

## СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СПЕЦИФИКЕ ПЕРИФЕРИЧЕСКОГО ЗРЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА

© 2019 г. Г. И. Рожкова<sup>1,\*</sup>, А. В. Белокопытов<sup>1</sup>, Е. Н. Иомдина<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup> ФГБУ “Национальный медицинский исследовательский центр глазных болезней им. Гельмгольца”  
Министерства здравоохранения РФ, 105062, Москва, Садовая-Черногрозская ул., 14/19, Россия

\*E-mail: gir@iitp.ru

Поступила в редакцию 02.02.2019 г.

После доработки 28.03.2019 г.

Принята к публикации 16.04.2019 г.

Проведение количественных экспериментальных исследований периферического зрения значительно сложнее, чем центрального, из-за большего объема необходимых измерений в большей области поля зрения и трудности концентрации внимания испытуемых на периферических тестовых стимулах. Распространено мнение, что периферическое зрение человека сильно уступает центральному зрению по своим возможностям и играет в общем процессе зрительного восприятия вспомогательную роль. Однако сравнительный анализ психофизиологической литературы по исследованию периферического зрения показывает, что большинство авторов, проводивших детальные и обширные исследования его возможностей, обнаруживали сходство периферического восприятия с фовеальным в условиях надлежащего масштабирования параметров тест-объектов – увеличения их размеров, яркости и/или контраста с увеличением эксцентриситета – и оптимизации других условий эксперимента с учетом особенностей периферических зрительных нейронных путей и механизмов внимания. В первой части обзора приведены краткие сведения о периферической оптике глаза, морфологии периферической сетчатки и представительстве периферии поля зрения в зрительных зонах коры мозга. Во второй части проанализированы работы по остроте периферического зрения и цветовосприятию, а также эксперименты, в которых делались попытки изучить “зрение без фовеа”, т.е. чисто периферическое зрение, используя реальные или виртуальные окклюдеры, закрывающие центр сетчатки физически или исключают программным способом центральную часть тестовых изображений. В заключение кратко обсуждаются основные изменения сложившихся представлений о периферическом зрении и перспективные направления его дальнейших исследований.

**Ключевые слова:** периферическое зрение, кортикальный масштабный коэффициент, острота зрения, цветовое зрение, зрение без фовеа

**DOI:** 10.1134/S0235009219040073

### ВВЕДЕНИЕ

Периферическое зрение человека сильно уступает центральному по степени изученности, хотя нельзя сказать, что число работ, посвященных исследованию восприятия объектов на периферии поля зрения, мало. К примеру, в основательном обзоре Страсбургера и соавт. (Strasburger et al., 2011) проанализировано около 300 работ, причем из-за обилия материала авторы исключили из своего рассмотрения вопросы оптики, цветового зрения, восприятия движения и чтения, которые составляют значительную часть литературы по периферическому зрению. В то же время многие ключевые вопросы, относящиеся к функциональным особенностям периферических зрительных нейронных путей, фактически остаются

до сих пор исследованными лишь в первом приближении. Основной причиной недостаточной изученности характеристик периферического зрения, на наш взгляд, является тот факт, что долгое время не было подходящих методов, которые бы обеспечивали возможность проведения достаточно эффективных, массовых и разносторонних исследований восприятия объектов на периферии поля зрения. К сожалению, изучение характеристик периферического зрения требует учета и варьирования многих факторов, что затрудняет проведение полноценных экспериментов и тем более – их повторение на достаточно большом числе испытуемых.

Большинство специалистов по зрительной системе, не вовлеченных непосредственно в изуче-

ние периферического зрения, до сих пор опираются на устаревшие или фрагментарные данные, излагаемые в переиздающихся офтальмологических и биологических учебных пособиях без исправлений и дополнений. В отношении ряда пространственных, временных и цветовых характеристик периферического зрения до сих пор распространены не просто неточные, а определенно неверные представления, несостоятельность которых была выявлена последующими исследованиями, принятыми во внимание далеко не всеми авторами обзоров и учебников. Проведенные в последние десятилетия зарубежными учеными работы и наши недавние пилотные эксперименты свидетельствуют о необходимости ревизии сложившихся ранее представлений о качестве периферического зрения человека и о взаимоотношениях центральных и периферических механизмов при решении различных зрительных задач.

В научной литературе особенности периферического зрения впервые отметил Трокслер. Он описал феномен довольно быстрого угасания (*fading*) образов тех объектов, которые наблюдаются на периферии поля зрения в условиях, когда человек старается фиксировать взор на центральной точке, не позволяя себе поворачивать глаз в сторону периферического объекта (Trochler, 1804). Этот феномен, получивший название эффекта Трокслера, впоследствии многократно исследовался и послужил основой для теорий зрения, исходящих из того, что зрительная система человека реагирует только на изменения и не может видеть объекты, сетчаточные проекции которых неподвижны и неизменны, причем это верно не только для периферии, но и для центра поля зрения. Особенно последовательно эту концепцию развивал А. Ярбус (Ярбус, 1965). Отсутствие эффекта Трокслера в центре поля зрения приверженцы таких теорий объясняют тем, что степень неподвижности сетчаточных изображений объектов (точность стабилизации), позволяющая наблюдать угасание видимых образов в центральном зрении, намного выше, чем на периферии, и ее нельзя обеспечить в обычных естественных условиях зрения из-за постоянных произвольных микродвижений глаз, которые человек не может контролировать. Эти микродвижения глаз обуславливают соответствующие синхронные смещения изображений на всей площади сетчатки, но их влияние на процесс анализа изображений в центре намного сильнее. Одна из фундаментальных причин различия в точности стабилизации периферических и центральных изображений, требующийся для наблюдения феномена угасания образов в фотопических условиях освещения, — неравномерность распределения по сетчатке колбочковых фоторецепторов, плотность которых в центральной ямке (*fovea*) во много раз выше, чем на периферии. Пытаясь удерживать глаз непо-

движно путем фиксации взгляда на одной точке, человек никогда не может полностью остановить его движения — его “субъективно неподвижный” глаз произвольно совершает так называемые *фиксационные микродвижения*, включающие медленный дрейф зрительной оси, высокочастотный малоамплитудный тремор и микроскачки. В процессе таких фиксационных микродвижений поворот зрительной оси в несколько угловых минут приводит к перемещению сетчаточного изображения центральной точки по нескольким колбочкам, имеющим в фовеальной зоне размеры порядка 0.5-1', плотно прилегающим друг к другу и связанным с отдельными ганглиозными клетками, передающими информацию в мозг. В то же время, на такой же по длине траектории периферической точки при этом может оказаться всего одна колбочка (на периферии они в несколько раз крупнее центральных и разделены большими промежутками) или одна ганглиозная клетка (которые на периферии собирают сигналы с площади сетчатки, содержащей много колбочек), так что на периферии фиксационные микродвижения могут не приводить к регистрируемому на уровне сетчатки движению, и сетчаточные изображения могут трактоваться мозгом как неподвижные. (В этом рассуждении мы не упомянули палочковые фоторецепторы, так как считается, что дневное зрение определяется только колбочками, хотя, по-видимому, это не всегда верно. В данном случае учет или игнорирование палочек не меняет дела: важно лишь, что “зернистость” сетчаточных изображений на периферии намного грубее, чем в центре, и это не вызывает сомнений.) Другая причина — это оптическое качество сетчаточных изображений, которое на периферии хуже, чем в центре, а нечеткие изображения анализируются в иных пространственно-частотных нейронных каналах, чем четкие. И, наконец, переработка информации от центральной зоны и с периферии поля зрения в мозговых отделах зрительной системы может качественно различаться из-за различия их функциональных “обязанностей”, определяемых как врожденными факторами, так и индивидуальным зрительным опытом, включающим решение разных зрительных задач.

Одной из очевидных принципиальных методических трудностей экспериментального исследования периферического зрения является необходимость длительного подавления естественно-го желания повернуть глаз в сторону тест-объекта, предъявляемого на периферии, чтобы сделать его объектом внимания и проанализировать привычным образом, используя механизмы центрального зрения. Практически во всех экспериментах с предъявлением тестовых объектов на периферии поля зрения испытуемого вынуждают решать одновременно две задачи: как можно точнее удерживать взор на центральной точке

фиксации и как можно лучше рассмотреть периферический объект. Другими словами, получение информации о характеристиках периферического зрения осуществляется в непривычных условиях, когда ресурсы внимания испытуемого должны распределяться между двумя разнесенными в пространстве объектами, а перемещение взора с объекта на объект запрещено.

Согласно современным представлениям (Подладчикова и др., 2017; Carrasco, 2011), зрительное внимание по отношению к пространственному расположению рассматриваемого объекта подразделяется на два вида — явное (*overt*) и неявное (*covert*) в зависимости от того, куда повернуты оси глаз — на интересующий объект или в сторону от него. При неявном внимании объект находится на существенном удалении от направления взора, как это имеет место в исследованиях периферического зрения. Одним из первых ученых, продемонстрировавших особенности неявного внимания, был Гельмгольц (Helmholtz, 1896), поставивший эксперимент с освещением печатного текста, находящегося в стороне от точки фиксации взора, при помощи кратковременной яркой вспышки и наблюдением последовательного образа. Гельмгольц установил, что текст удается прочесть только в тех случаях, когда человек, удерживая взор на точке фиксации, умственным усилием концентрирует свое внимание именно на месте предъявления периферического текста. Из этого опыта Гельмгольц сделал вывод, что существует механизм пространственного перемещения внимания независимо от движения глаз. К настоящему времени уже невозможно охватить все работы по исследованию различных видов и механизмов внимания и их влияния на измеряемые характеристики восприятия. Число таких работ бурно растет, начиная с 80-х годов прошлого века. В частности, было показано, что концентрация неявного внимания на определенном направлении улучшает пространственное разрешение и контрастную чувствительность в соответствующей области периферии, и были найдены нейрофизиологические корреляты этого феномена (Nakayama, 1989).

В основной части данного обзора анализируются психофизические работы по исследованию базовых функциональных характеристик периферического зрения. Эта часть содержит разделы, посвященные остроте периферического зрения, восприятию цвета, влиянию движения сетчаточных изображений на видимые образы. Для облегчения понимания этого материала предварительно приводятся краткие сведения об оптико-морфологической основе функционирования механизмов периферического зрения: особенностях периферической оптики в сравнении с центральной; изменениях плотности и “комплектации” фоторецепторов и структуры сетчатки по

мере увеличения эксцентриситета; представителем центральных и периферических зон поля зрения в зрительных зонах коры мозга.

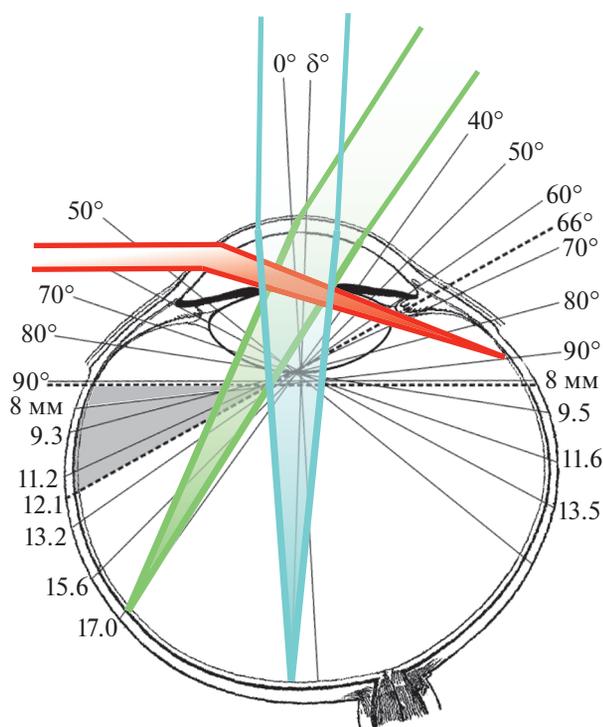
## ОПТИКО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА ПЕРИФЕРИЧЕСКОГО ЗРЕНИЯ

### *Периферическая оптика глаза*

Несмотря на то что интерес к периферической оптике человеческого глаза в последние годы сильно возрос в связи с гипотезой о связи периферического дефокуса с развитием миопии и возможными клиническими приложениями (Wang et al., 1997; Wallman, Winawer, 2004), фундаментальные исследования периферической оптики остаются немногочисленными, в отличие от центральной (параксиальной) оптики глаза, теоретическому и экспериментальному изучению которой посвящено огромное число работ.

Прежде всего нет однозначного концептуального представления о целесообразных требованиях к периферической рефракции глаза. Если для центрального оптического аппарата задача представляется интуитивно ясной — необходимо обеспечить наивысшее возможное качество изображения рассматриваемого объекта, на который направлено внимание, то относительно периферической оптики такой ясности нет. Должен ли фокусирующий аппарат настраивать периферическую оптику на то же расстояние от глаза, что и центральную? Когда человек, используя аппарат центрального зрения, углубленно занимается анализом объекта внимания, расположенного на определенном удалении от глаза, периферическое зрение должно следить за ситуацией во всем остальном обозреваемом пространстве, и не факт, что область наиболее четкого видения должна располагаться на том же расстоянии, что и воспринимаемый центральным зрением объект. Во всяком случае, разумными представляются два следующих требования: в максимально возможной степени охватывать окружающее пространство, для чего глубина резкости должна быть достаточно большой, и более надежно обеспечивать контроль близкого к голове пространства (у животных его называют перимордиальным), поскольку в случае появления опасных объектов запас времени на защиту от них тут мизигален, а потенциальный вред максимален.

В предыдущем обзоре исследований крайней периферии сетчатки (Рожкова и др., 2016) мы кратко затронули вопрос о периферической оптике, приведя мнение специалистов, что оптика глаза в целом соответствует оптике фотоаппарата-широкоугольника, позволяющего получать удовлетворительные изображения фотографируемой сцены в большом диапазоне углов и расстояний от объектива (Navarro, 2009). На это указы-



**Рис. 1.** Оптическая схема проекции горизонтального меридиана поля зрения на сетчатку. Адаптированный рисунок Дондерса с наложением поясняющих деталей (на основе Donders, 1877). Показаны пучки лучей, идущие от центрального тест-объекта (голубые лучи) и двух периферических тест-объектов: предъявляемого в назальной части поля зрения под углом  $40^\circ$  к оси глаза (зеленые лучи) и предъявляемого в темпоральной части под углом  $90^\circ$  (красные лучи).

вали уже пионерские исследования Дондерса (Donders, 1877), сумевшего в условиях темноты наблюдать на поверхности глаза изображения свечи, проступающие через склеру от сетчатки, на которую свеча проецировалась при разных углах отклонения от зрительной оси вдоль горизонтального меридиана поля зрения. На рис. 1, в основе которого лежит оригинал из статьи Дондерса, видно, что ему удалось получить изображения свечи на сетчатке при углах наблюдения, покрывающих по горизонтальному меридиану поля зрения диапазон примерно до  $90^\circ$ , как в темпоральном, так и в назальном направлениях. Для каждого угла наблюдения указано расстояние от полученного изображения свечи до лимба (края роговицы).

Вспомогательные линии, проведенные Дондерсом, свидетельствуют о том, что позиции проекций объектов на периферии сетчатки соответствуют оптической системе с той же узловой точкой, что и у параксиальной оптики: в упрощенной (но достаточной для практики) схеме глаза человека эта узловая точка располагается у задней поверхности хрусталика. Чтобы дать представление об особенностях хода лучей от пе-

риферических объектов к сетчатке, на рисунок Дондерса мы наложили цветные пучки лучей, идущие от центрального тест-объекта и двух периферических: предъявляемого в назальной части поля зрения под углом  $40^\circ$  к оси глаза и предъявляемого в темпоральной части под углом  $90^\circ$ . Обратите внимание, что по мере увеличения эксцентриситета — угла между зрительной осью и направлением на объект — угол между идущими от объекта лучами света и площадкой сетчатки, на которой оказывается сетчаточное изображение, меняется от  $90^\circ$  в центре (прямое падение лучей в параксиальной области) примерно до  $70^\circ$  при эксцентриситете  $40^\circ$  и до  $30^\circ$  на крайней периферии, что должно приводить к характерным искажениям формы тест-объекта на изображении. Кроме того, в ухудшение качества изображений на периферии вносит вклад и уменьшение эффективной площади зрачка — на рисунке хорошо видно сужение пучка лучей, проходящих через зрачок, с увеличением эксцентриситета.

Подчеркивая отличия периферической оптики от центральной (параксиальной), специалисты, пытавшиеся создать ее упрощенную модель, также отмечают, что вклад хрусталика в формирование изображений на дальней периферии минимален, поскольку косые лучи проходят сквозь хрусталик по поверхностным слоям, показатель преломления которых почти не отличается от показателя преломления водянистой влаги. В то же время центральные лучи пересекают все слои хрусталика и проходят через его ядро, имеющее максимальный показатель преломления.

