

ИССЛЕДОВАНИЕ ПО АДАПТАЦИИ НА ГЛАЗЕ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

А. Л. БЫЗОВ, О. Ю. ОРЛОВ, И. А. УТИНА

Институт биологической физики АН СССР, Москва

Вопрос о механизме адаптации глаза до настоящего времени неясен. Согласно фотохимической точке зрения, долгое время бывшей единственной, уменьшение чувствительности глаза при световой адаптации объяснялось уменьшением концентрации зрительного пурпура в результате его распада под действием света. Однако эта гипотеза уже давно подвергалась сомнению [1], а опыты Раштона [2; 3] и Уолда [4] по измерению концентрации родопсина в ходе адаптации показали, что изменению чувствительности глаза в 1000 раз соответствует распад родопсина всего лишь на несколько процентов, т. е. не может быть и речи о пропорциональности между чувствительностью и концентрацией родопсина. Такие результаты пытались объяснить предположением, что «активной» является лишь небольшая доля всего родопсина, тогда как остальная его часть, поглощая свет, не участвует в зрительном процессе [4; 5]. К сожалению, подобные представления, по-видимому, с трудом поддаются экспериментальной проверке. Вероятно, можно было бы поставить в связь с изменением чувствительности в процессе адаптации накопление продуктов распада родопсина, причем здесь можно ожидать хорошего количественного соответствия в ходе этих двух процессов. Однако роль распада родопсина в адаптации ставится под серьезное сомнение тем, что адаптация наблюдается и у головоногих [6; 7], родопсин которых вообще не распадается на свету [8; 9].

Трудности, которые встречают разные варианты теории, связывающей адаптацию с процессами в светочувствительных пигментах, привели к поискам иных механизмов адаптации, в частности, нервных механизмов. Предположение о «нервной» адаптации было выдвинуто Литтго [1] и получило экспериментальное подтверждение в ряде работ. Нервную адаптацию представляют себе как перестройку рецептивных полей, приводящую к изменению процессов пространственной суммации (см. например, [3; 10; 11]).

Изложенные в настоящей работе данные, полученные на глазе головоногих, позволяют несколько конкретизировать представление о «нервной» адаптации.

Электрофизиологические исследования на глазах головоногих немногочисленны. Известны старые работы Пипера [12] и Фрелиха [6] на каракатице и Термана [13] на кальмаре. Согласно этим авторам, ЭРГ головоногих имеет вид простого отклонения потенциала, длящегося в течение всего периода освещения. В работе Термана показано увеличение высоты ЭРГ в процессе темновой адаптации. По данным Фрелиха, величина ЭРГ, достигающая при больших интенсивностях света нескольких милливольт, пропорциональна логарифму интенсивности. То же в определенных пределах интенсивностей наблюдал Вада на глазах двух видов осьминогов [7]. Некоторые другие наблюдения упомина-

нутых явторов, имеющие непосредственное отношение к предмету настоящего исследования, будут отмечены ниже.

В настоящей работе описаны результаты исследований по адаптации на кальмаре *Ommastrephes sloani pacificus* и осьминоге *Octopus dofleini*. Результаты колориметрических опытов и микроэлектродного анализа места возникновения отдельных компонентов ЭРГ изложены отдельно [14; 15]. Работа проводилась в августе — сентябре 1960 г. на о. Путятин в Японском море во время пребывания там Тихоокеанской экспедиции института биофизики АН СССР.

Методика

У вырезанного глаза кальмара и осьминога удаляли передние среды — роговицу, хрусталик и стекловидное тело. В большей части опытов удаляли также и зрительный ганглий, непосредственно прилегающий к наружной поверхности склеры. Препарат помещали в камеру, охлаждаемую до 10° . В камеру непрерывно подавали кислород. Существенным для жизнеспособности препарата оказалось также полное отсутствие над сетчаткой стекловидного тела, по-видимому, затрудняющего доступ к ней кислорода.

