

ЗРИТЕЛЬНО-ВЕСТИБУЛЯРНОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ У МЛАДЕНЦЕВ

Митькин А. А.

Большинство существующих методов регистрации движений глаз требует неподвижности испытуемого. Даже в тех случаях, когда отсутствует жесткая фиксация головы, любые движения субъекта классифицируются как нежелательные помехи, искажающие запись в результате частичной подмены поворотов глаз поворотами головы или туловища и снижающие ее точность за счет двигательных артефактов. Естественное стремление экспериментаторов добиться максимальной разрешающей способности регистрирующих устройств привело к преобладанию методов, связанных с применением глазных присосок и контактных линз и предельно возможным ограничением движений головы. На этом пути развития окулографической техники сложилась определенная традиция в проведении специфического лабораторного эксперимента, обеспечивающего высокую точность записи, но далеко не полно отражающего подлинную картину глазодвигательной активности, характерную для условий свободного поведения.

Возможно, что именно в результате такого методически ограниченного подхода к анализу моторных функций зрения характер движений глаз в условиях естественной вестибулярной афферентации оказался исследованным гораздо меньше, чем другие формы глазодвигательной активности. Между тем, по словам Р. Гранита, «одним из чудес природы в области моторики является быстрая и точная координация движений глаз при изменениях в положении головы, регулируемых вестибулярным аппаратом, мышцами шеи, другими тоническими мышцами и мозжечком» [1, с. 280].

К наименее исследованным аспектам проблемы взаимодействия вестибулярной и зрительной систем относятся прежде всего вопросы совместного генезиса этих систем вообще и их функционирования в раннем онтогенезе человека в особенности. В какой мере вестибулярно-глазодвигательные реакции обусловлены врожденными механизмами и какие компоненты этих реакций формируются прижизненно? Какие изменения претерпевают эти реакции в первые недели и месяцы жизни ребенка? Каков относительный «вклад» лабиринтных и ретинальных афферентов в согласованную работу вестибулярной и зрительной систем на разных этапах раннего постнатального онтогенеза? Чтобы ответить (хотя бы в первом приближении) на эти и некоторые другие вопросы, было проведено экспериментальное исследование, методика и результаты которого описаны ниже.

МЕТОДИКА

Эксперименты проводились в одном из московских Домов ребенка на детях в возрасте от 2 до 16 недель. Естественная стимуляция лабиринта осуществлялась путем синусоидального вращения испытуемых вокруг оси, параллельной продольной оси тела. Во время опытов испы-

туемые помещались в положение лежа на спине в специально сконструированной качалке (рис. 1, а), шарнирное крепление которой к неподвижному основанию позволяло поворачивать ее вокруг горизонтальной оси в диапазоне $\pm 40^\circ$ относительно горизонтальной плоскости. Угловой диапазон поворотов варьировал ступенчато, принимая значения ± 20 и 30° . С помощью эластичных ремней младенец укреплялся на дне качалки в углублении из толстого поролона, который плотно облегал ребенка, препятствуя его боковым смещениям. Вращение качалки выполнялось экспериментатором от руки. Частота колебаний варьировала при этом от 0,25 до 2 Гц. Переменное сопротивление, соединенное жесткой муфтой с валом качалки и включенное в мостовую электрическую схему с автономным батарейным питанием, позволяло непрерывно регистрировать колебания системы. Качалка с младенцем устанавливалась внутри детской кроватки, обтянутой экранирующей латунной сеткой (рис. 1, а).

По условиям эксперимента наряду с вестибулярной стимуляцией предусматривалась возможность одновременной зрительной стимуляции. Для этого непосредственно над головой ребенка на расстоянии 20—25 см от его переносицы помещался тест-объект, представляющий собой белый полупрозрачный экран прямоугольной формы с нанесенными на него черными полосами. Полосы были ориентированы вдоль тела младенца, а их ширина (как черных, так и белых) составляла около 6° при общем угловом размере видимого поля $75^\circ \times 90^\circ$. Полосатый тест-объект крепился в одних случаях к боковым стойкам кроватки (в горизонтальной плоскости), а в других — к вертикальным стойкам качалки. В первом варианте тест-объект, оставаясь неподвижным при отклонениях качалки, перемещался в поле зрения ребенка в направлении, противоположном повороту. Благодаря этому, глазо двигательные ответы (у бодрствующего младенца) осуществлялись под влиянием двойственной, но согласованной визуально-вестибулярной стимуляции. Во втором варианте тест-объект перемещался вместе с качалкой и поэтому оставался неподвижным в поле зрения ребенка, несмотря на наличие вестибулярных сигналов о поворотах. Таким образом, создавался конфликт между лабиринтной и ретинальной афферентацией движений глаз. Для исключения влияния окружающей обстановки вертикальные стойки качалки обтягивались со всех четырех сторон экраном из белой материи (на рис. 1 экран не показан).

Горизонтальные движения глаз регистрировались методом электроокулографии [2, 3]. Датчиками служили накожные электроды из хлорированного серебра, укрепленные с помощью лейкопластыря. Записи выполнялись в двух модификациях: при битемпоральном размещении

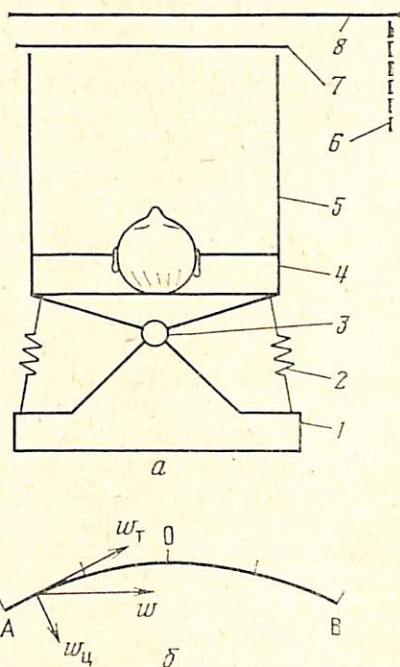


Рис. 1. Схематическое изображение качалки (а) и основных физических параметров вестибулярной стимуляции (б) (пояснения см. в тексте)

