

Г. Г. Демирчоглян

Первичные процессы в зрительном анализаторе

Огромное значение имеет тот раздел современного естествознания, который занят изучением функционирования органов чувств животных и человека. В. И. Ленин, подчеркивая важность подобных исследований, как известно, указывал, что физиология органов чувств принадлежит к тем областям знания «из коих должна сложиться теория познания и диалектика» [1].

Среди органов чувств или анализаторов, как называли их И. П. Павлов, выдающееся положение занимает зрительный анализатор. Современная наука о зрении располагает огромным количеством экспериментального и теоретического материала, позволяющего нам, на основе теории отражения диалектического материализма и павловского учения об анализаторах, значительно приблизиться к полному пониманию тех процессов, которые лежат в основе работы глаза и обуславливают акт зрительной рецепции.

Для понимания механизма зрительного процесса необходимо прежде всего иметь полное представление о тех явлениях, которые развиваются в наиболее периферическом отделе зрительного аппарата—именно в сетчатке глаза, где происходит первичная встреча световой энергии с нервными воспринимающими элементами. Здесь световая энергия превращается в нервный процесс, здесь создаются условия для возникновения возбуждения в волокнах зрительного нерва, которые связывают сетчатку с корой головного мозга.

Проблема исследования механизмов, обуславливающих трансформацию физической энергии внешнего мира в биологический процесс возбуждения является очень интересной, замалчивой, но вместе с тем сложнейшей проблемой. Данные процессы прошли долгий путь эволюционных изменений, в результате которых достигли высочайшего уровня совершенства, обеспечивая правильное и дифференцированное восприятие окружающего нас мира. Для того, чтобы охарактеризовать совершенство процессов, происходящих в сетчатке, достаточно указать на работы акад. С. И. Вавилова [2], которые показали, что зрительное ощущение может возникнуть в результате поглощения сетчаткой всего лишь нескольких световых квант. Энергия, попадаемая в сетчатку, при этом настолько мала, что, если бы использовать ее для нагревания воды, то потребовалось бы около 60 миллионов лет для того, чтобы нагреть 1 см³ воды на 1° С.

Целью настоящей статьи является краткая характеристика основных достижений современной науки в изучении сетчаточных процессов.*

* Ввиду ограниченности объема статьи здесь не рассмотрены первичные явления при цветном зрении.

Сетчатка глаза представляет сложное по своей структуре нервно-образное образование, напоминающее строение коры головного мозга [3]. Из десяти слоев, которые различают в сетчатке, особое значение имеет слой светочувствительных клеток—палочек и колбочек, способных приходить в состояние возбуждения при поглощении света. Во внешних члениках палочек (находящихся преимущественно на периферии сетчатки) у большинства позвоночных и некоторых беспозвоночных животных содержится особое высокомолекулярное химическое вещество красного цвета, обнаруженное в 1876 г. и названное зрительным пурпуром или родопсином. Родопсин оказался интересным веществом, необходимым для осуществления зрительного акта. Несмотря на свое присутствие в сетчатках в весьма незначительных количествах, зрительный пурпур является своеобразным сенситизатором, обуславливающим возникновение зрительного процесса. Под влиянием даже очень слабого освещения он быстро распадается, теряя свою пурпурную окраску. В темноте же наблюдается восстановление окраски родопсина или его регенерация. И то, и другое имеют огромное значение для приспособлений органа зрения к меняющимся условиям освещения, т. е. адаптации глаза.

Образующиеся при разложении зрительного пурпура продукты раздражающим образом влияют на окончания зрительного нерва, вызывая в нем процесс возбуждения.

Большие успехи достигнуты советской наукой по анализу физических основ этих начальных ретиальных процессов, связанных с распадом светочувствительных веществ (акад. Н. П. Лазарев, акад. С. И. Вавилов, проф. С. О. Майзель).

Чисто физическая линия исследования явлений, происходящих на периферии зрительного анализатора, была пачата в ранних работах Н. П. Лазарева, который предпринял первую попытку использовать квантовые идеи в теории зрения [4, 5].

В дальнейшем квантовые представления были блестяще развиты в работах акад. С. И. Вавилова, показавшего истинный пример настоящих биофизических исследований [2, 6, 7, 8].

С. И. Вавиловым вначале была поставлена задача: с помощью глаза, как высокочувствительного приемника лучистой энергии, доказать дискретную, квантовую природу света. Решение этой задачи, на первый взгляд не имеющей прямого отношения к изучению механизма зрительного акта, оказалось на самом деле чрезвычайно важным для исследования самой сетчатки и внесло очень много нового в эту область.

Действительно, если свет состоит из отдельных порций энергии или квант, то, по мере уменьшения интенсивности светового потока, в глаз будут попадать весьма небольшие количества квант и при дальнейшем понижении интенсивности наблюдатель должен увидеть свет мигающим. Опыты Вавилова подтвердили все ожидания. Оказалось, что при кратковременной световой вспышке, небольшом размере изображения в сет-

чатке, строгой фиксации глаза и пороговой интенсивности света наблюдатель видел мигающий свет. Вследствие флуктуаций (непостоянства) светового потока в глаз попадали группы квант, число которых то превышало минимальное количество квант, необходимых для возникновения светового ощущения, то было меньше этого числа, благодаря чему свет казался мигающим. Пусть n_0 — будет минимальное число квант, поглощение которых необходимо для возникновения светового эффекта, а Z — число квант, содержащихся в каждой вспышке. Следовательно, вспышка будет увидена, если только выполнится условие:

$$Z \geq n_0.$$

Проводя соответствующие эксперименты, в которых различные наблюдатели отмечали появление или непоявление в поле зрения отдельных световых вспышек пороговой интенсивности, С. И. Вавилову удалось определить важное число n_0 — показывающее число квант, необходимых для начала зрительного процесса, иначе говоря, определить абсолютную чувствительность сетчатки. Работы С. И. Вавилова в этом направлении показали, что n_0 для разных людей колеблется в основном в пределах от 8 до 50 и в отдельных случаях может быть равно даже единице. Таким образом, одновременно были решены две важнейшие задачи: с одной стороны была доказана квантовая, дискретная природа света, а с другой — был открыт новый плодотворный метод изучения глаза. Намного позднее работ С. И. Вавилова появились аналогичные работы по визуальному наблюдению квантовых флуктуаций американского исследователя З. Гехта, а также Боумана, Ван-дер-Вельдена и Баумгарта.

