

长毛对虾复眼感受系统的光谱特性*

柴 敏 娟 林 淑 君
(厦 门 大 学)

提要 本实验用长毛对虾 (*Penaeus penicillatus*) 于 1984 年 3—5 月捕自厦门附近海域。以 Ag-AgCl 电极记录非麻醉状态下复眼的视网膜电图 (ERG), 着重从 ERG 波形、光谱特性方面, 研究长毛对虾复眼感受系统。结果表明: (1) 长毛对虾复眼明视 ERG 波形具波长特异性, 在白光和颜色光 (478, 625 nm) 适应下, 蓝色 (461, 490 nm) 刺激光所引起的 ERG 波形均与红色 (616, 642 nm) 刺激光所引起的波形有明显不同。(2) 暗视光谱敏感曲线 (S_1 曲线) 峰值位于 520—540 nm 之间, 明视 S_1 曲线的峰值较暗视 S_1 曲线峰值向短波段偏移约 50 nm。蓝色光 (478 nm) 适应的 S_1 曲线峰值位于 570 nm 附近, 红色光 (625 nm) 适应的 S_1 曲线峰值位于 480 nm 附近。此外, 在蓝 (480 nm) 或红 (642 nm) 背景光下, 随着背景光的增强, 复眼对单色光敏感性的变化率有所不同。上述结果说明, 长毛对虾复眼具有峰值分别约为 480 和 570 nm 的两感受系统。

对甲壳类复眼的光谱敏感性已有不少研究^[8,10,12,13], 其结果表明, 淡水种类一般有两种以上感受系统, 海水种类如龙虾 (*Panulirus*)、真蟹 (*Carcinus*) 等只有单一感受系统, 但这些海水动物均属底栖爬行种类, 而对于具游泳能力的动物如对虾等复眼的研究甚少。近年已有工作指出, 长毛对虾复眼只有单一感受系统^[1], 但我们的研究却发现, 可能含有一种以上的感受系统^[4]。本文着重从长毛对虾复眼感受系统的光谱特性, 来进一步探讨这个问题。

一、材料与方 法

1. 材 料

长毛对虾 (*Penaeus penicillatus*) 于 1984 年 3—5 月捕自厦门附近海域, 体长为 15—20 cm, 体重为 20—40 g, 性别不限。在自然光照下, 饲养在具新鲜海水的室内水池中。

2. 方 法

动物不麻醉, 用纱布捆绑固定在有机玻璃架上, 实验侧眼窝填满棉花, 使眼柄不能自由转动。除待测眼暴露于水面外, 身体的其余部分均浸在通以氧气的海水实验水槽内, 使动物能自然呼吸。将 Ag-AgCl 参考电极置于眼窝的棉花上, 记录电极 (插在毛细管内, 浸透生理溶液的 Ag-AgCl 棉芯电极) 置于复眼角膜侧表面, 虾体经 Ag-AgCl 片接地。动物均经 90 min 的暗适应后开始实验, 此时视网膜敏感度已达最大值。明视实验在给

* 本文系中国科学院科学基金资助课题, 批准文号(83)地准字 914。
收稿日期: 1986 年 7 月 30 日。

光 15 min 后开始,以保证敏感度达到新的稳定水平。

3. 仪器

(1) 光刺激系统 光刺激系统设置见文献[3]。光源为 150 W 钨卤素灯,色温 3 000° K。光强和光色分别由中性滤光片和干涉滤色片(半通透带宽 10 nm)调节。光刺激时程(由电磁快门控制)为 200 ms,刺激间隔为 20 s。未衰减的刺激光(白光)在角膜上的功率密度为 5 460 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$,背景光(白光)为 3 750 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ 。

