

УДК 612.843.3

ОБ УЧАСТИИ ЗЕЛЕНОЧУВСТВИТЕЛЬНОГО ПРИЕМНИКА
СЕТЧАТКИ КОШКИ В ЦВЕТОРАЗЛИЧИИ

А. Р. Кезели, В. В. Максимов, Н. И. Ломашвили,
М. С. Хомерики, Н. Г. Цхведиани

Лаборатория физиологии зрения (зав. А. Р. Кезели)
Института физиологии им. И. С. Бериташвили АН ГССР, Тбилиси;
Лаборатория органов чувств (зав. А. Л. Бызов)
Института проблем передачи информации АН СССР, Москва

В поведенческих экспериментах проверялось участие зеленочувствительного приемника сетчатки кошки в цветоразличении. При парном предъявлении цветных стимулов по условной пищевой двигательной методике у 3 кошек была выработана дифференцировочная реакция на стимулы, одинаково возбуждающие как красночувствительный, так и синечувствительный приемники и отличающиеся друг от друга только возбуждением зеленочувствительного. Факт выработки такой дифференцировочной реакции указывает на то, что зрительная система кошки содержит зеленочувствительный приемник и эти животные могут активно пользоваться им в поведении.

Ключевые слова: цветовое зрение, зеленочувствительный приемник, кошка, поведение.

За последние тридцать лет наши представления о цветоразличительных возможностях кошки претерпели существенную эволюцию. Вплоть до 60-х годов способность кошек к цветоразличению ставилась под сомнение. Основанием к этому служили результаты поведенческих опытов, в которых исследователям не удавалось выработать дифференцировочную реакцию на цвет [11, 12, 16]. Однако в последующем оказалось, что кошек все же можно научить решению задач на цветоразличение [3, 4, 14, 15, 19].

В результате первых электрофизиологических исследований зрительной системы кошки [8, 10] возникло предположение, что основой цветоразличения у этих животных могут служить два светочувствительных приемника: палочковый, определяемый родопсином, и более длинноволновый, красночувствительный, колбочковый. Такое представление об отдельных мало связанных друг с другом скотопической и фотопической системах зрения хорошо согласовывалось [2, 8] с тем фактом, что в поведении у кошек трудно выработать дифференцировку по цвету. Однако впоследствии было доказано существование второго, синечувствительного, колбочкового приемника [5, 9, 17, 21]. И, наконец, на основании опять-таки электрофизиологических экспериментов [6, 18] было высказано предположение, что в сетчатке кошки существуют не два, а три колбочковых приемника. Третий, зеленочувствительный, колбочковый приемник имеет примерно такую же спектральную чувствительность, что и палочки.¹ Таким образом, согласно этим данным, кошка не только должна обладать способностью к цветоразличению, но даже может оказаться трихроматом.

Цель настоящего исследования состояла в том, чтобы проверить участие зеленочувствительного приемника в цветоразличении у кошки в поведенческих

¹ Длинноволновый колбочковый приемник кошки иногда также называют «зеленочувствительный» [13], поскольку его максимум чувствительности (555 нм) лежит в зеленой области спектра. Однако по положению максимума он мало отличается, например, от длинноволнового приемника человека, который традиционно называют «красночувствительным».

экспериментах. Самым простым для этого было бы попытаться выработать дифференцировочную реакцию на стимулы, одинаковые как для синечувствительного, так и красночувствительного приемников и отличающиеся только возбуждением зеленочувствительного. Однако задача осложняется тем, что кривые спектральной чувствительности приемников кошки известны нам недостаточно точно. Это приводит к некоторым ошибкам при вычислении их возбуждений. Вследствие этого нельзя быть уверенным в том, что использованные стимулы точно уравниваются по возбуждениям сине- и красночувствительного приемников, и, следовательно, что кошка в своем выборе не будет руководствоваться малыми (неконтролируемыми) различиями стимулов по возбуждениям этих двух приемников.

