Доклады Академии наук СССР
1955. Том 103, № 2

БИОФИЗИКА

М. М. БОНГАРД

КОЛОРИМЕТРИЯ НА ЖИВОТНЫХ

(Представлено академиком А. Н. Терениным 25 IV 1955)

1. Колориметрия занимается изучением неразличимых на глаз, но имеющих различный спектральный состав излучений. Так например, можно подобрать такую смесь красного и зеленого света, которая будет неотличима для человека от монохроматического желтого.

Почти все имеющиеся в нашем распоряжении достоверные сведения о цветовом зрении человека основываются на колориметрических опытах. Однако до сих пор никто не пытался применить этот метод для изучения цветового зрения животных. Получение так называемых «кривых сложения» для животных представлялось нам тем более ценным, что, обладая ими, можно выяснить число приемников с различными кривыми спектральной чувствительности в сетчатке животного, а также и сами кривые чувствительности ([1]).

2. При колориметрических опытах с человеческим глазом наблюдатель говорит, различает он или нет разницу между двумя предъявляемыми ему полями. Таким путем подбираются два излучения различного спектрального состава, неразличимые для наблюдателя. Поскольку для животного этот прием неприменим, необходимо было найти достоверный признак того, что данные два спектральных состава для него неразличимы. В качестве такого признака мы выбрали электронейрограмму, снимаемую со зрительного нерва животного. Известно, что при освещении сетчатки по зрительному нерву в мозг проходят импульсы, являющиеся сигналами о том, что животное «видит». Особенно интенсивно нервные импульсы идут при изменениях характера освещения сетчатки (усиление света, наступление темноты и т. п.). Эти нервные импульсы сопровождаются в числе многих физических явлений в нерве также и изменениями электропотенциала нерва. Современная усилительная техника дает возможность обнаруживать электрические импульсы, возникающие при прохождении нервного возбуждения по нервным волокнам. В результате открывается возможность установить, может ли животное отличить одно от другого излучения с разными спектральными составами. Для этого, очевидно, нужно выяснить, проходят ли по его зрительному нерву в мозг сигналы при замене падающего на сетчатку света с одним спектральным составом светом с другим спектральным составом. В случае, если при смене излучений по нерву не прошло нервного возбуждения, что обнаруживается при помощи усилителя, можно утверждать, что эти два излучения неразличимы для данного животного. Само собой разумеется, что процесс замены одного излучения другим должен производиться достаточно аккуратно, чтобы исключить возможность появления сигнала от побочных причин (например, одно излучение преимущественно освещает верхнюю половину сетчатки, а другое — нижнюю, или при смене имеется момент потемнения поля и т. д.). В частности, если мы хотим излучение A заменить на излучение B, то смена должна происходить по закону $\alpha B + (1 - \alpha)\ A$, где $\alpha = t\ (f)$ — произвольна функция времени, удовлетворяющая условию $0 \leqslant \alpha \leqslant 1$. При соблюдении этого условия животное,

если оно не отличает излучение A от излучения B, не может отличить от них и любое промежуточное излучение.

3. Применявшийся нами колориметр является по существу монохроматором с несколькими входными щелями (см. рис. 1). Благодаря этому из выходной щели выходит не один монохроматический поток, а смесь нескольких (по числу открытых щелей). Нижняя щель (рис. 1*а*) может передвигаться в горизонтальном направлении перпендикулярно к оптической оси входной части прибора. При этом изменяется длина волны луча, выходящего из колориметра. Верхние щели жестко закреплены, и соответствующие длины волн являются базисными (основными) излучениями прибора. Нижняя щель заклеена поляроидной пленкой $П_2$. Верхние щели также покрыты поляроидами $П_3$. Главные направления поляроидов на базисных щелях ориентированы перпендикулярно главному направлению поляроида на нижней щели. При повороте поляроида $П_1$ свет, проходящий через нижнюю щель, заменяется смесью лучей, проходящих через верхние щели. При этом смена происходит по закону $A\sin^2\beta + B\cos^2\beta$ (β — угол поворота поляроида $П_1$), или $B\cos^2\beta + (1-\cos\beta)A$, т. е. удовлетворяет сформулированному выше условию.

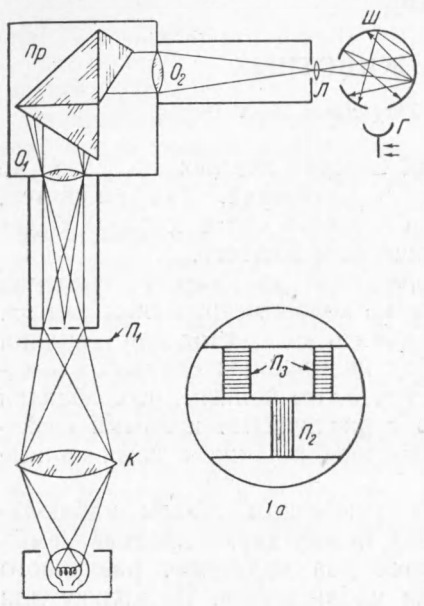


Рис. 1

При помощи непрозрачных заслонок перед щелями (на рис. 1*а* не обозначены) можно произвольно менять количество света, проходящего через каждую из базисных щелей. Линза $Л$ создает на стенке побеленного внутри усредняющего шара $Ш$ изображение объектива O_2. Свет, многократно рассеянный внутри шара, попадает в глаз животного $Г$. Кроме того, в шар вделан градуированный фотоэлемент, дающий возможность измерять мощности потоков, проходящих через отдельные щели.

