

РЕГУЛЯРНОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ ГАНГЛИОЗНЫХ КЛЕТОК В СЕТЧАТКЕ ДЕЛЬФИНА УВЕЛИЧИВАЕТСЯ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

© 2022 г. А. М. Масс^{1,*}, А. Я. Супин¹

¹ Федеральное Государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский просп., 33, Россия

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

Поступила в редакцию 21.03.2022 г.

После доработки 02.04.2022 г.

Принята к публикации 28.04.2022 г.

Исследована регулярность расположения ганглиозных клеток в зонах высокого разрешения сетчатки новорожденного и взрослого бутылконового дельфина *Tursiops truncatus*. В качестве критериев регулярности использованы два показателя: статистическое распределение расстояний от каждой клетки до ближайшей соседней клетки (nearest neighbor distance, NND-распределение) и плотность окружающих клеток вокруг каждой клетки, как функция расстояния (пространственная автокоррелограмма, ПАКГ). NND-распределения для клеток сетчатки как новорожденного, так и для взрослого животного отличались от распределения для случайного массива точек, что рассматривается как указание на регулярность расположения клеток. Распределения для новорожденного и для взрослого животного были сходными. ПАКГ для сетчаток как новорожденного, так и взрослого животного отличались от автокоррелограммы для случайного массива точек наличием вокруг каждой из клеток зоны, в которой другие клетки были редки или отсутствовали. Этим они отличались от ПАКГ случайного массива точек, что также расценивается как указание на регулярность расположения клеток. У взрослого животного радиус зоны, свободной от соседних клеток, был шире, чем у новорожденного, что расценивается как показатель большей регулярности расположения клеток у взрослого животного по сравнению с новорожденным. Отсутствие различий NND-распределений у новорожденного и взрослого животного объясняется меньшей информативностью этого показателя по сравнению с ПАКГ. Предполагается, что формирование пространственной организации сетчатки у дельфина не заканчивается к моменту рождения, но продолжается в процессе постнатального онтогенеза. Это формирование состоит в продолжающемся упорядочении взаимного расположения ганглиозных клеток.

Ключевые слова: дельфин, сетчатка, ганглиозные клетки, расстояние до ближайшего соседа, пространственная автокоррелограмма

DOI: 10.31857/S0235009222030052

ВВЕДЕНИЕ

Китообразные, в том числе дельфины, характеризуются своеобразной организацией сетчатки глаза и, соответственно, поля зрения. У наземных млекопитающих в сетчатке имеется одна зона высокой концентрации ганглиозных клеток в виде пятна *area centralis* или назотемпорально вытянутой полоски *visual streak* (Hughes, 1977). Эта зона сетчатки обслуживает центральную зону поля зрения, в которой острота зрения максимальна. У дельфинов и других китообразных сетчатка имеет две зоны высокой концентрации ганглиозных клеток: в темпоральном и назальном секторах. Соответственно в поле зрения создается две зоны высокого разрешения: во фронтальном секторе

(обслуживается темпоральной зоной концентрации ганглиозных клеток) и в темпоральном секторе (обслуживается назальной зоной) (Mass, Supin, 2007). Соответственно такой организации сетчатки перестроена и оптическая система глаза, которая обеспечивает фокусировку изображений на зонах сетчатки с высокой концентрацией ганглиозных клеток. Зрачок у них имеет U-образную форму и при сокращении превращается в две узкие апертуры, через которые свет попадает на темпоральную и назальную зоны высокого разрешения сетчатки. Сферический (не чечевицеобразный, как у наземных млекопитающих) хрусталик обеспечивает фокусировку изображения без участия светопреломления на поверхности рого-

вицы (в воде светопреломление на роговице незначительно из-за близких значений коэффициентов светопреломления у сред перед и за поверхностью), но и имеет одинаковые фокусные расстояния для световых лучей, приходящих с разных направлений (Mass, Supin, 2007).

Для понимания основных закономерностей формирования зрительной системы важно установить, в какой последовательности формируются особенности зрительной системы китообразных. Эта задача может быть решена исследованием онтогенетического материала. Ранее проведенное сравнительное исследование организации сетчатки глаза у новорожденного и у взрослого бутылконосого дельфина *Tursiops truncatus* (Mass, Supin, 2020) показало, что характерные особенности организации сетчатки сформированы уже к моменту рождения: сетчатка имеет две области повышенной концентрации ганглиозных клеток, причем плотность клеток (количество клеток на единицу площади) в этих областях не меньше, чем у взрослых особей или даже немного больше за счет меньшей площади сетчатки у новорожденного. Означает ли этот результат, что ретиальное разрешение и зависящая от него острота зрения у новорожденного дельфина полностью сформированы и не отличаются от таковых взрослого дельфина?

