

Н. Т. ФЕДОРОВ и В. И. ФЕДОРОВА

О ЧИСЛЕ СВЕТОЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В СЕТЧАТКЕ

(Представлено академиком С. И. Вавиловым 6 XII 1938)

Одним из основных вопросов физиологической оптики является проблема цветного зрения. Несмотря на огромное количество экспериментальных работ и основанных на них теорий цветного зрения до настоящего времени остается еще неразрешенным до конца вопрос даже о числе светочувствительных веществ, фотохимический процесс в которых является причиной возникновения импульсов в зрительном нерве и следовательно первой стадией возникновения ощущения того или иного цвета.

В то время как основатель трехцветной теории зрения Томас Юнг⁽¹⁾ говорит лишь о «трех родах нервных волокон», Гельмгольц⁽²⁾ во втором (вышедшем в свет после его смерти) издании «Handbuch der physiologischen Optik» говорит уже о необходимости принятия гипотезы о существовании в глазу трех различных светочувствительных веществ. Следуя Гельмгольцу, Лазарев⁽³⁾, Хехт⁽⁴⁾, Хашек⁽⁵⁾ и некоторые другие авторы также принимают, что в глазу имеются три светочувствительных вещества с различными кривыми спектрального поглощения света. Однако ни одним из этих авторов не приводятся достаточно надежные экспериментальные данные, которые делали бы необходимым такое допущение. Кроме того, в частности кривые, предложенные Хехтом⁽⁴⁾, как он сам признал, не объясняют наблюдаемое на опыте распределение яркости в спектре дихроматов и, как показал Джедд⁽⁶⁾, не совместны с кривыми сложения спектральных стимулов [то же относится и к кривым, предложенным в свое время Лазаревым⁽³⁾]. Что же касается явления изменения цветового тона в процессе хроматической адаптации глаза, на основании которого Хашек делает заключения о наличии в сетчатке трех светочувствительных веществ с различными фотохимическими константами, то оно может быть истолковано количественно и при допущении лишь одного такого вещества совершенно аналогично тому, как это было сделано нами при объяснении изменения цветового тона при изменении интенсивности света или при прибавлении белого⁽⁷⁾. Результаты же работы С. В. Кравкова⁽⁸⁾, в которой из анализа динамики хроматической адаптации вытекает необходимость существования нескольких светочувствительных веществ с различными константами скорости фотохимической и обратной темновой реакции, объясняются лишь трудностью получения надежных результатов при примененной им методике, где изменения по яркости могли маскироваться изменениями в насыщенности и цветовом тоне [см. об этом также у Шобера и Трильч⁽⁹⁾]. С другой стороны, недавно

Уолд⁽¹⁰⁾ в результате весьма тонкого и трудного биохимического и спектрофотометрического исследования установил наличие в сетчатке цыплят лишь двух различных светочувствительных веществ: зрительного пурпура, связанного с так наз. «сумеречным, палочковым зрением», и другого, фиолетового цвета, названного им «иодопсином», максимум поглощения которого соответствует приблизительно максимуму кривой спектральной чувствительности колбочек.

В настоящей работе к решению этого вопроса мы подошли иным путем. В условиях чистого фовеального зрения сравнивались яркости монохроматического света в первый момент его действия на глаз со стационарной яркостью, устанавливающейся в результате длительного его воздействия на глаз. Трудность этих опытов состояла в том, что при такой хроматической адаптации глаза изменялась не только яркость, но нередко и цветовой тон и насыщенность цвета в направлении ее уменьшения.

Поэтому для того, чтобы всегда иметь дело лишь с установками на полное тождество, для того, чтобы изменения по насыщенности например не маскировали изменений по яркости, приходилось заранее на основании длительных предварительных опытов подбирать длину волны излучения, сравниваемого со стационарным, и количество прибавляемого к этому излучению белого так, чтобы в первый же момент оба поля казались совершенно одинаковыми. Количественный анализ этого явления хроматической адаптации позволил нам однозначно ответить на вопрос о числе светочувствительных веществ в сетчатке.

