

ΒΙΒΛΙΟΘΗΚΗ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟΥ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ



026000200241



ΔΔ
610
HAN
2005

λ

289





**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ
ΙΑΤΡΙΚΗ ΣΧΟΛΗ**

**ΤΟΜΕΑΣ ΝΕΥΡΙΚΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΚΑΙ ΑΙΣΘΗΤΗΡΙΩΝ ΟΡΓΑΝΩΝ
ΩΤΟΡΙΝΟΛΑΡΥΓΓΟΛΟΓΙΚΗ ΚΛΙΝΙΚΗ**

**Διευθυντής: Καθηγητής Αντώνιος Σκεύας
ΚΑΙ**

**ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑΣ ΝΟΣΗΛΕΥΤΙΚΗΣ ΣΧΟΛΗΣ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟΥ ΑΘΗΝΩΝ**

Διευθυντής: Αναπληρωτής Καθηγητής Δημήτριος Αναστασόπουλος

**ΜΕΛΕΤΗ ΜΗΧΑΝΙΣΜΩΝ ΠΛΑΣΤΙΚΟΤΗΤΑΣ ΤΟΥ
ΑΙΘΟΥΣΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΚΑΙ ΑΥΧΕΝΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ
ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ ΣΤΟΝ ΑΝΘΡΩΠΟ**

**ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ
ΔΗΜΗΤΡΙΟΥ Χ. ΜΑΝΤΕΛΛΟΥ
ΙΑΤΡΟΥ**

ΙΩΑΝΝΙΝΑ 2005



«Η έγκριση της διδακτορικής διατριβής από την Ιατρική Σχολή του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων δεν υποδηλώνει αποδοχή των γνώμων του συγγραφέα Ν. 5343/32, άρθρο 202, παράγραφος 2 (νομική κατοχύρωση του Ιατρικού Τμήματος)».



Ημερομηνία αιτήσεως υποψηφίου: 12-2-1999

Ημερομηνία ορισμού Τριμελούς Συμβουλευτικής Επιτροπής: 379α/ 11-5-1999

ΜΕΛΗ ΤΡΙΜΕΛΟΥΣ ΣΥΜΒΟΥΛΕΥΤΙΚΗΣ ΕΠΙΤΡΟΠΗΣ

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ

Αναστασόπουλος Δημήτριος, Επίκουρος Καθηγητής Νευρολογίας, Ιατρικής Σχολής Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

ΜΕΛΗ

Σκεύας Αντώνιος, Καθηγητής Ωτορινολαρυγγολογίας, Ιατρικής Σχολής Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Καστανιουδάκης Ιωάννης, Επίκουρος Καθηγητής Ωτορινολαρυγγολογίας, Ιατρικής Σχολής Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Ανασύσταση Τριμελούς Συμβουλευτικής Επιτροπής: 418α/31-10-2000

ΜΕΛΗ ΤΡΙΜΕΛΟΥΣ ΣΥΜΒΟΥΛΕΥΤΙΚΗΣ ΕΠΙΤΡΟΠΗΣ

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ

Καστανιουδάκης Ιωάννης, Επίκουρος Καθηγητής Ωτορινολαρυγγολογίας, Ιατρικής Σχολής Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

ΜΕΛΗ

Σκεύας Αντώνιος, Καθηγητής Ωτορινολαρυγγολογίας, Ιατρικής Σχολής Πανεπιστημίου Ιωαννίνων

Αναστασόπουλος Δημήτριος, Αναπληρωτής Καθηγητής Φυσιολογίας, Νοσηλευτικής Σχολής Πανεπιστημίου Αθηνών

Ημερομηνία ορισμού θέματος: 28/6/1999



Ημερομηνία καταθέσεως της διδακτορικής διατριβής: 16/6/2005

Πρόεδρος της Ιατρικής Σχολής: Επαμεινώνδας Τσιάνος, Καθηγητής
Παθολογίας.

ΜΕΛΗ ΕΠΤΑΜΕΛΟΥΣ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗΣ ΕΠΙΤΡΟΠΗΣ

Κυρίτσης Αθανάσιος, Καθηγητής Νευρολογίας Ιατρικής Σχολής

Πανεπιστημίου Ιωαννίνων, μέλος

Μπουραντάς Κωνσταντίνος, Καθηγητής Παθολογίας-Αιματολογίας Ιατρικής

Σχολής Πανεπιστημίου Ιωαννίνων, μέλος

Σκεύας Αντώνιος, Καθηγητής Ωτορινολαρυγγολογίας Ιατρικής Σχολής

Πανεπιστημίου Ιωαννίνων, μέλος

Αναστασόπουλος Δημήτριος, Αναπληρωτής Καθηγητής Φυσιολογίας

Πανεπιστημίου Αθηνών, μέλος

Ασπιώτης Μιλτιάδης, Αναπληρωτής Καθηγητής Οφθαλμολογίας Ιατρικής

Σχολής Πανεπιστημίου Ιωαννίνων, μέλος

Καστανιουδάκης Ιωάννης, Αναπληρωτής Καθηγητής Ωτορινολαρυγγολογίας

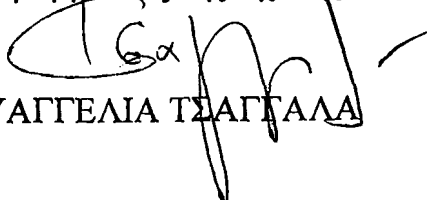
Ιατρικής Σχολής Πανεπιστημίου Ιωαννίνων, επιβλέπων

Σφάγγος Κωνσταντίνος, Αναπληρωτής Καθηγητής Νευρολογίας

Πανεπιστημίου Αθηνών, μέλος

Βαθμός: Άριστα

Η Γραμματέας της Σχολής


ΕΥΑΓΓΕΛΙΑ ΤΣΑΓΓΑΛΑ



ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η πλαστικότητα αποτελεί σημαντικό χαρακτηριστικό της λειτουργίας και ρύθμισης του νευρικού συστήματος. Είναι αναγκαία για την αντιρρόπηση και αποκατάσταση βλαβών, όπως γίνεται μετά από κακώσεις ή αγγειακά εγκεφαλικά επεισόδια, αλλά και για την αυτορύθμιση και προσαρμογή των διαφόρων λειτουργιών του στις συνεχώς μεταβαλλόμενες συνθήκες του περιβάλλοντος.

Ιδιαίτερος απαραίτητη είναι η δυνατότητα πλαστικών μεταβολών για τη σωστή λειτουργία του αισουσαίου συστήματος. Το αισουσαίο σύστημα, όντας υπεύθυνο για τον προσανατολισμό του ανθρώπου στο χώρο και συμμετέχοντας στη διεργασία της ισορροπίας είναι αναγκασμένο να ρυθμίζει συνεχώς διάφορες παραμέτρους της λειτουργίας του ανάλογα με τις πληροφορίες που δέχεται από τα συστήματα που συνεργάζονται με αυτό, όπως είναι η όραση και το ιδιοδεκτικό σύστημα υποδοχέων. Είναι γνωστό από ετών ότι το αισουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό συνεχώς τροποποιεί τα χαρακτηριστικά λειτουργίας του, κατά τη διάρκεια της ζωής, προσαρμοζόμενο με τον τρόπο αυτό στις μεταβολές που επέρχονται με τη γήρανση, την εμφάνιση διαθλαστικών ανωμαλιών της όρασης ή την εμφάνιση αισουσαίων βλαβών και την αποκατάσταση από αυτές.

Η δυνατότητα εμφάνισης πλαστικών μεταβολών του αισουσαίου συστήματος γίνεται ακόμη πιο σημαντική εάν αναλογιστεί κανείς ότι το σύστημα αυτό δεν έχει τη δυνατότητα αυτορύθμισης της λειτουργίας του, καθώς δεν «γνωρίζει» το βαθμό απόδοσής του κάθε στιγμή. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι δεν υπάρχει συνεχής θετική ή αρνητική ανατροφοδότηση του αισουσαίου συστήματος, με αποτέλεσμα να εξαρτάται η σωστή λειτουργία του από την πρόκληση πλαστικών μεταβολών, βασιζόμενων σε πληροφορίες που προέρχονται από τα άλλα, συνεργαζόμενα συστήματα.

Σε περιπτώσεις ασθενών με αμφοτερόπλευρη απώλεια της αισουσαίας λειτουργίας έχει παρατηρηθεί αύξηση του συντελεστή ενίσχυσης του αυχενο-



οφθαλμικού αντανακλαστικού το οποίο υπάρχει σε διάφορα είδη του ζωικού βασιλείου, είναι όμως ιδιαίτερος νωθρό στον άνθρωπο, αναπληρώνοντας με αυτό τον τρόπο σε μεγάλο βαθμό την απολεσθείσα αιθουσαία λειτουργία.

Δεν είναι γνωστό μέχρι στιγμής πώς συντελούνται οι πλαστικές αυτές μεταβολές του αιθουσο-οφθαλμικού και αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Η μελέτη των μεταβολών αυτών και η προσπάθεια κατανόησης του τρόπου με τον οποίο λαμβάνουν χώρα αποτέλεσε το κίνητρο για την επιλογή του θέματος αυτής της διδακτορικής διατριβής.

Ένα μέρος των πειραματικών μετρήσεων έγινε στο Εργαστήριο Ηλεκτρονυσταγμογραφίας και Οφθαλμοκίνησης του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων και ένα μέρος στο Εργαστήριο Φυσιολογίας της Νοσηλευτικής Σχολής του Πανεπιστημίου Αθηνών.

Από τη θέση αυτή θα ήθελα να εκφράσω τις ευχαριστίες μου στα μέλη της Τριμελούς Συμβουλευτικής Επιτροπής για την αμέριστη συμπαράστασή τους καθ' όλη τη διάρκεια της προσπάθειάς μου, αλλά και για την επιστημονική γνώση και ερευνητική εμπειρία που μου μετέδωσαν. Ιδιαίτερος θα πρέπει να ευχαριστήσω τον Αναπληρωτή Καθηγητή Φυσιολογίας της Νοσηλευτικής Σχολής του Πανεπιστημίου Αθηνών, κ. Δημήτριο Αναστασόπουλο διότι πέρα από τα όσα ανέφερα, μου μετέφερε την πολύτιμη ερευνητική του εμπειρία και τεχνογνωσία επάνω στις μεθόδους που χρησιμοποίησα.

Ευχαριστώ επίσης τον Καθηγητή Φυσιολογίας της Ιατρικής Σχολής του Πανεπιστημίου της Ulm στη Γερμανία, κ. Wolfgang Becker, για την κεφαλαιώδους σημασίας βοήθειά του στο σχεδιασμό της μελέτης.

Τέλος, ευχαριστώ τη σύζυγό μου, κ. Σοφία Τσαγκούλη-Μαντέλλου, για την υποστήριξη που μου προσέφερε.

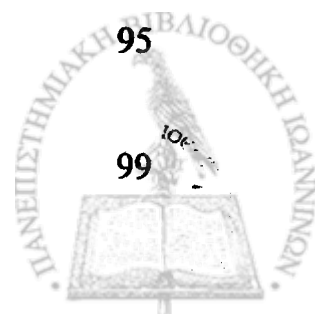


ΠΙΝΑΚΑΣ ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΩΝ

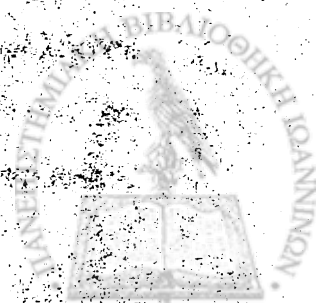
ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ	3
I. ΤΟ ΑΙΘΟΥΣΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟ	5
1. Το στροφικό αιθουσο-οφθαλμικό αντανакλαστικό	5
2. Το γραμμικό αιθουσο-οφθαλμικό αντανакλαστικό	9
II. ΤΟ ΣΥΣΤΗΜΑ ΤΩΝ ΙΔΙΟΔΕΚΤΙΚΩΝ ΥΠΟΔΟΧΕΩΝ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΑ	13
III. ΤΟ ΑΥΧΕΝΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟ	15
IV. ΤΟ ΟΠΤΟΚΙΝΗΤΙΚΟ ΣΥΣΤΗΜΑ	17
V. Η ΠΑΡΑΚΟΛΟΥΘΗΣΗ	21
VI. ΔΕΔΟΜΕΝΑ ΣΧΕΤΙΚΑ ΜΕ ΤΗΝ ΠΛΑΣΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΑΙΘΟΥΣΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ ΣΤΟΝ ΑΝΘΡΩΠΟ	27
VII. ΔΕΔΟΜΕΝΑ ΣΧΕΤΙΚΑ ΜΕ ΤΗΝ ΠΛΑΣΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ ΣΤΟΝ ΑΝΘΡΩΠΟ	33
VIII. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΜΕΛΕΤΗΣ ΤΩΝ ΜΗΧΑΝΙΣΜΩΝ ΠΛΑΣΤΙΚΟΤΗΤΑΣ ΤΟΥ ΑΙΘΟΥΣΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΚΑΙ ΑΥΧΕΝΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ ΣΤΟΝ ΑΝΘΡΩΠΟ	37
ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ	39
I. ΥΛΙΚΟ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ	41
1. Πειράματα που αφορούν την πλαστικότητα του αιθουσο-οφθαλμικού αντανакλαστικού	41
ΥΛΙΚΟ	41
ΣΥΣΚΕΥΕΣ ΚΑΙ ΕΡΕΘΙΣΜΑΤΑ	43



ΠΕΙΡΑΜΑΤΑ	47
1 ^ο πείραμα	47
2 ^ο πείραμα	49
3 ^ο πείραμα	49
2. Πειράματα που αφορούν την πλαστικότητα του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού	51
ΥΛΙΚΟ	51
ΣΥΣΚΕΥΕΣ ΚΑΙ ΕΡΕΘΙΣΜΑΤΑ	52
ΠΕΙΡΑΜΑΤΑ	53
1 ^ο πείραμα	54
2 ^ο πείραμα	55
3 ^ο πείραμα	57
II. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ	61
1. Αποτελέσματα των πειραμάτων που αφορούν την πλαστικότητα του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού	61
1 ^ο πείραμα	61
2 ^ο πείραμα	63
3 ^ο πείραμα	64
2. Αποτελέσματα των πειραμάτων που αφορούν την πλαστικότητα του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού	67
1 ^ο πείραμα	67
2 ^ο πείραμα	73
3 ^ο πείραμα	74
III. ΣΥΖΗΤΗΣΗ	77
1. Πλαστικότητα του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού	78
2. Πλαστικότητα του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού	83
IV. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	89
V. ΠΕΡΙΛΗΨΗ	91
VI. ABSTRACT	95
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	99



ΓΕΝΙΚΟ ΜΕΡΟΣ



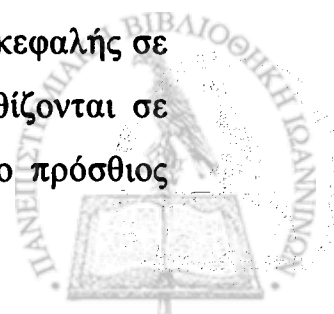
I. ΤΟ ΑΙΘΟΥΣΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟ

Το αιθουσο-οφθαλμικό αντανάκλαστικό αποτελεί ένα μηχανισμό διατήρησης του προσανατολισμού στο χώρο και σταθεροποίησης του ειδώλου των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή κατά τη διάρκεια μετακινήσεων της κεφαλής. Αυτό επιτυγχάνεται προκαλώντας αντανάκλαστική στροφή των οφθαλμών, η οποία τείνει να είναι ίδιου πλάτους και αντίθετης κατεύθυνσης από αυτή της κεφαλής. Σε περιπτώσεις διαταραχής της λειτουργίας του, οι συνήθεις κινήσεις της κεφαλής που πραγματοποιούνται στη διάρκεια των καθημερινών δραστηριοτήτων (βάδισμα, τρέξιμο, κ.α), οδηγούν σε μετακίνηση του ειδώλου των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή, διαταράσσοντας έτσι την ευκρινή όραση, ή σε αίσθημα μετακινήσεως του ασθενούς στο χώρο.

Από λειτουργικής απόψεως το αιθουσο-οφθαλμικό αντανάκλαστικό αποτελείται από το γραμμικό και το στροφικό αντανάκλαστικό, τα οποία αλληλεπιδρούν μεταξύ τους σε πολλαπλά επίπεδα. Το γραμμικό αιθουσο-οφθαλμικό αντανάκλαστικό ενεργοποιείται με τον ερεθισμό των ωτολιθικών οργάνων από γραμμικές επιταχύνσεις, ενώ το στροφικό ενεργοποιείται από τις στροφικές κινήσεις της κεφαλής που ερεθίζουν τους ημικύκλιους σωλήνες.

1. Το στροφικό αιθουσο-οφθαλμικό αντανάκλαστικό

Το στροφικό αυχENO-οφθαλμικό αντανάκλαστικό ενεργοποιείται με γωνιακές επιταχύνσεις της κεφαλής. Τα υπεύθυνα αισθητήρια όργανα για τη λειτουργία αυτή βρίσκονται στους ημικύκλιους σωλήνες. Αυτοί είναι τρεις σε κάθε λαβύρινθο: ο οριζόντιος, ο πρόσθιος και ο οπίσθιος, τοποθετημένοι σε σχεδόν ορθές γωνίες μεταξύ τους, στα τρία επίπεδα του χώρου. Οι ημικύκλιοι σωλήνες είναι λειτουργικά οργανωμένοι σε τρία ζεύγη, το καθένα εκ των οποίων αναγνωρίζει, κατά κύριο λόγο, τη γωνιακή επιτάχυνση της κεφαλής σε ένα από τα επίπεδα του χώρου. Οι δύο οριζόντιοι σωλήνες ερεθίζονται σε μεταβολές της γωνιακής ταχύτητας στο οριζόντιο επίπεδο, ενώ ο πρόσθιος



ημικύκλιος σωλήνας του ενός λαβυρίνθου με τον οπίσθιο του άλλου αντιλαμβάνονται τις επιταχύνσεις στα άλλα επίπεδα. Όταν οι οφθαλμοί βρίσκονται στην πρωτεύουσα θέση τους, τα επίπεδα δράσης των οφθαλμοκινητικών μυών, μέσω των οποίων εκδηλώνεται η απάντηση του αιθουσαίου συστήματος σε ερεθισμό του, είναι παράλληλα με τους ημικύκλιους σωλήνες¹, απλοποιώντας έτσι την όλη διαδικασία κινητικής έκφρασης του αντανακλαστικού.

Στροφή της κεφαλής σε ένα επίπεδο προκαλεί μετακίνηση της ενδολέμφου εντός των αντίστοιχων ημικυκλίων σωλήνων. Η κινούμενη ενδολέμφος προκαλεί μετακίνηση των τριχωτών κυττάρων των ακρολοφιών προκαλώντας αύξηση του ρυθμού εκφόρτισης των τριχωτών κυττάρων του σύστοιχου προς την κατεύθυνση της κίνησης ημικύκλιου σωλήνα και μείωση του ρυθμού εκφόρτισης του αντίθετου, ανάλογη με τη γωνιακή επιτάχυνση. Οι παραγόμενες νευρικές ώσεις μεταφέρονται με το αιθουσαίο νεύρο στους αιθουσαίους πυρήνες του στελέχους και στη συνέχεια στους πυρήνες των οφθαλμοκινητικών μυών, την έσω επιμήκη δεσμίδα, την παρεγκεφαλίδα, το φλοιό και το νωτιαίο μυελό. Οι κινήσεις της κεφαλής λοιπόν, μέσω της οδού που περιγράφηκε προκαλούν αντισταθμιστικές κινήσεις των οφθαλμών που τείνουν να είναι του ίδιου πλάτους και αντίθετης κατεύθυνσης, σταθεροποιώντας με τον τρόπο αυτό το βλέμμα στο χώρο. Οι λείες αυτές αντισταθμιστικές κινήσεις μπορεί να διακόπτονται από ταχείες οφθαλμικές κινήσεις προς την αντίθετη κατεύθυνση, που στόχο έχουν να επαναφέρουν τον οφθαλμό κοντά στη θέση ηρεμίας του (αιθουσαίος νυσταγμός).

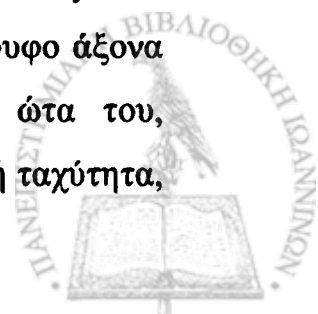
Έχει αποδειχθεί με ηλεκτροφυσιολογικές μεθόδους ότι λόγω των μηχανικών ιδιοτήτων του συστήματος των ημικυκλίων σωλήνων, αν και ερεθίζονται από γωνιακή επιτάχυνση, κατά τη διάρκεια στροφικών κινήσεων της κεφαλής παρέχουν στο κεντρικό νευρικό σύστημα σήμα ανάλογο της ταχύτητας με την οποία κινείται η κεφαλή στο χώρο. Αυτό σημαίνει ότι γίνεται μια επεξεργασία του σήματος της επιτάχυνσης, έτσι ώστε τελικά να ληφθεί η πληροφορία της ταχύτητας.²



Η απόδοση του στροφικού αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού μπορεί να ποσοτικοποιηθεί εάν κανείς υπολογίσει την απάντηση (γωνιακή ταχύτητα του οφθαλμού ή συνολικό πλάτος της βραδείας φάσης της κίνησης του οφθαλμού) σε σχέση με το ερέθισμα (γωνιακή ταχύτητα της κεφαλής ή πλάτος κίνησης της κεφαλής αντίστοιχα) που την προκάλεσε. Ο λόγος της απάντησης προς το ερέθισμα αποτελεί το συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού και αποτελεί ένα μέτρο της απόδοσής του. Ο συντελεστής ενίσχυσης είναι καθαρός αριθμός, όπως είναι ευνόητο, αφού προκύπτει από τη διαίρεση της ταχύτητας οφθαλμού και κεφαλής, ή της συνολικής βραδείας μετατόπισης του οφθαλμού προς αυτή της κεφαλής.

Επειδή σε φυσιολογικές συνθήκες φωτισμού η κίνηση των οφθαλμών δεν είναι αμιγώς αιθουσαίας προέλευσης, αλλά επηρεάζεται και από άλλα συστήματα (π.χ οπτοκινητικό φαινόμενο, παρακολούθηση), είθισται οι πειραματικές καταγραφές του αντανακλαστικού να γίνονται στο σκοτάδι. Οι τιμές του συντελεστή ενίσχυσης έχουν μεγάλη διακύμανση αφού επηρεάζονται από παράγοντες όπως είναι η εγρήγορση, η χρήση διορθωτικών φακών οράσεως και η απόσταση του στόχου που καλείται να φανταστεί ένας φυσιολογικός άνθρωπος που εξετάζεται στο σκοτάδι. Στις περισσότερες περιπτώσεις η φυσιολογική τιμή του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού στον άνθρωπο έχει υπολογιστεί περίπου στο 0,75. Σε συνθήκες βαδίσματος όπου η συχνότητα των κινήσεων της κεφαλής είναι μεταξύ 0,5 και 5 Hz, ο συντελεστής ενίσχυσης λαμβάνει τιμές μεταξύ 0,9 και 1,1 αποδεικνύοντας ότι το αντανακλαστικό είναι πιο αποδοτικό σε μεγαλύτερες συχνότητες.

Πέραν του συντελεστή ενίσχυσης, η χρονική σταθερά και η φάση αποτελούν σημαντικά χαρακτηριστικά για την κατανόηση της λειτουργίας του αιθουσαίου συστήματος. Η χρονική σταθερά αποτελεί ένα μέτρο του ρυθμού με τον οποίο ελαττώνεται η νευρωνική δραστηριότητα του συστήματος. Εάν περιστρέψουμε έναν άνθρωπο στο σκοτάδι, γύρω από ένα κατακόρυφο άξονα που διέρχεται από το κέντρο μιας γραμμής που ενώνει τα ότα του, επιταχύνοντάς τον μέχρι να αποκτήσει μια σταθερή, τελικά, γωνιακή ταχύτητα,



θα παρατηρήσουμε ότι αρχικά (κατά τη διάρκεια της γωνιακής επιτάχυνσης) εκλύονται αντιρροπιστικές οφθαλμικές κινήσεις προς την αντίθετη κατεύθυνση, μετά από λανθάνοντα χρόνο της τάξεως των 16 msec. Όταν η ταχύτητα σταθεροποιηθεί, παρατηρείται σταδιακή ελάττωση της αιθουσαίας απάντησης (των λείων οφθαλμικών κινήσεων προς την αντίθετη κατεύθυνση) με μια χρονική σταθερά της τάξεως των 15 sec. Παράλληλα, η δραστηριότητα στο αιθουσαίο νεύρο ελαττώνεται με μια χρονική σταθερά ίση με περίπου 6 sec, πράγμα που εξαρτάται από τις ελαστικές ιδιότητες της αιθουσαίας ακρολοφίας. Η διαφορά αυτή οφείλεται στην ύπαρξη ενός κεντρικά εδραζόμενου νευρωνικού ολοκληρωτή, ο οποίος αποτελεί ένα είδος μνήμης του αιθουσαίου συστήματος παρατείνοντας την απάντησή του σε εξωτερικά ερεθίσματα.³

Εάν περιστρέψουμε ημιτονοειδώς στο οριζόντιο επίπεδο έναν άνθρωπο σε συνθήκες σκότους, η εκλυόμενη αιθουσαία απάντηση θα είναι συνεχής, αφού η εφαρμοζόμενη γωνιακή επιτάχυνση είναι επίσης συνεχής, προκαλώντας οφθαλμικές κινήσεις με κατεύθυνση αντίθετη αυτής της κίνησης της κεφαλής. Η φάση του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού είναι η διαφορά φάσης της στροφής της κεφαλής στο οριζόντιο επίπεδο και της συνολικής βραδείας φάσης των οφθαλμικών κινήσεων. Το γεγονός ότι το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό προκαλεί έκλυση αντισταθμιστικών κινήσεων των ματιών αντανακλάται στο γεγονός ότι η φάση του είναι στις 180 περίπου μοίρες σε σχέση με τη θέση της κεφαλής.

Το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό δεν έχει δυνατότητα αυτορρύθμισης, καθώς δεν μπορεί να «ελέγξει» το βαθμό επάρκειάς του. Αυτό οφείλεται στο ότι δεν υπάρχει κάποια συνεχής ανατροφοδότηση ώστε να μπορεί άμεσα να προσαρμοστεί η απόδοσή του. Η ρύθμιση του βαθμού απόδοσης του αντανακλαστικού μπορεί να γίνει μόνο με τη βοήθεια πληροφοριών που προέρχονται από άλλα συστήματα. Το ιδιοδεκτικό σύστημα υποδοχέων του αυχένα, το οπτοκινητικό σύστημα και το σύστημα της παρακολούθησης μπορούν να εκτελούν αυτή την ιδιαίτερα σημαντική λειτουργία. Ανεπάρκεια του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού θα έχει ως

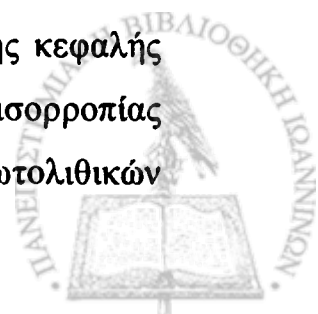


αποτέλεσμα την εμφάνιση τάσης μετακίνησης του ειδώλου των αντικειμένων του περιβάλλοντος επάνω στον αμφιβληστροειδή. Αυτό προκαλεί έκλυση του οπτοκινητικού αντανακλαστικού και του αντανακλαστικού της παρακολούθησης. Ο αυχένας, τέλος, με τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς που φέρει είναι ιδιαίτερα σημαντικός για τη ρύθμιση της λειτουργίας του αιθουσαίου συστήματος, αφού αποτελεί τη βάση επάνω στην οποία στηρίζεται το τελευταίο. Η συμβολή των συστημάτων αυτών θα περιγραφεί αναλυτικότερα στη συνέχεια του κειμένου.

2. Το γραμμικό αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό

Όπως έχει ήδη αναφερθεί το γραμμικό αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό ενεργοποιείται με την εφαρμογή γραμμικών επιταχύνσεων ή την αλλαγή του βαρυντικού πεδίου. Το αισθητήριο όργανο που είναι υπεύθυνο για τη λειτουργία αυτή είναι η αίθουσα με το ελλειπτικό και το σφαιρικό κυστίδιο, που διεγείρονται από τις επιταχύνσεις στο οριζόντιο και κάθετο επίπεδο αντίστοιχα. Επιπλέον, η ύπαρξη των ωτολίθων δημιουργεί ένα συνεχή ερεθισμό στα τριχωτά κύτταρα των κυστιδίων λόγω της βαρύτητας, συντελώντας με αυτό τον τρόπο στον προσανατολισμό μας στο πεδίο της βαρύτητας και τη διατήρηση της όρθιας στάσης. Κατ' αντιστοιχία προς το στροφικό αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό, οι παραγόμενες από τα ωτολιθικά όργανα νευρικές ώσεις μεταφέρονται μέσω του αιθουσαίου νεύρου στους αιθουσαίους πυρήνες του στελέχους. Από εκεί ξεκινούν νευρικές ίνες προς τους πυρήνες των οφθαλμοκινητικών μυών, την έσω επιμήκη δεσμίδα, την παρεγκεφαλίδα, το φλοιό και το νωτιαίο μυελό.

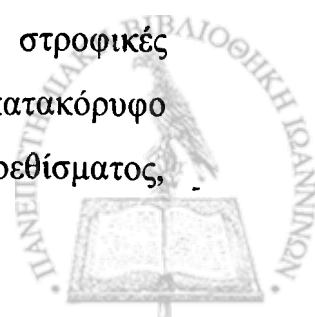
Τα ωτολιθικά όργανα είναι οργανωμένα κατά τρόπο ώστε να αποτελούν μεταξύ τους λειτουργικά ζεύγη που σε κατάσταση ηρεμίας εκφορτίζουν με ίδια συχνότητα. Μια κλίση της κεφαλής προς το ένα πλάγιο, ή γραμμική επιτάχυνση προς τα πλάγια, προκαλεί αύξηση της εκφόρτισης των ωτολιθικών οργάνων στη μια πλευρά και ελάττωση στην άλλη. Επαναφορά της κεφαλής στην αρχική θέση έχει ως αποτέλεσμα την αποκατάσταση της ισορροπίας μεταξύ των δύο πλευρών. Αυτή η λειτουργική οργάνωση των ωτολιθικών



οργάνων σε ζεύγη αποτελεί τη βάση πάνω στην οποία στηρίζεται η λειτουργία των αντανακλαστικών διατήρησης της στάσης, το νευρωνικό κύκλωμα των οποίων ξεκινά από τα ωτολιθικά όργανα και καταλήγει, μέσω νωτιαίων οδών, στους σκελετικούς μύες.

Οποιαδήποτε γραμμική επιτάχυνση οδηγεί στη δημιουργία ενός ερεθίσματος στα ωτολιθικά όργανα που αποτελεί το συνδυασμό της επιτάχυνσης που εφαρμόσθηκε και της επιτάχυνσης της βαρύτητας. Το γραμμικό αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό προκαλεί την έκλυση δύο ειδών οφθαλμικών κινήσεων: αντισταθμιστικών και κινήσεων προσανατολισμού.^{4,7} Οι αντισταθμιστικές κινήσεις έχουν την τάση να διατηρήσουν το βλέμμα σταθερό σε ένα σημείο του χώρου κατά τη διάρκεια της γραμμικής επιτάχυνσης, διατηρώντας έτσι το είδωλο αυτού του σημείου σταθερό στη θέση του αμφιβληστροειδή που αντιστοιχεί στην κεντρική όραση. Το είδωλο του υπόλοιπου όμως οπτικού πεδίου μετακινείται στον αμφιβληστροειδή αφού οι οφθαλμοί δεν κινούνται γραμμικά εντός της κεφαλής αλλά περιστρέφονται προκειμένου να αντιρροπίσουν μια γραμμική μετακίνηση. Γίνεται λοιπόν αντιληπτό ότι η απόδοση του αντανακλαστικού εξαρτάται από την απόσταση στην οποία βρίσκεται το αντικείμενο το οποίο αποτέλεσε το σημείο προσήλωσης.^{8,9} Όσο μικρότερη είναι αυτή η απόσταση, τόσο μικρότερη είναι η απόδοση του αντανακλαστικού και αντίστοιχα τόσο μεγαλύτερη οφείλει να είναι η παραγόμενη αντισταθμιστική κίνηση προκειμένου να μην υπάρχει μετακίνηση του ειδώλου του αντικειμένου στον αμφιβληστροειδή. Ακόμη και κατά τη διάρκεια στροφικών κινήσεων της κεφαλής, επειδή ο άξονας περιστροφής περνά συνήθως πίσω από τους οφθαλμούς, αυτοί μετακινούνται και γραμμικά με αποτέλεσμα να είναι απαραίτητη η λειτουργία αυτού του αντανακλαστικού, μαζί με το στροφικό αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό, ώστε να επιτευχθεί η διατήρηση της ευκρινούς οράσεως.

Οι κινήσεις προσανατολισμού είναι, ως επί το πλείστον, στροφικές κινήσεις των οφθαλμών που στόχο έχουν να ευθυγραμμίσουν τον κατακόρυφο άξονα του οφθαλμού με την κατεύθυνση του αντιλαμβανόμενου ερεθίσματος,



που αποτελεί το ανυσματικό άθροισμα της γραμμικής επιτάχυνσης που εφαρμόζεται και της επιτάχυνσης της βαρύτητας. ¹⁰⁻¹⁴

[The following text is extremely faint and illegible due to heavy noise and low contrast. It appears to be a multi-paragraph document.]



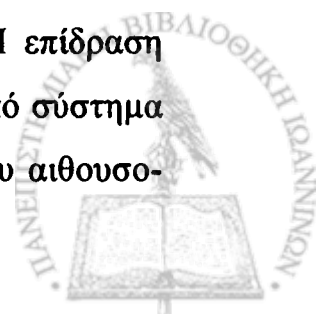
II. ΤΟ ΣΥΣΤΗΜΑ ΤΩΝ ΙΔΙΟΔΕΚΤΙΚΩΝ ΥΠΟΔΟΧΕΩΝ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΑ

Οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς του αυχένα παρέχουν την πληροφορία της θέσεως της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό. Εξαιτίας του γεγονότος ότι ο κορμός αποτελεί την «πλατφόρμα» επάνω στην οποία στηρίζεται η κεφαλή, για να αξιολογηθεί η πληροφορία που προέρχεται από τους ημικύκλιους σωλήνες θα πρέπει να συγκριθεί με το σήμα των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα που προσδιορίζει τη σχέση κεφαλής – κορμού.¹⁵ Επιπλέον γνωρίζουμε ότι οι φυσιολογικοί άνθρωποι χρησιμοποιούν την κεφαλή τους ως σύστημα αναφοράς για τον προσανατολισμό τους στο χώρο.¹⁶ Καθώς λοιπόν η τελευταία στηρίζεται στον κορμό, οι αυχενικοί υποδοχείς γίνονται ιδιαίτερος σημαντικοί για τον προσανατολισμό μας στο περιβάλλον.

