

УДК 612.843.31:611.843.1(048.8)

О.А. Тарануха

Харьковский национальный медицинский университет

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ АНАТОМИИ, ФИЗИОЛОГИИ ПЕРИФЕРИЧЕСКОГО ОТДЕЛА ЗРИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА ЧЕЛОВЕКА – СЕТЧАТКИ ГЛАЗА. ЦВЕТОВОЕ ЗРЕНИЕ

В обзоре литературы показано, что зрительный анализатор человека может различать сотни оттенков ахроматического цвета и десятки тысяч хроматических цветов в различных сочетаниях. Он состоит из рецепторного аппарата – сетчатки глаза, проводящих путей и воспринимающих участков коры головного мозга. В сетчатке происходит первичная обработка зрительных сигналов, преобразование их в нервные импульсы и дальнейшее проведение в головной мозг. Фоторецепторы сетчатки представлены колбочками и палочками, которые по структуре, содержанию зрительных пигментов, локализации и физиологическому значению отличаются друг от друга. Зрительный пигмент палочек и пигменты трех различных типов колбочек («красных», «зеленых» и «синих») чувствительны к различным длинам волн, что и составляет основу цветовой чувствительности.

Ключевые слова: анатомия, физиология, фоторецепторы сетчатки, цветоощущение.

В восприятии внешнего мира ведущее место принадлежит органу зрения, точнее, зрительному анализатору. Его функция заключается в восприятии зрительных раздражений, их трансформации в нервные импульсы и передаче последних в корковые центры мозга, где формируется зрительное ощущение. Физиология и патология зрительного анализатора являются актуальной современной проблемой теоретической и практической медицины [1–3].

Чтобы видеть, нужен свет. Орган зрения человека способен воспринимать свет различной длины волны, различной яркости, форму и величину предметов; ориентироваться в пространстве; оценить расстояние между предметами, их объемность. Светочувствительность проявляется уже у бактерий и простейших, достигая совершенства в зрении человека [4, 5]. Первичная зрительная информация обрабатывается в сетчатке глаза [1–3, 6] – внутренней оболочке глаза, выстилающей изнутри глазное дно (рис. 1).

Эмбриологически сетчатка является частью коры головного мозга, вынесенной на

периферию. Оптический отдел сетчатки представляет собой высокодифференцированную прозрачную нервную ткань с фоторецептора-

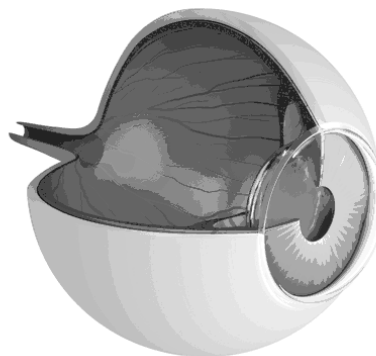


Рис. 1. Сетчатка изнутри выстилает дно
глазного яблока

ми – высокодифференцированными клетками, состоящими из наружного и внутреннего сегментов и содержащими зрительный пигмент. Наружный сегмент представляет собой окруженную наружной мембраной стопку дисков, образованных двумя соединенными по краям мембранами, наложенными друг на друга. Каждая мембрана диска

© О.А. Тарануха, 2014

состоит из бимолекулярного слоя липидных молекул, вставленных между слоями белковых молекул. Внутренний сегмент имеет скопление радиально ориентированных и плотно упакованных митохондрий [1–3, 5–9]. Квант света, попадая на фоторецепторы, вызывает цепь фотохимических, фотофизических процессов, которые приводят к возникновению и передаче зрительного сигнала следующему нейрону сетчатки – биполярным, а затем и ганглиозным клеткам. Далее раздражение идет в основной подкорковый центр зрительного анализатора в головном мозге – наружное коленчатое тело, где заканчивается большая часть аксонов ганглиозных клеток сетчатки, т. е. зрительных волокон, идущих в составе зрительного тракта. От наружного коленчатого тела основные пути через зрительную радиацию идут в зрительную кору, структура нейронов которой сложна и многообразна и включает дорсальное и вентральное ядра, претектальную зону, верхнее двуххолмие, дополнительные зрительные ядра в покрышке среднего мозга [1–7, 10].

