

地下啮齿动物视觉系统的形态结构与机能进化

杜央威¹ 李金钢^{1,2,*} 赵新全²

(1 陕西师范大学生命科学学院, 西安, 710062)

(2 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘要: 感觉系统的适应进化机制一直是动物行为学研究的焦点。生活在特殊环境中的动物, 其感觉系统在进化过程中表现出的显著差异更是引人注目。由于适应地下黑暗生活环境, 地下啮齿动物感觉系统在各个组织水平都表现出进化和退化镶嵌的形态特征, 其视觉系统表现得最为突出: 视觉器官退化, 有关图象分析结构、由视觉诱导产生行为反应的脑区及视觉投射严重退化, 有关感受光周期的“非成像”视觉通路结构高度发达。本文综述了地下啮齿动物视觉系统的结构、功能、进化与发育等方面的研究进展, 旨在阐明地下啮齿动物视觉系统的特点, 有助于开展地下啮齿动物视觉系统适应进化机制的研究。

关键词: 地下啮齿动物; 视觉系统; 适应进化机制

中图分类号: Q954.53

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2006) 01 - 0076 - 08

Morphologic structure and functional evolution of visual system in subterranean rodents

DU Yangwei¹, LI Jingang^{1,2,*}, ZHAO Xinquan²

(1 College of life sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an, 710062, China)

(2 Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001, China)

Abstract: Adaptive evolutionary mechanisms of sensory systems are the focus of the animal behavior research. Special interest has been given to a particular ecotype species, subterranean rodents, whose sensory systems show conspicuous features during the evolution process. Their sensory systems have mosaic morphological features of both progression and regression at different organization levels because of adapting to subterranean dark ecotype. The visual system is the most prominent example among their sensory systems. The ocular system is regressive, and brain structures involved in analysis and forming of image and visually guided behaviors are degenerated in size, and their visual projection is reduced, but the structures of the “non-image forming” visual pathway involved in photoperiodic perception are well developed. The adaptive structures, function, evolution and development of subterranean rodents are reviewed in this paper in order to further illustrate traits of visual system, and better assist the study of the adaptive evolutionary mechanisms of visual system in subterranean rodents.

Key words: Adaptive evolutionary mechanisms; Subterranean rodents; Visual system

地下啮齿动物是一类终生营地下生活的植食性小型哺乳动物 (Ellerman, 1956; Nevo, 1979)。全世界约有 30 多种地下啮齿动物 (Huntly and Lnouye, 1988), 主要包括仓鼠科 (Cricetidae)、囊鼠科 (Geomyidae)、盲鼠科 (Spalacidae)、竹鼠科 (Rhizomyidae)、八齿鼠科 (Octodontidae)、栉鼠科 (Ctenomyidae) 和滨鼠科 (Bathyergidae) 等物种, 广泛分布于亚洲、非洲、美洲、欧洲大陆的热带草

原、草原、干旱及半干旱灌丛 (Mielke, 1977; Nevo, 1979; Andersen, 1987)。虽然它们分布的国家和地区不同, 但由于长期生活在地下黑暗的生境中, 这类动物的形态结构、功能等在进化中表现出高度的趋同现象, 如视觉系统退化、嗅觉及听觉系统高度发达 (张堰铭和刘季科, 2002), 因此, 地下啮齿动物成为研究动物感觉系统适应进化的理想研究材料。本文对地下啮齿动物视觉系统的形态结构、

基金项目: 陕西省自然科学基金资助项目 (2001SM18)

作者简介: 杜央威 (1979 -), 女, 硕士研究生, 主要从事动物生理生态学研究。

收稿日期: 2004 - 12 - 19; 修回日期: 2005 - 06 - 03

* 通讯作者, correspondence author, E-mail: jingang@snnu.edu.cn

功能、进化与发育等方面的研究现状作以综述，旨在引起人们对地下啮齿动物视觉系统适应进化机制的关注。

1 地下啮齿动物视觉系统的形态结构

1.1 眼

地下啮齿动物眼一般都十分退化。分布于非洲西部的隐鼠属 (*Cryptomys*)、岬鼠属 (*Georychus*) 和滨鼠属 (*Bathyergus*) 的眼结构基本正常或缺少某些结构，但体积极度缩小 (Ceï, 1946; Eloff, 1958)。其中，鼯形鼠 (*Spalax ehrenbergi*) 的眼是最退化的 (Omlin, 1997)，其眼隐于皮下，直径小于 $700\ \mu\text{m}$ ，包被在肥大的副泪腺中。其眼结构相当退化，因缺乏眼肌和瞳孔，其眼球已不能运动 (Ceï, 1946; Sanyal *et al.*, 1990; Cooper *et al.*, 1993a)。

1.1.1 晶状体

地下啮齿动物眼晶状体结构种属间差异较大。鼯形鼠晶状体在组成上不规则，已血管化，其虹膜和睫状体融合且过度肥大 (Ceï, 1946; Sanyal *et al.*, 1990)。赞比亚鼯形鼠 (*Cryptomys anseli*) 晶状体结构与正常有视觉动物相同，有虹膜、瞳孔及高度发达的晶状体 (Cernuda-Cernuda *et al.*, 2003)。

1.1.2 视网膜

地下啮齿动物眼视网膜结构具有进化和退化镶嵌的形态特点。已有研究表明，地下啮齿动物具有折叠、结构正常的视网膜 (Ceï, 1946; Eloff, 1958)。甘肃鼯鼠 (*Myospalax cansus*) 视网膜变薄，感光细胞数量急剧减少 (张育辉和刘加坤, 1994)。鼯形鼠视网膜形态发育正常，具有成层结构特征，但其外段在发育早期开始退化 (De Jong *et al.*, 1990; Sanyal *et al.*, 1990)。该鼠视网膜结构在进化上经历重组，发育成为具有感光作用的松果体状结构 (Cernuda-Cernuda *et al.*, 2002)。赞比亚鼯形鼠视网膜不但具有完全失明的地下哺乳动物视网膜的特点，还具有在地面生活有视力动物视网膜的特点，说明赞比亚鼯形鼠视网膜在进化上介于这两类鼠中间 (Cernuda-Cernuda *et al.*, 2003)。非洲鼯形鼠 (*Cryptomys anseli*, *Cryptomys mechowii* and *Heterocephalus glaber*) 高度发达的视网膜结构含有相当高比例的光感视锥细胞，且绝大部分视锥细胞含有蓝光敏感视觉色素，而不是其它哺乳动物视锥细胞含有的绿光敏感视觉色素；用于暗视觉的视杆细胞的密度比夜行性地鼠 (如小鼠和大鼠) 视杆细