Важно понимать, что рис. 1 отражает только работу оптического аппарата глаза: из чертежа не следует, что все зарегистрированные Дондерсом сетчаточные изображения свечи порождали у человека видимые образы. Во всяком случае, на рисунке Дондерса пунктирными линиями отмечена слепая зона (мы ее поместили серым цветом) в темпоральной части сетчатки (носовой половине поля зрения), световая стимуляция которой не давала зрительных ощущений, хотя изображения свечи на этой части сетчатки были достаточно яркими для того, чтобы их удавалось видеть через склеру на поверхности глаза. В ходе нашего исследования, посвященного крайней периферии сетчатки (Рожкова и др., 2016), анализируя причины этой функциональной слепоты, мы пришли к выводу, что она в значительной мере обусловлена относительно малым участием данной зоны периферии сетчатки в процессе зрительного восприятия в обычных условиях: в большинстве ежедневных ситуаций сегменты наблюдаемых сцен, проецирующиеся на эту область, экранируются носом. Другими словами, механизм развития такой слепоты может напоминать механизм развития амблиопии. В пользу такого предположения свидетельствуют наши экспериментальные дан-

ные об индивидуальных различиях между испытуемыми в отношении изменения угловых размеров функциональной слепой зоны при поворотах глаза, полностью устраняющих затеняющее влияние носа (Белокопытов, Рожкова, 2017). Эти различия естественно объяснить различиями в степени использования периферического зрения и поворотов глаз в повседневной жизни и профессиональной деятельности. Очевидно, что людям, ведущим подвижный образ жизни, занимающимся такими видами спорта, как футбол, баскетбол, теннис и работающим водителями автотранспорта в городах с напряженным трафиком, периферическое зрение нужнее, чем программистам, часами не отрывающим взгляд от дисплея.

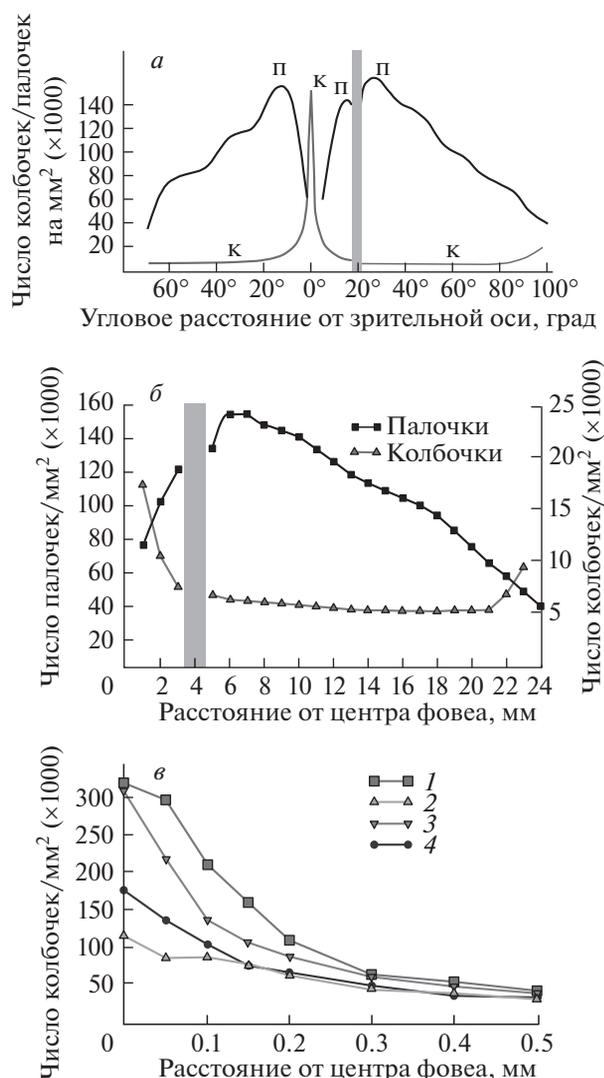
В последнее время коррекция аномалий периферической рефракции и формирование специальных заданных рефракционных профилей при помощи контактных линз привлекли внимание исследователей в связи с гипотезой о возможном влиянии периферической гиперметропии (*peripheral hyperopic defocus*) на развитие фовеальной миопии у детей (Тарутта и др., 2017). В статье (Smith et al., 2002) описана разработка таких линз, а в статье (Atchison et al., 2013) приведены результаты оценки их влияния на эффективность работы зрительной системы при выполнении различных задач. Однако в отношении периферической оптики еще не сложилось общепринятых четких представлений. На основе ретиноскопических исследований некоторые авторы считают, что имеет место так называемый “периферический астигматизм”, обусловленный разницей сагитальной и тангенциальной рефракций, при этом вдоль горизонтального меридиана наблюдается гиперметропия (Atchison, 2000; Ferree et al., 1931). Для обоснования своих заключений авторы этих исследований привлекали известное в геометрической оптике понятие об *астигматизме косых лучей*, введенное в результате анализа хода лучей, падающих под углом к оптической оси собирающей сферической линзы (анализ и вывод формул описан в работе (Laugance, 1908)). Однако оптика человеческого глаза намного сложнее оптики простой сферической линзы и сильно варьирует у разных индивидуумов. В сравнительно недавней работе (Taberneo, et al., 2011) в связи с той же гипотезой были проведены измерения периферических аномалий рефракции по горизонтальному меридиану у 43 испытуемых с хорошей остротой центрального зрения при эксцентриситете от  $-45^\circ$  до  $+45^\circ$ . Был обнаружен очень большой разброс индивидуальных тангенциальных аномалий рефракции. Так, при эксцентриситете  $45^\circ$  в назальную сторону варибельность аномалий рефракции в группе испытуемых с центральной эмметропией варьировала от  $-0.75$  дптр до

$+6$  дптр. Аналогичный разброс был отмечен и в работе (Тарутта и др., 2017). При этом авторы обнаружили, что исходный, присущий данному ребенку, гиперметропический периферический дефокус (исходная форма глаза), не оказывал влияния на рефрактогенез, в то время как искусственно наведенный периферический дефокус (при помощи очков или контактных линз) позволял направленно изменять центральный рефрактогенез и тормозить развитие миопии.

#### *Морфология периферической сетчатки*

На периферии сетчатки человека присутствуют такие же фоторецепторы, как и в центральной области – колбочки трех типов и палочки. Однако и плотность, и размеры, и относительное количество рецепторов каждого типа сильно меняются по мере удаления от центра. По морфологическим особенностям в сетчатке выделяют следующие области: окрашенную каротиноидами макулу (желтое пятно), включающую центральную ямку (*fovea*) и ее окружение – парафовеа и перифовеа, а дальше – парамаккулярную зону, перимаккулярную зону и три периферических зоны – ближнюю, среднюю и дальнюю. К сожалению, устоявшегося единого мнения о границах этих зон нет, возможно, в связи с их большой индивидуальной вариабельностью. Однако почти все исследователи ориентируются на то, что в поле зрения диаметр фовеальной зоны составляет примерно  $5^\circ$ , а макулярной –  $10^\circ$ , и что дальняя периферия начинается от  $60^\circ$ . Также очевидно, что самая дальняя (крайняя) периферия сетчатки располагается у ее границы с цилиарным телом – зубчатой линии (*ora serrata*). Оценить угловые координаты границ сетчатки в поле зрения довольно затруднительно. Очевидно, что они должны находиться за пределами клинических границ поля зрения, определяемых по возможности восприятия тест-объектов в разных участках пространства. Однако наличие на периферии сетчатки слепых зон и сильная зависимость видимости периферических тест-объектов от их параметров осложняют проведение необходимых измерений.

Как известно, обладающие высокой светочувствительностью палочки определяют скотопическое (ночное) зрение и мезопическое (сумеречное) зрение, в котором принимают участие также и колбочки. За фотопическое (дневное) зрение считаются ответственными только колбочки, хотя в определенных условиях выявляется и влияние палочек. Долгое время было распространено мнение, что на крайней периферии сетчатки присутствуют только палочки, но по совокупности имеющихся к настоящему времени данных можно заключить, что практически до *ora serrata* на периферии имеются все три типа колбочек с разной спектральной чувствительностью: длинноволновые, средневолновые и коротковолновые



**Рис. 2.** Графики распределения фоторецепторов по сетчатке глаза человека.

*а* – Изменения плотности палочек (П) и колбочек (К) вдоль горизонтального меридиана сетчатки в координатах поля зрения. Адаптированный рисунок Остерберга (на основе Østerberg, 1935).

*б* – Данные по распределению палочек и колбочек в назальной части сетчатки, показывающие монотонное спадание плотности палочек у края сетчатки и наличие там кольца повышенной плотности колбочек. Комбинированный рисунок (на основе Curcio et al., 1990).

*в* – Иллюстрация индивидуальной вариабельности плотности колбочек в фовеальной области (приведены данные обработки четырех препаратов). Адаптированный рисунок (на основе Curcio et al., 1990).

(также называемые красочувствительными, зеленочувствительными и синечувствительными соответственно).

Кроме фоторецепторов, в сетчатке имеется еще несколько слоев клеточных элементов, образующих сложную нейронную сеть первоначальной обработки зрительной информации. По осо-

бенностям строения, связей с другими элементами и реакций выделяют четыре типа клеток – горизонтальные, биполярные, амакриновые и ганглиозные, но каждый тип имеет модификации, выявленное число которых на сегодняшний день составляет 3, 12, 30 (или более) и 15–20 соответственно (Dacey, 2000; Masland, 2001, 2012). Прямой путь передачи сигналов от фоторецепторов к выходным нейронам сетчатки – ганглиозным клеткам – идет через биполярные клетки. Горизонтальные клетки регулируют взаимодействия между фоторецепторами и передачу сигналов к биполярам. Амакриновые клетки вносят свой вклад в обработку зрительных сигналов в слое между биполярами и ганглиозными клетками.

(Данные по топографии фоторецепторов и других нейронов сетчатки человека и животных, полученные различными способами, собраны на сайте <http://www.retinalmaps.com.au> (Collin, 2008) и доступны для просмотра).

Относительно подробные сведения о морфологии периферической сетчатки человека стали появляться лишь сравнительно недавно – около 30 лет назад (Curcio et al., 1987ab, 1990; Curcio, Allen, 1990; Williams, 1991; Dacey, 1993, 1999, 2000; Ahnelt, 1998; Cornish et al., 2004). До этого времени в течение многих лет в научной и учебной литературе приводились лишь кривые Остерберга (Østerberg, 1935), описывающие плотность палочковых и колбочковых фоторецепторов в разных участках сетчатки и рассматриваемые как классические, а также отдельные сведения из работ других классиков (Ramon y Cajal, 1888; Polyak, 1941). Остерберг, действительно, выполнил замечательно подробное и трудоемкое исследование тотального препарата сетчатки, и его количественные данные оказались настолько впечатляющими, что цитировались без дополнений много лет. Однако нельзя не учитывать, что Остербергом было подробно изучено только один тотальный препарат сетчатки молодого взрослого человека, а одного препарата явно мало для ответа на целый ряд принципиальных вопросов. Последующие работы, в общих чертах подтверждая результаты Остерберга, позволили оценить степень индивидуальной вариабельности морфологии сетчатки, а также установить общие закономерности изменения ее нейронной структуры с изменением эксцентриситета. На рис. 2, кроме графика Остерберга (*а*), для полноты картины приведены также кривые из работы Курчио и соавт. (Curcio et al., 1990) (*б*, *в*), которые исследовали не один, а восемь тотальных препаратов сетчатки. Сопоставляя результаты двух исследований, нельзя не заметить хорошего совпадения выявленных в этих работах общих закономерностей распределения колбочек (с узким пиком в центре сетчатки) и палочек (с более пологим максимумом в области ближней периферии). Сравнение данных,

представленных в графиках *a* и *b* для назальной половины, облегчается благодаря наличию в ней слепого пятна, лишённого фоторецепторов и обозначенного серым столбиком. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что в обоих исследованиях, помимо отмеченных выше характерных максимумов плотности, было также обнаружено существенное повышение плотности колбочковых фоторецепторов на самом краю сетчатки, признаков чего на палочковых кривых не оказалось. Представленные на рис. 2, *в* индивидуальные данные по плотности колбочек в фовеальной зоне (для четырех из восьми препаратов, исследованных Курчио и соавт.), позволяют судить о значительной варибельности плотности и распределения фоторецепторов у разных людей: пиковые значения плотности колбочек находятся в диапазоне примерно от 120 до 300 тысяч на мм<sup>2</sup>, т.е. различаются в два с половиной раза, и по выраженности пика различия тоже кардинальные. Примечательно, что исследованная Остербергом сетчатка по своим числовым показателям попадает в середину диапазона, т.е. является хорошим примером “средней” сетчатки. Фовеальный максимум плотности колбочек в ней почти вдвое ниже, чем в лучших сетчатках, исследованных Курчио и соавт.

О полноте информации, полученной относительно морфологии сетчатки, говорить преждевременно — многие важные детали остаются еще невыясненными, а возникших новых вопросов не меньше, чем закрытых. В частности, фактически только начинают разворачиваться целенаправленные исследования крайней периферии сетчатки, связанные с наличием кольца повышенной плотности колбочек, идущего вдоль *ora serrata*. Долгое время крайняя периферия не привлекала пристального внимания специалистов по морфологии сетчатки, так как считалась ничем не примечательной (Polyak, 1941). В последние десятилетия интерес к этой области среди морфологов и нейрофизиологов значительно вырос в связи с появлением интригующих гипотез относительно морфологической специфики и возможных функций указанного колбочкового кольца (Панова и др., 2018; Рожкова и др., 2016; To et al., 2011; Mollon et al., 1998; Williams, 1991). Знание особенностей периферической сетчатки и периферической оптики глаза становится все более важным и для офтальмологов (Simpson, 2017), как в связи с проблемой профилактики миопии при помощи оптических средств коррекции, так и в связи с широким внедрением имплантации тонких интраокулярных линз, создающих специфические осложнения в проецировании периферических объектов на сетчатку. Тонкая интраокулярная линза по объему значительно меньше удаляемого при катаракте непрозрачного хрусталика, что существенно влияет на ход лучей, поступающих с периферии поля зрения, и в некоторых случаях

приводит к появлению темных теней, вызывающих дискомфорт (*negative dysphotopsia*).

#### *Представительство периферии поля зрения в зрительных отделах мозга*

На начальных этапах систематического исследования периферического зрения в большинстве работ использовали стандартные тестовые объекты определенного размера, которые перемещали от центра поля зрения на периферию, варьируя эксцентриситет. При этом обнаруживалось, что с увеличением эксцентриситета видимые образы прогрессивно ухудшаются: теряется резкость границ, пропадают отдельные детали, цвета искажаются. При значении эксцентриситета, превышающем некоторое критическое значение (зависящее от условий тестирования), цветной тест-объект обычно начинал восприниматься как ахроматический. Из таких экспериментов делалось заключение, что периферическое зрение качественно отличается от фовеального.

Однако постепенно накапливались данные, свидетельствующие о том, что качество формируемых на периферии поля зрения образов не всегда бывает плохим по сравнению с фовеальным: оно сильно зависит от параметров тест-объектов и условий наблюдения. В результате анализа таких данных в 70–80-х годах прошлого века сформировалась концепция М-масштабирования (Rovamo, Virsu, 1978, 1979; Virsu, Rovamo, 1979; Rovamo, Raninen, 1984; Virsu, et al., 1987), в основе которой лежит идея о том, что качество видимых образов напрямую связано с числом зрительных нейронов в мозгу, приходящихся на данный участок сетчатки (и соответственно — на проецирующийся в его пределы участок поля зрения). К тому времени уже было хорошо известно, что сетчатка каждого глаза топографически упорядоченно отображается в разных зрительных отделах мозга в виде *ретинотопических карт*, содержащих слои нейронов, настроенных на анализ определенных свойств сетчаточных изображений. Морфологические и нейрофизиологические исследования показали, что центральным областям сетчатки на этих картах, как правило, отводится значительно больше площади, чем периферическим, т.е. разные области сетчатки как бы представлены в разном масштабе. Очевидно, что это же можно сказать и о представительстве в мозгу поля зрения, поскольку на каждую область сетчатки проецируется определенный его участок.

Полагая, что в каждом нейронном слое ретинотопической карты обработка входных сигналов производится единообразно по всей площади, Ровамо и Вирсу высказали предположение, что качество анализа сегмента наблюдаемой сцены, попадающего на данный участок поля зрения, должно быть пропорционально количеству ней-

ронов, имеющих в проекции этого участка на ретинотопическую карту. В свою очередь количество нейронов должно быть пропорционально размеру (диаметру, площади, объему) той области карты, на которую проецируется соответствующий участок сетчатки (и поля зрения).