Οι υποδοχείς αυτοί εδράζονται στις μυϊκές ατράκτους των μυών της περιοχής και στις αρθρώσεις της ανώτερης αυχενικής περιοχής και πιθανώς και στους συνδέσμους. Ιδιαίτερα σημαντικοί φαίνεται να είναι οι υποδοχείς που βρίσκονται στην ατλαντοϊνιακή και την ατλαντοαξονική άρθρωση. Η πληροφορία που λαμβάνεται από τους υποδοχείς αυτούς εισέρχεται στο κεντρικό νευρικό σύστημα από τις οπίσθιες ρίζες A1 έως A3, πιθανά και από την A4 ρίζα.¹⁷

Είναι γνωστό ότι η δραστηριότητα των νευρώνων του αιθουσαίου πυρήνα μπορεί να επηρεαστεί από νευρικές ώσεις που εισέρχονται σε αυτόν, προερχόμενες από τις μυϊκές ατράκτους των μυών του αυχένα.¹⁸⁻²⁴ Εφαρμογή δονήσεων στους αυχενικούς μύες μπορεί να προκαλέσει νυσταγμικές οφθαλμικές κινήσεις αλλά και μετατόπιση του υποκειμενικού «ευθεία εμπρός» φυσιολογικών ενηλίκων.²⁵

Σε συνηθισμένες συνθήκες, όπου ο κορμός δεν περιστρέφεται, η παρεχόμενη από τους αυχενικούς ιδιοδεκτικούς υποδοχείς πληροφορία είναι ιδιαίτερα ακριβής και πιθανώς χρησιμοποιείται ως μέτρο σύγκρισης με το πλάτος στροφής που καταγράφηκε από το αιθουσαίο σύστημα. Η επίδραση που μπορεί να έχει η πληροφορία που προέρχεται από το ιδιοδεκτικό σύστημα υποδοχέων του αυχένα στο συντελεστή ενίσχυσης και τη φάση του αιθουσο-



οφθαλμικού αντανακλαστικού σε φυσιολογικούς ανθρώπους αποτέλεσε το ένα ερευνητικό πεδίο της παρούσας μελέτης. Οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς του αυχένα είναι απαραίτητοι για τη λειτουργία του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού, το οποίο θα περιγραφεί πιο κάτω.



III. ΤΟ ΑΥΧΕΝΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟ

Εάν σε συνθήκες πλήρους σκότους περιστραφεί στο οριζόντιο επίπεδο ο κορμός ενός ανθρώπου, διατηρώντας την κεφαλή του ακίνητη στο χώρο, εκλύονται βραδείες και ταχείες οφθαλμικές κινήσεις στο ίδιο επίπεδο. Οι κινήσεις αυτές περιγράφηκαν πρώτη φορά από τον Bárány το 1919²⁶ και αποτελούν την έκφραση του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού.

Οι βραδείες οφθαλμικές κινήσεις που εκλύονται είναι ιδιαίτερα μικρές σε πλάτος και ποικίλουν μεταξύ των φυσιολογικών ενηλίκων.^{24,27-29} Μετά από αυχενικό ερεθισμό σε συχνότητα παρόμοια με αυτή που παρατηρείται κατά τη διάρκεια των συνηθισμένων μετακινήσεων της κεφαλής στην καθημερινή ζωή, οι βραδείες αυτές οφθαλμικές κινήσεις έχουν περιγραφεί να προηγούνται³⁰ ή να έπονται³¹ της ιδανικής αντισταθμιστικής κίνησης (προς την κατεύθυνση κίνησης του κορμού, αντίθετα δηλαδή από την κίνηση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό), ενώ άλλοι ερευνητές τις έχουν περιγράψει να κατευθύνονται κατά κύριο λόγο αντίθετα από την κατεύθυνση της μετακίνησης του κορμού κάτω από την ακίνητη κεφαλή.^{29,32,33} Η κατεύθυνση αυτή χαρακτηρίζεται αντισταθμιστική, διότι σε συνθήκες στροφής της κεφαλής πάνω στον ακίνητο κορμό, θα λειτουργούσε ανταγωνιστικά προς το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό, το οπτοκινητικό αντανακλαστικό και το αντανακλαστικό της παρακολούθησης που θα περιγραφούν στη συνέχεια. Αντίστοιχα, αντισταθμιστική χαρακτηρίζεται η κατεύθυνση κατά την οποία η έκλυση του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού θα λειτουργούσε συνεργικά με το αιθουσο-οφθαλμικό. Αντισταθμιστική, επομένως, κατεύθυνση είναι η αντίθετη αυτής της σχετικής κίνησης της κεφαλής ως προς τον κορμό.

Αν και στο φυσιολογικό άνθρωπο το αυχενο-οφθαλμικό αντανακλαστικό φαίνεται να έχει μικρή ή και καμία χρησιμότητα, γίνεται σημαντικό σε ασθενείς που έχουν αμφοτερόπλευρη απώλεια της λαβυρινθικής λειτουργίας καθώς και σε πειραματόζωα που έχουν υποβληθεί σε λαβυρινθεκτομή. Στις περιπτώσεις αυτές η βραδεία φάση του αντανακλαστικού αλλάζει κατεύθυνση (αντισταθμιστική) και γίνεται



μεγαλύτερη σε πλάτος, συντελώντας με τον τρόπο αυτό στη διατήρηση σταθερού του βλέμματος κατά τη διάρκεια μετακινήσεων της κεφαλής.^{27,29,34-36} Μετά από ετερόπλευρη απώλεια της λαβυρινθικής λειτουργίας, ιδιοδεκτικά ερεθίσματα του αυχένα που προκαλούνται με εφαρμογή δονήσεων ομόπλευρα προς τη βλάβη, προκαλούν έκλυση βραδείας φάσης οριζόντιων οφθαλμικών κινήσεων προς την κατεύθυνση της αιθουσαίας βλάβης, αλλά και διαταραχή της αντίληψης του περιβάλλοντος, σε σημαντικά μεγαλύτερο βαθμό από ότι συμβαίνει σε υγιείς ενήλικες, υποδεικνύοντας έτσι ότι οι υποδοχείς του αυχένα αντικαθιστούν εν μέρει την απολεσθείσα αιθουσαία λειτουργία.^{25,37,38} Ο ακριβής μηχανισμός που μεσολαβεί προκειμένου να συντελεστούν αυτές οι μεταβολές δεν είναι γνωστός. Έχει διαπιστωθεί ότι εάν μια τέτοια αιθουσαία βλάβη αποκατασταθεί, το αυχeno-οφθαλμικό αντανακλαστικό επανέρχεται στην αρχική κατάστασή του που χαρακτηρίζεται από τον ιδιαίτερα χαμηλό συντελεστή ενίσχυσης.³⁹

Το ερέθισμα που οδηγεί στην έκλυση του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού είναι η κίνηση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό. Αυτή η κίνηση προκαλεί διέγερση των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα που εδράζονται στους μύες και τις αρθρώσεις του και οι οποίοι έχουν περιγραφεί πιο πάνω. Το ερέθισμα στη συνέχεια μεταφέρεται στον αυχενικό νωτιαίο μυελό, την παρεγκεφαλίδα και τους σφηνοειδείς και αιθουσαίους πυρήνες του στελέχους, απ' όπου και τελικά μεταφέρεται στους οφθαλμοκινητικούς πυρήνες. Η είσοδος του νευρικού ερεθίσματος στην παρεγκεφαλίδα φαίνεται πως έχει σχέση με τις πλαστικές μεταβολές που δύναται να υποστεί το αντανακλαστικό. Σε μελέτες που έγιναν σε πιθήκους φάνηκε ότι η παρεγκεφαλίδα πιθανά έχει ρόλο και στην καταστολή του αντανακλαστικού με οπτική προσήλωση.⁴⁰

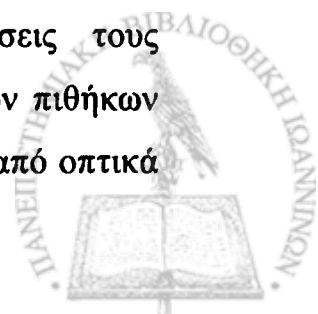


IV. ΤΟ ΟΠΤΟΚΙΝΗΤΙΚΟ ΣΥΣΤΗΜΑ

Όσο ακριβής και αν είναι η πληροφορία που λαμβάνεται από το αιθουσαίο σύστημα κατά τη διάρκεια μετακινήσεων της κεφαλής, παύει να είναι ικανοποιητική στη διάρκεια συνεχών μετακινήσεων με σταθερή ταχύτητα. Εάν περιστρέψουμε στο σκοτάδι έναν άνθρωπο με σταθερή γωνιακή ταχύτητα, αρχικά παρατηρείται, όπως έχει ήδη περιγραφεί, μια αιθουσαία απάντηση που συνίσταται σε αντισταθμιστική στροφή των οφθαλμών προς την αντίθετη κατεύθυνση. Η ταχύτητα της βραδείας φάσης γίνεται ολοένα μικρότερη και μετά από 45 περίπου δευτερόλεπτα παύει να παρατηρείται οποιαδήποτε αιθουσαία απάντηση. Η ανεπάρκεια του αιθουσαίου συστήματος σε καταστάσεις σαν αυτή που περιγράφηκε, θα οδηγούσε σε σοβαρή διαταραχή της ευκρινούς όρασης εάν η περιστροφή γινόταν στο φως. Απαιτείται λοιπόν η συμμετοχή και άλλων συστημάτων, πέραν του αιθουσαίου, για τη διατήρηση της ευκρινούς οράσεως και του προσανατολισμού στο χώρο.

Η κίνηση μεγάλου τμήματος του οπτικού πεδίου, όπως όταν κοιτάζει κάποιος έξω από ένα τρένο που κινείται, ή, εναλλακτικά, η μετακίνηση κάποιου στο χώρο προκαλεί την έκλυση του οπτοκινητικού αντανακλαστικού. Αυτό συνίσταται στην έκλυση βραδέων οφθαλμικών κινήσεων με κατεύθυνση ίδια με αυτή της μετακίνησης του οπτικού πεδίου και ταχέων οφθαλμικών κινήσεων προς την αντίθετη κατεύθυνση, οι οποίες επαναφέρουν τους οφθαλμούς στην αρχική τους θέση. Για ταχύτητες κίνησης του οπτικού πεδίου στο οριζόντιο επίπεδο μέχρι $30^\circ / \text{sec}$ η ταχύτητα της βραδείας φάσεως είναι ίδια με αυτή του ερεθίσματος,⁴¹ ενώ σε μεγαλύτερες ταχύτητες η απόδοση του αντανακλαστικού ελαττώνεται. Μικρότερη είναι επίσης η απόδοση του κάθετου οπτοκινητικού αντανακλαστικού.

Η συνύπαρξη του αιθουσο-οφθαλμικού και του οπτοκινητικού αντανακλαστικού δεν σημαίνει απαραίτητα πως οι απαντήσεις τους αθροίζονται. Έχει διαπιστωθεί πως στους αιθουσαίους πυρήνες των πιθήκων υπάρχουν νευρώνες που διεγείρονται τόσο από αιθουσαία, όσο και από οπτικά



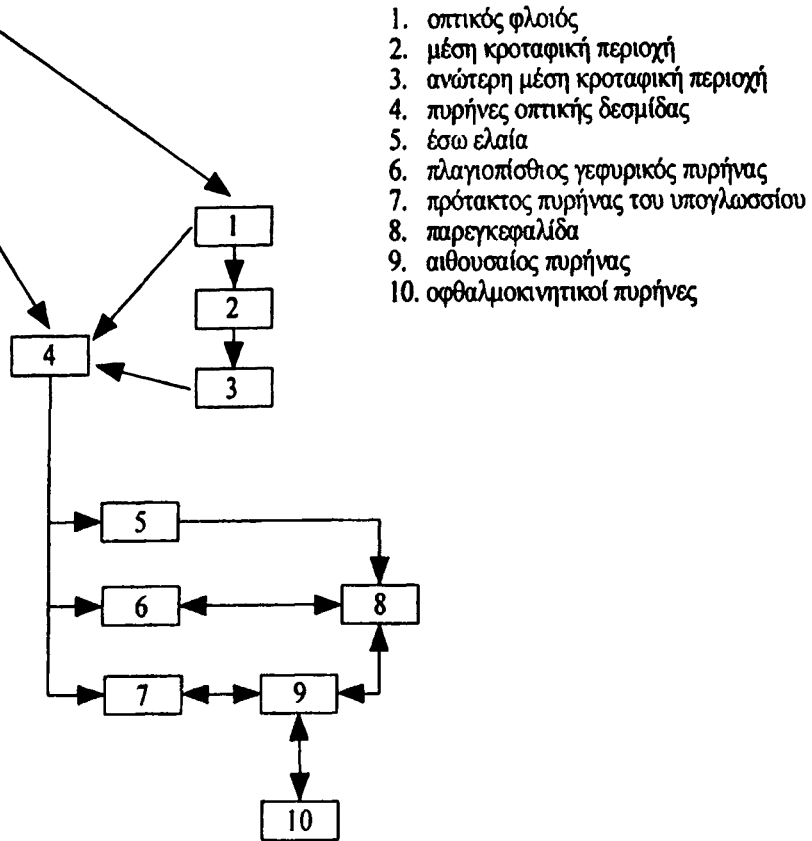
ερεθίσματα, αποδεικνύοντας έτσι πως υπάρχει εκτενέστερη συνεργασία των δύο συστημάτων.^{42,43} Όταν η αιθουσαία απάντηση ελαττώνεται, το οπτοκινητικό σύστημα αναλαμβάνει να το αναπληρώσει.

Ήδη από 1936⁴⁴ είχε διαπιστωθεί η ύπαρξη δύο ειδών οπτοκινητικού νυσταγμού. Με την έναρξη του οπτοκινητικού ερεθισμού (όπως για παράδειγμα κίνηση οπτοκινητικού πανοράματος), και μετά από λανθάνοντα χρόνο της τάξεως των 100 msec εμφανίζεται το πρώτο είδος οπτοκινητικού νυσταγμού που θα μπορούσε να περιγραφεί σαν οπτοκινητικός νυσταγμός προσήλωσης (Schau-nystagmus ή look-nystagmus), κατά τη διάρκεια του οποίου ο εξεταζόμενος παρακολουθεί στοιχεία του οπτοκινητικού πανοράματος, με αποτέλεσμα να παρατηρούνται μεγάλου πλάτους βραδείες φάσεις με ακανόνιστο ρυθμό που διακόπτονται από ταχείες οφθαλμικές κινήσεις προς την αντίθετη κατεύθυνση οι οποίες επαναφέρουν τους οφθαλμούς προς την πρωτεύουσα θέση τους. Αργότερα εμφανίζεται το δεύτερο είδος οπτοκινητικού νυσταγμού, που θα μπορούσε να χαρακτηριστεί σαν οπτοκινητικός νυσταγμός ατένισης (Stier-nystagmus ή stare-nystagmus), στη διάρκεια του οποίου ο εξεταζόμενος δεν παρακολουθεί την κίνηση στοιχείων του πανοράματος, αλλά διατηρεί το βλέμμα του «απλανές». Κατά τη διάρκεια έκλυσης του οπτοκινητικού αυτού νυσταγμού οι βραδείες φάσεις είναι μικρότερου πλάτους και εμφανίζονται μάλλον ρυθμικά.⁴⁵

Το νευρωνικό υπόστρωμα του οπτοκινητικού νυσταγμού απεικονίζεται σχηματικά στην Εικόνα 1. Περιλαμβάνει κύτταρα του αμφιβληστροειδούς, τον πυρήνα της οπτικής δεσμίδας (Nucleus of the optic tract – NOT), τον οπτικό φλοιό, τη μέση και ανώτερη μέση κροταφική περιοχή (Middle temporal area – MT και Middle superior temporal area – MST αντίστοιχα), την έσω ελαία, την παρεγκεφαλίδα, τον πλάγιοπισθιο γεφυρικό πυρήνα (Dorsolateral pontine nucleus – DLPN), τον πρότακτο πυρήνα υπογλωσσίου (Nucleus prepositus hypoglossi – NPH), τους αιθουσαίους πυρήνες και βεβαίως τα κέντρα συζυγών κινήσεων και τους οφθαλμοκινητικούς πυρήνες.



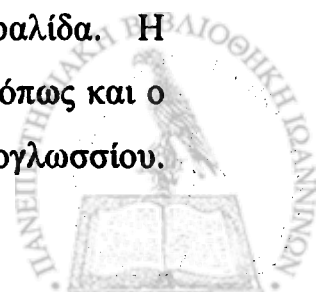
αμφιβληστροειδής



1. οπτικός φλοιός
2. μέση κροταφική περιοχή
3. ανώτερη μέση κροταφική περιοχή
4. πυρήνες οπτικής δεσμίδας
5. έσω ελαία
6. πλαγιοπίσθιος γεφυρικός πυρήνας
7. πρότακτος πυρήνας του υπογλωσσίου
8. παρεγκεφαλίδα
9. αιθουσαίος πυρήνας
10. οφθαλμοκινητικοί πυρήνες

• Εικόνα 1. Σχηματική αναπαράσταση της πιθανής οργάνωσης των νευρωνικών σχηματισμών που υποστηρίζουν την έκλυση του οπτοκινητικού νυσταγμού. Ο αμφιβληστροειδής βρίσκεται στη μια πλευρά, ενώ όλοι οι υπόλοιποι σχηματισμοί ετερόπλευρα.

Κύτταρα του αμφιβληστροειδούς που είναι ειδικευμένα στην ανίχνευση μετακινήσεως του ειδώλου του περιβάλλοντος εκφορτίζουν, όταν μια τέτοια μετακίνηση γίνει αντιληπτή προς τον αντίπλευρο πυρήνα της οπτικής δεσμίδας. Στον τελευταίο φτάνουν επίσης ώσεις από τον οπτικό φλοιό, είτε άμεσα, είτε έμμεσα μέσω της μέσης και ανώτερης μέσης κροταφικής περιοχής. Από τον πυρήνα της οπτικής δεσμίδας οι νευρικές ώσεις μεταφέρονται στην έσω ελαία, τον πλαγιοπίσθιο γεφυρικό πυρήνα και τον πρότακτο πυρήνα του υπογλωσσίου και από αυτά στη συνέχεια στην παρεγκεφαλίδα. Η παρεγκεφαλίδα αποστέλλει ώσεις προς τους αιθουσαίους πυρήνες, όπως και ο πυρήνας της οπτικής δεσμίδας μέσω του πρότακτου πυρήνα του υπογλωσσίου.



Από τους αιθουσαίους πυρήνες οι νευρικές ώσεις μεταφέρονται στους οφθαλμοκινητικούς μύες, οδηγώντας στην εμφάνιση του οπτοκινητικού νυσταγμού.

Φαίνεται ότι για την εκτέλεση του οπτοκινητικού νυσταγμού προσήλωσης είναι απαραίτητη η ύπαρξη του οπτικού φλοιού, ενώ ο οπτοκινητικός νυσταγμός ατένισης ολοκληρώνεται σε υποφλοιώδες επίπεδο. Θα μπορούσε κανείς να πει ότι η εκτέλεση οπτοκινητικού νυσταγμού προσήλωσης είναι στενά συνδεδεμένη με την εκτέλεση των λείων κινήσεων παρακολούθησης που θα περιγραφούν στη συνέχεια.⁴⁵

Στη διάρκεια υποβολής ενός ανθρώπου σε συνεχή οπτοκινητικό ερεθισμό με την προβολή κινούμενου οπτοκινητικού πανοράματος ενώ αυτός παραμένει ακίνητος στο χώρο, δημιουργείται στον εξεταζόμενο η παραίσθηση ότι μετακινείται ο ίδιος και όχι το περιβάλλον, παρά το γεγονός ότι δεν υπάρχει αιθουσαίος ερεθισμός. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι στη ζωή δεν υπάρχει αντίστοιχο ερέθισμα, κατά τη διάρκεια του οποίου να μετακινείται όλο το περιβάλλον τοπίο. Έτσι, η λογική ερμηνεία του ερεθίσματος που αντιλαμβάνεται ο εξεταζόμενος είναι ότι κινείται εντός ενός ακίνητου περιβάλλοντος. Η εμφάνιση αυτής της παραίσθησης παρατηρείται κατά την έκλυση του οπτοκινητικού νυσταγμού ατένισης.

Η ενεργοποίηση του οπτοκινητικού συστήματος στη διάρκεια συνηθισμένων μετακινήσεων, που χρησιμοποιείται για υποβοήθηση του αιθουσαίου συστήματος, θα μπορούσε να αποτελεί μια ένδειξη σφάλματος ή ανεπάρκειας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, συμμετέχοντας με τον τρόπο αυτό στη διαδικασία της ρύθμισής του με μηχανισμούς πλαστικότητας.

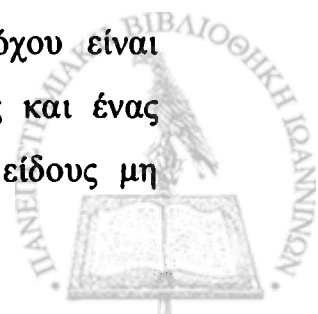


V. Η ΠΑΡΑΚΟΛΟΥΘΗΣΗ

Μετά την εξέλιξη της ωχράς κηλίδας σε κάποια είδη του ζωικού βασιλείου, κατέστη δυνατή η παρακολούθηση κινουμένων αντικειμένων. Το σύστημα της παρακολούθησης προκαλεί την έκλυση λείων οφθαλμικών κινήσεων που έχουν τέτοια χαρακτηριστικά ώστε να παρακολουθούν την κίνηση του αντικειμένου-στόχου. Το σύστημα της παρακολούθησης λειτουργεί με κάποιο λανθάνοντα χρόνο που κυμαίνεται μεταξύ 70 και 120 msec.⁴⁶ Ο λανθάνοντας χρόνος εξαρτάται από της ταχύτητα του στόχου. Για ταχύτητα στόχου ίση με 30⁰/sec, ο λανθάνοντας χρόνος είναι περίπου 100 msec, ενώ για μεγαλύτερες ταχύτητες στόχου γίνεται μικρότερος και το αντίστροφο.

Προκειμένου να αντιρροπιστούν αυτές οι καθυστερήσεις, οι κινήσεις παρακολούθησης μπορούν να επηρεαστούν από μηχανισμούς πρόβλεψης, όπου αυτό είναι δυνατό.⁴⁷ Είναι μάλιστα δυνατόν ένας άνθρωπος να παρακολουθεί τη θέση του χεριού του στο σκοτάδι, καθώς στηριζόμενος σε αισθητικές πληροφορίες και στην αναπαράσταση της κίνησης σε φλοιώδες επίπεδο μπορεί και εκτιμάει τη θέση στο χώρο που κάθε στιγμή έχει αυτό.⁴⁸ Εντυπωσιακό είναι το γεγονός ότι εάν τοποθετήσουμε μεταξύ των οφθαλμών και του χεριού ένα αδιαφανές αντικείμενο, η δυνατότητα παρακολούθησης της θέσης του χεριού στο σκοτάδι χάνεται.⁴⁹ Αυτό προφανώς οφείλεται στη γνώση της παρουσίας του αντικειμένου που θα εμπόδιζε την παρακολούθηση και όχι στη θέα του, αφού όπως αναφέρθηκε το όλο πείραμα έγινε σε συνθήκες απόλυτου σκότους.

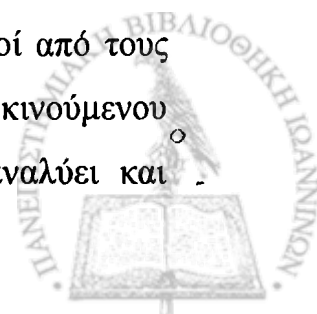
Οι άνθρωποι μπορούν επίσης να παρακολουθούν στο σκοτάδι ακουστικούς αλλά και φανταστικούς κινούμενους στόχους. Σε μια τέτοια μελέτη διαπιστώθηκε ότι κατά τη διάρκεια εκτέλεσης των λείων κινήσεων παρακολούθησης, συχνά οι οφθαλμοί προηγούνταν της θέσεως του στόχου, είτε αυτός ήταν ακουστικός, είτε σωματοαισθητικός.⁵⁰ Φαίνεται ότι η ύπαρξη ενός μηχανισμού πρόβλεψης των μελλοντικών θέσεων του στόχου είναι απαραίτητη για τη λειτουργία του συστήματος παρακολούθησης και ένας άνθρωπος μπορεί να παρακολουθεί στο σκοτάδι οποιουδήποτε είδους μη



ορατούς κινούμενους στόχους χρησιμοποιώντας αυτή τη δυνατότητα πρόβλεψης. Αν και, όπως αναφέρθηκε, ένας άνθρωπος μπορεί να παρακολουθήσει ένα φανταστικό στόχο, για να ξεκινήσει η εκτέλεση λείων κινήσεων παρακολούθησης συνήθως απαιτείται η ύπαρξη αισθητικού ερεθίσματος.^{51,52}

Είναι πιθανό η παρακολούθηση να εξελίχθηκε λόγω της ανάγκης διατήρησης σταθερών των ειδώλων κοντινών αντικειμένων κατά τη διάρκεια μετακινήσεων.⁵³ Σε μια τέτοια μετακίνηση της κεφαλής θα πρέπει να εκλυθούν αντισταθμιστικές οφθαλμικές κινήσεις με πλάτος ανάλογο της απόστασης του αντικειμένου-στόχου. Όσο πιο κοντά βρίσκεται αυτό, τόσο μεγαλύτερες οφείλουν να είναι αυτές. Η λειτουργία αυτή δεν θα μπορούσε παρά να εκτελείται από το σύστημα της παρακολούθησης. Ενώ σε ζώα που δεν έχουν ωχρά κηλίδα, το οπτοκινητικό αντανακλαστικό είναι υπεύθυνο για την έκλυση αντισταθμιστικών λείων κινήσεων κατά τη διάρκεια μετακινήσεων με συνεχή σταθερή ταχύτητα και συνεπώς για τη διατήρηση της ευκρινούς όρασης, σε ζώα που διαθέτουν ωχρά κηλίδα τη λειτουργία αυτή εκτελεί κατά κύριο λόγο η παρακολούθηση αντικειμένων του χώρου.⁵³ Πέραν όμως των καταστάσεων που περιγράφηκαν, η εκτέλεση λείων κινήσεων παρακολούθησης είναι απαραίτητη και για την ακριβή ανάγνωση των χαρακτηριστικών κινούμενων αντικειμένων. Για να αντιληφθούμε για παράδειγμα τα χαρακτηριστικά του προσώπου ενός ανθρώπου που βαδίζει και να τον αναγνωρίσουμε θα πρέπει να διατηρήσουμε το είδωλο του προσώπου του στην ωχρά κηλίδα του αμφιβληστροειδούς. Αυτό επιτυγχάνεται με την παρακολούθηση που προκαλεί την έκλυση οφθαλμικών κινήσεων οι οποίες αποτελούν ένα «αντίγραφο» των κινήσεων του αντικειμένου-στόχου.

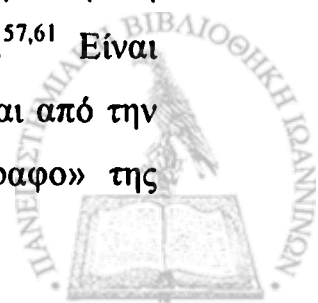
Όπως έχει αναφερθεί νωρίτερα για την έκλυση οφθαλμικών κινήσεων παρακολούθησης είναι απαραίτητη η είσοδος κάποιου αισθητικού ερεθίσματος. Είναι λοιπόν δύσκολο να περιγραφεί με ακρίβεια το νευρωνικό κύκλωμα που είναι υπεύθυνο για τη λειτουργία αυτή, αφού πολλοί από τους νευρώνες που εκφορτίζουν στη διάρκεια παρακολούθησης ενός κινούμενου στόχου αποτελούν τμήματα του κυκλώματος που μεταφέρει, αναλύει και



ολοκληρώνει την αισθητική πληροφορία. Όταν κανείς προσπαθεί να περιγράψει το νευρωνικό δίκτυο που είναι υπεύθυνο για τη δημιουργία σακκαδικών κινήσεων τα πράγματα είναι αρκετά πιο εύκολα αφού οι σακκαδικές κινήσεις μπορεί να εκλυθούν είτε ως αποτέλεσμα ενός αισθητικού ερεθίσματος, όπως είναι η εμφάνιση ενός φωτεινού στόχου, είτε από μνήμη, χωρίς να υπάρχει αισθητικό ερέθισμα, οπότε όλοι οι νευρώνες που ενεργοποιούνται αποτελούν τμήματα του νευρωνικού κυκλώματος δημιουργίας των σακκαδικών κινήσεων.⁵⁴ Από τέτοιες μελέτες των σακκαδικών κινήσεων φάνηκε ότι πολλά νευρικά κύτταρα δεν έχουν αμιγώς αισθητικές ή κινητικές λειτουργίες αλλά μάλλον αποτελούν τμήμα ενός κυκλώματος αισθητικοκινητικής ολοκλήρωσης.

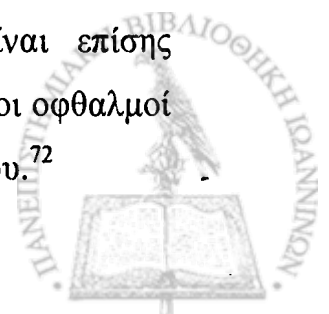
Στον οπτικό φλοιό του ινιακού λοβού (περιοχή 17 κατά Brodmann) υπάρχουν κύτταρα που αντιδρούν όταν αντιλαμβάνονται κίνηση σε κάποια περιοχή του οπτικού πεδίου. Το καθένα από αυτά φαίνεται πως καλύπτει κινήσεις σε περιορισμένη περιοχή του οπτικού πεδίου και σε ένα μικρό φάσμα ταχυτήτων κίνησης του εκάστοτε στόχου.^{55,56} Στον πίθηκο από αυτά τα κύτταρα αποστέλλονται νευρικές ώσεις προς κύτταρα της ομόπλευρης μέσης κροταφικής περιοχής.⁵⁷ Τα κύτταρα αυτής της περιοχής εκτελούν λειτουργίες ολοκλήρωσης των εισερχομένων πληροφοριών κωδικοποιώντας τελικά την ταχύτητα και την κατεύθυνση της κίνησης του στόχου στις τρεις διαστάσεις και σε μεγαλύτερες περιοχές σε σχέση με τα κύτταρα του οπτικού φλοιού.^{58,59} Ηλεκτρικός ερεθισμός αυτών των κυττάρων μπορεί να προκαλέσει την έκλυση λείων κινήσεων παρακολούθησης.⁶⁰ Φαίνεται πως η αντίστοιχη περιοχή στον άνθρωπο βρίσκεται πίσω από την άνω κροταφική έλικα, στην θέση που ενώνονται οι περιοχές 19, 37 και 39 κατά Brodmann, αφού βλάβες που εντοπίζονται σε αυτή την περιοχή προκαλούν διαταραχή των κινήσεων παρακολούθησης αλλά και της αντίληψης της κίνησης.⁴⁶

Από την περιοχή αυτή η πληροφορία μεταφέρεται στην παρακείμενη ανώτερη μέση κροταφική περιοχή και στο αντίθετο ημισφαίριο.^{57,61} Είναι πιθανό ότι η πληροφορία συνδυάζεται με δεδομένα που προέρχονται από την κίνηση των οφθαλμών. Ίσως, για το σκοπό αυτό, ένα «αντίγραφο» της



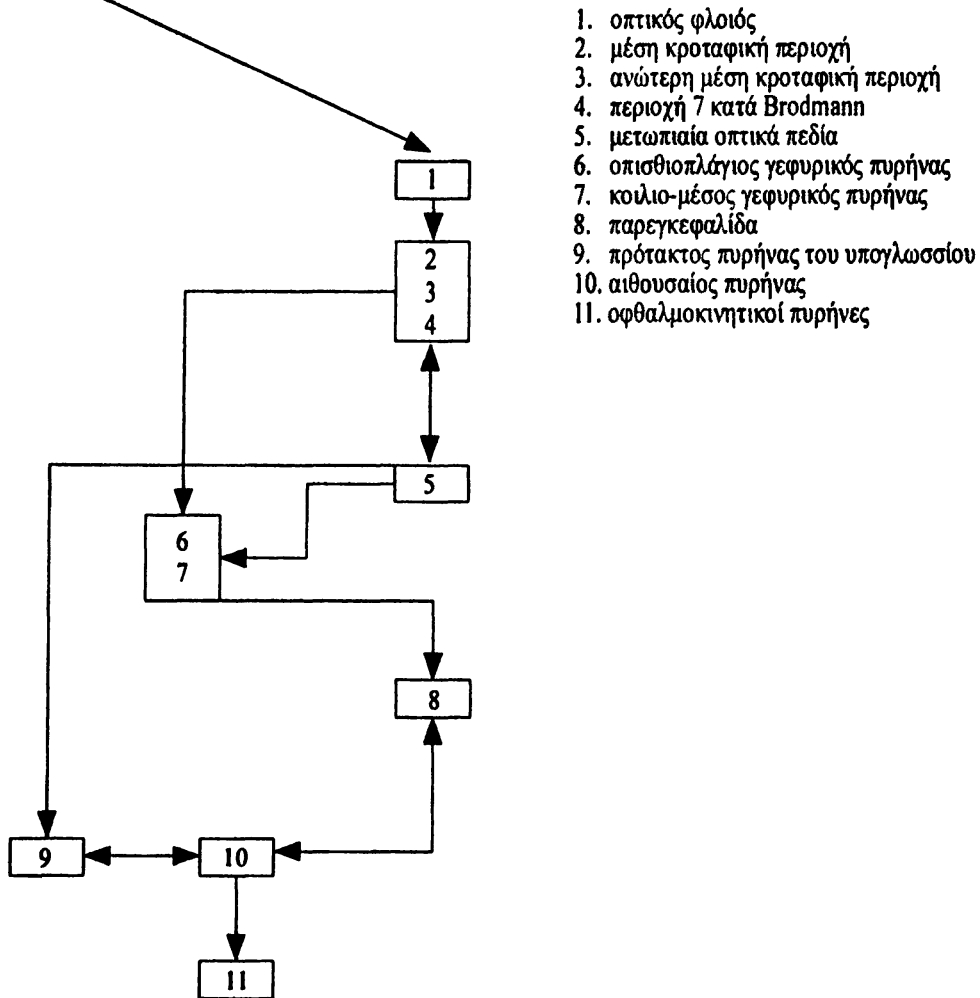
νευρικής ώσης που αποστέλλεται προς τα κέντρα συζυγών κινήσεων, φτάνει και στα κύτταρα αυτής της περιοχής,^{62,63} ενώ το ίδιο συμβαίνει και με ένα αιθουσαίο σήμα που σηματοδοτεί την κίνηση της κεφαλής.⁶⁴ Οι νευρώνες αυτοί ενώνονται αμφίδρομα με άλλους που εδράζονται στον οπίσθιο βρεγματικό φλοιό και οι οποίοι, το πιθανότερο, κωδικοποιούν τη θέση του αντικειμένου που παρακολουθεί κανείς σε σχέση με την κεφαλή στο χώρο.^{65,66} Οι νευρικές ώσεις στη συνέχεια διοχετεύονται στο μετωπιαίο οπτικό πεδίο (Frontal eye field - FEF, περιοχή 8 κατά Brodmann) που πιθανώς εξυπηρετεί τις διεργασίες πρόβλεψης που έχουν περιγραφεί.^{61,67}

Από τις φλοιώδεις περιοχές της κροταφο-βρεγματο-ινιακής περιοχής που περιγράφηκαν ξεκινούν νευρώνες που μεταφέρουν τα νευρικά ερεθίσματα στους ομόπλευρους πυρήνες της γέφυρας και ιδιαίτερα στον πλαγιοπίσθιο γεφυρικό πυρήνα, ο οποίος περιέχει κύτταρα που κωδικοποιούν ένα συνδυασμό οπτικών πληροφοριών και οφθαλμοκινητικών εντολών. Ακολούθως, οι νευρικές ώσεις μεταφέρονται στην παρεγκεφαλίδα και ειδικά στην κροκύδα, την παρακροκύδα και ραχιαία τμήματα του σκώληκα.⁶⁸ Φαίνεται πως πιο σημαντική για τη δημιουργία των λείων οφθαλμικών κινήσεων παρακολούθησης είναι η παρακροκύδα, ενώ η κροκύδα συμμετέχει κυρίως στην έκλυση του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού.⁶⁸ Ετερόπλευρη καταστροφή της κροκύδας και παρακροκύδας προκαλεί σημαντική διαταραχή της ομόπλευρης παρακολούθησης. Εκτομή της παρεγκεφαλίδας έχει ως αποτέλεσμα πλήρη κατάργηση των κινήσεων παρακολούθησης, αποδεικνύοντας έτσι ότι και άλλα τμήματα της παρεγκεφαλίδας συμμετέχουν στη διαδικασία παραγωγής λείων οφθαλμικών κινήσεων παρακολούθησης.⁶⁹ Τα κύτταρα του ραχιαίου τμήματος του σκώληκα της παρεγκεφαλίδας κωδικοποιούν στην ουσία το άθροισμα της ταχύτητας του βλέμματος και της μετακίνησης του αντικειμένου στόχου στον αμφιβληστροειδή. Κωδικοποιούν συνεπώς την ταχύτητα κίνησης του στόχου στο χώρο.^{70,71} Ο οροφαίος πυρήνας της παρεγκεφαλίδας είναι επίσης σημαντικός κυρίως στην αρχική φάση της παρακολούθησης, όταν οι οφθαλμοί επιταχύνονται προκειμένου να αποκτήσουν την ταχύτητα του στόχου.⁷²



Από την παρεγκεφαλίδα τελικά οι νευρικές ώσεις μεταφέρονται στους αιθουσαίους πυρήνες και από εκεί στους οφθαλμοκινητικούς, οδηγώντας στην παραγωγή των οφθαλμικών κινήσεων. Η Εικόνα 2 παρουσιάζει σχηματικά τα παραπάνω.

