

视觉的分子生理学基础

蔡浩然 马万禄 编

科学出版社

视觉的分子生理学基础

蔡浩然 马万禄 编

科学出版社

1978

内 容 简 介

本书是一本中级科普读物。全书共分十二章，简明扼要地介绍了近十余年来在分子生理学水平上有关光感受器和视色素的一些主要研究成果及其新进展。此外，对视网膜的结构与功能，也作了简要的介绍。内容有：视网膜和光感受器的结构；无脊椎动物光感受器的结构；视色素的化学组成；视色素的吸收光谱和光谱敏感度曲线，视锥色素与色觉异常；视色素的光化学和视觉适应；无脊椎动物的视色素；光感受器的物理状态及光学特性；视细胞的电活动；视觉激发机理；水平细胞、双极细胞和无足细胞的电活动及它们的突触传递、侧抑制现象和神经节细胞的感受野等。

本书可供生物物理、生物化学、生理学、仿生学等专业工作者；医务工作者；大专院校有关专业师生参考。

视觉的分子生理学基础

蔡浩然 马万禄 编

*

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1978年12月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1978年12月第一次印刷 印张：6 3/8

印数：0001—24,130 字数：144,000

统一书号：13031·905

本社书号：1286·13—10

定 价： 0.60 元

目 录

引 言	1
第一章 视网膜和光感受器的结构	4
一、人与脊椎动物的视网膜结构	6
二、人与脊椎动物的视细胞和光感受器	15
第二章 无脊椎动物的光感受器结构	20
一、复眼及其光感受器	20
二、软体动物头足纲的光感受器	27
第三章 视色素的化学组成	32
一、脊椎动物视色素的分类	32
二、视色素的提取和纯度测定	37
三、视色素的化学组成	39
四、视黄醛与视蛋白的结合	46
第四章 视色素的吸收光谱和光谱敏感度曲线	52
一、视色素的吸收光谱	52
二、明视觉光谱敏感度曲线与暗视觉光谱敏感度曲线	55
三、人的视紫红质与暗视觉光谱敏感度曲线	57
四、视锥细胞的视色素与色觉	59
第五章 视锥色素与色觉异常	67
一、色觉异常的分类	67
二、杨格-黑姆霍兹的三色学说	70
三、色盲机理的两种假说	73
四、有关色盲学说的实验证据	74
五、异三色觉的机理	77
第六章 视色素的光化学和视觉适应	82
一、视色素的光漂白过程	82

二、视色素的再生过程	85
三、视色素的再生与暗适应过程	87
四、明适应过程与闪光盲	93
第七章 无脊椎动物的视色素	95
一、头足类视网膜中的光敏色素	95
二、节肢动物的视色素	102
三、动物的进化与视色素	110
第八章 光感受器的物理状态及光学特性	113
一、光感受器片层结构的形成和更新	113
二、光感受器内有机物质的含量	115
三、光感受器膜结构的分子排列	117
四、光感受器膜结构的流动性	120
五、光感受器的二向色性	124
六、无脊椎动物检测偏光的机能	126
七、光感受器的双折射	128
第九章 视细胞的电活动	130
一、早期感受器电位	133
二、晚期感受器电位	144
第十章 视觉激发机理	153
一、视觉激发的基本问题	153
二、视觉激发的几种假说	157
三、视觉激发的离子学说	160
四、早期感受器电位与视觉激发	165
第十一章 水平细胞、双极细胞和无足细胞的 电活动以及它们的突触传递	167
一、水平细胞的电活动	167
二、双极细胞的电活动	172
三、无足细胞的电活动	175
四、视网膜内各级神经元之间的突触传递	177
第十二章 侧抑制现象和神经节细胞的感受野	180