На основании весьма точных и надежных исследований Уолда⁽¹¹⁾ со зрительным пурпуром мы знаем, что кривая распределения яркости в спектре для палочкового зрения совершенно точно совпадает с кривой, изображающей число квантов, поглощенных зрительным пурпуром в различных частях этого спектра, т. е. мы можем написать, что

$$B_{\lambda} = \alpha n = \alpha \frac{\varepsilon \cdot I_{\lambda}}{h\nu} X, \quad (1)$$

где α — постоянный коэффициент, n — число поглощенных квантов, ε — коэффициент поглощения лучистой энергии I_{λ} , X — концентрация поглощающего свет вещества.

Сделав естественное допущение, что это же соотношение применимо и для колбочкового зрения, мы можем написать, что в нашем опыте для того, чтобы обе половины поля зрения были равной яркости, число поглощенных в данный момент времени квантов должно быть одинаково. Поэтому в простейшем случае, когда в результате адаптации не изменяется ни цветовой тон, ни насыщенность, мы можем написать, что:

$$B_m = B_s, \quad (2)$$

где B_s — яркость поля, длительно воздействовавшего на глаз, а B_m — яркость в первый момент воздействия света на глаз. Отсюда следует:

$$\alpha \frac{\varepsilon I_m}{h\nu} X = \alpha \frac{\varepsilon I_0}{h\nu} (X - x), \quad (3)$$

где x — количество разложенного светом интенсивностью I_0 светочувствительного вещества. Чтобы найти x , напишем дифференциальное уравнение обратной фотохимической реакции:

$$\frac{dx}{dt} = k_1 \frac{\varepsilon \cdot I_0}{h\nu} (X - x) - k_2 x^n \quad (4)$$

и проинтегрируем его для случаев: $n = 1$ и $n = 2$. При $n = 1$ получим, что

$$x = X \frac{k_1 \varepsilon I_0}{h\nu \left(\frac{k_1 \varepsilon I_0}{h\nu} + k_2 \right)} \left(1 - e^{-\left(\frac{k_1 \varepsilon I_0}{h\nu} + k_2 \right) t} \right). \quad (5)$$

Для стационарного состояния мы получим отсюда:

$$x = X \frac{k_1 \varepsilon I_0}{h\nu \cdot \left(\frac{k_1 \varepsilon I_0}{h\nu} + k_2 \right)}.$$

Подставив это выражение для x в формулу (3), получим:

$$\alpha \frac{\varepsilon I_m}{h\nu} X = \alpha k_2 \frac{\varepsilon I_0 X}{h\nu \left(\frac{k_1 \varepsilon I_0}{h\nu} + k_2 \right)}$$

или

$$B_m = B_s = k_2 \frac{B_0}{(k_1 B_0 + k_2')} = \frac{B_0}{a B_0 + b}, \quad (6)$$

где

$$a = \frac{1}{\alpha k_2 X} \quad \text{и} \quad b = \frac{1}{\alpha}.$$

При изменении же в процессе адаптации цветового тона и насыщенности мы должны изменять и длину волны сравниваемого поля и прибавлять к нему белый. В этом случае мы можем написать, что число поглощенных квантов сложного излучения будет равно:

$$\begin{aligned} \frac{\varepsilon_1 I_m X}{h\nu_1} + X \int_{400}^{700} \frac{\varepsilon I_m}{h\nu} d\lambda &= \frac{\varepsilon_1 I_m X}{h\nu_1} \left(1 + \frac{\int_{400}^{700} \frac{\varepsilon I_m}{h\nu} d\lambda}{\frac{\varepsilon_1 I_m}{h\nu_1}} \right) = \\ &= \frac{\varepsilon_1 I_m X}{h\nu_1} (1 + \delta) = \gamma \cdot \frac{\varepsilon_1 I_m X}{h\nu_1} = n\gamma, \end{aligned} \quad (7)$$

т. е. B_m будет равно $\alpha n\gamma = \alpha'n$; в соотношении же (6) изменятся лишь численные коэффициенты « a » и « b ».

