

С помощью движущейся мелькающей полосы определяли диаметр рецептивных полей (РП) клеток — источников *S*-потенциалов *L*-типа сетчатки черепахи и лягушки. Влияние рассеянного света устранялось постоянным освещением сетчатки по сторонам от мелькающей полосы.

1. В сетчатке черепахи диаметр РП разных клеток различен, варьируя от 50 до 1200 мк; у лягушки вариации также значительны, хотя в общем величина РП у лягушки значительно меньше, чем у черепахи (см. рис. 5). Форма РП *L*-клеток округлая или слегка овальная; заметной корреляции между величиной РП, с одной стороны, и формой реакции клетки на световое раздражение, а также местоположением клетки на сетчатке, с другой, не обнаружено.

2. При достаточной интенсивности фонового света потенциалы, генерируемые в разных участках РП (от двух пространственно разделенных световых пятен), суммируются в *L*-клетках. Отклонение от суммирования наблюдается при уменьшении фонового света, что, по всей вероятности, объясняется влиянием рассеянного света.

3. Большая величина РП клеток — источников *S*-потенциалов свидетельствует против рецепторного происхождения этих реакций. Высказывается предположение, что функциональная роль горизонтальных клеток состоит в локальной регуляции синаптической передачи фоторецепторы — биполяры.

Поступила в редакцию  
6.V.1966

## ЛИТЕРАТУРА

1. MacNichol E. F., Svaetichin G., Amer. J. Ophthalmol., 46, N 3, pt. 2, 26, 1958.
2. Oikawa T., Ogawa T., Motokawa K., J. Neurophysiol., 22, 102, 1959.
3. Tomita T., Murakami M., Sato I., Hashimoto Y., Japan. J. Physiol., 9, 63, 1959.
4. Tomita T., J. Opt. Soc. Amer., 53, 49, 1963.
5. Бызов А. Л., Ханич Р., Физиол. ж. СССР, 52, 250, 1966.
6. Бызов А. Л., Электрофизиологические исследования сетчатки, Изд-во «Наука», 1966.
7. Svaetichin G., Krattenmacher W., Laufer M., J. Gen. Physiol., 43, N 6, pt. 2, 101, 1960.
8. Орлов О. Ю., Максимова Е. М., (Orlov O. Yu., Maksimova E. M., Vision Res., 5, 573, 1965).
9. Максимова Е. М., Максимов В. В., Орлов О. Ю., Биофизика, 11, 472, 1966.
10. Трифонов Ю. А., Бызов А. Л., Биофизика, 10, 673, 1965.
11. Бызов А. Л., Бонгард М. М., Физиол. ж. СССР, 45, 111, 1959.
12. Svaetichin G., Acta physiol. scand., 29, Suppl. 106, 565, 1953.
13. Bortoff A., Vision Res., 4, 627, 1964.
14. Bortoff A., Nature, 206, 626, 1965.
15. Tomita T., Cold Spring Harbor Sympos., 30, 559, 1965.
16. Polyak S., The retina, Chicago, 1941.
17. Pedler C., Colour Vision. London, 52, 1965.
18. Sjöstrand F. S., Colour Vision, London, 110, 1965.
19. Stell W. K., Anat. records, 153, 389, 1965.
20. Боровягин В. Л., Биофизика, 11, 810, 1966.
21. Yamada E., Ishikawa T., Cold Spring Harbor Sympos., 30, Sensory Receptors, 1965.
22. Бызов А. Л., Трифонов Ю. А., Симпозиум: «Синаптические процессы», Киев, 1966.