αμφιβληστροειδής



Εικόνα 2. Σχηματική αναπαράσταση της πιθανής οργάνωσης των νευρωνικών σχηματισμών που υποστηρίζουν την έκλυση των λείων κινήσεων παρακολούθησης. Ο αμφιβληστροειδής βρίσκεται στη μια πλευρά, ενώ όλοι οι υπόλοιποι σχηματισμοί ετερόπλευρα. Η παραπάνω δομή έχει προκύψει από μελέτες σε πιθήκους.

Πέραν της κλασσικής οδού που περιγράφηκε, υπάρχει και μια παράλληλη οδός. Σημαντικό ρόλο σε αυτή την οδό κατέχει ο πυρήνας της οπτικής δεσμίδας, ο οποίος λαμβάνει νευρικές ώσεις τόσο από τη μέση και ανώτερη μέση κροταφική περιοχή, όσο και κατευθείαν από κύτταρα του



αμφιβληστροειδούς που είναι ευαίσθητα στην αντίληψη μετακινήσεων των ειδώλων των αντικειμένων. Ο πυρήνας αυτός είναι ιδιαίτερα σημαντικός για την έκλυση του οπτοκινητικού νυσταγμού, φαίνεται όμως πως παίζει κάποιο ρόλο και στην έναρξη της παρακολούθησης.

Από τα παραπάνω φαίνεται η πολυπλοκότητα που χαρακτηρίζει την νευρωνική οργάνωση των λείων κινήσεων παρακολούθησης. Είναι σημαντικό να ειπωθεί ότι, παρά το γεγονός ότι πρόκειται για ένα αντανακλαστικό, η παρακολούθηση μπορεί να επηρεαστεί από ανώτερες, φλοιώδεις λειτουργίες. Έτσι μπορεί να εκτελεστεί παρά την απουσία ερεθίσματος ή μπορεί να κατασταλεί εκούσια. Για την ολοκλήρωσή του απαιτείται εγρήγορση και εστιασμός της προσοχής. Δεν μπορεί να εκτελεστεί ακριβής παρακολούθηση ενός αντικειμένου χωρίς να υπάρχει εγρήγορση. Αυτό φέρνει την παρακολούθηση σε αντίθεση με τον οπτοκινητικό νυσταγμό που αποτελεί μια αμιγώς αντανακλαστική λειτουργία που δεν μπορεί να τροποποιηθεί βάσει γνωσιακών λειτουργιών.

Έχει προταθεί από τους Miles και Lisberger το 1981^{73,74} ότι στην πραγματικότητα η παρακολούθηση μπορεί να είναι ο κυριότερος τρόπος ρύθμισης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Όταν το αντανακλαστικό ανεπαρκεί υπάρχει, όπως αναφέρθηκε προηγούμενα, μετακίνηση του ειδώλου των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή. Σε κανονικές συνθήκες κίνησης (βάδιση, τρέξιμο, κλπ) υπάρχουν στο χώρο αντικείμενα ενδιαφέροντος στα οποία και είναι προσηλωμένο το βλέμμα ή η προσοχή ενός ανθρώπου. Όταν υπάρξει τάση μετακίνησης αυτών λόγω ανεπάρκειας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, ενεργοποιείται η παρακολούθηση και, τελικά, επιτυγχάνεται η διατήρηση σταθερής της εικόνας του περιβάλλοντος και η ευκρινής όραση. Ο βαθμός ενεργοποίησης της παρακολούθησης αποτελεί ένα μέτρο της ανεπάρκειας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού και θα μπορούσε να αποτελεί το «σήμα λάθους» που είναι απαραίτητο για τη ρύθμισή του.



VI. ΔΕΔΟΜΕΝΑ ΣΧΕΤΙΚΑ ΜΕ ΤΗΝ ΠΛΑΣΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΑΙΘΟΥΣΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ

Κάθε φορά που μεταβάλλονται οι απαιτήσεις λειτουργίας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, όπως για παράδειγμα όταν φορέσει κάποιος γυαλιά οράσεως με διορθωτικούς φακούς ή κατά τη διάρκεια της ανάρρωσης μετά από μια αιθουσαία βλάβη (οπότε η είσοδος από τον πάσχων λαβύρινθο μεταβάλλεται), τα χαρακτηριστικά λειτουργίας του τροποποιούνται κατά τρόπο ώστε να καλύπτεται η βασική απαίτηση της ευκρινούς οράσεως. Ο συντελεστής ενίσχυσης του αντανακλαστικού τροποποιείται και η νέα τιμή του διατηρείται στη συνέχεια.

Σε φυσιολογικούς ανθρώπους που τοποθετήθηκαν οπτικά πρίσματα τα οποία ανέστρεφαν το περιβάλλον στο οριζόντιο επίπεδο, διαπιστώθηκε αρχικά μείωση του συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού και τελικά αναστροφή της φάσης του ώστε υπό τις νέες συνθήκες να συνεχίσει να είναι αντισταθμιστική η κίνηση των οφθαλμών που παράγεται. Το αποτέλεσμα αυτό διατηρήθηκε για περιορισμένο χρονικό διάστημα και μετά την αφαίρεση των πρισμάτων.⁷⁵ Ακόμη και μετά από βραχείας διάρκειας περίοδο προσαρμογής με οπτικούς φακούς που μεγέθυναν τα είδωλα των αντικειμένων διαπιστώθηκε μεταβολή του συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού.^{76,77}

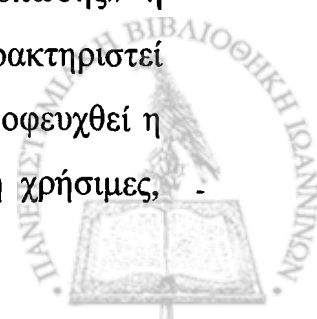
Σε μελέτες που διεξήχθησαν σε γάτες διαπιστώθηκε ότι εάν κατά τη διάρκεια αιθουσαίου ερεθισμού στο οριζόντιο επίπεδο παρουσιαστεί ένα οπτοκινητικό πανόραμα το οποίο κινείται στο κατακόρυφο επίπεδο, μετά από δύο ώρες εμφανίζουν ως απάντηση σε αιθουσαίο ερεθισμό στο σκοτάδι οφθαλμικές κινήσεις και στον κατακόρυφο άξονα.⁷⁸ Αντίστοιχα αποτελέσματα ανέδειξε και μελέτη σε πιθήκους, οι οποίοι, ενώ υποβαλλόταν σε αιθουσαίο ερεθισμό στο οριζόντιο επίπεδο, παρακολουθούσαν ένα φωτεινό στόχο ο οποίος προβαλλόταν σε οθόνη εμπρός τους και κινούνταν κάθετα. Και στην περίπτωση αυτή, μετά από διαδικασία προσαρμογής διάρκειας μιας ώρας, οι



πίθηκοι εμφάνισαν και κάθετες οφθαλμικές κινήσεις μετά από αιθουσαίο ερεθισμό στο οριζόντιο επίπεδο.^{79,80}

Σε ασθενείς που έχουν υποστεί ετερόπλευρη αιθουσαία βλάβη παρατηρείται επίσης συνεχής μεταβολή των χαρακτηριστικών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού κατά τη διάρκεια της διαδικασίας της αποκατάστασης. Αρχικά ο συντελεστής ενίσχυσης του αντανακλαστικού είναι ελαττωμένος κατά τις μετακινήσεις της κεφαλής προς την κατεύθυνση του λαβυρίνθου που έχει υποστεί βλάβη. Στην πορεία του χρόνου ο συντελεστής ενίσχυσης αυξάνεται εκ νέου, φτάνοντας ενίοτε σε φυσιολογικές τιμές. Σε πειραματικές μελέτες που έγιναν σε κοτόπουλα διαπιστώθηκε ότι για μια τέτοια διαδικασία είναι απαραίτητα τα οπτικά ερεθίσματα. Κοτόπουλα που υπέστησαν βλάβη των λαβυρίνθων μετά από χορήγηση στρεπτομυκίνης αφέθηκαν να αναρρώσουν είτε σε φυσιολογικές συνθήκες φωτισμού, είτε σε περιβάλλον με στροβοσκοπικό φωτισμό, όπου δεν μπορούσαν να χρησιμοποιήσουν οπτικά ερεθίσματα προκειμένου να επαναρυθμιστεί η απόδοση του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Το αποτέλεσμα ήταν ότι ενώ μετά από 8 εβδομάδες τα κοτόπουλα που ανάρρωσαν σε φυσικό περιβάλλον είχαν φυσιολογικό συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού, τα κοτόπουλα που αφέθηκαν να αναρρώσουν σε συνθήκες στροβοσκοπικού φωτισμού είχαν σημαντικά μικρότερο συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού.⁸¹ Όπως έχει ήδη αναφερθεί βέβαια σε ασθενείς με αιθουσαία βλάβη και οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς του αυχένα και το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό παίζουν σημαντικό ρόλο.

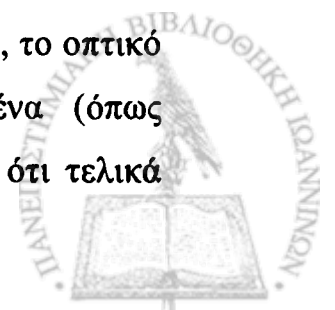
Εάν ένας φυσιολογικός άνθρωπος ή ένα πειραματόζωο υποβληθεί σε συνεχή ημιτονοειδή αιθουσαίο ερεθισμό στο σκοτάδι, γύρω από τον κατακόρυφο άξονα, διαπιστώνεται ότι, μετά μια αρχική περίοδο λίγων λεπτών, η τιμή του συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού αρχίζει και ελαττώνεται.⁸²⁻⁸⁹ Αυτό θεωρείται ότι αποτελεί κάποιο είδος «κόπωσης» ή «εξοικείωσης» του αντανακλαστικού. Εναλλακτικά μπορεί να χαρακτηριστεί ως μια πλαστική μεταβολή του λαμβάνει χώρα προκειμένου να αποφευχθεί η έκλυση αντανακλαστικών κινήσεων που δεν είναι απαραίτητες ή χρήσιμες,



αφού η όλη διαδικασία γίνεται στο σκοτάδι.⁸³ Οι τιμές που αποκτά ο συντελεστής ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού είναι ιδιαίτερα μικρές και αποκαθίστανται σύντομα μετά την έξοδο του εξεταζόμενου από το σκοτάδι.

Στη διάρκεια ενός συνεχόμενου ημιτονοειδούς αιθουσαίου ερεθισμού στο σκοτάδι, όπως περιγράφηκε προηγούμενα, δεν εισέρχεται στο κεντρικό νευρικό σύστημα κάποια πληροφορία, σχετική με τον προσανατολισμό στο χώρο, ούτε από το οπτικό σύστημα, ούτε από το ιδιοδεκτικό σύστημα των υποδοχέων του αυχένα. Όπως έχει ήδη αναφερθεί, το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό δεν έχει δυνατότητα αυτορύθμισης, αλλά εξαρτάται από τα άλλα συστήματα που συντελούν στον προσανατολισμό μας στο χώρο. Απαιτείται δηλαδή για τη συνεχή ρύθμισή του η ύπαρξη ενός «σήματος λάθους» που να δηλώνει ότι η απόδοσή του τη συγκεκριμένη στιγμή δεν είναι ιδανική ενεργοποιώντας διαδικασίες προσαρμογής του.⁹⁰ Ενώ είναι ευρέως διαδεδομένη η αντίληψη ότι το ρόλο του «σήματος λάθους» παίζει κατά κύριο λόγο το οπτικό σύστημα, μέσω της αντίληψης μετακίνησης των ειδώλων στον αμφιβληστροειδή, υπάρχει και η άποψη ότι η ενεργοποίηση της παρακολούθησης μπορεί στην πραγματικότητα να προκαλεί τις πλαστικές μεταβολές του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Αυτό στηρίζεται στη θεωρία ότι η μετακίνηση των ειδώλων των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή προκαλεί έκλυση οφθαλμικών κινήσεων παρακολούθησης και επομένως ο βαθμός ενεργοποίησης της παρακολούθησης αποτελεί ένα μέτρο του σφάλματος του αιθουσαίου συστήματος και οδηγεί στην εμφάνιση πλαστικών μεταβολών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού.^{73,74,90,91}

Μελέτες έχουν αποδείξει ότι στη διάρκεια οπτοκινητικού ερεθισμού, χωρίς ταυτόχρονη μετακίνηση της κεφαλής του εξεταζόμενου στο χώρο, παρατηρούνται εκφορτίσεις στους αιθουσαίους πυρήνες και μάλιστα σε νευρώνες που εκφορτίζουν και στη διάρκεια αιθουσαίου ερεθισμού.^{92,93} Η συλλογή αυτή πληροφοριών που προέρχονται από τους λαβυρίνθους, το οπτικό σύστημα, ακόμη και τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα (όπως περιγράφηκε παραπάνω) στους αιθουσαίους πυρήνες, υποδεικνύει ότι τελικά



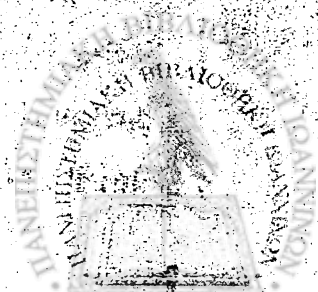
ένας συνδυασμός αισθητικών πληροφοριών χρησιμοποιείται προκειμένου να εξαχθεί μια τελική εκτίμηση των κινήσεων της κεφαλής. Στην εκτίμηση αυτή στηρίζεται πιθανά η αξιολόγηση σε επίπεδο κεντρικού νευρικού συστήματος της αποδοτικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού και προκύπτει η τυχόν ανάγκη πλαστικών μεταβολών του.^{73,90} Παρά τη μεταφορά πληροφοριών από το οπτικό σύστημα στους αιθουσαίους πυρήνες που περιγράφηκε, αμιγής οπτοκινητικός ερεθισμός δεν προκάλεσε μεταβολές του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού σε πιθήκους.^{76,90} Απαιτείται ταυτόχρονα ύπαρξη αιθουσαίου ερεθίσματος και ενός «σήματος λάθους» ώστε να εμφανισθούν πλαστικές μεταβολές του αντανακλαστικού.

Η θέση στην οποία συντελούνται οι πλαστικές μεταβολές του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού και ο ακριβής μηχανισμός τους δεν είναι καθορισμένα με σαφήνεια. Σημαντικό ρόλο φαίνεται ότι παίζει η κροκύδα και η παρακροκύδα της παρεγκεφαλίδας, όπου θεωρείται ότι εμφανίζονται πλαστικές μεταβολές στις συνάψεις, βάσει «σημάτων λάθους» που φτάνουν εκεί.⁹⁴⁻⁹⁶ Μια άλλη υπόθεση για τον τρόπο εμφάνισης των πλαστικών μεταβολών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού προβλέπει ότι πέραν των αλλαγών σε επίπεδο συνάψεων που συμβαίνουν στην κροκύδα, είναι απαραίτητη και η «μάθηση» του αιθουσαίου πυρήνα. Σύμφωνα με αυτή την υπόθεση, όχι μόνο η κροκύδα, αλλά και ο αιθουσαίος πυρήνας υφίστανται συναπτικές αλλαγές.^{73,97} Στο τελευταίο αυτό μοντέλο, ιδιαίτερα σημαντικός αναδεικνύεται ο ρόλος της παρακολούθησης. Άλλοι, τέλος, έχουν προτείνει ότι η πλαστικότητα του αντανακλαστικού οφείλεται σε μεταβολές που συντελούνται σε στελεχιαίο, κυρίως, επίπεδο.⁹⁸ Ίσως τελικά η παρεγκεφαλίδα είναι ιδιαίτερα σημαντική για την εμφάνιση άμεσων και σε σύντομο χρονικό διάστημα πλαστικών μεταβολών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, ενώ αλλαγές σε στελεχιαίο επίπεδο είναι αναγκαίες προκειμένου να επιτευχθεί μακροχρόνια διατήρηση των πλαστικών μεταβολών.⁹⁹

Η σύνδεση της παρεγκεφαλίδας με τους αιθουσαίους πυρήνες έχει αποδειχθεί σε ανατομικές μελέτες σε πειραματόζωα, ενώ έχει παρατηρηθεί η



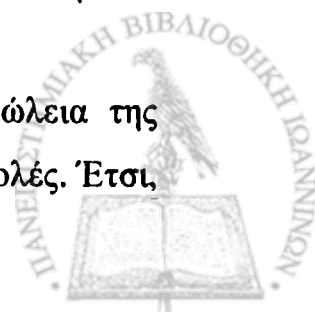
απώλεια της δυνατότητας εμφάνισης πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού
αντανακλαστικού μετά από καταστροφή της κροκύδας σε πειραματόζωα.¹⁰⁰



VII. ΔΕΔΟΜΕΝΑ ΣΧΕΤΙΚΑ ΜΕ ΤΗΝ ΠΛΑΣΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ

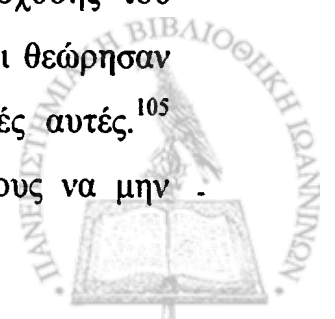
Ενώ το αυχENO-οφθαλμικό αντανakλαστικό προκαλεί την έκλυση μικρών και πιθανά άνευ σημασίας οφθαλμικών κινήσεων στους υγιείς ενήλικες, ενισχύεται σε περιπτώσεις ασθενών με απώλεια της λαβυρινθικής λειτουργίας και γίνεται αντισταθμιστικό, βοηθώντας με τον τρόπο αυτό στη διατήρηση ευκρινούς οράσεως κατά τη διάρκεια μετακινήσεων της κεφαλής.¹⁰¹ Οι ασθενείς με απώλεια της λαβυρινθικής λειτουργίας βιώνουν μετακινήσεις των ειδώλων των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή τους. Το οπτοκινητικό αντανakλαστικό δεν αποτελεί ικανοποιητικό υποκατάστατο του αιθουσο-οφθαλμικού αντανakλαστικού καθώς ο λανθάνων χρόνος του είναι ιδιαίτερα μεγάλος.¹⁰² Κατ' αντιστοιχία με το αιθουσο-οφθαλμικό αντανakλαστικό, θεωρείται ότι ο συνδυασμός της μετακίνησης ειδώλων στον αμφιβληστροειδή και των ιδιοδεκτικών ερεθισμάτων από τους υποδοχείς του αυχένα, είναι υπεύθυνος για την εμφάνιση αυτών των πλαστικών μεταβολών του αυχENO-οφθαλμικού αντανakλαστικού. Όπως και με το αιθουσο-οφθαλμικό αντανakλαστικό, θα μπορούσε κανείς να υποθέσει ότι η μη ιδανική αντιρρόπιση των μετακινήσεων της κεφαλής από το πάσχον αιθουσαίο σύστημα θα οδηγούσε σε έκλυση οφθαλμικών κινήσεων παρακολούθησης, που με τη σειρά της θα ήταν δυνητικά ένα ερέθισμα ικανό να προκαλέσει τις πλαστικές μεταβολές του αντανakλαστικού.⁷³ Ενώ ασθενείς με αμφοτερόπλευρες αιθουσαίες βλάβες εμφανίζουν αύξηση του αυχENO-οφθαλμικού αντανakλαστικού, αυτό δε συμβαίνει σε περιπτώσεις ασθενών που ταυτόχρονα εμφανίζουν βλάβες στην παρεγκεφαλίδα και διαταραχή των οφθαλμικών κινήσεων παρακολούθησης¹⁰³ αποδεικνύοντας έτσι και τη σημασία της παρεγκεφαλίδας και της παρακολούθησης στην εμφάνιση των πλαστικών μεταβολών του αντανakλαστικού.

Το αυχENO-οφθαλμικό αντανakλαστικό σε ασθενείς με απώλεια της αιθουσαίας λειτουργίας μπορεί εύκολα να υποστεί περαιτέρω μεταβολές. Έτσι,



εάν τέτοιοι ασθενείς φορέσουν γυαλιά με οπτικούς φακούς που μεγεθύνουν ή σμικρύνουν το περιβάλλον, μπορούν σε σύντομο χρονικό διάστημα (έως και εντός είκοσι λεπτών) να αυξήσουν ή να μειώσουν αντίστοιχα το συντελεστή ενίσχυσής του.¹⁰⁴ Στο ίδιο πείραμα συμμετείχαν και φυσιολογικοί υγιείς ενήλικες, οι οποίοι υποβλήθηκαν σε αμιγές αυχενικό ερέθισμα σε συνθήκες φυσιολογικού φωτισμού του περιβάλλοντος χώρου, φορώντας τους ίδιους οπτικούς φακούς. Οι φυσιολογικοί άνθρωποι δεν παρουσίασαν τις μεταβολές του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού που παρατηρήθηκαν στους ασθενείς, αν και διαπιστώθηκε μια τάση προς μεταβολή στους μισούς περίπου από αυτούς. Θεωρήθηκε γενικά ότι οι οπτικοί φακοί που χρησιμοποιήθηκαν προκάλεσαν λόγω της μεγέθυνσης και σμίκρυνσης του περιβάλλοντος, μετακίνηση του ειδώλου των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή και ότι αυτό οδήγησε, ακολούθως, στην τροποποίηση των χαρακτηριστικών λειτουργίας του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Αυτό που δεν μπορεί να εξακριβωθεί είναι εάν στην πραγματικότητα υπήρχε τέτοια μετακίνηση των ειδώλων ή οι ασθενείς ενεργοποιούσαν την παρακολούθηση, ακολουθώντας αντικείμενα του χώρου με το βλέμμα. Σε μια τέτοια περίπτωση θα μπορούσε να είναι η παρακολούθηση το ερέθισμα που οδήγησε στην εμφάνιση των πλαστικών μεταβολών.

Σε φυσιολογικούς ανθρώπους έχει γίνει και άλλη, αντίστοιχη μελέτη στη διάρκεια της οποίας οι εξεταζόμενοι υποβλήθηκαν σε αυχενικό ερεθισμό (ημιτονοειδής μετακίνηση του κορμού κάτω από την ακίνητη στο χώρο κεφαλή) ενώ σε μια οθόνη, που ήταν τοποθετημένη μπροστά τους, παρακολουθούσαν ένα οπτοκινητικό πανόραμα το οποίο μπορούσε να είναι ακίνητο ή να κινείται πιο γρήγορα ή πιο αργά από την κίνηση του κορμού κάτω από την ακίνητη κεφαλή. Έτσι το αυχeno-οφθαλμικό αντανακλαστικό μπορούσε ανάλογα με την κίνηση του πανοράματος να ενισχυθεί ή να κατασταλεί. Οι ερευνητές διαπίστωσαν ότι ο συντελεστής ενίσχυσης του αντανακλαστικού μπορούσε να μεταβληθεί σε 10 μόλις λεπτά και θεώρησαν ότι το οπτοκινητικό ερέθισμα είναι υπεύθυνο για τις μεταβολές αυτές.¹⁰⁵ Παρόλα αυτά δεν υπήρχε σαφής οδηγία προς τους εξεταζόμενους να μην



παρακολουθούν στοιχεία του κινούμενου πανοράματος και κατά συνέπεια δεν μπορεί να αποδοθεί με βεβαιότητα στον οπτοκινητικό ερεθισμό η πρόκληση των μεταβολών, αφού μπορεί στην πραγματικότητα οι εξεταζόμενοι να παρακολουθούσαν τα στοιχεία του πανοράματος.

Εκτός από τους ασθενείς που περιγράψαμε πιο πάνω, μόνιμη αύξηση του συντελεστή ενίσχυσης του αυχENO-οφθαλμικού αντανakλαστικού και μεταβολή της φάσης του προς την αντισταθμιστική κατεύθυνση παρατηρείται και σε φυσιολογικούς ανθρώπους με την πρόοδο της ηλικίας.¹⁰⁶ Η αλλαγή αυτή εμφανίζεται παράλληλα με μια πτώση του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανakλαστικού που παρατηρείται στις ηλικίες άνω των 60 ετών και θεωρείται ότι πρόκειται περί ενός είδους αντιρρόπισης, αφού τα δύο αντανakλαστικά φαίνεται να λειτουργούν συνεργικά σε αυτές τις ηλικίες.

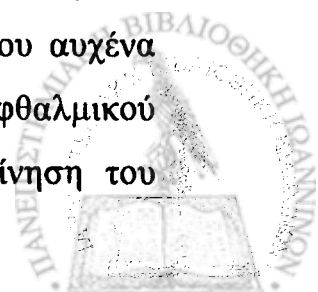


VIII. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΜΕΛΕΤΗΣ ΤΩΝ ΜΗΧΑΝΙΣΜΩΝ ΠΛΑΣΤΙΚΟΤΗΤΑΣ ΤΟΥ ΑΙΘΟΥΣΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΚΑΙ ΑΥΧΕΝΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ ΣΤΟΝ ΑΝΘΡΩΠΟ

Όπως εκτενώς περιγράφηκε πιο πάνω, τόσο το αιθουσο-οφθαλμικό, όσο και το αυχενο-οφθαλμικό αντανακλαστικό, αποτελούν σημαντικά αντανάκλαστικά για τη διατήρηση σταθερού του ειδώλου των αντικειμένων κατά τη διάρκεια μετακινήσεων της κεφαλής. Τα αντανακλαστικά αυτά έχουν τη δυνατότητα προσαρμογής σε νέες συνθήκες λειτουργίας μέσω μηχανισμών πλαστικότητας. Η πλαστικότητα αντιπροσωπεύει ένα είδος κινητικής μάθησης. Είναι δηλαδή μια δυναμική διεργασία που επιφέρει σχετικά μόνιμες αλλαγές στο κεντρικό νευρικό σύστημα. Οι νευροφυσιολογικοί μηχανισμοί που ενέχονται στην διαδικασία αυτή δεν είναι γνωστοί επακριβώς, όπως δεν είναι με ακρίβεια γνωστά τα ερεθίσματα ή ο συνδυασμός των ερεθισμάτων που προκαλούν την εμφάνιση τέτοιων μεταβολών του κεντρικού νευρικού συστήματος.

Η ακριβής κατανόηση των μηχανισμών πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού και αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, πέρα από την σημασία που έχει ιδωμένη μέσα από το πλαίσιο της κατανόησης της φυσιολογίας και παθοφυσιολογίας του αιθουσαίου συστήματος, αποτελεί ίσως και ένα μοντέλο κινητικής μάθησης που μπορεί να μελετηθεί με αξιόπιστο τρόπο, αφού υπάρχουν μέθοδοι ακριβούς μέτρησης της τελικής έκβασης της που είναι οι οφθαλμικές κινήσεις. Πιθανά οι ίδιοι μηχανισμοί πλαστικότητας που συμμετέχουν στην εμφάνιση πλαστικών μεταβολών στο αιθουσαίο σύστημα, ενέχονται και σε άλλες διαδικασίες κινητικής μάθησης, όπως αυτές που επιδιώκονται στη διάρκεια προγραμμάτων αποκατάστασης.

Σκοπός αυτής της μελέτης ήταν να ελεγχθεί κατ' αρχή ο ρόλος των ιδιοδεκτικών ερεθισμάτων που προέρχονται από τους υποδοχείς του αυχένα στην εμφάνιση πλαστικών μεταβολών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Δεύτερος σκοπός της μελέτης ήταν η διευκρίνιση του



συνδυασμού ερεθισμάτων που μπορούν να προκαλέσουν πλαστικές μεταβολές του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Ειδικότερα, μελετήθηκε το κατά πόσο αισθητικά (οπτικά στη συγκεκριμένη περίπτωση) σήματα ή οι κινητικές τους συνέπειες (παρακολούθηση) μπορούν να προκαλέσουν εμφάνιση πλαστικών μεταβολών του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Τα ερεθίσματα λοιπόν που μελετήθηκαν ήταν η παρακολούθηση, ο οπτοκινητικός ερεθισμός και η μετακίνηση ειδώλων στον αμφιβληστροειδή, πάντα σε συνδυασμό με εφαρμογή αυχενικού ερεθισμού. Τα ερεθίσματα αυτά δεν ήταν δυνατόν να μελετηθούν και σε σχέση με το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό, αφού ο αιθουσαίος ερεθισμός σημαίνει μετακίνηση της κεφαλής στο χώρο, πράγμα που έκανε δύσκολο τον αξιόπιστο διαχωρισμό μεταξύ των ερεθισμάτων, όπως αναλυτικά θα περιγραφεί στο ειδικό μέρος.

Για την επίτευξη των στόχων της μελέτης, σχεδιάστηκαν και εκτελέστηκαν δύο ομάδες πειραμάτων, μία για την μελέτη της πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού και μια για την αντίστοιχη μελέτη του αυχeno-οφθαλμικού. Τα πειράματα έγιναν με υγιείς εθελοντές στο Εργαστήριο Ηλεκτρονυσταμογραφίας και Οφθαλμοκίνησης του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων και στο Εργαστήριο Φυσιολογίας της Νοσηλευτικής Σχολής του Πανεπιστημίου Αθηνών. Έγινε προσπάθεια ώστε στα πειράματα που αποτελούσαν την κάθε ομάδα πειραμάτων να συμμετέχουν οι ίδιοι φυσιολογικοί μάρτυρες, ώστε τα αποτελέσματα να μπορούν να αξιολογηθούν με αξιόπιστο τρόπο.

Η ακριβής κατανόηση των μηχανισμών πλαστικότητας, που ήταν ο σκοπός της παρούσας μελέτης, θα μπορούσε να αποτελέσει τη βάση πάνω στην οποία θα σχεδιαστούν προγράμματα αποκατάστασης του αιθουσαίου συστήματος, απαραίτητα για την επιτάχυνση της ανάρρωσης μετά από αιθουσαίες βλάβες και τον περιορισμό της αναπηρίας.



ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Ο σκοπός της παρούσας μελέτης είναι να προσδιορίσει τις απαιτήσεις για την κατασκευή ενός κτιρίου που θα φιλοξενήσει το νέο κέντρο των υπηρεσιών της εταιρείας. Η μελέτη αυτή θα εξετάσει τις απαιτήσεις σε όρους χώρου, υδραυλικών, ηλεκτρικών και μηχανικών συστημάτων.

