

- [24] McNay J. W., et al., 1984, *Theor. Appl. Genet.*, 67: 433-437.
- [25] Rode A., et al., 1985, *Theor. Appl. Genet.*, 71: 320-324.
- [26] Lonsdale D. M., et al., 1984, *Nucleic Acids Res.*, 12: 9251-9261.
- [27] Levings III, C. S., 1983, *Cell*, 32: 659-661.
- [28] Ellis R. J., 1982, *Nature*, 299: 678-679.
- [29] Wright R. M., et al., 1982, *Cell*, 29: 505-515.

脊椎动物和无脊椎动物的光感受器结构*

黄 春 发

(厦门大学细胞生物学研究室)

光感受器是感光细胞一个特化部分。动物通过视觉来感知外界多变的环境, 首先由光感受器将光能转变为化学能。对感光器官结构研究, 始于上世纪后叶^[1]。随着科学技术的高速发展, 透射电镜、扫描电镜和冰冻蚀刻复型等新技术的广泛应用, 对感光细胞结构的研究, 从广度和深度都大有长进, 现已报道感光细胞超微结构的动物几乎遍布各动物门类^[2,3]。

一、脊椎动物视细胞形态学

脊椎动物的感光细胞, 即视细胞, 来自视杯内壁的神经上皮, 一般呈单层(极少数夜行性动物有双层或多层)。视细胞是一种长形细胞, 按其形状分为视锥细胞和视杆细胞, 它又可细分为三部分: 外段, 连接纤毛和内段。

1. 外段 外段富含视色素, 形状在视杆细胞中象杆状, 视锥细胞中象锥状。在不同动物中, 外段的长度、直径和形状不同, 即使在同一视网膜的不同位置(中央和周边)也略有差别^[1]。外段由扁平的杆盘或锥盘组成。每个盘由两层膜构成, 与外段轴垂直, 杆盘的边缘有很深的切迹, 俯视象花瓣。Young 和 Droz(1968)^[4]用放射自显影研究指出: 杆盘是持续形成的, 由外段基部的细胞膜内陷更新。新生盘不断向顶端方向推移, 最后从顶端脱离形成被细胞膜包裹的一堆片层体(图1 a, b)。同时顶端碎片又不断脱落, 并为色素上皮细胞所吞噬。视杆

外段膜盘脱落发生在黎明, 脱落过程可认为是一种顶分泌^[1]。

锥盘是圆的, 边缘光滑无切迹, 通常与细胞膜表面相连接^[5], 锥盘间有一狭窄的与外界相通的开口。在低等脊椎动物中, 这些开口较宽, 出现在外段某特定区域。锥盘膜也在外段基部形成, 但一直排至顶端并与细胞膜持续

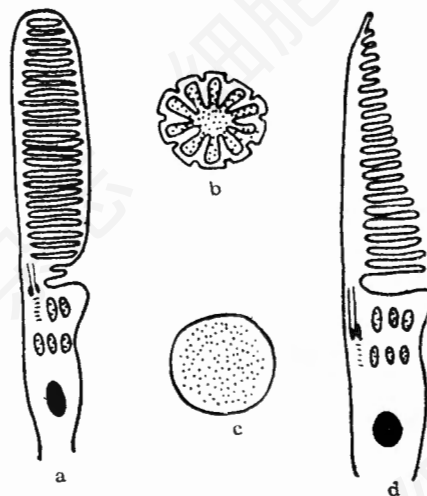


图1 视杆细胞和视锥细胞模式图

- a. 视杆细胞纵切片
b. 视杆细胞外段横切片
c. 视锥细胞外段横切片
d. 视锥细胞纵切片

* 本文承蒙汪德耀教授审阅, 特此致谢。

(图1 c, d)。杆盘膜只在外段基部保持连续性。这一差别用荧光染料经锥盘间开口渗入,在荧光显微镜下可区分视锥和视杆细胞^[6]。锥膜盘也在顶端逐渐去除,但脱落发生在黄昏^[7]。根据昼夜节律,外段膜盘的更新交替发生在视杆细胞和视锥细胞^[8]。视锥和视杆外段用不同方式处理结果不一,如用碘化铤-钨酸混合液或焦铤酸钾-钨酸混合液固定,杆盘出现致密沉淀物,而锥盘没有^[9]。用³H-果糖研究证明视杆外段无含果糖的糖蛋白。

