

A close-up photograph of a human eye, focusing on the iris and pupil. The iris is a mix of blue and grey, with some yellowish-brown spots. The pupil is dark and circular. The surrounding sclera is white, and the eyelids are visible at the top and bottom edges.

Лекция 5. ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР.

Оптическая система глаза. Фоторецепторы. Зрительные пигменты. Строение сетчатки. Свойство биполярных, горизонтальных, амакриновых и ганглиозных клеток.

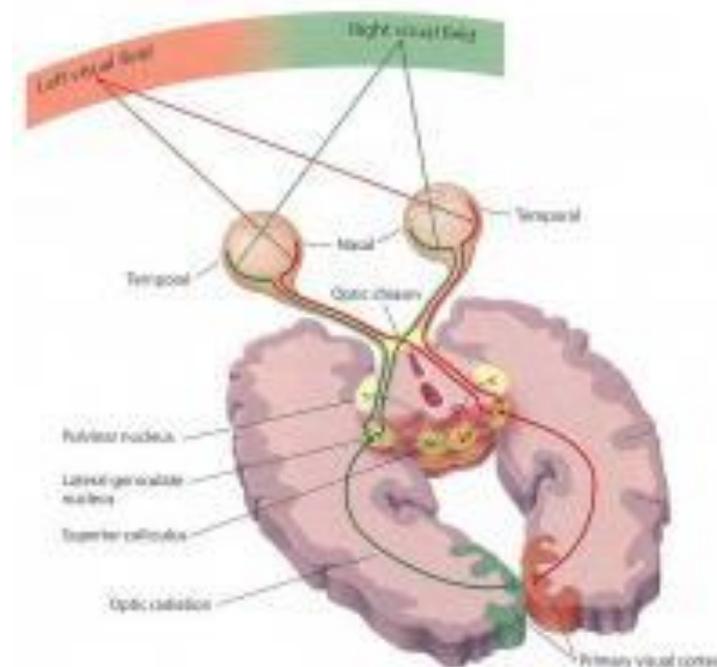
Электроретинограмма и ее анализ. Фотопическое и скотопическое зрение. Световая и темновая адаптация. Сдвиг Пуркинье. Движения глаз

Зрительная сенсорная система - это совокупность структур, обеспечивающих восприятие световой энергии и формирование зрительных ощущений (зрительных образов). Реагирует на длину волны 400-700 нм. Максимальная чувствительность – один фотон света. Через зрение мы получаем 80-90% информации об окружающем мире.

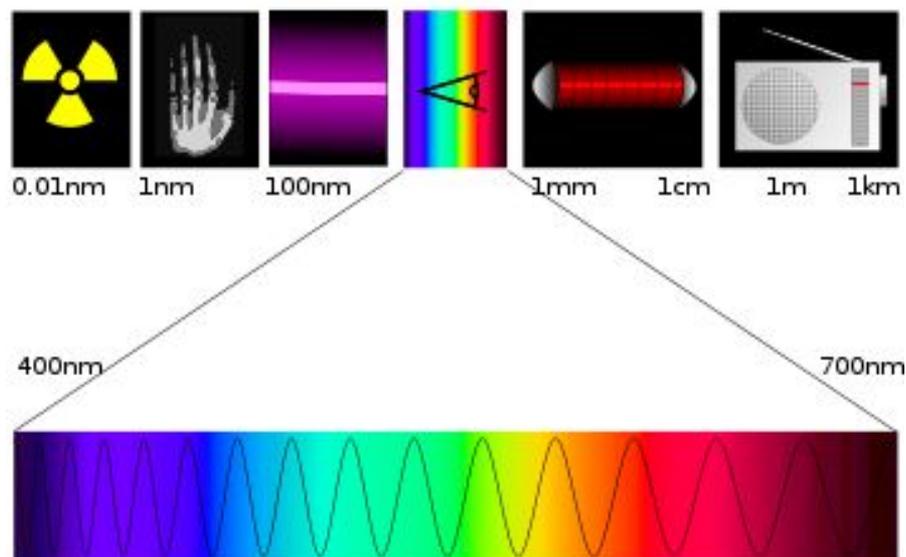
Преимущества зрительного чувства: дальность, нетравматичность, высокая чувствительность, высокая разрешающая способность.

Нервные сигналы, порождённые световым раздражителем, поступают из сетчатки в зрительную зону коры больших полушарий головного мозга по двум основным каналам: эволюционно новому – ретино-таламическому и древнему – ретино-текто-таламическому.

У млекопитающих большая часть зрительных волокон в составе зрительного нерва проходят в латеральное (синоним: наружное) коленчатое тело таламуса в заднем отделе промежуточного мозга. Оттуда зрительное возбуждение передаётся в зрительную зону коры больших полушарий головного мозга (т.е. зрительную кору). У макак зрительные нервы состоят из 1 млн волокон, а вот у крота всего 200 волокон в зрительных нервах.



Зрительная система включает совокупность защитных, оптических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих световую энергию в виде электромагнитного излучения с **длиной волны 400 – 700 нм**.

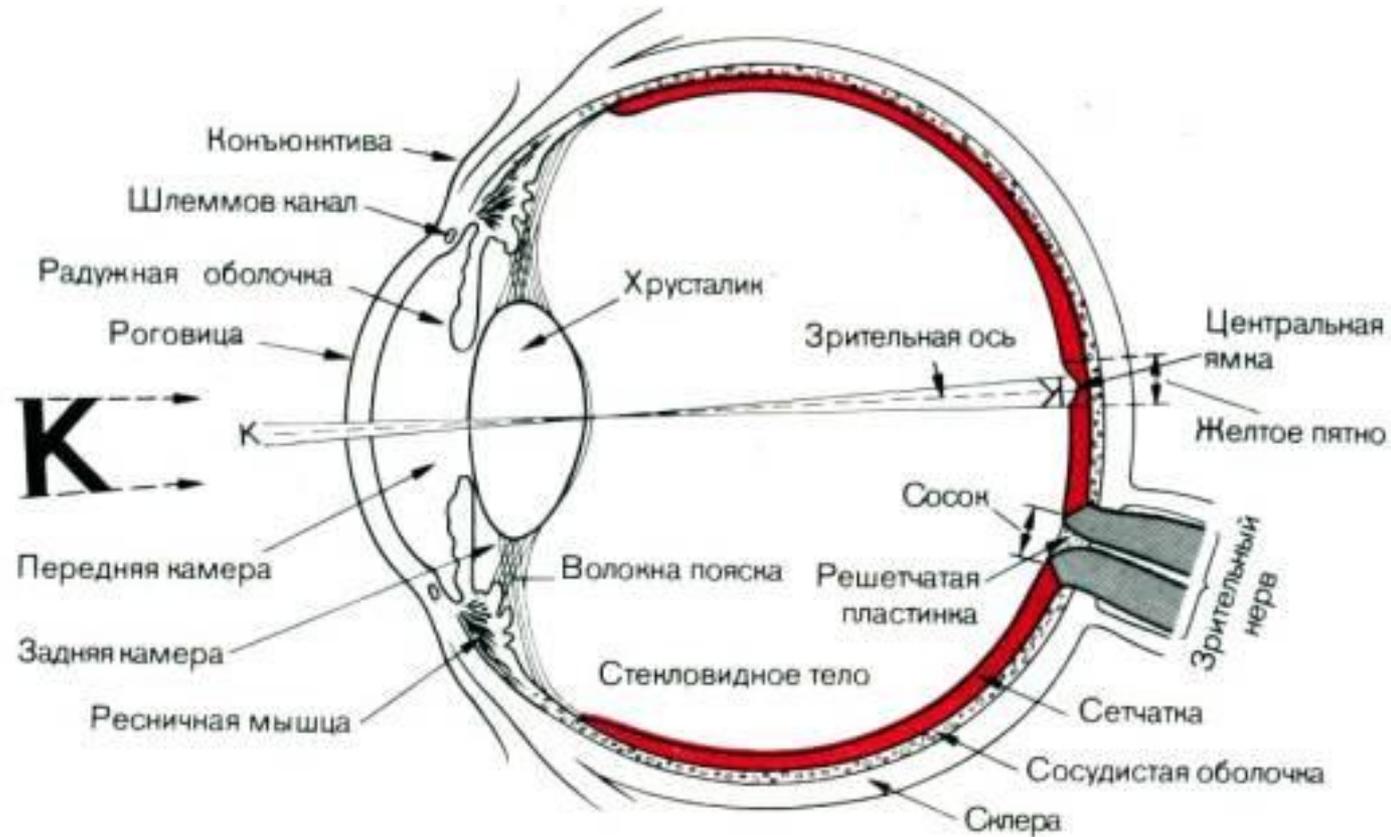


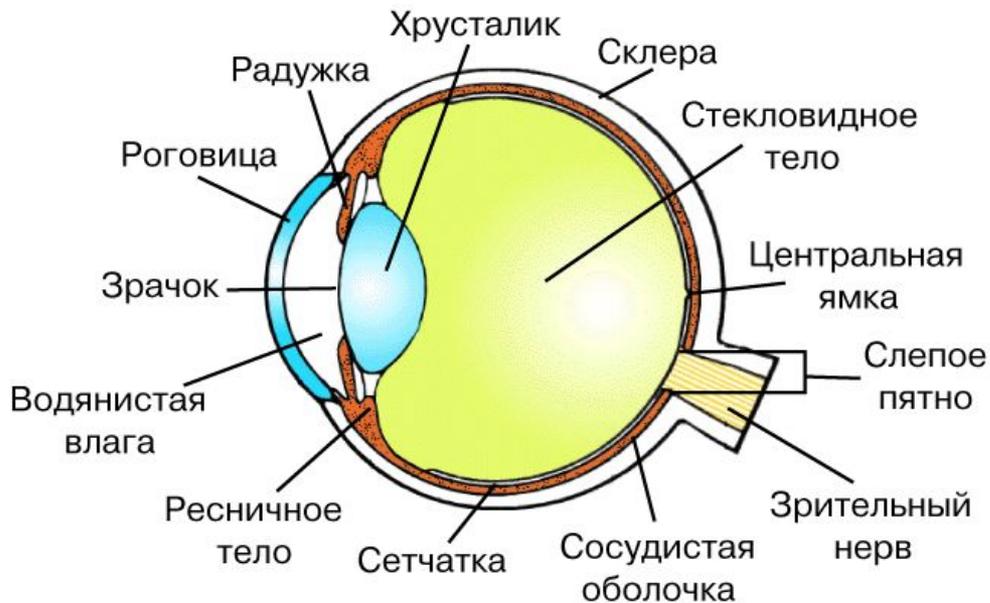
Цвет	Длина волн, нм
Красный	более 620
Оранжевый	590-620
Желтый	570-590
Зеленый	500-570
Синий	440-500
Фиолетовый	менее 440

Волны длины 400-700 нм воспринимаются как видимый свет. Спектр и его "соседи" по длине волны (радиация, рентген, ультрафиолет и инфракрасное (тепловое), микроволновое (нет на рисунке), радиоизлучения

Оптическая система глаза

Оптический аппарат глаза состоит из прозрачной **роговицы, передней и задней камер, заполненных водянистой влагой, радужной оболочки, окружающей зрачок, хрусталика с прозрачной сумкой и стекловидного тела.** В целом - это система линз, формирующая на сетчатке перевернутое и уменьшенное изображение рассматриваемых предметов.



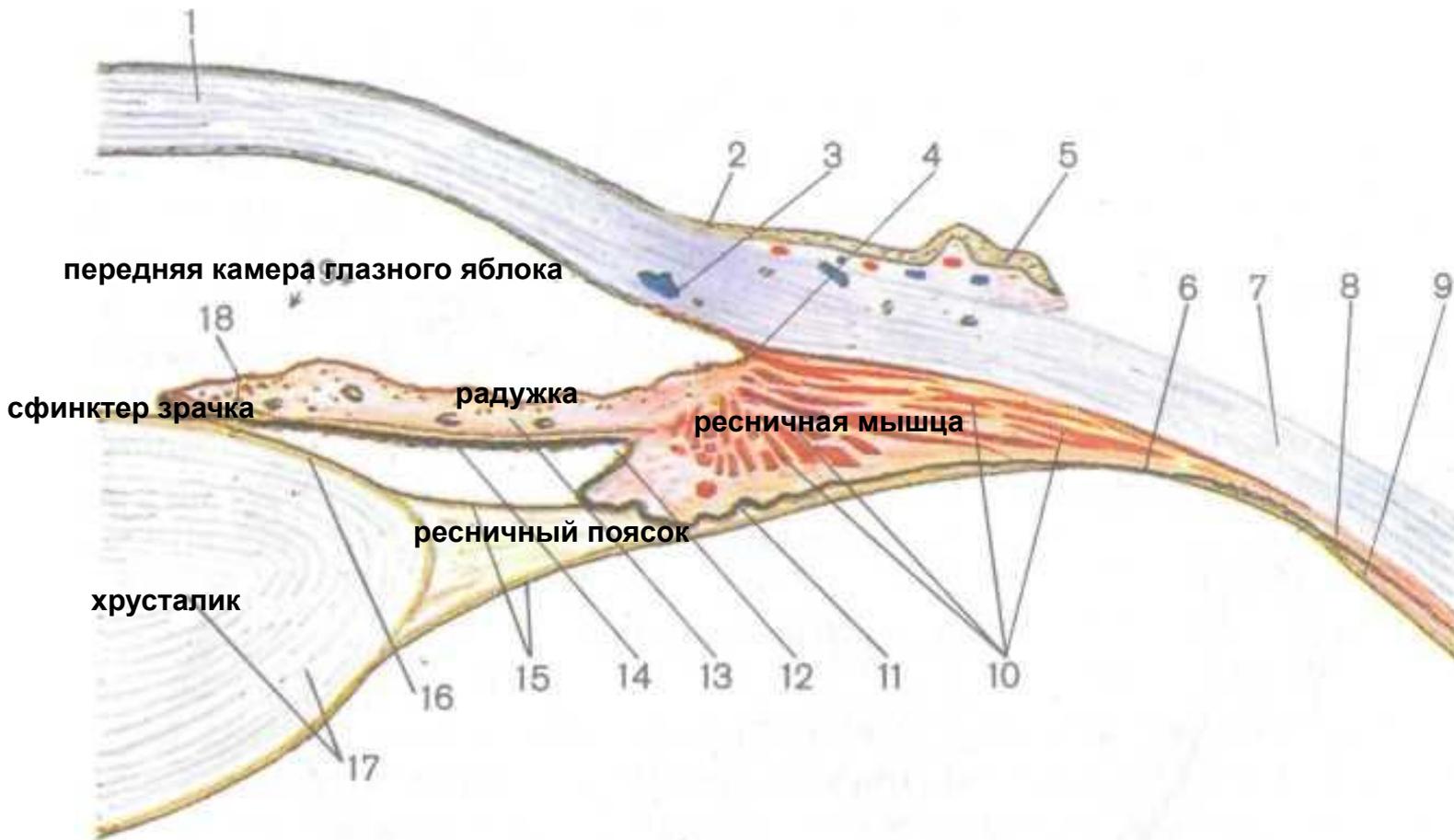


Роговица (cornea) — это выпуклая пластинка блюдцеобразной формы, круглый край которой переходит в **склеру**. Основная функция склеры — защитная, она обеспечивает определенную форму глазного яблока. Роговица лишена кровеносных сосудов, и ее питание происходит за счет лимфы.

Сосудистая оболочка глазного яблока находится под склерой и состоит из собственно сосудистой оболочки, ресничного тела и радужки.

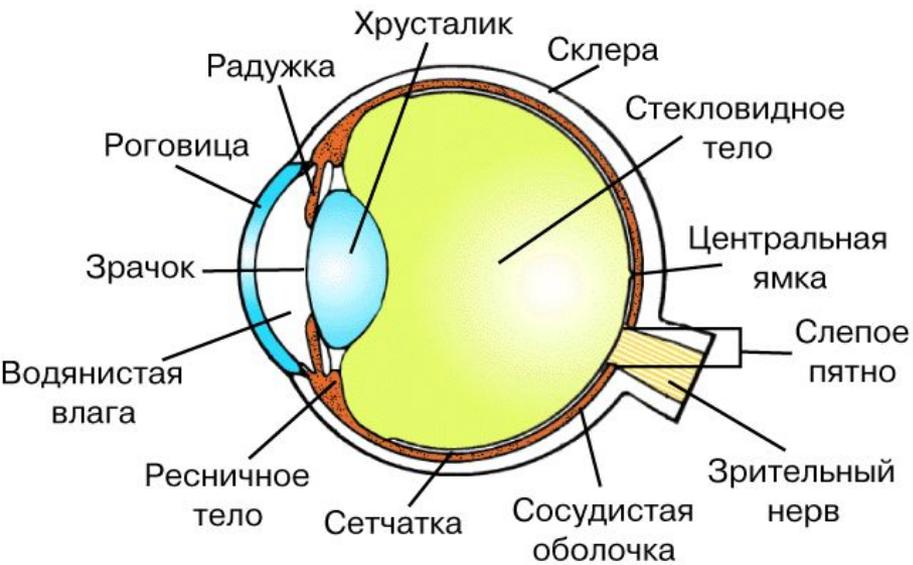
Ресничное тело (ресничная мышца) участвует в аккомодации глаза, **поддерживая, фиксируя и растягивая хрусталик**. Спереди оно продолжается в **радужку**, которая представляет собой круглый диск с отверстием в центре (зрачок). Радужка состоит из пяти слоев.

В толще одного из них (сосудистого) проходят **две мышцы**, которые образуют **сжиматель зрачка и расширяющие зрачок**. Они иннервируются симпатическими и парасимпатическими волокнами. Пигментный слой радужки двухслойный, а цвет зависит от количества меланина.



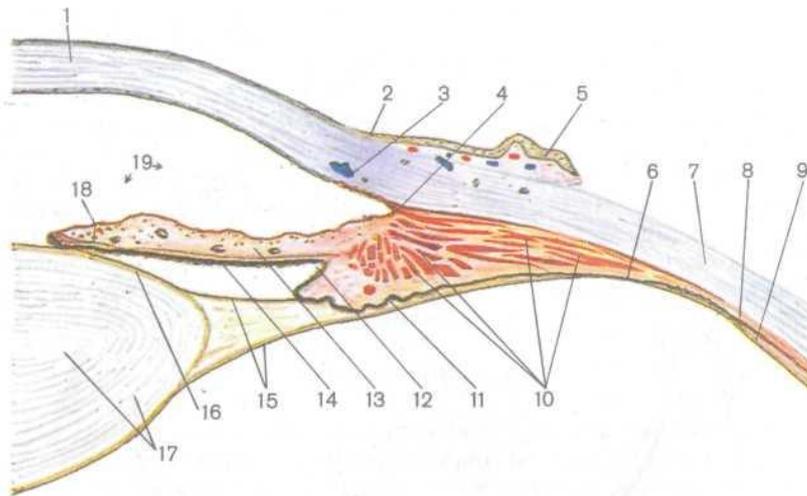
Строение переднебоковой части глазного яблока.

Горизонтальный разрез: / — роговица, 2 — лимб (край роговицы), 3 — венозный синус склеры, 4 — радужно-роговичный угол, 5 — конъюнктура, 6 — ресничная часть сетчатки, 7 — склера, 8 — сосудистая оболочка, 9 — зубчатый край сетчатки, **10 — ресничная мышца**, // — ресничные отростки, 12 — задняя камера глаза, **13 — радужка**, 14 — задняя поверхность радужки, **15 — ресничный пояс**, 16 — капсула хрусталика, **17 — хрусталик**, **18 — сфинктер зрачка (мышца, суживающая зрачок)**, **19 — передняя камера глазного яблока**

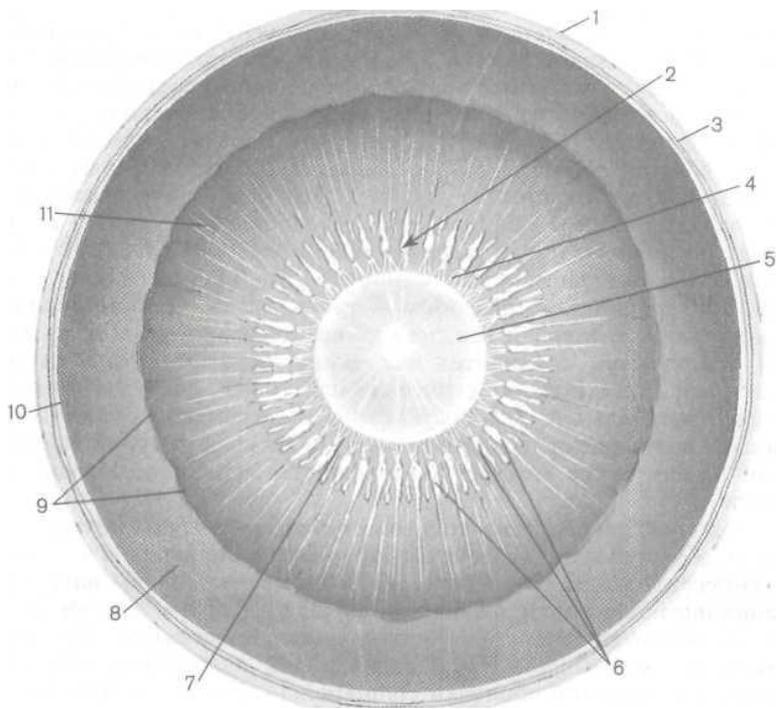


Хрусталик представляет собой прозрачную двояковыпуклую линзу. Он подвешен на **ресничном пояске** (цинновой связке). Волокна пояска в сочетании с мышцами обеспечивают аккомодацию глаза.

