

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЕЯ

МЕХАНИЗМЫ ЗРЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1978

ЦВЕТОРАЗЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ ЗРИТЕЛЬНЫХ ПРОЕКЦИЙ ЛЯГУШКИ

О. Ю. Орлов, С. Л. Кондрашев

Не будет преувеличением сказать, что микроэлектродные исследования зрительной проекции лягушки (Lettvin e. a., 1959; Maturana e. a., 1960) открыли новую эпоху в нейрофизиологии зрения. В них впервые было показано, что выделение некоторых достаточно сложных элементов видимого мира осуществляется уже на уровне сетчатки и что ганглиозные клетки могут быть разделены на несколько классов в соответствии с тем, какие зрительные стимулы вызывают их активность. Совершенно исключительное значение в этом отношении имело обнаружение так называемых детекторов пятна (детекторов выпуклого края), не реагирующих ни на какие изменения общего освещения. Явная биологическая целесообразность выполняемой ими операции — обнаружение небольшого темного подвижного объекта — привела к интенсивному исследованию параллелей между свойствами стимулов, оптимальных для детекторов пятна, с одной стороны, и стимулов, запускающих охотничью реакцию лягушек — с другой (Grüsser, Grüsser-Cornehls, 1968; Пигарев, Zenkin, 1970). Так сложилась «детекторная концепция» организации пищевого поведения лягушки, связавшая одну из четко отличимых форм зрительно управляемого поведения животного с активностью одного из столь же четко отличимых типов ганглиозных клеток. Иными словами, был описан нейрофизиологический механизм, ответственный за выделения ключевого стимула при пищевом поведении лягушки.

Дальнейшие нейрофизиологические и нейроанатомические исследования показали, что существуют и иные формы поведения, использующие результаты специали-

зированной обработки зрительного сигнала ганглиозными клетками сетчатки разных типов, и что существует определенная связь между отдельными формами поведения и определенными первичными зрительными центрами (рис. 1).

Все эти факты, составляющие основу нейроэтологии зрения, имеют самое непосредственное отношение к изучению механизмов цветного зрения.

На определенном этапе исследований одним из самых веских доводов за наличие у лягушки цветного

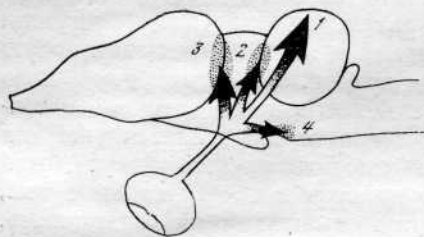


Рис. 1. Схема основных зрительных проекций бесхвостых амфибий

После выхода из сетчатки аксоны ганглиозных клеток, идущие в составе зрительного нерва, достигают нескольких зрительных центров в головном мозге;

- 1 — крыша среднего мозга;
- 2 — претектальное ядро и каудальный дорсальный таламус;
- 3 — ядро Беллончи;
- 4 — сегмент среднего мозга (базальное оптическое ядро)

зрения были результаты, полученные в колориметрических опытах с регистрацией суммарной реакции зрительного нерва (Бонгард, 1955). Вывод о наличии у лягушки цветного зрения был не только вполне убедительным, но и представлялся исчерпывающим, тем более что в опытах с колориметрическим исследованием при отведении реакций одиночных ганглиозных клеток (Бонгард, Смирнов, 1957) все исследованные клетки (они принадлежали к оп — off- и off-типам) обнаружили связь с теми же двумя приемниками (палочками и колбочками), что были выявлены при регистрации суммарной нейрограммы.

Однако с открытием детекторов пятна и других типов ганглиозных клеток, реагирующих только на подвижные объекты или стимулы специальной формы¹, стало очевидным, что в зрительной системе могут существовать такие элементы, о цветоразличительных

¹ Напомним, что детекторы пятна могут давать длительный разряд на остановленное пятно и реагировать на включение и выключение све-

свойствах которых ничего нельзя было узнать в обычном опыте колориметрии замещения: если они не реагируют на включение и выключение света, то они, очевидно, никак не реагируют и в ответ на смену диффузных излучений разного спектрального состава.

Таким образом, с возникновением детекторной концепции проблема цветного зрения приобрела новый аспект. Прежде всего само разнообразие функциональных типов ганглиозных клеток заставляет более детально изучить их цветоразличительные особенности. При этом заранее можно допустить, что в пределах зрительной системы одного и того же животного могут иметься такие типы ганглиозных клеток, такие проекционные пути и первичные центры, которые специализированы для передачи и переработки информации о цвете, другие же могут быть в разной степени пригодны для такой задачи, вплоть до полного отсутствия этой способности (Орлов, 1970, 1974). Если в соответствии с детекторной концепцией разные формы поведения обслуживаются специализированными типами детекторов, то следует допустить парадоксальную на первый взгляд возможность, что одно и то же животное в одних ситуациях может обнаруживать способность различать цвета, тогда как в иных формах поведения окажется цветослепым, если обслуживающие их детекторы лишены цветного зрения.

Добавим, что интерес к детализации сведений о цветоразличительных характеристиках разных проекций амфибий увеличился в последнее время в связи с тем, что в брачном поведении самцов травяной лягушки и серой жабы было обнаружено четкое предпочтение моделей самки определенных окрасок (Орлов, Кондрашев, 1971; Гнибкин, Кондрашев, 1974; Кондрашев и др., 1976).

Таким образом, выявилась еще одна форма зрительно управляемого поведения бесхвостых амфибий, притом связанная с цветоразличением. Демонстрируемая серыми жабами константность восприятия ок-

тового пятна, помещенного в центр рецептивного поля; directionально-чувствительные клетки сетчатки рыб дают длящийся разряд лишь при определенной ориентации границы светлого и темного поля в рецептивном поле клетки.

раски моделей ставит вопросы, касающиеся физиологических механизмов, ее предопределяющих, и в первую очередь — выяснения структур, связанных с обработкой сигналов о цвете.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проведена на 22 травяных лягушках (*Rana temporaria*) и 5 озерных лягушках (*Rana ridibunda*). Фрагментарные опыты выполнены также на 4 зеленых жабах (*Bufo viridis*) и 2 серых жабах (*Bufo bufo*). Обездвиженных d-тубокурарином животных закрепляли на подставке и вскрывали череп с дорсальной стороны, получая доступ к среднему и промежуточному мозгу.

Импульсную активность регистрировали с помощью платинированных микроэлектродов по Джестеленду, подводимых к зрительным центрам с помощью микроманипулятора под визуальным контролем. Принадлежность регистрируемых ответов к тем или иным типам клеток определяли по совокупности реакций на определенные критические тесты: включение — выключение диффузного света, движение широкой границы раздела черного и белого полей, движение темного и светлого пятна, контрастного к фону.

В своей классификации ганглиозных клеток сетчатки мы находим больше всего соответствия тому разделению типов, которое дают Ройтер и соавторы (Reuter, Virtanen, 1972; Bäckström, Reuter, 1975), и выделяем четыре типа тектальных зрительных волокон: 1) детекторы медленно движущегося контраста, 2) детекторы пятна, 3) оп — off-волокна, 4) off-волокна. Регистрируемую из ядра Беллончи импульсную активность оп-волокон мы не подразделяли на типы по скорости залпов (Фунтиков, Борейша, 1975).

Способность тех или иных нервных элементов различать цвета исследовали колориметрическим методом. О наличии такой способности судили по невозможности уравнивать разные цвета путем подбора их интенсивности; возможность такого уравнивания свидетельствует об отсутствии цветоразличения. При этом во всех случаях в качестве критерия визуального равенства использовали факт отсутствия электрической реакции в

ответ на их смену, наличие же реакции на смену служило критерием различимости сравниваемых излучений.

