

# 猫头鹰(鸱鸺、鹰鸺)视网膜的显微结构和光感受细胞亚显微结构的初步观察\*

陈云俊 鲍义恒

(中国科学院生物物理研究所五室)

大多数猫头鹰是夜行性动物。虽然有些研究者肯定了某几种猫头鹰在完全黑暗的条件下,能够仅仅依靠听觉来捕捉食物<sup>[1-3]</sup>,多数研究者仍然认为视觉在其夜行活动中起主要作用<sup>[4]</sup>,或者听觉和视觉同时起作用<sup>[5]</sup>。因此对猫头鹰的眼睛结构有必要进行深入地研究。Oehme M<sup>[6]</sup>曾计算分析过四种猫头鹰视网膜的视杆视锥之比和夜间活动程度的关系。Katherine V. Fite<sup>[7]</sup>定量分析了猫头鹰视网膜的视杆、视锥和节细胞的分布密度,并讨论了和视锐度的关系。我们注意到上述方面的工作都是用光学显微镜作的,有关猫头鹰光感受细胞的亚显微结构方面的工作还没有见到。所以,为了解猫头鹰视网膜为什么适于夜间活动,本文重点叙述我们观察猫头鹰视网膜的显微结构和光感受细胞的亚显微结构的结果。

## 材料和方法

眼睛取自二种夜行性猫头鹰:鸱鸺(*Bubo Bubo Kiautschensis* 产地,北京郊区),鹰鸺(*Ninox Scutulate Ussuriensis* 产地,江苏南通)。

猫头鹰经 24 小时暗适应后,掐其气囊至死,立即挖出眼睛,剪掉眼球前半部,将后半部的玻璃液轻轻移去,然后把网膜剪成小块。作光学显微镜观察用的组织块放入 Smith Bouin 固定液,石蜡切片,片厚 5—7 微米, H. E 染色。作电子显微镜观察用的样品浸于 2% 冷的锶酸内固定,一种是 Millonig 缓冲液作溶剂,另一种是修改的 Palade 固定液。组织块固定二小时后用酒精逐步脱水,在 Epon-812 树脂内

包埋。用 LKB-III 型超薄切片机制作超薄切片,用饱和醋酸铀和佐藤铅液染色<sup>[11]</sup>,用 JEM-7 型电子显微镜观察。

## 观察结果

### 光学显微镜

图 1(见图版 I)是鸱鸺网膜的纵切片,其网膜组织可分十层。I 为色素上皮层(在制片过程中裂开) II 为视杆视锥层, III 为外界膜, IV 为外核层, V 为外丛层, VI 为内核层, VII 为内丛层, VIII 为神经节细胞层, IX 为神经纤维层, X 为内界膜。在外核层明显地可看到二种形态不同的核,紧靠外界膜的是椭圆形的核,分布较稀,颜色较深,这是视锥细胞的核。接着往下是多层紧密排列的难以分辨的核,是视杆细胞的。很明显,从细胞核看视杆细胞的数量远远多于视锥细胞。另外,注意到节细胞仅一层,且分布较稀。

### 电子显微镜

通过大量观察比较,猫头鹰的光感受细胞只有视杆细胞和视锥细胞二种,其结构可大致分为外段、内段,核和突触末梢四部分。

外段,图 2 和图 3(见图版 I)分别是鹰鸺和鸱鸺光感受细胞纵切面的低倍放大图。其视杆外段呈圆柱状,视锥外段呈圆锥状,显然前者比后者要宽和长。外段部分是高度有序的结构,完全由紧密排列着的双层膜构成,就象很多盘子迭起来一样,一般称为盘膜,包围盘膜的外膜称质膜。图 4(见图版 I)是视杆外段纵切面的高倍放大图,盘膜排列得十分整齐,很少看到

分囊。特别注意到盘膜和质膜是不相连的。据报道,一般仅在靠内、外段的连接处,有少数盘膜和质膜相连。

内段,连接光感受细胞内外段的绒毛结构如图 5(见图版 I)所示,其形状象梗一样,内部有纵向的纤维。此外,如图 6(见图版 I)的箭头所示,在内段的巩膜端有发达的内段突起,包围了外段的底部。

图 7(见图版 II)是鸱鹟视杆内段的巩膜端部分,在靠外段处堆积着紧密排列的线粒体,总称为椭球体。线粒体的形状多种多样,嵴膜非常密。在椭球体的玻璃体端存在着由很多颗粒组成的球形结构,一般称之为抛物体,这种结构在鸱鹟视杆内段里很明显,而在鹰鹟的相应部分,如图 3 所示,只有椭球体,没有这种抛物体结构,这是鹰鹟和鸱鹟视杆细胞的主要区别。在鸱鹟和鹰鹟内段的中部,存在着清晰的呈波浪状的管形结构,其周围有很多小颗粒,很象是粗糙型内质网,在其余区域,如图 8(见图版 II)所示,为大量平滑的囊组成的平滑型内质网所充满,在内质网的囊之间有很多颗粒。此外还有高尔基氏体等。

