

## КРИВЫЕ СПЕКТРАЛЬНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ПРИЕМНИКОВ, СВЯЗАННЫХ С ОДИНОЧНЫМИ ВОЛОКНАМИ ЗРИТЕЛЬНОГО НЕРВА ЛЯГУШКИ

М. М. БОНГАРД, М. С. СМИРНОВ

Институт биологической физики АН СССР, Москва

Колориметрические опыты на лягушке [1] показали, что ее глаз обладает двумя приемниками с различными кривыми спектральной чувствительности.

В связи с этим возникает два вопроса. Во-первых, как происходит передача информации от двух приемников в мозг лягушки — по одним и тем же волокнам зрительного нерва или по разным? Иными словами, передаются ли по каждому волокну сигналы только от одного или сразу от обоих приемников? Второй вопрос — как следует понимать результаты опытов Гранита [2], в которых, как считает автор, ему удалось с помощью микроэлектродов обнаружить у лягушки минимум шесть приемников с разными кривыми спектральной чувствительности?

### Методика

Число приемников<sup>1</sup>, связанных с одиночной ганглиозной клеткой, и их спектральные характеристики определялись колориметрическим способом, т. е. с помощью отыскания излучений различного спектрального состава, неразличимых для данного функционального элемента. Критерием неразличимости данных двух излучений служило отсутствие реакции на замену как первого излучения вторым, так и обратно<sup>2</sup>. Предположим, что с исследуемой ганглиозной клеткой соединен лишь один приемник.

Выберем излучение произвольного спектрального состава в качестве «основного». В этом случае, как следует из общей теории колориметрии, любое излучение неотлично для данного функционального элемента от некоторого количества «основного» излучения. Если же существует излучение, замена которого на любое количество «основного» излучения (или обратно) вызывает реакцию, то из этого следует, что с данной ганглиозной клеткой соединены, по крайней мере, два приемника с различными кривыми спектральной чувствительности. Аналогично, если с ганглиозной клеткой соединены два приемника, то для любого излучения может быть найдена некоторая смесь двух «основных» излучений, взаимозаменяемая с данным, и т. д.

Колориметр замещения, применяемый в опытах на животных, описан нами ранее [1]. В настоящей работе в него было внесено изменение: на вы-

<sup>1</sup> Здесь, как и везде, словом приемник мы обозначаем не одиночный рецептор (палочку или колбочку), а функциональную систему с определенной кривой спектральной чувствительности. Разные приемники могут быть разделены морфологически, как это, по-видимому, имеет место у лягушки (палочки — один приемник, колбочки — другой), но могут находиться и в одной клетке. Так, например, каждая колбочка человека, по-видимому, содержит три приемника [3].

<sup>2</sup> Вообще, несколько излучений мы будем называть взаимозаменяемыми, если быстрая замена какого-либо одного из этих излучений другим не вызывает реакции исследуемого элемента.

ходе вместо усредненного шара была помещена белая матовая пластинка (рис. 1).

Работа велась на препаратах изолированного глаза лягушки R. Ridi-bunda. Микроэлектрод подводился к сетчатке с помощью микроманипулятора. Применялись платиновые микроэлектроды диаметром 20—30 мк. Наружный диаметр электрода вместе со стеклянной изоляцией составлял около 200 мк. Электроды таких размеров обеспечивают, как указывает Бызов [4], наилучшие условия отведения потенциалов действия от одиночных ганглиозных клеток сетчатки. Вторым электродом служила платиновая проволока, приложенная к задней части склеры (рис. 1). Усилитель переменного тока имел сравнительно узкую полосу пропускания (рис. 2); сужение полосы пропускания улучшает отношение сигнала к шуму. В то же время пропускание частот до 500 гц обеспечивает передачу формы нервных импульсов практически без искажений. Для визуального наблюдения за импульсами служил катодный осциллограф, а для их записи — магнитофон. Магнитофонную запись можно впоследствии многократно просматривать на катодном осциллографе и записывать при помощи шлейфового осциллографа на фотобумагу.

