

УДК 591 484

ЗОНЫ НАИЛУЧШЕГО ВИДЕНИЯ И РАЗРЕШАЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ СЕТЧАТКИ ДЕЛЬФИНА *Tursiops truncatus* НА РАННЕЙ СТАДИИ ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА

© 2020 г. А. М. Масс^{1,*}, А. Я. Супин^{1,**}

Представлено академиком РАН Д.С. Павловым 22.10.2019 г.

Поступило 22.10.2019 г.

После доработки 22.10.2019 г.

Принято к публикации 22.10.2019 г.

Исследована топография распределения плотности ганглиозных клеток на тотальных препаратах сетчатки трёх новорожденных дельфинов на ранней стадии постнатального онтогенеза. Выявлены две области повышенной плотности ганглиозных клеток в виде локальных пятен в темпоральном и назальном секторах сетчатки, вблизи горизонтального диаметра на расстоянии 10–15 мм от оптического диска. Максимальная плотность ганглиозных клеток в этих областях в среднем по пяти препаратам 657 и 636 клетки/мм² соответственно в темпоральном и назальном секторах. Ретинальное разрешение, оцененное по максимальным значениям плотности ганглиозных клеток и постеронодальному расстоянию, равному 13 мм, составило 0.17° для темпорального и 0.18° для назального сектора. Эти значения сопоставимы с таковыми у ранее исследованных видов взрослых дельфинов и китов.

Ключевые слова: дельфин, сетчатка, ретинальная разрешающая способность, онтогенез

DOI: 10.31857/S2686738920010151

Исследования сетчатки китообразных выявили особенности адаптации зрительной системы млекопитающих к условиям обитания как к водной, так и к воздушной среде [1]. Китообразные обладают амфибийным зрением, эффективным как в водной, так и в воздушной среде. Исследование сетчатки на ранних стадиях развития может способствовать пониманию уникальных свойств зрительной системы китообразных.

В литературе отсутствуют сведения по топографии сетчатки китообразных в онтогенезе, в частности по развитию и формированию зон с максимальной плотностью ганглиозных клеток, ответственных за ретинальную разрешающую способность. Задачей настоящей работы было исследование распределения ганглиозных клеток и оценка ретинальной разрешающей способности дельфина *Tursiops truncatus* на ранней стадии постнатального онтогенеза.

В работе использован метод оценки разрешающей способности зрения для труднодоступных

животных по ретинальной топографии [2]. Этот метод состоит в исследовании распределения ганглиозных клеток по всей поверхности сетчатки на тотальных препаратах. Он позволяет выявить области максимальной концентрации ганглиозных клеток. По максимальным значениям плотности клеток можно оценить разрешающую способность сетчатки, которая является важным фактором, определяющим остроту зрения. Изучение топографии ганглиозного слоя позволяет также выявить размеры и формы полей зрения, конфигурацию и положение зон наилучшего видения.

Работа выполнена на материале, собранном на Утришской морской станции РАН, от животных, погибших от заболеваний, не связанных с поражением глаз: пять препаратов от трёх особей, погибших сразу после рождения (размер каждого животного около 1 м) и четыре препарата от двух взрослых животных.

Глазные яблоки, извлеченные из орбит, были фиксированы в 10%-м буферном растворе формалина. Оптико-геометрические параметры, необходимые для расчета разрешающей способности, были получены на сагиттальном срезе замороженного глаза. Тотальные препараты были изготовлены согласно методике [3] и окрашены по методу Ниссля 0.1%-м раствором крезил-вио-