Решить эту задачу в условиях неизбежных неточностей в определении возбуждений приемников будет возможно, если научить кошку не обращать внимания на мелкие различия в цвете. Для этого нужно применять не два стимула, которым соответствуют две точки в цветовом пространстве, а две группы стимулов, различающиеся главным образом возбуждением зеленочувствительного приемника и попадающие в две различные локальные области цветового пространства. Размеры этих областей должны быть заведомо больше, чем возможные неточности в оценке возбуждений сине- и красночувствительного приемников. Если удастся обучить кошку отличать любой стимул из одной области цветового пространства от любого стимула из другой области, тогда можно будет утверждать, что зеленочувствительный приемник кошки участвует в процессах цветоразличения.

МЕТОДИКА

В качестве стимулов в наших опытах были использованы однородно окрашенные матовые цветные бумажки размером 15×15 см, освещенные лампой накаливания. Их спектры отражения были измерены на спектрофотометре СФ-10. По спектральным коэффициентам отражения $\rho(\lambda)$ были рассчитаны относительные возбуждения R, G и B трех приемников кошки в ответ на излучения, отраженные данными бумажками, по следующим формулам

$$R = a_R \int_{400}^{750} S(\lambda) \rho(\lambda) \bar{r}(\lambda) d\lambda,$$

$$G = a_G \int_{400}^{750} S(\lambda) \rho(\lambda) \bar{g}(\lambda) d\lambda,$$

$$B = a_B \int_{400}^{750} S(\lambda) \rho(\lambda) \bar{b}(\lambda) d\lambda,$$

где $S(\lambda)$ — спектр освещения, который принимался равным спектру стандартного источника А МКО 1931 г.; $\bar{r}(\lambda)$, $\bar{g}(\lambda)$ и $\bar{b}(\lambda)$ — кривые спектральной чувствительности приемников глаза кошки; нормирующие множители a_R , a_G и a_B выбирались такими, чтобы для идеально белой поверхности, у которой $\rho(\lambda) = 1$, значения соответствующих цветовых координат были равны 100.

Полученные три числа: R, G и B определяют цвет стимула при данном освещении для системы цветового зрения кошки (в случае, если она является трихроматом). Цвет может быть представлен точкой в соответствующем трехмерном цветовом пространстве или в некоторой его проекции. В случае, если кошка не имеет зеленочувствительного приемника (является дихроматом) значение координаты G несущественно, цвет стимула характеризуется только парой чисел: R и B и может быть представлен точкой двумерного (дихроматического) цветового пространства.

