
ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ

М. М. Бонгард, Е. А. Либерман, М. С. Смирнов
(Институт биофизики АН СССР, Москва).

1. Фовеальная часть сетчатки человека содержит три типа светочувствительных приемников с разными кривыми спектральной чувствительности. Этот вывод получен на основании опытов по сложению цветов (колориметрии). Однако колориметрические опыты ничего не говорят о том, как распределены эти приемники по колбочкам: существует ли три разных типа колбочек, или в каждой колбочке содержатся все три приемника. Одновременно возникает вопрос о передаче сигналов от этих приемников в мозг. Существует ли в зрительном нерве три типа волокон, или по каждому волокну передается три качественно разных сигнала?

Гельмгольц считал возможным существование как того, так и другого механизма. Однако, основываясь на электрофизиологических данных о тождественности нервных импульсов, вызванных любым раздражением, он склонялся к большей вероятности отдельной передачи сигналов по разным волокнам.

Более определенной точки зрения придерживался Кравков. Он писал: «Не подлежит сомнению, что различные цветоощущающие аппараты зрительного анализатора, периферической частью которых является три вида колбочек в сетчатке, должны иметь свою особую анатомическую локализацию и в выше лежащих участках нервной системы».

В какой то мере эта точка зрения подтверждается утверждением Хартриджа, что он (опыты проделывались им только на самом себе) фиксирует точки разного цвета разными местами сетчатки. В пользу этой гипотезы говорят также опыты Гранита. Правда серьезные сомнения вызывает очень большое разнообразие «модуляторов», якобы обнаруженных Гранитом в сетчатке некоторых животных, и незначительный процент «модуляторов» вообще (большинство волокон оказалось связанными с «доминаторами»). При таком механизме была бы невозможна та высокая разрешающая сила по отношению к неоднородностям цвета, которую имеет, например, человек.

2. Сетчатка, состоящая из колбочек трех типов, неизбежно будет давать меньшую информацию по сравнению с сетчаткой, состоящей из колбочек, содержащих все три приемника (в случае одинаковой плотности колбочек). В самом деле, первая содержит в три раза меньше «красных» рецепторов, чем вторая, в три раза меньше «зеленых» рецепторов и в три раза меньше «синих». Это должно привести к меньшей разрешающей силе для цветных объектов у сетчатки первого типа по сравнению со вторым.

Большинство тестов, применяемых при определении разрешающей силы глаза, не дает возможности произвести теоретический расчет минимальной плотности колбочек, которая необходима для того, чтобы обеспечить ту или иную разрешающую силу. Для такого расчета обычно не хватает знания искажений, вносимых в изображение оптикой глаза испытуемого.

Мы производили опыты с тестом в виде двумерной периодической решетки. В этом случае на сетчатке получается также периодическое изображение. Его период не зависит от аберраций глаза. Поэтому для такого теста удалось теоретически рассчитать минимальную плотность колбочек, необходимую для правильного видения направлений рядов решетки при данном расстоянии до нее.

Опыты, проведенные при освещении решетки красным светом (возбуждающим практически только один «красный» приемник), показали, что расстояние между колбочками содержащими «красный» приемник не превышает 2,6 микрон. Если сравнить эту величину с тем, что дают непосредственные гистологические исследования расстояния между колбочками (2,4—3,0 микрона), то станет ясно, что все колбочки должны содержать красный приемник. Аналогичные опыты были проведены с зеленым и синим светом и дали тот же результат. Для уничтожения возможного влияния на разрешающую силу движений глаза были проведены контрольные опыты по определению разрешающей силы во время короткой (0,0005 сек) вспышки света. Контрольные опыты дали ту же разрешающую силу (для решетки), что и опыты с продолжительным рассматриванием.

Итак, каждая колбочка человека содержит все три приемника. На основании этого можно ожидать, что сигналы от них передаются также по одному волокну.

