

О. Ю. ОРЛОВ и А. Л. БЫЗОВ

КОЛОРИМЕТРИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЗРЕНИЯ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ (CERHALOPODA)

(Представлено академиком Ю. А. Орловым 22 II 1961)

Глаз головоногих моллюсков устроен в общем подобно глазу позвоночных, а структура рецепторов их сетчатки близка к структуре рецепторов фасеточного глаза насекомых (1). Многие виды позвоночных и насекомых имеют цветное зрение, и можно было предполагать, что и головоногие — высшие представители типа моллюсков — тоже обладают этой способностью. По видимому, нет четких экспериментальных данных, доказывающих это, но в пользу такого предположения говорит, например, способность каракатицы изменять окраску тела в зависимости от цвета фона (2). Если это так, то было бы интересно исследовать зрение головоногих колориметрическим методом, чтобы определить спектральные характеристики приемников, и сравнить системы цветного зрения позвоночных, насекомых и головоногих.

Примерно такова была постановка вопроса, побудившая нас исследовать колориметрическим методом зрение кальмара и осьминога — доступных в наших дальневосточных водах головоногих моллюсков. Опыты показали, что ни кальмар (*Ommastrephes sloanipacificus*), ни осьминог (*Octopus dofleini*) не имеют цветного зрения.

Хотя этот результат в некоторой мере снижает интерес к изученным объектам, колориметрические опыты на головоногих интересны с методической стороны. Дело в том, что в колориметрических опытах на животных для суждения о визуальном равенстве или неравенстве стимулов мы используем электрические реакции зрительного нерва — нейрограмму — или глаза — электроретинограмму (э. р. г.). В большинстве известных нам случаев это реакции на изменения освещения глаза (например, включение или выключение света). В противоположность этому, э. р. г. головоногих, подобно реакции горизонтальных клеток сетчатки рыб (3), представляет отклонение потенциала, длящееся все время действия света (4). Такой характер э. р. г. головоногих напоминает работу фотоэлемента и в сочетании с отсутствием цветного зрения делает колориметрический опыт на головоногих очень наглядным и легким для понимания самого метода колориметрии.

Для опытов у энуклеированного глаза кальмара или осьминога удаляли передние среды — роговицу, хрусталик и стекловидное тело. Сетчатку склерой помещали в холодную влажную камеру, куда подавался кислород. Э. р. г. отводили двумя хлорированными серебряными электродами; усиленный сигнал наблюдали и фотографировали на экране осциллографа ЭНО-1 (5). Устройство колориметра замещения, позволяющего производить моментальную замену световых потоков произвольного спектрального состава, в том числе монохроматических, описано неоднократно (6-8). Интенсивности световых потоков измерялись селеновым фотоэлементом с известной спектральной характеристикой.

Амплитуда э. р. г. в ответ на включение света зависит от интенсивности света (рис. 1; подробнее см. (5)). Таким образом, по величине э. р. г. можно судить об интенсивности света для исследуемого глаза. Это позволяет подобрать для ряда длин волн такие интенсивности, чтобы включение этих

спектральных стимулов давало каждый раз одинаковый электроответ. Измерив интенсивности световых потоков, мы можем характеризовать относительную чувствительность глаза к соответствующим участкам спектра, если примем, что чувствительность обратно пропорциональна интенсивности стимулов. На рис. 2а приведены результаты, полученные на глазе кальмара описанным методом равных электроответов.

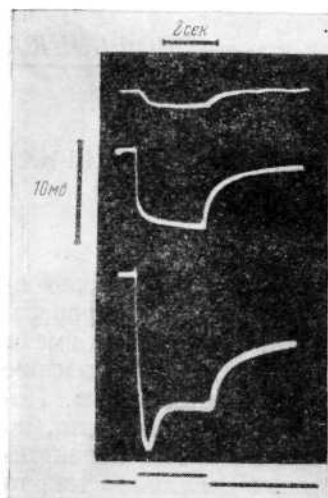


Рис. 1. Э. р. г. глаза осьминога при включении света разной интенсивности. Интенсивность света сверху вниз (в люксах): 4, 40, 400. Внизу — отметка раздражения

Такой опыт, однако, еще не позволяет решить, вполне ли тождественны для глаза кальмара разные спектральные стимулы, вызывающие э. р. г. равной величины. Для решения этого вопроса надо непосредственно, колориметрически сравнить между собой эти стимулы, т. е. проверить, можно ли произвести замену световых потоков так, чтобы замена не была замечена глазом.

Колориметрические опыты показали, что подбором интенсивности световые потоки любого спектрального состава можно сделать неразличимыми для кальмара и осьминога: замена одного стимула другим не вызывает реакции глаза (рис. 3); такие стимулы визуальны равны. Это позволяет нам сделать вывод, что кальмар и осьминог не различают излучения по спектральному составу, т. е. что они не имеют цветного зрения. Если бы они обладали цветным зрением, то никаким подбором интенсивностей нельзя было бы уравнять излучения разного цвета: замена излучений всегда вызывала бы электроответ глаза,

как это наблюдается в опытах с лягушкой и черепахой — животными, имеющими цветное зрение⁽⁹⁾. При той высокой контрастности чувствительности глаза, которую мы наблюдали (рис. 3з), можно вполне уверенно говорить об отсутствии цветного зрения у кальмара и осьминога.

