

О ПРОИСХОЖДЕНИИ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ
ЯВЛЕНИЙ В СЕТЧАТКЕ

Г. Г. ДЕМИРЧОГЛЯН

1. В своем обзоре по электрофизиологии сетчатки мы довольно подробно остановились на всех существующих теориях происхождения электроретинограммы (1). Теперь мы хотим подвергнуть критическому разбору эти представления. Теории Эйнтховена и Джолли, Пипера и Гранита мы вправе рассматривать объединенно, ибо все они построены на единой основе, а именно, на представлении о том, что электроретинограмма позвоночных животных является результирующей нескольких элементарных процессов, которые протекают под действием света в различных нервных элементах сетчатки.

Прежде всего необходимо указать, что кривая, изображающая изменение потенциала при освещении (электроретинограмма) может быть разложена сколь угодно многими способами на составляющие элементарные компоненты, которые, суммируясь, дадут исходную кривую, т. е. электроретинограмму. Этим собственно и объясняется существование нескольких вариантов разложения электроретинограммы на компоненты (Эйнтховен и Джолли, Пипер, Гранит, Лебединский и Пеймер).

Обосновывая свою теорию, (2) Гранит, например, полагает, что после некоторых воздействий на сетчатку можно наблюдать раздельное проявление одного из компонентов PI, PII или PIII. Так, например, после обработки сетчатки хлористым калием в электрическом ответе присутствует лишь отрицательный компонент PIII. Недостаток же кислорода действует раньше всего на компонент PII, ослабляя волну b в электроретинограмме. Однако нужно заметить, что такого рода изменения, которые можно наблюдать в электрическом ответе после действия на сетчатку некоторых факторов, могут быть следствием вовсе не выключения того или иного гипотетического компонента, а результатом нарушения нормального течения основных процессов, ответственных за фоторецепцию, благодаря чему изменяется также и обычная конфигурация электроретинограммы. Поэтому это основное доказательство существования компонентов электроретинограммы нельзя признать убедительным.

Указывая далее на элементарный характер компонента PIII в электроретинограмме, который раньше всего появляется в развивающейся ретине, Гранит аналогизирует его с электрическим ответом

сетчаток беспозвоночных животных. Как мы уже указывали, с этим положением никак нельзя согласиться, т. к. компонент РШ Гранита выражает отрицательное колебание тока покоя сетчатки, тогда как электрический ответ простейших глаз является положительным колебанием исходной разности потенциалов.

Существенный недостаток указанных теорий состоит также в том, что они по своему характеру являются феноменологическими теориями, ибо не основываются на каких либо уже изученных материальных процессах, которые должны лежать в основе происхождения электроретинограммы. А между тем, на современном этапе научных знаний исследованию именно этих процессов придается очень большое и важное значение. Так, например, биохимические явления в сетчатке изучены достаточно хорошо, поэтому не принимать их в расчет при анализе электроретинограммы кажется нам неправильным.

Далее необходимо отметить, что ни одна из рассматриваемых теорий (Эйнтховен и Джолли, Пипер, Гранит) не в состоянии объяснить и целый ряд экспериментальных фактов из области электроретинографии. Так, например, обстоит дело с положительным зубцом d в электроретинограмме, объяснить существование которого эти схемы не в состоянии. То же самое можно сказать и по поводу факта изменения критической частоты мельканий в Э. Р. Г. при адаптационных явлениях. Наконец, в этих теориях основные явления, имеющие место в периферических отделах анализатора, рассматриваются узко-аналитически, оторванно от всего организма. В них абсолютно не принимается во внимание и не указывается на возможные пути воздействия центральных факторов на течение основных процессов в фотовоспринимающих элементах.

Реюмируя, укажем, что в теориях Эйнтховена и Джолли, Пипера и Гранита (к этой же группе можно отнести теорию Лебединского и Пеймер, поскольку последняя также основана на разложении электроретинограммы на компоненты) основной недостаток состоит в том, что авторы этих теорий, увлекаясь заманчивыми, но гипотетическими компонентами, не придают главенствующего значения физическому фактору, действующему на глаз, т. е. свету и основные выводы делают, следовательно, только исходя из закономерностей нервных элементов рецептора. Подобный подход к анализу процессов, разыгрывающихся в сетчатке в ответ на световое раздражение, является, как нам представляется, методологически неправильным и противоречит павловскому учению об анализаторах организма.