Для $n=2$ интеграл уравнения (4) имеет такой вид:

$$x = \frac{2X}{1 + \frac{1 + e^{-\frac{i k_1 B t \beta}{a}}}{1 - e^{-\frac{k_1 B t \beta}{a}}} \cdot \beta}, \quad (8)$$

где

$$\beta = \sqrt{1 + \frac{4b}{B}}, \quad b = \frac{k_2 X^2 a}{k_1},$$

а

$$B = \alpha \frac{\varepsilon I}{h\nu} \cdot X.$$

Для стационарного состояния мы получим отсюда:

$$x = \frac{2X}{1 + \beta} \quad (9)$$

и

$$X - x = X \cdot \frac{\beta - 1}{\beta + 1}, \quad \text{причем} \quad \beta = \sqrt{1 + \frac{4b}{B_0}}. \quad (9')$$

[Легко показать, что x , определенный по формуле (9), тождественно равен x , найденному из уравнения для стационарного состояния ($\frac{dx}{dt} = 0$): $x = \frac{X}{2} [(b_1^2 B^2 + 4b_1 B)^{1/2} - b_1 B]$, где $b_1 = \frac{k_1}{k_2 X a} = \frac{1}{b X}$, которым пользуется в своих работах Хехт.]

Рассуждая совершенно аналогично первому случаю, мы из формул 1, 2, 3, 7 и 9' получим окончательно:

$$B_m = B_s = a B_0 \frac{\sqrt{1 + \frac{4b}{B_0}} - 1}{\sqrt{1 + \frac{4b}{B_0}} + 1}. \quad (10)$$

Формулы (6) и (10) относятся к тому случаю, когда у нас в глазу имеется лишь одно светочувствительное вещество. Если же мы допустим существование трех различных химических веществ, как это делают, следуя Гельмгольцу, названные выше авторы, мы вместо формул (6) и (10) должны будем написать:

$$B_m = \sum_{i=1}^{i=3} \frac{B_{0i}}{a_i B_{0i} + b_i} \quad (11)$$

и

$$B_m = \sum_{i=1}^{i=3} a_i B_{0i} \frac{\sqrt{1 + \frac{4b_i}{B_{0i}}} - 1}{\sqrt{1 + \frac{4b_i}{B_{0i}}} + 1}, \quad (12)$$

а кроме того из закона аддитивности яркостей следует, что

$$B_0 = \sum_{i=1}^{i=3} B_{0i}. \quad (13)$$

Из формул (6) и (10) мы видим, что в случае одного светочувствительного вещества, характеризуемого константами k_1 и k_2 , какие бы длины волн мы ни брали, всегда, если до начала адаптации поля были равносветлыми, они останутся таковыми и после достижения стационарного уровня чувствительности в результате адаптации глаза к данному раздражителю.

В случае же наличия в колбочках трех различных веществ константы k_1 и k_2 будут для них различными, и при адаптации глаза к излучениям различных длин волн: λ' , λ'' и λ''' мы получим, что, если в начале яркости этих трех излучений одинаковы, т. е.

$$B'_{01} + B'_{02} + B'_{03} = B''_{01} + B''_{02} + B''_{03} = B'''_{01} + B'''_{02} + B'''_{03},$$

то неизбежно из-за различий в коэффициентах k_1 и k_2 стационарные яркости их B' , B'' и B''' , определенные по формулам (11) или (12), будут различными.

