ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ. ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXIII, № 7, 1970

УДК 591.484

А. Г. АЛЛАВЕРДЯН, В. С. МИРЗОЯН, Д. А. ГЕВОРКЯН,
С. А. АКОПЯН, Х. М. АКОПЯН

К МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ГРЕБЕШКА СЕТЧАТКИ ГЛАЗА ДИКИХ ПТИЦ

Зрительный аппарат птиц, взаимодействуя с вестибулярным аппаратом, участвует в ориентации и осуществлении астронавигационных способностей как днем, так и ночью. Некоторые особенности зрения птиц, в частности, исключительно высокий диапазон функционирования, высокая разрешающая способность при полетах на больших скоростях, ночное зрение, наличие гребешка в сетчатке представляют определенный интерес для бионических аспектов фоторецепции.

У птиц, особенно хищных, хорошее зрение обусловливается богатством колбочек. Самая активная область сетчатки глаза птицы еще точно не определена. Предполагается, что она соответствует центральной ямке человека.

У различных птиц глазное яблоко по форме не одинаково. У хищных задняя половина его округлая, передняя вытянута в конус с круглой вершиной; у домашних—гусей и уток—эта половина менее конусообразна. У ночных птиц глаза своей осью направлены в противоположные боковые стороны. В отличие от млекопитающих животных, в толще стекловидного тела птиц проходит особое образование, так называемый гребень, отходящий от выхода зрительного нерва к капсуле хрусталика. У многих птиц он прикреплен к хрусталику.

По литературным данным, гребень представляет складчатую пластинку, отходящую от зрительного нерва и снабженную кровеносными сосудами и нервами. Предполагается, что он играет роль вспомогательного приспособления аккомодации глаза.

Среди многочисленных теорий и гипотез о функции гребешка более распространенной является теория Меннера [29], по которой гребень служит решеткой, отбрасывающей тень на сетчатку. Движущийся объект в поле зрения отображается на сетчатке (за гребешком), и на отдельных участках изображение прерывисто. Между тем Шимкевич [20] полагает, что гребень служит для питания внутренней части глаза.

По Крозеру и Вольфу [27], частота слияний световых мельканий у птиц с гребешком выше, чем у животных без гребешка, в особенности, если длительность вспышки составляет большую часть каждого цикла мельканий.

По Дементьеву [7, 8], гребень представляет собой многослойную пластинку сосудистой оболочки, отходящую от зрительного нерва. Он сильно пигментирован и богат сосудами системы основной артерии и вены, а также их разветвлений. Вершина его связана со стекловидным телом.

Число пластинок гребня различно у различных птиц. Наиболее развит он у воробьев.

Появление гребня — результат дифференциации инсерпции зрительного нерва. Он образован опорной частью сетчатой оболочки. Гребень является гомологом колбочек рептилий. Он регулирует внутриглазное давление при аккомодации, питание стекловидного тела и, вероятно, сетчатой оболочки, заменяя отсутствующую у птиц центральную артерию сетчатки. Возможно, гребешок участвует в согревании глаза и увеличении остроты зрительных восприятий [7, 8].

Функционирование гребня связано с изменениями давления внутри глаза, которое при высокоамплитудной аккомодации значительно меняется.

По мнению Будденброка [23] и Плате [30], гребень непосредственно участвует в аккомодации как «рабочая деталь».

По Крокку [12], гребень состоит из рыхлой соединительной ткани, содержит пигментные включения и богат кровеносными сосудами. Он размещается в стекловидном теле, заполняющем внутреннюю часть глазного яблока, и передним концом достигает хрусталика. Предполагают, что гребень осуществляет роль регулятора попадающих в глаз световых лучей.

Грифин [15] считает, что гребень снижает зрительную способность. Он имеет большие, наполненные кровью складки, которые находятся над выходом зрительного нерва. У большинства птиц основание гребешка занимает часть сетчатки.

Гребешок по форме и складчатости напоминает меха аккордеона, содержит большое количество пигмента яркой окраски, но чаще—почти черного цвета. У некоторых птиц он расположен узким валиком по внутренней стенке глазного яблока, лишен нервных клеток и не реагирует на свет.