Для получения количественных оценок Вирсу и Ровамо использовали понятие *cortical magnification factor* – корковый масштабный коэффициент, и исследовали отображение сетчатки на первичную зрительную зону VI в затылочной коре, куда непосредственно направляются аксоны ганглиозных клеток – выходных клеток сетчатки. Сам термин *magnification factor* (М-фактор) был введен ранее в работе (Daniel, Whitteridge, 1961). Авторы этой работы определяли его численно как диаметр площадки первичной зрительной коры в мм, приходящейся на 1 градус участка поля зрения, проецирующегося в данную область.

Отображение поля зрения на поле VI затылочной коры мозга схематически показано на рис. 3. Чтобы не загромождать рисунок, на схеме представлена только проекция правой половины поля зрения, которая отображается на поле VI затылочной коры левого полушария мозга, расположенное вдоль шпорной борозды (левая половина поля зрения симметричным образом проецируется на поле VI в области шпорной борозды правого полушария мозга). Стрелками показано, что входные сигналы из правой половины поля зрения поступают в левополушарную зону VI от обеих сетчаток (правые полуполя зрения левого и правого глаза; меньшая площадь полуполя в левом глазу объясняется тем, что она частично заслоняется носом).

На приведенной внизу карте показано, что большая часть площади VI в левом полушарии приходится на центральную часть поля зрения радиусом порядка  $5^\circ$ , а представительство периферических областей уменьшается с увеличением эксцентриситета, и на всю дальнюю периферию ( $>60^\circ$ ) отведен лишь небольшой сегмент. Цифры на центральной горизонтальной линии, которая соответствует горизонтальному меридиану поля зрения, и проекции половин вертикального меридиана дают некоторое представление об общей трансформации поля зрения в нейронной проекции VI.

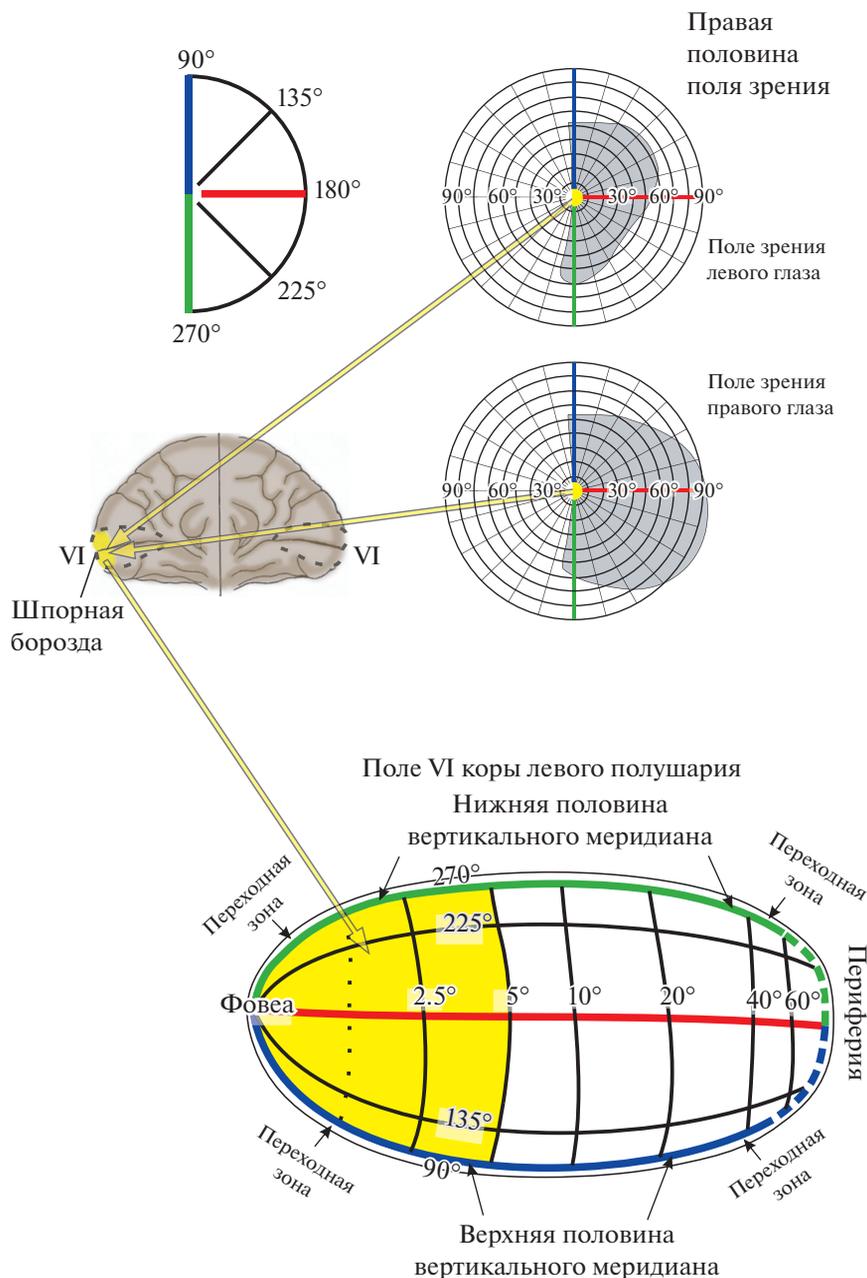
Заслугой Ровамо и Вирсу было то, что они первыми экспериментально показали: если масштабировать параметры периферических тестовых объектов в соответствии с М-фактором для каждого эксцентриситета, то качественные различия центрального и периферического зрения могут исчезать (Virsu, Rovamo, 1979). Позднее было обнаружено, что это справедливо далеко не для всех зрительных задач и относится, в основном, к показателям зрительного восприятия, определяемым низшими (ранними) уровнями переработки.

Вирсу и Ровамо провели большую работу по математическому описанию проекционных соотношений, т.е. фактически по выбору подходящей формулы для коркового масштабного коэффициента М. Величину М авторы, как и их предшественники, выражали в мм/градус, указывая в мм размер области зрительной коры, получающей сигналы из области диаметром  $1^\circ$  в данном участке поля зрения. Вирсу и Ровамо экспериментально определили, что М монотонно убывает при увеличении эксцентриситета приблизительно от 4 мм/градус при эксцентриситете  $2^\circ$  до 0.5 мм/градус при эксцентриситете  $25^\circ$ . При этом оказалось, что обратная величина,  $1/M$ , почти прямо пропорциональна эксцентриситету (исключая область вблизи нуля). Мы не будем приводить здесь разные аналитические выражения, предложенные для выражения зависимости М от эксцентриситета рядом авторов, развивавших и экспериментально проверявших идею М-масштабирования на примере разных зрительных задач. Достаточно подробный анализ соответствующих работ есть в обзоре Страсбургера и соавт. (Strasburger et al., 2011), к которому мы отсылаем интересующихся читателей.

Следует подчеркнуть, что после первых обнадеживающих публикаций, указывающих на возможность установления единообразных закономерностей при использовании того или иного способа масштабирования, появилась серия работ, результаты которых заставляли сомневаться в этом. Было обнаружено, что для получения качества периферического зрения, сопоставимого с фовеальным, размер стимула, действительно, всегда должен монотонно возрастать с увеличением эксцентриситета, но требующиеся закономерности возрастания могут быть существенно разными для разных задач и условий наблюдения (Anderson et al., 1991; Tyler, 1987; 2015; 2016). Такая ситуация вполне естественна, так как зрительные, глазодвигательные и другие нейронные механизмы, участвующие в восприятии разных тест-объектов и решении разных зрительных задач, могут быть общими только на нижних уровнях обработки сигналов. Сами авторы концепции, обобщая результаты, полученные на протяжении десяти лет от начала работ в этом направлении, хотя и стали называть свою концепцию теорией периферического зрения, однако отметили, что она объясняет не все экспериментальные данные (Virsu, et al., 1987).

## ОСТРОТА ПЕРИФЕРИЧЕСКОГО ЗРЕНИЯ

Как отмечено в обзоре Вэйда (Wade, 2007), еще в XI веке Ибн аль-Хайсам эмпирически установил, что острота зрения падает с переходом к периферии поля зрения. Он демонстрировал досщечку с двумя одинаковыми словами, одно из которых находилось в центральном поле зрения, а



**Рис. 3.** Схема отображения правой половины поля зрения через левый и правый глаз на ретинотопическую карту первичной зрительной зоны в поле VI затылочной коры левого полушария мозга. Желтым цветом на координатной сетке поля зрения помечена область (радиусом 5°), проецирующаяся в левую половину макулы на обеих сетчатках, а затем – на поле VI коры левого полушария. Видно, что нейронная проекция этой маленькой центральной области поля зрения занимает около половины поля VI. Тонкой линией, как бы дублирующей контур VI, обозначена переходная зона, или зона перекрытия полуполей: в поле VI каждого полушария мозга проецируется не только все контралатеральное полуполе зрения, но и узкая полоска ипсилатерального поля вдоль вертикального меридиана. Остальные объяснения в тексте. (На основе Алексеев, 2018; Fukuda et al., 1989).

другое на периферии. Центральное слово прочитать было легче, чем периферическое. Прошло много веков, прежде чем были получены количественные оценки этого различия.

Тот факт, что с увеличением эксцентриситета острота зрения сильно снижается, обусловлен несколькими факторами, среди которых можно вы-

делить следующие: в случае косых лучей оптика глаза не может сфокусировать изображение предмета на сетчатке так же четко, как в случае параксиальных лучей, поскольку на периферии аномалии рефракции более значительны; плотность фоторецепторов на периферии сетчатки намного меньше, чем в центре, что непосредственно отража-

ется на остроте зрения; в обычных повседневных ситуациях периферические механизмы зрительно-го восприятия не нацелены на тонкий анализ структуры объектов и потому менее тренированы для решения этой задачи. Наиболее авторитетной и фундаментальной среди первых систематических исследований остроты периферического зрения считается работа Вертхайма. Его исходная статья на немецком языке (Wertheim, 1894), опубликованная в *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, и более поздний ее перевод на английский язык Дунским с предисловием переводчика (Wertheim, 1980) до сих пор широко цитируются.

Во вводной части статьи Вертхайм упоминает появившиеся в 1840-х годах публикации Хека (Hueck, 1840) и Фолькманна (Volkmann, 1846), которые определяли, насколько далеко от точки фиксации можно видеть раздельно две точки или две линии при различной величине зазора между ними. Примечательно, что для исключения влияния движений глаз Фолькманн использовал мгновенное освещение объектов при помощи электрической искры, что позднее было использовано многими другими авторами, в частности Гельмгольцем (Helmholtz, 1896) и Аубертом и Ферстером (Aubert, Foerster, 1857). В одной из серий своих экспериментов Ауберт и Ферстер определяли, какое число цифр или букв разного размера, напечатанных на листе бумаги, можно распознать одновременно за время электрической вспышки. Они использовали и другой метод, ставший позже одним из самых распространенных: при непрерывном дневном освещении в условиях фиксации точки на устройстве, напоминающем периметр, постепенно перемещали тест-объект от этой фиксационной точки к периферии до тех пор, пока он не перестанет быть различимым.

Перечисляя тест-объекты, применявшиеся разными авторами — пары точек или линий, знаки Снеллена, кольца Ландольта, буквы — Вертхайм подчеркивал большую зависимость получаемых результатов от вида тест-объектов, связывая с ней расхождения в значениях остроты зрения, получаемых в различных экспериментах. В частности, Вертхайм критиковал буквенные оптоотипы, отмечая, что *“буквы, хотя они и бесценны для офтальмологической практики, меньше всего подходят для точных измерений”*. Различная степень узнаваемости разных букв и возможность угадывания целого на основе различимости некоторых отдельных частей — это теперь уже общепризнанные недостатки буквенного тестового материала. Кроме того, Вертхайм напоминал о том большом влиянии на результаты периферических измерений, которое оказывают имеющийся у испытуемых опыт и их целенаправленное обучение. Ранее этот факт отмечали и другие авторы (Dobrowolsky, Gaine, 1876), обращая внимание на то, что *значение*

*практики для измерений остроты зрения на периферии увеличивается с увеличением эксцентриситета.*

В собственных исследованиях Вертхайм применял тест-объекты, подобные тем, которые первоначально использовал Гельмгольц (Helmholtz, 1867) — решетки из отрезков черной проволоки, закрепленных параллельно с интервалами, равными диаметру проволоки. Всего было пять таких решеток (I–V) из проволоки разной толщины. Общая ширина одного периода решетки в разных тест-объектах составляла в мм: 1.023 (I); 1.938 (II); 2.924 (III); 3.959 (IV) и 6.000 (V).

Каждая решетка была вмонтирована в черное металлическое кольцо диаметром 30 мм. Только решетка V предьявлялась в полном размере, видимую площадь остальных решеток уменьшали при помощи круговых диафрагм, чтобы сделать ее пропорциональной толщине проволоки. Эксперименты с отдельными испытуемыми проводились в темной комнате. В ходе каждого измерения тест-объект, располагающийся под неизменным углом к зрительной оси, медленно передвигали по радиальному направлению к глазу или от него, чтобы определить максимальное линейное расстояние, при котором ориентация полос решетки еще различается. По этому расстоянию и толщине проволоки (ширине полос решетки) рассчитывали остроту зрения. В горизонтальном и вертикальном меридианах поля зрения угловые позиции тест-объектов меняли с шагом в 5°, в диагональных меридианах — с несколько увеличенным шагом. Для исследования каждой точки поля зрения использовали по две решетки — наиболее тонкую и наиболее грубую, с каждой из этих решеток было сделано по 12 отдельных измерений: три, когда полосы были горизонтальны, три — когда вертикальны, и три — для каждой из двух диагональных ориентаций. Получаемый результат представлял собой среднее из 24 индивидуальных отсчетов. Те же самые решетки были использованы для исследования остроты зрения в центре поля зрения.

Все числовые данные измерений, приводимые в статье Вертхайма, были получены только на одном его глазу (левом) после длительной тренировки, когда результаты переставали улучшаться, выйдя на постоянный уровень. (Другие испытуемые не смогли достичь этого критерия.) В табл. 1 приведены результаты, полученные для тест-объектов одной частоты (решетка I), но разного размера при эксцентриситете 15° в назальную сторону от точки фиксации на горизонтальном меридиане. Как видно из данной таблицы, *чем больше была экспонируемая площадь решетки (и занимаемая ее проекцией площадка на сетчатке), тем больше было получаемое значение остроты зрения.* Можно сказать, что это было одно из первых зарегистрированных проявлений масштабирования тест-объектов, которое Вертхайм применил интуитивно.

**Таблица 1.** Результаты оценки максимального расстояния, на котором испытуемый мог определить ориентацию полос при разной экспонируемой площади решетки с периодом 1.023 мм в условиях ее предъявления на горизонтальном меридиане поля зрения с эксцентриситетом 15° в назальную сторону от точки фиксации. По материалам (Wertheim, 1894).

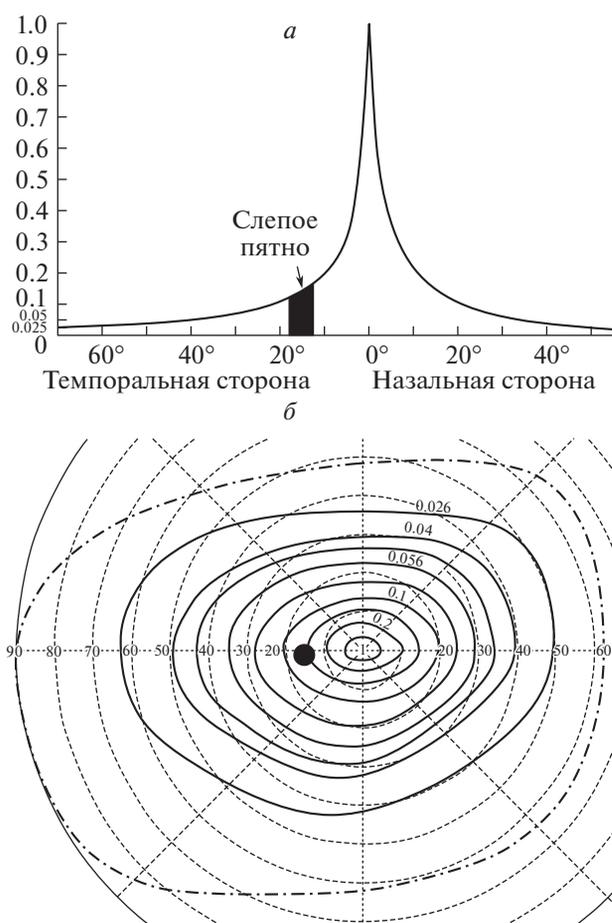
Диаметр всей решетки в мм (число периодов)	Максимальное расстояние в см, при котором узнается ориентация полос	Вычисленная острота зрения в дес. ед.
5 (5)	27.6	0.16
9.5 (10)	35.8	0.21
14.5 (15)	43.8	0.25
19.5 (20)	46.2	0.27
30 (30)	54.8	0.32

На рис. 4 представлены основные графики из статьи Вертхайма – кривая снижения остроты зрения с удалением от центра на периферию вдоль горизонтального меридиана (а) и карта изолиний, соединяющих точки поля зрения, соответствующие одинаковым показателям остроты зрения (б), а в табл. 2 приведены числовые значения остроты зрения при разных значениях эксцентриситета для четырех главных направлений в поле зрения.

