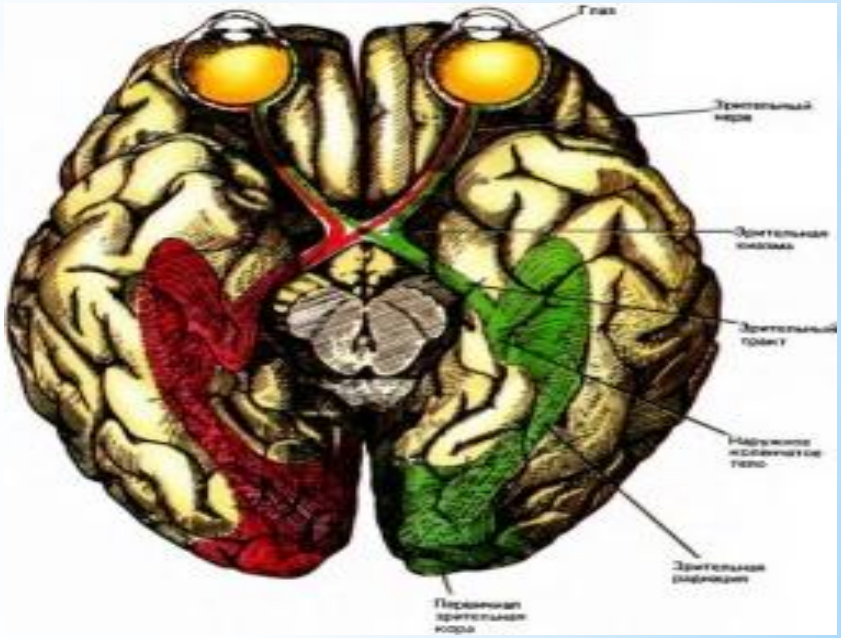
Психофизиология

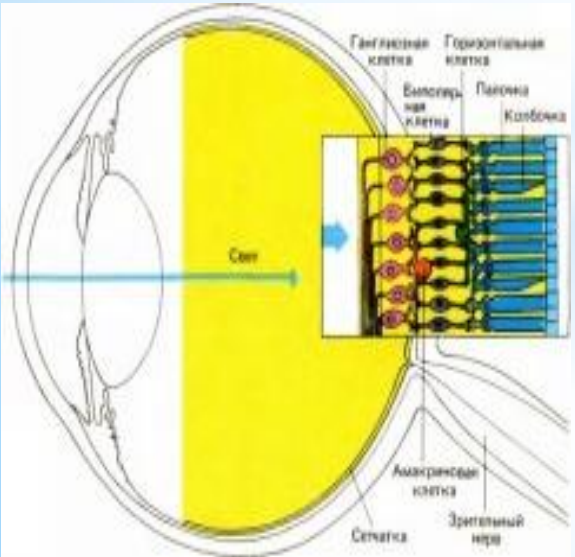
Топографическое отображение
Зрительные области мозга
Рецептивные поля



Топографическое отображение

волокна зрительного нерва образуют синапсы с клетками наружного коленчатого тела (НКТ) и аксоны клеток НКТ оканчиваются в первичной зрительной коре, и эти связи - от сетчатки к НКТ и от НКТ к коре - имеют топографическую организацию.

Топографическое отображение – это **предшествующая структура проецируется на последующую упорядоченным образом: если идти вдоль какой-либо линии на сетчатке, то проекции последовательных точек этой линии в НКТ и в коре также образуют одну непрерывную линию.**



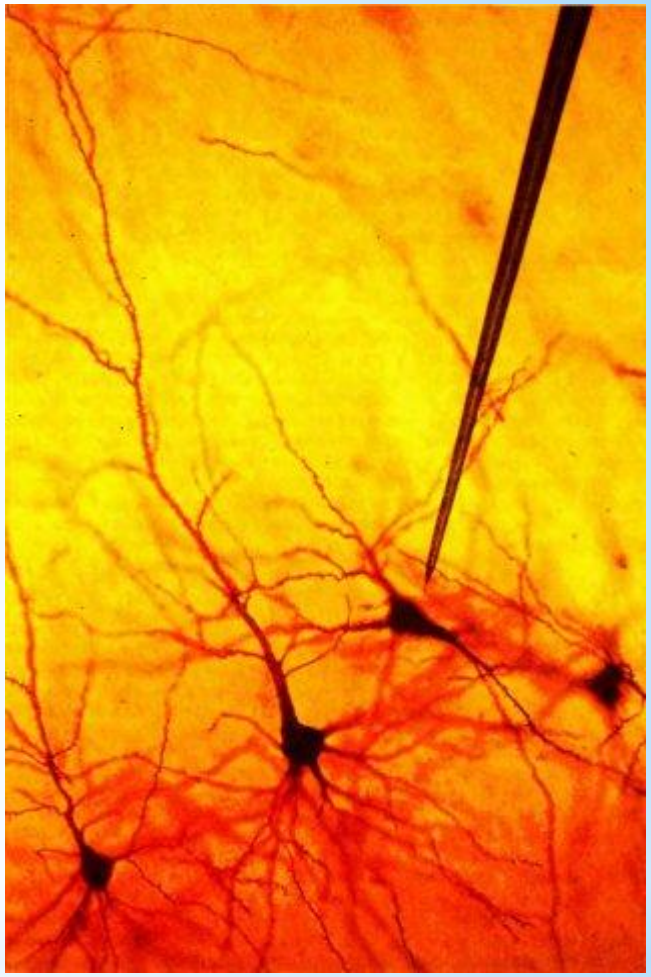


Рис. 1. В зрительной коре обезьяны окраска по Гольджи выявляет лишь несколько пирамидных клеток — ничтожную долю общего их числа в срезе. В действительности высота представленного здесь прямоугольного участка составляет около миллиметра. На микрофотографию наложено изображение (в том же масштабе) типичного вольфрамового электрода, применяемого при внеклеточной регистрации активности нейронов.

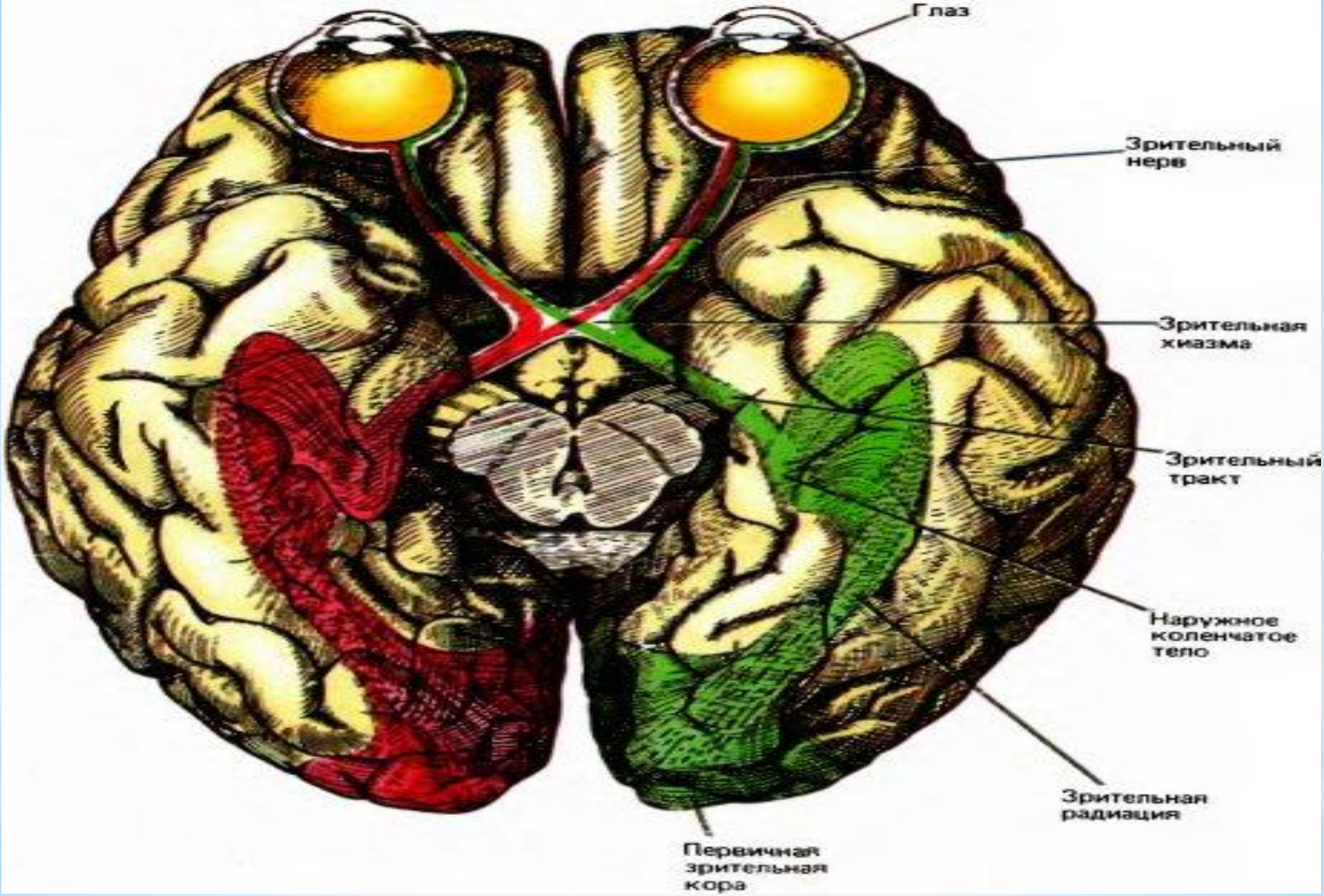
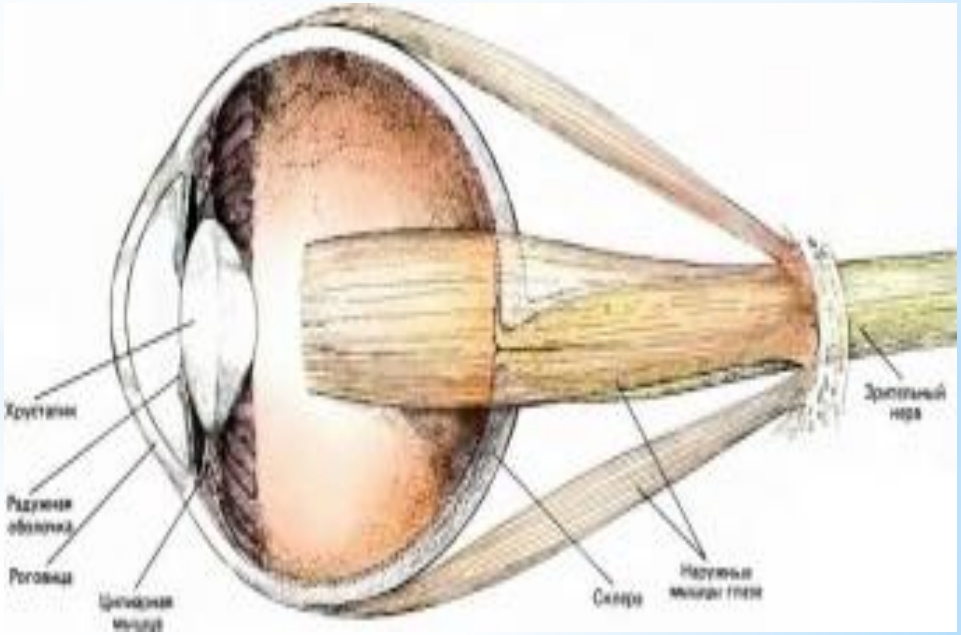