ЭРГ регистрировали обычным способом при помощи двух неполяризующихся ($\text{Ag}-\text{AgCl}$) электродов, подводимых к внутренней поверхности сетчатки и к склере. Электроды соединяли с усилителем постоянного тока и осциллографом ЭНО-1. Оптическая система позволяла варьировать с помощью нейтральных фильтров и клина интенсивность света в широких пределах (от 10^{-3} до 10^4 лк). Свет подавали широким пятном, покрывающим большую часть поверхности сетчатки. Осциллограммы фотографировали с экрана осциллографа.

На всех осциллограммах отклонение вниз соответствует отрицательности электрода, расположенного на сетчатке.

Результаты

Результаты опытов на кальмарах и осьминогах очень сходны между собой; различия между этими животными не превышают различий между отдельными экземплярами одного вида.

На рис. 1 показана ЭРГ осьминога (А) и кальмара (Б) при разных интенсивностях света. В пределах малых интенсивностей ЭРГ имеет вид простого отрицательного отклонения, сохраняющегося в течение всего периода освещения. С увеличением интенсивности света величина отклонения возрастает, а затем появляется начальное быстрое колебание, превышающее уровень последующего плато. При больших интенсивностях света ЭРГ может быть более 20 мв. Зависимость величины ЭРГ (высоты плато к моменту выключения света) от интенсивности света показана на рис. 2. Кривые 1 и 2 относятся к опытам, изображенным на рис. 1. Как видно, величина ЭРГ в широком диапазоне пропорциональна логарифму интенсивности света. Сходные данные получены и в ряде других опытов как на кальмарах, так и на осьминогах.

Обращает на себя внимание следующее обстоятельство. При малых интенсивностях света (3—8 лк, рис. 1), когда ЭРГ имеет вид простого отклонения, выключение света сопровождается довольно быстрым возвращением кривой к исходному уровню. Чем больше интенсивность света, тем медленнее возвращение потенциала к исходному уровню¹. Величина и продолжительность этого следового потенциала возрастают также при увеличении длительности засвета, что иллюстрируется рис. 1, б.

¹ Это наблюдение сделал еще Фрелих [6], а также Вада [7].

Величина следового потенциала зависит и от состояния адаптации. После длительной темновой адаптации ЭРГ в ответ на кратковременный засвет (8 лк) сопровождается хорошо выраженным следовым потенциалом (рис. 3, а, левая кривая). Тот же засвет, подаваемый в

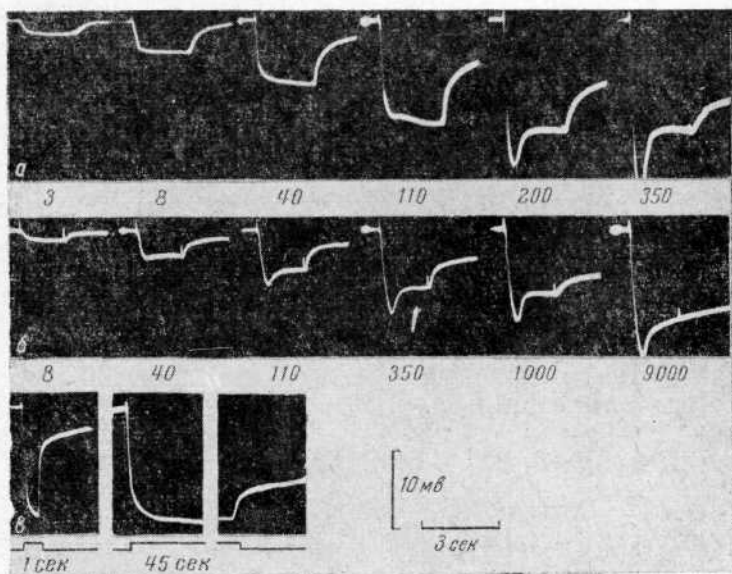


Рис. 1. ЭРГ осьминога (а) и кальмара (б) при разных интенсивностях света.

Цифры под кривыми — интенсивность света в люксах. Момент включения и выключения света отмечен пиками на самих кривых. Между последовательными записями выдержаны интервалы времени, достаточные для возвращения потенциала приблизительно к исходному уровню. б — зависимость величины следового потенциала от длительности освещения (указанной под кривыми). Интенсивность света 8 лк.

