

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ФИЗИКА

Н. Т. ФЕДОРОВ

**ТЕОРИЯ ФОТОМЕТРИЧЕСКОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ГЛАЗА**

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

Первое точное изучение связи чувствительности глаза к различиям в интенсивности света (которую часто называют контрастной чувствительностью глаза и которую мы называем фотометрической чувствительностью, определяя ее как величину, обратную  $\frac{\Delta I}{I}$ ) с интенсивностью  $I$  было проделано еще в 1865 г. немецким физиологом Аубертом<sup>(1)</sup>. Через 25 лет Кёниг и Бродхун<sup>(2)</sup> измерили это отношение для более широкого ряда интенсивностей как для белого, так и для шести монохроматических участков спектра. Через 28 лет после них аналогичное исследование было проделано Бленчардом<sup>(3)</sup> затем Холлэдеем<sup>(3)</sup>, Лоуреем<sup>(4)</sup>, Хаустеном<sup>(5)</sup> и наконец Я. Штейнгардтом<sup>(6)</sup> и Э. Хехтом, Дж. Пескиным и М. Пэт<sup>(7)</sup>.

Не останавливаясь в отдельности на этих работах (обзор их можно найти в книге Э. Хехта «La base chimique et structurale de la vision», Paris, 1938), укажем лишь, что все они дают совершенно определенную и характерную зависимость  $\frac{\Delta I}{I}$  от логарифма  $I$ , приводимую во всех курсах оптики и физиологии, отличаясь между собой лишь в деталях (наличием или отсутствием подъема  $\frac{\Delta I}{I}$  при больших яркостях, величиной поля зрения, условиями адаптации и т. п.).

Первая попытка истолковать установленные Кёнигом и Бродхуном факты принадлежит Гельмгольцу<sup>(8)</sup>, который, исходя из закона Вебера—Фехнера  $\frac{\Delta I}{I + \beta} = \Delta E$ , связывающего раздражитель  $I$  с ощущением  $E$ , поставил себе задачей найти, как нужно изменить этот закон, чтобы правильно описывать данные, полученные Кёнигом и Бродхуном. Как известно, он пришел к выводу, что необходимо принять, что величина  $\beta$ , названная Фехнером «собственным светом сетчатки», имеет различную величину для различных элементов сетчатки. В этом случае закон Вебера—Фехнера примет такой вид:

$$dE = dI \int_0^{\alpha} \frac{\varphi d\alpha}{I + \alpha}, \quad (1)$$

где  $\varphi d\alpha$ —площадь элементов сетчатки, для которых «собственный свет» имеет значение от  $\alpha$  до  $\alpha + d\alpha$ , а интеграл берется для всей площади сетчатки,

«собственный свет» изменяется от 0 до  $\alpha$ . Изображая правильно ход функции  $\frac{\Delta I}{I}$ , формула (1) является однако лишь формально математическим описанием результатов каких-то процессов раздражения, которых теория Гельмгольца не касается. Первым, кто пробовал подойти ближе к промежуточному между раздражителем и ощущением звену—раздражению, был П. П. Лазарев<sup>(9,10)</sup>. Мы придерживаемся гипотезы Кобба<sup>(11)</sup>, который принял, что для получения едва заметной разницы яркостей необходимо, чтобы было разложено некоторое постоянное количество светочувствительного вещества. Эта гипотеза была развита далее Хехтом<sup>(12)</sup>, который, однако, затем оставил ее, так как не смог сочетать с нею имеющийся опытный материал и заменил гипотезой<sup>(13)</sup>, по которой для получения едва заметной разницы яркости необходимо, чтобы начальная скорость разложения светочувствительного вещества при переходе от силы света  $I$  к силе света  $I + \Delta I$  была постоянной, не зависящей от силы света  $I$  величиной.

Применение этой последней теории к опытным данным для человеческого глаза дало хорошие результаты при очень мало вероятном как с фотохимической, так и биохимической точки зрения, условии что скорость первичной фотохимической реакции в светочувствительном веществе сетчатки пропорциональна квадрату наличной концентрации этого вещества. Кроме того эта теория не позволяет объяснить результаты новейшей экспериментальной работы Грэма и Кемба, которые получили совершенно определенную зависимость от длительности предъявления  $\Delta I$ , изменявшейся в их опытах в пределах от 0.002 до 0.5 секунды, в то время как по теории Хехта  $\frac{\Delta I}{I}$  от времени предъявления  $\Delta I$  зависеть не должно. Теория, развитая нами и принимающая а) гипотезу Кобба, б) мономолекулярность прямой фотохимической реакции, в) бимолекулярность обратной реакции и д) зрительный цикл, аналогичный схеме Уолда, позволяет количественно истолковать весь имеющийся в настоящее время опытный материал, включая и новые, полученные в нашей лаборатории, опытные данные Плахова, для полей размером около  $1.20'$ . Теория эта сводится к следующему.

