

Н. И. ПИНЕГИН

СУМЕРЕЧНАЯ (ПАЛОЧКОВАЯ) ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ГЛАЗА В КРАСНОМ И ИНФРАКРАСНОМ СПЕКТРЕ

(Представлено академиком С. И. Вавиловым 13 III 1947)

Общепринято, что палочковый аппарат сетчатки нечувствителен к красным лучам. Считают, что доказательством этому служит:

1) феномен Пуркинье, в силу которого чувствительность глаза к красным лучам в сумерки и ночью падает до нуля;

2) кривые сумеречной чувствительности, в противоположность кривым дневной чувствительности, не заходят далеко в красную область; так, известная кривая сумеречной чувствительности Гехта и Вильямса (1) доходит лишь до 666 $\text{m}\mu$, тогда как кривая дневной чувствительности Гибсона и Тиндаля (2) продолжается до 760 $\text{m}\mu$, т. е. почти на 100 $\text{m}\mu$ дальше, чем первая кривая;

3) зрительный пурпур не разлагается под действием красных лучей, вследствие чего палочки и не обнаруживают чувствительности к последним.

В силу вышеизложенного кажется нереальным ставить вопрос о чувствительности палочек к красным и, тем более, к инфракрасным излучениям. По общему мнению, к последним нечувствительны даже колбочки.

В литературе, однако, начинают появляться работы по данному вопросу. Стайлс и Смит (3) высказывают предположение о возможности функционирования палочек в красном спектре и рекомендуют метод измерения сумеречной чувствительности в этой области. Уолд (4), выделяя линии ртути при помощи фильтров, измерял относительную чувствительность *fovea* и периферических палочек и колбочек от 365 до 750 $\text{m}\mu$. Автор обнаружил пересечение кривых *foveальной* и палочковой чувствительности около 650 $\text{m}\mu$. Далее чувствительность *fovea* оказывается выше чувствительности палочек.

Гриффин, Хаббэрд и Уолд (5), пользуясь фильтрами, измеряли относительную чувствительность *fovea* до 1000 $\text{m}\mu$ и чувствительность палочек до 1050 $\text{m}\mu$. *Fovea* и палочки имеют почти одинаковую чувствительность в области 680—710 $\text{m}\mu$, а далее палочки оказываются более чувствительными, чем *fovea*. Однако пересечение кривых *foveальной* и палочковой чувствительности здесь, повидимому, не имеет места.

В обоих случаях (4,5) остается открытым вопрос, действительно ли авторы измеряли чувствительность одних палочек при элиминировании периферических колбочек.

Независимо от указанных авторов, нами было предпринято измерение абсолютной чувствительности *fovea* и периферии сетчатки в области от 621 до 950 $\text{m}\mu$. Были взяты линии ртути, кадмия, водорода, аргона и сплошной спектр вольфрама. Употреблялся монохроматор

в комбинации с фильтрами для устранения рассеянного света. Абсолютная энергия излучений измерялась термоэлементом, проградуированным по свече Гефнера. Угловые размеры стимула составляли 20'. Чувствительность измерялась после темновой адаптации в течение 1 часа.

Сначала измерялась пороговая чувствительность fovea, затем — чувствительность периферии сетчатки на 10° от fovea по горизонтали в височной области, для чего употреблялась фиксационная точка

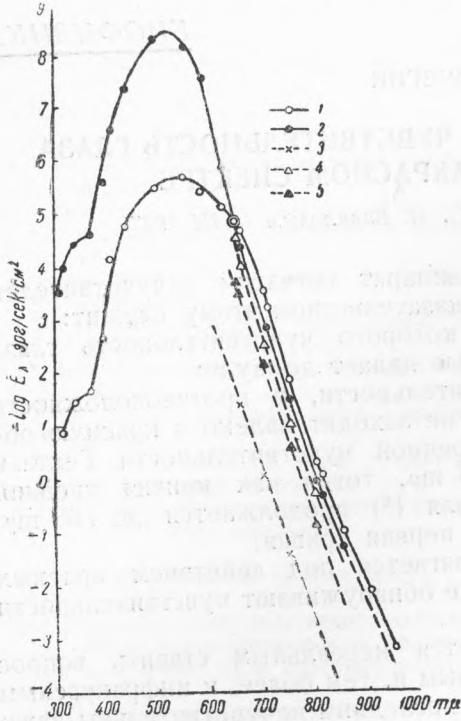


Рис. 1.