В дальнейшем, начиная с 1947 года, физическая линия исследования сетчаточных процессов была глубоко развита в работах проф. С. О. Майзель [9]. Основные положения рассуждений С. О. Майзель базируются прежде всего на квантовой природе света и дискретности световоспринимающих структур сетчатки. Первый и, пожалуй, для теории зрения основной вопрос, рассмотренный и решенный С. О. Майзель, касается условий возбуждения зрительного аппарата в различных световых режимах, начиная от пороговых значений освещенности и до предельно переносимых глазом яркостей [10]. Расчеты показали что число эффективных фотонов, проникающих ежесекундно в каждую колбочку, составляет:

$$n_c \approx 5200 S \frac{\sigma}{i^2},$$

где S — светимость источника излучения,

σ — площадь зрачка,

i — фокусное расстояние глаза,

а для палочек:

$$(n'_c)_{cp} = 150 S \frac{\sigma}{i^2}.$$

Для порогового видения, т. е. при яркостях источников излучения порядка $2 \cdot 10^{-6}$ абс., $n_p = 1,5 \cdot 10^{-11}$.

Иначе говоря, каждый эффективный или действующий квант поступает в каждую палочку в среднем один раз за 600 секунд! На другом же пределе работы глаза, при максимальных яркостях, за то же время в палочку поступает уже $2,2 \cdot 10^6$ фотонов. Мы, таким образом, видим наглядно огромный диапазон уровней возбуждения световоспринимающих элементов сетчатки.

С. О. Майзель полагает, что в каждой светочувствительной клетке должны иметь место следующие основные физические процессы. Под влиянием поглощения световых фотонов молекулы фотореагентов распадаются на противоположно заряженные ионы, которые начинают испытывать действие электрического поля сетчатки, обусловленного наличием разности электрических потенциалов между внешней частью светочувствительной клетки и нервным волокном. Под действием этого поля положительные ионы двигаются к стенкам внешних члеников колбочек и палочек, а отрицательные — по направлению к синаптическим элементам. Предполагается, что отрицательные ионы и являются тем фактором, который вызывает возникновение нервных импульсов в волокнах зрительного нерва. Если бы происходил лишь распад фотореагентов, то наличие количества светочувствительных молекул очень быстро распалось бы, но этого не происходит, т. к. параллельно с процессами распада существуют процессы восстановления, направленные на увеличение концентрации фотореагентного материала. Восстановление может идти несколькими путями, из которых главную роль играет образование новых молекул при соединении положительных ионов молекулы фотореагента с отрицательным ионом витамина А, поступающего в сетчатку из кровеносной системы.

Если освещенность наблюдаемого предмета увеличивается, то в каждую клетку поступает все большее и большее число фотонов, вызывающих распад фотореагента, а следовательно, и падение концентрации родосина, ибо процессы восстановления уже не успевают подготавливать новые цельные молекулы. Такое уменьшение концентрации фотореагентных веществ и лежит в основе явлений световой адаптации, сводящейся к падению абсолютной чувствительности зрения. И, напротив, при попадании в темноту, в сетчатке происходит нарастание содержания светочувствительного вещества. Максимальная концентрация вещества в колбочках получается уже через несколько минут, тогда как для палочек этот же процесс требует значительно больше времени.

Особенно детально разработаны С. О. Майзель условия протекания физических процессов в колбочках и, в частности, благодаря использованию статистических представлений.

Рассмотрение этого процесса методами теории вероятностей позволило С. О. Майзель получить ряд точных количественных соотношений достаточно полно описывающих особенность зрительного акта в колбочках [11, 12]. Так, удалось показать, что «поведение» сетчатки при мелькани-

шем свете на определенной частоте, превышающей критическую частоту слития мельканий, аналогично ее реакции на непрерывный световой стимул, яркость которого вдвое меньше той яркости, которая предъявляется при мелькающем свете во время каждой вспышки света. Таким образом, теоретически был обоснован закон Тальбота.

Число же молекул фотореагентов в колбочке сетчатки, согласно подсчетам С. О. Майзель, составляет всего 5000—10000 [13].

Большой интерес для теории зрительного процесса представляет предложенный С. О. Майзель оригинальный метод определения частоты импульсов в волокнах зрительного нерва человека, без какого-либо повреждения живого глаза [14]. Весьма интересное толкование, вытекающее из физической схемы зрительного процесса, дается им также относительно биоэлектрических явлений в сетчатке [15, 16].

Развиваемая С. О. Майзель физическая теория зрительного процесса в сетчатке является плодотворным продолжением тех исследований, которые были начаты акад. П. П. Лазаревым и С. И. Вавиловым, и для нее характерны прежде всего точные количественные соотношения, связывающие характер светового раздражителя с теми ответными процессами, которые могут иметь место в нервных тканях. В этом одно из важных преимуществ этой теории, выгодно отличающее ее от зарубежных исследований (напр. Баумгардт и др.)

