

Сенсорные системы:

Зрение

Подготовлено по лекциям Bradley Greger, В.В. Шульговского и другим источникам

Анатомия глаза

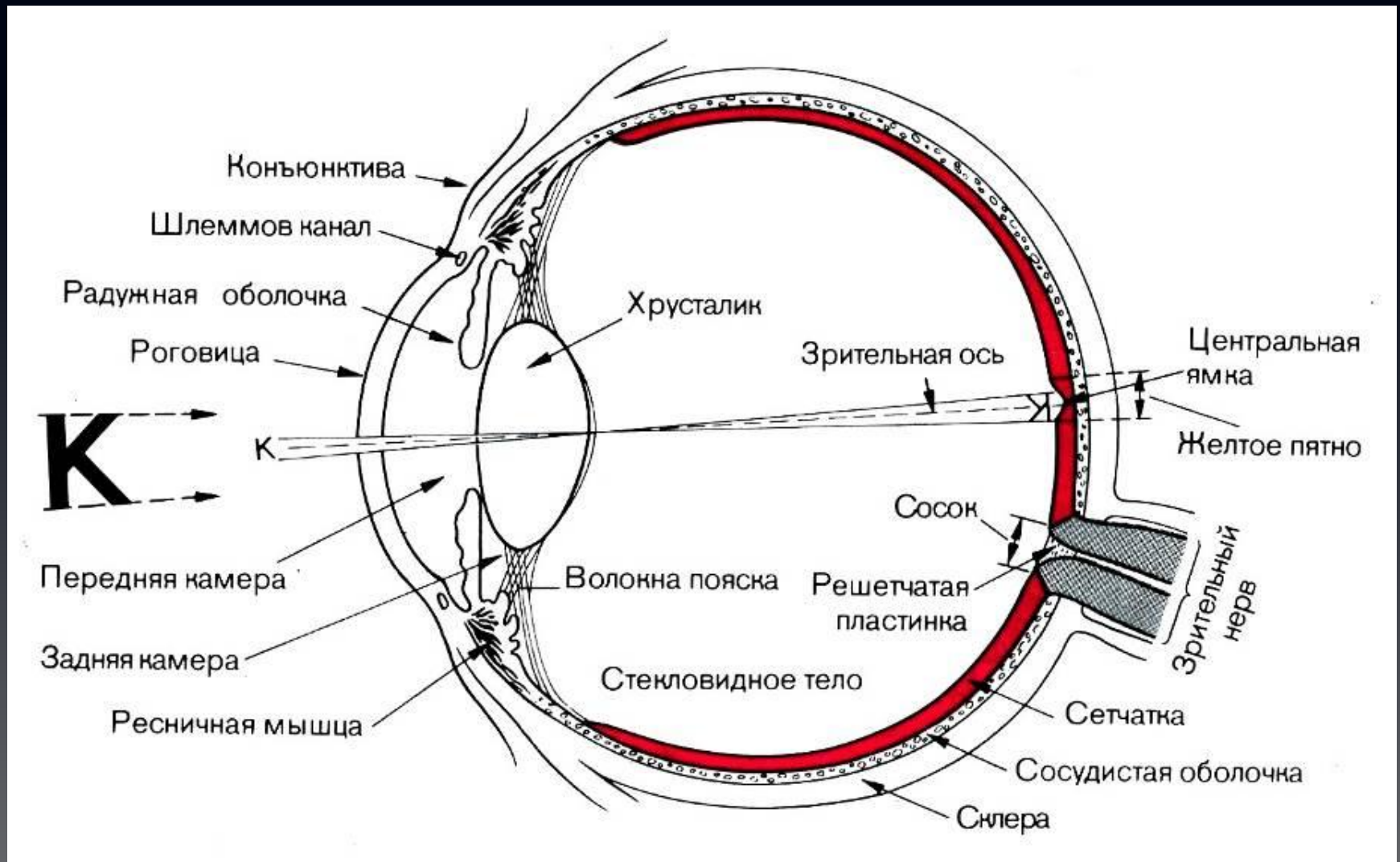
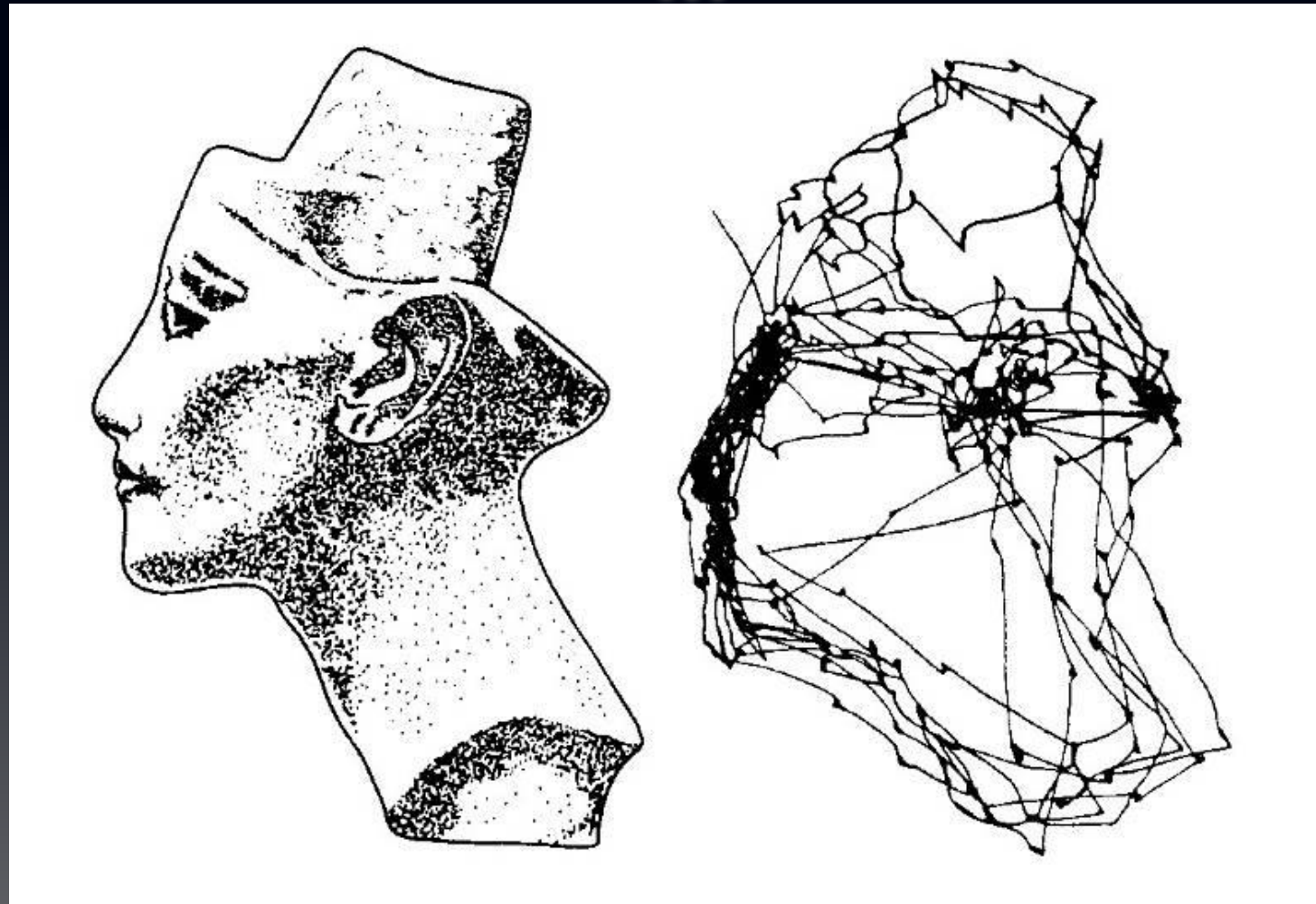


Схема горизонтального сечения глаза.

«Сосок» = оптический диск = зрительный диск ≈ слепое пятно

Центральная ямка = фовеа ≈ желтое пятно



Рассматривание человеком головы Нефертити (по Ярбусу, 1965):
Человек сканирует изображение глазами, последовательно помещая участки изображения на фовеа – область сетчатки с высоким разрешением.

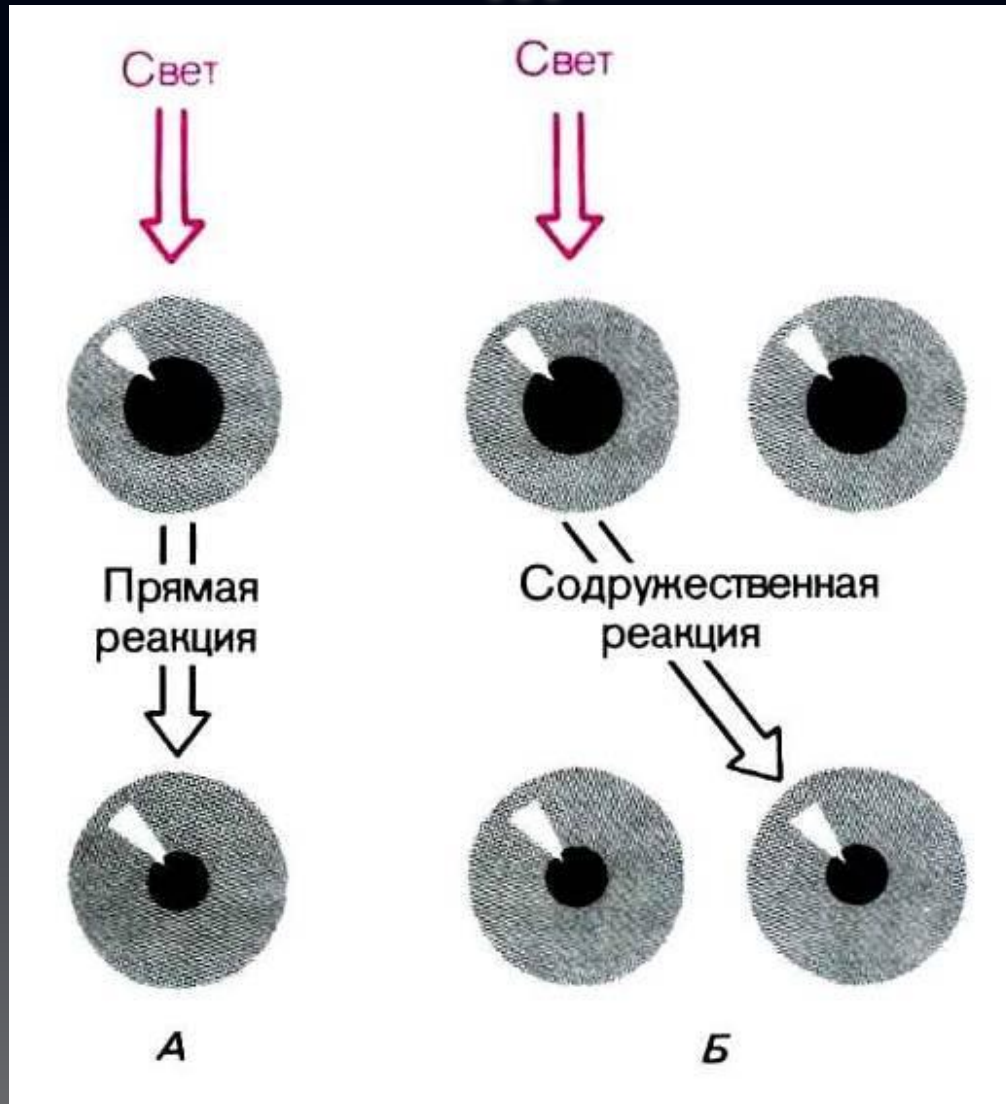
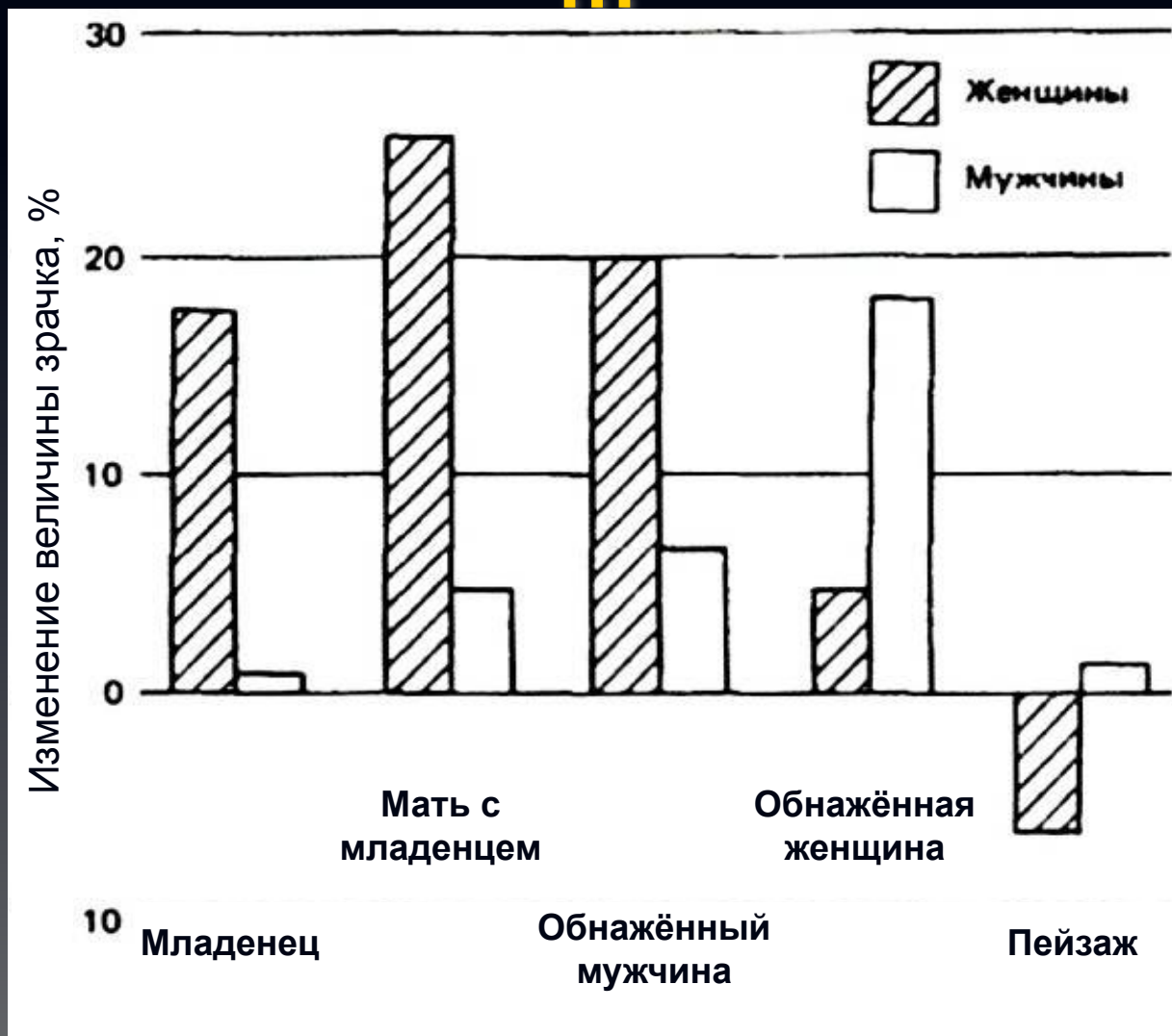
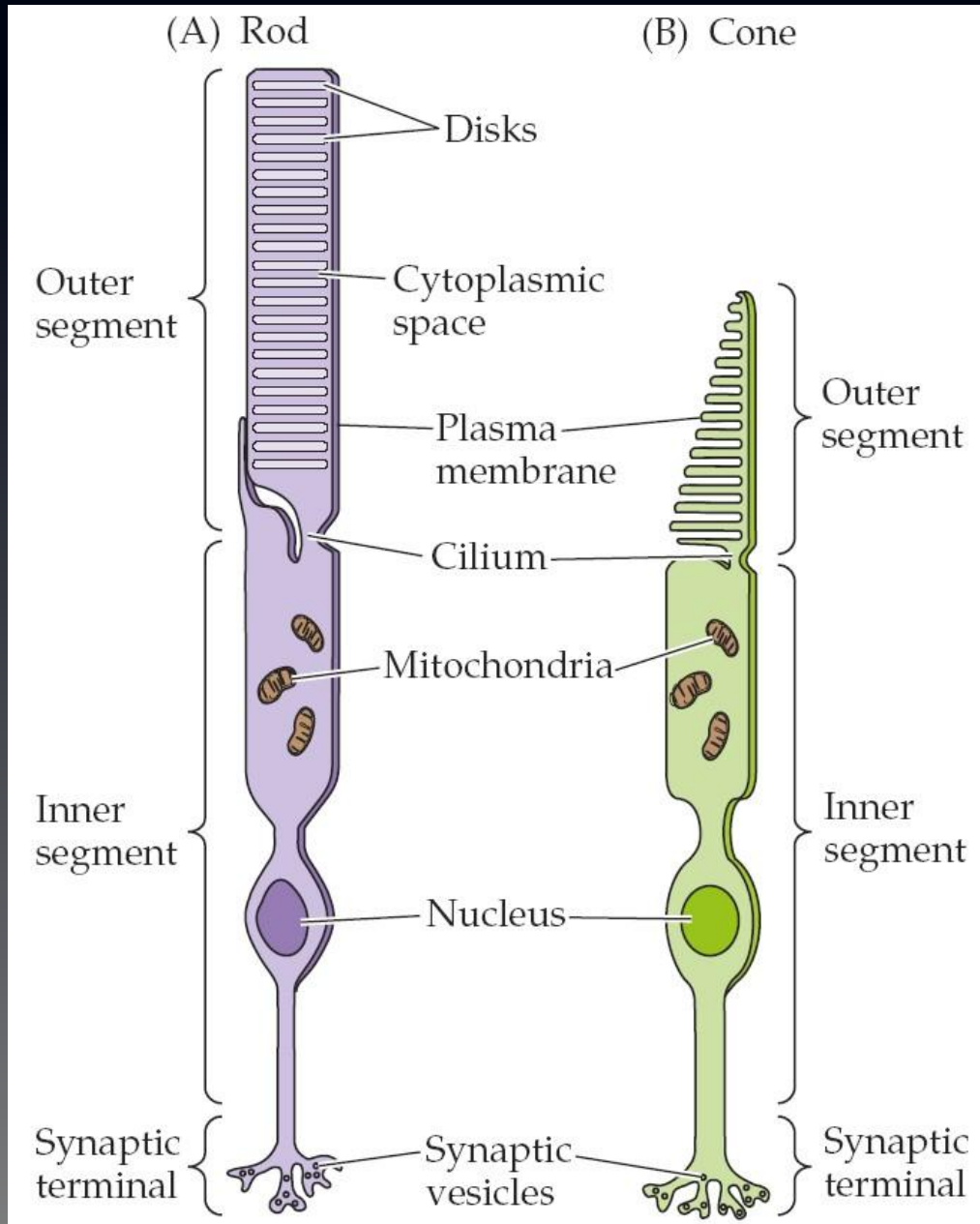


Схема зрачковых рефлексов: прямая и содружественная реакции на свет. По наличию зрачкового рефлекса можно судить, жив ли человек, если он без сознания.