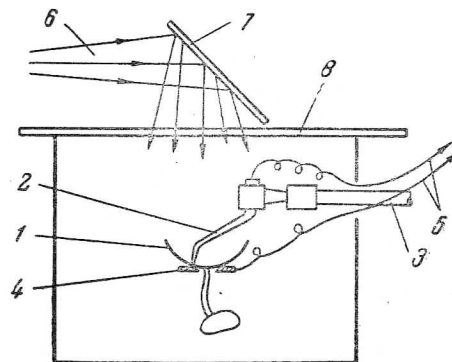


Рис. 1. Схема экспериментальной установки:

1 — препарат глаза; 2 — микроэлектрод; 3 — держатель микроэлектрода, прикрепленный к микроманипулятору; 4 — платиновый электрод; 5 — провода к усилителю; 6 — свет, выходящий из колориметра замещения; 7 — белая матовая пластинка; 8 — стекло, закрывающее влажную камеру

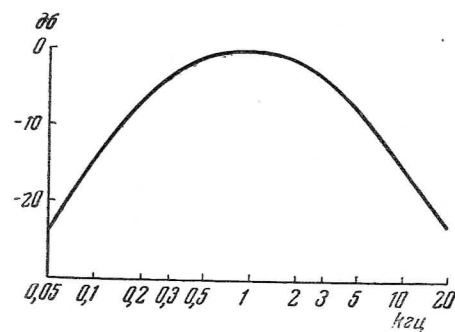


Рис. 2. Частотная характеристика усилителя

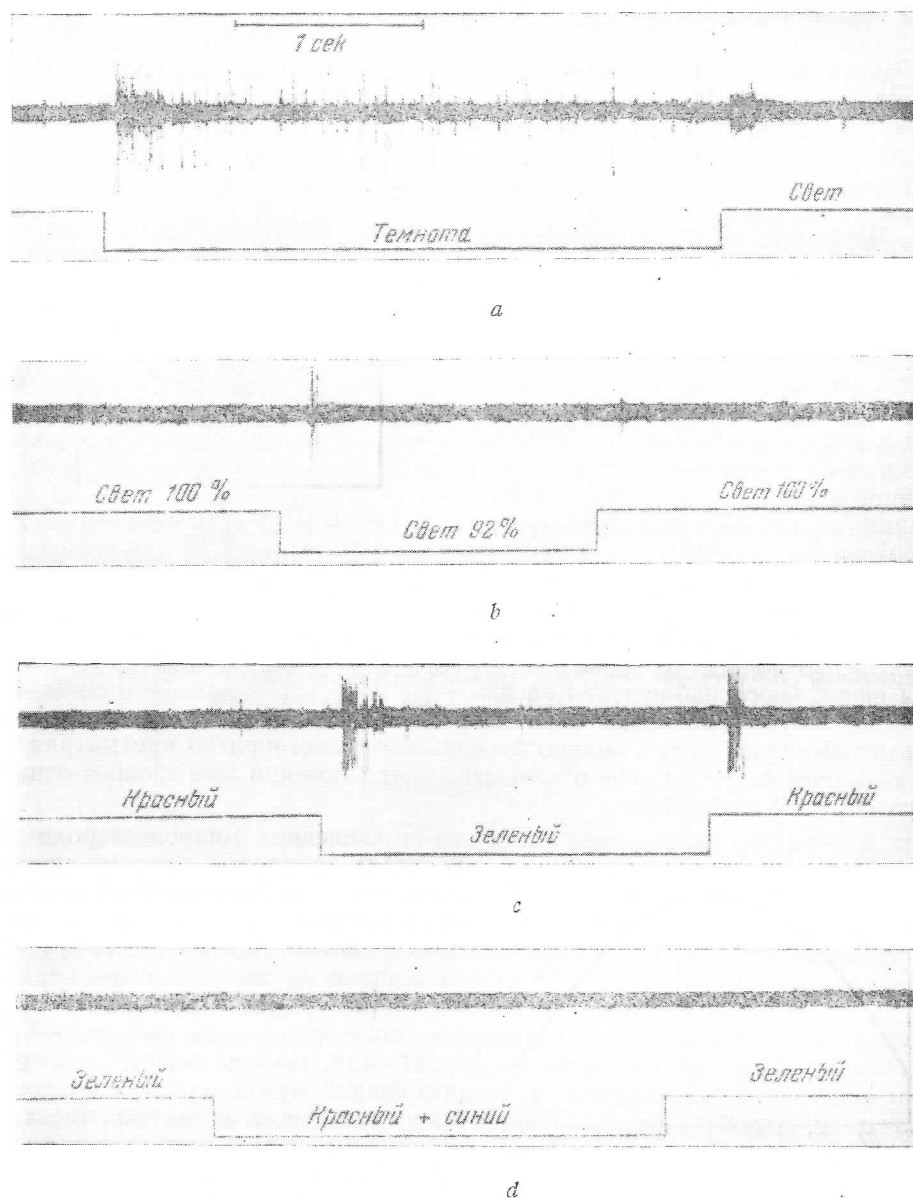
Подведение микроэлектрода к нервным элементам сетчатки производилось под электрофизиологическим контролем. Электрод перемещался по сетчатке до тех пор, пока отводимые им импульсы на экране осциллографа не становились приблизительно равными по высоте.

