

ΚΕΣΗ ΑΡΧΗ 2

ΟΡΘΟΓΩΝΙΟΝ ΥΠΟΧΩΡΟΝ ΤΟΥ ΑΥΤΕΝΟΥ
ΕΠΙ ΤΗΣ ΟΓΙΑΣ ΜΙΚΗΣ ΚΙΝΗΣΕΩΣ ΕΤΩΝ
ΠΡΟΣΤΑΥΤΟΓΑΛΙΜΟ



ΒΙΒΛΙΟΘΗΚΗ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟΥ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ



026000200236





ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ
ΙΑΤΡΙΚΗ ΣΧΟΛΗ

A
250

ΤΟΜΕΑΣ ΝΕΥΡΙΚΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΚΑΙ ΑΙΣΘΗΤΗΡΙΩΝ
ΝΕΥΡΟΛΟΓΙΚΗ ΚΛΙΝΙΚΗ

Διευθυντής: Καθηγητής Αθανάσιος Κυρίτσας

**Ο ΡΟΛΟΣ ΤΩΝ ΙΔΙΟΔΕΚΤΙΚΩΝ ΥΠΟΔΟΧΕΩΝ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΟΣ
ΣΤΙΣ ΟΦΘΑΛΜΙΚΕΣ ΚΙΝΗΣΕΙΣ ΚΑΙ ΣΤΟΝ ΠΡΟΣΑΝΑΤΟΛΙΣΜΟ**

ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

ΒΑΣΙΛΙΚΗΣ Π. ΚΩΣΤΑΔΗΜΑ
ΙΑΤΡΟΥ ΝΕΥΡΟΛΟΓΟΥ

ΙΩΑΝΝΙΝΑ 2005



« Η έγκριση της διδακτορικής διατριβής από την Ιατρική Σχολή του Πανεπιστημίου
Ιωαννίνων δεν υποδηλώνει αποδοχή των γνώμων του συγγραφέα»

(Ν. 5343/1932, άρθρο 202, § 2. και Ν. 1268/82, άρθρο 50, §8)



ΗΜΕΡΟΜΗΝΙΑ ΑΙΤΗΣΗΣ: 6-7-1993

ΟΡΙΣΜΟΣ ΤΡΙΜΕΛΟΥΣ ΣΥΜΒΟΥΛΕΥΤΙΚΗΣ ΕΠΙΤΡΟΠΗΣ: 253 α/8-3-1994

ΤΡΙΜΕΛΗΣ ΣΥΜΒΟΥΛΕΥΤΙΚΗ ΕΠΙΤΡΟΠΗ:

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ

Δημήτριος Αναστασόπουλος

Επίκουρος καθηγητής Νευρολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

ΜΕΛΗ

Μαρίνος Δαλάκας

Καθηγητής Νευρολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Γεώργιος Λαγός

Επίκουρος καθηγητής Νευρολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Ανασύσταση τριμελούς συμβουλευτικής επιτροπής : συν. αριθμ. 305 α/8-6-1996

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ

Δημήτριος Αναστασόπουλος

Επίκουρος καθηγητής Νευρολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

ΜΕΛΗ

Κωνσταντίνος Ψύλλας

Καθηγητής Οφθαλμολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Γεώργιος Λαγός

Επίκουρος καθηγητής Νευρολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

ΗΜΕΡΟΜΗΝΙΑ ΟΡΙΣΜΟΥ ΤΟΥ ΘΕΜΑΤΟΣ: 20-6-1996

Ανασύσταση τριμελούς συμβουλευτικής επιτροπής : συν. αριθμ. 449 α/26-6-2001

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ

Αθανάσιος Κυρίτσης

Καθηγητής Νευρολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

ΜΕΛΗ

Κωνσταντίνος Ψύλλας

Καθηγητής Οφθαλμολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Δημήτριος Αναστασόπουλος

Αναπληρωτής καθηγητής Φυσιολογίας Νοσηλευτικής Σχολής Πανεπιστημίου Αθηνών

Διορισμός επταμελούς επιτροπής κρίσης: συν. αριθμ. 551 α/30-3-2005

Αθανάσιος Κυρίτσης

Καθηγητής Νευρολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Κωνσταντίνος Ψύλλας

Καθηγητής Οφθαλμολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Δημήτριος Αναστασόπουλος

Αναπληρωτής καθηγητής Φυσιολογίας Νοσηλευτικής Σχολής Πανεπιστημίου Αθηνών

Αντώνιος Σκεύας

Καθηγητής Ωτορινολαρυγγολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Κωνσταντίνος Πολυζώιδης

Αναπληρωτής καθηγητής Νευροχειρουργικής Πανεπιστημίου Ιωαννίνων



Γεώργιος Λαγός
Αναπληρωτής καθηγητής Νευρολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

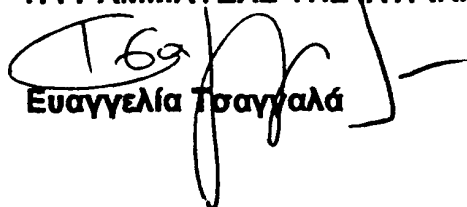
Σπυρίδων Κονισιώτης
Επίκουρος καθηγητής Νευρολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

ΗΜΕΡΟΜΗΝΙΑ ΚΑΤΑΘΕΣΗΣ ΤΗΣ ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗΣ ΔΙΑΤΡΙΒΗΣ :17-5-2005

ΒΑΘΜΟΣ ΔΙΑΤΡΙΒΗΣ: ΑΡΙΣΤΑ

ΠΡΟΕΔΡΟΣ ΙΑΤΡΙΚΗΣ ΣΧΟΛΗΣ:
Επαμεινώνδας Τσιάνος
Καθηγητής Παθολογίας Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Η ΓΡΑΜΜΑΤΕΑΣ ΤΗΣ ΙΑΤΡΙΚΗΣ ΣΧΟΛΗΣ:


Ευαγγελία Τσαγγαλά



ΕΠΙΛΟΓΟΣ

Στην οικογένειά μου



Πρόλογος

Η ικανότητα προσανατολισμού στο χώρο και η διατήρηση της ισορροπίας αποτελούν αναγκαία συνθήκη για την ελεύθερη κίνηση και την επίτευξη των στόχων μας, ως ζώντων οργανισμών. Ο ακριβής προσανατολισμός στο χώρο και η συνακόλουθη κινητική συμπεριφορά επιτυγχάνεται μέσω μιας πολύπλοκης, δυναμικής αλληλεπίδρασης των πληροφοριών που παρέχονται από τα αισθητικά συστήματα και υφίστανται επεξεργασία από το Κεντρικό Νευρικό Σύστημα και των προηγούμενων εμπειριών που ήδη διαθέτουμε.

Οι «πηγές» των αισθητικών πληροφοριών είναι το οπτικό, το αιθουσαίο, το ακουστικό και το ιδιοδεκτικό σύστημα. Συνεχείς κεντρομόλες ώσεις από τους οφθαλμούς, τους λαβυρίνθους, τους μυς και τις αρθρώσεις μας πληροφορούν για τη θέση των διαφόρων τμημάτων του σώματός μας και τη σχέση του με το περιβάλλον.

Οι πληροφορίες από τους οφθαλμούς προέρχονται από τους αμφιβληστροειδείς και πιθανότατα και από τους οφθαλμοκινητικούς μυς (ιδιοδεκτικές ώσεις) και βοηθούν το άτομο να υπολογίζει την απόσταση των αντικειμένων. Οι λαβύρινθοι λειτουργούν ως πολύ εξειδικευμένοι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς του χώρου και καταγράφουν τις μεταβολές στην ταχύτητα της κίνησης και στη θέση της κεφαλής, ενώ ώσεις προερχόμενες από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς των αρθρώσεων και των μυών εμπλέκονται σε όλες τις αντανακλαστικές, στατικές και εκούσιες κινήσεις. Οι προερχόμενες από τον αυχένα είναι ιδιαίτερης σημασίας γιατί σχετίζονται με τη θέση της κεφαλής ως προς το υπόλοιπο σώμα.

Ο ερεθισμός των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα έχει σαν αποτέλεσμα συγκεκριμένες επιδράσεις στη στάση του κορμού και των άκρων με τελικό στόχο τη διατήρηση της ισορροπίας και ενεργοποιεί ισχυρά νωτιαία αντανακλαστικά που συνεισφέρουν στη διατήρηση μιας σταθερής σχέσης μεταξύ κεφαλής, κορμού και περιβάλλοντος χώρου.

Η πρόσληψη της θέσης του σώματός μας καθώς και της θέσης των οπτικών αντικειμένων στο χώρο εξυπηρετείται κατά ένα μεγάλο μέρος από την



αλληλεπίδραση του αιθουσαίου συστήματος και του ιδιοδεκτικού συστήματος του αυχένα.

Αλλά ο μεμονωμένος ερεθισμός της ιδιοδεκτικής συσκευής του αυχένα, χωρίς συνοδό ερεθισμό της αιθουσαίας συσκευής, με περιστροφή του σώματος γύρω από την ακίνητη κεφαλή, έχει βρεθεί ότι εκλύει ένα αντανακλαστικό, το «αυχeno-οφθαλμικό» αντανακλαστικό, του οποίου η έκφραση και η φυσιολογική σημασία αποτελεί ακόμη θέμα συζήτησης και αντιπαραθέσεων. Το ταχύ συστατικό αυτού του αντανακλαστικού, που μερικές φορές αποκτά επίσημο μέγεθος, σε αντίθεση με το βραδύ που αναφέρεται ισχνό και δυσδιάκριτο, δεν έχει διευκρινισθεί αν εξυπηρετεί κάποια στρατηγική προσανατολισμού ή έχει άλλο φυσιολογικό ρόλο.

Προκειμένου να διερευνηθεί ο ρόλος των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα, σχεδιάστηκε η παρούσα μελέτη, όπου εξετάζεται το εύρος, ο λανθάνων χρόνος και η πιθανότητα εμφάνισης των ταχειών φάσεων στο σκοτάδι μετά την εφαρμογή απρόβλεπτου αιθουσαίου και/ή αυχενικού ερεθισμού σε υγιείς ενήλικους εθελοντές και αναλύεται η βραδεία φάση του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού.

Δεδομένου ότι η εκτίμηση των αποστάσεων των αντικειμένων και του προσανατολισμού μας σε σχέση με αυτά απαιτεί τη συνύπαρξη αμφιβληστροειδικών και εξωαμφιβληστροειδικών σημάτων, που προκύπτουν από τη θέση του οφθαλμού μέσα στον οφθαλμικό κόγχο, αποφασίσθηκε να εισαχθεί και αυτή η παράμετρος, δηλαδή η θέση του οφθαλμού, στη μελέτη. Για να μελετηθεί η επίδραση σημάτων σχετικών με τη θέση του οφθαλμού το μέγεθος αυτό υπεβλήθη σε συστηματικές μεταβολές πριν την εφαρμογή των ερεθισμάτων.

Από αυτή τη θέση θέλω να εκφράσω τις ευχαριστίες μου στον Καθηγητή Νευρολογίας κ. Αθανάσιο Κυρίτση για την αμέριστη υποστήριξη που μου παρείχε κατά τη διάρκεια συγγραφής της παρούσας μελέτης.

Ευχαριστώ επίσης θερμά τον Αναπληρωτή Καθηγητή Φυσιολογίας κ. Δημήτριο Αναστασόπουλο που με μύησε στην επιστημονική μέθοδο συλλογής και ανάλυσης των δεδομένων και συνέβαλε καθοριστικά στην ολοκλήρωση αυτής της μελέτης.

Τέλος, ευχαριστώ τον Καθηγητή Οφθαλμολογίας κ. Κωνσταντίνο Ψύλλα για την υποστήριξη που επέδειξε στη διάρκεια αυτής της προσπάθειας.



ΠΙΝΑΚΑΣ ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΩΝ

ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

I. Η ΣΥΜΜΕΤΟΧΗ ΤΟΥ ΑΙΘΟΥΣΑΙΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΚΑΙ ΤΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΤΩΝ ΙΔΙΟΔΕΚΤΙΚΩΝ ΥΠΟΔΟΧΕΩΝ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΑ ΣΤΟΝ ΠΡΟΣΑΝΑΤΟΛΙΣΜΟ ΣΤΟ ΧΩΡΟ

1. Ο προσανατολισμός στο χώρο.....	7
2. Το σύστημα των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένος.....	14
3. Το αιθουσαίο σύστημα.....	21
4. Αλληλεπίδραση αιθουσαίου και ιδιοδεκτικού συστήματος του αυχένα.....	24
5. Το σήμα της θέσης του οφθαλμού	

II. ΟΦΘΑΛΜΙΚΕΣ ΚΙΝΗΣΕΙΣ

1. Αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό.....	27
2. Ταχείες φάσεις του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού.....	32
3. ΑυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό.....	34
4. Η θέση του οφθαλμού.....	40

III. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΜΕΛΕΤΗΣ ΤΟΥ ΡΟΛΟΥ ΤΩΝ ΙΔΙΟΔΕΚΤΙΚΩΝ ΥΠΟΔΟΧΕΩΝ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΟΣ ΣΤΙΣ ΟΦΘΑΛΜΙΚΕΣ ΚΙΝΗΣΕΙΣ ΚΑΙ ΤΟΝ ΠΡΟΣΑΝΑΤΟΛΙΣΜΟ.....

47

ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

1^ο Πείραμα: Μελέτη των απαντήσεων μετά από αυχενικό και αιθουσαίο ερεθισμό με μεταβαλλόμενη αρχική θέση του οφθαλμού.....

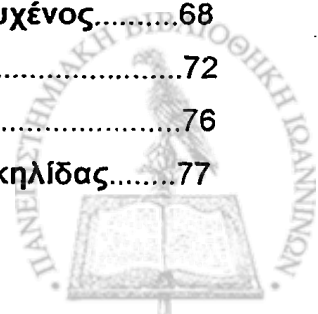
51

2^ο Πείραμα: Μελέτη των απαντήσεων μετά από αυχενικό και αιθουσαίο ερεθισμό σε συνθήκες οπτικού αντιπερισπασμού.....

64

I. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

1. Απαντήσεις σε αιθουσαίο ερέθισμα.....	65
2. Απαντήσεις στον ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένος.....	68
3. Απαντήσεις σε συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα.....	72
4. Οι επιπτώσεις της ύπαρξης του οπτικού αντιπερισπασμού.....	76
5. Αυτόματες οφθαλμικές κινήσεις μετά το σβήσιμο της φωτεινής κηλίδας.....	77



II. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

1. Επίδραση της θέσης του οφθαλμού στις ταχείας φάσης οφθαλμικές κινήσεις.....79
2. Η ταυτότητα των ταχέων φάσεων που καταγράφηκαν και η επίδραση της αρχικής θέσης του οφθαλμού.....83
3. Βραδείας και ταχείας φάσης οφθαλμικές κινήσεις που προκαλούνται από ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα.....84
4. Συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα.....86

III. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ.....89

IV. ΠΕΡΙΛΗΨΗ.....91

V. ABSTRACT.....95

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....97



Ι. Η ΣΥΜΜΕΤΟΧΗ ΤΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΤΩΝ ΙΔΙΟΔΕΚΤΙΚΩΝ ΥΠΟΔΟΧΕΩΝ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΑ ΚΑΙ ΤΟΥ ΑΙΘΟΥΣΑΙΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΣΤΟΝ ΠΡΟΣΑΝΑΤΟΛΙΣΜΟ

1. Ο προσανατολισμός στο χώρο.

Ο ακριβής προσανατολισμός στο χώρο αποτελεί αναγκαία συνθήκη για την επίτευξη οποιασδήποτε κινητικής συμπεριφοράς. Η ικανότητα σωστού προσανατολισμού προϋποθέτει την απαρτίωση αισθητικών πληροφοριών από διάφορες «πηγές».

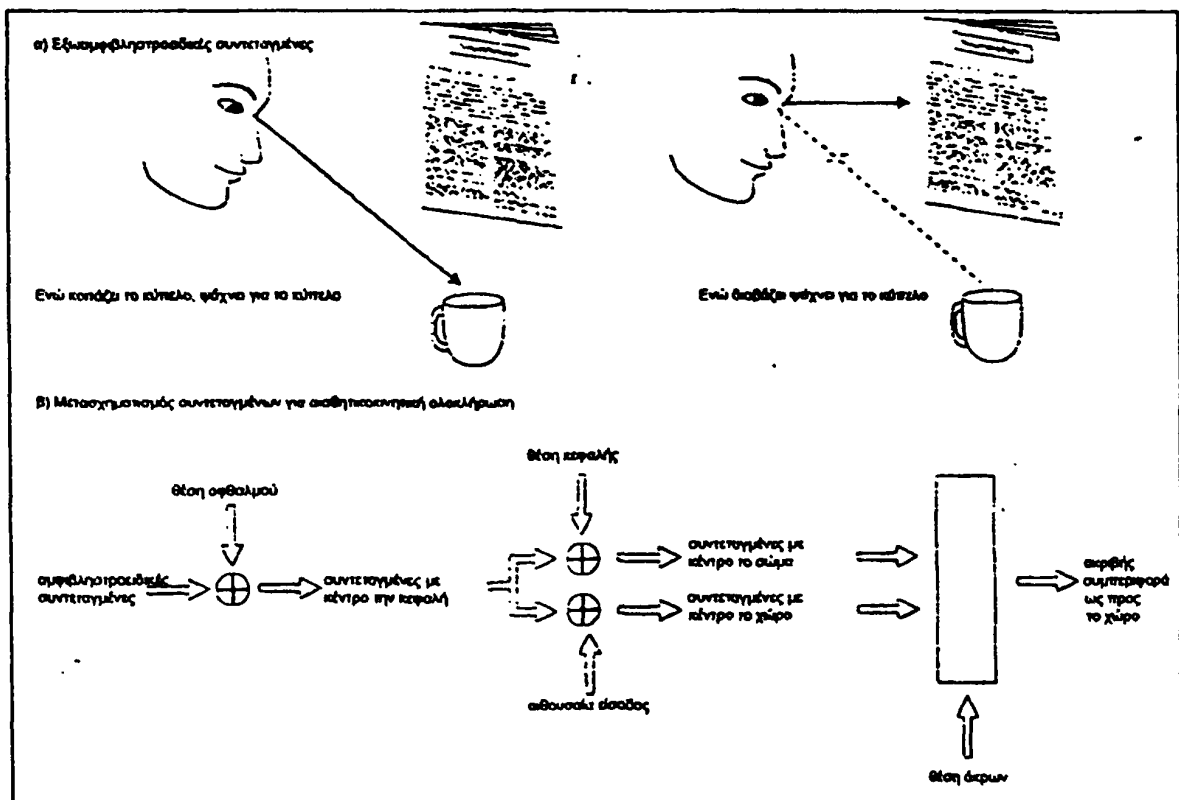
Οι αισθητικές αυτές πληροφορίες μας παρέχονται από το οπτικό σύστημα, το αιθουσαίο και το ακουστικό σύστημα και το σύστημα των ιδιοδεκτικών υποδοχέων των μύων και των αρθρώσεων. Συνεχείς κεντρομόλες ώσεις από αυτά τα αισθητικά συστήματα μας πληροφορούν για τη θέση των διαφόρων τμημάτων του σώματος και τη σχέση του με το περιβάλλον. Στη συνέχεια οι πληροφορίες αυτές συνδυάζονται μεταξύ τους με τη συμμετοχή του νωτιαίου μυελού, πυρήνων και οδών του στελέχους και κυρίως των αιθουσαίων και οφθαλμοκινητικών πυρήνων και του θαλάμου και απαρτιώνονται από το Κ.Ν.Σ. Τα αισθητικά συστήματα εκπληρώνουν την εξαιρετική αποστολή να κρατούν τον εγκέφαλο διαρκώς ενήμερο για τον εξωτερικό κόσμο.

Όταν, για παράδειγμα, μετά από μια μετακίνησή μας, επανεκτιμούμε τη θέση ενός οπτικού στόχου ώστε να πραγματοποιηθεί η απαιτούμενη κίνηση των άκρων, δηλαδή η σύλληψη του αντικειμένου, προσφεύγουμε σε μνημονικά δεδομένα της θέσης του ειδώλου του αντικειμένου στον αμφιβληστροειδή, της θέσης του οφθαλμού στον κόγχο (σε σχέση επομένως με την κεφαλή) και της θέσης της κεφαλής ως προς τον κορμό και τη βαρύτητα(1,2,3)και στη συνέχεια τα συγκρίνουμε με τρέχοντα δεδομένα.

Η επεξεργασία αυτών των αισθητικών πληροφοριών γίνεται με πολύπλοκους μηχανισμούς από το Κ.Ν.Σ., που σαν βάση αναφοράς χρησιμοποιούν το ίδιο μας το σώμα ή οδηγία σημεία στο χώρο για την αξιολόγηση και τον καθορισμό των συντεταγμένων για τον προσανατολισμό μας (εγκωκεντρικό ή αλλοκεντρικό σύστημα αναφοράς) (4, 5,6,7).



Η ακριβέστερη διατύπωση των αισθητικών αλληλεπιδράσεων διευκολύνεται εάν τις επεξεργαστούμε ως διακριτά βήματα μετασχηματισμών συστημάτων αναφοράς. Για παράδειγμα, το αμφιβληστροειδικό σύστημα αναφοράς, όπου σχηματίζονται τα οπτικά σήματα, εάν σχετιστεί με πληροφορίες για τη θέση των οφθαλμών στον κόγχο και τη θέση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό, μετατρέπεται, τελικά, σε σύστημα αναφοράς στο χώρο. Αυτό το τελευταίο φαίνεται να εμπεριέχει πληροφορίες από την αιθουσαία συσκευή, την ιδιοδεκτική είσοδο του αυχένα καθώς και πληροφορίες σχετικά με τη θέση του οφθαλμού στον κόγχο (Σχήμα 1).



Σχήμα 1

Α) Στα αριστερά, το άτομο εστιάζει στο κύπελλο που απεικονίζεται πάνω στην ωχρά κηλίδα ενώ στα δεξιά εστιάζει στη εφημερίδα και το είδωλο του κυπέλλου σχηματίζεται στο περιφερικό τμήμα του αμφιβληστροειδούς. Δεδομένου ότι διαφορετικά σημεία του αμφιβληστροειδούς ερεθίζονται στις δύο καταστάσεις, η πληροφορία για τη θέση του οφθαλμού θα πρέπει να είναι επίσης διαθέσιμη για να καθοριστεί με ακρίβεια ότι το κύπελλο βρισκόταν στην ίδια θέση στο χώρο.

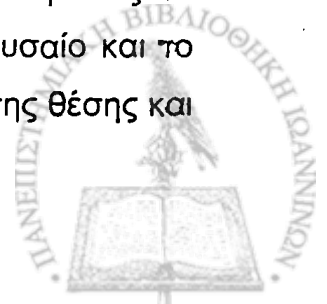
Β) Οπτικά σήματα σχηματίζονται στον αμφιβληστροειδή και εισέρχονται στον εγκέφαλο σε αμφιβληστροειδικές συντεταγμένες. Σήματα θέσης του οφθαλμού μπορεί να

προστεθούν ώστε να σχηματίσουν αντιπροσωπεύσεις σε συντεταγμένες της κεφαλής και συντεταγμένες του σώματος μπορεί να σχηματιστούν αν προστεθούν πληροφορίες για τη θέση της κεφαλής Ένας τρόπος για σχηματισμό συντεταγμένων του κόσμου είναι να προστεθούν αισουσαία σήματα τα οποία κωδικοποιούν πού βρίσκεται η κεφαλή μέσα στο χώρο, σε συντεταγμένες με κέντρο αναφοράς την κεφαλή.

Πρόσφατες μελέτες υποστηρίζουν ότι υπάρχουν ενδιάμεσες και συνοπτικές αντιπροσωπεύσεις του χώρου μεταξύ της αισθητικής προσαγωγής και της κινητικής απαγωγής. Έτσι, μια αντιπροσώπευση σε συντεταγμένες της κεφαλής σχηματίζεται από τη σύνδεση της πληροφορίας που αφορά στη θέση του οφθαλμού με την πληροφορία που αφορά στην εντόπιση του οπτικού ερεθίσματος πάνω στον αμφιβληστροειδή. Ανάλογα, η αντιπροσώπευση του κόσμου σε ένα σύστημα συντεταγμένων του σώματος θα επιτευχθεί με τον συνδυασμό των πληροφοριών σχετικά με τη θέση της κεφαλής, τη θέση του οφθαλμού και τη θέση της εικόνας πάνω στον αμφιβληστροειδή.

Περισσότερο σύνθετες αντιπροσωπεύσεις, όπως, για παράδειγμα, ερεθισμάτων σε συντεταγμένες του εξωτερικού χώρου μπορούν να επιτευχθούν συνδέοντας αισουσαία ερεθίσματα, που πληροφορούν για τη θέση της κεφαλής, με σήματα της θέσης του οφθαλμού και της θέσης της εικόνας στον αμφιβληστροειδή. Τα τελευταία, όπως προκύπτει από μελέτες(8,9), συνδυαζόμενα με την πληροφορία για τη θέση της κεφαλής ως προς τον κορμό έχουν την δυνατότητα να επαναπροσανατολίζουν τους μύες που εξυπηρετούν την ισορροπία. Η πληροφορία για τη θέση της κεφαλής ως προς τον κορμό παρέχεται από το σύστημα των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα.

Φαίνεται λοιπόν ότι στη λειτουργική οργάνωση των συστημάτων αναφοράς για τον προσανατολισμό και την ισορροπία, πρωτεύοντα ρόλο κατέχουν το οπτικό και το αισουσαίο σύστημα. Αλλά και τα δύο αυτά αισθητικά συστήματα, με τα αισθητήριά τους (οφθαλμοί, λαβύρινθοι), κατοικούν στην κεφαλή, η οποία έχει τη δυνατότητα να κινείται με μεγάλη ευκολία προς διάφορες κατευθύνσεις, ανεξάρτητα από τον κορμό. Γεννάται επομένως το εύλογο ερώτημα πώς είναι δυνατόν η πληροφορία από το αισουσαίο και το οπτικό σύστημα να μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την καταγραφή της θέσης και της κίνησης του κορμού στο χώρο.

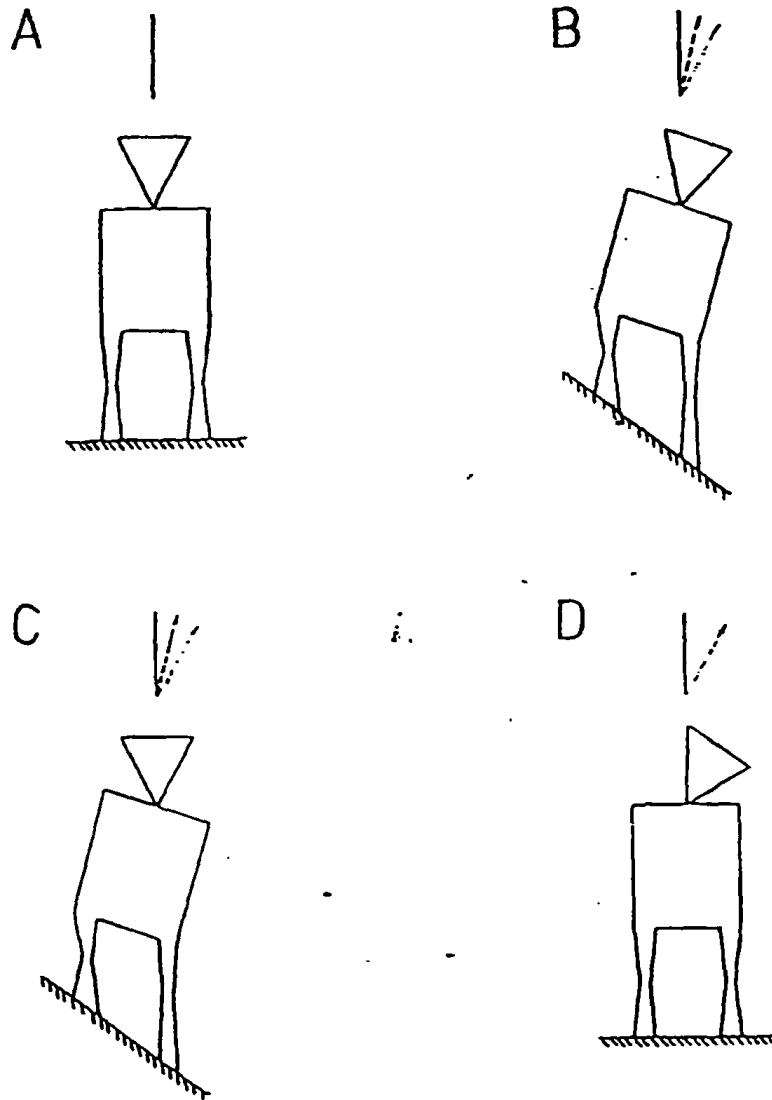


Πραγματικά, η πληροφορία που παρέχει το αισουσαίο σύστημα για τις μεταβολές της θέσης της κεφαλής στο χώρο δεν θα ήταν δυνατό να χρησιμοποιηθεί από το ΚΝΣ, αν δεν συνυπήρχε η πληροφορία για τη σχετική θέση της κεφαλής ως προς τον κορμό. Αυτή ακριβώς η πληροφορία δίνεται από το σύστημα των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα. Είναι δηλαδή απαραίτητο να γνωρίζουμε μέσω των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα πού ακριβώς βρίσκεται η κεφαλή σε σχέση με τον κορμό, αφού ο κορμός αντιπροσωπεύει το στήριγμα της κεφαλής, και των αισθητικών συστημάτων που αυτή μεταφέρει, στο έδαφος. Τα αισθητικά αυτά σήματα επιδρούν στα αισουσαία αντανακλαστικά που σταθεροποιούν τους οφθαλμούς, την κεφαλή και τον κορμό και συμμετέχουν στην πρόσληψη του προσανατολισμού στο χώρο.

Ο ερεθισμός των υποδοχέων των μυών του αυχένα οδηγεί σε μεταβολές στη στάση του κορμού και των άκρων(10,11,12) και ενεργοποιεί νωτιαία αντανακλαστικά που διατηρούν τη σταθερή σχέση μεταξύ της κεφαλής και του κορμού(13,14,15,16). Προκαλεί, επίσης την έκλυση αντανακλαστικών στάσης, που μπορεί να παίζουν σημαντικό αντιρροπιστικό ρόλο κατά την απώλεια των αισουσαίων αντανακλαστικών, όπως συμβαίνει σε ασθενείς με λαβυρινθικές βλάβες(17,18,19,20,21,22,23).

Εάν, για παράδειγμα, η κεφαλή σηματοδοτούσε κλίση όλου του σώματος, σαν ενιαίο σύστημα, 30° προς τα αριστερά (ερεθισμός λαβυρίνθου), θα απαιτείτο διορθωτική σύσπαση των μυών των άκρων προκειμένου να διατηρηθεί η ισορροπία, η οποία θα συνίστατο σε αύξηση της πίεσης και έκταση του αριστερού κάτω άκρου και μείωσή της πίεσης και κάμψη του δεξιού. Εάν όμως η παραπάνω κλίση αφορούσε μόνο στην κεφαλή και όχι στο υπόλοιπο σώμα, με αποτέλεσμα ερεθισμό του αισουσαίου συστήματος και ταυτόχρονο ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα, η απάντηση θα ήταν εντελώς διαφορετική. Τα κάτω άκρα δεν θα παρουσίαζαν καμιά σύσπαση, και εάν αυτό συνέβαινε λανθασμένα, θα οδηγούσε σε απώλεια της ισορροπίας και πτώση. Οι μεταβολές της στάσης σαν αποτέλεσμα σύγχρονου ερεθισμού αισουσαίων και ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα μελετήθηκαν αρχικά σε απεγκεφαλίσμένα ζώα (σχ. 2).





Σχήμα 2: Σχηματική αναπαράσταση της αλληλεπίδρασης ασύμμετρων λαβυρινθικών και αυχενικών αντανάκλαστικών στα άκρα ενός απεγκεφαλισμένου ζώου με πλάγια κλίση αυτού γύρω από τον οβελιαίο άξονα.

A. Θέση εκκίνησης (συνεχές βέλος): αποτελεί την επιθυμητή θέση του συστήματος.

B. Κλίση όλου του σώματος σαν ενιαίο σύστημα (en block) προς τα αριστερά (λαβυρινθικό ερέθισμα με το στικτό βέλος) προκαλεί έκταση των αριστερών άκρων η οποία αντισταθμίζει και εν μέρει εξουδετερώνει την κλίση (βέλος με διακεκομμένη γραμμή).

Γ. Κλίση μόνο του κορμού προς τα αριστερά διατηρώντας σταθερή την κεφαλή (ερεθισμός των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα: στικτό βέλος) επιφέρει επίσης έκταση των αριστερών άκρων που εξουδετερώνει εν μέρει την κλίση του κορμού (βέλος με διακεκομμένη γραμμή).

Δ. Συνδυασμένος ερεθισμός λαβυρινθικών και ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα (κλίση της κεφαλής προς τα αριστερά: στικτό βέλος).



Οι επιδράσεις των δύο ερεθισμάτων στα άκρα αλληλοεξουδετερώνονται. Τονίζεται ότι το λαβυρινθικό ερέθισμα είναι ίσο με το ερέθισμα στο παράδειγμα Β σε αντίθεση με το ιδιοδεκτικό ερέθισμα που είναι αντίθετο από αυτό του παραδείγματος Γ.

Η πληροφορία από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα επηρεάζει επίσης την μετάδοση των σημάτων στις οδούς που σχετίζονται με το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό. Ερεθισμός των αυχενικών μυών αναφέρεται ότι μπορεί να προκαλέσει νυσταγμό(24), ενώ η περιστροφή του κορμού κάτω από την σταθεροποιημένη κεφαλή προκαλεί την έκλυση του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Το τελευταίο έχει υποτεθεί ότι βοηθά στη σταθεροποίηση του βλέμματος σε ασθενείς με βλάβες του λαβυρίνθου, κατά τις μετατοπίσεις της κεφαλής πάνω από τον ακίνητο κορμό.

Ο ερεθισμός των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα μπορεί να προκαλέσει επίσης μία αντίληψη κίνησης του εαυτού ή ίλιγγο, όταν απουσιάζει η οπτική πληροφορία. Η εφαρμογή δονήσεων σε αυχενικούς μυς, μέθοδος που χρησιμοποιείται συχνά προκειμένου να μελετηθεί το ιδιοδεκτικό σύστημα του αυχένα, οδηγεί σε ερεθισμό κυρίως των μυϊκών ατράκτων των μυών του αυχένος (25,26), που γίνεται αντιληπτός ως μεταβολή της θέσης του μέλους ή του σώματος. Αυτό, με τη σειρά του, έχει σαν αποτέλεσμα σε υγιείς εξεταζόμενους την εκτέλεση αντισταθμιστικών αλλαγών στη θέση του μέλους ή του σώματος (27,28). Μπορεί επίσης να οδηγήσει σε ψευδαίσθηση κίνησης ή σε πραγματική κίνηση της κεφαλής ή όλου του σώματος (29,30,31,32), η κατεύθυνση των οποίων ποικίλλει ανάλογα με τον μυ που κάθε φορά ερεθίζεται ή σε ψευδή αντίληψη μετατόπισης ενός σταθερού οπτικού αντικειμένου, που ευρίσκεται τοποθετημένο μπροστά από τον εξεταζόμενο, σε ανάλογες κατευθύνσεις(29,30,33).

Επιπλέον, έχει προταθεί από ερευνητές (29), η αλληλεπίδραση των σημάτων από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς των αυχενικών μυών και των οφθαλμοκινητικών μυών στη δημιουργία ενός εξωαμφιβληστροειδικού σήματος, ο ρόλος του οποίου είναι να καθορίζει τη θέση των αντικειμένων σε σχέση με το σώμα και για το οποίο θα γίνει λόγος παρακάτω, στο κεφάλαιο που αφορά στην πληροφορία της θέσης του οφθαλμού.



Μελέτες με φυσικό αυχενικό ερεθισμό ανθρώπων, που πραγματοποιούνται με περιστροφή της κεφαλής πάνω από τον ακίνητο κορμό, απέδειξαν πως το ιδιοδεκτικό σύστημα του αυχένα είναι σημαντικό για την αντίληψη της θέσης και της στάσης της κεφαλής (34), αλλά και για τον εντοπισμό οπτικών αντικειμένων στο χώρο (35,36,37), γεγονός που ισχύει επίσης και σε πιθήκους (4,38). Επομένως, οι προσαγωγοί ώσεις από τους υποδοχείς του αυχένα συνεισφέρουν επίσης στην εξειδίκευση της κατεύθυνσης του βλέμματος σε οπτικά κατευθυνόμενες δραστηριότητες.

Οι David Hubel και Thorsten Wiesel στην εργασία που τους έδωσε το βραβείο Nobel το 1960, εξετάζοντας το οπτικό σύστημα από τον αμφιβληστροειδή μέχρι τον οπτικό φλοιό, ανακάλυψαν ότι τα νευρικά κύτταρα στις οπτικές οδούς είναι πάρα πολύ εξειδικευμένα και αποκρίνονται σε ορισμένα ερεθίσματα, ενώ αγνοούν άλλα. Σε κάθε επίπεδο των οπτικών οδών υπάρχουν διαφορετικές κατηγορίες κυττάρων, με προοδευτικώς πιο πολύπλοκες ιδιότητες, για την επεξεργασία πληροφοριών σχετικών με την κίνηση, τον προσανατολισμό κατεύθυνσης, τα περιγράμματα και άλλα στοιχεία των εικόνων. Έτσι, νευρώνες επιλεκτικοί του προσανατολισμού φαίνεται ότι δίνουν πληροφορίες για την αντίληψη του σχήματος και της μορφής των αντικειμένων του ορατού κόσμου.

Προκειμένου να διερευνήσουν την επίδραση των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα στον οπτικό προσανατολισμό, οι Buisseret και Gary-Bobo(39,40) διενήργησαν πειράματα που δείχνουν ότι η διατομή του πλάγιου τμήματος του σφηνοειδούς δεματίου στο επίπεδο του A1 σπονδύλου διαταράσσει την ταχεία ανάπτυξη των κυττάρων με επιλεκτικότητα προσανατολισμού, στον οπτικό φλοιό, σε νεαρές γαλές. Τα κύτταρα αυτά αναπτύσσονται φυσιολογικά, μετά από σύντομη έκθεση σε οπτικά ερεθίσματα. Επίσης ηλεκτρικός ερεθισμός ή διάταση των αυχενικών μυών έχει παρατηρηθεί ότι επηρεάζει τη δραστηριότητα των κυττάρων του οπτικού φλοιού. Συνεπώς οι κινήσεις της κεφαλής, μέσω των σημάτων από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα, συμμετέχουν στην ανάπτυξη του οπτικού φλοιού.



2. Το σύστημα των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα

Ο αυχένας ορίζεται σαν το μέρος του σώματος του ανθρώπου ή του ζώου που συνδέει την κεφαλή με τον κορμό. Λειτουργεί βελτιώνοντας τις αισθητικές ικανότητες του ζώου προκειμένου να προσανατολιστεί στο χώρο και να ανακαλύψει αντικείμενα ενδιαφέροντος, για τη σύλληψη λείας, για την πρόσληψη τροφής και για την άμυνα ενάντια στους εχθρούς. Στις περισσότερες μελέτες για τις κινήσεις της κεφαλής, η προσοχή εστιάζεται στην κινητική συμπεριφορά των μυών και των αρθρώσεων του αυχένα που μαζί αναπτύσσουν τις δυνάμεις που μεταβάλλουν τη θέση της κεφαλής. Αυτοί οι μύες, όμως, και οι αρθρώσεις αποτελούν επίσης την έδρα πυκνών σειρών υποδοχέων που πληροφορούν για τη θέση και τις κινήσεις της κεφαλής. Η ιδιοδεκτική συσκευή του αυχένα εμφανίζει μάλιστα εξειδικεύσεις που δεν συναντώνται συχνά σε άλλα κινητικά συστήματα υποδεικνύοντας το σημαντικό ρόλο της αυχενικής αισθητικής συσκευής για την παροχή πληροφοριών στο Νευρικό Σύστημα.

Κάνοντας μια ιστορική αναδρομή, ανακαλύπτει κανείς ότι η ιδιοδεκτική συσκευή του αυχένα κίνησε πρώιμα το ενδιαφέρον των ερευνητών. Επισημαίνεται η αναφορά του Longet το 1845, κατά την οποία η χειρουργική καταστροφή των μυών του αυχένα σε πολλά είδη ζώων, οδήγούσε σε παροδικές κινητικές διαταραχές που χαρακτηρίζονταν από αταξία, παρόμοια με αυτήν της παρεγκεφαλιδεκτομής (41). Ανάλογα ελλείμματα στην κινητική λειτουργία παρατήρησε ο Magendie και περιέγραψε ο Bernard το 1865 (42), κατά τη διάρκεια πειραμάτων διατομής των αυχενικών μυών. Στη συνέχεια πολλοί ερευνητές περιέγραψαν με λεπτομέρειες την στάση και βάδιση σε ευρεία βάση που ακολουθεί την απονεύρωση του αυχένα μετά από ποικίλους χειρισμούς (43,44,45,46,47,48,49,50,51). Από αυτές τις εργασίες διαπιστώθηκε ότι το μέγεθος της κινητικής διαταραχής ήταν ανάλογο της έκτασης της αισθητικής βλάβης.

