

猫头鹰视网膜电图(ERG)及其明、暗适应特征的研究

蔡浩然 马万禄 张允芝

(中国科学院生物物理研究所)

一般认为猫头鹰具有高度的暗视功能,因此对猫头鹰微光视觉的研究,很早就引起人们的重视。早年有人认为猫头鹰的眼睛能觉察红外线,Hecht 等^[1]否定了这种看法。Dice^[2]用行为实验的方法,也证明了猫头鹰在微光环境下,是通过一般视觉而不是对红外线敏感来找到食物的。Fite^[3]观察到,在猫头鹰的视网膜内,视杆细胞的密度很高,甚至在中央凹也有大量的视杆细胞,因而认为这可能是它具有微光视觉的结构基础。也有实验表明^[4],猫头鹰的视锐度(Visual acuity)比一般夜行性动物高。最近 Martin^[5,6]指出,猫头鹰眼睛的几何光学结构性能比人的好。

以往有关猫头鹰视觉功能的研究,多半是用瞳孔反应的方法^[1]或行为实验的方法^[2-5]。在一定的情况或对某些问题的研究,视网膜电图(ERG)也不失为一个较好的指标,但有关猫头鹰 ERG 的研究不多,迄今只见 Bornsheim 等^[7]和 Martin 等^[8]作过简单的报道。我们近年来对三种猫头鹰的 ERG 做了比较详细的观察,本文报道猫头鹰 ERG 的一般特征,以及在明、暗适应过程中 ERG b-波振幅变化的情况。

材 料 和 方 法

1. 实验动物 本文所用猫头鹰有三种:红角鸮(*Otus scops*) 2 只,灰林鸮(*Strix aluco*) 2 只和鵩鸮(*Bubo bubu kiantchensis*) 1 只。这些种属都是夜行性的,从野外捕捉后,在本所动物房饲养达半年多,营养和生长情况基本正常。实验动物经过一整夜暗适应后,在暗红光下进行实验准备工作。

麻醉用戊巴比妥钠,初剂量 30—40 毫克/公斤体重,肌注。此后每隔 0.5—1.0 小时补 10—20 毫克/公斤体重,作为维持剂量。角膜用地卡因麻醉,扩瞳用阿托品和新福林。

2. 光刺激系统 为一般视觉生理用的光刺激装置,该装置是经反射直角棱镜和透镜系统形成两束平行光,再经混光立方体和弥散器(中性毛玻璃片)照射到角膜表面,以其中的一束光作刺激光,由电磁快门控制。另一束则作明适应背景光或前曝光(测定暗适应曲线时)。用经过标定的 1P-21 型光电倍增管测定两束光在瞳孔平面的能量密度,刺激光为 3994 微瓦/平方厘米,背景光为 341 微瓦/平方厘米。借助调整中性滤光片来控制这两束光的强度。光强度均以衰减的对数单位表示。

3. 电位记录 记录电极是直径为 0.1 毫米的银丝或不锈钢丝,尖端裸露并弯曲成小圆环

本文 1979 年 8 月 16 日收到。

状,直接与角膜接触。参考电极置动物口腔内,双极引导。动物体接地。电信号经晶体管差动放大器(频率响应为 1—10 000 赫兹)放大,示波器显示,摄影记录。

实验结果

1. 猫头鹰 ERG 波形及 b-波振幅——强度曲线 本工作所用的三种猫头鹰 ERG 的波形基本相同。在暗视情况下各种波形随刺激强度变化的情况见图 1。低强度刺激仅引起一个

单纯的 b-波。随刺激强度增加, b-波潜伏期逐渐缩短,上升和下降速度加快,持续期也稍缩短,振幅则逐渐加大,直到饱和。刺激光强度 ($\log I$) 和 b-波振幅相对其最大值的曲线绘于图 2, 曲线近似 S 形。可用方程式 $\frac{V}{V_{\max}} = \frac{I^\alpha}{I^\alpha + K}$ 来形容, K 为一常数, α 值与

