

К. И. МОСКАЛЬКОВА

АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СЕТЧАТКИ В ОНТОГЕНЕЗЕ
БЫЧКА-КРУГЛЯКА *GobiUS MELANOSTOMUS* (PALL.)

(Представлено академиком Б. Л. Астауровым 10 VIII 1970)

Известно, что различным условиям освещенности, при которых наблюдается пищевая активность у разных видов рыб, соответствует определенное численное соотношение клеточных элементов в слоях сетчатки, определяющее остроту зрения и светочувствительность глаза (¹⁻³). Бычок-кругляк в течение онтогенеза меняет условия своего обитания; его наибольшая активность в одни периоды наблюдается при дневном освещении, в другие — при сумеречном. Нашей задачей было выяснить, отражаются ли экологические изменения на структуре его сетчатки.

Материал для исследования (развивающаяся икра, мальки, взрослые формы бычков) фиксировали в жидкости Буэна. Заливку производили обычным способом в парафин. Срезы эмбрионов и мальков, сделанные в дорсо-вентральной плоскости, толщиной 5 μ окрашивали азаном по Гейденгайну. У взрослых рыб делали радиальные срезы через передний, задний, верхний и нижний секторы глазного дна и на средних участках срезов длиной в 200 μ при увеличении 7×90 зарисовывали и подсчитывали число клеточных элементов всех слоев сетчатки.

Морфологическая дифференцировка ядерных слоев сетчатки у бычка-кругляка начинается на третий день эмбрионального развития ($t = 19-22^\circ$) в центральной части глазного дна, дорсальнее места выхода зрительного нерва. Процесс образования слоев постепенно распространяется от центра к периферии. Центральная часть дна на протяжении всего эмбриогенеза отличается от остальной сетчатки ускоренными темпами развития. На 17 день инкубации, ко времени выклева, она оформляется в область острого зрения: в ней пигментный эпителий, ганглиозный слой, внутренний сетчатый, внутренний ядерный, наружный ядерный отличаются большей толщиной. Рецепторные клетки — одиночные колбочки — тоньше и длиннее, плотность их распределения выше, чем в остальной сетчатке. В результате этого внутренняя поверхность сетчатки в области острого зрения образует пологий выступ во внутреннюю полость глаза (рис. 1 *). По всей остальной площади сетчатки фоторецепторы представлены также одиночными колбочками.

Покинувшие гнездо мальки длиной 8—9 мм проявляют положительное отношение к свету: они держатся на мелководье и питаются в светлое время суток, как светлюбивые рыбы. Из массы планктона они выбирают определенные виды мельчайших ракообразных. Избирательная форма охоты возможна только при наличии достаточно острого зрения. Это условие обеспечивается областью острого зрения, большая плотность фоторецепторов которой и незначительная суммация их импульсов во внутреннем ядерном и ганглиозном слоях позволяют воспринимать мелкие детали подвижных объектов (⁴⁻⁸). Боковое положение глаз на голове и центральное положение области острого зрения в сетчатке обеспечивают малькам бычка-кругляка ясное видение сбоку от головы. Перемещение глазного яблока в орбите позволяет отчетливо видеть также впереди и немного сверху. Область острого зрения хорошо развита у бычков на протяжении всего малькового периода (рис. 2а).

* Рис. 1—4 см. на вкл. к стр. 1205.

По мере роста бычки откочевывают от берегов в более глубокие и менее освещенные слои воды, причем отношение к свету становится нейтральным или слабо отрицательным. Они постепенно переходят к питанию относительно крупными донными организмами. Сначала пищей служат нектобентосные раки мизиды, а к осени, когда бычки вырастают до 4—5 см, — малоподвижные моллюски, для добывания которых используются другие органы чувств — осязание, вкус, органы боковой линии, а роль зрения постепенно ослабевает. Размер глаза относительно длины тела при этом резко уменьшается с 7 до 5%. Питание осуществляется при сумеречном освещении или в темноте. Область острого зрения в условиях слабого освещения постепенно редуцируется (рис. 26).

Таблица 1

Число ядер различных клеток сетчатки на участках радиальных срезов длиной в 200 μ из разных секторов дна глаза бычка-кругляка

Длина рыб, см	Сектор	Колбочки	Палочки	Горизонталь- ные клетки	Внутренний ядерный слой	Ганглиозные клетки
7,2	Верхний	23,5 $\pm$ 0,7	44,5 $\pm$ 0,8	19,3 $\pm$ 0,4	348 $\pm$ 4,1	48,4 $\pm$ 1,0
	Задний	29,1 $\pm$ 0,8	41,3 $\pm$ 1,1	20,7 $\pm$ 0,8	340 $\pm$ 9,5	57,2 $\pm$ 3,4
	Нижний	28,9 $\pm$ 0,3	48,2 $\pm$ 1,0	17,9 $\pm$ 0,3	295,5 $\pm$ 8,9	44,4 $\pm$ 0,8
	Передний	23,4 $\pm$ 0,5	47,6 $\pm$ 1,5	11,9 $\pm$ 0,6	156,1 $\pm$ 5,3	22,6 $\pm$ 2,1
16,5	Верхний	20,1 $\pm$ 0	34,8 $\pm$ 0,5	10,0 $\pm$ 0,4	140,8 $\pm$ 5,9	21,0 $\pm$ 1,8
	Задний	22,7 $\pm$ 0,5	36,1 $\pm$ 0,8	13,2 $\pm$ 0,6	168,3 $\pm$ 4,0	31,7 $\pm$ 1,0
	Нижний	14,2 $\pm$ 0,3	40,9 $\pm$ 0,6	6,0 $\pm$ 0,7	65,0 $\pm$ 1,2	5,5 $\pm$ 0,7
	Передний	12,9 $\pm$ 0,3	39,6 $\pm$ 0,4	5,5 $\pm$ 0,5	49,6 $\pm$ 2,9	5,7 $\pm$ 0,6