Ответ на этот вопрос в значительной степени зависит от критерия оценки ретиального разрешения. Очевидно, что это разрешение зависит от расстояния между соседними ганглиозными клетками: чем меньше расстояние, тем выше разрешение. Строго говоря, разрешение зависит от расположения не тел клеток, а их рецептивных полей. Размер и площадь рецептивного поля ганглиозной клетки определяются характеристиками дендритного ветвления, которое охватывает область вокруг тела, так что дендритные поля всех клеток перекрывают всю площадь сетчатки (Wässle et al., 1981). В первом приближении можно принять, что рецептивное поле ганглиозной клетки расположено вокруг ее тела. Исключение составляют только высокоспециализированные сетчатки высших приматов и человека, у которых тела биполярных и ганглиозных клеток, обслуживающих центральную (фовеальную) область, вынесены за пределы этой области, чем достигается минимальное рассеяние света, попадающего на рецепторы. У китообразных такая высокоспециализированная структура не наблюдается, поэтому разрешающую способность сетчатки можно оценивать по расположению тел ганглиозных клеток.

В первом приближении межклеточные расстояния могут быть рассчитаны исходя из плотности клеток простейшим образом:

$$r = 1/\sqrt{D}, \quad (1)$$

где r – среднее межклеточное расстояние и D – плотность клеток (количество на единицу площади). Эта формула дает точное межклеточное расстояние для регулярного прямоугольного массива элементов. Поскольку расположение ганглиозных клеток в сетчатке не идеально регулярно, реальные расстояния между клетками могут быть больше или меньше, чем заданные формулой, т.е. формула дает лишь приблизительную усредненную оценку межклеточных расстояний. Тем не менее таким простым способом ретиальная разрешающая способность была оценена для ряда видов животных, и полученные оценки неплохо сходились с оценками остроты зрения, полученными в поведенческих исследованиях млекопитающих и птиц (Herman et al., 1975; Reymond, 1985; Harman et al., 1986; Pettigrew et al., 1988; Mass, Supin, 2007). Результаты ранних исследований в этом направлении обобщены в обзорах (Hughes, 1977; Mass, Supin, 2007).

Однако способность массива клеток различать близкорасположенные элементы изображения зависит не только от плотности элементов массива, но и от их взаимного расположения, а именно, от степени регулярности. Если клетки расположены в случайном порядке, то в массиве имеются как близко, так и далеко расположенные клетки; соответственно, в этих участках массива разрешающая способность будет различаться. При расположении клеток в виде регулярной решетки разрешающая способность будет одинаковой во всех частях массива и близка к той, которая определяется формулой (1). Реально расположение ганглиозных клеток по площади сетчатки не идеально регулярно, но и не вполне хаотично. Поэтому степень регулярности расположения клеток является важным показателем, влияющим на ретиальное разрешение.

Если расположение клеток не строго регулярно и обнаруживает некоторую степень случайного разброса, то регулярность всего массива может быть оценена с применением статистического подхода. Предложено несколько методов статистической оценки регулярности массива. Эти методы были с успехом применены к ганглиозным клеткам сетчатки.

Один из успешно применявшихся методов – оценка статистического распределения расстояний от каждой из клеток до ближайшего соседа: nearest-neighbor distance, NND (Wässle, Riemann, 1978; Wässle et al., 1978). При таком анализе измеряется расстояние от каждой клетки в исследуемом образце до ближайшей соседней клетки (NND-значение); по данным этих измерений строится распределение вероятности нахождения соседней клетки от расстояния. В работе (Wässle, Riemann, 1978) показано, что для массива с случайным расположением элементов теоретиче-

ское распределение является рэлеевским распределением и описывается формулой

$$p(r) = 2\pi Dr \exp(-\pi Dr^2), \quad (2)$$

где $p(r)$ — вероятность нахождения ближайшей клетки на расстоянии r и D — плотность элементов массива, т.е. количество элементов на единице площади. Такое распределение имеет среднее значение

$$m = \int_0^{\infty} 2\pi Dr^2 \exp(-\pi Dr^2) dr = 0.5\sqrt{D}. \quad (3)$$

Если экспериментально найденное NND-распределение соответствует формуле (2) и имеет среднее значение, равное или близкое к $0.5\sqrt{D}$, то положение элементов массива (клеток) можно считать хаотическим. Если же NND-распределение существенно отличается от описанного выше, то массив характеризуется некоторой степенью упорядоченности. Как правило, в упорядоченном массиве среднее значение NND-распределения больше, чем в случайном, поскольку при случайном расположении элементов какие-то из них могут оказаться неограниченно близко друг к другу, тогда как при упорядоченном расположении между элементами соблюдается некоторое минимальное расстояние. Упорядоченность тем значительнее, чем больше отличие NND-распределения от того, что характерно для случайного массива.