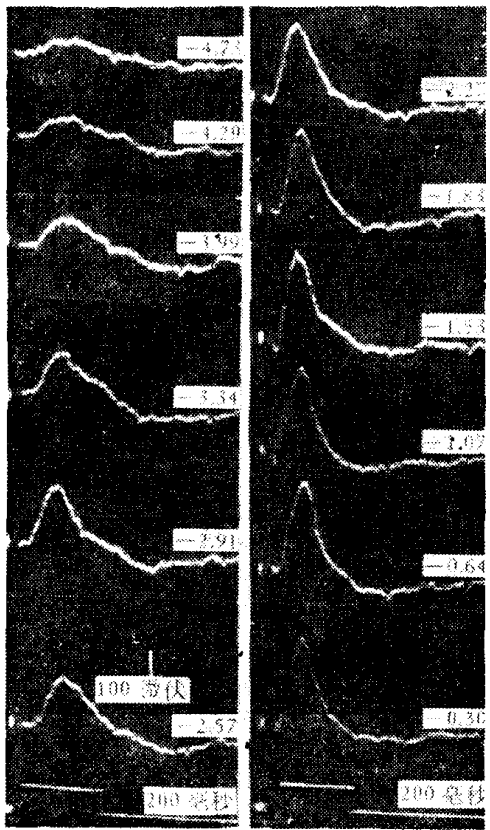


图 1 灰林鸮暗视 ERG 波形

刺激光为白光。各波形右侧的数字为刺激光强度 ($\log I$)。下线为光刺激信号,刺激持续期为 200 毫秒。振幅标尺为 100 微伏

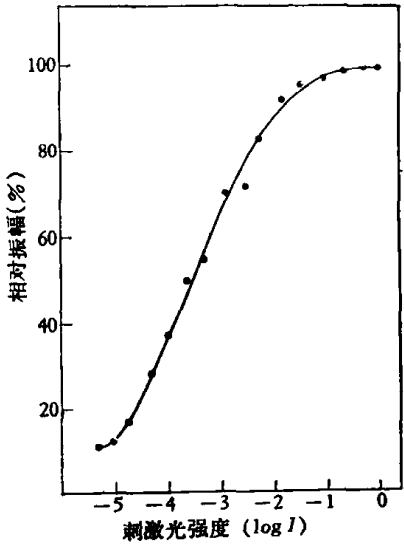


图 2 猫头鹰 b-波振幅——强度曲线

纵坐标是以 b-波最大振幅为百分之百的相对百分数;横坐标为刺激光强度

适应程度有关,一般是在 0.5—1.0 之间,本实验的 α 值为 0.50。

强光刺激时,在 b-波之前还有 a-波,若延长刺激时间,则在刺激终止时出现正相 d-波(图 3b),在 b-波与 d-波之间还有一个 c-波,不过本实验用的为交流放大器,故不能显示 c-波的准

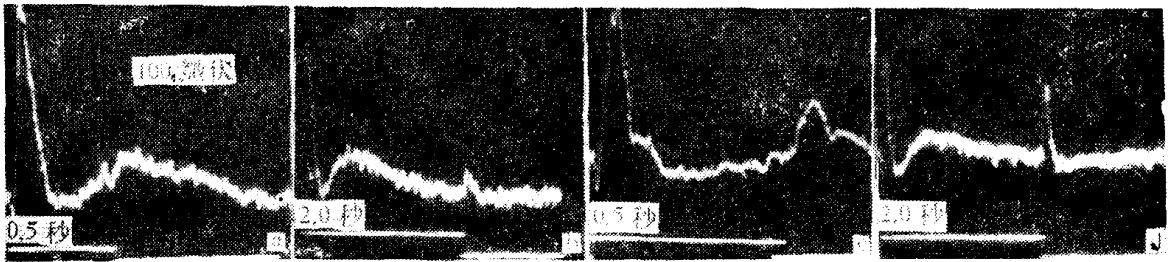


图 3 猫头鹰暗视与明视 ERG

a 与 b 为暗视 ERG, c 与 d 为明视 ERG。以白光刺激, $\log I = -1.53$ 。下线为刺激信号,所标数字为刺激持续时间(秒)。其它同图 1

