



ИССЛЕДОВАНИЕ ДЛИННОВОЛНОВОЙ ГРАНИЦЫ СПЕКТРАЛЬНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ У СЕРОГО ТЮЛЕНЯ *HALICHOERUS GRYPUS* (FABRICIUS, 1791)

© 2022 г. М. В. Пахомов, А. А. Зайцев

Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,
Мурманск, Российская Федерация
E-mail: edr750v@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.06.2021; после доработки 20.01.2022;
принята к публикации 26.09.2022; опубликована онлайн 29.11.2022.

У морских млекопитающих максимумы поглощения фотопигментов имеют сдвиг в более коротковолновую часть спектра относительно наземных млекопитающих; это обуславливает также и смещение длинноволновой границы спектральной чувствительности. В большинстве публикаций, посвящённых изучению длинноволновой чувствительности морских млекопитающих, приведены только максимумы поглощения «красночувствительных» фотопигментов, но нет данных о максимальных длинах волн светового излучения, которое животные способны воспринимать. Именно поэтому целью настоящей работы было исследовать длинноволновую границу спектральной чувствительности у типичного представителя настоящих тюленей — серого тюленя *Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791). В эксперименте группу из четырёх серых тюленей обучили нажимать на одну из двух кнопок, если находящийся над ней светодиодный фонарь включён. В фонаре были расположены группы светодиодов, излучающие монохроматический свет в диапазоне длин волн 600–700 нм с шагом 10 нм и силой света 0,5 кд. Изучение показало, что длинноволновым пределом восприятия светового излучения для исследованных серых тюленей является свет с длиной волны 660 нм, что подтверждает данные о коротковолновом сдвиге пиков чувствительности фотопигментов у морских млекопитающих. При длительном пребывании серых тюленей в условиях крайне низкой освещённости, что характерно для полярной ночи, длинноволновая граница восприятия у них может увеличиваться с 660 до 670–680 нм.

Ключевые слова: серый тюлень, зрение, спектральная чувствительность

Настоящие тюлени обладают хорошо развитой зрительной системой, которая включает относительно большие глазные яблоки и развитую зрительную зону головного мозга. Такие анатомические особенности строения глаза, как тапетум и развитая мускулатура радужки, указывают на адаптацию зрительной системы к условиям пониженной освещённости (Hanke et al., 2009). Большинство настоящих тюленей обитают в гларктической зоне за полярным кругом, для которой характерны наличие полярного дня с круглосуточной высокой освещённостью и полярной ночи, когда освещённость выше 500 лк присутствует только несколько часов в сутки.

У морских млекопитающих максимумы поглощения фотопигментов имеют сдвиг в более коротковолновую часть спектра относительно наземных млекопитающих; при этом обнаружена корреляция между глубиной заныривания, на которой происходит кормление, и спектральной

чувствительностью зрительных пигментов (McFarland, 1971). У китообразных виды, совершающие заныривания на небольшие глубины, имеют родопсин (rhodopsin 1, Rh1) с максимумом поглощения около 500 нм; у глубоководных видов максимум поглощения смещается к 479 нм (Bischoff et al., 2012 ; Fasick & Robinson, 2000). У ластоногих виды, совершающие глубоководные погружения, например северные морские слоны *Mirounga angustirostris* (Gill, 1866) и тюлени Уэдделла *Leptonychotes weddellii* (Lesson, 1826), имеют максимум поглощения Rh1 около 480 нм; у видов, совершающих неглубокие заныривания, максимум поглощения Rh1 близок к максимумам для наземных млекопитающих. У многих видов морских млекопитающих отсутствует «красночувствительный» пигмент (long-wavelength sensitive opsin, LWS), а при наличии он имеет коротковолновый сдвиг до 530 нм, тогда как у наземных млекопитающих максимум поглощения пигмента LWS находится в районе 560 нм (Levenson et al., 2006). У всех морских млекопитающих отсутствует фотопигмент SWS1 (short-wavelength sensitive opsin 1), отвечающий за чувствительность к коротковолновому («синему») фотоактивному излучению (Peichl et al., 2001).