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии наук, Москва, Россия

*e-mail: alla-mass@mail.ru

**e-mail: alex_supin@mail.ru

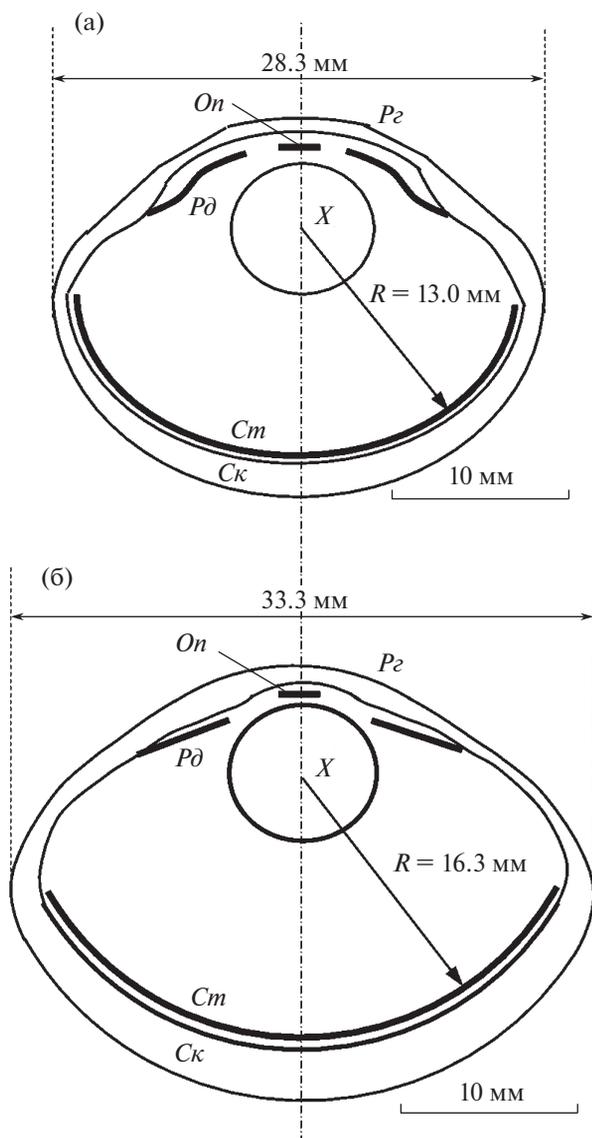


Рис. 1. Расположение основных элементов глаза новорожденного (а) и взрослого (б) животного. *On* – оперкулюм, *P2* – роговица, *Pd* – радужка, *X* – хрусталик, *Ck* – склера, *Cm* – сетчатка.

лета, что обеспечило прокрашивание всех ганглиозных клеток сетчатки – важное условие для расчета ретиальной разрешающей способности.

Для составления карт распределения ганглиозных клеток систематически подсчитывали количество ганглиозных клеток по всей поверхности сетчатки через 1 мм в квадратах площадью 0.25 мм². Полученные значения пересчитывали в количество клеток на 1 мм² и по этим данным составляли карты. По полученным картам определяли области наибольшей концентрации клеток и вычисляли максимальные значения плотности, по которым оценивали ретиальную разрешающую способность.

Для построения карт использовали программы собственной разработки с использованием программной оболочки LabVIEW (National Instruments, США). Измерение размеров ганглиозных клеток производилось с использованием программы ImageTool (University of Texas, США): измеряли площади профилей клеток и пересчитывали в диаметр равного по площади круга в мкм.

Глазное яблоко новорожденных животных, извлеченное из орбиты, имело, как и у взрослых особей, конусовидную форму за счёт сильно развитых ретракторных мышц, прикрепленных к заднему сегменту глаза. Глазной бокал новорожденных животных уплощен в дорзовентральном направлении: внутренний горизонтальный диаметр больше вертикального, аксиальный размер значительно меньше горизонтального (рис. 1а). Яркий сине-зеленый тапетум покрывал практически всё глазное дно, кроме небольшой темнопигментированной вентральной его части.

Все глазные бокалы были близки по размерам. У новорожденных животных наружный горизонтальный диаметр глазного яблока составлял 29–30 мм, вертикальный – 25–26 мм. Склера глаза толстая. Зрачок был сформирован и имел U-образную форму с хорошо выраженным оперкулюмом. Хрусталик имел уплощенную в аксиальном направлении форму: аксиальный размер 7 мм, диаметр 8 мм. Место выхода зрительного нерва в глазном бокале смещено дорзально относительно оси. Диаметр оптического нерва 3 мм.