Ластер Толкингтон [28] находит, что гребешок у голубя является чувствительным органом, используемым при навигации. Он вырастает из оптического нерва в направлении хрусталика и имеет разную ориентацию в каждом глазе. Гребешок способствует измерению вертикальной и горизонтальной напряженности магнитного поля. Голуби «знают» соотношение скорости изменения этих двух компонентов, а также значение их величины в районе «приземления». Толкингтон считает, что птица кружится до тех пор, пока не находит направление, отвечающее этому соотношению.

Тензли [34] находит, что у птиц имеются специализированные структурные особенности для полета (полетный глаз, вольер). По-видимому,

гребешок—это гомолог конуса ящерицы. Маленький он у ночных видов, большой—у семяноядных птиц и наибольшей величины достигает (из всех дневных хищников) у орлов и ястребов. Гребешок обеспечивает питание и кислородный обмен сетчатки, хотя есть и другие теории, касающиеся его функции.

Демирчоглян [9] полагает, что гребень выполняет роль биологического светофильтра, ослабляющего слепящее и повреждающее действие фокусированного солнечного излучения на ретину, а также позволяет детектировать положение кажущегося смещения солнечного диска, что позволяет соответствующим областям сетчатки различать наземные предметы на уровне достаточно высокой световой чувствительности. Расположение гребешка в нижней половине сетчатки по дуге обусловливает *поглощение наиболее опасных и слепящих излучений*, поступающих в эти области сетчатки сверху, когда солнце находится в зените.

Обобщая имеющиеся литературные данные о функциях гребешка [1—35], можно констатировать недостаточность их и отсутствие единого взгляда на его сущность.

Исходя из вышеизложенного, в настоящей работе мы попытались изучить некоторые стороны структуры гребешка и функции сетчатки глаза ряда диких птиц: аиста, голубя, фазана и попугая.

Энуклеированное глазное яблоко указанных птиц фиксировалось в 10—15% растворе нейтрального формалина, частично—в 96° спирте. Одна часть кусочков заливалась в целлоидин, другая—резалась на замораживающем микротоме. Срезы окрашивались гематоксилин-эозином, пикрофуксином по Ван-Гизону, по Нисслю и импрегнировались серебром по Кампасу.

При морфологическом исследовании гребешка выявлено, что он действительно находится своим основанием на сетчатой оболочке в области диска зрительного нерва, откуда и берет свое начало.

По характеру ткани он представляет собой мезенхимный орган, где преобладающим компонентом является сосудистая система в виде большого скопления мелких и более крупных артериальных и венозных сосудов (расположенных по всей длине), как в виде параллельных трубочек, так и извивающихся тяжей. Очень часто выражены эндотелиальные, адвентициальные и перителиальные элементы.

Между сосудами имеются прослойки соединительной ткани, где видны нежные пучки гладких мышечных волокон. Среди волокнистых структур соединительной ткани преобладают нежные эластические волокна.

Нервная ткань гребешка представлена нежными нервными волоконцами, хорошо выраженными в его базальной части. Нервных клеток выявить в гребешке не удалось.

По всему гребешку имеется скопление коричнево-черного пигмента, который в виде зерен располагается в протоплазме соединительнотканных клеток и свободно—в рыхлой соединительной ткани. Местами сосуды капиллярного типа расширены в виде полостей, изнутри покрытых эндотелием и заполненных кровью.

Извитость гребешка, по-видимому, говорит о различных функциональных состояниях его, позволяющих растягиваться и спадать. Гребешок проходит сквозь всю толщу стекловидного тела, не имея органической связи с его массой.

У попугаев своим концом он примыкает к капсуле хрусталика. В области диска зрительного нерва, где начинается гребешок, видны сосуды, которые дают начало ему. Это выражено в виде прямого продолжения сосудов в сторону гребешка и увеличения эндотелиально-адвентициальных элементов, составляющих большую массу последнего.

Гребешок, имеющий мезенхимальное происхождение, по своей структуре напоминает ткань сосудистой оболочки, в то же время отличаясь от нее. Нужно полагать, что, являясь специфичным для птичьего глаза, гребешок имеет теснейшую связь с функцией ретины, с которой интимно связан и структурно.

