

Федеральное медико-биологическое агентство

Медико-биологический университет инноваций и непрерывного образования
Федерального государственного бюджетного учреждения «Государственный
научный центр Российской Федерации – Федеральный медицинский
биофизический центр имени А.И. Бурназяна»

ФИЗИОЛОГИЯ ВОСПРИЯТИЯ СВЕТА И ЦВЕТА

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Москва

2022

УДК 617.7

ББК 56.7

Ф50

Физиология восприятия света цвета: методическое пособие для врачей и клинических ординаторов / Н.И. Курышева, С.И. Рычкова, В.Г. Лихванцева, В.Н. Трубилин – М.: ФГБУ ГНЦ ФМБЦ им. А.И. Бурназяна ФМБА России, 2022. – 28 с.

Составители: **Курьшева Н.И.** – *д.м.н., профессор, заведующая кафедрой глазных болезней Медико-биологического Университета Инноваций и Непрерывного Образования ФГБУ ГНЦ ФМБЦ им. А.И. Бурназяна ФМБА России.*

Рычкова С.И. – *к.м.н., доцент кафедры глазных болезней Медико-биологического Университета Инноваций и Непрерывного Образования ФГБУ ГНЦ ФМБЦ им. А.И. Бурназяна ФМБА России.*

Лихванцева В.Г. – *д.м.н., профессор, профессор кафедры офтальмологии Академии постдипломного образования ФГБУ ФНКЦ ФМБА России*

Трубилин В.Н. – *д.м.н., профессор, руководитель Центра офтальмологии ФМБА России ФГБУ ГНЦ ФМБЦ им. А.И. Бурназяна ФМБА России.*

Рецензент: **Островский М.А.** – академик РАН, профессор, заведующий лабораторией физико-химических основ рецепции Института биохимической физики им. Н.М. Эмануэля РАН.

Пособие предназначено для успешного освоения темы «Физиология зрительного анализатора». Представленный материал позволит офтальмологам и клиническим ординаторам расширить и систематизировать знания о физиологических механизмах светоощущения и цветоощущения, являющихся основой для всех зрительных функций.

ISBN 978-5-93064-255-1

© ФГБУ ГНЦ ФМБЦ им. А.И. Бурназяна ФМБА России, 2022

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|---|----|
| ВВЕДЕНИЕ | 4 |
| 1. Формирование изображения на сетчатке..... | 4 |
| 1.1 Оптическая система глаза..... | 4 |
| 1.2 Фоторецепторы..... | 5 |
| 1.3 Фототрансдукция..... | 8 |
| 1.4 Рецептивные поля..... | 13 |
| 1.5 Цветовосприятие..... | 13 |
| 2. Зрительный путь..... | 16 |
| 3. Центральный отдел зрительного анализатора..... | 20 |
| 3.1 Организация первичной зрительной коры..... | 20 |
| 3.2 Центр цвета..... | 23 |
| 3.3 Дорсальный и вентральный пути | 24 |
| Вопросы для самоконтроля..... | 25 |
| Литература..... | 26 |

ВВЕДЕНИЕ

Зрительный анализатор является для человека важнейшим из всех органов чувств. Он позволяет получать около 90% информации об окружающем мире. Основными процессами, обеспечивающими процесс зрительного восприятия, являются светоощущение и цветоощущение. Благодаря им происходит различение объекта от фона, оценка его величины и формы, его положения в пространстве, направления и скорости перемещения.

Акт зрения представляет собой сложный нейрофизиологический процесс, состоящий из 4 этапов: 1) отраженные от окружающих нас предметов лучи света образуют на сетчатке перевернутое изображение; 2) под воздействием световой энергии в палочках и колбочках происходит сложный фотохимический процесс, в результате которого возникает нервный импульс; 3) импульсы, возникшие в сетчатке, проводятся по нервным волокнам к зрительным центрам коры головного мозга; 4) в корковых центрах энергия нервного импульса превращается в зрительное ощущение и восприятие [1].

При этом зрительный процесс происходит очень быстро, в экспериментах показано, что от попадания луча на роговицу до восприятия правильного изображения мозгом проходит 13 миллисекунд. Учитывая, что глазные яблоки делают в среднем три движения в секунду, фиксируя разные объекты, мозг должен «успевать» за ними интегрируя и анализируя поступающую информацию [2]. В данном пособии мы последовательно остановимся на каждом этапе свето и цветовосприятия.

1. ФОРМИРОВАНИЕ ИЗОБРАЖЕНИЯ НА СЕТЧАТКЕ

1.1 Оптическая система глаза

Роговица и хрусталик, подобно другим собирающим линзам, формируют на сетчатке действительное, сильно уменьшенное и перевернутое изображение [3].

Вследствие того, что роговица и хрусталик представляют собой две криволинейные поверхности, преломление лучей происходит три раза:

- 1 - при переходе света через роговицу (картинка переворачивается);
- 2 - при прохождении через переднюю поверхность хрусталика (картинка становится нормальной);
- 3 – при прохождении через заднюю выпуклую часть хрусталика (изображение снова переворачивается и поступает в таком виде на сетчатку).

Тройное переворачивание – следствие естественных физических законов. Световой луч не может пройти через линзу, не изменив траекторию, и не сформировав перевернутую картинку. Однако сложная работа мозга позволяет привести поступающую от глаза картинку в соответствие с

реальностью: возбуждена зона в нижней половине сетчатки – возбудитель сверху, в левой ее половине – возбудитель справа и т.д. [3].

Зрительные ощущения человека вызываются воздействием на глаз электромагнитных волн, длина которых находится в диапазоне от 360 до 780 нм. Этот диапазон длин электромагнитных волн называют видимым спектром, и он является лишь небольшой частью всей совокупности электромагнитных волн [4, 5].

При взаимодействии с поверхностью объекта свет может полностью поглощаться и переходить в тепловую энергию (максимальным поглощением обладает черная поверхность), полностью отражаться (максимально отражает свет белая поверхность), либо отражается часть лучей (обладающих определенной длиной волны, специфически воздействующих на рецепторы сетчатки и вызывающих ощущение того или иного цвета), а остальные лучи поглощаются (рис. 1) [4, 5].

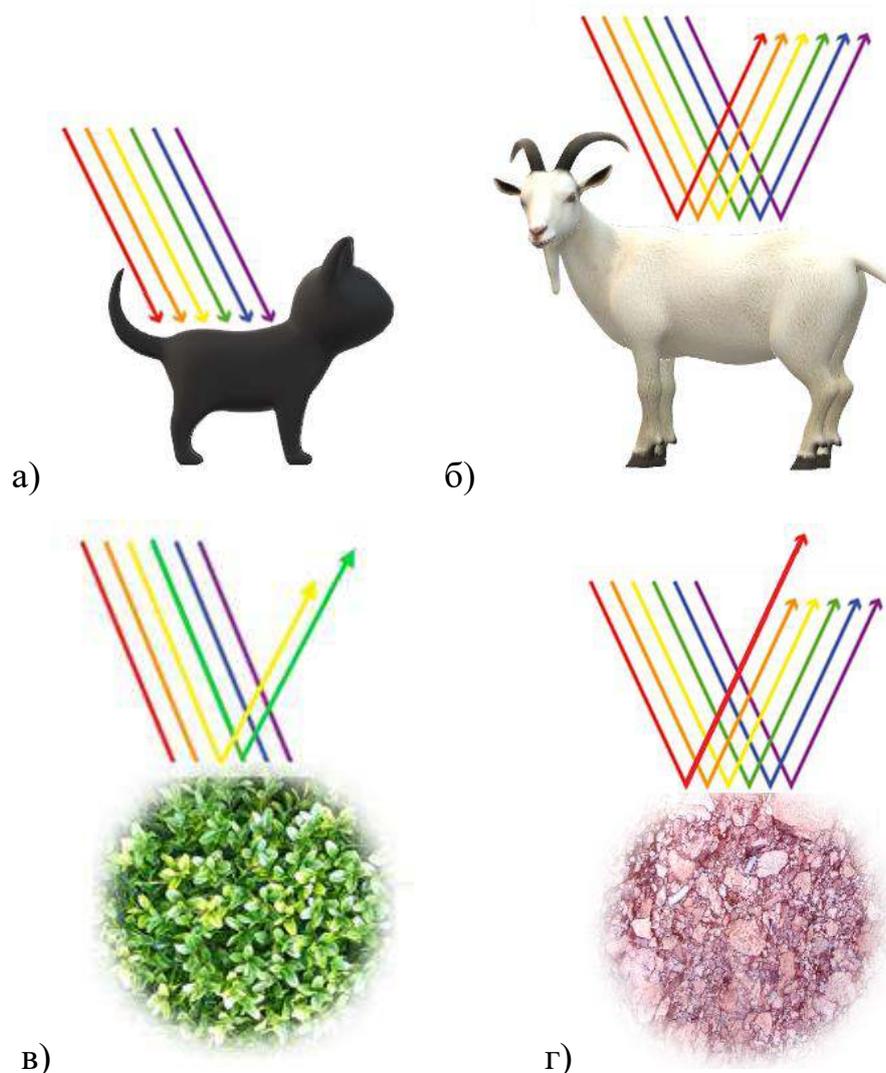


Рис.1. Видимый спектр электромагнитных волн: а) поглощение всех видимых волн черной поверхностью, б) отражение всех видимых волн белой поверхностью, в) частичное отражение зеленых и желтых волн, г)

преобладание длинноволнового излучения в отражаемом свете (розовый цвет)[модифицировано из: 5].