Методика колориметрии замещения описана в нескольких работах (Бонгард, 1955; Бонгард, Смирнов, 1959). Мы использовали колориметр замещения, аналогичный описанному в этих работах. Сконструированный на базе монохроматора УМ-2, этот прибор позволяет выделять из спектра отдельные узкие полосы в диапазоне 400—750 нм или их комбинации и производить их мгновенную смену во времени. Интенсивность каждого из сравниваемых таким способом излучений может меняться независимыми заслонками. На выходе прибора стоит светосмесительный шарик, исключающий влияние смены направлений световых пучков при смене излучений. Выходное отверстие светосмесительного шарика при изучении одиночных элементов помещали в центр рецептивного поля путем соответствующего размещения подставки с лягушкой или же с помощью зеркала.

Учитывая специальные свойства некоторых типов детекторов и нейронов мозга лягушки, мы использовали несколько вариантов колориметрического эксперимента, что позволяло применить в каждом случае наиболее адекватный способ стимуляции. Поскольку не все зрительные нейроны реагируют на смену излучений во времени, особенно на смену диффузного освещения, мы использовали подвижные цветные стимулы. Простейшим по своему исполнению является так называемый *бумажный колориметр*, представляющий собой сочетание контрастных по цвету пятен с фоном (например, зеленое или красное пятно на красном или зеленом фоне), широкие границы полей разного цвета или решетку из чередующихся цветных полос двух цветов. Аккуратная состыковка участков разного цвета достигалась тем, что соприкасающиеся участки вырезались бритвой из наложенных друг на друга двух листов цветной бумаги разных цветов. Такие стимулы уже использовались нами ранее (Максимова и др., 1971; Орлов, 1974).

В ходе опыта границу цветных полей или пятно помещали в поле зрения изучаемого элемента и стремились выяснить, можно ли уравнивать сравниваемые цвета

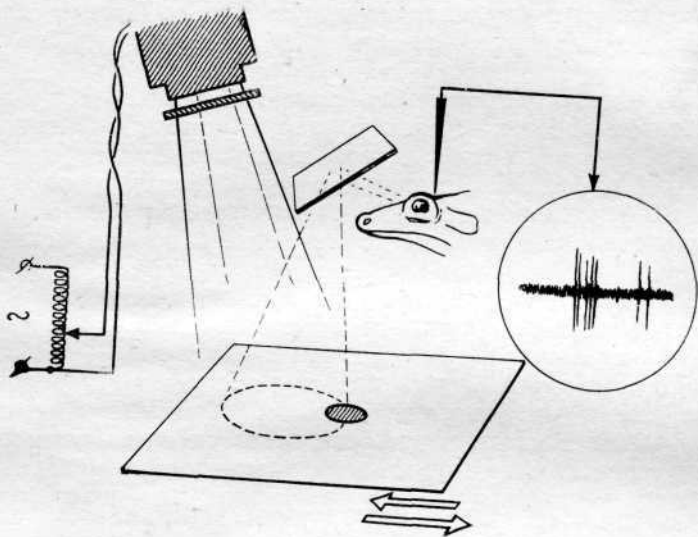


Рис. 2. Схема бумажного колориметра

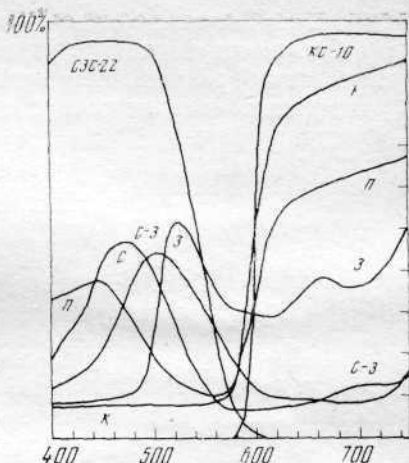
В поле зрения исследуемого нейрона движется оформленный цветной стимул — границы двух цветных полей или цветное пятно на контрастном по цвету фоне. Для изменения их относительной яркости используется дополнительная цветная подсветка от регулируемого источника со светофильтром (слева)

подбором их интенсивностей. Для того чтобы варьировать интенсивность световых потоков, отражаемых каждым цветом независимо, применяли дополнительные источники цветного освещения регулируемой мощности. Поскольку все цветные бумаги обладают не идеально селективным отражением, например, красная бумага отражает некоторую долю падающих на нее зеленых и синих лучей, такой способ не дает возможности совершенно независимо менять яркость каждого из сравниваемых цветов. Однако в большинстве случаев задача состоит в том, чтобы подбирать цветовые равенства, имея возможность менять соотношения яркости цветов.

В частности, такое изменение легко достигается при наличии некоторого фоновое освещения в экспериментальной камере и дополнительной подсветки лишь одного цвета, например красного либо зеленого, варьи-

Рис. 3. Кривые пропускания цветных светофильтров (СЗС22 и КС10) и кривые отражения цветных бумаг, использованных в опыте с бумажным колориметром

Обозначения бумаг: П — пурпурная; С — синяя; С-З — сине-зеленая; З — зеленая; К — красная. По оси абсцисс — длина волны света, нм; по оси ординат — пропускание и отражение, %



руемого по интенсивности (рис. 2). Кривые отражения использованных нами цветных бумаг и светофильтров приведены на рис. 3. Диапазон интенсивностей подсветки и уровень исходного освещения (от обычной лампы накаливания, направленной в белый потолок) были таковы, что по субъективной оценке экспериментаторов красное пятно на синем или зеленом фоне выглядело при красной подсветке как белое пятно на почти черном фоне, а при сине-зеленом дополнительном освещении (с фильтром СЗС 22) — как черное пятно на почти белом фоне (при максимальных яркостях цветных подсветок).

Другой вариант подвижного цветного стимула представляет собой ровный белый экран с отверстием, за которым находится выходной зрачок светосмесительного шарика колориметра замещения. Экран равномерно освещали красным светом постоянной интенсивности от дополнительного осветителя со светофильтром КС 10. В светосмесительный шарик подавали монохроматические излучения регулируемой интенсивности. С помощью поворачиваемого на оси зеркала изображение стимула можно перемещать в поле зрения исследуемого элемента. Таким образом, по сетчатке двигалось изображение цветного пятна диаметром 1—3° на цветном фоне фиксированной интенсивности. В этой ситуа-

ции стремились добиться колориметрического равенства, т. е. отсутствия реакций на *перемещение* стимула путем подбора интенсивности того или иного монохроматического излучения при неизменной интенсивности освещения фона.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Прямые проекции из сетчатки в тектум и ядро Беллончи

Волокна оп — off- и off-типов. При работе с бумажным колориметром никаким подбором интенсивности цветной подсветки (добавкой сине-зеленого или красного освещения) не удастся добиться полного уравнивания красного с синим или зеленым, т. е. полного отсутствия реакции на перемещение в поле зрения элементов этих типов границ красного с зеленым или синим, а также цветных пятен диаметром $1-5^\circ$ (как для красного пятна на синем или зеленом фоне, так и при обратном варианте расположения цветов). При наличии исходного освещения стимула рассеянным светом лампы накаливания всякая дополнительная подсветка красным (через светофильтр КС 10) только увеличивает заметность границ и пятна; дополнительная подсветка сине-зеленым в некотором диапазоне интенсивностей дает заметное уменьшение реакции на предъявляемый стимул, но увеличение ее интенсивности за пределы этого диапазона вновь приводит к повышению различаемости сравниваемых цветов. Оптимальная подсветка, подобранная, скажем, для красного пятна на зеленом фоне, была оптимальной и для обратного цветового сочетания; ее выключение сразу восстанавливало исходную величину ответа, а ее включение сразу приводило к минимальной заметности стимула.

