

## MUTUAL MASKING OF SHORT AUDITORY IMPULSES

L. A. CHISTOVICH, V. A. IVANOVA

1. We investigated the dependence of the masking of impulses (clicks) upon the interval between them.

2. A substantial difference was detected between the masking of impulses and that of tone signals [14—17].

3. Three interval diapasons, between the masking and masked stimuli were established: I) up to  $\pm 1.5$  msec. intervals, the masking is very strong and depends little on the interval between the impulses and the sequence of the latter; II) in the diapason between 1.5 msec. and 50—100 msec., the masking of the preceding impulse is practically absent, whereas the after-masking decreases exponentially ending at the 30th msec.; III) a small complementary increase of the thresholds, spreading over the preceding and subsequent impulses, was observed in the diapason between 50—100 msec. and 300—500 msec. intervals.

4. Special experiments demonstrated that the differences between the masking of impulses and that of tonal signals are related to the differences in the criteria for detecting the masking signal.

Received: 10. III. 1958

ГИПОТЕЗА О МЕХАНИЗМЕ ФОТОРЕЦЕПЦИИ В СЕТЧАТКЕ  
(АНАЛОГИЯ МЕЖДУ РЕЦЕПТОРАМИ СЕТЧАТКИ  
И ПОЛУПРОВОДНИКОВЫМИ ФОТОЭЛЕМЕНТАМИ)

М. С. СМИРНОВ, М. М. БОНГАРД

*Институт биологической физики АН СССР, Москва*

Почти все исследователи в настоящее время считают первичным процессом в сетчатке — разложение под влиянием света какого-нибудь вещества, т. е. процесс фотохимический. Главным доводом в пользу этой точки зрения является хорошее совпадение спектральной кривой поглощения родопсина (или порфиросина у некоторых животных) с сумеречной кривой чувствительности глаза. Так как и родопсин и порфиросин под влиянием света распадаются, естественно предположить, что продукты распада и вызывают возбуждение нервных структур. Однако к настоящему времени накопилось много фактов, которые если и не противоречат прямо этой теории, то, во всяком случае, трудно с ней согласуются.

Так, Раштон и Кемпбелл [1; 2] обнаружили, что при световой адаптации изменению чувствительности в десятки тысяч раз соответствует изменение концентрации родопсина менее чем на 10%.

Серьезные трудности возникают при попытке построить фотохимическую теорию цветового зрения. Напомним, что до сих пор еще не удалось обнаружить светочувствительных пигментов со спектральными кривыми поглощения, удовлетворительно совпадающими с кривыми чувствительности дневных приемников человеческого глаза. С гипотезой о возбуждении нервных структур продуктами распада каких-то пигментов нелегко примирить и тот факт, что в каждой колбочке глаза человека находится сразу три приемника с разными кривыми спектральной чувствительности [3].

Все это заставляет задуматься о том, не может ли какая-нибудь другая гипотеза о механизме фоторецепции в сетчатке более удовлетворительно объяснить совокупность известных сегодня фактов. Это в особенности касается наиболее трудного с фотохимической точки зрения вопроса о цветовом зрении.

Выдвигаемая в настоящей работе гипотеза основывается на некоторых аналогиях между свойствами полупроводниковых фотоэлементов (вентильных фотоэлементов и фотосопротивлений) и фоторецепторов сетчатки.

## Цветовое зрение животных

Прежде чем говорить о существовании в каком-то смысле «цветового зрения»<sup>1</sup> у фотоэлемента, остановимся на вопросе — что называется цветовым зрением и какими опытами можно обнаружить цветовое зрение у данного животного.

Для цветнослепого животного все излучения различаются только по яркости. Два излучения любого относительного спектрального состава можно сделать неразличимыми с помощью соответствующего подбора их

<sup>1</sup> О «зрении» фотоэлементов мы говорим в том же смысле, в каком принято говорить о «памяти» счетных машин и т. д.

интенсивности. В противоположность этому, для животного, обладающего цветовым зрением, существуют такие пары излучений, которые нельзя сделать неразличимыми ни при каком соотношении их мощностей. Например, для человека, имеющего нормальное цветовое зрение, красный свет всегда будет отличаться от зеленого. Никаким подбором яркости эти излучения (если только они не будут слишком темными) нельзя сделать неразличимыми для человеческого глаза.