Относительно числовых значений, фигурирующих на графиках и в таблицах Вертхайма, нужно сделать следующие примечания. Во-первых, мы специально не округляли приводимые автором числовые значения остроты зрения, хотя в настоящее время стало очевидным, что указывать тысячные доли при таких измерениях не имеет смысла из-за естественных колебаний результатов, которые в одних и тех же условиях у одного и того же испытуемого обычно составляют порядка десяти процентов. Во-вторых, как можно понять по тексту статьи, Вертхайм везде указывал остроту периферического зрения в относительных единицах, сопоставляя ее с фовеальной, по всей видимости, напрямую на основе предельных для узнавания решеток расстояний. Основанием предполагать это служит тот факт, что для своего фовеального зрения автор привел значение 1.0 и нигде не упомянул используемые им единицы измерения. Есть повод думать, что в десятичных единицах его фовеальная острота зрения (вычисляемая как отношение условно нормального угла разрешения, равного 1', к полученному при измерениях значению этого угла) была больше единицы.

Для сопоставления опытов Вертхайма с современными исследованиями остроты периферического зрения рассмотрим работу Андерсона и Тибоса (Anderson, Thibos, 1999). Авторы использовали три типа тест-объектов: трехполосные

решетки, “кувыркающиеся” Е и аналогичные оптоотипы с укороченной средней линией. Черные знаки на белом фоне предъявляли на мониторе (яркость 90 кд/м<sup>2</sup>, контраст 84%) в височном поле зрения (назальная сетчатка) правого глаза. Расстояние наблюдения для периферии было 3 м, а для фовеа – 7 м. Использовали процедуру вынужденного выбора и метод лестницы (три шага вниз, один шаг вверх при величине шага 10% от текущего размера тест-объекта). Два первых поворота лестницы исключали, порог определяли как среднее из семи последних, делали по два измерения. Испытуемыми были авторы. Перед экспериментом опытный оптометрист методом ре-



**Рис. 4.** Острота зрения для разных точек поля зрения по данным Вертхайма, полученным для его левого глаза (Wertheim, 1894).

а – Снижение остроты зрения при увеличении расстояния от зрительной оси (в градусах поля зрения) вдоль горизонтального меридиана в темпоральном и назальном направлении.

б – Карта изолиний, объединяющих точки поля зрения, для которых получены одинаковые значения остроты зрения; соответствующие значения указаны только для половины изолиний. Штрихпунктиром обозначены границы поля зрения.

**Таблица 2.** Значения остроты периферического зрения, полученные Вертхаймом при изменении эксцентриситета в обе стороны по горизонтальному и вертикальному меридианам поля зрения (Wertheim, 1894).

Эксцентриситет	Темпорально	Назально	Вверх	Вниз
2.5°	0.476	0.454	0.444	0.277
5°	0.3	0.333	0.277	0.212
10°	0.19	0.20	0.15	0.128
20°	0.105	0.1	0.069	0.071
25°	0.087	0.074	0.052	0.056
30°	0.072	0.056	0.039	0.044
35°	0.057	0.045	0.031	0.034
40°	0.051	0.04	0.023	0.032
45°	0.044	0.033		
50°	0.038	0.026		
55°	0.033	0.019		
60°	0.031			
65°	0.025			
70°	0.023			

тиноскопии проводил определение рефракции и подбирал полную оптическую коррекцию.

В работе было проведено подробное обсуждение результатов, полученных с использованием разных тест-объектов, в плане их сопоставления с различиями, теоретически ожидаемыми на основе Фурье-анализа. Не останавливаясь на этом обсуждении, не имеющем прямого отношения к рассматриваемой нами теме, приведем для сравнения с исследованием Вертхайма лишь результаты измерений, сделанных авторами с использованием трехполосных решеток, поскольку эти решетки больше всего напоминали тест-объекты Вертхайма. По измерениям с такими решетками, для фовеа и значений эксцентриситета 30 и 50° (в темпоральной половине горизонтального меридиана поля зрения правого глаза) у испытуемого с лучшими результатами была получена следующая тройка значений минимального угла разрешения: 0.58'; 35' и 70', что в пересчете дает значения остроты зрения 1.72, 0.03 и 0.015 десятичных единиц. Если же перевести эти данные в значения по отношению к фовеальной остроте, получим: 1.0; 0.0174 и 0.0087. У Вертхайма соответствующие числа (табл. 2) были: 1.0, 0.072 и 0.038. Сравнение этих троек чисел свидетельствует о намного более резком падении остроты зрения с увеличением эксцентриситета у современного автора. Это может быть связано с тем, что данные Вертхайма были получены на его собственном глазу после нескольких недель специальной тренировки (в дополнение к его исходному большому опыту) для достижения неизменных результатов. Кроме того, могло играть роль и различие в числе периодов у тестовых решеток: если трехполосные тестовые решетки Андерсона и Ти-

боса содержали по два с половиной периода, то в решетках Вертхайма было от пяти до тридцати периодов, т.е. они были существенно больше по размеру.

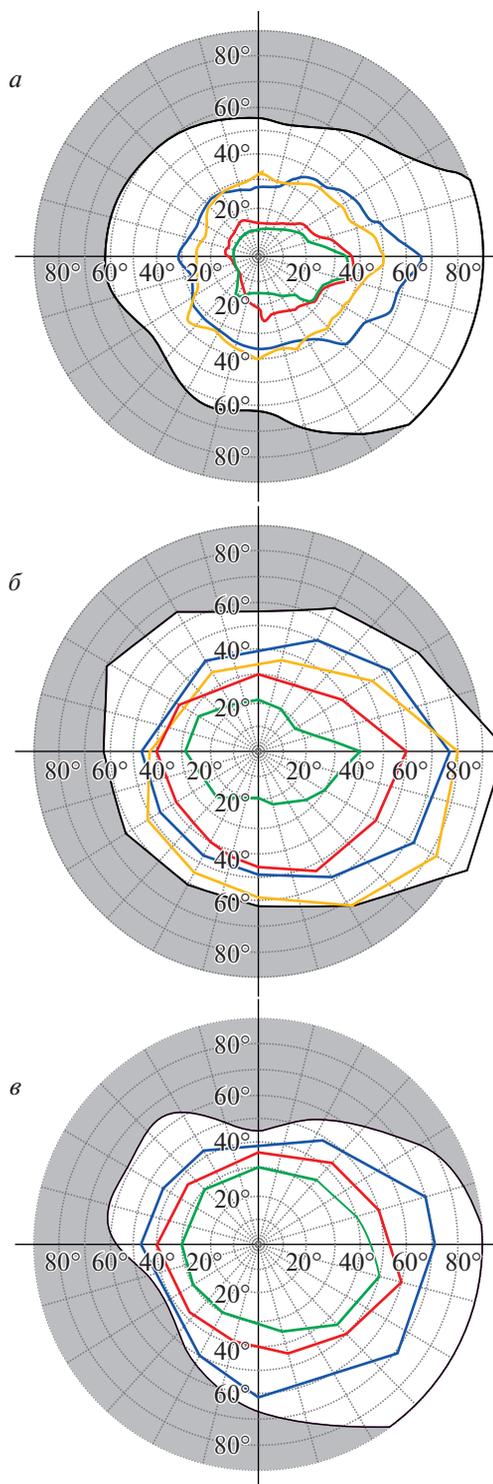
Приведенные примеры двух тщательных, но разных исследований, предпринятых для точной оценки остроты периферического зрения, наглядно показывают, как сложно разработать методику для выявления “истинных” возможностей периферических механизмов и сформировать конструктивное общее представление о периферическом зрении, позволяющее сопоставлять и интегрировать результаты разных авторов.

#### ВОСПРИЯТИЕ ЦВЕТА НА ПЕРИФЕРИИ ПОЛЯ ЗРЕНИЯ

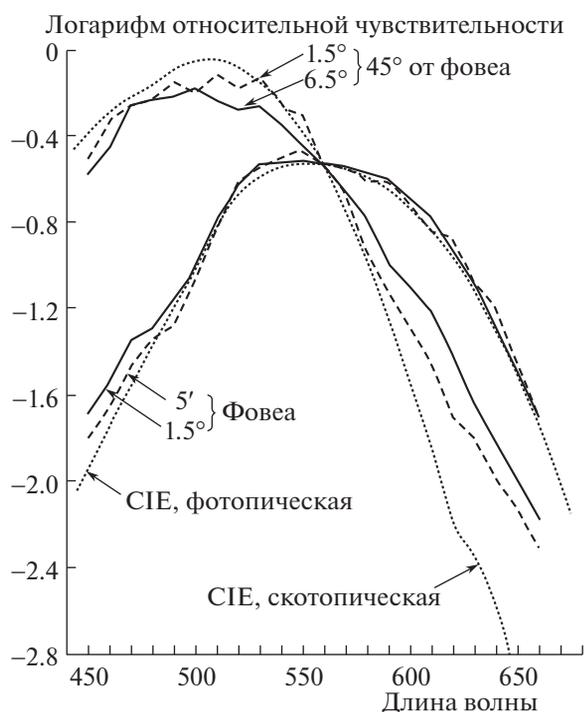
До последнего времени при изложении представлений о восприятии цвета объектов в периферических областях поля зрения нередко повторяются утверждения, основанные на неадекватной трактовке экспериментальных данных (Hansen et al., 2009). Эти утверждения сводятся к подразделению поля зрения на несколько концентрических зон, соответствующих ухудшению цветовосприятия с увеличением эксцентриситета. Распространенное представление таково: если в центре поля зрения цветовосприятие у человека трихроматическое, то с увеличением эксцентриситета до 25–30° оно становится дихроматическим, а затем при эксцентриситете более 40° – ахроматическим (что соответствует цветовой слепоте). Такое представление сформировалось на основе экспериментов, в которых тест-объектами служили небольшие цветные мишени, перемещаемые от центра к периферии (или обратно). По результатам изменения видимого цвета таких мишеней

строились карты границ, при пересечении которых пропадало (или появлялось) ощущение красного, зеленого, желтого и синего цвета. Впервые данный метод, по-видимому, был использован в работе (Ferreé, Rand, 1919), авторы которой показали, что тест-объекты разного цвета теряют исходный цветовой тон и начинают казаться ахроматическими при разных значениях эксцентриситета. Полученные критические значения эксцентриситета использовались для построения карт соответствующих зон. Примеры таких карт приведены на рис. 5. Одна из них (а) взята из старого классического учебника по психологии (Dimmick, 1948), две другие (б и в) — из современных отечественных руководств. Заметим, что при общем сходстве, между данными разных авторов видны значительные частные расхождения, но их можно объяснить различиями между испытуемыми и отсутствием стандартизации тест-объектов. Сами же факты кажущегося наличия дихромазии в области средней периферии и ахромазии (цветовой слепоты) на дальней периферии воспроизводились хорошо и наталкивали на мысль о радикальном изменении состава фоторецепторов с увеличением эксцентриситета. В частности, в офтальмологических учебниках укоренилось такое представление: “На периферии сетчатки, которая состоит только из палочек, имеется только ахроматическая чувствительность”. Аналогичных представлений долгое время придерживались не только офтальмологи-практики, но и специалисты в области цветового зрения — см. обзор (Moreland, 1972).

Как можно видеть из уточненных современных морфологических данных, кратко представленных выше, это глубокое заблуждение: колбочки присутствуют на всей площади сетчатки, а в кольце, идущем по самому краю ее периферии, плотность колбочек даже выше, чем в средней части. Неадекватность трактовки обсуждаемых карт изменения цветовосприятия заключается в том, что выводы о дихромазии средней и цветовой слепоты дальней периферии делались на основе очень бедного набора тестовых стимулов небольшого размера и умеренной яркости. Каждый может убедиться в том, что “цветовую слепоту” легко получить и вблизи центра поля зрения у нормального трихромата, если взять достаточно мелкие цветные тест-объекты. Для выяснения истинных возможностей и особенностей механизмов цветовосприятия на периферии поля зрения необходимо было провести масштабные психофизические исследования с широким варьированием размеров и яркости тестовых стимулов. По причине отсутствия таких психофизических исследований и недостаточности морфологических данных изложенное выше неадекватное представление о периферии доминировало до 1977 г.



**Рис. 5.** Границы зон поля зрения, в пределах которых сохраняется ощущение красного, зеленого, желтого и синего тона при перемещении тест-объекта определенного размера от центра к периферии.  
 а — Карта видимости различных цветов в зрительном поле из книги (Dimmick, 1948).  
 б, в — Аналогичные карты из современных отечественных учебных пособий.



**Рис. 6.** Кривые видности для фовеа (диаметр стимулов: 5' и 1.5°) и для периферии 45° (диаметр стимулов: 1.5° и 6.5°) из работы (Abramov, Gordon, 1977).

Эта дата обозначена в работе (Nagy, Doyal, 1993), где было констатировано: “До 1977 года считалось, что возможности различения по цвету стимулов, предъявляемых на периферической сетчатке, намного хуже фовеального цветоразличения”. В 1977 г. Абрамов и Гордон опубликовали результаты экспериментов, принципиальным новшеством которых было использование цветных стимулов разного размера, благодаря чему было обнаружено, что цветоразличение на периферии может быть почти таким же тонким, как и в фовеальной зоне, если использовать стимулы больших размеров (Abramov, Gordon, 1977; Gordon, Abramov, 1977). Первую работу авторы посвятили экспериментальной оценке пороговой интенсивности монохроматических излучений разного цвета и получению кривых видности для фовеального и периферического зрения, что обеспечило возможность в дальнейшем предъявлять стимулы разного цвета, но одинаковой видимой яркости. Авторы использовали метод гетерохромной фликкер-фотометрии с частотой 10 Гц. Измерения были проведены на двух испытуемых для стимулов диаметром 5' и 1.5°, предъявляемых фовеально, и диаметром 1.5° и 6.5° при эксцентриситете 45°. На рис. 6 представлены полученные авторами кривые видности для фовеа и периферии.

На том же рисунке показаны стандартизированные CIE (Commission Internationale de l'éclairage) скотопические и фотопические кривые видности. Обращает на себя внимание существенный сдвиг полученных для периферии кривых в синюю область спектра: периферические кривые видности имеют максимум при 480–500 нм, а стандартная фотопическая фовеальная кривая — при 550 нм. Хотя периферические кривые видности оказались близкими к стандартной скотопической кривой (соответствующей ночному палочковому зрению), авторы не сделали заключения, что на периферии работают только палочки, поскольку в последующих экспериментах по шкалированию цвета они обнаружили несомненные проявления колбочковых механизмов, обсуждаемые ниже.

Прежде чем перейти к их рассмотрению, необходимо отметить, что в вопросе о влиянии палочек на периферии при фотопических уровнях освещения до сих пор нет ясности. Специфика периферической сетчатки такова, что результаты сильно зависят от параметров эксперимента. Показательным является замечание тех же авторов в их более поздней работе (Abramov et al., 1991): “Если кривая видности на периферии измеряется методом гетерохромной фликкер-фотометрии с низкой частотой фликкера или путем статического гетерохромного уравнивания, то она сильно отличается от фовеальной кривой видности. Но если увеличить частоту фликкера в методе гетерохромной фликкер-фотометрии..., то кривая видности становится практически одинаковой везде — и в фовеа, и на периферии”. Авторы основывают такое заключение как на своих данных, так и на результатах работы (van Esch et al., 1984), в которой описаны эксперименты с разными частотами фликкера и показано, что периферическая кривая видности перестает отличаться от фовеальной при частоте фликкера 20 Гц вплоть до значений эксцентриситета около 90° с учетом абсорбции макулярного пигмента.

Во второй работе (Gordon, Abramov, 1977) описаны эксперименты со шкалированием цвета. Использовались относительно малые и большие размеры стимулов: для фовеа — 5' и 1.5°; для эксцентриситета 45° — 1.5° и 6.5°. Стимул периодически предъявлялся испытуемому на короткое время (500 мс). После каждого предъявления испытуемый анализировал его цветность и насыщенность по шкале от 0 до 100%, при этом сначала оценивал величину ахроматического компонента, а затем остаток шкалы распределял между четырьмя основными цветами: красным, желтым, зеленым и синим. Полученные результаты представлены на рис. 7. Авторы сделали вывод, что восприятие цвета больших стимулов на периферии сравнимо с восприятием цвета малых стимулов в фовеальной зоне.