По степени расширения зрачков можно судить об уровне интереса, проявляемого субъектом к данному предмету или человеку. Судя по результатам экспериментов Хесса, интересы женщин заметно отличаются от интересов мужчин. (Hess, 1965)

Сетчатка: фоторецепторы



- Колбочки (cone)
 - Высокая освещённость
 - Цветовое зрение
- Палочки (rod)
 - Низкая освещённость
 - Монохромное зрение
- Фоторецепторы *не генерируют* нервных импульсов (потенциалов действия)

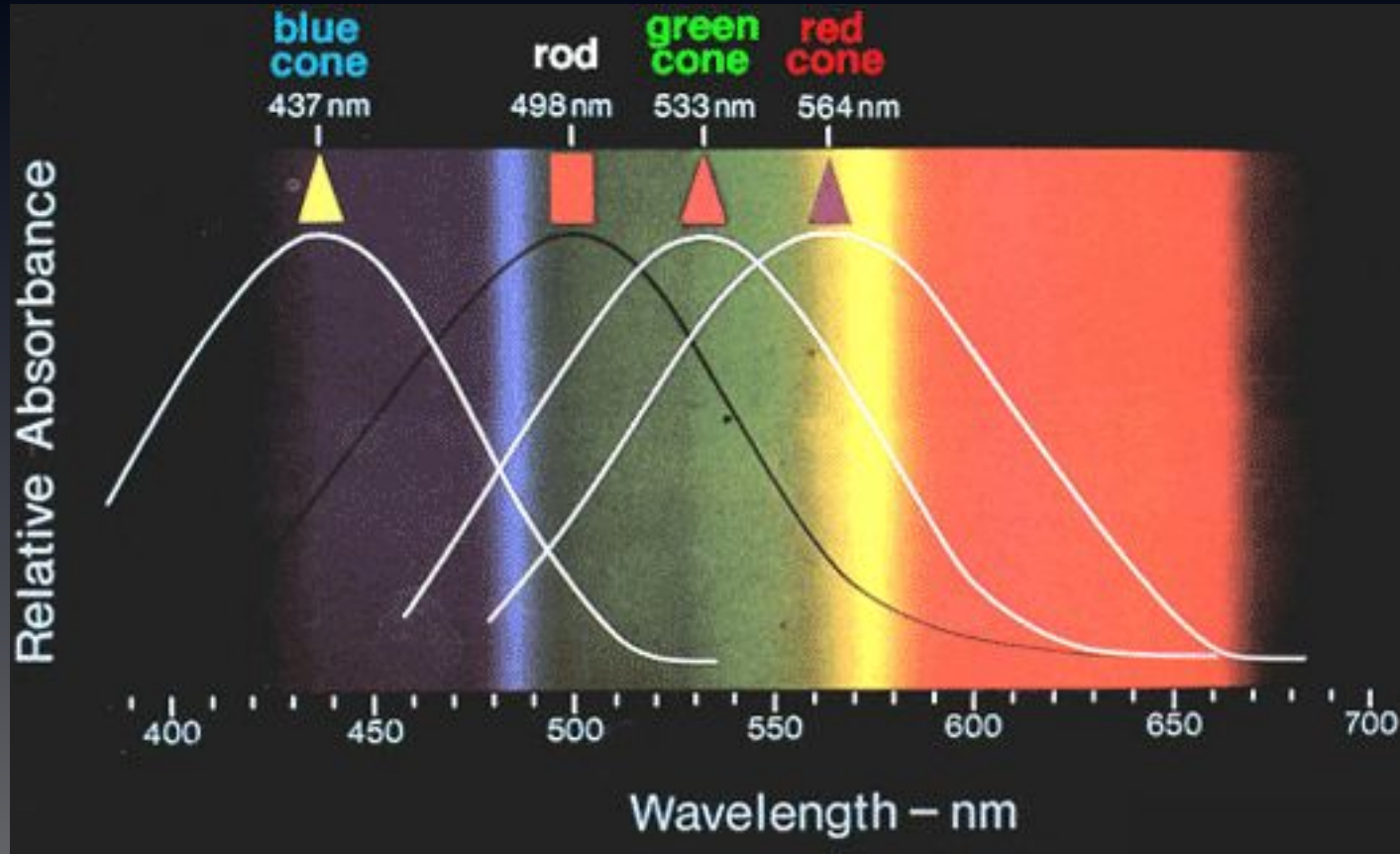
Сетчатка: фоторецепторы

Родопсин (палочки)

- Не даёт информации о цвете

Колбочковый ОПСИН

- Синий
- Зелёный
- Красный



Сетчатка: распределение фоторецепторов

- Колбочки в сетчатке человека

- Относительные плотности палочек (rods) и колбочек (cones)

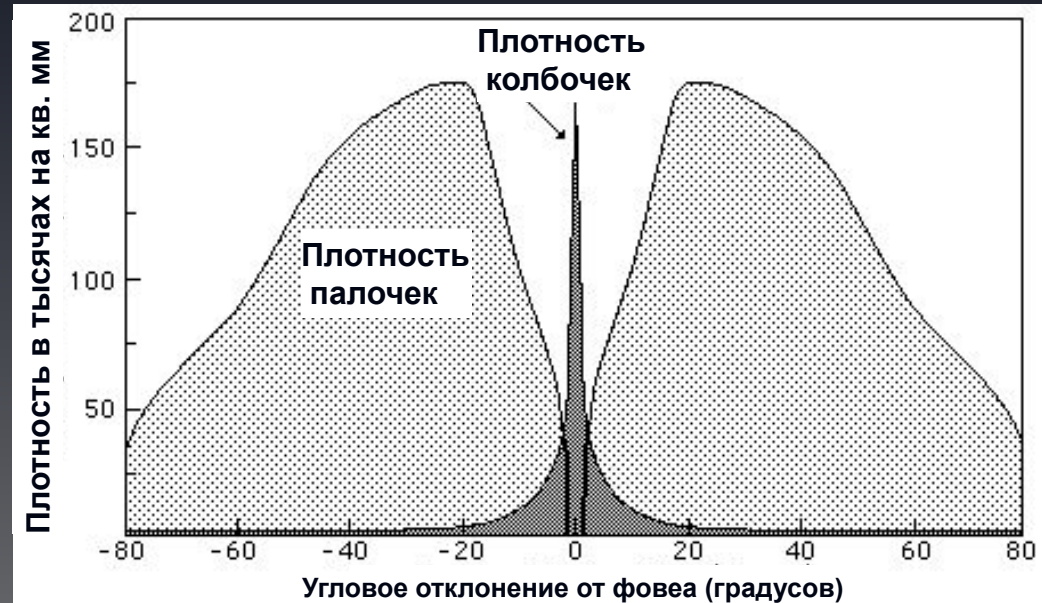
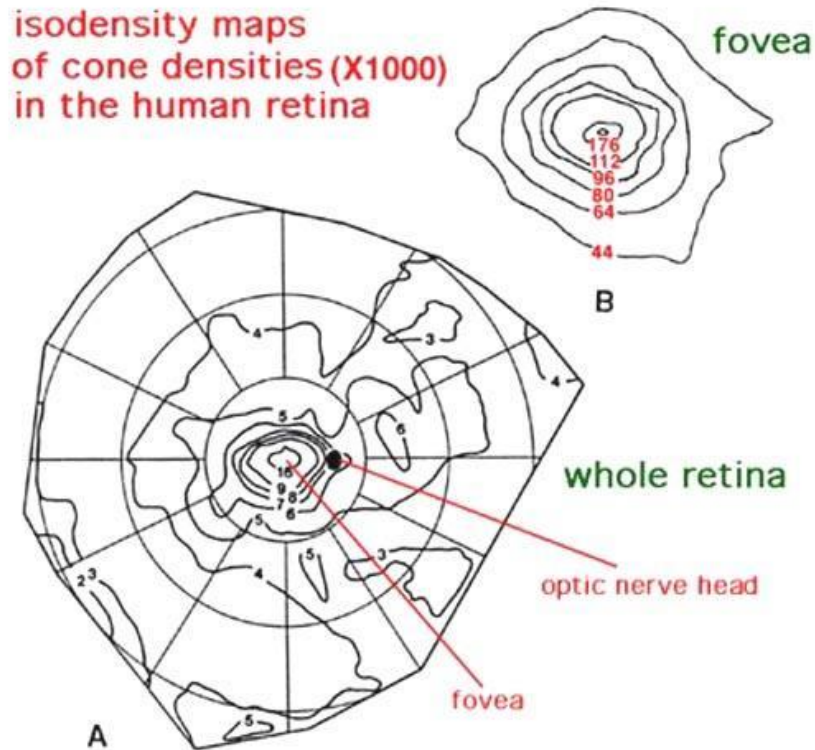
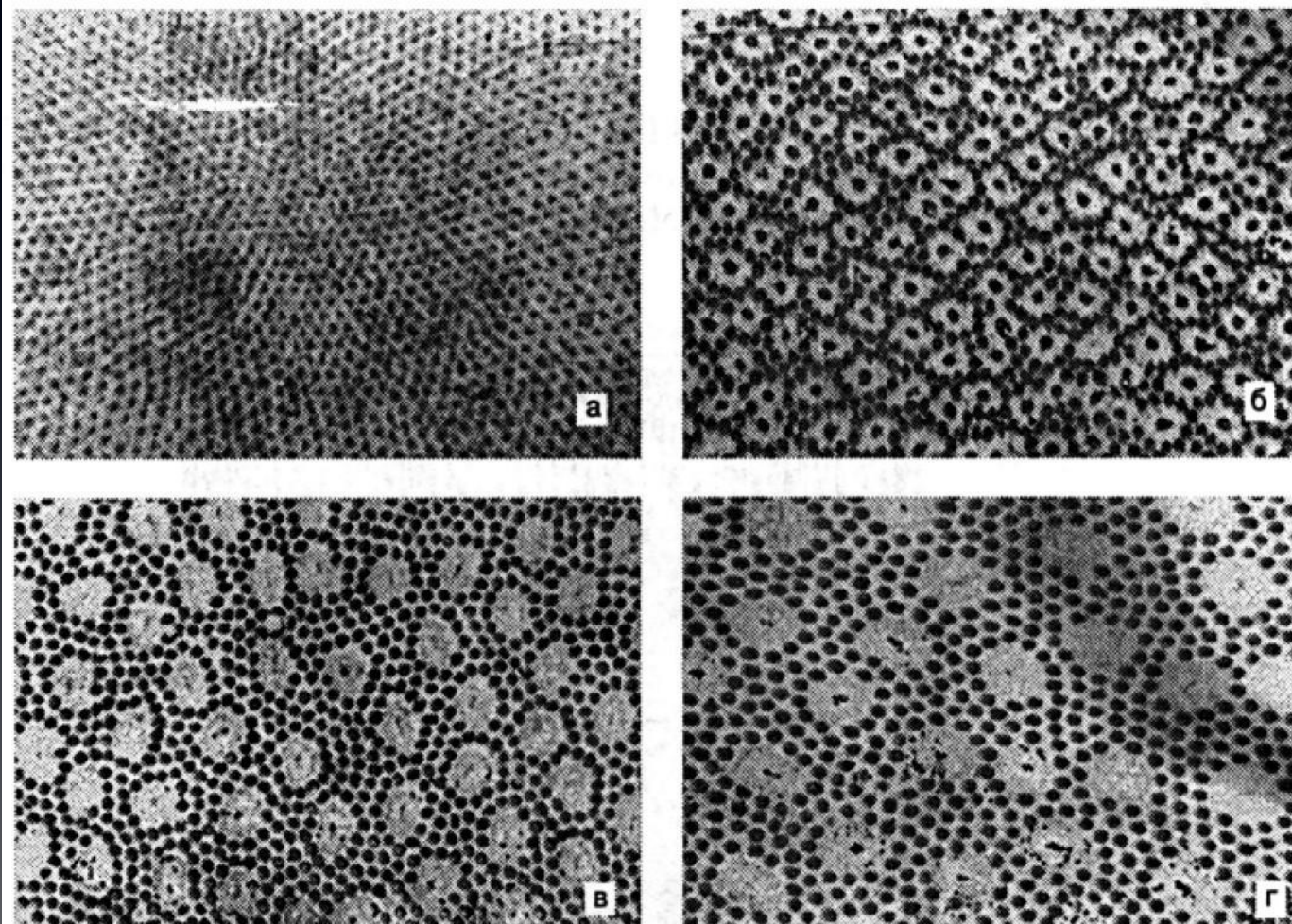


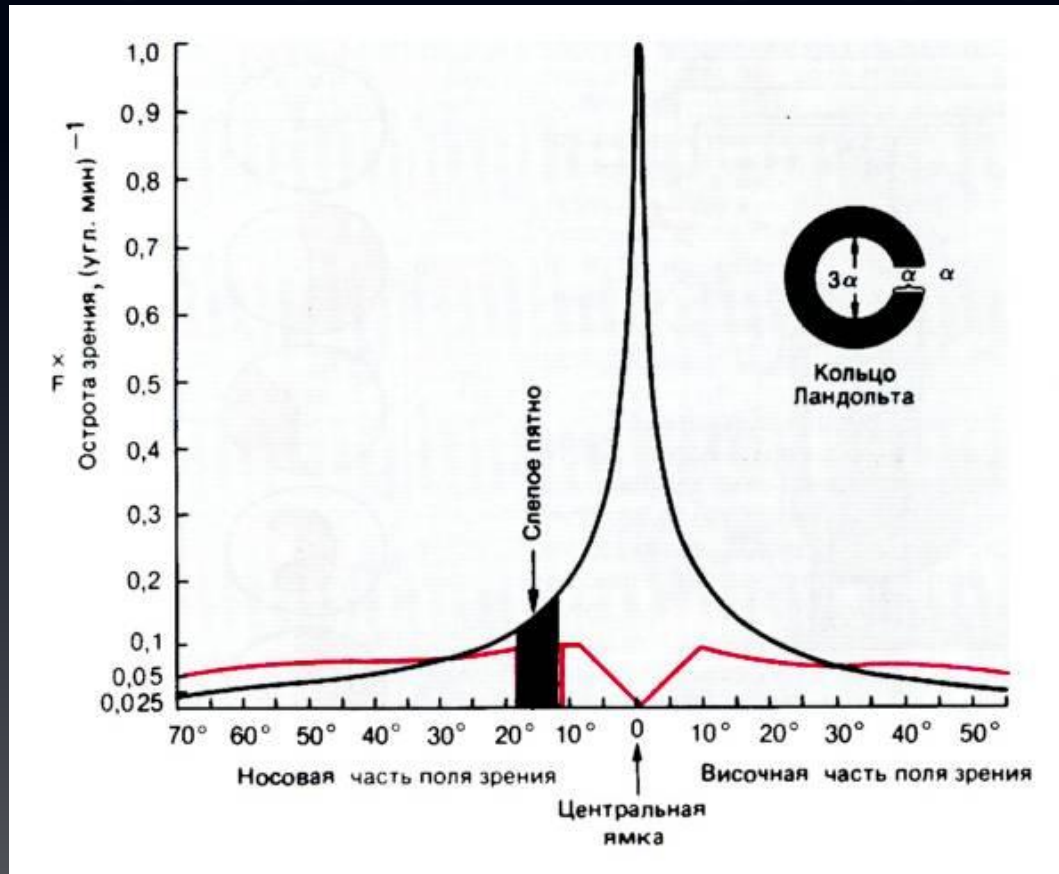
Fig. 21. Cone densities in human retina as revealed in whole mount. The foveal area is enlarged in B. (from Curcio et al., 1987).