确形状。在明视状态下 d-波更容易出现 (图 3c), 振幅较暗视时为大 (图 3d)。

2. 明适应 预先选择一定强度的刺激光, 测暗视 b-波振幅, 然后启开背景光, 从第 5 秒开始, 以原来同样强度的刺激光, 按一定的时间间隔进行刺激, 测定在明适应过程中 b-波振幅的变化情况。结果表明, 当用弱背景光 ($\log I_B = -1.82$) 进行明适应时, b-波振幅立即明显减小, 此后即基本上维持恒定 (见图 4 上, 虚线部分)。当背景光强度增加到 $\log I_B = -0.74$

时, b-波振幅变化情况包括两个时相: 起初 b-波振幅在明适应开始的瞬时 (5 秒内) 突然显著下降; 随后又出现缓慢的恢复时相, 直到第 5 分钟达到较高水平, 此后即维持恒定 (见图 4 下, 实线部分)。

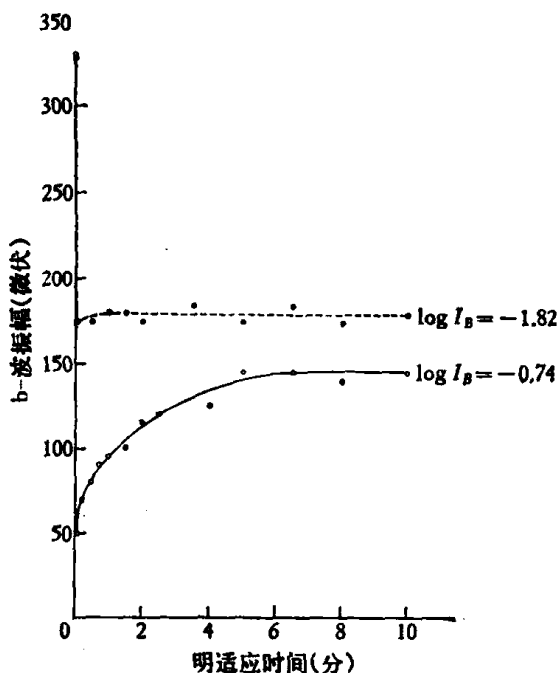


图 4 明适应过程中 b-波振幅的变化

横坐标为明适应时间 (分), 纵坐标为 b-波振幅 (微伏)。上线 (●—●) 背景光强度 $\log I_B = -1.82$; 下线 (○—○) $\log I_B = -0.74$

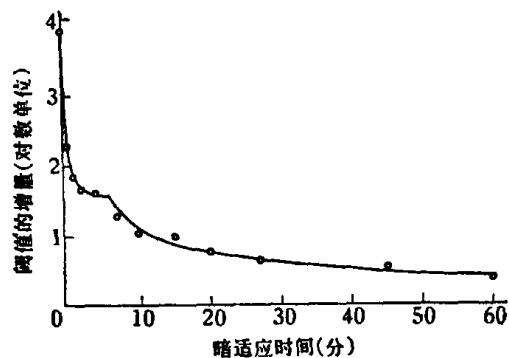


图 5 猫头鹰的暗适应曲线

前曝光 $\log I_B = 0$, 曝光 10 分钟。横坐标为暗适应时间, 纵坐标为 $\log$ 阈值, 用相对暗视阈值表示。此曲线为三次实验平均值

3. 暗适应 一个暗适应曲线示于图 5。取 50 微伏大小的 b-波振幅为标准, 用完全没有减弱的背景光为前曝光, 作用 10 分钟, 曲线显示两个部分, 大约在 6 分钟处出现转折, 60 分钟后基本上接近暗视阈值。