* * *

Большое значение для понимания механизма тех явлений, которые разыгрываются на периферии зрительного анализатора имеет исследование свойств светочувствительных веществ, находящихся в палочках и колбочках сетчатки. Наиболее хорошо изучено к настоящему времени поведение основного фотореагента сетчатки—зрительного пурпура или родопсина.

Молекула зрительного пурпура является соединением белковой основы или носителя с каротиноидом, который создает характерную окраску вещества. При активном поглощении световой энергии происходит, повидимому, разрыв химической связи между белковой основой и каротиноидом, в результате чего высвобождаются некоторые новые продукты.

Как показали исследования последних лет, выцветание родопсина под действием света происходит в две основные фазы, из которых только первая является истинно фотохимическим процессом, обязательно требующим для своего осуществления поглощения световой энергии [17]. При этом зрительный пурпур преобразуется в так называемое «зрительно желтое» — весьма неустойчивый продукт, подвергающийся дальнейшему распаду уже чисто тепловым, химическим путем. Конечным продуктом распада родопсина является так называемый ретинен, который при еще более длительном освещении преобразуется в витамин А. Этот последний может быть обнаружен в сетчатках, длительно подвергавшихся действию света.

Ряд исследований подтвердил тесную связь между зрительным пур-

пуром и витамином А. Так, Тенсли [18] обнаружила, что у животных, в пище которых имелся недостаток витамина А, концентрация родопсина оказалась меньшей по сравнению с нормой. С другой стороны, наблюдения в лаборатории С. В. Кравкова [19] установили безусловную связь данного витамина со зрением человека в сумеречных условиях, т. е. в условиях слабого освещения окружающих предметов, когда в основном функционирует палочковая система сетчатки.

Уолд [20] в 1934 г. выдвинул следующую схему распада зрительного пурпура в сетчатке (рис. 1).

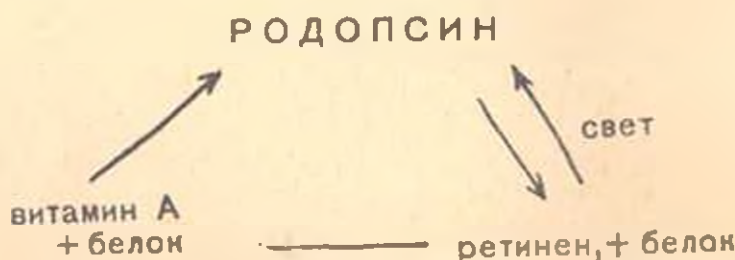


Рис. 1. Схема распада зрительного пурпура по Уолду.

Согласно этой схеме, родопсин под действием света распадается на каротеноид—ретенен и белок. Процесс носит обратимый характер и из продуктов своего фотохимического распада зрительный пурпур вновь может быть синтезирован. Глубокая связь родопсина с деятельностью зрительного анализатора обнаружилась лишь тогда, когда впервые был изучен абсорбционный спектр этого вещества, т. е. способность пигмента

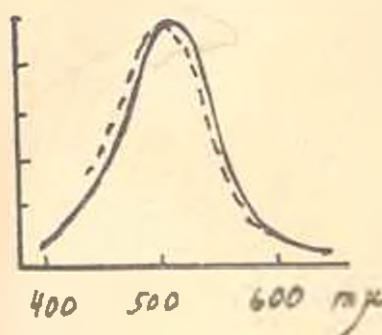


Рис. 2. Кривая относительной яркости спектра (сплошная линия) и кривая поглощения (пунктирная линия) в зрительном пурпуре.

неодинаково поглощать различные лучи спектра. Результаты таких исследований показали, что абсорбционный спектр поглощения родопсина полностью совпадал с кривой относительной видимости различных лучей в условиях сумеречного зрения, т. е. при функционировании палочковой системы (рис. 2).

Таким образом, в тех участках спектра, в которых наблюдается максимальная абсорбция световой энергии фотопигментом, а следовательно, и максимальный его распад, максимальной оказывается и световая чувствительность, определенная на основе субъективных данных.

Зрительный пурпур, или родопсин, является основным фотопигментом, глубоко связанным с возникновением зрительного акта, найденным почти во всех сетчатках позвоночных и у некоторых беспозвоночных жи-

потных. Найден он также и в сетчатке человеческого глаза. В сетчатках же пресноводных рыб обнаружена разновидность пурпура — так называемый порфиросин, обладающий несколько иным спектром поглощения световой энергии. В отличие от родопсина, имеющего максимум поглощения при длине волны $\lambda = 500$ м μ , максимум порфиросина сдвинут в сторону длинных волн и приходится на $\lambda = 522$ м μ .

В результате фотохимического распада порфиросина обнаруживается новое вещество, аналогичное ретинену, названное ретиненом, спектральная характеристика которого также сдвинута (рис. 3) к длинным волнам. И, наконец, в результате полного обесцвечивания в таких сетчатках получается вещество, схожее с витамином А, названное витамином А₂. Таким образом, оказалось, что фотохимическое поведение порфиросина — пигмента пресноводных рыб, аналогично родопсину, однако, абсорбционный спектр каждого из продуктов, участвующих в цикле, сдвинут в сторону длинных волн на 20—30 м μ (рис. 3).



Рис. 3. Родопсиновая и порфиросиновая системы.

При рассмотрении спектральной чувствительности зрительного процесса (как говорят кривых видности) и соответствующих абсорбционных спектров фотопигментов необходимо, с одной стороны, учитывать роль и влияние светового режима, в котором находится животное, а с другой, принять во внимание механизм тех процессов, которые начинаются в сетчатке. На эти две важнейшие стороны дела впервые указал в своих работах акад. С. И. Вавилов [21].

