

Δομή και λειτουργία του οφθαλμο-κινητικού συστήματος παρατήρησης

**Σ. ΠΛΑΪΝΗΣ, Ι. ΒΡΕΤΤΟΣ,
Ι. ΠΑΛΛΗΚΑΡΗΣ**

*Ινστιτούτο Οπτικής και Όρασης (ΙVO)
Σχολή Επιστημών Υγείας,
Πανεπιστήμιο Κρήτης*

Ζούμε σε έναν "δυναμικό" οπτικό κόσμο ο οποίος συντίθεται από κινούμενα ή μη αντικείμενα που διαφέρουν σε μέγεθος, μορφή, φωτεινότητα και χρώμα. Λόγω της συνεχούς μας κίνησης, χρειαζόμαστε ακριβείς πληροφορίες για την αλλαγή της θέσης των αντικειμένων σε σχέση με την κίνησή μας. Ακόμη και όταν δεν κινούμαστε ή τα αντικείμενα που μας ενδιαφέρουν είναι ακίνητα, οι εικόνες που σχηματίζονται στον αμφιβληστροειδή βρίσκονται σε συνεχή "κίνηση", διότι οι οφθαλμοί μας και το κεφάλι μας δεν είναι ποτέ τελείως ακίνητα. Το σύστημα όρασης έχει δύο τρόπους για να ανιχνεύει την κίνηση: έναν ο οποίος βασίζεται στην κίνηση της εικόνας και έναν άλλον ο οποίος διεκπεραιώνεται μέσω του "συστήματος παρατήρησης" και βασίζεται στην κίνηση της κεφαλής και των οφθαλμών. Σε αυτή την εργασία πραγματοποιείται μια ανασκόπηση της δομής και λειτουργίας του οφθαλμοκινητικού και οφθαλμοκεφαλικού συστήματος.

Λέξεις ευρετηρίασης: *Οφθαλμικές κινήσεις, σακκαδικές κινήσεις, ομαλές κινήσεις παρακολούθησης, μικροσακκαδικές, προσήλωσι.*

ΟΦΘΑΛΜΟΛΟΓΙΚΑ ΧΡΟΝΙΚΑ
1: 45-53, 2007

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Ζούμε σε έναν "δυναμικό" οπτικό κόσμο ο οποίος συντίθεται από κινούμενα ή μη αντικείμενα και φυσικές σκηνές που διαφέρουν σε μέγεθος, μορφή, φωτεινότητα και χρώμα. Η αντίληψη της όρασης ξεκινά με το σχηματισμό ενός ειδώλου του εξωτερικού κόσμου στον αμφιβληστροειδή. Η έκταση του οπτικού μας πεδίου ανά πάσα στιγμή εξαρτάται από το νευρωνικό υπόστρωμα του αμφιβληστροειδή και του οπτικού φλοιού και την κατεύθυνση προς την οποία οι οφθαλμοί μας και το κεφάλι μας στρέφονται. Θα υπέθετε κάποιος ότι, λόγω των ανταγωνιστικών απαιτήσεων της εξέλιξης, το σύστημα όρασης του ανθρώπου θα είχε κατασκευαστεί με τέτοιο τρόπο ώστε να παρέχει υψηλή διακριτική ικανότητα για ένα ευρύ πεδίο όρασης (Εικόνα 1)¹. Όμως, είναι κατανοητό ότι δεν υπάρχει ο επαρκής αριθμός νευρώνων στην οπτική οδό και το φλοιό για να υποστηρίξει τα παραπάνω. Για παράδειγμα, η ροή των πληροφοριών από τον αμφιβληστροειδή προς τον εγκέφαλο είναι τεράστια και τα σήματα από 120 εκατομμύρια φωτοϋποδοχείς συγκλίνουν σε περίπου 1,25 εκατομμύρια γαγγλιακά κύτταρα. Ως αποτέλεσμα ο άνθρωπος έχει εξελιχθεί με ένα ανομοιόμορφο/ανισοτροπικό σύστημα όρασης το οποίο παρέχει υψηλή διακριτική ικανότητα (π.χ.

χωρική, χρονική και χρωματική όραση) σε ένα μικρό κεντρικό οπτικό πεδίο (που αντιστοιχεί στο κεντρικό βόθριο), το οποίο περιβάλλεται από μια περιοχή χαμηλής διακριτικής ικανότητας (λόγω της ύπαρξης των ραβδίων), σημαντικής όμως για την ανίχνευση οπτικών ερεθισμάτων και τον εντοπισμό της κατεύθυνσης κίνησής τους (Εικόνα 1).

Ως αποτέλεσμα, η κεντρική όραση είναι υπεύθυνη για την επεξεργασία της λεπτομέρειας (περίγραμμα και όρια εικόνων) και την εκτίμηση του βάθους, γι αυτό επιτρέπει τα ανώτερα θηλαστικά να εκτελούν αναλυτική και προηγμένη οπτική επεξεργασία, όπως η αναγνώριση προσώπων. Αυτό αντικατοπτρίζεται από το γεγονός ότι το 40% περίπου των νευρώνων στον πρωτοταγή οπτικό φλοιό διατίθενται για την αντιπροσώπευση των κεντρικών 5 μοιρών του οπτικού μας πεδίου (περίπου το 0,2% του συνολικού μεγέθους του αμφ/δής), γνωστό ως φλοιώδης μεγέθυνση. Η περιφερική όραση είναι σημαντική για τον προσανατολισμό στο χώρο, την αντίληψη της κίνησης, και τον εντοπισμό αντικειμένων προς αναγνώριση.

Είναι, επομένως, αυτονόητο ότι είναι απαραίτητος ένας συμπληρωματικός μηχανισμός για την κίνηση των οφθαλμών, το "σύστημα παρατήρησης". Όταν χρειάζεται να αναγνωρίσουμε ένα αντικείμενο που μας ενδιαφέρει τότε στρέφουμε και κατευθύνουμε τους οφθαλμούς

Εστάλη προς δημοσίευση: Οκτώβριος 2006



ΕΙΚΟΝΑ 1. Ένα ιδανικό σύστημα όρασης θα παρείχε υψηλή διακριτική ικανότητα για ένα μεγάλο οπτικό πεδίο (αριστερά). Λόγω όμως της τεράστιας ροής οπτικών πληροφοριών προς τον οπτικό φλοιό, ο οποίος δεν παρέχει το απαραίτητο νευρωνικό υπόβαθρο, το σύστημα όρασης του ανθρώπου είναι ανισοτροπικό: χαρακτηρίζεται από υψηλή διακριτική ικανότητα στο κεντρικό πεδίο το οποίο περιβάλλεται από περιοχά χαμηλότερης διακριτικής ικανότητας (δεξιά) (από Anstis, 1998).

μας (και μερικές φορές το κεφάλι μας) ώστε το είδωλό του να σχηματιστεί στο κεντρικό βοθρίο του αμφιβληστροειδή.

