

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ
ЯВЛЕНИЯХ В СЕТЧАТКЕ

Г. Г. ДЕМИРЧОГЛЯН

Электрофизиологические методы исследования открыли новую эру в изучении деятельности органов чувств. С помощью этих методов была подвергнута детальному изучению работа самых различных анализаторов организма, при этом блестяще подтвердились замечательные высказывания великих русских физиологов—Сеченова, Павлова, Введенского о природе процессов, разыгрывающихся в нервной системе под действием внешних раздражителей. Исследование электрических явлений, возникающих в зрительном аппарате, имеет очень важное значение для современной физиологии зрения. Являясь строго объективным и вместе с тем исключительно тонким индикатором функционального состояния зрительного прибора, биоэлектрические потенциалы позволяют следить за возникновением, развитием и распространением физиологических процессов в самых различных элементах анализатора.

Однако было бы неправильным думать, что изучение биопотенциалов зрительного аппарата является важным лишь только для самой физиологии зрения. Свойства и особенности потенциалов глаза представляют большой интерес также и для общей теории биоэлектрических явлений. Сейчас, когда электрофизиологический метод исследования зрительного аппарата достиг таких выдающихся результатов, поистине с замечательной силой звучат слова видного русского физиолога, Самойлова, который писал: „Теперь, когда сетчатка и зрительный нерв попали под власть электрофизиологического метода, мы в этих возбудимых образованиях получаем новый, построенный из нейронов периферический аппарат, который раскроет нам именно в силу этого своего строения больше, чем это мог сделать нервно-мышечный препарат“.

Электрическую активность зрительного анализатора можно разделить на 3 основные группы:

- а) электрические потенциалы, возникающие в сетчатке,
- б) электрические импульсы в волокнах зрительного нерва,
- в) электрические потенциалы в зрительных центрах головного мозга.

В область электрофизиологии зрения могут быть отнесены в известной мере также и многочисленные работы (главным образом советских авторов), посвященные изучению реакций зрительного ана-

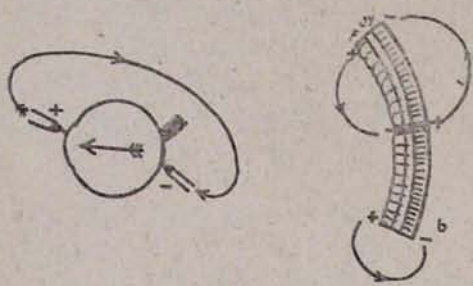
лизатора на электрическое раздражение, наносимое извне (фосфены), [Кравков, (1), Кравков и Галочкина (2), Семеновская и Стручков, (3) и др].

В настоящем обзоре мы остановимся лишь на электрических явлениях, возникающих в периферическом отделе зрительного анализатора, т. е. в сетчатке.

Постоянная или основная разность потенциалов в сетчатке (ток покоя сетчатки)

Дю-буа Реймон (4) был первым, кто обнаружил электродвижущие силы глаза. Он установил, что если соединить роговицу и дно свежезнуклеированного глазного яблока лягушки с неполяризуемыми электродами, включенными в цепь гальванометра, то обнаруживается разность потенциалов в 4—10mv. Роговица глаза всегда оказывается заряженной положительно по отношению ко дну. Подобное направление тока покоя подтвердили затем и более поздние авторы на разных животных [см. сводку Кольрауша, (5)].

Если разрезать знуклеированное глазное яблоко по экватору и приложить один из электродов к сетчатке, а другой к месту выхода оптического нерва, то и в этом случае обнаруживается разность потенциалов, правда уже меньшая по сравнению с опытами на целом глазе. (Фиг. 1)



Фиг. 1. а) направление тока покоя глазного яблока; б) направление тока покоя сетчатки.

реждения, обнаруживаемые в мышцах лягушки, значительно интенсивнее токов покоя глаза, составляя 35—75mv. Величина же электродвижущей силы, обнаруживаемой без повреждения между нервным и безнервным участками мышечной ткани составляет 1—5mv, причем в большинстве случаев нервный участок является электроотрицательным.

Кюне и Штейнер (6), а также Дюар и Мак-Кендрик (7), исследовали электрические свойства изолированной сетчатки. Оказалось, что слой нервных волокон электроположителен по отношению к слою фоторецепторов. Исследования, произведенные на беспозвоночных животных (фасеточные глаза членистоногих, глаза цефалопод и др.) также показали существование тока покоя того же направления, т. е. текущего от нервных волокон к свободным концам фоторецепторов. Ток покоя глаза легко обнаруживается и в условиях целого организма, достигая в темноте у лягушки 13mv.

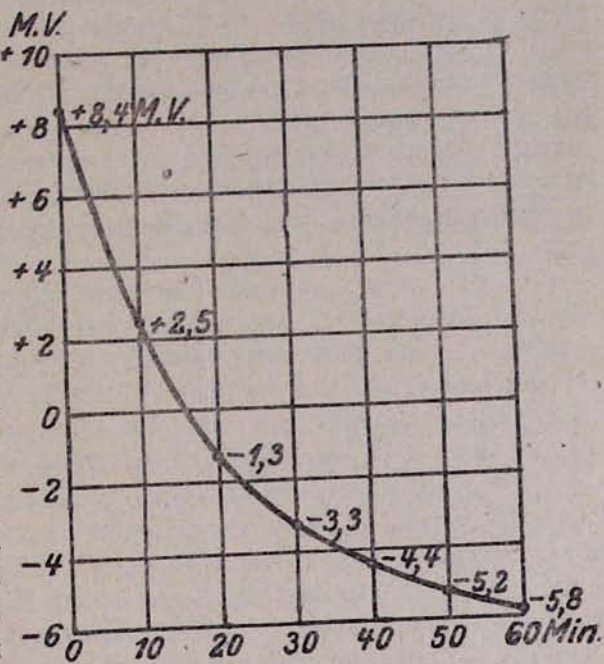
Сила токов покоя целого глазного яблока, его задней половины или изолированной сетчатки постепенно падает по мере пребывания

препарата в темной регистрирующей камере. Однако, по поводу изменения тока покоя во времени, данные различных авторов расходятся. Так, например, Валлер (8) отмечает, что в его опытах разность потенциалов глазного яблока быстро спадала до 0 и затем, переменяв полярность (когда роговица глаза становилась заряженной отрицательно по отношению ко дну), вновь возрастала до значительных величин. (Фиг. 2)

Данные Валлера находят подтверждение в работах ряда других авторов на глазах лягушек и цефалопод.

Однако существует и другая серия исследований, не согласующихся с вышеприведенными данными. Так, Бросса и Кольрауш и др.