讨 论

本工作表明猫头鹰的 ERG 有比较明显的 d-波。一般认为有较大撤光反应或 d-波 ERG 的视网膜主要是视锥细胞型的^[9], 这似乎和 Fite^[3] 形态学的观察不太符合, 因为根据 Fite 的报道, 夜行性猫头鹰的视网膜是以视杆细胞为主, 甚至在中央凹也有大量的视杆细胞。然而 Armington^[10] 曾指出, 若按照 Granit 的意见, 可把脊椎动物的视网膜分为 I 型和 E 型。I 型视网膜具有相当大的正相撤光反应, 而 E 型视网膜则只有很小的负相撤光反应。另外他们也指出, 哺乳动物主要是 E 型视网膜; 鸟类、鱼类、两栖类和爬行类则都是 I 型视网膜。根据这种分类, 则比较能解释我们对猫头鹰 ERG 波形所作出的观察。

Armington^[11] 报道了分别用两种具有大小不同的投射角 (4° 和 22°) 的背景光进行明适应, 在明适应过程中人眼 ERG b-波的变化趋势。他指出, 当用 22° 的背景光进行明适应时, b-波振幅先是显著下降, 然后又缓慢上升, 最后达到恒定。另一些作者也报道了壁虎^[12] 和鱼类^[13,14] 在明适应过程中, b-波振幅逐渐恢复的现象。然而 b-波振幅恢复的程度及其与明适应

过程的时间关系,随动物的种类不同及背景光的强弱而异。本实验在两种不同强度的背景光作用下,猫头鹰 b-波振幅的变化,基本上分别与 Armington^[11] 用投射角大小不同的两种背景光所得到的结果相似。Armington 曾把这一现象解释成与眼睛静息电位的并发变化 (concurrent changes) 有关,也有人认为是与视锥细胞系统从视杆细胞系统的抑制下解脱出来有关^[14]。

本实验用电生理学方法测得的猫头鹰暗适应曲线有明显的转折,这与猫头鹰的明视和暗视光谱敏感度曲线有明显的 Purkinje 转移^[8] 和猫头鹰具有色觉功能^[15] 是一致的。因此,尽管猫头鹰的视网膜以视杆细胞占绝对优势,有高度的暗视觉功能,但它们也仍有较好的明视功能。

致谢: 本研究所用猫头鹰承蒙中国科学院动物研究所鸟类组同志们进行分类鉴定,谨此致谢。

参 考 文 献

- [1] Hecht, S. & Pirenne, M. H., *J. Gen. Physiol.*, **23**(1940), 709.
- [2] Dice, L. R., *Amer. Naturalist*, **79**(1945), 385.
- [3] Fite, K. V., *Vision Res.*, **13**(1973), 219.
- [4] Martin, G. R. & Gordon, I. E., *Ibid.*, **14**(1974), 1393.
- [5] Martin, G. R., *Nature*, **268**(1977), 636.
- [6] Martin, G. R., *New Scientist*, **77**(1978), 72.
- [7] Bornsheim, H. & Tausley, K., *Experientia*, **17**(1961), 185.
- [8] Martin, G. R. & Gordon, I. E., *J. Comp. & Physiol. Psychol.*, **89**(1975), 72.
- [9] Brown, K. T., *Vision Res.*, **8**(1968), 633.
- [10] Armington, J. C., *The Electroretinogram*, Academic Press, N. Y., 1974, 20—21.
- [11] Armington, J. C., & Biesdorf, W., *J. Comp. & Physiol. Psychol.*, **51**(1958), 1.
- [12] Dodt, E. & Jessen, K. H., *J. Gen. Physiol.*, **44**(1961), 1143.
- [13] Dowling, J.E. & Ripp, H., *J. Gen. Physiol.*, **60**(1972), 698.
- [14] 杨雄里等,生物化学与生物物理学报, **9**(1977), 25; **10**(1978), 13.
- [15] Martin, G. R., *J. Comp. & Physiol. Psychol.*, **86**(1974), 133.