Οι βασικές λειτουργίες του συστήματος παρατήρησης είναι: (α) να "συλλαμβάνει"/εντοπίζει τα αντικείμενα που μας ενδιαφέρουν (π.χ. ένα πρόσωπο, ένα πλοίο στον ορίζοντα) και να τα κρατάει σταθερά στην περιοχή του κεντρικού βοθρίου, (β) να εμποδίζει την απομάκρυνσή τους από εκεί όταν αυτά είναι ακίνητα και (γ) να τα σταθεροποιεί όταν αυτά κινούνται ή όταν το κεφάλι κινείται. Η προσήλωση ελέγχεται από δύο υποσυστήματα: το οφθαλμοκινητικό σύστημα (oculomotor system), το οποίο μετακινεί τους οφθαλμούς μέσα στον κόγχο με τη βοήθεια των οφθαλμοκινητικών μυών και το σύστημα κίνησης του κεφαλιού, το οποίο μετακινεί τον κόγχο με την κίνηση του οφθαλμού.

2. ΟΙ ΟΦΘΑΛΜΟΚΙΝΗΤΙΚΟΙ ΜΥΕΣ

Είναι γνωστό ότι η κίνηση των οφθαλμών ελέγχεται αποκλειστικά από ένα σύστημα τριών ανταγωνιστικών ζευγών οφθαλμοκινητικών μυών υπεύθυνων για κινήσεις κροταφικές, ρινικές, προς τα άνω και κάτω αλλά και κυκλοστροφικές. Από τους έξι αυτούς μύες οι τέσσερις είναι ορθοί και οι άλλοι δύο λοξοί. Με εξαίρεση τον κάτω λοξό όλοι οι οφθαλμοκινητικοί μύες εκφύονται από την κορυφή του κόγχου. Τα ανταγωνιστικά ζεύγη οφθαλμικών μυών είναι: άνω ορθός - κάτω ορθός, έσω ορθός - έξω ορθός, άνω λοξός - κάτω λοξός.

Ο κάθε ένας από τους οφθαλμικούς μύες είναι υπεύθυνος για διαφορετική κίνηση ή συνδυασμό διαφορετικών κινήσεων των οφθαλμών. Εξαιτίας της συνεχόμενης ασκούμενης τάσης οι μύες κινούν τους οφθαλμούς πάρα πολύ γρήγορα, πιο γρήγορα από οποιαδήποτε άλλη κίνηση του σώματος.

3. ΤΟ ΟΦΘΑΛΜΟΚΙΝΗΤΙΚΟ ΣΥΣΤΗΜΑ

Ο αριθμός των συγχρονισμένων οφθαλμικών κινήσεων που συντελούνται κατά τη διάρκεια ανάγνωσης ενός βιβλίου για μια ώρα είναι σχεδόν ίσος με 10000. Επίσης, η βάδιση, όσο και αν φαίνεται παράξενο, αποτελεί δραστηριότητα κατά την οποία οι οφθαλμικοί μύες "επιβαρύνονται" σημαντικά. Όταν το κεφάλι κινείται, όπως συμβαίνει κατά τη βάδιση, οι οφθαλμοκινητικοί μύες βρίσκονται σε συνεχή δράση με σκοπό τη ρύθμιση/διόρθωση της θέσης του κεφαλιού ώστε να διατηρείται ένα σταθερό σημείο προσήλωσης. Γι' αυτό αντικείμενα που παρατηρούμε όταν βαδίζουμε φαίνονται ακίνητα. Παρόλο αυτά, η συνεχής δραστηριότητα των μυών σπάνια οδηγεί σε αισθητή κόπωση.

Κι αυτό συμβαίνει διότι το οφθαλμοκινητικό σύστημα διαχωρίζεται σε 6 συγχρονισμένα υπο-συστήματα ελέγχου των κινήσεων:

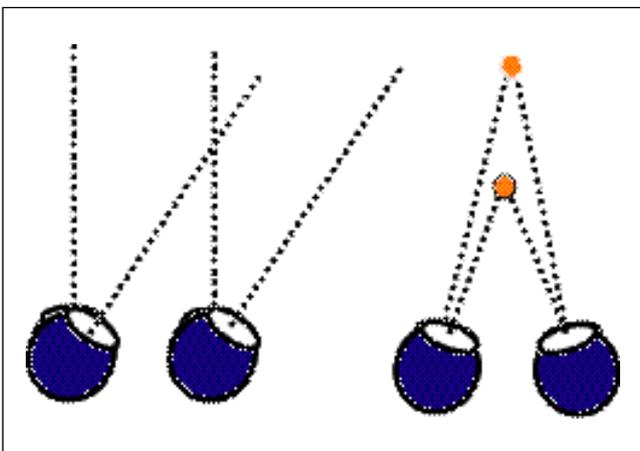
- I. Ένα σύστημα το οποίο διατηρεί τους οφθαλμούς "ακίνητους", το **σύστημα προσήλωσης**.
- II. Τρία υπο-συστήματα τα οποία διατηρούν το είδωλο του στόχου στο κεντρικό βοθρίο

- α. Τις **σακκαδικές κινήσεις** οι οποίες προκαλούν απότομες μετακινήσεις του κεντρικού βοθρίου.
 - β. Τις **ομαλές κινήσεις παρακολούθησης** με τις οποίες ακολουθούμε κινούμενους στόχους.
 - γ. Τις **κινήσεις σύγκλισης/απόκλισης** κατά τις οποίες οι οφθαλμοί κινούνται προς αντίθετη κατεύθυνση και είναι απαραίτητες για την αντίληψη του βάθους.
- III. Δύο υπο-συστήματα που συγχρονίζουν το κεφάλι με τις οφθαλμικές κινήσεις και γι' αυτό αποκαλούνται οφθαλμο-κεφαλικά αντανακλαστικά: ο οπτοκινητικός νυσταγμός και το οφθαλμο-αιθουσαίο αντανακλαστικό).

Οι οφθαλμικές κινήσεις διακρίνονται σε συζυγείς και μη συζυγείς. Κατά τις συζυγείς κινήσεις οι δύο οφθαλμοί κινούνται στην ίδια κατεύθυνση και περίπου κατά το ίδιο πλάτος και γωνιακή ταχύτητα. Κατά τις μη συζυγείς κινήσεις οι δύο οφθαλμοί κινούνται σε αντίθετες κατευθύνσεις όπως συμβαίνει στη σύγκλιση των οφθαλμών κατά την προσαρμογή (Εικόνα 2).

Οι μη-συζυγείς κινήσεις, που διακρίνονται σε συγκλίνοσες και αποκλίνουσες, λαμβάνουν μέρος όταν ένα αντικείμενο πλησιάζει (π.χ. κατά τη διάρκεια της προσαρμογής) ή απομακρύνεται από τους οφθαλμούς (π.χ. κατά την από-προσαρμογή), αντίστοιχα, και κυρίως καθοδηγούνται από το βαθμό ανομοιότητας του αμφιβληστροειδικού ειδώλου.

Η ταχύτητα των συζυγών κινήσεων μπορεί να φτάσει μέχρι 500 deg/sec για τις σακκαδικές κινήσεις και 100 deg/sec για τις ομαλές κινήσεις παρακολούθησης. Οι μη-συζυγείς κινήσεις επέρχονται μετά από πιο πολύπλοκη διαδικασία η οποία απαιτεί ανώτερη επεξεργασία στο φλοιό του εγκεφάλου γι' αυτό απαιτείται περισσότερος χρόνος για τη διεκπεραίωσή τους, ενώ η ταχύτη-



ΕΙΚΟΝΑ 2. Οι οφθαλμικές κινήσεις ανάλογα με την κατεύθυνσή τους διακρίνονται σε συζυγείς (αριστερά) και μη-συζυγείς (δεξιά).

