



БЪЛГАРСКА АКАДЕМИЯ НА НАУКИТЕ
ИНСТИТУТ ПО НЕВРОБИОЛОГИЯ
Директор: Проф. д-р Рени Калфин

СТЕЛИАНА МИТКОВА БОРИСОВА

**МЕХАНИЗМИ НА ЕДНОВРЕМЕННА АДАПТАЦИЯ НА САКАДИЧНИ
ОЧНИ ДВИЖЕНИЯ И ДВИЖЕНИЯ НА РЪКАТА КЪМ ДВУСТЪПКОВО
ДВИЖЕНИЕ НА ЗРИТЕЛНА МИШЕНА**

АВТОРЕФЕРАТ

на дисертационен труд за присъждане на образователна и научна степен
„ДОКТОР”

Направление: 4.3. Биологични науки

Научна специалност: Физиология на животните и човека

Научен ръководител: Доц. д-р Валентина Григорова

Научен консултант: Проф. д-р Отмар Бок

Официални рецензенти: Проф. д-р Стефан Матеев

Доц. д-р Надежда Бочева

СОФИЯ 2013

СЪДЪРЖАНИЕ

1.	Въведение.....	3
2.	Цел и задачи на изследванията.....	4
3.	Материал и методика.....	4
	3.1. Изследвани лица.....	4
	3.2. Експериментална постановка и процедура.....	4
	3.3. Регистриране на очните движения и движенията на ръката.....	6
	3.4. Първична обработка на записите на сакадичните очни движения и движенията на ръката и статистически анализ.....	7
4.	Експериментални изследвания.....	7
	4.1. Адаптация на посоката на сакадични очни движения към двустъпково движение на зрителен таргет. Сравнение на два вида междустъпкови интервала - постоянен и променлив.....	7
	4.1.1. <i>Резултати</i>	8
	4.2. Едновременна адаптация на сакадични движения и движения на ръката към съвпадащи по посока и големина отмествания на зрителен таргет.....	10
	4.2.1. <i>Резултати</i>	11
	4.3. Едновременна адаптация на сакадични движения и движения на ръката към еднакви по големина, но противоположни по посока отмествания на зрителен таргет.....	14
	4.3.1. <i>Резултати</i>	14
	4.4. Едновременна адаптация на сакадичните движения и движенията на ръката към съвпадащи по посока, но различни по големина отмествания на зрителен таргет	18
	4.4.1. <i>Резултати</i>	18
	4.5. Изследване на влиянието на едновременната адаптация на движенията на ръката и реактивните сакади към двустъпково таргетно отместване върху непосредствено следващата адаптация на ръката с ротация на зрителната обратна връзка и обратно.....	21
	4.5.1. <i>Резултати</i>	22
5.	Обсъждане на резултатите.....	25
6.	Изводи.....	31
7.	Приноси.....	32
8.	Списък на публикациите, свързани с дисертационния труд	32
9.	Представяне на резултатите, свързани с дисертационния труд, на научни форуми.....	33

1. ВЪВЕДЕНИЕ

Зрението е сетиво, чрез което ние опознаваме света около нас и благодарение на него успяваме да насочим нашите действия към обектите в заобикалящото ни обкръжение. При приматите и човека търсенето и намирането на обектите на интерес в зрителното поле се осъществява от сакадичните очни движения. В естествения ход на живота, в процеса на израстване, остаряване или в резултат на наранявания и патологични състояния (мозъчни лезии или болестно засягане на очедвигателния нерв) сакадичната система на очите се пренастройва, за да отговори адекватно на тези промени. Този процес се нарича *адаптация* и се наблюдава при хората и маймуните.

В нашето ежедневие сакадичните очни движения много често се съпътстват от целенасочени движения на ръката (посочване и достигане на различни предмети, работа с компютър, управление на моторни превозни средства), поради което движенията на ръката също трябва да се адаптират към новите изисквания.

Предмет на нашето изследване е едновременната адаптация на сакадичните очни движения и посочващите движения на ръката към двустъпково движение на зрителен таргет, въведено за първи път като експериментална парадигма от McLaughlin (1967).

Литературните данни не са еднозначни относно механизмите на адаптация на двете системи, което се обуславя от различните използвани методи и условия на адаптация. Множеството от статиите изследват самостоятелната адаптация на системите. Повечето публикации изследват адаптацията на амплитудата на движение на очите и ръката, а единични статии засягат адаптацията на посоката. Голяма част от експериментите изследват връзката между волеви сакадични движения и движения на ръката, предвид участието на корови механизми в адаптацията и на двете сетивно-двигателни системи. Само малка част от известните в литературата изследвания фокусират своето внимание върху механизмите на адаптация на реактивните сакади и ръката, а получените резултати са разнопосочни.

В тази дисертация ще се опитаме да внесем повече яснота относно тези недостатъчно изследвани механизми на едновременната адаптация на двете системи към отместен по посока движещ се зрителен обект, като се опитаме да отговорим на въпроса дали те споделят общ механизъм на адаптация или самостоятелен. Този въпрос във фундаментален аспект представлява част от генералната тема за адаптацията на сетивно-двигателните системи, а в приложен аспект има връзка с редица операторски дейности на човека в професионален и социален аспект.

2. ЦЕЛ И ЗАДАЧИ НА ИЗСЛЕДВАНИЯТА

Целта на настоящата работа е да изследва механизмите на едновременна адаптация на посоките на реактивните сакади и посочващите движения на ръката в различни условия на двустъпково движение на зрителна мишена (таргет), както и възможността за съществуване на общ механизъм на адаптация на двете системи към двустъпково движение на таргета и към друг вид зрителна деформация.

За целта си поставихме няколко експериментални **задачи**:

1. Да установим дали видът на междустъпковия интервал на зрителния таргет (постоянен или променлив) има значение за успеха на адаптацията.
2. Да сравним едновременната адаптация на реактивните сакади и посочващите движения на ръката към еднакво по големина и посока отместване на зрителни таргети с тяхната разделна адаптация към същото таргетно отместване.
3. Да изследваме едновременната адаптация на реактивните сакади и движенията на ръката към еднакво по големина, но противоположно по посока таргетно отместване.
4. Да изследваме едновременната адаптация на реактивните сакади и движенията на ръката към еднакво по посока, но различно по големина таргетно отместване.
5. Да покажем дали едновременната адаптация на движенията на ръката и реактивните сакади с двустъпкова парадигма повлиява непосредствено следващата адаптация на ръката с ротация на зрителната обратна връзка и обратното.

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

3.1. Изследвани лица

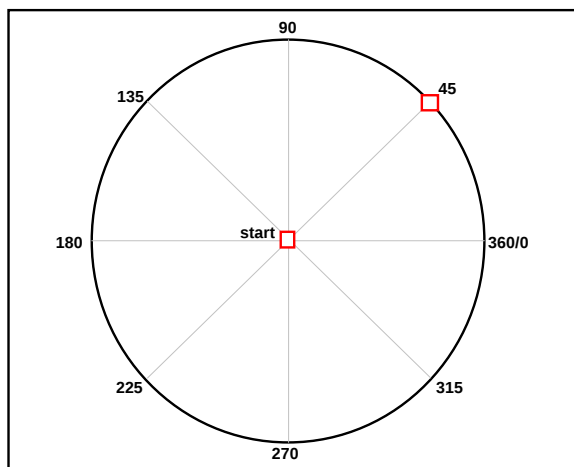
В проведените изследвания взеха участие 92 подопитни здрави лица на възраст между 20 и 45 години. Всички участници са с нормално или коригирано до нормално зрение посредством очила и използват като водеща дясната си ръка.

3.2. Експериментална постановка и процедура

Всички експерименти се провеждаха в затъмнена стая. Подопитните лица седяха в удобен стол на 40 см от екрана на компютърен монитор, като главата им се фиксира посредством подборник, а в експеримент 4.5. – и с допълнителна лента около главата.

На екрана на 17`` компютърен монитор се появява окръжност с диаметър 22 см. Зрителният таргет е квадратче с размер 0.7 см на страната, което при

едностъпково движение се премества в случаен ред от центъра на окръжността в една от осемте точки, отстоящи на 45° една от друга (0° , 45° , 90° , ..., 315° , където 0° е надясно, а 90° нагоре).



Фиг.1. Графично представяне на движението на таргета върху окръжността по начина описан по-горе.

Параметрите на движението на таргета се задават от програмен софтуер, съобразно различните условия на експеримента. Експериментът се състои от епизоди, отделени един от друг с кратки интервали от около 5 сек и състоящи се от по двадесет таргетни представяния.

За извършване на експериментите е използвана компютъризирана програма, която работи в диалогов режим за стимулация и on-line регистрация на данните. Програмата дава възможност за провеждане на експериментите при изброените по-долу условия.

Условие “Пред-адаптация”

В това условие зрителният таргет извършва едностъпково движение, като първоначално таргетът се намира в центъра на окръжността, където остава неподвижен за около 760 до 1500 msec, след което се премества в случаен ред в една от осемте точки на окръжността за около 760 msec и се връща отново в центъра на окръжността.

Условие “Адаптация”

Движението на зрителния таргет е двустъпково. От центъра таргетът се премества в случаен ред върху една от осемте точки на окръжността, а втората стъпка е тригерирана или от началото на първичната сакада (с изключение на експеримент 4.5. и 4.1, където в част от опитите втората стъпка се задава с постоянен междустъпков интервал), или от началното движение на ръката на изследваните лица. Втората стъпка на таргета може да е по посока на часовниковата стрелка (промените се отбелязват със знак -) или в посока обратна на часовниковата стрелка (промените са със знак +). Зрителният таргет

остава във втората позиция 640 мсек и след това се връща отново в центъра на окръжността.

Условие “Трансфер”

Това условие е същото като условие “Адаптация”. Въвеждането на трансферната фаза има за цел да покаже дали адаптацията, постигната от едната сетивно-двигателна система, се пренася към другата.

Условие “Опресняване”

Това условие е същото като условие “Адаптация” и “Трансфер”. Целта му е да оцени дали постигнатата по време на адаптационната фаза сетивно-двигателна пренастройка на адаптиращата се система се запазва и след провеждането на епизодите на трансфер, изпълнени от другата система.

Условие “След-адаптация”

Епизодите в това условие са повторение на тези в условие “Пред-адаптация”, като целта е да се направи оценка на промените, които са настъпили в сакадите и/или посочващите движения на ръката вследствие адаптацията, по отношение на едностъпковото движение на таргета. Това условие дава възможност за определяне на после-ефекта (показател за отчитане на сетивно-двигателната пренастройка, постигната в хода на адаптационната фаза).

3.3. Регистриране на очните движения и движенията на ръката

Сигналите за хоризонталните и вертикалните движения на очите са регистрирани със специализирано устройство EYE-MER (експеримент 4.1., 4.2., 4.3. и 4.4), което работи на принципа на електро-окулографията, а регистрацията на движенията на ръката се осъществява с помощта на компютърна мишка, която подопитните лица държат в дясната си ръка като с нея управляват движението на курсор (кръстче), с който следят таргета. Курсорът отразява движението на ръката им и се явява обратната връзка за това движение. В експеримент 4.5, сигналите за движението на очите са регистрирани от специализиран окулометър (Infrared-light sensitive oculometer RK- 426PC pupil corneal reflection tracking system). Този окулометър е чувствителен на инфрачервена светлина и дава възможност за определяне в реално време на посоката на очното отклонение и диаметъра на зеницата. Регистрацията на движенията на ръката се осъществява с електронна писалка, с която изследваните лица следят таргета върху хоризонтален дигитален таблет (CalComp Drawing Board III, резолюция 0.25 mm). Зрителната обратна връзка е осигурена отново чрез екранен курсор, който се движи с писалката от центъра към таргета и обратно.

3.4. Първична обработка на записите на сакадичните очни движения и движенията на ръката и статистически анализ.

С помощта на компютърна програма, дигитализираните криви на очните движения, движенията на ръката и зрителния таргет се визуализират, като по абцисата се отчита времето, а по ординатата - амплитудата на движението.

Отчитат се параметрите само на първичните, а не на вторичните (корегиращи) сакади, а именно: реакционно време (RT) и посока на сакадата (ъгъл на отклонение).

Реакционното време се определя от времето на появата на зрителния таргет до началото на първичната сакада или движение на ръката. Сакадичната посока се определя като ъгловата разлика между първичната сакада и първата стъпка на таргета в равнината на екрана, а посоката на ръката - като ъгловата разлика между курсора и първата стъпка на таргета в равнината на екрана, измерена 100 мсек след началото на движението, за да се избегне корекцията на движението.

Изчислените параметри за всяко движение са усреднени за всеки един епизод на изследваното лице и получената стойност е „нормирана”, като от нея е извадена усреднената стойност от първите му два епизода в условие „Пред-адаптация”. По този начин се уеднаквява сравнението между отделните изследвани лица.