1.2 Фоторецепторы

Отражающиеся от объектов или излучаемые каким-либо источником электромагнитные волны видимого спектра воздействуют на фоторецепторы сетчатки, представленные палочками и колбочками.

Общей особенностью строения палочек и колбочек является то, что они разделены тонким перехватом на два сегмента – наружный и внутренний.

Наружный сегмент содержит поперечные мембранные диски, лежащие стопкой друг над другом. Они представляют собой сильно уплощенные мембранные пузырьки. Между поверхностями каждого диска и между соседними дисками имеются узкие пространства (рис. 2) [2, 3].

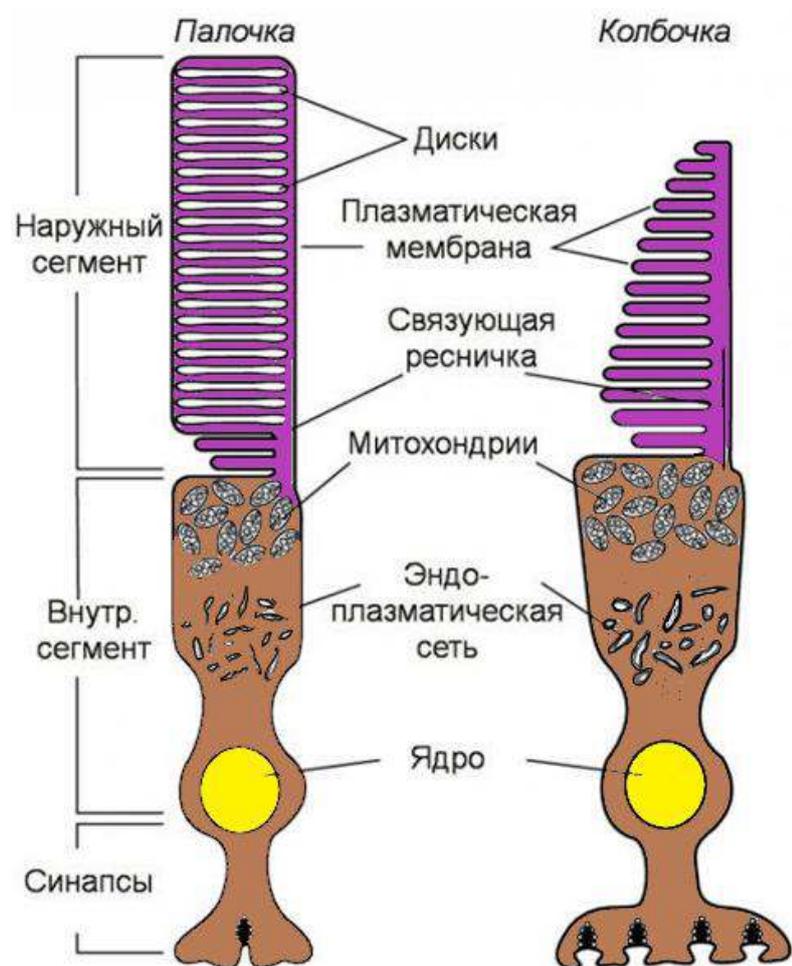


Рис. 2. Схема строения колбочек и палочек [модифицировано из: 3]

Внутренний сегмент состоит из двух главных частей. Первая, примыкающая к перехвату, содержит митохондрии, полирибосомы, аппарат Гольджи, небольшое количество элементов гранулярного и гладкого эндоплазматического ретикулума, микротрубочки. В этой части внутреннего сегмента происходит синтез белка. Самая внутренняя часть внутреннего сегмента содержит ядро и после значительного сужения образует на своем

конце широкую пресинаптическую терминаль, с которой контактируют дендриты биполярных и наружных горизонтальных клеток [2, 3].

Наряду с общими морфологическими чертами у палочек и колбочек имеются различия. Палочки получили свое название благодаря вытянутой цилиндрической форме наружного сегмента. Их размеры составляют в длину 60 мкм, диаметр — 4 мкм [2, 3].

Наружный сегмент колбочек имеет коническую форму. Размеры колбочек составляют в длину около 50 мкм, диаметр — от 1 до 4 мкм.

Коническая форма наружных сегментов колбочек объясняется особенностями развития мембранных дисков. Диски колбочек в процессе жизни не обновляются. Те из них, которые появились раньше - мельче и находятся у наружного конца наружного сегмента и свободно плавают в цитоплазме, а те, что появились позднее – более крупные, расположены ближе к его основанию и сохраняют связь с клеточной мембраной (как результат их развития путем мембранной инвагинации) [2, 3].

Особенность палочек в том, что мембранные диски полностью обновляются путем инвагинации клеточной мембраны у основания наружного сегмента. Мембрана клетки в данной области образует множественные складки. Формирующиеся новые диски перемещаются к свободному концу наружного сегмента по мере того, как их вытесняют возникающие под ними новые диски. Диски из конца наружного сегмента фагоцитируются клетками пигментного эпителия [2, 3].

Морфологические отличия палочек и колбочек касаются также конца внутреннего сегмента, имеющего у колбочек более сложное строение. У колбочек в этой области содержится пуговчатое расширение, которое называют синаптическим тельцем или ножкой колбочки. Эти области кроме того, что, как и палочки, контактируют с дендритами биполярных и горизонтальных клеток, образуют еще и прямые контакты друг с другом, обеспечивая межрецепторную передачу. Часть колбочковых ножек разделена отростками Мюллеровых клеток [2, 3].

Количество колбочек максимально в макуле, а в центральной ямке (fovea) находятся только колбочки.

Максимальная плотность палочек отмечается в 18–20° от центральной ямки. Далее к периферии сетчатки количество палочек постепенно уменьшается. На периферии сетчатки присутствуют колбочки всех трех типов и палочки. При этом плотность, размеры и относительное количество рецепторов каждого типа сильно меняются по мере удаления от центра [6-8].

В поле зрения размер фовеальной зоны составляет примерно 5°, макулярной – 10° и дальняя периферия начинается от 60° [6-9].

Крайняя периферия сетчатки располагается у ее границы с цилиарным телом – зубчатой линии (ora serrata) и в этой области находится кольцо повышенной плотности колбочек [6, 8].

Наружные сегменты как палочек, так и колбочек содержат светочувствительные пигменты (фотопигменты), представляющие собой гликопротеиды, состоящие из мембранного протеина опсина и ковалентно связанного с ним хромофора (11-цис-ретинала (производного витамина А), который под воздействием света превращается в изомер полностью-транс-ретинала) [10, 11].

От строения опсина зависит длина волны, поглощаемой фотопигментом.

В палочках фотопигмент встроен в мембраны дисков, а его белок – родопсин образует длинную спираль, петли которой пронизывают двухслойную мембрану диска семь раз (рис.3). В колбочках фотопигмент, содержащий белок йодопсин, распределен по всей складчатой мембране, образующей диски. Фотопигмент палочек максимально чувствителен к длине волн ≈ 510 нм и обеспечивает **светощущение** [10].

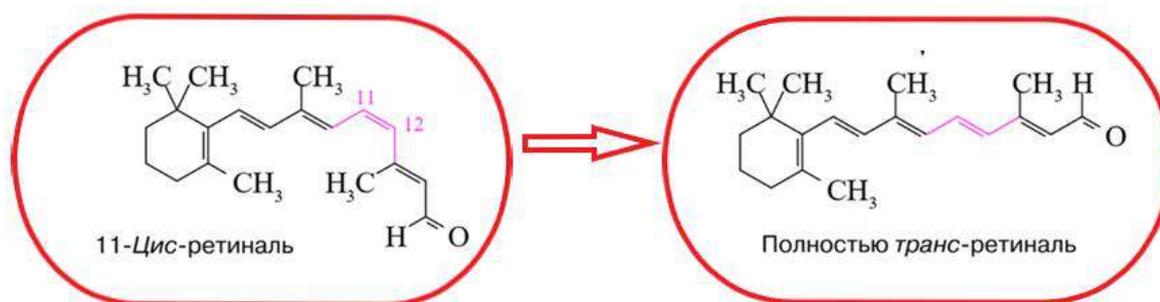


Рис.3. Молекулы родопсина в дисках палочек [модифицировано из: 10]

1.3 Фототрансдукция

Процесс восприятия, передачи и усиления зрительного сигнала называют **фототрансдукцией**, а последовательность обеспечивающих его биохимических реакций с участием значительного количества белковых компонентов – зрительным каскадом [11].

I фаза – В плазматической мембране наружных сегментов палочек, отделенной от мембраны дисков, расположены специальные, зависимые от циклического гуанозинмонофосфата (цГМФ) катионные каналы, специфичные для Na⁺ и Ca⁺⁺. В темноте высокий уровень цГМФ поддерживается за счет гуанилатциклазы. В результате этого большая часть катионных Na/Ca каналов в плазматической мембране наружных сегментов находится в открытом состоянии и катионы Na⁺ и Ca⁺⁺ могут свободно диффундировать из внеклеточного пространства в цитозоль, что приводит к деполяризации плазматической мембраны. Проникающие в цитоплазму катиона Na удаляются из клетки Na/K АТФ-азой, расположенной во внутреннем сегменте палочки. Внутриклеточная концентрация Ca поддерживается на постоянном уровне находящимся в плазматической мембране наружного сегмента Na/Ca, K – катионообменником. Поток ионов в темноте или темновой ток, открытый в 1970 году Вильямом Хейгинсом, вызывает деполяризацию (уменьшение наружного положительного заряда) плазматической мембраны наружных сегментов. В темноте ее заряд

составляет около 50 мВ вместо обычных 70 мВ для нормальной нервной клетки. Т.е. в темноте фоторецепторы более деполяризованы, чем обычные нервные клетки в состоянии покоя, а деполяризация вызывает непрерывное высвобождение медиатора глутамата из окончаний их аксонов.

