

ВЛИЯНИЕ ЛОКАЛЬНОЙ ДИАСКЛЕРАЛЬНОЙ СТИМУЛЯЦИИ КРАЙНЕЙ И СРЕДНЕЙ ПЕРИФЕРИИ СЕТЧАТКИ НА ФОВЕАЛЬНУЮ КОНТРАСТНУЮ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ И ЦВЕТОРАЗЛИЧЕНИЕ

© 2018 г. Г. И. Рожкова^{1,*}, С. И. Рычкова¹, М. А. Грачева¹, А. В. Белокопытов¹, Е. Н. Иомдина²

¹ Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича, РАН,
Россия, 127051 Москва, Большой Каретный переулок, д. 19

² ФГБУ “Московский научно-исследовательский институт глазных болезней имени Гельмгольца”
Министерства здравоохранения Российской Федерации, Россия, 105062 Москва, Садовая-Черногрязская ул., 14/19

*E-mail: gir@iitp.ru

Поступила в редакцию 02.03.2018 г.

Для проверки гипотезы А.Л. Ярбуса об особой роли крайней периферии зрительной сетчатки в цветовосприятии сравнивали влияние локальной световой стимуляции крайней и средней периферии сетчатки сквозь склеру (диасклеральной стимуляции) на фовеальное зрение. Проведено две серии экспериментов: в первой серии оценивали влияние на контрастную чувствительность, во второй — на цветоразличение. В качестве тестовых стимулов использовали печатные ахроматические синусоидальные решетки и таблицы для проверки цветового зрения. Испытуемыми были шесть подростков 14–18 лет с нормальным цветовым зрением. Для корректного сравнения эффектов требовалось обеспечить идентичность стимуляции на уровне фоторецепторов в сравниваемых локусах периферии сетчатки. Поскольку выполнение прямых измерений на уровне фоторецепторов не представляется возможным, была проведена предварительная серия экспериментов, в которой для косвенной оценки реальной результирующей силы светового воздействия на фоторецепторы после прохождения света сквозь склеру и другие оболочки глаза к сетчатке была использована величина зрачковой реакции. В двух основных сериях экспериментов было обнаружено, что стимуляция крайней периферии сетчатки оказывает большее влияние на фовеальную контрастную чувствительность и цветоразличение, чем такая же стимуляция средней периферии. В условиях наших экспериментов наименьшие исходные значения порогового контраста регистрировались в диапазоне пространственных частот 1–4 цикл/град; диасклеральная стимуляция крайней периферии сетчатки приводила к повышению этих порогов в 6–15 раз, тогда как стимуляция средней периферии только в 3–6 раз. Негативное влияние на цветоразличение также было значительно сильнее выражено при стимуляции крайней периферии. Полученные данные свидетельствуют в пользу гипотезы А.Л. Ярбуса, но не могут рассматриваться как доказательство ее верности, так как допускают другие объяснения.

Ключевые слова: диасклеральная стимуляция, цветовая константность, зрачковая реакция, контрастная чувствительность, цветоразличение, крайняя периферия сетчатки, фовеальное зрение

DOI: 10.1134/S0235009218040108

ВВЕДЕНИЕ

В работах А.Л. Ярбуса неоднократно обсуждалась гипотеза об особой роли крайней периферии сетчатки в зрительном восприятии и приводились отдельные экспериментальные свидетельства в ее пользу (Ярбус, 1965; Ярбус, 1975а,б). Суть гипотезы состоит в том, что функция крайней периферии — это оценка характеристик освещения рассматриваемой сцены для обеспечения константности цветовосприятия во всем поле зрения. А.Л. Ярбус называл крайнюю периферию зрительной сетчатки *слепой*, считая, что достигающие ее световые лучи не вызывают обычных

зрительных ощущений. Согласно гипотезе А.Л. Ярбуса, на крайней периферии сетчатки изображения внешних предметов не формируются, а попадает туда только рассеянный свет. Во-первых, это часть света, поступающего в глаз через зрачок, но не участвующая в формировании сетчаточного изображения из-за того, что входной световой поток в какой-то степени неизбежно рассеивается внутриглазными структурами. Во-вторых, это свет, падающий на открытые части глазного яблока, окружающие радужку, и входящий до фоторецепторов сквозь склеру, сосудистую оболочку, пигментный эпителий и другие структуры глаза. Эти две составляющие рассеян-

ного света создают фоновую освещенность всего глазного дна и, в частности, — крайней периферии сетчатки. Фоновый свет накладывается на изображения объектов рассматриваемой сцены, создаваемые оптическим аппаратом глаза на всей площади сетчатки, кроме крайней периферии, где он является единственным действующим стимулом. Из этого следует, что все участки крайней периферии освещены одинаково и что спектральные характеристики попадающего на нее света достаточно адекватно отражают усредненные параметры светового потока, входящего в глаз. Данная особенность крайней периферии позволила А.Л. Ярбусу рассматривать ее как область, функция которой — производить оценку спектральных и яркостных параметров общего освещения сцены для обеспечения работы механизмов константности цветовосприятия. Согласно гипотезе А.Л. Ярбуса (Ярбус, 1976а, б, в; Ярбус, 1977а, б, в), реакции “цветовых приемников” на периферии сетчатки должны использоваться для нормирования соответствующих реакций по всей остальной ее площади в целях сохранения пропорций между реакциями, определяющими воспринимаемые цвета. Благодаря такой нормировке видимые цвета должны оставаться неизменными (константными) при не слишком больших изменениях освещения.

К сожалению, в работах А.Л. Ярбуса не было конкретизировано анатомо-физиологическое содержание используемого им понятия “цветовой приемник”: говоря о красно-, зелено- и синечувствительных приемниках зрительной системы человека, он подразумевал некие модули, реакции которых проявляются на психофизическом уровне. Постулировалось, что в каждой i -той точке видимого поля воспринимаемый цвет определяется тройкой чисел $\ln(a_{ri}/a_{ro})$, $\ln(a_{gi}/a_{go})$, $\ln(a_{bi}/a_{bo})$, вычисляемых по отношению реакций красного (a_{ri}), зеленого (a_{gi}) и синего (a_{bi}) приемников в данной точке и на крайней периферии (a_{ro} , a_{go} , a_{bo}). Для проверки своей гипотезы А.Л. Ярбус использовал засветы периферии сетчатки кольцевыми или локальными стимулами, проецируемыми на поверхность глазного яблока за пределами роговицы. Такие засветы должны были менять периферические “нормировочные” знаменатели желаемым образом и вызывать определенные предсказуемые изменения в восприятии тестовых стимулов. К примеру, увеличение попадающего только на периферию сетчатки белого света (без изменения стимулов в тестовом поле) должно было приводить к потемнению всего видимого поля, а стимуляция периферии красным светом должна была приводить к смещению всех воспринимаемых цветов в сине-зеленую сторону. К сожалению, в соответствующих публикациях нет четких и однозначных количественных результатов. Это

связано как с методическими трудностями постановки такого рода экспериментов, так и с игнорированием А.Л. Ярбусом того обстоятельства, что предложенная им простая модель не может быть ответственной за весь процесс зрительного восприятия. Рассматриваемая гипотеза не учитывает множества экспериментальных фактов, обусловленных реальными свойствами наблюдаемых сцен и анатомо-физиологическими особенностями глаза и зрительных отделов мозга, которые заставляют признать, что в обеспечение константности цветовосприятия вносит вклад целый ряд механизмов разной сложности на нескольких уровнях зрительного процесса, вплоть до когнитивного.

В контексте полученного после работ А.Л. Ярбуса огромного объема экспериментальных данных и результатов компьютерного моделирования зрительного восприятия человека модель А.Л. Ярбуса может рассматриваться только как один из механизмов нижнего уровня, но это не делает ее менее интересной. Более того, если предполагаемая функция крайней периферии будет достоверно показана, встанут вопросы определения нейронных путей и сферы действия рассматриваемого механизма и его взаимоотношений с другими механизмами.

Многие экспериментальные данные А.Л. Ярбуса не были воспроизведены другими исследователями, а принципиальные утверждения не были проверены из-за того, что в большей части своих экспериментов он использовал сложную методику стабилизации сетчаточных изображений при помощи присоски, устанавливаемой на глаз (Ярбус, 1965).

Цель настоящей работы — получение достоверных и достаточно легко воспроизводимых количественных данных, демонстрирующих особую роль крайней периферии сетчатки без использования присосок и других уникальных устройств, затрудняющих проверку экспериментальных результатов.

В основу методического подхода был положен вышеупомянутый прием проецирования световых стимулов на поверхность глазного яблока, который ранее уже применялся, но не слишком успешно, в работах по исследованию крайней периферии, как самим А.Л. Ярбусом (Ярбус, 1975а,б, 1977а), так и другими исследователями (Shouten, Ornstein, 1939; Fry, Alpern, 1953). Мы условно называем такую стимуляцию *диасклеральной*, поскольку А.Л. Ярбус использовал для нее выражения “засвет склеры” и “засвет глаза через склеру”, игнорируя то обстоятельство, что проецируемый на поверхность глаза свет на своем пути к фоторецепторам проходит не только сквозь склеру, но и сквозь другие оболочки и структуры глаза. Приводимые в опубликованных

работах конкретные детали реализации метода диасклеральной стимуляции свидетельствуют о целом ряде недостатков, мешавших авторам получать надежные и воспроизводимые результаты. Используемая нами модификация метода представляется легко реализуемой в других лабораториях, удобной и весьма перспективной.

МЕТОДИКА

Проведенное исследование включало три серии экспериментов: предварительную и две основных. Целью предварительных экспериментов была оценка относительной интенсивности диасклеральных стимулов на уровне фоторецепторов при действии света на разные участки поверхности глаза. Эти эксперименты условно можно назвать калибровочными. Основные эксперименты были посвящены исследованию влияния диасклеральной стимуляции крайней и средней периферии сетчатки на контрастную чувствительность и цветоразличение.

Испытуемые. Испытуемыми во всех сериях экспериментов были подростки 14–18 лет с нормальным цветовым зрением; в каждой серии экспериментов участвовало не менее шести человек. Для пробных прикидочных измерений привлекали сотрудников ИППИ РАН и других взрослых испытуемых, проявивших интерес к проводимым исследованиям.

Эксперименты проводили с соблюдением требований Хельсинкской конвенции.

Общая схема проведения измерений. Эксперименты проводили по единой схеме в кабинете со средней освещенностью 300 лк. Общей для всех серий экспериментов была система локальной диасклеральной стимуляции, в которой источником света служила офтальмологическая щелевая лампа XCEL 255 фирмы Reichert. Испытуемого помещали на место пациента. Используя имеющиеся регулировки, на поверхности глаза испытуемого в разных точках вдоль горизонтального меридиана фокусировали световые полосы размером 1 мм по горизонтали и 3 мм по вертикали. Освещенность поверхности глаза в области локального засвета составляла около 18000 лк. Для оценки освещенности использовали спектрофотометр Eye One Pro фирмы X-Rite.

Локальный засвет височной и носовой половин поверхности глаза проводили при открытых веках (открытой глазной щели) в два этапа (рис. 1): стимуляцию височной половины — в условиях поворота глаза к носу (а), а стимуляцию носовой половины — в условиях поворота глаза к виску (б). Точки проецирования локальных световых стимулов на дугу горизонтального меридиана от лимба — границы роговицы, совпадающей с границей радужки, до кантуса — угла глазной щели,

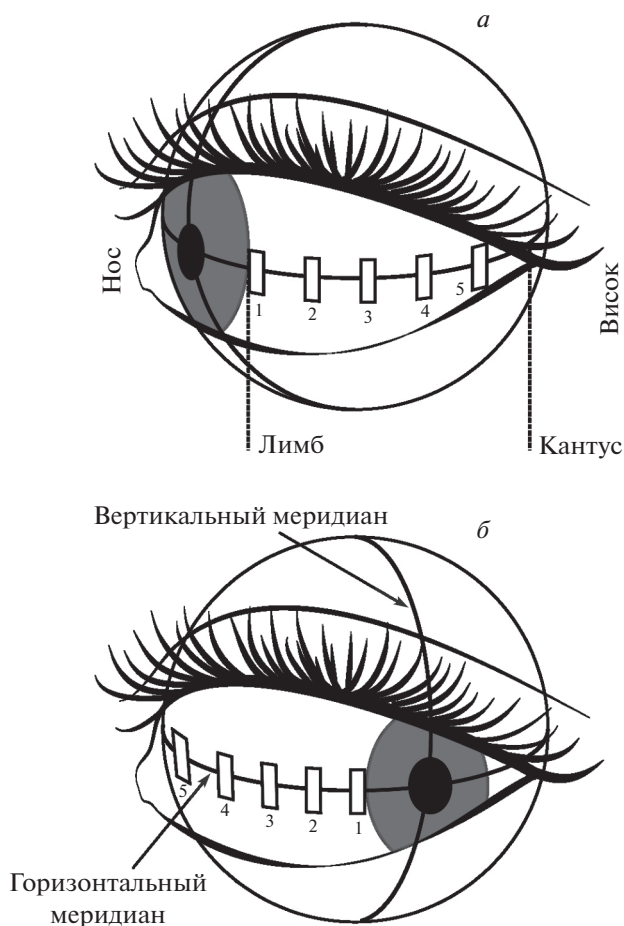


Рис. 1. Схема диасклеральной стимуляции, показывающая использованные в экспериментах позиции локальных световых стимулов на дуге горизонтального меридиана глаза от лимба до кантуса при повороте глаза к носу (а) и к виску (б).

размещали равномерно. Длина этой дуги варьировала у разных испытуемых в интервале 13–14 мм на носовой половине глаза и 14–15 мм — на височной половине. Обычно для проведения измерений использовали пять позиций: непосредственно у лимба и кантуса и в трех промежуточных точках. Существенные детали постановки каждой серии экспериментов приведены ниже.

Калибровочные эксперименты. Для корректного сравнения изучаемых эффектов требовалось обеспечить идентичность стимуляции на уровне фоторецепторов в сравниваемых локусах периферии сетчатки. К сожалению, неинвазивных способов измерить интенсивность света, дошедшего сквозь склеру и другие оболочки глаза до сетчатки при проецировании светового пятна на поверхность глаза, в настоящее время не существует. По этой причине проведение прямых измерений на уровне фоторецепторов не представлялось возможным, и нам пришлось сделать косвенные

оценки реальной результирующей силы светового воздействия на фоторецепторы на основе величины зрачковой реакции. Ее оценивали по фотографиям зрачка в исходном состоянии (в отсутствие диасклеральной стимуляции) и в условиях проецирования светового пятна на поверхность глаза.

Оценка контрастной чувствительности. В качестве фовеальных тестовых стимулов в этой серии экспериментов использовали печатные ахроматические (в градациях серого) синусоидальные решетки с пространственными частотами (ПЧ) в диапазоне 0.5–16 цикл/град и контрастом 0–50%. Образцы для изготовления решеток были взяты из книги (Рожкова, Токарева, 2001). Решетки предъявляли с расстояния 40 см в круглом окне диаметром 3 см, вырезанном в сером картонном листе, светлота которого соответствовала уровню средней светлоты решеток. Угловой размер стимулов составлял 4.35°. Задача испытуемого состояла в том, чтобы отличить решетку от однородного серого поля. Используя последовательно семь решеток с разными ПЧ и переходя в каждом случае от больших значений контраста к малым и обратно, для каждой ПЧ фиксировали минимальный контраст, при котором испытуемый еще успешно справлялся с задачей. Измерения проводили в условиях локальной диасклеральной стимуляции периферии сетчатки и в ее отсутствие.

Оценка цветоразличения. Для оценки цветоразличения использовали тестовые таблицы из приложения IV к книге Е.Б. Рабкина (1971), которые содержали наборы цветных кружков разного размера малой (таблица 1б), средней (таблица 2б) и высокой (таблица 3б) насыщенности. Используемые в каждой из трех таблиц цвета кружков – красный, желтый, зеленый и синий. Цветные кружки размещены в таблицах на черном фоне и скомпонованы по размеру в четыре горизонтальных ряда. От верхнего ряда к нижнему диаметр кружков увеличивается: 2; 4; 6; 8 и 10 мм. В ходе эксперимента тестовая таблица располагалась на расстоянии 40 см от глаза испытуемого, так что угловые размеры кружков возрастали при переходе от верхнего ряда к нижнему с 0.29 до 1.43°. Каждый кружок предъявляли испытуемому по отдельности, используя непрозрачную черную маску с отверстием диаметром 15 мм, накладываемую на таблицу и перемещаемую от кружка к кружку. Испытуемый должен был называть воспринимаемый цветовой тон тестового стимула, выделяемого экспериментатором из таблицы при помощи такой маски, которая закрывала остальное тестовое изображение в процессе исследования.

Тесты предъявлялись по очереди правому и левому глазу испытуемого в отсутствие диасклерального засвета сетчатки и в условиях локальной

стимуляции двух областей носовой либо височной поверхности глазного яблока. Тестируемый глаз и позиция стимула выбирались в случайном порядке. Таким образом, для каждого испытуемого на одной таблице проводилось 10 серий измерений (без диасклеральной стимуляции и при четырех позициях стимула на левом глазу и правом глазу).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты трех серий проведенных нами экспериментов представлены ниже в соответствующих разделах. Предваряя их подробное описание, следует отметить, что использованная нами методика позволила получить четкие данные для ответа на вопрос об особенностях крайней периферии сетчатки. В основных сериях экспериментов было обнаружено, что локальная диасклеральная стимуляция крайней периферии оказывает значительное влияние на фовеальную контрастную чувствительность и цветоразличение. Однако оказалось, что и стимуляция средней периферии сетчатки тоже оказывает аналогичное, хотя и меньшее, влияние. Это может свидетельствовать скорее о количественных, чем о качественных различиях между крайней периферией и другими зонами сетчатки в отношении участия в механизмах цветовосприятия. Единственным подтвержденным принципиальным отличием крайней периферии от остальной части сетчатки пока является ее “слепота”: при идентичной локальной диасклеральной стимуляции крайней и средней периферии сетчатки в первом случае у испытуемых не возникает никакого видимого образа, а во втором случае – в поле зрения появляется светящийся объект, позиция которого соответствует координатам засвета. По этой причине термин “слепая сетчатка”, употребляемый А.Л. Ярбусом для крайней периферии, можно считать оправданным, а сопоставление свойств этой области и изучаемых большинством исследователей областей “зрячей сетчатки” – весьма актуальным.

Однако следует принимать во внимание, что морфологи употребляют термин “слепая сетчатка” в другом смысле: они обозначают этим термином незрительную часть оболочки глаза, являющуюся anteriорным продолжением зрительной сетчатки, но лишенную фоторецепторного и других слоев, способных обеспечить зрительные функции (Панова и др., 2018). Физиологи и нейрофизиологи, занимающиеся исследованием зрения, под крайней периферией сетчатки понимают именно зрительную часть сетчатки, расположенную posteriорнее *ora serrata* (Maggiore, 1924; Pikler, 1931; Polyak, 1941; Brændstrup, 1948; Lia et al., 1987; Fernald, 1988; Williams, 1991; Mollon et al., 1998; Dacey, 2000; To et al., 2011). В связи с этим, во избежание недоразумений “слепую сет-

чатку” А.Л. Ярбуса лучше называть слепой зоной зрительной сетчатки.

Предварительная серия калибровочных экспериментов

Если бы оболочка глаза была однородной, в специальной калибровке диасклеральных стимулов не было бы необходимости: световые стимулы, проецируемые на поверхность глаза, доходили бы до фоторецепторного слоя, ослабляясь по интенсивности и изменяясь по спектральному составу в одинаковой степени во всех точках. Однако слои, составляющие оболочку глаза, неоднородны (рис. 2). В первую очередь это касается основной опорной оболочки – склеры (а), толщина которой существенно возрастает (от 0.3 до 1.0 мм) при переходе от лимба к заднему полюсу глаза (Башкатов и др, 2010; Иомдина и др, 2015; Donders, 1877), и сосудистой оболочки (б), которая представляет собой сложную сеть с крупными узловыми образованиями и разреженными участками (Морозов, Яковлев, 2010; Weiter, Ernest, 1974; Roh et al., 2007). Более того, на некотором расстоянии от лимба к главному яблоку крепятся сухожилия наружных глазных мышц и тенонова оболочка (а). Все эти структуры неизбежно влияют на то, в каком виде диасклеральный стимул доходит до фоторецепторов, и насколько он ослабляется. К сожалению, получить точное представление о том, как выглядит стимульное пятно на уровне фоторецепторов, практически невозможно.

Однако оказалось, что можно сравнить эффективность действия диасклеральных стимулов в разных участках поверхности глаза по величине вызываемой ими зрачковой реакции. Результаты соответствующих экспериментов представлены на рис. 3 и 4. На рис. 3 для примера приведены фотографии глаза одного из испытуемых в отсутствие и при наличии диасклеральной стимуляции, а на рис. 4 – графики, отражающие зависимость величины зрачковой реакции от позиции стимула на поверхности глаза (усреднение по данным шести испытуемых для левого и правого глаза). Когда стимул проецировали на область, примыкающую к лимбу, величина зрачка не менялась или менялась незначительно. Это естественно, поскольку здесь под оболочкой глаза нет фоторецепторов: граница зрительной части сетчатки отстоит от лимба на несколько миллиметров. К сожалению, числовых данных по границам сетчатки у подростков мы не нашли, но можно думать, что они не слишком отличаются от взрослых, поскольку рост глаза к подростковому возрасту практически заканчивается. Что касается взрослых, то имеющиеся в литературе данные разных авторов различаются довольно существенно: для расстояния от лимба до *ora serrata*

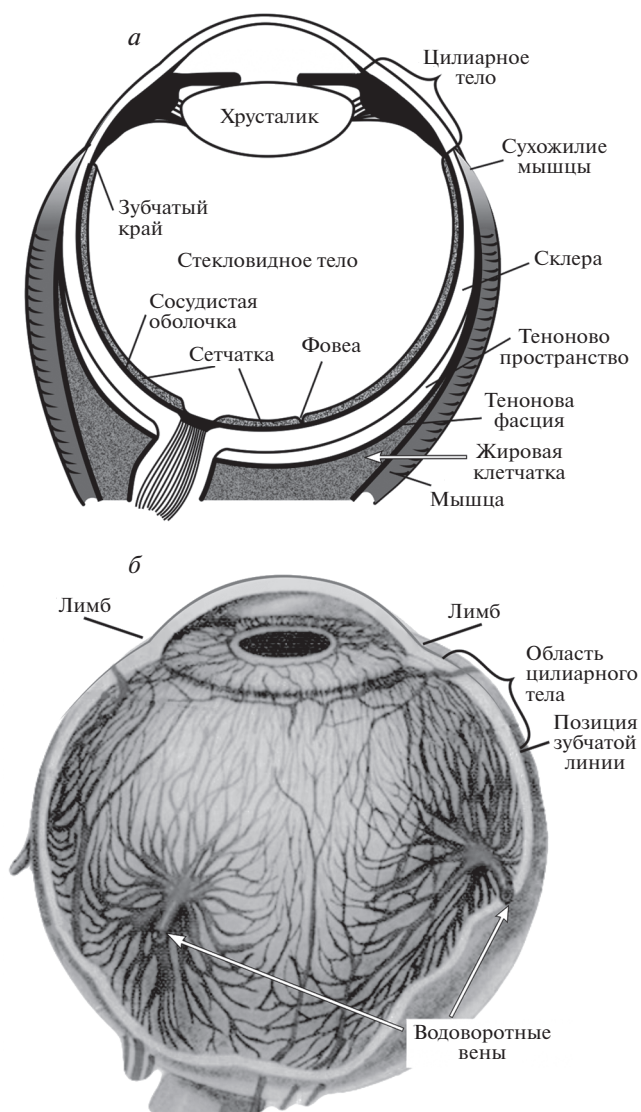


Рис. 2. Оболочки глазного яблока и другие структуры, сквозь которые диасклеральный световой стимул проходит на пути от поверхности глаза к фоторецепторам.

а – сечение глазного яблока по горизонтальному меридиану;

б – структура сосудистой оболочки глаза.

(зубчатой линии – границы зрительной сетчатки) в носовой половине глаза приводимые значения варьируют в интервале 4.6–7.0 мм, а в височной половине – в интервале 5.6–8.0 мм (см. обзор: Рожкова и др., 2016). При перемещении стимульного пятна от лимба к кантусу (от позиции 1 к позиции 5 на графиках) обычно выделялись две области наибольших и примерно равных реакций (сужения зрачка) – вблизи точек 2 и 4. Первая из этих точек располагается над областью стыка цилиарного тела и зрительной сетчатки, т.е. над крайней периферией

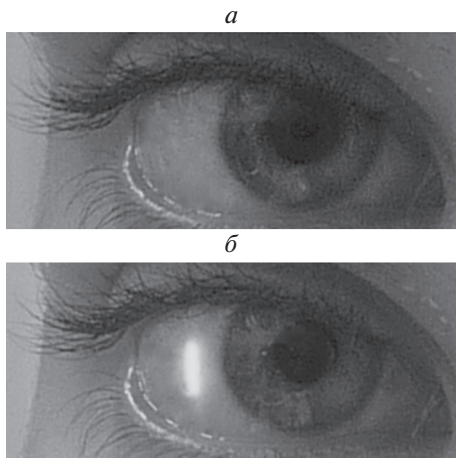


Рис. 3. Пример зрачковой реакции на диасклеральную стимуляцию: фотографии правого глаза одного из испытуемых в отсутствие стимуляции (*а*) и при проецировании локального светового стимула на височную поверхность глаза (*б*).

сетчатки, а вторая попадает в среднюю периферию сетчатки. Именно эти пары позиций и были использованы нами для выявления особенностей крайней периферии на основе сравнительного анализа влияния диасклеральной стимуляции разных областей сетчатки на восприятие тестовых стимулов. К сожалению, гарантировать точную идентичность диасклеральной стимуляции в выбранных позициях не представлялось возможным из-за наличия у испытуемых существенных индивидуальных особенностей анатомии глаза и окружающих структур. Тем не менее в основных сериях экспериментов качественные различия между результатами, получаемыми в сравниваемых точках, у всех испытуемых были очевидны и однозначны.

Дополнительно следует отметить, что перемещение диасклерального стимула от лимба в область зрительной сетчатки по носовой или височной части горизонтального меридиана глаза сопровождалось в позициях 3–5 появлением видимого образа – светящегося объекта, локализованного в противоположной половине поля зрения и становящегося ярче с приближением к центру сетчатки. Другими словами, диасклеральный стимул интерпретировался зрительной системой как проекция некоторого объекта, находящегося во внешнем пространстве. Воспринимаемый цвет этого виртуального объекта был желто-оранжевым, что объясняется прохождением света после склеры через сеть кровеносных сосудов. Более детально рассмотрению изменения характеристик светового стимула на пути от поверхности глаза к фоторецепторам будет посвящена отдельная работа.

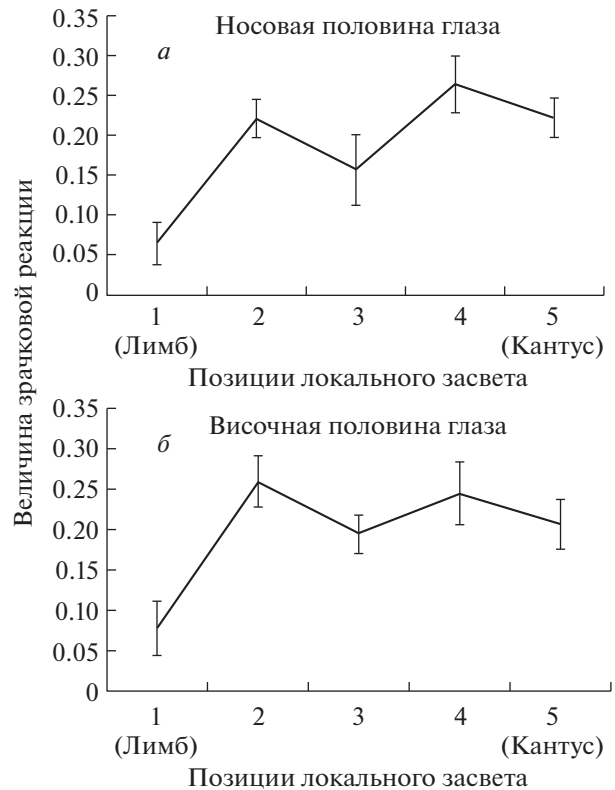


Рис. 4. Зависимость величины зрачковой реакции на диасклеральную стимуляцию от позиции стимула на поверхности глаза для носовой (*а*) и височной (*б*) половины глазного яблока. Усреднение по данным шести испытуемых для левого и правого глаза.

По оси абсцисс – номер позиции стимула; по оси ординат – величина зрачковой реакции, вычисленная как отношение разности диаметров зрачка до и во время стимуляции к исходному диаметру.

Оценка контрастной чувствительности

Результаты проведенной нами сравнительной оценки влияния диасклеральной стимуляции крайней и средней периферии сетчатки на контрастную чувствительность в центре поля зрения представлены на рис. 5.

Здесь приведены усредненные значения пороговых контрастов, полученные для шести испытуемых (12 глаз) при тестировании синусоидальными решетками разной ПЧ, предъявлявшимися в центре поля зрения в отсутствие диасклеральной стимуляции и в условиях проецирования локальных световых стимулов на поверхность глазного яблока в области крайней и средней периферии сетчатки в носовой и височной половине. На приведенных графиках нижние кривые соответствуют исходному состоянию – отсутствию диасклеральной стимуляции, средние кривые – стимуляции средней периферии сетчатки, а верхние – стимуляции крайней периферии. Из рис. 5 видно, что диасклеральная стимуляция приводила к за-

метному повышению значений порогового контраста на всех ПЧ, причем засвет крайней периферии действовал сильнее, чем засвет средней периферии сетчатки. У всех испытуемых результаты оказались схожими, но выраженность влияния диасклерального засвета варьировала, что, по-видимому, определяется анатомическими особенностями глаз, учет которых требует дополнительного предварительного исследования. В связи с большой продолжительностью основных экспериментов, проводимых в условиях фиксированного положения головы и длительного удерживания глаза в повернутом состоянии, мы не включали дополнительных измерений, чтобы не переутомлять испытуемых.

В наших экспериментальных условиях при средней освещенности помещения 300 лк освещенность тестовых решеток, которые предъявлялись в окне (отверстии) картонной заслонки, ориентированной вертикально и частично экрануемой аппаратурой, составляла около 100 лк, что заметно ниже нормативного уровня для комфортной зрительной работы (Сомов, 1989). В таких условиях оптимальный диапазон ПЧ, соответствующий максимальной контрастной чувствительности (минимальным значениям порогового контраста), был сдвинут по отношению к нормативным условиям в сторону низких значений ПЧ: наименьшие исходные значения порогового контраста регистрировались в диапазоне 1–4 цикл/град, тогда как в нормативных условиях (при освещенности печатных тестовых стимулов 400 лк и более) это 2–8 цикл/град (Шелепин и др., 1985). В середине оптимального диапазона ПЧ диасклеральная стимуляция крайней периферии приводила к повышению фовеального порогового контраста примерно в 6 раз при стимуляции носовой половины глаза и примерно в 15 раз – височной половины; при стимуляции средней периферии эффект был примерно вдвое меньше. Следует специально подчеркнуть, что подаваемый на крайнюю периферию диасклеральный стимул не воспринимался как видимый образ, но оказывал заметное влияние на восприятие центрального тестового стимула. Диасклеральная стимуляция средней периферии сетчатки на височной/носовой половине не только влияла на фовеальную контрастную чувствительность, но и приводила к восприятию виртуального источника света в противоположной половине поля зрения.

Оценка цветоразличения

В отсутствие диасклеральной стимуляции цветовой тон тестовых кружков из выбранных таблиц Е.Б. Рабкина (Рабкин, 1971) безошибочно определялся всеми испытуемыми независимо от насыщенности и размера. При наличии стимуля-

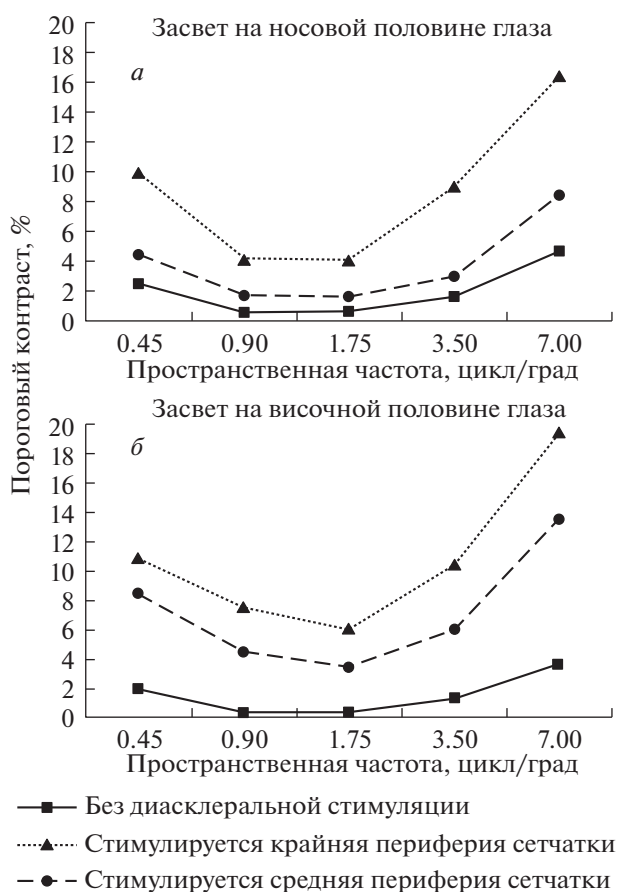


Рис. 5. Значения фовеального порогового контраста для синусоидальных решеток разной пространственной частоты в отсутствие и при наличии диасклеральной стимуляции крайней и средней периферии сетчатки.

Результаты получены в условиях проецирования локальных световых стимулов на поверхность глазного яблока в области носовой (а) и височной (б) половины. Усреднены данные шести испытуемых (12 глаз).

ции число ошибок становилось значительным. В каждой из трех сессий измерений – без диасклеральной стимуляции, при стимуляции крайней периферии и при стимуляции средней периферии – у каждого испытуемого суммировали число правильных ответов, полученных для цветных тестовых кружков каждого размера при тестировании левого и правого глаза. При безошибочном узнавании цветового тона число правильных ответов должно было равняться шестнадцати для серии тестовых стимулов любого размера ($4 \times 2 \times 2$: четыре кружка разного цвета, два глаза, два положения глаза в процессе тестирования – с поворотом к носу и к виску для измерений в условиях диасклеральной стимуляции височной и носовой половин, соответственно).

Естественно, что влияние диасклеральной стимуляции сильнее всего проявлялось в случае

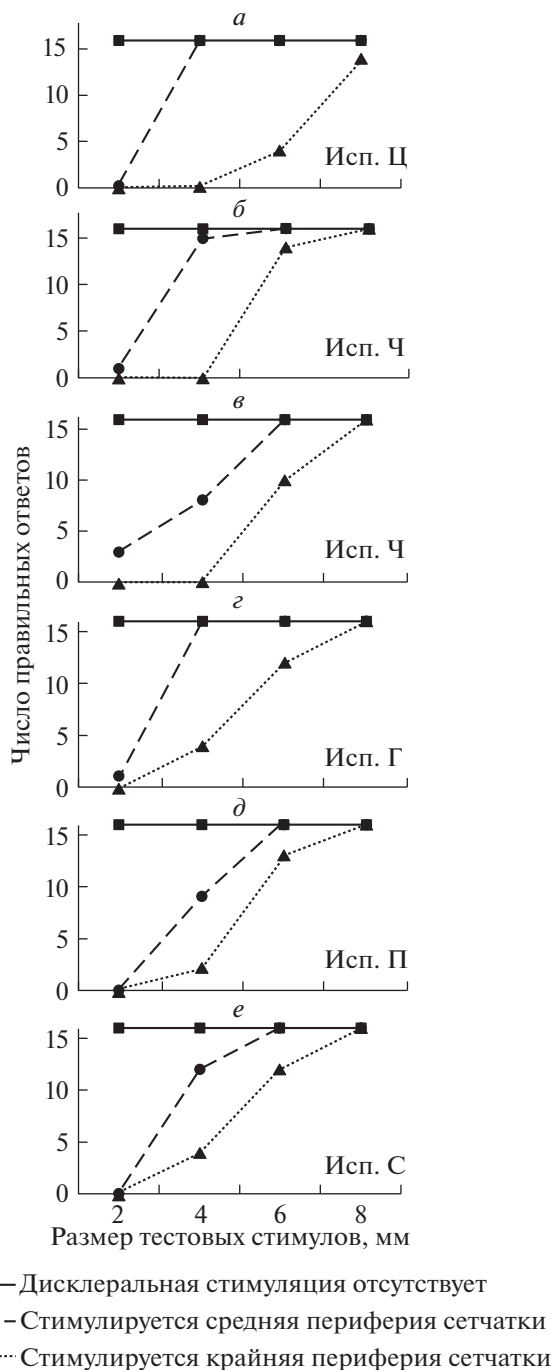


Рис. 6. Индивидуальные данные по влиянию диасклеральной стимуляции крайней и средней периферии сетчатки на различение малонасыщенных цветов в фoveальной области поля зрения.

По оси абсцисс — размер тестовых кружков в мм; по оси ординат — число правильных ответов при назывании цветового тона в шестнадцати испытаниях ($4 \times 2 \times 2$: четыре цветных стимула, два глаза, две половины сетчатки — носовая и височная).

малой насыщенности цвета тестовых кружков (Рабкин, 1971, приложение IV, таблица 16). Количество ошибок при определении цвета таких

кружков в разных условиях эксперимента представлено на рис. 6, где приведены индивидуальные результаты всех испытуемых. В отсутствие диасклеральной стимуляции даже малонасыщенные стимулы безошибочно воспринимались всеми испытуемыми, что отражают верхние линии на всех шести графиках с индивидуальными данными (*a–e*). Диасклеральная стимуляция крайней периферии почти полностью исключала узнавание цветового тона малых кружков (2 мм) и значительно снижала число правильных ответов для кружков среднего размера (4 мм). Стимуляция средней периферии оказывала существенно меньшее влияние; в частности, при размере стимула 4 мм у половины испытуемых число правильных ответов не снижалось.

При использовании более насыщенных цветных тестовых кружков (таблицы 26 и 36) были получены аналогичные данные, но изменения оказались значительно менее наглядными, чего и следовало ожидать при увеличении исходной различимости тестовых стимулов.

Для более детальной характеристики влияния диасклеральной стимуляции крайней и средней периферии сетчатки на фoveальное цветовосприятие было подсчитано число правильных ответов отдельно для кружков красного, желтого, зеленого и синего цвета. На рис. 7 приведены данные для цветов средней насыщенности (полученные при помощи таблицы 26). Как видно из представленных графиков, в отсутствие диасклеральной стимуляции все тестовые стимулы опознавались правильно, т.е. для каждого цвета и размера было по 24 правильных ответа ($6 \times 2 \times 2$: шесть испытуемых, два глаза, две половины сетчатки — носовая и височная).

При диасклеральной стимуляции крайней периферии в случае кружков диаметром 2 мм число правильных ответов снижалось до нуля для всех цветов, кроме зеленого. Диасклеральная стимуляция средней периферии в случае зеленого цвета вообще не оказывала влияния, а в случае красного, желтого и синего эффект был, но существенно меньший. Выяснение причины отличия результатов по зеленому цвету от остальных требует дополнительных измерений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Главный результат проведенного исследования: полученные нами данные убедительно свидетельствуют о том, что стимуляция крайней периферии сетчатки, не порождая зрительных образов на периферии поля зрения, может существенно влиять на зрительное восприятие в фoveальной области. В этом отношении наши данные свидетельствуют в пользу гипотезы А.Л. Ярбуса о слепоте крайней периферии зрительной сетчатки

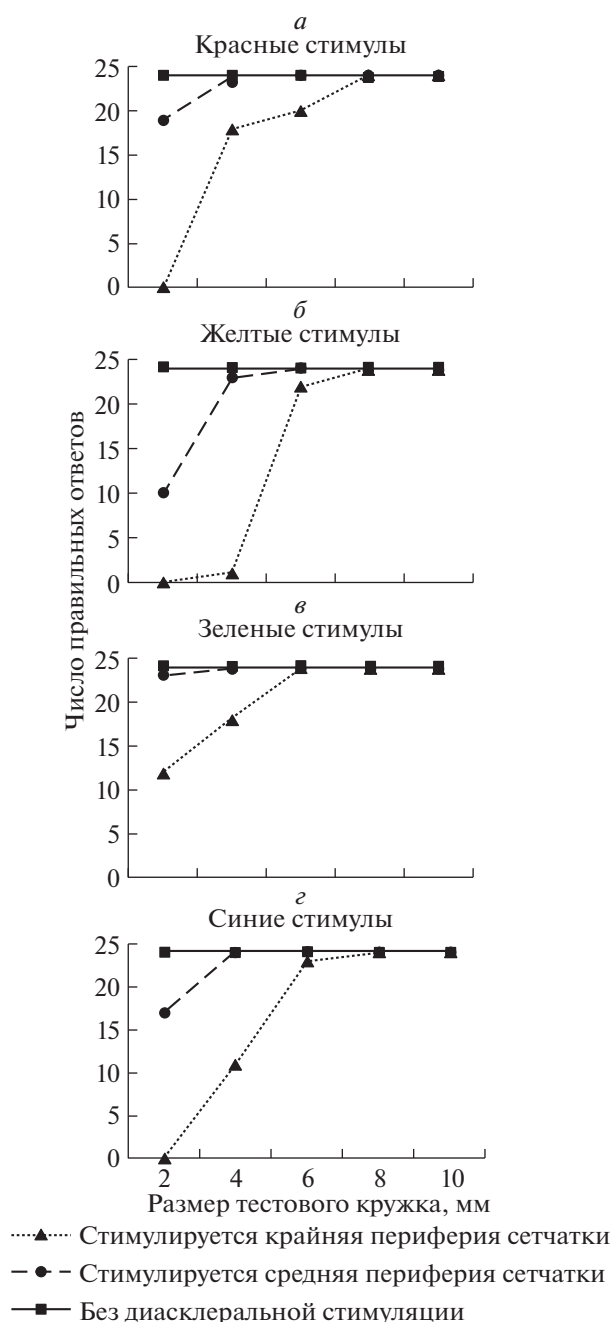


Рис. 7. Влияние диасклеральной стимуляции крайней и средней периферии сетчатки на число правильных ответов при узнавании цветового тона стимулов средней насыщенности (таблица 2б).

Данные представлены отдельно для четырех цветов: красного (а), желтого (б), зеленого (в), синего (г).

и ее важной роли в “нормировании” видимых образов, воспринимаемых при обычной стимуляции основной зрячей части сетчатки. Однако, как видно из представленных нами данных, диасклеральная стимуляция средней периферии зрячей сетчатки, хотя и в меньшей степени, но также оказывает влияние на фовеальное зрение. Таким

образом, возникает вопрос относительно уникальности крайней периферии в отношении влияния на центральное зрение. Конечно, нельзя отрицать вероятности того, что влияние стимуляции средней периферии сетчатки — это вторичный эффект стимуляции крайней периферии попавшим на нее от первичного стимула рассеянным светом. Для отклонения такого объяснения необходимы специальные эксперименты. При этом следует заметить, что феномены влияния смежных и близких стимулов на восприятие тест-объектов в центре поля зрения хорошо известны: одновременный контраст, ассимиляция цвета, иррадиация цвета, акварельная иллюзия и др. В данной статье мы обсуждали только “дальнодействие”, т.е. влияние со стороны стимулов, удаленных от тестовых на расстояния, превышающие их размеры во много раз.

К сожалению, полноценный анализ данных, получаемых в условиях диасклеральной стимуляции, затрудняется в настоящее время отсутствием детальных сведений о морфологии и физиологии периферической сетчатки и невозможностью проведения необходимых контрольных измерений на живом глазу. Интригующие результаты проведенного нами исследования могут послужить стимулом для более активных исследований крайней периферии сетчатки специалистами разного профиля.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-04-01421а).

Авторы выражают благодарность Е.Н. Крутцовой за техническую помощь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башкатов А.И., Генина Э.А., Кочубей В.И., Тучин В.В. Оптические свойства склеры глаза человека в спектральном диапазоне 370–2500 нм. *Оптика и спектроскопия*. 2010. Т. 109. № 2. С. 226–234.
- Иомдина Е.Н., Бауэр С.М., Котляр К.Е. *Биомеханика глаза: теоретические аспекты и клинические приложения*. М.: Реал Тайм, 2015. 208 с.
- Морозов В.И., Яковлев А.А. *Заболевания зрительного пути: Клиника. Диагностика. Лечение*. М.: Издательство БИНОМ. 2010. 680 с.
- Панова И.Г., Полтавцева Р.А., Рожкова Г.И. Морфологическая характеристика развития крайней периферии сетчатки в области oga serrata. *Сенсорные системы*. 2018. Т. 32 (4). С. 302–309.
- Рабкин Е.Б. *Полихроматические таблицы для исследования цветоощущения*. М.: Медицина, 1971. 72 с.
- Рожкова Г.И., Белокопытов А.В., Грачева М.А. Загадки слепой зоны и кольца повышенной плотности колбочек на крайней периферии сетчатки. *Сенсорные системы*. 2016. Т. 30. № 4. С. 263–281.
- Рожкова Г.И., Токарева В.С. *Таблицы и тесты для оценки зрительных способностей*. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001. 104 с.

- Сомов Е.Е. *Методы офтальмоэргономики*. Л.: Наука, 1989. 157 с.
- Шелепин Ю.Е., Колесникова Л.Н., Левкович Ю.И. *Визоконтрастометрия: Измерение пространственных передаточных функций зрительной системы*. Л.: Наука, 1985. 103 с.
- Ярбус А.Л. *Роль движений глаз в процессе зрения*. М.: Наука, 1965. 166 с.
- Ярбус А.Л. О работе зрительной системы человека. I. Адекватный зрительный стимул. *Биофизика*. 1975а. Т. 20. № 5. С. 916–919.
- Ярбус А.Л. О работе зрительной системы человека. II. Цвет. *Биофизика*. 1975б. Т. 20. № 6. С. 1099–1104.
- Ярбус А.Л. О работе зрительной системы человека. III. Пространство цветовых ощущений. *Биофизика*. 1976а. Т. 21. № 1. С. 150–152.
- Ярбус А.Л. О работе зрительной системы человека. IV. Обратное цветовое различие и антицвет. *Биофизика*. 1976б. Т. 21. № 4. С. 735–738.
- Ярбус А.Л. О работе зрительной системы человека. V. Обратное цветовое различие и антицвет. *Биофизика*. 1976в. Т. 21. № 5. С. 913–916.
- Ярбус А.Л. О работе зрительной системы человека. VI. Обратное цветовое различие и антицвет. *Биофизика*. 1977а. Т. 22. № 1. С. 123–126.
- Ярбус А.Л. О работе зрительной системы человека. VII. Обратное цветовое различие и антицвет. *Биофизика*. 1977б. Т. 22. № 2. С. 328–333.
- Ярбус А.Л. О работе зрительной системы человека. VIII. Описание операций с цветами средствами векторной алгебры. *Биофизика*. 1977в. Т. 22. № 6. С. 1087–1094.
- Brændstrup P. The functional and anatomical differences between the nasal and temporal parts of the retina. *Acta Ophthalmol.* 1948. V. 26 (3). P. 351–361.
- Dacey D.M. Parallel pathways for spectral coding in primate retina. *Annual Rev. Neurosci.* 2000. V. 23. P. 743–775.
- Donders F.C. Die Grenzen des Gesichtsfeldes in Beziehung zuden der Netzhaut. *Albrecht. v. Graef's Arch f. Ophthal.* 1877. V. 23. P. 255–280.
- Fernald R.D. *Retinal rod neurogenesis. In Development of the Vertebrate Retina*. Eds. Finlay B.L., Sengelaub D.R. New York: Plenum Press. 1988. P. 31–42.
- Fry G.A., Alpern M. The effect on foveal vision produced by a spot of light on the sclera near the margin of the retina. *JOSA*, 1953. V. 43 (3). P. 187–188.
- Lia B., Williams R.W., Chalupa L.M. Formation of retinal ganglion cell topography during prenatal development. *Science*. 1987. V. 236. P. 848–851.
- Maggiore L. L'ora serrata nell'occhio umano. *Ann. ottal.* 1924. V. 52. P. 625–723.
- Mollon J.D., Regan B.C., Bowmaker J.K. What is the function of the cone-rich rim of the retina. *Eye*. 1998. V. 12 (Pt 3b). P. 548–552.
- Pikler J. Das Augenhillenlicht als Mass der Farben. *Zeits. f. Psychol.* 1931. B. 120 (189).
- Polyak S.L. *The retina*. Chicago: Univ. Chicago Press. 1941. 607 p.
- Roh S., Weiter J.J., Duker J.S. Ocular circulation. Chapter 5. In: Tasman W., Jaeger E.A., eds. *Duane's Clinical Ophthalmology*. Hagerstown: Lippincott Williams & Wilkins. 2007. P. 1–20.
- Schouten J.F., Ornstein L.S. Measurements on Direct and Indirect Adaptation by Means of a Binocular Method. *JOSA*. 1939. V. 29. P. 168–182.
- To M.P.S., Regan B.C., Wood D., Mollon J.D. Vision out of the corner of the eye. *Vision Research*. 2011. V. 51 (1). P. 203–214.
- Weiter J.J., Ernest J.T. Anatomy of the choroidal vasculature. *Am. J. Ophthalmol.* 1974. V. 78. 583 p.
- Williams R.W. The human retina has a cone-enriched rim. *Vis. Neurosci.* 1991. V. 6 (4). P. 403–406.

The effect of local diascleral stimulation of the extreme and middle peripheral parts of the retina on foveal contrast sensitivity and color recognition

G. I. Rozhkova^{a, #}, S. I. Rychkova^a, M. A. Gracheva^a, A. V. Belokopytov^a, and E. N. Iomdina^b

^a Institute for Information Transmission Problems RAS, 127051 Moscow, Bolshoi Karetny lane, 19, Russia

^b Moscow Helmholtz Research Institute of Eye Diseases, 105062 Moscow, ul. Sadovaya-Chernogryazskaya, 14/19, Russia

[#]e-mail: gir@iitp.ru

To verify the hypothesis of A.L. Yarbus about a specific role of the extreme retinal periphery in colour perception, we compared changes in foveal vision caused by local diascleral stimulation of the loci at the extreme periphery and mid-periphery of the retina. Two series of experiments were carried out aimed at assessment of contrast sensitivity and colour recognition. The foveal test stimuli were sinewave gratings and sets of images from the charts for colour vision investigation. The subjects were 6 adolescents 14–18 years old with normal colour vision. To provide correct comparison of the effects, it was necessary to equalize stimulation of photoreceptors at the extreme and mid-peripheral retinal loci. Since, at the level of photoreceptors, direct measurements seemed to be impossible, a preliminary series of experiments was carried out to assess the resulting intensity of the light stimulus for photoreceptors after passing through scleral and other eye tunics on the basis of pupil contraction. In two main experimental series, it has been found that stimulation of the extreme retinal periphery exerts larger influence on foveal contrast sensitivity and colour recognition than comparable stimulation of mid-periphery. In our experimental conditions, the minimal values of the initial contrast thresholds were found in the range 1–4 cpd; diascleral stimulation of the extreme retinal periphery and mid-periph-

ery resulted in increase of these thresholds by 6–15 times vs 3–6 times. Negative effect on colour recognition was also significantly larger in the case of the extreme periphery stimulation. The data obtained evidence in favor of Yarbus's hypothesis, however, these data can't be considered as the proofs of its trueness since other explanations are also possible.

Key words: diascleral stimulation, colour constancy, pupil response, contrast sensitivity, colour recognition, extreme retinal periphery, foveal vision

REFERENCES

- Bashkatov A.I., Genina E.A., Kochubej V.I., Tuchin V.V. Opticheskie svoystva sklery glaza cheloveka v spektral'nom diapazone 370–2500 nm [Optical properties of a human eye in a spectral range 370–2500 nm]. *Optics and spectroscopy*. 2010. V. 109 (2). P. 226–234 (in Russian).
- Iomdina E.N., Bauer S.M., Kotlyar K.E. *Eye biomechanics: theoretical aspects and clinical applications*. Moscow. "Real time". 2015. 208 p. (in Russian).
- Morozov V.I., Yakovlev A.A. *Zabolevaniya zritel'nogo puti: Klinika. Diagnostika. Lechenie*. [Visual pathways pathology: clinical aspects, diagnostics, and treatment]. Moscow, BINOM. 2010. 680 p. (in Russian).
- Panova I.G., Poltavtseva R.A., Rozhkova G.I. Morfologicheskaya kharakteristika razvitiya krainei periferii setchatki v oblasti ora serrata [Characteristics of morphological development of the extreme retinal periphery near ora serrata]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2018. V. 32 (4). P. 302–309 (in Russian).
- Rabkin E.B. Polikhromaticheskie tablitsy dlya issledovaniya tsветоoshchushcheniya [Polichromatic tables for color perception investigation]. Moscow "Meditsina". 1971. 72 p. (in Russian).
- Rozhkova G.I., Belokopytov A.V., Gracheva M.A. Zagadki slepoi zony i kol'tsa povyshennoi plotnosti kolbochek na krainei periferii setchatki [Mysteries of the blind zone and cone-enriched rim at the periphery of the human retina]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2016. V. 30(4). P. 263–281. (in Russian).
- Rozhkova G.I., Tokareva V.S. *Tablitsy i testy dlya otsenki zritel'nykh sposobnostei* [Tables and tests for visual functions assessment]. Moscow, Gumanit. izd. tsentr VLA-DOS. 2001. 104 p. (in Russian).
- Somov E.E. *Metody oftal'moergonomiki* [Methods of ophthalmoergonomics]. Leningrad, Nauka, 1989. 157 p. (in Russian).
- Shelepin Yu.E., Kolesnikova L.N., Levkovich Yu.I. *Vizokonstrastometriya: Izmerenie prostranstvennykh peredatochnykh funktsii zritel'noi sistemy* [Visual acuity and assessment of contrast: assessment of transmission functions in visual system]. Leningrad, Nauka, 1985. 103 p. (in Russian).
- Yarbus A.L. *Eye movements and vision*. 1967. New York: Plenum Press. 222 p.
- Yarbus A.L. Human visual system. I. Adequate visual stimulus. *Biophysics*. 1975. V. 20 (5). P. 916–919 (in Russian)
- Yarbus A.L. Human visual system. II. The perceived colour. *Biophysics*. 1975. V. 20 (6). P. 1099–1104 (in Russian).
- Yarbus A.L. Human visual system. III. The space of colour sensations. *Biophysics*. 1976. V. 21 (1). P. 150–152 (in Russian).
- Yarbus A.L. Human visual system. IV. Opposite color difference and anticolor. The first series of experiments. *Biophysics*. 1976. V. 21 (4). P. 735–738 (in Russian).
- Yarbus A.L. Human visual system. V. Opposite color difference and anticolor. The second series of experiments. *Biophysics*. 1976. V. 21 (5). P. 913–916 (in Russian).
- Yarbus A.L. Human visual system. VI. Opposite color difference and anticolor. The third series of experiments. *Biophysics*. 1977. V. 22 (1). P. 123–126 (in Russian).
- Yarbus A.L. Human visual system. VII. Opposite color difference and anticolor. Fourth series of experiments. *Biophysics*. 1977. V. 22 (2). P. 328–333 (in Russian).
- Yarbus A.L. Human visual system. VIII. Description of colour transformations by means of vector algebra. *Biophysics*. 1977. V. 22 (6). P. 1087–1094 (in Russian).
- Brændstrup P. The functional and anatomical differences between the nasal and temporal parts of the retina. *Acta Ophthalmol.* 1948. V. 26 (3). P. 351–361.
- Dacey D.M. Parallel pathways for spectral coding in primate retina. *Annual Rev. Neurosci.* 2000. V. 23. P. 743–775.
- Donders F. C. Die Grenzen des Gesichtsfeldes in Beziehung zudenen der Netzhaut. *Albrecht. v. Graef's Arch f. Ophthal.* 1877. V. 23. P. 255–280.
- Fernald R.D. *Retinal rod neurogenesis*. In *Development of the Vertebrate Retina*. Eds. Finlay B.L., Sengelaub D.R. New York: Plenum Press. 1988. P. 31–42.
- Fry G.A., Alpern M. The effect on foveal vision produced by a spot of light on the sclera near the margin of the retina. *JOSA*. 1953. V. 43 (3). P. 187–188.
- Lia B., Williams R.W., Chalupa L.M. Formation of retinal ganglion cell topography during prenatal development. *Science*. 1987. V. 236. P. 848–851.
- Maggiore L. L'ora serrata nell'occhio umano. *Ann. ottal.* 1924. V. 52. P. 625–723.
- Mollon J.D., Regan B.C., Bowmaker J.K. What is the function of the cone-rich rim of the retina. *Eye*. 1998. V. 12 (Pt 3b). P. 548–552.
- Pikler J. Das Augenhillenlicht als Mass der Farben. *Zeits. f. Psychol.* 1931. B. 120 (189).
- Polyak S.L. *The retina*. Chicago: Univ. Chicago Press. 1941. 607 p.
- Roh S., Weiter J.J., Duker J.S. Ocular circulation. Chapter 5. In: Tasman W., Jaeger E.A., eds. *Duane's Clinical Ophthalmology*. Hagerstown: Lippincott Williams & Wilkins. 2007. P. 1–20.
- Schouten J.F., Ornstein L.S. Measurements on Direct and Indirect Adaptation by Means of a Binocular Method. *JOSA*. 1939. V. 29. P. 168–182.
- To M.P.S., Regan B.C., Wood D., Mollon J.D. Vision out of the corner of the eye. *Vision Research*. 2011. V. 51 (1). P. 203–214.
- Weiter J.J., Ernest J.T. Anatomy of the choroidal vasculature. *Am. J. Ophthalmol.* 1974. V. 78. 583 p.
- Williams R.W. The human retina has a cone-enriched rim. *Vis. Neurosci.* 1991. V. 6 (4). P. 403–406.