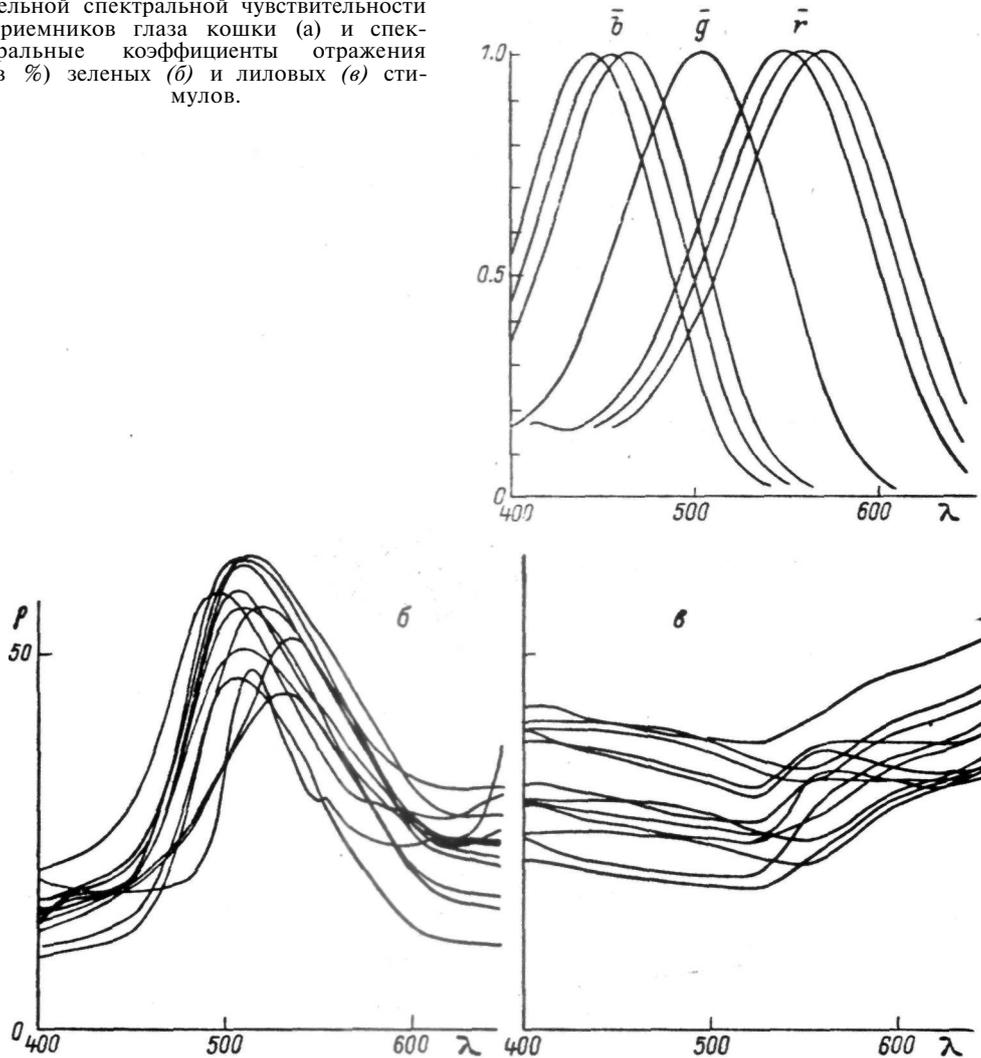
Кривые спектральной чувствительности приемников глаза кошки рассчитывались по номограмме Дартнолла [1] для спектров поглощения соответствующих светочувствительных пигментов. Учитывался также спектр пропускания хрусталика кошки [20].

Спектр поглощения пигмента зеленочувствительных колбочек и палочек кошки (родопсина) имеет максимум примерно на 500 нм [8] и хорошо соответствует номограмме Дартнолла. Положения максимумов двух остальных приемников известны менее точно. В литературе чаще всего приводятся значения 450 и 555 нм [9, 21]. Однако, учитывая возможную неточность данных, полученных в электрофизиологических экспериментах, для каждого из этих приемников использовались в расчетах по три кривые чувствительности: средние из них имели максимумы при 450 и 555 нм, а λ_{\max} двух остальных отличались на +10 нм (рис. 1, а). Вычисленные по этим кривым значения цветовых координат R и B позволяют оценить пределы разброса этих значений, вызванные неточностью наших знаний о λ_{\max} приемников кошки, воз-

можными отклонениями их кривых спектральной чувствительности от номограммных [8], а также некоторыми отклонениями спектра применяемого источника освещения от спектра стандартного источника А.

Были изготовлены две группы по 12 стимулов, различающиеся по возбуждению зеленочувствительного приемника: зеленые стимулы, сильно отражающие в зеленой области спектра (рис. 1, б), и лиловые стимулы, имеющие слабое отражение в той же области спектра (рис. 1, в). По остальным двум цветовым координатам эти стимулы мало отличались друг от друга. На рис. 2, а приведены положения цветов использовавшихся стимулов в дихромати-

Рис. 1. Предполагаемые кривые относительной спектральной чувствительности приемников глаза кошки (а) и спектральные коэффициенты отражения (в %) зеленых (б) и лиловых (в) стимулов.



ческой плоскости RB. Неопределенность значений цветовых координат R и B не позволяет указать положение цвета стимула точно. Поэтому на рисунке каждому стимулу соответствует некоторая прямоугольная область цветового пространства, в которую мог попасть цвет данного стимула. Как видно из рисунка, лиловые и зеленые стимулы занимали одну область дихроматической плоскости RB. В ту же область должны попадать цвета ахроматических (серых) поверхностей, отражающих от 20 до 45 % падающего света. Поэтому для кошки-дихромата, не имеющей зеленочувствительного приемника, наши лиловые и зеленые стимулы должны были выглядеть почти одинаково серыми по цвету, слегка отличающимися в основном по светлоте. В то же время в трехмерном цветовом пространстве кошки из-за различий по зеленой координате эти группы стимулов занимали две существенно различные области (рис. 2, б).