Для более полного освещения вопроса о строении гребня ниже мы приводим описание его у отдельных групп птиц.

Аист. Гребень у аиста начинается от диска зрительного нерва широким основанием. Основой его является рыхлая соединительная ткань с множеством сосудов, часть которых облитерирована комплексами эндотелиальных клеток, другая часть расширена и заполнена кровью.

Гребешок направлен в сторону хрусталика, проникает через стекловидное тело несколькими тяжами, образуя при этом от 8 до 10 пластинчатоподобных образований. Периферическая часть его, соединенная с капсулой хрусталика, представляет собой утолщенную, бедную сосудами ткань, в которой большое количество клеточных элементов и много пигмента. Нервные клетки в ткани отсутствуют. Мышечный компонент имеется лишь в стенках сосудов. В области основания в ткань гребешка из сосковой области проникают нежные нервные волокна (рис. 1 а, б, в).

Фазан. Сетчатка фазана на большом протяжении имеет складчатый, фестончатый вид, сохраняя при этом свое строение. Лишь кое-где в глубине складок появляется слой пигментного эпителия. От соска зрительного нерва в виде узкой ленты отходит гребешок, состоящий из рыхлой соединительной ткани, богатой пигментом, с большим количеством сосудов, заполненных кровью. В некоторых сосудах имеется выраженная пролиферация эндотелиальных клеток. Проникая в стекловидное тело, он доходит до хрусталика, с которым интимно связан. Нервные элементы удается обнаружить лишь у основания (рис. 2 а, б, в).

Голубь. От соска зрительного нерва узкой ножкой отходит гребешок, состоящий из рыхлой соединительной ткани, которая местами утолщена и представлена нежными пучками коллагеновых волокон.

В толще гребешка видны мелкие кровеносные сосуды. Он направлен к капсуле хрусталика. Образует несколько пластинок (4—5). Вся ткань гребешка пропитана пигментом. Нервных клеток обнаружить в нем не удалось.

Гребешок голубя по сравнению с гребешком других птиц более тонкий (рис. 3 а, б, в).