качестве добавки к фону в 3,5 лк, вызывает значительно меньшую ЭРГ, причем следовой потенциал полностью отсутствует. В процессе темновой адаптации, следующей за выключением фонового засвета, следовой потенциал постепенно восстанавливается.

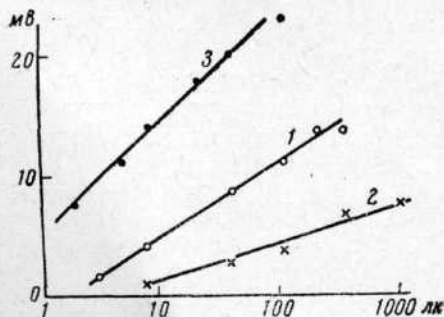


Рис. 2. Зависимость между интенсивностью света (в лк) — по абсциссе и величиной ЭРГ — высотой плато (в мв) — по ординате.

Линии 1 и 2 соответствуют опытам на осьминоге и кальмаре, приведенным на рис. 1; линия 3 — опыту на кальмаре, соответствующему кривым а и б на рис. 3.

В описанном опыте заметно, что высота ЭРГ меняется главным образом за счет изменения исходного уровня потенциала. В процессе темновой адаптации, следующей за выключением фонового засвета, уровень «постоянного» потенциала, сдвинутый в результате длительного

освещения, постепенно восстанавливается, соответственно чему возрастает и ЭРГ. Еще лучше это выражено на рис. 3, б. Здесь в промежутке между первой кривой (темновая адаптация) и второй препарат адаптировался к свету 20 лк в течение 5 мин. Последующие кривые показывают постепенное восстановление уровня исходного потенциала и ЭРГ. Видно, что каждый раз конечная величина отклонения на свет одной и той же интенсивности (8 лк) примерно одинакова, высота же ЭРГ увеличивается за счет сдвига исходного уровня потенциала.

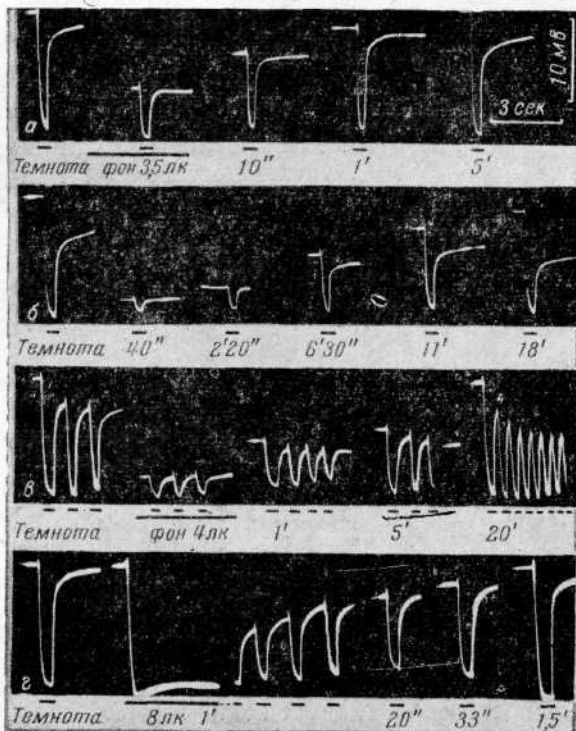


Рис. 3. ЭРГ кальмара при разных условиях раздражения. На всех кривых интенсивность раздражающего света 8 лк.

