

ФИЗИОЛОГИЯ
ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

УДК 591.1

ТОПОГРАФИЯ ГАНГЛИОЗНЫХ КЛЕТОК И РАЗРЕШАЮЩАЯ
СПОСОБНОСТЬ СЕТЧАТКИ ДЕЛЬФИНА *Tursiops truncatus* НА РАННЕЙ
СТАДИИ ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА

© 2020 г. А. М. Масс*, @, А. Я. Супин*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия
@E-mail: alla-mass@mail.ru

Поступила в редакцию 15.12.2019 г.

После доработки 03.02.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2020 г.

Исследованы размеры глаз и строение сетчатки у новорожденных и взрослых бутылконосых дельфинов *Tursiops truncatus*. Установлено, что у новорожденных животных полностью сформированы оптическая схема глаз и организация сетчатки, включая наличие двух зон повышенной концентрации ганглиозных клеток. Отмечено, что у взрослых особей по сравнению с новорожденными больше размер глаз, толщина сетчатки, площадь сетчатки и количество ганглиозных клеток. Обнаружено, что плотность ганглиозных клеток в зонах повышенной концентрации у новорожденных выше, чем у взрослых животных, однако ретинальные разрешающие способности различались незначительно. Показано, что постнатальное развитие не вносит принципиальных изменений в строение глаза и выражается в количественном сдвиге основных параметров.

DOI: 10.31857/S0002332920060107

Исследования морских млекопитающих выявили особенности строения глаза и организации ганглиозного слоя сетчатки, определяемые условиями обитания и систематическим положением (Mass, Supin, 2007). Особый интерес вызвала зрительная система китообразных (китов, дельфинов, морских свиней). Китообразные проводят всю жизнь в воде, но дыхание воздухом вызывает их к границе между воздухом и водой, что стимулирует развитие амфибийного зрения. Переход к полностью водному образу жизни привел к глубокой анатомо-физиологической перестройке зрительной системы, позволившей превратить глаз наземного животного в амфибийный и обеспечить хорошее зрительное разрешение в воде и воздухе. Исследование особенностей зрительной системы китообразных способствует пониманию механизмов зрительного восприятия и путей приспособления зрительной системы к условиям обитания, что представляет интерес для сравнительной морфологии, физиологии и эволюции сенсорных систем.

Особого внимания заслуживает сравнительное исследование областей сетчатки с повышенной плотностью ганглиозных клеток. Эти области определяют ретинальную разрешающую способность и ответственны за зрительное различение. У наземных млекопитающих области высокого ретинального разрешения известны как fovea, ar-

ea centralis и зрительная полоска visual streak. Они хорошо изучены у многих видов наземных млекопитающих. Показано, что организации зон высокого ретинального разрешения различны у разных видов и зависят от положения глаз, условий обитания и систематического положения вида (Hughes, 1977; Collin, 1999).

Существование областей высокой концентрации ганглиозных клеток в сетчатке китообразных было предметом дискуссии в течение многих лет. Сетчатка китообразных не имеет лишенной сосудов области. Поэтому обычное визуальное обследование глазного дна не выявляло областей, которые могли бы считаться подобными fovea или area centralis (Dawson *et al.*, 1987). Ситуация изменилась, когда был разработан метод исследования ретинальной топографии на тотальных препаратах сетчатки (wholemounds). Метод ретинальной топографии позволил изучать, в частности, широкий круг видов животных, в том числе труднодоступных. Данные, полученные этим методом, позволили выявить многие факторы, определяющие остроту зрения и организацию полей зрения. В частности, были получены данные, касающиеся организации полей зрения у ряда видов китообразных (Mass, Supin, 1986, 1995, 1997, 1999, 2002, 2007; Murayama *et al.*, 1995; Murayama, Somiya, 1998; Supin *et al.*, 2001; Масс, Супин, 2013; Mass *et al.*, 2013). Эти исследования выявили в

сетчатке китообразных области повышенной концентрации ганглиозных клеток. В отличие от наземных млекопитающих многие китообразные имеют не одну, а две области повышенной концентрации клеток. Эти области расположены на горизонтальном диаметре сетчатки (ближе к периферии): одна — в назальном секторе, другая — в темпоральном (височном).

Для понимания того, каким образом формировались особенности организации сетчатки китообразных, полезными могут оказаться сведения об их возникновении в процессе онтогенеза. В литературе сведения по организации сетчатки китообразных в онтогенезе отсутствуют, в частности нет данных, касающихся развития и формирования зон с повышенной плотностью ганглиозных клеток, ответственных за ретиальную разрешающую способность.

Цель работы — исследование оптико-геометрических характеристик глаза и структуры сетчатки у новорожденных особей бутылконового дельфина *Tursiops truncatus* Montagu, включая исследование организации ганглиозного слоя сетчатки и распределения ганглиозных клеток на тотальных препаратах и оценку ретиальной разрешающей способности. Для сравнения приведены аналогичные данные, полученные на взрослых особях того же вида. Характеристики глаза и сетчатки бутылконового дельфина были описаны ранее (Mass, Supin, 1995), однако нами все необходимые измерения были повторены на новом материале, чтобы обеспечить сравнение с данными, полученными на новорожденных животных при одинаковых условиях, с применением одинаковых методик и использованием одной и той же техники.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на материале, собранном на Утришской морской станции РАН. Материал на ранней стадии постнатального онтогенеза получен от двух новорожденных животных (длина тела ~1 м), погибших вследствие неблагоприятного течения родов. Материал от взрослых животных получен от двух особей, погибших из-за заболеваний, не связанных с поражением органов зрения. Таким образом, для исследования были доступны четыре глаза новорожденных и четыре глаза взрослых животных. Материал был собран в течение 15 лет.

Один глаз новорожденного и один глаз взрослого животного были использованы для промеров геометрических характеристик, необходимых для определения постеронодального расстояния. Три глаза новорожденных животных и три глаза взрослых животных были использованы для изготовления гистологических препаратов сетчатки (поперечных срезов и тотальных препаратов).

Глазные яблоки были фиксированы в 10%-ном формалине. Перед извлечением глаз из орбит были помечены дорзальный, вентральный, назальный и темпоральный полюсы глазного яблока.

Промеры геометрических характеристик глаза проводили по сканерным фотографиям сагиттального разреза замороженного глаза. По этим фотографиям и промерам составляли схематическое изображение глаза.

