Kpi-best

Министерство науки и образования Украины

Национальный технический университет Украины «КПИ»

Факультет информатики и вычислительной техники

Кафедра технической кибернетики

**Реферат**

по курсу «Сенсорные системы»

Тема: «Зрение»

|  |  |
| --- | --- |
| Проверил  Кисленко Ю.И. | ВыполнилСтудент 2 курсагруппы ИК-83Петров А.А. |

Киев, 2010

**Содержание:**

1. **Вступление**
2. **Рецепторы зрения**
   1. **Определения**
   2. **Строение фоторецепторов**
3. **Сенсор зрения**
   1. **Сетчатка**
   2. **Слои сетчатки**
   3. **Рецептивное поле.**
      1. **Понятие рецептивного поля. Рецептивные поля ганглиозных клеток.**
      2. **Перекрывание рецептивных полей**
   4. **Биполярные и горизонтальные клетки**
   5. **Амакриновые клетки**
4. **Зрительный анализатор**
   1. **Ответы клеток наружного коленчатого тела**
   2. **Представительство правой и левой сторон в зрительном пути**
   3. **Ответы клеток в первичной зрительной коре головного мозга**
      1. **Простые клетки**
      2. **Сложные клетки**
      3. **Дирекционная избирательность**
      4. **Бинокулярное зрение**
5. **Вывод**
6. **Список использованной литературы**

1. Вступление

Для человека зрение является основным источником информации об окружающем мире. Доля этой информации составляет порядка 90%. Глаз часто сравнивают с фотоаппаратом. Более уместно было бы сравнить его с телевизионной камерой, установленной на треноге, с автоматической системой слежения – машиной, которая самофокусируется, автоматически подстраивается к интенсивности света, имеет самоочищающуюся линзу и присоединена к компьютеру со столь развитыми возможностями параллельной обработки информации, что инженеры еще только начинают обсуждать сходные стратегии для конструируемой ими аппаратуры. Гигантская работа по преобразованию света, падающего на две сетчатки, в осмысленную зрительную сцену часто странным образом игнорируется, как будто все необходимое нам для того, чтобы видеть, - это изображение внешнего мира, четко сфокусированное на сетчатке. Хотя получение резких изображений и важная задача, она скромна по сравнению с работой нервной системы - сетчатки и мозга. Никакое человеческое изобретение, включая управляемые компьютером камеры, пока еще не может соперничать с глазом.

2. Рецепторы зрения

Рецепторами зрительной системы являются так называемые палочки и колбочки. Это нервные клетки, специализированные таким образом, чтобы генерировать электрические сигналы при попадании на них света.

2.1 Определения

Палочки получили свое название благодаря своей цилиндрической форме. Палочки чувствительны к *свету* благодаря наличию в них специфического пигмента — **родопсина** (или зрительный пурпур). Под действием света происходит ряд очень быстрых превращений и обесцвечивание зрительного пигмента. В сетчатке глаза человека содержится приблизительно около 120 миллионов палочек. Размеры их очень невелики: *длина* палочек 0,06 мм, *диаметр* 0,002 мм. *Плотность размещения* палочек на различных участках сетчатки глаза неравномерно и может составлять от 20 до 200 тысяч на квадратный миллиметр. Причём на периферии сетчатки их плотность выше, чем к её середине, что определяет их участие в ночном и периферийном зрении. В центре сетчатки, в центральной ямке (жёлтом пятне), палочки практически отсутствуют. *Чувствительность* палочки достаточна, чтобы зарегистрировать попадание даже единичных фотонов.

Колбочки получили свое название благодаря конической форме. Это высокоспециализированные клетки, преобразующие световые раздражения в нервное возбуждение.

Существует две теории насчет восприятия цвета колбочками. Первая полагает, что колбочки бывают *трех* видов. Первый вид – чувствителен к *фиолетово-синей*(коротковолновой части) спектра благодаря специфическому пигменту *цианолабу* . Второй – *зелено-желтая* часть спектра (средневолновая), пигмент *хлоролаб*. Третий – *жёлто-красная* (длинноволновая) часть спектра, пигмент *эритролаб*.

Вторая теория (нелинейная теория зрения С. Ременко) утверждает, что третий пигмент не нужен, приёмником синей части спектра служит палочка. Это объясняется тем, что при яркости освещения достаточной для различения цветов, максимум спектральной чувствительности палочки (благодаря выцветанию содержащегося в ней родопсина) смещается от зелёной области спектра к синей. По этой теории колбочка должна содержать в себе всего два пигмента: хлоролаб (чувствительный к жёлто-зелёной области спектра) и эритролаб (чувствительный к жёлто-красной части спектра). Эти два пигмента давно найдены и тщательно изучены. При этом колбочка является нелинейным датчиком отношений, выдающем не только информацию о соотношении красного и зелёного цвета, но и выделяющем уровень жёлтого цвета в этой смеси. Доказательством того, что приёмником синей части спектра в глазу является палочка, может служить и тот факт, что при цветоаномалии третьего типа (тританопия) глаз человека не только не воспринимает синей части спектра, но и не различает предметы в сумерках (куриная слепота), а это указывает именно на отсутствие нормальной работы палочек. Сторонники трёхкомпонентных теорий объяснить эту закономерность до сих пор не могут (почему всегда, одновременно с прекращением работы синего приёмника, перестают работать и палочки).На сегодняшний день прийти к окончательному объяснению принципа цветовосприятия глазом так и не удалось.

В сетчатке глаза взрослого человека со 100% зрением *насчитывается* около *6-7* *млн. колбочек*. Размеры их очень невелики: *длина* около *50мкм*, *диаметр* – от 1 до 4 *мкм*. Колбочки приблизительно в 100 раз менее чувствительны к свету, чем палочки, но гораздо лучше воспринимают быстрые движения и формируют раздельное зрение.

