

ЗРЕНИЕ: ОТ КВАНТА СВЕТА ДО ЗРЕНИЯ

академик М. А. Островский

**Кафедра молекулярной физиологии
Биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова**

**Институт биохимической физики им. Н. М. Эмануэля
Российской Академии Наук**

**МФК - 2014 (осенний семестр)
СОВРЕМЕННАЯ НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ:
ОТ МОЛЕКУЛ К СОЗНАНИЮ**

**Нет ничего проще,
чем взглянуть и увидеть!**

**И нет ничего сложнее,
чем взглянуть, увидеть и
осознать!**

Цветовое зрение

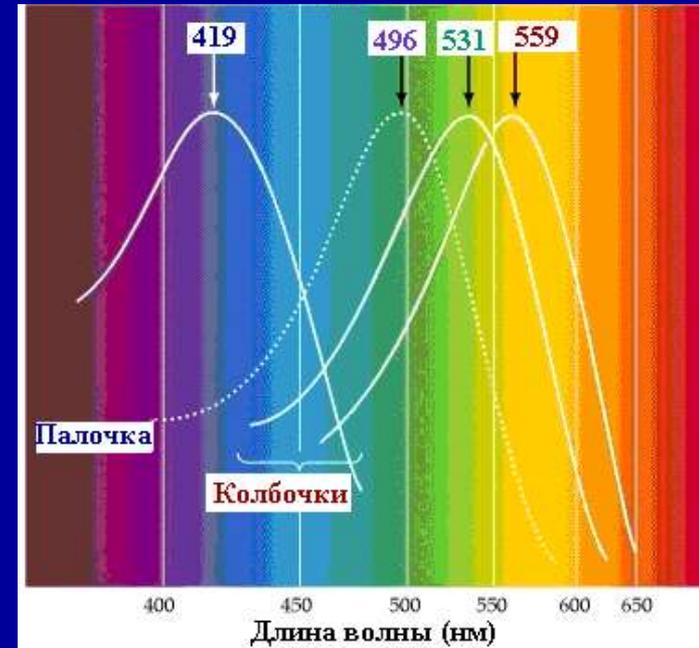
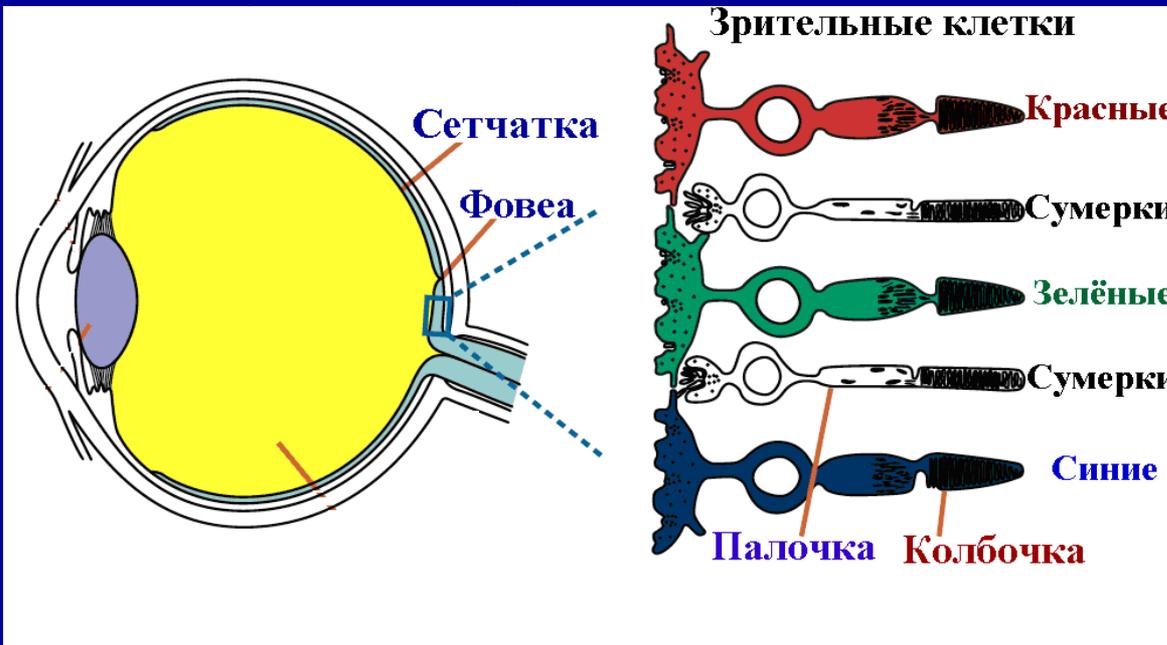
ЦВЕТ в науке и культуре

- Физика – длина волны света.
- Физиология и психология – восприятие цвета как результат работы глаза и мозга.
- Эволюционная биология – выживание в природе (дарвиновский естественный отбор).
- Лингвистика – понимание и описание цвета как уровня развития культуры.
- История искусств – цвет в живописи: художественные стили и технология воспроизведения (передачи) цвета.
- Живопись – цвет как выражение чувств и абстракций художника, собственно как произведение искусства.

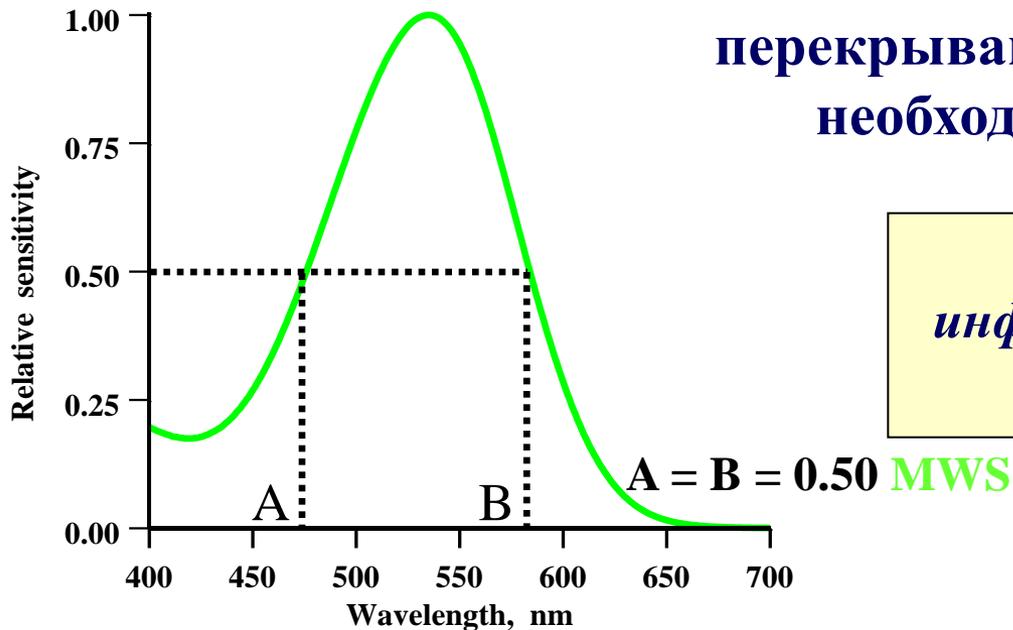
ЦВЕТ в науке и культуре

- Физика – длина волны света.
- Физиология и психология – восприятие цвета как результат работы глаза и мозга.
- Эволюционная биология – выживание в природе (дарвиновский естественный отбор).
- Лингвистика – понимание и описание цвета как уровня развития культуры.
- История искусств – цвет в живописи: художественные стили и технология воспроизведения (передачи) цвета.
- Живопись – цвет как выражение чувств и абстракций художника, собственно как произведение искусства.