Иногда, помимо импульсов, поступающих от ближайшей к электроду ганглиозной клетки, бывают видны импульсы и от более далеких клеток (рис. 3,а). Это не затрудняет расшифровку результатов опыта, так как одни импульсы можно отличить от других.

Опыты производились при освещенностях тестового поля в десятки люкс. Глаз был адаптирован к той же яркости, ибо, как показали предыдущие опыты, соблюдение именно этого условия способствует одновременному функционированию двух приемников лягушки.

### Результаты опытов

Сначала было исследовано, передаются ли по одиночному волокну сигналы только от одного или сразу от двух приемников. Особенно удобными для этой цели являются элементы, реагирующие только на включение или только на выключение света. Пример записи с такого элемента приведен на рис. 3. Видно, что клетка, дающая высокие импульсы, посылает их лишь на выключение света, т. е. является off-элементом (по терминологии, введен-

Рис. 3. Серия записей с *off*-элемента сетчатки

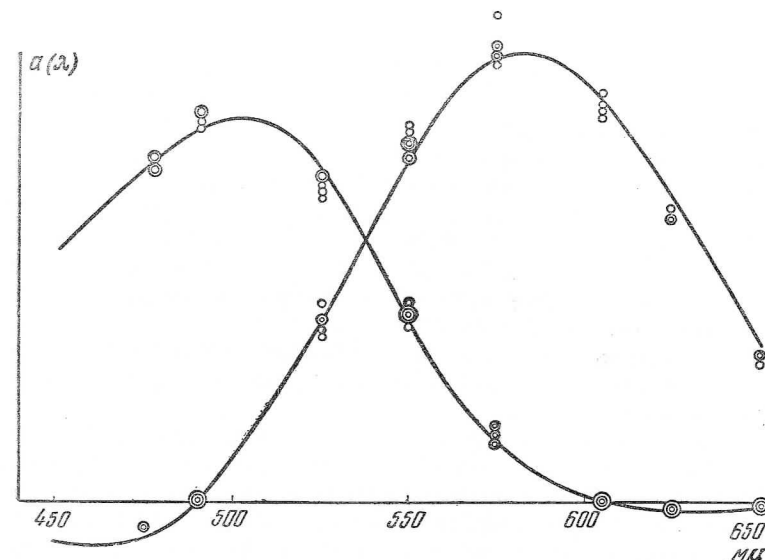
ной Хартлайном). Разумеется, это волокно реагирует не только на выключение, но и на всякое уменьшение яркости, превышающее порог его контрастной чувствительности.