(2) 记录系统 ERG 经前置放大器(时间常数为 1 s,高频截止频率为 100 Hz)放大后显示在示波器上,用示波照相机同步拍摄记录。

二、结 果

1. 波形

长毛对虾复眼的视网膜电图(ERG)波形为一角膜负波(见图 1)。在白光明适应条件下,波形呈现波长特异性。由图 1 可见,蓝光(461, 490 nm)引起的反应较简单,波形较平滑;而红光(616, 642 nm)引起的 ERG 上升相有明显的切迹(图 1 箭头所指)。

在颜色背景光下(478, 625 nm),复眼对蓝色和红色测试光的反应仍有较明显的区别(见图 2)。由图 2 所示,在红背景光下,短波侧的反应略呈圆弧形,长波侧则呈方形,同样呈现了波形特异性,提示可能存在一种以上的感受系统。

2. 光谱敏感特性

在可见光谱范围内,长毛对虾的暗视光谱敏感曲线为一平滑的曲线(图 3)。峰值在 520—540 nm 之间,曲线的短波侧敏感度下降缓慢,与峰值相比,在 400 nm 处相差 0.67 对数单位;长波侧敏感度下降得很快,在 690 nm 处此峰值下降了 2.3 对数单位。在白光明适应条件下,敏感度减小约 2.9 对数单位(图 3)。若将明视 S_1 曲线平行位移(图 3 虚线),可明显看到两条曲线不重合,明视 S_1 曲线的峰值较暗视 S_1 曲线峰值左移约 50 nm。峰值的位移进一步说明了两种感受系统的存在。

为了解不同感受系统的光谱敏感性,我们采用了选择性颜色光适应的方法^[9],实验结果见图 4。用蓝光适应时,短波段敏感度明显下降,长波段敏感度相对增高,峰值移到 570 nm 附近。红光明适应时,长波段敏感度下降, S_1 曲线峰值偏向短波段(480 nm 附近)。可见,长毛对虾复眼存在两种光敏性不同的感受系统,它们的峰值分别位于 480 nm 和 570 nm 附近。这与 Goldsmith 等对小长臂虾属(*Palamonetes*)的研究结果接近^[9]。

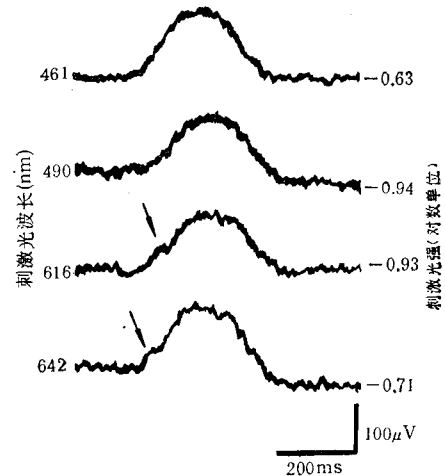


图 1 白色背景光下($\log I = -2.65$)四种单色光刺激的 ERG 波形比较
Fig. 1 Comparison of ERG shapes of 4 monochromatic flashes under white background ($\log I = -2.65$)
波形向上为负,闪光时程为 200 ms。蓝光波长为 461 nm, 490 nm; 红光波长为 616 nm, 642 nm; 图 2 同。

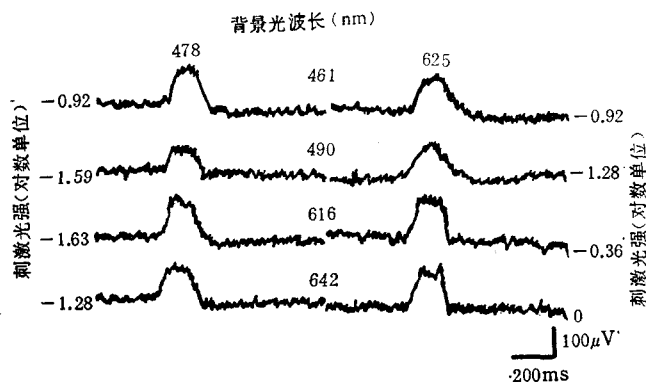


图2 颜色背景光下(478,625 nm)4种单色光刺激的 ERG 波形比较
 Fig.2 Comparison of ERG shapes of 4 monochromatic flashes under chromatic backgrounds (478,625 nm)
 闪光时程为 200 ms。