1 — основание качалки; 2 — эластичные тяги, удерживающие качалку в среднем положении; 3 — шарнир; 4 — поролон; 5 — вертикальная стойка; 6 — экранирующая сетка (показана частично); 7 — тест-объект № 2; 8 — тест-объект № 1 (левый край не показан)

электродов, позволяющем регистрировать суммарную моторную активность обоих глаз, и путем монополярных (темпоральных) отведений, обеспечивающих раздельную запись движений левого и правого глаза по двум независимым каналам. В качестве предварительного двухканального усилителя использовался прибор УБП-03. Конечное усиление сигналов и их регистрация выполнялись чернильным самописцем типа Н-327-5 с широким диапазоном скоростей движения бумаги. На этом же самописце регистрировались повороты качалки. Большинство записей проведено при постоянной времени в каналах предусилителя 1,5 с. Тщательная экранировка проводов и всей кровати практически полностью исключила двигательные артефакты, связанные с перемещениями качалки. Ценным преимуществом электроокулографии в условиях данного эксперимента оказалась возможность записи движений глаз у спящего ребенка. Кроме того, это, видимо, единственный метод, позволяющий регистрировать глазодвигательную активность у младенца, меняющего свое положение в пространстве.

ПРОВЕДЕНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТА

Опыты проводились в одни и те же утренние часы (после кормления) и начинались при активном бодрствовании испытуемых. Если во время эксперимента ребенок засыпал, выполнялись записи вестибулоокуломоторных реакций (ВОР) в состоянии сна. Кровать с младенцем находилась на расстоянии 1 м от окна. Тест-объект для визуального стимулирования освещался естественным светом.

После наложения электродов спеленатый младенец укладывался в поролоновое углубление на дне качалки и фиксировался эластичными ремнями. На вертикальные стойки качалки надевался матерчатый экран, исключающий боковой обзор, а сверху устанавливался тест-объект № 1 (рис. 1). В течение 2—2,5 мин выполнялось синусоидальное вращение качалки при частотах, варьирующих в разных сериях и в пределах одного опыта. Высокочастотные колебания (1 Гц и выше) проводились только при малых углах отклонения — порядка $\pm 10^\circ$. Затем качалка останавливалась, тест-объект № 1 заменялся тест-объектом № 2 (крепящимся к вертикальным стойкам качалки), и аналогичная процедура продолжалась еще 2—2,5 мин. Порядок предъявления тест-объектов № 1 и 2 чередовался в разных опытах. Естественно, что размер тест-объекта № 1 был значительно больше (по сравнению с тест-объектом № 2), благодаря этому он постоянно оставался в поле зрения младенца при любых поворотах качалки.

Общее количество испытуемых обоего пола составило 8 человек.

Основные физические параметры вестибулярной стимуляции¹. Внешней причиной, вызывающей раздражение рецепторов лабиринта, служат угловые и линейные ускорения. В первом случае соответствующие токи эндолимфы возбуждают преимущественно чувствительные окончания в полукружных каналах, во втором активируется главным образом отолитовый орган, расположенный в преддверии. Адекватная интерпретация глазодвигательных ответов на вестибулярную стимуляцию требует данных о реальных физических условиях, в которых работает вестибулярный аппарат.

В задачи настоящего эксперимента не входил раздельный анализ глазодвигательных ответов при «чистом» линейном ускорении и «чистом» угловом ускорении. Как видно из схемы (рис. 1, а), лабиринты подвергаются комбинированному воздействию и того, и другого ускорения, что чаще встречается в реальных ситуациях. На рис. 1, б показана

¹ Расчет физических параметров выполнен с участием м. н. с. Института психологии АН СССР А. А. Сергеева.

траектория (дуга АОВ) движения условной точки, расположенной посередине между двумя лабиринтами, при отклонениях качалки в диапазоне $\pm 30^\circ$. Радиус вращения этой точки составляет приблизительно 10 см. В условиях криволинейного движения с переменной угловой скоростью полное ускорение ω образуется двумя составляющими: тангенциальным ускорением ω_t и центростремительным ускорением ω_c . Вектор и величина обеих составляющих непрерывно меняются. Поскольку колебания происходят в вертикальной плоскости, ω_t и ω_c в разной степени зависят от гравитационной силы. Допускается, что колебания качалки происходят по синусоидальному закону (фактические записи говорят о возможности такого допущения с некоторой степенью приближения). В этом случае характер изменений функции ω определяется следующими закономерностями: 1) при колебательном движении точки по синусоидальному закону ее ускорение также изменяется по синусоидальному закону (со сдвигом фазы на 180°) [4, 5]; 2) полное ускорение ω в каждый момент времени есть геометрическая сумма тангенциального ускорения ω_t и центростремительного ускорения ω_c (рис. 1, б); 3) составляющая ω_c меняет свое направление вдвое чаще, чем составляющая ω_t . Поэтому в течение одного периода колебаний ω_t дважды приобретает экстремальные значения, а ω_c — 4 раза. ω_t достигает экстремума в точках А и В и получает нулевое значение в точке О.

При частоте колебаний 1 Гц и угле отклонения 30° максимальное значение $\omega \approx 0,2$ при частоте 0,25 Гц и том же угле $\omega \approx 0,012 g$. Отношение ω_c/ω_t определяется величиной угла отклонения от вертикали φ , а при $\varphi = 30^\circ$ равно приблизительно 0,5.

Поскольку направление ω_c всегда совпадает с радиусом вращения, влияние этой составляющей на характер ВОР (при данной ориентации головы испытуемого) незначительно. Главным физическим фактором, от которого зависит специфика глазодвигательных ответов, является тангенциальная составляющая ω_t .