Таким образом, для этих двух типов ганглиозных клеток, соответствующих классам 3 и 4, по Матурана (Maturana e. a., 1960), и имеющих сходные свойства у многих бесхвостых амфибий, цвета, например, красного и зеленого, красного и синего полей не могут быть уравнены (сделаны неотличимыми) никаким подбором их интенсивностей. Следовательно, детекторы оп — off- и

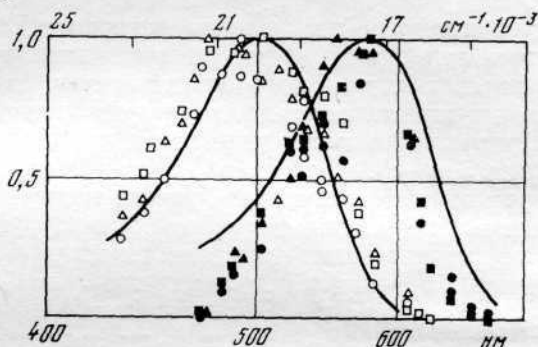


Рис. 4. Спектральные характеристики приемников, определяющих цветоразличение оп — off- и off-элементов

Экспериментальные точки — результаты колориметрических экспериментов методом замещения цветов во времени. Кривые — спектры поглощения палочкового ($\lambda_{\text{макс}} 502 \text{ нм}$) и колбочкового ($\lambda_{\text{макс}} 575 \text{ нм}$) пигментов (Liebman, Entine, 1968). По оси абсцисс — длина волны и волновые числа сверху; по оси ординат — относительная спектральная чувствительность

off-типов способны различать цвета и связаны в своей работе более чем с одним приемником. Этот результат полностью согласуется с данными колориметрического опыта, выполненного методом колориметрии замещения (Бонгард, Смирнов, 1957; Кондрашев, Орлов, 1975б), которые показывают связь этих двух типов элементов с двумя приемниками: колбочками, имеющими максимум спектральной чувствительности около 570 нм, и обычными («розовыми») палочками с максимумом около 500 нм (рис. 4).

Детекторы пятна. В опытах с бумажным колориметром детекторы пятна ведут себя как цветнослепые элементы: если контрастное по цвету пятно отличимо для этих элементов при исходном освещении, то дополнительной цветной подсветкой всегда удастся сделать его неотличимым от фона. Это подтверждает полученные ранее предварительные результаты (Орлов, 1970, 1974). Существенно, что интенсивность необходимой для уравнивания цветов подсветки не зависит от того, какой из двух цветов образует фон, а какой — пятно: условия подсветки для обоих вариантов стимула совпадают (но различны для разных пар цветов).

Следует отметить, что условия равенства для детекторов пятна приходится на тот диапазон интенсивностей цветной подсветки, при котором детекторы on — off- и off-типов, а также детекторы медленно движущегося контраста обнаруживают наихудшее различие данной пары цветов (рис. 5, $a-g$).

Интересно, что по визуальной оценке экспериментатора зеленое и синее пятна на красном фоне при исходном освещении выглядят заметно более темными, чем красный фон даже при отведении линии взора на 5° . Те же пятна, подсвеченные сине-зеленым дополнительным светом до полной неотличимости их для детекторов пятна, выглядят светлыми и при центральном взоре. Это наблюдение само по себе уже говорит о том, что спектральная чувствительность аппарата, для которого происходит уравнивание цветов, имеет максимум в более длинноволновой части спектра, нежели кривая видности для колбочкового аппарата человека (т. е. краснее 560 нм).

Уровень освещенности в этих опытах (порядка $10-20\text{ лк}$ при исходном освещении) был вполне достаточен, чтобы не только хорошо видеть все цвета, но и наблюдать картины одновременного и последовательного контраста. Уравнивание цветов для детекторов пятна достигалось при средних значениях интенсивности подсветки, и дальнейшее увеличение ее, повышавшее относительную светлоту зеленого или синего полей (пятна либо фона), приводило к появлению сигнала на движение стимула. Иначе говоря, используемый диапазон интенсивностей подсветки позволял исходно более темное пятно сделать не только равным с фоном, но и более светлым; и вместе с тем это служило критерием того, что детекторы пятна действительно уравнивают цвета в определенном диапазоне подсветок (т. е. дело не в том, что они вообще не видят светлого пятна и потому не реагируют на его движение; в этом случае стимул с обратным расположением цветов должен был бы выглядеть как темное пятно на светлом фоне).

Возможность уравнивания цвета пятна с фоном позволяет измерить спектральную чувствительность того аппарата, который стоит на входе детекторов пятна, если в качестве одного из полей (пятна или фона) использовать монохроматические излучения регулируемой интенсивности. В опыте с подвижным спектральным пятном,

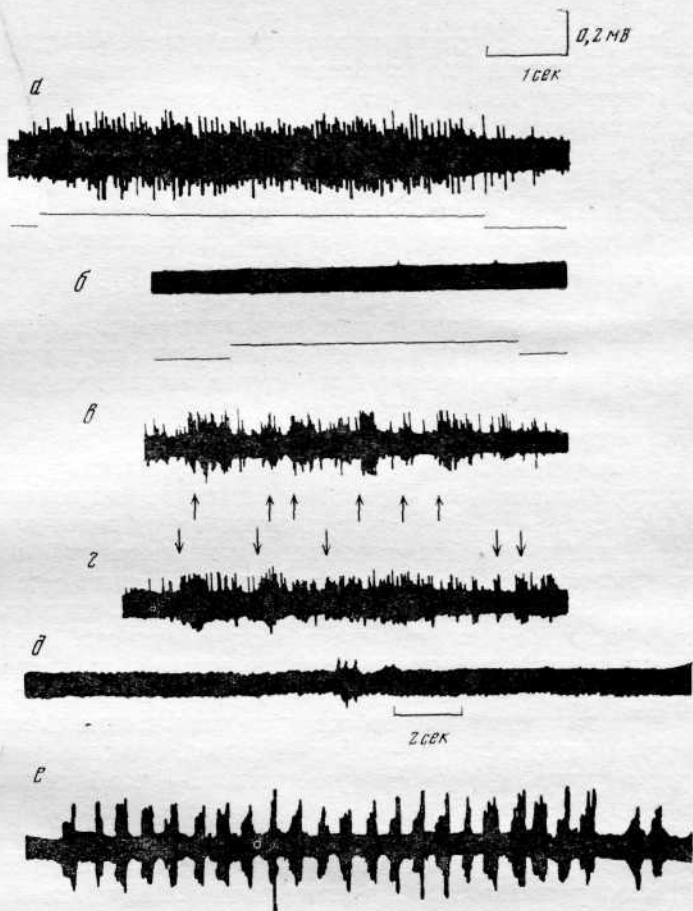


Рис. 5. Исследование цветоразличения с помощью бумажного колориметра

а — реакция детекторов пятна на плавное движение красного пятна на зеленом фоне при общем освещении; *б* — при дополнительном зеленом подсвете достигнуто отсутствие реакции на перемещение того же стимула; *в* — реакция детекторов медленно движущегося контраста на периодические быстрые движения красного пятна на зеленом фоне (начало каждого движения указано стрелкой) при общем освещении; *г* — наихудшая реакция детекторов медленно движущегося контраста в условиях дополнительного зеленого подсвета. Условия общего освещения и подсвета точно такие же, как и в предыдущем случае; *д*, *е* — демонстрация различий цветоразличительных свойств волокон тектальной и дисинцефальной проекций. В обоих случаях предъявляется один и тот же стимул — граница пурпурного и зеленого полей, которая периодически, один раз в секунду, пересекает рецептивное поле то вперед, то назад. Условия освещения одинаковы; *д* — отсутствие реакции у волокон on — off- и off-типа из тектума; *е* — реакция волокон on-типа из ядра Беллончи на смену цветов

перемещаемым с помощью зеркала в поле зрения одиночного элемента по красному фону (белый экран, освещенный через светофильтр КС 10), можно определить спектральную чувствительность детекторов пятна. Цветовые равенства, полученные для красного (660 нм), желтого (570 нм), зеленого (530 нм) и синего (440 нм) спектральных излучений, показывают, что спектральная чувствительность детекторов пятна соответствует колбочковому приемнику (рис. 6, А).