一、侧抑制现象.....	180
二、神经节细胞的电活动和它们的感受野	183
三、两种色觉学说	192
结 语	194
编后话	197
主要参考资料	198

引 言

人们对客观世界的认识过程，其最初阶段是通过各种感觉器官来感知周围的客观事物。正如伟大领袖毛主席在《人的正确思想是从那里来的？》这一篇光辉著作中所指出：“无数客观外界的现象通过人的眼、耳、鼻、舌、身这五个官能反映到自己的头脑中来，开始是感性认识。”在动物界，不论是低等还是高等，它们也都是在不同程度上以环境的各种变化当作刺激，结合运动的能力，以作出寻食、避敌等各种反应，从而得以生存、发展和进化。在自然选择的进化过程中，动物界首先发展了视觉。在动物系统发育的各个分枝中，其比较进化的动物，例如脊椎动物、节肢动物和软体动物，都有非常高度发达的视觉器官。

人和动物从外界环境接受各种信息时，光是传递信息的一种重要媒质。根据光的强度、波长、传播速度、偏振以及沿直线方向传播等特性，人和一些具有较发达视觉器官的动物对外界刺激能产生方向、形状、明暗视觉以及色觉等，对周围目标的运动还能产生运动视觉，再加上有关偏光的检测又对定位等也起一定的作用。人以及很多动物都具有成对的眼睛，双眼能起协同作用。双眼协同的功能，决不只是使人和动物的视野得到扩大，更重要的是与距离感觉和立体视觉有关。用左右两眼来比较光的强度则能了解所接受的光的方向，这对动物的定位和作出反应同样是很重要的。总之，我们能对丰富多彩的环境得到正确的感知，许多信息都是要通过视觉器官输入大脑。有人认为，一个正常人从外界所接受

到的信息，有 90% 以上是从视觉通道输入的。

视觉的形成，一方面与构成视觉器官的精巧的光学系统性能有关，另一方面也与进行能量转换、信息传递和处理的视细胞、神经网络和神经中枢的机能有密切关系。因此，与动物进化的程度不同相呼应，在动物神经中枢内所能描绘出的外界环境也有很大的差别。例如，就色觉这一功能而言，除灵长类以外的哺乳动物，几乎大多数都是色盲的。可是在无脊椎动物中，发展到现在最为进化的一类动物——昆虫，却具有较发达的色觉。不仅如此，昆虫与人类相比，在进化过程中还发展了一些独特之处，如昆虫能觉察光谱中波长较短的光线，因此它们更易觉察到紫外光环境中的物体，我们则往往看不见；我们能看见深红色的东西，但昆虫却看不见；再如，许多昆虫还具有检测偏振光的能力，而人类则不能检测偏振光。这些差异都是与视觉器官的结构各自有不同特化有关。

通过视觉来感知外界环境，首先由光感受器将光能转变为化学能，进而转变为电信号。光感受器是视细胞一个特化的部分，因此上述功能也是由视细胞所执行的。近年来由于电子显微镜、冰冻刻蚀、X 射线衍射、核磁共振和超微电极等各种新技术的广泛应用，因而对一些生理过程（包括视觉过程）能从细胞和分子水平上进行研究。自本世纪六十年代以来，在视觉生理领域，从分子生理学水平，研究眼睛接受光以后，光子作用于光感受器内的光敏色素——视色素，而使之产生一系列的光化反应和热反应，取得了显著的进展。从分子生理学的水平，阐明色觉和明暗适应过程的机理，也得到了许多重要的结果，这对有关产生色盲、夜盲和闪光盲等生理病理现象的机理，也提供了较为合理的解释。用超微电极成功地记录单个视细胞电位，这为更深入地了解视觉原

初过程的电位产生，进而为更进一步了解视觉的光电转换机理，也有一定的意义。

视细胞是与其周围的细胞和附属装置相互联系而共同发挥作用。例如视觉信息的接收、传递、贮存、处理和利用等各种机能，不仅与视网膜中各种细胞群有关，而且也与视觉中枢的神经元和神经网络有密切的关系。近年来有关视觉信息在视网膜神经网络以及更高级的视觉神经中枢内的处理，亦取得了不少成就。

