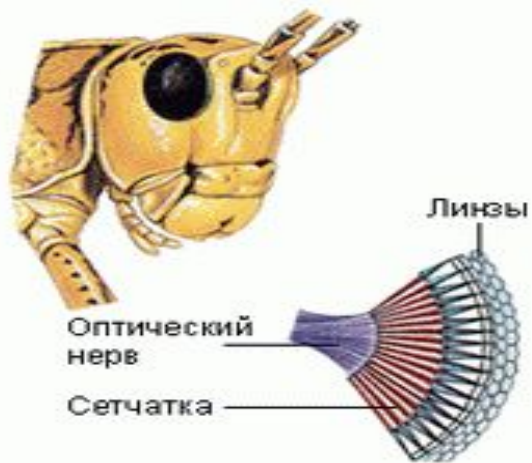
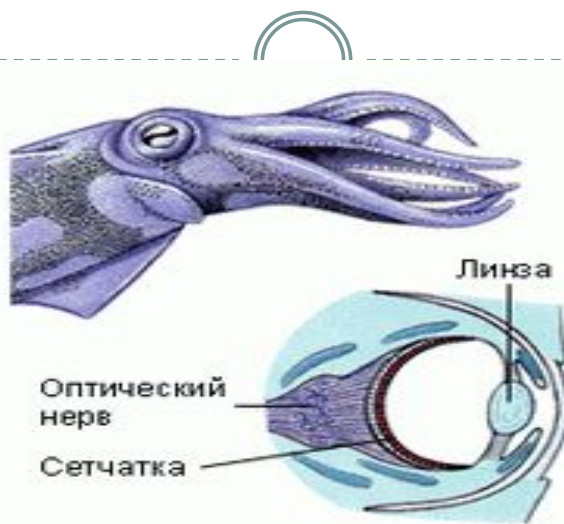


Зрение. Эволюция и Регуляция

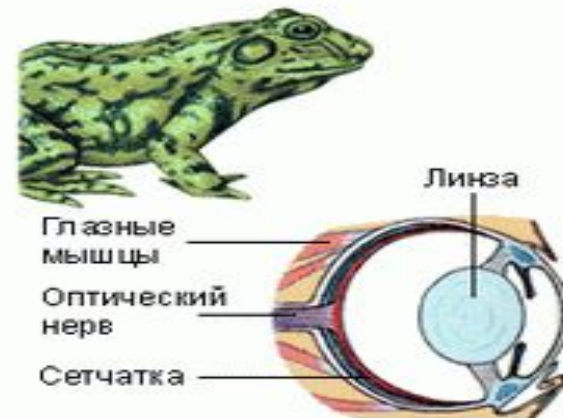
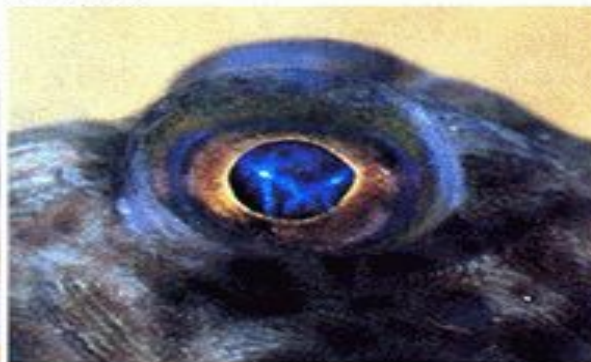
ГКА ИМ. МАЙМОНИДА
ХАЧАТРЯН А.
ЛЕЧЕБНОЕ ДЕЛО.
201 ГРУППА.



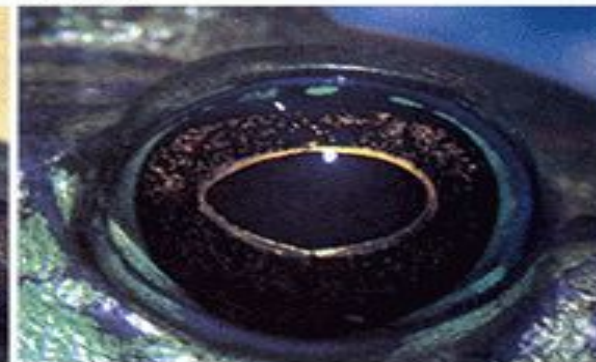
Насекомое



Моллюск



Лягушка



Растения. Фототропизм

- Простейшей формой зрения следует считать начало реакции на свет. Почти все живое чувствительно к свету. У растений световая реакция проявляется гелиотропизмом (например, головка цветущего подсолнечника в течение всего дня повернута к солнцу).

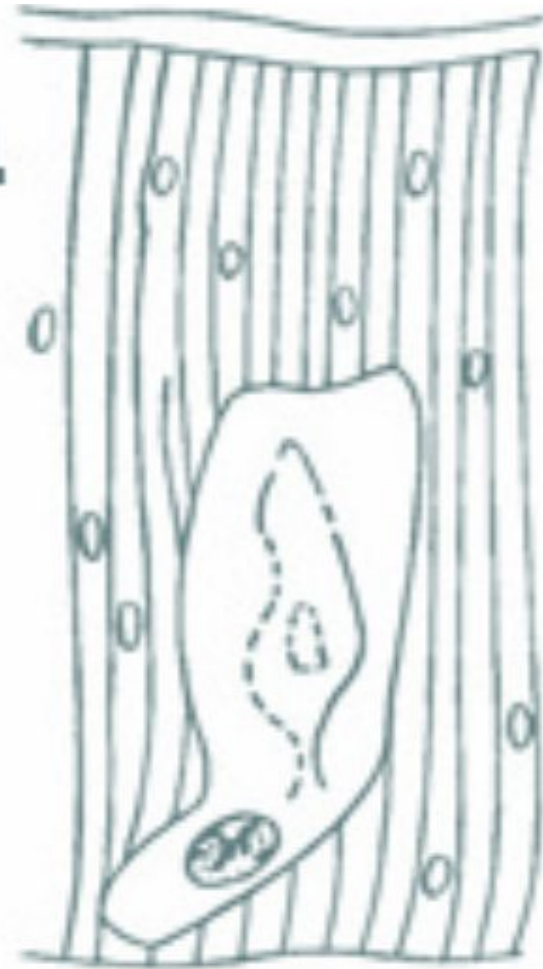


Черви



- У низших животных первичные органы зрения представляют собой скопления пигмента в цитоплазме покровных клеток. У дождевых червей обособленных глаз еще нет, но многочисленные светочувствительные клетки расположенные изолированно в эпидермисе способны различать свет и его направление (рис. а).

а

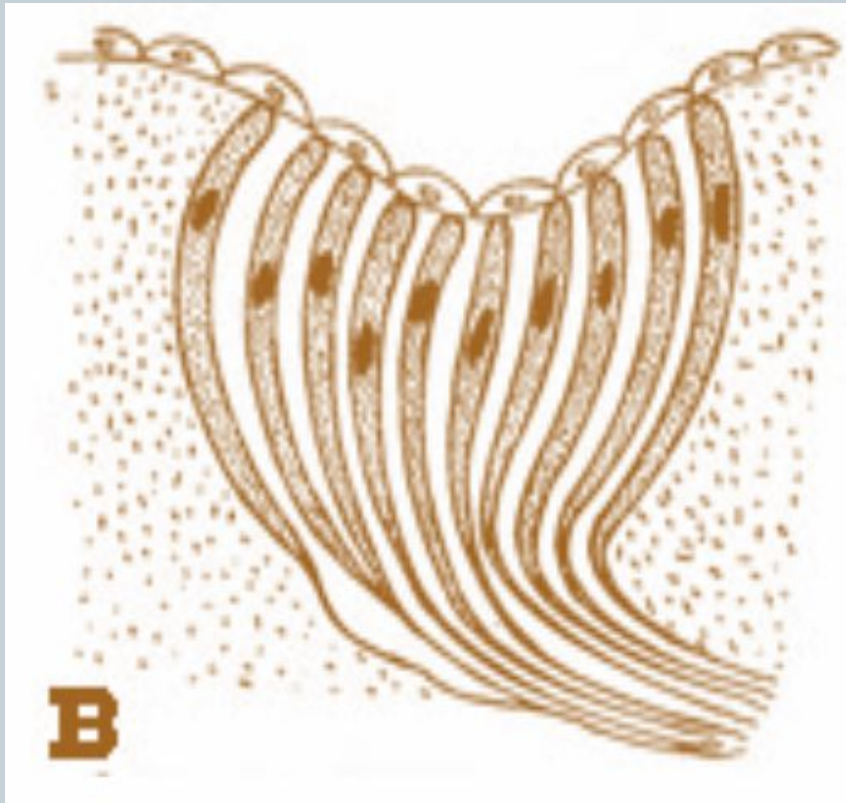


Пиявки

- В глазу пиявок "зрительные" клетки уже объединяются в группы по 5—6 (рис. б) и , с внутренней стороны ограничены прослойкой темного пигмента. Эти клетки располагаются в одной плоскости с покровом тела и имеют форму бокала. Какой-либо связи с нервными элементами эти образования еще не имеют, но они могут точно локализовать направление света.