Πρώιμα περιγράφονται κλινικά σύνδρομα, που αποδόθηκαν με τον όρο «αυχενικός ίλιγγος» (52,53) ή «αυχενικός νυσταγμός»(46), σε ασθενείς με βλάβη στον αυχένα που χαρακτηρίζονται από διαταραχή της βάδισης, ζάλη και νυσταγμό- συμπτώματα που υποχωρούσαν με τη χρήση τοπικού αναισθητικού και την τοποθέτηση αυχενικού κηδεμόνα, αν και δεν είναι σαφές αν είχε

πράγματι αποκλεισθεί προηγουμένως στις αναφερόμενες περιπτώσεις αιθουσαία βλάβη.

Τα ίδια συμπτώματα διαταραχής της ισορροπίας εμφανίσθηκαν σε πειραματικές μελέτες σε ανθρώπους μετά από έγχυση τοπικού αναισθητικού στους αυχενικούς μυς (50) ή με δόνηση αυτών (24). Όσοι εξετάσθηκαν ανέφεραν μια αίσθηση πτώσης προς την πλευρά της έγχυσης ή έκλιναν προς αυτή την πλευρά όταν περπατούσαν. Αν και τα ζώα σταθερά ανέπτυσσαν αυτόματο νυσταγμό μετά από μονόπλευρη αυχενική αναισθησία, οι άνθρωποι δεν παρουσίασαν φανερά τέτοιο νυσταγμό ή αταξία. Αυτό μπορεί να οφείλεται είτε σε εξειδίκευση των ειδών είτε σε κάποια δυσκολία στην έγχυση τοπικών αναισθητικών κοντά στους ανώτερους αυχενικούς σπονδύλους στους ανθρώπους.

Από αυτές, τις πρώιμες μελέτες προκύπτει το ενδιαφέρον για την ιδιοδεκτική συσκευή του αυχένα. Ποια, όμως, είναι αυτή;

Το ιδιοδεκτικό σύστημα απλώνεται σε ένα εκτεταμένο δίκτυο ειδικών υποδοχέων που κατανέμονται με καθορισμένο τρόπο στους μυς, τους τένοντες, τις αρθρώσεις και το δέρμα, οι περισσότεροι σημαντικοί από τους οποίους είναι οι μυϊκές άτρακτοι, τα τενόντια όργανα του Golgi, τα σωματίδια του Pacini στον υποδόριο ιστό και οι ελεύθερες νευρικές απολήξεις. Οι ιδιοδεκτικοί αυτοί υποδοχείς παρέχουν την πληροφορία για τη σχετική θέση των μελών του σώματος και τις μεταβολές της, όχι όμως σχετικά με τον προσανατολισμό του σώματος ως προς τη βαρύτητα (εξαιρουμένων των υποδοχέων των πελμάτων).

Οι σκελετικοί μύες περιέχουν τις μυϊκές ατράκτους, οι οποίες αποτελούνται από επιμήκεις δεσμίδες 3-10 λεπτών εγκάρσια γραμμωτών μυϊκών ινών, μήκους έως 10mm, που ονομάζονται ενδοατράκτιες μυϊκές ίνες και είναι κλεισμένες μέσα σε ένα έλυτρο από συνδετικό ιστό. Το μεγαλύτερο τμήμα της ατράκτου κείται ελεύθερο στο χώρο ανάμεσα στις κανονικές εξωατράκτιες μυϊκές ίνες, αλλά τα περιφερειακά άκρα συγχωνεύονται με τον μυϊκό συνδετικό ιστό. Αυτή η παράλληλη διάταξη έχει σημασία για τη λειτουργία της ατράκτου. Όταν εκτείνεται ολόκληρος ο μύς, εκτείνεται και η άτρακτος. Όταν συστέλλονται, όμως, οι εξωατράκτιες ίνες του μύος, η μυϊκή άτρακτος θα αποφορτιστεί, εκτός αν συσταθούν και οι ενδοατράκτιες ίνες.



Υπάρχουν δύο βασικοί τύποι ενδοατράκτιων μυϊκών ινών που ονομάζονται -λόγω της διάταξης των πυρήνων τους- ίνες πυρηνικού σάκου και ίνες πυρηνικής αλύσου. Οι αισθητικές απολήξεις της μυϊκής ατράκτου είναι δύο ειδών : μία πρωτεύουσα απόληξη η οποία προέρχεται από παχεία εμμύελη νευρική ίνα και ονομάζεται ίνα ομάδας Ia και μία ή περισσότερες δευτερεύουσες απολήξεις που προέρχονται από μέσου πάχους πρωτοταγείς προσαγωγούς ίνες ομάδας II. Οι πρωτεύουσες απολήξεις αποκρίνονται σε παρατεταμένη διάταση του μυός με μια βραδεία εκφόρτιση που έχει μια δυναμική και μία στατική συνιστώσα ενώ οι δευτερεύουσες παρουσιάζουν μόνο μία στατική απόκριση. Η δυναμική απόκριση σηματοδοτεί τη συχνότητα διάτασης του μυός και η στατική το μήκος του μυός. Οι αισθητικές απολήξεις περιτυλίγονται στις ενδοατράκτιες ίνες και διεγείρονται όταν διαταθεί η κεντρική τους μοίρα(54,55, 56).

Η κινητική εννεύρωση των μυϊκών ατράκτων παρέχεται από τους κινητικούς νευρώνες γ που ρυθμίζουν την ευαισθησία των ατράκτων στη διάταση του μυός. Τα άκρα της ενδοατράκτιας ίνας συστέλλονται, όταν διεγείρονται από τις γ-φυγόκεντρες κινητικές ίνες. Η κεντρική περιοχή των ενδοατράκτιων ινών δεν έχει ινίδια ακτίνης και μυοσίνης και δεν συστέλλεται, όταν συστέλλονται τα άκρα τους.

Συνεπώς, διάταση (επιμήκυνση) του μυός προκαλεί διάταση των ενδοατράκτιων ινών και αύξηση του αριθμού των ώσεων που άγονται τόσο στην παρεγκεφαλίδα όσο και στο νωτιαίο μυελό, εξυπηρετώντας το μυοτατικό αντανακλαστικό. Αντίθετα σύσπαση του μυός προκαλεί βράχυνση και των ενδοατράκτιων ινών με αποτέλεσμα μείωση των ώσεών τους.

Τα τενόντια όργανα του Golgi βρίσκονται στους τένοντες, στο συνδετικό ιστό που παρεμβάλλεται στους σκελετικούς μυς και γύρω από τους αρθρικούς θυλάκους και σηματοδοτούν τη δύναμη που αναπτύσσεται στο μυ και στον τένοντά του, νευρώνονται δε από παχείες εμμύελες πρωτοταγείς προσαγωγούς ίνες, τις ίνες ομάδας Ib. Πρόκειται για λεπτά ελυτροφόρα μορφώματα, μήκους 1mm και διαμέτρου περίπου 0.1mm. Οι δεσμίδες των κολλαγόνων ινών διαιρούνται μέσα στο έλυτρο του τενόντιου οργάνου σε λεπτά δεμάτια, τα οποία σχηματίζουν μια πλεκτή δομή. Η προσαγωγός ίνα, μόλις εισέλθει στο έλυτρο του οργάνου, χάνει το μυελώδες έλυτρό της και διακλαδίζεται σε πολλές λεπτές απολήξεις, οι οποίες διαπλέκονται με τις δεσμίδες των κολλαγόνων ινών.

Συνεπώς, ακόμη και πολύ μικρές διατάσεις του τενοντίου οργάνου μπορούν να παραμορφώσουν τις νευρικές απολήξεις.

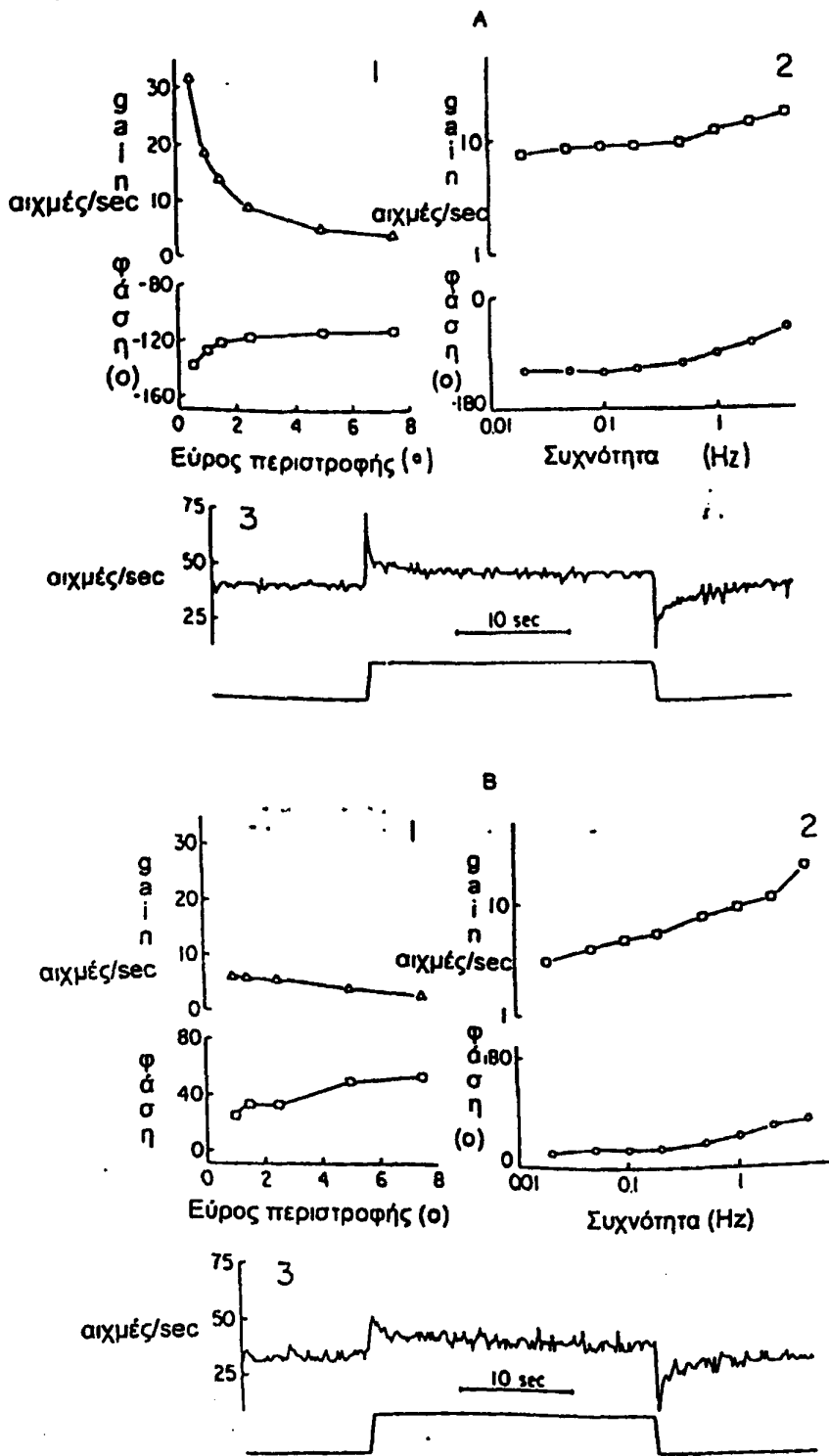
Το ιδιοδεκτικό σύστημα των μυών και των αρθρώσεων του αυχένα αποτελείται από τους ίδιους με το υπόλοιπο σώμα διαφορετικούς πληθυσμούς ειδικών υποδοχέων, όπως προέκυψε από τις ιστολογικές μελέτες (57,58,59). Παρουσιάζει όμως και κάποιες ιδιαιτερότητες που πιθανότατα οφείλονται στο σημαντικό ρόλο που παίζει ο αυχέννας στη στήριξη και την κίνηση της κεφαλής, όπου εδράζονται τα αισθητήρια όργανα της όρασης και της ισορροπίας, συνδέοντάς την με τον κορμό.

Πραγματικά, οι αυχενικοί μύες εμφανίζονται εξαιρετικά πλούσιοι σε μυϊκές ατράκτους, με πυκνότητα ανάλογη εκείνης που παρατηρείται στα άκρα χέρια (οι πολυπληθέστερες στον οργανισμό) (60,61,58). Όσον αφορά δε στη μορφολογία και τη λειτουργική τους οργάνωση, εμφανίζουν επίσης σημαντική πολυπλοκότητα. Επί παραδείγματι, σε ραχιαίους αυχενικούς μύς στη γαλή διαπιστώνονται συμπλέγματα ατράκτων αποτελούμενα από 2-5 ενότητες ατράκτων, συνδεδεμένα μεταξύ τους σε ζεύγη και «δίδυμες» διαμορφώσεις, τα οποία συνδέονται στο ένα ή και στα δύο άκρα σε ένα τένοντα όπου συχνά συσχετίζονται με ένα τενόντιο όργανο του Golgi, ενώ οι μεμονωμένες άτρακτοι αποτελούν μόνο το 30-50 % των υποδοχέων.

Πέραν αυτού φυσιολογικές μελέτες με καταγραφή μεμονωμένης ίνας (59) ανέδειξαν διαφορετικούς τύπους απάντησης των προσαγωγών ινών των ατράκτων των αυχενικών μυών από αυτούς των ατράκτων των μυών των άνω άκρων και οι οποίες συνίστανται κυρίως στις σχετικά χαμηλές ταχύτητες αγωγής αυτών (μεταξύ 20-90 m/sec) και στην εμφάνιση «ενδιάμεσων» τύπων απάντησης (δηλαδή ούτε πρωτεύουσας ούτε δευτερεύουσας απόληξης).

Μελέτες που έγιναν από τους Chan και Kasper(62), όσον αφορά στην συμπεριφορά των μυϊκών ατράκτων, σε απεγκεφαλισμένη γαλή, ανέδειξαν δύο διαφορετικούς τύπους απαντήσεων, σε σχέση με το είδος το ερεθίσματος στο οποίο απαντούν και με τα χαρακτηριστικά της απάντησης, που αναφέρονται ως τύποι Α και Β. Η εκφόρτιση των ατράκτων τύπου Α προκαλείται και μεταβάλλεται από περιστροφές της κεφαλής που γίνονται με πολύ χαμηλό πλάτος, ενώ οι τύπου Β μυϊκές άτρακτοι απαντούν σε μεγαλύτερου εύρους περιστροφές της κεφαλής. Επιπλέον, ο συντελεστής ενίσχυσης (που αντιπροσωπεύει το πηλίκο της εξόδου του σήματος προς την είσοδο αυτού)

συμπεριφέρεται μη γραμμικά στην πρώτη περίπτωση (τύπος A) και γραμμικά στη δεύτερη (τύπος B) (σχ. 3).



Δυναμική συμπεριφορά των απολήξεων των αυχενικών μυϊκών ατράκτων

(Α): Τύπος Α υποδοχέων.

1. Συντελεστής ενίσχυσης (gain) και φάση σχετικά με τη θέση της κεφαλής σε ημιτονοειδή περιστροφή 0.2 Hz με διαφορετικά πλάτη.

2. Σειρές συχνοτήτων με ημιτονοειδή ερεθίσματα 2.5ο (1.5° στα 4Hz)

3. Απάντηση σε 0.02Hz, σε 2.5° τραπεζοειδές ερέθισμα με ταχύτητα 12.8°/sec. Το ερέθισμα φαίνεται στο κάτω μέρος του σχήματος.

Σημειώνεται ότι σαν συντελεστής ενίσχυσης ορίζεται το πηλίκο της εξόδου προς την είσοδο.

(Β): Τύπος Β υποδοχέων 1-3, όπως και στο (Α).

(Από Chan et al, 1987b)

Σχήμα 3. Χαρακτηριστικά της συμπεριφοράς των μυϊκών ατράκτων τύπου Α και Β των αυχενικών μυών γαλής.



Οι αυχενικοί μύες περιέχουν επίσης σε μεγάλη πυκνότητα τενόντια όργανα του Golgi, που διανέμονται μη ομοιόμορφα κατά μήκος εσωτερικών απονευρώσεων αλλά επίσης και σε περιοχές όπου οι μύες καταφύονται πάνω σε σπονδυλικές αποφύσεις(63). Ένα εντυπωσιακό εύρημα σε ραχιαίους και εν τω βάθει αυχενικούς μυς είναι η στενή συσχέτιση τενοντίων οργάνων του Golgi με μυϊκές ατράκτους, σε μια «δυναμική» διαμόρφωση(64), σε τρόπο ώστε να σχηματίζουν περίπλοκες «σειρές» υποδοχέων. Μορφολογικά τα τενόντια όργανα του Golgi των αυχενικών μυών δεν διαφέρουν από αυτά άλλων μυών και εμφανίζουν τις ίδιες φυσιολογικές ιδιότητες(59).

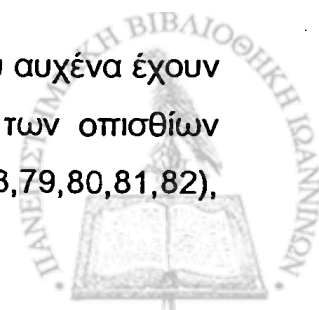
Τα σωματία Pacini είναι μικρές (15-30x60-500μm) κυλινδρικές ενδοκαψικές κατασκευές που ενθυλακώνουν την απόληξη της αισθητικής νευρικής ίνας σε σειρές από λεπτά αποπλατυσμένα πετάλια και, σε αντίθεση με τις μυϊκές ατράκτους και τα τενόντια όργανα του Golgi, βρίσκονται σε αρθρώσεις κοντά σε αγγεία ή μεταξύ των δεσμίδων κολλαγόνου. Θεωρούνται ότι αποτελούν υποδοχείς αρθρώσεων που έχουν τη δυνατότητα να δίνουν πληροφορίες σχετικά με την έναρξη και πιθανά την ταχύτητα και την επιτάχυνση της κίνησης της άρθρωσης (65,66).

Ελεύθερες νευρικές απολήξεις φαίνεται να διανέμονται ευρέως σε όλους τους τύπους των μυών και των συνδετικών ιστών (67,68). Μελέτες των ινών ομάδας III και IV (69) έχουν δείξει ότι απαντούν σε μηχανικά ερεθίσματα ή σε σύσπαση μυών. Οι αρθρικές κάψες γύρω από τους αυχενικούς σπονδύλους περιέχουν επίσης ελεύθερες νευρικές απολήξεις (63).

Τέλος, έχει περιγραφεί ένας ακόμη τύπος υποδοχέα που κατανέμεται στην επιφάνεια των ινωδών αρθρικών θυλάκων γύρω από τους αυχενικούς σπονδύλους και ο οποίος συμπεριφέρεται σαν ένας βραδέως προσαρμόσιμος μηχανοϋποδοχέας, ανάλογος μορφολογικά και λειτουργικά με τις απολήξεις Ruffini.

Οι αισθητικές πληροφορίες που συγκεντρώνονται από αυτό το σύστημα των ιδιοδεκτικών υποδοχέων, δημιουργούν έναν λεπτομερή τοπογραφικό και λειτουργικό χάρτη των γεγονότων που σχετίζονται με τη θέση και την κίνηση της κεφαλής.

Οι κεντρικές προβολές από τους αισθητικούς υποδοχείς του αυχένα έχουν μελετηθεί ανατομικά αρχικά με τεχνικές εκφύλισης (διατομή των οπισθίων ριζών A1-A3) σε πολλά είδη ζώων (70,71,72,73,74,75,76,77,78,79,80,81,82),



και αργότερα με τεχνικές αξονικής μεταφοράς βασισμένες στην ικανότητα μεταφοράς αξονοπλάσματος των μεμονωμένων νεύρων και στην δυνατότητα έγχυσης ιχνηθετών σε νευράξονες, που επιτρέπουν την ταυτοποίηση οδών που είναι λειτουργικά οργανωμένες (διαγαγγλιονική ιχνηθέτηση, κυρίως με ραφανιδική υπεροξειδάση που διασπείρεται εκτεταμένα) (83,84,85,86,87,88,89,90,91,92) καθώς και με ηλεκτροφυσιολογικές τεχνικές που περιλαμβάνουν: τον ηλεκτρικό ερεθισμό κλάδων ή γαγγλίων των οπισθίων ριζών και περιοχών που εντοπίζονται κοντά σε αυχενικές αρθρώσεις (93,94,95,96,97,98,99,100,101,102,103,104,105), την δόνηση των μυών και ελεγχόμενες κινήσεις των αυχενικών μυών και αρθρώσεων(περιστροφή της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό ή περιστροφή το κορμού κάτω από την σταθεροποιημένη κεφαλή) (106,107,108,109,110,111,112,113,114,115).

Οι μελέτες αυτές αποδεικνύουν ότι οι πληροφορίες από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα μεταφέρονται σε τέσσερα διαφορετικά επίπεδα στο ΚΝΣ:

1)στον αυχενικό νωτιαίο μυελό, ιδιαίτερα στα οπίσθια κέρατα, στην έσω περιοχή της lamina VII και γύρω από τον κεντρικό αυχενικό πυρήνα, στα πρόσθια κέρατα και σε αυχενικούς κινητικούς νευρώνες(με μονοσυναπτικές κυρίως συνδέσεις) του ανώτερου αυχενικού νωτιαίου μυελού

2)στο στέλεχος (κύριος σφηνοειδής πυρήνας, έξω σφηνοειδής πυρήνας, διάμεσος πυρήνας του Cajal, αιθουσαίοι πυρήνες, άνω διδύμια, δικτυωτός σχηματισμός, περιϋπογλώσσιος πυρήνας)

3) στην παρεγκεφαλίδα (μέσω βρυωδών και αναρριχώμενων ιών).Οι πληροφορίες που φθάνουν στην παρεγκεφαλίδα από τον αυχένα δείχθηκε ότι συγκλίνουν σε ορισμένες περιοχές με πληροφορίες από άλλα αισθητικά συστήματα που περιλαμβάνουν τα νεύρα των οφθαλμοκινητικών μυών, προσαγωγές ίνες του τριδύμου αλλά και των άκρων και κυρίως την αιθουσαία συσκευή

4) στον εγκεφαλικό φλοιό.

Η πληροφορία από τους αυχενικούς υποδοχείς φθάνει ακόμη στον κοιλιο-βασικό θάλαμο (105) και χαμηλού ουδού προσαγωγί ίνες από τον αυχένα



προβάλλουν επίσης στον πρωτοταγή σωματισθητικό φλοιό (1·16) καθώς και στον μετωπιαίο φλοιό. Μάλιστα εκεί η πλειονότητα των κυττάρων που δέχονται σήματα από τους αυχενικούς ραχιαίους μυς, φάνηκε ότι δέχονται επίσης πληροφορία από τους οφθαλμοκινητικούς μυς.

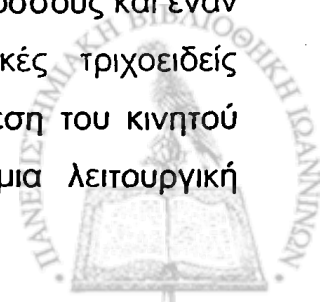
Τα ανατομικά και φυσιολογικά δεδομένα προσδιορίζουν δύο κύριες αιθουσονωτιαίες προβολές στον αυχένα – την πλάγια και έσω αιθουσονωτιαία δεσμίδα και τέσσερις προβολές από τον έσω γεφυροπρωμηκικό δικτυωτό σχηματισμό που ελέγχουν άμεσα τους αυχενικούς κινητικούς νευρώνες μέσω μονοσυναπτικών συνδέσεων.

3. Το αιθουσαίο σύστημα

Το αιθουσαίο σύστημα περιλαμβάνει το αισθητήριο όργανο της ισορροπίας, το αιθουσαίο νεύρο, τους αιθουσαίους πυρήνες του στελέχους και τις ποικίλες συνδέσεις τους με άλλα μέρη του ΚΝΣ και κέντρα του φλοιού, που εντοπίζονται κυρίως στον κροταφικό και βρεγματικό λοβό.

Η αιθουσαία συσκευή περιέχεται μέσα στον οστέινο λαβύρινθο, αλλά σε αντίθεση με τον κοχλία, η λειτουργία της στηρίζεται κυρίως στον υμενώδη λαβύρινθο. Η αιθουσαία συσκευή συνδέεται με τον κοχλιακό πόρο, περιέχει την ενδολέμφο και περιβάλλεται από την έξω λέμφο, περιλαμβάνει δε τα τρία ζεύγη των ημικύκλιων σωλήνων: τους πρόσθιους, τους οπίσθιους και τους οριζόντιους σωλήνες. Οι πρόσθιοι και οι οπίσθιοι σωλήνες είναι προσανατολισμένοι σε κατακόρυφα επίπεδα που είναι κάθετα μεταξύ τους, καθώς και κάθετα προς το επίπεδο των οριζόντιων σωλήνων. Με αυτή τη διάταξη οι σωλήνες αποκτούν την κατάλληλη θέση για να ανιχνεύουν όσα συμβαίνουν στις τρεις διαστάσεις του χώρου. Ο πρόσθιος σωλήνας στη μια πλευρά είναι παράλληλος προς τον οπίσθιο της άλλης πλευράς, οι δε οριζόντιοι σωλήνες βρίσκονται στο ίδιο επίπεδο.

Καθένας από τους ημικύκλιους σωλήνες έχει μια διευρυσμένη περιοχή, η οποία ονομάζεται λήκυθος. Μέσα στη λήκυθο υπάρχει ένα αισθητικό επιθήλιο, γνωστό ως ακουστική ακρολοφία. Η κορυφαία επιφάνεια καθενός από τα τριχοφόρα κύτταρα του αισθητικού επιθηλίου διαθέτει στερεοκροσσούς και έναν μοναδικό κινητό κροσσό (στερεοσίλια και κινোসίλιο, ειδικές τριχοειδείς απολήξεις, που μαζί αποτελούν την ακουστική τρίχα). Η θέση του κινητού κροσσού σε σχέση με τους στερεοκροσσούς προσδίδει μια λειτουργική



πολικότητα στα αιθουσαία κύτταρα. Όλοι οι κροσσοί είναι όμοια προσανατολισμένοι σε σχέση με τον άξονα του ημικύκλιου σωλήνα. Οι κροσσοί αγγίζουν μια πηκτωματώδη μάζα, το κυτέλλιο, το οποίο εκτείνεται διαμέσου της ληκύθου και την αποφράσσει πλήρως. Μετατοπίσεις στην πίεση της ενδολέμφου, οφειλόμενες σε γωνιακές επιταχύνσεις της κεφαλής, παραμορφώνουν το κυτέλλιο και κάμπτουν τους κροσσούς της ακουστικής ακρολοφίας.

Οι ημικύκλιοι σωλήνες συνδέονται με το ελλειπτικό κυστίδιο, ένα από τα ωτολιθικά όργανα. Το αισθητικό επιθήλιο του ελλειπτικού κυστιδίου είναι η ακουστική κηλίδα του ελλειπτικού κυστιδίου, η οποία είναι προσανατολισμένη οριζόντια πάνω στο έδαφος του ελλειπτικού κυστιδίου. Ο ωτολιθοφόρος υμένας είναι μια πηκτωματώδης μάζα, η οποία περιέχει πάρα πολλούς ωτολίθους (ωτοκονία), που σχηματίζονται από κρυστάλλους ανθρακικού ασβεστίου. Τα τριχοφόρα κύτταρα της κηλίδας είναι προσανατολισμένα σε σχέση με μια αύλακα, που ονομάζεται μικρή γράμμωση, κατά μήκος της κηλίδας. Οι κινητοί κροσσοί στο ελλειπτικό κυστίδιο βρίσκονται στην πλευρά των τριχοφόρων κυττάρων που βλέπει προς τη μικρή γράμμωση.

Το σφαιρικό κυστίδιο είναι ένα χωριστό τμήμα του υμενώδους λαβυρίνθου και η ακουστική κηλίδα του σφαιρικού κυστιδίου είναι προσανατολισμένη κατακόρυφα. Γραμμικές επιταχύνσεις της κεφαλής μετατοπίζουν τους ωτολιθοφόρους υμένες σε σχέση με τα τριχοφόρα κύτταρα. Αποτέλεσμα αυτής της μετατόπισης είναι η κάμψη των κροσσών και η αισθητική μεταγωγή. Οι γωνιακές μετατοπίσεις δεν επηρεάζουν ουσιαστικά τον ωτολιθοφόρο υμένα, διότι οι ωτολιθοφόροι υμένες δεν προβάλλουν μέσα στην ενδολέμφο

Κωδικοποίηση της πληροφορίας από το Αιθουσαίο Σύστημα

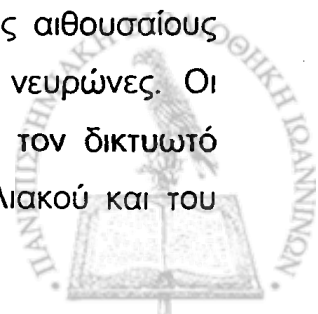
Όταν οι στερεοκροσσοί πάνω στα αιθουσαία τριχοφόρα κύτταρα κάμπτονται προς την κατεύθυνση του κινητού κροσσού, το τριχοφόρο κύτταρο εκπολώνεται λόγω αύξησης της αγωγιμότητας της μεμβράνης του ως προς τα κατιόντα. Κάμψη των στερεοκροσσών προς την αντίθετη κατεύθυνση οδηγεί σε υπερπόλωση. Όταν εκπολώνονται τα αιθουσαία τριχοφόρα κύτταρα, απελευθερώνουν μεγαλύτερη ποσότητα νευροδιαβιβαστή, ενώ όταν υπερπολώνονται απελευθερώνουν μικρότερη. Ο νευροδιαβιβαστής διεγείρει πρωτοταγείς προσαγωγούς ίνες που καταλήγουν στα τριχοφόρα κύτταρα.

Όταν δεν υπάρχουν φανερά ερεθίσματα, οι αισουσαίες πρωτοταγείς προσαγωγοί ίνες παρουσιάζουν αυθόρμητη δραστηριότητα. Έτσι, τα αισουσαία ερεθίσματα ρυθμίζουν τη δραστηριότητα των προσαγωγών ινών. Η δραστηριότητα είτε αυξάνεται είτε μειώνεται ανάλογα με την κατεύθυνση προς την οποία κάμπτονται οι κροσσοί.

Στην ακουστική ακρολοφία του οριζόντιου ημικύκλιου σωλήνα, οι κινητοί κροσσοί είναι διευθετημένοι έτσι ώστε να κείνται στην πλευρά της ληκύθου προς το ελλειπτικό κυστίδιο. Όταν η κεφαλή στρέφεται προς τα αριστερά, δυνάμεις αδράνειας μετατοπίζουν την ενδολέμφο σχετικά προς τα δεξιά και στους δύο οριζόντιους σωλήνες. Στο αριστερό ούς, αυτό σημαίνει ότι οι στερεοκροσσοί των τριχοφόρων κυττάρων του αριστερού οριζόντιου σωλήνα κάμπτονται προς τον κινητό κροσσό (προς το ελλειπτικό κυστίδιο) και ότι αυξάνονται οι εκφορτίσεις των πρωτόταγων προσαγωγών νευρικών ινών που νευρώνουν την αριστερή ακουστική ακρολοφία. Αντίστροφα, οι στερεοκροσσοί στην ακρολοφία του δεξιού οριζόντιου σωλήνα κάμπτονται στην αντίθετη κατεύθυνση από τους κινητούς κροσσούς και, έτσι, μειώνονται οι εκφορτίσεις των πρωτοταγών προσαγωγών ινών της ακρολοφίας αυτής.

Ο προσανατολισμός των κινητών κροσσών στην ακουστική κηλίδα του ελλειπτικού κυστιδίου είναι προς την κατεύθυνση της μικρής γράμμωσης. Ο προσανατολισμός στην ακουστική κηλίδα του σφαιρικού κυστιδίου είναι στην αντίθετη κατεύθυνση από τη μικρή γράμμωση. Δηλαδή, τα τριχοφόρα κύτταρα στις δύο πλευρές της μικρής γράμμωσης είναι λειτουργικά πολωμένα σε αντίθετες κατευθύνσεις. Οι μεταβολές στις εκφορτίσεις των αισουσαίων προσαγωγών από μια ακουστική κηλίδα, οι οποίες προκαλούνται από γραμμική επιτάχυνση της κεφαλής, είναι διαφορετικές για διαφορετικά τριχοφόρα κύτταρα. Το πρότυπο των σημάτων προς το ΚΝΣ αναλύεται και ερμηνεύεται από τις κεντρικές αισουσαίες οδούς, από την άποψη της θέσης της κεφαλής.

Οι πρωτοταγείς προσαγωγοί ίνες από τους πρωτοταγείς αισουσαίους νευρώνες της αισουσαίας συσκευής μεταφέρουν ένα σήμα ανάλογο της ταχύτητας της κεφαλής στο εγκεφαλικό στέλεχος μέσω του αισουσαίου νεύρου. Οι περισσότερες από τις προσαγωγούς ίνες καταλήγουν στους αισουσαίους πυρήνες, όπου συνάπτονται με δεύτερης τάξης αισουσαίους νευρώνες. Οι αισουσαίοι πυρήνες συνδέονται με την παρεγκεφαλίδα και με τον δικτυωτό σχηματισμό, με τους πυρήνες του κοινού κινητικού, του τροχιλιακού και του



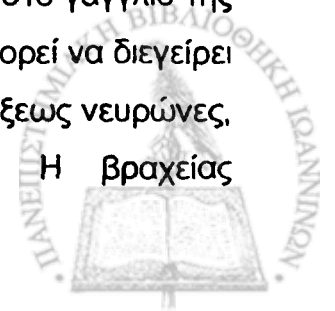
απαγωγού μέσω της έσω επιμήκους δεσμίδας καθώς και με τον Νωτιαίο μυελό και το φλοιό. Οι συνδέσεις αυτές έχουν μεγάλη σημασία για τον αισουσαίο έλεγχο του οφθαλμού και για τις κινήσεις και τη στάση της κεφαλής. Μέσω αυτών των οδών καθορίζονται τα θεμελιώδους σημασίας για την ισορροπία και τον προσανατολισμό αντανακλαστικά, όπως το αισουσο-οφθαλμικό, το αισουσο-αυχενικό και τα αισουσονωτιαία αντανακλαστικά. Μια οδός προς τον φλοιό των εγκεφαλικών ημισφαιρίων μέσω του θαλάμου ευθύνεται για την αισουσαία αίσθηση(117,118,119).

4. Αλληλεπίδραση του αισουσαίου και του ιδιοδεκτικού συστήματος του αυχένα

Η ανάπτυξη του κινητού αυχένα απαιτούσε την ταυτόχρονη επίλυση αρκετών προβλημάτων, εγγενώς συνδεδεμένων με την φυσική διάσταση της θέσης των λαβυρίνθων και της θέσης των μυϊκών ομάδων που εντοπίζονται στον κορμό. Με άλλα λόγια θα έπρεπε να αντιμετωπισθεί αποτελεσματικά η διάσταση στο διάστημα των συντεταγμένων αναφοράς των αισθητικών συστημάτων που εντοπίζονται επάνω και των κινητικών συστημάτων που εντοπίζονται κάτω από τον κινούμενο αυχένα. Γίνεται έτσι φανερό ότι είναι ζωτικής σημασίας η αντίληψη της θέσης της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό, προκειμένου να ελεγχθούν οι κινήσεις που κατευθύνονται από αισθητήρια όργανα στην κεφαλή, αλλά πραγματοποιούνται από μυς του κορμού και των άκρων. Η πληροφορία αυτή παρέχεται από το ιδιοδεκτικό σύστημα του αυχένα και συνδυάζεται με την πληροφορία που παρέχει το αισουσαίο σύστημα για τις αλλαγές της θέσης της κεφαλής στο χώρο.

Υπάρχουν αδιαμφισβήτητες αποδείξεις για την αλληλεπίδραση μεταξύ αντανακλαστικών που εκλύονται από αισουσαίους και αυχενικούς υποδοχείς-π.χ. μεταξύ αισουσονωτιαίων και τονικών αυχενικών ή αυχενοτραχηλικών αντανακλαστικών (120). Ένα μέρος αυτής της αλληλεπίδρασης συμβαίνει στους αισουσαίους νευρώνες.

Είναι γνωστό, επίσης, ότι ηλεκτρικός ερεθισμός των αυχενικών προσαγωγών οδών στην περιοχή των αυχενικών αρθρώσεων, στο γάγγλιο της Α2 οπίσθιας ρίζας ή και των τριών πρώτων οπίσθιων ριζών, μπορεί να διεγείρει τους αισουσαίους νευρώνες, μερικούς από αυτούς δεύτερης τάξεως νευρώνες, με βραχείς λανθάνοντες χρόνους (2-5ms)(121,122,123). Η βραχεία



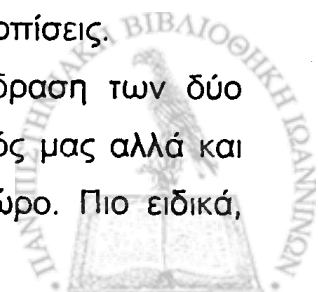
λανθάνουσας περιόδου εκφόρτιση είναι κυρίως αντίπλευρη, αν και ομόπλευρα αποτελέσματα έχουν επίσης παρατηρηθεί(121). Αυτά τα πειράματα εδραιώνουν ότι υποδοχείς κοντά στη σπονδυλική στήλη μπορούν να διεγείρουν αισουσαίους νευρώνες μέσω οδών που είναι σύντομες αλλά όχι μονοσυναπτικές. Επίσης, όπως πρωτοδείχτηκε από τους Boyle & Rompreiano (108), ημιτονοειδής ερεθισμός των αυχενικών υποδοχέων με φυσικό ερέθισμα προκαλεί ημιτονοειδή διαμόρφωση της δραστηριότητας πολλών νευρώνων του πυρήνα του Deiter, συμπεριλαμβανομένων αισουσονωτιαίων νευρώνων. Δοθείσης της φανεράς απουσίας βραδέως προσαρμοζόμενων υποδοχέων στις αυχενικές αρθρώσεις (63), ο πιθανότερος υποψήφιος, σαν πηγή της προκαλούμενης από τον αυχένα διαμόρφωσης των αισουσαίων νευρώνων, είναι οι μυϊκές άτρακτοι των αυχενικών μυών.

Η σημασία της αλληλεπίδρασης αυτών των δύο συστημάτων έχει τονιστεί από το 1950, όταν οι Von Holst και Mittelstaedt διατύπωσαν την άποψη ότι χάρη στην αλληλεπίδραση αυτών των δύο συστημάτων ο έλεγχος της θέσης του κορμού στο χώρο επιτυγχάνεται από το αισουσαίο σύστημα σαν να εδράζονταν οι υποδοχείς του στον κορμό και όχι στην κεφαλή(124).

Μελέτες με εξωκυττάρια καταγραφές από τους αισουσαίους πυρήνες και τον αισουσαίο φλοιό της γαλής, κατά τη διάρκεια εφαρμογής φυσικού ερεθισμού των οριζόντιων ημικύκλιων σωλήνων και των μυϊκών ατράκτων του αυχένα απέδειξαν ότι η αλληλεπίδραση αυτών των δύο συστημάτων είναι γραμμική στο επίπεδο των αισουσαίων πυρήνων (125). Το ΚΝΣ χρησιμοποιεί αυτή την πληροφορία για να επιτύχει τη ρύθμιση της θέσης της κεφαλής και του κορμού στο χώρο.

Η αλληλεπίδραση των δύο συστημάτων και η συμβολή τους στον προσανατολισμό στο χώρο, μετά από αισουσαίο και αυχενικό ερεθισμό μελετήθηκε επίσης με ψυχοφυσικές μεθόδους σε ανθρώπους (34,35,36,37). Από αυτές τις μελέτες αποδεικνύεται ότι η περιστροφή της κεφαλής πάνω από τον σταθεροποιημένο κορμό (συνεργιστικός συνδυασμός αισουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος), γίνεται με ακρίβεια αντιληπτή ανεξάρτητα από την ταχύτητα περιστροφής, ακόμη δηλαδή και σε πολύ αργές μετατοπίσεις.

Αποδείχθηκε, ακόμη, πως υπάρχει γραμμική αλληλεπίδραση των δύο αυτών συστημάτων για την πρόσληψη της θέσης του σώματός μας αλλά και της θέσης των αντικειμένων που εντοπίζονται οπτικά στο χώρο. Πιο ειδικά,



μεμονωμένο αιθουσαίο ερέθισμα (ημιτονοειδής περιστροφή ολόκληρου του κορμού και της κεφαλής «en block») γίνεται με ακρίβεια αντιληπτό όταν η ταχύτητα περιστροφής είναι μεγάλη. Όσο όμως η ταχύτητα περιστροφής μειώνεται, η μεταβολή της θέσης του εξεταζόμενου στο χώρο υποεκτιμάται.