наблюдали весьма медленное изменение тока покоя. Такие резкие расхождения в данных различных авторов, работавших по одному и тому же вопросу, повидимому, можно объяснить скорее всего неодинаковыми условиями эксперимента, или же разным исходным функциональным состоянием исследуемого объекта.



Фиг. 2. Изменение во времени тока покоя глазного яблока. По оси абсцисс отложено время в минутах, по оси ординат — напряжение в мв.

Очень быстрое спадание тока покоя, наблюдаемое в сетчатке теплокровных животных, связано, очевидно, с процессами отмирания, о чем свидетельствует такая же быстрая потеря фотозбудимости, чего, однако, не наблюдается у холоднокровных. Оставление глаза в умершем организме, или в отрезанной голове, вызывает быстрое уничтожение токов покоя сетчатки. Готч (10) показал, что внезапное охлаждение глаза может привести к извращению направления тока покоя.

В настоящее время мы не располагаем законченной и удовлетворительной теорией, которая объясняла бы природу тока покоя сетчатки. Ряд существующих по этому вопросу мнений нельзя признать убедительными.

Так, по мнению Кюне и Штейнера в сетчатке теплокровных животных, удаленной из организма, происходит очень быстрое отми-

рание ганглиозных клеток, которые разделяют еще продолжающие жить, слои фоторецепторов и нервных волокон. Такая слоистая структура сетчатки и может послужить причиной разности потенциалов. Валлер полагал, что потенциал покоя глаза—есть демаркационный потенциал, возникающий вследствие неизбежного механического повреждения глаза при энуклеации. В доказательство своей точки зрения он приводит собственные экспериментальные данные, которые свидетельствуют о быстром падении тока покоя. Однако нужно указать, что быстрое падение тока покоя, наблюдавшееся Валлером, еще не является доказательством демаркационной природы электродвижущей силы глаза, ибо токи повреждения у ряда биологических объектов сохраняются длительное время (например, токи покоя *m. sartorius*, безмякотных нервов и т. д.)

Следует далее отметить, что подобная точка зрения не выдерживает критики, если также принять во внимание существование токов покоя глаза *in situ*, когда, безусловно, исключена возможность каких либо повреждений. Это же замечание может послужить серьезным возражением против теории Кюне и Штейнера об отмирании ганглиозных клеток, как основной причине разности потенциалов в сетчатке.

В 1896 году появились первые работы крупнейшего русского ученого Чаговца (11), впервые давшего оригинальную физико-химическую теорию биоэлектрических явлений. В своей диссертации „Очерк электрических явлений на живых тканях“ Чаговец подробно обосновывает ионную природу биоэлектрических явлений в различных органах и тканях. Его работы вызвали широкий отклик и даже теперь большинство ученых, работающих в области теоретической электрофизиологии, подтверждают в своих исследованиях правильность основных положений, высказанных Чаговцем (см., напр., работы Джерарда 1949 г.). Спустя 28 лет после первых работ Чаговца появились работы Леманна и Мейсмanna (12), в которых выдвигался ионный механизм возникновения токов покоя глаза. Они полагали, что электродвижущую силу глаза можно нацело объяснить доннановским потенциалом, возникающим из-за неодинакового распределения ионов между кровью в сосудах и камерной влагой глазного яблока. Благодаря наличию между этими частями глаза мембраны, распределение ионов по обе стороны неодинаково. Непосредственные измерения Леманна и Мейсмanna показали, что действительно между передней камерой глаза и кровью в аорте существует разность потенциалов в 10mv, т. е. величина, которая весьма близка к теоретически ожидавшейся.

Майзель (13) предлагает рассматривать происхождение основной разности потенциалов, а следовательно и электрического поля в сетчатке, исходя из следующих соображений. Кровь, двигающаяся по сети кровеносных сосудов внутренней поверхности склеры глазного яблока, содержит различные вещества в состоянии частичной

или полной диссоциации, в том числе ионы восстановителя для молекул зрительного пурпура, распавшихся под действием света. Отрицательные ионы восстановителя (витамина А), согласно Майзель, проходят сквозь стенки капилляров в пигментный эпителий. Этот процесс выхода, а следовательно и накопления отрицательных ионов в эпителии, происходит до тех пор, пока ионы не создадут парциального давления, равного осмотическому давлению ионов внутри капилляров. Благодаря этому наружная поверхность сетчатки заряжается отрицательно по отношению к внутренней поверхности и создается электрическое поле сетчатки, которому, как мы увидим ниже, Майзель придает очень важное значение во всем ходе зрительного процесса.

Резюмируя, укажем следующее. Как показывают экспериментальные данные ряда авторов, в сетчатках как позвоночных, так и беспозвоночных животных, между свободными концами фоторецепторов и нервными волокнами существует разность электрических потенциалов, причем внешняя часть фоторецепторной клетки всегда электроотрицательна по отношению к нервному проводнику. Однако роль и значение этой разности потенциалов (для процессов, совершаемых в сетчатке), а также ее природа, остаются до сих пор еще не выясненными.

Потенциалы действия сетчатки (Электроретинограмма)

Шведский исследователь Гольмгрен (14) впервые обнаружил, что при освещении глаза наблюдается колебание „темновой“ или исходной разности потенциалов, которое было обозначено как „ток действия“. В глазном яблоке, лишенном сетчатки, уже не возникает токов действия, тогда как изолированная сетчатка способна генерировать потенциалы в ответ на освещение. Следовательно, биоэлектрический процесс локализован в сетчатке. Первые исследования по токам действия глаза (электроретинограмма) были произведены с медленно реагирующими приборами, поэтому динамика изменения разности потенциалов в сетчатке при освещении долгое время оставалась неизвестной. Готч применил для исследования токов действия капиллярный электрометр и получил первую электроретинограмму (Э. Р. Г.). Позднее исследования велись с помощью струнного гальванометра, а затем уже и с применением усилительной осциллографической техники.

I. Сравнительно-физиологические данные

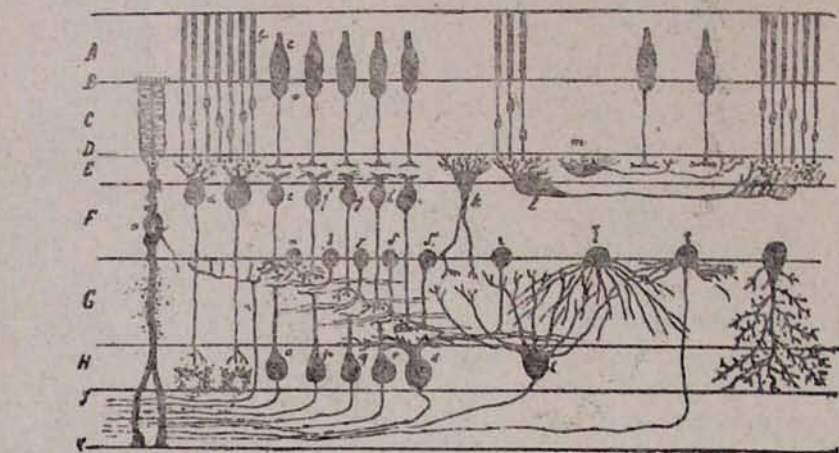
Электрический ответ глаза на освещение наблюдается у большинства животных, однако, некоторые беспозвоночные его не обнаруживают. Так, например, в светочувствительных клетках дождевого червя токов действия не наблюдается даже при очень интенсивном освещении.