В работе (van Esch et al., 1993) утверждение о схожести периферического зрения с фовеальным при надлежащем масштабировании стимулов проверялось в экспериментах по измерению порогов различения (*wavelength discrimination*). Авторы пришли к выводу, что при масштабировании в соответствии с М-фактором (по Rovamo, Virsu, 1979) спектральные пороги различения остаются примерно одинаковыми при эксцентриситетах от 8 до 80°, хотя они заметно больше фовеальных.

Нельзя не отметить, что не только в представленной серии работ, но и в целом ряде других, выполненных ранее, продемонстрировалось наличие цветовых механизмов даже на дальней периферии (Wooten, Wald, 1973) и подчеркивалась необходимость масштабирования тестовых стимулов в соответствии с эксцентриситетом, однако тенденция рассматривать особенности периферического цветовосприятия как дефекты цветового зрения (дихромазию, ахромазию), а не как нормальные реакции на стимулы малого размера, оказалась очень устойчивой и еще не преодолена полностью.

### ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ СМЕЩЕНИЯ СЕТЧАТОЧНОГО ИЗОБРАЖЕНИЯ НА ПЕРИФЕРИЧЕСКОЕ ЗРЕНИЕ

В настоящее время общеизвестно, что в процессе нормального зрительного восприятия оси глаз все время совершают сложные движения, приводящие к постоянным смещениям сетчаточных изображений наблюдаемых объектов, даже если эти объекты абсолютно неподвижны. Процесс рассматривания неподвижной сцены обычно включает фазы фиксации взора на той или иной точке и саккадические движения – быстрые скачки от одной точки к другой. Скорости дрейфа сетчаточных изображений в фазах фиксации взора составляют порядка нескольких угловых минут в секунду, и можно думать, что эти скорости являются оптимальными для работы центральных участков сетчатки, на которые проецируется объект, привлечший в данный момент внимание. В то же время были основания предполагать, что эти скорости не являются оптимальными для периферии сетчатки, на что указывает хотя бы упомянутый во введении эффект Троклера – угасание видимых образов на периферии в условиях продолжительной фиксации одной центральной точки без перевода взора. Действительно, в экспериментах разного типа было обнаружено, что вид воспринимаемых периферических объектов и характеристики периферического восприятия существенно зависят от скорости смещения сетчаточных изображений тест-объектов. Рассмотрим для примера одну из экспериментальных работ почти полувековой давности (Рождова, Ярбус, 1974) и одну из современных работ (То et al., 2011).

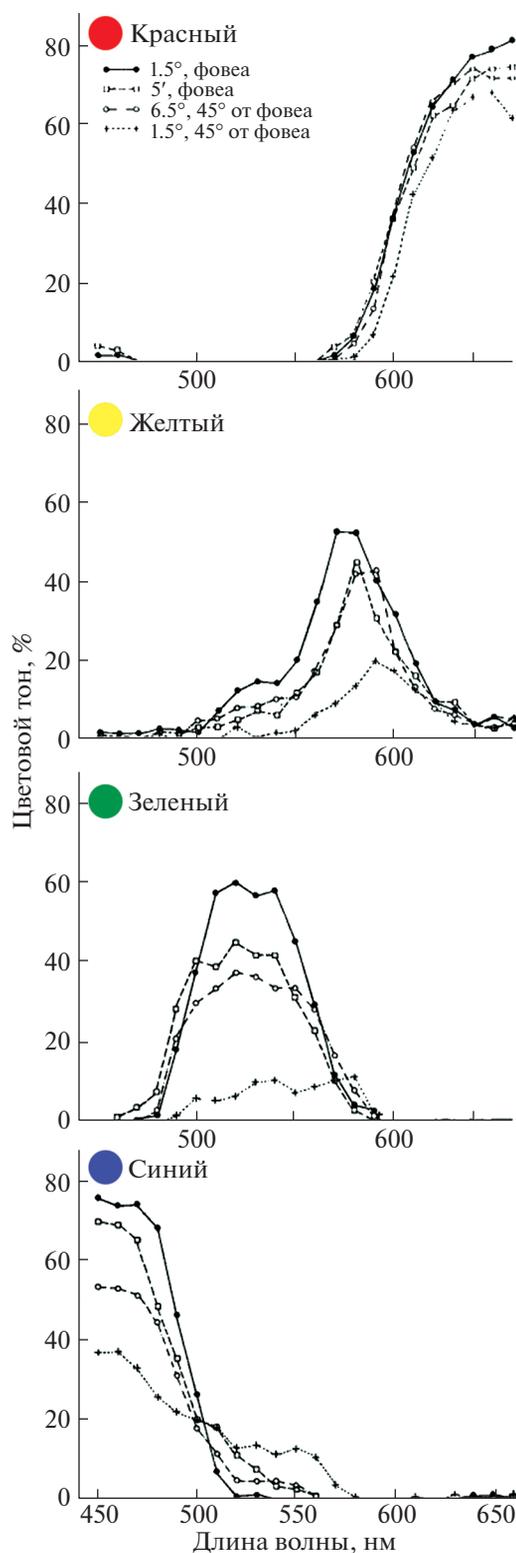


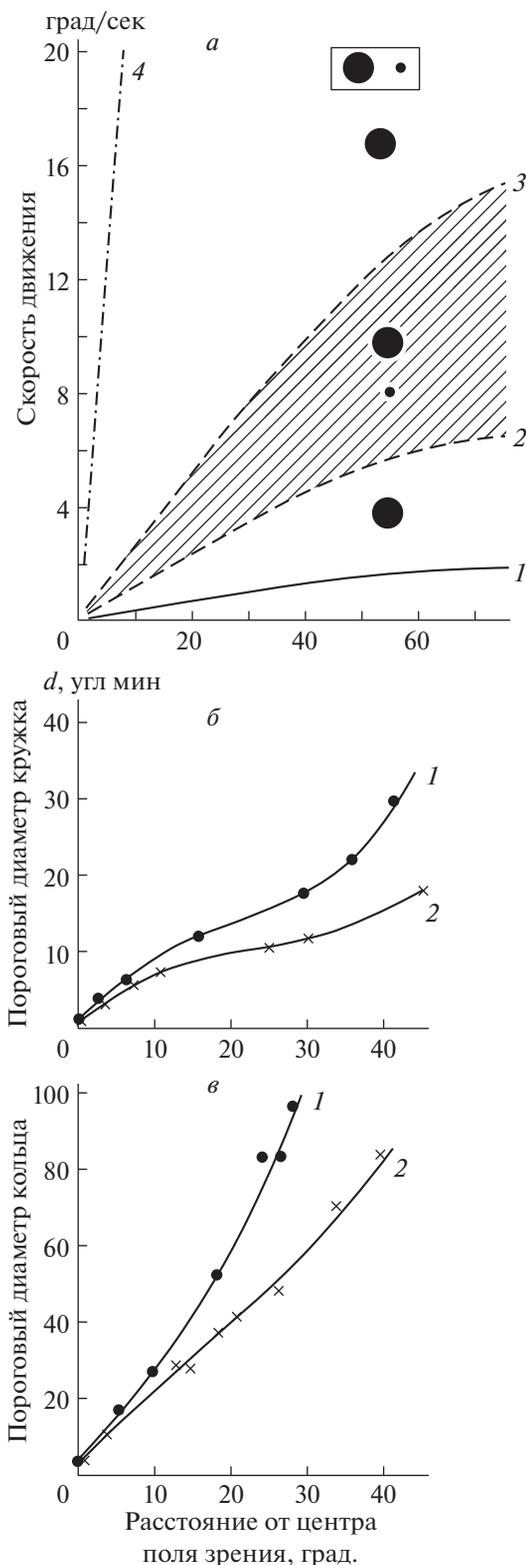
Рис. 7. Результаты шкалирования цвета монохроматических излучений одинаковой интенсивности на сетчатке при двух размерах стимула в фовеа (5° и 1.5°) и двух размерах (1.5° и 6.5°) на периферии 45°. Усредненные данные шести испытуемых из работы (Gordon, Abramov, 1977).

В первой работе использовалась простая методика наблюдения объектов, закрепляемых на разных расстояниях от центра фонового диска, который мог вращаться с разными скоростями. Испытуемому давалась инструкция фиксировать взор на центре диска и описывать тест-объекты, движущиеся при вращении диска на периферии поля зрения по окружности, соответствующей выбранному значению эксцентриситета. Используя в качестве тест-объектов кольца Ландольта и бумажные цветные кружки, оценивали минимальные размеры, необходимые для обнаружения, определения цвета и узнавания формы объектов при разных значениях эксцентриситета и разных скоростях движения. Угловые размеры тест-объектов варьировали от  $20''$  до  $3^\circ$ , расстояние наблюдения составляло 30 см, а освещенность тестового поля – 200–300 лк.

Для объектов выбранного размера в предварительных экспериментах были определены зоны различного качества восприятия в зависимости от скорости движения. На рис. 8, *a* показаны примерные границы этих зон: 1 (сплошная линия) – нижняя граница скоростей, обеспечивающих непрерывную видимость относительно крупных объектов ( $3^\circ$ ), т.е. отсутствие угасания образов; 2, 3 (штриховые линии) – границы зоны оптимальных скоростей, обеспечивающих наилучшее качество видимых образов; 4 (штрих-пунктирная линия) – граница скоростей, приводящих к полному смазыванию контуров. Если скорости смещения изображений объектов по сетчатке были существенно меньше оптимальных, то через несколько секунд после появления в поле зрения объекты переставали восприниматься (сливались с фоном и больше не появлялись). При несколько больших скоростях объекты были видны в течение всего времени предъявления, но качество видимых образов было неважным: контуры были расплывчатыми, цвет искаженный, отдельные фрагменты пропадали. Если скорости значительно превышали оптимальные, мелкие объекты пропадали, контуры крупных объектов смазыва-

лись, их цвет разбавлялся цветом фона, на траектории движения оставались следы (“хвосты”).

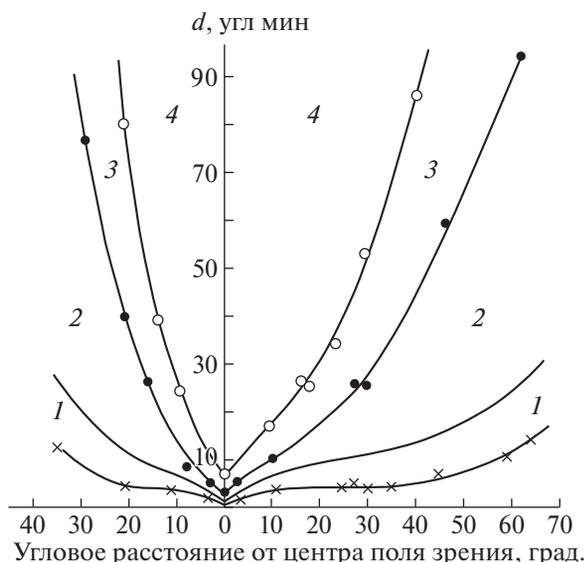
С учетом полученных данных сравнивались пороги восприятия для неподвижных и движущихся объектов.



**Рис. 8.** Зависимость качества периферического зрения от скорости смещения сетчаточных изображений объектов при разных расстояниях от центра сетчатки (в координатах поля зрения).

*a* – Примерные границы зон разного качества видимых образов: 1 – нижняя граница скоростей, обеспечивающих отсутствие угасания относительно крупных объектов ( $3^\circ$ ); 2, 3 – границы зоны оптимальных скоростей; 4 – граница скоростей, приводящих к полному смазыванию контуров.

*б, в* – Результаты измерения пороговых размеров для задачи обнаружения красных кружков на белом фоне (*б*) и определения места разрыва в кольце Ландольта (*в*) для стационарных тест-объектов (черные кружки) и для движущихся с оптимальными скоростями (красные крестики).



**Рис. 9.** Зоны различной видимости красных кружков, движущихся с оптимальными скоростями, в координатах размер-эксцентриситет: 1 – зона обнаружения; 2 – зона четкой видимости границы; 3 – зона появления цветового тона; 4 – зона “нормального” восприятия тест-объекта. (Усредненные данные трех испытуемых).

щихся с оптимальными скоростями тест-объектов при разных значениях эксцентриситета. Измерения проводили в секторах по 45° с осью по горизонтальному меридиану в назальной и темпоральной половинах поля зрения. На рис. 8, б, в приведены результаты измерения пороговых размеров для задачи обнаружения красных кружков на белом фоне (б) и определения места разрыва в кольце Ландольта (в).

Как видно из представленных данных, влияние движения объекта с оптимальной скоростью на величину порога на периферии было значительно сильнее, чем в центре, и росло с увеличением эксцентриситета. В обеих задачах выигрыш от использования оптимальных скоростей становился ощутимым при эксцентриситете около 10°. У колец Ландольта при эксцентриситете 10° пороговый диаметр кольца снижался за счет движения примерно на 15%, а при эксцентриситете 25° – уже на 40%.

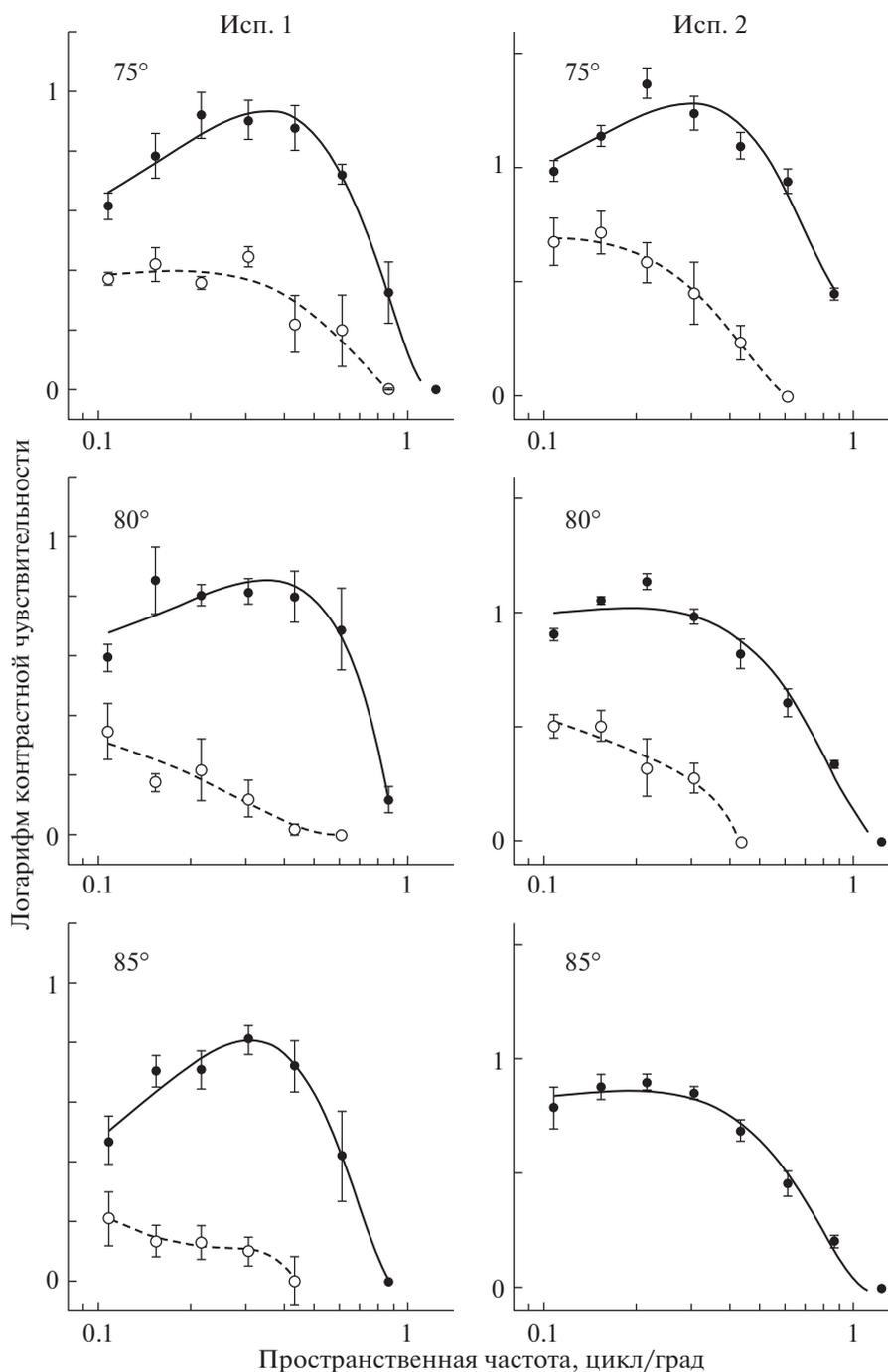
По итогам оценки качества восприятия красных кружков на белом фоне были выделены следующие зоны различной видимости в координатах размер-эксцентриситет: 1 – зона обнаружения, где объект кажется расплывчатым ахроматическим пятнышком; 2 – зона четкой видимости границы объекта с сильно подчеркнутым контрастом по яркости; 3 – зона появления цветового тона, который начинает правильно угадываться и становится явным; 4 – зона “нормального” восприятия тест-объекта, соответствующего образу, формируемому в естественных условиях фoveального зре-

ния. Примерные границы этих зон показаны на рис. 9 (усреднение по трем испытуемым).