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТА

а. Вестибуло-глазодвигательные реакции в состоянии сна. В связи с многообразием форм глазодвигательной активности, обнаруженной (даже у самых малых детей!) при сочетании стимулов, имеет смысл начать рассмотрение экспериментальных данных с результатов, полученных в наиболее элементарных условиях. Такие условия создаются в начальной стадии сна, когда исключается (или предельно снижается) ретикулярная афферентация, а быстрые движения глаз, типичные для более поздних фаз сна [6], еще не появляются. Можно было предположить, что в этой ситуации воздействие на лабиринт должно вызвать глазодвигательный ответ в достаточно «чистом» (т. е. независимом от других факторов) виде. Бинокулярные и монокулярные записи (рис. 2, а—г), полученные на заснувших или дремлющих младенцах, показывают, что это действительно так. Суммарная бинокулярная запись (при битемпоральном отведении) представляет суперпозицию активности обоих глаз. Поэтому характерное для младенцев рассогласование в моторике левого и правого глаза несколько маскирует на такой записи исходную, базовую закономерность организации движения. Тем не менее и при бинокулярной записи в движениях глаз спящего ребенка отчетливо проявляется их однозначная зависимость от вестибулярной афферентации. Правда, степень совпадения реальных окулограмм с теоретическим расчетом варьирует довольно значительно. В большинстве случаев записи выглядят более интегративно: сглаживается, например, модулирующее влияние ω_c . Это вполне естественно, если учесть влияние физической амортизации, обусловленной неабсолютной жесткостью качалки и мягкой фиксацией головы. Кроме того, система передачи

входного сигнала глазодвигательному аппарату содержит ряд физиологических интегрирующих звеньев, начиная с гидромеханики лабиринта и кончая эластичными свойствами мышц.

Все записи говорят об одной важной особенности: глазодвигательные ответы на естественное раздражение лабиринта у младенцев, находящихся в состоянии сна, имеют, как правило, плавный тонический характер во всем диапазоне исследованных частот синусоидального перемещения качалки.

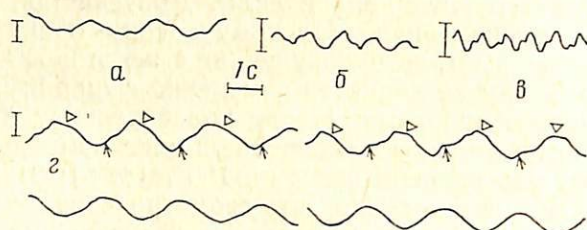


Рис. 2. Типичные электроокулограммы, записанные у спящих детей
а, г — бинокулярные записи; б, в — монокулярные записи (с левого глаза). Нижняя дорожка в записи г — колебания качалки. Стрелками обозначены моменты пиковых значений ускорения в одном полупериоде, треугольными значками — моменты достижения качалкой соответствующего крайнего положения. Направление вверх соответствует перемещению глаз и качалки влево. Амплитуда отклонений: а—в — $\pm 20^\circ$; г — $\pm 30^\circ$. Калибровка — 0,5 мв. Постоянная времени — 1,5 с. Возраст испытуемых: а — 8, б — 7, в — 12, г — 14 недель

Благодаря жесткой детерминированности окуломоторных реакций в описанной ситуации, результаты этой серии опытов удобно использовать для определения степени инерционности процессов, протекающих в вестибуло-глазодвигательной афферентно-эфферентной системе, приняв за показатель инерционности величину сдвига по фазе между пиком ускорения и максимальным отклонением глаз. На записи (рис. 2, г) видно, что глаза достигают пиковой точки раньше, чем качалка попадает в крайнее противофазное положение. Величина такого опережения по фазе колеблется в диапазоне от 0 до $1/4$ периода.

На нескольких записях наблюдается тенденция к уменьшению сдвига по фазе по мере углубления сна. Видимо, этот факт свидетельствует о зависимости инерционности вестибуло-глазодвигательного канала от состояния нервных центров.

В тех случаях, когда покачивание ребенка с частотой 0,8—1 Гц, длящееся в течение 1—1,5 мин, резко прерывалось, возникал своеобразный эффект последствия: глаза совершали несколько затухающих колебаний с очень низкой (порядка 0,1 Гц) и постепенно уменьшающейся частотой. Если остановка качалки в одном из крайних положений происходила после одного или нескольких колебаний, глаза медленно сплывали в среднюю позицию.

В связи с трудностью пространственной калибровки движений глаз младенца нельзя дать ответ на вопрос об амплитуде компенсаторных поворотов и степени ее совпадения с амплитудой качалки. Предварительные приближенные данные позволяют предположить, что поворот головы компенсируется за счет перемещения взора лишь частично. Однако для более точного заключения требуются дальнейшие исследования.

6. Компенсаторные и антикомпенсаторные движения глаз. В отличие от компенсаторных поворотов, имеющих плавный характер, антикомпенсаторные движения реализуются с помощью саккад. Роль этих саккад состоит в том, чтобы осуществлять (противодействуя вестибулярным влияниям) быстрый визуальный «захват» объектов, в сторону ко-

торых происходит поворот головы. Наличие антикомпенсаторных саккад (АКС) может служить показателем активности субъекта: они типичны для состояния бодрствования и отсутствуют у спящих младенцев.

Удельный вес АКС в суммарных вестибуло-глазодвигательных реакциях детей резко увеличивается с возрастом. У детей в возрасте до двух месяцев даже в состоянии бодрствования и при наличии зрительной стимуляции вестибулярная афферентация остается ведущей детерминантой глазодвигательной активности. АКС сравнительно редки, незначительны по амплитуде и мало искажают общий паттерн движений глаз, в котором преобладают синусоидальные колебания в ритме, заданном движением качалки. По-иному выглядят записи, полученные на детях в возрасте 3—4 месяца. Крупноамплитудные АКС, сочетаясь с более мелкими разнонаправленными саккадами, свидетельствующими об активном разглядывании тест-объекта, в значительной мере «ломают» синусоиду. Паттерн движения усложняется, появляются дополняющие ритмы, более частые по сравнению с ритмом качалки. Результаты, полученные в этих опытах, коррелируют с ранее описанными [3] изменениями глазодвигательного поведения детей, происходящими в возрастном диапазоне 2—4 месяца и характеризующимися резким увеличением количества произвольных саккад.

