

ISSN 2225-6016

# ВЕСТНИК

*Смоленской государственной  
медицинской академии*

*Том 13, №1*

2014



УДК 612 (075.8)

## **ЗРИТЕЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА – НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ (ЛЕКЦИЯ ДЛЯ СТУДЕНТОВ)**

© Правдивцев В.А.<sup>1</sup>, Смирнов В.А.<sup>2</sup>, Евсеев А.В.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Смоленская государственная медицинская академия, Россия, 214019, Смоленск, ул. Крупской, 28

<sup>2</sup>Российский национальный исследовательский медицинский университет им. Н.И.Пирогова, Россия, 117997, Москва, ул. Островитянова, 1

*Резюме:* В лекции рассматривается проблематика строения и функционирования сетчатки, наружного коленчатого тела, коры головного мозга зрительной сенсорной системы. Анализируется содержание фотохимических реакций, лежащих в основе генерации рецепторных потенциалов, обеспечивающих активацию ганглиозных клеток сетчатки, аксоны которых в составе зрительного нерва активируют нейронный аппарат наружного коленчатого тела. Обсуждаются интегративные функции нейронов наружного коленчатого тела как результат кортикопетальными влияний со стороны зрительной коры, а также прямых модулирующих влияний на нейроны ретикулярной формации среднего мозга. Подробно освещается организация простых, сложных, сверхсложных рецептивных полей корковых зрительных нейронов. Отмечается роль и значение сенсорного опыта для получения целостного зрительного восприятия объектов внешней среды. Подчеркивается клиническая значимость проблематики зрительных агнозий, возникающих при различных повреждениях корковых зон зрительной сенсорной системы.

*Ключевые слова:* зрительная система, сетчатка, наружное коленчатое тело, зрительная кора, рецептивные поля зрительных нейронов, зрительные агнозии

## **VISION SENSORY SYSTEM – NERUPHYSIOLOGICAL MECHANISMS (LECTURE FOR STUDENTS)**

Pravdivtsev V.A.<sup>1</sup>, Smirnov V.M.<sup>2</sup>, Evseyev A.V.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Smolensk State Medical Academy, Russia, 214019, Smolensk, Krupskaya St., 28

<sup>2</sup>Russia National Research Medical University, Russia, 117997, Moscow, Ostrovityanova St., 1

*Summary*In the lecture the problem of structure and functioning of the retina, lateral geniculate body, and cerebral cortex of the visual sensory system are considered. The structures of the photochemical reactions producing generation of receptor potentials, ganglion cells activation of the retina and excitation dynamics of neurons lateral geniculated body are analyzed. Integrative functions of neurons lateral geniculate body as a result of modulating influences of the visual cortex and the mesencephalon reticular formations are considered. The organization of simple, complex, and hypercomplex receptive fields of the visual neurons cortex is described in detail. The role of sensory experience for reception of complete visual perception of an environment objects is marked. Clinical role of the visual agnosiasproblem after visual cortex damages is underlined.

*Key words:* vision sensory system, the retina, lateral geniculate body, vision cortex, vision cortex neuron receptive fields, vision agnosias

Глаз орла видит дальше, а глаз человека видит больше.

Фридрих Энгельс

**Зрительная сенсорная система**– совокупность структур и механизмов, реализующих восприятие электромагнитных колебаний (390-760 нм), инициирующих потоки модально-специфических возбуждений, поступающих в конечном итоге в проекционные зоны коры больших полушарий. Через зрительную систему человек получает свыше 80% осознаваемой информации об окружающем пространстве. На основе анализа возбуждений сетчаткой глаза, подкорковыми, корковыми образованиями мозга зрительная сенсорная система обеспечивает центральное предметное зрение, периферическое зрение, объемное зрение, динамическое зрение объектов среды при их перемещении в пространстве относительно друг друга.

Возникают естественные вопросы – как в целом организован «зрительный процесс»? Какова его морфофункциональная основа? Какие частные нейрофизиологические процессы реализуют сложнейшую переработку зрительной информации в цепи «сетчатка – кора головного мозга»?

Попытаемся в рамках настоящей лекции осветить состояние проблемы с учетом имеющихся на сегодняшний день конкретных данных.

Итак, **сетчатка**. Световоспринимающий аппарат сетчатки (рис. 1) – *фоторецепторные клетки, или фоторецепторы*, изменяющие свой функциональный статус под влиянием квантов света, обеспечивающие кодирование зрительной информации и запускающие процесс её передачи по волокнам зрительного нерва в ЦНС.

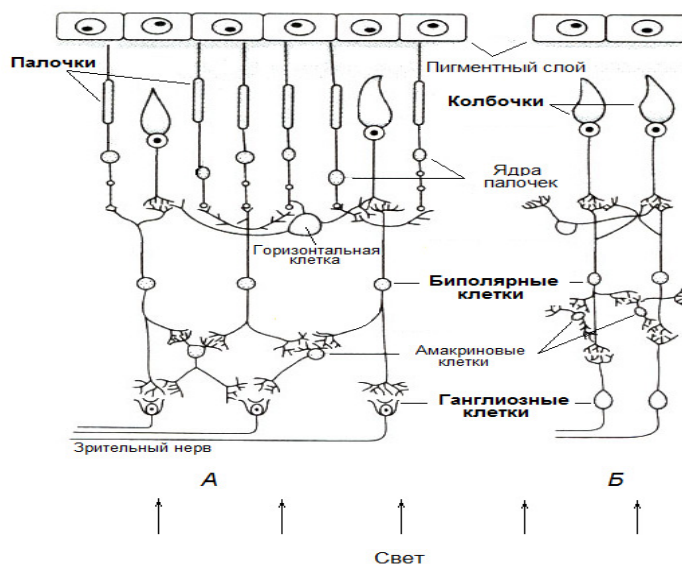


Рис. 1. Фоторецепторы и нейронная организация сетчатки.  
А – периферическая область, Б – центральная область

Фоторецепторы (*палочки* и *колбочки*) состоят из двух сегментов – *наружного*, содержащего светочувствительный пигмент, и *внутреннего*, включающего митохондрии, рибосомы и аппарат Гольджи. Наружный сегмент, погруженный в слой пигментного эпителия сетчатки, поглощает кванты света и *преобразует их энергию в рецепторный потенциал*.