Наиболее простая электроретинограмма отмечается у глаз инфузорий. Электрический ответ сетчатки этих животных представляет простое усиление исходной разности потенциалов. (Фиг. 3)

Изучение электрической реакции глаз беспозвоночных животных представляет несомненный интерес, т. к. ретина этих животных состоит лишь из слоя фоторецепторных клеток, обращенных к свету. Поэтому имеется возможность регистрировать электрическую активность непосредственно светочувствительных клеток.

Очень простой по форме электрический ответ дает также слой фоторецепторов глаза водяного жука.

Сетчатка глаз позвоночных животных, в отличие от беспозвоночных, имеет сложное строение и состоит из рецепторов, биполярных и ганглиозных клеток, а также горизонтальных нервных волокон, связывающих различные участки ретины. (Фиг. 4)

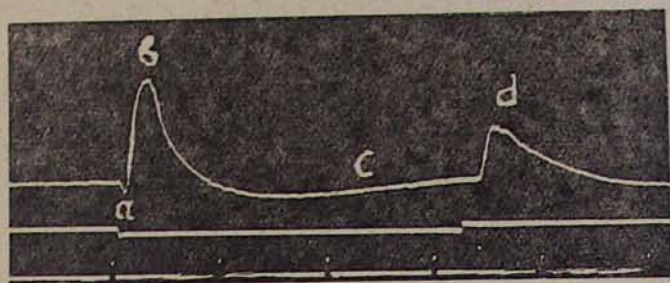


Фиг. 4. Строение сетчатки позвоночного животного.

Электроретинограммы глаз позвоночных животных достаточно стандартны и весьма схожи между собой. Они состоят, как правило, из четырех волн — *a*, *b*, *c* и *d*. (Фиг. 5)

Как видно из рисунка, колебание потенциала возникает не сразу в момент включения света, а через некоторый период времени, называемый скрытым или латентным периодом. Вначале наблюдается небольшое уменьшение исходной разности потенциалов (отрицательная *a* волна), затем происходит быстрое повышение потенциала (положительная *b* волна), стремящееся затем приблизиться к исходному «темновому уровню». Далее наступает вторичный медленный подъем разности потенциалов (положительная *c* волна). И наконец, при вы-

включении света (после некоторого интервала времени) наблюдается основной подъем разности потенциалов (положительная d-волна). Из этих четырех волн и складывается обычная Э. Р. Г. Волну b иногда называют в литературе „эффектом включения“ света, а волну d— „эффектом выключения“. Такое усложнение формы электрического ответа может быть объяснено более сложным строением сетчатки позвоночных животных, а также усложнением процессов в фоточувствительных клетках, дающих возможность более тонко и дифференцированно воспринимать внешний мир.



Фиг. 5. Электроретинограмма позвоночного животного.

Фрелих (15), однако, считал, что сложная форма Э. Р. Г. у позвоночных животных объясняется тем обстоятельством, что процессы светового возбуждения (которые могут создавать электроотрицательность освещенных участков) происходят под обоими отводящими электродами. Благодаря взаимодействию этих двух процессов, каждый из которых создает монофазный потенциал, и образуется электроретинограмма, типичная для позвоночных. Но опыты самого же Фрелиха не подтвердили его гипотезы. Возбуждая сетчатку светом, строго локализованным только под одним электродом, Фрелих не обнаружил ожидаемого простого ответа, а Э. Р. Г. имела обычную четырехвершинную форму.

Большой интерес для изучения эволюции функции сетчатки имеют данные (правда, очень немногочисленные) по поводу изменения электроретинограммы в процессе онтогенеза ткани. Согласно единственной в этом направлении работе Киллера (16) электрический ответ глаз домашних мышей появляется впервые лишь на 11-й—12-й день после рождения, имея при этом довольно простую форму. Лишь спустя 21 день электроретинограмма оформляется в нормальную, обычную кривую. Морфологические данные указывают, что как раз к этому времени заканчивается развитие светочувствительных клеток, палочек и колбочек.

2. Электрическая реакция сетчатки и характер светового раздражителя

Электроретинограмма оказывается теснейшим образом связанной с физическим возбудителем, т. е. со световой энергией.

В большинстве работ, посвященных этому вопросу, обнаружено, что увеличение интенсивности падающего на глаз света ведет к увеличению вольтажа электрического ответа и, наоборот, причем амплитуда электрического ответа оказывается в довольно широких пределах, пропорциональной логарифму интенсивности стимула. Кроме того, при увеличении яркости света все фазы электроретинограммы развиваются и протекают быстрее.

Эйнтховен и Джолли указывают, что латентность b волны Э.Р.Г. лягушки изменяется от 240 σ до 2100 σ при изменении интенсивности света в отношении 104:1. Применяя максимальный и минимальный стимулы, латентный период (латентность) для a -волны меняется от 10 msec до 2.2 сек. В работах Гранита и сотрудников (17) количественно изучено влияние интенсивности света на длительность латентного периода электроретинограмм теплокровных животных.

Электрическая реакция глаза на освещение наблюдается даже при применении очень кратковременных освещений. Вспышка света малой длительности обычно продуцирует лишь положительную b волну, однако, если интенсивность вспышки достаточно велика, к ней могут присоединиться также волны a и c . Согласно исследованиям Кольрауша (5), после кратковременных вспышек различной цветности в Э. Р. Г. наблюдаются фазные изменения электрического потенциала в соответствии с фазами последовательных образов, наблюдаемых субъективно.

Вольтаж электрического ответа сетчатки увеличивается при увеличении интенсивности раздражителя или же при увеличении размеров освещаемых мест сетчатки. В случае возбуждения сетчатки световым пучком очень малой площади, электрические изменения могут быть обнаружены даже в неосвещенных ближайших участках, что указывает на иррадиацию возбуждения вокруг освещенного центра.