Как известно, детекторы пятна, будучи особенно чувствительными к движению в их рецептивном поле темных объектов с большой кривизной (пятна, угла фигуры, торца узкой полосы), хорошо реагируют на включение — выключение света, если стимул представляет собой оформленное пятно размером с центр рецептивного поля (Gaze, Jacobson, 1963a). Это обстоятельство позволяет проводить опыты методом колориметрии замещения (т. е. путем замены цветов во времени) и на детекторах пятна. Однако в таких условиях, как правило, оказывается невозможным уравнивать, например, красный с зеленым или синим: при любом соотношении их интенсивностей замена цветов вызывает залп импульсов. Таким образом, в этих условиях детекторы пятна обнаруживают связь более чем с одним приемником. Вместе с тем они хорошо принимают те же дихроматические равенства, что и элементы оп — off- и off-типов, что свидетельствует о связи их с двумя приемниками — колбочковым и палочковым (рис. 6, Б).

Детекторы медленно движущегося контраста. Нам не удалось провести детального изучения цветоразличения у этого типа элементов, соответствующего классу 1, по Матурана и соавторам, в условиях одиночного отведения. Однако при регистрации их суммарной активности опыты с бумажным колориметром показали, что они способны различать цвета. При использовании тех же цветных стимулов, которые применялись в опытах с оп — off- и off-элементами, детекторы медленно движущегося контраста не уравнивают красный и зеленый (синий) ни при каких дополнительных засветках, но для них также наблюдается определенный диапазон интенсивностей подсветки, заметно уменьшающей различимость границ цветного поля на цветном фоне. Различимость сравниваемых цветов также растет при отклонении интенсив-

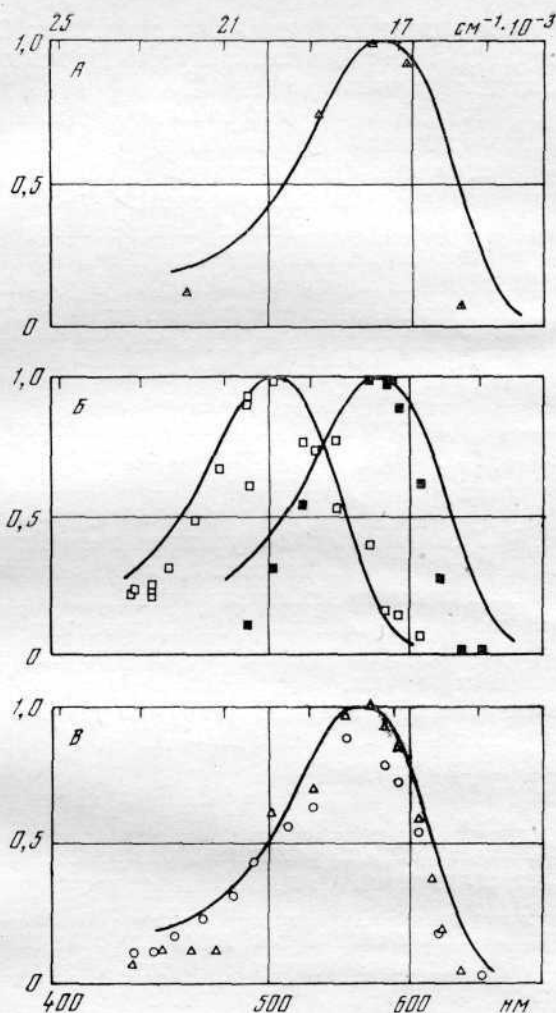


Рис. 6. Спектральные характеристики приемников, определяющих цветоразличение детекторов пятна лягушки

А — колориметрический эксперимент с подвижным зеркалом (объяснение в тексте);

Б — результат обычной колориметрии при замещении цветов во времени;

В — случай отклонения от обычной спектральной характеристики.

Условные обозначения те же, что на рис. 4

ности цветной подсветки (опять-таки с помощью СЗС-22) в обе стороны; всякая подсветка красным только увеличивает исходный уровень реакции.

Случаи отклонения свойств описанных типов элементов. В нескольких случаях мы наблюдали отклонения свойств упомянутых типов элементов от описанных. Так, в ряде случаев мы наблюдали элементы on-off и off-типов, лишенные цветоразличения. При тестировании бумажным колориметром они равняли цвета при том же уровне сине-зеленой подсветки, который требовался для уравнивания этих же цветов для детекторов пятна. При тестировании в колориметре замещения оказывалось, что их спектральная характеристика определялась активностью одних лишь колбочек. Колориметрический опыт с замещением цветов на детекторах пятна, проводимый попеременно с предыдущими типами элементов, показывал, что детекторы пятна тоже оказывались связанными лишь с одним колбочковым приемником у этих животных (рис. 6, В). В некоторых случаях по прошествии времени оказывалось, что активность палочек как самостоятельно работающего приемника восстановилась. Поэтому мы склонны трактовать такие отклонения как результат временного или длительного нарушения нормального состояния лягушки.

В опытах с серой и зеленой жабой мы не обнаружили заметных отличий в свойствах on — off- и off-элементов от описанного для лягушки.

Волокна on-типа нейропиля Беллончи. Этот тип волокон, исследованный впервые Мунтцем (Muntz, 1962), обнаруживает хорошо выраженные различия залпа импульсов на включение света в зависимости от цвета освещения: реакция на включение красного представляет собой короткий залп импульсов, на включение синего наблюдается длительный разряд, нередко с характерной ритмикой. Не исключено, что именно их активностью определяются аналогичные различия в суммарной нейрограмме зрительного нерва лягушки в ответ на цветные стимулы (Орлов, 1961). Изучение этого типа волокон, наиболее явно связанного с передачей сигналов о цвете, представляет особый интерес.

При работе с бумажным колориметром элементы этого типа различали комбинации красных и зеленых, красных и синих цветов, представленные как в виде границ

цветных полей, так и в виде контрастных сочетаний пятна с фоном, при любых подсветках как красного, так и сине-зеленого освещения. Те цветные подсветки, которые приводили к заметному уменьшению видимости границ цветных полей для элементов оп — off- и off-типов, не давали аналогичного эффекта для оп-волокон. Скорее наоборот, всякая добавка, сближавшая цвета для тектальных волокон, только увеличивала различимость цветов для оп-волокон. Наиболее близкими по цвету для них оказались пурпурная и сине-зеленая бумаги, практически неразличимые для них уже при исходном освещении лампой накаливания, т. е. без всякой цветной подсветки (см. рис. 5, д, е).

Возможность уравнивания пурпурного и сине-зеленого цветов служит аргументом в пользу утверждения, что при тестировании цветными подвижными стимулами оп-волокна проявляют дихроматическое цветоразличение (четким доказательством этого мог бы служить только опыт с подвижными спектральными стимулами). Различия условий, при которых эти цвета уравниваются для оп — off- и off-волокон, с одной стороны, и для оп-волокон — с другой, заставляют предполагать работу иного сочетания двух приемников на входе этих элементов, нежели то, что наблюдается у тектальных волокон. При работе с колориметром замещения волокна оп-типа не принимают дихроматических равенств, т. е. ведут себя не как дихроматически различающая цвета система: никаким подбором соотношения двух основных цветов не удастся получить смеси, неотличимой для них от промежуточного по положению в спектре монохроматического излучения.

В связи со значительной технической сложностью проведения колориметрического опыта с тремя базисными цветами мы не получали трехмерных цветовых равенств для этих элементов и ограничились опытами, направленными на выключение одного из приемников (розовых палочек с максимумом около 500 нм) путем избирательной цветовой адаптации. Оказалось, что это удается уже при умеренном освещении окружающего выходной зрачок светосмесительного шарика белого экрана через оранжевый светофильтр ОС 13. Даже несмотря на то, что этот фоновый подсчет неизбежно адаптирует красночувствительный приемник (колбочки с максимумом около 560—570 нм) оп-волокна хорошо прини-

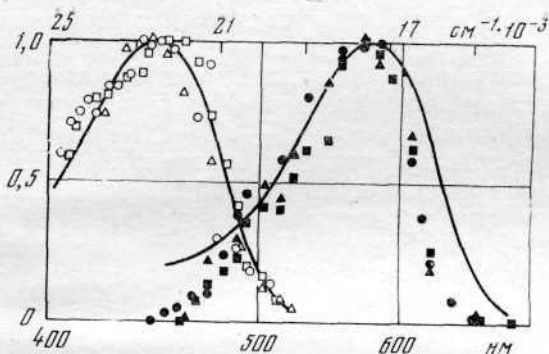


Рис. 7. Спектральные характеристики приемников, определяющих цветоразличение оп-волокон и нейронов из ядра Беллончи

Кривая слева — спектр поглощения пигмента зеленых палочек ($\lambda_{\text{макс}} 432$ нм, по Liebman, Entine, 1968).

