

Г. Г. ДЕМИРЧОГЛЯН и В. С. МИРЗОЯН

**К ВОПРОСУ О РАЗВИТИИ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ
РЕАКЦИИ СЕТЧАТКИ В ОНТОГЕНЕЗЕ**

(Представлено академиком К. М. Быковым 10 III 1953)

Большую роль в деле познания первичных процессов, развивающихся на периферии зрительного анализатора, т. е. в сетчатке глаза, может сыграть исследование электрических явлений, возникающих в ответ на световое раздражение. В современной электрофизиологии накоплен достаточный экспериментальный материал, свидетельствующий о тесной связи между характеристиками светового излучения и электрическим ответом сетчатки (электроретинограммы), а также глубокой зависимости электроретинограммы от функционального состояния ткани (1, 2). Однако до сих пор остается еще не выясненной как природа тех процессов, которые лежат в основе генерации электрического эффекта ретины, так и роль этого эффекта в возникновении процесса возбуждения.

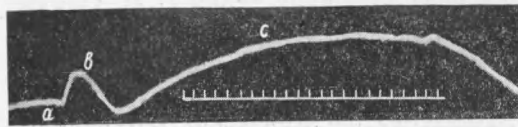
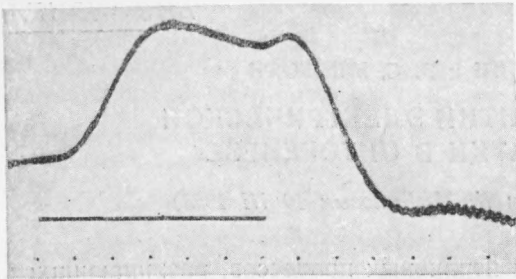
Для выяснения вопроса о происхождении электрических потенциалов сетчатки необходимо знать развитие этих процессов в онтогенезе, в процессе последовательного становления сложной нервной структуры ретины. Однако применительно к электроретинограмме таких работ почти нет. В мировой литературе имеется лишь одна работа Киллера (цит. по (2)), изучавшего, причем весьма неполно, онтогенез электрических свойств сетчатки у домашних мышей.

В данном сообщении приводятся результаты опытов по определению сроков, в которые появляются первые электрические реакции сетчатки у растущих животных.

В качестве экспериментального объекта мы выбрали кроликов. Последние весьма удобны для данных целей, ибо рождаются слепыми, с слабо развитой сетчаткой, в противоположность, например, морской свинке или цыпленку. Кроме того, у кроликов хорошо изучен онтогенез гистологической структуры ретины, что значительно облегчает решение поставленной задачи (3). По данным Шульце, у кроликов при рождении в сетчатке присутствуют и значительно дифференцированы все слои, за исключением слоя фоторецепторов — палочек и колбочек. Появление палочек Шульце наблюдал лишь на 8-й день после рождения животных (цит. по (3)). По детальным наблюдениям Н. Г. Фельдман (3), в сетчатке новорожденного кролика имеются развитые ганглиозные клетки и отсутствуют светочувствительные элементы. Формирование светочувствительных клеток — палочек и колбочек — происходит не сразу. Вначале формируются нисходящие отростки клеток, так называемые подошвы или ножки колбочек. Этот процесс происходит в первые три дня жизни. Верхушечные же отростки палочек (где содержится светочувствительное вещество — зрительный пурпур) формируются позднее. Так, в сетчатках 11-дневных кроликов можно видеть лишь малоразвитые наружные отростки светочувствительных клеток. В сетчатке 15-дневного кролика уже сформированы

все слои. На основании своих исследований Н. Г. Фельдман приходит к выводу о том, что процесс дифференциации клеточных элементов сетчатки (идуший от внутренних слоев к наружным и от центра к периферии) полностью заканчивается в течение первого месяца внеутробной жизни.

Опыты (проводившиеся нами в течение осеннего и зимнего сезонов 1951—1952 гг.) велись на кроликах, вначале под уретановым наркозом; однако в дальнейшем мы отказались от наркоза, и все эксперименты вели на бодрствующих животных. В опыты брались кролики, начиная с первого дня внеутробной жизни



а

б

в

Рис. 1. Электроретинограммы взрослых кроликов. *а*—запись на зеркальном гальванометре; нижняя линия — включение и выключение света; отметка времени — 1 сек.; *б* — запись на осциллографе (скорость движения пленки 3 см в 0,5 сек.); *в* — запись на электрокардиографе; отметка времени — 1/20 сек.