В настоящее время изучены изменения в наружном членике палочек, где происходят фотофизические, фотохимические и ферментативные процессы трансформации энергии света в физиологическое возбуждение. Наблюдения авторов, специально занимающихся этими исследованиями, показали, что зрительные пигменты, содержащиеся в наружном сегменте, представляют собой сложные окрашенные белки. Та часть, которая поглощает свет, называется хромофором, или ретиналем (альдегид витамина А). Белок зрительных пигментов, с которым связан ретиналь, называется опсином. Молекула ретиналя может находиться в различных геометрических конфигурациях, называемых цис- и трансизомерами. Найдено 5 изомеров, но только одна П-цисизомерная форма участвует в фоторецепции. В молекуле зрительного пигмента хромофор прочно связан с опсином. В результате поглощения квантом света хромофор фотоизомеризуется, т. е. изогнутый хромофор выпрямляется, характер связи между ним и опсином нарушается и на последней стадии трансретиналь полностью отрывается от опсина [7, 8, 11, 12]. В итоге происходит обесцвечивание зрительного

пигмента. Наряду с разложением зрительного пигмента в живом глазу идет процесс ресинтеза. При темновой адаптации этот процесс заканчивается тогда, когда весь свободный опсин соединился с ретиналем. Следовательно, для регенерации необходим опсин и цисретиналь. Опсин образуется в наружном сегменте в результате выцветания зрительного пигмента или, синтезируясь во внутреннем, трансформируется затем в наружный членик. Образовавшийся в результате выцветания трансретиналь, восстанавливается с помощью фермента ретиненредуктазы в витамин А, который превращается в альдегидную форму, т. е. в ретиналь. Находящийся в пигментном эпителии специальный фермент ретиненизомераза обеспечивает переход молекулы хромофора из транс-П-цисизомерную форму, так как опсину подходит только эта форма. Выцветание зрительного пигмента происходит в присутствии этого фермента. Все зрительные пигменты позвоночных и беспозвоночных построены по общему плану: П-цисретиналь + опсин [8, 9, 13, 14].

Фоторецепторы сетчатки воспринимают световые лучи (фотоны) с длиной волны от 400 до 700 нм: фиолетовый и синий цвета – короткая область спектра (около 400–500 нм); зеленый и желтый – средняя область спектра (около 500–600 нм); красный – область длинных волн спектра (около 600–700 нм) [14–16].

Почти на всем протяжении кроме центральной области – макулы (или, по-иному, желтого пятна) – оптическая часть сетчатки состоит из 10 слоев: 1 – пигментный эпителий, 2 – слой наружных сегментов фоторецепторов, 3 – наружная пограничная мембрана, 4 – наружный ядерный слой, содержащий внутренние сегменты и ядра фоторецепторных клеток, 5 – наружный плексиформный слой с синаптическими контактами между фоторецепторами, биполярными и горизонтальными клетками, 6 – внутренний ядерный слой, содержащий ядра биполярных, амакриновых и горизонтальных клеток, 7 – внутренний плексиформный слой с множеством разнообразных контактов между биполярными, амакриновыми и ганглиозными клетками, 8 – слой ганглиозных клеток, 9 – слой нервных волокон, образованный аксонами ганглиозных клеток, формирующих зри-

тельный нерв, 10 – внутренняя пограничная мембрана [1–5, 14, 17].

Для нормальной функции фоторецепторов сетчатки важнейшее значение имеет пигментный эпителий [14], анатомически и функционально тесно связанный с наружными сегментами палочек и колбочек [5].

По мере приближения к желтому пятну строение сетчатки существенно меняется: сначала исчезает слой нервных волокон, затем – ганглиозных клеток, далее – внутренний плексиформный слой, слой внутренних ядер и наружный плексиформный (рис. 2).