ВЛИЯНИЕ ОКРУЖЕНИЯ НА БИНОКУЛЯРНОЕ  
ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЦВЕТОВ ВО ВСПЫШКАХ

В. Е. ЩАДРИН, М. М. БОНГАРД, М. С. СМИРНОВ

Институт проблем передачи информации АН СССР, Москва

В связи с задачей выяснения роли различных отделов зрительного анализатора в формировании цветоощущений многих исследователей интересовал вопрос о возможности бинокулярного смешения цветов. Обычная постановка вопроса такова: возникает ли в результате раздражения глаз двумя разными цветами (например, левого глаза — зеленым цветом, а правого — красным) впечатление нового промежуточного (желтого) цвета (как это имеет место в случае, если оба цвета подавать на один и тот же глаз) или не возникает.

Надо сказать, что вопрос этот, ставший еще в прошлом веке предметом спора [1], остается до сих пор открытым, а для наблюдателей, не сомневающихся в самом существовании эффекта смешения, характерны резкие расхождения в оценке тех или иных его проявлений. Если, например, с точки зрения Довэ [2], легче всего наблюдать бинокулярное смешение, получая из дополнительных цветов белый, то Пикфорд [3], наоборот, считает, что в случае дополнительных цветов смешение особенно затруднено. В то время как у Ходина [4] малая яркость смешиваемых цветов — одно из условий, способствующих смешению, Хартридж [5, 6] склонен как раз в недостаточной яркости видеть основную причину «неудачи», постигшей тех наблюдателей, которым «так и не удалось» обнаружить бинокулярного смешения. Лившиц [7] отмечает, что бинокулярное смешение ничем количественно не отличается от монокулярного, тогда как Тренделенбургу [8] казалось, что при бинокулярном смешении излучения коротковолновой части спектра являются относительно более влияющими, чем при смешении монокулярном.

Укажем на некоторые обстоятельства, могущие, на наш взгляд, лежать в основе подобных расхождений и приводить к спорам о существовании бинокулярного смешения. Если обратиться непосредственно к опыту в его простейшем виде, например, рассматривать лист белой бумаги сквозь очки, в оправу которых вставлены два светофильтра резко различных цветов (скажем, насыщенные красный и синий), мы прежде всего увидим то, что называется «борьбой» полей зрения — периодически сменяющие друг друга впечатления то одного, то другого из предъявляемых цветов (красного и синего). Никакого промежуточного цвета при такой «борьбе» заметить не удастся. Однако, было бы поспешным делать отсюда вывод о невозможности бинокулярного смешения. Во-первых, при продолжительном смотре смена цветов становится спокойнее, «борьба» между ними ослабевает и, наконец, может возникнуть ощущение некоторого стабильного цвета. Правда, к этому моменту восприятие каждого из исходных цветов оказывается в значительной степени измененным по сравнению с началом наблюдения. Закрывая пооче-

редно один и другой глаз, легко убедиться, что оба цвета сильно «выцвели» и стали очень похожими друг на друга<sup>1</sup>. Во-вторых, если взять фильтры, более близкие друг к другу по цвету (например, желтый и зеленый), то многие, хотя и не все, испытуемые с первых же секунд наблюдения устойчиво видят цвет, похожий на результат монокулярного смешения исходных цветов. Однако и при этом разные испытуемые в неизменных условиях опыта дают различные ответы о суммарном цвете поля и его устойчивости, а ответы одного и того же испытуемого меняются в ходе даже кратковременного наблюдения.

В настоящей работе для изучения бинокулярного взаимодействия цветов применен метод «мгновенного» освещения, создаваемого с помощью импульсных ламп-вспышек. Использование этого метода позволяет надеяться обнаружить более четкие и воспроизводимые закономерности, поскольку влияние адаптации, «борьбы» полей зрения, а также движений глаз на результаты наблюдений полностью устраняется.

