

夜行昆虫复眼光感受器的显微和亚显微结构的研究

上海生理研究所图象识别研究组

昆虫的复眼是许多独立的小眼组成的镶嵌式结构。每个小眼有自己的屈光器(角膜和晶锥)和感光器。其感光器称“小网膜”(retinula),包含4—11个感光细胞(“小网膜细胞”, retinula cell),在晶锥下排列成圆柱形。感光细胞的能量转换机构叫做“视小杆”(rhabdomere),它是脂蛋白膜形成的片层状结构。每个小眼内的视小杆集成一束,称为“视杆”(rhabdome)。昼间活动的昆虫,如蝇、蜜蜂和蝴蝶,其复眼为并列象眼(apposition eye),小眼短,视杆直接与晶锥接触。夜间活动的昆虫,如萤火虫和夜蛾,是重叠象眼(superposition eye),小眼延长,视杆远离晶锥。重叠象复眼的结构,与昆虫的夜间视觉功能有密切关系,关于这类复眼的形态学研究,报道很少。我们用光学显微镜和电子显微镜系统地观察了一种夜蛾(粘虫蛾——*Leucania separata* Walker)复眼的光感受器结构。结果表明,夜蛾复眼的光感受器有三类感光细胞,本文着重报道夜行昆虫复眼所特有的两类感光细胞以及它们的视小杆的特征。

方 法

一、组织学方法

粘虫蛾是上海昆虫研究所人工饲养的。在羽化后1—7日取材。切下虫头,用Bouin氏液固定24小时,石蜡包埋,连续切片,厚7微米。按Harmi氏方法^[1]染色,部分用苏木精-伊红(H·E)染色。为了便于观察细胞体的结构,有些切片先用高锰酸钾及重亚硫酸钠溶液将色素

漂白,以后再作染色。因为要观察不同适应状态下感受细胞的核位移现象,将实验材料分为两组,分别在明适应和暗适应后切头固定。明适应是把活虫蛾在直接阳光下暴露半小时,暗适应是将虫放在黑暗中1.5小时。

二、电子显微镜标本制作

材料同前。切下虫头,在固定液内用细钢针剥去角膜和晶锥层,并用真空泵抽出气管系统内的空气,使标本下沉,换新固定液后,在0—4℃下固定2小时。固定液是用醋酸凡罗那缓冲液配制的2%锇酸,pH7.3。酒精脱水,在经过70%酒精时,在解剖镜下仔细地将复眼连同视叶组织从头壳中剥离出来。甲基丙烯酸丁酯及甲酯包埋。超薄切片,厚300—500埃。柠檬酸铅染色。进行电子显微镜观察。

观 察 结 果

一、光学显微镜观察

1. 小眼的一般结构

每个小眼有8个感光细胞,在切片上分为细胞体和视杆两部分(图1)。视杆以上的细胞体变细成纤维状,集成一束,直径5微米。长300微米。核圆形,集中分布在相近的水平上,该处细胞体呈梭形膨大。在膨大处有7个细胞核。视杆靠近基底膜。由8个视小杆聚集而成,直径10微米,长100微米。在视杆下面,基底膜之上,可见到第八个感光细胞的核,这个细胞以下称“基细胞”。其微细结构将在电子显微镜观察中详细描述。

2. 视杆的组成

H·E 染色时,视杆呈红色,在 Halmi 氏法染片上显淡绿色。纵切片上,可见到视杆的顶部具有特殊的染色性。H·E 染片上,此处着色较深;用 Halmi 法染色时,顶部显橘黄色,而视杆的其它部分则呈绿色(图 2)。在视杆底部的中心,可见到插入其中的基细胞的一部分胞浆(图 3,箭头),H·E 染片上,它清楚地显示为一个不着色的椭圆形区域,Halmi 法对辨认此结构效果较差。基细胞的视小杆在光学显微镜下难以分辨。

图 4、5、6 是通过视杆不同水平的横切面。在中部的横切面上(图 5),视杆由 6 个“V”字形的视小杆组成辐射状均匀的排列。在顶部的横切面上,有 7 个视小杆,其中一个为三角图形(图 4 箭头),对 H·E 染色着色较深,在 Halmi 法染片上显橘黄色(其它六个视小杆呈绿色)。可见,纵切片上有特殊染色性的部分,就是这个视小杆(以下称“顶细胞视小杆”)。图 4 切片上可以清楚地看出,各小眼的顶细胞视小杆在视杆上的位置是一致的(箭头方向)。在视杆底部的横切面上,可见到基细胞的部分细胞体插入视杆中心(图 6,箭头)。视杆周围是气管反光层(tapetum)。

