

## КОЛБОЧКИ И ПИГМЕНТНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ СЕТЧАТКИ ТРЕХ ВИДОВ ДНЕВНЫХ ГРЫЗУНОВ

© 2009 г. О.Ю. Орлов, О.В. Подгорный<sup>1</sup>

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН  
127994 Москва, Б. Каретный пер., 19

<sup>1</sup> Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН  
119334 Москва, ул. Вавилова, 26 E-mail: graf@iitp.ru

Поступила в редакцию 09.12.2008 г.

Ряд связанных со зрением черт морфологии и поведения, типичных для сусликов (древних обитателей открытых ландшафтов), присущ далеким от них представителям экотипа дневных пустынных грызунов: полевке Брандта *Lasiopodomys brandti*, желтой пеструшке *Eolagurus luteus* и большой песчанке *Rhombomys opimus*. Это подтолкнуло на поиски общих сходств тонкой организации их сетчатки. Вопреки ожиданиям, результаты изучения популяций колбочек этих трех видов дают больше оснований обсуждать их различие, нежели сходство. У большой песчанки колбочки двух спектральных типов распределены почти равномерно по всей сетчатке; средневолновые, составляющие более 90% всей популяции колбочек, имеют большую плотность в вентральной части. У полевки Брандта в дорзальном поле сетчатки есть оба типа колбочек, в вентральном же только коротковолновые. У желтой пеструшки есть только коротковолновые колбочки, что является неизвестным ранее видом колбочковой монохроматии, впервые наблюдаемой у дневного вида. Таким образом, сходство связанных со зрением черт морфологии и поведения трех представителей одного экотипа дневных грызунов не находит отражения в свойствах популяций их колбочек. Новым общим для них феноменом является наличие зоны пониженной окраски клеток пигментного эпителия в области, соответствующей зрительной полоске (visual streak). У полевки Брандта здесь лежит граница между дорзальным и вентральным полями сетчатки.

*Ключевые слова:* сетчатка, колбочковый опсин, пигментный эпителий, зрительное поведение, экология грызунов.

### ВВЕДЕНИЕ

Зрение животных тесно взаимосвязано с их экологией (Walls, 1942). С одной стороны, совершенство зрения нередко зависит от условий, ограничивающих его активное использование (как постоянная темнота пещер) либо способствующих ему – высокая освещенность или прозрачность окружающей среды. С другой стороны, особенности самого зрения (такие, как светочувствительность или острота зрения) могут ограничивать диапазон приемлемых условий существования, т.е. границы экологической ниши. На примере ряда дневных грызунов можно видеть, как открытость ландшафта и его доступность обозрению служат предпосылкой прогресса зрения и связанных со зрением особенностей поведения.

Типичными представителями экотипа дневных грызунов являются суслики, наземные обитатели засушливых равнин – полупустынь, степей и прерий из семейства беличьих (Sciuridae). Разре-

женная растительность и равнинный рельеф благоприятствуют заблаговременному обнаружению опасности, жизненно важному для сравнительно мелких наземных животных, особенно при недостатке естественных укрытий. Но поскольку удаленные объекты имеют малые угловые размеры, их опознание требует высокой остроты зрения. Это может быть обеспечено только колбочковым аппаратом сетчатки, требующим достаточно высокой освещенности. Свойственные сусликам черты морфологии – приподнятое положение глаз на голове, колбочковая сетчатка и зрительная полоска (visual streak, зона повышенной остроты зрения в сетчатке глаза, которая помогает зрительному контролю области горизонта) дополняются такими важными для зрения особенностями поведения, как дневная активность, повадка осматриваться едва высунувшись из норы, и характерная поза “столбиком”, которая расширяет доступное обозрению пространство. Способность дистантного обнаружения опасности является предпо-

сылкой формирования свойственной сусликам системы акустической коммуникации – своевременного оповещения сородичей криком тревоги. Эта сигнализация эффективна на сравнительно ограниченных расстояниях, т.е. в сплоченных поселениях. Таким образом, такие характерные для сусликов черты, как акустическая коммуникация и колониальный тип поселений, имеют своей отдаленной предпосылкой высоко развитое зрение и зрительное поведение.

К тому же экотипу дневных пустынных грызунов, помимо сусликов, принадлежит ряд видов, в систематическом отношении далеких от них. Такковы полевка Брандта *Lasiopodomys (Microtus) brandti* и желтая пеструшка *Eolagurus luteus* из семейства полевок (*Microtidae*), и большая песчанка *Rhombomys opimus* из семейства песчанок (*Gerbillidae*), что служит примером параллелизма – независимого приобретения разными видами сходных черт в одинаковых условиях обитания. Своим обликом и повадками они имитируют свойственный сусликам комплекс черт морфологии и поведения, прямо или косвенно связанных со зрением (Смирин, Орлов, 1971).