а — ЭРГ в ответ на кратковременный засвет (0,7 сек.) на темноадаптированном препарате (слева), на фоне постоянного освещения 3,5 лк, действовавшего 5 мин. (вторая кривая) и в ходе последующей темновой адаптации через интервалы времени, указанные под кривыми; *б* — восстановление ЭРГ в ходе темновой адаптации после действия постоянного света 20 лк в течение 5 мин.; *в* — то же, что *а* и *б*, но раздражение не одиночными вспышками, а серией нескольких, последовательных вспышек; *г* — изменения ЭРГ в ходе темновой адаптации, следующей за выключением постоянного света; вторая кривая — реакция на включение света; в начале третьей кривой свет был выключен

На рис. 3, *б* представлен другой опыт, отличающийся от предыдущего тем, что вместо однократного засвета подавалась серия из нескольких засветов. При темновой адаптации (крайние левая и правая кривые) амплитуда реакции на последующие вспышки в серии заметно уменьшается, причем это уменьшение происходит главным образом за счет того, что колебания накладываются на следовой потенциал после предыдущего раздражения. Следовые потенциалы как бы суммируются, изменяя исходный уровень потенциала к моменту каждого следующего

раздражения. Если те же ритмические вспышки света подавать на фоне какого-то постоянного засвета (вторая кривая рис. 3, *b*), то ЭРГ не уменьшается при ритмическом раздражении, что соответствует показанному выше отсутствию следового потенциала в этих условиях. В ходе темновой адаптации (после выключения фона, кривые 3—5) первоначальная картина «суммирования» следового потенциала постепенно восстанавливается.

В нижнем ряду рис. 3, *г* показан еще один вариант опыта с адаптацией. Слева — исходная ЭРГ на короткий засвет в 8 лк при темновой адаптации. Сравнительно небольшая величина следового потенциала объясняется неполной темновой адаптацией. Вторая кривая показывает реакцию на включение света той же интенсивности. В данном опыте такая интенсивность была уже достаточной для появления небольшого начального колебания, превышающего уровень последующего плато (ср. рис. 1). В начале следующей кривой свет, действовавший около 1 мин., был выключен и вслед за этим несколько раз включен на короткое время. Видно, что нарастание высоты ЭРГ по ходу темновой адаптации происходит главным образом за счет сдвига исходного уровня потенциала.

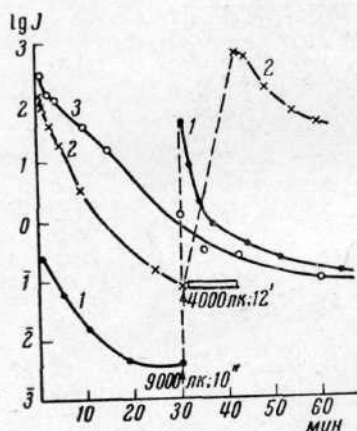


Рис. 4. Адаптационные кривые на кальмаре 1 и 2 и осьминоге 3.

По абсциссе — время в мин.; по ординате — логарифм пороговой интенсивности (лк). Пояснение в тексте

Последняя серия опытов касается изменений световой чувствительности сетчатки в ходе адаптации. Чувствительность определялась как величина, обратная порогу, причем за пороговую принимали ту интенсивность света, при

которой в данных условиях амплитуда ЭРГ была равна 100 мкв.

Кривая 1 на рис. 4 получена на глазе кальмара, отпрепарованном в условиях слабой световой адаптации. В течение 30 мин. пребывания в полной темноте порог снизился почти в 100 раз, достигнув 0,004 лк. Затем был дан кратковременный (10 сек.) засвет интенсивностью 9000 лк, в результате чего порог повысился более чем на 4 порядка. В ходе последующей темновой адаптации он снова снизился почти в 1000 раз.

На кривой 2 (рис. 4) показан другой опыт на препарате глаза кальмара, который перед началом измерений был светоадаптирован (светом интенсивностью 9000 лк в течение 1 мин.). Через 30 мин. темновой адаптации, за время которой порог снизился более чем в 1000 раз, был снова дан яркий свет (4000 лк в течение 12 мин.). После такой сильной и длительной световой адаптации восстановление чувствительности протекало значительно медленнее, чем после кратковременной световой адаптации (ср. кривую 2 с кривой 1).

Кривая 3 иллюстрирует ход темновой адаптации в одном из опытов на глазе осьминога. Началу измерений предшествовала световая адаптация при освещении 4000 лк в течение 1 мин. Как видно, темновая адаптация у осьминога и кальмара протекает, в общем, сходно.