Сетчатка: распределение фоторецепторов



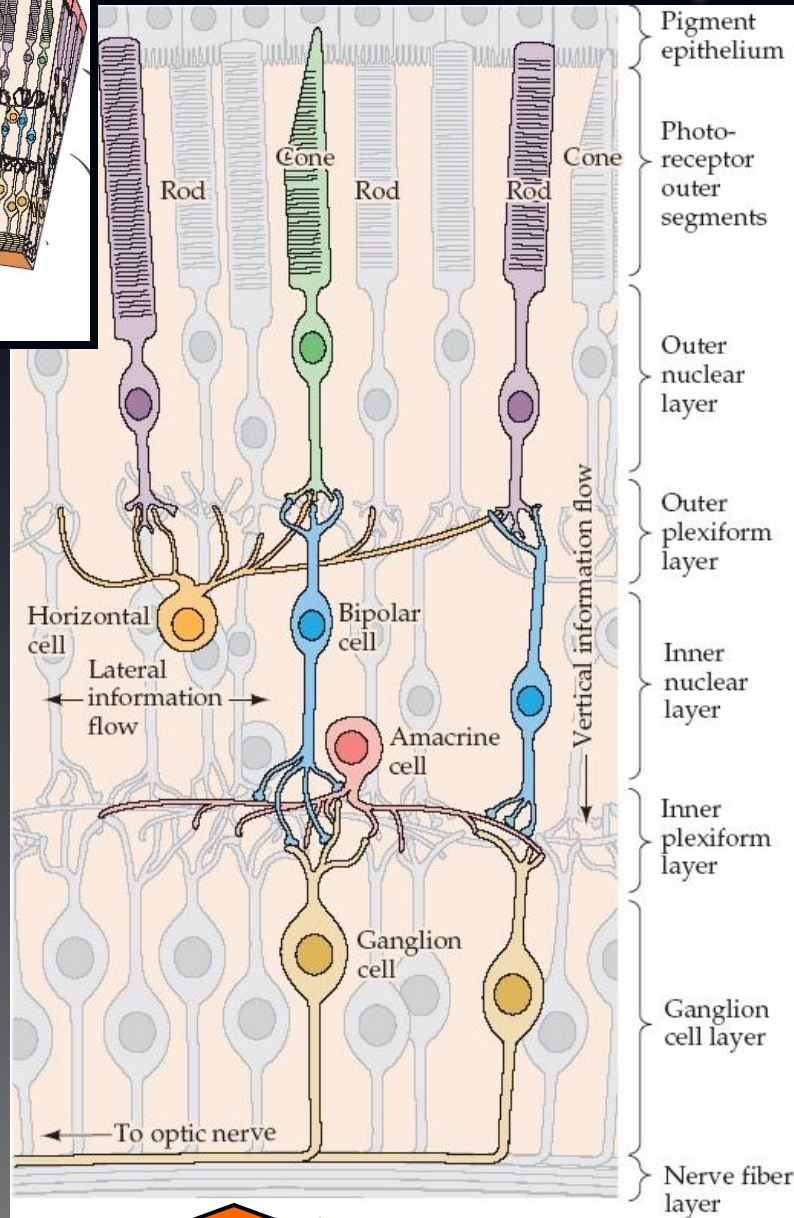
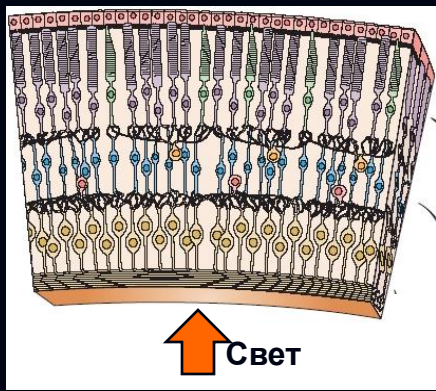
(В) Тангенциальный срез через разные участки сетчатки макака-резуса. Наружные сегменты фоторецепторов перерезаны поперек. (а) Фовеа: отметьте плотно упакованные тонкие колбочки. (б) Парафовеа: наружные сегменты окружены белым пространством — из-за большого диаметра внутренних сегментов. Колбочки окружены наружными сегментами палочек. (в) Средняя периферия: доля палочек по отношению к колбочкам увеличивается. (г) Далекая периферия: доля колбочек значительно уменьшена. Воспроизводится из *Journal of Cell Biology*, 1971, vol. 49, p. 309, с разрешения на авторское право Rockefeller University Press.

Сетчатка: распределение фоторецепторов



Зависимость остроты зрения (ось ординат) от положения стимула в поле зрения (ось абсцисс). Черная кривая — колбочковое зрение, красная — палочковое. Этот рисунок можно использовать для демонстрации наличия слепого пятна. Для этого нужно правым глазом фиксировать крест (над буквой F) с расстояния примерно в 4 раза большего, чем расстояние между крестом и кольцом Ландольта. В этом случае кольцо проецируется на область слепого пятна и становится невидимым.

Сетчатка: строение



Свет падает с этой стороны!

- **Фоторецепторы**
 - Палочки
 - Колбочки
- **Вертикальные соединения**
 - Биполярные клетки
- **Горизонтальные соединения**
 - Горизонтальные клетки
 - Амакриновые клетки
- **Выходной сигнал**
 - Генерируется ганглиозными клетками
 - Первый потенциал действия (электрический импульс) в зрительной системе

Сетчатка: On и Off активация

Фоторецептор

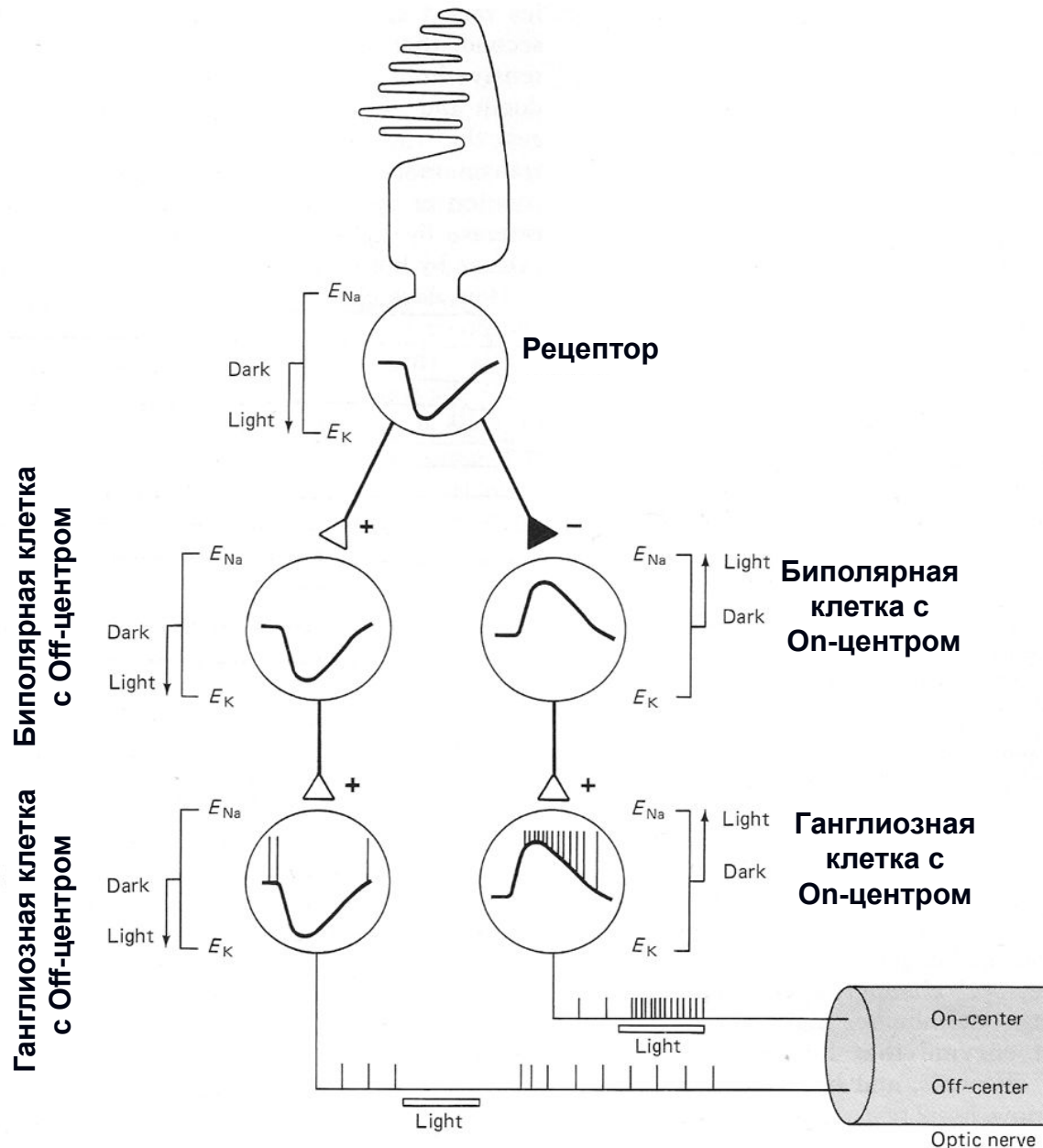
- Единый нейротрансмиттер
- Постоянно выделяется в темноте
- Выделение снижается на свету

Биполярные клетки

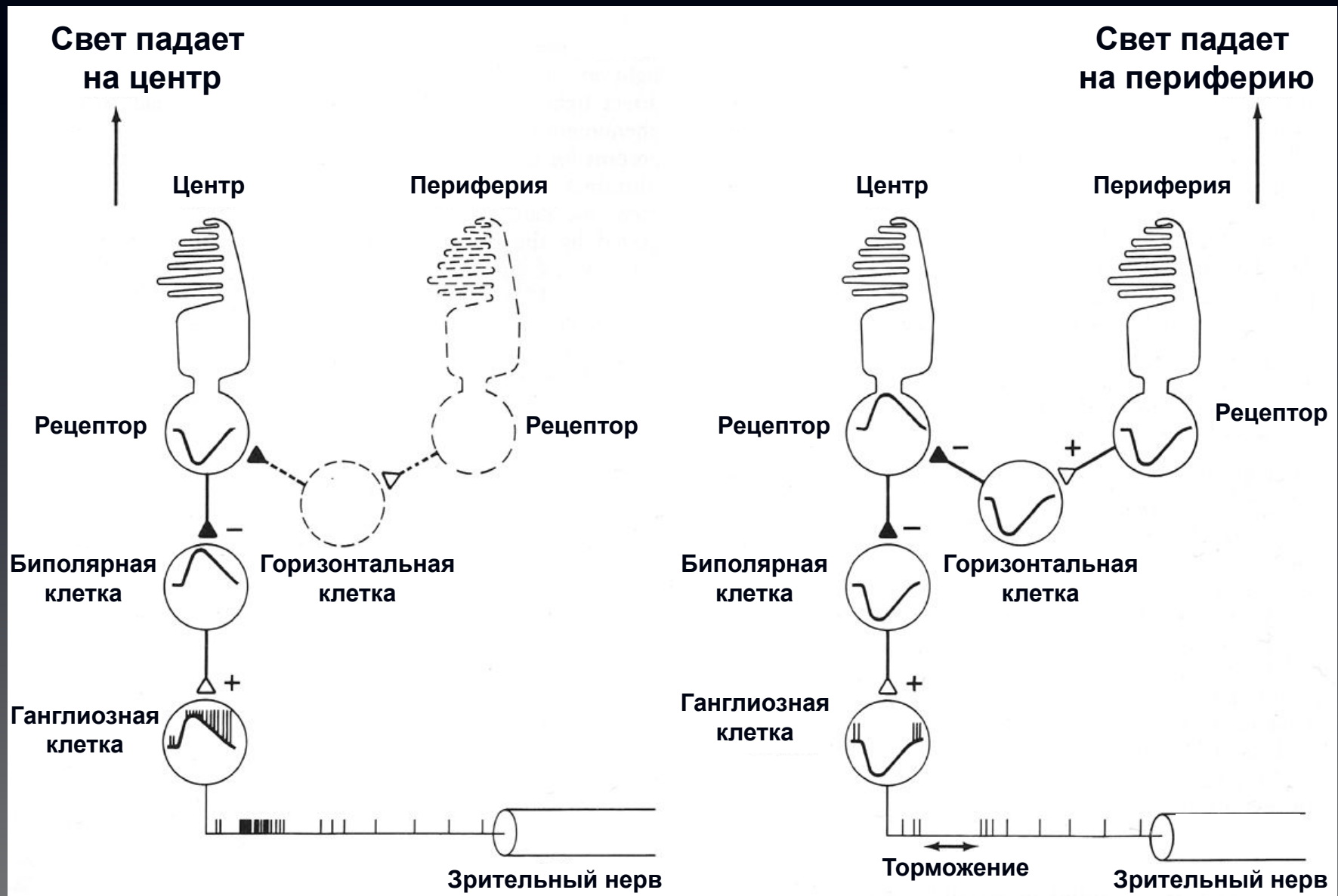
- Off-клетки
 - Возбуждаются нейротрансмиттером
 - Гиперполяризуются* на свету

- On-клетки
 - Тормозятся нейротрансмиттером
 - Деполяризуются* на свету

* - Гиперполяризация клетки приводит к ослаблению/отсутствию выходного сигнала, деполяризация – к усилению.



Сетчатка: антагонизм центр-периферия



- Тормозной интернейрон: горизонтальная клетка

Сетчатка: разнообразные типы амакриновых клеток

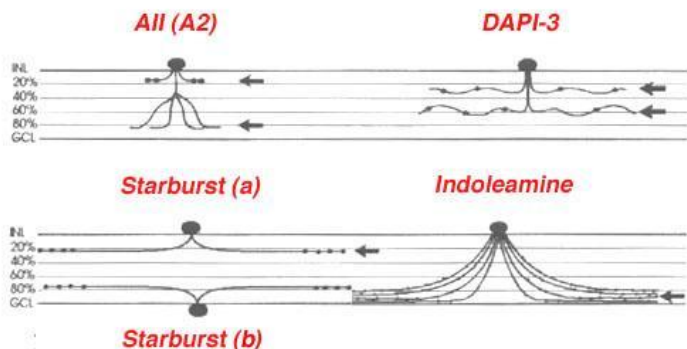


Fig. 4a. Small field and medium field amacrine cells of the rabbit retina. All cells, DAPI-3 cells, starburst type a cells and indoleamine containing cells are shown. Starburst b cells have been added for completeness.

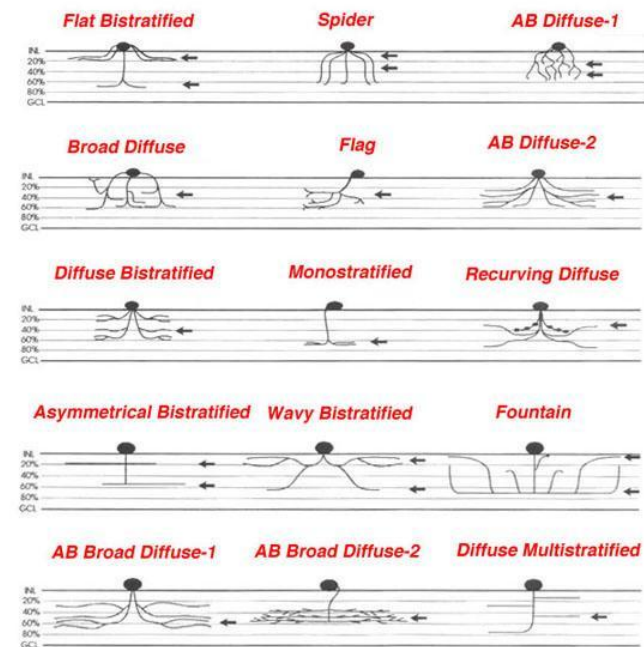


Fig. 4b. Narrow and medium field cells of the rabbit retina.

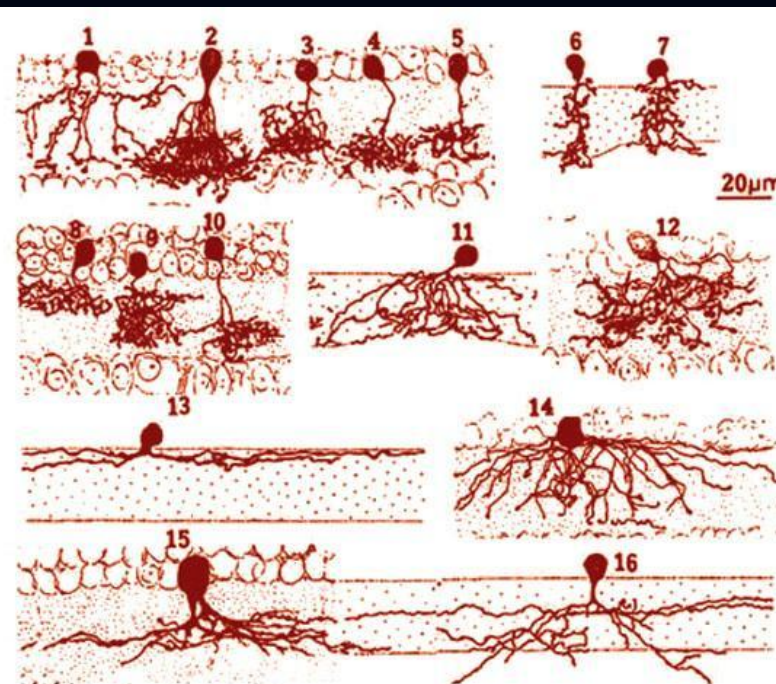
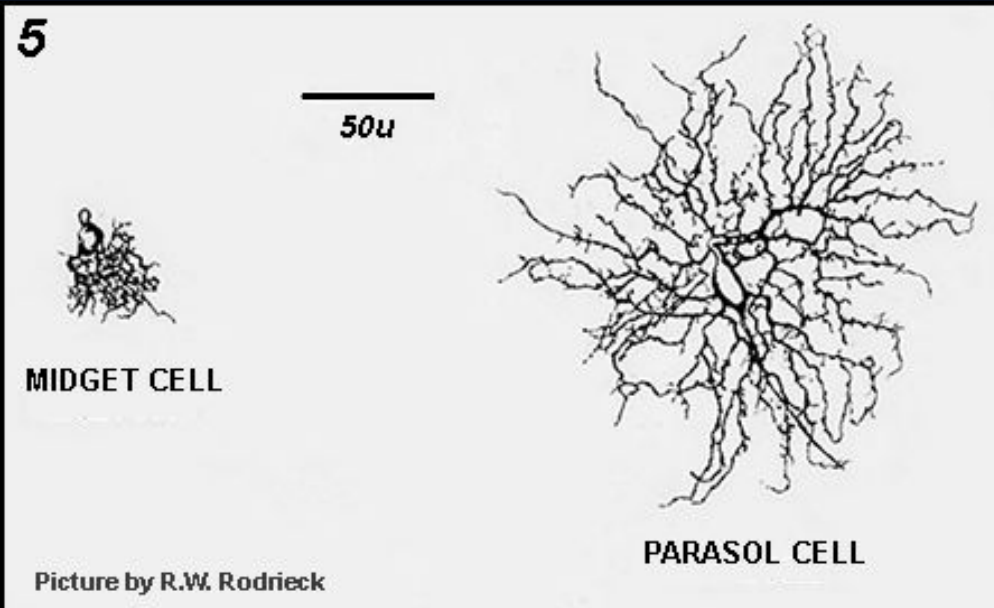


Fig. 6. Stratification patterns of small and medium-field amacrine cells in primate retina (From Polyak, 1941).