Человек: палочки и колбочки, и их спектры поглощения



**Как минимум, два спектрально
перекрывающихся зрительных пигмента
необходимы для цветового зрения**

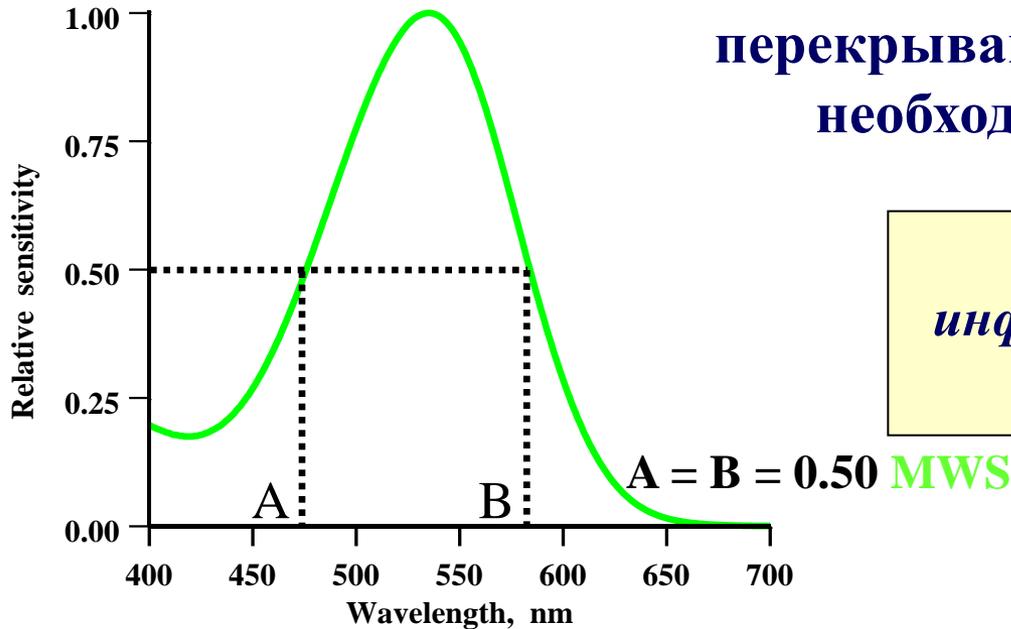


*Один зрительный пигмент:
информация от цвете (длине волны)
отсутствует*

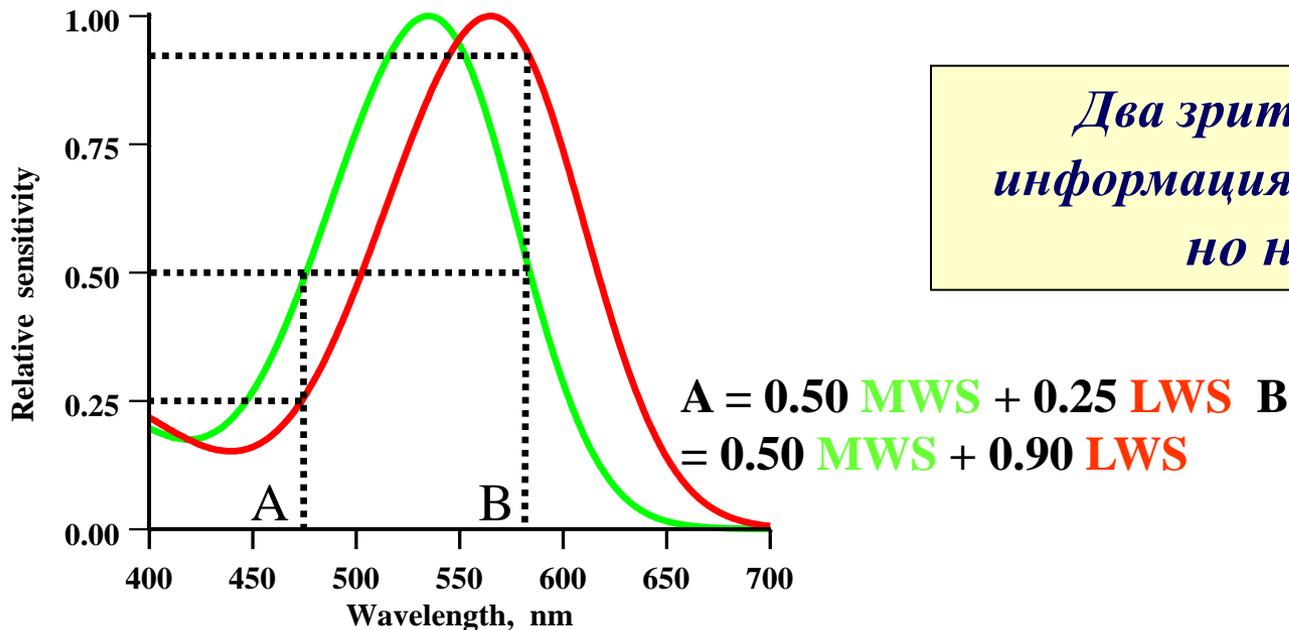
Цветовое и бесцветное зрение



Как минимум, два спектрально перекрывающихся зрительных пигмента необходимы для цветового зрения

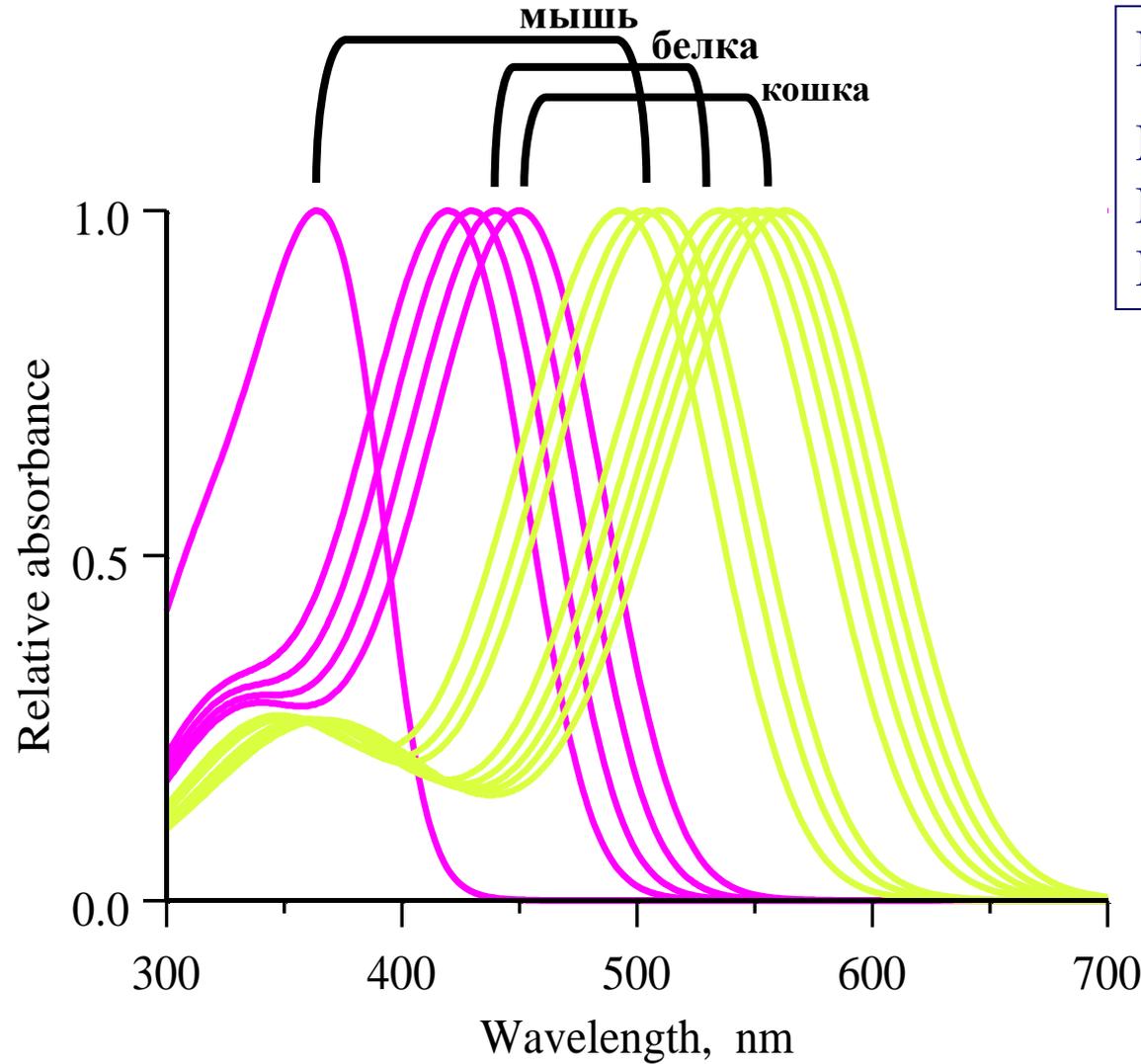


*Один зрительный пигмент:
информация от цвете (длине волны)
отсутствует*



*Два зрительных пигмента:
информация от цвете возможна,
но несовершенна*

Млекопитающие (за исключением приматов !) – дихроматы: у них два зрительных пигмента, они не отличают красного цвета от зелёного



Виды млекопитающих:

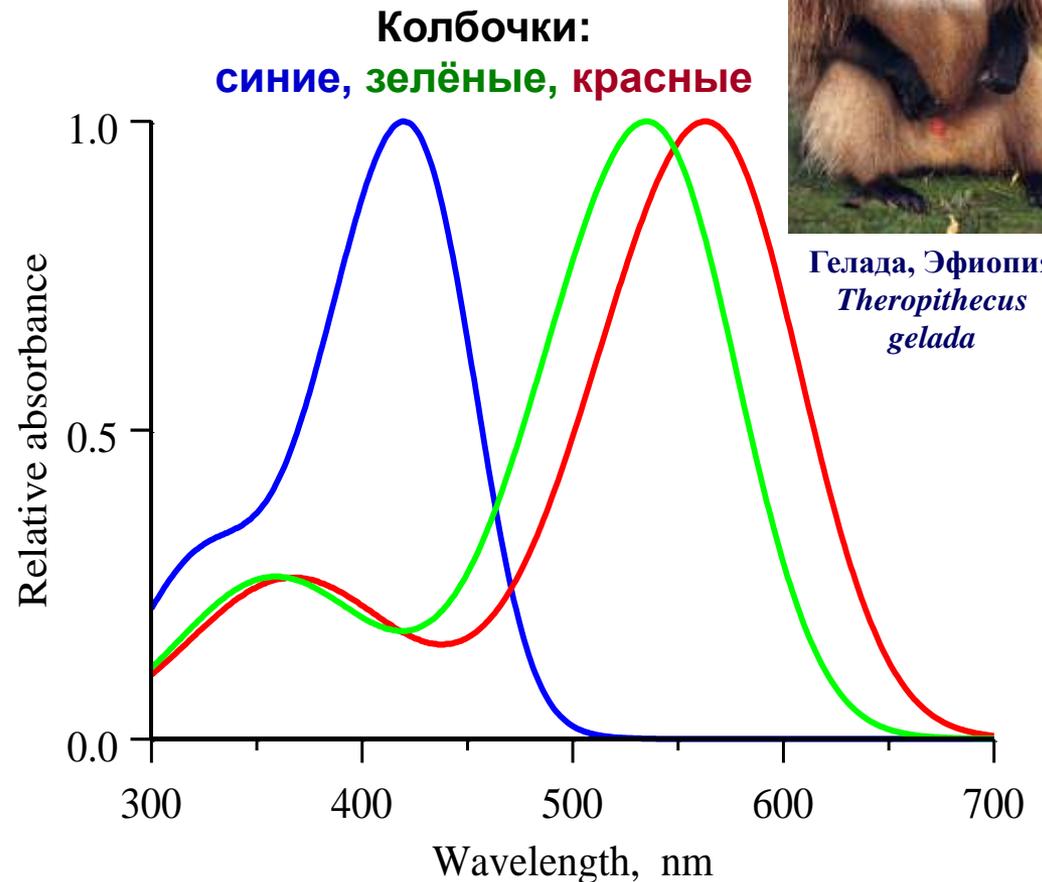
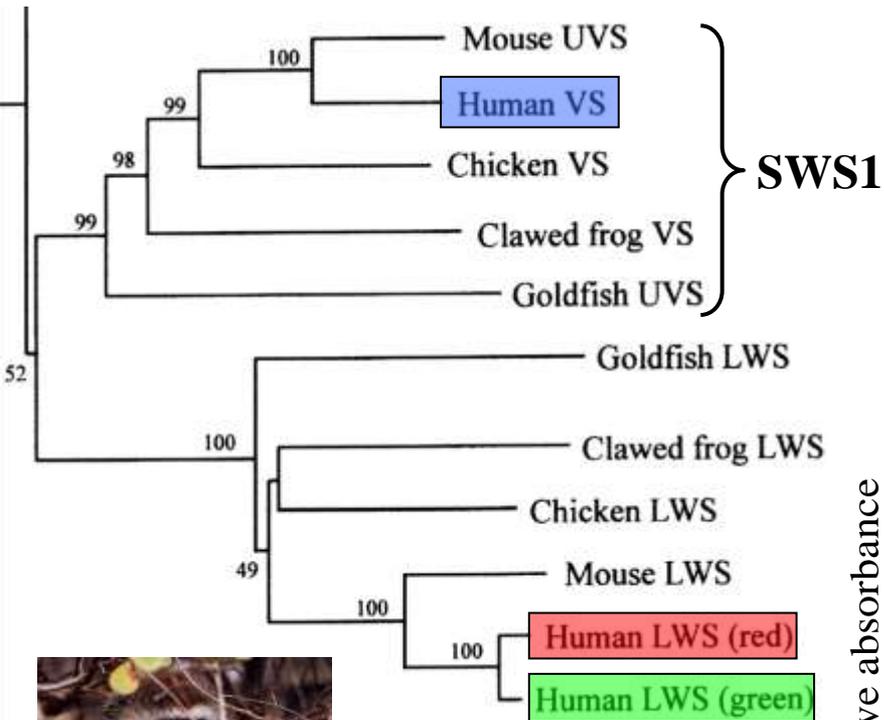
Мышь: 365 и 508 нм
Белка : 440 и 525 нм
Кошка: 447 и 554 нм



**Пантера,
Южная Америка
*Panthera onca***

Приматы Старого Света – трихроматы

благодаря дупликации гена красных колбочек, которая произошла всего 35 миллионов лет назад. Эти гены образовали тандем в X хромосоме.