Наконец, следует отметить, что в ряде опытов по адаптации как на кальмарах, так и на осьминогах возрастание чувствительности при темновой адаптации протекало не плавно, а как бы в две ступени. Такой перегиб кривой адаптации виден на рис. 4 (кривые 2 и 3). О вероятной причине такого перегиба будет сказано ниже.

Обсуждение

Как видно из приведенных на рис. 4 кривых, чувствительность глаза кальмара и осьминога может изменяться в процессе адаптации более чем на 4 порядка, а общий диапазон изменений чувствительности по опытам на всех кальмарах превышает 5 порядков.

Эти изменения чувствительности нельзя объяснить так называемым ретиномоторным эффектом — передвижением защитного пигмента, известным у большинства животных, и в частности, у головоногих [16]. Кривая 1 на рис. 4 показывает, что 10-секундная световая адаптация меняет чувствительность более чем в 10 000 раз. За это время пигмент не успевает сдвинуться сколько-нибудь заметно по сравнению с положением, характерным для темновой адаптации. Это хорошо видно на фотографиях рис. 5. Здесь представлены микрофотографии препаратов глаза кальмара, зафиксированные через разные сроки после начала

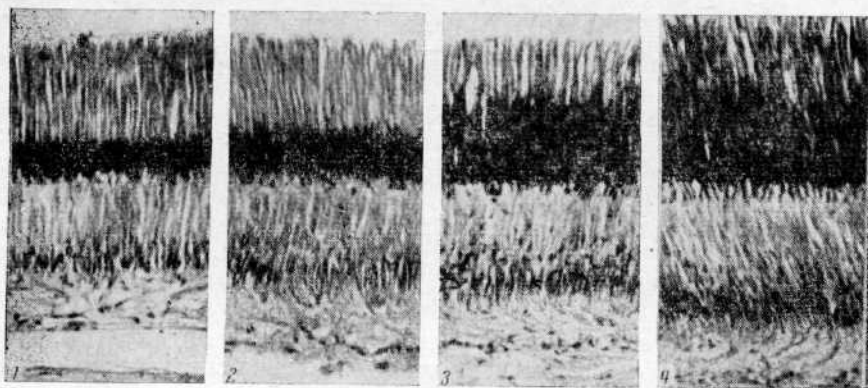


Рис. 5. Положение защитного пигмента в глазе кальмара через разные сроки после начала освещения.

Фиксация формалином, окраска смесью гематоксилин + эозин.

1 — темнота; 2 — 30 сек.; 3 — 1,5 мин.; 4 — 4 мин. после начала освещения

освещения светом в 1000 лк. Предварительно препараты были темно-адаптированы в течение 40 мин. При этом так же, как и в электрофизиологических опытах, они находились в атмосфере кислорода и были охлаждены до 10° С. Слегка заметный сдвиг пигмента, наблюдаемый на второй слева фотографии, вряд ли может существенно изменить чувствительность глаза². Следовательно, основной механизм регулировки чувствительности, позволяющий сдвигать ее на несколько порядков, не связан с ретиномоторным эффектом.

В чем же состоит основной механизм адаптации?

При описании результатов опытов было обращено внимание на следовой потенциал, сохраняющийся некоторое время после выключения света. Этот следовой потенциал тем больше и тем продолжительнее, чем выше интенсивность вызвавшего его света и чем дольше этот свет действовал (рис. 1). С другой стороны высота ЭРГ в каждый момент находится в прямой зависимости от величины следового потенциала. Это хорошо видно на осциллограммах рис. 3, которые показывают, что

² Следует, кроме того, учесть, что фактический срок между началом освещения и действительным моментом фиксации больше 30 сек., указанных на фотографии, поскольку он включает и время проникновения фиксатора до глубины пигментного слоя.

для данной интенсивности света (если она не слишком велика) конечная величина отклонения на кратковременные засветы всегда почти одна и та же (следствие постоянства отклонения на длительный засвет). Изменения высоты ЭРГ при темновой и световой адаптации происходят главным образом за счет изменения исходного уровня потенциала, от которого начинается ЭРГ. Отсюда возникает мысль, не может ли изменение уровня потенциала быть одним из звеньев механизма адаптации.