- Разнообразная морфология
- Работают в разных слоях
- На разных уровнях сложности
- Обработка зрительной информации начинается ещё в сетчатке

Сетчатка: ганглиозные клетки

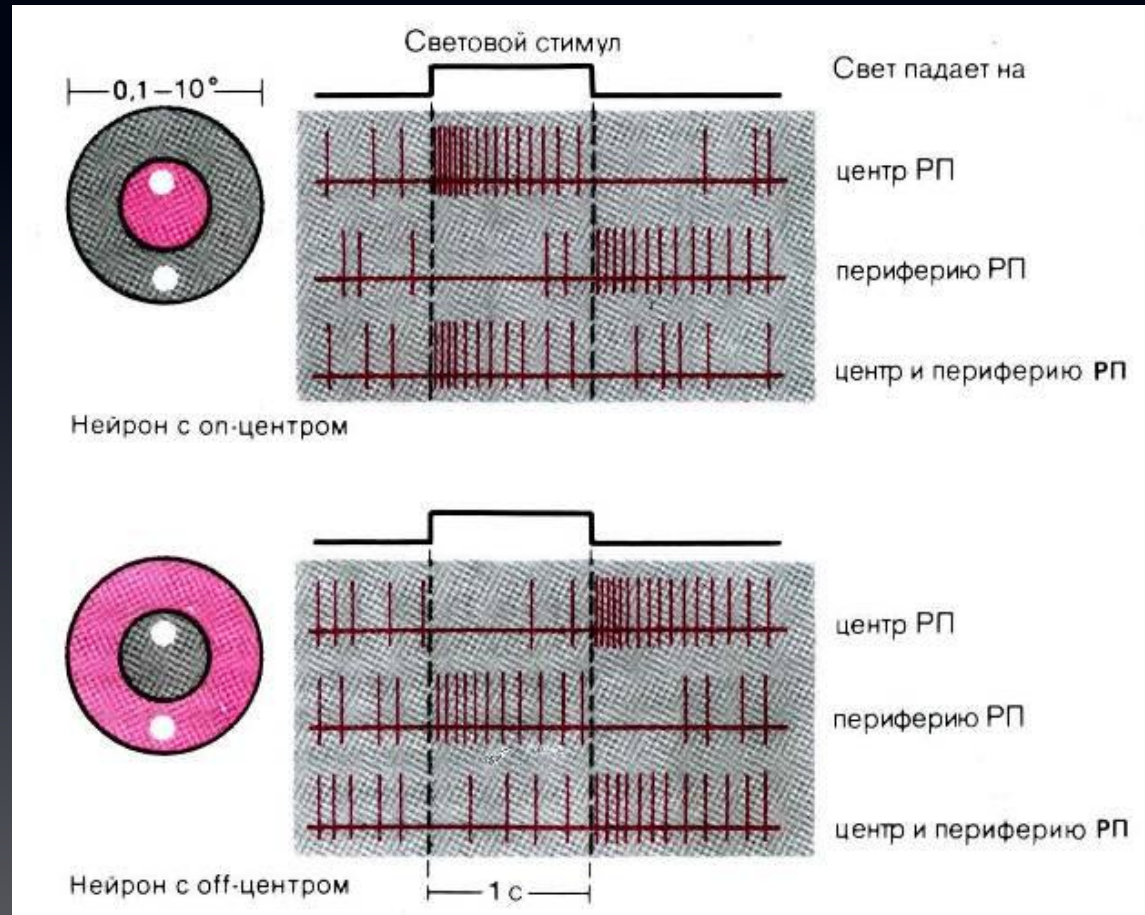
■ Карликовые и зонтичные ганглиозные клетки



- Карликовые клетки (составляют большинство ганглиозных клеток) имеют маленькие дендритные поля, их плотность максимальна в центральной области сетчатки.
- Зонтичные клетки имеют гораздо более крупные дендритные поля и меньшую пространственную плотность.
- Карликовые и зонтичные клетки проецируются соответственно в парвоцеллюлярные и магноцеллюлярные слои наружного колоччатого тела.

- Ганглиозные клетки — выходные элементы сетчатки, их аксоны образуют зрительный нерв;
- Имеют **оппонентную организацию** центра и периферии рецептивных полей.
- Отвечают **только на изменение освещенности** (если глаз остановить, то неподвижное изображение быстро начнет выцветать и исчезнет), и приспособлены для выделения краев, границ и т.п.

Сетчатка: рецептивные поля ганглиозных клеток



Функциональная организация рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки млекопитающих. При анализе рецептивных полей небольшие пятна света (показаны белым) проецировались либо на центр, либо на периферию РП. Световые стимулы вызывают разный ответ у нейронов с on- и off-центром. Когда обе части РП освещены одновременно, возбуждающий и тормозный процессы, связанные с освещением центра и периферии, суммируются. Однако преобладает ответ, вызываемый стимуляцией центра РП.

Сетчатка: рецептивные поля ганглиозных клеток

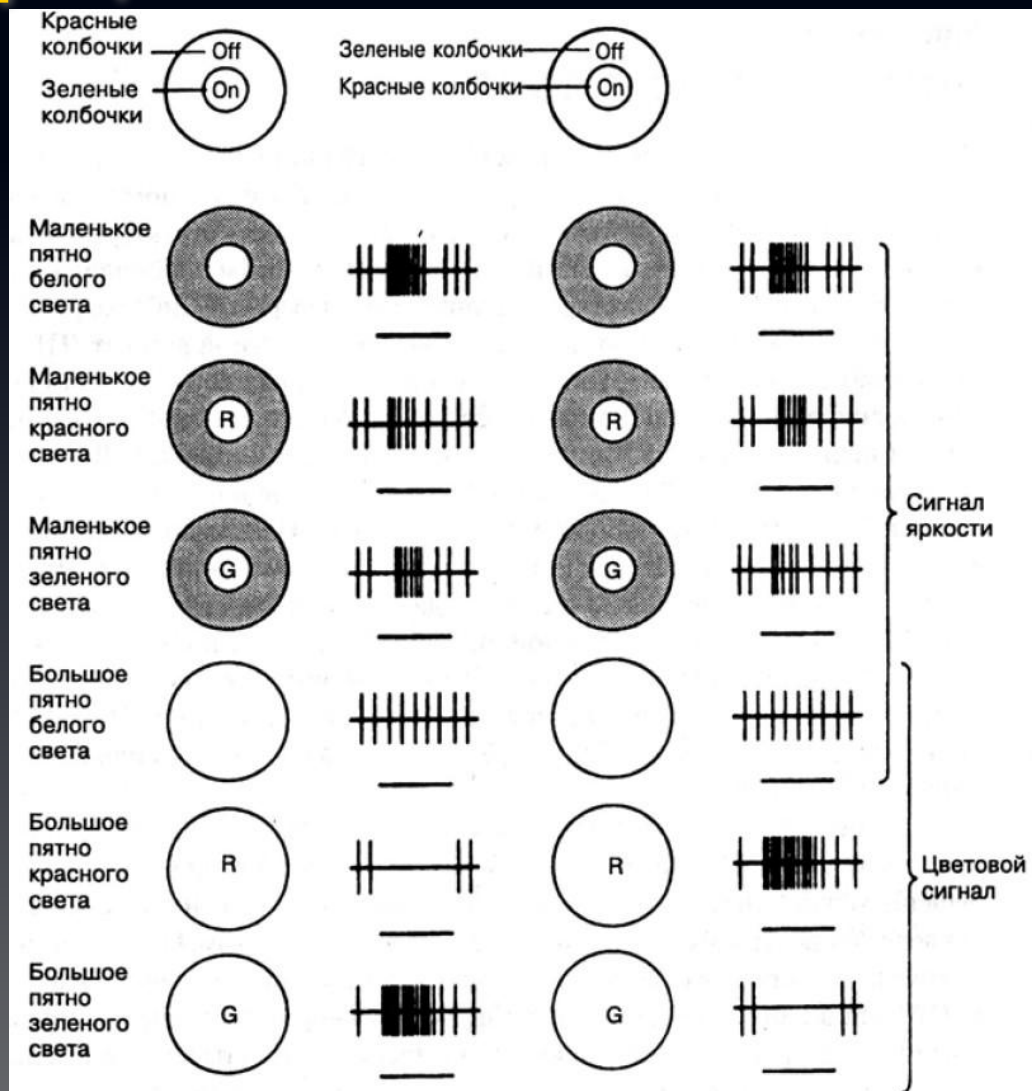
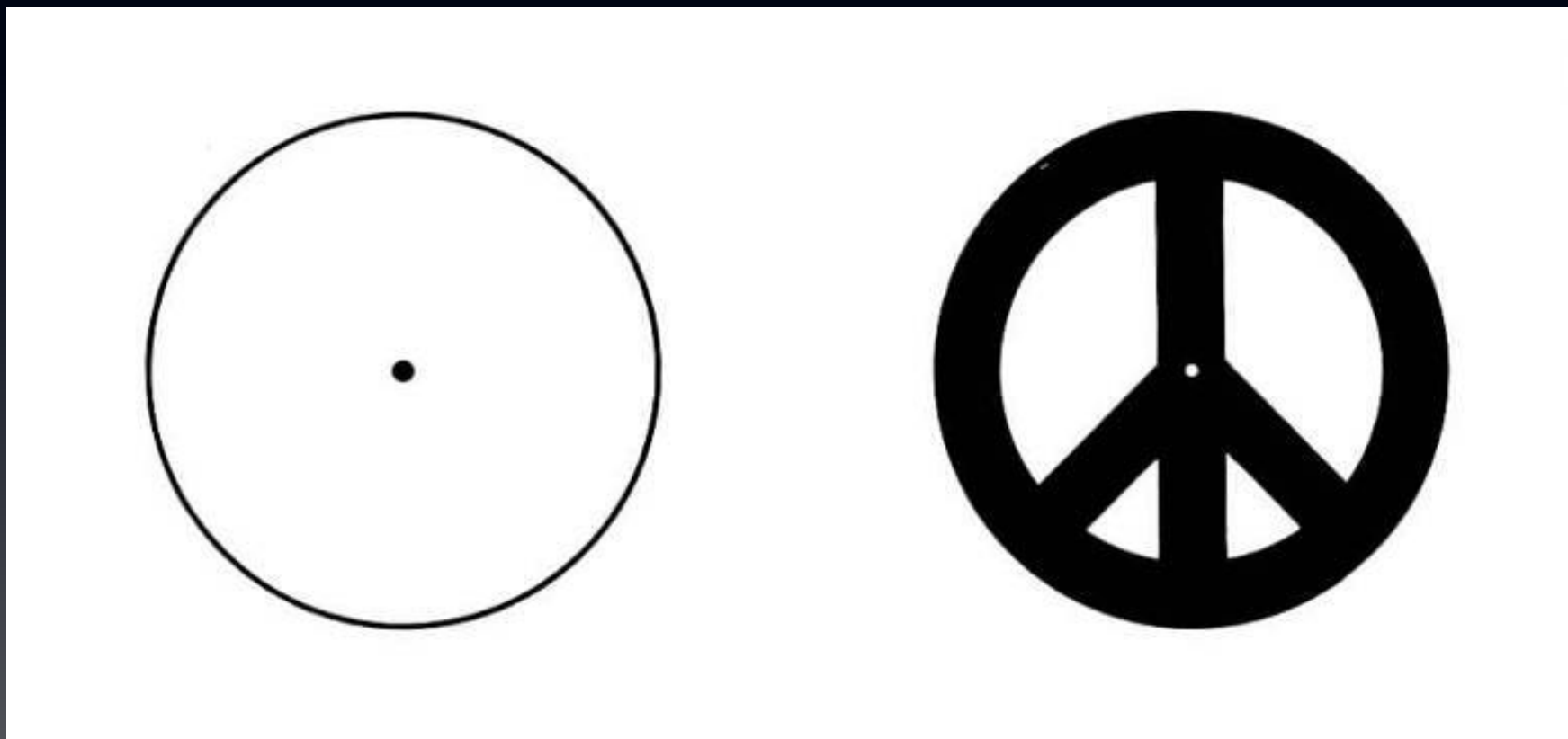


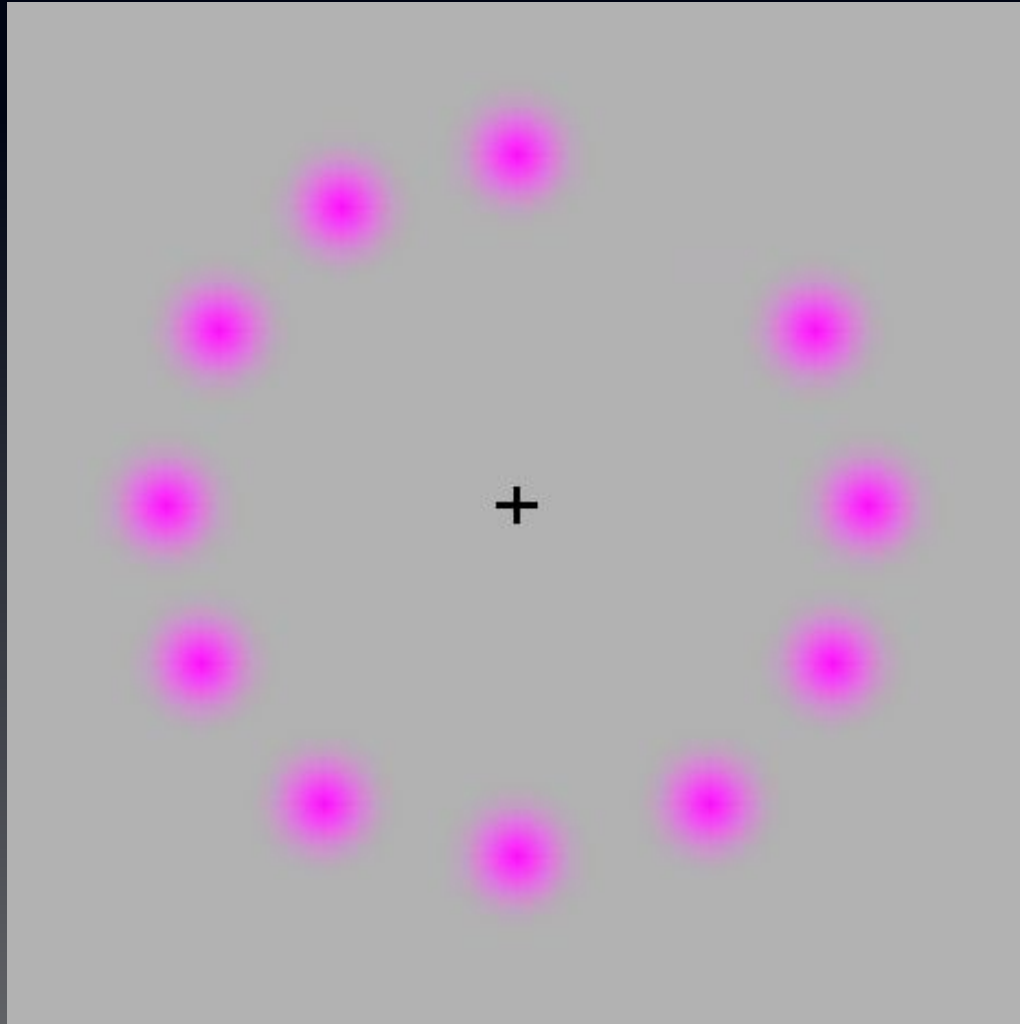
Рис. 16.22. Рецептивные поля одиночных цветовых оппонентных клеток сетчатки кошки. Оба типа клеток возбуждаются маленьким пятном белого цвета в центре поля. Лучшие ответы показаны в случаях 5 и 6, где большие пятна красного или зеленого цвета покрывают все поле. Из Kandel, Schwartz and Jassell, 1991, с разрешения.

Сетчатка: эффекты контраста и «послеобразы»



Рисунок, демонстрирующий возникновение послеобраза. Если в течение примерно 30 секунд фиксировать взгляд на центре геометрической фигуры справа, а затем перевести его в центр окружности слева, можно увидеть негативный послеобраз правой фигуры.

Сетчатка: эффекты контраста и «послеобразы»

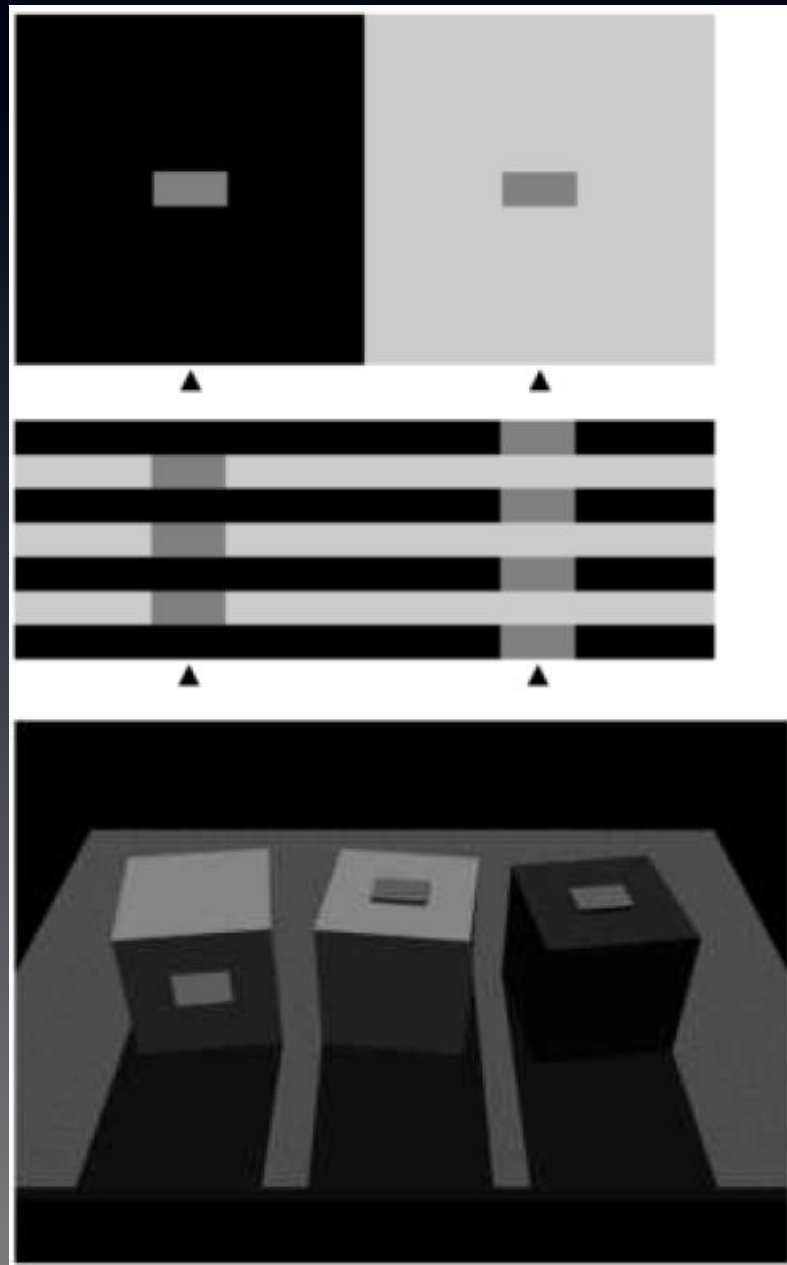


Послеобразы на основе красно-зелёной оппонентности:
Смотрите не отрываясь на крестик. Увидели зелёные
пятна? На самом деле ничего зелёного тут нет.