Длинноволновой границей видимого света для большинства млекопитающих, в том числе для человека, является излучение с длиной волны 760–780 нм (Slinney, 2016). Свет в данном диапазоне воспринимается длинноволновыми опсинами (LWS) колбочек, которые имеют максимальную чувствительность в районе 560–580 нм. При удалении от точки максимума чувствительность снижается до нуля постепенно, и указать точные границы спектрального диапазона видимого излучения невозможно. При восприятии отражающих объектов границы сильно зависят от освещённости, оптических свойств воспринимаемого объекта, темновой адаптации глаза и состояния нервной системы. При восприятии источников света на пограничных длинах волн минимальная яркость экспоненциально возрастает с длиной волны и на предельных длинах волн, даже при большой яркости, воспринимается человеком как очень тусклое оранжево-красное свечение (Palczewska et al., 2014). Также отмечен эффект, когда при непрерывном стимулировании сетчатки лазером на длинах волн 1060–1064 нм возникало ощущение красного цвета, а при импульсном воздействии — зелёного (Slinney et al., 1976). Тем не менее исследователи связывают такой эффект с воздействием непосредственно на нервные клетки сетчатки, а не на фотопигменты (Slinney, 2005).

В естественных условиях животные фактически не сталкиваются с объектами, которые излучают свет; в редких случаях речь может идти о биолюминесценции или об открытых источниках огня. В основном глаз воспринимает объекты, отражающие свет, источником которого является Солнце. Оно имеет максимум излучения в районе 500–550 нм, при этом коротковолновую часть спектра, от 350 нм, активно поглощают верхние слои атмосферы, а длинноволновая часть, от 600 нм, начинает поглощаться нижним её слоем, насыщенным водными парами. Между тем с увеличением длины волны излучения возрастает и степень поглощения её атмосферой (Kirk, 2015).

У серого тюленя *Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791) в сетчатке присутствуют колбочки, содержащие пигмент LWS; распространены они в центральной ямке сетчатки глаза в пропорции 1 : 200 по отношению к палочкам, при этом имеют максимум поглощения в районе 530 нм (Braekevelt, 1986). На основании расчёта кривой спектральной чувствительности для длинноволновых фотопигментов (Lamb, 1995 ; Lewis, 1955) предполагают, что длинноволновая граница спектральной чувствительности серых тюленей находится в пределах 650–700 нм.

Целью работы было выявить длинноволновую границу спектральной чувствительности зрительной системы серого тюленя. Помимо теоретической значимости, такая информация имеет прикладное значение, так как большой интерес представляет ночная видеосъёмка тюленей с использованием инфракрасной подсветки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В эксперименте участвовали четыре самки серого тюленя: животные № 1 и 2 — в возрасте 15 лет, тюлени № 3 и 4 — 5-летние. Все они принадлежали к одной и той же популяции и были отловлены на острове Большой Кий, расположенном в восточной части залива Варангер-фьорд Баренцева моря. На момент начала исследования все животные были здоровы, девиаций в поведении не зарегистрировано. Подопытные уже участвовали в ряде экспериментов по изучению слуха (Литвинов и Пахомов, 2019) и зрения (Пахомов, 2020) и были обучены работе по парадигмам «стимул — реакция», «выбор из двух» и «выбор по образцу». В данном исследовании животные должны были обозначать нажатием на соответствующую кнопку включённый фонарь, работая по схеме свободного выбора из двух стимулов (подкрепляемый и стимул-шум).

Для проведения исследования была разработана экспериментальная установка (рис. 1). На платформе (3) на расстоянии 1 м были расположены два фонаря (4) и две кнопки (5). В идентичных фонарях были размещены группы светодиодов, излучающих свет с разными длинами волн. В каждом опыте работал либо правый, либо левый фонарь, и тюлень должен был нажать кнопку, расположенную под включённым фонарём (это считалось верным выбором). Верные выборы подкреплялись пищевым поощрением с предварительной подачей бридж-сигнала (один длинный свист на частоте 3200 Гц, продолжительностью 1 с); ошибки наказывались прекращением работы на 15 «штрафных» секунд с предварительной подачей бридж-сигнала (два коротких свиста на частоте 3200 Гц, продолжительностью 0,25 с, с перерывом в 0,5 с). Пищевым поощрением служила нарезанная на кусочки по 20 г рыба, помещённая в контейнеры (2).

