

脊椎动物视网膜内细胞的电反应及突触传递的机理

蔡浩然

(中国科学院生物物理研究所五室)

有关视网膜内光感受细胞的光电转换问题,以前曾进行过评述^[1],从而了解到光子作用在光感受细胞上,被其中的视色素所吸收,并将光信息转变成感受器电位。然而这种感受器电位又如何引起视网膜中其他细胞的激发,而把视觉信息经过双极细胞以及神经节细胞等,传到更高级的中枢,直至大脑视区,这也是为人们所关注的一个问题。

从个体发生的角度来考虑,视网膜与脑和神经组织是同源的组织。也就是说可以把视网膜看成是脑组织的一部分。因而视网膜中的主要细胞也是由神经细胞转化而成。故研究视网膜中细胞间突触传递的机理,不仅对阐明视觉信息在视网膜这样的神经网络中如何传递和进行初步的处理有重要的意义,而且也可能为了解在中枢神经系统中神经元间突触传递机理,提供有益的资料。因为,尽管视网膜是一个相当复杂的组织,然而与中枢神经系统相比,却又简单得多;而且人们也容易将视网膜从眼球内分离出来,进行离体实验,分别从各种细胞作电位记录观察等。

本文主要拟对近年来国际上有关光刺激引起的视网膜中各种细胞的电反应,以及这些电信息又如何控制一些递质(transmitter)来实现信息在细胞间传递的研究概况,作一初步介绍。

一、脊椎动物视网膜结构及其各类细胞的电反应

视网膜是覆盖在眼球里面的一层厚度约为200微米的神经组织。在一般组织学教科书中,

通常把人和脊椎动物的视网膜分为十层。然而若只从信息传递的途径和细胞间突触联系的角度来考虑,则可以把视网膜的结构加以简化,从纵的方向来看,则大致由光感受细胞、双极细胞和神经节细胞串联而成;另外还有横向的联络细胞,如水平细胞和无足细胞等。在组织学上所谓的外网状层内,双极细胞与光感受细胞形成突触;而在内网状层双极细胞则与神经节细胞形成突触。水平细胞在外网状层和双极细胞相连,无足细胞则在内网状层与双极细胞和神经节细胞相连。然而视网膜内各种细胞的相互联系,不同种属的动物是有所不同的,因而使之对视觉信息处理的功能也有差异,这将在下一节中进一步介绍。

由于微电极技术的发展,结合运用震动插入装置^[2],人们已能将直径小于0.5微米的微电极插到视网膜的各类细胞内引导电位,另外用荧光黄(Procion Yellow W4RS)^[3]一类的染料注入细胞内,使细胞标记着色,作形态学上的鉴定。迄今人们已分别对视网膜内各类细胞的电活动进行了广泛的观察。

有人认为神经系统中只有一种语言,即神经冲动(或称动作电位)的语言,因此从外界所接受的信息,都必须转变成动作电位,才有可能在神经系统进行传递,编码、处理和贮存等。然而光作用于视网膜,最初所引起的电反应并不是“全或无”的动作电位,而是梯级电反应(graded responses),只有到神经节细胞才完全是动作电位。若把梯级电反应看作模拟量,而把动作电位看成是数字量,则在视网膜内完成了模-数转

换,在视网膜内通过细胞间突触联系,如何完成这一模-数转换?亦颇为有趣。

Hagins^[4] 考虑到视网膜细胞形态学上的特征以及视觉信息的传播速度,认为一些不太长的细胞(如光感受细胞)有可能借助某些递质的扩散或电流使原生质膜被动极化,将信息从细胞的一端传到另一端,并且认为不论是递质扩散还是膜的被动极化,都是遵循下列微分方程:

$$D \frac{\partial^2 W}{\partial X^2} = \frac{\partial W}{\partial t} + \frac{W}{J}$$

其中 X 是传布的距离, t 是时间, W 是递质的浓度或膜电位的变化, D 是扩散系数或膜的时间常数。然而象神经节细胞这样一类有细长轴突的典型神经元,则需要采取动作电位的形式,才能保证在传导过程不致引起电位的衰减。下面就有关视网膜中各类细胞的反应分别加以简略叙述。

