

СОВРЕМЕННАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ ПСИХОФИЗИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОРОГА ЗРИТЕЛЬНОГО ВОСПРИЯТИЯ СВЕТА

© 2011 г. А. С. Тиболов*, канд. физ.-мат. наук; Ю. Е. Шелепин**, доктор мед. наук

* НПК “Государственный оптический институт им. С.И. Вавилова”, Санкт-Петербург

** Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург

E-mail: editor@soi.spb.ru

Показаны современные трудности традиционной интерпретации психофизических опытов по определению энергетического порога восприятия света. Рассмотрены модели функционирования сетчатки в пороговом режиме, дающие новую интерпретацию этих опытов и учитывающие достижения физиологических исследований порогового зрения.

Ключевые слова: зрение, порог восприятия света, психофизический метод, сетчатка.

Коды OCIS: 330.4270.

Поступила в редакцию 06.07.2011.

Введение

Период интенсивных психофизических исследований порогового зрительного восприятия пришелся на 30-е–50-е годы прошлого столетия¹. С 70-х годов при изучении этой, до сих пор интересной [2, 3], проблемы основными стали другие, новые методы (электрофизиологические, генетические, биохимические и др.). Со временем модель, в рамках которой были интерпретированы результаты психофизических опытов, стала противоречить данным, полученным этими новыми методами, и некоторым новым данным о зрении. Точной корректировке этой модели мешает известная методологическая проблема. По понятным причинам основным объектом новых исследований стала сетчатка не человека, а животных. Организовать же поведенческие эксперименты с животными, аналогичные психофизическим опытам, при таких низких интенсивностях трудно. В данной статье мы в какой-то степени игнорируем эту методологическую проблему, опираясь на сложившиеся представления о близости характеристик сетчатки человека

и приматов. Предлагаются 2 гипотетические модели порогового режима работы сетчатки, в которых при количественных оценках, кроме результатов психофизических экспериментов, используются результаты измерений электрофизиологических характеристик рецепторов сетчатки приматов. Цель разработки этих моделей не только “свести концы с концами” при современной интерпретации результатов психофизических опытов, но и повысить роль этих результатов при обсуждении и планировании экспериментов в области физиологии порогового зрения.

Психофизические опыты по определению энергетического порога восприятия света

До изложения существа предлагаемых моделей необходимо, учитывая широкий круг читателей “Оптического журнала”, дать краткий упрощенный обзор результатов психофизических исследований порогового зрения. При этом мы будем опираться на 2 классические работы: наиболее часто цитируемое экспериментальное исследование, выполненное Гехтом с соавторами в 1942 г. [4], и теоретическую интерпретацию результатов психофизических исследований, данную Барлоу в 1956 г. [5].

¹ У российских оптиков есть основание гордиться приоритетными исследованиями в этой области, выполненными в 1933–34 гг. С.И. Вавиловым с сотрудниками [1].

Довольно рано было надежно установлено, что энергетический порог обнаружения вспышки света соответствует энергии приблизительно 100 фотонов на входе в зрачок наблюдателя. Но тогда господствовали представления об очень высоких потерях света в глазе (хотя надежных экспериментальных свидетельств этого не было из-за трудности соответствующих измерений) и возникла идея обнаружить регистрацию отдельных квантов на уровне сетчатки. В предположении пуассоновской статистики фотонов был разработан изящный метод определения порога восприятия света непосредственно на сетчатке, при котором достаточно построить зависимость вероятности P обнаружения наблюдателем вспышки света от логарифма энергии I вспышки на входе в зрачок. Форма такой кривой зависит только от порогового значения числа квантов n , вызывающего у наблюдателя ощущение вспышки. На рис. 1, заимствованном из работы [4], приведен набор этих логистических кривых для различных значений n . Потери при прохождении света через глаз не влияют на форму кривой, но могут быть определены по ее положению относительно вертикальной оси. Этот метод успешно разрабатывался различными группами исследователей, достиг высокого уровня совершенства, в том числе и в работе [4], где для разных наблюдателей были получены индивидуальные значения n от 5 до 7 (пример экспериментальных данных из [6] приведен на рис. 2, кривая А). Этот результат соответствовал результатам большинства других исследований того времени. Для дальнейшего важны еще три характеристики, свойственные экспериментам в работе [4]:

- среднее пороговое значение энергии светового импульса на входе в зрачок I_0 равно 112 квантам,
- свет вспышки фокусировался на участок сетчатки, содержащий порядка 500 палочек;
- вероятность p_f ошибочной регистрации наблюдателем вспышки при заданном без ведома наблюдателя ее пропуске равна 0,005.

