

青石斑鱼视网膜运动反应的特性*

章厚泉** 何大仁

(厦门大学,361005)

摘要 1987 年,在龙海及厦门附近海域采集青石斑鱼,以组织学方法进行视网膜运动反应特性研究,结果表明:(1)青石斑鱼视网膜运动反应几乎以线性方式进行,暗适应在 75min 内完成,至少有 15min 潜伏期,视锥肌样体伸长与色素上皮(REP)色素颗粒聚集的速率分别为 $2.2 \mu\text{m}/\text{min}$ 和 $2.7 \mu\text{m}/\text{min}$ 。明适应在 15min 内完成,没有潜伏期,视锥肌样体收缩与 REP 色素颗粒扩散速率分别为 $8.9 \mu\text{m}/\text{min}$ 和 $10.8 \mu\text{m}/\text{min}$ 。(2)在持续黑暗和持续光照下,该鱼不产生节律性视网膜运动反应,表明视网膜运动反应主要受光控制,很少受到内源节律性系统影响,这与该鱼长期栖息于近海底层岩礁和洞穴昏暗环境,活动性弱相适应。

关于鱼类视网膜运动反应,国外在这方面做了大量工作^[3,4,6,7],国内研究尚少^[1,2]。本文为青石斑鱼(*Epinephelus awoara*)视网膜运动反应的某些特点的报告。

一、材料与方法

1. 取材与处理

实验用鱼于 1987 年捕自厦门和龙海附近海域,鱼全长为 15—20cm,实验水温为 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 。

(1) 视网膜运动反应时间进程 明适应进程: 青石斑鱼经 5h 完全暗适应,然后暴露于光照中,环境照度为 10lx,分别于暴露光照 2.5, 5, 7.5, 10, 15, 20, 25, 30min 后各取材一次,每次 3 尾。暗适应进程: 首先在 10lx 下明适应 1h,然后进入黑暗中,分别在暗适应 15, 22.5, 37.5, 45, 52.5, 60, 75, 90, 240min 后各取材一次,每次 3 尾。取材时,迅速摘出眼球,投入 Holland-Bouin 氏液固定。暗适应视网膜在暗红光下处理。材料经 48h 固定后,除去晶状体和玻璃体,从背—鼻侧经视网膜中心区到腹—颞侧取一块视网膜,除去巩膜。用常规乙醇脱水,二甲苯透明,在 57°C 下石蜡包埋,作 $5 \mu\text{m}$ 纵切片, H. E. 染色,光学显微镜观察。

(2) 内源节律性视网膜运动反应 持续光照实验: 当天捕获的青石斑鱼暂养于正常光照周期下。翌日清晨 7:00 之后开始明适应,持续光照 3d,环境照度为 5lx 左右,自给光后每间隔 6h 取材一次,每次 3 尾以上。持续黑暗实验: 取当天捕获鱼,于 19:00 开始暗适应,持续 3d,每隔 6h 取材一次,每次 3 尾以上。

* 国家自然科学基金资助课题。**现在厦门水产饲料公司工作。

收稿日期: 1989 年 12 月 14 日。

2. 测量和计算

在视网膜上约等距离取 5 个点, 分别测定视锥层厚度(C)、色素层厚度(P)、色素上皮外缘到外界膜总厚度(T)。视锥层厚度以测定点处外界膜到视锥内段顶端为准, 黑色素层厚度以测定点处 REP 细胞外到细胞突起中黑色素所达到的最远位置为准。计算式如下:

$$\text{视网膜指数 (P. I.)} = \frac{P}{T}, \text{ 视锥指数 (C. I.)} = \frac{C}{T}.$$

分别计算出每个测定点的视网膜指数和视锥指数, 然后平均出每一实验条件下总的统计结果。

二、结 果

1. 青石斑鱼的视网膜运动反应

实验表明, 青石斑鱼视网膜运动反应主要发生在 REP 色素颗粒和视锥视杆内段。在不同适应状态下, 黑色素层厚度和视锥视杆内段长度是不同的。明适应时, REP 色素颗粒扩散进入细胞突起, 达到视锥内段顶端; 视锥内段收缩, 整齐排列于外界膜上; 视杆内段伸长, 埋藏于黑色素层中; 此时, 视网膜中心区及其附近, 黑色素层和视锥层平均厚度分别为 $238.7 \pm 5.4 \mu\text{m}$ 和 $88.9 \pm 2.3 \mu\text{m}$; 视杆细长, 被黑色素屏蔽, 没有测量。暗适应时, REP 色素颗粒退回并聚集于 REP 细胞胞体中, 黑色素层黑色素密度大; 视锥内段伸长, 排列较整齐; 视锥外段有的脱落, 未脱落的则伸达 REP 细胞胞体近侧; 此时, 黑色素层和视锥层平均厚度分别为 $77.1 \pm 2.1 \mu\text{m}$ 和 $221.9 \pm 2.1 \mu\text{m}$ 。