Сетчатка: эффекты контраста и «послеобразы»

Иллюзорные различия в цвете серых прямоугольников, вызываемые эффектом контраста.

На нижнем рисунке эффект контраста усиливается автоматической обработкой на «верхних уровнях» зрительной системы, учитывающей опыт восприятия затенённых и освещённых объектов.



Сетчатка: слияние мельканий

Частотой слияния мельканий (или критической частотой мельканий, КЧМ) называют наименьшую частоту поступления световых стимулов, при которой человек уже не воспринимает их по отдельности, т.е. они сливаются.

При палочковом зрении КЧМ равна 22-25 стимулов в секунду, а при колбочковом – повышается примерно пропорционально логарифму яркости, степени модуляции и стимулируемой площади, достигая 80 стимулов в секунду.

Частота кадров ЭЛТ монитора или телевизора должна быть не ниже 80 Гц (а лучше 100 Гц) – иначе возникает утомление системы аккомодации, что ведет к головным болям, а за несколько лет ежедневной работы может серьезно и необратимо испортить зрение. Жидкокристаллические мониторы не дают эффекта мерцания, поэтому для них достаточно частоты кадров 50-60 Гц.

От сетчатки к наружному коленчатому телу

■ Оптические нервы

- До хиазмы

■ Оптические тракты

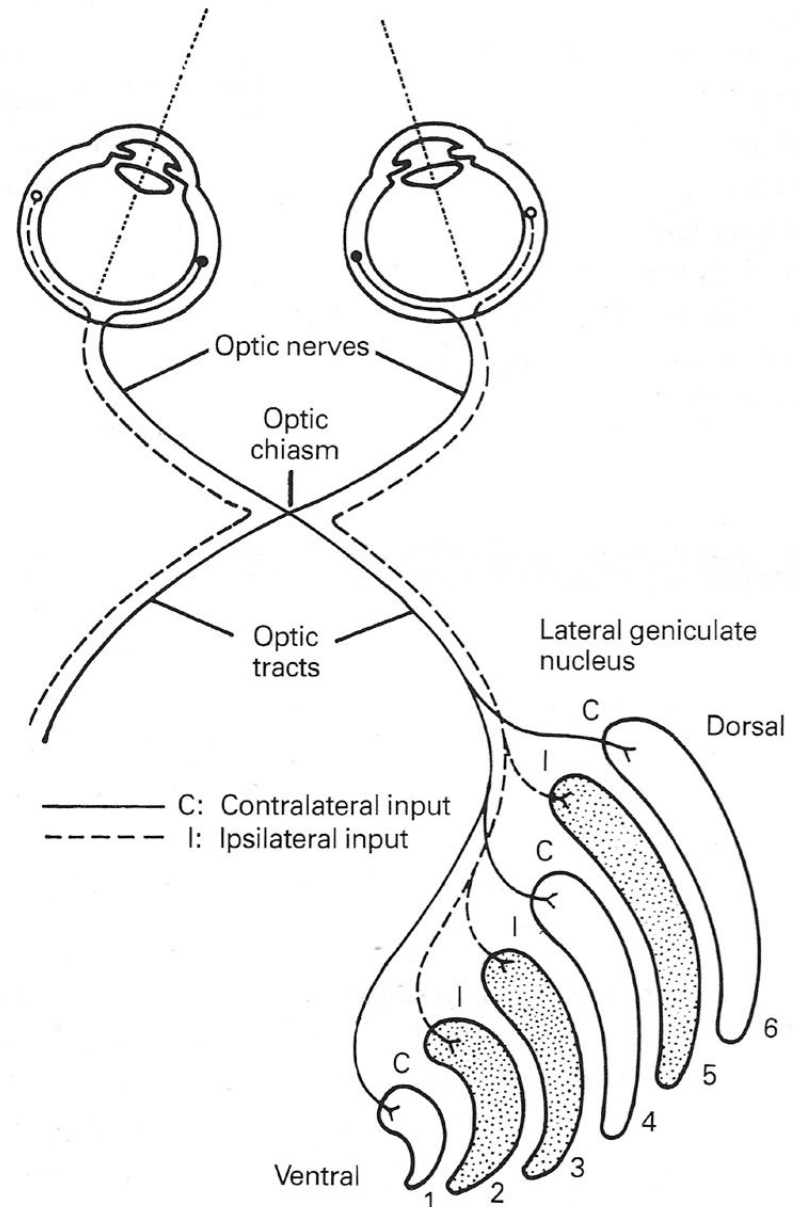
- После хиазмы

■ Хиазма

- От левого/правого глаза к левому/правому полю зрения
(зачем?)

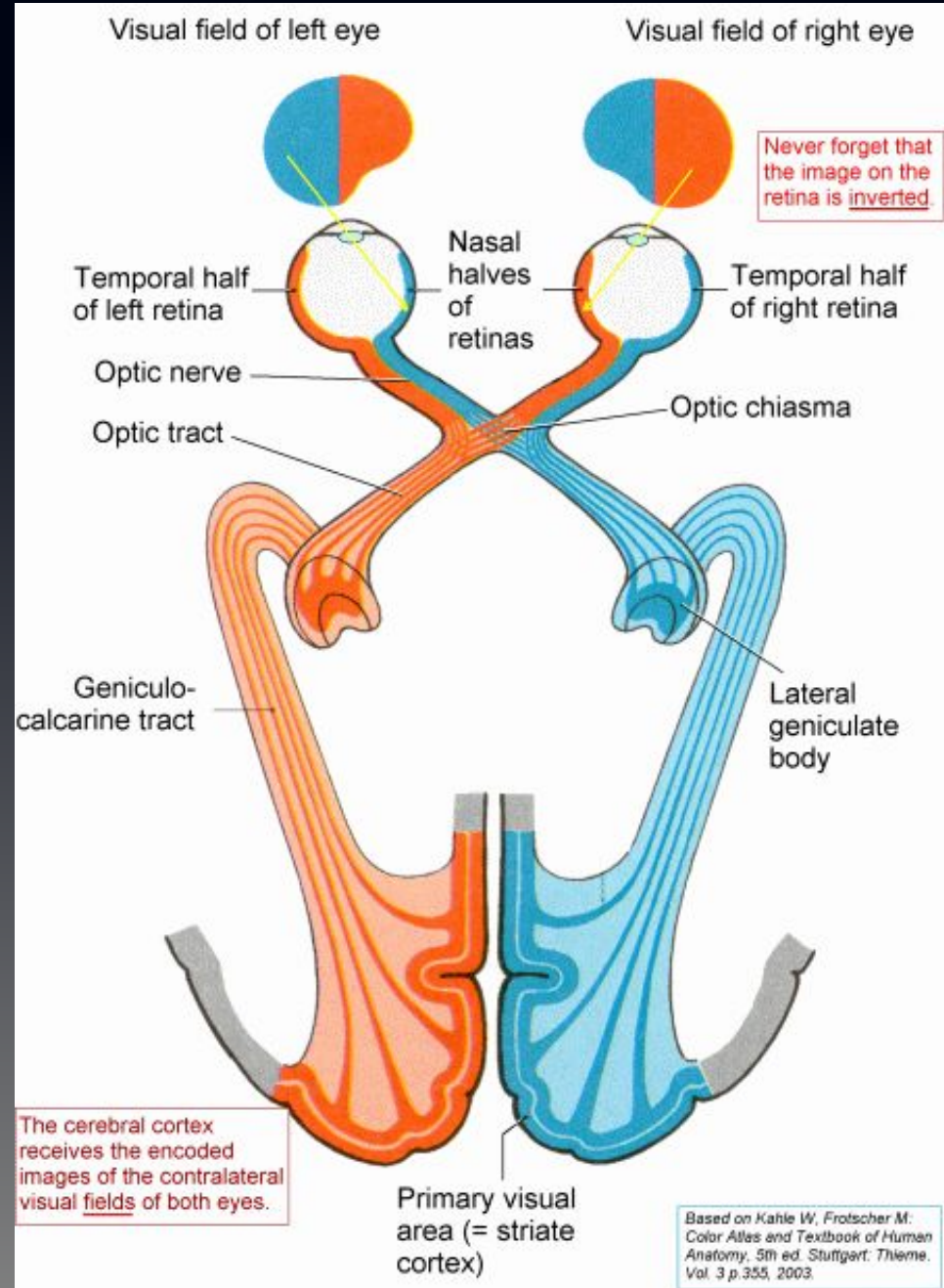
■ НКТ:

- Послойное расположение входов от ипси- и контралатерального поля зрения
- Магноцеллюлярные (крупные клетки) и парвоцеллюлярные (мелкие клетки) слои



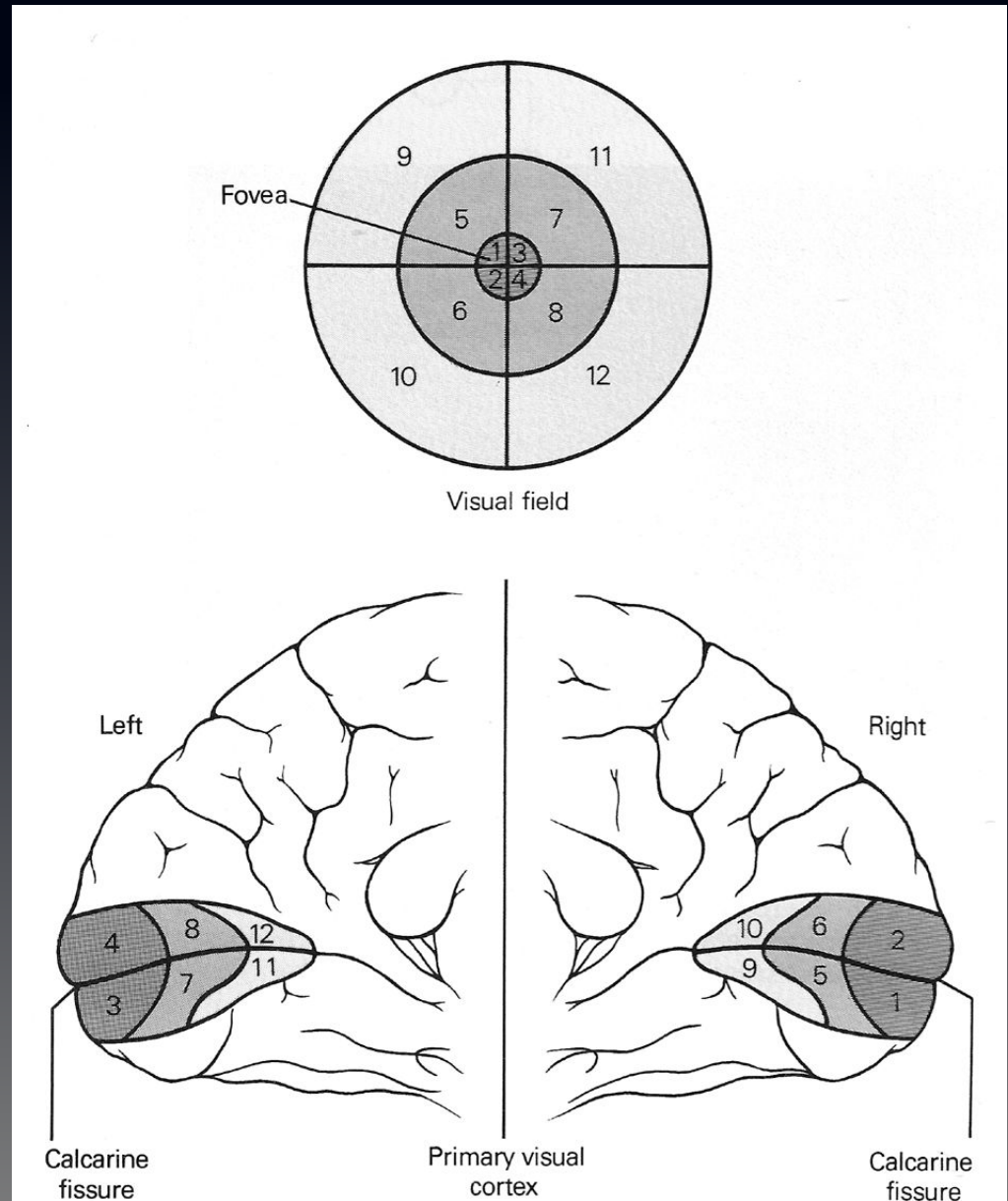
Зрительная лучистость

- Информация от полей зрения попадает в первичную зрительную кору (после «переключения» в наружном коленчатом теле)

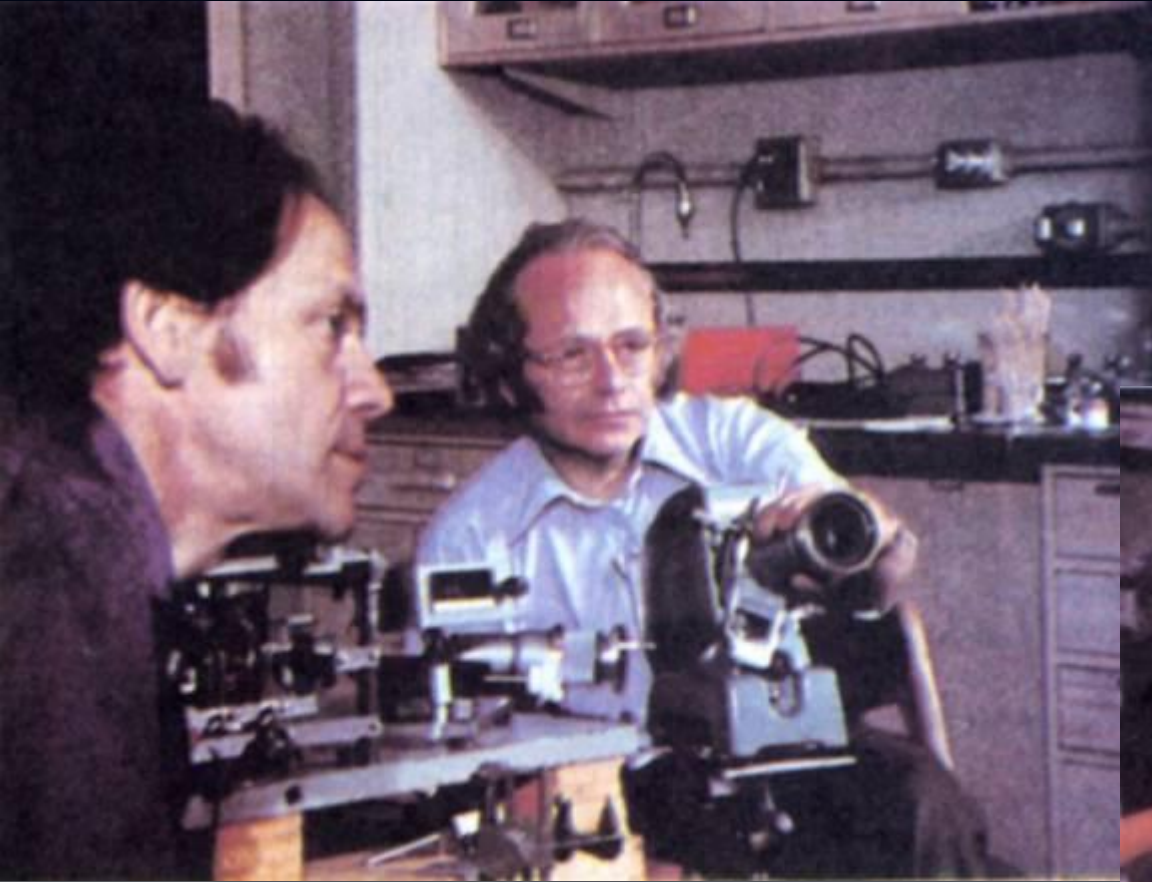


Первичная зрительная кора

- Ретинотопия
- Изображение перевернуто
- Увеличенное представление жёлтого пятна
 - Коррелирует с плотностью колбочек
- Медиальная поверхность задней части затылочной доли мозга



