维普资讯 http://www.cqvip.com

触，并保持跟骨的倾斜角，保存了距下关节的功能[8]；Light，Lowy 提出手术切除跗骨窦中的内容物，以防止后期跗骨窦综合征的发生。

综上所述，虽然对踝、距下关节稳定结构的重要组成部分—韧带，已做了大量的工作，但关于韧带的起止、方向、分束、大小等形态学特征和韧带对关节的限制、引导作用仍众说不一。深入对踝、距下关节韧带的形态学和力学研究，阐明踝、距下关节损伤的机理，以及诊断治疗有十分重要的意义。

参考文献

1. Burks RT, Morgan J. Anatomy of the lateral ankle ligaments. Am J Sports Med, 1994, 22: 72 – 77.
2. Colville MR. Reconstruction of the lateral ankle ligaments. J Bone and Joint Surg, 1994, 76A: 1092 – 1102.
3. 周泰仁，陆宸照. 距腓前韧带、跟腓韧带和踝关节稳定性. 1987, 7(5): 387 – 389.
4. Rasmuson O. Stability of the ankle joint. Acta Orthop Scand, 1985, 211(56): 1.
5. 梁维勇，林元问. 外踝韧带张力测定与踝关节不稳定性实验. 中国临床解剖学杂志，1992, 10(3): 217 – 220.
6. Light M, Pupp G. Ganglons in the sinus tarsi. J Foot Surg, 1991, 30: 350.
7. 毛宾尧，刘明廷，杨星光等. 距跟关节的内稳定和不稳. 中国矫形外科杂志，1996, 11: 233 – 234.
8. Tetsuya Kato. The diagnosis and treatment of instability of the subtalar joint. J Bone and Joint Surg, 1995, 77B: 400 – 406.
9. Javier Beltran MD. Ligament of the lateral aspect of the ankle and sinus tarsi: An MR imaging study. Radiology, 1990, 177: 455 – 458.
10. Kjaersgaard – Andersen P, Wethelund J, Helming P, et al. The stabilizing effect of the ligamentous structures in the sinus and canalis tarsi on movements in the hindfoot: An experimental sutdy. Am J Spot Med, 1988, 16: 512.
11. 毛宾尧，杨星光，刘明廷等. 距下关节运动的探讨. 中国矫形外科杂志，1996, 3(4): 312 – 313.
12. Knudson GA, Kitaoka HB, Chun – liang Lu, et al. Subtalar joint stability. Acta Orthop Scand, 1997, 68(5): 442 – 446.

神经递质 (收稿：1998 – 12 – 18)

124 – 126 家鸽 顶盖 解剖组织结构 25

家鸽顶盖的解剖组织结构及神经递质的研究进展

余小平* 综述 王 彬** 审校 6 R323

鸟类具有两条独立的视系统投射到端脑：(1)顶盖传出系统，即视网膜 – 顶盖 – 丘脑圆核 – 外纹状体，与哺乳动物的视网膜 – 上丘 – 丘脑 – 纹区皮层系统相似；(2)丘脑传出系统，即视网膜 – 丘脑背外侧核 – 上纹状体，与哺乳动物的视网膜 – 膝状体 – 纹状皮层系统相似。鸟类顶盖是鸟类视觉中枢中最大和最明显的核团，在此处进行视觉信息的初步处理[1]。破坏顶盖能削弱鸽对视觉图象和强度的分辨能力，而破坏其他视核团，如背部丘脑或纹状体，却不影响这种能力。可见，鸟类顶盖在视觉信息的传递和处理加工过程中起着重要作用。

一、鸟类顶盖的解剖组织结构

Hunt 等在研究顶盖的组织分层结构时把顶盖分为尾腹部和前背部，前者分层界线清楚，所含神经元较多，后者各层间有不同程度的融合，含神经元较少[2]。早期工作者用银染方法根据细胞和纤维层的差异对家鸽顶盖作了不同的分层。Van Gehuchten 把顶盖分为 6 层，Cajal 分为 15 层，Cowan 等人分为 6 层，用罗马数字 I – VI 表示，其 II 层又分为 10 个亚层，以 a – j 表示。至今大多数工作者沿用 Cowan 等人的划分法。

神经解剖学资料[1]表明顶盖 I 层（最表面一层）由对侧视网膜投射到顶盖的视神经纤维构成，这些纤维垂直顶盖表面向深部行走，其末梢终止于 II 层的浅表部分，即 II_{a-f} 亚层，故把 II_{a-f} 亚层称为视网膜投射区，

* 作者单位：400038 第三军医大学营养与食品卫生学教研室
** 西南师范大学生理学教研室

维普资讯 http://www.cqvip.com

Ⅱ$_{a-j}$亚层由于没有视神经末梢到达，被称为非视网膜投射区。Ⅱ层主要由锥体细胞、节细胞、星状细胞、双极水平细胞构成，其特征细胞为锥体细胞。Ⅲ层主要由节细胞构成，其树突主要分布在本层内，少量延伸至Ⅱ$_{a-f}$亚层，轴突向深部延伸穿过Ⅳ层时水平交叉，可能投射到至少两个不同部位。迄今为止，未能追踪这种分叉轴突投射的靶区。Ⅳ层由Ⅲ层节细胞发出的有鞘轴突构成，Ⅴ层和Ⅵ层紧邻脑室，对其研究不多[3]。