Очень интересно проявляется у бодрствующих детей (в возрасте старше двух месяцев) эффект последствия ритмических качаний: после резкой остановки качалки саккадический осмотр присутствующего в поле зрения тест-объекта сочетается некоторое время с отклонениями глаз в ритме, весьма близком к предшествующему ритму колебаний качалки.

Следует отметить, что после двух месяцев младенцы значительно чаще активно поворачивают голову при наличии внешней стимуляции. Поэтому, несмотря на фиксацию головы толстым поролоном, активные движения глаз часто сопровождаются небольшими поворотами головы (или попытками сделать такой поворот).

в. Глазодвигательные реакции при согласованной зрительно-вестибулярной стимуляции. Согласованное влияние вестибулярных и зрительных стимулов имело место в тех случаях, когда бодрствующий ребенок смотрел во время покачиваний на тест-объект № 1 (рис. 1, а), неподвижный относительно качалки. Для многих записей, выполненных в такой ситуации, характерно «уплощение» восходящей и нисходящих ветвей синусоиды и заострение пиковых участков, благодаря чему форма колебаний начинает приближаться к треугольной (рис. 3, а). Этот специфический результат более типичен для самых маленьких детей. У младенцев старше двух месяцев, как отмечалось в пункте б, колебательный ритм в значительной мере маскируется произвольной глазодвигательной активностью испытуемых. Очевидное изменение синусоидальной формы записей говорит о том, что даже у детей первого месяца жизни визуальный стимул, присутствующий в поле зрения, накладывает определенный отпечаток на вестибуло-глазодвигательные ответы. Уплощение ветвей синусоиды связано, по-видимому, с тем, что в вестибулярно афферентируемые плавные движения глаз включаются быстрые компоненты, обусловленные сетчаточной афферентацией. Под действием последней перемещение зрачка может на некоторых участках траектории опережать вестибулярные влияния. Приходится учитывать то обстоятельство, что вследствие тангенциального перемещения тест-объекта в поле зрения скорость его видимого смещения несколько возрастает по мере удаления качалки от среднего положения. Появление в записях острых углов также указывает на значимость визуального стимула: видимо, его наличие обеспечивает более быструю смену направления движения глаз (по сравнению с условиями «чистой» вестибулярной стимуляции). У самых маленьких детей нередко наблюда-

лось чередование треугольных отрезков записи с синусоидальными. По всей видимости, этот феномен свидетельствует о колебаниях внимания к визуальному стимулу: при его выпадении из поля внимания вестибулярное воздействие оставалось единственным фактором, определяющим специфику глазодвигательной реакции.

г. Глазодвигательные реакции при конфликтной зрительно-вестибулярной стимуляции. Реакции этого типа возникали в ситуации, когда тест-объект № 2, перемещаясь вместе с качалкой (рис. 1, а), способствовал стабилизации взора вопреки лабиринтной афферентации. Для

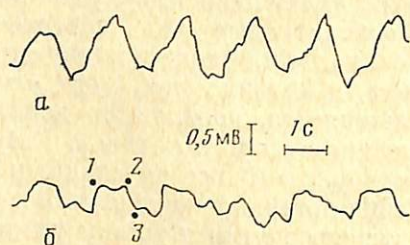


Рис. 3

Рис. 3. Характерные глазодвигательные паттерны при согласованной (а) и конфликтной (б) зрительно-вестибулярной стимуляции (пояснения см. в тексте) амплитуда отклонений $\pm 30^\circ$; калибровка — 0,5 мв; постоянная времени — 1,5 с; возраст ребенка — 8 недель

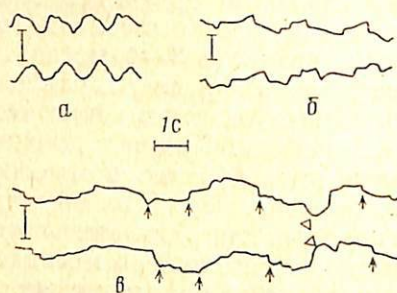


Рис. 4

Рис. 4. Основные типы бинокулярных рассогласований в движении глаз а — сильный сдвиг по фазе в колебаниях левого и правого глаза; б, в — десинхронизация саккад и малоамплитудных смещений глаз. Визуальные условия: а, в — тест-объект № 1; б — тест-объект № 2. Стрелками показаны отдельные десинхронизированные дорожки записей — левый глаз, нижние — правый глаз. Верхние — вергентные движения. Амплитуда отклонений — $\pm 30^\circ$; калибровка — 0,5 мв; постоянная времени — 1,5 с; возраст ребенка: а, б — 12, в — 14 недель

записей, полученных в таких условиях, характерна форма, приближающаяся к трапецевидной (рис. 3, б). Такая трансформация синусоиды движения качалки (рис. 3, б, точка 1) взор младенца, сопротивляясь вестибулярному воздействию, продолжает фиксировать некоторую зону (видимо, крайнюю) тест-объекта. При этом, как показывает запись, возможно некоторое смещение взора под влиянием вестибулярного сигнала, однако визуальная стимуляция превалирует какое-то время, за счет чего образуется плато 1—2. В точке 2 вестибулярное край тест-объекта (в точку 3), после чего весь цикл, приблизительно соответствующий полупериоду колебаний, повторяется.

Сравнение результатов, приведенных в пунктах в и г, показывает, что возрастные изменения глазодвигательного поведения в условиях описываемой стимуляции носят двойственный характер. С одной стороны, у старших детей наблюдается лучшая дифференцировка записей на треугольные и трапецевидные в зависимости от того, какой тип визуального тест-объекта применяется в опыте. С другой стороны, это же различие нивелируется увеличивающейся с возрастом спонтанной саккадической активностью и уменьшением однозначной зависимости глазодвигательных ответов от лабиринтной афферентации (пункт б). Как и в опытах с тест-объектом № 1, у младших детей аналогичные включения синусоидальных участков записи имеют место и при использовании тест-объекта № 2. Чем старше ребенок, тем реже такие включе-

ния. У детей в возрасте 3—4 месяца появление на окулограмме синусоидальных колебаний в условиях двойственной стимуляции свидетельствует, как правило, о засыпании.