При несомненном достоинстве NND-показателя, который позволяет объективно оценить степень регулярности, этот метод имеет очевидные ограничения. Главное ограничение обусловлено тем, что для оценки степени регулярности используется расположение только одной ближайшей клетки и игнорируется положением других клеток. От этого недостатка свободен метод, получивший название построения пространственных автокоррелограмм (Rodieck, 1991). Для получения пространственной автокоррелограммы (ПАКГ) вокруг каждого элемента массива (каждой клетки) подсчитывается плотность остальных элементов как функция расстояния от “центрального” элемента; результаты для всех “центральных” элементов усредняются. При случайном (хаотичном) расположении плотность элементов одинакова на любом расстоянии от “центрального” элемента, поскольку вероятность появления элемента в некоторой точке никак не зависит от того, находится ли рядом другой элемент. При упорядоченном или частично упорядоченном расположении элементов вокруг каждого из них имеется зона, в которой нет других элементов. На трехмерных графиках эта зона выглядит как провал вокруг центра ПАКГ, из-за чего была обо-

значена как “колодец” (a well). Наличие такого “колодца” — признак упорядоченности.

Предлагались и другие критерии оценки упорядоченности расположения клеток в сетчатке, в частности, это измерение площадей клеточных доменов (Reese, Galli-Resta, 2002; Raven, Reese, 2003). Методы NND-распределений и ПАКГ получили наибольшее признание. Мы использовали методы NND-распределений и ПАКГ для того, чтобы оценить, меняется ли упорядоченность ганглиозных клеток сетчатки дельфинов в процессе постнатального онтогенеза. Для этого сравнивали показатели упорядоченности ганглиозных клеток сетчатки у новорожденного и у взрослого бутылконового дельфина *Tursiops truncatus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на материале, собранном на Утришской морской станции РАН. Материалом служили глаза взрослых бутылконосых дельфинов (афалин) *Tursiops truncatus*.

Материал от новорожденного животного получен от одного дельфиненка (длина тела около 1 м), погибшего вследствие неблагоприятного течения родов. Материал от взрослого животного получен от самки, погибшей из-за заболевания, не связанного с поражением органов зрения. Таким образом, для исследования были доступны два глаза новорожденного и два глаза взрослого животного. Все доступные образцы были использованы для изготовления тотальных препаратов сетчатки.

Для получения препаратов глазные яблоки, извлеченные из тела, были фиксированы в 10%-ном формалине. Перед извлечением глаза из орбиты были помечены дорзальный, вентральный, назальный и темпоральный полюсы глазного яблока. Эти метки в дальнейшем использовали для ориентировки сетчатки. Удаляли роговицу, радужку, 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 извлекали из глазного бокала. Делали периферические радиальные надрезы для того, чтобы расправить сетчатку на плоском стекле. Сетчатку 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, без прокрашивания глубоких слоев. Такая окраска обеспечивала прокрашивание всех поверхностно лежащих ганглиозных клеток, что является важ-

ным условием для исследования расположения клеток. После окрашивания препарат дегидратировали в спиртах, просветляли в ксилоле и заключали в заливочную среду Permount (Electron Microscopy Sciences, США). Поскольку сетчатка была приклеена на стекло до дегидратации, незначительная усадка препарата наблюдалась только по ее краям.

После изготовления тотальных препаратов сетчатки выполнялось их предварительное микроскопирование с целью выявления зон максимальной концентрации ганглиозных клеток. Для этого объектив микроскопа (Olympus BX41 Shinjuku, Токуо, Япония) фокусировали на глубину ганглиозного слоя и ганглиозные клетки подсчитывали через 1 мм в квадратах площадью 0.25 мм^2 . По результатам предварительного исследования выявляли области максимальной концентрации клеток в назальном и темпоральном секторах сетчатки. Выделенные области высокой концентрации клеток фотографировали (цифровая фотокамера Moticam 2300, Motic Hong Kong Limited, Hong Kong). Таким образом, на каждом из объектов (новорожденный и взрослый дельфин) было получено по четыре микрофотографии клеток в ганглиозном слое в зонах высокой концентрации (два глаза, в каждом назальная и темпоральная зоны).