膜盘象膜结晶一样叠集,在垂直光路的平面上排列尽可能多的视色素分子。由几种方法获得的结果指出视色素分子的膜结合状态^[1]。外段冰冻断裂复型观察结果是E-面平滑而P-面有直径50—80 Å 随机排列的致密颗粒^[10]。用人造磷脂膜和渗入纯的视紫红质的人造磷脂膜复型比较研究也支持上述观点。复型的结果指出视色素分子象一种转膜蛋白不对称地位于细胞质一侧。用HRP-标记抗纯视紫红质抗体的免疫组织化学方法表明阳性反应位于杆盘膜、外段基部、连接纤毛和内段远端的细胞膜上。杆盘胞质面阳性强于腔表面。用铁蛋白标记的伴刀豆球蛋白A能与杆盘膜腔表面结合,暗示着可能有一种作为视紫红质成分的碳水化合物存在于这表面上^[11]。

2. 连接纤毛 外段与内段之间有一连续膜,其内有一条又短又细, $d = 0.3 \mu\text{m}$,偏心分布的连接纤毛。不同动物的连接纤毛长度不同(0.3—0.5 μm),视锥细胞的连接纤毛较视杆细胞的连接纤毛短。连接纤毛由9对双联体微管组成环,每对微管通过横桥与外管层上相对应的管丝连接,这些微管向上伸进外段1.5 μm 后消失。茎部细胞膜有与长轴垂直的长度为300 Å 的周期性平行条纹,是膜加厚形成的。从形态发生学看,外段由纤毛顶端扩大内陷而成,茎是纤毛的残余物,又是内外段联系的必经之路,在传递外段发生视觉兴奋所产生的电流和输送外段代谢过程所需的物质中起着重要作用。然而,物质运输的实际模式还不清楚,在特殊区

域内膜周期性加厚和膜颗粒规律性排列暗示着可能由膜传递。

3. 内段 在各种脊椎动物中,视杆细胞内段结构基本相同,而视锥细胞内段结构差别较大。有的内段顶端有几个指状突起伸在外段基部周围,称为萼状突起(calycal processes)。内段含有密集的线粒体团,光镜下象椭圆体。线粒体有长形、线状,排列与内段轴平行。

两栖类、爬行类和鸟类的视锥细胞内段有一种油滴,被线粒体包绕。在有些动物中,由于存在类胡萝卜素,因而油滴颜色很深。在昼行性鸟类和龟中,观察到红色、桔色和无色的油滴,而在鱼类和胎生哺乳类中没有油滴^[1]。

在鲤鱼单锥与昼行蜥蜴和蛇双锥的主锥中,周边的线粒体结构典型,中央的线粒体变大呈球状,线粒体扩大是随基质中致密脂质颗粒的存在而发生,这些颗粒向中央沉积,并沿线粒体膜和嵴规则排列,最后弥散充满整个基质,嵴难辨。所以,虽然这些动物内段没有油滴,但这种富含脂类的线粒体(亦称椭圆体)看来能代替油滴。油滴可能有三种功能:(1)其位置和形状提示起入射光的透镜作用;(2)作为能量储存库提供视细胞活动的能源;(3)油滴有色,可能是一个关闭型滤器。在人中央凹视锥细胞内段,虽然线粒体遍布,但没有形成椭圆体^[1]。

在两栖类、爬行类和鸟类视锥细胞内段,椭圆体附近发现一种称为抛物面体的大球体,PAS反应证明是糖元储存库。用PAS染色分为两区:强阳性的髓质(糖元颗粒密集)和弱阳性的皮层(糖元颗粒散布在管状和池状的内质网中)。

内段近端还有肌样体,在低等脊椎动物中,其依赖明暗适应而伸缩。在暗适应,视锥细胞肌样体伸长而视杆细胞收缩;明适应时情况相反。这部分含有粗面内质网、游离核糖体和高尔基体,其承担外段的新陈代谢。微管与内段轴向平行。连接纤毛基体附近常可看到一个中心体。在某些动物中,与基体有关的交叉条纹纤维束常被光面内质网包围^[12]。在某些动物