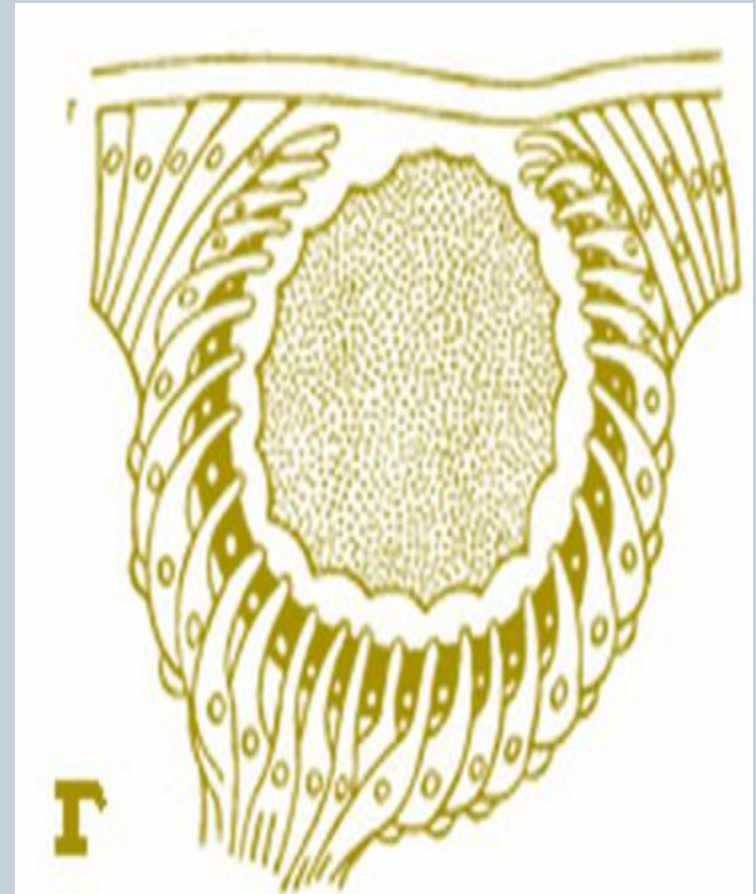
Иглокожие



- У иглокожих, в том числе у морской звезды обнаружена начальная структура нейроэпителия. Его световоспринимающие концы обращены к свету, нервные волокна собраны в широкий тяж, которые можно считать примитивными нервами. Наружная часть глаза имеет форму ямки, выстланной сверху покровным эпителием (рис.в).

Кольчатые черви

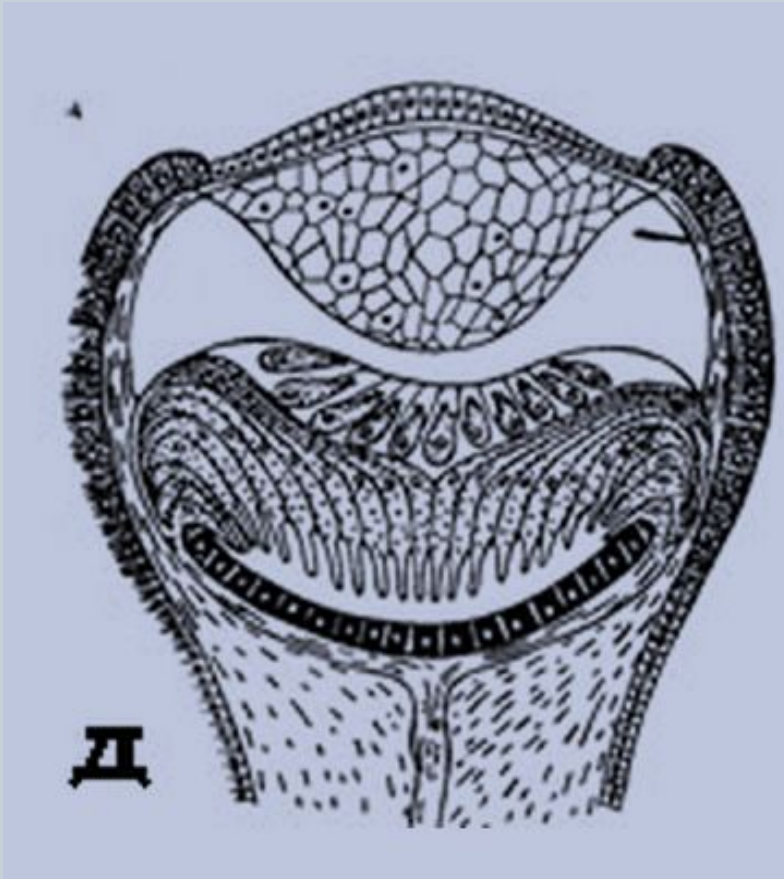
- Строение глаза кольчатых червей еще более сложно. Он имеет вид круглой или эллипсовидной полости, содержащей прозрачную массу – своеобразное (первичное) стекловидное тело. Световоспринимающие концы нейроэпителиальных клеток глаза обращены к потоку света. Между чувствительными нейронами находятся клетки пигментного эпителия, появляются вставочные клетки (или поддерживающие клетки – сустентоциты), что соответствует опорной глиозной ткани сетчатки высших животных. Глаз залегает под кутикулой тела червя. Он не имеет хрусталика, но по своему строению сложнее, чем глаз пиявки и морской звезды (рис. г).