Отсюда, по крайней мере принципиально, ясно, как нужно ставить опыт по обнаружению цветового зрения у животного. Надо проверить — любые ли два излучения можно с помощью подбора мощностей сделать неразличимыми для глаза этого животного. Если это возможно для любой пары излучений — животное цветослепое. Если существуют пары, для которых такое уравнивание невозможно, значит животное имеет цветовое зрение.

Такое определение понятия «цветовое зрение» не является новым. По существу именно им пользуются все исследователи, методически правильно изучающие цветовое зрение животных (например, Форбс и Бурлей [4]).

Каким образом можно узнать, различимы ли между собой данные два излучения для глаза животного? Одним из таких способов является наблюдение потенциалов действия в зрительном нерве [5; 6]<sup>2</sup>. Если освещающее глаз излучение в какой-то момент заменяется на другое, отличимое для глаза от первого, то по зрительному нерву проходит в мозг сигнал об этой замене. Электрическая компонента этого сигнала легко регистрируется и является для экспериментатора свидетельством того, что глаз животного различает эти два излучения между собой. Отсутствие сигнала в нерве после замены одного излучения другим является признаком неразличимости этих излучений для глаза.

Не останавливаясь на подробностях, укажем, что немногим более сложные опыты позволяют установить для животных, имеющих цветовое зрение, является ли их цветовое пространство двумерным, трехмерным и т. д. Для этого необходимо выяснить, из скольких излучений можно составить смесь, не отличимую для животного от произвольного излучения. Если такую смесь можно составить из двух излучений — цветовое пространство двумерно, из трех — трехмерно и т. д.

### Цветовое зрение фотоэлемента

Итак, для глаза животного вопрос о наличии или отсутствии цветового зрения эквивалентен вопросу о взаимозаменяемости излучений с произвольным относительным спектральным составом. Это дает возможность распространить понятие «цветовое зрение» на фотоэлементы. По аналогии с глазом можно сказать, что данный фотоэлемент «цветослепой», если для него два излучения с произвольным спектральным составом можно сделать взаимозаменяемыми путем подбора их мощностей. Если же существуют такие излучения, которые ни при каком соотношении интенсивностей нельзя сделать взаимозаменяемыми для фотоэлемента, то имеет смысл говорить, что он имеет «цветовое зрение». В качестве критерия взаимозаменяемости излучений для фотоэлемента естественно, как и для глаза, взять отсутствие сигнала о замене одного излучения другим.

До сих пор мы проводили абстрактные рассуждения и чисто формально распространили понятие «цветовое зрение» на фотоэлементы. Однако имеют ли какие-нибудь реальные фотоэлементы «цветовое зрение»?

Совершенно очевидно, что если рассматривать в качестве реакции фотоэлемента на свет только величину установившегося фототока, то любой фотоэлемент будет цветослепым. Однако не всегда так будет,

<sup>2</sup> Этот способ отнюдь не единственный. Можно использовать, например, условные рефлекс [7—9], зрачковый рефлекс [10] и т. д.

если принимать во внимание не только стационарный режим, но и переходные процессы, возникающие в первые моменты после замены одного излучения другим. Если подобрать красный и зеленый свет так, что они вызывают при падении на селеновый фотоэлемент одинаковые стационарные токи, то при замене красного излучения на зеленое (и обратно) фототок не остается постоянным (рис. 1,а). При замене красного света на зеленый фототок на некоторое время увеличивается, а при замене зеленого на красный — уменьшается. При других соотношениях мощностей сигналом будет служить уже само изменение установившегося фототока (рис. 1,б). Таким образом, селеновый фотоэлемент при любых соотношениях яркости красного и зеленого излучений посылает сигналы о замене одного из них на другое. Это свойство селенового фотоэлемента позволяет говорить о наличии у него «цветового зрения». Аналогично ведут себя некоторые фотоспротивления. На рис. 2 даны осциллограммы переходных процессов при смене одного цвета на другой в фотоспротивлении ФС-К1.

