

黄鳍鲷和普通鲮鱼幼鱼视网膜运动 反应初步研究*

徐永滢** 何大仁
(厦门大学)

摘要 本文研究环境光强与黄鳍鲷 (*Sparus latus*) 和普通鲮鱼 (*Mugil cephalus*) 两种幼鱼视网膜运动反应的关系, 结果表明: 当光强分别低于 10^{-3} lx 和 10^{-2} lx 时, 对黄鳍鲷和普通鲮鱼幼鱼视网膜运动反应无明显影响; 当光强分别高于 10^{-3} lx 和 10^{-2} lx 时, 光强越高, 两种幼鱼视网膜从暗适应状态过渡到明适应状态的时程越短。黄鳍鲷幼鱼从暗视向明视过渡的照度界限为 10^{-3} — 10^{-1} lx; 普通鲮鱼幼鱼的相应过渡照度界限为 10^{-2} — 10^0 lx。

部分鱼类视网膜中的视锥、视杆和色素上皮褐色素会随环境光强变化而发生相对位置改变, 这一现象称为鱼类视网膜运动反应。研究不同种类鱼的视网膜运动反应特点, 有助于阐明其视觉特性。国外学者在这一研究领域虽已做了大量工作^[1], 但尚未见有关黄鳍鲷和普通鲮鱼幼鱼视网膜运动反应特点的报道。国内在这方面研究尚少, 仅简略描述过鲮鱼成鱼的视网膜运动反应现象^[2]。本文以近海、河口经济鱼类黄鳍鲷和普通鲮鱼幼鱼为研究对象, 报道了这两种幼鱼视网膜运动反应的某些特点。

一、材料和方法

实验用材料为体长 21—34mm 的黄鳍鲷和 20—28mm 的普通鲮鱼, 于 1984 年 2—3 月捕捞于厦门海区, 暂养于实验室内水槽中。动物经二三天适应了室内实验环境后, 每种挑选 35 尾无损伤、状态良好的幼鱼, 置暗室内水体中暗适应 150min, 然后随机把每种幼鱼分为七组, 每一组 5 尾。除各留一组作对照外, 其余各组分别置图 1 实验装置中明适应¹⁾。图 1 中, 光源 b 为 300W 钨卤素灯, 经稳压后发出 3500°K 白光, 经平面反射镜 g 反射后, 透过毛玻璃 f 从玻璃缸 (e) 下方经过水体向上方照射, 再经上方平面镜 (c) 反射后, 在实验水体中形成均匀散射光场。光场强度由中性滤光片 a 调节。采用日本制造的 ANA-D 5 型照度计测定水中向上照度。除对照组外, 实验光照梯度分别为 10^{-2} , 10^{-1} , 10^0 , 10^1 , 10^2 lx, 明适应时间为 30min。实验水体自始至终用充气机充气, 使动物一直保持良好生理状态。经处理后的各组幼鱼连同对照组一起, 用锋利小刀将头部切下, 立即浸没于事先配制好的 Holland-Bouin 氏固定液中固定 24h。操作分别在各组照度下进行。然后样品用石蜡包埋, 作连续切片, 每片厚 $8\mu\text{m}$ 。切片方向从视网膜前上方到后下方, 即

