

БИОФИЗИКА

С. О. МАЙЗЕЛЬ

**ФИЗИЧЕСКОЕ ТОЛКОВАНИЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ  
ЭЛЕКТРОРЕТИНОГРАММ**

(Представлено академиком С. И. Вавиловым 6 IV 1950)

Объяснение основной формы электроретинограммы (эрг) сетчатки человека и животных до настоящего времени опирается на предположения о существовании нескольких процессов в нервных клетках. При этом различные авторы не сходятся друг с другом не только в отнесении отдельных фаз эрг на счет тех или иных произвольно придуманных процессов, но даже не согласны в установлении числа этих процессов. Возможные, чисто физические причины, обусловливающие форму эрг, повидимому, никем не учитываются.

Изложенная ранее вкратце<sup>(1)</sup> теория происхождения и свойств электрического поля сетчатки позволяет дать качественно объяснение главных особенностей (волн *a*, *b*, *c*, *d*) нормальной эрг без привлечения произвольных и спорных нервных процессов. Пусть первоначально глаз находится в состоянии полной темновой адаптации. Это означает, что как в колбочках, так и в палочках число молекул фотопротеинов достигло своей максимальной величины ( $N_{ok}$  — для колбочек и  $N_{on}$  — для палочек). При внезапном, в течение очень малого промежутка времени  $\tau$ , нарастании яркости от нуля до некоторой величины *B* наступает диссоциация молекул фотопротеина в количествах:  $H_k = -a_k n_{ek} N_{ok} \tau$  — для колбочек и  $H_n = a_n n_{en} N_{on} \tau$  — для палочек. Здесь  $a_k$  и  $a_n$  — вероятности встречи одного фотона с одной молекулой фотопротеина соответственно в колбочках и в палочках,  $n_{ek}$  и  $n_{en}$  — числа действующих фотонов при яркости *B* для колбочек и палочек (при одной и той же яркости  $n_{ek}$  и  $n_{en}$ , вообще говоря, не равны друг другу).

В результате диссоциации молекул фотопротеина в каждой клетке возникают отрицательные и положительные ионы. Первые начинают под действием электрического поля сетчатки свое движение по направлению к первому синапсу. Вторые вследствие притяжения их к объемному отрицательному заряду в эпителии и в части сетчатки приближаются к оболочке внешних членников клеток. Таким образом, в подвергающихся действию света клетках образуется положительный заряд, связывающий часть ионов объемного заряда, в результате чего разность потенциалов между эпителем и внутренней поверхностью сетчатки слегка уменьшается. Это уменьшение очень незначительно, так как вследствие приближения части ионов объемного заряда к внешним членникам клеток парциальное давление их снижается и из капилляров в эпителий немедленно начинают проникать новые отрицательные ионы, восполняющие заряд до первоначальной величины.

Между тем притянутые положительными ионами в клетках отрицательные ионы эпителия проникают сквозь оболочки клеток внутрь их и нейтрализуют положительные ионы, образуя частично вновь молекулы фотопротеинов, частично — нейтральные молекулы второго рода. Хотя продолжающие проникать в клетки фононы обусловливают новые диссоциации молекул фотопротеинов, все же общее число положительных ионов в клетках быстро убывает по сравнению с начальным их числом, вследствие образования неустойчивых молекул второго рода и уменьшения числа молекул фотопротеина, подвергающихся распаду. Поэтому часть первоначально связанных ионов эпителиального заряда

освобождается, количество ионов становится в объемном заряде больше, и разность потенциалов сетчатки возрастает против нормальной. Не следует думать, что это возрастание сколько-нибудь продолжительно и значительно: оно составляет обычно 1—5% от нормальной для сетчатки разности потенциалов, очень скоро достигает максимума, после чего начинает устанавливаться равновесие между количествами ионов, подаваемых из капилляров и проникающих в клетки.

Объемный заряд эпителия приближается

к стационарному состоянию, что вызывает снижение разности потенциалов. Оно может происходить непрерывно или с замедлением, или даже с времененным повышением, в зависимости от соотношений скорости проникновения ионов в клетки и выделения новых ионов из капилляров.