Поведенческие опыты были поставлены на 3 взрослых кошках (1 самка и 2 самца) по условной пищевой двигательной методике. Эксперименты проводились в кабине со стартовым отделением, отгороженным поднимающейся дверцей. На расстоянии 110 см от этой дверцы в противоположной стенке кабины в ее левом и правом нижних углах имелись две кормушки, разнесенные на 70 см друг от друга — прямоугольные отверстия размером 15×11 см, прикрытые вертикально подвешенными прозрачными дверцами из оргстекла. Сама стенка была окле-

ена белой бумагой, а за прозрачными дверцами помещались стимулы — окрашенные бумажки. Вся сцена освещалась лампой накаливания мощностью 100 Вт. Интенсивность освещения на поверхности стимулов составляла около 25 лк.

Процедуры обучения и тестирования уже обученных кошек состояли в следующем. Кошке одновременно предъявлялись два стимула: подкрепляемый лиловый и дифференцировочный зеленый. Пусковым сигналом являлось открытие дверцы стартового отделения. Кошка должна была подбежать к той кормушке, за которой предъявлялся лиловый стимул, и, от-

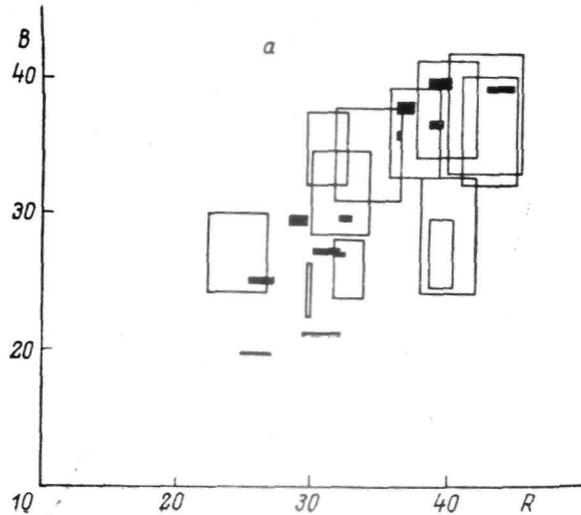
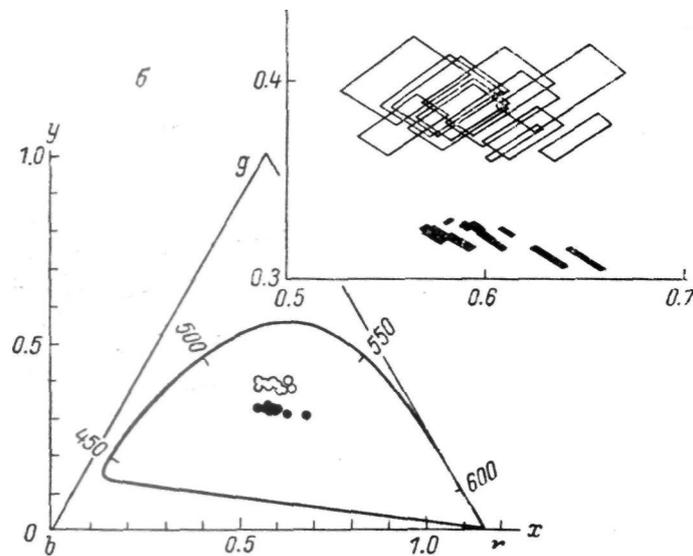


Рис. 2. Положение цветов стимулов в цветовом пространстве кошки.

a — проекция на дихроматическую координатную плоскость RB ; прямоугольники ограничивают возможный разброс цветовых координат зеленых (белые прямоугольники) и лиловых (черные прямоугольники) стимулов, *б* — центральная проекция на диаграмму цветности для системы цветового зрения кошки в цветовом треугольнике, центрированном относительно стандартного источника А МКО 1931 г. Нанесены линии спектральных и пурпурных цветов; центральная часть диаграммы приведена на вставке, где четырехугольниками показан возможный разброс координат цветности тех же стимулов.