и кончая взрослыми животными. Если изучалось состояние ретины кролика, веки которого еще не раскрылись, то производилось оперативное их раскрытие. Во всех случаях употреблялись неполяризующие электроды Дюбуа-Реймонда, как не создающие собственных потенциалов, могущих влиять на характер наблюдаемой электрической реакции. В первой половине работы для регистрации электрического ответа сетчатки использовался чувствительный зеркальный гальванометр, который, как нам представлялось, наиболее пригоден для данных целей, ибо он способен обнаружить весьма слабые и, что самое главное, сколь угодно медленные колебания электрических потенциалов. В дальнейшем для изучения тех же вопросов мы использовали также шлейфный осциллограф с четырехкас-

кадным усилителем переменного тока для низких частот, а также электрокардиограф (ЭКП-4М). Использование трех различных как по своей чувствительности, так и по своим частотным свойствам приборов позволяло по ходу работы проверять их показания, сопоставляя их друг с другом.

Желая вести все исследования на ненаркотизированных животных и насколько возможно приблизиться к павловскому хроническому методу анализа жизненных явлений, мы с самого начала выработали специальный прием регистрации электроретинограммы. Кролик укреплялся на станке при фиксировании головы головодержателем. Раскрытие и неподвижность век обеспечивались векорасширителем. Роговица анестезировалась несколькими каплями дикаина, после чего отводящие электроды (в виде ватных фитильков, смоченных в физиологическом растворе) укреплялись на глазном яблоке.

На рис. 1 представлены записи электрического эффекта сетчатки взрослого кролика, произведенные при помощи зеркального гальванометра (*а*), шлейфного осциллографа с усилителем переменного тока (*б*) и электрокардиографа (*в*). Чувствительный зеркальный гальванометр, как это видно из рисунка, позволяет регистрировать лишь наиболее медленную составляющую электроретинограммы позвоночного животного,

в виде так называемой волны *c*. Относительно же быстрые компоненты электрического ответа сетчатки — волны *a* и *b* — вследствие инерционности данного прибора не выявляются.

Шлейфный осциллограф, в сочетании с усилителем переменного тока для низких частот, позволял наблюдать и регистрировать волны *a* и *b* электроретинограммы, волна же *c*, как медленное изменение разности потенциалов, не обнаруживается, так как «не пропускается» усилителем переменного тока. И, наконец, электрокардиограф, обладающий усилителем, «пропускающим» более медленные потенциалы, давал возможность обнаружить все компоненты электроретинограммы — волны *a*, *b* и *c*. Изучив электрическую реакцию, свойственную ретине взрослых животных, мы перешли к опытам на молодых кроликах, применяя те же условия освещения глаз.

В опыт брались крольчата, начиная с однодневного возраста; однако эксперименты показали, что до 7-дневного возраста ни в одном случае не удалось обнаружить электрических изменений в глазе при его освеще-

c

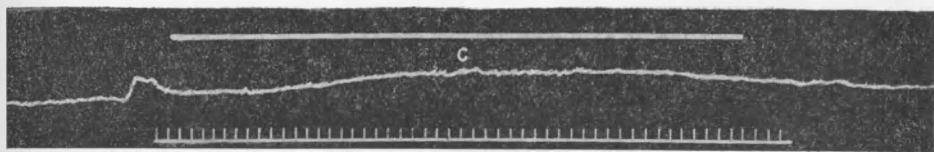


Рис. 2. Электроретинограмма 18-дневного кролика; нижняя линия — включение и выключение света

нии. Первая электрическая реакция сетчатки в виде очень слабого, едва заметного медленного колебания разности потенциалов на освещение была обнаружена у кроликов 7—10-дневного возраста при помощи зеркального гальванометра. У 15—17-дневных кроликов тот же гальванометр обнаруживал весьма интенсивную электроретинограмму, сходную с электрическим эффектом взрослых животных.