Конечное значение вероятности ложной вспышки свидетельствовало о наличии темновых шумов в зрительной системе. Предложенная в [5] модель формирования порога восприятия фактически предполагала встроенный где-то на уровне ганглиозной клетки физиологический механизм, аналогичный дискриминатору, применяемому инженерами в каналах с аддитивным шумом для регулирования вероятности ложных срабатываний. Это устройство

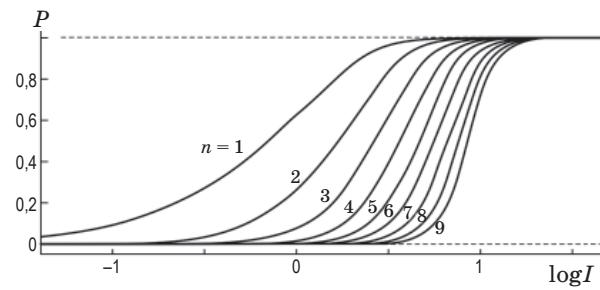


Рис. 1. Зависимости вероятности P обнаружения слабых вспышек света наблюдателем от интенсивности вспышки I на зрачке при разных квантовых порогах n регистрации их на сетчатке.

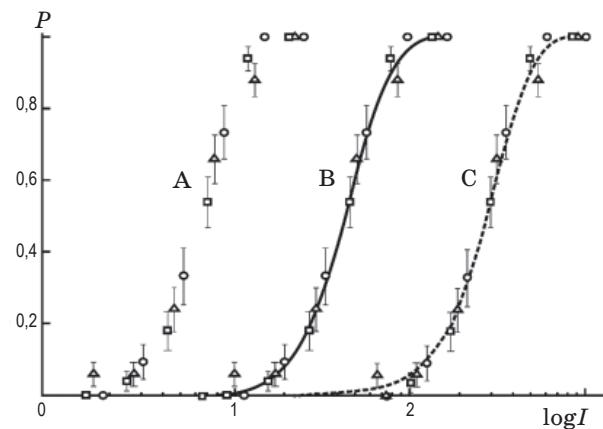


Рис. 2. Пример наблюдавшейся в психофизиологических опытах зависимости вероятности обнаружения вспышки от логарифма ее интенсивности. Экспериментальные результаты (А, взятые из [6]) и их теоретическая интерпретация: В – традиционная при пороге восприятия, равном 6 фотонам, С – по предлагаемой модели.

отбрасывает в реализации потока сигнал + шум все точки с амплитудой меньше определенного уровня, который тем выше, чем ниже приемлемая вероятность ложного сигнала. Учет шумов в предложенной модели несколько меняет интерпретацию упомянутых выше кривых зависимости $P(\log I)$: обработав с учетом шумов свои экспериментальные результаты и результаты [4], автор [5] получил не только значения n , но и уровень шумов рецептора. При этом было сделано предположение о пуассоновской статистике поступающих с рецептора шумовых импульсов и о тождественности их по форме и амплитуде импульсам, генерируемым при поглощении фотонов. По уровню шумов, n и p_f в [5] был рассчитан уровень дискриминации: виртуальный физиологический механизм дол-

жен формировать ощущение вспышки только тогда, когда сумма импульсов от поглощенных сетчаткой фотонов и темновых импульсов, проинтегрированных по всему рецептивному полю ганглиозной клетки за время “кадра” в условиях темновой адаптации (0,2 с), станет больше 17–19.