Те же свойства в основном характерны и для взрослых особей (рис. 1б). Отличие состоит в большем размере глазного яблока (отношение 1, 3 : 1) и в форме хрусталика, более близкой к сферической.

Гистологическое исследование структуры ганглиозного слоя сетчатки показало, что он составлен одним рядом редко расположенных ганглиозных нейронов. Основную массу составляли клетки со средним размером от 11 до 22 мкм. Более крупные клетки размером около 34 мкм с хорошо видимыми местами отхождения отростков встречались преимущественно на периферии сетчатки; в зонах максимальной плотности такие нейроны были редки. Во всех нейронах было видно большое количество цитоплазмы, богатой интенсивно прокрашенными тельцами Ниссля, и более светлоокрашенное ядро с четким ядрышком. Все перечисленные признаки отвечали критериям идентификации ганглиозных клеток [4]. Это позволило считать, что в основном исследованные клетки были ганглиозными. Мелкие круглые темно-окрашенные клетки типа глиальных и смещенных амакриновых практически не встречались.

Типичная карта распределения плотности ганглиозных клеток одного из тотальных препара-

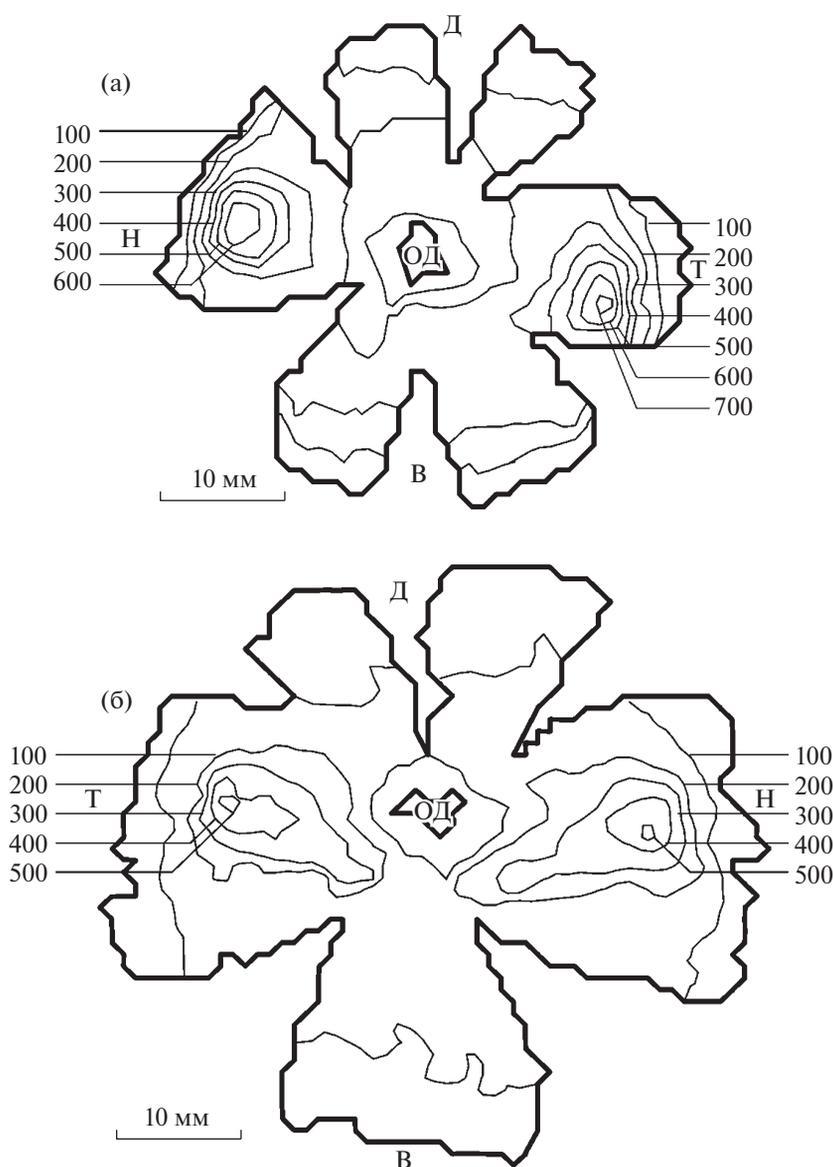


Рис. 2. Карты распределения ганглиозных клеток у новорожденного (а) и взрослого (б) животного. Плотность клеток обозначена линиями равной плотности, значения которых указаны около карт. Д, В, Н, Т — соответственно дорзальный, вентральный, назальный и темпоральный полюсы сетчатки, ОД — оптический диск.

тов, полученных от новорожденного животного, представлена на рис. 2а. Средняя плотность клеток была низкой, однако наблюдались области повышенной плотности: одна — в темпоральном, другая — в назальном секторе. Максимальная плотность клеток на данном препарате составляла 764 клетки/мм² в темпоральном секторе и 732 клетки/мм² в назальном секторе (табл. 1). Обе области имели вид локальных пятен и были расположены вблизи горизонтального диаметра сетчатки ближе к её периферии, симметрично на расстоянии 10–15 мм от оптического диска. За пределами этих зон плотность клеток быстро снижалась и на большей части сетчатки была низ-

