Neuropsychologia. 1989. V. 27. P. 353–366.
21. Lynch J.C., McLaren J.W. Deficits of visual attention and saccadic eye movements after lesions of parietooccipital cortex in monkeys // J. Neurophysiol. 1989. V. 61. P. 74–90.

22. *Mangun G.R., Hillyard S.A.* Spatial gradients of visual attention: behavioral and electrophysiological evidence // *EEG a. Clin. Neurophysiol.* 1988. V. 70. P. 417–428.
23. *Rafal R.D., Posner M.I., Friedman J.H., Inhoff A.W., Bernstein E.* Orienting of visual attention in progressive supranuclear palsy // *Brain.* 1988. V. 111. P. 267–280.
24. *Sato T.* Effects of attention and stimulus interaction on visual responses of inferior temporal neurons in macaque // *J. Neurophysiol.* 1988. V. 60. P. 344–364.
25. *Schall J.D., Bichot N.P.* Neural correlates of visual and motor decision processes // *Curr. Opin. Neurobiol.* 1998. V. 8. P. 211–217.
26. *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.
27. *Van Essen D.C., Newsome W.T., Maunsell J.H.* The visual field representation in striate cortex of the macaque monkey: asymmetries, anisotropies, and individual variability // *Vision Res.* 1984. V. 24. P. 429–448.
28. *Westine D.M., Enderle J.D.* The generation of horizontal off-center saccades // *Biomed. Sci. Instrum.* 1991. V. 27. P. 171–180.