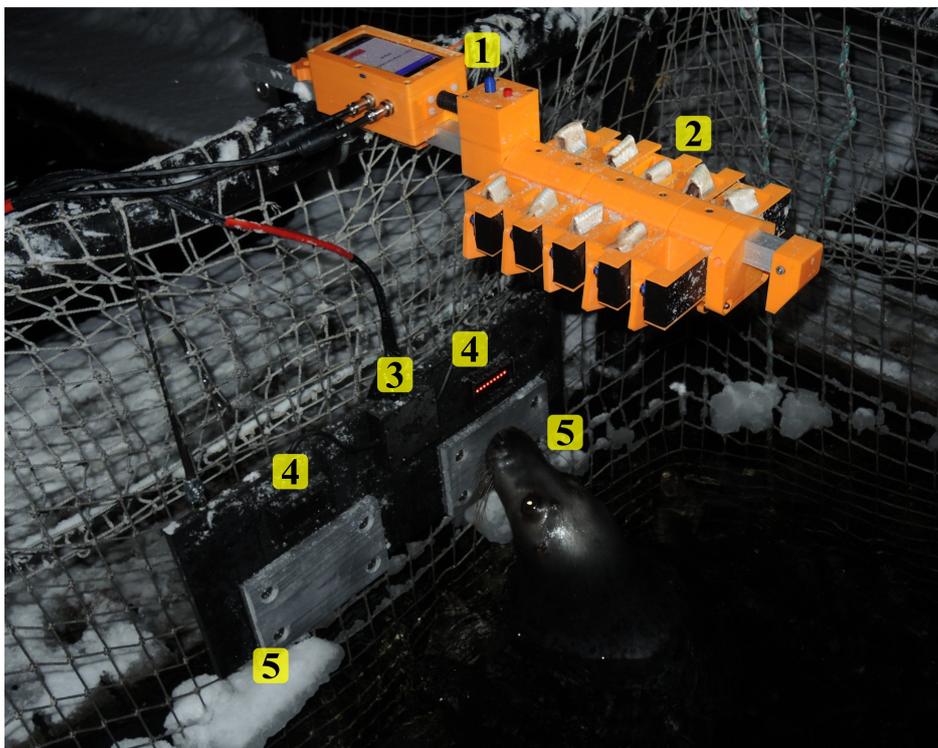


Рис. 1. Схема экспериментальной установки для выявления длинноволновой границы спектральной чувствительности зрительной системы серого тюленя: 1 — блок управления; 2 — блок контейнеров для рыбкоорма; 3 — распределительный блок; 4 — фонари; 5 — кнопки для взаимодействия с тюленем

Fig. 1. Scheme of the experimental setup for determining the long-wavelength threshold of spectral sensitivity of the visual system of the gray seal: 1, control unit; 2, block of containers for fish feed; 3, distribution unit; 4, lamps; 5, buttons for interacting with the seal

Так как исследования продолжались с сентября по февраль, когда у серых тюленей происходит сначала щенка (ноябрь — декабрь), а затем гон (декабрь — январь), пищевая мотивация у животных была значительно снижена. Именно поэтому, во-первых, тюленей кормили в соответствии со специальной диетой до, во время и после эксперимента, во-вторых, особое внимание уделяли бридж-сигналам. Бридж-сигналы были ассоциированы у подопытных ещё в течение первичной адаптации к вольерному содержанию; их поддерживали в ходе выполнения различных научно-исследовательских задач. Непосредственно перед экспериментом с тюленями были проведены работы по закреплению ассоциации: один длинный свист — пищевое поощрение, два коротких свиста — наказание в виде прекращения работы.

Источником светового стимула служили светодиоды, размещённые в пластиковом корпусе с нейтральным, отсеивающим 25 % света светофильтром, который предназначен как для защиты светодиодов от брызг, так и для исключения возникновения ореола вокруг работающей группы светодиодов и отсеивания бликов от неработающих групп. Были использованы галлий-арсенид-фосфидные светодиоды с узким монохромным спектром излучения с длинами волн в диапазоне 600–700 нм с шагом 10 нм (производства компании TZT для длин волн 600, 630 и 690 нм; производства компании FSXSEMI для всех остальных длин волн). Проверку светодиодов на соответствие заявленным характеристикам производили с помощью спектрометра Zolix Omni-λ300. Сила света у всех светодиодов в ходе исследования не изменялась и была откалибрована для каждой «цветовой» группы на величину 0,5 кд с учётом светофильтра. Калибровку и финальные измерения собранных фонарей проводили с помощью люксметра SEM DT-1308 для определения силы света и с применением двухтрубного спектроскопа — для определения длины волны светодиодных групп.

Чтобы избежать бликования и увеличить контрастность излучаемого света, платформу (3) и кожухи фонарей (4) (см. рис. 1) покрыли антрацитово-чёрной матовой водостойкой краской.

Для человека свет этих светодиодов воспринимается от янтарного (600 нм) до багрового (700 нм), а граница восприятия лежит в районе 740–760 нм; именно поэтому, чтобы не допустить возможность подсказки со стороны исследователя, система работала в автономном режиме. Исследователь помещал кусочки рыбы в контейнеры, запускал систему и удалялся из зоны видимости тюленя. Общая схема работы выглядела следующим образом. Система под управлением микроконтроллера в начале каждого цикла выдерживала паузу 5–30 с. Если тюлень в этот интервал нажимал на любую из кнопок, следовало наказание в виде добавления к времени ожидания 5 «штрафных» секунд. Затем система псевдослучайным образом, согласно последовательности Хеллмана (Gerard et al., 2014) (не более двух одинаковых комбинаций подряд и равное количество правых и левых позиций), включала либо правый, либо левый фонарь на 5 с. Если тюлень делал верный выбор и нажимал соответствующую работающему фонарю кнопку, то получал пищевое поощрение. Если животное выбирало неработающий фонарь, то следовало наказание — прекращение работы на 15 с. Пропуск цикла не подкреплялся и не наказывался, но засчитывался как неправильный выбор. По окончании 10 циклов (опустошение контейнеров) система останавливала работу и сигнализировала об этом исследователю. Он возвращался к вольеру, оценивал готовность тюленя к продолжению опыта, заполнял контейнеры рыбой и запускал продолжение работы. Система автоматически заканчивала опыт в двух случаях: 1) если тюлень пропускал подряд пять циклов; 2) если он начинал беспорядочно нажимать на кнопки во время задержки, набирая более двух минут «штрафного» времени.

С каждым тюленем обычно проводили от 20 до 50 опытов за тренировку — в зависимости от состояния животного и от погодных условий. Учитывали отношение верных выборов к общему количеству опытов (долю) и время реакции тюленя. В начале каждой тренировки протоколировали показания освещённости, температуры воздуха, влажности, наличия осадков и иных

отвлекающих факторов. Для выявления случайности верных выборов применяли биномиальное распределение для каждой выборки соответствующей длины волны. Полученные выборки подвергали многофакторному дисперсионному анализу на предмет выявления зависимостей от погодных условий, даты проведения, позиции и очередности стимула. Расчёты и статистическую обработку проводили в Microsoft Excel 2019.

Работы вели в условиях аквакомплекса ММБИ (город Полярный), расположенного в акватории Кольского залива вблизи мыса Тоня. Там исследуемых тюленей содержат в индивидуальных вольерах в условиях, максимально приближенных к естественным. Работы вели с сентября 2020 г. по февраль 2021 г. в два этапа. На подготовительном этапе (сентябрь — ноябрь) животных обучали выбирать работающий фонарь, игнорируя неработающий; в тестовый период (декабрь — февраль) с тюленями проводили экспериментальные работы. Подготовительные работы проводили два раза в сутки — утром (до рассвета) и вечером (при наступлении сумерек, при общей освещённости не более 15 лк). Экспериментальные работы также проводили два раза в сутки — утром (в 7:00) и вечером (через час после наступления темноты). Для эксперимента были выбраны те животные, у которых вольеры наиболее затемнены, а уровень освещённости в месте размещения платформы не превышал 5 лк.

РЕЗУЛЬТАТЫ

С каждым тюленем суммарно проведено по 100 опытов для каждой группы светодиодов во время утренних тренировок и по 100 опытов во время вечерних тренировок. На рис. 2 представлены доли верных выборов (касание кнопки под включённым фонарём) серыми тюленями в зависимости от длины волны предъявляемого светового стимула.