Сходство этих видов между собой послужило нам основанием для сравнительного исследования самого их зрения, точнее колбочкового аппарата их сетчатки. До недавнего времени единственным видом, близким к интересующим нас дневным грызунам, у которого была изучена популяция колбочек, была монгольская песчанка (Govardovskii et al., 1992). В сетчатке этого вида колбочки составляют до 18% общего числа фоторецепторов, что заметно больше, чем у мыши (около 3%) и крысы (всего 1%) (Szél, Röhlich, 1992). Иммуногистохимически у нее было показано наличие двух морфологически различимых типов колбочек, которые экспрессируют два разных зрительных пигмента (т.е. отличающихся по спектральной чувствительности), которые, по данным электрофизиологического тестирования, обеспечивают песчанке способность цветоразличения. В последние годы изучены несколько видов дневных грызунов из семейства мышинных (*Muridae*), у которых тоже была обнаружена повышенная (до 33%) доля колбочек. Получены поведенческие данные об их остроте зрения и факты в пользу наличия у них цветового зрения (Bobu et al., 2006, 2008; Gaillard et al., 2008). Эти результаты лишней раз подтверждают тесную взаимосвязь дневной активности животного, с одной стороны, обилие колбочек в сетчатке, остроту зрения и способность цветоразличения – с другой. Поэтому нашей задачей было изучить популяции колбочек трех названных видов с тем, чтобы расширить круг представителей экотипа дневных

грызунов (за пределами беличьих), делая более содержательным их сравнительное исследование. Предполагалось, что будет выявлен комплекс значимых показателей, общий для этого экотипа. С этой целью под световым микроскопом мы исследовали картину распределения колбочек двух типов, селективно окрашенных иммуногистохимически, на плоских препаратах сетчатки большой песчанки, желтой пеструшки и полевки Брандта.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Данная работа представляет часть проекта, в ходе которого были изучены сетчатки около 20 видов грызунов с разными типами суточной активности, многие из них впервые (\*):

Сем. <b>Cricetidae</b>	<i>Phodopus sungarus</i>	<b>Хомяки:</b> джунгарский хомячок
Сем. <b>Gerbillidae</b>	<i>Gerbillus campestris</i>	<b>Песчанки:</b> скальная песчанка*
	<i>G. perplexus</i>	карликовая песчанка*
	<i>Meriones libycus</i>	краснохвостая песчанка
	<i>M. meridianus</i>	полуденная песчанка
	<i>M. persicus</i>	персидская песчанка*
	<i>M. tamariscinus</i>	тамарисковая песчанка*
	<i>M. tristrami</i>	малоазийская песчанка*
	<i>M. unguiculatus</i>	монгольская песчанка
	<i>M. vinogradovi</i>	песчанка Виноградова *
	<i>Pachyuromys duprasi</i>	жирнохвостая песчанка *
	<i>Rhombomys opimus</i>	большая песчанка *
	<i>Sekeetamys calurus</i>	пушистохвостая песчанка *
Сем. <b>Microtidae</b>	<i>Lagurus lagurus</i>	<b>Полевки:</b> обыкновенная пеструшка*
	<i>L. (Eolagurus) luteus</i>	желтая пеструшка*
	<i>Lasiopodomys brandti</i>	полевка Брандта
	<i>Lemmus obensis</i>	обский лемминг*
	<i>Microtus arvalis</i>	обыкновенная полевка
	<i>M. fortis</i>	большая полевка*
	<i>M. mandarinus</i>	китайская полевка*
	<i>M. paradoxus</i>	копетдагская полевка*
	<i>M. socialis</i>	общественная полевка*
	<i>M. transcaspicus</i>	закаспийская полевка*
Сем. <b>Muridae</b>	<i>Mus musculus</i>	<b>Мыши:</b> домовая мышь
	<i>Rattus norvegicus</i>	серая крыса
Сем. <b>Dipodidae</b>	<i>Allactaga jaculus</i>	<b>Тушканчики:</b> большой тушканчик*
	<i>Stylodipus telum</i>	емуранчик*

Живой материал для исследований был любезно предоставлен нам из виварных культур Института проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Московского зоопарка и СПбГУ. Возможность изучения сразу трех видов, принадлежащих к экотипу дневных пустынных грызунов, можно считать большой удачей: подавляющему большинству обитателей аридных зон свойственна ночная активность либо роющий образ жизни, что ведет к иной специализации их зрения (Orlov, Podgorny, 2007; 2008). Из этих трех видов только полевка Брандта встречается на территории собственно Российской Федерации; большая же песчанка и желтая пеструшка обитают в республиках Средней Азии. Виварная популяция желтой пеструшки, вида редкого даже в местах своего обитания, была утрачена десятилетия назад и недавно восстановлена только благодаря энтузиазму А.В. Сморгачевой (СПбГУ).

В работе использованы препараты сетчаток от одиннадцати полевок Брандта *Microtus (Lasiopodomys) brandti*, трех желтых пеструшек *Eolagurus luteus* и трех больших песчанок *Rhombomys opimus*.

Предназначенным для исследования животным после инъекции летальной дозы хлоралгидрата, с целью префиксации сетчатки еще до ее извлечения из глаза, делали перфузию глаз 4%-ным параформальдегидом на фосфатносолевом буфере (PBS, pH 7.3) через проколы в переднем углу глазной щели. Этими проколами (иногда через третье веко) заодно маркировали ориентацию глаза в орбите, что позволяло позже судить о естественной ориентации сетчатки уже после препарирования глаза и приготовления плоского препарата (flat-mount) сетчатки.

