

МАТЕРИАЛЫ
ЛЕКЦИЙ ШКОЛЫ

ЗАЧЕМ ПАЛОЧКИ СЕТЧАТКИ – ПАЛОЧКИ, А КОЛБОЧКИ – КОЛБОЧКИ?

© 2020 г. В. И. Говардовский^{1, #}, М. Л. Фирсов^{1, *}

¹ ФГБУН Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: michael.firsov@gmail.com

DOI: 10.31857/S0044452920071833

Сетчатки большинства позвоночных содержат два типа фоторецепторных клеток – палочки и колбочки. Примерно года с 1890 г. мы знаем, что колбочки обслуживают дневное зрение, а палочки – ночное. “Классические” палочки и колбочки имеют характерную морфологию – цилиндрический или конический наружный сегмент и другие признаки, однако за прошедшие десятилетия накопилось много примеров сетчаток, в трудно или невозможно определить истинную функцию фоторецептора, основываясь лишь на его морфологии. Так, например, у миноги наружные сегменты всех фоторецепторов имеют коническую форму, и только в 1982 г. Говардовский и Лычаков доказали, что короткие клетки – это функционально палочки, а длинные – колбочки.

В 1943 г. Уоллс в книге “The vertebrate eye and its adaptive radiation” постулировал, что, поскольку в ходе эволюции позвоночных практически все группы неоднократно меняли образ жизни с дневного на ночной и обратно, фоторецепторы подстраивали морфологию под новые требования, а если какой-либо тип рецептора оказывался бесполезным, он терялся. Уоллс назвал это положение “теорией трансмутаций”. Особенно богатой трансмутациями – по Уоллсу – была эволюция сетчаток рептилий. Предполагаемые предки современных рептилий – котилозавры – имели двойственную – т.е. палочко-колбочковую сетчатку, которая возможно сохранилась у черепах. Далее, например, ящерицы с их дневным образом жизни потеряли палочки и получили чисто колбочковую сетчатку. Ночные ящерицы – гекконы – должны были избобретать палочки из колбочек, что они и сделали. Точку в истории теории Уоллса поставили лет 20 назад современная физиология и молекулярная биология. Теперь мы знаем, что фоторецепторы изученных позвоночных используют один и тот же GPCR каскад восприятия света и усиления сигнала.

И почти все белки сигнального каскада – а их больше десятка – существуют в палочко- и колбочко-специфичной форме, и одна и та же палочковая изоформа имеется и у млекопитающих, и у круглоротых. Таким образом, доказано что палочки и колбочки – это две разные линии, которые разделились в эволюции очень рано, и так и существуют до сих пор, не прерываясь и не перемешиваясь.

Существуют три воспроизводимых – за немногими исключениями – морфологических особенности, отличающих палочку от колбочки: размеры и форма наружного сегмента; топология фоторецепторной мембраны; строение синаптических окончаний.

Зададимся вопросом, почему физиологические ночные рецепторы обычно цилиндрические, а дневные – конические? Конечно, большой наружный сегмент поглощает больше света, но и система фототрансдукции приходится работать в большем объеме, т.е. она производит меньший эффект. В итоге чувствительность – в смысле величины ответа при данной освещенности – не увеличивается. Если же рассматривать ответ на одиночный поглощенный квант, то в колбочках маленького объема ответ будет больше, чем в больших палочках. Зато палочки поглощают больше света, чем колбочки, при одинаковой освещенности, и, значит, обеспечивают лучшую статистику фотонов. Поэтому они поддерживают не просто пороговую детекцию, а осмысленное зрение в полутьме.

У осетров, рептилий, птиц и сумчатых в наружном сегменте находятся настоящие линзочки. Это сферические липидные капли. Свет проходит через них перед тем, как попасть на наружный сегмент. У рептилий и птиц капли окрашены в несколько цветов, и в комбинации с различными зрительными пигментами могут создавать до 6 типов цветовых рецепторов. Кроме того, и конические внутренние сегменты, и липидные капли – это фокусирующие структуры, которые направляют свет в наружный сегмент, чтобы увеличить чувствительность.

Время появления палочки можно обозначить с некоторой степенью определенности, и более того, можно сказать, что и палочка, и современный ка-

[#] Виктор Исаевич Говардовский собирался прочитать эту лекцию на Школе, однако в конце июня 2020 г. трагически скончался от COVID-19. Оргкомитет Совещания и Школы по эволюционной физиологии скорбит об этой невосполнимой потере для всех знавших и ценивших этого замечательного физиолога и человека. Лекция будет представлена на основе подготовленных В.И. Говардовским материалов.

мерный глаз, и позвоночные появились примерно одновременно. Палочка безусловно эволюционно вторична по отношению к колбочке, и палочка развилась в совершенную структуру, способную к уверенной рецепции одиночного фотона, и к адаптации в достаточно широком диапазоне интенсивностей. Схема каскада фототрансдукции одинаковая у палочек и колбочек, но почти все белки-участники каскада существуют в палочковой или колбочковой версии. Наши работы показали (Astakhova et.al., 2015), что скорость активации каскада фототрансдукции у палочек и колбочек примерно одинаковые, а вот обе реакции выключения – активного родопсина и активного трансдуцина, протекают в колбочках по крайней мере в 10 раз быстрее, чем в палочках. Скорость работы кальциевой обратной связи также в 10 раз выше. Таким образом, колбочковый каскад трансдукции ничуть не менее эффективный, чем палочковый, но выключается в 10 раз быстрее и за счет этого существенно менее чувствительный. Быстрый фотоответ позволил колбочкам создать зрение с высоким временным разрешением, а также избегать насыщения при высоких уровнях освещенности. Еще

одним механизмом адаптации является обесцвечивание части зрительного пигмента и таким образом вывод его из трансдукционного оборота. Однако, для того, чтобы не обесцветить весь пигмент, нужен механизм его быстрой регенерации. И такой механизм действительно существует – у колбочек метапродукты распадаются в 20–100 раз быстрее, чем у палочек, в результате чего пигмент быстрее готов к регенерации.

Колбочки выбрали эволюционную стратегию размена чувствительности на скорость реакции. У колбочек выработался столь же эффективный каскад фототрансдукции, который, однако, гораздо раньше выключается, что достигается высоким уровнем экспрессии ряда ключевых белков выключения каскада, и их более высокой активностью по сравнению с палочками. Кроме того, колбочки научились избегать насыщения при любых, даже самых высоких уровнях фонового освещения, за счет механизмов быстрого фотолиза метапродуктов и дополнительных путей снабжения регенерированным хромофором.