### Методика

Осуществив первоначально бинокулярное сопоставление цветов по схеме рис. 1 (сквозь отверстие диафрагмы  $D$  правому глазу виден — через цветной светофильтр  $F_1$  и оптический клин  $E_1$  — только источник  $S_1$ , а левому — через фильтр  $F_2$  и клин  $E_2$  — только источник  $S_2$ ), мы столкнулись с парадоксальным эффектом подавления яркого цвета более

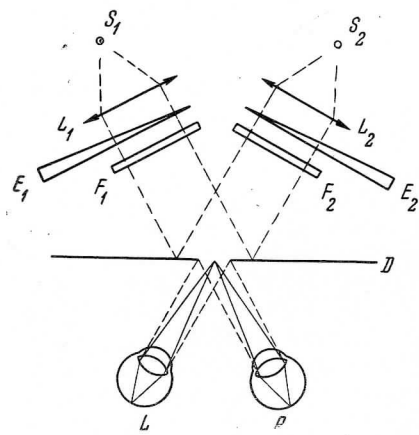


Рис. 1

Рис. 1. Метод бинокулярного сопоставления цветов с помощью непрозрачного экрана с отверстием

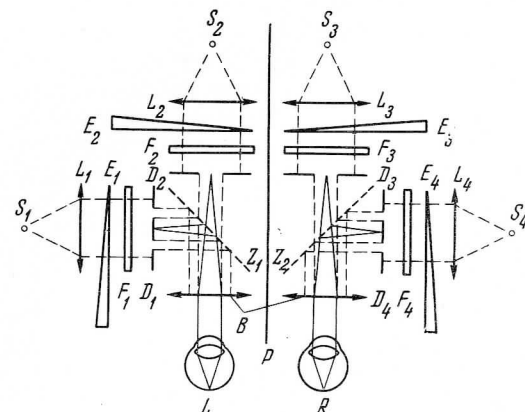


Рис. 2

Рис. 2. Схема экспериментальной установки

темным. Внимательное наблюдение показало, что из-за рассеяния на краю отверстия в экране  $D$  мы имели дело вовсе не с сопоставлением однородных монокулярных полей, но полей, окруженных каемками, каждая из которых могла отличаться от окаймляемого ею поля как по цвету, так и по яркости. Стремление, с одной стороны, пронаблюдать взаимодействие однородных полей, а с другой — выяснить роль «каемки» привело нас к следующей методике.

Оптическая схема установки представлена на рис. 2. Тест-объектами, подлежащими бинокулярному сопоставлению, служили два круглых

<sup>1</sup> В процессе адаптации каждого глаза к своему цвету субъективные различия между обоими цветами должны постепенно уменьшаться, ибо, согласно измерениям Юстовой [9], любой цвет в пределе стремится слиться с цветом фонового окружения, которое, в свою очередь, представляется глазу нейтральным.

равномерно окрашенных поля одинакового диаметра. Размеры сопоставляемых полей определялись диаметрами отверстий диафрагм  $D_2$  и  $D_3$ , помещенных перед каждым из источников  $S_2$  и  $S_3$ . С помощью сменных светофильтров  $F_2$  и  $F_3$  можно было по выбору задавать любые пары цветов. Боковые источники  $S_1$  и  $S_4$ , снабженные соответствующими светофильтрами  $F_1$  и  $F_4$  и кольцевыми диафрагмами  $D_1$  и  $D_4$ , обеспечивали возможность подачи в случае надобности кольцевого окружения вокруг одного из тестовых полей, либо вокруг обоих сразу. Цвета колец также можно было произвольно менять. Яркости полей и их окружений регулировались оптическими клиньями  $E_1, E_2, E_3$  и  $E_4$ . Назначение полупрозрачных зеркал  $Z_1$  и  $Z_2$  — совместить мнимые изображения колец с соответствующими полями так, чтобы внутренняя окружность кольца совпала с границей поля. Благодаря наличию вертикальной перегородки  $P$ , каждый глаз мог видеть только свою половину поля зрения. Бинокулярная лупа  $B$  предназначалась для облегчения аккомодации глаз к тест-объектам при фиксации бесконечно удаленной точки.

В качестве источников использовались применяемые в фотографии лампы-вспышки ИФК-120, имеющие длительность свечения порядка миллисекунды.