胞的密度低得多 (Peichl *et al.*, 2004)。

1.2 视神经

地下啮齿动物视神经退化，神经纤维组成上差异不大。隐鼠属和滨鼠属啮齿动物的视神经体积极度缩小，主要由无髓纤维组成 (Eloff, 1958)。鼯形鼠视神经体积也极度缩小，完全由无髓纤维组成，这些纤维的空间分布缺乏大小和密度的梯度变化 (Herbin *et al.*, 1993, 1995)，神经节细胞和无髓纤维数目分别少于 900 和 1000 (Cooper *et al.*, 1993a, 1993b)。岬鼠属啮齿动物视神经纤维由一个类似洋葱状的球茎结构组成，在毛细血管层 (脉络膜) 中发现神经胶质细胞和神经节细胞，小的有髓轴突外面包被的髓鞘，往往比大的视神经纤维外的髓鞘更厚 (Omlin, 1997)。

1.3 视觉传导通路结构 (见图 1)

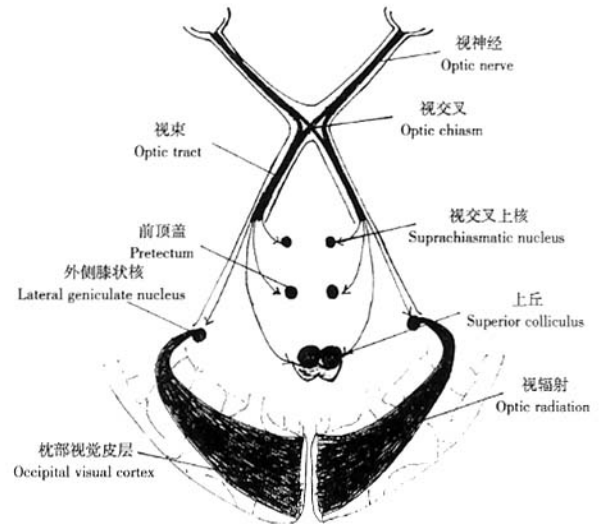


图 1 视觉传导通路

Fig. 1 Visual pathway

1.3.1 成像视觉传导通路结构

1.3.1.1 外侧膝状核

外侧膝状核分为背侧核、腹侧核和膝间体小叶等部分。外侧膝状核背侧核是成像视觉系统的一部分。

视网膜和外侧膝状核背侧核之间的联系有争议。很多学者认为鼯形鼠视网膜—外侧膝状核背侧核间不存在视觉投射 (Haim *et al.*, 1983; Heil *et al.*, 1987, 1991; Bronchti *et al.*, 1989, 1991; Rado *et al.*, 1992; Doron and Wollberg, 1994; Rehkamper *et al.*, 1994)。有些学者认为鼯形鼠和其它哺乳动

物一样,存在从视网膜发出,通过外侧膝状体背侧核,投射到初级视觉皮层的典型通路,且视网膜神经纤维主要从对侧投射到外侧膝状体背侧核 (Cooper *et al.*, 1993a, 1993b)。隐鼠 (*Cryptomys hottentotus*) 和赞比亚鼯形鼠同样存在该通路 (Oelschläger *et al.*, 2000; Negroni *et al.*, 2003)。

外侧膝状体背侧核的形态确认也有争议。一些学者认为,外侧膝状体背侧核的结构和大小限定在背外侧丘脑表层的3~4层细胞组成的一狭窄的细胞层,与其它啮齿动物外侧膝状体背侧核相比,体积缩小了92% (Cooper *et al.*, 1993a)。但其它研究显示鼯形鼠外侧膝状体背侧核大小可与有视觉的啮齿动物相比,如大鼠 (Bronchti *et al.*, 1989, 1991; Heil *et al.*, 1991)。另外,对赞比亚鼯形鼠外侧膝状体背侧核的研究结果与上相同 (Oelschläger *et al.*, 2000)。而且发现隐鼠外侧膝状体背侧核含有神经肽Y细胞和纤维,P物质阳性纤维 (Negroni *et al.*, 2003)。

哺乳动物外侧膝状体腹侧核是与视—眼、视—前庭系统以及视交叉上核相关的结构 (Graybiel, 1974; Card and Moore, 1989)。鼯形鼠外侧膝状体腹侧核比其它啮齿动物外侧膝状体腹侧核小,但不如其外侧膝状体背侧核缩小得那么明显,无论从细胞骨架结构,乙酰胆碱酯酶、细胞色素氧化酶的分布或视网膜投射上都不能辨认其亚区 (Cooper *et al.*, 1993a)。该核主要接受来自对侧的视网膜投射,也接受少量来自同侧的视网膜投射,而且所接受两侧视网膜投射的相对密度,与其它哺乳动物外侧膝状体腹侧核接受两侧视网膜投射的相对密度相等 (Bronchti *et al.*, 1991; Cooper *et al.*, 1993a, 1993b)。隐鼠外侧膝状体腹侧核的视网膜投射情况也是如此 (Negroni *et al.*, 2003),其外侧膝状体腹侧核含有神经肽Y纤维,P物质阳性纤维及内啡肽阳性纤维 (Negroni *et al.*, 2003)。赞比亚鼯形鼠外侧膝状体腹侧核小于实验鼠外侧膝状体腹侧核,但易识别。在光暴露后,在该核团无任何c-Fos免疫反应 (Oelschläger *et al.*, 2000)。