Условные обозначения те же, что на рис. 4.

мают в таких условиях дихроматические равенства. При таком подсвете фона удастся определить спектральные характеристики двух приемников (рис. 7), с максимумами около 570 нм (колбочковый) и 435 нм (синечувствительные зеленые палочки). Процесс цветовой адаптации носит обратимый характер, и спустя 10—15 сек после выключения адаптирующего света волокна уже не принимают дихроматических равенств, полученных при адаптации к оранжевому свету.

Ипсилатеральная проекция в тектуме

В роstralной части тектума, соответствующей бинокулярно воспринимаемой области внешнего пространства, регистрируется постсинаптическая активность зрительных элементов, возбуждаемых стимулами, предъявляемыми ипсилатеральному глазу (Gaze, Jacobson, 1963a; Gaze, Keating, 1970). Эти элементы регистрируются на двух уровнях: поверхностные — на уровне детекторов пятна, и глубокие — на уровне off-элементов. Постсинаптическая природа ипси-элементов и их связь с контралатеральной прямой проекцией в тектум легко выявляются при локальной аппликации ГАМК, однако

вопрос о том, какие типы зрительных волокон образуют вход транстектальных ипси-элементов, до последнего времени остается неясным. Исследование цветоразличительных свойств этих элементов послужило нам удобным инструментом для выяснения этих связей.

Поверхностные ипси-элементы обнаруживают ряд черт, указывающих на их тесную связь с детекторами пятна: они дают весьма интенсивный длящийся разряд при остановке пятна в их рецептивном поле; они, как и детекторы пятна, не реагируют на включение и выключение диффузного освещения. Столь же сходными оказались и их цветоразличительные характеристики: они не реагируют на движение цветного пятна, уравненного с помощью цветной подсветки для детекторов пятна (но различимых в то же время для оп — off- и off-волокон).

Глубокие ипси-элементы во многом схожи с детекторами оп — off- и off-типов. Цветовые равенства для них требуют тех же условий, и при различимости цветов для зрительных волокон этих типов глубокие ипси-элементы тоже видят предъявляемые границы цветов.

Таким образом, полученные данные дают независимые аргументы в пользу связи поверхностных ипси-элементов с детекторами пятна, а глубоких — с волокнами оп — off-, а возможно, и off-типов. Это вполне согласуется с электрофизиологическими данными, полученными в ходе регенерации тектальных проекций после перерезки зрительного нерва лягушки (см. статью Мантейфеля и др. в наст. сб.).

Нейроны каудального дорсального таламуса

Мы пытались подойти к решению вопроса о цветоразличении для нейронов двух типов, наиболее часто встречаемых в каудальном дорсальном таламусе (Бастаков, 1971; Орлов, 1974). Эти нейроны, вполне заслуживающие названия «нейроны внимания», имеют рецептивные поля, охватывающие поля зрения обоих глаз, и реагируют залпом импульсов на движение объекта в любом месте, видимом хотя бы одним глазом. Однако для того чтобы вызвать их ответ, объект должен некоторое время совершать небольшие перемещения на этом месте. Образно говоря, необходимо «привлечь внимание» этих нейронов к определенному объекту, чтобы его движения вызывали

реакцию. Элементы с такими свойствами очень близки к нейронам из тектума лягушки, описанным под этим же названием Матурана и соавторами (Maturana e. a., 1960).

Отличие между двумя типами нейронов состоит в том, что одни из них реагируют сильнее всего на небольшие, но резкие смещения объекта с интервалами 2—3 сек (I тип), тогда как другие дают максимальный ответ на очень медленное (около 2° в 1 сек) плавное движение (II тип). Оба типа не реагируют на изменения общего характера освещения и отвечают на движение пятна.

Основная трудность изучения цветоразличения у нейронов внимания состоит в том, что все они практически не реагируют на движение светлого пятна по темному фону или на продвижение границы светлого и темного участков с «отступанием» темного. Поэтому при работе с бумажным колориметром цветное пятно любого цвета можно сделать «невидимым» для этих нейронов избыточной подсветкой. Это, однако, не означает уравнивания данной пары цветов, что обнаруживается при обратном пространственном расположении тех же цветов, когда слишком светлым оказывается фон. В опытах с бумажным колориметром по крайней мере у части нейронов внимания каждого типа обнаружили способность различать цветное пятно или границу полей при любой интенсивности подсветки любого цвета. Отсутствие более детальных сведений не позволяет связывать работу этих элементов с каким-либо типом зрительных волокон вполне определенно; отсутствие ответов на диффузные засветы позволяет лишь предположить, что они связаны с детекторами медленно движущегося контраста.

Нейроны добавочной зрительной системы

Характерным свойством этих нейронов является наличие дирекциональной избирательности — зависимость величины ответа от направления движения в зрительном поле (Кондрашов, Орлов, 1976а, б). Эти элементы не отвечают на общие изменения освещенности, и оптимальным стимулом для них служит движение в предпочтительном направлении насыщенного контрастными деталями стимула больших угловых размеров (например, белого полотна в черный горошек, или черно-белой решетки), предъявляемого при небольшой освещенности (до

1 лк). Последнее обстоятельство — низкий уровень нормальной для них освещенности — сильно затрудняет опыт с бумажным колориметром: даже при использовании черно-белой решетки из чередующихся полос шириной порядка $2-5^\circ$ наблюдается заметное ослабление ответа при включении цветной подсветки весьма незначительных интенсивностей. Поэтому использованный нами подвижный цветной стимул — чередующиеся красные и синие полосы — в большинстве случаев оказывалось возможным сделать невидимым в очень широком диапазоне интенсивностей сине-зеленой подсветки, даже когда на глаз экспериментатора такой стимул воспринимался как очень контрастная черно-белая решетка при цветном освещении. Лишь для нескольких нейронов чередующиеся красные и синие полосы оставались отличимыми при всех испробованных интенсивностях красного и сине-зеленого освещения, т. е. обнаружили отчетливую способность видеть границы цветных полей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Отличия цветоразличительных свойств зрительных элементов разных типов. Результаты исследования способности разных типов ганглиозных клеток и нейронов зрительных центров различать цвета подтверждают, что эти элементы могут значительно отличаться по своим свойствам.

Так, *детекторы пятна*, совершенно не реагирующие ни на какие изменения диффузного освещения, не видят и смены цветов при таком же диффузном характере освещения. При тестировании оформленными подвижными объектами они не реагируют ни на какие широкие границы и потому не видят границ широких цветных полей. Отсутствие цветоразличения у детекторов пятна в этих двух ситуациях достаточно естественно. Однако и подвижные контрастные по цвету пятна (т. е. цветные стимулы, наиболее близкие к тому, что адекватно общепризнанной функции детекторов пятна) также могут быть сделаны полностью неотличимыми от фона при соответствующем соотношении светлоты пятна и фона. Таким образом, и в этой ситуации детекторы пятна ведут себя как полностью лишенные способности различать цвета, в то время как другие типы тектальных волокон видят

гать, что дихроматическое цветоразличение при предъявлении оформленных стимулов определяется той же парой приемников, которая работает при умеренной адаптации к оранжевому свету — колбочками и зелеными палочками. Этот тип элементов отчетливо «светолюбив»: при освещении ниже 10 лк различение цветов ухудшается.