Проблема интерпретации психофизических опытов

Сейчас доверию к этой разумной модели мешает то, что соответствующий ей физиологический механизм дискриминации до сих пор не обнаружен. Более того, в 1970–80-е годы были получены рассмотренные ниже 2 группы новых экспериментальных фактов, противоречащих модели, развитой в [5].

I. Потери при прохождении света от зрачка к сетчатке оказались порядка 50% [7, 8], что меньше ранее предполагавшихся. “Квантовая эффективность” палочки оказалась порядка 0,7 [9]. При этом нет оснований предполагать, что ретина, устроенная на выбранном в [4] участке как “бархат” (малые расстояния между длинными “нитями” внешних сегментов палочек), что-то пропускает из падающего на нее света. Следовательно, формировать нервные импульсы на выходе рецепторов должны приблизительно 35% фотонов, прошедших через зрачок, что в 5–7 раз превышает значение, полученное из кривых $P(\log I)$ при их интерпретации, принятой в [4, 5].

II. Прямые электрофизиологические эксперименты с сетчаткой приматов [9, 10] подтвердили и сам факт существования на выходе палочки предположенных в [5] импульсных шумов типа редких “ложных фотонов”, и их интенсивность (вероятность $w \approx 1,2 \times 10^{-3}$ в расчете на один рецептор за время 0,2 с). Но тогда же были обнаружены и непрерывные шумы со среднеквадратическим отклонением, соответствующим приблизительно четверти амплитуды рецепторного потенциала, генерируемого фотоном. Эти шумы могут быть включены в модель [5], но, как показали оценки, в силу своей непрерывности они при этом увеличат общий уровень флуктуаций более, чем в 4 раза. При таком уровне шума порог восприятия вспышки должен повыситься в 3 раза (т. е. до 18 фотонов), что не соответствует зависимости $P(\log I)$, на которую опирается теория Барлоу [5]. Надо признать, что эти противоречия для рассматриваемой модели значительно смяг-

чаются, если предположить, что выделение сигнала из шумов в условиях темновой адаптации происходит на уровне не ганглиозных, а амакриновых клеток с их на порядок меньшими рецептивными полями и, соответственно, шумами. Но и здесь пока не обнаружен необходимый физиологический механизм с высоким (почти 15-кратно превышающим амплитуду генерируемого фотоном потенциала) порогом дискриминации.

Дискриминационный механизм у млекопитающих сравнительно надежно установлен только на еще более низком уровне нервной системы сетчатки, в синапсе палочка–биполяр палочки [2, 3, 11]. Открытие этого механизма и хорошо изученные шумы рецепторов сетчатки млекопитающих – два основных достижения физиологии порогового зрения за период после окончания психофизических опытов. Эти два фактора лежат в основе попыток построить если не полную модель работы глаза в пороговом режиме, то ее крупные фрагменты [12]. Но при этом, как нам представляется, недостаточно используются количественные данные, полученные в психофизических экспериментах. Строго говоря, данные, полученные при опытах с людьми, некорректно использовать в моделях, основной материал которых – результаты исследований сетчатки животных. Но “грех” этот не так велик, если учесть, что пусть и немногочисленные измерения шумов рецепторов сетчатки человека показали хорошее соответствие структуре шумов рецепторов приматов. Еще меньше оснований сомневаться в наличии дискриминационного барьера в синапсе палочка–биполяр палочки у человека. Поэтому, взяв электрофизиологические данные о шумах рецепторов у приматов из единого и надежного источника [9], мы предложим далее два варианта использования явления дискриминации сигнала при его передаче через синапс палочка–биполяр палочки для объяснения прежде всего результатов психофизических экспериментов.