Разберем конкретно для одного из опытов, как должна меняться световая чувствительность, измеряемая по пороговой ЭРГ, если исходить из изменений следового потенциала в ходе темновой адаптации. При этом будем принимать (в соответствии с опытами, приведенными на рис. 3), что каждой интенсивности света соответствует определенная величина отклонения потенциала от уровня, характерного для полной темновой адаптации (т. е. определенная высота плато).

Кривая 1 на рис. 6 показывает изменение в ходе адаптации следового потенциала (шкала *мв*) в опыте, частично изображенном на рис. 3, б. Исходным состоянием бы-

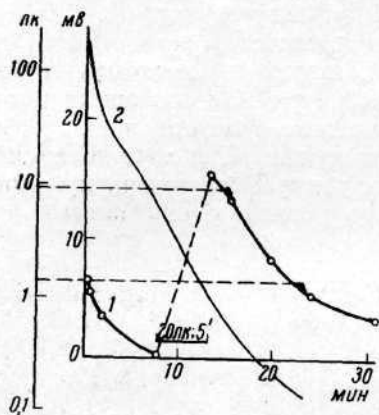


Рис. 6. График, иллюстрирующий связь между высотой следового потенциала и величиной порога.

Пояснения в тексте

ла слабая световая адаптация. Препарат в течение 8 мин. адаптировался к темноте. Затем в течение 5 мин. на него действовал свет 20 лк, после чего снова шла темновая адаптация. Рядом со шкалой потенциалов дана шкала интенсивностей света, соответствующих высоте плато (отложенной на той же шкале *мв*). Масштаб шкалы интенсивностей (логарифмический) подобран согласно графику 3 на рис. 2, показывающему зависимость в данном опыте высоты плато от интенсивности света. На кривой 1 в виде маленьких горбиков изображена пороговая ЭРГ на двух разных уровнях следового потенциала³. Пересечения пунктирных линий, идущих от вершин горбиков параллельно оси абсцисс, с осью интенсивностей показывает, какую интенсивность света необходимо взять, чтобы получить пороговую ЭРГ при данном уровне следового потенциала. Отсюда нетрудно видеть, что кривая изменений следового потенциала, рассматриваемая относительно шкалы интенсивностей, и есть обычная кривая, показывающая как должен меняться порог в ходе адаптации.

На рис. 6 тонкой линией показана адаптационная кривая 2, взятая из рис. 4. Как видно, кривая изменений следового потенциала при темновой адаптации (кривая 1), рассматриваемая относительно шкалы интенсивностей, в общем действительно сходна с кривой 2. Последняя значительно шире по диапазону изменений чувствительности. Однако эта разница, во всяком случае частично, может определяться различными условиями эксперимента: в случае кривой 1 предварительная световая адаптация была небольшой (20 лк в течение 5 мин.), адаптационная же кривая 2 получена после адаптации к очень яркому свету (9000 лк в течение 1 мин.).

³ ЭРГ выглядит в виде колебаний, направленных вверх, соответственно тому, что величину следового потенциала мы на графике откладываем тоже вверх.

Во всех предыдущих рассуждениях мы не учитывали движения защитного пигмента. Это движение при сравнительно больших интенсивностях света хорошо заметно уже через 1—1,5 мин. после начала освещения (см. рис. 5). Экранирование рецепторов пигментом должно приводить к тому, что свету той же интенсивности будет соответствовать меньшее отклонение потенциала. Следовательно, высота плато при длительном действии света будет несколько снижаться. На рис. 6 это выразится в перемещении шкалы потенциала вверх относительно шкалы интенсивности. Наоборот, при темновой адаптации шкала потенциала будет сдвигаться вниз. Таким образом, ход темновой адаптации во времени на рис. 6 выражается двумя процессами: уменьшением следового потенциала (кривая 1 на графике) и сдвигом вниз шкалы потенциала (и соответствующих точек кривой потенциала) по отношению к шкале интенсивности. Благодаря инерционности ретиномоторного эффекта (известной у многих животных, в том числе и беспозвоночных: у креветок [17], насекомых [18; 19]) этот второй процесс (сдвиг шкалы потенциала) развивается с запозданием. По-видимому, именно с этим связан часто наблюдавшийся перегиб кривой адаптации у головоногих (кривые 2 и 3 на рис. 4). Аналогичная связь перегиба адаптационной кривой с ретиномоторным эффектом была недавно с несомненностью показана на насекомых [18; 19]. Она установлена также и для глаза позвоночных [20].