中,内段膜径向伸出许多褶,鳍状突起,增大了细胞表面,可能有促进代谢物运输的作用。

除胎生哺乳类外,大多数脊椎动物都有双锥:即主锥和附属锥构成一个单元。主锥结构类似于单锥,且比附属锥突起多。两个内段紧靠,无特殊的连接结构。有时表面的褶皱与对面的细胞膜紧挨。主锥的肌样区底部变小变平并部分地环绕附属锥。在明暗适应时,仅主锥改变位置。

在硬骨鱼中看到两个几乎一样的锥(孪生锥)构成一个单元。沿内段全长,两锥密切相触,每个成员的连接纤毛位于对面。在明暗适应时,两者同步运动。除了普通的外段外,还有纤毛微管伸长的突起附着在外段,被称为附属外段^[14]。

在夜行性壁虎视网膜中发现特殊的(双杆)视细胞,其某些形态学特征象视锥细胞,但却含有视紫红质。Walls假设这种视细胞是在进化过程中由视锥细胞演变而成的^[15]。

视锥细胞核呈圆形,常位于视网膜外界膜附近,此呈卵圆形的视杆细胞核大,核质染色更淡;视杆细胞含异染色质多,位置更深。

视杆细胞常有一稍微膨大称为杆球(spherule)的末端;视锥细胞则有一宽的扁平的称为锥蒂(cone pedicle)的末端。在外网状层杆球比锥蒂位置稍近。杆球底部有一深的内陷,其内终止着来自次级神经元的突起。锥蒂亦有内陷,如灵长类有11—25个。内陷深浅随视细胞活动而变化。视杆细胞和视锥细胞的突触属化学性突触,末端有许多球状突触小泡。依赖功能状态,还可看到与突触小泡再循环有关的被膜小泡和池小泡,有的还有少量线粒体。与视细胞突触相连的次级神经元是水平细胞和双极细胞。用连续切片和高尔基浸染法证明在视细胞基部前者比后者更深入^[1]。

二、无脊椎动物感光细胞的形态学

无脊椎动物感光器官多种多样,有的非常原始,如原生动物的眼点,只表现趋光性;有的很发达,如昆虫的复眼和头足类的折射眼。

尽管无脊椎动物感光器官结构千差万别,但就其感光细胞而言,同样可分为三个部分:光感受器,细胞体和轴突。

1. 光感受器 由纤毛膜反复褶皱形成的一堆盘,从几个到几百个折膜组成的盘状光感受器,最典型的是脊椎动物视细胞外段,Dilly在海鞘中也观察到(图2a)。囊状光感受器是整个纤毛扩大变平而成,膜囊腔达3—6 nm,数目随动物而异,少则几十个,多达数百个(图2b)。微绒毛状光感受器在水螅和海星中观察到。水螅中微绒毛是从纤毛杆两侧伸出;而海星中则是从纤毛基部或细胞表面伸出(图2c)。在栉水母和梳状水母的额器及腹足类背眼中观察到由纤毛延成的片层状光感受器(图2d)。Eakin在箭虫的眼睛中看到纤毛远端内有许多细长的小管,每根纤毛可多达800个小管(图2e)。用眼虫突变体证明副鞭毛体是运动鞭毛基部或鞭毛膜内部隆起,有电子密度均一的条纹结构(图2f)。此外,有人认为大量无修饰的纤毛可能也是光敏感的^[2,3]。

由细胞膜外褶形成的微绒毛有三种:(1)侧向规则微绒毛,初形成时短而不规则,完全分化后,呈长500—5000 nm, $d = 20-100$ nm不等的指状,径向排列,如节肢动物、头足类和文昌鱼的光感受器(图2g);(2)侧向不规则微绒毛在环节动物和瓣鳃类的光感受器中看到,其感光能力更低,只能发现光源和判别方向(图2h);(3)端列微绒毛是感觉细胞在发育过程中远端成锥状。锥尖的细胞膜外褶形成微绒毛冠状物,在有肺类蜗牛、蛭和星虫中发现(图2i)。在许多节肢动物和软体动物中,看到相互垂直的双面感杆小体。Waterman证明这种光感受器有分析偏振光的能力(图2j)。Eakin等在轮虫中观察到另一种片层,象未开的花瓣重叠,宽又平,厚为50 nm,约有12层。在感觉细胞远端形成片状小丘,由柄与胞体联系,其间有一小腔(图2k)。某些昆虫(如蜻蜓等)的光感受器分层排列。在某些原生动物中,眼点由两部分组成:即表面突起折射作