Двухкаскадная модель

В первой модели начнем с оценки уровня дискриминации шумов в синапсе, необходимого для снижения вероятности ложных сигналов до значения, полученного в работе [4]. Взяв среднюю амплитуду сигнала за 1, сначала по вероятности ложной вспышки p_f (5×10^{-3}), среднеквадратическому отклонению непрерывных

шумов σ_f (0,25) и числу рецепторов в рецептивном поле ганглиозной клетки M (10^4) оценим порог дискриминации

$$R = \sigma_f \Phi \left(\frac{p_f}{M} \right), \quad (1)$$

где Φ – нормальная дисперсия, соответствующая вероятности p_f/M . Оказалось, что $R = 1,22$. Теперь, зная среднеквадратическое отклонение для сигнала σ_s (0,22), и использовав интеграл вероятности F , можно по R оценить вероятность K преодоления сигналом порога дискриминации

$$K = F \left(\frac{R-1}{\sigma_s} \right). \quad (2)$$

При этом K оказалось равным 0,16, что обеспечивает преодоление барьера в среднем каждым 6-м фотоном из поглощенных сетчаткой за вспышку. Если предположить, что это тот фотон, который вызывает ощущение вспышки, то возникают 2 проблемы.

Во-первых, при такого рода дискриминации не решается проблема “ложных фотонов”. Действительно, вероятность генерации такого фотона одной палочкой за время 0,2 с составляет $w = 1,2 \times 10^{-3}$ с⁻¹, и во всем рецептивном поле ганглиозной клетки в течение этого времени произойдет 12 ложных вспышек неотличимых от фотонных сигналов. Рассмотренный выше дискриминатор уменьшил число сигналов от них до 2, но и это в 400 раз превышает вероятность ложной вспышки, определенной экспериментально в [4].

Во-вторых, при таком простом механизме кривая $P(\log I)$ должна была бы соответствовать $n = 1$, а не $n = (5-7)$ как в [4]. (Фотоны, поглощенные рецепторами, но не прошедшие через барьер в синапсе, ничем не отличаются, с точки зрения интерпретации $P(\log I)$ кривых, от фотонов, потерянных в других частях глаза: они только сдвинут кривую, не повлияв на ее форму). Таким образом, на основе одного дискриминатора рассмотренного типа не удается создать модель, отвечающую всей совокупности результатов психофизических экспериментов.

Выйти из положения можно, совместив обсуждаемый механизм фильтрации непрерывных шумов со старой [5] моделью еще одного дискриминатора, работающего на более высоких уровнях сетчатки. Рассмотрим, какие параметры должны иметь в такой системе вторые

дискриминаторы, работающие на уровне выходов ганглиозной (G), амакриновой (A) и биполярной (палочек) (B) клеток. Сначала, полагая, что “прорвавшиеся” через 1-й дискриминационный барьер “ложные fotoны” имеют пуассоновское распределение, определим уровень дискриминации m_d , необходимый при наблюдаемой вероятности ложных сигналов $p_f = 5 \times 10^{-3}$ из уравнения

$$p_f = k \sum_{m_d}^{\infty} \frac{\left(\frac{KwM}{k} \right)^m}{m!} \exp \left(-\frac{KwM}{k} \right),$$

где k – отношение размера соответствующего рецептивного поля к размеру рецептивного поля ганглиозной клетки.

Зная m_d , можно оценить порог n_p восприятия вспышки с вероятностью $p_s = 0,6$ по формуле

$$p_s = \sum_{m_d}^{\infty} \frac{\left(\frac{KwM}{k} + n_p \right)^m}{m!} \exp \left[-\left(\frac{KwM}{k} + n_p \right) \right].$$

При $k = 1$ (случай расположения дискриминатора на выходе ганглиозной клетки) получили $m_d = 7$, $n_p = 5,5$ (т. е. 5–6 фотонов); при $k = 20$ (случай амакриновой клетки) $m_d = n_p = 3$ и, наконец, для $k = 400$ (случай биполярной клетки) $m_d = n_p = 2$.

По n_p можно оценить, какая “квантовая эффективность” сетчатки J соответствует каждому из 3-х рассмотренных случаев расположения 2-го дискриминатора. Поскольку в опытах Гехта [4] освещался участок сетчатки, соответствующий по размеру рецептивному полю амакриновой клетки, для первых двух случаев достаточно разделить n_p на вероятность прохождения сигнала от фотона через 1-й дискриминатор (0,16) и измеренную в [4] пороговую энергию импульса света на входе зрачка (112 фотонов). Для третьего случая (расположение 2-го дискриминатора на выходе биполяра) пришлось прибегнуть к формуле Бриндли [15] (см. ниже формулу (3)). Соответствующие значения J оказались равными $J_G = 0,31$, $J_A = 0,17$, $J_B = 0,32$.