д. Влияние частоты колебаний на специфику вестибуло-глазодвигательных реакций. Варьирование частоты колебаний качалки в диапазоне 0,25—1 Гц осуществлялось при постоянном угле отклонения, который в одних сериях опытов был равен $\pm 30^\circ$, а в других $\pm 20^\circ$. При частотах 1,5—2 Гц угол отклонения уменьшался до ± 10 — 15° . На окулограммах всех испытуемых во всем исследованном диапазоне частот и при любых углах отклонения наблюдается хорошо выраженное воспроизведение ритма колебаний с некоторым опережением по фазе траектории перемещения качалки. Наиболее стабильно ритм колебаний воспроизводится у спящего младенца (пункт а). При комплексной стимуляции бодрствующего ребенка сдвиг по фазе в значительной мере маскируется саккадами, обусловленными ретинальными влияниями и спонтанной активностью испытуемого.

Частота колебаний отрицательно коррелирует с количеством саккадических включений в окулограмму: число скачков, приходящихся на единицу времени, падает по мере увеличения частоты колебаний. Видимо, существует реципрокная зависимость между зрительными и вестибулярными влияниями на характер ВОР: не только активация визуального канала ослабляет воздействие лабиринта, но и наоборот, усиление лабиринтной афференциации снижает эффективность ретинального входа.

При возрастании частоты колебаний до 1,5—2 Гц был обнаружен своеобразный «эффект высокой частоты». Он состоит в том, что при указанных частотах окулограммы всех детей, независимо от состояния испытуемых и специфики зрительных стимулов, становятся однотипными: они превращаются в почти чистые синусоиды, лишенные каких-либо саккадических элементов. По-видимому, при высокой частоте колебаний вестибулярное воздействие остается единственной детерминантой глазодвигательных реакций.

е. Бинокулярная согласованность в движениях глаз. Регистрация адекватных глазодвигательных ответов при битемпоральном отведении, отражающем суммарную активность обоих глаз, говорит о наличии у младенца согласованных движений левого и правого глаза. Однако более полное представление о степени такой согласованности можно получить лишь сопоставлением раздельно записанных окулограмм каждого глаза, анализ которых показал, что полная синхронизация в движениях двух глаз является скорее исключением, чем правилом. В большинстве случаев как при чистой вестибулярной, так и в условиях комбинированной стимуляции отмечается очевидная десинхронизация в моторных реакциях одного и другого глаза. Основные типы рассогласований могут быть сведены к следующим: 1) сдвиг по фазе на тех участках записи, где преобладает синусоидальный паттерн окулограмм (рис. 4, а); 2) десинхронизация саккадических элементов и различие в амплитуде скачков (рис. 4, б, в) (следует указать, что саккады одного глаза при полном отсутствии саккад — хотя бы редуцированных — другого глаза не наблюдались); 3) вергентные движения, характеризующиеся четкой противофазностью и специфической скоростью, отличной как от саккад, так и от других плавных компонентов (рис. 4, в).

Рассогласования, отмеченные в пунктах 1, 2, с возрастом уменьшаются. Количество вергентных включений, связанных с активным бинокулярным рассмотрением объектов, напротив, увеличивается с возрастом. Результаты настоящего исследования коррелируют с более ранними данными [7, 8], по которым согласованность верзионных поворотов глаз у младенцев базируется на генетически закрепленных механизмах и быстро совершенствуется в течение первых недель жизни, а

вергентная активность, слабо выраженная в возрасте 1—2 месяца, в дальнейшем становится хорошо заметной.

В десинхронизации движений глаз младенца нет ничего удивительного, если учесть, что даже у взрослого человека при саккадических боковых поворотах глаз имеет место некоторое различие в скорости движения левого и правого глаза [9]. По всей вероятности, тот «люфт», который неизбежно возникает в совместной работе двух глаз при их вестибулярной афферентации, сокращается за счет сетчаточной афферентации в процессе прижизненного обучения зрительной системы. Весьма существенно, что максимальная синхронизация в моторике обоих глаз наблюдалась у 4-месячного ребенка в ситуации, когда повороты качалки сочетались с активной фиксацией испытуемым лица экспериментатора, склонявшегося над кроваткой.

При интерпретации результатов данной серии опытов необходимо принять во внимание возможность влияния некоторых артефактов. Мягкая фиксация головы допускала ее небольшие отклонения от среднего положения. Если это происходило, то радиусы вращения левого и правого лабиринта становились неравными, вследствие чего нарушалось равенство их линейных ускорений. Вместе с тем нельзя не учитывать то обстоятельство, что в реальных жизненных условиях вестибулярный аппарат вынужден надежно функционировать и адекватно управлять моторикой глаз в несравненно более сложных ситуациях.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Спонтанная глазодвигательная активность выражена у младенцев значительно слабее, чем у взрослых, а движения глаз в ответ на зрительную стимуляцию имеют большой латентный период, достигающий иногда нескольких секунд, если стимул неподвижен [10, 11]. В отличие от этого естественное вестибулярное влияние безотказно вызывает соответствующие движения глаз. У всех исследованных детей в любых состояниях и при различных модификациях опытов имели место четкие моторные реакции глаз, коррелирующие с параметрами вестибулярного раздражителя. Эти факты позволяют заключить, что вестибуло-глазодвигательная реакция относится к очень древним функциональным механизмам не только в филогенетическом, но и в онтогенетическом аспекте. Можно предположить, что компенсаторные движения глаз возникают у плода задолго до рождения и служат общим фундаментом для последующего развития моторных функций зрительной системы.