*Палочки* содержат пигмент *родопсин*, поглощающий световое излучение в диапазоне 400-620 нм. Пороговая чувствительность палочек составляет 2-12 квантов света. Палочки обеспечивают *периферическое зрение, сумеречное (скотопическое) черно-белое зрение, восприятие движений*.

Каждая *колбочка* содержит по одному из *трех пигментов* – *сине-голубой* (диапазон поглощения 390-550 нм), *зелёный* (440-650 нм) и *красный* (500-760 нм). Порог чувствительности разных колбочек лежит в интервале 30-110 квантов света. Колбочки обеспечивают *зрение в условиях хорошей освещенности (фотопическое зрение), высокую остроту зрения, цветовосприятие*.

**Фотохимические процессы в сетчатке.** Молекула зрительного пигмента родопсина состоит из *ретиная* (альдегид витамина А) и белка *опсина*. При поглощении пигментом квантов света происходит мгновенная стереоизомеризация хромофорной группы ретиная, при этом он трансформируется в *транс-ретиная*. Производным стереоизомеризации ретиная являются пространственные изменения молекулы опсина, что приводит к *обесцвечиванию* родопсина и превращению его в метародопсин II. Как оказалось, конформационные изменения молекулярной структуры зрительного пигмента сопровождаются возникновением быстрого электрического феномена, получившего название *раннего (первичного) рецепторного потенциала (РРП)*, амплитуда которого определяется интенсивностью светового стимула. Отметим, что возникновение *РРП* не связано с процессами ионной проницаемости мембраны фоторецептора. По-видимому, этот потенциал возникает в результате изменения положения статических зарядов относительно бислоя липидов мембраны в ходе превращения молекулы родопсина в метародопсин II.

Дальнейшие события последовательных молекулярных превращений связаны с метародопсином II, который, взаимодействуя с примембранным G-белком трансдуцином, обеспечивает обмен

связанного с ним в темноте гуанозиндифосфата на гуанозинтрифосфат, что приводит к активации трансдуцина и фермента фосфодиэстеразы. Последняя с большой скоростью начинает разрушать молекулы циклического гуанозинмонофосфата (цГМФ), результатом чего выступает уменьшение его концентрации в цитоплазме наружного сегмента. Данное обстоятельство является ключевым фактором, приводящим к закрытию ионных каналов в мембране наружного сегмента, через которые внутрь клетки в темноте поступают катионы  $\text{Na}^+$  и  $\text{Ca}^{2+}$ . Причиной закрытия каналов является критическое уменьшение *свободного* цГМФ в цитоплазме, приводящее к распаду связи между белковыми молекулами канала и связанных с ним молекул цГМФ, поддерживающих открытое состояние канала в темноте. Уменьшение тока положительно заряженных катионов внутрь наружного сегмента при воздействии на фоторецептор квантов света вызывает увеличение мембранного потенциала фоторецептора от исходного среднего уровня в  $-30$  мВ до величины порядка  $-70$  мВ. Вызванная гиперполяризационная реакция получила название *позднего (вторичного) рецепторного потенциала (ПРП)*, или *гиперполяризационного рецепторного потенциала*, приводящего к отчетливому угнетению секреции пресинаптическими терминалями фоторецепторной клетки медиаторного вещества – *глутамата*.

Возвращаясь к процессам фотохимического распада зрительного пигмента при постоянном и равномерном освещении необходимо указать на то, что его обратный синтез (ресинтез) осуществляется в темноте. Процессы распада и ресинтеза находятся в динамическом равновесии. При *повышении* освещенности равновесие смещается в сторону распада и сопровождается уменьшением чувствительности фоторецепторов, а при *уменьшении* освещенности – в сторону ресинтеза пигмента и многократному увеличению светочувствительности рецепторных клеток. Эти процессы лежат в основе *светотемновой адаптации* фоторецепторов. Световая адаптация имеет высокую скорость и осуществляется примерно за 60 с, в то время как темновая адаптация проходит в несколько этапов и требует для своего полного развития 30-60 мин. При недостатке в организме витаминов А, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, С (особенно витамина А или его предшественника β-каротина) у человека может развиться «*куриная слепота*» – нарушение темновой адаптации и, соответственно, значительное ухудшение ночного и сумеречного зрения.

*Особенности синаптических реакций биполярных клеток сетчатки. Генерация потенциалов действия ганглиозных клеток.* Каковы последствия угнетения секреции глутамата для биполярных клеток разного типа, которые, с одной стороны, контактируют с фоторецепторами, с другой – с выходными ганглиозными клетками сетчатки?

В темноте под воздействием глутамата *D-биполярные клетки* в силу специфики постсинаптических мембран пребывают в состоянии пролонгированной *гиперполяризации*, что блокирует их активность. Уменьшение выделения глутамата фоторецепторами при *включении* света приводит к развитию на мембране *D-биполярных* клеток фазной *деполяризации* и, как следствие, секреции в терминалях аксонов медиаторного вещества, вызывающего на мембране теперь уже ганглиозных клеток-мишеней отчетливый *деполяризационный постсинаптический потенциал*. Последний инициирует генерацию *потенциалов действия* ганглиозных клеток в формате *on-ответа*, т.е. электрического ответа ганглиозной клетки на включение светового стимула.

Иная динамика обнаруживается в *H-биполярных клетках*, которые в темноте под влиянием глутамата фоторецепторов пребывают в состоянии пролонгированной *деполяризации*. В результате уменьшения выделения фоторецепторами глутамата при включении света *H-биполярные* клетки немедленно переходят в состояние *гиперполяризации*, что блокирует возможность возбуждения ганглиозных клеток-мишеней. При *выключении* света под влиянием возобновляющейся секреции глутамата на мембране *H-биполярных* клеток развивается состояние фазной *деполяризации*, приводящей к выделению в терминалях аксонов медиаторного вещества, вызывающего на постсинаптической мембране ганглиозных клеток отчетливый *деполяризационный постсинаптический потенциал*. Последний инициирует генерацию *потенциалов действия* ганглиозных клеток в формате *off-ответа*, т.е. ответа на выключение светового стимула.