Полученные результаты показывают, что из рассмотренных возможных положений 2-го дискриминатора более всего результатам психофизических исследований и современным представлениям об энергетической эффективности сетчатки отвечает случай расположения этого дискриминатора где-то на выходе гангли-

озной клетки или вне сетчатки. Значения n_p , равные 3 и 2, полученные во 2-м и 3-м случаях, слишком сильно отличаются от полученного в [4] значения порога восприятия сетчатки 5–7 фотонов.

Следует признать, что этот вывод противоречит результату, полученному в [13] при исследовании влияния фоновой засветки на порог восприятия слабых вспышек. В этой работе показано, что механизм, обеспечивающий рост порога при усилении подсветки, локализован между биполяром палочек и амакриновой клеткой. Поток “ложных фотонов” фактически не отличается от потока фотонов подсветки, и его воздействие на порог восприятия вспышки должен регулироваться тем же механизмом и в том же месте, для которого по нашей модели $n_p = 2$.

В связи с этим противоречием уместно вспомнить об одном, так и не объясненном в свое время [1, 5], явлении. При переносе красной световой точки, фиксирующей в психофизических опытах взгляд наблюдателя либо далеко от освещаемого вспышкой участка сетчатки [1, 14], либо вообще в другой глаз, [15] резко, до $n_p = 2$, снижается порог восприятия. Сейчас, когда известно, что амакриновая клетка прямо связана с выходом биполяра колбочек, близкое от освещаемого вспышкой участка сетчатки расположение красной точки в [4] и в большинстве других работ представляется неудачным. Предложение С.И. Вавилова [1] еще раз проверить эту методику остается до сих пор актуальным.

Сравнивая характеристики, полученные для 2-го (предположим, на уровне ганглиозной клетки) дискриминатора с характеристиками дискриминатора, рассчитанного в [5], следует отметить следующие, возникшие благодаря 1-му дискриминатору, выгодные отличия:

- теперь он защищен от непрерывных шумов рецепторов,
- необходимый для борьбы с “ложными фотонами” порог дискриминации снизился почти в 3 раза,
- потери при прохождении света через глаз, предполагаемые этой моделью, пришли в соответствие с действительными потерями.

Хотя иерархия дискриминаторов в чем-то отвечает иерархическому строению нервной системы самой сетчатки, приняв ее, мы в каком-то смысле возвращаемся на 60 лет назад, предполагая неизвестный физиологический механизм для 2-го дискриминатора. Это

побуждает нас предложить еще одну модель порогового восприятия, в рамках которой одного дискриминационного механизма в синапсе палочка–биполяр палочки может оказаться достаточно, чтобы объяснить результаты психофизических опытов.

Однокаскадная модель

Первым шагом при построении второй модели был отказ от парадигмы, принятой в свое время большинством исследователей при интерпретации $P(\log I)$ кривых: формирование сигнала восприятия вспышки, в том числе выделение его из шума, происходит на уровне рецептивного поля, равного или превышающего участок сетчатки, освещенный сфокусированной вспышкой. Была рассмотрена более широкая расчетная модель Бриндли [16], толкующая эти логистические кривые в предположении, что решение о наличии сигнала может приниматься и на уровне рецептивного поля s , составляющего только часть освещенной вспышкой области сетчатки S . Согласно [16] зависимость вероятности наблюдения вспышки P_n от количества света I (в фотонах) во вспышке, “переработанного” сетчаткой в сигналы рецепторов, имеет вид

$$P_n = 1 - \left(1 + \sum_{m=1}^{n-1} \frac{(I^s/S)^m}{m!} \right)^{S/s} e^{-I}, \quad (3)$$

где теперь n – пороговое число фотонов, возбудивших рецептор и вызывающих ощущение вспышки при одновременном попадании их на одну из площадок s .