在明、暗适应过程中, 椭圆体的长度并不随适应状态的不同而变化, 视锥内段的伸缩主要发生在肌样体。明适应时, 肌样体收缩, 变得粗短; 暗适应时伸长而变得细长。明、暗适应时, 视网膜中心区的视锥肌样体平均长度分别为 $10.5 \pm 0.6 \mu\text{m}$ 和 $142.1 \pm 4.7 \mu\text{m}$ 。

2. 视网膜运动时间进程

在青石斑鱼视网膜明适应时间进程中, 事先经完全暗适应的鱼暴露于光照后, REP 色素颗粒和视锥立即发生迁移(图 1)。10 min 时, 视网膜处于中间适应状态。经 15 min 光照, 视锥肌样体基本完成收缩, REP 色素颗粒也基本上扩散进入突起中。看来, 在环境照度为 10lx 时, 青石斑鱼视网膜从暗适应向明适应的转换在 15 min 内完成。从视网膜指数、视锥指数同光照时间的关系(图 1)看, 视锥肌样体的收缩与 REP 色素颗粒的扩散运动是以线性变化进行的, 视锥

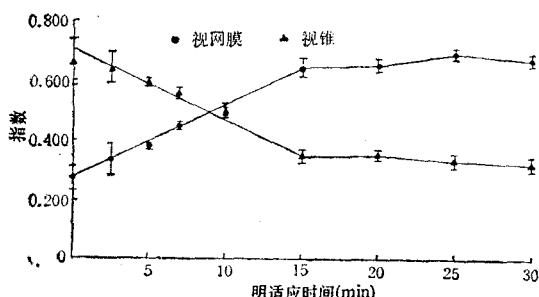


图 1 视网膜明适应时间进程(以平均数±标准差表示)

Fig. 1 Time course of light-adaptation of retinomotor (Bars indicate standard deviations)

肌样体收缩速率为 $8.9 \mu\text{m}/\text{min}$, REP 色素颗粒扩散速率为 $10.8 \mu\text{m}/\text{min}$ 。

在青石斑鱼视网膜暗适应时间进程中, 事先在环境照度为 10lx 下明适应 1h 的青石斑鱼进入黑暗后, 视锥肌样体的伸长和 REP 色素颗粒的聚集并不立即发生, 而有一潜伏

期(图2)。进入黑暗15 min后,视锥仍处于完全收缩状态,REP色素颗粒几乎位于突起中;进入黑暗22.5 min后,视锥肌样体略为伸长,REP色素颗粒开始聚集;45 min时,视网膜介于明、暗适应的中间适应状态;进入黑暗75 min,视网膜暗适应过程基本完成,视锥肌样体处于伸长的暗适应状态,REP色素颗粒退回并聚集于胞体近脉络膜一侧的基部。青石斑鱼视网膜暗适应过程中,REP色素颗粒聚集和视锥肌样体伸长是以线性变化进行的;视锥肌样体伸长速率为 $2.2 \mu\text{m}/\text{min}$,REP色素颗粒聚集速率为 $2.7 \mu\text{m}/\text{min}$ 。