Рис. 2. Зрительные пути в мозгу человека, от глаз до первичной зрительной коры (вид снизу). Пусть входное изображение попадает на те половины обеих сетчаток, которые окрашены здесь в красный цвет (это их правые половины, поскольку мозг перевернут). На эти области проецируется противоположная половина пространства (левое зрительное поле); в конечном счете входная информация передается в правую половину мозга (пути ее передачи тоже окрашены в красный цвет). Это происходит потому, что примерно половина волокон, образующих зрительный нерв, переходит в хиазме на другую сторону, а другая половина остается на той же стороне. Таким образом, во-первых, каждое полушарие получает информацию от обоих глаз; во-вторых, каждое полушарие получает информацию о противоположной половине видимого мира.

Таким образом, ***волокна зрительного нерва***, выходящие из небольшого участка сетчатки, все будут направляться к какому-то небольшому участку НКТ, а все волокна от небольшой зоны НКТ придут в определенную зону зрительной коры. Такая организация связей не покажется удивительной, если мы вспомним упрощенную схему нервной системы: клетки группируются здесь в структуру, напоминающую стопку пластин, причем каждая клетка любой пластины получает входы от некоторой компактной группы клеток предыдущей пластины.



В сетчатке последовательные слои клеток расположены наподобие игральных карт в колоде, так что нервные волокна могут кратчайшим путем проходить с одного уровня на следующий. **Клетки наружных коленчатых тел удалены** на некоторое расстояние от клеток сетчатки, - точно **так же как кора удалена** от НКТ и находится **в другой части мозга.**

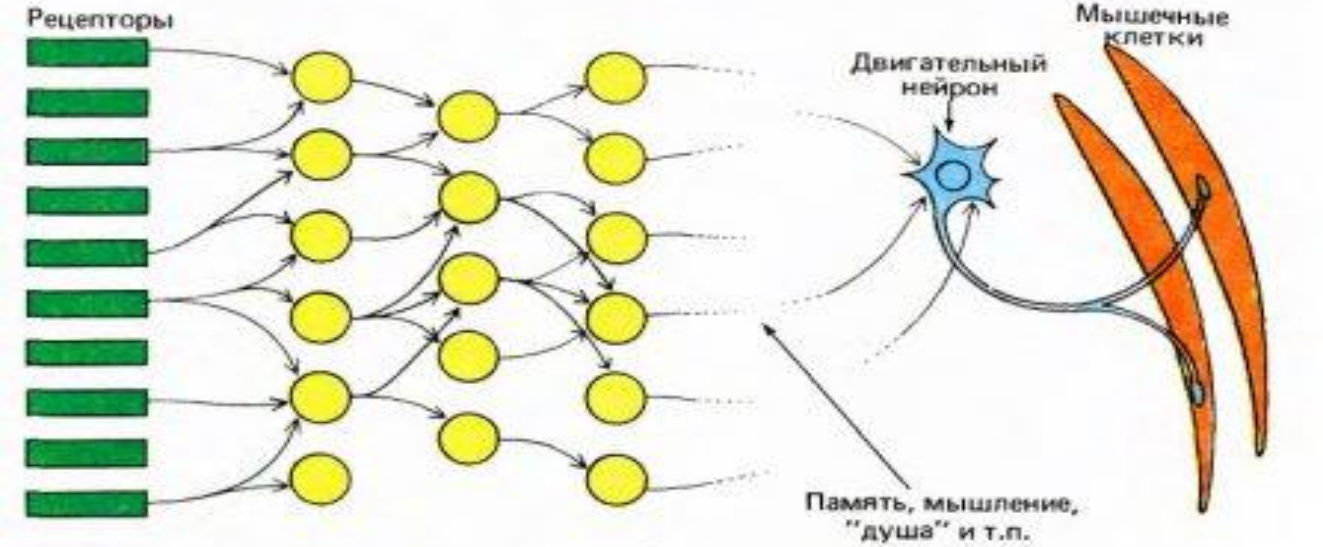


Рис. 13. Многие отделы центральной нервной системы организованы в виде последовательных слоев-уровней. Клетка одного уровня получает многочисленные возбуждающие и тормозные входы от предыдущего уровня и посылает выходные сигналы многим клеткам последующего уровня. Основную массу входной информации нервная система получает от рецепторов глаз, [illegible], которые преобразуют такие внешние воздействия, как свет, [illegible] или звук, в электрические нервные сигналы. Выходом могут быть сокращения мышц или [illegible] клеток.

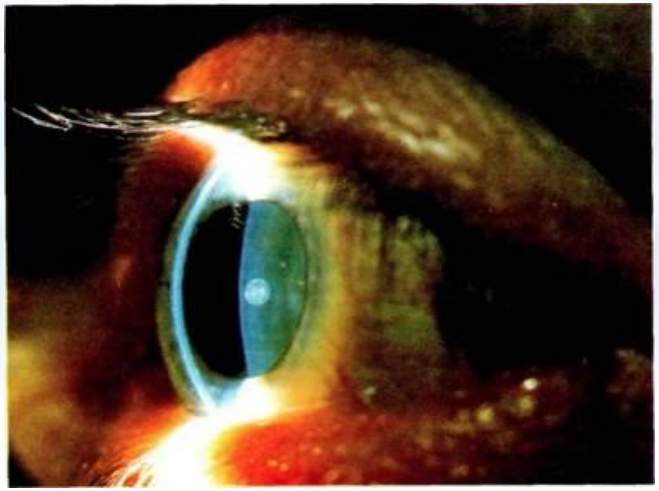
Всё о зрении
www.zrenie.ru

На выходе из глазного яблока волокна зрительного нерва просто **собираются в пучок**. Дойдя до НКТ, они расходятся и образуют своими окончаниями топографически **упорядоченную проекцию.** (в зрительном нерве **на пути от сетчатки к НКТ** эти волокна почти **полностью перепутываются, но в НКТ снова "находят свои места".Точно так же и волокна**) После того как **эти пути, пройдя через первичную зрительную кору и образовав синапсы в различных ее слоях, выходят из этой области и достигают других корковых зон**, они опять образуют **топографически упорядоченную проекцию.**

Рис. 3. Зрительный нерв в том месте, где он выходит из глаза, прерывая слои сетчатки, показанные слева и справа. Ширина области, представленной на микрофотографии, около 2 мм. Свободная зона вверху рисунка — это внутренняя среда глаза. На срезе видны слои сетчатки (сверху вниз): волокна зрительного нерва (светлые), три окрашенных слоя клеток и черный слой, содержащий пигмент меланин

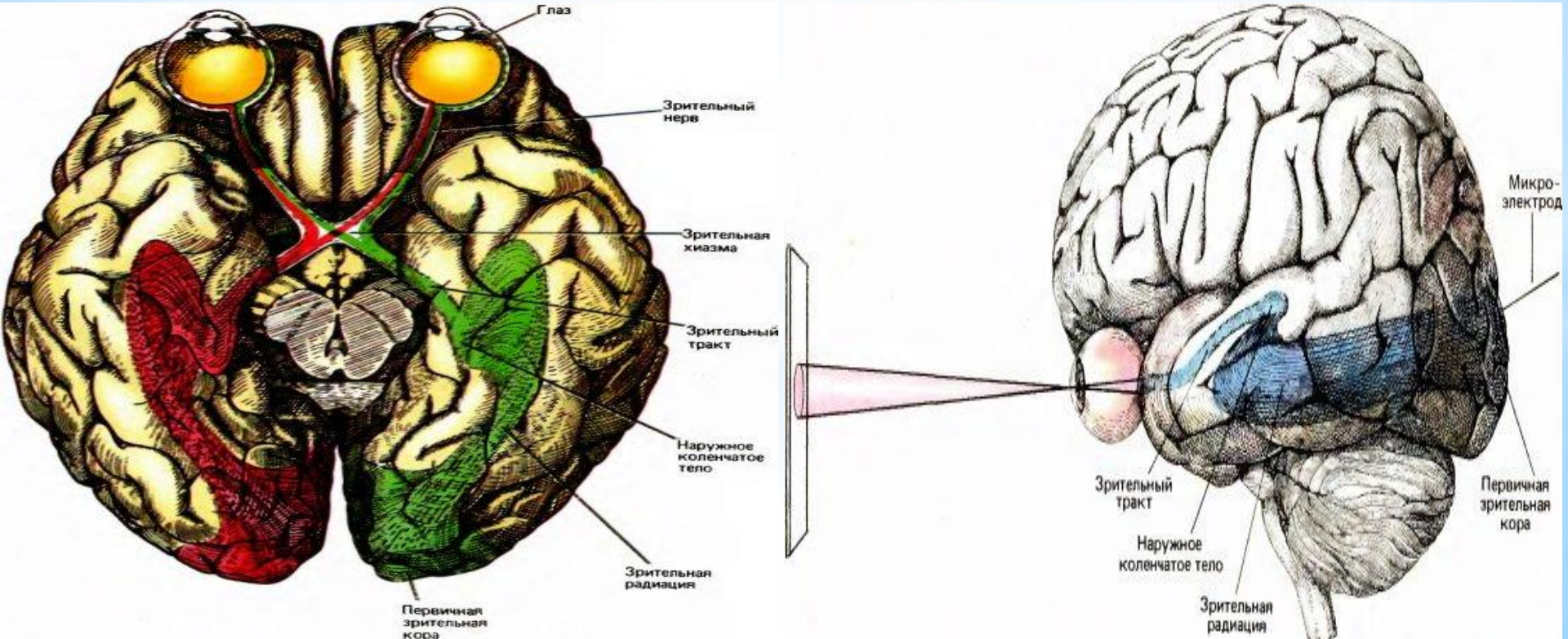
зрительный мир систематически отображен в структурах наружных коленчатых тел и коры. Однако в 50-х годах было неясно, что может означать такое отображение. В то время было еще не очевидно, что мозг обрабатывает получаемую информацию, преобразуя ее так, чтобы привести к более удобному для использования виду. Полагали, что зрительная сцена просто передается в мозг, а уж его задача - осмыслить ее (или эта задача, быть может, решается вообще не мозгом, а разумом).