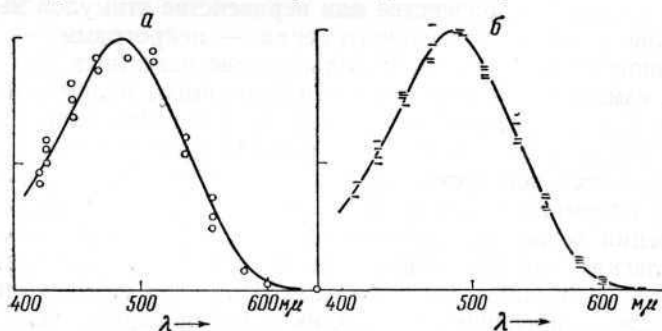


Рис. 2. Кривая спектральной чувствительности глаза кальмара, полученная методом равных электроответов (а) и колориметрическим (б) методом. Равноэнергетический спектр

Серия установок на визуальное равенство, в которой одно неизменное по спектральному составу излучение (основное) сравнивается с рядом монохроматических, позволяет получить кривую сложения спектральных цветов относительно выбранного основного. В нашем простейшем случае, когда глаз не имеет цветного зрения, т. е. обладает единственным приемником, кривая сложения является кривой спектральной чувствительности этого приемника⁽¹⁰⁾.

На рис. 2б приведены результаты одного из опытов на глазе кальмара, полученные при двух уровнях интенсивности: порядка единиц и порядка сотен люксов (по селеновому фотоэлементу). Результаты, полученные колориметрическим методом и методом равных электроответов, совпадают, но первые более точны, так как не зависят от состояния адаптации.

Кривые спектральной чувствительности кальмара и осьминога практически одинаковы, их максимум лежит около 485 м μ . Такая спектральная характеристика близка к спектру поглощения родопсина, выделенного из сетчатки других головоногих (11), и, несомненно, зависит от присутствия

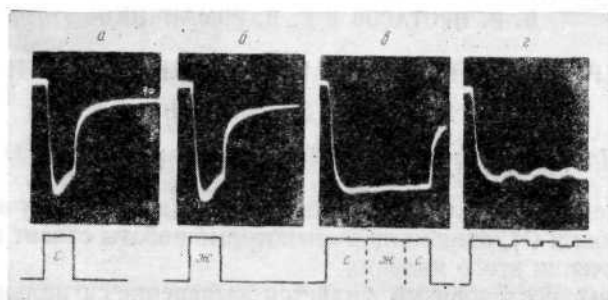


Рис. 3. Колориметрический опыт на кальмаре. Включение синего (а) и желтого (б) света, включение синего и замена его на желтый (в), и включение света с периодическим ослаблением интенсивности на 8% (г)

аналогичного пигмента. Сходная спектральная чувствительность обнаруживается в электрофизиологических опытах с каракатицей *Eledone mosshata* (4) и осьминогами (12), по зрачковому рефлексу — у *Sepia* (13) и фототаксису у личинок кальмара *Loligo* (13, 14). По-видимому, и у этих головоногих тоже нет иного приемника, кроме связанного с родопсином, т. е. они также не имеют цветного зрения. С этим согласуется и тот факт, что у осьминога дрессировкой не удается выработать условного рефлекса на различение цветов (15).

Единственный случай, когда на основании экспериментальных данных можно подозревать наличие цветного зрения у головоногих, касается каракатицы *Sepia officinalis* (2). В кожных прокровках этого животного имеются хроматофоры трех типов: желтые, оранжевые и темнокоричневые. Целесообразное использование этих хроматофоров для приспособительного изменения окраски тела подразумевает способность различения цветов. В связи с этим было бы интересно исследовать зрение каракатицы колориметрически.

Институт биологической физики
Академии наук СССР

Поступило
22 II 1961

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ J. Wolken, J. Biophys. and Biochem. Cytol., 4, 835 (1958). ² A. Kühn, Zs. vergl. Physiol., 32, 572 (1950). ³ G. Svaetichin, E. F. MacNichol, Ann. N. Y. Acad. Sci., 74, art. 2, 385 (1958). ⁴ F. W. Froelich, Zs. Sinnesphysiol., 48, 28 (1914). ⁵ А. Л. Бызов, О. Ю. Орлов, Биофизика (в печати). ⁶ М. М. Бонгард, ДАН, 103, 239 (1955). ⁷ М. М. Бонгард, М. С. Смирнов, Биофизика, 2, 119 (1957). ⁸ Г. А. Мазохин-Поршняков, Биофизика, 4, 427 (1959). ⁹ A. Forbes, S. Burleigh, M. Neyland, J. Neurophysiol., 18, 517 (1955). ¹⁰ М. М. Бонгард, М. С. Смирнов, Природа, № 5, 13 (1959). ¹¹ P. K. Brown, P. Brown, Nature, 182, № 4645, 1288 (1958). ¹² S. Wada, Fukuoka acta med., 49, 1725 (1958). ¹³ C. Hess, Pflügers Arch. ges. Physiol., 136, 282 (1910). ¹⁴ G. M. White, Biol. Bull., 47, 265 (1924). ¹⁵ J. A. Biereus de Haan, Zs. vergl. Physiol., 4, 766 (1926).