II фаза – Поглощение родопсином кванта света приводит к ряду его фотохимических превращений (фотолизу), которые начинаются с изомеризации в течение 200 фемтосекунд 11-цис-ретинала в полностью транс-форму. Затем, в течение миллисекунд, происходит образование нескольких промежуточных форм родопсина, каждая из которых характеризуется своим спектром поглощения электромагнитных волн. В результате образуется активный родопсин – метародопсин II ($R \rightarrow R^*$).

III фаза Метародопсин II выступает в роли катализатора в процессе активации следующего белка зрительного каскада – трансдуцина (Т). Трансдуцин относится к семейству гетеротримерных G-белков и состоит из альфа-, бета- и гамма-субъединиц (T_α , T_β , T_γ). На альфа субъединице трансдуцина находится центр связывания гуаниловых нуклеотидов – гуанозиндифосфата (GDP) и гуанозинтрифосфата (GTP). В темноте трансдуцин связан с гуанилфосфатом. Этот комплекс локализуется на внешней поверхности мембраны дисков и обладает повышенным сродством к метародопсину II, который индуцирует обмен связанного с трансдуцином гуанозиндифосфата на гуанозинтрифосфат. Затем метародопсин II освобождается из образовавшегося комплекса и способен активировать другую молекулу трансдуцина.

IV фаза Активный трансдуцин активирует следующий белок зрительного каскада – фосфодиэстеразу циклического гуанозинмонофосфата (цГМФ), которая гидролизует множество молекул цГМФ. Снижение внутриклеточной концентрации цГМФ вызывает закрытие Ca/Na каналов и приводит к гиперполяризации плазматической мембраны. Вследствие этого уменьшается выделение глутамата в синаптическую щель. Таким образом, свет «выключает» рецепторы [11].

Электрофизиологический ответ фоторецепторной клетки на световой стимул длится в течение сотен миллисекунд, а затем прекращается благодаря существованию в наружном сегменте механизмов, ответственных за выключение фосфодиэстеразного каскада и восстановление «темнового состояния» [11].

После закрытия цГМФ -зависимых каналов в цитоплазме палочки в результате активности Na/Ca, K – катионообменника снижается концентрация ионов Ca. Выключение зрительного каскада напрямую связано со снижением внутриклеточной концентрации ионов Ca и происходит в результате последовательного ряда реакций.

I фаза - Первой реакцией в этом процессе является фосфорилирование Метародопсина II, которое значительно уменьшает его способность активировать трансдуцин. За процесс фосфорилирования метародопсина в

наружных сегментах отвечает родопсинкиназа. Активность родопсинкиназы регулируется помощью Са-связывающего белка рековерина. В темноте при высокой концентрации Са рековерин предотвращает нежелательное фосфорилирование пигмента, в то время как снижение концентрации Са приводит к активации родопсинкиназы. У фосфорилированного метародопсина появляется повышенное сродство еще к одному белку – аррестину. Связывание аррестина приводит к полной потере способности родопсина активировать трансдуцин. Таким образом, для инактивации родопсина требуется его фосфорилирование и взаимодействие с аррестином.

II фаза - Инактивация трансдуцина происходит в результате гидролиза связанного гуанозинтрифосфата до гуанозиндифосфата. Скорость самопроизвольного гидролиза довольно медленна. Она увеличивается при взаимодействии трансдуцина с фосфодиэстеразой, а также при снижении уровня цГМФ в наружных сегментах. Существует также RGS -белок, относящийся к классу G-белков, который взаимодействуя с активным трансдуцином, резко увеличивает скорость гидролиза гуанозинтрифосфата.

Кроме того, снижение уровня свободного Са в цитоплазме наружного сегмента, вызванное освещением, приводит также к активации гуанилатциклазы – фермента, ответственного за восстановление темнового уровня цГМФ.

Действие Са на гуанилатциклазу в фоторецепторах опосредовано регуляторным гуанилатциклазаактивирующим белком. Он не влияет на базальную активность гуанилатциклазы в присутствии Са, но увеличивает ее активность при понижении концентрации Са.

Снижение концентрации Са влияет также и на активность цГМФ-зависимого катионного канала, и это влияние опосредовано еще одним Са-связывающим белком – кальмодулином. Таким образом, процесс выключения зрительного сигнала контролируется тремя Са-связывающими белками: рековерином, гуанилатциклазаактивирующим протеином и кальмодулином.

III фаза - Диссоциация полностью-транс-ретиная от фотопигмента (распадается на опсин и полностью-транс-ретинаяль). Такой зрительный пигмент называют слепым. В результате снижения концентрации Са и последующего повышения концентрации цГМФ в цитоплазме наружных сегментов открываются цГМФ-зависимые катионные каналы и восстанавливается темновой ток, что приводит к деполяризации мембраны. Наиболее сложным в процессе возвращения фоторецептора в темновое состояние является восстановление светочувствительности родопсина. Самой медленной реакцией является распад комплекса аррестина с фосфорилированным родопсином, который начинается с диссоциации полностью транс-ретинаяля.

IV фаза – Далее свободный фосфорилированный опсин дефосфорилируется с помощью фосфатазы 2А, после чего, наконец становится возможной регенерация родопсина в результате связывания опсина с 11-цис-ретиналом [11].

Из просвета диска полностью транс-ретинол перемещается в цитоплазму, где редуцируется до полностью транс-ретинола. Фоторецептор не может снова подвергнуть изомеризации эту молекулу и ее необходимо транспортировать с участием специфических транспортных протеинов из внутрифоторецепторного матрикса (ВФМ) в клетки пигментного эпителия. Эти клетки содержат ферменты, конвертирующие полностью-транс-ретинол в 11-цис-ретинол и наконец снова окисляют его обратно до 11-цис-ретинола. Затем 11-цис-ретинол транспортируется обратно через ВФМ, чтобы быть встроенным в фотопигмент (рис. 4) [11].

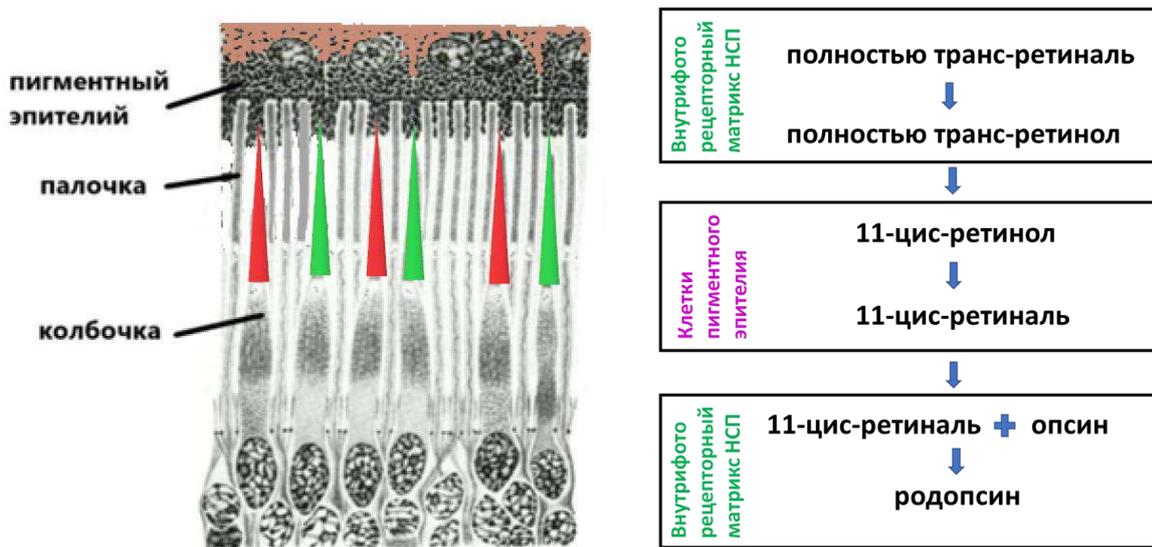


Рис.4. Процесс восстановления родопсина [модифицировано из: 11]

Этапы фототрансдукции и обновления фотопигмента подробно изучены в палочках. Детали аналогичных процессов в колбочках все еще исследуются.

Клетки сетчатки делятся на ON- или OFF- клетки в зависимости от реакции на свет. Если клетка деполяризуется в темноте – это OFF- клетка. Если она деполяризуется реагируя на включение света – это ON- клетка. Поскольку фоторецепторы деполяризуются в темноте – все они OFF- клетки. Выделяемый в синаптическую щель фоторецепторами глутамат, действуя на биполярные клетки может запустить как гиперполяризацию одних биполяров, так и деполяризацию других. Это зависит от вида рецепторов на мембране биполяра. Биполяры с ионотропными рецепторами отвечают на глутамат деполяризацией и являются OFF- биполярами, а биполяры с метаботропными рецепторами отвечают на глутамат гиперполяризацией и являются ON- биполярами. Таким образом OFF-биполяры деполяризуются в темноте и

гиперполяризуются под действием света. ON-биполяры деполяризуются на свету и гиперполяризуются в темноте [2].