При действии на сетчатку света  $I$  скорость образования  $\frac{dx}{dt}$  раздражающего нервные окончания вещества будет:

$$\frac{dx}{dt} = k \frac{I}{h\nu} (1 - e^{-\varepsilon(X-x)}) - k_2 x^2 \quad (3)$$

Для колбочек, в которых концентрация светочувствительного вещества должна быть в тысячи раз меньше, чем в палочках, второй член разложения  $e^{-\varepsilon(X-x)}$  в ряд по степеням  $\varepsilon(X-x)$  будет весьма малой величиной и мы можем поэтому переписать уравнение (1) так:

$$\frac{dx}{dt} = k_1 I (X-x) - k_2 x^2 \quad (3')$$

Что же касается палочек, то, по Уолду, для них в максимуме поглощения (около  $500 m\mu$ )  $\varepsilon(X-x)$  равно приблизительно 0.12, что дает при отбрасывании членов с  $\varepsilon(X-x)$  в степени, выше первой, ошибку порядка 5% для  $500 m\mu$  и меньше 5% для всех других длин волн. Такого же порядка эта величина и по другим авторам.

Так как в настоящем и следующем нашем сообщении мы ограничиваемся лишь областью колбочкового зрения, то замена уравнения (3) уравнением (3') заведомо приводит к исчезающе малым ошибкам.

<sup>(1)</sup> Бимолекулярность обратной реакции вытекает из результатов работы Н. Т. и В. И. Федоровых, помещенной на стр. 691.

Решение уравнения (3') для стационарного состояния ( $t = \infty$ ) дает нам:

$$x_0 = \frac{2X}{1 + \beta}, \quad (4)$$

где  $\beta = \sqrt{1 + \frac{4b}{B_0}}$ ;  $b = \frac{k_2 X^2 a}{k_1}$ , а яркость  $B_0 = \alpha \frac{\varepsilon I}{h\nu} X$  или, что то же,

$$x_0 = \frac{X}{2} [(b_1^2 B^2 + 4b_1 B)^{1/2} - b_1 B], \quad (4')$$

где  $b_1 = \frac{X}{b}$  (1).

Пусть после достижения стационарного состояния мы на короткое время увеличиваем силу света одной половины поля зрения на величину  $\Delta I$ , соответствующую едва заметному приросту яркости. Скорость уменьшения запаса светочувствительного вещества в этом случае будет определяться разностью между скоростью прямой фотохимической реакции, пропорциональной пороговой силе света  $\Delta I$  и наличному количеству светочувствительного вещества, и скоростью обратной бимолекулярной реакции, а также скоростью пополнения запаса светочувствительного вещества, которую мы полагаем пропорциональной разности между максимальным количеством светочувствительного вещества  $X$  и наличным его количеством  $x' = X - x_0$ , т. е. пропорциональной величине  $x_0$ . Выражая это алгебраически, мы получим:

$$-\frac{d(X-x)}{dt} = \frac{dx}{dt} = k_1 \Delta I (X - x_0 - x) - k_2 x^2 + k_3 x_0. \quad (5)$$

Интеграл этого уравнения, взятый для начального, малого интервала времени  $\tau$  будет равен:

$$\Delta x = \tau [k_1 \Delta I (X - x_0) - k_3 x_0]. \quad (5')$$

Полагая, что для получения едва заметной разницы в яркости  $\Delta x$  должно равняться некоторой постоянной величине  $\alpha'$ , мы получим отсюда:

$$k_1 \Delta I (X - x_0) = \frac{\alpha'}{\tau} + k_3 x_0. \quad (6)$$

Деля почленно уравнение (6) на уравнение для стационарного состояния  $k_1 I (X - x) = k_2 x^2$ , получим

$$\frac{\Delta I}{I} = \frac{\alpha'}{\tau k_2 x_0^2} + \frac{k_3}{k_2 x_0} = \frac{\alpha}{\tau x_0'^2} + \frac{\beta}{x_0'}, \quad \text{где } x_0' = \frac{x_0}{X} \quad (7)$$

Подставляя вместо  $x_0$  его значения из уравнения (4) для разных  $B$ , мы получим искомое выражение  $\frac{\Delta I}{I}$  в функции  $I$  или  $B$ .