Как показывают многочисленные записи, в компенсаторных движениях глаз вестибулярного происхождения у младенцев несомненно преобладают плавные медленные компоненты. Вместе с тем ранее проведенные опыты [3, 11], как и результаты других исследований [12, 13], с наименьшей достоверностью доказывают, что у детей первых недель жизни очень трудно зарегистрировать плавное прослеживание отдельных визуальных стимулов, равномерно перемещающихся в поле зрения. Лишь при значительных (порядка 12°) угловых размерах стимула и в ограниченном диапазоне скоростей движения у некоторых детей удается обнаружить небольшое количество плавных включений в окулограмму [13]. Во всех остальных случаях младенцы следят за перемещающимися стимулами саккадически, благодаря чему их окулограмма приобретает типичный ступенчатый вид.

Сопоставление этих двух групп фактов заставляет усомниться в состоятельности распространенной точки зрения, согласно которой плавные компенсаторные движения глаз (афферентируемые вестибулярно), плавные компоненты нистагма и плавное прослеживание движущихся объектов реализуются общим нейрофизиологическим механизмом [14, 15]. Гетерохронное развитие в раннем онтогенезе способности к плав-

ной вестибулярной компенсации и способности к плавному прослеживанию говорит скорее о различии, чем о сходстве лежащих в их основе механизмов. Что касается оптокинетического нистагма (ОКН), то эту реакцию вызвать у младенцев 1—2 месяцев жизни почти так же легко, как компенсаторные движения глаз (путем перемещения бесконечной полосатой ленты, занимающей значительную часть поля зрения) [3, 16]. При этом плавность медленных компонентов ОКН выражена так же хорошо, как у взрослого. Видимо, плавный характер нистагменных движений глаз имеет в данном случае вестибулярное происхождение и обусловлен активизацией вторичных вестибулярных нейронов, на которых конвергируют лабиринтные и ретинальные афференты [17, 18]. Сходство плавного компонента ОКН и плавных компенсаторных движений глаз определяется их общей принадлежностью к вестибулярному аппарату, а существование органической «спаянности» двух этих механизмов подтверждается онтогенетическими данными (их синхронным формированием).

Напротив, механизм плавного фовеального прослеживания движущихся стимулов вряд ли может быть отождествлен с двумя названными выше механизмами. Сторонники общности всех типов медленных движений глаз считают, что сходство внешней феноменологии таких движений позволяет предположить существование их единой внутренней организации. Более веской аргументацией служит получившая широкое распространение гипотеза о наличии в ретикулярной формации моста специфического нейронного интегратора (НИ), на котором конвергируют сигналы со всех входов, афферентирующих глазодвигательный аппарат [14, 19]. Однако, если такая структура и существует, ее наличие не исключает отдельного проявления разных форм медленной активности. Известно, например, что патологическое выпадение функции плавного прослеживания вовсе не обязательно сопряжено с нарушением медленного компонента нистагма. Разные типы медленных движений глаз гетерохронно формируются в филогенезе: так, у кролика, имеющего нефовеализированную сетчатку, отсутствует способность к плавному прослеживанию отдельных движущихся объектов, а «классический» двухфазный ОКН и компенсаторные движения вызываются у него очень легко [5, 19—21]. Обсуждаемые онтогенетические данные следует отнести к этой же категории фактов.

Нейрофизиологическими исследованиями последних лет (часть которых выполнена с помощью пероксидазного метода) выявлены очень сложные множественные связи глазодвигательных мотонейронов с различными нервными структурами ствола [19, 22]. Обнаружено, что в управлении вертикальным перемещением взгляда участвует нервное образование, локализованное в мезенцефалической ретикулярной формации (МРФ). При этом движения глаз вверх или вниз обусловлены активацией двух раздельно представленных групп клеток [23]. Центр в МРФ обладает частичной сепаратностью по отношению к мостовому глазодвигательному центру. В свете этих фактов сомнительно, чтобы один и тот же НИ контролировал все движения глаз независимо от их пространственной направленности и способа афферентации. Весьма показательно, что такой последовательный сторонник единой организации всех глазодвигательных функций, как D. Robinson, работы которого [9, 14] уже цитировались выше, в своей более поздней публикации [24] допускает существование двух НИ: одного для реализации компенсаторных движений глаз и другого — для плавного прослеживания. Т. Raphan и В. Cohen [19], резюмируя результаты важнейших современных исследований, приходят к однозначному выводу о раздельном морфологическом представительстве названных функций. Видимо, сама идея единого интегратора в большей мере соответствует логике модельных построений, чем реальной организации нервных цепей.

Надо полагать, разделение афферентных путей на уровне РФ ствола является одним из общих принципов глазодвигательного контроля. Нейрофизиологические данные позволяют выделить ростральную (относительно ядер VI пары нервов) зону, образованную премоторными интернейронами, которые передают сигналы из верхних двухолмий ядерным мотонейронам [25, 26]. Главная функциональная роль этого начинающегося в рецепторах сетчатки пути — афферентация быстрых (саккадических) движений глаз. Одновременно может быть выделена каудальная зона, примыкающая к вестибулярным ядрам. Многие нейроны этой зоны непосредственно входят в состав вестибулярных ядер (преимущественно верхнего и медиального). Активация данной области положительно коррелирует с медленными компенсаторными движениями глаз (при поворотах головы), с медленной фазой вертикального нистагма, а также с соответствующими фазами ОКН и оптокинетического постнистагма [19, 27]. Кроме того, имеются группы нейронов, активирующихся только в условиях прослеживания движущихся стимулов. В одном случае нейроны такого типа обнаружены в ростральной зоне [28], в другом — в каудальной [29]. Таким образом, могут быть выделены три относительно самостоятельных пути афферентации горизонтальных движений глаз и соответственно три специфические группы интернейронов в понто-медуллярной РФ. В зависимости от преимущественной активации каждого из этих входов возникают плавные компенсаторные движения глаз (вестибулярного происхождения), быстрые саккады (колликулярного происхождения) или плавное фовеальное прослеживание. Разумеется, в условиях естественного поведения все три формы моторной активности тесно переплетаются. Центральная организация плавного прослеживания остается неясной. Согласно выдвинутой нами гипотезе [30], оно осуществляется с участием латеральных коленчатых тел — структуры, ответственной за функции фовеального зрения. Приведенное трихотомическое деление имеет, в какой-то мере, условный характер. Приходится, например, учитывать, что раздражение вестибулярных ядер может вызывать не только плавные, но и саккадические движения глаз [31] (это соответствует их роли в инициации компенсаторных и антикомпенсаторных саккад). Кроме того, пути ретинальной афферентации вестибулярных ядер остаются недостаточно уточненными: возможно, наряду с передачей импульсов по дополнительному оптическому тракту (минуя ВД) часть их передается трансколликулярно.