Η μελέτη αυτή θα πραγματοποιηθεί σύμφωνα με τις οδηγίες του αρχιτέκτονα και θα βασιστεί στις πληροφορίες που παρέχονται από τον πελάτη.

Οι απαιτήσεις για την κατασκευή του κτιρίου θα εξετάζονται σε όρους χώρου, υδραυλικών, ηλεκτρικών και μηχανικών συστημάτων. Η μελέτη αυτή θα εξετάσει τις απαιτήσεις σε όρους χώρου, υδραυλικών, ηλεκτρικών και μηχανικών συστημάτων.

ΕΙΔΙΚΟ ΜΕΡΟΣ

Το ειδικό μέρος της μελέτης θα περιλαμβάνει τις απαιτήσεις για την κατασκευή του κτιρίου σε όρους χώρου, υδραυλικών, ηλεκτρικών και μηχανικών συστημάτων. Η μελέτη αυτή θα εξετάσει τις απαιτήσεις σε όρους χώρου, υδραυλικών, ηλεκτρικών και μηχανικών συστημάτων.

Οι απαιτήσεις για την κατασκευή του κτιρίου θα εξετάζονται σε όρους χώρου, υδραυλικών, ηλεκτρικών και μηχανικών συστημάτων. Η μελέτη αυτή θα εξετάσει τις απαιτήσεις σε όρους χώρου, υδραυλικών, ηλεκτρικών και μηχανικών συστημάτων.

Οι απαιτήσεις για την κατασκευή του κτιρίου θα εξετάζονται σε όρους χώρου, υδραυλικών, ηλεκτρικών και μηχανικών συστημάτων. Η μελέτη αυτή θα εξετάσει τις απαιτήσεις σε όρους χώρου, υδραυλικών, ηλεκτρικών και μηχανικών συστημάτων.



I. ΥΛΙΚΟ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Όπως έχει ήδη αναφερθεί, δύο μεγάλες ομάδες πειραμάτων διενεργήθηκαν στο πλαίσιο της παρούσας μελέτης. Η καθεμιά από αυτές περιελάμβανε περισσότερα του ενός πειράματα. Χρησιμοποιήθηκαν δύο ομάδες φυσιολογικών ενηλίκων, μία για κάθε ομάδα πειραμάτων. Οι δύο αυτές ομάδες πειραμάτων θα περιγραφούν ξεχωριστά στη συνέχεια.

1. Πειράματα που αφορούν την πλαστικότητα του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού

Με σκοπό να μελετηθεί η επίδραση του αυχένα στους μηχανισμούς πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, σχεδιάστηκαν τρία πειράματα, τα οποία και έγιναν με διαφορά αρκετών ημερών στους ίδιους εξεταζόμενους. Στο πρώτο πείραμα μελετήθηκε η επίδραση ενός συνεχούς αμιγούς αιθουσαίου ερεθίσματος στα χαρακτηριστικά του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού και χρησιμοποιήθηκε σαν πείραμα αναφοράς για την αξιολόγηση των αποτελεσμάτων των επόμενων δύο. Η επίδραση συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος, ίδιας (δεύτερο πείραμα) ή αντίθετης (τρίτο πείραμα) κατεύθυνσης, στο αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό μελετήθηκε στα επόμενα πειράματα.

ΥΛΙΚΟ

Η ομάδα αυτή πειραμάτων περιλαμβάνει τρία διαφορετικά πειράματα. Σε αυτά συμμετείχαν έξι υγιείς, φυσιολογικοί ενήλικες, χωρίς ιστορικό νευρολογικής ή ωτολογικής νόσου. Οι ηλικίες τους ήταν 24 έως 35 ετών (31 ± 4 έτη, μέση ηλικία \pm μία τυπική απόκλιση). Τέσσερις από αυτούς ήταν γυναίκες και δύο άντρες. Όλοι οι εξετασθέντες έδωσαν έγγραφη συγκατάθεσή για τη συμμετοχή τους στη μελέτη.



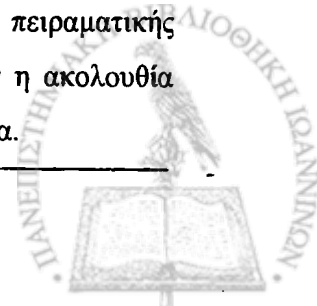
Πριν την ένταξή του στην ομάδα μελέτης, κάθε εξεταζόμενος υποβλήθηκε σε κλινικό και παρακλινικό έλεγχο της λειτουργίας του αιθουσαίου συστήματος, ώστε να επιβεβαιωθεί ότι είναι φυσιολογικός. Ο παρακλινικός έλεγχος περιελάμβανε καταγραφή αυτόματου αιθουσαίου νυσταγμού στο σκοτάδι, έλεγχο του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού στο σκοτάδι χρησιμοποιώντας ημιτονοειδή ερεθίσματα και δοκιμασία επαναλαμβανόμενων βίαιων μετακινήσεων της κεφαλής στο σκοτάδι. Για τις πρώτες δύο εξετάσεις η καταγραφή των οφθαλμικών κινήσεων έγινε με μέθοδο καταγραφής ανακλώμενης υπέρυθρης ακτινοβολίας, ενώ για την τελευταία με ηλεκτροοφθαλμογράφημα. Οι μέθοδοι αυτοί θα περιγραφούν αναλυτικά στη συνέχεια.

Η σειρά με την οποία ο καθένας από αυτούς συμμετείχε στα τρία πειράματα ήταν διαφορετική (πίνακας 1), έτσι ώστε να μην επηρεάζονται τα αποτελέσματα από παράγοντες όπως είναι η γνώση της διαδικασίας που ακολουθείται. Μεταξύ δύο διαδοχικών πειραμάτων μεσολαβούσε χρονικό διάστημα τουλάχιστον μιας εβδομάδας για καθένα από τους εξεταζόμενους.

Πίνακας 1. Η σειρά με την οποία κάθε εξεταζόμενος συμμετείχε στα πειράματα.

	Ακόλουθια συμμετοχής στα πειράματα		
Εξεταζόμενος 1	1	2	3
Εξεταζόμενος 2	1	3	2
Εξεταζόμενος 3	2	1	3
Εξεταζόμενος 4	2	3	1
Εξεταζόμενος 5	3	1	2
Εξεταζόμενος 6	3	2	1

Παρουσιάζεται η χρονική ακολουθία, σύμφωνα με την οποία ο κάθε εξεταζόμενος συμμετείχε στα πειράματα. Η παραπάνω ακολουθία επελέγη προκειμένου τα αποτελέσματα να μην επηρεαστούν από παράγοντες που εξαρτώνται από τη γνώση της πειραματικής διαδικασίας (learning effect), πράγμα που θα μπορούσε να παρατηρηθεί εάν η ακολουθία ήταν ίδια για όλους τους εξεταζόμενους. Οι αριθμοί αντιστοιχούν στα πειράματα.



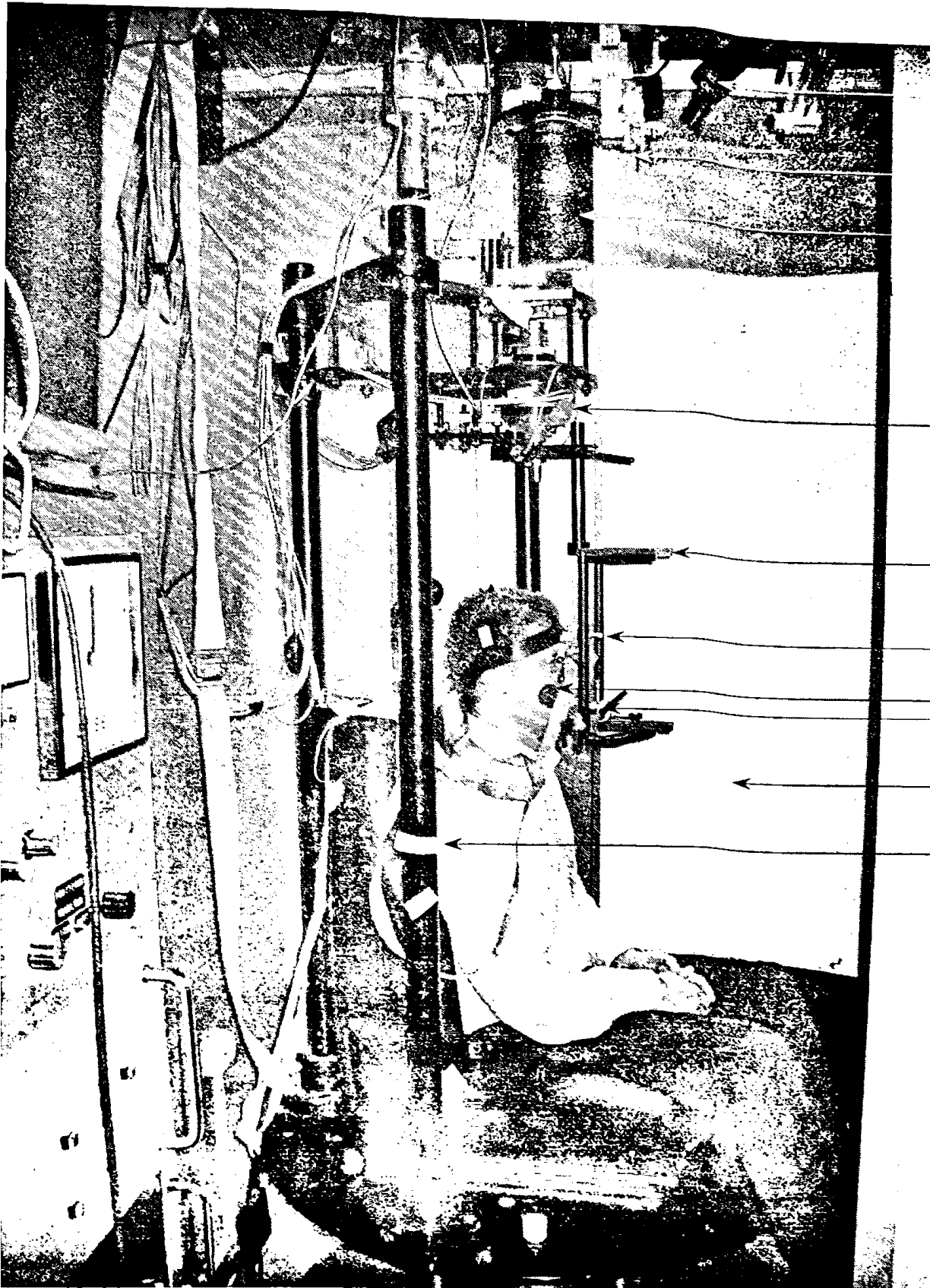
ΣΥΣΚΕΥΕΣ ΚΑΙ ΕΡΕΘΙΣΜΑΤΑ

Οι εξεταζόμενοι τοποθετούνταν σε καθιστή θέση σε ένα ειδικό ηλεκτροκίνητο έδρανο τύπου Barany (Toennies, Freiburg), το οποίο έχει τη δυνατότητα περιστροφής στο οριζόντιο επίπεδο, γύρω από κατακόρυφο άξονα. Το έδρανο αυτό βρισκόταν σε σκοτεινό θάλαμο και μπροστά του υπήρχε μια κυλινδρική οθόνη, με ακτίνα 0,8 μέτρα, σε τέτοια θέση ώστε η κεφαλή του εξεταζομένου να βρίσκεται στο κέντρο της. Η κεφαλή των εξεταζομένων ήταν σταθεροποιημένη μέσω ειδικών στηριγμάτων που ακουμπούσαν στα ζυγωματικά του και μέσω ενός οδοντιατρικού προπλάσματος, το οποίο κρατούσαν σταθερά δαγκωμένο σε όλη τη διάρκεια του πειράματος. Τα στηρίγματα και το οδοντιατρικό πρόπλασμα ήταν σταθερά τοποθετημένα σε ειδικό πλαίσιο, το οποίο με τη σειρά του ήταν προσαρμοσμένο στον άξονα ενός ηλεκτροκινητήρα που μπορούσε να μετακινεί την κεφαλή στο οριζόντιο επίπεδο, ανεξάρτητα από τις κινήσεις του εδράνου. Το πλαίσιο, επάνω στο οποίο στηριζόταν το οδοντιατρικό πρόπλασμα και τα στηρίγματα των ζυγωματικών, ήταν αρκετά ευρύ, έτσι ώστε να μην βρίσκεται εντός του οπτικού πεδίου του εξεταζομένου, αφού είναι γνωστό ότι κάτι τέτοιο μπορεί να επηρεάσει τα αποτελέσματα μιας μελέτης.¹⁰⁷ Ο κινητήρας που μετακινούσε την κεφαλή ήταν τοποθετημένος επάνω στο έδρανο.

Επί της οθόνης που, όπως ειπώθηκε, βρισκόταν μπροστά από το έδρανο, μπορούσε να προβληθεί ένας φωτεινός στόχος, φωτεινότητας 20 cd/cm^2 και οπτικής γωνίας $0,2^\circ$ που προερχόταν από πηγή φωτεινής ακτινοβολίας (laser) και προβαλλόταν στην οθόνη στο ύψος των οφθαλμών του εξεταζομένου μετά από αντανάκλασή του σε κατοπτρικό γαλβανόμετρο, το οποίο και προσέφερε τη δυνατότητα κίνησής του στο οριζόντιο επίπεδο.

Οι συσκευές αυτές που περιγράψαμε παρουσιάζονται στην Εικόνα 3.





Εικόνα 3. Οι συσκευές που χρησιμοποιήθηκαν για την εκτέλεση των πειραμάτων. Από πάνω προς τα κάτω διακρίνονται: 1. πηγή φωτεινής ακτινοβολίας (laser), 2. κατοπτρικό γαλβανόμετρο που ελέγχει τη θέση προβολής της κηλίδας στην οθόνη, 3. οπτοκινητικό κύμβανο, 4. κινητήρας ελέγχου της θέσης της κεφαλής, 5. βάση στήριξης της κεφαλής, 6. συσκευή καταγραφής της θέσεως των οφθαλμών μέσω ανακλώμενης υπέρυθρης ακτινοβολίας (IRIS), 7. στήριγμα της κεφαλής προσαρμοζόμενο στα ζυγωματικά, 8. ηλεκτρομαγνητικό πεδίο στο οποίο δονιμάται ο εξεταζόμενος, 9. κυλινδρική οθόνη και



Ο άξονας περιστροφής του εδράνου, του ηλεκτροκινητήρα που μετακινούσε την κεφαλή και του κατοπτρικού γαλβανομέτρου ήταν κοινός. Οι εξεταζόμενοι τοποθετούνταν στο έδρανο κατά τέτοιο τρόπο, ώστε ο κοινός άξονας περιστροφής των οργάνων να διέρχεται από το σημείο τομής της νοητής γραμμής που περνά δια μέσω των δύο ακουστικών πόρων και της μέσης οβελιαίας ρινοϊνιακής γραμμής.

Οι μετακινήσεις του εδράνου, του κινητήρα της κεφαλής και του κατοπτρικού γαλβανομέτρου γινόταν με τους αντίστοιχους ηλεκτροκινητήρες, οι οποίοι λάμβαναν εντολές για τη λειτουργία τους από έναν ηλεκτρονικό υπολογιστή, εφοδιασμένο με κατάλληλο υπολογιστικό πρόγραμμα (Reizgen, Dr F. Airple, Freiburg). Το πρόγραμμα αυτό ήταν κατάλληλα προσαρμοσμένο ώστε για κάθε πείραμα να δίνει εντολές που να δημιουργούν τα επιθυμητά κατά περίπτωση ερεθίσματα.

Περιστροφή του εδράνου στο οριζόντιο επίπεδο χωρίς συνοδό κίνηση του κινητήρα ελέγχου της θέσης της κεφαλής, προκαλούσε αμιγές αιθουσαίο ερέθισμα αφού όπως ειπώθηκε η κεφαλή στηρίζεται επάνω στο έδρανο και μετακινείται μαζί του. Περιστροφή του κινητήρα ελέγχου της θέσης της κεφαλής χωρίς συνοδό κίνηση του εδράνου προκαλούσε συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα (στροφή της κεφαλής επάνω στον ακίνητο κορμό).

Η καταγραφή των οφθαλμικών κινήσεων έγινε στο οριζόντιο μόνο επίπεδο, με τη βοήθεια συσκευής ανάκλασης υπέρυθρης ακτινοβολίας στον κερατοειδή (IRIS, Scalar Medical, Delft, The Netherlands). Εντός ενός πλάτους $\pm 20^\circ$ από την πρωτεύουσα θέση του οφθαλμού, το σύστημα είναι γραμμικό με απόκλιση 3%. Η ταχύτητα του οφθαλμού μπορεί να υπολογιστεί από την μεταβολή της θέσης του οφθαλμού σε σχέση με το χρόνο. Η μέθοδος επιτρέπει ταυτόχρονη καταγραφή της θέσης και της ταχύτητας και των δύο οφθαλμών.

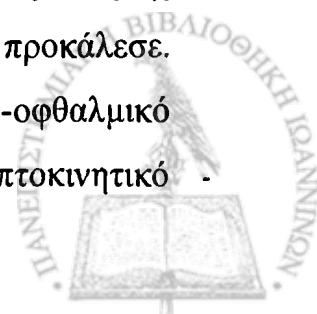
Στη διάρκεια των περιόδων προσαρμογής κάθε πειράματος, για την καταγραφή των οφθαλμικών κινήσεων χρησιμοποιήθηκε ηλεκτροοφθαλμογράφημα (Electrooculography - EOG). Η τεχνική αυτή δίνει



τη δυνατότητα καταγραφής της θέσης του βλέμματος στο οριζόντιο επίπεδο με τη βοήθεια δύο επικολλώμενων ηλεκτροδίων που τοποθετούνται αμφοτερόπλευρα, κροταφικά, δίπλα από τους έξω κανθούς των οφθαλμών. Χρησιμοποιήθηκε για τον έλεγχο της συμμόρφωσης των εξεταζομένων με τις οδηγίες του κάθε πειράματος στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής, αφού η μακράς διάρκειας καταγραφή της οφθαλμοκινητικότητας με τη συσκευή ανάκλασης στον κερατοειδή υπέρυθρης ακτινοβολίας προκαλούσε δυσφορία στον ασθενή διότι η τελευταία έπρεπε να είναι σταθερά προσαρμοσμένη στην κεφαλή του προκειμένου να μην μετακινηθεί.

Η θέση και η ταχύτητα του δεξιού οφθαλμού, η θέση του βλέμματος (στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής μόνο), η θέση του εδράνου, του κινητήρα ελέγχου της θέσης της κεφαλής και του κατοπτρικού γαλβανομέτρου, καταγράφονταν με συχνότητα δειγματοληψίας 200 Hz και, μέσω ειδικού προγράμματος (Polygraph), αποθηκεύονταν σε δεύτερο ηλεκτρονικό υπολογιστή, ως ψηφιακά πλέον σήματα, επιτρέποντας έτσι ανάλυσή τους σε δεύτερο χρόνο. Η ανάλυση έγινε με τη βοήθεια εξειδικευμένου λογισμικού, το οποίο προσέφερε τη δυνατότητα ανεύρεσης των ταχέων οφθαλμικών κινήσεων και αντικατάστασής τους, υπό οπτικό έλεγχο, από γραμμή με κατάλληλη κλίση, ανάλογη της κλίσης που είχε η βραδεία οφθαλμική κίνηση πριν και αμέσως μετά την αφαιρούμενη ταχεία φάση, και που ένωνε τα άκρα του σήματος θέσης του οφθαλμού που προέκυπταν από την αφαίρεση της ταχείας οφθαλμικής κίνησης. Με τον τρόπο αυτό διαχωριζόταν οι βραδείες από τις ταχείες οφθαλμικές κινήσεις. Η ανάλυση στη συνέχεια περιλάμβανε τη μετατροπή κατά Fourier των σημάτων της βραδείας φάσης της μετακίνησης του οφθαλμού, που προέκυψε από την προηγούμενη ανάλυση, και της μετακίνησης των συσκευών που προκάλεσαν της οφθαλμική κίνηση (ερεθίσματος).

Ως συντελεστής ενίσχυσης ορίστηκε το πηλίκο του πλάτους κίνησης του οφθαλμού, προς το πλάτος κίνησης του ερεθίσματος που την προκάλεσε. Αυτό ισχύει για το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό, το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό, τις λείες κινήσεις παρακολούθησης και τον οπτοκινητικό



ερεθισμό. Ως φάση ορίστηκε η διαφορά φάσης μεταξύ της βραδείας συνιστώσας της κίνησης του οφθαλμού και του ερεθίσματος που την προκάλεσε. Σε κάθε περίπτωση αυτά τα μεγέθη υπολογίστηκαν για 4 περιόδους και στη συνέχεια χρησιμοποιήθηκε η διάμεση τιμή τους για την περαιτέρω στατιστική ανάλυση.

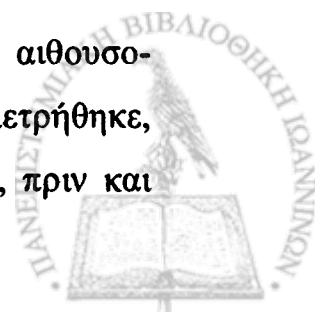
Για να γίνει βαθμονόμηση, ζητήθηκε από τον κάθε εξεταζόμενο να παρακολουθήσει το φωτεινό στόχο, που κινούνταν ημιτονοειδώς στο οριζόντιο επίπεδο με συχνότητα 0.2 Hz και πλάτος κίνησης $\pm 8^\circ$, αλλά και να εστιάσει σταθερά το βλέμμα του επάνω στον ακίνητο φωτεινό στόχο, ενώ το έδρανο μετακινούνταν ημιτονοειδώς κατά $\pm 8^\circ$ σε συχνότητα 0,2 Hz επίσης. Η συχνότητα και το πλάτος του ερεθίσματος κατά την βαθμονόμηση είναι ίδια με αυτά που χρησιμοποιήθηκαν στη διάρκεια των πειραμάτων για τη μέτρηση του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Η συνολική οφθαλμική κίνηση που προέκυπε (ταχεία και βραδεία συνιστώσα), θεωρήθηκε ότι έχει συντελεστή ενίσχυσης ίσο με ένα. Οι οφθαλμικές απαντήσεις που προέκυπταν στη συνέχεια, μετά από μετατροπή κατά Fourier, συγκρινόταν με αυτή τη βαθμονόμηση ώστε να προκύψει ο συντελεστής ενίσχυσης.

Σε όλη τη διάρκεια των εξετάσεων υπήρχε συνεχής παρακολούθηση του εξεταζόμενου μέσω μιας κάμερας υπέρυθρης ακτινοβολίας που μπορούσε να καταγράφει εικόνα στις συνθήκες σκότους, στις οποίες διεξήχθησαν τα πειράματα.

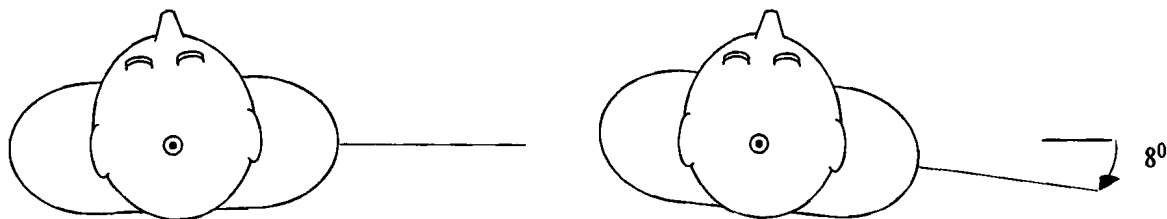
ΠΕΙΡΑΜΑΤΑ

Για τη μελέτη της πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, διενεργήθηκαν τρία διαφορετικά πειράματα, τα οποία θα περιγραφούν στη συνέχεια. Όλα τα πειράματα έγιναν σε συνθήκες πλήρους σκότους.

1^ο πείραμα: Ο συντελεστής ενίσχυσης και η φάση του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού των εξεταζομένων μετρήθηκε, χρησιμοποιώντας συχνότητα 0,2 Hz και πλάτος περιστροφής $\pm 8^\circ$, πριν και



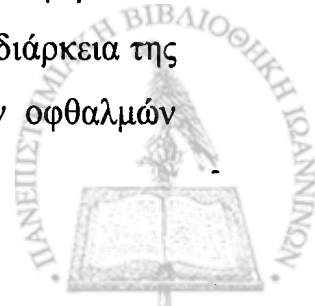
αμέσως μετά από περίοδο προσαρμογής του αντανακλαστικού που γινόταν με υποβολή τους σε συνεχή, ημιτονοειδή, αιθουσαίο ερεθισμό στο οριζόντιο επίπεδο. Όπως έχει περιγραφεί το αιθουσαίο ερέθισμα δημιουργούνταν με περιστροφή του εδράνου, διατηρώντας την κεφαλή ακίνητη σε σχέση με τον κορμό (Εικόνα 4).



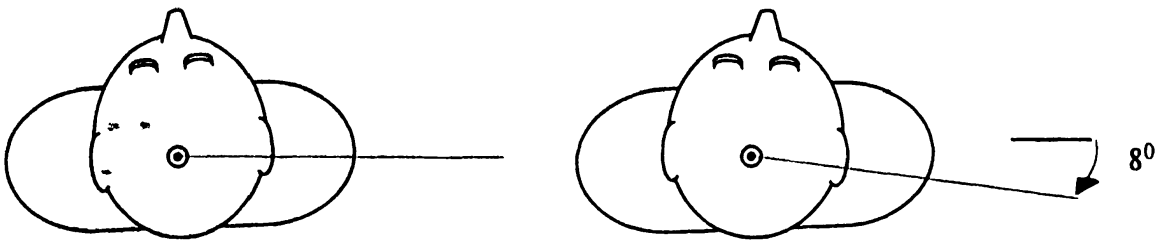
Εικόνα 4. Αιθουσαίος ερεθισμός. Ο εξεταζόμενος μετακινείται ημιτονοειδώς στο σκοτάδι κατά $\pm 8^\circ$, περιστρέφοντας το έδρανο με την κεφαλή ακίνητη σε σχέση με τον κορμό.

Η διάρκεια της περιόδου προσαρμογής ήταν 30 λεπτά. Το πλάτος κίνησης του εδράνου ήταν $\pm 8^\circ$ και η συχνότητα που χρησιμοποιήθηκε ήταν 0,2 Hz, ίδια δηλαδή με αυτά που χρησιμοποιήθηκαν για την καταγραφή του αντανακλαστικού. Η οδηγία που δινόταν στους ασθενείς ήταν: «Παρακαλώ φανταστείτε ένα αντικείμενο που βρίσκεται ευθεία εμπρός σας, ακίνητο στο χώρο, και κοιτάζεται συνεχώς αυτό το φανταστικό αντικείμενο». Η οδηγία αυτή ήταν ίδια τόσο στην περίοδο μέτρησης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, όσο και στην περίοδο υποβολής τους στον συνεχή αιθουσαίο ερεθισμό.

Για τη στάθμιση του σήματος της θέσης των οφθαλμών ζητήθηκε από τους εξεταζόμενους να παρακολουθήσουν την οπτική κηλίδα, η οποία κινούταν ημιτονοειδώς στο οριζόντιο επίπεδο με συχνότητα 0,2 Hz και πλάτος κίνησης $\pm 8^\circ$. Η καταγραφόμενη απάντηση θεωρήθηκε ότι έχει συντελεστή ενίσχυσης ίσο με 1 και χρησιμοποιήθηκε ακολούθως για σύγκριση των απαντήσεων με αυτή. Όπως είναι λογικό, η στάθμιση γινόταν κάθε φορά που καταγραφόταν το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό, αφού στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής η συσκευή καταγραφής της θέσεως των οφθαλμών αφαιρούνταν και τοποθετούνταν ξανά αμέσως μετά.



2^ο πείραμα: Η διαδικασία του πειράματος αυτού διέφερε από αυτή του προηγούμενου στο ότι κατά τη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής το εφαρμοζόμενο ερέθισμα ήταν συνδυασμός αιθουσαίου και αυχενικού.

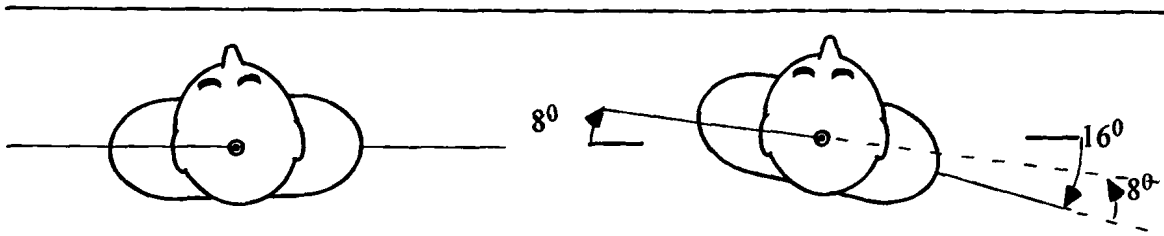


Εικόνα 5. Αιθουσαίος και αυχενικός ερεθισμός. Η κεφαλή του εξεταζόμενου μετακινείται ημιτονοειδώς στο σκοτάδι $\pm 8^\circ$, ενώ ο κορμός παραμένει ακίνητος.

Αυτό επετεύχθη με ημιτονοειδή περιστροφή της κεφαλής επάνω στον ακίνητο κορμό, με συχνότητα 0,2 Hz και πλάτος κίνησης $\pm 8^\circ$ (Εικόνα 5). Όπως γίνεται κατανοητό το αυχενικό και το αιθουσαίο ερέθισμα είχαν το ίδιο πλάτος και την ίδια κατεύθυνση και οι οδηγίες που χορηγήθηκαν στους ασθενείς ήταν οι ίδιες με αυτά του Πειράματος 1.

3^ο πείραμα: Στο πείραμα αυτό, στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής χορηγήθηκε στους εξεταζόμενους συνδυασμένο αυχενικό και αιθουσαίο ερέθισμα, ίδιου πλάτους αλλά αντίθετης κατεύθυνσης. Για να γίνει αυτό εφικτό το έδρανο εκτελούσε μια ημιτονοειδή περιστροφή πλάτους $\pm 16^\circ$, ενώ η κεφαλή, μέσω του κινητήρα ελέγχου της θέσης της, εκτελούσε μια περιστροφή $\pm 8^\circ$ σε σχέση με τον κορμό, αλλά προς την αντίθετη, σε σχέση με αυτόν, κατεύθυνση. Αυτό σημαίνει ότι όταν το έδρανο περιστρεφόταν προς μια κατεύθυνση κατά 16° , ενώ η κεφαλή περιστρεφόταν σε σχέση με τον κορμό κατά 8° προς την αντίθετη κατεύθυνση, η συνολική κίνηση της κεφαλής στο χώρο ήταν 8° προς την κατεύθυνση κίνησης του εδράνου, άρα τόσο ήταν και το αιθουσαίο ερέθισμα, ενώ παράλληλα υπήρχε αυχενικός ερεθισμός (στροφή της κεφαλής επάνω στον κορμό) κατά 8° επίσης, προς την αντίθετη όμως κατεύθυνση (Εικόνα 6).





Εικόνα 6. Αιθουσαίος και αυχενικός ερεθισμός προς αντίθετες κατευθύνσεις. Ο κορμός του εξεταζόμενου μετακινείται ημιτονοειδώς στο σκοτάδι $\pm 16^\circ$, ενώ η κεφαλή περιστρέφεται κατά την αντίθετη κατεύθυνση σε σχέση με τον κορμό με πλάτος το ήμισυ του πλάτους μετακίνησης του κορμού. Το αποτέλεσμα είναι να προκαλείται ταυτόχρονα αυχενικό και αιθουσαίο ερέθισμα ίδιου πλάτους, αλλά αντίθετης κατεύθυνσης.

Η συχνότητα περιστροφής και η οδηγίες προς τους εξεταζόμενους ήταν ίδια με τα αντίστοιχα των προηγούμενων δύο πειραμάτων.

Με τα τρία αυτά πειράματα έγινε προσπάθεια διευκρίνισης του ρόλου που έχει ο ερεθισμός των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα στη διαδικασία προσαρμογής του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Χρησιμοποιήθηκε λοιπόν αμιγής αιθουσαίος ερεθισμός (1^ο πείραμα), συνδυασμός αιθουσαίου και αυχενικού, ίδιου πλάτους και κατεύθυνσης (2^ο πείραμα) και ίδιου πλάτους αλλά αντίθετης κατεύθυνσης (3^ο πείραμα). Το αιθουσαίο ερέθισμα, η διάρκεια της περιόδου προσαρμογής, η χρησιμοποιούμενη συχνότητα και η οδηγία προς τους εξεταζόμενους ήταν ίδια και στα τρία πειράματα.

2. Πειράματα που αφορούν την πλαστικότητα του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού

Πρόκειμένου να διευκρινισθεί το είδος του οπτικού ερεθίσματος που συμμετέχει τους μηχανισμούς πλαστικότητας του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού, σχεδιάστηκαν τρία πειράματα, τα οποία και έγιναν με διαφορά αρκετών ημερών στους ίδιους εξεταζόμενους. Στο πρώτο πείραμα μελετήθηκε η επίδραση της παρακολούθησης στο αυχeno-οφθαλμικό αντανακλαστικό, στο δεύτερο η επίδραση του οπτοκινητικού ερεθισμού και στο τρίτο η επίδραση της μετακίνησης του ειδώλου των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή. Όλα τα προηγούμενα ερεθίσματα χρησιμοποιήθηκαν σε συνδυασμό με αυχενικό ερεθισμό.

ΥΛΙΚΟ

Στην ομάδα αυτή πειραμάτων συμμετείχαν δέκα φυσιολογικοί ενήλικες, ηλικίας 24 έως 30 ετών ($26,8 \pm 1,4$ έτη, μέση ηλικία \pm μία τυπική απόκλιση). Τέσσερις από αυτούς ήταν άντρες και έξι ήταν γυναίκες. Όπως και στην περίπτωση της μελέτης των μηχανισμών πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, κανείς από αυτούς δεν είχε ιστορικό νευρολογικού ή ωτολογικού νοσήματος, ενώ όλοι υποβλήθηκαν σε πλήρη κλινικό και παρακλινικό έλεγχο, ώστε να πιστοποιηθεί η σωστή λειτουργία του αιθουσαίου συστήματος τους, και συμφώνησαν εγγράφως να συμμετέχουν στην πειραματική αυτή μελέτη. Ο ηλεκτρονυσταγμογραφικός έλεγχος της λειτουργίας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού τους έγινε χρησιμοποιώντας συχνότητες ίδιες με αυτές που χρησιμοποιήθηκαν στη διάρκεια των πειραμάτων αυτής της ομάδας (0,1 Hz).