Молюски

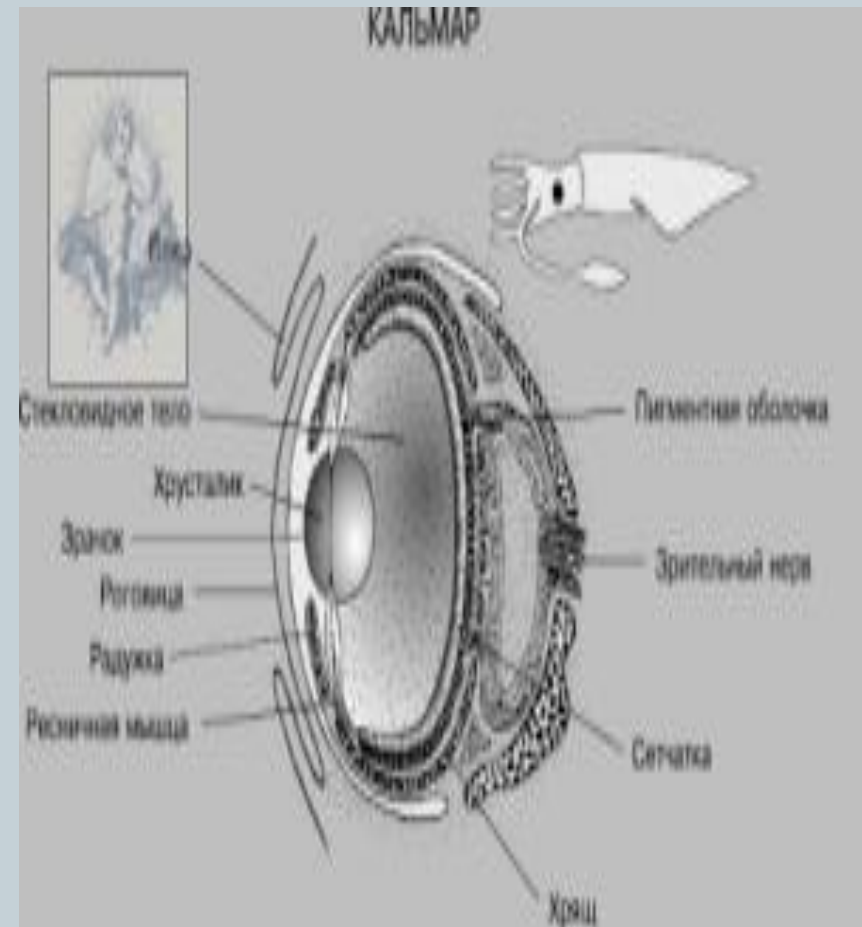


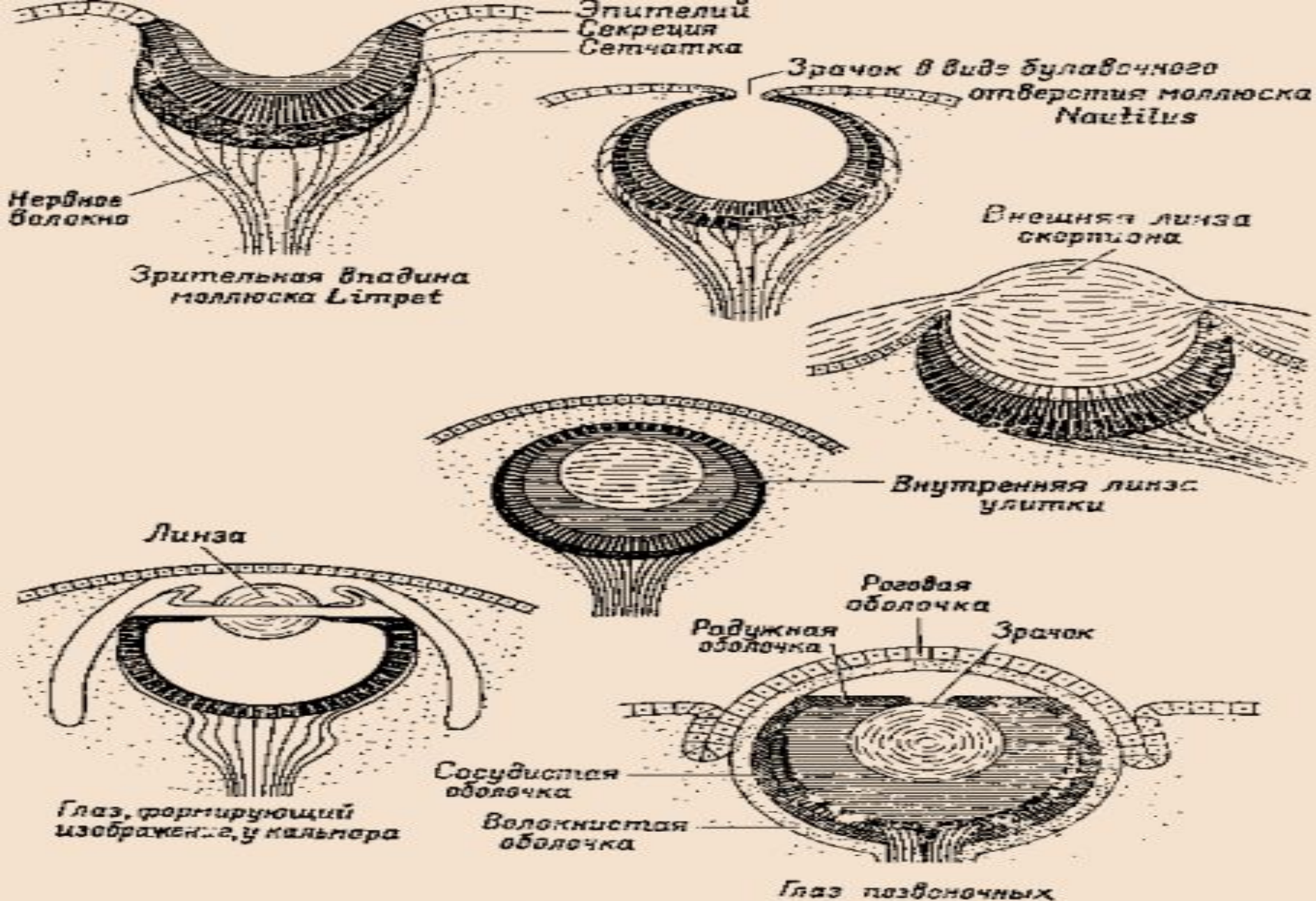
- У моллюска, стоящего на сравнительно низкой ступени филогенетического развития, глаз напоминает таковой высших животных. Клетки нейроэпителия направлены не к свету, не к центру глаза, а от света к слою одноклеточного пигментного эпителия. Возникла принципиально новая система восприятия света, опосредованная через фотохимический процесс.(рис. д).
- Таким образом, возникает тип перевернутой сетчатки, что характерно для глаз высших животных. В глазу моллюска уже есть подобие линзы. Фоторецепторы скрываются в углублениях, где защищены от яркого света, уменьшающего способность улавливать движущуюся тень. Здесь линза выполняет функцию прозрачной защитной мембраны. Далее постепенно начинает совершенствоваться защитный аппарат глаза.



- Простейшим глазным орбитам угрожала опасность попадания в них чужеродных частиц, мешающих восприятию света. Чтобы защитить их от опасности, над глазами орбитами развилась прозрачная защитная мембрана. Когда при мутационных изменениях эта мембрана стала тоньше в центре, она превратилась в примитивную линзу. Первые линзы обеспечивали только увеличение интенсивности света, однако позже они начинают успешно создавать изображение предметов. Древний тип глаза сохранился у одного вида моллюсков. Одно из живущих созданий — Nautilus — имеет еще более примитивный глаз без линзы, но с отверстием величиной с булавоочную головку, с помощью которого он создает изображения. Внутренность глаза Nautilus'a омывается морем, в котором он живет, в то время как глаз с линзой заполнен специально вырабатываемой жидкостью, заменяющей морскую воду. Человеческие слезы — это видоизмененная вода первобытного океана, в котором находился первый глаз.

Наутилус

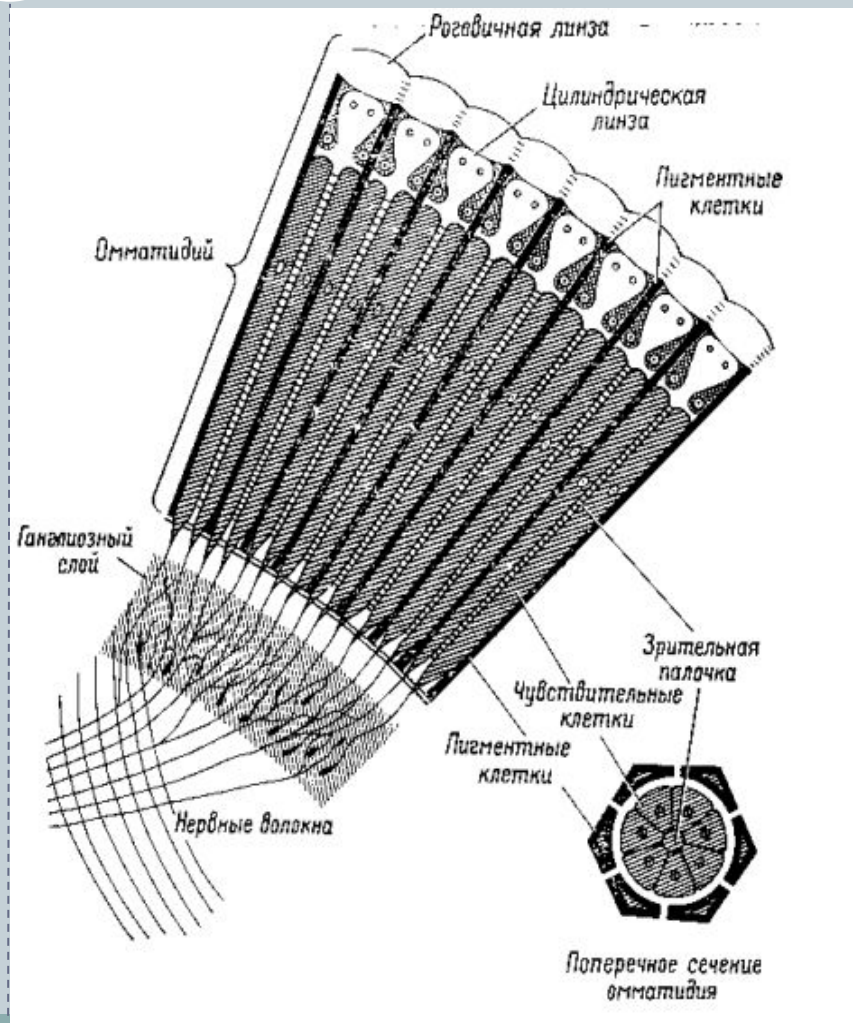




Различные примитивные глаза и глаз позвоночных. Все эти глаза имеют один и тот же общий план, в каждом из них есть линза, образующая изображение на мозаике светочувствительных рецепторов.