膝间体小叶主要参与调节生物节律,其途径是通过分泌神经肽Y到视交叉上核腹侧的血管活性肠肽细胞来参与调节生物节律的 (Zhang and Rusak, 1989; Edelstein and Amir, 1996; Peter *et al.*, 1996)。对大鼠和仓鼠 (*Mesocricetus auratus*) 的研究显示,在 (与生物节律时间无关) 光刺激后,膝间体小叶中的神经元有c-Fos表达 (Aronin *et*

al., 1990; Rusak *et al.*, 1990; Edelstein and Amir, 1996),但在赞比亚鼯形鼠膝间体小叶中无任何c-Fos免疫反应 (Oelschläger *et al.*, 2000)。

鼯形鼠属啮齿动物膝间体小叶体积极度缩小,从细胞结构或视网膜投射轨迹上都不能辨认 (Cooper *et al.*, 1993a)。隐鼠膝间体小叶介于外侧膝状体背侧核和外侧膝状体腹侧核之间,是一小群长方形细胞。和其它啮齿动物一样,该核含有神经肽Y细胞和纤维、P物质阳性纤维及钙结合蛋白阳性细胞,但没有 (其它啮齿动物具有) 内啡肽神经元 (Negroni *et al.*, 2003)。

1.3.1.2 上丘

其它啮齿动物上丘特征性地接受最密的视网膜投射 (高达74%),几乎所有的视网膜神经节细胞都发出视神经投射到顶盖。然而在鼯形鼠,上丘只接受少量分布于表层的视网膜神经支配,其接受的视网膜投射的绝对密度和相对密度都急剧减小 (Bronchti *et al.*, 1991; Cooper *et al.*, 1993a, 1993b)。它所接受的视网膜投射仅占整个视网膜投射的20%,相对减少了50%。该核团体积显著缩小,视网膜受体层的体积仅是仓鼠和其它啮齿动物视网膜受体层的3%。表层极薄 (1~2层细胞厚),带状层、灰色层及视觉层折叠成一单层 (Cooper *et al.*, 1993a, 1993b)。赞比亚鼯形鼠在光暴露后,上丘c-Fos表达无明显增加 (Oelschläger *et al.*, 2000),与上述结论相似。

1.3.1.3 前顶盖

哺乳动物前顶盖及其核团——视束核及橄榄顶盖前核的主要功能是对视觉运动和瞳孔对光反射进行整合 (Trejo and Cicerone, 1984; Leichnetz, 1990),对实验鼠和猫的研究发现,该核团还参与光、暗环境识别 (Thompson and Rich, 1961; Urbaitis and Meikle, 1968)。因此认为前顶盖神经元可能对散光有行为反应 (Clarke and Ikeda, 1985),而且该结构还参与周围光引起的行为定向反应 (Lund and Lund, 1965)。虽然鼯形鼠视束核及橄榄顶盖前核可以区分,但其橄榄顶盖前核的体积明显缩小。前顶盖接受相对密集的视网膜投射,受两侧视网膜神经支配。虽然其接受对侧视网膜投射占主导地位,但其视网膜投射相对密度与地上鼠及地下鼠前顶盖接受的视网膜投射相对密度相等 (Bronchti *et al.*, 1991; Cooper *et al.*, 1993a, 1993b)。赞比亚鼯形鼠在光暴露后,橄榄顶盖前核有很强的c-Fos表达,而在视束核无c-Fos表达 (Oelschläger *et*

al., 2000)。

1.3.1.4 副视系统

副视系统与整个运动域或视网膜—滑动分析有关, 另外副视系统神经元对经过视网膜大图案形成刺激的移位有反应 (Brecha *et al.*, 1980; Simpson *et al.*, 1984, 1988; Soodak and Simpson, 1988)。以前的研究认为鼯形鼠不存在从视网膜到副视系统的视觉投射 (Bronchti *et al.*, 1991), 但现有研究发现鼯形鼠副视系统不但接受同侧视网膜投射, 还接受对侧视网膜投射 (Cooper *et al.*, 1993a, 1993b)。鼯形鼠背侧终核和外侧终核的体积很小 (Cooper *et al.*, 1993a), 其形态位置与其它哺乳类的对应结构相似 (Hayhow, 1966; Fite, 1985; Cooper, 1986; Cooper and Magnin, 1986, 1987)。目前还未发现鼯形鼠内侧终核有腹侧、背侧之分 (Cooper *et al.*, 1993a), 这使鼯形鼠成为哺乳类的特例 (Cooper and Magnin, 1986; Cooper *et al.*, 1990)。

1.3.1.5 丘脑外侧后核

哺乳动物丘脑外侧后核是视网膜神经纤维投射到视觉皮层平行通路的一部分, 该通路从视网膜出发, 发出视觉纤维投射到上丘, 接着通过丘脑外侧后核转而投射到外纹状皮层 (Schneider, 1969)。有研究认为鼯形鼠存在从视网膜到丘脑外侧后核的视觉投射 (Bronchti *et al.*, 1991), 但也有研究认为鼯形鼠并不存在该视觉通路 (Cooper *et al.*, 1993a)。

虽然地下啮齿动物成像视觉通路结构严重退化, 但其感知光周期的“非成像”视觉通路的结构却高度发达 (Cooper *et al.*, 1993a)。

1.3.2 “非成像”视觉传导通路结构

1.3.2.1 视交叉上核

视交叉上核代表动物的内源性生物钟, 通过多突触投射链调节松果体褪黑激素分泌, 来维持动物激素节律和行为节律 (Meijer and Reitveld, 1989)。其它啮齿动物 (如小鼠、仓鼠), 视网膜投射到视交叉上核的密度仅占整个视网膜投射很小的一部分 (少于 1%), 且其视交叉上核所接受的两侧的视网膜投射密度完全相等。鼯形鼠视交叉上核在体积大小、细胞结构等各个方面都表现得正常。其接受的两侧视网膜投射中对侧投射占主导地位。鼯形鼠视交叉上核两侧的视网膜神经支配比例扩大 (约占整个视觉投射的 20%), 与上丘接受的视网膜神经支配比例相等, 并超过初级视觉结构所接受的视网膜神经支配比例。视网膜投射与其它啮齿动物一