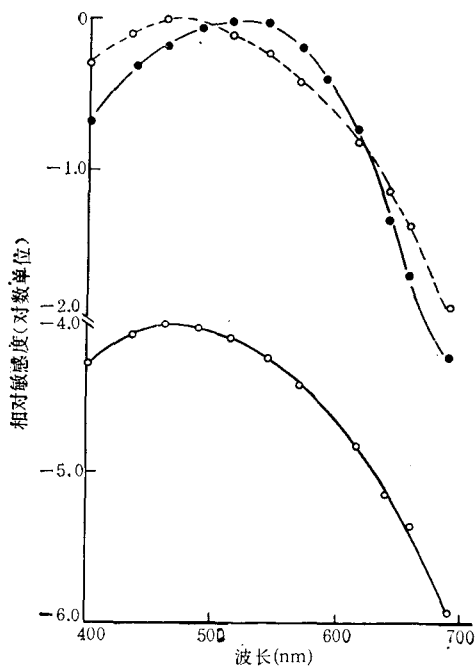


图3 长毛对虾的光谱敏感曲线
 Fig.3 Spectral sensitivity curves of *Penaeus penicillatus*
 ●—● 暗视 S_1 曲线; ○—○ 明视 S_2 曲线。数据为 5 只均值。

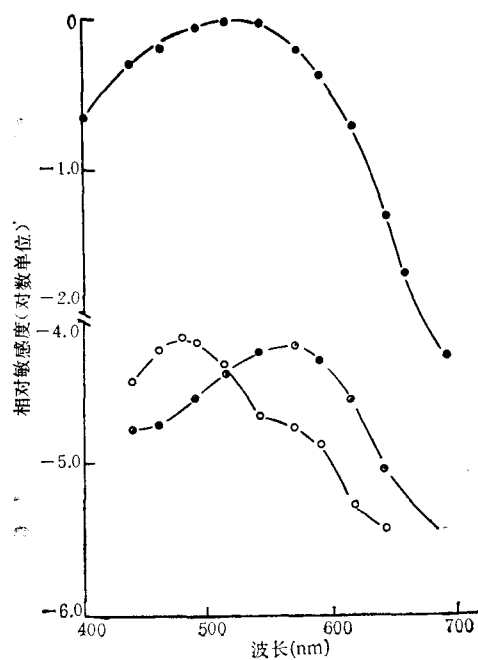


图4 颜色光适应下的光谱敏感曲线
 Fig.4 Spectral sensitivity curves for selective chromatic adaptation
 ●—● 暗视 S_1 曲线; ○—○ 蓝光(478 nm)适应下的 S_1 曲线; ○—○ 红光(625 nm)适应下的 S_1 曲线。

为了进一步证实颜色背景光下光谱特性的上述变化,我们还观察了颜色光适应下不同波长刺激引起反应阈值的变化情况(即辨增阈)。根据以上结果,参考 Wald^[11]对多种甲壳动物的研究,我们选择了蓝(480 nm)和红(642 nm)两种背景光来分别抑制上述蓝敏

和红敏两感受系统,结果表明,无论在蓝或红背景光下,480 nm 辨增阈曲线的斜率均不同于 542 nm 和 642 nm 曲线的斜率,从而说明上述两种光敏系统中的某一感受系统,当受到特定背景光的较强抑制时,其复眼对单色光敏感性的变化率有所不同(图 5)。