При использовании полученной в опыте зависимости между интенсивностью света и величиной потенциала следует помнить, что измерения касаются высоты плато. При интенсивности, во много раз превышающей пороговую, в ЭРГ, кроме того, появляется начальное быстрое колебание, заметно превышающее уровень последующего плато (рис. 1, а и б, рис. 3, з). Это обстоятельство приходится учитывать при измерении высоты ЭРГ в ответ на интенсивные, но относительно кратковременные вспышки (напр., крайняя правая кривая на рис. 3, з, по-видимому, «завышена» за счет начального колебания, что видно из сравнения ее со второй кривой того же ряда — реакцией на выключение света). Однако при пороговых или сравнительно близких к порогу раздражения форма ЭРГ всегда простая без начального быстрого колебания и, следовательно эта оговорка в данных условиях несущественна⁴.

В каких структурах возникает следовой потенциал?

Послойный микроэлектродный анализ показывает, что ЭРГ кальмара и осьминога состоит из двух компонентов разной формы, возникающих в разных слоях сетчатки [15]. При этом реакция в виде плато, длящегося в течение всего периода освещения, а также следовой потенциал относятся к компоненту, регистрируемому более проксимально. Сопоставление места возникновения этого компонента с гистологической картиной приводит к предположению, что он возникает в районе нейропиля — нервного сплетения, образуемого отростками зрительных клеток и расположенного проксимальнее клеточных тел. Этот факт весьма существен, поскольку он указывает на возможный механизм участия нервных структур в адаптации. Такой механизм может регулировать величину посылаемого в ЦНС сигнала (отражением которого является ЭРГ) путем изменения следового потенциала в каком-то из промежуточных нервных звеньев. Как показывают изложенные в настоящей работе данные, такой механизм в сочетании с ретиномоторным

⁴ Возможны и другие причины некоторого отклонения от жесткой зависимости между интенсивностью света и величиной потенциала. Однако опыты, изложенные в настоящей работе, ввиду ряда неблагоприятных условий (в частности, нестабильности напряжения в питающей сети) недостаточно тщательны для каких-либо обоснованных предположений.

эффектом вполне мог бы обеспечить изменение чувствительности зрительной системы в диапазоне до 100 000 раз. Какие именно структуры могут являться источником токов, образующих компоненты ЭРГ, и каким образом эти токи распределяются, разобрано в другой статье, специально посвященной этому вопросу [15].

Имеются некоторые факты, указывающие на сходство механизмов адаптации у позвоночных и головоногих. Известно, например, что «постоянный» потенциал сетчатки меняется при изменении состояния адаптации (напр. [21]). Хотя большая его часть возникает, по-видимому, в пигментном эпителии [22], не исключено участие в этом и нервных структур. Далее, пропускание через сетчатку тока увеличивает или уменьшает ЭРГ в зависимости от его направления [23], причем этот эффект определяется действием тока на нервные слои сетчатки (по-видимому, на биполяры), а не на рецепторы [24]. Известно также, что при пропускании постоянного тока через глаз человека поле зрения темнеет или светлеет в зависимости от направления тока [25]. Показано, что при этом заметно меняется и световая чувствительность (причем в противоположную сторону для красного и зеленого света) [26]. Большие изменения чувствительности (по импульсам в одиночных ганглиозных клетках) при пропускании поляризуемого тока наблюдал Гранит [27] на кошке.