Если сетчатка раздражается одновременно двумя стимулами, расположенными друг от друга на определенном расстоянии, то оказывается возможным обнаружить индуктивные влияния световых стимулов. В опыте Гранита, Рубинштейна и Термана (17) изучалась электрическая реакция сетчатки при ее раздражении двумя точечными оптическими стимулами, отделенными друг от друга расстоянием 0,3 мм, каждый из которых вызывал ответ в 50 μ v. При одновременном действии этих двух стимулов величина электрического ответа оказывалась на 10—15% меньше суммы величины электрических ответов, даваемых отдельно каждым стимулом. Подобные факты в сочетании с рядом исследований, посвященных изучению световой чувствительности глаза [см. докторскую диссертацию Самсоновой (18)], безусловно, указывают на сложные индуктивные взаимодействия, которые существуют между отдельными элементами ретины.

Интересные результаты были получены при исследовании электрического ответа на продолжительное освещение глаза (30. мин и более). Оказалось, что во все время действия светового раздражителя в сетчатке устанавливается повышенная разность потенциалов, величина которой зависит от интенсивности света [Вульф, (19)].

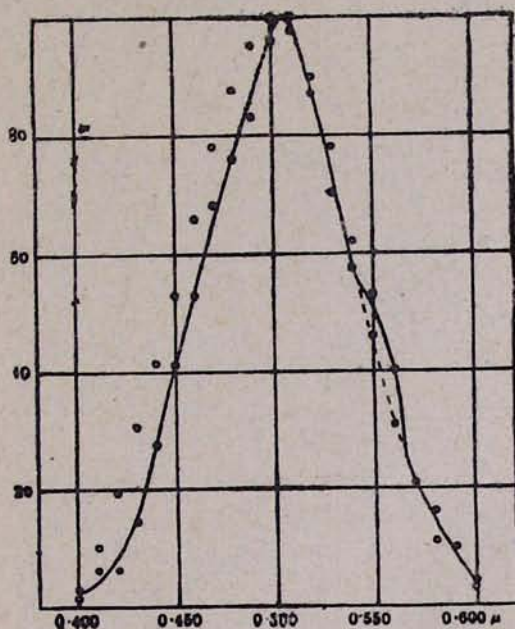
Если глаз раздражается мелькающим светом, то в электроретинограмме также обнаруживаются соответствующие мелькания. Однако, при учащении мельканий колебания потенциала могут сливаться в одну линию (слитие мельканий). В электроретинограмме палочковой сетчатки слитие мельканий наступает обычно при частоте около 20 HZ, а у колбочковой—около 40 HZ.

Критическая частота мельканий в электроретинограмме не остается постоянной при изменении функционального состояния ткани.

Русский физиолог Шатерников в 1902 г. впервые обнаружил факт снижения критической частоты мельканий (т. е. частоты, при которой происходит слитие мельканий) в процессе темновой адаптации глаза.

Электрофизиологические методы исследования позволяют проследить за изменениями критической частоты мельканий (или лабильности) в различных элементах анализатора. Так, согласно данным Гранита, критическая частота мельканий в электроретинограмме темно-адаптированного глаза меньше, чем у светло-адаптированного. Шпильберг (20) указывает, что слитие мельканий в электроретинограмме человека не совпадает с критической частотой слития, констатируемой субъективно.

Токи действия сетчатки обнаруживают отчетливую зависимость также и от цветности светового раздражителя. Еще в ранних работах было установлено, что распределение величин электрического ответа глаза по спектру совпадает с кривой видности зрительного анализатора, согласно более поздним исследованиям Гранита (17) кривая распределения b волн по спектру для темно-адаптированного глаза совпадает с абсорбционной кривой зрительного пурпура. (фиг. 6)

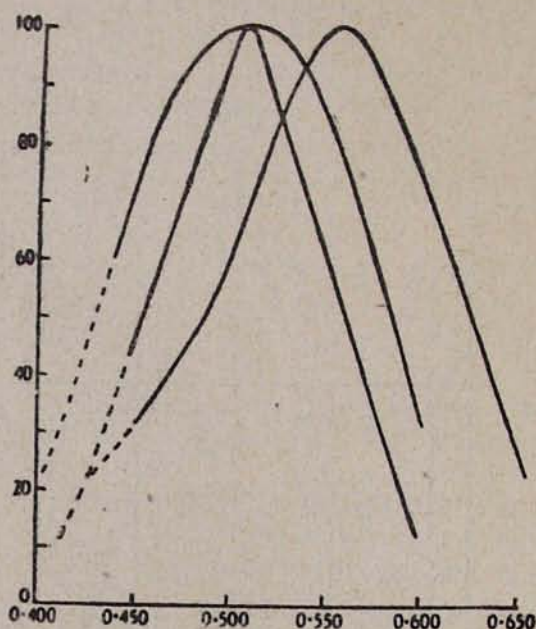


Фиг. 6. Белые кружки обозначают спектральное поглощение в зрительном пурпуре. Черные кружки—величина b волн.

I. Состояние адаптации и электроретинограмма

Еще Кюне и Штейнер наблюдали более интенсивный ток освещения у темно-адаптированной сетчатки, чем у светло-адаптированной. В поздних работах, произведенных с помощью быстро реагирующих приборов удалось проследить за изменением отдельных компонентов Э. Р. Г. в процессе световой и темновой адаптации. Было обнаружено, что темновая адаптация приводит к значительному увеличению „эффекта включения“ света (волна b), при одновременном падении величины „эффекта выключения“ (волна d). Кроме того, в процессе темновой адаптации увеличивается амплитуда c волны и уменьшается a волна.

Электроретинограмма открыла новые пути к исследованию реакции палочковой и колбочковой системы сетчатки, а также к изучению взаимодействий, существующих между ними. Из



Фиг. 7. По оси абсцисс—длина волны в μ , по оси ординат—высота волны b.

рис. 7 видно, что максимальный электрический ответ (волна b) в условиях темновой адаптации (т. е. при функционировании палочек) достигается при длине волны света $\lambda = 510$ м. μ . в условиях световой адаптации (т. е. при функционировании колбочек) достигается при $\lambda = 560$ м. μ . (фиг. 7)

Это явление есть электрофизиологический аналог хорошо известного эффекта Пуркинье, заключающегося в перемещении максимальной

чувствительности глаза от красного к синему участку спектра, при переходе от дневного зрения к сумеречному.