Получените резултати са подложени на дисперсионен анализ за повтарящите се измервания. Двухакторният и трифакторният дисперсионен анализ ни позволи едновременно да изследваме влиянието на два или три фактора върху изхода на изследвания обект. Използвахме Fisher's LSD post-hoc тест за множествени сравнения, за да установим кои именно средни значимо се различават.

4. ЕКСПЕРИМЕНТАЛНИ ИЗСЛЕДВАНИЯ

4.1. Адаптация на посоката на сакадични очни движения към двустъпково движение на зрителен таргет. Сравнение на два вида междустъпкови интервала - постоянен и променлив.

Целта на това изследване е да разберам дали адаптацията на сакадичните очни движения към двустъпково отместване на зрителен таргет с постоянен междустъпков интервал се различава от тази с променлив интервал. За тази цел сравнихме адаптацията на посоките на сакадичните очни движения с постоянен и с променлив интервали.

Участниците бяха разделени в две групи в зависимост от вида на междустъпковия интервал, а именно: постоянен и променлив. Всяка от тези две групи е разделена на три подгрупи от по осем човека в зависимост от големината на таргетното отместване - 10° , - 30° или - 60° .

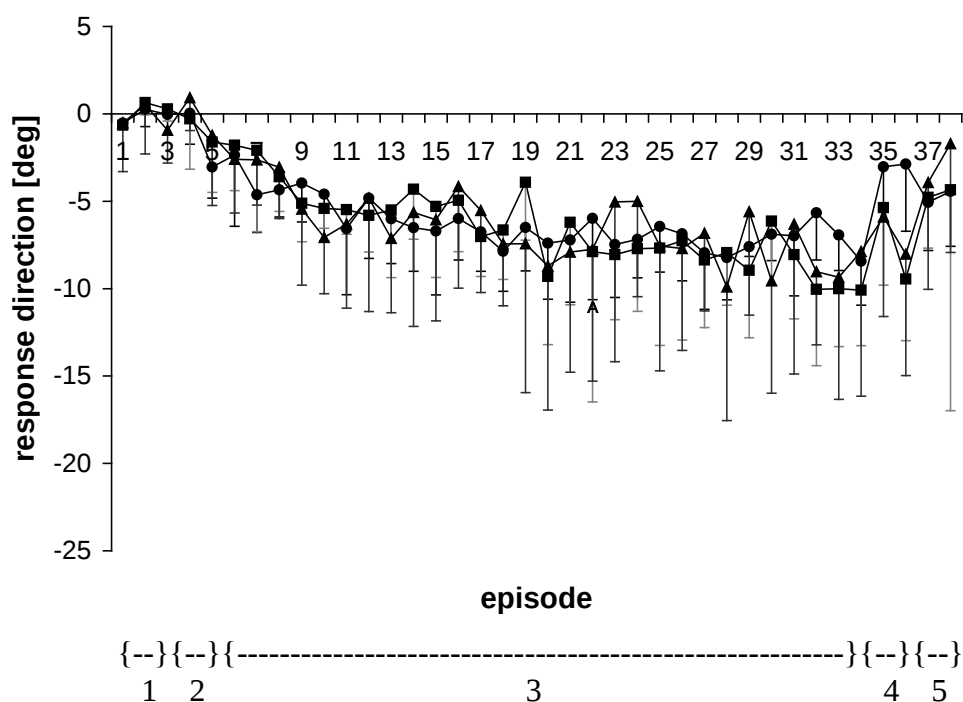
В групата с постоянен междустъпков интервал, таргетът се отмества във втората позиция след 200 мсек престой в първата позиция. В групата с променлив интервал, втората стъпка на отместване на таргета се тригерира от началото на първичната сакада (когато подопитните лица следват таргета с очи) или от началото на движението на ръката (когато подопитните лица следват таргета с ръка).

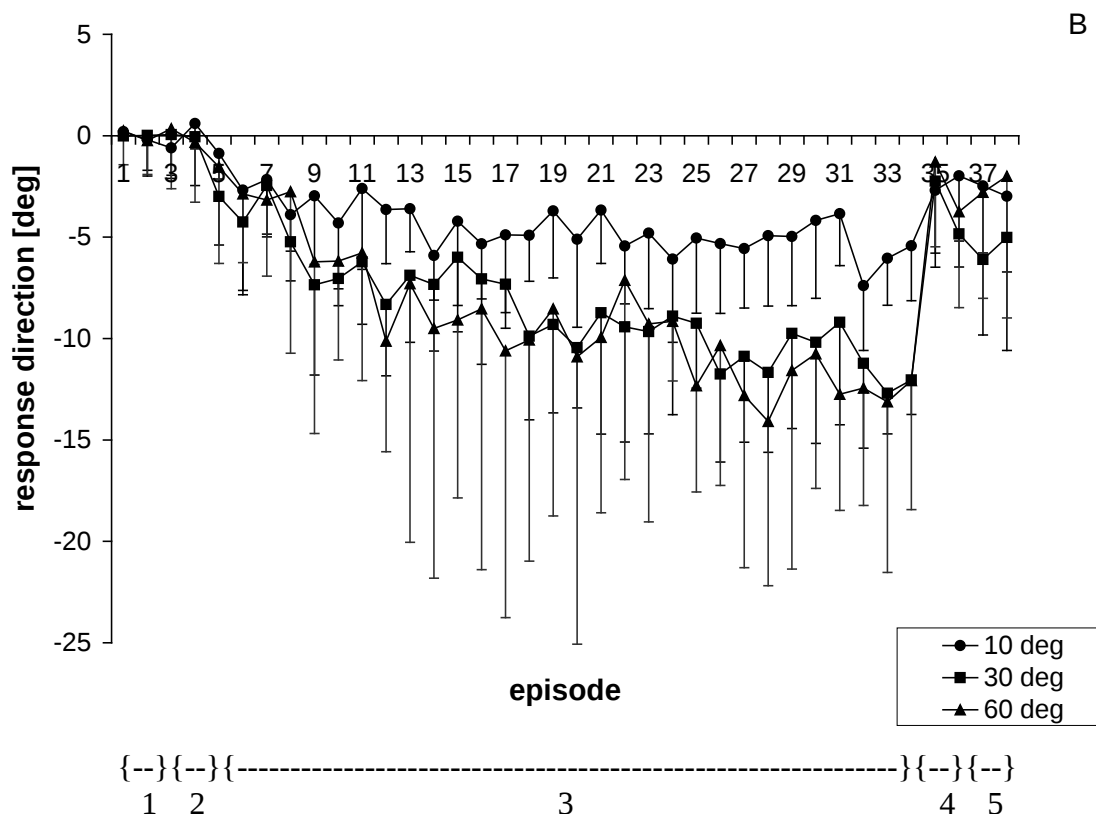
Експериментът започва с два пред-адапционни епизода, в които подопитните лица следват таргета само с очи, последвани от още два пред-адапционни епизода, в които подопитните лица следват таргета само с ръка. Адаптацияната фаза се състои от 30 епизода, в които таргетът се следва само с очи, а трансферната фаза е от два двустъпкови епизода, в които изследваните лица следват таргета само с ръка. След-адаптацияната фаза се състои от два едностъпкови епизода, в които подопитните лица следват таргета само с очи.

4.1.1. Резултати

Фиг.2 показва, че по време на адаптацияната фаза подопитните лица постепенно променят посоката на извършваните от тях първични сакади, за да компенсират частично таргетното отместване. Стойностите на тази промяна са сравними за двата вида междустъпков интервал, но варират малко между отделните стойности на големината на таргетното отместване. Освен това, посоката на движенията на ръката по време на трансферната фаза, както и посоката на движенията на очите по време на след-адаптацияната фаза, се различават от посоката на движенията на очите и движенията на ръката в условие “Пред-адаптация”.

A





Фиг.2. Средни стойности на нормираните към базовите стойности промени на посоките на сакадичните движения и движенията на ръката по време на отделните фази на експеримента: А-постоянен междустъпков интервал от 200 мсек; В-променлив междустъпков интервал. Всеки символ представлява усреднения ъгъл на отклонение в един епизод на подопитните лица при съответната големина на отместване на таргета: 1- пред-адаптационна фаза, сакадични движения; 2- пред-адаптационна фаза, мануални движения; 3-адаптационна фаза, сакадични движения; 4- трансферна фаза, мануални движения; 5- след-адаптационна фаза, сакадични движения. Представени са и стандартните отклонения.

Трифакторен дисперсионен анализ за повтарящите се измервания на последните два адаптационни епизода с фактор “Стъпка” (-10° , -30° , -60°), “Интервал” (постоянен/променлив) и “Епизод” показва статистически значим ефект за фактора “Стъпка” ($F(2,41) = 6.74$, $p < 0.05$), но не показва статистически значим ефект за фактора “Интервал” и “Стъпка*Интервал” при $p=0.05$. Стойността на адаптацията е по-малка при -10° стъпка ($-6.71 \pm 2.92^\circ$), отколкото при -30° и -60° стъпки ($-11.21 \pm 2.96^\circ$ и $-10.47 \pm 5.43^\circ$ съответно). Следователно, не се установява количествена разлика в адаптацията, постигната с постоянен и променлив междустъпков интервал.

Ефективността на адаптацията е определена по формулата:

$$T (\%) = \frac{A}{R} \times 100 \quad (1)$$

където A е усреднената стойност на ъглите на отклонение на сакадичните очни движения в последните два адаптационни епизода, а R е големината на отместването на таргета.

Ефективността на адаптацията намалява от 67.1% за големина на таргетното отместване -10° до 37.4% за големина на таргетното отместване -30° и до 17.5 % за таргетното отместване -60° .

Ефективността на след-адаптацията (изчислена по формула 1), но в този случай A е усреднената стойност на ъглите на отклонение на очните движения в двата след-адаптационни епизода) намалява подобно на ефективността на адаптацията в края на адаптационната фаза от 38.5% до 12.8% и 6.4% за -10° , -30° и -60° съответно. Не се установява количествена разлика в стойността на после-ефекта при адаптация с постоянен и променлив междустъпков интервал.

3 x 2 x 2 трифакторен дисперсионен анализ на трансфера на адаптация не показва статистически значим ефект за фактор “Стъпка”, “Интервал”, или “Стъпка*Интервал” при $p=0.05$.

Трифакторен дисперсионен анализ за повтарящите се измервания на нормираното реакционно време не показва статистически значим ефект за фактора “Стъпка” (-10° , -30° , -60°), “Интервал” (постоянен/променлив) или “Стъпка*Интервал” при $p=0.05$. Средното реакционно време за всички стъпки (-10° , -30° , -60°) и двата вида интервал (-0.09 ± 10.25 мсек) не се различава статистически ($t(46)=0.05$) при $p = 0.05$.

4.2. Едновременна адаптация на сакадични движения и движения на ръката към съвпадащи по посока и големина отмествания на зрителен таргет.

Целта на изследването е да покаже механизма на едновременната адаптация на реактивните сакади и движения на ръката към еднакво по големина и посока таргетно отместване, като го сравни с този на тяхната разделна адаптация към същото по големина и посока таргетно отместване.

Подопитните лица са разделени по осем в три групи. В двустъпковите опити, таргетът се премества в една от осемте точки на окръжността, след което променя посоката си на -10° . Втората стъпка на таргета се тригерира от началото на първичните сакади (група S и E) или от началото на движението на ръката (група H). Двата таргета се представят едновременно върху екрана на компютърния монитор, като този за ръката е сиво квадратче с 0.7 см дължина на страната, а този за очите е черно квадратче с 0.5 см дължина на страната.

Подопитните лица от групата с едновременна адаптация на реактивните сакади и посочващи движения на ръката (S) стартират опита с шест пред-адаптационни епизода. В първите два епизода те следват таргета с очи и ръка. В последващите четири епизода отговарят първо само с очи, а в следващите два само с ръка. Следват 30 адаптационни епизода: двата таргета променят своята посока едновременно на -10° , а подопитните лица трябва да ги проследяват с

очи и ръка едновременно. След-адаптацияните епизоди са повторение на пред-адаптацияните епизоди.