Η ομάδα αυτή πειραμάτων περιλάμβανε τρία πειράματα. Σε καθένα από αυτά συμμετείχαν οκτώ εξεταζόμενοι. Για τρεις από τους αρχικούς εξεταζόμενους, δε στάθηκε δυνατό να υποβληθούν και στα 3 πειράματα, οπότε



χρειάστηκε να ενσωματωθούν στην ομάδα μελέτης δύο ακόμη εξεταζόμενοι, όπως φαίνεται και στον πίνακα 2.

Η σειρά με την οποία ο κάθε εξεταζόμενος υποβλήθηκε στα τρία πειράματα ήταν τυχαία και μεταξύ τους μεσολαβούσαν χρονικά διαστήματα τουλάχιστον μιας εβδομάδας.

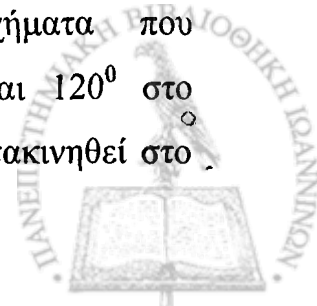
Πίνακας 2. Συμμετοχή των εξεταζόμενων στα πειράματα.

	1 ^ο πείραμα	2 ^ο πείραμα	3 ^ο πείραμα
εξεταζόμενος 1	✓	✓	✓
εξεταζόμενος 2	✓	✓	✓
εξεταζόμενος 3	✓	εξεταζόμενος 9	✓
εξεταζόμενος 4	εξεταζόμενος 9	✓	✓
εξεταζόμενος 5	✓	✓	εξεταζόμενος 10
εξεταζόμενος 6	✓	✓	✓
εξεταζόμενος 7	✓	✓	✓
εξεταζόμενος 8	✓	✓	✓

Παρουσιάζονται τα πειράματα στα οποία συμμετείχε ο κάθε εξεταζόμενος. Η σειρά με την οποία αυτά έγιναν για τον καθένα ήταν διαφορετική. Πέντε από τους εξεταζόμενους συμμετείχαν σε όλα τα πειράματα. Για να υπάρχουν οκτώ εξεταζόμενοι σε κάθε πείραμα, κατέστη αναγκαία η συμμετοχή δύο ακόμη φυσιολογικών ενηλίκων (εξεταζόμενοι 9 και 10).

ΣΥΣΚΕΥΕΣ ΚΑΙ ΕΡΕΘΙΣΜΑΤΑ

Οι συσκευές που χρησιμοποιήθηκαν είναι ίδιες με αυτές της προηγούμενης ομάδας πειραμάτων, με τη μόνη διαφορά ότι για την παρούσα ομάδα πειραμάτων χρησιμοποιήθηκε και οπτοκινητικός ερεθισμός. Για το σκοπό αυτό προβαλλόταν επί της οθόνης ένα οπτοκινητικό πανόραμα, αποτελούμενο από πολλαπλά ακανόνιστα φωτεινά σχήματα που καταλάμβαναν οπτική γωνία 180° στο οριζόντιο επίπεδο και 120° στο κατακόρυφο. Το οπτοκινητικό αυτό πανόραμα μπορούσε να μετακινηθεί στο



οριζόντιο επίπεδο με τη βοήθεια ενός οπτοκινητικού τυμπάνου, περιστρεφόμενου από ηλεκτροκινητήρα (Εικόνα 3). Ο άξονας περιστροφής του οπτοκινητικού τυμπάνου ήταν κοινός με αυτούς του εδράνου και του ηλεκτροκινητήρα που μετακινούσε την κεφαλή.

Για τον έλεγχο του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού ήταν απαραίτητο να προκληθεί αμιγές αυχενικό ερέθισμα. Αυτό γινόταν με την περιστροφή του εδράνου και του κινητήρα ελέγχου της θέσης της κεφαλής κατά το ίδιο πλάτος αλλά με αντίθετη κατεύθυνση. Αφού, όπως έχει περιγραφεί, ο κινητήρας που ελέγχει τη θέση της κεφαλής στηρίζεται επάνω στο έδρανο, η περιστροφή του προς την αντίθετη κατεύθυνση «εξουδετερώνει» την κίνηση του εδράνου και έτσι η κεφαλή παραμένει ακίνητη στο χώρο, ενώ ο κορμός μετακινείται κάτω από την ακίνητη κεφαλή, προκαλώντας αμιγές αυχενικό ερέθισμα.

Η καταγραφή των οφθαλμικών κινήσεων και η ανάλυσή τους έγινε με τον τρόπο που περιγράφηκε στην προηγούμενη ομάδα πειραμάτων.

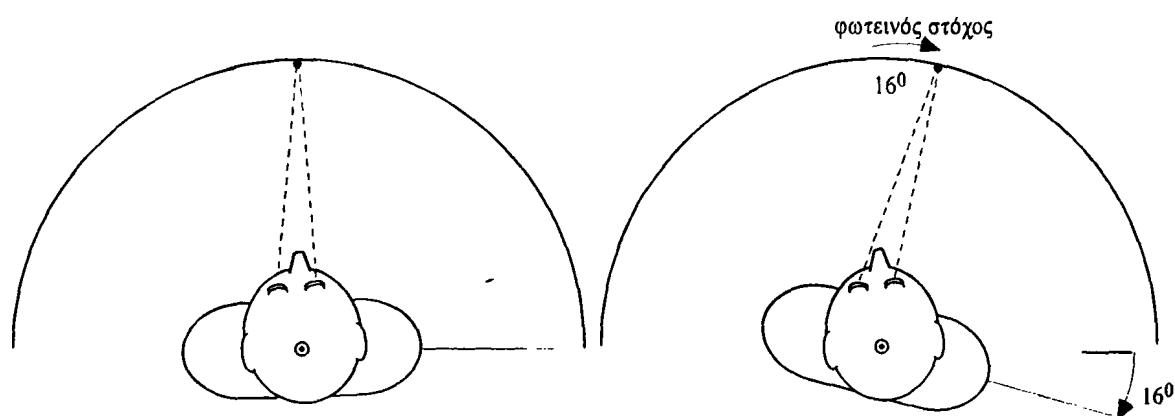
Μια κάμερα υπέρυθρης ακτινοβολίας χρησιμοποιήθηκε ώστε η πειραματική διαδικασία να βιντεοσκοπείται και συνεπώς να μπορεί εκ των υστέρων να επιβεβαιωθεί η σωστή συνεργασία των εξεταζομένων και η σωστή εφαρμογή των αμιγώς αυχενικών ερεθισμάτων που θα περιγραφούν στη συνέχεια.

ΠΕΙΡΑΜΑΤΑ

Με αυτή την ομάδα πειραμάτων μελετήθηκαν οι μεταβολές που υπέστησαν ο συντελεστής ενίσχυσης και η φάση του οριζόντιου αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, ως αποτέλεσμα εφαρμογής συνδυασμού αυχενικού ερεθισμού και διαφόρων οπτικών ερεθισμάτων ή των κινητικών τους συνεπειών. Διενεργήθηκαν τα ακόλουθα τρία πειράματα, όλα σε συνθήκες πλήρους σκότους.



1^ο πείραμα: Το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό καταγράφηκε στη διάρκεια παθητικών ταλαντώσεων του κορμού κάτω από την ακίνητη στο χώρο κεφαλή με συχνότητα 0,1 Hz και πλάτος κίνησης $\pm 16^{\circ}$. Η καταγραφή έγινε πριν και αμέσως μετά από περίοδο προσαρμογής του αντανακλαστικού, στη διάρκεια της οποίας οι εξεταζόμενοι υποβαλλόταν σε συνεχή, ημιτονοειδή αυχενικό ερεθισμό στο οριζόντιο επίπεδο. Όπως έχει περιγραφεί, αυτός επιτυγχανόταν με ημιτονοειδή περιστροφή του εδράνου, επομένως και του κορμού κάτω από την ακίνητη στο χώρο κεφαλή. Ταυτόχρονα, παρακολουθούσαν ένα μικρό φωτεινό στόχο, ο οποίος προβαλλόταν επάνω στην οθόνη, στο ύψος των οφθαλμών, και κινούνταν στο οριζόντιο επίπεδο (Εικόνα 7), εκτελώντας κίνηση με τα ίδια χαρακτηριστικά συχνότητας, φάσης και πλάτους όπως αυτή του εδράνου (και οι δύο κινήσεις είχαν συχνότητα 0,1 Hz και πλάτος $\pm 16^{\circ}$).



Εικόνα 7. Συνδυασμένος αυχενικός ερεθισμός και παρακολούθηση στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού του 1^{ου} πειράματος. Ο φωτεινός στόχος κινείται ημιτονοειδώς, σε φάση με τον κορμό και κατά το ίδιο πλάτος. Η κεφαλή παραμένει ακίνητη στο χώρο.

Η διάρκεια της περιόδου προσαρμογής του αντανακλαστικού ήταν 40 λεπτά, ενώ ως κατεύθυνση του αυχενικού ερεθίσματος καθορίστηκε η κατεύθυνση στροφής της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό.

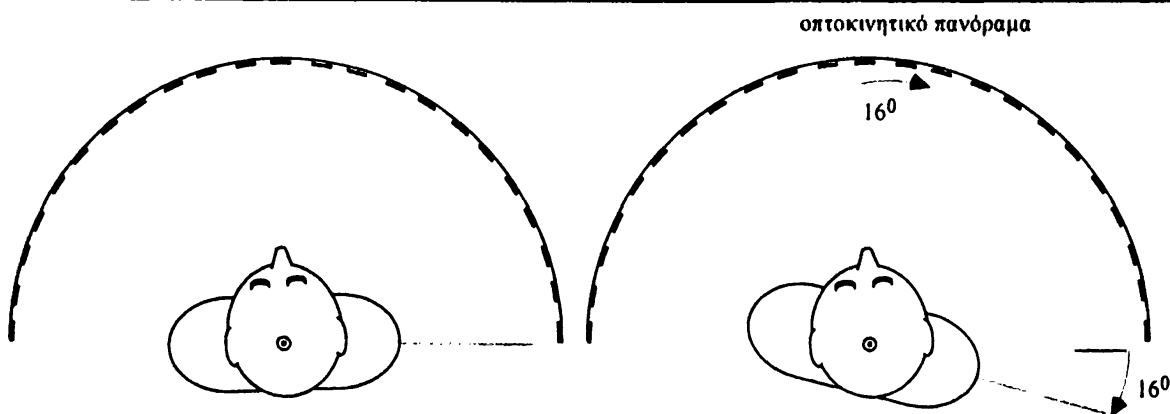
Η οδηγία που δινόταν στους εξεταζόμενους κατά την καταγραφή του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού ήταν: «Φανταστείτε ένα αντικείμενο, -



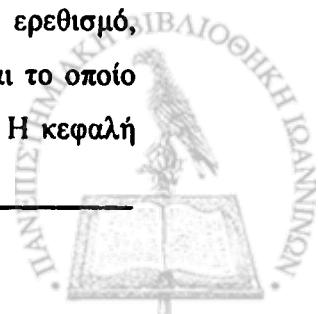
ακίνητο στο χώρο, το οποίο βρίσκεται ευθεία μπροστά σας. Δαγκώστε σταθερά το πρόπλασμα, αφήστε τους μύες του αυχένα σας χαλαρούς και κοιτάτε συνεχώς αυτό το φανταστικό αντικείμενο», ενώ στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής οι εξεταζόμενοι καλούνταν να παρακολουθήσουν τον κινούμενο οπτικό στόχο.

Η στάθμιση των καταγραφόμενων απαντήσεων έγινε ζητώντας από τους εξεταζόμενους να παρακολουθήσουν το φωτεινό στόχο, ο οποίος κινούνταν ημιτονοειδώς στο οριζόντιο επίπεδο κατά $\pm 16^\circ$ με συχνότητα 0,1 Hz, χαρακτηριστικά ίδια με αυτά που χρησιμοποιήθηκαν για την καταγραφή του αντανακλαστικού. Η στάθμιση γινόταν τόσο πριν, όσο και μετά την περίοδο προσαρμογής, αφού στη διάρκειά της αφαιρούνταν η συσκευή καταγραφής της θέσης των οφθαλμών.

2^ο πείραμα: Στο πείραμα αυτό οι συνθήκες ήταν ίδιες με του Πειράματος 1, με μόνη διαφορά ότι στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής δεν υπήρχε ο φωτεινός στόχος, αλλά επί της οθόνης προβαλλόταν ένα οπτοκινητικό πανόραμα το οποίο καλούνταν να ατενίσουν οι εξεταζόμενοι, ενώ υποβαλλόταν σε διαρκή, ημιτονοειδή αυχενικό ερεθισμό, όπως και στο προηγούμενο πείραμα (Εικόνα 8).



Εικόνα 8. Ενώ ο εξεταζόμενος υποβάλλεται σε διαρκή, ημιτονοειδή αυχενικό ερεθισμό, ατενίζει οπτοκινητικό πανόραμα που προβάλλεται επί της οθόνης εμπρός του και το οποίο κινείται στο οριζόντιο επίπεδο, σε φάση με τον κορμό και κατά το ίδιο πλάτος. Η κεφαλή παραμένει ακίνητη στο χώρο.



Το οπτοκινητικό πανόραμα κινούνταν στο οριζόντιο επίπεδο επάνω στην οθόνη, σε φάση με την κίνηση του εδράνου και με τα ίδια με αυτό χαρακτηριστικά πλάτους και συχνότητας (και οι δύο κινήσεις είχαν συχνότητα 0,1 Hz και πλάτος $\pm 16^0$), ενώ η κεφαλή διατηρούνταν ακίνητη στο χώρο με κατάλληλες κινήσεις του κινητήρα ελέγχου της θέσης της, όπως έχει περιγραφεί. Η ατένιση του κινούμενου οπτοκινητικού πανοράματος ενισχύθηκε ζητώντας από τους εξεταζόμενους να κοιτάζουν ευθεία εμπρός τους. Είναι γνωστό ότι το υποκειμενικό ευθεία εμπρός προσδιορίζεται από τους φυσιολογικούς ενήλικες βάσει της θέσης της κεφαλής στο χώρο, που όπως ειπώθηκε ήταν σταθερή.¹⁶ Ο οπτοκινητικός ερεθισμός προκάλεσε την έκλυση οπτοκινητικού νυσταγμού (OKN, Εικόνα 9).

Θέση εδράνου



Θέση κεφαλής σε σχέση με τον κορμό



Οπτοκινητικό πανόραμα

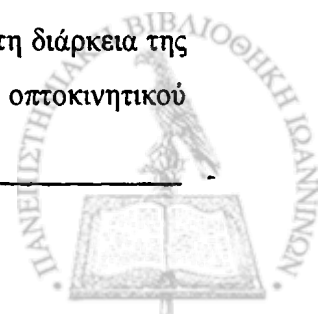


Οπτοκινητικός νυσταγμός



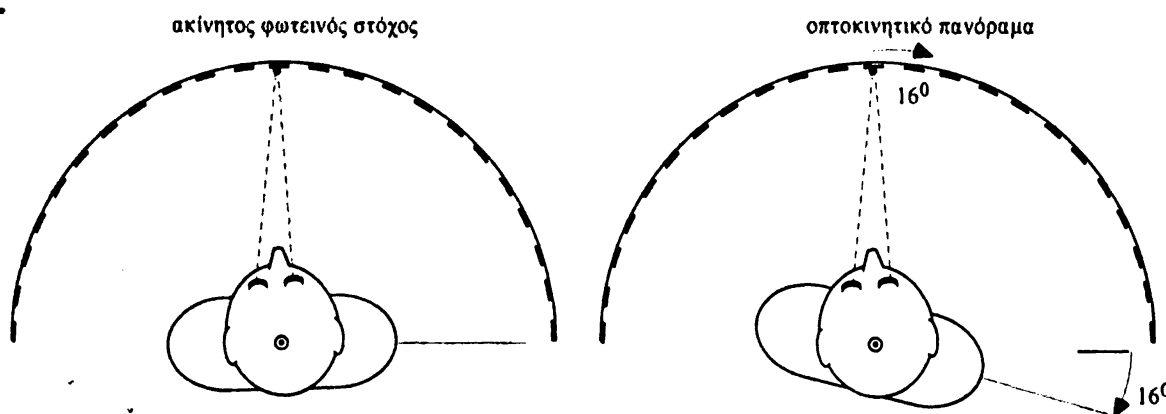
5 sec

Εικόνα 9. Καταγραφή οφθαλμικών κινήσεων με ηλεκτροοφθαλμογράφημα στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής του πειράματος 2. Παρατηρείται η εμφάνιση οπτοκινητικού νυσταγμού.



Ο συνδυασμός των οπτικών και ιδιοδεκτικών ερεθισμάτων του πειράματος αυτού είναι όμοιος με εκείνον που παρατηρείται όταν ένας ασθενής με αμφοτερόπλευρη απώλεια της αιθουσαίας λειτουργίας στρίβει την κεφαλή του, χωρίς να προσπαθεί να παρακολουθήσει κάποιο στοιχείο του περιβάλλοντος.

3^ο πείραμα: Οι συνθήκες αυτού του πειράματος ήταν ίδιες με αυτές του προηγούμενου, με μοναδική διαφορά ότι στο κέντρο της οθόνης προβαλλόταν και ο φωτεινός στόχος, ο οποίος παρέμενε ακίνητος. Οι εξεταζόμενοι καλούνταν να κοιτάζουν σταθερά το στόχο, την ώρα που υποβαλλόταν σε συνδυασμένο αυχενικό και οπτοκινητικό ερεθισμό, ίδιο με του Πειράματος 2 (Εικόνα 10). Η προσήλωση στην ακίνητη φωτεινή κηλίδα δεν επέτρεπε την έκλυση οφθαλμικών κινήσεων λόγω του οπτοκινητικού ερεθισμού. Αυτό είχε ως αποτέλεσμα το να συνδυάζεται ο αυχενικός ερεθισμός με μετακίνηση των ειδώλων του πανοράματος στον αμφιβληστροειδή.

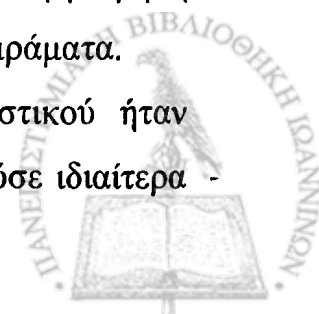


Εικόνα 10. Κατά τη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού στο Πείραμα 3, ο εξεταζόμενος προσήλωνε σταθερά επάνω στην ακίνητη φωτεινή κηλίδα που προβαλλόταν ευθεία εμπρός του, ενώ ταυτόχρονα υποβαλλόταν σε συνδυασμένο αυχενικό και οπτοκινητικό ερεθισμό.

Προκειμένου να διατηρηθούν σε εγρήγορση οι εξεταζόμενοι, υπήρχε τακτική, λεκτική επικοινωνία μαζί τους, ενώ μέσω της κάμερας υπερέθρων που κατέγραφε το πείραμα μπορούσε να ελεγχθεί η τυχόν μετακίνηση της κεφαλής στο χώρο που θα προκαλούσε έκλυση αιθουσαίας απάντησης. Για να γίνουν αντιληπτές κινήσεις της κεφαλής, πριν την έναρξη κάθε καταγραφής προσαρμοζόταν επάνω στην κεφαλή του εξεταζόμενου ένα μικρό αντικείμενο, σε θέση τέτοια ώστε στην οθόνη της κάμερας να προβάλλεται μπροστά από ένα αντίστοιχο αντικείμενο που ήταν μόνιμα τοποθετημένο στον απέναντι τοίχο. Μετακίνηση του ενός σε σχέση με το άλλο αντικείμενο θα αποδείκνυε μετακίνηση της κεφαλής στο χώρο. Παράλληλα, η θέση της κεφαλής σε σχέση με το έδρανο μπορούσε να μετρηθεί με τη βοήθεια ενός ποτενσιόμετρου υψηλής ακρίβειας, το οποίο ήταν τοποθετημένο επάνω στο έδρανο και συνδεόταν με την κεφαλή του εξεταζόμενου μέσω μιας ειδικής άρθρωσης, προσδιορίζοντας με ακρίβεια την γωνιακή μετατόπιση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό. Με τη βοήθεια των παραπάνω υπολογίστηκε ότι η γωνιακή μετακίνηση της κεφαλής στο χώρο δεν ξεπέρασε σε καμία περίπτωση τις $0,4^{\circ}$, οπότε θεωρήθηκε ότι η επίδραση του αιθουσαίου ερεθισμού στα αποτελέσματα της μελέτης ήταν αμελητέα.

Με τα πειράματα αυτής της ομάδας έγινε μια προσπάθεια διευκρίνησης του ερεθίσματος ή του συνδυασμού ερεθισμάτων που μπορούν να προκαλέσουν τις πλαστικές μεταβολές του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού που παρατηρούνται σε ασθενείς με αμφοτερόπλευρη απώλεια της λαβυρινθικής λειτουργίας. Μελετήθηκε λοιπόν η επίδραση της παρακολούθησης (1° πείραμα), του οπτοκινητικού ερεθισμού (2° πείραμα) αλλά και της μετακίνησης των ειδώλων των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή (3° πείραμα). Το αυχενικό ερέθισμα, η διάρκεια της περιόδου προσαρμογής, η χρησιμοποιηθείσα συχνότητα και οι χορηγούμενες οδηγίες κατά τη μέτρηση του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού ήταν ίδια για όλα τα πειράματα.

Η διαδικασία πλαστικής προσαρμογής του αντανακλαστικού ήταν βραχεία (40 λεπτά), αφού η όλη πειραματική διαδικασία απαιτούσε ιδιαίτερα



μεγάλη συνεργασία από την πλευρά του εξεταζόμενου, κάτι που δεν θα ήταν δυνατό να επιτευχθεί στην περίπτωση που η όλη διαδικασία διαρκούσε περισσότερο. Η επιλογή των 40 λεπτών σαν διάρκεια της περιόδου προσαρμογής στηρίχθηκε σε ένα πείραμα που διενεργήθηκε με διαφορετικούς από τους περιγραφέντες εξεταζόμενους. Στο πείραμα αυτό οι εξεταζόμενοι υποβαλλόταν δύο φορές σε κάποιο από τα παραπάνω πειράματα με μεσοδιάστημα λίγων ημερών. Τη μια φορά η διάρκεια της περιόδου προσαρμογής ήταν 40 λεπτά και την άλλη 90 λεπτά. Τα αποτελέσματα αυτού του πειράματος απέδειξαν ότι, ενώ δε διαπιστώθηκε καμία διαφορά για κανένα από τους εξεταζόμενους, είτε υποβαλλόταν σε 40, είτε σε 90 λεπτά περιόδου προσαρμογής, η μεγάλη διάρκεια του δεύτερου πειράματος προκαλούσε δυσφορία, αυχεναλγία σε κάποιες περιπτώσεις, ενώ η συγκέντρωση στην πειραματική διαδικασία και η συνεργασία δεν ήταν πάντα ικανοποιητικές.



II. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Σύμφωνα με τον τρόπο που περιγράφηκαν τα πειράματα, τα αποτελέσματά τους θα παρουσιαστούν ξεχωριστά για τις δύο ομάδες.

1. Αποτελέσματα των πειράματα που αφορούν την πλαστικότητα του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού

Υπενθυμίζεται ότι η ομάδα αυτή πειραματικών μετρήσεων του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού περιλάμβανε τρία ξεχωριστά πειράματα, τα οποία διενεργήθηκαν στους ίδιους φυσιολογικούς εξεταζόμενους, με διαφορετική σειρά κάθε φορά και με μεσολαμβάντα χρονικά διαστήματα αρκετών ημερών.

1^ο πείραμα: Στο πείραμα αυτό μελετήθηκε η επίδραση ενός αμιγούς αιθουσαίου, ημιτονοειδούς ερεθίσματος διάρκειας 30 λεπτών, στο αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό.

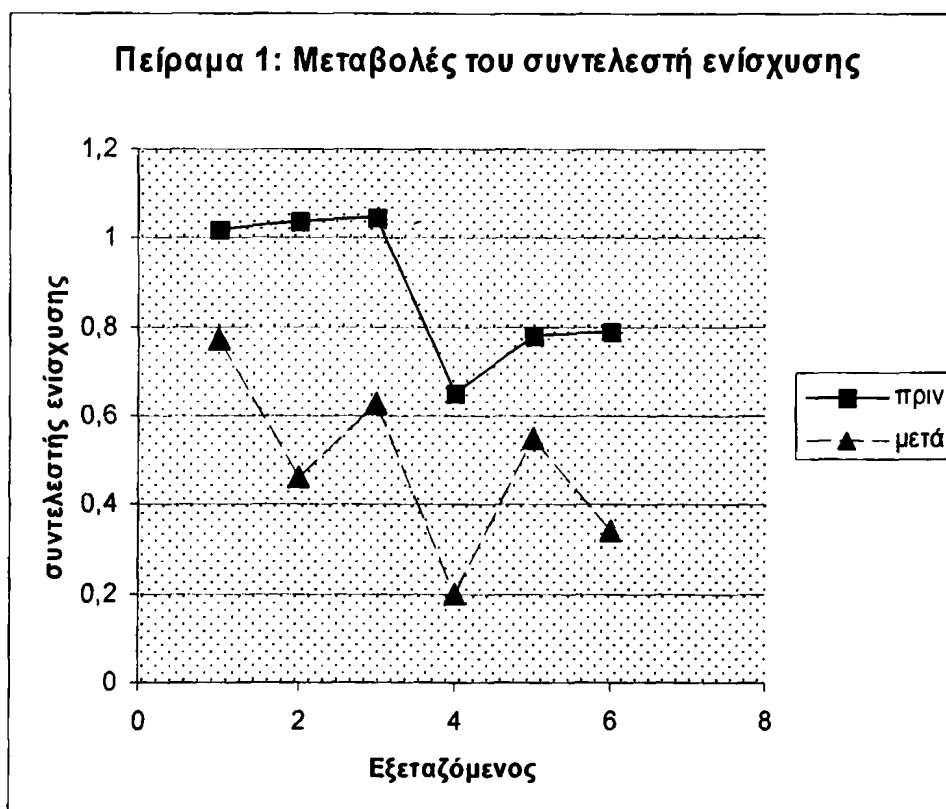
Όλοι οι εξεταζόμενοι είχαν φυσιολογικές τιμές του συντελεστή ενίσχυσης ($0,89 \pm 0,17$, μέσος όρος \pm μία σταθερά απόκλισης) και της φάσης ($181,8^{\circ} \pm 2,14$, μέσος όρος \pm μία σταθερά απόκλισης) του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού πριν την υποβολή τους στη διαδικασία πλαστικής προσαρμογής του. Παρατηρήθηκε στατιστικά σημαντική μείωση του συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού ($0,49 \pm 0,2$, μέσος όρος \pm μία σταθερά απόκλισης) μετά τη διαδικασία προσαρμογής του ($p < 0,001$, δοκιμασία t-test κατά ζεύγη), χωρίς μεταβολή της φάσης ($181,7^{\circ} \pm 13,9$, μέσος όρος \pm μία σταθερά απόκλισης). Αυτό το εύρημα είναι σύμφωνο με τη διεθνή βιβλιογραφία, όπως έχει περιγραφεί προηγούμενα. Οι τιμές των χαρακτηριστικών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, τόσο πριν όσο και μετά την περίοδο προσαρμογής παρουσιάζονται στον Πίνακα 3. Η Εικόνα 11 παρουσιάζει τις τιμές του συντελεστή ενίσχυσης πριν και μετά την περίοδο προσαρμογής για κάθε εξεταζόμενο.



Πίνακας 3. Τιμές της φάσης και του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού κάθε εξεταζόμενου, πριν και μετά τη συμμετοχή του στη διαδικασία προσαρμογής του Πειράματος 1

	Συντ ενίσχυσης πριν την προσαρμογή	Φάση πριν την προσαρμογή (°)	Συντ ενίσχυσης μετά την προσαρμογή	Φάση μετά την προσαρμογή (°)
Εξεταζόμενος 1	1,02	181	0,77	183
Εξεταζόμενος 2	1,04	185	0,46	182
Εξεταζόμενος 3	1,05	180	0,63	169
Εξεταζόμενος 4	0,65	184	0,20	165
Εξεταζόμενος 5	0,78	181	0,55	187
Εξεταζόμενος 6	0,79	180	0,34	204

Τιμές πριν και αμέσως μετά την προσαρμογή με αμιγή ημιτονοειδή αιθουσαίο ερεθισμό σε συχνότητα 0,2 Hz για 30 λεπτά. Όλες οι τιμές πριν την προσαρμογή είναι φυσιολογικές, ενώ μετά την υποβολή των εξεταζομένων στη διαδικασία πλαστικής προσαρμογής διαπιστώνεται σημαντική ελάττωση των τιμών του συντελεστή ενίσχυσης, χωρίς μεταβολή της φάσης.



Εικόνα 11. Παρουσιάζονται οι τιμές του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού κάθε εξεταζόμενου, πριν (τετράγωνα) και μετά (τρίγωνα) τη διαδικασία προσαρμογής του αντανακλαστικού με αμιγές αιθουσαίο ερέθισμα. Η τιμές του έχουν μειωθεί σε κάθε περίπτωση.

2^ο πείραμα: Στο πείραμα αυτό μελετήθηκε η επίδραση ενός συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού, ημιτονοειδούς ερεθίσματος διάρκειας 30 λεπτών, στο αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό. Όπως έχει περιγραφεί το αυχενικό και το αιθουσαίο ερέθισμα είχαν την ίδια κατεύθυνση.

Όπως και στο πείραμα 1, οι τιμές του συντελεστή ενίσχυσης και της φάσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού πριν την περίοδο προσαρμογής ήταν φυσιολογικές για όλους τους εξεταζόμενους ($0,83 \pm 0,08$, και $183,8^{\circ} \pm 4,4$, αντίστοιχα μέσος όρος \pm μία σταθερά απόκλισης). Η διαδικασία της προσαρμογής με το συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα όμως, σε αντίθεση με αυτή του Πειράματος 1, δεν προκάλεσε κάποια σημαντική μεταβολή των χαρακτηριστικών του αντανακλαστικού. Αυτό γίνεται σαφές, εάν παρατηρήσει κανείς τις τιμές του Πίνακα 4 και την απεικόνισή τους στην Εικόνα 12.

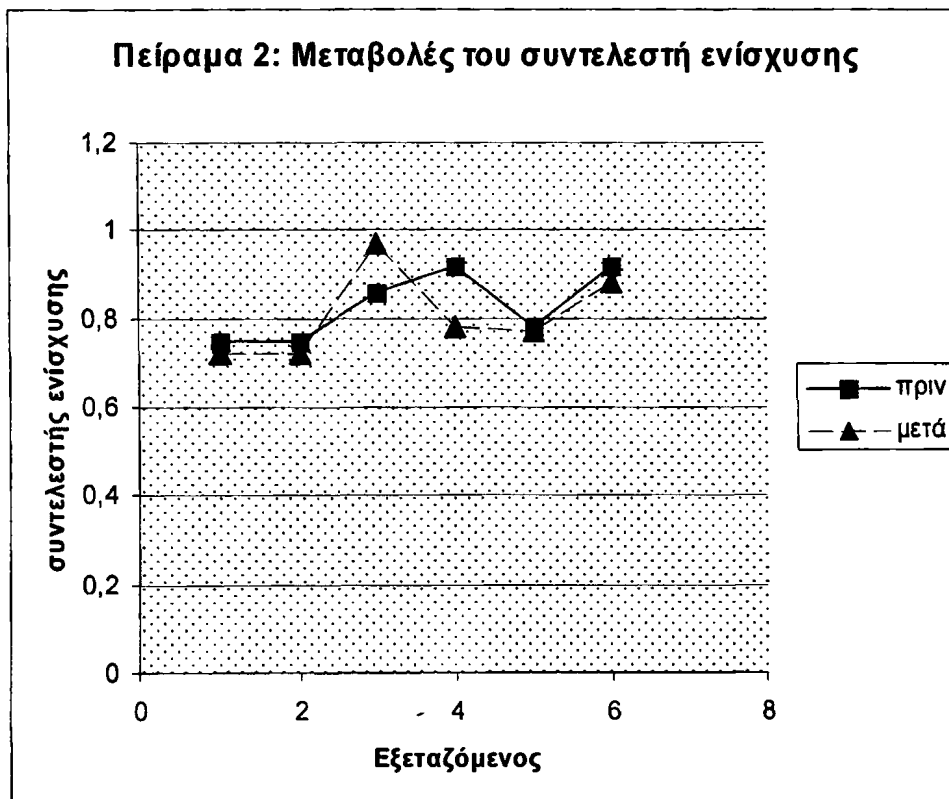
Πίνακας 4. Τιμές της φάσης και του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού κάθε εξεταζόμενου, πριν και μετά τη συμμετοχή του στη διαδικασία προσαρμογής του Πειράματος 2

	Συντ ενίσχυσης πριν την προσαρμογή	Φάση πριν την προσαρμογή ($^{\circ}$)	Συντ ενίσχυσης μετά την προσαρμογή	Φάση μετά την προσαρμογή ($^{\circ}$)
Εξεταζόμενος 1	0,75	187	0,72	182
Εξεταζόμενος 2	0,75	182	0,72	188
Εξεταζόμενος 3	0,86	191	0,97	180
Εξεταζόμενος 4	0,92	183	0,78	183
Εξεταζόμενος 5	0,78	179	0,77	174
Εξεταζόμενος 6	0,92	181	0,88	186

Τιμές πριν και αμέσως μετά την περίοδο προσαρμογής του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού με συνδυασμένο, ημιτονοειδή, αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα της ίδιας φάσης. Η συχνότητα ήταν 0,2 Hz και η περίοδος προσαρμογής είχε διάρκεια 30 λεπτά. Όλες οι τιμές πριν την προσαρμογή είναι φυσιολογικές. Μετά την υποβολή των εξεταζομένων στη διαδικασία πλαστικής προσαρμογής δε διαπιστώνονται σημαντικές μεταβολές των τιμών του συντελεστή ενίσχυσης και της φάσης.



