

Е. А. БАБУРИНА

**РАЗВИТИЕ СЕТЧАТКИ У АМУРСКОЙ ВОСТРОБРЮШКИ
HEMICULTER LEUCISCULUS (BASILEWSKY)**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 8 VII 1950)

По характеру приспособлений к условиям размножения и развития наших карповых рыб можно разделить на пять экологических групп: 1) литофильные, 2) фитофильные, 3) псаммофильные, 4) пелагофильные и 5) остракофильные (¹). Каждая группа характеризуется особенностями развития различных систем органов, в том числе и органов чувств, определяющих характер реакции рыб на воздействия внешней среды на различных этапах их жизни.

Нами было изучено развитие сетчатки у представителей фитофильной (карась) и остракофильной (два вида амурских горчаков) групп, принадлежащих к различным родам сем. карповых (²). В результате обнаружилось глубокие различия в гистогенезе сетчатки, связанные с особенностями условий существования этих видов.

В настоящей работе исследовалось развитие сетчатки у представителя группы пресноводных пелагофильных рыб — амурской востробрюшки. Она, как и большинство пелагофильных рыб Амура, развивается значительно быстрее, чем представители других экологических групп (¹). Эмбрионы востробрюшки рано освобождаются от яйцевой оболочки и рано переходят к активному образу жизни.

В период выклева, который наступает через 25 час. после оплодотворения, при длине (L) эмбрионов 2,5 мм (по измерениям после фиксации в жидкости Ценкера), глаза их довольно велики. Линза в период выклева еще не вполне сформирована и сохраняет свою связь с эпителием. Роговица востробрюшки, в противоположность роговице карася и горчаков, тонкая и очень бедна железами, так как эмбрионы востробрюшки не прикрепляются, как эмбрионы карася и горчаков, а сносятся течением. Клетки внутреннего листка глазной чаши энергично размножаются. Они еще не дифференцируются и не образуют слоев. Клетки наружного листка плоские, с уплощенными ядрами, не содержат пигмента.

Через 39 час. после оплодотворения и 14 час. после начала вылупления у эмбрионов длиной 3,4 мм в вентральной части дна глаза назально от зародышевой щели видно небольшое, резко очерченное пигментированное пятно. Оно окружает зрительный нерв так, что его центр располагается вентрально от последнего. Сетчатка в области этого пятна в своем развитии далеко опережает ее остальную часть.

В области всего дна глаза (кроме пигментированного пятна) лишь начинается дифференциация клеток и формирование слоев сетчатки. Намечаются ганглиозный слой, внутренний ядерный слой и наружный ядерный слой, разделенные едва заметными наружным и внутренним сетчатными слоями. В наружном и внутреннем ядерных слоях часто встречаются митозы. Рецепторов еще нет. Клетки пигментального эпителия плоские, без пигмента.

В области пигментного пятна слой наружных ядер вполне сформирован, а зрительные клетки уже образовали короткие рецепторные отростки (см. рис. 1). Клетки пигментного эпителия здесь не плоские, а кубические. Высота их в середине пятна почти в 5 раз превышает высоту пигментных клеток всей остальной сетчатки. Ядра их шаровидны. Эти клетки содержат большое количество темнокоричневых фусциновых зерен, располагающихся, главным образом, в той части тела клеток, которая обращена к рецепторам.

Несколькими часами позже (у эмбриона длиной 3,5 мм) пигментные клетки в области пигментированного пятна уже образуют на встречу рецепторам короткие отростки.

Личинки этого возраста энергично плавают и реагируют на свет положительно, благодаря чему они не задерживаются на дне, а сносятся по течению реки. Таким образом, раннее появление в сетчатке небольшого участка с ускоренным развитием рецепторов и пигментных клеток, заслуживающего названия „глазка“, обуславливает биологически важную положительную реакцию на свет. Этот „глазок“, располагаясь в вентральной части дна глаза, приспособлен к восприятию зрительных ощущений сверху.

Через 46 час. после оплодотворения и 21 час после начала выклева у эмбрионов длиной от 3,5 до 3,7 мм слои сетчатки уже отчетливо дифференцированы в области всего дна глаза (слой ганглиозных клеток, внутренний сетчатый слой, слой горизонтальных клеток, очень узкий наружный сетчатый слой и наружный ядерный слой). Наружный ядерный слой на этой стадии представлен одним рядом однородных ядер (см. рис. 2).

Вследствие высокой интенсивности процесса дифференциации зона роста очень узка и расположена близко к краям глазной чаши. Количество митозов в наружном ядерном слое резко упало. В клетках пигментного эпителия вентральной части дна глаза (близ „глазка“) темпоральной и дорзальной появились отдельные фусциновые зерна (см. рис. 2). Над ядрами зрительных клеток всюду видны протоплазматические выступы (начало образования рецепторов).

В области „глазка“ рецепторы удлинились и приобрели конусовидную форму. Пигментные клетки при установке сетчатки на свет образуют отростки, почти достигающие пограничной мембраны. К концу вторых суток после оплодотворения и первых суток после начала выклева в тканях, окружающих дорзо-назальную часть дна глаза, появляется желтый пигмент. В гистологических препаратах он не сохраняется. Известно, что появление цветных пигментов близ глаз и в голове свойственно многим пелагофильным рыбам ⁽¹⁾ и, по мнению С. Г. Крыжановского, стоит в связи со слабым развитием у эмбрионов пелагофильных рыб дыхательной системы и поздним появлением эритроцитов.

Через 63 часа после оплодотворения и 38 час. после начала выклева у эмбрионов длиной 4,4 мм в сетчатке всего дна глаза видны небольшие рецепторы. Они однородны и показывают характерные для колбочек черты строения. В каждом рецепторе можно различить куполовидный эллипсоид и конусовидный наружный членик. Эллипсоид окрашивается азаном и гематоксилином значительно интенсивнее членика, который в препаратах почти бесцветен (см. рис. 3).

Наружный ядерный слой не состоит из одного ряда ядер, как раньше, а становится более сложным. Очевидно, вновь возникающие ядра принадлежат палочковым клеткам, рецепторы которых образуются позже. Высота пигментных клеток увеличилась; ядра их стали менее уплощенными. Количество пигментных зерен в пигментных клетках и их отростках возросло. Пигментальный эпителий пигментируется неравномерно. Фусциновые зерна концентрируются в группах

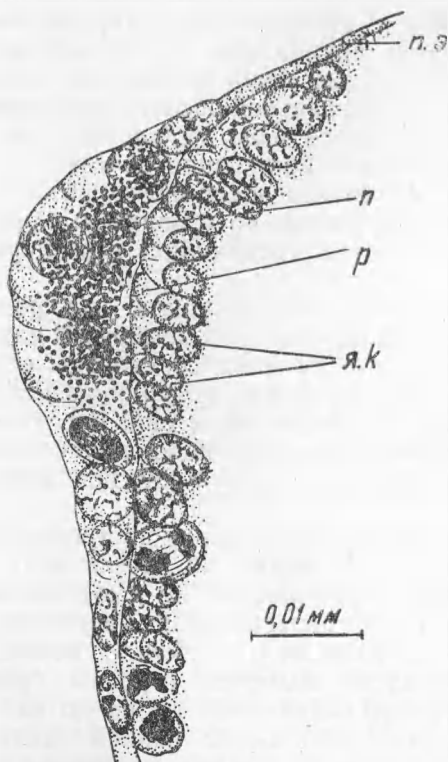


Рис. 1. Поперечный срез «глазка» зародыша востробрюшки через 14 час. после начала выклева (длина 3,4 мм); п. э. — пигментный эпителий; п — пигмент; я. к. — ядра колбочковых клеток; р — рецептор. Ценкер, азокармин, гематоксилин

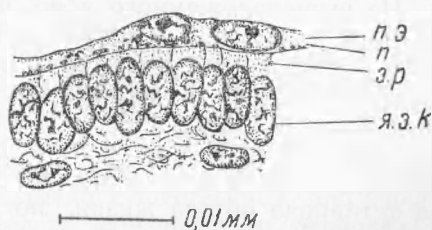


Рис. 2. Часть среза из середины дна глаза зародыша востробрюшки через 21 час после начала выклева (длина 3,6 мм); п. э. — пигментный эпителий; я. з. к. — ядро зрительной клетки; з. р. — зачаток рецептора. Ценкер, азан, гематоксилин

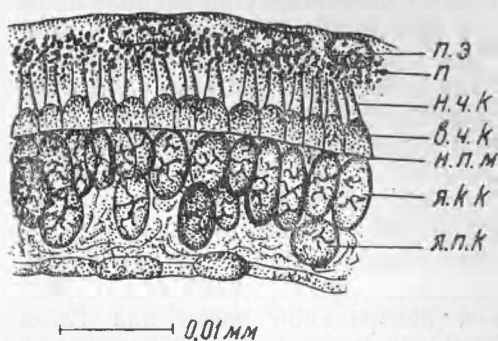


Рис. 3. Часть среза слоя зрительных и пигментных клеток из середины дна глаза зародыша востробрюшки через 38 час. после начала выклева (длина 4,4 мм); н. ч. к. — наружный членник колбочки; в. ч. к. — внутренний членник колбочки; н. п. м. — наружная пограничная мембрана; я. к. к. — ядро колбочковой клетки; я. п. к. — ядро палочковой клетки. Ценкер, азан, гематоксилин

