

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИКА

Н. Т. ФЕДОРОВ и В. И. ФЕДОРОВА

**ЗАВИСИМОСТЬ НАЧАЛЬНОГО ПОРОГА СВЕТООЩУЩЕНИЯ ОТ  
ИНТЕНСИВНОСТИ ПРЕДЫДУЩЕГО ОСВЕЩЕНИЯ ГЛАЗА**

(Представлено академиком С. И. Вавиловым 27 VI 1939)

При действии света на сетчатку нашего глаза в нашем зрительном приборе происходит очень сложный процесс. Прежде всего в сетчатке возникают некоторые фотохимические изменения, появляются какие-то продукты распада светочувствительной субстанции сетчатки, вызывающие импульсы в зрительном нерве. Эти импульсы, модифицируясь в той или иной степени при прохождении через синапсы, достигают зрительных центров головного мозга, вызывая то или иное зрительное ощущение. Интенсивность этого ощущения зависит от наличной чувствительности головного мозга, которая в свою очередь зависит от целого ряда факторов. Биохимия первой стадии процесса зрения в настоящее время значительно прояснилась в результате ряда работ Уолда<sup>(1)</sup> по важнейшему пигменту сетчатки—зрительному пурпуру (родопсину). Из этих работ вытекает: 1) зрительный пурпур образуется в сетчатке из витамина А; 2) на свету он распадается на две молекулы—молекулу ретинена (соответствующую тому, что раньше называли «зрительным желтым») и молекулу протеина. Одновременно с разложением зрительного пурпура мы имеем две реакции: часть молекул ретинена соединяется с образовавшимися протеиновыми молекулами, вновь образуя зрительный пурпур, другая же часть превращается в бесцветные продукты, пополняя убыль витамина А. Несмотря на сложность этой схемы оказалось, что, пользуясь ею, целый ряд явлений нашего зрения мы можем описать количественно. При этом можно сделать два наиболее вероятных предположения. Можно принять, как это делает Уолд, что обратная реакция—типа бимолекулярной или, как предполагают например Лазарев и Хашек, что эта реакция протекает по типу реакции мономолекулярной. Попытки решить, какое из этих предположений ближе к истине, на основании изучения хода темновой адаптации не могут привести к разрешению этого вопроса, так как кинетика темновой адаптации после обычного длительного предварительного засвета глаза в основном определяется скоростью новообразования светочувствительного вещества из витамина А, а не из продуктов распада родопсина [см. об этом, например у Уолда и Кларка<sup>(2)</sup>]. Нами сделана здесь попытка разрешить этот вопрос иным путем, на основании анализа экспериментальных данных Бленчарда<sup>(3)</sup> для начальной чувствительности глаза после адаптации его к различным яркостям, изменявшимся

в пределах от  $10^{-7}$  до  $10^2$  миллиламбертов, т. е. в  $10^9$  раз. Опыты Бленчарда состояли в том, что после адаптации глаза к заданной яркости, достигавшейся смотрением на большую, надлежащим образом освещенную поверхность, свет выключался и определялась пороговая яркость пятна размером в  $5^\circ$ , при которой оно было видимо сразу после выключения света. Опыты эти были сделаны как для белой, так и для красной, желтой, зеленой и синей областей спектра, выделяемых узкими фильтрами, причем оказалось, что начальный порог увеличивается с увеличением освещенности экрана для предварительной адаптации. Это увеличение при средних и высоких интенсивностях приблизительно одинаково для всех цветов и различно при малых интенсивностях.

Можно дать такую физико-химическую схему этих опытов. При действии отраженного от экрана света, интенсивность которого мы обозначим через  $I$ , в сетчатке будут образовываться раздражающие нервные окончания продукты распада светочувствительного вещества, концентрацию которых мы обозначим буквой  $x$ .

Уравнение для скорости образования этих продуктов таково:

$$\frac{dx}{dt} = k \cdot \frac{I}{h\nu} (1 - e^{-\varepsilon(X-x)}) - k_2 x^n, \quad (1)$$

где  $k$  и  $k_2$  — постоянные, начальная концентрация обозначена через  $X$ , а  $n$  равно единице или двум.

Для малых  $\varepsilon(X-x)$  из уравнения (1) мы получим:

$$\frac{dx}{dt} = k \cdot \frac{\varepsilon I}{h\nu} \cdot (X-x) - k_2 x_0^n.$$

Но так как яркость  $B = \alpha \cdot \frac{\varepsilon I}{h\nu} \cdot X$  [см. (4) стр. 76], то мы можем написать:

$$\frac{dx}{dt} = k_1 B_a (1 - x'_0) - k_2 x_0^n = k_1 B_a (1 - x'_0) - k'_2 \cdot x_0^n \dots, \quad (2)$$

где  $x'_0 = \frac{x_0}{X}$ .