Эдриан (21) проводил исследования электроретинограмм различных животных преимущественно с дневным или сумеречным зрением. В его опытах сетчатки, богатые колбочками (например, у обезьяны и голубя) обнаруживали быстрые электрические ответы, а сетчатки, в которых доминировали палочки (например, у кошки и кролика) давали медленные ответы. Эти данные могут представить интерес для

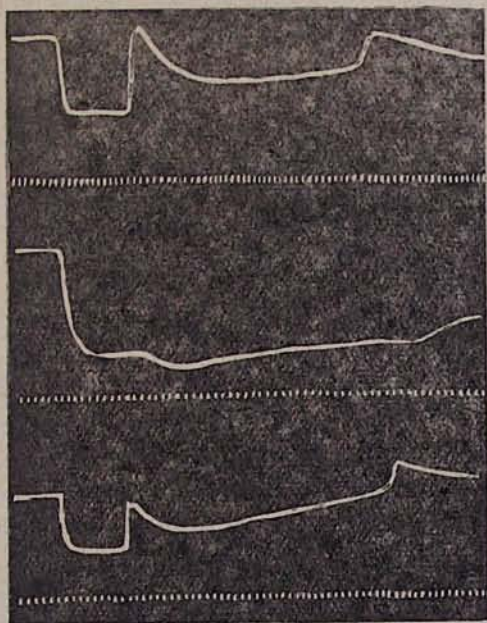
анализа электроретинограмм смешанных сетчаток, состоящих из палочек и колбочек. Быстрые компоненты в электрических ответах смешанных сетчаток (например, у человека) можно, следовательно, приписать активности колбочкового механизма, а медленные — активности палочкового прибора.

II. Влияние химических и физических агентов на электроретинограмму

Помещение глазного яблока или изолированной сетчатки в атмосферу углекислого газа, азота или водорода приводит, как правило, к резкому падению фотовозбудимости и электрической активности. Бойхельт показал, что после воздействия на сетчатку NaCl, LiCl или раствора Рингера, электрический ответ почти не изменяется, однако, растворы солей K, Ba или Mg превращают электроретинограмму в простое отрицательное колебание потенциала. Терман (22) исследовал влияние различных фармакологических веществ на потенциалы сетчатки. Согласно его данным, атропин увеличивает амплитуду b волны, ацетилхолин и эзерин угнетают электрический ответ глаза, а никотин обладает очень слабым и неопределенным действием. Весьма интересное действие оказывает адреналин. Это вещество вызывает резкую депрессию b волны при одновременном усилении волны d. Эти данные имеют весьма большой интерес, т. к. указывают, повидимому, на разную природу b и d компонентов электроретинограммы, которые по разному реагируют на одно и то же вещество.

После обработки светлоадаптированного глаза лягушки адреналином в электроретинограмме появляется волна c, которая, как известно, не характерна для этого вида сетчаток. Адреналин, таким образом, действует в том же направлении, как и темновая адаптация глаза.

Никифоровский (23) впервые изучил влияние температуры на электроретинограмму. Он установил, что охлаждение глаза ведет к появлению резко выраженного отрицательного колебания, которое может вновь превратиться в нормальную электроретинограмму, если исходная температура восстановится. (фиг. 8).



Фиг. 8. а—Э. Р. Г. при $t=22,5^{\circ}$, б—при $t=3,8^{\circ}$ в—при $t=23,3^{\circ}$.

Позднее аналогичные результаты были получены рядом иностранных авторов [см. сводку Гранита, (17)]. Изучение влияния температуры на латентные периоды отдельных компонентов Э. Р. Г. показало, что латентность волны *a* намного меньше зависит от температуры, чем латентность волны *b*. При нагревании латентные периоды уменьшаются. Коэффициент Q_{10} для латентного периода волны *b* оказывается равным 1.4.

Гранит и Хелм (17) изучали электротонические влияния на компоненты электроретинограммы. Если внутренняя сторона глаза является катодом поляризующего тока, а внешняя анодом, то волны *a* и *b* увеличиваются, но стоит только переменить полярность действующего тока, как оба потенциала угнетаются.

Эти данные указывают на то, что процессы, лежащие в основе возникновения тока действия сетчатки находятся в зависимости от электродвижущей силы покоя.

Массаж глаза способствует выпадению положительного колебания тока сетчатки и превращению ответа в чисто отрицательное колебание электрического потенциала (уменьшение тока покоя сетчатки—Валлер).

На этом собственно и ограничиваются сведения о влиянии различных физических и химических факторов на электрические явления в сетчатке. Но уже эти приведенные данные с несомненностью свидетельствуют о глубоких нарушениях нормальной деятельности периферического отдела зрительного анализатора, наступающих после действия данных факторов.

III. Нервные влияния

Шпильберг (20) отмечает, что после полной дегенерации волокон оптического нерва, в сетчатке можно обнаружить электрический ответ на освещение. Этот интересный факт указывает на то, что сами по себе волокна оптического нерва не принимают участия в генерации биопотенциалов сетчатки. Электрические явления наблюдаются в сетчатках даже спустя 2—4 месяца после перерезки зрительного нерва у кроликов и собак. Произведенные параллельно морфологические исследования показали, что уже через 2,5 месяца после изолированной перерезки сосудисто-нервного пучка, ганглиозные клетки и слой нервных волокон в сетчатке полностью дегенерируют, а сохранившиеся ганглии резко вакуолизованы (Фельдман 24).

Эти опыты являются еще одним доводом в пользу той точки зрения, что электрические потенциалы действия возникают именно в светочувствительном слое фоторецепторов.

Эту точку зрения подтверждают также опыты Гранита и Хелма (17), которые показали, что антидромная стимуляция волокон оптического нерва не влияет на электрический ответ сетчатки.

Свердлов (25) проводил сравнение электроретинограмм нормальных и гипофизэктомизированных животных. Согласно его дан-

ным, у оперированных лягушек, несмотря на темновую адаптацию, хорошо выражена волна d в электроретинограмме. Кроме того, у оперированных лягушек нарастание волны b в темноте идет более интенсивно, чем у нормальных животных. Автор полагает, что в результате гипофизэктомии снижается функциональная активность палочкового аппарата сетчатки, повидимому, регулируемая гипофизом.

Приведенными данными исчерпываются наши сведения о влиянии нервной системы на биоэлектрический процесс в сетчатке.

Электроретинограмма человека

Регистрация электрического ответа человеческого глаза принципиально ничем не отличается от опытов с животными, однако, в этом случае имеется ряд технических трудностей. Малейшие движения глазного яблока изменяют исходную величину разности потенциалов, что, естественно, затрудняет четкое наблюдение электрического ответа на освещение.

Шпильберг (26) у нас в Союзе впервые проводила исследования по токам действия глаза человека. Специальная методика опытов, выработанная ею, состояла в следующем: отводящие электроды представляли собой оправу очков, в раму которых была вмонтирована втулка, на которой укреплялся электрод, могущий передвигаться с помощью микрометрического винта. Активный электрод, в виде ватного фитилька, укрепленного на серебряной трубочке, прикладывали к роговице. Второй (индифферентный) электрод — серебряную пластинку клали испытуемому в рот. Регистрация токов производилась с помощью четырехкаскадного усилителя и шлейфного осциллографа.