4. Нами производились опыты как на энуклеированных вместе со зрительным нервом глазах животных, так и на целых животных с обнаженным участком зрительного нерва. Во всех случаях к нерву прикасается электрод, соединенный с усилителем. Таким образом, мы получаем возможность наблюдать прохождение возбуждений по зрительному нерву. Собственно эксперимент заключается в подборе такой смеси базисных цветов, при которой в момент поворота поляроида $П_1$ усилитель не регистрирует никаких изменений процессов в нерве. После такого подбора определяется длина волны и мощность света, проходящего через нижнюю щель, и мощность базисных излучений.

Производя такие измерения при различных длинах волн, проходящих через нижнюю щель (при разных ее положениях), мы получаем «кривые сложения» животного. Выбор числа базисных цветов и длин их волн определяется при помощи предварительных опытов, грубо устанавливающих число измерений цветового пространства и области чувствительности приемников данного животного. Эти предварительные сведения получаются на том же приборе до снятия кривых сложения.

5. Было подробно изучено цветовое зрение лягушек Rana ridibunda и R. temporaria * и значительно менее подробно — зрение рыб на карпе.

* Опыты на препаратах глаза со зрительным нервом и на живых лягушках дали тождественные результаты.

Образцы осциллограмм, демонстрирующих процессы в зрительном нерве лягушки при различных изменениях освещения, приведены на рис. 2. Ни при каких соотношениях яркостей реакция при смене красного

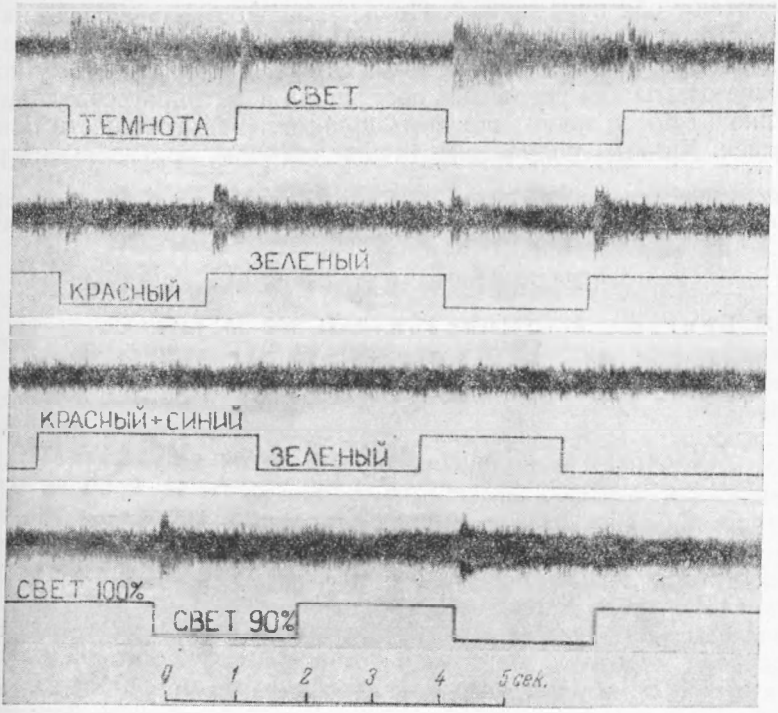


Рис. 2

света на зеленый не исчезает, но можно подобрать такую смесь красного и синего света, что лягушка не отличает ее от данного зеленого (нет реакции в моменты смены). Такое качество уравнивания достигается у лягушки с хорошей контрастной чувствительностью (на нижней осциллограмме рис. 2 показана реакция при изменении яркости на 10%). Как уже говорилось, такие уравнивания производились для разных длин волн, проходящих через нижнюю щель. В результате получены кривые сложения, а по ним вычислены кривые чувствительности приемников глаза лягушки.

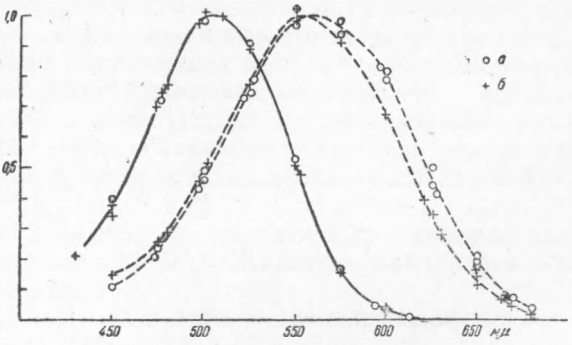


Рис. 3. *а* — Rana ridibunda; *б* — R. temporaria

Цветовое пространство карпа также оказалось двумерным (имеется два приемника). Кривые чувствительности приемников карпа заметно сдвинуты в красную сторону по сравнению с лягушкой.

Мы заметили, что кривая чувствительности коротковолнового приемника лягушек точно совпадает с сумеречной кривой видности человека. Встал вопрос о работе приемников лягушки при разных состояниях адап-

тации. Исследование показало, что при малых яркостях, близких к порогу, работает только коротковолновый приемник, т. е. явления протекают так же, как у человека. При больших же яркостях (в том числе при близких к естественной дневной освещенности на сетчатке лягушки) одновременно работают оба приемника *. После адаптации к яркости, намного превышающей применяемую в колориметре, коротковолновый приемник не функционирует в течение нескольких минут. Благодаря этому колориметрические опыты при различных состояниях адаптации позволили непосредственно (и более точно) получить кривые чувствительности приемников лягушек. Кривые, полученные таким способом, приведены на рис. 3.

Институт биологической физики
Академии наук СССР

Поступило
25 XI 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] М. М. Бонгард, М. С. Смирнов, ДАН, 102, № 6 (1955).

* Поставленные нами колориметрические опыты на периферии поля зрения показали, что и у человека «сумеречный» приемник работает при дневных яркостях.