кой — не превышала 200 клеток/мм²; в центре сетчатки, вокруг оптического диска и на периферии — не более 100 клеток/мм².

Описанная картина зон повышенной плотности наблюдалась на всех исследованных препаратах, хотя значения плотности клеток несколько различались. Различия в плотности ганглиозных клеток в темпоральной и назальной зонах сетчатки были невелики, и обе зоны можно считать равнозначными.

Полученное топографическое распределение ганглиозных клеток в сетчатке новорожденных дельфинов (рис. 2а) близко к распределению у взрослых животных (рис. 2б), у которых описаны

Таблица 1. Плотности ганглиозных клеток сетчатки у новорожденных и взрослых животных

Новорожденные				
Номер препарата	Темпоральная зона		Назальная зона	
	Клеток/мм ²	Разрешение, градус	Клеток/мм ²	Разрешение, градус
1	760	0.16	680	0.17
2	764	0.16	732	0.16
3	520	0.19	540	0.10
4	620	0.18	630	0.18
5	620	0.18	600	0.18
Среднее	657	0.17	636	0.18
Взрослые				
Номер препарата	Темпоральная зона		Назальная зона	
	Клеток/мм ²	Клеток/град ²	Клеток/мм ²	Клеток/град ²
1	535	0.19	586	0.18
2	826	0.15	784	0.16
3	799	0.16	769	0.16
4	542	0.19	529	0.19
Среднее	676	0.17	667	0.17

две области повышенной плотности с локализацией и максимальными значениями, сопоставимыми с таковыми, выявленными у новорожденных особей [3].

Присутствие двух зон повышенной плотности ганглиозных клеток является характерным свойством сетчатки многих китообразных как зубатых китов [1], так и настоящих китов [5] в отличие от наземных млекопитающих, для которых характерна одна зона максимальной плотности в виде локального пятна *area centralis* или удлиненной полосы “visual streak”. Предполагается, что две области высокой плотности ганглиозных клеток у китообразных по-разному участвуют в водном и воздушном зрении [3].

