



# Топографическое изображение

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 изображение** - 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.**

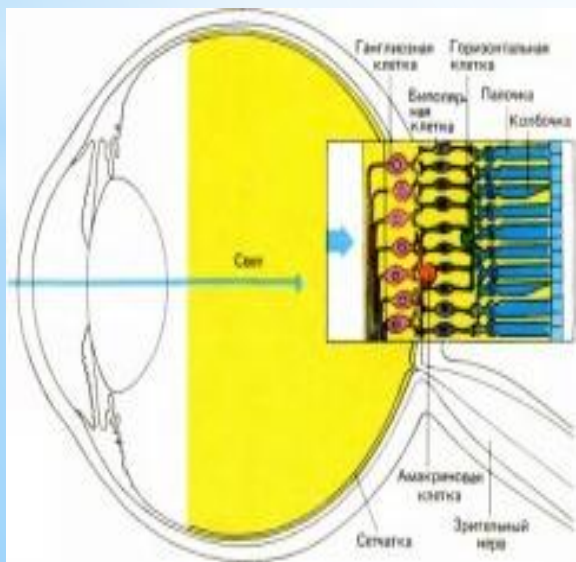
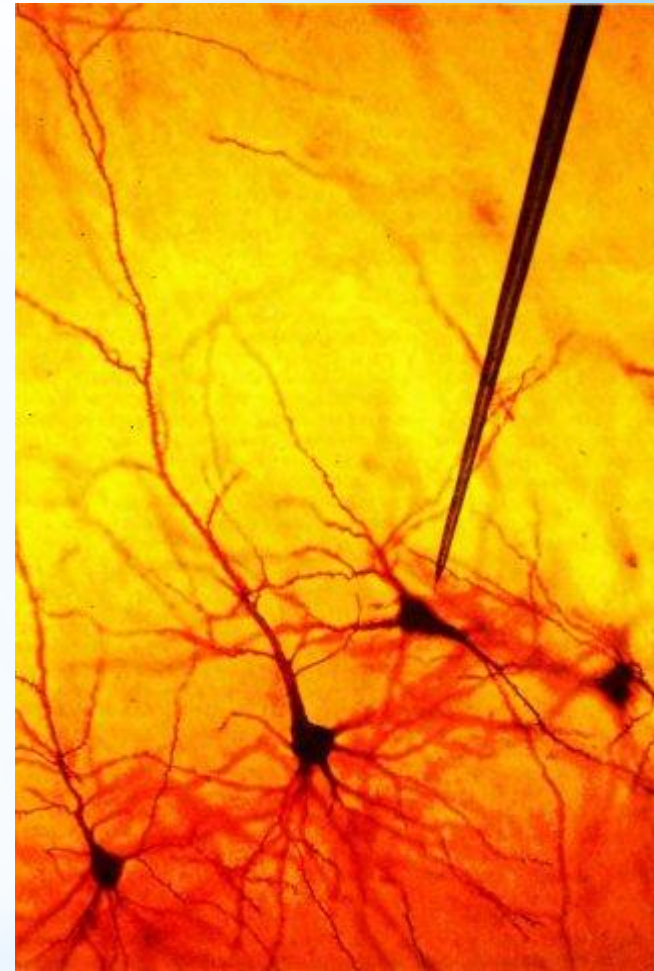


Рис. 1. В зрительной коре обезьяны окраска по Гольджи выявляет лишь несколько пирамидных клеток — ничтожную долю общего их числа в срезе. В действительности высота представленного здесь прямоугольного участка составляет около миллиметра. На микрофотографию наложено изображение (в том же масштабе) типичного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

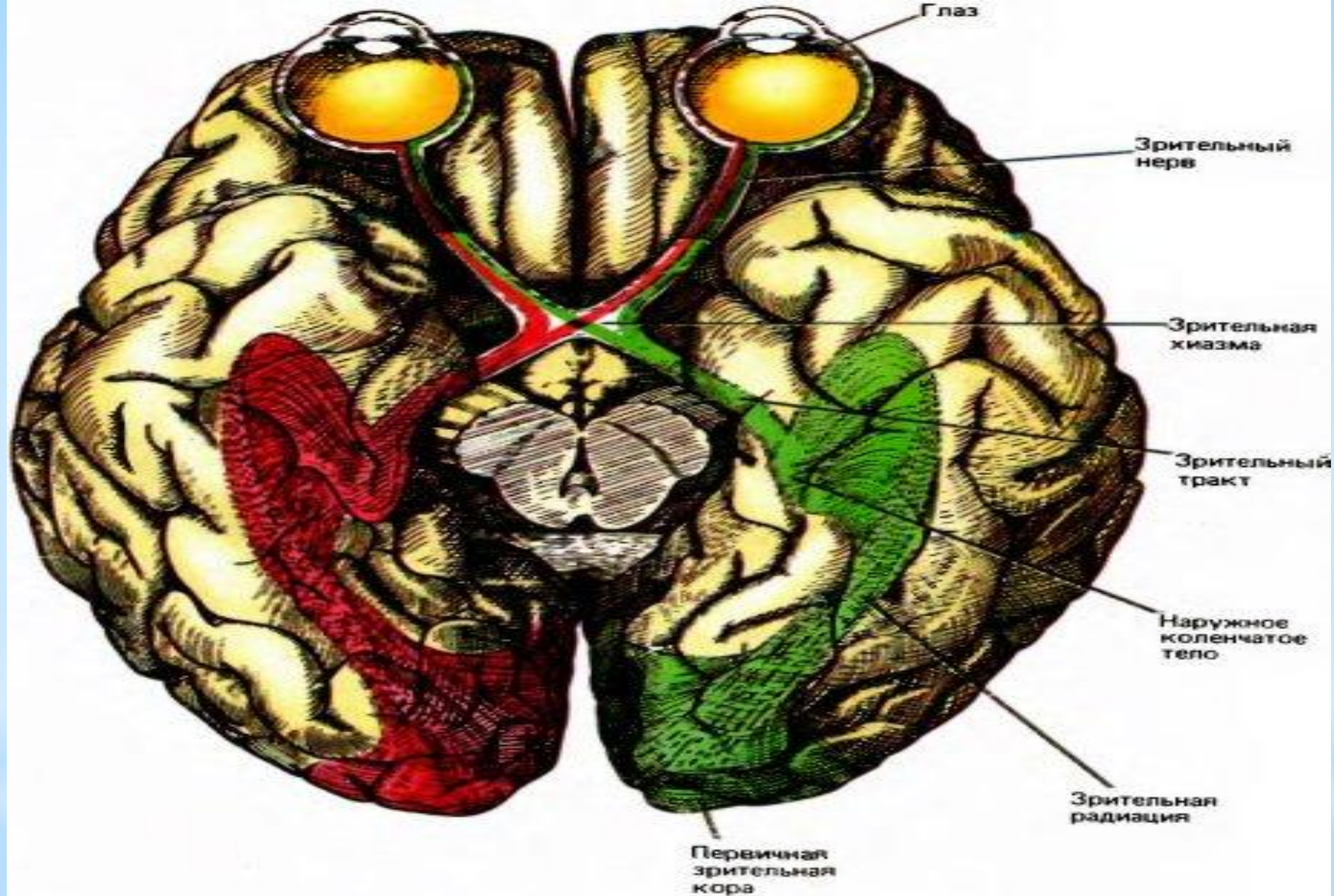
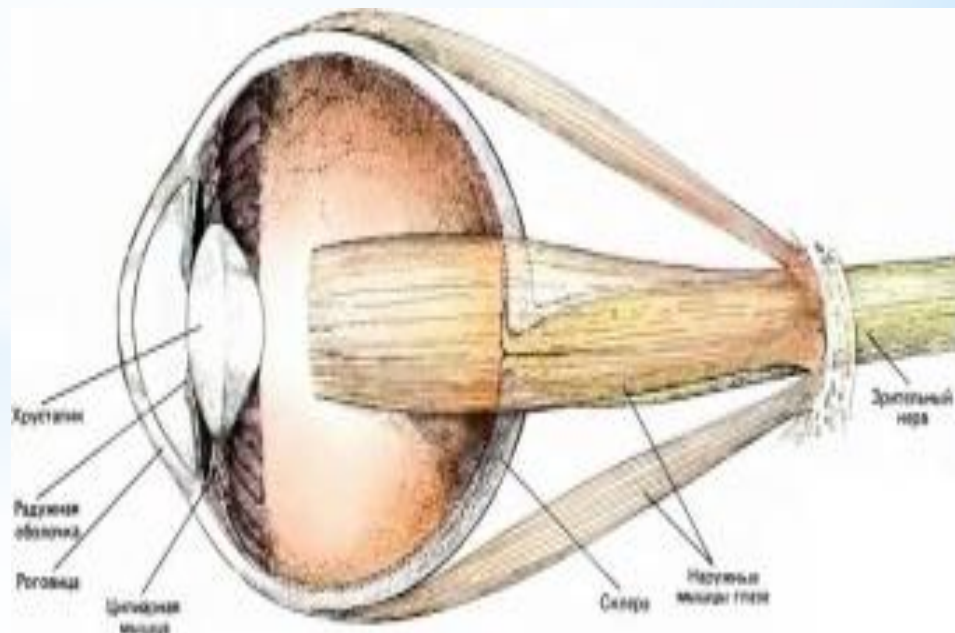