Вместе с тем можно определенно говорить о разделенности механизмов плавных компенсаторных движений глаз (независимо от того, вызываются ли они вестибулярной или оптокинетической стимуляцией) и плавного прослеживания. Последнее является поздним филогенетическим образованием, получающим полное развитие только у приматов. Видимо, данная функция тесно связана с совершенствованием бинокулярного фовеального зрения. У младенцев макулярная область сетчатки завершает свое формирование только через 16 недель после рождения [32]. Примерно в этом же возрасте слежение за движущимся стимулом приобретает плавный характер [3, 11, 16]. Поэтому гетерохронное появление в раннем онтогенезе человека способности к плавной вестибулярной компенсации и способности к плавному фовеальному прослеживанию отражает специфику развития двух различных субсистем.

Попытку количественной оценки степени рассогласования между фазами отклонений качалки и фазами перемещения глаз следует рассматривать как предварительную в связи с малым разрешением записей и ограниченной статистикой. Вместе с тем можно сделать некоторые частные выводы. Способность к опережающим глазодвигательным ответам при вестибулярной стимуляции обусловлена, по-видимому, сравнительно простым генетически закрепленным механизмом передачи сигналов

ускорения. Благодаря этому, латентность ВОР у младенцев сопоставима с латентностью аналогичных реакций взрослых и значительно меньше по сравнению с саккадическими переводами глаз при фиксации неподвижных объектов [11].

Весьма показательны результаты, полученные при частоте колебаний качалки 1,5—2 Гц. Они говорят о том, что вестибулярный контур управления движениями глаз лучше приспособлен к адекватной передаче высоких частот, чем сетчаточный контур. Эти данные интересно сравнить с фактами, полученными другими авторами [33] на взрослых испытуемых с реверсированной ВОР (вследствие многодневного ношения призматических очков). В последнем случае было обнаружено, что при частоте колебаний, превышающей 1,3—1,5 Гц, приобретенный реверс ВОР нарушается и восстанавливаются первоначальные реакции. Исследователи [33] предполагают, что причина этого феномена заключается в «отказе» низкочастотного мозжечкового механизма адаптации ВОР при сохранении более устойчивых функций стволового управления движениями глаз.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В основе вестибуло-окулярных реакций (ВОР) младенца лежит генетически закрепленный механизм, который адекватно функционирует уже в первые недели жизни.

2. Вестибулярная афферентация вызывает преимущественно плавные движения глаз.

3. Наиболее постоянный и плавный характер ВОР имеют в состоянии сна, т. е. при максимальном ограничении других сенсорных влияний.

4. Способность к плавным компенсаторным движениям глаз в ответ на вестибулярную стимуляцию и способность к плавному фовеальному прослеживанию движущихся объектов развиваются гетерохронно и обусловлены, видимо, разными нейрофизиологическими механизмами.

5. Эффект, вызываемый комплексной визуально-вестибулярной афферентацией, зависит от возраста: чем старше младенец, тем сильнее влияние зрительных сигналов на интегральную глазодвигательную реакцию.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гранит Р. Основы регуляции движений. М., 1973.
2. Митькин А. А. Электроокулография в инженерно-психологических исследованиях. М., 1974.
3. Митькин А. А., Козлова Е. В., Сергиенко Е. А., Ямицков А. Н. Некоторые вопросы раннего онтогенеза зрительных сенсомоторных функций.— В кн.: Движение глаз и зрительное восприятие. М., 1978, с. 9—70.
4. Зисман Г. А., Тодес О. М. Курс общей физики. Т. I. М., 1964.
5. Гусев В. М., Кисляков В. А., Орлов И. В., Семенов Л. А., Столбиков Ю. К. О механизмах взаимодействия рецепторов вестибулярного аппарата. Л., 1978.
6. Гусельников В. И. Электрофизиология головного мозга. М., 1976.
7. Козлова Е. В., Митькин А. А. Развитие глазодвигательной активности в раннем онтогенезе бинокулярного зрения.— *Studia Psychologica*, 1977, v. 19, № 4, p. 301—303.
8. Козлова Е. В. Ранний онтогенез бинокулярного зрения человека. Автореф. дис. на соискание уч. ст. канд. психол. наук. М., 1978.
9. Robinson D. A. The mechanisms of human saccadic eye movement.— *J. Physiol.*, London, 1964, v. 174, p. 245—264.
10. Aslin R. N., Salapatek P. Saccadic localization of visual targets by the very young human infant.— *Percept. Psychophys.*, 1975, v. 17, p. 17—28.
11. Митькин А. А., Сергиенко Е. А., Ямицков А. Н. Некоторые формы глазодвигательного поведения в раннем онтогенезе человека.— В кн.: Системный анализ механизмов поведения. М., 1979, с. 143—153.
12. Фонарев А. М. Развитие ориентировочных реакций у детей. М., 1977.
13. Kremenitzer J. P., Vaughan H. G., Kurtzberg D., Dowling K. Smooth-pursuit eye movements in the newborn infant.— *Child Development*, 1979, v. 50, N 2, p. 442—448.
14. Robinson D. A. Oculomotor control signals.— In: Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implications. Oxford — N. Y., 1975, p. 337—374.