Ανάλογα μεμονωμένη περιστροφή του κορμού κάτω από την σταθεροποιημένη κεφαλή με μεγάλη ταχύτητα γίνεται επίσης αντιληπτή με ακρίβεια. Καθώς όμως η ταχύτητα περιστροφής μειώνεται οι εξεταζόμενοι αναπτύσσουν την ψευδαίσθηση ότι περιστρέφεται η κεφαλή και όχι ο κορμός προς την αντίθετη κατεύθυνση.

Αλλά, σε περιστροφή της κεφαλής πάνω από τον ακίνητο κορμό (συνεργιστικός συνδυασμός αιθουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος), η αντίληψη της περιστροφής παραμένει πάντα ακριβής, ανεξάρτητα από την ταχύτητα περιστροφής. Με αυτό τον τρόπο, φαίνεται πως εξουδετερώνεται το σφάλμα που παρατηρείται σε καθένα από τα δύο αισθητικά συστήματα (αιθουσαίο και αυχενικό), σε χαμηλή ταχύτητα περιστροφής. Αντίθετα, αν δοθούν ερεθίσματα στα οποία το αιθουσαίο και το ιδιοδεκτικό σύστημα του αυχένα παρέχουν αντικρουόμενες μεταξύ τους πληροφορίες (περιστροφή του κορμού προς μια κατεύθυνση και της κεφαλής προς την αντίθετη), το σφάλμα στην εκτίμηση της θέσης στο χώρο γίνεται ακόμη μεγαλύτερο (προστίθεται το σφάλμα των δύο σημάτων).



II. ΟΦΘΑΛΜΙΚΕΣ ΚΙΝΗΣΕΙΣ

Η εκτίμηση των σχετικών αποστάσεων των αντικειμένων, των μεγεθών τους και του προσανατολισμού μας στο περιβάλλον σε σχέση με αυτά κατά τη διάρκεια της κίνησης είναι εφικτά μόνο χάρη στην ύπαρξη των διαφόρων τύπων των οφθαλμικών κινήσεων.

Οι λειτουργικοί τύποι των οφθαλμικών κινήσεων έχουν ο καθένας ξεχωριστό νευρικό ανατομικό υπόστρωμα. Η γνώση των ιδιοτήτων κάθε λειτουργικού τύπου οφθαλμικών κινήσεων αποτελεί οδηγό για τη φυσική τους εξέταση, ενώ η καλή γνώση του ιδιαίτερου νευρικού ανατομικού τους υποστρώματος είναι ουσιαστική για την τοπογραφική διάγνωση μιας βλάβης.

Οι διάφοροι τύποι των οφθαλμικών κινήσεων κατατάσσονται σε δύο βασικές κατηγορίες :

- 1) Αυτές που έχουν ως στόχο τη διατήρηση σταθερής της γωνίας του βλέμματος (της θέσης των οφθαλμών στο χώρο) και με αυτό τον τρόπο τη διατήρηση σταθερού του ειδώλου του αντικειμένου που ενδιαφέρει επάνω στον αμφιβληστροειδή και
- 2) Εκείνες που τροποποιούν τη βλεμματική θέση με στόχο την παρακολούθηση ενός κινούμενου αντικειμένου ή την τοποθέτηση ενός νέου αντικειμένου ενδιαφέροντος από το περιφερικό οπτικό πεδίο επάνω στην ωχρά κηλίδα (πίνακας 1).

1. Το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό

Το οπτικό μας σύστημα επιτυγχάνει την καλύτερή του ανάλυση όταν οι εικόνες διατηρούνται σταθερές πάνω στον αμφιβληστροειδή. Εικόνες που μετακινούνται πάνω στον αμφιβληστροειδή με ταχύτητες τόσο χαμηλές, όσο λίγες μοίρες το δευτερόλεπτο, μπορούν να μειώσουν την οπτική οξύτητα. Επιπλέον η ικανότητά μας να αντιλαμβανόμαστε τις σχετικές αποστάσεις, τα μεγέθη και τους προσανατολισμούς των αντικειμένων στο περιβάλλον κατά τη διάρκεια της κίνησης (motion parallax sensitivity), εξαρτάται από την σταθερότητα των αμφιβληστροειδικών εικόνων.



Πίνακας 1. ΤΥΠΟΙ ΚΑΙ ΚΥΡΙΑ ΛΕΙΤΟΥΡΓΙΑ ΤΩΝ ΚΙΝΗΣΕΩΝ
ΤΟΥ ΑΝΘΡΩΠΙΝΟΥ ΟΦΘΑΛΜΟΥ

ΟΠΤΙΚΗ ΠΡΟΣΗΛΩΣΗ	Διατήρηση της εικόνας σταθερού αντικειμένου πάνω στην ωχρά κηλίδα όταν η κεφαλή είναι ακίνητη
ΒΡΑΔΕΙΑ ΦΑΣΗ ΤΟΥ ΑΙΘΟΥΣΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ	Διατήρηση της εικόνας του περιβάλλοντος σε σταθερή θέση πάνω στην αμφιβληστροειδή κατά τη διάρκεια βραχέων περιστροφικών κινήσεων της κεφαλής.
ΒΡΑΔΕΙΑ ΦΑΣΗ ΤΟΥ ΟΠΤΟΚΙΝΗΤΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ	Διατήρηση σταθερής της εικόνας του περιβάλλοντος κατά τη διάρκεια παρατεταμένων περιστροφικών κινήσεων της κεφαλής.
ΟΜΑΛΕΣ ΚΙΝΗΣΕΙΣ ΠΑΡΑΚΟΛΟΥΘΗΣΗΣ	Διατήρηση του ειδώλου κινούμενου στόχου πάνω στην ωχρά κηλίδα
ΤΑΧΕΙΕΣ ΦΑΣΕΙΣ ΑΙΘΟΥΣΑΙΟΥ ΚΑΙ ΟΠΤΟΚΙΝΗΤΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ	Επαναφορά (reset) των οφθαλμών κατά τη διάρκεια παρατεταμένης περιστροφής και μετατόπιση του βλέμματος προς το επερχόμενο οπτικό ερέθισμα.
ΣΑΚΚΑΔΕΣ	Ταχείες (βαλλιστικές) οφθαλμικές κινήσεις που φέρνουν την εικόνα του ενδιαφέροντος πάνω στην ωχρά κηλίδα, μετακινώντας τον βλεμματικό άξονα από το ένα αντικείμενο στο άλλο.
ΣΥΓΚΛΙΣΗ-ΑΠΟΚΛΙΣΗ	Κίνηση των οφθαλμών σε αντίθετη κατεύθυνση, έτσι ώστε το είδωλο του αντικειμένου του ενδιαφέροντος να τοποθετείται ταυτόχρονα πάνω στην ωχρά κηλίδα κάθε οφθαλμού.



Δεδομένου ότι οι οφθαλμοί μας και οι αμφιβληστροειδείς μας είναι τοποθετημένοι στην κεφαλή, οι καταστάσεις που ενδέχεται περισσότερο να επηρεάσουν την όραση είναι οι μετακινήσεις της κεφαλής που εμφανίζονται κατά την καθημερινή δραστηριότητα αφού, στη διάρκειά τους, οι εικόνες του ορατού κόσμου γλιστρούν πάνω στον αμφιβληστροειδή θολώνοντας την όραση και μειώνοντας την ικανότητα αναγνώρισης και εντόπισης αντικειμένων στο περιβάλλον. Ακριβώς γι' αυτό το σκοπό, αναπτύχθηκαν δύο ισχυρά οφθαλμοκινητικά αντανακλαστικά: το αιθουσο-οφθαλμικό (vestibulo-ocular ή VOR) και το οπτοκινητικό. Αυτά σταθεροποιούν τη γωνία του βλέμματος, δηλαδή τη θέση του ματιού στο χώρο.

Το VOR χρησιμεύει στο να διατηρεί καθαρή την όραση στη διάρκεια στροφικών μετατοπίσεων της κεφαλής βραχείας διάρκειας, παράγοντας άμεσα βραδείας φάσης οφθαλμικές κινήσεις που αντισταθμίζουν τις στροφές της κεφαλής. Επομένως μια οριζόντια περιστροφή της κεφαλής προς τα δεξιά παράγει μια αντισταθμιστική κίνηση στον οφθαλμικό βολβό προς τα αριστερά, έτσι ώστε η γωνία του βλέμματος, δηλαδή η θέση του ματιού στο χώρο, δεν αλλάζει και η εικόνα του κόσμου παραμένει σχεδόν σταθερή πάνω στον αμφιβληστροειδή.

Ο λανθάνων χρόνος του VOR, δηλ ο χρόνος από την έναρξη της στροφής της κεφαλής έως την έναρξη της αντισταθμιστικής οφθαλμικής μετατόπισης, είναι 16ms, πολύ μικρότερος από αυτόν του οπτικού συστήματος που είναι περίπου 70ms, χρόνος εξαιρετικά μεγάλος προκειμένου να οδηγήσει σε επιτυχή αντιστάθμιση. Ο μικρός αυτός λανθάνων χρόνος του VOR οφείλεται στην εγγενή κατασκευή του, που ολοκληρώνεται μέσω ενός ολιγοσυναπτικού κυκλώματος αποτελούμενου από 3 ή 4 νευρώνες έως τους οφθαλμοκινητικούς μυς (πρωτοταγείς αιθουσαίοι νευρώνες-δεύτερης τάξης αιθουσαίοι νευρώνες-κινητικοί νευρώνες που νευρώνουν τους οφθαλμοκινητικούς μυς: το τόξο των τριών νευρώνων).

Η φυσιολογική απάντηση του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού μπορεί να περιγραφεί ποσοτικά συγκρίνοντας την έξοδο του συστήματος (δηλ την ταχύτητα της οφθαλμικής κίνησης) με μια γνωστή είσοδο (δηλ την ταχύτητα της κεφαλής). Για τη μελέτη του πηλίκου του πλάτους της εισόδου προς την έξοδο (συντελεστής ενίσχυσης=gain) καθώς και το χρονικό συγχρονισμό εισόδου-εξόδου (φάση για τα ημιτονοειδή ερεθίσματα και καθυστέρηση και

time constant για τα απρόβλεπτα) έχουν χρησιμοποιηθεί ημιτονοειδή και απρόβλεπτα αιφνίδια ερεθίσματα. Οι αντισταθμιστικές οφθαλμικές κινήσεις του VOR στο φως, υποκαθίστανται από οπτοκινητική παρακολούθηση, γι' αυτό η εργαστηριακή εκτίμηση των παραμέτρων του VOR γίνεται συνήθως στο σκοτάδι. Πολλοί άλλοι παράγοντες, όπως η εγγύτητα της οπτικής σκηνής που φαντάζεται ο εξεταζόμενος κατά τη διάρκεια της περιστροφής στο σκοτάδι, εάν αυτή η σκηνή είναι σταθερή ή μετακινείται μαζί με τον εξεταζόμενο, το επίπεδο της εγρήγορσης κ.α. μπορούν να επηρεάσουν τα αποτελέσματα των μετρήσεων στους ανθρώπους.

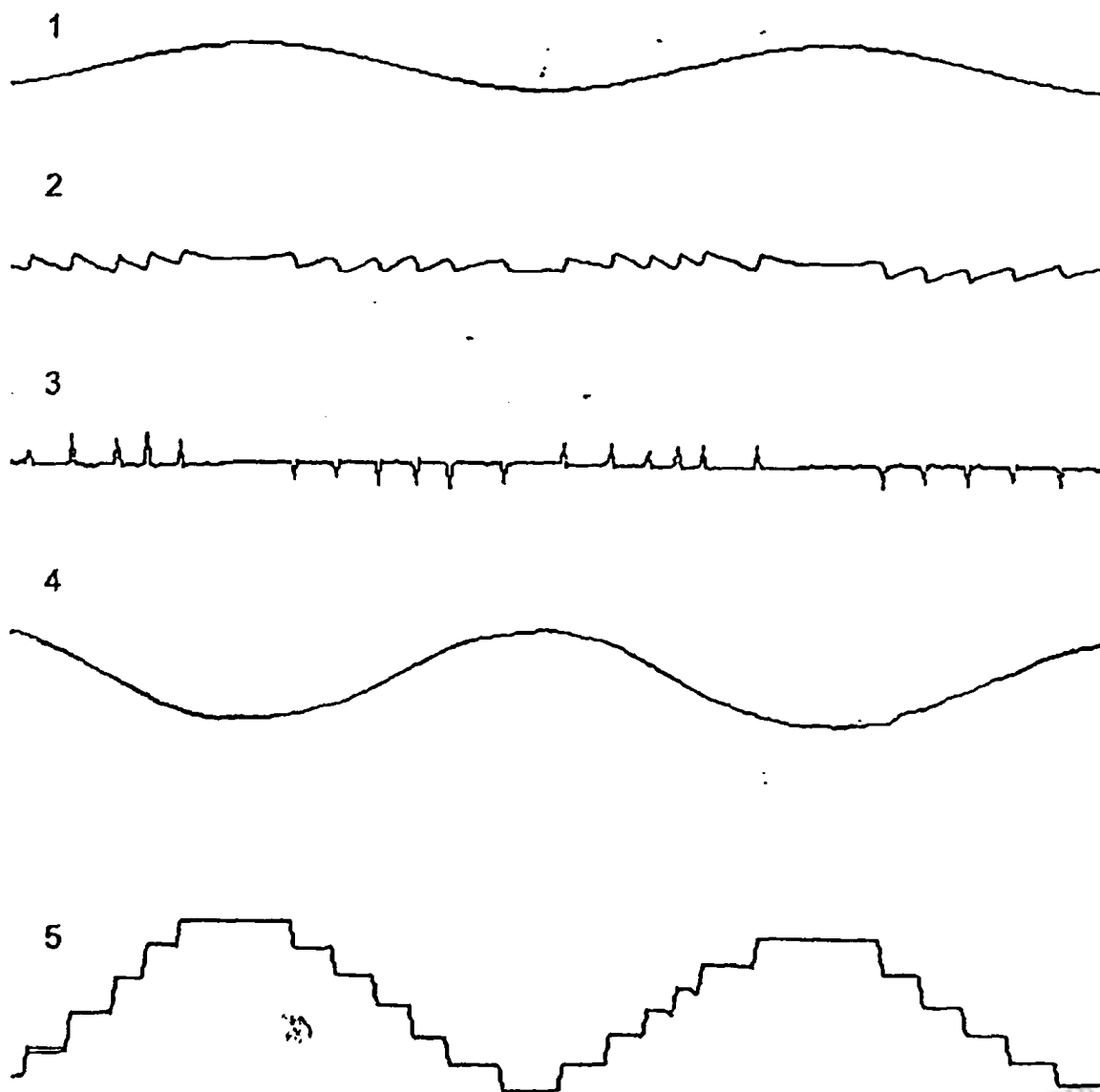
Κανένας άλλος αισθητηριακός μηχανισμός υπεύθυνος για τη γένεση οφθαλμικών κινήσεων αντισταθμιστικών των μετακινήσεων της κεφαλής δεν είναι τόσο ακριβής όσο το VOR στη λειτουργία του. Μειονεκτεί όμως σε μετακινήσεις της κεφαλής που γίνονται με μικρή ταχύτητα (συχνότητα), καθώς όσο η συχνότητα περιστροφής μειώνεται τόσο η αλλαγή της θέσης του εξεταζόμενου στο χώρο υποεκτιμάται.

Βέβαια οι περισσότερες οφθαλμικές κινήσεις είναι σύντομες και απαιτούν μόνο μικρές αντισταθμιστικές κινήσεις για να διατηρήσουν τη σταθερότητα του βλέμματος. Οστούσο κάθε διατηρούμενη στροφή της κεφαλής θα μπορούσε να οδηγήσει τους οφθαλμούς στις γωνίες των οφθαλμικών κόγχων, σε ακραία απόκλιση, όπου δεν θα ήταν πια σε θέση να εκτελέσουν τις απαιτούμενες κινήσεις. Αυτό όμως δεν παρατηρείται, εκτός από κάποιες παθολογικές καταστάσεις, εξαιτίας των διορθωτικών ταχειών φάσεων (quick phases). Αυτές έχουν παρομοιασθεί με ένα μηχανισμό επανατοποθέτησης του οφθαλμού στο κέντρο.

Στην πραγματικότητα, οι ταχείες φάσεις του VOR κάνουν περισσότερα από αυτό, αφού στη διάρκεια της στροφής της κεφαλής είναι αυτές που μετακινούν τους οφθαλμούς μέσα στον κόγχο προς την ίδια κατεύθυνση-αντιαντισταθμιστική- με τη στροφή της κεφαλής και έτσι επιτρέπουν τη μελέτη της επερχόμενης οπτικής σκηνής. Δεδομένου ότι οι ταχείες φάσεις δεν επαναφέρουν μόνο τους οφθαλμούς στο κέντρο αλλά ενεργητικά τους μετακινούν προς την κατεύθυνση στροφής της κεφαλής, ο σκοπός τους φαίνεται πως είναι να επαναπροσανατολίσουν το οπτικό σύστημα γρήγορα μέσα στον οπτικό χώρο όταν κανείς κινείται- με άλλα λόγια ώστε να μπορεί να βλέπει κανείς πού πηγαίνει. Αυτή η ιδέα ισχυροποιείται από το γεγονός ότι κατά

τη διάρκεια μιας κίνησης της κεφαλής, η πρώτη ταχεία φάση μπορεί να εμφανιστεί σε πολύ μικρό λανθάνοντα χρόνο (δηλ σε 75 ms) και πολύ πριν η βραδεία φάση (slow phase) να προκαλέσει κάποια εμφανή στροφή του οφθαλμού.

Επομένως, όταν η κεφαλή ενός ατόμου σε εγρήγορση υφίσταται μια στροφική επιτάχυνση γύρω από τον κατακόρυφο άξονα προς τα δεξιά, οι οφθαλμοί πραγματοποιούν μια συζυγή βραδεία αντισταθμιστική κίνηση προς τα αριστερά που, εφόσον η στροφή της κεφαλής εξακολουθεί, διακόπτεται από ταχείες φάσεις προς τα δεξιά. Αυτή η διαδικασία ορίζεται σαν αισουσαίος νυσταγμός προς τα δεξιά. Πρέπει να σημειωθεί ότι οι σακκάδες χρησιμοποιούν την ίδια τελική οδό με τις ταχείες φάσεις.



Σχήμα 4. Μια τυπική καταγραφή του αισουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού κατά τη διάρκεια ημιπονοειδούς περιστροφής του εδράνου (του κορμού και της κεφαλής μαζί).

Ο εξεταζόμενος βρίσκεται σε πλήρες σκοτάδι και του έχει δοθεί η οδηγία να κάνει αριθμητικές πράξεις, προκειμένου να είναι σε εγρήγορση. Το ίχνος 1 δείχνει το έδρανο που περιστρέφεται ημιτονοειδώς με πλάτος 32° . Το ίχνος 2 δείχνει το καταγραφόμενο σήμα της θέσης του δεξιού οφθαλμού με την βραδεία φάση να διακόπτεται από ταχείες φάσεις προς την αντίθετη κατεύθυνση. Το ίχνος 3 δείχνει την ταχύτητα κίνησης του δεξιού οφθαλμού. Μετά την αποσασκαδοποίηση του σήματος της θέσης του οφθαλμού (αφαίρεση των ταχέων φάσεων, ίχνος 5), απομονώνεται αμιγώς η βραδεία φάση του αντανακλαστικού (ίχνος 4). Φαίνεται ότι αυτή παρουσιάζει διαφορά φάσης 180° από το σήμα του εδράνου, γι' αυτό καλείται αντισταθμιστική. Οι ταχείες φάσεις (ίχνος 5) ακολουθούν πιστά την κατεύθυνση περιστροφής του εδράνου και ονομάζονται αντιαντισταθμιστικές.

2. Ταχείες φάσεις του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού

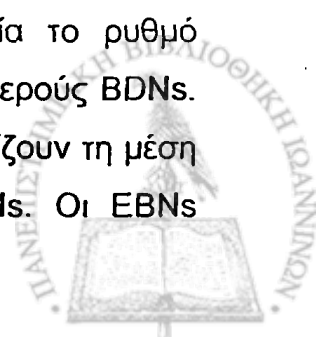
Οι ταχείες φάσεις στο οριζόντιο επίπεδο προκύπτουν από υψηλής συχνότητας εκφόρτιση των κινητικών νευρώνων του απαγωγού και από ανάλογη πυροδότηση των διάμεσων νευρώνων-που περιέχονται μέσα στον πυρήνα του απαγωγού-που προβάλλουν στους κινητικούς νευρώνες του ετερόπλευρου έσω ορθού. Στην περίπτωση του νυσταγμού προς τα δεξιά, οι υψηλής συχνότητας εκφορτίσεις στους κινητικούς και στους διάμεσους νευρώνες του απαγωγού παράγονται από διεγερτικούς φασικούς ή «εκρηκτικούς» νευρώνες (excitatory burst neurons=EBNs) που εδράζονται στον παράμεσο γεφυρικό δικτυωτό σχηματισμό (PPRF)(126,127). Αυτοί προβάλλουν μονοσυναπτικά στους κινητικούς και στους διάμεσους νευρώνες του δεξιού απαγωγού αλλά και στον περιϋπογλώσσιο πυρήνα (NPH) και στον έσω αιθουσαίο πυρήνα. Αρχίζουν να εκφορτίζουν 5-15ms πριν την ταχεία φάση με ρυθμό περίπου 200 ώσεις/sec. Ο ρυθμός αυτός συσχετίζεται με την ταχύτητα και τη διάρκεια της ταχείας φάσης. Οι διεγερτικοί εκρηκτικοί νευρώνες εκφορτίζουν κάτω από την επίδραση δύο νευρωνικών ομάδων: των οδηγών την εκφόρτιση νευρώνων και των νευρώνων παύσης (BDNs=burster driving neurons και PNs ή OPNs=omnipause neurons αντίστοιχα). Οι πρώτοι είναι διεγερτικοί νευρώνες και εδράζονται στον περιϋπογλώσσιο πυρήνα (NPH) και τον υποκείμενο δικτυωτό σχηματισμό (RF). Οι BDNs (128), που σχετίζονται με τις ταχείες φάσεις προς τα δεξιά βρίσκονται στην αριστερή πλευρά του στελέχους και οι άξονές τους διασχίζουν τη μέση γραμμή και καταλήγουν στους

δεξιά τοποθετημένους EBNs και IBNs. Ο ρυθμός εκφόρτισής τους αυξάνει βαθμιαία 100-150ms πριν την έναρξη της ταχείας φάσης ακολουθούμενος από μια απότομη αύξηση 30-50ms πριν την έναρξη, συμπεριφορά που είναι ίδια για τις σακκάδες όπως και για τις αιθουσαίες ταχείες φάσεις. Ο αριθμός των εκφορτίσεων (spikes) σχετίζεται με τη διάρκεια της ταχείας φάσης. Το συναπτικό τους ερέθισμα το προσλαμβάνουν από τους αντίπλευρους διεγερτικούς αιθουσαίους νευρώνες που βρίσκονται κυρίως στο ραχιαίο τμήμα του έσω αιθουσαίου πυρήνα. Ένας επιπλέον νευρωνικός έλεγχος είναι απαραίτητος για να παραχθούν ταχείες φάσεις και ο οποίος συνίσταται στην αιφνίδια διακοπή της αναστολής (τονική ανασταλτική επίδραση) που παράγουν οι νευρώνες παύσης PNs (Pause neurons), ομάδα νευρώνων που συνιστούν τον διάμεσο πυρήνα της ραφής και στις δύο πλευρές της μέσης γραμμής της τελικής μοίρας της γέφυρας (129). Οι PNs προβάλλουν σε διεγερτικούς και ανασταλτικούς «εκρηκτικούς» νευρώνες. Αυτοί εκφορτίζουν τονικά όταν οι οφθαλμοί ηρεμούν και στη διάρκεια των βραδένων φάσεων, αλλά 15-20ms πριν από μια ταχεία φάση προς οποιαδήποτε κατεύθυνση, σταματούν να εκφορτίζουν, οπότε αρχίζουν να εκφορτίζουν οι νευρώνες-στόχοι. Η επίδρασή τους στον επερχόμενο νυσταγμό είναι ισχυρή όπως αποδεικνύεται από το γεγονός ότι μικρός ερεθισμός της περιοχής των PNs μπορεί να διακόψει αιφνίδια το νυσταγμό (130,131).

Σε ανατομικό και φυσιολογικό επίπεδο οι νευρώνες παύσης (PNs) δέχονται πολυσυναπτική είσοδο από μια ποικιλία πηγών που περιλαμβάνει το οπτικό χίασμα, τον οπτικό φλοιό, το άνω διδύμιο, τους αιθουσαίους πυρήνες και κυρίως τον έσω αιθουσαίο πυρήνα.

Μια άλλη ομάδα νευρώνων που συνδέεται με τις ταχείες φάσεις του αιθουσαίου νυσταγμού είναι οι ανασταλτικοί εκρηκτικοί νευρώνες (inhibitory burst neurons=IBNs) (132), που κείνται στον ουραίο έσω πόλο του απαγωγού πυρήνα. Η λειτουργία τους συνίσταται στη διακοπή των εκφορτίσεων βραδείας φάσης προς τα αριστερά.

Επομένως, σε μία στροφή της κεφαλής προς τα δεξιά, οι διεγερτικοί αιθουσαίοι νευρώνες που εδράζονται δεξιά αυξάνουν βαθμιαία το ρυθμό εκφόρτισής τους, ώσπου σε κάποιο σημείο διεγείρουν τους αριστερούς IBNs. Οι εκφορτίσεις των τελευταίων, μέσω των αξόνων τους που διασχίζουν τη μέση γραμμή, διεγείρουν τους δεξιά τοποθετημένους EBNs και IBNs. Οι EBNs



διεγείρουν τους κινητικούς και διάμεσους νευρώνες του δεξιού απαγωγού, που εκφορτίζουν σε υψηλές συχνότητες, παράγοντας έτσι μια ταχεία φάση προς τα δεξιά. Ταυτόχρονα ενεργοποιείται και η οδός από τους αιθουσαίους νευρώνες προς τους ανασταλτικούς PNs, οι οποίοι αναστέλλονται και με αυτό τον τρόπο διακόπτεται η αναστολή που εξασκούν πάνω στους EBNs και IBNs. Η εκφόρτιση των IBNs είναι σύγχρονη με αυτή των ομόπλευρων EBNs, με τη διαφορά ότι δρουν αναστέλλοντας τους αντίπλευρους EBNs και τους νευρώνες του αιθουσαίου πυρήνα. Επομένως οι κινητικοί νευρώνες του δεξιού απαγωγού εκφορτίζουν ενώ του αριστερού σιωπούν με αποτέλεσμα την επίτευξη μιας προς τα δεξιά ταχείας φάσης του οφθαλμού.

Ωστόσο, παρά το γεγονός ότι οι ταχείες φάσεις έχουν θεωρηθεί ότι αντιπροσωπεύουν κινήσεις επαναπροσανατολισμού (133,134), δεν έχει ακόμη γίνει απολύτως γνωστός ο μηχανισμός που πυροδοτεί την έκλυσή τους. Έχει πάντως υποτεθεί ότι οι ταχείες φάσεις μετατοπίζουν τους οφθαλμούς σε ένα σημείο στο χώρο, το καλούμενο «κέντρο του ενδιαφέροντος». Η επιλογή αυτού του σημείου στηρίζεται σε πληροφορίες που προσλαμβάνονται από διάφορες αισθήσεις(135). Για την επίτευξη αυτού του μηχανισμού θα ήταν πολύ χρήσιμη η πληροφορία για τη θέση του οφθαλμού.

3. Το αυχENO-οφθαλμικό αντανakλαστικό

Η πρόκληση αντανakλαστικών οφθαλμικών κινήσεων κατά τη διάρκεια ερεθισμού των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα στο οριζόντιο επίπεδο (αυχENO-οφθαλμικό αντανakλαστικό ή cervico-ocular=COR) περιγράφηκε για πρώτη φορά στα ζώα και στα νεογνά από τον Bárány (136,137). Αυτός πρώτος ανέφερε ότι ήταν δυνατό να παρατηρηθούν αντανakλαστικές οφθαλμικές κινήσεις σε κονίκλους, σταθεροποιώντας την κεφαλή και περιστρέφοντας τον κορμό γύρω από διάφορους άξονες. Συμπέρανε ότι το αντανakλαστικό ήταν τονικό, αφού τα μάτια παρέμεναν στη θέση απόκλισης όσο διατηρούνταν η στροφή του αυχένα. Οι Bikeses&Ruttin(138) ήταν οι πρώτοι που ανέφεραν τέτοιες αντανakλαστικές κινήσεις στον ενήλικο άνθρωπο. Περιέγραψαν την έκλυση αντισταθμιστικών οφθαλμικών κινήσεων σε ένα 18χρονο άνδρα με βλάβη λαβυρίνθου, που οδηγούσε σε απώλεια του αιθουσο-οφθαλμικού αντανakλαστικού, περιστρέφοντας τον κορμό του και διατηρώντας σταθερή την

κεφαλή. Ο Bárány το 1918 κατέληξε ότι μπορούσε να παράγει παρόμοιες οφθαλμικές κινήσεις σε νεογνά και πρόωρα βρέφη.

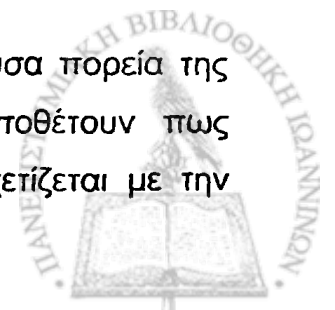
Το αντανακλαστικό αυτό αποτελείται από ένα βραδύ (λείο) και ένα ταχύ (σακκαδικό) συστατικό. Είναι δυνατό να παραχθεί σε πολλά είδη, αν και οι προκαλούμενες οφθαλμικές κινήσεις είναι συνήθως μικρές και ποικίλλουν σε εύρος. Η λειτουργική του σημασία για το φυσιολογικό ενήλικο άτομο παραμένει ακόμη ζήτημα συζήτησης και αντιπαράθεσεων.

Το 1924, ο De Kleyn(139), έδειξε ότι αν κάποιος κρατά το κεφάλι ενός ζώου ακινητοποιημένο και μετατοπίζει το σώμα, παρατηρείται μια αντισταθμιστική απόκλιση των οφθαλμών, που τείνει να διατηρεί τη σχέση ανάμεσα στο βλέμμα και τον άξονα τους σώματος. Τα ζώα που στερούνται ωχράς κηλίδας, όπως το κουνέλι, εμφανίζουν σταθερά αντισταθμιστικές οφθαλμικές κινήσεις κατά την πάθητική στροφή του αυχένα, δηλαδή η κατεύθυνση του COR είναι σαφώς αντισταθμιστική.

Στα νεογέννητα, το COR κυριαρχεί και κατευθύνεται επίσης αντίθετα προς την σχετική μετακίνηση της κεφαλής (137,140). Αυτή η κατεύθυνση του COR μπορεί να αυξήσει το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό(VOR) στη διάρκεια της στροφής της κεφαλής πάνω στον σταθεροποιημένο κορμό (γι' αυτό καλείται αντισταθμιστικό COR).

Ειδικότερα, οι Reisman και Anderson μελέτησαν το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό σε βρέφη ηλικίας 2-4 μηνών στο φως και στο σκοτάδι με την εφαρμογή ημιτονοειδούς ερεθίσματος. Οι μετρήσεις τους καταλήγουν σε συντελεστή ενίσχυσης του COR 4-6 φορές μεγαλύτερο από αυτόν που έχει αναφερθεί σε υγιείς ενήλικες και στα νεαρά βρέφη, μάλιστα, βρέθηκε να είναι μεγαλύτερος από αυτόν των βρεφών ηλικίας 4 μηνών. Προέκυψαν μάλιστα 2 τύποι απαντήσεων του COR στο σκοτάδι: ο πρώτος αποτελούνταν κυρίως από ένα βραδύ συστατικό, αντισταθμιστικό στη σχετική κίνηση της κεφαλής με λίγες αντισταθμιστικές ταχείες φάσεις και ο δεύτερος είχε σχεδόν αποκλειστικά ταχύ συστατικό στην αντισταθμιστική κατεύθυνση. Σε αυτή την περίπτωση οι ταχείες φάσεις ήταν παρόμοιες με αυτές που παρατηρούνται σε ενήλικες με βλάβη του λαβυρίνθου.

Οι συγγραφείς, προκειμένου να ερμηνεύσουν την φθίνουσα πορεία της αυχENO-οφθαλμικής απάντησης προΐούσης της ηλικίας, υποθέτουν πως εμπλέκεται μια αναπτυξιακή διαδικασία που ενδεχομένως σχετίζεται με την



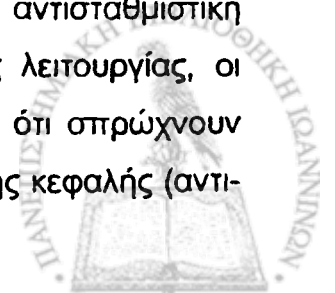
ταχεία ωρίμανση της παρεγκεφαλιδας, η οποία πιθανόν να ασκεί ανασταλτική επίδραση στην έκφραση του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Ο ανασταλτικός αυτός ρόλος της παρεγκεφαλιδας αναφέρεται και από άλλους ερευνητές και στηρίζεται σε ευρήματα από αναφορές ασθενών με παρεγκεφαλιδικούς όγκους (21).

Αντίθετα, το μέγεθος του COR, όσον αφορά στη βραδεία φάση, στον υγιή ενήλικο, είναι μικρό και σύμφωνα με τις περισσότερες σχετικές μελέτες προσανατολίζεται αντίθετα προς την κατεύθυνση στροφής του κορμού κάτω από τη σταθεροποιημένη κεφαλή, δηλαδή προς την κατεύθυνση της σχετικής μετατόπισης της κεφαλής (141,142,143). Η κατεύθυνση περιγράφεται σαν «αντι-αντισταθμιστική» επειδή θα δρούσε αντίθετα προς τη βραδεία φάση του VOR που εκλύεται κατά τη διάρκεια μετατοπίσεων της κεφαλής πάνω από τον σταθεροποιημένο κορμό.

Εάν το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό στον ενήλικο έχει διαταραχθεί σοβαρά, όπως συμβαίνει σε ασθενείς με κατάργηση της λαβυρινθικής λειτουργίας αλλά και σε πειραματικώς λαβυρινθεκτομηθέντα ζώα, τότε η παθητική περιστροφή του αυχένα κάτω από την ακίνητη κεφαλή οδηγεί σε πλατύτερες οφθαλμικές κινήσεις. Το βραδύ συστατικό του COR αυξάνεται, γίνεται πια λειτουργικά φανερό και η κατεύθυνσή του αλλάζει και γίνεται σταθερά αντισταθμιστική (144,145,146,147,148,149,150,151,152,153,154,155). Αυτό το αντισταθμιστικό COR χρησιμεύει για τη σταθεροποίηση του βλέμματος κατά τη διάρκεια των μετατοπίσεων της κεφαλής και φαίνεται να υποκαθιστά το καταργημένο αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό.

Αυτό που είναι πραγματικά ενδιαφέρον είναι ότι η μεταβολή αυτή του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού είναι αναστρέψιμη μετά από την ανάρρωση των αιθουσαίων λειτουργιών (155), οπότε το COR πλαστικά επαναπροσαρμόζεται στη προηγούμενη φυσιολογική του κατάσταση. Τα ευρήματα στα ανώτερα θηλαστικά συμφωνούν με αυτά στον άνθρωπο (156,157).

Όσον αφορά στο ταχύ συστατικό του COR, σε μελέτες που έγιναν σε ζώα, έχει αποδειχθεί ότι η κατεύθυνσή του είναι σταθερά αντισταθμιστική (146,158,159). Σε ασθενείς με κατάργηση της λαβυρινθικής λειτουργίας, οι ταχείες φάσεις που εκλύονται με αυχενικό ερεθισμό βρέθηκε ότι σπρώχνουν τους οφθαλμούς προς τα εμπρός μιας επερχόμενης κίνησης της κεφαλής (αντι-



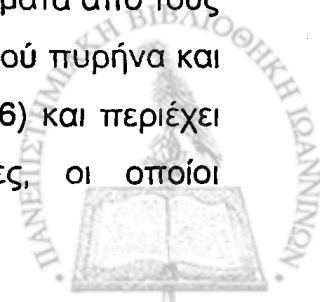
αντισταθμιστικές), δηλαδή θεωρήθηκε ότι συνεισφέρουν στην εξερεύνηση του οπτικού χώρου(22).

Σε υγιή ενήλικα άτομα η κατεύθυνση του ταχέος συστατικού του COR έχει δείχθει ότι ποικίλλει και εξαρτάται σημαντικά από τις οδηγίες που δίνονται στους εξεταζόμενους κατά τη διάρκεια του πειράματος (22,160). Επιπλέον οι ταχείες φάσεις που παράγονται με οπτοκινητικό ερεθισμό έχει δείχθει ότι μεταβάλλονται από την ταυτόχρονη εφαρμογή αυχενικού ερεθισμού. Σε αυτή την περίπτωση η κατεύθυνσή τους ήταν αντι-αντισταθμιστική και παρουσίαζαν επίταση του εύρους και της συχνότητάς τους (161).

Προς αυτή την κατεύθυνση και προκειμένου να εξηγηθεί η συμπεριφορά τους, έχουν προταθεί για τις ταχείες φάσεις του COR λειτουργίες και σταθεροποίησης και επαναπροσανατολισμού. Και αυτό γιατί βρέθηκε να αθροίζονται στις ταχείες φάσεις του VOR, όταν δινόταν ένα συγκεκριμένο πλαίσιο συμπεριφοράς (160). Στην μελέτη αυτή διαπιστώθηκε ότι οι ταχείες φάσεις είναι σαφώς μεγαλύτερες από τις βραδείες φάσεις και έχουν κατεύθυνση προς την κατεύθυνση στροφής της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό (αντιαντισταθμιστικές).

Ηλεκτροφυσιολογικές μελέτες σε πειραματόζωα δείχνουν ότι υπάρχουν σχεδόν άμεσες προβολές από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα στους οφθαλμοκινητικούς πυρήνες (121,122,123). Ο ερεθισμός των υποδοχέων των τριών ανώτερων αυχενικών σπονδύλων προκαλεί και διεγερτικά και ανασταλτικά μετασυναπτικά δυναμικά στους κινητικούς νευρώνες του απαγωγού και στους αιθουσαίους νευρώνες δεύτερης τάξης που σχετίζονται με τους οριζόντιους ημικύκλιους σωλήνες, με λανθάνοντες χρόνους της τάξης των 2-4 msec, γεγονός που σημαίνει ότι μεσολαβούν το πολύ ένας ή δύο διάμεσοι νευρώνες μεταξύ των αυχενικών αισθητικών προσαγωγών και των αιθουσαίων νευρώνων δεύτερης τάξης. Με άλλα λόγια το COR εξυπηρετείται τουλάχιστον εν μέρει από τις ίδιες οδούς που παράγουν το VOR. Επιπλέον οι αιθουσαίοι νευρώνες που βρέθηκαν να απαντούν στον ερεθισμό του αυχένα αποδείχθηκε ότι δέχονταν επίσης σήματα θέσης του οφθαλμού(114,115).

Επιπρόσθετα, είναι γνωστό ότι η παρεγκεφαλίδα δέχεται σήματα από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα μέσω του κεντρικού αυχενικού πυρήνα και της περιοχής X των αιθουσαίων πυρήνων (162,163,164,165,166) και περιέχει κύτταρα Purkinje που αναστέλλουν αιθουσαίους νευρώνες, οι οποίοι



προβάλλουν στους οφθαλμοκινητικούς πυρήνες. Αυτή η οδός από τους υποδοχείς του αυχένα, μέσω της παρεγκεφαλίδας, στους οφθαλμοκινητικούς πυρήνες θα μπορούσε να παίζει σημαντικό ρόλο στην γένεση ή την διαμόρφωση του COR, ανάλογα με τις απαιτήσεις της συμπεριφοράς.

Η δόνηση των αυχενικών μυών σε συνθήκες σκότους εκλύει λείες οφθαλμικές κινήσεις (167,168,32), οι οποίες είναι δυνατό να κατασταλούν με την προσήλωση σε ένα οπτικό στόχο(32). Επίσης η αύξηση του COR που παρατηρείται σε ασθενείς με απώλεια της λειτουργίας του λαβυρίνθου εξαρτάται από το οπτικό feedback (169) και δεν παρατηρείται σε ασθενείς με συνδυασμένη αιθουσαία και παρεγκεφαλιδική βλάβη(21,170). Φαίνεται λοιπόν πως η κροκκύδα της παρεγκεφαλίδας παίζει σημαντικό ρόλο στην ικανότητα καταστολής του αντανακλαστικού, όταν αυτό κρίνεται ακατάλληλο για την επίτευξη μιας αποτελεσματικής συμπεριφοράς.