图 9(见图版 II)是内段靠外界膜的情况,由于 Müller 细胞的扩展,光感受细胞的内段是被隔开的。

图 10(见图版 II)是光感受细胞核和突触末梢的情况。核一般位于外界膜靠玻璃体的那一面,核呈椭圆形,没有什么特殊的结构。值得注意的是在细胞的突触末梢里充满了突触小泡。突触末梢和外丛层的突起形成了很多突触。

视锥细胞的特点是在它内段的巩膜端有油滴存在,如图 3 和图 11(见图版 II)所示,油滴被膜包围,里面存在着无定形物质。另外,可注意到视锥内段里的线粒体特别长。

## 讨 论

和昼行鸽子相比较,猫头鹰眼睛的绝对灵敏度要大 100 倍<sup>[5]</sup>。那么,从猫头鹰的视网膜

看,有哪些结构和灵敏度的提高有关呢?

首先,我们观察到在猫头鹰的光感受细胞中视杆细胞占绝对多数,这也是夜行动物网膜的一般特点。OehmE H<sup>[6]</sup> 和 Katherine V. Fite<sup>[7]</sup> 计算了另外四种夜行猫头鹰的视杆视锥比,视杆细胞也都是占多数。昼行鸟则与此不同,在鸽子、鸡的网膜内,视锥细胞居多数<sup>[8-9]</sup>。众所周知,视杆细胞是主管暗视觉的,而视锥细胞主管昼视觉,二者在结构上有明显的差别。我们观察到视杆的外段呈圆柱形,视锥外段呈圆锥形,前者比后者要长和宽,即体积要大,而二者内部盘膜的密度则是差不多的(前者密度可能还大一些),因此视杆盘膜的总面积明显要大于视锥。已知外段膜结构的功能是吸收光量子进行光化反应,所以视杆外段吸收光量子的机会明显要大于视锥。这正是视杆细胞占优势的网膜灵敏度较高的一个原因。Walls<sup>[10]</sup> 也曾提出,增加外段的体积是增加网膜灵敏度的一种方式。

猫头鹰网膜的第二个特点是总和性较高。从网膜的显微照片上明显看出,它的视杆细胞的数目远远大于节细胞的数目,即多个视杆细胞总和到同一个双极细胞,多个双极细胞又总和到一个节细胞上,这样每个节细胞有较大的感受域,因此提高了视网膜的灵敏度,但视锐度较差。

猫头鹰的视锥只有一种形态,不象昼行鸽子、鸡有单视锥、双视锥等复杂的分类<sup>[8,9]</sup>。目前对猫头鹰网膜内视锥细胞的功能尚不清楚。Katherine V. Fite<sup>[7]</sup> 提出假说,认为视锥可能和高亮度下的分辨能力有关,推测视锥也含有和视紫红质类似的光色素。

有关视细胞内段里的各种细胞器和视觉的关系至今尚不清楚。我们注意到猫头鹰视细胞内段里的线粒体分布情况和哺乳动物猫有明显不同,在前者,形状不同的线粒体集中于内段的巩膜端形成了椭球体,而后的线粒体分散在整个内段。这种结构差别的功能意义还有待进一步研究。

(下转第 38 页)

视觉过程中,最主要的障碍之一是不能显示三维的与时间有关的过程,但应想法使对每一矛盾都可以显示一个尽可能明显的中间结果。

我们还注意到,目前用分离的电子器件构成神经元及神经网络的工作已不多见报道,如研究神经元电子模型的先驱之一——美麻省理工学院工程师哈蒙,在1966年写了一篇“神经模拟”的综述性文章<sup>[14]</sup>之后已转入对人脸特征的识别研究工作<sup>[15]</sup>。目前在数字电子计算机上模拟神经网络功能和视觉系统模型的功能,以及模拟具有自组织功能的神经网络的工作日益增多。

