头足类视觉特性的电生理研究

1. 无针鸟贼视网膜电图的特性

郑微云 柴敏娟

(厦门大学)

乌贼是重要的海洋水产资源之一,对其视觉特性的研究在理论上和实践上显然都有一定的意义. 视网膜电图 (ERG) 作为网膜的综合电活动是反映视觉特性的一个良好指标. 乌贼的 ERG 的特性至今缺乏系统的研究. 本文对其 ERG 的波形和遗应特性作了较 详细的描述. 续文将报导对 ERG 的光谱敏感性的分析.

一、方 法 in and the set

117

(---) 材料与麻酔

in anna fair suidhfei

无针乌贼 (Sepiella maindroni de Rochebrune) 从厦门集美海区捕获, 胴长10—15 厘 米经室内水池饲养1—2天后,选生埋状态良好的用2—3‰ 的氨基甲酸乙脂麻 醉,约5 分钟后即进入麻醉状态 (不活动即可). 然后使之侧卧于悬浮在海水槽水面的纱布垫上, 一侧浸入海水,另一侧暴露于空气中. 将软胶管插入乌贼的外套腔, 连续通以含饱和氧的 新鲜海水, 海水经鳃流入水槽后重新循环 (速度 450 毫水/分),随后小心去掉测定 眼的 眼睑. 在这种条件下,动物一般可在4—5小时内保持稳定的反应.

图 1 为光刺激系统简图. S₁, S₂ 均为 30W显微境灯,由稳压电源供电. 经光学系 统 A、B 形成两个平行光束. 再经混光立体 M 和透镜 L 聚焦于眼 E 的瞳孔处,形成马 克 斯 威尔投射 (Maxwellian View). A 为刺激光,由电磁快门 S 控制光刺激时间,S由MF-81 型刺激器 (上海生理研究所)启动. B 作漂白光或背景光. 光束颜色和强度分别用干涉 滤色片 (菌产)和中性滤光片 (国产) N₁, N₂ 调节. 两束光在瞳孔平面的功率密 度,背 景光为 3750 微瓦/平方厘米 (白光),刺激光为 5460 微瓦/平方厘米 (白光). 为叙述和 计算方便,光强 (log I——-刺激光强, log I_B——背景光强),均以衰减的对数单位 (即插

本文1980年3月14日收到.

^{*}本文承中国科学院生理研究所杨雄里指导,并承厦门大学海洋系何大仁、郑美丽审阅,特此致谢.



图1 光刺激器简图

S1, S2 —— 光源: A、B—— 透镜系统: M—— 混光立方体: L—— 透镜: E—— 鱼眼:
C1, C2 —— 滤色片: N1, N2 —— 中性滤光片: S—— 电磁快门: C—— OCP71 光导管(记录光刺激信号用)

入光束中的中性滤光片光密度数)表示.

记录电极为直径 0.2 毫米的绝缘银丝,尖端裸露成球状,直接与角膜接触,参考电极为涂有绝缘漆唯尖国裸露的不锈钢针,插在眼球后.动物体由银片连同海水 接 地. ERG 由前放 (FDZG-81 型,时间常数 1 秒)直接显示于 SBR-1 型示波器上,并由 SB-408 型 示波器照相机拍摄记录.

(一) 一般特性

图 2 是在暗视条件下用不同刺激时程(T)和强度得到的一组 ERG,有如下几个特征。1)在给光后是一个简单的角膜负波,负波后的正相偏转为撤光反应(见 T = 400 毫秒一列),负波最大振幅可达到 8 毫伏,之后渐趋饱和。2)负波综合时间约为 200 毫秒 当T < 200 毫秒时,振幅随 T 而增加,当T > 200 毫秒时, T 的变化并不明显影响振幅。



图 2 无针乌贼在暗视情况下记录的 ERG 刺激时程和强度之间的关系 左边数字表示刺激强度(对数);右边为振幅标尺;下边数字表示刺激时程(毫秒). 在明适应情况下,波形没有明显变化,综合时间也基本不变(图3),但最大振幅显然有所降低.



图3 无针乌贼在明视情况下记录的 ERG 刺激时程和强度之间的关系 左边数字表示刺激强度(对数); 右边为振幅标尺;下边的数字表示刺激时程(毫秒).

(二) 暗适应性

暗适应的进程随漂白光强有很大的差异。当 log I_B = -3.0 时,阈值在暗适应 30 分后 即**已恢复到暗视水**平,阈值变化仅 1.2 对数单位。当 log I_B = 0 时,撤光初期阈值迅速下降,在最初 15 分钟下降到 2.7 对数单位。15 分钟后阈值下降缓慢,在暗适应 3.5 小时 阈 值仍比暗适应前高 0.8 对数单位。阈值变化约为 3.6 对数单位。曲线平滑,无明显的转折

(图 4). 当用 $\log I_{B} = 0$ 和 $\log I_{B}$ = 0 的总和漂白时,用最强的光 刺激 ($\log I = 0$) 也不能记录到 反应,直至30分钟.这时能从对 侧眼记录到 ERG,表明动物状 态并未恶化.