Цветоразличение при разных способах тестирования. По крайней мере для двух типов элементов (для детекторов пятна и волокон) наши выводы о том, какие приемники стоят на входе этих элементов, оказываются разными в зависимости от способа тестирования. Для детекторов пятна расхождения результатов, полученных при колориметрии замещением и с бумажным колориметром, особенно отчетливы и носят характер прямого противоречия: действительно, опыт с бумажным колориметром приводит к четкому выводу, что детекторы пятна цветнослепы, но те же волокна в опыте с колориметром замещения столь же отчетливо проявляют способность цветоразличения. Волокна оп-типа ведут себя как дихроматические в опытах с бумажным колориметром, но не принимают никаких дихроматических равенств в опыте с колориметром замещения (при достаточно далеких сравниваемых цветах). Такая противоречивость выводов невольно вызывает сомнения в достоверности тех данных, которые содержат меньше сведений об исследуемом объекте.

Прежде всего может возникнуть подозрение, что в бумажном колориметре были использованы недостаточно насыщенные по окраске бумаги и что вывод об отсутствии цветоразличения в этой ситуации объясняется просто недостаточным их цветовым различием. Действительно, кривые отражения окрашенных предметов редко бывают столь же селективными, как и кривые пропускания светофильтров: красная бумага всегда что-то отражает также и в коротковолновой части спектра и, наоборот, зеленая — в красной. Тем не менее по субъективной оценке использованные нами цветные бумаги, особенно красная и синяя, имели весьма насыщенную окраску. И использованные для цветных подсветок светофильтры имеют весьма незначительно перекрывающиеся кривые пропускания. Следовательно, каждая из дополнительных цветных подсветок увеличивает различия по цвету сравниваемых полей. Поэтому можно отметить, что уравни-

вание пятна с фоном происходило в условиях, повышающих исходные цветовые различия.

Наконец, в опытах с перемещаемым с помощью зеркала изображением выходного зрачка светосмесительного шарика использовались монохроматические излучения и достаточно насыщенный свет от источника с фильтром КС 10 для постоянного освещения окружающего фона. Результат этих опытов, не дающих оснований для сомнений относительно насыщенности цветов, аналогичен результату, полученному с бумажным колориметром: детекторы пятна уравнивают цвета во всем диапазоне от синих (440 нм) до красных (660 нм). Примечательно, что кривая спектральной чувствительности детекторов пятна, полученная при красном фоновом освещении, которое могло бы только подчеркнуть вклад более коротковолновых приемников, оказывается совпадающей с кривой спектральной чувствительности колбочек.

Сопоставление результатов, получаемых при попеременном отведении реакций детекторов пятна и оп — off-и off-элементов на одном и том же животном, убеждает нас в том, что отсутствие цветоразличения у детекторов пятна при предъявлении цветных подвижных стимулов отражает некоторую существенную функциональную особенность этих элементов, а не недостаток примененной методики. Иными словами, мы полагаем, что отсутствие цветоразличения у детекторов пятна в опытах с бумажным колориметром противоречит его наличию в опыте с колориметром замещения не больше, чем способность тех же детекторов пятна видеть включение — выключение небольшого пятна противоречит полному отсутствию реакции на диффузный засвет.

Вероятно, перестройка цветоразличительных свойств детекторов пятна и оп-волокон при разных условиях стимуляции получит свое объяснение, когда достаточно подробно будут изучены процессы взаимодействия сигналов с центра и периферии рецептивного поля для каждого из приемников в отдельности и взаимодействие сигналов от разных приемников между собой в динамическом режиме, в частности, при движущихся цветных стимулах. В настоящее время имеется некоторый разрыв между исследованиями динамического взаимодействия в рецептивном поле, проводимыми, как правило, с белыми засветками, с одной стороны, и пониманием того, какие

приемники (типы фоторецепторов с разной спектральной чувствительностью) участвуют в наблюдаемых процессах — с другой (Reuter, Virtanen, 1972; Bäckström, Reuter, 1975).

Следует специально подчеркнуть, что для описания цветоразличительных способностей того или иного элемента надо указать число одновременно (совместно) работающих приемников, сигналы от которых достигают этого элемента, не смешиваясь (сигналы должны быть невзаимозаменяемыми). Поэтому недостаточно обнаружить связь данного элемента с несколькими приемниками в каких бы то ни было условиях, нужно убедиться, что в тех или иных условиях какие-то из них достигают исследуемого элемента одновременно и не смешиваясь полностью. Казалось бы, серия фундаментальных работ Ройтера с сотрудниками (Reuter, 1969; Reuter, Virtanen, 1972; Bäckström, Reuter, 1975) содержит исчерпывающие сведения о вкладе каждого из приемников лягушки в ответную реакцию многих исследованных типов ганглиозных клеток. Основной вывод этих работ состоит в том, что все типы ганглиозных клеток получают сигналы от всех трех приемников.

Однако эти исследования выполнены методом различных порогов при нескольких фиксированных условиях, специально направленных на то, чтобы выявить работу каждого из приемников порознь. Поэтому данные группы Ройтера еще не позволяют сделать вывода о том, что все исследованные типы ганглиозных клеток обладают трихроматическим цветоразличением, несмотря на то, что в каких-то условиях сигналы всех (точнее каждого) приемников достигают выходного звена — ганглиозной клетки. Между прочим, и сами авторы не делают вывода о трихромазии, обращая, однако, свое внимание на некоторые факты, существенные и для нашего понимания цветоразличительных свойств разных ганглиозных клеток.

Установлено, что в тех случаях, когда пороговые сигналы от колбочек и от зеленых палочек отличаются по характеру реакции на свет (on-, on — off- или off-ответ), розовые палочки дают тот же ответ, что и колбочки, но не как зеленые палочки (Reuter, Virtanen, 1972). В определенных условиях можно видеть, что пороговая чувствительность может зависеть от суммарного сигнала от

палочек и от колбочек, что наблюдали многие исследователи и раньше. Означает ли такая возможность суммации сигналов палочкового и колбочкового приемников *при пороговых уровнях* их полную суммацию (взаимозаменяемость) *и при прочих условиях* — при освещенностях порядка единиц и десятков люкс (и выше), т. е. в тех условиях, при которых проводятся наши опыты по колориметрии? Концентрируя свое внимание на результатах опытов, проводимых в пороговых условиях, Ройтер и Виртанен не обсуждают этого вопроса, склоняясь, на наш взгляд, без достаточных к тому оснований и без специального обсуждения к другой крайности, когда принимают, что при смене состояний адаптации колбочковый и палочковый аппараты работают практически порознь (т. е., что сигналы их друг друга полностью исключают). Только так можно понять их вывод, что наблюдаемая связь ганглиозных клеток с разными типами рецепторов (с *тремя приемниками*, в нашей терминологии) вполне обеспечивает *дихроматическое* цветоразличение как при световой адаптации (за счет оппонентного взаимодействия зеленых палочек с колбочками), так и при «мезопическом» уровне — за счет оппонентного взаимодействия зеленых и розовых палочек. Авторы никак не обсуждают самую возможность трихроматического цветного зрения у лягушки.

Обратим внимание на то, что колориметрический метод является единственным методом, позволяющим исследовать работу одновременно нескольких приемников без разделения их вкладов теми или иными средствами избирательной адаптации. Результаты колориметрических экспериментов, выполненных ранее на целом зрительном нерве лягушки (Бонгард, 1955) и одиночных волокнах on — off- и off-типов (Бонгард, Смирнов, 1957; Кондрашев, Орлов, 1975а), не оставляют никаких сомнений в том, что в обычных экспериментальных условиях не наблюдается ни полного смешения сигналов палочек и колбочек, ни их взаимоисключения: в широком диапазоне уровней освещения цветоразличение по крайней мере названных двух типов ганглиозных клеток определяется совместным действием этих двух приемников, и они же определяют цветоразличение при предъявлении подвижных цветных границ. Таким образом, трудность состоит не в том, чтобы обнаружить цветоразличение, основан-

ное на совместной работе палочек и колбочек, а в том, чтобы увидеть совместную работу зеленых палочек с каким бы то ни было из остальных двух приемников — с колбочками или розовыми палочками.