Для изготовления поперечных срезов и тотальных препаратов (whollemounts) сетчатки удаляли роговицу, ирис, хрусталик и стекловидное тело глаза. Отмечали положение полюсов сетчатки (дорзального, вентрального, назального и темпорального) относительно ранее помеченных полюсов глазного яблока. Сетчатку отделяли от пигментного эпителия и целиком извлекли из глазного бокала. Делали периферические радиальные надрезы для того, чтобы расправить сетчатку на плоском стекле при изготовлении тотального препарата.

Для изготовления поперечных срезов отделяли небольшой (2–3 мм) фрагмент сетчатки на краю радиального надреза. Применяли два способа фиксации и окраски. В первом случае фрагмент сетчатки фиксировали в 10%-ном растворе формалина, дегидратировали и помещали в 2%-ный целлоидин с касторовым маслом, далее в хлороформ, смесь парапласта с хлороформом и затем в парапласт. Срезы толщиной 6–10 мкм окрашивали гематоксилином и флаксином и закладывали в заливочную среду. Во втором случае фрагмент сетчатки фиксировали в растворе Буэна. Срезы толщиной 6–10 мкм окрашивали гематоксилином делафиляда с докраской флаксином. Оба метода позволили получить препараты, пригодные для гистологического исследования, но при фиксации в растворе Буэна качество препаратов было лучше, чем при фиксации формалином.

Для изготовления тотальных препаратов сетчатку, фиксированную в формалине, наклеивали на предметное стекло ганглиозным слоем вверх и высушивали на воздухе. Препарат окрашивали методом Ниссля 0.1%-ным раствором крезил-виолета под визуальным контролем так, чтобы прокрасился только поверхностно лежащий ганглиозный слой, не затрагивая глубокие слои сетчатки. Такая окраска обеспечивала окрашивание всех поверхностно лежащих ганглиозных клеток — важное условие для расчета ретиальной разрешающей способности. Затем препарат дегидратировали в спиртах, просветляли в ксилоле и заключали в заливочную среду Permount (Electron Microscopy Sciences, США). Так как сетчатка была приклеена на стекло до дегидратации, незначительная усадка препарата наблюдалась только по краям препарата.

Для исследования распределения ганглиозных клеток в сетчатке объектив микроскопа фокусировали на глубину ганглиозного слоя и все ганглиозные клетки подсчитывали в пределах этого слоя систематически по всей поверхности сетчатки через 1 мм в квадратах площадью 0.25 мм^2 . Полученные значения пересчитывали в количество клеток на 1 мм^2 (кл./ мм^2), проводили скользящее усреднение в блоках $2 \times 2 \text{ мм}$ и составляли карты плотности ганглиозных клеток. Такие карты позволяли локализовать области повышенной концентрации клеток и определить максимумы плотности клеток. Для построения карт применяли программы собственной разработки с использованием программной оболочки LabVIEW (National Instruments, США).

Карты распределения ганглиозных клеток использовали также для вычисления общего количества клеток и площади сетчатки. Общее количество клеток определяли как сумму значений (в размерности кл./ мм^2) во всех точках карты с шагом 1 мм, а площадь сетчатки (в размерности мм^2) — как количество точек с шагом 1 мм.

Размеры клеток измеряли в областях сетчатки с разной плотностью клеток: в областях высокой концентрации (назальной и темпоральной) и в областях низкой концентрации (дорзальной и вентральной). Измерения проводили на цифровых микрофотографиях, сделанных с выбранных участков тотальных препаратов сетчатки, с использованием программы Motic Image Plus 2.0 (Hong Kong). Измеряли площади профилей клеток и использовали полученные значения для пересчета в диаметр равного по площади круга.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оптико-геометрические характеристики глаза. Глазной бокал новорожденных животных (рис. 1а) был уплощен в аксиальном направлении (аксиальный размер значительно меньше поперечного) и незначительно уплощен в дорзовентральном направлении (горизонтальный диаметр больше вертикального). Наружный горизонтальный диаметр глазного яблока составлял 29–30, вертикальный — 25–26 мм. Глазное яблоко имело конусовидную форму за счет развитых ретракторных мышц, прикрепленных к заднему сегменту глаза. Зрачок был сформирован. Верхний край ириса образовывал выраженный язычок (оперкулюм), в результате чего зрачок имел U-образную форму.

Хрусталик был незначительно уплощен в аксиальном направлении (аксиальный размер — 7, диаметр — 8 мм). Сильноразвитый сине-зеленый тапетум покрывал практически все глазное дно, кроме небольшой темнопигментированной вентральной его части. Склера глаза — толстая. Передняя камера — мелкая. Место выхода зрительного