Παρά το σημαντικό αριθμό εργασιών αρκετές και σημαντικές ερωτήσεις αναφορικά με το αυχeno-οφθαλμικό αντανακλαστικό παραμένουν δυσεπίλυτες. Για παράδειγμα, είναι ακόμη αδιευκρίνιστο πότε το ασθενές αντιαντισταθμιστικό COR σε υγιείς ενήλικες παίζει πραγματικά ένα σχετικό λειτουργικό ρόλο στη σταθεροποίηση του βλέμματος. Παλαιότερα ο Meiry (171), υπέθεσε ότι το COR υποστηρίζει το VOR στη διάρκεια οριζόντιων μετατοπίσεων σε χαμηλές συχνότητες ερεθισμού, όταν το VOR δείχνει μη ιδανικά χαρακτηριστικά (υποεκτιμά) (172). Σύμφωνα με την υπόθεση του Meiry, σχετικά σημαντικές τιμές του συντελεστή ενίσχυσης του COR εμφανίζονται μόνο στο εύρος των χαμηλών συχνοτήτων(173,151,152).

Έχει επίσης υποθεθεί ότι υπάρχουν καταστάσεις συμπεριφοράς όπου ένα COR κατευθυνόμενο προς την κατεύθυνση στροφής της κεφαλής (αντιαντισταθμιστικό) θα μπορούσε να βοηθά στη σταθεροποίηση του βλέμματος. Για παράδειγμα, κατά τη διάρκεια της βάδισης ή του χορού, ο κορμός μπορεί να γυρίζει γύρω από ένα κάθετο άξονα και η κεφαλή να μην παραμένει εντελώς σταθερή στο χώρο αλλά να γυρίζει στην ίδια κατεύθυνση όπως ο κορμός (όχι όμως en block). Σε αυτή την κατάσταση, ένα COR κατευθυνόμενο προς την κεφαλή απαιτείται, εάν πρόκειται να βοηθήσει το VOR να επιτύχει σταθεροποίηση του βλέμματος(173).

Εάν κάποιος δεχθεί μια τέτοια υπόθεση, αντιμετωπίζει το εξής παράδοξο: είτε το COR βοηθά το VOR στην περίπτωση της στροφής της κεφαλής γύρω



από τον σταθερό κορμό και χειροτερεύει την επίτευξή του σε άλλες περιπτώσεις (όπως κατά τη βάδιση) είτε συμβαίνει το αντίθετο. Θα μπορούσε κανείς να θεωρήσει ως πιθανή λύση αυτού του διλήμματος την άποψη ότι η κατεύθυνση του COR μεταβάλλεται ανάλογα με τις ειδικές απαιτήσεις της συμπεριφοράς, μια ιδέα που αναφέρθηκε από τον Fuller(156).

Επιπλέον, λαμβανομένων υπόψη των μάλλον υψηλών συχνοτήτων που απαντώνται στις εκούσιες κινήσεις της κεφαλής, μερικοί ερευνητές αναρωτήθηκαν αν εντέλει το COR μπορεί να παίζει ρόλο στη σταθεροποίηση του βλέμματος κατά την ελεύθερη (εκούσια) στροφή της κεφαλής (142,174). Απαντώντας πιθανά σε αυτό μια άλλη υπόθεση έχει τεθεί από τον Frenzel (175), ο οποίος παρατήρησε ότι η στροφή της κεφαλής μετατοπίζει τη μέση θέση του οφθαλμού στον κόγχο (Schlagfeld) προς την κατεύθυνση της στροφής της κεφαλής και ο οποίος συμπέρανε ότι το αυχενικό ερέθισμα μπορεί να διευκολύνει τη γένεση των σακκάδων. Πιο πρόσφατες μελέτες προμήθευσαν αυτή την παρατήρηση με περισσότερα πειραματικά δεδομένα (174,176).



4. Η θέση του οφθαλμού

Στον άνθρωπο οι περισσότερες δραστηριότητες βασίζονται πρώτα από όλα και κυρίως στην οπτική σύλληψη του στόχου. Η παρατήρηση αυτή υπονοεί ότι, εκτός του αμφιβληστροειδικού σήματος, η κατεύθυνση του βλέμματος μπορεί να παίζει σημαντικό ρόλο στον καθορισμό του προσανατολισμού του σώματος και των άκρων.

Πώς όμως ο εγκέφαλος εντοπίζει αντικείμενα στον εξωπροσωπικό χώρο και πώς προγραμματίζει τις οφθαλμικές κινήσεις που είναι απαραίτητες για την οπτική σύλληψη του αντικειμένου; Είναι απαραίτητη μόνο η πληροφορία από τον αμφιβληστροειδή;

Δοθείσης της στενής σχέσης οφθαλμού-κεφαλής που εμφανίζεται στον άνθρωπο, ένα εξω-αμφιβληστροειδικό σήμα που υποδεικνύει την κατεύθυνση του βλέμματος θεωρείται εξαιρετικά σημαντικό. Ο μετασχηματισμός των συντεταγμένων αναφοράς μεταξύ της αισθητικής προσαγωγής (π.χ. όραση ή αφή) και της κινητικής απαγωγής (δράση, π.χ. σύλληψη) αποτελεί ένα κρίσιμης σημασίας συστατικό της συμπεριφοράς και αυτό γιατί η αισθητική πληροφορία κωδικοποιείται στις συντεταγμένες του αισθητικού επιθηλίου που την προσλαμβάνει (αμφιβληστροειδής, δέρμα) και πρέπει να μετασχηματισθεί στις συντεταγμένες των μυών για να ακολουθήσει κίνηση.

Όπως φαίνεται στο σχήμα 1, οι αντιπροσωπεύσεις του χώρου σε εξω-αμφιβληστροειδικές συντεταγμένες είναι απαραίτητες για την επιτέλεση ακριβούς κινητικής συμπεριφοράς (4, 7). Ωστόσο, η ακριβής φύση και η προέλευση του εξωαμφιβληστροειδικού αυτού σήματος δεν έχει ακόμη πλήρως αποσαφηνισθεί.

Η θέση του οφθαλμού φάνηκε να έχει ισχυρή επίδραση στις οπτικές απαντήσεις των νευρώνων του προκινητικού και προμετωπιαίου φλοιού, αφού επηρεάζει το μέγεθος των σακκάδων που εκλύονται μετά από ηλεκτρικό ερεθισμό (216). Νευροφυσιολογικές μελέτες του βρεγματικού λοβού έχουν απομονώσει νευρώνες με οπτικές απαντήσεις που επηρεάζονται από την κατεύθυνση του βλέμματος. Πραγματικά, εκτός από τη θέση της εικόνας του αντικειμένου στον αμφιβληστροειδή απαιτείται και η πληροφορία της κατεύθυνσης του βλέμματος.



Από πειράματα σε ζώα (177, 178) έχει φανεί ότι η πληροφορία της θέσης του οφθαλμού μεταβάλλει τις ταχείες φάσεις που εκλύονται από ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα και επομένως επιδρά στην έκφραση του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού.

Έχει δειχθεί, επίσης, ότι οι πληροφορίες από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του οφθαλμού και τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα συνεισφέρουν στην κωδικοποίηση του χώρου σε οπτικά κατευθυνόμενες δραστηριότητες (29).

Πώς προσλαμβάνεται και πώς κωδικοποιείται η θέση του οφθαλμού:

Αν κανείς αποφασίσει να μιλήσει για το πώς προσλαμβάνεται η πληροφορία για τη θέση και τις κινήσεις των οφθαλμών προκειμένου να χρησιμοποιηθεί για τον προσανατολισμό και τον έλεγχο των κινήσεων, δεν θα μπορέσει να αποφύγει την αναφορά στις δύο βασικές θεωρίες που αρθρώθηκαν για πρώτη φορά τον 19^ο αιώνα και που πήραν την τελική τους μορφή στα μέσα του 20ού αιώνα, την "outflow theory" (ή «θεωρία της απαγωγής») και την "inflow theory" (ή «θεωρία της προσαγωγής»).

Πραγματικά, ο Sperry το 1950 (179), εισήγαγε τον όρο "corollary discharge", (θα μπορούσε να αποδοθεί στα ελληνικά σαν «απορρέουσα εκφόρτιση»), για να περιγράψει το αντίγραφο του κινητικού σήματος που υπέθεσε ότι διατηρεί το ΚΝΣ όταν δίνεται μια εντολή που οδηγεί άμεσα ή έμμεσα σε κίνηση. Αυτό ακριβώς το αντίγραφο ονόμασαν την ίδια χρονιά "efference copy" (απάγον αντίγραφο) οι Von Holst και Mittelstaed (124), όταν διατύπωσαν την ομώνυμη υπόθεση. Οι δύο αυτές υποθέσεις διαφέρουν σε αρκετά σημεία αλλά έφθασαν να χρησιμοποιούνται ως συνώνυμες και να αποτελούν την λεγόμενη σήμερα "outflow theory". Σε αντιδιαστολή η "inflow theory" υποστηρίζει πως το σύνολο της πληροφορίας για τη θέση και τις κινήσεις των μερών του σώματος προέρχεται αποκλειστικά από περιφερικούς υποδοχείς.

Έτσι, η "outflow theory" για τον οφθαλμό αξιώνει ότι το αποτελεσματικό σήμα της θέσης και της κίνησης του οφθαλμού προέρχεται από το αντίγραφο της μυϊκής προσπάθειας που απαιτείται για να κινήσει τον οφθαλμό ή για να τον διατηρήσει σταθερό μέσα στον οφθαλμικό κόγχο και δεν εξαρτάται από καμιά πληροφορία προερχόμενη από περιφερικούς υποδοχείς, όπως είναι αυτοί των οφθαλμοκινητικών μυών. Αντίθετα η "inflow theory" υποστηρίζει ότι η

πηγή της πληροφορίας σχετικά με τη θέση και την κίνηση του οφθαλμού είναι τα προσαγωγά σήματα από περιφερικούς υποδοχείς. Παρά την ατελείωτη διαμάχη ανάμεσα στους υποστηρικτές των δύο θεωριών, φαίνεται πως η απάντηση είναι μια υβριδική θεωρία, που εμπεριέχει και τις δύο.

Πειραματικά δεδομένα που έχουν αθροιστεί για περισσότερο από έναν αιώνα υποστηρίζουν την άποψη ότι υπάρχουν ιδιοδεκτικοί υποδοχείς στον οφθαλμό, που εντοπίζονται στους οφθαλμοκινητικούς μυς και οι οποίοι στέλνουν σήματα στον εγκέφαλο που χρησιμοποιούνται για να προμηθεύσουν πληροφορίες σχετικά με τη θέση και τις κινήσεις των οφθαλμών μέσα στον οφθαλμικό κόγχο. Φαίνεται πως αυτή η πληροφορία είναι σημαντική για τον έλεγχο των οφθαλμικών κινήσεων, τουλάχιστον ορισμένων τύπων, και για τον καθορισμό από τον εγκέφαλο της κατεύθυνσης του βλέμματος και της σχέσης του οργανισμού με το περιβάλλον του. Επίσης είναι σημαντική, όπως προκύπτει από μελέτες, για την ανάπτυξη των φυσιολογικών μηχανισμών οπτικής ανάλυσης από τον οπτικό φλοιό των θηλαστικών και για την ανάπτυξη και διατήρηση της φυσιολογικής οπτικοκινητικής συμπεριφοράς.

Ποιοι είναι όμως αυτοί οι υποδοχείς, οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς των οφθαλμοκινητικών μυών, υπάρχουν πραγματικά και πώς στέλνουν τα σήματά τους στο ΚΝΣ;

Στους σκελετικούς μυς ο κυρίαρχος ιδιοδεκτικός υποδοχέας είναι η μυϊκή άτρακτος, όπως προαναφέρθηκε. Αυτό δεν συμβαίνει στους οφθαλμοκινητικούς μυς όπου απουσιάζουν οι μυϊκές άτρακτοι στην πλειονότητα των ειδών (180,181,182). Παρόλα αυτά ανευρίσκονται στα ανώτερα θηλαστικά, περιλαμβανομένου του ανθρώπου, όπου υποστηρίζεται ότι εντοπίζονται στα εγγύς και απώτερα τμήματα των μυών και όχι στα κεντρικά τους τμήματα (183). Η προσεκτική μελέτη του Lukas (184) αποδεικνύει ότι καθένας από τους ανθρώπινους οφθαλμοκινητικούς μυς έχει τη δική του χαρακτηριστική κατανομή σε μυϊκές ατράκτους, αν και αυτές τείνουν να είναι απλούστερες σε δομή από αυτές των σκελετικών μυών (185). Οι ανθρώπινοι εξωφθάλμιοι μύες περιέχουν μεγάλο αριθμό μυϊκών ατράκτων, μεγαλύτερο ανά μονάδα βάρους από όλους τους άλλους ανθρώπινους μυς (186).

Ωστόσο φαίνεται ότι παρουσιάζουν ποικίλες δομικές ιδιαιτερότητες σε σχέση με τις γνωστές σκελετικές μυϊκές ατράκτους, όπως διαφορές στις ενδοκάψιες ίνες, στον τύπο των απαντήσεων, κ.α.



Τα τενόντια όργανα του Golgi, έτσι όπως τα γνωρίζουμε σε άλλους σκελετικούς μυς, δεν φαίνεται να ανευρίσκονται στους οφθαλμοκινητικούς μυς και πιστεύεται πως είναι απίθανο να παίζουν σημαντικό ρόλο στην ιδιοδεκτικότητα των οφθαλμικών μυών, εκτός ίσως από την περίπτωση του προβάτου (187).

Οι τύπου πασσάλων φράκτη (palisade endings) απολήξεις ή μυοτενοντώδεις κύλινδροι αντιπροσωπεύουν πιθανώς την κύρια αισθητική συσκευή των οφθαλμοκινητικών μυών των θηλαστικών, όπως υποστηρίζουν διάφοροι μελετητές (183). Περιγράφηκαν για πρώτη φορά από τον Dogiel το 1906 (188) στον άνθρωπο, στον πίθηκο, στο άλογο κ.α. και οι Tozer & Sherrington (189) διαπίστωσαν την ύπαρξή τους και σε άλλα είδη, και η δομή τους αναλύθηκε από πολλούς ερευνητές (190,191,192,193,194,195).

Μορφολογικά αποτελούν ένα ιδιαίτερο τύπο μυϊκής ίνας που έχει αρκετές κινητικές συναπτικές επαφές, την «πολλαπλώς εννευρωμένη» ίνα της σφαιρικής στιβάδας των οφθαλμοκινητικών ινών και κάθε υποδοχέας φαίνεται να συνδέεται με μία μόνο μυϊκή ίνα. Οι σφαιρικές πολλαπλώς εννευρωμένες μυϊκές ίνες δίνουν βραδείες, βαθμιαίες μη διαδιδόμενες απαντήσεις στον ερεθισμό(183), όπως μερικές ενδοκαψικές ίνες των μυϊκών ατράκτων.

Έχει υποτεθεί ότι αυτές οι απολήξεις και οι συσχετιζόμενες μυϊκές ίνες σχηματίζουν μια εξειδικευμένη αισθητική μονάδα κάτω από ανεξάρτητο κεντρικό έλεγχο(196,197). Ο ρόλος τους πιθανόν είναι να σηματοδοτούν την ενεργητική περιστροφή του βολβού, ενώ οι μυϊκές άτρακτοι ενδεχομένως σχετίζονται με τον έλεγχο των τροχιλιών (αναφέρεται ότι πέρα από τους λοξούς έχουν περιγραφεί τροχιλίες και για τους ορθούς στον άνθρωπο και τον πίθηκο).

Τέλος, ως μέρος της ιδιοδεκτικής συσκευής, αναφέρονται οι ελεύθερες νευρικές απολήξεις, μερικές από τις οποίες είναι ελικόμορφες (191).

Τα σήματα των οφθαλμοκινητικών ιδιοδεκτικών υποδοχέων έχουν μετρητά αποτελέσματα στην ανθρώπινη αντίληψη και συμπεριφορά, όπως προκύπτει από πειράματα με εφαρμογή δόνησης σε ανθρώπινους οφθαλμοκινητικούς μυς, όπου τα παρατηρούμενα αποτελέσματα στην αντίληψη (198) είναι παρόμοια με αυτά των αντίστοιχων μελετών σε αυχενικούς μυς στον άνθρωπο(33), όπως αναφέρονται παραπάνω.

Πώς μεταφέρονται τα σήματα από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς των οφθαλμικών μυών στο ΚΝΣ;



Οι προσαγωγοί ίνες αφήνουν τα μικτά οφθαλμοκινητικά νεύρα κοντά στην κορυφή του οφθαλμικού κόγχου ή στην περιοχή του σηραγγώδους κόλπου και μεταφέρονται στον οφθαλμικό κλάδο του τριδύμου νεύρου (186). Πρόσφατες μελέτες σε θηλαστικά, χρησιμοποιώντας την παλίνδρομη αξονική μεταφορά με ραφανιδική υπεροξειδάση (HRP) από τους οφθαλμοκινητικούς μύς συμφωνούν ότι υπάρχουν σώματα των πρωτοταγών προσαγωγών ινών, τα οποία και είναι τυπικά ψευδομονόπολα κύτταρα, στο σύστοιχο τρίδυμο γάγγλιο (199). Υπάρχει γενική συμφωνία ότι οι απολήξεις των ιδιοδεκτικών υποδοχέων εντοπίζονται στο νωτιαίο πυρήνα του τριδύμου και μάλιστα βρέθηκαν και στον σφηνοειδή πυρήνα, όπου παρατηρείται αλληλοεπικάλυψη με την περιοχή που δέχεται τις απολήξεις από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς των ραχιαίων αυχενικών μυών. Οι Buisseret-Delmas (200) ισχυρίστηκαν ότι στη γαλή, οι αισουσαίοι πυρήνες δέχονται μια κατευθείαν προβολή από 'πρωτοταγείς προσαγωγές ίνες από ιδιοδεκτικούς υποδοχείς των οφθαλμοκινητικών μυών των οποίων τα κυτταρικά σώματα βρίσκονται στον μεσεγκεφαλικό πυρήνα του τριδύμου. Ανάλογα ευρήματα αναφέρονται και σε άλλες μελέτες (201,202,203).

Οι μελέτες της ομάδας του Berthoz αποδεικνύουν την παρουσία σημάτων θέσης και/ή ταχύτητας του οφθαλμού σε δεύτερης τάξης αισουσαίους νευρώνες (204) και στον περιϋπογλώσσιο πυρήνα (205). Η μορφολογική μελέτη αυτών των νευρώνων έχει δείξει ότι αυτοί προβάλλουν όχι μόνο στον ομόπλευρο ή ετερόπλευρο πυρήνα του απαγωγού, αλλά επίσης ότι παράπλευροι άξονες προβάλλουν επίσης σε περιοχές του στελέχους εμπλεκόμενες στην συνέργεια οφθαλμού-κεφαλής (περιυπογλώσσιος πυρήνας, έσω δικτυωτός σχηματισμός) και στο Νωτιαίο Μυελό.

Το κύριο εύρημα αυτής της ερευνητικής ομάδας ήταν ότι υπάρχει μια στενή συσχέτιση ανάμεσα στη δραστηριότητα των αυχενικών ραχιαίων μυών και του οριζόντιου συστατικού της οφθαλμικής θέσης στον οφθαλμικό κόγχο. Επιπρόσθετα στον δυναμικό συγχρονισμό, κατά τον οποίο οι σακκάδες συγχρονίζονται με τους φασικούς παλμούς της δραστηριότητας των αυχενικών μυών, έχει ανακαλυφθεί ότι υπάρχει και τονικός συγχρονισμός. Έτσι, όταν οι οφθαλμοί κινούνται προς τα αριστερά παρατηρείται μια αύξηση στη ηλεκτρομυογραφική δραστηριότητα των αριστερών αυχενικών μυών ανάλογη και με τη θέση του οφθαλμού και με την εκφόρτιση των κινητικών νευρώνων

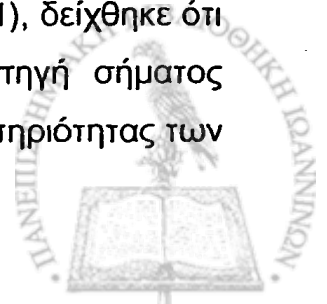


του απαγωγού, ενώ η δραστηριότητα των αντίπλευρων αυχενικών μυών μειώνεται ή αναστέλλεται(206) .

Από τα συμπεράσματα των παραπάνω μελετών προκύπτει ότι οι αισουσαίοι πυρήνες και οι σχετιζόμενες γειτονικές δομές , που εμπλέκονται στον έλεγχο των οφθαλμικών κινήσεων (κυρίως κινήσεων στο οριζόντιο επίπεδο), δέχονται σήματα από προσαγωγούς ίνες από τους υποδοχείς των οφθαλμοκινητικών μυών, που είναι ικανά να μεταβάλλουν τις απαντήσεις αυτών σε αισουσαία ερεθίσματα. Τελικά τα σήματα αυτά μπορούν να επιδράσουν διεγερτικά ή ανασταλτικά στο αισουσο-οφθαλμικό σύστημα στο επίπεδο του στελέχους και έτσι να μεταβάλλουν το εύρος της μετατόπισης κυρίως του οριζόντιου αισουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού σε κάθε κατεύθυνση (αναφέρεται ως υπόθεση των Allum&Graf(207)).

Ο περιϋπογλώσσιος πυρήνας (NPH) με τις εκτεταμένες συνδέσεις του σε στελεχιαίες δομές που σχετίζονται με τον έλεγχο των οφθαλμικών κινήσεων (208) πιστεύεται ότι είναι η θέση της λειτουργίας της «νευρωνικής ολοκλήρωσης», η οποία παράγει το σήμα της θέσης του οφθαλμού από την ταχύτητα του οφθαλμού(205,209). Έχει επίσης υποτεθεί ότι ο NPH μπορεί να διανείμει ένα σήμα «απορρέουσας εκφόρτισης» που υπολογίζει τη θέση ή την ταχύτητα του οφθαλμού προερχόμενο, π.χ. με ολοκλήρωση, από άλλα τμήματα του οφθαλμοκινητικού συστήματος. Πραγματικά, από τα δεδομένα των ερευνών φαίνεται πως ο NPH μπορεί να δρα σαν ένα κέντρο διανομής απαγωγών σημάτων οφθαλμικής θέσης ή ταχύτητας, προερχόμενο από ιδιοδεκτικούς υποδοχείς των οφθαλμοκινητικών μυών.

Τέλος, σήματα από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς των οφθαλμοκινητικών μυών πιθανά εμπλέκονται στον έλεγχο του βλέμματος, αφού υπάρχουν δεδομένα από μελέτες ότι σχετίζονται με τον έλεγχο και των οφθαλμικών κινήσεων και των κινήσεων της κεφαλής που προκαλούνται με αισουσαίο ερεθισμό . Ο Hayman (210), έδειξε ότι κινήσεις που επιβάλλονται στον ένα οφθαλμό του απεγκεφαλισμένου περιστεριού διαμορφώνουν τις απαντήσεις αρκετών σχετιζόμενων αυχενικών μυών που παίρνουν μέρος στο αισουσο-αυχενικό αντανακλαστικό. Στα πειράματα των Hayman και Donaldson (211), δείχθηκε ότι οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς των οφθαλμικών μυών είναι μια πηγή σήματος οφθαλμικής κίνησης που χρησιμοποιείται στον έλεγχο της δραστηριότητας των αυχενικών μυών και επομένως των κινήσεων της κεφαλής.



Στον άνθρωπο έχουν χρησιμοποιηθεί τρεις μέθοδοι για να διερευνήσουν την πιθανή συμμετοχή ιδιοδεκτικών υποδοχέων των οφθαλμοκινητικών μυών στην δημιουργία ενός προσαγωγού σήματος που επηρεάζει την καταγεγραμμένη οφθαλμική θέση: οι παθητικές αποκλίσεις του ενός οφθαλμού, οι δονήσεις των οφθαλμικών μυών και οι μελέτες σε ασθενείς με βεβαία ή πιθανή απονεύρωση των προσαγωγών ινών από τους οφθαλμοκινητικούς μυς.

Επιπροσθέτως έχουν πραγματοποιηθεί μελέτες σε ασθενείς με στραβισμό, μάλιστα σε συνδυασμό με χειρουργικά ή χημικά μέσα για τη διόρθωση των αποκλίσεων. Όλες αυτές υποστηρίζουν τον ισχυρισμό ότι οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς των οφθαλμοκινητικών μυών προσφέρουν ένα συστατικό (αν και όχι το μοναδικό) του σήματος της θέσης του οφθαλμού που χρησιμοποιείται για την επεξεργασία της οπτικής κατεύθυνσης που αντιλαμβανόμαστε και για δράσεις προς οπτικούς στόχους.



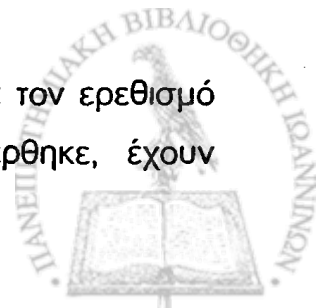
III. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΜΕΛΕΤΗΣ ΤΟΥ ΡΟΛΟΥ ΤΩΝ ΙΔΙΟΔΕΚΤΙΚΩΝ ΥΠΟΔΟΧΕΩΝ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΑ ΣΤΙΣ ΟΦΘΑΛΜΙΚΕΣ ΚΙΝΗΣΕΙΣ ΚΑΙ ΤΟΝ ΠΡΟΣΑΝΑΤΟΛΙΣΜΟ

Είδαμε γενικά πως για την επίτευξη ορθού προσανατολισμού είναι απαραίτητες οι πληροφορίες που παρέχουν το αιθουσαίο σύστημα και το σύστημα των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα.

Όσον αφορά στις οφθαλμικές κινήσεις, είναι γενικά αποδεκτό ότι η σταθεροποίηση της κατεύθυνσης του βλέμματος κατά τη διάρκεια των ταχέων μετατοπίσεων της κεφαλής, επιτυγχάνεται με τις αντισταθμιστικές βραδείας φάσης οφθαλμικές κινήσεις που εκλύονται μετά από ερεθισμό των υποδοχέων των ημικύκλιων σωλήνων και των ωτολίθων, το γνωστό ως αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό. Η βραδεία αυτή φάση στο σκοτάδι, διακόπτεται από αντι-αντισταθμιστικές ταχείες φάσεις, που έχουν την ίδια κατεύθυνση με την κίνηση της κεφαλής και οι οποίες θεωρείται ότι εξυπηρετούν τον επαναπροσανατολισμό. Και ενώ φαίνεται ότι οι ταχείες φάσεις του αιθουσαίου νυσταγμού και οι σακκάδες χρησιμοποιούν τις ίδιες τελικές οδούς και εξυπηρετούνται από τους ίδιους πληθυσμούς νευρώνων που εντοπίζονται στο εγκεφαλικό στέλεχος (126,127,128,129), δεν γνωρίζουμε πολλά για τον μηχανισμό που σηματοδοτεί και προκαλεί την έκλυσή τους.

Γνωρίζουμε επίσης, ότι ο ερεθισμός των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα που προκαλείται με περιστροφή του κορμού κάτω από την ακίνητη κεφαλή, εκλύει το λεγόμενο αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό. Αυτό αποτελείται από ένα βραδύ (λείο) και ένα ταχύ (σακκαδικό) συστατικό, αλλά η λειτουργική του σημασία στον υγιή ενήλικο δεν έχει απολύτως αποσαφηνισθεί. Το βραδύ συστατικό είναι ασθενές και ποικίλλει σε κατεύθυνση στις διάφορες μελέτες, ενώ αποκτά σημαντικό μέγεθος μόνο σε βλάβες του λαβυρίνθου, οπότε και θεωρείται ότι υποκαθιστά το ανενεργό αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό στην σταθεροποίηση του βλέμματος (144-155).

Οι ταχείες φάσεις οφθαλμικές κινήσεις που εκλύονται κατά τον ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα, όπως προαναφέρθηκε, έχουν



περιγραφεί να ποικίλλουν και ως προς το πλάτος και ως προς την κατεύθυνση και έχουν λάβει αρκετές πιθανές εξηγήσεις, όσον αφορά στην φυσιολογική τους λειτουργία (22,158,159,160,161).

Στην παρούσα μελέτη, προκειμένου να διερευνηθούν τα ερωτήματα σχετικά με το ρόλο και το μηχανισμό έκλυσης των ταχειών φάσεων των προαναφερθέντων αντανακλαστικών καθώς και την έκφραση του βραδέος συστατικού του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού σχεδιάσαμε και εκτελέσαμε το 1^ο πείραμα. Σε αυτό εξετάσαμε το λανθάνοντα χρόνο εμφάνισης, το πλάτος, την κατεύθυνση και την πιθανότητα εμφάνισης ταχειών φάσεων μετά από απρόβλεπτο ερεθισμό των αισουσαίων και ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα στο οριζόντιο επίπεδο στο σκοτάδι, καθώς και την επίδραση του σήματος της θέσης του οφθαλμού σε αυτές. Η θέση του οφθαλμού εισήχθη σαν μεταβλητή πριν την εφαρμογή των ερεθισμάτων στο συγκεκριμένο πείραμα επειδή αυτή η πληροφορία φαίνεται να επηρεάζει τη γένεση και τα χαρακτηριστικά των σακκάδων και των ταχειών φάσεων (177,178). Μετρήσαμε επίσης το βραδύ συστατικό του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού.

Χρησιμοποιήσαμε απρόβλεπτα περιστροφικά ερεθίσματα για την μελέτη της αλληλεπίδρασης των δύο συστημάτων, αισουσαίου και ιδιοδεκτικού συστήματος του αυχένα, προκειμένου να εξασφαλίσουμε την απουσία μάθησης και την επίδρασή της στα λαμβανόμενα αποτελέσματα.

Κατά το σχεδιασμό του πειράματος αποφασίσθηκε να παρεμβληθούν στα βήματα των περιστροφικών ερεθισμάτων και άλλα κατά τα οποία μετά την εμφάνιση του φωτεινού στόχου δεν ακολουθούσε περιστροφή. Αυτό έγινε προκειμένου να πιστοποιηθεί ότι οι παρατηρούμενες ταχείες οφθαλμικές κινήσεις δεν ήταν αυτόματες, αλλά πραγματικά αντανακλαστικές.

Το δεύτερο πείραμα σχεδιάστηκε με σκοπό να διευκρινισθεί εάν η μεταβολή της κατεύθυνσης του βλέμματος αυτή καθαυτή και όχι η εμφάνιση του φωτεινού στόχου ήταν υπεύθυνη για τα αποτελέσματα του πρώτου πειράματος και αυτό γιατί θα μπορούσε η φωτεινή κηλίδα, σαν οπτική πληροφορία, να μεταβάλλει τις μετρούμενες αντανακλαστικές οφθαλμικές κινήσεις. Γι' αυτό ζητήθηκε από τους εξεταζόμενους να αγνοούν το φωτεινό στόχο όταν εμφανιζόταν σε έκκεντρη θέση, δηλαδή να μην προσηλώνουν σε αυτόν, πριν τον περιστροφικό ερεθισμό ο οποίος ακολουθούσε απρόβλεπτα, όπως και στο πρώτο πείραμα.



ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ



1^ο ΠΕΙΡΑΜΑ

Μελέτη των απαντήσεων μετά από αυχενικό και αιθουσαίο ερεθισμό με μεταβαλλόμενη αρχική θέση του οφθαλμού

ΕΞΕΤΑΖΟΜΕΝΟΙ

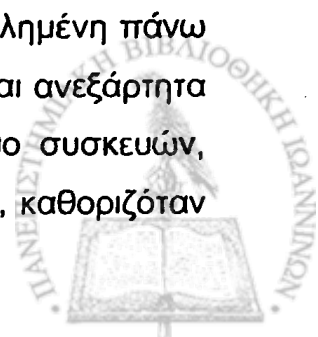
Εξετάσθηκαν εννέα υγιείς εθελοντές, πέντε γυναίκες και τέσσερις άνδρες, με ηλικίες που κυμαίνονταν από 22-33 ετών, οι οποίοι πληροφορήθηκαν για την ερευνητική φύση και το είδος του συγκεκριμένου πρωτοκόλλου και συμφώνησαν να συμμετάσχουν. Τα άτομα αυτά είχαν φυσιολογική ακοή και πριν την έναρξη των μετρήσεων υποβλήθηκαν στις ειδικές περιστροφικές δοκιμασίες προκειμένου να επιβεβαιωθεί η ακεραιότητα της αιθουσαίας λειτουργίας.

ΜΕΘΟΔΟΣ

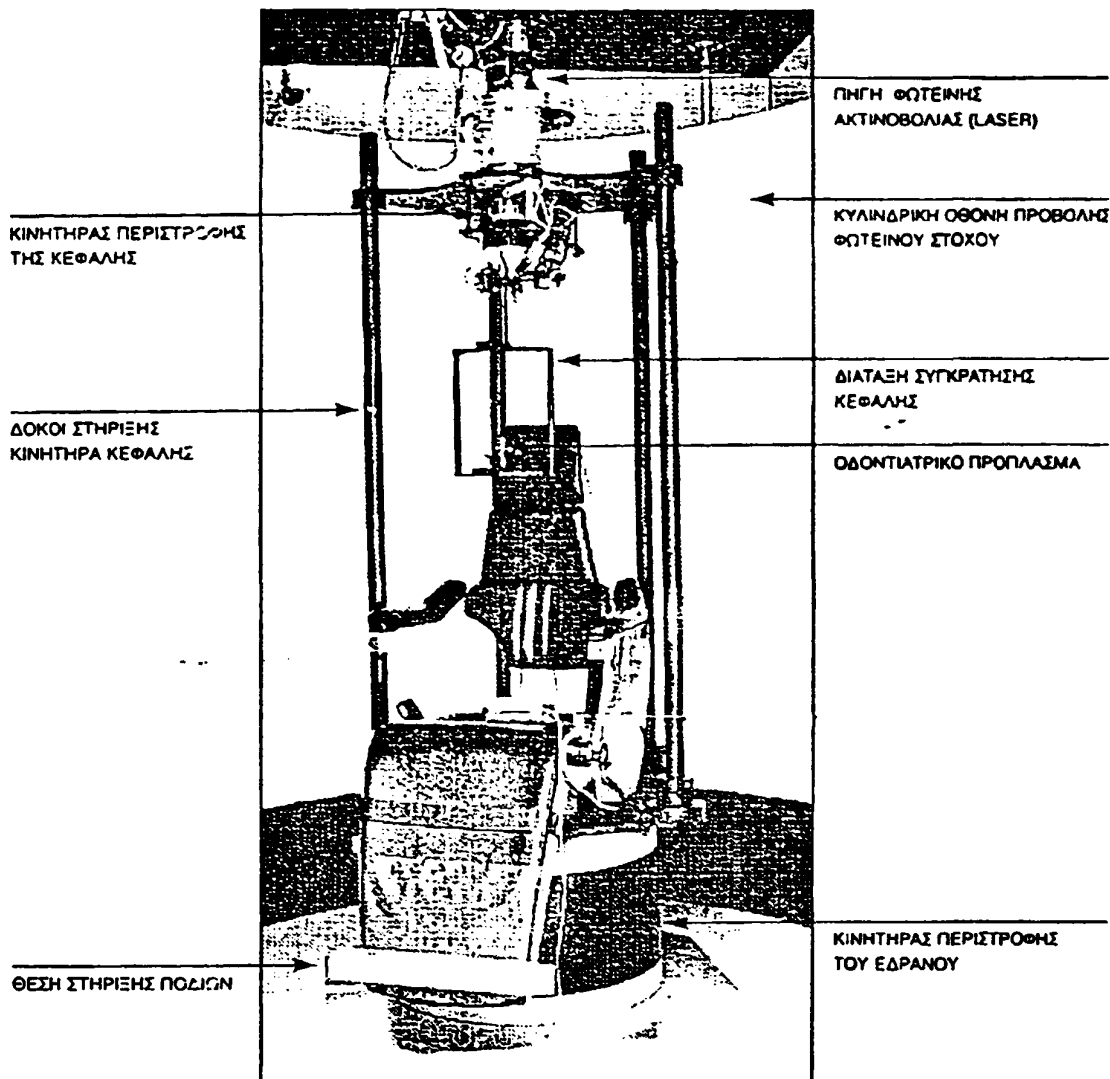
ΣΥΣΚΕΥΕΣ ΚΑΙ ΕΡΕΘΙΣΜΑΤΑ

Οι εξεταζόμενοι τοποθετούνταν καθισμένοι σε ένα ειδικό ηλεκτροκίνητο έδρανο Bârány (Toennies, Freiburg), το οποίο είχε τη δυνατότητα να περιστρέφεται, γύρω από τον κατακόρυφο άξονα, στο οριζόντιο επίπεδο. Το έδρανο αυτό βρίσκονταν τοποθετημένο στο κέντρο μιας κυλινδρικής οθόνης ακτίνας 1.6m. Αυτή όλη η διάταξη περικλειόταν από ειδικές κατασκευές ούτως ώστε να διαμορφώνεται ένας ειδικός θάλαμος με δυνατότητα δημιουργίας συνθηκών απόλυτου σκότους.

Κατά τη διάρκεια της εξέτασης η κεφαλή των εξεταζομένων σταθεροποιούνταν με τη χρήση ενός οδοντιατρικού προπλάσματος, το οποίο κρατούσαν σταθερά με τα δόντια τους συνεχώς και το οποίο κατασκευαζόταν ξεχωριστά για τον καθένα, καθώς και από μια αμφικροταφική κάσκα, που εφαρμοζόταν αμφοτερόπλευρα στους κροτάφους. Αυτές οι συσκευές συνδέονταν με μια ειδική διάταξη συγκράτησης της κεφαλής, η οποία ήταν στερεωμένη σε μια συσκευή περιστροφής της κεφαλής προσκολλημένη πάνω στο έδρανο. Η συσκευή αυτή είχε τη δυνατότητα να περιστρέφεται ανεξάρτητα από το έδρανο στο οριζόντιο επίπεδο. Η περιστροφή των δύο συσκευών, δηλαδή του εδράνου και της διάταξης συγκράτησης της κεφαλής, καθοριζόταν



από δύο ανεξάρτητους ηλεκτροκινητήρες, που ελέγχονταν από ειδικό ηλεκτρονικό υπολογιστή παραγωγής των ερεθισμάτων. Έτσι, εξασφαλιζόταν η δυνατότητα εφαρμογής διαφορετικών κάθε φορά περιστροφικών ερεθισμάτων που μπορούσαν να είναι αμιγώς αιθουσαία, αμιγώς αυχενικά ή συνδυασμός αιθουσαίων και αυχενικών ερεθισμάτων.



Εικ. 1: Απεικόνιση της πειραματικής διάταξης με το περιστρεφόμενο έδρανο, την ειδική συσκευή συγκράτησης της κεφαλής, τον κινητήρα περιστροφής της και την πηγή της φωτεινής ακτινοβολίας. Ο κινητήρας περιστροφής του εδράνου είναι τοποθετημένος στη βάση του. Οι συσκευές περιβάλλονται από την κυλινδρική οθόνη πάνω στην οποία προβάλλεται ο φωτεινός στόχος.

Η διάταξη συγκράτησης της κεφαλής περιείχε μια ειδική συσκευή μέτρησης της ροπής στρέψης του αυχένα, με την οποία μπορούσαμε να ελέγχουμε συνεχώς το μέγεθος συμμόρφωσης των εξεταζομένων στην εντολή να δαγκώνουν σταθερά το πρόπλασμα και να μην αντιστέκονται ή να μη υποβοηθούν τις μετακινήσεις της κεφαλής τους.

Πάνω στην οθόνη προβαλλόταν στο ύψος του βλέμματος των εξεταζομένων ένας φωτεινός στόχος, προερχόμενος από πηγή φωτεινής ακτινοβολίας (laser), φωτεινότητας $20\text{cd}/\text{cm}^2$ και οπτικής γωνίας 0.2° . Ο στόχος προβαλλόταν και κινούνταν οριζόντια γύρω από τον ίδιο κατακόρυφο άξονα με την τεχνική της αντανάκλασης από κατοπτρικό γαλβανόμετρο, ο άξονας του οποίου ταυτιζόταν με αυτόν του περιστρεφόμενου εδράνου και της διάταξης στήριξης της κεφαλής.

Η τοποθέτηση των εξεταζομένων γινόταν έτσι ώστε ο άξονας περιστροφής των συσκευών να διέρχεται από το σημείο τομής της νοητής γραμμής που περνάει μέσω των δύο ακουστικών πόρων και της μέσης οβελιαίας ρινο-ινιακής γραμμής έτσι ώστε τα εφαρμοζόμενα αισθησιακά ερεθίσματα να διεγείρουν εκλεκτικά το ζεύγος των οριζόντιων ημικύκλιων σωλήνων (γωνιώδης συνιστώσα).

Οι κινήσεις και η εκάστοτε θέση των συσκευών (εδράνου, διάταξης συγκράτησης της κεφαλής, κατοπτρικού γαλβανομέτρου) καθώς και το σήμα για το άναμμα-σβήσιμο της πηγής του φωτεινού στόχου καθοριζόταν από ένα ειδικά κατασκευασμένο υπολογιστικό πρόγραμμα (Reizgen-Dr.F.Aiple, Freiburg), τοποθετημένο στον ηλεκτρονικό υπολογιστή παραγωγής των ερεθισμάτων. Αυτός συνδεόταν με τις συσκευές μέσω ειδικής κάρτας που μετέτρεπε τα σήματα του υπολογιστή από ψηφιακά σε αναλογικά δίδοντας τις εντολές μετακίνησης στις επιμέρους συσκευές.