* 本文为中国科学院科学基金项目。

** 现在汕头经济特区科委工作。

收稿日期: 1986 年 11 月 26 日。

1) 本实验装置由参考文献 [1] 所报道的实验装置改装而成。

与经过视网膜中心点的水平线相交成大约 45° 角的方向横切视网膜。H·E. 染色, 光学显微镜下观察和测量。

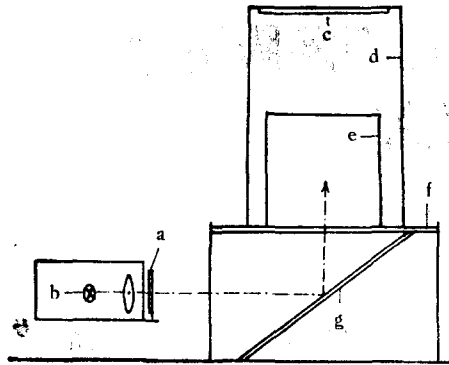


图 1 试验装置

Fig. 1 Sketch map of appurtenances in retinomotor responses experiment

a. 中性滤光片; b. 光源; c. 反射镜; d. 遮光罩; e. 玻璃缸; f. 毛玻璃; g. 平面反射镜。

由于视杆很小, 光镜下难以分清其整层厚度, 而只能见到少数视杆外段, 故实验中仅对视杆是否参与视网膜运动反应作定性判断。视锥层和褐色素层厚度在光镜下用测微尺测定, 并根据测得的数据计算出相应视网膜指数。以视锥层、褐色素层厚度及视网膜指数三种数据作为判断视网膜运动反应程度的指标。各实验条件下, 视锥层、褐色素层厚度呈现较大差别; 即使同一切片中, 视网膜四周部分与中央部分的视锥层、褐色素层厚度也很不一致。为便于较精确进行比较, 实验中采用下述测量方法: 每一实验照度下挑选 5 尾鱼, 每尾鱼选取两个视网膜, 再从每个视网膜上挑出一层次清楚的切片; 每一切片上测量 5 个点, 即每种鱼在一种照度下测定 50 个点。从每个点上测量出视

网膜, 再从每个视网膜上挑出一层次清楚的切片; 每一切片上测量 5 个点, 即每种鱼在一种照度下测定 50 个点。从每个点上测量出视

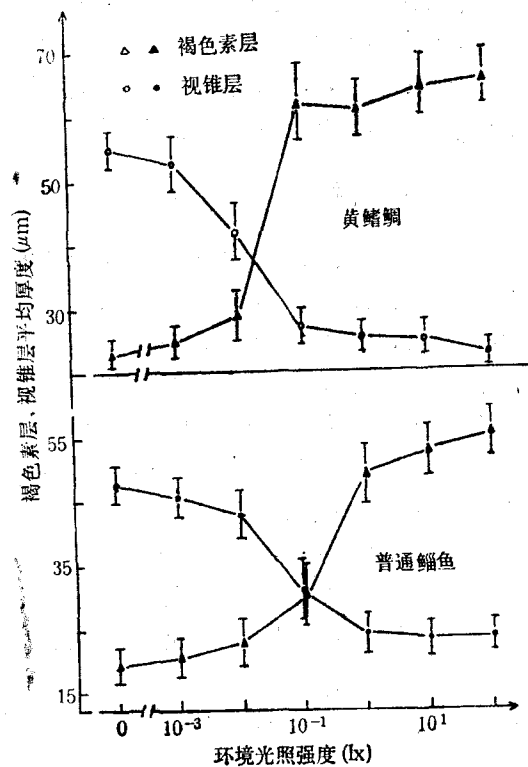


图 2 褐色素层、视锥层平均厚度与环境光强的关系

Fig. 2 The relationship of average thickness of epithelial pigment and cone layers to environmental light intensity

锥层厚度、褐色素层厚度并计算出视网膜指数。各点从切片的视网膜层边缘到中央等距离分布。视锥层厚度,以测定点处外界膜至最长视锥外段末端为准;褐色素层厚度,以测定点处色素上皮层外缘至色素上皮细胞突起中褐色素所到达的最内侧位置为准;视网膜指数按 Ali 提出的公式求出^[3]:

