

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ
РАЗРЕШАЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ КАМЕРНЫХ ГЛАЗ
БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ И ЧЕЛОВЕКА**

© И. П. Шепелева

Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН,
Санкт-Петербург, Россия
E-mail: ishepeleva@rambler.ru

На основе собственных и данных литературы проведен сравнительный анализ основных факторов, влияющих на разрешающую способность камерных глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и человека: световой чувствительности глаза, положения фокуса, сферической и хроматической аберраций, дифракции, рассеяние света в сетчатке, плотности рецептивных полей ганглиозных клеток. Показано, что факторы, снижающие разрешающую способность глаз у моллюсков и человека, различаются. У моллюсков к ним относятся рассеяние света в сетчатке и плотность рецептивных полей ганглиозных клеток, у человека — сферическая и хроматическая аберрации и дифракция. Факторы, которые могут влиять, и факторы, которые не влияют на разрешающую способность глаз у моллюсков и человека, частично совпадают — это положение фокуса и световая чувствительность глаза соответственно.

Ключевые слова: разрешающая способность, камерный глаз, брюхоногие моллюски, человек.

Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. Т. 104. № 4. С. 412—424. 2018

I. P. Shepeleva. COMPARATIVE ANALYSIS OF THE RESOLVING POWER OF THE CAMERA EYES OF GASTROPOD MOLLUSKS AND HUMAN. I.P. Pavlov Institute of Physiology of the RAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: ishepeleva@rambler.ru

A comparative analysis of the main factors, influencing on the resolving power of the camera eyes of terrestrial gastropod pulmonate mollusks and human was carried out on the basis of own and literature data: light sensitivity of the eye, position of focus, spherical and chromatic aberrations, diffraction, light scattering in the retina, the density of the receptive fields of ganglion cells. It was demonstrated that factors, degrading the resolving power of the eyes at mollusks and human, differs. At mollusks they are light scattering in the retina and density of the receptive fields of ganglion cells, at human — spherical and chromatic aberrations and diffraction. Factors that can influence and factors that do not influence on the resolving power of the eye at mollusks and human partly coincide — this is position of focus and light sensitivity of the eye respectively.

Key words: resolving power, camera eye, gastropod mollusks, human.

RUSSIAN JOURNAL OF PHYSIOLOGY. V. 104. N 4. P. 412—424. 2018

Главным параметром, создающим представление о зрительных возможностях, является разрешающая способность глаза. На нее влияют несколько основных факторов: световая чувствительность глаза, положение фокуса, сферическая и хроматическая aberrации, дифракция, рассеяние света в сетчатке, плотность рецептивных полей ганглиозных клеток. Оценка этих факторов — необходимое условие для правильного понимания работы глаза, в котором происходит восприятие, кодирование и первоначальная обработка зрительной информации [8, 51, 62, 63]. Для изучения этих процессов часто используют брюхоногих моллюсков [14–16, 26, 27, 37]. В предыдущей работе были представлены данные о сходствах и различиях в морфологических и оптических свойствах и функциях основных компонентов камерных глаз наземных легочных моллюсков и человека — типичных примеров глаз брюхоногих моллюсков и позвоночных соответственно [23].

Цель настоящей работы — сравнить основные факторы, влияющие на разрешающую способность камерных глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и человека, и выявить в них сходства и различия.

РАЗРЕШАЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ КАМЕРНЫХ ГЛАЗ НАЗЕМНЫХ БРЮХОНОГИХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ И ЧЕЛОВЕКА

Разрешающая способность глаза — это его способность воспринимать раздельно две точки при минимальном угловом расстоянии между ними. Она зависит от диаметра фоторецепторов, плотности их расположения и фокусного расстояния оптической системы. Повышение разрешающей способности достигается уменьшением диаметра рецепторов до минимально возможного (примерно до 1 мкм) одновременно с повышением плотности их расположения и/или удлинением фокусного расстояния [8, 11, 51]. Разрешающая способность глаза (R , рад⁻¹) для гексагонального расположения фоторецепторов рассчитывается по формуле [50]:

$$R = \frac{1}{\sqrt{3} \cdot \Delta\varphi}, \quad (1)$$

где $\Delta\varphi = \frac{p}{f}$ (угл. град.) — разрешаемое угловое расстояние между центрами соседних фоторецепторов относительно задней узловой точки оптической системы, p — анатомическое расстояние между центрами соседних фоторецепторов и f — фокусное расстояние оптической системы (табл. 1, 2).

У моллюска и человека фоторецепторы по сетчатке распределены неравномерно и образуют области с максимальной плотностью расположения и соответственно с максимальной потенциальной разрешающей способностью — центральную область и фовеолу. Здесь у моллюсков находятся фоторецепторные клетки первого и второго типа, которые функционально считаются аналогами палочек и колбочек человека. Фовеола человека не содержит палочек и коротковолновых колбочек, а заполнена только средневолновыми и длинноволновыми колбочками, которыми и определяется центральное зрение [23, 39, 54, 57, 60]. Поэтому в работе представлен анализ факторов, влияющих на разрешающую способность фоторецепторов второго типа в центральной области у моллюсков и двух типов колбочек в фовеоле у человека. Разрешаю-