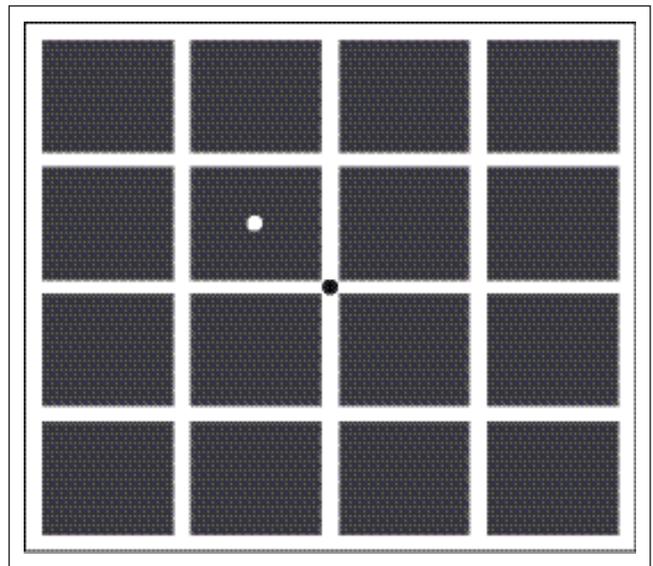
τά τους δεν μπορεί να είναι μεγαλύτερη από περίπου 40 deg/sec.

4. ΟΦΘΑΛΜΙΚΕΣ ΚΙΝΗΣΕΙΣ ΠΡΟΣΗΛΩΣΗΣ

Ακόμα και όταν προσηλώνουμε το βλέμμα μας σε ένα σταθερό σημείο/αντικείμενο με προσοχή οι οφθαλμοί μας (και κατά συνέπεια το αμφιβληστροειδικό είδωλο) βρίσκονται σε συνεχή ακούσια κίνηση (Jurin, 1738 - "trembling of the eye", Helmholtz, 1856²) (Εικόνα 3).³ Έρευνες έχουν καταλήξει ότι κατά την προσήλωση τρία είδη κινήσεων λαμβάνουν χώρα: το τρέμουλο, οι κινήσεις διολίσθησης και οι μικροσακκαδικές κινήσεις (βλ. Martinez-Conde et al., 2004⁴ για ανασκόπηση). Αυτές οι κινήσεις στην ουσία είναι το αποτέλεσμα της συνεχούς ανταγωνιστικής δράσης των μυών αλλά παίζουν σημαντικό ρόλο στη διατήρηση αποτελεσματικής οπτικής αντίληψης (βλ. παρακάτω).

4.1 Τρέμουλο

Το τρέμουλο συχνά αποκαλείται και φυσιολογικός νυσταγμός. Αποτελεί ακούσιες ταλαντωτικές κινήσεις ικανές για να διατηρήσουν τους νευρώνες σε συνεχή λειτουργία. Ουσιαστικά είναι απεριοδικές κυματοειδείς κινήσεις των οφθαλμών με συχνότητα ~80-90 Hz⁵. Αποτελούν τις μικρότερες οφθαλμικές κινήσεις, με πλάτος περίπου όσο η



ΕΙΚΟΝΑ 3. Ακόμα και κατά την προσήλωσή μας σε ένα σημείο, οι οφθαλμοί μας βρίσκονται σε συνεχή κίνηση. Αυτές τις εκούσιες κινήσεις μπορούμε να τις αντιληφθούμε μέσω του φαινομένου του μετεικάσματος (after-image effect). Εστιάζοντας στη μαύρη κλίδα για περίπου μισό λεπτό και αμέσως μετά στην άσπρη, γίνονται αντιληπτές οι οφθαλμικές κινήσεις προσήλωσης (από Verheijen, 1961).

διάμετρος ενός κωνίου στην περιοχή του βοθρίου (~0.5 arcmin). Είναι αρκετά δύσκολο να καταγραφούν με ακρίβεια καθώς τα πλάτη και οι συχνότητες τους είναι συνήθως στο εύρος του θορύβου των συστημάτων καταγραφής.

Η ακριβής συνεισφορά τους στην υποστήριξη της όρασης δεν έχει ακόμα προσδιοριστεί. Πολύ σημαντικό είναι το γεγονός ότι η συχνότητά τους είναι μεγαλύτερη από τη μέγιστη διακριτική χρονική συχνότητα (η συχνότητα στην οποία ένα ερέθισμα που αναβοσβήνει "φαίνεται" σταθερό σε φωτοπικές συνθήκες είναι 60-70 Hz, ίση περίπου με τη χρονική συχνότητα των κωνίων) οπότε το τρέμουλο του ειδώλου είναι αναποτελεσματικό ως ερέθισμα και δεν γίνεται αντιληπτό. Τέλος, έχουν καταγραφεί να είναι ανεξάρτητες στους δύο οφθαλμούς, με πιθανό αποτέλεσμα τον περιορισμό της ικανότητας του συστήματος όρασης να συνδυάζει πληροφορίες από τους δύο αμφιβληστροειδείς, με άμεση επίπτωση στη στερεοσκοπική όραση.

4.2 Κινήσεις διολίσθησης

Είναι αργές καμπυλοειδείς κινήσεις οι οποίες λαμβάνουν χώρα ταυτόχρονα με το τρέμουλο στο χρονικό διάστημα μεταξύ των μικροσακκαδικών κινήσεων. Κατά τη διάρκεια των κινήσεων διολίσθησης το είδωλο του στόχου "μετατοπίζεται" διαμέσου 5-15 φωτοϋποδοχέων. Αρχικά η ύπαρξή τους είχε αποδοθεί στην αστάθεια των οφθαλμοκινητικών μυών και στο γεγονός ότι παίζουν αντισταθμιστικό ρόλο στις μικροσακκαδικές κινήσεις^{6,7}. Εντούτοις, πρόσφατες έρευνες έδειξαν ότι συνεισφέρουν σημαντικά στην ακρίβεια της προσήλωσης, ακόμα και κατά την απουσία των μικροσακκαδικών ή σε διαστήματα κατά τα οποία η αντιστάθμιση από τις μικροσακκαδικές είναι σχετικά ανεπαρκής⁸. Τέλος, όπως και το τρέμουλο έτσι και οι κινήσεις διολίσθησης μπορεί να προέρχονται από το θόρυβο και τη μεταβλητότητα των νευρικών αποκρίσεων⁹ με άμεση επιρροή στους οφθαλμικούς μυς.

