

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Е. А. БАБУРИНА

**АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СТРУКТУРНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ  
В РАЗВИТИИ СЕТЧАТКИ КАРАСЯ (*CARASSIUS CARASSIUS* L.)**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 3 IV 1948)

Ниже излагаются результаты наблюдений за развитием глаза золотого карася, поставленных с целью изучения связи между структурными изменениями сетчатки в ее развитии и изменениями отношения личинок и мальков к окружающей среде.

Развитие сетчатки изучено лишь у немногих видов костистых рыб (1-4). Фюрст (4) различает в развитии сетчатки лосося: 1) стадию цилиндрического эпителия, 2) стадию дифференцировки и 3) стадию роста. В работе Фюрста нельзя считать правильным ни сближение сетчатки с эпителиями (9), ни резкое разграничение процессов роста и дифференцировки. Приспособительное значение морфологических изменений сетчатки костистых рыб в ее гистогенезе никем не изучалось.

У эмбрионов карася, до выклева их из оболочек, в наружном листке глазного бокала появляется пигмент; клетки периферического слоя наружного листка глазного бокала интенсивно делятся митотическим путем (пролиферирующий слой Коганея (5)), и веретеновидные клетки сетчатки (клетки Бабухина (6)) дифференцируются в элементы ее различных слоев.

Одновременно с освобождением эмбрионов из яйцевых оболочек, в конце пятых или на шестые сутки, появляются периферические отростки зрительных клеток (будущие палочки и колбочки); пигментные клетки сетчатки начинают реагировать на свет и темноту движением своих отростков и пигмента. Периферические отростки зрительных клеток однородны и имеют вначале куполовидную, а затем конусовидную форму. В них видна осевая нить Фюрста и спиральные нити, описанные у рыб впервые Риттером (7). Ядра зрительных клеток слегка вытянуты и расположены параллельно друг другу на одном уровне к поверхности сетчатки.

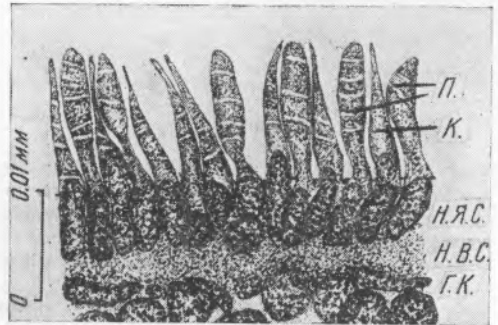


Рис. 1. Зрительные клетки личинки в первый день после наполнения плавательного пузыря воздухом ( $L=6$  мм). Установка на свет. п — палочка; к — колбочка; н. я. с. — наружный ядерный слой; н. в. с. — наружный волокнистый слой; г. к. — горизонтальные клетки. Фиксатор Ценкера; окраска азаном по Гейденгайну

Выключившиеся личинки приклеиваются к растениям или лежат неподвижно на дне. Потревоженные, они судорожно мечутся, описывая ломаную линию, и не реагируют на встречающиеся предметы до соприкосновения с ними. Отсюда следует, что четкие зрительные ощущения у них отсутствуют. Помещенные в плоский сосуд, одна половина которого закрыта от света, личинки передвигаются в освещенную половину, обнаруживая слабую положительную реакцию на свет. Эта реакция, основанная на светочувствительности сетчатки, дает возможность личинкам держаться близ берега, в хорошо освещенных слоях воды, где они находят оптимальные условия для своего развития.

На восьмой и девятый день после нереста, когда личинки наполняют плавательный пузырь воздухом и переходят к активному образу жизни,

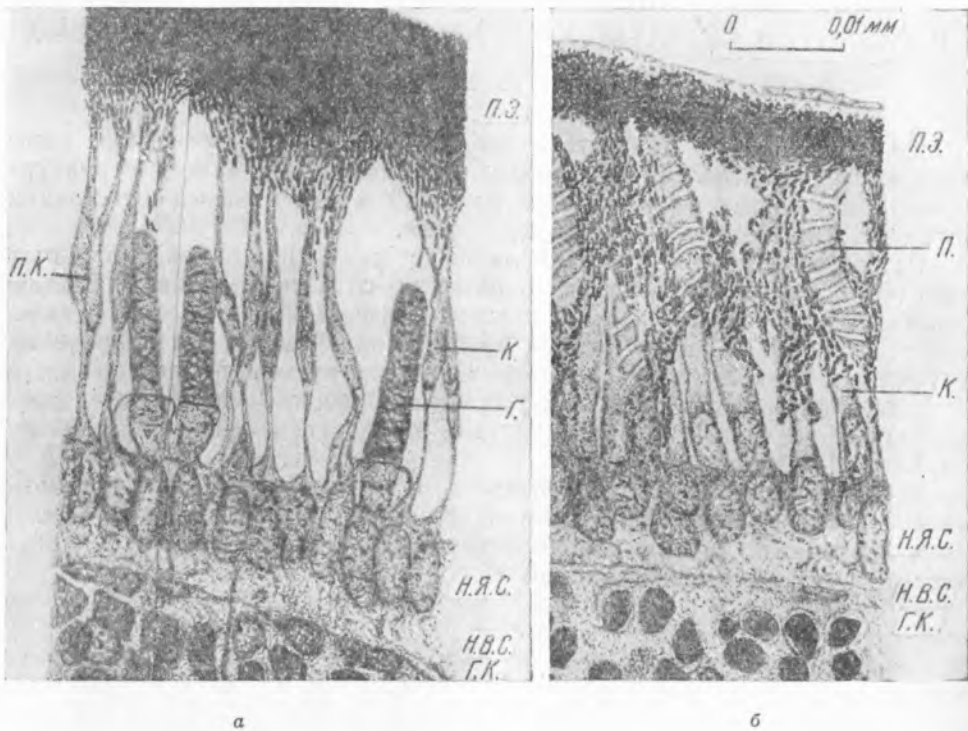


Рис. 2. Пигментный эпителий и зрительные клетки 35-дневной личинки ( $L=9$  мм) в установке на темноту (а) и в установке на свет (б). п. э.— пигментный эпителий; п — палочка; к — колбочка; п. к.— парная колбочка; н. я. с.— наружный ядерный слой; н. в. с.— наружный волокнистый слой; г. к.— горизонтальные клетки. Фиксатор Ценкера; окраска азаном по Гейденгайну

появляются первые признаки дифференцировки периферических отростков зрительных клеток на палочки и колбочки и их реакции на свет и темноту. На рис. 1 показаны зрительные клетки в установке на свет (без пигментных клеток). Колбочки конусовидны, палочки имеют вид перевернутой кегли. На свету внутренние членики колбочек расширены; ядра колбочек сдвинуты в склеральном направлении; ядра палочек при этом могут округляться. Внутренние членики палочек сужены. При установке сетчатки на темноту ядра колбочек возвращаются на свои прежние места между ядрами палочек; внутренние членики у колбочек становятся уже, у палочек — шире.

Наблюдения за охотой голодных личинок на дафний показывают, что они различают добычу лишь на расстоянии 3—4 мм в одной горизонтальной плоскости с телом. Отсутствие способности видеть

выше и ниже этой плоскости объясняется тем, что сетчатка краев глазного бокала еще недостаточно развита.

В течение первого месяца жизни сетчатка личинок, благодаря значительному преобладанию колбочек, сходна с сетчаткой светолюбивых рыб, изученных Вундером<sup>(8)</sup>; она вполне соответствует условиям их жизни в верхних, хорошо освещенных слоях воды. Необходимая светочувствительность сетчатки достигается быстрым увеличением толщины наружного членика палочек. Развитие наружного членика и эллипсоида колбочек идет медленнее. Рис. 2 показывает зрительные клетки 35-дневной личинки ( $L=9$  мм) в установке на темноту (а) и на свет (б). Благодаря увеличению длины внутренних члеников резкость реакции палочек и колбочек на свет и темноту непрерывно возрастает. Передвижение ядер колбочек при изменении интенсивности освещения в этот период бывает выражено наиболее резко. Кроме одиночных колбочек, в сетчатке видны парные колбочки, характерные для костистых рыб.

К концу первого месяца жизни личинки различают добычу на расстоянии до 20 мм, не только в одной плоскости с телом, но и выше или ниже себя, под углом около  $45^\circ$ . После достижения личинкой 9—10 мм длины характер развития сетчатки меняется. Палочки становятся тоньше и длиннее; наружные сегменты и эллипсоиды колбочек начинают быстро увеличиваться в толщину. Благодаря непрерывному увеличению длины внутренних члеников палочек и удлинению отростков пигментных клеток реакция на свет и темноту становится еще более резкой.

Рис. 3 показывает часть сетчатки малька в возрасте двух месяцев ( $L=22$  мм). Ядра колбочек при установке на темноту перестают возвращаться на свои прежние места между ядрами палочек и устанавли-

ваются на уровне наружной пограничной мембраны. По сравнению с ядрами палочек их размеры увеличиваются, а хроматиновая сеть становится более рыхлой. Очень часто можно видеть набухание склеральной части колбочковых ядер, выступающей над пограничной