本书主要介绍近十余年来视细胞分子生理学方面所取得的一些新进展。为了使读者对这一课题有较全面的了解，对视细胞的细微结构，以及在视网膜内与视细胞有密切联系的其他细胞的功能，亦作一些简略的介绍。然而只把内容局限在视网膜这一组织结构之内，其他更高级的视觉系统的结构和功能，则已远远超出本书范围，请参阅其他有关的专著。

第一章 视网膜和光感受器的结构

人与脊椎动物的眼睛都是折射型的，他们的眼球、视网膜和光感受器的结构也是基本相同的。在这一章里，我们主要讨论人与脊椎动物的视网膜和光感受器。下面我们先以人眼为例，简单地介绍一下眼球的大体结构。

眼球，顾名思义是球状的。人的眼球前极稍凸出，前后直径约为 24—25 毫米，横向直径约为 20 毫米。眼球包括屈

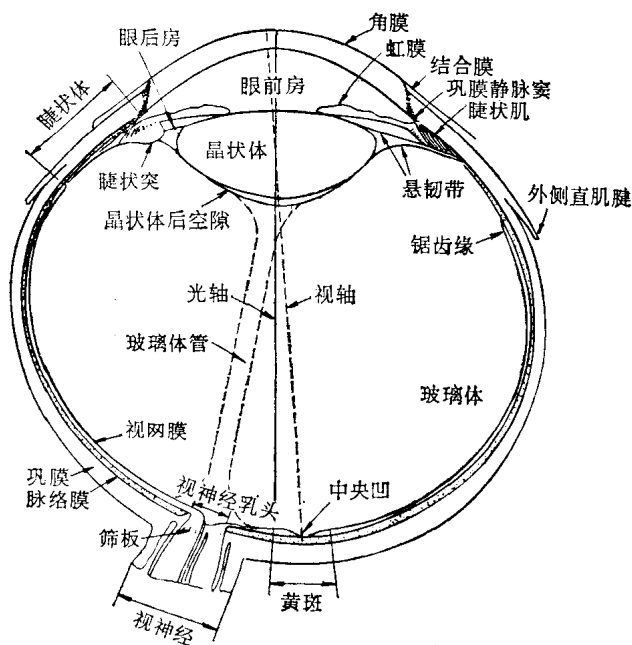


图 1-1 人右侧眼球水平切面的模式图

光系统(角膜、房水、晶状体和玻璃体)和感光系统(视网膜)两部分(图 1-1)。在眼球的后极偏内侧有视神经与脑相连接。

眼球壁由三层膜组成:

(1) 外层是纤维膜, 它由致密的胶原纤维构成。可分为前后两个部分: ①角膜, 约占外层膜前部的 $1/6$, 是无色透明的, 其折射率为 1.336 。角膜厚度约为 $0.8-1.1$ 毫米, 它又可分为五层。②巩膜, 约占外层膜后部的 $5/6$, 厚度约为 $0.4-1.1$ 毫米, 是一层坚固的、白色不透明的保护组织。

(2) 中层是血管膜, 含有丰富的血管、神经和色素细胞。它可分为三个部分: ①脉络膜, 范围最广, 紧贴在巩膜的内表面, 厚约 0.4 毫米, 由血管、结缔组织和色素细胞组成。它供给视网膜营养, 并有屏蔽光的作用。②睫状体, 在巩膜和角膜交界处的后方, 由脉络膜增厚形成, 内含平滑肌。它的功能主要是支持晶状体的位置、调节晶状体的凸度, 并与房水的产生有关。③虹膜, 是睫状体向中央伸展而形成的环行膜。虹膜将角膜和晶状体之间的空隙分隔成两部分, 即眼前房和眼后房。虹膜的内缘形成瞳孔, 由于虹膜的收缩和伸展, 可以改变瞳孔的大小。人眼的瞳孔最小时的直径约为 2 毫米, 最大时的直径约为 8 毫米。瞳孔类似于照像机的光圈, 可以控制进入眼内光线的量。