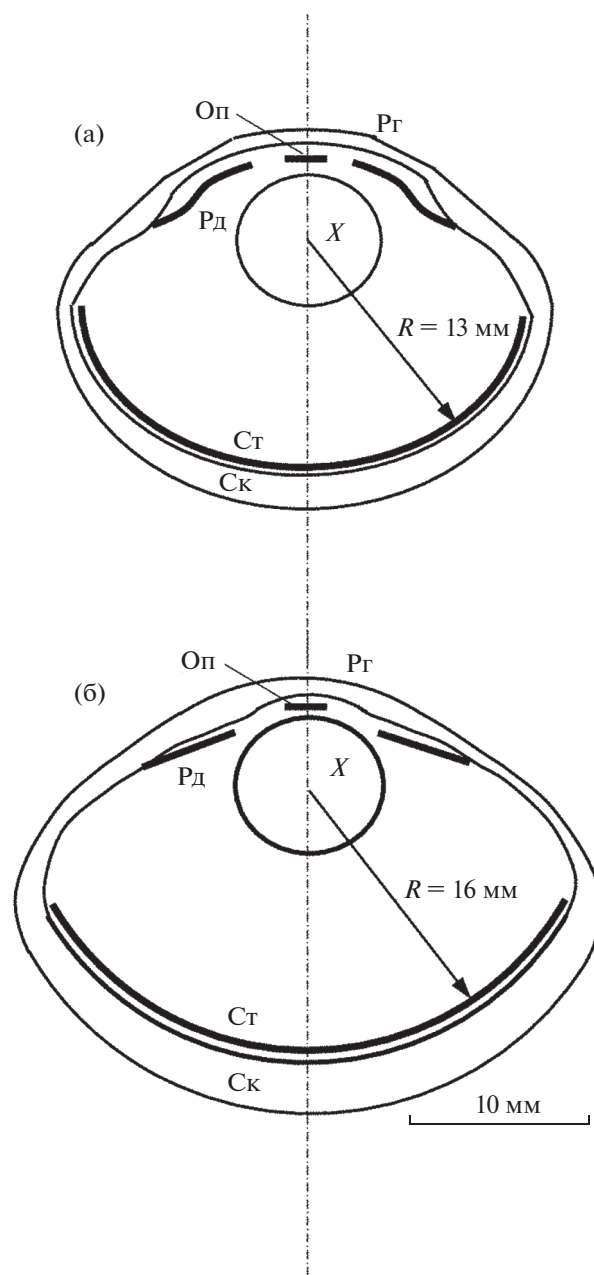


Рис. 1. Структура глаза новорожденного (а) и взрослого (б) дельфина. Рг — роговица, Оп — оперкулюм, Х — хрусталик, Рд — радужка, Ст — сетчатка, Ск — склера, R — радиус глазного бокала.

нерва было смещено дорзально относительно оси глазного бокала. Диаметр оптического нерва — 3 мм.

Форма глазного бокала была близка к полусфере. Центры хрусталика и сферического сегмента глазного бокала практически совпадали. В результате создавалась центрально-симметричная оптическая система, при которой условия фокусировки на сетчатке были практически оди-

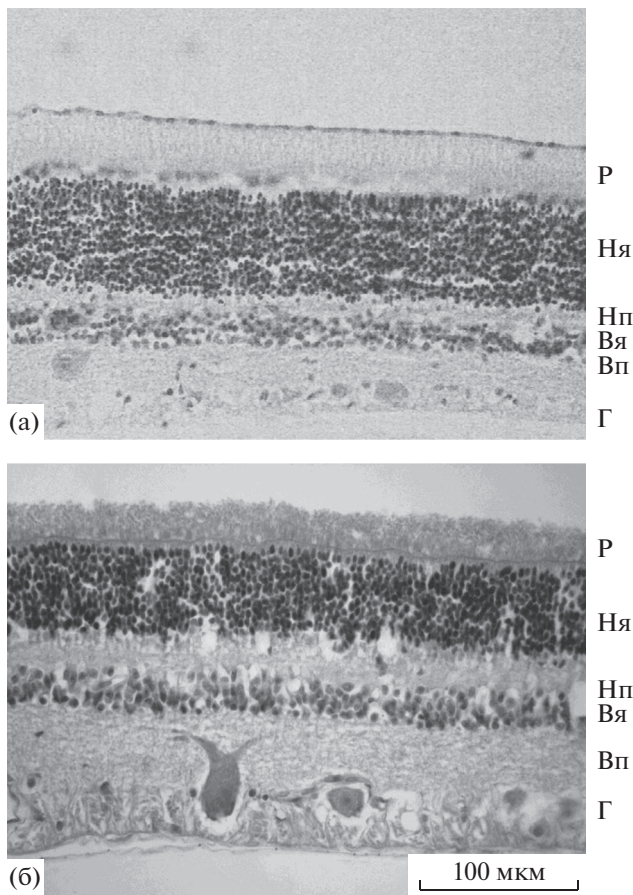


Рис. 2. Поперечные срезы сетчатки новорожденного (а) и взрослого (б) дельфина. Слои сетчатки: Р — рецепторный, Ня — наружный ядерный, Нп — наружный плексиформный, Вя — внутренний ядерный, Вп — внутренний плексиформный, Г — ганглиозный.

наковы для световых лучей, приходящих с любого направления. Так как в воде хрусталик — основной преломляющий элемент глаза (коэффициенты рефракции перед роговицей и за ней практически равны), за постеронодальное расстояние приняли расстояние от центра хрусталика до областей сетчатки с максимальной плотностью. Это расстояние для всех препаратов составило 13 ± 0.5 мм.

Качественно оптическая схема глаза новорожденных была идентична таковой у взрослых особей (рис. 1б). У взрослых особей хрусталик также имел форму, близкую к сферической, а глазной бокал — полусферическую форму с центром, совпадающим с центром хрусталика. Различие между глазом новорожденного и взрослого животного состояло в большем размере глазного яблока у взрослых: соотношение размеров составило от 1 : 1.2 до 1 : 1.3. Расстояние от центра хрусталика до сетчатки у взрослых животных варьировало от 15.5 до 16.3 мм (среднее 16 мм).

Гистологическая структура сетчатки. Сетчатка новорожденного животного содержала все слои, характерные для развитой сетчатки млекопитающих: рецепторный, наружный ядерный, наружный плексиформный, внутренний ядерный, внутренний плексиформный и ганглиозный (рис. 2а). Фоторецепторный слой был хорошо выражен. Наибольшую толщину имел наружный ядерный слой. В большей части сетчатки ганглиозный слой был составлен одним рядом хорошо различимых ганглиозных клеток, разделенных большими межклеточными промежутками. В областях высокой плотности расстояния между клетками были минимальными. Те же особенности расположения ганглиозных клеток видны на тотальном препарате, фрагмент которого представлен на рис. 3а. В ганглиозных клетках четко выражена мембрана, хорошо виден большой объем цитоплазмы, ядро со светлым ядрышком и тельцами Ниссля.

Таким образом, сетчатка новорожденного животного имела те же характеристики, что и сетчатка взрослого животного: те же слои и приблизительно те же соотношения толщин слоев (рис. 2б), ту же организацию ганглиозного слоя с большими промежутками между ганглиозными клетками (рис. 3б). Однако при качественном сходстве наблюдалась значительная разница в толщинах сетчатки: у новорожденного животного толщина сетчатки составляет 160, а у взрослой особи — 235 мкм.