**Приматы Нового Света:
у них полиморфизм (а не дупликация) гена красных колбочек
(одна X хромосома).**

**Самцы обезьян Нового Света всегда дихроматы,
в то время как большинство самок (две X хромосомы) –
трихроматы.**

**»Имплантиция» гена красных колбочек самцам-дихроматам
превратила их в трихроматов (Mancuso et al., 2009, Nature)**



Callithrix jacchus jacchus
Обыкновенная игрунка
(мармозетка)

Cebus apella
Черноголовый
капуцин



Итак, три спектрально перекрывающихся зрительных пигмента обеспечивают достаточно хорошее цветовое зрение

Дихроматы

Дихроматы с одним длинноволновым (оранжевым) и одним коротковолновым (синим) зрительными пигментами не различают зелёный и красный цвета



Трихроматы

Трихроматы с двумя длинноволновыми (зелёный и красный) и одним коротковолновым (синим) зрительными пигментами хорошо различают зелёный и красный цвета

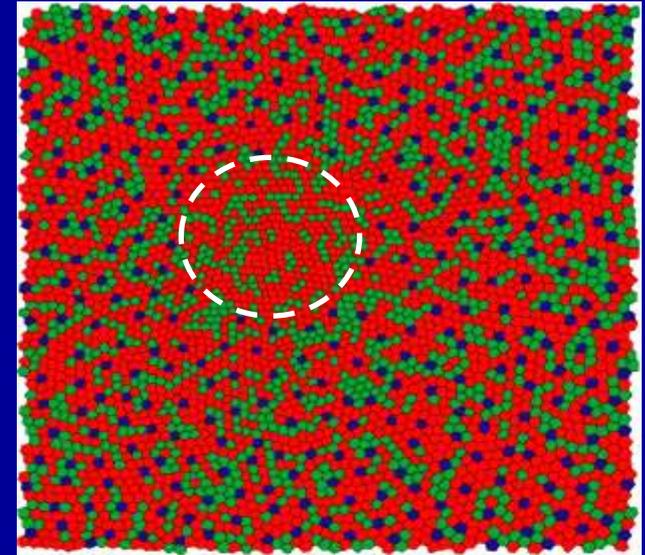
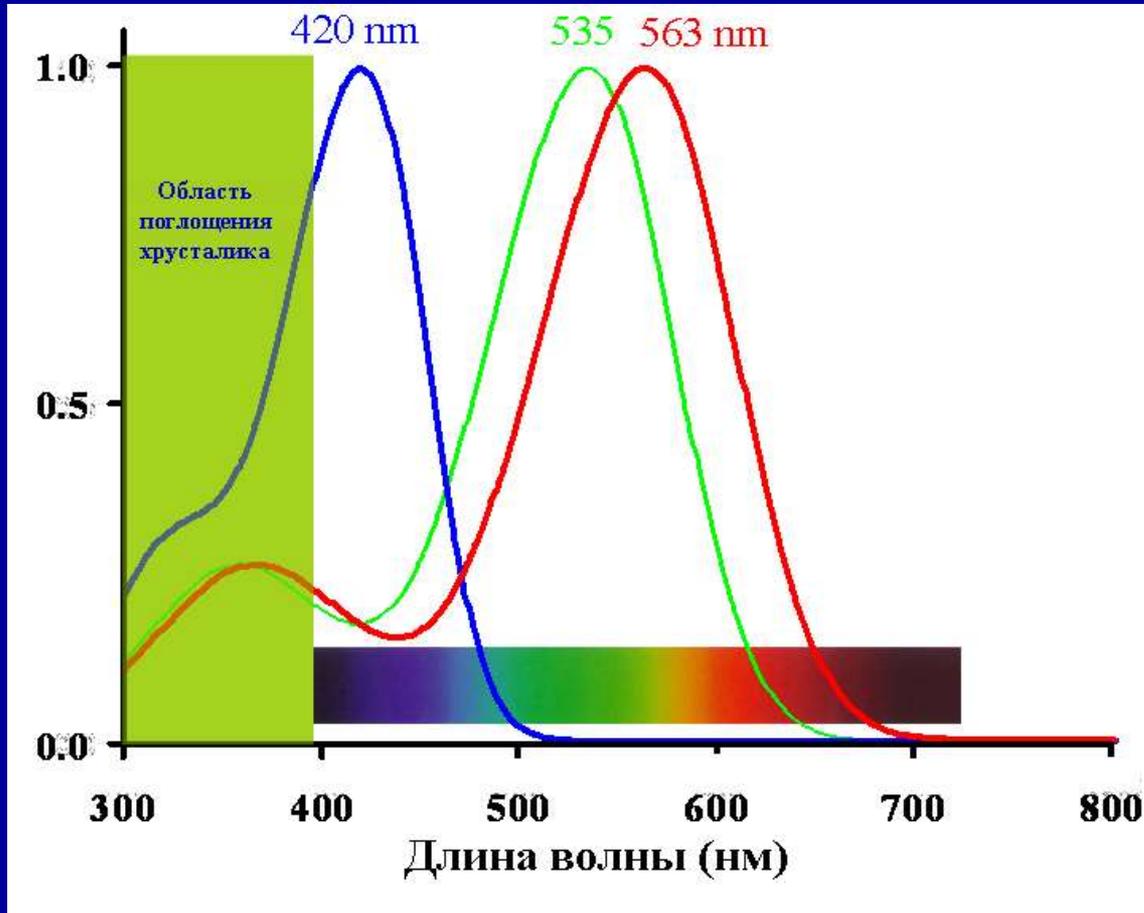


Зрительные пигменты колбочек сетчатки человека (человек – трихромат, как и обезьяны Старого Света)

синие

зелёные

красные



Содержание колбочек:

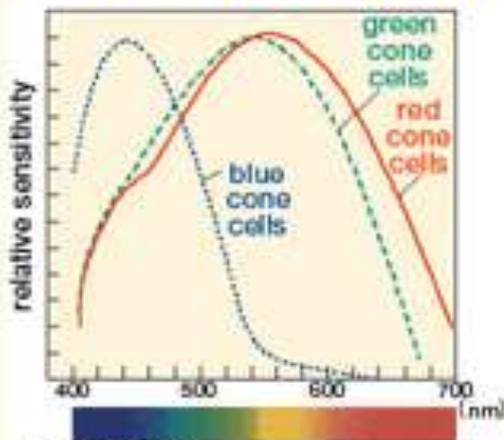
Красных = 64%

Зелёных = 32%

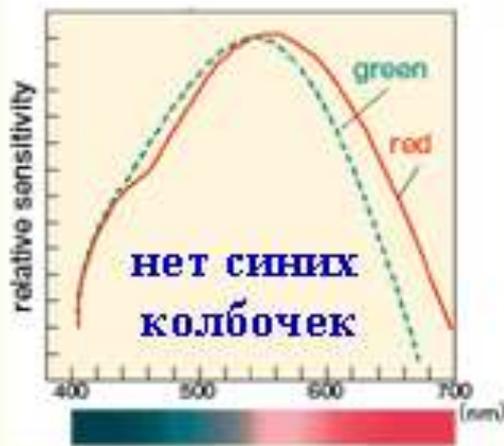
Синих = 4% (вне фовеа)

У 8 % мужчин (одна X хромосома) нарушено цветовое зрение (дальтоники)