Нам представляется существенным, что вклад зеленых палочек легко подавляется активацией колбочек (Reuter, Virtanen, 1972); по наблюдениям этих авторов зеленые палочки представляют собой весьма чувствительную систему, работа которой нарушается в первую очередь с ухудшением физиологического состояния препарата. Это наблюдение не может, однако, служить объяснением того, почему в свойствах тектальных зрительных волокон мы обнаруживаем в лучшем случае вклад двух, но не трех приемников, поскольку у тех же животных мы наблюдаем трихроматическое (не дихроматическое) цветовое различие при колориметрии замещением на оп-волоках.

Таким образом, и отсутствие трихромазии в работе тектальных зрительных волокон (в принципе связанных и с зелеными палочками), и различие цветовых характеристик детекторов пятна в разных условиях стимуляции мы рассматриваем как явления одного порядка, отражающие те малоизученные функциональные перестройки рецептивных полей ганглиозных клеток, которые определяют участие или невозможность участия в цветовом различии сигналов от разных приемников.

Соотношение электрофизиологических и поведенческих данных о цветовом различии у амфибий. Способность различать цвета может иметь разные проявления. Одно из них — способность узнавать цвет освещения или цвет (окраску) предметов. О наличии такой способности у лягушек и жаб говорят результаты исследования цветового предпочтения в фототаксической реакции (Muntz, 1962b; Kicliter, 1973; Кондрашев, Орлов, 1975б) и возможность дрессировки на цвете (Kasperszyk, 1971) у лягушек, а также цветовое предпочтение моделей самки самцами в брачный период у травяной лягушки (Орлов, Кондрашев, 1971) и серой жабы (Гнубкин, Кондрашев, 1974; Гнубкин и др., 1975; Кондрашев и др., 1976; см. статью Диментмана и др., в наст. сб.).

Способность узнавать окраску объектов должна подразумевать также способность видеть границы разноокрашенных полей; однако обратное заключение не было

бы верным: если животное (или отдельный нервный элемент) способны различать границы цветных полей и пятен или же смену спектральных составов во времени, то это еще не означает способности узнавать цвет предмета или освещения. В этом отношении правы те, кто отмечает, что исследования, основанные на регистрации реакции на смену излучений во времени, говорят о способности животного видеть границы цветов, но не служат доказательством способности узнавать цвета (Reuter, Virtanen, 1972). Проиллюстрировать различие между этими двумя проявлениями цветного зрения можно следующим образом: восприятие без способности узнавать окраску полей или цвет освещения подобно картинке, где черными контурами изображены все границы, но поля не раскрашены; восприятие с такой способностью подобно раскрашенной картинке.

Есть все основания связывать способность лягушки узнавать цвет освещения с функционированием проекции в нейропиле Беллончи: достаточно выраженное различие залпов на освещение разного спектрального состава позволяет считать, что именно волокна этой проекции «раскрашивают» для лягушки воспринимаемую картину (Reuter, Virtanen, 1972). Пока что нет никаких надежных данных о связанных с цветом различиях залпов импульсов, посылаемых тектальными волокнами, если не считать различий, наблюдавшихся в пороговых условиях. Колориметрические эксперименты, опирающиеся только на регистрацию факта различимости или неразличимости тех или иных излучений, ничего не говорят о способности исследуемых элементов принимать участие в «раскрашивании» картины. Поэтому на основе колориметрического исследования можно определенно говорить о способности тектума воспринимать по крайней мере «контурную» картину; способна ли лягушка с помощью одних лишь тектальных проекций узнавать цвет (окраску), остается неизвестным при таком исследовании.

Между тем такие формы поведения лягушек, как научение с последующим узнаванием окраски цветных дисков (Kasperczyk, 1971), привыкание к объектам определенного цвета (Meng, 1957) и способность узнавать окраску моделей самки (Орлов, Кондрашев, 1971) связаны, видимо, с характерными для тектума функциями узнавания объектов небольших угловых размеров и ори-

ентирования по отношению к ним. Следует допустить по крайней мере одну из следующих возможностей: либо нейропилль Беллончи принимает участие в упомянутых формах поведения лягушек, «раскрашивая» видимую картину, либо тектум все же воспринимает «раскрашенную» картину сам. Как ни соблазнительно было бы, следуя логике, вытекающей из «детекторной концепции», искать некую форму поведения, связанную исключительно с цветнослепыми детекторами пятна, мы пока не видим оснований ожидать успеха в этом направлении. Мы знаем, что реакция сближения может быть вызвана у самца травяной лягушки и серой жабы моделями, по своим размерам вполне относящимися к разряду «пищевых», и что свойства детекторов пятна в этот период не претерпевают изменений (Орлов, Кондрашев, 1971). Более чем вероятно, что именно детекторы пятна принимают существенное участие в идентификации этих моделей. Четкая зависимость предпочтения самцами моделей от окраски не позволяет объяснить наблюдаемые факты участием одних лишь детекторов пятна.

Оптомоторная реакция, связанная у лягушки с функционированием добавочной зрительной системы (Lázár, 1972; Кондрашев, Орлов, 1976a), представляет собой, возможно, наиболее самостоятельную, независимую от прочих форму зрительно-управляемого поведения. Цветоразличение, обнаруживаемое лягушкой в оптомоторной ситуации (Birukow, 1939), носит, по-видимому, дихроматический характер (Reuter, Virtanen, 1972). Означает ли это, что и в иных ситуациях цветное зрение лягушки носит дихроматический характер? Особенно интересно было бы знать это в отношении других врожденных форм поведения, связанных с цветоразличением. В отношении цветового предпочтения, обнаруживаемого в фототаксической реакции, таких данных нет; уменьшение привлекательности голубого окошка (Muntz, 1962b) при добавке длинноволнового излучения не может служить основанием для заключения о дихроматическом различении цветов в этой ситуации. Что же касается брачного поведения, то анализ зависимости привлекательности цветных моделей для серой жабы от возбуждения приемников (по предварительным данным) показывает, что существенно возбуждение всех трех приемников. Однако в настоящий момент нет экспериментальных данных ни

электрофизиологического, ни поведенческого характера, которые показывали бы, как кодирующие цвет сигналы зависят от возбуждения трех приемников — является ли многообразие реакций двух- или же трехпараметрическим? Подобно тому, как дихроматические (связанные с двумя приемниками) тектальные волокна могут давать «нераскрашенную» контурную картину мира, так и трихроматические волокна, направляющиеся в нейропиль Беллончи, возможно, не могут отличить сигналы, поступающие от колбочек и розовых палочек, и при трихроматическом цветоразличении (в колориметре замещения) дают, быть может, лишь двухцветную «раскраску» картины. Все эти вопросы требуют экспериментального решения и постановки новых экспериментов.

Цветоразличительные свойства как средство анализа внутрицентральных связей. Достаточно четкие отличия цветоразличительных функций ганглиозных клеток разных типов, подобно другим функциональным отличиям, могут служить средством выявления связей центральных нейронов с теми или иными зрительными волокнами, как это обнаруживается из параллелей в свойствах между детекторами пятна и поверхностными ипси-элементами. Их отличия от волокон on — off- и off-типов позволяют не менее уверенно утверждать, что поверхностные элементы не связаны с этими типами волокон.

ВЫВОДЫ

Цветоразличительные свойства элементов определяются тем, какие приемники работают на входе элемента одновременно, но без полного смешения их сигналов. Поэтому оказывается недостаточным установить, что с исследуемым типом элементов в разных условиях связаны разные приемники. Колориметрический метод, позволяющий оценивать участие нескольких приемников одновременно, более адекватен обсуждаемой задаче. Обнаружено, что результаты колориметрических опытов являются серьезным средством уточнения данных о связи нервных элементов разных типов с рецепторами разных типов, полученных пороговыми методами. При колориметрическом исследовании для многих типов ганглиозных клеток не выявляется вклад зеленых палочек, хотя такой вклад убедительно демонстрируется в пороговых условиях.

Различные типы элементов не только по-разному связаны с приемниками, но, помимо этого, могут менять свои цветоразличительные свойства при изменении способа тестирования. Детекторы пятна, лишенные способности различать цветное подвижное пятно на цветном фоне контрастной окраски, обнаруживают способность цветоразличения при смене цвета пятна, расположенного в центре рецептивного поля. Причины отличия такого рода требуют своего исследования.