* **Зрительная кора (англ. *visual cortex*) является частью коры больших полушарий головного мозга, отвечающей за обработку визуальной информации. В основном, она сосредоточена в затылочной доле головного мозга**

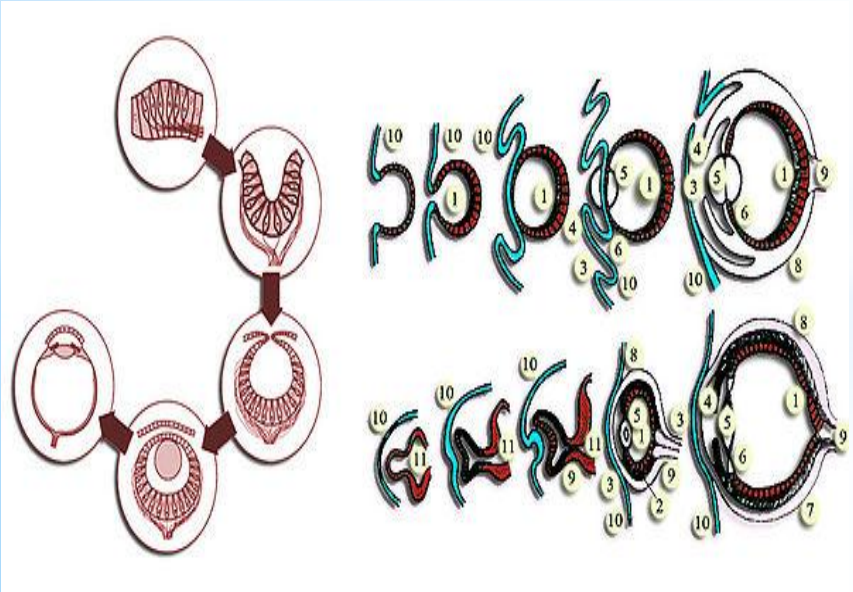


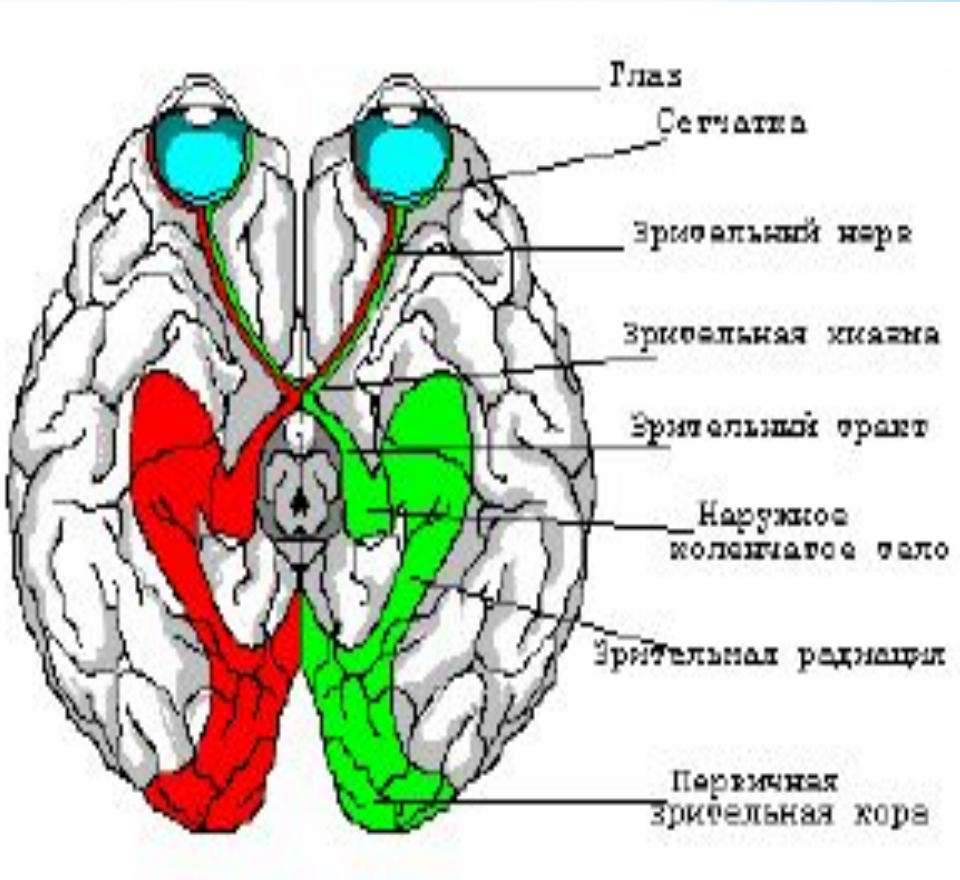
Зрительные области мозга

Нервная система, ответственная за зрение, начинается с сетчатки. **Сетчатка** в сущности является вынесенным на периферию кусочком мозга, содержащим как типичные мозговые клетки, так и специализированные светочувствительные детекторы. **Сетчатка делится** по вертикали **на две части**; от **наружных отделов** сетчатки волокна идут к той же **стороне затылочной области мозга**, в то время как волокна **от внутренней**, назальной стороны сетчатки **перекрещиваются сразу позади глаз** — *в хиазме (зрительный перекрест)* и направляются к затылочной области **противоположного полушария**. *Это зрительная область коры головного мозга.*

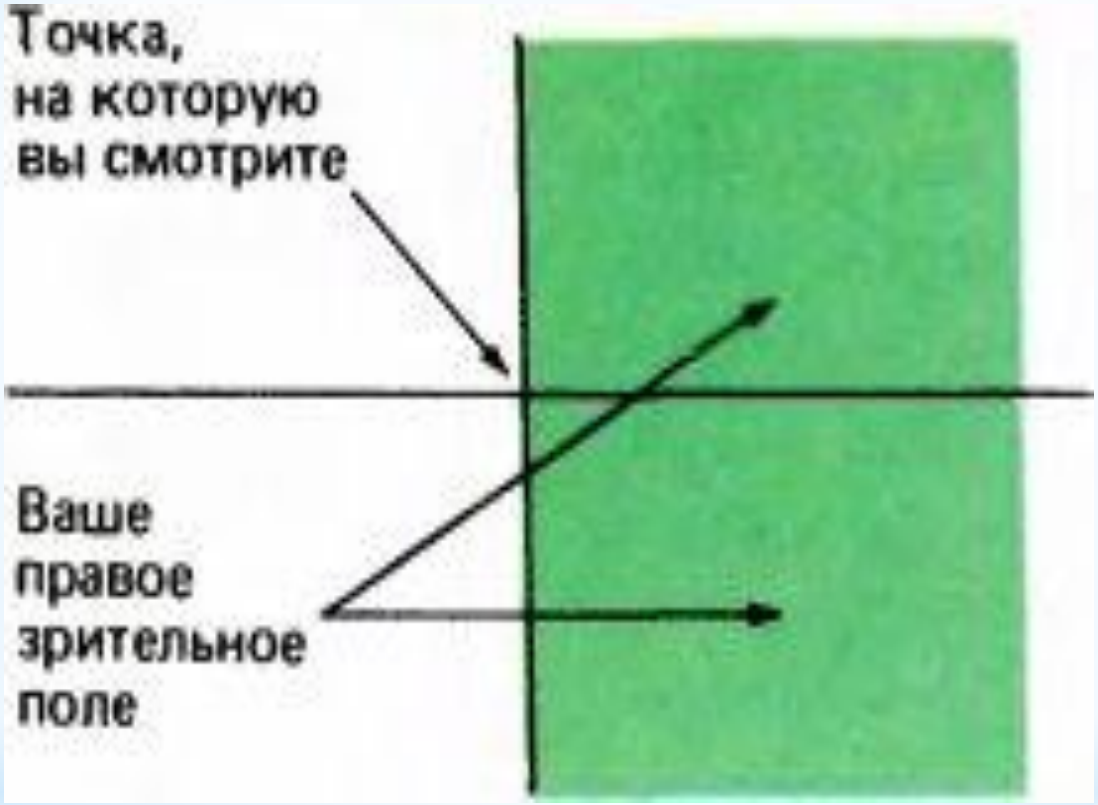


Волокна зрительного тракта от хиазмы идут в переключающие **ядра каждого полушария**, в область, **называемую** **наружное коленчатое тело**.