В теории Шпильберг правильно отмечено взаимодействие палочковой и колбочковой системы в сетчатке, находящее свое выражение в электрическом процессе. Однако следует указать и на очень серьезные трудности, выступающие перед этой концепцией, состоящие в основном в следующем. Как показывают экспериментальные данные, обычная четырехвершинная форма электроретинограммы на-

наблюдается как в условиях сумеречного зрения (т. е. тогда, когда работают преимущественно палочки), так и в условиях дневного зрения. Кроме того, в концепции Шпильберг также не указывается никаких физико-химических изменений в сетчатке, могущих иметь отношение к генерации электроретинограммы.

Недавно выдвинутая теория Майзель выгодно отличается от всех предыдущих теорий. Эта теория исходит из весьма успешно разрабатываемой им физической схемы зрительного процесса (3). Как мы уже сообщали выше, волну a Э. Р. Г. Майзель связывает с тем, что в это время положительные ионы, образовавшиеся при распаде молекул фотореагента, связывают часть ионов объемного заряда эпителия. Однако, благодаря поступлению из капилляров новых ионов, общее количество отрицательных ионов в клетках увеличивается, и разность потенциалов, следовательно, возрастает (волна b). Следует заметить, что такое толкование все же может встретить некоторые серьезные затруднения при рассмотрении, например, экспериментов с изолированной сетчаткой, в которой, безусловно, кровоснабжение нарушено, но которая тем не менее сохраняет способность в течение очень длительного времени (несколько часов) давать электрические ответы.

Далее, Майзель не придает большого значения c волне в Э. Р. Г., которая, по видимому, отображает очень важные процессы.

С нашей точки зрения для анализа происхождения электроретинограммы необходим, во-первых, учет первичного действия света и, во-вторых, учет основных фотохимических процессов в сетчатке с их регуляцией. Только рассмотрение динамики течения тонких биофизических и биохимических процессов, теснейшим образом связанных между собой, позволит вскрыть причины происхождения электроретинограммы во всех ее фазах.

Действие света на сетчатку в нормальных условиях можно рассматривать как состоящее из двух основных фаз: первая фаза включает в себя „первичный удар“, наносимый светом веществу фоторецепторов и состоит из процессов взаимодействия и поглощения фотонов молекулами фотореагентов (зрительного пурпура и иодопсина).

В течение этой фазы светочувствительные молекулы, поглотившие фотоны, распадаются на заряженные ионы или становятся химически активными. При этом, как мы уже указывали (8), необходимо учитывать, обычно не принимаемую во внимание, возможность захода этих молекул в длительно живущие метастабильные состояния.

Если свет действует на глаз очень непродолжительное время, то процесс может на этом ограничиться или же частично перейти в область второй фазы. Если же свет действует продолжительное время, то начинается вторая фаза, состоящая в следующем. В ре-

в результате „первичного удара“, нанесенного светом фоторецептору, произошла некоторая перестройка системы, именно, образовалось определенное число ионов, а также группа молекул, переведенных в метастабильные состояния. Образовавшиеся в каждой светочувствительной клетке химические активные ионы и молекулы вступают далее в цепь энзимо-химических процессов, вовлекая в реакцию вещества клетки. В результате этой второй фазы наступает полная перестройка уровня обменных процессов и устанавливается некоторая новая концентрация светочувствительного вещества. Если свет перестает действовать, то моментально нарушается динамическое равновесие, установившееся в каждой клетке между числом ежесекундно распадающихся и ежесекундно восстанавливаемых молекул фотореагентов и, благодаря прекращению процессов распада, количество светочувствительного материала возвращается к исходному уровню. Такова, в самых общих чертах, схема действия света на светочувствительный аппарат глаза.