3. 不同适应状态下感光细胞的核位移

比较明适应和暗适应的切片可以看出,在暗适应时,感光细胞的核位置向晶锥方向移动、值得注意的是,在 7 个感光细胞中,有一个细胞核不发生这种位移(图 7,箭头),在暗适应的复眼纵切片上,仍然停留在原来的位置。可以推论,这个唯一不发生核位移的感光细胞,可能就是“顶细胞”,它的视小杆在视杆顶端,并具有与其它视小杆不同的染色性。

二、电子显微镜观察

1. 细胞体部分

图 8 是上面 7 个小网膜细胞胞体的横切面(切面的水平如图 14 箭头 1 所示)。7 个细胞体辐射式排列。图中细胞“1”具有以下两个特点:1)胞体有一个突起伸入到另外 6 个细胞中间,并与这些细胞形成一定的接触面;2)胞

质内含有许多核糖体(其它 6 个细胞内都见不到这种颗粒)。由于有这些特殊点,可以推断,它是顶细胞的胞体,6 个不含核糖体的是“主细胞”胞体。在所有的细胞内,都可见到线粒体和丰富的内质网。细胞之间有双层细胞膜隔开。在顶细胞的突起与各个主细胞的接触面上以及各个主细胞相邻的胞膜上,都有微孔相通,孔径约 1,000 埃。在微孔边缘可观察到相邻细胞膜的延续,常出现电子密度增高,形成胞桥小体(desmosome)。

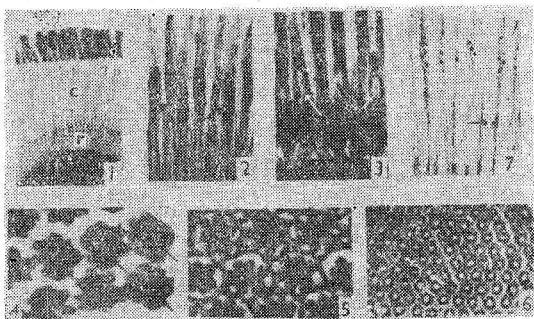
2. 视杆部分

图 9、10、11 是通过视杆三个不同水平的横切面。图 10 是视杆中段的断面(切面水平:图 14 箭头 3)。6 个主细胞的视小杆呈“V”字形,辐射状均匀排列;小杆之间接触紧密,没有空隙。在 V 字形视小杆的夹角中,可见到少量胞质,含许多线粒体,此外有小管束,它在纵切片上是集成束的平行小管。图 9 是视杆上段断面(图 14 切面 2)。除中段见到的 6 个“V”字形视小杆之外,增加了一个三角形的视小杆,其微管的排列方向同其它视小杆不一样,这是顶细胞的视小杆。在更高水平的断面上,顶细胞视小杆所占面积增大,其它视小杆则逐渐变小。图 11 是下段视杆断面(图 14,切面 4),中央空白区是基细胞的胞质,基细胞的视小杆在断面上呈环形,围绕在胞质周围。在这里,主细胞的视小杆仍可见到,它和基细胞视小杆之间有清楚的界线。

在高倍放大的照片上,可见到视小杆是由许多微管聚集而成的,微管直径 500 埃。图 12, a 显示微管的横切面,图 12, b 是微管的纵切面。

3. 基细胞

图 13 显示一个完整基细胞的纵切面。可见到基细胞的视小杆、小杆内的胞质、胞体和核。视小杆与核之间,细胞体变细成纤维状,直径 1 微米,内含许多圆形色素体。它和顶细胞一样,在胞质和核质内都有核糖体。在基细胞周围是气管反光层,由密集的微细气管组成,腔内有垂直于管壁的嵴。基细胞与顶细胞及 6 个



插图说明

图 1 粘虫蛾复眼纵切。Halmi 氏法染色, 38×

图 2 视杆纵切。显示顶细胞视小杆(箭头)。其上方是膨大的细胞体。Halmi 氏法染色, 430×

图 3 视杆纵切。显示插入视杆下段轴心内基细胞胞浆。基底膜上可见到该细胞的核 H·E 染色, 690×

图 4 视杆上段横切。箭头指示顶细胞视小杆。Halmi 氏法染色, 1500×

图 5 视杆中段横切。Halmi 氏法染色, 1500×

图 6 视杆下段横切。H·E 染色, 430×

图 7 小网膜细胞体部分的纵切。箭头指示不发生位移的顶细胞的核。Halmi 氏法染色, 270×

图 8 小眼的小网膜细胞胞体部分的横切面。“1—7”标示七个辐射状排列的小网膜细胞。说明见正文。23000×

图 9 视杆上段横切面。可见到顶细胞视小杆和六个主细胞视小杆。顶细胞视小杆微管的排列方向与其它视小杆不同。10000×

图 10 视杆中段横切面。只有六个主细胞视小杆。10000×

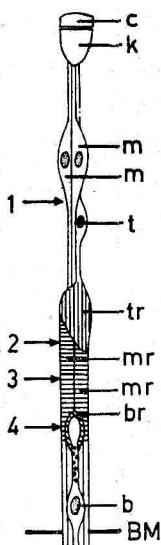
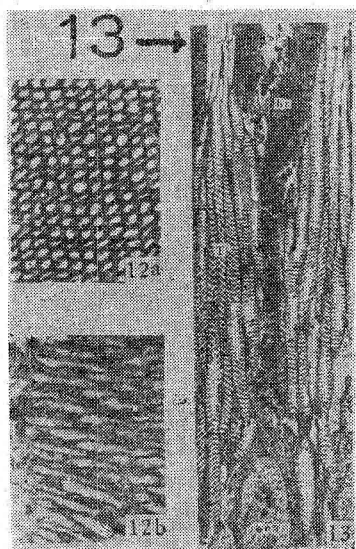
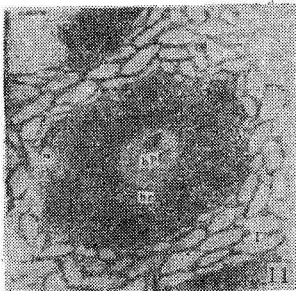
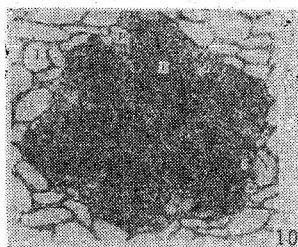
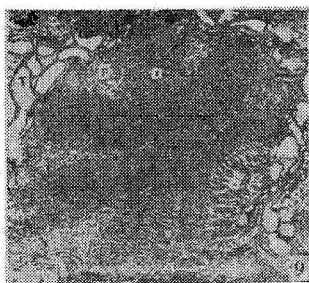
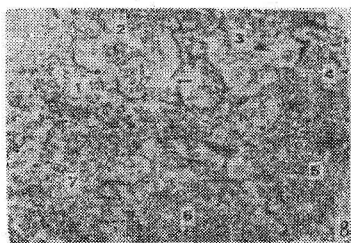
图 11 视杆下段横切面。中心是基细胞的胞质, 周围是它的视小杆。箭头指示基细胞视小杆与周围的主细胞的视小杆的界线。10000×

图 12 a. 视小杆微管横切面。可见到圆筒形的管壁。80000×

b. 视小杆微管的纵切面。63000×

图 13 基细胞纵切面。显示基细胞的形态和组成结构。可见到上方小网膜细胞的轴突和密集的微细气管。6400×

图 14 粘虫蛾整个小眼结构的模式图。左方的箭头表示正文中横切面的不同水平。



缩写说明

BM	基底膜
b	基细胞
bn	基细胞核
bp	基细胞胞质
br	基细胞视小杆
c	小网膜细胞体
K	晶锥
m	主细胞体
mr	主细胞视小杆
p	细胞质
T	微细气管
tr	顶细胞视小杆
r	视小杆
rs	核糖体

主细胞的轴突,穿过基底膜,形成网膜后纤维,进入视叶。

图 14 是整个小眼细胞结构的模式图。

讨 论

夜间活动的昆虫,具有重叠象复眼。它和昼行昆虫的并列象眼不同,视杆离开晶锥,小眼周围有能够移动的虹膜色素。关于这类复眼的成象理论,自从 Exner^[2] 提出“重叠象”学说以来,直到现在,还没有一致的看法。重叠象学说认为,小眼之间在光学上并不是完全隔离的,从物体上某点发出的光线,可经过几个相邻小眼面的折射,在视杆水平上会聚为一个象点。最近, Burt 和 Catton^[3,4] 直接在显微镜下观察几种昆虫的复眼薄片。他们看到,在基底膜以上,视杆的不同水平上,由于邻近小眼屈光器的作用,可以形成 2—3 个衍射象;并且指出,由衍射产生的重叠象可以扩大小眼的有效孔径,提高复眼的分辨能力。Allemn^[5] 测量了一种蛾 (*Manduca sexta*) 复眼光路的折射率,证明大约 80% 入射光是通过折射率较高的小网膜细胞的纤维状细胞体传导的,它起着光波导的作用,在他看来,暗适应蛾复眼内并不形成重叠象。

到目前为止,关于夜行昆虫复眼功能的讨论,多数是围绕光学测量和电生理学实验进行的。我们的工作,从形态结构的角度,为解决这一问题提供了一些线索。观察结果表明,粘虫蛾的小眼由 8 个小网膜细胞组成,这些细胞的视小杆分布在三个不同水平上。上段是顶细胞视小杆,它覆盖在整个视杆的顶端;6 个主细胞视小杆占据视杆中段;视杆的下段是基细胞视小杆,它紧靠气管反光层。视小杆在光轴上的这种分层排列的形式使我们相信,夜行昆虫的复眼,既形成并列象,也形成重叠象。在明视条件下,由于虹膜色素下降,把每个小眼分割成光学上各自独立的单位,小网膜细胞的纤维状部分是联系屈光器与感光器的唯一光通路,通过内部全反射,将进入小眼的光线传至相应的视杆,首先被顶细胞视小杆所吸收。所以,在明视环境中,这种复眼实际上仍起着并列象眼的作用,在

顶细胞视小杆内形成镶嵌象。在暗视条件下,虹膜色素上升到晶锥周围,这时,每个小眼都可以从邻近的屈光器接受一部分入射光线在视杆中段形成“重叠象”,重叠象的形成,增加了换能器的被照射面积,扩大了屈光器的有效孔径。这样就既提高了夜视眼的灵敏度,也同时改善了它的分辨本领。下段的基细胞视小杆,由于它紧靠气管反光层,显然与接收反射光线有关。顺便指出,在各种夜行动物的视网膜内都具有某种形式的反光层,因此,进一步研究复眼反光层的光学特性和基细胞的功能,对于阐明夜视眼的工作原理是很有意义的。

电子显微镜的观察还显示,上面 7 个小网膜细胞的胞体之间有微孔相通。目前还不能对这个结果作出解释。我们认为它可能和小眼内各感光细胞之间功能上的某种相互影响有关。

摘 要

粘虫蛾的复眼由许多小眼组成。每个小眼有 8 个小网膜细胞。根据它们形态学上的特征和视小杆的位置,可区分为 1 个顶细胞、6 个主细胞和 1 个基细胞。

1. 顶细胞 视小杆在视杆顶端,组织切片上被橘黄-G 染色,胞核在暗适应时不发生位移,胞质内有大量核糖体。

2. 主细胞 视小杆集成束,均匀排列,占据视杆中段,切片上被光绿染色,胞核在暗适应时向晶锥方向移动,胞质内见不到核糖体。

3. 基细胞 视小杆在视杆下段轴心内,胞核紧靠基底膜,核与视小杆中间的胞体变细成丝状,内有许多色素小体,胞质内有核糖体。

顶细胞与主细胞的胞体横切面上,可见到相邻的细胞膜有微孔相通,微孔附近有胞桥小体。

对这三类感光细胞的功能及其在夜间视觉中的作用进行了探讨。

参 考 资 料

- [1] Halmi, N. S.: *Stain Technology*, 27, 61, 1952.
- [2] Exner, S.: *Die Physiologie der Facettierten Augen*.

(下转第 41 页)

米远处听到。为了防止海狮在海里自由猎食,给海狮带上泡沫尼龙制成的口罩。另外,给海狮设计了一个特殊的取物钳,戴在海狮的嘴上。海狮带着取物钳潜入水下,找到火箭模型,并对准火箭的特定部位,把钳子夹在火箭上。然后,水面工作船利用与取物钳相连接的长绳把火箭拉出水面。

训练工作由浅水渐向深水发展。经过 15 个月的训练,海狮用取物钳取回物体的深度已达 152 米。

3. 虎鲸和领航鲸

训练虎鲸和领航鲸的方法和训练海狮相同,目的也是考察它们从海底取回物体的能力。为了防止它们逃跑,在它们身上装有无无线电发报机,天线从背鳍前方伸出。如果它们逃跑,可以进行追踪。

从训练的结果来看,领航鲸比虎鲸更驯服一些。虎鲸利用取物钳取回物体的深度是 259 米,时间是 7 分 40 秒。而领航鲸携带取物钳已潜到 504 米深处,时间是 12 分 30 秒。如果不带取物钳,潜水深度可达 600 米。

另外,对领航鲸还作过一次新的实验。这次给领航鲸设计了一个新的取物钳,它带有一个由胼气发生器组成的自动起浮装置。只要领航鲸把取物钳与水下物体结合,就能触发胼气发生器。胼气发生器产生的大量胼气把气球吹胀,使水下物体浮上水面。虽然这种自动起浮

装置增加了取物钳的重量,但领航鲸还是接受了。领航鲸在一次实验中,利用它把一个沉落在 9 米深海底的鱼雷模型浮上水面。胼气发生器的声音和气球的膨胀等,都没有使领航鲸害怕。相反,它曾几次好奇地用嘴去碰碰气球。

从这些实验来看,海豚、海狮、虎鲸和领航鲸经过训练都能完成某些海上任务。将来,这些动物也许会成为海上“警犬”帮助人们工作。

六、鲸类与海洋调查

大多数鲸是回游的,有些海豚也回游。

过去曾用“标签放流法”来跟踪它们的回游路线,即用金属标签固定在它们身上,然后释放,待渔民再次捕到它们时,就可以知道它们某时到达某地。但是标签放流的回收率是相当低的。现在已开始用无线电发报机来跟踪鲸和海豚的回游路线。小型无线电发报机固定在鲸类的背部,天线从背鳍前方伸出。

海洋工作者经过多年的试验,现在已初步试验成功用鲸类来遥测海洋的物理参数,如海流、温度、盐度、含氧量、海水的声学性质等。测量方法是这样,把小型测量仪器和无线电发报机一起装在鲸类的身上。测量仪器测得物理参数由发报机发出。发报机发出的信号还可以由卫星转播。这样,把鲸类发报与卫星系统结合起来,为海洋调查提供了新方法。

(上接第 30 页)

Von Krebsen und Insekten. Leipzig-Wien: F. Deuticke, 1891.

[3] Burt, E. T. et al: *Proc. R. Soc. B*, **157**, 53, 1962.

[4] Burt, E. T. et al: *Symp. Soc. exp. Biol.* **16**, 72,

1962.

[5] Allen, J. L.: The optical functioning of the superposition eye of a nocturnal moth. Thesis, Massachusetts Institute of Technology, 1968.

(上接第 34 页)

近有关的。如果是一个单调变化的物体,则离人近的一侧频谱高峰向高频移,离人远的一侧频谱高峰向低频移;

3. 从定性的角度来看,这个平移现象是说明了两个物象已经包含了有相位信息。

参 考 资 料

[1] Julesz, B.: *Scientific Amer.*, **212** (2), 38, 1965.

[2] Barlow, H. B. et al: *J. Physiol. (Lond.)*, **193** (2), 327, 1967.

[3] Hubel, D. H. et al: *Nature (Lond.)*, **225**, 41, 1970.

[4] 光学信息处理简介,光学机械,1972 年 5 月第 39 页。

[5] Campbell, F. W. et al: *J. Physiol. (Lond.)*, **197**, 551, 1968.

[6] Maffei, L. et al: *Vision Res.*, **13**, 1255, 1973.

[7] Enroth-Cugell, C. et al: *J. Physiol.*, **187**, 517, 1966.

[8] Fiorentini, A. et al: *Vision Res.*, **11**, 1299, 1971.