Стекловидное тело представляет собой аморфное межклеточное вещество, на передней поверхности которого в ямке расположен хрусталик.



Строение переднебоковой части глазного яблока
Горизонтальный разрез: / — роговица, 2 — лимб (край роговицы), 3 — венозный синус склеры, 4 — радужно-роговичный угол, 5 — конъюнктива, 6 — ресничная часть сетчатки, 7 — склера, 8 — сосудистая оболочка, 9 — зубчатый край сетчатки, **10 — ресничная мышца**, // — ресничные отростки, 12 — задняя камера глаза, **13 — радужка**, 14 — задняя поверхность радужки, **15 — ресничный поясок**, 16 — капсула хрусталика, **17 — хрусталик**, 18 — сфинктер зрачка (мышца, суживающая зрачок), 19 — передняя камера глазного яблока



Передний отдел сосудистой оболочки глаза (ресничное тело). Вид сзади:

/ — фиброзная оболочка (склера). 2 — ресничный венец. 3 — сосудистая оболочка. 4 — ресничный пояс, 5 — хрусталик. 6 — ресничные отростки, 7 — задняя поверхность радужки, 8 — ресничная часть сетчатки. 9 — зубчатый край сетчатки, 10 — сетчатка. // — ресничный кружок

Офтальмоскопическая картина глазного дна (задняя часть сетчатки):

слепое пятно, центральная ямка, диск зрительного нерва, кровеносные сосуды

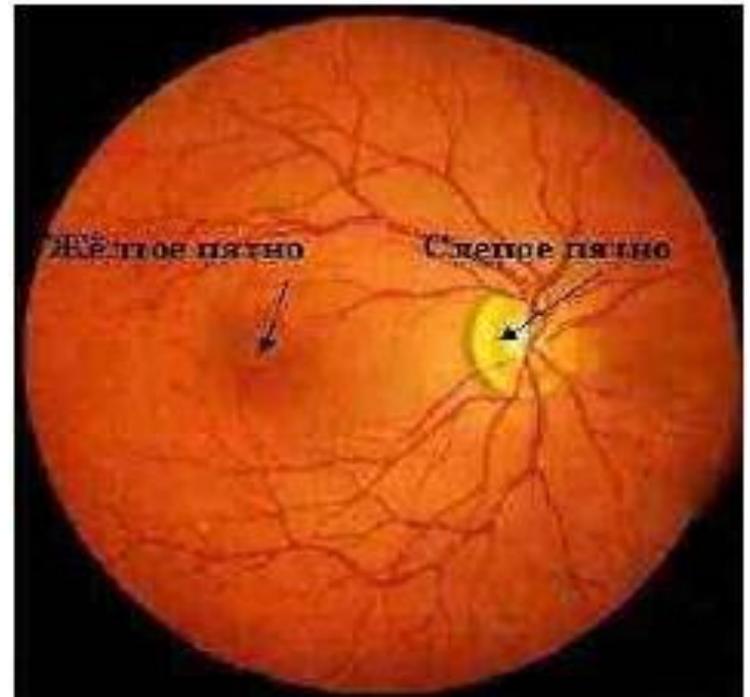
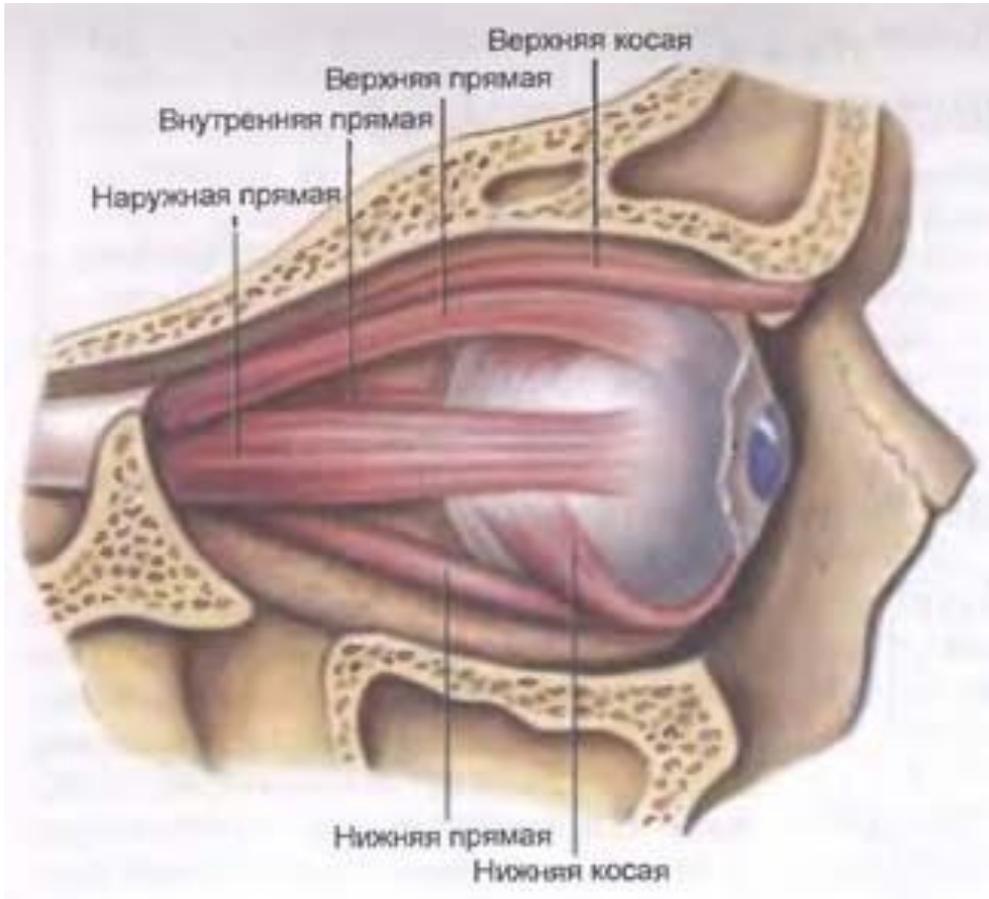




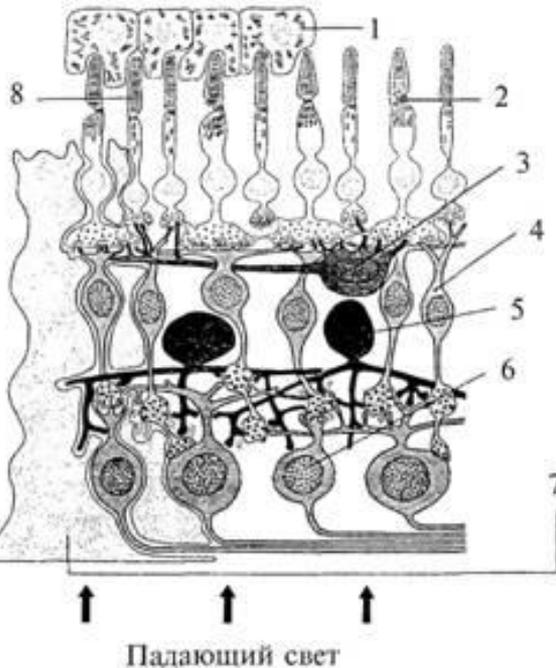
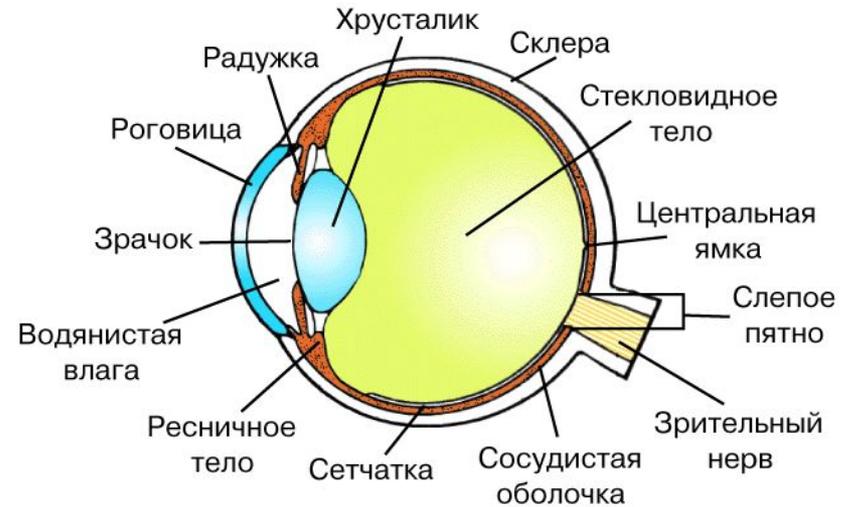
Рисунок Мариотта для нахождения слепого пятна.

Сначала закройте правый глаз и левым глазом посмотрите на правый крестик, который обведён кружочком. Держите лицо относительно монитора горизонтально. Потом, не сводя взгляда с правого крестика, приближайте и отдаляйте лицо от монитора и одновременно следите за левым крестиком, при этом, не переводя на него взгляд. В определённый момент левый крестик исчезнет.



Глазодвигательные мышцы: в движение глазное яблоко приводят четыре прямые (верхняя, нижняя, медиальная и латеральная) и две косые (верхняя и нижняя) мышцы.

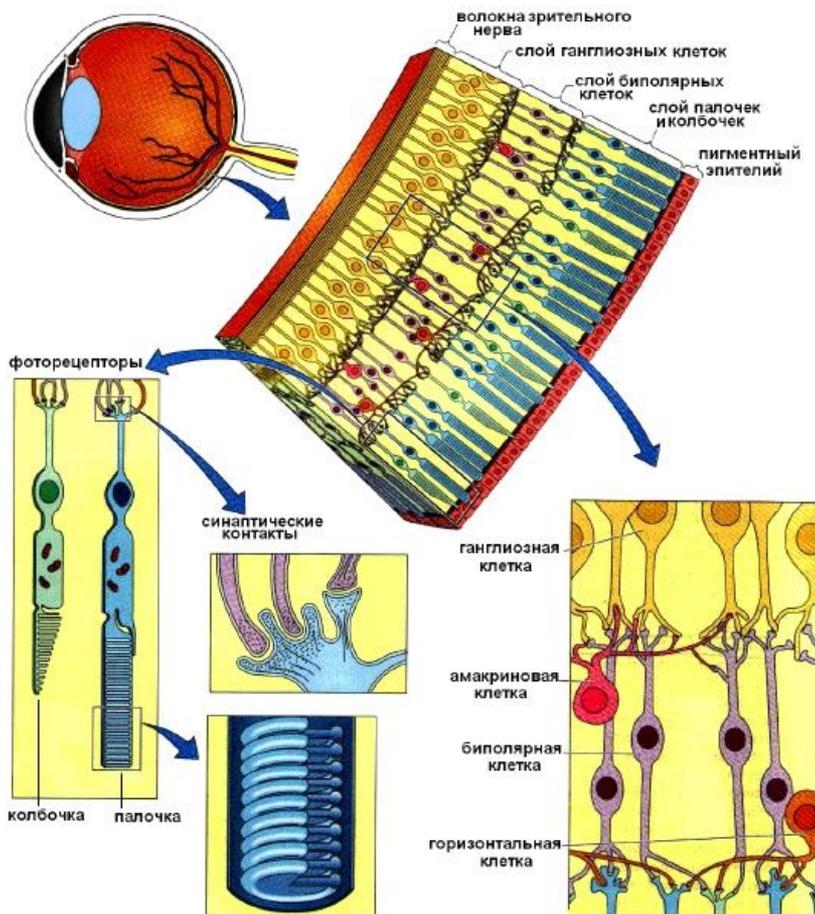
Внутренняя оболочка глазного яблока — **сетчатка (retina)** состоит из двух листков — **внутреннего светочувствительного (нервная часть)** и **наружного пигментного**.



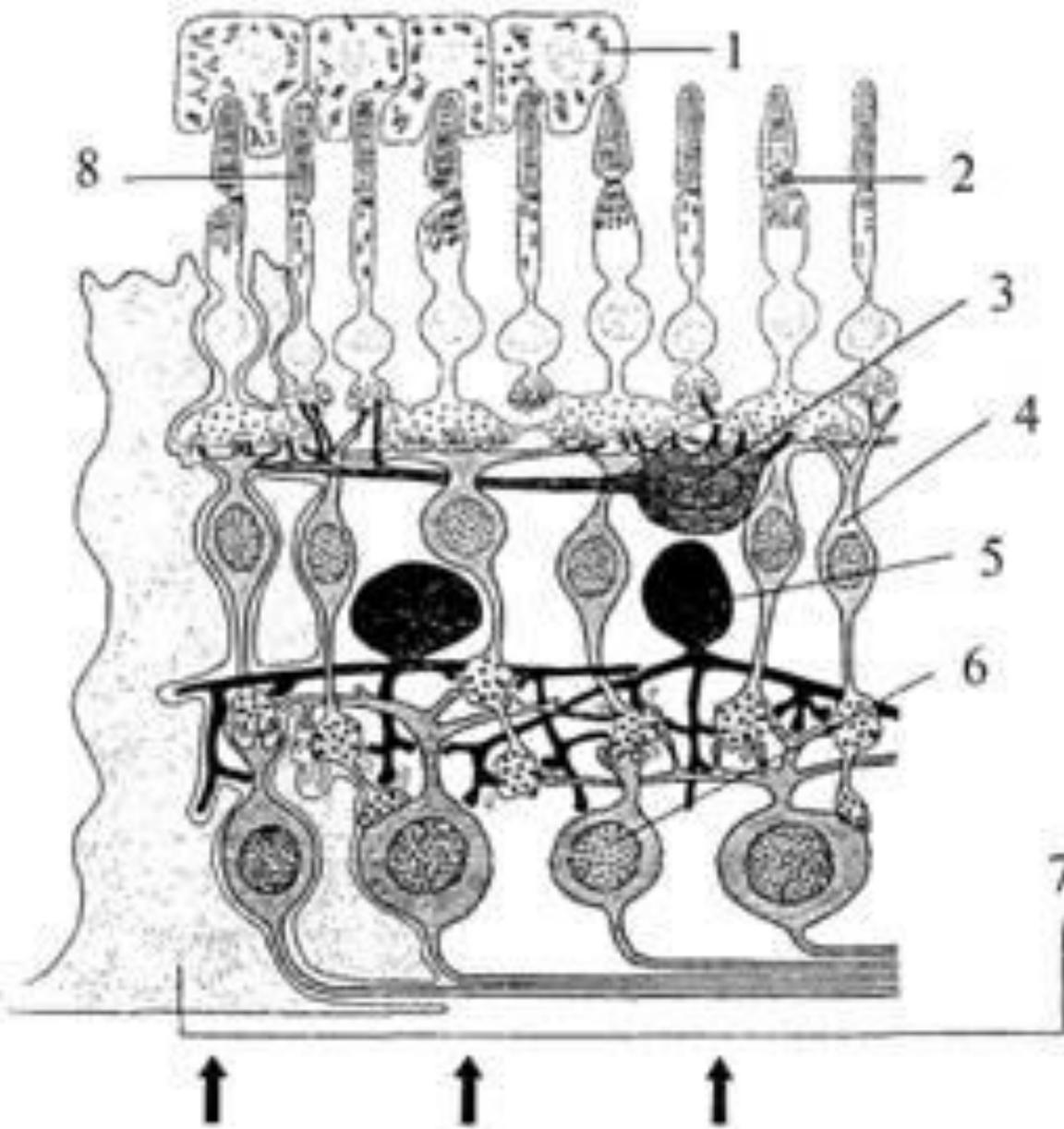
Структура сетчатки:

- 1 — пигментный эпителий;
- 2 — колбочка;
- 3 — горизонтальная клетка;
- 4 — биполярная клетка;
- 5 — амакриновая клетка;
- 6 — ганглиозная клетка;
- 7 — мюллерова клетка;
- 8 — палочка

Пигментный слой поглощает световые лучи, предотвращая их отражение. К пигментному эпителию прилежит слой палочек и колбочек, которые представляют собой периферические отростки фоторецепторов.



Пигментные клетки сетчатки окружают светочувствительные сегменты палочек и колбочек, принимая участие в метаболизме фоторецепторов и синтезе их зрительных пигментов. Кроме того, пигментные клетки содержат **фулфин**, который поглощает свет и препятствует его отражению и рассеиванию, что и обуславливает четкость зрительного восприятия.



Падающий свет

Структура сетчатки:

1 — пигментный эпителий;

2 — колбочка;

3 — горизонтальная клетка;

4 — биполярная клетка;

5 — амакриновая клетка;

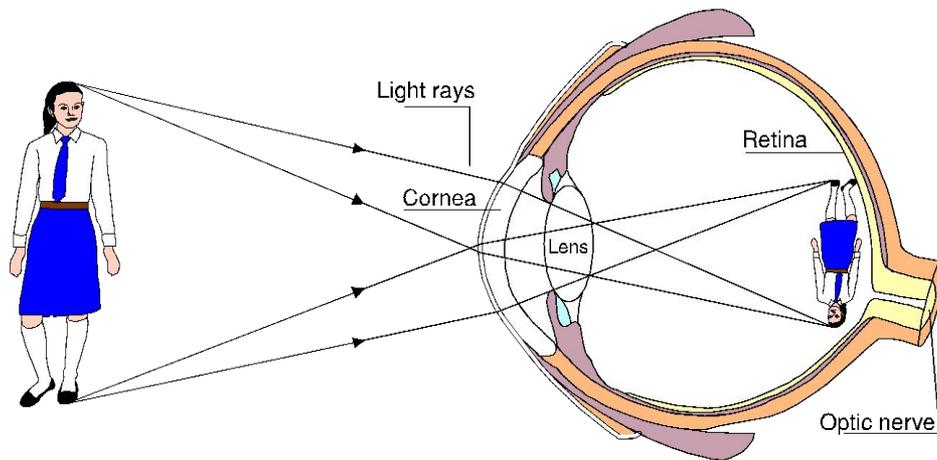
6 — ганглиозная клетка;

7 — мюллерова клетка;

8 — палочка

Нормальная и аномальная рефракция

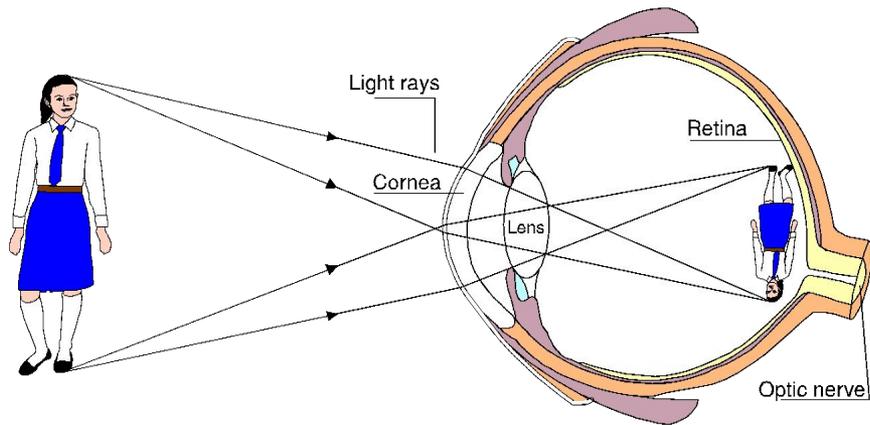
Глаз построен по типу фотокамеры: имеет **светопреломляющую часть** (роговица и хрусталик) и **светочувствительный экран** (сетчатку).