На рис. 3 приведена серия записей с одного и того же *off*-элемента сетчатки. Записи *a* и *b* показывают, что этот элемент отвечает импульсами на уменьшение яркости и не дает импульсов в ответ на увеличение яркости; *off*-элемент отвечал так при любом спектральном составе света и любых изменениях яркости, если только относительный спектральный состав света оставался при этом неизменным.

Иное наблюдалось при изменениях спектрального состава света, например, при заменах определенного зеленого света на красный разной интенсивности. Оказалось, что нельзя подобрать такой интенсивности красного, чтобы реакции не было и при смене красного зеленым и при

обратной замене. В довольно большом интервале средних интенсивностей красного импульсы вызываются обеими сменами света (рис. 3 *c*)<sup>3</sup>. Опыт также показал, что не существует синего, взаимозаменяемого для этого элемента зеленым.

Если бы по данному волокну посылал сигналы только один приемник, то мы могли бы соответствующим подбором мощностей уравнивать для него по яркости любые два излучения, в том числе и красное с зеленым. Опыт

Рис. 4. Кривые сложения цветов  $a(\lambda)$  для лягушки *R. Ridibunda*.  
Линии — для целого нерва; точки — для одиночных нервных элементов

показывает, что такое уравнивание произвести нельзя. Значит, по одному волокну передают информацию не менее двух приемников.

Чтобы выяснить, связано с одной ганглиозной клеткой ровно два приемника или больше, были проведены колориметрические опыты с двумя основными излучениями — красным и синим. Как показал опыт, количества красного и синего основных излучений можно подобрать так, что их смесь будет взаимозаменяема с любым заданным излучением, например с зеленым (рис. 3 *d*). Этим доказывается, что по волокну посылают сигналы именно два приемника, так как если бы приемников с линейно независимыми кривыми спектральной чувствительности было больше, чем два, то для получения взаимозаменяемых смесей пришлось бы применять больше двух основных излучений.

Каковы кривые спектральной чувствительности этих приемников? Одинаковы ли они у разных волокон, а если одинаковы, то похожи ли на кривые, полученные нами при работе на целом нерве лягушки? Для решения этих вопросов были найдены колориметрические кривые сложения цветов одиночных элементов. Оказалось, что в пределах точности опыта разные элементы принимают одни и те же колориметрические равенства. Полученные кривые сложения приведены на рис. 4. На том же рисунке для сравнения даны кривые сложения, соответствующие приемникам, обнаруженным в опытах с отведением импульсов от целого нерва. Видно, что спектраль-

<sup>3</sup> Из этого, между прочим, следует, что для данного элемента либо неприменимо понятие «яркость» по отношению к излучениям различного спектрального состава, либо нельзя говорить, что он возбуждается только при уменьшении яркости. Действительно, если попытаться сохранить и понятие «элемент выключения» и понятие «яркость», то, глядя на рис. 3 *c*, пришлось бы признать, что красное излучение темнее зеленого и одновременно зеленое темнее красного.

ные чувствительности приемников, связанных с отдельными ганглиозными клетками, не отличаются от ранее найденных кривых спектральной чувствительности приемников глаза лягушки<sup>4</sup>. Для того чтобы на возможно большем числе волокон проверить, принимают ли они те же равенства, что и целый нерв, для каждого волокна снималась только одна точка кривой. Поэтому все приведенные на рис. 4 точки относятся к разным волокнам.

#### Обсуждение результатов

Тот факт, что по одному волокну зрительного нерва лягушки передаются сигналы от двух приемников, сам по себе не является неожиданным. В самом деле, гистологические исследования сетчатки дают основание считать, что с каждой ганглиозной клеткой связана большая группа рецепторов, в которую входят и колбочки и палочки.

Однако среди полученных нами экспериментальных результатов есть и такие, которые было бы трудно предсказать до опыта. Наиболее существенным нам представляется то, что сигналы, посылаемые двумя приемниками по одному волокну, не являются взаимозаменяемыми. Нельзя заменить возбуждение одного приемника возбуждением другого так, чтобы по волокну при этом не прошли импульсы.