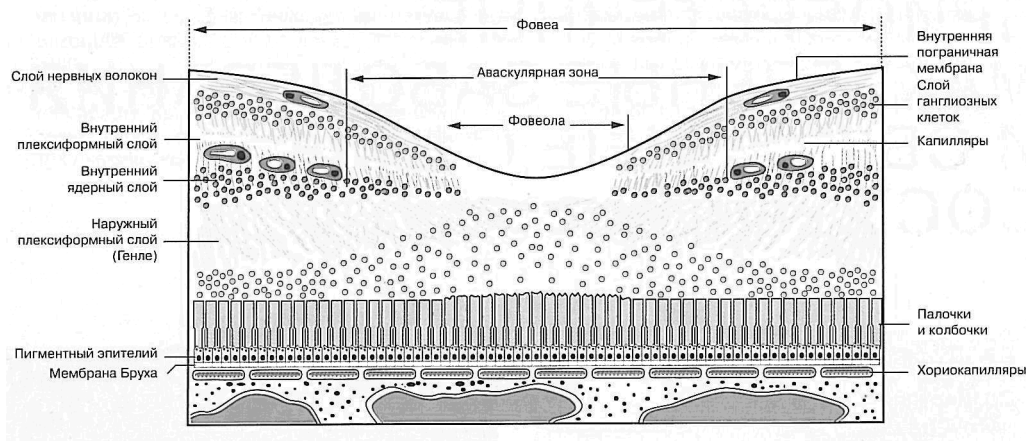


Рис. 2. Схематический вид центрального отдела сетчатки в разрезе

Нейронная связь в сетчатке образована тремя видами нервных элементов: фоторецепторы, биполярные клетки, ганглиозные клетки. Таким образом, в сетчатке импульс проходит по цепочке из названных трех основных видов нервных клеток. Функциональное взаимодействие между ними осуществляется через горизонтальные и амакриновые клетки сетчатки [1, 3, 6, 17].

Как видно, фоторецепторы сетчатки представлены колбочками (около 7 млн) и палочками (около 130 млн). Первые группируются в центральном отделе сетчатой оболочки (макуле), вторые в центре отсутствуют, а их максимальная плотность отмечается в 18–20° от него. Далее к периферии сетчатки количество палочек постепенно уменьшается.

Параметры фоторецепторов. Палочки: длина 0,06 мм, диаметр 2 мкм. Наружные членики содержат пигмент родопсин, поглощающий часть спектра электромагнитного светового излучения в диапазоне, по данным

разных авторов, синих или зеленых лучей (максимум 505 или 510 нм соответственно).

Колбочки: длина 0,035 мм, диаметр 6 мкм. По данным исследователей (1959 год), в трех различных типах колбочек («красных», «зеленых» и «синих») содержится зрительный пигмент с различными показателями поглощения света. У «красных» R(L)-колбочек (эритролейб) он максимально адсорбирует спектральные лучи с длиной волны ≈ 567 нм, у «зеленых» G(M)-колбочек (хлоролейб) – 558 нм, у «синих» B(S)-колбочек (цианолейб) – 448 нм (максимальная чувствитель-

ность при 440 нм, 10 % колбочек). Т. Tomita (1965) подтвердил полученные данные – для каждого вида колбочек максимальные изменения электропотенциала наблюдались при определенной цветовой стимуляции: красным (611 нм), зеленым (529 нм) и синим (462 нм) светом [2, 6–9, 11, 13].

Окончательное определение цвета производится «центром цвета» в коре головного мозга [10, 17].