4.3 Μικροσακκαδικές κινήσεις

Οι μικροσακκαδικές είναι μικρές, απότομες, ακούσιες, συζυγείς κινήσεις οι οποίες παρουσιάζονται κατά τη διάρκεια της προσήλωσης. Ουσιαστικά μεταφέρουν το αμφιβληστροειδικό είδωλο διαμέσου μερικών δεκάδων φωτοϋποδοχέων⁷. Το πλάτος της κίνησής τους κυμαίνεται μεταξύ 5-20 arcmin, η συχνότητά τους από 0,1-5 Hz και διάρκειά τους είναι περίπου 25ms⁴. Η ταχύτητά τους εξαρτάται από το πλάτος της κίνησης: όσο μεγαλύτερο είναι το πλάτος της κίνησης τόσο μεγαλύτερη η ταχύτητα. Μικροσακκαδικές κινήσεις έχουν παρατηρηθεί και σε διά-

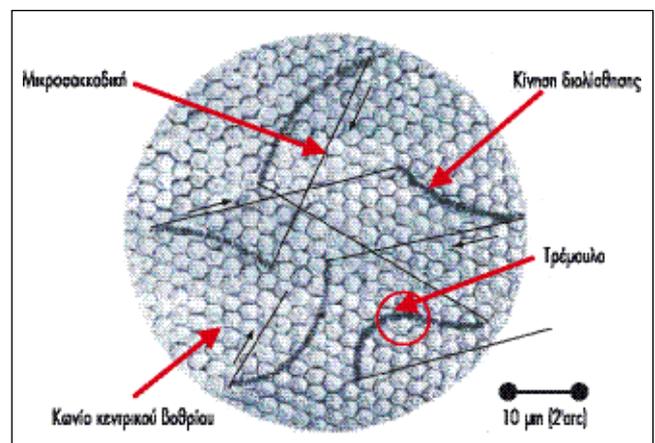
φορα άλλα θηλαστικά εκτός του ανθρώπου και κυρίως σε είδη με πολύ καλή κεντρική όραση.

Ο πιθανότερος ρόλος των μικροσακκαδικών είναι να διορθώνουν μετατοπίσεις των οφθαλμών οι οποίες παράγονται από τις κινήσεις διολίσθησης. Η κατευθυντικότητα και το πλάτος τους εξαρτάται από προηγούμενες μετατοπίσεις του αμφιβληστροειδικού ειδώλου. Για παράδειγμα, αν οι κινήσεις διολίσθησης μεταφέρουν το στόχο προσήλωσης μακριά από το κεντρικό βοθρίο, οι μικροσακκαδικές τείνουν να επαναφέρουν το είδωλο στην αρχική του θέση. Πρόσφατες έρευνες έχουν δείξει ότι ίσως να αντιδρούν στην αδρανοποίηση και την προσαρμογή των φωτοϋποδοχέων σε μια μικρή κλίμακα χρόνου και στη διόρθωση σφαλμάτων προσήλωσης σε μια πιο ευρεία κλίμακα χρόνου.

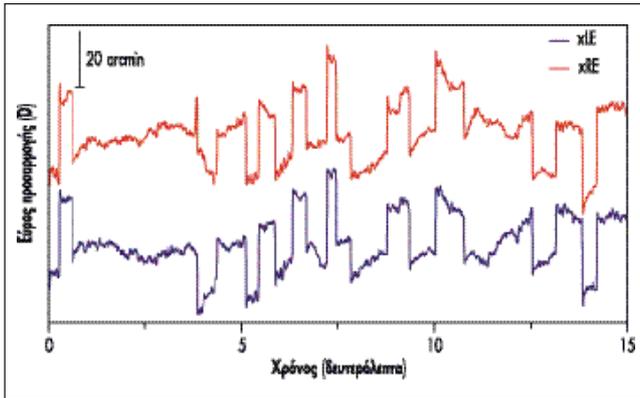
Από τα σχήματα 4 και 5¹⁰ μπορούμε να διαπιστώσουμε ότι το πλάτος του τρέμουλου είναι λίγο μικρότερο από τη διάμετρο ενός κωνίου του κεντρικού βοθρίου, δηλαδή της τάξης των 2,5μm ή οπτικής γωνίας 0,5 arcmin. Αντίστοιχα, το πλάτος των μικροσακκαδικών κινήσεων κυμαίνεται μεταξύ 25-100μm (5-20 arcmin) και των κινήσεων διολίσθησης μεταξύ 12,5-37,5μm (2,5-7,5 arcmin).

4.4 Ο ρόλος των οφθαλμικών κινήσεων προσήλωσης

Ο ρόλος των οφθαλμικών κινήσεων κατά τη διάρκεια που προσηλώνουμε σε ένα στόχο (αλλά και κατά τη διάρκεια που ανιχνεύουμε το οπτικό μας περιβάλλον) είναι πολύ σημαντικός για τη λειτουργικότητα της όρα-



ΕΙΚΟΝΑ 4. Οφθαλμικές κινήσεις προσήλωσης σε σχέση με το μέγεθος των κωνίων στον κεντρικό αμφιβληστροειδή. Το είδωλο οδηγείται προς το κεντρικό βοθρίο μέσω των μικροσακκαδικών κινήσεων (ευθείες μαύρες γραμμές) μετά από την απομάκρυνσή του από εκεί από τις κινήσεις διολίσθησης (καμπυλοειδείς γραμμές). Οι μικρές ταλαντωτικές κινήσεις που λαμβάνουν χώρα ταυτόχρονα με τις κινήσεις διολίσθησης αποτελούν το τρέμουλο (από Pritchard, 1961).

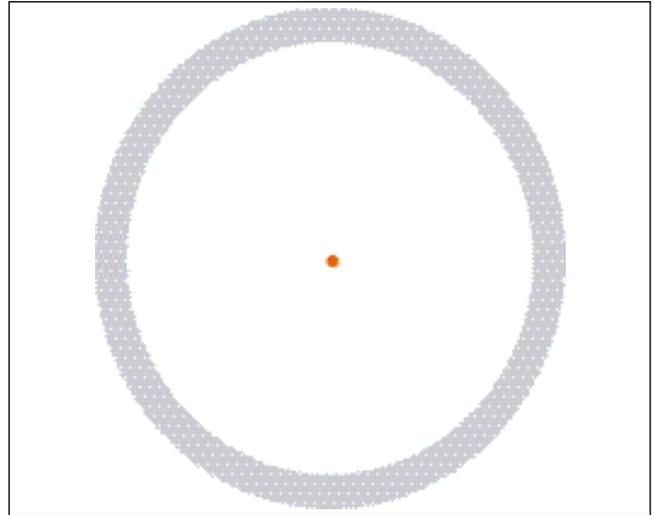


ΕΙΚΟΝΑ 5. Οριζόντιες οφθαλμικές κινήσεις κατά την προσήλωση σε ένα στόχο για 15 δευτερόλεπτα. Οι κινήσεις καταγράφηκαν με ένα υπέρυθρο ανιχνευτή (Eyelink II, SR Research). Τα είδη οφθαλμικών κινήσεων περιγράφονται στο Σχήμα 4.

σης. Η διάταξη των νευρώνων στον αμφιβληστροειδή κυρίως ανιχνεύει και συγκρίνει αλλαγές (π.χ. στη φωτεινότητα, στη χρωματικότητα) ενός αντικειμένου και αγνοεί κατά ένα μεγάλο μέρος τις φωτεινές εντάσεις που είναι σταθερές είτε στο διάστημα (χώρο) είτε στο χρόνο. Με άλλα λόγια, οποιαδήποτε απότομη αλλαγή στην ένταση της αμφιβληστροειδικής εικόνας καταχωρείται και διαβιβάζεται, ενώ χαρακτηριστικά που είναι σταθερά, όπως η συνολική ή η μέση τιμή φωτεινότητας, "ακυρώνονται".