$$\text{视网膜指数} = \frac{P}{P + C}$$

式中, P 表示褐色素层平均厚度; C 表示视锥层平均厚度。

全部数据进行统计处理。从计算出的每种幼鱼在各实验条件下的三种指标分别对实验光强作图,结果如图 2 和图 3 所示。

二、结 果

1. 环境光强与黄鳍鲷幼鱼视网膜运动反应的关系

实验结果表明,在完全暗适应条件下(对照组),褐色素集中于色素上皮细胞体及细胞突起近端。褐色素层密度高,平均厚度为 $23.1 \mu\text{m}$;视锥伸长,外段靠近或进入褐色素层,平均厚度达 $55.3 \mu\text{m}$;视网膜指数为 0.30。当明适应光强为 10^{-3}lx 时,褐色素层、视锥层平均厚度分别为 $25.0 \mu\text{m}$ 和 $53.0 \mu\text{m}$;视网膜指数为 0.32。与对照组比较,三种指标均无明显改变。当明适应光强从 10^{-3}lx 提高到 10^{-1}lx ,短棒状的褐色素颗粒迅速扩散到细胞突起中,褐色素层增厚,达 $63.2 \mu\text{m}$;视锥颈段收缩,椭圆体靠近外界膜,视锥层平均厚度明显减小,至 $27.3 \mu\text{m}$;视网膜指数增大,至 0.70。显然,在 10^{-3} — 10^{-1}lx 照度区间内,三种指标随光强提高而发生显著变化。当光强进一步提高到 10^1lx ,测得褐色素层平均厚度为 $66.8 \mu\text{m}$;视锥层平均厚度为 $23.1 \mu\text{m}$;视网膜指数达 0.74。与 10^{-1}lx 条件下相应数据比较,三种指标均无明显差异。图 2a 曲线中,光强 0 (暗适应条件下)到 10^{-3}lx 一段曲线较平坦,表明低于 10^{-3}lx 的光强刺激对视网膜运动反应的影响不明显;曲线在 10^{-3} — 10^{-1}lx 一段斜率迅速增大,表明在这一照度区间内,光强的提高使褐色素层和视锥层厚度均发生显著变化,即光强对视网膜运动反应的影响迅速增强。在 10^{-1} — 10^1lx 之间曲线又趋平坦,表明更强的光刺激对视锥层和褐色素层厚度的影响同 10^{-1}lx 的情况比较,差别不大。在 10^{-1}lx 条件下,褐色素层厚度已接近最大值,视锥层厚度接近最小值。实验中观察到:在 10^{-1}lx 光强条件下,视网膜完成从暗适应状态向完全明适应状态过渡的时程为 30min;暗适应状态下的视网膜在低于 10^{-1}lx 光强下明适应,30 min 还达不到完全明适应状态;低于 10^{-3}lx 的光强刺激甚至超过 1.5h 也无法使暗适应视网膜达到完全明适应状态。暗适应视网膜在比 10^{-1}lx 更强的光刺激下明适应,虽然褐色素层、视锥层平均厚度及视网膜指数同 10^{-1}lx 条件下的三种指标均接近,但光强越强,视网膜完成从暗适应状态向明适应状态过渡的时间越短。比较褐色素层和视锥层平均厚度变化曲线,发现两条曲线变化趋势并不一致。曲线在 10^{-3} — 10^{-1}lx 一段,褐色素层平均厚度数值增长不大,曲线较平坦;而在 10^{-1} — 10^1lx 一段的数值迅速递增,曲线斜率增大。

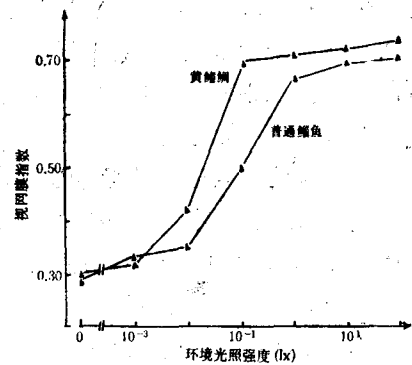


图 3 视网膜指数与环境光照强度的关系

Fig. 3 The relationship between retinal index and environmental light intensity

视锥层平均厚度数值变化趋势在曲线的 10^{-3} — $10^{-1}lx$ 和 10^{-2} — $10^{-1}lx$ 两段十分相似,即环境光强增大一个 lx 数量级,视锥层平均厚度减小差不多也达一倍。视网膜指数变化曲线在 10^{-2} — $10^{-1}lx$ 一段斜率迅速增大,与褐色素层厚度变化曲线十分相似。采用视网膜指数可较准确地反映视锥层和褐色素层厚度变化的相互关系,避免单一指标测量时可能出现的误差。从视网膜指数的变化特征可看出,褐色素层厚度变化是决定视网膜运动反应程度的一个主要因素。