В настоящее время биохимический цикл распада и восстановления зрительного пурпура весьма детализирован и конкретизирован. Более точные и совершенные спектрофотометрические измерения показывают, что родопсин обладает не одним, как думали раньше, а тремя максимумами поглощения световой энергии: α — максимумом в области 500 м μ , β — максимумом в области 350 м μ и, наконец, γ — максимумом в ультрафиолетовой области при 278 м μ . При этом считается, что α и β — максимумы обязаны своим происхождением каротеноидной части молекулы родопсина, а γ — максимум — белковой основе (рис. 4).

определенной обработке. В этом отношении мы встречаемся с некоторым сходством между начальными процессами зрительной рецепции и теми явлениями, которыми начинается фотографический процесс. И в том и в другом случае первичное действие света приводит к образованию своеобразного «скрытого изображения», которое может «проявляться» лишь в результате последующей темновой реакции.

На рис. 5 показано современное состояние науки в изучении процесса распада и восстановления зрительного пурпура. Аналогичная схема может быть записана и для порфиросина.

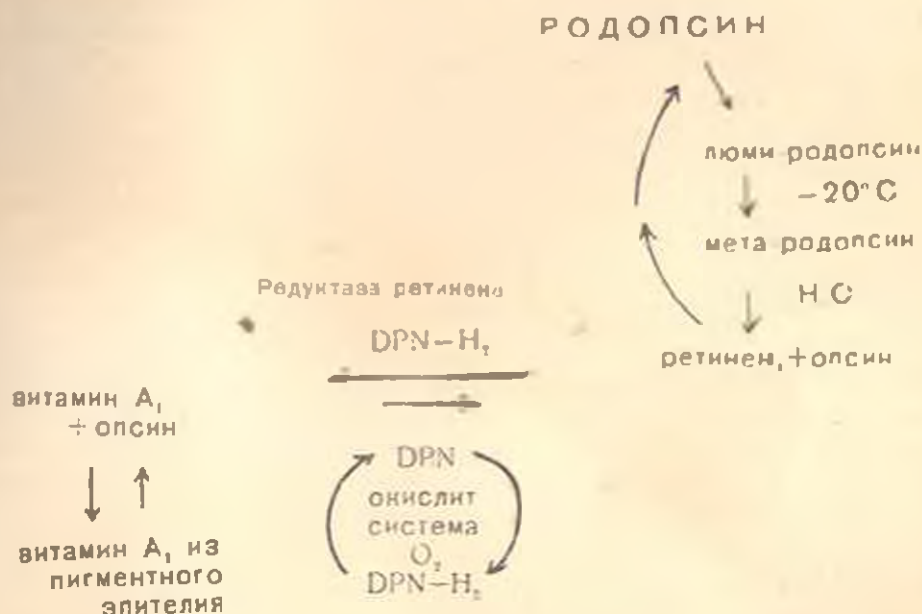


Рис. 5. Современная схема процессов в зрительном пурпуре

В описанных выше фотохимических исследованиях, в частности в работах Уолда, имеются некоторые существенные недостатки принципиального порядка. Во-первых, как мы видим, отсутствуют данные о физиологической роли тех или других компонентов распада светочувствительного вещества. Не указывается, какой из продуктов распада зрительного пурпура является раздражающим фактором для волокон зрительного нерва. А ведь для нас ясно, что распад основного фотореагента — зрительного пурпура — можно рассматривать лишь как процесс, направленный на «образование нервного импульса» в периферическом отделе зрительного анализатора. Достаточно вспомнить по этому поводу слова И. П. Павлова о том, что «в периферических аппаратах дифференциальных проводников мы имеем постоянные превращения разных видов энергии в раздражительный процесс» [33]. Из работ же Уолда создается впечатление, что изучение фотохимических свойств родопсина было самоцелью агтора без конкретной связи с началом зрительной рецепции.

Другим, не менее важным обстоятельством, снижающим значимость

этих биохимических работ, является то, что во-первых, они выполнены, как правило, в условиях *in vivo* а, во-вторых, в них абсолютно не указаны возможные пути вмешательства нервной системы в данные биологически важные явления.

А между тем опыт показывает, что, повидимому, и эти процессы, связанные с реакциями в зрительном пурпуре, находятся под регулирующим контролем нервной системы. В этом отношении безусловный интерес представляют данные, полученные недавно Л. И. Мкртычевой [24].

У партии лягушек производилась односторонняя перерезка головной ветви симпатического нерва, волокна которого иннервируют сетчатку. Спустя некоторое время (21 день) зрительный пурпур экстрагировался раздельно из сетчаток нормальных и десимпатизированных глаз. Спектры поглощения измерялись на объективной фотоэлектрической установке. В этих опытах оказалось, что количество родопсина, регенерировавшего в нормальных и десимпатизированных сетчатках, было различно и это различие намного превышало обычную разницу в количестве родопсина правых и левых глаз нормального животного. Эти данные с несомненностью указывают на определенную роль нервной системы в процессах образования зрительного пурпура. И, наконец, в работах Уолда и других англо-американских биохимиков мы не встречаем каких-либо указаний по поводу весьма вероятной регуляции фотохимических процессов в сетчатке глаза. В одной из наших работ [25] мы указывали, что регуляция первичных фотохимических явлений в сетчатке является обязательным процессом, имеющим важное биологическое значение для нормальной и бесперебойной деятельности периферического отдела анализатора в самых различных условиях светового возбуждения. Там же было указано на возможный механизм подобного регуляторного процесса.