Распространение информации в сетчатке идет в двух взаимосвязанных направлениях – *вертикальном и горизонтальном*.

Вертикальное направление – включает два канала. Первый – «короткий», включающий *фоторецептор, биполярную и ганглиозную клетки*, представлен преимущественно в центральной ямке. Второй – «длинный», включающий *фоторецептор, биполярную, амакриновую и ганглиозную клетки*, представлен преимущественно на периферии сетчатки (рис. 1).

Горизонтальное направление обеспечивается двумя типами клеток – *горизонтальными и амакриновыми*. Аксоны горизонтальных клеток синаптически связаны как с фоторецепторами, так и с биполярными клетками (рис. 1). По своим свойствам горизонтальные клетки относятся к категории *тормозных* (медиатор не идентифицирован). Их основная функция – обеспечение

латерального торможения на уровне *биполярных клеток* между соседними каналами вертикального распространения зрительной информации в сетчатке. Аксоны амакриновых клеток синаптически связаны преимущественно с ганглиозными клетками. По своим свойствам амакриновые клетки также относятся к категории *тормозных* (медиаторы ГАМК, глицин, ДОФА, ацетилхолин). Их основная функция – обеспечение латерального торможения на уровне *ганглиозных клеток* между соседними каналами вертикального распространения зрительной информации в сетчатке. Напомним, что значение латерального торможения заключается в предотвращении иррадиации возбуждения на параллельные каналы связи. Тем самым обеспечивается подавление информационного шума и повышение надежности передачи сигналов на соответствующие клетки-мишени по действующему – активному каналу связи.

Выходные нейроны сетчатки – *ганглиозные клетки*. В составе сетчатки – это первые нейроны зрительной системы, генерирующие потенциалы действия.

Ганглиозные клетки у приматов и человека по морфологическим и функциональным критериям делят на 3 группы.

1-я группа – *P-клетки* (55% от общего числа ганглиозных клеток) – мелкие (диаметр 10-15 мкм) с относительно медленной скоростью проведения возбуждения по аксону (примерно 14 м/с) связаны преимущественно с колбочками. На вспышки света *P-клетки* дают ответы, варьирующие по форме в зависимости от длины световой волны. Как полагают, *P-клетки* ответственны за передачу в центральные структуры информации, на базе которой строится образ воспринимаемого объекта с учетом самых мелких геометрических деталей и их цветности.

2-я группа – *M-клетки* (5% от общего числа ганглиозных клеток) – крупные (диаметр 35 мкм), с большой скоростью проведения возбуждения по аксону (более 50 м/с), связаны преимущественно с палочками, очень чувствительны к яркости света, тонко реагируют на быстрые перемещения объектов перед глазами. Как полагают, *M-клетки* ответственны за передачу в центральные структуры информации о грубых признаках крупных объектов, перемещающихся в поле зрения.

3-я группа – *W-клетки* (40% от общего числа ганглиозных клеток) – мелкие (диаметр 10 мкм), с большими дендритными разветвлениями, проводят сигналы по аксонам с низкой скоростью (8 м/с). Возбуждаются в основном от палочек, передающих к ним сигналы через малые биполярные и амакриновые клетки. На зрительные стимулы отвечают неопределенно. Показано, что *W-клетки* особо чувствительны к восприятию направленного движения в поле зрения и важны для обеспечения адекватной оценки зрительных стимулов в условиях сниженной освещенности.

*Рецептивные поля ганглиозных клеток.* На 130 млн. фоторецепторов сетчатки приходится всего лишь 1,3 млн. ганглиозных клеток, аксоны которых формируют зрительный нерв. Следовательно, электрическая активность огромного количества фоторецепторов в результате конвергенции интегрируется сначала на биполярных клетках, а через них – на ганглиозных клетках, число которых примерно в 100 раз меньше числа фоторецепторов. Общая совокупность фоторецепторов, связанных с одной ганглиозной клеткой, формирует её *рецептивное поле*. Отсюда вывод – ганглиозная клетка может реагировать на световой стимул только тогда, когда он действует на фоторецепторы, находящиеся в пределах рецептивного поля данной ганглиозной клетки.

Размеры рецептивных полей в разных участках сетчатки по площади разные. Так, в центре сетчатки в районе *центральной ямки* рецептивные поля минимальны, потому что один фоторецептор соединен с одной биполярной клеткой, которая, в свою очередь, соединяется лишь с одной ганглиозной клеткой. Все это обеспечивает исключительно высокое качество оценки мелких деталей рассматриваемых предметов, но снижает световую чувствительность. На периферии сетчатки рецептивные поля, напротив, имеют большие размеры, что повышает световую чувствительность, но снижает качество детализированной оценки рассматриваемых предметов.

С помощью микроэлектродной техники оказалось возможным изучить электрическую активность ганглиозных клеток при воздействии светового пятна небольшого размера на различные участки её рецептивного поля. Как оказалось, рецептивные поля имеют округлую форму, в которой функционально можно выделить небольшую центральную часть и большую – периферическую часть (рис. 2). Качество реакций клеток центра и периферии рецептивных полей обычно противоположны. Если клетки центра при воздействии светового пятна возбуждаются на включение света (*on-ответ*), то на периферии в это время клетки впадают в состояние торможения, активируясь при лишь выключении света (*off-ответ*). Имеют место и иные соотношения вызванной активности клеток центра и периферии на воздействие светового стимула – освещение центра в ряде случаев сопровождается торможением импульсной активности клеток и их активацией на выключение света. При освещении периферии таких рецептивных полей

наблюдается усиление импульсной активности клеток на включение и угнетение их активности на выключение света.