Для каждой вспышки емкость питающего конденсатора была 150 мкФ при напряжении питания 300 в. Этими параметрами определялась максимальная (почти слепящая) яркость каждого тестового поля и каждого кольцевого окружения. Оптические клинья обеспечивали плавное изменение яркости от максимума до полной темноты. Абсолютное значение яркости не измерялось.

Опыты проводились с тестовыми полями четырех угловых размеров: 1, 2, 5 и 10°. К каждому из них могло быть добавлено кольцевое окружение угловой ширины 15' или 1°.

В качестве цветных светофильтров в работе использовались стекла Шотта: красные RG1, желтые GG14, зеленые VG9 и синие BG28.

Была собрана электронная схема задержек, позволяющая в случае необходимости включать вспышки неодновременно в произвольном наперед заданном порядке их следования. При этом была обеспечена плавная регулировка интервалов времени между каждыми двумя последовательными вспышками в пределах от 0,005 до 0,2 сек.

На время опытов помещение затемнялось. Чтобы обеспечить нужное положение глаз в темноте до момента срабатывания вспышек, диафрагмы  $D_2$  и  $D_3$  спереди были едва заметно освещены от скрытого источника постоянного света и на их лицевые стороны были наклеены картинка, образующие стереоскопическую пару. При этом отверстия диафрагм  $D_2$  и  $D_3$  занимали геометрические места соответственных точек на этих картинках.

### Результаты

Мы представим результаты наблюдений в виде схематических рисунков, на каждом из которых справа и слева изображены тесты, предъявляемые соответственно правому и левому глазу, а в середине запечатлен наблюдаемый эффект бинокулярного сопоставления. Цвета обозначены большими латинскими буквами и, кроме того, различаются по способу штриховки. Цветности полей и окружений мы на рисунках не конкретизируем, поскольку результаты каждого опыта оказались вполне аналогичными для любой комбинации цветов названных выше светофильтров. Непосредственно над изображением каждого монокулярного тестового поля грубо показано относительное распределение яркостей по сечению поля.

Все нижеследующее впредь до специальной оговорки относится к условиям одновременного предъявления всех полей и окружений. Наблюдатель смотрит при этом в центр тестового поля.

Сопоставим прежде всего однородные поля без окружений. При не сильно отличающихся яркостях полей бинокулярная картина кажется окрашенной одновременно в два цвета (рис. 3, *a*). Это отнюдь не следует понимать в том смысле, что разные участки бинокулярного поля имеют разный цвет. Все поле равномерно окрашено в оба исходных цвета сразу.

Это, если угодно, качественно новое цветовое ощущение, выводящее наше цветовосприятие за рамки трехмерности пространства цветовых ощущений.

Если теперь уменьшать яркость одного из сопоставляемых полей, то цвет более темного поля с каждым шагом становится все менее заметным в бинокулярной картине, пока, наконец, последняя не приобретет цвет более яркого поля (рис. 3, *b*).

Далее опыт показал, что бинокулярное взаимодействие полей с окружениями (безразлично при этом, подаются окружения на оба глаза или только одно из сопоставляемых полей снабжено кольцом) ничем не отличается от взаимодействия однородных полей, если только каждое из окружений темнее того поля, которое оно окружает.

Совершенно иначе обстоит дело, когда к одному из сопоставляемых полей добавляется кольцо, более яркое, чем само поле. Бинокулярная комбинация тотчас же приобретает цвет этого поля (рис. 3, *в*). Можно сделать его на несколько порядков темнее второго поля и, все равно, цвет более яркого из кругов полностью «подавляется» и никак не фигурирует в объединенной картине. При этом кольцо тоже может быть сделано очень темным, важно только, чтобы его яркость была все время выше яркости того поля, которое оно окружает.

Интересно отметить, что как бы ни была мала яркость кольца, в бинокулярной картине оно всегда кажется очень ярким, если яркость второго круга высока. Кольцо как бы «вбирает в себя» весь свет от яркого круга, который сам по себе вообще не виден.