### Механизм цветового «зрения» полупроводниковых фотоэлементов

На рис. 3 представлены осциллограммы переходных процессов в фотоспротивлении ФС-К1 при включении и выключении света. Рис. 3,а относится к зеленому свету, 3,б — к синему. Яркости излучений те же, что и на рис. 2, т. е. подобраны таким образом, чтобы установившийся ток был одинаковым при зеленом и синем освещении. Мы видим, что стационарный режим гораздо быстрее устанавливается при освещении синим светом, чем зеленым. Таким образом, после замены зеленого света синим наблюдается такой момент, когда «синий» фототок уже возник, а «зеленый» еще не исчез. В результате получается увеличение общего тока, которое мы видим на рис. 2. При смене синего света на зеленый получается обратная картина, т. е. временное уменьшение тока.

В чем же причина разного времени установления фототока, возникающего под влиянием зеленого и синего света? По-видимому, чувствительность к зеленой части спектра (у применявшегося фотоспротивления) обусловлена сенсibiliзирующей примесью. Дополнительное время миграции энергии от возбужденных атомов примеси и может дать задержку в возникновении и исчезновении фототока. Если эта гипотеза верна, то разница в скорости срабатывания на зеленый и синий свет должна относительно уменьшаться при увеличении яркости света («насыщение» примеси). Опыт показывает, что это действительно так.

Если есть одна сенсibiliзирующая примесь и она достаточно однородна, то фотоэлемент должен обладать двумерным, цветовым пространством, при двух таких примесях — трехмерным пространством и т. д.<sup>3</sup>

Опыты по сложению цветов, проведенные по методу, совершенно аналогичному применявшемуся нами при работе с глазами животных [5; 6], показали трехмерность «зрения» фотоспротивления ФС-К1.

Следует отметить, что фотоэлементы и фотоспротивления одного типа, но разных выпусков, могут содержать разные количества примеси (и даже разные примеси) и соответственно отличаться по свойствам. Например, бывшие в нашем распоряжении селеновые фотоэлементы отечественного производства не обладали цветовым «зрением» (не содержали примесей), а фотоэлементы также селеновые, но изготовленные фирмой Lange, имели цветовое «зрение» (рис. 1).

Кадмиевые фотоспротивления ФС-К1 являются трихроматами, а фотоспротивления ФС-К2 (тоже кадмиевые) — «цветослепые». Любопытно, что ФС-К2 «принимает» равенства, установленные для ФС-К1

<sup>3</sup> Это справедливо, если допустить, что сам полупроводник поглощает свет в рассматриваемой части спектра. В прошлом случае одна примесь даст одномерное цветовое пространство, две — двумерное пространство и т. д.