(3) 内层是视网膜, 贴在脉络膜的内表面。

眼球的屈光装置除角膜外还包括: ①房水, 是水样透明的液体, 它的折射率为 1.336 。房水由睫状体产生, 充满了眼前房(角膜与虹膜之间)和眼后房(虹膜与晶状体之间)。它的功能主要是提供无血管组织如角膜和晶状体等的新陈代谢和维持眼内压。②晶状体, 是透明的、双凸形的弹性固体。在未调节的状态下, 它前面的曲率半径大于后面的曲率半径。它主要由晶状体纤维构成, 外面包以被膜。晶状体的折

射率从外层到内层约为 1.386—1.437。它位于虹膜与玻璃体之间，通过悬韧带与睫状体相连。③玻璃体，是一种透明的半流体，呈胶状，内含星形细胞，外面包以致密的纤维层，即玻璃体膜。玻璃体的折射率为 1.336。它位于晶状体和视网膜之间。

一、人与脊椎动物的视网膜结构

视网膜的结构与功能，并不与动物进化的程度相平行。一般而言，低等脊椎动物视网膜的结构，似乎比高等脊椎动物的要复杂些。有人研究了几种脊椎动物视网膜的结构并进行比较，发现从简至繁的顺序是：人→猴→猫→鼠→兔→松鼠→蛙→鸽子。这可能是因为低等脊椎动物视网膜内进行信息处理的某些内容，到了高等脊椎动物被转移到大脑内去进行了。

视网膜作为感光组织主要是指锯齿缘以后的部分。人的视网膜的厚度约为 0.1—0.5 毫米。在组织学上可把视网膜分为十层(如图 1-2 所示)：

1. 色素上皮层

与脉络膜交界，它由单层矮六角柱状上皮细胞构成。细胞质内含有黑色素颗粒，细胞的突起伸入到视细胞* 之间的间隙内(参看图 1-9)。当光照射时，色素颗粒进入突起内；而在暗处时，色素颗粒退居于细胞体内。

* 在本书中视细胞是指视杆细胞和视锥细胞的总称，也有人称之为视(光)感受细胞。

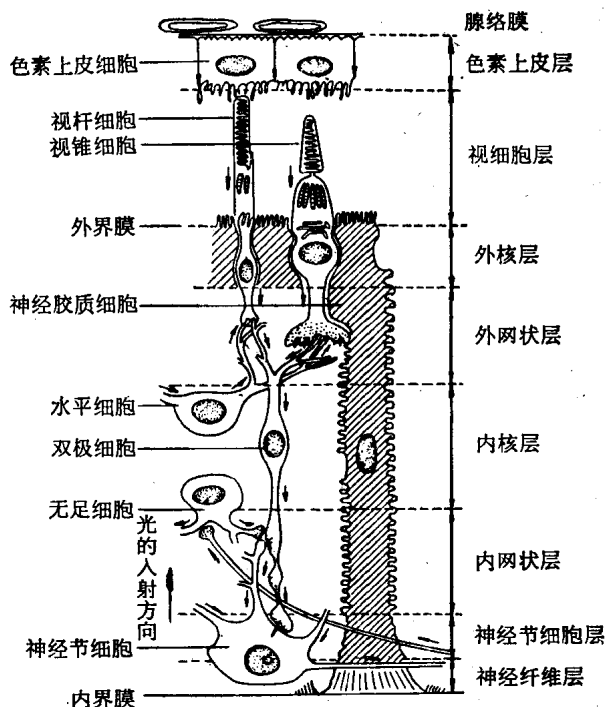


图 1-2 视网膜的结构和光的人射方向模式图

2. 视细胞层(layer of rods and cones)