Эти и другие полученные данные позволили сделать вывод, что в отношении оценки цвета вся сетчатка работает в фотопических условиях зрения как однородная: любая ее часть (в том числе и фовеа) является “цветнослепой” по отношению к стимулам, меньшим определенного (для данного места и данных параметров цвета и контраста) размера; при несколько больших размерах цвет определяется с ошибками в сторону подчеркивания яркостного и цветового контраста; при еще больших размерах воспринимаемый образ становится практически соответствующим нормальному фoveальному зрению.

Изложенные выше результаты работы почти полувековой давности по исследованию влияния движения тестовых стимулов на пороги их обнаружения, узнавания и восприятия цветового тона при разных значениях эксцентриситета целесообразно дополнить данными из современной работы по исследованию контрастной чувствительности (То et al., 2011). Основной целью этой работы был поиск коррелятов наличия кольца повышенной плотности колбочек на крайней периферии сетчатки, для чего авторы измеряли, в частности, контрастную чувствительность для неподвижных и движущихся стимулов при эксцентриситете 75–95°. Предполагаемого локального повышения контрастной чувствительности, обусловленного наличием указанного кольца, обнаружено не было, но авторы дополнили данные других исследователей периферической контрастной чувствительности данными по дальней и крайней периферии поля зрения. Что касается сравнения неподвижных и движущихся стимулов, то полученные результаты соответствовали ожиданиям: контрастная чувствительность для движущихся стимулов оказалась выше, чем для стационарных, а на крайней периферии вообще воспринимались только движущиеся стимулы.

Поскольку, как уже подчеркивалось, результаты исследования характеристик периферического зрения могут критически зависеть от условий эксперимента, приведем краткое описание этих условий. Стимулами служили вертикальные полоски (1° × 9.3°) синусоидальных решеток с пространственными частотами 0.11–1.22 цикл/град и средней яркостью 12 кд/м<sup>2</sup> на однородном фоне той же яркости; время экспозиции как стационарных, так и движущихся решеток составляло 1.5 с; скорость перемещения движущейся решетки (вверх/вниз) была равна 9.3°/с. Для предъявления стимулов использовали Sony Graphics monitor GDM 1936 и Cambridge Research Systems graphic card VSG 2/3. Испытуемыми были двое из авторов. Из всех полученных результатов мы отобрали только несколько графиков, наглядно ил-



**Рис. 10.** Контрастная чувствительность на периферии поля зрения для движущихся (сплошные линии) и стационарных мелькающих (штриховые линии) стимулов при эксцентриситете 75°, 80° и 85°. Данные двух испытуемых из работы (To et al., 2011).

люстрирующих различия в восприятии неподвижных и движущихся стимулов на периферии поля зрения (рис. 10). Анализируя этот рисунок, можно видеть, что у обоих испытуемых в фотопических условиях зрения значения контрастной чувствительности для движущихся решеток во всех случаях были значительно выше, чем для неподвижных, а на периферии 85° у одного из ис-

пытуемых вообще не удалось оценить контрастную чувствительность для неподвижных решеток из-за ее малости.

Двух рассмотренных примеров разноплановых работ, касающихся влияния движения на восприятие периферических стимулов, на наш взгляд, недостаточно, чтобы понять, что на данном этапе исследований еще не исчерпаны возможности

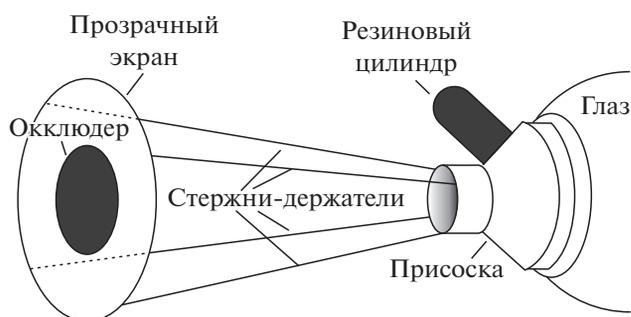
разных методических подходов, а интеграция результатов разных авторов в единое представление еще требует накопления экспериментальных данных с учетом существующих “белых пятен”. Даже можно считать, что пока имеется одно большое белое пятно с островками выясненных частных закономерностей.

**ПЕРИФЕРИЧЕСКОЕ ЗРЕНИЕ В РЕЖИМЕ “ЗРЕНИЕ БЕЗ ФОВЕА”**

Среди общей массы исследований периферического зрения выделяются работы серии “зрение без фовеа”, в которых функционирование зрительной системы изучалось в условиях, когда фовеальная область сетчатки была тем или иным способом фактически исключена из восприятия (Ярбус, Рожкова, 1977; Rayner, Bertera, 1979; Lingnau, 2005; Marmor, Marmor, 2010; Jordan et al., 2012). Основной принцип этих работ – перекрытие оптического потока, идущего от объектов, которые должны проецироваться на центральную область сетчатки. Основным методический прием – реальная или виртуальная окклюзия выделенной центральной области сетчатки, не зависящая от движений глаз, т.е. при помощи стабилизированного относительно сетчатки окклюдера.

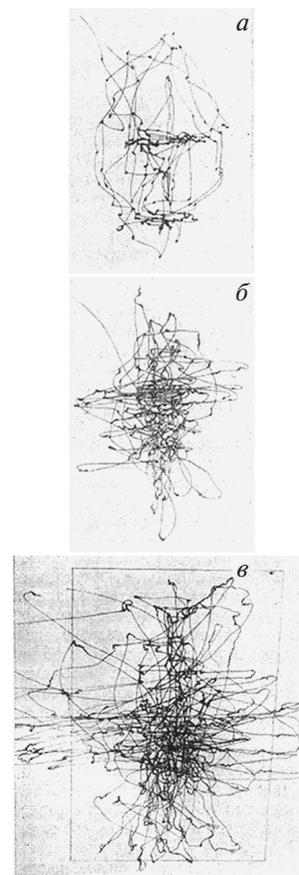
В самом раннем исследовании (Ярбус, Рожкова, 1977), выполненном по такой экспериментальной схеме, использовалась разработанная Ярбусом классическая методика стабилизации изображений при помощи присоски, устанавливаемой на глаз. В данном эксперименте присоска была снабжена прозрачным экраном, на который можно было помещать непрозрачные заслонки разного размера, затеняющие и тем самым “выключающие” желаемую часть сетчатки (рис. 11).

Основное преимущество такой методики – возможность свободно рассматривать тестовые изображения, пользуясь периферическим зрением при гарантии “невмешательства” центрального зрения. Благодаря этой методике были установлены некоторые специфические особенности работы периферических механизмов зрения и выявлены способности, наличие которых трудно установить, не отключая центральное зрение. Например, было наглядно продемонстрировано, что для работы периферических механизмов требуются более высокие скорости смещения сетчаточных изображений, о чем можно судить по записям движений глаз. На рис. 12 для примера приведены записи, полученные при рассматривании одного и того же полутонового портрета в отсутствие окклюдера (а), т.е. почти как в обычных условиях наблюдения (только с ограничением поля зрения краями присоски), и при использовании окклюдеров диаметром 5° и 10°, закрывающих фовеальную (б) и макулярную (в) зону сетчатки соответственно.



**Рис. 11.** Присоска Ярбуса для исследования периферического зрения с укрепленным на прозрачном экране окклюдером, закрывающим центральную часть сетчатки.

Кроме того, вопреки распространенному мнению о неизбежном расплывании видимых образов при перемещении тест-объектов на периферию, выяснилось, что периферические образы могут выглядеть достаточно четкими и резкими. Сильная размытость формируемых периферических образов характерна лишь для мало контрастных полутоновых изображений типа фотографий



**Рис. 12.** Записи движений глаз, полученные при рассматривании одного и того же полутонового портрета в отсутствие окклюдера (а), и при использовании окклюдеров диаметром 5° (б) и 10° (в).

лица. Если же испытуемым предъявлять контрастные или контурные портреты того же размера с достаточной толщиной линий, они могут восприниматься четкими и узнаваться удовлетворительно.

При наличии заслонок диаметром 25–30° испытуемые быстро справлялись с такими задачами, как узнавание знакомых лиц и предметов, запоминание простых незнакомых объектов с последующим их выбором из проверочного набора, счет точек или линий. Задачи, требующие сравнительного анализа, решались с трудом и медленно, а иногда — только после наводящих вопросов. На рис. 13 показаны примеры тест-объектов, вызывавших затруднения: изображения крыльчаток с разным числом лопастей, которые испытуемые сначала воспринимали как одинаковые, но после наводящего вопроса правильно описывали, в чем их различие (а); изображения, с небольшими дефектами, которые в целом опознавались быстро, но дефекты которых выявлялись не сразу, а после детального просмотра (б); сгруппированные объекты, которые не узнавались при тесном расположении на окружности, с трудом узнавались при удалении половины из них и узнавались легко и быстро, когда удаляли половину оставшихся (в). Очевидно, что в последнем случае имели место проявления краудинг-эффекта (негативного влияния окружения на узнавание тест-объекта), пространственные характеристики которого для периферии почти не изучены. Примечательно, что в описываемых экспериментах испытуемые легко “прочитывали” заголовки знакомых газет, хотя отдельные буквы соответствующего размера узнавали с трудом.

К сожалению, опыты с присосками не могли быть длительными, что ограничивало круг возможных экспериментальных задач. С развитием компьютерных технологий появилась возможность заменить реальную окклюзию виртуальной, используя дисплейное предъявление тестовых изображений и их программное редактирование на основе непрерывной регистрации движений глаз, обеспечивающей детекцию изображений, попадающих в фовеа и их последующее “вычитание”. При этом фовеальные изображения замещаются однородно окрашенным кругом, “прыгающим” по экрану дисплея синхронно с саккадическими движениями глаз. Данная методика хороша для определенных задач — типа чтения текста, и соответственно применялась в основном для исследования процесса чтения и его нарушений при патологиях макулярной зоны сетчатки (Rayner, Bertera, 1979; Lingnau, 2005; Marmor, Marmor, 2010). Виртуальная окклюзия имитировала при этом наличие центральной скотомы. В более тонких исследованиях последнего времени фовеальную часть тестовых изображений не удаляли целиком, замещая одно-

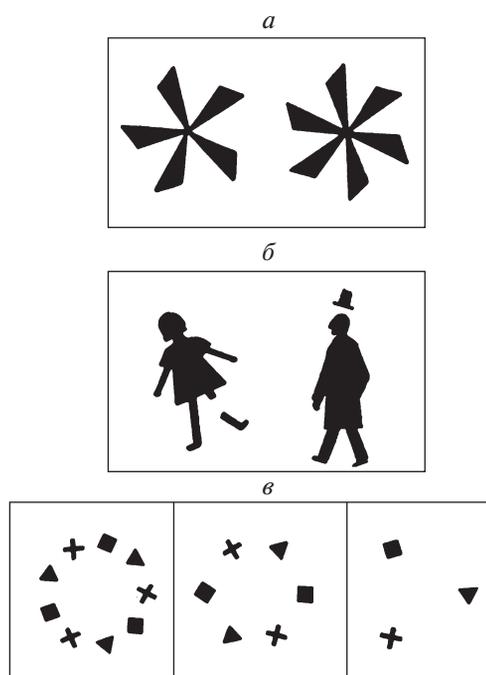


Рис. 13. Примеры тестовых изображений, в которых испытуемые затруднялись найти отличия или дефекты при пользовании периферическим зрением: крыльчатки с разным числом лопастей (а); изображения с разрывами (б); сгруппированные простые значки, легко узнаваемые в условиях предъявления поодиночке (в).

родным кругом, а фильтровали, имитируя разные степени ухудшения качества изображения в области фиксации взора (Jordan et al., 2012).

Однако ко многим актуальным зрительным задачам, важным для исследования периферического зрения, методику виртуальной окклюзии адаптировать невозможно или очень трудно. Одним из основных недостатков этой методики является ограничение тестового поля и области регистрации движений глаз размерами и позицией дисплея. Кроме того, при проведении количественных экспериментов требуется программный учет всей геометрии измерительной установки. Фактически на стандартной современной аппаратуре для предъявления тестовых изображений и регистрации движений глаз данную методику без значительных усложнений можно использовать только для периферии, не выходящей за пределы эксцентриситета 30°.

Из методов исследования периферического зрения, основанных на окклюзии центральной зоны (имитации центральной скотомы), наиболее перспективным нам представляется применение специальных контактных линз с имплантированными в них окклюдерами разного размера. Этот метод не имеет ограничений по эксцентриситету и допускает возможность использования различных способов предъявления разнообраз-

ного тестового материала – от реальных предметов до сложных пространственно-временных цветных паттернов, генерируемых на дисплеях. Апробация этого метода подтвердила его принципиальные преимущества и, естественно, выявила некоторые недостатки и непредвиденные особенности, требующие учета. Первые результаты, полученные нами методом контактных линз с имплантированными окклюдерами, кратко отражены в тезисах конференции ECVP'2018 (Rozhkova et al., 2019a) и опубликованы в статье (Rozhkova et al., 2019b).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ литературы по периферическому зрению открывает несколько озадачивающую картину: еще авторы давних основательных исследований, относящихся к позапрошлому и прошлому веку, понимали основные трудности постановки количественных экспериментов по оценке особенностей восприятия объектов на периферии поля зрения, предлагали эффективные приемы для их преодоления и давали правильные рекомендации по общей методологии постановки результативных экспериментов, однако это мало влияло на последующие работы. Принципиальные открытия долго игнорировались, а потом делались заново – успехи в понимании сути и механизмов периферического зрения сочетались с параллельным существованием стойких заблуждений.

Наиболее важный вывод, который можно сделать из анализа доступной литературы по периферическому зрению, – это постепенный переход от представлений о его ущербности, дефектности, второстепенности в сравнении с центральным зрением к представлению о схожести характеристик периферического и фовеального восприятия при условии надлежащего масштабирования применяемых периферических тестовых стимулов. Естественным следствием этого может стать развитие более общего представления о кооперации в процессе зрения двух равноправных подсистем анализа поступающей информации – центральной и периферической, функционирующих автономно, но координированно, и тесно связанных через посредство глазодвигательной системы.

Хотя идею брать для исследования периферии стимулы большего размера связывают в основном с работами Абрамова и Гордона, а общую концепцию масштабирования стимулов по М-фактору – с работами Ромаво и Вирсу, мысли по этому поводу и соответствующие экспериментальные данные можно найти во многих трудах их предшественников. Тот факт, что широко распространенные утверждения насчет цветовой слепоты дальней периферии и дефектности цветовосприятия на

средней периферии некорректны и что построенные на основе тестирования стимулами постоянного небольшого размера карты зон нормального трихроматического, дихроматического и ахроматического восприятия вводят в заблуждение, отмечался неоднократно во многих работах без существенных последствий, но теперь появилась надежда на исправление ситуации. Под давлением накопившейся массы опровергающих свидетельств ошибочная трактовка экспериментов с небольшими цветными стимулами должна, наконец, смениться пониманием того, что эти эксперименты не демонстрируют дефекты периферических механизмов, а выявляют нормальные реакции на стимулы малых для периферических областей размеров, и что аналогичные “дефекты” можно обнаружить и в фовеальной области, пропорционально уменьшая тестовые стимулы.

В отношении методологии исследований периферического зрения становится все очевидней, что для выявления истинных возможностей периферических механизмов необходимо создавать целый комплекс специфических условий, учитывающих не только специфику периферических нейронных сетей обработки сигналов, но и общую организацию зрительного процесса. Подавляющее большинство экспериментов по оценке показателей периферического зрения было проведено в ситуации одновременного выполнения двух зрительных задач: сохранения стабильной фиксации взора на некоторой центральной точке и обнаружения или узнавания тест-объекта, появляющегося на периферии. Такое раздвоение внимания затрудняет восприятие периферического объекта, ухудшает качество видимых образов, приводит к занижению оцениваемых показателей и неправомерно подчеркиванию различий между периферией и центром по ряду базовых функций. Очевидно, что негативный эффект раздвоения внимания нужно преодолевать либо путем длительной тренировки в перемещении локуса неявного внимания на периферию (что практиковали еще Гельмгольц и Вертхайм), либо путем исключения центрального зрения посредством реальной или виртуальной окклюзии.