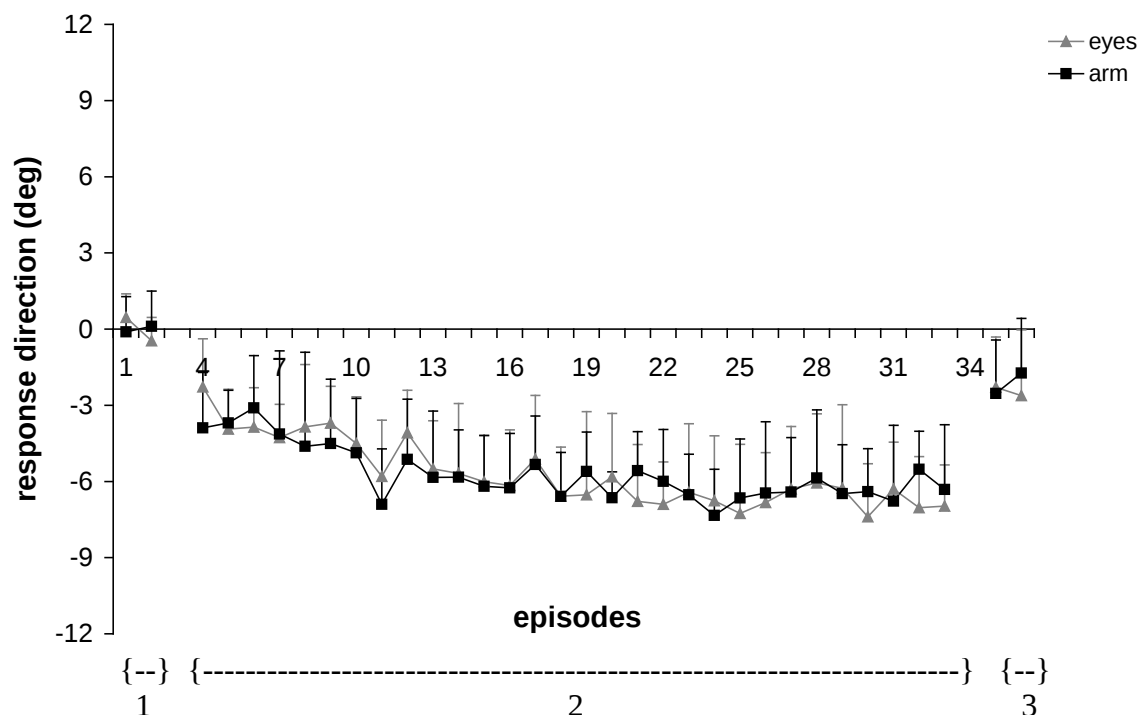
Изследвани са две контролни групи с разделна адаптация на очите и ръката. В група Е, изследваните лица следват таргета само с очите си, докато тези от група Н следват таргета само с ръка. Групите започват с два пред-адаптацияни епизода, в които следят таргета с очи (Е) или ръка (Н), последвани от тридесет адаптацияни епизода и след това от два след-адаптацияни епизоди, които са повторение на пред-адаптацияните.

4.2.1. Резултати

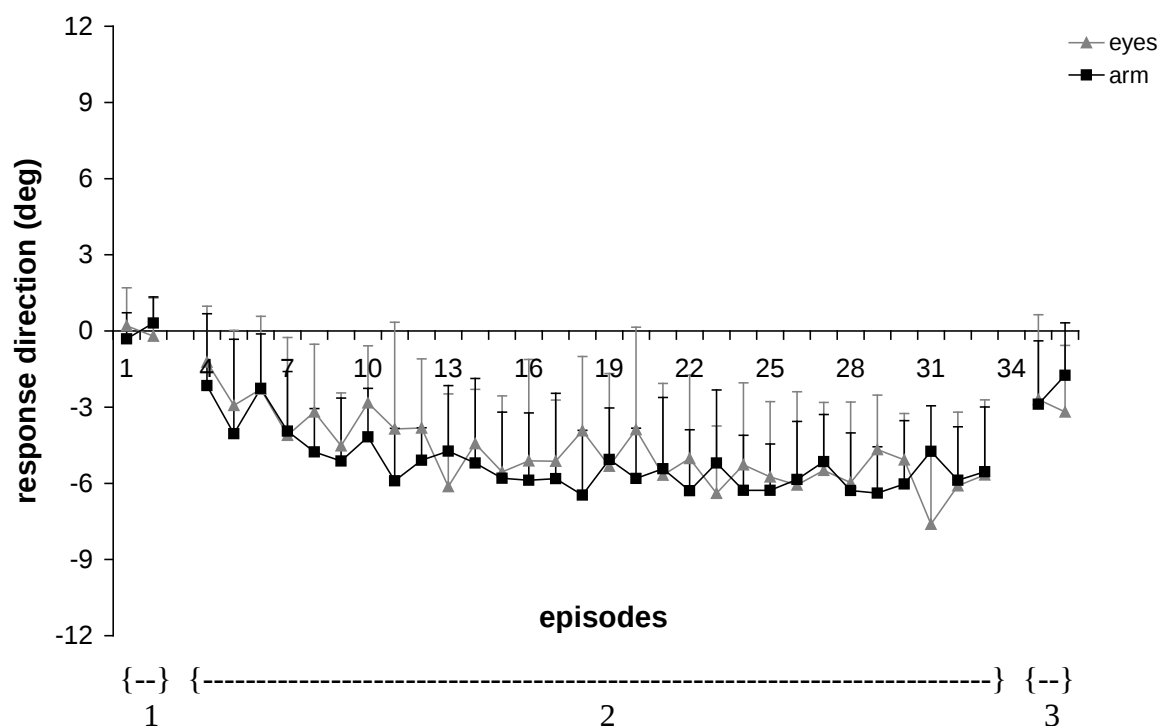
Фиг.3 показва, че посоките на движенията на очите и ръката в групите постепенно се променят по време на адаптацияната фаза по сходен начин във времето. Двухфакторен дисперсионен анализ на адаптацияната фаза на група S с фактор “Система” (очи/ръка) и вътрегрупов фактор “Епизод” показва статистически значим ефект само за фактора “Епизод” ($F(29,377) = 5.68, p < 0.05$). За адаптацияната фаза на групи Е и Н двухфакторният дисперсионен анализ с фактор “Система” (очи/ръка) и вътрегрупов фактор “Епизод” показва статистически значим ефект само за фактора “Епизод” ($F(29,377) = 4.68, p < 0.05$). Двухфакторен дисперсионен анализ на адаптацияната фаза на очните движения на групи S и Е с фактор “Комбинация” (едновременно движение на очите и ръката/самостоятелно движение на очите) и вътрегрупов фактор “Епизод” показва статистически значим ефект само за фактора “Епизод” ($F(29,377) = 5.4, p < 0.05$). Двухфакторен дисперсионен анализ бе направен и за адаптацията на движенията на ръката на групи S и Н с фактор “Комбинация” (едновременно движение на ръката и очите/самостоятелно движение на ръката) и “Епизод” (като вътрегрупов фактор) и показва статистически значим ефект само за фактора “Епизод” ($F(29,377) = 5.12, p < 0.05$). Резултатите от споменатите дисперсионни анализи показаха статистически значим ефект само за фактора “Епизод”, но не и за фактора “Система”, “Комбинация” или тяхното взаимодействие при $p = 0.05$.

Ефективността на адаптацията на движенията е изчислена по формула 1. Изчислената ефективност на адаптацията на сакадичните очни движения е 65% и 59% в групите S и Е, а ефективността на адаптацията на движенията на ръката е съответно 51% и 57% в групите S и Н. Не получихме доказателства, че едновременната адаптация на движенията на очите и движенията на ръката към еднакво по големина и посока отместване на таргета се различава от тяхната разделна адаптация.

A



B



Фиг.3. Средни стойности на нормираните към базовите стойности промени в посоката на очните движения и промени в посоката на движенията на ръката по време на: 1- пред-адапционна фаза, 2 - адапционната двустъпкова фаза със съвпадащи по големина и посока отмествания на зрителен таргет за двата ефектора (-10° за очите и -10° за ръката) и 3- след-адапционна фаза на група S (A) и на групите E и H (B). Всеки символ представлява усреднения ъгъл на отклонение в един епизод на подопитните лица при съответната големина на отместване на таргета. Представени са и стандартните отклонения.

Ефективността на след-адаптацията (после-ефекта) е изчислена по формулата:

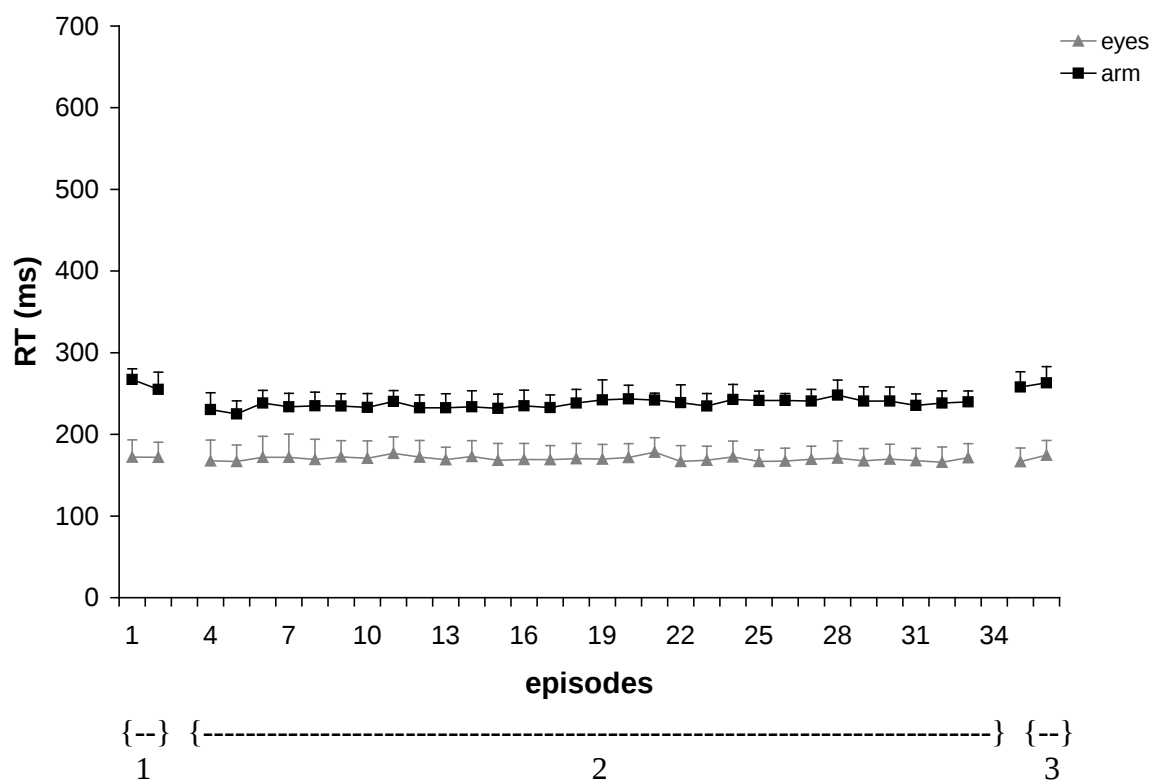
$$P (\%) = \frac{M}{N} \times 100 \quad (2)$$

където M е усреднената стойност на ъглите на отклонение в двата след-адаптационни епизода, а N е усреднената стойност на ъглите на отклонение в последните два адаптационни епизода.

Ефективността на след-адаптацията в група S е 37%, когато очите извършват самостоятелно движение и 52% при едновременното им движение с ръката. После-ефектите на самостоятелната адаптация на движенията на ръката и едновременната им адаптация с очите са равни съответно на 52% и 48%. Определихме и ефективността на след-адаптацията в групи E и H и изчислихме, че стойността на после-ефекта е равна на 51% за сакадичните очни движения в група E и на 54% за посочващите движения на ръката в група H .

Базовите реакционни времена в групите са по-малки за движенията на очите (168 ± 25 мсек) отколкото за ръката (248 ± 53 мсек).

Реакционните времена на сакадичните и движенията на ръката в група E , H и S (фиг. 4) се променят незначително по време на адаптация.



Фиг.4. Реакционно време на движенията на очите и ръката по време на: 1- пред-адаптационна фаза, 2 – адаптационната двустъпкова фаза със съвпадащи по големина и посока отмествания на зрителен таргет за двата ефектора (-10° за очите и -10° за ръката) и 3- след-адаптационната фаза в група S . Всеки символ представлява усредненото реакционно време в един епизод на изследваните лица. Представени са и техните стандартни отклонения в съответния епизод.

4.3. Едновременна адаптация на сакадични движения и движения на ръката към еднакви по големина, но противоположни по посока отмествания на зрителен таргет.

Целта на това изследване е да покаже механизма на едновременна адаптация на сакадичните движения и движенията на ръката към еднакви по големина, но противоположни по посока отмествания на зрителен таргет.

Подопитните лица са разделени по осем в две групи. Двата таргета са идентични на тези в експеримент 4.2.

Подопитните лица от група О започват с четири пред-адаптационни епизода – два само с очи и два само с ръка. По време на последващите тридесет адаптационни епизоди началото на първоначалната сакада тригерира отместване на таргета за очите на -10° , а на таргета за ръката на $+10^\circ$. Следват пет двустъпкови епизоди, по време на които таргетът за очите е отместен на $+10^\circ$, а този за ръката на -10° . Накрая следват четири след-адаптационни епизоди, които са повторение на пред-адаптационните базови епизоди.