这层包括视杆细胞和视锥细胞的外段与内段。

3. 外界膜

是无结构的薄膜，上面有许多小孔，视杆细胞和视锥细胞从孔中穿过。

4. 外核层

由视杆细胞和视锥细胞的细胞体组成。视锥细胞的细胞

核为卵圆形，靠近外界膜。视杆细胞的细胞核较小为圆形，靠近外网状层。

5. 外网状层

由视杆细胞、视锥细胞、水平细胞和双极细胞的突触形成的神经网络构成。

6. 内核层

主要由双极细胞体组成。另外还含有水平细胞体和无足细胞体。

7. 内网状层

由双极细胞的轴突、无足细胞的突起和神经节细胞的树突所形成的神经网络构成。

8. 神经节细胞层

由神经节细胞体构成，神经节细胞的大小不一，细胞核呈圆形。

9. 神经纤维层

由神经节细胞的轴突所组成的神经纤维构成，这些神经纤维束与视网膜表面相平行。

10. 内界膜

与玻璃体交界，是一层透明的薄膜。

外界的光线，通过眼睛的屈光装置到达视网膜，在光线到达视细胞层之前(如图 1-2 所示)先要通过神经节细胞层和双极细胞层，因为这两层细胞都是透明的，所以他们不会妨

碍光线的入射。另外，视细胞的光感受器(即视细胞的外段)，不是朝向光，而是背着光的方向(即外段的顶端是向着脉络膜的方向凸出的)。这一奇妙的构造是在视网膜胚胎发育过程中形成的。

视网膜由外胚叶发育而来〔图 1-3(a)〕。在胚胎发育的初期，外胚叶下陷，逐渐形成神经管。在神经管的前端(相当于前脑的间脑部分)前脑泡的两侧，向外膨出形成眼泡，即视网膜的原基，如图 1-3(b)所示。稍后，神经管闭合，外胚叶重新连接起来，形成外胚叶表层，在神经管完全脱离外胚叶的表层时，眼泡开始下陷〔图 1-3(c)〕形成眼杯〔图 1-3(d)〕。眼

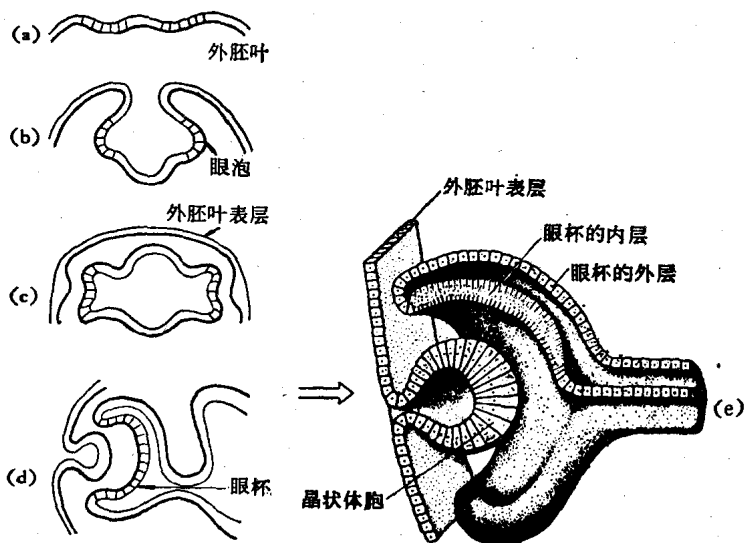


图 1-3 视网膜胚胎发育过程的示意图

杯由双层细胞构成〔图 1-3(e)〕。眼杯的外层较薄，细胞内含有黑色素，最终形成色素上皮层，对视网膜有屏蔽光和供给营养的作用。眼杯的内层较厚，由于细胞的增殖、分化，形

成视网膜。眼杯两层之间的间隙(相当于脑室的延长部分)由内层的视细胞逐渐增长所充满,终于两层形成一体,即所谓的广义视网膜(包括色素上皮层在内)。眼杯内层上的视细胞,相当于脑室壁上的纤毛上皮细胞,它们的纤毛分化成视细胞的外段,即光感受器。因此,通常称这种光感受器为纤毛型的感受器。外胚叶的表层,向眼杯内再下陷,形成晶状体〔图1-3(e)〕。