Как сказано, электрические сигналы, возникающие при поглощении фотонов фоторецепторами, передаются на биполярные, а затем на ганглиозные клетки сетчатки. Горизонтальные и амакриновые клетки сетчатой оболочки осуществляют обработку этих сигналов. Например, если колбочка стимулируется сильно, она посылает сигналы через горизонтальные клетки на соседние колбочки, подавляя таким образом «шумы» и увеличивая резкость изображения. Биполярные клетки посылают аналогичные сигналы через амакриновые клетки. Аксоны ганглиозных

клеток образуют зрительный нерв, несущий информацию к головному мозгу. В мозге «центр цвета» собирает информацию из различных цветовых каналов и определяет, какой именно цвет виден [12, 13, 17].

Центр цвета синтезирует информацию, которую он получает из двух «промежуточных» центров: центра R-G (красный–зеленый) и центра В-У (синий–желтый). Информация, поступающая в центр R-G, зависит от относительной силы стимуляции колбочек R и G. Например, когда свет с длиной волны 540 нм падает на сетчатку, он будет стимулировать и R, и G-колбочки. Однако так как колбочки G стимулируются гораздо сильнее, чем колбочки R, то сообщение, достигающее центра цвета, является преимущественно зеленым. При попадании на сетчатку света с длиной волны 590 нм колбочки R будут стимулироваться сильнее, чем колбочки G, и человек увидит желтый цвет. Когда на сетчатку падает свет с длиной волны 630 нм, колбочки G не стимулируются и человек видит красный. Колбочки В посылают информацию в центр В-У. «Информация У» не исходит из колбочек У, потому что таких колбочек не существует. Информация от колбочек R и G дает эффект желтого цвета в центре В-У [9, 11, 13, 17].

Существует понятие латерального подавления. Как было сказано, когда стимулируются колбочки одного типа (например, R), они могут посылать ингибирующие сигналы на прилежащие колбочки того же типа (например, на другие колбочки R) через горизонтальные и амакриновые клетки. Поэтому, когда фиолетовый круг окружен красным фоном, колбочки R в фиолетовой области подавляются, делая изображение фиолетового (комбинация красного и синего) объекта более синим, чем он есть на самом деле. Если фиолетовый окружен синим, то первый кажется краснее [2, 7, 11, 12].

Палочки и колбочки обладают различной световой чувствительностью. Первые функционируют при яркости окружающей среды до $0,01 \text{ кд}\cdot\text{м}^{-2}$ (обеспечивают ночное, скотопическое зрение и не способны различать цвета), вторые – свыше $10 \text{ кд}\cdot\text{м}^{-2}$ (дневное, фотопическое зрение). Когда яркость колеблется в пределах от $0,01$ до $10 \text{ кд}\cdot\text{м}^{-2}$, на определенном уровне функционируют все фото-

рецепторы (сумеречное, мезопическое зрение) [4, 11–13, 15, 16, 18].

Благодаря наличию в сетчатке двух видов фоторецепторов человек обладает «палочко-колбочковым зрением», позволяющим видеть в различных условиях освещения.

Таким образом, палочки и колбочки по структуре, содержанию зрительных пигментов, локализации и физиологическому значению отличаются друг от друга. Палочки выполняют функцию периферического зрения. Центральное колбочковое зрение обеспечивает высокую остроту зрения, цветовосприятие, позволяет различать форму, мелкие детали и пространственное расположение предметов, находящихся в центральной части поля зрения.

Богатство цветов сводится к 7 цветам спектра, на которые разлагается, как показал еще Ньютон, солнечный свет, пропущенный через призму. Лучи более 800 нм являются инфракрасными и не входят в состав видимого человеком спектра. Лучи менее 380 нм являются ультрафиолетовыми и не вызывают у человека оптического эффекта. Все цвета разделяются на ахроматические (белые, черные и всевозможные серые) и хроматические (все цвета спектра, кроме белого, черного и серого). Человеческий глаз может различать до 300 оттенков ахроматического цвета и десятки тысяч хроматических цветов в различных сочетаниях. Если на орган зрения человека падают одновременно раздражители всех длин волн, в нем возникает ощущение белого цвета. Если же в пучке света преобладает группа раздражителей определенной длины волны, то возникает ощущение хроматического цвета, соответствующего доминирующей длине волны. Хроматические цвета отличаются друг от друга по трем основным признакам: по цветовому тону, яркости (светлоте) и насыщенности. Цветовой тон – качество цвета, которое мы обозначаем словами красный, желтый, зеленый и т. д. и характеризуется он длиной волны. Цвета ахроматического цветового тона не имеют. Яркость или светлота цвета – это близость его к белому цвету. Чем ближе цвет к белому, тем он светлее. Насыщенность – это густота тона, процентное соотношение основного тона и примесей к нему. Чем больше в цвете основного тона, тем он насыщенней [11, 15, 16, 18].