Все эти данные заставляют думать, что и в сетчатке позвоночных так же, как и у головоногих, изменение уровня потенциала в каких-то нервных структурах играют существенную роль в механизме адаптации. При этом изменения пространственной суммации, наблюдавшиеся Арденно и Уилом [10], Глезером [11] и другими в процессе темновой адаптации, могут оказаться лишь одной из сторон этого механизма.

Выводы

1. ЭРГ кальмара и осьминога при низких интенсивностях света состоит из отклонения потенциала, длящегося в течение всего периода раздражения, а при больших интенсивностях, кроме того, и начального колебания, превышающего уровень последующего плато. В пределах 2—3 порядков интенсивностей света высота плато, измеряемая от уровня, характерного для темновой адаптации, пропорциональна логарифму интенсивности света.

2. После выключения света сохраняется следовой потенциал, величина и продолжительность которого зависят от интенсивности света, длительности его действия, интенсивности фонового освещения, состояния адаптации.

3. Предлагается схема, устанавливающая связь между высотой следового потенциала (отсчитываемого от «темнового» уровня) и величиной порога, измеряемого по ЭРГ.

4. Согласно, этой схеме, изменения следового потенциала в процессе адаптации («нервная адаптация») в сочетании с ретиномоторным эффектом вполне могут обеспечить изменение чувствительности глаза на 5 с лишним порядков, т. е. в пределах, реально наблюдающихся в опытах на головоногих.

Поступила в редакцию
7.IV.1961

ЛИТЕРАТУРА

1. Litthgoe R. J. Brit. J. Ophthalmol. 24, 21, 1940.
2. Hagens W. A. a. Rushton W. A. H., J. Physiol. 120, 61, 1953.
3. Rushton W. A. H. a. Cohen R. D. Nature 173, 301, 1954.
4. Wald G., Science 119, 887, 1954.

5. Гранит Р., Электрофизиологическое исследование рецепции, ИЛ, М., 1957.
6. Fröhlich F. W., Z. Sinnesphysiol., **48**, 28, 1914.
7. Wada S., Fukuoka Acta med. **49**, 1725, 1958.
8. Bliss A. F., J. Biol. Chem. **176**, 563, 1948.
9. Hubburd R. a. St. George R. C. C., J. Gen. Physiol. **43**, 501, 1958.
10. Arden G. B. a. Weale R. A., J. Physiol. **125**, 417, 1954.
11. Глезер В. Д., Физиол. ж. СССР **46**, 1325, 1960.
12. Piper H., Arch. Anat. Physiol., Leipzig **85**, 371, 1911.
13. Therman P. O., Amer. J. Physiol. **130**, 239, 1940.
14. Орлов О. Ю., Бызов А. Л., Докл. АН СССР **139**, 723, 1961.
15. Бызов А. Л., Орлов О. Ю., Физиол. ж., СССР **48**, 16, 1962.
16. Grenacher H., Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden, Halle, 1884.
17. Fingerman M. a. Lowe M. E., J. Cell. Compar. Physiol. **50**, 371, 1957.
18. Bernhard C. G., a. Ottoson D., J. Gen. Physiol. **44**, 195, 1960.
19. Bernhard C. G., a. Ottoson D., J. Gen. Physiol. **44**, 205, 1960.
20. Протасов В. Р., Алтухов Ю. П., Ковалева Н. Д., Докл. АН СССР **134**, 195, 1960.
21. Heck I. a. Papst W., Bibl. Ophthalmol. **48**, 96, 1957.
22. Noell W. K., Amer. J. Ophthalmol. **38**, 78, 1954.
23. Гранит Р. a. Helme T., J. Neurophysiol. **2**, 556, 1939.
24. Трифонов Ю. А., Бызов А. Л., Биофизика **7** (в печати), 1962.
25. Helmholtz H. V., Handb. d. physiol. Optik **2**, § 17, 1911.
26. Кравков С. В. и Галочкина Л. П., Пробл. физиол. оптики **4**, 77, 1947.
27. Granit R., J. Neurophysiol. **11**, 239, 1948.