Топографическое распределение ганглиозных клеток. Для идентификации ганглиозных клеток на тотальных препаратах сетчатки новорожденных и взрослых животных использовали те же критерии, которые были применены в исследованиях, выполненных на других видах наземных (Hughes, 1981; Stone, 1981; Wong *et al.*, 1986; Peichl, 1992) и водных млекопитающих (Mass, Supin, 2010). Ганглиозными считали мультиполярные клетки поверхностного слоя сетчатки, содержащие большое количество цитоплазмы с интенсивно окрашенными глыбками субстанции Ниссля и хорошо видимым светлым ядром с четким ядрышком, при размере клеток не менее 10 мкм. Мелкие темные правильные формы клеток рассматривались как нейроглиальные и при подсчетах не учитывались. Распределение плотности ганглиозных клеток, их общее количество и площадь сетчатки были исследованы на трех тотальных препаратах.

У новорожденных дельфинов площадь сетчатки разных препаратов составила 723–832 мм² (в среднем 777 мм²). Общее количество ганглиозных клеток в сетчатке новорожденных составило 111000–182000 (в среднем по трем препаратам 148000).

По данным измерений были построены топографические карты распределения плотности ганглиозных клеток новорожденного дельфина, одна из которых представлена на рис. 4а. Карта

иллюстрирует значительный градиент плотности клеток по поверхности сетчатки. Ганглиозный слой характеризуется относительно низкой средней плотностью клеток, но при этом четко выделяются две локальные области сгущения клеток в темпоральном и назальном секторах сетчатки. Эти области локализованы на горизонтальном диаметре сетчатки, ближе к ее периферии.

Максимальная плотность ганглиозных клеток в зонах концентрации составила 600–760 (в среднем по трем препаратам 708 кл./мм²). За пределами зон концентрации плотность клеток быстро снижалась и на большей части сетчатки не превышала 100–200 кл./мм².

Сходным было топографическое распределение ганглиозных клеток у взрослых дельфинов, т.е. имелись зоны концентрации клеток в назальном и темпоральном секторах (рис. 4б). Но были и заметные количественные различия: площадь сетчатки составляла 1207–1462 мм² (в среднем по трем препаратам 1312 мм²), т.е. в 1.7 раза больше, чем у новорожденного. Общее количество клеток составило 182000–254000 (в среднем по трем препаратам 220000), т.е. почти в 1.5 раза больше, чем у новорожденного. Несмотря на существенное различие средних значений, разница общего количества ганглиозных клеток не достигала статистической достоверности по критерию $P = 0.05$ из-за малого количества данных. Несмотря на большее общее количество клеток, максимальная плотность клеток в зонах концентрации у взрослых животных была меньше, чем у новорожденных (586–826, в среднем по трем препаратам 694 кл./мм²).

Данные о плотности клеток для всех препаратов представлены в виде распределения плотности вдоль линии, проходящей назотемпорально через обе зоны высокой концентрации клеток и центр сетчатки (рис. 5). Это представление хорошо демонстрирует два пика плотности клеток в темпоральном и назальном секторах и значительное снижение плотности за их пределами — картина, одинаковая как для новорожденных, так и для взрослых животных. Вместе с тем на графиках видны количественные различия между новорожденными и взрослыми животными: большая ширина графиков (что отражает больший диаметр сетчатки) и меньшая высота пиков (меньшая пиковая плотность клеток) у взрослых особей по сравнению с новорожденными.

Размеры ганглиозных клеток. На рис. 6 показаны размеры ганглиозных клеток в областях с различной плотностью у новорожденных и взрослых особей. У новорожденных дельфинов размеры клеток 10–40 мкм в областях высокой плотности и 10–45 мкм в зонах низкой плотности. Средний размер и стандартное отклонение (СО) размеров нейронов в областях высокой плотности 22.6 ± 4 , в зонах разрежения 26.3 ± 6.4 мкм.

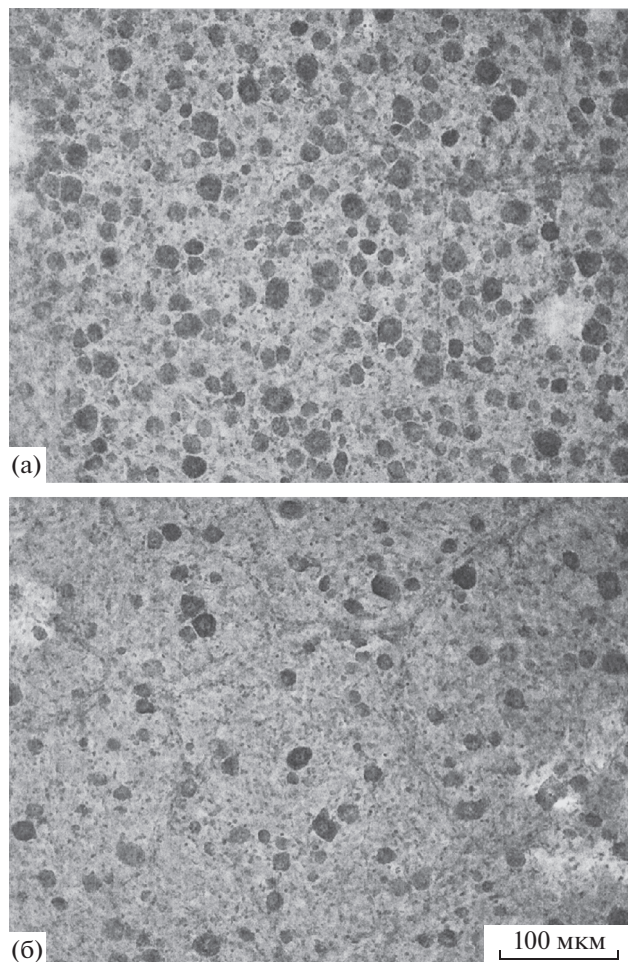


Рис. 3. Ганглиозный слой тотального препарата сетчатки новорожденного дельфина. а — зона высокой плотности ганглиозных клеток, б — зона низкой плотности.