При новой широкой интерпретации форма кривых $P(\log I)$ зависит не только от n , но и от отношения s/S , причем использовавшаяся в [4, 5] интерпретация кривых $P(\log I)$ является частным случаем модели [16] при $s/S = 1$. Варьируя значениями s/S в разумных пределах ($1 > s/S > 1/500$), можно определить, при каких n рассчитанные по (3) кривые $P(\log I)$ хорошо совмещаются по форме с экспериментальными кривыми $P(\log I)$ из [4]. Оказалось, что для n , равных 3, 4 и 5, можно подобрать области значений S/s , обеспечивающие такое совпадение и характеризующиеся соответственно значениями $S/s > 50$, $S/s < 5$ и $S/s < 2$. Каждому из этих случаев отвечают свои пороговые значения $I_{\text{пор}}^n$ (соответствующие $P_n = 0,6$): $I_{\text{пор}}^3 > 27$; $I_{\text{пор}}^4 < 11$ и $I_{\text{пор}}^5 < 8$ фотонов. Современному

требованию высокой “квантовой эффективности” глаза (35%, см. выше) отвечает, таким образом, только случай $n = 3$, $S/s = 90$, $I_{\text{пор}}^3 = 39$ (см. рис. 2 кривая В).

Отношение $S/s = 90$ соответствует группе s из 5–6 палочек (среднее $N = 5,5$). Предположив, что это достаточно компактная группа, получаем следующее представление о процессе порогового восприятия сфокусированной на сетчатке вспышки: ощущение вспышки наступает, когда на каком-нибудь любом компактном участке из 5–6 рецепторов рецептивного поля биполяра палочек генерируется 3 или более сигналов от поглощенных фотонов. Результат этот может показаться странным, если не принять во внимание сложившихся представлений о кластерах рецепторов как раз такого размера, в которых из-за электрического и химического взаимодействия близкорасположенные рецепторы интегрируют свои сигналы и шумы еще на входе биполяра [16]. В большинстве посвященных этому явлению работ исследуются кластеры, образующиеся за счет возникновения временных перемычек между рецепторами. По-видимому, этот процесс носит сложный и неустойчивый характер и никогда не охватывает все множество рецепторов. Очевидно, что кластеры такого типа не подходят для предлагаемой модели. Более вероятным представляется диффузионный механизм формирования необходимого типа кластеров на уровне не самих рецепторов, а их синапсов. Кластеры синапсов были обнаружены в клетках мозга [17] и объяснены интегрирующим свойством свободной диффузии глютамата, охватывающей межклеточное пространство и несколько близкорасположенных щелей синапсов. Применительно к нашему случаю интегрирование в первом приближении следует понимать как равенство концентраций глютамата во всех синапсных щелях рецепторов кластера. Эта общая концентрация глютамата будет падать под действием света, пока при одновременном попадании на кластер 3-х фотонов не достигнет во всех частях этого “коллективного синапса” критического значения, снимающего торможение.

Приняв пока, до появления соответствующих экспериментальных данных, эту гипотезу о природе кластеров s , покажем эффективность модели с точки зрения обсуждаемых проблем.

А. Модель применима при “квантовой эффективности” более 0,24, т. е. соответствует со-

временным представлениям об оптических потерях в глазе.

В. Так же как в предыдущей модели, оценим порог дискриминации по вероятности ложных сигналов, учитывая, что среднеквадратическое отклонение в шуме “коллективного рецептора” из N палочек при нормальном распределении в $N^{0,5}$ больше, чем для отдельного рецептора. Кроме того, интегрируя шумы, вместо числа палочек в рецептивном поле ганглиозной клетки следует взять в N раз меньшее число кластеров в этом поле. Тогда формула (1) принимает вид

$$R = N^{0,5} \sigma_f \Phi \left(\frac{p_f N}{M} \right),$$

а дискриминационный порог при $N = 5,5$ становится равным $R = 2,66$.