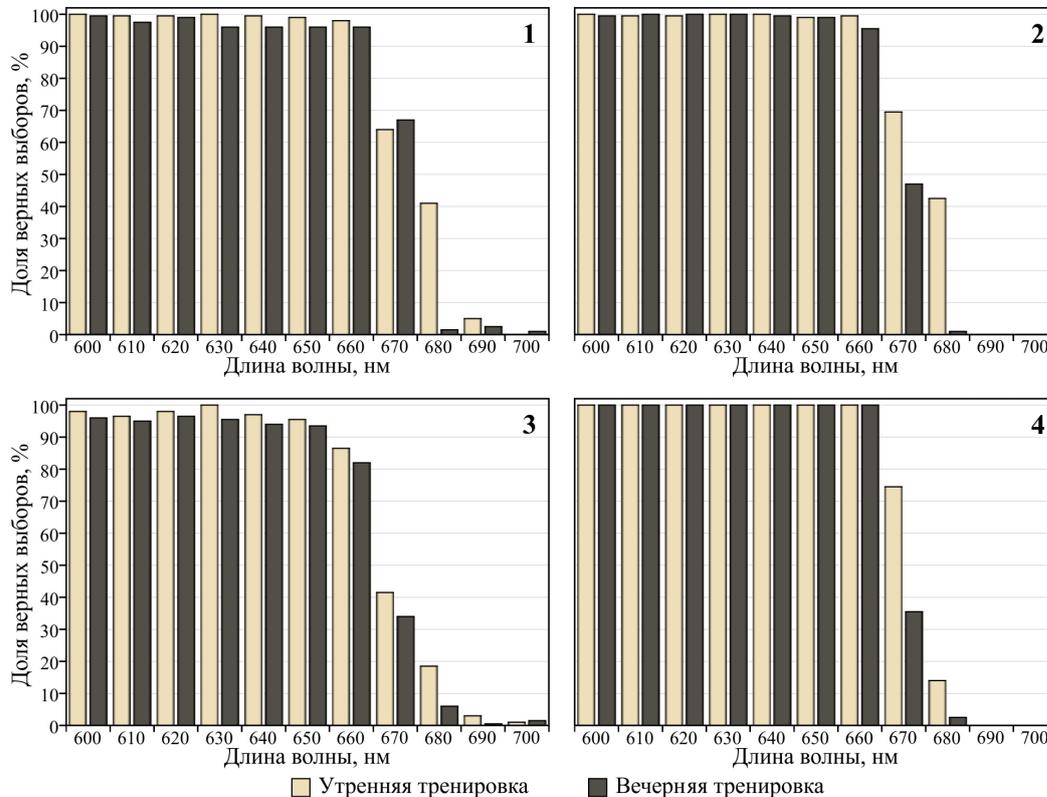


Рис. 2. Доля верных выборов (касание кнопки под включённым фонарём) серыми тюленями № 1–4 на утренних и вечерних тренировках

Fig. 2. Ratio of correct choices (touching the button under the switched-on lamp) of the gray seals No. 1–4 during morning and evening trainings

У всех тюленей доли верных выборов (выборов включённого фонаря) при длинах волн от 600 до 660 нм значительно выше 75 %, что для данных выборов ($n = 100; p < 0,05$) указывает на неслучайность действий животных. Также в этом диапазоне у всех тюленей, кроме тюленя № 3, доли верных выборов выше 95 %, а у тюленя № 4 равны 100 %; результаты биномиального распределения максимально близки к 1, а у тюленя № 4 равны 1. Это показывает, что выбор животные делали на основе ощущений, а не случайным угадыванием.

В этом диапазоне доли верных выборов на утренних и вечерних тренировках отличались мало, тем не менее на вечерних тренировках тюлени совершали больше ошибок. Преимущественно это были ошибки, когда тюлени нажимали на кнопки в период ожидания, в меньшей степени — когда игнорировали предъявляемый стимул. Частой ошибкой у тюленя № 1 был выбор неработающего фонаря (при включённом соседнем). У этого животного доля такой ошибки составляла 2–3 %, у других тюленей — менее 0,1 % всех выборов.

При длине волны 670 нм доли верных выборов у всех тюленей резко уменьшались и опускались значительно ниже 75 %, за исключением доли у тюленя № 4: у него доля верных выборов составляла 74 % на утренних тренировках. На вечерних тренировках у всех тюленей, кроме тюленя № 1, доля верных выборов уменьшалась до значений ниже 50 %. У тюленя № 1 доля верных выборов на вечерних тренировках составляла 67 % и была выше, чем на утренних (64 %).

При этом основной ошибкой у всех тюленей был пропуск демонстрируемого стимула. Никаких значимых зависимостей возникновения вышеуказанной ошибки ни от погодных условий, ни от времени года, ни от позиции и очерёдности стимула методами многофакторного дисперсионного анализа выявлено не было.

При длине волны 680 нм тюлени проявляли реакцию только на утренних тренировках. Доли верных выборов у 15-летних животных составляли 41 и 43 % у тюленей № 1 и 2 соответственно и были значительно выше, чем у молодых животных (18 и 14 % у тюленей № 3 и 4 соответственно).

При демонстрации светового стимула с длинами волн 690 и 700 нм тюлени не выказывали реакции и пропускали эти стимулы.

Данные о времени реакции тюленей при верном выборе приведены на рис. 3 в виде диаграммы размаха, где представлены среднее значение, стандартное отклонение среднего и экстремальные значения для каждой длины волны.