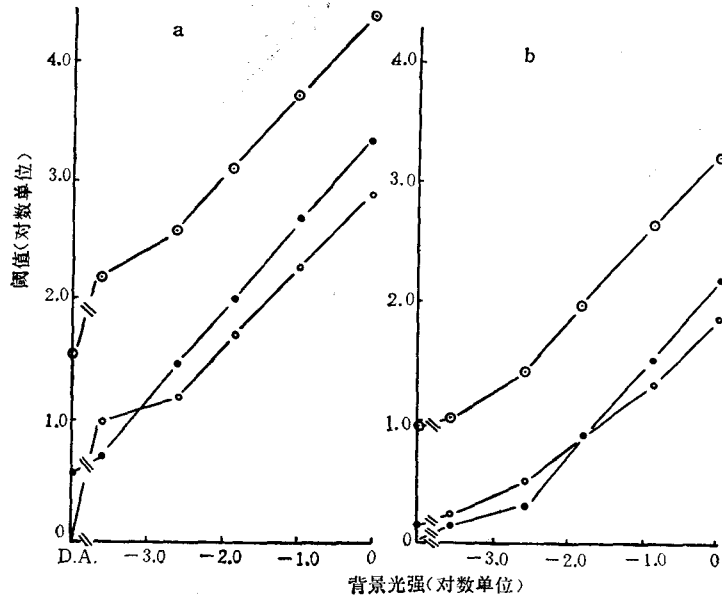


图 5 不同颜色背景光下的辨增阈曲线

Fig.5 Incremental threshold curves under different chromatic backgrounds

a. 蓝色背景光 (480 nm); b. 红色背景光 (642 nm)。

●—● 480 nm; ○—○ 542 nm; ⊙—⊙ 642 nm。

三、讨 论

郑微云等^[4]从长毛对虾 ERG 的适应性方面得出长毛对虾复眼具双重感受系统的结果,而本文则通过单色光刺激下的 ERG 波形及光谱特性等,更为清楚地证明了其双重感受系统的存在。

ERG 是综合电位,它能反映各感受器官的电活动,若眼睛只有单一感受系统,那么,不论在何种背景光下,ERG 波形不会随选择的刺激波长而变。当白光和颜色光漂白时,均见到波形随测试波长而异的现象,这显然不是巧合,而是不同感受系统功能的反映。

对虾复眼除含光敏色素外,还含有屏蔽色素。那么,明视 S_1 曲线的 λ_{max} 向左移约 50 nm 的现象,是否是屏蔽色素的作用呢? Kennedy 等^[10]对龙虾的研究指出,屏蔽色素对敏感度的影响甚微,即使吸收峰浓度为 1.0 的虾青素溶液的屏蔽作用,也不可能使龙虾的 λ_{max} 位移 10 nm。因此,可以认为 λ_{max} 的位移是另一种感受系统作用的结果,这与 ERG 波形的波长特异性、辨增阈曲线的交叉等结果也是吻合的。这些结果说明,长毛对虾存在两种感受系统,一种对红光 ($\lambda_{max} = 570 \text{ nm}$) 敏感,一种对蓝光 ($\lambda_{max} = 480 \text{ nm}$) 敏感。由于它们的光敏性不同, S_1 曲线的反应也不相同:红光明适应时,漂白了对红光

敏感系统的色素,使其敏感度降低,这样就相对突出了蓝敏系统的作用;同样,在蓝背景光下, S_2 曲线也主要反映了红敏系统的光谱敏感特性。由于不同感受系统光敏性的重叠,测得的 S_2 曲线基本上反映了长毛对虾的两种感受系统的光敏特性。

Menzel^[11] 曾指出,甲壳动物对颜色的分辨力因种而异, Bruno 等^[6,7]的工作证明了蟹 (*Callinectes*, *Carcinus*) 只有单一色素系统,杨雄里等^[2]的工作表明锯缘青蟹 (*Scylla serrata*) 也只有单一感受系统,而我们的结果进一步佐证了长毛对虾具有双重感受系统。虾、蟹同是海洋甲壳动物,为什么它们有如此不同的感受系统? 我们认为这可能与它们的生活习性不同有关,真蟹的食性是腐食型,其主要运动方式是爬行,而虾的食性是捕食型,游泳是它的主要运动方式,因此,虾的活动范围较蟹大,光环境也较后者复杂,这可能是对虾复眼不同于真蟹,具双重感受器的原因之一。这也支持了 Scott 等^[12]提出的海洋甲壳动物复眼含有多种视色素是与它们的栖息环境密切相关的看法。