Кроме масштабирования размеров стимулов и управления вниманием испытуемых, экспериментаторы должны быть озабочены подбором оптимальных временных параметров стимуляции и скоростей движения тест-объектов, так как при восприятии неподвижных стимулов естественные движения глаз оптимизированы с точки зрения фовеальных механизмов восприятия фиксируемых стимулов, на которые направлено явное внимание.

Поскольку до недавнего времени в большинстве исследований параметры стимуляции выбирались без четкой глобальной системы и варьировались в недостаточно широких пределах, пока

нет уверенности в том, что в экспериментальных условиях удалось достигнуть наивысшего качества видимых образов, которые могут формироваться на периферии поля зрения. Выявление истинных возможностей периферического зрения требует систематического варьирования параметров тестов и условий наблюдения и нахождения оптимума по всем критическим факторам.

Авторы выражают большую благодарность М.А. Грачевой и С.В. Алексеенко за обсуждение статьи и техническую помощь.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант № 19-015-00396А).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеенко С.В. Нейронные сети головного мозга, обеспечивающие бинокулярное зрение. *Нейротехнологии*. Под ред. Шелепина Ю.Е., Чихмана В.Н. СПб.: Изд-во ВВМ, 2018. С. 186–205.
- Белокопытов А.В., Рожкова Г.И. Периметрическая оценка границы слепой зоны на крайней периферии темпоральной сетчатки. *Сенсорные системы*. 2017. Т. 31(1). С. 22–30.
- Панова И.Г., Полтавцева Р.А., Рожкова Г.И. Морфологическая характеристика развития крайней периферии сетчатки в области ora serrata. *Сенсорные системы*. 2018. Т. 32(4). С. 302–309. <https://doi.org/10.1134/S0235009218040091>
- Подладчиков Л.Н., Колтунова Т.И., Самарин А.И., Петрушан М.В., Шапошников Д.Г., Ломакина О.В. *Современные представления о механизмах зрительного внимания*. Ростов-на-Дону–Таганрог, Изд-во Южного федерального ун-та. 2017. 168 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., Ярбус А.Л. Зависимость периферического зрения от скорости смещения сетчаточного изображения. *Биофизика*. 1974. Т. 19(5). С. 908–912.
- Тарутта Е.П., Иомдина Е.Н., Кварацхелия Н.Г., Милаш С.В., Кружкова Г.В. Периферическая рефракция: причина или следствие рефрактогенеза? *Вестник офтальмологии*. 2017. Т. 133(1). С. 70–74.
- Ярбус А.Л. *Роль движений глаз в процессе зрения*. М.: Наука, 1965. 166 с.
- Ярбус А.Л., Рожкова Г.И. Особенности восприятия объектов на периферии поля зрения. *Сенсорные системы*. Л.: Наука, Ленингр.отд., 1977. С. 64–73.
- Aubert H.R., Foerster C.F.R. Beiträge zur Kenntniss des indirecten Sehens. (I). Untersuchungen über den Raumsinn der Retina. *Archiv für Ophthalmologie*. 1857. V. 3. P. 1–37.
- Abramov I., Gordon J. Color vision in the peripheral retina. I. Spectral sensitivity. *J. Opt. Soc. Am.* 1977. V. 67(2). P. 195–202.
- Abramov I., Gordon J., Chan H. Color appearance in the peripheral retina: effects of stimulus size. *J. Opt. Soc. Am. A*. 1991. V. 8(2). P. 404–414.
- Ahnel P.K. The photoreceptor mosaic. *Eye*. 1998. V. 12. P. 531–540.
- Anderson R.S., Thibos L.N. Sampling limits and critical bandwidth for letter discrimination in peripheral vision. *J. Opt. Soc. Am. A*. 1999. V. 16(10). P. 2334–2342.
- Anderson S., Mullen K., Hess R. Human peripheral spatial resolution for achromatic and chromatic stimuli: limits imposed by optical and retinal factors. *J. Physiol.* 1991. V. 442. P. 47–64.
- Atchison D.A., Mathur A.R., Varnas S.R. Visual performance with lenses correcting peripheral refractive errors. *Optometry and Vision Science*. 2013. V. 90(11). P. 1304–1311.
- Atchison D., Smith G. *Optics of the human eye*. Butterworth-Heinemann, Oxford, UK. 2000. 269 p.
- Carrasco M. Visual attention: The past 25 years. *Vision Research*. 2011. V. 51(13). P. 1484–1525. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2011.04.012>
- Collin S.P. A web-based archive for topographic maps of retinal cell distribution in vertebrates. *Clin. Exp. Optom.* 2008. V. 91(1). P. 85–95.
- Cornish E.E., Hendrickson A.E., Provis J.M. Distribution of short-wavelength-sensitive cones in human fetal and postnatal retina: early development of spatial order and density profiles. *Vision Research*. 2004. V. 44. P. 2019–2026.
- Curcio C.A., Packer O., Kalina R.E. A wholemount method for sequential analysis of photoreceptors and ganglion cells in a single retina. *Vision Research*. 1987a. V. 27. P. 9–15.
- Curcio C.A., Sloan K.R., Packer O., Hendrickson A. Distribution of cones in human and monkey retina: individual variability and radial asymmetry. *Science*. 1987b. V. 236. P. 579–582.
- Curcio C.A., Allen K. Topography of ganglion cells in human retina. *J. Comp. Neurol.* 1990. V. 300. P. 5–25.
- Curcio C.A., Sloan K.R., Kalina R.E., Hendrickson A.E. Human photoreceptor topography. *J. Comp. Neurology*. 1990. V. 292. P. 497–523. <https://doi.org/10.1002/cne.902920402>
- Curcio C.A., Allen K.A., Sloan K.R., Lerea C.L., Hurley J.B., Klock I.B., Milam A.H. Distribution and morphology of human cone photoreceptors stained with anti-blue opsin. *J. Comp. Neurol.* 1991. V. 312. P. 610–624.
- Dacey D.M. The mosaic of midget ganglion cells in the human retina. *J. Neurosci.* 1993. V. 13. P. 5334–5355.
- Dacey D.M. Primate retina: cell types, circuits and color opponency. *Prog. Retin. Eye Res.* 1999. V. 18. P. 737–776.
- Dacey D.M. Parallel pathways for spectral coding in primate retina. *Annual Rev. Neurosci.* 2000. V. 23. P. 743–775.
- Daniel P.M., Whitteridge D. The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys. *J. of Physiology*. 1961. V. 159. P. 203–221.
- Dimmick F.L. Color. *Foundations of Psychology*. Boring E.G., Langfeld H.S., Weld H.P. (Eds.) New York: Wiley. 1948. 656 p.
- Dobrowolsky W., Gaine A. Ueber die Lichtempfindlichkeit (Lichtsinn) auf der Peripherie der Netzhaut. *Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*. 1876. V. 12(1). P. 432–440. <https://doi.org/10.1007/BF01640216>
- Donders F.C. Die Grenzen des Gesichtsfeldes in Beziehung zuden der Netzhaut. *Albrecht Graefes Arch Ophthal.* 1877. V. 23. P. 255–280.

- Ferree C.E., Rand G. Chromatic thresholds of sensation from center to periphery of the retina and their bearing on color theory: Part 1. *Psychological Review*. 1919. V. 26(1). P. 16–41.  
<https://doi.org/10.1037/h0071940>
- Ferree C.E., Rand G., Hardy C. Refraction for the peripheral field of vision. *Arch. Ophthalmol.* 1931. V. 5. P. 717–731.
- Fukuda Y., Sawai H., Watanabe M., Wakakuwa K., Morigawa K. Nasotemporal overlap of crossed and uncrossed retinal ganglion cell projections in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*). *J. Neurosci.* 1989. V. 9(7). P. 2353–2373.
- Gordon J., Abramov I. Color vision in the peripheral retina. II. Hue and saturation. *J. Opt. Soc. Am.* 1977. V. 67(2). P. 202–207.
- Hansen T., Pracejus L., Gegenfurtner K.R. Color perception in the intermediate periphery of the visual field. *Journal of Vision*. 2009. V. 9(4). Article ID 26.  
<https://doi.org/10.1167/9.4.26>
- Helmholtz H. von. *Handbuch der Physiologischen Optik*. Leipzig, Verlag von Leopold Voss. 1867. 874 p.
- Helmholtz H. von. *Handbuch der Physiologischen Optik. Zweite umgearbeitete Auflage*. Hamburg und Leipzig, Verlag von Leopold Voss. 1896. 1334 p.
- Hueck A. Von den Gränzen des Sehvermögens. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*. 1840. P. 82–97. URL: <https://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=mdp.39015023553061> (дата обращения 01.02.2019).
- Jordan T.R., McGowan V.A., Paterson K.B. Reading with a filtered fovea: The influence of visual quality at the point of fixation during reading. *Psychon. Bull. Rev.* 2012. V. 19(6). P. 1078–1084.  
<https://doi.org/10.3758/s13423-012-0307-x>
- Laurance L. *General and practical optics*. The Optical Publishing Co., NY. 1908. 411 p.
- Lingnau A. *Seeing without a fovea? Eye movements in reading and visual search with an artificial central scotoma*. Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften. Technischen Universität Carolo-Wilhelmina zu Braunschweig. 2005. URL: <https://dnb.info/974049999/34> (дата обращения 01.02.2019).
- Marmor D.J., Marmor M.F. Simulating vision with and without macular disease. *Arch Ophthalmol.* 2010. V. 128(1). P. 117–125.  
<https://doi.org/10.1001/archophthalmol>
- Masland R.H. The fundamental plan of the retina. *Nat. Neurosci.* 2001. V. 4(9). P. 877–886.
- Masland R.H. The neuronal organization of the retina. *Neuron*. 2012. V. 76(2). P. 266–280.
- 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.
- Moreland J.D. Peripheral colour vision. *Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/4: Visual Psychophysics*. Springer-Verlag, Berlin. 1972. 812 p.
- Nagy A.L., Doyal J.A. Red-green color discrimination as a function of stimulus field size in peripheral vision. *J. Opt. Soc. Am. A*. 1993. V. 10(6). P. 1147–1156.
- Nakayama K., Mackeben M. Sustained and transient components of focal visual attention. *Vision Research*. 1989. V. 29(11). P. 1631–1647.
- Navarro R. The optical design of the human eye: a critical review. *J. Optom.* 2009. V. 2(1). P. 3–18.
- Østerberg G.A. Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta ophthal.* 1935. Suppl. V. 13(6). P. 1–102.
- Polyak S.L. *The retina*. Chicago: Univ. Chicago Press. 1941. 607 p.
- Ramon y Cajal S. Morfología y conexiones de los elementos de la retina de las aves. *Rev. Trimest. De Histol. Norm. y Patol.* 1888. № 1. P. 11–16.
- Rayner K., Bertera J.H. Reading without a fovea. *Science*. 1979. V. 206(4417). P. 468–469.  
<https://doi.org/10.1126/science.504987>
- Rovamo J., Raninen A. Critical flicker frequency and M-scaling of stimulus size and retinal illuminance. *Vision Research*. 1984. V. 24. P. 1127–1131.
- Rovamo J., Virsu V. An estimation and application of the human cortical magnification factor. *Exp. Brain Res.* 1979. V. 37(3). P. 495–510.
- Rovamo J., Virsu V., Näsänen R. Cortical magnification factor predicts the photopic contrast sensitivity of peripheral vision. *Nature*. 1978. V. 271. P. 54–56.
- Rozhkova G.I., Iomdina E.N., Selina O.M., Belokopytov A.V., Nikolaev P.P. Contribution of the marginal peripheral retina to color constancy: evidence obtained due to contact lens with implanted occluder. *Sensory Systems*. 2019b. V. 33(2). P. 113–123.
- Rozhkova G.I., Selina O.M., Nikolayev P.P., Belokopytov A.V. A new approach to investigate peripheral vision: Contact lens with opaque central part. 41st European Conference on Visual Perception (ECVP) 2018 Trieste. *Perception*. 2019a. V. 48(Suppl.). P. 131.
- Simpson M.J. Mini-review: Far peripheral vision. *Vision Res.* 2017. V. 140. P. 96–105.  
<https://doi.org/10.1016/j.visres.2017.08.001>
- Smith G., Atchison D., Avudainayagam C., Avudainayagam K. Designing lenses to correct peripheral refractive errors of the eye. *J. Opt. Soc. Am. A*. 2002. V. 19(1). P. 10–18.
- Strasburger H., Rentschler I., Jüttner M. Peripheral vision and pattern recognition: a review. *Journal of Vision*. 2011. V. 11(13). P. 1–82.  
<https://doi.org/10.1167/11.5.13>
- Taberner J., Ohlendorf A., Fischer M.D., Bruckmann A., Schiefer U., Schaeffel F. Peripheral refraction profiles in subjects with low foveal refractive errors. *Optometry and Vision Science*. 2011. V. 88(3). P. 388–94.
- 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.
- Troxler I.P.V. Über das Verschwinden gegebener Gegenstände innerhalb unsers Gesichtskreises. *Ophthalmologische Bibliothek II*. Jena, Fromman. 1804. V. 2(2). P. 51–53.
- Tyler C.W. Analysis of visual modulation sensitivity III. Meridional variations in peripheral flicker sensitivity. *J. Opt. Soc. Am. A*. 1987. V. 4(8). P. 1612–1619.
- Tyler C.W. Peripheral color demo. *i-Perception*. 2015. V. 6(6). P. 2041669515613671.  
<https://doi.org/10.1177/2041669515613671>
- Tyler C.W. Peripheral color vision and motion processing. *Human Vision and Electronic Imaging*. 2016. V. 5. P. 1–5.  
<https://doi.org/10.2352/ISSN.2470-1173.2016.16HVEI-138>
- van Esch J.A., Koldenhof E.E., van Doorn A.J., Koenderink J.J. Spectral sensitivity and wavelength discrimination of the human peripheral visual field. *J. Opt. Soc. Am. A*. 1984. V. 1(5). P. 443–450.

- Virsu V., Rovamo J. Visual resolution, contrast sensitivity, and the cortical magnification factor. *Exp. Brain Res.* 1979. V. 37(3). P. 475–494.
- Virsu V., Näsänen R., Osmoviita K. Cortical magnification and peripheral vision. *J. Opt. Soc. Am. A.* 1987. V. 4(8). P. 1568–1578.
- Volkman A.W. Sehen. *Handwörterbuch der Physiologie mit Rücksicht auf physiologische Pathologie mit Kupfern und in den Text eingedruckten Holzschnitten.* T. III. Vieweg, 1846. 926 c.
- Wade N. Image, eye, and retina (invited review). *J. Opt. Soc. Am. A.* 2007. V. 24(5). P. 1229–1249.
- Wang Y-Z., Thibos L.N., Bradley A. Effects of refractive error on detection acuity and resolution acuity in peripheral vision. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 1997. V. 38. P. 2134–2143.
- Wallman J., Winawer J. Homeostasis of eye growth and the question of myopia. *Neuron.* 2004. V. 43. P. 447–468.
- Wertheim T. Über die indirekte Sehschärfe. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane.* 1894. V. 7. P. 172–187. URL: <http://echo.mpiwg-berlin.mpg.de/MPIWG:YSKVNKH9> (дата обращения 01.02.2019).
- Wertheim T. (translated by Dunskey I.L. Original work published in 1891). Peripheral visual acuity. *American Journal of Optometry and Physiological Optics.* 1980. V. 57(12). P. 915–924.
- Williams R.W. The human retina has a cone-enriched rim. *Vis. Neurosci.* 1991. V. 6(4). P. 403–406.
- Wooten B.R., Wald G. Color-vision mechanisms in the peripheral retinas of normal and dichromatic observers. *J Gen Physiol.* 1973. V. 61(2). P. 125–145.

## Present view of the human peripheral vision specifics

G. I. Rozhkova<sup>a,#</sup>, A. V. Belokopytov<sup>a</sup>, and E. N. Iomdina<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Institute for Information Transmission Problems (Kharkevich Institute) RAS,  
127051 Moscow, B. Karetny per. 19, Build. 1, Russia

<sup>b</sup> Helmholtz National Medical Research Center of Eye Diseases,  
105062, Moscow, Sadovaya-Chernogryazskaya, 14/19, Russia

#E-mail: gir@iitp.ru

Quantitative experimental studies of peripheral vision are much more complicated than the studies of central vision because of the larger volume of necessary measurements in a larger area of the visual field and because of the difficulty of concentrating subjects' attention on peripheral test stimuli. It is widely believed that human peripheral vision is much inferior to central vision in its capabilities and plays a supporting role in the overall process of visual perception. However, a comparative analysis of the psychophysiological literature on studies of peripheral vision shows that most of the authors who conducted detailed and extensive investigations of its capabilities, had found a fine similarity between peripheral and foveal perception in conditions of a proper scaling the test object parameters – increasing their size, brightness and/or contrast with increasing eccentricity – and optimizing other experimental conditions according to the peculiarities of peripheral visual neural pathways and internal mechanisms of attention. The first part of the review provides brief information about the peripheral optics of the eye, the peripheral retina morphology and representation of the peripheral visual field in the visual areas of cerebral cortex. The second part is devoted to the analysis of the works on peripheral visual acuity and color perception, as well as of the experiments in which attempts were made to study “vision without fovea”, i.e. purely peripheral vision, using real or virtual occluders that “closed” the center of the retina physically or excluded the central part of computer-generated test images by means of a special software. In conclusion, the main changes in the prevailing ideas about peripheral vision and promising areas for its further research are briefly discussed.