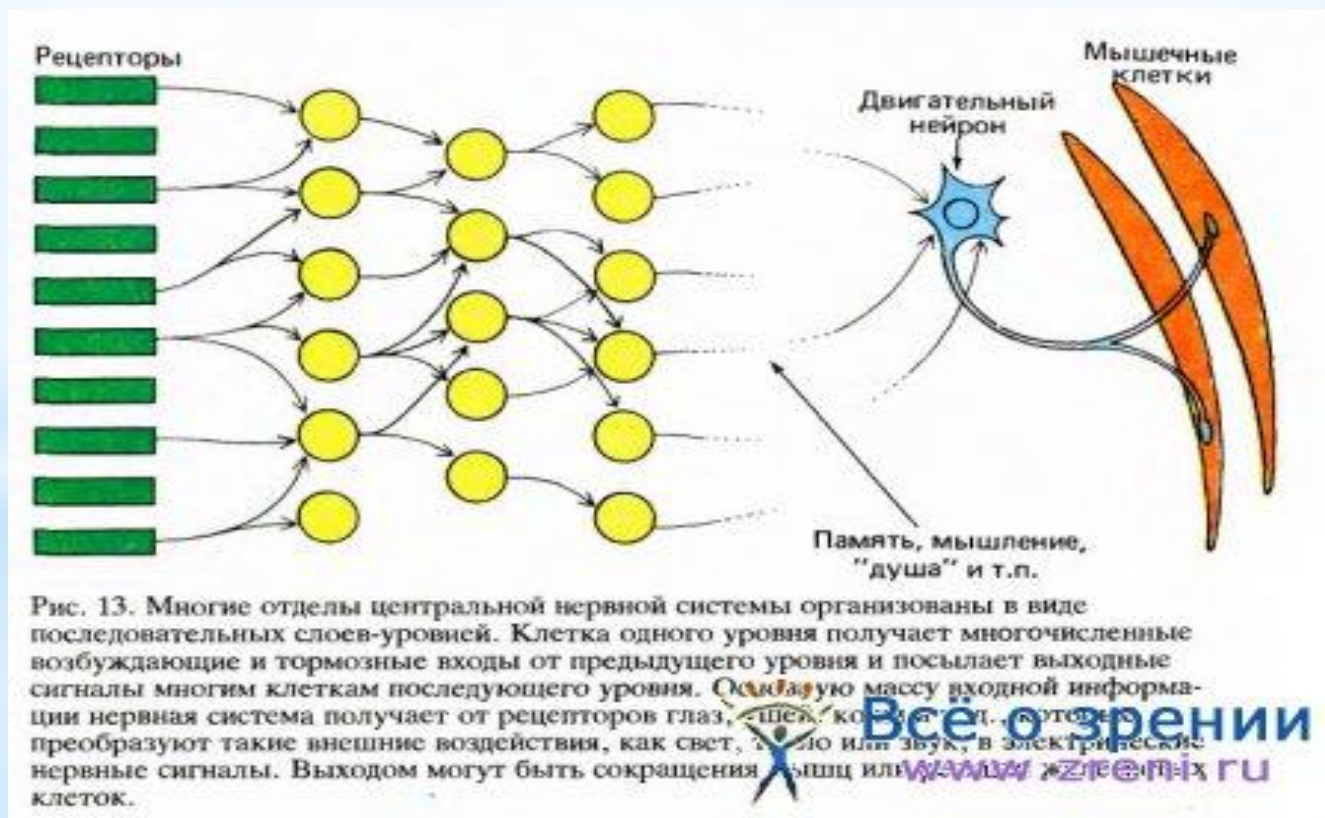
Рис. 2. Зрительные пути в мозгу человека, от глаз до первичной зрительной коры (вид снизу). Пусть входное изображение попадает на те половины обеих сетчаток, которые окрашены здесь в красный цвет (это их правые половины, поскольку мозг перевернут). На эти области проецируется противоположная половина 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 колленчатых тел удалены** на некоторое расстояние от клеток сетчатки, - точно **так же как кора удалена** от НКТ и находится **в другой части мозга**.



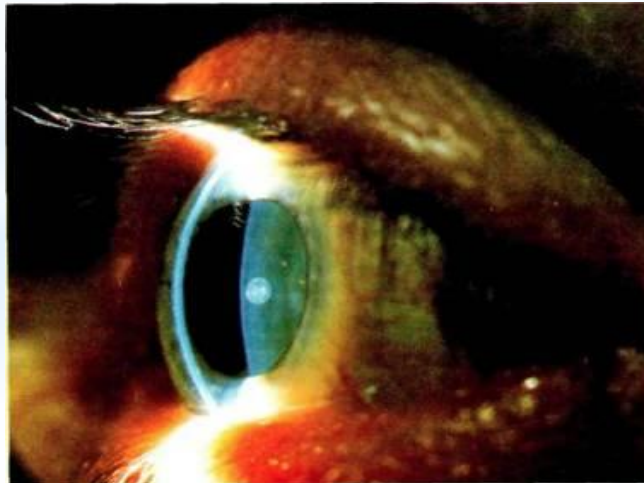
На выходе из глазного яблока волокна зрительного нерва просто **собираются в пучок**. Дойдя до НКТ, они расходятся и образуют своими окончаниями топографически упорядоченную проекцию. (в зрительном нерве **на пути от сетчатки к НКТ** эти волокна почти **полностью перепутываются, но в НКТ снова "находят 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

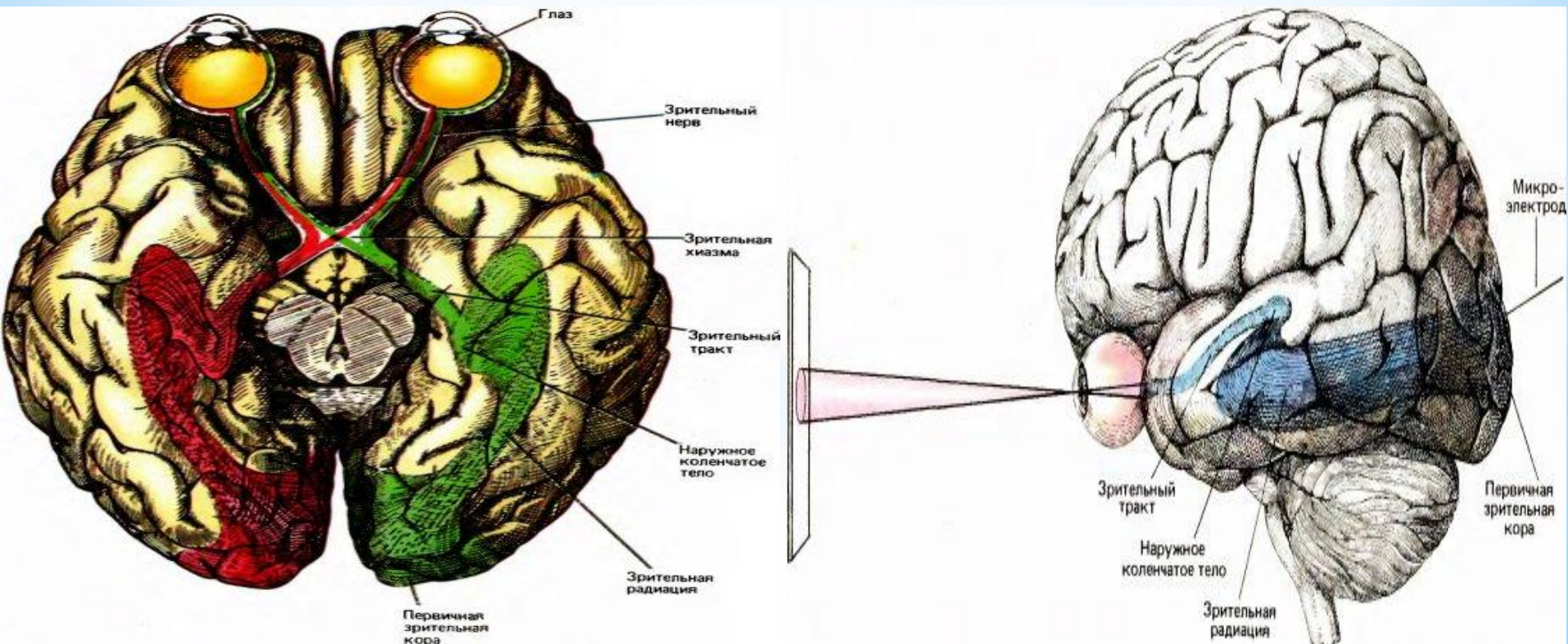
зрительный мир систематически отображен в структурах наружных коленчатых тел и коры. Однако в 50-х годах было неясно, что может означать такое отображение. В то время было еще не очевидно, что мозг обрабатывает получаемую информацию, преобразуя ее так, чтобы привести к более удобному для использования 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**