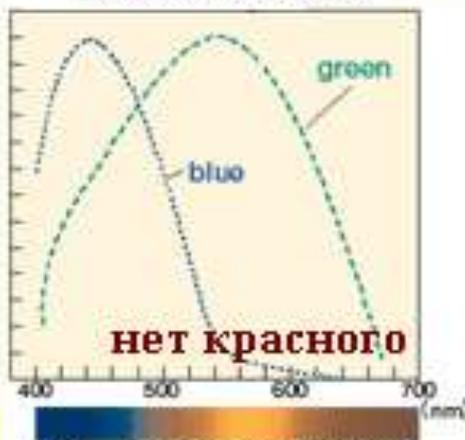
92% - трихроматы



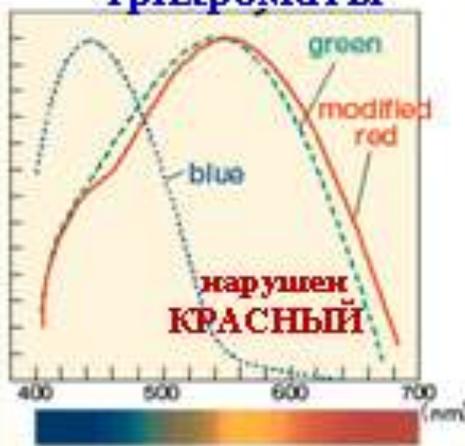
0.001% - тританопы



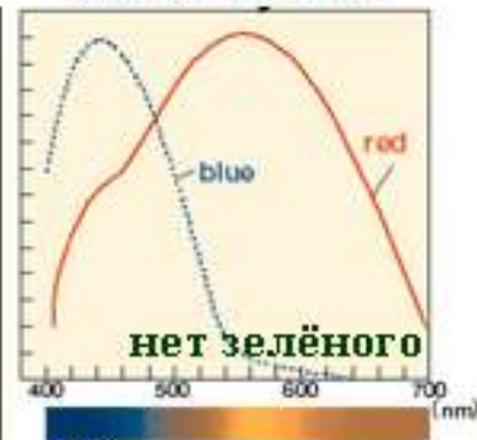
1% - дихроматы ПРОТАНОПЫ



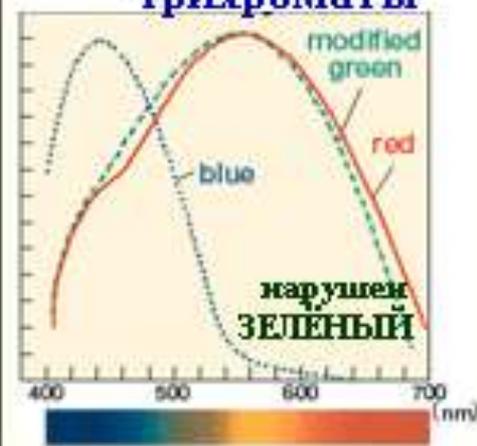
1% - аномальные трихроматы



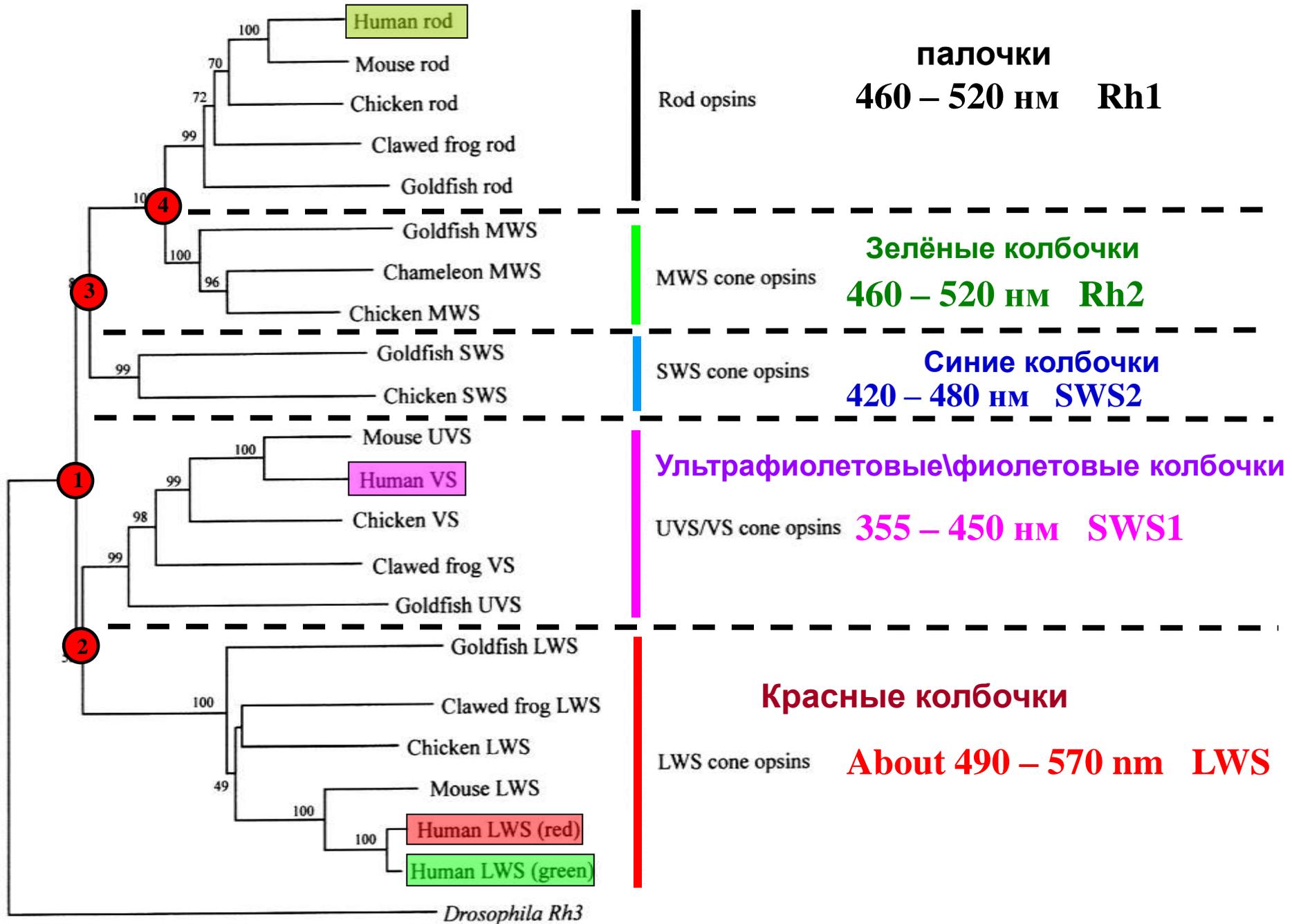
1% - дихроматы ДЕЙТЕРАНОПЫ



5% - аномальные трихроматы



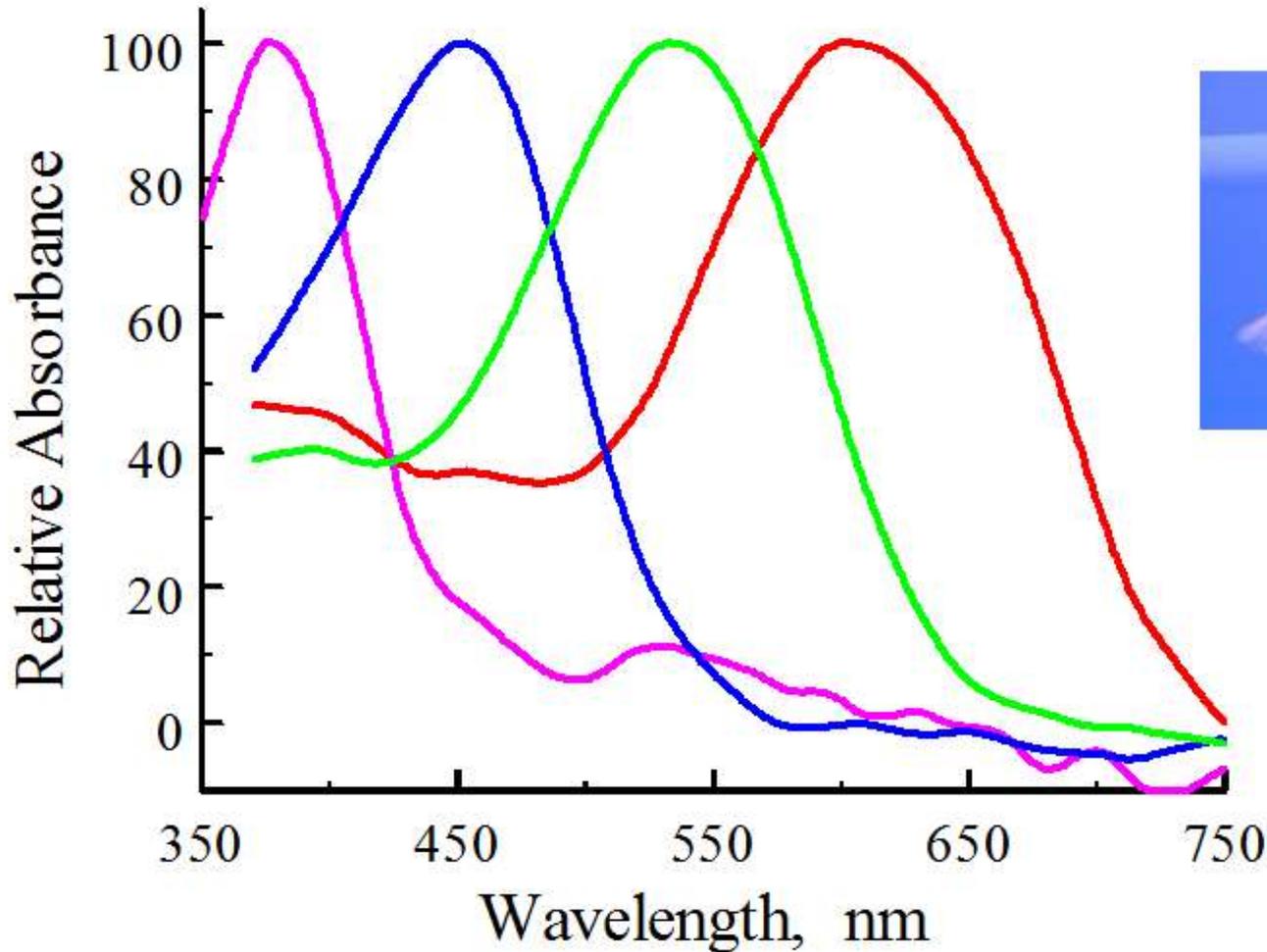
Филогенетическое древо зрительных пигментов



Зрительные пигменты колбочек сетчатки рыб (рыбы – тетрахроматы)

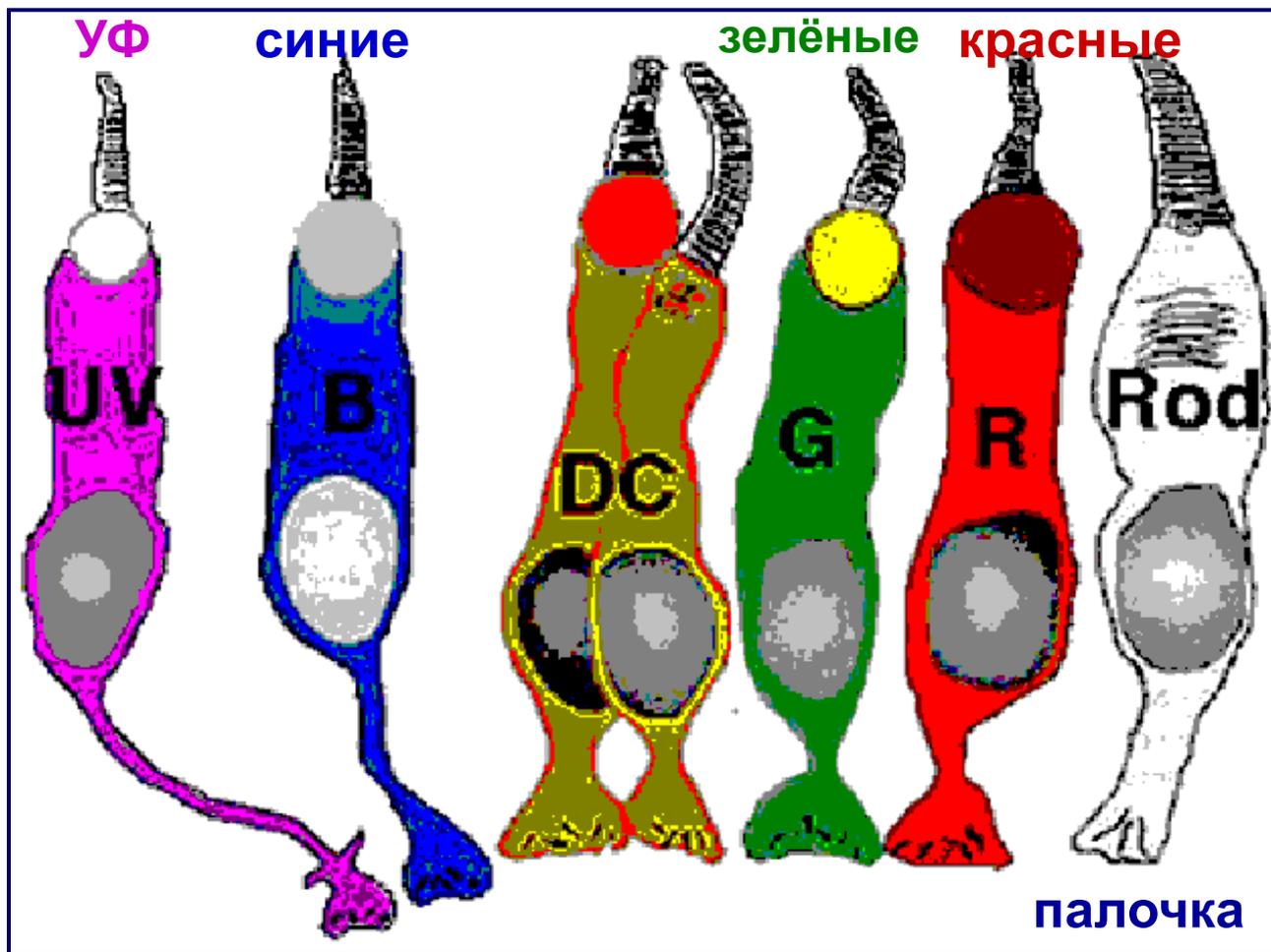
УФ-, сине-, зелёно-, красно- чувствительные колбочки