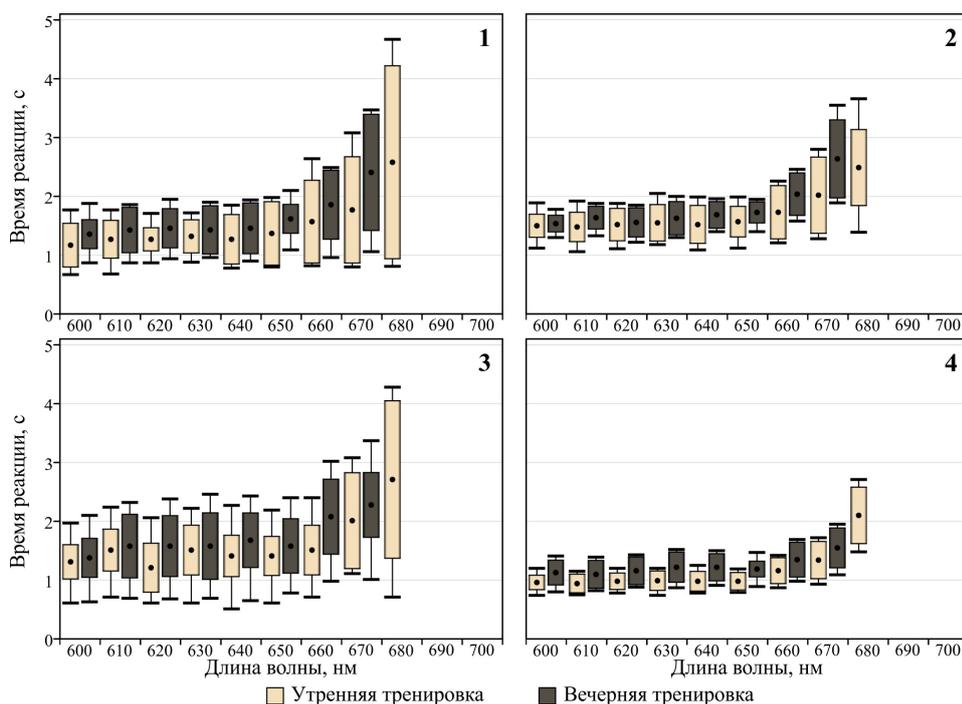


Рис. 3. Время реакции серых тюленей № 1–4 на включение фонаря на утренних и вечерних тренировках

Fig. 3. Reaction time of the gray seals No. 1–4 to switching on the lamps during morning and evening trainings

На видимых длинах волн, 600–650 нм, у тюленей проявились их индивидуальные показатели, такие как среднее время реакции и разброс значений. На утренних тренировках животные реагировали быстрее, чем на вечерних. Среднее время реакции и разброс значений начинали увеличиваться с 660 нм.

При анализе зависимости времени реакции от внешних факторов удалось установить такую зависимость только от времени суток; также выявлена слабая зависимость от погодных условий. При наличии в ночь перед экспериментом ветра и волнения моря более 2 баллов по шкале Бофорта среднее время реакции возрастало на 5–7,5 %, разброс значений изменений не претерпевал.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты эксперимента показали, что изучаемые серые тюлени достоверно воспринимают свет с длинами волн до 660 нм, при этом среднее время реакции животных на включение стимула и его разброс в целом соответствуют индивидуальным показателям исследованных тюленей, полученным в предыдущих экспериментах с ними (Литвинов и Пахомов, 2019 ; Пахомов, 2020). При длине волны 660 нм у всех животных начинали увеличиваться среднее время реакции на включение фонаря и его разброс, что может свидетельствовать о дополнительных затратах времени на обработку пограничного сигнала мозгом.

При длинах волн 670–680 нм доля верных выборов значительно снижалась, но не равнялась нулю, как при значениях 690 нм и более. Учитывая то, что выбор двухальтернативный, можно сделать вывод, что такие показатели говорят о высокой вероятности случайного угадывания включённого фонаря. Между тем в случае угадывания животные должны были угадать не только то, какой из двух фонарей работает, но и то, когда он включится. Соответственно, при времени работы фонаря 5 с и с учётом задержки перед включением в случайном диапазоне 5–30 с вероятность попасть во временной интервал, когда один из двух фонарей работает, составляет около 17 %. Стоит учитывать и то, что при нажатии на любую из кнопок, когда время задержки ещё не истекло, к этому времени добавлялись 5 «штрафных» секунд, а также подавался соответствующий бридж-сигнал, причём при накоплении суммарного «штрафного» времени 120 с система прекращала тренировку. Таким образом, вероятность случайно сделать верный выбор составляла 8 % и, согласно теореме умножения вероятностей независимых событий, являлась произведением вероятности угадать, какой из двух фонарей работает (50 %), на вероятность угадать, когда фонарь включится (17 %). Именно поэтому снижение доли верных выборов при демонстрации групп светодиодов с длинами волн 670 и 680 нм можно объяснить тем, что эти излучения для тюленей являлись пограничными: животные нажимали на верную кнопку только тогда, когда действительно были способны отличить работающий фонарь от неработающего, предпочитая в случае сомнения дожидаться начала следующего опыта. Здесь влияние могли оказывать как кратковременные изменения погодных условий (падение измороси, парение воды и т. д.), так и физиологическое состояние тюленя, в первую очередь определяющее то, насколько животное сконцентрировано на задании. На это указывает и разница в результатах на утренних и вечерних тренировках: перед утренними тренировками тюлени долгое время находились в условиях низкой освещённости, и, благодаря темновой адаптации, чувствительность фоторецепторов была увеличена. Не исключено и влияние собственных тепловых шумов сетчатки, интенсивность которых зависит от многих физиологических особенностей организма и учитывается мозгом при обработке зрительных сигналов (Ala-Laurila et al., 2004).