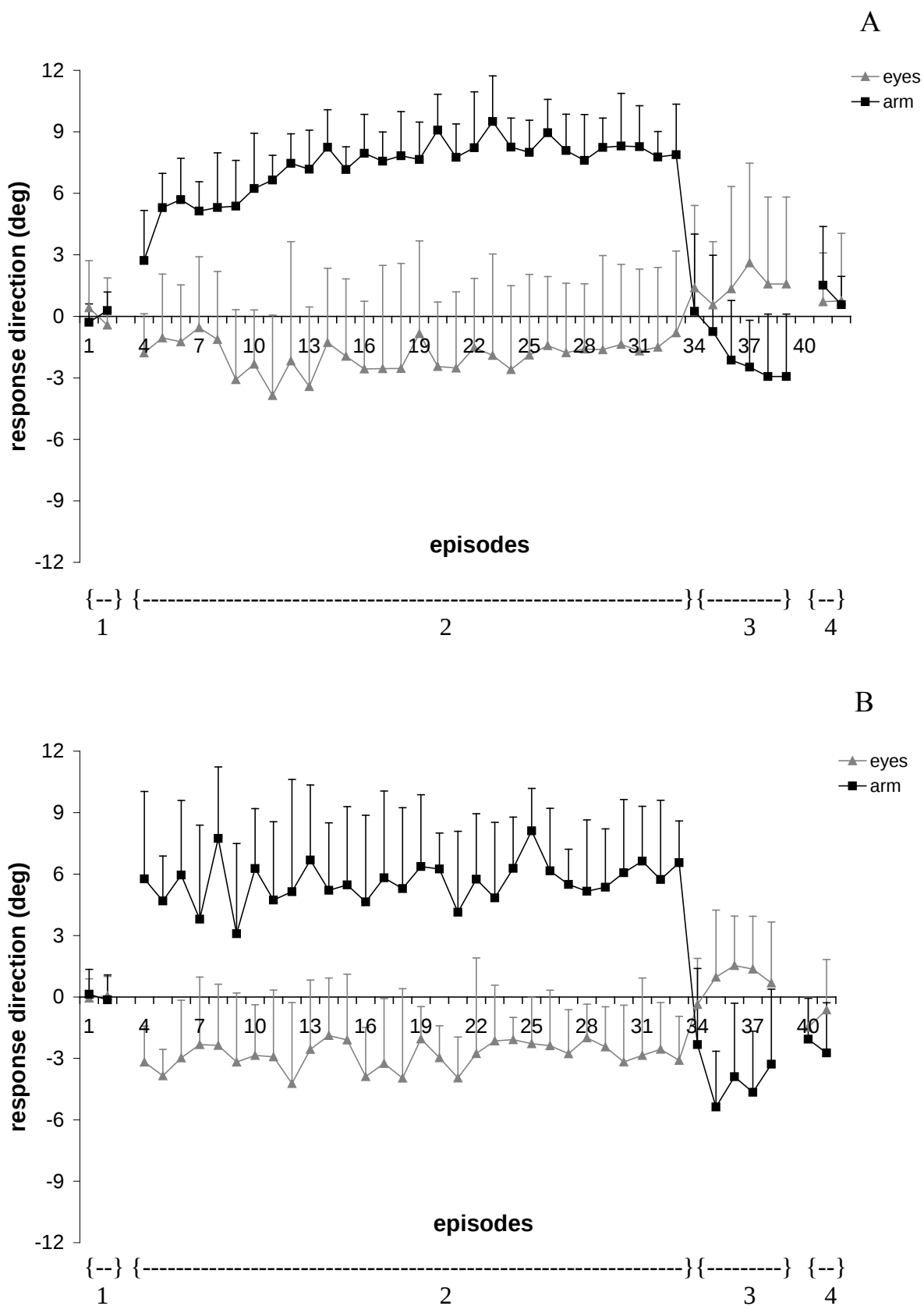
Група ON се различава от група О само по това, че зрителната обратна връзка за движенията на ръката е отстранена.

4.3.1. Резултати

Фиг.5 показва, че посоката на движенията на ръката се променя постепенно в група О и по-скокообразно в група ON, достигайки доста бързо адаптация. Стойността на промяната на посоката на сакадичните движения е малка.

Трифакторен дисперсионен анализ за повтарящите се измервания с фактори “Група” (О и ON), “Система” (очи/ръка) и “Епизод” (като вътрегрупов фактор) показва статистически значим ефект за факторите “Епизод” ($F(29,754)=1.59$, $p<0.05$) и “Система” ($F(1,26)=26.2$, $p<0.05$), но не и за фактора “Група” или взаимодействието им при $p=0.05$ (тъй като посоката на движенията на ръката в групите О и ON е противоположна на тази на очите, знакът при анализа на данните е променен от положителен в отрицателен).

Ефективността на адаптацията на сакадичните очни движения, изчислена по формула 1, е равна на 11.5% и 28% съответно в групите О и ON, а ефективността на адаптацията на движенията на ръката, изчислена по същата формула, е равна съответно на 78% и 61.5% в групите О и ON. Така едновременната адаптация към противоположни по посока отмествания на таргета е силно намалена за движенията на очите, но не и за ръката, която дори показва известно увеличение.



Фиг. 5. Средни стойности на нормираните към базовите стойности сакадични промени в посоката и промени в посоката на движенията на ръката по време на: 1- пред-адапционната фаза, 2 - адапционната двустъпкова фаза с еднакви по големина, но противоположни по посока отмествания на зрителен таргет за двата ефектора (-10° за очите и $+10^\circ$ за ръката), 3 - адаптация към противоположно по посока таргетно отместване на това в адапционната фаза и 4 - след-адапционната фаза в група О (А) и ON (В). Всеки символ представлява

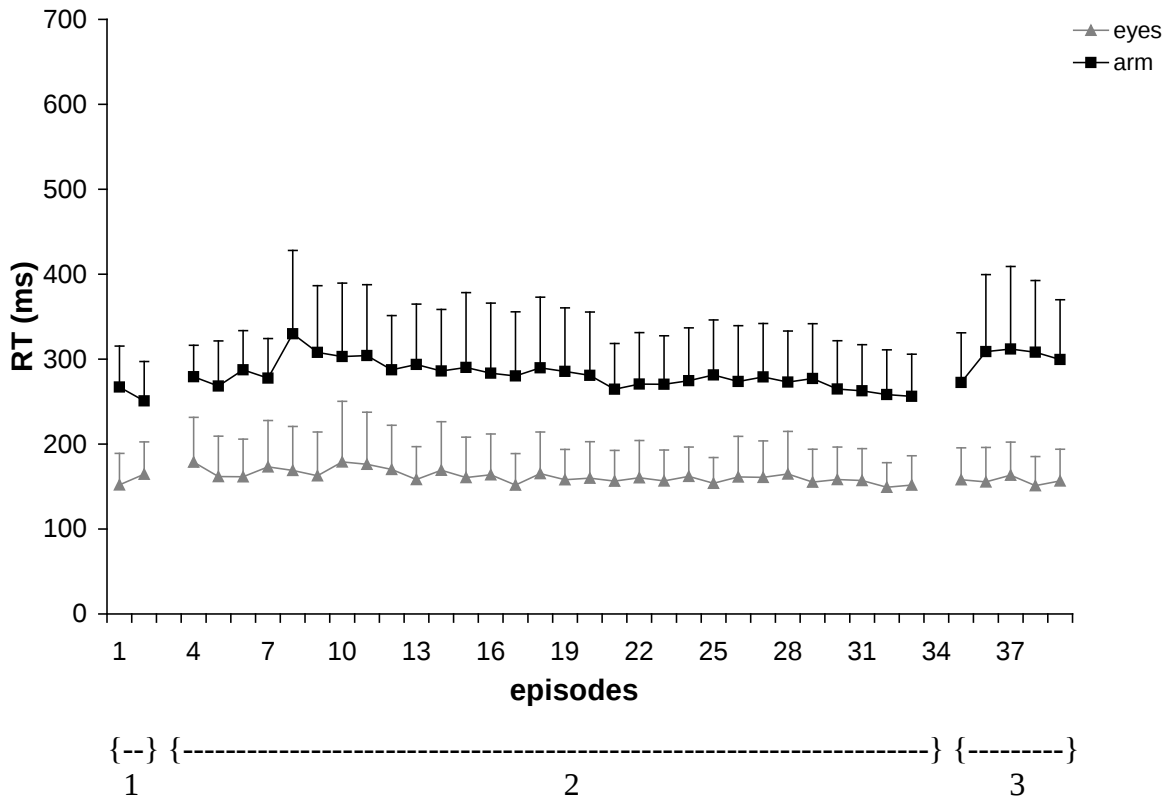
усреднения ъгъл на отклонение в един епизод на подопитните лица. Представени са и стандартните отклонения.

В началото на петте епизоди (counter-адаптационни епизоди), проведени веднага след адаптационната фаза в групите, ъглите на отклонение на сакадичните движения и движенията на ръката отговарят на новия двустъпков режим (фиг.5). Постигнатата промяна е по-малка, отколкото по време на оригиналната адаптация, главно по отношение на ръката. 2 x 2 x 5 трифакторен дисперсионен анализ за повтарящите се измервания на първите пет адаптационни и counter-адаптационни епизоди (направен поотделно за очи и ръка) с фактори “Група” (О и ON) и “Вид” (оригинална и противоположна адаптация) и вътрегрупов фактор “Епизод” показва статистически значим ефект за факторите “Вид” $F(1,112)=8.8$, $p<0.05$) и “Епизод” ($F(4,112)=2.46$, $p<0.05$) за данните за ръката, но не и за очите. Ефектът на фактора “Група” и всички взаимодействия не са статистически значими за двете системи при $p=0.05$.

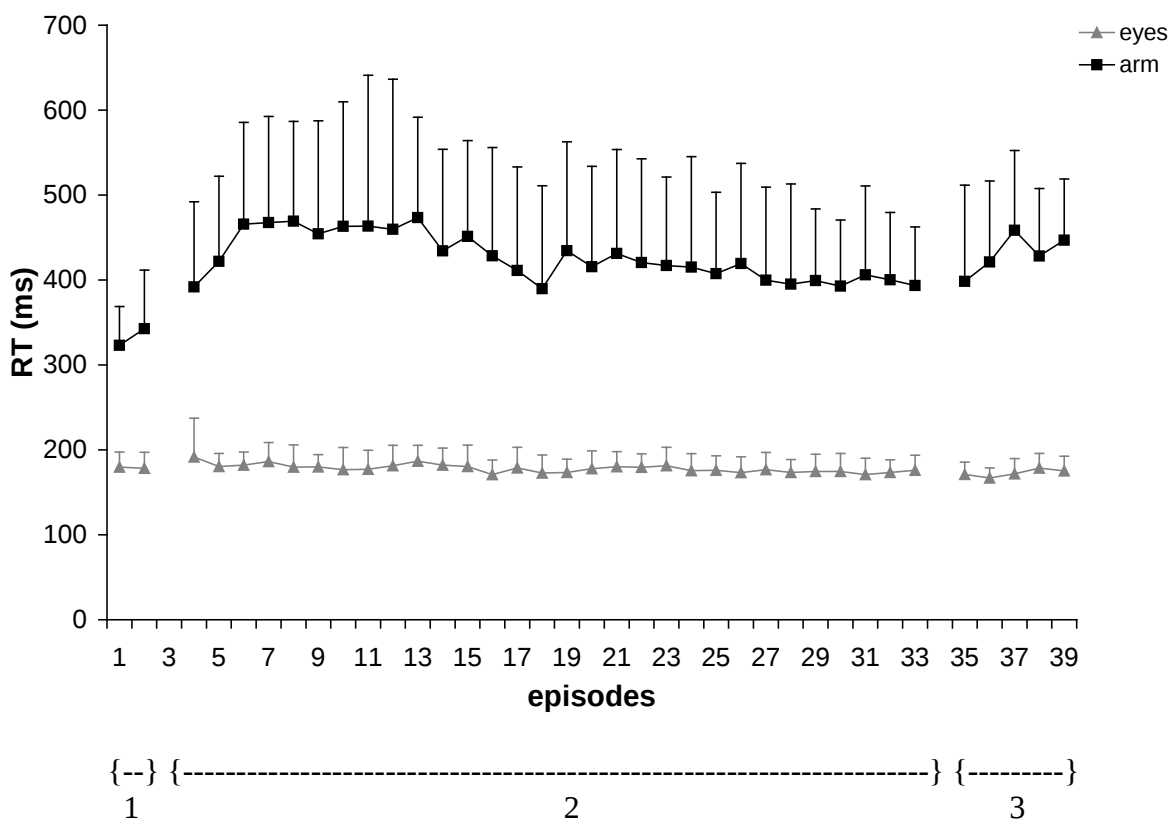
После-ефектите на движенията на очите и движенията на ръката в група О и ON са трудни за тълкуване, тъй като те биха могли да са в резултат на оригиналната и/или противоположната адаптация. Трифакторен дисперсионен анализ за повтарящите се измервания на ефекта на след-адаптация с фактори “Група” (О и ON) и “Система”(очи/ръка) и “Епизод” не показва статистически значим ефект на факторите при $p=0.05$.