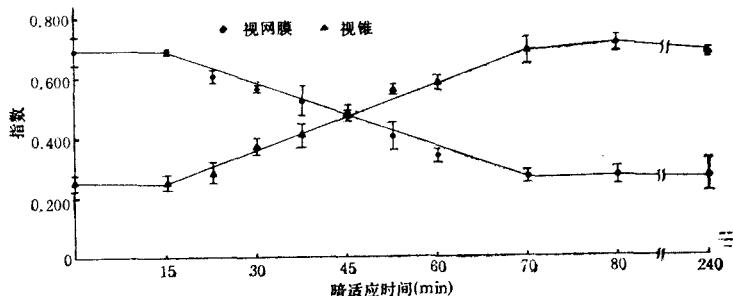


图2 视网膜暗适应时间进程

Fig. 2 Time course of dark-adaptation of retinomotor

3. 持续光照和持续黑暗对视网膜运动反应的影响

青石斑鱼经3d持续光照,无论哪一天的不同时刻(01:00, 07:00, 13:00, 19:00),视网膜均处于明显明适应状态。视锥整齐排列于外界膜上;肌样体完全收缩;REP色素颗粒处于完全扩散状态,主要位于细胞突起中,伸达视锥外段顶端;多数视锥外段暴露。经t值检验,一天中不同时刻取材的视网膜,其视网膜指数及视锥指数均没有明显差异($P > 0.05$)(见图3a)。这说明,青石斑鱼视锥和REP色素颗粒在持续光照下并不产生节律性迁移。在持续黑暗对视网膜运动反应影响中,一天中不同时刻(01:00, 07:00, 13:00, 19:00)取材的视网膜均处于暗适应状态(图3b)。视锥肌样体伸长,排列比较整齐;视锥外段达REP胞体近侧;REP色素颗粒退回并聚集于REP细胞基部胞体中。经t值检验,视网膜指数和视锥指数均无明显差异($P > 0.05$)。这说明青石斑鱼在持续黑暗下,视锥和REP色素颗粒不产生节律性迁移。

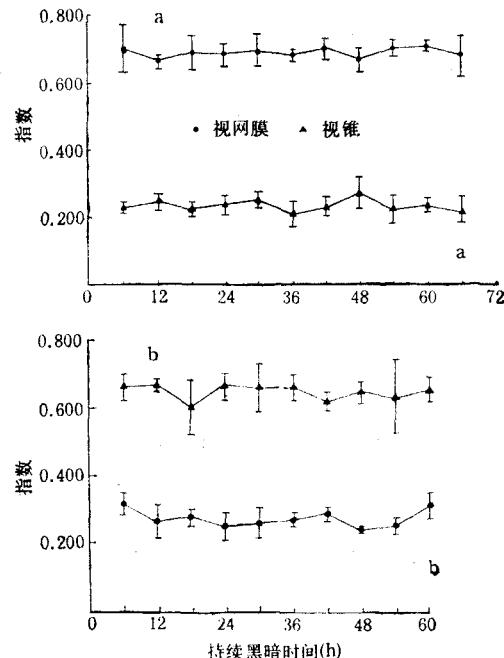


图3 持续光照(a)和黑暗(b)对视网膜运动反应的影响

Fig. 3 Effects of constant light (a) and darkness (b) on the retinomotor movements

三、讨论与小结

1. 视网膜运动反应时间进程

在青石斑鱼视网膜从明适应向暗适应的过渡中，无论视锥还是 REP 色素颗粒的迁移，都在进入黑暗后 75 min 内完成，并至少有 15min 潜伏期；而暗适应向明适应的转换，在 15min 内完成，无潜伏期。Burnside 等发现，蓝线石鲈 (*Haemulon sciurus*) 的暗适应，视锥伸长有 15min 的潜伏期，REP 色素颗粒聚集无潜伏期；明适应过程在光照开始后马上进行^[7]。几种大麻哈鱼 (*Oncorhynchus* spp.) 在暗适应时，REP 色素颗粒聚集有潜伏期，而视锥伸长则无潜伏期；明适应时，视锥肌样体收缩和 REP 色素颗粒扩散都在光照开始后立即进行^[8]。在普通鲑鱼 (*Salmon salar*) 暗适应时，视锥伸长和 REP 色素颗粒聚集均有 20min 的潜伏期；明适应过程不存在潜伏期^[9]。比较这些鱼视网膜运动反应的时间进程，有一共同处，即视网膜从明适应向暗适应过渡时，视锥肌样体伸长或 REP 色素颗粒聚集，或两者均有一潜伏期；但明适应过程却不存在潜伏期。

视网膜明适应速率与所暴露光照强度有关。高照度时，REP 色素颗粒和视细胞迁移较之低照度时为快。已经发现，赤点石斑鱼 (*Epinephelus akaara*) 经强光 (45 lx) 光照 5min 后，视锥细胞和 REP 色素颗粒均已达到完全明适应位置^[10]。作者发现，在弱光下(环境照度 10 lx)，青石斑鱼在 15min 内完成明适应过程；反之，视网膜从明适应向暗适应转换，事先明适应时暴露照度越高，视网膜达到完全暗适应状态所需时间越长。事先在 10 lx 下明适应的青石斑鱼在 75min 内完成向暗适应过渡；而事先在 350 lx 下明适应的赤点石斑鱼，在进入黑暗 150min 后，视锥还未完全伸长，处于中间适应状态^[11]。