У взрослых особей средний размер ганглиозных нейронов был несколько больше, чем у новорожденных. В зонах высокой плотности размеры клеток варьировали от 14 до 48 мкм (средний размер и СО 25.5 ± 5.4 мкм), в зонах разрежения — от 16 до 50 мкм (средний размер и СО 28.5 ± 6.7 мкм). Гистограммы распределения размеров ганглиозных клеток у новорожденных и у взрослых животных имели мономодальный вид и в зонах высокой, и в зонах низкой плотности.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Основным результатом проведенных исследований можно считать то, что к моменту рождения глаз дельфина в основном сформирован и качественно мало отличается от глаза взрослого животного. Это выражается не только в наличии полноценных элементов оптической системы глаза, но и в

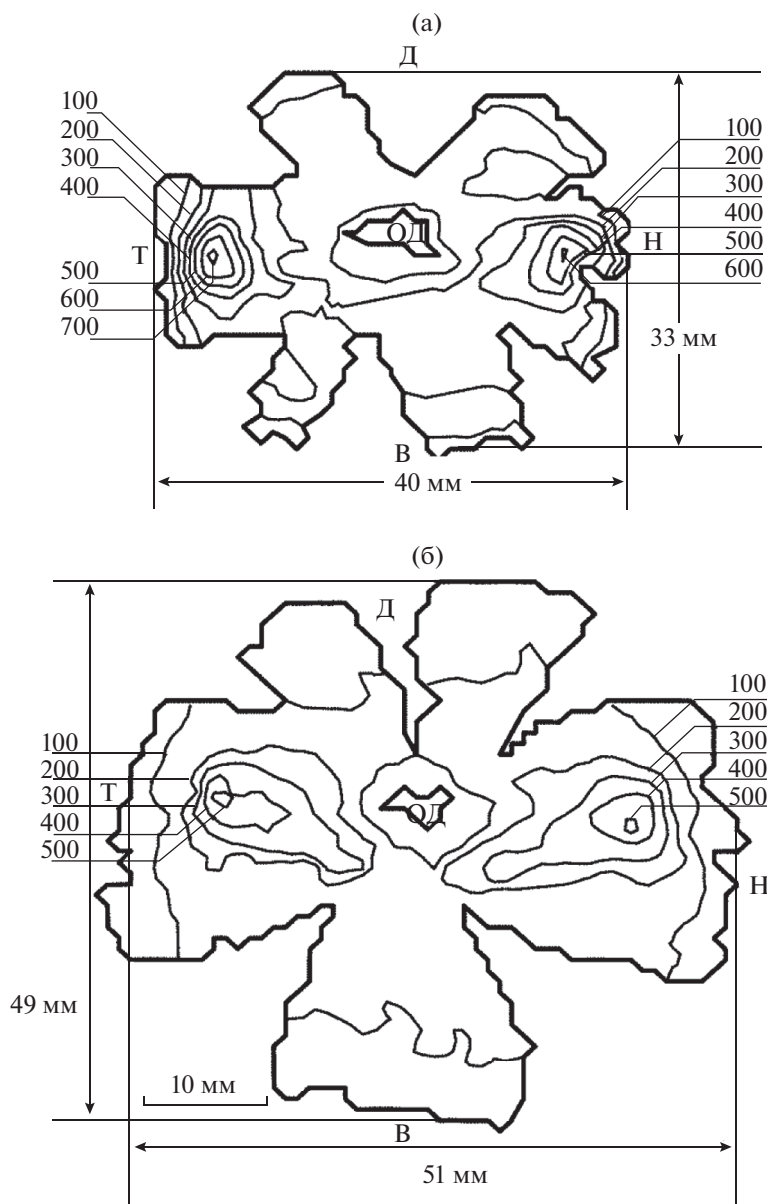


Рис. 4. Карты плотности ганглиозных клеток в тотальных препаратах сетчатки новорожденного (а) и взрослого (б) дельфинов. Плотность клеток обозначена равноуровневыми линиями, значения которых показаны на краях препаратов. Двухконечные стрелки обозначают размер сетчатки по вертикальному и горизонтальному меридианам. Д, В, Н и Т — соответственно дорзальный, вентральный, назальный и темпоральный полюсы сетчатки, ОД — оптический диск.

гистологической и топографической организации сетчатки.

Послойная организация сетчатки у новорожденных дельфинов принципиально не отличалась от таковой у взрослых животных. Это выразилось в том, что были представлены все слои, свойственные нормальной сетчатке. Помимо этого сетчатка новорожденных дельфинов характеризовалась всеми особенностями, описанными не только у бутылконового дельфина (Perez *et al.*, 1972), но и у других китообразных (Dawson, 1980). Согласно этим описаниям амакриновые, биполярные и горизонталь-

ные клетки в сетчатке китообразных принципиально сходны с таковыми у наземных млекопитающих, но ганглиозные клетки у китообразных крупнее.

Послойная структура сетчатки китообразных заметно отличается от таковой у наземных млекопитающих по количественным показателям: у китообразных сетчатка существенно толще, достигает 425 мкм (Dral, 1977; Dawson *et al.*, 1982; Murayama *et al.*, 1995), тогда как у дневных наземных млекопитающих толщина сетчатки составляет 110–220 мкм (Prince *et al.*, 1960). Большая толщина сетчатки была характерна и для новорожденных,

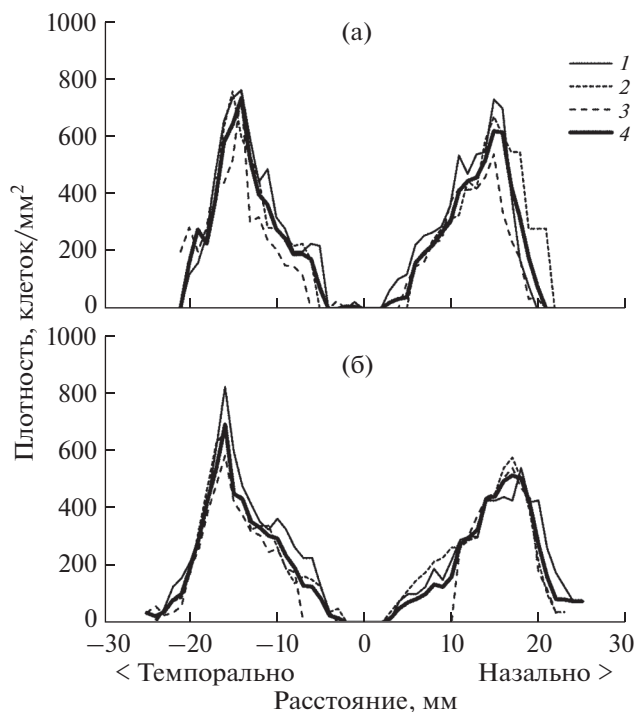


Рис. 5. Профили плотности ганглиозных клеток сетчатки вдоль линии, проходящей через зоны высокой плотности и оптический диск, у новорожденных (а) и взрослых (б) животных. 1–3 – номера препаратов, 4 – средние значения по трем препаратам.