顶盖主要直接接受视网膜输入。视网膜节细胞的轴突跨过中线完全交叉后呈辐射状终止于对侧顶盖表面，形成了精确的视网膜投影图，Stone 和 Freeman 提出视野的大小与顶盖半径呈正相关。另外，顶盖还接受其他非视网膜输入，例如丘脑尾部顶盖前区中的外侧群和内侧群下行纤维、卫星系统即峡核与顶盖间的双向投射、对侧顶盖、Wulst 视区及其他视结构也有纤维终止于顶盖的不同水平，顶盖接受这些输入后，上行投射到端脑和间脑[4]。

二、家鸽顶盖中拟议神经递质

视觉信息在顶盖内的处理过程中有赖于神经递质的参与。有资料[1]表明：γ－氨基丁酸(GABA)、甘氨酸(Gly)、脯氨酸(Pro)、谷氨酸(Glu)、天冬氨酸(Asp)、丝氨酸(Ser)、丙氨酸(Ala)以及胆碱、5－HT、去甲肾上腺素(NE)在顶盖内具有低亲和力和 Na^+ 依赖型高亲和力摄取系统，多巴胺和亮氨酸只表现低亲摄取行为。随后的生物化学、组织化学、药理学及电生理学等多种方法综合研究结果提示 Glu、Asp、GABA、Gly、Pro、ACh、5－HT 及 NE 被认为是顶盖的可能递质物。

(一) 兴奋性神经递质

1、谷氨酸(Glu) 鸽顶盖表层含有较高水平的内源性 Glu，视神经变性或视网膜摘除后，顶盖对 Glu 高亲摄取减少[5]。Toggenburger[6]报道刺激视神经后顶盖内细胞的 Glu 释放增加，同时放射自显影的亚细胞研究表明30%的外源性 Glu 聚积于突触体内。Wang[7]观察到微电泳 Glu 可兴奋大部分顶盖神经元。离体顶盖脑片标本中，灌流及微电泳两种给药方式均能兴奋Ⅱ$_{a-f}$亚层神经元，且有剂量依赖关系，其拮抗剂谷氨酸二乙酯(GDEE)能阻遏 Glu 诱发的兴奋作用和刺激Ⅰ层引起的兴奋效应。就目前有关资料来看，Glu 主要在视网膜－顶盖通路中起重要作用。

2、乙酰胆碱(Ach) Felix[8]观察到 Ach 仅能使 1/4 受试神经元放电增频，这与其他许多作者报道的实验结果不一致。Wang[9]在微电泳 ACh 时能使 73% 被测试单位的视觉反应加强，表现为对移动黑圆盘时放电频率和放电时程增加，且常伴随一个诱发电位，这种作用能被阿托品(ATR)阻断，提示 ACh 在鸽顶盖内是与毒蕈碱(M)型受体结合而进行兴奋传递，Dielt[10]和 Burkhalter[11]也证实了这种类型的受体在鸽顶盖内大量存在，其中Ⅱ、Ⅲ层中分布较多。另外，峡核小细胞部(Ipc)－顶盖通路中部分 Ipc 纤维是以 ACh 为兴奋性递质与顶盖细胞形成单突触联系，免疫学方法证实峡核大细胞部(Imc)有胆碱能纤维到达顶盖，Ⅱ$_{a-f}$亚层到Ⅲ层神经元间的兴奋性突触传递也有 ACh 及其 M 型受体参与。业已证明 ACh 是两栖类视神经的递质，然而，它是否为家鸽视神经－顶盖通路中的递质尚有争议，已有文献报道 ATR 能阻断刺激Ⅰ层引起的诱发电位的负波。

3、天冬氨酸(Asp) 刺激视神经可观察到顶盖细胞内源性释放 Asp，使灌液中 Asp 成分明显增加且Ⅱ层有 Asp 堆积[6]。其拮抗剂 D－α－氨基酸可抑制 Asp 诱发的兴奋活动和刺激Ⅰ层诱发的兴奋效应，说明 Asp 在顶盖内是通过与 NMDA 受体结合而起兴奋作用。但另有资料表明视神经变性后，顶盖对 Asp 的高亲摄取并不减少，只是表层中 Asp 浓度有所降低[4]。在刺激峡核时观察到灌流液中 Asp 成分不发生显著变化，提示峡核－顶盖中无 Asp 参与[6]。