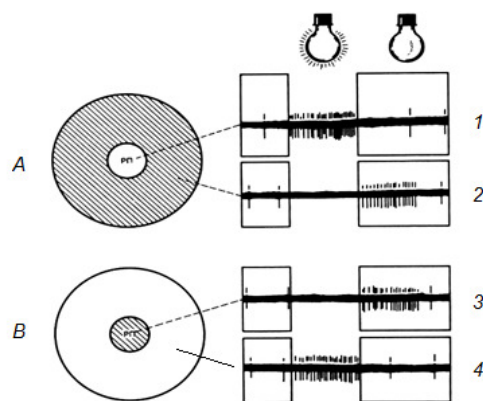


Рис. 2. Импульсация ганглиозных клеток (*A* и *B*) сетчатки и их концентрические рецептивные поля. Тормозные зоны рецептивных полей (*PII*) заштрихованы. Представлены ответы ганглиозных клеток на включение (1, 4) и выключение (2, 3) при стимуляции световым пятном центра РП (1, 3) и его периферии (2, 4)

Если оценить в целом активность ганглиозных клеток в составе рецептивных полей сетчатки, можно сказать, что выходная импульсация из сетчатки фактически являет собой информационный коррелят точечного описания *контуров* того изображения, которое проецируется на сетчатку при рассматривании глазом предметов окружающей среды.

**Наружное коленчатое тело.** Первой инстанцией на пути проведения возбуждения от сетчатки в кору больших полушарий является наружное коленчатое тело (НКТ), располагающееся на нижней боковой стороне подушки зрительного бугра и получающее волокна ганглиозных клеток от височной половины ипсилатеральной и назальной половины сетчатки контралатеральной. Связи ганглиозных клеток сетчатки с нейронным аппаратом НКТ в настоящее время полностью расшифрованы. В частности, доказано, что каждый участок сетчатки проецируется в соответствующий участок НКТ. Следовательно, пространственное возбуждение ганглиозных клеток сетчатки находит свое адекватное отражение в пространственной картине возбуждения нейронов НКТ. Интересно, что волокна ганглиозных клеток ипсилатерального глаза и глаза контралатерального поступают в разные слои одного и того же НКТ, формируя нейронные микрзоны, располагающиеся одна над другой. Исходя из этого, оказалось возможным идентифицировать «вертикаль», пересекающую все слои НКТ и отражающую топологию группы нейронов в составе цилиндрического объединения, получающего возбуждения от строго определенного участка каждой из сетчаток глаз (рис. 3).

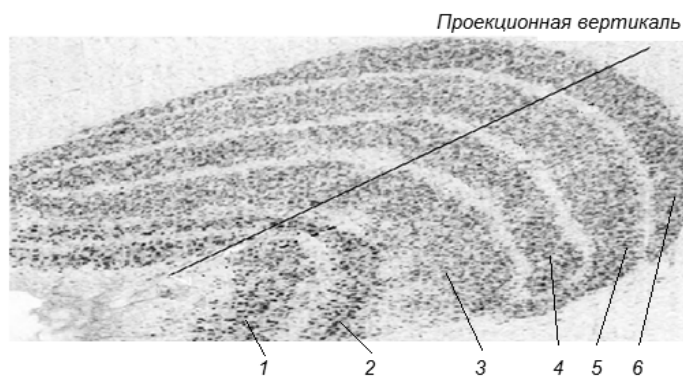


Рис. 3. Схема нейронных слоёв наружного коленчатого тела. Слои 1-2 – магноцеллюлярные, состоят из крупноклеточных нейронов. Слои 3-6 – парвоцеллюлярные нейроны, состоят из мелкоклеточных нейронов. Сетчатка проецируется к НКТ по принципу «точка к точке». Слои 1-4-6 получают иннервацию от контралатерального глаза, слои 2-3-5 получают иннервацию от ипсилатерального глаза. Проекционная вертикаль демонстрирует локализацию в составе слоев НКТ нейронных микрзон, получающих возбуждения от сетчаток глаз строго определенного участка (по Д. Хьюбел, 1990)

Отметим, что в количественном выражении наиболее детально в НКТ представлена центральная часть поля зрения – у человека это область *центральной ямки* желтого пятна, обеспечивающей высокое качество цветовосприятия и наибольшую остроту зрения.

*Рецептивные поля наружного колеччатого тела.* Большинство нейронов НКТ имеют концентрически организованные рецептивные поля, аналогичные рецептивным полям ганглиозных клеток сетчатки. Обычно выделяют 2 типа рецептивных полей, нейроны которых демонстрируют избирательность в реакциях на световые раздражители, ориентированные на разные участки рецептивного поля.

1-й тип – рецептивное поле с *on*-центром, характеризуется увеличением импульсной активности нейронов при воздействии локального светового раздражителя на центральный участок рецептивного поля. При воздействии светового раздражителя на периферический участок рецептивного поля отмечается угнетение импульсной активности нейронов, сопровождаемое увеличением их активности при выключении светового раздражителя.

2-й тип – рецептивное поле с *off*-центром, характеризуется угнетением импульсной активности нейронов при воздействии локального светового раздражителя на центральный участок рецептивного поля и последующей активацией нейронов при выключении светового раздражителя. При воздействии светового раздражителя на периферический участок рецептивного поля отмечается усиление импульсной активности нейронов, сопровождаемое её угнетением при выключении светового раздражителя.

Изучение свойств нейронов НКТ показало, что они принимают участие в кодировании различных параметров светового раздражителя. Большая часть единиц *мелкоклеточных* слоев 3-6 включает нейроны, реагирующие на цветооппонентные световые раздражители, к которым относятся пучки красного и зеленого, синего и желтого цветов, а также нейроны, реагирующие на наличные значения градиента света и тени. В составе единиц *крупноклеточных* слоев 1-2 идентифицированы «контрастные нейроны», связанные с активностью механизма усиления одновременного контраста, а также нейроны, реагирующие на перемещение светового раздражителя по сетчатке.

*Функции нейронов НКТ:* 1) релейные, обеспечивающие передачу возбуждения от ганглиозных клеток в кору головного мозга; 2) интегративные, обеспечивающие обработку зрительной информации от ганглиозных клеток сетчатки. Производными интегративных процессов являются повышение контраста изображения, улучшение качества контурной схемы рассматриваемых объектов, локация перемещения объектов в пространстве. Нейроны НКТ – место конвергенции и взаимодействия в составе зрительной системы импульсаций ганглиозных клеток, расположенных в корреспондирующих (соответствующих) точках сетчатки правого и левого глаза. Последнее вносит вклад в формирование стереоскопического зрения, обеспечивающего объемное восприятие предметов, их расположение в пространстве.