我们知道,对模式识别机的研究已有20多年的历史了。尽管其结构如何多种多样,但它们基本上可以分为两类,即根据加工外部刺激信息的方式不同来区分。一种是将信息顺序加工,这就是说,对被识别的模式点对点的扫描以后,按顺序来加工一组输入的信号。用数字电子计算机进行模式识别就是用这种方法进行。第二种是将信息平行加工。这里没有模式的扫描,而仅仅把模式呈现在一个感受器矩阵上,这些感受器同时地把这个物理模式转换成一个电的模式。这种电信号触发能辨识这个模式的一个特殊的“识别单元”。一些研究者认为动物和人的视觉搜索和语言辨识都利用了平行加工原理。具有平行通道的感觉系统的解剖和组织结构及生理性质支持了这种平行加工的概念。目前,虽然用于平行加工的设备还没有象顺序加工的那样精巧和完善,但发展前途很大,应大力研究和发展。我们在前面谈到,目前用顺序加工的方法在电子计算机上模拟动物视觉

系统的功能,但动物的视觉系统是利用了平行加工的原理,这是一个矛盾,如何解决这一矛盾,这是摆在我们面前有待解决的问题。

有关神经模拟内容非常丰富,由于收集的材料有限,不可能全面介绍,只从一个侧面反映了有关情况,以供参考。

## 参 考 文 献

- [1] L. D. Harmon et al.: IRE Trans. on Information Theory, IT-8(2), 107, Feb. 1962.
- [2] RYSZARD GAWRONSKI: Bionics. The Nervous System as a Control System, p. 67, 87.
- [3] R. J. Macgregor et al: J. theoretical biology, 38(3), 527, 1973.
- [4] Louis L. Sutro: Plan for the simulation of the photoreceptor and bipolar cell layers of a frog's retina, AD: 408790.
- [5] Louis L. Sutro: Cybernetic problems in bionics, p. 811.
- [6] M. B. Herscher et al: IEEE Trans. on Military Electronics 7(2-3), 98, 1963.
- [7] K. Fukushima: Proceeding of the IEEE, 58(12), 1950, 1970.
- [8] R. G. Runge et al: IEEE Trans. BME-15(3), 138, 1968.
- [9] Проблемы бионики, биологические прототипы и синтетические системы издательство «МИР» 1965, p. 149.
- [10] R. E. Eckmiller: Pattern Recognition in Biological and Technical Systems, p. 143.
- [11] K. Fukushima: Kybernetik, 7(4), 153, Sept. 1970.
- [12] K. Fukushima: Biol. Cybernetics, 20(3-4), 121, 1975.
- [13] F. J. Muller et al: Pattern recognition, 8(1), 47, Jan. 1976.
- [14] L. D. Harmon et al: Physiological Reviews, 46(3), 513, July 1966.
- [15] L. D. Harmon: Sci. Amer., 229(5), 70, Nov. 1973.

[本文于1979年1月9日收到]