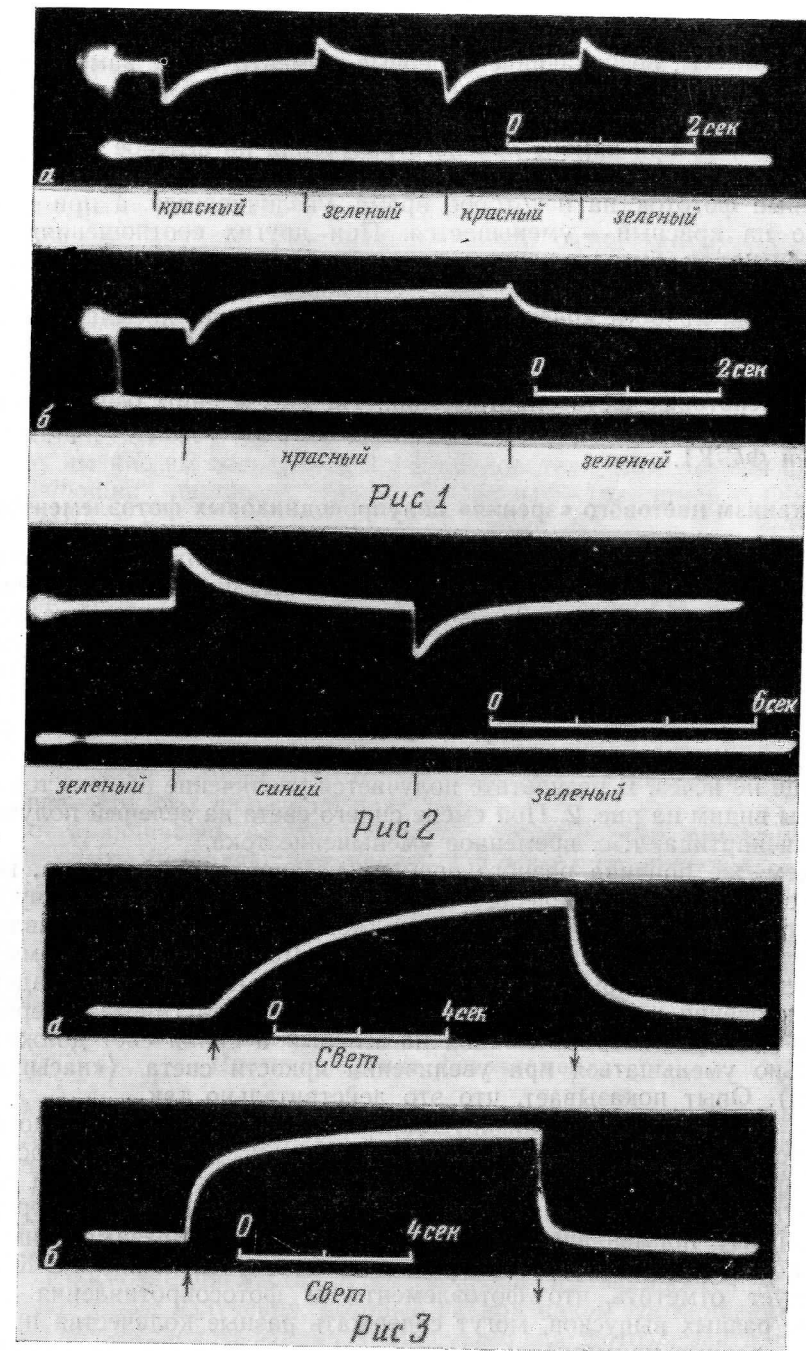


Рис. 1. Фототок селенового фотоэлемента фирмы Lange при смене красного ( $\lambda = 680$  мкм) и зеленого ( $\lambda = 540$  мкм) света. а — яркости излучений подобраны так, чтобы установившиеся фототоки были одинаковы; б — произвольное соотношение яркостей. Нижняя линия на обеих осциллограммах соответствует нулевому фототоку.

Рис. 2. Фототок кадмиевого фотосопротивления ФС-К1 при смене синего ( $\lambda = 480$  мкм) и зеленого ( $\lambda = 530$  мкм) света. Нижняя линия — нулевой фототок.

Рис. 3. Переходные процессы в фотосопротивлении ФС-К1 при включении и выключении света. а — зеленый свет ( $\lambda = 530$  мкм); б — синий свет ( $\lambda = 480$  мкм). Яркости те же, что на рис. 2.

(но не наоборот), т. е. ведет себя так же, как глаз человека колбочкового монохромата по сравнению с глазом нормального трихромата.

### Обсуждение

Цветовое зрение человека и животных во многом напоминает «зрение» полупроводниковых фотоэлементов. Не является ли это следствием одинакового механизма цветового «зрения» в обоих случаях? Эта гипотеза объясняет многие явления, трудно согласуемые с фотохимической теорией. Если допустить, что рецепторы сетчатки — это фотоэлементы, то для объяснения наличия в одной колбочке нескольких приемников уже не нужны дополнительные предположения.

Выше указывалось на несоответствие между чувствительностью сумеречного зрения и концентрацией родопсина в палочках. С точки зрения рассматриваемой гипотезы, родопсин, по-видимому, является сенсibilизатором. Об этом говорит совпадение спектральной чувствительности сумеречного зрения и кривой поглощения родопсина. Чувствительность фотоэлемента может сильно зависеть от малых количеств различных примесей. В частности, очень небольшие концентрации некоторых веществ резко уменьшают чувствительность. Продукты распада родопсина могут именно так влиять на чувствительность. При этом чувствительность палочек на свету будет падать, несмотря на то, что большая часть родопсина не разложилась, так как падение чувствительности вызывается не уменьшением концентрации родопсина, а появлением примесей (продуктов распада).