Полученные значения максимальной плотности ганглиозных клеток позволили рассчитать ретинальное разрешение у новорожденных животных. Среднее расстояние между соседними клетками L вычисляли как

$$L = \sqrt{D},$$

где D – плотность клеток. При пиковой плотности клеток в среднем по пяти препаратам 657 и 636 клеток/мм² соответственно в темпоральном и назальном секторах (табл. 1) межклеточное расстояние составило соответственно 17.3 и 17.5 мкм. За постеронодальное расстояние приняли расстояние от центра хрусталика до областей сетчатки с максимальной плотностью. Это расстояние составило для всех препаратов 13 мм (рис. 1а).

Ретинальное разрешение вычисляли по формуле

$$V = \frac{L \times 180}{\pi N},$$

где V – ретинальное разрешение в градусах, L – межклеточное расстояние в мм, N – постеронодальное расстояние в мм. При приведенных выше значениях среднего расстояния между соседними клетками ретинальное разрешение V составило 0.17° (10.2') для темпорального и 0.18° (10.8') для назального сектора, т.е. практически одинаковое для обеих зон. Эти значения близки к оценкам ретинального разрешения в воде у взрослых особей *Tursiops truncatus* (табл. 1): 0.17° (10.2') в темпоральном, и в назальном секторах, по данным ретинальной топографии [3, 6, 7], и к оценкам остроты зрения, полученным в поведенческих экспериментах: 8.2' в воде и до 12.5' в воздухе [8].

Таким образом, к моменту рождения у дельфина вполне сформированы как топографическая структура сетчатки, так и ретинальное разрешение. Последнее позволяет предполагать и сформированную остроту зрения. Такой характер созревания сетчатки естественно связать с образом жизни (воздушное дыхание при живорождении в водной среде), что требует способности к активной локомоции сразу же после рождения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Л.М. Мухаметову, В.В. Попову, Е.С. Родионовой, Е.В. Сысуевой и всем сотрудникам, оказавшим помощь в получении морфологического материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mass A.M., Supin A.Ya. Adaptive features of aquatic mammals // *Anatomical Record* 2007. V. 290. P. 701–715.
2. Stone J. *The Wholemout Handbook: A Guide to the Preparation and Analysis of Retinal Wholemouts*. Sydney, 1981.
3. Mass A.M., Supin A.Ya. // *Brain Behav. Evol.* 1995. V. 45. P. 257–265.
4. Wong R.O.L., Hughes A. // *J. Comp. Neurol.* 1987. V. 255. P. 159–177.
5. Lisney T. J., Collin S.P. // *Brain, Behav. Evol.* 2018. V. 92. P. 97–116.
6. Dral A.D.G. // *Aquatic Mammals*. 1975.V. 2. P. 28–31.
7. Dral A.D.G. *Functional Anatomy of Marine Mammals*. L.: Acad. Press, 1977. P. 81–134.
8. Herman L.M., Peacock M.F., Yunker M.P., et al. // *Science*. 1975. № 189. P. 650–652.

**THE BEST-VISION ZONES IN THE RETINA
OF NEONATAL BOTTLENOSE DOLPHINS *Tursiops truncatus*
AND ESTIMATION OF RETINAL RESOLUTION**

A. M. Mass^{a,#} and A. Ya. Supin^{a,##}

^a *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

[#]*e-mail: alla-mass@mail.ru*

^{##}*e-mail: alex_supin@mail.ru*

Presented by Academician of the RAS D.S. Pavlov October 22, 2019

Topography of ganglion cells in the retina of three neonatal bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* were studied in retinal wholemouts. Morphological structure of the ganglion cell layer was studied and main types of ganglion cells were identified, number and density of cells was measured. Maps of ganglion cells distribution revealed areas of increased cell density responsible for visual discrimination. The maps displayed two spots of high cell density located in the temporal and nasal quadrants, 10–15 mm from the geometric center of the retina. The mean peak density is 657 and 636 cells/mm² in temporal and nasal high-density areas respectively. With posterior nodal distance of 13 mm, the temporal high-density data predict a retinal resolution in water 0.17° and 0.18° in nasal areas respectively. These data are similar to results for adult dolphins.

Keywords: bottlenose dolphin, retina, visual acuity, ontogenesis