В электроретинограмме человека имеются все четыре компонента a, b, c и d, характерные для электрического ответа сетчатки позвоночных. Скрытый период в опытах Шпильберг был равен 100 с (0,1 сек). Здесь следует указать, что так же, как и в большинстве работ, у зарубежных авторов, посвященных электроретинограммам в весьма интересных исследованиях Шпильберг недостаточно четко была представлена светотехническая сторона дела, что и приводит к серьезным неточностям в интерпретации опытных данных.

Так, например, Шпильберг делает принципиальные выводы из своих экспериментов, в которых раздражение глаза производилось, как она пишет,

- „I — при освещении лампочкой в 6 вольт,
- II — при освещении лампочкой в 2 вольта,
- III — при освещении лампочкой в 4 вольта“.

Однако такого рода указания ни о чем не говорят, т. к. в экспериментах Шпильберг отсутствуют указания на действительную освещенность, которая имелаась в сетчатке исследуемого глаза, без чего невозможно судить о роли палочкового или колбочкового прибора в возникновении электроретинограммы.

По данным Шпильберг, а-волна в Э. Р. Г. человека в большинстве случаев бывает положительной, тогда как, например, в опытах Монье „эффект выключения“ никогда не бывал положительным.

Относительно простая методика записи электроретинограммы открывает широкие перспективы для использования электрофизиологических методов в клинике. Первые шаги в этом отношении уже сделаны. В больных глазах форма электрического ответа несколько изменена в отличие от здоровых: увеличивается скрытый период, волна *b* может расщепляться на два компонента, *c* волна может стать отрицательной.

Данные об изменении электроретинограммы при глаукоме глаза сообщили недавно Лебединский и Пеймер (27). По их данным, в этом случае наблюдается уменьшение и расширение волны *b*, уменьшение или исчезновение волны *c*, при незначительных изменениях волн *a* и *d*.

Систематическое исследование электроретинограмм нормальных и патологических глаз проводилось также Карпом.

Таким образом, мы видим, что электрический ответ глаза может быть использован для диагностических целей в глазных клиниках, ибо дает возможность, в известной мере, судить о тех нарушениях, которые происходят в сетчатке. Развитие и усовершенствование электрофизиологических методов исследования сетчатки несомненно сулит перспективы также и для офтальмологических клиник.

Происхождение электроретинограммы

Несмотря на большой экспериментальный материал по электродвижущим силам глаза, к настоящему времени еще отсутствует теория этих явлений, которая смогла бы удовлетворительно объяснить происхождение тока покоя и тока действия в сетчатке. Безусловно, что насущной задачей современной биофизики и физиологии зрения является создание такой теории, которая сумеет очень многое дать для раскрытия сущности и самого зрительного акта.

Первый вопрос, с которым приходится сталкиваться, анализируя электрическую активность сетчатки—это вопрос о том взаимоотношении, которое существует между током покоя и током действия. Участвуют ли в их происхождении различные механизмы, локализованы ли они в различных слоях и элементах сетчатки, или же представляют собой электрическое выражение единого процесса? Иначе говоря, является ли электроретинограмма простым колебанием темновой разности потенциалов в сетчатке, или же речь идет о самостоятельном электрическом процессе, развивающемся в сетчатке независимо от тока покоя. Одним из методов, позволяющим изучать взаимосвязь потенциалов сетчатки, является воздействие одних и тех же агентов на ток покоя и действия, а также метод их одновременной регистрации.

Некоторые агенты действуют идентично, в одном направлении, как на потенциал покоя, так и на потенциал действия (например,

температура, глюкоза, CO_2), но имеются и такие агенты, которые по-разному воздействуют на ток покоя и ток действия (например, KCl и NaCl).

Метод же одновременного изучения потенциалов до сих пор не получил должного внимания и по этому вопросу имеются лишь единичные работы с противоречивыми результатами.

Весьма важными являются также работы по изучению связи между электрическими изменениями в ретине и импульсацией в волокнах зрительного нерва. Так, например, Эдриан и Меттьюз (28) показали, что динамика изменения импульсации в оптическом нерве в момент действия света сходна с динамикой изменения электрического потенциала в сетчатке. (фиг. 9).

В более поздних работах Гранит с сотрудниками установил, что положительная *b* волна Э. Р. Г. связана с усилением частоты импульсов в волокнах зрительного нерва, а отрицательная *a* волна ведет, напротив, к торможению импульсации.

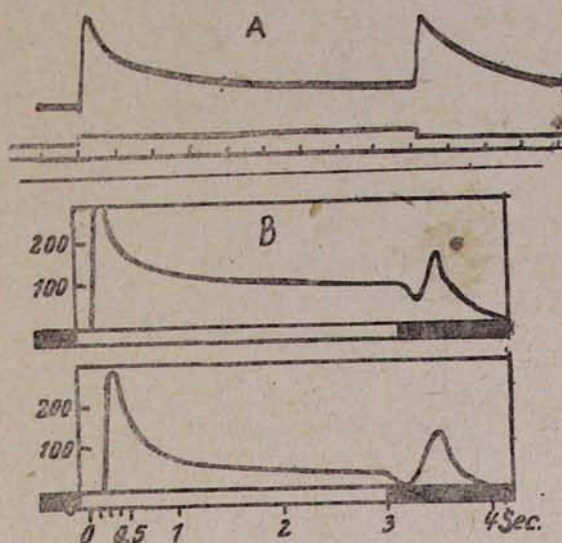
Что касается волны *c*, то она не связана с изменениями частоты импульсов в волокнах зрительного нерва.

Эти результаты имеют принципиальное значение, т. к. свидетельствуют о теснейшей связи между процессами, совершающимися в сетчатке и активностью зрительного нерва. Поэтому у нас имеются основания полагать, что электрические потенциалы сетчатки можно рассматривать, как раздражитель волокон зрительного нерва. Однако это последнее соображение в настоящее время может обсуждаться лишь как вероятная гипотеза.

Уже давно прочно утвердилось мнение (которое, как мы покажем ниже, не может быть признано правильным), что электроретинограмму следует рассматривать как алгебраическую сумму нескольких элементарных электрических процессов. Эту мысль, впервые высказанную еще Кюне и Штейнером, развили Эйнтховн и Джолли (29), которые представили первую схему составления электроретинограммы позвоночного животного из трех компонентов (А, В и С) (фиг. 10).

В 1910 г. Пипер (30) предложил новую схему электроретинограммы также из трех компонентов (I, II и III) (фиг. 11).