Таблица 1

Параметры глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков

Параметр	<i>Arion rufus</i> [18]	<i>Cochlodina laminata</i> [19]	<i>Perforatella incarnata</i> [19]	<i>Helicigona lapicida</i> [20]	<i>Arianta arbustorum</i> [21]	<i>Cepaea hortensis</i> [21]
A , мкм	223	70	145	103	125	120
f , мкм	352	94	158	162	226	243
d , мкм	3.3	2.5	4.8	5.0/2.5/2.0	1.7	4.8
l , мкм	1.7	1.7	2.0	2.3/1.9/2.2	1.1	2.2
p , мкм	5.0	4.0	6.0	10/13/6.0	3.4	6.0
$\Delta\varphi$, град	0.8	2.4	2.2	3.5/4.6/2/1	0.9	1.4
R , рад ⁻¹	41	14	15	9.5/7.2/15.8	36	24
S_B , мкм ² · ср ⁻¹	0.01	0.01	0.07	0.04/0.008/0.006	0.002	0.02
F -число	1.6	1.3	1.1	1.6	1.8	2.0
D_3/R_3 , мкм	1.9/0.95	1.6/0.8	1.3/0.65	2.0/1.0	2.2/1.1	2.5/1.25

Примечание. A — диаметр зрачка; f — фокусное расстояние оптической системы; d — диаметр светочувствительной части фоторецептора; l — длина светочувствительной части фоторецептора; p — расстояние между центрами соседних фоторецепторов; $\Delta\varphi$ — разрешаемое угловое расстояние между центрами соседних фоторецепторов относительно задней узловой точки оптической системы; R — разрешающая способность глаза; S_B — световая чувствительность глаза; D_3/R_3 — диаметр/радиус диска Эйри; у *H. lapicida* даны значения для фоторецепторов первого, второго и третьего вида.

щая способность фоторецепторов второго типа и влияющие на нее основные факторы к настоящему времени оценены только у 6 видов наземных брюхоногих легочных моллюсков: *Arion rufus* Linnaeus, 1758 [18, 22], *Cochlodina laminata* Montagu, 1803, *Perforatella incarnata* Müller, 1774 [19], *Helicigona lapicida* Linnaeus, 1758 [20], *Arianta arbustorum* Linnaeus, 1758 и *Cepaea hortensis* Müller, 1774 [21] (табл. 1).

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РАЗРЕШАЮЩУЮ СПОСОБНОСТЬ КАМЕРНЫХ ГЛАЗ НАЗЕМНЫХ БРЮХОНОГИХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ И ЧЕЛОВЕКА

Световая чувствительность глаза. Световая чувствительность глаза — это отношение количества фотонов, поглощенных фоторецептором, к количеству фотонов, испускаемых с единицы площади протяженного источника света в телесном угле в одинстерадиан. Адекватная чувствительность глаза к окружающему свету является первостепенным условием для реализации его разрешающей способности, что связано с необходимостью решать задачи по определению яркости стимулов, их локализации в пространстве, а также различению деталей. На чувствительность глаза к свету влияют диаметр зрачка, диаметр и длина фоторецепторов, а также фокусное расстояние оптической системы. Повышение световой чувствительности глаза достигается увеличением диаметра зрачка и/или увеличением диаметра рецепторов, и/или удлинением рецепторов, и/или укорочением фокусного расстояния [51, 63]. Чувствительность глаза к белому свету рассчитывается по формуле (S_B , мкм² · ср⁻¹) [64]

Таблица 2

Параметры глаза человека

Параметр	Человек	Ссылки
A , мкм	1100—8000*	[61]
f , мкм	16700*	[5]
d , мкм	1.0*	[57]
l , мкм	35*	[55, 57]
p , мкм	1.5*/4.5	[9, 34, 44, 57]
$\Delta\varphi$, град	0.005	
R , рад ⁻¹	6586	
S_B , мкм ² ·ср ⁻¹ (при $A = 1100—8000$ мкм)	0.001—0.05	
F -число (при $A = 1100—8000$ мкм)	15.2—2.1	
$D_{\text{Э}}/R_{\text{Э}}$, мкм (при $A = 1100—8000$ мкм)	19.6/9.8—2.7/1.35 20.7/10.35—2.9/1.45	

Примечание. A — диаметр зрачка (минимальный—максимальный); f — фокусное расстояние оптической системы; d — диаметр светочувствительной части фоторецептора; l — длина светочувствительной части фоторецептора; p — расстояние между центрами соседних фоторецепторов/групп из семи фоторецепторов; $\Delta\varphi$ — разрешаемое угловое расстояние между центрами соседних фоторецепторов относительно задней узловой точки оптической системы; R — разрешающая способность глаза; S_B — световая чувствительность глаза; $D_{\text{Э}}/R_{\text{Э}}$ — диаметр/радиус диска Эйри [для средневолновых (верхняя строка) и длинноволновых (нижняя строка) колбочек]. На параметры, обозначенные звездочкой, даны ссылки. Остальные параметры рассчитаны автором на основе данных из вышеуказанных работ.

$$S_B = \left(\frac{\pi}{4}\right)^2 \cdot A^2 \cdot \left(\frac{d}{f}\right)^2 \cdot \frac{kl}{(2,3 + kl)}, \quad (2)$$

где A — диаметр зрачка, d — диаметр светочувствительной части фоторецептора, f — фокусное расстояние оптической системы, k — коэффициент поглощения зрительного пигмента, который у моллюсков принимают равным коэффициенту у ракообразных, — 0.0067 мкм⁻¹ [36], а у человека — коэффициенту у макаки — 0.035 мкм⁻¹ [32, 64] и l — длина светочувствительной части фоторецептора.