(三) 明适应特性

在明适应过程中, 网膜敏感 性逐渐降低, 但适应光强不同, 进程也不同. 当 $\log I_B = -5.0$ 时, ERG 在 4 分钟后达稳定, 阈值变化约 0.2 对数单位; 而当 $\log I_B = -1.5$ 时,明适应需10分



钟左右才能完成, 阈值变化 0.5 对数单位(图 5)。

为了观察背景光对网膜敏感性的影响,测定了在不同强度背景光下引起振幅为50微 伏的反应的刺激光强,即辨增阈.刺激光波长为523毫微米,背景光为白光.图6表明, 当 $\log I_B \le -5.58$ 时,辨增阉随背景光增强变化不大; $\log I_B$ 从-7.43增至-5.58,辨增 阈 $\log \Delta I$ 的变化仅为 0.25—0.30 对数单位.但当 $\log I_B > -5.58$ 时, $\log \Delta I = \log I_B$ 的关 系符合韦伯法则,即 $d(\log \Delta I) = ad(\log I_B)$.常数 a 对于 523 毫微米和 623 毫 微米 均 为

3卷



图6 无针乌贼辨增阈曲线 横坐标为背景光(白光);纵坐标为辨增阈曲线•── 523毫微米,●──623毫微米,均系6只无针乌贼平均值. 0.6, 两曲线并无交叉的趋势。

三、讨 论

无针乌贼 ERG 是一个简单的 角膜负波,其波形与章 鱼 十 分 相 似⁽¹⁻⁴⁾,这与脊椎动物有着 明 显 的区别,显然与头足类网膜结构的 排列同脊椎动物的网膜恰好倒转有 关^(s).

我们关于暗适应进程的结果与 Daw (1974)⁽⁰⁾ 在枪乌贼所得到的 结果相似。他们的组织 学研究表 明,强背景光照射使网 膜 色 素 颗 粒向感受细胞顶端迁移,历经几小 时仍有部分未返回原处。这些色素 起着屏蔽光的作用,显然是强光漂 白后阈值长时间不能恢复的重要原 因。当然在更强光明适应后甚至有 相当一段时间不能记录到反应,也 可能是由于感受细胞已受到强光的 损伤。

在明适应过程中,不管适应光 的强弱,敏感度的变化只有一种类 型,即,随明适应时间,敏感度逐 渐下降,这相当于杨雄里等

(1978)⁽⁷⁾结果中的 D型变化.这一结果为明适应过程中敏感度变化的讨论提供了一些资料.Dodt 和 Jessen (1961)⁽⁸⁾曾报导,当明适应光较强时,蛙网膜敏感度(以 b 波 为 指标) 在明适应过程中逐渐升高,他们把这种变化大部分归于色素漂移,即光机械效应的结果.杨雄里等(1977.1978)^(7,9)在海水鱼、鲫鱼(Carassius auratus)等观察到类似现象(R型变化),他们的分析表明 R型变化是锥细胞的适应特性基本上不依赖于色素漂移.当适应光强时,乌贼虽有明显的色素漂移,但仍是 D型变化,这就从侧面说明色素的漂移并不能决定网膜敏感度的变化.

ERG 波形在明、暗适应时并无明显 的变化,不同波长的辨增阈曲线 无交叉的趋势, 均提示乌贼的网膜可能只有单一的感受系统.这已在对乌贼 ERG 光谱的敏 感性的研究中 得到了进一步的证实.

参考文献

(1) Boycott, B,B. et al., Exp. Neurology, 12 (1965), 247-256.

(2) Hamasaki, D.I., Vision Res, 8 (1968), 247-258.

ç,

(3) Hasasaki, D.I., Vision Res., 8 (1968), 1013–1021.

(4) Бызов, А. А., Орлов, О.Ю. И Утина, И. А., Исследование по адаптации на

, глазе Гозованогих моллюсков, 7 (1962), 3, 322—327.

〔5〕 蔡治然、马万禄,视觉的分子生理学基础,1979,27-31,130-132.

(6) Daw, N.W. and Pearlman, A.L., J. Gen. Physiol., 63 (1974), 1, 22-36.

(1) 杨雄里等, 生物化学与生物物理学报, 10(1978), 1, 15-26.

(8) Dobt, E. and Jessen, K.H., Vision, Res., 1 (1961), 228.

(9) 杨雄里等, 生物化学与生物物理学报, 9(1977), 1, 25-36.

ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDIES ON VISION OF CEPHALOPOD

CENERAL PRORERTIES OF CUTTLEFISH ELECTRORETINOGRAM

Zheng Weiyun and Chai Minjuan

(Xiamen University, Xiamen)

ABSTRACT

The electroretinogram (ERG) of the intact eyes of the cuttle-fish (Sepiella maindrom de Rochebrune) is a simple cornea's negative wave, followed by a positlye off-response.

After weaker light adaptation, the threshold returns to the darkadapted level at 30 minutes in darkness. After high light adaptation, there is a rapid droping the threshold for the first 15 minutes in darkness, followed by a slower decrease, and the threshold has not returned to the original level even after 3hr or more.

During the course of light adaptation the amplitude of ERG gradually decreasesand reaches a stable value after 12 minutes. Incremental threshold curves of cuttlefish determined by light stimuli of different wavelengths do not show an intersecting tendency, suggesting that there is probably only one kind of receptor system in the retina of cuttlefish.