Схожие результаты были получены в ряде исследований поведенческих реакций для южного морского льва [*Otaria byronia* (de Blainville, 1820)], а также обыкновенного [*Phoca vitulina* Linnaeus, 1758] (Griebel et al., 2006) и гренландского тюленей [*Pagophilus groenlandicus* Erxleben, 1777] (Lavigne & Ronald, 1972). У всех изученных животных доля верных реакций резко снижалась начиная с 650–670 нм.

Выводы:

1. Длинноволновым пределом восприятия светового излучения для исследованных серых тюленей является свет с длиной волны 660 нм, что подтверждает данные о коротковолновом сдвиге пиков чувствительности фотопигментов у морских млекопитающих. При длительном пребывании серых тюленей в условиях слабой освещённости граница восприятия у них увеличивается с 660 до 670–680 нм.
2. Как показало исследование, серые тюлени не способны воспринимать свет с длиной волны более 680 нм. Соответственно, использование осветительных приборов, работающих в ближнем инфракрасном спектре (750–1000 нм), будет незаметным для этих животных, что позволит применять такие осветительные приборы при ночном наблюдении как за содержащимися в условиях неволи, так и за дикими серыми тюленями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Литвинов Ю. В., Пахомов М. В. Исследование способности серых тюленей дифференцировать сложносоставные звуковые сигналы // *Вестник Мурманского государственного технического университета*. 2019. Т. 22, № 2. С. 249–257. [Litvinov Yu. V., Pakhomov M. V. Investigation of the ability of gray seals to differentiate composite audio signals. *Vestnik Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2019, vol. 22, no. 2, pp. 249–257. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2019-22-2-249-257>
2. Пахомов М. В. Исследование способности серых тюленей дифференцировать источники света с разными длинами волн // *Труды Кольского научного центра РАН*. 2020. Т. 11, № 5. С. 125–132. (Океанология ; вып. 8). [Pakhomov M. V. Research on the ability of gray seals to differentiate light sources with different wavelengths. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2020, vol. 11, no. 5, pp. 125–132. (Okeanologiya ; iss. 8). (in Russ.)]. <https://doi.org/10.37614/2307-5252.2020.11.5.014>
3. Ala-Laurila P., Donner K., Koskelainen A. Thermal activation and photoactivation of visual pigments. *Biophysical Journal*, 2004, vol. 86, iss. 6, pp. 3653–3662. <https://doi.org/10.1529/biophysj.103.035626>
4. Bischoff N., Nickle B., Cronin T. W., Velasquez S., Fasick J. I. Deep-sea and pelagic rod visual pigments identified in the mysticete whales. *Visual Neuroscience*, 2012, vol. 29, iss. 2, pp. 95–103. <https://doi.org/10.1017/S0952523812000107>
5. Braekevelt C. R. Retinal epithelial fine structure in the grey seal (*Halichoerus grypus*). *Acta Anatomica*, 1986, vol. 127, no. 4, pp. 4255–4261. <https://doi.org/10.1159/000146295>
6. Fasick J. I., Robinson P. R. Spectral-tuning mechanisms of marine mammal rhodopsins and correlations with foraging depth. *Visual Neuroscience*, 2000, vol. 17, iss. 5, pp. 781–788. <https://doi.org/10.1017/S095252380017511X>
7. Gerard C. J., Mackay H. A., Thompson B., McIlvane W. J. Rapid generation of balanced trial distributions for discrimination learning procedures: A technical note. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 2014, vol. 101, iss. 1, pp. 171–178. <https://doi.org/10.1002/jeab.58>
8. Griebel U., König G., Schmid F. Spectral sensitivity in two species of pinnipeds (*Phoca vitulina* and *Otaria flavescens*). *Marine Mammal Science*, 2006, vol. 22, iss. 1, pp. 156–166. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00010.x>
9. Hanke F. D., Hanke W., Scholtyssek C., Dehnhardt G. Basic mechanisms in pinniped vision. *Experimental Brain Research*, 2009, vol. 199, pp. 299–311. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1793-6>
10. Kirk A. P. Chapter 2 – From nuclear fusion to sunlight. In: Kirk A. P. *Solar Photovoltaic Cells*. Amsterdam ; Boston ; London : Academic Press, 2015, pp. 9–24. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802329-7.00002-X>
11. Lamb T. D. Photoreceptor spectral sensitivities: Common shape in the long-wavelength region. *Vision Research*, 1995, vol. 3, iss. 22, pp. 3083–3091. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(95\)00114-F](https://doi.org/10.1016/0042-6989(95)00114-F)