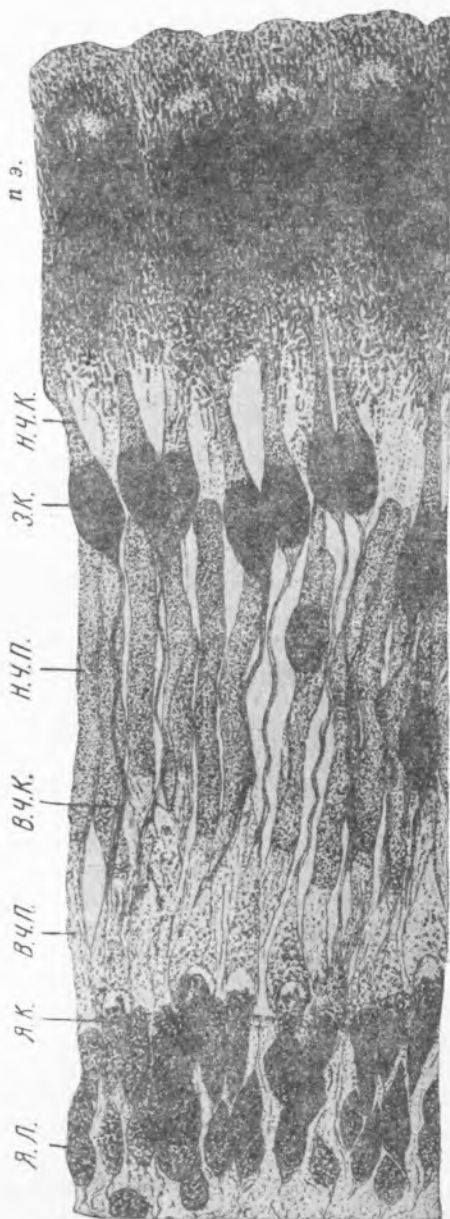


Рис. 3. Пигментный эпителий и зрительные клетки малька в возрасте двух месяцев ( $L=22$  мм) в установке на темноту. п.э.— пигментный эпителий; э.к.— эллипсоид колбочки; н.ч.к.— наружный членик колбочки; в.ч.к.— внутренний членик колбочки; н.ч.п.— наружный членик палочки; в.ч.п.— внутренний членик палочки; я.к.— ядро колбочки; я.п.— ядро палочки. Фиксатор Ценкера; окраска азаном по Гейденгайну

мембраной. При этом хроматин переходит в сильно сжатую витральную часть ядра. В одном и том же срезе часто можно видеть ядра в различных стадиях этого набухания. Последнее не зависит от установки на свет и темноту и, повидимому, связано с обменом веществ колбочковых клеток.

Толщина наружного ядерного слоя и количество в нем ядер непрерывно увеличивается. Это связано с митотическим делением ядер, наблюдающимся в наружном ядерном слое как на ранних, так и на поздних стадиях развития ( $L=20-25$  мм). Вместе с увеличением количества ядер наружного ядерного слоя непрерывно увеличивается количество палочек (табл. 1).

Таблица 1

Длина личинки ( $L$ ) в мм . . . . .	6	10,9	22	60
Отношение числа колбочек к числу палочек в поле зрения микроскопа (среднее из 30—100 подсчетов) .	3,1	2,6	1,09	0,7

Молодые палочки хорошо видны у личинок длиной около 9—10 мм в различных областях сетчатки. Благодаря этому процессу внутренней перестройки сетчатки она приобретает морфологические свойства сетчатки тенелюбивых рыб. Это происходит одновременно с переходом мальков в большие глубины водоема. Более медленно и на более поздних стадиях увеличивается также и количество колбочек. Мальки двухмесячного возраста ( $L=20-22$  мм) реагируют на движение предметов на расстоянии  $1\frac{1}{2}-2$  м, находящихся не только в одной горизонтальной плоскости с телом, но и снизу и сверху. Почти полное отсутствие „верхнего“ зрения на ранних стадиях объясняется тем, что слепое пятно располагается в вентральной половине глаза, куда падает изображение предметов, расположенных сверху. В процессе роста вентральная часть сетчатки увеличивается быстрее и слепое пятно оказывается расположенным в середине дна глаза.

Эти прогрессивные изменения зрительных способностей оказываются чрезвычайно полезными в связи с усложнившимися условиями питания более крупными видами добычи и необходимостью активно спасаться от врагов (на ранних стадиях развития личинки были защищены прозрачностью своего тела).

После 2 месяцев жизни развитие сетчатки замедляется. В сетчатке взрослых карасей имеются следующие виды зрительных клеток: 1) палочки, 2) колбочки, 3) парные колбочки. Наблюдения в поляризационном микроскопе подтвердили данные Вундера об отсутствии в пигментных клетках карася гуаниновых кристаллов.

Изложенные выше данные приводят к выводу, что структурные изменения сетчатки карася, наблюдающиеся в развитии, тесно связаны с изменениями отношения личинок и мальков к окружающей среде и имеют адаптивное значение.

Институт эволюционной морфологии  
им. А. Н. Северцова  
Академии Наук СССР

Поступило  
27 III 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> С. Kupffer, *Sbl. med. Wiss.*, 41, 641 (1868). <sup>2</sup> И. Огнев, Гистологическое развитие ретины, Диссертация, М., 1884. <sup>3</sup> С. Hoffmann, *Arch. mikr. Anat.*, 23, 195 (1884). <sup>4</sup> С. Fürst, *Acta Univ. Lundensis*, 40, 1 (1904). <sup>5</sup> J. Koganei, *Arch. mikr. Anat.*, 23, 335 (1884). <sup>6</sup> А. Babuchin, *Wurzb. Naturw. Z.*, 4, 71 (1863). <sup>7</sup> С. Ritter, *J. Monatschr. Anat. u. Physiol.*, 8, 128 (1891). <sup>8</sup> W. Wunder, *Z. vergl. Phys.*, 3, 1 (1925). <sup>9</sup> Я. Винников, Сетчатка глаза позвоночных, 1947.