Насекомые

- Сложные фасеточные глаза членистоногих (включая насекомых) содержат не одну линзу с сетчаткой, состоящей из многих тысяч или миллионов рецепторов, а большое число линз, в каждой из которых имеется один-е, индивидуальный рецепторный элемент. Наиболее древние из всех известных ископаемых глаз принадлежат трилобитам (ископаемым членистоногим), которые жили 500 000 000 лет тому назад; У многих видов трилобитов были высокоразвитые глаза. Наружные структуры этих; наиболее древних глаз, как это видно на рисунке, полностью сохранились. Это были фасеточные глаза, очень похожие на глаза современных насекомых: они содержали свыше тысячи фасеток.



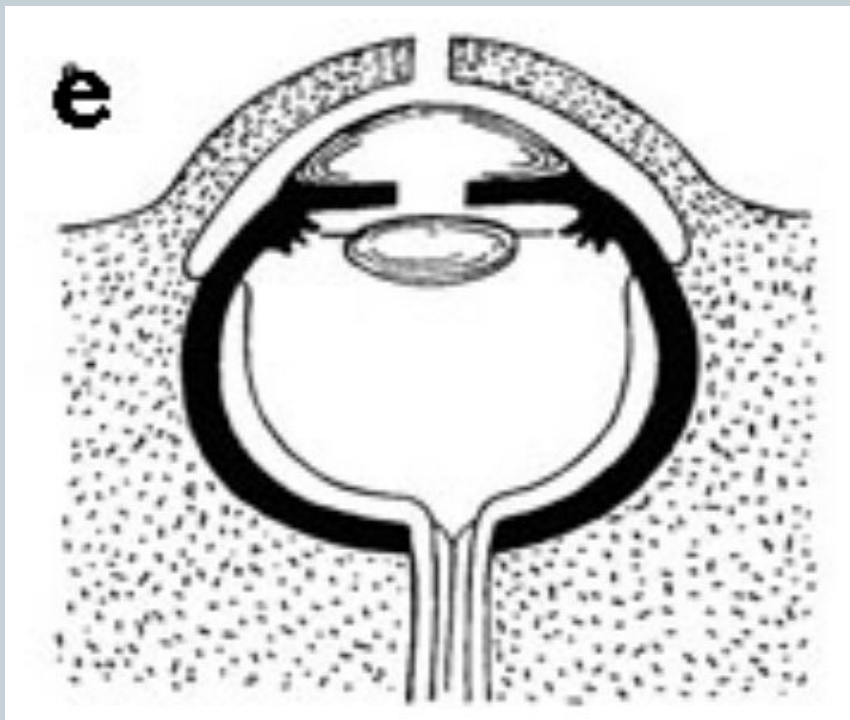
- На рисунке изображен глаз насекомого. Позади каждой фасеточной линзы («роговичной») расположена вторая линза («цилиндрическая»), сквозь которую проходит свет, достигая светочувствительного элемента, содержащего обычно семь клеток, сгруппированных в мельчайшую, похожую на цветок гроздь. Каждая законченная единица фасеточного глаза известна под названием «омматидий». Принято думать, что каждый омматидий представляет собой изолированный глаз — так что насекомые должны видеть тысячи миров, — однако трудно согласиться с тем, что это именно так, поскольку в каждом омматидии нет изолированной сетчатки, нет также и отдельных нервных волокон, идущих от каждой маленькой группы рецепторов. Каким образом тогда каждый отдельный сигнал может воссоздавать полное изображение? Безусловно то, что каждый омматидий сигнализирует о наличии света, направленного непосредственно на него, и что комбинация сигналов эффективно воспроизводит простые изображения.
- Глаза насекомых имеют чрезвычайно любопытный механизм, обеспечивающий адаптацию к темноте или свету. Омматидии изолированы друг от друга темными конусами пигмента; при уменьшении света (или в ответ на сигнал, идущий из мозга) пигмент перемещается по направлению к рецепторам, так что свет может теперь проникать сквозь стенки каждого омматидия в соседние рецепторы. Это увеличивает чувствительность глаза, однако за счет уменьшения остроты зрения; подобный баланс обнаружен также и в глазах позвоночных, хотя он осуществляется совершенно иными механизмами.
- Цилиндрическая линза фасеточного глаза функционирует не благодаря форме ее оптической поверхности, как обычная линза; ее принцип действия не связан и с изменениями ее показателя преломления, который возрастает по мере приближения к центру линзы и убывает на ее периферии. Свет проходит сквозь нее совершенно иным путем, чем в обычной линзе. Фасеточные глаза являются специальными детекторами движения и могут быть чрезвычайно эффективными, как это известно из наблюдения за стрекозами, ловящими свою жертву на лету.

Позвоночные



- Если глаза простейших живых существ реагируют только на свет и изменение его интенсивности, то более развитые глаза способны формировать образ.
- Глазные бокалы позвоночных формируются как выросты промежуточного мозга, а первичный центр обработки зрительной информации находится в среднем мозге.

Позвоночные



- У позвоночных в формировании глаза принимают участие не только клетки покровного эпителия и мезодермы, но и нейроэктодермальные клетки, из которых образуется головной мозг. По мере усложнения общего строения организма под влиянием изменяющихся условий внешней среды возникает связь глаза с головным мозгом, совершенствуется зрительная функция, появляется возможность точного восприятия предметов окружающего мира. Орган зрения обретает защитный аппарат в виде век и слезных органов (рис. 2.1, е).

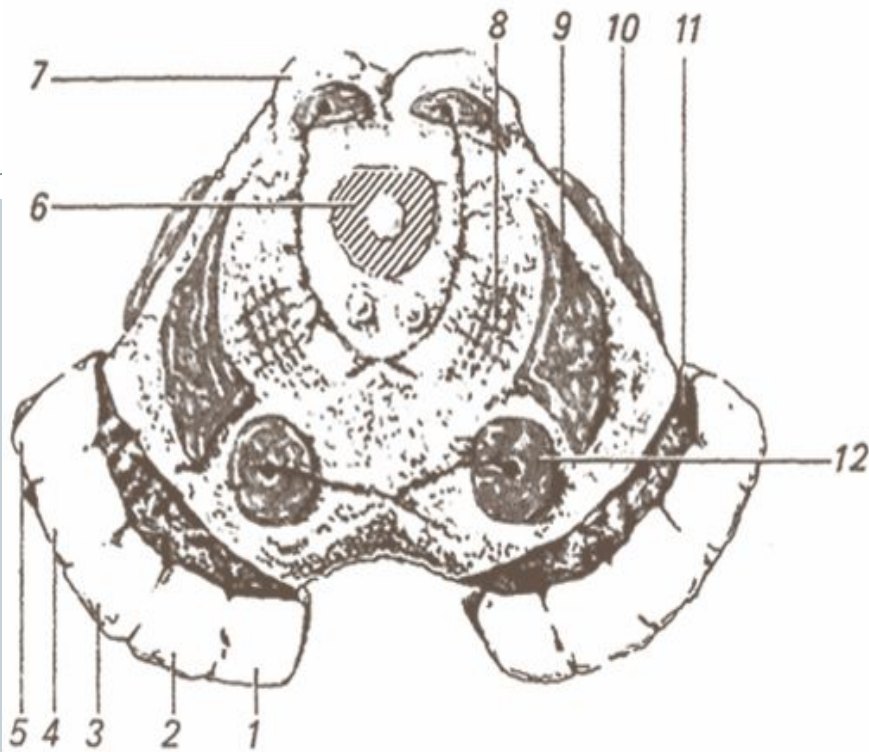


Рис. 3.10. Средний мозг (поперечный разрез): 1–5 — тракты: 1 — кортикомостовой передний, 2 — юртнокулярный, 3 — кортикоспинальный латеральный, 4 — кортикоспинальный передний, 5 — кортикомостовой; 6 — силвиев водопровод, 7 — нижнее двуххолмие, 8 — ретикулярная формация, 9 — медиальный лемниск, 10 — латеральный лемниск, 11 — черная субстанция, 12 — красное ядро

- Дорсальная поверхность среднего мозга занята пластинкой *четверохолмия*, состоящей из двух пар бугров: верхних и нижних. *Верхнее двуххолмие* играет роль подкоркового центра и служит местом переключения зрительных путей, идущих к латеральным коленчатым телам промежуточного мозга.