В окончаниях аксонов биполяров медиатором также является глутамат, который они выделяют в стадии деполяризации.

Каждая колбочка в центральной зоне сетчатки контактирует как с ON-так и с OFF-биполярами. Все палочковые биполяры ON-клетки.

Аксоны биполяров заканчиваются во внутреннем сетчатом слое (ВСС). Аксоны колбочковых биполяров образуют с отростками амакриновых клеток и дендритами ганглиозных. Палочковые биполяры не образуют напрямую синапсы с ганглиозными клетками, а только с амакриновыми [2].

Ганглиозные клетки являются первыми клетками зрительного тракта, отвечающими потенциалом действия на сигналы от колбочковых биполяров и амакриновых клеток, передающимся в более высокие отделы ЦНС. Это вертикальный путь передачи информации.

Горизонтальный путь подразумевает участие горизонтальных и амакриновых клеток в обработке зрительных сигналов. Горизонтальные клетки сообщаются с другими горизонтальными клетками через щелевые контакты, а также получают возбуждающий сигнал через химические синапсы с фоторецепторами. Горизонтальные клетки отвечают за ингибирующую обратную связь с фоторецепторами и ингибирующую прямую связь с биполярами. Из-за множества щелевых контактов между горизонтальными клетками достаточно одной из них получить сигнал от фоторецептора, чтобы это повлияло на большое количество клеток (рис. 5) [2].

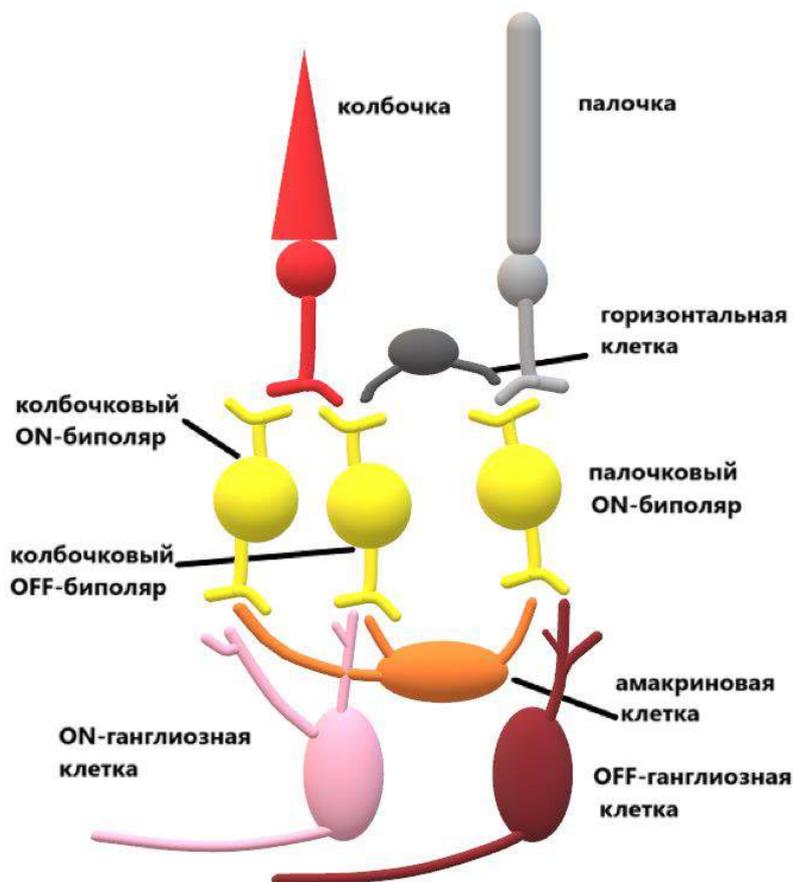


Рис.5. Схема ON- и OFF- путей [модифицировано из: 2]

Амакриновые клетки также передают информацию в горизонтальном направлении. Их описано около 40 разных видов. Большинство амакриновых клеток – ингибиторы, их медиатор либо ГАМК, либо глицин. Отростки амакриновых клеток образуют синапсы с аксонами биполяров и дендритами или сомой ганглиозных клеток. Соответственно химические синапсы с аксонами биполяров являются синапсами обратной связи, а с ганглиозными – прямой. Также амакриновые клетки имеют синапсы с другими амакриновыми клетками.

ON- и OFF- клетки образуют два пути обработки информации различая светлые и темные сигналы. ON- и OFF- каналы в колбочковом пути начинаются со связи фоторецептор-биполяр, т.к. колбочки образуют синапсы и с ON- и с OFF-биполярами. В палочковом пути, поскольку палочки образуют синапсы только с ON-биполярами, конкурирующие каналы начинаются с амакриновых клеток.

Рецептивное поле отдельно взятого биполяра состоит из тех фоторецепторов, с которыми он контактирует напрямую, а также из всех фоторецепторов и горизонтальных клеток, способных влиять на эти прямые контакты.

1.4 Рецептивные поля

Рецептивные поля сетчатки организованы по принципу центрально-периферического антагонизма. Когда свет активирует клетки в центре поля, следует определенный ответ. Когда свет падает на периферию (участок вокруг центра), ответ получается противоположный. Ответ клеток с периферии ингибирует ответ клеток в центре. Такой механизм действует на уровнях биполярных и ганглиозных клеток, а также в НКТ и первичной зрительной коре. Когда активируются клетки периферии, сигнал, поступающий от центральных клеток, изменяется до противоположного ответа. Такой центрально-периферический ответ обусловлен латеральным ингибированием горизонтальными клетками и активностью амакриновых клеток [12, 13].

Периферия рецептивного поля может быть как OFF-окружением ON-центра, так и ON-окружением OFF- центра. Рецептивные поля на уровне ганглиозных клеток, уровне нейронов НКТ и зрительной коры перекрываются [12, 13, 14].

1.5 Цветощущение

Ощущение цвета в норме зависит от правильной работы трех типов колбочек: «красных» (L) колбочек, содержащих фотопигмент эритролаб, максимально адсорбирующий спектральные лучи с длиной волны ≈ 570 нм; «зеленых» (M) колбочек, содержащих пигмент хлоролаб, максимально адсорбирующий спектральные лучи с длиной волны ≈ 530 нм, «синих» (S)

колбочек, содержащих пигмент цианолаб, максимально адсорбирующий спектральные лучи с длиной волны ≈ 450 нм. Строение фотопигментов L- и M-колбочек отличается всего лишь несколькими аминокислотами, и управляющие ими гены расположены рядом на одном участке X-хромосомы. В чувствительных к коротковолновому синему излучению S- колбочках (составляющих 5-10% от общего числа колбочек) структурные различия с «красным» и «зеленым» фотопигментами выражены больше [4, 5, 10].

Зоны чувствительности трех различных типов колбочек к волнам разной длины достаточно широки и имеют значительные участки перекрытия, особенно велики они между «красными» и «зелеными» колбочками.

Длинноволновое излучение оказывает наибольшее воздействие на «красные» колбочки, меньшее на «зеленые» и минимальное на «синие». Средневолновое излучение максимально воздействуют на «зеленые» колбочки и в меньшей степени на «красные» и «синие». Коротковолновое излучение максимально действует на «синие» колбочки, в меньшей степени на «зеленые» и минимально на «красные» (рис. 6).

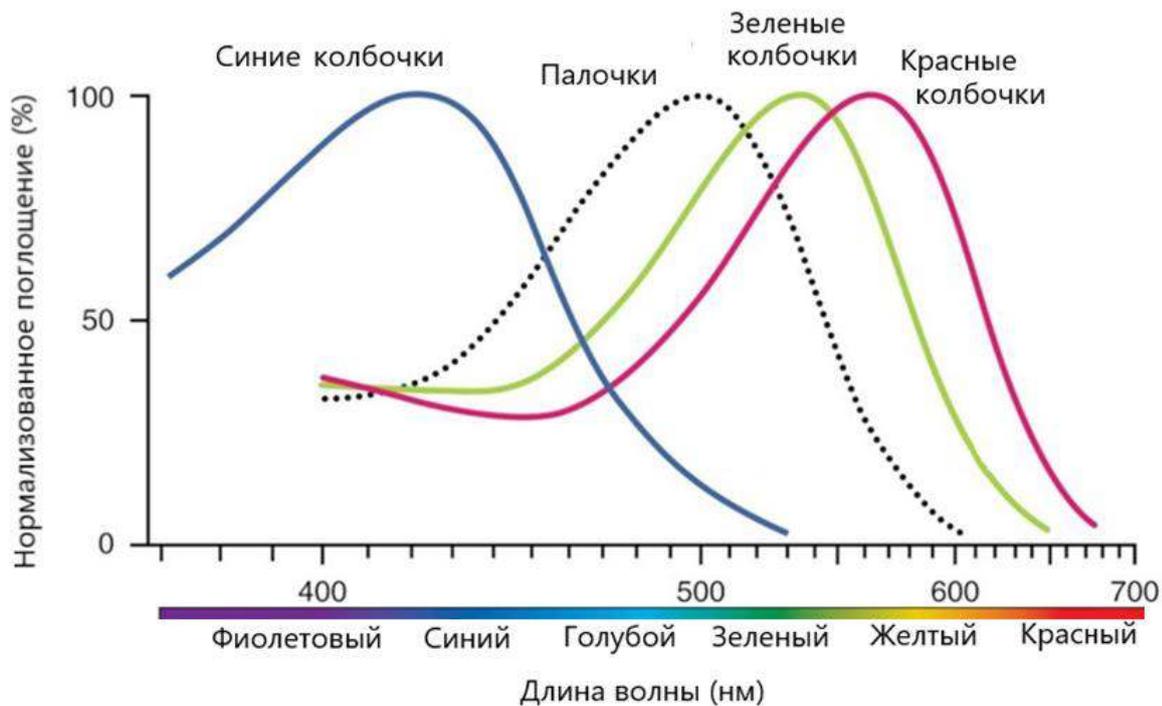


Рис. 6. Чувствительность трех разных видов колбочек к разной длине световых волн [модифицировано из: 5]