Процессы, которые происходят в сетчатке, в первую фазу действия света, лежат, повидимому, в основе происхождения волны *a* и начальной стадии волны *b* электроретинограммы. Так, повышение исходной или „темновой“ разности потенциалов (волна *b*) может быть объяснено образованием в это время некоторого количества ионов, а также метастабильных молекул, усиливающих электроотрицательность фоторецепторов. Однако далее образованные ионы и активированные молекулы вступают в цепь дальнейших реакций (идущих, повидимому, с участием энзиматических агентов), вследствие чего сразу уменьшается количество свободных зарядов и уровень потенциала падает (нисходящая фаза волны *b* электроретинограммы).

По мере дальнейшего развития этих процессов в сетчатке, лежащих в основе второй фазы действия света, как мы уже указывали, происходит медленный переход количества светочувствительного вещества фоторецептора на новый уровень, в соответствии с чем должна изменяться также и разность потенциалов в сетчатке. Эти процессы, связанные с установлением в сетчатке (при длительном действии света) новой динамически-стационарной концентрации светочувствительного вещества и лежат, как нам представляется, в основе генерации медленной волны *c* в электроретинограмме. Если после продолжительного освещения свет внезапно выключается, то при этом в ретине должны происходить следующие явления. Сразу же нарушается динамическое равновесие, установившееся в каждой светочувствительной клетке между количеством ежесекундно распадающихся и восстанавливающихся молекул (восстановление разрушаемых молекул осуществляется благодаря, с одной стороны, рекомбинации образовавшихся ионов, а, с другой, благодаря поступлению в клетки молекул основного восстановителя — витамина А).

Однако в фотохимической реакции, а также в устанавливаю-

длежащим образом равновесия немаловажную роль может сыграть ингибиторный процесс, сохраняющий большую часть светочувствительного материала от распада в условиях больших яркостей, действующих на глаз. Этот ингибиторный или тормозной процесс [возможный механизм которого уже обсуждался нами (8)], безусловно, должен сковывать, связывать определенное количество светочувствительных молекул. Поэтому можно предположить, что после внезапного прекращения освещения, благодаря повышенной энергетической активности молекул тех веществ, которые ингибировали фотохимический процесс, распадается некоторая часть светочувствительных молекул, что и приводит к временному подскоку разности потенциалов в сетчатке (волна d в электроретинограмме). Один из возможных путей такого распада можно усмотреть в возможности передачи энергии путем столкновений от молекул ингибирующих веществ к светочувствительным молекулам.

Такова качественная схема образования фаз электроретинограммы позвоночного животного.

Главный же интерес, с нашей точки зрения, в электроретинограмме позвоночных животных представляет с волна, отображающая метаболические процессы установления равновесия в системе. Мы думаем, что именно с помощью этой с волны возможно осуществить и некоторое практическое использование электрофизиологических данных. Мы предполагаем это сделать исходя из замечательных высказываний о природе биоэлектрических явлений, впервые высказанных выдающимся русским ученым Чаговым (4).

Самобытный ученый Чаговец в своей классической диссертации „Очерк электрических явлений на живых тканях“ (1903) дал подробный разбор физико-химической природы биоэлектрических явлений. Его теория, которая является отправным пунктом и наших рассуждений, в основном сводилась к следующему. Электрические токи, наблюдаемые на мышцах, являются токами концентрационными, зависящими от неодинакового накопления в двух отводимых в гальванометр участках мышцы кислоты, по всей вероятности некоторого соединения угольной кислоты с белком. Угольная кислота CO_2H_2 образующаяся в мышце при повреждении или возбуждении, диссоциирует на ионы H^+ и HCO_3^- которые устремляются в места с меньшей концентрацией. Однако известно, что скорость этих ионов неодинакова. Так как скорость передвижения иона водорода H^+ значительно выше скорости передвижения иона HCO_3^- , около электрода, под которым имеется менее раздраженный или менее возбужденный участок, скопляется положительный заряд, а участок более возбужденный становится электроотрицательным, вследствие чего и появляется биоэлектрический ток. Напряжение такого тока вычисляется по формуле для электродвижущей силы диффузионного элемента.

$$E = \frac{\frac{u}{n} - \frac{v}{m}}{u+v} RT \ln \frac{p}{p_1} \quad (1)$$

здесь u —скорость движения положительного иона,
 v —скорость движения отрицательного иона,
 n —валентность положительного иона,
 m —валентность отрицательного иона,

p и p_1 —концентрации ионов.