2. 环境光强与普通鳊鱼幼鱼视网膜运动反应的关系 在暗适应条件下(即对照组),视网膜褐色素层、视锥层平均厚度分别为 $21.3\mu m$ 和 $43.0\mu m$;视网膜指数为 0.29。当明适应光强为 $10^{-1}lx$ 时,褐色素层、视锥层平均厚度和视网膜指数相应改变为 $23.1\mu m$, $47.5\mu m$ 和 0.35,与暗适应条件下三种指标比较无显著变化。当明适应光强从 $10^{-1}lx$ 提高达 10^0lx ,这种条件下,三种指标均发生显著改变:褐色素层迅速增厚至 $49.3\mu m$;视锥层平均厚度明显减小至 $24.0\mu m$;视网膜指数增大至 0.67。当明适应光强为 10^1lx 时,褐色素层、视锥层平均厚度和视网膜指数分别为 $55.1\mu m$, $23.8\mu m$ 和 0.70,与 10^0lx 条件下的三种指标较接近。可见,在 10^0lx 条件下,褐色素层的厚度已接近最大值;视锥层厚度已接近最小值。图 2 普通鳊鱼的曲线显示,在光强 0 到 $10^{-1}lx$ 之间曲线平坦,表明低于 $10^{-1}lx$ 的光强对暗适应状态的视网膜影响不大。在此低强度的光刺激下,要使视网膜从暗适应状态过渡到明适应状态的可能性是很小的。在 10^{-2} — 10^0lx 间,曲线斜率迅速增大,表明在这个照度区间内,随着光强的提高,光刺激明显使视网膜状态发生改变。在 10^0lx 照度条件下,视网膜从暗适应状态过渡到完全明适应状态需 30min;明适应光强大于 $10^{-1}lx$ 而小于 10^0lx 时,视网膜要完成这种过渡所需时间长于 30min。曲线在 10^0 — 10^1lx 一段又趋平坦,表明高于 10^0lx 的光刺激对三种指标的影响与 10^0lx 相接近。不同的是,明适应光强在 10^0lx 以上时,视网膜在短于 30min 时间内,就可完成从暗适应状态向明适应状态的过渡。比较褐色素层和视锥层平均厚度变化曲线容易发现,在 10^0lx 以下,随着光强的提高,前者增厚与后者减薄的进程几乎是同步的;在 $10^{-1}lx$ 这一点上,两层平均厚度几乎相等,视网膜指数为 0.50。上述特点显然与黄鳍鲷幼鱼不同。

3. 两种幼鱼视网膜运动反应特点比较 对两种幼鱼视网膜运动反应特点的比较和分析结果表明,两者间既有相似之处,也有各自的特点。

相似的特点是:(1) 试验中观察到,两种幼鱼视网膜都存在大量视锥、视杆和发达的屏蔽色素——褐色素。虽然它们的视杆都太小、着色差,光镜下无法定量测定其整层厚度,但从部分着色的视杆外段仍可判明其参与视网膜运动反应。电镜下的观察更进一步证实上述结果¹⁾。因此,两种幼鱼的视锥、视杆和褐色素均参与视网膜运动反应。(2) 光强太弱,暗适应视网膜均无法过渡到明适应状态。两种幼鱼视网膜对光的反应都存在一敏感照度区间,在此区间内,随着光强提高,视锥层厚度开始迅速减小,褐色素层厚度开始迅速增大。(3) 当明适应光强达到一定水平以上,光强越高,视网膜由暗适应状态过渡到完全明适应状态的时程越短。

两种幼鱼视网膜运动反应特点的主要差异有下述三方面:(1) 黄鳍鲷幼鱼视网膜由

1) 徐永淦,1985。黄鳍鲷及其它四种海水鱼视网膜组织生理学研究。(待刊)

暗适应状态向明适应状态过渡的照度界限较普通鲮鱼幼鱼低一个 lx 数量级,前者为 10^{-3} — 10^{-4} lx;后者为 10^{-2} — 10^0 lx。前者在 10^{-3} lx 以下视网膜运动反应不明显而后者只有在光强达到 10^{-1} lx 时视网膜才开始出现明显运动反应。(2)在上述照度区间内,黄鳍鲷幼鱼视锥层厚度的减小与褐色素厚度的增大呈非同步变化;而普通鲮鱼幼鱼的相应变化几乎是同步的。(3)在 10^{-4} lx 照度下,黄鳍鲷幼鱼完成从暗视向明视的过渡需 30min;在相同时间内,普通鲮鱼幼鱼需在 10^0 lx 照度下,才能完成这种视觉过渡。