Приняв, что в результате предварительной световой адаптации практически достигалось стационарное состояние и скорость нарастания  $x$  приближалась к нулю, можно написать:

$$k_1 B_a (1 - x'_0) = k'_2 x_0^n, \quad (2')$$

откуда можно найти  $x'_0$ :

$$x'_0 = \frac{k' B_a}{1 + k' B_a}, \quad (3)$$

где  $k' = \frac{k_1}{k_2}$  для  $n=1$  и  $x'_0 = \frac{1}{2} [(k'^2 B_a^2 + 4k' B_a)^{1/2} - k' B_a]$ ,  
для  $n=2$ .

Свет затем выключался и определялся порог  $B$  в первый момент после его выключения. Очевидно, что достигнутое равновесие при этом нарушится и уравнение (2) в этом случае примет такой вид:

$$-\frac{d(X-x)}{dt} = \frac{dx}{dt} = k_1 B_t (1 - x'_0 - x') - k_2 x^n - k'_3 x'_0. \quad (5) \quad (1)$$

(здесь  $x$  — концентрация вновь разложенного светом вещества). Интеграл его для  $n=1$  и начального условия  $x=0$  для  $t=0$ , взятый для

(1) Уравнение это выводится из схемы Уолда совершенно аналогично уравнению (5) статьи Н. Т. Федорова «Теория фотометрической чувствительности глаза», ДАН, XXIV, № 7 (1939).

начального малого интервала времени  $\tau$ , когда мы можем ограничиться лишь членом с первой степенью  $\tau$ , будет таков:

$$\Delta x = [k_1 B_t (1 - x'_0) - k_3 x'_0] \tau; \quad (7)$$

отсюда, приняв, что при пороговом ощущении  $\Delta x$  равно некоторой постоянной  $A$ , величина которой зависит от чувствительности мозга, мы получим, что начальный порог  $B_t$  будет равен:

$$B_t = \frac{A}{\tau} + k_3 x'_0 = k \frac{b + x'_0}{1 - x'_0} \quad (8)$$

[формулу (7) можно получить иначе; из уравнения (5) следует, что для начального момента времени  $t=0$ ;  $\left(\frac{dx}{dt}\right)_{t=0} = k_1 B_t (1 - x'_0) - k_3 x'_0$ , откуда для весьма малого начального промежутка времени  $\tau$  и вытекает формула (7)].

Подставив  $x'_0$  из уравнения (3), получим:

$$B_t = \alpha + \beta B_a, \quad (9)$$

где  $\alpha$  и  $\beta$  — постоянные.

Итак, в случае мономолекулярности обратной реакции начальный порог есть линейная функция интенсивности света, к которому глаз был адаптирован перед этим.

Интегрирование уравнения (5) для случая  $n=2$  и для малого  $t$  приводит к такому же выражению для  $\Delta x$ :

$$\Delta x = [k_1 B_t (1 - x'_0) - k_3 x'_0] \tau. \quad (7')$$

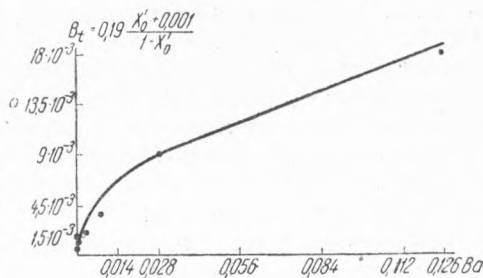
Положив, что для порога  $\Delta x$  равно постоянной величине  $A'$ , получим, аналогично уравнению (8):

$$B_t = \frac{A' + k_3 x'_0}{k_1 (1 - x'_0)} = k' \frac{b + x'_0}{1 - x'_0}. \quad (9)$$

Подставив  $x'_0$ , получим окончательно:

$$B_t = k' \frac{b + \frac{1}{2} [(k^2 B_a^2 + 4k B_a)^{1/2} - k B_a]}{1 - \frac{1}{2} [(k^2 B_a^2 + 4k B_a)^{1/2} - k B_a]}. \quad (10)$$

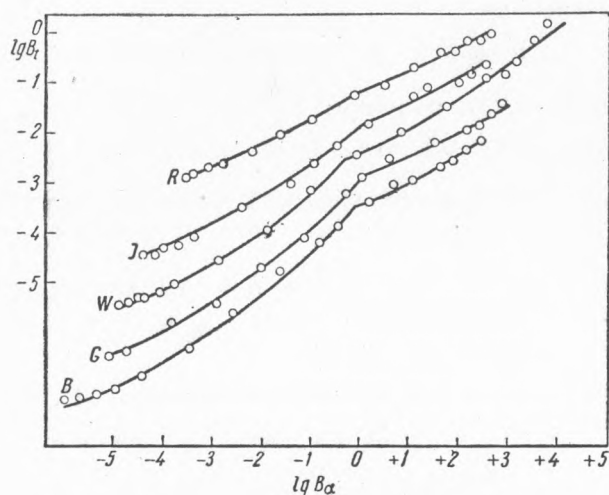
Уравнения (8) и (12) дают нам доступную опытной проверке связь между начальным порогом  $B_t$  и яркостью света  $B_a$ , к которому глаз был адаптирован перед этим. Для сравнения формул (9) и (12) с опытными данными Бленчарда в эти данные нужно внести две поправки для того, чтобы получить освещенности на сетчатке, так как, разумеется, лишь эти освещенности определяют кинетику вызванного ими фотохимического процесса. Первая поправка на площадь зрачка (опыты Бленчарда сделаны с естественным зрачком) может быть сделана весьма просто, так как Бленчардом был измерен диаметр зрачка его глаза при изменении яркости в очень широких пределах и приведены полученные данные. Вторая поправка, учитывающая неодинаковую эффективность лучей, падающих на различном расстоянии от центра зрачка (эффект Стайлса и Крауфорда),