Мы не делаем пока (за недостатком данных) никаких предположений о конкретном механизме возбуждения нервных элементов сетчатки фототоками. Нетрудно, однако, представить себе возможность существования такого механизма, если вспомнить, насколько адекватным раздражителем для нервных клеток является электрический ток. Имеющиеся данные [11] говорят в пользу изменения на свету электрических потенциалов в рецепторах.

Приведенные выше соображения об аналогии между цветным зрением животных и фотоэлементов могут показаться поверхностными по следующей причине: фотоэлемент посылает сигнал о цвете только в моменты замены одного излучения другим. После того как ток установился, фотоэлемент уже не дает информации о том, свет какого спектрального состава на него падает. Человек же видит цвет предмета сколько угодно долго. Однако, как показали опыты ряда авторов [12; 13], изображение, не подвижное относительно сетчатки, спустя короткое время, перестает быть видимым для человека. Чтобы оно не исчезало, необходимы изменения освещенности на сетчатке, которые в обычных условиях происходят благодаря постоянным движениям глаза. В соответствии с этим электрофизиологические опыты на животных показывают, что сигналы по зрительному нерву проходят также преимущественно после смены излучений. Таким образом, и в этом отношении «цветовое зрение» фотоэлементов скорее напоминает зрение животных, чем отличается от него.

Итак, фотоэлемент, содержащий сенсibilизирующие примеси, дает возможность получать сведения не только об интенсивности света, но в какой-то мере и о его спектральном составе. Это, однако, не значит, что таким способом можно увеличить общий объем получаемой от фотоэлемента информации. Фотоэлемент, содержащий сенсibilизирующие примеси, хотя и дает большую информацию о спектральном составе излучений, но зато дает меньше информации о распределении излучений во времени. Мы получаем одну информацию за счет потери другой. Вполне возможно, что человеку также приходится «расплачиваться» за цветное зрение потерей некоторой информации о быстро протекающих процессах.

## Выводы

1. Животное имеет цветное зрение, если существуют пары излучений, которые ни при каких соотношениях мощностей не являются взаимозаменяемыми для глаза животного. Если применить то же определение понятия «цветное зрение» к фотоэлементам, то оказывается, что некоторые полупроводниковые фотоэлементы и фотосопротивления имеют «цветное зрение». Например, фотосопротивление ФС-К1 является трихроматом.

2. Полихроматизм фотоэлементов вызывается, по-видимому, сенсibiliзирующими примесями. Сигнал при смене излучений возникает из-за запаздывания изменений фототока при поглощении света сенсibiliзатором.

3. Высказывается гипотеза, согласно которой аналогия между свойствами полупроводниковых фотоэлементов и фоторецепторов животных не случайна, а связана со сходством механизма. Эта гипотеза удовлетворительно объясняет ряд явлений, например присутствие в одной колбочке нескольких приемников с разными кривыми спектральной чувствительности, несоответствие между концентрацией родопсина и чувствительностью сумеречного зрения и т. д.

Поступила в редакцию  
7. X. 1958

## ЛИТЕРАТУРА

1. Rushton W. A. H., Campbell F. W., Nature 174, № 4441, 1096, 1954.
2. Campbell F. W., Rushton W. A. H., J. Physiol. 130, № 1, 131, 1955.
3. Смирнов М. С., Докл. АН СССР 103, № 3, 1955.
4. Forbs A., Burleigh S., Science 116, № 3020, 531, 1952.
5. Бонгард М. М., Докл. АН СССР 103, № 2, 1955.
6. Бонгард М. М. и Смирнов М. С., Биофизика 2, № 3, 1957.
7. Frisch K., Zool. Jahrb. Zool., 35, Hf. 1—2, 1—182, 1914.
8. Bauer V., Pflügers Arch. ges. Physiol. 133, S. 7, 1910.
9. Шепелева В. К., Докл. АН СССР 96, № 6, 1954.
10. Шахнович А. Р., Физiol. ж. СССР 43, № 3, 1957.
11. Svaetichin G., Acta physiol. scand. 29, Suppl. 106, 565, 1953.
12. Ditchburn R. W., Fender D. H., Optica acta 2, 3, 1955.
13. Ярбус А. Л., Биофизика 1, № 5, 1956.