- У низших позвоночных (рыб и амфибий) верхнее двухолмие достигает очень больших размеров и выполняет роль высшего зрительного центра, так как здесь заканчивается большая часть волокон зрительного тракта. Рыбы и амфибии с разрушенным двухолмием (зрительными долями) становятся слепыми.
- У птиц и рептилий в среднем мозгу от зрительных путей ответвляются немногочисленные коллатерали, идущие к латеральным коленчатым телам промежуточного мозга. Наконец, у млекопитающих большинство путей зрительного тракта заканчивается на нейронах коленчатых тел и только часть из них заходит в переднее двухолмие.
- Таким образом, в процессе эволюции высший зрительный центр перемещается в конечный мозг, а верхнее двухолмие приобретает роль подкоркового зрительного центра. Его разрушение у млекопитающих не ведет к полной утрате зрения.

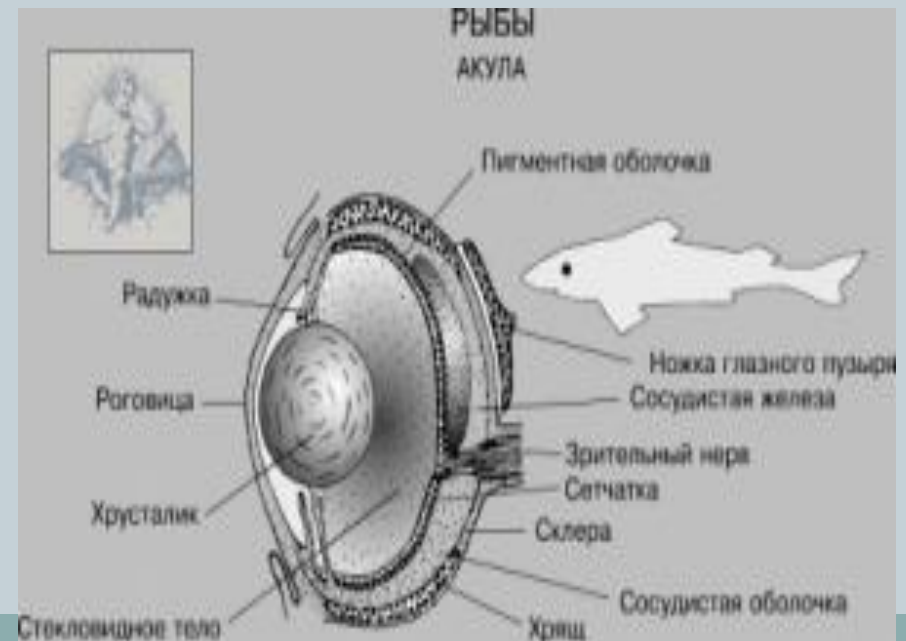
РЫБЫ



- В промежуточном мозге развиты зрительные бугры. От них отходят зрительные нервы, образующие хиазму (перекрест, т. е. часть волокон правого нерва переходит в левый нерв и наоборот).
- Промежуточный мозг выполняет многочисленные функции. Он воспринимает раздражения от сетчатки глаза, участвует в координации движений, в переработке информации от других органов чувств.
- III – глазодвигательный нерв (n. oculomotorius) – иннервирует мышцы глаза, отходя от среднего мозга;
- Степень развития разных отделов головного мозга различна у разных групп рыб и связана с образом жизни.
- Передний мозг (и обонятельные доли) относительно сильнее развит у хрящевых рыб (акулы и скаты) и слабее – у костистых. У малоподвижных, например донных, рыб мозжечок мал, но сильнее развиты передний и продолговатый отделы мозга в соответствии с большой ролью обоняния и осязания в их жизни (камбалы). У хорошо плавающих рыб (пелагических, питающихся планктоном, или хищничающих), наоборот, гораздо большее развитие получают средний мозг (зрительные доли) и мозжечок (в связи с необходимостью быстрой координации движения). Рыбы, обитающие в мутной воде, имеют маленькие зрительные доли, небольшой мозжечок. Слабо развиты зрительные доли у глубоководных и слепых рыб.

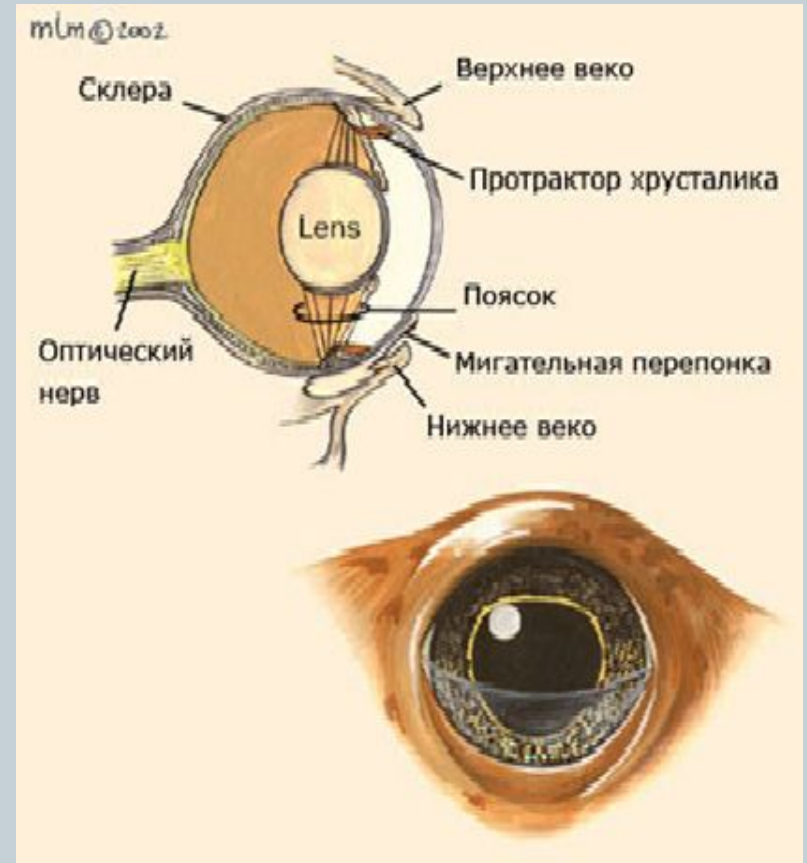
- Особенности строения глаз рыб обуславливают степень приспособленности их для видения в воде. Шаровидный хрусталик у них почти соприкасается с уплощённой роговицей, и по этой причине рыбы могут видеть предметы резкими только на близком расстоянии, около 1 м. Характерная только для рыб тонкая соединительно-тканная складка (серповидный отросток) отходит от сосудистой оболочки вблизи места вхождения зрительного нерва, пронизывает сетчатку, вдаётся в полость глазного яблока и прикрепляется к хрусталику, при сокращении её мышечных волокон хрусталик отодвигается вглубь, что обеспечивает аккомодацию на расстояние до 10—12 м. Характерна для рыб и серебристая оболочка, образованная наружным слоем сосудистой оболочки. На внутренней поверхности последней образуется зеркальце — слой плоских клеток, наполненных блестящими кристалликами гуанина; он отражает прошедшие через сетчатку световые лучи, что усиливает возможности зрения при слабой освещённости, и придаёт глазу зеленовато-золотистый блеск.

- Веки у рыб отсутствуют. У большинства видов рыб зрение монокулярное. При поле зрения каждого глаза в $160\text{--}170^\circ$ по горизонтали и около 150° по вертикали зона их перекрытия (поле бинокулярного зрения) составляет всего $20\text{--}30^\circ$. Рыбы воспринимают световые волны длиной от 400 до 750 нм, но реакция на них у различных видов неодинакова: живущие на мелководье и у поверхности воды лучше воспринимают длинноволновую часть спектра, обитающие на глубинах — коротковолновую. Яркий искусственный свет привлекает одних рыб и отпугивает других. Эти реакции на свет используются в рыболовной практике.

