

611.843+535.33

СПЕКТРАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА ОТДЕЛЬНЫХ КЛЕТОК СЕТЧАТКИ ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО ГЛАЗА

Наши зрительные ощущения дают возможность различать форму предметов окружающей нас среды, яркость излучения и его цвет. Опыты со смешением излучений различного спектрального состава, явления последовательных цветных изображений, явления цветового контраста, аномалии в восприятии цвета (дальтонизм и т. д.) привели к предположению, что глаз содержит по меньшей мере три рода цветоощущающих элементов. Одновременное возбуждение этих элементов в сумме должно давать ощущение «цвета», позволяющее нам видеть мир не в «черно-белом» изображении, а во всем его богатейшем разнообразии красок, оттенков, полутонов и переходов.

В сетчатой оболочке глаза имеется два рода светочувствительных клеток, которые носят название палочек и колбочек. В наружных члениках палочек найдено фотохимически чувствительное вещество—зрительный пурпур, или родопсин. Под влиянием освещения этот пигмент разлагается, обесцвечивается и воздействует на нервные волокна, передающие возбуждение в мозговые центры. В темноте идет обратный процесс восстановления зрительного пурпура. Спектральная чувствительность палочек хорошо исследована; она имеет вид колоколообразной кривой с максимумом у ~ 507 м μ . Большая чувствительность палочек к свету позволяет глазу воспринимать излучения очень малой интенсивности, но такое «сумеречное» зрение ахроматично; палочки дают нам возможность воспринимать лишь яркостные различия. При увеличении интенсивности света весь зрительный пурпур выцветает и палочки «слепнут».

В этих условиях начинают играть роль другие светочувствительные элементы сетчатки — колбочки. Они осуществляют возможность «дневного» зрения. При этом появляется способность различать цвета.

Попытки анатомически или физиологически обнаружить различия в свойствах отдельных колбочек предпринимались уже давно. Так, например, Гранит и сотрудники (1939), применяя микроэлектроды, измеряли «токи действия» в отдельных нервных волокнах в сетчатке лягушки, при освещении монохроматическим светом. Перемещая электроды, они нашли, что в различных участках сетчатки спектральная чувствительность различна: одни участки лучше реагировали на красный цвет, другие — на зеленый, а третьи давали максимальный ответ на сине-фиолетовый. Тонкие гистологические наблюдения других авторов, наоборот, приводили к мысли о том, что в каждой колбочке заложены три разных светочувствительных пигмента.

В последней работе П. Браун и Г. Уолд¹ смогли измерить спектры поглощения непосредственно в отдельных клетках сетчатки и показать реальное существование трех родов колбочек с различными спектральными свойствами.

Измерения проводились на сетчатке, взятой из человеческого глаза, хранившегося в темноте и холоде. Кусочек сетчатки вместе с фовеальной областью *) крепился в микрокювете, наполненной раствором 55% глицерина в растворе NaCl (0,9%). Кювета

*) Участок наиболее ясного видения связан с так называемым желтым пятном сетчатки (*macula lutea*). Углубление в нем, или центральная ямка, называется *fovea centralis*. В этом месте почти нет палочек, оно заполнено почти сплошь колбочками.

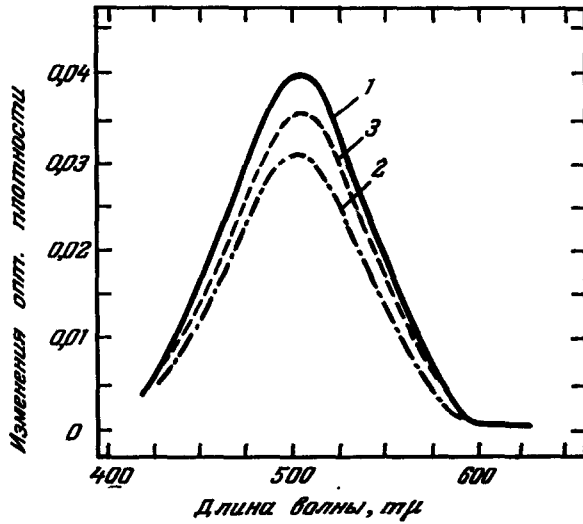


Рис. 1. Разностные спектры зрительного пигмента в отдельной палочке парафовеальной области сетчатки человеческого глаза.

Спектр 1 измерен от 650 к 380 мμ, спектр 2 — в обратном направлении. Спектр 3 — средняя кривая с $\lambda_{\max} \sim 505$ мμ.

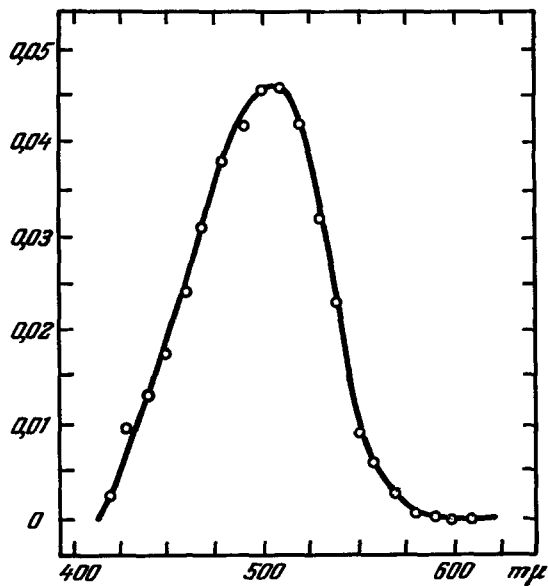


Рис. 2. Разностный спектр зрительного пигмента в отдельной палочке человеческой сетчатки в парафовеальной части.

Спектральная кривая сначала записана в темноте, затем после обесцвечивания (с помощью вспышки желтого цвета). Разностные значения показаны на рис. 2. Кривая имеет максимум около 505 мμ и близко совпадает с разностным спектром человеческого родопсина, измеренного теми же авторами ранее на суспензиях внешних сегментов палочек и в относительно больших участках сетчатки.

с препаратом помещалась на столике микроскопа с объективом апохромат 100× и окуляром 20× так, что зрительные клетки располагались вертикально (параллельно ходу луча). Изображение препарата сетчатки отбрасывалось при слабом красном свете (680—690 мμ) на экран у передней стенки кожуха фотоэлемента. В экране было вырезано маленькое круглое отверстие, такое, чтобы свет, попадающий на фотоэлемент, проходил только через одну клетку—палочку или колбочку. Исследуемый препарат мог одновременно рассматриваться визуальным путем через окуляр. Крест нитей в окуляре был предварительно установлен так, чтобы пересечение нитей соответствовало центральному отверстию в экране. Чтобы установить препарат сетчатки в нужное положение, достаточно было просто навести изображение отдельной клеточки на пересечение нитей. Микроскоп был присоединен к спектрофотометру Кэри (модель 14). Пучок сравнения проходил через компенсирующее устройство с линзами и диафрагмами, дающими возможность приблизительно уравнивать интенсивности обоих пучков. Источником света служила мощная кварцево-йодная лампа (DWL, 600 вт), а на фотоэлемент (R-136) подавалось достаточно высокое напряжение, что позволяло использовать очень узкие щели во время регистрации спектров. Спектры записывались автоматически со скоростью 25 Å в секунду.

Регистрация велась сначала от 650 к 380 мμ и сразу же в обратном направлении (это позволяло исключить ошибки, связанные с постепенным обесцвечиванием пигмента). Среднее из обеих кривых давало правильный спектр.

После записи спектра поглощения какой-либо клеточки сетчатки, адаптированной к темноте, производилась вспышка мощной лампы, сетчатка обесцвечивалась и спектр снова записывался. Путем вычитания «обесцвеченных» спектров из «темновых» получались «разностные», или дифференциальные, спектры. Свет лампы-вспышки направлялся на небольшой участок сетчатки так, что можно было повторять опыт, передевинув препарат на другие рецепторы того же образца.