Первичная зрительная кора

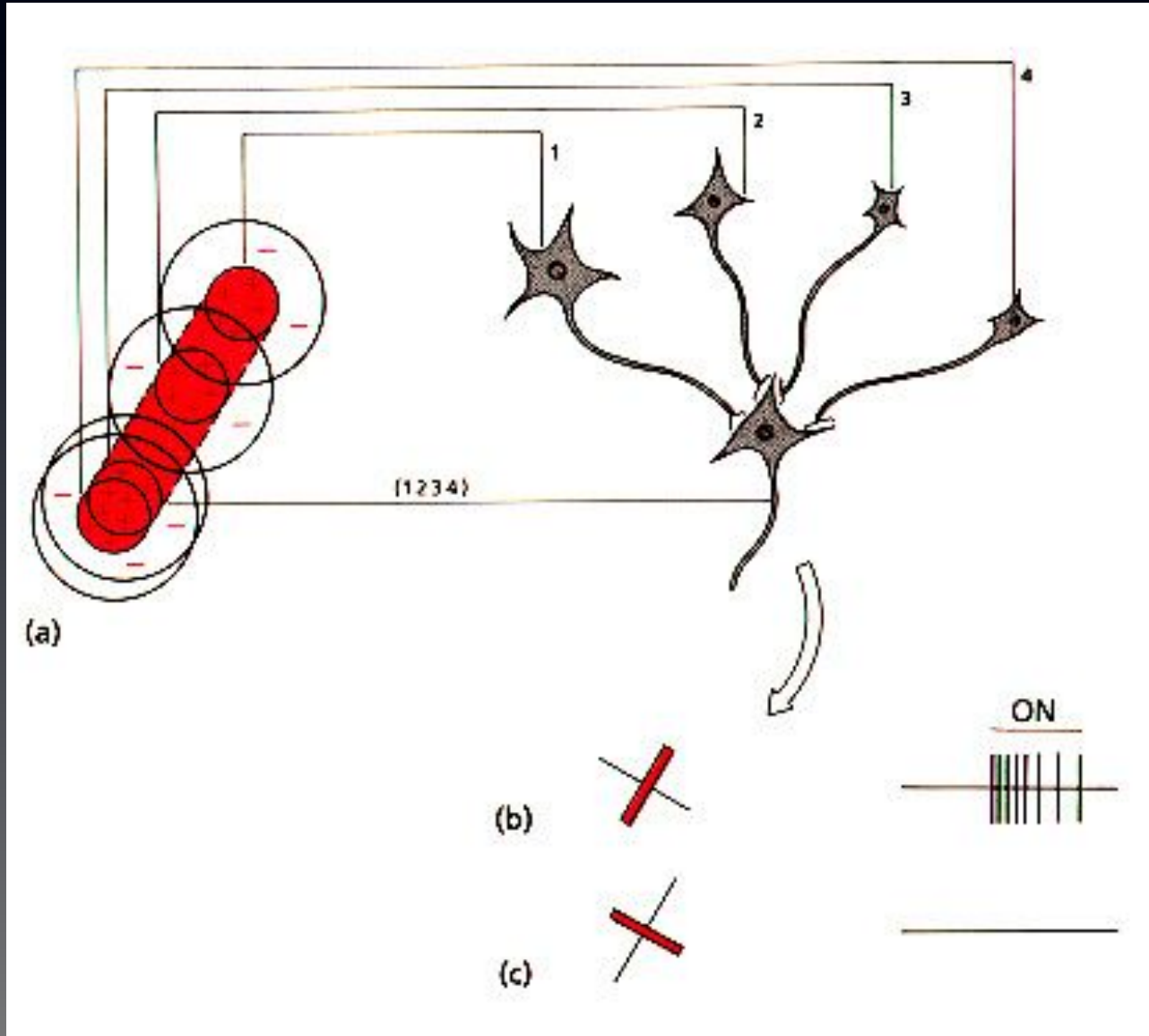


Лауреаты Нобелевской премии Д.Хьюбел и Т.Визель первыми описали рецептивные поля нейронов зрительной коры (до них это не удавалось другим исследователям по той причине, что, как оказалось, нейроны зрительной коры реагируют на полосы, но не реагируют на световые пятна)

Первичная зрительная кора

- Несколько клеток НКТ проецируется на одну клетку первичной зрительной коры

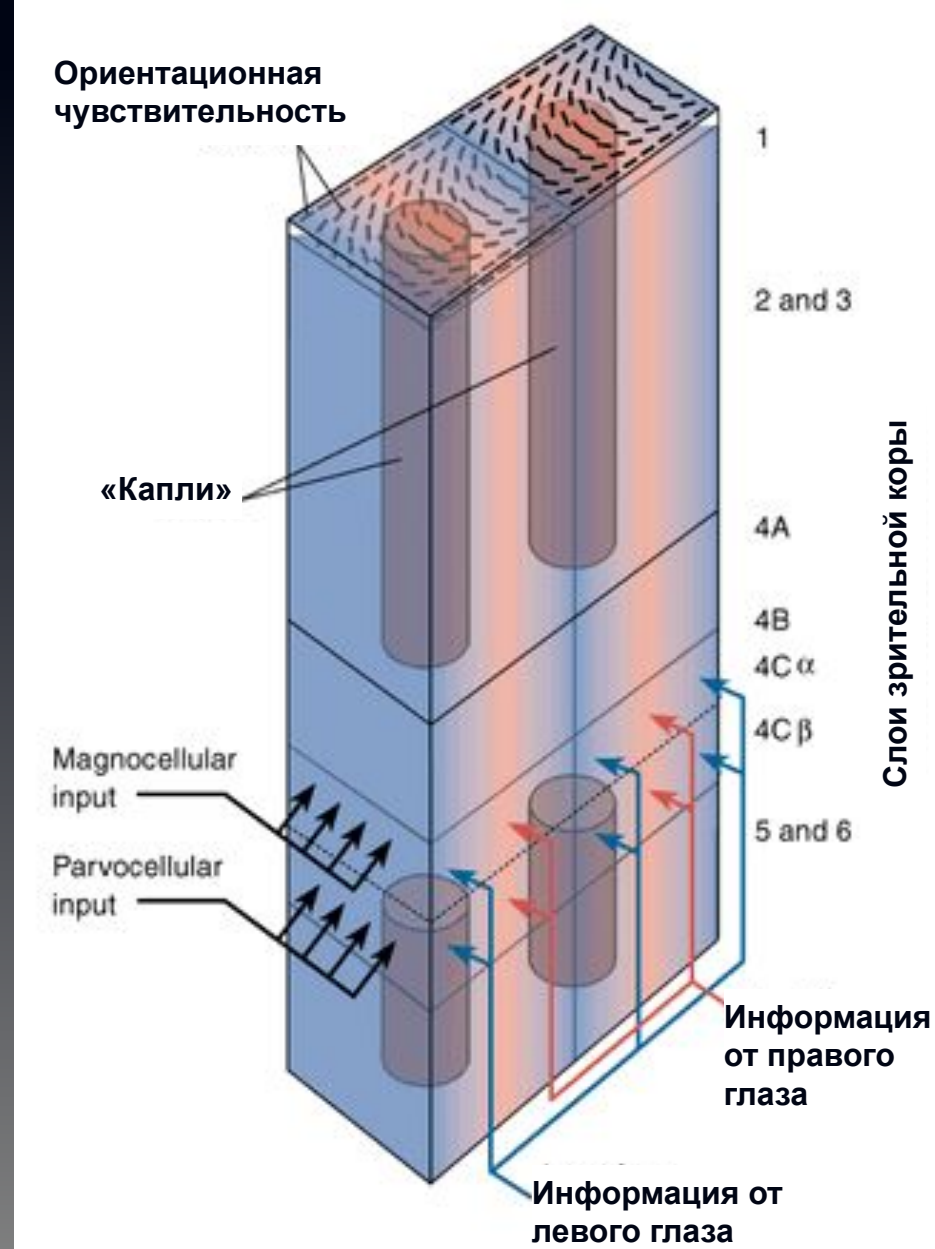
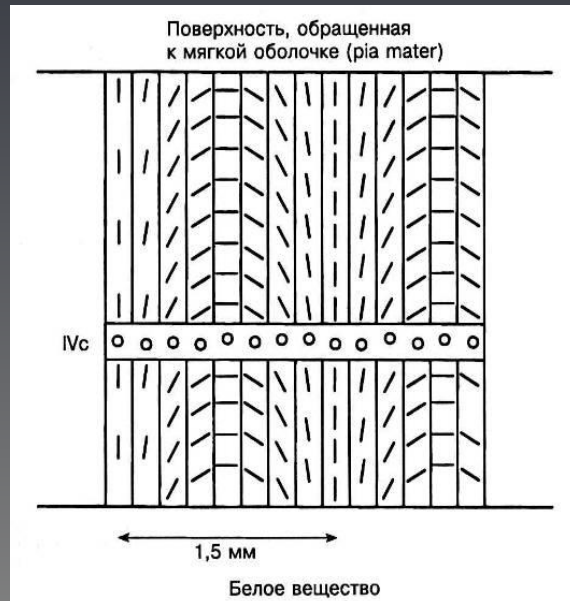
- Топография входных клеток создаёт эффект ориентационной избирательности



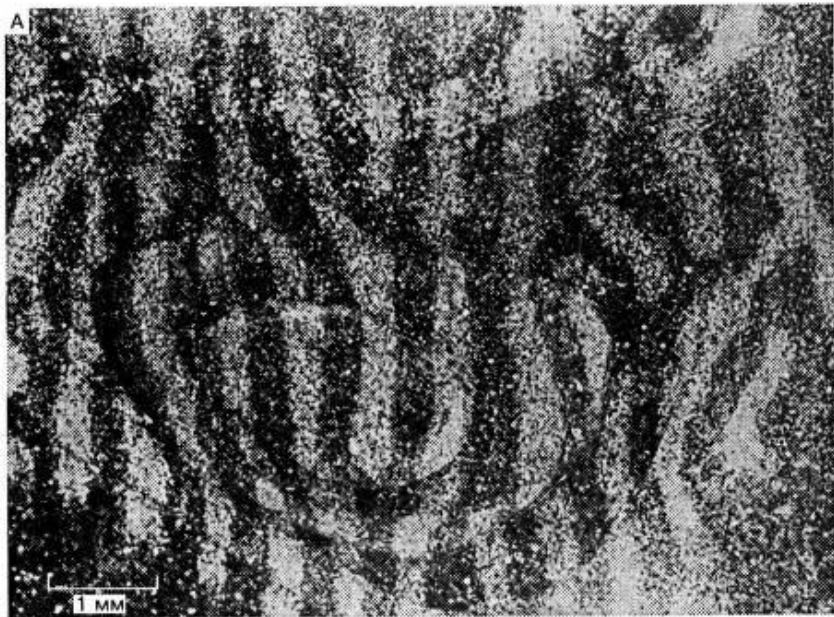
Ориентационные и глазодоминантные корковые колонки

■ Обрабатывают специфические типы информации

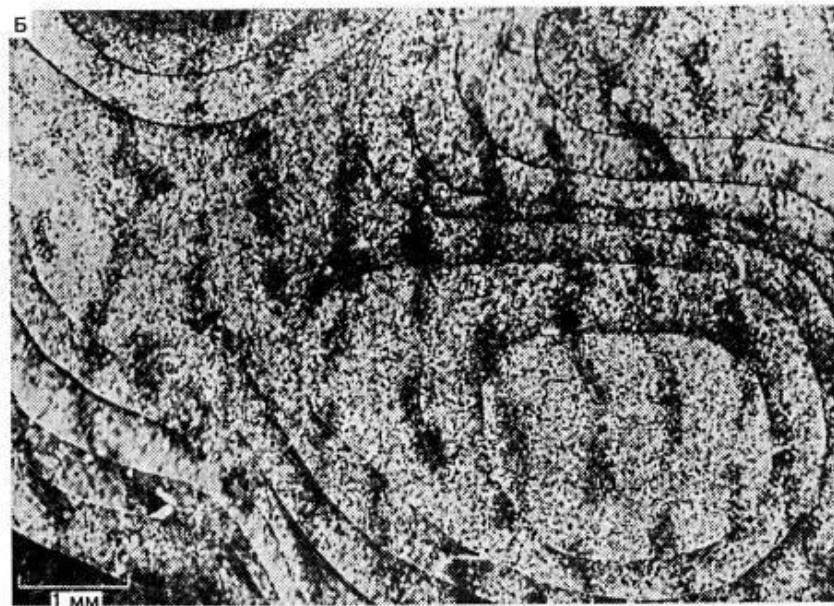
- Глазодоминантность
 - Левый и правый глаз отдельно
- «Капли»
 - Обработка цветных сигналов
- Ориентационная избирательность
 - Обработка ориентации линий



Глазодоминантные зрительные колонки



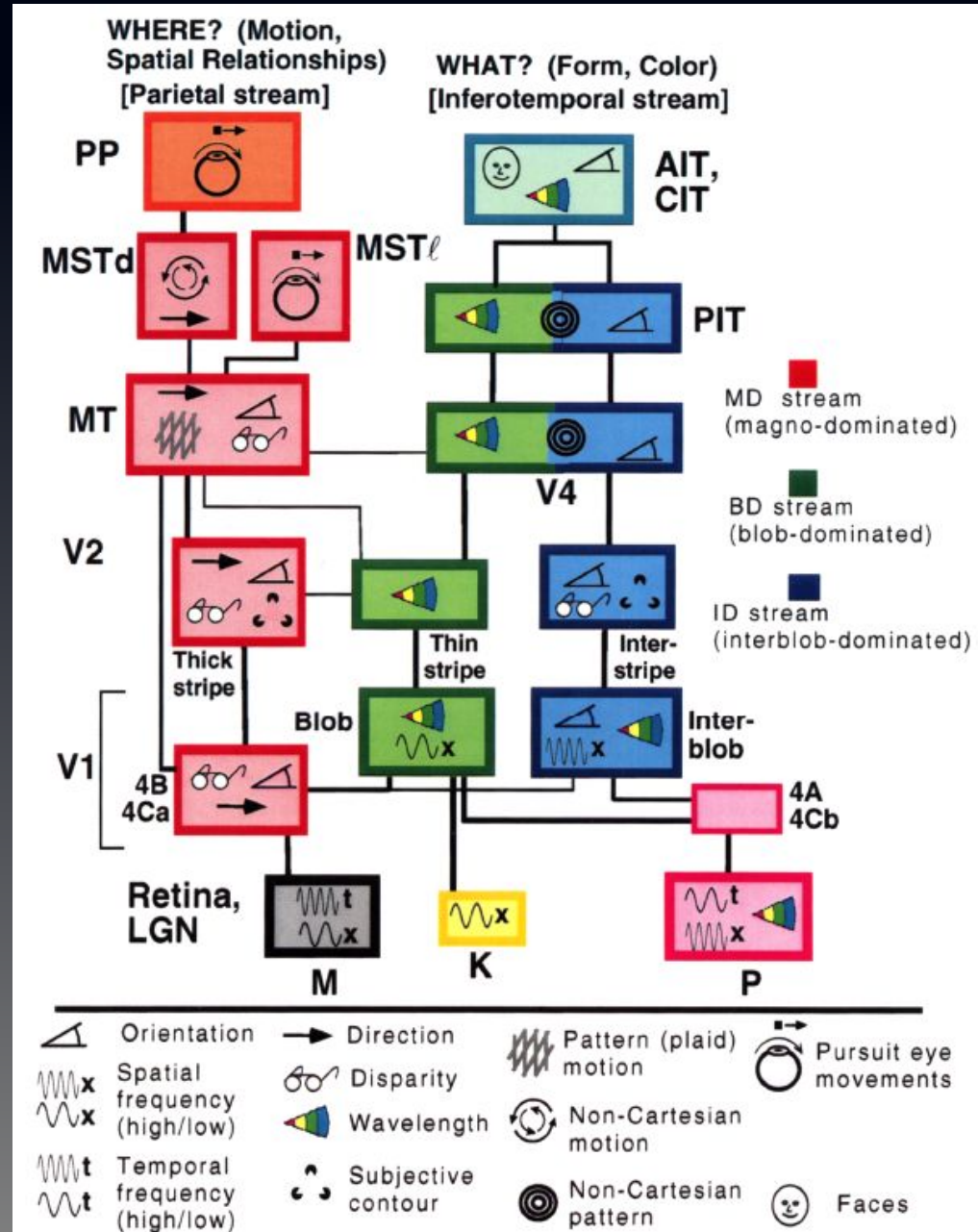
(А) Тангенциальный срез глазодоминантных колонок, меченых радиоизотопами. Светлые полосы показывают, где аккумулировался меченый пролин. Видно, что светлые (представляющие вход от меченого глаза) и темные (от немеченого) примерно равной ширины.



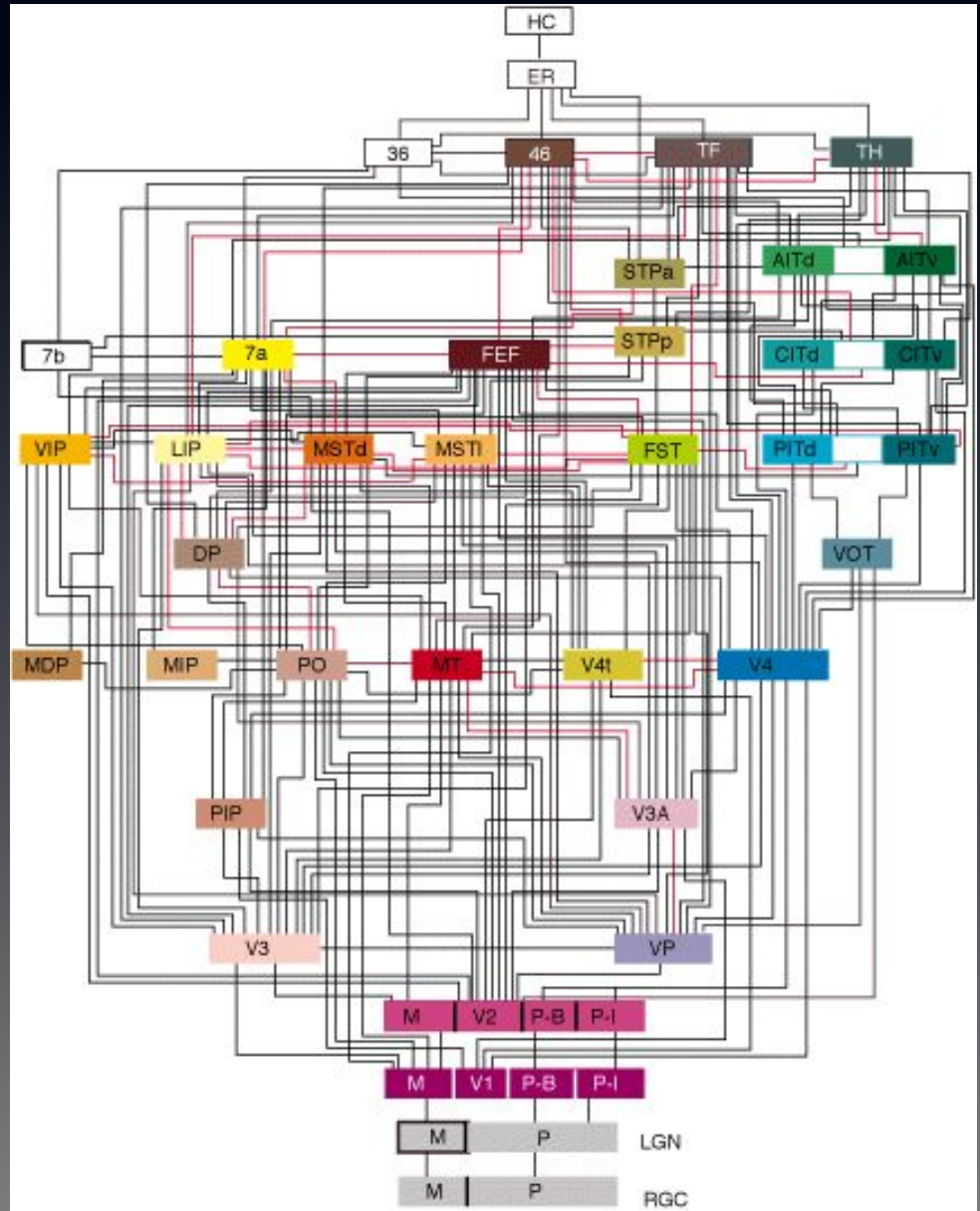
(Б) Тангенциальный срез колонок глазодоминантности, меченых радиоизотопами, после заклеивания одного глаза в чувствительный период. Видно, что колонка доминантности, связанная с незаклеенным глазом, сильно расширена за счет ранее заклеенного.