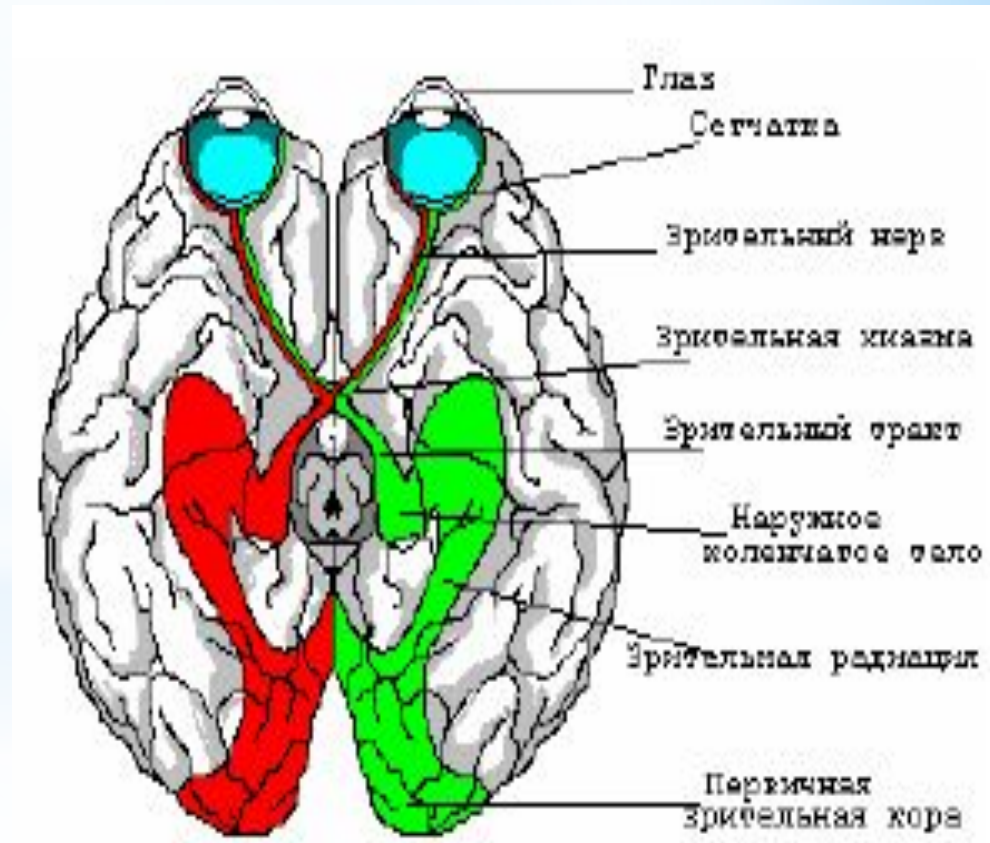
## Зрительные области мозга

**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.

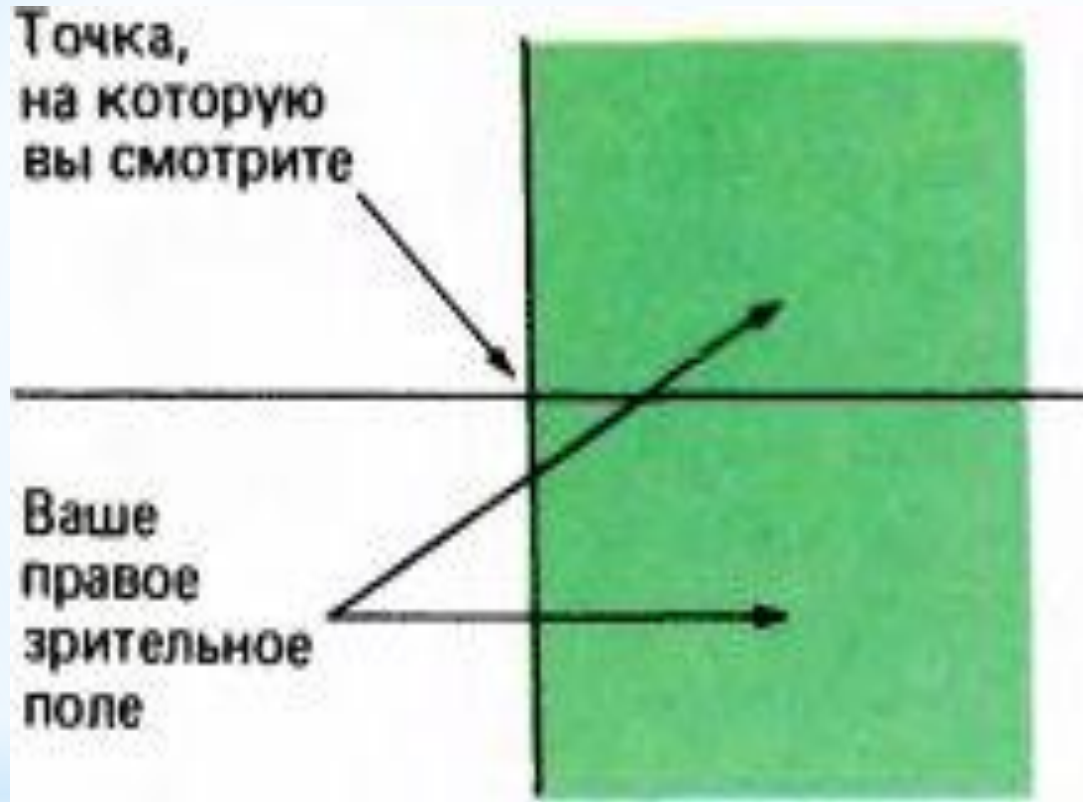




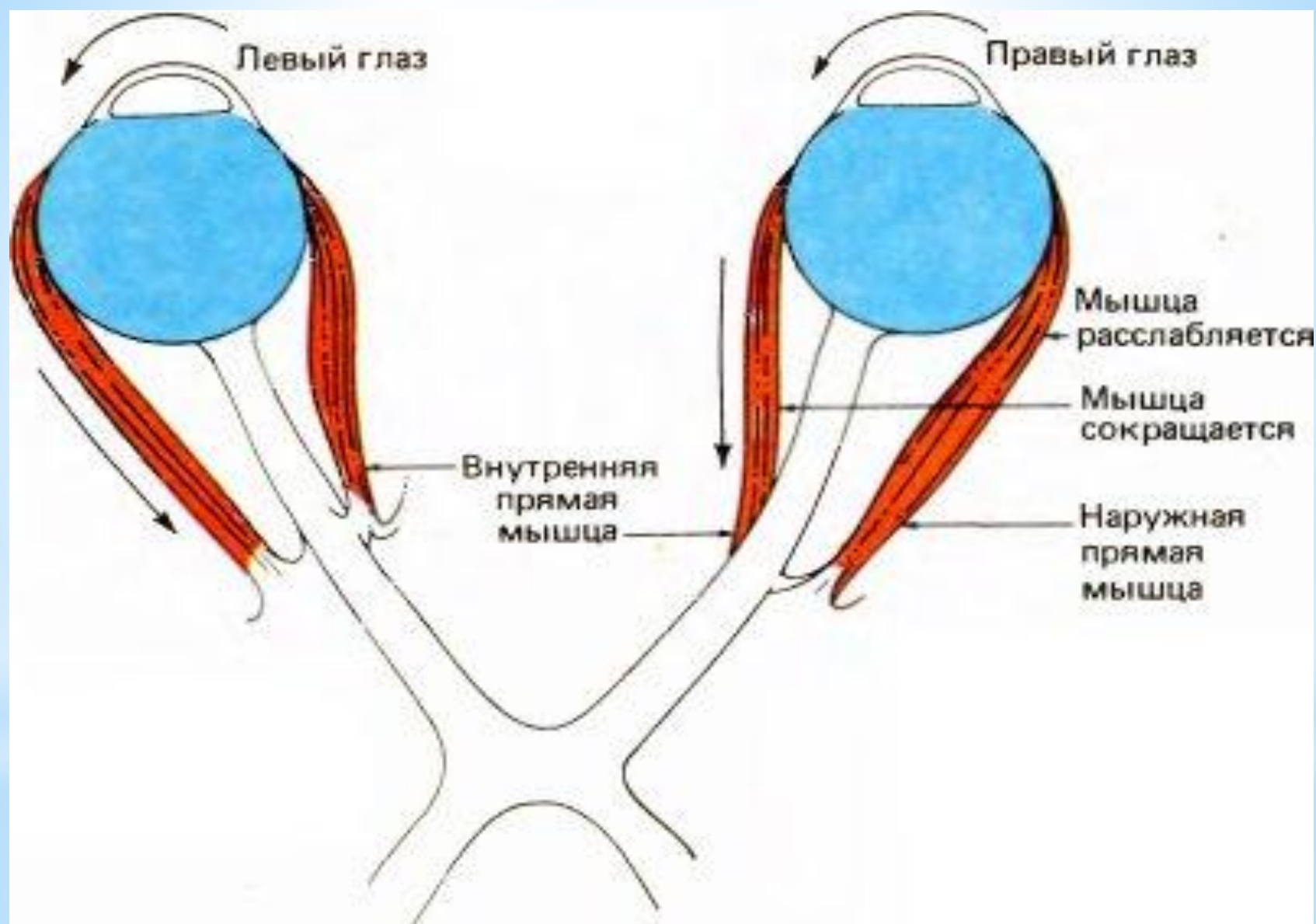
Волокна зрительного тракта от хиазмы идут в переключающие ядра каждого полушария, в область, называемую **наружное коленчатое тело**.