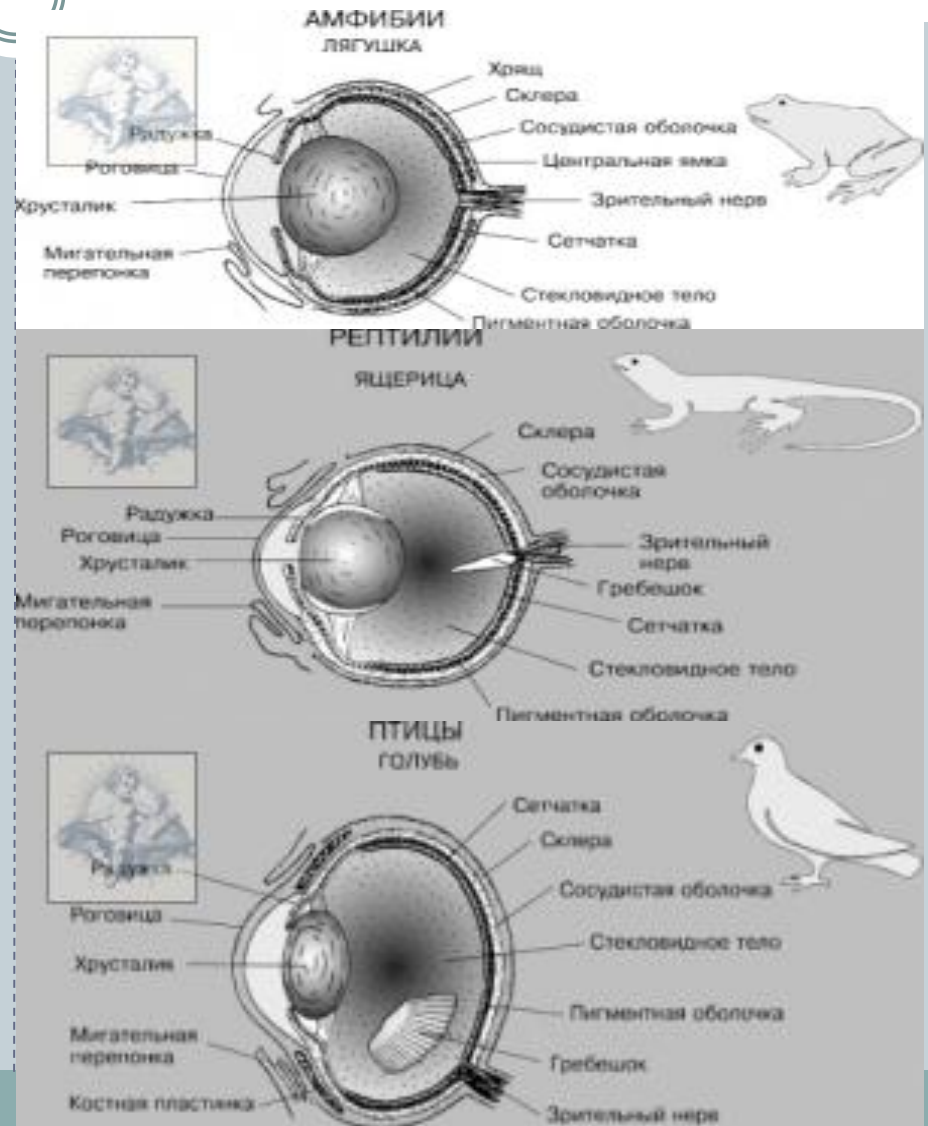


Амфибии

- **Глаза** похожи на глаза рыб, но не имеют серебристой оболочки, ни отражательной, ни серповидного отростка. **Аккомодация** глаза осуществляется перемещением хрусталика. Глаза приспособлены к видению на большом расстоянии. Слезные железы отсутствуют, но есть Гардерова железа, секрет которой смачивает роговицу и предохраняет её от высыхания. Роговица выпуклая. Хрусталик имеет форму двояковыпуклой линзы, диаметр которой меняется в зависимости от освещения; аккомодация происходит за счёт изменения расстояния хрусталика до сетчатки. У многих развито **цветное зрение**.



- В отличие от рыб глаза у большинства земноводных имеют подвижные веки, защищающие их от высыхания и загрязнения. Хрусталик глаза при сокращении особых мышц может перемещаться вперед и назад, что обеспечивает более четкое зрение.
- У рептилий уже отмечается возможность изменения кривизны хрусталика, что ведет к улучшению зрения. В ресничном теле уже развита поперечно-полосатая мускулатура.
- Мускулатура, движущая глаз, состоит из четырех прямых и двух косых мышц глаза, являющихся очень постоянными; кроме того, у наземных позвоночных (за исключением змей и приматов) имеется мышца, втягивающая глазное яблоко внутрь орбиты (*m. retractor bulbi*), а у амфибий челюстная по происхождению мышца служит для поднятия глазного яблока (*m. levator bulbi*). У высших наземных позвоночных поднятие глазного яблока нередко достигается помощью гладкой глазничной мышцы (*m. orbitalis*), иннервируемой симпатическими волокнами.



Птицы



- В отличие от других позвоночных среди птиц нет ни одного вида с редуцированными глазами. Глаза очень велики по относительным и абсолютным размерам: у крупных хищников и сов по объему они равны глазу взрослого человека. Увеличение абсолютных размеров глаз выгодно потому, что позволяет получить большие размеры изображения на сетчатке и тем самым, яснее различить его детали. Относительные размеры глаз, отличающиеся у разных видов, связаны с характером пищевой специализации и способами охоты. У преимущественно растительноядных гусей и куриных глаза по массе примерно равны массе головного мозга и составляют 0,4-0,6% от массы тела, у ловящих подвижную добычу и высматривающих ее на больших расстояниях хищных птиц масса глаз в 2-3 раза превышает массу мозга и составляет 0,5-3% от массы тела, у активных в сумерках и ночью сов масса глаз равна 1-5% массы тела (М. Ф. Никитенко).
- У разных видов на 1 мм² сетчатки находится от 50 тыс. до 300 тыс. фоторецепторов - палочек и колбочек, а в области острого зрения - до 500 тыс. - 1 млн. При разном сочетании палочек и колбочек это позволяет либо различать многие детали объекта, либо его контуры при низкой освещенности. Основной анализ зрительных восприятий проводится в зрительных центрах головного мозга; ганглиозные клетки сетчатки реагируют на несколько стимулов: контуры, цветовые пятна, направления, перемещение и т.д. у птиц, как и остальных позвоночных, на сетчатке есть участок наиболее острого зрения с углублением (ямкой) в его центре. У некоторых видов, питающихся преимущественно подвижными объектами, есть две области острого зрения: у дневных хищников, цапель, зимородков, ласточек; у стрижей лишь одна область острого зрения, и поэтому их способы ловли добычи на лету менее разнообразны, чем у ласточек. В колбочках находятся масляные капли - цветные (красные, оранжевые, голубые и др.) или бесцветные. Вероятно, они выполняют роль светофильтров, повышающих контрастность изображения. Очень подвижный зрачок предотвращает излишнюю засветку сетчатки (при быстрых поворотах в полете и т. п.).