Η μέση τιμή του συντελεστή ενίσχυσης μετά τη διαδικασία προσαρμογής ήταν $0,81 \pm 0,1$ (μέσος όρος \pm μία σταθερά απόκλισης) και της φάσης $182,2^0 \pm 4,9$ (μέσος όρος \pm μία σταθερά απόκλισης). Οι μέση τιμή των μελετώμενων χαρακτηριστικών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού προ της περιόδου προσαρμογής ήταν ανάλογη με τις αντίστοιχες τιμές των άλλων δύο πειραμάτων.



Εικόνα 12. Παρουσιάζονται οι τιμές του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού κάθε εξεταζόμενου, πριν (τετράγωνα) και μετά (τρίγωνα) τη διαδικασία προσαρμογής του αντανακλαστικού με συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα. Οι τιμές δεν έχουν υποστεί σημαντικές μεταβολές.

3^ο πείραμα: Στο πείραμα αυτό μελετήθηκε, όπως και στο Πείραμα 2, η επίδραση ενός συνδυασμένου αιθουσαίου και αυχενικού, ημιτονοειδούς ερεθίσματος διάρκειας 30 λεπτών, στο αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό. Σε αντίθεση με το Πείραμα 2 όμως, η κατεύθυνση του αυχενικού και του αιθουσαίου ερεθίσματος ήταν μεταξύ τους αντίθετες.



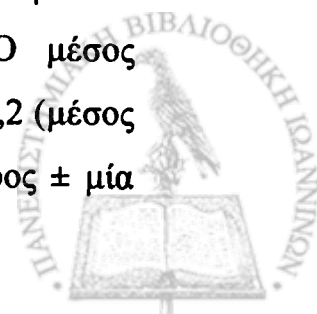
Σε αναλογία με τα προηγουμένως περιγραφέντα πειράματα, οι εξεταζόμενοι είχαν φυσιολογικές τιμές του συντελεστή ενίσχυσης ($0,86 \pm 0,13$, μέσος όρος \pm μία σταθερά απόκλισης) και της φάσης ($183,3^{\circ} \pm 3,6$, μέσος όρος \pm μία σταθερά απόκλισης) του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού πριν την περίοδο προσαρμογής του αντανακλαστικού. Οι τιμές αυτές παρουσιάζονται στον Πίνακα 5 και δε διαφέρουν από αυτές που παρατηρήθηκαν πριν την υποβολή των εξεταζομένων στη διαδικασία της πλαστικής προσαρμογής του αντανακλαστικού στα άλλα δύο πειράματα.

Πίνακας 5. Τιμές της φάσης και του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού κάθε εξεταζόμενου, πριν και μετά τη συμμετοχή του στη διαδικασία προσαρμογής του Πειράματος 3

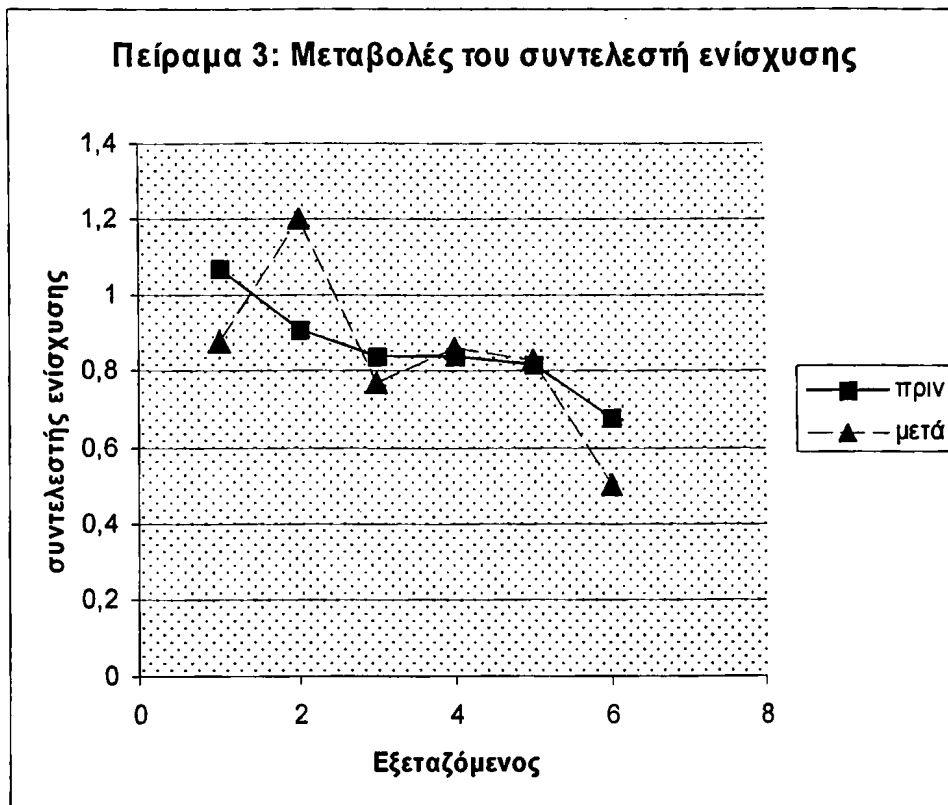
	Συντ ενίσχυσης πριν την προσαρμογή	Φάση πριν την προσαρμογή ($^{\circ}$)	Συντ ενίσχυσης μετά την προσαρμογή	Φάση μετά την προσαρμογή ($^{\circ}$)
Εξεταζόμενος 1	1,07	180	0,88	183
Εξεταζόμενος 2	0,91	183	1,2	185
Εξεταζόμενος 3	0,84	190	0,77	181
Εξεταζόμενος 4	0,84	182	0,86	182
Εξεταζόμενος 5	0,82	181	0,83	179
Εξεταζόμενος 6	0,68	184	0,50	189

Τιμές πριν και αμέσως μετά την περίοδο προσαρμογής του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού με συνδυασμένο, ημιτονοειδή, αιθουσαίο και, αντίθετης φάσης, αυχενικό ερεθισμό. Η συχνότητα ήταν 0,2 Hz και η περίοδος προσαρμογής είχε διάρκεια 30 λεπτά. Όλες οι τιμές πριν την προσαρμογή είναι φυσιολογικές, ενώ μετά την υποβολή των εξεταζομένων στη διαδικασία πλαστικής προσαρμογής δε διαπιστώνονται σημαντικές μεταβολές των τιμών του συντελεστή ενίσχυσης και της φάσης.

Όπως διαπιστώθηκε και στο Πείραμα 2, η προσπάθεια προσαρμογής του αντανακλαστικού με συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερεθισμό δεν προκάλεσε σημαντικές μεταβολές των χαρακτηριστικών του. Ο μέσος συντελεστής ενίσχυσης μετά την περίοδο προσαρμογής ήταν $0,84 \pm 0,2$ (μέσος όρος \pm μία σταθερά απόκλισης) και η φάση $183,2^{\circ} \pm 3,5$ (μέσος όρος \pm μία

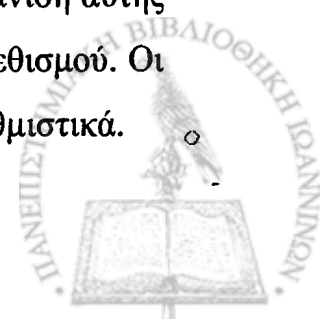


σταθερά απόκλισης). Στην Εικόνα 13 φαίνεται καθαρά η απουσία κάποιας τροποποίησης των χαρακτηριστικών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού.



Εικόνα 13. Παρουσιάζονται οι τιμές του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού κάθε εξεταζόμενου, πριν (τετράγωνα) και μετά (τρίγωνα) τη διαδικασία προσαρμογής του αντανακλαστικού με συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερέθισμα αντίθετης κατεύθυνσης. Οι τιμές δεν έχουν υποστεί κάποια συστηματική, σημαντική μεταβολή.

Συνολικά, μπορεί κανείς να πει πως στην ομάδα αυτή πειραμάτων παρατηρήθηκε μία μείωση του συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού μετά την περίοδο προσαρμογής με αμιγές αιθουσαίο ερέθισμα (Πείραμα 1). Η προσθήκη αυχενικού ερεθίσματος ίδιου πλάτους απέτρεψε την εμφάνιση αυτής της μεταβολής, ανεξάρτητα από την κατεύθυνση του αυχενικού ερεθισμού. Οι φάσεις ήταν σε κάθε περίπτωση σταθερές, κατευθυνόμενες αντισταθμιστικά.



2. Αποτελέσματα των πειράματα που αφορούν την πλαστικότητα του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού

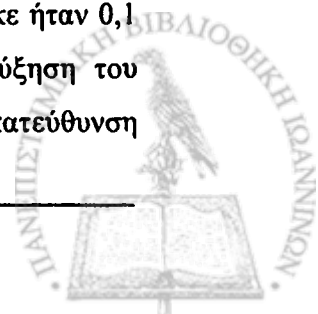
Υπενθυμίζεται ότι πρόκειται για μια ομάδα τριών πειραμάτων που αφορούσαν την πλαστικότητα του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Έγινε προσπάθεια προσαρμογής του με συνδυασμό αυχενικού ερεθισμού και παρακολούθησης (Πείραμα 1), αυχενικού και οπτοκινητικού ερεθισμού (Πείραμα 2) και αυχενικού ερεθισμού με μετακίνηση ειδώλων στον αμφιβληστροειδή (Πείραμα 3).

1^ο πείραμα: Τα χαρακτηριστικά του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού πριν και μετά την περίοδο προσαρμογής απεικονίζονται στον Πίνακα 6 και στην Εικόνα 14.

Πίνακας 6. Τιμές της φάσης και του συντελεστή ενίσχυσης του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού κάθε εξεταζόμενου, πριν και μετά τη συμμετοχή του στη διαδικασία προσαρμογής του Πειράματος 1.

	Συντ ενίσχυσης πριν την προσαρμογή	Φάση πριν την προσαρμογή	Συντ ενίσχυσης μετά την προσαρμογή	Φάση μετά την προσαρμογή
Εξεταζόμενος 1	0,11	4	0,11	0
Εξεταζόμενος 2	0,1	27	0,23	123
Εξεταζόμενος 3	0	0	0,25	128
Εξεταζόμενος 5	0,14	9	0,09	1
Εξεταζόμενος 6	0,18	56	0,48	154
Εξεταζόμενος 7	0,04	0	0,13	78
Εξεταζόμενος 8	0,13	38	0,13	54
Εξεταζόμενος 9	0,16	18	0,2	21

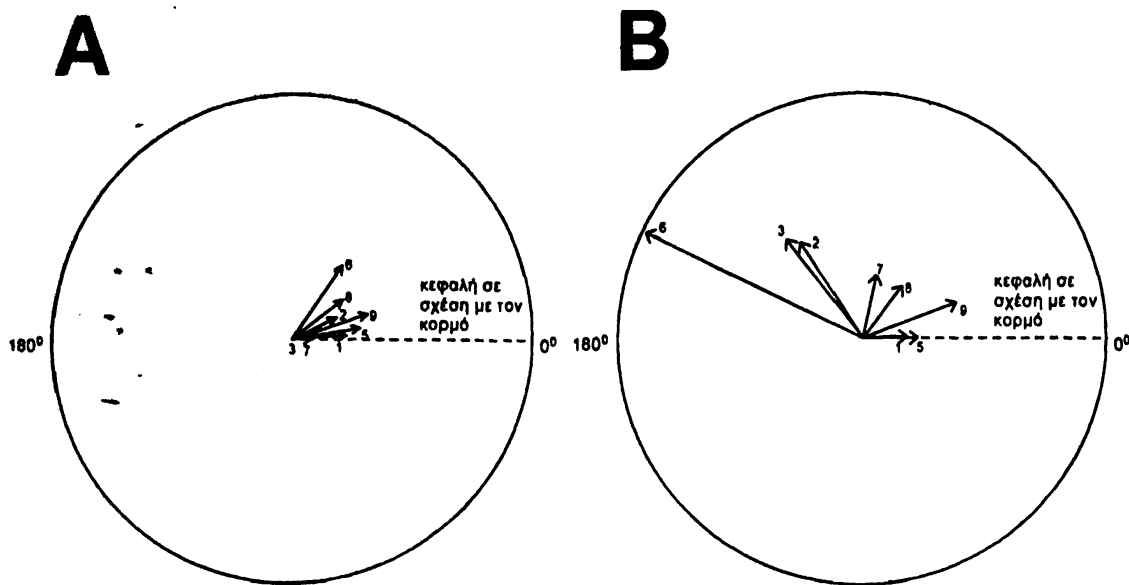
Τιμές πριν και αμέσως μετά την περίοδο προσαρμογής του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού, με συνδυασμένο αυχενικό ερεθισμό και παρακολούθηση προς την αντίθετη κατεύθυνση. Η φάση του αντανακλαστικού περιγράφεται με τη σχετική κίνηση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό σαν αναφορά. Η συχνότητα που χρησιμοποιήθηκε ήταν 0,1 Hz και η περίοδος προσαρμογής είχε διάρκεια 40 λεπτά. Είναι σαφής η αύξηση του συντελεστή ενίσχυσης και η μετατόπιση της φάσης προς την αντισταθμιστική κατεύθυνση των εξεταζομένων 2, 3, 6 και 7.



Πριν την διαδικασία της προσαρμογής του αντανακλαστικού, οι οφθαλμικές κινήσεις που καταγράφηκαν στο σκοτάδι, κατά τη μετακίνηση του κορμού κάτω από την ακίνητη κεφαλή, ήταν μικρού πλάτους και δεν ήταν σταθερές από περίοδο σε περίοδο καταγραφής. Η μέση τιμή του συντελεστή ενίσχυσης του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού ήταν 0,1 (εύρος τιμών από 0 έως 0,18). Η φάση των απαντήσεων είχε τιμές μεταξύ 0 και 56 μοιρών (έχοντας σαν επίπεδο αναφοράς τη σχετική μετακίνηση της κεφαλής προς τον κορμό), κατευθυνόταν δηλαδή προς την αντι-αντισταθμιστική κατεύθυνση και συνεπώς θα δρούσε ανταγωνιστικά προς το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό, εάν είχε προκληθεί από μετακίνηση της κεφαλής επάνω στον κορμό.

Στην Εικόνα 14 η βραδεία συνιστώσα των οφθαλμικών κινήσεων που αποτελούν την έκφραση του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού, έχουν σχεδιαστεί σαν ανύσματα. Το μήκος των ανυσμάτων αντιπροσωπεύει το συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού και η γωνία του αντιπροσωπεύει τη φάση. Η ακτίνα του κύκλου, εντός του οποίου έχουν σχεδιαστεί οι απαντήσεις, αντιστοιχεί σε συντελεστή ενίσχυσης 0,5. Μετά την περίοδο προσαρμογής, η μέση τιμή του συντελεστή ενίσχυσης και της φάσης μεταβλήθηκαν προς την αναμενόμενη (αντισταθμιστική) κατεύθυνση. Ο μέσος συντελεστής ενίσχυσης αυξήθηκε από 0,1 σε 0,2 και η φάση από 19° στις 70°. Οι μεταβολές αυτές είναι στατιστικά σημαντικές, σύμφωνα με παραμετρικές και μη παραμετρικές δοκιμασίες (one-tailed Student's t-test για εξαρτημένα δείγματα: φάση, $p=0,017$ και συντελεστής ενίσχυσης, $p=0,034$. One-tailed Wilcoxon test για συνδυασμένα ζεύγη: φάση και συντελεστής ενίσχυσης, $p < 0,05$).

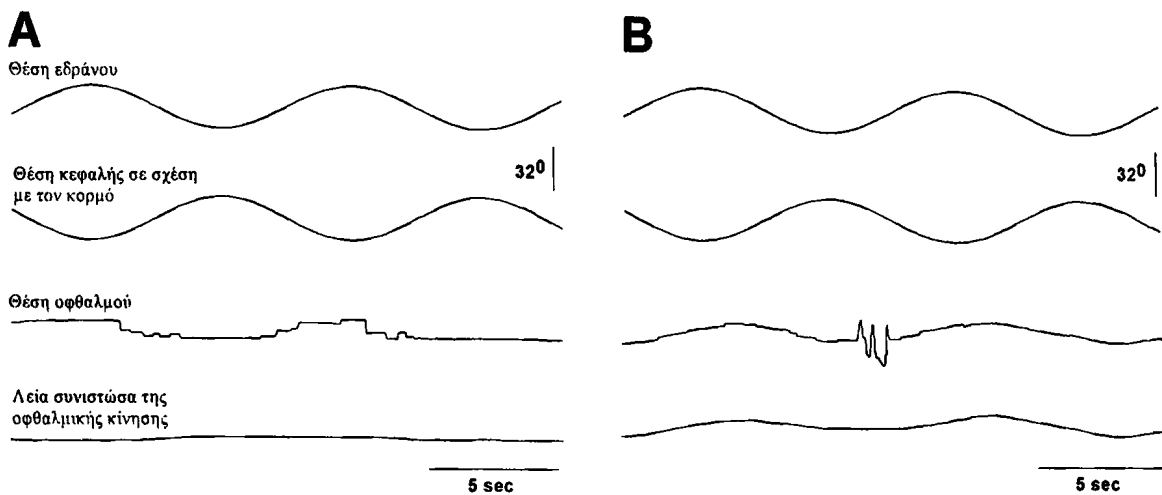




Εικόνα 14. Τα άνυσματα παρουσιάζουν τη βραδεία συνιστώσα του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού των οκτώ εξεταζόμενων που συμμετείχαν στο Πείραμα 1. Το μήκος του κάθε άνυσματος αντιπροσωπεύει το συντελεστή ενίσχυσης και η γωνία του αντιπροσωπεύει τη φάση της απάντησης. Η διακεκομμένη γραμμή παριστά το ερέθισμα που προκάλεσε την έκλυση των οφθαλμικών κινήσεων, δηλαδή η μετακίνηση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό. Η κατεύθυνση αυτής της κίνησης αποτελεί και την βάση στην οποία αναφέρονται οι φάσεις του αντανακλαστικού. Στον κύκλο A απεικονίζονται οι απαντήσεις πριν την περίοδο προσαρμογής, ενώ στον κύκλο B, οι αντίστοιχες μετά την προσαρμογή. Πριν τη διαδικασία της προσαρμογής οι απαντήσεις είναι μικρές και έχουν αντι-αντισταθμιστική κατεύθυνση (A). Μετά την προσαρμογή του αντανακλαστικού, μερικές από τις απαντήσεις εμφανίζουν στροφή προς την αντισταθμιστική κατεύθυνση (δηλαδή προς την κατεύθυνση κίνησης του κορμού) και αύξηση του συντελεστή ενίσχυσης. Οι αριθμοί δίπλα σε κάθε άνυσμα υποδηλώνουν τον αριθμό του εξεταζόμενου στον οποίο αντιστοιχεί.

Η Εικόνα 15 δείχνει ένα παράδειγμα μεταβολής του συντελεστή ενίσχυσης και της φάσης του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού, μετά την περίοδο προσαρμογής του Πειράματος 1.

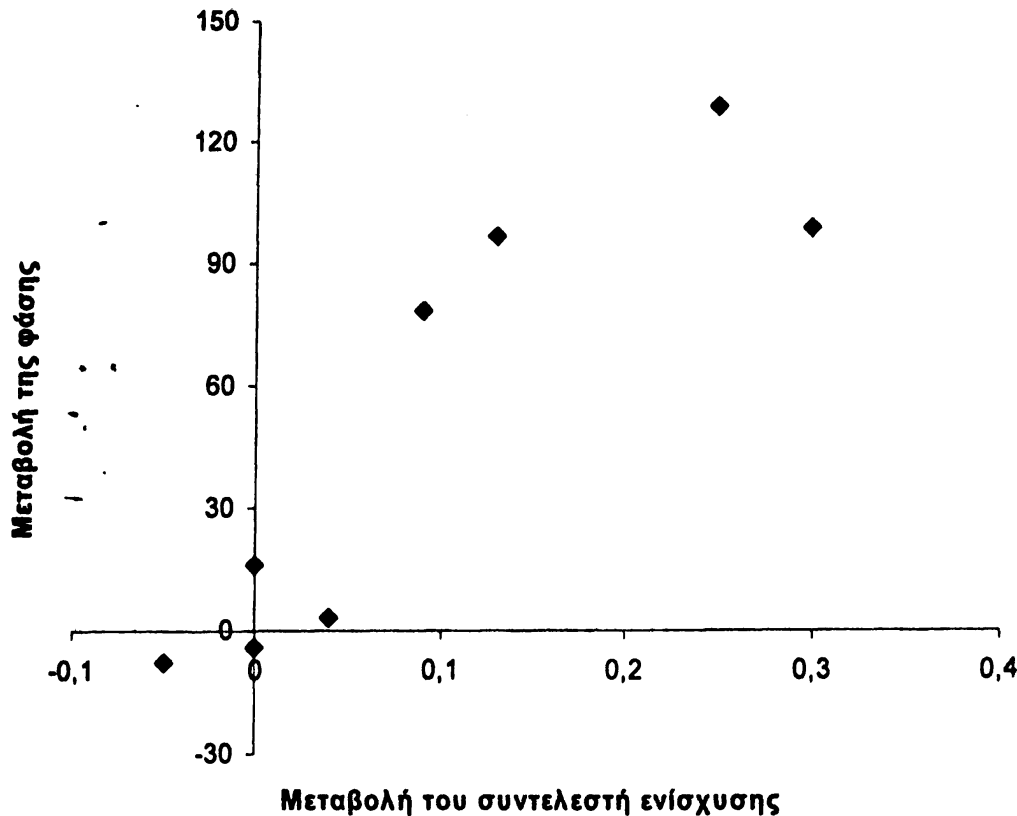




Εικόνα 15. Καταγραφή των οφθαλμικών κινήσεων στο οριζόντιο επίπεδο, ενός εξεταζόμενου, πριν (A) και μετά (B) την περίοδο προσαρμογής του Πειράματος 1 που έγινε με συνδυασμένο αυχενικό ερεθισμό και παρακολούθηση. Από επάνω προς τα κάτω παρουσιάζονται η θέση του εδράνου (κορμού), η θέση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό (στο χώρο είναι ακίνητη), η θέση του οφθαλμού και η λεία συνιστώσα αυτής. Για να δημιουργηθεί η λεία συνιστώσα της θέσης του οφθαλμού, οι ταχείες φάσεις έχουν αφαιρεθεί από το σήμα της θέσης του οφθαλμού. Παρατηρεί κανείς ότι η λεία συνιστώσα του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού έχει αυξηθεί σε πλάτος και έχει γίνει αντισταθμιστική μετά την περίοδο προσαρμογής.

Η παρατήρηση της Εικόνας 14 δείχνει ότι οι εξεταζόμενοι δεν ανταποκρίθηκαν με τον ίδιο τρόπο στην επίδραση του συνδυασμού των ερεθισμάτων. Έτσι, ενώ πριν την περίοδο προσαρμογής είχαν παρόμοια χαρακτηριστικά όσον αφορά τον συντελεστή ενίσχυσης και τη φάση του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, οι αντίστοιχες τιμές μετά την περίοδο προσαρμογής παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές. Σε τρεις περιπτώσεις παρατηρήθηκε σημαντική αύξηση του συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού και στροφή του προς την αντισταθμιστική κατεύθυνση, ενώ ένας τέταρτος εξεταζόμενος εμφάνισε αύξηση του συντελεστή ενίσχυσης από 0,04 σε 0,13 και μεταβολή της φάσης από 0° (αντι-αντισταθμιστική) σε 78° (μετακίνηση προς την αντισταθμιστική κατεύθυνση). Οι διαφορές μεταξύ των εξεταζόμενων διακρίνονται σαφώς και στην Εικόνα 16, όπου παρουσιάζονται σχηματικά οι μεταβολές του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού για τον καθένα.





Εικόνα 16. Παρουσιάζονται σε καρτεσιανές συντεταγμένες οι μεταβολές του συντελεστή ενίσχυσης και της φάσης ($^{\circ}$) του αυχeno-οφθαλμικού αντανakλαστικού των εξεταζόμενων μετά την υποβολή στη διαδικασία πλαστικότητας του Πειράματος 1. Στον οριζόντιο άξονα αντιστοιχεί η μεταβολή του συντελεστή ενίσχυσης και στον κάθετο η μεταβολή της φάσης. Είναι σαφές ότι τέσσερις από τους εξεταζόμενους εμφάνισαν σαφείς μεταβολές του αντανakλαστικού.

Προκειμένου να μελετηθεί το κατά πόσο οι παρατηρούμενες διαφορές είναι σημαντικές, χρησιμοποιήθηκαν οι τιμές της φάσεως του αυχeno-οφθαλμικού αντανakλαστικού πριν τη διαδικασία προσαρμογής όλων των εξεταζόμενων, από όλα τα πειράματα στα οποία συμμετείχαν ($n=24$), ως μια εκτίμηση του κατά πόσο η παρατηρούμενη τιμή κάποιου συγκεκριμένου εξεταζόμενου μετά τη διαδικασία της προσαρμογής θα μπορούσε να διαφέρει τυχαία από την αντίστοιχη τιμή πριν την προσαρμογή (Πίνακας 7). Χρησιμοποιώντας το Student's t-test υπολογίσθηκε ότι το 95% των τυχαίων μεταβολών της φάσης που θα μπορούσαν να παρατηρηθούν δεν θα ήταν μεγαλύτερο από 56° . Εάν μάλιστα δεν λάβει κανείς υπόψη του μια τιμή φάσης



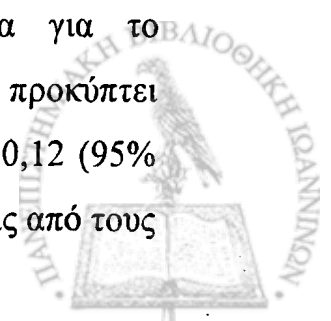
-82° που παρατηρήθηκε σε έναν εξεταζόμενο στο Πείραμα 3 και που αποκλίνει σαφώς εκτός των ορίων, τότε οι τυχαίες μεταβολές της φάσης δεν θα έπρεπε να ξεπερνούν τις 37°. Σύμφωνα με αυτό το κριτήριο αποδεικνύεται ότι οι τέσσερις εξεταζόμενοι που περιγράφηκαν, εμφάνισαν σημαντική μεταβολή της φάσης του αντανακλαστικού.

Πίνακας 7. Τιμές του συντελεστή ενίσχυσης και της φάσης του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού για κάθε εξεταζόμενο πριν την περίοδο προσαρμογής του κάθε πειράματος.

	Πείραμα 1		Πείραμα 2		Πείραμα 3	
	Συντ ενίσχυσης	Φάση (°)	Συντ ενίσχυσης	Φάση (°)	Συντ ενίσχυσης	Φάση (°)
Εξεταζόμενος 1	0,11	4	0,16	-1	0,16	27
Εξεταζόμενος 2	0,1	27	0,13	54	0,12	15
Εξεταζόμενος 3	0	0	-	-	0,07	22
Εξεταζόμενος 4	-	-	0,19	23	0,13	0
Εξεταζόμενος 5	0,14	9	0,13	10	-	-
Εξεταζόμενος 6	0,18	56	0,26	46	0,17	20
Εξεταζόμενος 7	0,04	0	0,07	12	0,08	-82
Εξεταζόμενος 8	0,13	38	0,16	35	0,16	10
Εξεταζόμενος 9	0,16	18	0,23	-4	-	-
Εξεταζόμενος 10	-	-	-	-	0,17	-4

Οι τιμές αυτές χρησιμοποιήθηκαν προκειμένου να καθοριστούν τα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης, ξεχωριστά για τη φάση και το συντελεστή ενίσχυσης, εντός των οποίων αναμενόταν να βρίσκονται οι αντίστοιχες τιμές μετά την προσαρμογή του αντανακλαστικού, εφόσον ήταν τυχαίες, μη οφειλόμενες σε πραγματική, σημαντική μεταβολή.

Κατ' αντιστοιχία, εφαρμόζοντας την ίδια μεθοδολογία για το συντελεστή ενίσχυσης του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού, προκύπτει ότι μια αναμενόμενη τυχαία μεταβολή του, δεν θα ξεπερνούσε το 0,12 (95% διάστημα εμπιστοσύνης). Βάσει αυτού λοιπόν διαπιστώνεται ότι τρεις από τους



Οι τιμές πριν την έναρξη της περιόδου προσαρμογής δε διαφέρουν σημαντικά από τις αντίστοιχες τιμές των άλλων δύο πειραμάτων. Μετά την προσαρμογή δεν παρατηρήθηκε κάποια σημαντική μεταβολή ούτε του συντελεστή ενίσχυσης, ούτε της φάσης του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού που παρέμεινε μικρό, κατευθυνόμενο αντι-αντισταθμιστικά. Όλοι οι εξετασθέντες μπόρεσαν να ακολουθήσουν τις οδηγίες που τους δόθηκαν, δηλαδή να διατηρούν το βλέμμα τους ευθεία εμπρός, ατενίζοντας το οπτοκινητικό πανόραμα, ενώ ταυτόχρονα υποβαλλόταν σε συνεχή παθητικό αυχενικό ερεθισμό με φάση ίδια με του οπτοκινητικού πανοράματος. Η ατένιση του πανοράματος ελάττωσε το συντελεστή ενίσχυσης της οπτοκινητικής απάντησης σε επίπεδα $0,60 \pm 0,1$ κατά μέσο όρο, ενώ συχνές ταχείες οφθαλμικές κινήσεις (60 το λεπτό κατά μέσο όρο) διέκοπταν τις βραδείες οφθαλμικές κινήσεις που παραγόταν λόγω του οπτοκινητικού ερεθισμού (οπτοκινητικός νυσταγμός). Το πεδίο στο οποίο παρατηρήθηκαν αυτές οι οφθαλμικές κινήσεις ήταν $\pm 16^{\circ}$ γύρω από την πρωτεύουσα θέση του οφθαλμού. Όλοι σχεδόν οι εξεταζόμενοι είχαν κατά διαστήματα έντονο αίσθημα μετακίνησής τους εντός ενός ακίνητου οπτοκινητικού πανοράματος.

3^ο Πείραμα: Οι τιμές του συντελεστή ενίσχυσης και της φάσης του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού πριν τη διαδικασία της προσαρμογής του περιγράφονται στον Πίνακα 9 και δεν διαφέρουν από τις αντίστοιχες των δύο άλλων πειραμάτων. Όπως έχει περιγραφεί, οι εξεταζόμενοι έπρεπε, την ώρα που υποβαλλόταν σε συνδυασμένο αυχενικό και οπτοκινητικό ερεθισμό αντίθετης κατεύθυνσης, να κοιτάζουν σταθερά μία φωτεινή κηλίδα που προβαλλόταν, ακίνητη επί της οθόνης. Η συμμόρφωση των συμμετεχόντων στο πείραμα με την οδηγία ήταν ιδιαίτερος ικανοποιητική, αφού περιστασιακά μόνο, στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής, οι οφθαλμοί μετακινήθηκαν από την οπτική κηλίδα. Κατά μέσο όρο καταγράφηκαν λιγότερες από 3 ± 2 ταχείες οφθαλμικές κινήσεις, οι οποίες ήταν μικρού εύρους.



Πίνακας 9. Τιμές της φάσης και του συντελεστή ενίσχυσης του αυχENO-οφθαλμικού αντανakλαστικού κάθε εξεταζόμενου, πριν και μετά τη συμμετοχή του στη διαδικασία προσαρμογής του Πειράματος 3.

	Συντ ενίσχυσης πριν την προσαρμογή	Φάση πριν την προσαρμογή(°)	Συντ ενίσχυσης μετά την προσαρμογή	Φάση μετά την προσαρμογή (°)
Εξεταζόμενος 1	0,16	27	0,19	34
Εξεταζόμενος 2	0,12	15	0,09	26
Εξεταζόμενος 3	0,07	22	0,05	40
Εξεταζόμενος 4	0,13	0	0,08	-74
Εξεταζόμενος 6	0,17	20	0,11	8
Εξεταζόμενος 7	0,08	-82	0,08	-200
Εξεταζόμενος 8	0,16	10	0,13	-14
Εξεταζόμενος 10	0,17	-4	0,14	21

Τιμές πριν και αμέσως μετά τη διαδικασία προσαρμογής του αυχENO-οφθαλμικού αντανakλαστικού με συνδυασμένο, ημιτονοειδή αυχENικό και οπτοκινητικό ερεθισμό αντίθετης κατεύθυνσης, ενώ ο εξεταζόμενος καλείται να προσηλώσει το βλέμμα του σε ακίνητο οπτικό στόχο που προβάλλεται εμπρός του. Η προσήλωση αποτρέπει την εμφάνιση οπτοκινητικού νυσταγμού και η κατάσταση χαρακτηρίζεται από τη μέγιστη μετακίνηση των ειδώλων του οπτοκινητικού πανοράματος στον αμφιβληστροειδή. Η περίοδος προσαρμογής είχε διάρκεια 40 λεπτά και η συχνότητα ερεθισμού ήταν 0,1 Hz. Η φάση του αντανakλαστικού περιγράφεται με τη σχετική κίνηση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό σαν αναφορά. Δεν παρατηρούνται σημαντικές μεταβολές του συντελεστή ενίσχυσης και της φάσης.

Η μέτρηση του αυχENO-οφθαλμικού αντανakλαστικού αμέσως μετά το τέλος της περιόδου προσαρμογής δεν ανέδειξε κάποια στατιστικά σημαντική μεταβολή είτε της φάσης, είτε του συντελεστή ενίσχυσης του αντανakλαστικού. Όλοι οι εξεταζόμενοι περιέγραψαν ότι κατά διαστήματα είχαν έντονη την αίσθηση περιστροφής των ίδιων εντός ενός ακίνητου οπτοκινητικού πανοράματος.



Συνολικά λοιπόν, μπορεί κανείς να πει ότι πλαστικές μεταβολές του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού εμφανίσθηκαν μόνο μετά από συνδυασμό αυχενικού ερεθισμού και παρακολούθησης ενός στόχου που κινούταν στο ίδιο επίπεδο προς αντίθετη κατεύθυνση (Πείραμα 1). Ο οπτοκινητικός ερεθισμός (Πείραμα 2) και η μετακίνηση των ειδώλων του πανοράματος στον αμφιβληστροειδή (Πείραμα 3) δεν μπόρεσαν, συνδυασμένα με αυχενικό ερεθισμό, να προκαλέσουν κάποια σημαντική μεταβολή του αντανακλαστικού.



III. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Η ιδέα της μελέτης των μηχανισμών πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού και αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού στον άνθρωπο προέκυψε από την ανάγκη που υπάρχει, αφενός μεν να κατανοηθούν οι πολύπλοκοι παθοφυσιολογικοί μηχανισμοί που συμμετέχουν στις διαδικασίες αυτές και αφετέρου να διερευνηθεί η δυνατότητα υποβοήθησής τους με κατάλληλες φυσικοθεραπευτικές παρεμβάσεις σε περιπτώσεις ασθενών με απώλεια της λαβυρινθικής λειτουργίας. Αποτελεί ένα γενικότερο θέμα με ιδιαίτερο ενδιαφέρον, το πώς διατηρούνται σωστά ρυθμισμένα διάφορα αισθητικο-κινητικά αντανακλαστικά στη διάρκεια της φυσιολογικής εξέλιξης και γήρανσης του ανθρώπου, αλλά και στη διάρκεια διαφόρων παθήσεων. Το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό μάλιστα έχει αποτελέσει ένα ιδιαιτέρως κατάλληλο για μελέτη μοντέλο τέτοιων διαδικασιών κινητικής μάθησης αφού μπορεί να μετρηθεί με ακρίβεια και να ποσοτικοποιηθεί.

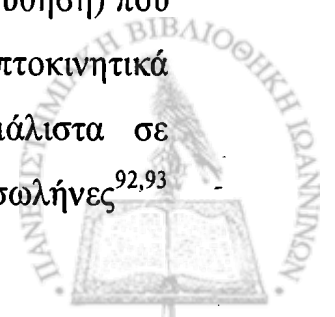
Θα συζητηθούν, ακολουθώντας τη δομή της παρούσης μελέτης, αρχικά τα ευρήματα αναφορικά με την πλαστικότητα του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού και στη συνέχεια τα αντίστοιχα ευρήματα που αφορούν το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό.



1. Πλαστικότητα του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού

Ο προσδιορισμός του ρόλου των αυχενικών ιδιοδεκτικών υποδοχέων στην εμφάνιση πλαστικών μεταβολών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού ήταν το κεντρικό σημείο της συγκεκριμένης ομάδας πειραμάτων. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα αυτής της μελέτης, ένας συνεχής, αμιγώς αιθουσαίος, ημιτονοειδής ερεθισμός στο οριζόντιο επίπεδο για περίοδο 30 λεπτών (Πείραμα 1) προκαλεί σαφή μείωση του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού σε τιμές που αποτελούν το ήμισυ περίπου των αρχικών (από μέση τιμή 0,89 παρατηρήθηκε μείωση στο 0,49), χωρίς παράλληλα να εμφανίζονται μεταβολές της φάσης, η οποία παραμένει αντισταθμιστική. Αντίθετα, όταν ο αιθουσαίος ερεθισμός συνδυάστηκε με αυχενικό ίδιου πλάτους και ίδιας (Πείραμα 2) ή αντίθετης (Πείραμα 3) κατεύθυνσης, τα χαρακτηριστικά του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού παρέμειναν αμετάβλητα.

Η μείωση του συντελεστή ενίσχυσης του αντανακλαστικού μετά από συνεχή αιθουσαίο ερεθισμό έχει αναδειχθεί σε αρκετές δημοσιευμένες στο διεθνή τύπο μελέτες⁸²⁻⁸⁹ και θεωρείται ότι αποτελεί κάποιο είδος κόπωσης του (habituation). Αυτό που έως τώρα δεν έχει αποσαφηνισθεί επαρκώς είναι το κατά πόσο παίζει κάποιο ρόλο στη διαδικασία αυτή ο αυχένας. Σύμφωνα με τα αποτελέσματα αυτής της μελέτης, η παρουσία αυχενικού ερεθισμού αποτρέπει την εμφάνιση της «κόπωσης» του αντανακλαστικού που έχει περιγραφεί. Στην καθημερινή ζωή και κίνηση του ανθρώπου, ο αιθουσαίος ερεθισμός συνοδεύεται από ίδιου περίπου πλάτους αυχενικό ερεθισμό, αφού συνήθως προκαλείται από στροφή της κεφαλής επάνω στον ακίνητο κορμό. Παράλληλα βέβαια στο κεντρικό νευρικό σύστημα εισέρχονται και πληροφορίες προερχόμενες από την όραση (οπτοκινητικός ερεθισμός, παρακολούθηση) που συνδυάζονται με το αιθουσαίο ερέθισμα. Έχει αποδειχθεί ότι οπτοκινητικά ερεθίσματα μεταφέρονται στους αιθουσαίους πυρήνες και μάλιστα σε νευρώνες που λαμβάνουν και πληροφορίες από τους ημικύκλιους σωλήνες^{92,93}



αναδεικνύοντας έτσι τη σημασία που έχει η οπτική είσοδος στη στάθμιση της απόδοσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Σε οπτικά σήματα έχει επικεντρωθεί και η έρευνα επί σειρά ετών, στοχεύοντας στην ανάδειξη του ειδικού ερεθίσματος που αποτελεί το «σήμα λάθους» το οποίο ενεργοποιεί τις διαδικασίες πλαστικότητας του αντανακλαστικού.^{90,91} Τα αποτελέσματα των διαφόρων μελετών τάσσονται υπέρ του ενός ή του άλλου οπτικού ερεθίσματος, ως υπεύθυνου για την εμφάνιση πλαστικών μεταβολών, χωρίς όμως να μπορούν να διαχωρίσουν σαφώς τα υποψήφια ερεθίσματα μεταξύ τους, καθώς η μετακίνηση των ειδώλων στον αμφιβληστροειδή προκαλεί έκλυση κινήσεων παρακολούθησης ή οπτοκινητικού νυσταγμού, οπότε φαίνεται ότι τελικά είναι ένας συνδυασμός των ανωτέρω σημάτων που προκαλεί τις εκάστοτε παρατηρούμενες μεταβολές. Ενώ λοιπόν τα διάφορα οπτικά ερεθίσματα έχουν πολλαπλώς μελετηθεί σε σχέση με την εμφάνιση πλαστικών μεταβολών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, η σημασία των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα έχει κατά κάποιο τρόπο αγνοηθεί.

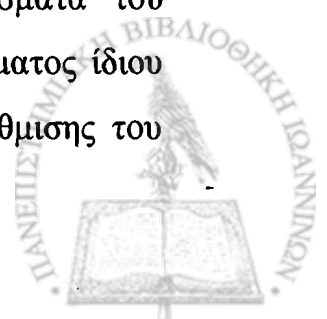
Η συμμετοχή των αυχενικών ιδιοδεκτικών υποδοχέων στη διαδικασία εμφάνισης πλαστικών μεταβολών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού δεν μπορεί να αμφισβητηθεί καθώς ο συνδυασμένος αυχενικός και αιθουσαίος ερεθισμός των Πειραμάτων 2 και 3 δεν οδήγησε σε οποιαδήποτε σημαντική μεταβολή του αντανακλαστικού, σε αντίθεση με τον αμιγή αιθουσαίο ερεθισμό του Πειράματος 1. Κάτω από το πρίσμα αυτό μπορεί κανείς να αναθεωρήσει τα δεδομένα που αφορούν την «κόπωση» του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού μετά από παρατεταμένο αμιγή αιθουσαίο ερεθισμό. Πέρα από την έως τώρα περιγραφή του φαινομένου της εξασθένησης του αντανακλαστικού θα μπορούσε κανείς να υποθέσει ότι οι αυχενικοί ιδιοδεκτικοί υποδοχείς παρέχουν συνεχώς στο κεντρικό νευρικό σύστημα ένα μέτρο της μετακίνησης της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό το οποίο και χρησιμοποιείται προκειμένου να σταθμιστεί το αντανακλαστικό. Στην καθημερινή ζωή ο κορμός ενός ανθρώπου είναι αρκετά σταθερός και η κεφαλή κινείται επάνω σε αυτόν διαρκώς. Καθώς το σύστημα αναφοράς βάσει του οποίου προσανατολιζόμαστε στο χώρο είναι η κεφαλή,^{15,16} η πληροφορία αυτή



γίνεται ιδιαίτερα σημαντική αφού συμβάλλει και στον προσανατολισμό του κορμού στο χώρο. Η προερχόμενη από τους αυχενικούς ιδιοδεκτικούς υποδοχείς πληροφορία λοιπόν πιθανά να χρησιμοποιείται από το αιθουσαίο σύστημα για το συνολικότερο προσανατολισμό και ρύθμιση της λειτουργίας του. Η αυχενική μάλιστα είσοδος μπορεί να αποτελεί πιο αξιόπιστο από την όραση σύστημα αναφοράς για το αιθουσαίο σύστημα αφού τα οπτικά ερεθίσματα επηρεάζονται από διάφορες καταστάσεις στην καθημερινή ζωή, όπως είναι η παρακολούθηση κινούμενων αντικειμένων, η μετακίνηση σε χώρους με κακό φωτισμό, ή η ύπαρξη αντικειμένων στο περιβάλλον που κινούνται προς διάφορες κατευθύνσεις, χωρίς κάποια ομοιομορφία (κίνηση δέντρων και φυτών όταν φυσάει αέρας, χιονόπτωση). Επιπλέον το σήμα των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα κωδικοποιεί τη θέση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό, σε αντίθεση με το σήμα που προέρχεται από το αιθουσαίο σύστημα, το οποίο, όπως έχει ήδη περιγραφεί κωδικοποιεί ταχύτητα μετακίνησης της κεφαλής. Προκειμένου να εκτιμηθεί η θέση της κεφαλής βάσει των πληροφοριών του αιθουσαίου σήματος θα πρέπει να συνεκτιμηθεί ο χρόνος ερεθισμού, πράγμα που κάνει το αιθουσαίο σύστημα να μειονεκτεί. Ένα σήμα λοιπόν της θέσης της κεφαλής όπως αυτό που προέρχεται από τους υποδοχείς του αυχένα γίνεται πολύτιμο.

Εάν υποθεθεί ότι το σήμα των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα, εισερχόμενο στους αιθουσαίους πυρήνες, λειτουργεί ως κάποιο είδος στάθμισης, τότε η μείωση του συντελεστή ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού που παρατηρείται μετά από συνεχή, αμιγή αιθουσαίο ερεθισμό μπορεί να θεωρηθεί απλά αποτέλεσμα νέας στάθμισης σε χαμηλότερες τιμές, αφού στη συγκεκριμένη πειραματική διάταξη δεν υπάρχει αυχενικός ερεθισμός. Κάτι τέτοιο στην καθημερινή ζωή θα ήταν αφύσικο να συμβαίνει για παρατεταμένο χρονικό διάστημα και έτσι καταστέλλεται.

Συμβατά με τη θεώρηση αυτή είναι και τα αποτελέσματα του Πειράματος 2, αφού η ύπαρξη αιθουσαίου και αυχενικού ερεθίσματος ίδιου πλάτους έχει ως αποτέλεσμα τη διατήρηση της υπάρχουσας στάθμισης του



αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού και έτσι αυτό διατηρεί τα χαρακτηριστικά λειτουργίας του και μετά της περίοδο προσαρμογής του.

Πιο δύσκολη είναι η αξιολόγηση των αποτελεσμάτων του Πειράματος 3. Στην περίπτωση αυτή ο αυχενικός και ο αιθουσαίος ερεθισμός είχαν ίδιο πλάτος αλλά αντίθετη φάση. Παρόλα αυτά τα αποτελέσματα ήταν ίδια με αυτά του Πειράματος 2, πράγμα που σημαίνει ότι για να ισχύει η ανωτέρω περιγραφείσα θεώρηση της σχέσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού και του προερχόμενου από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα σήματος, θα πρέπει το τελευταίο να εισέρχεται στο αιθουσαίο σύστημα χωρίς σημασία κατεύθυνσης, σαν απόλυτος αριθμός. Το τελευταίο δεν είναι παράλογο αφού στην καθημερινή ζωή του ένας άνθρωπος δε βιώνει καταστάσεις που να χαρακτηρίζονται από στροφή της κεφαλής προς μια κατεύθυνση με ταυτόχρονο αιθουσαίο ερεθισμό προς την αντίθετη. Σε δημοσιευθείσα μελέτη έχει περιγραφεί ότι ένα αυχενικό ερέθισμα μπορεί να ενισχύσει το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό ανεξάρτητα από την κατεύθυνση του αυχενικού ερεθισμού.¹⁰⁸ Φαίνεται λοιπόν ότι πραγματικά το αυχενικό ερέθισμα μπορεί να ενισχύσει το αιθουσαίο και να προκαλέσει πλαστικές μεταβολές του ανεξάρτητα από την κατεύθυνση προς την οποία εμφανίζεται.

Βάσει των παρατηρήσεων και αποτελεσμάτων της παρούσας μελέτης αναφορικά με το ρόλο των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα στη διαδικασία εμφάνισης πλαστικών μεταβολών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, δεν μπορεί να προωθηθεί κάποια πρόταση σχετικά με τη θέση στο κεντρικό νευρικό σύστημα που συντελούνται αυτές οι μεταβολές. Η επικρατούσα, γενικά, υπόθεση ότι η κροκύδα της παρεγκεφαλίδας είναι υπεύθυνη για τη εμφάνιση των πλαστικών μεταβολών του αντανακλαστικού είναι συμβατή με τα αποτελέσματα που παρουσιάστηκαν. Όπως μάλιστα έχει περιγραφεί πιο πάνω, σήμα προερχόμενο από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα μεταφέρεται στην κροκύδα, αλλά και στους αιθουσαίους πυρήνες που αποτελούν εναλλακτική θέση, υπεύθυνη για διεργασίες πλαστικότητας του αντανακλαστικού.



Βεβαίως στις καθημερινές συνθήκες κίνησης ο ρόλος των αυχενικών υποδοχέων είναι μικρότερος αφού πιθανώς επιφορτίζεται με ένα μόνο μέρος του βάρους στάθμισης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού και διατήρησης των χαρακτηριστικών λειτουργίας του κοντά στο ιδανικό. Τα οπτικά ερεθίσματα αξιοποιούνται επίσης από το αιθουσαίο σύστημα, όπως έχει αναδειχθεί από πληθώρα μελετών. Είναι τελικά συνδυασμός των ερεθισμάτων αυτών που ευθύνεται για τη συνολικά εύρυθμη λειτουργία της ισορροπίας, του προσανατολισμού στο χώρο και της διατήρησης της ευκρινούς όρασης.^{73,90} Απλά επιλέχθηκε η ομάδα των τριών πειραμάτων που διενεργήθηκαν με σκοπό να διαχωρίσει το ρόλο του αυχένα που είναι και ο λιγότερο αποσαφηνισμένος στη βιβλιογραφία.

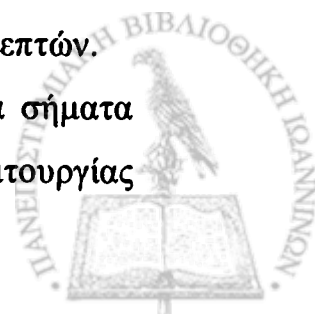


2. Πλαστικότητα του αυχENO-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ

Η αιτία που οδήγησε στο σχεδιασμό της δεύτερης ομάδας πειραμάτων αυτής της μελέτης, τα οποία αφορούν τη μελέτη των μηχανισμών πλαστικότητας του αυχENO-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ, ήταν η διερεύνηση του ενδιαφέροντος θέματος των μηχανισμών που προκαλούν την ενίσχυση του αντανakλαστικού σε ασθενείς με απώλεια της λαβυρινθικής λειτουργίας.

Σύμφωνα με τα αποτελέσματα που παρουσιάστηκαν πιο πάνω, ο κατάλληλος συνδυασμός αισθητικών ιδιοδεκτικών ερεθισμάτων από τον αυχένα και κινήσεων παρακολούθησης προκαλεί μεταβολές στο αυχENO-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟ. Οι παρατηρούμενες μεταβολές προσομοιάζουν προς αυτές που παρατηρούνται σε ασθενείς με απώλεια της αιθουσαίας λειτουργίας, καθώς η κατεύθυνση του αντανakλαστικού μετά την περίοδο προσαρμογής μετακινήθηκε από την αντι-αντισταθμιστική προς την αντισταθμιστική κατεύθυνση. Σε τρεις από τους οκτώ φυσιολογικούς ενήλικους που μελετήθηκαν η φάση του αντανakλαστικού μετά την προσαρμογή έγινε αντισταθμιστική ενώ παράλληλα ο συντελεστής ενίσχυσης αυξήθηκε σημαντικά. Επιπλέον, ένας τέταρτος εξεταζόμενος παρουσίασε σημαντική μεταβολή της φάσης του αντανakλαστικού προς την αντισταθμιστική κατεύθυνση, χωρίς όμως τελικά να γίνει αντισταθμιστική (χωρίς δηλαδή να ξεπεράσει τις 90°). Οι μεταβολές αυτές μάλιστα συντελέστηκαν σε λιγότερο από μία ώρα υποβολής των εξεταζόμενων στη διαδικασία προσαρμογής. Σε μεγαλύτερες περιόδους προσαρμογής πιθανά θα εμφανιζόταν πληρέστερη μεταβολή της κατεύθυνσης του αντανakλαστικού προς την αντισταθμιστική στους τέσσερις εξεταζόμενους που περιγράφηκαν, ενώ θα μπορούσαν πιθανά να εμφανισθούν παρόμοιες μεταβολές και στους υπόλοιπους εξεταζόμενους, σε αυτούς δηλαδή που δεν εμφάνισαν κάποια ουσιαστική μεταβολή μετά τη βραχεία περίοδο προσαρμογής των 40 λεπτών.

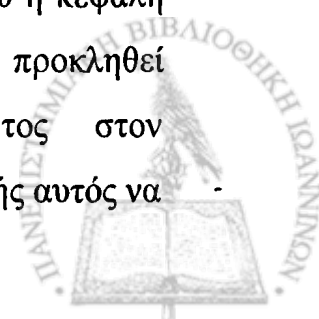
Το ερώτημα που τίθεται από την παρούσα μελέτη είναι ποια σήματα χρησιμοποιούνται ώστε να ανιχνεύονται καταστάσεις μη ιδανικής λειτουργίας



των αντανακλαστικών που συμμετέχουν στη σταθεροποίηση του βλέμματος στο χώρο κατά τη διάρκεια μετακινήσεων της κεφαλής. Βεβαίως, το ερώτημα αυτό δεν περιορίζεται στο αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό, αλλά αφορά και το αιθουσο-οφθαλμικό, το οποίο μάλιστα βρίσκεται σε μια διαρκή ανάγκη ρυθμίσεως της απόδοσής του.⁴² Σύμφωνα με μια εκ των υποθέσεων που έχουν διαμορφωθεί για τους μηχανισμούς πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, στις διαδικασίες εμφάνισης πλαστικών μεταβολών του συμμετέχουν οπτικά σήματα, και ιδίως η μετακίνηση ειδώλων στον αμφιβληστροειδή. Επεκτείνοντας αυτή την υπόθεση έχει προταθεί ότι κάτι αντίστοιχο πιθανά ισχύει και για το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό.^{104,105}

Ωστόσο, από πολλούς συγγραφείς έχει προταθεί ότι η ανωτέρω περιγραφείσα θεώρηση μπορεί να είναι λάθος. Η μετακίνηση των ειδώλων στον αμφιβληστροειδή μπορεί να προκαλέσει έκλυση οφθαλμικών κινήσεων παρακολούθησης προς την κατεύθυνση μετακίνησης των αντικειμένων, μειώνοντας ανάλογα τη μετακίνηση των ειδώλων.⁹⁰ Σύμφωνα με αυτούς τους συγγραφείς, κάθε φορά που τα αντανακλαστικά που προκαλούν γένεση αντισταθμιστικών οφθαλμικών κινήσεων ως απάντηση σε μετακινήσεις της κεφαλής ανεπαρκούν, εκλύονται οφθαλμικές κινήσεις παρακολούθησης οι οποίες και αναπληρώνουν το έλλειμμα των υπόλοιπων αντισταθμιστικών. Κατά συνέπεια, η παρακολούθηση θα μπορούσε να αποτελεί το «σήμα λάθους» που υποδεικνύει τη μεταβολή των χαρακτηριστικών του αντανακλαστικού που πρέπει να επέλθει και όχι η ίδια η μετακίνηση των ειδώλων στον αμφιβληστροειδή.

Αν και το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό αποτελεί ένα καλό μοντέλο για τη μελέτη αυτών των μηχανισμών πλαστικότητας, είναι ιδιαίτερα δύσκολο να συνδυάσει κανείς σωστά αιθουσαίο ερεθισμό και, είτε μετακίνηση ειδώλων στον αμφιβληστροειδή, είτε παρακολούθηση, ξεχωριστά. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι στη διάρκεια ενός αιθουσαίου ερεθισμού η κεφαλή του εξεταζόμενου περιστρέφεται στο χώρο. Προκειμένου να προκληθεί μετακίνηση των ειδώλων αντικειμένων του περιβάλλοντος στον αμφιβληστροειδή, θα πρέπει στη διάρκεια μετακινήσεων της κεφαλής αυτός να



κοιτά διαρκώς ευθεία εμπρός του. Καθώς το ευθεία εμπρός καθορίζεται σε σχέση με την κεφαλή, διαρκώς αλλάζει κατά τη μετακίνησή της. Επιπλέον, το φυσιολογικά εκλυόμενο αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό και ο παραγόμενος οπτοκινητικός ερεθισμός τείνουν να εμποδίσουν τη σωστή εκτέλεση της οδηγίας. Ακόμη και σε συνθήκες σκότους, αν ζητήσουμε από έναν εξεταζόμενο να παρακολουθεί ένα στόχο που προβάλλεται επάνω σε ένα οπτοκινητικό πανόραμα και κινείται μαζί με την κεφαλή του, θα προκαλέσουμε ταυτόχρονα οπτοκινητικό ερεθισμό, μετακίνηση ειδώλων στον αμφιβληστροειδή, αλλά και έκλυση κινήσεων παρακολούθησης (του στόχου). Παρόλα αυτά, με τα πειράματα που σχεδιάστηκαν στο πλαίσιο της παρούσης μελέτης και μελετώντας το αυχENO-οφθαλμικό αντί του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, μας δίνεται η δυνατότητα να ελέγξουμε ξεχωριστά την ικανότητα που έχει η μετακίνηση των ειδώλων των αντικειμένων επί του αμφιβληστροειδούς ή εναλλακτικά η κινητική συνέπεια αυτής (δηλαδή η παρακολούθηση) να προκαλέσουν πλαστικές μεταβολές του αντανακλαστικού. Εφόσον η κεφαλή ήταν ακίνητη στο χώρο, όπως και ο φωτεινός στόχος που προβαλλόταν ευθεία εμπρός της, η έκλυση κινήσεων παρακολούθησης ήταν πρακτικά μηδενική στη διάρκεια του Πειράματος 3. Έτσι, στη διάρκεια αυτής της περιόδου υπήρχε η μέγιστη μετακίνηση του ειδώλου του οπτοκινητικού πανοράματος στον αμφιβληστροειδή. Από την άλλη πλευρά, η ατένιση του οπτοκινητικού πανοράματος στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής του Πειράματος 2 περιόρισε σε κάποιο βαθμό την έκλυση κινήσεων παρακολούθησης, αφού ο αντανακλαστικά παραγόμενος οπτοκινητικός νυσταγμός χρησιμοποιεί διαφορετικές νευρωνικές ομάδες για την έκλυσή του, παρακωλύοντας την εμφάνιση παρακολούθησης.^{41,44} Στο Πείραμα 1, τέλος, ο αυχενικός ερεθισμός συνδυαζόταν μόνο με λείες κινήσεις παρακολούθησης, αφού ζητήθηκε από τους εξεταζόμενους να παρακολουθήσουν τον κινούμενο στόχο.

Τα αποτελέσματα αυτής της ομάδας πειραμάτων δεν έρχονται σε αντίθεση με αυτά προηγούμενων μελετών που έδειξαν ότι η μετακίνηση της κεφαλής σε σχέση με τον κορμό ασθενών με αμφοτερόπλευρη λαβυρινθική



βλάβη, ενώ φορούσαν γυαλιά οράσεως με μεγεθυντικούς ή συμκριντικούς φακούς, προκαλούσε πλαστικές μεταβολές του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού.¹⁰⁴ Καθώς δεν υπήρχε σαφής τρόπος ελέγχου, δεν μπορεί να αποκλεισθεί ότι οι ασθενείς, στη διάρκεια αυτού του πειράματος, εκτελούσαν λείες κινήσεις παρακολούθησης αντικειμένων του περιβάλλοντος. Το ίδιο ισχύει και για μελέτη που έγινε σε φυσιολογικούς ενήλικες¹⁰⁵ και οι οποίοι υπεβλήθησαν σε ημιτονοειδή αυχενικό ερεθισμό (στροφή του κορμού κάτω από την ακίνητη κεφαλή) ενώ παράλληλα προβαλλόταν εμπρός τους οπτοκινητικό πανόραμα, το οποίο κινούνταν σε φάση με τον κορμό τους. Και στις δύο αυτές περιπτώσεις οι εξεταζόμενοι θα μπορούσαν να παρακολουθούν κάποια σημεία του χώρου ή του οπτοκινητικού πανοράματος, αφού δεν τους είχε δοθεί ειδική οδηγία να μην το κάνουν, ή θα μπορούσαν να προσηλώσουν το βλέμμα σε κάποιο ακίνητο στόχο. Παρόμοια αποτελέσματα έχουν προκύψει και από μελέτες που αφορούν τους μηχανισμούς πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού.^{91,97}

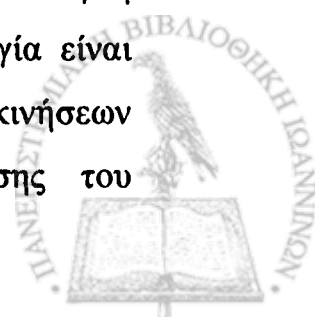
Ένα ερώτημα που ανακύπτει από τα αποτελέσματα αυτής της μελέτης είναι γιατί κάποιοι εξεταζόμενοι εμφάνισαν μεταβολές των χαρακτηριστικών του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού τους μετά την υποβολή τους στη διαδικασία προσαρμογής του αντανακλαστικού του Πειράματος 1 (με συνδυασμό αυχενικού ερεθισμού και παρακολούθησης) και άλλοι όχι. Είναι πιθανόν, αυτό να οφείλεται στη μικρή διάρκεια της περιόδου προσαρμογής, στο βαθμό συγκέντρωσης και προσπάθειας εκτέλεσης της χορηγηθείσας οδηγίας, αλλά και σε άλλους, «ανώτερης απαρτίωσης» ιδιοσυγκρασιακούς παράγοντες. Ανάλογα, δεν παρατηρείται ενίσχυση του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού σε όλους τους ασθενείς με απώλεια της αιθουσαίας λειτουργίας. Ακόμη και στις περιπτώσεις ασθενών με αμφοτερόπλευρη αιθουσαία βλάβη, που εμφανίζουν πλαστικές μεταβολές του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού, ο συντελεστής ενίσχυσής του ποικίλει σημαντικά μεταξύ τους.^{29,36} Παρόμοια διακύμανση των απαντήσεων έχει παρατηρηθεί και σε μελέτες της πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού



αντανακλαστικού. Για παράδειγμα, σε μια μελέτη μόνο το 50% των συμμετεχόντων εμφάνισαν τέτοιες πλαστικές μεταβολές.⁷⁷

Σε θεωρητικό μόνο επίπεδο θα μπορούσε κανείς να υποθέσει περί των θέσεων και δομών του κεντρικού νευρικού συστήματος που ενέχονται στη διαδικασία εμφάνισης αυτών των πλαστικών αλλαγών που παρατηρήθηκαν. Πιθανά η κροκύδα της παρεγκεφαλίδας παίζει κάποιο σημαντικό ρόλο σε αυτή τη διαδικασία, όπως συμβαίνει και στην περίπτωση της πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Τα κύτταρα Purkinje του φλοιού της παρεγκεφαλίδας κωδικοποιούν τη συνολική ταχύτητα του βλέμματος, ενώ παράλληλα δέχονται και είσοδο από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα.¹⁰⁹ Επιπλέον, πρέπει να αναφερθεί ότι ασθενείς με πλήρη απώλεια της αιθουσαίας λειτουργίας και παρεγκεφαλδική εκφύλιση, που εμφανίζουν διαταραχή των λείων κινήσεων παρακολούθησης και της οπτοκινητικής αντίδρασης, δεν παρουσιάζουν ενίσχυση του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού,¹⁰³ σε αντίθεση με ασθενείς που, ενώ έχουν διαταραχή της αιθουσαίας λειτουργίας, έχουν άθικτη παρεγκεφαλίδα. Επιπλέον, σύμφωνα με τα αποτελέσματα αυτής της μελέτης, οι πλαστικές μεταβολές του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού εξαρτώνται κατά κύριο λόγο από σήματα που έχουν σχέση με την παρακολούθηση και τα οποία δημιουργούνται στο φλοιό του εγκεφάλου. Έτσι, είναι μάλλον απίθανο οι δομές που σχετίζονται με την εμφάνιση πλαστικών μεταβολών να περιορίζονται στο στέλεχος.

Υπό το πρίσμα των αποτελεσμάτων που περιγράφηκαν πιο πάνω, μπορεί να δοθεί εξήγηση και στο ερώτημα γιατί στους φυσιολογικούς ενήλικες της μελέτης αυτής αλλά και άλλων μελετών, το αυχενο-οφθαλμικό αντανακλαστικό πριν τη διαδικασία της προσαρμογής είναι ιδιαίτερα μικρό και αντι-αντισταθμιστικό, ανταγωνίζεται δηλαδή το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό. Στη διάρκεια των στροφών της κεφαλής επάνω στον κορμό, που καθημερινά εκτελούν όλοι οι άνθρωποι, δεν υπάρχει ανάγκη ενεργοποίησης της παρακολούθησης, εφόσον η αιθουσαία λειτουργία είναι ακέραια. Ο αυχενικός λοιπόν ερεθισμός, χωρίς παράλληλα έκλυση κινήσεων παρακολούθησης, διατηρεί τις τιμές του συντελεστή ενίσχυσης του



αντανακλαστικού κοντά στο μηδέν. Επιπλέον, είναι συνηθισμένο στην καθημερινή ζωή να παρακολουθεί κάποιος ένα αντικείμενο που τον ενδιαφέρει ακολουθώντας την κίνησή του με τα μάτια και το κεφάλι ταυτόχρονα, στρέφοντάς τα έτσι προς την ίδια κατεύθυνση. Στην περίπτωση αυτή υπάρχει συνδυασμός αυχενικού ερεθισμού και παρακολούθησης, όπως αυτός που χρησιμοποιήθηκε στο Πείραμα 1, με την παρακολούθηση όμως να κατευθύνεται προς κατεύθυνση αντίθετη από αυτή που χρησιμοποιήθηκε στο Πείραμα. Αυτός λοιπόν ο συνδυασμός θα μπορούσε να «διδάσκει» τους μηχανισμούς ρύθμισης του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού να παράγουν τις μικρές αντι-αντισταθμιστικές κινήσεις που παρατηρούνται στους φυσιολογικούς ενήλικες.



IV. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Από την παρούσα μελέτη προέκυψαν κάποια συμπεράσματα, τα οποία και παρουσιάζονται στη συνέχεια επιγραμματικά:

- Το αιθουσο-οφθαλμικό και το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό μπορούν να υποστούν πλαστικές μεταβολές σε βραχύ χρονικό διάστημα, με την εφαρμογή κατάλληλων ερεθισμάτων.
- Οι ιδιοδεκτικοί υποδοχείς του αυχένα συμμετέχουν στη διαδικασία ρύθμισης των χαρακτηριστικών λειτουργίας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού.
- Η κατεύθυνση του αυχενικού ερεθίσματος δεν επηρεάζει τη διαδικασία εμφάνισης πλαστικών μεταβολών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού.
- Το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό στο φυσιολογικό ενήλικα προκαλεί έκλυση οφθαλμικών κινήσεων μικρού πλάτους ενός την αντι-αντισταθμιστική κατεύθυνση. Έχει δηλαδή την τάση να ανταγωνίζεται το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό.
- Η παρακολούθηση μπορεί να προκαλέσει πλαστικές μεταβολές του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού στον άνθρωπο, παρόμοιες με αυτές που συναντώνται σε ασθενείς με απώλεια ενός λαβυρινθικής λειτουργίας.



- Η μετακίνηση του ειδώλου των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή και ο οπτοκινητικός ερεθισμός δεν προκαλούν πλαστικές μεταβολές του αυχENO-οφθαλμικού αντανακλαστικού.
- Απαραίτητο για να προκληθούν πλαστικές μεταβολές ενός εκ των αντανακλαστικών που συμμετέχουν στη σταθεροποίηση του βλέμματος κατά τη διάρκεια μετακινήσεων είναι ο ερεθισμός των αισθητηρίων οργάνων από τα οποία ξεκινάει το αντανακλαστικό τόξο του καθενός, ταυτόχρονα με την εφαρμογή του κατάλληλου «σήματος λάθους».



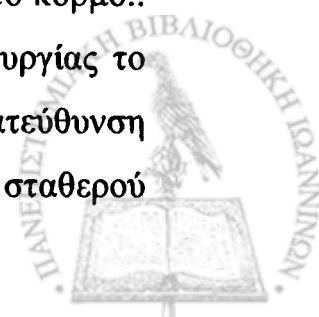
V. ΠΕΡΙΛΗΨΗ

ΜΕΛΕΤΗ ΜΗΧΑΝΙΣΜΩΝ ΠΛΑΣΤΙΚΟΤΗΤΑΣ ΤΟΥ ΑΥΧΕΝΟ- ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΚΑΙ ΑΙΘΟΥΣΟ-ΟΦΘΑΛΜΙΚΟΥ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟΥ ΣΤΟΝ ΑΝΘΡΩΠΟ

ΔΗΜΗΤΡΙΟΣ Χ. ΜΑΝΤΕΛΛΟΣ

Κατά τη διάρκεια μετακινήσεων της κεφαλής είναι απαραίτητη η έκλυση αντισταθμιστικών κινήσεων των οφθαλμών, έτσι ώστε να διατηρείται το βλέμμα σταθερό στο χώρο και η όραση να παραμένει ευκρινής. Βασικό ρόλο στη διαδικασία αυτή κατέχει το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό, το οποίο προκαλεί την έκλυση αντιροπιστικών οφθαλμικών κινήσεων σε κάθε επιτάχυνση, γωνιακή ή γραμμική, της κεφαλής. Στη διάρκεια της ζωής, είτε λόγω της φυσικής γήρανσης, είτε στο πλαίσιο ανάρρωσης μετά από βλάβη του αιθουσαίου συστήματος, είτε απλά όταν κανείς χρησιμοποιήσει γυαλιά οράσεως προκειμένου να διορθώσει κάποια διαθλαστική ανωμαλία, το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό υφίσταται πλαστικές μεταβολές έτσι ώστε να προσαρμόζεται κάθε φορά στις νέες απαιτήσεις λειτουργίας του. Στη διαδικασία αυτή συμμετέχουν οπτικά σήματα, ενώ ο ρόλος των ιδιοδεκτικών υποδοχέων του αυχένα παραμένει ασαφής.