крыв дверцу кормушки нажатием лапы или морды, получить доступ к кусочку мяса. При неправильном выборе дверца не открывалась и кошку отгоняли в стартовое отделение без подкрепления. Перед пробами мясо закладывалось в обе кормушки. В один день стимулы кошкам предъявлялись около 20 раз. Интервал между пусками составлял около 2 мин. Стимулы менялись местами в определенной последовательности, которая исключала возможность выработки какой-либо простой стратегии, типа предпочтения одной стороны или последовательной смены направлений. Обучение обычно проводилось на одной паре стимулов до достижения статистически достоверного уровня различения. При тестировании предъявлялись разные комбинации лиловых и зеленых стимулов из наших групп, причем каждый лиловый предъявлялся в сочетании со многими разными зелеными стимулами. Это исключало возможность осуществления выборов только по светлоте, так как в некоторых парах лиловый стимул оказывался светлее, а в некоторых других темнее зеленого стимула для любого из возможных светочувствительных приемников кошки. Степень достоверности различения оценивали для каждой пары стимулов в отдельности. Мы считали, что стимулы достоверно различаются кошкой, если гипотеза об их равновероятном выборе отвергалась с уровнем значимости 0.01.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Одна из кошек, использовавшихся в экспериментах (самка Н), имела предварительный опыт: в течение 8 мес она работала в несколько отличающейся установке с другими стимулами схожих цветов. К моменту тестирования в нашей установке она достигла 85 % уровня дифференцировки. Без дополнительного обучения тестирование в новой установке на зелено-лиловых парах из нашего набора (рис. 1, б, в) дало следующие результаты: кошке было предъявлено 30 различных пар стимулов. Суммарное количество предъявлений этих пар равнялось 630. Лиловый (подкрепляемый) стимул был выбран в 555 случаях, что составляет 88 % от общего количества выборов. Количество предъявлений

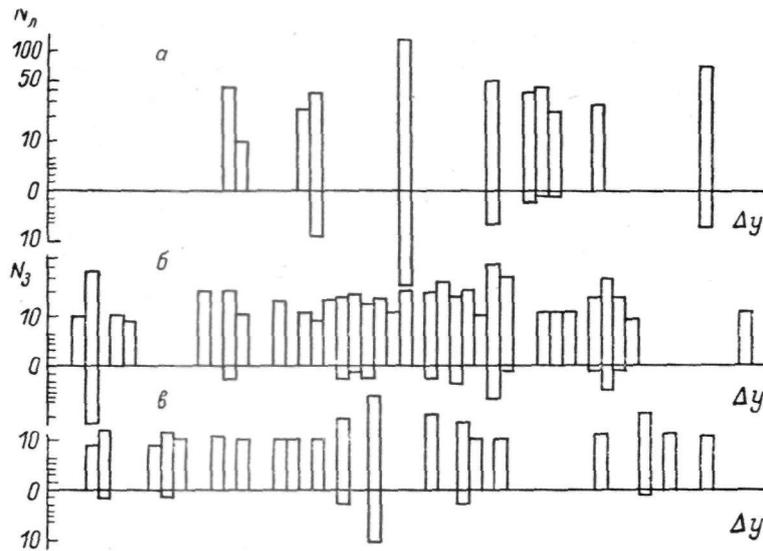


РИС. 3. Результаты тестирования трех кошек, обученных выбирать лиловые стимулы при их предъявлении в паре с зеленым.

На диаграммах приведены результаты тестирования для тех пар, в которых стимулы различались кошками с уровнем значимости 0,01. Высота столбиков соответствует количеству выборов: *вверх* — лилового, *вниз* — зеленого стимула в паре. Остальные объяснения в тексте.

11 пар было достаточным для того, чтобы утверждать, что лиловый стимул в них достоверно предпочитался зеленому. Остальные пары предъявлялись меньшее количество раз; ни в одной из пар кошка не отдавала предпочтения зеленому стимулу.