На зиму бычки уходят на глубины 6—12 м. У перезимовавших годовиков, питающихся преимущественно бентосом (^{10, 11}), область острого зрения не обнаруживается совсем (рис. 3). Фоторецепторы годовиков представлены палочками и двумя типами колбочек: крупными равночленными двойными и мелкими — одиночными. Густота распределения колбочек больше в верхнем и заднем секторах сетчатки и несколько меньше в нижнем и переднем секторах (табл. 1). Палочки тонкие и очень длинные. В сетчатке годовиков они преобладают над колбочками, что определяет появившуюся возможность видеть при сумеречном освещении. Размещены палочки равномерно, гуще всего в переднем и нижнем секторах. Горизонтальные клетки, клетки внутреннего ядерного слоя и ганглиозные — как и колбочки — наиболее многочисленны в заднем и верхнем секторах глаза: здесь каждой колбочке соответствуют 12 биполярных нейронов, в то время как в переднем секторе — лишь 6. Это свидетельствует об уменьшении суммации зрительных импульсов и о повышении остроты зрения в этих участках сетчатки (¹⁻³). Локализация ответственных за острое зрение структур в верхней и задней части глаза обеспечивает бычку возможность отчетливее видеть дно. Глаз взрослых рыб приспособлен к четкому видению в передне-нижнем направлении. Сетчатка переднего и нижнего секторов глаза обладает меньшей остротой зрения, но большей светочувствительностью, что важно для зрительного восприятия крупных движущихся объектов в верхне-заднем направлении, откуда бычок подвергается нападению хищных рыб.

У бычков старшего возраста относительный размер глаз уменьшается еще значительно, составляя лишь 4% от длины тела. Уменьшается и густота распределения колбочек на единицу поверхности сетчатки (табл. 1), они становятся более толстыми и короткими, особенно в переднем секторе (рис. 4). Одновременно отмечается уменьшение густоты распределения клеточных элементов биполярного и ганглиозного слоев и связанное с этим возрастание суммации зрительных импульсов (³). На

основании этого, т. е. судя по ретинальному фактору, можно заключить, что острота зрения у бычка-кругляка с возрастом падает, а светочувствительность повышается, что важно для ориентации в придонных мутных и слабо освещенных слоях воды.

Все изложенное свидетельствует о том, что морфологическое развитие клеточных элементов сетчатки и их региональная дифференциация в онтогенезе бычка-кругляка меняются в соответствии с изменением конкретных экологических условий в каждый период жизни.

Одновременно с изменениями строения сетчатки в развитии бычка-кругляка происходят адаптивные изменения и других структур глаза, в частности роговицы (¹²).

Изменения основных адаптивных особенностей строения сетчатки в связи со сменой экологии отмечены также у личинок и взрослых особей судака и сельди-черноспинки (⁷, ⁸).

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР
Москва

Поступило
7 VIII 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ W. Wunder, Handb. d. Binnenfisch. Mitteleuropas, 2. Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas, Stuttgart, 1936, S. 112. ² V. Vilter, C. R. soc. Biol., 141, № 7—8, 346 (1947). ³ V. Vilter, C. R. soc. Biol., 141, № 7—8, 348 (1947). ⁴ G. L. Walls, The Vertebrate Eye and its Adaptive Radiation Michigan, 1942, p. 1—785. ⁵ V. Vilter, C. R. soc. Biol., 142, № 5—6, 242 (1948). ⁶ V. Vilter, C. R. soc. Biol., 144, № 3—4, 200 (1950). ⁷ Е. А. Бабурина, Вопр. ихтиол., 4, 114 (1955). ⁸ Е. А. Бабурина, Тр. Инст. морфол. животн. им. А. Н. Северцова АН СССР, 33, 151 (1961). ⁹ К. И. Москалькова, Сборн. Морфо-экологический анализ развития рыб, «Наука», 1967, стр. 48. ¹⁰ В. А. Костюченко, Тр. Азовского н.-и. инст. рыбн. хоз., в. 1, 341 (1960). ¹¹ Е. М. Рейх, Сборн. аннотаций Азовск. н.-и. инст. рыбн. хоз. за 1960 г., 1961, стр. 12. ¹² К. И. Москалькова, Зоол. журн., 49, 7 (1970).