370 450 535 620

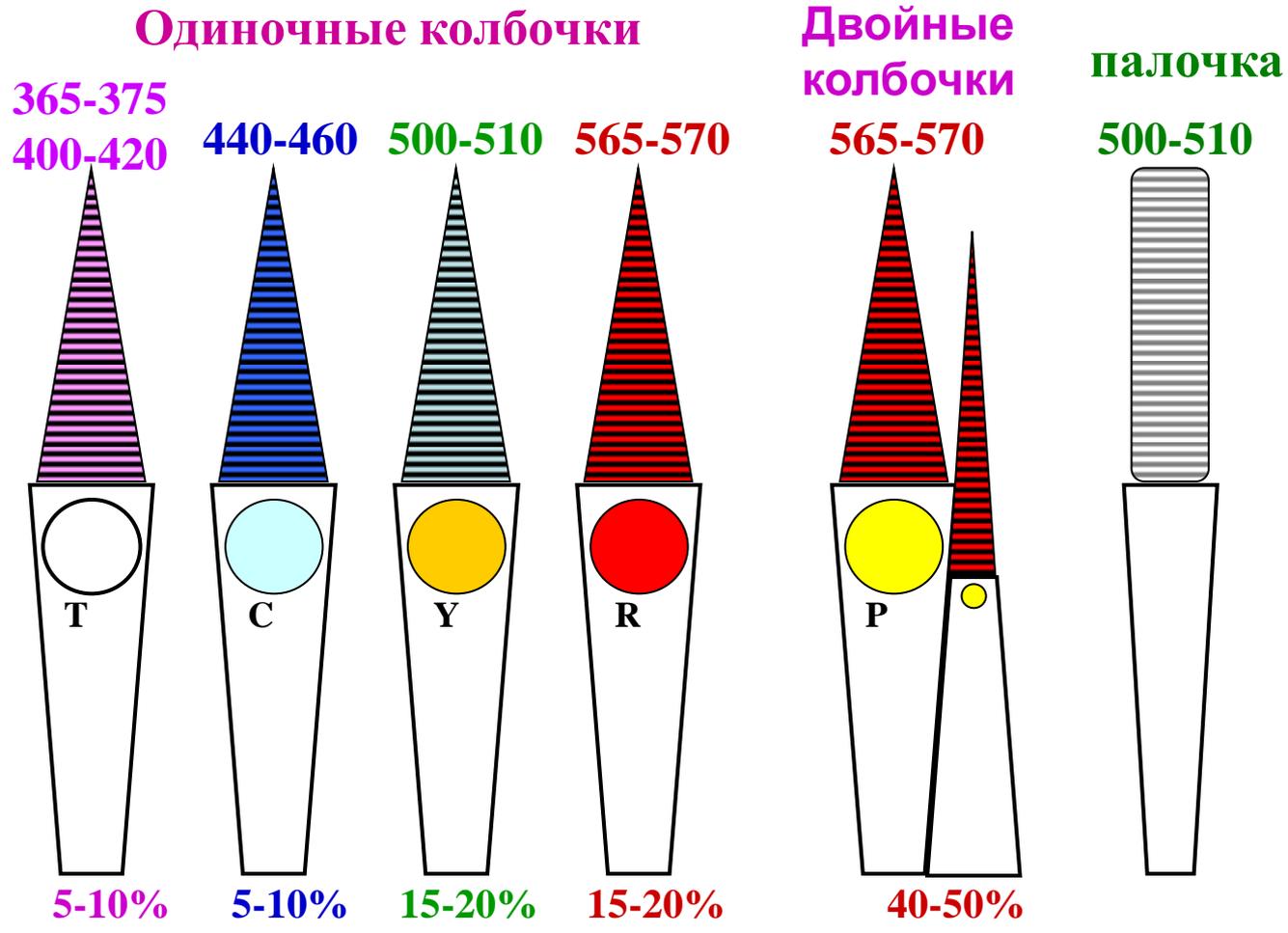


Золотая рыбка
Carassius auratus

Зрительные пигменты колбочек сетчатки черепахи (черепахи – тетрахроматы)



Зрительные пигменты колбочек сетчатки птиц (птицы – тетрахроматы)



Масляные капли служат отсекающими светофильтрами

Основные сведения про эволюцию цветового зрения:

- **Цветовое зрение проявилось в ходе эволюции позвоночных животных очень рано – около 450 - 500 миллионов лет назад. Потенциально цветовое зрение было четырёх-хроматическим: 4 гена → 4 белка (опсина).**
- **Четыре класса колбочковых опсинов (красные, зелёные, синие, УФ-фиолетовые) появились в результате дупликации генов. Палочковый опсин (родопсин) в ходе эволюции появился последним в результате дупликации гена зелёного колбочкового опсина.**
- **Все четыре колбочковых опсина присутствуют и у современных костистых рыб, амфибий, рептилий и птиц.**

- **Млекопитающие потеряли около 150 миллионов лет назад два из четырёх классов колбочковых опсинов, сохранив только красный и УФ-фиолетовый опсины. Поэтому млекопитающие, в основном, дихроматы.**

- **Обезьяны Старого Света (и человек!) воссоздали трихроматическое зрение только 35 миллионов лет назад в результате дупликации гена сохранившегося гена красных колбочек в X хромосоме. Ген синих колбочек находится в 7-ой хромосоме.**

Спектральная настройка зрительных пигментов

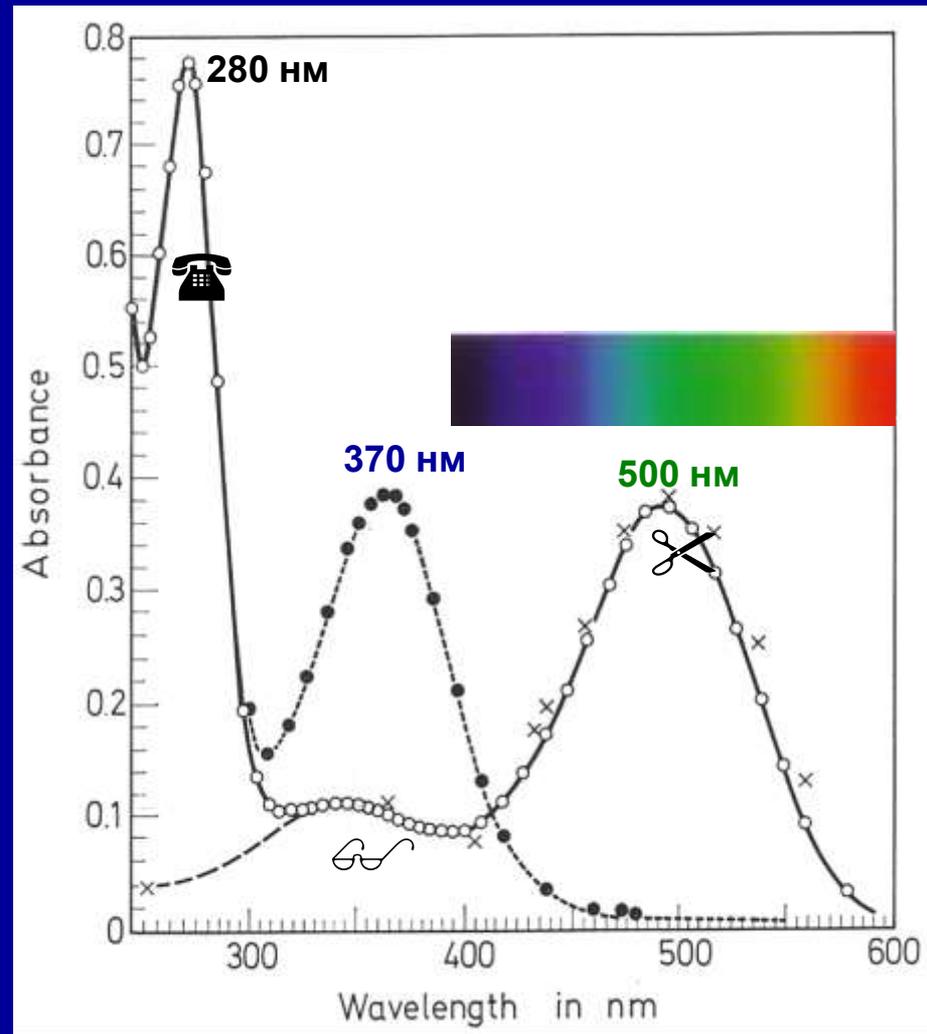
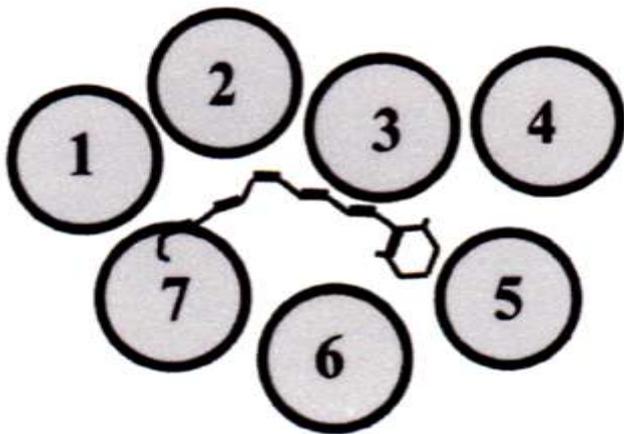
Спектр поглощения родопсина. «Опсиновый сдвиг».