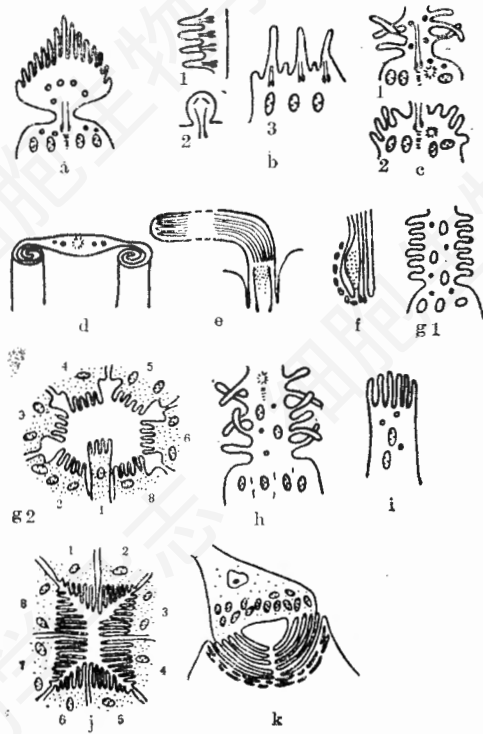


图2 无脊椎动物光感受器(From Eakin 1972)^[2]

a. 盘状光感受器(海鞘); b. 囊状光感受器(1、2为环节动物; 3. 为扇贝); c. 微绒毛状光感受器(1. 为水螅, 2. 为海星); d. 片层光感受器(梳状水母); e. 管状光感受器(箭虫); f. 副鞭毛体(眼虫); g. 侧向规则微绒毛(1. 枪乌贼, 2. 为果蝇); h. 侧向不规则微绒毛(沙蚕科); i. 端列微绒毛(蜗牛); j. 双面感杆小体(蜜蜂); k. 片层光感受器(轮虫纲)。

用的透明体和由片层结构的“视屏栅”组成的杯状黑素体^[16,17]。

光照对光感受器的影响报道不一。有的认为光照会引起感杆小体的解体; 有的认为暗适应减缓某些生物合成过程导致微绒毛萎缩^[18]。

2. 细胞体 感光细胞体富含线粒体, 有的几乎同脊椎动物视细胞内段一样密集。Krasen^[19]等在多毛虫中看到长柱状的线粒体规则分布, 与光轴垂直, 横切面为三角形环轮。每个细胞约有3000个线粒体, 嵴极少, 内膜有绒毛状突起。线粒体除提供能量外, 有人推测线粒体酶所催化的代谢过程有促进光诱导冲动的产生和放大。更确切地说, 可维持光感受器结构完整和功能状态。还有人根据线粒体结构

特征和分布位置, 认为感光细胞有二色性^[19]; 也有人认为线粒体可能有某种波导功能(wave-guidance function)。

在许多例子中, 粗面和光面内质网在细胞核区很发达, 胞质中还有许多游离的核糖体, 这暗示着细胞体有高水平的合成活动。在一种桡足类无节幼体眼中看到称为透光体(plaosome)的粗面内质网大量凝集现象, 其数量和性质随光照而变化。在有肺类蜗牛中高尔基体有几个, 高尔基液泡很丰富, 分布在核上方, 成类结晶状排列。有人用免疫细胞化学和³H标记的维生素A示踪法证明高尔基体与视蛋白合成有关^[20]。随动物而异, 细胞体还含有多泡体, 分层小泡, 分泌颗粒, 溶酶体和致密体等。

越来越多的研究发现感光细胞也有胞饮作用, 尤其在光感受器下。单膜、大小相近的胞泡可能与微绒毛膜的更新和物质的吸收以及胞外成分内渗有关^[2]。有些动物在感光细胞远端还看到纵向排列的胞质小管, 如文昌鱼中微绒毛下有直径稍大的管状结构^[16]。胞质小管分布位置和结构特征, 推测可能起着支持、运输和传递的作用^[16,17]。感光细胞一般缺乏色素颗粒, 但在果蝇、头足类和其他节肢动物中有大量的黑色素颗粒。一种多毛虫中含有桔色的色素颗粒, 其支持细胞中××含有深蓝色的色素颗粒。光照可改变感光细胞长度, 引起色素颗粒移动, 增加核糖体和内质网数量, 影响胞外物质的吸收和刺激对去除感杆小体代谢物起作用的细胞质系统^[2]。