У исследованных видов наземных брюхоногих легочных моллюсков световая чувствительность глаз варьирует от 0.002 мкм²·ср⁻¹ у *A. arbustorum* [21] до 0.07 мкм²·ср⁻¹ у *P. incarnata* [19] (табл. 1). У человека значение этого параметра меняется от 0.001 мкм²·ср⁻¹ при минимальном диаметре зрачка 1100 мкм до 0.05 мкм²·ср⁻¹ при максимальном диаметре зрачка 8000 мкм (табл. 2). Известно, что организмы с дневным типом активности имеют чувствительность глаз ниже 1, с сумеречным — от 1 до 100, а с ночным — от 100 до 10 000 [51]. Световая чувствительность глаз моллюсков и человека не превышает единицы, что соответствует встречающейся в дневное время активности моллюсков и дневному типу активности человека (табл. 3).

Таким образом, световая чувствительность глаз моллюсков и человека адекватна световым условиям их окружающей среды. В результате световая чувствительность не влияет на разрешающую способность глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и человека.

Положение фокуса. Для ясного видения фокус лучей, попадающих в глаз от рассматриваемого объекта, должен быть совмещен со светочувствитель-

Таблица 3

Факторы, влияющие и не влияющие на разрешающую способность глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и человека

Фактор	Наземные брюхоногие легочные моллюски	Человек
Световая чувствительность глаза	–	–
Положение фокуса	+/-	+/-
Сферическая аберрация	+/-	+#
Хроматическая аберрация	–	+#
Дифракция	–	+#
Рассеяние света в сетчатке	+	–
Плотность рецептивных полей ганглиозных клеток	+	–

Примечание. «+» — фактор влияет, «–» — фактор не влияет, «+/-» — фактор влияет и не влияет, «#» — фактор влияет незначительно.

ным слоем сетчатки. В противном случае на сетчатке формируется размытое изображение или кружок рассеяния [51].

Наземные брюхоногие легочные моллюски имеют глаза с фиксированной оптикой, т.е. ни форма, ни положение хрусталиков у них не меняется [23]. Поэтому у одних видов моллюсков, таких как *C. laminata*, *P. incarnata* [19] и *H. lapicida* (для двух из трех видов фоторецепторов) [20], оптическая система глаз создает на сетчатке отчетливое изображение. У других видов моллюсков на сетчатке формируется нечеткое изображение, как у *A. rufus* [18, 22], или сильно размытое изображение, как у *H. lapicida* (для одного из трех видов фоторецепторов) [20], *A. arbustorum* и *C. hortensis* [21], при которых разрешающая способность глаз снижается или не достигается соответственно (табл. 3).

У человека в зависимости от положения фокуса по отношению к сетчатке различают два вида рефракции: эмметропию — соразмерную рефракцию, когда лучи фокусируются на сетчатке, и аметропию — несообразную рефракцию, когда изображение на сетчатке получается нечетким. Последняя может быть трех видов: миопия (близорукость), при которой лучи фокусируются перед сетчаткой, что обусловлено сильной рефракцией или чрезмерно длинной осью глаза, или тем и другим; гиперметропия (дальнозоркость), при которой лучи фокусируются за сетчаткой, что обусловлено слабой рефракцией или слишком короткой осью глаза, или тем и другим; астигматизм — наличие в одном глазу двух видов рефракции или аметропии одного вида, но разной степени преломления, при которых образуется два фокуса. Однако лица, обладающие разной рефракцией, не ограничены в своих зрительных возможностях благодаря механизму аккомодации, который создает динамическую рефракцию [2, 13] (табл. 3).

Таким образом, диоптрический аппарат глаз моллюсков и человека создает на светочувствительном слое сетчатки изображение разного качества. В результате положение фокуса может влиять или не влиять на разрешающую способность глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и человека.

Сферическая аберрация. Сферическая аберрация возникает из-за того, что периферические лучи света фокусируются ближе к задней поверхности хруст-

талика, чем параксиальные лучи, в результате чего изображение размывается и теряет контраст. Сферическая aberrация может быть откорректирована при помощи линзы с асферической (параболической) поверхностью и/или с градиентом показателя преломления, убывающим от центра к периферии. В отсутствие корректирующих механизмов сферическая aberrация сильнее выражена в глазах с низким F-числом — таких, у которых зрачок больше или почти такого же размера, что и фокусное расстояние [51, 63]. F-число глаза рассчитывается по формуле [50]

$$F = \frac{f}{A}, \quad (3)$$

где f — фокусное расстояние оптической системы и A — диаметр зрачка.

У исследованных видов наземных брюхоногих легочных моллюсков преломляющие поверхности роговицы и хрусталиков имеют полусферическую форму, поэтому не могут участвовать в коррекции сферической aberrации. Изолированные хрусталики *A. rufus* [18, 22], *C. laminata* [19], *H. lapicida* [20], *A. arbustorum* и *C. hortensis* [21] создают отчетливые изображения тестового объекта, которые указывают на коррекцию сферической aberrации и неомогенность хрусталиков. Хрусталики *P. incarnata* [19] формируют менее четкие изображения, которые свидетельствуют о присутствии сферической aberrации и гомогенности хрусталиков, а низкое значение F-числа глаза говорит о выраженности этого оптического дефекта у моллюска (табл. 1). Следовательно, оптическая система глаз моллюсков может быть скорректирована или не скорректирована на этот вид геометрической aberrации (табл. 3).

