

БИОФИЗИКА

С. О. МАЙЗЕЛЬ

ОСНОВНЫЕ ЯВЛЕНИЯ ДИНАМИКИ ЗРИТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА
В КОЛБОЧКАХ

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

1. Пусть первоначально глаз адаптирован к темноте. Тогда в каждой колбочке находится наибольшее число N_0 молекул фотопротеина. Если внезапно на глаз начинает действовать внешняя яркость B , т. е. на каждую клетку ежесекундно в среднем падает n_e действующих фотонов, то число наличных молекул фотопротеина начинает уменьшаться, причем часть их временно переходит в неустойчивую форму. Если идеализировать дискретный статистический процесс распада молекул фотопротеина при поглощении ими фотонов и восстановления их при помощи притягиваемых из пигментного эпителия отрицательных ионов и заменить его непрерывным процессом, то за очень малый промежуток времени dt изменение наличного числа молекул фотопротеина выразится следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = -an_e N + \frac{k}{1+k} an_e N + \frac{k\beta}{1+k} (N_0 - N). \quad (1)$$

Здесь a — вероятность встречи одного проникающего в колбочку фотона с одной молекулой фотопротеина, k — отношение числа ионов восстановителя к числу ионов второго рода в объемном заряда пигментного эпителия, β — доля распадающихся в среднем в 1 сек. молекул 2-го рода. Решение дифференциального уравнения (1) дает:

$$\frac{N}{N_0} = \frac{k\beta + an_e e^{-\frac{k\beta + an_e}{1+k} t}}{k\beta + an_e}. \quad (2)$$

Это выражение соответствует по форме полученному П. П. Лазаревым⁽¹⁾ выражению для адаптационного процесса при периферическом зрении, но значения параметров в нем другие. По истечении достаточного времени 2-й член в числите обращается в нуль и

$$N = N_0 \frac{k\beta}{k\beta + an_e}. \quad (3)$$

Это выражение было получено раньше⁽²⁾. При обратном переходе от стационарного режима адаптации на яркость B к темноте ($B = 0$)

$$N = N_0 - (N_0 - N_A) e^{-\frac{k\beta}{1+k} t}. \quad (4)$$

Здесь N_A обозначает число молекул фотопротеина при стационарной адаптации к яркости B .

Формулы (2) и (4) показывают, что скорость адаптации колбочек к яркости B (n_e) и обратная — к темноте — резко различны, причем скорость адаптации к темноте значительно меньше, чем скорость адаптации к яркости. Точно так же всякий внезапный переход адаптации от низшего уровня к высшему происходит быстрее, чем обрат-

ный переход. Следует отметить, что вывод вышенаписанных соотношений не учитывает изменений входного отверстия зрачка и потому справедлив только при применении искусственного зрачка, диаметр которого не превосходит наименьшего отверстия при адаптации на наивысшую в каждом случае яркость.

Полагая $\frac{N_A}{N_0} = s$, $\frac{k\beta}{1+k} = \gamma$, можно получить из (4)

$$\frac{N}{N_0} = \frac{s}{1 - (1-s)e^{-\gamma t}}. \quad (5)$$

Это показывает ход изменения „чувствительности“ колбочек, или величины порога различения яркости, по мере адаптации к темноте.

2. Одно из характерных явлений зрительного процесса состоит в существовании так называемого латентного периода, в течение которого зрительный процесс не начинается несмотря на наличие уже воздействия света. В зависимости от внешней яркости латентный период может иметь различную величину, достигая 0,1--0,2 сек. при малых яркостях и уменьшаясь до 0,01 сек. и даже еще меньше при больших яркостях. Обычно существование латентного периода приписывается задержке в реакции нервных клеток на появляющееся внезапно раздражение.

Положения физической теории зрительного процесса дают возможность показать, что, независимо от той или иной задержки в реакции нервных клеток, чисто физические причины в соединении с принципом „все или ничего“ работы нервных клеток дают начало латентному периоду примерно того же порядка длительности, какая наблюдается в действительности. Прежде всего следует отметить, что мгновенное нарастание яркости от нуля до некоторой конечной величины вообще неосуществимо при какой угодно аппаратуре. Открытие источника яркости совершается всегда постепенно в течение некоторого промежутка времени τ , который не очень просто сделать меньше 0,01 сек. и который легко может дойти до нескольких сотых долей сек. По принципу „все или ничего“ реакция биполярной клетки может начаться только тогда, когда до первого синапса дойдет число отрицательных ионов, необходимое для создания одного импульса. Это число примерно равно 5--7. Так как первоначально глаз адаптирован к темноте, то начальное число молекул фотопротеина равно N_0 . Пусть в промежутке τ число фотонов нарастает линейно от 0 до n_e в сек. Тогда для возникновения 7 распадов молекул потребуется время:

$$t_a = \frac{7 + \frac{1}{2} a n_e \tau N_0}{a n_e N_0}. \quad (6)$$

Принимая $a = 7 \cdot 10^{-6}$, $N_0 = 5000$ (3), можно подсчитать, что, например, для $B = 3$ дмсб получится: при $\tau = 0,01$ сек. $t_a = 5,1 \cdot 10^{-2}$ сек.; при $\tau = 0,05$ сек. $t_a = 6,8 \cdot 10^{-2}$ сек.; для $B = 3000$ дмсб: при $\tau = 0,01$ сек. $t_a = 5,3 \cdot 10^{-3}$ сек.; при $\tau = 0,05$ сек. $t_a = 25 \cdot 10^{-3}$ сек.

Таким образом, ориентировочный расчет дает латентные периоды того же порядка длительности, как и обычно принимаемые. Следует отметить, что в расчете не принято во внимание время передвижения ионов от внешних членников до первого синапса. Это время может составить около 0,01 сек.

Всесоюзный электротехнический институт
им. В. И. Ленина

Поступило
21 III 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ П. П. Лазарев, Исследование по адаптации, М., 1947. ² С. О. Майзель.
ДАН, 72, № 6 (1950).