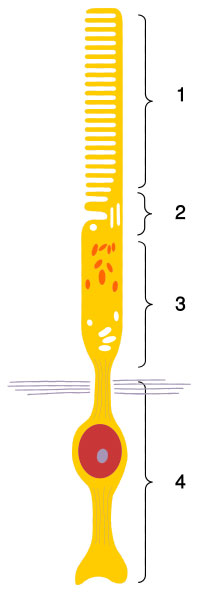
2.2 Строение фоторецепторов

Палочки и колбочки сходны по строению и состоят из четырех участков.

2.2.1 Палочки

В строении палочки принято различать (см. рисунок):

1. Наружный сегмент (содержит мембранные диски с родопсином),
2. Связующий отдел (ресничка),
3. Внутренний сегмент (содержит митохондрии),
4. Область с нервными окончаниями.



В наружном сегменте палочки находится большое количество мембранных дисков (около тысячи). Мембрана дисков содержит множество молекул пигмента (родопсина), они представляют собой уплощенные мембранные мешочки и уложены в виде стопки. Диски в колбочке постоянно обновляются (примерно до сотни дисков в сутки).

Внутренний сегмент, это область активного метаболизма; она заполнена митохондриями, доставляющими энергию для процессов зрения, и полирибосомами, на которых синтезируются белки, участвующие в образовании мембранных дисков и зрительного пигмента. В этом же участке располагается ядро.

К одному интернейрону, собирающему сигнал c сетчатки, как правило, подсоединяются несколько палочек, что дополнительно увеличивает чувствительность глаза. Такое объединение палочек в группы делает периферийное зрение очень чувствительным к движениям и отвечает за феноменальные способности отдельных индивидов к зрительному восприятию событий лежащих вне угла их зрения.

рис 1. Строение палочки. Палочки обладают интересной особенностью. В связи с тем,

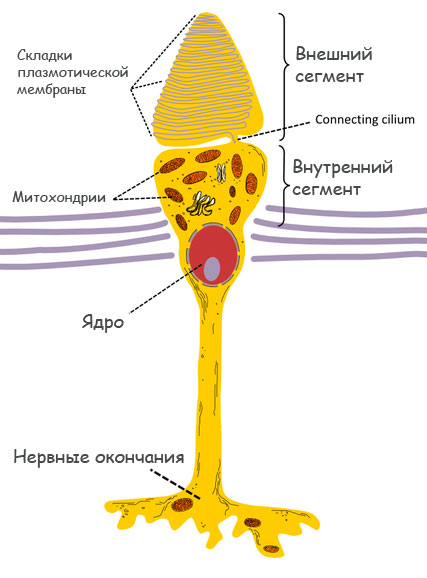
что все палочки содержат один и тот же светочувствительный пигмент — родопсин, их спектральная характеристика сильно зависит от уровня освещения. При слабом освещении, максимум поглощения родопсина составляет около 500 нм. (спектр сумеречного неба), при этом палочки ответственны за сумеречное зрение, когда цвета предметов неразличимы. При высоком уровне освещения, родопсин выцветает, при этом его чувствительность падает, и максимум поглощения смещается в синюю область, что позволяет глазу, при достаточном освещении, использовать палочки как приёмник коротковолновой (синей) части спектра. Доказательством того, что приёмником синей части спектра в глазу является палочка, может служить и тот факт, что при цветоаномалии третьего типа (тританопия), глаз человека не только не воспринимает синей части спектра, но и не различает предметы в сумерках (куриная слепота), а это указывает именно на отсутствие нормальной работы палочек. Сторонники трёхкомпонентных теорий объяснить эту закономерность до сих пор не могут (почему всегда, одновременно с прекращением работы синего приёмника, перестают работать и палочки).

Таким образом, при ярком свете, палочки совместно с колбочками (которые чувствительны к жёлто-зелёной и жёлто-красной частям спектра) позволяют глазу различать и цвета окружающего нас мира.

2.2.2 Колбочки

В строении колбочки принято различать (см. рисунок):

1. наружный сегмент (содержит мембранные полудиски),
2. связующий отдел (перетяжка),
3. внутренний сегмент (содержит митохондрии),
4. синаптическая область.

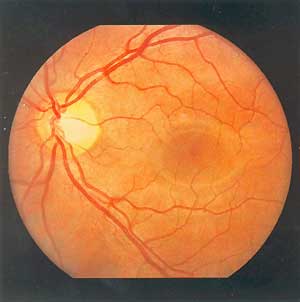
Наружний сегмент заполнен мембранными полудисками, образованными плазматической мембраной и отделившимися от нее. Они представляют собой складки плазматической мембраны. В колбочках мембранных полудисков меньше, чем дисков в палочке, и их количество порядка нескольких сотен. В районе связующего отдела (перетяжки) наружний сегмент почти полностью отделен от внутреннего впячиванием наружней мембраны. Связь между двумя сегментами осуществляется через цитоплазму и пару ресничек, переходящих из одного сегмента в другой. Реснички содержат только 9 периферических дублетов микротрубочек: пара центральных микротрубочек, характерных для ресничек, отсутствует. Внутренний сегмент это область активного метаболизма; она заполнена митохондриями, доставляющими энергию для процессов зрения, и полирибосомами, на которых синтезируются белки, участвующие в рис 2. Строение колбочки образовании мембранных дисков и зрительного

пигмента. В этом же участке располагается ядро. В синаптической области клетка образует синапсы с биполярными клетками. **Диффузные биполярные клетки** могут образовывать синапсы с несколькими палочками. Это явление называемое синаптической конвергенцией.