Белок: опсин = 280 нм

Ретиналь = 370 нм

Ретиналь + опсин = 500 нм

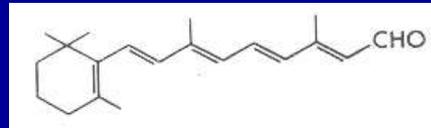
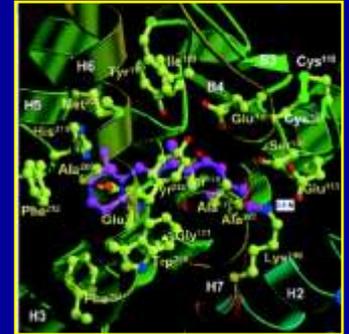
Взаимодействие ретиналя с аминокетонами в хромофорном центре опсина приводит к «ОПСИНОВОМУ СДВИГУ»



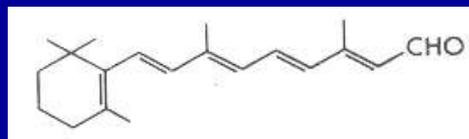
Полный спектр поглощения бычьего родопсина в темновом (500 нм) и обесцвеченном (370 нм) состояниях

Спектральная настройка зрительных пигментов:

- В эволюционной шкале времён – замена аминокислотных остатков в хромофорном центре опсина;
- В физиологической шкале времён – замена витамина А1 (ретинала 1)



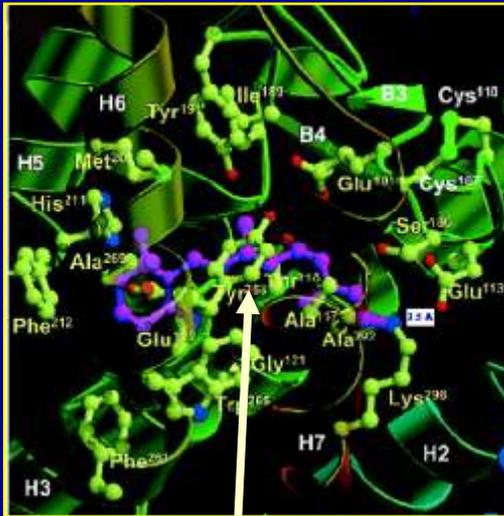
на витамин А2 (ретиனால் 2)
(длинноволновый сдвиг спектра поглощения)



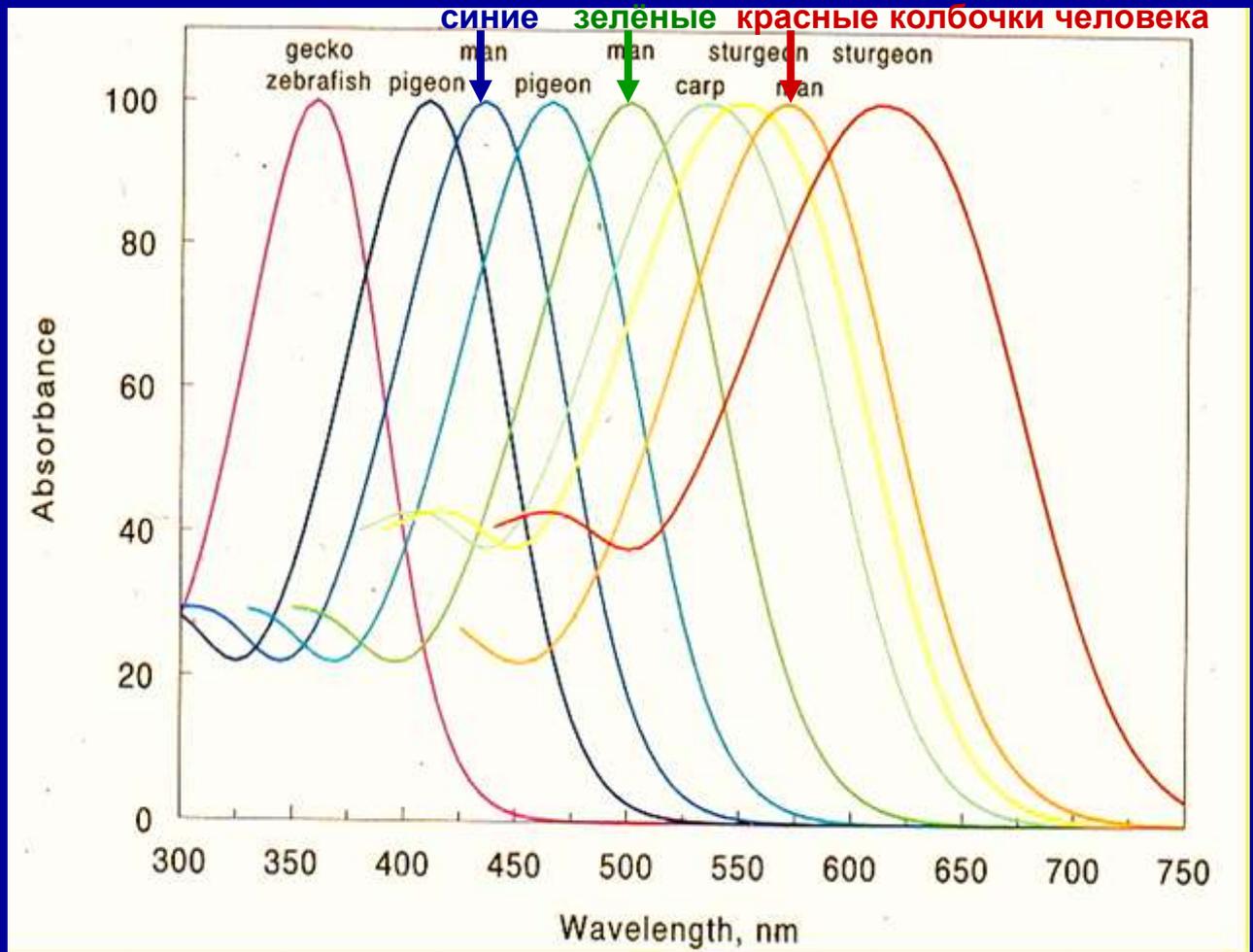
3,4,- didehydroretinal

Эволюционная шкала времён

Спектральная настройка зрительных пигментов позвоночных:
от ультрафиолетовой до красной области спектра



11-цис ретиналь
и разное белковое
окружение

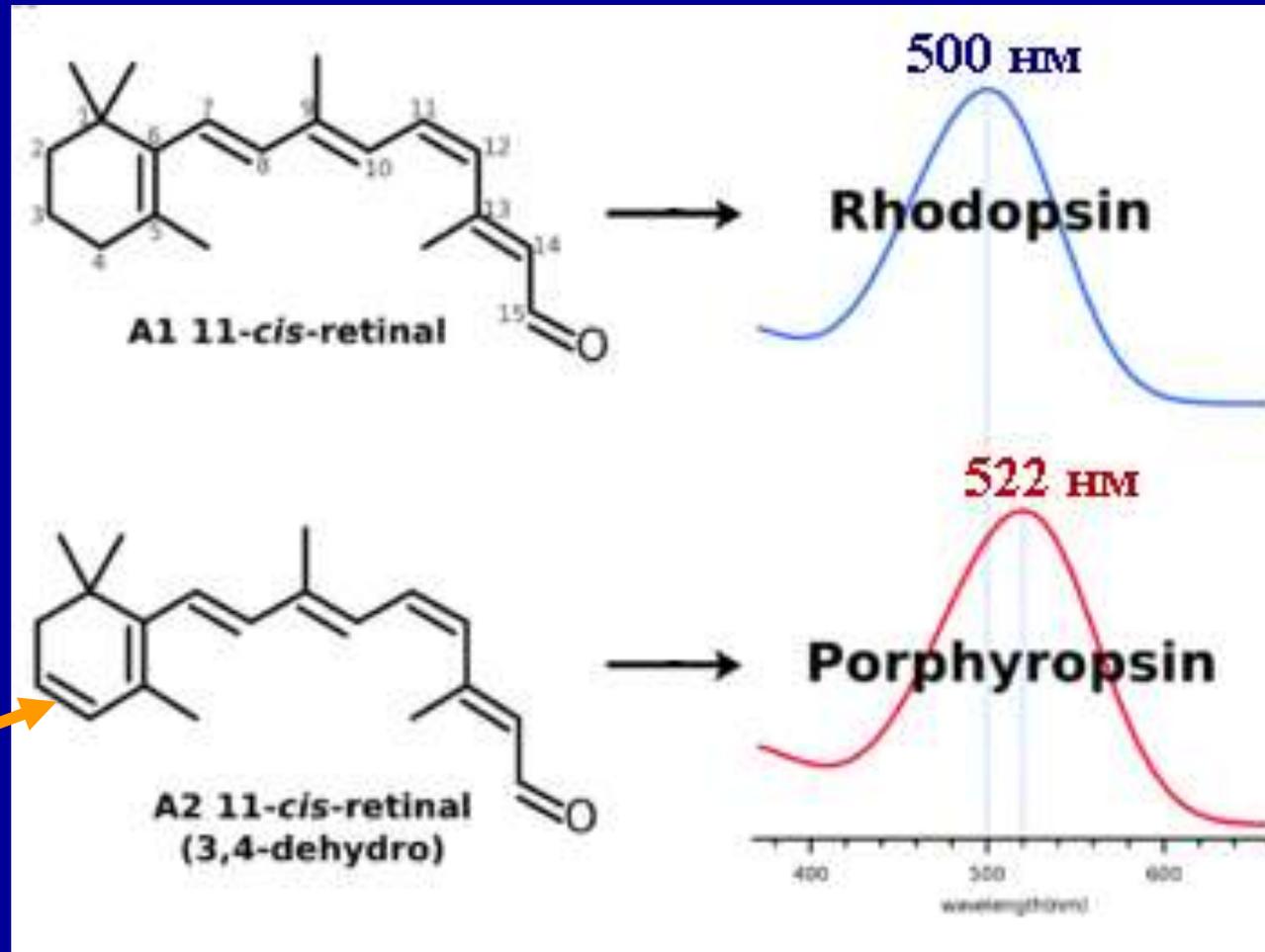


Физиологическая шкала времён

Родопсин палочек – витамин А1 (ретиноль 1)

Порфиросин палочек – витамин А2 (ретиноль 2)