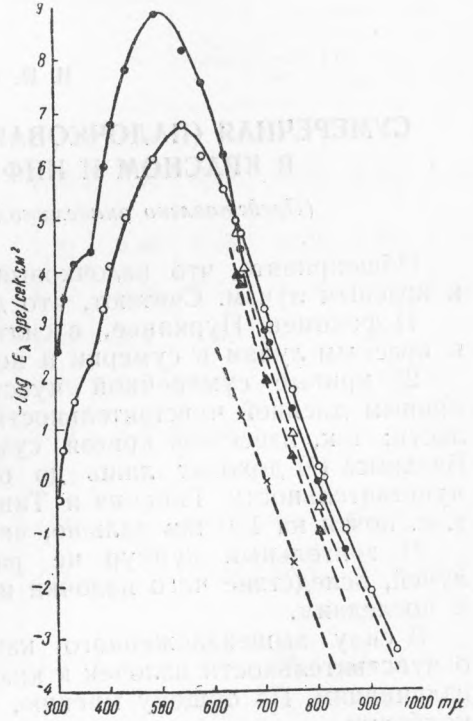


Рис. 2.

Спектральная чувствительность (1/порог) адаптированных к темноте и слабому свету фoveальных колбочек, периферических палочек и периферических колбочек: 1 — фoveальные колбочки в темноте и при освещенности $< 5 \cdot 10^{-4}$ асб, 2 — периферические палочки в темноте, 3 — периферические колбочки в темноте, 4 — периферические палочки при освещенности $< 5 \cdot 10^{-4}$ асб, 5 — периферические колбочки при освещенности $< 5 \cdot 10^{-4}$ асб.

Рис. 1. Наблюдатель Н. П. Рис. 2. Наблюдатель К. Б.

($\lambda > 800$ мμ). Пороги чувствительности измерялись методом гашения при помощи графитового фотометрического клина. Погрешность измерений не превышала $\pm 5\%$ от среднего. Цвет стимула на пороге чувствительности для fovea представлялся красным, а для периферии сетчатки — ахроматическим (белым). На этом основании полагаем, что в первом случае измерялась чувствительность fovea, а во втором — чувствительность палочкового аппарата. Измерения произведены на двух наблюдателях. Чувствительность fovea измерена от 621 до 950 мμ, а чувствительность палочек — от 302 до 850 мμ. Последняя качественно обнаружена также при 900 и 950 мμ, однако измерить ее здесь не удалось из-за недостаточной энергии излучений.

Чувствительность fovea практически совпала с той же чувствительностью, измеренной для данных наблюдателей ранее от 655 до 950 мμ (^{6,7}). Еще ранее для них была измерена чувствительность палочек на 10° от fovea к виску от 302 до 578 мμ и чувствительность fovea от 302 до 691 мμ (^{8,9}). Все эти измерения для данных

наблюдателей мы объединяем в виде кривых чувствительности палочек от 302 до 850 м μ и чувствительности fovea от 302 до 950 м μ . Кривые представлены на рис. 1, 2, где по оси ординат отложены отрицательные логарифмы пороговой освещенности на роговице

$$E_{\lambda} \frac{\text{эрг}}{\text{сек.см}^2}.$$

Из рис. 1, 2 видно, что палочковая чувствительность в средней области видимого спектра в сотни раз превосходит чувствительность fovea. По мере приближения к красной области кривые палочковой и фовеальной чувствительности сближаются и при 643 м μ (линия кадмия) пересекаются. В области пересечения чувствительность палочек практически равна чувствительности fovea. После пересечения палочковая чувствительность становится в 2—2,5 раза меньше чувствительности fovea. При этом кривые, начиная с 700 м μ , дальше идут почти параллельно. Возникает, однако, вопрос об элиминировании периферических колбочек, которые, возможно, реагируют вместе с палочками, хотя стимул при этом и кажется ахроматическим. Ответ дают непосредственные измерения их чувствительности в том же месте сетчатки, где измерялась чувствительность палочек. Эти измерения осуществлены для 655, 700 и 750 м μ . Пороги чувствительности периферических колбочек определялись по моменту появления цвета, при этом стимул казался ненасыщенным красным. Оказалось, что их чувствительность почти в 1000 раз ниже чувствительности палочек (рис. 1, 2).

Таким образом, палочковая чувствительность в области спектра от 621 до 850 м μ была измерена в чистом виде, так как периферические колбочки при этом практически были выключены.