У человека в зависимости от уровня освещенности диаметр зрачка может меняться от 1.1 до 8 мм [61], а F-число глаза — от 15.2 до 2.1 соответственно (табл. 2). Несмотря на то что даже при самом большом диаметре зрачка значение F-числа сравнительно высокое, глаз человека располагает средствами, ослабляющими влияние сферической aberrации. Во-первых, в глазу имеются асферические преломляющие поверхности: периферические зоны обеих поверхностей роговицы и хрусталика несколько уплощены по сравнению с центральными [5, 48]. Форма роговицы становится постепенно асферической, начиная с диаметра зрачка приблизительно 3—4 мм [7, 46], а преломляющая способность периферической зоны хрусталика уменьшается, начиная с диаметра зрачка примерно 3 мм [6]. Во-вторых, хрусталик представляет собой линзу, показатель преломления которой непрерывно возрастает к центру: преломляющая сила хрусталика в периферической части меньше, чем в центральной [5]. Показано, что хрусталик играет решающую роль в компенсации сферической aberrации глаза [29]. Все эти корректирующие механизмы приводят к концентрации света преимущественно вблизи центров кружков рассеяния. Поэтому при не очень ярком освещении края кружков рассеяния мало интенсивны. При ярком освещении зрачок сильно сужен и периферические части оптической системы глаза меньше участвуют в построении изображения, а от этого еще больше уменьшается кружок рассеяния и искажения, вызываемые сферической aberrацией [5, 11] (табл. 3).

Таким образом, некоторые виды моллюсков и человек, очевидно, обладают общим способом коррекции сферической aberrации — градиентом показателя преломления хрусталика. В результате сферическая aberrация может снижать или не снижать разрешающую способность глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и не оказывает ощутимого влияния на разрешающую способность глаза человека.

Хроматическая аберрация. Хроматическая аберрация возникает из-за того, что диоптрический аппарат глаза преломляет коротковолновой свет (ультрафиолетовый) сильнее, чем длинноволновой свет (красный). Различие в положении фокуса для разных лучей ведет к размытому изображению, края которого окрашиваются, а контраст снижается. Хроматическая аберрация может быть откорректирована при помощи дисперсии за счет размещения фоторецепторов определенной спектральной чувствительности в положении, соответствующем фокальной плоскости определенных длин волн (как у пауков-скакунчиков, некоторых видов кальмаров и рыб). Ее влияние на разрешающую способность глаза зависит от диаметра зрачка и начинает проявляться, когда он превышает 500 мкм [5, 49, 51, 63].

У наземных брюхоногих легочных моллюсков фоторецепторные клетки сетчатки глаз содержат единственный зрительный пигмент [22–23, 53], а диаметр зрачков глаз варьирует от 70 у *C. laminata* [19] до 223 мкм у *A. rufus* [18, 22] (табл. 1). Все это указывает на то, что хроматическая аберрация не влияет на разрешающую способность глаз моллюсков (табл. 3).

Что касается влияния хроматической аберрации на разрешающую способность глаза человека, то, несмотря на диаметр зрачка 1.1–8.0 мм (табл. 2), она почти незаметна. Известно, что максимально достижимая разрешающая способность в макулярной части сетчатки, которая отвечает за различение деталей, возможна при сужении спектральной полосы до монохроматической в области 550–560 нм. В условиях естественного освещения спектральная полоса, создающая изображение в макулярной части сетчатки, достаточно узка (90 % света приходится на полосу 500–650 нм и 10 % на полосу 400–500 нм) благодаря фильтрации внутриглазными желтыми фильтрами (роговицей, хрусталиком и макулой), а также спектральной избирательности колбочек [4–5, 65]. Кроме того, преодолеть хроматическую аберрацию человеку помогают глиальные мюллеровские клетки. Благодаря своей структуре и градиенту показателя преломления эти клетки функционируют как проводники света — направляют и концентрируют на двух типах колбочек свет зелено-красной области зрительного спектра [43, 58]. Поэтому в условиях освещения белым светом человек, как правило, не замечает хроматизма глаза, не видит возникающих синеватых и желтовато-красноватых кругов светорассеяния, слабых по своей яркости. К тому же синие и желтые цветные пятна при очень малом своем угловом размере обычно теряют хроматичность: синий кажется черным, желтый — белым [5]. Исправление хроматической аберрации не приводит к существенному повышению разрешающей способности глаза [12, 38] (табл. 3).

Таким образом, моллюски имеют монохроматическое зрение и диаметр зрачка, которые позволяют избежать влияния хроматической аберрации на разрешающую способность глаз, а у человека, обладающего цветовым зрением и большим диаметром зрачка, этот оптический недостаток практически незаметен благодаря морфологическим и физиологическим свойствам компонентов глаза. В результате хроматическая аберрация не влияет на разрешающую способность глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и лишь незначительно проявляется в глазах человека.

Дифракция. Даже если сферическая и хроматическая аберрации выражены незначительно, изображение точечного источника на сетчатке будет размытым вследствие дифракции света на зрачке глаза. Через зрачок свет от точечного источника достигает хрусталика в виде плоского волнового фронта, а выходит из хрусталика в виде полусферического фронта, центрированного на фокусе. В фокусе разные участки волнового фронта интерферируют, ослаб-

ляя или усиливая друг друга. В результате изображение точечного источника формируется в виде яркого кружка — диска Эйри, окруженного темными (возникающими от ослабления) и светлыми (возникающими от усиления) кольцами, и называется дифракционной картиной Эйри [28, 51]. Дифракционные диски имеют тем больший диаметр, чем меньше диаметр зрачка, и определяют собой физический предел разрешающей способности глаза [5]. Диаметр диска Эйри ($D_э$, мкм), образуемого на сетчатке глаза точечным источником света, рассчитывается по формуле [50]:

$$D_э = 2.44 \times f \times \frac{\lambda}{A}, \quad (4)$$

где f — фокусное расстояние оптической системы, λ — длина волны света, соответствующая максимумам чувствительности зрительных пигментов фоторецепторов и A — диаметр зрачка. У исследованных видов моллюсков — $\lambda \approx 500$ нм [22, 23, 53], у человека — 530 нм для средневолновых и 560 нм для длинноволновых колбочек [35, 45].