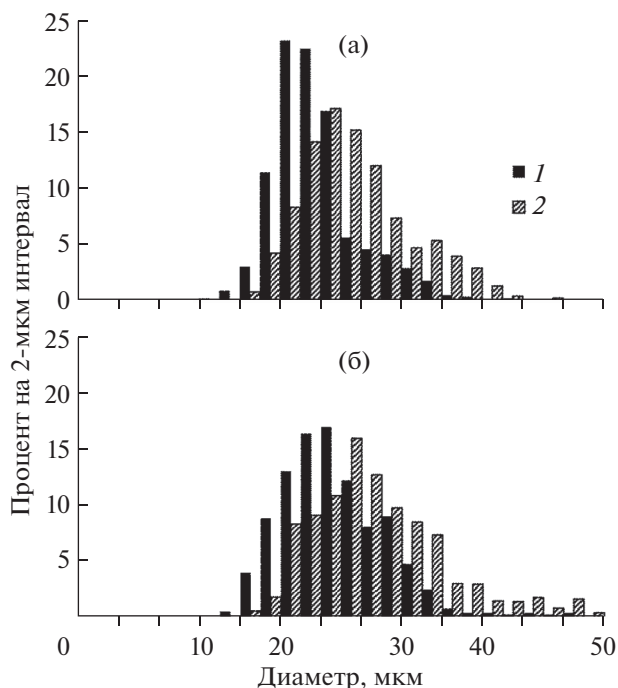


Рис. 6. Распределения ганглиозных клеток по размерам у новорожденных (а) и взрослых (б) животных. 1 – усредненные данные по назальным и темпоральным зонам высокой плотности трех препаратов, 2 – усредненные данные по дорзальным и вентральным зонам низкой плотности трех препаратов.

хотя она была несколько меньше, чем у взрослых особей. Меньшая толщина сетчатки у новорожденных может быть связана с предстоящей постнатальной дифференцировкой и созреванием нейронов сетчатки, что влияет на толщину ее слоев (Wong, Hughes, 1987; Dann *et al.*, 1988; Ault, Levental, 1994).

Помимо значительной общей толщины слоистой организация сетчатки дельфинов имеет и ряд других характерных особенностей, в частности специфическое соотношение толщины слоев (Perez *et al.*, 1972; Dral, 1975, 1977, 1983; Dawson, 1980; Dawson *et al.*, 1982). Эти характеристики присущи и сетчатке новорожденных дельфинов.

Особенность сетчатки китообразных – наличие крупных и гигантских ганглиозных клеток. Тела гигантских нейронов достигают в поперечнике 50–80 мкм и более, что необычно для других млекопитающих, у которых максимальные размеры ганглиозных клеток редко превышают 25–30 мкм (Hughes, 1981; Stone, 1983). Крупные ганглиозные клетки характерны для многих видов китообразных: бутылконосого дельфина *T. truncatus* (Perez *et al.*, 1972; Dawson *et al.*, 1982; Mass, Supin, 1995), морской свиньи Долла *Phocoenoides dalli* (Murayama *et al.*, 1995), китайского речного

дельфина *Lipotes vexillifer* и бесперой морской свиньи *Neophocaena phocaenoides* (Gao, Zhou, 1987), нескольких видов настоящих китов: финвала *Balaenoptera physalus* (Pilleri, Wandeler, 1964), малого полосатика *Balaenoptera acutorostrata* (Murayama *et al.*, 1992), серого кита *Eshrichtius gibbosus* (Mass, Supin, 1997), полосатика Брайда *Balaenoptera edeni* и горбача *Megaptera novaeanglia* (Lisney, Collin, 2018). Данное исследование подтвердило большие размеры ганглиозных клеток у взрослых дельфинов (до 48 мкм в зонах высокой плотности, до 50 мкм в зонах низкой плотности, средние значения соответственно 25.5 и 28.5 мкм) и при этом показало, что почти таких же размеров достигают ганглиозные клетки у новорожденных животных (до 42 и до 46 мкм в зонах соответственно высокой и низкой плотностей, средние значения 22.6 и 26.3 мкм). Таким образом, увеличение размеров ганглиозных клеток от рождения до полной зрелости составляет лишь 8–10%.

Особый интерес представляет организация сетчатки в виде двух (а не одной, как у наземных млекопитающих) зон высокой концентрации ганглиозных клеток. Эта особенность была многократно подтверждена не только у *T. truncatus* (Dral, 1975, 1977; Mass, Supin, 1995), но и у нескольких других видов дельфинов: обыкновенного дельфина *Delphinus delphis* (Dral, 1983; Mass,

Супин, 2013), обыкновенной морской свиньи *Phocoena phocoena* (Mass, Supin, 1986), морской свиньи Долла *Phocoenoides dalli* (Murayama *et al.*, 1995), дельфина тукаши *Sotalia fluviatilis* (Mass, Supn, 1999), тихоокеанского белобокого дельфина *Lagenorhynchus obliquidens* (Murayama, Somiya, 1998), белухи *Delphinapterus leucas* (Murayama, Somiya, 1998; Mass, Supin, 2002), косатки *Orcinus orca* (Mass *et al.*, 2013), ложной косатки *Pseudorca crassidens* (Murayama, Somiya, 1998) и нескольких видов настоящих китов: *E. gibbosus* (Mass, Supin, 1997), *B. acutorostrata* (Murayama *et al.*, 1992), *B. edeni* и *M. novaeanglia* (Lisney, Collin 2018). Характерное расположение этих зон (не вблизи геометрического центра сетчатки, а ближе к периферии) не позволяло считать какую-либо из них гомологом зон высокого разрешения у наземных млекопитающих — fovea у приматов, area centralis у хищных (Stone, 1983). Нами показано, что различия между зонами высокого ретинального разрешения у наземных млекопитающих и у дельфинов касаются и темпов индивидуального развития. Топографическое распределение клеток ганглиозного слоя сетчатки у наземных млекопитающих, характерное для взрослых особей, устанавливается только после рождения, причем основной механизм постнатального перераспределения клеточных элементов этого слоя — рост сетчатки глаза (Wong, Hughes, 1987). У дельфинов топография сетчатки качественно сформирована к моменту рождения.