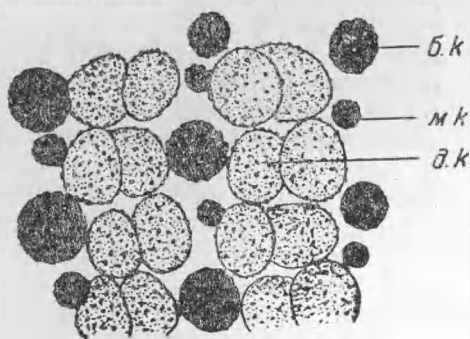


Рис. 4. Колбочки взрослой востробрюшки (длина 118 мм) в тангенциальном срезе на уровне эллипсоидов, при установке сетчатки на свет; б. к. — большие колбочки; м. к. — малые колбочки; д. к. — двойные колбочки. Ценкер, азан

клеток, между которыми располагаются клетки, пигментированные слабее. В темпоральной части дна глаза пигментные клетки отстают в развитии от остальной сетчатки и содержат лишь одиночные зерна фусцина. Желтый пигмент виден снаружи дорзальной области дна глаза

Структура „глазка“ в это время изменяется мало, вследствие чего, различие между ним и остальной сетчаткой постепенно исчезает.

Через 71 час после оплодотворения и 46 час. после начала выклева (длина 4,5 мм) строение слоя зрительных клеток по сравнению с предыдущей стадией изменяется мало. Колбочки увеличились в размере, палочек еще не видно.

В наружном ядерном слое можно отчетливо различать два рода ядер: лежащие в один ряд под наружной пограничной мембраной ядра колбочковых клеток и вклинивающиеся между ними со стороны стекловидного тела ядра, повидимому принадлежащие палочковым клеткам, рецепторных отростков которых на этой стадии еще нет. Пигментный эпителий всего дна глаза содержит большое количество фусцина. Глаза личинок черные, ирризирующие в результате появления гуанина в сосудистой оболочке.

Из вышеизложенного ясно, что развитие рецепторов у востробрюшки идет иначе, чем у карася и горчаков. У карася до начала активного образа жизни имеются однородные рецепторы, не сходные ни с палочками, ни с колбочками взрослых карасей; при переходе к активному питанию дифференцируются палочки и колбочки; последние приобретают структурные особенности колбочек взрослых рыб очень поздно. У востробрюшки рецепторы появляются также до начала активного образа жизни, но в значительно более ранней стадии развития чем у карася, и с первых моментов своего появления по своей структуре они могут быть названы колбочками. У горчаков, развивающихся в раковинах пресноводных моллюсков и имеющих большой запас желтка, рецепторы появляются на значительно более поздних стадиях развития глаза и сетчатки, чем у востробрюшки и карася.

У взрослой востробрюшки, так же как у карася и горчаков, колбочковая часть сетчатки представлена тремя видами колбочек: 1) большие колбочки, 2) малые колбочки, 3) двойные колбочки. Они расположены так же, как у горчаков (см. рис. 4). Ряды двойных и одиночных колбочек идут от зрительного нерва к зоне роста. При ярком освещении одиночные колбочки располагаются ближе всего к пограничной мембране. Палочки многочисленные, длинные и тонкие, как у карася. Следовательно, у взрослой востробрюшки хорошо развиты колбочковый и палочковый комплексы сетчатки, как и у других изученных нами карповых рыб.

В итоге можно указать на следующие особенности в развитии сетчатки у пелагофильной востробрюшки, отличающие ее от изученных нами карповых рыб других экологических групп (карась и два вида амурских горчаков): 1) появление в вентральной части дна глаза вскоре после выклева небольшого пятна, образованного ускоренно развитыми рецепторами и пигментными клетками; 2) присутствие в сетчатке зародышей только колбочек и отсутствие палочек; 3) появление в тканях, окружающих дорзальную часть дна глаза, желтого пигмента, не сохраняющегося при гистологической обработке.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
5 VII 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ С. Г. Крыжановский, Тр. Ин-та морфол. животн., АН СССР, в. 1, 3, (1949).
² Е. Бабурина, ДАН, 60, № 7 (1948); 64, № 6 (1949); 66, № 6 (1949).