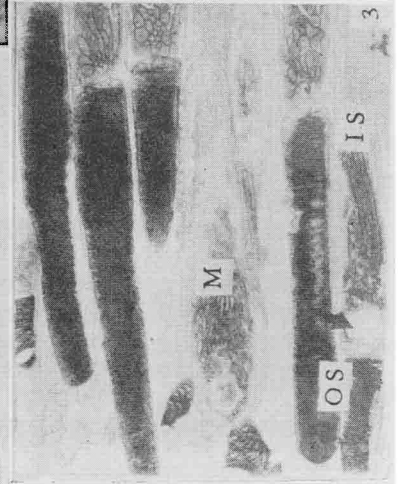
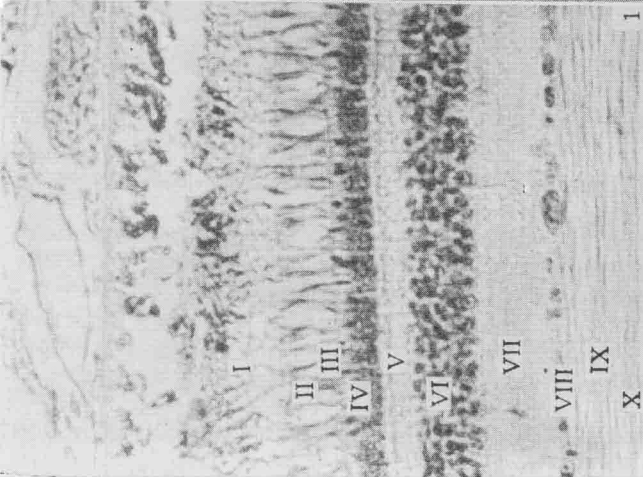
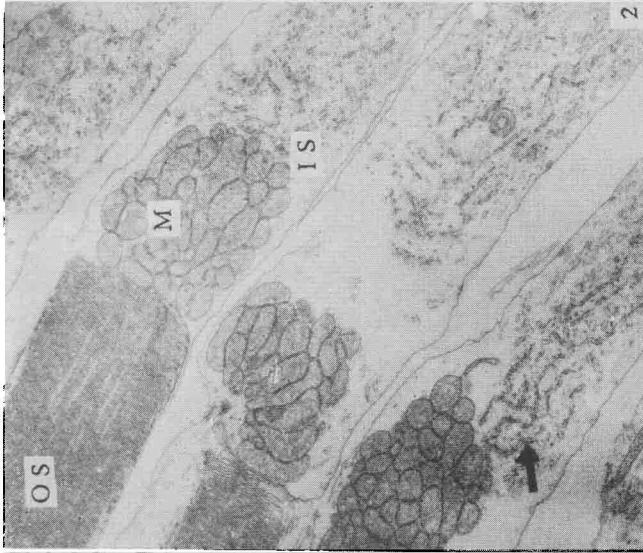
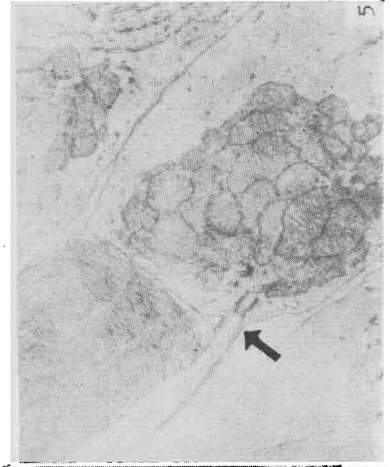
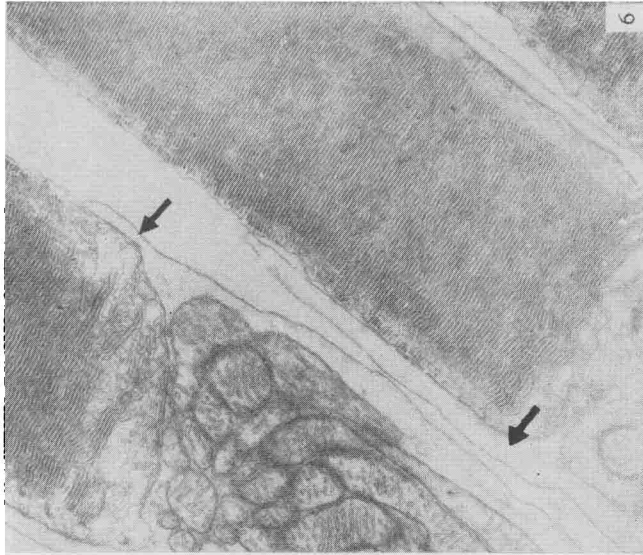
(上接第76页)

## 参 考 文 献

- [1] R. S. Payne: Nat. Hist., 67, 316, 1959.
- [2] R. S. Payne: J. Exp. Biol., 54, 535, 1971.
- [3] M. Konishi: Amer. Sci., 61, 414, 1973.
- [4] ERKERT, H. G.: Z. Vergl. Physiol., 64, 37, 1969.
- [5] D. G. Martin: New Scientist, 77, 1085, 72, 1978.

- [6] Oehme, H.: Zool. Jb. Abt. Anat. u. Ontog 79, 439, 1961.
- [7] Katherine V. Fite: Vision Res., 13, 2, 219, 1973.
- [8] Valerie, B. Morris: J. Comp. Neur., 129, 313, 1967.
- [9] Adolph I. Cohen: Exp. Eye Res., 2, 88, 1963.
- [10] Walls, G. L.: Amer. J. Ophthalm., 17, 892, 1934.
- [11] 串田弘:《超薄切片法》, 1971.

[本文于1978年9月20日收到]