15. Young L. R. Pursuit eye movement — what is being pursued? — In: Control of gaze by brain stem neurons. Amsterdam — N. Y., 1977, p. 29—36.
16. Сергиенко Е. А. Ранний онтогенез глазодвигательной активности в условиях динамической стимуляции. Автореф. дис. на соискание уч. ст. канд. психол. наук. М., 1978.
17. Waespe W., Henn V. Neuronal activity in the vestibular nuclei of the alert monkey during vestibular and optokinetic stimulation. — Exptl Brain Res., 1977, v. 27, p. 523—538.
18. Waespe W., Henn V. Conflicting visual-vestibular stimulation and vestibular nuclei activity in alert monkeys. — Exptl Brain Res., 1978, v. 33, p. 203—211.
19. Raphan T., Cohen B. Brainstem mechanisms for rapid and slow eye movements. — Ann. Rev. Physiol., 1978, v. 40, p. 527—552.
20. Collewiijn H. Gaze in freely moving subjects. — In: Control of gaze by brain stem neurons. Amsterdam — N. Y., 1977, p. 13—22.
21. Collewiijn H., Kleinschmidt J. H. Vestibulo-ocular and optokinetic reactions in the rabbit: changes during 24 hours of normal and abnormal interaction. — In: Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implications. Oxford — N. Y., 1975, p. 477—483.
22. Steiger H.-J., Büttner-Ennever J. A. Oculomotor nucleus afferents in the monkey demonstrated with horseradish peroxidase. — Brain Res., 1979, v. 160, N 1, p. 1—15.
23. Jacobs L., Anderson P. J., Bender M. B. The lesion producing paralysis of downward but not upward gaze. — Arch. Neurol., Chicago, 1973, v. 28, p. 319—323.
24. Robinson D. A. Eye movement control in vertebrates. — In: Function and formation of neural systems. Berlin, 1977, p. 179—195.
25. Schiller P. H., Koerner D. Discharge characteristics of single units in superior colliculus of the alert rhesus monkey. — J. Neurophysiol., 1971, v. 34, p. 920—936.
26. Sparks D. L. Response properties of eye movement related neurons in monkey superior colliculus. — Brain Res., 1975, v. 90, p. 147—152.
27. Raphan T., Matsuo V., Cohen B. Velocity storage in the vestibulo-ocular reflex arc (VOR). — Exptl Brain Res., 1979, v. 35, p. 229—248.
28. Sparks D. L., Sides J. P. Brain stem unit activity related to horizontal eye movements occurring during visual tracking. — Brain Res., 1974, v. 77, p. 320—325.
29. Eckmiller R., Mackeben M. Pursuit eye movements and their neural control in the monkey. — Pflügers Archiv, 1978, B. 377, S. 15—32.
30. Митькин А. А., Ямщиков А. Н. К вопросу о механизмах движений глаз. — Физiol. человека, 1978, т. 4, № 6, с. 963—970.
31. Grantin A., Grantin R., Robine K.-P. Neuronal organization of the tecto-oculomotor pathways. — In: Control of gaze by brain stem neurons. Amsterdam — N. Y., 1977, p. 197—206.
32. Бетелева Т. Г. Онтогенез анализаторных систем. — В кн.: Возрастная физиология (Серия: Руководство по физиологии). Л., 1975, с. 523—559.
33. Melvill Jones G., Davies P., Gonshor A. Long-term effects of maintained vision reversal: is vestibulo-ocular adaptation either necessary or sufficient? — In: Control of gaze by brain stem neurons. Amsterdam — N. Y., 1977, p. 59—68.

Поступила в редакцию
20.X.1980

ИССЛЕДОВАНИЕ ОБРАЗНОГО УРОВНЯ ВОСПРИЯТИЯ ЭМОЦИЙ

(на примере аудиовизуального соответствия)

Бажин Е. Ф., Корнева Т. В., Эткинд А. М.

В современных работах, посвященных социальной перцепции, существенное место отводится изучению психологических механизмов, лежащих в основе распознавания эмоций другого человека [1—5]. Как правило, в них учитываются прямые, чаще всего вербальные реакции испытуемого на эмоционально насыщенные фрагменты поведения другого человека. Однако имеются определенные свидетельства того, что значительная часть процессов переработки поступающей информации протекает на невербальном, образном уровне [6].

Можно предполагать, что эмоциогенный стимул, вызывая определенную психическую реакцию, ассоциативно «втягивает» в свою орбиту самые различные сенсорные образы, которые при этом могут быть весьма далеки от вызвавшего их стимула по своей модальности, но сходны с ним по эмоциональному значению. На этом уровне, по-видимому, осуществляется сложная деятельность по восприятию и сопереживанию состояния другого человека, которая после кодирования в вербальной системе получает свое словесное выражение в ответах испытуемого. При этом, однако, становятся неизбежными разнообразные искажения и упрощения первоначально воспринятой информации. Иными словами, перевод информации на вербальный уровень лишь в относительно редких случаях может быть достаточно полным, обычно же он сопряжен с большими, часто некомпенсируемыми потерями.

Это свидетельствует о перспективности разработки и применения некоторых новых методических подходов к исследованию импрессивной деятельности.

В проведенном нами эксперименте испытуемый отвечает на фрагменты эмоциональной экспрессии другого человека не ее вербальной категоризацией, а ассоциациями с невербальным материалом. В качестве последнего был выбран набор цветовых стимулов, составляющий известный тест М. Люшера (Luscher) [9]. Как показано в ряде работ [7—11], цветовая сенсорика весьма тесно связана с разнообразными эмоциональными явлениями. Ранее полученные нами данные [12] свидетельствуют о том, что цвета обладают определенными, достаточно четко дифференцированными эмоциональными значениями, устойчиво и избирательно ассоциируются с различными эмоциональными терминами.

Испытуемым предъявлялся разработанный нами ранее [4] магнитофонный тест с записями лексически нейтральной речи 23 дикторов-душевнобольных, находившихся в различных эмоциональных состояниях (вид и степень выраженности эмоций оценивались комиссией врачей-психиатров). При прослушивании речи испытуемым предлагалось выбрать из шести эмоциональных состояний — тревоги, гнева, апатии, сниженного, ровного и повышенного настроения, указывая при этом степень выраженности эмоций. Одновременно испытуемым предъявлялся набор из