样, 主要终止于视交叉上核的腹侧部, 至背侧部视网膜投射密度逐渐减小 (Cooper *et al.*, 1993a, 1993b)。在暗期光暴露后, 视交叉上核腹侧有很强的 c-Fos 表达, 并通过外界光周期和褪黑激素对生物热调节节律、运动节律进行调节, 说明这些通路在功能上是完整的 (Nevo *et al.*, 1982; Haim *et al.*, 1983; Pevet *et al.*, 1984; Heth *et al.*, 1986; Rado *et al.*, 1988; Vuillez *et al.*, 1994)。

对鼯形鼠和隐鼠视交叉上核中神经递质的分布、生理学特性及它们之间神经联系的研究发现, 这两种啮齿动物视交叉上核背侧区都含有血管加压素纤维和血管活性肠肽纤维, 但与其它啮齿动物相比, 血管加压素纤维细胞数量极少。视交叉上核腹侧区含有视网膜传入纤维、血管活性肠肽纤维、神经肽 Y 纤维及 5-羟色胺纤维, 而隐鼠视交叉上核腹侧区还含有血管加压素纤维 (Negroni *et al.*, 1997, 2003)。视交叉上核出现神经肽 Y 纤维及 5-羟色胺纤维说明视交叉上核接受来自膝间体小叶和红核的传入神经投射 (Negroni *et al.*, 1997)。

1.3.2.2 终纹床核

终纹床核主要与动物性行为 and 繁殖行为的调节有关 (Emery and Sachs, 1976; Novotny, 1977; Valcourt and Sanchs, 1979; Beltramino and Taleisnik, 1980)。鼯形鼠终纹床核内侧部、外侧部和背侧部的几个区域接受整个视网膜投射近 50% (Cooper *et al.*, 1993a), 其它啮齿动物 (如大鼠和仓鼠) 只有少量的视网膜投射 (Levine *et al.*, 1991; Youngstrom *et al.*, 1991)。

除了视交叉上核和终纹床核, 鼯形鼠的其它脑区也接受稀疏的视网膜投射, 包括下丘脑外侧区和前侧区, 视交叉后区, 亚室旁核区, 下丘脑室旁核, 丘脑前腹侧核, 丘脑前背侧核, 僵外侧区, 丘脑内侧背核及终脑底。这些彼此分散又有联系的脑区与神经内分泌生理和行为有关, 也是视网膜投射的主要靶目标, 接受整个视网膜投射的 17%, 在其它种类这些通路急剧减少 (Cooper *et al.*, 1993a)。

2 地下啮齿动物视觉系统的功能

目前对地下啮齿动物视觉系统功能的研究主要集中在鼯形鼠, 对其它种的研究极少。

鼯形鼠晶状体组成不规则且血管化, 已失去视觉功能 (Ce, 1946; Sanyal *et al.*, 1990)。其退化、不完整的视觉通路, 视觉皮层电位的缺失及对光无明显行为反应, 都说明鼯形鼠完全失明 (Haim *et*

al., 1983; Heil *et al.*, 1991; Necker *et al.*, 1992)。但形态结构和分子生物学研究表明鼯形鼠视网膜具有感光功能 (De Jong *et al.*, 1990; Sanyal *et al.*, 1990)。周围光对节律运动和热调节节律的诱导现象证明其眼具有感知光周期功能 (Haim *et al.*, 1983; Pevet *et al.*, 1984; Heth *et al.*, 1986; Rado *et al.*, 1988)。与成像和运动知觉有关的丘脑和顶盖结构严重退化, 但有助于感受光周期的结构却选择性地膨大 (Cooper *et al.*, 1993a, 1993b)。鼯形鼠副泪腺、萎缩的眼、及褪黑激素与感知外界光周期的变化和热调节能力 (光依赖性) 有关 (Pevet *et al.*, 1984)。鼯形鼠的副泪腺是一个分泌具有抑制攻击行为的激素源 (Shanas *et al.*, 1997, 1998)。鼯形鼠褪黑激素生化介导光周期信息进入体温生理反应 (Heth *et al.*, 1986)。黑色素在神经节细胞中的表达, 支持了黑色素作为生理感光色素的观点 (Hannibal *et al.*, 2002)。视网膜视杆蛋白和视锥蛋白参与外界光周期对生理节律的诱导 (David-Gray *et al.*, 1998, 1999; Janssen *et al.*, 2000)。鼯形鼠视网膜含有一个有功能的绿色视锥色素, 该色素可能与光诱导有关 (David-Gray *et al.*, 1999; Janssen *et al.*, 2000), 但该色素还未被检测出来 (Cernuda-Cernuda *et al.*, 2002)。在鼯形鼠眼的发育进程中, αA -晶体蛋白的表达不可缺少 (Hendriks *et al.*, 1987), 没有晶状体泡及临时性的水晶体胚胎的形成, 视杯及视网膜将不会发育。鼯形鼠需要视网膜介导还未证实是否像所有哺乳动物一样, 需感光色素调节其生理节律 (Freedman *et al.*, 1999)。

3 地下啮齿动物视觉系统的进化发育

目前对地下啮齿动物视觉系统进化发育的研究也主要集中在鼯形鼠, 对其它地下啮齿动物的研究也极少。

鼯形鼠感觉性脑结构 (视交叉上核和纹状体) 膨大, 视觉通路极度退化 (>90%) (Cooper *et al.*, 1993a)。躯体感觉皮层代替了视觉皮层 (Rehkaemper *et al.*, 1994)。其副泪腺中有对鸟 [嘌呤核] 苷三磷酸 (GTP) 敏感的褪黑激素结合位点, 其表达受性类固醇激素的控制 (Gilad *et al.*, 1997)。鼯形鼠松果体和副泪腺不但合成褪黑激素, 而且合成大量的吲哚。虽然副泪腺中吲哚的合成速率相当高, 但在视网膜中羟 (基) 吲哚 - O - 甲基转移酶 (HMT) 的活性很低, 而且可变。“无眼”小鼠松果体中吲哚的合成低, 表明该鼠没