На каждой из полученных микрофотографий измеряли координаты всех ганглиозных клеток. Для оцифровки измерений применяли программу Motic Image Plus 2.0 (Motic Hong Kong Limited.). Результаты измерений использовали для построения карт расположения ганглиозных клеток в выбранных образцах, NND-распределений и пространственных автокорреллограмм.

Для построения распределений и ПАКГ применяли программы собственной разработки, созданные с использованием программной оболочки LabVIEW (National Instruments, США).

При вычислении NND-распределения программа, используя введенные координаты клеток, рассчитывала расстояние от выбранной (“центральной”) клетки до каждой из остальных клеток массива; из полученных значений выбиралось наименьшее, которое принимали за NND. Значения NND, полученные для всех клеток, программа сортировала в бины с шагом δr (где r — расстояние) и строила гистограмму, показывающую, сколько NND значений найдено в каждом бине.

При вычислении ПАКГ программа, используя введенные координаты клеток, подсчитывала количество клеток в кольцевых участках с внутренним диаметром $r - \delta r/2$ и наружным диаметром $r + \delta r/2$; кольцевые участки располагались концентрически вокруг каждой из клеток; значение r варьировали с заданным шагом δr . По результа-

там подсчетов рассчитывалась плотность D клеток в каждом кольце. Данные, полученные для всех клеток, усредняли, и по усредненным данным строили функцию зависимости D от радиуса r .

При вычислении как распределений NND, так и ПАКГ учитывали то обстоятельство, что если клетка расположена близко к краю исследуемого участка, то расположение других клеток со стороны края участка неизвестно. Поэтому в качестве “центральной” клетки, от которой программа NND отсчитывала расстояния до других клеток и вокруг которой программа ПАКГ определяла плотность других клеток, использовали не все клетки массива, а только те, которые находились от края исследуемого участка на расстоянии не меньше, чем максимальное значение NND или максимальная длина ПАКГ.

На примерах, приведенных на рис. 1, это клетки, расположенные в прямоугольнике размером $700 \times 500 \text{ мкм}$; при размере всего исследуемого участка $800 \times 600 \text{ мкм}$, т.е. “центральные” клетки находились на расстояниях от краев участка не менее 50 мкм . Это позволяло получать NND-распределения и ПАКГ в диапазоне до 50 мкм .

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Каждая из микрофотографий, по которым производили измерения, охватывала область сетчатки размером $0.8 \times 0.6 \text{ мм}$, т.е. площадь, равную 0.48 мм^2 . На этой площади насчитывалось (в среднем по четырем образцам) 260 ганглиозных клеток у новорожденного и 290 клеток у взрослого животного, что давало плотность соответственно 542 и 604 клетки/ мм^2 .

На рис. 1 приведены примеры массивов, образуемых ганглиозными клетками сетчатки новорожденного (а) и взрослого (б) животного (по одному произвольно выбранному образцу из четырех доступных). Каждая точка приведенных массивов имеет координаты, полученные для ганглиозной клетки. Приведенные примеры позволяют отметить некоторые различия в расположении клеток у новорожденного и у взрослого животного. Различия можно охарактеризовать тем, что в первом случае (а) наблюдалось большее количество групп сближенных точек, за счет чего вне этих групп имелись участки разрежения. Во втором случае (б) также наблюдалась неравномерность расположения клеток, но группы тесно сближенных точек были менее явно выражены, соответственно менее выражены были участки разрежения, т.е. расположение клеток было более равномерным.

Для сравнения на рис. 6 приведен искусственно сгенерированный массив, составленный тем же количеством точек, вписанных в прямоугольник такой же площади размером $0.8 \times 0.6 \text{ мм}$; ко-

ординаты точек в этом массиве задавались случайными числами в диапазоне от 0 до 800 мкм по оси абсцисс и от 0 до 600 мкм по оси ординат. Этот массив характеризуется существенной неравномерностью расположения точек, более выраженной, чем для клеток сетчатки: наблюдаются как многочисленные группы близко расположенных точек, так и значительные по площади участки разрежения.

Для объективной характеристики наблюдаемых отличий вычислены NND-распределения и ПАКГ для массивов клеток в имеющихся образцах.

NND-распределения. NND-распределения, каждое из которых получено усреднением распределений для четырех образцов сетчатки новорожденного (*a*) и взрослого животного (*б*), приведены на рис. 2.

NND-распределение, полученное для сетчатки новорожденного животного (*a*), имело максимум на расстоянии 25 мкм; распределение, полученное для взрослого животного (*б*), имело размытый максимум на 23–27 мкм. Средние значения NND составляли 25.9 и 25.3 мкм соответственно для новорожденного и взрослого животного. При средней плотности ганглиозных клеток 541.7 клеток/мм² (260 клеток в поле 800 × 600 мкм) у новорожденного и 604.2 клеток/мм² (290 клеток в поле 800 × 600 мкм) у взрослого животного (290 клеток в поле 800 × 600 мкм) указанные средние значения NND-распределений составили соответственно 60.3 и 62.2% от среднего межклеточного расстояния, вычисляемого по формуле (1).