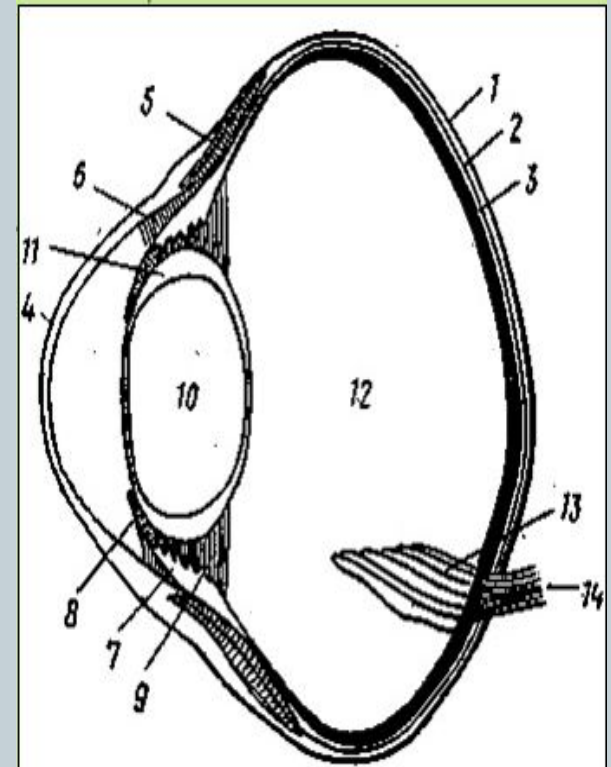


Схема глаза птицы:

1 — склера, 2 — сосудистая оболочка, 3 — сетчатка, 4 — роговица, 5 — костное склеральное кольцо, 6 — связка, 7 — ресничное тело, 8 — радужина, 9 — связка, 10 — хрусталик, // — оболочка хрусталика, 12 — стекловидное тело, 13 — гребень, 14 — зрительный нерв

Птицы

- Аккомодация (наводка глаза на резкость) осуществляется изменением формы хрусталика и его одновременным перемещением, а также некоторым изменением кривизны роговицы. В области слепого пятна (места вхождения зрительного нерва) расположен гребень - богатое сосудами складчатое образование, вдающееся в стекловидное тело. Основная его функция - снабжение стекловидного тела и внутренних слоев сетчатки кислородом и удаление продуктов метаболизма.

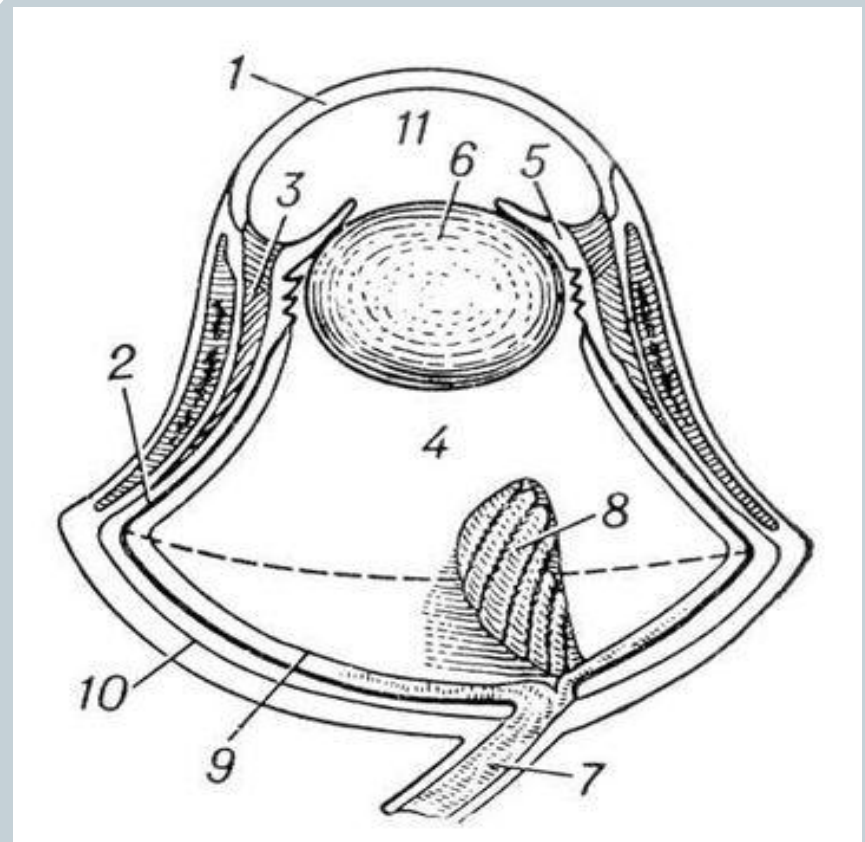
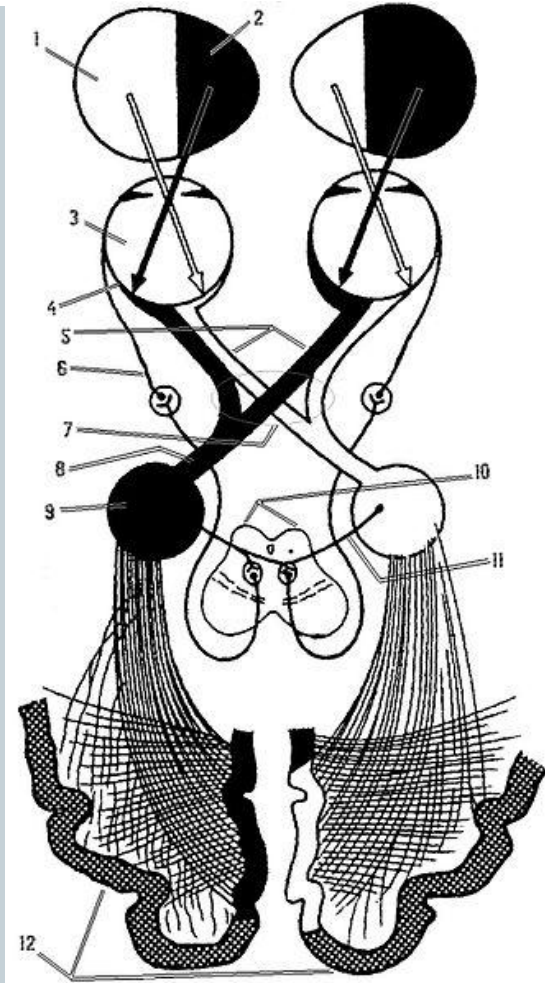


Рис. 4. Глаз хищной птицы (продольный разрез): 1 — роговица, переходящая в склеру; 2 — сосудистая оболочка; 3 — реснитчатое тело; 4 — стекловидное тело; 5 — радужка; 6 — хрусталик; 7 — зрительный нерв; 8 — гребень; 9 — сетчатка; 10 — склера; 11 — передняя камера.

Зрительная система млекопитающих



- Зрительная система (зрительный анализатор) у млекопитающих включает следующие анатомические образования:
- периферический парный орган зрения — глаз (с его воспринимающими свет фоторецепторами — палочками и колбочками сетчатки);
- нервные структуры и образования ЦНС: зрительные нервы, хиазма, зрительный тракт, зрительные пути — II-я пара черепно-мозговых нервов, глазодвигательный нерв — III-я пара, блоковый нерв — IV-я пара и отводящий нерв — VI-я пара;
- латеральное коленчатое тело промежуточного мозга (с подкорковыми зрительными центрами), передние бугры четверохолмия среднего мозга (первичные зрительные центры);
- подкорковые (и стволовые) и корковые зрительные центры: латеральное коленчатое тело и подушки зрительного бугра, верхние холмики крыши среднего мозга (четверохолмия) и зрительная кора.
- Нормальным раздражителем органа зрения является свет. Под влиянием света в палочках и колбочках (см. ниже) происходит распад зрительных пигментов (род опсина и йод опсина). Палочки функционируют при свете слабой интенсивности, в сумерках; зрительные ощущения, получаемые при этом, бесцветны. Колбочки функционируют днём и при ярком освещении; их функция определяет ощущение цветности.