Очевидно, формула (2) в этой модели приобретает вид

$$K = F \left(\frac{R - 3}{n^{0,5} \sigma_s} \right),$$

а вероятность восприятия вспышки при поглощении кластером 3-х фотонов становится равной $K = 0,81$, что, учитывая характер оценки, хорошо согласуется со значением этой величины 0,6, заложенным в модель при ее параметризации. Например, совпадение станет точным, если при параметризации предполагаемую “квантовую эффективность” глаза снизить с 35 до 29%. Таким образом, предложенная модель обеспечивает необходимый уровень подавления постоянных шумов палочек.

С. Преимуществом предлагаемой модели является уверенное подавление “ложных фотонов” за счет малой вероятности одновременного появления в одном кластере трех таких помех. Для расчета вероятности такой тройной помехи используем формулу (3), представив “ложные фотоны” как результат воздействия слабого светового потока на рецептивное поле ганглиозной клетки. С учетом введенных выше обозначений формула (3) примет вид

$$P_3 = 1 - \left(1 + \sum_{m=1}^2 \frac{wN}{m!} \right)^{M/N} e^{-wM}.$$

При этом вероятность P_3 оказалась равной 9×10^{-5} , что намного меньше экспериментально полученной вероятности ложной вспышки 5×10^{-3} .

Таким образом, предложенная однокаскадная модель отвечает данным психофизических опытов [4], но содержит недостаточно обоснованное предположение о кластерах синапсов.

Сравнение моделей

Пока трудно сделать окончательный выбор между двумя представленными моделями. Но определенную возможность их сравнения дает явление нелинейности сигнала на выходе биполярной клетки палочек сетчатки мышей, обнаруженное в [11]. При самых малых интенсивностях, когда сигналы фотонов только начинают изредка преодолевать барьер в синапсе, отношение усредненного по нескольким вспышкам или палочковым биполярам сигнала на аксоне к сигналу насыщения, измеряемое в этой работе, можно трактовать как вероятность “наблюдения” вспышки, а зависимость этого отношения от логарифма интенсивности – как своеобразный аналог кривых $P(\log I)$. (Предполагается, во-первых, что “прорвавшиеся” через дискриминатор импульсы от фотонов сохраняют пуассоновское распределение; во-вторых, что вероятность “прорыва” мала и насыщение вероятности наступит раньше, чем станет заметным суммирование 2-х, 3-х и т. д. “прорвавшихся” импульсов от фотонов). Очевидно, если правильна однокаскадная модель, такая кривая должна соответствовать $n = 6$, а если двухкаскадная, то, как уже отмечалось, она должна соответствовать $n = 1$. На рис. 3 представлены обе кривые и экспериментальные точки, взятые из работы [11]. Результат сравнения говорит в пользу двухкаскадной модели. Разумеется, в той степени, в которой можно сравнивать сетчатки мыши и человека.

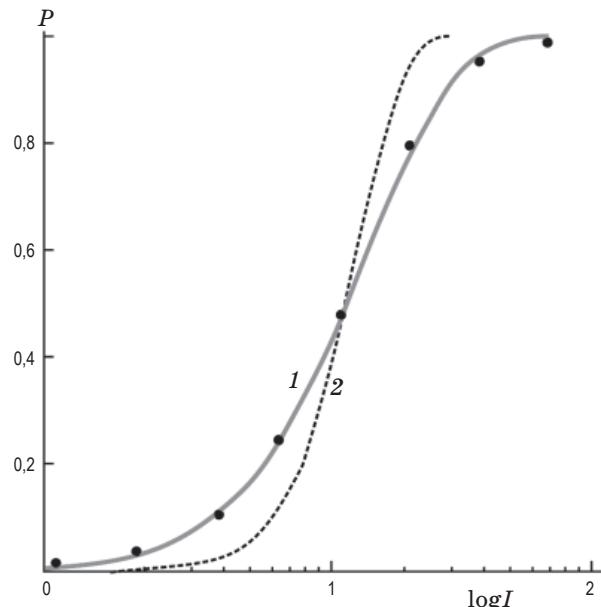


Рис. 3. Зависимости вероятности P регистрации сигнала в аксоне биполярной клетки палочек от освещенности ее рецептивного поля. 1 – расчет при пороге регистрации $n = 1$ фотон; 2 – при $n = 6$ фотонов; точки – экспериментальные значения по данным [11].