Συγκεκριμένα, για κάθε πειραματικό βήμα και για κάθε ένα από τα όργανα ξεχωριστά, προγραμματίζαμε εκ των προτέρων την κατάλληλη αλληλουχία εντολών. Με αυτές τις εντολές ελέγχονταν όλες οι παράμετροι της κίνησης των συσκευών, όπως το πλάτος, η κατεύθυνση, η χρονική στιγμή της έναρξης της μετατόπισης, η διάρκεια καθώς και το προφίλ της χρησιμοποιούμενης ταχύτητας της κίνησης.



Τρία διαφορετικά περιστροφικά ερεθίσματα χρησιμοποιήθηκαν:

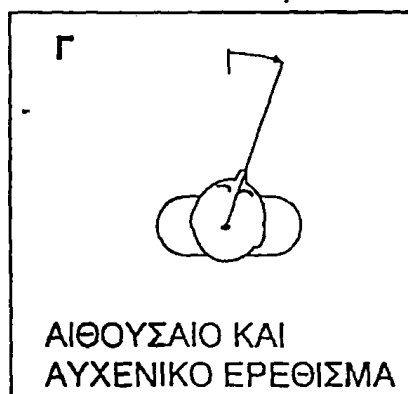
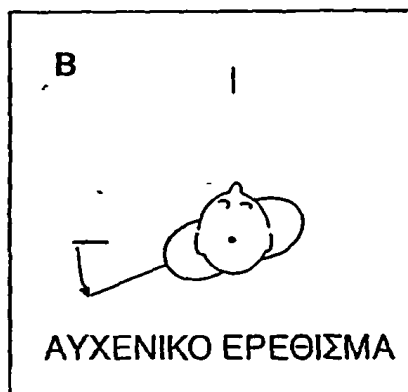
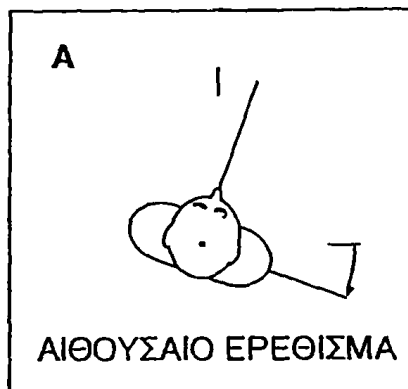
A. Αμιγώς αισουσαίο ερέθισμα: περιστροφή μόνο του εδράνου που είχε ως αποτέλεσμα περιστροφή του κορμού και της κεφαλής μαζί σαν «ένα», (αφού η διάταξη συγκράτησης της κεφαλής ήταν συνδεδεμένη στο έδρανο) χρησιμοποιήθηκε για τη γένεση του αισουσαίου ερεθίσματος. Με αυτό τον τρόπο ερεθιζόταν μόνο το αισουσαίο όργανο, αφού δεν άλλαζε η σχετική θέση της κεφαλής ως προς τον κορμό και άρα δεν προκαλούνταν ερεθισμός των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα (Σχήμα 5A).

B. Αμιγώς αυχενικό ερέθισμα: κατά τη διάρκεια της περιστροφής του εδράνου η συνδεδεμένη με το έδρανο ειδική διάταξη συγκράτησης της κεφαλής περιστρεφόταν ταυτόχρονα κατά το ίδιο πλάτος και με την ίδια ταχύτητα, αλλά σε αντίθετη από το έδρανο κατεύθυνση, έτσι ώστε τελικά η θέση της κεφαλής να παραμένει σταθερή στο χώρο. Μ' αυτό τον τρόπο εξασφαλίζεται η απουσία αισουσαίου ερεθίσματος, ενώ ο κορμός περιστρέφεται κάτω από την ακίνητη κεφαλή προκαλώντας ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένου. (Σχήμα 5B).

Γ. Συνδυασμένο αισουσαίο και αυχενικό ερέθισμα: Περιστροφή μεμονωμένα της διάταξης συγκράτησης της κεφαλής, διατηρώντας ακίνητο το έδρανο, είχε σαν αποτέλεσμα την στροφή της κεφαλής πάνω στον ακίνητο κορμό, έτσι ώστε να ερεθίζονται ταυτόχρονα τόσο το αισουσαίο όργανο όσο και οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς του αυχένου. Αυτό το ερέθισμα χρησιμοποιήθηκε για την παραγωγή του συνδυασμένου αισουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος (Σχήμα 5Γ).

Ταχείες και απρόβλεπτες μετατοπίσεις χρησιμοποιήθηκαν προκειμένου να αυξηθεί η αυτοματικότητα των απαντήσεων και να ελαχιστοποιηθεί η πιθανότητα πρόβλεψης. Οι καμπύλες μετατόπισης ακολουθούσαν λεία τραπεζοειδή μορφή με το προφίλ της ταχύτητας να είναι κωδωνοειδές. Η διάρκεια των ερεθισμάτων και η γωνιώδης μετατόπιση παρέμεινε σταθερή στα 1.25sec και στις 14° αντίστοιχα.





Σχήμα 5: Μεταβολή της θέσης του εξεταζόμενου στο χώρο, σε κάτοψη, μετά την εφαρμογή των περιστροφικών ερεθισμάτων. Στο σχήμα αριστερά φαίνεται η αρχική θέση του εξεταζόμενου, με τη θέση της κεφαλής να βρίσκεται σε συμφωνία με τον κορμό. Στη δεξιά πλευρά του σχήματος μετά την εφαρμογή του περιστροφικού ερεθίσματος η θέση του εξεταζόμενου στο χώρο έχει αλλάξει, είτε σαν σύνολο (κορμός και κεφαλή μαζί, αιθουσαίο ερέθισμα, Α), είτε μόνο του κορμού (αυχενικό ερέθισμα, Β), είτε μόνο της κεφαλής (αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα, Γ).

Η μετρούμενη μέγιστη γωνιώδης ταχύτητα έφθανε στις 18.4°/sec ενώ η κυρίαρχη συχνότητα του ερεθίσματος ήταν 0.8Hz. Αυτό το είδος ερεθίσματος επιλέχθηκε ώστε να πλησιάζει όσο το δυνατόν περισσότερο τις φυσιολογικές κινήσεις της κεφαλής (146,212), στο μέγεθος που επιτρεπόταν από τα δυναμικά των συσκευών περιστροφής και βέβαια από τους περιορισμούς που επέβαλλε η ανάγκη άνεσης και ευχάριστης συμμετοχής των εξεταζομένων.

Κατά τη διάρκεια της εφαρμογής του αυχενικού ερεθίσματος επανειλημμένα εξεταζόταν εάν πραγματικά και κατά πόσο παρέμενε σταθερή στο χώρο η θέση της κεφαλής προκειμένου να εξασφαλιστεί η «καθαρότητα» του ερεθίσματος και να επιβεβαιωθεί η αποτελεσματική αποφυγή συνύπαρξης αιθουσαίου ερεθίσματος.

Για το σκοπό αυτό, μια ειδική κάμερα υπερέρυθρων ακτίνων τοποθετημένη μέσα στον εξεταστικό θάλαμο επέτρεπε την άμεση επίβλεψη της επιτυχούς διενέργειας του ερεθίσματος, ελέγχοντας την κίνηση της κεφαλής σε σχέση με έναν σταθερό δείκτη που είχε τη δυνατότητα να αντανακλά και που είχε τοποθετηθεί κατάλληλα πίσω από την κεφαλή του εξεταζομένου στον παραπλήσιο τοίχο. Με τη χρήση ενός υψηλής ακρίβειας δυναμομέτρου στερεωμένου πάνω στο έδρανο, συνδεδεμένου με μια σταθερά εφαρμοζόμενη λωρίδα στην κεφαλή, κατέστη δυνατό να μετρηθεί η πραγματική γωνιαία μετατόπιση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό για κάθε εξεταζόμενο. Αυτές οι μετρήσεις μπορούσαν να γίνουν πριν την εφαρμογή του συστήματος καταγραφής των οφθαλμικών κινήσεων. Οι ακούσιες κινήσεις που μετρήθηκαν δεν ξεπερνούσαν ποτέ σε μέγεθος τις 0.4°, οπότε καταλήξαμε στο συμπέρασμα ότι η παραγωγή αιθουσαίου ερεθίσματος που παρεισέφρευε στο αυχενικό ερέθισμα εξαιτίας της μη πλήρους (ατελούς) σταθεροποίησης της κεφαλής ήταν αμελητέα.

Προκειμένου να αποφευχθεί η μετατόπιση της κεφαλής κατά τη διάρκεια του αυχενικού ερεθίσματος θα μπορούσε ενδεχομένως να χρησιμοποιηθεί μια σταθεροποιημένη στη γη, αμετακίνητη, συσκευή σταθεροποίησης της κεφαλής. Σ' αυτή την περίπτωση όμως θα καταργούνταν η μη προβλεψιμότητα των αυχενικών ερεθισμάτων όπως και η ταχεία επίτευξη και τυχαιοποίηση των καταγραφών.



ΜΕΤΡΗΣΕΙΣ ΟΦΘΑΛΜΙΚΩΝ ΚΙΝΗΣΕΩΝ

Η καταγραφή των παραμέτρων των οριζόντιων οφθαλμικών κινήσεων έγινε με τη μέθοδο της αντανάκλασης υπερέρυθρης ακτινοβολίας που προερχόταν από ειδική συσκευή (IRIS, Skalar Medical, Delft, The Netherlands), με δυνατότητα ανάλυσης 2 arc/min. Αυτή συνίστατο σε μια ειδική κάσκα που εφαρμοζόταν σταθερά, ώστε να μην μετακινείται στη διάρκεια της εξέτασης, στην κεφαλή του εξεταζόμενου. Πάνω σ' αυτήν ήταν συνδεδεμένος ένας μεταλλικός σκελετός που τοποθετούνταν ακριβώς μπροστά από τους οφθαλμούς του εξεταζόμενου και έφερε ένα ζεύγος φωτοϋποδοχέων της αντανακλώμενης ακτινοβολίας μπροστά από κάθε οφθαλμό. Αυτοί τοποθετούνταν μπροστά από το σκληροκερατοειδές όριο κάθε οφθαλμού. Οι οφθαλμοί δέχονταν διάχυτα υπερέρυθρη ακτινοβολία, οπότε σε μια κίνηση του οφθαλμού προς τη μια πλευρά ο ένας φωτοϋποδοχέας του ζεύγους ευρισκόμενος μπροστά από την σκουρόχρωμη ίριδα δεχόταν αντανάκλαση μικρότερου ποσού ακτινοβολίας σε σχέση με τον άλλο, που ευρισκόμενος μπροστά από τον λευκό σκληρό, δεχόταν αντανάκλαση μεγαλύτερου ποσού ακτινοβολίας. Αυτές οι διαφορές της αντανακλώμενης ακτινοβολίας μεταξύ των δύο φωτοϋποδοχέων σηματοδοτούσαν τη θέση του οφθαλμού κάθε στιγμή.

Το σύστημα αυτό, αντανάκλασης της υπερέρυθρης ακτινοβολίας είναι γραμμικό (3%) για ένα εύρος οριζόντιων μετατοπίσεων του οφθαλμού $\pm 20^\circ$ και αποδίδει την ταχύτητα κίνησης του οφθαλμού με on-line ηλεκτρονική παραγωγή (ταχύτητα = πρώτη παράγωγος της θέσης) του σήματος της θέσης του οφθαλμού.

Επιλέχθηκε η συσκευή της υπερέρυθρης ακτινοβολίας για την καταγραφή των οφθαλμικών κινήσεων και όχι αυτή του σκληρικού πηνίου (scleral coil), εξαιτίας της μεγάλης διάρκειας του πειράματος, το οποίο τυπικά διαρκούσε 1 ώρα ή και περισσότερο και της ισχυρής αλληλεπίδρασης που παρουσιάζει το σκληρικό πηνίο με την συσκευή περιστροφής της κεφαλής.

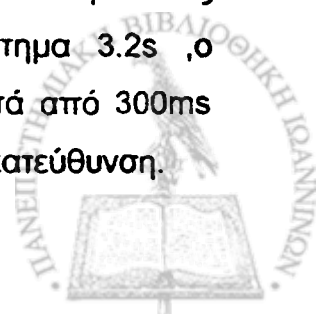


ΟΔΗΓΙΕΣ ΚΑΙ ΕΚΤΕΛΕΣΗ ΤΟΥ ΠΕΙΡΑΜΑΤΟΣ

Πριν να αρχίσει η εξέταση ζητούσαμε από τους εξεταζόμενους να χαλαρώσουν όσο το δυνατόν περισσότερο τους αυχενικούς τους μύς και να μην υποβοηθούν ούτε να αντιστέκονται στις μετατοπίσεις της κεφαλής ώστε αυτές να γίνονται απολύτως παθητικά. Σε συνθήκες απόλυτου σκότους και φορώντας ωτοασπίδες προκειμένου να ελαχιστοποιηθεί η πιθανότητα εξωτερικοί ήχοι να επηρεάσουν τον προσανατολισμό τους, οι εξεταζόμενοι έπαιρναν την οδηγία να προσηλώνουν στο φωτεινό στόχο που άναβε και έμενε αναμμένος για 3.2 δευτερόλεπτα είτε κατευθείαν εμπρός είτε σε έκκεντρη θέση 7° δεξιά ή αριστερά. Ακολούθως ο φωτεινός στόχος έσβηνε και 300ms μετά, ακολουθούσε η μετακίνηση του εδράνου και /ή της διάταξης συγκράτησης της κεφαλής από την πρωτεύουσα θέση όπου η κεφαλή και ο κορμός βρίσκονταν ευθειασμένοι, προς τα δεξιά ή προς τα αριστερά (σχήμα 6).

Η προσήλωση στο στόχο πριν την εφαρμογή του ερεθίσματος (αμιγώς αιθουσαίου, αμιγώς αυχενικού ή συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού) εισήγαγε την αρχική θέση του οφθαλμού σαν μία παράμετρο (initial eye position: IEP). Στον εξεταζόμενο δεν δινόταν καμία άλλη εντολή κατά τη διάρκεια εφαρμογής των απρόβλεπτων περιστροφικών ερεθισμάτων. Επομένως το περιστροφικό ερέθισμα θα μπορούσε να κατευθύνεται προς τη θέση όπου αρχικά βρισκόταν ο οφθαλμός προσηλώνοντας στο φωτεινό στόχο (κατάσταση που συμβολίσαμε ως ΟΜΟΙΑ) ή αντίθετα από αυτήν (κατάσταση που συμβολίσαμε ως ΑΝΤΙΘΕΤΗ) στα βήματα της μελέτης που γίνονταν με έκκεντρη αρχική θέση του οφθαλμού. Η τρίτη κατάσταση (κατάσταση ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ) προέκυπτε από την προσήλωση των οφθαλμών στο στόχο κατευθείαν εμπρός πριν από την εφαρμογή του περιστροφικού ερεθίσματος.

Σαν κατεύθυνση του αυχενικού ερεθίσματος ορίστηκε η κατεύθυνση μετατόπισης της κεφαλής σε σχέση προς τον κορμό. Επομένως ενεργοποιώντας την κατάλληλη εντολή στον υπολογιστή παραγωγής των ερεθισμάτων άρχιζε το κάθε βήμα, κατά το οποίο εμφανιζόταν ο φωτεινός στόχος κατευθείαν εμπρός ή σε έκκεντρη θέση για διάστημα 3.2s, ο εξεταζόμενος προσήλωνε σ' αυτόν, ακολούθως έσβηνε και μετά από 300ms εφαρμοζόταν το περιστροφικό ερέθισμα προς τη μία ή την άλλη κατεύθυνση.



Επειδή, όμως, το να προσηλώνει κανείς σ' ένα φωτεινό στόχο για λίγες εκατοντάδες χιλιοστά του δευτερολέπτου πριν την έναρξη των περιστροφικών ερεθισμάτων θα μπορούσε να δημιουργήσει, και ως εκ τούτου να υπεισέλθει, η έννοια του «φανταστικού στόχου» και, ως αποτέλεσμα αυτού, ακολούθως το βλέμμα θα μπορούσε να επανατοποθετηθεί εκουσίως και να μην πρόκειται πια για αντανάκλαστικές αλλά για εκούσιες κινήσεις, στα παραπάνω βασικά βήματα της μελέτης, αναμείχθηκαν, κατά εντελώς τυχαίο τρόπο άλλα, στη διάρκεια των οποίων μετά το σβήσιμο του φωτεινού στόχου δεν ακολουθούσε καμιά κίνηση του εδράνου ή της διάταξης συγκράτησης της κεφαλής. Προκειμένου δηλαδή να επιβεβαιωθεί η υπόθεση ότι οι παραγόμενες ταχείες οφθαλμικές κινήσεις προήρχοντο πράγματι από τα εφαρμοζόμενα αισουσαία και αυχενικά ερεθίσματα και δεν πραγματοποιούνταν από τον εξεταζόμενο με σκοπό να επιστρέψει τους οφθαλμούς στον αρχικό φωτεινό στόχο, δόθηκαν ενδιάμεσα αυτά τα ερεθίσματα κατά τα οποία δεν συνέβαινε καμιά μετακίνηση των συσκευών.

Πρόεκυψαν επομένως ένδεκα συνδυασμοί, δηλαδή εννέα συνδυασμοί των τριών διαφορετικών εφαρμοζόμενων ερεθισμάτων (αιθουσαίο, αυχενικό και συνδυασμένο αισουσαίο και αυχενικό προς τα δεξιά ή προς τα αριστερά) με τις τρεις διαφορετικές καταστάσεις (ΟΜΟΙΑ, ΑΝΤΙΘΕΤΗ και ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ) καθώς και δύο χωρίς καμιά κίνηση των συσκευών μετά την εμφάνιση του φωτεινού στόχου είτε κατευθείαν εμπρός, είτε έκκεντρα, δεξιά ή αριστερά. Καθένας από τους ένδεκα αυτούς συνδυασμούς επαναλαμβάνονταν τουλάχιστον τέσσερις φορές σε κάθε καταγραφή, με τα βήματα να εφαρμόζονται κατά εντελώς τυχαίο τρόπο από τον εξεταστή έτσι ώστε το ερέθισμα να είναι απολύτως απρόβλεπτο.

Μετά από κάθε βήμα η κεφαλή και ο κορμός επανατοποθετούνταν στην αρχική θέση και ακολουθούσε ένα μικρό διάλειμμα, τουλάχιστον 10 δευτερολέπτων προκειμένου να αποφευχθούν τυχόν επιδράσεις στο επόμενο βήμα.

Ο εξεταστής κατέβαλλε ιδιαίτερη φροντίδα προκειμένου να διατηρούνται οι εξεταζόμενοι συνεχώς σε εγρήγορση, επικοινωνώντας λεκτικά μαζί τους και καθορίζοντας την έναρξη των διαλειμμάτων τα οποία γίνονταν μετά από εννέα επαναλήψεις. Επίσης καθόριζε την έναρξη του κάθε βήματος (ενεργοποιώντας την κατάλληλη εντολή στον υπολογιστή παραγωγής των ερεθισμάτων) και

παρακολουθούσε την πορεία της εκτέλεσής του μέσω του υπολογιστή καταγραφής των απαντήσεων, ώστε να παρέμβει σε τυχόν μεταβολή των συνθηκών.

Πρέπει να τονισθεί ότι κατά το σχεδιασμό και την εκτέλεση της μελέτης δόθηκε μέριμνα στο να αποκλεισθεί οποιοδήποτε σταθερό σημείο αναφοράς που είναι γνωστό ότι μπορεί να μεταβάλλει το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό(213).Επιπλέον κατά τη διάρκεια των καταγραφών οι εξεταζόμενοι φορούσαν ωτοασπίδες, ώστε να ελαχιστοποιηθεί η πιθανότητα ήχοι προερχόμενοι από το εξωτερικό περιβάλλον να επηρεάσουν τον προσανατολισμό τους.

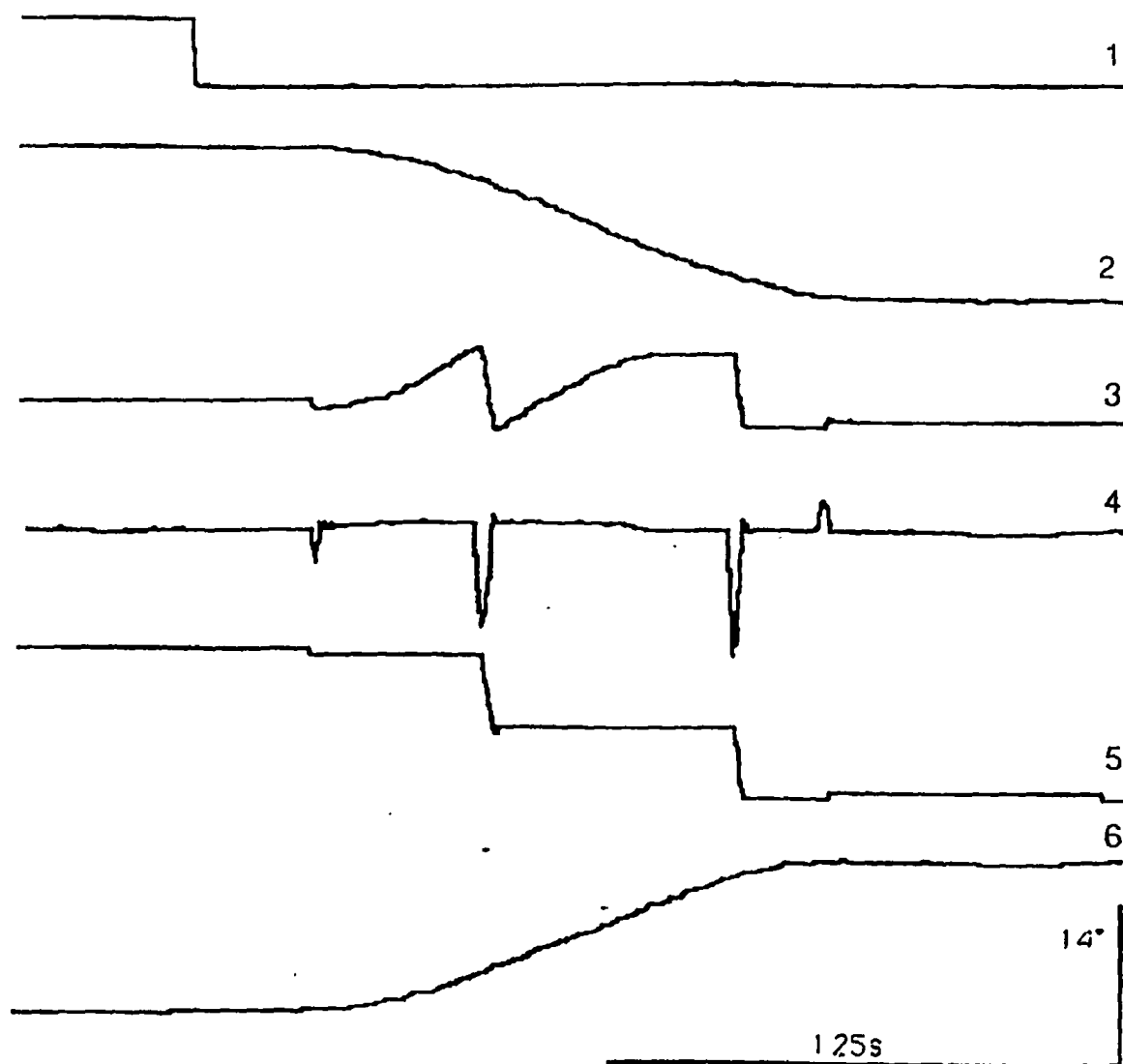
Προκειμένου να εκτιμηθεί η πιθανότητα να παράγεται ψευδώς από το αυχενικό ερέθισμα αντίληψη μετακίνησης της κεφαλής, ζητούσαμε από τα εξεταζόμενα άτομα κατά τακτά διαστήματα να περιγράψουν ποιο τμήμα του σώματος είχαν την εντύπωση πως είχε μετακινηθεί κατά τη διάρκεια του ερεθίσματος που είχε μόλις προηγηθεί (34).

ΚΑΤΑΓΡΑΦΗ ΤΩΝ ΔΕΔΟΜΕΝΩΝ ΚΑΙ ΑΝΑΛΥΣΗ

Τα σήματα της θέσης και της ταχύτητας του δεξιού οφθαλμού, της θέσης του εδράνου, της διάταξης συγκράτησης της κεφαλής στο χώρο και του κατοπτρικού γαλβανομέτρου καθώς και του σήματος ανάμματος-σβησίματος της φωτεινής πηγής καταγράφονταν σε δεύτερο ηλεκτρονικό υπολογιστή μέσω ειδικού καταγραφικού προγράμματος (Polygraph) και αποθηκεύονταν σε σκληρό δίσκο προκειμένου να αναλυθούν σε δεύτερο χρόνο. Η μετατροπή του αναλογικού σήματος σε ψηφιακό γινόταν μέσω ειδικής κάρτας με δειγματοληψία 200 μετρήσεων ανά δευτερόλεπτο.

Η βαθμονόμηση της θέσης του οφθαλμού γινόταν πριν την έναρξη της καταγραφής και κατά τη διάρκεια της, συνήθως μετά την ολοκλήρωση δώδεκα βημάτων. Για τη βαθμονόμηση ο εξεταζόμενος προσήλωνε στο σταθερό φωτεινό στόχο που έμενε συνεχώς αναμμένος κατευθείαν εμπρός του, ενώ υποβαλλόταν επανειλημμένα σε αισουσαίο ερέθισμα προς τα δεξιά και προς τα αριστερά. Η συνολική οφθαλμική απάντηση που προέκυπτε καθορίζονταν ότι είχε συντελεστή ενίσχυσης (gain) ίσο με τη μονάδα.





Σχήμα 6: Σχηματική αναπαράσταση του παραδείγματος που χρησιμοποιήθηκε για την καταγραφή του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού (πραγματική καταγραφή από εξεταζόμενο). Ο φωτεινός στόχος (ίχνος 1) σβήνει και 300 ms μετά το έδρανο περιστρέφεται 14° προς τα αριστερά (ίχνος 2). Το ίχνος 3 δείχνει το καταγραφόμενο σήμα της θέσης του δεξιού οφθαλμού με την προς τα δεξιά (πάνω) βραδεία φάση να διακόπτεται από ταχείες φάσεις προς τα αριστερά και το ίχνος 4 την ταχύτητα κίνησης του δεξιού οφθαλμού. Μετά την αποσακκαδοποίηση του σήματος της θέσης του οφθαλμού (την αφαίρεση δηλ. των ταχέων φάσεων, ίχνος 5) απομονώνεται αμιγώς η βραδεία φάση του αντανακλαστικού (ίχνος 6) από την οποία υπολογίζεται ο συντελεστής ενίσχυσής του.

Βαθμονομήσεις γινόταν στην έναρξη και κατά τη διάρκεια του πειράματος, συνήθως μετά την ολοκλήρωση 12 βημάτων. Η μέση τιμή από δύο επιτυχείς απαντήσεις βαθμονόμησης χρησιμοποιείτο για την εκτίμηση του πλάτους της μετατόπισης των οφθαλμικών κινήσεων κατά τη διάρκεια των καταγραφών που γίνονταν ανάμεσά τους.

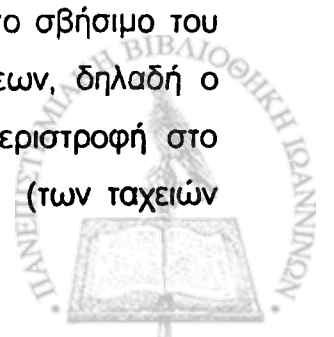
Σημαντικές αποκλίσεις μεταξύ των βαθμονομήσεων θεωρούνταν ότι αντιπροσώπευαν μετατόπιση (γλίστρημα) της συσκευής καταγραφής. Σε αυτή την περίπτωση τα δεδομένα διαγράφονταν και η καταγραφή επαναλαμβάνονταν.

Για την ανάλυση των καταγραφών, διαχωρίστηκαν οι βραδείες και οι ταχείες φάσεις της συνολικής οφθαλμικής απάντησης. Αυτό γινόταν με την αναγνώριση των ταχέων φάσεων (FP) και την αντικατάστασή τους κάτω από συνεχή οπτικό έλεγχο με τα κατάλληλα γραμμικά τμήματα, ενώνοντας τα αντίστοιχα αρχικά με τα τελικά σημεία. Μικρός αριθμός βημάτων όπου διαπιστώθηκε ότι ο οφθαλμός κινούνταν αυτόματα πριν την έναρξη του περιστροφικού ερεθίσματος απορρίφθηκε, όπως επίσης και απαντήσεις που εμπεριείχαν βλεφαρισμούς.

Για κάθε βήμα, το πηλίκο της μετατόπισης της βραδείας φάσης προς τη συνολική μετατόπιση του εδράνου ή της κεφαλής ορίστηκε σαν ο συντελεστής ενίσχυσης μετατόπισης (displacement gain) των βραδέων φάσεων στο τέλος του ερεθίσματος. Ένα ανάλογο πηλίκο χρησιμοποιήθηκε για την μέτρηση της αθροιστικής μετατόπισης (cumulative displacement), η οποία οφειλόταν στις ταχείες φάσεις (fast-phase gain).

Στον συντελεστή ενίσχυσης μετατόπισης δόθηκε θετικό πρόσημο εάν ο οφθαλμός κινούνταν προς την ίδια κατεύθυνση με την απόλυτη ή την σχετική μετακίνηση της κεφαλής (αντι-αντισταθμιστική απάντηση), και αυτό ίσχυσε και για τις βραδείες και για τις ταχείες φάσεις.

Μετρήθηκε επίσης ο λανθάνων χρόνος και το πλάτος της πρώτης αναγνωρίσιμης ταχείας φάσης (ως αναγνωρίσιμες και μετρήσιμες θεωρήσαμε τις ταχείες φάσεις που ήταν πλατύτερες από 0.5°). Η μέτρηση έγινε από την έναρξη του περιστροφικού ερεθίσματος, δηλαδή 300ms μετά το σβήσιμο του φωτεινού στόχου. Η συχνότητα της εμφάνισης ταχειών φάσεων, δηλαδή ο αριθμός των ταχειών φάσεων που εμφανίζονταν σε κάθε περιστροφή στο σκοτάδι και το αθροιστικό πλάτος της «ταχείας» απάντησης (των ταχειών



φάσεων) για κάθε καταγραφή, υπολογίστηκαν ξεχωριστά κατά τη διάρκεια των 1250ms της εφαρμογής του ερεθίσματος.

ΣΤΑΤΙΣΤΙΚΗ ΑΝΑΛΥΣΗ

Η στατιστική σημαντικότητα των αποτελεσμάτων και των αλληλεπιδράσεων που διαπιστώθηκαν στις παραπάνω καταγραφές ελέγχθηκε κυρίως με τη δοκιμασία ανάλυσης μεταβλητότητας (Analysis of Variance-ANOVA), όπου οι δύο παράγοντες που ελήφθησαν υπόψη ήταν: 1) οι υγιείς εθελοντές των οποίων οι οφθαλμικές κινήσεις καταγράφηκαν και 2) η αρχική θέση του οφθαλμού(ΙΕΡ). Στις περιπτώσεις που χρησιμοποιήθηκαν άλλες στατιστικές δοκιμασίες, αυτές αναφέρονται στην παρουσίαση των αποτελεσμάτων.

Η επιλογή της δοκιμασίας αυτής σαν της πιο κατάλληλης για την επεξεργασία των δεδομένων μας στα πειράματα της μελέτης αυτής, προκύπτει από τον ίδιο τον σχεδιασμό τους: σε κάθε ένα από αυτά μελετήθηκαν μια σειρά μεταβλητών παραμέτρων (τρία είδη περιστροφικών ερεθισμάτων με δύο κατευθύνσεις και τρεις διαφορετικές αρχικές θέσεις του βλέμματος σε μια σειρά εξεταζόμενων κατά την εφαρμογή των οποίων μετρήθηκαν δυο συνιστώσες :ο λανθάνων χρόνος εμφάνισης και το πλάτος της πρωτοεμφανιζόμενης ταχείας φάσης) και πώς αυτές αλληλεπιδρούν μεταξύ τους. Οι μεταβλητές αυτές δεν ήταν ανεξάρτητες μεταξύ τους και κατά συνέπεια η χρήση απλών στατιστικών δοκιμασιών (όπως το student t-test), όπου οι μεταβλητές αυτές θα μεταχειρίζονταν ως ανεξάρτητες μεταξύ τους, δεν ήταν κατάλληλη.

Ο μη παραμετρικός έλεγχος του Friedman (Friedman rank test) χρησιμοποιήθηκε για την μετα-ανάλυση των αποτελεσμάτων. Εδραίωσε σε όλες τις περιπτώσεις τις στατιστικές σημαντικότητες που διαπιστώθηκαν με την ANOVA. (Σημειώνεται εδώ ότι παραμετρικοί καλούνται οι έλεγχοι, όταν υποθέτουμε ότι οι μορφές των υποκείμενων κατανομών είναι γνωστές και μόνο οι τιμές κάποιων παραμέτρων δεν είναι γνωστές. Εάν τα δεδομένα μας δεν συμφωνούν με αυτές τις υποθέσεις τότε πρέπει να χρησιμοποιούνται στη θέση τους οι μη παραμετρικές μέθοδοι της επαγωγικής στατιστικής, που κάνουν λιγότερες υποθέσεις όσον αφορά στη φύση των υποκείμενων πληθυσμών).



Μελετήθηκαν επίσης οι συσχετίσεις ανάμεσα στις δύο μεταβλητές που μας ενδιέφεραν (λανθάνων χρόνος και εύρος της πρώτης ταχείας φάσης) , με την πολυπαραγοντική δοκιμασία (πολλαπλής μεταβλητότητας) (MANOVA), όπου ελέγχθηκαν τα αποτελέσματα των διαφόρων μεταβλητών ταυτόχρονα.

2° ΠΕΙΡΑΜΑ

Μελέτη των απαντήσεων μετά από αυχενικό και αιθουσαίο ερεθισμό σε συνθήκες οπτικού αντιπερισπασμού

Στο πείραμα που ακολούθησε («σειρές οπτικού περισπασμού»), πέντε υγιείς εθελοντές εξετάσθηκαν ακολουθώντας τις ίδιες διαδικασίες με αυτές που ήδη αναφέρθηκαν στο βασικό πείραμα, με τη διαφορά ότι τους ζητήθηκε να μην εστιάζουν στο φωτεινό σημείο, όταν αυτό εμφανιζόταν στην έκκεντρη θέση (7°). Αυτό το τελευταίο πείραμα σχεδιάστηκε προκειμένου να πιστοποιήσει εάν η αλλαγή της κατεύθυνσης του βλέμματος αυτή καθεαυτή ή απλά και μόνο η εμφάνιση της φωτεινής κηλίδας, σαν οπτικό ερέθισμα, ήταν υπεύθυνη για τα αποτελέσματα που παρατηρήθηκαν στο κύριο πείραμα, δεδομένου ότι έχει αποδειχθεί πως η όραση είναι ικανή να μεταβάλλει τις οφθαλμικές κινήσεις που προκαλούνται από αιθουσαίο ερεθισμό (214). Πραγματοποιήθηκαν και τα τρία είδη περιστροφικών ερεθισμάτων, αιθουσαίο, αυχενικό και συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό, με τις τρεις διαφορετικές αρχικές θέσεις του φωτεινού στόχου (κατευθείαν εμπρός, 7° δεξιά και 7° αριστερά), τον οποίο οι εξεταζόμενοι έλαβαν την εντολή να αγνοούν.



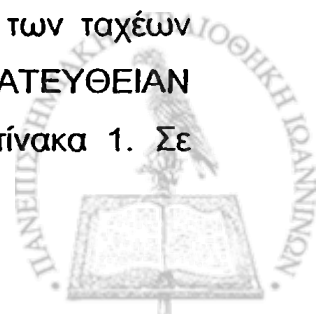
I. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

1. Απαντήσεις σε αιθουσαίο ερέθισμα

Οι απαντήσεις στο αιθουσαίο ερέθισμα που εφαρμόσαμε, αποτελούνταν από μια αντισταθμιστική βραδεία φάση, η οποία διακόπτονταν μετά από ποικίλο χρονικό διάστημα, που κυμαινόταν συνήθως γύρω στα 400 ms, από ταχείες φάσεις αντι-αντισταθμιστικές που έτειναν να επαναφέρουν τον οφθαλμό προς την κατεύθυνση της μετακίνησης του εδράνου. Στις περισσότερες περιπτώσεις, κατά τη διάρκεια της κίνησης του εδράνου στο σκοτάδι, εκλύονταν περισσότερες από μία ταχείες φάσεις. Στο σχήμα 9, φαίνεται ο λανθάνων χρόνος εμφάνισης της πρώτης αντι-αντισταθμιστικής ταχείας φάσης σε σχέση με το εύρος από όλες τις καταγραφές και για όλους τους εξεταζόμενους και για τις τρεις πιθανές αρχικές θέσεις του οφθαλμού, ενώ στο σχήμα 10 Α φαίνονται οι μέσες τιμές και οι αποκλίσεις του λανθάνοντος χρόνου και του εύρους της πρώτης ταχείας φάσης.

Στην κατάσταση που ορίστηκε ως ΑΝΤΙΘΕΤΗ, οι ταχείες φάσεις εμφανίστηκαν ενωρίτερα, με μικρότερο δηλαδή λανθάνοντα χρόνο που έφθανε κατά μέσο όρο τα 400ms, παρουσιάζοντας μάλιστα στατιστική σημαντικότητα στην μετρούμενη διαφορά, από τις ταχείες φάσεις που εκλύθηκαν όταν το βλέμμα παρέμενε κατευθείαν εμπρός (κατάσταση ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ) πριν την έναρξη της κίνησης του εδράνου, ενώ οι ταχείες φάσεις που παρατηρήθηκαν στην κατάσταση ΟΜΟΙΑ εμφανίστηκαν αργότερα από όλες (παρουσίαζαν δηλαδή μεγαλύτερο λανθάνοντα χρόνο εμφάνισης από τις ταχείες φάσεις και των δύο καταστάσεων). Δεν αναδείχθηκε στατιστική σημαντικότητα στην αλληλεπίδραση ανάμεσα στους παράγοντες: εξεταζόμενοι και αρχική θέση του οφθαλμού.

Βρέθηκε επίσης ότι το εύρος της πρώτης ταχείας φάσης εξαρτιόταν από την αρχική κατεύθυνση του βλέμματος πριν την εφαρμογή του ερεθίσματος. Το εύρος αυτό έφθανε σε μια μέση τιμή $9.6 \pm 6.6^\circ$ όταν η αρχική θέση του οφθαλμού ήταν στην αντίθετη κατεύθυνση από το επακόλουθο ερέθισμα και ήταν μεγαλύτερο σε στατιστικά σημαντικό βαθμό από το εύρος των ταχέων φάσεων που παρατηρήθηκαν στις άλλες δύο καταστάσεις ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ (4.3 ± 4) και ΟΜΟΙΑ (3.8 ± 3.2), όπως φαίνεται στον πίνακα 1. Σε



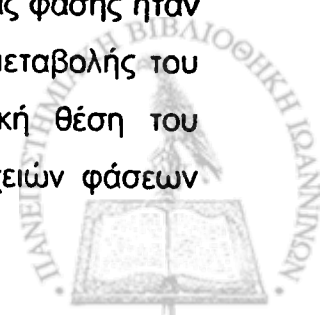
σχέση με το εύρος δεν αναδείχθηκε στατιστική σημαντικότητα στην αλληλεπίδραση των παραγόντων εξεταζόμενοι και αρχική θέση του οφθαλμού.

Συνολικά, διαπιστώθηκε ότι ο λανθάνων χρόνος και το εύρος της πρώτης ταχείας φάσης συσχετίζονταν στατιστικά σημαντικά, δηλαδή όσο μικρότερος ήταν ο λανθάνων χρόνος εμφάνισης της πρώτης ταχείας φάσης, τόσο μεγαλύτερο ήταν το εύρος της. Η σημαντικότητα αναδείχθηκε με τη χρήση της δοκιμασίας Pearson που απέδωσε $\rho = -0.532$ και $P < 0.001$. (Ο συντελεστής συσχέτισης του Pearson είναι ένα καθαρός αριθμός, χωρίς αντίστοιχες μονάδες μέτρησης. Επισημαίνεται ότι σε ένα υποκείμενο πληθυσμό από τον οποίο επιλέγεται το δείγμα των σημείων (x_i, y_i) , η συσχέτιση μεταξύ των μεταβλητών X (οριζόντιος άξονας) και Y (κάθετος άξονας) συμβολίζεται με ρ . Η συσχέτιση ποσοτικοποιεί τη δύναμη της γραμμικής σχέσης μεταξύ των αποτελεσμάτων x και y ή τον μέσο όρο του γινομένου των τυπικών κανονικών αποκλίσεων των X και Y).