Колориметрическим методом невозможно установить, как используются и используются ли для кодирования сигнала о цвете (в последовательности импульсов) достигающие исследуемого нейрона невзаимозаменяемые сигналы от приемников или, в наглядном изложении, создают ли они «раскрашенную» или же «контурную» картину мира. Даже при связи ганглиозной клетки с тремя приемниками многообразии передаваемых ею сигналов может быть лишь двухмерным.

ЛИТЕРАТУРА

- Бастаков В. А. 1971. Зрительные нейроны дорсального таламуса.— Тез. II конфер. молодых ученых каф. физиол. ВНД Биол.-почв. ф-та МГУ. Изд-во МГУ, с. 5—7.
- Бонгард М. М. 1955. Колориметрия на животных.— ДАН СССР, 103, с. 239—242.
- Бонгард М. М., Смирнов М. С. 1957. Кривые спектральной чувствительности приемников, связанных с одиночными волокнами зрительного нерва лягушки.— Биофизика, 2, с. 336—342.
- Бонгард М. М., Смирнов М. С. 1959. Цветное зрение человека и животных.— Природа, № 5, с. 13—19.
- Гнубкин В. Ф., Кондрашев С. Л. 1974. О цветовом зрении амфибий.— Природа, № 11, с. 115—116.
- Гнубкин В. Ф., Кондрашев С. Л., Орлов О. Ю. 1975. Константность цветовосприятия у серой жабы (*Bufo bufo* L.).— ЖВНД, 25, с. 1083—1090.
- Кондрашев С. Л., Гнубкин В. Ф., Диментман А. М., Орлов О. Ю. 1976. Роль зрительных стимулов в брачном поведении самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*), серой жабы (*Bufo bufo*) и зеленой жабы (*Bufo viridis*).— Зоол. журн., 55, с. 1027—1037.
- Кондрашев С. Л., Орлов О. Ю. 1975а. Колориметрическое изучение цветового зрения травяной лягушки.— Вестн. МГУ. Сер. биол., почвовед., № 4, с. 107—110.
- Кондрашев С. Л., Орлов О. Ю. 1975б. Новый метод изучения цветового зрения лягушек.— Вестн. МГУ. Сер. биол., почвовед., № 3, с. 116—118.

- Кондрашев С. Л., Орлов О. Ю. 1976а. Роль добавочной зрительной системы в осуществлении оптокинетических реакций у бесхвостых амфибий.— Науч. докл. высш. школы. Сер. биол. науки, № 1, с. 68—74.
- Кондрашев С. Л., Орлов О. Ю. 1976б. Дирекционально-чувствительные нейроны в зрительной системе лягушки.— Нейрофизиология, 8, с. 196—198.
- Либерман Е. А. 1957. О характере информации, поступающей в мозг от двух приемников сетчатки лягушки по одному нервному волокну.— Биофизика, 2, с. 427—430.
- Максимова Е. М., Орлов О. Ю., Диментман А. М. 1971. Исследование зрительной системы нескольких видов морских рыб.— Вопр. ихтиол., 11, с. 892—899.
- Орлов О. Ю. 1961. Различия реакций зрительного нерва лягушки, зависящие от цвета стимула.— Биофизика, 6, с. 77—83.
- Орлов О. Ю. 1970. Детекторы сетчатки и цветное зрение.— Тез. докл. 11-го съезда Всесоюз. физиол. об-ва. Л., «Наука», 2, с. 58.
- Орлов О. Ю. 1974. Механизмы зрения и зрительно-управляемое поведение.— В сб.: Экология и биогеоценология. Изд-во МГУ, с. 98—111.
- Орлов О. Ю., Кондрашев С. Л. 1971. Брачное поведение лягушки.— Природа, № 11, с. 90—93.
- Орлов О. Ю., Максимова Е. М. 1971. Эволюция механизмов цветного зрения.— Тез. докл. Всесоюз. конфер. памяти Х. С. Коштоянца. Ереван, с. 89—91.
- Пигарев И. Н., Зенкин Г. М. 1970. Детекторы темного пятна в сетчатке лягушки и их роль в организации пищевого поведения.— ЖВНД, 20, с. 170—175.
- Пигарев И. Н., Зенкин Г. М., Гирман С. В. 1971. Активность детекторов сетчатки у лягушек в условиях свободного поведения.— Физиол. журн. СССР, 57, с. 1448—1454.
- Фунтиков Б. А., Борейша И. К. 1975. Обработка цветового сигнала различными типами ганглиозных клеток сетчатки лягушки.— Физиол. журн. СССР, 61, с. 1351—1358.
- Bäckström A.-Ch., Reuter T. 1975. Receptive field organization of ganglion cells in the frog retina: contributions from cones, green rods and red rods.— J. Physiol. (Gr. Brit.), 246, p. 79—107.
- Birukow G. 1939. Purkinjesches Phänomen und Farbensehen beim Grasfrosch (*Rana temporaria* L.).— Z. vergl. Physiol., 27, S. 41—79.
- Gaze R. M., Jacobson M. 1963a. «Convexity detectors» in the frog's visual system.— J. Physiol. (Gr. Brit.), 169, 1—2P.
- Gaze R. M., Jacobson M. 1963b. The path from the retina to the ipsilateral optic tectum of the frog.— J. Physiol. (Gr. Brit.), 165, 73P.
- Gaze R. M., Keating M. J. 1970. Receptive field properties of single units from the visual projection to the ipsilateral tectum in the frog.— Quart. J. exptl Physiol., 55, p. 143—152.
- Grüsser O.-J., Grüsser-Cornehlis U. 1968. Neurophysiologische Grundlagen visueller angeborene Auslösemechanismen beim Frosch.— Z. vergl. Physiol., 59, S. 1—24.
- Kasperczyk M. 1971. Comparative studies on colour sense in Amphibia (*Rana temporaria* L., *Salamandra salamandra* L. and *Triturus cristatus* Laur.).— Folia Biologica, 19, p. 241—288.

- Kickliter E. 1973. Flux, wavelength and movement discrimination in frogs: forebrain and midbrain contributions.— *Brain, Behav., Evol.*, 8, p. 340—365.
- Lázár Gy. 1972. Role of the accessory optic system in the optokinetic nystagmus of the frog.— *Brain, Behav. Evolut.* 5, p. 443—460.
- Lettvin J. Y., Maturana H. R., McCulloch W. S., Pitts W. H. 1959. What the frog's eye tells the frog's brain?— *Proc. IRE*, 47, p. 1940—1951.
- Lettvin J. Y., Maturana H. R., Pitts W. H., McCulloch W. S. 1961. Two remarks on the visual system of the frog.— In: *Sensory communication*. W. Rosenblith (Ed.). Cambridge, M. I. T. Press, p. 757—776.
- Liebman P. A., Entine G. 1968. Visual pigments of frog and tadpole (*Rana pipiens*).— *Vision Res.*, 8, p. 761—775.
- Maturana H. R., Lettvin J. Y., McCulloch W. S., Pitts W. H. 1960. Anatomy and physiology of vision in the frog (*Rana pipiens*).— *J. Gen. Physiol.*, 43, p. 129—175.
- Meng M. 1957. Untersuchungen zum Farben- und Formensehen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.).— *Zool. Beitr.*, 3, S. 313—363.
- Muntz W. R. A. 1962a. Microelectrode recordings from the diencephalon of the frog (*Rana pipiens*) and a blue-sensitive system.— *J. Neurophysiol.*, 25, p. 699—711.
- Muntz W. R. A. 1962b. Effectiveness of different colours of light in releasing the positive phototactic behaviour of frogs, and a possible function of the retinal projection to the diencephalon.— *J. Neurophysiol.*, 25, p. 712—720.
- Reuter T. 1969. Visual pigments and ganglion cell activity in the retina of tadpoles and adult frogs (*Rana temporaria* L.).— *Acta zool. fennica*, 122, p. 1—64.
- Reuter T., Virtanen K. 1972. Border and colour coding in the retina of the frog.— *Nature*, 239, p. 260—263.