Впервые наблюдалось также, что приемники, передающие информацию по одному волокну, могут работать одновременно, при одном и том же состоянии адаптации глаза.

Полученные результаты хорошо согласуются с тем обстоятельством, что каждая колбочка человека содержит сразу три дневных приемника [3]. Высказывалось сомнение в возможности передачи информации от нескольких приемников по одному волокну. Теперь, когда возможность такой передачи подтверждена экспериментально, эти возражения, по-видимому, отпадают.

В наших опытах обнаружилось, что приемников с разными спектральными характеристиками в сетчатке лягушки всего два. При этом с отдельными волокнами связаны оба приемника. В то же время Гранит [2], работавший с микроэлектродами пороговым методом, считает, что в сетчатке лягушки имеется гораздо больше модуляторов. Как объяснить это противоречие? Мы уже указывали [5], что пороговым методом можно получить кривую спектральной чувствительности приемника только в том случае, если это единственный функционирующий приемник. Если же, кроме этого приемника, одновременно с ним работает еще хоть один приемник (а с приемниками лягушки дело обстоит именно так), для определения кривых спектральной чувствительности приемников пороговый метод применять нельзя. В этом случае пороговым методом можно получить в качестве «модуляторов» всевозможные комбинации кривых чувствительности двух приемников. Такие комбинации могут изменяться от волокна к волокну по многим причинам. Например, разные волокна могут быть соединены с различным количеством палочек и колбочек.

Пороговые кривые могут изменяться при изменении состояния адаптации (даже при постоянных кривых спектральной чувствительности самих приемников) и т. д.

Поэтому обнаруженное Гранитом большое разнообразие пороговых кривых еще не доказывает наличия такого же разнообразия типов рецепторов.

В то же время, если бы рецепторы с кривыми чувствительности «модуляторов» Гранита действительно существовали, то это неизбежно проявилось бы в наших колориметрических опытах.

<sup>4</sup> Строго говоря, на основании совпадения кривых сложения можно сделать вывод только о том, что одни кривые чувствительности являются линейными комбинациями других. Однако очень мало вероятно, чтобы такое соотношение имело место по всему спектру в случае, если нет совпадения кривых чувствительности.

#### Выводы

1. По одному и тому же волокну зрительного нерва лягушки передаются сигналы двух приемников сетчатки с разными кривыми спектральной чувствительности. Сигналы этих приемников не взаимозаменяемы.

2. Приемники, посылающие сигналы по одному волокну, могут работать одновременно при одном и том же состоянии адаптации.

3. Кривые спектральной чувствительности приемников, соединенных с разными волокнами, совпадают. Они подобны кривым чувствительности приемников лягушки, найденным при отведении импульсов от целого нерва. Приемников со спектральными характеристиками, похожими на «модуляторы» Гранита, в сетчатке лягушки нет.

Поступила в редакцию  
21. XI.1956

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бонгард М. М., ДАН СССР, 103, 2. 1955.
2. Granit R., Acta Physiol. Scand., 3, 137. 1941.
3. Смирнов М. С., ДАН СССР, 103, 3. 1955.
4. Бызов А. Л., Биофизика, 2, 2. 1957.
5. Смирнов М. С. и Бонгард М. М., Биофизика, 1, 2. 1956.

#### SPECTRAL-SENSITIVITY CURVES OF RECEIVERS CONNECTED WITH SINGLE FIBRES OF THE OPTIC NERVE OF A FROG

M. M. BONGARD, M. S. SMIRNOV

1. The same single fibre of optic nerve of the frog conducts signals of two receivers with different spectral-sensitivity curves. The signals of these receivers are not interchangeable.

2. Receivers sending signals over one fibre can act simultaneously in one and the same state of adaptation.

3. The spectral-sensitivity curves of receivers connected with different fibres coincide. They are similar to the sensitivity curves of the receivers of frogs which were found when recording impulses from the whole nerve. Receivers with spectral characteristics similar to the «modulators» of Granit are absent in the retina of the frog.

Received: 21. XI.1956