Лучи света проникают в глаз, фокусируются хрусталиком и на сетчатке, на задней стенке глаза возникает перевернутое изображение. Нервные окончания посылают сигнал в мозг, при этом картинка переворачивается так, что предмет воспринимается правильно.

Рефракция или преломление (от латинского - *refractio* - преломление) глаза — преломляющая сила оптической системы глаза при покое.

У каждой линзы существует фокусное расстояние, т.е. расстояние, на котором формируется четкое изображение, при преломлении в ней световых лучей от бесконечно удаленных предметов. Это постоянная величина, зависящая от радиуса кривизны данной линзы.



Лучи света проникают в глаз, фокусируются хрусталиком и на сетчатке, на задней стенке глаза возникает перевернутое изображение. Нервные окончания посылают сигнал в мозг, при этом картинка переворачивается так, что предмет воспринимается правильно.

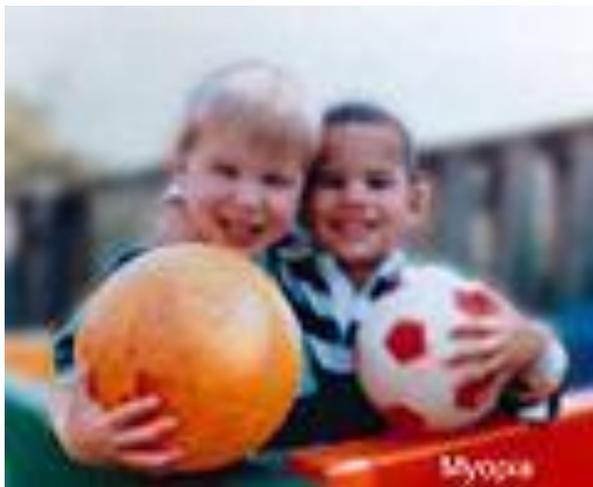
В обычном глазу **фокусное расстояние роговицы равно примерно 23,5 мм** - на этом расстоянии от неё располагается сетчатка. Такой глаз видит чёткое изображение предмета.

Преломляющая сила оптической системы выражается в диоптриях. **Диоптрия** - это преломляющая сила линзы с фокусным расстоянием 100 см.

Рефракция зависит от двух факторов: силы оптической системы глаза и размеров (длины) глазного яблока.

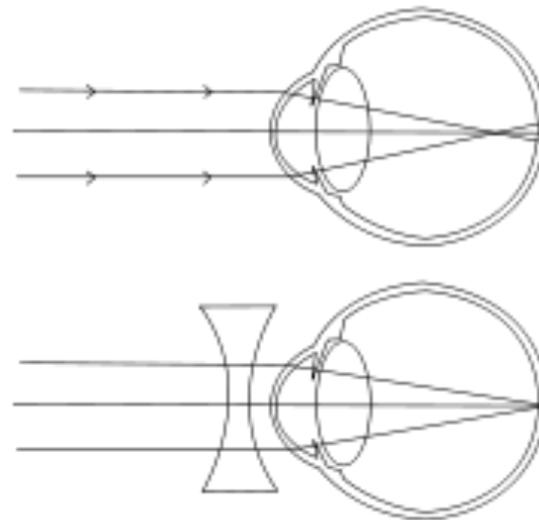


Нормальное зрение

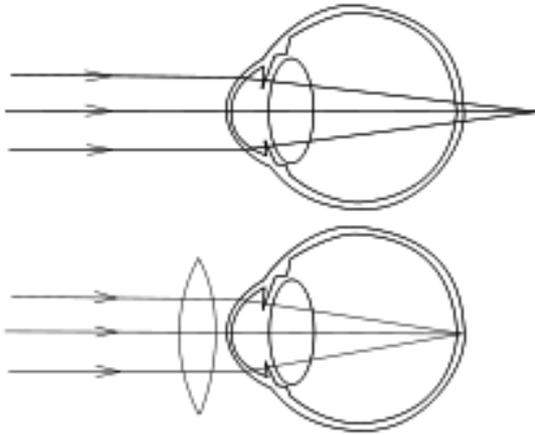


То же изображение при миопии

Близорукость – это патология зрения, при которой проецируемое **изображение попадает не на сетчатку, а перед ней** (слишком короткое фокусное расстояние). Это связано с дефектом оптической системы глаза – её сила слишком велика. При близорукости человек плохо видит вдаль и хорошо вблизи



Миопия и её коррекция при помощи двояковогнутой линзы

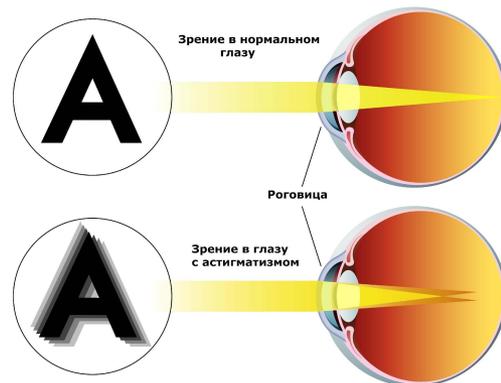


Дальнозоркость – это патология зрения, при которой проецируемое **изображение попадает не на сетчатку, а дальше неё (слишком большое фокусное расстояние)**. Это связано с дефектом оптической системы глаза – её сила слишком мала. При дальнозоркости человек плохо видит вблизи.

При близорукости и дальнозоркости изображение точки на сетчатке будет выглядеть как расплывчатый круг.

Гиперметропия и её коррекция при помощи линз

Кроме этого, встречается **вид рефракции, при котором точечный объект проектируется на сетчатку в виде полосы или эллипса**. Это обусловлено тем, что разные участки роговицы или хрусталика имеют разную преломляющую способность, иногда даже на протяжении одного меридиана. Такая патология называется **астигматизмом**.



Нормальное зрение



Зрение при астигматизме





Острота зрения

Способность различных людей видеть детали предмета с одного и того же расстояния при одинаковой форме глазного яблока и одинаковой преломляющей силе диоптрической глазной системы обусловливается различием в расстоянии между палочками и колбочками сетчатки и называется остротой зрения.

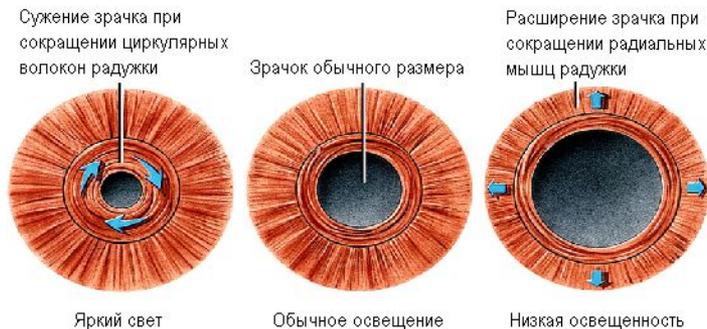
Для проверки остроты зрения применяется таблица, в которой размер букв уменьшается от строки к строке в направлении сверху вниз.

Острота зрения зависит от размеров колбочек, находящихся в области жёлтого пятна, сетчатки, а также от ряда факторов: рефракции глаза, ширины зрачка, прозрачности роговицы, хрусталика (и его эластичности), стекловидного тела, состояния сетчатой оболочки и зрительного нерва, возраста.

Зрачковый рефлекс



Приспособление к изменяющимся условиям освещения происходит с помощью **зрачкового рефлекса**. Ширина зрачка уменьшается при ярком свете благодаря **сокращению кольцевых мышц**, управляемых парасимпатическими волокнами **глазодвигательного нерва**, а при слабом освещении **зрачок расширяется** с помощью **радиальных мышц**, получающих симпатическую иннервацию.

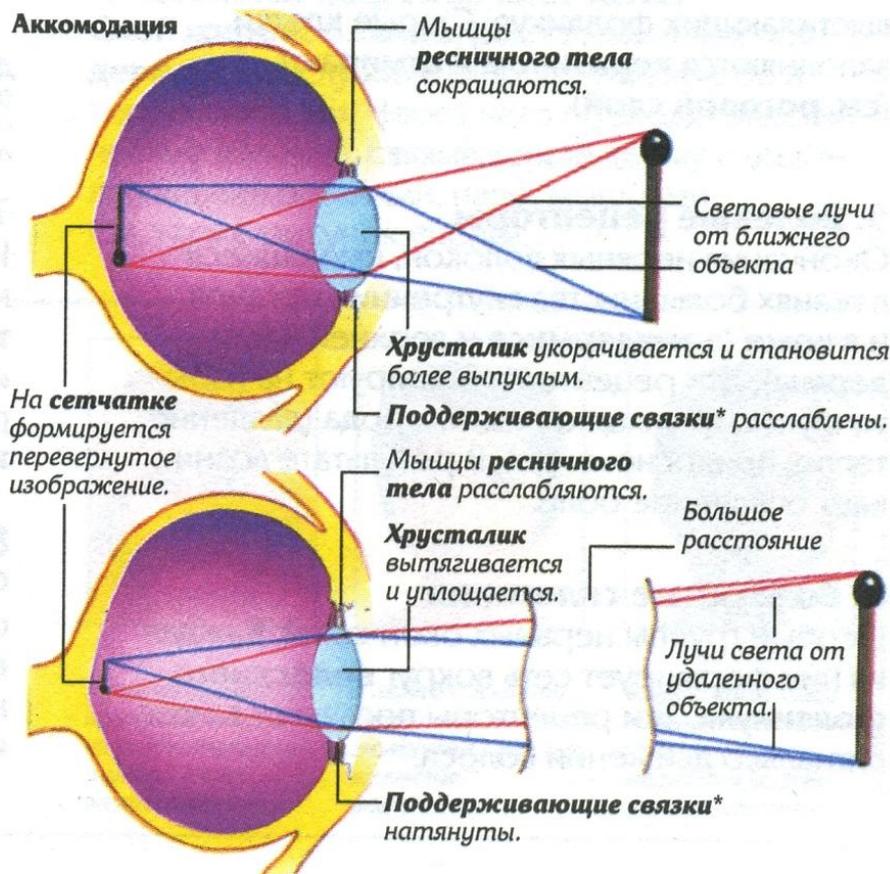


Уменьшая просвет зрачка, глаз защищается от избытка света, а увеличивая ширину зрачка, он повышает чувствительность зрительной системы к воспринимаемым стимулам.

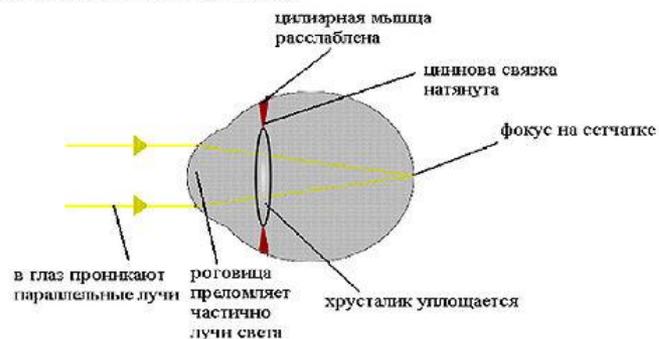
Сужение зрачков повышает глубину резкости, что позволяет лучше видеть удаленные предметы. При **расширении зрачков** глубина резкости снижается, а вместе с ней снижается острота зрения, которая характеризуется максимальной способностью глаза различать две соседние точки зрительного пространства как отдельные. В норме глаз различает две точки, видимые под углом в одну минуту при достаточно ярком освещении.

Аккомодация (от лат. *accommodatio* — приспособление,) — приспособление органа зрения к изменению внешних условий.

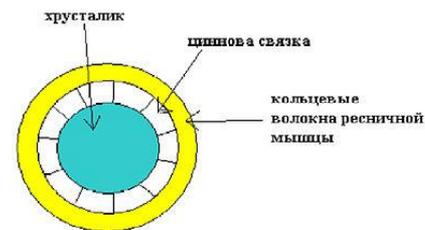
Аккомодация является главным механизмом, обеспечивающим ясное видение разноудаленных предметов, и сводится к фокусированию изображения от далеко или близко расположенных предметов на сетчатке. Основной **механизм аккомодации** заключается в произвольном **изменении кривизны хрусталика** глаз.



А) Свет от далекого объекта.

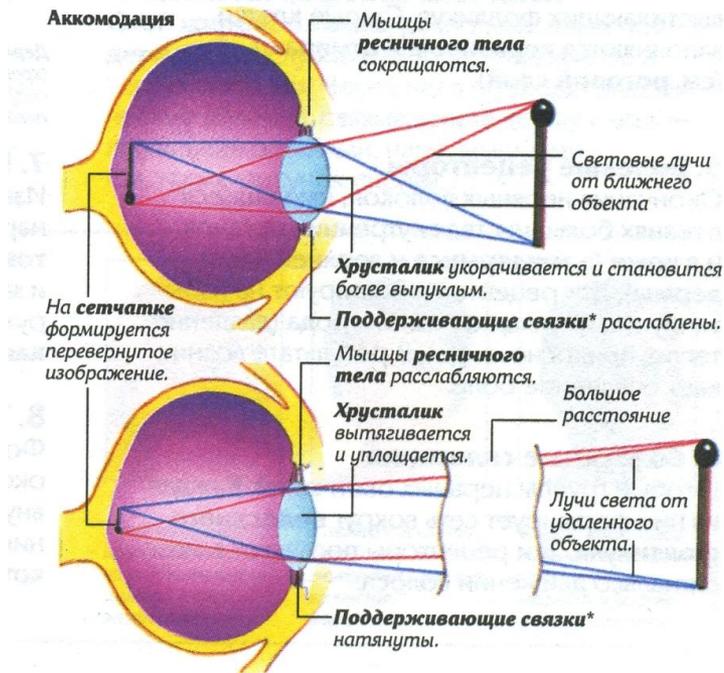


Процесс аккомодация при рассматривании далекого объекта



Строение цилиарной системы

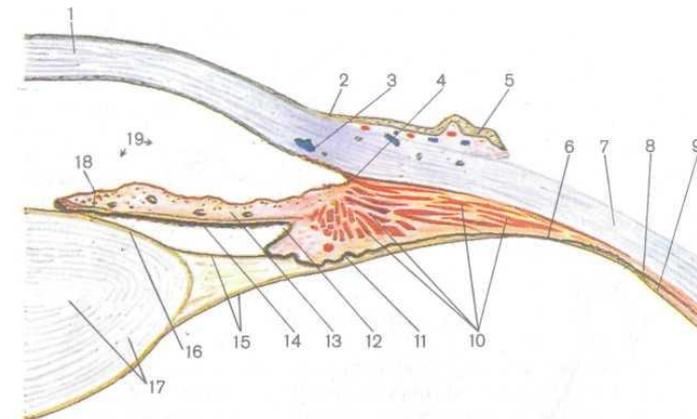
Кривизна хрусталика зависит от его эластичности и от сил, действующих на его сумку. **Форма хрусталика регулируется ресничной, или цилиарной мышцей:** от степени ее сокращения зависит степень натяжения связок, поддерживающих хрусталик.



Строение цилиарной системы

Строение переднебоковой части глазного яблока.

Горизонтальный разрез: / — роговица, 2 — лимб (край роговицы), 3 — венозный синус склеры, 4 — радужно-ро-говичный угол, 5 — конъюнктивa, 6 — ресничная часть сетчатки, 7 — склера, 8 — сосудистая оболочка, 9 — зубчатый край сетчатки, **10 — ресничная мышца**, // — ресничные отростки, 12 — задняя камера глаза, **13 — радужка**, 14 — задняя поверхность радужки, **15 — ресничный пояс**, 16 — капсула хрусталика, **17 — хрусталик**, 18 — сфинктер зрачка (мышца, суживающая зрачок), 19 — передняя камера глазного яблока



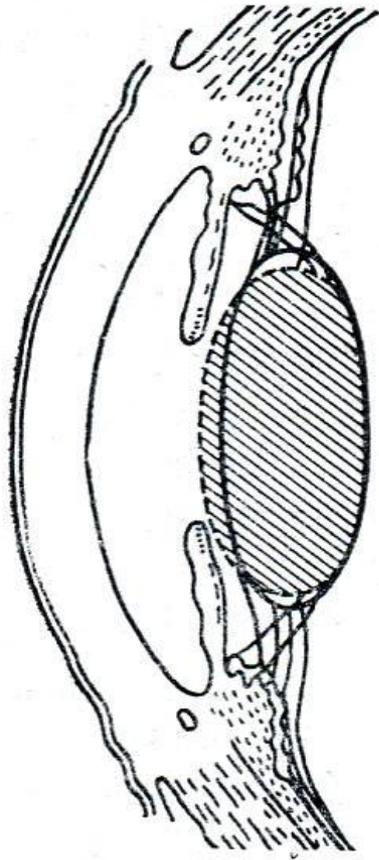


Рис. 1. Схема аккомодации глаза.

Механизм аккомодации

- обеспечивается изменением кривизны хрусталика под действием цилиарной мышцы (у птиц, земноводных и головоногих — за счёт перемещения хрусталика относительно сетчатки).

схема аккомодации глаза (сплошная линия — положение хрусталика в состоянии покоя, пунктирная — при аккомодации). Иннервация цилиарной мышцы осуществляется глазодвигательным и симпатическим нервами.

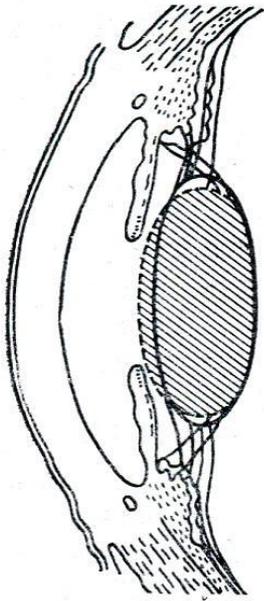


Рис. 1. Схема аккомодации глаза.

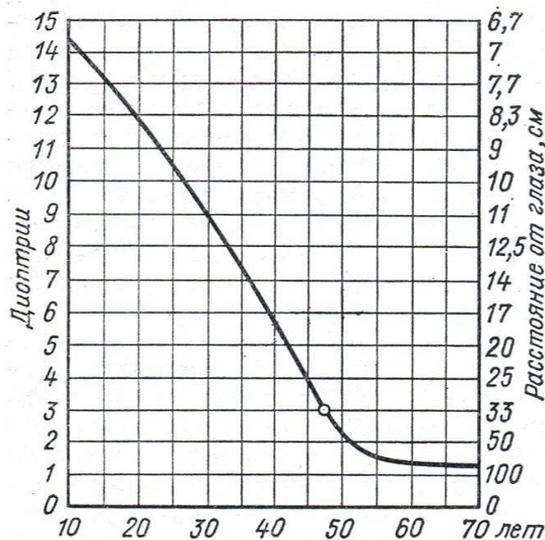
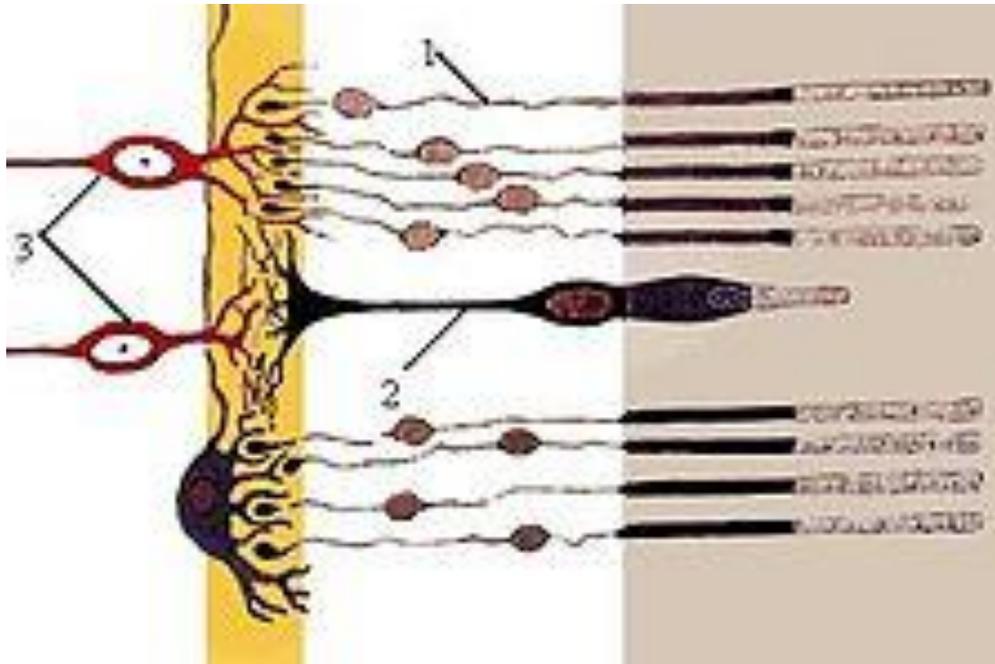


Рис. 2. Зависимость объема аккомодации от возраста.