三、讨 论

环境光强与鱼类视网膜状态有密切关系。对同种鱼,不同光强下的视网膜状态差别较大;种类不同的鱼,在相同光强下,其视网膜状态也并不相同。每种鱼各有一临界照度界限,当环境光强低于这一界限时,即使长时间的光刺激也无法使其视网膜由暗适应状态过渡到明适应状态。这一照度界限在黄鳍鲷幼鱼为 10^{-3} lx,在普通鲮鱼幼鱼为 10^{-1} lx。高于这一照度界限,光强提高对视网膜状态的影响迅速增长:光强越高,视网膜从暗适应状态过渡到明适应状态的时间越短。本试验中所得结果,与国外学者在其他种鱼的研究结果相一致^[5,8]。强光下,褐色素从色素上皮细胞体中扩散到细胞突起中,表现为褐色素层增厚,这对视细胞外段有重要保护作用。已证实,屏蔽色素能明显减弱强光对视细胞外段的影响^[9,10,12]。两种幼鱼视网膜中均具有发达的褐色素,均能产生明显的视网膜运动反应,表明其能够以改变褐色素层厚度来调节视细胞外段的刺激光量,使视细胞始终处在良好功能状态中。视网膜的这种生理特点,是与两种幼鱼能够经常活动于光线较强、光强变化较大的中、上水层的习性相适应的。

测定鱼类视觉过渡的照度界限,除了本试验所采用的组织生理学方法外,也可采用鱼类行为学范畴的视觉运动反应方法。用视觉运动反应方法测得同批黄鳍鲷幼鱼从视杆视觉向视锥视觉过渡的照度界限为 10^{-2} — 10^{-4} lx^[1],与本试验结果比较,照度低限高一个 lx 数量级,而照度高限同为 10^{-1} lx。这一差异可以下述理由加以解释。本试验中,虽观察到在 10^{-3} — 10^{-2} lx 照度区间内,光强越高,视锥越靠近外界膜,但多数仍处在中间状态,未达到完全明适应状态所应达到的位置。这种情况下,相邻视锥外段参差不齐,每两个外段间的间隔比完全明适应时的更大。这时,处于从视杆视觉向视锥视觉过渡的初步阶段,视杆在视觉中起主导作用。视锥虽参与视觉,但只有部分视锥的功能得到发挥,因而鱼的视敏度较低,在视觉运动反应试验中缺乏分辨运动物体(如黑白条纹)的能力,或只能分辨较粗的条纹。因此,测不出视锥参与视觉,或测定结果不稳定。当环境照度提高到 10^{-2} — 10^{-1} lx 时,大部分视锥内段向外界膜一侧靠近;当光强提高到 10^{-1} lx,可见几乎所有的视锥整齐排列于外界膜外侧,相邻视锥的外段十分接近。这时,几乎全部视锥参与视觉;视杆由于被褐色素屏蔽而不参与视觉。视网膜已处于完全明适应状态,视锥的功能得到充分发挥。因此,在视觉运动反应试验中,鱼辨别运动物体的能力迅速提高,并在 10^{-1} lx 时,能够分清的条纹数目增至最大值。 10^{-2} — 10^{-1} lx 这一照度区间,是这种小鱼视网膜由以视杆视觉为主过渡到以视锥视觉为主的照度界限。

对普通鲮鱼幼鱼的研究也得到相似结果:试验中测得这种幼鱼从视杆视觉向视锥视觉过渡的照度界限为 10^{-2} — 10^0 lx;而用视觉运动反应方法测得的相应结果为 10^{-1} — 10^0

$x^{[1]}$ 。两种测定结果的差异与黄鳍鲷幼鱼的情况十分相似,因而其差异原因也可以用同样的道理加以解释。

黄鳍鲷和普通鲮鱼幼鱼视网膜分别在 $10^{-3}lx$ 和 $10^{-2}lx$ 光强条件下呈现对光的直接反应,表明两种幼鱼视网膜的敏感性较高,且前者比后者的适宜环境照度更低些,更能生活于较弱光照条件下。这种视网膜运动反应特点的差异可能是生态适应的结果^[11]。