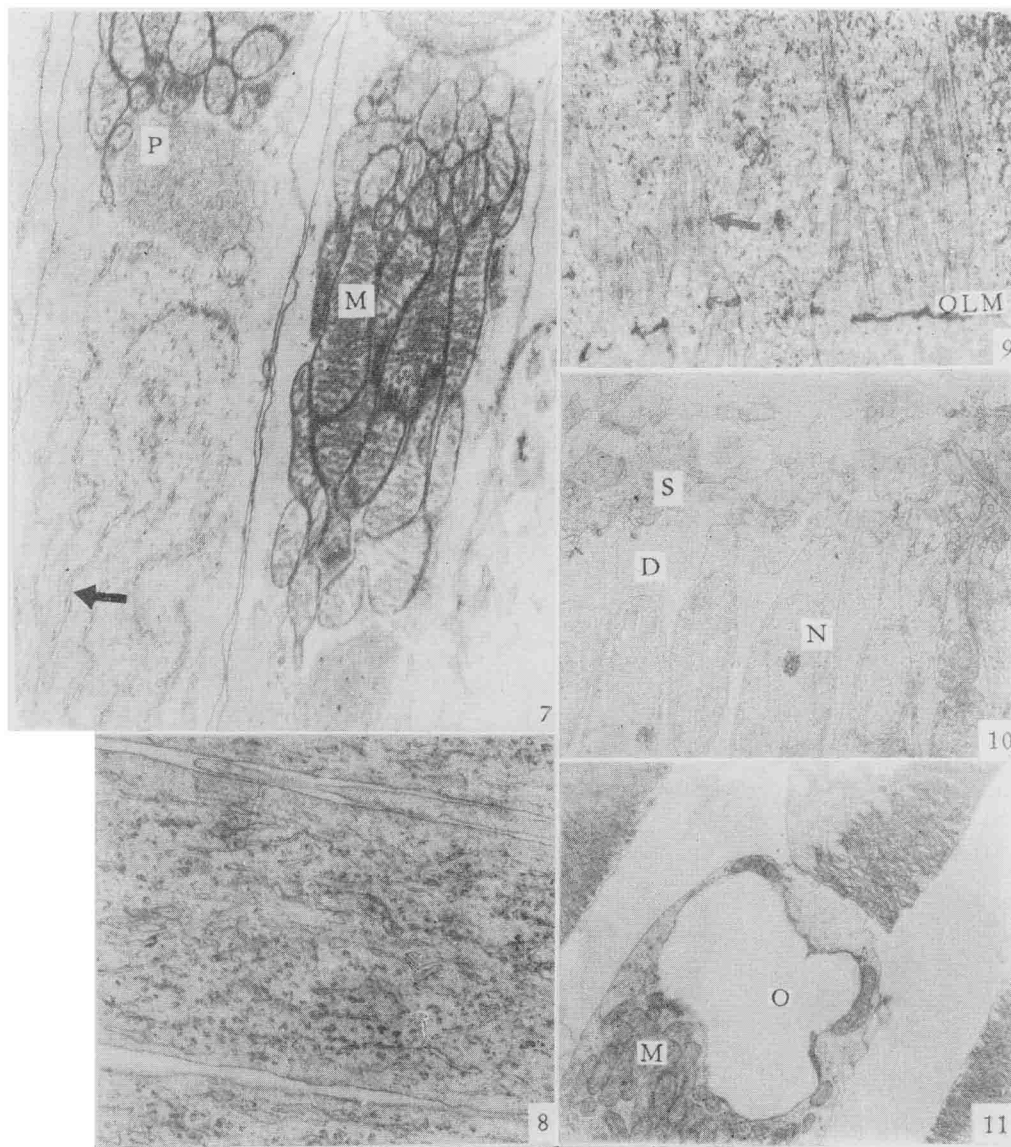


图1 鹌鹑视网膜纵切的显微照片 视网膜分: I——色素上皮层; II——视杆和视锥; III——外界膜; IV——外核层; V——外丛层; VI——内核层; VII——内丛层; VIII——神经节细胞层; IX——视神经纤维层; X——内界膜 ×800

图2 鹌鹑视杆细胞纵切面的电子显微照片 OS——外段; IS——内段; M——线粒体; 黑箭头所示为粗糙型内质网 ×4700

图3 鹌鹑视杆和视锥细胞纵切面的电子显微照片 OS——外段; IS——内段; 黑箭头所示为视锥细胞的油滴 ×1500

图4 鹌鹑视杆外段纵切面的电子显微照片 由箭头指示处可明显看出,盘膜和质膜是不相连的 ×11650

图5 鹌鹑视杆细胞内外段连接绒毛的电子显微照片 箭头所示为连接绒毛,绒毛内有纤维存在。 ×9000

图6 鹌鹑视杆细胞内段突起的电子显微照片 箭头所示为内段突起,包围了外段的底部 ×13500

图7 鹌鹑视杆内段巩膜端的电子显微照片 M——线粒体; P——抛物体; 箭头所示为粗糙型内质网 ×10800

图8 鹌鹑视细胞内段中部的电子显微照片 内段里充满了平滑型内质网和颗粒状物质,以及高尔基氏体 ×15800

图9 鹌鹑视细胞靠外界膜处的电子显微照片 OLM——外界膜; 箭头所示是 Müller 细胞的突起 ×8200

图10 鹌鹑视细胞核和突触末梢的电子显微照片 N——细胞核; D——突触末梢; S——外丛层的突起 ×1800

图11 鹌鹑视锥细胞的电子显微照片 O——油滴; M——线粒体 ×7200