Выдающийся советский биофизик акад. П. П. Лазарев при исследовании зрительного пурпура, в противоположность Уолду, стал с самого же начала на путь количественного физико-математического анализа [4, 5, 26, 27]. Основное и важное предположение, сделанное П. П. Лазаревым, состояло в том, что ионизированные продукты распада родопсина являются теми факторами, которые раздражают окончания зрительного нерва. Первая половина этого предположения, т. е. образование ионизированных продуктов при фотохимическом выцветании пурпура, была доказана в опытах П. П. Лазарева, Гамбурцева, Беликова и Ахматова. Они установили, что электропроводность раствора родопсина увеличивается на свету по закону

$$\sigma = a - b e^{-dt},$$

где σ — электропроводность зрительного пурпура,

t — время освещения,

a , b и d — константы.

Увеличение электропроводности свидетельствует об образовании в данной системе свободных ионов в результате фотохимического процесса. Вторая же половина основной гипотезы — относительно раздражающего

влияния продуктов распада родопсина—до сих пор еще не подверглась экспериментальной проверке.

Согласно П. П. Лазареву, фотохимическая теория зрения может быть обоснована, если учесть прежде всего две противоположно направленных реакции—распад и восстановление родопсина в сетчатке. Скорость первого процесса— V_1 выражается так:

$$V_1 = \alpha K I C,$$

где α, K —коэффициенты фотохимической реакции.

I —интенсивность света,

C —концентрация фотопигмента.

а скорость обратной реакции— V_2 будет:

$$V_2 = -\alpha_2 C'_1,$$

где C'_1 —концентрация продуктов распада родопсина.

Эти исходные соображения позволили теоретически описать самые различные явления, относящиеся к сфере работы зрительного анализатора и получить удовлетворительное соответствие с экспериментальными данными. Немалые успехи, в частности, достигнуты фотохимической теорией зрения акад. П. П. Лазарева при изучении процесса адаптации глаза, т. е. приспособления зрительного анализатора к различным условиям светового режима.

К биохимическим изменениям в сетчатке под действием света можно отнести также обнаруженный сдвиг концентрации водородных ионов. Наиболее полной и методически совершенной в этом направлении является работа Кобаковой [28]. С помощью стеклянного электрода она установила, что в сетчатке происходит кислотообразование, причем на свету констатируется сдвиг ph на 0,1—0,2 ph . В опытах *in situ* на лягушках Кобакова наблюдала многократное изменение ph сетчатки на свету и в темноте.

Большой интерес и большую значимость для понимания процессов, развертывающихся в сетчатке, играют электрические явления, возникающие при световом возбуждении. Электрические ответы, констатируемые в

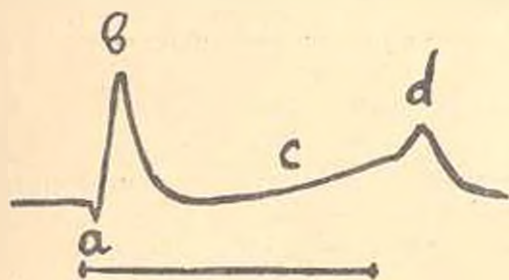


Рис. 6. Электроретинограмма позвоночного животного.

сетчатках различных позвоночных животных, оказались весьма сходными между собой—состоящие из 4-х основных колебаний а, б, в и д (рис. 6). Электрический ответ сетчатки (или электроретинограмма) оказался тесно связанным, с одной стороны, с характером физического

возбудителя, т. е. световой энергии, а с другой, с функциональным состоянием сетчатки. Эти два обстоятельства, безусловно, говорят за биоло-

гическую значимость биоэлектрического процесса в сетчатке, за его глубокую связь с физиологической функцией периферии зрительного анализатора.

Экспериментальные данные, полученные в этом направлении, указывают на то, что амплитуда тока действия сетчатки (в частности волны b) оказывается пропорциональной логарифму интенсивности светового стимула. В случае же действия на анализатор продолжительного освещения, в ретине медленно устанавливается относительно постоянная разность потенциалов, превышающая таковую в темноте. Устанавливающееся таким образом напряжение соответствует максимуму волны c. Интересно, однако, отметить, что в большинстве исследований, посвященных биоэлектрическим явлениям глаза, главное внимание сосредоточено на волнах a, b, и d, изучение медленной волны c, как правило, выпадало.

Раздражение анализатора световыми стимулами разной цветности приводит к генерации неодинаковых по величине токов действия. Для темнотдаптированного глаза максимальный электрический ответ обнаруживается при длине волны $\lambda = 510$ м μ . Распределение же величин волны b в электроретинограмме по спектру совпадает при этом с абсорбционной кривой для зрительного пурпура.

Этот результат, безусловно, свидетельствует о теснейшей связи, которая, повидимому, существует между фотохимическими реакциями в ретине и генерацией биоэлектрического процесса. Действительно, в тех участках спектра, где происходит максимальный распад светочувствительного интернала, наибольшей оказывается и электро-ретинограмма и, наоборот, слабые электроответы наблюдаются для тех лучей, а которых фотохимические реакции идут с малым «выходом».

Весьма интересна та связь, которая обнаруживается между электро-ретинограммой и последующей импульсацией в волокнах зрительного нерва. Вначале Эдриан и Меттьюз, а затем и другие, установили, что динамика импульсации оптического нерва при действии света очень близка к изменению электрического напряжения ретины. Это важное обстоятельство, ибо оно говорит о тесной связи между теми процессами, которые совершаются в сетчатке и функционированием зрительного нерва, иначе говоря между периферическим и проводниковым отделами зрительного анализатора.

Хорошо разработана картина электро-ретинограммы в ходе адаптации, т. е. при изменении функционального состояния анализатора. Так, в ходе темновой адаптации, характеризующейся нарастанием содержания зрительного пурпура в сетчатке, отмечается также и усиление электро-реакции, тогда как условия световой адаптации резко снижают амплитуду тока действия ретины. Однако между изменениями в содержании родопсина и изменениями в величине тока действия не существует простой взаимосвязи, о чем говорит параллельная регистрация того и другого на правом и левом глазе животного. В данном случае обнаруживаются достаточно сложные отношения, пока еще недостаточно хорошо изученные.