Дифракция света на зрачке не ограничивает разрешающую способность глаза, если выполняется критерий Релея: две точки объекта могут быть видны раздельно, когда диски Эйри, соответствующие изображениям этих точек, разделены, по меньшей мере, радиусом диска Эйри [5].

У наземных брюхоногих легочных моллюсков при постоянном диаметре зрачка радиус диска Эйри варьирует от 0.65 у *P. incarnata* [19] до 1.25 мкм у *C. hortensis* [21], а анатомическое расстояние между центрами соседних фоторецепторов — от 3.4 [21] до 13 мкм [20] (табл. 1). Как видно, межрецепторное расстояние, которое соответствует расстоянию между изображениями двух точечных источников, больше радиуса диска Эйри в несколько раз. Поэтому дифракция не ограничивает разрешающую способность глаз моллюсков (табл. 3).

У человека описание изображений и дальнейшая передача информации на более высокие уровни зрительной системы производится не одиночными фоторецепторами, а группами из 7 фоторецепторов (один расположен в центре и шесть в вершинах правильного шестиугольника), которые представляют собой «функциональные» элементы дискретизации изображений [17]. Поскольку человек имеет переменный диаметр зрачка, радиус диска Эйри тоже будет меняться. Так, при максимальном диаметре зрачка 8000 мкм радиус диска Эйри составляет 1.35 мкм для средневолновых и 1.45 мкм для длинноволновых колбочек, что в 3.3 и 3.1 раза соответственно меньше расстояния между центрами соседних групп фоторецепторов (4.5 мкм) (табл. 2). Когда диаметр зрачка становится менее 2400 мкм для средневолновых и 2535 мкм для длинноволновых колбочек, четкость изображений начинает снижаться вследствие дифракции, поскольку радиус диска Эйри начинает превосходить анатомическое расстояние между центрами соседних «функциональных» фоторецепторных элементов [25]. Так, при минимальном диаметре зрачка 1100 мкм радиус диска Эйри составляет 9.8 мкм для средневолновых и 10.35 мкм для длинноволновых колбочек, что в 2.2 и 2.3 раза превышает расстояние между центрами соседних групп фоторецепторов (4.5 мкм) (табл. 2, 3).

Таким образом, по критерию Релея разрешающая способность глаз у моллюсков достигается при существующих диаметрах зрачка, а у человека — при диаметре зрачка 2400/2535 мкм и более. В результате дифракция не ограничивает разрешающую способность глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков, а также человека, но только при больших диаметрах зрачка.

Рассеяние света в сетчатке. Снижение разрешающей способности глаза может быть вызвано рассеянием света в сетчатке, из-за которого искажаются яркость и контраст изображения, и для предотвращения которого могут существовать разные экранирующие механизмы [50, 59].

Брюхоногие моллюски могут иметь один из двух экранирующих механизмов, направленных на повышение разрешающей способности. Первый механизм — светозависимая миграция пигментных гранул из тел фоторецепторных клеток в апикальные отростки, несущие микровиллы, — уменьшает распространение света между микровиллами соседних клеток [31, 50]. Второй механизм — изоляция микровилл фоторецепторных клеток телами окружающих их пигментных клеток — предотвращает такое распространение [30]. У исследованных видов наземных брюхоногих легочных моллюсков фоторецепторные клетки не имеют апикальных отростков и изолированы друг от друга пигментными клетками только на уровне своих клеточных тел [22, 24]. Следовательно, моллюски не имеют ни одного из двух возможных экранирующих механизмов (табл. 3).

У человека в предотвращении рассеяния света между фоторецепторами участвуют два экранирующих механизма. Первый механизм заключается в перемещении под действием света меланосом из тел пигментных клеток в апикальные отростки, которые охватывают и изолируют друг от друга наружные светочувствительные сегменты фоторецепторов [1, 10]. Вторым механизмом связан с глиальными мюллеровскими клетками, которые в отличие от клеток пигментного эпителия, формирующего монослой, пронизывают все слои сетчатки и прикрепляются к колбочкам (одна мюллеровская клетка к одной колбочке). Мюллеровские клетки собирают и проводят свет к фоторецепторам, не давая ему попадать на рецепторы в рассеянном виде и снижать разрешающую способность глаза [43, 58] (табл. 3).

Таким образом, у моллюсков в отличие от человека не существует механизмов, направленных на предотвращение рассеяния света. В результате рассеяние света в сетчатке снижает разрешающую способность глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и не влияет на разрешающую способность глаза человека.

Плотность рецептивных полей ганглиозных клеток. Фундаментальное ограничение разрешающей способности глаза устанавливает анатомический фактор — плотность рецептивных полей ганглиозных клеток [61].