При достаточно длительном действии света через промежуток времени порядка нескольких секунд устанавливается более или менее постоянная разность потенциалов, в которой все же могут обнаруживаться незначительные колебания в ту и другую стороны.

При внезапном выключении света процесс распада молекул фотопротеинов от поглощения фотонов немедленно прекращается. В клетках могут возникать положительные ионы только вследствие распада молекул второго рода, а следовательно, число этих ионов резко падает. В такой же мере уменьшается и число проникающих внутрь клеток отрицательных ионов. Однако подача ионов из капилляров уменьшается не мгновенно, а может продолжаться еще в прежнем темпе. Вследствие этого разность потенциалов опять немного (на долю процента) повышается, но очень быстро падает из-за уменьшения и прекращения подачи ионов из капилляров.

На рис. 1 изображены схематически все описанные стадии изменения разности потенциалов во времени, причем, для ясности графического представления хода явлений, масштабные соотношения не соблюдены и колебания разности потенциалов сильно преувеличены.

Если перенести нулевую линию потенциала вверх так, чтобы она совпала с линией темновой разности потенциалов, то сходство кривой изменения разности потенциалов с нормальной эрг получится полное. Именно такое перенесение нулевой линии производится при снятии эрг, так как для ее записи используется усиительная система переменного тока, не пропускающая постоянной составляющей разности потенциалов и усиливающая только переменную составляющую.

На рис. 1 обозначены все „волны“ эрг обычно принятыми буквами. Наиболее характерная волна *b* имеет в эрг обычно амплитуду порядка 100—300 мв, между тем как постоянная (темновая) составляющая соответствует в среднем 7 мв или 7000 мв. Таким обра-

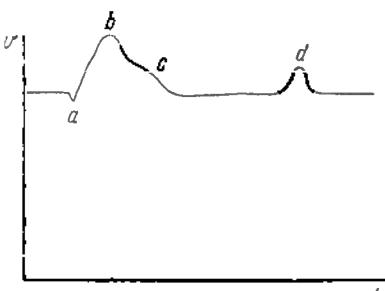


Рис. 1

зом, амплитуда волны *b* составляет всего около 1,4—4% темновой разности потенциалов. Амплитуда волн *d* и особенно *a* меньше 1% этой разности.

На многих эргах отсутствуют волны *a* и *c* порознь или вместе. Появление или отсутствие волны *a* зависит, главным образом, от скорости открытия освещдающего глаза источника. При малой продолжительности открытия волна *a* имеет шансы появиться, при несколько замедленном открытии она может отсутствовать. Большую роль при этом играет и яркость источника света, определяющая число действующих фотонов, проникающих в клетки.

К сожалению, в огромном большинстве работ, посвященных исследованию эрг, нет указаний на яркость источника света. Относительно аппаратуры, включающей освещение глаза после темновой адаптации, обыкновенно также нет никаких указаний. Между тем скорость включения, т. е. время перехода от темноты к полному освещению, а также закон, по которому происходит нарастание освещенности сетчатки, могут серьезно влиять на форму эрга, главным образом на волны *a* и *b*.

Возникающие в палочках и колбочках процессы при поглощении фотонов качественно схожи, но могут различаться количественно. Неодинаковы в них и скорости распада нейтральных молекул второго рода. Кроме того, имеется, вероятно, различие в поведении колбочек доминаторов и модуляторов (по терминологии Гранита).

При снятии эрг регистрируется среднее значение потенциала сетчатки, в котором все эти различия стираются. Вместе с тем различия процессов в разнообразных светочувствительных клетках представляют в настоящее время большое затруднение для количественной характеристики хода разности потенциалов сетчатки. Такая характеристика может стать доступной в результате дальнейших работ по развитию физической теории зрительного процесса в сетчатке.

Всесоюзный электротехнический институт  
им. В. И. Ленина

Поступило  
21 III 1950

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> С. О. Майзель, ДАН, № 4 (1950).