Для иммуногистохимической обработки извлеченную сетчатку крепили фоторецепторами вверх на предметном стекле и фиксировали 24 ч в растворе параформальдегида. После трехкратного отмывания препараты обрабатывали в течение суток при комнатной температуре в блок-растворе 10%-ной нормальной сыворотки козы на PBS с 0.8% Triton X100. Далее материал инкубировали в течение 2–3 сут при комнатной температуре в растворе первичных кроличьих антител против опсина, имеющего максимум чувствительности в синей части спектра (Opsin Blue (Chemicon)), либо против опсина с максимумом в зеленой части спектра (Opsin Red/Green (Chemicon)), оба в разведении 1:300 (растворитель первичных антител: 2%-ная нормальная сыворотка козы на PBS с 0.8% Triton X100). Затем препараты помещали на 30 мин в 0.3%-ный раствор перекиси водорода на

PBS. После тщательного отмывания в PBS сетчатки обрабатывали 24 ч при комнатной температуре в растворе биотинилированных вторичных антител козы (1:1000, Chemicon) против иммуноглобулинов кролика (растворитель вторичных антител: PBS с 0.8% Triton X100). В заключение материал экспонировали в течение 4–6 ч при комнатной температуре в растворе комплекса стрептавидин-пероксидаза (1:500, Chemicon). Пероксидазу проявляли раствором 0.015%-ной перекиси водорода с 0.03%-ным 3,3'-диаминобензидином (Sigma) на PBS.

Обработку на коэкспрессию двух зрительных пигментов в одной и той же колбочке не проводили. Палочки также не исследовали.

Препараты, обезвоженные в спиртах и заключенные под покровное стекло в среду DePex (Serva), просматривали на микроскопе Opton-3 и фотографировали цифровой фотокамерой Olympus SP-350.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

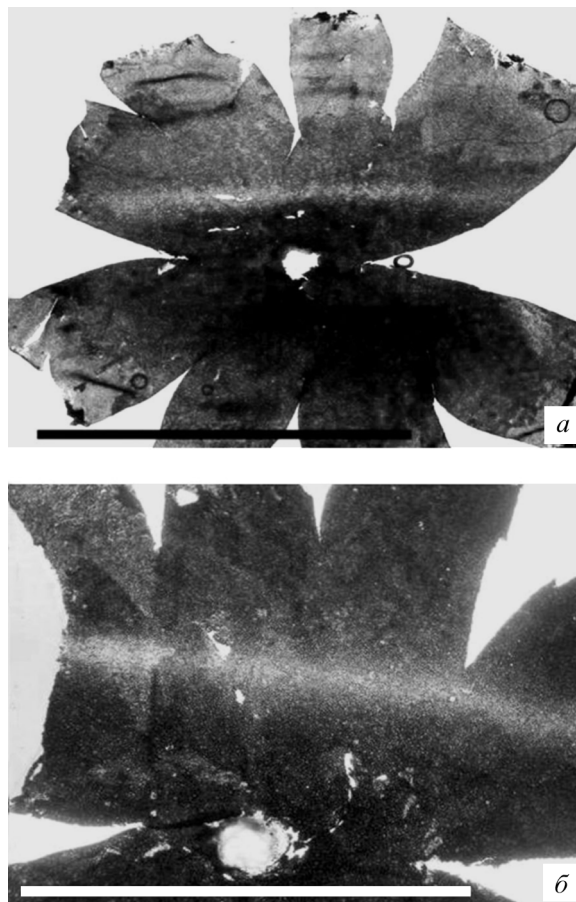
Для интерпретации распределения колбочек разных типов по сетчатке исследованных грызунов существенны, с одной стороны, привязка сетчатки к анатомическим структурам самого глаза, а с другой – ориентация глаза в орбите. В качестве “анатомической горизонтали” самого глаза мы принимаем два симметричных сосуда (боковые артерии) на внешней стороне склеры, лежащие на одной линии со зрительным нервом. Эта линия совпадает с другим значимым анатомическим элементом глаза – границей между дорзальной и вентральной половинами венозной системы сосудистой оболочки глаза, которая четко видна на внутренней поверхности склеры после удаления сетчатки и пигментного эпителия. Наша метка на глазном яблоке (прокол для префиксации сетчатки), сделанная в переднем углу глазной щели и маркирующая тем самым ориентацию сетчатки относительно глазной щели и головы животного, у многих видов грызунов лежит прямо на этой линии, либо ниже ее на 5–7°. Это значит, что когда глазная щель ориентирована горизонтально, то изображение горизонта на дне глаза падает на анатомическую горизонталь и слепое пятно (либо выше их, если оси глаз “смотрят” несколько вверх, как у большинства грызунов). Однако у некоторых видов метка переднего угла глазной щели оказывается ниже этой линии на 20–25°, значит, для них анатомическая горизонталь глаза соответствует линии горизонта лишь при наклоне

головы (и переднего угла глазной щели) вниз на этот же угол, тогда как при горизонтальной ориентации глазной щели анатомический ориентир приподнят на тот же угол.

Специального внимания заслуживает пигментация глазного дна грызунов. У дневных видов песчанок и многих полевков препарат глазного бокала выглядит на просвет как коричневый или даже бледно-коричневый, в отличие от практически черных у сусликов, мыши и крысы. Поскольку работа рецепторного аппарата сетчатки вообще находится в “зоне риска” вследствие неустранимых особенностей его метаболизма, влекущих за собой накопление агрессивных продуктов зрительного цикла фотопигментов (Островский, 2005), то в свете проблемы фотоповреждений это выглядит достаточно неожиданно: ведь именно дневные виды регулярно испытывают избыток освещения, и их фоторецепторы нуждаются в повышенной защите от света со стороны пигментного эпителия сетчатки, которому следовало бы быть, наоборот, *более темным*.

Новым интересным феноменом оказалась региональная специфика окраски пигментного эпителия сетчатки (ПЭ). Присутствие фрагментов ПЭ, лежащих поверх рецепторов, затрудняет их исследование, поэтому его стремятся удалить как можно тщательнее. Препарат сетчатки должен быть, по возможности, свободен от ПЭ и для лучшей доступности к выкрашиваемым клеточным структурам растворов всех применяемых химических агентов. В большинстве случаев, особенно у ночных видов, ПЭ легко отходит от сетчатки при ее препарировании, в отличие от дневных, у которых он часто извлекается вместе с сетчаткой. Как правило, эта проблема облегчается предварительной темновой адаптацией животных, однако даже длительная адаптация полевки Брандта, и особенно желтой пеструшки, не дает желаемых результатов. На препаратах их сетчаток регулярно остаются большие фрагменты ПЭ, так что приходится делать обработку трипсином и освободить сетчатку от фрагментов эпителия вручную тонкой кисточкой. Именно эта особенность их пигментного эпителия позволила обнаружить его региональную специфику в форме *бледной полоски* – участка пониженной пигментации (рис. 1) в той зоне (дорзальнее слепого пятна), где должна находиться зрительная полоска (**visual streak**) сетчатки, наличие которой следует предполагать у этих животных.

***Rhombomys opimus***. У большой песчанки наблюдается сравнительно простой вариант организации колбочкового аппарата, когда оба



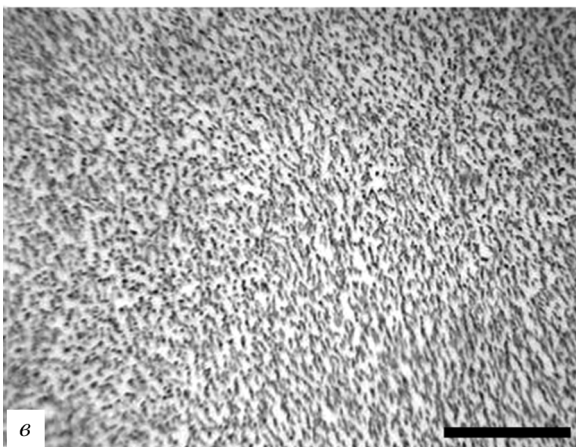
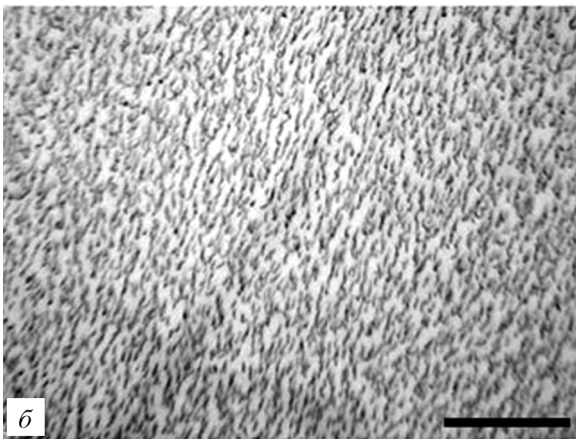
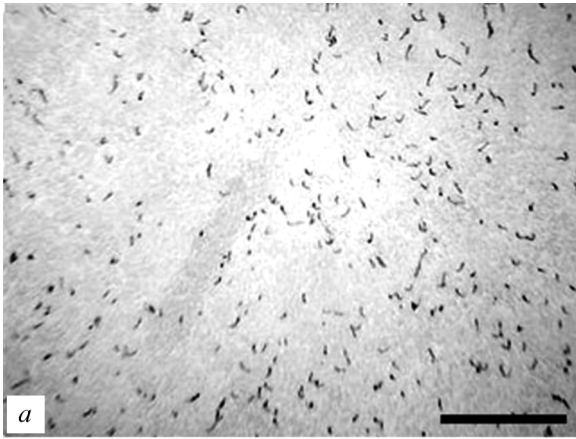
**Рис. 1.** “Бледная полоска” – горизонтальная зона пониженной окраски пигментного эпителия – отчетливо видна дорзальнее слепого пятна на препаратах сетчатки полевки Брандта *Lasiopodomys (Microtus) brandti* (а) и желтой пеструшки *Eolagurus luteus* (б). Масштаб 1 см.

спектральных типа колбочек (“синие”, т.е. коротковолновые, и “зеленые”, т.е. чувствительные к средней части спектра) представлены на всей площади сетчатки. Их доля в общей популяции различна: зеленые составляют более 90% всех колбочек и имеют дорзо-вентральный градиент плотности (их плотность выше в вентральной, нежели дорзальной половине сетчатки). Синие колбочки менее многочисленны и распределены равномерно.

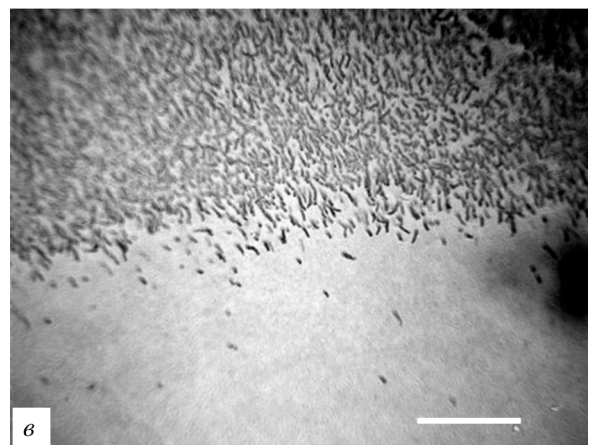
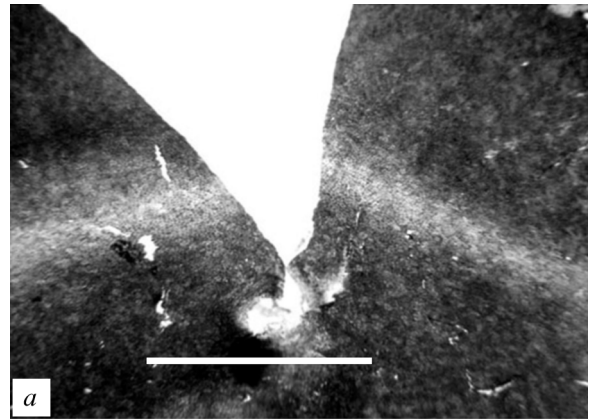
***Opsin Blue***: синие колбочки распределены равномерно по всей сетчатке и имеют плотность около 1600 на 1 мм<sup>2</sup> (рис. 2, а).

***Opsin Red/Green***: плотность зеленых колбочек составляет около 20000 в верхней и около 30000 на 1 мм<sup>2</sup> в нижней половинах сетчатки (рис. 2, б).

***Microtus brandti***. Глаз полевки Брандта отличается едва ли не самой слабой пигментацией



**Рис. 2.** Экспрессия колбочковых опсинов в сетчатке большой песчанки *Rhombomys opimus* (а и б) и желтой пеструшки *Eolagurus luteus* (в). Коротковолновые (“синие”) колбочки выявляются антителами к Opsin Blue (а и в), а средневолновые (“зеленые”) – антителами к Opsin Red/Green (б). Плотность синих колбочек у желтой пеструшки превосходит даже плотность зеленых колбочек, доминирующих у большой песчанки. Масштаб 100 мкм.



**Рис. 3.** Бледная полоска ПЭ (а, дорзальнее слепого пятна) маркирует границу дорзального и вентрального полей (б и в) сетчатки полевки Брандта *Lasiopodomys (Microtus) brandti*. Препарат сетчатки до (а) и после частичного удаления пигментного эпителия над границей дорзального поля, где экспрессируются зеленые колбочки. Масштаб 2 мм (а и б), и 100 мкм (в).

глазного дна, которую можно встретить среди грызунов. Ее сетчатка дает наглядный пример регионализации сетчатки, т.е. специфики популяций колбочек в дорзальном и вентральном полях. Четкая граница между ними проходит не по линии “анатомической горизонтали”, которая идет через слепое пятно и делит дно глаза на дорзальную и вентральную половины, а дорзальнее слепое пятно. Эта граница совпадает с бледной полоской ПЭ, что хорошо видно при сравнении двух изображений одного и того же препарата сетчатки, снятых до (рис. 3, а) и после (рис. 3, б) удаления пигментного эпителия. Наиболее ярко различие полей выражено в том, что у полевки Брандта зеленые колбочки есть только в дорзальном поле (рис. 3, в).

*Opsin Blue*: синие колбочки в отличие от зеленых представлены по всей сетчатке, хотя и по-разному в вентральном и дорзальном полях. В вентральном поле, включающем около 2/3 сетчатки, где нет зеленых колбочек, представлены исключительно синие колбочки. Их плотность здесь высока – порядка 80000 колбочек на 1 мм<sup>2</sup>. В дорзальном поле синечувствительный опсин выявляется слабее, возможно, в тех же колбочках, которые несут другой пигмент – зеленочувствительный.

*Opsin Red/Green*: средневолновые колбочки ограничены исключительно верхним полем сетчатки, четкая граница которого проходит по линии бледной полоски ПЭ (рис. 3, б и в).

*Eolagurus luteus*. Сетчатка желтой пеструшки освобождается от пигментного эпителия с наибольшим трудом. Бледная полоска ПЭ выражена очень отчетливо (рис. 1). У желтой пеструшки выявляется лишь один спектральный тип колбочек – синие (коротковолновые), и они распределены по сетчатке достаточно равномерно.

*Opsin Blue* – коротковолновые колбочки всюду имеют плотность около 30000 на 1 мм<sup>2</sup>.

*Opsin Red/Green* – средневолновые колбочки не выявляются совсем.

## ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени в литературе опубликованы результаты изучения популяций колбочек в сетчатках многих видов грызунов. Хотя дневные виды за пределами семейства беличьих немногочисленны и потому представляют особый интерес, в поле зрения исследователей они попадают редко (Govardovskii et al., 1992; Calderone et al.,

2001; Jacobs et al., 2003; Bobu et al., 2006; 2008; Gaillard et al., 2008). Сопоставление полученных нами данных с уже известными сведениями затрагивает несколько тем.

### Вариативность колбочковых популяций.

Напомним, что сетчатка большинства млекопитающих, в том числе грызунов, содержит два типа колбочек, из них обычно около 90% содержат зеленочувствительный опсин, и лишь около 10% – синечувствительный. В простейшем случае плотность распределения колбочек каждого типа равномерна по всей сетчатке (Szél et al., 1996; Ahnelt, Kolb, 2000; Peichl, 2005). Из наших объектов только большая песчанка отвечает этому варианту – без выраженной регионализации сетчатки.

У ряда видов описан плавный градиент плотности колбочек обоих типов в вертикальном направлении (Ahnelt, Kolb, 2000). Довольно распространен случай дорзо-вентрального градиента синих колбочек (когда их плотность постепенно повышается от верхней части сетчатки к нижней), при том что плотность зеленых колбочек равномерна, как у мыши и крысы (Szél et al., 1992, 1994). Однако у полевки Брандта, имеющей наиболее выраженную регионализацию сетчатки (специфику разных ее полей) из числа наших объектов, наблюдается не плавный градиент, а резкая граница полей, когда зеленые колбочки присутствуют исключительно в дорзальном поле, и полностью отсутствуют на большей части сетчатки (Peichl et al., 2006). По данным этих авторов, практически все зеленые колбочки дорзальной сетчатки полевки Брандта экспрессируют оба пигмента. Коэкспрессия двух зрительных пигментов не является редкостью среди грызунов (Applebury et al., 2000; Lukáts et al., 2002). Мы не имели возможности тестировать коэкспрессию пигментов в одних и тех же колбочках, но обращаем внимание на то, что в колбочках дорзального и вентрального полей сетчатки полевки Брандта интенсивность окраски коротковолнового зрительного пигмента четко различна. В наших препаратах сетчатки, как и в работе (Peichl et al., 2006), колбочки вентрального поля, содержащие только коротковолновый пигмент, красятся намного интенсивнее и равномернее, чем колбочки дорзального, в которых он экспрессируется вместе с зеленочувствительным. Естественно допустить, что при совместной экспрессии двух пигментов соблюдается постоянство общего числа молекул на рецепторной мембране, а не его увеличение. В таком случае наличие одного опсина должно вести к снижению экспрессии другого.

**Бледная полоска пигментного эпителия сетчатки.** Какой бы ни была стоящая за этим феноменом функциональная специфика пигментного эпителия, нет сомнений, что она связана со спецификой соответствующей зоны самой сетчатки. Естественно предположить, что это специфика зрительной полоски – области повышенной плотности ганглиозных клеток, жизненно важной для зрительного контроля горизонта. Мы не располагаем данными о плотности ганглиозных клеток у наших трех видов, и ни у одного из них не находим здесь повышенной плотности колбочек. Заслуживает внимания тот факт, что у полевки Брандта с бледной полоской ПЭ совпадает резкая граница полей с разным составом колбочек (рис. 3). Наружные сегменты колбочек бывают окружены весьма своеобразными апикальными структурами клеток пигментного эпителия (Steinberg, Wood, 1974), и очень вероятно, что наблюдаемая локальная особенность пигментного эпителия отражает тонкую структурную специфику рецепторного аппарата этой области сетчатки.

**Колбочковая монохроматизация.** Едва ли не самым неожиданным новым фактом является найденное у желтой пеструшки отступление от обычного сочетания двух типов колбочек, причем в его новом варианте, т.е. экспрессии лишь одного синечувствительного опсина (Orlov, Podgorny, 2007; 2008). Колбочковая монохроматизация (наличие лишь одного из двух опсинов) найдена у ряда ночных и морских млекопитающих, в том числе у енотов (Jacobs, Deegan, 1992), китов и тюленей (Reichl et al., 2001), дельфинов (Fasick et al., 1998) и приматов (Jacobs et al., 1993; 1996); среди грызунов она найдена у ночных видов, в частности, у ночных белок-летяг (Carvalho et al., 2006) и у двух видов африканской гигантской крысы рода *Cricetomys* (Reichl, Moutairou, 1998). При этом во всех изученных случаях наблюдается выпадение синечувствительных колбочек. Средствами молекулярной биологии и геной инженерии было показано, что например у белок-летяг причиной тому не полное выпадение ответственного за опсин гена, а лишь его нарушение – изменение нормальной последовательности нуклеотидов, либо сдвиг рамки считывания гена. Методом направленных (обратных) мутаций удается восстановить исходный ген, получить *in vitro* его мРНК, на ее основе синтезировать опсин и сам зрительный пигмент (Carvalho et al., 2006). Таким способом было показано, что во всех случаях речь идет о блокировании гена, который, несомненно, был активен у родительских форм в полном соответствии с распространенной и общей для многих млекопитаю-

щих системой двух спектральных типов колбочек. Экологическим фактором, ведущим к выпадению экспрессии синих колбочек, как уже говорилось, служит переход к водному образу жизни, как у китов и дельфинов, либо к строго ночному образу жизни. Несмотря на закономерность этой корреляции, предлагаемые авторами доводы в пользу адаптивного смысла монохроматизации у представителей таких разных групп млекопитающих выглядят неубедительно. Но желтая пеструшка, дающая первый пример выпадения *средневолновых* колбочек, никоим образом не подпадает ни под какое, даже малоубедительное обоснование адаптивной пользы от утраты одного из двух типов колбочек. Ни сам факт монохроматизации этого грызуна, ни уникальный характер этой монохроматизации не находят простых объяснений в известных особенностях ее зрительной экологии.

**Экологические корреляты.** Одной из общих проблем является вопрос: насколько устойчиво тонкие детали строения (или нюансы функциональных свойств) зрительной системы коррелируют с образом жизни тех или иных видов. В какой мере они поддаются объяснению как адаптивные. Полученные нами результаты интересны в частности и тем, насколько они отличаются от ожидаемого. Казалось бы, выбранные нами дневные виды (полевка Брандта, большая песчанка и желтая пеструшка) по своей зрительной экологии имеют все основания быть отнесены к одному и тому же экотипу дневных пустынных грызунов, поскольку обладают сходным комплексом черт (приподнятые глаза, характерные позы, акустическая коммуникация, колониальный тип поселений), так или иначе связанных со зрением (Смирин, Орлов, 1971; Orlov, Podgorny 2007; 2008). Следует учитывать, что колониальный образ жизни и акустическая сигнализация об опасности являются очень отдаленными и сложно опосредованными следствиями важности зрения в жизни этих животных. Это давало нам основания думать, что если сходство трех не слишком близкородственных видов проявляется даже в далеких последствиях активного зрения, то тем более этого сходства следует ожидать в самом зрительном аппарате и в первую очередь в тонких чертах организации рецепторного аппарата сетчатки, прямо зависящего от светового режима и приспособленного к сходному зрительному окружению. В пользу этого допущения говорит и общий для них ранее неизвестный (и ждущий своего объяснения) феномен бледной полоски – региональная неоднородность пигментации дна глаза. Нет сомнений, что бледная полоска ПЭ маркирует

зрительную полосу (**visual streak**) – биологически значимую деталь сетчатки, наличие которой у этих грызунов следует предполагать, исходя из особенностей их зрительного поведения. Тем не менее характерные черты популяций колбочек этих трех представителей, казалось бы единого экотипа, отличает такое своеобразие каждого, что их следует отнести скорее к разным вариантам, чем к одному.

Несмотря на сходство связанных со зрением черт морфологии и поведения трех представителей одного и того же экотипа дневных грызунов, мы не находим подобного сходства в свойствах популяций их колбочек. В характеристиках популяции колбочек этих видов нет простой корреляции между образом жизни и тонкой организацией зрительного аппарата.

Животные для данного исследования были любезно предоставлены из виварных культур, поддерживаемых Ю.М. Ковальской и М.В. Рутовской (Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова), а также О.Г. Ильченко (Московский зоопарк) и А.В. Сморгачевой (Санкт-Петербургский Гос. Университет), которым мы приносим свою глубокую признательность за содействие в этой работе.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Островский М.А.* Молекулярные механизмы повреждающего действия света на структуры глаза и системы защиты от такого повреждения // *Успехи биол. химии.* 2005. Т. 45. С. 173–204.
- Смирин В.М., Орлов О.Ю.* Сигнализация и ориентация у грызунов // *Природа.* 1971. № 5. С. 84–88.
- Ahnelt P.K., Kolb H.* The mammalian photoreceptor mosaic-adaptive design // *Progr. Ret. Eye Res.* 2000. V. 19. N 6. P. 771–777.
- Applebury M.L., Antoch M.P., Baxter L.C., Chun L.L., Falk J.D., Farhangfar F., Kage K., Krzystolik M.G., Lyass L.A., Robbins J.T.* The murine cone photoreceptor: a single cone type expresses both S and M opsins with retinal spatial patterning // *Neuron.* 2000. V. 27. N 3. P. 513–523.
- Bobu C., Craft C.M., Masson-Pervet M., Hicks D.* Photoreceptor organization and rhythmic phagocytosis in the Nile rat *Arvicanthis ansorgei*: A novel diurnal rodent model for the study of cone pathophysiology // *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 2006. V. 47. P. 3109–3118.
- Bobu C., Lahmam M., Vuillez P., Ouarour A., Hicks D.* Photoreceptor organisation and phenotypic characterization in retinas of two diurnal rodent species: Potential use as experimental animal models for human vision research // *Vision Res.* 2008. V. 48. N 3. P. 424–432.
- Calderone J.B., Fenwick J.A., Jacobs G.H.* Photoreceptors, photopigments and visual capacities of a diurnal rodent, *Octodon degus* // *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 2001. V. 42. P. S178.
- Carvalho L. dos S., Cowing J.A., Wilkie S.E., Bowmaker J.K., Hunt D.M.* Shortwave visual sensitivity in tree and flying squirrels reflects changes in lifestyle // *Curr. Biol.* 2006. V. 16. N 3. P. R81–R83.
- Fasick J.I., Cronin T.W., Hunt D.M., Robinson P.R.* The visual pigments of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) // *Vis. Neurosci.* 1998. V. 15. N 4. P. 643–651.
- Gaillard F., Bonfield S., Gilmour G.S., Kuny S., Mema S.C., Martin B.T., Smale L., Crowder N., Stell W.K., Sauve Y.* Retinal anatomy and visual performance in a diurnal cone-rich laboratory rodent, the Nile grass rat (*Arvicanthis niloticus*) // *J. Comp. Neurol.* 2008. V. 510. P. 525–538.
- Govardovskii V.I., Röhlich P., Szél Á., Khokhlova T.V.* Cones in the retina of the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*: an immunocytochemical and electrophysiological study // *Vis. Res.* 1992. V. 32. N 1. P. 19–27.
- Jacobs G.H., Calderone J.B., Fenwick J.A., Krogh K., Williams G.A.* Visual adaptations in a diurnal rodent, *Octodon degus* // *J. Comp. Physiol. A.* 2003. V. 189. P. 347–361.
- Jacobs G.H., Deegan J.F.* Cone photopigments in nocturnal and diurnal procyonids // *J. Comp. Physiol. A.* 1992. V. 171. N 3. P. 351–358.
- Jacobs G.H., Deegan J.F., Neitz J., Crognale M.A., Neitz M.* Photopigments and color vision in the nocturnal monkey, *Aotus* // *Vision Res.* 1993. V. 33. N 13. P. 1773–1783.
- Jacobs G.H., Neitz M., Neitz J.* Mutations in S-cone pigment genes and the absence of colour vision in two species of nocturnal primates // *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 1996. V. 263. N 1371. P. 705–710.
- Lukáts Á., Dkhissi-Benyahya O., Szepessy Z., Röhlich P., Vigh B., Bennett N.C., Cooper H.M., Szél Á.* Visual pigment coexpression in all cones of two rodents, the Siberian hamster, and the pouched mouse // *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 2002. V. 43. N 7. P. 2468–2473.
- Orlov O.Y., Podgorny O.V.* Ecology and vision of desert rodents // *Visionarium VI.* Tverminne. Finland. 2007. P. 16–17.
- Orlov O.Y., Podgorny O.V.* Rodent vision in arid zones // 'Rodens et spatium', 11<sup>th</sup> Internat. Conf. Rodent Biol., Suppl. abstr., Myshkin, Russia, 2008. P. 190.
- Peichl L.* Diversity of mammalian photoreceptor properties: adaptation to habitat and lifestyle? // *Anat. Record Part A.* 2005. V. 287A. N 1. P. 1001–1012.
- Peichl L., Behrmann G., Kroger R.H.* For whales and seals the ocean is not blue: a visual pigment loss in marine mammals // *Eur. J. Neurosci.* 2001. V. 13. N 8. P. 1520–1528.



- Peichl L., Moutairou K. Absence of short-wavelength sensitive cones in the retinae of seals (Carnivora) and African gaint rats (Rodentia) // *Eur. J. Neurosci.* 1998. V. 10. N. 8. P. 2586–2594.
- Peichl L., Stubbe A., Stubbe M., Samjaa R., Gloesman M. Opsin expression and density distribution of retinal cone photoreceptors in voles of the genus *Microtus* (Rodentia, Arvicolidae) // *FENS Forum Abstracts.* 2006.
- Steinberg R.H., Wood I. Pigment epithelial cell ensheathment of cone outer segments in the retina of the domestic cat // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 1974. V. 187. P. 461–478.
- Szél Á., Csorba G., Caffè A.R., Szél G., Röhlich P., van Veen T. Different patterns of retinal cone topography in two genera of rodents, *Mus* and *Apodemus* // *Cell Tissue Res.* 1994. V. 276. P. 143–150.
- Szél Á., Röhlich P. Two cone types of rat retina detected by anti-visual pigment antibodies // *Exp. Eye Res.* 1992. V. 55. P. 47–52.
- Szél Á., Röhlich P., Caffè A.R., Juliusson B., Aguirre G., Van Veen T. Unique topographic separation of two spectral classes of cones in the mouse retina // *J. Comp. Neurol.* 1992. V. 325. P. 327–342.
- Szél Á., Röhlich P., Caffè A.R., van Veen T. Distribution of cone photoreceptors in the mammalian retina // *Microsc. Res. Tech.* 1996. V. 35. N 6. P. 445–462.
- Walls G.L. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Michigan University Press. 1942. 785 p.

## Cones and Retinal Pigment Epithelium of three Diurnal Rodents

O.Yu. Orlov, O.V. Podgorny<sup>1</sup>

*Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, RAS  
127994 Moscow, B. Karetny 19*

<sup>1</sup>*Koltsov Institute for Development Biology, RAS  
119334 Moscow, Vavilov str., 26*

Specific features of morphology and behaviour, typical to ground squirrels (ancient inhabitants of open landscapes) bound to their visual ecology, are observed in some distant species, belonging to the same ecotype of diurnal desert rodents: the great gerbil *Rhombomys opimus*, the Brandt's vole *Microtus (Lasiodromys) brandti*, and the yellow vole *Eolagurus luteus*. Their resemblance provided us a reason for the search of common features at the retinal level of their visual systems. As opposed to anticipations, comparison of cone populations of these three species revealed rather clear difference, than similarity. Both gerbil and the Brandt's vole possess two cone types, the shortwave- and middlewave-sensitive (SWS, MWS), but distribution of them across the retina is different. In gerbil, both types are distributed almost uniformly, though the MWS cones, comprising 90% of cone population, have a dorso-ventral gradient. Brandt's vole features a distinct specialization of retinal fields: both cone types are present in dorsal field, while MWS cones are restricted to dorsal field, hence the ventral field contains only SWS cones. Intriguingly, the retina of *Eolagurus* possesses only SWS cones in general, i.e. lacks green-sensitive cones at all. It means that this species is a cone monochromat of a new kind yet not observed among mammals, the more among diurnal species. Thus, the similarity of morphology and behaviour of three species belonging to the same visual ecotype meets no parallels in their cone populations. Still, a new phenomenon common to them all had been discovered, the "pale stripe", an elongated area of decreased RPE pigmentation dorsal to blind spot. This position corresponds to the visual streak, presumably present in their retinae. In *M. brandti* just here the borderline between dorsal and ventral retinal fields is located.

*Key words:* retina, SWS, MWS cones, retinal pigment epithelium, visual ecology, diurnal rodents.