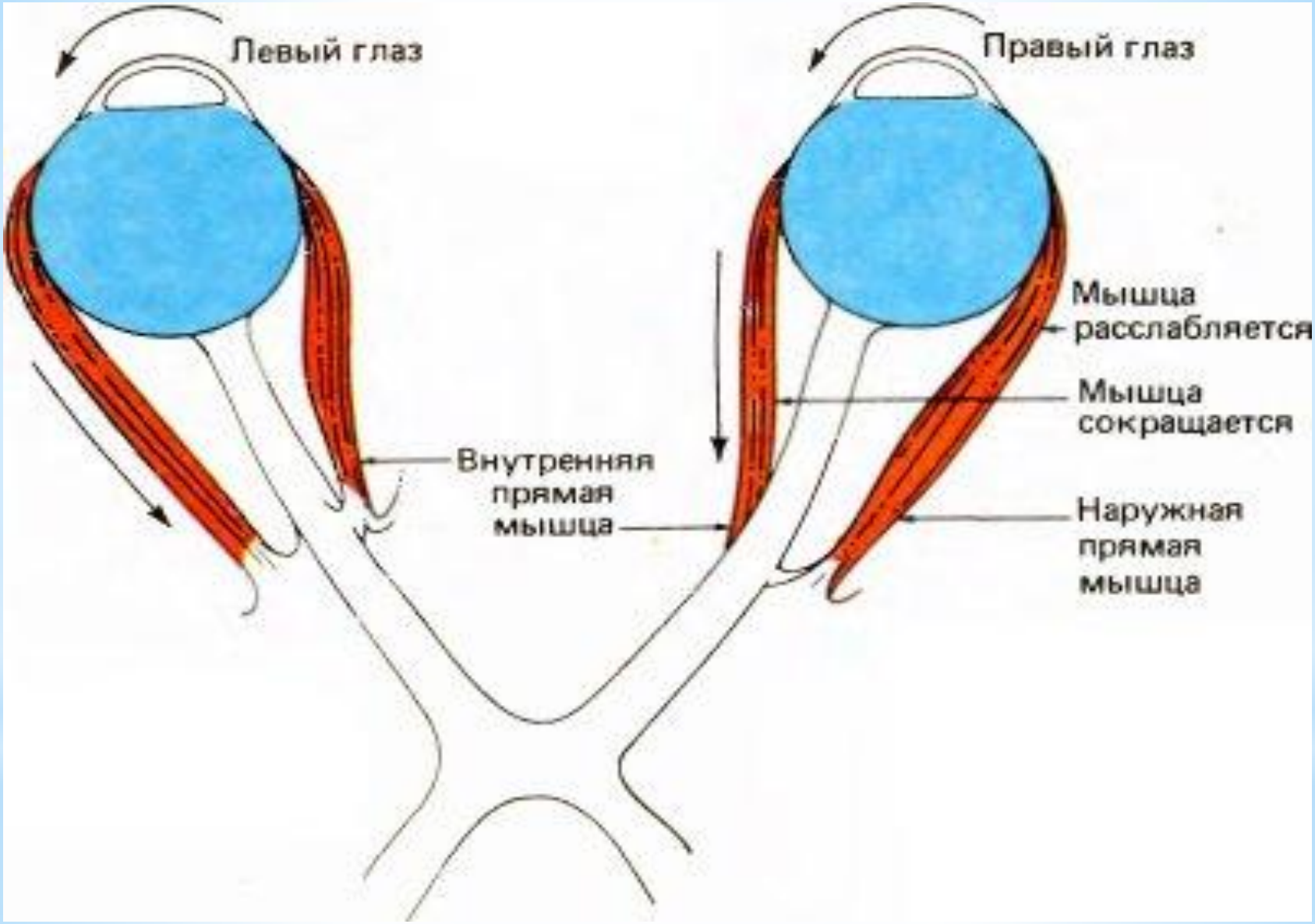




Представительство правой и левой сторон в зрительном пути



* Рис. 4. Правое зрительное поле простирается вправо почти на 90°. В этом легко убедиться, если, быстро сгибая и разгибая палец, медленно смещать его по кругу вправо. Вверх поле зрения простирается на 60° или около того, вниз — примерно на 75°, а влево, по определению, доходит до вертикали, проходящей через точку, которую вы фиксируете взглядом.


Левый глаз
Правый глаз
Мышца расслабляется
Мышца сокращается
Внутренняя прямая мышца
Наружная прямая мышца

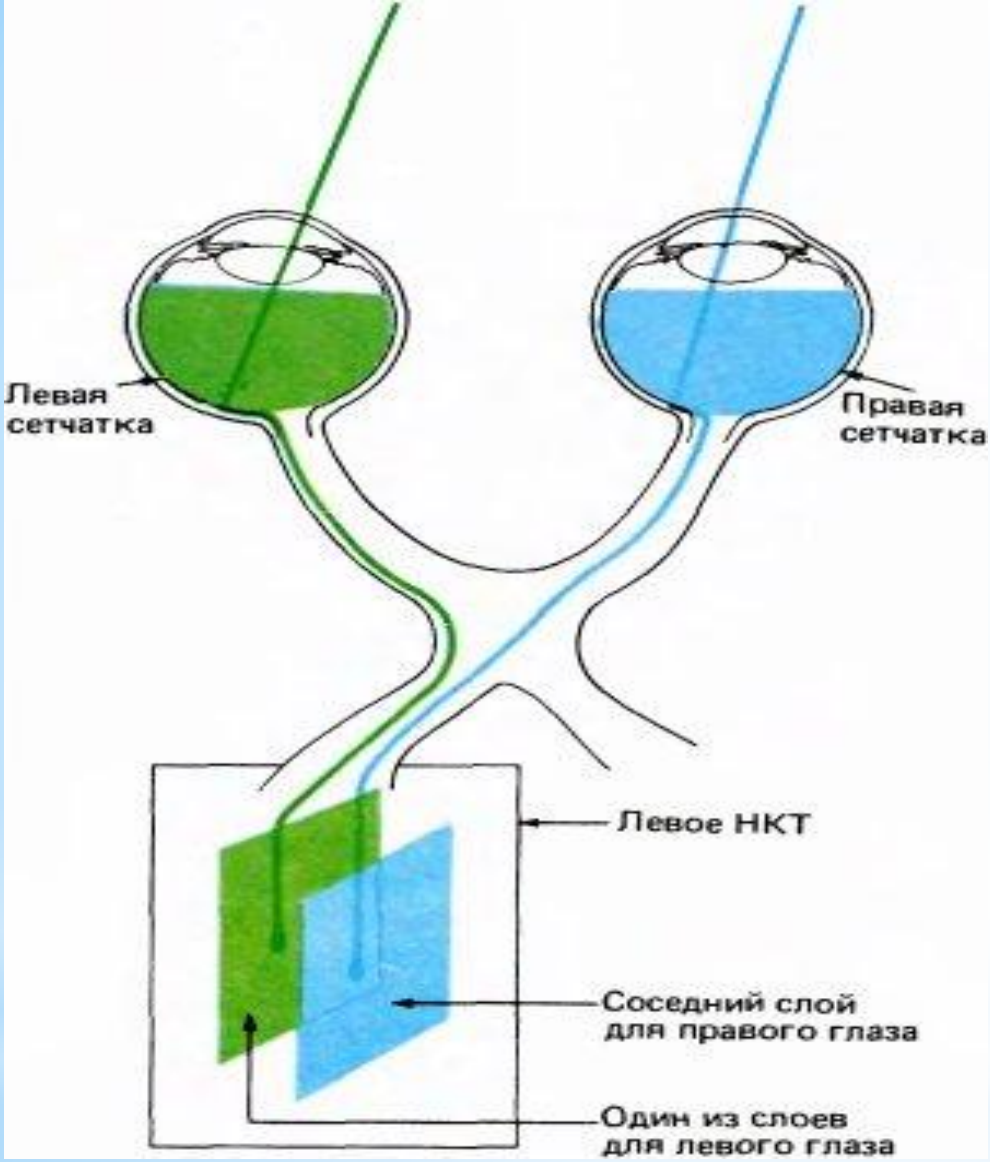
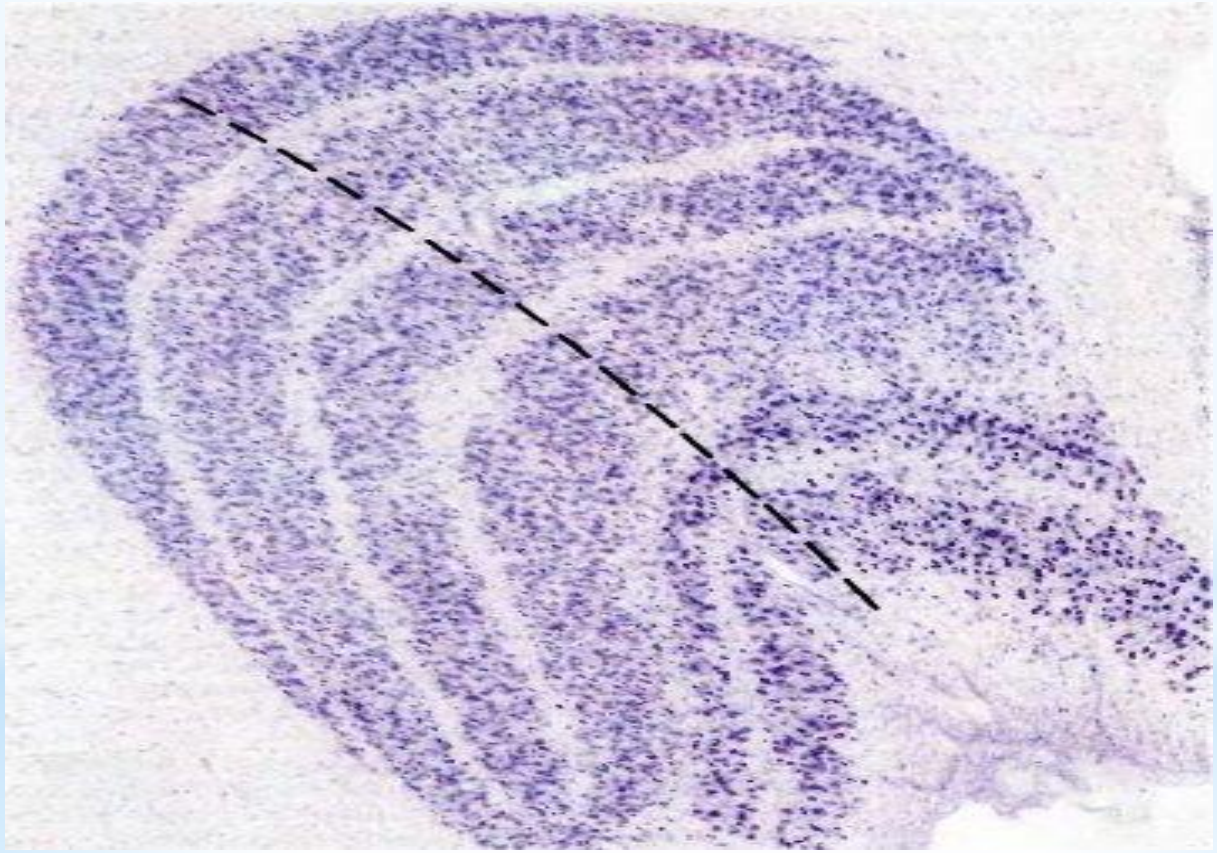


Рис. 5. При переходе от сетчатки к НКТ пространственная упорядоченность нейронов сохраняется, хотя на этом пути она временно исчезает, когда волокна собираются в пучок; в НКТ они снова «находят свои места».