黄鳍鲷幼鱼视网膜中褐色素层和视锥层平均厚度随光强而变化的进程不同步,这提示控制褐色素颗粒和视锥位移的机制可能不同。已证实视网膜运动反应既有对侧神经控制,又有体液控制。部分鱼的视网膜在没有神经控制情况下仍能对光刺激产生直接反应^[4,6],这提示视网膜本身能部分控制视锥和褐色素颗粒的位移。以电子显微镜对该种幼鱼视网膜亚细胞结构的研究证实,色素上皮细胞中,与褐色素颗粒相联系的仅有微丝这种细胞器,而视锥内段存在微管、微丝两种细胞器¹⁾。这种亚细胞结构的差异,与两者对光刺激反应不同有何关系,尚待深入的研究。

参 考 文 献

- [1] 何大仁、周仕杰等, 1985。几种幼鱼视觉运动反应研究。水生生物学报 9:355—373。
- [2] 徐永淦、何大仁等。1986。普通鲮鱼视网膜组织学研究。鱼类学论文集 5:17—26。
- [3] Ali, M. A., 1959. The ocular structure, retinomotor and photobehavioural responses of juvenile Pacific salmon. *Can. J. Zool.* 37: 965—996.
- [4] Ali, M. A., 1962. Retinal responses in enucleated eyes of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Rev. Can. Biol.* 21: 7—15.
- [5] Ali, M. A., 1962. Influence of light intensity on retinal adaptation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) yearling. *Can. J. zool.* 40: 561—570.
- [6] Ali, M. A., 1964. Retinomotor responses in the enucleated eyes of the brown bullhead (*Ictalurus nebulosus*) and the goldfish (*Carrasius auratus*). *Rev. Can. Biol.* 23: 55—56.
- [7] Ali, M. A., 1975. Retinomotor responses. In: *Vision in Fishes. New Approaches in Research*, ed. by M. A. Ali. Plenum Press, New York, pp. 313—355.
- [8] Ali, M. A., W. R. Stevenson and J. S. Press, 1961. Histophysiology Studies on the juvenile Atlantic salmon (*Salmon salar*) retina. I. Rates of light- and dark-adaptation. *Can. J. zool.* 39: 123—128.
- [9] Back, D. I., K. O. Donner and T. Reuter, 1965. The screening effect of the pigment epithelium on the retinal rods in the frog. *Vision Res.* 5: 101—111.
- [10] Hogund, G., H. Langer, G. Strawe & B. Thorell, 1970. Spectral absorption by screening pigment granules in the compound eyes of a moth and a wasp. *A. Vergl. Physiol.* 67: 238—242.
- [11] Kobayashi, H., 1957. Notes on retinomotor phenomena in some fishes under the various light conditions. *J. Shimonoseki Coll. Fish.* 7: 169—177.
- [12] Kobayashi, H. & M. A. Ali, 1971. Electroretinographic determination of spectral sensitivity in albino and pigment brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell). *Can. J. Physiol. Pharma. Col.* 49: 1030—1037.

1) 同 p. 112 页脚注。

PRELIMINARY STUDY ON THE RETINOMOTOR RESPONSES OF JUVENILE *SPARUS LATUS* AND *MUGIL CEPHALUS*

Xu Yonggan and He Daren

(Xiamen University)

ABSTRACT

The present paper deals with the relationship between environmental light intensity and the retinomotor responses of juvenile *Sparus latus* and *Mugil cephalus*. The main results obtained are as follows:

Cones, rods and the epithelial pigment of two types of juvenile fish participate in the retinomotor responses. Thickness of the cone layer and the epithelial pigment layer vary with light intensity. Within certain illumination range, thickness of the cone layer decreases and the epithelial pigment layer increases with rise of light intensity.

Under environmental light conditions below 10^{-3} lx, and 10^{-2} lx, no remarkable effects of light stimulus on retinal responses was observed in juvenile *Sparus latus* and *Mugil cephalus*. As light intensity rise to above 10^{-3} lx in former and 10^{-2} lx in latter, effects of light stimulus increase remarkably. The higher the light intensity, the shorter the time interval in which a retina transited from dark- to light-adaptation. At the point of 10^{-3} lx in *Sparus latus* as well as 10^{-2} lx in *Mugil cephalus*, it needs 30 min for a retina to complete the transition.

The illumination shifts from dark- to light-vision for juvenile *Sparus latus* are 10^{-2} — 10^{-3} lx, and 10^{-2} — 10^0 lx for juvenile *Mugil cephalus*.