Если теперь совсем погасить то из круговых полей, которое подается с окружением, оставив только кольцо в качестве объекта для сопоставления с ярким вторым кругом (рис. 3, *г*), то возникают крайне непривычные бинокулярные ощущения. Стандартный ответ испытуемого в этом случае таков: видна «черная вспышка» в ярком кольцевом окружении. (По логике вещей, «черный» и «вспышка» — взаимоисключающие понятия). Цвет яркого круга, как и в предыдущем случае, незаметен.

Упомянутая выше «перекачка яркости» из круга в кольцо наблюдается и здесь. Кольцо, даже если оно само по себе очень темное, в бинокулярной картине кажется таким же ярким, как то из взаимодействующих полей, которое подается без окружения.

Таким образом, окружение может оказывать решающее влияние на видимый цвет бинокулярной комбинации (если только яркость окружения больше яркости охватываемого им поля). От каких факторов зависит эффективность такого влияния? Можно надеяться получить ответ на этот вопрос, подавая окружения на оба глаза и наблюдая, которое из полей и при каких условиях одерживает верх в бинокулярном «поединке».

На рис. 4 представлены результаты опытов, в которых окружения подаются на оба глаза.

Если яркости кругов, так же как и яркости колец, примерно одинаковы, то ответ испытуемого: видны оба цвета одновременно (рис. 4, *a*).

Если, оставляя яркости колец примерно одинаковыми, уменьшить яркость одного из кругов, то цвет этого последнего будет подавлять цвет более яркого круга (рис. 4, *б*).

Если же, наоборот, уменьшить яркость одного из колец при одинаковых яркостях кругов, то будет доминировать тот цвет, у которого окружение ярче (рис. 4, *в*).

Из этих трех опытов следует, что эффективность влияния кольца на цвет бинокулярной комбинации определяется перепадом яркостей кольца и соответствующего поля. Доминирует всегда цвет того поля, для которого этот перепад больше, независимо от абсолютных яркостей сопоставляемых цветов.

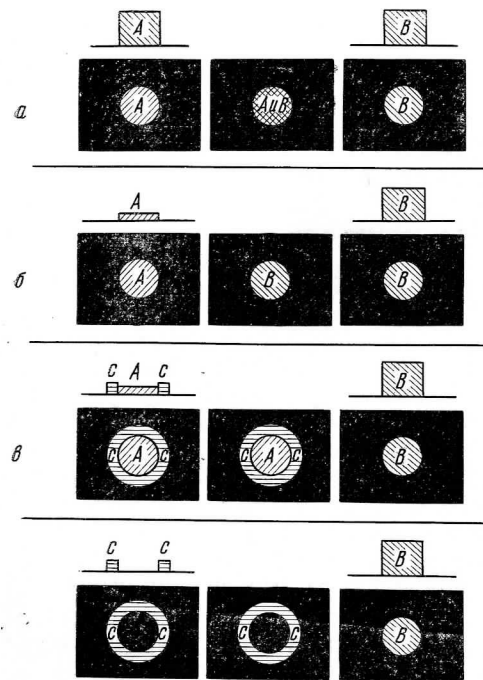


Рис. 3

Рис. 3. Результаты бинокулярного сопоставления разных по цвету однородных круговых полей в отсутствие окружений и при наличии у одного из них более яркого кольцевого окружения

Слева и справа — тесты, предъявляемые соответственно левому и правому глазу, в середине — бинокулярный образ. Цвета различаются по способу штриховки и обозначены большими латинскими буквами. Условные диаграммы, помещенные над изображениями тестовых полей, дают грубое представление о соотношении яркостей в каждом опыте. *a* — при сопоставлении однородных полей, не сильно отличающихся по яркости, возникает необычное впечатление «двойкой» цветности — бинокулярное поле кажется окрашенным одновременно в оба исходных цвета; *б* — в отсутствие окружений цвет яркого поля доминирует над цветом более темного; *в* — при наличии у одного из кругов более яркого кольца бинокулярная комбинация всегда имеет цвет этого круга, как бы мала ни была его яркость; *г* — цвет круга, не имеющего кольца, незаметен даже в том случае, когда яркость круга обладающего кольцом, равна нулю

Рис. 4. Результаты бинокулярного сопоставления разных по цвету однородных круговых полей, каждое из которых имеет более яркое кольцевое окружение.