В тех же случаях, когда  $\Delta I$  предъявлялось не в течение короткого промежутка времени  $\tau$ , но длительно (в опытах Грэма и Кемба для  $\tau \geq 0,08$  секунды),  $\frac{\Delta I}{I}$  оказывается независимым от времени предъявления  $\Delta I$ , что означает, что за этот промежуток времени в сетчатке устанавливается стационарное состояние:

$$k_1 \Delta I (X - x_0 - \Delta x) = k_2 \Delta x^2 + k_3 x_0. \quad (8)$$

(1) См. статью Н. Т. и В. И. Федоровых, ДАН XXII, № 2, 76 (1939).

(2) Так как  $\frac{\Delta I}{I}$  тождественно равно  $\frac{\Delta B}{B}$ , то мы можем, очевидно, всюду заменить это отношение через  $\frac{\Delta B}{B}$ .

Из уравнений (8) и (4) получаем:

$$\frac{\Delta I}{I} - \frac{\Delta I}{I} \cdot \frac{\Delta x}{X - x_0} = \frac{\alpha_1}{x_0^2} + \frac{\beta}{x_0}. \quad (9)$$

Уравнение (9) переходит в уравнение вида (7) в том случае, если  $\frac{\Delta x}{X - x_0}$  — малая дробь, иными словами, в том случае, когда в пределах обычно применяемых яркостей прирост  $\Delta x$ , необходимый для получения едва заметной разницы в яркости двух соседних полей, мал по сравнению с количеством неразложенного вещества  $X - x_0$ . Опыт показывает, что в весьма широких пределах изменения яркости зависимость  $\frac{\Delta I}{I}$  от  $I$  определяется уравнением (9) без члена с  $\frac{\Delta x}{X - x_0}$ , т. е. уравнением

$$\frac{\Delta I}{I} = \frac{\alpha_1}{x_0^2} + \frac{\beta}{x_0}, \quad (10)$$

что указывает также на то, что величина  $\Delta x$  — действительно очень малая доля  $X$ . Далее, из нашей теории, исходящей из существования в глазу лишь двух светочувствительных веществ, одного для палочек и другого для колбочек, следует, что  $\frac{\Delta I}{I}$  при одинаковой яркости не должно зависеть от цвета, и мы увидим, что опыты А. Г. Плахова действительно подтверждают эту независимость  $\frac{\Delta I}{I}$  от цвета при изменении  $I$  в 55 000 раз, что служит еще одним экспериментальным подтверждением результатов нашей с В. И. Федоровой работы о числе светочувствительных веществ в сетчатке.

Поступило  
29 VI 1939

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> H. Aubert, *Physiol. der Netzhaut*, Breslau S. 394 (1865). <sup>2</sup> A. Koenig u. E. Brodhun, *Sitzber. d. Akad. d. Wiss.*, S. 917 (1888); S. 641 (1889). <sup>3</sup> J. Blanford, *Phys. Rev.*, **11**, 81 (1918). <sup>4</sup> E. M. Lowry, *J. O. S. A.* **21**, 132 (1931). <sup>5</sup> R. A. Houston, *Rep. of a Joint Discussion on Vision*, *Phys. Soc. of London*, Cambridge, 167 (1932). <sup>6</sup> J. Steinhardt, *J. Gen. Physiol.*, **20**, 185 (1936). <sup>7</sup> S. Hecht, J. Peskin a. M. Patt, *Jour. Gen. Physiol.*, **22**, 7 (1938). <sup>8</sup> H. Helmholtz, *Handbuch der physiol. Optik*, 2 A. 409 (1896); *Wissenschaft. Abh.*, III, 392 (1892). <sup>9</sup> П. П. Лазарев, *Ионная теория возбуждения* (1923). <sup>10</sup> P. Lasareff, *Bull. de l'Ac. des Sci. (Petrograd)*, 883 (1915); П. Лазарев, *Арх. физ. наук*, I, стр. 58 (1918). <sup>11</sup> P. W. Cobb, *J. Exper. Psychol.*, **1**, 540 (1916). <sup>12</sup> S. Hecht, *J. Gen. Physiol.*, **7**, 235 (1924). <sup>13</sup> S. Hecht, *J. Gen. Physiol.*, **18**, 767 (1935). <sup>14</sup> C. H. Graham a. E. H. Kemp, *J. Gen. Physiol.*, **21**, 635 (1938).