Результаты этой серии представлены на рис. 3, а. На этой диаграмме пары для определенности упорядочены в соответствии с тем, насколько составляющие их стимулы различаются по относительному возбуждению зеленочувствительного приемника — по различию в координате y на диаграмме цветности (рис. 2, б). Высота столбиков на рис. 3 пропорциональна количеству выборов: *вверх* — лилового, *вниз* — зеленого стимула в каждой предъявлявшейся паре.

Кот Ш. в экспериментах до этого не использовался. Обучался работе в установке свыше 1 мес. Тренировку проводили на паре, составленной из самого светлого лилового и самого светлого зеленого (рис. 1, б, в). В процессе обучения он получил 240 предъявлений. Навык различения лиловых и зеленых стимулов, полученный на этой паре, он перенес на другие пары практически без дополнительного обучения. В конечном итоге в тестовой серии экспериментов ему было предъявлено 48 различных пар. Из общего количества 656 предъявлений зеленые стимулы были выбраны всего 57 раз, а лиловые 599, что составляет 91 % правильных реакций; 32 пары предъявлялись достаточное количество раз для утверждения о том, что лиловый стимул достоверно предпочитался зеленому. Результаты опытов, проведенных на этой кошке, представлены на рис. 3, б.

Кот М. в экспериментах до этого использован не был. Обучался около 3 нед. В процессе обучения получил свыше 200 предъявлений одной пары стимулов, после чего зеленый стимул был заменен на другой, более светлый, и эта пара ему предъявлялась еще около 100 раз. В тестовой серии было показано 27 пар. Общее количество предъявлений 360, из них в 332 случаях был выбран лиловый и лишь в 28 случаях — зеленый, что составляет 92 % правильных выборов. В 20 парах лиловый стимул достоверно предпочитался зеленому. Результаты этой серии представлены на рис. 3, в.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Относительно цветового зрения кошки в литературе укоренилось мнение о том, что выработать у нее реакцию на цвет довольно трудно, и на основании этого делался вывод о второстепенном значении цвета в жизни кошки. В самом деле, в первых успешных опытах приходилось давать до 1600 предъявлений для выработки достоверной дифференцировочной реакции на цвет [19]. Однако в дальнейшем это количество неуклонно снижалось, и в наших экспериментах кошкам для этого требовалось уже менее 400 проб (см. также [1]). Отчасти это было обусловлено отбором животных по способности обучаться в экспериментальной ситуации, так как не все кошки обучаются одинаково. Нам даже попала кошка, которая вообще не смогла научиться отличать лиловые стимулы от зеленых. Однако это вовсе не означает, что ее зеленочувствительный приемник не участвовал в процессах цветоразличения. Дело в том, что, как показала специальная проверочная серия, эта кошка не смогла также научиться отличать голубые стимулы от оранжевых, заведомо различающихся по возбуждению других приемников системы цветового зрения кошки.

Существенным для успешного обучения кошек цветоразличению являются также угловые размеры стимулов — факт, на который первыми обратили внимание Лоор с соавт. [14]. Кошки успешно обучались в тех экспериментах, где применялись стимулы больших угловых размеров, или, как в наших опытах, животные имели возможность вплотную подходить к стимулам, регулируя таким образом для себя их угловые размеры.

Продемонстрированная в наших опытах способность кошки научиться отличать специально подобранные лиловые стимулы от зеленых указывает на то, что эти животные при решении задач на цветоразличение активно пользуются в поведении зеленочувствительным приемником, поскольку остальные два приемника обеспечить различение этих цветов не могут. Мезопические условия освещения в этих опытах не позволяют ответить на вопрос о том, определяется ли этот приемник работой предполагаемых зеленочувствительных колбочек [6] или же мы имеем дело с палочками. Однако гипотеза об участии палочек в цветоразличении кошки была выдвинута Daw и Pearlman [8] в то время, когда был известен всего один длинноволновый колбочковый приемник и иначе невозможно было объяснить способность к цветоразличению. Поскольку сегодня показано, что в сетчатке кошки имеются зеленочувствительные колбочки, привлечение палочек для объяснения ее цветового зрения представляется излишним.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Кезели А. П. Нейрофизиологические механизмы цветового зрения. Тбилиси: Мецниереба, 1983. 183 с.
- [2] Орлов О. Ю. Об эволюции цветного зрения у позвоночных. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1972, т. 2, с. 69—94.
- [3] Bonaventure N. Sensibilité spectrale et vision des couleurs chez le chat. — Psychol. Fr., 1962, vol. 7, N 1, p. 75—82.
- [4] Clayton K. N. Color vision in the cat. — Amer. Psychol., 1961, vol. 16, N 3, p. 415—421.
- [5] Cleland B. G., Levick W. R. Properties of rarely encountered types of ganglion cells in the cat's retina and an overall classification. — J. Physiol., 1974, vol. 240, N 2, p. 457—492.
- [6] Crocker R. A., Ringo J., Wolbarsht M. L., Wagner H. G. Cone contributions to cat retinal ganglion cell receptive fields. — J. Gen Physiol., 1980, vol. 76, N 6, p. 763—785.
- [7] Dartnall H. I. The interpretation of spectral sensitivity curves. — Br. Med. Bull., 1953, vol. 9, N 1, p. 24—30.