Система обозначений та же, что на рис. 3

*a* — если яркости кругов, так же как и яркости колец примерно одинаковы, то видны оба цвета одновременно; *б* — если яркости колец примерно одинаковы, но один из кругов значительно ярче другого, то цвет более яркого круга подавляется цветом более темного; *в* — в случае примерно одинаковых яркостей кругов при различных яркостях колец доминирует цвет круга, у которого окружение ярче

Теперь посмотрим, действительно ли в бинокулярном «единоборстве» особую роль играет «окружение» как таковое или, может быть, для получения того же эффекта достаточно вместо кольца иметь пятно любой формы в любом месте тестового поля, лишь бы обеспечивалось необходимое соотношение яркостей. Следующий опыт позволяет однозначно ответить на этот вопрос.

Путем замены диафрагм  $D_2$  и  $D_3$  (рис. 2) осуществляется ситуация, изображенная на рис. 5. Возникающее зрительное впечатление воспроизведено на средней части рисунка.

Этот опыт показывает, что влияние ярких мест поля зрения на бинокулярную «значимость» прилегающих более темных участков тем эффективнее, чем полнее последние «охватываются» своими более яркими «соседями».

Кроме того, из этого опыта видно, что яркие места взаимодействуют между собой так же, как однородные поля без окружений, т. е. доминируют тот цвет, яркость которого больше (на рис. 5 полумесяц в бинокулярной картине приобрел цвет *B*).

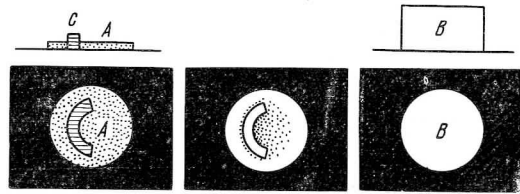


Рис. 5. Результаты бинокулярного сопоставления яркого однородного поля и темного поля, имеющего несколько более яркую область в виде полумесяца. Система обозначений та же, что на рис. 3 и 4

Каждый из описанных опытов повторялся много раз на 12-ти испытуемых с нормальным зрением и без заметного доминирования одного глаза. Все они давали в основном совпадающие ответы.

Описанные результаты оказывались теми же при адаптации испытуемых как к большим освещенностям (сотни люкс), так и к полутьме (ок. 0,1—1 лк).

Чтобы исключить возможность преобладающего влияния одного глаза, каждый опыт проводился при двух симметричных расположениях светофильтров по отношению к глазам. На результатах это также не сказывалось.

При одновременном включении вспышек характерные особенности явлений сохраняются для любого порядка следования, пока времена задержек не превышают величины порядка 0,1 сек. При более длительных задержках отдельные элементы общей картины представляются наблюдателю предьявляемыми по очереди без какого-либо взаимного влияния на цвет друг друга.

Кроме того, следует сказать, что влияние окружения перестает сказываться, если проекции тестовых полей на сетчатках не захватывают фовеа, т. е. если испытуемый фиксирует взгляд где-нибудь за пределами кольца, например, на какой-либо детали вспомогательного стереоскопического изображения, имеющегося на лицевых сторонах диафрагм  $D_2$  и  $D_3$  (рис. 2). В этих случаях в бинокулярной картине цвета основных полей взаимодействуют так же, как в отсутствие окружений, т. е. лучше заметен цвет более яркого поля. Это, однако, не означает, что описанные выше явления имеют место только для фовеальных и парафовеальных областей сетчаток. Опыты дают те же результаты и для сравнительно больших тестовых полей ( $10^\circ$ ), проекции которых захватывают периферические участки сетчаток. Важно только, чтобы при этом захватывались также и центральные ямки.