Цветовые ощущения вызываются не только монохроматическим лучом с определенной длиной волны, но и совокупностью лучей с различной длиной волн, подчиненной законам оптического смещения цветов. Каждому основному цвету соответствует дополнительный, от смещения с которым получается белый цвет. Пары дополнительных цветов находятся в диаметрально противоположных точках спектра: красный и зеленый, оранжевый и голубой, синий и желтый. Смещение цветов в спектре, расположенных близко друг от друга, дает ощущение нового хроматического цвета. Например, от смещения красного с желтым получается оранжевый, синего с зеленым – голубой [11, 15]. Все разнообразие ощущения цветов может быть получено путем смещения только трех основных цветов красного, зеленого и синего согласно трехкомпонентной теории цветоощущения, которую предложили в 1757 году М.В. Ломоносов и в 1807 году английский ученый Томас Юнг. Именно они первыми высказали предположение, что в сетчатке имеются тройного рода элементы, каждый из которых специфичен только для одного цвета и не воспринимает другой [7, 12, 13]. Как видим, теория цветового зрения Ломоносова–Юнга–Гельмгольца получила экспериментальное подтверждение наличия трех видов колбочек, каждый из которых имеет пигмент, чувствительный к определенному цвету (красному, зеленому, синему). Зрительный пигмент палочек (родопсин) и пигменты колбочек (эритролейб, хлоролейб, цианолейб) чувствительны к различным длинам волн, что и составляет основу световой, цветовой, а также контрастной чувствительности.

Но в жизни оказывается, что потеря одного цвета связана с изменением всего цветного мирозерцания. Если нет ощущения красного цвета, то и зеленый и фиолетовый цвет становятся несколько измененными. Через 50 лет Гельмгольц, выступивший с теорией трехкомпонентности, указал, что каждый из элементов, будучи специфичен для одного основного цвета, раздражается и другими цветами, но в меньшей степени. Зоны охвата цветовой чувствительности различных типов колбочек достаточно широки и значительно перекрываются между собой, осо-

бенно для зелено- и красноощущающих колбочек. Например, красный цвет раздражает сильнее всего красные элементы, но в небольшой степени зеленые и фиолетовые. Зеленые лучи сильно зеленые, слабо красные и фиолетовые. Фиолетовый цвет действует очень сильно на элементы фиолетовые, слабее на зеленые и красные. Если все три рода элементов раздражены в строго определенных отношениях, то получается ощущение белого цвета, а отсутствие возбуждения – ощущение черного цвета. Возбуждение только двух или всех трех элементов двумя или тремя раздражителями в различных степенях и соотношениях ведет к ощущению всей гаммы имеющихся в природе цветов. Люди с одинаковым развитием всех трех элементов имеют, согласно этой теории, нормальное цветоощущение и называются нормальными трихроматами. Если элементы не одинаково развиты, то наблюдается нарушение восприятия цветов [4, 7, 11, 12, 15, 19].

На восприятие цвета оказывает влияние одновременный и последовательный контрасты. При одновременном контрасте изменение в цветоразличении возникает в связи с одновременным действием основного и других раздражителей, при последовательном – в связи с предшествующим раздражением глаза другим цветом [5, 15, 16, 18, 19].