Заключение

Известные противоречия между современными данными о сетчатке и традиционной интерпретацией психофизических опытов по определению энергетического порога восприятия света могут быть разрешены в рамках одной из двух предложенных гипотетических моделей, использующих, в частности, явление дискриминации нервных сигналов в синапсе палочка–биполярная клетка палочек.

* * * * *

ЛИТЕРАТУРА

1. Вавилов С.И. Микроструктура света. М.: Изд. АН СССР, 1950. 198 с.
2. Field G.D., Sampath A.P., Rieke F. Retinal Processing Near Absolute Threshold: From Behavior to Mechanism // Annu. Rev. Physiol. 2005. V 67. P. 491–514.
3. Sampath A.P., Fain G.L Setting the absolute threshold of vision // F1000 Biol. Rep. 2009. V. 1. P. 66. (<http://f1000.com/reports/biology>)
4. Hecht S., Shlaer S., Pirenne M.H. Energy, quanta, and vision // J. Gen. Physiol. V. 25. 1942. P. 819–840.
5. Barlow H.B. Retinal Noise and Absolute Threshold // JOSA. 1956. V. 46. № 8. P. 634–639.
6. Bialek W. Biophysics: Searching for Principles // <http://www.princeton.edu/~wbialek/PHY562.html>.
7. Boettner E.A., Wolter J.R. Transmission of the ocular media // Invest Ophthalmol. 1962. V. 1. P. 776–778.

8. *Van de Kraats J., Van Norren D.* Optical density of the aging human ocular media in the visible and the UV // *JOSA A*. 2007. V. 24. P. 1842–1857.
 9. *Baylor D.A., Nunn B.J., Schnapf J.L.* The Photocurrent, Noise and Spectral Sensitivity of Rods of the Monkey *Macaca Fascicularis* // *J. Physiol.* 1984. V. 357. P. 575–607.
 10. *Field G.D., Rieke F.* Mechanisms Regulating Variability of the Single Photon Responses of Mammalian Rod Photoreceptors // *Neuron*. 2002. V. 35. P. 733–747.
 11. *Field G.D., Rieke F.* Nonlinear Signal Transfer from Mouse Rods to Bipolar Cells and Implications for Visual Sensitivity // *Neuron*. 2002. V. 34. P. 773–785.
 12. *Van Rossum M.C., Smith R.G.* Noise removal at the rod synapse of mammalian retina // *Vis Neurosci*. 1998. V. 15. P. 809–21.
 13. *Felice A. Dunn, Thuy Doan, Alapakkam P. Sampath, Fred Rieke.* Controlling the Gain of Rod-Mediated Signals in the Mammalian Retina // *The Journal of Neuroscience*. 2006. 26(15). P. 3959 –3970.
 14. *Вавилов С.И.* Визуальное наблюдение световых флуктуаций // *Изв. АН СССР (физ. сер.)*. 1936. № 1/2. С. 176–184.
 15. *Van der Velden H.A.* The Number of Quanta Necessary for the Perception of Light of the Human Eye // *Ophthalmologica*. 1946. V. 111. № 6. P. 321–331.
 16. *Brindley G.S.* The Order of Coincidence Required for Visual Threshold // *Proc. Phys. Soc. B*. 1954. V. 67. P. 673–676.
 17. *Hornstein E.P., Verweij J., Li P.H., Schnapf J.L.* Gap-Junctional Coupling and Absolute Sensitivity of Photoreceptors in Macaque Retina // *J. Neurosci*. 2005. V. 25(48). P. 11201–11209.
 18. *Scimemi A., Fine A., Kullmann D.M., Rusakov D.A.* NR2B-Containing Receptors Mediate Cross Talk among Hippocampal Synapses // *J. Neurosci*. 2004. V. 24(20). P. 4767–4777.
-