Както фиг. 6 показва, реакционните времена на сакадичните движения в групи О и ON се променят малко по време на адаптация. Обратно, реакционното време на ръката в група О нараства с 70 мсек, а това в група ON нараства с около 130 мсек, като интервалът между втората таргетна стъпка и началото на движението на ръката нараства до максимум 160 мсек в група О и 290 мсек в група ON. Следователно, посоките на ръката в група ON биха могли да покажат не само адаптивната промяна, но в някои епизоди и репрограмиране на движението.

A



B



Фиг.6. Реакционно време на движенията на очите и движения на ръката по време на: 1- пред-адапционна фаза, 2 - адапционната двустъпкова фаза с еднакви по големина, но противоположни по посока отмествания на зрителен таргет за двата ефектора (-10° за очите и $+10^\circ$ за ръката) и 3- адаптация към противоположно по посока отместване на таргета на това в адапционната фаза в група О(А) и в група ОН (В). Всеки символ представлява усредненото реакционно време в един епизод на изследваните лица. Представени са и стандартни отклонения в съответния епизод.

4.4. Едновременна адаптация на сакадичните движения и движенията на ръката към съвпадащи по посока, но различни по големина отмествания на зрителен таргет.

Целта на това изследване е да покаже дали установения механизъм на едновременна адаптация на сакадите и движенията на ръката се отнася и за обратното условие, когато посоките на отместване на таргетите съвпадат, но големината на отместването на таргета е различна за двете системи.

Подопитните лица са разделени по осем в три групи. Група Е следват таргета само с очи, а група Н само с ръка. Група ЕН следва двата таргета едновременно с очи и ръка. Таргетите са идентични на тези в експеримент 4.2 и 4.3. Втората таргетна стъпка е тригерирана от началото на първичната сакада в групите Е и ЕН, а в група Н - от началото на движението на ръката.

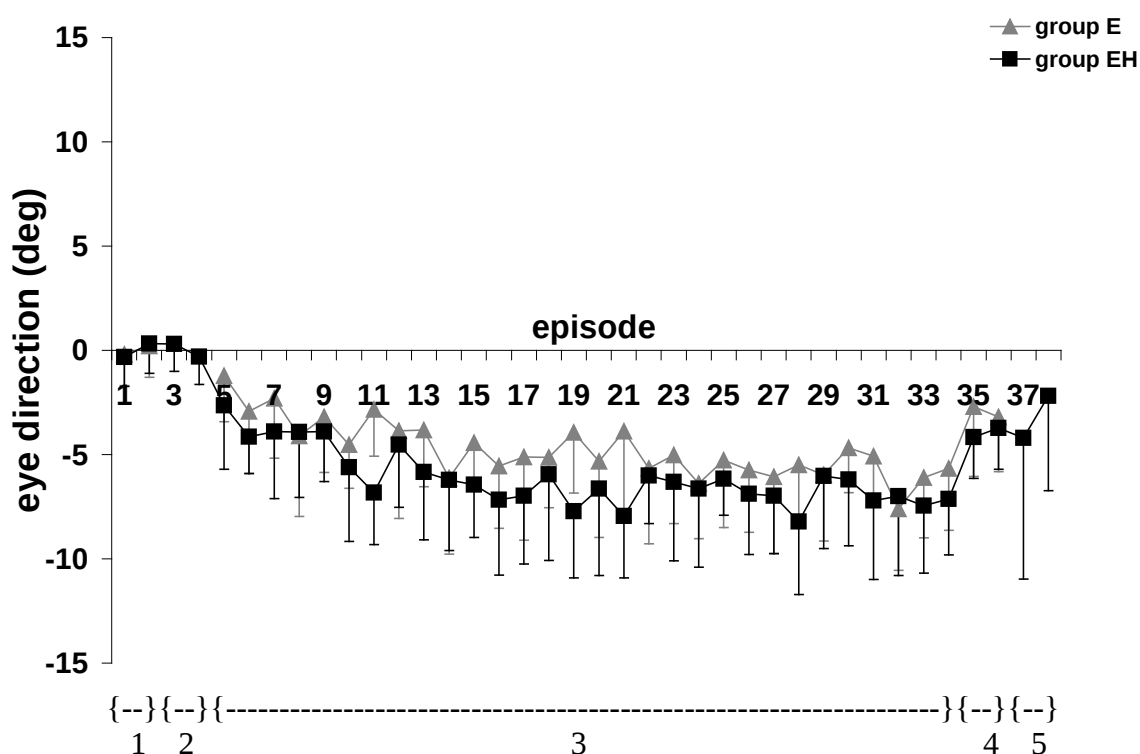
Подопитните лица от група Е и Н започват експеримента с два пред-адапционни епизода, изискващи движение само на очите или само на ръката, последвани от адапционна фаза от 30 епизоди, в които големината на отместването на таргета е -10° (група Е) и -30° (група Н). След-адапционната фаза е повторение на двата пред-адапционни епизоди. Подопитните лица от група ЕН започват експеримента с шест пред-адапционни епизоди. В първите два те следват таргета само с очи, а в последващите два епизода само с ръка, а след това са представени два епизода, в които изследваните лица следват таргета с очи и ръка едновременно. Пред-адапционната фаза е последвана от адапционна фаза от 30 епизоди, в които черният таргет за очи и сивият таргет за ръка променят едновременно посоката си съответно на -10° и -30° . След-адапционната фаза е повторение на пред-адапционната фаза.

4.4.1. Резултати

Фиг.7 показва посоките на сакадичните очни движения в група Е и ЕН в различните фази на експерименталното изследване. Отклонението на посоките на движенията на очите в двете пред-адапционни условия (само отговор с очи и отговор с очи и ръка едновременно) в група ЕН са сходни. Еднофакторен дисперсионен анализ на пред-адапционната фаза с фактор “Условие” (самостоятелно движение на очите и едновременно движение на очите с ръката) не показва статистически значим ефект за фактора “Условие” при $p=0.05$.

Наблюдава се адаптивна промяна в сакадичните отговори на подопитните лица към втората таргетна стъпка, с подобен ход във времето и в двете групи. Ъгълът на отклонение на движенията на очите достига -6.6° в края на

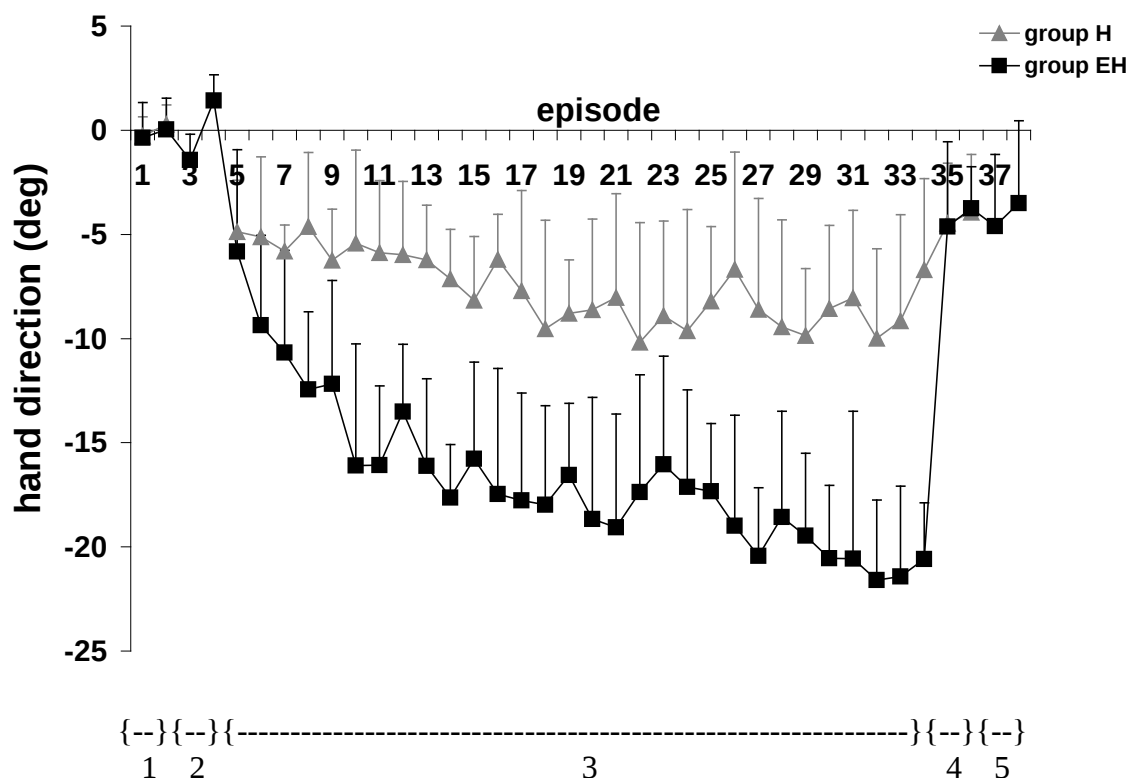
адаптационната фаза (усреднена стойност на ъглите на отклонение от последните два адаптационни епизоди за двете групи), което представлява ефективност на адаптация равна на 66% (изчислена по формула 1). 2 x 30 двуфакторен дисперсионен анализ на адаптацията на движенията на очите с фактор “Група” (Е и ЕН) и “Епизод” показва статистически значим ефект само за фактора “Епизод” ($F(29,377) = 4.78$, $p < 0.05$), но не и за фактора “Група” при $p = 0.05$.



Фиг.7. Средни стойности на нормираните към базовите стойности промени в посоката на сакадичните очни движения в групи Е и ЕН по време на отделните фази на експеримента: 1- пред-адаптационна фаза – самостоятелни сакадични движения в групи Е и ЕН; 2 - пред-адаптационна фаза - сакадични движения, извършени едновременно с движения на ръка в група ЕН; 3 – адаптационна двустъпкова фаза; 4- след-адаптационна фаза - самостоятелни сакадични движения в групи Е и ЕН и 5 - след-адаптационна фаза - сакадични движения, извършени едновременно с движения на ръка в група ЕН. Големината на двустъпковото отместване на таргета за сакадичните очни движения е -10° и -30° за ръката в група ЕН. Всеки символ представлява усреднения ъгъл на отклонение в един епизод на изследваните лица. Представени са и стандартните отклонения в съответния епизод.

Фиг.8 показва посоките на движенията на ръката в групи Н и ЕН във всички фази на изследването. Еднофакторен дисперсионен анализ на пред-адаптационната фаза с фактор “Условие” (самостоятелно движение на ръката и едновременно движение на ръката с очите) не показва статистически значим ефект за фактора “Условие” ($p = 0.05$). Адаптивната промяна на движенията на ръката се развива по-бързо по време на първите пет адаптационни епизоди на група ЕН, отколкото в първите пет адаптационни епизоди на група Н. Адаптивната промяна достига стойност -7.9° в група Н и съществено по-

голяма стойност - 21.0° (усреднена стойност на ъглите на отклонение на движенията на ръката в последните два адаптационни епизода) в група ЕН. Тези стойности съответстват на ефективност на адаптация, изчислена по формула 1, равна съответно на 26% и 70%. За адаптационната фаза на движенията на ръката на групи Н и ЕН двуфакторния дисперсионен анализ с фактор “Група” и “Епизод” (като вътрегрупов фактор) показва статистически значим ефект за фактора “Епизод” ($F(29,377)=8.8$, $p<0.05$), “Група” ($F(1,13)=34.2$, $p<0.05$) и тяхното взаимодействие ($F(29,377)=2.8$, $p<0.05$).



Фиг.8. Средни стойности на нормираните към базовите стойности промени на посоката на движенията на ръката в групи Н и ЕН по време на отделните фази на експеримента: 1- пред-адаптационна фаза – само голями движения на ръката в групи Н и ЕН, 2 - пред-адаптационна фаза - движения на ръката, изпълнени едновременно с движения на очите в група ЕН; 3 - адаптационна двустъпкова фаза; 4 - след-адаптационна фаза на самостоятелни движения на ръката в групи Н и ЕН и 5 - след-адаптационна фаза на движения на ръката, изпълнени едновременно с движения на очите в група ЕН. Големината на двустъпковото отместване на таргета за движенията на ръката е -30° и -10° за очите в група ЕН. Всеки символ представлява усреднения ъгъл на отклонение в един епизод на изследваните лица. Представени са и стандартните отклонения в съответния епизод.