В отличие от цветового, существует и световой контраст (контраст по яркости). В процессе наблюдения цвета возникает цветное утомление и явление адаптации, которое относится к процессам приспособительного характера. При длительном наблюдении цвета отмечается также временное повышение порогов цветоразличения, которое объяснялось ранее утомлением сетчатки. Подобное временное снижение цветоразличения – «цветовая астенопия» по Энгелькину, или «цветовая адиспаропия» по Рабкину, – Энгелькинг трактовал как скрытую патологию цветового зрения [11–13]. При дальнейшем изучении этот феномен был отнесен к категории физиологических. Цветовая адиспаропия характеризует степень устойчивости хроматического зрения и является индикатором корковой динамики. Таким образом, цветовую астенопию у отдельных людей следует рассматривать как явление физиологическое,

свидетельствующее о недостаточной устойчивости хроматического зрения. На характер цветового зрения оказывают влияние слуховые, обонятельные, вкусовые и многие другие раздражения. Под влиянием этих непрямых раздражителей цветовое восприятие может в одних случаях угнетаться, в других – усиливаться [7, 11, 19].

По мнению некоторых современных исследователей трехкомпонентная теория цветового зрения, как и высказанные другие

(четырёх- и даже семикомпонентные) теории, не может полностью объяснить цветоощущение. В частности, эти теории недостаточно учитывают роль коркового отдела зрительного анализатора. В связи с этим их нельзя считать законченными и совершенными [10, 16, 18].

Несмотря на изложенное, можно предположить, что физиология цветоощущения окончательно еще не изучена и научный интерес к ней является актуальным.

Список литературы

1. *Vim B. B.* Строение зрительной системы человека / В. В. Вит. – Одесса, 2003. – 664 с.
2. Физиологические основы цветового зрения и его нарушения / В. В. Волков, А. М. Шапшинова, Ю. З. Розенблюм, А. А. Яковлев // Клиническая физиология зрения : сб. науч. трудов МНИИ ГБ им. Гельмгольца. – М., 1993. – С. 224–260.
3. Модель зрительного анализатора в компьютерной системе диагностики / В. В. Семенец, Ю. В. Наталуха, О. А. Тарануха, В. В. Токарев // Информационные системы и технологии : 3-я междунар. науч.-техн. конф. : материалы конф. – Харьков : ИСТ, 2014. – С. 81–82.
4. *Alder's physiology of the eye – clinical applications* / ed. by P. Kaufman, A. Alm. Mosby. – [10th ed.]. – 2002. – 321 p.
5. American Academy of Ophthalmology: Basic and Clinical science Cours, Section 2. – San Francisco : American Academy of Ophthalmology, 1993–1994. – P. 73–78.
6. Заболевания глазного дна / Джек Дж. Кански, Станислав А. Милевски, Бертил Э. Дамато, Воган Тэрнер ; пер. с англ. ; под общ. ред. чл.-кор. РАМН, проф. С. Э. Аветисова. – М. : МЕДпресс-информ, 2008. – 424 с.
7. Офтальмология / Вильгельм Хаппе ; пер. с нем. ; под общ. ред. канд. мед. наук А. Н. Амирова. – [2-е изд.]. – М. : МЕДпресс-информ, 2005. – 352 с.
8. Distribution and morphology of human cone photoreceptors stained with anti-blue opsin / C. V. Curcio, K. A. Allen, K. R. Sloan [et al.] // *J. Comp. Neurol.* – 1991. – V. 312, № 4. – P. 610–624.
9. *Dacey D. M.* Primate retina: cell types, circuits and color opponency / D. M. Dacey // *Prog. Retin. Eye Res.* – 1999. – V. 18, № 6. – P. 737–763.
10. *Miller N. R.* Walsh and Hoyt's Clinical Neuro-Ophthalmology / N. R. Miller. – [4th ed.]. – V. 1. – Baltimore : Williams & Wilkins, 1982. – P. 112–119.
11. Офтальмология в вопросах и ответах : учеб. пособие / [под ред. Х. П. Тахчиди]. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2009. – 336 с.
12. Секреты офтальмологии / Джеймс Ф. Вэндэр, Дженис А. Голт ; пер. с англ. ; под общ. ред. Ю. С. Астахова. – М. : МЕДпресс-информ, 2005. – 464 с.
13. *Морозов В. И.* Заболевания зрительного пути: Клиника. Диагностика. Лечение / В. И. Морозов, А. А. Яковлев. – М. : Издательство БИНОМ, 2010. – 680 с.
14. *Морозов В. И.* Гематофтальмический барьер (клинические и функциональные наблюдения) / В. И. Морозов, А. А. Яковлев // *Офтальмохирургия.* – 2002. – № 2. – С. 45–49.
15. *Gerritsen F.* Theory and practice of color / F. Gerritsen. – New York : Van Nostrand, 1974. – P. 79–88.
16. *Gouras P.* Precortical physiology of color vision and visual dysfunction / P. Gouras. – Macmillian Press Ltd., 1991. – V. 6. – P. 163–178.
17. *Зуева М. В.* Современные представления о параллельности зрительных путей / М. В. Зуева, И. В. Цапенко // Клиническая физиология зрения : сб. науч. работ МНИИ ГБ им. Гельмгольца. – М. : Науч.-мед. фирма МБН, 2002. – С. 70–79.
18. *Linksz A.* Reflections, old and new concerning acquired defects of color vision / A. Linksz // *Surv. Ophthalmol.* – 1973. – V. 17. – P. 223–229.