У наземных брюхоногих легочных моллюсков о связях между клетками в сетчатке известно немного. Одна часть фоторецепторов посылает аксоны в зрительный нерв, другая — непосредственно контактирует с ганглиозными клетками, которых содержится чуть более десяти в каждом глазу и которые располагаются в двух слоях сетчатки, а также в расширенной части зрительного нерва. Аксоны ганглиозных клеток направляются в центральную нервную систему через зрительный нерв и по его ходу образуют короткие выросты типа шипиков, к которым подходят аксоны фоторецепторных клеток. Дендриты ганглиозных клеток ветвятся по периферии сетчатки среди аксонов фоторецепторных клеток и в дистальной части зрительного нерва [3, 18, 22, 33, 40—42, 56]. Данные о соотношении количества фоторецепторов в сетчатке и нервных волокон в зрительном нерве отсутствуют. Однако сопоставление имеющихся для наземных брюхоногих легочных моллюсков таких характеристик, как количество фоторецепторных и ганглиозных клеток, а также толщина аксонов этих клеток и зрительного нерва, позволяет с большой долей вероятности предполагать существование в сетчатке моллюсков конвергенции фоторецепторных клеток на ганглиозных клетках и соответственно суммации сигналов.

Таблица 4

Сходства и различия в факторах, влияющих и не влияющих на разрешающую способность глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и человека

Фактор	Сходства и различия
Световая чувствительность глаза	+
Положение фокуса	+
Сферическая аберрация	+/-
Хроматическая аберрация	-
Дифракция	-
Рассеяние света в сетчатке	-
Плотность рецептивных полей ганглиозных клеток	-

Примечание. «+» — фактор влияет, «-» — фактор не влияет, «+/-» — фактор влияет и не влияет.

У человека фоторецепторы через разные типы нейронов связаны с ганглиозными клетками, которых насчитывается более миллиона и которые образуют отдельный слой в сетчатке. Через последнюю существует два пути информационного потока. Первый — прямой или вертикальный путь — идет от фоторецепторов к биполярным и далее к ганглиозным клеткам. Реализуется в основном при передаче сигнала от центральной ямки, где каждая колбочка контактирует с одной биполярной клеткой, которая соединена с одной ганглиозной клеткой, поэтому здесь разрешающая способность глаза определяется плотностью расположения самих колбочек. Второй — непрямой или латеральный путь, при котором между фоторецепторами и биполярными клетками включены горизонтальные клетки, а между биполярными и ганглиозными клетками — амакриновые клетки. Реализуется при передаче сигнала от периферических областей сетчатки, где все большее число фоторецепторов конвергирует на биполярных клетках, а биполярные клетки — на ганглиозных клетках, за счет чего создаются условия для суммирования сигналов и соответственно снижения разрешающей способности глаза [47, 52, 57].

Таким образом, суммация сигналов от фоторецепторов в центральной сетчатке, по всей видимости, имеет место у моллюсков и не наблюдается у человека. В результате плотность рецептивных полей ганглиозных клеток, скорее всего, ограничивает разрешающую способность глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и не влияет на разрешающую способность глаза человека.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленный сравнительный анализ основных факторов, влияющих на разрешающую способность камерных глаз наземных брюхоногих легочных моллюсков и человека, позволяет сделать следующие заключения. Световая чувствительность глаз моллюсков и человека адекватна световым условиям их окружающей среды. Оптическая система глаз как таковая создает на сетчатке моллюсков и человека изображение разного качества. При нечетком или сильно размытом изображении разрешающая способность глаз снижается или не достигается соответственно. При отчетливом изображении у моллюсков на разрешающую способность глаз влияет рассеяние света в сетчатке

и плотность рецептивных полей ганглиозных клеток и может влиять сферическая аберрация. У человека незначительно влияют сферическая и хроматическая аберрации и дифракция. Таким образом, факторы, снижающие разрешающую способность глаз у моллюсков и человека, различаются, а факторы, которые могут снижать и не снижают ее, — частично совпадают. Из семи рассмотренных факторов разрешающую способность глаз у моллюсков ограничивают и могут ограничивать по два фактора, тогда как у человека это соотношение составляет три к одному (табл. 3, 4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1] *Афанасьев Ю. И., Юрина Н. А., Котовский Е. Ф.* Гистология, эмбриология, цитология. М. ГЕОТАР-Медиа. 2012.
- [2] *Егоров Е. А., Басинский С. Н.* Клинические лекции по офтальмологии. М. ГЕОТАР-Медиа. 2007.
- [3] *Зайцева О. В.* Структурная организация сенсорных систем улитки. Журн. высш. нерв. деятельности им. И. П. Павлова. 42(6) : 1132—1149. 1992.
- [4] *Зак П. П., Островский М. А.* Желтизна оптических сред глаза в физиологии и патологии человеческого зрения. Сенсорные системы. 9(1) : 9—20. 1995.
- [5] *Кравков С. В.* Глаз и его работа. М., Л. Изд-во АН СССР. 1950.
- [6] *Ленкова Г. А.* Оптические характеристики интраокулярных линз в воздухе, воде и кювете. Автометрия. (3) : 35—47. 1997.
- [7] *Ленкова Г. А.* Аналитический расчет сферических аберраций модели глаза с интраокулярными линзами. Автометрия. (3) : 77—88. 2000.
- [8] *Майзель С. О.* Свет и зрение. Л., М. Гос. тех.-теор. изд-во. 1932.
- [9] *Максутов Д. Д.* Астрономическая оптика. Л. Наука. 1979.
- [10] *Островский М. А., Донцов А. Е.* Физиологические функции меланина в организме. Физиология человека. 11(4) : 670—678. 1985.
- [11] *Сивухин Д. В.* Общий курс физики. М. Наука. 1980.
- [12] *Смирнов М. С.* Оптика глаза. В кн.: Физиология сенсорных систем. Под ред. Г. В. Гершуни. Л. Наука. Ч. 1. 37—59. 1961.
- [13] *Сомов Е. Е.* Строение органа зрения и Международная анатомическая номенклатура. В кн.: Современная офтальмология. Руководство. Под ред. В. Ф. Даниличева. СПб. Питер. 23—74. 2009.
- [14] *Черноризов А. М., Зимачев М. М., Шехтер Е. Д., Гарусев А. В.* Механизмы ахроматического зрения виноградной улитки *Helix lucorum* L.: данные внутриклеточного исследования светочувствительных клеток сетчатки. Журн. высш. нервн. деят. им. И. П. Павлова. 57(1) : 80—85. 2007.
- [15] *Черноризов А. М., Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н., Гарусев А. В.* Психофизиология ахроматического зрения: от простых нервных систем к человеку. Психология человека в современном мире. 4 : 370—377. 2009.
- [16] *Черноризов А. М., Шехтер Е. Д., Зимачев М. М., Гадельшина Д. Ф.* Модульная организация механизмов ахроматического зрения: от человека к простым нервным системам. В сб.: Экспериментальная психология в России: Традиции и перспективы / Под ред. В. А. Борононщикова. Изд-во Института психологии РАН. 884—888. 2010.
- [17] *Шелепин Ю. Е.* Пространственно-частотные характеристики и острота зрения человека. В кн.: Биофизика сенсорных систем. Под ред. В. О. Самойлова. СПб. ИнформМед. 60—101. 2007.
- [18] *Шелелева И. П.* Морфология и оптическая физиология глаза наземного слизня *Ariop rufus* (L.) (Mollusca: Gastropoda). Сенсорные системы. 19(2) : 166—171. 2005.
- [19] *Шелелева И. П.* Сравнительное изучение морфологии и оптики глаз наземных брюхоногих моллюсков *Cochlodina laminata* и *Perforatella incarnata* (Pulmonata: Stylommatophora) с различными световыми предпочтениями. Сенсорные системы. 20(1) : 40—51. 2006.
- [20] *Шелелева И. П.* Глаз наземного брюхоногого моллюска *Helicigona lapicida* (Pulmonata: Stylommatophora). Сенсорные системы. 20(1) : 52—58. 2006.