Свет, вызывая распад зрительных пигментов, гиперполяризует колбочки, что приводит к уменьшению высвобождения медиатора. Биполярные клетки реагируют на количественные изменения медиатора и передают возникающие при этом электрические сигналы ганглиозным клеткам сетчатки и далее по проводящим путям в центральные отделы зрительного анализатора к «центру цвета» в вентральной части затылочной доли. Кроме того, цветовые стимулы активируют несколько областей мозга,

включая веретенообразную извилину и язычную извилину, обозначаемых вместе как область V4 [4, 5, 15].

Одновременное **равное воздействие на все три вида колбочек вызывает ощущение белого цвета**, а отсутствие этого воздействия – ощущение черного цвета. Воздействие только на два вида колбочек или на три но в разной степени и соотношения обуславливает ощущения всей гаммы имеющихся в природе цветов. При этом количественное и пространственное соотношение трех разных типов колбочек в сетчатке у людей с нормальным цветовым зрением может быть различным [4, 5, 10].

Горизонтальные и амакриновые клетки сетчатки также участвуют в обработке цветовых сигналов. При возбуждении той или иной колбочки, она посылает тормозные сигналы через горизонтальные клетки на соседние колбочки, подавляя таким образом «шумы» и увеличивая резкость изображения. Биполярные клетки посылают аналогичные сигналы через амакриновые клетки, осуществляя таким образом или латеральное (или реципрокное) торможение на уровне сетчатки, необходимое для взаимодействия on/of центров и on/of периферии рецептивных полей [10]. На уровне центральных отделов зрительного анализатора эти процессы обеспечивают восприятие оппонентных цветов (рис. 7).

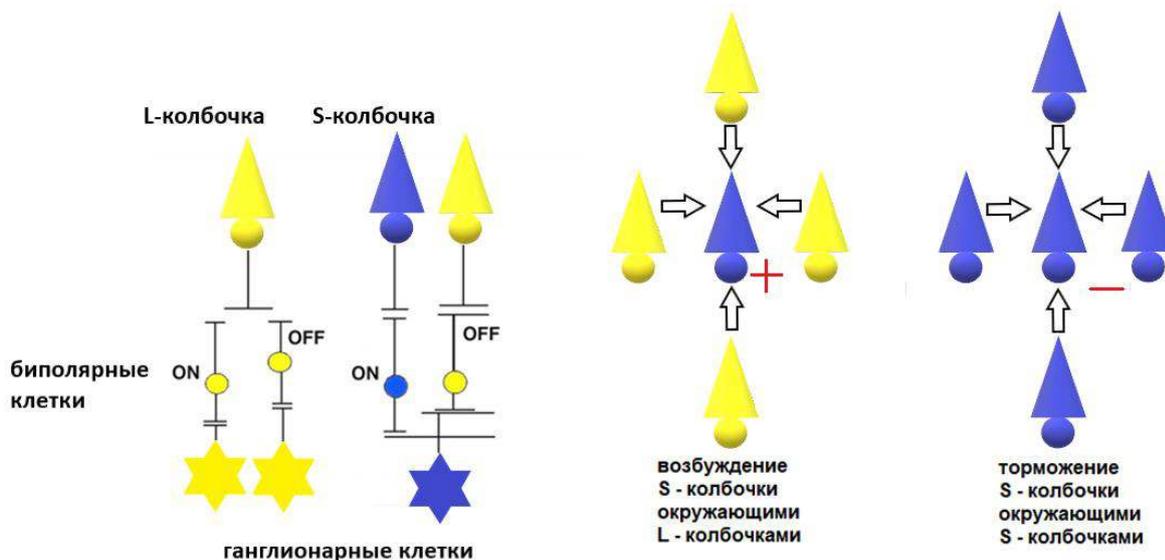


Рис. 7. Оппонентное взаимодействие S- и L-колбочек [модифицировано из: 10]

Процессы латерального торможения могут объяснять явление одновременного контраста, когда, например, синий цвет объекта на желтом фоне воспринимается более насыщенным, чем на голубом или зеленом фоне. Латеральным торможением объясняется и явление последовательного контраста, возникающего после относительного длительного воздействия на глаз цветового стимула. Наблюдать последовательный контраст можно если в течение 2-3 минут фиксировать взгляд изображением, например, красного цвета, а затем перевести взгляд на белую поверхность. При этом на белой

поверхности возникает такое же по форме изображение противоположного цвета.

Кроме палочек и колбочек, в 1991 году были открыты **особые светочувствительные ганглионарные клетки типа ipRGC** (intrinsically photosensitive retinal ganglion cells), или mRGC (melanopsin-containing retinal ganglion cells). В отличие от других ганглионарных клеток, не реагирующих непосредственно на свет, ipRGC содержат светочувствительный пигмент меланопсин, отличающийся от других фоточувствительных пигментов глаза: родопсина палочек и йодопсина колбочек.

Светочувствительные ганглионарные клетки ipRGC напрямую возбуждаются под действием света даже при блокировании «классических» фоторецепторов глаза — палочек и колбочек. Нервные импульсы от них проводятся к гипоталамусу тремя разными путями, обеспечивая световое управление циркадными ритмами, реакции сужения зрачка на свет, восприятия яркости в мезопических условиях (рис. 8) [16, 17].

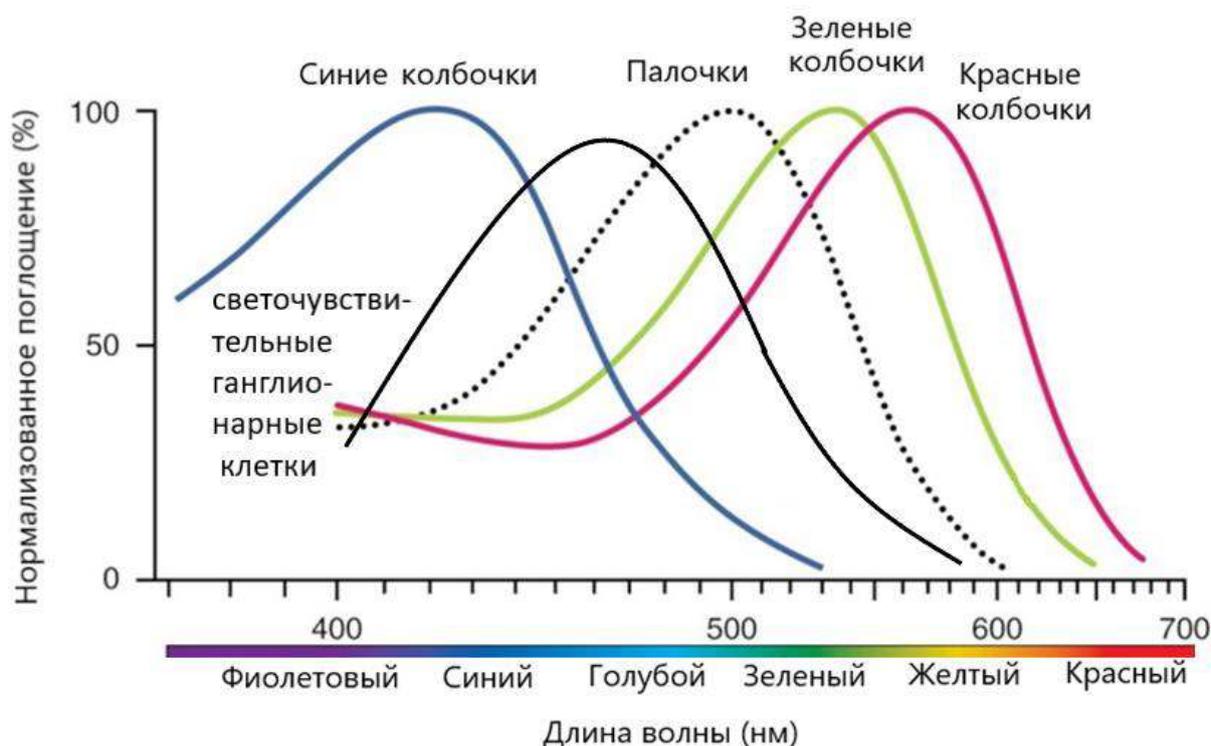


Рис. 8. Поглощение световых волн разной длины палочками, колбочками и светочувствительными ганглионарными клетками [модифицировано из: 16]

2. ЗРИТЕЛЬНЫЙ ПУТЬ

Зрительный путь — это организованная в анатомические структуры совокупность нервных волокон, проводящих зрительную информацию от сетчатки в подкорковые в подкорковые образования (первичные зрительные центры) и далее к первичной зрительной (стриарной) коре. Вследствие этого зрительный путь назван ретиногеникулостриарным.