Применение к угольной кислоте уравнения (1) запишется:

$$E = \frac{\frac{250}{1} - \frac{62}{2}}{290+62} 0,0577 \ln \frac{p}{p_1} = 0,043 \ln \frac{C}{C_1}$$

где C и C_1 —концентрация углекислоты в двух отводимых участках.

Применим теперь эти рассуждения Чаговца к нашему случаю, т. е. к возникновению тока действия в сетчатке.

Допустим, что отводящие электроды расположены в двух каких-нибудь участках сетчатки. Ввиду неодинаковости интенсивности обменных процессов в различных участках сетчатки, концентрация свободных ионов фотореагента будет также неодинакова, вследствие чего мы обнаружим электродвижущую силу. Напряжение такой Э. Д. С. будет определяться формулой.

$$E = \frac{\frac{u}{n} - \frac{v}{m}}{u+v} RT \ln \frac{C}{C_1} \quad (2)$$

где u —скорость передвижения положительного иона молекулы фотореагента,

v —скорость передвижения отрицательного иона фотореагента,

n —валентность положительного иона,

m —валентность отрицательного иона,

C —концентрация ионов фотореагента под первым электродом,

C_1 —концентрация ионов фотореагентов под вторым электродом.

Если теперь осветить сетчатку локализованным светом под одним из отводящих электродов, то концентрация ионов в этом участке резко изменится, вследствие чего изменится также и напряжение электродвижущей силы.

Действие света на данный участок будет происходить в две фазы, о которых более подробно мы уже говорили выше. При продолжительном действии света, в результате второй фазы, под этим электродом установится некоторая новая концентрация ионов светочувствительного материала C_2 . Тогда уравнение (2) запишется:

$$E_2 = \frac{\frac{u}{n} - \frac{v}{m}}{u+v} RT \ln \frac{C_2}{C_1} \quad (3)$$

Изменение электродвижущей силы (или напряжение волны c в электроретинограмме) будет:

$$E_c = E_2 - E_1 = \frac{\frac{u}{n} - \frac{v}{m}}{u+v} RT \left(\ln \frac{C_2}{C_1} - \ln \frac{C}{C_1} \right) =$$

$$= \frac{\frac{u}{n} - \frac{v}{m}}{u+v} RT \ln \frac{C_2}{C}. \quad (4)$$

Необходимо указать, что в этих рассуждениях мы принимаем во внимание лишь начальные и конечные условия задачи, абсолютно не учитывая всю динамику процессов перехода концентрации C в новую концентрацию C_2 .

Если мы теперь допустим, что образовавшиеся в результате фотодиссоциации ионы фотореагента, например, ионы молекул зрительного пурпура, разделяются в светочувствительной клетке мембраной или, например, как это полагает С.О. Майзель, электрическим полем, то, исходя из этого дополнительного, очень вероятного допущения, формула (4) упрощается и переходит в формулу для электродвижущей силы концентрационного элемента:

$$\Delta E = \frac{RT}{zF} \ln \frac{C_2}{C} = E_c \quad (5)$$

где z — заряд иона зрительного пурпура,

E_c — напряжение волны c в электроретинограмме. В этом случае электродвижущая сила уже не зависит от подвижности ионов.

z в этом уравнении можно принять за 2, т. к., согласно последним сообщениям Коллинса и Мортон (5), молекула зрительного пурпура, превращаясь под действием света в „зрительное желтое“, теряет 2 электрона. Поэтому уравнение (5) при комнатной температуре запишется в виде:

$$E_c = \frac{0,0577}{2} \ln \frac{C_2}{C} \quad (6)$$

Из уравнения (5) следует, что, зная первоначальную и конечную концентрацию ионов светочувствительного вещества, оказывается возможным теоретически определить напряжение волны C в электроретинограмме и, наоборот, зная напряжение этой волны, мы имеем возможность подсчитать степень распада светочувствительного вещества в ретине. Однако необходимо сразу же оговориться, что все эти рассуждения будут верны лишь в том случае, если электроретинограмма действительно определяется процессами распада и восстановления светочувствительных веществ. Это последнее мы вправе в настоящее время принять как вероятную гипотезу.