* **Наружное коленчатое тело выглядит как состоящее из двух частей. Его подразделяют на вентральные, или нижние, слои и четыре дорсальных, или верхних, слоя (*вентральный* — расположенный ближе к брюшной стороне тела, *дорсальный* — к спинной стороне). Поскольку величина клеток в этих двух отделах различна, вентральные слои стали называть *крупноклеточными*, а дорсальные — *мелкоклеточными*.**

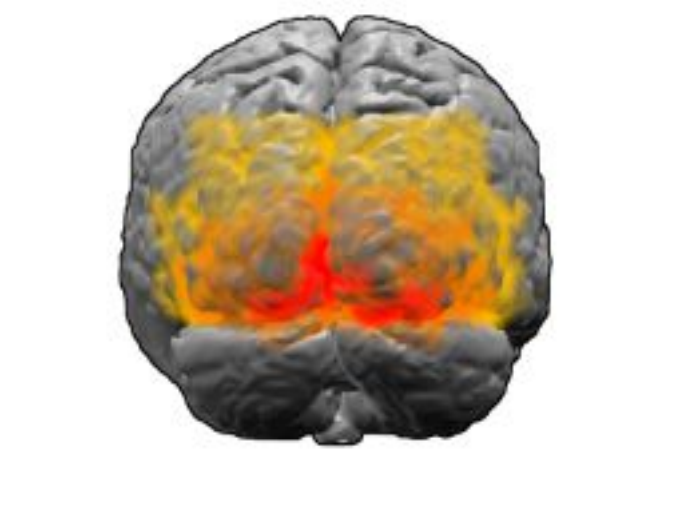
Слоистая структура наружного коленчатого тела (НКТ)

Каждое из НКТ содержит по шесть клеточных слоев. Отдельный слой имеет толщину в несколько клеток (от 4 до 10 и более) ; согнут таким образом, что его поперечный срез имеет такой вид, показанный на рис. 6.



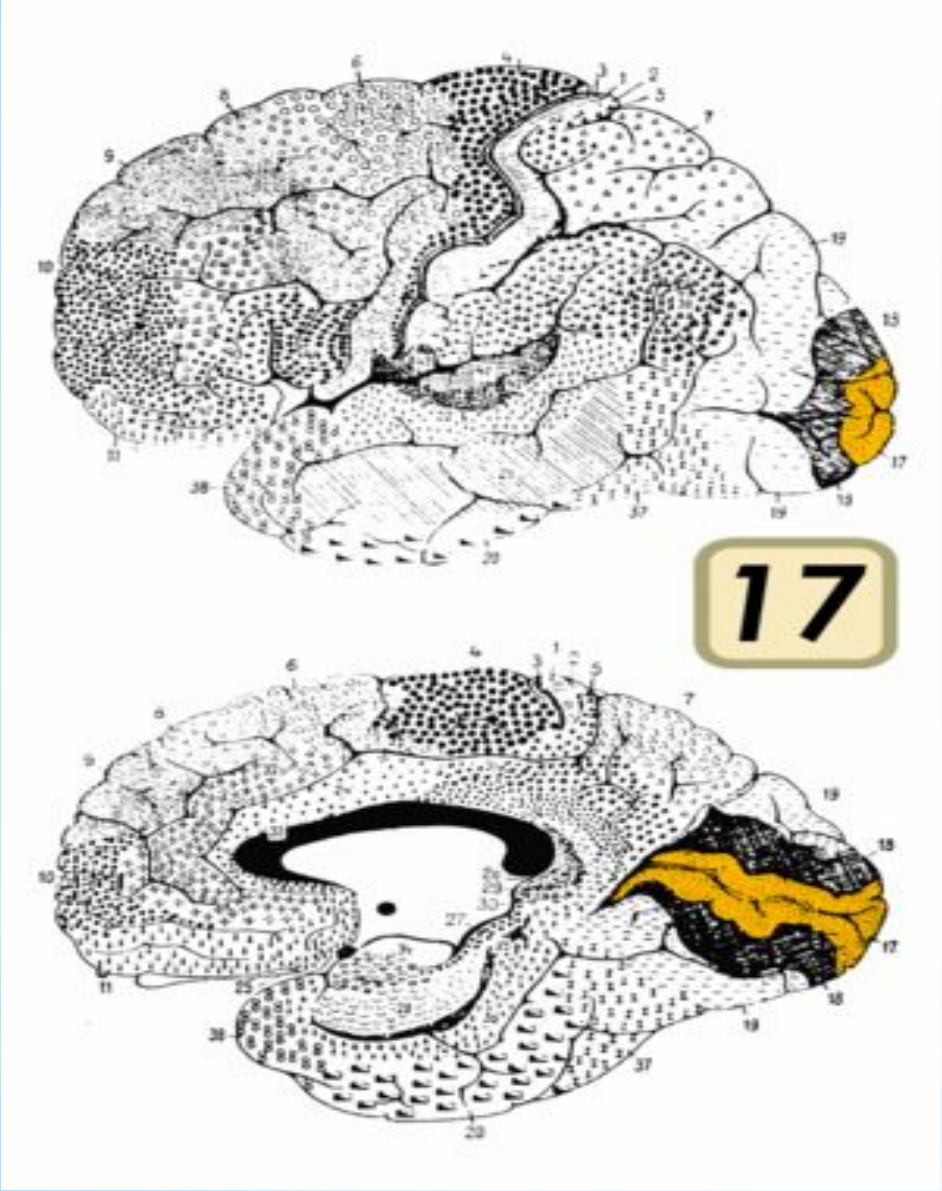
* **Рис. 6. Левое наружное коленчатое тело макака. Ясно видны шесть клеточных слоев. Срез сделан параллельно фронтальной плоскости; он специально окрашен для выявления тел нейронов (каждое из них выглядит как точка).**

Зрительная кора

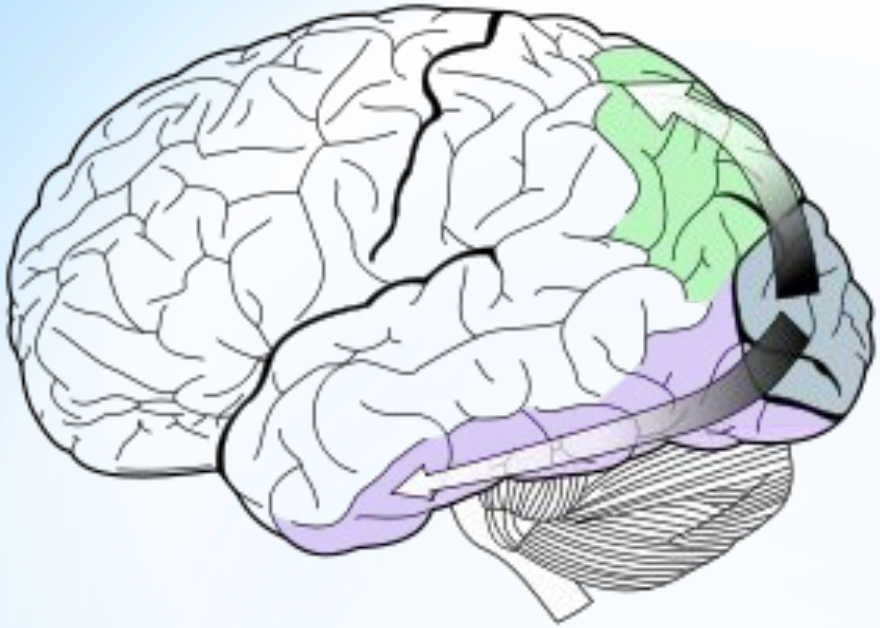


* **Рис.7. Мозг человека, вид сзади. Красным цветом обозначено поле Бродмана 17 (первичная зрительная кора); оранжевым — поле 18; жёлтым — поле 19.**

Области зрительной коры левого полушария получают сигналы от правой половины зрительного поля, правого полушария — от левой половины.



* **Рис.8. Мозг человека, вид слева. Вверху: латеральная поверхность, внизу:медиальная поверхность. Оранжевым цветом обозначено поле Бродмана 17 (первичная, или стриарная, зрительная кора)**



* Рис.9. Дорсальный (зелёный цвет) и вентральный(сиреневый цвет) зрительные пути, берущие начало в первичной зрительной коре.

Зрительные зоны V1 (правая и левая) передают визуальную информацию по двум первичным зрительным путям — дорсальному и вентральному

Понятие *зрительная кора* включает первичную зрительную кору (также называемую стриарной корой или зрительной зоной V1) и экстрастриарную зрительную кору — зоны V2, V3, V4, и V5. Первичная зрительная кора анатомически эквивалентна полю Бродмана 17, или BA17. Экстрастриарная зрительная кора включает поля Бродмана 18 и 19. [1]

Зрительная кора присутствует в каждом из полушарий головного мозга. Области зрительной коры левого полушария получают сигналы от правой половины зрительного поля, правого полушария — от левой половины.

* - Дорсальный путь начинается в первичной зрительной коре (зрительная зона V1), проходит через зрительную зону V2, затем направляясь к дорсомедиальной зрительной зоне (DM или V6), зрительной зоне MT (иначе называемой V5) и в заднюю часть теменной доли коры (англ.*posterior parietal cortex*). Дорсальный путь (канал «*где?*» или «*как?*») ассоциирован с движением, представлением о локализации объекта, управлением движениями глаз (саккады), использованием визуальной информации для оценки досягаемости объектов и доставания видимых предметов руками).[21]

- 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 (англ. *inferior temporal cortex*). Вентральный путь (канал «*что?*») связан с процессом распознавания формы, представлением об объекте, а также с долговременной памятью.

Рецептивное поле **— область, занимаемая совокупностью всех рецепторов, посылающих данному нейрону сигналы через один или большее число синапсов.**