Этапы обработки зрительной информации

- Что?
 - Вентральный путь
- Где?
 - Дорзальный путь

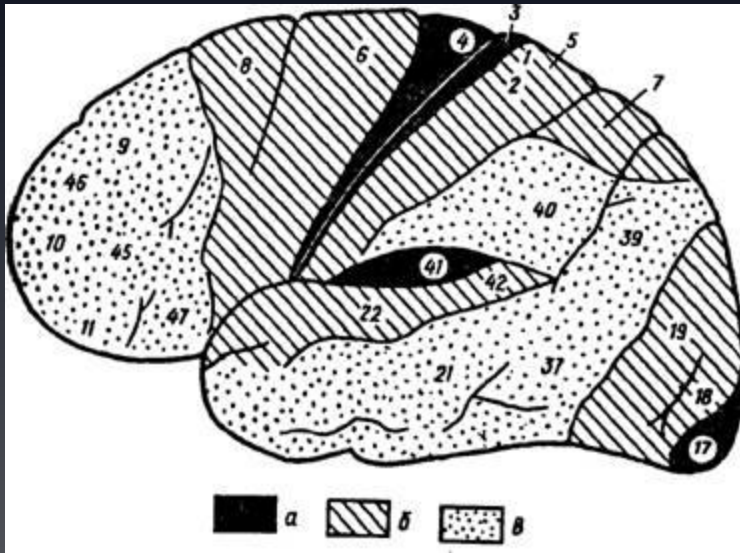


Упрощённая схема обработки зрительной информации



- Кажется, она всё же немного сложновата...

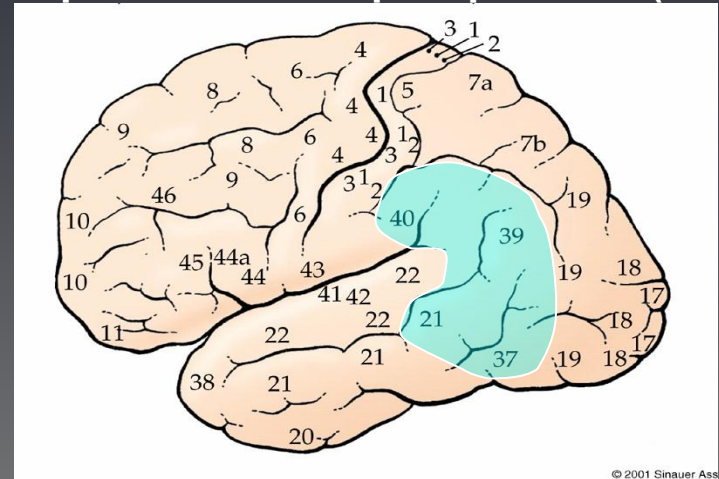
Обработка зрительной информации на «верхних уровнях» сенсорной системы



Первичные, вторичные и третичные поля коры головного мозга человека (а, б и в соответственно)

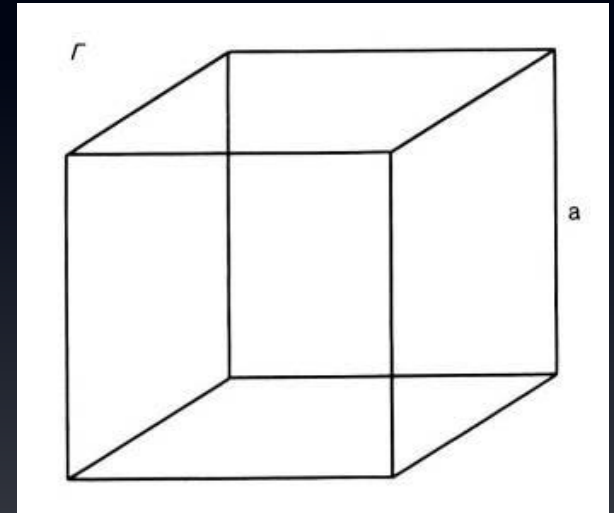
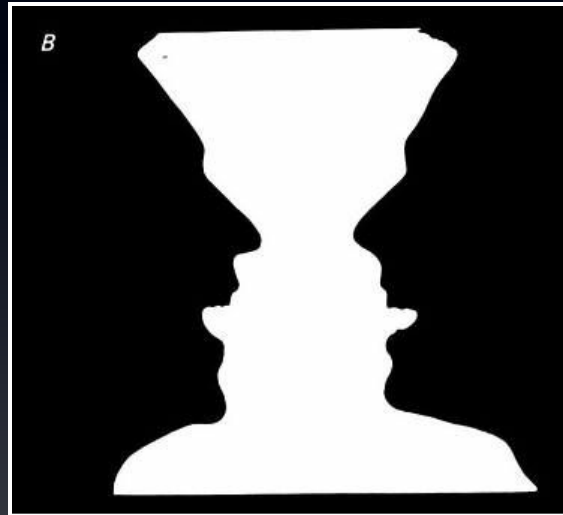
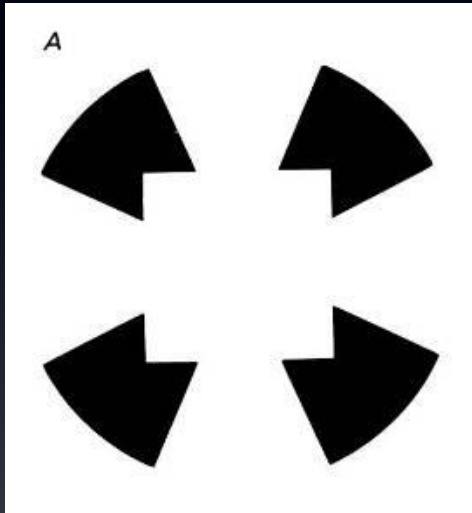


Поля коры больших полушарий человека, участвующие в восприятии экстраперсонального пространства (5 и 7)



Поля коры больших полушарий человека, участвующие в организации наглядного пространственного синтеза (21, 37, 39, 40)

Обработка зрительной информации на «верхних уровнях» зрительной системы

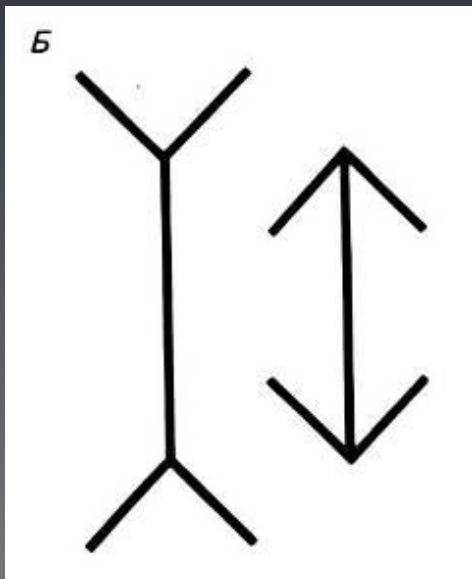


А. Пример зрительного «добраивания» формы (белый квадрат).

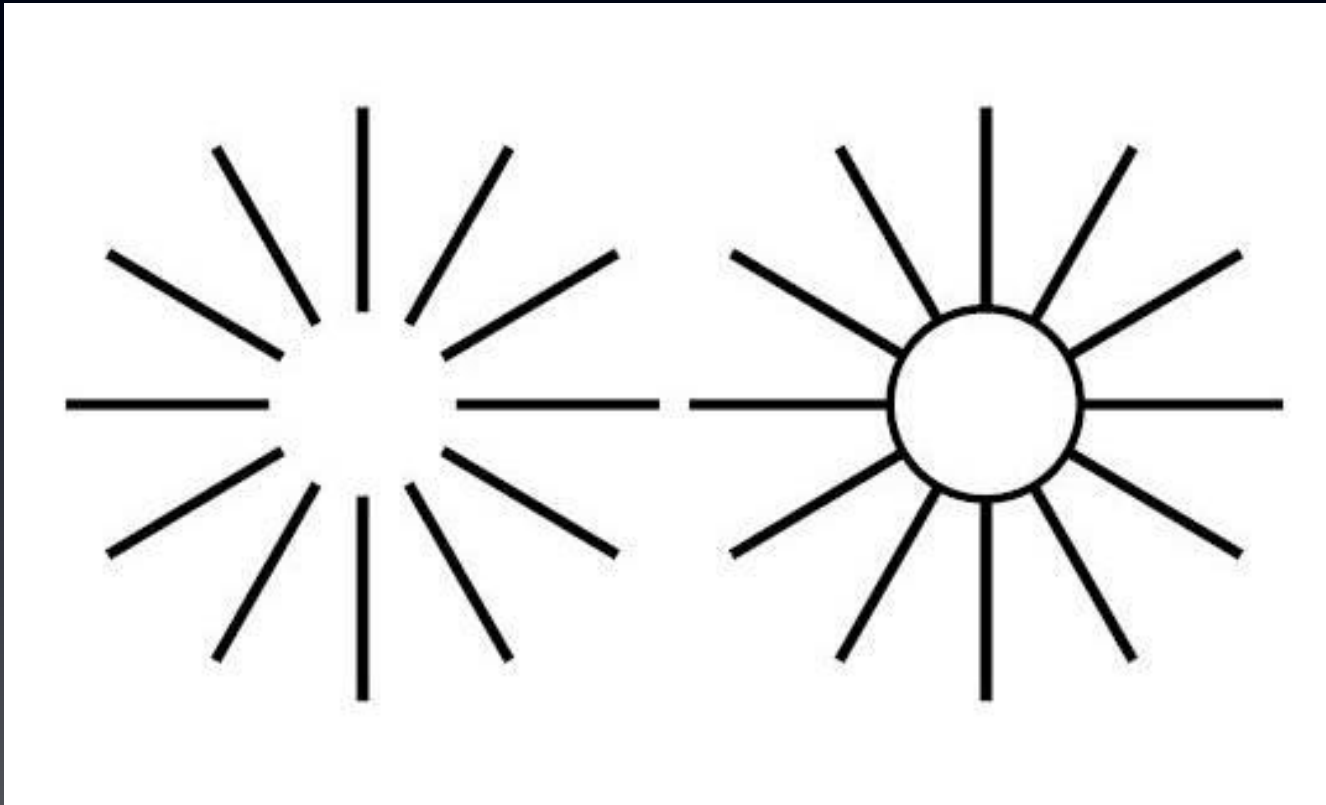
Б. Иллюзия Мюллера-Лайера: на самом деле длина двух вертикальных линий одинакова.

В. Рисунок, демонстрирующий чередование фигуры и фона. Наблюдатель видит либо белый «подсвечник» на чёрном фоне, либо чёрные профили двух улыбающихся людей на белом фоне.

Г. Куб Неккера. Если смотреть достаточно долго, его пространственные соотношения меняются - задние ребра «перепрыгивают» вперед, а передние - назад. Такие перескоки восприятия нельзя подавить сознательно.

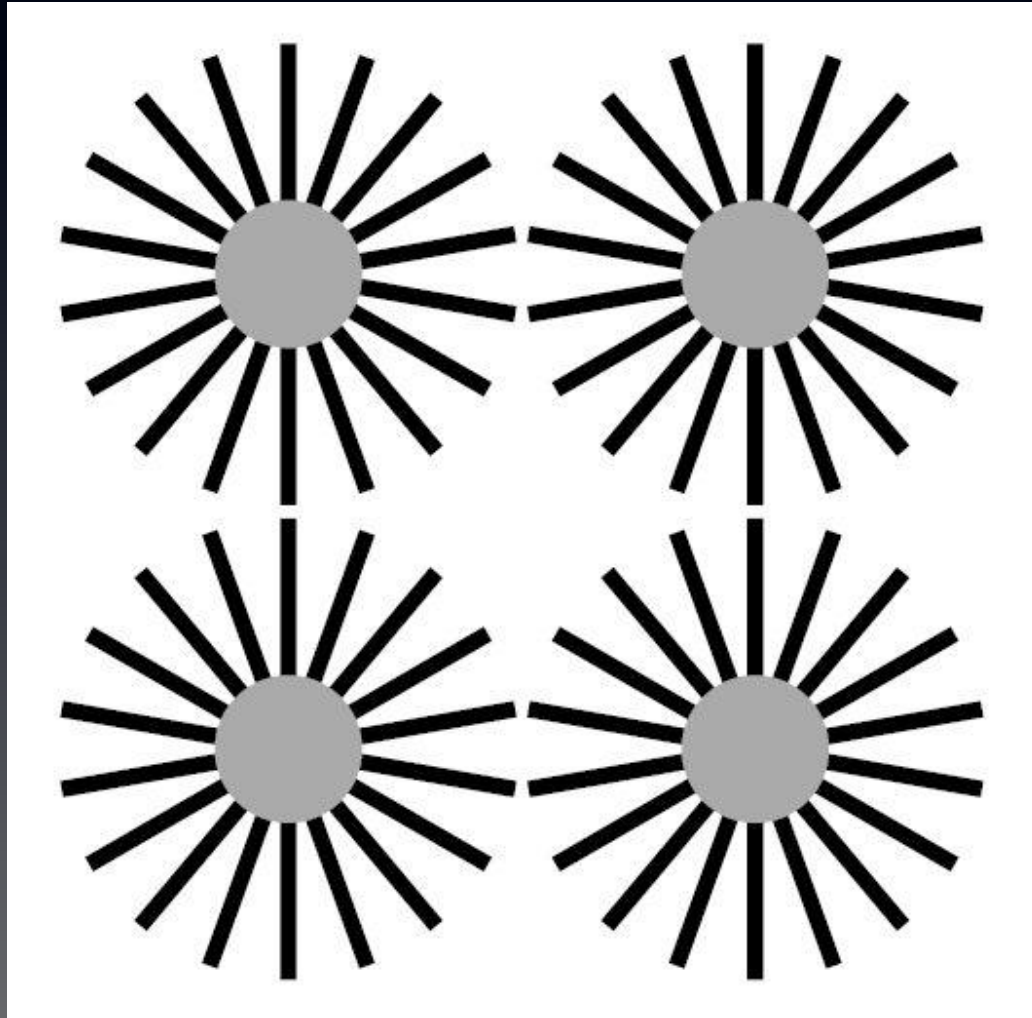


Обработка зрительной информации на «верхних уровнях» зрительной системы



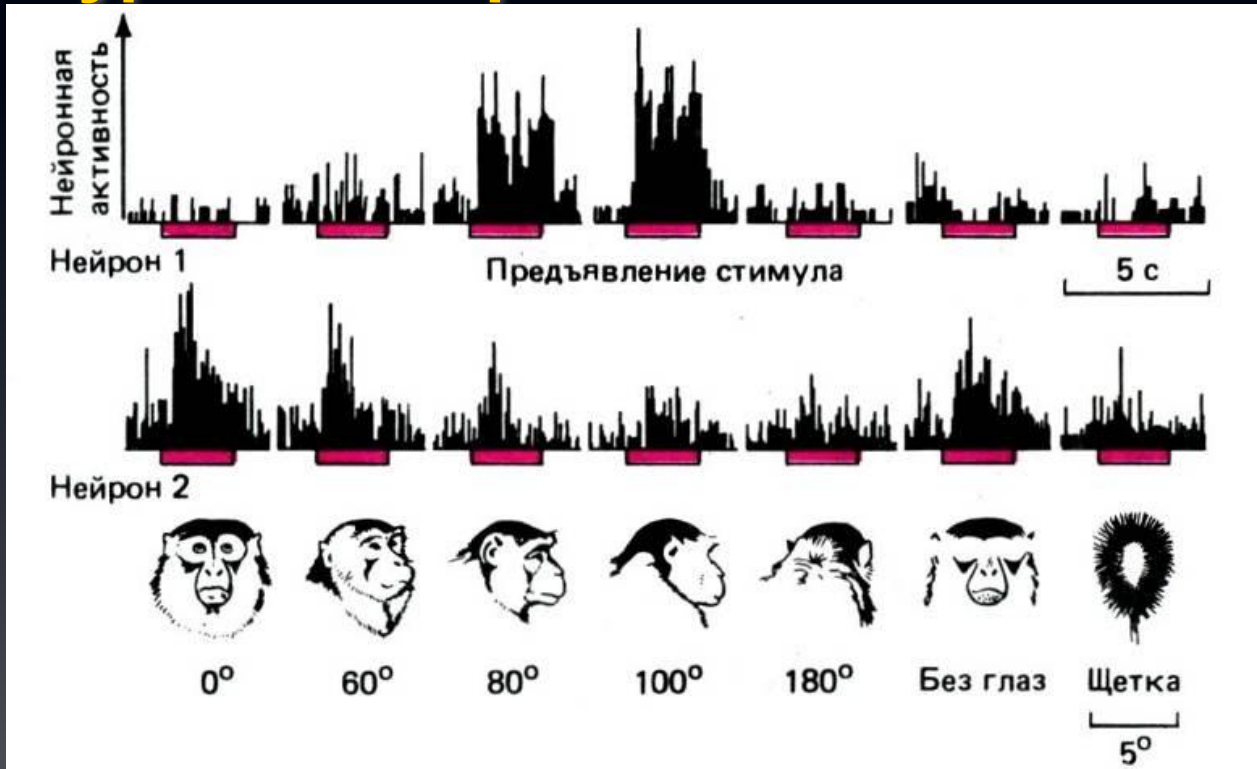
Иллюзия Эренштейна. Добавление окружности (справа) разрушает иллюзию, состоящую в появлении яркого круга в центре. Возникновение иллюзии предположительно объясняется активацией нейронов с концевым торможением («гиперсложных»).