2. 持续光照与持续黑暗对鱼类视网膜运动反应的影响

迄今为止，已发现多种鱼在持续黑暗甚至在持续光照下具有节律性的视网膜运动反应^[5,9-11]。这提示，这些鱼视网膜运动反应既受到光控制，又受到内源节律性系统的影响。视网膜神经调节质即褪黑激素、多巴胺、 γ -氨基丁酸^[12]和 5-羟色胺^[8]可能参与视网膜运动反应的调节，故此视网膜神经调节质分泌活动的节律性可能与节律性视网膜运动反应有关。而青石斑鱼，无论是在持续光照或持续黑暗下，REP 色素颗粒和视锥肌样体均不发生节律性迁移，在持续黑暗的“白天”，可获得与夜间相同的暗适应状态，在持续光照的“夜间”，可获得与白天相同的明适应状态。青石斑鱼在持续光照或持续黑暗下并不产生节律性视网膜运动反应，这提示：青石斑鱼的视网膜运动反应基本由光启动而很少受内源节律性系统的控制。Douglas 等认为，强烈的节律性视网膜运动反应可能是稳定光照周期所引起的^[13]。青石斑鱼长期栖息于近海底层岩礁和洞穴的昏暗环境中，活动性弱，所以视网膜运动反应很少受内源性系统的控制，基本上是对外界光照条件变化的反应，这一结果与 Douglas 等的观点一致。

参 考 文 献

- [1] 郑微云, 1985. 赤点石斑鱼视觉特性。厦门大学学报(自然科学版) 24: 493—500。
- [2] 徐永溢、何大仁, 1988。黄鳍鲷和普通鲻鱼幼鱼视网膜运动反应的初步研究。海洋与湖沼 19(2): 109—115。
- [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., 1975. Vision in Fishes: New Approaches in Researches. Plenum Press, New York, pp. 313—355.
- [5] Arey, L. B. & G. M. Mundt, 1941. A persistent diurnal rhythm in visual cone. *Anat. Rec.* (suppl.) **79**: 41.
- [6] Burnside, B., R. Adler & P. O. Conner, 1983. Retinomotor pigment migration in the teleost retinal pigment granule transport and cone movement. *Invest. Ophthalmol. Visual Sci.* **24**: 1—15.
- [7] Burnside, B. & B. Nagle, 1983. Progress in Research, Vol. 2, Pergamon Press, Oxford, pp. 67—109.
- [8] Darry, A. & B. Burnside, 1985. Dopamine inhibits forskolin and 3-isobutyl-methylxanthine induced dark-adaptive retinomotor movement in isolated teleost retinas. *J. Neurochem.* **44**: 1753—1763.
- [9] Douglas, R. H. & H. J. J. Wagner, 1982. Endogenous patterns of photomechanical movements in teleost and their relation to activity rhythms. *Cell Tissue Res.* **226**: 133—144.
- [10] Levinson, G. & B. Burnside, 1981. Circadian rhythms in teleost retinomotor movements: A comparison of the effects of circadian rhythms and condition on cone length. *Invest. Ophthalmol. Visual Sci.* **20**: 294—303.
- [11] Lythgoe, J. N. & J. Shand, 1983. Endogenous circadian retinomotor movements in the neon trout (*Parachondrostoma innest*). *Invest. Ophthalmol. Visual Sci.* **24**: 1203—1210.
- [12] Piece, M. E. & J. C. Beshares, 1985. Circadian regulation of retinomotor movements I. Interaction of melatonin and dopamine in the control of cone length. *J. Gen. Physiol.* **86**: 671—689.

CHARACTERS OF RETINOMOTOR RESPONSE IN THE RETINA OF BANDED GROPER (*EPINEPHELUS AWOARA*)

Zhang Houquan and He Daren

(Xiamen University, 361005)

ABSTRACT

The characters of retinomotor response in the retina of banded grouper obtained from seawater in Xiamen and Longhai was investigated in 1987. The study included time course of retinomotor response and influence of endogenous rhythmic system on the retinomotor response. The results showed:

(1) From light-to-dark adaptation, both elongation of cone myoids and aggregation of REP pigment granules exhibited a latent period of up to 15 minutes, and were completed in 75 minutes in darkness. It was found that elongation of cone myoids and aggregation of REP pigment granules occurred at linear rates of $2.2\mu\text{m}/\text{min}$ and $2.7\mu\text{m}/\text{min}$ respectively. The movements began immediately after dark-to-light transition in both REP and cones, and were completed in 15 min after illumination. The contraction of cone myoids and dispersion of REP pigment granules proceeded at linear rates of $8.9\mu\text{m}/\text{min}$ and $10.8\mu\text{m}/\text{min}$ respectively.

(2) Under the period of both constant darkness and constant light, the fish did not show a circadian rhythm in the position of cone cells and REP. This may indicate retinomotor responses were mainly controlled by light, and slightly by an endogenous circadian rhythmic system. It might be due to the rock crevice environment at the bottom of neritic zone where the fish lives with very little variation in light intensity and their inactive habit.