[21] Шепелева И. П. Сравнительное изучение морфологии и оптики глаз наземных брюхоногих моллюсков *Arianta arbustorum* и *Cepaea hortensis* (Pulmonata: Stylommatophora) со сходными световыми предпочтениями. Сенсорные системы. 20(1) : 59—67. 2006.

[22] Шепелева И. П. Разрешающая способность и оптическая чувствительность камерных глаз брюхоногих моллюсков. Вестн. Мордовского ун-та. Серия Биол. науки. (4) : 240—250. 2011.

[23] Шепелева И. П. Сравнительный анализ камерных глаз брюхоногих моллюсков и человека. Сенсорные системы. 27(4) : 317—326. 2013.

[24] Шепелева И. П. Экранирующий пигмент камерных глаз стебельчатоглазых моллюсков (Pulmonata, Stylommatophora) с разными световыми предпочтениями. *Ruthenica, Rus. Malacol. J.* 27(3) : 133—140. 2017.

[25] Шепелева И. П. Дифракция в камерных глазах брюхоногих моллюсков и человека. Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. 104(1): 31—38. 2018.

[26] Шехтер Е. Д., Зимачев А. М., Араkelов Г. Г. Зрение виноградной улитки. Морфология и суммарная электрическая активность сетчатки. Журн. высш. нерв. деятельности 42(5) : 986—991. 1992.

[27] Шехтер Е. Д., Греченко Т. Н. Два типа фоторецепторов в ахроматической зрительной системе виноградной улитки. Экспериментальная психология. 2(2) : 5—15. 2009.

[28] Airy G. B. On the diffraction of an object-glass with circular aperture. *Trans. Cambr. Phil. Soc.* 5 : 283—291. 1834.

[29] Artal P., Guirao A. Contributions of the cornea and the lens to the aberrations of the human eye. *Optics Letters.* 23(21) : 1713—1715. 1998.

[30] Blumer M. J. F. Alterations of the eyes during ontogenesis in *Aporrhais pespelecani* (Mollusca, Caenogastropoda). *Zoomorphol.* 116 : 123—131. 1996.

[31] Bobkova M. B., Gal J., Zhukov V. V., Shepeleva I. P., Meyer-Rochow V. B. Variations in the retinal design of pulmonate snails (Mollusca, Gastropoda): squaring phylogenetic background and ecophysiological needs (I). *Invert. Biol.* 123(2) : 101—115. 2004.

[32] Bowmaker J. K., Dartnall H. J. A., Mollon J. D. Microspectrophotometric demonstration of four classes of photoreceptor in an Old World primate, *Macaca fascicularis*. *J. Physiol.* 298 : 131—143. 1980.

[33] Brandenburger J. L. Two new kinds of retinal cells in the eye of a snail, *Helix aspersa*. *J. Ultrastruct. Res.* 50 : 216—230. 1975.

[34] O'Brien B. Vision and resolution in the central retina. *J. Soc. Opt. Am.* 41(12) : 882—893. 1951.

[35] Brown P. K., Wald G. Visual pigments in single rods and cones of the human retina. *Science.* 144 : 45—51. 1964.

[36] Bruno M. S., Barnes S. N., Goldsmith T. H. The visual pigment and visual cycle in the lobster *Homarus*. *J. Comp. Physiol.* 8 : 123—142. 1977.