Приведенное для сравнения NND-распределение массива из 260 точек в поле 800 × 600 мкм имело другую форму и среднее значение 21.5 мкм, что практически совпадает с теоретическим предсказанием по формуле (3).

Таким образом, NND-распределения для новорожденного и для взрослого животного отличаются от распределения для случайного массива, что указывает на определенную степень упорядоченности. Различия между распределениями для новорожденного и взрослого животного пренебрежимо малы.

Пространственные автокоррелограммы. ПАКГ, каждая из которых получена усреднением функций для четырех образцов новорожденного (*a*) и взрослого животного (*б*), приведены на рис. 3.

Для сравнения приведена пространственная автокоррелограмма случайного массива из 260 точек в поле 0.8 × 0.6 мм, что дает плотность 542/мм².

Автокоррелограммы массивов клеток сетчатки (*a*, *б*) характеризуются наличием интервала, (“коллода”, окружающего каждую клетку), в котором плотность окружающих клеток минимальна. Этим они отличаются от автокоррелограммы случайного массива, которая указывает на отсут-

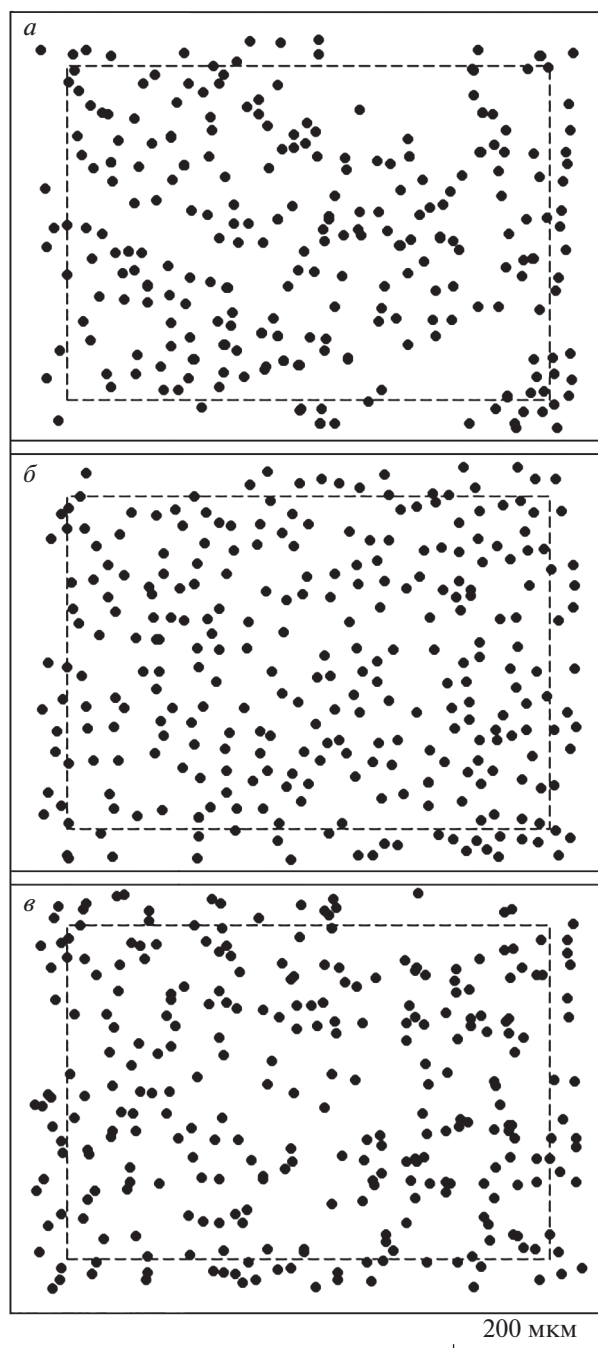


Рис. 1. Примеры расположения ганглиозных клеток в сетчатке новорожденного – *a* и взрослого – *б* бутылконового дельфина в сравнении со случайным массивом элементов – *в*.

Каждое поле имеет размер 800 мкм по горизонтали и 600 мкм по вертикали. В полях *a* и *б* координаты каждой точки соответствуют координатам ганглиозной клетки, измеренным на микрофотографиях участков сетчатки с высокой концентрацией ганглиозных клеток. В поле *в* координаты точек заданы случайными числами в диапазоне от 0 до 800 по горизонтали и от 0 до 600 по вертикали. Пунктирные линии обозначают участок, в котором точки находятся не ближе 50 мкм к краю поля.

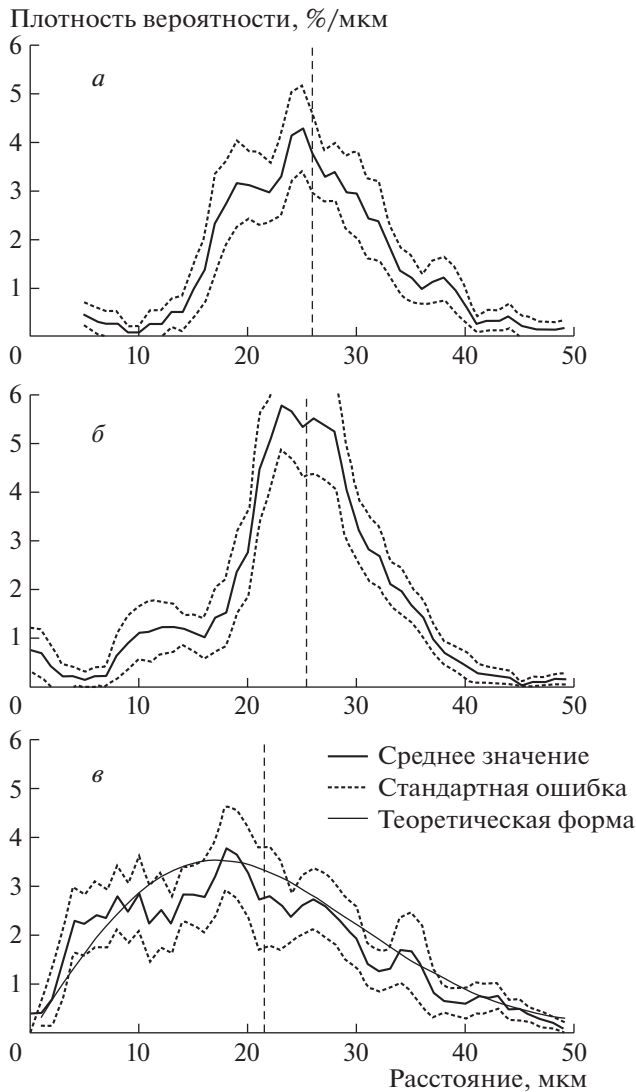


Рис. 2. NND-распределения, полученные для ганглиозных клеток сетчатки новорожденного – *a* и взрослого – *б* животного; *в* – распределение для случайного массива точек.

Представлены средние значения из четырех образцов и стандартные ошибки среднего; на *в* также представлена теоретическая форма распределения в соответствии с формулой (2). Объемы выборок: *a* – 260 клеток в поле 800×600 мкм, в том числе 222 клетки, от которых измеряли расстояния до окружающих клеток (в участках, ограниченных пунктирными линиями на рис. 1); *б* – соответственно 290 и 241 клеток; *в* – 260 и 210 точек.

стве “колодца” (*в*). За пределами “колодца” плотность клеток незначительно превышает среднее значение, а на большом удалении приближается к среднему значению.

Радиус “колодца” в сетчатке новорожденного животного меньше, чем в сетчатке взрослого. Если принять за условную меру радиуса “колодца” значение, при котором плотность клеток составляет 50% от средней плотности, то для ново-

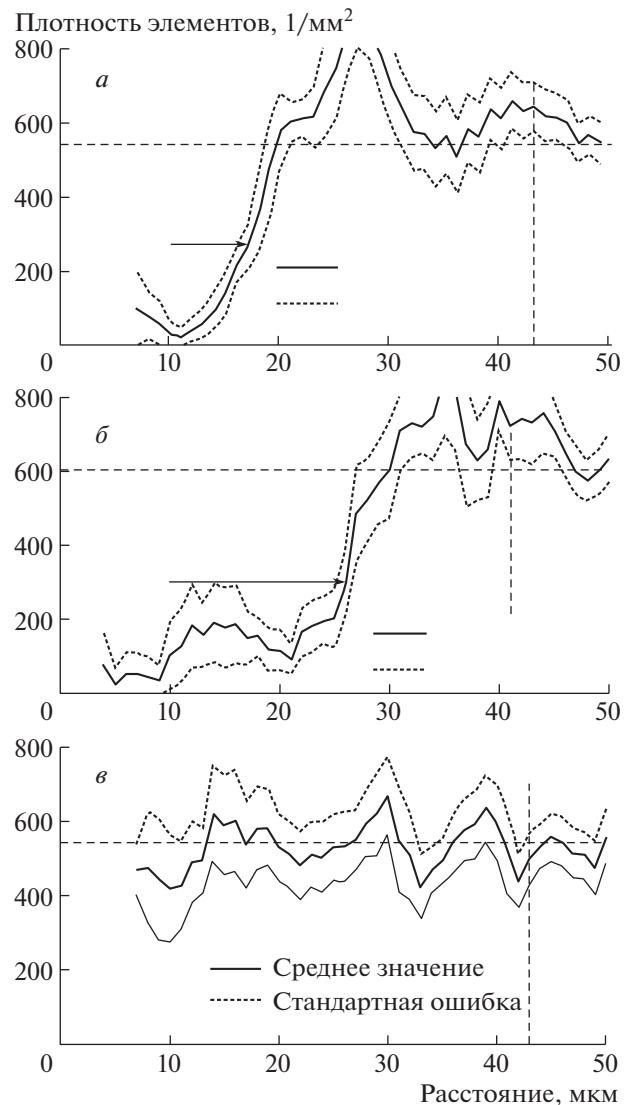


Рис. 3. ПАКГ, полученные для ганглиозных клеток сетчатки новорожденного – *a* и взрослого – *б* животного; *в* – распределение для случайного массива точек. Представлены средние значения из четырех образцов и стандартные ошибки среднего. Горизонтальная пунктирная линия – средняя плотность элементов, вертикальная пунктирная линия – среднее межклеточное расстояние, вычисленное по формуле (1); горизонтальные стрелки указывают радиус “колодца” на уровне 0.5 от средней плотности элементов. Объемы выборок: *a* – 260 клеток в поле 800×600 мкм, в том числе 222 клетки, вокруг которых измеряли плотность окружающих клеток (в участках, ограниченных пунктирными линиями на рис. 1); *б* – соответственно 290 и 241 клеток; *в* – 260 и 210 точек.

рожденного животного это значение составляет 17 мкм, тогда как для взрослого – 26 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ожидаемый результат проведенного анализа состоит в том, что как NND-распределения, так и

пространственные автокоррелограммы указывают на некоторую степень упорядоченности расположения элементов в сетчатке как новорожденного, так и взрослого животного. Об этом свидетельствуют отличия NND-распределений и пространственных автокоррелограмм от аналогичных функций, полученных для массива случайно расположенных точек.

В NND-распределениях эти отличия проявляются:

– в низкой вероятности NND-значений менее 14 мкм у новорожденного и менее 16 мкм у взрослого животного, тогда как в случайном массиве точек такие NND представлены в значительном количестве;

– в большем среднем значении NND-распределений и в наличии “колодца” в ПАКГ массивов клеток сетчатки (низкая плотность окружающих клеток вокруг каждой из клеток сетчатки), что не характерно для массивов случайно расположенных точек.

Эти признаки отражают низкую вероятность нахождения клеток сетчатки в непосредственной близости друг от друга, тогда как в случайном массиве нет никаких ограничений на взаимное расположение точек.

Представляют интерес различия между новорожденным и взрослым животным в статистических характеристиках расположения ганглиозных клеток. Эти различия проявляются в пространственных автокоррелограммах: область вокруг каждой из клеток, в которой другие клетки редки или отсутствуют (“колодец”), у взрослого животного шире радиус (26 мкм), чем у новорожденного (радиус 17 мкм). Радиус колодца у взрослой особи ближе к среднему межклеточному расстоянию (41 мкм), вычисленному по формуле (1), чем у новорожденного, что может указывать на большую упорядоченность клеток. Причем коли-

чество клеток в образцах, полученных от взрослого животного (в среднем по четырем образцам 290 клеток на площади 0.48 мм², что дает 604 клетки/мм²), было несколько больше, чем в образцах, полученных от новорожденного (260 клеток, 542 клетки/мм²). При прочих равных условиях можно ожидать, что следствием большей плотности клеток будет их более тесное расположение, следовательно, менее широкая зона, свободная от окружающих клеток, вокруг каждой из клеток в сетчатке взрослого животного. На самом деле наблюдали обратное соотношение: в сетчатке взрослого животного эта зона шире, что возможно за счет более регулярного расположения клеток.