Яркий пример – проходные рыбы: в море – родопсин, в реке - порфиросин



Добавочная
двойная связь

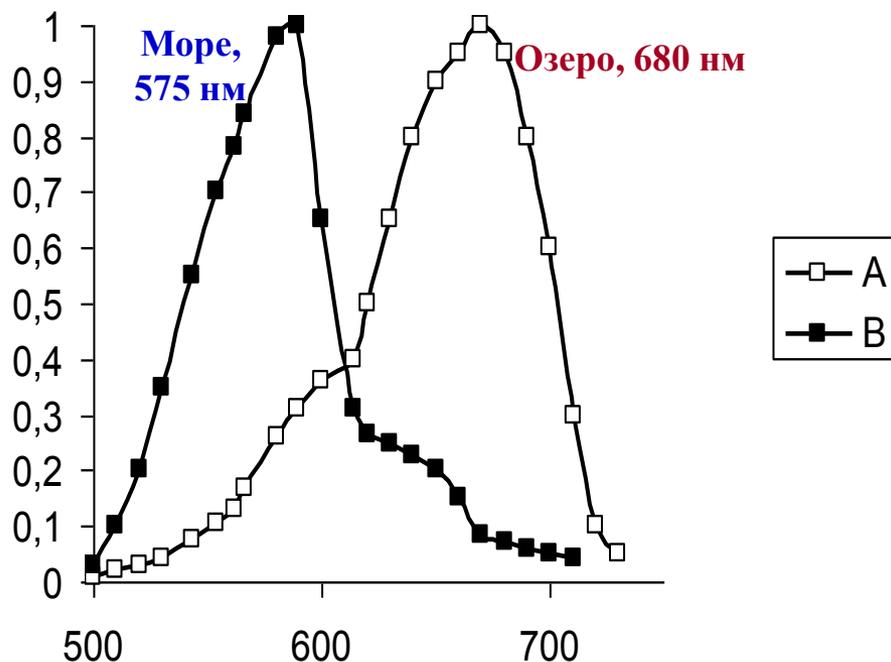
Физиологическая шкала времён

Спектральная настройка зрительного пигмента у двух популяций креветок *Mysis relicta*

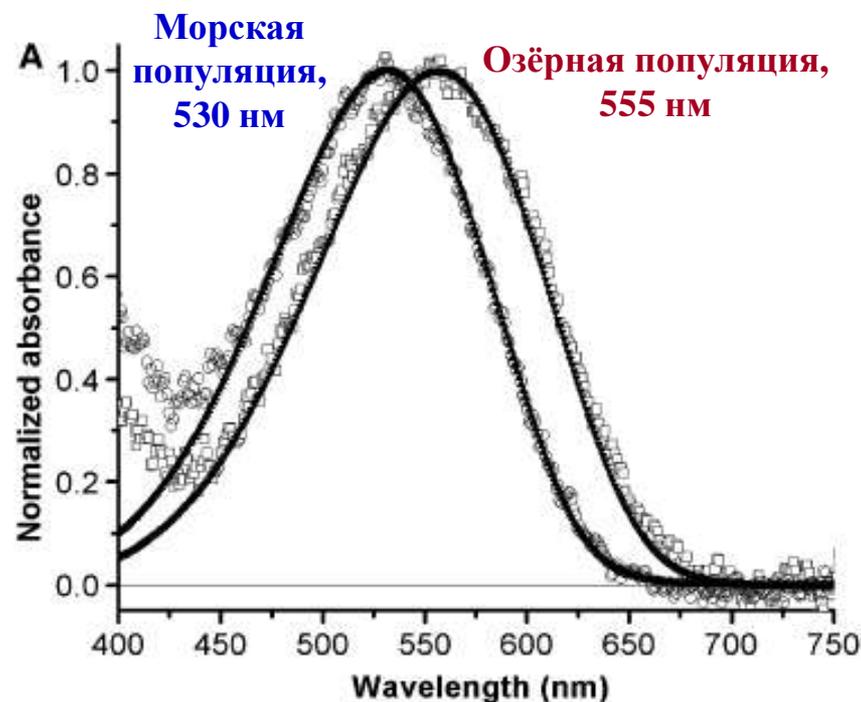


Mysis relicta

Спектральное распределение света в море (Роё залив) и в озере (озеро Рääjärvi)

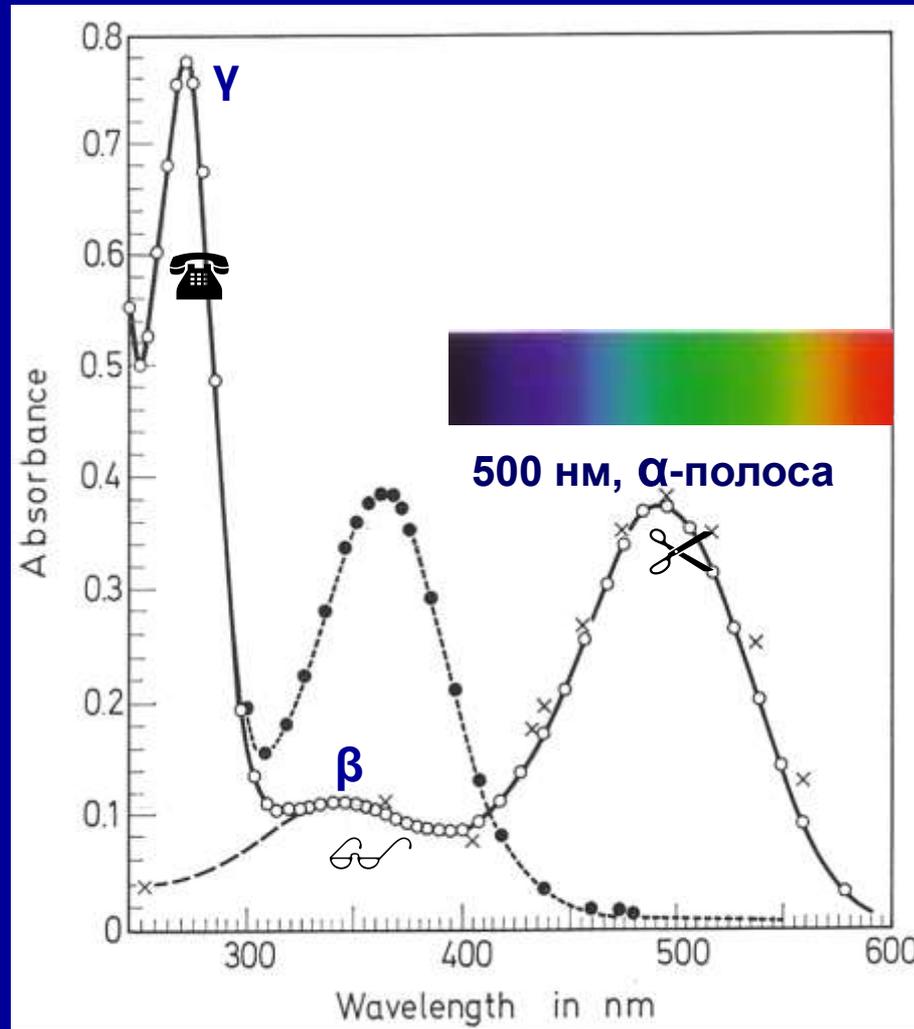


Микроспектрофотометрическая регистрация одиночного рабдома креветки *M. relicta* (Jokela-Maatta, et al., 2005)



ФОТОХИМИЯ

Фотохимия родопсина – это фотохимия ретиналевого хромофора (500 нм) в белке (опсине)

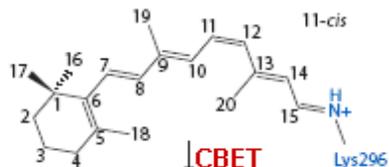


Спектр поглощения родопсина

Три этапа фотолиза родопсина: первый этап – фотохимический

№ 1

Родопсин (500 нм)



Электронно-возбуждённое состояние

↓ 200 фс

Фотородопсин (570 нм)

↓ пс

Батородопсин (543 нм)

↓ пс

Синий промежуточный продукт (470 нм)

↓ нс

Люмиродопсин (497 нм)

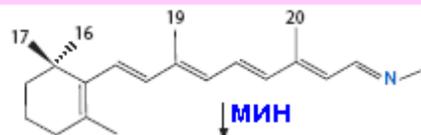
↓ мкс

Мета I (478 нм) ↔ Мета III (465 нм)

↑↓ мс

Метародопсин II (382 нм)

№ 3



↓ МИН

ОПСИН +
полностью-транс ретиналь (380 нм)

Фотоизомеризация
11-*цис* ретиналя
(фемто- и пикосекунды)

Конформационные перестройки
опсина
(нано-, микро- и миллисекунды)

Высвобождение
полностью-*транс* ретиналя
(десятки секунд – минуты)

Фото- и батородопсин – первые продукты фотолиза (Смитиенко и др., 2008, 2010)