12. Lavigne D. M., Ronald K. The harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben 1777). XXIII. Spectral sensitivity. *Canadian Journal of Zoology*, 1972, vol. 50, no. 9, pp. 1197–1206. <https://doi.org/10.1139/z72-161>
13. Levenson D. H., Ponganis P. J., Crognale M. A., Deegan J. F., Dizon A., Jacobs G. H. Visual pigments of marine carnivores: Pinnipeds, polar bear, and sea otter. *Journal of Comparative Physiology A*, 2006, vol. 192, pp. 833–843. <https://doi.org/10.1007/s00359-006-0121-x>
14. Lewis P. R. A theoretical interpretation of spectral sensitivity curves at long wavelengths. *Journal of Physiology*, 1955, vol. 130, iss. 1, pp. 45–52. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1955.sp005391>
15. McFarland W. N. Cetacean visual pigments. *Vision Research*, 1971, vol. 11, iss. 10, pp. 1065–1076. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(71\)90113-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(71)90113-1)
16. Palczewska G., Vinberg F., Stremplewski P., Bircher M. P., Salom D., Komar K., Zhang J., Cascella M., Wojtkowski M., Kefalov V. J., Palczewski K. Human infrared vision is triggered by two-photon chromophore isomerization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, vol. 111, no. 50, pp. E5445–E5454. <https://doi.org/10.1073/pnas.1410162111>
17. Peichl L., Behrmann G., Kröger R. H. For whales and seals the ocean is not blue: A visual pigment loss in marine mammals. *European Journal of Neuroscience*, 2001, vol. 13, iss. 8, pp. 1520–1528. <https://doi.org/10.1046/j.0953-816x.2001.01533.x>
18. Sliney D. H., Wangemann R. T., Franks J. K., Wolbarsht M. L. Visual sensitivity of the eye to infrared laser radiation. *Journal of the Optical Society of America*, 1976, vol. 66, iss. 4, pp. 339–341. <https://doi.org/10.1364/josa.66.000339>
19. Sliney D. H. Exposure geometry and spectral environment determine photobiological effects on the human eye. *Photochemistry and Photobiology*, 2005, vol. 81, no. 3, pp. 483–489.
20. Sliney D. H. What is light? The visible spectrum and beyond. *Eye*, 2016, vol. 30, no. 2, pp. 222–231. <https://doi.org/10.1038/eye.2015.252>

INVESTIGATION OF THE LONG-WAVELENGTH THRESHOLD OF SPECTRAL SENSITIVITY IN THE GRAY SEAL *HALICHOERUS GRYPUS* (FABRICIUS, 1791)

M. V. Pakhomov and A. A. Zaytsev

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation
E-mail: edr750v@yandex.ru

In marine mammals, the absorption maxima of photopigments have a shift to the shorter-wavelength spectrum area compared to terrestrial mammals; this leads to a shift in the long-wavelength threshold of spectral sensitivity as well. In most publications focused on the investigation of long-wavelength sensitivity of marine mammals, only the absorption maxima of “red-sensitive” photopigments are given, but no data on maximum wavelengths of light emission that animals are able to perceive are provided. Therefore, this work was aimed at studying the long-wavelength thresholds of spectral sensitivity in a typical representative of earless seals – the gray seal *Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791). During the experiment, a group of four gray seals was trained to press one of two buttons if a LED lamp located above it is switched on. In the lamp, there were groups of LEDs emitting monochromatic light in the wavelength range from 600 to 700 nm with a step of 10 nm and a luminous intensity of 0.5 cd. As shown, the lower perception threshold of light emission for the studied gray seals is light emission with a wavelength of 660 nm, and this confirms the data on the short-wavelength shift of the sensitivity peaks of photopigments in marine mammals. During prolonged exposure to extremely low-light conditions typical for the polar night, the long-wavelength perception threshold in the gray seals can increase from 660 to 670–680 nm.

Keywords: gray seal, vision, spectral sensitivity