Механизм аккомодации глаза заключается в следующем: при сокращении волокон заложенной в цилиарном теле аккомодационной мышцы происходит расслабление цинновой связки, посредством которой хрусталик подвешен к цилиарному телу; в результате этого хрусталик приобретает более выпуклую форму, и преломляющая способность глаза усиливается. При расслаблении аккомодационной мышцы волокна цинновой связки натягиваются, хрусталик уплощается, и преломляющая сила оптической системы глаза соответственно уменьшается.

С возрастом аккомодация глаза изменяется в результате постепенной утраты хрусталиком эластичности и способности изменять свою форму (кривизну).

Сетчатка (лат. *retina*) — внутренняя оболочка глаза, являющаяся периферическим отделом зрительного анализатора; содержит фоторецепторные клетки, обеспечивающие восприятие и преобразование электромагнитного излучения видимой части спектра в нервные импульсы, а также обеспечивает их первичную обработку



Сечение слоя сетчатки глаза: 1-палочки, 2-колбочка, 3-биполярные клетки.

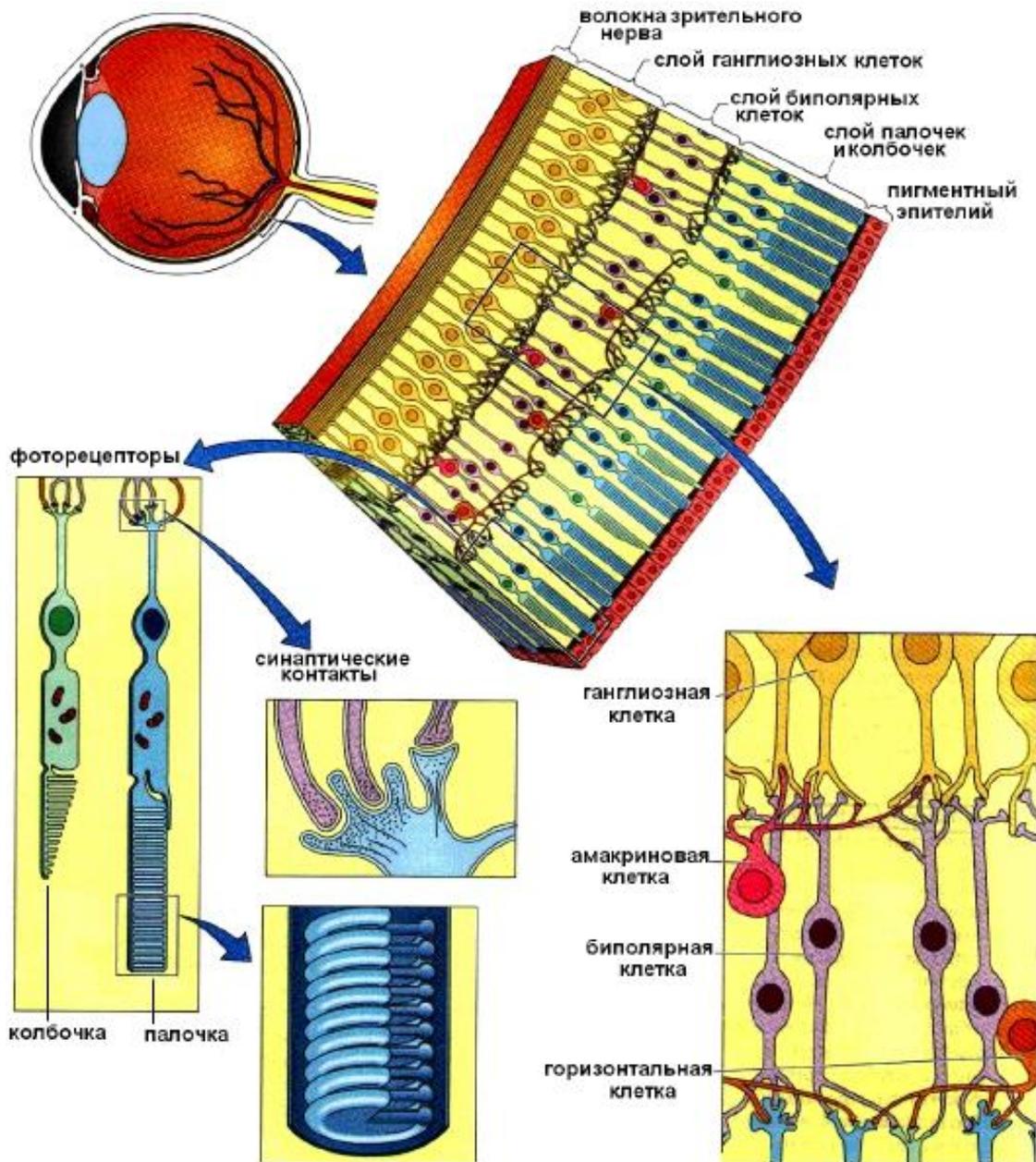


Схема строения сетчатки

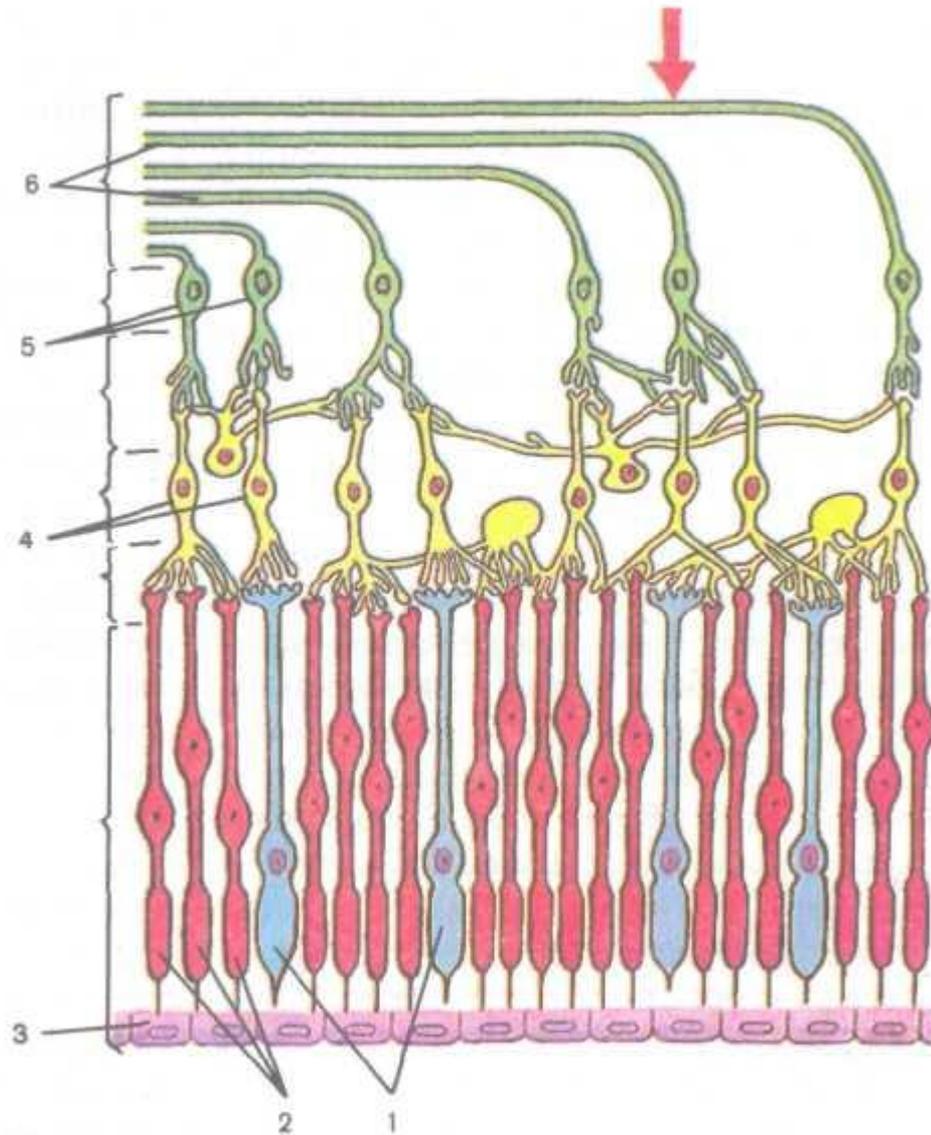
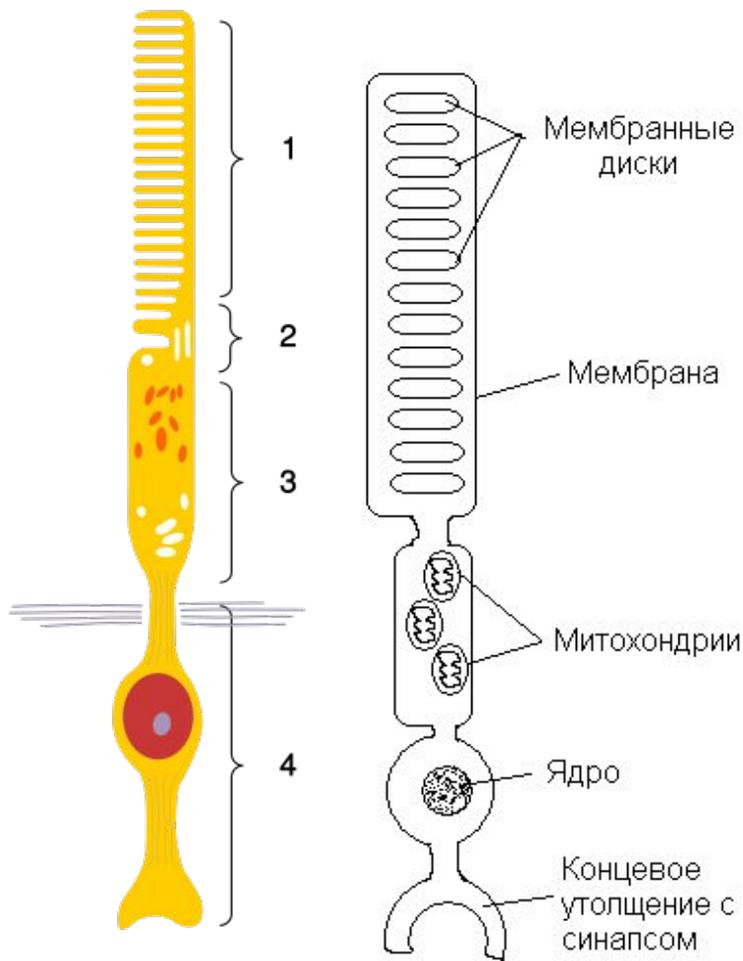


Схема строения сетчатки глаза: 1 — колбочка, 2 — палочки, 3 — пигментные клетки, 4 — биполярные клетки, 5 — ганглиозные клетки, 6 — нервные волокна; стрелками показано направление пучка света

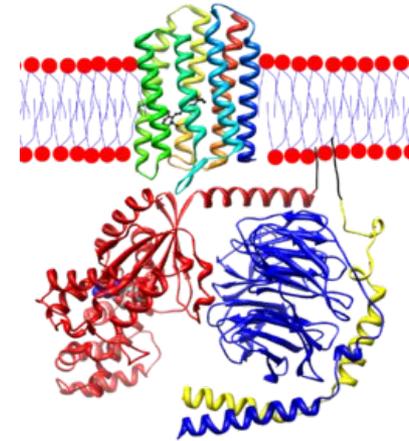
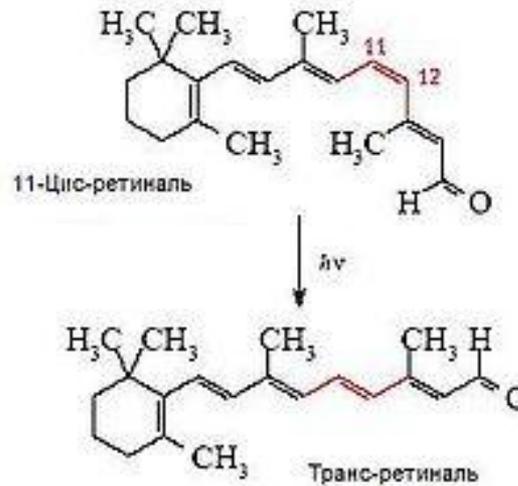
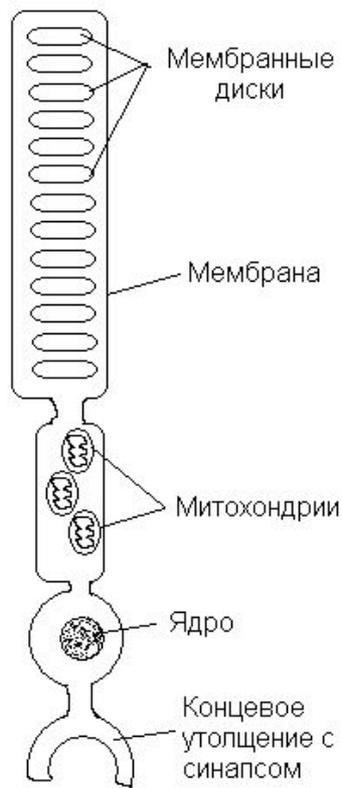
Фоторецепторы: палочки и колбочки



Палочки являются рецепторами, воспринимающими световые лучи в условиях слабой освещенности. Они возбуждаются при действии на них 1 кванта света. Размеры палочек: длина - 0,06 мм, диаметр 0,002 мм.

В строении палочки различают: **наружный сегмент** (содержит мембранные диски с родопсином), **связующий отдел** (ресничка), **внутренний сегмент** (содержит митохондрии), **область с нервными окончаниями**.

Строение палочки сетчатки глаза:
1 – наружный сегмент (содержит мембранные диски),
2 — связующий отдел (ресничка),
3 — внутренний отдел (содержит митохондрии),
4 — основание с нервными окончаниями.



Поглощение родопсином кванта света вызывает ряд его химических превращений – фотолиз в результате поглощения молекулой родопсина кванта света.

Наружный сегмент: состоит из стопки уплощенных мембранных пузырьков, на мембранах которых находится **пигмент родопсина (зрительный пурпур)**.

В результате поглощения кванта света молекулой родопсина и следующих за этим биохимических реакций происходит **закрытие катионных (Na⁺/Ca²⁺) каналов**, что приводит к уменьшению темнового тока и **гиперполяризации**. Свет, повышая потенциал на мембране рецепторной клетки, **уменьшает выделение медиатора**. Гиперполяризация – свойство, отличающее зрительные рецепторы от рецепторов других систем, в которых в ответ на раздражение происходит деполяризация мембраны.

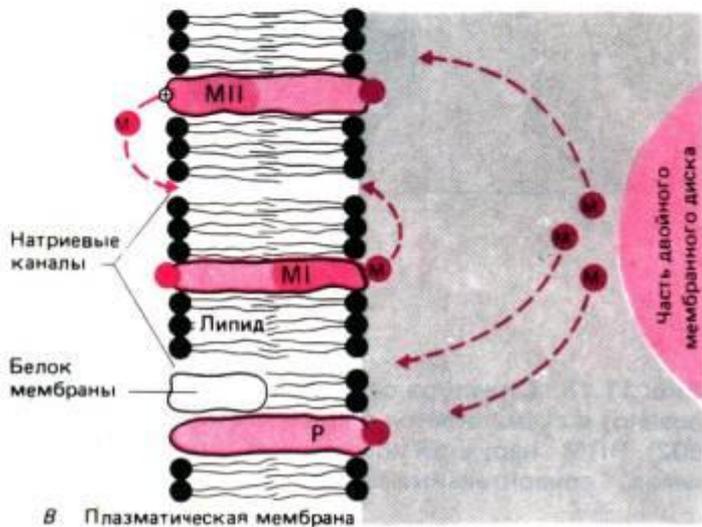
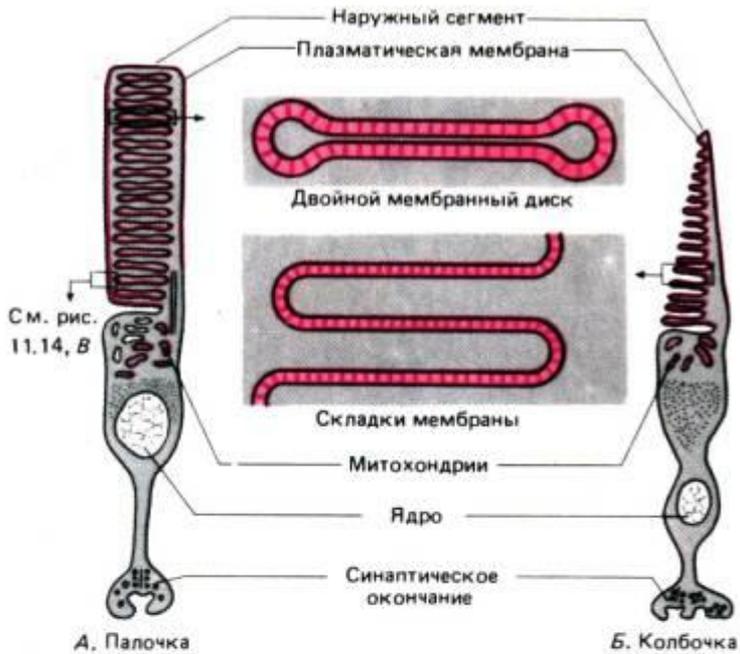
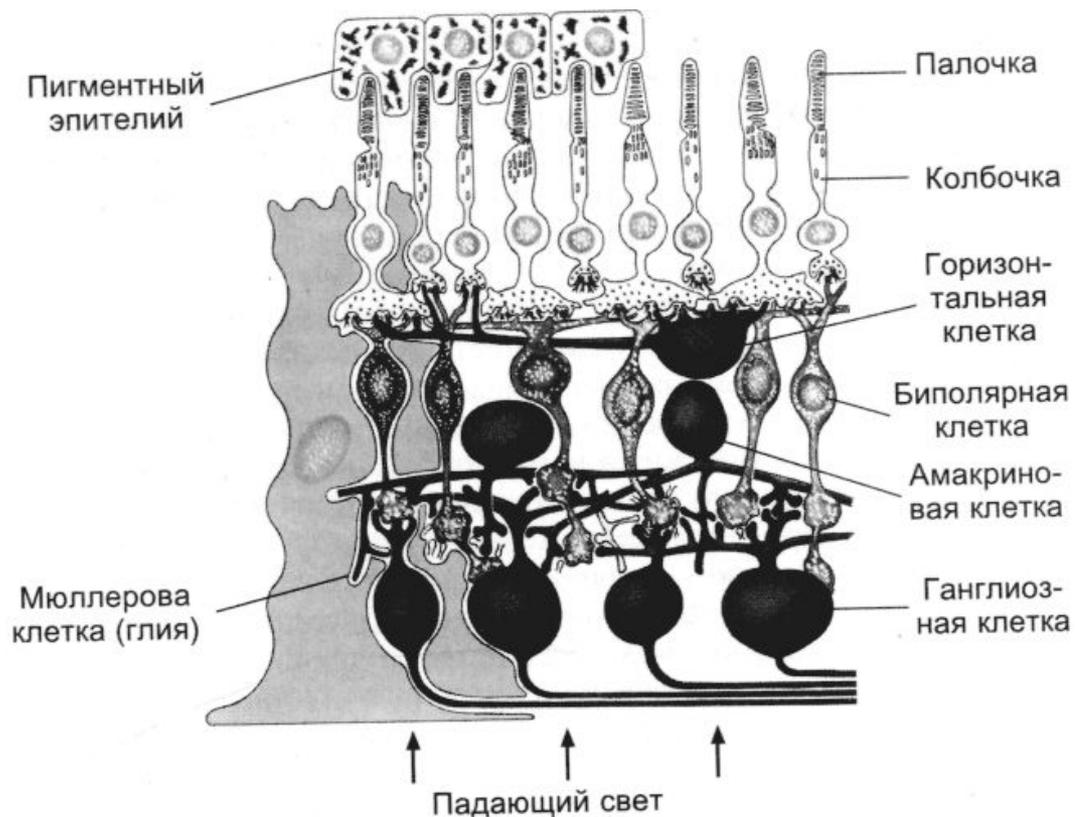
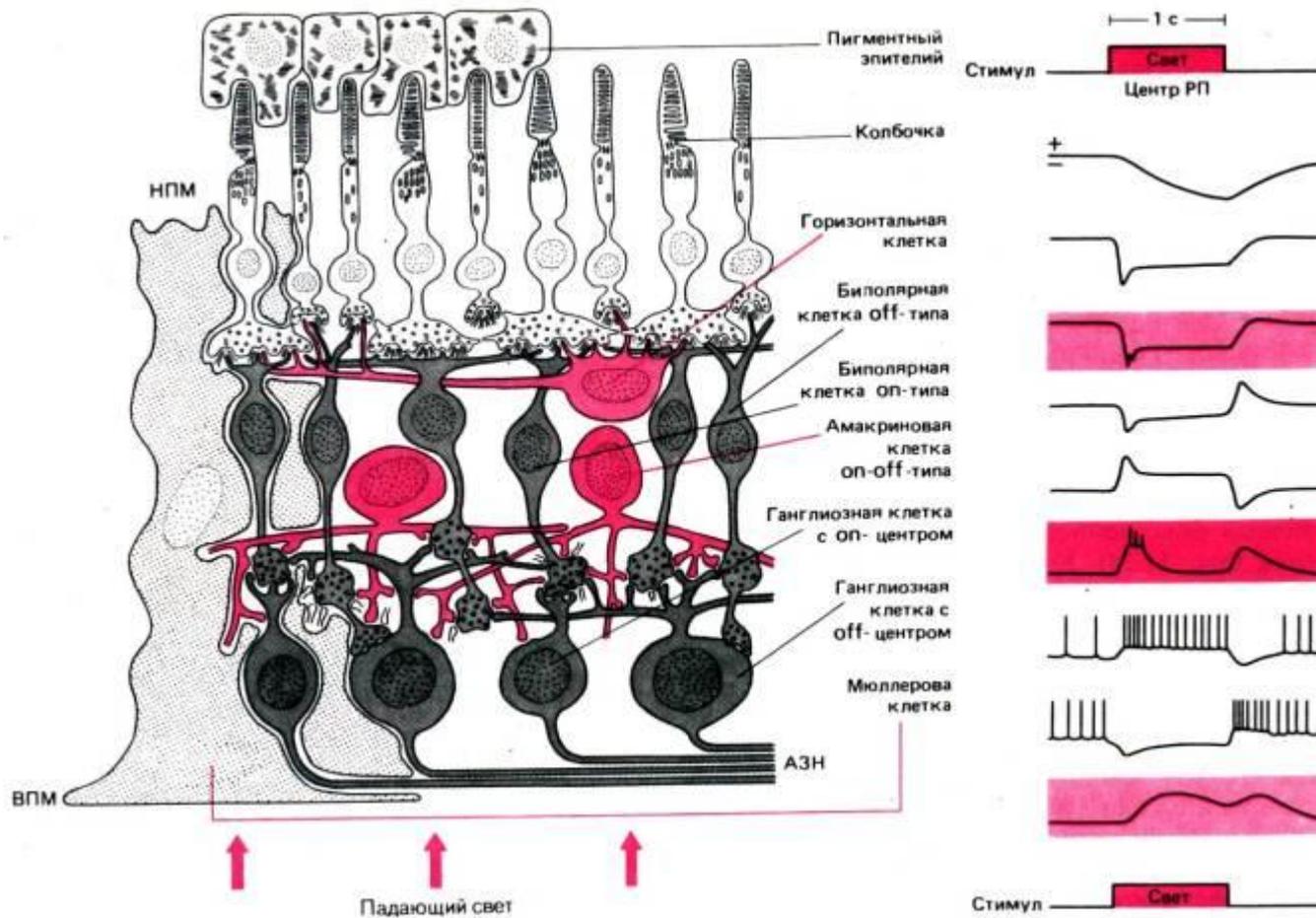