500 нм, $t=25$ фс $E=70$ нДж

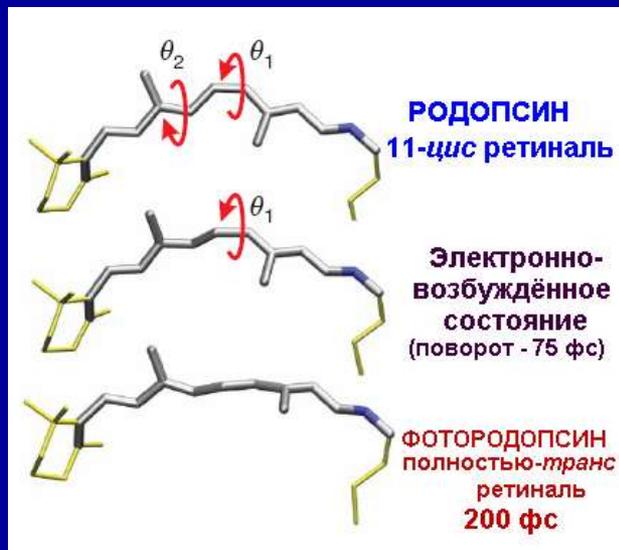
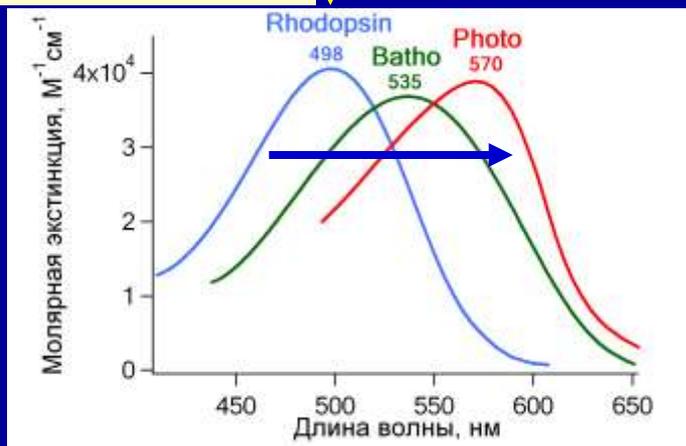
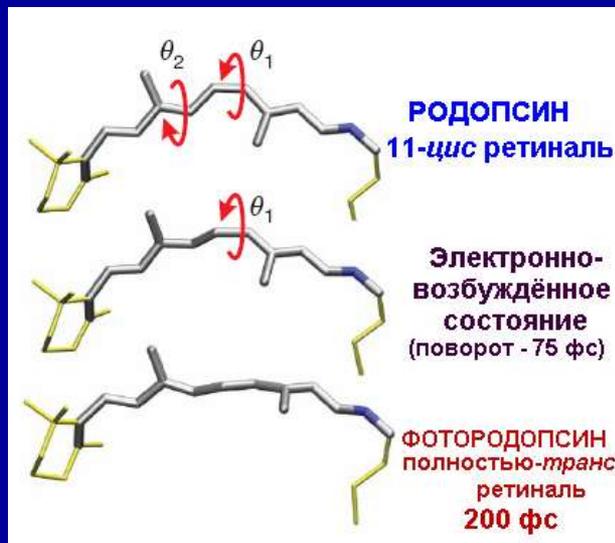
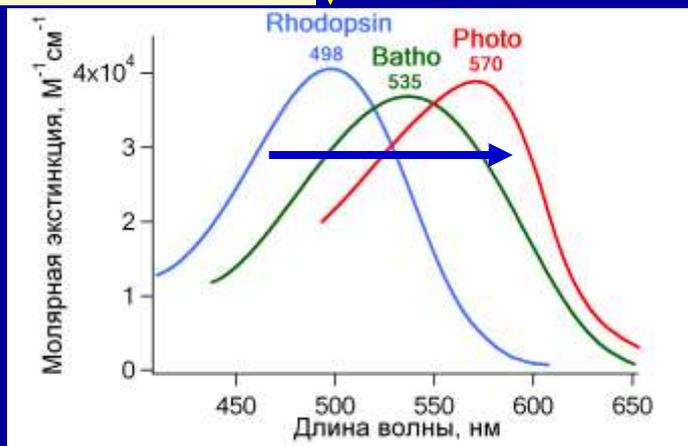
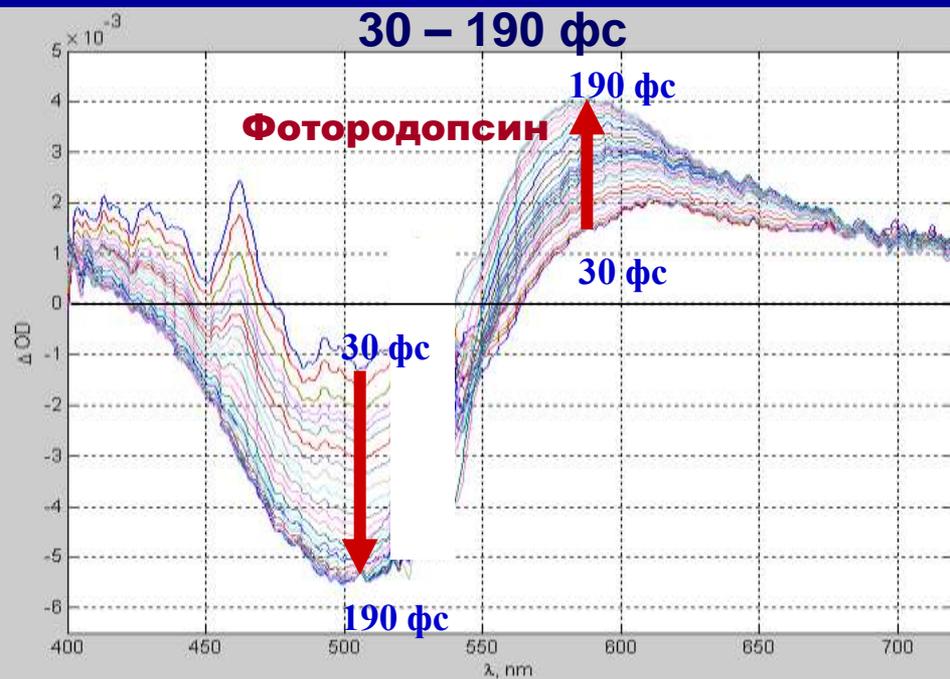


Фото- и батородопсин – первые продукты фотолиза (Смитиенко и др., 2008, 2010)

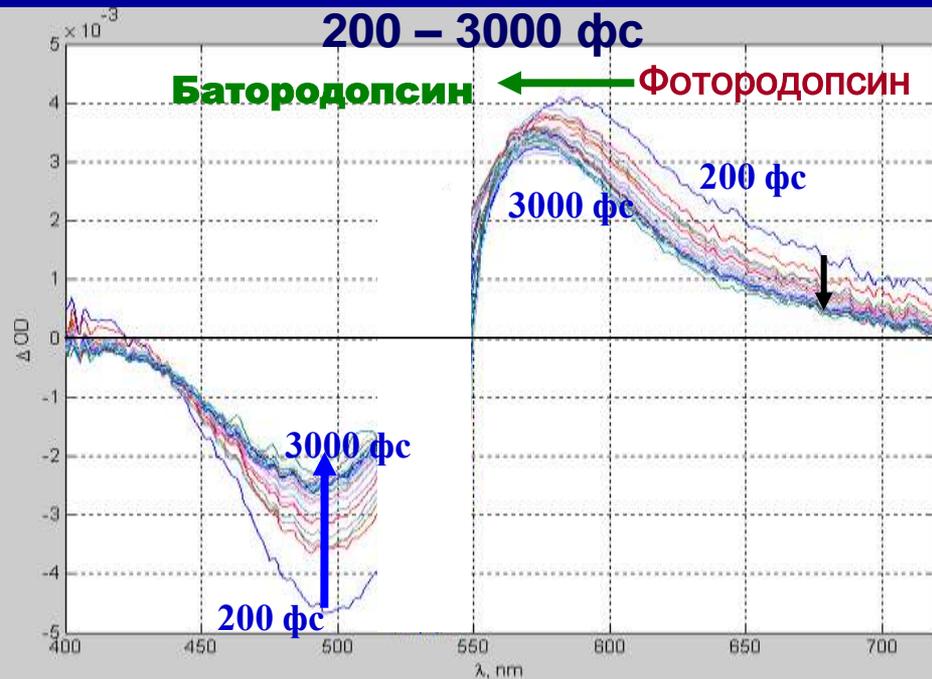
500 нм, $t=25$ фс $E=70$ нДж



30 – 190 фс



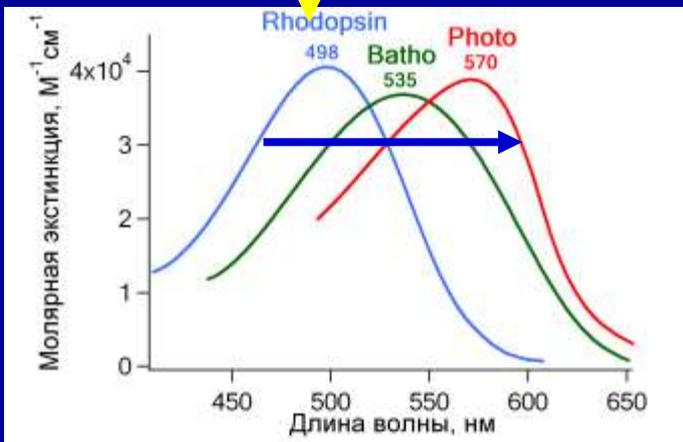
200 – 3000 фс



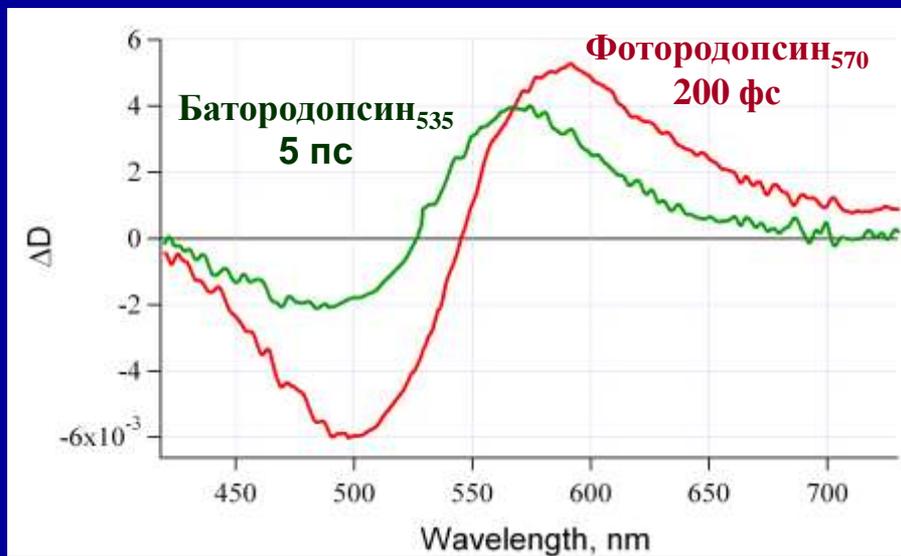
Образование фото- и батородопсина

(одиночная вспышка, $\lambda = 500$ нм, $t = 25$ фс) (Смитиенко и др., 2008, 2010)

500 nm, $t = 25$ fs $E = 70$ nJ

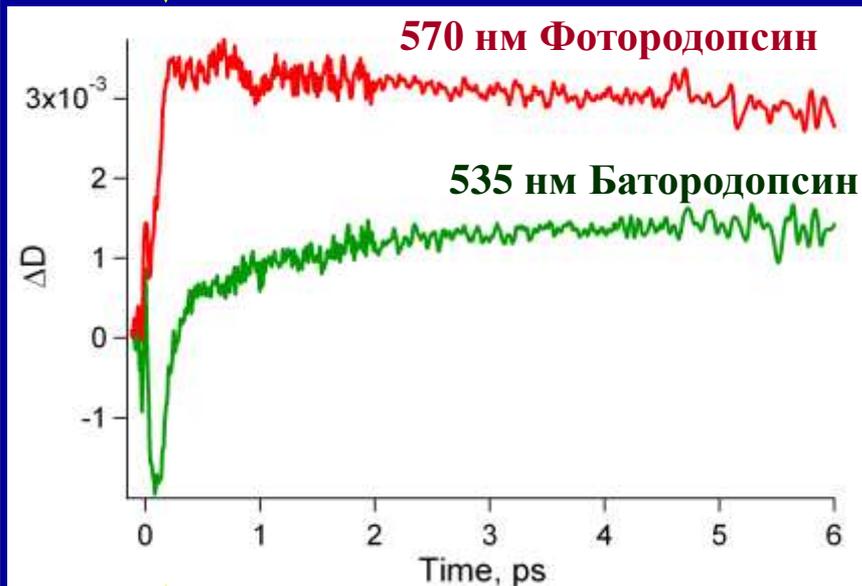


Дифференциальные спектры



200 фс

кинетика образования



200 фс

5 пс

- **Хромофорный центр опсина идеально организован.**
- **Белковое окружение способствует фотоизомеризации 11-*цис* ретиналя.**
- **Сверхбыстрая фотоизомеризация позволяет не потерять энергию поглощённого кванта света.**

**Сверхбыстрые фотообратимые реакции
ретиналь-содержащих белков могут
рассматриваться в качестве прототипов
для оптоэлектроники будущего
(сверхбыстрые нанофотопереключатели)**