Динамика интегративных процессов нейронов НКТ находится под контролем зрительных областей коры, а также ядер ретикулярной формации среднего мозга. Обе структуры демонстрируют преимущественно тормозные эффекты на активность нейронов НКТ. Предполагается, что кортикофугальные и ретикулярные модулирующие влияния на нейронный аппарат НКТ обеспечивают выделение приоритетной зрительной информации, направляемой из НКТ в корковый отдел сенсорной системы зрения

**Корковый отдел зрительной сенсорной системы зрения.** В составе коркового отдела зрительной системы различают *первичную* зрительную (стриарную) кору (зона V1, *visus I*), располагающуюся в области шпорной борозды затылочной доли мозга, *вторичную* зрительную (экстрастриарную) кору в составе зон V2, V3, V4 и многие другие. Подчеркнем наличие многочисленных связей между различными зонами мозга зрительной сенсорной системы. Так, из зоны V1 волокна направляются в зону V2, что свидетельствует о том, что зона V2 – активный участник начальной обработки зрительных входных возбуждений. Зона V2 – тесно связана с зоной V4 (стык височной и теменной областей), волокна которой проецируются в *нижневисочное поле*. Важная деталь – на пути от зоны V1 к нижневисочному полю наблюдается увеличение размеров рецептивных полей нейронов, что указывает на постепенную функциональную трансформацию нейронной активности в ходе анализа зрительной импульсации. В качестве отдаленных инстанций коры мозга, также участвующих в процессах обработки сенсорной зрительной информации, отметим поля *заднетеменной, верхневисочной и средневисочной областей* головного мозга. Показано, что зона V3A является промежуточной инстанцией между зрительными зонами и двигательными областями теменной и лобной коры.



В общей сложности в реализации процессов обработки зрительной информации, поступающей в кору головного мозга, принимают участие около 30 функционально различных корковых полей.

*Первичная зрительная кора* (стриарная кора, зона V1) – является проекционной для импульсаций, поступающих по аксонам нервных клеток НКТ. Установлено, что каждый участок первичной зрительной коры соответствует определенному участку сетчатки. В целом первичная зрительная кора представляет собой детальную ретинопическую карту, в которой наибольшую площадь занимает *центральная ямка* желтого пятна.

*Слоистое строение первичной зрительной коры.* Субстрат первичной зрительной коры гистологически разделяется на 6 горизонтально расположенных слоев, при этом кортикопетальные волокна НКТ образуют синаптические контакты на входных звездчатых нейронах IV слоя. Быстропроводящие аксоны (*черно-белая зрительная информация*) из двух вентральных крупноклеточных слоев НКТ оканчиваются в подслое *caIV* слоя зрительной коры. Аксоны, выходящие из четырех дорзальных мелкоклеточных слоев НКТ (*цвет и детализированная пространственная информация*), оканчиваются в подслоях *ai* и *cb* также IV слоя зрительной коры. В настоящий момент установлено, что именно аксоны нейронов мелкоклеточных слоев НКТ вносят наибольший вклад в формирование детальной копии сетчатки в зрительной коре.

*Колончатая организация нейронов первичной зрительной коры.* Зрительная кора имеет правильную колончатую организацию. Общее число вертикально ориентированных колонок – несколько миллионов, диаметр – от 30 до 50 мкм. В составе каждой колонки насчитывается примерно 1000 взаимодействующих между собой нейронов, реализующих свои частные функции в составе единой модульной конструкции. Показано, что между колонками зрительной коры устанавливаются прямые и обратные связи.

Как оказалось, среди первичных зрительных колонок обнаруживаются вторичные колонкоподобные объединения, получившие название *цветовых шариков*, или *шифтов*. Нейроны цветовых шариков получают возбуждения от нейронов соседних зрительных колонок. Главной функцией нейронов цветовых шариков являются анализ и переработка цветоспецифической информации.

*Взаимодействие зрительной импульсации в коре (зона V1), поступающей от обоих глаз.* Аfferентная импульсация от сетчатки каждого глаза проходит через соответствующие слои НКТ, где происходит первичное взаимодействие этих импульсаций. Конечное взаимодействие импульсаций осуществляется в коре, где реализуется процесс наложения ретинопической карты одного глаза на ретинопическую карту другого глаза. Морфологической основой, обеспечивающей наложение, является правильное чередование нейронных колонок, воспринимающих зрительные импульсации как от ипсилатерального глаза, так и от глаза контралатерального. В конечном итоге формирующиеся отдельно зрительные образы в процессе их перцепции интегрируются в один, при этом корреспондирующие (соответствующие) точки двух сетчаток максимально подгоняются друг под друга, хотя полного совпадения обычно не достигается из-за поперечной диспарации. Вместе с тем в случаях значительного рассогласования процедуры подгонки двух образов рефлекторно инициируются команды, адресованные глазодвигательному аппарату, корригирующие положение зрительных осей в направлении рассматриваемого объекта.

*Рецептивные поля нейронов зрительной коры (зоны V1, V2).* В отличие от рецептивных полей НКТ, организующихся по аналогии с рецептивными полями сетчатки, рецептивные поля «простых» пирамидных нейронов зрительной коры имеют форму вытянутого прямоугольника, формирующегося в ходе аранжировки концентрических рецептивных полей группы звездчатых клеток, аксоны которых в дальнейшем сходятся на телах «простых» пирамидных нейронов. Отсюда название рецептивных полей пирамидных нейронов – *простые рецептивные поля*.

Нейрофизиологический анализ свойств простых рецептивных полей зрительной коры показал, что в его составе четко идентифицируются параллельно расположенные *on*- и *off*-зоны, легко выявляемые воздействием на сетчатку световых точек.

Как показали эксперименты, рассеянный световой раздражитель, ориентированный на всю площадь простого рецептивного поля, вызывает лишь незначительные изменения разрядной активности «простого» пирамидного нейрона. Вместе с тем, если на рецептивное поле действует световая линия, расположенная под определенным углом по отношению к горизонтальной плоскости, «простой» пирамидный нейрон активизируется (*ориентационная избирательность*), генерируя потенциалы действия большой частоты (рис. 4).