Если принять вывод, что в сетчатке взрослого животного расположение клеток более регулярно, чем у новорожденного, то возникает вопрос: почему это различие не нашло отражения в NND-распределениях. Скорее всего это связано с тем, что NND-распределения принимают во внимание расположение только одной клетки, ближайшей к “центральной” клетке, тогда как ПАКГ – расположение всех окружающих клеток. Поэтому показатель ПАКГ можно считать более информативным, чем показатель NND. Это объясняет различие в результатах, полученных с применением двух разных показателей. Так или иначе, пространственная автокорреляция указывает на более упорядоченное расположение клеток сетчатки у взрослого животного по сравнению с новорожденным.

Таким образом, приведенные результаты показывают, что формирование пространственной организации сетчатки у дельфина не заканчивается к моменту рождения, но продолжается в процессе постнатального онтогенеза. Это формирование состоит в продолжающемся упорядочении взаимного расположения ганглиозных клеток.

Ganglion cell regularity in the dolphin's retina improves during the postnatal ontogenesis

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

^a Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences 119071 Moscow, Leninsky prospect, 33, Russia

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

Regularity of distribution of retinal ganglion cells in zones of high resolution was investigated in a new-born and adult bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. Two criteria of cell regularity were employed: (i) Distribution of inter-cell nearest-neighbor distances (NND-distribution) and (ii) surrounding cell density around each cell (the spatial autocorrelation function, SACF). NND-distributions of ganglion cells for both the new-born and adult subjects differed from those of random arrays. This difference is considered an indication of regularity of cell distribution. NND-distributions were similar for the new-born and adult subjects. SACFs of ganglion cells for both the new-born and adult subjects differed from that of a random array by the presence of a “well”, i.e., an area around each of the cells where other cells were rare or absent. By this feature, SACFs of the ganglion cells differed from those of random arrays. In the adult subject, the radius of the “well” was larger than in the new-born one. This difference is considered an indication of a better regularity of distribution

in the adult subject than in the new-born one. The similarity of NND-distributions in the new-born and adult animals is explained by a poorer informativity of the NND-analysis. It is suggested that the spatial distribution of retinal ganglion cells in dolphins improves during the postnatal ontogenesis. This improving increases the regularity of mutual positions of ganglion cells.

Key words: dolphin, retina, ganglion cells, nearest-neighbor distance, spatial autocorrelation

REFERENCES

- Harman A.M., Nelson J.E., Crewther S.G., Crewther D.P. Visual acuity of the northern native cat (*Dasyurus hallucatus*) – behavioral and anatomical estimates. *Behav. Brain Res.* 1986. V. 22. P. 211–216.
- Herman L.M., Peacock M.F., Yunker M.P., Madsen C.J. Bottlenosed dolphin: Double-slit pupils yields equivalent aerial and underwater diurnal acuity. *Science.* 1975. V. 189. P. 650–652.
- 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 Vertebrate.* Ed. Crescitelli F. Berlin. Springer. 1977. V. VII/5. P. 613–765.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Adaptive features of aquatic mammals' eye. *Anatomical Rec.* 2007. V. 290. P. 701–715.
- Mass A.M., Supin A.Ya. Ganglion cell topography and retinal resolution in the bottlenose Dolphin *Tursiops truncatus* at an early stage of postnatal development. *Biology Bull.* 2020. V. 47. P. 665–673.
- Pettigrew J.D., Dreher B., Hopkins C.S., McCall M.J., Brown M. Peak density and distribution of ganglion cells in the retina of microchiroptean bats: implication for visual acuity. *Brain Behav. Evol.* 1988. V. 32. P. 39–56.
- Raven M.A., Reese B.E. Mosaic regularity of horizontal cells in the mouse retina is independent of cone photoreceptor innervation. *Invest. Ophthalmol. and Visual Sci.* 2003. V. 44. P. 965–973.
- Reese B.E., Galli-Rest a L. The role of tangential depression in retinal mosaic formation. *Progr. in Retinal and Eye Res.* 2002. V. 21. P. 153–168.
- Reymond L. Spatial visual acuity of the eagle, *Aguila audax*: A behavioral, optical, and anatomical investigation. *Vision Res.* 1985. V. 25. P. 1477–1491.
- Rodieck R.W. The density recovery profile: A method of the analysis of points in the plain applicable to retinal studies. *Visual Neurosci.* 1991. V. 6. P. 95–111.
- Wässle A., Riemann H.L. The mosaic of nerve cells in the mammalian retina. *Roc. R. Soc. Lond. B.* 1978. V. 200. P. 441–461.
- Wässle A., Peichl L., Boycott B.B. Topography of horizontal cells in the retina of the domestic cat. *Roc. R. Soc. Lond. B.* 1978. V. 203. P. 269–291.
- Wässle A., Peichl L., Boycott B.B. Dendritic territories of cat retinal ganglion cells. *Nature.* 1981. V. 292. P. 344–345.