*Key words:* peripheral vision, cortical magnification factor, visual acuity, color vision, vision without fovea

## REFERENCES

- Alekseenko S.V. Neironnye seti golovnogo mozga, obespechivayushchie binokulyarnoe zrenie [Neuronal nets of the brain providing binocular vision]. *Neurotehnologii* [Neurotechnology]. Ed. Shelepin Ju.E., Chihman V.N. SPb.: Izd-vo VVM, 2018. C. 186–205 (in Russian).
- Belokopytov A.V., Rozhkova G.I. Perimetriceskaya otsenka granitsy slepoi zony na krainei periferii temporalnoi setchatki [Perimetric assessment of a blind zone margin at the extreme periphery of human temporal retina]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2017. V. 31(1). P. 22–30 (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). DOI: 10.1134/S0235009218040091.
- Podladchikova L.N., Koltunova T.I., Samarin A.I., Petrushan M.V., Shaposhnikov D.G., Lomakina O.V. *Sovremennye predstavleniya o mekhanizmah zritel'nogo vnimaniya* [Modern ideas about the mechanisms of visual attention] Rostov-na-Donu–Taganrog: Izdatel'stvo Yuzhnogo federal'nogo universiteta [South Federal University Publishing]. 2017. 168 p (in Russian).
- Rozhkova G.I., Belokopytov A.V., Gracheva M.A. Zagadki slepoi zony i koltsa povyshennoi plotnosti kolbochek na krainei periferii setchatki [Mysteries of the blind zone and cone-enriched rim at the extreme periphery of the human retina]. *Sensornye sistemy* [Sensory systems]. 2016. V. 30(4). P. 263–281 (in Russian).

- Rozhkova G.I., Yarbus A.L. Zavisimost' perifericheskogo zreniya ot skorosti smeshcheniya setchatochnogo izobrazheniya [The effects of velocity of retinal image movement on peripheral vision] *Biofizika* [Biophysics]. 1974. V. 19(5). P. 908–912 (in Russian).
- Tarutta E.P., Iomdina E.N., Kvaratskheliya N.G., Milash S.V., Kruzhkova G.V. Perifericheskaya refrakciya: prichina ili sledstvie refraktogeneza? [Peripheral refraction: cause or effect of refraction development?] *Vestnik oftal'mologii* [The Russian Annals of Ophthalmology] 2017. V. 133(1). P. 70–74 (in Russian).
- Yarbus A.L. *Rol' dvizhenij glaz v processe zreniya* [Eye Movements and Vision]. M.: [Nauka] Nauka, 1965. 166 p. (in Russian).
- Yarbus A.L. O rabote zritel'noj sistemy cheloveka. I. Adekvatnyj zritel'nyj stimul [Human visual system. I. Adequate visual stimulus] *Biofizika* [Biophysics]. 1975. V. 20(5). P. 916–919 (in Russian).
- Yarbus A.L. O rabote zritel'noj sistemy cheloveka. II. Cvet [Human visual system. II. The perceived colour] *Biofizika* [Biophysics]. 1975. V. 20(6). P. 1099–1104 (in Russian).
- Yarbus A.L., Rozhkova G.I. Osobennosti vospriyatiya ob'ektov na periferii polya zreniya [Features of perception of objects in the periphery of the visual field] *Sensornye sistemy* [Sensory Systems]. Leningrad, Nauka. 1977. P. 64–73 (in Russian).
- Aubert H.R., Foerster C.F.R. Beiträge zur Kenntniss des indirecten Sehens. (I). Untersuchungen über den Raumsinn der Retina. *Archiv für Ophthalmologie*. 1857. V. 3. P. 1–37.
- Abramov I., Gordon J. Color vision in the peripheral retina. I. Spectral sensitivity. *J. Opt. Soc. Am.* 1977. V. 67(2). P. 195–202.
- Abramov I., Gordon J., Chan H. Color appearance in the peripheral retina: effects of stimulus size. *J. Opt. Soc. Am. A*. 1991. V. 8(2). P. 404–414.
- Ahnelt P.K. The photoreceptor mosaic. *Eye*. 1998. V. 12. P. 531–540.
- Anderson R.S., Thibos L.N. Sampling limits and critical bandwidth for letter discrimination in peripheral vision. *J. Opt. Soc. Am. A*. 1999. V. 16(10). P. 2334–2342.
- Anderson S., Mullen K., Hess R. Human peripheral spatial resolution for achromatic and chromatic stimuli: limits imposed by optical and retinal factors. *J. Physiol.* 1991. V. 442. P. 47–64.
- Atchison D.A., Mathur A.R., Varnas S.R. Visual performance with lenses correcting peripheral refractive errors. *Optometry and Vision Science*. 2013. V. 90(11). P. 1304–1311.
- Atchison D., Smith G. *Optics of the human eye*. Butterworth-Heinemann, Oxford, UK. 2000. 269 p.
- Carrasco M. Visual attention: The past 25 years. *Vision Research*. 2011. V. 51(13). P. 1484–1525. DOI: 10.1016/j.visres.2011.04.012
- Collin S.P. A web-based archive for topographic maps of retinal cell distribution in vertebrates. *Clin. Exp. Optom.* 2008. V. 91(1). P. 85–95.
- Cornish E.E., Hendrickson A.E., Provis J.M. Distribution of short-wavelength-sensitive cones in human fetal and postnatal retina: early development of spatial order and density profiles. *Vision Research*. 2004. V.44. P. 2019–2026.
- Curcio C.A., Packer O., Kalina R.E. A wholemount method for sequential analysis of photoreceptors and ganglion cells in a single retina. *Vision Research*. 1987a. V. 27. P. 9–15.
- Curcio C.A., Sloan K.R., Packer O., Hendrickson A. Distribution of cones in human and monkey retina: individual variability and radial asymmetry. *Science*. 1987b. V. 236. P. 579–582.
- Curcio C.A., Allen K. Topography of ganglion cells in human retina. *J. Comp. Neurol.* 1990. V. 300. P. 5–25.
- Curcio C.A., Sloan K.R., Kalina R.E., Hendrickson A.E. Human photoreceptor topography. *J. Comp. Neurology*. 1990. V. 292. P. 497–523. DOI: 10.1002/cne.902920402.
- Curcio C.A., Allen K.A., Sloan K.R., Lerea C.L., Hurley J.B., Klock I.B., Milam A.H. Distribution and morphology of human cone photoreceptors stained with anti-blue opsin. *J Comp Neurol*. 1991. V. 312. P. 610–624.
- Dacey D.M. The mosaic of midget ganglion cells in the human retina. *J. Neurosci.* 1993. V. 13. P. 5334–5355.
- Dacey D.M. Primate retina: cell types, circuits and color opponency. *Prog. Retin. Eye Res.* 1999. V. 18. P. 737–776.
- Dacey D.M. Parallel pathways for spectral coding in primate retina. *Annual Rev. Neurosci.* 2000. V. 23. P. 743–775.
- Daniel P. M., Whitteridge D. The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys. *J. of Physiology*. 1961. V. 159. P. 203–221.
- Dimmick F.L. Color. *Foundations of Psychology*. Boring E.G., Langfeld H.S., Weld H.P. (Eds.) New York: Wiley. 1948. 656 p.
- Dobrowolsky W., Gaine A. Ueber die Lichtempfindlichkeit (Lichtsinn) auf der Peripherie der Netzhaut. *Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*. 1876. V. 12(1). P. 432–440. DOI:10.1007/BF01640216
- Donders F.C. Die Grenzen des Gesichtsfeldes in Beziehung zudenen der Netzhaut. *Albrecht Graefes Arch Ophthalmol*. 1877. V. 23. P. 255–280.
- Ferree C.E., Rand G. Chromatic thresholds of sensation from center to periphery of the retina and their bearing on color theory: Part 1. *Psychological Review*. 1919. V. 26(1). P.16–41. DOI: 10.1037/h0071940.
- Ferree C.E., Rand G., Hardy C. Refraction for the peripheral field of vision. *Arch. Ophthalmol*. 1931. V. 5. P. 717–731.
- Fukuda Y., Sawai H., Watanabe M., Wakakuwa K., Morigiwa K. Nasotemporal overlap of crossed and uncrossed retinal ganglion cell projections in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*). *J. Neurosci.* 1989. V. 9(7). P. 2353–2373.
- Gordon J., Abramov I. Color vision in the peripheral retina. II. Hue and saturation. *J. Opt. Soc. Am.* 1977. V. 67(2). P. 202–207.
- Hansen T., Pracejus L., Gegenfurtner K.R. Color perception in the intermediate periphery of the visual field. *Journal of Vision*. 2009. V. 9(4). Article ID 26. DOI:10.1167/9.4.26
- Helmholtz H. von. *Handbuch der Physiologischen Optik*. Leipzig, Verlag von Leopold Voss. 1867. 874 p.
- Helmholtz H. von. *Handbuch der Physiologischen Optik. Zweite umgearbeitete Auflage*. Hamburg und Leipzig, Verlag von Leopold Voss. 1896. 1334 p.
- Hueck A. Von den Gränzen des Sehvermögens. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin*. 1840. P. 82–97. URL: <https://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=mdp.39015023553061> (accessed 01.02.2019).
- Jordan T.R., McGowan V.A., Paterson K.B. Reading with a filtered fovea: The influence of visual quality at the

- point of fixation during reading. *Psychon. Bull. Rev.* 2012. V. 19(6). P.1078–1084.  
DOI: 10.3758/s13423-012-0307-x.
- Laurance L. *General and practical optics*. The Optical Publishing Co., NY. 1908. 411 p.
- Lingnau A. *Seeing without a fovea? Eye movements in reading and visual search with an artificial central scotoma*. Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften. Technischen Universität Carolo-Wilhelmina zu Braunschweig. 2005. URL: <https://dnb.info/974049999/34> (дата обращения 01.02.2019).
- Marmor D.J., Marmor M.F. Simulating vision with and without macular disease. *Arch Ophthalmol.* 2010. V. 128(1). P. 117–125.  
DOI: 10.1001/archophthalmol.
- Masland R.H. The fundamental plan of the retina. *Nat. Neurosci.* 2001. V. 4(9). P. 877–886.
- Masland R.H. The neuronal organization of the retina. *Neuron.* 2012. V. 76(2). P. 266–280.
- 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.
- Moreland J.D. Peripheral colour vision. *Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/4: Visual Psychophysics*. Springer-Verlag, Berlin. 1972. 812 p.
- Nagy A.L., Doyal J.A. Red-green color discrimination as a function of stimulus field size in peripheral vision. *J. Opt. Soc. Am. A.* 1993. V. 10(6). P. 1147–1156.
- Nakayama K., Mackeben M. Sustained and transient components of focal visual attention. *Vision Research.* 1989. V. 29(11). P. 1631–1647.
- Navarro R. The optical design of the human eye: a critical review. *J. Optom.* 2009. V. 2(1). P. 3–18.
- Østerberg G.A. Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta ophthal.* 1935. Suppl. V. 13(6). P. 1–102.
- Polyak S.L. *The retina*. Chicago: Univ. Chicago Press. 1941. 607 p.
- Ramon y Cajal S. Morfologia y conexiones de los elementos de la retina de las aves. *Rev. Trimest. De Histol. Norm. y Patol.* 1888. № 1. P. 11–16.
- Rayner K., Bertera J.H. Reading without a fovea. *Science.* 1979. V. 206(4417). P. 468–469.  
DOI: 10.1126/science.504987
- Rovamo J., Raninen A. Critical flicker frequency and M-scaling of stimulus size and retinal illuminance. *Vision Research.* 1984. V. 24. P. 1127–1131.
- Rovamo J., Virsu V. An estimation and application of the human cortical magnification factor. *Exp. Brain Res.* 1979. V. 37(3). P. 495–510.
- Rovamo J., Virsu V., Näsänen R. Cortical magnification factor predicts the photopic contrast sensitivity of peripheral vision. *Nature.* 1978. V. 271. P. 54–56.
- Rozhkova G.I., Iomdina E.N., Selina O.M., Belokopytov A.V., Nikolaev P.P. Contribution of the marginal peripheral retina to color constancy: evidence obtained due to contact lens with implanted occluder. *Sensory Systems.* 2019b. V. 33(2). P. 113–123.
- Rozhkova G.I., Selina O.M., Nikolayev P.P., Belokopytov A.V. A new approach to investigate peripheral vision: Contact lens with opaque central part. 41st European Conference on Visual Perception (ECVP) 2018 Trieste. *Perception.* 2019a. V. 48(Suppl.). P. 131.
- Simpson M.J. Mini-review: Far peripheral vision. *Vision Res.* 2017. V. 140. P. 96–105.  
DOI: 10.1016/j.visres.2017.08.001.
- Smith G., Atchison D., Avudainayagam C., Avudainayagam K. Designing lenses to correct peripheral refractive errors of the eye. *J. Opt. Soc. Am. A.* 2002. V. 19(1). P. 10–18.
- Strasburger H., Rentschler I., Jüttner M. Peripheral vision and pattern recognition: a review. *Journal of Vision.* 2011. V. 11(13). P. 1–82.  
DOI:10.1167/11.5.13
- Taberero J., Ohlendorf A., Fischer M.D., Bruckmann A., Schiefer U., Schaeffel F. Peripheral refraction profiles in subjects with low foveal refractive errors. *Optometry and Vision Science.* 2011. V. 88(3). P. 388–94.
- 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.
- Troxler I.P.V. Über das Verschwinden gegebener Gegenstände innerhalb unsers Gesichtskreises. *Ophthalmologische Bibliothek II*. Jena, Fromman. 1804. V. 2(2). P. 51–53.
- Tyler C.W. Analysis of visual modulation sensitivity III. Meridional variations in peripheral flicker sensitivity. *J. Opt. Soc. Am. A.* 1987. V. 4(8). P. 1612–1619.
- Tyler C.W. Peripheral color demo. *i-Perception.* 2015. V. 6(6). P. 2041669515613671.  
DOI: 10.1177/2041669515613671.
- Tyler C.W. Peripheral color vision and motion processing. *Human Vision and Electronic Imaging.* 2016. V. 5. P. 1–5.  
DOI: 10.2352/ISSN.2470-1173.2016.16HVEI-138
- van Esch J.A., Koldenhof E.E., van Doorn A.J., Koenderink J.J. Spectral sensitivity and wavelength discrimination of the human peripheral visual field. *J. Opt. Soc. Am. A.* 1984. V. 1(5). P. 443–450.
- Virsu V., Rovamo J. Visual resolution, contrast sensitivity, and the cortical magnification factor. *Exp. Brain Res.* 1979. V. 37(3). P. 475–494.
- Virsu V., Näsänen R., Osmoviita K. Cortical magnification and peripheral vision. *J. Opt. Soc. Am. A.* 1987. V. 4(8). P. 1568–1578.
- Volkman A.W. Sehen. *Handwörterbuch der Physiologie mit Rücksicht auf physiologische Pathologie mit Kupfern und in den Text eingedruckten Holzschnitten*. T. III. Vieweg, 1846. 926 c.
- Wade N. Image, eye, and retina (invited review). *J. Opt. Soc. Am. A.* 2007. V. 24(5). P. 1229–1249.
- Wang Y-Z., Thibos L.N., Bradley A. Effects of refractive error on detection acuity and resolution acuity in peripheral vision. *Invest Ophthalmol Vis Sci.* 1997. V. 38. P. 2134–2143.
- Wallman J, Winawer J. Homeostasis of eye growth and the question of myopia. *Neuron.* 2004. V. 43. P. 447–468.
- Wertheim T. Über die indirekte Sehschärfe. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane.* 1894. V. 7. P. 172–187. URL: <http://echo.mpiwg-berlin.mpg.de/MPIWG:YSKVNKH9> (accessed 01.02.2019).
- Wertheim T. (translated by Dunskey I.L. Original work published in 1891). Peripheral visual acuity. *American Journal of Optometry and Physiological Optics.* 1980. V. 57(12). P. 915–924.
- Williams R.W. The human retina has a cone-enriched rim. *Vis. Neurosci.* 1991. V. 6(4). P. 403–406.
- Wooten B.R., Wald G. Color-vision mechanisms in the peripheral retinas of normal and dichromatic observers. *J Gen Physiol.* 1973. V. 61(2). P. 125–145.