有生物节律现象。所以, 除了光调节吲哚代谢以外, 在眼萎缩但具有副泪腺和无眼的种类中, 其它因素比光更可能调节松果体中吲哚代谢 (Balemans *et al.*, 1980)。鼯形鼠副泪腺中脂质含量占整个腺体鲜重的 50% 以上, 是副泪腺中脂质含量最高的啮齿动物。鼯形鼠副泪腺的脂质成分在雌雄体间差异很大。该腺体的功能有性特异性, 这支持了早期关于鼯形鼠副泪腺是个激素源的假说 (Shanas *et al.*, 1997, 1998)。鼯形鼠眼 mRNA 中所有对长波敏感感光色素 cDNA 编码区的氨基酸序列, 与小鼠和人的 (红/绿) 长波敏感感光色素具有高度相似性, 相似比例分别达 91% 和 87%。啮齿动物长波敏感感光色素中, 5 个与光谱转向有关的位点, 鼯形鼠有 4 个位点与小鼠具有相同的氨基酸残基 (David-Gray *et al.*, 1999)。虽然鼯形鼠晶状体丧失了正常功能, 但其晶体蛋白基因及其正常表达仍然保留, 这意味着某些未知的选择优势使该基因及其表达仍然保留 (Quax-Jeuken *et al.*, 1985)。鼯形鼠 αA -晶体蛋白仅在眼中特异性表达。该鼠 αA -晶体蛋白的启动子与小鼠 αA -晶体蛋白的启动子具有十分相似的氨基酸序列 (Hough *et al.*, 2002a)。该 αA -晶体蛋白基因似乎含有在退化晶状体中表达所必需的所有转录和翻译的信号序列, 而且和有视觉啮齿动物一样, 该基因通过选择性剪接可能产生两种蛋白产物。该 αA -晶体蛋白基因比有视觉啮齿动物的 αA -晶体蛋白基因的进化要快得多, 这反映了选择压力的缓和或改变。而其改变速率比伪基因要慢得多, 这说明该基因保留了某些功能 (Hendriks *et al.*, 1987)。部分原因可能由于 C-末端延伸物中第 172 位和 173 位的氨基酸被替换的影响而使该末端延伸物弹性下降, 从而使鼯形鼠 αA -晶体蛋白分子伴侣活性比对应的大鼠定向进化同源物的活性要低得多, 但是该 αA -晶体蛋白似乎仍然是个有活性的蛋白, 其所有结构和稳定性可与大鼠的 αA -晶体蛋白相比。这证明了该 αA -晶体蛋白还有一些未知的功能 (Smulders *et al.*, 2002)。鼯形鼠由于适应地下黑暗的生境, 其 αB -晶体蛋白 (小热休克蛋白) 启动子/增强子已选择性地失去晶状体高活性, 而明显增强了在肌肉中的活性 (Hough *et al.*, 2002a, 2002b)。 αB -晶体蛋白在进化上高度保守, 除眼之外, 该蛋白在其它很多组织中都有表达。鼯形鼠眼和心脏中 αB -晶体蛋白的 cDNA 序列相同 (Avivi *et al.*, 2001a)。目前, 正在进行该基因表达模式的测定、

控制元件的确认及分类，这对阐明该基因在鼯形鼠眼中的生物学功能非常必要。

虽然鼯形鼠 Clock 和 MOP3 以大量的氨基酸残基替换为特征，但它们在进化上是相对保守的。与人、小鼠相比，鼯形鼠富含谷氨酸、具节律性功能生物钟区域膨大，但氨基酸组成上与大鼠不同。MOP3 是 Clock 真正的合作伙伴，其 Clock / MOP3 二聚物在驱使转录中的作用不如人的对应物那么有效 (Avivi *et al.* , 2001b)。

在鼯形鼠视交叉上核、眼、副泪腺中，组成哺乳动物生物钟非常重要的成分—3 个周期基因 (Per1 , Per2 , Per3) 以 24 h 的周期震荡。这种震荡在恒定条件下进行。Per1 和 Per2 的光诱导能力与其它啮齿动物 Per1 和 Per2 的诱导能力相似，显示了这些基因在生物钟重新设定中的作用。鼯形鼠 Per3 与小鼠 Per3 一样，广泛分布于脑各个不同的区域。鼯形鼠 Per3 具有 2 个缩短了亚型，这在哺乳动物中是独一无二的。鼯形鼠副泪腺中 Per 的表达分析说明，该腺体不仅对视交叉上核中枢起步器的稳定和重新启动具有重要的作用，而且对地下生活独特的适应也起重要作用 (Avivi *et al.* , 2002)。

综观国内外有关地下啮齿动物视觉系统的研究现状，地下啮齿动物视觉系统的结构在各个不同的组织水平都表现出进化和退化镶嵌的形态特征，且不同种类的个体之间视觉系统结构的进退化程度不同。虽然长期生活在地下黑暗的生境，视力已退化，但仍然具有感光 and 感知外界光周期并产生与外界昼夜循环同步的生物节律现象。

地下啮齿动物由于长期生活在地下黑暗的环境中，其视觉系统退化。在长期适应地下黑暗的生境过程中，其视网膜中为什么是视杆细胞而不是视锥细胞的密度减少，甚至比夜行性地上啮齿动物视网膜视杆细胞的密度要低得多，地下啮齿动物视网膜外段退化的机理以及其视网膜投射的渐进性退化机理等一系列问题仍然是当前地下啮齿动物视觉系统研究急需解决的问题，这将有助于阐明环境对动物视觉系统进化的影响。地下啮齿动物眼视网膜中是否具有绿敏感视锥色素也是一个悬而未决的问题，还需要采用更加特异性的检测方法来确定。揭示地下啮齿动物视觉系统的适应性进化机制，是一项人们期盼和富有挑战性的工作。