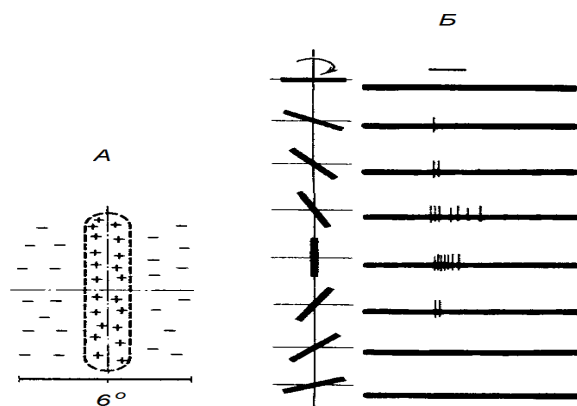


Рис. 4. Пример избирательного реагирования «простого» пирамидного нейрона зрительной коры в зависимости от ориентации световой линии в рецептивном поле (по Д. Хьюбел и Т. Визел, 1959). *А* – организация простого рецептивного поля пирамидного нейрона зрительной коры; «+» – *on*-зона рецептивного поля; «-» – *off*-зона рецептивного поля; *Б* – реакции одного и того же пирамидного нейрона на световые полосы различной угловой ориентации

Допускается, что основная функция «простых» пирамидных нейронов заключается в идентификации контуров внешних зрительных объектов. Предполагается, что пирамидные нейроны организованы как набор матриц, запрограммированных на выделение раздражителей конкретной контурной специфики. В случае появления соответствующего раздражителя в зрительном поле, активируется одна группа «простых» пирамидных нейронов, при появлении раздражителя с другими параметрами – активируется другая группа пирамидных нейронов.

*Сложные рецептивные поля* – еще одна разновидность рецептивных полей в зрительной коре, относящаяся к функционированию «сложных» нейронов, являющихся нейронами-мишенями для «простых» пирамидных, а также входных звездчатых нейронов. К свойствам сложных рецептивных полей относят сравнительно большой их размер, а также отсутствие в их составе правильного расположения *on*- и *off*-зон (рис. 5).

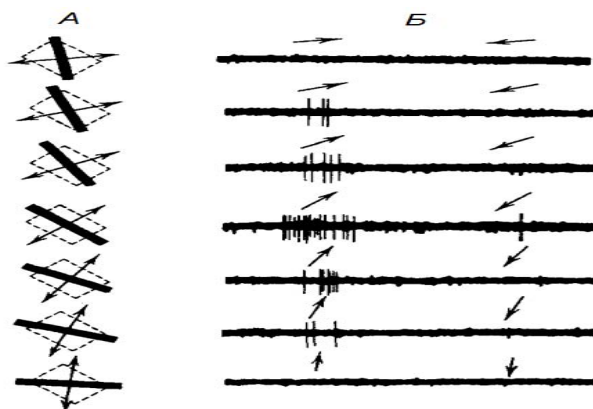


Рис. 5. Пример избирательного реагирования «сложного» нейрона зрительной коры в зависимости от ориентации и направления движения световой линии в сложном рецептивном поле (по Д. Хьюбел и Т. Визел, 1968). *А* – движущаяся световая полоска в проекции на сложное рецептивное поле; *Б* – реакции одного и того же «сложного» нейрона в зависимости от угла наклона и направления перемещения световой полоски в рецептивном поле

Основное отличительное свойство «сложных» нейронов заключается в том, что они плохо реагируют или совсем не реагируют на статичные, неизменяющиеся по своим параметрам на протяжении некоторого времени зрительные стимулы. Например, тонкий пучок света, ориентированный на локальный участок сложного рецептивного поля, ответных реакций, как

правило, не вызывает. Вместе с тем, «сложные» нейроны бурно реагируют на движущиеся стимулы определенной направленности (*дирекционная избирательность*), на стимулы, быстро изменяющиеся во времени, а также на зрительные объекты, представляющие собой беспорядочное чередование ярких, темных, разноцветных пятен неправильной формы. Можно заключить, что главная функция «сложных» нейронов заключается в обнаружении в зрительном поле нестандартных – сложноорганизованных по форме, цветовой палитре, динамичному положению в пространстве различных зрительных объектов.

*Сверхсложные рецептивные поля* в зрительной коре демонстрируют «сверхсложные» нейроны, интегрирующие выходные возбуждения «сложных» нейронов. Следовательно, сверхсложные рецептивные поля выступают как производное рецептивных полей «простых» и «сложных» нейронов зрительной коры. Это допущение находит свое отражение в том, что для получения ответов «сверхсложных» нейронов световая полоска в их рецептивном поле должна не только двигаться и иметь определенную угловую ориентацию. Она должна иметь некую оптимальную длину. Увеличение длины полоски сверх меры, как правило, приводит к ослаблению импульсной активности «сверхсложного» нейрона, что объясняется наличием в «сверхсложном» рецептивном поле тормозных зон, располагающихся или с одного или с двух концов световой полоски.

«Простые», «сложные» и «сверхсложные» нейроны зрительной коры (Д.Хьюбел и Т.Визел) следует рассматривать как взаимодополняющие и взаимодействующие в стадийной процедуре оценки и выделения зрительного объекта в целом, вычленения в его контуре знаковых фрагментов в виде острых и тупых углов, изломов, линий разной ориентации и длины.

*Интегративные функции зрительной коры в восприятии окружающего пространства.* Под зрительным восприятием понимают совокупность системных психофизиологических процессов отражения окружающего пространства на основе информации, поступающей в головной мозг по проводникам зрительной сенсорной системы. Начинается зрительное восприятие с анализа и выделения общих и частных свойств зрительного объекта, его положения в пространстве, а заканчивается опознанием объекта в результате сопоставления наличного образа с памятью, оценкой значимости образа в привязке к доминантной мотивации и цели опознания.