Схема строения палочки (А) и колбочки (б) в сетчатке позвоночных. Структура мембранного диска наружных сегментов палочек и мембранных складок наружных сегментов колбочек показана в увеличенном виде. В. Структура диска или плазматической мембраны фоторецептора. МI–метародопсин I; МII–метародопсин II; Р–родопсин; М–внутриклеточный медиатор

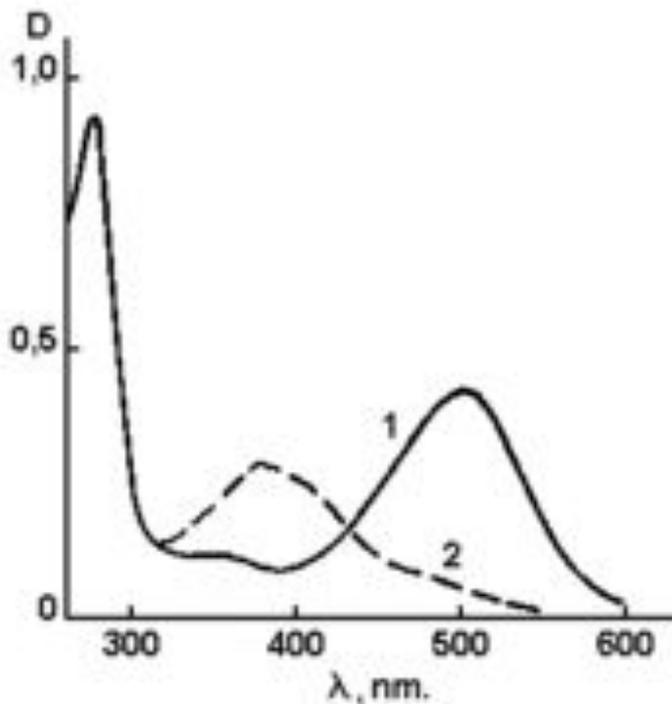
В **горизонтальных, биполярных и амакриновых клетках** переработка сигнала происходит путем медленных изменений мембранного потенциала в синапсах под влиянием непрерывного выделения медиатора из фоторецептора; потенциалы действия здесь не генерируются. **При взаимодействии фоторецептора с квантом света и соответствующей гиперполяризации снижается интенсивность образования медиатора и как следствие - деполяризация биполярной клетки.**



Это приводит к тому, что **на противоположной стороне биполярной клетки выделяется второй медиатор, вызывающий деполяризацию мембраны ганглиозной клетки и генерацию потенциалов действия.**



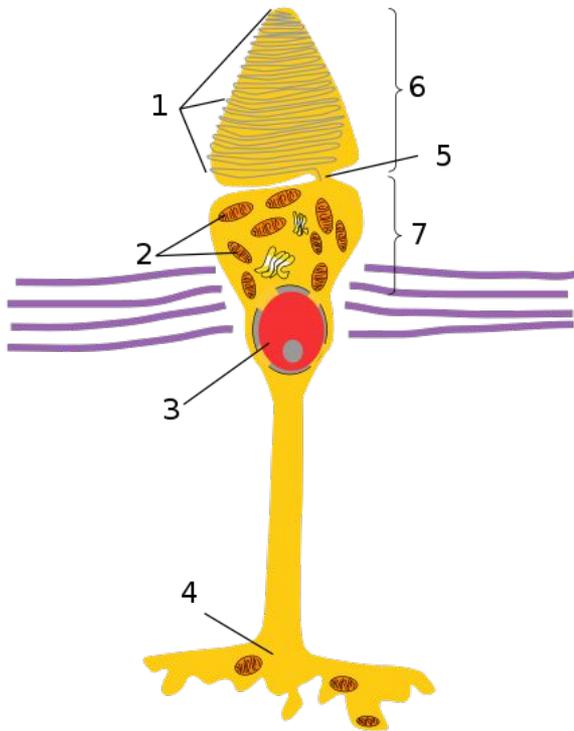
Структура сетчатки приматов (по Boycott, Cowling. Proc. Roy. Soc. (Lond.), 1966, **166**, 80, схематизировано) и схема ответов одиночных нейронов сетчатки на световой стимул (Grusser, Fortschr. Ophthalmol., 1983, **80**, 502). НПМ—наружная пограничная мембрана, ВПМ внутренняя пограничная мембрана, АЗН—аксоны зрительного нерва. Горизонтальные клетки образуют дополнительные контакты с биполярами, не показанные на схеме



Спектр поглощения родопсина лягушки *Rana temporaria*. Видны два максимума поглощения в видимой (500 нм.) и ультрафиолетовой (280 нм.) области. 1 — родопсин (восстановленный пигмент); 2 — индикатор жёлтый (обесцвеченный пигмент). По оси абсцисс — длина волны (λ); по оси ординат — оптическая плотность (D).

Специфический спектр поглощения родопсина имеет два максимума — один в ультрафиолетовой области (278 нм.), другой — в видимой области (около 500 нм). Из спектров поглощения родопсина видно, что восстановленный родопсин (при слабом «сумеречном» освещении) отвечает за ночное зрение, а при дневном «цветовом зрении» (ярком освещении) разлагается и максимум его чувствительности смещается в синюю область.

При достаточном освещении палочка работает совместно с колбочкой, являясь приёмником синей области спектра.

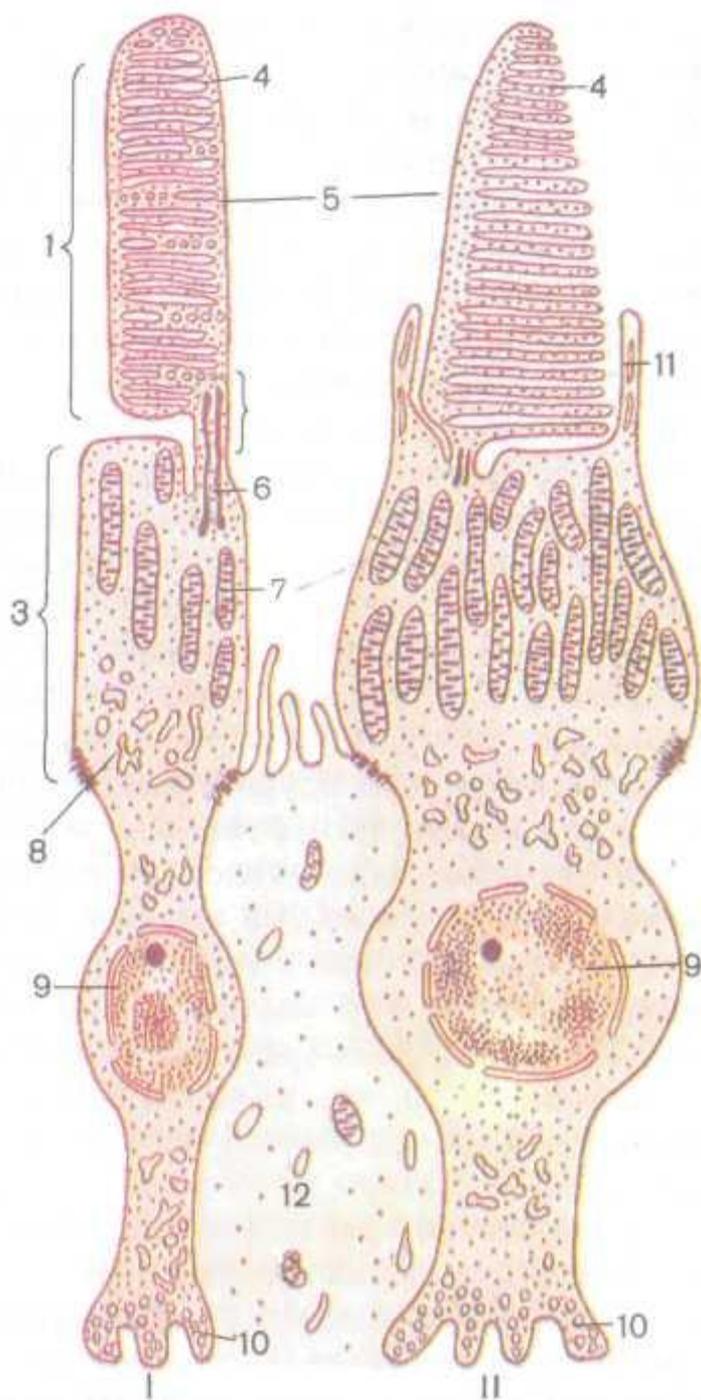


В строении **колбочки** принято различать: **наружный сегмент** (содержит мембранные полудиски), **связующий отдел (перетяжка)**, **внутренний сегмент** (содержит митохондрии), **синаптическую область**.

Наружный сегмент заполнен мембранными полудисками, образованными плазматической мембраной и отделившимися от нее. В районе связующего отдела (перетяжки) наружный сегмент почти полностью отделен от внутреннего впячиванием наружной мембраны. Связь между двумя сегментами осуществляется через цитоплазму и пару ресничек, переходящих из одного сегмента в другой.

Строение колбочки (сетчатки).

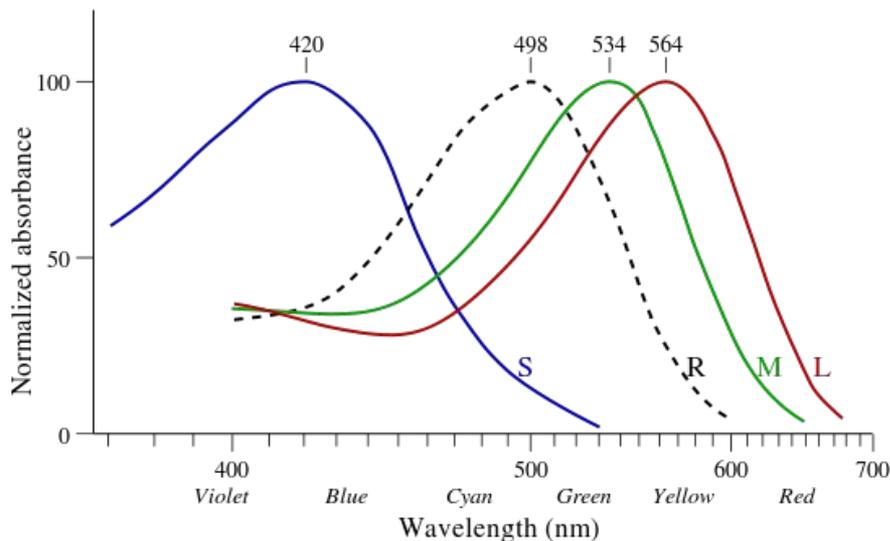
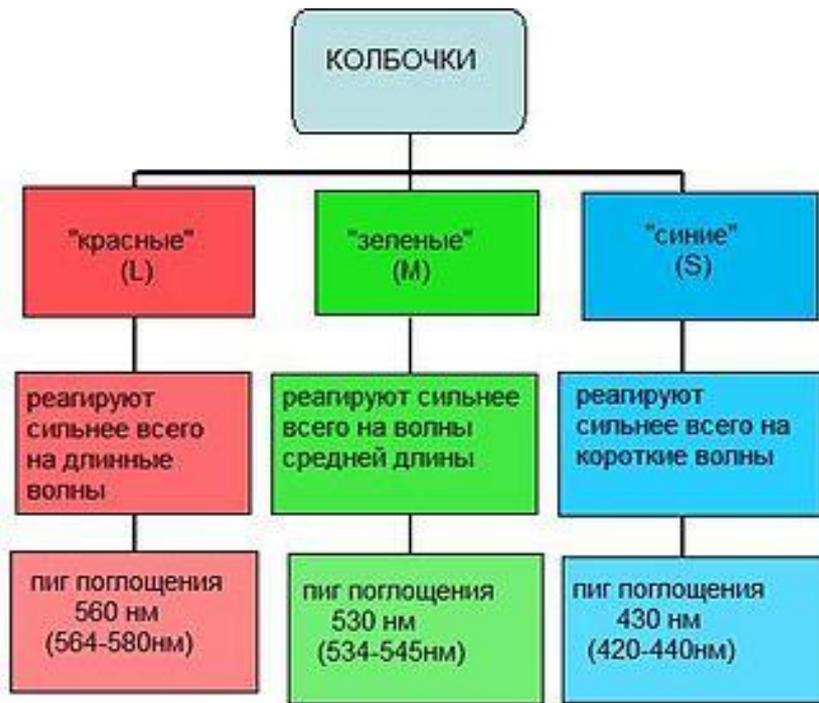
- 1 — мембранные полудиски;
- 2 — митохондрия;
- 3 — ядро;
- 4 — синаптическая область;
- 5 — связующий отдел (перетяжка);
- 6 — наружный сегмент;
- 7 — внутренний сегмент.



Палочковидная (I) и колбачковидная (II) зрительные клетки — фоторецепторные клетки.

Ультрамикроскопическое строение (по И. В. Алмазову и Л. С. Сутулову, 1978):

- 1 — наружный сегмент палочки,
- 2 — связующий отдел между наружным и внутренним сегментами палочки,
- 3 — внутренний сегмент палочки,
- 4 — диски,
- 5 — клеточная оболочка,
- 6 — двойные микрофибриллы,
- 7 — митохондрии,
- 8 — пузырьки эндоплазматической сети,
- 9 — ядро,
- 10 — область синапса с биполярным нейроцитом,
- 11 — пальцевидные отростки внутреннего сегмента колбачковидной зрительной клетки,
- 12 — лучевой глиоцит (мюллерово волокно)

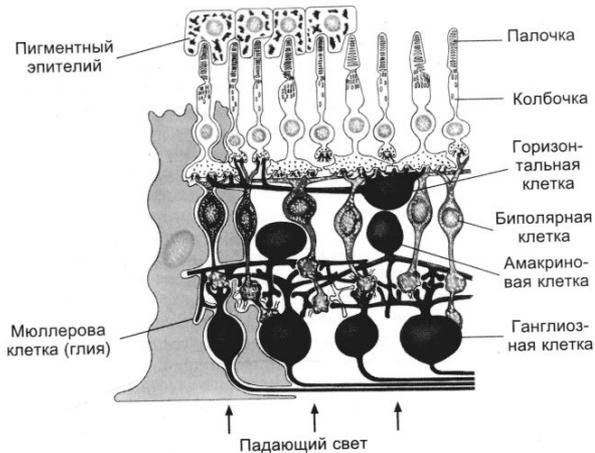


Нормализованные кривые чувствительности йодопсинов и родопсином (штриховая линия)

Каждая колбочка содержит свой **пигмент (йодопсин, хлоролаб и эритлаб)**, поглощающий определённый участок спектра лучше, чем остальные. Колбочки делятся на "красные", "зелёные" и "синие".

Свойство биполярных, горизонтальных, амакриновых и ганглиозных клеток

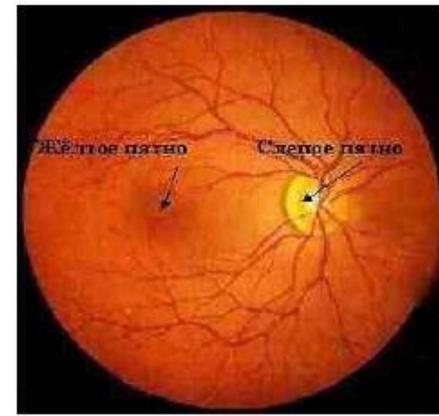
Синаптические окончания фоторецепторов конвергируют на **биполярные нейроны сетчатки (первый нейрон)**. При этом фоторецепторы центральной ямки связаны с одним биполяром. Аксоны биполярных клеток в свою очередь конвергируют на **ганглиозные клетки (второй нейрон)**.

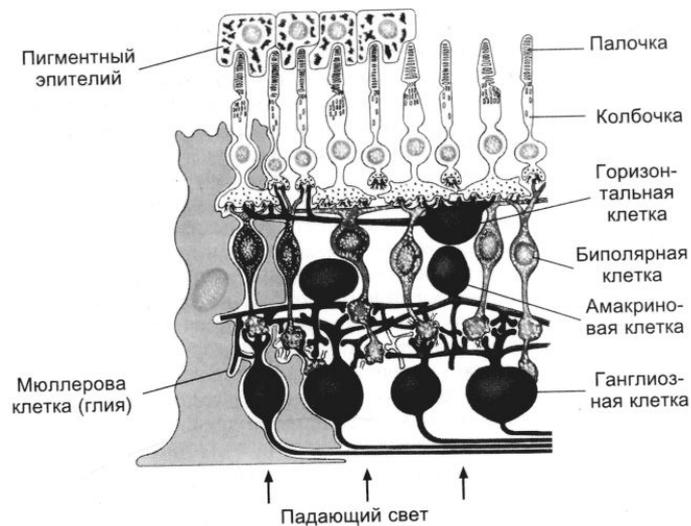


В результате на каждую ганглиозную клетку могут конвергировать около 140 палочек и 6 колбочек, при этом, чем ближе к **желтому пятну**, тем меньше фоторецепторов конвергирует на одну клетку. **В области желтого пятна конвергенция почти не осуществляется и количество колбочек почти равно количеству биполярных и ганглиозных клеток.**

Периферия сетчатки отличается большой чувствительностью к слабому свету. Это обусловлено тем, что до 600 палочек конвергируют здесь через биполярные клетки на одну и ту же ганглиозную клетку.

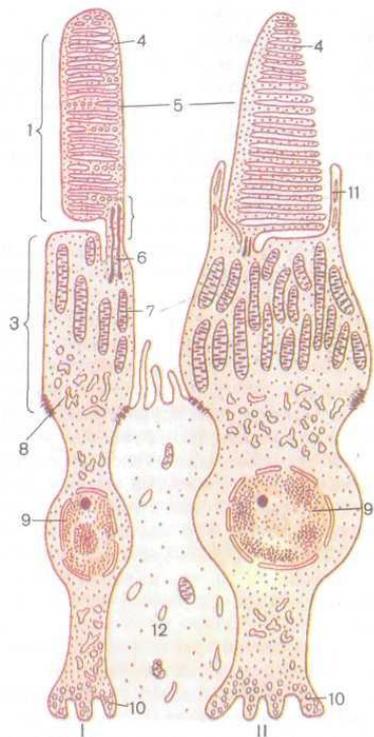
В одних ганглиозных клетках учащение фоновых разрядов происходит на включение света (**on-ответ**), в других – на выключение света (**off-ответ**). Реакция ганглиозной клетки может быть обусловлена и спектральным составом света.





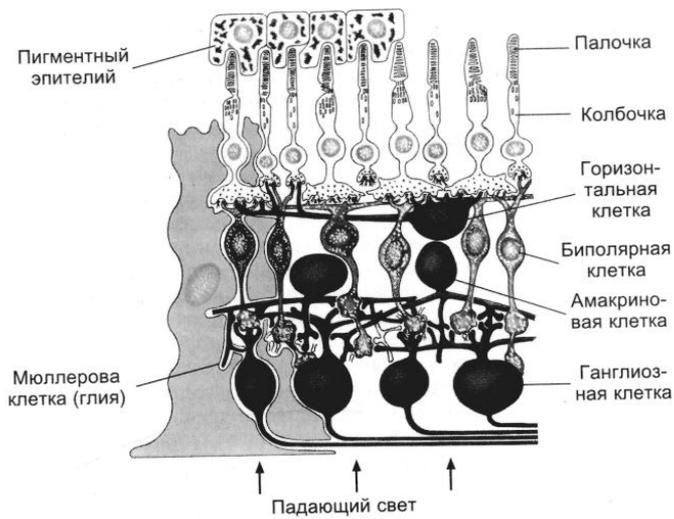
В сетчатке кроме вертикальных существуют также латеральные связи. **Латеральное взаимодействие рецепторов** осуществляется **горизонтальными клетками**.

Биполярные и ганглиозные клетки взаимодействуют между собой за счет многочисленных латеральных связей, образованных коллатеральными дендритами и аксонов самих клеток, а также с помощью **амакриновых клеток**.



Горизонтальные клетки сетчатки обеспечивают регуляцию передачи импульсов **между фоторецепторами и биполярами**, регуляцию цветовосприятия и адаптации глаза к различной освещенности. В течение всего периода освещения горизонтальные клетки генерируют положительный потенциал – медленную гиперполяризацию, названную S-потенциалом.

Клетки Мюллера — глиальные клетки сетчатки глаза позвоночных.

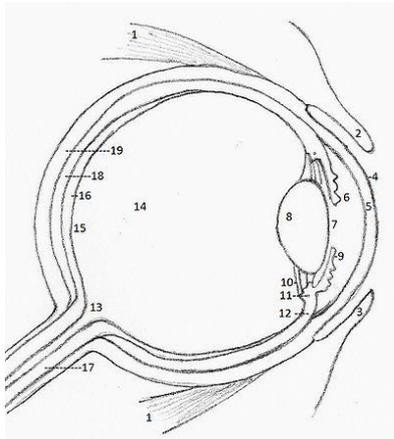


По характеру восприятия световых раздражений **горизонтальные клетки делят на два типа:**

- 1) L-тип, в котором S-потенциал возникает при **действии любой волны видимого света;**
- 2) С-тип, или «цветовой» тип, в котором **знак отклонения потенциала зависит от длины волны.** Так, красный свет может вызвать их деполяризацию, а синий – гиперполяризацию.

Горизонтальные, а также амакриновые клетки называют тормозными нейронами, так как они обеспечивают латеральное торможение между биполярными или ганглиозными клетками.

Аксоны ганглиозных клеток собираются в диске зрительного нерва (слепого пятна), образуя ствол зрительного нерва.

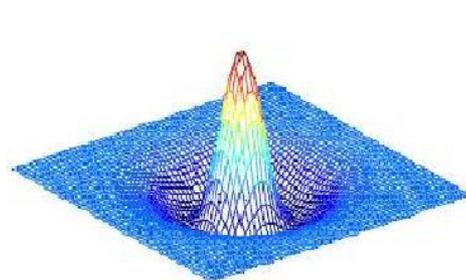
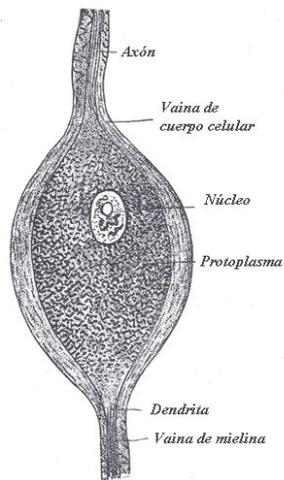


Строение глазного яблока человека

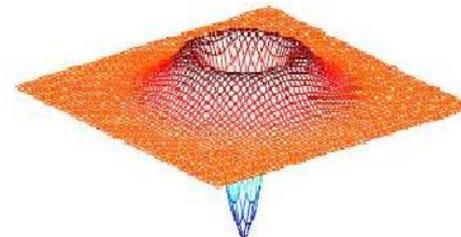
- 1 – мышца глазного яблока, 2 – верхнее веко, 3 – нижнее веко, 4 – конъюнктива, 5 – роговица, 6 – водянистая влага, 7 – зрачок, 8 – хрусталик, 9 – радужка, 10 – циннова связка, 11 – ресничная мышца, 12 – ресничное тело, 13 – слепое пятно, 14 – стекловидное тело, 15 – центральная ямка, 16 – сетчатка, 17 – зрительный нерв, 18 – сосудистая оболочка, 19 – склера.

Биполярная клетка сетчатки, или биполярный нейрон сетчатки — биполярная клетка, соединяющая через синапсы одну колбочку или несколько палочек зрительной системы с одной ганглионарной клеткой.

Биполярные клетки палочек не образуют синапсов непосредственно с ганглионарными клетками; их синапсы находятся на амакриновых клетках типа А II.



он-биполяр



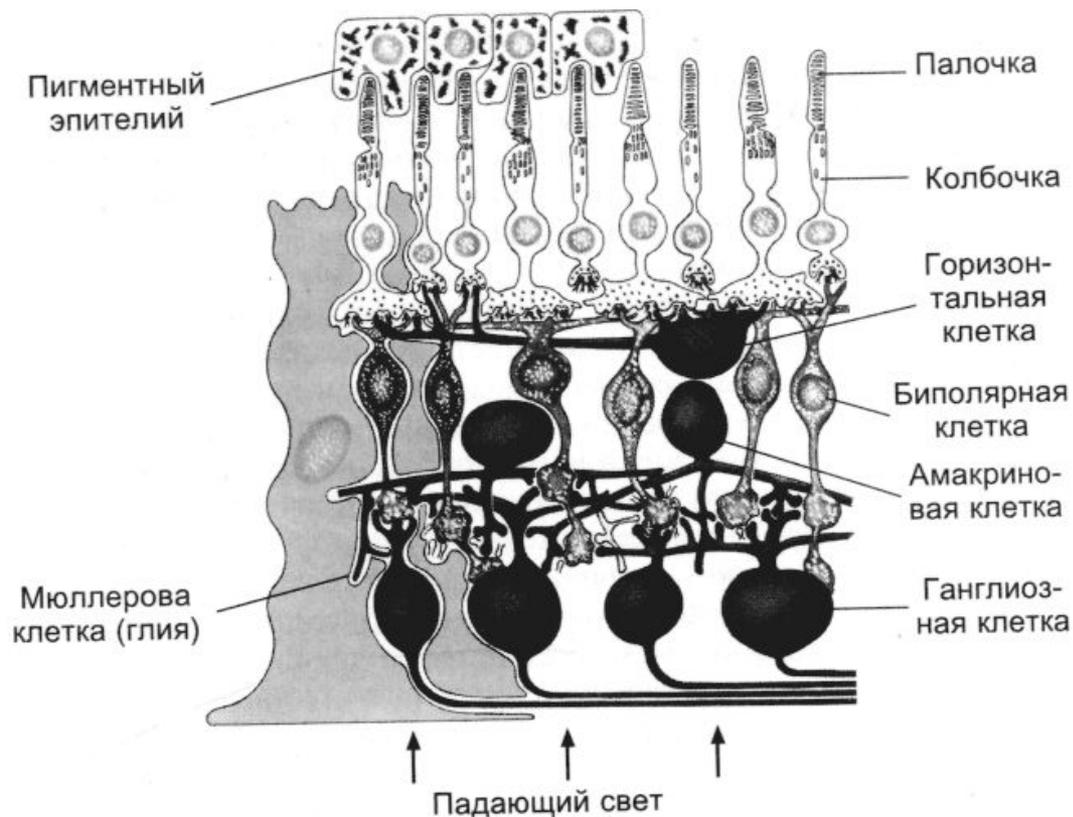
off-биполяр

Реакции он-и off-биполяров на освещение сетчатки пятном света, попадающего в центр рецептивного поля

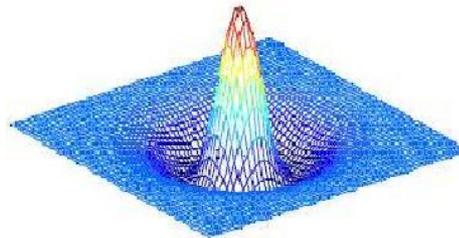
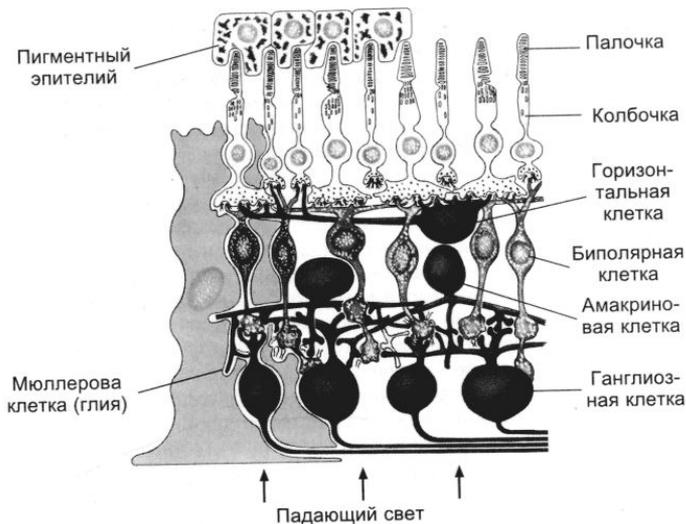
Биполярные клетки бывают двух видов: **он-** и **off-биполяры**. **Центр рецептивных полей он-биполяров** в ответ на действие света реагирует **деполяризацией**, а **периферия — гиперполяризацией**. У off-биполяров центр рецептивного поля, в свою очередь, гиперполяризуется, а периферия — деполяризуется. Синапсы от фоторецепторов до off-биполяров — возбуждающие, а у биполяров с он-центром эти синапсы — тормозные.

Кроме палочек и колбочек, **биполяры также имеют связи с горизонтальными клетками**. Т. е., биполяры прибегают как к прямому, так и косвенному пути передачи сенсорной информации в сетчатке. Рецептивные поля биполяров сложнее, чем у фоторецепторов, поскольку имеют центр и периферию

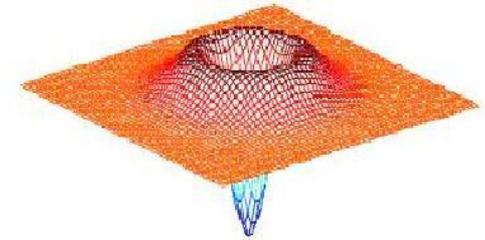
Горизонтальные клетки располагаются в сетчатке сразу за фоторецепторами и отдают им большое количество дендритов, которые, переплетаясь, образуют сплошное густое кружево. Их аксоны могут тянуться на значительные расстояния и имеют сильно разветвленные концевые образования. **Горизонтальные клетки соединены между собой электрическими синапсами и образуют функциональный синцитий.** Возбуждение одной горизонтальной клетки распространяется на другие. В центральной ямке (лат. *fovea*) сетчатки приматов одна горизонтальная клетка соединяется примерно с 6 колбочками, а на периферии — с 30-40.



Фоторецепторы вместе с **горизонтальными клетками** и **биполярными** образуют так называемую **триаду**. Триада состоит из пресинаптической мембраны фоторецептора, в которую заходит дендрит биполяра, а по бокам от него заходят отростки горизонтальных клеток. За счет таких связей между фоторецепторами, горизонтальными клетками и биполярными, **центр рецептивного поля биполяров формируется прямым путем при передаче сигнала от фоторецепторов, периферия формируется за счет непрямого пути через горизонтальные клетки за счёт возбуждающих или тормозных синапсов.**

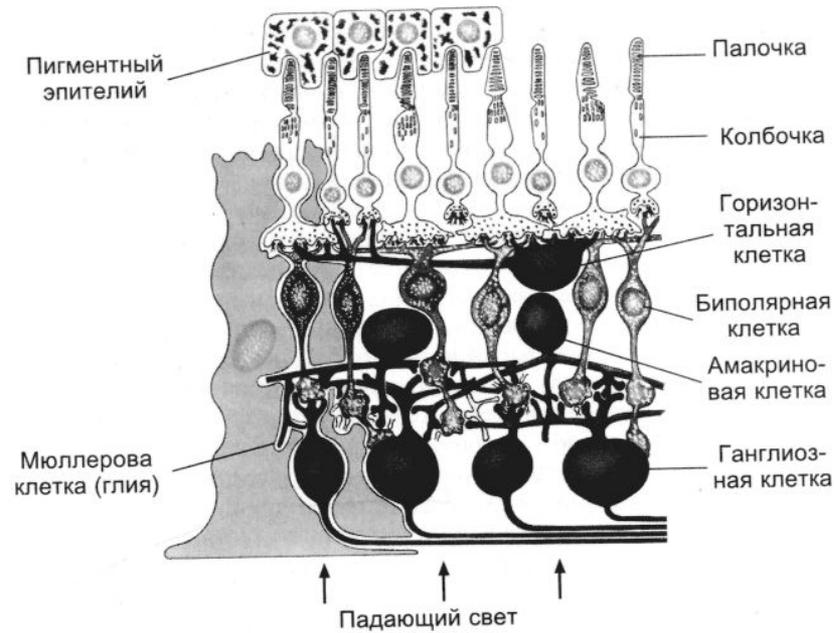


он-биполярь



off-биполярь

Амакриновые клетки — слой нейронов сетчатки, которые получают входные сигналы от биполярных нейронов и других амакриновых клеток и посылают сигналы ганглиозным клеткам и другим биполярам.



В сетчатке приматов выявлено **6 типов амакриновых нейронов**. Некоторые авторы считают, что их функция может заключаться в **формировании периферии рецептивных полей ганглиозных клеток**. Согласно Ноуенга, амакриновые клетки сетчатки приматов имеют круглые on-off и off-on рецептивные поля и регулируют эффективность синаптической передачи между биполярными и ганглиозными клетками.

Ганглионарная (ганглиозная) клетка — нервная клетка (нейрон) сетчатки глаза, способная генерировать нервные импульсы в отличие от других типов нейронов сетчатки (биполярных, горизонтальных, амакриновых).

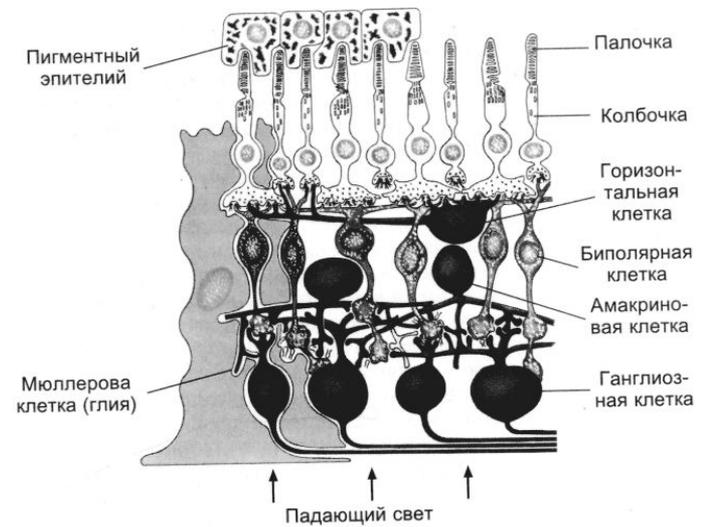


Рис. 38. Левое наружное колленчатое тело макака. Часть среза — это колленчатый слой. Срез сделан параллельно фронтальной плоскости, он специально окрашен для выявления тел нейронов (каждое из них выглядит как точка).

Существует всего 18 типов ганглионарных клеток сетчатки. Большинство относится к трем типам:

- 1. Парвоганглионарные клетки** — карликовые клетки (около 80% от числа всех ганглионарных клеток сетчатки), имеющие средний размер тела и маленькое дерево дендритов, входят в **карликовый путь** (чувствительный путь, ведущий от глаза к четверохолмию) и связаны с парвоцеллюлярными (мелкоклеточными) **слоями латеральных колленчатых тел**. С этими клетками связывают **высокую остроту зрения и цветное зрение**.

2. Магноклетки - (около 10%) очень разнообразны (малые и большие зонтичные клетки): с большими телами и многочисленными укороченными ветвями, маленькими телами и большим разветвлением дендритов, которые проецируются в **крупноклеточные слои латеральных колленчатых тел. Отвечают за восприятие движущихся объектов.** Имеют большие рецепторные поля.

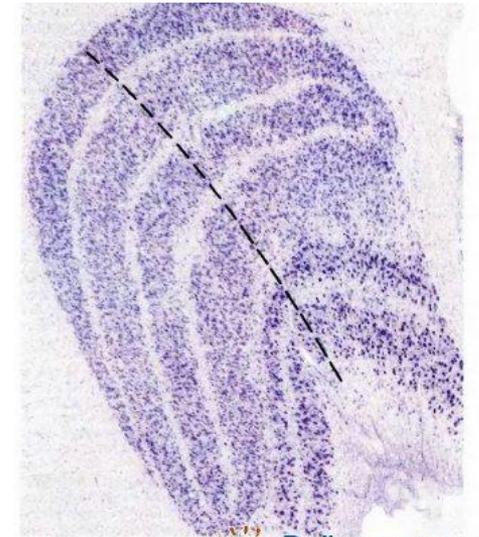
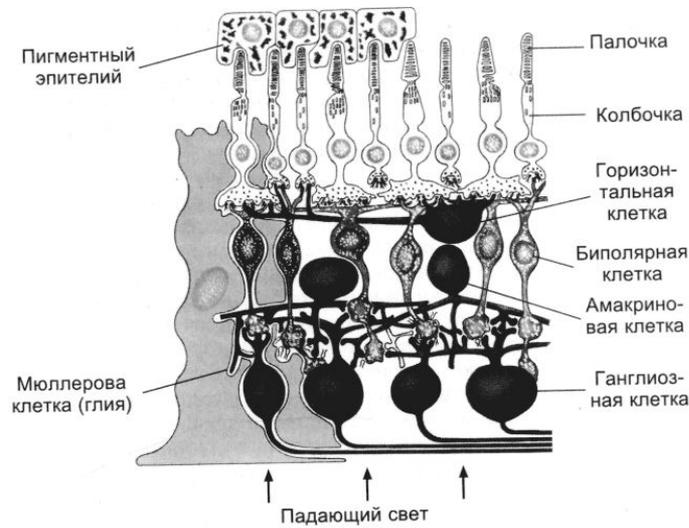


Рис. 38. Левое наружное колленчатое тело макаки. Фотография из среза параллельно фронтальной плоскости, обильно выделены для выявления тел нейронов (каждое из них выглядит как точка).

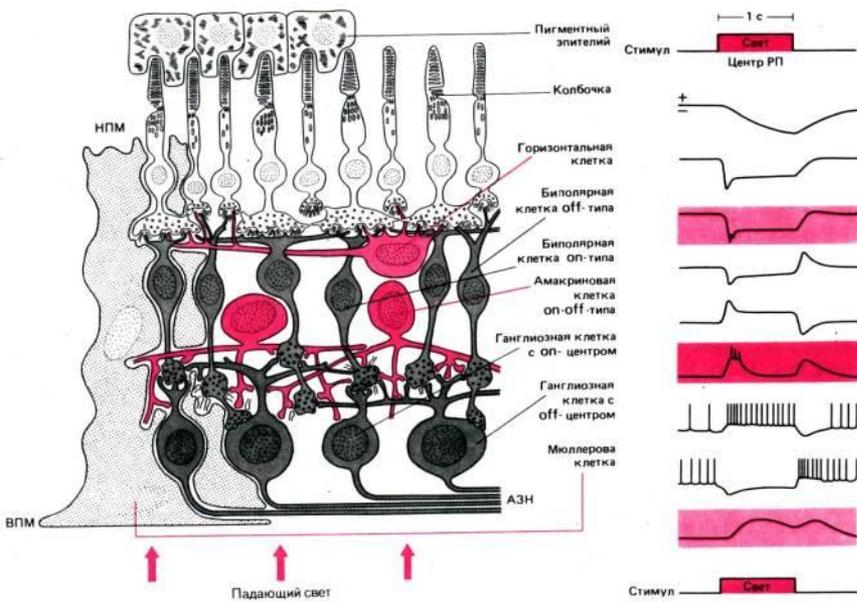
Всё о зрении



3. Кониоцеллюлярные клетки очень мелкие, составляют от 8 до 10% всех ганглионарных клеток сетчатки. Имеют очень большие рецептивные поля. Всегда ON для колбочек синего цвета и OFF для красного и зеленого.

Выделяют ганглионарные клетки, связанные с палочковыми и колбочковыми нейронами, с on- и off-центрами.

Цветовой канал связан с красным, зеленым и синим типом on/off-ганглионарных клеток. Если красный и зеленый тип ганглионарных on/off-клеток относится к карликовому пути, то синий тип не относится к последнему.



Основные события в зрительной сенсорной системе при восприятии света:

- Трансдукция** - преобразование светового раздражения фоторецепторами (палочками и колбочками) в нервное **торможение** в виде **гиперполяризации** и сокращение выделения ими медиатора ->
- Передача воздействия** с помощью медиатора с фоторецепторов на биполярные нейроны и возникновение на них либо **деполяризации**, либо **гиперполяризации** ->

3. Выделение биполярными нейронами медиатора и **передача** с его помощью на **ганглиозные (ганглионарные) клетки сетчатки возбуждения** в виде формирования на них локального генераторного потенциала ->

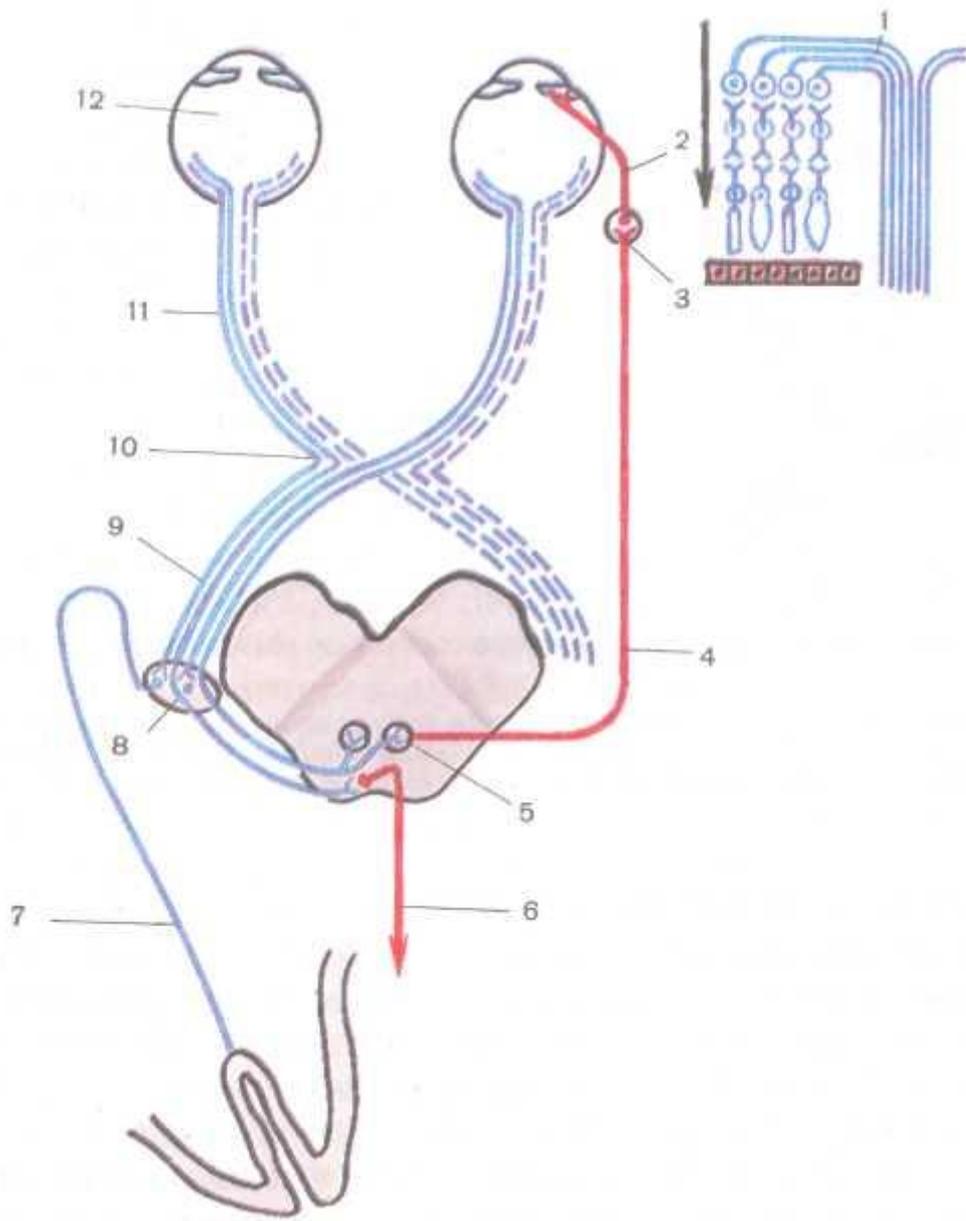
4. **Порождение ганглиозными клетками нервных импульсов** проведение их по зрительным нервам к **нижним нервным центрам** (подкорковым зрительным центрам) ->

5. **Преобразование** в нижних нервных центрах потока зрительного сенсорного возбуждения (в виде нервных импульсов) в **новый поток нервных импульсов** ->

6. Проведение потока нервных импульсов **от нижних нервных центров к зрительным зонам коры больших полушарий** головного мозга ->

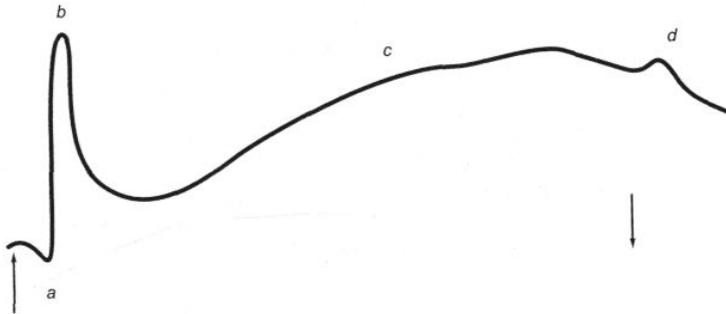
7. **Создание первичного зрительного образа** в зрительной первичной проекционной зоне коры ->

8. **Создание вторичного зрительного образа** в ассоциативной зоне коры.



Проводящий путь зрительного анализатора: / — схема строения сетчатки и формирования зрительного нерва (длинная стрелка показывает направление света в сетчатке), 2 — короткие ресничные нервы, 3 — ресничный узел, 4 — глазодвигательный нерв, 5 — ядро глазодвигательного нерва, 6 — покрышечно-спинномозговой путь, 7 — зрительная лучистость, 8 — латеральное коленчатое тело, 9 — зрительный тракт, 10 — зрительный перекрест, // — зрительный нерв, 12 — глазное яблоко

Электрические явления в сетчатке



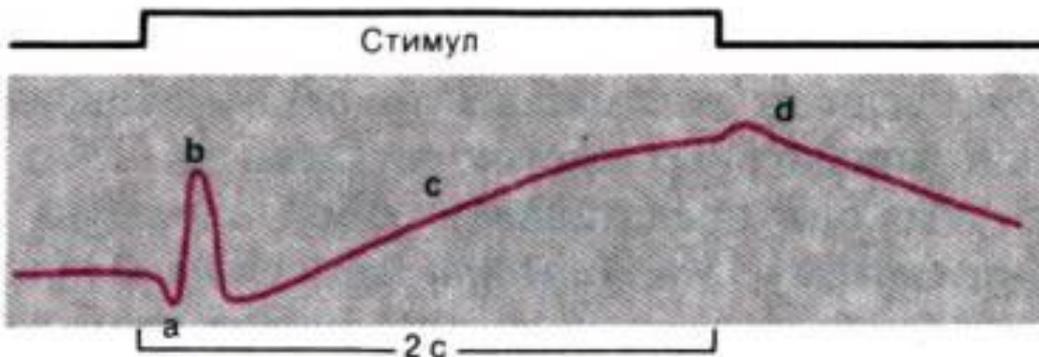
Электроретинограмма (по Граниту) *a*, *b*, *c*, *d* – волны ЭРГ; стрелками указаны моменты включения и выключения света

В сетчатке глаза в ответ на действие света происходят сложные электрохимические процессы, которые можно зарегистрировать в виде суммарного ответа – **электроретинограммы (ЭРГ)**.

ЭРГ отражает такие свойства светового раздражителя, как цвет, интенсивность и длительность его действия.

На ЭРГ различают несколько характерных волн. Первая **негативная волна *a*** представляет собой небольшое по амплитуде электрическое колебание, отражающее **возбуждение фоторецепторов и горизонтальных клеток**. Она быстро переходит в крутонарастающую позитивную **волну *b***, которая возникает в результате **возбуждения биполярных и амакриновых клеток**. После волны *b* наблюдается медленная электроположительная **волна *c*** – результат **возбуждения клеток пигментного эпителия**. С моментом **прекращения светового раздражения** связывают появление электроположительной **волны *d***.

Показатели ЭРГ используются в клинике для диагностики и контроля лечения различных заболеваний глаза, связанных с поражением сетчатки.



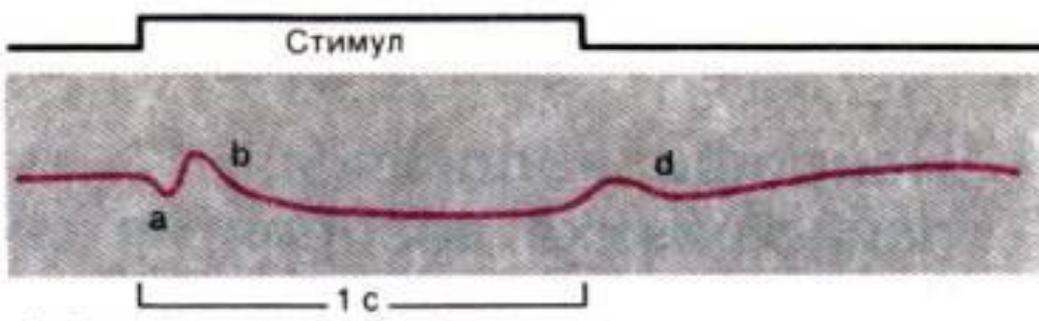
А Глаз, адаптированный к темноте

a – возбуждение фоторецепторов и горизонтальных клеток

b - возбуждения биполярных и амакриновых клеток

c - возбуждения клеток пигментного эпителия

d - прекращения светового раздражения



Б Глаз, адаптированный к свету

Электроретинограммы сетчатки человека (no Hanitzsch et al.. Vision Res. 1966, 6, 245, схематизировано)

Фотопическое и скотопическое зрение

Скотопическое зрение - это **сумеречное зрение**, в условиях низкого освещения, при котором зрительные ощущения обеспечиваются палочками сетчатки. Имеет следующие общие характеристики: 1) не различаются оттенки, это зрение в черно-белых тонах; 2) порог яркости низкий; 3) кривая освещенности показывает максимальную чувствительность к волнам длиной приблизительно 510 нм с быстро уменьшающейся чувствительностью к более длинным и более коротким волнам; 4) малая резкость зрения.

	Фотопическое	Скотопическое
Рецептор	Колбочки (около 7 млн)	Палочки (около 125 млн)
Положение на сетчатке	Сконцентрированы в центральной ямке сетчатки (область диаметром около 1 мм, куда фокусируется изображение)	Расположены на периферии сетчатки
Уровень светимости, необходимый для функционирования	Дневной свет	Ночной свет
Максимальная длина волны	550 нм	500 нм
Цветное зрение	Да	Нет
Темновая адаптация	Быстро (примерно 5 мин)	Медленно (примерно 30 мин)
Пространственное разрешение	Высокая острота, низкая чувствительность	Низкая острота, высокая чувствительность

Зрение в условиях слабого освещения (мезопическое зрение) — в условиях **недостаточной** (для полноценного цветового зрения) **освещенности**, при уровнях яркости, когда уже невозможна эффективная работа колбочек.



Мезопическое зрение возникает в основном при переходе (утром или вечером). В условиях слабого освещения люди видят иначе, чем днём. В условиях сумеречного зрения проявляется т. н. **эффект Пуркинье** (назван в честь первооткрывателя, чешского анатома Эванджелиста Пуркинье), возникающий в процессе адаптации глаз к понижению яркости света, например, в сумерках.

Слабое освещение (ночное + электроосвещение),
«мезопическое» освещение

Фотопическое зрение - нормальное дневное зрение; **зрение в условиях достаточно высокой освещенности**, когда функционируют колбочки сетчатки. Имеет следующие общие характеристики:

1) **воспринимаются тона**; 2) зрительный порог, относительно скотопического зрения, высокий; 3) кривая освещенности показывает **максимальную чувствительность к длине волны приблизительно 555 нм**, с резко уменьшающейся чувствительностью к более длинным и более коротким волнам; и 4) **острота зрения высокая**.



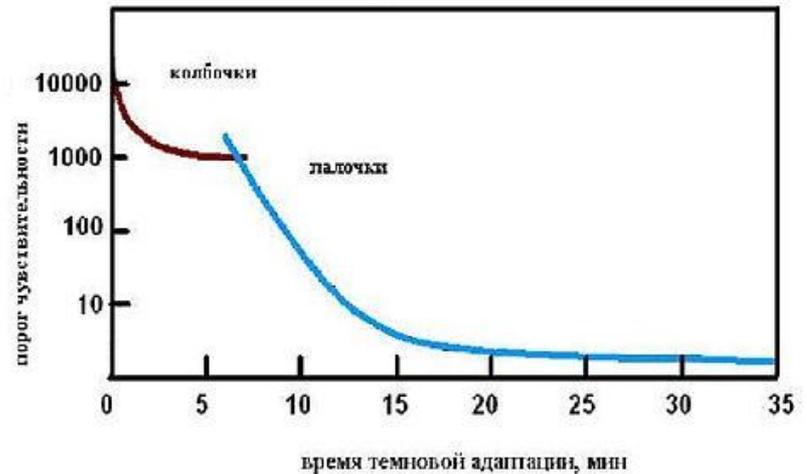
Эффект Пуркинье проявляется в том, что в сумерках **изменяется обычное цветовосприятие**. Если цветущая **герань при ярком солнечном свете имеет цветы ярко-красного цвета и тёмно-зелёные листья**, то **в сумерках** красный цвет быстро теряет насыщенность — и **цветки как бы «чернеют»**. Цветощущение в сумерках полностью изменяется — темно-красные, или ставшие почти черными цветки - резко контрастируют с листьями, кажущимися, в сравнении с ними, относительно светлыми.

Изображение красной герани и листвы в разных условиях освещения: дневное зрение при нормальном ярком свете, в сумраке (сумеречное, мезопическое зрение), и ночью (ночное зрение скотопическое - при свете звёзд

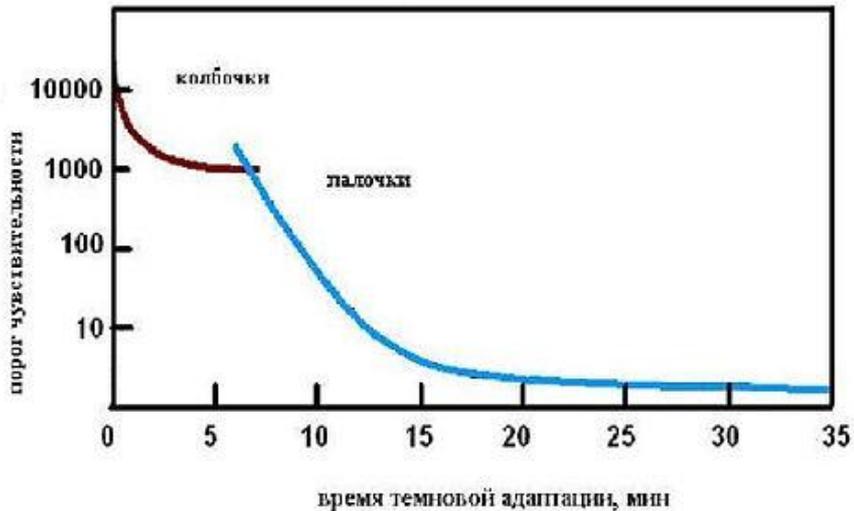
Световая и темновая адаптация

Временное ослепление при быстром переходе от темноты к яркому освещению исчезает спустя несколько секунд благодаря процессу **световой адаптации**. Одним из механизмов световой адаптации является **рефлекторное сужение зрачков**, другой – **уменьшение внутриклеточной концентрации кальция**, что способствует десенситизации колбочек, т. е. уменьшению их чувствительности к свету.

Повышение концентрации этого вещества приводит к способности колбочек отвечать на световые раздражители как обычно.



Способность различать окружающие предметы исчезает на некоторое время при быстром переходе от яркого света к темноте. Она постепенно восстанавливается в ходе **темновой адаптации**, обусловленной **расширением зрачков** и переключением зрительного восприятия с фотопической системы на **скотопическую**. Темновую адаптацию палочек определяют медленные изменения функциональной активности белков, приводящие к повышению их чувствительности. В механизме темновой адаптации участвуют и **горизонтальные клетки, способствующие увеличению центральной части рецептивных полей в условиях низкой освещенности**.

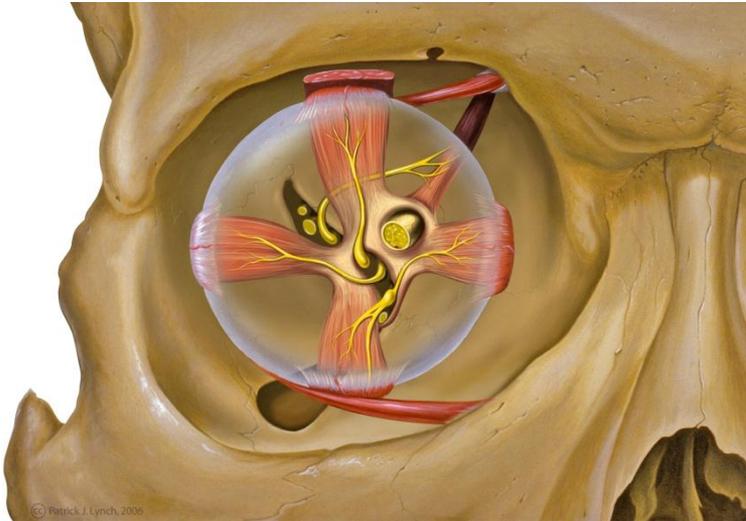


При темновой адаптации происходит:

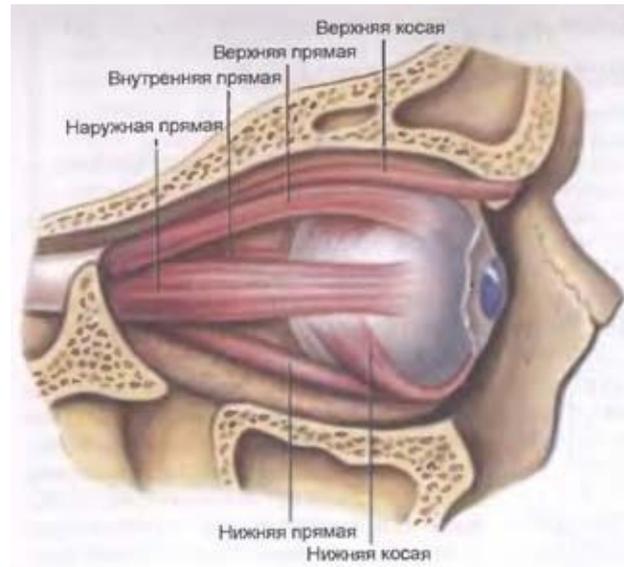
- изменение диаметра зрачка (увеличивается в 4 раза);
- одновременно с расширением зрачка нарастает концентрация светочувствительных пигментов;
- переход с колбочкового зрения на палочковое.

Зависимость колбочкового и палочкового порога чувствительности от времени темновой адаптации. Верхняя часть кривой - колбочковое зрение, нижняя часть - палочковое зрение

Анатомия движений глаз



Глазное яблоко представляет собой шарообразное тело, которое имеет несколько осей вращения. Его положение в орбите практически ничем не ограничено. Все оси вращения пересекаются в точке вращения глазного яблока, которая в норме находится на 13,5 мм сзади от роговицы. Движение глаз вызывается содружественными сокращениями глазных мышц, то есть сокращением одних и расслаблением других.



Движение каждого глаза осуществляется в трёх плоскостях. **Движение одного глазного яблока называется дукцией.** В зависимости от плоскости движения различают следующие виды движений глаза:



Аддукция— приведение (глаз поворачивается к носу). Её совершает медиальная прямая мышца



Абдукция — отведение (глаз поворачивается в сторону виска). Её совершает латеральная прямая мышца



Супрадукция или поднятие глаза кверху осуществляется верхней прямой мышцей



Инфрадукция или опускание глаза осуществляется нижней прямой мышцей



Инциклодукция - движение глаза в Y-плоскости, когда его верхняя окружность вследствие вращения приводится к носу — верхняя косая мышца



Эксциклодукция - противоположно инциклодукции. Верхняя окружность отводится к виску — нижняя косая мышца

Глазодвигательный аппарат глаза. Саккады

Существует деление на быстрые движения глаз, такие как саккады, тремор и дрейф, и медленные, такие как медленное прослеживание и вергентные движения глаз. Другие авторы разделяют движения глаз на согласованные и несогласованные.

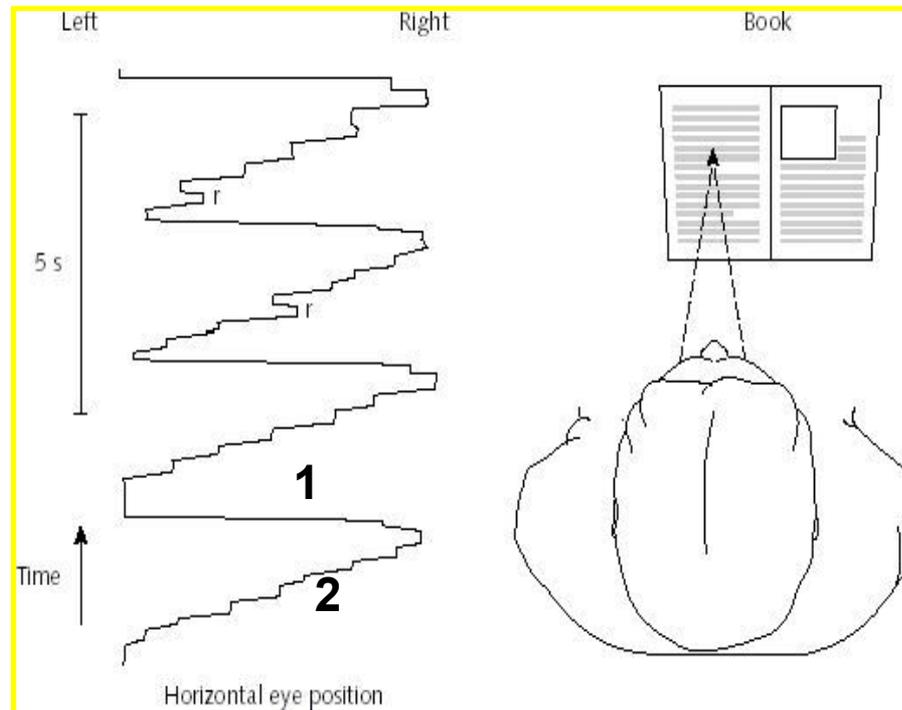
Саккады относят к согласованным, а вергентные движения глаз, тремор и дрейф — к несогласованным движениям глаз.



Следящие движения - плавные и медленные движения глаз, возникающие только в ответ на реальное или кажущееся движение предметов в поле зрения. Возникают с латентным периодом около 130 мс. За их счет происходит отслеживание объектов, которые движутся со скоростью до 40 угловых градусов/сек. При более высоких скоростях глаза не успевают следить, и возникает ощущение ""смазывания"".

При рассматривании неподвижного предмета для обеспечения ясного видения глаз совершает три типа мелких произвольных движений: **тремор** – дрожание глаза с небольшой амплитудой и частотой, **дрейф** – медленное смещение глаза на довольно значительное расстояние и **скачки** – быстрые движения глаз.

Саккадические движения (саккады) – содружественные движения обоих глаз, совершаемые с большой скоростью. Наблюдаются саккады при чтении, просматривании картин, когда обследуемые точки зрительного пространства находятся на одном удалении от наблюдателя и других объектов.



Чтение: [1] – скачок в начало строки; [2] мини-саккады (5-7 скачков вдоль строки, текст читается «в несколько приемов»).

Саккады (от франц. - «хлопок паруса») — быстрые, строго согласованные движения глаз, происходящие одновременно и в одном направлении. «Микросаккады» - быстрые движениям глаз, амплитуда которых не превышает 1 угл.град.

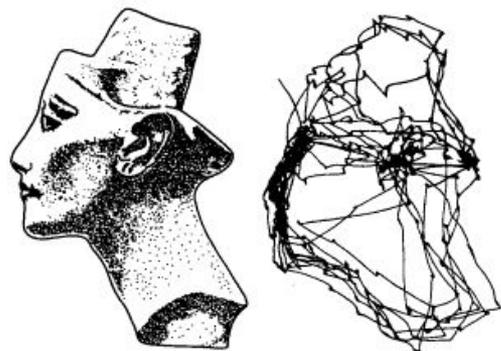
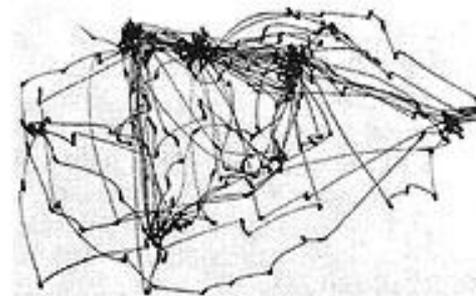
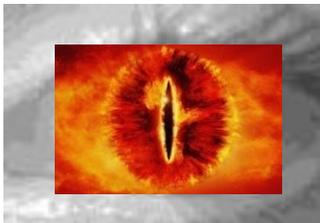
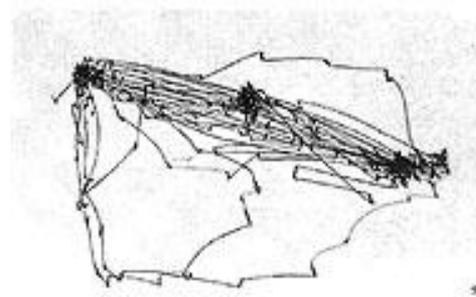
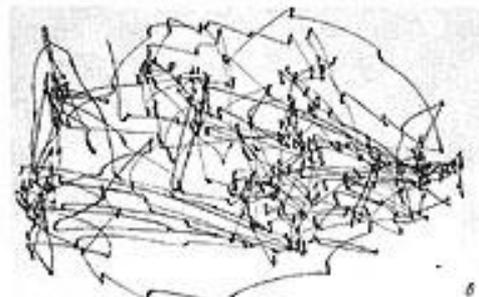
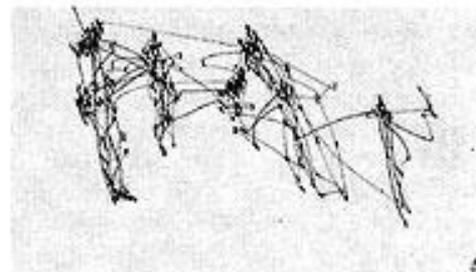
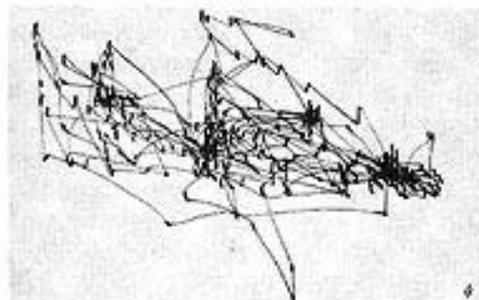
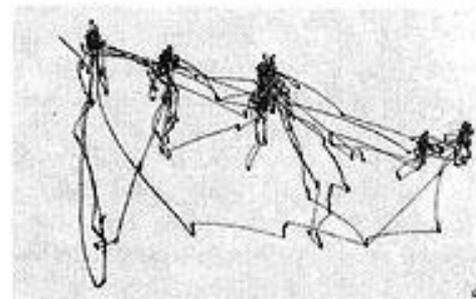
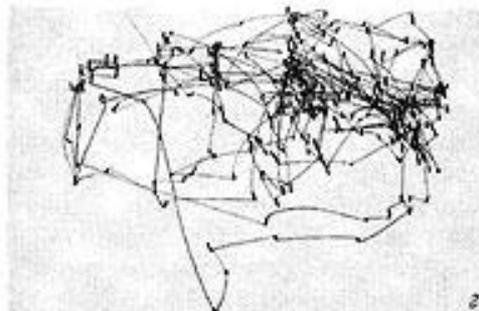


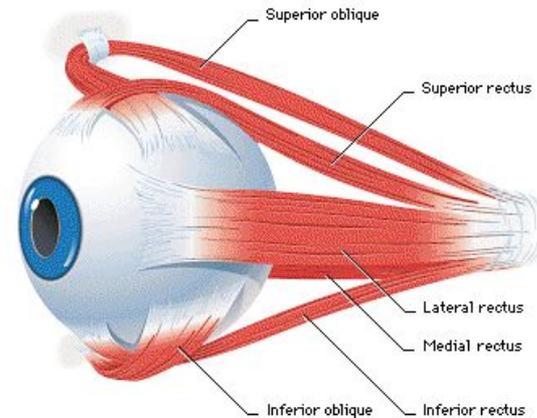
Рис. 6.14. Рассматривание человеком головы Нефертити (по Ярбусу, 1965).



И.Е. Репин «Не ждали»

Движения глаз:

с каждым глазом связано по 6 мышц, управляемых III, IV и V нервами; два основных типа движений глаз – **слежения** и **саккады** (быстрые скачки).



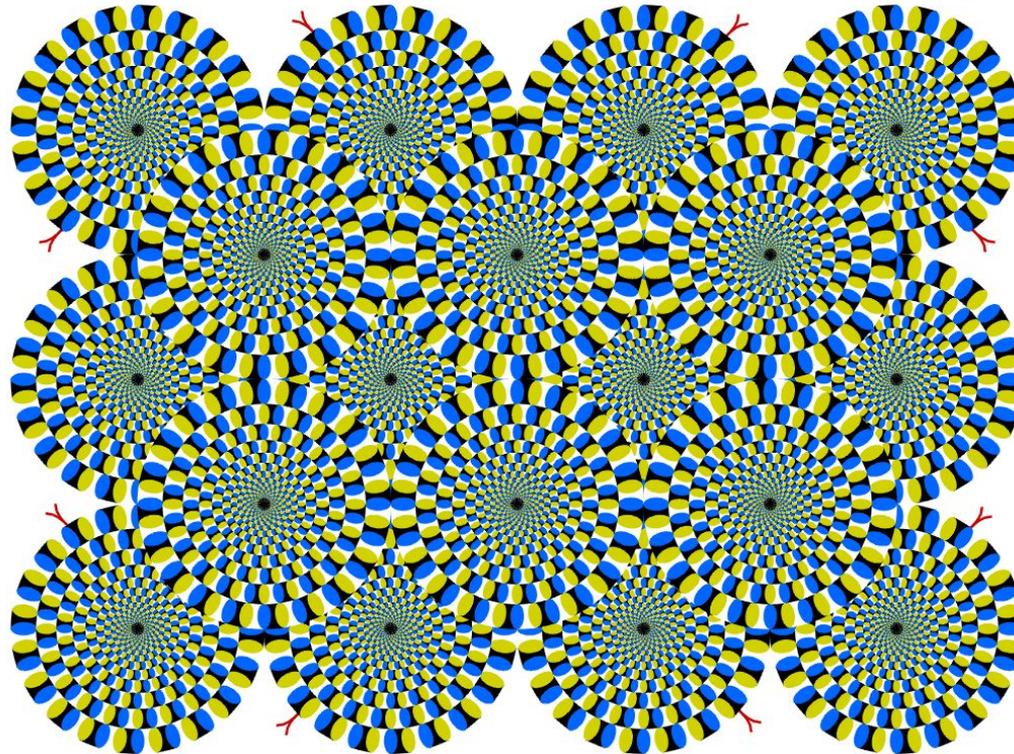
Компенсаторные движения глаз

Импульсы, идущие из лабиринтов и нервных окончаний шейных мышц, оказывают также влияние и на мышцы глаза и притом так, что тому или иному положению головы соответствует определенное положение глаз; это – т.н. компенсаторные движения глаз.



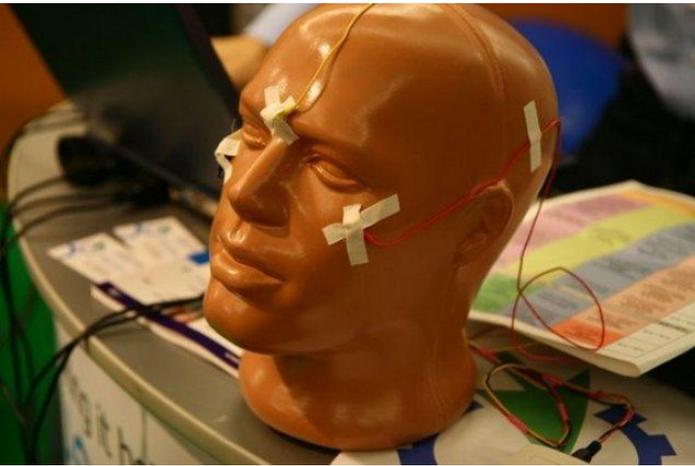
Вергентные движения (лат. *vergo* - склоняюсь) - макродвижения глаз, приводящие к изменению угла между зрительными осями левого и правого глаза. **Вергентные движения** - выступают фактором, обеспечивающим бинокулярное зрение. Они разделяются на движения **конвергенции** - сводящие глаза, **дивергенции** - разводящие глаза. Являются более поздним филогенетическим приобретением, чем следящие движения, они имеют свою собственную систему регуляции.

Зрительное восприятие – это построение нервной модели светового раздражения за счёт возбуждения и торможения фоторецепторов сетчатки глаза. Модель строится из нейронов в зрительной зоне коры головного мозга на основе того зрительного возбуждения, которое производит сетчатка глаза при раздражении её светом.



Эта нервная модель представляет собой субъективный зрительный образ, который в своих важнейших деталях совпадает с реальным световым раздражением. Однако несомненно, что этот образ имеет большие искажения по сравнению с реальностью, но мы этого просто не замечаем. Думаете, изображение, находящееся ниже, шевелится? Нет! Это шевелятся ваши глаза... А в результате - шевелится субъективный образ изображения, которое в реальности неподвижно. Известно множество зрительных иллюзий, основанных на субъективных искажениях реального изображения.

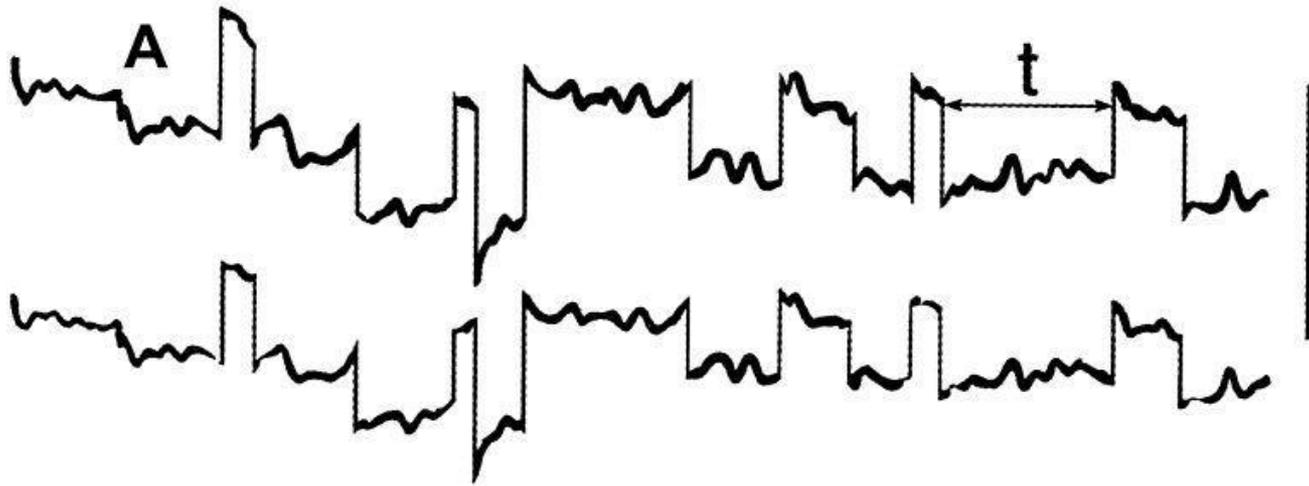
Электроокулография - метод регистрации движения глаз



Движения глаз регистрируются с помощью электродов, которые устанавливаются около глазной впадины.

Движение глаз широко исследуются в психологии и психофизиологии. Существуют разные типы глазных движений, выполняющие различные функции. Однако наиболее важная среди них функция движений глаз состоит в том, чтобы поддерживать интересующее человека изображение в центре сетчатки, где самая высокая острота зрения.

Электроокулография основана на графической регистрации изменения электрического потенциала сетчатки и глазных мышц. Изменение, зарегистрированное графически, носит название электроокулограммы.



Типичный образец записи движений глаз (горизонтальная составляющая) при фиксации испытуемым (правый глаз) неподвижной точки. Верхняя запись — правый глаз, нижняя — левый. Отклонение луча вверх соответствует движению глаза вправо, вниз — влево. Вертикальная линия — калибровка 1 угл.град., горизонтальная — время 1 с, t — интервал между саккадами, A — амплитуда саккады