Как объяснить такое весьма большое различие в чувствительности периферических колбочек и палочек? Это можно понять, исходя из принципа взаимоотношения афферентных систем, выдвинутого акад. Л. А. Орбели (¹⁰). Необходимо предположить, что палочки в условиях темновой адаптации и при сравнительно малых размерах стимула обладают абсолютным функциональным превосходством над периферическими колбочками и тормозят деятельность последних. Правильность этого предположения доказывается следующим опытом. Будем измерять чувствительность в условиях постоянной адаптации к белому свету. Освещенность фона подберем такую, чтобы чувствительность fovea оставалась еще неизменной. Для этого достаточно освещенность не более $5 \cdot 10^{-4}$ асб. Тогда чувствительность палочек в 3—4 раза уменьшается, а чувствительность периферических колбочек раз в 100 увеличивается по сравнению с их чувствительностью в темноте. В результате чувствительность периферических колбочек оказывается уже не в 1000 раз, а всего лишь в 2—3 раза ниже чувствительности палочек (рис. 1, 2). Таким образом, даже небольшое понижение чувствительности палочек уже в значительной степени ослабляет их тормозящее действие на периферические колбочки, в результате чего чувствительность последних резко повышается. При увеличении освещенности окружающего фона свыше $5 \cdot 10^{-4}$ асб чувствительность палочек оказывается ниже чувствительности периферических колбочек, а чувствительность последних поднимается до уровня чувствительности fovea. Тогда палочковое зрение в красном и инфракрасном спектре практически оказывается выключенным, и остается лишь одно колбочковое зрение.

На основании вышеизложенного можно сделать следующий основной вывод. В условиях темновой адаптации и при размерах стимула в 20' палочковый аппарат сетчатки обнаруживает высокую чувствительность в красном и инфракрасном спектре, которая оказывается всего лишь в 2—2,5 раза ниже чувствительности fovea.

Как согласовать этот вывод с доводами в пользу нечувствительности палочек к красным лучам? В свете наших данных эти доводы оказываются несостоятельными. Обратимся сначала к феномену Пуркинье. Из рис. 1, 2 непосредственно видно, что в условиях темновой адаптации палочковая чувствительность в красном спектре оказывается значительно более низкой, чем в синем. Так, для 700 м μ она в среднем в 50 000 раз ниже, чем для 435 м μ . Таким образом, феномен Пуркинье приобретает строгое количественное выражение и свидетельствует не об отсутствии чувствительности палочек в красном спектре, а становится мерой относительно низкой их чувствительности в последнем.

Следующий довод, что кривые сумеречной чувствительности не заходят далеко в красную область, отпадает сам собой, поскольку мы определили палочковую чувствительность вплоть до 850 м μ .

Наконец, последний довод, что зрительный пурпур не обнаруживает реакции в красном спектре, неубедителен. Возможно, что поглощение красных лучей зрительным пурпуром настолько мало, что необходимы более точные методы его измерения. Кроме того, следует учитывать разницу между естественными условиями в живой сетчатке и искусственными условиями биохимических исследований. Имеем ли мы в обоих случаях одинаковую реакцию зрительного пурпура в красном спектре, сказать трудно.

Выражаю глубокую благодарность акад. С. И. Вавилову за неизменный интерес и указания по работе.

Государственный оптический
институт,
Ленинград

Поступило
4 III 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ S. Hecht and R. E. Williams, J. Gen. Physiol., 5, No. 1 (1922). ² K. S. Gibson and E. P. T. Tyndall, U. S. Bur. Stand. Sci. Pap., No. 475 (1923). ³ W. S. Stiles and T. Smith, Proc. Physic. Soc., 56, No. 316 (1944). ⁴ G. Wald, Science, 101, 653 (1945). ⁵ D. R. Griffin, R. Hubbard and G. Wald, J. Opt. Soc. Am., 36, No. 6, 360 (1946). ⁶ Н. И. Пинегин, ДАН, 47, № 9 (1945). ⁷ Н. И. Пинегин, ДАН, 48, № 4 (1945). ⁸ Н. И. Пинегин, ДАН, 30, 3 (1941). ⁹ Н. И. Пинегин, Проблемы физиол. оптики, 2, 4 (1944). ¹⁰ Л. А. Орбели, Физиол. журн. СССР им. Сеченова, 17, 6 (1934).