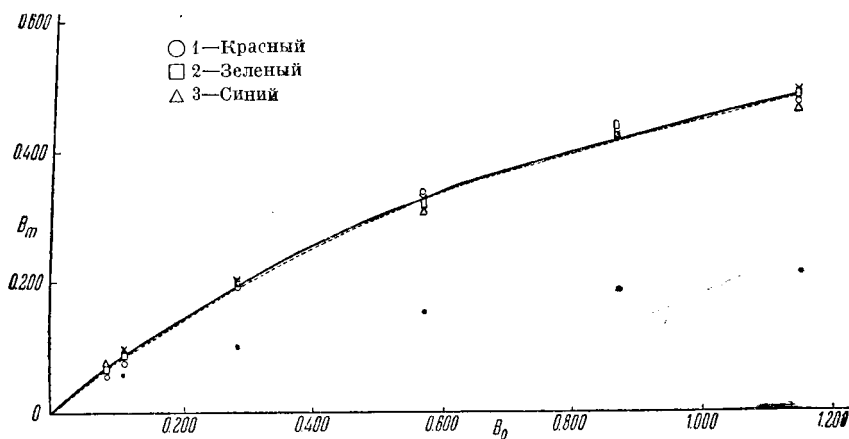
Результаты

Прямой метод. Закрыв одну половину поля зрения (размер поля: 1.5°) прибора для сложения цветов Гельмгольца, экспериментатор (В. И. Федорова) после предварительной адаптации к темноте адаптировался 90 сек. к свету другой половины, имеющему длину волны, равную, положим, 660 м μ , после чего на очень короткое время открывалась

первая половина, и предлагалось сказать, равна она по своим координатам (яркость, цветовой тон и насыщенность) второй половине или не равна. Путем многочисленных предварительных проб находились такие координаты первой половины, при которых она оказывалась после адаптации тождественной со второй. После этого опыты повторялись с другой и третьей длиной волны ($\lambda_2 = 510 \text{ м}\mu$; $\lambda_3 = 460 \text{ м}\mu$), причем на основании промеренной заранее на этом приборе методом малых ступеней кривой распределения яркости в спектре начальные яркости этих излучений B_0 брались одинаковыми. Затем вся серия опытов повторялась на ином уровне начальной яркости. Результаты, средние для ряда таких измерений для шести уровней яркостей $B_0 = 1.16; 0.88; 0.58; 0.29; 0.116$ и 0.088 , полученные после длительной предварительной тренировки, изображены на фигуре, где по оси абсцисс отложены B_0 , а по оси ординат соответствующие им B_m . Сплошная линия вычислена по формуле:

$$B_m = 1.09 \cdot B_0 \frac{\sqrt{1 + \frac{4.37}{B_0}} - 1}{\sqrt{1 + \frac{4.37}{B_0}} + 1}, \text{ а пунктирная по формуле } B_m = \frac{B_0}{B_0 + 1.26}.$$

Мы видим, что в пределах возможной точности эксперимента все точки для всех трех цветов ложатся на одну и ту же кривую,



— вычислено по ф-ле (10); - - - - вычислено по ф-ле (6); × × × вычислено по ф-ле (14) для $\lambda = 660 \text{ м}\mu$; ○ ○ ○ вычислено по ф-ле (14) для $\lambda = 460 \text{ м}\mu$.

причем одновременно мы видим также, что это явление хроматической адаптации не дает нам возможности определить порядок обратной реакции. Далее на основании наших определений кривых основных возбуждений глаза, позволивших нам объяснить ряд фактов из области физиологической оптики, мы знаем, что для глаза В. И. Ф. излучения $660 \text{ м}\mu$ и $510 \text{ м}\mu$ слагаются лишь из двух основных возбуждений R и G , причем для $660 \text{ м}\mu$ $B_r : B_g = 4.91$, а для $510 \text{ м}\mu$ $B_r : B_g = 0.168$. Поэтому для этих излучений, если мы примем существование в глазу нескольких светочувствительных веществ, B_m будет равно:

$$B_m = \frac{B_r}{a_1 B_r + b_1} + \frac{B_g}{a_2 B_g + b_2} \quad (14)$$

и выражению, вытекающему из формулы (12) для случая бимолекулярности обратной реакции. Анализ опытных данных дает нам, что если положить $a_1 = 1.26$; $b_1 = 1.03$; $a_2 = 5.7$ и $b_2 = 2.3$, то B_m , вычис-

ленные по формуле (14) для $\lambda = 660 \text{ м}\mu$, хорошо совпадают с опытом (см. таблицу и фигуру, крестики).