Еще одна характерная особенность организации сетчатки, которая проявляется как у взрослых, так и у новорожденных дельфинов — относительно низкая плотность ганглиозных клеток. У новорожденных дельфинов она даже в области максимальной концентрации была (в среднем по всем исследованным препаратам) незначительной >700 кл./мм², у взрослых <700 кл./мм². Плотность <1000 кл./мм² отмечалась не только у *T. truncatus* (Dral, 1977; Mass, Supin, 1995), но и у *P. phocoena* (Mass, Supin, 1986), *P. dalli* (Murayama *et al.*, 1992), *D. delphis* (Mass, Супин, 2013), *O. orca* (Mass *et al.*, 2013). Еще меньшая (<200 кл./мм²) плотность ганглиозных клеток наблюдалась у настоящих китов *B. acutorostrata* (Murayama *et al.*, 1992), *E. gibbosus* (Mass, Supin, 1997), *B. edeni* и *M. novaeanglia* (Lisney, Collin, 2018). Плотность ганглиозных клеток у китообразных была на порядок ниже таковой в зонах высокого разрешения сетчатки у наземных хищных: от 7000 до 14000 кл./мм² (Stone, 1983; Peichl, 1992; Calderone *et al.*, 2003). Как следует из приведенных данных, у дельфина к моменту рождения плотность ганглиозных клеток была невысокая, а по мере взросления она еще несколько снижалась, очевидно, в результате рассредоточения при увеличении размеров глаза.

Неожиданным результатом настоящего исследования было обнаружение большего количества

ганглиозных клеток у взрослых дельфинов по сравнению с таковым у новорожденных. Хотя различие не достигло статистической достоверности по стандартному 5%-ному критерию, тенденция была очевидной: все препараты сетчатки взрослых дельфинов содержали больше клеток, чем препараты сетчатки новорожденных. Принимая во внимание единую методику приготовления и окраски препаратов, идентификации и подсчета клеток, эту тенденцию трудно объяснить методическими погрешностями. Можно предположить, что в процессе взросления количество ганглиозных нейронов действительно увеличилось. Это достаточно неожиданный результат, поскольку дельфины рождаются относительно зрелыми, способными к активному движению и поддержанию позы, необходимой для выживания в водной среде, способны следовать за матерью и ориентироваться в обстановке. Можно было ожидать, что к моменту рождения уровень развития зрительной системы у дельфинов достаточно высок и мало отличается от таковых у взрослых животных, что и подтвердилось в данном исследовании по всем показателям, кроме количества ганглиозных клеток. Вопрос о том, возможна ли на этой стадии развития дифференцировка новых ганглиозных клеток, следует считать открытым до получения дополнительных сведений.

Несмотря на большее количество ганглиозных клеток у взрослых животных по сравнению с новорожденными, максимальная плотность клеток в зонах высокого разрешения у взрослых животных была не выше, чем у новорожденных. Естественно связать это с увеличением размеров глаза, в том числе площади сетчатки, в результате чего происходит рассредоточение клеток. Тем не менее такое рассредоточение не снижает ретинальную разрешающую способность, которая зависит как от плотности клеток сетчатки, так и от размеров глаза, конкретно — от постеронодального расстояния. Оба этих фактора учитываются, если представить плотность клеток не в их количестве на единицу площади сетчатки или как межклеточное расстояние в единицах длины, а как количество на единицу телесного угла зрения или как межклеточное расстояние в единицах угла зрения. У новорожденных животных при среднем постеронодальном расстоянии 13 мм и средней плотности 708 кл./мм² среднее межклеточное расстояние составляет 0.16° (9.7'); у взрослых животных при постеронодальном расстоянии 16 мм и плотности 694 кл./мм² — 0.14° (8.2'). Разница незначительна и, возможно, отражает индивидуальные характеристики препаратов, принимая во внимание, что ранее (Mass, Supin, 1995) у взрослых бутылконосых дельфинов была получена средняя плотность ганглиозных клеток 43.2 кл./град², что соответствует межклеточному расстоянию 0.15° (9'). Поскольку ретинальное разрешение наряду с качеством оптиче-

ской системы глаза — принципиальный фактор, определяющий остроту зрения, можно предположить, что и острота зрения у новорожденных животных не хуже, чем у взрослых дельфинов.

Таким образом, из приведенных данных следует, что по большинству показателей (оптическая структура глаза, гистологическая и топографическая организация сетчатки, острота зрения) глаз новорожденных дельфинов близок к глазу взрослого животного и может обеспечивать успешную зрительную ориентацию. Постнатальное развитие не вносит принципиальных изменений в строение глаза и выражается в увеличении геометрических размеров глаза, пропорциональном изменении плотности клеток и незначительном увеличении размеров ганглиозных клеток, без существенного изменения ретиальной разрешающей способности. Отмечена тенденция к постнатальному увеличению количества ганглиозных клеток сетчатки.