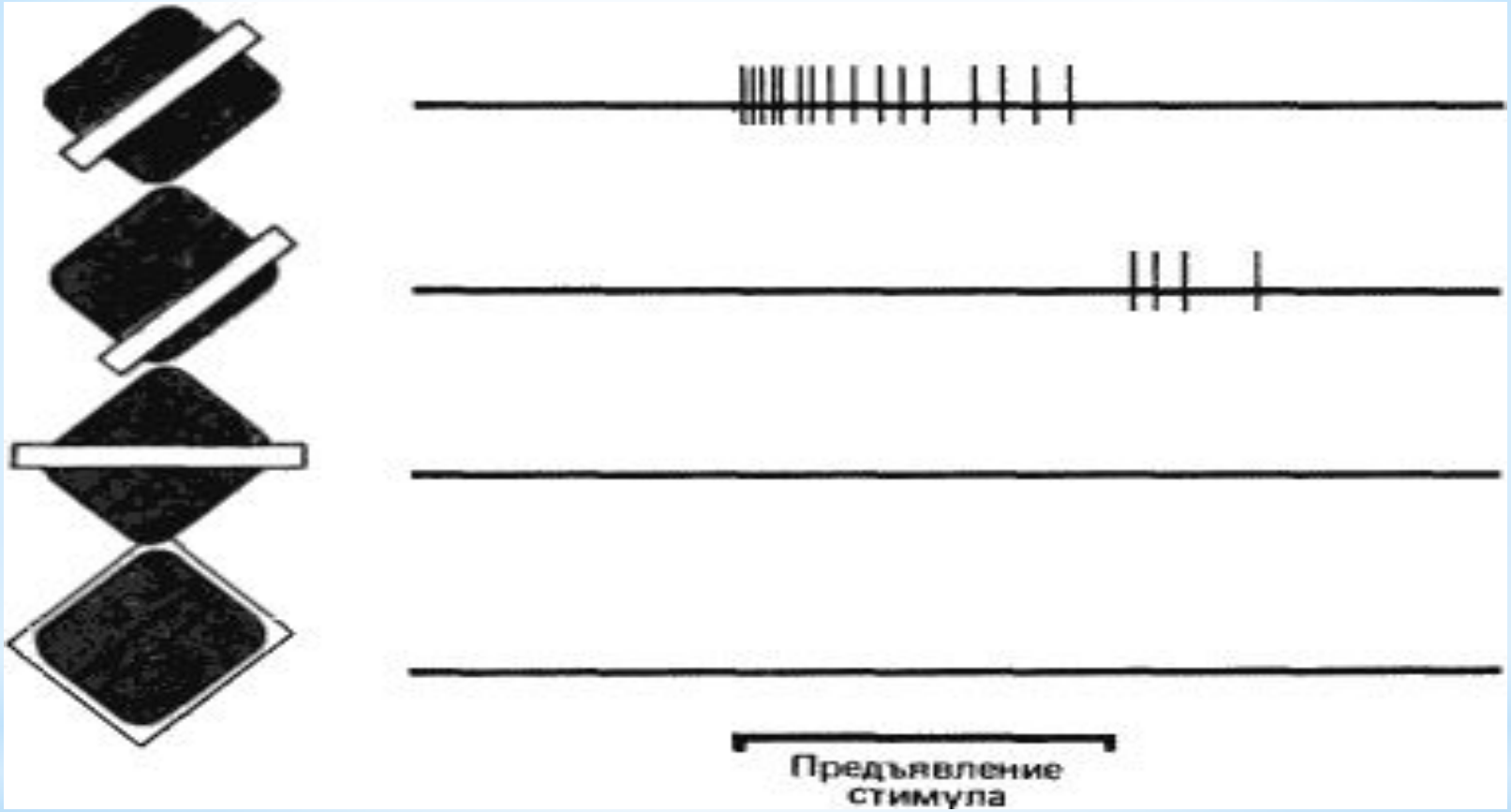
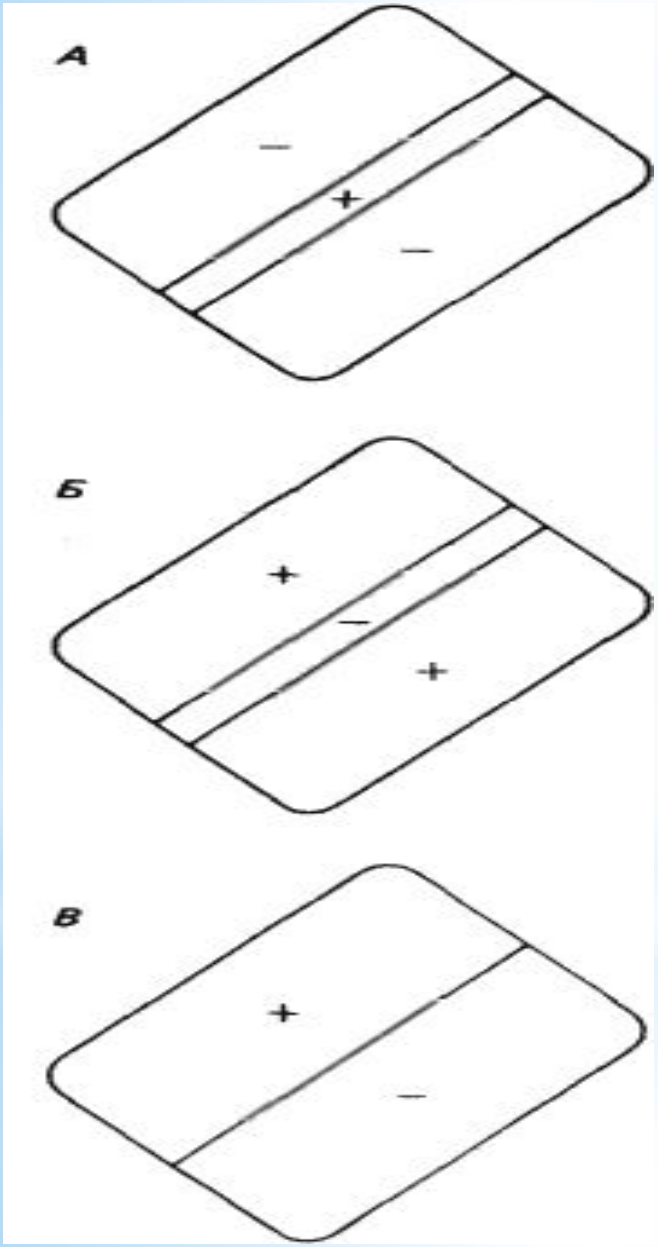


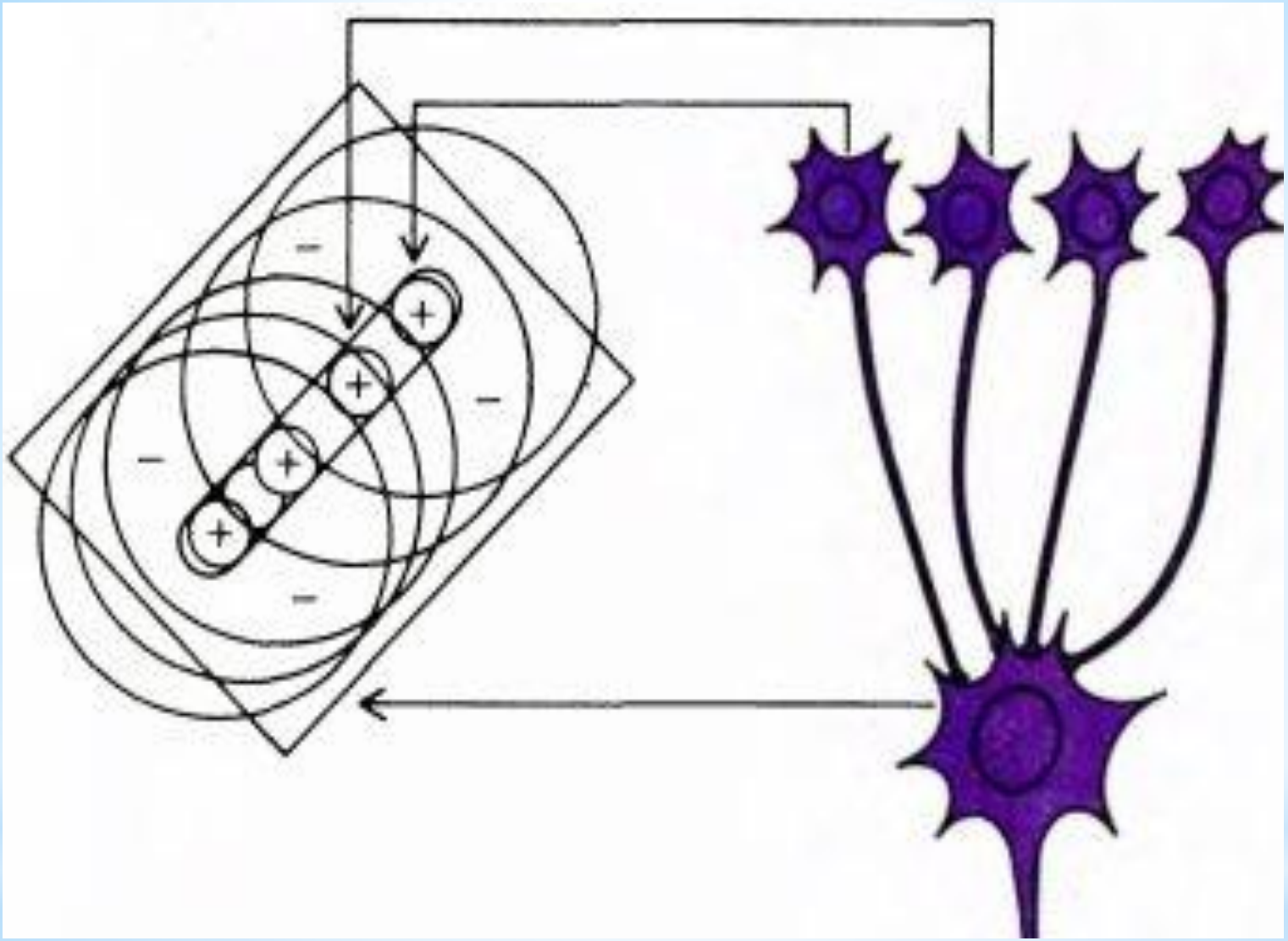
Рис. 10. Отрезком жирной линии внизу указан период (1 секунда), когда был включен стимул — светлая полоса. В первом случае (верхняя запись) показан ответ клетки на полосу оптимальных размеров, положения и ориентации. Во втором случае та же самая полоса покрывает только часть тормозной зоны (поскольку эта клетка не обладает спонтанной активностью, которая могла бы подавляться при торможении, здесь виден только разряд клетки при выключении стимула). В третьем случае полоса ориентирована так, что покрывает только малую часть возбуждающей зоны и соответственно малую часть тормозной зоны, и поэтому клетка не отвечает вообще. На нижней записи показан случай равномерного освещения всего рецептивного поля: ответа здесь тоже нет.

Простые клетки



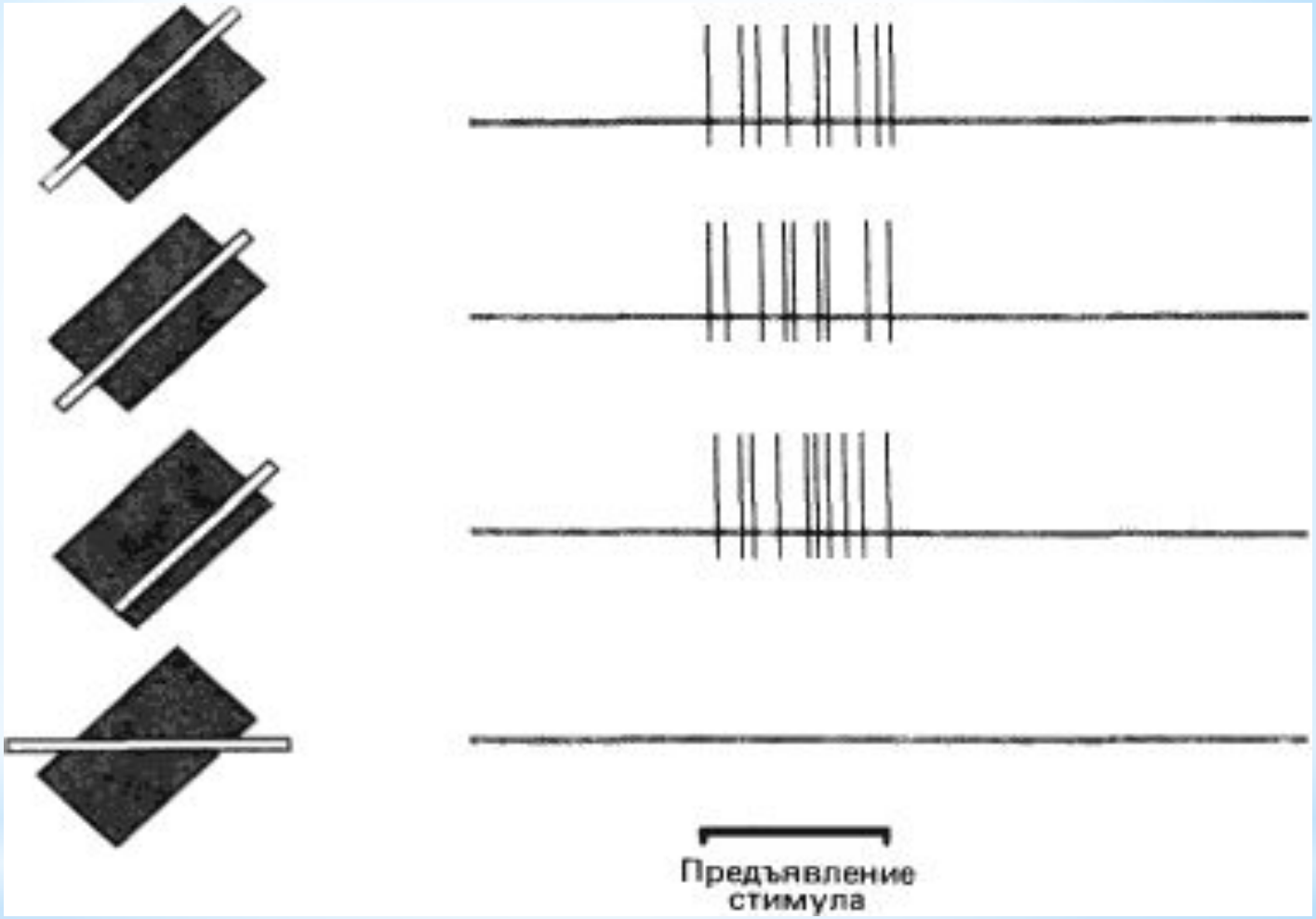
* **Рис. 11 Карты трех типичных рецептивных полей простых клеток. Оптимальными стимулами служили: для клетки *А* — светлая полоса против возбуждающей области (+); для клетки *Б* — темная линия, покрывающая тормозную зону (-); для клетки *В* — резкая граница «темное — светлое», совпадающая с границей между возбуждающей и тормозной зонами.**

Стимулы разных конфигураций вызывают различные реакции клетки с рецептивным полем такого типа, как *А* на рис. 11.



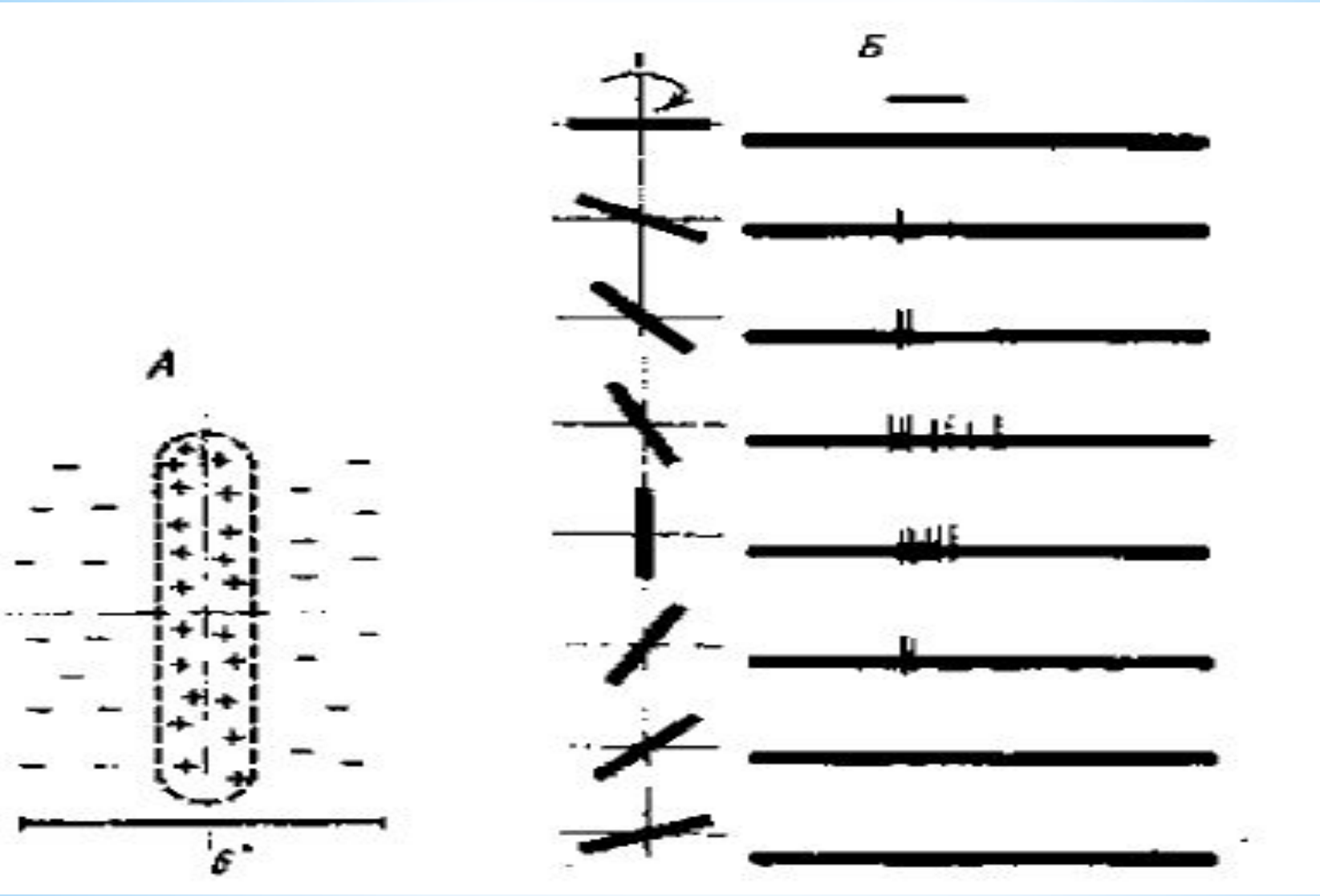
* **Рис. 12. Возможная схема связей, определяющих рецептивное поле простой клетки. Четыре клетки образуют возбуждающие синаптические связи с клеткой более высокого порядка. Каждая из клеток низшего порядка имеет рецептивное поле с радиальной симметрией, возбуждающим центром и тормозной периферией (это показано на схеме слева). Центры этих рецептивных полей лежат вдоль прямой линии.**

Сложные клетки

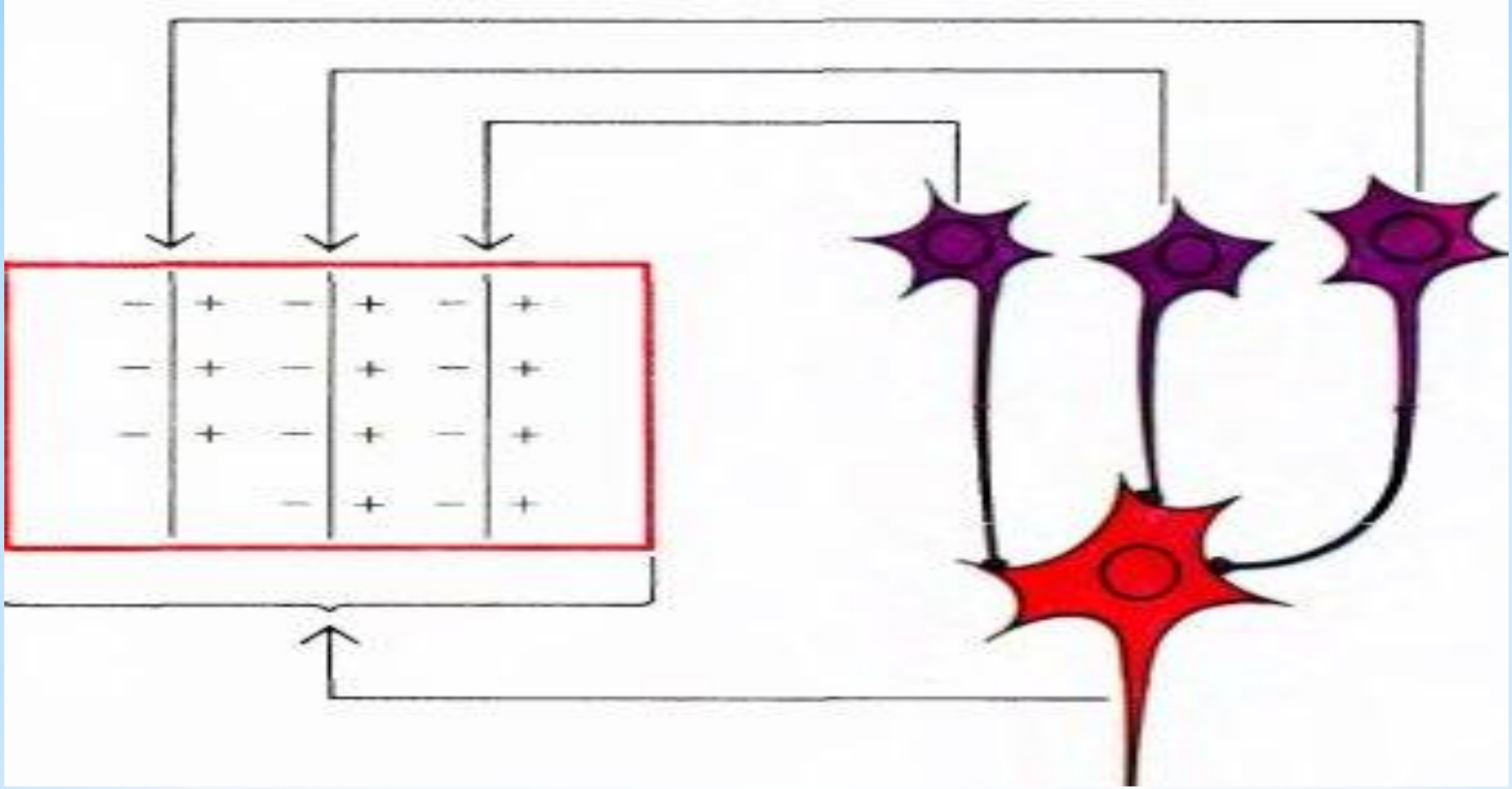


* Рис. 13. Длинная и узкая полоса света вызывает реакцию сложной клетки независимо от того, в каком месте рецептивного поля она предъявлена, если только ее ориентация оптимальна (три верхние записи). Если ориентация полосы отличается от оптимальной, клетка реагирует слабее или не отвечает вовсе (нижняя запись).

Ответы клеток в коре



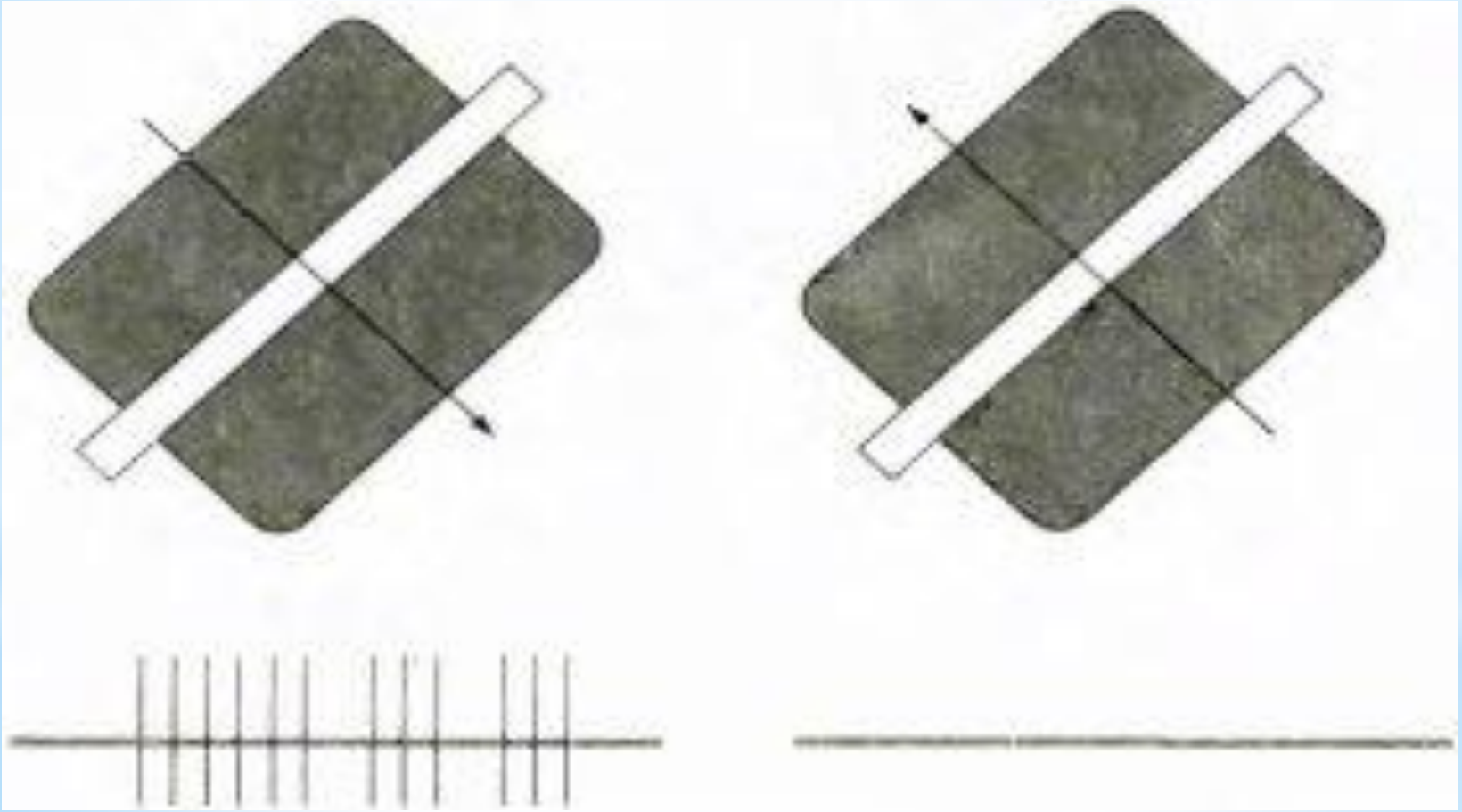
* Рис. 14. Рецептивное поле нейрона зрительной коры мозга кошки (А) и ответы этого нейрона на вспыхивающие в рецептивном поле световые полоски разной ориентации (Б). А - плюсами отмечена возбудительная зона рецептивного поля, а минусами - две боковые тормозные зоны. Б - видно, что этот нейрон наиболее сильно реагирует на вертикальную и близкую к ней ориентацию

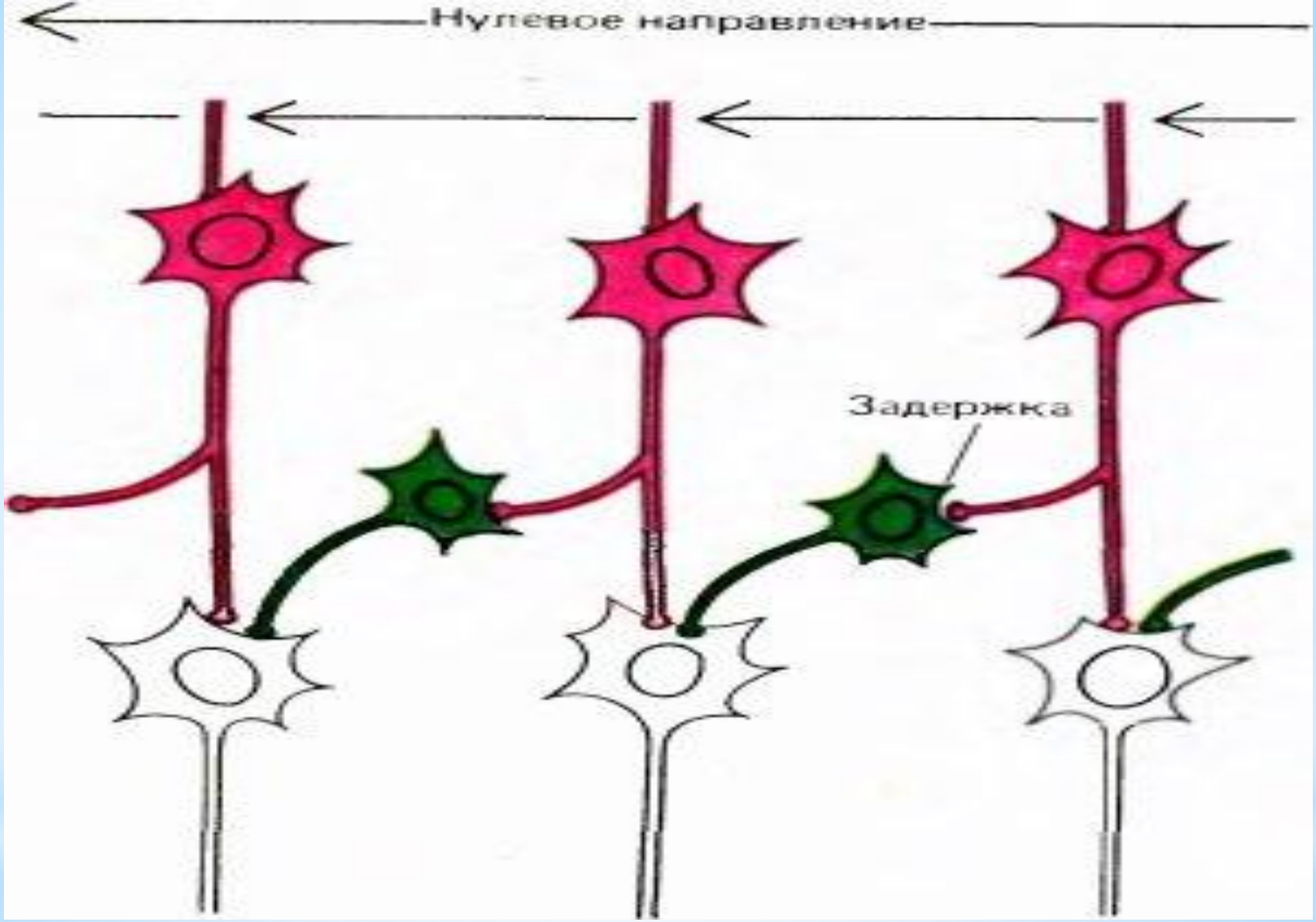


* **Рис 15. Схема связей, которая позволила бы объяснить наблюдаемые свойства сложной клетки. Мы предполагаем, что (как и на рис. 44) к одной сложной клетке могут приходить возбуждающие сигналы от большого числа простых клеток (здесь показаны только три). Каждая простая клетка наилучшим образом отвечает на вертикальную границу между светлым (слева) и темным (справа) участками. Предполагается, что рецептивные поля простых клеток разбросаны в пределах прямоугольника и перекрываются. Если стимул в виде такой границы подается в любое место прямоугольника, то некоторое число простых клеток активируется и это в свою очередь вызывает ответ сложной клетки. Из-за эффекта адаптации синапсов только движущийся стимул будет вызывать непрерывное возбуждение сложной клетки**

Дирекциональная избирательность

Многие сложные клетки лучше реагируют на движение стимула в одном направлении, чем в противоположном. Различие в реакции часто бывает весьма резким — при одном направлении движения возникает энергичный ответ, а при обратном направлении клетка вообще не отвечает (рис. 16).





* **Рис. 17.Эту схему предложили Х. Барлоу и У. Левик для объяснения свойства дирекциональной увствительности. Синапсы, которые красные клетки образуют на зеленых клетках, — возбуждающие, а синапсы, образуемые на белых клетках, — тормозные. Мы предполагаем, что три белые клетки (внизу) конвергируют на одну «главную» клетку.**