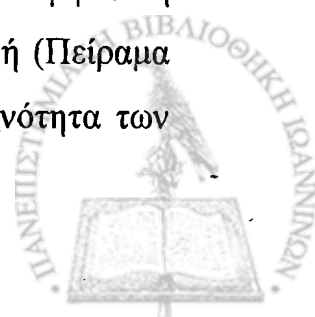
Το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό στους φυσιολογικούς ενήλικες μπορεί να εκλυθεί με περιστροφή του κορμού τους κάτω από την ακίνητη κεφαλή και προκαλεί την έκλυση οφθαλμικών κινήσεων μικρού πλάτους που κυρίως κατευθύνονται προς την κατεύθυνση κίνησης της κεφαλής. Αυτό σημαίνει ότι δε συντελούν στη σταθεροποίηση του βλέμματος στο χώρο και οι κινήσεις χαρακτηρίζονται ως αντι-αντισταθμιστικές, αφού θα ενεργούσαν ανταγωνιστικά προς το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό εάν η έκλυσή τους είχε προκληθεί από μετακίνηση της κεφαλής επάνω στον ακίνητο κορμό.. Παρόλα αυτά όμως, σε ασθενείς με απώλεια της αιθουσαίας λειτουργίας το αυχENO-οφθαλμικό αντανακλαστικό ενισχύεται και αλλάζει κατεύθυνση (γίνεται δηλαδή αντισταθμιστικό) συντελώντας έτσι στη διατήρηση σταθερού



του βλέμματος στο χώρο και της ευκρινούς όρασης. Ο ακριβής μηχανισμός που εμφάνισης αυτών των πλαστικών μεταβολών είναι ασαφής.

Στο πλαίσιο αυτής της μελέτης διενεργήθηκαν δύο ομάδες πειραμάτων. Η πρώτη ομάδα αφορούσε τη μελέτη των μηχανισμών πλαστικότητας του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Συμμετείχαν 6 φυσιολογικοί ενήλικες. Ο συντελεστής ενίσχυσης και η φάση του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού υπολογίστηκαν πριν και αμέσως μετά από μια περίοδο «προσαρμογής» του αντανακλαστικού, στη διάρκεια της οποίας οι εξεταζόμενοι υπεβλήθησαν σε διαρκή, ημιτονοειδή αιθουσαίο ερεθισμό (Πείραμα 1), σε συνδυασμό αιθουσαίου και αυχενικού ερεθισμού ίδιας κατεύθυνσης (Πείραμα 2) και σε συνδυασμό αιθουσαίου και αυχενικού ερεθισμού αντίθετης μεταξύ τους κατεύθυνσης (Πείραμα 3). Η διάρκεια της περιόδου προσαρμογής ήταν 30 λεπτά, η συχνότητα των ερεθισμών 0.2 Hz και το πλάτος περιστροφής $\pm 8^\circ$.

Η δεύτερη ομάδα πειραμάτων αφορούσε τη μελέτη των μηχανισμών πλαστικότητας του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού. Σε αυτή συμμετείχαν 8 φυσιολογικοί ενήλικες. Χρησιμοποιώντας παθητικές ημιτονοειδείς μετακινήσεις του κορμού κάτω από την ακίνητη στο χώρο κεφαλή, προκλήθηκε έκλυση του αυχενο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, του οποίου ο συντελεστής ενίσχυσης και η φάση υπολογίστηκαν πριν και αμέσως μετά από μια περίοδο «προσαρμογής» του αντανακλαστικού. Στη διάρκεια αυτής της περιόδου οι εξεταζόμενοι υπεβλήθησαν σε διαρκή, ημιτονοειδή αυχενικό ερεθισμό ενώ παράλληλα παρακολουθούσαν ένα φωτεινό στόχο που κινούνταν σε φάση με τον κορμό στο οριζόντιο επίπεδο (Πείραμα 1), σε συνδυασμό αυχενικού και οπτοκινητικού ερεθισμού αντίθετης κατεύθυνσης (Πείραμα 2) και σε συνδυασμό αυχενικού και οπτοκινητικού ερεθισμού αντίθετης μεταξύ τους κατεύθυνσης, ενώ ο εξεταζόμενος προσήλωνε το βλέμμα σε ακίνητο φωτεινό στόχο, πράγμα που οδηγούσε σε εμφάνιση μετακίνησης του ειδώλου των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή (Πείραμα 3). Η διάρκεια της περιόδου προσαρμογής ήταν 40 λεπτά, η συχνότητα των ερεθισμών 0.1 Hz και το πλάτος περιστροφής $\pm 16^\circ$.

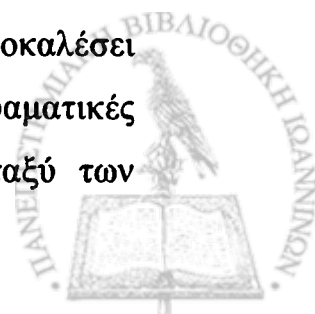


Στην πρώτη ομάδα πειραμάτων διαπιστώθηκε ότι ο συντελεστής ενίσχυσης του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού μειώθηκε σημαντικά μετά από τον αμιγή αιθουσαίο ερεθισμό που εφαρμόστηκε στη διάρκεια της περιόδου προσαρμογής του Πειράματος 1, ενώ παρέμεινε ουσιαστικά αμετάβλητος μετά από το συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό ερεθισμό, είτε ίδιας, είτε αντίθετης κατεύθυνσης (Πειράματα 2 και 3 αντίστοιχα).

Από τη δεύτερη ομάδα πειραμάτων διαπιστώθηκε ότι, ενώ πριν την περίοδο προσαρμογής το αυχeno-οφθαλμικό αντανακλαστικό ήταν ιδιαίτερος μικρού πλάτους και αντι-αντισταθμιστικής κατεύθυνσης (θα ανταγωνιζόταν δηλαδή το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό εάν είχε προκληθεί από κίνηση της κεφαλής επάνω στον κορμό), μετά την περίοδο προσαρμογής του Πειράματος 1 με συνδυασμό αυχενικού ερεθισμού και παρακολούθησης αυξήθηκε σημαντικά και μετακινήθηκε προς την αντισταθμιστική κατεύθυνση σε τέσσερις από τους οκτώ εξεταζόμενους. Η προσπάθεια πρόκλησης πλαστικών μεταβολών του αντανακλαστικού με συνδυασμό αυχενικού ερεθισμού και οπτοκινητικού ερεθισμού (Πείραμα 2) ή αυχενικού ερεθισμού και μετακίνησης του ειδώλου των αντικειμένων στον αμφιβληστροειδή (Πείραμα 3) δεν οδήγησε σε κάποια μεταβολή.

Από τα αποτελέσματα της πρώτης ομάδας πειραμάτων προκύπτει το συμπέρασμα ότι το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό υφίσταται πλαστικές μεταβολές μετά από αμιγή αιθουσαίο ερεθισμό, ενώ μετά από συνδυασμένο αιθουσαίο και αυχενικό όχι, πράγμα που αποδεικνύει ότι το σήμα από τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς του αυχένα εισέρχεται στο αιθουσαίο σύστημα, χρησιμοποιούμενο πιθανά ως «σήμα λάθους» προκειμένου να σταθμιστεί σωστά το αιθουσο-οφθαλμικό αντανακλαστικό. Η κατεύθυνση του αυχενικού ερεθίσματος δεν παίζει κάποιο ρόλο στη διαδικασία αυτή.

Από τη δεύτερη ομάδα πειραμάτων που αφορούσαν την πλαστικότητα του αυχeno-οφθαλμικού αντανακλαστικού προκύπτει το συμπέρασμα ότι ο συνδυασμός αυχενικού ερεθισμού και παρακολούθησης μπορεί να προκαλέσει πλαστικές μεταβολές του αντανακλαστικού. Με τις τρεις πειραματικές διαδικασίες αυτής της ομάδας έγινε δυνατός ο διαχωρισμός μεταξύ των



οπτικών σημάτων που ήταν υποψήφια για το ρόλο του «σήματος λάθους» που οδηγεί στην εμφάνιση πλαστικών μεταβολών. Παρά τις συχνές βιβλιογραφικές αναφορές για το ρόλο του οπτοκινητικού ερεθισμού ή της μετακίνησης των ειδώλων στον αμφιβληστροειδή στην εμφάνιση τέτοιων μεταβολών, αυτά τα αισθητικά ερεθίσματα και οι κινητικές συνέπειές τους δεν έχουν μελετηθεί ποτέ ξεχωριστά με αποτέλεσμα να μην μπορεί κανείς παρά να υποθέσει το ρόλο του καθενός. Με τη σειρά αυτών των πειραμάτων αποδεικνύεται ο ρόλος της παρακολούθησης, ρόλος που μπορεί να αφορά και την εμφάνιση πλαστικών μεταβολών του αιθουσο-οφθαλμικού αντανακλαστικού, αφού στην περίπτωση αυτή δεν είναι δυνατός ο σχεδιασμός ανάλογων πειραμάτων που θα διαχωρίσουν μεταξύ τους τα διάφορα οπτικά σήματα.



VI. ABSTRACT

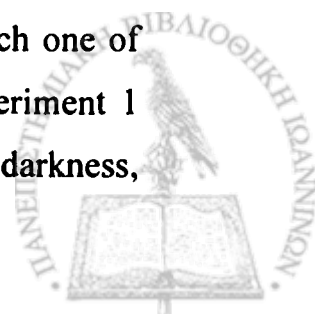
STUDY OF THE MECHANISMS UNDERLYING ADAPTATION OF THE VESTIBULO-OCULAR AND CERVICO-OCULAR REFLEX IN NORMAL HUMAN SUBJECTS

DIMITRIS MANDELLOS

In order to keep gaze stable and prevent disturbance of vision during natural head movements, compensatory eye rotations should be elicited. The vestibulo-ocular reflex plays an important role, producing appropriate eye rotations each time the head is accelerated. During the process of healing from vestibular disorders, when prescribing new lenses or simply as a consequence of normal aging, vestibulo-ocular reflex compensates by adaptive changes in gain and phase of its responses. Visual signals are important for these procedures to take place, but the relative role of neck proprioceptive input is unclear.

In the normal adult, cervical stimulation in the horizontal plane induces small and variable eye movements (cervico-ocular reflex), directed mostly opposite to the direction of truck rotation under the stationary head. This direction is called anticomensatory because it would act antagonistically to the vestibulo-ocular reflex. After bilateral vestibular loss the gain of the cervico-ocular reflex enhances and the phase shifts toward the compensatory direction, thus contributing to gaze stabilization. The mechanisms underlying these changes are unknown.

We performed two groups of experiments. The first group was consisted of 3 experiments and studied the adaptation of the vestibulo-ocular reflex. 6 normal subjects participated in each experiment. The gain and phase of the vestibulo-ocular reflex were studied before and immediately after each one of the following adaptation procedures, all lasting 30 minutes: In Experiment 1 subjects were exposed to isolated, sinusoidal vestibular stimulation in darkness,

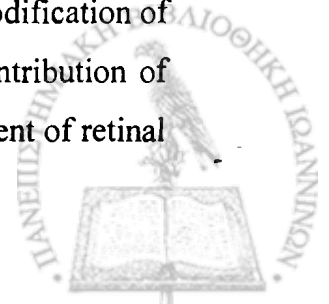


in Experiment 2 they were exposed to combined vestibular and in-phase cervical stimulation and in Experiment 3 to combined vestibular and out-of-phase cervical stimulation. The frequency of the stimuli was 0.2 Hz and the amplitude $\pm 8^\circ$.

The second group of experiments also consisted of 3 experiments and studied the adaptation of the cervico-ocular reflex. 8 normal subjects participated in each experiment (10 subjects were used in total because three of them could not participate in all experiments, so we had to imply two more). We used sinusoidal trunk rotations under the stationary head to elicit cervico-ocular reflex in darkness. The gain and phase of the reflex were studied before and immediately after the application of each one of the following 3 adaptation procedures for 40 minutes: during the adaptation period subjects were exposed to cervical stimulation while they were pursuing a spot that moved in-phase with their trunk (Experiment 1), while staring an optokinetic pattern (Experiment 2) or while fixating on a stationary spot while being exposed to the optokinetic stimulation of Experiment 2 (Experiment 3). The stimuli frequency was 0.1 Hz and the amplitude $\pm 16^\circ$.

After completing the first group of experiments, it became clear that the gain of the vestibulo-ocular reflex was significantly reduced after the adaptation period of Experiment 1 with isolated vestibular stimulation, while it remained unchanged after the adaptation periods of the other two experiments, during which the vestibular stimulation was combined with in-phase (Experiment 2) or out-of-phase (Experiment 3) cervical stimulation.

The results of the second group of experiments showed that a significant gain increase and phase modulation in the compensatory direction were observed in four out of eight subjects after exposing them to neck-proprioceptive stimulation, while pursuing a spot moving in-phase with their trunk. In contrast, staring at the optokinetic pattern or fixating at a stationary spot, while being subjected to cervical and in-phase optokinetic stimulation, failed to result in any significant modification of the subjects' cervico-ocular reflex gain and phase. Conceivably, the contribution of the pursuit system was greatly reduced in the former, while full engagement of retinal



slip signals was obtained in the latter adaptation paradigm, in the absence of any pursuit contribution.

These results suggest that vestibulo-ocular reflex is adapted after a short period of isolated vestibular stimulation, while this result is averted when cervical stimulation is added, whether it is in the same direction as the vestibular or not. This fact indicates that sensory signals from the cervical afferents enter the vestibular system and control, at least partially, adaptation processes.

From the results of the second group of experiments it is concluded that the combination of cervical stimulation with pursuit signals can induce adaptive changes to the cervico-ocular reflex, while the combination of cervical stimulation with optokinetic stimulation or retinal slip can not. With the experiments of this group, it was accomplishable to distinguish pursuit, optokinetic stimulation and retinal slip and examine which of them might be the "error signal" used by the central nervous system to drive adapting procedures. Although a lot of work has been published about the potential "error signals" that drive vestibulo-ocular or cervico-ocular reflex adaptation, the candidate optic signals (optokinetic stimulation, retinal slip) and their motor consequences were never examined in isolation. These results indicate that pursuit rather than simply retinal slip may represent the 'error signal' modifying the cervico-ocular reflex.

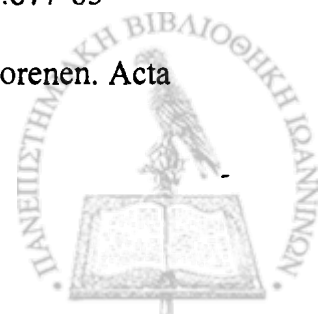


BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

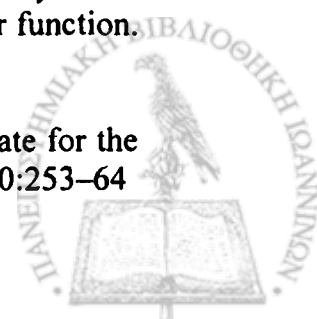
1. Cohen B. The vestibulo-ocular system arc. In: Kornhuber HH (ed) Handbook of sensory physiology: vestibular system; basic mechanisms. Springer-Verlag, Berlin 1974; 477-540
2. Curthoys IS, Oman CM. Dimensions of the horizontal semicircular duct, ampulla and utricle in the human. Acta Otolaryngol (Stockh) 1987;103:254-61
3. Cohen B, Henn V, Raphan T, Dennett D. Velocity storage, nystagmus, and visual-vestibular interactions in humans. Ann NY Acad Sci 1981;374:421-33
4. Raphan T, Cohen B. The vestibulo-ocular reflex in three dimensions. Exp Brain Res 2002;145:1-27
5. Raphan T, Cohen B. How does the vestibulo-ocular reflex work? In: Baloh RW, Halmagyi GM (eds) Disorders of the vestibular system. Oxford University Press, New York 1996; 20-47
6. Raphan T, Wearne S, Cohen B. Modelling the organization of the linear and angular vestibulo-ocular reflexes. Ann NY Acad Sci 1996;781:348-63
7. Imai T, Moore ST, Raphan T, Cohen B. Interaction of the body, head and eyes during walking and turning. Exp Brain Res 2001;136:1-18
8. Bush GA, Miles FE. Short-latency compensatory eye movements associated with a brief period of free fall. Exp Brain Res 1996;108:337-40
9. Paige GD, Telford L, Seidman SH, Barnes GR. Human vestibulo-ocular reflex and its interactions with vision and fixation distance during linear and angular head movement. J Neurophysiol 1998;80:2391-404
10. Telford L, Seidman SH, Paige GD. Dynamics of squirrel monkey linear vestibulo-ocular reflex and interaction with fixation distance. J Neurophysiol 1997;78:1775-90
11. MacDougall HG, Curthoys IS, Betts GA, Burgess AM, Halmagyi GM. Human ocular counterrolling during roll-tilt and centrifugation. Ann NY Acad Sci 1999;871:173-80
12. Wearne S, Raphan T, Cohen B. Effects of tilt of the gravito-inertial acceleration vector on the angular vestibulo-ocular reflex during centrifugation. J Neurophysiol 1999;81:2175-90
13. Clément G, Moore ST, Raphan T, Cohen B. Perception of tilt (somatogravic illusion) in response to sustained linear acceleration during space flight. Exp Brain Res 2001;138:410-8



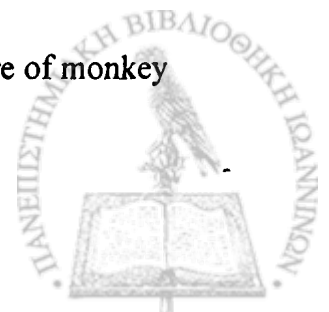
14. Moore ST, Clement G, Raphan T, Cohen B. Ocular counterrolling (OCR) induced by centrifugation during orbital spaceflight. *Exp Brain Res* 2001;137:323–35
15. Maurer C, Kimmig H, Trefzer A, Mergner T. Visual object localization through vestibular and neck inputs. 1: Localization with respect to space and relative to the head and trunk mid-sagittal planes. *J Vestib Res* 1997;7(2-3): 119-35
16. Anastasopoulos D, Nasios G, Psilas K, Mergner Th, Maurer C, Lücking C-H. What is straight ahead to a patient with torticollis? *Brain* 1998;121: 91-101
17. Dichgans J. Spinal afferences to the oculomotor system: Physiological and clinical aspects. In: Lennerstrand G, Bach y Rita P: *Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implications* Pergamon press – Oxford, New York 1975;299-301
18. Anastasopoulos D and Mergner T. Canal-neck interaction in vestibular nuclear neurons of the cats. *Exp Brain Res* 1982;46: 269–80
19. Boyle R and Pompeiano O. Responses of vestibulospinal neurons to sinusoidal rotation of the neck. *J Neurophysiol* 1981;44:633–49
20. Fuller JH. Chronic recording of neck sensory input to vestibular neurons. In: *Control of Head Movement*. Oxford, UK: Oxford Univ. Press, 1988; 120-8
21. Wilson VJ, Yamagata Y, Yates BJ, Shor RH and 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;64:1695–703
22. Sato H, Ohkawa T, Uchino Y and Wilson VJ. Excitatory connections between neurons of the central cervical nucleus and vestibular neurons in the cat. *Exp Brain Res* 1997;115:381–6
23. Xiong G and Matsushita M. Ipsilateral and contralateral projections from upper cervical segments to the vestibular nuclei in the rat. *Exp Brain Res* 2001;141:204-17
24. Jurgens R and Mergner T. Interaction between cervico-ocular and vestibulo-ocular reflexes in normal adults. *Exp Brain Res* 1989;77:381-90
25. Strupp M, Arbusow V, Dieterich M, Sautier W and Brandt T. Perceptual and oculomotor effects of neck muscle vibration in vestibular neuritis. Ipsilateral somatosensory substitution of vestibular function. *Brain* 1998;121:677-85
26. Bárány R. Über einige Augen-und Halsmuskelreflexe bei Neugeborenen. *Acta Otolaryngol* 1919;1:97-102



27. Huygen PLM, Verhagen WIM and Nicolassen MGM. Cervico-ocular reflex enhancement in labyrinthine-defective and normal subjects. *Exp Brain Res* 1991;87:457-64
28. 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;4:245-9
29. Chambers B, Mai M and Barber H. Bilateral vestibular loss, oscillopsia and the cervico-ocular reflex. *Otolaryngol Head Neck Surg* 1985;93(3):403-7
30. Barnes GR, Forbat LN. Cervical and vestibular afferent control of oculomotor response in man. *Acta Oto-Laryngol.* 1979;88:79-87
31. 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(2):128-31
32. Mergner T, Schweigart G, Botti F, Lehmann A. Eye movements evoked by proprioceptive stimulation along the body axis in humans. *Exp. Brain Res* 1998;120:450-60
33. Anastasopoulos D, Mandellos D, Kostadima V, Pettorossi VE. Eye position signals modify vestibulo- and cervico-ocular fast phases during passive yaw rotations in humans. *Exp Brain Res* 2002;145:480-8
34. Dichgans J, Bizzi E, Morasso P, Taliasco V. Mechanisms underlying recovery of eye-head coordination following bilateral labyrinthectomy in monkeys. *Exp Brain Res* 1973;18:548-62
35. Kasai T, Zee DS. Eye-head coordination in labyrinthine-defective human beings. *Brain Res* 1978;144:123-41
36. Bronstein AM, Hood JD. The cervico-ocular reflex in normal subjects and patients with absent vestibular function. *Brain Res* 1986;373:399-408
37. Betts GA, Barone M, Karlberg M, MacDougall H and Curthoys IS. Neck muscle vibration alters visually-perceived roll after unilateral vestibular loss. *Neuroreport* 2000;11(12):2659-62
38. Popov KE, Lekhel 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;128:343-52
39. Bronstein AM, Morland AB, Ruddock KH, Gresty MA. Recovery from bilateral vestibular failure: implications for visual and cervico-ocular function. *Acta Otolaryngol Suppl (Stockh)* 1995;520:405-7
40. Gdowski GT, Belton T, McCrea RA. The neurophysiological substrate for the cervico-ocular reflex in the squirrel monkey. *Exp Brain Res* 2001;140:253-64



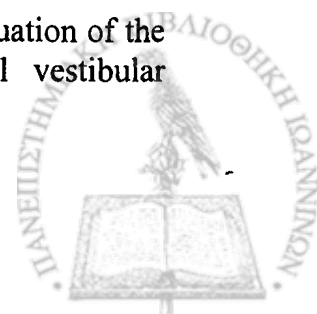
41. Honrubia V, Downey WL, Mitchell DP and Ward PH. Experimental studies on optokinetic nystagmus II. Normal humans. *Acta Oto-Laryngol* 1968;65:441-8
42. Ter Braak JWG. Untersuchungen uber optokinetischen nystagmus. *Arch. Neerl Physiol* 1936;21:309-76
43. Robinson DA. Linear addition of optokinetic and vestibular signals in the vestibular nucleus. *Exp Brain Res* 1977;30:447-50
44. Waespe W, Henn V. Neuronal activity in the vestibular nuclei of the alert monkey during vestibular and optokinetic stimulation. *Exp Brain Res* 1977;27:523-38
45. Ilg UJ. Slow eye movements. *Progress in Neurobiology* 1997;53:293-329
46. Leigh RJ and Zee DS. *The neurology of eye movements*, 3rd edn, Davis, Philadelphia 1999; ηλεκτρονική έκδοση
47. Barnes GR. Visual-vestibular interaction in the control of head and eye movement: the role of visual feedback and predictive mechanisms. *Prog Neurobiol* 1993;41:435-72.
48. Steinbach MJ. Eye tracking of self-moved targets: the role of efference. *J Exp Psychol* 1969;82:366-76.
49. Glennay G and Heywood S. Hans Gertz revisited: the differential effects of invisibility and darkness of pursuit eye movements. *Perception* 1979;8:31-6
50. Hashiba M, Matsuoka T, Baba S and Watanabe S. Non-visually induced smooth pursuit eye movements using sinusoidal target motion. *Acta Otolaryngol. (Stockh.)* 1996;525:158-62
51. Heywood S, Churcher J. Eye movements and the after-image. I. Tracking the after-image. *Vision Res* 1971;11:1163-8
52. Kao GW, Morrow MJ. The relationship of anticipatory smooth eye movement to smooth pursuit initiation. *Vision Res* 1994;34:3027-36
53. Miles FA. The neural processing of 3-D visual information: evidence from eye movements. *Eur J Neurosci* 1998;10:811-22
54. Andersen RA. Encoding of intention and spatial location in the posterior parietal cortex. *Cereb. Cort.* 1990;5:457-69
55. Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol (Lond)* 1968;195:215-43



56. Movshon JA, Newsome WT. Visual response properties of striate cortical neurons projecting to area MT in macaque monkeys. *J Neurosci* 1996;16:7733-41
57. Tusa RJ, Ungerleider L. Fiber pathways of cortical areas mediating smooth pursuit eye movements in monkeys. *Ann Neurol* 1988;23:174-83
58. Maunsell JHR, Van Essen DC. Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *J Neurophysiol* 1983;49:1127-47
59. Recanzone GH, Wurtz RH, Schwarz U. Responses of MT and MST neurons to one and two moving objects in the receptive field. *J Neurophysiol* 1997;78:2904-15
60. Groh JM, Born RT, Newsome WT. How is a sensory map read out? Effects of microstimulation in visual area MT on saccades and smooth pursuit eye movements. *J Neurosci* 1997;17:4312-30
61. Ungerleider LG, Desimone R. Cortical connections of visual area MT in the macaque. *J Comp Neurol* 1986;248:190-222
62. Bradley DC, Maxwell M, Andersen RA, Banks MS, Shenoy KV. Mechanisms of heading perception in primate visual cortex. *Science* 1996;273:1544-7
63. Squatrito S, Maioli MG. Encoding of smooth pursuit direction and eye position by neurons of area MSTd of macaque monkey. *J Neurosci* 1997;17:3847-60
64. Thier P, Erickson RG. Vestibular inputs to visual-tracking neurons in area MST of awake rhesus monkeys. *Ann NY Acad Sci* 1992;656:960-3
65. Bremmer F, Distler C, Hoffmann KP. Eye position effects in monkey cortex. II. Pursuit- and fixation-related activity in posterior parietal areas LIP and 7A. *J Neurophysiol* 1997;77:962-77
66. Andersen RA, Essick GK, Siegel RM. Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science* 1985;230:456-8
67. Stanton GB, Bruce CJ, Goldberg ME. Topography of projections to posterior cortical areas from the macaque frontal eye fields. *J Comp Neurol* 1995;353:291-305
68. Nagao S, Kitamura T, Nakamura N, Hiramatsu T, Yamada J. Differences of the primate flocculus and ventral paraflocculus in the mossy and climbing fiber input organization. *J Comp Neurol* 1997;382:480-98
69. Westheimer G, Blair SM. Functional organization of primate oculomotor system revealed by cerebellectomy. *Exp Brain Res* 1974;21:463-72



70. Rizzo M, Hurtig R. The effects of bilateral visual cortex lesions on the development of eye movements and perception. *Neurology* 1989;39:406-13
71. Kase M, Noda H, Suzuki DA, Miller DC. Target velocity signals of visual tracking in vermal Purkinje cells of the monkey. *Science* 1979;205:717-20
72. Fuchs AF, Robinson FR, Straube A. Participation of the caudal fastigial nucleus in smooth-pursuit eye movements. 1. Neuronal activity. *J Neurophysiol* 1994;72:2714-28
73. Milles FA and Lisberger SG. Plasticity in the vestibulo-ocular reflex: a new hypothesis. *Ann. Rev. Neurosci.* 1981;4:273-99
74. Milles FA Adaptive gain control in the vestibulo-ocular reflex. In: *Functional basis of ocular motility disorders*. Pergamon Press, 1982;325-36
75. Gonshor A and Melvill Jones G. Extreme vestibulo-ocular adaptation induced by prolonged optical reversal of vision. *J Physiol (London)* 1976;256:381-414
76. Lisberger SG. The neural basis for motor learning in the vestibulo-ocular reflex in monkeys. *Trends in Neurosciences* 1988;11:147-52
77. Demer JL, Porter FI, Goldberg J, Jenkins HA, Schmidt K. Adaptation to telescopic spectacles: vestibulo-ocular reflex plasticity. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 1989;30:159-70
78. Powell KD, Quinn KJ, Rude SA, Peterson BW, Baker JF. Frequency dependence of cat vestibulo-ocular reflex direction adaptation: single frequency and multifrequency rotations. *Brain Res* 1991;550:137-41
79. Sato T, Yokoyama R, Fukushima J, Fukushima K. Latency of cross-axis vestibulo-ocular reflex induced by pursuit training in monkeys. *Neuroscience Research* 1999;33:65-70
80. Fukushima K, Wells SG, Yamanobe T, Takeichi N, Shinmei Y, Fukushima J. Adaptive changes in smooth pursuit eye movements induced by cross-axis pursuit-vestibular interaction training in monkeys. *Exp Brain Res* 2001;139:473-81
81. Goode CT, Maney DL, Rubel EW and Fuchs AF. Visual influences on the development and recovery of the vestibuloocular reflex in the chicken. *J Neurophysiol* 2001;85:1119-28
82. Dodge R. Habituation to rotation. *J Exp Psychol* 1923;6:1-36
83. Clément G, Flandrin JM, Courjon JH. Comparison between habituation of the cat vestibulo-ocular reflex by velocity steps and sinusoidal vestibular stimulation in the dark. *Exp Brain Res* 2002;142:259-67



84. Baloh RW, Henn V, Jäger J. Habituation of the human vestibulo-ocular reflex with low-frequency harmonic acceleration. *Am J Otolaryngol* 1982;3:235-41
85. Cohen H, Cohen B, Raphan T, Waespe W. Habituation and adaptation of the vestibuloocular reflex: A model of differential control by the vestibulocerebellum. *Exp Brain Res* 1992;90:526-38
86. Collins WE. Habituation of vestibular responses: an overview. *Proc Fifth NASA Symp on the role of the vestibular organs in space exploration, NASA SP 1973;314:157-91*
87. Gonshor A, Melvill Jones G. Short-term adaptive changes in the human vestibulo-ocular reflex. *J Physiol* 1976;256:361-79
88. Jäger J, Henn V. Habituation of the vestibulo-ocular reflex (VOR) in the monkey during sinusoidal rotation in the dark. *Exp Brain Res* 1981;41:108-14
89. Jeannerod M, Magnin M, Schmid R, Stefanelli M. Vestibular habituation to angular velocity steps in the cat. *Biol Cybern* 1976;22:39-48
90. Lisberger SG, Miles FA, Zee DS. Signals used to compute errors in monkey vestibuloocular reflex: possible role of flocculus. *J Neurophysiol* 1984;52:1140-53
91. Shelhamer M, Tiliket C, Roberts D, Kramer P, Zee D. Short-term vestibulo-ocular reflex in humans II. Error signals. *Exp Brain Res* 1994;100:328-36
92. Dichgans J, Schmidt GL, Graf W. Visual input improves the speedometer function of the vestibular nuclei in the goldfish. *Exp Brain Res* 1973;18:319-22
93. Henn V, Young LR, Finley C. Vestibular nucleus units in alert monkeys are also influenced by moving visual fields. *Brain Res* 1974;71:144-9
94. Ito M. Neurophysiological aspects of the cerebellar motor control system. *Int J Neurol* 1970;7:162-76
95. Ito M. Cerebellar learning in the vestibuloocular cortex. *Trends Cognit Sci* 1998;2:313-21
96. Tabata H, Yamamoto K, Kawato M. Computational study on monkey VOR adaptation and smooth pursuit based on the parallel control-pathway theory. *J Neurophysiol* 2002;87:2176-89
97. Lisberger SG. Neural basis for motor learning in the vestibuloocular reflex of primates. III. Computational and behavioral analysis of the sites of learning. *J Neurophysiol* 1994;72:974-98



98. Quinn K, Didier A, Baker J, Peterson B. Modeling learning in brain stem and cerebellar sites responsible for VOR plasticity. *Brain Research Bulletin* 1998;46(4):333-46
99. Galiana H. A new approach to understanding adaptive visual-vestibular interactions in the central nervous system. *J Neurophysiol* 1986;55(2):349-74
100. Rambold H, Churchland A, Selig Y, Jasmin L, Lisberger SG. Partial ablations of the flocculus and ventral paraflocculus in monkeys cause linked deficits in smooth pursuit eye movements and adaptive modification of the VOR. *J Neurophysiol* 2002;87:912-24
101. Bronstein A. Plastic changes in the human cervicoocular reflex. *Ann NY Acad Sci* 1992;656:708-15
102. Gellman RS, Carl JR, Miles FA. Short latency ocular following responses in man. *Visual Neuroscience* 1990;5:107-22
103. Bronstein A, Mossman S, Luxon L. The neck-eye reflex in patients with reduced vestibular and optokinetic function. *Brain* 1991;114:1-11
104. Heimbrand S, Bronstein AM, Gresty MA, Faldon ME. Orctically induced plasticity of the cervico-ocular reflex in patients with bilateral absence of vestibular function. *Exp Brain Res* 1996;112:372-80
105. Rijkaart DC, Van der Geest JN, Kelders WP, De Zeeuw CI, Frens MA. Short-term adaptation of the cervico-ocular reflex. *Exp Brain Res* 2004;156:124-8
106. Kelders WPA, Kleinrensink GJ Van der Geest JN, Feenstra L, De Zeeuw CI, Frens MA. Compensatory increase of the cervico-ocular reflex with age in healthy humans *J Physiol* 2003;553;1:311-7
107. Gurfinkel VS, Levik YS. The suppression of the cervico-ocular response by the haptokinetic information about the contact with a rigid, immobile object. *Exp Brain Res* 1993;95:359-64
108. Jurgens R and Mergner T. Interaction between cervico-ocular and vestibulo-ocular reflexes in normal adults. *Exp Brain Res* 1989;77:381-90
109. Wilson VJ, Maeda M, Franck JI. Inhibitory interaction between labyrinthine, visual and neck inputs to the cat flocculus. *Brain Res* 1975;96:357-60