Обратимся теперь к работе Циви (9), в которой изучалось

изменение содержания зрительного пурпура в сетчатке лягушечьего глаза при его освещении.

На таблице представлены результаты его опытов.

Плотность зрительного пурпура после световой адаптации лягушек при 18°, 20.000 миллистильб.

Длительность периода световой адаптации в минутах								
1/2	1	2	4	6	10	20	30	60
0.246	0.163	0.150	0.118	0.100	0.110	0.086	0.050	0.056
0.304	0.186	0.185	0.144	0.111	0.084	0.064	0.038	0.028
0.252	0.155	0.161	0.106	0.125	0.108	0.065	0.058	0.069
0.244	0.169	0.182	0.182	0.142	0.109	0.068	0.064	0.041
	0.200			0.099			0.064	0.029
	0.172			0.068			0.014	0.030
	0.180			0.154			0.012	0.023
	0.174			0.132			0.012	0.043
Сред- нее 0.261	0.175	0.169	0.119	0.116	0.103	0.071	0.040	0.040

(Плотность зрительного пурпура, как известно, равна $\log_{10} \frac{J_0}{J}$ где J_0 —интенсивность входящего света, J —интенсивность выходящего света. Концентрация же пурпура будет пропорциональна его плотности).

Рассмотрим теперь уравнение (6).

$$E_c = \frac{0,0577}{2} \ln \frac{C_2}{C} = \sim 0,028 \left(\ln C_2 - \ln C \right)$$

Здесь C_2 и C соответственно концентрации ионов фотореагента. Однако концентрация ионов, например, в растворе зрительного пурпура будет обратно пропорциональна плотности раствора, ибо чем больше ионов содержится в растворе, тем менее плотен раствор. Так, по ходу выпцветения зрительного пурпура его плотность падает, а концентрация ионов возрастает (Лазарев).

Поэтому мы вправе переписать уравнение (6) в виде:

$$E_c = \frac{0,0577}{2} \ln \frac{d}{d_2} = \sim 0,028 \left(\ln d - \ln d_2 \right),$$

где d и d_2 —первоначальная и конечная плотность раствора.

Возьмем теперь значения плотностей из таблицы Циви при освещении глаза в течение 1/2 минуты (т. е. как раз то время, в течение которого развивается волна c)

$$E_c = 0,028(0,261 - 0,175) = \sim 0,0023v = 2,3mv,$$

то есть мы получаем электродвижущую силу, которая по порядку величины совпадает со значениями, находимыми экспериментально в электроретинограммах лягушек.

Рассмотрим теперь вновь уравнение (6).

Из этой формулы следует, что, зная напряжение волны C в электроретинограмме, мы можем определить отношение концентрации ионов фоторегента до и после освещения.

В этих наших рассуждениях мы учитывали лишь начальный и конечный этапы процесса, не принимая во внимание все переходные этапы. Однако в первую фазу действия света образуется некоторое число освобожденных ионов и метастабильных молекул, которые, возможно и определяют, как мы уже указывали, возникновение положительной волны b в электроретинограмме. Следовательно, напряжение волны b также может быть представлено формулой:

$$E_b = \frac{0,0577}{z} \ln \frac{C_c}{C_T}, \quad (7)$$

где C_c — концентрация ионов в освещенном участке сетчатки,
 C_T — концентрация в темноте.

Количество первоначально образуемых ионов будет пропорциональным исходному количеству молекул фоторегента N , а также интенсивности света, т. е. количеству ежесекундно падающих квант N_1 , следовательно:

$$C_c = kNN_1$$

Если учесть, что в первую фазу действия света (зрительный пурпур → зрительная желтая) происходит потеря одного электрона ($Z=1$) то

$$E_b = 0,0577 \ln \frac{kNN_1}{C_T} \quad (8)$$

Из этого уравнения вытекает очень важное следствие о том, что амплитуда b волны в электроретинограмме является логарифмической функцией яркости света, т. е. как раз то, что было экспериментально уже давно установлено (например, Чеффи, Бови и Хемпсон).

3. Рассмотрим теперь те изменения в электроретинограмме, которые наблюдаются при адаптационных процессах.

Так, по ходу темновой адаптации глаза наблюдаются следующие изменения в структуре электрического ответа: увеличиваются волны b , волна c и уменьшаются волны a и d .

Нарастание волны b мы можем объяснить исходя из идущих в это время процессов регенерации зрительного пурпура, сводящихся к увеличению его концентрации. Величина волны b , как это явствует из уравнения (8), находится в зависимости от концентрации светочувствительного материала. Однако из этого же уравнения вытекает, что нарастание амплитуды этой волны должно происходить гораздо медленнее, чем соответствующие нарастания концентрации фоторегента, т. к. между ними имеется логарифмическая зависимость.

Лазарев показал, что процесс нарастания содержания

зрительного пурпура в сетчатке по ходу темновой адаптации выражается следующим уравнением:

$$C = C_0 (1 - e^{-\alpha_0 t}) \quad (9)$$

где C_0 — максимальное содержание пурпура.

α_0 — постоянная.

Подставляя эти выражения в формулу (8), получим выражение для изменения величины волны b в зависимости от времени адаптации в темноте

$$E_b = A \ln B (1 - C^{-\alpha_0 t}), \quad (10)$$

где A и B — некоторые постоянные.

Что касается волны c , то и она должна увеличиваться по ходу темновой адаптации, если исходить из наших исходных рассуждений. Мы уже указывали выше, что связываем генерацию этого компонента электроретинограммы с основными энзимо-химическими процессами в светочувствительном слое сетчатки, которые сводятся к переводу фотореагентной системы на некоторый новый, повышенный функциональный уровень. Однако в светло-адаптированных сетчатках такой переход уже совершился, поэтому в светло-адаптированных глазах мы и не наблюдаем волны c , или же наблюдаем ее в слабо выраженном виде. В темно-адаптированных же сетчатках, при действии на них света, происходит процесс перехода системы на новый повышенный уровень с установлением соответственно новой динамически-стационарной концентрации светочувствительного материала. Поэтому в этом виде сетчаток мы обнаруживаем выраженную c волну.

Уменьшение волны d по ходу темновой адаптации также объясняется возможным объяснить с нашей точки зрения. Как уже указывалось, эту волну мы связываем с проявлением активности тормозных механизмов в ретине, ингибирующих основной фотохимический процесс в фоторецепторах. Естественно, что интенсивность такого процесса будет максимальной в условии световой адаптации животного и, напротив, минимальной в условиях темновой адаптации, ибо именно при продолжительном действии света на сетчатку (световая адаптация) появляется необходимость сохранить от выцветания большую часть светочувствительного вещества. Поэтому интенсивность d отклонения в электроретинограмме (пропорциональная активности ингибирующих веществ) оказывается большей в светло-адаптированных препаратах, чем в темноадаптированных.

4. Электроретинограмма при раздражении сетчатки мелькающим светом обнаруживает соответственные колебания потенциала. Вопрос о течении фотохимических реакций при мелькающем свете очень подробно и детально разработан акад. Лазаревым в его работах, посвященных химическому действию света (7).

Основное уравнение для реакций зрительного пурпура

$$\frac{dC_1^i}{dt} + \alpha_2 C_1^i = \alpha_1 \kappa J C \quad (11)$$

при учете, что интенсивность света меняется периодически, т. е.

$$J = J_1 + J_0(1 - \sin \nu t),$$

(где ν — частота световых колебаний в сек.)

запишется:

$$\frac{dC_1^i}{dt} + \alpha_2 C_1^i = \alpha_1 \kappa J_1 C + \alpha_1 \kappa J_0 C - \alpha \kappa J_0 C \sin \nu t$$

Интеграл такого уравнения будет:

$$C_1^i = \frac{\alpha_1}{\alpha_2} \kappa C (J_1 + J_0) - \frac{\alpha_1 \kappa J_0 C}{\sqrt{\alpha_2^2 + \nu^2}} \sin(\nu t - \varphi), \quad (12)$$

где

$$\operatorname{tg} \varphi = \frac{\nu}{\alpha_2}$$

Мы видим, таким образом, что в случае раздражения сетчатки периодическим светом, соответствующие периодические изменения испытывает концентрация продуктов распада реакций — C_1^i . А это последнее, в свою очередь, должно вызывать соответственные изменения электрического потенциала в сетчатке.

Если раздражение производится все учащающимися мельканиями, то при некоторой критической частоте наступает слитие мельканий. Теоретически это выражается следующим образом: при достаточной частоте колебаний периодический член формулы (12) становится малым и им можно пренебречь, тогда уравнение (8) запишется:

$$E_b = A \ln B \frac{\alpha_1}{\alpha_2} \kappa C (J_1 + J_0), \quad (13)$$

т. е. высота отклонения в электроретинограмме будет такой же, как при раздражении глаза от источника света яркости $J = J_1 + J_0$, т. е. мы получаем закон Тальбота—Лазарева, только в применении к электрическим явлениям в сетчатке. То, что действительно в сетчатке при слитии мельканий удерживается состояние стойкого возбуждения, аналогично длительному действию непрерывного света, доказывают наши опыты по изучению слития мельканий в электроретинограмме с помощью струнного гальванометра. На рис. 1 приведен один из таких опытов.

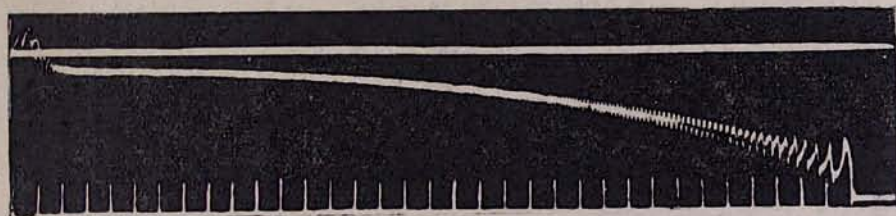


Рис. 1.

Как видно из осциллограммы, при некоторой частоте световых мельканий потенциал принимает стойкое неколеблущееся значение. Разность потенциалов в этом случае оказывается большей, чем в темноте. Это дает нам основание полагать, что в сетчатке устанавливается повышенная электроотрицательность светочувствительного слоя, аналогично волне с в электроретинограмме, полученной от непрерывного света.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Демирчоглян Г. Г.—См. настоящий сборник.
2. Granit R.—Sensory mechanism of the retina 1947.
3. Майзель С. О.—Труды светотехнической сессии. М. 1947.
4. Чаговец В. Ю.—Очерк электрических явлений на живых тканях. 1903.
5. Collins A. Morton—The biochemical Journ. 47 № 1, 1950.
6. Zewi M.—On the regeneration of visual purple, 1937.
7. Лазарев П. П.—Собрание сочинений 2 изд. АН СССР, 1950.
8. Демирчоглян Г. Г.—Известия АН Арм. ССР сер. биол. и с-х. наук т. 1 № 4 1951.

ԱԶՔԻ ՑԱՆՑԱԹԱՂԱՆԹԻ ԲԻՈԷԼԵԿՏՐԱԿԱՆ ԵՐԵՎՈՒՅԹՆԵՐԻ ԾԱԳՈՒՄԸ

Գ. Գ. ԴԵՄՐԻՉՈԳՅԱՆ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Ցանցաթաղանթի բիոէլեկտրական երևույթների ծագման մասին արտասահմանյան գիտնականների կողմից առաջարկված բացատրությունները թերի են և այդ պատճառով նրանք բավարար ճանաչվել չեն կարող:

Մենք կարծում ենք, որ լույսի ազդեցությունը ցանցաթաղանթի վրա նորմալ պայմաններում երկու էտապ ունի: Առաջին էտապը վերաբերվում է լույսի ֆոտոնների կլանմանը, երկրորդ էտապը՝ այն էնզիմոֆորմիական ռեակցիաներին, որոնք լույսազդաց մատերիալի նոր գինամիկ հավասարակշռություն են ստեղծում ֆոտոսեպեպտոններում:

Լույսի ազդեցության առաջին էտապը պայմանավորվում է էլեկտրոնաինոգրամայի արագընթաց ալիքների A և B կոմպոնենտները, իսկ երկրորդ էտապը՝ C ալիքը: