

Эта задача уже рассмотрена в § 6.6. В действующей фотосинтетической системе равновесные конформации молекул в присутствии и в отсутствие электрона могут сильно различаться вследствие электронно-конформационных взаимодействий. После переноса электрона молекула акцептора оказывается в неравновесной конформации, медленно релаксирующей к равновесной. Это создает «динамическую» возможность сбалансированного резонанса и туннельного эффекта.

Приведенные выше соображения имеют пока качественный характер. Для их надежного обоснования необходима детальная информация о геометрии и энергетике ЦПЭ, пока отсутствующая.

Чернавский и сотрудники ([180], см. также монографию [170]) предложили модель ЦПЭ при фотосинтезе. В этой модели важную роль играют пластохиноны. Модель основывается на представлении об ЭКВ [89] — электрон присоединяется к фермент-субстратному комплексу и отделяется от него в результате туннельного эффекта. Модель согласована с перепадом потенциала и позволяет объяснить зависимость процесса от рН. Согласно этой теории процесс в целом весьма далек от равновесия.

Из всего изложенного следует, что сегодня мы многое знаем о фотосинтезе. Вместе с тем фотосинтез представляет собой настолько сложную систему явлений, что для сколько-нибудь полного понимания его молекулярных механизмов необходима еще очень большая работа.

7.8. ЗРЕНИЕ

Воздействие света на живые организмы не ограничивается фотосинтезом. Гетеротрофные организмы для своего существования должны получать информацию о пище, а на более высоких уровнях развития и о других факторах жизни, связанных прежде всего со спариванием и с теми или иными опасностями. Соответствующая информация может сообщаться посредством химических, т. е. молекулярных сигналов, воспринимаемых органами обоняния и вкуса, а также посредством механических сигналов (слух, осязание). Некоторые организмы способны воспринимать электрические сигналы и служить их источником. Однако в ходе эволюции гетеротрофных организмов был выработан наиболее совершенный вид рецепции — *фоторецепция* (начиная с фототаксиса у простейших и кончая совершенным зрением позвоночных или членистоногих). Световое излучение характеризуется спектральными свойствами — распределением линий и полос в спектре, их интенсивностями и поляризацией. Тем самым световое излучение особенно информативно. Жизнь

непосредственно связана с солнечным светом, возникновение и эволюция фоторецепции естественны.

В этом и следующих параграфах рассматривается зрение высших организмов: устройство зрительного рецептора — глаза, цитологические и молекулярные механизмы зрительной рецепции.

Глаз представляет собой оптическую систему, предназначенную для формирования изображения на сетчатке. Информация об окружающей среде извлекается из этого изображения. Устройство глаза и прохождение в нем световых лучей описаны во множестве курсов физики, биологии, физиологии и биофизики (см., например, [90—92]). Здесь мы остановимся на регуляции работы глаза и на строении сетчатки.

Глаз — саморегулируемая система. Ее оптические недостатки в значительной мере компенсируются регуляторными механизмами, оптимизирующими работу глаза. Механизмы эти сложны и взаимосвязаны, важнейшими из них являются механизм фокусировки изображения на сетчатке и механизм регуляции количества попадающего на нее света.

В данной книге мы, по возможности, пытаемся избежать изложения физиологических вопросов. Уместно, однако, рассказать здесь об основных регуляторных устройствах глаза, так как они являются яркими примерами систем управления на организменном уровне.

Упрощенная схема строения глаза позвоночного показана на

рис. 7.23. Фокусировка изображения на сетчатке производится посредством автоматического изменения радиуса кривизны хрусталика, посредством процесса аккомодации. Управляющим устройством служит охватывающая хрусталик цилиарная мышца. Ее сокращение или расслабление возникает в ответ на дефокусировку изображения. Система аккомодации представляет собой следящую систему, так как она удерживает в фокусе изображение удаляющегося или приближающегося объекта. Для оптимизации работы глаза необходимо регулировать поступающее в него через зрачок количество света. Основным механизмом состоит в регуляции величины оптического отверстия — величины зрачка. При высокой интенсивности света зрачок сужается, при низкой — расширяется. Это производится двумя мышцами-антагонистами, образующими радужную

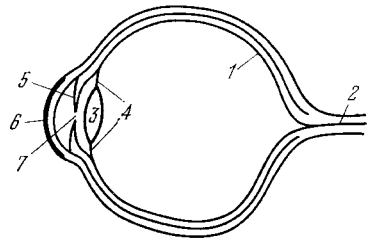


Рис. 7.23. Упрощенная схема устройства глаза млекопитающего.
1 — сетчатка, 2 — зрительный нерв,
3 — хрусталик; 4 — цилиарная мышца,
5 — радужная оболочка, 6 — роговица,
7 — зрачок.

оболочку. Кольцевая мышца (сфинктер) сужает зрачок, радиальная мышца (дилататор) расширяет его. Регуляция осуществляется одновременно в обоих глазах и при изменении интенсивности света, попадающего в один глаз. Регуляторные механизмы локализованы в нервной системе.

Формальная феноменологическая трактовка этой системы основывается на общих положениях теории управления (см. [93]). Имеется система, в которую попадает входной сигнал, отличный от требуемого, от «уставки». Разность входного сигнала и уставки — сигнал ошибки. Назначение регулятора состоит в получении требуемого выходного сигнала. Система регуляции состоит из регулятора и объекта управления, она содержит контур обратной связи [94, 95].

Рассмотрение глаза как системы управления позволяет количественно изучать различные его патологические состояния.

Обратимся теперь к строению фоторецепторной системы — *сетчатки*. Это многослойная клеточная структура, схематически изображенная на рис. 7.24 [96]. Последовательные слои указаны в подписи к рисунку. На пигментном эпителии возникает изображение. В слое 3 осуществляется синаптическая связь фоторецепторных клеток с нервными горизонтальными клетками. Следующие слои содержат другие типы нервных клеток — биполярные и амакриновые. Наконец, в слое 8 расположены ганглиозные нервные клетки, являющиеся непосредственными источниками импульсов, поступающих в аксоны зрительного нерва. Входным сигналом является оптическое изображение на пигментном эпителии, выходным — нейральное изображение, закодированное импульсами в зрительном нерве. Внешней стороной сетчатки считается сторона, обращенная к поверхности глазного яблока, внутренней — обращенная к внутренней части глаза. Свет распространяется в направлении от ганглиозных клеток к пигментному эпителию, т. е. для того, чтобы дойти до фоторецепторов, он должен пройти через слои нервных клеток. Это представляется на первый взгляд парадоксальным — казалось бы естественным, чтобы свет непосредственно попадал на фоторецепторные клетки, за которыми располагались бы нервные окончания. Однако именно такая система, выработанная в ходе эволюции, обеспечивает защиту важнейших для зрения фоторецепторных клеток от вредных воздействий и их оптимальное функционирование.

Фоторецепторные клетки организованы у всех позвоночных сходным образом. Как палочки, так и колбочки представляют собой вытянутые структуры, построенные из многих специализированных компартментов, образующих последовательность параллельных дисков. Схема структуры палочки и колбочки лягушки показана на рис. 7.25 [97]. В дисках расположены фо-

торецепторные молекулярные устройства, посредством жгутиков необходимые вещества поступают к дискам из основного тела клетки. Свет поглощается в дисках молекулярной системой, описанной в следующем параграфе. Показано, что белки дисков непрерывно обновляются [98].

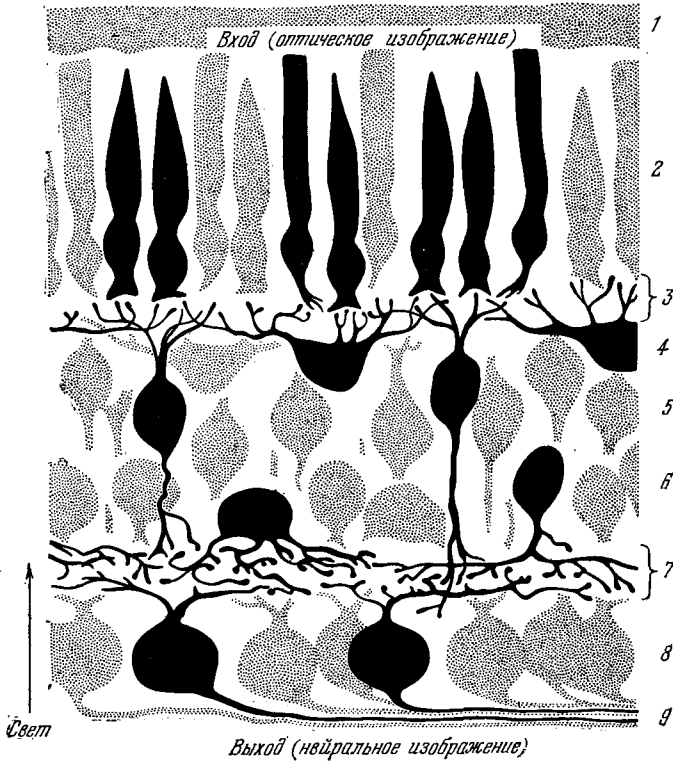


Рис. 7.24. Схема строения сетчатки.

1—пигментный эпителий, 2—рецепторные клетки (палочки и колбочки), 3—внешний синаптический слой, 4—горизонтальные клетки, 5—биполярные клетки, 6—амакриновые клетки, 7—внутренний синаптический слой; 8—ганглиозные клетки, 9—волокна зрительного нерва.

Установлено, что за цветное зрение ответственны колбочки, палочки воспринимают слабое освещение. Еще Ломоносов говорил о зрительном восприятии трех цветов — трех сортов частиц эфира — красных, желтых и голубых («Слово о происхождении света», 1756 г.). В 1802 г. Юнг предложил теорию цветного зрения, основанную на предположении о том, что в сетчатке содержатся три вида светочувствительных веществ. В дальнейшем теории трехцветного зрения развивали Максвелл

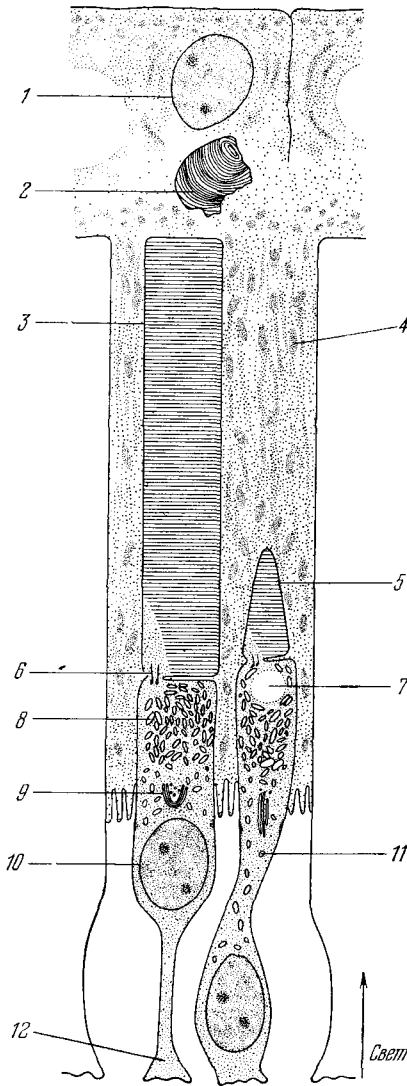


Рис. 7.25. Схема строения палочки (слева) и колбочки лягушки (справа). 1—ядро клетки пигментного эпителия, 2—фрагмент, отделившийся от внешнего сегмента палочки, 3—внешний сегмент палочки, 4—гранулы пигментов, 5—внешний сегмент колбочки, 6—соединительные жгутики, 7—капля жира, 8—митохондрии, 9—комплекс Гольджи, 10—ядро, 11—рибосома, 12—синаптическое тело.

и Гельмгольц. В наше время эта теория получила прямое и полное подтверждение путем прямых измерений поглощения света индивидуальными колбочками [97]. По-видимому, имеются три сорта колбочек, характеризующихся различными кривыми поглощения зрительных пигментов. На рис. 7.26 показаны кривые спектральной чувствительности для этих трех сортов колбочек у приматов. Кривые для человека очень с ними сходны.

Сказанное относится к зрению высших позвоночных. Рецепторы беспозвоночных, в частности, членистоногих, устроены иначе, они во многих случаях чувствительны в широкой спектральной области [99].

Механизмы трансформации входного сигнала, оптического изображения на сетчатке, в выходной сигнал, в нейральное изображение, сообщаемое мозгу, весьма сложны. Здесь осуществляется регуляция, гораздо более тонкая, чем регуляция радиуса кривизны хрусталика или диаметра зрачка. В сетчатке происходит адаптация к различным интенсивности и спектрального состава света, а также восприятие объемного изображения и движения видимого объекта (см. [96]). Хартлайн и сотрудники провели исследования импульсов, возникающих в зрительных нервах краба и позвоночных [100]. Глаз королевского краба содержит множество рецепторов, именуемых

омматидиями, похожих на палочки. Удалось изучить импульсы, создаваемые отдельными омматидиями в отдельных аксонах. В темноте распространяются редкие периодические импульсы. При освещении с пороговой интенсивностью возникают дополнительные импульсы. Если интенсивность сильно превышает пороговую, то в момент освещения возникает короткая последовательность частых импульсов. Затем их частота уменьшается, но остается существенно большей, чем темновая. При выключении света появляется новая пачка частых импульсов, их частота постепенно уменьшается до темновой. У позвоночных

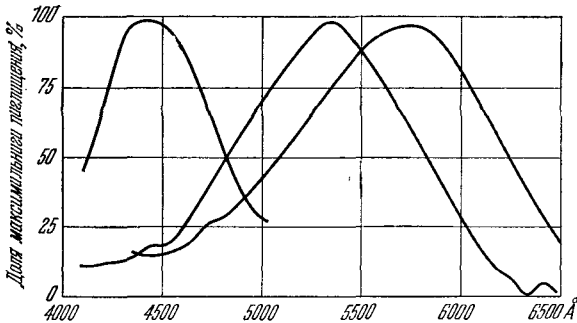


Рис. 7.26. Кривые спектральной чувствительности колбочек приматов с максимумами при λ 4470 Å (сине-фиолетовый), 5400 Å (зеленый) и 5770 Å (желтый) [97].

аксоны сильнее реагируют на изменения освещенности, чем при непрерывном освещении. При сильном освещении наблюдается подавление импульсов. Функцией сетчатки является сложное, интегрирующее взаимодействие, имеющее характер вычислительной работы. В этом смысле сетчатка подобна электронной вычислительной машине.

С помощью электронной микроскопии установлены синаптические контакты между клетками сетчатки. Они показаны схематически на рис. 7.27 [96]. Горизонтальные и амакриновые клетки соединяют соседние фоторецепторы, обеспечивая передачу информации в латеральном направлении, биполярные клетки передают информацию внутреннему синаптическому слою. Исследование электрической активности отдельных клеток показало, что рецепторные и горизонтальные клетки (а также в некоторых случаях биполярные клетки) испытывают плавную гиперполяризацию при освещении, не создавая нервного импульса. Иными словами, их мембранный потенциал становится более отрицательным. Такое поведение для нейрона необычно. Как правило, нейроны деполяризуются, приобретая

положительный мембранный потенциал при возбуждении (см. гл. 4). Импульсы обычно распространяются в нервных клетках по их длине. В указанных видах нервных клеток сетчатки эти события не происходят. Напротив, положительные нервные импульсы возникают в амакриновых и ганглиозных клетках.

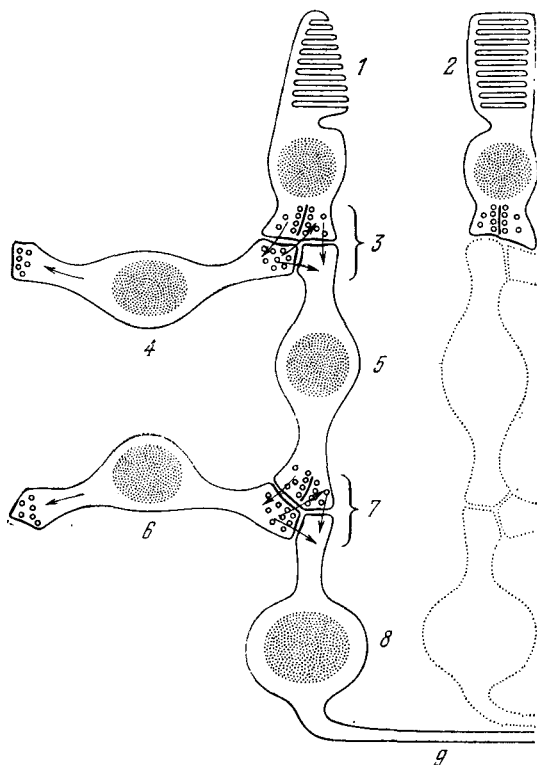


Рис. 7.27. Схема синаптических контактов между клетками сетчатки. 1—колбочка, 2—палочка, 3—внешний синаптический слой, 4—горизонтальная клетка 5—биполярная клетка, 6—амакриновая клетка, 7—внутренний синаптический слой 8—ганглиозная клетка, 9—аксон зрительного нерва.

Именно последние служат источниками импульсов, поступающих в головной мозг.

Любая ганглиозная клетка получает информацию от ограниченного числа фоторецепторных клеток. Рецепторное поле данной ганглиозной клетки есть площадь, занимаемая этими фоторецепторами. Рецепторные поля были изучены Хартлайном, Каффлером, Леттвином и др. (см. [101]). Установлены тонкие механизмы чувствительности клеток. Так, сетчатка ряда

позвоночных содержит нейроны, обладающие избирательной чувствительностью к направлению движения объекта. Основой этой избирательной чувствительности является тормозной механизм.

У беспозвоночных (кальмар) поведение палочек иное — они деполяризуются при освещении, т. е. ведут себя подобно обычным возбуждаемым нейронам [102].

Пороговая чувствительность глаза очень велика. После длительной адаптации человеческого глаза к темноте он способен воспринимать отдельные кванты и в этом отношении превосходит любой фотоэлемент. Вследствие независимости актов излучения отдельных атомов и молекул при достаточно слабом источнике света глаз оказывается в состоянии наблюдать квантовые флуктуации излучения. Это было впервые показано Барнесом и Черни в 1932 г. [103]. В 1933 г. Вавилов с сотрудниками провели весьма подробные визуальные исследования квантовых флуктуаций с помощью чрезвычайно надежной методики [104, 105]. В результате были получены точные характеристики палочковой чувствительности глаза и важные данные о природе света. Позднее появились работы Гехта и сотрудников, посвященные той же проблеме [106].

В этом параграфе кратко описаны лишь некоторые основные особенности зрения. Очевидно, что с ними связан целый комплекс физических проблем, начиная с геометрической оптики глаза и кончая молекулярными механизмами фоторецепции. Большинство этих проблем исследуется пока в рамках физиологии, а не физики. Мы не располагаем еще физической теорией или хотя бы моделью интегрирующей работы нейронов сетчатки, и не знаем, каким образом события, происходящие в фоторецепторных клетках, порождают импульсы в зрительном нерве.

Вместе с тем в области молекулярной физики фоторецепции получены весьма важные результаты, описанные в следующем параграфе.

§ 7.9. МОЛЕКУЛЯРНЫЙ МЕХАНИЗМ ФОТОРЕЦЕПЦИИ

Исходя из общих принципов физики, биофизики и биологии, легко прийти к заключению, что первичный акт фоторецепции должен состоять в поглощении света молекулами некоего пигмента. Человек и высшие животные воспринимают свет обычной интенсивности в области примерно от 4000 до 7000 Å. Ультрафиолетовый свет поглощается прозрачными тканями глаза. Инфракрасные лучи не воспринимаются сетчаткой. Если бы они воспринимались, то теплокровные животные ощущали бы сильную фоновую инфракрасную радиацию, препятствующую рецеп-