在人的视网膜上,正对着瞳孔的中央部分,有一个直径约2.0毫米的区域,因为呈黄色,故称为黄斑。在黄斑中央有一个下陷的区域,外径为1.5毫米(视角 5°)、下陷的底部直径约为0.2—0.4毫米(视角 $1^{\circ}20'$),称为中央凹。中央凹处的视网膜,没有外网状层以下的各层,视细胞层增厚,视细胞以外的神经元都被挤到周围,因此,通过屈光装置的光线能够直接到达视细胞。在人的中央凹内,只有视锥细胞(共约4千个),它们的外形特别细长,类似视杆细胞,排列非常紧,密度很高,平均每平方毫米约有14万个细胞。但某些夜行动物,如猫头鹰等的中央凹内,是有视杆细胞存在的,而且在数量上还可能多于视锥细胞。在人的视网膜上,视锥细胞的密度,在中央凹处最大,而一离开中央凹就急剧下降,到达锯齿缘处视锥细胞已完全消失,如图1-4所示。视杆细胞的密度,在距视轴 20° 的地方最大,这是人眼暗视觉最敏感的地方,从此处向外或向内,视杆细胞的密度都逐渐下降,在锯齿缘处只有极少数的视杆细胞。在距中央凹约4毫米的鼻侧,为视神经以及网膜中央动、静脉所通过,形成一个卵圆形的视神经乳头(optic disc),此处没有视细胞,故称为盲点。盲点处的视网膜最厚,越往边缘越薄。

视网膜主要由三层细胞构成(图1-5):1.最外层为视细胞层。它包括两种视细胞,即视锥细胞和视杆细胞,他们构

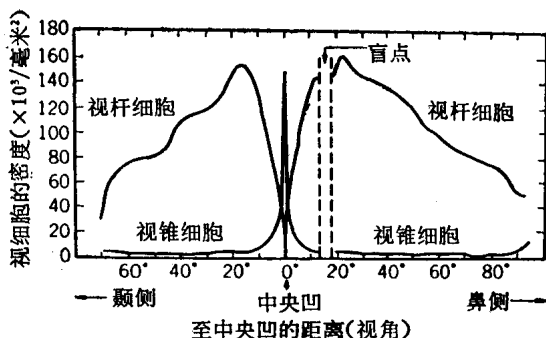


图 1-4 人视网膜内视杆细胞和视锥细胞的密度分布

成视觉通路的第一级神经元。2. 中间层为双极细胞层。双极细胞可分为三种，即侏儒型、杆状型和扁平型双极细胞。双极细胞的两极有突起，一极与视细胞相连接，而另一极与神经节细胞相连接。因此，双极细胞是视觉通路的第二级神经元。在这个中间层内，除双极细胞外，靠近视细胞层还有少数水平细胞，它们的轴突在水平方向上伸展很远，靠近神经节细胞层则有无足细胞。这两种细胞在视觉通路横向上进行连接，形成复杂的神经网络。3. 最内层靠近玻璃体为神经节细胞层。神经节细胞可分为两种，即侏儒型和弥散型神经节细胞。它们是视觉通路的第三级神经元。神经节细胞的轴突组成视神经，穿过眼球后壁进入脑内视觉中枢。神经节细胞的反应，是视网膜的唯一输出。另外，在视网膜内还有一种神经胶质细胞，从外界膜径向延伸到内界膜(如图 1-2 所示)，它与视觉信息加工没有直接关系，而构成视网膜的支持组织。它还对上述几种细胞有供养、代谢、保护和绝缘作用。

视网膜三层细胞之间，具有复杂的突触联系，甚至视细胞与视细胞之间也存在某种联系(如图 1-5 所示)。灵长类视网膜中央凹区视锥细胞的传入是一对一的，即一个视锥细胞