

С. Л. КОНДРАШЕВ, О. Ю. ОРЛОВ

КОЛОРИМЕТРИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЦВЕТОВОГО ЗРЕНИЯ  
У ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA* L.)

Исследования последних лет показали, что в зрительной системе животных на уровне ганглиозных клеток сетчатки существуют специализированные элементы — детекторы, избирательно чувствительные к раздражителям с определенными пространственно-временными характеристиками. Система детекторов была детально исследована и у лягушки (Lettvin а. о., 1959). У травяной лягушки в главный зрительный центр — крышу среднего мозга — приходят аксоны ганглиозных клеток следующих основных четырех типов: 1) детекторы длительно сохраняющегося контраста, 2) детекторы пятна, 3) детекторы *on-off*-типа и 4) детекторы *off*-типа.

Сопоставляя свойства детекторов и характер отдельных поведенческих актов лягушки, ряд исследователей прямо связывают факт возбуждения определенного типа детекторов и возникновения специфической реакции животного (Muntz, 1962; Butenandt, Grüsser, 1968; Пигарев, Зенкин, 1970), согласно чему у некоторых животных детекторы сетчатки обеспечивают селективное восприятие ключевых стимулов, ответственных за определенные элементы поведения (хватание добычи, приближение к половому партнеру, оптомоторные реакции и др.). В определенных условиях цвет предметов служит для лягушек ключевым признаком (Muntz, 1962; Орлов, Кондрашев, 1971). В связи с этим представляет интерес выяснение роли цветового зрения в функции разных афферентных путей. В качестве непосредственной задачи мы определили то, какие типы рецепторов стоят «на входе» у известных нам детекторов, что позволило выяснить их цветоразличительные способности. В сетчатке глаза взрослых лягушек имеются следующие типы рецепторов: простые колбочки, красные па-

лочки и зеленые палочки с максимумами спектральной чувствительности пигментов при  $\lambda=575, 502, 432$  нм соответственно; кроме того, имеются и двойные колбочки, состоящие из двух отдельных члеников. Главный членик содержит пигмент, присущий простым колбочкам ( $\lambda_{\max}=675$  нм), а добавочный членик — палочковый пигмент с  $\lambda_{\max}=502$  нм (Liebman, Entine, 1968).

Исследование проводили на травяных лягушках, обездвиженных *d*-тубокурарином, с отведением реакции зрительных волокон из крыши среднего мозга (текстума) микроэлектродами по обычной методике (Gesteland а. о., 1959; Lettvin а. о., 1959). В опыте (с марта по ноябрь 1972 г.) было использовано 22 лягушки. Цветоразличение волокон разных типов мы изучали с помощью колориметра замещения (Бонгард, 1955; Бонгард, Смирнов, 1957; Мазохин-Поршняков, 1959; Орлов, 1961). Для колориметрических опытов отбирали только такие элементы, контрастная чувствительность которых была не ниже 15%.

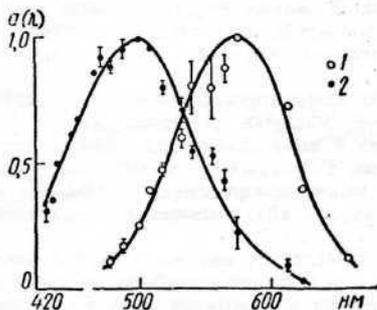


Рис. 1. Цветоразличительные характеристики волокон *off*-типа и *on-off*-типа лягушки. Волокна этих типов, различающие цвета, связаны с двумя типами рецепторов — колбочками (1) ( $\lambda_{\max}=575$  нм) и красными палочками (2) ( $\lambda_{\max}=502$  нм). Кривые сложения построены по данным для трех одиночных *on-off*-волокон. Для некоторых точек показаны стандартные отклонения (σ)