Если основные свойства электроретинограммы, ее зависимость от физического раздражителя и функционального состояния ткани, достаточно изучены [29], то вопрос о природе и механизме возникновения электрического эффекта сетчатки остается еще до сих пор не разрешенным. Ряд физиологов, работавших в области электроретинографии, предлагает рассматривать электроретинограмму как своеобразную результирующую нескольких более элементарных электрических процессов, развивающихся в различных нервных элементах сетчатки. Среди существующих представлений наибольшее распространение получила схема Гранита (рис. 7), согласно которой Э. Р. Г. позвоночного животного является

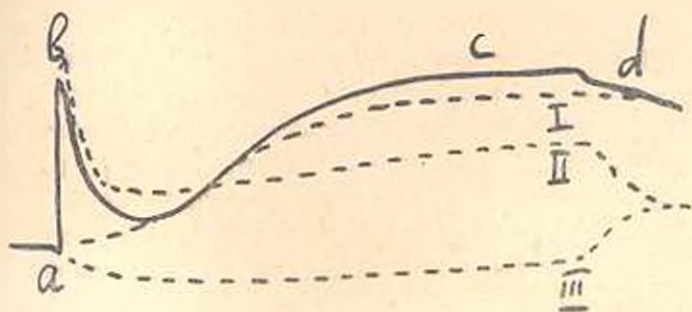


Рис. 7. Схема составления электроретинограммы по Граниту.

результатом суммации трех процессов — PI, PII и PIII, различно выраженных у различных животных и при различных функциональных состояниях [30]. Согласно Граниту, эти компоненты могут проявляться даже раздельно. Так, после обработки сетчатки хлористым калием в ткани якобы остается лишь отрицательный компонент PIII, а два остальных — исчезают.

При подробном знакомстве с этой теорией нетрудно убедиться, что она основана на неверных методологических установках ее автора — Гранита, который является последователем известного физиолога-идеалиста Шеррингтона, проповедывающего непознаваемость психики и ощущений.

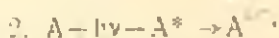
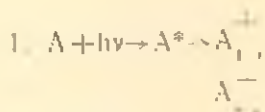
Во-первых, необходимо указать, что, согласно законам математики, электроретинограмма, как определенная несложная кривая, может быть разложена на составляющие ее компоненты бесчисленным количеством способов, каждый из которых может объяснить возникновение потенциала действия. Поэтому возникает вопрос, насколько правильно отражает суть дела концепция Гранита или, иначе говоря, реальны ли предложенные компоненты PI, PII и PIII, составляющие электроретинограмму?

Основные доказательства, которые выдвигает Гранит в подтверждение своей концепции, основываются на тех изменениях, которые отмечаются в электроретинограмме после действия ряда химических факторов. В результате таких специфических воздействий, по мнению Гранита, в сетчатке остается лишь один из трех основных компонентов. Это положение не верно. При этом забывается, что наблюдаемые изменения электриче-

ской реакции сетчатки можно понимать, как следствие вовсе не исключения того или другого компонента, вводимого Гранитом или другими, а как прямой результат нарушения нормального течения тех материальных процессов, которые разыгрываются на периферии зрительного анализатора в ответ на световое воздействие. А это, само по себе, безусловно связывается на величине и форме электроретинограммы. Поэтому основные положения, приводимые для обоснования трехкомпонентной теории Гранита, нельзя признать убедительными.

Другим существенным, принципиальным недостатком данной концепции, так же как и представлений ряда других авторов (Пипер, Эйнтховен и Джолли, Шинильберг, Лебеденский и Пеймер и др.) является то, что в них абсолютно не вскрывается физико-химическая сущность тех процессов, которые лежат в основе генерации электроретинограммы. Указанные авторы при анализе тока действия сетчатки совершенно не принимают в расчет тот накопленный к настоящему времени богатый экспериментальный материал, который посвящен материальным процессам, в первую очередь, химическим и физическим, имеющим место в сетчатке глаза. Такой подход к вопросу должен быть расценен как результат не материалистического понимания природы тех явлений, которые обуславливают начало зрительного акта.

С нашей точки зрения, для построения теории возникновения биоэлектрического процесса в сетчатке необходимо учитывать, прежде всего, те биохимические и биофизические явления, которые выявляются в ретине под действием поглощения световой энергии [31]. Мы полагаем, что действие света на периферию зрительного анализатора следует рассматривать как действие двухфазное. В первой фазе происходит своеобразный «первичный удар», который свет наносит светочувствительным элементам ткани. Практически этот «удар» состоит из процессов взаимодействия и поглощения фотонов молекулами светочувствительных веществ (зрительного пурпура в палочках и родопсина в колбочках) и перевода их в особые, энергетически выгодные состояния. Это может быть или разложение (фотолиз на ионы), или перевод некоторой доли молекул в длительно сохраняемые метастабильные состояния. И в том, и в другом случаях образующиеся продукты весьма эффективны в химическом отношении. Эти два возможных процесса можно выразить следующим образом:



где A — молекула светочувствительного вещества.

A^* — молекула, поглотившая световой квант.

$A^{\sim}$ — молекула, перешедшая в метастабильное состояние.

A_1^+ и A_2^- — молекулярные ионы.

$h\nu$ — квант света.

Далее начинается вторая фаза действия света, в течение которой образовавшиеся химические активные продукты вступают в цепь энзимохимических процессов, вовлекая в реакцию вещества, содержащиеся в светочувствительной клетке. В результате этого устанавливается новая концентрация фотореагентного материала, соответствующая новым условиям светового режима. Процессы, которые протекают в первую фазу действия света, лежат, повидимому, в основе происхождения волн a и b электроретинограммы, тогда как более медленная волна c генерируется в сетчатке во время второй фазы действия световой энергии.

С фотохимической точки зрения первая фаза соответствует переходу родопсина в нестабильный продукт — «оранжевое переходящее», тогда как вторая фаза соответствует образованию ретинена [32]. Если стать на такую точку зрения, то можно количественно выразить связь амплитуды волны c с распадом фотореагентного материала, а также логарифмическую зависимость тока действия от интенсивности раздражителя.

Мы рассмотрели, таким образом, основные данные современной науки относительно тех первичных процессов, которые разыгрываются в периферическом отделе зрительного анализатора — сетчатке глаза в ответ на составное воздействие.

Из всего сказанного можно заключить, что в этом важном разделе современного естествознания накоплен большой и разнообразный экспериментальный и теоретический материал. Исключительно большая роль в деле разработки указанных вопросов принадлежит по праву советской науке. Достаточно указать на выдающиеся работы акад. С. И. Вавилова, акад. П. П. Лазарева, проф. С. О. Майзель и др., впервые изучивших действие света на сетчатку с современных физических позиций.

Гениальные философские указания классиков марксизма-ленинизма, а также павловское учение об анализаторах организма, обеспечивают советским ученым правильный подход к сущности зрительного процесса и вооружают науку новыми методами исследования.

Полное решение указанных в настоящей статье вопросов, безусловно, является одной из самых насущных проблем современной физиологии органов чувств, ибо в этом можно усмотреть пример действительно плодотворного развития идей И. П. Павлова, указывавшего на то, что в сетчатке глаза непрерывно происходит трансформация световой энергии в нервный процесс. Эта трансформация имеет колоссальное биологическое значение, т. к. является одним из важнейших механизмов, с помощью которых внешний мир отражается в нашем сознании. В этом заключается и большая гносеологическая значимость подобных изысканий, направленных на естественно-научное обоснование положения диалектического материализма о том, что «ощущение есть превращение энергии внешнего раздражения в факт сознания» (В. И. Ленин).

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. В. И. Ленин—Материализм и эмпириокритицизм. Соч., т. XIV.
2. С. И. Вавилов—Микроструктура света, 1950.
3. Н. Ф. Фабрикант—Онтогенез и гистопатология сетчатки, 1951.
4. Н. П. Лазарев—Ионная теория возбуждения, 1923.
5. Н. П. Лазарев—Сочинения, т. II, 1950.
6. С. И. Вавилов—Флуктуации света и их измерения визуальным методом. Труды I конф. по физiol. оптике, 1936.
7. С. И. Вавилов и Г. В. Тимофеева—Визуальные измерения квантовых флуктуаций. Журнал эксперим. и теор. физики, 12, 1912.
8. С. И. Вавилов—Экспериментальные исследования световых квантовых флуктуаций визуальным методом. Успехи физич. наук, 36, 1948.
9. С. О. Майзель—Физическая световая зрительного процесса в сетчатке. Сборник материалов Всес. научно-техн. сессии по светотехнике, 1947.
10. С. О. Майзель—О числе фотонов, проникающих в светочувствительные клетки человеческого глаза. ДАН СССР, т. LXVI, 6, 1949.
11. С. О. Майзель—Яркость и цветность в свете физической теории зрительного процесса в сетчатке. Изв. АН СССР, серия техн. наук, 5, 1950.
12. С. О. Майзель—Статистика зрительного процесса при дневном зрении (и колбочках) Изв. АН СССР, сер. техн. наук, 3, 1951.
13. С. О. Майзель—Вероятное число молекул фотореактива в колбочках сетчатки. ДАН СССР, т. LXXII, 6.
14. С. О. Майзель—Частота импульсов в волокнах зрительного нерва человека. ДАН СССР, т. LXVI, 5, 1949.
15. С. О. Майзель—Электрическое поле сетчатки. ДАН СССР, т. LXXII, 4, 1950.
16. С. О. Майзель—Физическое толкование происхождения электроретинограмм. ДАН СССР, т. LXXII, 5, 1950.
17. Lythgoe—The thermal decomposition of visual purple I. *Physiol.* v 93, 24, 1938.
18. K. Tansley—Factor affecting the development and regeneration of visual purple in the mammalian retina *Proc. Roy. Soc. Ser. B.* 114, 1937.
19. С. В. Кривков—Глаз и его работа. Изд. IV, 1950.
20. Wald, G.—The photoreceptor function of the carotenoids and vitamin A. *Vitamins and hormones* VI, 195, 1943.
21. С. И. Вавилов—Глаз и солнце. Изд. АН СССР, 1950.
22. В. А. Энгельгардт—Витамины А и химизм зрения. Успехи совр. биологии, 3, 738, 1934.
23. Wald, G.—The chemistry of rod vision *Science*, V 113, 2933, 1951.
24. Л. И. Мкртычева—Некоторые данные о роли симпатической нервной системы в образовании зрительного пурпура у лягушек. ДАН СССР, т. LXXII, 5, 1950.
25. Г. Г. Демирчоглян—К биофизической теории начальных этапов зрительного процесса. Изв. АН Арм. ССР, сер. биол. и с. х. наук, 3, 1951.
26. Н. П. Лазарев—Фотохимическая теория периферического зрения. Ж. Р. Ф. Х. О., физ. отд. 45, в. 6, 1913.
27. Н. П. Лазарев—Исследования по адаптации, 1917.
28. Е. М. Исакова—Изменение рН сетчатки глаза лягушки. Физиол. журнал СССР 32, 385, 1946.
29. Г. Г. Демирчоглян—Современные представления о биоэлектрических явлениях в сетчатке. Тр. Института физiol. АН Арм. ССР, т. III, 1950.
30. R. Granit—Sensory mechanisms of the retina, 1947.
31. Г. Г. Демирчоглян—О происхождении биоэлектрических явлений в сетчатке. Труды Ин-та физиологии АН Арм. ССР, т. III, 1951.
32. Г. Г. Демирчоглян—К вопросу о взаимоотношении между электрическими и химическими процессами в сетчатке. Изв. АН Арм. ССР, сер. биол. и с. х. наук, т. IV, 6, 1951.