3. 轴突 绝大多数感光细胞底部有一长的轴突。在分层排列的感光细胞中有些不同。近端的感光细胞轴突如上所述, 而远端感光细胞的轴突则恰在光感受器下侧向伸出, 而后在纤毛囊上方成弧, 在色素上皮后与近端的轴突汇合。轴突中最常见的是微管和线粒体。微管纵向排列, 中央最丰富, 也有缺乏微管(如蜘蛛)。线粒体细长, 位于质膜之下, 还有小泡、颗粒等。

三、感光细胞结构比较

从大量的报道看^[2,3], 不同动物的感光细

胞结构千姿百态, 但就绝大多数的动物来说, 仍有其共同的结构特征: (1) 不论何种动物的光感受器都有由细胞膜衍生而来的膜系统。这种膜系结构提供了视色素单层广布和最有效地捕获光子的表面。根据这一显著特征, Eakin^[3]提出光感受器演进的两条线路理论, 即纤毛线路和感杆线路(图3)。根据光感受器膜系结构特征, 动物从原生动物起分别向着纤毛线路和感杆线路演进, 至今都具典型完善的例子: 纤毛线路中的脊椎动物感光细胞的外段和感杆线路中的昆虫复眼的双面感杆小体。(2) 光感受器总是和线粒体紧邻, 线粒体是细胞的动力站, 在细胞生命活动中提供能量。其中主要是维持膜系结构和发挥功能所需的能量。膜系结构维持的基本特征之一是光照后视色素的重新合成; 而功能方面则是兴奋放大成神经脉冲或抑制自发活动的传导。(3) 感光细胞底部有一条长的轴突, 光感受器将光能转变成成为化学能, 进而转变为电脉冲, 由轴突末端传递给次级神经元, 末端起着信息传递的重要作用。(4) 感光细胞通常含有较为丰富的粗面内质网、高尔基体和糖元颗粒等, 这暗示着感光细胞内视色素、膜结构蛋白、神经递质和激素等物质高水平的代谢。此外, 在几十亿年漫长的进化长河中, 动物在共同的基础上向各自不同的方向发展, 形成如今丰富多彩的奇观。如光感受器有多达十几种不同形式的膜系衍生物, 线粒体的分布、形态、数量和修饰方式在不同动物中也有很大的差别; 光感受器和线粒体间有的动物还有管状结构。各种细胞器分布和密度也因动物而异, 有的动物感光细胞内含有色素颗粒, 轴突的位置和末端结构也不一致。

近年来, 新技术的广泛应用和多学科的互相渗透, 使视觉研究进展迅速^[21-26]。今后一方面将研究那些目前尚未了解或了解不深的动物感光器官组成细胞的结构, 力求通过比较不同动物感光器官结构差异和联系, 探讨与生物进化与视觉系统发生有关的问题, 另一方面将用典型动物为材料, 采用各种技术方法, 集各



图3 动物光感受器进化线路图 (From Eakin 1968)

学科之长, 来解决视觉形成中的一系列本质问题, 从不同层次, 揭示视觉形成的奥秘, 并将研究成果及时应用于生产实践(如仿生学和医学等)。所有这些, 可以预料, 都有着极为广阔的前景。

小 结

本文简要地介绍了脊椎动物和无脊椎动物感光细胞的结构特征, 并加以比较分析。在此基础上, 总结了感光细胞结构的共同性和相异性, 同时也找到存在的问题和今后努力的方向, 以便引起重视, 并加强这方面的研究。

参 考 文 献

- [1] E. Yamada, 1982, In "Methods in Enzymology" V 81 (L. Packer ed) p 1.
- [2] R. M. Eakin, 1972, In "Photochemistry of vision handbook of sensory physiology" V VII/I (H. J. A. Dartnall) p. 625.
- [3] R. M. Eakin, 1968, In "Evolutionary Biology" V 2 (T. Dobzhansky, M. K. Hecht & W. C. Steere eds) p 194.
- [4] R. W. Young & B. Droz, 1968, *J. Cell Biol.*, 39: 169.
- [5] E. Yamada, 1960, *J. Electron Microsc.*, 9: 1.
- [6] A. M. Laties & P. A. Liebman, 1970, *Science*, 168: 1475.
- [7] R. W. Young, 1978, *Invest. Ophthalmol.*, 17: 105.