Компоненты I, II и III, составляющие электроретинограмму, мо-



Фиг. 9. А-электроретинограмма В-изменение частоты импульсов в зрительном нерве при освещении

гут, согласно Пиперу, проявляться раздельно, например, в сетчатке цефалопод (компонент I) или в Э. Р. Г. лягушки после массажа глаза (компонент II).

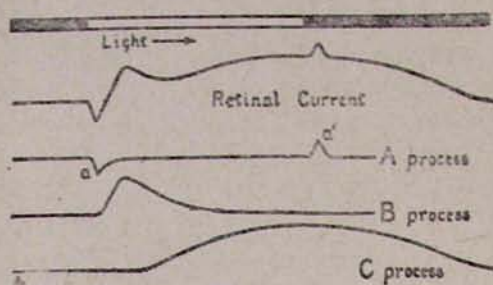
Однако наиболее распространенной в настоящее время является теория Гранита. Изложение этой теории, к сожалению без надлежа-

щей критики, можно встретить почти во всех учебниках по физиологии.

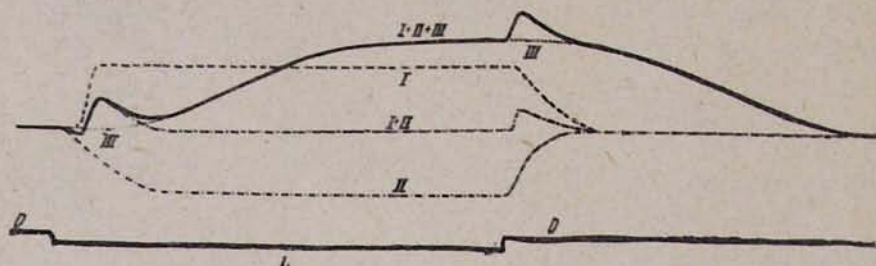
Анализируя электроретинограмму, Гранит (17) исходит из идей Пипера, рассматривая электрический ответ ретины, как результат взаимодействия трех процессов PI, PII и PIII. (фиг.12)

Он считает, что эти три компонента обладают разной

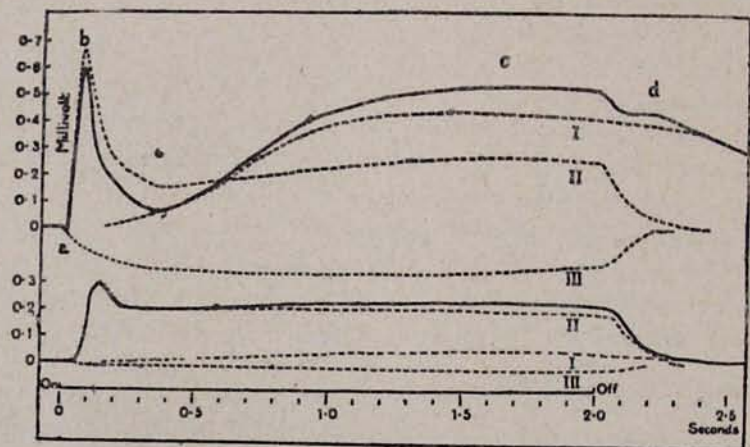
резистентностью к внешним воздействиям. Наркотики, например, вызывают выпадение процесса PII, процесс же PIII оказывается наиболее устойчивым к эфирному наркозу.



Фиг. 10



Фиг. 11



Фиг. 12. Верхняя кривая соответствует более сильному световому раздражению, чем нижняя.

Компонент РI (волна *c* электроретинограммы) сильно выражен в темно-адаптированных сетчатках, уменьшаясь после световой адаптации. Латентный период этого компонента составляет 2—6 секунд у лягушки и около 0,5 сек. для глаза кошки. Величина его лежит в пределах от одного до двух милливольт. Возникновение этого компонента, повидимому, связано с активностью палочкового аппарата сетчатки.

Компонент РII (волна *b* электроретинограммы), в случае раздражения глаза светом низкой интенсивности, может расщепляться на несколько волн. Изменения компонента РII под действием различных химических агентов указывают, по мнению Гранита, на то, что он не локализован в рецепторах. Он считает, что компонент РII (волна *b*) возникает „где либо в нервных путях между рецепторами и ганглиозными клетками, и это есть электрическое проявление возбуждения этих путей“. Причем палочковые элементы являются более эффективными генераторами этой волны, чем колбочковые.

Компонент РIII (волна *a* электроретинограммы) раздельно проявляется в сетчатках, обработанных хлористым калием и способен вызывать торможение импульсации в волокнах зрительного нерва. По мнению Гранита, возможно, компонент РIII сам состоит из двух компонентов, один из которых локализован в нервных структурах, а другой—в рецепторах. Кроме того, он полагает, что компонент РIII в электроретинограммах позвоночного животного аналогичен электрическому ответу, возникающему в рецепторных сетчатках беспозвоночных животных (например, у *Limulus*, *Loligo*). Это последнее соображение, безусловно, нельзя признать правильным, т. к. хорошо известно, что волна *a* в электроретинограмме выражает уменьшение тока покоя сетчатки, тогда как электрический ответ простейших глаз выражает, напротив, усиление тока покоя.

На подробном анализе теории Гранита и других зарубежных авторов мы подробно остановимся в другой нашей работе, где будет дана критика этих построений. (31).

Шпильберг (20) выдвигает предположение, согласно которому электроретинограмму следует рассматривать как результат реципрокного взаимодействия палочкового и колбочкового механизмов. Она полагает, что относительно быстрые компоненты в электрическом ответе сетчатки отображают процессы, связанные с возбуждением колбочкового прибора, а медленные—с торможением палочек. Волна *a* выражает преимущественно реакцию колбочек, а волны *b* и *d* являются результатами сложного взаимодействия палочек и колбочек.

Весьма близко к этому стоят также высказывания Эдриана, считающего, что волна *a* генерируется в колбочках, а волна *b*—в палочках. В качестве серьезного возражения против этих соображений можно указать на то, что обычная электроретинограмма с *a* и *b* волнами может быть обнаружена при раздражении как центральных

(преимущественно колбочки), так и периферических (преимущественно палочки) участков сетчатки человека (Монье, 1949).

Совсем недавно Лебединский и Пеймер (27) указали на еще одну возможность интерпретации Э. Р. Г. как результирующей трех элементарных процессов. В связи с данными ряда авторов, установивших наличие в составе оптического нерва трех типов волокон, реагирующих на включение света, возбуждающихся на протяжении всего действия света и возбуждающихся после выключения света, Лебединский и Пеймер считают, что в соответствии с этим следует ожидать трех подобных типов электрической реакции фоторецепторов, которые в сумме и дают Э. Р. Г.