33. И. П. Павлов—Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Изд. АН СССР, 1949.
34. В. Лебединский и А. И. Пеймер—К вопросу о происхождении биоэлектрических явлений и сетчатке. Третье совещание по физиол. оптике, 1949.

Հ. Գ. Նեմփրոզյան

ՆԱԽՆԱԿԱՆ ՊՐՈՅԵՍՆԵՐ ՏԵՍՈՂԱԿԱՆ ԱՆԱԼԻԶԱՏՈՐՈՒՄ

Ա. Մ. Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Հոգվածում համառոտորեն բնութագրված է մամանակակից գիտության վիճակն այն նախնական պրոպոզիցիաների հարցի վերաբերյալ, որոնք կատարվում են տեսողական անալիզատորի ամենապերիֆերիկ բաժնում՝ աչքի զուցավազանի մեջ:

Տեսողական պրոցեսի սկզբնավորությունը համար մեծ նշանակություն ունեն այն տեսիլիաները, որոնք տեղի են ունենում տեսողական պուրպուրում, որը գտնվում է ցուպիկների արտաքին անդամիկներում: Տեսողական պուրպուրի մեջնությունը հանդիսանում է միացությունը սպիտակուցային մասի և կատոտենիդի կամ ռետինենի: Տեսողական պուրպուրի կազմալուծումը կատարվում է երկու ֆազերով, որոնցից տառաջինն անդամաներին պահանջում է լույսի կլանում, իսկ երկրորդը կարող է կատարվել և մթության մեջ: Պուրպուրի լրիվ կազմալուծման հետևանքով կազմվում է ռետինեն և ապա՝ գիտամին Ա:

Տեսողական պուրպուրի խոր կապն աչքի աշխատանքի հետ հայտարարվում է, երբ համադրում ենք պուրպուրի կազմից լույսի կլանման ապակտորը՝ սպեկտրի տարբեր ճառագայթների տեսանելիության կորագծի հետ, որոնք իրար համընկնում են: Եվ մեկ, և մյուս դեպքում մաքուր մամը լինում է 500 m շրջանում:

Հոգվածի մեջ համառոտորեն շարադրված են տեսողական պրոցեսի ախաղ. Գ. Գ. Լազարևի, Ս. Բ. Վալդելովի և Ա. Օ. Մալգելի կողմից զարգացվող ֆիզիկական հիմքերը:

Ս. Բ. Վալդելովի աշխատություններում սահմանված է սկզբունքային կարևորություն ունեցող այն փաստը, որ տեսողական զրոյուր կարող է ձաղել ցանցավազանի կողմից բնդամները մի քանի կվոնտ լուսական էներգիա կլանելու հետևանքով:

Հոգվածում բերված ամբողջ մատերիալը գնահատվում է սրայի բնագիտական հիմնավորում գրայիկաիկական մատերիալից մի այն դրոյի, որ թզաղաղողիցայուն արտաքին զրգաման էներգիայի փոխարկումն է գիտակցություն փոխում (Վ. Բ. Լենին):

Վերջերս Սուրյը հայտարարել է, որ պուրպուրի կերպարանափոխություններն մեջ զեր է լաղում այն ֆերմենտատիվ աղարատը, որը գտնվում է ցուպիկների արտաքին անդամիկներում:

Սուրյի աշխատանքների մեծ թերությունն այն է, որ նախ հրանք տարվել են, որպես կանոն 10 vltro պայմաններում և երկրորդ՝ որ այլ



աշխատանքներում արտադրող կերպով չեն մասնանշված ներվային արտեմի միջամտություն ուղիները տվյալ բխողական տեսակետից կարևոր երևույթները մեջ:

Ահանաբար բխողական տեսակետից, Լազարի աշխատությունները թույլ են տալիս քանակապես մոտենալ տեսողական պուրպուրում կատարվող տեսիլների ստատիստիկական:

Ճանցախազանքում զարգացող պրոցեսները հասկանալու համար մեծ հետաքրքրություն է մեծ նշանակություն են ներկայացնում այն էլեկտրական երևույթները, որոնք ծագում են յուսական զբոսի գեղարվեստ:

Ճանցախազանքի էլեկտրական ուսուցիչներն սերտորեն կապված է ֆիզիկական գրգռիչի (լույսի) և նյութածրի ֆունկցիոնալ վիճակի հետ:

Գրանիտի տարածված թևերից էլեկտրոտեսիստիկայի ծագման մասին չի կարող բավարար համարվել: Այդ թևերից էլեկտրական թևերությունն այն է, որ նա տեղեկություն է բացահայտում էլեկտրոտեսիստիկայի ֆիզիկո-քիմիական էությունը:

Կրճատ կերպով շարադրվում են հեղինակի հասկացողությունները էլեկտրոտեսիստիկայի բնության մասին: Այդ հասկացողությունների հիմքը կազմում է ֆոտոսինթեզի պրոցեսների վրա լույսի երկֆազային ներդրածությունը: