

青蛙视顶盖的组织结构

肖悦梅 是元甫

(中国科学院生物物理所五室)

前 言

在高等脊椎动物和人中,视觉中枢主要是在间脑和皮层,中脑顶盖(上丘)的作用已退居相对次要地位。而在较低等的两栖类中(例如蛙),中脑的视顶盖则是一个主要的视觉中枢(视顶盖是指中脑脑室腔上面的屋顶样的部分)。和大脑半球比较,青蛙的中脑非常发达,这反映了它们处于系统发生上的较低水平。

网膜发出的视神经纤维是以点对点的方式投影到视顶盖上的(Gaze, R. M. 1958)。Maturana 等人(1960)也用电生理方法揭示了一个精确的网膜-顶盖的投射图。视神经切断后再生的网膜纤维仍然遵循这种点对点的投射关系(Gaze and Jacobson 1963), Jacobson (1968)研究了在发育过程中网膜到视顶盖点对点纤维投射形成过程。

Littvin 等人(1959)通过电生理实验,证明蛙的视网膜具有五种功能不同的检测器,它们分别对五种不同的视觉刺激特征有最大的反应。Lettvin 等用滤波器的观点解释蛙视网膜对视觉信息处理的预加工过程。

无尾目的顶盖表层的投射已经用组织学和电生理学的方法得到了证明(吴奇久等; Harriet 等, 1965; Maturana 等, 1960; Littvin 等, 1959; Potter, 1969)。表层不同亚层之间的组织化学(Shen 等, 1955)和电生理学(Maturana 等, 1960)的差别也有报道。Littvin 等人(1959)认为,网膜的五种特征检测器的视神经末梢分别

终止于顶盖表层的四个纤维层中。

蛙视顶盖结构的早期研究工作,主要着重于视觉通道的描述方面,而细胞分类的资料是很少的,在著名的解剖学家 Cajal (1911)的分类书上关于蛙的视顶盖也只做了一般的描述。近来关于青蛙视顶盖的工作中,特别是在蛙视顶盖的细胞和纤维的显微结构特征方面,Lázár 和 Szekely (1967), Potter (1969)的工作较精细,他们的描述各有所侧重,提法上也有不一致的地方。

为了探索视觉图象识别的神经机制,有必要对青蛙视顶盖的内部结构进行深入的研究。下面仅就我们实验室关于这方面的初步工作做一概略介绍。

材料及方法

成体黑斑蛙(*Rana nigromaculate*)处死后,将脑取出,分别用苏木精-伊红染色法、快速 Golgi 法、Bartelmez 改良的 Cajal 方法及 Nissl 方法进行处理,石蜡包埋,在矢状的、水平的、冠状的和斜的方向进行切片,片厚 8 微米。我们在此文中引用了矢状斜切及水平斜切的概念,前者指切面不平行于头-尾方向的矢状切,刀面垂直于脑干的背面和腹面;后者指切面不平行于背-腹方向的冠状切面,刀面与脑干尾端成锐角,而矢状水平斜切如图 1,即它既是矢状斜切,但刀面又不垂直于脑干的背面或腹面,而是与脑干的尾端平面成锐角。

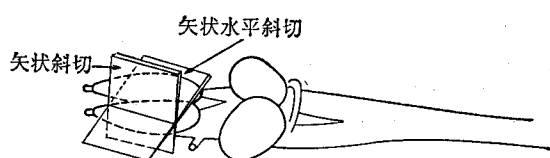


图1 切面示意图

结 果

1. 视顶盖的分层

在我们使用的四种染色方法的冠状切面上进行显微镜观察,都可清楚地看到视顶盖的分层结构。在苏木精-伊红染色的切片上可把视顶盖分为9层,我们采用了 Gaupp (1899)的分层方法,即从室管膜算起至软膜处止,分别为1,2,3,4,⋯9层。第1层为室管膜细胞层,由紧靠室管膜的一排细胞构成的,细胞为长圆形,其厚度为25微米左右。紧接着这层的为由2—3层细胞组成的细胞层,其厚度为23微米左右;第3层为一纤维层,其厚度为12微米左右;第4层为一细胞层,是由2—3排细胞组成的,此层厚度为27微米左右;第5层为一纤维层,其厚度为26微米左右;第6层为致密的细胞层,在冠状切面上可看到有7—8排细胞,其厚度为99微米左右;第7层由纤维和细胞组成,纤维主要集中于下层,细胞主要集中于上层,此层总厚度为75微米左右;第8层也是由纤维和细胞组成的,细胞离散于纤维之中,此层与第7层的界限不明显,厚度为35微米左右;第9层主要由纤维构成,也有少数离散的细胞,其厚度为177微米左右。最表面的为软膜。各层基本与软膜、室管膜表面相平行(图版I,图1)。

由于视顶盖的表层(即第7层的上部至第9层)是视神经末梢的终止处,有必要对这部分纤维层进行仔细地观察和分析。在 Bartelmez 改良的 Cajal 方法所做的标本上做矢状斜切可看到表层又可分为七层:A, B, C, D, E, F, G, 各层纤维的粗细和走向都有些细微的差别。在切片标本上,我们对各层的厚度进行了测量,其结果如图版I图2。

2. 细胞类型

观察用快速 Golgi 法染色的切片,可以看到视顶盖含有五种类型的细胞,对这些细胞命名我们参考了 LÁZÁR 等人(1967)的命名法。

(1) 锥状的或梨形的神经元 此种神经元细胞体呈锥状或梨形,见图版I图3—5,图版II图6—7。有的细胞体呈典型的梨状,如图版I图4。此种神经元广泛地分布于2, 4, 6, 8层,其尖树突垂直于软膜并到达接近软膜处,树突分枝有的范围很宽,如图版II图7,此种细胞 Potter (1969)称为大烛台细胞(Candabra Cell),其树突在第7层分出两个水平的分枝,然后转向垂直表面,有的第6层锥状神经元在第7层发生很长的水平树突(见图版II图9—10),有的第8层梨形神经元的尖树突离开胞体不远处就分成两枝如图版III图11,有的树突分枝范围很窄,如图版I图5,图版III图12—13。此种神经元的尖树突在冠状切面上明显地看出成辐射状排列(见图版III图14)。在神经元细胞体周围,有时可看到基部树突如图版II图6,图版III图15。

锥状或梨形神经元的轴突一般都与尖树突有相同的方向,参看图版I图3—5,图版II图12—13,图版IV图16—17,这些轴突都是从尖树突上发生的。在切片上,轴突粗细均匀,外表光滑,直径小,是细长的突起。轴突也可分出侧枝,但与树突不同,分枝最多的地方却在它的末端,而树突则较粗,树突表面经常可看到棘状突起。

(2) 多极神经元 是一种多突的神经元,从细胞体周围发生多个分枝,细胞体较大,多分布于第7层的上部,第6,8层中也有。此种神经元 Lázár 等人(1967)称为大神经节神经元(large ganglionic neuron),见图版IV图18—20,其树突伸展的范围较宽。

(3) 双极神经元 它的突起从相对的两极发出,多见于第9层,见图版V图21,我们只观察到水平双极神经元(长轴平行于软膜表面),其轴突从一枝水平的树突上发生。

(4) 星形神经元 它们是多极的或三角形的小细胞,胞体较小(见图版V图22—23),多

分布于第9层接近软膜处,其轴突朝向室管膜,消失于胞体附近的第9层中(见图版V图22)。

(5) 室管膜胶质细胞 它是柱状细胞,衬在脑室腔的壁上,其树突可一直伸展到接近软膜处,树突上有很多棘状小刺,见图版V图24。

3. 树突、轴突分布的特点

Golgi 浸渗技术,不仅能显示出神经元细胞体,而且能显示出树突、轴突。其原理是利用硝酸银和重铬酸钾化合在神经胞质内成为极微细的沉淀,因而把整个神经元的形态显示出来。

在快速 Golgi 染色的矢状水平斜切(图版V图25,封三图26),水平斜切(封三图27),水平切(封三图28),冠状切(图版III图14)面上,看到梨形或锥状神经元的尖树突垂直于顶盖的软膜和室管膜成辐射状分布,排列很密,尖树突的顶端与软膜相接,在这些切片以及另一些切片上(封三图29—31),还可看到一些与辐射的纤维相垂直或成某种角度的纤维,在第7,8,9层都有,在第7层尤为显著。在一些切片上,可观察到横向、纵向、斜向的纤维的缠绕,形成了非常复杂的样式(封三图31)。

讨 论

顶盖的功能是既能接受网膜传入信息又能传出信息。有的作者(例如 Potter 1969)认为,多极细胞和大烛台细胞是传出的神经元,有的作者(LÁZÁR et al., 1967)认为,最大的锥状神经元是传出神经元。因为在大脑皮层中,下行运动神经元多为大锥体神经元,很可能青蛙顶盖大锥体神经元是下行传出神经元,而多极细胞则是传递信息到其它核团的顶盖输出神经元,当然这些还有待于进一步证明。对于顶盖大多数神经元来说,其功能应该是参预分析和综合从视网膜来的信息,然后再传递出去。神经元之间的相互联系是由梨形神经元、星形神经元、双极神经元的大量垂直上升的和下降的轴突来实现的。水平方向的相互联系,通过锥状神经元的短的水平轴突或轴突的侧枝来实现。在 Golgi 染色的材料中,垂直轴突的数目估计比短的水平轴突的数目要大得多,表明在

顶盖中垂直的短的相互联系占着很大的优势,这一类以及树突的垂直表面的排列,使我们联想到在猫的视皮层中的机能柱的概念,在蛙的视顶盖中很可能也有类似机能柱的结构,水平的短的轴突和树突可能是实现邻近的圆柱体之间的联系,也很可能与侧抑制有关。

在 Golgi 染色的切片上,可以看到第7层的纤维是明显地与锥状细胞的辐射纤维方向不一致,推想这层纤维可能与实现长距离的神经元之间的相互联系有关。LÁZÁR 等人(1967)认为第7层为传出纤维层,因为它包含了最大的锥状神经元(传出神经元)的轴突。而 Potter (1969)则认为第7层既有传出纤维,又有传入纤维。因为在切片上他看到多极细胞和大烛台细胞的没有分枝的轴突直接进入第7层,表示了它的输出的特性;他又看到第7层内细长的无髓鞘纤维的成串珠的特性以及电子显微镜照像所发现的钮扣样的结构,清楚地指示了有突触输入的存在。

摘除对侧眼以后,在顶盖表层发现有蜕化的轴突,表明视纤维投射到顶盖表层。Maturana 等人(1960)用微电极记录的细胞活动反映了软膜下各层功能性质上的不同,提供了关于在顶盖中反应类型的按层分布的证据(参看 Grüsser-Cornehls et al., 1963; Gaze and Jacobson 1963),这很可能与我们用还原银方法发现的顶盖表层的细微分层有对应的关系。Shen 等人(1955)用组织化学的方法证明表层的乙酰胆碱酯酶是分层分布的,认为表层各层之间的差别可能是由于突触传递物的不同造成的。

Potter (1969)和LÁZÁR 等人(1967)关于顶盖神经元工作的矛盾之一是 Potter 未观察到星形细胞和双极细胞(表面颗粒细胞)的轴突,并认为它们确实是无轴突的。我们的观察是支持LÁZÁR 等人的结果的。由图版V图21—22可见这些细胞确实是有轴突的。

在我们的实验中,顶盖各层的厚度以及表层各层的厚度是在固定后的标本上测得的,未进行缩水率的修正,因此只能做为实际厚度的参考。此外,由于第8,9层之间的界限不明显,

各人掌握的标准不同,可能会引起一些误差。

主要参考资料

- [1] Bartelmaz, G. W.: *J. Comp. Neur.*, 25, 87—128, 1915.
- [2] Gaze, R. M.: *Quart. J. Exp. Physiol.*, 43, 209—214, 1958.
- [3] Gaze, R. M. et al.: *Proc. Roy. Soc. B.*, 157, 420—448, 1963.
- [4] Gaze, R. M. et al.: *J. Physiol.*, 169, 1—39, 1963.
- [5] Jacobson, M.: *Develop. Biol.*, 17, 202—218,

1968.

- [6] LAZAR, G. et al.: *J. Hirnforsch.*, 9, 329—344, 1967.
- [7] Littvin, J. Y. et al.: *Proc. IRE.*, 47, 1940—1951, 1959.
- [8] Maturana, H. R. et al.: *J. Gen. Physiol.*, 43, Suppl., 129—175, 1960.
- [9] Potter, H. D.: *J. Comp. Neurol.*, 136, 203, 1969.
- [10] 王有琪:《组织学》,人民卫生出版社,1965年,北京。
- [11] 吴琦久等:见本刊本期。

[本文于1977年9月6日收到]

青蛙视觉中枢定位的研究

吴奇久 李俊凤 肖悦梅

(中国科学院生物物理研究所五室)

前 言

近年来,青蛙视觉系统的研究在比较神经学、视觉信息加工、脊椎动物视觉生理和行为的研究方面已经成为很重要的一个部分。在对青蛙视觉系统的研究中,组织学结构的研究也就成为不可缺少的一环。

关于青蛙视神经在脑中视觉中枢的全投影的研究虽然开始较早,但工作不多。青蛙视网膜不同象限在中枢局部投影的研究只是在最近几年才开始。Gaze 和 Jacobson^[1-2] 使用电生理方法做过这方面的工作。LAZAR^[3] 和 Scalia、Fite^[4] 用组织学定位的方法直接观察了青蛙视网膜不同象限与视觉中枢的对应关系。他们所得的结果虽然大体一致,但也有不同。

我们通过实验来确定青蛙视神经在脑中的全部投影,从而对青蛙视觉中枢进行定位。同时,对青蛙视网膜不同象限在视觉中枢的局部投影进行了研究。

在本实验中应用染蜕化纤维末梢的方法。所谓“蜕化末梢”,就是在损伤神经细胞胞体或神经纤维后,其末梢就变成大小不等的碎片,用还原银方法浸染,在切片上可看到微细的、散乱排列的黑色颗粒。这些黑色颗粒就叫蜕化末梢。在这种染色法中,没有受到损伤的神经纤

维都染不上颜色。

材 料 和 方 法

实验动物为成年黑斑蛙 (*Rana nigromaculate*)。在研究视网膜不同象限在视觉中枢投影时,将电极分别插入视网膜背侧、腹侧、鼻侧、颞侧四个象限来损伤视网膜。四个象限的区分见图1。电流强度为5毫安,作用时间为40秒,每个象限损伤两次。以后将视网膜剥离铺片,在显微镜下检查。在研究视神经在中枢的全投影时,则把青蛙一侧眼球摘除。

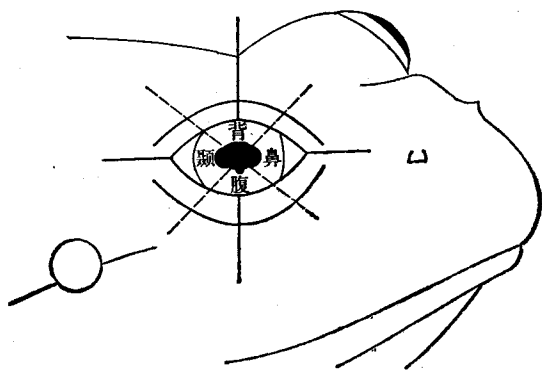


图1 青蛙视网膜四个象限的区分

经上述手术后,使动物存活7—10天,然后用10% Urethane 麻醉。先用0.7%生理盐水作心脏灌注,接着用10%中性福尔马林灌注。立

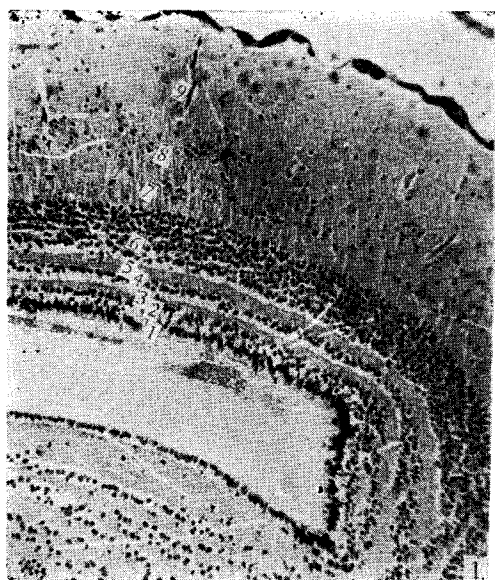


图1 视顶盖的分层结构苏木精-伊红染色
冠状切 $\times 95$

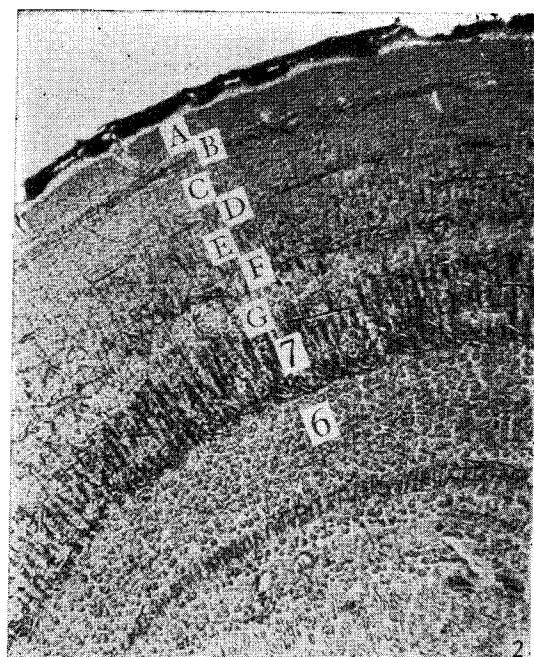


图2 视顶盖表层的分层
Bartelmez 改良的 Cajal 方法矢状斜切 $\times 145$
各层的厚度(微米)分别是: A—44, B—14,
C—48, D—12, E—49, F—14, G—43

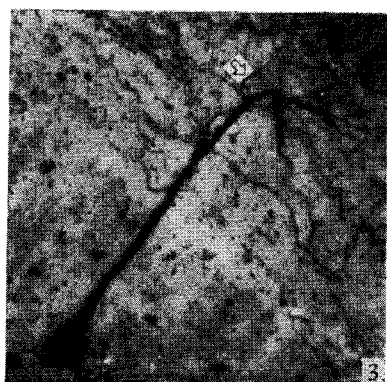


图3 第6层梨形神经元及其轴突
快速 Golgi 方法 冠状切 $\times 400$ (箭头示轴突)

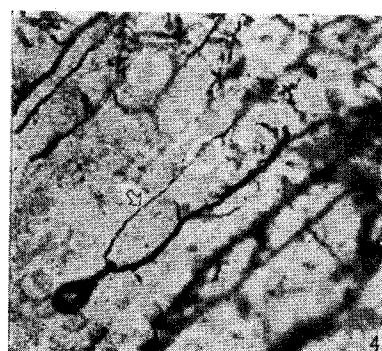


图4 典型的第6层梨形神经元及其轴突
快速 Golgi 方法 水平切 $\times 400$ (箭头示轴突)

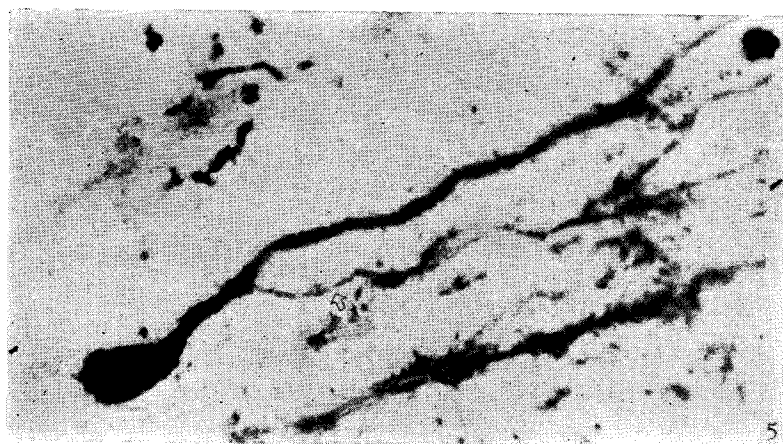


图5 梨形神经元的轴突
快速 Golgi 方法 水平斜切 $\times 920$ (箭头示轴突)

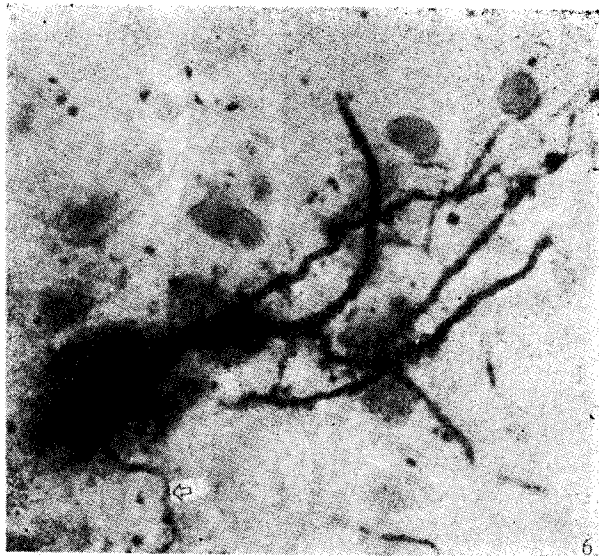


图 6 第 8 层梨形神经元及其基部树突
快速 Golgi 方法 水平切 $\times 1,000$

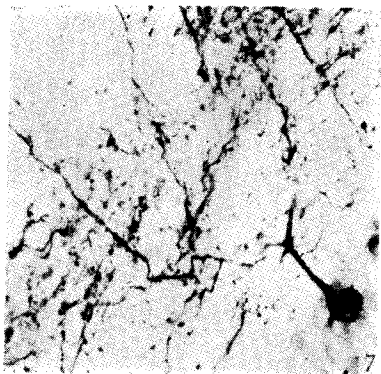


图 7 第 6 层梨形神经元及其树突分枝
快速 Golgi 方法 矢状斜切 $\times 400$

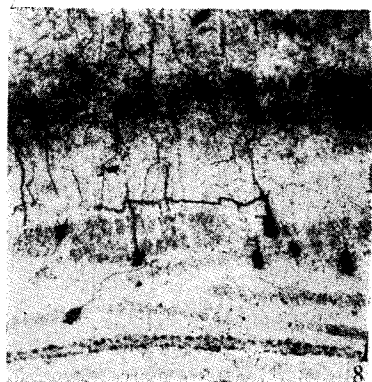


图 8 第 6 层梨形神经元的水平树突
快速 Golgi 方法 水平斜切 $\times 160$

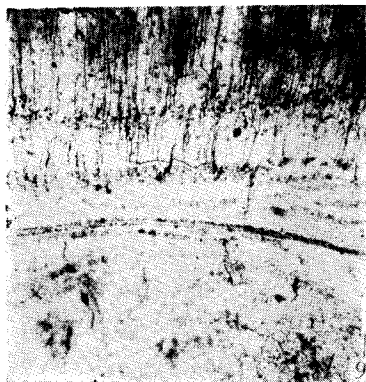


图 9 梨形神经元的水平树突
快速 Golgi 方法 矢状水平斜切 $\times 63$

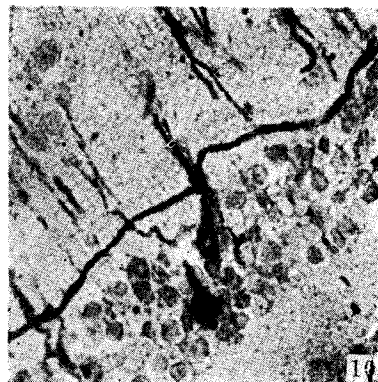


图 10 照片 9 的放大 $\times 400$

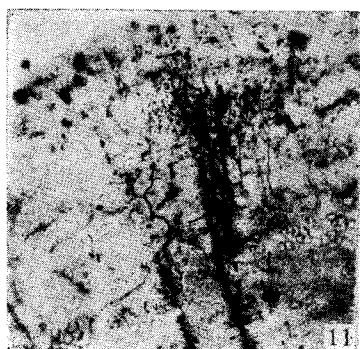


图 11 第 8 层梨形神经元的
树突分成两叉
快速 Golgi 水平斜切 $\times 160$

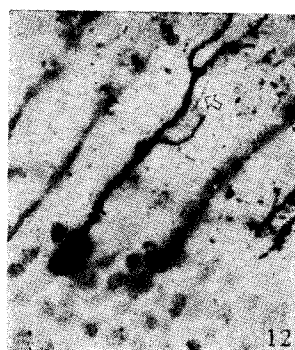


图 12 第 6 层梨形神经元的
轴突(箭头所示)
快速 Golgi 矢状斜切 $\times 400$

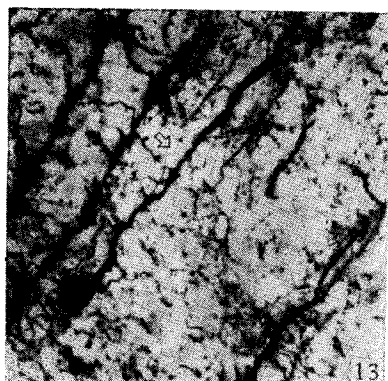


图 13 第 8 层梨形神经元的树突轴突
快速 Golgi 矢状斜切 $\times 400$
(箭头示轴突)

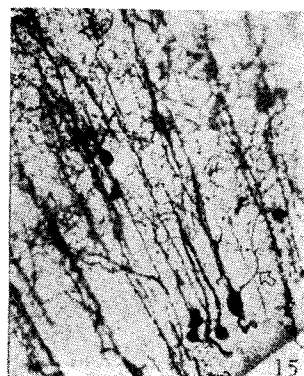


图 15 第 6 层梨形神经元的基本
树突(箭头所示)
快速 Golgi 水平切 $\times 160$

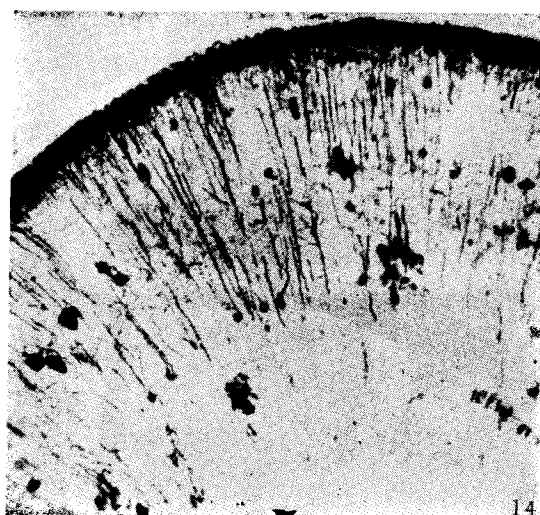


图 14 在冠状切面上梨形神经元尖树突的辐射状排列
快速 Golgi 方法 $\times 107$



图 16 第 6 层梨形神经元及其轴突
快速 Golgi 冠状切 $\times 304$ (箭头示轴突)

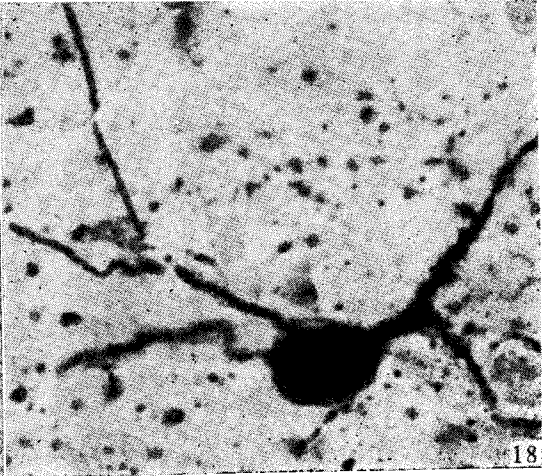


图 18 第 7 层多极神经元
快速 Golgi 水平斜切 $\times 920$

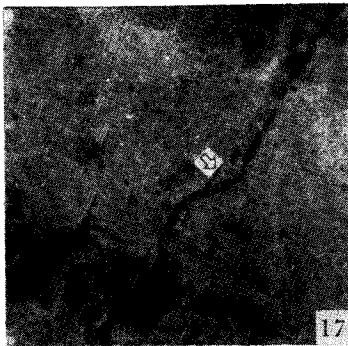


图 17 第 6 层梨形神经元的轴突
(箭头所示)
快速 Golgi 水平斜切 $\times 400$

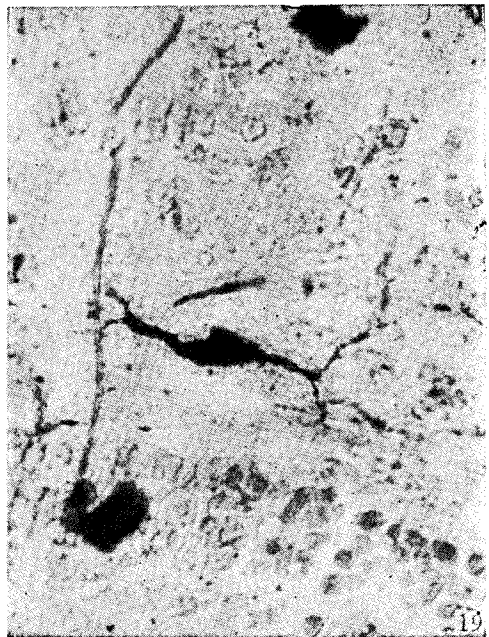


图 19 第 7 层的多极神经元
快速 Golgi 水平斜切 $\times 448$

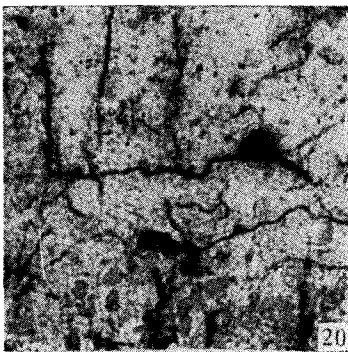


图 20 第 7 层的多极神经元
快速 Golgi 水平斜切 $\times 400$

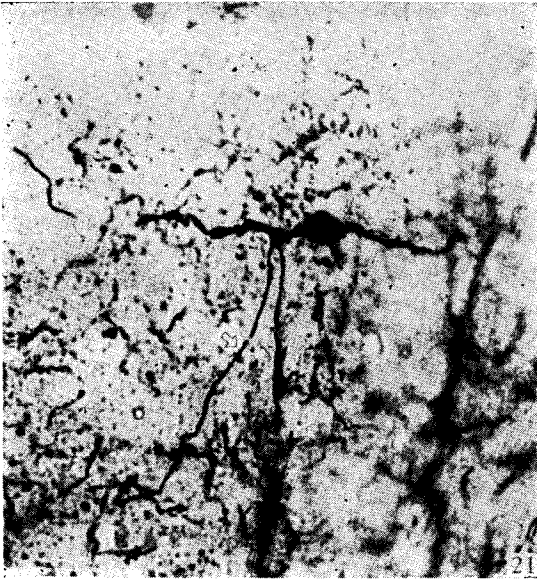


图 21 第 9 层水平双极神经元及其轴突
快速 Golgi 水平斜切×384 (箭头示轴突)

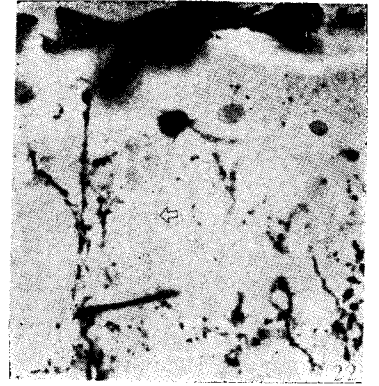


图 22 第 9 层的星形神经元及其轴突
快速 Golgi 冠状切 ×400 (箭头示轴突)

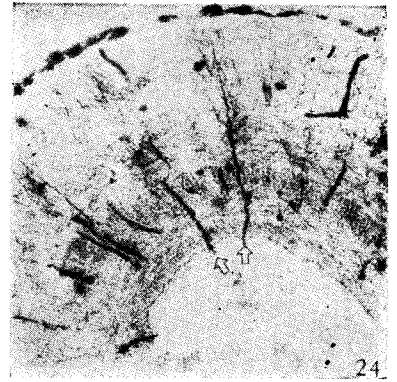


图 24 两个室管膜胶质细胞其中一个的
尖树突辐射的脑表面
快速 Golgi 法 ×63

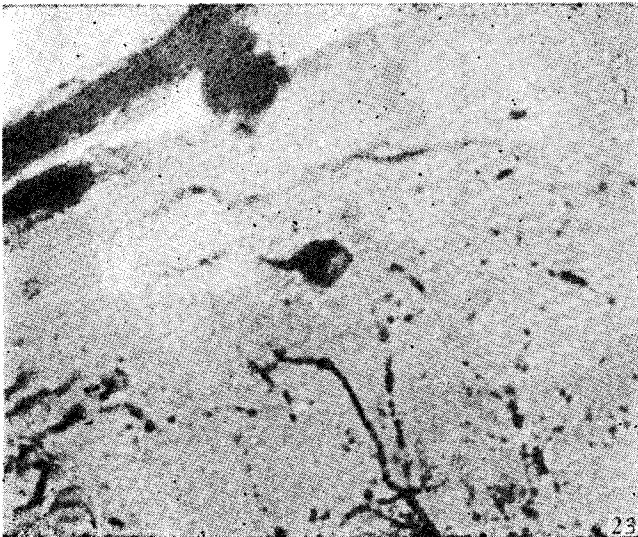


图 23 第 9 层的星形神经元
快速 Golgi 水平斜切×760



图 25 锥状或梨形神经元尖树突的
辐射状排列

快速 Golgi 矢状水平斜切×63

(下转封三)

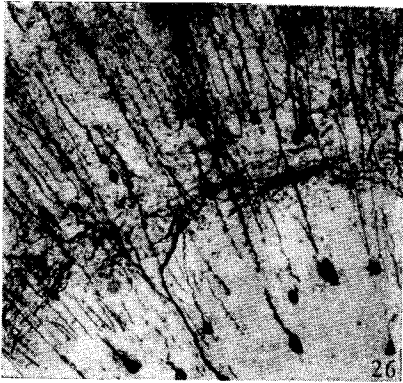


图 26 照片 25 的放大, 可看到辐射状排列的纤维及第 7 层纤维
快速 Golgi 矢状水平斜切×160

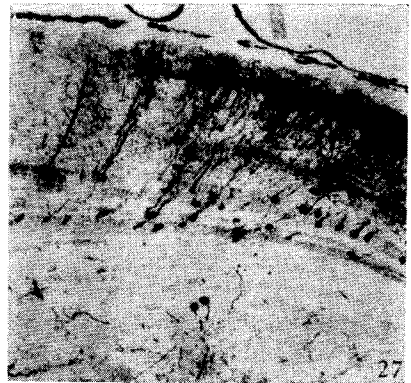


图 27 梨形神经元及其尖树突的排列
快速 Golgi 水平斜切×63

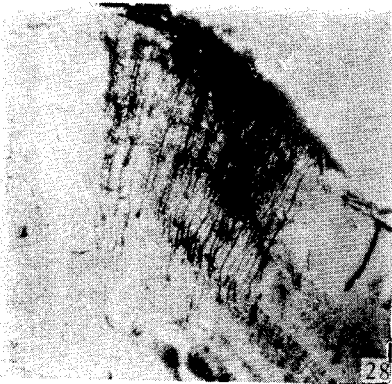


图 28 梨形神经元及其尖树突的排列
快速 Golgi 水平切×63



图 29 示纤维的缠绕情形
快速 Golgi 冠状切×63

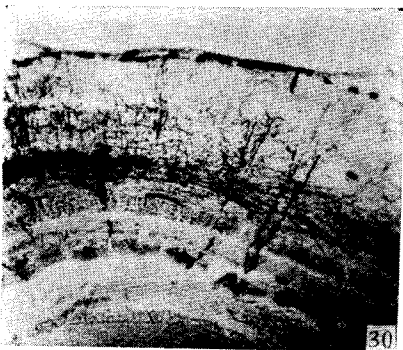


图 30 示第 7 层平行于软膜的纤维
快速 Golgi 矢状斜切×63



图 31 示视顶盖的纤维
快速 Golgi 矢状斜切×63