参 考 文 献

- [1] 陈重、刘理东, 1982. 长毛对虾色觉初探。台湾海峡 **1**: 106—110。
- [2] 杨雄里等, 1985. 锯缘青蟹复眼的单一感受系统。生理学报 **37**(1): 61—69。
- [3] 郑微云、柴敏娟, 1981. 头足类视觉特性的电生理研究 I。海洋学报 **3**: 472—476。
- [4] 郑微云、张岚, 1985. 长毛对虾复眼的感受系统及其适应特性。厦门大学学报(自然科学版) **24**(2): 256—261。
- [5] 柴敏娟、郑微云, 1982. 头足类视觉特性的电生理研究 II。海洋学报 **4**: 784—787。
- [6] Bruno, M. S., M. I. Mote and T. H. Goldsmith, 1973. Spectral absorption and sensitivity measurements in single ommatidia of the green crab *Carcinus*. *J. Comp. Physiol.* **82**: 151—163.
- [7] Bruno, M. S. & T. H. Goldsmith, 1973. Visual pigment of the blue crab *Callinectes*. *Vision Res.* **14**: 653—658.
- [8] Fernandez, H. R., 1973. Spectral sensitivity and visual pigment of the compound eye of the galatheid crab *Pleuroncodes planipes*. *Marine Biol.* **20**: 148—153.
- [9] Goldsmith, T. H., Dizon A. E., and Fernandez, H. R., 1968. Microspectrophotometry of photoreceptor organelles from eyes of the prawn *Palaemonetes*. *Science* **161**: 468—470.
- [10] Kennedy, D. & M. S. Bruno, 1961. The spectral sensitivity of crayfish and lobster vision. *J. Gen. Physiol.* **44**: 1089—1102.
- [11] Menzel, R., 1972. Spectral sensitivity and color vision in invertebrates. *In Handbook of sensory physiology*, ed. by H. Autrum. Berlin-Heidelberg-New York, VII/6A, 514—516.
- [12] Scott, S. & M. I. Mole, 1974. Spectral sensitivity in some marine crustacea. *Vision Res.* **4**: 659—663.
- [13] Wald, G., 1968. Single and multiple visual system in arthropods. *J. Gen. Physiol.* **51**: 125—156.

THE SPECTRAL SENSITIVITY OF RECEPTOR SYSTEM IN THE COMPOUND EYE OF *PENAEUS PENICILLATUS*

Chai Minjuan and Lin Shujun
(Xiamen University)

ABSTRACT

The shrimp (*Penaeus penicillatus*) was captured in Xiamen sea area between March and May, 1984. The electroretinogram (ERG) of the compound eye of unanaesthetic *Penaeus penicillatus* was recorded with the Ag-AgCl electrode. The ERG shape and spectral sensitivity are studied (1) In white and chromatic (478, 625nm) light adaptation, the responses to blue (461, 490nm) flashes differ from the responses to the red (616, 642nm) in obvious wavelength dependency. (2) The peak of scotopic spectral sensitivity curve (S_{λ} curve) is located between 520—540nm, the sensitivity decreases 2.9 log units and its peak shifts 50nm toward the shortwavelength side of the spectrum in photopia condition. Under blue (480nm) and red (642nm) light backgrounds, the spectral sensitivity curves have their maxima at 570nm and 480nm respectively. (3) The increment threshold curves for stimuli of chromatic lights show that the variation rates of sensitivity of the compound eye to monochromatic lights (480, 542 and 642nm) are different with the increase of the intensity of chromatic light backgrounds. It is concluded that the compound eye of *Penaeus penicillatus* contains two types of receptor, which have peaks lying about 480nm and 570nm separately, so the animal possesses color vision.