[37] Chernorizov A. M., Sokolov E. N. Mechanisms of achromatic vision in invertebrates and vertebrates: a comparative study. *Span. J. Psychol.* 13(1) : 18—29. 2010.

[38] Cornsweet T. N. Visual perception. New York. Acad. Press. 1970.

[39] Eakin R. M. Lines of evolution of photoreceptors. In: General physiology of cell specialization. Mazia D., Tyler A. (eds). New York. McGraw-Hill. 393—425. 1963.

[40] Eakin R. M., Brandenburger J. L. Understanding a snail's eye at a snail's pace. *Am. Zool.* 15 : 851—863. 1975.

[41] Eakin R. M., Brandenburger J. L. Retinal differences between light-tolerant and light-avoiding slugs (Mollusca: Pulmonata). *J. Ultrastruct. Res.* 53 : 382—394. 1975.

[42] Eakin R. M., Brandenburger J. L., Barker J. M. Fine structure of the eye of the New Zealand slug *Athoracophorus bitentaculatus*. *Zoomorphol.* 94 : 225—239. 1980.

[43] Franze K., Grosche J., Skatchkov S. N., Schinkinger S., Foja C., Schild D., Uckermann O., Travis K., Reichenbach A., Guck J. Müller cells are living optical fibers in the vertebrate retina. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 104(20) : 8287—8292. 2007.

[44] Harrison E. R. Visual acuity and the cone cell distribution of the retina. *Brit. J. Ophthalmol.* 37 : 538—542. 1953.

[45] Hildebrand G. D., Fielder A. R. Anatomy and physiology of the retina. In: Pediatric retina. Reynolds J. D., Olitsky S. E. (eds). Berlin. Heidelberg. Springer. 39—65. 2011.

[46] Hughes M. O. Anatomy of the anterior eye for ocularists. *J. Ophthalmol. Prosthetics.* 25—35. 2004.

- [47] Jonas J. B., Miller-Bergh J. A., Schlötzer-Schrehardt U. M., Naumann G. O. H. Histo-morphometry of the human optic nerve. *Invest. Ophthalmol. Vision Sci.* 31 : 736—744. 1990.
- [48] Kiely P. M., Smith G., Carney L. G. The mean shape of the human cornea. *Optica Acta: Intern. J. Optics* 29(8) : 1027—1040. 1982.
- [49] Kröger R. H. H., Gilsén A. Compensation for longitudinal chromatic aberration in the eye of the firefly squid, *Watasenia scintillans*. *Vis. Res.* 44 : 2129—2134. 2004.
- [50] Land M. F. Optics and vision in invertebrate. In: *Sensory physiology*. Autrum H. (ed.). Berlin, Heidelberg, New York. Springer-Verlag. VII(6B) : 471—592. 1981.
- [51] Land M. F., Nilsson D.-E. *Animal eyes*. Oxford. Oxford University Press. 2002.
- [52] Masland R. H. The neuronal organization of the retina. *Neuron*. 76 : 266—280. 2012.
- [53] Menzel R. Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. In: *Comparative physiology and evolution of vision in invertebrates*. Autrum H. (ed.). Berlin, Heidelberg. Springer-Verlag. 537—540. 1979.
- [54] Moore B. A. Structure and function of regional specialization in the vertebrate retina. In: *Evolution of nervous system*. Kaas J. H. (ed.). Oxford. Acad. Press. 1 : 351—373. 2017.
- [55] Mustafi D., Engel A. H., Palszewski K. Structure of cone photoreceptors. *Prog. Ret. Eye Res.* 28 : 289—302. 2009.
- [56] Oswaldo-Cruz E., Bernardes R. F. Morphological and functional observations on the eye of *Strophoheilus* (Mollusca, Gastropoda, Stylommatophora). *Braz. J. Med. Biol. Res.* 15 : 161—174. 1982.
- [57] Polyak S. L. *The retina*. Chicago. The University of Chicago Press. 1941.
- [58] Reichenbach A., Bringmann A. Retinal glia. In: *Colloquium lectures on neuroglia in biology and medicine. From physiology to disease*. Verkhratsky A., Parpura V. (eds). Philadelphia. Morgan&Claypool Life Sciences. 83—103. 2015.
- [59] Spadea L., Maraone G., Verboschi F., Vingolo E. M., Nognetto D. Effect of corneal light scatter on vision: a review of the literature. *Int. J. Ophthalmol.* 9(3) : 459—464. 2016.
- [60] Suzuki H., Watanabe M., Tsukahara Y., Tasaki K. Duplex system in the simple retina of a gastropod mollusc, *Limax flavus* L. *J. Comp. Physiol.* 133 : 125—130. 1979.
- [61] Wandell B. A. *Foundations of vision*. Sunderland. Sinauer Associates. 1995.
- [62] Warrant E. J., McIntyre P. D. The trade-off between resolution and sensitivity in compound eyes. In: *Nonlinear vision*. Pinter R. B., Nabet B. (eds). Boca Raton. CRC Press Inc. 391—421. 1992.
- [63] Warrant E. J., McIntyre P. D. Arthropod eye design and the physical limits to spatial resolving power. *J. Neurobiol.* 40 : 413—461. 1993.
- [64] Warrant E. J., Nilsson D.-E. Absorption of white light in photoreceptors. *Vis. Res.* 38(2) : 195—207. 1998.
- [65] Wooten B. R., Hammond B. R. Macular pigment: influences on visual acuity and visibility. *Prog. Ret. Eye Res.* 21(2) : 225—240. 2002.

Поступила 7 XII 2017