- [8] *Daw N. W., Pearlman A. L.* Cat colour vision: one cone process or several? — *J. Physiol.* (London), 1969, vol. 201, N 3, p. 745–764.
- [9] *Daw N. W., Pearlman A. L.* Cat colour vision: evidence for more than one cone process. — *J. Physiol.* (London), 1970, vol. 211, N 1, p. 125–137.
- [10] *Granit R.* The spectral properties of the visual receptors of the cat. — *Acta Physiol. Scand.*, 1943, vol. 5, N 2, p. 219–229.
- [11] *Gregg F. M., Jamison E., Wilkie R., Radinsky T.* Are dogs, cats and racoons color blind? — *J. Corp. Psychol.*, 1929, vol. 9, N 3, p. 379–395.
- [12] *Gunter R.* The discrimination between lights of different wave-lengths in the cat. — *J. Corp. Physiol. Psychol.*, 1954, vol. 47, N 1, p. 169–172.
- [13] *Hammond P.* The neural basis for colour discrimination in the domestic cat. — *Vision Res.*, 1978, vol. 18, N 2, p. 233–235.
- [14] *Loop M. S., Bruce L. L., Petuchowski S.* Cat color vision: the effect of stimulus size, shape and viewing distance. — *Vision Res.*, 1979, vol. 19, N 5, p. 507–513.
- [15] *Mello N. K., Peterson N. J.* Behavioral evidence for colour discrimination in cat. — *J. Neurophysiol.*, 1964, vol. 27, N 3, p. 323–333.
- [16] *Meyer R. D., Miles R. C., Ratoosh P.* Absence of color vision in cat. — *J. Neurophysiol.*, 1954, vol. 17, N 3, p. 289–294.
- [17] *Rabin A. R., Mehaffey L., Berson E.* Blue cone function in the retina of the cat. — *Vision Res.*, 1976, vol. 16, N 8, p. 799–801.
- [18] *Ringo J., Wolbarsht M. L., Wagner H. G., Crocker R., Anthor E.* Trichromatic vision in the cat. — *Science*, 1977, vol. 198, N 4318, p. 753–755.
- [19] *Sechzer J. A., Brown J. L.* Colour discrimination in the cat. — *Science*, 1964, vol. 144, N 3617, p. 427–429.
- [20] *Weale R. A.* Light absorption in the crystalline lens of the cat. — *Nature*, 1954, vol. 173, N 4413, p. 1049–1050.
- [21] *Zrenner E., Gouras P.* Spectral opponency and asymmetry between cone mechanisms in the cat electroretinogram (ERG). — *Society for Neuroscience. 7-th Animal Meeting*, 1977, vol. III. 583 p.

Поступило 13 II 1986

PARTICIPATION
OF THE GREEN-SENSITIVE CONE MECHANISM
OF THE CAT RETINA IN COLOUR DISCRIMINATION

*A. R. Kezeli, V. V. Maksimov, N. J. Lomashvili,
M. S. Khomeriki and N. G. Tshkhvediani*

Institute of Physiology of the Georgian SSR Acad. Sci., Tbilisi, and Institute of Problems
of Information Transmission of the USSR Acad. Sci., Moscow.