Авторы выражают благодарность Л.М. Мухометову, В.В. Попову, Е.С. Родионовой, Е.И. Розановой, Е.В. Сысуевой и всем сотрудникам Утришской морской станции РАН, оказавшим помощь в получении морфологического материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Mass A.M., Supin A.Ya. Организация полей зрения и разрешающая способность сетчатки обыкновенного дельфина (*Delphinus delphis*) // Сенсор. системы. 2013. Т. 27. № 3. С. 248–258.
- Ault S.J., Levental A.G. Postnatal development of different classes of cat retinal ganglion cells // J. Comp. Neurol. 1994. V. 339. P. 106–116.
- Calderone J.B., Reese B.E., Jacobs G.H. Topography of photoreceptors and retinal ganglion cells in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*) // Brain. Behav. Evol. 2003. V. 62. P. 182–192.
- Collin S.P. Behavioural ecology and retinal cell topography // Adaptive mechanisms in the ecology of vision / Eds Archer S.N., Djamgoz M.B.A., Loew E.R., Partridge J.C., Valerga S. N.Y.: Springer Sci.+ Business Media, 1999. P. 509–535.
- Dann J.F., Buhl E.H., Peichl L. Dendritic maturation of alpha and beta ganglion cells in cat retina // J. Neurosci. 1988. V. 8. P. 1485–1499.
- Dawson W.W. The cetacean eye // Cetacean behavior: mechanisms and functions / Ed. Herman L.M. N.Y.: Wiley, 1980. P. 53–100.
- Dawson W.W., Schroeder J.P., Dawson J.F. The ocular fundus of two cetaceans // Mar. Mamm. Sci. 1987. V. 3. P. 1–13.
- Dawson W.W., Hawthorne M.N., Jenkins R.L., Goldston R.T. Giant neural system in the inner retina and optic nerve of small whales // J. Comp. Neurol. 1982. V. 205. P. 1–7.
- Dral A.D.G. Some quantitative aspects of the retina of *Tursiops truncatus* // Aquat. Mamm. 1975. V. 2. P. 28–31.
- Dral A.D.G. On the retinal anatomy of cetacea (mainly *Tursiops truncatus*) // Functional anatomy of marine mammals / Ed. Harrison R.J. London: Academic, 1977. V. 3. P. 81–134.
- Dral A.D.G. The retinal ganglion cells of *Delphinus delphis* and their distribution // Aquat. Mamm. 1983. V. 10. P. 57–68.
- Gao A., Zhou K. On the retinal ganglion cells of *Neophocaena* and *Lipotes* // Acta Zool. Sin. 1987. V. 33. P. 316–332.
- Hughes A. The topography of vision in mammals of contrasting life style: Comparative optics and retinal organization // Handbook of sensory physiology: the visual system in vertebrates / Ed. Crescitelli F. Berlin: Springer, 1977. V. VII/5. P. 613–756.
- Hughes A. Population magnitudes and distribution of the major modal classes of cat retinal ganglion cells as estimated from HRP filling and systematic survey of the soma diameter spectra for classical neurons // J. Comp. Neurol. 1981. V. 197. P. 303–339.
- Lisney T.J., Collin S.P. Retinal topography in two species of ballen whale (cetacea: mysticety) // Brain. Behav. Evol. 2018. V. 92. P. 97–116.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Topographic distribution of size and density of ganglion cells in the retina of a porpoise, *Phocoena phocoena* // Aquat. Mamm. 1986. V. 12. P. 95–102.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Ganglion cells topography of the retina in the bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus* // Brain. Behav. Evol. 1995. V. 45. P. 257–265.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Ocular anatomy, retinal ganglion cell distribution, and visual resolution in the gray whale, *Eschrichtius gibbosus* // Aquat. Mamm. 1997. V. 23. P. 17–28.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Retinal topography and visual acuity in the riverine tucuxi (*Sotalia fluviatilis*) // Mar. Mam. Sci. 1999. V. 15. P. 351–365.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Visual field organization and retinal resolution of the beluga, *Delphinapterus leucas* (Pallas) // Aquat. Mamm. 2002. V. 28. P. 241–250.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Adaptive features of aquatic mammal's eye // Anat. Rec. 2007. V. 290. P. 701–715.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Retinal ganglion cell layer of the Caspian seal *Pusa caspica*: topography and localization of the high resolution area // Brain. Behav. Evol. 2010. V. 76. P. 144–153.
- Mass A.M., Supin A.Y., Abramov A.V., Mukhametov L.M., Rozanova E.I. Ocular anatomy, ganglion cell distribution, and retinal resolution of a killer whale (*Orcinus orca*) // Brain. Behav. Evol. 2013. V. 81. P. 1–11.
- Murayama T., Somiya H. Distribution of ganglion cells and object localizing ability in the retina of three cetaceans // Fish. Sci. 1998. V. 64. P. 27–30.
- Murayama T., Fujise Y., Aoki I., Ishii T. Histological characteristics and distribution of ganglion cells in the retina of the Dall's porpoise and minke whale // Marine Mammal Sensory Systems / Eds Thomas J.A., Kastelein R.A., Supin A.Ya. N.Y.: Plenum, 1992. P. 137–145.
- Murayama T., Somiya H., Aoki I., Ishii T. Retinal ganglion cell size and distribution predict visual capabilities of Dall's porpoise // Mar. Mamm. Sci. 1995. V. 11. P. 136–149.

- Peichl L. Topography of ganglion cells in the dog and wolf retina // J. Comp. Neurol. 1992. V. 324. P. 603–620.
- Perez J.M., Dawson W.W., Landau D. Retinal anatomy of the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*) // Cytology. 1972. № 11. P. 1–11.
- Pilleri G., Wandeler A. Ontogenese und funktionelle morphologie der auges des finnswals *Balaenoptera physalus* L. (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae) // Acta Anat. 1964. V. 57. Suppl. 50. P. 1–74.
- Prince J.H., Diesem C., Eglitis I., Ruskil G. The anatomy and histology of the eye and orbit in domestic animals / Ed. Thomas C. Illinois: Springfield, 1960.
- Stone J. The wholemount handbook. A guide to the preparation and analysis of retinal wholemounts. Sidney: Maitland, 1981.
- Stone J. Parallel processing in the visual system. N.Y.: Plenum Press, 1983.
- Supin A. Ya., Popov V.V., Mass A.M. The sensory physiology of aquatic mammals // Boston; Dordrecht; London: Kluwer Akad. Publ., 2001. 332 p.
- Wong R.O.L., Hughes A. Developing neuronal population of the cat retinal ganglion cell layer // J. Comp. Neurol. 1987. V. 262. P. 473–495.
- Wong R.O.L., Wye-Dvorak J., Henry G.H. Morphology and distribution of neurons in the retina ganglion cell layer of the adult Tammar wallaby *Macropus eugenii* // J. Comp. Neurol. 1986. V. 253. P. 1–12.

Ganglion Cell Topography and Retinal Resolution in the Bottlenose Dolphin *Tursiops truncatus* at an Early Stage of Postnatal Development

A. M. Mass^{1, #} and A. Ya. Supin¹

¹Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia

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

Eye sizes and retinal organization were studied in new-born and adult bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*. In the new-born animals, eye optics and retinal organization were completely formed, including the presence of two zones of concentration of retinal ganglion cells. Adult animals featured larger eye sizes as compared to the new-born ones, a larger retinal thickness, larger retinal area, and more ganglion cells. The peak ganglion cell density was higher in the new-born animals than in the adult ones, however the retinal resolution was little different. The postnatal development does not principally modify the eye organization but results in a quantitative shift of several parameters.