На первом этапе на уровне сетчатки происходит последовательная передача импульсов от фоторецепторов к биполярным, а затем к ганглиозным клеткам [2, 3, 18].

Аксоны ганглиозных клеток каждого глаза образуют зрительный нерв. Часть волокон зрительного нерва правого и левого глаза совершают перекрест на уровне хиазмы и идут дальше к подкорковым центрам в виде зрительного тракта. Расположение групп нервных волокон в стволе зрительного нерва соответствует зонам расположения ганглиозных клеток в сетчатке. По отношению к перекресту в каждом зрительном нерве различают четыре группы нервных волокон: прямой макулярный пучок, перекрещенный макулярный пучок, прямой периферический пучок (от височной половины сетчатки) и перекрещенный периферический пучок (от носовой половины сетчатки). Всего перекрещивается примерно 75% волокон зрительного нерва, а 25% остаются неперекрещенными [2, 3, 18].

Образовавшиеся в результате неполного перекреста зрительные тракты содержат нервные волокна от одноименных половин сетчаток т.е. левый зрительный тракт содержит волокна от левых половин сетчаток, а правый – от правых. Зрительный тракт каждой стороны огибает соответствующую ножку мозга и у ее наружных отделов делится на корешки, которые оканчиваются в НКТ, подушке таламуса и верхнем холмике четверохолмия [2, 3, 18].

Основным местом окончания волокон зрительного тракта (аксонов ганглиозных клеток) является НКТ. От его клеток начинается путь к корковому зрительному центру.

Зрительные волокна, идущие к подушке таламуса, служат для рефлекторной регуляции ряда соматических и висцеральных функций с помощью рефлексов, замыкающихся в клетках таламуса, полосатого тела, ядрах среднего мозга и гипоталамуса [1-3, 18].

Подкорковые зрительные центры соединены с корой затылочной доли центростремительными и центробежными волокнами.

Центростремительные волокна, идущие от НКТ и подушки таламуса, образуют сначала поле Вернике, а затем, пройдя через заднее бедро внутренней капсулы, расходятся в белом веществе затылочной доли мозга в виде лучистости, идущей к первичной зрительной коре в области шпорной борозды (17 поле по Бродману или поле V1). На пути к нему часть волокон лучистости заходит в височную долю, образуя петлю Мейера. 17-поле организовано по ретинотопическому принципу – верхние части сетчатки соответствуют верхней части поля 17 над шпорной бороздой, нижние части сетчатки – нижней части 17-го поля. В передней части поля 17 проецируется периферическая часть сетчатки, а в его задней части – центральная (макулярная) часть сетчатки. Первичное зрительное поле 17 окружают вторичные корковые зрительные поля 18 и 19 по Бродману (V2, V3), в которых

происходит обработка более сложных комплексов зрительных сигналов (психосенсорные области). Кроме того, зрительный центр затылочной доли связан с ассоциативными зонами теменной и височной доли больших полушарий, где происходит интеграция и анализ информации разной модальности (от разных сенсорных систем – зрительной, слуховой, тактильной, проприоцептивной, вкусовой) [1-3, 18].

Центробежные волокна направляются от коры затылочной доли к крыше среднего мозга и подушке таламуса.

Функционально ретиногеникулостриарные пути передачи зрительной информации включают парвоцеллюлярные и магноцеллюлярные каналы, каждый из которых играет свою роль в стереовосприятии. Кроме того, выделяют кониоцеллюлярный канал, функции которого к настоящему времени недостаточно изучены [19].

Стимулы, передающиеся по магноцеллюлярному каналу, идут от α -ганглиозных клеток (составляющих примерно 10% всех ганглиозных клеток), расположенных в сетчатке в 5-20° периферичнее фовеа. У них широкие рецептивные поля и относительно толстые аксоны, обеспечивающие высокую скорость передачи импульсов. В кортикальном отделе их аксоны идут к сложным (связанным с несколькими ганглиозными) клеткам первичной зрительной коры (V1) [19].

Относящиеся к парвоцеллюлярному каналу β -ганглиозные клетки сетчатки (около 80% всех ганглиозных клеток) локализованы в фовеальной зоне. Эти клетки обладают тонкими аксонами и малыми рецептивными полями (рис. 18). В корковом отделе их аксоны идут к простым и сложным клеткам V1. Скорость проведения импульсов по аксонам парвоцеллюлярного канала относительно низкая [19].

Кониоцеллюлярные клетки очень мелкие, составляют от 8 до 10% всех ганглионарных клеток. Имеют очень большие рецептивные поля [19].

Парвоцеллюлярные нейроны чувствительны к цвету и более способны различать мелкие детали, чем магно-клетки. Парвоцеллюлярные клетки имеют большее пространственное разрешение, но проводят сигналы медленнее, чем магно-клетки.

Клетки магноцеллюлярного пути передают информацию с высокой скоростью, чувствительны к низким пространственным частотам (крупным деталям), передают информацию о изменении яркости, глубины и информацию о движении. Участвуют в выполнении задач визуального поиска и обнаружения краев.

Магноцеллюлярный путь важен для предоставления информации о местонахождении объектов.

Клетки M-пути могут определять ориентацию и положение объектов в пространстве, что является важным инструментом бинокулярного восприятия

глубины. Информация, отправляемая в интрапариетальную борозду задней теменной коры, позволяет М-пути участвовать в организации внимания и направлении движений глаз для прослеживания движущихся объектов в поле зрения. Помимо слежения за объектами глазами, М-путь участвует в контроле движений рук для правильного захвата объектов в зависимости от их размера, положения и местоположения. Эта способность клеток М-пути привела к тому, что некоторые нейробиологи выдвинули гипотезу о том, что цель М-пути - не обнаруживать пространственные местоположения, а управлять действиями, связанными с положением и движением объектов. Считают также, что М-путь играет важную роль в восприятии лиц.

К-клетки (кониоцеллюлярные) представляют собой гетерогенную группу клеток, содержащую подклассы, которые выполняют разные функции. Некоторые клетки реагируют на цвет, некоторые - на ахроматические решетки, а третьи не реагируют на любые типы решеток. Экспериментальные результаты предполагают, что К-клетки могут вносить вклад в аспекты пространственного и временного зрения, но неясно, как именно. Существуют следующие гипотезы роли К-клеток: вносят вклад в информацию о контрасте яркости и цветовом контрасте; участвуют в передаче информации о движениях глаз; являются частью нейромодуляторного пути, проецируясь на самый поверхностный слой V1.

Аксоны магно- и парвоцеллюлярных ганглиозных клеток заканчиваются в разных, хорошо различимых гистологически слоях НКТ. НКТ имеет шестислойную структуру. Слои расположены таким образом, что проекции от правого и левого глаза чередуются. Например, в левом НКТ проекции располагаются следующим образом (от поверхности в глубину): левая, правая, левая, правая, правая, левая. При этом левые половины обеих сетчаток проецируются в слои левого НКТ, а правые половины – в слои правого НКТ [12, 19].

Слои НКТ подразделяют на 2 вентральных (нижних) крупноклеточных и 4 дорсальных (верхних) мелкоклеточных. В дорсальных мелкоклеточных слоях заканчиваются волокна парвоцеллюлярных ганглиозных клеток, а в вентральных крупноклеточных – аксоны магноцеллюлярных ганглиозных клеток. Кониоцеллюлярные слои в НКТ тонкие, плохо различимы, расположены вентрально по отношению к каждому парвоцеллюлярному и магноцеллюлярному слою (рис. 9) [12, 19].

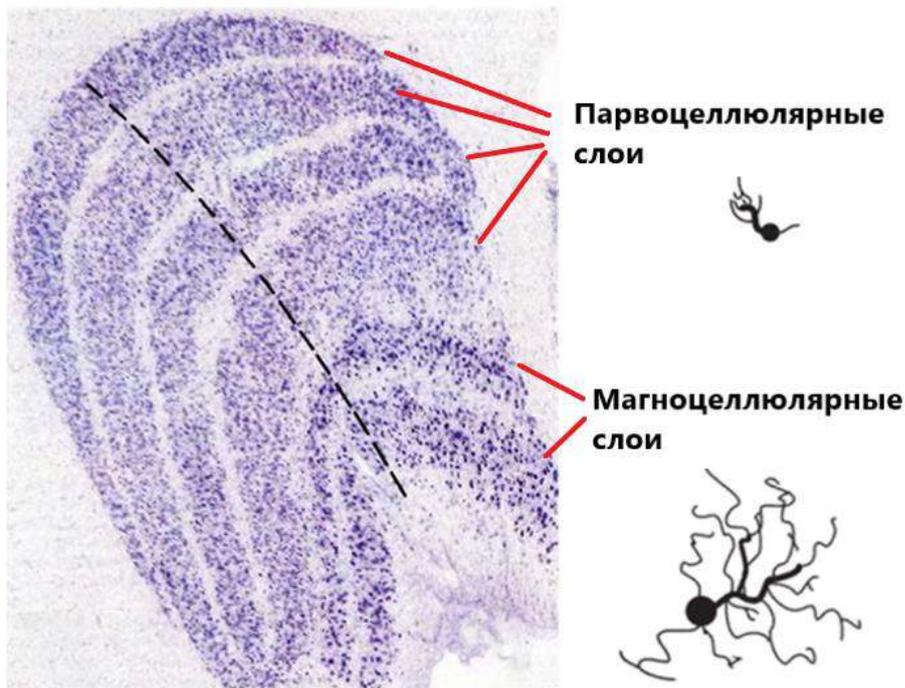


Рис. 9. Мелкоклеточные (4 дорсальных) и крупноклеточные (2 вентральных) слои НКТ [модифицировано из: 12]

3. ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ОТДЕЛ ЗРИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА

3.1 Организация первичной зрительной коры

Большинство волокон, идущих от НКТ в первичную зрительную кору, доходит до слоя 4С, многократно разветвляется и образует синапсы со звездчатыми клетками, которые в основном заполняют этот слой. Аксоны, выходящие из двух вентральных (крупноклеточных) слоев НКТ, оканчиваются в верхней половине слоя 4С, называемой подслоем 4С α , а те, которые выходят из четырех дорсальных (мелкоклеточных) слоев НКТ, оканчиваются в нижней половине слоя 4С (подслой 4С β). Эти два подслоя образуют разные проекции в верхних слоях - 4С α посылает сигналы в 4В, а 4С β – в слои 2 и 3. Последние в свою очередь тоже различаются по своим проекциям. Кроме слоев 1, 4А и 4С все остальные слои имеют выходные волокна, уходящие за пределы первичной зрительной коры. Верхние слои 2 и 3, а также слой 4В посылают сигналы главным образом в другие области коры, тогда как нижние слои проецируются на подкорковые структуры: из 5 слоя выходные волокна идут в средний мозг, в верхние бугорки четверохолмия, а из слоя 6 волокна направляются обратно в НКТ. Верхние слои 2 и 3, а также слой 4В посылают сигналы главным образом в другие области коры, тогда как нижние слои проецируются на подкорковые структуры: из 5 слоя выходные волокна идут в средний мозг, в верхние бугорки четверохолмия, а из слоя 6 волокна направляются обратно в НКТ (рис. 10) [12, 13, 19, 20].

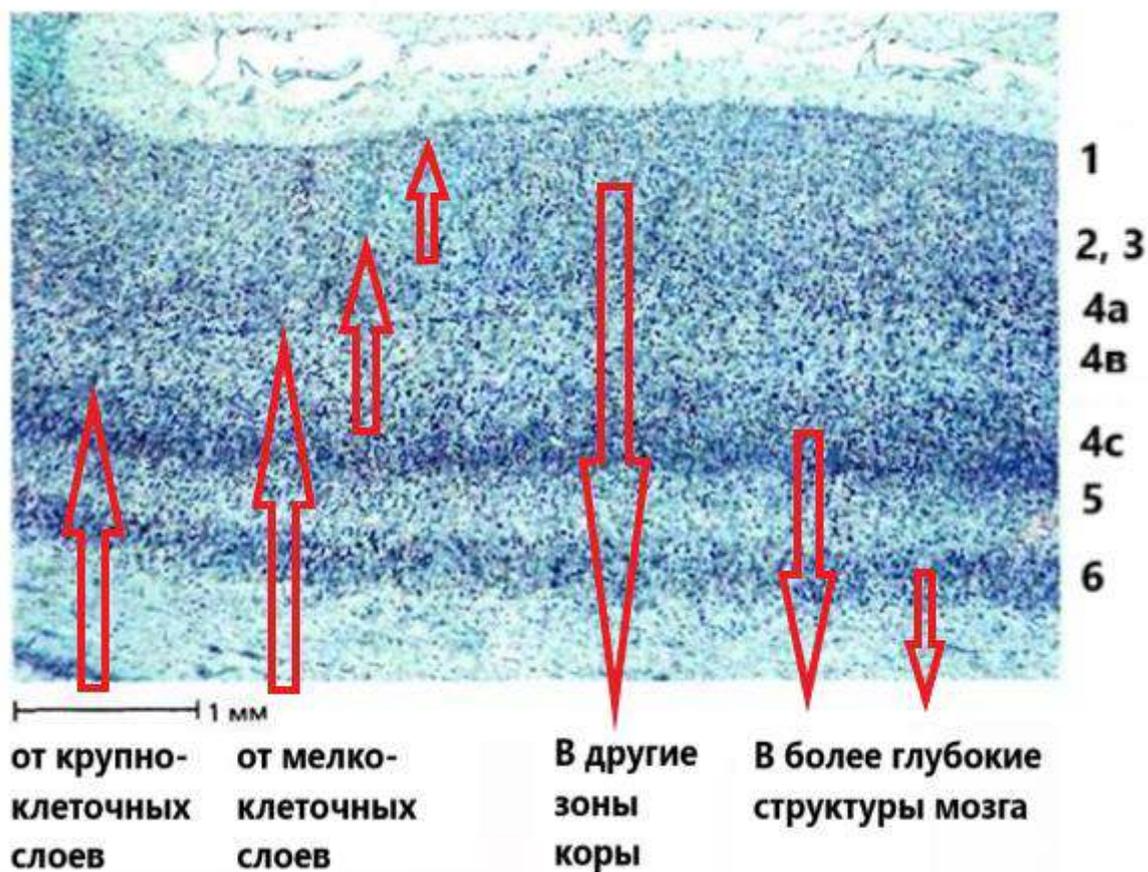


Рис. 10. Первичная зрительная кора: а) схематичное изображение слоев, б) гистологический препарат [модифицировано из: 12]

В отличие от сетчатки и НКТ клетки зрительной коры имеют не круглые, а вытянутые рецептивные поля разной ориентации. Соответственно они лучше всего отвечают не на круглые световые пятна, а на вспыхивающие в рецептивном поле или движущиеся через него световые полоски, края или решетки определенной ориентации [12, 19].

Среди нейронов коры выделяют простые и сложные. Простые нейроны делятся на on и off (с антагонистическим взаимодействием и пространственной суммацией) по ответам на вспыхивающий стимул. 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 ориентации. 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 [12, 13].

К свойствам рецептивных полей сложных нейронов относят сравнительно большой их размер, а также отсутствие в их составе правильного расположения on- и off-зон. Зоны on- и off-ответов в этих полях совпадают или в значительной степени перекрываются, что позволяет получить смешанный (on-off) ответ [12, 13, 20].

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 [12, 13].

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 [12, 13, 20].

Сверхсложные нейроны интегрируют информацию от сложных нейронов. Следовательно, рецептивные поля сверхсложных нейронов включают в себя рецептивные поля 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 с одного или с двух концов световой полоски [12, 13, 20].

Простые, сложные и сверхсложные нейроны зрительной коры работают как взаимодополняющие и взаимодействующие в процессе оценки и выделения зрительного объекта в целом, выделения в его контуре знаковых фрагментов в виде острых и тупых углов, изломов, линий разной ориентации и длины.

Благодаря работам нейрофизиологов Д. Хьюбела и Т. Визела было сформировано представление о колончатой организации зрительной коры. При этом подразумевают, что некоторое свойство клеток остается постоянным во всей толще коры (от ее поверхности до белого вещества), но изменяется в направлениях, параллельных ее поверхности. В своих опытах Д. Хьюбел и Т. Визел сначала обнаружили в зрительной коре группы клеток (колонок),

связанных с разной глазодоминантностью. Исследователи заметили, что всякий раз, когда регистрирующий микроэлектрод входил в кору обезьяны перпендикулярно ее поверхности, он встречал клетки, лучше реагирующие на стимуляцию только одного глаза. Если же его вводили на несколько миллиметров в сторону от предыдущего, но также вертикально, то для всех встречающихся клеток доминирующим был только один глаз — тот же, что и раньше, или другой. Если же электрод вводили с наклоном и как можно более параллельно поверхности коры, то клетки с разной глазодоминантностью чередовались. Полная смена доминантного глаза происходила примерно через каждый 1 мм [12, 19].

Кроме колонок глазодоминантности, в зрительной коре разных животных (обезьяна, кошка, белка) в экспериментах были обнаружены ориентационные колонки. При вертикальном погружении микроэлектрода через толщу зрительной коры все клетки в верхних и нижних слоях избирательно реагировали на одну и ту же ориентацию линии. При смещении микроэлектрода картина оставалась такой же, но менялась предпочтительная ориентация. Таким образом было обнаружено, что кора разбита на колонки, предпочитающие свою ориентацию. Радиоавтографы, взятые со срезов коры после стимуляции глаз полосками, определенным образом ориентированными, подтвердили результаты электрофизиологических опытов [12, 13, 20].

3.2 Центр цвета

Центр цвета в первичной зрительной коре синтезирует информацию, которую он получает из двух «промежуточных» центров: R-G (красный-зеленый) и В-У (синий-желтый). Информация, поступающая в центр R-G, зависит от относительной силы стимуляции «красных» и «зеленых» колбочек. Например, когда свет с длиной волны 540 нм попадает на сетчатку, он воздействует как на «зеленые», так и на «красные» колбочки. Однако, поскольку «зеленые» колбочки стимулируются гораздо сильнее, чем «красные», информация, поступающая в центр цвета, является преимущественно «зеленой». При воздействии на сетчатку света с длиной волны 590 нм он будет действовать на «красные» колбочки сильнее, чем на «зеленые», что вызовет ощущение желтого цвета. Когда на сетчатку падает свет с длиной волны 630 нм, на «зеленые» колбочки он почти не действует и возникает ощущение красного цвета. «Синие» колбочки посылают информацию в центр В-У, но «желтых» колбочек не существует, поэтому информация о желтом цвете поступает в центр В-У от центра R-G [15].