Авторы остроумно выбрали для опытов не центральную ямку (*fovea*) желтого пятна, где колбочки лежат очень тесно, а, наоборот, парафовеальные участки сетчатки. В этой области колбочки расположены реже, и измерения могли дать именно спектр поглощения изолированных клеток.

На рис. 1 и 2 приведены кривые, полученные для отдельных палочек. Усредненные спектры поглощения хорошо совпадают с дифференциальным спектром родопсина человеческого глаза, измеренным ранее в суспензиях палочек². Отмечается лишь небольшой сдвиг максимума в сторону красного конца спектра (~ 5 мμ) по сравнению со спектром родопсина. Это смещение авторы относят за счет появления желтого пигмента, ретинена, при выцветании родопсина.

На рис. 3 приведены разностные спектры фоточувствительных пигментов четырех колбочек. Эти спектры ясно показывают, что в сетчатке имеются колбочки с разными спектральными свойствами. Кривая 1 соответствует колбочке «синечувствительного» рецептора, 2 и 3 — «зеленочувствительные», а 4 — соответствует красному. Максимумы этих кривых расположены у 450, 525 и 555 мμ. Полученные данные близки к прежним результатам работ Брауна и Уолда, в которых измерялись спектры относительно больших участков сетчатки. Заметное смещение наблюдается лишь в случае сопоставления спектров синечувствительных рецепторов.

В прежних работах Брауна и Уолда^{3, 4} было показано, что родопсин человеческого глаза и зелено- и красночувствительные пигменты состоят из одного и того же хромофора, 11-цис-ретинена, присоединенного к различным белковым структурам. Ретинен легко присоединяется к опсину и другим протечинам, образуя светочувствительные продукты.

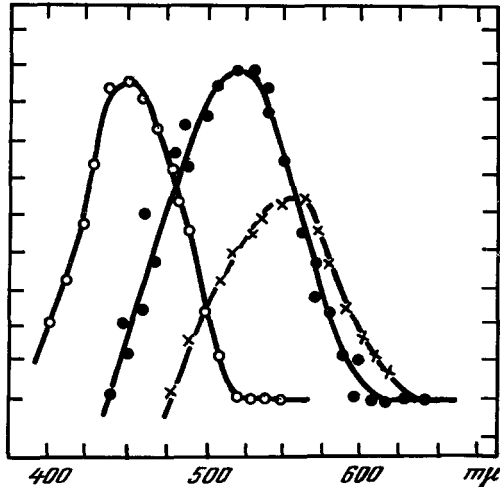


Рис. 3. Разностные спектры зрительных пигментов отдельных колбочек парафовеальной области сетчатки человеческого глаза.

Спектры поглощения измерялись в темновых условиях от 650 к 380 мμ и затем повторно после обесцвечивания. Разности этих спектров нанесены в виде кривых. Одна из колбочек, по-видимому являющаяся синим рецептором, дает спектр с $\lambda_{max} \sim 450$ мμ, две другие, по-видимому, зеленые рецепторы, дали $\lambda_{max} \sim 525$ мμ и одна, вероятно, красный рецептор, имела $\lambda_{max} \sim 555$ мμ.

Если обесцвечивание синечувствительного пигмента колбочек ведет к появлению ретинена, то разностная кривая должна быть несколько сужена и смещена к красному концу спектра. Этим авторы объясняют некоторые расхождения в ходе кривых синечувствительного пигмента. В случае зелено- и красочувствительного пигмента влияние ретинена должно проявляться в меньшей степени.

А. А. Ильина

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. R. K. B r o w n and G. W a l d, Visual Pigments in Single Rods and Cones of the Human Retina, *Science* 144, 3614, 45 (1964).
 2. G. W a l d and R. K. B r o w n, *Science* 127, 222 (1958).
 3. R. K. B r o w n and G. W a l d, *Nature* 200, 37 (1963).
 4. G. W a l d, R. K. B r o w n, I. R. G i b b o n s, *J. Opt. Soc. Amer.* 53, 20 (1963).
-