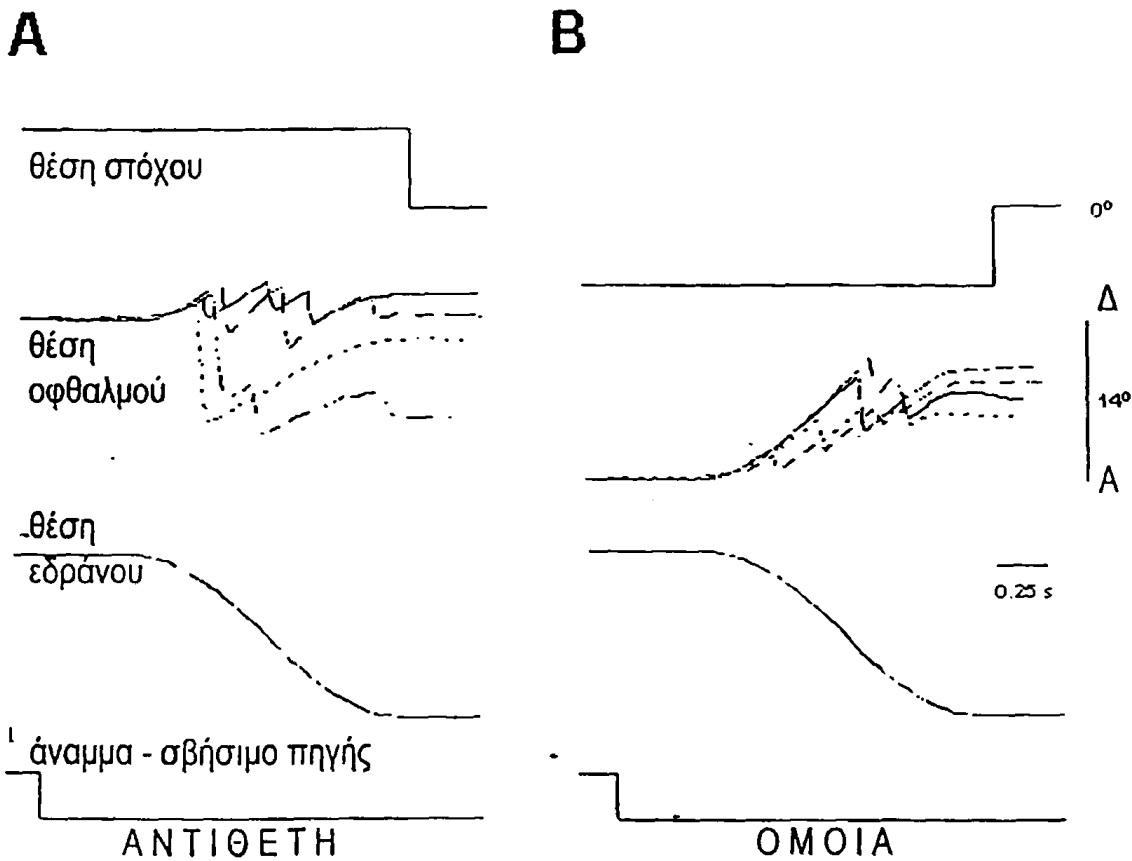
Η ταυτόχρονη ανάλυση μεταβλητότητας και των δύο εξαρτημένων μεταβλητών (λανθάνων χρόνος και εύρος) απέδειξε την επίδραση της αρχικής θέσης του οφθαλμού σε αυτές, όπως προηγουμένως περιγράφηκε (MANOVA, $F=13.0$, $P < 0.0001$).

Δεν διαπιστώθηκε μεταβολή ούτε στο λανθάνοντα χρόνο ούτε στο μέγεθος του πλάτους της πρώτης ταχείας φάσης ανάμεσα στις τέσσερις σειρές συνεχόμενων καταγραφών στον ίδιο εξεταζόμενο, γεγονός που αποκλείει ένα πιθανό αποτέλεσμα μάθησης. Ο έλεγχος των δεδομένων, προκειμένου να αποκλειστεί η μάθηση έγινε με τη δοκιμασία 3×4 ANOVA, με σχεδιασμό επανειλημμένων μετρήσεων, λαμβάνοντας τις τρεις αρχικές κατευθύνσεις του βλέμματος (που ορίστηκαν σαν καταστάσεις ANTIΘΕΤΗ, ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ και ΟΜΟΙΑ) και τις καταγραφές (1^η, 2^η, 3^η και 4^η) σαν εντός των ομάδων των εξεταζομένων παράγοντες (as the within-subjects factors).

Η αθροιστική, συνολική μετατόπιση του οφθαλμού που οφειλόταν στις ταχείες φάσεις, κατά την κατάσταση όπου το βλέμμα κατευθυνόταν κατευθείαν εμπρός πριν την εφαρμογή του ερεθίσματος, έφθασε περίπου στο ήμισυ της μετατόπισης του εδράνου, ενώ το εύρος μετατόπισης της βραδείας φάσης ήταν σχεδόν ίσο με τη μονάδα. Κατ' αναλογία προς το εύρημα της μεταβολής του εύρους της πρώτης ταχείας φάσης σε σχέση με την αρχική θέση του βλέμματος, διαπιστώθηκε ότι και το αθροιστικό εύρος των ταχειών φάσεων



ήταν υψηλότερο στην ΑΝΤΙΘΕΤΗ κατάσταση σε στατιστικά σημαντικό βαθμό, ενώ ήταν μικρότερο στην κατάσταση ΟΜΟΙΑ, όπως φαίνεται στον Πίνακα 2.



Σχήμα 7A, B. Δεδομένα καταγραφών από τον ίδιο εθελοντή που τοποθετήθηκαν το ένα πάνω στο άλλο και που αναδεικνύουν την επίδραση των έκκεντρων οφθαλμικών θέσεων των 7° στις ταχείες φάσεις απαντήσεως του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Στο A οι οφθαλμοί κατευθύνονταν προς τα δεξιά πριν την περιστροφή του εδράνου προς τα αριστερά (κατάσταση ΑΝΤΙΘΕΤΗ). Αυτή η αρχική θέση του οφθαλμού είχε σαν αποτέλεσμα στις δύο από τις τυπωμένες καταγραφές να εκλυθούν ευρείες, συχνές αντι-αντισταθμιστικές ταχείες φάσεις προς τα αριστερά, που οδήγησαν στη μετατόπιση του οφθαλμού προς την πρωτεύουσα θέση σε πολύ μικρό λανθάνοντα χρόνο. Στις άλλες δύο καταγραφές που απεικονίζονται, οι ταχείες φάσεις ήταν παρόμοιες, οδηγώντας τελικά τους οφθαλμούς σε μια έκκεντρη θέση. Στο σχήμα B (ΟΜΟΙΑ κατάσταση) η αρχική κατεύθυνση του βλέμματος στις 7° αριστερά πριν την περιστροφή του εδράνου (ΙΕΡ) ακολουθήθηκε από την έκλυση λίγων ταχειών φάσεων προς τα αριστερά με μικρό πλάτος, οι οποίες εμφανίσθηκαν μετά από μακρό λανθάνοντα χρόνο.



Τέλος, όχι μόνο το εύρος και ο λανθάνων χρόνος αλλά και η μέση συχνότητα εμφάνισης αντι-αντισταθμιστικών ταχειών φάσεων σε κάθε καταγραφή φάνηκε να μεταβάλλεται συστηματικά ανάλογα με την αρχική θέση του οφθαλμού (Πίνακας 2). Επομένως, η κατάσταση ΑΝΤΙΘΕΤΗ οδήγησε στην ευόδωση της εμφάνισης αντι-αντισταθμιστικών ταχειών φάσεων. Προκειμένου να υπολογισθεί η συχνότητα εμφάνισης, μετρήθηκαν οι αντι-αντισταθμιστικές ταχείες φάσεις που ήταν πλατύτερες από ένα όριο, που αυθαίρετα ορίστηκε στις 0.5° .

Οι καταγραφές στις οποίες δεν διαπιστώθηκε έκλυση ταχειών φάσεων συμπεριλήφθηκαν στη στατιστική ανάλυση. Για να γίνει αυτό τους αποδόθηκε λανθάνων χρόνος εμφάνισης 1250 ms, όσο δηλαδή ήταν η διάρκεια του ερεθίσματος, που αποτελούσε και τη μέγιστη περίοδο παρατήρησης, και πλάτος 0 μοιρών.

2.Απαντήσεις στον ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα

Κατά τη διάρκεια της περιστροφής του κορμού κάτω από την ακίνητη κεφαλή, στις περισσότερες περιπτώσεις, όταν ο εξεταζόμενος κοιτούσε κατευθείαν εμπρός πριν την εφαρμογή του αμιγώς αυχενικού ερεθίσματος, παρατηρήθηκε πολύ μικρή συνολική μετακίνηση των οφθαλμών. Οι ταχείες οφθαλμικές κινήσεις ήταν πολύ χαμηλές σε εύρος (οι περισσότερες βρέθηκαν μικρότερες από 4°) και συχνά παρουσίαζαν ποικιλία ως προς την κατεύθυνση, όντας άλλοτε αντισταθμιστικές και άλλοτε αντι-αντισταθμιστικές. Ωστόσο, παρά το γεγονός ότι δεν παρατηρήθηκε συνεπές τυπικό νυσταγματικό φαινόμενο κατά τη διάρκεια του αυχενικού ερεθισμού, οι ταχείες οφθαλμικές κινήσεις που εμφανίστηκαν θα αναφέρονται στο εξής σαν ταχείες φάσεις του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, προκειμένου να διατηρηθεί η συζήτηση σε συμφωνία με την προϋπάρχουσα βιβλιογραφία. Αξίζει να σημειωθεί ότι ακόμη και στη διάρκεια του ίδιου ερεθίσματος οι εκλυόμενες ταχείες φάσεις μπορούσαν να έχουν διαφορετικές κατευθύνσεις (με εύρος από -4.0° έως $+3.0^\circ$).

Οι λανθάνοντες χρόνοι εμφάνισης των ταχειών φάσεων δεν διέφεραν στατιστικά σημαντικά στις τρεις καταστάσεις που μετρήθηκαν με βάση την αρχική κατεύθυνση του βλέμματος ΑΝΤΙΘΕΤΗ, ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ και



ΟΜΟΙΑ, όπως φαίνεται στον Πίνακα 2. Στην κατάσταση ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ, έκλυση ταχειών φάσεων παρατηρήθηκε σε 11 από τις 36 συνολικές καταγραφές. Η εμφάνισή τους, όμως, ευοδώθηκε στην κατάσταση ΟΜΟΙΑ, όπου ταχείες φάσεις παρατηρήθηκαν σε 18 από τις 36 καταγραφές και ήταν τυπικά αντισταθμιστικές σε κατεύθυνση στην πλειονότητα των περιπτώσεων, αφού εκλούσαν προς την κατεύθυνση της μετατόπισης του κορμού (φαίνεται στο σχήμα 10).

Αντιθέτως, στην κατάσταση ΑΝΤΙΘΕΤΗ, όπου η σχετική μετατόπιση της κεφαλής γινόταν προς την αντίθετη κατεύθυνση από αυτήν της αρχικής θέσης του βλέμματος, οι εκλούμενες ταχείες φάσεις ήταν συνήθως αντισταθμιστικές και εμφανιζόταν περίπου στο 50% των συνολικών καταγραφών. Τα αποτελέσματα από τις μετρήσεις του πλάτους και του αθροιστικού συντελεστή ενίσχυσης των ταχειών φάσεων και για τις τρεις πιθανές καταστάσεις φαίνονται στους Πίνακες 2 και 3, αντίστοιχα.

Η επίδραση του ερεθισμού των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα εκτιμήθηκε περαιτέρω συγκρίνοντας τα απόλυτα μεγέθη των ταχειών φάσεων που παρατηρήθηκαν στις δύο καταστάσεις ΑΝΤΙΘΕΤΗ και ΟΜΟΙΑ. Πραγματικά βρέθηκε να υπάρχει οριακή στατιστική σημαντικότητα ($F=4.3$, $P=0.04$) ανάμεσά τους, που δείχνει ότι οι αντισταθμιστικές ταχείες φάσεις είχαν υψηλότερο απόλυτο μέγεθος, δηλαδή η επικρατούσα κατεύθυνση ήταν προς την κατεύθυνση της σχετικής μετακίνησης του κορμού. Όπως και στην περίπτωση του αιθουσο-οφθαλμικού αντανakλαστικού δεν διαπιστώθηκε μάθηση κατά τη διάρκεια των επαναλαμβανόμενων μετρήσεων, γεγονός που αποδείχθηκε με τη δοκιμασία ANOVA, σχεδιασμένη για επανειλημμένες μετρήσεις.

Στην κατάσταση ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ, με το βλέμμα στην κατευθείαν εμπρός θέση πριν την εφαρμογή του ερεθίσματος, εκλύθηκαν σημαντικά λιγότερες ταχείες φάσεις, όπως φαίνεται και στον Πίνακα 3 (μικρότερη συχνότητα εμφάνισης ταχειών φάσεων).



θέση στόχου



0°

θέση οφθαλμού



A

14°

Δ

ταχύτητα οφθαλμού



200° / s

κορμός στο χώρο

κεφαλή σε σχέση με κορμό

ροπή στρέψης
(κεφαλή προς κορμό)

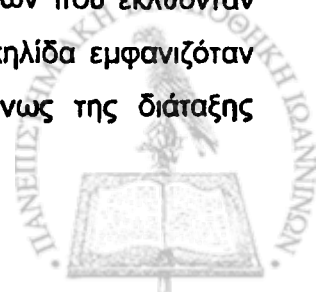
άναμμα - σβήσιμο πηγής (Laser)



1 s

0.2 Nm

Σχήμα 8 Αντιπροσωπευτικό παράδειγμα των οφθαλμικών κινήσεων που εκλύονταν μετά την οριζόντια περιστροφή του αυχένα (NECK). Η φωτεινή κηλίδα εμφανιζόταν στις 7° έκκεντρα προς τα αριστερά (L). Η περιστροφή συγχρόνως της διάταξης



συγκράτησης της κεφαλής και του εδράνου με την ίδια ταχύτητα αλλά σε αντίθετες μεταξύ τους κατευθύνσεις οδήγησε σε μετατόπιση του κορμού 14° στο χώρο προς τα δεξιά κάτω από την σταθερή κεφαλή (σχετική μετακίνηση της κεφαλής προς τα αριστερά, δηλ προς την ίδια κατεύθυνση της απόκλισης του βλέμματος πριν την έναρξη του ερεθίσματος). Η τεχνική της υπερέρυθρης ακτινοβολίας χρησιμοποιήθηκε για την καταγραφή των οφθαλμικών κινήσεων. Μια ταχεία φάση προς τα δεξιά εμφανίστηκε με μικρό λανθάνοντα χρόνο που επανέφερε τους οφθαλμούς προς το κέντρο —σημειώνεται πως η κατεύθυνσή της είναι αντισταθμιστική προς την σχετική μετατόπιση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό. Δεν εμφανίζεται αναγνωρίσιμη βραδείας φάσης απάντηση.

Κατά τα διάρκειά του ερεθισμού των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα καταγράφηκαν βραδείας φάσης οφθαλμικές κινήσεις, οι οποίες ήταν γενικώς ασθενείς, δηλαδή πολύ μικρού συντελεστή ενίσχυσης μετατόπισης και παρουσίαζαν ποικιλία ως προς την κατεύθυνση, συμπέρασμα το οποίο διατηρήθηκε και για τις τρεις υπό εξέταση καταστάσεις (ΑΝΤΙΘΕΤΗ, ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ και ΟΜΟΙΑ), σχετικά με την αρχική θέση του οφθαλμού. Αναφέρεται ενδεικτικά ότι ο μέσος συντελεστής ενίσχυσης μετατόπισης που μετρήθηκε για την κατάσταση ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ ήταν 0.09 ± 0.14 .

Όσον αφορά στην κατεύθυνση της βραδείας φάσης, διαπιστώθηκε ότι σε πέντε από τους εννέα μάρτυρες, αυτή ακολουθούσε κυρίως την κατεύθυνση της σχετικής μετατόπισης της κεφαλής, ήταν δηλαδή αντι-αντισταθμιστική. Σε ένα άτομο δεν ήταν μετρήσιμη, διότι παρουσίαζε πολύ χαμηλό συντελεστή ενίσχυσης μετατόπισης, ίσο με το μηδέν, οπότε δεν ήταν δυνατός ο καθορισμός της κατεύθυνσης. Ωστόσο, σε τρεις εθελοντές η βραδεία φάση ήταν προς την αντίθετη κατεύθυνση, ήταν δηλαδή αντισταθμιστική. Επομένως φαίνεται πως και η κατεύθυνση της βραδείας φάσης δεν είναι σταθερή, γεγονός που συνάδει με τη σχετική βιβλιογραφία.

Μετά το πέρας της καταγραφής οι εξεταζόμενοι ερωτήθηκαν, εάν κατά τη διάρκεια του αυχενικού ερεθισμού είχαν την ψευδή εμπειρία μετακίνησης της κεφαλής, που συχνά αναφέρεται στη βιβλιογραφία, σε ανάλογα πειράματα



ψυχοφυσικού χαρακτήρα. Κανένας από τους εξεταζόμενους δεν περιέγραψε τέτοιου τύπου ψευδαίσθηση.

Πίνακας 2: Συγκεντρωτικά αποτελέσματα των μετρήσεων του λανθάνοντος χρόνου (A) και του εύρους (B) της πρωτοεμφανιζόμενης ταχείας φάσης που εκλύθηκε κατά τη διάρκεια εφαρμογής του αμιγώς αιθουσαίου, του αμιγώς αυχενικού και του συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος.

A

Ερέθισμα	Λανθάνων χρόνος (ms)				F	P
	Αντίθετη	Κατευθείαν εμπρός	Όμοια			
Αιθουσαίο	401±208	468±201	503±229	19.4	<0.0001	
Αυχενικό	496±177	493±235	460±204	2.1	n.s.	
Συνδυασμένο	383±153	466±191	479±169	7.7	0.001	

B

Ερέθισμα	Πλάτος(°)				F	P
	Αντίθετη	Κατευθείαν εμπρός	Όμοια			
Αιθουσαίο	9.6±6.6	4.3±4.0	3.8±3.2	28.4	<0.0001	
Αυχενικό	2.1±3.5	-0.06±2.6	-6.6±8.4	13.6	<0.0001	
Συνδυασμένο	10.7±5.7	7.5±6.3	6.5±5.4	11.6	<0.0001	

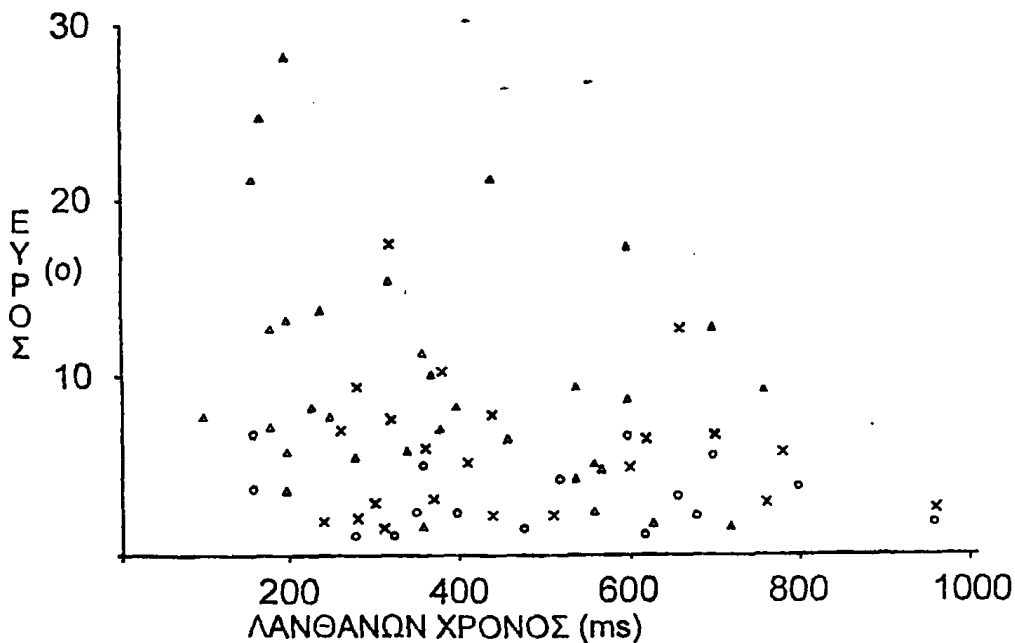
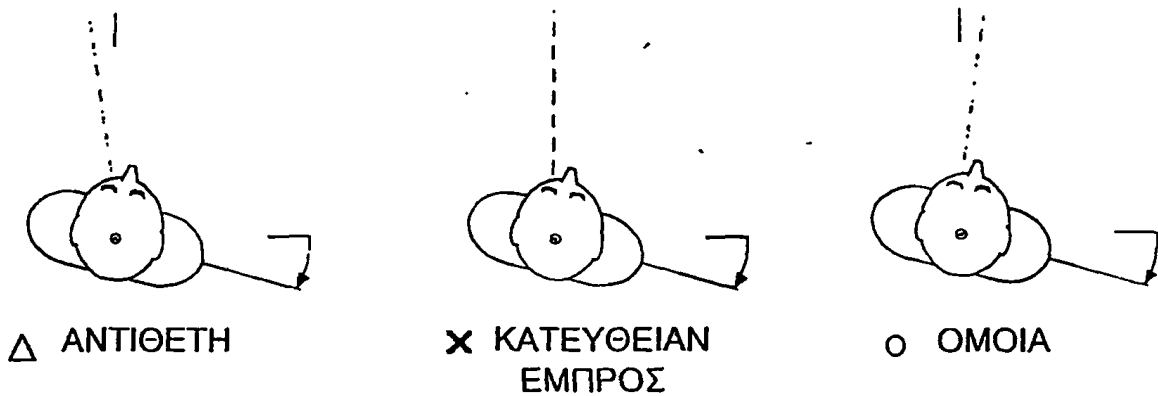
Οι αριθμοί αντιπροσωπεύουν τις μέσες τιμές ± μία τυπική απόκλιση. Το αρνητικό πρόσημο στις τιμές του εύρους των ταχέων φάσεων συμβολίζει την αντισταθμιστική, ενώ το θετικό την αντι-αντισταθμιστική κατεύθυνση της απάντησης. Η στατιστική σημαντικότητα των αποτελεσμάτων (F, P), έχει ληφθεί με την εφαρμογή της δοκιμασίας μεταβλητότητας (2-way factorial ANOVA)

3.Απαντήσεις σε συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα

Τα αποτελέσματα που προέκυψαν από την εφαρμογή του συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος, με την παθητική στροφή της κεφαλής



πάνω από τον ακινητοποιημένο κορμό, έμοιαζαν πολύ με αυτά του αμιγώς αιθουσαίου ερεθίσματος. Διαπιστώθηκε η ίδια εξάρτηση του λανθάνοντος χρόνου εμφάνισης και του πλάτους των ταχειών φάσεων από την αρχική θέση του οφθαλμού, πριν τη εφαρμογή του ερεθίσματος (οι απαντήσεις φαίνονται στο σχήμα 10Γ).



Σχήμα 9 Εδώ απεικονίζονται οι λανθάνοντες χρόνοι εμφάνισης της πρώτης αντι-αντισταθμιστικής ταχείας φάσης που εκλύεται μετά από αιθουσαίο ερεθισμό, σε όλους τους εξεταζόμενους και σε όλες τις καταγραφές. Με τα ανοιχτά τρίγωνα συμβολίζονται τα δεδομένα από τις ταχείες φάσεις που εκλύθηκαν όταν η αρχική θέση του οφθαλμού

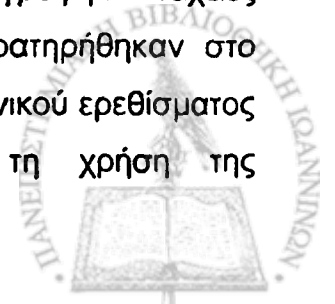
βρισκόταν στην αντίθετη κατεύθυνση από την κατεύθυνση της περιστροφής του εδράνου που ακολουθούσε (κατάσταση ANTIΘΕΤΗ) και φαίνεται ότι καταλαμβάνουν την αριστερή και ανώτερη περιοχή του διαγράμματος. Οι ταχείες φάσεις που εκλύθηκαν στην ΟΜΟΙΑ κατάσταση αντιπροσωπεύονται στο σχήμα με τους κύκλους και συναθροίζονται στο κατώτερο μέρος του διαγράμματος. Τα δεδομένα της κατάστασης ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ συμβολίζονται με σταυρούς και φαίνεται να καταλαμβάνουν ενδιάμεσες θέσεις στο διάγραμμα. Τα αποτελέσματα των καταγραφών στις οποίες δεν καταγράφηκαν ταχείες φάσεις (κυρίως στην κατάσταση ΟΜΟΙΑ) δεν απεικονίζονται. Τα σκαριφήματα στην κορυφή της εικόνας δείχνουν τη μετατόπιση του εδράνου, ενώ οι διακεκομμένες γραμμές παριστάνουν την αντίστοιχη κατεύθυνση του βλέμματος πριν την έναρξη του ερεθίσματος, ώστε να προκύπτουν οι τρεις διαφορετικές καταστάσεις που ελέγχθηκαν.

Πραγματικά ο λανθάνων χρόνος εμφάνισης (μικρότερος) και το εύρος (μεγαλύτερο) της πρώτης αντι-αντισταθμιστικής ταχείας φάσης του συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος ευοδώθηκαν στη ANTIΘΕΤΗ κατάσταση, ενώ βραδύτερες, ως προς το χρόνο εμφάνισης, και μικρότερου πλάτους ταχείες φάσεις παρατηρήθηκαν στην ΟΜΟΙΑ κατάσταση (όπως φαίνεται στον Πίνακα 2). Ο λανθάνων χρόνος και το εύρος της πρωτοεμφανιζόμενης ταχείας φάσης συσχετιζόνταν με στατιστική σημαντικότητα, όπως φάνηκε με τη δοκιμασία Pearson ($\rho=0.57$, $P<0.001$).

Η πολυπαραγοντική ανάλυση της μεταβλητότητας ανέδειξε στατιστικά σημαντική επίδραση της αρχικής θέσης του οφθαλμού ταυτόχρονα και στις δύο μεταβλητές (στον λανθάνοντα χρόνο και στο εύρος, $F=5.6$, $P<0.0001$). Επίσης το αθροιστικό εύρος των ταχειών φάσεων έδειξε να εξαρτάται με τον ίδιο τρόπο από την αρχική θέση του οφθαλμού (φαίνεται στον Πίνακα 3).

Εξετάσθηκε ακόμη, με τον ίδιο τρόπο όπως και στα προηγούμενα ερεθίσματα, (ANOVA σχεδιασμένη για επανειλημμένες μετρήσεις), η πιθανότητα μάθησης της διαδικασίας και επομένως παραμόρφωσης των αποτελεσμάτων, γεγονός το οποίο αποκλείσθηκε από τα υπάρχοντα δεδομένα.

Στο συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα καταγράφηκαν ταχείες φάσεις που είχαν μεγαλύτερο εύρος από αυτές που παρατηρήθηκαν στο μεμονωμένο αιθουσαίο ερέθισμα, άρα, η πρόσθεση του αυχενικού ερεθίσματος επέδρασε στο μέγεθός τους, αυξάνοντάς το. Με τη χρήση της



πολυπαραγοντικής δοκιμασίας μεταβλητότητας (3-way factorial ANOVA) με τις αρχικές θέσεις του οφθαλμού (ΟΜΟΙΑ, ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ, ΑΝΤΙΘΕΤΗ) και τα ερεθίσματα (Αιθουσαίο, Συνδυασμένο Αιθουσαίο και Αυχενικό) ως εντός των εξεταζομένων παραγόντων (as the within-subjects factors), και τα δύο, αρχική θέση του οφθαλμού και ερέθισμα αποδείχθηκαν να είναι στατιστικά σημαντικοί παράγοντες ($F=37.0$, $P<0.0001$, και $F=8.4$, $P=0.004$, αντίστοιχα).

Δεν διαπιστώθηκαν άλλες στατιστικά σημαντικές διαφορές ούτε σημαντικές αλληλεπιδράσεις. Η σύγκριση του αθροιστικού εύρους των ταχειών φάσεων που καταγράφηκαν στο μεμονωμένο αιθουσαίο ερέθισμα και στο συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα, χρησιμοποιώντας την ίδια δοκιμασία ανάλυσης μεταβλητότητας ANOVA πιστοποίησε την αύξηση που παρατηρήθηκε στην πρωτοεμφανιζόμενη αντι-αντισταθμιστική ταχεία φάση ($F=8.0$, $P=0.005$).

Επίσης, η συχνότητα εμφάνισης αντι-αντισταθμιστικών ταχειών φάσεων διαπιστώθηκε να επηρεάζεται με τον ίδιο τρόπο, όπως και στο μεμονωμένο αιθουσαίο ερέθισμα, από τις μεταβολές της αρχικής θέσης του οφθαλμού πριν από την εφαρμογή του ερεθίσματος. Πραγματικά, όταν το εφαρμοζόμενο ερέθισμα (περιστροφή της κεφαλής) γινόταν προς την αντίθετη κατεύθυνση από εκείνη της αρχικής θέσης του βλέμματος παρατηρούνταν πολύ περισσότερες μετρήσιμες αντι-αντισταθμιστικές ταχείες φάσεις, όπως φαίνεται και στον Πίνακα 3.

Συγκρίθηκε, τέλος, ο λανθάνων χρόνος εμφάνισης της πρώτης αντι-αντισταθμιστικής ταχείας φάσης ανάμεσα στα δύο είδη ερεθισμάτων, αιθουσαίο και συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό, για όλους τους πιθανούς συνδυασμούς της αρχικής θέσης του βλέμματος, αλλά δεν διαπιστώθηκε στατιστικά σημαντική διαφορά.



Πίνακας 3 : Στο Α φαίνονται οι τιμές του αθροιστικού συντελεστή ενίσχυσης των ταχέων φάσεων που εκλύθηκαν κατά τη διάρκεια εφαρμογής των τριών περιστροφικών ερεθισμάτων- αιθουσαίου, αυχενικού και συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού (σε 1250ms) και στο Β οι τιμές των συχνοτήτων εμφάνισής τους σε αυτό το χρονικό διάστημα.

A

Ερέθισμα	Αθροιστικός συντελεστής ενίσχυσης				
	Αντίθετη	Κατευθείαν εμπρός	Όμοια	F	P
Αιθουσαίο	0.85±0.48	0.51±0.38	0.34±0.22	29.1	<0.0001
Αυχενικό	0.23±0.40	-0.01±0.22	-0.41±0.76	2.9	n.s.
Συνδυασμένο	1.0±0.50	0.8±0.50	0.6±0.40	9.2	<0.0001

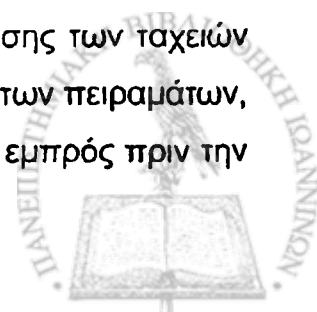
B

Ερέθισμα	Συχνότητα εμφάνισης				
	Αντίθετη	Κατευθείαν Εμπρός	Όμοια	F	P
Αιθουσαίο	1.5±0.9	1.1±1.2	0.7±1.0	8.1	0.001
Αυχενικό	0.8±0.9	0.4±0.6	0.8±0.9	3.5	0.03
Συνδυασμένο	1.5±0.9	1.2±1.0	1.0±0.9	3.4	0.03

Οι αριθμοί που εμφανίζονται στον πίνακα αντιπροσωπεύουν τις μέσες τιμές ± μία τυπική απόκλιση. Η στατιστική σημαντικότητα των αποτελεσμάτων (F, P) έχει ληφθεί με την εφαρμογή της δοκιμασίας μεταβλητότητας (ANOVA).

4.Οι επιπτώσεις της ύπαρξης του οπτικού αντιπερισπασμού

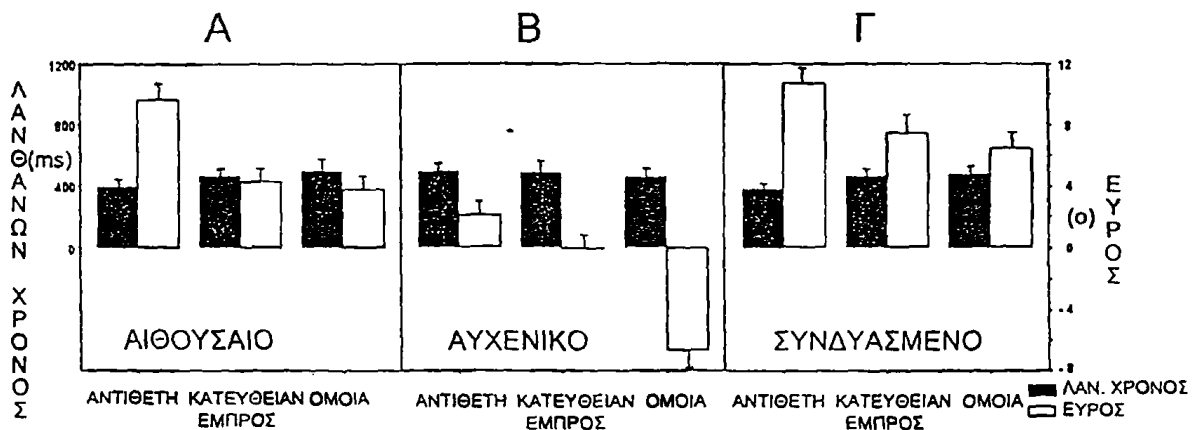
Στο επιπλέον αυτό πείραμα, δεν παρατηρήθηκαν συστηματικές μεταβολές στο μέγεθος, τον λανθάνοντα χρόνο και τη συχνότητα εμφάνισης των ταχειών φάσεων από εκείνες που παρατηρήθηκαν στις βασικές σειρές των πειραμάτων, όταν ζητήθηκε από τους εξεταζόμενους να κοιτούν κατευθείαν εμπρός πριν την



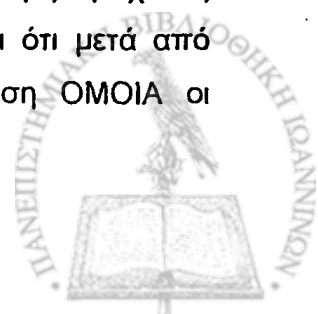
εφαρμογή του ερεθίσματος σε όλες τις καταγραφές, δηλαδή όταν τους ζητήθηκε σε εκείνες κατά τη διάρκεια των οποίων η φωτεινή κηλίδα εμφανιζόταν έκκεντρα να την αγνοούν. Τα αποτελέσματα που συναγάγαμε ήταν συγκρίσιμα με αυτά που προέκυψαν από την κατάσταση ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ στην κύρια σειρά καταγραφών, με την αρχική θέση του οφθαλμού κατευθειάν εμπρός πριν από την εφαρμογή των ερεθισμάτων, σαν να μην υπήρχε δηλαδή έκκεντρος φωτεινός στόχος.

Επομένως η κατεύθυνση του βλέμματος αυτή καθεαυτή πριν από την εφαρμογή του περιστροφικού ερεθίσματος ήταν υπεύθυνη για τις συστηματικές διαφορές των παραμέτρων των ταχειών φάσεων που παρατηρήσαμε.

Λανθάνων χρόνος και εύρος



Σχήμα 10 Α, Β, Γ : Μέση τιμή του λανθάνοντος χρόνου και του εύρους της πρωτοεμφανιζόμενης ταχείας φάσης (μέση τιμή \pm μία τυπική απόκλιση) κατά τη διάρκεια μεμονωμένου αισουσαίου (Α), μεμονωμένου αυχενικού (Β) και συνδυασμένου αισουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος (Γ), ξεχωριστά για κάθε πιθανή αρχική θέση του οφθαλμού, έτσι όπως αυτή συσχετίζεται με το ερέθισμα που ακολουθεί (ΑΝΤΙΘΕΤΗ, ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ) και ΟΜΟΙΑ κατάσταση). Τα θετικά πρόσημα συμβολίζουν τις οφθαλμικές κινήσεις που ήταν προς την ίδια κατεύθυνση με την απόλυτη ή τη σχετική μετακίνηση της κεφαλής (αντι-αντισταθμιστική απάντηση). Σημειώνεται ότι μετά από ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα στην κατάσταση ΟΜΟΙΑ οι απαντήσεις ήταν αντισταθμιστικές.



5. Αυτόματες οφθαλμικές κινήσεις μετά το σβήσιμο της φωτεινής κηλίδας

Οι εξεταζόμενοι παρατηρήθηκαν για ένα χρονικό διάστημα 1.55 δευτερολέπτων μετά το σβήσιμο της φωτεινής κηλίδας, προκειμένου να καταμετρηθούν αυτόματες οφθαλμικές κινήσεις και να διευκρινισθεί αν αυτές παρεισφύουν στις βασικές καταγραφές. Διαπιστώθηκε ότι η πλειονότητα των εξεταζομένων μετακινούσε τους οφθαλμούς μόνο ευκαιριακά και χωρίς συστηματικό τρόπο στο σκοτάδι. Όταν η αρχική θέση του βλέμματος κατευθυνόταν κατευθείαν εμπρός, δεν παρατηρήθηκε καθόλου έκλυση σακκάδων κατά τη διάρκεια της περιόδου παρακολούθησης. Στις περιπτώσεις που η αρχική θέση του οφθαλμού ήταν έκκεντρη, δύο από τους εννέα εξετασθέντες παρουσίασαν ταχείες οφθαλμικές κινήσεις σε λιγότερο από το 50% των καταγραφών. Κεντρομόλες ταχείες οφθαλμικές κινήσεις παρουσιάστηκαν σε εννέα μόνο από τις 36 (25 %) κἀταγραφές με έκκεντρη αρχική βλεμματική θέση με μέσο πλάτος περίπου 4° , ενώ, αντίθετα, ταχείες φάσεις εκλύθηκαν περίπου σε ποσοστό 50% των καταγραφών κατά τη διάρκεια ερεθισμού των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα σε συνδυασμό με έκκεντρη αρχική θέση του οφθαλμού.

Η διατήρηση του βλέμματος στην έκκεντρη θέση των 7° για το σύνολο της περιόδου των 1.55 sec στο σκοτάδι στις περισσότερες καταγραφές επέτρεψε μια ποσοτική εκτίμηση του νευρωνικού ολοκληρωτή (neural integrator). Πραγματικά, σε τέσσερις μόνο από τους εξετασθέντες διαπιστώθηκε μια βραδείας φάσης μετακίνηση του οφθαλμού στις καταγραφές που δεν εμφανίσθηκαν ταχείες φάσεις. Σε αυτά τα άτομα η συνολική μετακίνηση του οφθαλμού δεν ξεπέρασε την 1° και ήταν άλλοτε κεντρομόλα και άλλοτε φυγόκεντρη. Η προσεκτική παρατήρηση και ανάλυση των συγκεκριμένων καταγραφών απέδειξε ότι τα άτομα αυτά παρουσίαζαν μια συνεχή μετατόπιση του οφθαλμού και στην πρωτεύουσα θέση, που μπορούσε να αυξηθεί ή να ελαττωθεί κατά μια πολύ μικρή συνιστώσα (μικρότερη από $0.3^\circ/\text{sec}$), στις έκκεντρες θέσεις του οφθαλμού (μετατόπιση εξαρτώμενη από το βλέμμα).



II. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

1. Επίδραση της θέσης του οφθαλμού στις ταχείας φάσης οφθαλμικές κινήσεις

Η παρούσα μελέτη καταδεικνύει ότι οι ταχείες φάσεις που εκλύονται μετά από παροδικά αιθουσαία, αυχενικά και συνδυασμένα αιθουσαία και αυχενικά ερεθίσματα γύρω από τον κατακόρυφο άξονα στο σκοτάδι εξαρτώνται ισχυρά από τη θέση του οφθαλμού μέσα στον οφθαλμικό κόγχο πριν από την εφαρμογή του ερεθίσματος (σχήμα 10). Και στα τρία διαφορετικά είδη ερεθισμάτων που εξετάστηκαν, το πλάτος των ταχειών φάσεων που καταγράφηκαν επέδειξε συστηματικές ανάλογες μεταβολές, σαν συνάρτηση της αρχικής θέσης του οφθαλμού. Έτσι, το εύρος των ταχειών φάσεων (Fast phase amplitude=FPA) μειώνονταν καθώς η μετατόπιση της αρχικής θέσης του οφθαλμού αυξανόταν από τις -7° στην ΑΝΤΙΘΕΤΗ κατάσταση έως τις $+7^\circ$ στην ΟΜΟΙΑ κατάσταση, δηλαδή στην ίδια κατεύθυνση με την απόλυτη ή τη σχετική ως προς τον κορμό μετατόπιση της κεφαλής. Με την εφαρμογή του αυχενικού ερεθίσματος η κατεύθυνση των ταχειών φάσεων μετατράπηκε από αντιαντισταθμιστική σε αντισταθμιστική γύρω από την πρωτεύουσα θέση, όπου το FPA ισούται με μηδέν.

Με αυτά τα δεδομένα θα μπορούσε κανείς να υπολογίσει τις επιπτώσεις αυτών των μεταβολών του εύρους των ταχειών φάσεων στη θέση του οφθαλμού μέσα στον οφθαλμικό κόγχο (eye-in-orbit position=EP) και στη θέση του βλέμματος (gaze position=GP), δεδομένου ότι η θέση του βλέμματος ορίζεται σαν το άθροισμα της θέσης του οφθαλμού μέσα στον οφθαλμικό κόγχο και της θέσης της κεφαλής στο χώρο. Δοθέντος ότι το εύρος της μετατόπισης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού είναι περίπου ίσο με τη μονάδα, μετά την εφαρμογή του μεμονωμένου αιθουσαίου και του συνδυασμένου αυχενικού και αιθουσαίου ερεθίσματος, η μετατόπιση του βλέμματος, μετά την περιστροφή του σώματος μαζί με την κεφαλή ή μετά την περιστροφή της κεφαλής πάνω από τον σταθεροποιημένο κορμό, ισούται με το άθροισμα της αρχικής θέσης του οφθαλμού και του εύρους των ταχειών φάσεων, ή χρησιμοποιώντας τα παραπάνω ορισθέντα σύμβολα :



$$GP=IEP+SPA+ HP+ FPA$$

όπου ως SPA (slow-phase amplitude) ορίζεται το εύρος της βραδείας φάσης και ως HP (final head-in-space position) η τελική θέση της κεφαλής στο χώρο, με

$$SPA=-HP$$

Και από τις παραπάνω δύο εξισώσεις, προκύπτει ότι η

$$GP=IEP+FPA \quad (1)$$

και

$$EP=GP-HP$$

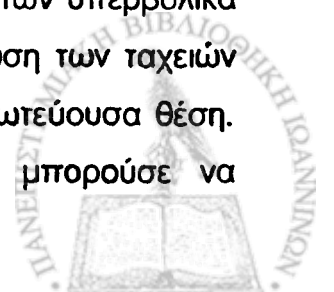
Ανάλογα, και επειδή στο αυχενικό ερέθισμα δεν υπάρχει μετατόπιση της κεφαλής στο χώρο ($HP=0$) καθώς επίσης και μετρήσιμη βραδεία φάση ($SPA=0$) έχουμε:

$$GP=EP=IEP+FPA$$

Γεγονός που σημαίνει ότι η εξίσωση (1) ισχύει επίσης για το αυχενικό ερέθισμα.

Δεδομένου ότι το εύρος των ταχειών φάσεων FPA μειώνεται καθώς αυξάνει η απόσταση της αρχικής θέσης του οφθαλμού, συνάγεται ότι οι μεταβολές αυτού του εύρους επιδρούν στη τελική θέση του βλέμματος και στη θέση του οφθαλμού μέσα στον κόγχο μετά από αιθουσαίο και/ ή αυχενικό ερέθισμα με τρόπο ώστε τελικά να τις κάνουν ανεξάρτητες από την αρχική θέση του οφθαλμού ή, με άλλα λόγια, τείνουν να σπρώξουν στο κέντρο του οφθαλμικού κόγχου (την πρωτεύουσα θέση) τελικά τον οφθαλμό, ανεξάρτητα από την αρχική του θέση.

Το εύρημα αυτό, ότι δηλαδή η αρχική θέση του οφθαλμού μεταβάλλει τον λανθάνοντα χρόνο εμφάνισης και το πλάτος των εκλυόμενων ταχειών φάσεων, υποδεικνύει ότι εξωαμφιβληστροειδικά σήματα της θέσης του οφθαλμού έχουν πρόσβαση στην σακκαδική γεννήτρια παλμών εκφόρτισης (burst generator) ή σε δομές που βρίσκονται ακριβώς πάνω από αυτήν κατά τη διάρκεια αιθουσαίου και αυχενικού ερεθισμού στο σκοτάδι. Η επίδραση στον burst generator μπορεί να θεωρηθεί ότι στοχεύει στη μείωση των υπερβολικά έκκεντρων θέσεων του οφθαλμού, δεδομένου ότι η διαμόρφωση των ταχειών φάσεων οδηγεί στην μετακίνηση του οφθαλμού προς την πρωτεύουσα θέση. Επομένως η πληροφορία της θέσης του οφθαλμού θα μπορούσε να



χρησιμοποιηθεί για να ευοδώσει τη γένεση στοχοκατευθυνόμενων ταχειών φάσεων σε ένα σύστημα αναφοράς που έχει σαν κέντρο αναφοράς την κεφαλή.

Ανάλογα ευρήματα αναφέρονται σε αρκετές μελέτες που έχουν γίνει σε ζώα και όπου διαπιστώνεται ότι το μέγεθος των σακκάδων που εκλύονται μετά από ηλεκτρικό ερεθισμό των άνω διδυμίων και άλλων περιοχών του εγκεφάλου (ραβδωτό σώμα, μετωπιαίο οπτικό πεδίο (frontal eye field) και συμπληρωματικό οπτικό πεδίο) εξαρτάται από την αρχική θέση των οφθαλμών μέσα στον οφθαλμικό κόγχο (215,216,217). Πραγματικά, η σχέση ανάμεσα στο μέγεθος των ηλεκτρικά εκλυόμενων σακκάδων και στην αρχική θέση του οφθαλμού που ανευρίσκεται στις προαναφερόμενες μελέτες είναι παρόμοια με αυτή που παρατηρείται στις ταχείες φάσεις στην παρούσα μελέτη (σχήμα 10).

Επιπλέον, αναφέρεται ότι η έναρξη των σακκαδικών οφθαλμικών κινήσεων στον άνθρωπο επηρεάζεται συστηματικά από την αρχική θέση των οφθαλμών μέσα στον οφθαλμικό κόγχο: οι σακκαδικές κινήσεις που γίνονται από έκκεντρες θέσεις προς περισσότερο κοντινές προς την πρωτεύουσα θέσεις έχουν μικρότερο λανθάνοντα χρόνο εμφάνισης από αυτές που κατευθύνονται σε πιο έκκεντρες θέσεις (218). Τα αποτελέσματα αυτά συμφωνούν με τα ευρήματα της μελέτης μας.

Η υπόθεση μιας άμεσης επίδρασης των σημάτων της θέσης του οφθαλμού στον νευρωνικό τόπο γένεσης των σακκαδικών παλμών (burst generator), που αναδύεται από τα αποτελέσματα της παρούσας εργασίας, δίνει πιθανώς μια εξήγηση στην αναφερόμενη στη βιβλιογραφία ευαισθησία των εκούσιων και ηλεκτρικά εκλυόμενων σακκάδων στα σήματα θέσης του οφθαλμού, αφού και οι σακκάδες και οι αντανακλαστικές ταχείες φάσεις χρησιμοποιούν, όπως περιγράφεται στην εισαγωγή τις ίδιες τελικές οδούς. Ωστόσο, δεδομένα πρόσφατων εργασιών υποστηρίζουν ότι οι νευρώνες των άνω διδυμίων έχουν πρόσβαση σε σήματα θέσης του οφθαλμού, γεγονός που προκύπτει από την παρατήρηση ότι η διεγερσιμότητα των νευρωνικών ομάδων που σχετίζονται με τις σακκάδες αυξάνει με μεταβολές της αρχικής θέσης του οφθαλμού προς την αντίθετη κατεύθυνση από εκείνη των πεδίων κίνησής τους (219,220).

Τα αποτελέσματα της μελέτης γεννούν το ερώτημα γιατί θα έπρεπε να επηρεάζονται οι ταχείες φάσεις από την αρχική θέση του οφθαλμού; Τί θα μπορούσε να σημαίνει αυτό για τη φυσιολογία των οφθαλμικών κινήσεων; Μια



Άμεση εξήγηση θα μπορούσε να είναι η ελαχιστοποίηση της μετακίνησης των οφθαλμών μακριά από την πρωτεύουσα θέση και επομένως η προστασία αυτών από την μετατόπιση και παραμονή τους σε υπερβολικά ακραίες θέσεις. Επιπλέον, η παραμονή των οφθαλμών κοντά στην πρωτεύουσα θέση μπορεί να προσδίδει ευλυγισία σε ενδεχόμενες απαιτήσεις αλλαγής του προσανατολισμού, αφού η θέση αυτή δεν περιορίζει την μελλοντική οπτική εξερεύνηση και την απάντηση σε επερχόμενα ερεθίσματα.

Φυσικά, κάτι τέτοιο θα είχε αξία μόνο εφόσον περιοριζόταν η κίνηση της κεφαλής, αφού προκειμένου να διακρίνει κανείς ευκρινώς αντικείμενα ενδιαφέροντος που βρίσκονται σε εξαιρετικά έκκεντρες θέσεις χρησιμοποιεί κυρίως την μετακίνηση της κεφαλής. Τέλος, φαίνεται πως οι οφθαλμοί κατέχουν την ιδανική θέση για την επερχόμενη κίνηση όταν βρίσκονται στο κέντρο του οφθαλμοκινητικού πεδίου (oculomotor range), σύμφωνα με ένα τρισδιάστατο μοντέλο συντονισμού κινήσεων οφθαλμού-κεφαλής (221).

Όσον αφορά στη σχέση ανάμεσα στην βραδεία και ταχεία φάση του αιθουσο-οφθαλμικού αντανάκλαστικού, προηγούμενες αναφορές έχουν αποδείξει ότι τα ταχεία σακκαδικά συστατικά του τείνουν να υπερισχύουν της βραδείας φάσης, έτσι ώστε οι οφθαλμοί να προηγούνται τελικά της κεφαλής (Schlagfeldverlagerung, 175,133). Για την εξήγηση αυτού του φαινομένου έχει διατυπωθεί η πρόταση ότι οι ταχείες φάσεις που εκλύονται μετά από αιθουσαίο ερεθισμό αντιπροσωπεύουν κινήσεις προσανατολισμού που οδηγούν τους οφθαλμούς προς την κατεύθυνση της περιστροφής και ότι το αιθουσαίο σήμα καθορίζει ένα σημείο στο χώρο, «το κέντρο του ενδιαφέροντος», στο οποίο πρόκειται αμέσως μετά να εστιάσουν οι οφθαλμοί (135).

Η μετατόπιση των ταχειών φάσεων του αιθουσαίου νυσταγμού έχει δειχθεί ότι εξαρτάται από την στρατηγική προσανατολισμού του υποκειμένου και τη χρησιμοποίηση εξειδικευμένων πλαισίων αναφοράς (222). Στην παρούσα μελέτη, οι ταχείες φάσεις, αθροιζόμενες, έφθαναν συνολικά στο ήμισυ του πλάτους της βραδείας φάσης, ώστε τελικά η μετατόπιση του οφθαλμού ήταν μικρότερη από τη μετατόπιση της κεφαλής στο τέλος της περιόδου εφαρμογής του αιθουσαίου και του συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος, γεγονός που πιθανότατα οφειλόταν στις ιδιότητες των ερεθισμάτων που χρησιμοποιήθηκαν (χαμηλό πλάτος, σύντομη επιτάχυνση).



2. Η ταυτότητα των ταχειών φάσεων που καταγράφηκαν και η επίδραση της αρχικής θέσης των οφθαλμών

Σκόπιμο είναι να συζητηθεί η φύση των ταχέων οφθαλμικών κινήσεων που καταγράφηκαν κατά την εφαρμογή του αιθουσαίου και του αυχενικού ερεθίσματος, αφού θα μπορούσε να διατυπωθεί προβληματισμός σχετικά με το αν αυτές αντιπροσωπεύουν πραγματικά ταχείες φάσεις ή απλά και μόνο εκούσιες σακκάδες. Θα μπορούσε να υποστηριχθεί ότι αντιπροσωπεύουν εκούσια επανατοποθέτηση του βλέμματος, η οποία στηριζόταν στη χρήση αντιληπτικών δεδομένων που προέρχονταν από την εφαρμογή της συγκεκριμένης πειραματικής διάταξης. Αυτή η πρόταση θα ήταν δυνατό μάλιστα να έχει κάποια ισχύ, ιδιαίτερα για την περίπτωση του ερεθισμού των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα, εξαιτίας της απουσίας μέτρησης απάντησης εμφανούς βραδείας φάσης και της παρατηρούμενης ποικιλίας των απαντήσεων.

Προκειμένου να ελεγχθεί η υπόθεση ότι οι ταχείες οφθαλμικές κινήσεις που μελετήθηκαν προέρχονταν πράγματι από τα αυχενικά και αιθουσαία ερεθίσματα πραγματοποιήθηκαν καταγραφές κατά τις οποίες δεν υπήρξε κίνηση ούτε του εδράνου ούτε της διάταξης συγκράτησης της κεφαλής μετά το σβήσιμο της φωτεινής κηλίδας. Με αυτό τον τρόπο οι εξεταζόμενοι αφήνονταν ελεύθεροι να προγραμματίσουν οφθαλμικές κινήσεις, μένοντας εκτεθειμένοι σε παρόμοια αντιληπτικά δεδομένα, όπως και στα κύρια πειράματα.

Η ανάλυση αυτών των καταγραφών που ανέδειξε σχετικά σπάνιες ταχείες φάσεις, αν συγκριθούν με αυτές που εκλύθηκαν κατά τη διάρκεια του αιθουσαίου ή /και αυχενικού περιστροφικού ερεθισμού, δικαιολογεί ακριβώς την πεποίθηση ότι οι ταχείες φάσεις των βασικών καταγραφών προήρχοντο πραγματικά από την εφαρμογή των αιθουσαίων και αυχενικών ερεθισμάτων.

Από την άλλη πλευρά, στις καταγραφές όπου εφαρμόστηκαν τα ίδια αιθουσαία και αυχενικά ερεθίσματα όπως στα βασικά πειράματα αλλά με την εντολή στους εξεταζόμενους να μην εστιάζουν στη φωτεινή κηλίδα όταν εμφανιζόταν σε έκκεντρη θέση, τα αποτελέσματα συμφωνούσαν με την υπόθεση ότι η έκκεντρη θέση του βλέμματος και, όχι απλά και μόνο η εμφάνιση της φωτεινής κηλίδας, ήταν υπεύθυνη για τα αποτελέσματα.



Η συστηματική επίδραση της θέσης του οφθαλμού στο εύρος των ταχειών φάσεων δεν μπορεί να αποδοθεί στις μηχανικές δυνάμεις που εμφανίζονται κατά την απόκλιση του οφθαλμού και ωθούν τον οφθαλμό προς την πρωτεύουσα θέση, αφού οι συστηματικές μεταβολές στους λανθάνοντες χρόνους και στις συχνότητες εμφάνισής τους δεν είναι δυνατό να επηρεαστούν κατά τέτοιο τρόπο από μηχανικές δυνάμεις.

3. Βραδείας και ταχείας φάσης οφθαλμικές κινήσεις που προκαλούνται από ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα

Όπως προαναφέρθηκε, οι βραδείες οφθαλμικές κινήσεις που εκλύθηκαν κατά την εφαρμογή του αυχενικού ερεθίσματος παρουσίαζαν ποικιλία ως προς την κατεύθυνση, όντας σε άλλες καταγραφές αντιαντισταθμιστικές και σε άλλες αντισταθμιστικές. Η παρατήρηση αυτή βρίσκεται σε συμφωνία με προηγούμενες μελέτες που έδειχναν ότι το βραδύ συστατικό του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού σε υγιείς εθελοντές έχει μικρή, ίσως και καθόλου, συμβολή στη σταθεροποίηση των ειδώλων στον αμφιβληστροειδή κατά την εφαρμογή ερεθισμάτων με συχνότητες ή ταχύτητες τέτοιες που να προσεγγίζουν αυτές που παρουσιάζονται κατά τη διάρκεια της βάδισης και των φυσιολογικών δραστηριοτήτων (142,151,223).

Επίσης, η ταχεία απρόβλεπτη περιστροφή του αυχένα φάνηκε να εκλύει ταχείες οφθαλμικές κινήσεις χαμηλού πλάτους, όταν οι οφθαλμοί ευρίσκονταν στην πρωτεύουσα θέση πριν την εφαρμογή του ερεθίσματος. Η κατεύθυνση αυτών των ταχειών φάσεων συμπεριφερόταν σαν μια μεταβλητή ανεξάρτητη από την κατεύθυνση μετατόπισης του κορμού, εύρημα το οποίο έρχεται σε συμφωνία με τα αποτελέσματα προηγούμενων μελετών σε ανθρώπους (151).

Στην παρούσα μελέτη, είδαμε ότι οι ταχείες οφθαλμικές κινήσεις που παράγονται με τον μεμονωμένο ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα, αποκτούν εμφανώς κατεύθυνση και τείνουν να επανατοποθετήσουν τους οφθαλμούς κοντά στην πρωτεύουσα θέση μόνο αφού εισαχθεί η παράμετρος της έκκεντρης θέσης του οφθαλμού πριν την εφαρμογή του ερεθίσματος. Αυτό το συστηματικό εύρημα δεν μπορεί να αποδοθεί εύκολα στην πολύ μικρή, αμελητέα κίνηση της κεφαλής στο χώρο κατά τη διάρκεια του

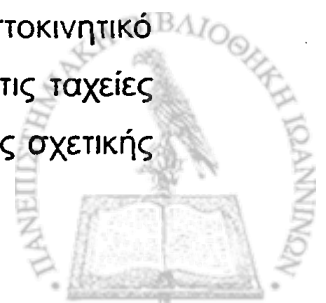
αυχενικού ερεθίσματος, που μετρήθηκε κατά την ανάλυση των αποτελεσμάτων και βρέθηκε να είναι λιγότερο από 0.4° . Και αυτό πιστοποιείται από το γεγονός της απουσίας πραγματικά μετρήσιμης βραδείας φάσης μετά την εφαρμογή του αυχενικού ερεθίσματος, κάτι που δεν θα συνέβαινε αν παρεισέφρυνε ένα επίσημο συνδυασμένο αυχενικό και αισουσαίο ερέθισμα από την κίνηση της κεφαλής.

Είδαμε επίσης ότι οι ταχείες φάσεις που εκλύονται μετά από αυχενικό ερεθισμό είχαν συνολικά μεγαλύτερο απόλυτο μέγεθος στην αντισταθμιστική κατεύθυνση, δηλαδή στην ΟΜΟΙΑ κατάσταση, από ότι οι αντι-αντισταθμιστικές ταχείες φάσεις προς την κατεύθυνση της σχετικής μετατόπισης της κεφαλής (ΑΝΤΙΘΕΤΗ κατάσταση), όπως φαίνεται στο σχήμα 10. Αυτή η διαφορά θα μπορούσε να θεωρηθεί ότι αντιπροσωπεύει ένα φυλογενετικό κατάλοιπο της επίδρασης του αυχενικού σήματος στη γένεση των ταχειών φάσεων. Αυτή η άποψη μπορεί να υποστηριχθεί διότι μελέτες σε ζώα έχουν δείξει ότι οι ταχείες φάσεις που εκλύονται μετά την περιστροφή του αυχένα στο οριζόντιο επίπεδο είναι αποκλειστικά αντισταθμιστικές (146,158).

Επιπλέον, δεδομένα που υποστηρίζουν την ισχυρή επίδραση της θέσης του οφθαλμού στις ταχείες φάσεις που προκαλούνται από ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων προκύπτουν και από τη μελέτη του Baumack και των συνεργατών του (158), όπου χρησιμοποιήθηκε παρόμοια σειρά πειραμάτων.

Σε αντιδιαστολή, οι Jürgens και Mergner (160) σε μια σειρά πειραμάτων, παρατήρησαν έκλυση μόνο αντι-αντισταθμιστικών ταχειών φάσεων σε ανθρώπους μετά την εφαρμογή αυχενικού ερεθίσματος, οι οποίες αλληλεπιδρούσαν με τις ταχείες φάσεις του αισουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, υπό τον όρο οι εξεταζόμενοι να θεωρούσαν, κατά την περιστροφή του κορμού, ότι περιστρεφόταν η κεφαλή (ψευδαίσθηση κίνησης της κεφαλής), δηλαδή με την εφαρμογή συγκεκριμένου συμπεριφορικού πλαισίου.

Κατά παρόμοιο τρόπο, σε μελέτη που ακολούθησε (161), διαπιστώθηκε ότι ο ημιτονοειδής ερεθισμός των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα μεταβάλλει το πεδίο του νυσταγμού που εκλύεται μετά από οπτοκινητικό ερεθισμό σταθερής ταχύτητας. Αυτή η μεταβολή οφείλεται βασικά στις ταχείες φάσεις που μετατοπίζουν τους οφθαλμούς προς την κατεύθυνση της σχετικής μετακίνησης της κεφαλής.



Επομένως διαπιστώνει κανείς κάποιες ασυμφωνίες ανάμεσα στην παρούσα και στις προϋπάρχουσες σχετικές μελέτες. Αυτές θα μπορούσαν να ερμηνευθούν αν λάβει κανείς υπόψη του τις διαφορετικές εσωτερικές αντιπροσωπεύσεις της κίνησης του σώματος που είχαν οι εξεταζόμενοι κάτω από τις διαφορετικές πειραματικές συνθήκες. Γνωρίζουμε ότι αυτός είναι ένας παράγοντας που μπορεί να επηρεάσει τις οφθαλμικές κινήσεις που παράγονται μετά από περιστροφή του κορμού, διατηρώντας παράλληλα σταθερή την κεφαλή στο χώρο (212). Κατ' αναλογία, έχει δειχθεί ότι η εσωτερική αντιπροσώπευση της κίνησης του σώματος επηρεάζει τη μέση θέση των οφθαλμών κατά τη διάρκεια οπτοκινητικού νυσταγμού, αφού έχει βρεθεί ότι παρασύρει το νυσταγμικό πεδίο προς την κατεύθυνση των νεοεμφανιζόμενων συστατικών του ερεθίσματος κατά την διάρκεια της εκτίμησης της αντίληψης της κίνησης του εαυτού (224).

4. Συνδυασμένο αισουσαίο και αυχενικό ερέθισμα

Υπάρχει σήμερα γενική ομοφωνία, ότι ο ταυτόχρονος ερεθισμός των αισουσαίων και των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα κατά τη διάρκεια περιστροφής της κεφαλής πάνω από τον ακινητοποιημένο κορμό ευοδώνει την παραγωγή αντι-αντισταθμιστικών ταχειών φάσεων. Αυτό πιθανά οφείλεται στην ενεργοποίηση μιας περισσότερο πρώιμα προγραμματισμένης οφθαλμοκινητικής δραστηριότητας, που σχετίζεται με τις περισσότερο φυσιολογικές κινήσεις της κεφαλής γύρω από τους ώμους (148, 151).

Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης συνηγορούν υπέρ αυτής της απόψεως, αφού η ευόδωση των ταχειών φάσεων κατά τη διάρκεια του συνδυασμένου ερεθίσματος δεν θα μπορούσε να ερμηνευθεί σαν το αποτέλεσμα της άθροισης των απαντήσεων που ελήφθησαν από την εφαρμογή των μεμονωμένων ερεθισμάτων. Και αυτό γιατί σ' αυτή την περίπτωση θα έπρεπε, μετά την εφαρμογή του αυχενικού ερεθίσματος, να καταγράφονταν με συνέπεια αντι-αντισταθμιστικές ταχείες φάσεις, ενώ όπως είδαμε, αυτό δεν διαπιστώθηκε.

Οι ταχείες φάσεις επανατοποθέτησης στο κέντρο, που εκλύονται όταν η κίνηση του κορμού γίνεται αντίθετα από την αρχική θέση του βλέμματος (ΟΜΟΙΑ κατάσταση) είναι σαφώς μεγαλύτερες από αυτές που καταγράφονται



στην ΑΝΤΙΘΕΤΗ κατάσταση. Ούτως ή άλλως η τάση των ταχειών φάσεων να επηρεάζονται από τη θέση του οφθαλμού είναι περισσότερο εκσεσημασμένη όταν εφαρμόζεται αιθουσαίο ερέθισμα (σχήμα 10 και αποτελέσματα της ανάλυσης της μεταβλητότητας).

Υποθέτουμε ότι αυτή η διαφορά αντικατοπτρίζει μια επιπρόσθετη επίδραση του κέντρου του σώματος (του μέσου οβελιαίου επιπέδου του κορμού=trunk midsagittal plane) στην γένεση των ταχειών φάσεων, γεγονός που είναι επίσης φανερό κατά τη διάρκεια της περιστροφής του κορμού κάτω από την σταθεροποιημένη κεφαλή (σχήμα10). Οι ταχείες φάσης επανατοποθέτησης που εκλύονται από την μετατόπιση του κορμού αντίθετα από την κατεύθυνση της αρχικής θέσης του οφθαλμού (κατάσταση ΟΜΟΙΑ) είναι φανερά πλατύτερες από αυτές της ΑΝΤΙΘΕΤΗΣ κατάστασης.

Συμπερασματικά, τα ευρήματα αυτά θα μπορούσαν να υποδεικνύουν ότι προσαγωγά σήματα και του αυχένα και της θέσης του οφθαλμού έχουν πρόσβαση στους μηχανισμούς των ταχέων οφθαλμικών κινήσεων που εξυπηρετούν κυρίως γενικές στρατηγικές προσανατολισμού και ότι εμπλέκονται πολύ λιγότερο σε εξειδικευμένες διαδικασίες σταθεροποίησης ή οπτικής εξερεύνησης. Και αυτό πραγματικά επιτυγχάνεται με την τοποθέτηση των οφθαλμών στην ιδανική θέση για επερχόμενες κινήσεις, των οποίων η πιθανότητα εμφάνισης είναι σημαντική. Τα συμπεράσματα μάλιστα αυτά βρίσκονται σε συμφωνία με τις παρατηρήσεις του Gresty, από πειράματα σε κουνέλια (146), που διατύπωσε την άποψη ότι η λειτουργία των ταχειών φάσεων που εκλύονται μετά από ερεθισμό των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα, είναι ακριβώς, να διατηρούν τη μεγαλύτερη περιοχή χρήσιμου ορατού πεδίου κρατώντας τους οφθαλμούς κοντά στην πρωτεύουσα θέση.



III. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Τα συμπεράσματα που προκύπτουν από το σύνολο των πειραμάτων της παρούσας μελέτης είναι τα εξής:

- Κατά τη διάρκεια ερεθισμού των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα διαπιστώθηκαν ασθενείς βραδείας φάσης οφθαλμικές κινήσεις, που μόλις πλησίαζαν τις 0.1° στην κατάσταση ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ και παρουσίαζαν ποικιλία ως προς την κατεύθυνση. Το εύρημα αυτό παρέμεινε σταθερό, ανεξάρτητα από την αρχική θέση του οφθαλμού πριν από την εφαρμογή των περιστροφικών ερεθισμάτων.
- Η περιστροφή του κορμού κάτω από την ακίνητη κεφαλή (αυχeno-οφθαλμικό αντανακλαστικό) οδήγησε στην έκλυση μικρών και ποικίλων σε κατεύθυνση ταχειών φάσεων, όταν οι οφθαλμοί ευρίσκονταν στην πρωτεύουσα θέση πριν τον ερεθισμό. Η προσθήκη της παραμέτρου της έκκεντρης αρχικής θέσης του οφθαλμού οδήγησε στην επίταση του μεγέθους των ταχειών φάσεων. Η κατεύθυνσή τους φάνηκε να μεταβάλλεται, σε τρόπο ώστε τελικά οι οφθαλμοί να τείνουν να μετακινηθούν σε μια περισσότερο μέση θέση, μέσα στον οφθαλμικό κόγχο, προσδίδοντας πιθανά ευελιξία στις απαντήσεις προσανατολισμού σε επερχόμενα ερεθίσματα.
- Η γένεση αντισταθμιστικών ταχειών φάσεων μετά από εφαρμογή αιθουσαίου ή συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού ερεθισμού ευοδωνόταν όταν η περιστροφή κατευθυνόταν αντίθετα από την αρχική θέση του οφθαλμού και αυτή η ευόδωση αφορούσε και στο μέγεθος και στη συχνότητα εμφάνισής τους. Το αντίθετο συνέβαινε όταν η αρχική θέση του οφθαλμού βρισκόταν στην ίδια κατεύθυνση με την επερχόμενη κίνηση της κεφαλής, που θα οδηγούσε τις ταχείες φάσεις σε περισσότερο έκκεντρες θέσεις.



- Δεν διαπιστώθηκε σταθερή αλληλεπίδραση μεταξύ των ταχειών φάσεων που εκλύονταν μετά από αιθουσαίο και μετά από αυχενικό ερεθισμό, δηλαδή τα δύο σήματα δεν προστίθενται για την δημιουργία των ταχειών φάσεων του συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος.
- Εξωαμφιβληστροειδικά σήματα της θέσης του οφθαλμού είναι δυνατό να μεταβάλλουν τις αντανακλαστικές ταχείες φάσεις μετά από αιθουσαίο ή/και αυχενικό ερεθισμό στο σκοτάδι, εξυπηρετώντας πιθανά μια περισσότερο αποτελεσματική οπτικο-κινητική στρατηγική.



IV. ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Ο ΡΟΛΟΣ ΤΩΝ ΙΔΙΟΔΕΚΤΙΚΩΝ ΥΠΟΔΟΧΕΩΝ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΟΣ ΣΤΙΣ ΟΦΘΑΛΜΙΚΕΣ ΚΙΝΗΣΕΙΣ ΚΑΙ ΤΟΝ ΠΡΟΣΑΝΑΤΟΛΙΣΜΟ ΒΑΣΙΛΙΚΗ ΚΩΣΤΑΔΗΜΑ

Η σταθεροποίηση της κατεύθυνσης του βλέμματος κατά τη διάρκεια των ταχέων κινήσεων της κεφαλής επιτυγχάνεται με την εμφάνιση αντισταθμιστικών βραδείας φάσης (λείων) οφθαλμικών κινήσεων που εκλύονται μετά από ερεθισμό των υποδοχέων των ημικύκλιων σωλήνων και των ωτολίθων (αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό). Η βραδεία αυτή φάση στο σκοτάδι, διακόπτεται από αντι-αντισταθμιστικές ταχείες φάσεις, που έχουν την ίδια κατεύθυνση με την κίνηση της κεφαλής. Αυτές θεωρείται ότι αντιπροσωπεύουν κινήσεις επαναπροσανατολισμού. Λίγα είναι γνωστά, ωστόσο, σχετικά με το μηχανισμό που σηματοδοτεί την έκλυσή τους.

Γνωρίζουμε επίσης, ότι ερεθισμός των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα, με περιστροφή του κορμού κάτω από την ακίνητη κεφαλή, εκλύει ένα αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό. Αυτό αποτελείται από ένα βραδύ (λείο) και ένα ταχύ (σακκαδικό) συστατικό, αλλά η λειτουργική του σημασία στον υγιή ενήλικο δεν έχει απολύτως αποσαφηνισθεί. Το βραδύ συστατικό είναι ασθενές και ποικίλλει σε κατεύθυνση ενώ το ταχύ ποικίλλει επίσης και εξαρτάται από τις οδηγίες της εκάστοτε μελέτης. Στα ζώα, η κατεύθυνση της ταχείας φάσης του αντανακλαστικού έχει βρεθεί σταθερά αντισταθμιστική. Για τη φυσιολογική σημασία τους στον άνθρωπο, έχουν υποτεθεί λειτουργίες και σταθεροποίησης και επαναπροσανατολισμού.

Στην παρούσα μελέτη, προκειμένου να διερευνηθούν τα ερωτήματα σχετικά με το ρόλο και το μηχανισμό έκλυσης των ταχειών φάσεων των προαναφερθέντων αντανακλαστικών, εξετάσαμε το λανθάνοντα χρόνο, το πλάτος, την κατεύθυνση και την πιθανότητα εμφάνισης ταχειών φάσεων μετά από απρόβλεπτο ερεθισμό των αιθουσαίων και ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα στο οριζόντιο επίπεδο στο σκοτάδι. Τα περιστροφικά ερεθίσματα είχαν λεία τραπεζοειδή μορφή πλάτους 14° και διάρκειας 1.25s. Η θέση του



οφθαλμού εισήχθη σαν μεταβλητή πριν την εφαρμογή των ερεθισμάτων επειδή αυτή η πληροφορία φαίνεται να παίζει ρόλο στη γένεση των ταχειών φάσεων.

Στο δεύτερο πείραμα, ζητήθηκε από τους εξεταζόμενους να αγνοούν το φωτεινό στόχο όταν εμφανιζόταν σε έκκεντρη θέση πριν τον περιστροφικό ερεθισμό, προκειμένου να διευκρινισθεί εάν η μεταβολή της κατεύθυνσης του βλέμματος αυτή καθεαυτή και όχι η εμφάνιση του φωτεινού στόχου ήταν υπεύθυνη για τα αποτελέσματα του πρώτου πειράματος.

Στο πρώτο πείραμα, δείχθηκε ότι ο ερεθισμός των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα προκαλούσε ασθενείς και ποικίλλουσας κατεύθυνσης βραδείας φάσης οφθαλμικές κινήσεις και για τις τρεις αρχικές θέσεις των οφθαλμών, ενώ είχε τα ίδια αποτελέσματα στις ταχείες φάσεις που εκλύονταν στην κατάσταση ΚΑΤΕΥΘΕΙΑΝ ΕΜΠΡΟΣ. Έκκεντρη, όμως, θέση των οφθαλμών πριν το αυχενικό ερέθισμα προκάλεσε την εμφάνιση μετρήσιμων ταχειών φάσεων, των οποίων η κατεύθυνση ήταν τελικώς ανεξάρτητη από το εφαρμοζόμενο περιστροφικό ερέθισμα και οι οποίες έτειναν να μετατοπίσουν τους οφθαλμούς προς την πρωτεύουσα θέση- πιθανώς προστατεύοντας τους από ακραίες θέσεις ή επιτρέποντας ευελιξία σε απαντήσεις προσανατολισμού σε επερχόμενα ερεθίσματα.

Η γένεση αντι-αντισταθμιστικών ταχειών φάσεων μετά αισουσαίο ερεθισμό ευοδώθηκε όταν η περιστροφή κατευθυνόταν αντίθετα από την αρχική έκκεντρη θέση των οφθαλμών, ενώ περιορίστηκε στην αντίθετη περίπτωση. Η ίδια εξάρτηση του λανθάνοντος χρόνου και του πλάτους των ταχειών φάσεων από την αρχική θέση του οφθαλμού παρατηρήθηκε και στο συνδυασμένο αισουσαίο και αυχενικό ερέθισμα. Δεν διαπιστώθηκε σταθερή αλληλεπίδραση των ταχειών φάσεων που εκλύονταν μετά από την εφαρμογή αισουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος. Οι οφθαλμικές κινήσεις που μετρήθηκαν στο πρώτο πείραμα αποδείχθηκε πως ήταν πράγματι αντανακλαστικές, αφού η βραδεία μετακίνηση των οφθαλμών και οι ταχείες φάσεις που παρατηρήθηκαν στο σκοτάδι, χωρίς καμιά μετακίνηση των συσκευών ήταν αμελητέες.

Στο δεύτερο πείραμα, τα αποτελέσματα ήταν συγκρίσιμα με αυτά που λάβαμε όταν οι οφθαλμοί προσηλώνονταν κατευθείαν εμπρός πριν την εφαρμογή των ερεθισμάτων. Επομένως, για τη διαμόρφωση των ταχειών φάσεων που παρατηρήσαμε στο πρώτο πείραμα ήταν υπεύθυνη η αρχική κατεύθυνση του βλέμματος.



Συμπερασματικά, εξωαμφιβληστροειδικά σήματα της θέσης του οφθαλμού είναι ικανά να μεταβάλλουν τις ταχείες φάσεις που εκλύονται μετά από ερεθισμό των αιθουσαίων και ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα, με στόχο την ελαχιστοποίηση των αποκλίσεων των οφθαλμών μακριά από την πρωτεύουσα θέση. Οι πληροφορίες από τη θέση του οφθαλμού και τον αυχένα έχουν πρόσβαση στους μηχανισμούς έκλυσης των ταχειών φάσεων που εξυπηρετούν μάλλον γενικές διαδικασίες προσανατολισμού παρά εξειδικευμένες λειτουργίες σταθεροποίησης ή οπτικής εξερεύνησης.



V. ABSTRACT

THE ROLE OF THE NECK PROPRIOCEPTORS IN EYE MOVEMENTS AND ORIENTATION

VASSILIKI KOSTADIMA

Stabilization of gaze direction during rapid head movements is maintained by compensatory, slow phase eye movements which originate from canalicular and otolithic receptors (VOR). In darkness, the slow phase of the VOR is interrupted by anticomensatory fast phases in the direction of the oncoing head movement, which are thought to represent reorienting movements. Little is known about the trigger mechanism of fast phases.

It has been known also, that stimulation of neck afferents by torsion of the trunk under the stationary head, elicits a cervico-ocular reflex (COR). This reflex consists of slow (smooth) and fast (saccadic) components and its functional significance for the normal human adult remains a matter of some controversy. The slow phase component is small and variable in the normal adult. In animal studies the fast component direction of COR has been shown to be consistenly compensatory, while in humans it is found to be variable and depending on the instructions given to the experimental subjects. Both gaze stabilizing and reorienting functions have been proposed for the fast component of the COR in humans.

The present study examined in normal human subjects the amplitude, the latency, the direction and the probability of occurrence of fast phases evoked during unpredictable vestibular (whole-body rotation) and neck-proprioceptive (trunk rotation under the stationary head) stimulation in the horizontal plane in darkness, aiming to answer the question about their role and trigger mechanism. The rotational stimuli were smoothed trapezoidal motion transients of 14° amplitude and 1.25 sec duration. Eye position before stimulus application was introduced as a variable because maybe the use of this information would be essential for the generation of fast phases.



In a second experiment, the subjects were asked not to look at the spot when it appeared in the eccentric position, aiming to establish if the change of the gaze direction itself or simply the appearance of the spot was responsible for the first results.

In the first experiment, it was shown that slow phase eye movements during neck-proprioceptive stimulation were generally weak and of variable direction for all three initial eye positions. Neck induced fast phases were also small and variable in direction when the initial eye position was directed straight ahead before stimulus application. Eccentric initial eye positions resulted in large fast phases, the direction of which was essentially independent of the neck-proprioceptive stimulus. They tended to move the eyes towards a more medial orbital position, perhaps preventing the eyes from reaching their boundaries or permitting flexibility of orienting responses to incoming stimuli.

The generation of anticompensatory fast phases upon vestibular stimulation was facilitated when the whole-body rotation was directed opposite the eccentric initial eye position, while they were attenuated if the initial eye position was directed ipsilaterally to the ensuing head movement. A similar dependence of fast phase amplitude and latency on the initial eye position was evident also during head-on-trunk rotations (combined vestibular and neck-proprioceptive stimulation). No consistent interaction between vestibularly and cervically induced fast phases was found. The observed eye movements were reflexives, because the slow phase eye drift and the fast phases that were observed in the dark, in the third experiment, were negligible.

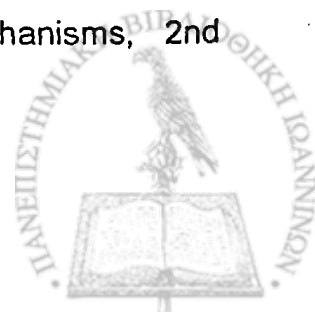
In the second experiment, the results were comparable with those obtained with the eyes looking straight ahead before stimulus application. Therefore, the gaze direction was responsible for the modulation observed in fast phases in the first experiment.

We conclude that, extraretinal eye position signals are able to modify vestibularly and cervically evoked fast phases aiming at minimizing excursions of the eyes away from the primary position. Both cervical and eye position input have access to fast eye movement mechanisms subserving general orienting mechanisms, rather than specific tasks of stabilization or visual search.



BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

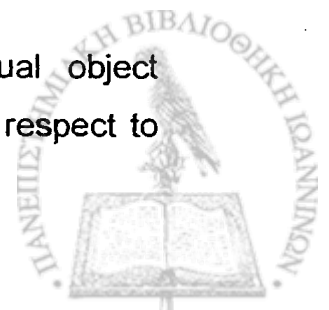
1. Howard IP. Human visual orientation. Wiley, Chichester New York Brisbane Toronto, 1982.
2. Martin L. , Li W. Multimodal basis for egocentric spatial localization and orientation. *J Ves Res* 1995;5: 499-518.
3. Mergner T, Huber W, and Becker W. Vestibular- Neck interaction and transformation of sensory coordinates. *J of Vest Res* 1997; 7 (4): 347-367.
4. Andersen RA, Snyder LH, Li C-S, Striccanne B. Coordinate transformations in the representation of spatial information. *Curr Opin Neurobiol* 1993; 3: 171-176.
5. Ventre J, Flandrin JM, Jeannerod M. In search for the egocentric reference. A neurophysiological hypothesis. *Neuropsychologia* 1984; 22: 797-806.
6. Vallar G, Lobel E, Galati G, Berthoz A, Pizzamiglio L, Le Bihan D. A frontoparietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Exp Brain Res* 1999; 124: 281-286.
7. Caminiti R, Johnson PB. Internal representation of movement in the cerebral cortex as revealed by the analysis of reaching. *Cereb. Cortex* 1992;2(4): 269-276.
8. Clement G, Rezzette D. Motor behavior underlying the control of an upside-down vertical posture. *Exp Brain Res*.1985;59(3): 478-484.
9. Wolsley CJ, Sakellari V, Bronstein AM. Reorientation of visually evoked postural responses by different eye in orbit and head-on trunk angular positions. *Exp Brain Res*.1996; 111(2): 283-288.
10. Lindsay KW, Roberts TD, Rosenberg JR. Asymmetric tonic labyrinth reflexes and their interaction with neck reflexes in the decerebrate cat. *J Physiol*. 1976; 261: 583-601.
11. Magnus R. Körperstellung. A.V. Harreveld, Willam R. Rosanoff, and Franklin Book Programs (translation). Amerind, Springfield. 1924.
12. Roberts TDM. Neurophysiology of postural mechanisms, 2nd edn. Butterworths, London. 1978.



13. Boyle R, Pompeiano O. Convergence and interaction of neck and macular vestibular inputs on vestibulospinal neurons. *J Neurophysiol.* 1981; 45: 852-868.
14. Kasper J, Thoden U. Effects of natural neck afferent stimulation on vestibulo-spinal neurons in the decerebrate cat. *Exp Brain Res.* 1981;44: 401-408.
15. Peterson BW, Goldberg J, Bilotto , Fuller JH. Cervocollic reflex: its dynamic properties and interaction with vestibular reflexes. *J Neurophysiol.* 1985;54: 90-109.
16. Wilson VJ, Yamagata Y, Yates BJ, Schor RH, Nonaka S. Response of vestibular neurons to head rotations in vertical planes.III. Response of vestibulocollic neurons to vestibular and neck stimulation. *J Neurophysiol.*1990;64: 1695-1703.
17. Dichgans J, Bizzi E, Morasso P, Tagliasco V. Mechanisms underlying recovery of eye-head coordination following bilateral labyrinthectomy in monkeys. *Exp Brain Res.* 1973; 18: 548-562.
18. Kasai T, Zee DS. Eye-head coordination in labyrinthine-defective human beings. *Brain Res.*1978; 144:123-141.
19. Barnes GR. Head-eye coordination in normals and in patients with vestibular disorders. *Adv Otorhinolaryngol* 1979; 25:197-201.
20. Baker J, Goldberg J, Peterson BW, Schor R. Oculomotor reflexes after semicircular canal plugging in cats. *Brain Res.* 1982; 252:151-155.
21. Bronstein AM, Hood JD. Cervical nystagmus due to loss of cerebellar inhibition on the cervico-ocular reflex: a case report. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1985; 48:128-131.
22. Bronstein AM, Hood JD. The cervico-ocular reflex in normal subjects and patients with absent vestibular function. *Brain Res.* 1986;373: 399-408.
23. Leigh RJ, Sharpe JA, Ranalli PJ, Thurston SE, Hamid MA. Comparison of smooth pursuit and combined eye-head tracking in human subjects with deficient labyrinthine function. *Exp Brain Res.* 1987;66: 458-464.
24. Lund S. Postural effects of neck muscle vibration in man. *Experientia* 1980; 36:1398.



25. Burke D, Hagbarth K-E, Loefstedt L, Wallin B. The responses of human muscle spindle endings to vibration of non-contracting muscles. *J Physiol* 1976; 261:673-693.
26. Roll JP, Vedel JP. Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp Brain Res.* 1982; 47:177-190.
27. Goodwin GM, Mc Closkey DI, Matthews PBC. Proprioceptive illusions induced by muscle vibration: contribution by muscle spindles to perception? *Science* 1972; 175:1382-1384.
28. Lackner JR. Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain* 1988;111:281-297.
29. Roll R, Velay JL, Roll JP. Eye and neck proprioceptive messages contribute to the spatial coding of retinal input in visually oriented activities. *Exp Brain Res* 1991; 85:423-431.
30. Taylor JL, McCloskey DI. Illusions of head and visual target displacement induced by vibration of neck muscles. *Brain* 1991;114: 755-759.
31. Lekhel H, Popov KE, Bronstein A, Gresty M. Postural responses to vibration of neck muscles in patients with uni- and bilateral vestibular loss. *Gait Posture* 1998;7:228-236.
32. Popov KE, Lehkel H, Faldon M, Bronstein AM, Gresty MA. Visual and oculomotor responses induced by neck vibration in normal subjects and labyrinthine-defective patients. *Exp Brain Res* 1999; 128:343-352.
33. Biguer B, Donaldson IML, Hein A, Jeannerod M. Neck muscle vibration modifies the representation of visual motion and direction in man. *Brain* 1988; 111: 1405-1424.
34. Mergner T, Siebold C, Schweigart G, Becker W. Human perception of horizontal head and trunk rotation in space during vestibular and neck stimulation. *Exp Brain Res* 1991; 85: 389-404.
35. Mergner T, Rottler G, Kimmig H, Becker W. Role of vestibular and neck inputs for the perception of object motion in space. *Exp Brain Res* 1992; 89: 655-668.
36. Maurer C, Kimming H, Trefzer A, Mergner Th. Visual object localization through vestibular and neck inputs. I. Localization with respect to



space and relative to the head and trunk mid-sagittal planes. *J Vestib Res* 1997;7: 119-135.

37. Mergner T, Nasios G, and Anastasopoulos D. Vestibular memory-contingent saccades involve somatosensory input from the body support. *Neuroreport* 1998; 9: 1469-1473.

38. Brothchie PR, Andersen RA, Snyder LH, Goodman SJ. Head position signals used by parietal neurons to encode locations of visual stimuli. *Nature* 1995; 375: 232-235.

39. Buisseret P and Gary-Bobo E. Development of visual cortical orientation specificity after dark-rearing: Role of extraocular proprioception. *Neurosci. Lett.* 1979; 13: 259-263.

40. Buisseret P, Gary-Bobo E and Imbert M. Evidence that ocular motility is involved in the recovery of the orientational properties of visual cortical neurons in dark-reared kittens. *Nature* 1978; 272: 816-817.

41. Longet F. A. Sur les troubles qui surviennent dans l'équilibration, la station et la locomotion des animaux, après la section des parties molles de la nuque. *Gaz. Med. Paris* 1845; 13:565-567.

42. Bernard C. *An Introduction to the Study of Experimental Medicine*, Collier, New York, 1865.

43. Biemond A. On a new form of experimental position-nystagmus in the rabbit and its clinical value. *Proc. Kon. Nederlandse Akad. Wetenschappen* 1939; 42:370-375.

44. Cohen LA. Role of eye and neck proprioceptive mechanisms in body orientation and motor coordination. *J. Neurophysiol.* 1961; 24:1-11.

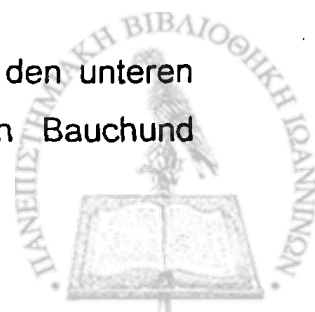
45. Abrahams VC and Falchetto S. Hind leg ataxia of cervical origin and cervico-lumbar spinal interactions with a supratentorial pathway. *J Physiol. (London)* 1969; 203:435-447.

46. Biemond A and DeJong J. On cervical nystagmus and related disorders. *Brain* 1969; 92:437-458.

47. Igarashi M, Alford B R, Watanabe T and Maxian PM. Role of neck proprioceptors for the maintenance of dynamic bodily equilibrium in the squirrel monkey. *Laryngoscope* 1969; 79:1713-1727.



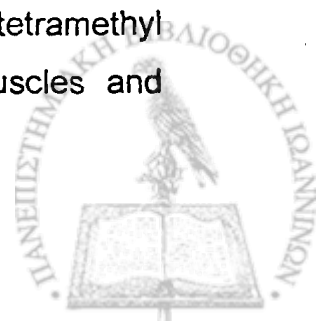
48. Hinoki M, Hine S, Okada S, Ishida Y, Koike S, Shizuki S. Optic organ and cervical proprioceptors in maintenance of body equilibrium. *Acta Otolaryngol. (Suppl.) (Stockholm)* 1975; 330:169-184.
49. Richmond FJ R, Anstee GCB, Sherwin EA and Abrahams VC. Motor and sensory fibers on neck muscle nerves in the cat. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 1976; 54:294-304.
50. DeJong TVM, DeJong JMBV, Cohen B, and Jongkees LBW. Ataxia and nystagmus induced by injection of local anesthetics in the neck. *Ann. Neurol.* 1977; 1:240-246.
51. Manzoni D, Pompeiano O, and Stampacchia G. Tonic cervical influences on posture and reflex movements. *Arch. Ital. Biol.* 1979; 117:81-110.
52. Weeks VD and Travell J. Postural vertigo due to trigger areas in the sternocleidomastoid muscle. *J Pediat* 1955; 47:315-327.
53. Cope S and Ryan GMS. Cervical and otolith vertigo. *J. Laryngol. Otol.* 1959; 73:113-120.
54. Peterson BW and Richmond FJ. *Control of Head Movement.* Oxford University Press, 1988.
55. Rothwell J. *Control of Human Voluntary Movement.* 2nd edition, Chapman & Hall, 1994.
56. Matthews PBC. *Mammalian Muscle Receptors and their Central Actions*, Arnold, London, 1972.
57. Cooper S and PM Daniel. Human muscle spindles. *J. Physiol.(London).* 1956;133:1-3P.
58. Cooper S, and P M Daniel .Muscle spindles in man, their morphology in the lumbricals and the deep muscles of the neck. *Brain* 1963; 86:563-586.
59. Richmond FJR. and Abrahams VC. Physiological properties of muscle spindles in dorsal neck muscles of the cat. *J Neurophysiol.* 1979a; 42:604-617.
60. Voss H .Untersuchungen über Zahl, Anordnung und Länge der Muskelspindeln in den Lumbricalmuskeln des Menschen und einiger Tiere. *Z. Mikr. Anat. Forsch.* 1937; 42:509-524.
61. Voss H. Zahl und Anordnung der Muskelspindeln in den unteren Zungenbeinmuskeln, dem M. Sternocleido-mastoideus und den Bauchund tiefen Nackenmuskeln. *Anat. Anz.* 1958; 105:265-275.



62. Kasper J and Thoden U. Effects of natural neck afferent stimulation vestibulo-spinal neurons in the decerebrate cat. *Exp. Brain Res.* 1981;44:401-408.
63. Bakker DA, and Richmond FJR. Muscle spindle complexes in muscles around upper cervical vertebrae in the cat. *J Neurophysiol.* 1982; 48:62-74.
64. Marchand R., Bridgman CF, Shumpert E, and Eldred E. Association of tendon organs with spindles in muscles of the cat's leg. *Anat Rec.* 1971; 169:23-32.
65. Boyd IA. The histological structure of the receptors in the knee-joint of the cat correlated with their physiological response. *J Physiol. (London).* 1954;124:476-488.
66. Burgess PR, and Clark FJ. Characteristics of knee joint receptors in the cat. *J. Physiol. (London).* 1969; 203:317-335.
67. Stacey MJ. Free nerve endings in skeletal muscle of the cat. *J Anat.* 1969; 105:231-254.
68. Andrés KH, Von Düring M, and Schmidt RF. Sensory innervations of the Achilles tendon by group III and IV afferent fibers. *Anat. Embryol.* 1985; 172:145-156.
69. Mense S and Meyer H. Different types of slowly conducting afferent unit in cat skeletal muscle and tendon. *J Physiol (London).* 1985; 363:403-417.
70. Ranson SW, Davenport HK, and Doles EA. Intramedullary course of the dorsal root fibers of the first three cervical nerves. *J Comp Neurol* 1932; 54:1-12.
71. Corbin KB, Lhamon WT , and Petit DW. Peripheral and central connections of the upper cervical dorsal root ganglia in the rhesus monkey. *J Comp Neurol* 1937; 66:405-414.
72. Ferraro A and Barrera SE. Posterior column fibers and their termination in macacus rhesus. *J Comp Neurol* 1935; 62:507-530.
73. Nauta WJH, and Gyax PA. Silver impregnation of degenerating axons in the central nervous system. A modified technique. *Stain Technol* 1954; 29:91-93.



74. Fink RP, and Heimer L. Two methods for selective silver impregnation of degenerating axons and their synaptic endings in the central nervous system. *Brain Res* 1967; 4:369-374.
75. Torvik A. Afferent connections to the sensory trigeminal nuclei, the nucleus of the solitary tract and adjacent structures. (An experimental study in the rat). *J. Comp. Neurol.* 1956; 106:51-142.
76. Kerr FWL. Structural relation of the trigeminal spinal tract to upper cervical roots and the solitary nucleus in the cat. *Exp Neurol* 1971;4: 134-148.
77. Kerr FWL. Central relationships of trigeminal and cervical primary afferents in the spinal cord and medulla. *Brain Res* 1972;43:561-572.
78. Shriver JE, Stein BM, and Carpenter MB. Central projections of spinal dorsal roots in the monkey. I. Cervical and upper thoracic dorsal roots. *Am J Anat* 1968; 123:27-73.
79. Walker AE, and Weaver TA. The topical organization and termination of the fibers of the posterior columns in *Macaca mulatta*. *J Comp Neurol* 1942; 76:145-158.
80. Yee J and Corbin KB. The intramedullary course of the upper five cervical dorsal root fibers in the rabbit. *J Comp Neurol* 1939; 70:297-304.
81. Imai Y and Kusama T. Distribution of the dorsal root fibres in the cat. An experimental study with the Nauta method. *Brain Res* 1969; 13:338-359.
82. Wiksten B and Grant G. The central cervical nucleus in the cat. IV. Afferent fiber connections: An experimental anatomical study. *Exp Brain Res* 1983; 51:405-412.
83. Brown AG, Rose PK, and Snow PJ. The morphology of identified cutaneous afferent fibre collaterals in the spinal cord. *J Physiol* 1976; 263:132-134P.
84. Grant G, Arvidsson J, Robertson B, and Ygge J. Transganglionic transport of horseradish peroxidase in primary sensory neurons. *Neurosci Lett* 1979; 12:23-28.
85. Mesulam M-M, and Brushart JM. Transganglionic and anterograde transport of horseradish peroxidase across dorsal root ganglia: A tetramethyl benzidine method for tracing central sensory connections of muscles and peripheral nerves. *Neuroscience* 1979; 4:1107-1117.



86. Mysicka A and Zenker W. Central projections of muscle afferents from the sternomastoid muscle in the rat. *Brain Res* 1981; 211:257-265.

87. Ammann B, Gottschall J, and Zenker W. Afferent projections from the rat longus capitis muscle studied by transganglionic transport of HRP. *Anat Embryol, (Berlin)* 1983; 166: 275-289.

88. Abrahams VC, Richmond FJR and Keane J. Projections from C2 and C3 nerves supplying muscles and skin of the cat neck: A study using transganglionic transport of horseradish peroxidase. *J Comp Neurol* 1984 b;230. 142-154.

89. Abrahams VC and Swett J. E. The pattern of spinal and medullary projection from a cutaneous nerve and a muscle nerve of the forelimb of the cat: A study using the transganglionic transport of HRP. *J Comp Neurol* 1986; 246: 70-84.

90. Bakker DA, Richmond FJR, and Abrahams VC. Central projections from cat suboccipital muscles: A study using transganglionic transport of horseradish peroxidase. *J Comp Neurol* 1984; 228:409-421.

91. Nyberg G and Blomqvist A. The central projection of muscle afferent fibres to the lower medulla and upper spinal cord : An anatomical study in the cat with the transganglionic transport method. *J Comp Neurol* 1984; 230: 99-109.

92. Edney DP and Porter JD. Neck muscle afferent projections to the brainstem of the monkey: Implications for the neural control of gaze. *J Comp Neurol* 1986, 250: 389-398.

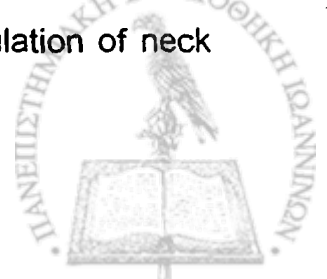
93. Berthoz A and Llinas R. Afferent neck projections to the cat cerebellar cortex. *Exp Brain Res* 1974; 20: 385-401.

94. Ezure K, Sasaki S, Uchino Y and Wilson VJ. Frequency response analysis of vestibular-induced neck reflex in cat. II. Functional significance of cervical afferents and polysynaptic descending pathways. *J Neurophysiol* 1978; 41: 459-471.

95. Rose PK, and Keirstead SA. Segmental projection from muscle spindles: A perspective from the upper cervical spinal cord. *Can J Physiol Pharmacol* 1986; 64: 505-507.



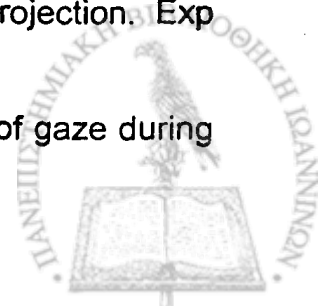
96. Wilson VJ, Maeda M, Franck JI and Shimazu H. Mossy fiber neck and second order labyrinthine projections to cat flocculus. *J Neurophysiol* 1976; 39: 301-310.
97. Anderson M E. Segmental reflex inputs to motoneurons innervating dorsal neck musculature in the cat. *Exp Brain Res* 1977; 28: 175-187.
98. Coulter JD, Mergner T, and Pompeiano O. Integration of afferent inputs from neck muscles and macular labyrinthine receptors within the lateral reticular nucleus. *Arch Ital Biol* 1977; 115: 332-354.
99. Kenins P, Kikillus H, and Schomburg ED. Short and long-latency reflex pathways from neck afferents to hindlimb motoneurons in the cat. *Brain Res* 1978; 149: 235-238.
100. Hirai N, Hongo T, and Sasaki S. Cerebellar projection and input organizations of the spinocerebellar tract arising from the central cervical nucleus in the cat. *Brain Res* 1978; 157: 341-345.
101. Rapoport S. Reflex connections of motoneurons of muscles involved in head movements in the cat. *J Physiol (London)* 1979; 289: 311-327.
102. Brink EE, Hirai N, and Wilson VJ. Influence of neck afferents on vestibulospinal neurons. *Exp Brain Res* 1980; 38: 285-292.
103. Brink EE, Jinnai K, Hirai N, and Wilson VJ. Cervical input to vestibulocollic neurons. *Brain Res* 1981 a; 217:13-21.
104. Brink EE, Jinnai K, and Wilson VJ. Pattern of segmental monosynaptic input to cat dorsal neck motoneurons. *J Neurophysiol* 1981b; 46: 496-504.
105. Murakami S and Kato M. Central projections of nuchal group I muscle afferent fibers of the cat. *Exp Neurol* 1983; 79: 472-487.
106. Campbell SK, Parker TD, and Welker W. Somatotopic organization of the external cuneate nucleus in albino rats. *Brain Res* 1974; 77: 1-23.
107. Denoth F, Magherini PC, Pompeiano O, and Stanojevic M. Responses of Purkinje cells of the cerebellar vermis to neck and macular vestibular inputs. *Pflugers Arch* 1979a; 381: 87-98.
108. Boyle R and Pompeiano O. Response characteristics of cerebellar interpositus and intermediate cortex neurons to sinusoidal stimulation of neck and labyrinth receptors. *Neuroscience* 1980; 5(2): 357-372.



109. Kubin L, Magherini PC, Manzoni D, and Pompeiano O. Responses of lateral reticular neurons to sinusoidal rotation of neck in the decerebrate cat. *Neuroscience* 1981 a; 6: 1277-1290.
110. Chan YS, Manzoni D, and Pompeiano O. Response characteristics of cerebellar dentate and lateral cortex neurons to sinusoidal stimulation of neck and labyrinth receptors. *Neuroscience* 1982; 7: 2993-3011
111. Dykes RW, Rasmusson DD, Sretavan D and Rehman NB. Submodality segregation and receptive-field sequences in cuneate, gracile and external cuneate nuclei of the cat. *J Neurophysiol* 1982; 47: 389-416.
112. Mergner T, Anastasopoulos D, and Becker W. Neuronal responses to horizontal neck deflection in the group x region of the cat's medullary brainstem. *Exp Brain Res* 1982; 45: 196-206.
113. Gdowski GT and Mc Crea RA. Integration of vestibular and head movement signals in the vestibular nuclei during whole-body rotation. *J Neurophysiol* 1999; 82: 436-449.
114. Gdowski GT and Mc Crea RA. Neck proprioceptive inputs to primate vestibular nucleus neurons. *Exp Brain Res* 2000; 135: 511-526.
115. Gdowski GT, Belton T, Mc Crea RA. The neurophysiological substrate for the cervico-ocular reflex in the squirrel monkey. *Exp Brain Res* 2001; 140: 253-264.
116. Landgren and Silfvenius. Projections of the eye and the neck region on the anterior suprasylvian cerebral cortex of the cat. *Acta Physiol Scand.* 1968;74(3): 340-7
117. Wilson VJ, Melvill Jones G, 1979. *Mammalian Vestibular Physiology*. Plenum Press, New York.
118. Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, 1991. *Principles of Neural Science*. Elsevier Science Publishing Co, New York.
119. Σκεύας Α. *Επίτομη Ωτορινολαρυγγολογία*, Ιωάννινα 1987.
120. Peterson BW, Goldberg J. Role of vestibular and neck reflexes in controlling eye and head position. In: Roucoux A, Crommelink M (eds) *Physiological and pathological aspects of eye movements*. Junk, The Hague, pp 295-402.



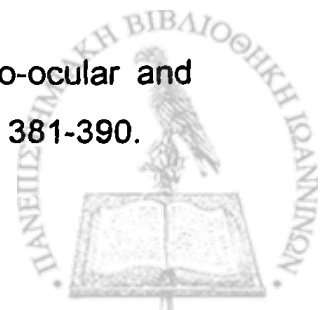
121. Hikosaka O, and Maeda M. Cervical effects on abducens motoneurons and their interaction with vestibule-ocular reflex. *Exp Brain Res* 1973; 18:512-530.
122. Thoden U, and Schmidt P. Vestibular-neck interaction in abducens neurons. *Prog Brain Res* 1979; 50:561-566.
123. Vibert N, Babalian A, Serafin M, Gasc JP, Muhlethaler M, Vidal PP. Plastic changes underlying vestibular compensation in the guinea-pig persist in isolated, in vitro whole brain preparations. *Neuroscience* 1999;93:413-432.
124. Holst E v, Mittelstaedt H. Das Reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften* 1950; 37: 464-476.
125. Anastasopoulos D and Th Mergner: Canal-neck interaction in vestibular nuclear neurons of the cat. *Exp Brain Res* 1982; 46: 269-280.
126. Igusa Y, Sasaki S and Shimazu H. Excitatory premotor burst neurons in the cat pontine reticular formation related to the quick phase of vestibular nystagmus. *Brain Res.* 1980; 182(2): 451-456.
127. Strassman A, Highstein SM, McCrea RA. Anatomy and physiology of saccadic burst neurons in the alert squirrel monkey. I. Excitatory burst neurons. II. Inhibitory burst neurons. *J. Comp Neurol.*1986; 249(3): 337-357, 358-380.
128. Ohki Y, Shimazu H, Suzuki I. Excitatory input to burst neurons from the labyrinth and its mediating pathway in the cat: location and functional characteristics of burster-driving neurons. *Exp Brain Res.* 1988; 72(3): 457-472.
129. Buttner U and Buttner-Ennever JA. Present concepts of oculomotor organization. *Rev Oculomot Res* 1988; 2:3-32
130. Keller EC. Gain of the vestibule-ocular reflex in monkey at high rotational frequencies. *Vision Res.*1978; 18(3): 311-315.
131. Nakao S and Sasaki S. Excitatory input from interneurons in the abducens nucleus to medial rectus motoneurons mediating conjugate horizontal nystagmus in the cat. *Exp Brain Res.*1980; 39(1): 23-32
132. Hikosaka O and Kawakami T. Inhibitory reticular neurons related to the quick phase of vestibular nystagmus- their location and projection. *Exp Brain Res.* 1977; 27(3-4): 377-386.
133. Mishkin S and Melvill Jones G. Predominant direction of gaze during slow head rotation. *Aerospace Med* 1966; 37: 879-900.



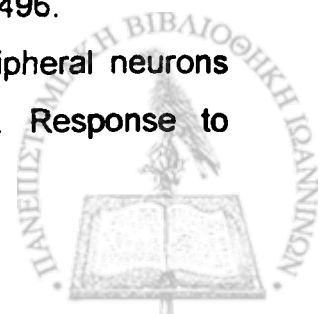
134. Barnes GR. The role of the vestibule-ocular reflex in visual target acquisition. *J Physiol (Lond)* 1976; 258:64-65.
135. Chun KS, and Robinson DA. A model of quick phase generation in the vestibuloocular reflex. *Biol Cybern* 1978; 28:209-221.
136. Bárány R. Augenbewegungen, durch Thoraxbewegungen ausgelöst. *Zbl Physiol* 1906; 20:298-302.
137. Bárány R. Über einige Augen- und Halsmuskelreflexe bei Neugeborenen. *Acta Otolaryngol* 1918/ 1919; 1: 97-102.
138. Bikeles G and Ruttin E. Über die reflektorischen kompensatorischen Augenbewegungen bei beiderseitiger Ausschaltung des N. vestibularis. *Neurol Zbl* 1915; 34: 807-
139. De Kleyn A. and Stenvers HW. Tonic neck reflexes on the eye muscles in man. *Proc. K. Ned Akad Wet* 1941; 44:385-
140. Reisman JE and Anderson John H. Compensatory eye movements during head and body rotation in infants. *Brain Res* 1989; 484: 119-129.
141. Takemori S and Suzuki JI. Eye deviations from neck torsion in humans. *Ann Otolaryngol (St Louis)* 1971; 80: 439-444.
142. Barnes GR and Forbat LN. Cervical and vestibular afferent control of oculomotor response in man. *Acta Otolaryngol* 1979; 88:79-87.
143. Mergner T, Schweigart G, Botti F, Lehmann A. Eye movements evoked by proprioceptive stimulation along the body axis in humans. *Exp Brain Res* 1998; 120:450-460.
144. Biemond A, and de Jong JMBV. On cervical nystagmus and related disorders. *Brain* 1969; 92: 437.
145. Dichgans J, Bizzi E, Morasso P, Taliasco V. Mechanisms underlying recovery of eye-head coordination following bilateral labyrinthectomy in monkeys. *Exp Brain Res* 1973; 18:548-562.
146. Gresty MA. A reexamination of "neck reflex" eye movements in the rabbit. *Acta Otolaryngol* 1976; 81:386-394.
147. Kazai T and Zee DS. Eye-head coordination in labyrinthine-defective human beings. *Brain Res* 1978; 144:123-141.
148. Barnes GR and Forbat LN. Cervical and vestibular afferent control of oculomotor response in man. *Acta Otolaryngol* 1979; 88:79-87.



149. Leopold HC, Doerr M, Thoden U. Cervico-ocular responses (COR) during slow sinusoidal head movements in subjects with bilateral labyrinthine lesions. *Arch Psychiat Nervenkr* 1983; 233: 439-447.
150. Bles W, de Jong JMBV, de Wit G. Somatosensory compensation for loss of labyrinthine function. *Acta Otolaryngol (Stockh)* 1984; 97: 213-221.
151. Bronstein A.M. and Hood J.D. The cervico-ocular reflex in normal subjects and patients with absent vestibular function. *Brain Res.* 1986; 373: 399-408.
152. Hygen PLM, Verhagen WIM and Nicolassen MGM. Cervico-ocular reflex enhancement in labyrinthine-defective and normal subjects. *Exp. Brain Res* 1991; 87: 457-464.
153. Takahashi M, Uemura T, Fujishiro T. Compensatory eye movement and gaze fixation during active head rotation in patients with labyrinthine disorders. *Ann Oto-Rhino-Laryngol* 1981; 90: 241-245.
154. Takahashi M, Saito A, Okada Y, Yoshida A. Recovery of gaze disturbance in bilateral labyrinthine loss. *ORL J Otorhinolaryngol Relat Spec* 1989; 51: 305-310.
155. Bronstein AM, Morland AB, Ruddock KH, Gresty MA. Recovery from bilateral vestibular failure: Implications for visual and cervico-ocular function. *Acta Otolaryngol (Stockh) Suppl* 1995; 520: 405-407.
156. Fuller JH. The dynamic neck-eye reflex in mammals. *Exp Brain Res* 1980; 41: 29-35
157. Peterson BW. Cervico-collic and cervicoocular reflexes. In: Peterson BW, Richmond FJ (eds) *Control of head movement*. Oxford University Press, New York Oxford, 1988; pp 90-99.
158. Barmack N H, Errico P, Ferraresi A, and Pettorossi VE. Interactions of cervico-ocular and vestibule-ocular fast-phase signals in the control of eye position in rabbits. *J Physiol* 1989; 410: 213-225.
159. Mirenowicz J and Hardy O. Characteristics of saccades induced by neck torsions: a re-examination in the normal guinea pig. *Brain Res* 1992; 592:1-7.
160. Jurgens R and Mergner T. Interaction between cervico-ocular and vestibulo-ocular reflexes in normal adults. *Exp Brain Res* 1982; 77: 381-390.



161. Botti F, Anastasopoulos D, Kostadima V, Bambagioni D, Pettorossi VE. Proprioceptive influence on the optokinetic nystagmus. *Acta Otolaryngol* 2001; 121:205-210.
162. Wiksten B. The central cervical nucleus in the cat. II. The cerebellar connections studied with retrograde transport of horseradish peroxidase. *Exp Brain Res* 1979a; 36:155-173.
163. Wiksten B. The central cervical nucleus in the cat. III. The cerebellar connections studied with anterograde transport of ³H-leucine. *Exp Brain Res* 1979b; 36:175-189
164. Hirai N, Hongo T, Sasaki S. A physiological study of identification, axonal course and cerebellar projection of spinocerebellar tract cells in the central cervical nucleus of the cat. *Exp Brain Res*. 1984; 55:272-285.
165. Takahashi O, Takeuchi Y, Matsushima R. Direct connections of primary afferent fibers with central cervical nucleus neurons projecting to the cerebellum in the cat. *Brain Res* 1985; 328: 390-395.
166. Hongo T, Kitama T, Yoshida K. Integration of vestibular and neck afferent signals in the central cervical nucleus. *Prog Brain Res* 1988; 76:155-162.
167. Yagi T, Ohyama Y. Three dimensional analysis of nystagmus induced by neck vibration. *Acta Otolaryngol* 1996; 116:167-169.
168. Strupp M, Arbusow V, Dieterich M, Sautier W, Brandt T. Perceptual and oculomotor effects of neck muscle vibration in vestibular neuritis: ipsilateral somatosensory substitution of vestibular function. *Brain* 1998; 121:677-685.
169. Heimbrand S, Bronstein AM, Gresty MA, Faldon ME. Optically induced plasticity of the cervico-ocular reflex in patients with bilateral absence of vestibular function. *Exp Brain Res* 1996; 112: 372-380.
170. Bronstein AM, Mossman S, Luxon LM. The neck- eye reflex in patients with reduced vestibular and optokinetic function. *Brain* 1991; 114: 1-11.
171. Meiry JL. Vestibular and proprioceptive stabilization of eye movements. In : Bach-y-Rita P, Collins CC, Hyde J.E. (eds), *The control of eye movements*. Academic Press, New York London, 1971; pp 483-496.
172. Fernandez C and Goldberg J.M. Physiology of peripheral neurons innervating semicircular canals of the squirrel monkey. II. Response to



sinusoidal stimulation and dynamics of peripheral vestibular system. *J Neurophysiol* 1971; 34: 661-675.

173. Barlow D and Freedman W. Cervico-ocular reflex in the normal adult. *Acta Otolaryngol (Stockh)* 1980; 89: 487-496.

174. Doerr M, Leopold HC, Thoden U. Vestibulo-ocular reflex (VOR), cervico-ocular reflex (COR) and its interaction in active head movements. *Arch Psychiat Nervenkr* 1981; 230: 117-127.

175. Frenzel H. Rucknystagmus als Halsreflex und Schlagfeldverlagerung des labyrinthären Drehnystagmus durch Halsreflex. *Zbl Hals Nases Ohrenheilkd.* 1928; 147:177-187.

176. Bles W and de Jong JM. Cervico-vestibular and visuo-vestibular interaction. Self-motion perception, nystagmus, and gaze shift. *Acta Otolaryngol.* 1982; 94(1-2): 61-72.

177. Barmack N H, Errico P, Ferraresi A, and Pettorossi VE. Interactions of cervico-ocular and vestibulo-ocular fast-phase signals in the control of eye position in rabbits. *J Physiol* 1989; 410: 213-225.

178. Pettorossi VE, Manni E, Errico P, Ferraresi A, Bortolami R. Otolithic and extraocular muscle proprioceptive influences on the spatial organization of the vestibulo- and cervico-ocular quick phases. *Acta Otolaryngol* 1997; 117:139-142.

179. Sperry RW. Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J Comp Physiol Psychol* 1950; 43: 482-489.

180. Sherrington CS. On the anatomical constitution of the nerves of muscles. *J of Physiol* 1894; 17: XIX-XX.

181. Sherrington CS. Further note on the sensory nerves of the eye muscles. *Proc R Soc Lond* 1898; B 64: 120-121.

182. Maier A, De Santis M & Eldred E. The occurrence of muscle spindles in extraocular muscles of various vertebrates. *J Morph* 1974; 143: 397-408.

183. Spencer RF & Porter JD. Structural organization of extraocular muscles. In *Neuroanatomy of the oculomotor system* (ed. J. A. Büttner – Ennever). II. Reviews of oculomotor research (series ed. D. A. Robinson & H. Collewijn) 1988; pp 33-79. Amsterdam: Elsevier Science.



184. Lukas J-R, Aigner M, Blumer R, Heinzl H, Mayr R. Number and distribution of neuromuscular spindles in human extraocular muscles. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 1994; 35:4317-4327.
185. Ruskell GL. Extraocular muscle proprioceptors and proprioception. *Prog Ret Eye Res* 1999; 18: 269-291.
186. Cooper S, Daniel PM & Whitteridge D. Muscle spindles and other sensory endings in the extrinsic eye muscles: the physiology and anatomy of these receptors and of their connexions with the brainstem. *Brain* 1995; 78: 564-583.
187. Ruskell GL. Golgi tendon organs in the proximal tendon of sheep extraocular muscles. *Anat Res* 1990; 227: 25-31.
188. Dogiel AS. Die Endigungen der sensiblen Nerven in den Augenmuskeln und deren Sehnen beim Menschen und den Säugetieren. *Arch Mikrosk Anat* 1906; 68: 501-526.
189. Tozer FM, Sherrington CS. Receptors and afferents of the third, fourth and sixth cranial nerves. *Proc R Soc Lond* 1910; B 82: 450-457.
190. Alvarado-Mallart R-M, Pincon-Raymond M. The palisade endings of cat extraocular muscles: a light and electron microscope study. *Tissue Cell* 1979; 11: 567-584.
191. Billig J, Buisseret-Delmas C, Buisseret P. Identification of nerve endings in cat extraocular muscles. *Anat Rec* 1997; 248: 566-575.
192. Ruskell GL. The fine structure of innervated myotendinous cylinders in extraocular muscles of rhesus monkeys. *J Neurophysiol* 1978; 7:693-708
193. Blumer R, Lukas JR, Wasicky R, Mayr R. Presence and structure of innervated myotendinous cylinders in sheep extraocular muscle. *Neurosci Lett* 1998; 248: 49-52.
194. Richmond FJR, Johnston WSW, Baker RS, Steinbach MJ. Palisade endings in human extraocular muscles. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 1984; 25: 471-476.
195. Lukas JR, Blumer R, Denk M, Baumgartner I, Neuhuber W, Mayr R. Innervated myotendinous cylinders in human extraocular muscles. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2000; 41: 2422-2431.



196. Porter JD, Baker RS, Ragusa RJ, Brueckner JK. Extraocular muscles: basic and clinical aspects of structure and function. *Surv Ophthalmol* 1995; 39: 451-484.
197. Robinson DA. Overview. In eye movements (ed. R. H. S. Carpenter). XIII. Vision and visual dysfunction (series ed. J. R. Crouly- Dillon) 1991; pp. 320-331. London: Macmillan
198. Velay JL, Roll R, Lennerstrand G, Roll JP. Eye proprioception and visual localization in humans : influence of ocular dominance and visual context. *Vision Res* 1994; 34: 2169-2176
199. Bortolami R, Lucchi ML, Pettorossi VE, Callegeri E, Manni E. Localization and somotopy of sensory cells innervating the extraocular muscles of lamb, pig and cat. Histochemical and electrophysiological investigation. *Arch Ital Biol* 1987; 125: 1-15.
200. Buisseret-Delmas C and Buisseret P. Central projections of extraocular muscle afferents in cat. *Neurosci Let* 1990; 109:48-53.
201. Ashton JA, Boddy A, Dean SR, Milleret C, and Donaldson IML. Afferent signals from cat extraocular muscles in the medial vestibular nucleus, the nucleus praepositus hypoglossi and adjacent brainstem structures. *Neuroscience*. 1988; 26:131-145.
202. Ashton JA, Milleret C, and Donaldson IML. Effects of afferent signals from the extraocular muscles upon units in the cerebellum, vestibular nuclear complex and oculomotor nucleus of the trout. *Neuroscience* 1989; 31:529-541.
203. Haymann MR, Donaldson JP, and Donaldson IML. The primary afferent pathway of extraocular muscle proprioception in the pigeon. *Neuroscience* 1995; 69: 671-683.
204. Berthoz A, Yoshida K, and Vidal PP. Horizontal eye movement signals in second order vestibular nuclei neurons in the cat. *Annls NY Acad Sci* 1981; 374: 144-156.
205. Baker R, and Berthoz A. Is the praepositus hypoglossi nucleus the source of another vestibuloocular pathway? *Brain Res* 1975; 38:440-445.
206. Ron S, and Berthoz A. Eye and head coupled and dissociated movements during orientation to a double step visual target displacement. *Exp Brain Res* 1991; 85: 196-207.



207. Allum JH and Graf W. Time constants of vestibular nuclei neurons in the goldfish: a model with ocular proprioception. *Biol Cybern* 1977; 28 : 95-99.
208. Mc Crea R A, and Baker R. Anatomical connections of the nucleus prepositus of the cat. *J Comp Neurol* 1985; 237: 377-407.
209. Cannon SC and Robinson D.A. Loss of the neural integrator of the oculomotor system from brain stem lesions in monkey. *J Neurophysiol* 1987; 57: 1383-1409.
210. Hayman MR, Dutia MB, and Donaldson IML. Afferent signals from pigeon extraocular muscles modify the activity of neck muscles during the vestibulocollic reflex. *Proc R Soc Lond B*. 1993; 254: 115-122.
211. Hayman M R, and Donaldson IML. Changes in dorsal neck muscle activity related to imposed eye movement in the decerebrate pigeon. *Neuroscience* 1997; 79: 943-956.
212. Grossman GE, Leigh RJ, Abel LA, Lanska DJ, Thurston SE. Frequency and velocity of rotational head perturbations during locomotion. *Exp Brain Res* 1988; 70: 470-476.
213. Gurfinkel VS, and Levik YS. The suppression of cervico-ocular response by the haptokinetic information about the contact with a rigid, immobile object. *Exp Brain Res* 1993; 95: 359-364.
214. Das VE, Averbuch-Heller I, Leigh RJ. Short latency visual enhancement of the human vestibulo-ocular reflex. *Soc Neurosci Abstr* 1998; 557 :15
215. Mc Ilwain JT. Effects of eye position on saccades evoked electrically from the superior colliculus of alert cats. *J Neurophysiol* 1986; 55:97-112.
216. Russo GS and Bruce CJ. Effect of eye position within the orbit on electrically elicited saccadic eye movements: a comparison of the macaque monkey's Frontal and supplementary eye fields. *J Neurophysiol* 1993; 69:800-818.
217. Moschovakis AK, Dalezios Y, Petit J, Grantyn AA. New mechanism that accounts for position sensitivity of saccades evoked in response to stimulation of superior colliculus. *J Neurophysiol* 1998; 80:3373-3379.
218. Fuller JH. Eye position and target amplitude effects on human visual saccadic latencies. *Exp Brain Res* 1996; 109:457-466.



219. Van Opstal AJ, Hepp K, Suzuki Y, Henn V. Influence of eye position on activity in monkey superior colliculus. *J Neurophysiol* 1995; 74:1593-1610
220. Paré M and Munoz DP. Expression of a re-centering bias in saccade regulation by superior colliculus neurons. *Exp Brain Res* 2001; 137:354-368.
221. Tweed D. Three-dimensional model of the human eye-head saccadic system. *J Neurophysiol* 1997; 77:654-666.
222. Siegler I, Israel I, Berthoz A. Shift of the beating field of vestibular nystagmus : an orientation strategy? *Neurosci Lett* 1998; 254: 93-96.
223. Sawyer RN, Thurston SE, Becker KR, Ackley CV, Seidman SH, Leigh RJ. The cervico-ocular reflex of normal human subjects in response to transient and sinusoidal trunk rotations. *J Vestib Res* 1994; 4: 245-249.
224. Thilo KV, Guerraz M, Bronstein AM, Gresty MA. Changes in horizontal oculomotor behavior coincide with a shift in visual motion perception. *Neuroreport* 2000; 11:1987-90.