Фиг.7 и 8 демонстрират, че после-ефектите на разделните и едновременните движения на очите и ръката са много сходни в групите. Два отделни дисперсионни анализи на след-адаптацията на движенията на очите ($F(2,21)=0.155$) и движенията на ръката ($F(2,20)=0.0069$) в групите не показват статистически значим ефект за фактора “Група” (Е/Н (1) и ЕН (самостоятелно движение на системата (2) или едновременно движение на двете системи (3)), но също така не показват и статистически значим ефект за фактор “Епизод” и

“Епизод*Група” при $p=0.05$ нито за очите, нито за ръката. Определихме ефективността на след-адаптацията по формула 2 и изчислихме, че стойността на после-ефекта е равна на 51% за сакадичните очни движения в група Е, на 54% за самостоятелните сакадични очни движения в група ЕН и на 44% за движенията на очите изпълнени едновременно с движения на ръката в група ЕН. Стойността на после-ефекта е равна на 54% за посочващите движения на ръката в група Н, но е само 20% за посочващите движения на ръката при самостоятелното и едновременното (заедно с очите) движение на ръката в група ЕН. Така после-ефектите на посочващите движения на ръката са сходни в група Н и ЕН по абсолютни стойности, но са различни в относителни стойности.

Трифакторен дисперсионен анализ на сакадичните очни движения на група ЕН с фактор “Условие” (самостоятелно движение на очите/едновременно движение на очите с ръката), “Фаза” (пред-адаптационна, след-адаптационна) и “Епизод” не показва статистически значим ефект за факторите “Условие” и “Епизод” при $p=0.05$, но показва статистически значим ефект за фактора “Фаза” ($F(1,28)=12.01$, $p<0.05$). Аналогичен $2 \times 2 \times 2$ трифакторен дисперсионен анализ на движенията на ръката на група ЕН със същите фактори не показва статистически значим ефект за факторите “Условие” и “Епизод” при $p=0.05$, но показва статистически значим ефект за фактора “Фаза” ($F(1,27)=33.2$, $p<0.05$).

Усреднените базови реакционни времена са 177.8 ± 12.6 мсек за очите и 264.4 ± 26.2 мсек за ръката. Сакадичните реакционни времена както и реакционните времена на движенията на ръката се променят слабо по време на адаптацията, като първите намаляват незначимо в двете групи, а вторите нарастват незначимо. Трифакторен дисперсионен анализ на нормираните реакционни времена с фактор “Система” (очи/ръка), “Група” (Е/ЕН) и “Епизод” (като вътрегрупов фактор) показва статистическа значимост само за фактора “Система” ($F(1,26)=4.82$, $p<0.05$), но не и за факторите “Група” (Е/ЕН) или “Епизод” при $p=0.05$.

4.5. Изследване на влиянието на едновременната адаптация на движенията на ръката и реактивните сакади към двустъпково таргетно отместване върху непосредствено следващата адаптация на ръката с ротация на зрителната обратна връзка и обратно.

Целта на това изследване е да покаже дали едновременната адаптация на ръката и сакадите към двустъпковата парадигма се пренася към адаптацията на ръката към ротирана обратна връзка и обратно.

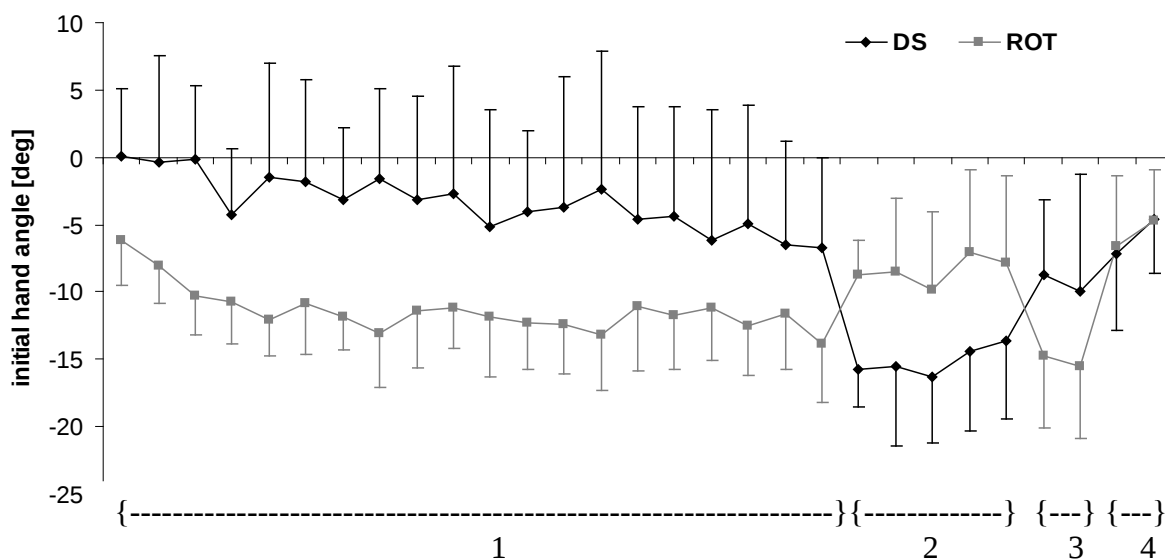
Единадесет подопитни лица съставят група DS (адаптация към двустъпкови стимули), а девет – група ROT (адаптация към зрителна ротация). Втората стъпка на зрителния таргет се тригерира с постоянен 200 мсек междустъпков интервал и отстои на -15° от първата стъпка на зрителния стимул. По време на адаптационната фаза и на фазата на “опресняване” в група ROT бе въведено несъответствие между движението на ръката и задействания от нея курсор равно на $+15^\circ$ от центъра на екрана, а участниците трябваше да

движат писалката на -15° , за да достигнат таргета с курсора. Подопитните лица от двете групи са инструктирани да следват таргета бързо и точно с ръка и очи. Експерименталната процедура за група DS и ROT се вижда на Фиг. 9.

Посоката на движение на ръката в този експеримент е изчислена в два момента по време на всеки отговор: 100 мсек след началото на движението (начален ъгъл) и когато ръката достига най-крайната си позиция и се забавя или спира (краен ъгъл).

4.5.1. Резултати

Резултатите от адаптацията на движенията на ръката са представени на фиг. 9. Двете групи постепенно и адаптивно променят посоката на движенията си, но адаптацията на група ROT е по-успешна отколкото тази на група DS. Предимството се обуславя от по-бърза начална промяна и достигане на плато по време на адаптационната фаза. 2×20 двуфакторен дисперсионен анализ на ефекта на адаптацията с фактори “Група” (DS и ROT) и “Епизод” (като вътрегрупов фактор) показва статистически значим ефект за фактора “Епизод” $F(19,342)=5.21$, $p<0.05$) и “Група” $F(1,18)=12.98$, $p<0.05$) и липса на статистически значим ефект на тяхното взаимодействие ($F(19,342)=1.52$, $p=0.05$).



Фиг.9. Базово-нормирани стойности на началните ъгли на движенията на ръката по време на: 1 - адаптационна фаза; 2 – фаза на трансфер; 3 - фаза на “опресняване” и 4 - след-адаптационна фаза, на групи DS и ROT. Всеки символ представлява стойността на медианата на ъгъла на отклонение в един епизод на подопитните лица. Представени са и стандартните отклонения. Двадесетте двустъпкови епизода с големина на таргетно отместване за движенията на ръката -15° група DS (1) са последвани от пет епизода с ротирана обратна връзка за ръката (2). Два епизода с двустъпкови отмествания на таргета (3) и последващите два епизода (4) с едностъпково движение на зрителния таргет и без ротирана обратна връзка за ръката завършват експеримента. Процедурата за група ROT е същата с изключение на това, че двустъпковите епизоди са заменени с епизоди с ротирана обратна връзка.

Процесът на адаптация в група ROT не е така успешен по време на трансферната фаза, като ъгъла на отклонение на движението на ръката стига до стойности близки до тези, характерни за края на адаптацията фаза в група DS. Ъгълът на отклонение на движението на ръката в трансферната фаза на група DS достига стойности много близки до тези, отчетени в края на адаптацията фаза в група ROT.

Величината на трансфер за всеки участник k от една група е изчислена като:

$$Tr_k (\%) = \frac{A - T_k}{A - R} \times 100 \quad (3)$$

където: A е усреднената стойност на началните ъгли на отклонение на ръката в първите пет двустъпкови адаптация епизода; R е усреднената стойност на началните ъгли на отклонение в двата двустъпкови епизода във фазата “опресняване”; T_k е усреднената стойност на началните ъгли на отклонение на ръката в петте трансферни епизода за участника k . Стойността на трансфер между всички участници е $94.1 \pm 65.1\%$ и се различава значително от стойността 0% ($F(1,18)=40.01$, $p<0.05$), но не се различава между групите ($F(1,18)= 0.15$, $p=0.05$). Намерен е пълен трансфер на адаптация между двата вида зрителна деформация.

В началото на фазата “опресняване” посоката на движенията на ръката във всяка група е сходна на посоката, отчетена в края на адаптацията им фаза.

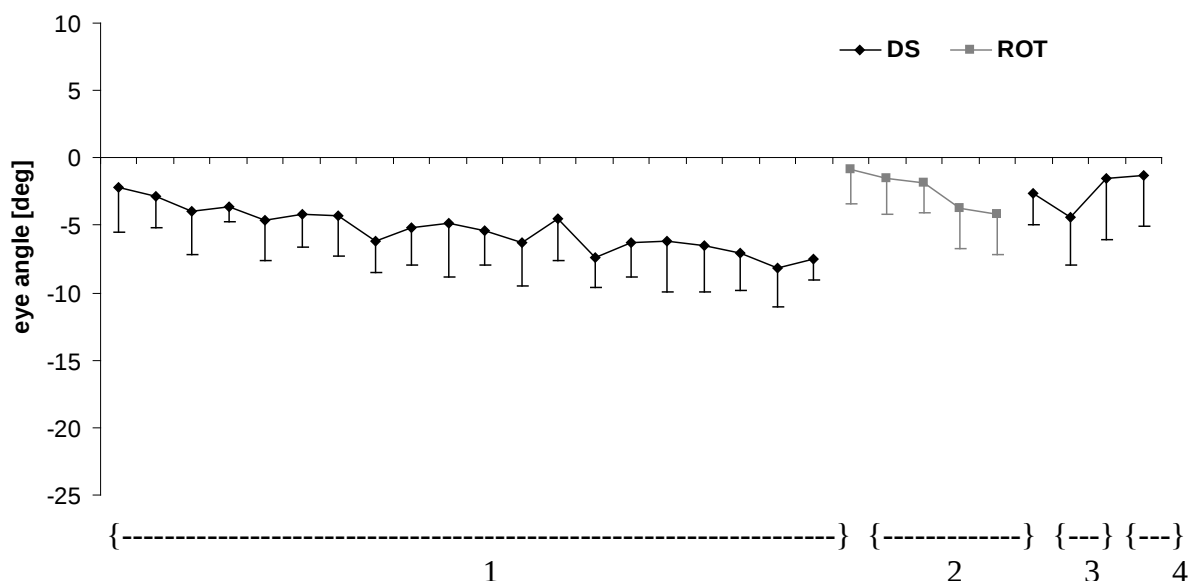
2×2 двуфакторен дисперсионен анализ на ефекта на след-адаптация с фактори “Група” (DS/ROT) и “Епизод” не показва статистически значим ефект за фактора “Група” ($F(1,18)= 0.02$, $p=0.05$) или Епизод*Група ($F(1,18)= 0.32$, $p=0.05$), но показва статистически значим ефект за фактора “Епизод” ($F(1,18)= 10.97$, $p<0.05$), което е потвърждение за развитието на де - адаптация от първия до втория след-адаптационен епизод.

В хода на адаптацията към двустъпкови таргети подопитните лица компенсират сетивно-двигателната деформация напълно: в адаптацията фаза и фазата “опресняване” на група DS базово – нормираните “крайни” ъгли ($-15.97 \pm 1.84^\circ$ и $-16.65 \pm 1.54^\circ$) са сходни на “крайните” ъгли в трансферната фаза на група ROT ($-16.18 \pm 0.98^\circ$). Движенията на ръката са по-малко корегирани по време на адаптацията към зрителна ротация: в адаптацията фаза и фазата “опресняване” на група ROT базово – нормираните финални ъгли ($-13.76 \pm 0.73^\circ$ и $-13.54 \pm 2.20^\circ$) са сходни на тези в трансферната фаза на група DS ($-13.55 \pm 2.99^\circ$). Разликите между групите са статистически значими в адаптацията фаза ($F(1,18)=13.43$, $p<0.05$), трансферната фаза ($F(1,18)=7.59$, $p<0.05$) и фазата “опресняване” ($F(1,18)=12.80$, $p<0.05$). Нещо повече, финалните ъгли се различават между групите в след-адаптационната фаза ($F(1,18)=6.20$, $p<0.05$): подопитните лица от група DS ($-0.94 \pm 0.86^\circ$) корегират техните движения повече, отколкото подопитните лица в група ROT ($-2.78 \pm 2.06^\circ$).