- [8] R. W. Young, 1978, *Vision Res.*, 18: 573.
- [9] M. L. Fishman et al., 1977, *Exp. Eye Res.*, 24: 341.
- [10] B. K. Fung & W. L. Hubbell, 1978, *Biochemistry*, 17: 4403.
- [11] J. Rosenkranz, 1978, *Z. Zellforsch Mikrosk. Anat.*, 111: 228.
- [12] P. Brown, I. R. Gibbons & G. Wald, 1963, *J. Cell Biol.*, 19: 79.
- [13] E. W. Spira & G. G. Milman, 1979, *Am. J. Anat.*, 155: 319.
- [14] B. Brown & M. Hollenberg, 1973, *J. Morphol.*, 140: 405.
- [15] G. Walls, 1963, In "The vertebrate eye and its adaptive radiation" p 163.
- [16] T. Nakao, 1964, *Tohoku J. Exp Med.*, 82: 349.
- [17] 黄春发、汪德跃, 1985, 第四届动物学会显微和亚显微形态科学讨论会, 桂林, p 158.
- [18] R. W. Young, 1967, *J. Cell Biol.*, 33: 61.
- [19] F. B. Krasen & P. A. Lawrence, 1966, *J. Cell Sci.*, 1: 239.
- [20] D. S. Papermaster et al., 1978, *J. Cell Biol.*, 77(1): 156.
- [21] B. Borwein, 1983, *Anat. Record.*, 205: 363.
- [22] D. Mac, G. Fyre & B. K. Hall, 1981, *J. Morphol.*, 167: 201.
- [23] N. G. F. Cooper et al., 1983, *J. Ultrastruct., Res.*, 82: 172.
- [24] B. Barry & R. Mathies, 1982, *J. Cell Biol.*, 94: 479.
- [25] N. Katagiri, 1984, *J. Electron Microsc.*, 33: 140.

包被小泡——一种新的细胞器

杨维才 郑国镭

(兰州大学细胞研究室)

在近二十年细胞生物学研究中,关于包被小泡(Coated vesicle, 简称 CV)结构功能及其有关的受体介导的内吞作用(Receptor-mediated endocytosis)的研究一直是十分活跃的领域。1964年 Roth 和 Porter^[1]首先在蚊虫卵母细胞中发现细胞表面存在“毛状包被结构”(Bristle-coated structure),同年, Rosenbluth 和 Wissig^[2]发现蟾蜍脊神经细胞中铁蛋白的内吞与“包被”小泡有关,并首次用包被陷窝(Coated pit, 简称 CP)和包被小泡来描述与铁蛋白吸收有关的细胞表面内陷和小泡结构。事实上在此之前人们已观察到了类似的结构,只是叫法不同,如“复合小泡”(Complex vesicle),“刺状体”(Acanthosome),“无定形包被结构”(Amorphous-coated structure)或“Rhopheosome”等,尽管名字不同,但都是描述细胞质膜内陷区被致密的细胞质包被这一事实。1969年 Kanaseki 和

Kadota^[3]首先从神经组织中部分地纯化到 CV,并用电镜负染色技术第一次直接观察到了包被呈五边形和六边形的网格特征。七十年代中期, Crowther 等人^[4]确定了 CV 多边形包被结构的几何特征和多态性。同时 Pearse^[5,6]改良了 Kanaseki 和 Kadota 的纯化方法,使人们能够获得大量 CV 用于生化和结构分析,并发现了包被结构的主要蛋白——笼形蛋白(Clathrin)。除此笼形蛋白之外,人们^[7,8]还发现了其它附加蛋白(Mr. 110, 55, 33, 36 kd)。随后许多人对笼形蛋白的组成、结构特征及其形成多边形笼形包被结构的机制进行了深入的研究,提出了一些有意义的模式。免疫细胞化学研究揭示细胞内可能存在游离笼形蛋白池^[9],很可能分布在细胞核周围。解被 ATPase (Uncoating ATPase)^[10,11,12]活性的发现为了解 CV 的功能和包被机制提供了线索,下面简要