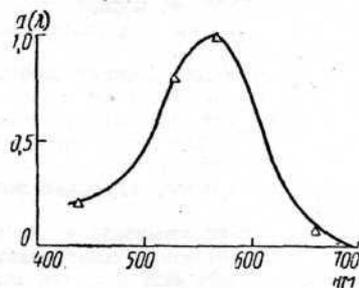


Рис. 2. Спектральная характеристика детекторов пятна. Детекторы пятна лягушки не различают желтых ( $\lambda \sim 570$  нм), зеленых ( $\lambda \sim 530$  нм) и синих ( $\lambda \sim 440$  нм) пятен, двигающихся по красному фону при соответствующем подборе интенсивностей фона и пятна. Усредненные данные колориметрических опытов для трех одиночных детекторов представлены черными треугольниками. Они хорошо согласуются с кривой поглощения колбочкового пигмента — йодопсина (Wald, 1957), что позволяет связать детекторы пятна с единственным приемником — простыми колбочками ( $\lambda_{\max}=575$  нм)

Волокна *off*-типа и *on-off*-типа оказались связанными с двумя разными типами рецепторов, имеющими  $\lambda_{\max}=575$  и 502 нм, что позволяет различать цвета. Детально было изучено пять волокон *off*-типа, для которых при 20 значениях длины волны ( $\lambda$ ) определили 60 колориметрических равенств. Для шести детально изученных волокон *on-off*-типа было определено 95 колориметрических равенств при тех же значениях  $\lambda$ . Кривые сложения (рис. 1) построены по результатам исследования трех волокон *on-off*-типа. Наши результаты хорошо согласуются с данными М. М. Бонгарда и М. С. Смирнова (1957), согласно которым ганглиозные клетки *off*-типа из сетчатки лягушки связаны с двумя разными приемниками.

При изучении детекторов пятна мы изменили обычную методку колориметрического опыта, при которой сравниваемые цвета мгновенно заменяются один на другой. Теперь в рецептивном поле находился равномерно освещенный экран с отверстием, через которое была видна матовая поверхность, равномерно освещаемая светом из монохроматора. При помощи подвижного зеркала такое изображение цветного пятна на цветном фоне (в наших опытах — красном) мы могли перемещать по рецептивному полю. Таким способом были подробно изучены шесть детекторов пятна.

Путем подбора интенсивностей фона и пятна для детекторов пятна удается сделать неотличимыми от красного фона не только пятна красного, но и желтого, зеленого и синего цветов. Это позволяет сделать вывод, что детекторы пятна не способны различать цвета. (Отметим, что у тех же лягушек, на которых ставились опыты по цветоразличению детекторами пятна, детекторы *off-* и *on-off-* типов такие цвета четко различали.) На рис. 2 отмечены черными треугольниками результаты усреднения данных для трех одиночных элементов (по 20 колориметрических равенств). Нетрудно видеть, что экспериментальные точки хорошо согласуются с кривой поглощения зрительного пигмента колбочек — йодопсина (Wald, 1957), представленной на рис. 2. Таким образом, результаты наших опытов подтверждают и уточняют предварительные результаты О. Ю. Орлова (1970) об отсутствии цветоразличения у детекторов пятна.

Ни у одной из исследованных лягушек мы не обнаружили детекторов длительно сохраняющегося контраста, описанных Леттвином с сотрудниками (Lettvin a. o., 1959). Это можно объяснить либо их малым числом в сетчатке, либо нечетким отличием их свойств от свойств детекторов пятна. В литературе также есть указание на то, что у лягушек детекторы длительно сохраняющегося контраста либо совсем не обнаруживаются, либо имеют свойства, сходные со свойствами детекторов пятна (Keating, Gaze, 1970).

Таким образом, в цветоразличительных способностях детекторов, направляющих свои аксоны в тектум травяной лягушки, наблюдается значительное разнообразие. Детекторы пятна лишены цветоразличения и связаны лишь с одним приемником. Это скорее всего простые колбочки с  $\lambda_{\max}=575$  нм. Детекторы *on-off-* и *off-* типов различают цвета и связаны с двумя приемниками, имеющими  $\lambda_{\max}=575$  и 502 нм. Эти типы приемников могут включать в себя простые колбочки, красные палочки и двойные колбочки.