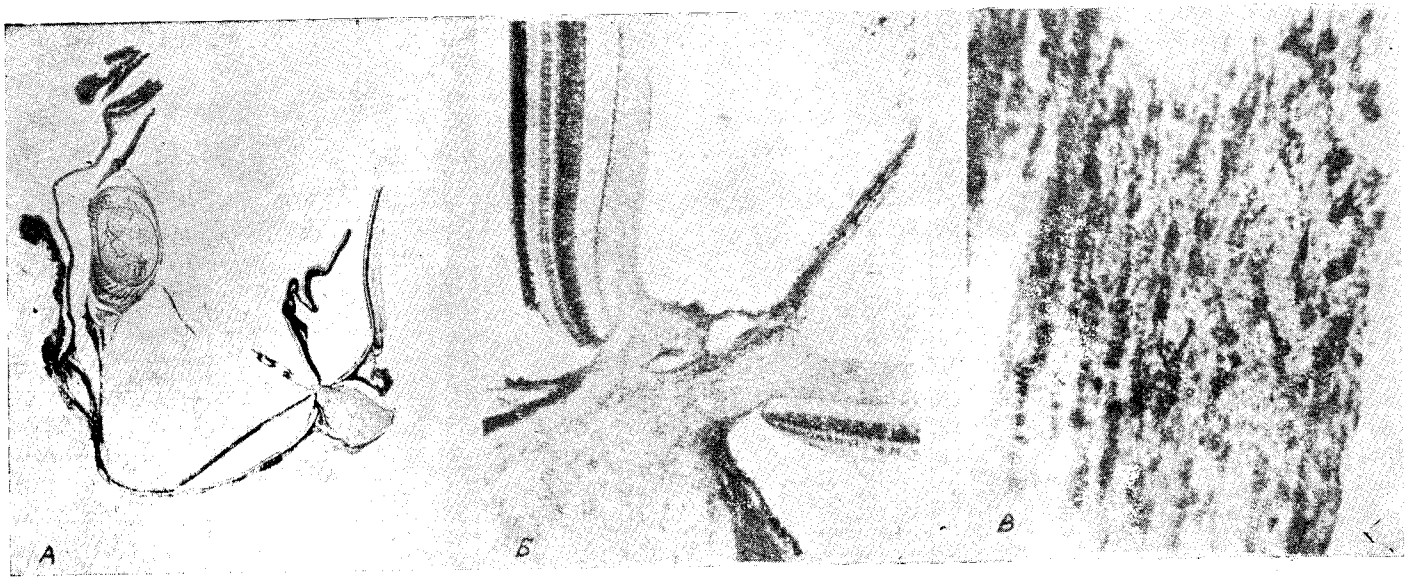

Рис. 1. Аист. а) микросуммарное фото глазного яблока, увеличено в 5 раз; б) гребешок. Об.—3,5. Ок.—12,5; в) ткань гребешка. Об.—40. Ок.—12,5.

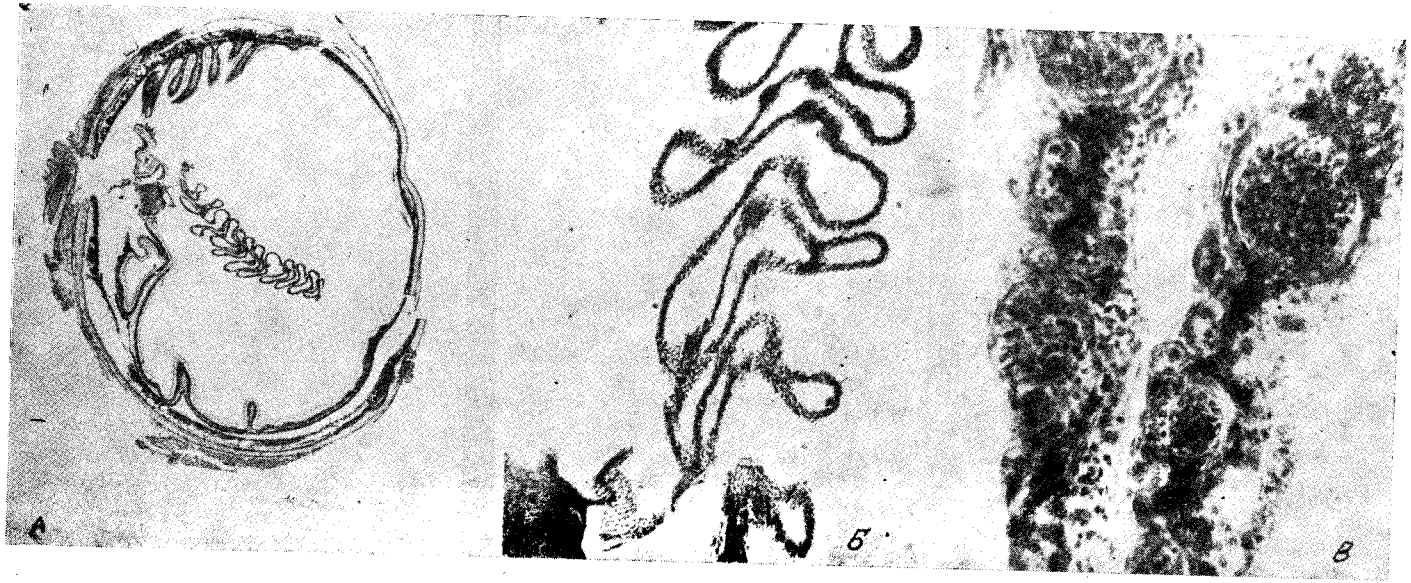

Рис. 2. Фазан. а) микросуммарное фото глазного яблока, увеличено в 7,5 раз; б) гребешок. Об.—3,5. Ок.—12,5; в) ткань гребешка. Об.—40. Ок.—12,5.

Рис. 3. Голубь. а) микросуммарное фото глазного яблока, увеличено в 7,5 раза; б) гребешок. Об.—3,5. Ок.—12,5; в) ткань гребешка. Об.—40. Ок.—12,5.

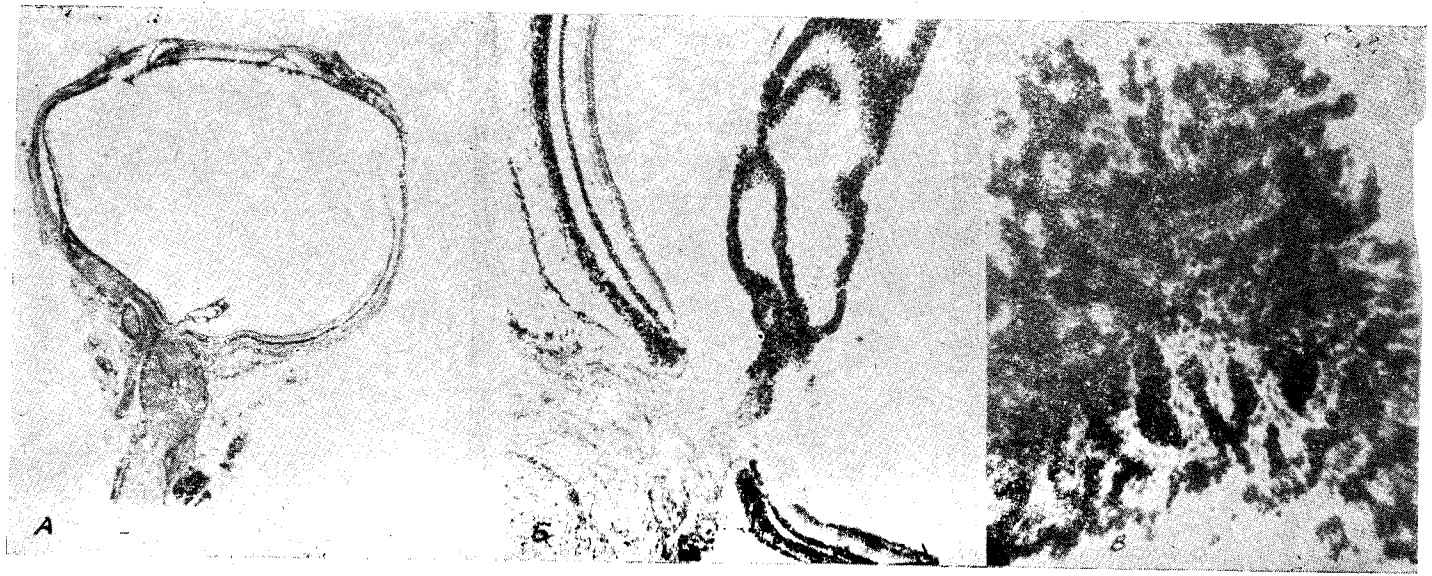

Рис. 4. Попугай. а) микросуммарное фото глазного яблока, увеличено в 5 раз; б) гребешок. Об.—3,5. Ок.—12,5; в) ткань гребешка. Об.—40. Ок.—12,5.

Попугай. В области диска зрительного нерва ткань сетчатой оболочки несколько разрыхлена. Отсюда отходит гребешок, состоящий из рыхлой соединительной ткани с большим количеством сосудов и отдельных нервных волокон. В ткани его пигмент более обильный и темный. Гребешок имеет извилистое строение с 2—3 пластинчатоподобными выпячиваниями. Проникая сквозь стекловидное тело, он достигает хрусталика (рис. 4 а, б, в).

В нашей лаборатории была произведена регистрация суммарных электрических ответов сетчатки глаза ненаркотизированных птиц при оптической стимуляции его импульсным фотостимулятором и отдельно лазерным излучением.

Опыты показали, что суммарная электроретинограмма хищных птиц при освещении характеризуется рядом особенностей. У дневных хищников в ней резко выражена отрицательная «А»-волна, характерная для колбочкового глаза. Волна «В» весьма интенсивна и протекает быстро, особенно ее нисходящее колено. У голубя и стервятника хорошо выражены осцилляторные колебания на вершине волны «В».

Электроретинограмма филина, напротив, представляет собой более медленное колебание со слабо выраженной волной «А».

Автоматический анализ биопотенциалов суммарной электроретинограммы электробиоанализатором выявил относительно высокие частоты в ответах сетчатки дневных птиц и низкие—у ночных.

При изучении зависимости величин потенциалов в электроретинограмме от интенсивности стимула у дневных птиц был установлен факт смещения области перегиба кривой при переходе от темновой адаптации к световой, что является выражением самоорганизационной способности сетчатки этих животных. Характер адаптационных процессов в зависимости от вида птиц также различен. Увеличение ответов сетчатки при переходе к фототопическим условиям характерно для дневных хищников, а обратная картина—для ночных.

Для выяснения возможной функциональной роли гребешка в сетчатке птиц произведены исследования с периметрической стимуляцией различных областей сетчатки. При этом установлено ослабление ответов электроретинограммы на попадание излучений в область гребешка с одновременным усилением раннего рецепторного потенциала (РРП), возникающего в момент стимуляции фоторецепторов [9, 15].

Лаборатория зрительной рецепции
АН АрмССР

Поступило 29.XII 1969 г.

Ա. Գ. ԱԼԼԱՎԵՐԴՅԱՆ, Վ. Ս. ՄԻՐԶՈՅԱՆ, Դ. Ա. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ, Ս. Ա. ՀԱԿՈԲՅԱՆ, Խ. Մ. ՀԱԿՈԲՅԱՆ

ՎԱՅՐԻ ԹՌՉՈՒՆՆԵՐԻ ԱՉՔԻ ՑԱՆՑԱԹԱՂԱՆԹԻ ԿԱՏԱՐԻԿԻ ՄՈՐՖՈՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԲՆՈՒԹԱԳԻՐ ՀԱՐՑԻ ՇՈՒՐՋԸ

Ամփոփում

Թռչունների ֆունկցիոնալ ապարատի բացառիկ լայն դիապազոնը, մեծ արագությամբ ու բարձր թռչելու ունակությունը, գիշերային տեսողությունը և ցանցաթաղանթի վրա կատարիկի առկայությունը մեծ հետաքրքրություն են ներկայացնում ֆոտոռեցեպցիայի բիոնիկական ասպեկտով ուսումնասիրման տեսանկյունից։

Ի տարբերություն կաթնասունների և կենդանական աշխարհի մյուս ներկայացուցիչների, թռչունների ակնախնձորի խորքում գոյություն ունի, այսպես կոչված, կատարիկ, որը սկիզբ է առնում տեսողական ներվի սկավառակից, թափանցում է ապակենման մարմնիկի զանգվածի միջով և հասնում է մինչև բյուրեղիկի ետին մակերեսը։

Կատարիկի կառուցվածքի ու ֆունկցիայի մասին գրականության մեջ եղած տվյալները հակասական են և ծայրահեղ անբավարար։ Արագիլի, աղավնու, փասիանի և թութակի աչքի կատարիկի կառուցվածքի ու ցանցաթաղանթի ֆունկցիայի էքսպերիմենտալ-մորֆոլոգիական մեթոդով ուսումնասիրման ժամանակ պարզվել է, որ կատարիկը իրենից ներկայացնում է մեզենքիմատիկ օրգան, որտեղ գերակշռող կոմպոնենտ է հանդիսանում անոթային սիստեմը՝ փոքր ու մեծ զարկերակային և երակային անոթների կուտակումների տեսքով։ Շատ հաճախ արտահայտված են էնդոթելային, ադվենտային և պերիթելային էլեմենտներ։ Անոթների արանքում կան միացնող հյուսվածքի շերտիկներ, որոնց մեջ երևում են հարթ մկանային թելիկների նուրբ խրձեր։

Կատարիկի նյարդային հյուսվածքը ներկայացվում է նուրբ նյարդային թելիկներով, որոնք լավ արտահայտված են նրա հիմքային մասում։ Կատարիկում նյարդային բջիջներ չհաջողվեց հայտնաբերել։ Կատարիկի ամբողջ զանգվածում կան շագանակագույն-սևավուն պիգմենտի կուտակումներ։ Իր կառուցվածքով մեզենքիմատիկ ծագում ունեցող կատարիկը հիշեցնում է անոթային թաղանթի հյուսվածք, բայց և տարբերվում է նրանից։ Պետք է ենթադրել, որ կատարիկը հանդիսանալով թռչնային աչքի տարբերիչ յուրահատկություն, այնուամենայնիվ, ցանցաթաղանթային ծագում ունի։

Նարկոզի չենթարկված թռչունների աչքի ցանցաթաղանթը (իմպուլսային ֆոտոստիմուլյատորով և առանձին լազերային ճառագայթներով) օպտիկական խթանմամբ (էլեկտրոռետինոգրաֆիկ մեթոդով) հայտնաբերված է մի շարք չնկարագրված, վաղ ու հարմարման ենթարկվող մեխանիզմներ։

ЛИТЕРАТУРА

1. Автократов Д. И. Курс анатомии домашних птиц. М., 1928.
2. Брандт Э. К. Анатомия домашних птиц. СПб., 1875.
3. Брандт Э. К. Очерки сравнительной анатомии. СПб., 1878.
4. Винников Я. Н. Сетчатка глаза позвоночных. М., 1947.
5. Гриффин Д. Перелеты птиц, стр. 74—78, М., 1966.

6. Гурин Г. И. Анатомия птиц. СПб., 1911.
7. Дементьев Г. П. Миграция птиц и млекопитающих, стр. 11—24, М., 1965.
8. Дементьев Г. П. Руководство по зоологии, стр. 15, 1940.
9. Демирчоглян Г. Г., Мирзоян В. С., Аллахвердян М. А., Нагапетян Х. О., Тер-Газарянц Е. Т., Саакян М. В. Международный симп. по техническим и биологическим проблемам управления. Ереван, ИФАК, 1968.
10. Догель А. С. К вопросу об отношении нервных элементов в сетчатой оболочке осетровых рыб, рептилий и млекопитающих, СПб., 1888.
11. Заварзин А. А. Избранные труды, М., 1941.
12. Крокк Г. С. Микроскопическое строение органов с/х птиц с основами эмбриологии, стр. 151—158, Киев, 1962 и М.—Л., 1964.
13. Кржишковский К. Н. Физиология птиц. Учебное пособие для вузов, М.—Л., 1933.
14. Маршаль В. К. Анатомия птиц. СПб., 1902.
15. Мирзоян В. С. Сб. Академия наук АрмССР за 25 лет, стр. 372—376, Ереван, 1968.
16. Мишле Ж. Птица. СПб., 1878.
17. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М., 1967.
18. Рихтер Н. Р. Краткий учебник анатомии и физиологии дом. птиц. 1931.
19. Фельдман Н. Г. Пробл. физиол. оптики, т. 8, 1953.
20. Шимкевич В. А. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных. СПб., 1905.
21. Элленбергер В., Шеннерт А. Руководство по сравнительной физиологии домашних животных, стр. 508, 1930.
22. Якоби В. И. и др. Функциональная морфология птиц, 1964.
23. Buddenbroch W. Vergleichede physiologia. Basal. 1952.
24. Boll. Цит. по Элленбергеру и А. Шеннерту, 508, 1930.
25. Crozer W. J. J. Gen. physiol. 27, 287—313, 1943.
26. Kuhne W. Hermanns Hund physiol. 3, 235, 1879.
27. Krause A. C. Tab. Biol. 22, 200—270, 1948.
28. Lester Tolkington. Electronica, 1, 1968.
29. Menner E. Zool. Jahrb. Abt. Allg 58, 481—538, 1938.
30. Muller C. G. Proc. Nat. Acad. Sei USA 40, 9, 853, 1954.
31. Plate L. Allgeneine Zoologie und Abgtammung Slohrace 11, 1924.
32. Ramon V., Cajal S. Die retina der wirbdtiere German trans by R. Cerenffin verbilung mit demi verf Lussammengestellt Bergman Wiesladch, 1894.
33. Schultze M. Untersuchengen uber der Lusamen geset ten Augen der Krebse und lusekten, 1868.
34. Tensly K. Vision in vertebrates, London, chapman and Hall, 132, p. 21, 1965.
35. Zinzen. Цит. по Элленбергу В. 1930.