1. 光感受细胞的电反应

前面已经指出,当光感受细胞受到光照时,产生梯级电反应,或称渐变光反应,而不产生动作电位。由于光感受细胞较一般神经细胞的轴突短得多,因而有可能用这种梯级反应来传递信息^[4]。这种梯级反应也就是通常所说的感受器电位,或更确切地说是晚期感受器电位。晚期感受器电位是一种由于光刺激所引起的超极化持续性的电位变化。七十年代初期, Hagins 等^[4] 对光刺激引起超极化的感受器电位的离子机理提出了以下的解释,他们认为在暗处,光感受细胞外段质膜上的钠离子通道是开放的,因而有许多钠离子源源不断地从细胞外流入光感受细胞的外段,形成所谓的暗电流。当光子作用在片层结构或小圆盘的视色素分子上,使视色素分子发生漂白的同时,释放出一种递质,这种递质扩散到光感受细胞外段的原生质膜上,使其钠离子通道关闭,因而出现了超极化的电反应。而且他们认为这种递质可能是钙离子。近年来又有一些作者指出,光照光感受细胞后,发现在光感受细胞外段内环化 GMP 的浓度很快下降^[5]。众所周知,环化 GMP 在很多细胞中是起细胞内信使作用的化学物质,因此又认为环化 GMP

有可能对光感受细胞外段原生质膜上钠离子通道起控制作用^[6]。

2. 双极细胞的电反应

对于光刺激,双极细胞也不产生动作电位,而产生梯级电反应。双极细胞的感受野是同心圆的形状,可分成中央部分与外周部分。用小光点刺激感受野的中央部分与用环状光斑刺激感受野的外周部分所引起的电位变化,其极性正好倒转。有两种双极细胞,一种是当光作用在它的感受野中央部分时,出现超极化的电反应,称“超极化型”双极细胞(简称 HPBC,下同),也称“off-中心型”双极细胞;还有一种是当光作用在它的感受野中央部分时,出现去极化的电反应,称“去极化型”双极细胞(简称为 DPBC,下同),亦称“on-中心型”双极细胞。双极细胞感受野中央部分的大小,与该双极细胞树突所扩展的范围几乎一致,也就是说刺激与该双极细胞直接发生突触连接的光感受细胞,则能使之产生超极化或去极化的反应。而双极细胞感受野周边部分的大小,则大大超过了该双极细胞树突所覆盖的范围。因此光刺激双极细胞感受野周边部分的光感受细胞时,则要通过另外的中间神经元才能引起双极细胞的电反应,一般认为这种中间神经元就是水平细胞。水平细胞对光感受细胞又有负反馈作用,因而感受野的中央部分与周边部分有相互颞颞的作用,并且认为这种相互颞颞作用是侧抑制的神经生理学基础。

3. 水平细胞的电反应

水平细胞也是与光感受细胞相连的第二级神经元。和前面两种细胞相似,对于光刺激,水平细胞也是产生梯级电反应。水平细胞的电反应被称之为 S 电位。S 电位又可进一步分为两种,一种称为 L-电位,这是对任何波长的光刺激后,都出现超极化反应;另一种是 C-电位,根据刺激光的波长不同,既可出现超极化反应,也可出现去极化反应。S-电位与感受器电位不同,它具有广泛的空间叠加的效应,即用相同能量的大光斑比小光点作刺激所引起的 S-电位要大;然而对感受器电位而言,则只能刺激光的能

量相同(在相同波长下),所引起的感受器电位的大小相同,与光斑的大小无关^[7]。

4. 无足细胞的电反应

根据光刺激而引起的电反应的方式不同,又可将无足细胞大致分为两类。一类无足细胞在给光刺激或撤光刺激时,出现暂时的去极化反应。还有一类无足细胞则可产生动作电位。无足细胞与双极细胞不同,它们的感受野不能分为中央部分与周边部分,也就是说当光刺激无足细胞感受野的任何部分,都出现类似的反应。然而无足细胞对刺激光强度的变化以及光点的移动非常敏感,因此认为无足细胞可能对检测明暗的变化和物体的移动起一定的作用。

5. 神经节细胞的电反应:

神经节细胞是具有细长轴突(组成视神经)的典型神经元,它如果以梯级电反应来传导信息的话,则电位必然会随传导距离的延长而发生衰减,因此,毫无例外,神经节细胞都是产生动作电位,利用动作电位这种神经系统的共同语言,把信息传递到更高级的神经中枢。不仅不同动物的神经节细胞,其电反应形式各不相同,即使在同一个视网膜内,各个神经节细胞的电反应也不相同,通常神经节细胞的感受野也可分为中央与周边两部分。例如猫视网膜神经节细胞的感受野就是同心圆形状的,并可分为“给光”(“on”)和“撤光”(“off”)两个区域,一些神经节细胞是当光刺激它的感受野中央部位时,引起动作电位的发放增加,而用光刺激它的感受野周边部位时,则抑制动作电位的发放,这种神经节细胞则称为 on-中心型神经节细胞;还有一些神经节细胞则和上述情况相反,而是在中央部位撤光时,引起动作电位的脉冲密度增加,则称为 off-中心型神经节细胞。

二、视网膜内各类细胞间结构与功能的联系

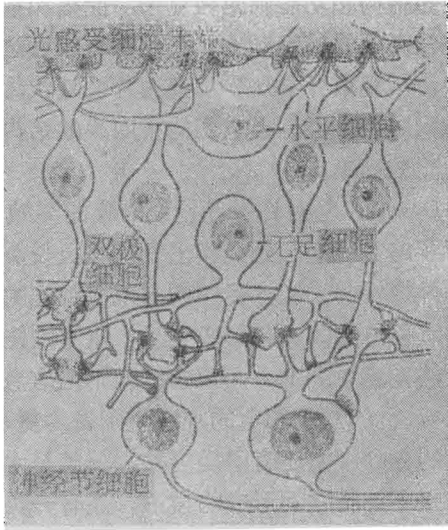
不同种属动物视网膜的结构与功能的复杂程度是不相同的,而且与动物视皮层的发展程度有密切关系。例如蛙和鸽几乎没有视皮层,而它们的视束纤维几乎都只进入视顶盖,其视

网膜的结构和功能则比较复杂。而猫和猴等这一类较高等的哺乳动物,它们都有较发达的视皮层,其视束纤维几乎都经过外侧膝状体中继进入大脑视皮层,但它们的视网膜的结构和功能则比较简单。

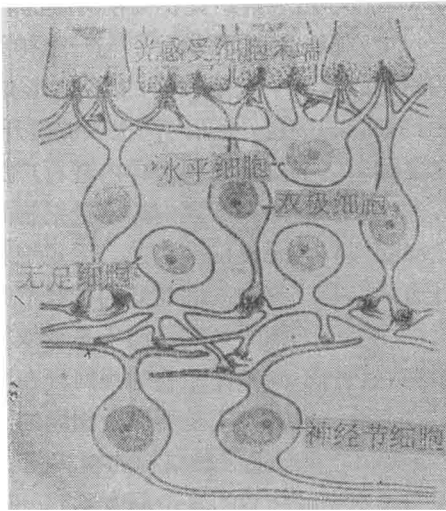
Dowling 等对许多动物视网膜的突触结构进行了电镜观察,他们指出一般在灵长类视网膜的外网状层,光感受细胞与双极细胞的树突以及水平细胞的突起形成突触,水平细胞联系邻近的光感受细胞,而双极细胞则把信息送到内网状层。蛙、鸽和兔的视网膜则较为复杂,在它们的视网膜内还有两类突触,一类是水平细胞与水平细胞之间形成的突触,还有一类是水平细胞与双极细胞树突之间形成的突触。

Dowling 等还观察到灵长类视网膜的内网状层,每个双极细胞的末梢分别与一个神经节细胞的树突以及一个无足细胞的突起形成突触。无足细胞的突起,能在内网状层扩展开,达一毫米之远,这与信息在视网膜内进行广泛的侧向传递有关。而蛙视网膜内的双极细胞的突起在内网状层只与无足细胞相连,无足细胞则与神经节细胞形成突触。因此蛙的神经节细胞主要直接受无足细胞的影响,而不是受双极细胞的影响。总之,不同种属动物的视网膜在两个网状层的突触结构的模式是不完全相同的。图 1 为灵长类和蛙视网膜突触结构的模式图。

视网膜内突触结构的复杂程度不同,则反应视网膜功能复杂程度的不同,在蛙、鸽和兔这些具有复杂结构的视网膜内,它们的神经节细胞是高度转化的,因而不同的神经节细胞能分别对曲率边缘、颜色、对比度、线段的朝向和运动方向等信息进行处理。而猴、猫等视网膜的结构较为简单,它们的神经节细胞只能对于对比度、颜色的信息进行处理,而对线段的朝向和运动方向等信息则要到更高级的视皮层进行处理。但是有一些低等哺乳动物,在视网膜中也能先进行较复杂的信息处理,然后再传到高级神经中枢。例如兔子、地松鼠(ground squirrel)的视网膜就含有对颜色、曲率边缘、线段的朝向和运动方向敏感的神神经节细胞。例如有人用相



A



B

图 1 视网膜内神经元突触结构模式图

A. 为灵长类视网膜突触结构。注意水平细胞只与光感受细胞构成突触；而双极细胞一端与光感受细胞联系，另一端则直接与神经节细胞联系

B. 为蛙视网膜突触结构。注意水平细胞不仅与光感受细胞构成突触，也与双极细胞构成突触；在内网状层双极细胞不直接与神经节细胞联系，而只与无足细胞构成突触，无足细胞再与神经节细胞形成突触

继出现的两个小光点来研究上述两种动物的方向选择性神经节细胞，并且提出了解释这种方向选择功能的结构模型，认为在这些低等哺乳动物中，双极细胞与两组光感受细胞相连，其中只有一组是感受细胞直接与双极细胞相连，另一组感受细胞则先与水平细胞相连，然后水平

细胞再与双极细胞形成抑制性突触，对这两组光感受细胞刺激的先后顺序将决定双极细胞是否起反应。在有效方向运动的刺激，则由于先刺激与双极细胞直接联系的光感受细胞，于是引起双极细胞的兴奋，随后虽然水平细胞也由于刺激另一组光感受细胞而引起兴奋，但由于来得太晚，而不能对双极细胞起抑制作用；如果刺激按相反的方向运动，则由于先刺激与水平细胞联系的光感受细胞，通过水平细胞先对双极细胞起抑制作用，因此随后再刺激直接与双极细胞相连的光感受细胞，亦不能引起双极细胞兴奋，而且由于水平细胞对双极细胞的抑制作用，进而能抑制神经节细胞的自发放电。Dowling 通过组织学的观察，的确发现兔子的视网膜中，与蛙视网膜一样，水平细胞的突起与双极细胞的树突以及胞体形成突触。因此，视网膜中水平细胞与双极细胞形成抑制性突触，是一些低等哺乳动物和蛙等的视网膜具有检测运动方向功能的结构基础。而对色觉、对比度等信息的处理，则可能不需要上述那么复杂的视网膜结构就可完成，在此不拟进一步赘述。

三、视网膜中突触传递的机理

视网膜中各类细胞的电反应，绝不是孤立的，而需要通过细胞与细胞间的突触来传递。有关突触传递的机理，起初是电生理学占上风，然而自本世纪五十年代以来，认为突触间的传递主要是通过化学介质来实现的，即所谓的化学传递学说。近年来又有实验表明，既有化学突触，也有电突触存在。在视网膜细胞间突触传递机理又如何？

前面已经指出，在视网膜的各种类型的细胞中，很多种的细胞（如光感受细胞、双极细胞和水平细胞等）都对于光刺激都是产生梯级电反应，而不产生动作电位，这一特点在其他神经组织中较少见。另外光刺激是使光感受细胞发生超极化而不是去极化。按照一般神经生理学的观点来考虑，只有突触前细胞去极化才能释放出递质，使突触后细胞激发。那么光刺激引起光感受细胞超极化反应又是怎样激发第二级

的神经元呢？是否在暗处不受光刺激时，光感受细胞不断地释放递质，而光刺激则抑制其释放递质？近年来有不少事实表明，确系如此。

在视网膜突触传递机理的研究中，目前进行得比较多的主要是光感受细胞与第二级神经元(即水平细胞和双极细胞)之间的突触传递关系，下面就分别粗略介绍一些近年来这方面所取得的进展。

1. 光感受细胞的递质对水平细胞的作用

在通常情况下，当把水平细胞的传入突触阻断时，它的膜电位可达 -70 — -80 毫伏，而且这种膜电位是依赖于细胞外液中的 K^+ 浓度，若把 K^+ 浓度提高 10 倍，则能迅速地使水平细胞去极化，然后如果再回到含正常 K^+ 浓度的溶液中，亦能迅速地使膜电位恢复到原来的水平，这些都只需 2 分钟左右的时间过程即能达到平衡，然而在这样状态下 Na^+ 和 Cl^- 离子的浓度对水平细胞的膜电位影响很小。

为了阐明光感受细胞所释放的递质对水平细胞作用的机理，近年来有人用 Mg^{++} 、 Co^{++} 这样些能抑制神经递质释放的两价离子，对视网膜进行了一些实验。Dowling 等^[8]报道，当以高浓度(100 mM)的 Mg^{++} 处理鲱鱼的视网膜时，则在 15—25 秒内即开始引起水平细胞超极化，三分钟内膜电位明显下降，而且对光刺激的反应也消失，他们认为鲱鱼的水平细胞在暗处由于不断地受光感受细胞所释放的介质的作用，因而处在部分去极化状态。高浓度 Mg^{++} 的作用与光的作用相似，能降低光感受细胞释放递质，于是水平细胞就超极化。同样有人用 Co^{++} 进行实验^[9]，亦能使大鲷鱼(Mudpuppy)的水平细胞超极化和对光刺激的反应消失。同时也有人报道，在暗处时水平细胞的膜电导高，这表明在递质作用下，水平细胞的膜去极化是由于它的膜对某些特定离子的通透性增加。Waloga 等^[10]用一种蝾螈(Axolotl)进行实验后指出，当以正常 Na^+ 浓度 85% 的溶液使感受器电位下降，然后再以等效背景光使感受器电位下降到同样的程度，再观察上述两种措施对水平细胞的影响，结果发现降低 Na^+ 浓度比用等效背景

光更容易使水平细胞的膜电位超极化，并且使之对光刺激的反应也更明显地下降。上述两种情况，对感受器电位的影响基本上是相同的，可以认为在这两种情况下光感受细胞所释放的递质基本相同，故水平细胞的超极化反应主要取决于外部 Na^+ 的浓度。因而光感受细胞突触末端所释放的递质，主要是增加水平细胞膜的 Na 电导 (g_{Na})，故 g_{Na}/g_i 增加 (g_i 为其他离子电导)，于是产生去极化的作用。光刺激则使光感受细胞释放递质的量降低，因而水平细胞的 g_{Na}/g_i 下降，出现超极化反应。

综上所述，在暗处光感受细胞处在去极化状态，不断地释放出递质，这种递质作用于水平细胞的突触下膜，使之对 Na^+ 的通透性增加，结果使水平细胞处在去极化的状态。光照时则使光感受细胞超极化，停止释放递质，于是水平细胞对 Na^+ 的通透性下降，结果水平细胞超极化，膜电位接近 K^+ 的平衡电位。这就是到目前为止所认识到的水平细胞对光刺激反应的离子机理。

2. 光感受细胞的递质对双极细胞的作用

我们已经指出，与光感受细胞直接发生突触联系的细胞，除了水平细胞外，还有双极细胞。按照对光刺激的反应不同，又可把双极细胞分为 HPBC 和 DPBC 两类。HPBC 的超极化反应与膜阻抗增加有关，这与在暗处由光感受细胞释放去极化递质作用于该细胞的概念一致。而 DPBC 则在光刺激时，其阻抗下降，有三种可能：(1)在光刺激时光感受细胞释放去极化递质，(2)或光感受细胞也是在暗处释放递质，但借助降低电导的机理(关闭离子通道)，使 DPBC 超极化；(3)也还有另一种可能，便是多种突触影响 DPBC，尽管光照时，光感受细胞对 DPBC 的作用仍是使后者的膜电导下降，但由于多种突触机理的综合作用，净结果还是使 DPBC 的膜电导增加，而出现去极化。

有人^[9]用 Co^{++} 处理大鲷鱼视网膜后，发现 Co^{++} 不仅能使 HPBC 超极化和对光刺激的反应消失，而且也能使 DPBC 去极化和对光刺激的反应消失，因此认为在暗处，由光感受细胞释

放递质,使 HPBC 维持去极化状态,而使 DPBC 维持超极化状态。当光刺激或在 Co^{++} 的作用下,则使光感受细胞停止释放递质,因而 HPBC 出现超极化反应, DPBC 则出现去极化反应。

那么递质使 DPBC 超极化的机理,究竟是由于 DPBC 的膜对 K^+ 、 Cl^- 等一类离子的通透性增加,还是由于对 Na^+ 离子的通透性下降所引起? 实验表明,在暗处由于受光感受细胞递质的作用, DPBC 的钠电导降低,因而超极化有可能是由于 DPBC 对 Na^+ 离子的通透性下降而引起的。另外,有人以无钠溶液浸泡视网膜的实验,对上述见解亦给予了进一步的支持。我们知道,在无钠溶液中,由于能引起光感受细胞超极化,因而使之停止释放递质;如果 DPBC 的电反应不依赖于 Na^+ 的话,则由于不受光感受细胞递质的作用, DPBC 理应出现去极化反应,然而却恰好相反, DPBC 在无 Na^+ 溶液中却出现了超极化现象,这也表明 DPBC 的反应与 Na^+ 浓度有关。

总之,从光感受细胞释放的递质,对 DPBC 的作用,是使之对 Na^+ 的通透性下降,因而在暗处维持超极化状态;由于光照,使光感受细胞停止释放递质, DPBC 恢复对 Na^+ 的通透性,结果产生去极化反应。在神经生理学中,递质引起突触后膜超极化的例子是不常见的, DPBC 可以被看成是特例之一。

3. 光感受细胞递质的化学成分

有人指出^[10],当外加天门冬氨酸和 L-谷氨酸到灌流视网膜的溶液内,则可从视网膜电图中把感受器电位分离出来,并使水平细胞的膜电位下降,出现去极化现象,而且用光刺激感受细胞时,亦不能引起水平细胞去极化反应。同时也有人指出,即使用含有高浓度 Mg^{++} 的溶液阻止光感受细胞释放递质,仍能够观察到 L-谷氨酸使水平细胞去极化的效应,故认为 L-谷氨酸是能直接对水平细胞起作用的化学物质。

L-谷氨酸也能引起 DPBC 的超极化反应,因此 L-谷氨酸似乎也是光感受细胞所释放出的使 DPBC 超极化的递质,然而与其他递质相比,其有效浓度要高一千倍以上,故 L-谷氨酸

是否就是光感受细胞所分泌出的对 DPBC 起作用的递质,仍需进一步探讨。

神经递质化学性质的研究,是一个非常复杂的课题,它涉及到递质的合成,贮存,释放和分解等问题,有关视网膜中神经递质的研究,目前还只是一个开端,有许多问题有待进一步加以研究。

总之,虽然视网膜与其他神经组织相比,是较为简单的,但从视网膜中各种细胞间的联系来看,仍是相当错综复杂的。尽管近年来由于利用电生理学,神经生化和电镜等方法进行了许多综合研究,积累了不少有关视网膜内突触传递机理方面的知识,然而从前面的介绍可以看出,目前仍只是主要集中在光感受细胞对第二级神经元(水平细胞和双极细胞)突触传递方面进行研究。有关第二级神经元对第三级神经元(如神经节细胞)之间的突触传递,以及神经元之间逆向的“反馈性”突触传递的研究则很少开展。此外,从突触组成的结构特点来考虑,不仅有通常的轴突-胞体构成的突触,而且还有轴突-树突以及轴突-轴突构成的突触。我们知道,突触的结构不同,其机能也不同。目前看来,视网膜中各种细胞间突触结构也是多种多样的,然而在视网膜内究竟有哪几类的突触联系? 不同类型突触的传递机理又如何? 这些都是需要进一步探讨的问题,而且这些问题的解决,对进一步阐明在视网膜内的侧抑制机理以及其他有关信息在视网膜内进行初步处理的功能,是必不可缺的,期待不久的将来一定会得到更深入的了解。

主要参考文献

- [1] 蔡浩然: 生物化学与生物物理进展, 1975年,第3期,第49页。
- [2] Tomita, T.: *Cold spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, **30**, 559, 1965.
- [3] Stretton, A. O. W. and Kravitz, E. A.: *Science*, **162**, 132, 1968.
- [4] Hagins, W. A.: *Ann. Rev. of Biophys. and Bioeng.*, **1**, 131, 1972.
- [5] Stone, W. L. and Dratz, E. A.: *Photochem. and Photobiol.*, **26**, 79, 1977.
- [6] Archart-Treichel, J.: *Science news*, **111**, 408, 1977.
- [7] Baylor, D. A. and O'Bryan, P. M.: *Fed. Proc.*,

30, 79, 1971.

[8] Douling, J. E. and Ripps, H.: *Nature*, **242**, 101, 1973.

[9] Dachenx. R. F. and Miller, R. F.: *Science*,

191, 963, 1976.

[10] Waloga, G. and Pak, W. L.: *Ibid*, **191**, 964, 1976.

[本文于1978年4月22日收到]

北京萤火虫 (*Pyrococelia pekinensis*) 复眼晶体柱的光学特性

中国科学院生物物理研究所
昆虫复眼光学信息加工组

摘 要

1. 北京萤火虫 (*Pyrococelia pekinensis*) 的复眼由四千多个小眼组成, 每个小眼的屈光系统由角膜晶体和晶锥构成, 二者总称为晶体柱。晶体柱是一个变折射率的锥状单元, 轴上折射率高, 边缘折射率低。每个晶体柱的薄切片都能聚光, 并形成倒像; 整个晶体柱具有弯曲光线的的能力, 在其后方形成正像, 在晶体柱阵列之后可形成较大的正立综合像。

2. 在生物原型实验的基础上, 提出了变折射率锥状单元的几何光学。锥状单元主点的位置, 随长度不同而改变, 当锥状单元长度变化时, 可以形成实像、虚像、正像、倒像等, 通常的高斯公式和牛顿公式仍然适用。

一、前 言

根据对节肢动物复眼的研究, Exner^[1](1891) 认为每个小眼的屈光作用不仅是因为角膜表面与晶锥顶端是曲面, 而且在于它的折射率是变化的, 其轴上折射率高, 边缘折射率低。Exner把角膜晶体与晶锥的总体称为晶体柱 (Linsency-Linder)。K. Hausen^[2,3] (1973) 对蛾 *Ephestia Kühniella* (Lepidoptera) 复眼晶体柱的折射率分布进行了测量, 认为折射率值从轴到边缘近似地随着离轴距离的平方递减, 晶锥的切片有聚光能力, 可以成像。

为了进一步说明晶体柱的光学特性, 我们

以北京萤火虫为材料, 用组织学和实验光学的方法, 对其晶体柱的光学特性进行了研究, 并用数学方法描述了晶体柱内的光线轨迹以及它的几何光学。

二、生物原型实验

实验材料为北京萤火虫(以下简称萤火虫), 它是一种夜行性昆虫。其复眼由四千多个小眼组成, 整个复眼呈半球形, 直径约为 2 毫米。

1. 组织学研究

采集的萤火虫经暗适应后放入 75% 酒精中固定、保存, 复眼经石蜡包埋、切片(厚 7 微米)、苏木精-伊红 (H. E) 染色, 在光学显微镜下观察。萤火虫复眼每个小眼的光感受器是由折光器、感光器和隔光器三部分组成。小眼的折光器就是它成像的光学系统, 由角膜晶体和晶锥构成, 二者紧密地结合在一起称为晶体柱。角膜晶体的外表面呈正六边形, 直径约 25 微米, 厚约 22 微米, 晶体柱总长约 100 微米 (见封二图 1, 2)。

2. 干涉显微镜的研究

剥制暗适应萤火虫复眼的折光器, 用半导体冰冻切片器分别做厚度为 7 微米的纵切片和横切片, 用 Cooke-A. E. I 干涉显微镜观察和测量晶体柱的折射率分布。其纵切面的等折射率线为套杯状的干涉环, 呈轴对称分布(见封二图 3)。在晶体柱的横切面上, 其等折射率线为同心圆状的干涉环, 中心折射率高, 约为 1.52,