Ως αποτέλεσμα, θα περιμέναμε στάσιμες εικόνες να προκαλούν "νευρωνική προσαρμογή" (αδρανοποίηση των οπτικών νευρώνων)¹¹ με αποτέλεσμα την αποτυχία της οπτικής μας αντίληψης (Εικόνα 6). Στην πραγματικότητα, όμως, η νευρωνική προσαρμογή αποφεύγεται λόγω του ότι η εικόνα που προβάλλεται στον αμφιβληστροειδή δεν είναι ποτέ σταθερή εξαιτίας της συνεχούς ακούσιας και εκούσιας κίνησης των ματιών μας ακόμα και όταν προσηλώνουμε το βλέμμα μας σε ένα ακίνητο στόχο. Τα υποδεκτικά πεδία στην περιοχή της κεντρικής περιοχής του αμφιβληστροειδούς είναι τόσο μικρά ώστε το τρέμουλο και οι κινήσεις διολίσθησης μπορούν και εξαλείφουν την αδρανοποίηση των νευρώνων ακόμα και κατά την απουσία των μικροσακκαδικών κινήσεων¹². Αδιευκρίνιστο βέβαια παραμένει αν διαφέρει ο ρόλος των μικροσακκαδικών κινήσεων από αυτόν του τρέμουλου και των κινήσεων διολίσθησης. Το πιο πιθανό είναι ότι οι μικροσακκαδικές κινήσεις είναι περισσότερο σημαντικές για την περιφερική όραση και το τρέμουλο, ενώ οι κινήσεις διολίσθησης είναι περισσότερο σημαντικές για την κεντρική όραση.

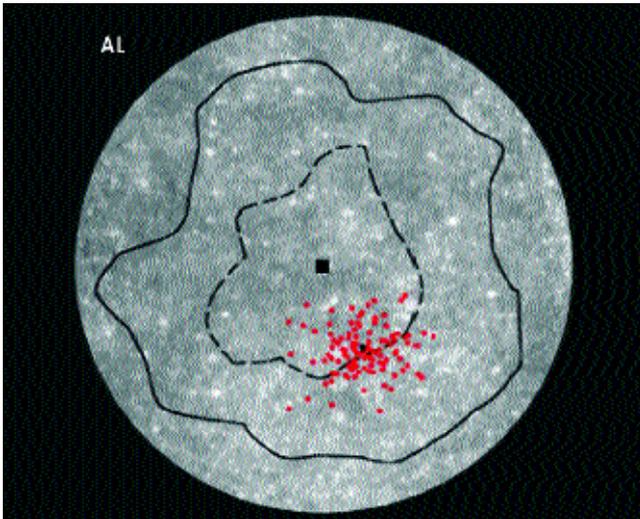
Παλαιότερες έρευνες¹³ έδειξαν ότι στις περιπτώσεις που το κεφάλι είναι σταθεροποιημένο, δηλαδή απουσία των ακούσιων μικροκινήσεων της κεφαλής, οι εξεταζό-



ΕΙΚΟΝΑ 6. Ο Troxler το 1804 παρατήρησε ότι κατά την προσήλωση, αντικείμενα που βρίσκονται στην περιφέρεια του οπτικού μας πεδίου εξαφανίζονται σταδιακά (Troxler's effect). Αργότερα ο Clarke (1961) συσχέτισε το παραπάνω φαινόμενο με τα φαινόμενα νευρωνικής προσαρμογής. Κάτω από συνθήκες προσεκτικής προσήλωσης, το εύρος των κινήσεων διολίσθησης και των μικροσακκαδικών κινήσεων είναι μικρότερο από το μέγεθος των υποδεκτικών πεδίων στην περιφέρεια του αμφιβληστροειδούς και για αυτό δεν αποτελούν σημαντικό ερέθισμα για την αποφυγή της νευρωνικής προσαρμογής και της εξαφάνισης περιφερικών εικόνων, ιδίως αν αυτές έχουν χαμηλό contrast. Ένα παράδειγμα του φαινομένου Troxler αποτελεί η παραπάνω εικόνα. Μετά από προσήλωση στον πορτοκαλί στόχο για λίγα δευτερόλεπτα ο κυκλικός δίσκος που την περιβάλλει εξαφανίζεται σταδιακά, και ο στόχος θα φαίνεται να περιβάλλεται από ένα λευκό πεδίο. Με την έναρξη των κινήσεων των οφθαλμών ο κύκλος ξαναγίνεται αντιληπτός.

μενοι έχαναν συχνά το στόχο προσήλωσης. Μερικά χρόνια αργότερα, με την πραγματοποίηση της πρώτης ακριβούς καταγραφής των κινήσεων προσήλωσης,¹⁴ αποδείχθηκε ότι οι συνεχείς μικροκινήσεις της κεφαλής κατά την προσήλωση παίζουν σημαντικό ρόλο στην αποφυγή της νευρωνικής προσαρμογής. Είναι αναμενόμενο ότι οι κινήσεις της κεφαλής είναι αυξημένες όταν είμαστε όρθιοι ή όταν καθόμαστε χωρίς το κεφάλι μας να είναι σταθεροποιημένο. Σημαντική όμως είναι η παρατήρηση ότι ένα μέρος αυτών των κινήσεων αντισταθμίζεται από τις οφθαλμικές κινήσεις προσήλωσης (οι οποίες αυξάνονται σημαντικά σε όρθια και καθιστή θέση), αν και η κίνηση του αμφιβληστροειδικού ειδώλου παραμένει σημαντική.

Μια άλλη παρατήρηση αφορά το κέντρο προσήλωσης¹⁵. Αν και μέχρι πρόσφατα επιστεύετο ότι αυτό θα συνέπιπτε με το σημείο όπου παρουσιάζεται η μέγιστη πυκνότητα κωνίων, είναι εμφανές (Εικόνα 7) ότι η αμφιβληστροειδική περιοχή με τη μεγαλύτερη πυκνότητα κωνίων δεν χρησιμοποιείται πάντα για την προσήλωση.



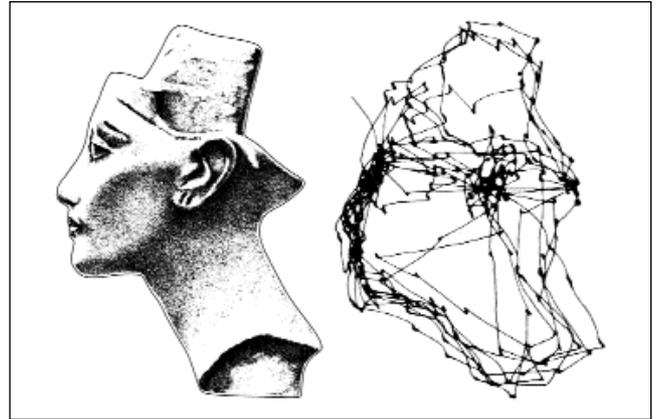
EIKONA 7. Εικόνα (montage) του μωσαϊκού των φωτοϋποδοχέων στην κεντρική μοίρα του αμφιβληστροειδούς. Τα μαύρα τετράγωνα αποτελεί το κέντρο του αμφιβληστροειδούς. Η διακεκομμένη μαύρη γραμμή αντιπροσωπεύει αύξηση της πυκνότητας των κωνίων κατά 5%, και η συνεχής γραμμή αύξηση της πυκνότητας κατά 15%. Οι κόκκινες κουκίδες αποτελούν σημεία προσήλωσης. Είναι εμφανές ότι η αμφιβληστροειδική περιοχή με τη μεγαλύτερη πυκνότητα κωνίων δεν χρησιμοποιείται πάντα, όπως αρχικά πιστευόταν, για την προσήλωση. Η κλίμακα αντιστοιχεί σε 50 μm (από Putnam et al., 2005).