## HYPOTHESIS OF THE MECHANISM OF PHOTORECEPTION IN THE RETINA

M. S. SMIRNOV, M. M. BONGARD

1. Animals have colour vision if there are pairs of colours that are not interchangeable for the animal's eye independently of their power ratio. If this definition of colour vision is applied to photoelements, it occurs that some semi-conductor photoelements and photoresistances can be regarded as having colour «vision», for example the photoresistance ФС-К1 is a trichromat.

2. The polychromatism of photoelements is apparently provoked by sensibilizing admixtures. The arising of the signal in response to the change of the radiations is caused by the retarding of the photocurrent alterations owing to the absorption of the light in the sensibilizers.

3. It may be supposed that the analogy between semi-conductor photoelements and the photoreceptors in animals is not accidental, but that it is related to the similarity of their mechanisms. This hypothesis gives a satisfactory explanation of a series of phenomena, for example of the presence of several receptors, with different spectral sensitivity curves, in one cone, of the disproportion between the concentration of rodopsin and the sensitivity of the scotopic vision etc.

Received: 7. X. 1958

## ДВИЖЕНИЕ ЯДЕР ПАЛОЧЕК СЕТЧАТКИ ЛЯГУШКИ И МЕСТО ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЭЛЕКТРОРЕТИНОГРАММЫ

А. Л. БЫЗОВ, И. А. УТИНА

Институт биологической физики АН СССР, Москва

Большое количество исследований посвящено вопросу о том, активность каких структур сетчатки находит свое отражение в электроретинограмме (ЭРГ). Среди всего разнообразия клеточных элементов сетчатки, с этой точки зрения, естественно, выделяют те, которые ориентированы в радиальном направлении и, следовательно, находятся в условиях, наиболее благоприятных для создания разности потенциалов между передней и задней поверхностями сетчатки. К таким структурам относятся фоторецепторы и биполяры. Ганглиозные клетки ориентированы менее однообразно и поэтому они вряд ли могут участвовать в возникновении ЭРГ. Это подтверждается, кроме того, отсутствием изменений ЭРГ при антидромном раздражении зрительного нерва [1], а также рядом других данных.

Более точная локализация источника ЭРГ остается в значительной мере не исследованной. По мнению Гранита [2; 3], в возникновении ЭРГ существенное участие принимают как сами фоторецепторы, так и нервные структуры — биполяры и, возможно, наружный синаптический слой. К близким выводам пришел и Нель [4], исходя из своих опытов с фармакологическим повреждением разных слоев сетчатки. Не останавливаясь здесь на работах, в которых для анализа места возникновения ЭРГ были использованы различные косвенные приемы (действие фармакологических агентов [5—7], пережатие центральной артерии сетчатки [8], развитие ЭРГ в онтогенезе [9; 10] и др.), отметим лишь прямые попытки решить этот вопрос с помощью микроэлектродов, вводимых внутрь сетчатки на разную глубину.

Томита с сотр. [11; 12] в опытах на лягушках наблюдали, что ЭРГ, получаемая при освещении всей сетчатки, претерпевает инверсию на глубине, соответствующей биполярным клеткам. Такой результат, по мнению авторов, свидетельствовал о том, что источник ЭРГ заключен именно в биполярном слое, из которого при локальном освещении регистрировался «фокальный» потенциал, всегда отрицательный по отношению ко второму электроду, где бы он ни помещался. Этот потенциал сохранялся более или менее продолжительное время лишь при низкой температуре (10°).

В опытах Оттосона и Светихина [13; 14] ЭРГ нормальной величины и формы регистрировалась до глубины 150—170 мк от стекловидного тела (если второй электрод на склере) и при дальнейшем погружении микроэлектрода почти скачком исчезала, не претерпевая никакой инверсии. Обратную картину наблюдали при помещении второго электрода в стекловидное тело. Сопоставляя эти данные с промерами толщины слоев сетчатки лягушки на гистологических препаратах, авторы сделали вывод о том, что ЭРГ возникает целиком в рецепторах. Ничего похожего на отрицательный «фокальный» потенциал изнутри сетчатки Оттосон и Светихин не наблюдали.

Существенным недостатком упомянутых работ является неточное определение положения кончика микроэлектрода внутри сетчатки. Даже