3. Опыты на волокнах зрительного нерва человека произвести невозможно. При экспериментировании с животными необходимо знать систему цветового зрения данного животного (сколько у него приемников, каковы кривые их спектральной чувствительности, при каких состояниях адаптации эти приемники работают). Большая часть этих сведений для человека была получена с помощью колориметрических опытов. Для исследования системы цветового зрения

животных мы также применили колориметрический метод. Сравнимые излучения посылались на глаз животного последовательно, заменяя друг друга во времени. Критерием неразличимости излучений для глаза животного служило отсутствие изменения токов действия в зрительном нерве в момент смены излучений.

Опыты, проведенные на лягушке, обнаружили у нее два приемника с разными кривыми спектральной чувствительности. Были определены эти кривые. Кривая «коротковолнового» приемника совпала с сумеречной кривой видности человека. При малых (близких к порогу) яркостях у лягушки работает только этот приемник. При больших яркостях этот приемник не перестает работать, а продолжает функционировать одновременно со вторым приемником.

Создалось впечатление, что или сумеречный приемник лягушки отличается в этом отношении от сумеречного приемника человека, или колориметрический метод дает на животных не совсем точные результаты.

4. Были поставлены опыты для проверки того, не работает ли и у человека сумеречный приемник при больших яркостях. Колориметрические опыты на периферии поля зрения показали, что у человека при больших яркостях одновременно работают четыре приемника. Кривая чувствительности четвертого приемника совпадает с кривой чувствительности сумеречного приемника.

Проверка на человеке подтвердила возможность применения колориметрического метода на животных.

5. Вопрос о передаче сигналов по волокнам зрительного нерва лягушки исследовался с помощью микроэлектродов.

Колориметрические опыты, проведенные при микроэлектродном отведении, показали что по одиночному волокну передаются сигналы от обоих приемников. Кривые спектральной чувствительности этих приемников совпали с кривыми, полученными в опытах на целом нерве. Мы не обнаружили ни одного волокна, по которому передавались бы сигналы от какого-нибудь приемника помимо этих двух.

По-видимому, Гранит, работая не колориметрическим, а пороговым методом, получал в качестве «модуляторов» различные комбинации кривых этих двух приемников.

Существование передачи по одному волокну сигналов от нескольких приемников устраняет одно из главных возражений против возможности расположения трех приемников в одной колбочке человека.

6. Рассмотрение осциллограмм, полученных при освещении глаза светом разного спектрального состава, показало, что кодирование сигнала о цвете вероятно достигается не разницей в форме импульсов, а разницей в распределении импульсов по времени.

7. Изложенные выше исследования позволяют сделать следующие основные выводы:

а) Приемники сумеречного зрения функционируют и в условиях высокой освещенности.

б) Разные приемники, обеспечивающие цветовое зрение, располагаются в одной колбочке.

в) Импульсация, возникающая под влиянием раздражения разных приемников одной колбочки, передается в центральную нервную систему по одному и тому же волокну оптического нерва.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ АНАЛИЗАТОРОВ И ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИХ ПЕРЕМЕННОСТЬ В ЦЕЛОМ ОРГАНИЗМЕ

Г. В. Гершуни

(Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград).

1. Биологические анализаторы представляют собой сложно организованные системы приборов, входящих как важнейшие звенья в систему саморегуляции целого организма.

Изучение деятельности биологических анализаторов имеет несколько важнейших аспектов, теснейшим образом связанных друг с другом в теоретическом отношении, но требующих вместе с тем использования весьма отличных экспериментальных приемов исследования.

2. Первым аспектом изучения деятельности анализаторов является количественная характеристика их как приборов, осуществляющих в целом организме анализ раздражений определенного вида внешней энергии, различной степени сложности. В этом аспекте исследования (получившем со второй половины прошлого века неудачное наименование психофизики) за последнее десятилетие были достигнуты успехи в двух направлениях. Во-первых, благодаря введению в эту область принципов исследования условных рефлексов и разработки приемов использования различных условных реакций у человека, осуществилась возможность измерения количественных характеристик биологических анализаторов, в первую очередь звукового, на таких объектах и при таких состояниях деятельности целого организма, которые были недоступны исследованию. Конкретно это привело: а) к установлению чувствительности анализаторов развивающегося человеческого организма, начиная с первых лет жизни; б) к измерению абсолютной и дифференциальной