Обработка зрительной информации на «верхних уровнях» зрительной системы



Модификация иллюзии Эренштейна. Эффект мерцания возникает из-за конкуренции двух систем, дающих противоречивый сигнал

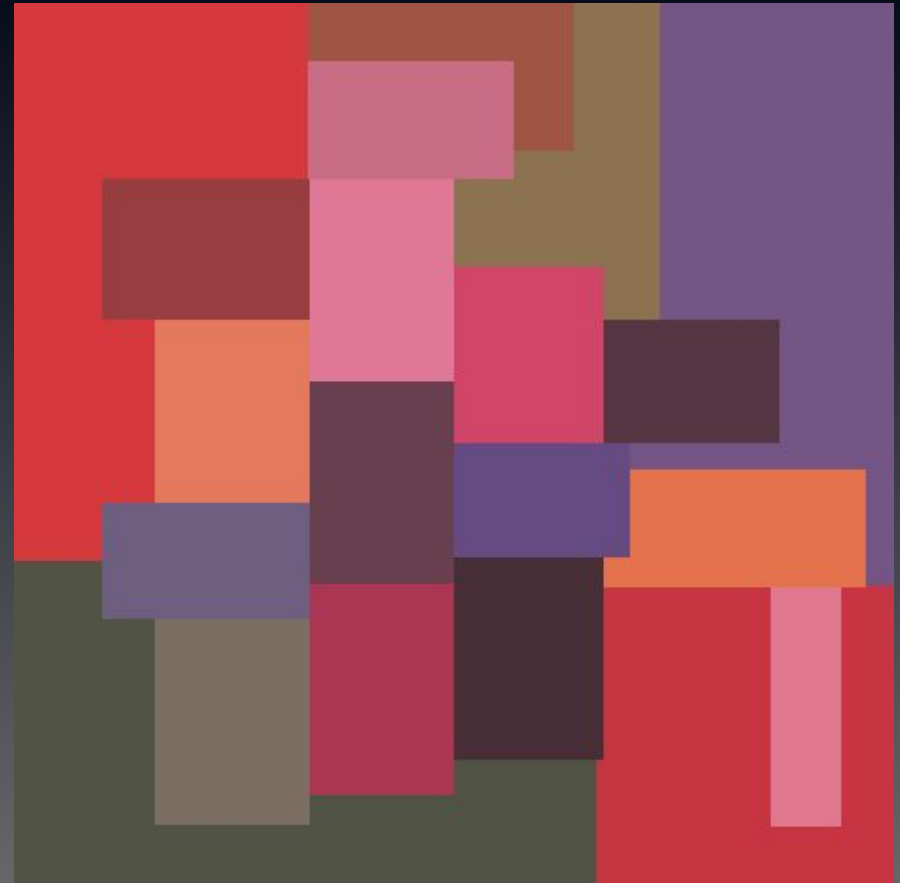
Обработка зрительной информации на «верхних уровнях» зрительной системы



Средняя частота импульсации двух нейронов «лицеспецифичной» корковой области в глубине верхней височной борозды. Бодрствующим обезьянам предъявлялись стимулы, показанные в нижнем ряду (2,5 с каждый - красные горизонтальные полосы). Нейрон 1 дает максимальный ответ на стимул угловым размером 5°, соответствующий профилю обезьяны, а нейрон 2 - на лицо «анфас». Если закрыть горизонтальную часть лица на уровне глаз, реакция нейрона 2 меняется незначительно. С другой стороны, предъявление щетки вызывает слабый его ответ.

Обработка зрительной информации на «верхних уровнях» зрительной системы: цветовое зрение

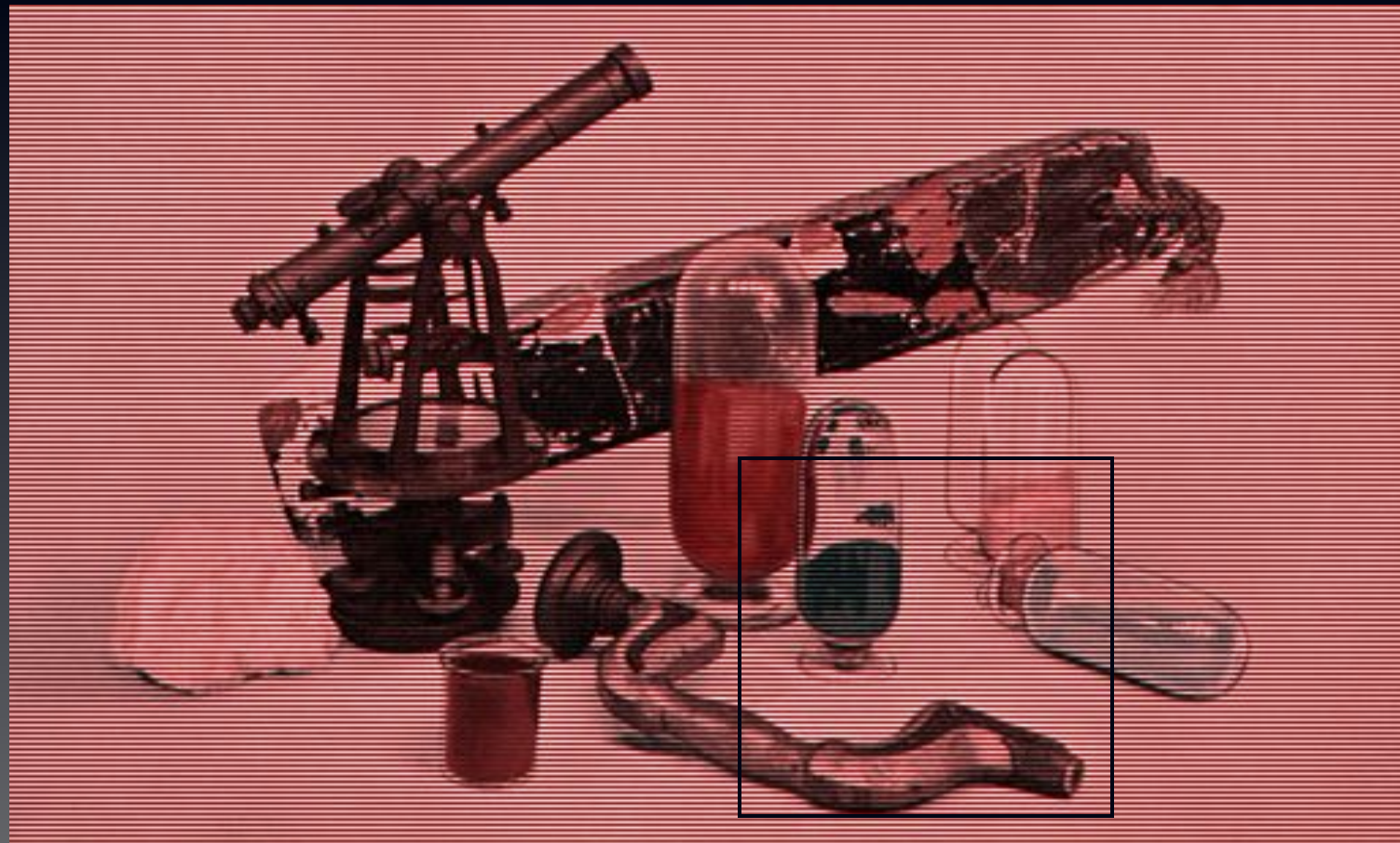
- Что случится с цветовым зрением если мы отфильтруем все цвета кроме одного?
- Мы будем видеть на картинке только этот цвет?



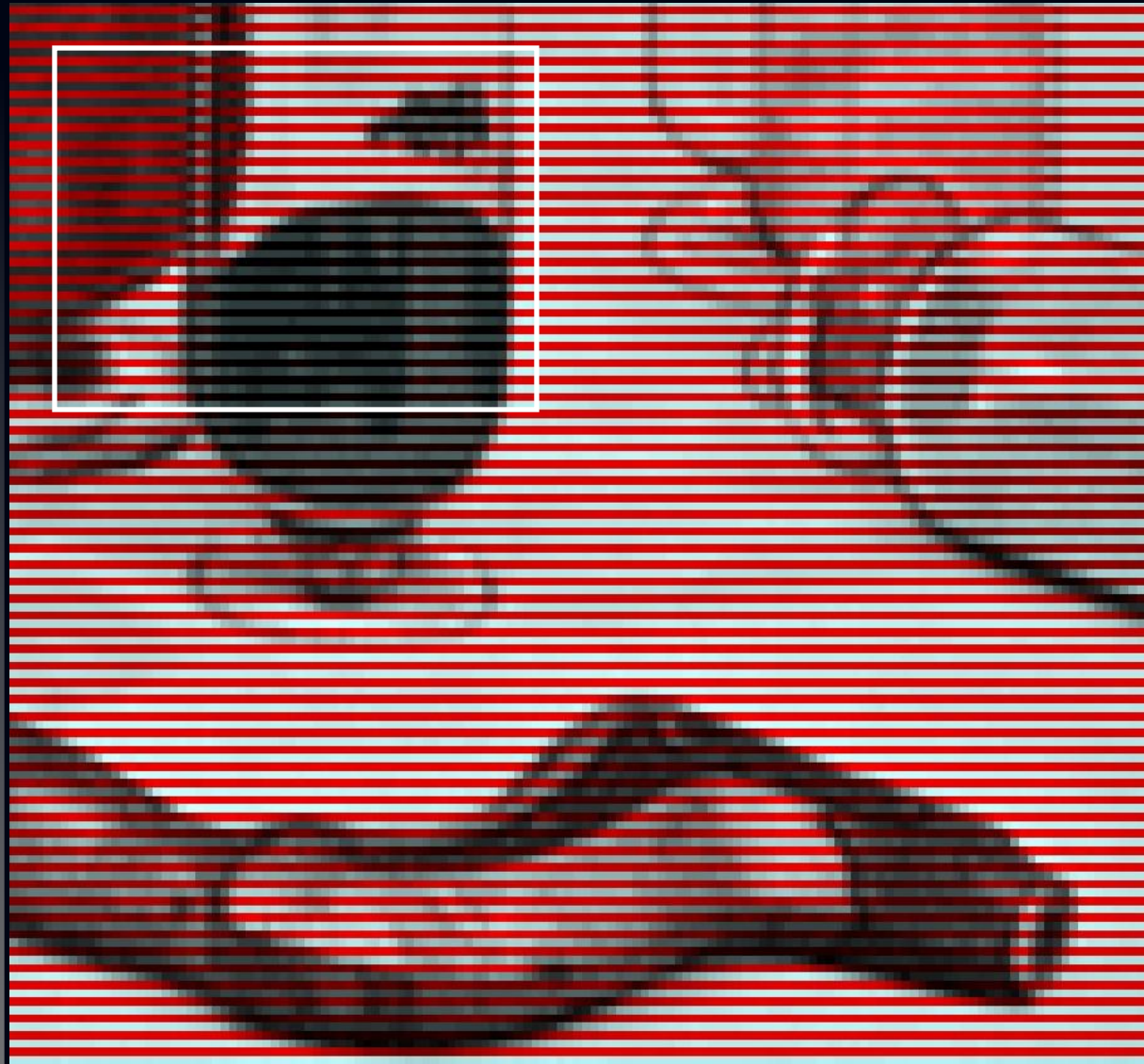
Цветовое зрение



Цветовое зрение



Цветовое зрение



Цветовое зрение



Зрительная система. Итог.

Зрительная система не просто улавливает световые лучи и передаёт нам информацию о том из какого места в поле зрения они пришли (так было бы если бы мы воспринимали в точности то, что попадает на сетчатку). Она проводит сложную автоматическую обработку этой информации для того чтобы выделить из неё сигналы о важных свойствах окружающей среды (начиная от линий, отграничивающих один объект от другого, и заканчивая автоматическим определением эмоционального выражения лица собеседника).

Пожалуй, именно на примере зрительной системы наилучшим образом можно видеть, что то, с чем в принципе может иметь дело наше восприятие – это не реальный мир и не его «отражение», а модель, говоря языком физиологии – «нервная модель» мира.

Будучи автоматической она может иногда выдавать довольно нелепые «переводы», но без неё мы бы просто «утонули» в каше цветowych пятен.

Дополнительная информация о зрительной системе и визуальные забавы:

Информация

webvision.med.utah.edu/

Цветовые иллюзии

www.psychologie.tu-dresden.de/i1/kaw/diverses%20Material/

www.illusionworks.com/html/color_aftereffect.html

Иллюзии движения

www.bu.edu/smec/lite/perception/waterfall/

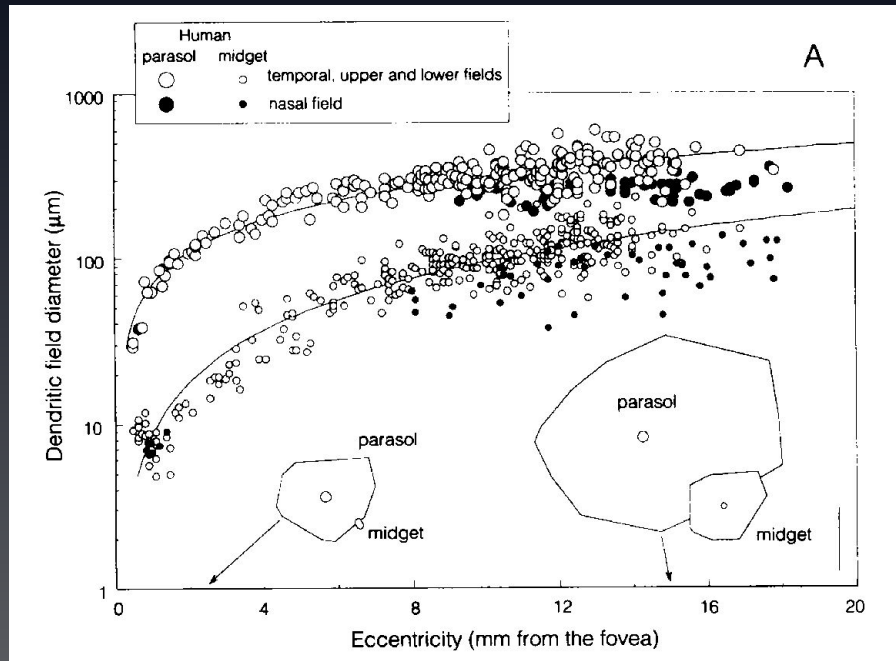
Color vision



Color vision



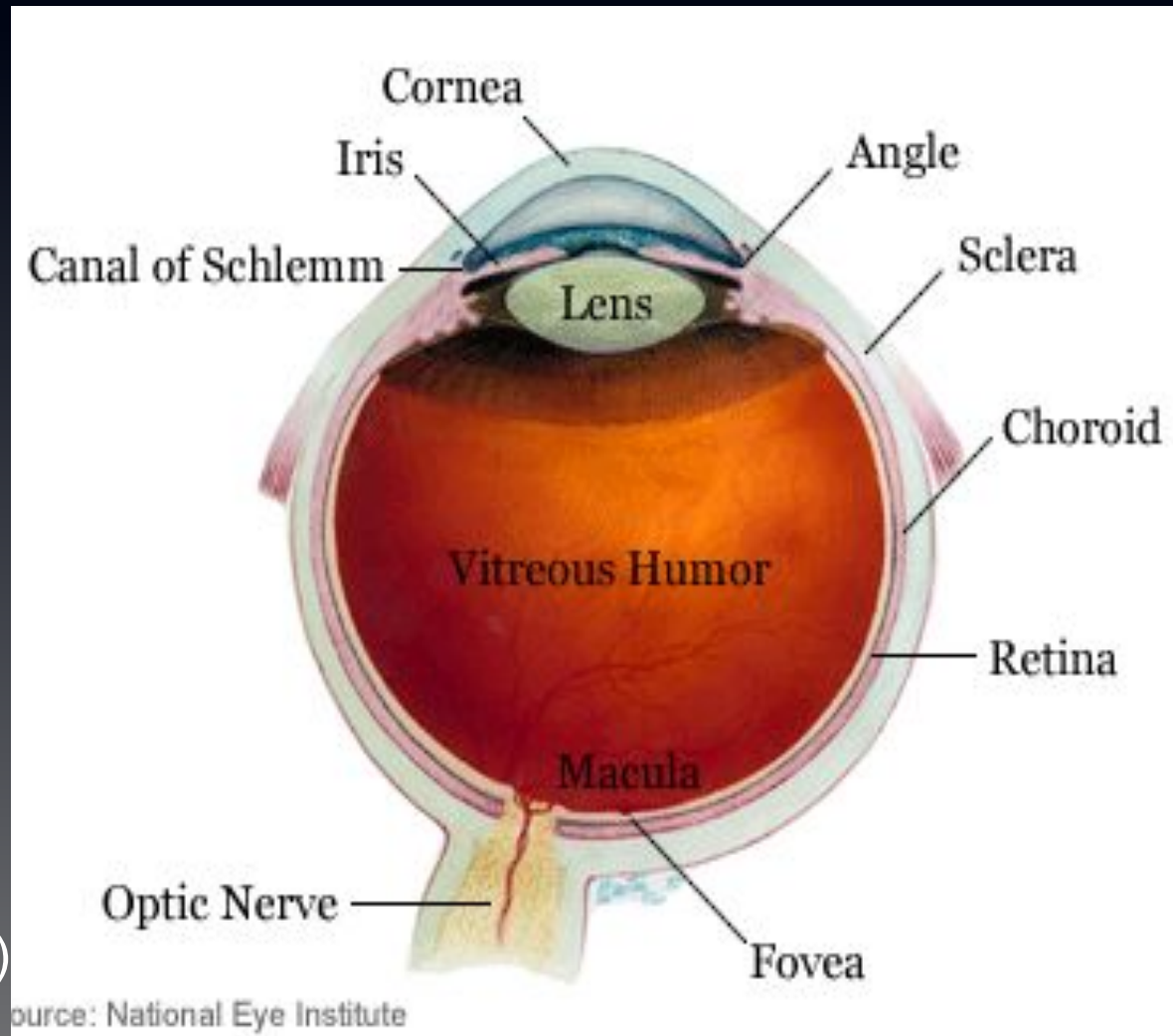
Two major classes of ganglion cells



- Dendritic field changes with eccentricity
- Integrating information over larger region of space, lower acuity with eccentricity

Анатомия глаза

- Роговица
- Склера
- Передняя камера
 - Водянистая влага
- Радужная оболочка
- Хрусталик
 - Цилиарная связка
- Задняя камера
 - Стекловидное тело
- Сетчатка
 - Центральная ямка (жёлтое пятно, фовеа)
 - Слепое пятно



Light Transduction

- Retinal
 - 11-cis-retinal
 - All-trans-retinal
 - Separates from Opsins
 - Decreases Na permeability

- Rhodopsin
 - Rods cells

- Cone Opsin
 - Cone cells
 - Associated with three pigments