В этой области также обнаружены колонки, избирательно реагирующие на цвет. Ширина цветочувствительных колонок в стриарной коре около 100—250 мкм. Колонки, настроенные на разные длины волн, чередуются. Колонка с максимальной спектральной чувствительностью к 490-500 нм сменяется

колонкой с максимумом цветовой чувствительности к 610 нм. Затем снова следует колонка с избирательной чувствительностью к 490-500 нм. Вертикальные колонки в трехмерной структуре коры образуют аппарат многомерного отражения внешней среды [12, 13, 15].

3.2 Дорсальный и вентральный пути

Предполагают, что первичные зрительные зоны V1 (правая и левая) передают визуальную информацию в другие зоны коры по двум зрительным путям — дорсальному и вентральному.

Дорсальный путь начинается в первичной зрительной коре (зрительная зона V1), проходит через зрительную зону V2, затем направляясь к дорсомедиальной зрительной зоне V6, V5 и в заднюю часть теменной доли коры. Дорсальный путь (канал «где?» или «как?») ассоциирован с движением, представлением о локализации объекта, управлением движениями глаз, использованием визуальной информации для оценки досягаемости объектов и контролем захвата объектов руками [12, 13, 15].

Вентральный путь также начинается в зоне V1 и проходит через V2, но затем направляется через зрительную зону V4 к вентральной (нижней) части височной доли коры. Вентральный путь (канал «что?») связан с процессом распознавания формы, представлением об объекте, а также с долговременной памятью.

Таким образом, процесс зрительного восприятия состоит из нескольких этапов. Первый из них осуществляется очень быстро и состоит в определении важнейших контуров объектов, их границ и текстуры поверхности, когда внимание еще не фиксировано на каких-либо деталях. После этого происходит фокусирование внимания на деталях, которые, в зависимости от их важности для целостного восприятия, могут рассматриваться несколько раз, тогда как другие, менее информативные могут оставаться незамеченными. Например, при рассматривании человеческого лица, внимание смотрящего помимо общего контура более всего сосредоточено на таких важных деталях, как глаза и губы, тогда как щеки обычно привлекают внимание в меньшей мере.

Зрительное восприятие не сводится к элементарному отражению зрительного поля, оно формируется в результате конструктивной и высокопроизводительной активности всех участвующих в этом процессе регионов мозга: благодаря этому человек может с первого взгляда узнавать лица, объекты или пейзажи, определять локализацию объектов в пространстве и удаленность их от наблюдателя [12, 13, 20].

Вопросы для самоконтроля

1. Зрительные ощущения человека вызываются воздействием на глаз электромагнитных волн, длина которых находится в диапазоне:
 - а) от 790-870 нм,
 - б) от 360 до 780 нм,
 - в) от 250 до 320 нм.
2. Колбочки содержат пигмент:
 - а) йодопсин,
 - б) родопсин,
 - в) меланопсин.
3. Сколько видов колбочек по их способности реагировать на электромагнитные волны определенной длины различают:
 - а) 2,
 - б) 3,
 - в) 4.
4. Ощущение белого цвета вызывает:
 - а) воздействие на коротковолновые колбочки,
 - б) воздействие на длинноволновые колбочки,
 - в) одновременное равное воздействие на все три вида колбочек.
5. Ощущение красного цвета вызывает:
 - а) воздействие на коротковолновые колбочки,
 - б) воздействие на длинноволновые колбочки,
 - в) одновременное равное воздействие на все три вида колбочек.
6. Первичная зрительная кора локализуется в доле:
 - а) лобной,
 - б) височной,
 - в) затылочной.
7. Основная часть аксонов ганглиозных клеток заканчивается в:
 - а) наружном коленчатом теле,
 - б) височной доле больших полушарий,
 - в) гипоталамусе.
8. Канал, передающий информацию от α -ганглиозных клеток, имеющих широкие рецептивные поля и толстые аксоны, обеспечивающие высокую скорость передачи импульсов, называется:
 - а) парвоцеллюлярным,
 - б) магноцеллюлярным,
 - в) кониоцеллюлярным.

Ответы на тестовые задания

| Номер теста | Правильный ответ | Номер теста | Правильный ответ |
|-------------|------------------|-------------|------------------|
| 1 | б | 5 | б |
| 2 | а | 6 | в |
| 3 | б | 7 | а |
| 4 | в | 8 | б |

ЛИТЕРАТУРА

1. Глазные болезни: Учебник / Под ред. В.Г. Копаевой. – М.: Медицина, 2018. – 482 с.
2. Ремингтон, Л.А. Клиническая анатомия и физиология зрительной системы / Л.А. Ремингтон. – М.: ИД «Городец», 2020. – 336 с.
3. Сомов, Е.Е. Клиническая анатомия органа зрения человека / Е.Е. Сомов. – М.: МЕДпресс-информ, 2021. – 136 с.
4. Омеляненко, Е.В. Цветоведение и колористика: Учебное пособие / Е.В. Омеляненко. – СПб: издательство «Лань», издательство «ПЛАНЕТА МУЗЫКИ», 2017. – 104 с.: ил.
5. Eckstut, A. What is color? / A. Eckstut, J. Eckstut. – New York: ABRAMS, 2020. – 144 p.
6. Mollon, J.D. What is the function of the cone-rich rim of the retina / J.D. Mollon, V.C. Regan, J.K. Bowmaker // Eye. – 1990. – Т.12. – С. 548-552.
7. Strasburger, H. Peripheral vision and pattern recognition: a review / H. Strasburger, I. Rentschler, M. Jüttner // Journal of Vision.- 2011. – Т. 11. - №13. – P. 1–82. Doi.org/10.1167/11.5.13
8. Рожкова, Г.И. Современные представления о специфике периферического зрения человека / Г.И. Рожкова, А.В. Белокопытов, Е.Н. Иомдина // Сенсорные системы. – 2019. – Т.33, №4. – С.305-330. Doi.org/10.1134/S0235009219040073
9. Curcio, CA. Human photoreceptor topography / C.A. Curcio, K.R. Sloan, R.E. Kalina, J. Hendrickson // Computational Neurology. – 1990/ - Т. 292, №4. - P. 497—523. Doi.org/10.1002/cne.902920402
10. Kolb, H. Webvision: The Organization of the Retina and Visual System / H. Kolb, E. Fernandez, R. Nelson. - Salt Lake City (UT): University of Utah Health Sciences Center, 2020. – P. 979-1022.
11. Липкин В.М. Зрительная система: механизмы передачи и усиления зрительного сигнала в сетчатке глаза / В.М. Липкин // Соросовский образовательный журнал. - 2001. Т. 7, №9. С. - 2-8.
12. Хьюбел, Д. Глаз, мозг, зрение / Д. Хьюбел: Пер. с англ. – М.: Мир, 1990. – 239 с.

13. Shiller P.H., Tehovnik E.J. Vision and visual system. – Oxford, UK: Oxford University Press. 2015. 390 p.
14. Gilchrist, A. What is the relationship between lightness and perceived illumination / A. Gilchrist, A.Soranzo // Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance. – 2019. – Т. 45. – №. 11. – Р. 1470.
15. Бездетко П. А., Панченко Н.В., Зубарев С.Ф., Тарануха О.А. Физиология и патология цветоощущения: методические указания. - Харьков: ХНМУ, 2015. – 24 с.
16. Nasir-Ahmad S., Lee P.R. Melanopsin expressing ganglion cells in human retina: morphology, distribution, and synaptic connections / S.Nasir-Ahmad, P.R. Lee // J Comp Neurol. – 2019. Т. 527. – Р. 312-327. Doi.org/10.1002/cne.24176
17. Spitschan, M. Melanopsin contributions to non-visual and visual function / M. Spitschan // Current Opinion in Behavioral Sciences. – 2019. Т. 30. – Р 67–72. Doi.org/10.1016/j.cobeha.2019.06.004
18. Атлас «Нервная система человека. Строение и нарушения». Под редакцией В.М.Астапова и Ю.В. Микадзе. 4-е издание, перераб. и доп. — М.: ПЕР СЭ, 2004. — 80 с.
19. Espinasse-Berrod M.-A. Strabologie: approches diagnostique et therapeutique. – Paris: Elsevier Masson, 2018. - 400p.
20. Правдивцев, В.А. Зрительная сенсорная система – нейрофизиологические механизмы (лекции для студентов) / В.А. Правдивцев, В.А. Смирнов, А.В. Евсеев // Вестник Смоленской государственной медицинской академии. – 2014. – №1. – С. 92-103.

Формат 60x90/16, объём 2 усл. печ. л.
Бумага 80 г/м² офсетная.
Гарнитура Times New Roman.
Тираж 30 экз. Заказ № Л531.

Отпечатано в типографии
ФГБУ ГНЦ ФМБЦ им. А.И. Бурназяна ФМБА России.
123098 Москва, ул. Живописная, 46.
Тел.: (499) 190-93-90, 190-94-09.
rcdm@mail.ru, lochin59@mail.ru
www.fmbafmbc.ru