参考文献：

Andersen D C. 1987. Below-ground herbivory in natural communities : a

- review emphasizing fossorial animals. *Q Rev Biol* , **62** : 261 - 286.
- Aronin N , Sagar S M , Sharp F R , Schwartz W. 1990. Light regulates expression of a Fos-related protein in the rat SCN . *Proc Natl Acad Sci USA* , **87** : 5959 - 5962.
- Avivi A , Joel A , Nevo E. 2001a. The lens protein α B-crystallin of the blind subterranean mole-rat : high homology with sighted mammals. *Gene* , **264** : 45 - 49.
- Avivi A , Albrecht U , Oster H , Joel A , Beiles A , Nevo E. 2001b. Biological clock in total darkness : The Clock/MOP3 circadian system of the blind subterranean mole rat. *PNAS* , **98** (24) : 13751 - 13756.
- Avivi A , Oster H , Joel A , Beiles A , Albrecht U , Nevo E. 2002. Circadian genes in a blind subterranean mammals : conservation and uniqueness of the three period homologs in the blind subterranean mole rat , *Spalax ehrenbergi superspecies*. *PNAS* , **99** (18) : 11718 - 11723.
- Balemans M G , Pevet P , Legerstee W C , Nevo E. 1980. Preliminary investigations of melatonin and 5-methoxy-tryptophol synthesis in the pineal , retina , and harderian gland of the mole rat and in the pineal of the mouse " eyeless ". *J Neural Transm* , **49** (4) : 247 - 55.
- Beltramino C , Taleisnik S. 1980. Dual action of electrochemical stimulation of the bed nucleus of the stria terminalis on the release of LH. *Neuroendocrinology* , **30** : 238 - 242.
- Brecha N , Karten H J , Hunt S P. 1980. Projections of the nucleus of the basal optic root in the pigeon : An autoradiographic and horseradish peroxidase study . *J Comp Neurol* , **189** : 615 - 670.
- Bronchti G , Heil P , Scheich H , Wollberg Z. 1989. Auditory pathway and auditory activation of primary visual targets in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*) : A 2-deoxyglucose study of subcortical centers. *J Comp Neurol* , **284** : 253 - 274.
- Bronchti G , Rado R , Terkel J , Wollberg Z. 1991. Retinal projections in the blind mole rat : A WGA-HPR tracing study of a natural degeneration. *Dev Brain Res* , **58** : 159 - 170.
- Card J P , Moore R W. 1989. Organization of lateral geniculate-hypothalamic connections in the rat. *J Comp Neurol* , **284** : 135 - 147.
- Cei G. 1946. L'occhio di *heterocephalus glaber* rüppell. Note anatomodescrittive istologiche. *Monit Zool Ital* , **55** : 89 - 96.
- Cernuda-Cernuda R , De Grip W J , Cooper H M , Nevo E , García-Fernández J M. 2002. The retina of *Spalax ehrenbergi* : novel histologic features supportive of a modified photosensory role. *Investigative Ophthalmology & visual science* , **43** : 2374 - 2383.
- Cernuda-Cernuda R , García-Fernández J M , Gordijn M C M , Bovee-Geurts P H M , De Grip W J. 2003. The eye of the African mole-rat *Cryptomys anelli* : to see or not to see ? *Eur J Neurosci* , **17** (4) : 709 - 720.
- Clarke R J , Ikeda H. 1985. Luminance and darkness detectors in the olivary and posterior pretectal nuclei and their relationship to the pupillary light reflex in the rat. *Exp Brain Res* , **57** : 224 - 232.
- Cooper H M , Magnin M. 1986. A common mammalian plan of accessory optic system organization revealed in all primates. *Nature* , **324** : 457 - 459.
- Cooper H M. 1986. The accessory optic system in a prosimian primate (*Microcebus murinus*) : Evidence for a direct retinal projection to

- the medial terminal nucleus. *J Comp Neurol*, **249**:28–47.
- Cooper H M, Magnin M. 1987. Accessory optic system of an anthropoid primate, the gibbon (*Hyllobates concolor*): Evidence for a direct retinal input to the medial terminal nucleus. *J Comp Neurol*, **259**:467–482.
- Cooper H M, Baleyrier C, Magnin M. 1990. Macaque accessory optic system: I. Definition of the medial terminal nucleus. *J Comp Neurol*, **302**:384–404.
- Cooper H M, Herbin M, Nevo E. 1993a. Visual system of a naturally microphthalmic mammal: the blind mole rat, *Spalax ehrenbergi*. *J Comp Neurol*, **328**:313–350.
- Cooper H M, Herbin M, Nevo E. 1993b. Ocular regression conceals adaptive progression of the visual system in a blind subterranean mammal. *Nature*, **361**:156–159.
- David-Gray Z K, Cooper H M, Janssen J W H, Nevo E, Foster R G. 1999. Spectral tuning of a circadian photopigment in a subterranean blind mammal (*Spalax ehrenbergi*). *FEBS Lett*, **461**:343–347.
- David-Gray Z K, Janssen J W H, De Grip W J, Nevo E, Foster R G. 1998. Light detection in a blind mammal. *Nat Neurosci*, **1**:655–656.
- De Jong W W, Hendriks W, Sanyal S, Nevo E. 1990. The eye of the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*): Regressive evolution at the molecular levels. In: Nevo E, Reig O A eds. Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. New York: Wiley-Liss, 383–395.
- Doron N, Wollberg Z. 1994. Cross-modal neuroplasticity in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*: A WGA-HRP tracing study. *Neuroreport*, **5**(18):2697–2701.
- Edelstein K, Amir S. 1996. Constant light induces persistent Fos expression in rat intergeniculate leaflet. *Brain Res*, **731**:221–225.
- Ellerman J R. 1956. The subterranean mammals of the world. *Trans R Soc S Afr*, **35**:11–20.
- Eloff G. 1958. The functional and structural degeneration of the eye of the South African rodent moles, *Cryptomys bigalkei* and *Bathyergus maritimus*. *S Afr J Sci*, **54**:293–302.
- Emery D E, Sachs B D. 1976. Copulatory behavior in male rats with lesions in the bed nucleus of the stria terminalis. *Physiol Behav*, **17**:803–806.
- Fite K V. 1985. Pretectal and accessory optic visual nuclei of fish, amphibia and reptiles: Theme and variations. *Brain Behav Evol*, **26**:71–90.
- Freedman M S, Lucas R J, Soni B, Von Schantz M, Munoz M, David-Gray Z, Foster R G. 1999. Regulation of mammalian circadian behavior by non-rod, non-cone, ocular photoreceptors. *Science*, **284**:502–504.
- Gilad E, Shanas U, Terkel J, Zisapel N. 1997. Putative melatonin receptors in the blind mole rat hardierian gland. *J Exp Zool*, **277**(6):435–441.
- Graybiel A M. 1974. Visuo-cerebellar and cerebellar-visual connections involving the ventral lateral geniculate nucleus. *Exp Brain Res*, **20**:303–306.
- Haim A, Heth G, Pratt H, Nevo E. 1983. Photoperiodic effects on thermoregulation in a "blind" subterranean mammal. *J Exp Biol*, **107**:59–64.
- Hannibal J, Hindersson P, Nevo E, Fahrrenkrug J. 2002. The circadian photopigment melanopsin is expressed in the blind subterranean mole rat, *Spalax*. *Neuroreport*, **13**(11):1411–1414.
- Hayhow W R. 1966. The accessory optic system in the marsupial phalanger, *Trichosurus vulpecula*. An experimental degeneration study. *J Comp Neurol*, **126**:653–672.
- Heil P, Bronchti G, Wollberg Z, Scheich H. 1987. Auditory invasion of "visual" centers in the mole rat (*Spalax ehrenbergi*): Evidence from 2-deoxyglucose. *Soc Neurosci, Abstr*, **13**:327.
- Heil P, Bronchti G, Wollberg Z, Scheich H. 1991. Invasion of visual cortex by the auditory system in the naturally blind mole rat. *Neuro Report*, **2**(12):735–738.
- Hendriks W, Leunissen J, Nevo E, Bloemendal H, De Jong W W. 1987. The lens protein α A-crystallin of the blind rat, *Spalax ehrenbergi*: Evolutionary change and functional constraints. *Proc Natl Acad Sci USA*, **84**(15):5320–5324.
- Herbin M, Rio J P, Reperant J, Cooper H M, Lemire M. 1993. Ultrastructural analysis of the optic nerve in microphthalmic rodents (*Spalax leucodon*). *C R Acad Sci Serie*, **316**:251–258.
- Herbin M, Rio J P, Reperant J, Cooper H M, Nevo E, Lemire M. 1995. Ultrastructural study of the optic nerve in blind mole-rats (*Spalacidae*, *Spalax*). *Vis Neurosci*, **12**:253–261.
- Heth G, Pevet P, Nevo E, Beiles A. 1986. The effect of melatonin administration and short exposures to cold on body temperature of the blind subterranean mole rat (Rodentia, *Spalax ehrenbergi*, Nehring). *J Exp Biol*, **238**:1–9.
- Hough R B, Avivi A, Davis J, Joel A, Nevo E, Piatigorsky J. 2002a. Adaptive evolution of small heat shock protein/ α B-crystallin promoter activity of the blind subterranean mole rat, *Spalax ehrenbergi*. *Evolution*, **99**(12):8145–8150.
- Hough R B, Avivi A, Davis J, Joel A, Nevo E, Piatigorsky J. 2002b. Adaptive changes of small heat shock protein/ α B-crystallin promoter activity of the blind subterranean mole rat to subterranean life. *Invest Ophthalmol Vis Sci*, **43**(12):3598.
- Huntly N, Lnoye R S. 1988. Pocket gophers in ecosystem: patterns and mechanisms. *Bioscience*, **38**:786–793.
- Janssen J W H, Bovee-Geurts P H M, Peeters Z P A, Bowmaker J K, Cooper H M, David-Gray Z K, Nevo E, DeGrip W J. 2000. A fully functional rod visual pigment in a blind mammal. A case for adaptive functional recognition? *The Journal of Biological Chemistry*, **275**(49):38674–38679.
- Leichnitz G R. 1990. Preoccipital cortex receives a differential input from the frontal eye field and projects to the pretectal olivary nucleus and other visuomotor related structures in the rhesus monkey. *Vis Neurosci*, **5**:123–133.
- Levine J D, Weiss M L, Rosenwasser A M, Miselis R R. 1991. Retinohypothalamic tract in the female albino rat: A study using horseradish peroxidase conjugated to cholera toxin. *J Comp Neurol*, **306**:344–360.
- Lund R D, Lund J S. 1965. The visual system of the mole, *Talpa euro-*