Базовите реакционни времена са 281 ± 19 мсек и нарастват незначително с 10 ± 17 мсек по време на адаптацията фаза.

За адаптационната фаза на базово-нормираните стойности на реакционните времена на движенията на ръката на групи DS и ROT двуфакторният дисперсионен анализ с фактори “Група” и “Епизод” (като вътрегрупов фактор) не показва статистически значим ефект за фактора “Група” ($F(1,18)=1.79$, $p=0.05$) и за фактора “Епизод” ($F(19,342)=1.35$, $p=0.05$).

Адаптацията на очните движения е изследвана само в група DS и фиг. 10 показва, че се развива по сходен начин както адаптацията на ръката. 2 x 20 двуфакторен дисперсионен анализ за повтарящите се измервания на адаптационната фаза с фактори “Система” (очи/ръка) и “Епизод” не показва значим ефект за фактора “Система” ($F(1,18)=0.99$) или Епизод*Система ($F(19,152)=0.95$) при $p=0.05$, но показва значим ефект за фактора “Епизод” ($F(19,152)=6.04$, $p<0.05$). Ъглите на отклонение на сакадичните очни движения по време на фазата “опресняване” в група DS са по-малки, отколкото съответните начални ъгли на движение на ръката (Система: $F(1,8)=7.99$, $p<0.05$, Епизод: $F(1,8)=2.15$, $p=0.05$, Епизод*Система: ($F(1,8)=0.11$, $p=0.05$). Това важи и за след-адаптационната фаза (Система: $F(1,8)=10.82$, $p<0.05$; Епизод: $F(1,8)=6.44$, $p<0.05$; Епизод*Система: $F(1,8)=4.81$, $p=0.05$), като после-ефектът за очите е равен на 9 % , докато този за ръката е равен на 39 %.



Фиг. 10. Базово-нормирани стойности на ъглите на отклонение на сакадичните очни движения на група DS в различните експериментални фази: 1-адаптационна двустъпкова фаза с големина на отместване на таргета за сакадичните движения -15° на група DS; 2-трансферна фаза; 3-фаза на “опресняване” и 4 - след-адаптационна фаза на група DS. Група ROT се адаптира към отмествания на таргета -15° по време на петте епизода на трансферната фаза. Всеки символ представлява стойността на медианата на ъгъла на отклонение в един епизод на подопитните лица. Представени са и стандартните отклонения.

Движенията на очите в група ROT са регистрирани само в трансферната фаза, тъй като при адаптацията с ротирана обратна връзка за ръката очите винаги са насочени към таргета, а не към курсора (Grigорова & Bock, 2005).

Ъгълът на отклонение на сакадичните очни движения по време на трансферната фаза на група ROT не е статистически различен от ъгъла на отклонение по време на първите пет адаптационни епизода на група DS (Група: $F(1,18)=1.18$; $p=0.05$; Епизод: $F(4,72)=8.26$, $p<0.05$; Епизод*Система: $F(4,72)=1.12$, $p=0.05$), т.е не получихме доказателство, че адаптацията на движенията на ръката към ротирана обратна връзка се трансферира към движенията на очите при адаптация към двустъпково отместване на таргет.

Базовите реакционни времена на сакадичните очни движения са 232 ± 14 мсек и не се променят съществено в хода на адаптацията.

5. ОБСЪЖДАНЕ НА РЕЗУЛТАТИТЕ

Изследване 4.1. има до голяма степен методична насоченост и значение за избора ни на междустъпков интервал в последващите изследвания. Установихме, че ефектът на адаптация и при двата междустъпкови интервала е сходен, което показва, че обединението от сетивно-двигателната пренастройка и стратегия е сравнимо и в двата случая. Нещо още по-важно, резултатите от след-адаптационната фаза и тези от трансферната фаза, получени при прилагането на двата вида интервала, са също сходни. Това предполага, че сетивно-двигателната пренастройка е сравнима. Следователно, постоянният междустъпков интервал не е предпоставка за по-усилено използване на стратегия от сакадичната система. Би могло да се предположи, че при прилагане на постоянен междустъпков интервал, съзнателно е потисната сакадата към първата стъпка на таргета и вместо това сакадата е насочена към втората стъпка на зрителния таргет, както при едностъпково движение на зрителния таргет. Но ако подопитните лица в действителност отговарят директно към втората таргетна стъпка, реакционното им време би трябвало да нарастне с около 200 мсек, колкото е и продължителността на междустъпковия интервал. В действителност, обаче, реакционното време остава непроменено (средно намалява с 0.1 мсек). Нещо повече, използването преимуществено на стратегия би трябвало да не покаже наличието на после-ефект или той да е много слаб, а всъщност после-ефектите са добре изразени и сравними по стойност при прилагане и на двата вида интервала. Следователно, получените резултати не са резултат от приложена стратегия. Причината за сходството на резултатите между двата вида интервали най-вероятно е използването на 200 мсек междустъпков интервал, който е приблизителното латентно време необходимо за генерирането на реактивните сакади (средно 180 мсек).

Въпреки подобността на сакадичната адаптация при използването на двата вида междустъпков интервал, в изследвания 4.2., 4.3. и 4.4. сме използвали променлив междустъпков интервал поради по-голямата му подобност с генерирането на едновременно сакадични и мануални движения в естествени условия, където началото на сакадичното движение обикновено изпреварва това на ръката. Използването на постоянен междустъпков интервал в последното изследване (4.5) има за цел да постави двете сетивно-двигателни

системи в еднакви начални условия поради използването на два различни вида зрителни деформации.

Изследвания 4.2., 4.3. и 4.4. са насочени към изясняване на механизмите на адаптация на реактивните сакади и посочващите движения на ръката при различни условия на двустъпково движение на зрителен таргет по отношение на посоката и големината на втората стъпка.

Получените резултати в изследване 4.2. показват, че при едновременната адаптация на очите и ръката към съвпадащи по големина и посока отмествания на зрителен таргет количествените стойности на адаптацията на реактивните сакади и движенията на ръката са сходни. Нещо повече, постигнатата адаптация е подобна на разделната адаптация на двете сетивно-двигателни системи. Това е установено и по отношение на стойностите на после-ефектите, което показва сходна сетивно-двигателна пренастройка на двете системи, както при разделната, така и при едновременната им адаптация. Следователно би могло да се предположи, че в условие на едновременна адаптация към еднакви по големина и посока отмествания на таргета механизмите на адаптация на двете сетивно-двигателни системи са сходни с тези при разделната им адаптация, а също така, предвид подобните стойности на после-ефектите им, най-вероятно използват сходен механизъм на сетивно-двигателна пренастройка. Участието на стратегии в адаптацията, ако има такова, не е съществено или най-малкото не доминира по отношение на която и да е от двете системи. Тези резултати не могат да дадат ясен отговор на въпроса дали механизмите на адаптация на реактивните сакади и движенията на ръката, макар и сходни, се развиват независимо един от друг. Резултатите от следващите две изследвания (4.3 и 4.4) внасят по-голяма яснота по този въпрос.

В изследване 4.3., в което очите и ръката се адаптират към еднакви по големина, но противоположни по посока отмествания на таргета, се установява, че тяхната сетивно-двигателната пренастройка е потисната, като това е добре изразено по отношение на адаптацията на сакадичната система. По отношение на адаптацията на ръката, успяхме само по косвени данни да предположим, че и при нея сетивно-двигателната пренастройка е потисната. Обикновено сетивно-двигателната пренастройка на движенията на системите се осъществява постепенно и остава постоянна между 20-25 епизод (по наши наблюдения). В това изследване, ъглите на отклонение на движенията на ръката в групите О и ОН стават постоянни значително по-рано, което е показател за съществено участие на стратегия в процеса на адаптация. Известно е, че после-ефектите оценяват сетивно-двигателната пренастройка на движенията, неповлияна от стратегия (Redding and Wallace, 1996; McNay and Willingham, 1998; Clower and Boussaoud, 2000; Pisella et al., 2004; Bock, 2005). В изследване 4.3. после-ефектът не е достатъчно информативен, тъй като следва след 5 епизода на адаптация в противоположната посока на предшестващата за всяка система. Предположението за използване на стратегия от ръката е подкрепено най-вече от значителното нарастване на реакционното ѝ време през адаптационната фаза: тъй като стратегията е проява на когнитивните процеси, вероятно за осъществяването им е необходимо използването на допълнително време.

Потиснатата сетивно-двигателна пренастройка на двете системи по всяка вероятност е обусловена от интерференция между тях, вследствие противоположното по посока отместване на таргета ($-10^{\circ}/+10^{\circ}$). Такава интерференция между адаптацията на сетивно-двигателните системи на очите и ръката би могла да възникне само при положение, че двете системи използват общ адаптивен механизъм. Ако те използват независими механизми, адаптацията на едната моторна система не би трябвало да се повлияе от адаптацията на другата система. Въпросът е къде би могъл да е локализиран този общ механизъм?

Възможно е следното тълкуване на резултатите от група О и ON, а именно: конфликтните таргети за очите и ръката са причина за потискане активността на дирекционално-чувствителните неврони за движения на ръката в горните зрителни хълмчета (SC), чрез проекции от премоторната (Werner et al., 1997) и теменната корова област (Asanuma et al., 1985). Тъй като дирекционално-чувствителните неврони на ръката (reach-related neurons) са тясно свързани с тези на сакадите (saccade-related neurons), сетивно-двигателната пренастройка, както на движенията на ръката, така и на реактивните очни движения, е редуцирана на ниво SC. Поради активното участие в адаптационния механизъм на движенията на ръката на корови структури, което не е характерно за адаптацията на реактивните сакади (Alahyane et al, 2007; Cotti et al, 2007), потиснатата сетивно-двигателна пренастройка на движенията на ръката, но не и на сакадите, може да бъде съществено подкрепена и дори заменена от засилено стратегическо участие, най-вероятно посредством използването на структури в теменната и префронталната корова област, които участват в адаптацията ѝ (Clower et al., 1996; Girgenrath et al., 2008).

Обобщавайки резултатите от изследване 4.3. бихме могли да кажем, че то по-убедително от изследване 4.2. подкрепя предположението за съществуването на общ механизъм на едновременна адаптация на двете системи. Тъй като в генерирането и адаптацията на реактивните сакади участвуват главно подкорови структури, докато в тези на движенията на ръката участвуват подкорови и корови такива, ние изказахме предположението, че този общ механизъм би трябвало да е разположен в някоя/някои от подкоровите структури, които са свързани главно със сетивно-двигателната пренастройка на адаптацията. Тъй като сетивно-двигателната пренастройка, както вече бе посочено, се оценява главно от после-ефекта на адаптацията, който в това изследване е „замазан” от предшестващите 5 адаптационни епизоди, резултатите от изследване 4.4 дават своя принос по отношение на после-ефекта на адаптацията.

При адаптацията на двете системи към съвпадащи по посока, но различни по големина отмествания на зрителен таргет, след-адаптационната фаза е проведена веднага след адаптационната фаза. Установено бе, че посоката на сакадичните движения се променя по сходен начин за групите с разделна и едновременна адаптация, но промяната на посоката на движенията на ръката е повече от два пъти по-голяма за групата с едновременна, отколкото за групата с

разделна адаптация. Сравнението на стойностите на после-ефектите със стойностите, достигнати в края на адаптацията (последните два епизоди), би могло да установи доколко адаптацията е подпомогната от стратегия. В това условие после-ефектите на всяка система (очи и ръка) са подобни в съответните двойки групи, което ни позволява да направим заключението, че едновременната адаптация на очите и ръката увеличава най-вероятно участието на стратегическата компонента в адаптацията на движенията на ръката, но не и на тяхната сетивно-двигателна пренастройка. Важно е да се отбележи, че приложената стратегия е с различна проява в адаптационното развитие във времето в това и в предишното изследване. Адаптивните промени на движенията на ръката остават постоянни още в началото на адаптацията към противоположни посоки на отместване на таргета, докато при едновременната адаптация на очите и ръката към еднакво по посока, но различно по големина отместване на таргета това става в края на адаптационната фаза. Освен това, в последния случай не се наблюдава съществено нарастване на реакционното време на ръката, което беше съществена особеност на стратегическите промени в предишното изследване. Следователно би могло да се предположи, че в първия случай (4.3) засиленото участие на стратегическата компонента от самото начало замества до голяма степен потиснатата сетивно-двигателна пренастройка, докато във втория случай тя подпомага нормално развиващата се сетивно-двигателна пренастройка в едно своеобразно „състезание” между двете системи, които трябва да се адаптират към различни стимулни отмествания. Доминира отново адаптацията на ръката, която се подкрепя най-вероятно от коровите структури, участващи в нея и обуславящи стратегическото участие.