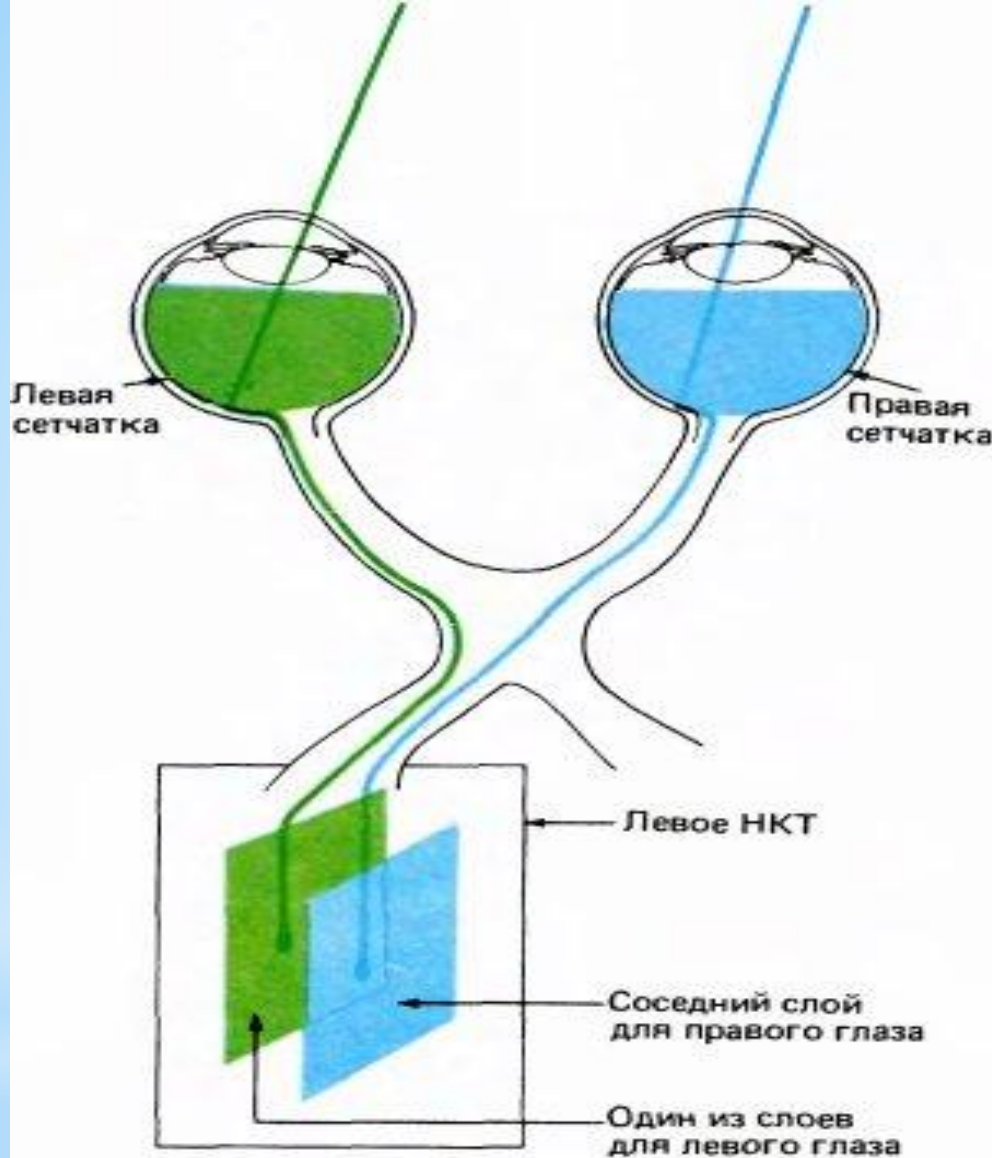


## Представительство правой и левой сторон в зрительном пути



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



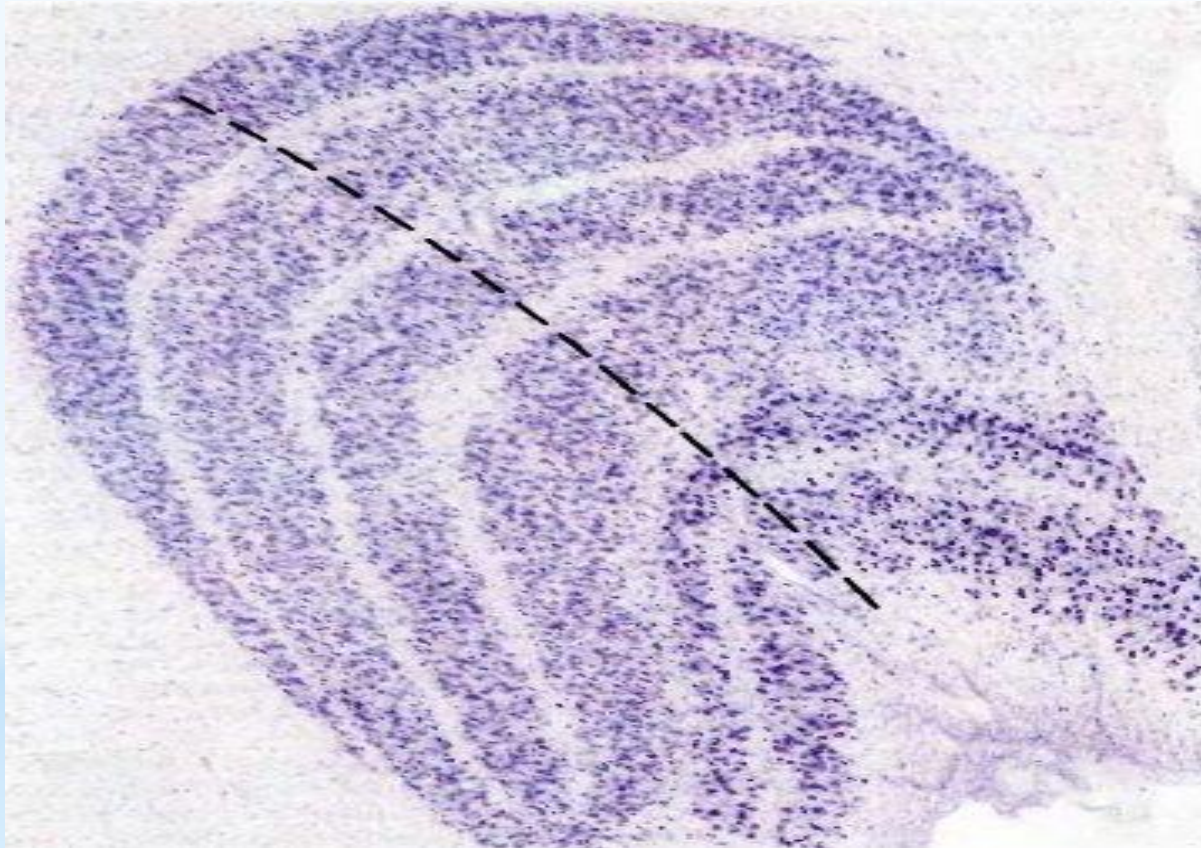


- \* **Наружное коленчатое тело** выглядит как состоящее из двух частей. Его подразделяют на **вентральные**, или **нижние**, **слои** и **четыре дорсальных**, или **верхних**, **слоя** (**вентральный** – расположенный ближе к брюшной стороне тела, **дорсальный** – к спинной стороне). Поскольку величина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

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».

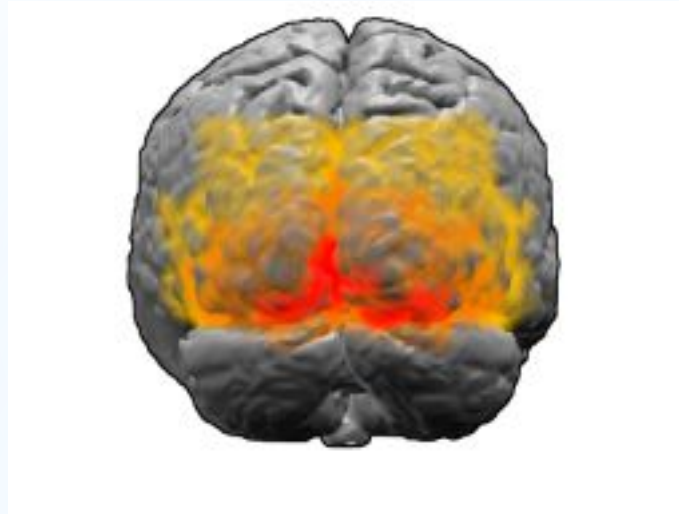
## Слоистая структура наружного коленчатого тела (НКТ)

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.



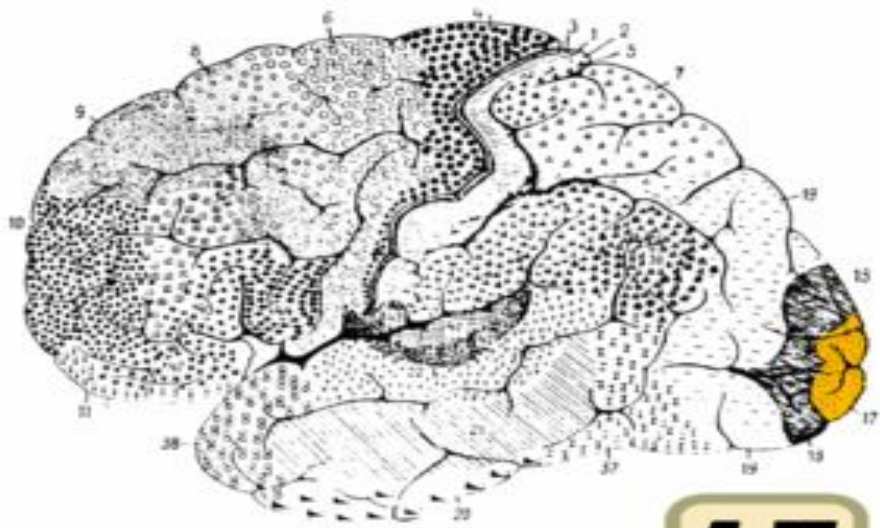
\* Рис. 6. Левое наружное коленчатое тело макака. Ясно видны шесть клеточных слоев. Срез сделан параллельно фронтальной плоскости; он специально окрашен для выявления тел нейронов (каждое из них выглядит как точка).

## Зрительная кора



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

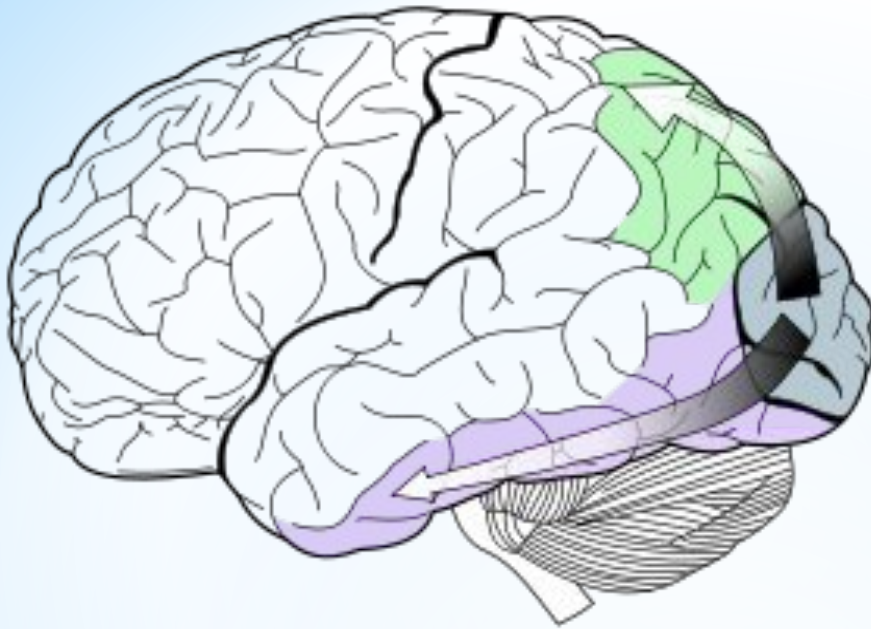
Области зрительной коры левого полушария получают сигналы от правой половины зрительного поля, правого полушария — от левой половины.



17



\* 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**).<sup>[2]</sup>

- 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.

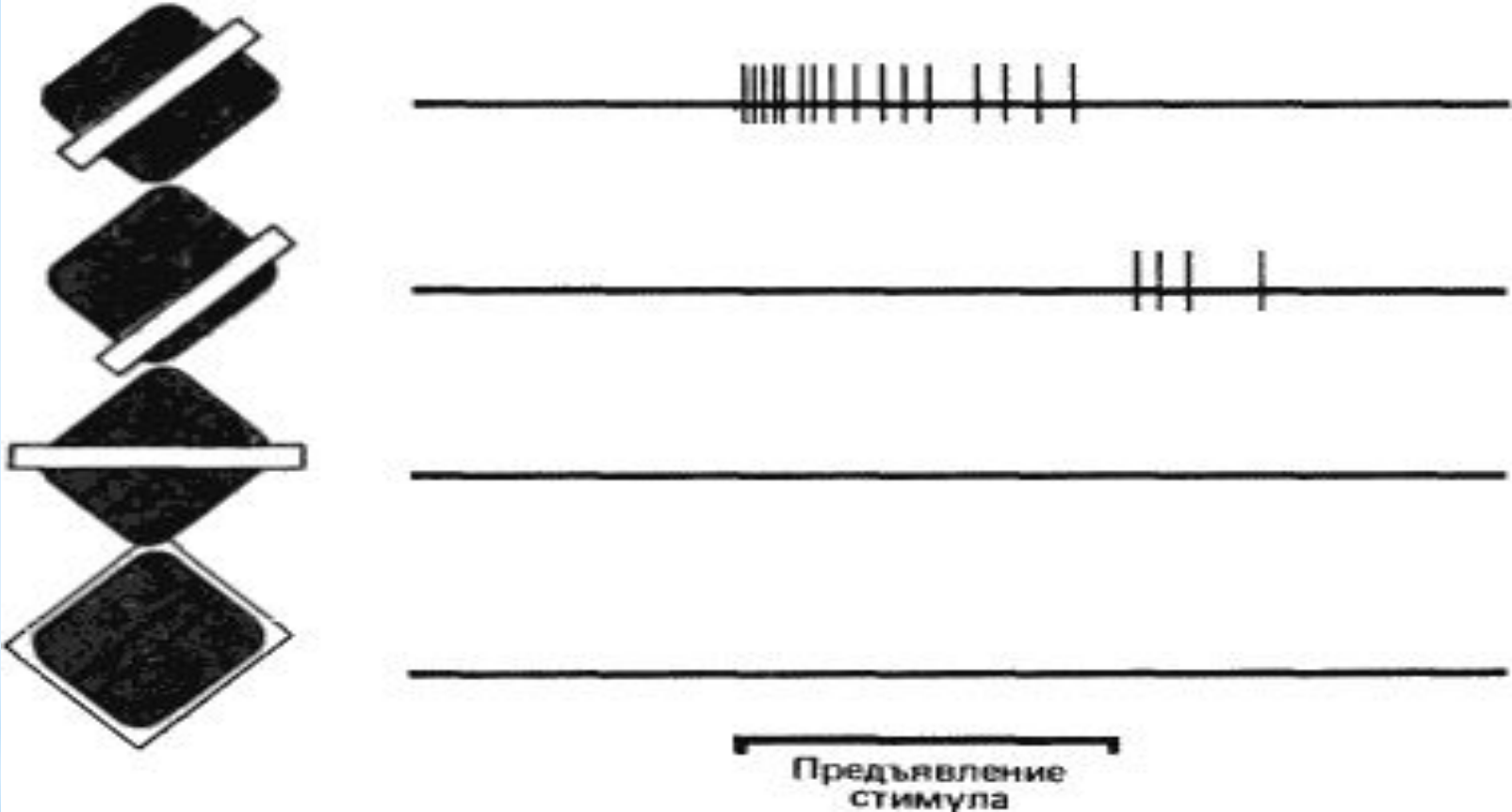
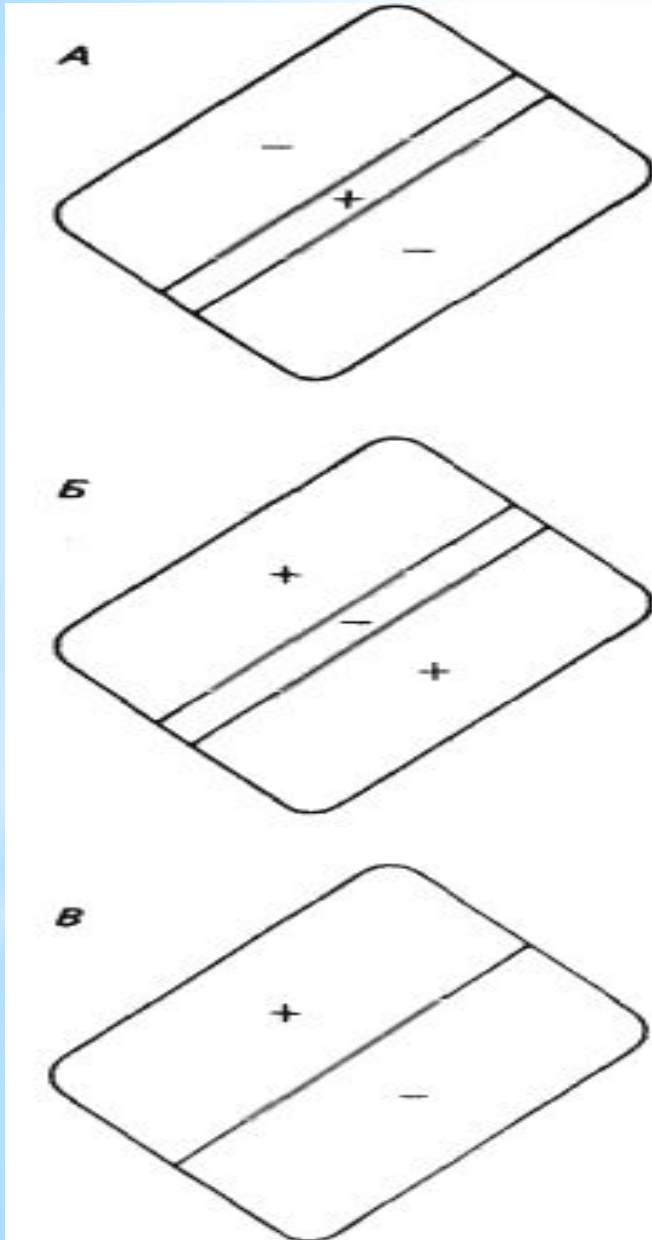


Рис. 10. Отрезком жирной линии внизу указан период (1 секунда), когда был включен стимул — светлая полоса. **В первом случае** (верхняя запись) показан ответ клетки на полосу оптимальных размеров, положения и ориентации. **Во втором случае** та же самая полоса покрывает только часть тормозной зоны (поскольку 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.

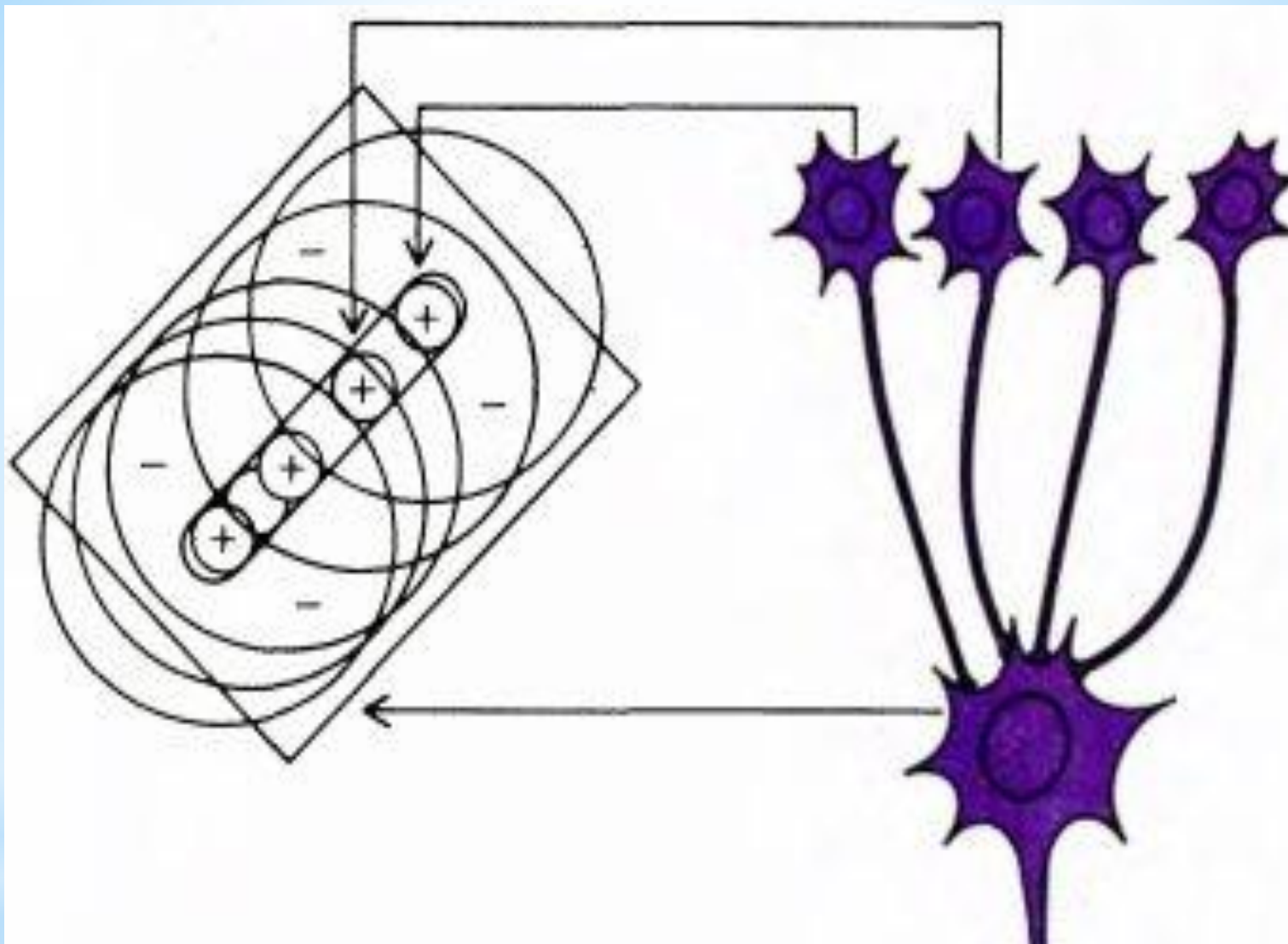
## Простые клетки



\*

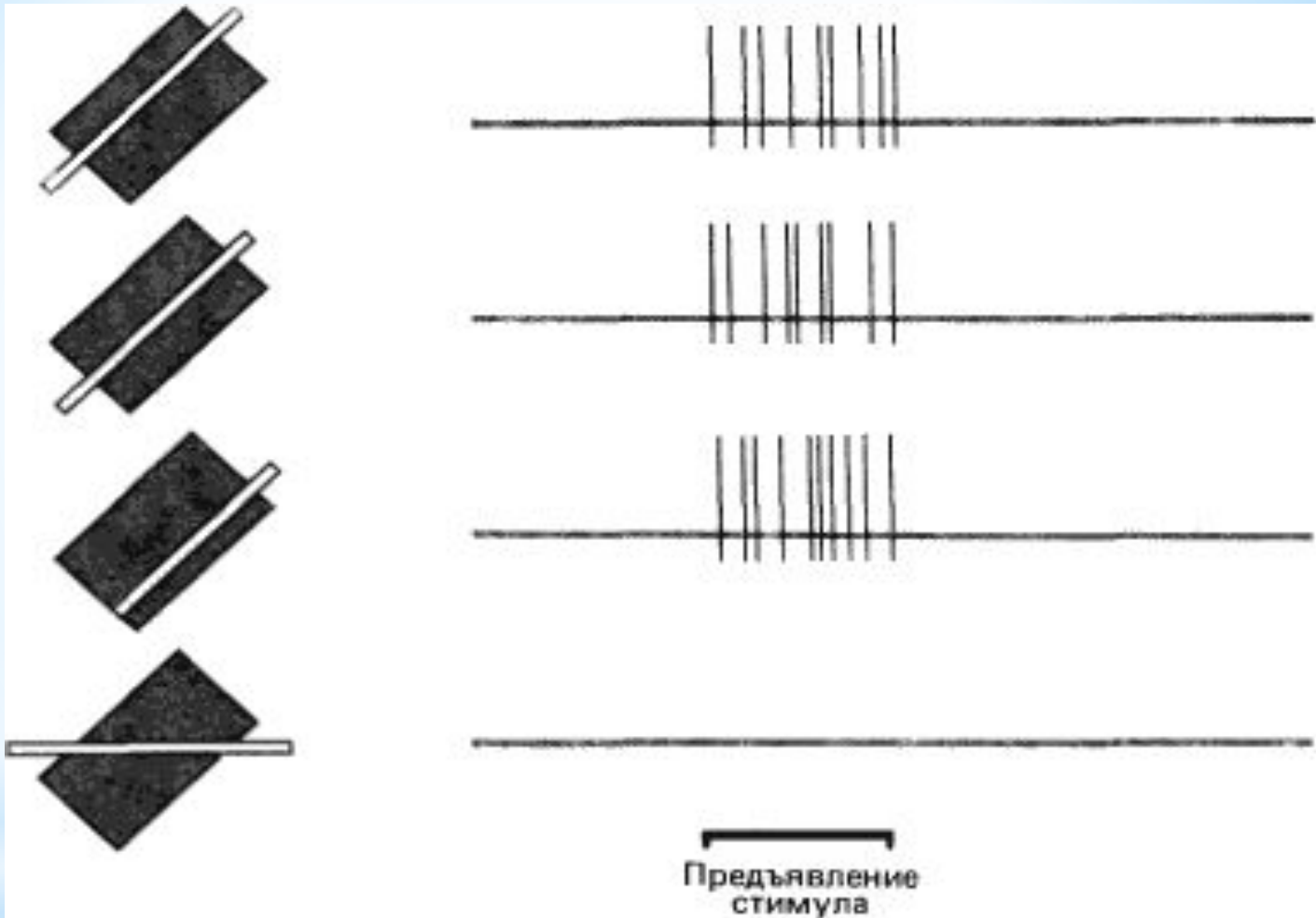
Рис. 11 Карты трех типичных рецептивных полей простых клеток. Оптимальными стимулами служили: для клетки А – светлая полоса против возбуждающей области (+); для клетки Б – темная линия, покрывающая тормозную зону (-); для клетки В – резкая граница «темное – светлое», совпадающая с границей между возбуждающей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

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



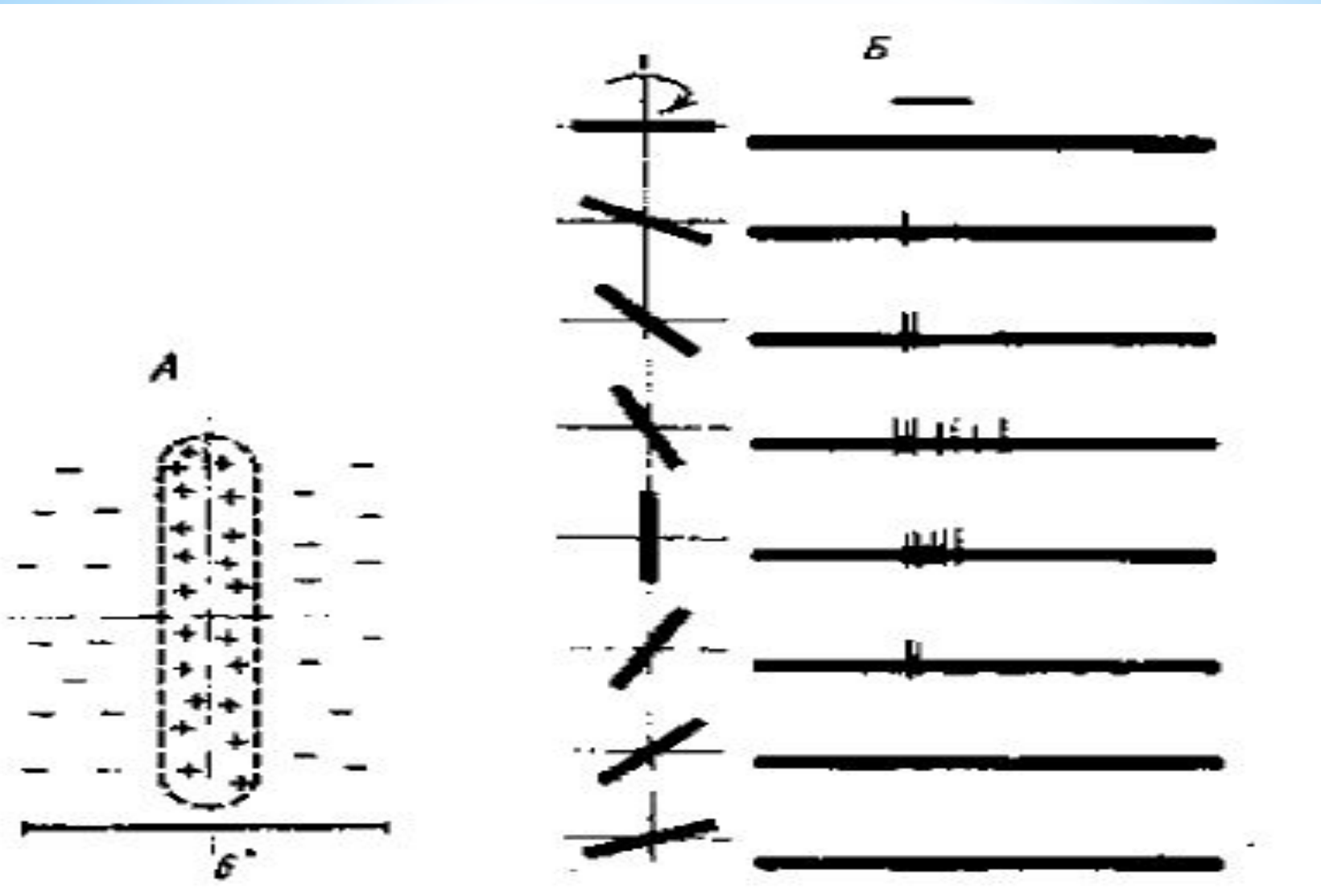
- \* Рис. 12. **Возможная схема связей, определяющих рецептивное поле простой клетки. Четыре клетки образуют возбуждающие синаптические связи с клеткой более высокого порядка.** Каждая из клеток низшего порядка имеет рецептивное поле с радиальной симметрией, возбуждающим центром и тормозной периферией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

## Сложные клетки

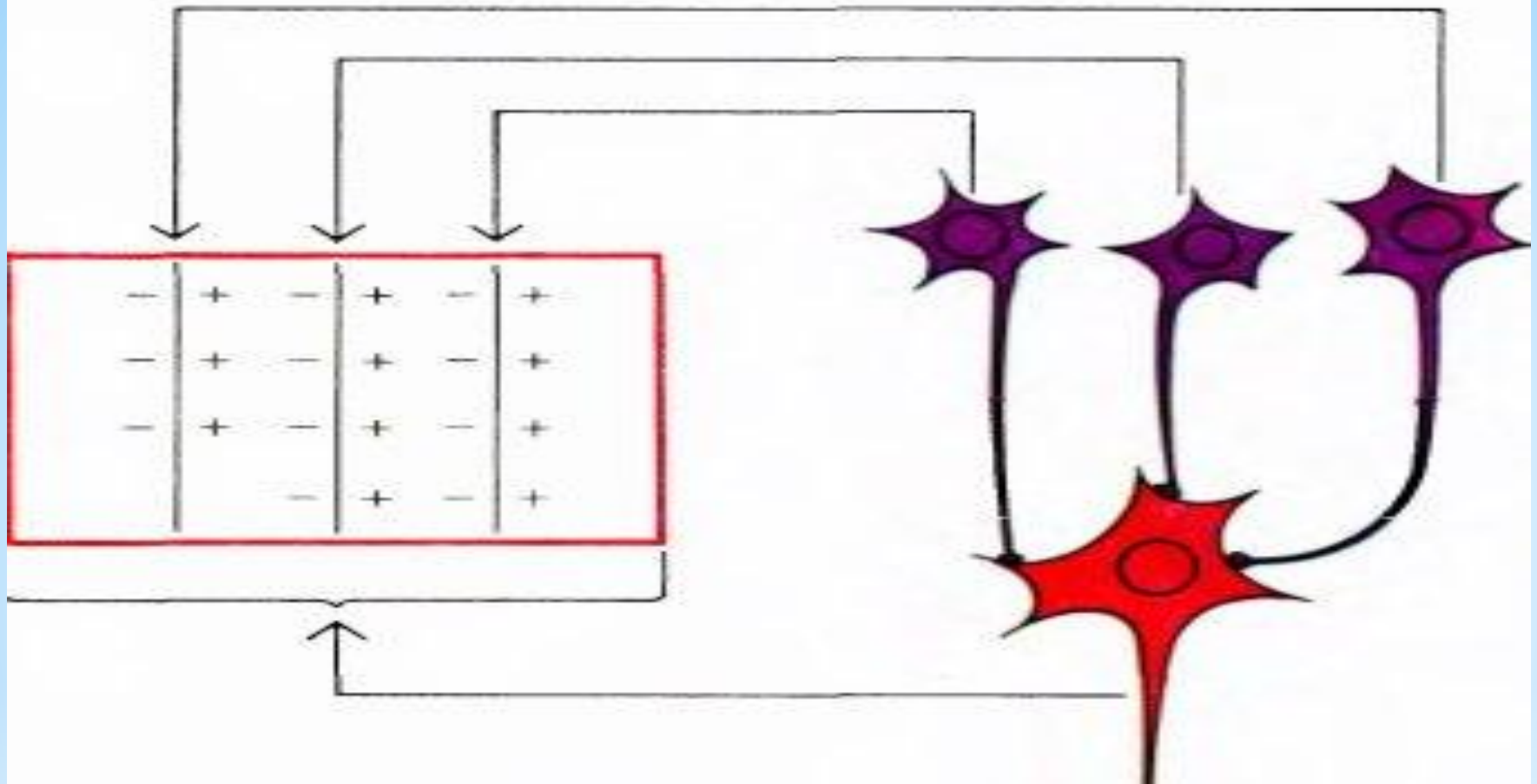


- \* Рис. 13. Длинная и узкая полоса света вызывает реакцию сложной клетки независимо от того, в каком месте рецептивного поля она предъявлена, если только ее ориентация оптимальна (три верхние записи). Если ориентация полосы отличается от оптимальной, клетка реагирует слабее или не отвечает вовсе (нижняя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

# Ответы клеток в коре



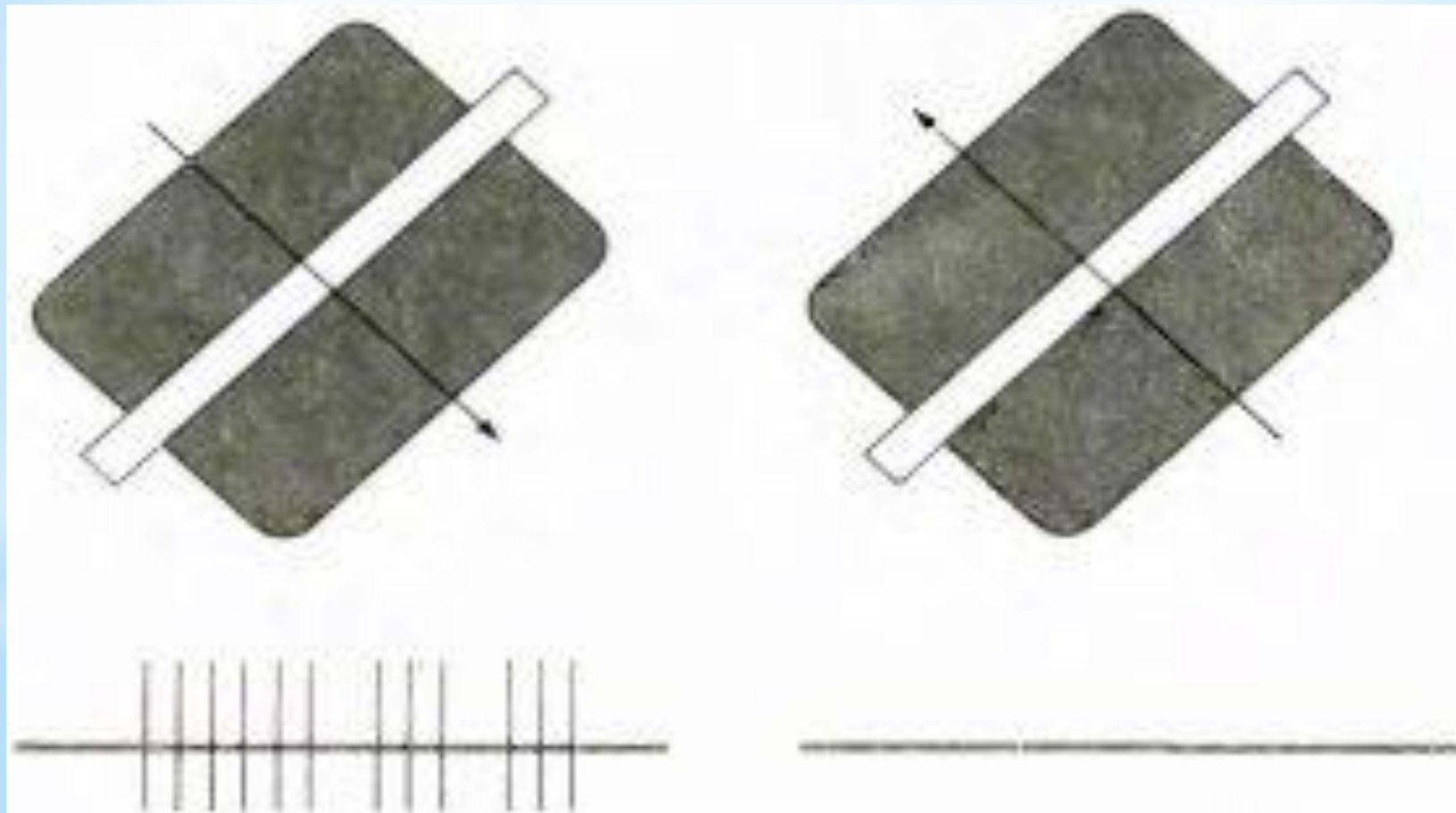
\* Рис. 14. Рецептивное поле нейрона зрительной коры мозга кошки (А) и **ответы** этого нейрона **на вспыхивающие в рецептивном поле световые полосы** разной ориентации (Б). А - **плюсами** отмечена возбудительная **зона рецептивного поля**, а **минусами** - две боковые **тормозные зоны**. Б - видно,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



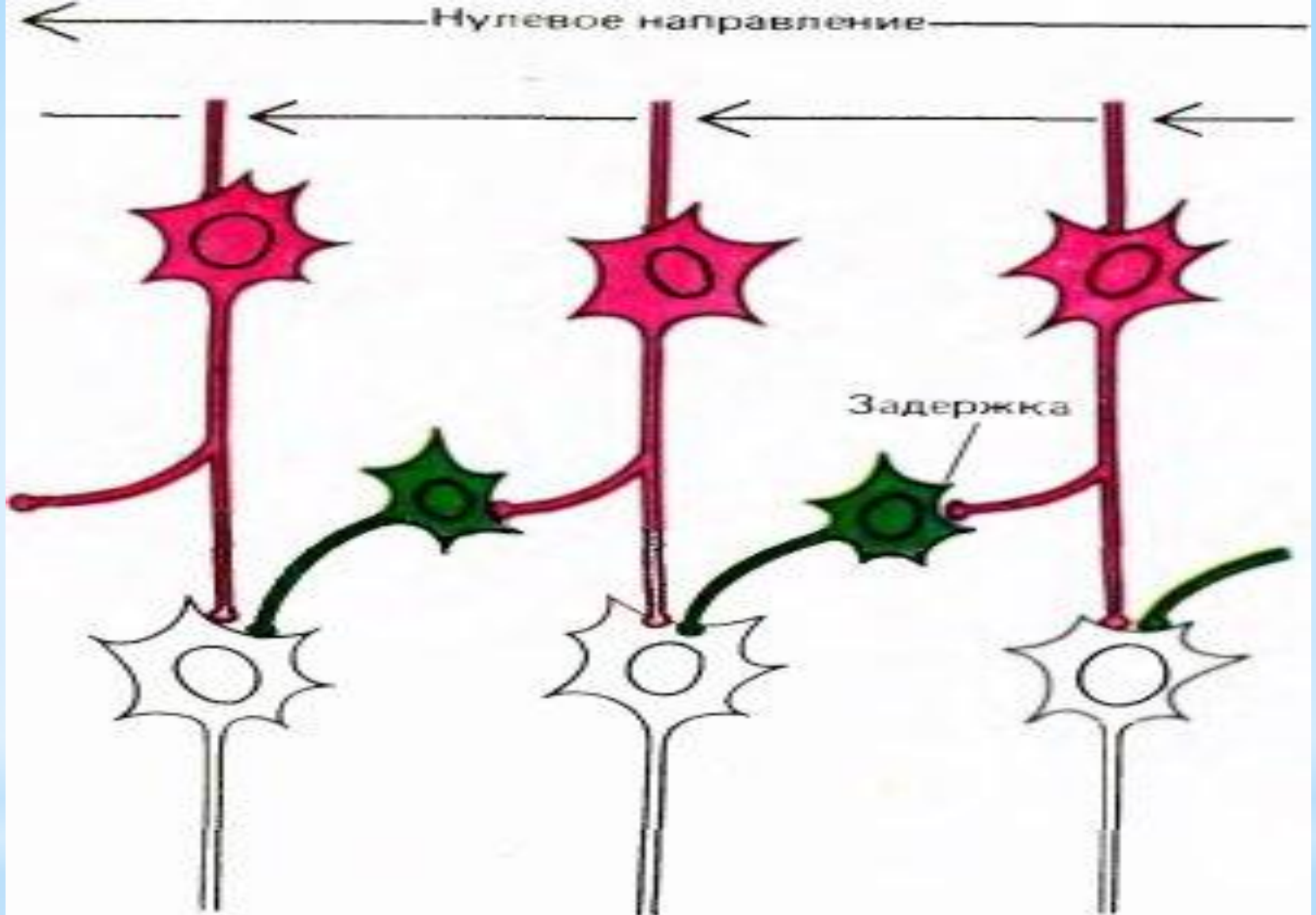
\* Рис 15. **Схема связей**, которая позволила бы объяснить наблюдаемые свойства **сложной клетки**. Мы предполагаем, что (как и на рис. 44) **к одной сложной клетке могут приходить возбуждающие сигналы от большого числа простых клеток** (здесь показаны **только три**). Каждая простая клетка наилучшим 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 чувствительности**. **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**.