### Обсуждение

Итак, в условиях «мгновенного» освещения никакого бинокулярного смешения цветов обнаружить не удастся. Вместо этого, как мы видели, на одних и тех же местах поля зрения могут прекрасно «уживаться» оба цвета сразу, не смешиваясь и не подавляя друг друга. (Уместно напомнить, что все особенности монокулярного смешения проявляются в оди-

наковой мере как в условиях непрерывного освещения, так и во вспышках).

Сопоставляя в каждом из опытов бинокулярную картину с монокулярной (закрывая по очереди один и другой глаз), можно сказать, что какой-либо цвет, наблюдаемый монокулярно, выглядит примерно так же (по крайней мере, с точностью до своего названия) и в бинокулярной комбинации, если он вообще в ней заметен. Иными словами, в первом приближении дело обстоит так, как если бы при бинокулярном наблюдении обработка информации о цвете протекала независимо в каждом из «монокулярных каналов» с добавлением операции «отбора из двух возможностей» для каждого локального участка поля зрения. (Мы имеем в виду, что такой «отбор» предусматривает и «двойкоцветную» характеристику, когда оба цвета видны одновременно в одном и том же месте поля зрения).

Касаясь далее вопроса о влиянии окружения на результаты бинокулярного взаимодействия цветов, отметим следующее.

Хотя смешения нет, и при сопоставлении, скажем, однородных полей, не сильно отличающихся по яркости (рис. 3, *a*), по бинокулярной картине можно установить, какие два цвета подлежали сопоставлению, тем не менее, информация о том, на какой именно глаз какой из цветов подается, оказывается в процессе зрительного восприятия утерянной. (Как показал опыт, испытуемый не в состоянии различить две ситуации с симметричным расположением светофильтров по отношению к глазам.). Вместе с тем, наличие у одного из сопоставляемых цветных полей более яркого окружения, как мы видели, всегда однозначно решает исход бинокулярного «поединка» в пользу цвета именно этого поля. Это позволяет думать, что взаимодействие сигналов от поля и кольца происходит до объединения полей зрения в одну общую картину.

С другой стороны, некоторые особенности обнаруженных нами явлений говорят о том, что «горизонтальное» взаимодействие может иметь место и между сигналами, идущими с разных сетчаток, т. е. не раньше, чем эти сигналы поступят в мозг. В самом деле, обратимся еще раз к ситуации, изображенной на рис. 3, *г*. Хотя очень яркий цвет *B*, поданный на правый глаз, и не присутствует в бинокулярной картине, все же полной утери информации от правого глаза не происходит. Как было сказано, видимая яркость кольца сильно возрастает по сравнению с наблюдаемой одним левым глазом, а кроме того, появляется весьма необычное ощущение «черной вспышки». При этом яркость кольца и «черной вспышки» в бинокулярной комбинации находятся в прямой зависимости от яркости поля в правом глазу.

### Выводы

С помощью установки, устроенной по типу стереоскопа, бинокулярно сопоставлялись тесты в виде кругов одинакового диаметра, однородных, но разных по цвету. Тесты подавались короткими вспышками длительностью порядка миллисекунды.

При сопоставлении однородных полей, не сильно отличающихся по яркости, возникает необычное ощущение двойкой цветности. Бинокулярное поле выглядит окрашенным одновременно в оба исходных цвета, так что испытуемый дает в некотором роде противоречивый ответ, например: круг красный и в то же время зеленый.

Если уменьшать яркость одного из сопоставляемых полей, то цвет более темного поля становится все менее заметным в бинокулярной картине вплоть до полного исчезновения.

Установлено, что на цвет бинокулярной комбинации в решающей степени оказывает влияние наличие у тестовых полей окружений, более ярких, чем они сами.

При наличии только у одного из сопоставляемых полей более яркого окружения испытуемый всегда называет цвет именно этого поля в качестве цвета бинокулярной комбинации, независимо от яркостей взаимодействующих полей.

Если на оба глаза подаются поля с более яркими окружениями, то в бинокулярной картине доминирует цвет поля, образующего со своим окружением более высокий перепад яркостей.

Обнаружено также, что влияние ярких мест поля зрения на бинокулярную «значимость» прилегающих более темных участков тем эффективнее, чем полнее последние «охватываются» своими более яркими «соседями».

Поступила в редакцию  
10.VI.1966

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Helmholtz H., Handbuch d. physiol. Optik, 3, 410, 1911.
2. Dove H. W., Monatsber. d. Berl. Akad. 208, 1857.
3. Pickford R. W., Nature, 159, 268, 1947.
4. Х о д и н А. В., Военно-медицинский журнал, нояб — дек., 1876.
5. Hartridge H., Proc. Brit. Ass. for Adv. of Science, Section I, 1948.
6. Х а р т р и д ж Г., Современные успехи физиологии зрения, М., 201, 1952.
7. Л и в ш и ц Н. Н., Пробл. физиол. оптики, 1, 99, 1941.
8. Trendelenburg W., Gesichtssinn. Grundris der physiologischen Optik, Berl. J. Springer, 1943.
9. Yustova E. N., Visual Problems of Colour, Vol. II, London, National Phys. Lab., 683, 1958.

## ОРГАНИЗАЦИЯ ЛОКОМОТОРНОЙ СИНЕРГИИ

М. Л. ШИК, Г. Н. ОРЛОВСКИЙ, Ф. В. СЕВЕРИН

Институт биологической физики АН СССР, Москва

Изучая бег собак в тредбане [1], мы пришли к заключению, что управление движениями при локомоции осуществляется следующим образом. Во-первых, формируются системы управления отдельными конечностями, благодаря чему каждая конечность может совершать координированные шагательные движения. Во-вторых, организуется взаимодействие между этими системами, благодаря чему устанавливается общий для всех конечностей ритм и соответствующие фазовые отношения. Эту систему управления мы будем называть локомоторной синергией.

Такая гипотеза является приложением к локомоции общей теории И. М. Гельфанда и М. Л. Цетлина [2, 3] об управлении путем изменения собственной системы взаимодействия между управляемыми элементами. Близкий подход к объяснению механизма локомоции содержится в работах фон Хольста [4] и Грея [5].

В настоящем сообщении рассматривается формирование локомоторной синергии у мезенцефалической кошки. Стимуляция определенной области среднего мозга (координаты по Хорсли-Кларку  $P_2$ ,  $U_4$ ,  $H_0$ ) вызывает локомоцию у этого препарата, лишенного собственной двигательной активности. Меняя силу раздражения, можно управлять скоростью бега и походкой [6].

Голову препарата закрепляли в стереотаксическом приборе, ноги его опирались на ленту тредбана. Для стимуляции использовали прямоугольные импульсы длительностью 1 мсек с частотой 25 имп/сек. На электроэнцефалографе «Альвар» регистрировали движения конечностей в передне-заднем направлении, скорость движения ленты тредбана, силу раздражающего тока (подробнее см. [7]). Дополнительные особенности методики будут отмечены при изложении результатов.

### Результаты

1. *Локомоторная синергия мезенцефалического препарата.* Между локомоцией интактного животного и вызванной локомоцией мезенцефалического препарата имеется большое сходство [7]. Оно не является только внешним, но обнаруживается и при специальных тестах (8 опытов).

Можно привязать три конечности препарата так, чтобы только одна касалась движущейся ленты тредбана. У ряда препаратов эта конечность совершает при стимуляции среднего мозга шагательные движения. Изменение скорости ленты меняет ритм движений конечности, в основном за счет изменения длительности фазы опоры (рис. 1, А). Сходный результат был получен в опытах на интактной собаке [1]. В обоих случаях афферентации от одной конечности достаточно для определения ритма ее шагательных движений.