Фиг. 1

была сделана следующим образом<sup>(1)</sup>. Стайлс и Крауфорд приводят лишь графики для трех лиц, дающие зависимость логарифма этой поправки ( $\log E$ ) от площади зрачка. Зависимость эта оказалась линейной, причем наклоны прямых для трех лиц оказались практически совпадающими, что дало нам возможность определить  $\log E$  для нужных нам площадей зрачка по такой «средней прямой». Общая поправка следовательно выразилась произведением площади зрачка на  $E$ .

В табл. 1 приведены вычисленные на основании данных этих авторов для различных площадей зрачка значения  $\log E$  поправок, которые необходимо вводить всегда вместе с поправкой на площадь зрачка при определении освещенности на сетчатке (при центральной фиксации).



Фиг. 2. Цифры по оси ординат относятся к кривой R. Каждая следующая сдвинута вниз на 0.5 логарифмической единицы по отношению к предыдущей

Таблица 1

| Площадь зрачка (в мм <sup>2</sup> ) | $\log E$      |
|-------------------------------------|---------------|
| 43.0                                | $\bar{1}.740$ |
| 42.9                                | $\bar{1}.742$ |
| 42.8                                | $\bar{1}.743$ |
| 42.7                                | $\bar{1}.744$ |
| 42.2                                | $\bar{1}.748$ |
| 41.3                                | $\bar{1}.752$ |
| 40.2                                | $\bar{1}.760$ |
| 38.3                                | $\bar{1}.772$ |
| 34.8                                | $\bar{1}.792$ |
| 28.0                                | $\bar{1}.836$ |
| 16.9                                | $\bar{1}.904$ |
| 11.3                                | $\bar{1}.940$ |
| 6.8                                 | $\bar{1}.966$ |
| 4.1                                 | $\bar{1}.983$ |
| 3.2                                 | $\bar{1}.988$ |

Так как определение порога производится в момент выключения освещения экрана, то для  $B_i$  нужно брать те же поправки, что и для  $B_a$ . Результаты всех этих пересчетов изображены на фиг. 1 и 2 точками и кружками, а сплошной линией изображены результаты вычислений по формуле (13). Из фиг. 1 и 2 очевидно: 1) что  $n = 1$ , при котором связь между  $B_i$  и  $B_a$ , как видно из формулы (9), линейная, опыту не удовлетворяет; 2) что  $n = 2$  дает хорошее согласие теории с опытом в интервале изменения  $B_a$  в  $10^8$  раз; 3) что все кривые распадаются на две ветви, соответствующие палочковой и колбочковой областям. Но так как в опытах Бленчарда поле зрения было значительно более fovea centralis, то повторение этой работы отдельно для фовеального (с полем не более  $1.4^\circ$ ) и периферического зрения с обязательным применением искусственного зрачка является очень своевременным и желательным.

В заключение мы должны указать, что опыты Бленчарда с фотохимической точки зрения иным путем пробовал обрабатывать З. Хехт, который пришел к выводу, что уравнение (1) следует писать так:

$$\frac{dx}{dt} = k_1 B_a (1 - x)^2 - k_2 x^2.$$

<sup>(1)</sup> Стайлс и Крауфорд приводят таблицу поправок для разных значений яркости экрана, однако пользоваться ею нельзя, так как в основе ее лежат данные для площади зрачка Pubca.

Вывод этот получился у него в результате неправильного допущения, что скорость  $\frac{dx}{dt}$  в первый момент после окончания световой адаптации при действии пороговой яркости  $B_t$  выражается уравнением

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_{t=0} = k_1 B_t (1 - x_0)^n,$$

[ср. уравнение (7) нашей статьи], а также тем, что им внесена какая-то иная, чем у нас, поправка на эффект Стайльса и Крауфорда, которую с данными этих авторов мы связать не могли.

Лаборатория физиологической оптики  
Всесоюзного института экспериментальной медицины  
им. А. М. Горького

Поступило  
29 VI 1939

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> G. Wald, J. Gen. Physiol., **21** (1938). <sup>2</sup> G. Wald a. A. Clark, J. Gen. Physiol., **21**, 93 (1937). <sup>3</sup> J. Blanchard, Phys. Rev. Ser. 2, **11**, 81 (1918).  
<sup>4</sup> Н. Т и В. И. Федоровы, ДАН, XXII, № 71 (1939). <sup>5</sup> W. S. Stiles a. B. H. Crawford, Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, **112**, 428 (1933). <sup>6</sup> S. Hecht, Proc. Nat. Ac. of Sci. **23**, 227 (1937).