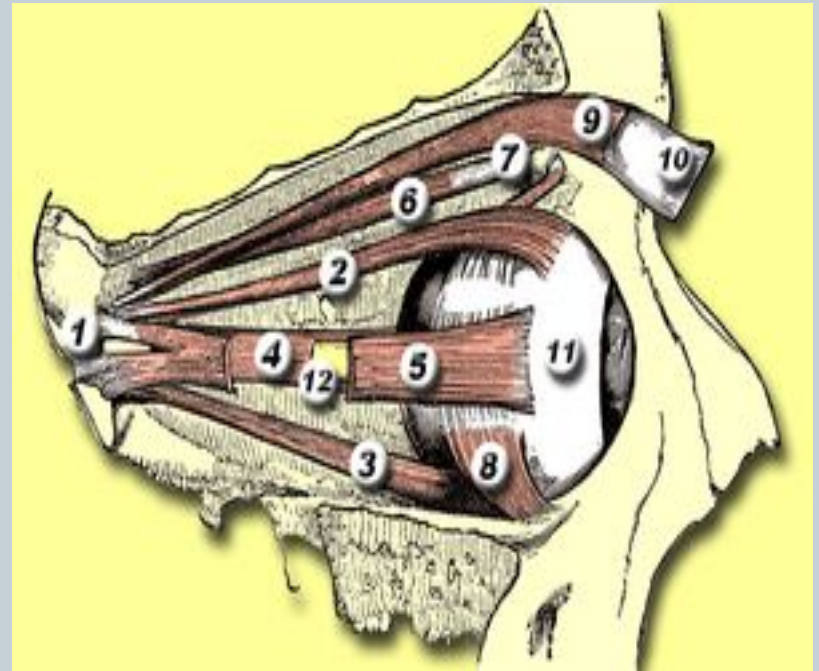
Человек

- Глаз человека как парный орган сформировался в процессе эволюции и является периферической частью зрительного анализатора. Отдельно сформировались проводящие пути, включающие зрительные нервы, хиазму и два зрительных тракта. Третья важная часть зрительного анализатора человека возникла в виде подкорковых центров и корковых образований в затылочной доле большого мозга, в области ее шпорной борозды. Зрительный анализатор человека воспринимает световую энергию в диапазоне от 380 до 800 нм, определяет направление света, его энергию, спектральный состав и поляризацию световых волн в указанном диапазоне.
- В филогенетическом аспекте самой первой, наиболее древней функцией органа зрения является свето-ощущение, наиболее сложной — психофизиологическая функция бинокулярного зрения. В процессе эволюции она появилась позднее других зрительных функций и отмечается только у приматов. Этому способствовала анатомическая особенность строения черепа — два глаза расположены в одной фронтальной и одной горизонтальной плоскостях. Поля зрения правого и левого глаза стали совмещаться.



Глазодвигательные мышцы

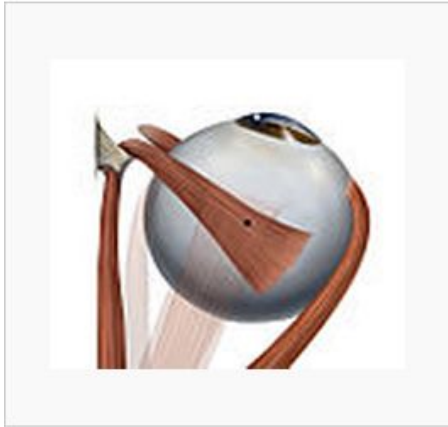
- **Глазодвигательные мышцы** — мышцы, участвующие в поворотах глаз. Расположены внутри [глазницы](#) и крепятся к [глазному яблоку](#). При их сокращении глазное яблоко поворачивается, направляя взгляд в соответствующую сторону.
- У человека имеется шесть глазодвигательных мышц: наружная и внутренняя прямая, верхняя и нижняя прямая, верхняя и нижняя косая. Все из них, за исключением нижней косой мышцы начинаются от [фиброзного кольца Зинна](#), окружающего [зрительный нерв](#) в глубине глазницы.
- Все глазодвигательные мышцы иннервируются [глазодвигательным нервом](#), кроме верхней косой (перекидывается через блок), которая иннервируется [блоковым](#), и латеральной прямой (отводит глаз в сторону), которая иннервируется [отводящим нервом](#).



Мышцы глазницы, вид сбоку: 1 — фиброзное [кольцо Зинна](#); 2 — верхняя прямая; 3 — нижняя прямая; 4 — внутренняя прямая; 5 — наружная прямая; 6 — верхняя косая; 7 — блок; 8 — нижняя косая; 9 — поднимающая верхнее веко; 10 — верхнее [веко](#); 11 — [глазное яблоко](#); 12 — [зрительный нерв](#)

Мышца	Начало	Прикрепление	Функция	Иннервация
Наружная прямая	Фиброзное кольцо Зинна	Латеральная стенка глазного яблока	Отведение глазного яблока латерально (наружу)	Отводящий нерв (VI пара ЧМН)
Внутренняя прямая	Фиброзное кольцо Зинна	Медиальная стенка глазного яблока	Приведение глазного яблока медиально (кнутри)	Глазодвигательный нерв (III пара ЧМН)
Нижняя прямая	Фиброзное кольцо Зинна	Нижняя стенка глазного яблока	Опускает глазное яблоко, слегка отводит кнаружи	Глазодвигательный нерв (III пара ЧМН)
Верхняя прямая	Фиброзное кольцо Зинна	Верхняя стенка глазного яблока	Поднимает глазное яблоко, слегка приводит кнутри	Глазодвигательный нерв (III пара ЧМН)
Нижняя косая	Глазничная поверхность верхней челюсти	Нижняя стенка глазного яблока	Поднимает, отводит и слегка ротирует кнаружи	Глазодвигательный нерв (III пара ЧМН)
Верхняя косая	Кольцо Зинна — блок на глазничной поверхности лобной кости	Верхняя стенка глазного яблока	Опускает, приводит и слегка ротирует кнутри	Блоковый нерв (IV пара ЧМН)

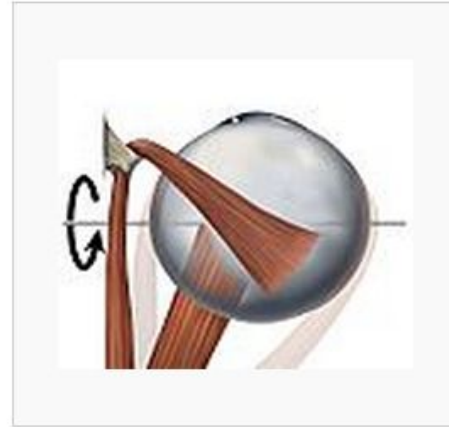
Схематичное изображение движения глазных яблок при сокращении соответствующих мышц (вид сверху):



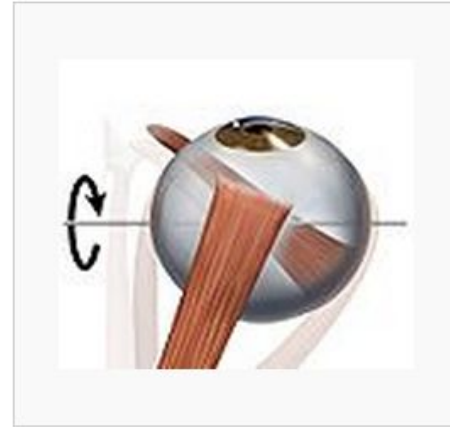
наружной прямой



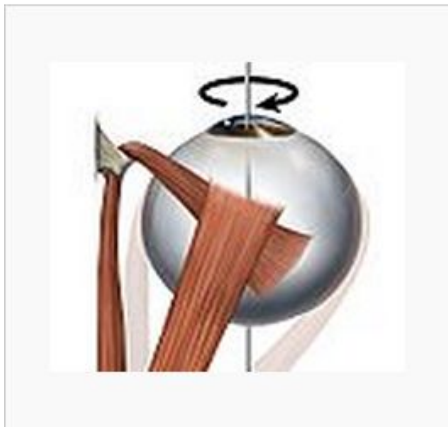
внутренней прямой



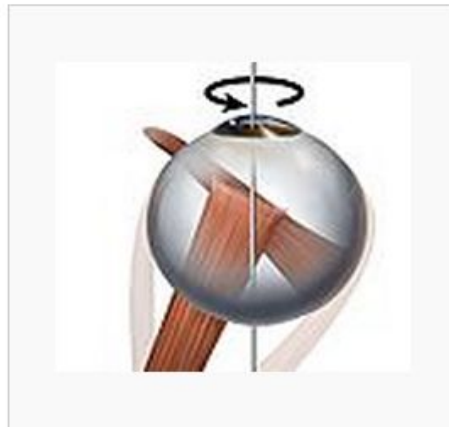
нижней прямой



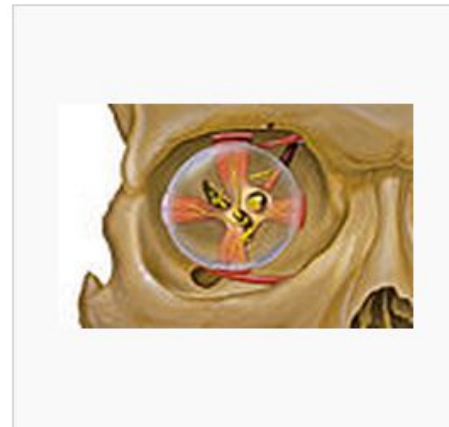
верхней прямой



верхней косой



нижней косой



Глазница, вид спереди.
Глазное яблоко удалено