Подчеркнем, что полноценное зрительное восприятие обычно подкрепляется сопутствующей информацией об окружающем пространстве, поступающей в кору по сенсорным проводникам вестибулярной, слуховой, кожной, мышечно-суставной видам чувствительности, при этом объективными показателями качества зрительного восприятия являются *корректная зрительно-моторная координация, константность* восприятия, *адекватность позиционирования зрительных объектов в пространстве.*

Необходимо отметить приоритетную значимость *сенсорного опыта* в формировании зрительного восприятия. Роль и значение такого опыта можно оценить в наблюдениях А. Хейна и Р. Хелда (1962) за поведением испытуемых с очками, в которых вместо стекол были вставлены клинообразные призмы, искажающие положение объектов в поле зрения из-за смещения их изображения на сетчатке. Эксперимент заключался в том, что испытуемые должны были ориентироваться в темной комнате по световому пятну. Результаты показали, что все испытуемые в начале эксперимента демонстрировали различные нарушения сенсомоторной координации. Однако в результате активного перемещения по комнате, инициации многочисленных двигательных коррекций в конфликтных ситуациях ошибки в ориентировании постепенно уменьшались и исчезали. Напротив, у испытуемых, которых возили по комнате, используя инвалидное кресло, ошибки в ориентировании никогда не исчезали.

Результаты наблюдения подтвердили гипотезу о том, афферентные возбуждения различной сенсорной модальности, *сопровождаящие* процесс достижения цели по показателям зрительной информации, вносят большой вклад в оптимизацию работы зрительной сенсорной системы.

Значимость сенсорного опыта для зрительной оценки окружающих объектов дополнительно подчеркивается феноменом *константности* зрительного восприятия. Под константностью понимают относительное постоянство субъективной оценки свойств предметов (величина, форма) при существенных изменениях условий зрительного восприятия. Например, если смотреть на карандаш с расстояния в 25 см, а затем с расстояния 50 см, карандаш по величине испытуемым в одном и в другом случае воспринимается практически одинаково, хотя его изображение на сетчатке глаз в первом случае будет достоверно больше, чем во втором.

Адаптивное значение константности заключается в том, что она облегчает восприятие всей совокупности объектов среды в ситуациях, когда субъект, или объект изменяют координаты своего положения в пространстве.

Константность свидетельствует об активной природе зрительного восприятия, из чего следует вывод о том, что воспринимаемый образ есть нечто большее, чем его копия, формирующаяся на сетчатке глаза. Подчеркивая биологическое значение константности восприятия, Л. С. Выгодский приводил простой пример: «...без ...константного восприятия, животному, которое опасается хищника, последний должен казаться на расстоянии ста шагов уменьшившимся во много раз». Если бы это действительно было так, вероятность экстренного запуска у животного состояния тревоги в процессе зрительного восприятия существенно бы снизилось, что повысило бы вероятность захвата его хищником.

В основе константности восприятия лежит обучение – сенсорный опыт как производное интеграции на нейронах ассоциативных областей коры мозга, как минимум зрительных возбуждений фоторецепторов, проприоцептивных возбуждений глазных мышц при фиксации взора на предмете, тактильных возбуждений, связанных с воздействиями предмета на кожные рецепторы при его осязании. При многократных повторных воздействиях сложившегося сенсорного комплекса зрительные возбуждения обретают свойства сигнала (И.П. Павлов), запускающего процесс извлечения эталонной информации о геометрических характеристиках объекта из памяти вне абсолютной связи с реальной проекцией объекта на сетчатку глаза.

*Общая организация процессов обработки зрительной информации в коре головного мозга.* Входные импульсации от нейронов НКТ поступают в первичную проекционную зону V1. Основные функции первичной (стриарной) зрительной коры – обработка входных импульсаций, построение простой модели окружающего пространства, первичная детализация объектов в пространстве, оценки их формы, цвета.

Некоторое представление о качестве физиологических процессов различных функциональных зон зрительной коры можно получить, анализируя изменения характера зрительного восприятия у человека при повреждениях (травма, инсульт) тех или иных участков коры мозга. В частности, было показано, что при двусторонних повреждениях стриарной зрительной коры мозга у больного отмечается *выпадение полей зрения* с одной стороны для обоих глаз. При локальном повреждении стриарной коры у больных возникает *скотома* – слепой участок в поле зрения.

Интересные результаты были получены в наблюдениях В. Пенфилда при электрической стимуляции стриарной коры во время нейрохирургических операций. Как оказалось, субъективные ощущения больных всегда были «простыми» и сводились к возникновению *фотопсий* – ощущений светящихся точек, шаров, цветных дисков, языков пламени. Таким образом, в целом подтвердились представления о том, что стриарная кора (зона V1) проводит первичный анализ зрительной импульсации, поступающей по аксонам нейронов НКТ.

Более сложные нарушения в клинических наблюдениях отмечаются у больных при повреждениях вторичной (экстрастриарной) коры. Наиболее типичные расстройства в этих случаях проявляются в различных вариантах *агнозий* – предметной, лицевой, цветовой, оптико-моторной, оптико-пространственной и др.

*Предметная агнозия* – неспособность больного, нормально воспринимающего внешний объект, охарактеризовать его функциональную предназначенность. Так, рассматривая очки, больной после долгих размышлений представляет его как... «велосипед». Аргументы – «кружок... и еще кружок... и какие-то перекладыны... наверное, велосипед?..» (А.Р. Лурье).

*Лицевая агнозия* – неспособность больного адекватно различать лица знакомых или близких людей. Во многих случаях больной в зеркале не узнает самого себя, хотя обычные предметы зрительно им распознаются легко. Причины лицевой агнозии связывают с нарушениями активности «лицеспецифических» нейронов (рис. 6) при повреждении коры мозга, расположенной у человека на стыке затылочной и височной долей.

*Цветовая агнозия* – неспособность больного систематизировать предметы по цвету или по оттенкам цвета. Неспособность вспомнить и назвать цвет известных зрительных объектов (апельсин – ..., листья дерева – ...). При констатации у больных данной категории очевидных гностических расстройств, цвета солнечного спектра, предъявляемые в виде карточек, различаются правильно. Цветовая агнозия возникает в результате дефицита активности цветоспецифических нейронов зоны V4, а также сопряженных зон в составе теменно-височной области коры мозга.

*Оптико-моторная агнозия* – неспособность больного фиксировать взор на определенном объекте, в результате чего возникают затруднения, например, чтения книг, газет, поскольку в поле зрения приходится фиксировать, с одной стороны, печатный лист в целом, с другой – расположенные рядом слова, при этом в ходе чтения взор все время должен плавно перемещаться с одной позиции текста на другую. Оптико-моторная агнозия наблюдается при нарушениях функций теменно-

затылочных областей коры мозга, как и *оптико-пространственная агнозия*, проявляющаяся в нарушении способности больного ориентироваться в заведомо знакомых местах – на улице проживания, во дворе дома, в собственной квартире.

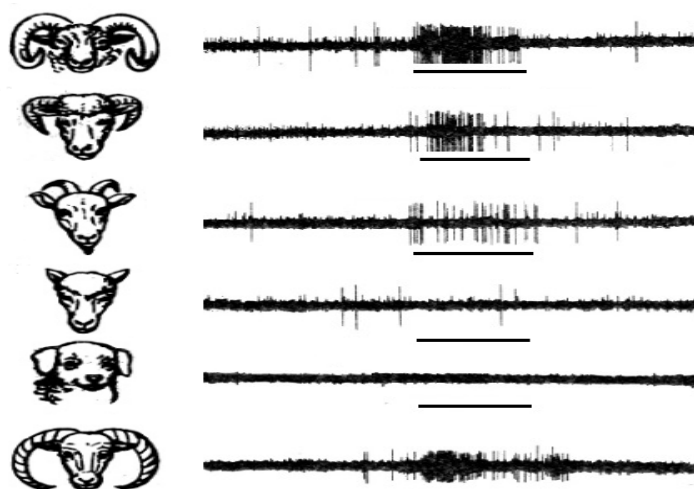


Рис. 6. Вызванные реакции одиночного «лицеспецифического» нейрона овцы на последовательные предъявления в течение 5 с (горизонтальная черта) фотографических изображений головы разных животных. Видно, что нейрон усиливает импульсную активность только на те изображения, в которых присутствуют рога. Выраженность ответа коррелирует с величиной рогов (по К.М. Кендрику и Б.А. Болдвину, 1987)

Все гностические нарушения зрительной сенсорной системы, возникающие при нарушении активности экстрастриарной коры – результат сочетанных множественных дисфункций высших интегративных механизмов, обусловленных, в основном, недостаточностью или невозможностью нейронных комплексов конкретных зон мозга обеспечить процесс оперативного извлечения полезной информации из аппаратов долговременной памяти.

### Вместо заключения

«Там, где речь идет о познании Природы, люди руководствуются тем, что они *видят*. Только зрение позволяет проникнуть за пределы Земли, до звезд, а на самой Земле оно дает больше всего впечатлений, охватывает дальние расстояния и обеспечивает максимальную легкость понимания... Зрячий человек воспринимает всю жизнь вокруг себя посредством света и цвета; *глаз придает смысл нашему миру*».

Якоб Фридрих Фриз,  
философ, физик, математик (XIX век)

«Когда мы смотрим на окружающий мир, первичное событие состоит в фокусировке света на сетчатке каждого глаза. Сетчатка содержит 125 миллионов рецепторов, называемых *палочками* и *колбочками*; это нервные клетки, специализированные таким образом, чтобы генерировать электрические сигналы при попадании на них света. Задача остальной части сетчатки и самого мозга – использовать эти сигналы, чтобы извлечь биологически полезную информацию. Результатом будет зрительная сцена в том виде, как мы ее воспринимаем, со всей сложностью форм, глубины, движения, цвета и текстуры. Мы должны узнать, *каким образом мозг решает эту сложнейшую задачу*».

Дэвид Хантер Хьюбел,  
лауреат Нобелевской премии по физиологии и медицине (XX век)

### Дополнительная информация по теме

- Гайтон А.К., Холл Дж. Медицинская физиология / Под ред. В.И. Кобрина.– М.: Логосфера, 2008.– 1296 с.
- Грюссер О., Грюссер-Корнельс У. Зрение // Физиология человека, Т.1 / Под Р. Шмидта и Г. Тевса. – М.: Мир, 1996. – 234-276.
- Лурье А.Р. Основы нейропсихологии.– М.: Издательский центр «академия», 2003. – 384 с.
- Основы сенсорной физиологии / Под ред. Р. Шмидта. – М.: Мир, 1984. – 288 с.
- Островский М.А., Шевелёв И.А. Зрительная сенсорная система // Физиология человека, Т.2 / Под ред. В.М. Покровского и Г.Ф. Коротько. – М.: Медицина, 1998. – С. 210-230.
- Фундаментальная и клиническая физиология / Под ред. А.Г. Камкина и А.А. Каменского.– М.: Издательский центр «Академия», 2004. – 1072 с.
- Физиология человека. Compendium / Под ред. Б.И. Ткаченко. – М.: ГЕЭТАР-Медиа, 2009. – 496 с.
- Хейн А., Хелд Р. Нейронная модель лабильной сенсомоторной координации // Проблемы бионики. Биологические прототипы и синтетические системы / Под ред. Е. Бернарда и М. Каре.– М.: Мир, 1965.– С. 100-106.
- Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. – М.: Мир. – 1990. – 203 с.
- Шевелёв И.А. Распознавание зрительных образов // Современный курс классической физиологии / Под ред. Ю.В. Наточина и В.А. Ткачука. – М.: ГЕЭТАР-Медиа, 2007. – С. 101-114.
- Шульговский В.В. Основы нейрофизиологии. – М.: Аспект Пресс, 2000. – 277 с.

### Информация об авторах

*Правдивцев Виталий Андреевич* – доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой нормальной физиологии ГБОУ ВПО «Смоленская государственная медицинская академия» Минздрава России. E-mail: pqrstvap@mail.ru

*Смирнов Виктор Михайлович* – доктор биологических наук, профессор, с 1989 по 2012 г. заведующий кафедрой нормальной физиологии ГБОУ ВПО «Российский национальный исследовательский медицинский университет им. Н.И. Пирогова» Минздрава России, с 2012 г. – профессор кафедры. E-mail: vmsmirnov1@gmail.ru

*Евсеев Андрей Викторович* – доктор медицинских наук, профессор кафедры нормальной физиологии ГБОУ ВПО «Смоленская государственная медицинская академия» Минздрава России. E-mail: hypoxia@yandex.ru