Как нетрудно видеть, все эти приведенные представления об электрических потенциалах действия сетчатки являются по своему характеру феноменологическими и не основываются на каких либо конкретных физико-химических процессах, разыгрывающихся под действием света в сетчатке.

Из совершенно иных соображений при анализе электроретинограммы исходит Майзель (32).

Подходя к данному вопросу с точки зрения развиваемой им физической схемы зрительного процесса, Майзель считает, что в основе происхождения Э. Р. Г. лежат следующие явления. В результате световой диссоциации молекул фотореагентов (зрительного пурпура и родопсина), в каждой светочувствительной клетке образуются отрицательные и положительные ионы. Возникшие ионы начинают испытывать действие электрического поля сетчатки, которое является следствием постоянной разности потенциалов. Отрицательные ионы двигаются под действием этого поля, по направлению к первому синапсу, а положительные приближаются к оболочке внешних члеников фоторецепторов, в результате чего постоянная разность потенциалов сетчатки уменьшается (a -потенциал Э. Р. Г.). Однако в это же время из капилляров в эпителий начинают поступать новые отрицательные ионы фотореагентов, создавая новые цельные молекулы. Общее число положительных ионов в фоторецепторах быстро убывает, вследствие уменьшения числа молекул фотореагентов, подвергающихся распаду. Поступающие же отрицательные ионы из эпителия повышают поэтому разность потенциалов сетчатки (b -потенциал Э. Р. Г.). Однако объемный заряд эпителия очень скоро приближается, вследствие равновесия, к стационарному, что и вызывает снижение разности потенциалов. При внезапном выключении света, подача ионов из капилляров, по мнению Майзеля, продолжается еще некоторое время. Это и вызывает следующий подскок разности потенциалов (d -потенциал Э. Р. Г.).

* * *

Таким образом, на основании изложенных литературных данных, можно заключить, что современная электрофизиология сетчатки

располагает большим эмпирическим материалом, ясно свидетельствующим о тесной количественной связи между свойствами светового раздражителя (его длительностью, яркостью, цветностью и т. д.) и электрическим ответом ретины, а так же глубокой зависимости электроретинограммы от функционального состояния ткани. Однако, несмотря на большой экспериментальный материал, до сих пор остаются еще не выясненной природа тех интимных процессов в сетчатке, которые лежат в основе генерации электроретинограммы. Создание подлинной теории электроретинограммы, безусловно, является насущной задачей современной физиологии и биофизики зрения, т. к. позволит в значительной мере пролить свет на природу начальных этапов зрительного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кравков С. В. и сотр. — Бюлл. экспер. биол. и мед. **3**, вып. 2, 1937.
2. Кравков С. В., Л. П. Галочкина — Проблемы физиол. оптики **4**, 1947.
3. Семеновская Е. Н. и М. И. Стручков — ДАН СССР **59**, № 7, 1948.
4. Du-Bois Reymond E. — Unters. über thier. Elektric. 2/1. 1849
5. Kohlrash A. — Handb. norm. path. Physiol **12/2**, 1, 1931.
6. Kühne W. а. J. Steiner — Unters. Physiol. Inst Heidelberg **3**, 327, 1880.
7. Dewar I. а. M'Kendrick I. — J. Anat Physiol. **1**, 7, 275, 1873.
8. Waller A. — Quart. J. exp. Physiol, **2**, 401, 1909.
9. Gotch F. — J. Physiol. **29**, 388, 1903.
10. Чазовец. — Очерк электрических явлений на живых тканях, 1903.
11. Lehmann G. а. A. Meesmann — Pflug Arch ges. Physiol. **205**, 210, 1924.
12. Майзель С. О. — ДАН СССР **XXII** 4 1950.
13. Holmgren F. — Upsala lakaref förh **6**, 1870.
14. Fröhlich, F. — Z. Sinnesphysiol **48**, 354, 1914.
15. Keeler C. и др. — Proc. nat. Acad. Sci. Wash **14**, 477, 1928.
16. Granit R. — Sensory mechanisms of the retina. 1947.
17. Самсонова В. Г. — Световая и контрастная чувствительность глаза, дисс., 1948.
18. Wulff V. — J. Cell. comp. Physiol. **21**, 319, 1943.
19. Шнильберг П. И. — Проблемы физиол. оптики **5**, 1948.
20. Adrian E. — J. physiol **104**, 1945.
21. Therman P. O. — Acta Soc. Sci Fenn N. S. B. **1**, 11, 1938.
22. Никифоровский Р. М. — Zschr. f. Biologie **57**, 1912.
23. Фельдман Н. Д. — Вопросы физиологии и патологии зрения. Медгиз. 1950.
24. Свердлов А. Г. — Тезисы III конференции по физиол. оптике Л. 1949.
25. Шнильберг П. И. — Проблемы физиол. оптики **2**, 1944.
26. Лебединский А. В. и Пеймер — Тезисы III конференции по физиол. оптике Л. 1949.
27. Adrian E. а. Mattews — J. physiol **63**, 378, 1927.
28. Einthoven W а. Jolly W. — цит. по Граниту.
29. Piper H. — цит. по Граниту.
30. Демирчоглян Г. Г. См. настоящий сборник.
31. Майзель С. О. — ДАН СССР **LXX II** № 5, 1950.

ԱԶԳԻ ՅԱՆՅԱԹԱՂԱՆԹՈՒՄ ԸՆԹԱՅՈՂ ԲԻՈԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ ԵՐԵՎՈՒՅԹՆԵՐԻ
ԺԱՄԱՆԱԿԱԿԻՑ ԲԱՅԱՏՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Գ. Գ. ԴԵՄԻՐՉՈՂԼՅԱՆ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Աչքի ցանցաթաղանթում տեղի ունեցող երևույթների էլեկտրոֆիզոլոգիական հետազոտությունները վկայում են այն մասին, որ լույսի ազդեցության տևողության, նրա ուժի և գույնի մեջ մի կողմից և ցանցաթաղանթի էլեկտրական պատասխան ռեակցիայի մեջ մյուս կողմից սերտ քանակական կապ կա: Աչքի ցանցաթաղանթի էլեկտրոռեաինոգրաման սերտորեն կախված է նրա ֆունկցիոնալ վիճակից: Չնայած բազմաթիվ փորձնական տվյալների մինչ այժմ դեռ սլարզ չէ այն ինտիմ պրոցեսների բնույթը, որոնք ընկած են էլեկտրոռեաինոգրամայի հիմքում: Էլեկտրոռեաինոգրամայի ծագման բացաղբությունը տեսողության ժամանակակից բիոֆիզիկայի կարևորագույն հարցերից մեկն է: Նրա հիման վրա կարելի է մոտենալ տեսողական պրոցեսի սկզբնական էտապների բնույթի պարզաբանմանը: