

1975.

[3] Zadeh: *IEEE Tran., SMC-3*, 28, 1973.

[4] E. T. Lee: *Imfor. Sciences*, 10(2), 95, 1976.

[5] E. T. Lee: *Kybernetes*, 6(3), 167, 1977.

[本文于1979年1月9日收到]

蛤蚧 (*Gecko gecko*) 视网膜的显微结构及其光感受细胞的亚显微结构*

鲍义恒 陈云俊

(中国科学院生物物理研究所五室)

前 言

一些研究者研究了壁虎视网膜之后,认为它们属于简单型网膜,即要么是纯视杆型的,要么就是纯视锥型的。与此相应,前者的习性是夜行的,后者是昼行的。Pedler 等人^[10]对蛤蚧——一种夜壁虎的视网膜作了一些光学和电子显微镜观察,并与昼壁虎相对照,就它们的某些微细结构之间的区别及其结构与功能之间的可能联系作了讨论。Dunn^[6]通过电子显微镜对另一种夜壁虎 (*Coleonyx variegatus*) 作了研究,发现在该壁虎的网膜中除了早先 Walls^[17] 观察到的 A 类单视杆和 B 类双视杆细胞以及后来 Underwood^[14] 所描述的另一类 C 类双视杆细胞以外,又发现了几种新型的视细胞。他并根据感受器细胞的一般形态学和感受器细胞之间的关系,提出了一种新的命名法。根据视网膜的横切片观察,他还提出了视细胞的直线镶嵌模型^[7]。

蛤蚧在我国是一种比较稀少的经济动物,其习性昼伏夜出。未见国内发表过有关该动物的视网膜研究,与其它壁虎比较起来,国外对其研究的也较少。人们在谈论夜行动物时,往往问及这种动物的特点。本实验企图通过对其视网膜的显微和亚显微结构的观察,以讨论这种夜行动物的视网膜特征以及与其习性相应的结构基础。

材料和方法

所用材料蛤蚧产于广西南宁。动物经暗适

应 24 小时后,去脊髓或斩头杀死。立即取出眼球,迅速沿眼球赤道线切开,取其后半球按下法处理: 1. 取小片中央网膜以 Millonig 缓冲的锇酸固定液或 Palade 改进液固定,酒精脱水, Epon-812 树脂包埋,超薄切片,饱和醋酸钠及作藤铅液^[18] 染色, JEM-7 型电镜观察。2. 以 Smith Bouin's 固定液固定,作石蜡切片,片厚 5—7 微米, H. E 法染色,光学显微镜观察。

结 果

本文对视细胞的分类主要参考了 Dunn 的命名法。

1. 光学显微镜观察

从光学显微照片[图版 III 图 1]可以看出,蛤蚧视网膜的神经节细胞和视细胞都排列成单层,该二层的细胞数目几乎相等。内核层的细胞约有六层,其细胞数目比其它两个细胞层的细胞要多许多。水平细胞都被压到视细胞附近。图中所见之视细胞绝大多数为 D₁ 型双视细胞,其主成员的内段含有一个大的椭球体(ellipsoid),附成员紧贴于其一侧,椭球体较小。蛤蚧视细胞的外段比较大,且绝大部分都被淹没在色素上皮突起之中。由于固定等制片程序的处理,外段扭曲,有的甚至破碎脱落。通过对五只蛤蚧视网膜连续切片的检查,未发现有中央凹。

从中央视网膜的横切片照片[图版 III 图 2]可以看出,视细胞排列的直线镶嵌模式是很清

* 本文和我们写的以下一文的工作得到生物物理所六室电镜组同志的大力支持,特此表示感谢。

楚的。在此模式中的一个方向上,主列全由 D_1 型双视细胞组成,且该视细胞的主、副成员的位置交替地变换。附列全由其它类型的视细胞组成,主列与附列一一相间。从垂直于主列方向的另一方向看, D_1 型双视细胞的主、副成员的位置是不变的。

2. 电子显微镜观察

经电镜检查,蛤蚧视网膜属于纯视杆型。在此视网膜中,我们观察到了单视杆(图版 III 图 3)、双视杆 D_1 和 D_2 (图版 III 图 4、5)、双胞胎视杆(图版 IV 图 6)、三胞胎视杆 T_1 和 T_2 (图版 IV 图 7、8)、四胞胎视杆(图版 IV 图 9)和五胞胎视杆(图版 IV 图 10)等几种类型的视细胞。四胞胎和五胞胎细胞数量极少,三胞胎细胞比它们稍多,但也仅是偶然地碰到。单视杆和几种类型的双视杆可以通过视网膜的纵切片区别出来,其余几种只能通过横切片加以区别。

视细胞大体可分为外段、内段、核和突触等几个部位。外段又称光感受器。它是一个高度有序的结构,由许多象硬币一样堆积起来的含有视色素的双层膜盘组成,其外围被一原生质膜所包围(图版 IV 图 11)。视杆细胞的外段为圆柱体型。内段是一个结构高度分化了的区域。在内段中一般可见两个分化了的区域:一是内段巩膜端的由大量线粒体堆积而成的椭球体,二是靠近椭球体玻璃端的、由许多肝糖颗粒或 α 细胞膜组成的圆桶状或其它形状的抛物体(paraboloid)。在蛤蚧单视杆和几种双视杆的纵切片中,其椭球体都是明显可见的(图 3、4、5、6)。除了在不同视杆细胞中椭球体的大小,组成椭球体的线粒体的数量和形状以及排列方式有所不同之外,最突出的区别是 D_1 主成员(Pedler 等^[10] 称它为主成员而 Dunn 称它为附成员。从其结构和大小来看,我们认为称它为主成员较为合适)的椭球体不仅特别大,而且其中心部位的线粒体都已变为电子密度较大的无定形物质,其线粒体嵴已经消失(图 5)。在上述几种细胞中, D_1 主成员可见一“U”型的与周围明显划界的抛物体,但在此“U”型物

体中未见明显的颗粒或膜型结构(图 4)。在单视杆和 D_2 型双视杆的主成员中也隐约可见一“U”型抛物体,但它与周围无明显划界(图 3、4)。内段和外段之间的连接结构,有时可见(图版 IV 图 12),该结构中的连接纤毛发育不良。在几种视杆细胞的纵切片里,其细胞核都为椭圆形,通常含有一个核仁。突触是一种非常复杂的类型(图版 IV 图 13)。

关于几种视杆细胞的分类,主要根据它们是单个地出现还是成对地或是三个以上地一起出现。如果是复合视细胞,又可根据组成复合视细胞成员之间的关系加以细分。单视杆细胞是单个出现的一种视细胞(图 3)。 D_1 和 D_2 视杆细胞是由两个不等成员成对地出现的双视杆细胞。 D_1 型主成员较大,具有一个大的椭球体和一个“U”型抛物体。附成员具有一个较小的椭球体,自椭球体的玻璃端开始变得特别小,在纵切片里呈现一狭带紧贴于主成员的一侧,直至主成员的抛物体部位才开始慢慢地变大(图 4)。 D_2 型的主成员类似于该视网膜的单视杆细胞,附成员较主成员小。双胞胎型视杆细胞是由一对大小和形状结构都相似的视杆细胞组成(图 6)。三胞胎、四胞胎和五胞胎视杆细胞是分别由三个、四个、五个视细胞一起出现的复合视细胞。三胞胎视细胞根据其组成成员的排列方式不同,又可区分为直线排列的 T_1 型(图 7)和三角形排列的 T_2 型(图 8)。

讨 论

Walls^[16] 根据昼行蛇和蜥蜴的视锥与夜行蛇和蜥蜴的视杆之间结构上的相似,以及夜行壁虎视网膜具有昼行壁虎视网膜结构特征的事实,提出了夜壁虎是从昼壁虎变来的理论。这一理论由于 Underwood^[15] 和 Tansley^[13] 从一些壁虎中发现光感受器形态学上的中间类型以及 Crescitelli^[2] 用光谱术确定在视紫蓝质和视紫红质之间有中间型的光色素,而得到承认。蛤蚧是公认的一种夜壁虎,它的视网膜有什么特征呢?与其夜间习性相应的结构基础是什么呢?如果它是从远族昼行祖先变来的,那末它保留了哪

些昼行祖先的结构又改变了哪些结构呢？这是一个很有意思的问题。

蛤蚧视网膜最显著的特征是它的视细胞全部为视杆细胞。它的视杆细胞不仅比昼行脊椎动物视锥细胞大很多，而且比其它夜行动物（如猫、猫头鹰等）的视杆细胞都要大得多，特别是它的视杆细胞具有一个大而圆柱形的外段。据Dunn^[6]报道，在蛤蚧中央网膜，被外段占据的网膜面积为63%；其外段的平均长度为39微米，最长的可达47.7微米。显然，这种结构为其夜间活动、提高视觉灵敏度提供了一个最重要的结构基础。我们知道，外段的功能是起光的转换作用。由于外段长度和横切面积的增加，这就增加了它吸收光量子的机会。加之，由于其外段盘膜上视色素密度较大，Denton^[4]以及Tansley^[12]指出，蛤蚧每个视杆细胞的有效灵敏度要比猫高两倍。除此以外，在蛤蚧视细胞中，一种最主要的大约占整个视细胞总数50%以上的D₁型双视杆细胞，其主成员椭球体中心的线粒体转化为无定形物质的聚合体。Pedler等^[10]根据其他研究者所做的光传递实验结果^[11]推测这种聚合体有使光更好地会聚在外段上的功能。因而，蛤蚧在微光下活动就能更充分有效地利用光线。基于以上几种原因，蛤蚧的视觉灵敏度就大大地提高了。

蛤蚧从习性上看虽属夜行，但其视网膜却具有昼行动物的网膜特征。首先是视网膜的三个细胞层，一般说来，在夜行脊椎动物的视网膜中，视细胞层的细胞远多于内核层的细胞，而内核层的细胞又比神经节细胞多出许多。这种构造为大量的视细胞的反应最后总和到一个视神经纤维上作好了结构上的准备，也就是说，一些夜行动物是通过这种方式来增强它的视觉灵敏度的。从蛤蚧视网膜的三个细胞层来看，显然它不属于这种类型，而是属于昼行脊椎动物的网膜类型。正如大家所公认的，这种结构的视网膜具有较高的视觉锐度。蛤蚧正具有这种高视觉锐度的特点。因为蛤蚧是食肉性动物，这样的视觉特点对它来说是非常必要的。当然，蛤蚧能成功地捕食动物，与其视细胞的有规则排

列即所谓直线镶嵌模式也有关系。Lyal^[9]等人发现，一些主要靠视觉并以吃快速运动的动物为生的某些鱼类都具有这种镶嵌模式，因此，认为视细胞的这种镶嵌对于运动知觉是有益的，它可以成功地得到猎取物的各种视觉参数信息。

这样看来，蛤蚧在由昼行习性变为夜行习性的过程中，它既保留了其昼行祖先视网膜的基本结构，而其锥体视细胞却变为杆体视细胞。因此，在功能上，蛤蚧既具有夜行动物的视觉灵敏度，又具有昼行动物的视觉锐度。蛤蚧在此变化过程中，其视网膜结构除上述变化以外，其视细胞内、外段连接处的油滴——一种颜色滤光器以及中央凹都失去了，而突触结构仍保留了锥体网膜类型的复杂结构。

这里要指出的是，我们说蛤蚧是夜视觉的动物，但并不是说它白天就是“瞎子”。事实上，它白天还是有一定的视觉能力的。Crescitelli^[13]指出，蛤蚧视细胞中含有两种视色素，其主要视色素的吸收峰值为521毫微米。很明显，它是介于视锥细胞色素与视杆细胞色素中间的；另一种次要视色素（只占8%）的吸收峰值为478毫微米，它可能与视色觉有关。这样看来，蛤蚧在其习性的改变过程中，视色素也跟着改变了。这就为其夜视觉和一定的昼视觉提供了物质基础。

关于各种复合视细胞内段的各种形状及复合视细胞的发生与功能问题，目前尚在讨论阶段。不过，复合视细胞并非蛤蚧所特有，在某些鱼类、两栖类、鸟类和有袋类都存在^[5]。Cajal^[1]早就指出，由于从一个组合对的两个成员来的突触联合可能终止于外丛层的不同水平。因而它可能具有视觉意义。而复合视细胞的内段彼此密切相连，可能是对于物质相互交换的更有效的适应方式，也可能是视细胞通过这样的复杂组合，把更多的内段压挤在一起，以便外段能更好地组合而增加网膜的分析能力，至于更多的视细胞的组合，一般认为它们是没有生理意义的，特别是四胞胎和五胞胎，其数量极少。这就很难理解它们是视觉过程中不可缺少的了。

总之,蛤蚧在习性改变的过程中,为满足其视觉灵敏度和锐度的要求,其视网膜和视细胞的结构以及外段盘膜上的视色素都有一定的改变,以达到结构与功能之间的统一。

参 考 文 献

[1] Cajal, S. R.: *La retina des vertebres*. XIV concil. ophthal. Madrid, 1933.
 [2] Crescitelli, F.: *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 74, 230, 1958.
 [3] Crescitelli, F.: The visual cells and visual pigments of the vertebrate eye. In *Handbook of Sensory Physiology*. Vol. VII/I photochemistry of vision (Edited by Dantnall H. J. A.) pp. 245—363, 1972.
 [4] Denton, E. J.: *J. gen. physiol.*, 40, 201, 1966.
 [5] Duke-Elder, S., *System of ophthalmology* Vol. 1, 1958.
 [6] Dunn, R. F.: *J. Ultrastruct. Res.*, 16, 651,

1966a.
 [7] Dunn, R. F.: *J. Ultrastruct. Res.*, 16, 672, 1966b.
 [8] Dunn, R. F.: *Vision Res.*, 9, 603, 1969.
 [9] Lyall, A.: *Quart. J. Microscop. Sci.*, 98, 189, 1957.
 [10] Pedler, C. and R. Tilly.: *Vision Res.*, 4, 499, 1964.
 [11] Tansley, K. and Johnson, B. K.: *Nature*, London, 178, 1285, 1956.
 [12] Tansley, K.: *Pflug. Arch. ges. Physiol.*, 286, 213, 1958.
 [13] Tansley, K.: *Vision Res.*, 4, 33, 1964.
 [14] Underwood, G.: *Nature*, London, 167, 183, 1951.
 [15] Underwood, G.: *Proc. Zool. Soc.*, London, 123, 469, 1954.
 [16] Walls, G.: *Amer. J. Ophthal.*, 17, 892, 1934.
 [17] Walls, G.: *The vertebrate eye and its adaptive radiation* (Cranbrook Inst. Sci. Bloomfield Hills Mich.), 1942.
 [18] 串田弘:《超薄切片法》,第一版,204页。

[本文 1978 年 9 月 20 日收到]

图 版 I-II 说 明

图 1 蛤蚧视网膜纵切显微照片

GC——神经节细胞层; IN——内核层; H——水平细胞; OP——外丛层; ON——外核层; PE——色素上皮层; CC——脉络膜
 图中视杆细胞的外段绝大部分都淹没于色素上皮突起之中 ×800

图 2 通过蛤蚧视细胞内段部位的横切显微照片

示视细胞排列的直线镶嵌模式,“—>”代表主列方向;“...>”与主列方向垂直的方向。注意主列中的细胞全为 D₁ 型视细胞,与其相邻的附列中的视细胞为其它类型的视细胞 ×800

图 3 一个单视杆细胞的纵切的电子显微镜照片

OS——外段; IS——内段; E——椭球体; M——线粒体; OCF——外连接纤维部位; OLM——外界膜 ×3100

图 4 D₁ 和 D₂ 型双视杆细胞内段部位的纵切电子显微照片

C——主成员; A——附成员; E——椭球体; P——抛物体; N——核
 图中 D₂ 之附成员的外段在制片过程中已经失去 ×2100

图 5 D₁ 型双视杆细胞椭球体部位的纵切电子显微镜照片

A——附成员; C——主成员
 注意主成员椭球体中央的变化了的线粒体 ×1950

图 6 双胞胎视杆细胞的纵切电子显微镜照片

TW——双胞胎视杆细胞; N——核 ×2700

图 7 T₁ 型三胞胎视杆细胞外段部位的横切电子显微镜照片

T₁——三胞胎视杆细胞(该切片切斜了) ×1750

图 8 T₂ 型视杆细胞外段部位的横切电子显微镜照片 ×1850

图 9 四胞胎视杆细胞(QUA)外段部位的横切电子显微镜照片 ×3000

图 10 五胞胎视杆细胞(QUI)外段部位的横切电子显微镜照片 ×1700

图 11 蛤蚧视杆细胞外段的纵切电子显微镜照片

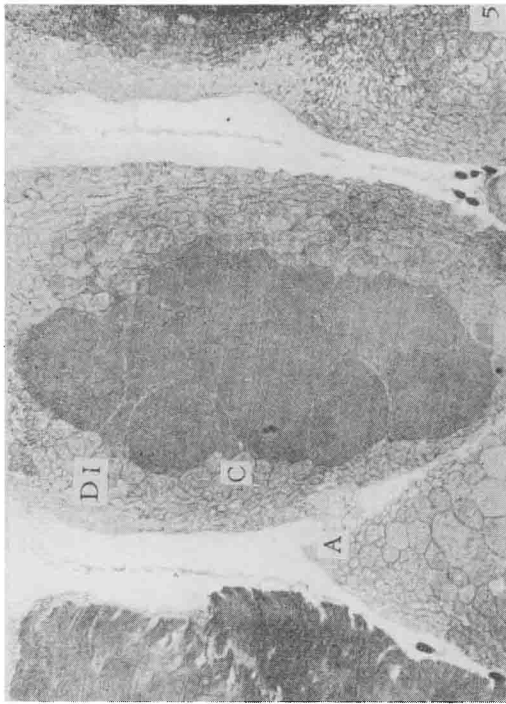
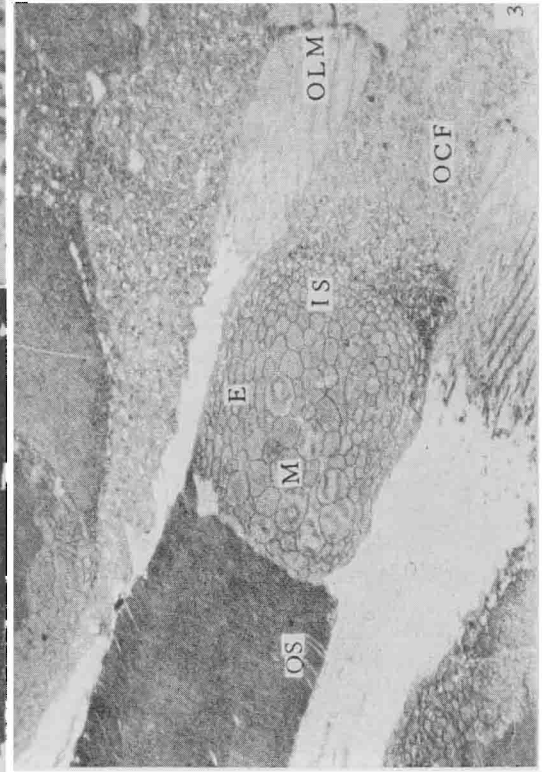
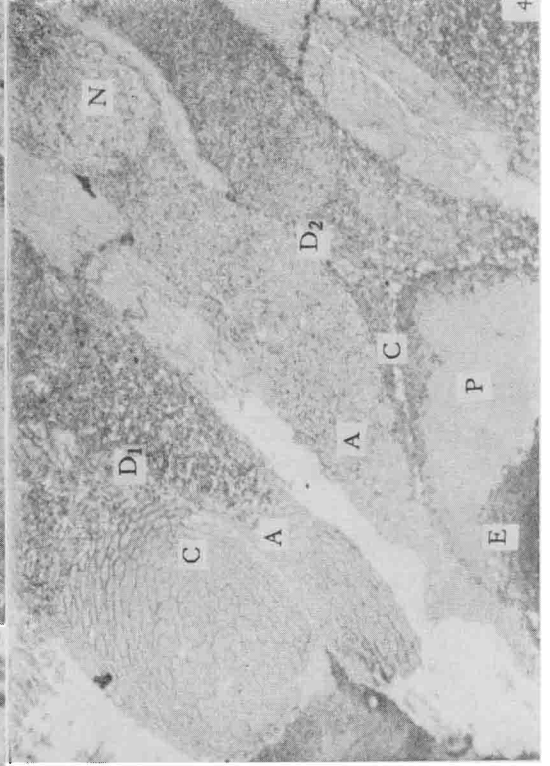
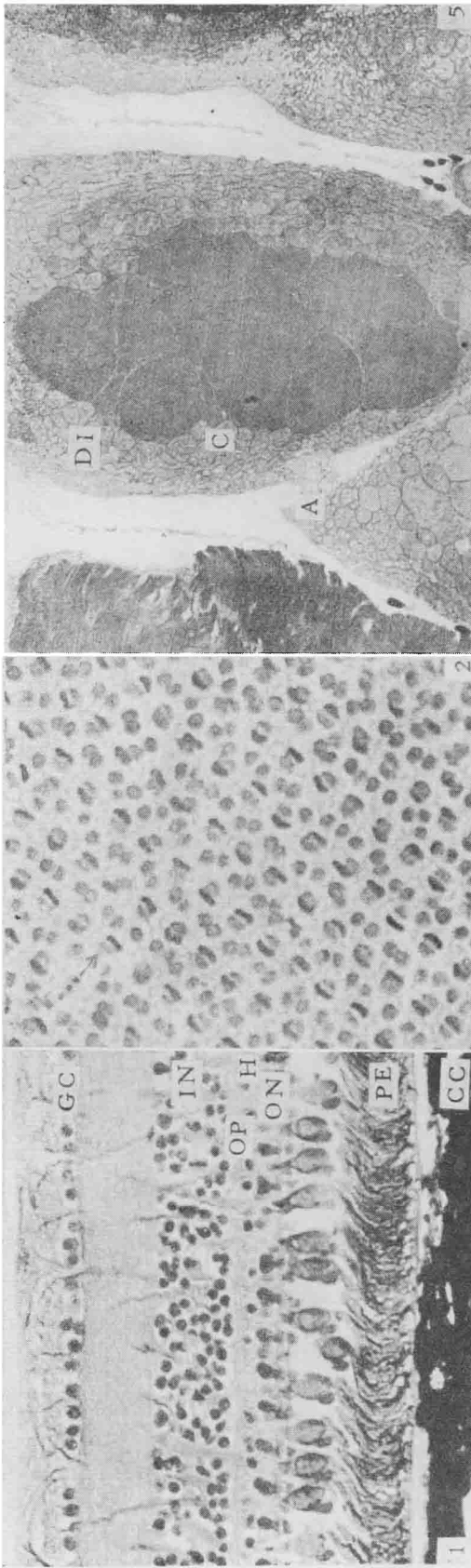
注意组成外段的双层膜盘和箭头所指的原生质膜 ×4000

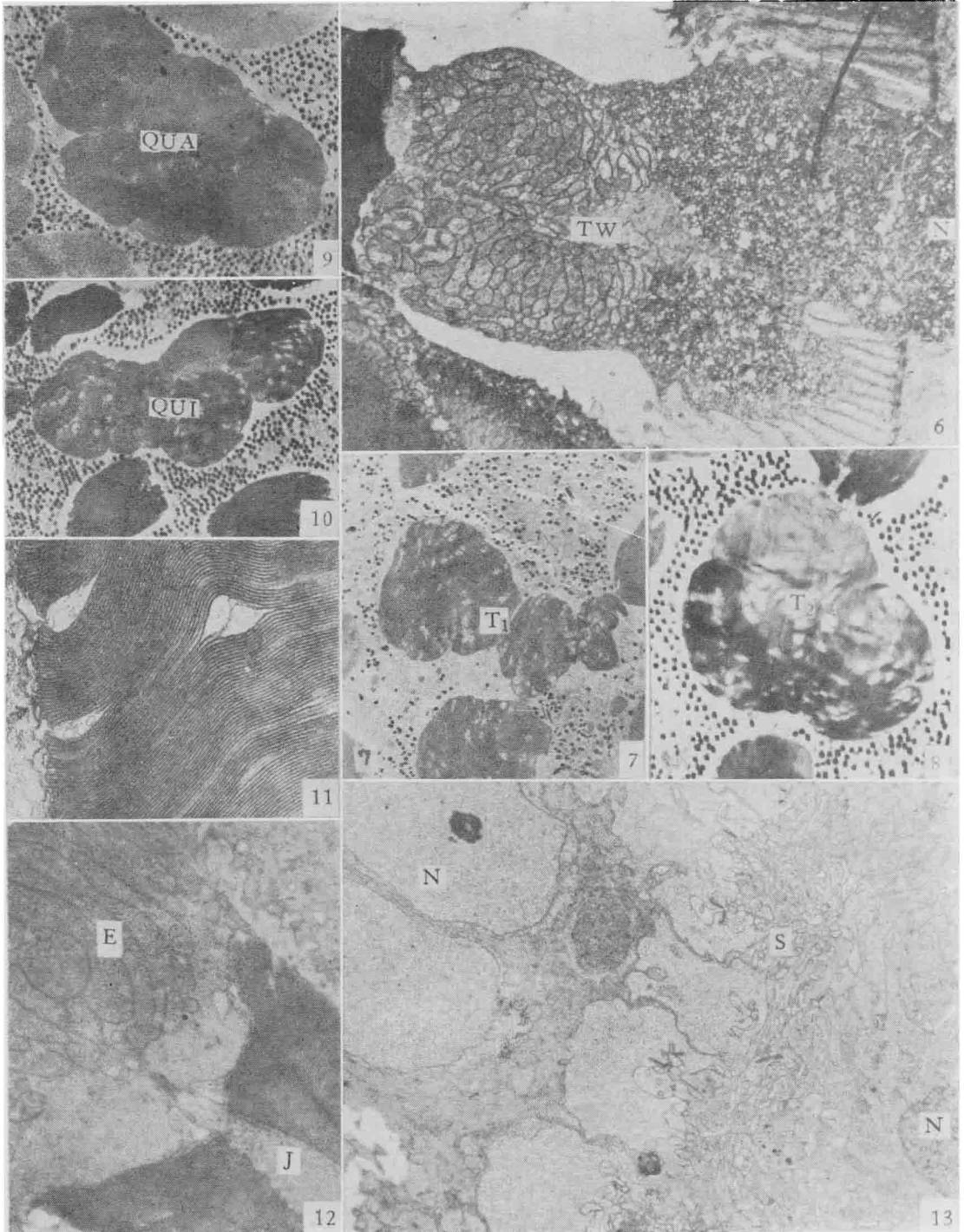
图 12 一个单视杆细胞内、外段连接部位的纵切电子显微镜照片

J——连接结构,其中的纤毛发育不良; E——椭球体 ×14000

图 13 蛤蚧视网膜纵切电子显微照片

N——细胞核,左下角的为内核层的细胞核,右上角的为视细胞核,可见一明显的核仁; S——实触 ×1800





(图版说明见第 74 页)