Любопытно, что ни один тип тектальных детекторов не связан с зелеными палочками, хотя, судя по опубликованным данным (Reuter, 1969), такая связь у некоторых детекторов *on-off-* типа, возможно и имеется. В сетчатке глаза лягушки есть еще один тип детекторов — детекторы *on-* типа, посылающие свои аксоны не в тектум, а в ядро Беллончи промежуточного мозга. Детекторы этого типа связаны с зелеными палочками, а кроме того, и с другими типами рецепторов (Muntz, 1962; Reuter, 1969). Связь двойных колбочек с тем или иным типом детекторов невозможно выделить особо, так как их отдельные членики содержат пигменты, имеющиеся у простых колбочек и красных палочек.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бонгард М. М. 1955. Колориметрия на животных. «Докл. АН СССР», 103, № 2, 239—242.
- Бонгард М. М., Смирнов М. С. 1957. Кривые спектральной чувствительности приемников, связанных с одиночными волокнами зрительного нерва лягушки. «Биофизика», 2, № 3, 337—341.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1959. Колориметрическое изучение свойств зрения стрекоз. «Биофизика», 4, № 4, 427—436.
- Орлов О. Ю. 1961. Различия реакций зрительного нерва лягушки, зависящие от цвета стимула. «Биофизика», 6, № 1, 77—83.
- Орлов О. Ю. 1970. Детекторы сетчатки и цветное зрение. Тезисы XI съезда Всесоюз. физиол. о-ва, т. 2. Л., стр. 158.
- Орлов О. Ю., Кондрашев С. Л. 1971. Брачное поведение лягушки. «Природа», № 11, стр. 90—93.
- Пигарев И. Н., Зенкин Г. М. 1970. Детекторы темного пятна в сетчатке лягушки и их роль в организации пищевого поведения. «Журнал ВНД», 20, № 1, 170—175.
- Butenandt E., Grüsser O.-J. 1968. The effect of stimulus area on the response of movement detecting neurons in the frogs retina. «Pflügers Arch. ges. Physiol.», 298, 283—293.
- Gesteland R. S., Howland B., Lettvin J. J., Pitts W. H. 1959. Comments on microelectrodes. «Proc. I. R. E.», 47, No. 11, 1856.
- Keating M. J., Gaze R. M. 1970. Observations on the «surround» properties of the receptive fields of frog retinal ganglion cells. «Quart. J. Exp. Physiol.», 55, 129—142.
- Lettvin J. J., Maturana H., McCulloch W. S., Pitts W. H. 1959. What the frog's eye tells the frog's brain. «Proc. I. R. E.», 47, No. 11, 1940—1951.
- Liebman P. A., Entine G. 1968. Visual pigments of frog and tadpole (*Rana pipiens*). «Vision Res.», 8, 761—775.
- Muntz W. R. A. 1962. Microelectrode recordings from the diencephalon of the frog (*Rana pipiens*) and a blue-sensitive system. «J. Neurophysiol.», 25, No. 6, 699—711.

- Reuter T. 1969. Visual pigments and ganglion cell activity in the retinae of tadpoles and adult frogs (*Rana temporaria* L.). «Acta zool. fennica», 122, 1—64.
- Wald G. 1957. Retinal chemistry and the physiology of vision. «NPL Symp.», 1, No. 8, 7—61.

Поступила в редакцию  
3.2 1973 г.

Кафедра зоологии позвоночных  
Биологический факультет

S. L. Kondrashev, O. Yu. Orlov

## A COLORIMETRICAL STUDY OF COLOUR VISION IN COMMON FROG

By means of the colorimetry it has been demonstrated that: 1) the «convexity» detectors are «colour-blind» — they are connected only with single cones, 2) as on-off-as off-units can distinguish colours — they are connected with single cones, red rods and possibly with double cones.