19. Григорьева Л. П. Электрофизиологические исследования цветового зрения человека / Л. П. Григорьева, А. Е. Фурсова // Сенсорные системы. Зрение. – Л. : Наука, 1982. – С. 156–169.

О.О. Тарануха

ДЕЯКІ АСПЕКТИ АНАТОМІЇ, ФІЗІОЛОГІЇ ПЕРИФЕРІЙНОГО ВІДДІЛУ ЗОРОВОГО АНАЛІЗАТОРА ЛЮДИНИ – СІТКІВКИ ОКА. КОЛЬОРОВИЙ ЗІР

В огляді літератури показано, що зоровий аналізатор людини може розрізняти сотні відтінків ахроматичного кольору та десятки тисяч хроматичних кольорів у різних комбінаціях. Він складається з рецепторного апарату – сітківки ока, провідних шляхів і сприймаючих відділів кори головного мозку. В сітківці відбувається первинна обробка зорових сигналів, перетворення їх у нервові імпульси і подальше проведення в головний мозок. Фоторецептори сітківки представлені ковбочками та паличками, які за структурою, вмістом зорових пігментів, локалізацією та фізіологічним значенням відрізняються один від одного. Зоровий пігмент паличок і пігменти трьох типів ковбочок («червоних», «зелених», «синіх») чутливі до різної довжини хвиль, що і становить основу кольорової чутливості.

Ключові слова: анатомія, фізіологія, фоторецептори сітківки, кольоровідчуття.

О.А. Taranukha

SEVERAL ASPECTS OF ANATOMY, PHYSIOLOGY OF PERIPHERAL SEGMENT OF HUMAN VISUAL ANALYZER – OF EYE RETINA. COLOUR VISION

It is shown in review of literature, that a human visual analyzer can distinguish hundreds of shades of achromatic color and tens of thousands of chromatic colors in various combinations. It consists of receptor apparatus, that is of eye retina, conduction paths and perceiving parts of cerebral cortex. A primary processing of visual signals, their transformation into nervous impulses and further passage to the brain take place in eye retina. Photoreceptors of eye retina are represented by cones and rods, which by structure, contents of visual pigments, localization and physiological significance, differ from each other. Visual pigment of rods and pigments of three different types of cones («red», «green» and «blue» ones) are sensitive to different lengths of waves, comprising the basis of visual sensitivity.

Key words: anatomy, physiology, photoreceptors of eye retina, colour perception.

Поступила 19.11.14