Получив на достаточном материале (свыше 30 опытов) аналогичные результаты, свидетельствующие о том, что до 7—10-дневного возраста электроретинограммы, даже при интенсивном освещении глаза, не обнаруживаются, мы перешли к выяснению того же вопроса, но используя в качестве электрорегистрационных приборов шлейфный осциллограф и электрокардиограф. Эти опыты показали, что первые электрические ответы сетчатки в виде незначительных по амплитуде колебаний потенциалов возникают у кроликов в возрасте 10—12 дней. Такой результат, несколько отличающийся от предыдущих, может быть понят, во-первых, если учесть, что данная часть опытов производилась в течение зимнего периода (тогда как первая велась в осенний период), и, во-вторых, принимая во внимание особенности использованного в данном случае усилителя переменного тока. Последний, безусловно, не был в состоянии обнаружить медленно изменяющиеся потенциалы, которые, видимо, свойственны развивающейся сетчатке. Применение электрокардиографа позволило установить, что в электроретинограммах 18—22-дневных кроликов уже присутствует и хорошо выражена волна *c* (рис. 2).

На рис. 3 представлены первые электроретинограммы растущих кроликов, зарегистрированные зеркальным гальванометром (*a*) и шлейфным осциллографом с усилителем переменного тока (*b*).

Всего к настоящему времени поставлены опыты более чем на 50 кроликах. Наши наблюдения дают основание считать, что до 7-дневного возраста электроретинограммы у кроликов не обнаруживаются. Впервые электрический эффект сетчатки появляется у кроликов 7—12-дневного

возраста в виде слабого и упрощенного колебания потенциала. Так как этот возраст совпадает с началом прозревания кроликов, то можно считать, что первый электрический ответ сетчатки возникает в тот период, когда наблюдается прозревание, или же предшествует полному открытию глаз на 1—2 дня.

Полученные результаты интересно сравнить с имеющимися данными по онтогенетическому развитию строения сетчатки кролика. Такое сравнение приводит к выводу о том, что способность периферического отдела зрительного анализатора активно реагировать на световые стимулы возникает в те возрастные периоды, когда формируются светочувствитель-

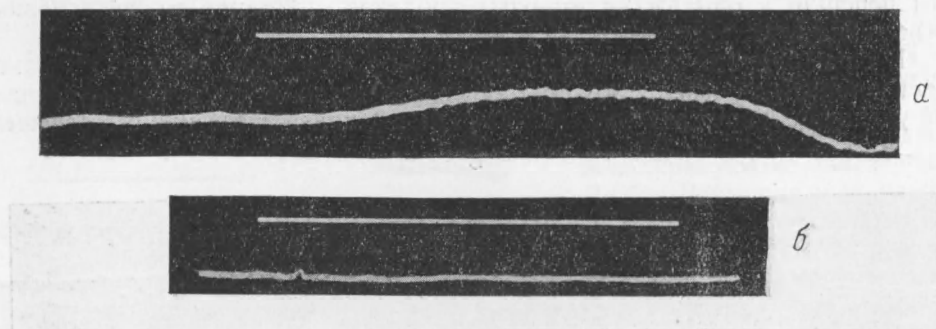


Рис. 3. Первые электроретинограммы в онтогенезе. *а* — электроретинограмма 7-дневного кролика; запись на зеркальном гальванометре; *б* — электроретинограмма 12-дневного кролика; запись на шлейфном осциллографе (верхняя линия — включение и выключение света)

ные элементы — палочки и колбочки. В более же ранние сроки, несмотря на достаточное развитие остальных слоев ретины (в частности ганглиозных), электрический эффект не обнаруживается. Нам думается, что это одно из важных обстоятельств, так как оно свидетельствует о том, что элементами, генерирующими электрические реакции, являются светочувствительные клетки.

Наши наблюдения можно также сопоставить с подобной работой К. Тенсли (4), обнаружившей, что зрительный пурпур, находящийся во внешних члениках палочек, возникает в онтогенезе вместе с появлением палочек в сетчатке.

Объединяя все эти данные, можно прийти к общему выводу о том, что способность сетчатки активно отвечать на световые стимулы, генерируя электродвижущие силы, возникает в онтогенезе вместе с появлением светочувствительных клеток и вместе с появлением основного фотореагента — зрительного пурпура.

Институт физиологии
Академии наук Арм.ССР

Поступило
4 XI 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. И. Шпильберг, Пробл. физиол. оптики, 5 1948. ² R. Granit, Sensory Mechanisms of the Retina, 1947. ³ Н. Г. Фельдман, Онтогенез и гистопатология сетчатки, 1951. ⁴ K. Tansley, Biochem. J., 30 (1936).