**Моносинаптические биполярные клетки** связывают одну колбочку с одной ганглиозной клеткой, что обеспечивает большую по сравнению с палочками остроту зрения. **Горизонтальные** и **амакриловые** клетки связывают вместе некоторое число палочек и колбочек. Благодаря этим клеткам зрительная информация еще до выхода из сетчатки подвергается определенной переработке; эти клетки, в частности, участвуют в латеральном торможении.

3. Сенсор зрения

3.1 Сетчатка

Сетчатка – это часть мозга, отделившаяся от него на ранних стадиях развития, но все еще связанная с ним посредством пучка волокон – зрительного нерва.

Она содержит около 125 миллионов рецепторов, которые неравномерно распределены по поверхности. Около центра сетчатки (ближе к носу) на задней ее поверхности находится диск зрительного нерва, который иногда из-за отсутствия в этой части фоторецепторов называют «слепое пятно». Он выглядит как возвышающаяся бледная овальной формы зона около 3 мм². Здесь из аксонов нервных клеток сетчатки происходит формирование зрительного нерва. В центральной части диска имеется углубление, через которое проходят сосуды, Рис. 3. Сетчатка глаза

участвующие в кровоснабжении сетчатки.

Латеральнее диска зрительного нерва, приблизительно в 3 мм, располагается так званое *жёлтое пятно*, в центре которого имеется углубление, *центральная ямка*, являющееся наиболее чувствительным к свету участком сетчатки и отвечающее за ясное центральное зрение. В этой области сетчатки находятся только колбочки. Человек и другие приматы имеют одну центральную ямку в каждом глазу в противоположность некоторым видам птиц, таким как ястребы, у которых их две, а также собакам и кошкам, у которых вместо ямки в центральной части сетчатки обнаруживается полоса, так называемая зрительная полоска. Центральная часть сетчатки представлена ямкой и областью в радиусе 6 мм от неё, далее следует периферическая часть, где по мере движения вперед число палочек и колбочек уменьшается. Заканчивается внутренняя оболочка зубчатым краем, у которого фоточувствительные элементы отсутствуют.

На своём протяжении толщина сетчатки неодинакова и составляет в самой толстой своей части, у края диска зрительного нерва, не более 0,5 мм; минимальная толщина наблюдается в области ямки жёлтого пятна.

3.2 Слои сетчатки

Сетчатка состоит из трех слоев тел нервных клеток, разделенных двумя слоями синапсов, образованных аксонами и дендритами этих клеток.

Слой клеток на задней поверхности сетчатки содержит светочувствительные рецепторы – палочки и колбочки, о которых речь шла выше. Поскольку этот слой находится на задней поверхности сетчатки, поступающей свет должен пройти через два других слоя, чтобы их стимулировать. Так что слои перед рецепторами довольно прозрачны и, вероятно, не сильно вредят четкости изображения. Однако на центральном миллиметре, где наше зрение наиболее остро, последствия даже небольшого уменьшения четкости были бы катастрофическими, и эволюция, видимо, «постаралась» смягчить их – сместила другие слои к периферии, образовав здесь кольцо из утолщенной сетчатки и обнажив центральные колбочки так, что они оказались на самой поверхности. Образующееся маленькое углубление и есть центральная ямка.

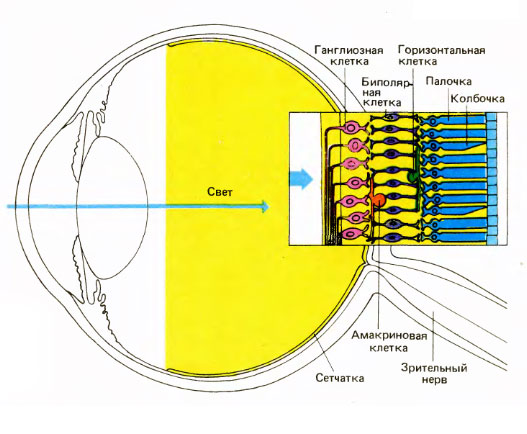
Двигаясь от заднего слоя к переднему, мы попадаем в средний слой сетчатки, расположенный между палочками и колбочками, с одной стороны, и ганглиозными клетками – с другой. Этот слой содержит нейроны трех типов: биполярные, горизонтальные и амакриновые клетки. *Биполярные клетки* имеют входы от рецепторов, как показано на рис. 4, и многие из них передают сигналы непосредственно ганглиозным

Рис. 4. Относительное расположение трех слоев.

клеткам. *Горизонтальные клетки* соединяют рецепторы и биполярные клетки сравнительной длинными связями, идущими параллельно сетчаточным слоям; сходным образом амакриновые клетки связывают биполярные клетки с ганглиозными.

Слой нейронов на передней стороне сетчатки содержит ганглиозные клетки, аксоны которых проходят по поверхности сетчатки, собираются в пучок у слепого пятна и покидают глаз, образуя зрительный нерв. В каждом глазу около 125 миллионов палочек и колбочек, но всего 1 миллион ганглиозных клеток. Ввиду такого различия возникает вопрос: каким образом может сохраняться детальная зрительная информация?

Изучение связей между клетками сетчатки может помочь разрешить эту проблему. Можно представить себе два пути информациооного потока через сетчатку: прямой путь, идущий от фоторецепторов к биполярным и далее к ганглиозным клеткам, и непрямой путь, при котором между рецепторами и биполярами могут быть включены еще горизонтальные клетки, а между биполярами и ганглиозными клетками – амакриновые клетки. Эти прямые и не прямые связи проиллюстрированы на рис. 5.

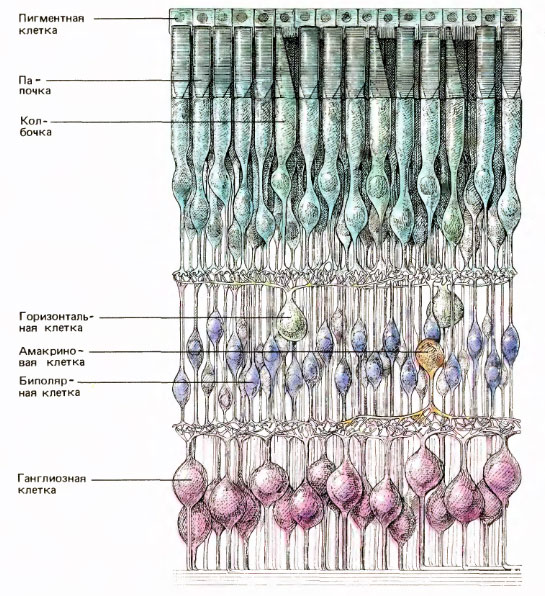


Рис. 5. Слои сетчатки.

Общая площадь, занятая рецепторами, связанными с одной ганглиозной клеткой по прямому и непрямому путям, составляет всего около миллиметра.

Эта общая схема верна для всей сетчатки, но в деталях связей имеются небольшие различия между центральной ямкой, куда проецируется направление взора и где наша способность видеть тонкие детали максимальна, и периферией сетчатки, где острота зрения резко снижается. При переходе от центральной ямки к периферии сеть прямых путей от рецепторов к ганглиозным клеткам становится совершенно иной. В центральной ямке или около нее напямом пути, как правило одна колбочка связана с одной биполярной клеткой, а один биполяр – с одной ганглиозной клеткой. Однако по мере постепенного перехода к внешним областям все больше рецепторов конвергируют на биполярах, а биполяров – на ганглиозных клетках.

3.3. Рецептивное поле

При постоянном рассеянном фоновом свете и даже в абсолютной темноте большинство ганглиозных клеток сетчатки проявляет стационарную, несколько нерегулярную активность с частотой от 1-2 до примерно 20 испульсов в секунду. Так как можно было бы ожидать, что в полной темноте клетки должны молчать, эта импульсация сама по себе оказалась неожиданной.

3.3.1. Понятие рецептивного поля. Рецептивные поля ганглиозных клеток.

Термин *рецептивное поле* в узком смысле означает просто совокупность рецепторов, посылающих данному нейрону сигналы через один или более число синапсов.

Применяя маленькое световое пятнышко, смогли отыскивать на сетчатке области, с которых могли влиять на импульсацию ганглиозных клеток – увеличивать ее или подавлять. Информацию о пульсации клетки узнавали при помощи тоненького электрода, введенного в непосредственной близости от нужной клетки. Такие области и были рецептивными полями соответствующих ганглиозных клеток. Как и следовало ожидать, рецептивное поле обычно окружало кончик электрода или находилось очень близко к нему. Вскоре выяснилось, что ганглиозные клетки бывают двух типов. Они были названы Куффлером клетками с on-центром и клетками с off-центром. Клетка с on-центром разряжается с заметно повышенной частотой, если небольшое пятнышко света появляется где-то внутри определенной зоны в центре или около центра рецептивного поля. Такой разряд называют on-реакцией. Когда же световое пятнышко перемещали чуть подальше от центра рецептивного поля, свет подавлял спонтанную импульсацию клетки, а при выключении света клетка давала залп учащенных импульсов, длившийся около секунды. Такую реакцию соответственно назвали off-реакцией. Исследования рецептивного поля этого типа вскоре показало, что оно четко подразделено на круглую on-зону и окаймляющую ее намного большую кольцеобразную off-зону.

Чем большая часть одной из зон заполнялась стимулом, тем сильнее был ответ. Так что максимальные on-реакции получались на круглое пятно определенного диаметра, а максимальные off-реакции – на кольцо определенных размеров.

Вторым типом является клетка с off-центром, там реакции происходят наоборот. Центр рецептивного поля при воздействии света подавляет импульсы ганглиозной клетки, а периферия увеличивает их.

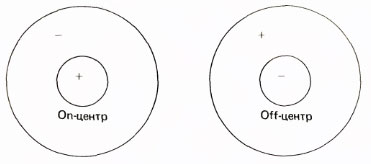
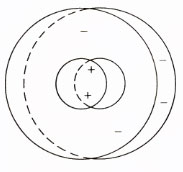


Рис. 6. Два типа рецептивных полей

3.3.2. Перекрывание рецептивных полей.

Данное выше описание рецептивных полей может ввести в заблуждение, если представлять их себе в виде мозаики неперекрывающихся маленьких кружочков на сетчатке, чем-то вроде кафеля, которым выложен пол в ванной комнате. На самом деле соседние ганглиозные клетки получают входные сигналы от сильно перекрывающихся и обычно лишь незначительно разнящихся групп рецепторов (т.е. рецептивных полей), как это схематически показано на рис. 7.

Рассмотрев также упрощенную схему на рис. 8, легко понять, чем это обусловлено: ганглиозные клетки имеют входы от перекрывающихся областей, соответственно окрашенных на поперечном сечении. Вследствие дивергенции, при которой на каждом уровне одна клетка образует синапсы со многими другими клетками, один рецептор может оказывать влияние на сотни или тысячи ганглиозных клеток. Он будет находиться в центрах рецептивных полей одних клеток и на периферии полей других клеток. Этот рецептор будет

возбуждать некоторые нейроны через их центры, если это

Рис. 7. Пересекающиеся клетки с on-центром; и он будет одновременно тормозить

рецептивные поля другие нейроны через их центры или периферию.

Таким образом, маленькое световое пятнышко, появившееся на сетчатке, может вызвать разнообразную активность многих клеток.

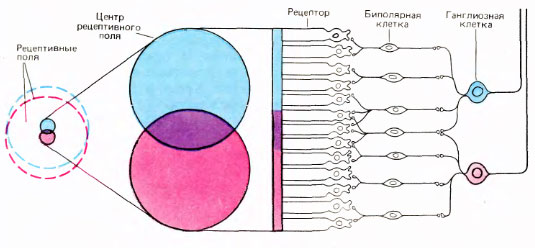


Рис. 8. Две ганглиозные клетки с пересекающимися рецептивными полями

3.4. Биполярные и горизонтальные клетки.

Биполярные клетки занимают в сетчатке стратегическую позицию, поскольку все сигналы, возникающие в рецепторах и поступающие к ганглиозным клеткам, должны пройти через них. Это означает, что они входят в состав как прямых, так и непрямых путей. В отличие от этого горизонтальные клетки входят только в непрямые пути. Как можно видеть на рис. 9, горизонтальные клетки встречаются намного реже биполярных, которые в целом преобладают в среднем слое.

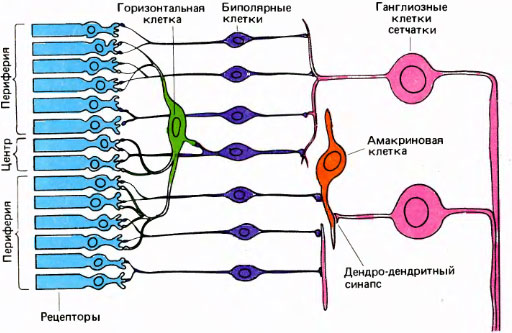


Рис. 9. Возможная схема создания рецептивных полей с центром и периферией

Биполярные клетки подобно ганглиозным обладают рецептивными полями с центром и периферией, так же представленные двумя типами – с on-центром и с off-центром. Клетка посылает по направлению к рецепторам единственный дендрит. Он либо образует синапс с одним рецептором (всегда с колбочкой), либо расщепляется на веточки, синаптически контактирующие более чем с одним рецептором. Если с одним биполяром связаны два или несколько рецепторов, они совместно занимают сравнительно малый участок сетчатки. В любом случае эти рецепторы должны составлять центр рецептивного поля. поскольку занимаемая ими площадь соответствует центру поля по величине.

Биполярные клетки, подобно рецепторам и горизонтальным клеткам, не генерируют импульсов, но и здесь говорится об on-реакции, подразумевая деполяризацию в ответ на световой стимул и соответственно усиленное выделение медиатора в выходных синапсах и об off-реакции, разумея геперполяризацию и уменьшение выброса медиатора. Что касается входных синапсов, передающих биполярам сигналы от рецепторов, то у биполяров с off-центром они должны быть возбуждающими, поскольку сами рецепторы выключаются (гиперполяризуются) светом; у биполяров с on-центром входные синапсы должны быть тормозными.

Горизонтальные клетки важны потому, что они, видимо, по меньшей мере частично ответственны за периферию рецептивных полей ганглиозных клеток сетчатки. Они составляют ту часть непрямого пути, о которой имеется большая часть информации. Это крупные клетки, и они принадлежат к числу самых удивительных в нервной системе. Их отростки тесно контактируют с окончаниями многих фоторецепторов, которые распределены по площади, размеры которой велики по сравнению с участком, непосредственно связанной с одиночной биполярной клеткой. Каждый рецептор контактирует с обоими типами клеток второго порядка – биполярными и горизонтальными. Многие данные указывают на то, что горизонтальные клетки ответственны за периферию рецептивных полей биполярных клеток; других кандидатов на эту роль, в сущности, нет поскольку это единственные клетки, связанные с рецепторами на столь обширном пространстве.

3.5. Амакриновые клетки

Эти клетки удивительно разнообразны по форме и используют необычайно большое число нейромедиаторов, которых может быть более двадцати. Все амакриновые клетки имеют ряд общих особенностей. Во-первых, тела их расположены в среднем слое сетчатки, а отростки – в синаптической зоне между этим слоем и ганглиозными клетками; во-вторых, они образуют связи и с биполярными, и с ганглиозными клетками и таким образом создают между теми и другими альтернативный, непрямой путь; и наконец, у них нет аксонов, но зато их дендриты способны к образованию пресинаптических окончаний на других клетках.

Амакриновые клетки, вероятно, выполняют много различных функций, большей частью неизвестных. Один их тип, по-видимому, участвует в специфических реакциях на движущиеся объекты, обнаруженных в сетчатке лягушки и кролика; другой тип участвует в создании пути, связывающего ганглиозные клетки с теми биполярами, которые имеют входы от палочек. Нет данных о том, чтобы амакрины участвовали в организации центра и периферии рецептивных полей ганглиозных клеток, но нельзя полностью исключить такую возможность.

4. Зрительный анализатор

Достаточно хорошо прослежены начальные этапы передачи зрительной информации (рис. 10). Волокна щрительного нерва образуют синапсы с клетками наружного коленчатого тела (НКТ), а аксоны клеток НКТ оканчиваются в первичной зрительной коре. Эти связи – от сетчатки к НКТ и от НКТ к коре –имеют топографическую организацию. Говоря о топографическом отображении, имеется ввиду, что предшествующая структура проецируется на последующую упорядоченным образом: если идти вдоль какой либо линии на сетчатке, то проекции последовательных точек этой линии в НКТ и в коре также образуют одну непрерывную линию. Таким образом, волокна зрительного нерва, выходящие из небольшого участка сетчатки, все будут направляться к какому-то небольшому участку НКТ, а все волокна от небольшой зоны НКТ придут в определенную зону зрительной коры.

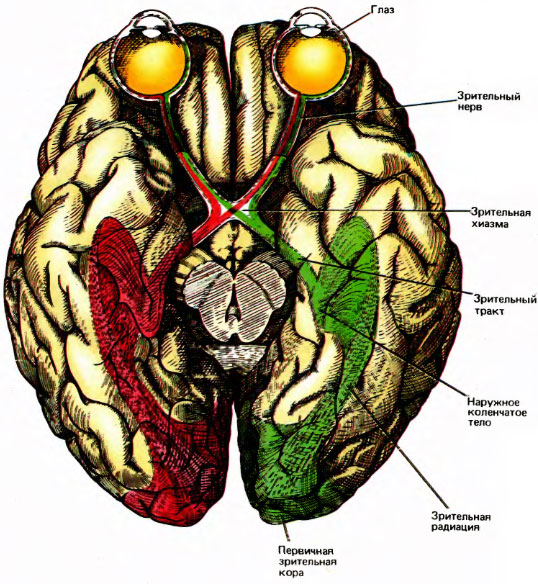


Рис. 10. Путь к первичной зрительной коре

4.1 Ответы наружного коленчатого тела

Волокна, идущие в мозг от каждого глаза, проходят через зрительную хиазму (от названия греческой буквы «хи» - ). В хиазме примерно половина волокон каждого зрительного нерва переходит на противоположную сторону мозга по отношению к данному глазу, а другая половина остается на той же стороне мозга. Пройдя хиазму, волокна направляются в несколько разных пунктов. Некоторые из них идут в нейронные структуры, имеющие отношение к таким специфическим реакциям, как движения глаз и зрачковый рефлекс. Однако большая часть волокон оканчивается в двух наружных коленчатых телах (НКТ). По сравнению с корой и множеством других отделов мозга эти тела устроены сравнительно просто – все или почти все из примерно полутора миллионов клеток в каждом НКТ имеют непосредственные входы от волокон зрительного нерва, и большинство клеток ( но не все) посылают свои аксоны в кору мозга. Отсюда следует, что пути, проходящие через НКТ в кору, имеют только одно синаптическое переключение. Однако было бы ошибкой считать НКТ просто передаточной станцией. Сюда входят не только волокна из зрительного нерва, но и волокна, приходящие обратно из тех участков коры, на которые проецируются НКТ, а так же из ретикулярной формации ствола мозга, имеющей отношение к процессам **внимания** и **общей активации**. Некоторые клетки НКТ имеют короткие аксоны (меньше миллиметра длиной), они не выходят за пределы НКТ, а образуют синаптические контакты с другими нейронами НКТ. Несмотря на эти усложнения, одиночные клетки НКТ отвечают на световые стимулы примерно так же, как и ганглиозные клетки сетчатки, и у них сходная структура рецептивных полей с on- и off-центрами и сходные ответы на цветовые стимулы. Таким образом, если говорить о переработке зрительной информации, НКТ, по-видимому, не производит никаких значительных преобразований сигналов.

4.2. Представительство правой и левой сторон в зрительном пути

Волокна зрительного нерва распределяются между двумя НКТ не совсем обычным и на первый взгляд даже странным способом. Волокна от левой половины сетчатки левого глаза идут в НКТ той же стороны мозга, в то время как волокна от левой половины сетчатки правого глаза переходят в хиазме на другую сторону и, таким образом, попадают в то же левое НКТ (это показано на рис. 10). Аналогичным образом волокна от правых половин обеих сетчаток тоже оканчиваются в одном – правом полушарии. Поскольку хрусталик создает на сетчатке перевернутое изображение, световые лучи, исходящие из правой половины зрительной сцены, проецируются на левые половины обеих сетчаток и информация передается в левое полушарие.

4.3. Ответы клеток в первичной зрительной коре головного мозга.

Первичная зритальная кора (стриарная кора) представляет собой слой клеток толщиной 2мм и площадью несколько квадратных дюймов (1 кв. дюйм = 6.3 кв. см). Для того чтобы дать представление о размерах этой нейронной структуры, можно привести такие цифры: если НКТ содержит полтора миллиона клеток, то стриарная кора – около 200 миллионов клеток. Анатомическая структура стриарной коры удивительно сложна, однако нет необходимости знать ее детали, чтобы понять, каким образом преобразуется здесь зрительная информация.

Процесс обработки информации в коре состоит из нескольких этапов. На первом этапе большинство клеток дает такие же ответы, как и клетки НКТ. Рецептивные поля этих клеток обладают круговой симметрией. Это означает, что линия или граница(перепад освещенности) вызывает один и тот же ответ вне зависимости от ее ориентации. Регистрировать электрическую активность корковых клеток этого уровня не просто, так как они очень малы и расположены близко друг к другу. Пока еще не ясно, отличаются ли вообще ответы этих корковых клеток от ответов клеток НКТ (точно так же как не ясно, отличаются ли реакции клеток НКТ от ответов ганглиозных клеток сетчатки). Сложность гистологического строения НКТ и коры позволяет думать, что между ними должны быть какие-то различия и что их можно будет выявить, если знать, в чем их следует искать; однако узнать это может оказаться трудным делом.

И все же Хьюбелу и Торстену Визелу удалось осуществить одно из первых успешних отведений электрической активности коры у кошки. В последствии экспериментов они выделили что клетки коры реагируют на стимулы в виде движущихся светлых либо темных линий или же границы между светлым и темным, и при этом стимулы должны иметь определенную ориентацию в пространстве. В последствии такой тип клеток назвали классом сложных клеток, так как вскоре выяснилось, что они относятся к уровню на две ступени выше чем первый корковый уровень клеток с рецептивными полями, разделенными на центр и периферию.

В отличие от клеток первого уровня, имеющих рецептивные поля с центром и периферией, для клеток более высоких уровней решающее значение имеет ориентация линии – чаще всего клетка лучше всего реагирует на определенную оптимальную ориентацию, причем интенсивность ответа (число импульсов, возникающих при пересечении стимулом рецептивного поля) заметно снижалась при отклонении ориентации в любую сторону от оптимальной на 10-20 градусов; при еще большем отклонении реакция круто снижалась до нулевого уровня (см рис. 11). Когда ориентация стимула отличается от оптимальной на 90 градусов, типичная клетка, избирательно чувствительная к ориентации, перестает отвечать вообще.

В отличие от клеток на более низких уровнях зрительной системы нейроны, избирательно чувствительные к ориентации стимула, гораздо лучше отвечают на движущиеся, чем на неподвижные линии. Именно поэтому (см рис. 11) при стимуляции таких нейронов использовали линии, движущиеся через рецептивное поле. Если использовать в качестве стимула неподвижную мелькающую (периодически вспыхивающую) линию, то зачастую клетка дает слабый ответ, и в этом случае предпочтительна такая же ориентация как и при движущейся линии.

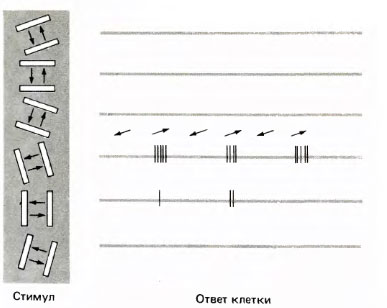
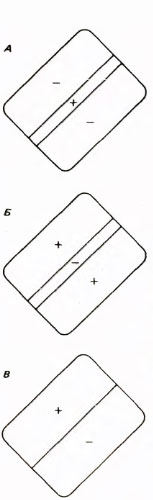


Рис. 11. Ориентационная избирательность положения линии и направления движения стимула.

Многие клетки (вероятно, треть всей популяции) дают еще один характерный вид ответа на движущийся стимул. Вместо того, чтобы давать один и тот же импульсный разряд, независимо от направления движения, такие клетки отвечают боле энергично при одном определенном направлении. Бывает даже так, что движение в одну сторону вызывает сильно выраженный ответ, а при движении в противоположную сторону нет вообще никакой реакции (это показано на рис. 11).

Когда исследовалась ориентационная избирательность нескольких сотен или тысяч клеток, оказывается, что все ориентации стимула встречаются примерно одинаково часто – вертикальная, горизонтальная и все промежуточные, наклонные ориентации.

4.3.1. Простые клетки

Каждая из простых клеток, подобно ганглиозным клеткам сетчатки, клеткам НКТ и корковым клеткам с центрально-симметричными рецептивными полями, имеет небольшое четко очерченное рецептивное поле. Предъявление в пределах этого рецпетивного поля стимула в виде светового пятнышка вызывает либо on-, либо off-реакцию в зависимости от того, в какой именно участок рецептивного поля подан стимул. Различие между простыми клетками и клетками предыдущих уровней заключается в конфигурации зон возбуждения и торможения. На предыдущих уровнях это центрально-симметричная конфигурация – имеется одна центральная on-или off-зона и окружающая со всех сторон кольцевая зона с противоположными свойствами. Простые клетки коры более сложны. Зоны возбуждения и торможения в их рецептивных полях всегда разделены одной прямой линией или двумя параллельными линиями (рис. 12). Чаще всего встречается конфигурация, когда к длинной и узкой возбуждающей зоне с друх сторон примыкают более широкие тормозные зоны (рис 12,А). Реже с инверсной конфигурацией (рис. 12, Б) и с конфигурацией на границу перехода темного и светлого (рис 12.В) .

Возможной схемой связи, определяющей рецептивное поле является представленная на рис. 13. Четыре клетки образуют возбуждающие синаптические связи с клеткой более высокого порядка. Каждая из клеток низшего порядка имеет рецептивное Рис. 12. Типы поле с радиальной симметрией, возбуждающим центром и рецептивных полей тормозной периферией. Центры этих рецептивных полей лежат простой клетки. вдоль прямой линии.

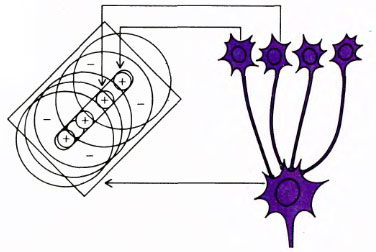
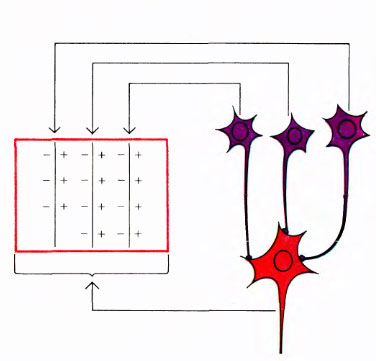


Рис. 13. Схема связи простой клетки

4.3.2. Сложные клетки

Сложные клетки соответствуют следующему уровню (или уровням) зрительного анализа. Они наиболее многочисленны в стриарной коре и составляют здесь, вероятно, около трех четвертей всей популяции нейронов.

Общим свойством сложных и простых клеток является способность реагировать только на линии, ориентированные определенным образом. Сложные клетки, так же как и простые, отвечают на стимулы, предъявляемые в ограниченном участке поля зрения. От простых они отличаются тем, что реакции их нельзя объяснить формой и распределением возбуждающих и тормозных зон в рецептивном поле. Включение или выключение небольшого неподвижного пятна в пределах рецептивного поля редко вызывает ответ клетки. Даже на надлежащим образом ориентированную неподвижную полосу или границу клетка чаще всего не реагирует или дает лишь слабый, быстро затухающий ответ одного и того же типа как при включении, так и при выключении стимула. Однако, если должным образом ориентированная линия перемещается через рецептивное поле, возникает хорошо выраженный длительный разряд импульсов. Этот разряд начинается в момент, когда линия входит в рецептивное поле, и продолжается до тех пор, пока она не выйдет за его пределы.

В целом у сложных клеток рецептивные поля несколько больше, чем у простых, но не намного. Как и в отношении простых клеток, еще нет четкой схемы организации системы связей, передающая сигналы сложным клетка. Однако предполагают несколько схем.

Итак, на рис. 14 объясняются наблюдаемые свойства сложной клетки: к одной сложной клетке могут приходить возбуждающие сигналы от большого числа простых клеток(здесь показаны только 3). Каждая простая клетка наилучшим образом отвечает на вертикальную границу между светлым(слева( и темным (справа) участками. Предполагается, что рецептивные поля простых клеток разбросаны в пределах прямоугольника и перекрываются. Если стимул в виде такой границы подается в любое место прямоугольника, то некоторое число простых клеток активируется и это в свою очередь вызывает ответ сложной клетки. Из-за эффекта адаптации синапсов только Рис. 14. Схема связи для сложной клетки движущийся стимул будет вызывать

непрерывное возбуждение сложной клетки.

4.3.3. Дирекционная избирательность

Так же как и в предыдущих случаях нет определенной схемы входных сетей для клеток с дирекционной избирательностью. Однако предполагают их следующую схему подключения (рис. 15):

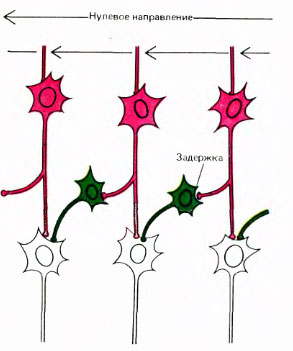


Рис.15. Схема подключения для клеток с дирекционной изберательностью.

Синапсы, которые верхние клетки образуют на средних клетках, -возбуждающие, а синапсы, образуемые на нижних клетках – тормозные. А эти три нижние клетки конвергируют на одну «главную» клетку.

4.3.4. Бинокулярное зрение

Бинокулярное зрение имеет место в том случае, когда зрительные поля обоих глаз перекрываются таким образом, что их центральные ямки фиксируются на одном и том же объекте. Бинокулярное зрение имеет ряд преимуществ по сравнению с использованием одного глаза, в том числе расширяет поле зрения и дает возможность компенсировать повреждения одного глаза за счет другого. Кроме того, бинокулярное зрение снимает эффект слепого пятна и, наконец, лежит в основе стереоскопического зрения – способности воспринимать глубину пространства и оценивать удаленность предметов от глаз. Стереоскопическое зрение обусловлено тем, что на сетчатках двух глаз одновременно возникают слегка различающиеся изображения, которые мозг воспринимает как один образ. Чем больше глаза направлены вперед, тем больше стереоскопическое поле зрения. У человека, например, общее поле зрения охватывает 180 градусов, а стереоскопическое – 140 градусов. Для хорошего стереоскопического зрения необходимы глаза, направленные вперед, с центральными ямками, лежащими посередине их полей, что обеспечивает большую остроту зрения. В этом случае стереоскопическое зрение позволяет получать более точное представление о размерах и форме предмета, а также о расстоянии, на котором он находится. Анализ изображений, получаемых на сетчатке при стереоскопическом зрении, осуществляется в двух симметричных участках, составляющих *зрительную кору.* Известно так же, что небольшая часть волокон мозолистого тела играет некоторую роль в стереопсисе.

При проведении опытов, для определения того, с какого глаза куда поступает информация были обнаружены связи одиночных клеток сразу с двумя глазами. Причем выделялись клетки, которые наиболее активно реагируют при воздействии стимула на оба глаза одновременно. А так же выделяли и клетки, которые реагируют одинаково сильно, независимо от того, подается ли стимул на какой-то определенный глаз или же на два глаза сразу. Данный эффект назвали эффектом синергии.

Подобные связи одиночных клеток с двумя глазами еще раз указывает на высокую степень специфичности соединений в мозгу. Мало того, что входные системы связей данной клетки позволяют ей отвечать только на линию определенной ориентации и лишь на одно направление движения, - оказывается к тому же, что эти системы представлены двумя копиями, по одной от каждого глаза.

5. Вывод

Сведения, которыми ныне располагают люди, - это, по-существу, лишь первые плоды попыток понять физиологическую основу восприятия, лишь начало увлекательной повести, следующие главы которой еще только-только просматриваются; со средней дистанции мы можем видеть лишь главные горные хребты, конец их – за пределами видимости.

Стриарная кора – всего только первая из более чем дюжины отдельных зрительных зон, в каждой из которых представлено все поле зрения. Вместе эти зоны образуют подобие лоскутного одеяла, которое покрывает затылочную кору и простирается вперед на заднюю височную и заднюю теменную кору. Начиная со стриарной коры, каждая зона снабжает информацией две или несколько вышележащих (в смысле иерархии) зон, а связи между ними топографически организованы так, что любая данная зона, подобно стриарной коре, содержит упорядоченное отображение поря зрения. Восходящие связи предположительно передают зрительную информацию из одной области в другую для дальнейшей обработки. В дальнейшем людям предстоит еще долго выяснять, каким образом здесь обрабатывается информация, - та же задача, с которой ранее сталкивались, интересуясь, что делает стриарная кора с информацией, получаемой от коленчатого тела.

Потенциальная польза от познания мозга связана не только с лечением и профилактикой неврологических и психических заболеваний. Она должна затронуть и такие, например, области, как образование, где тоже пытаются влиять на мозг. Так разве мы не сможем учить лучше, если познаем объект на который хотим воздействовать? Также это привнесет прогресс в области создания искусственных технологий, кибернетику и робототехнику.

6. Список использованной литературы:

1. Глаз, мозг, зрение: Пер. с англ. – М.: Мир, 1990. – 239 с., ил.
2. Информация сайта <http://ru.wikipedia.org/>