V_0	$V_m(460_{\text{м}\mu})$ (опыт)	$V_m(510_{\text{м}\mu})$ (опыт)	$V_m(660_{\text{м}\mu})$ (опыт)	V_m по ф-ле (10)	V_m по ф-ле (6)	V_m по ф-ле (14) для 660 _{мμ}	V_m по ф-ле(14) для 510 _{мμ}
1.16	0.463	0.480	0.472	0.482	0.479	0.486	0.209
0.88	0.427	0.434	0.417	0.413	0.410	0.422	0.187
0.58	0.309	0.322	0.335	0.316	0.316	0.328	0.152
0.29	0.200	0.195	0.193	0.193	0.188	0.200	0.100
0.116	0.092	0.084	0.077	0.092	0.084	0.093	0.050
0.088	0.0785	0.070	0.064	0.072	0.063	0.074	0.038

Вычисленные же V_m для $\lambda = 510 \text{ м}\mu$ при тех же константах a_1, b_1, a_2, b_2 изображены на фигуре сплошными кружками и даны в последнем столбце таблицы. Мы видим, что второе предположение (существование в глазу нескольких светочувствительных веществ) отпадает. К этому же заключению приводят и результаты косвенных методов.

Косвенные методы. Наши опыты показали, что гетерохромное равенство яркости красного, зеленого и синего полей с ахроматическим не изменяется в результате хроматической адаптации. Далее было установлено (экспериментатор В. И. Ф.), что если адаптироваться к полю, одна половина которого хроматическая (λ_1), а другая—равно-светлая первой, ахроматическая, и после достижения стационарного уровня заменить ахроматическое поле хроматическим (той же λ_1) яркости V_0 , то для получения тождества приходится изменять лишь λ на $\pm \Delta\lambda$ или прибавлять белый, но и то, и другое при сохранении яркости V_0 , что не могло бы быть в случае нескольких светочувствительных веществ.

Итак, результаты как прямых, так и косвенных опытов согласно приводят к заключению о наличии в глазу кроме зрительного пурпура лишь одного светочувствительного вещества и заставляют полагать механизм цветного зрения в существовании нервных волокон, идущих от сетчатки к трем различным центрам головного мозга, позволяющим нам получать приблизительно правильное, соответствующее настоящей стадии приспособления человека к окружающей его среде представление о действительности.

Лаборатория физиологической оптики
Всесоюзного института экспериментальной
медицины им. А. М. Горького.

Поступило
10 XII 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ T. Young, Lectures on Natural Philosophy, London, 1, 440 (1807).
² H. v. Helmholtz, Handbuch der physiol. Optik, 349 (1896). ³ P. Lasareff, Изв. Р. Ак. Наук, 1047 (1918), см. также «Théorie ionique de l'excitation des tissus vivants», Paris (1928). ⁴ S. Hecht, Journ. Opt. Soc. of Amer., 20, 231 (1930), 21, 615 (1931); Ergebnisse der Physiologie, 32, 389 (1931). ⁵ E. Haschek, Sitzungsberichte der Wiener Akad., Abt. 11a, 137, 513 (1928). ⁶ D. Judd, Journ. Opt. Soc. of America, 20 (1930). ⁷ Н. Т. Федоров и В. И. Федорова, Изв. Акад. Наук СССР, 10, 1431 (1935). ⁸ S. W. Kravkov, Journ. für Psychologie und Neurologie, 36, Heft 1 und 2 (1928). ⁹ H. Schober u. M. Triltsch, Sitzungsber. der Wien. Akad., Abt. 11a, 137, 539 (1928). ¹⁰ G. Wald, Nature, 140, 545 (1937). ¹¹ G. Wald, Journ. Gen. Phys., 21, Juli, 20 (1938).