- paea*. *Exp Neurol*, **13**:303–316.
- Meijer J H, Reitveld W J. 1989. Retinohypothalamic. Neurophysiology of the suprachiasmatic circadian pacemaker in rodents. *Physiol Rev*, **69**:671–707.
- Mielke H W. 1977. Mound building by pocket gophers (Geomyidae): their impact on soil and vegetation in North America. *J Biogeogr*, **4**:171–180.
- Necker R, Rehkämper G, Nevo E. 1992. Electrophysiological mapping of body representation in the cortex of the blind mole rat. *Neuroreport*, **3**:505–508.
- Negróni J, Bennett N C, Cooper H M. 2003. Organization of the circadian system in the subterranean mole rat, *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). *Brain Research*, **967**:48–62.
- Negróni J, Nevo E, Cooper H M. 1997. Neuropeptidergic organization of the suprachiasmatic nucleus in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). *Brain Research Bulletin*, **44** (5):633–639.
- Nevo E, Guttman R, Haber M, Erez E. 1982. Activity patterns of evolving mole rat. *J Mammal*, **63**:453–463.
- Nevo E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annu Rev Ecol Syst*, **10**:269–308.
- Novotny G E K. 1977. A ventral tract from the bed nucleus of the stria terminalis to the amygdaloid complex in the monkey *Macaca fascicularis*: A possible pathway in the regulation of ovulation. *J physiol*, **225**:13–14.
- Oelschläger H H A, Nakamura M, Herzog M, Burda H. 2000. Visual system labeled by c-Fos immunohistochemistry after light exposure in the ' blind ' subterranean Zambian mole-rat (*Cryptomys anselli*). *Brain Behav Evol*, **55**:209–220.
- Omlin F X. 1997. Optic disc and optic nerve of the blind Cape mole-rat (*Georchus capensis*): A proposed model for naturally occurring reactive gliosis. *Brain Research Bulletin*, **44** (5):627–632.
- Peichl L, Némec P, Burda H. 2004. Unusual cone and rod properties in subterranean African mole-rats (*Rodentia*, *Bathyergidae*). *European Journal of Neuroscience*, **19** (6):1545–1558.
- Peter R V, Aronin N, Schwartz W J. 1996. c-Fos expression in the rat intergeniculate leaflet: photic regulation, co-localization with Fos-B, and cellular identification. *Brain Res*, **728**:231–241.
- Pevet P, Heth G, Haim A, Nevo E. 1984. Photoperiod perception in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). Involvement of the Harderian gland, atrophied eyes and melatonin. *J Exp Zool*, **232**:41–50.
- Quax-Jeuken Y, Bruisten S, Bloemendal H, De Jong W W, Nevo E. 1985. Evolution of crystallins: expression of lens-specific proteins in the blind mammals mole (*Talpa europaea*) and mole rat (*Spalax ehrenbergi*). *Molecular Biology and Evolution*, **2**:279–288.
- Rado R, Bronchti G, Wollberg Z, Terkel J. 1992. Sensitivity to light of the blind mole rat: Behavioral and neuroanatomical study. *Israel Journal of Zoology*, **38** (3–4):323–331.
- Rado R, Gev H, Terkel J. 1988. The role of light in entraining mole rats' circadian rhythms. *Israel J Zool*, **35**:105–106.
- Rehkaemper G, Necker R, Nevo E. 1994. Functional anatomy of the thalamus in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*: An architectonic and electrophysiologically controlled tracing study. *J Comp Neurol*, **347** (4):570–584.
- Rusak B, Robertson H A, Wisden W, Hunt S P. 1990. Light pulses that shift rhythms induce gene expression in the suprachiasmatic nucleus. *Science*, **248**:1237–1240.
- Sanyal S, Jansen H G, De Grip W J, Nevo E, De Jong W W. 1990. The eye of the blind mole rat, *Spalax ehrenbergi*. Rudiment with hidden function? *Invest Ophthalmol Vis Sci*, **31**:1398–1404.
- Schneider G E. 1969. Two visual system. *Science*, **163**:895–902.
- Shanas U, Gozlan I, Murawski U, Terkel J. 1998. Identification of main lipid components of mole rat Harderian gland. *Journal of Chemical Ecology*, **24** (12):2181–2194.
- Shanas U, Terkel J. 1997. Mole-rat harderian gland secretions inhibit aggression. *Animal Behaviour*, **54** (5):1255–1263.
- Simpson J I, Leonard C S, Soodak R E. 1988. The accessory optic system of rabbit. II. Spatial organization of direction selectivity. *J Neurophysiol*, **60**:2055–2072.
- Simpson J I. 1984. The accessory optic system. *Annu Rev Neurosci*, **7**:13–41.
- Smulders R P H, Van Dijk M A M, Hoevenaars S, Lindner R A, Carver J A, De Jong W W. 2002. The eye lens protein α A-crystallin of the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*: Effects of altered functional constraints. *Exp Eye Res*, **74**:285–291.
- Soodak R E, Simpson J I. 1988. The accessory optic system of rabbit. I. Basic visual response properties. *J Neurophysiol*, **60**:2037–2054.
- Thompson R, Rich I. 1961. A discrete diencephalic pretectal area critical for retention of visual habits in the rat. *Exp Neurol*, **4**:436–443.
- Trejo L J, Cicerone C M. 1984. Cells in the pretectal olivary nucleus are in the pathway for the direct light reflex of the pupil in the rat. *Brain Res*, **300**:49–62.
- Urbaitis J C, Meikle T H Jr. 1968. Relearning a dark-light discrimination by cats after cortical and collicular lesions. *Exp Neurol*, **20**:295–311.
- Valcourt R J, Sanchs B D. 1979. Penile reflexes and copulatory behavior in male rats following lesions in the bed nucleus of the stria terminalis. *Brain Res Bull*, **4**:131–133.
- Vuillez P, Herbin M, Cooper H M, Nevo E, Pevet P. 1994. Photic induction of Fos immunoreactivity in the suprachiasmatic nuclei of the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*). *Brain Res*, **654**:81–84.
- Youngstrom T G, Weiss M L, Nunez A A. 1991. Retinofugal projections to the hypothalamus, anterior thalamus and basal forebrain in hamsters. *Brain Res Bull*, **26**:403–411.
- Zhang D X, Rusak B. 1989. Photic sensitivity of geniculate neurons that project to the suprachiasmatic nucleus or the contralateral geniculate. *Brain Res*, **504**:161–164.
- Zhang Y H, Liu J K, 1994. The comparative studies of the shape and structure of the optical organ in seven species rodents. *Acta Theriologica Sinica*, **14** (3):189–194.
- Zhang Y M, Liu J K. 2002. The biological characteristics of subterranean rodents and their roles in ecosystem. *Acta Theriologica Sinica*, **22** (2):144–154.
- 张育辉, 刘加坤. 1994. 七种啮齿动物视觉器官形态结构的比较研究. *兽类学报*, **14** (3):189–194.
- 张堰铭, 刘季科. 2002. 地下鼠生物学特征及其在生态系统中的作用. *兽类学报*, **22** (2):144–154.