Би могло да се предположи, че след сетивно-двигателната пренастройка на сакадичните движения и движенията на ръката в съответните подкорови структури, като се вземе предвид еднаквата посока на отмествания на таргета, дирекционално-чувствителните неврони и на двете системи в SC са нормално активирани. В задната теменна корова област (PPC), където е установено, че става планиране на координираните движения на сакадичните очни движения и ръката (Seal and Commenges, 1985; Murata et al., 1996; Snyder et al., 1997), най-вероятно достига едновременно информация за сетивно-двигателната пренастройка на всяка от системите по отношение на големината на отместването на таргета. Предвид разликата между големината на таргетното отместване за очите и ръката, в адаптацията на ръката се включват активно коровите структури, които обуславят стратегическата ѝ компонента. Така доминиращата адаптация на движенията на ръката се дължи отново (както в експеримент 4.3) на модифициране на нейния нервн адаптивен механизъм, в който активно участват нервните пътища в PPC и премоторната кора (Clower et al., 1996; Girgenrath et al., 2008).

Следователно, при едновременната адаптация на очите и ръката към различни по големина, но съвпадащи по посока двустъпкови отмествания на зрителен таргет, сетивно-двигателната пренастройка не се различава от тази на разделната адаптация на всяка една от моторните системи, но при едновременната адаптация ръката използва сакадичната адаптация за

планирането на новото си движение (стратегия), което увеличава адаптивната ѝ промяна.

Обобщавайки резултатите от трите експериментални изследвания би могло да се предположи, че едновременната адаптация на очите и ръката към различни отмествания на таргета (по отношение на посока/големина) е постигната чрез механизми на адаптация, които са взаимно свързани и разположени в една или повече подкорови структури. Един от най-вероятните претенденти са горните зрителни хълмчета, но освен тях е възможно да са включени също някои от частите на малкия мозък, за което има доказателства от образни и клинични изследвания (Desmurget et al. 1998, 2000; Werner et al. 2009). Би могло да се предположи, че тези механизми действат на принципа на сравнителния анализ на входните параметри на отместването на таргета и когато те не се различават по големина и посока, адаптацията на двете системи не се повлиява една друга (експеримент 4.2.). Но механизмите си взаимодействат, макар и по различен начин, ако адаптацията се осъществява към отмествания на таргета с различна посока или големина (експерименти 4.3. и 4.4.). И в двата случая на несъвпадение на таргетните параметри (експерименти 4.3 и 4.4.) участват корови механизми, които са свързани главно с адаптацията на движенията на ръката и те са причина за нейното количествено доминиране над адаптацията на реактивните сакади.

В експеримент 4.5. установихме, че по-ефективни са движенията на ръката по време на адаптационната фаза с ротирана обратна връзка. Това предимство при адаптацията с ротирана обратна връзка за ръката не е представено в след-адаптационната фаза. Предполагаме, че разликите в адаптацията между двете групи в изследването се дължат по-скоро на разлика в стратегическите пренастройки, отколкото в сетивно-двигателната пренастройка, тъй като стратегията не отразява “истинската адаптация” (Weiner et al., 1983), а включва когнитивни процеси като: очакване, когнитивно обучение, външна или вътрешна пренастройка на движенията (Bedford, 1993; Bock, 2005; McNay & Willingham, 1998; Pisella et al., 2004; Redding and Wallace, 1993, 1996; Roby-Brami & Burnod, 1995).

Така например, крайните ъгли на отклонение на ръката показват, че по време на адаптацията към двустъпково движение на таргетите, подопитните лица корегират своите движения напълно и дори свръхкомпенсират приложената деформация. При адаптацията към ротирана обратна връзка за ръката финалната грешка остава, т.е. подопитните лица не успяват да компенсират напълно приложената деформация.

Възможно е също в хода на адаптацията към зрителна ротация, вниманието на подопитните лица да бъде насочено върху движението на курсора, докато при прилагането на двустъпковата парадигма, вниманието би могло да бъде насочено върху таргета. По този начин подопитните лица биха могли да покажат по-добро адаптивно представяне в случая, когато вниманието им е насочено върху движението на курсора, а не в случая, когато вниманието им е насочено върху таргета (Grigorova, Petkova, & Bock, 2006). Възможно е също така подопитните лица да разпределят вниманието си поравно между

двете системи в хода на едновременната им адаптация към двустъпково движение на зрителния таргет, което би могло да намали адаптивното им изпълнение (Taylor & Thoroughman, 2007).

Тъй като адаптацията се трансферира почти 100% от двустъпковото движение на таргетите към движение с ротирана обратна връзка за ръката и обратно, предполагаме, че двата вида деформации активират общ механизъм на сетивно-двигателна пренастройка, но различни стратегически процеси.

Ъглите на отместване на сакадичните очни движения по време на адаптационната фаза в група DS, са сходни на ъглите на отместване на движенията на ръката, но количествената стойност на после-ефекта на движенията на очите е много по-малка от стойността на после-ефекта на движенията на ръката. В експеримент 4.2. за едновременна адаптация на реактивните сакади и движенията на ръката към по-малко по големина отместване на таргета (-10°), отчетохме после-ефект на сакадичната адаптация около 50%.

Възможно обяснение за това е, че сетивно-двигателната пренастройка на движенията на очите в група DS е „изтрита“ до голяма степен по време на трансферната фаза, когато подопитните лица са изложени на адаптация към ротирана обратна връзка за ръката и едностъпково движение на таргетите. Това е подкрепено и от фазата на “опресняване”, която показва по-малка сетивно-двигателна пренастройка за очите. Тази гледна точка е подкрепена от резултатите в трансферната фаза на група ROT, където подопитните лица започват да се адаптират към двустъпково отместване на таргета като новаци.

В предишно изследване на Grigорова & Bock (2006) върху адаптацията на проследяващи очни движения и движения на ръката към ляво-дясно реверсирана (обърната) обратна връзка е установено, че очите продължават да следят преимуществено таргета, дори при инструкция да следят курсора (зрителната обратна връзка за ръката). Следователно, дисоциацията на сакадичните движения и движенията на ръката в група DS и липсата на трансфер на адаптация от ротирана обратна връзка за ръката към адаптация на очите при двустъпково движение на таргета в група ROT не може да бъде доказателство за различни сетивно-двигателни механизми на адаптация за двата ефектора. Това по-скоро показва невъзможността за адаптация на сакадичната система към ротирана зрителна обратна връзка.

Накрая, би могло да се направи заключение, че общият механизъм на адаптация към различни видове зрителни деформации най-вероятно може да се открие в рамките на една сетивно-двигателна система, каквато в нашето изследване е ръката. Това потвърждава също така специфичната адаптивност на всяка сетивно-двигателна система, като две различни системи могат частично да споделят общ механизъм, дори когато се адаптират към една и съща зрителна деформация.

6. ИЗВОДИ

6.1. Видът на междустъпковия интервал, постоянен (в рамките на латентното време за реактивните сакади) или променлив (тригериран от началото на сакадата), не оказва влияние върху количествената стойност на посоката на сакадичната адаптация и нейния после-ефект.

6.2. Подобните резултати от едновременната и разделната адаптация на посоката на реактивните сакади и движенията на ръката към еднакви по големина и посока отмествания на таргета показват сходни адаптационни механизми на двете сетивно-двигателни системи, които не се засягат един друг при едновременната им адаптация в тези условия.

6.3. Потиснатата сетивно-двигателна пренастройка на реактивните сакади и движенията на ръката, при едновременна адаптация към еднакви по големина, но противоположни по посока отмествания на таргета, се обуславя най-вероятно от интерференция помежду им на подкорово ниво, която се явява причина за засилено участие на коровите механизми в адаптацията на ръката и нейното доминиране с цел предотвратяване на разнопосочна адаптация на двете системи.

6.4. Съществено по-голямата адаптация на ръката, при едновременната ѝ адаптация с реактивните сакади към еднакви по посока, но различни по големина таргетни отмествания, в сравнение с разделната ѝ адаптация, се дължи на изразено стратегическо корово участие, обусловено най-вероятно от разликата в таргетните характеристики.

6.5. Значимият трансфер между адаптацията на посоката на движенията на ръката към двустъпково таргетно отместване и адаптацията към ротирана обратна връзка е доказателство за общ механизъм на сетивно-двигателна пренастройка, независимо от вида на зрителната деформация.

6.6. Липсата на трансфер на адаптацията от ротирана обратна връзка на ръката към двустъпкова адаптация на реактивните сакади се обуславя най-вероятно от неадаптивността на сакадичната система към деформация на зрителна обратна връзка и е доказателство, че всяка сетивно-двигателна система се характеризира със специфична адаптивност към различните зрителни деформации.

7. ПРИНОСИ

7.1. За първи път е направено систематично изследване на едновременната адаптация на посоката на реактивните сакади и движенията на ръката в различни условия на двустъпково таргетно движение.

7.2. Установено е, че сетивно-двигателната адаптация на посоката на реактивните сакади и движенията на ръката при едновременната им адаптация не се различава от тази при разделната им адаптация, както и помежду им, когато се реализира към еднакви таргетни отмествания за двете системи.

7.3. Предложен е частично общ адаптационен механизъм на реактивните сакади и движенията на ръката, локализиран на подкорово ниво, който работи на принципа на сравнение на сетивно-двигателните пренастройки на двете системи и провокира участието на корови механизми при несъответствия между таргетните отмествания за двете системи.

7.4. Установено е, че при тези несъответствия доминира адаптацията на движенията на ръката, което се дължи на активното включване в адаптационния й механизъм на стратегическо (корово) участие, свързано най-вероятно с париеталната и префронтална кора.

8. СПИСЪК НА ПУБЛИКАЦИИТЕ, СВЪРЗАНИ С ДИСЕРТАЦИОННИЯ ТРУД

1. Grigorova, V., Bock, O., & **Borisova, S.** (2013). Concurrent adaptation of reactive saccades and hand pointing movements to equal and to opposite changes of target direction. *Experimental Brain Research*, 226, 63-71. (Impact factor: 2.221)
2. Schmitz, G., Bock, O., Grigorova, V., & **Borisova, S.** (2012). Adaptation of hand movements to double-step targets and to distorted visual feedback: Evidence for shared mechanisms. *Human Movement Science*, 31, 791-800. (Impact factor: 2.064)
3. Grigorova, V., Bock, O., **Borisova, S.**, Ilieva, M., & Schmitz, G. (2010). Double-step adaptation of saccade directions. Comparison of constant and saccade-triggered interstep intervals. Доклади на Българската академия на науките, 63, 157-162. (Impact factor: 0. 219)

4. **Borisova, S.**, Grigorova, V., & Bock, O. (2010). Do saccades or hand movements have priority for concurrent adaptation to double step target displacement. Сборник към Младежката научна конференция “Климентови дни 2010”, Софийски университет “Св. Климент Охридски”, Биологически факултет, 22-23 ноември, р. 29-31

Borisova, S., Bock, O., & Grigorova, V. (2013). Concurrent adaptation of reactive saccades and hand movements to target displacements of different size. (under revision)

9. ПРЕДСТАВЯНЕ НА РЕЗУЛТАТИТЕ, СВЪРЗАНИ С ДИСЕРТАЦИОННИЯ ТРУД, НА НАУЧНИ ФОРУМИ

1. V.Grigorova, O.Bock, M. Ilieva, **S. Borisova**, G. Schmitz – “Some properties of direction adaptation of targeting saccades”, Second Balkan Vision Meeting, Любляна, Словения, 2008 – постерен доклад
2. **S. Borisova**, V.Grigorova, O.Bock - “Direction coordination between saccades and arm movements in adaptation to visual target displacement”, XV European Conference of Eye Movements (ECEM 2009) в Southampton, Great Britain, 2009 - постерен доклад
3. **S. Borisova**, V.Grigorova, O.Bock - “Do saccades or hand movements have priority for concurrent adaptation to double step target displacements?”, Младежка научна конференция Климентови дни, Софийски университет “Св. Климент Охридски”, Биологически факултет, София, 2010 - постерен доклад
4. **S. Borisova**, V.Grigorova, O.Bock - “Ролята на глобалното и локалното внимание в сакадичната адаптация на млади и възрастни хора”, X Национален конгрес по Физиологични науки във Варна, 2011- постерен доклад
5. **S. Borisova**, V.Grigorova, O.Bock - “Адаптация на едновременни сакадични и мануални движения към съвпадащо или противоположно по посока отместване на зрителен стимул”, X Национален конгрес по Физиологични науки във Варна, 2011- устен доклад
6. **S. Borisova**, V.Grigorova, O.Bock – “Are mechanisms of separate and concurrent saccade and hand adaptation of their direction different”. Third Balkan Vision Meeting, Белград, Сърбия, 2012 - устен доклад