5. ΣΑΚΚΑΔΙΚΕΣ ΚΙΝΗΣΕΙΣ

Οι σακκαδικές κινήσεις αποτελούν εκούσιες κινήσεις των ματιών (>από 100.000 ημερησίως) με τις οποίες "σαρώνουμε" μια εικόνα κατά την παρατήρηση¹⁶, ή μετακινούμε ένα αντικείμενο ενδιαφέροντος στο κεντρικό βοθρίο (Εικόνα 8). Είναι οι πιο γρήγορες κινήσεις από όλες τις κινήσεις του ανθρωπίνου σώματος (ταχύτητα $\sim 700^\circ/\text{sec}$) και είναι πολύ σύντομες (~ 50 msec χρόνος απόκρισης). Το πλάτος και η κατεύθυνσή τους είναι εκούσια ($1-20^\circ$) ενώ η ταχύτητά τους είναι ακούσια και καθορίζεται κυρίως από την εκκεντρότητα του στόχου. Τα χρονικά χαρακτηριστικά τους παρουσιάζονται στην Εικόνα 9. Επίσης, έχει αποδειχθεί ότι τόσο η εκκεντρότητα όσο και η προβλεψιμότητα του στόχου καθορίζουν το χρόνο εκπλήρωσής τους. Τέλος, υφίστανται και χωρίς την απαραίτητη ύπαρξη στόχου ακόμα δηλαδή και σε σκοτοπικές συνθήκες, αλλά επηρεάζονται από τα χαρακτηριστικά του στόχου (π.χ. γίνονται πιο αργές για στόχους χαμηλής αντίθεσης και χαμηλής φωτεινότητας).

6. ΟΜΑΛΕΣ ΚΙΝΗΣΕΙΣ ΠΑΡΑΚΟΛΟΥΘΗΣΗΣ

Είναι κινήσεις με τις οποίες μπορούμε να παρακολουθήσουμε ένα κινούμενο αντικείμενο στο οπτικό μας πεδίο και να το "συγκρατήσουμε" εστιασμένο στην κεντρική μοί-



EIKONA 8. Όταν παρατηρούμε ένα αντικείμενο τα μάτια μας ερευνούν συνεχώς περιοχές του αντικειμένου. Η διερεύνηση συνίσταται σε σακκαδικές κινήσεις, ασύλληπτα ταχείες κινήσεις των οφθαλμών μεταξύ των σημείων ενδιαφέροντος της εικόνας. Κατά τη διάρκεια των διερευνητικών αυτών κινήσεων, ολόκληρη η εικόνα κινείται γύρω από τον αμφιβληστροειδή και όμως την αντιλαμβανόμαστε ως στάσιμη. Συνεχής καταγραφή της θέσης των οφθαλμών για 2 λεπτά κατά τη διάρκεια "σάρωσης" της κεφαλής της Αιγύπτιας Βασίλισσας Νεφερτίτης (από Westheimer, 1954).

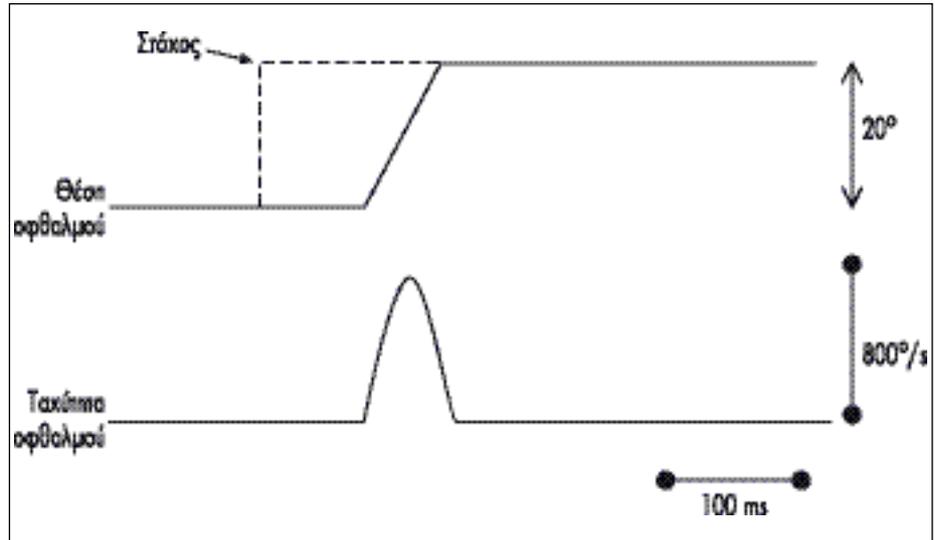
ρα του αμφιβληστροειδούς. Η μέγιστη ταχύτητά τους είναι ~ 100 deg/sec (πολύ μικρότερη από αυτή των σακκαδικών) και ελέγχεται από την ταχύτητα του κινούμενου αντικειμένου. Το σύστημα απαιτεί την ύπαρξη ενός στόχου για τον υπολογισμό της ακριβούς ταχύτητας κίνησης, και γι' αυτό δεν ενεργοποιείται από λεκτική εντολή ή από ένα φανταστικό ερέθισμα. Η προβλεψιμότητα της κίνησης του αντικειμένου (της κατεύθυνσης και στιγμής έναρξης) καθορίζει και την ταχύτητα απόκρισής τους. Η ποιότητα των ομαλών κινήσεων παρακολούθησης επηρεάζονται από το αλκοόλ, την κούραση και την απόσπαση της προσοχής.

Οι σακκαδικές κινήσεις και οι κινήσεις παρακολούθησης έχουν διαφορετικά κεντρικά συστήματα ελέγχου^{17,18}. Αυτό φαίνεται και από το γεγονός όταν ένας στόχος κινείται αντίθετα από το σημείο παρατήρησης και μετά κινείται προς αυτόν (Εικόνα 10). Τότε ο οφθαλμός πραγματοποιεί αρχικά κίνηση παρακολούθησης ακολουθώντας την ταχύτητα του στόχου αλλά στη συνέχεια με μια σακκαδική κίνηση απομακρύνεται για λίγο χρόνο από το στόχο. Η σακκαδική κίνηση δίνει τη δυνατότητα στον οφθαλμό να ρυθμίσει τη θέση του ώστε να "**βρει**" το στόχο και στη συνέχεια να τον **κρατήσει** στο κέντρο της ωχράς, πραγματοποιώντας ομαλή κίνηση παρακολούθησης.

7. ΤΟ ΣΥΣΤΗΜΑ ΚΙΝΗΣΗΣ ΤΗΣ ΚΕΦΑΛΗΣ

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, το οφθαλμοκινητικό σύστημα συνδέεται άμεσα με το σύστημα κίνησης της κε-

ΕΙΚΟΝΑ 9. Χρονικές μεταβολές της θέσης (πάνω) και της ταχύτητας (κάτω) των οφθαλμών κατά την πραγματοποίηση σακκαδικής κίνησης (με διεκεκομμένες γραμμές απεικονίζεται η θέση και η ταχύτητα του στόχου). Περίπου 140 ms μετά την παρουσίαση του ερεθίσματος οι δύο οφθαλμοί κινούνται γρήγορα προς το ερέθισμα (διάρκεια κίνησης περίπου 40-50 ms). Το εύρος των σακκαδικών στην καθημερινή μας ενασχόληση δεν ξεπερνά τις 20 μοίρες (για πιο περιφερικούς στόχους κινούμε και την κεφαλή) ενώ οι ταχύτητά τους φτάνει περίπου μέχρι τις 800°/sec. Οι σακκαδικές κινήσεις στους δύο οφθαλμούς είναι σχεδόν όμοιες.



φαλής, με αποτέλεσμα, όταν προσπαθούμε να εντοπίσουμε αντικείμενα ενδιαφέροντος στο οπτικό μας πεδίο, ιδιαίτερα όταν αυτά βρίσκονται περιφερικά στο οπτικό μας πεδίο, να κινούμε ταυτόχρονα και το κεφάλι. Από τη συγχρονισμένη λειτουργία αυτών των δύο συστημάτων εξαρτάται το σύστημα παρατήρησης (gaze system).

Το σύστημα κίνησης της κεφαλής ελέγχεται από δυο ειδών οφθαλμοκεφαλικών αντανακλαστικών: το οπτοκινητικό και το οφθαλμο-αιθουσαίο.

7.1 Οπτοκινητικό αντανακλαστικό - οπτοκινητικός νυσταγμός

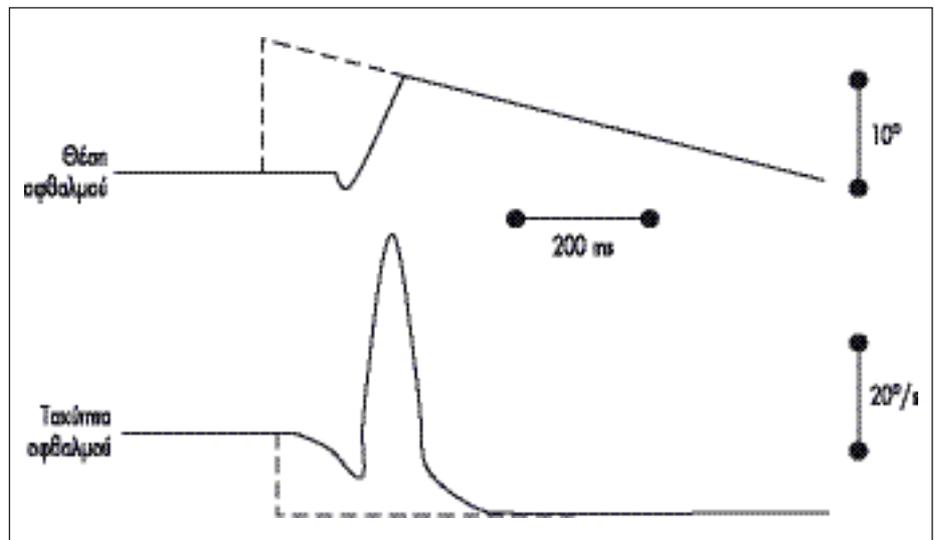
Αποτελείται από διαδοχικές σακκαδικές κινήσεις και ομαλές κινήσεις παρακολούθησης αντίθετης κατεύθυνσης, οι οποίες λαμβάνουν χώρα όταν προσπαθούμε να προσηλώ-

σουμε σε διαδοχικά περάσματα κινούμενων αντικειμένων ή όταν βρισκόμαστε σε κίνηση και παρατηρούμε σταθερά αντικείμενα (π.χ. όταν βρισκόμαστε σε ένα τρένο και προσπαθούμε να παρακολουθήσουμε μη-κινούμενους στόχους, π.χ. δέντρα). Οι κινήσεις παρακολούθησης αποτελούν την αργή φάση και οι σακκαδικές τη γρήγορη φάση μετατόπισης των οφθαλμών στον επόμενο στόχο, συνθέτοντας τον λεγόμενο οπτοκινητικό νυσταγμό (OKN).

7.2 Οφθαλμο-αιθουσαίο αντανακλαστικό

Είναι η πιο αρχέγονη αντανακλαστική κίνηση ελέγχου της προσήλωσης του βλέμματος. Καθοδηγείται από ένα μηχανισμό στο εσωτερικό του αυτιού, τον αιθουσαίο, ο οποίος αποτελείται από τρεις ημικυκλικούς σωλήνες με υγρό που παρέχουν στον εγκέφαλο πληροφορίες σχετικά

ΕΙΚΟΝΑ 10. Χρονικές μεταβολές της θέσης (πάνω) και της ταχύτητας (κάτω) των οφθαλμών κατά την πραγματοποίηση ομαλής κίνησης παρακολούθησης (με διεκεκομμένες γραμμές απεικονίζεται η θέση και η ταχύτητα του στόχου). Η απότομη απομάκρυνση ενός στόχου ο οποίος στη συνέχεια κινείται ομαλά προς την αρχική του θέση, προκαλεί αρχικά μια μικρή κίνηση παρακολούθησης προς στο στόχο και στη συνέχεια μια σακκαδική κίνηση με σκοπό ο οφθαλμός να βρει το στόχο και στη συνέχεια να τον συγκρατήσει εστιασμένο στη fovea με κίνηση παρακολούθησης.



με τη θέση του σώματος και του κεφαλιού στο χώρο. Ο μηχανισμός αυτός λειτουργεί έτσι ώστε να διατηρούμε το είδωλο μιας εικόνας στην κεντρική μούρα του αμφιβληστροειδούς ακόμα και όταν το κεφάλι ή το σώμα κινούνται. Ουσιαστικά τα μάτια στρέφονται σε αντίθετη κατεύθυνση σε σχέση με το κεφάλι ώστε να προσηλώνουν σε κάποιο σταθερό σημείο.

Επειδή το κεφάλι μας έχει μεγαλύτερη αδράνεια, κατά τη διάρκεια μιας συγχρονισμένης κίνησης παρατήρησης, ο "αμφ/δής" φτάνει στο στόχο πολύ πιο γρήγορα από το κεφάλι. Για παράδειγμα, μια μικρή κίνηση παρατήρησης αποτελείται αρχικά από μια σακκαδική κίνηση, ακολουθούμενη από κίνηση της κεφαλής και στη συνέχεια ένα οφθαλμο-αιθουσαίο αντανάκλαστικό το οποίο στρέφει τον οφθαλμό στο κέντρο του οφθαλμικού κόγχου στη νέα του θέση, αντισταθμίζοντας την κίνηση της κεφαλής. Η κίνηση παρατήρησης, σε αυτή την περίπτωση, αποτελεί το άθροισμα των οφθαλμικών και κεφαλικών κινήσεων. Όταν απαιτούνται μεγαλύτερες κινήσεις παρατήρησης, το κεφάλι κινείται στην ίδια κατεύθυνση με τους οφθαλμούς. Επειδή το οφθαλμο-αιθουσαίο αντανάκλαστικό συνήθως κινεί το κεφάλι προς αντίθετη κατεύθυνση από αυτή των οφθαλμών, σε αυτή την περίπτωση καταστέλ-
λεται.

8. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Επειδή κινούμαστε συνεχώς, χρειαζόμαστε ακριβείς πληροφορίες για την αλλαγή της θέσης των αντικειμένων σε σχέση με την κίνησή μας. Ακόμη και όταν δεν κινούμαστε ή τα αντικείμενα που μας ενδιαφέρουν δεν κινούνται, οι εικόνες που σχηματίζονται στον αμφιβληστροειδή βρίσκονται σε συνεχή "κίνηση", διότι οι οφθαλμοί μας και το κεφάλι μας δεν είναι ποτέ τελείως ακίνητα. Το σύστημα όρασης έχει δύο τρόπους για να ανιχνεύει την κίνηση: έναν ο οποίος βασίζεται στην κίνηση της εικόνας (και αποτελεί αντικείμενο άλλης εργασίας) και έναν άλλον ο οποίος βασίζεται στην κίνηση της κεφαλής και των οφθαλ-

ΠΙΝΑΚΑΣ 1

Συγκεντρωτικός πίνακας οφθαλμικών κινήσεων

ΛΕΙΤΟΥΡΓΙΚΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΚΙΝΗΣΕΩΝ	ΕΙΔΗ ΟΦΘΑΛΜΙΚΩΝ ΚΙΝΗΣΕΩΝ	
	Συζυγείς	Μη-συζυγείς
"Συγκράτηση αμφ/κού ειδώλου" (αργή)	Ομαλές κινήσεις παρακ/σης Οπτοκινητικός νυσταγμός (αργή φάση) Οφθαλμο-αιθουσαίο αντανάκλαστικό	Σύγκλιση Απόκλιση Προσαρμογή
"Σάρωση εικόνας" (γρήγορη)	Σακκαδικές κινήσεις Οπτοκινητικός νυσταγμός (γρήγορη φάση)	
"Προσήλωση" (μικροκινήσεις)	Μικροσακκαδικές Κινήσεις διολίσθησης Εκούσιες και ακούσιες οφθαλμικές κινήσεις	Μικροσακκαδικές Κινήσεις διολίσθησης

μών, οι οποίες διεκπεραιώνονται μέσω του "συστήματος παρατήρησης".

Αν και οι πρώτες καταγραφές της θέσης και της κατεύθυνσης κίνησης των οφθαλμών πραγματοποιήθηκαν πριν 70 χρόνια, μόλις τα τελευταία χρόνια αναπτύχθηκαν συστήματα ανίχνευσης και καταγραφής οφθαλμικών κινήσεων (π.χ. video-eye trackers) που βασίζονται σε ακριβείς και επαναλήψιμες τεχνικές. Είναι εμφανές ότι ερευνητικές μελέτες σχετικά με τη λειτουργικότητα του "συστήματος παρατήρησης" θα βοηθήσουν στην κατανόηση του τρόπου με τον οποίο αντιλαμβανόμαστε, αποκωδικοποιούμε και φιλτράρουμε τις οπτικές πληροφορίες από το εξωτερικό "δυναμικό" περιβάλλον.

Summary

The structure and function of the ophthalmokinetic system. Review

**S. PLAINIS, J. VRETTOS,
J. PALLIKARIS**

*Institute of Optic and Vision – University of
Creta*

We live and move in a dynamic visual environment, which is composed of moving or static objects of interest that vary in luminance, colour, size and texture. When we look around, however, our head and body are also moving. Thus we need precise information regarding any change in the position and direction of the objects of interest. Even if our body and head are still when we fixate at a stationary object our eyes are under steady motion. The visual system has two ways to detect movement: the first is based on image motion and the second on the co-ordination of eye and head movements to direct the fovea, which is achieved by the gaze system. This work reviews the structure and the function of the oculomotor and the head movement systems.

Key words: *Ophthalmic movements, saccades, pursuit movements, fixation.*

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Anstis S. Picturing peripheral acuity. *Perception* 1998;27:817-25.
2. Helmholtz HV. *Handbuch der Physiologischen Optik*. Vol. Volume 1, 1856.
3. Verheijen FJ. A simple after image method demonstrating the involuntary multidirectional eye movements during fixation. *Opt Acta (Lond)* 1961;8:309-11.
4. Martinez-Conde S, Macknik SL, Hubel DH. The role of fixational eye movements in visual perception. *Nat Rev Neurosci* 2004;5:229-40.
5. Spauschus A, Marsden J, Halliday DM, et al. The origin of ocular microtremor in man. *Exp Brain Res* 1999;126:556-62.
6. Boyce PR. Monocular fixation in human eye movement. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 1967;167:293-315.
7. Ratliff F, Riggs LA. Involuntary motions of the eye during monocular fixation. *J Exp Psychol* 1950;40:687-701.
8. Nachmias J. Determiners of the drift of the eye during monocular fixation. *J Opt Soc Am* 1961;51:761-6.
9. Cornsweet TN. Determination of the stimuli for involuntary drifts and saccadic eye movements. *J Opt Soc Am* 1956;46:987-93.
10. Pritchard RM. Stabilized images on the retina. *Sci Am* 1961;204:72-8.
11. Troxler D. In: Himly K, Schmidt JA, eds. *Ophthalmologische Bibliothek*. Jena: Springer, 1804.
12. Clarke FJJ. Visual recovery following local adaptation of the peripheral retina. *Optica Acta* 1961;8:121-35.
13. Riggs LA, Ratliff F, Cornsweet JC, Cornsweet TN. The disappearance of steadily fixated visual test objects. *J Opt Soc Am* 1953;43:495-501.
14. Skavenski AA, Hansen RM, Steinman RM, Winterson BJ. Quality of retinal image stabilization during small natural and artificial body rotations in man. *Vision Res* 1979;19:675-83.
15. Putnam NM, Hofer HJ, Doble N, et al. The locus of fixation and the foveal cone mosaic. *J Vis* 2005;5:632-9.
16. Westheimer G. Mechanism of saccadic eye movements. *AMA Arch Ophthalmol* 1954;52:710-24.
17. Carpenter RH. Contrast, probability, and saccadic latency-evidence for independence of detection and decision. *Curr Biol* 2004;14:1576-80.
18. Krauzlis RJ. Recasting the smooth pursuit eye movement system. *J Neurophysiol* 2004;91:591-603.



Πρώτος βιολόγος της αρχαιότητας θεωρείτο ο Αναξίμανδρος ο εκ Μιλήτου (6ος π.Χ. αιών) ο οποίος διετύπωσε τη θεωρία ότι ο άνθρωπος προήλθε από τα ψάρια, δια της εξέλιξεως. Θεωρία την οποία ανέπτυξε δύομιση χιλιάδες χρόνια αργότερα ο Δαρβίνος.

Εκ της συλλογής Γ. Παλημέρη