(二)抑制性神经递质

1、γ－氨基丁酸(GABA) Rudolf[12]据在体实验研究指出，位于家鸽顶盖Ⅱ层内的中间神经元星状细胞是以释放 GABA 作为神经递质，其产生的抑制效应可被电泳荷包牡丹碱(BIC)所阻遏。Hunt 和 Kunzle[1]曾描述过胞体位于Ⅱ层中的3个 GABA 能抑制环路，环路中部分神经元的轴突伸入到Ⅲ层，这在后来被 Streit[13]进一步用放射自显影技术所证实。Felix[1]在做能产生相同抑制效应的多管微电泳实验发现 GABA 对顶盖细胞的抑制作用最显著(占 56%)，随后是 Gly(占 30%)和 Pro(占 14%)。刺激峡核、对侧顶盖及 Wulst 视区引起顶盖产生的抑制性突触后反应(IPSP)部分是通过 GABA 介导[8]，Ipc 可能通过直接的 GABA 能纤维投射到顶盖细胞施加反馈抑制。这些资料提示 GABA 在顶盖内大量存在并起着抑制性递质的作用，因此有人提出一种"GABA 神经元"的说法。

2、甘氨酸(Gly) Gly 在家鸽顶盖中的作用研究报道不多，且大多实验局限在 Ipc－顶盖的双向投射通路中。电刺激 Ipc 时在家鸽顶盖部位发现有 Gly 释放，将[H^3]标记 Gly 微量注入顶盖一定时间后，在部分同侧 Ipc 细胞观察到有[H^3]－Gly 存在。表明 Ipc－顶盖通

维普资讯 http://www.cqvip.com

路中有 Gly 参与。Gly 对顶盖细胞的抑制作用能被士的宁阻断[14]。

(三)鸦片受体

特异鸦片受体及其生理意义在哺乳动物中枢神经系统不同结构中已经被证明。Felix[15]等人发现鸽顶盖内也存在这种特殊结合位点,并提供了使用配位体的动力常数:(1)[H^3]羟戊甲吗啡的离解常数(Kd)为 5.6 ±1.1nM,蛋白质的最大结合常数(Bmax)为 350 ± 44fmol/mg;(2)[D-Ala^2]-蛋氨酸-脑啡呔的 Kd 值为 0.19± 0.01nM,Bmax 为 172 ± 12fmol/mg 蛋白质。微电泳给予鸦片、吗啡、蛋氨酸-脑啡呔减少了大多数顶盖细胞的自发放电而不影响放电峰大小。脑啡呔拮抗物纳洛酮不仅能抑制 Glu 诱发作用,且这种抑制作用超过对照水平。另外,顶盖内受体结合测试提示鸦片剂的抑制效应靠鸦片受体介导的,这种作用能被纳洛酮翻转。Zieglgansberger 和 Bayerl 设想存在一个与兴奋性突触邻近的抑制性脑啡呔能突触,位于一个调节复合体中,靠干扰 Na^+ 离子通道释放脑啡呔,从而减弱膜的兴奋性,该机制能否解释顶盖内的效应尚需进一步研究。

三、存在问题与展望

尽管人们对家鸽顶盖内神经递质的研究较为详实,主要体现在神经生理、神经化学、免疫组化等方面,但仍有许多方面不清楚,尚需进一步探讨。①这些递质作用的受体及受体亚型的研究还相当薄弱。众所周知,同一递质作用于不同受体可能会产生不同的效应;②顶盖内存在上述较多神经递质,这些递质是否存在共存情况,目前尚未进行研究;③递质及其受体在顶盖内的定位以及在视觉信息加工处理过程中的分子作用机理不清。这些领域值得深入研究。然而,鸟类视觉系统中枢的部分实验结论对哺乳动物存在某种可利用性,相信经过众多科学家合作努力最终可能说明人类高级视觉中枢的作用机理。

参考文献

1. Felix D. Progress in nonmmalian brain research. Boca Fla: CKC press, 1982, 31-35.
2. Hunt SP, Webster KE. The projection of retina upon the optic tectum of the pigeon. J Comp Neur, 1975, 162: 433-446.
3. Reiner A, Karten JH. Laminar distribution of the cells origin of the descending tectofugal pathways in the pigeon (Columba Livia). J Comp Neur, 1982, 204: 165-187.
4. Hardy O, Leresche N, Jassik-Gerschenfeld D. Morphology and laminar distribution of electrophysiologically identified cells in the pigeons optic tectum: an intracellular study. J Comp Neur, 1985, 233: 390-404.
5. Fonnum F, Henke H. The topographical distribution of alanine, asparate, GABA, glutamate, glutamine and glycine in the pigeon optic tectum and the effect of retinal ablation. J Neurochem, 1982, 38: 1130-1134.
6. Toggenburger G, felix D, Cuenod M. In vitro release of endogenous β-alanine, GABA, glutamate and eletrophysiological effect of β-alanine in pigeon optic tectum. J Neurochem, 1982, 39: 176-183.
7. Wang SR, Felix D, Frangi U. The role of glutamate in pigeon optic tectum. Brain Res, 1978, 157: 360-363.
8. Felix D, Frangi U. Dimethoxyaporphine as an antagonist of chemical excitation in the pigeon optic tectum. Neurosci Letter, 1977, 12: 347-350.
9. Wang SR, Li Z, Xu HY. Muscarinic action of acetylcholine in the pigeon optic tectum. Exp Neur, 1986, 94: 436-440.
10. Diet I, MM, Cortes R, Palacios, JM. Neurotransmitter receptors in the avian brain. Muscarinic cholinergic receptors. Brain Res, 1978, 439: 360-365.
11. Burkehalter A, Henke H. Autoradiographic demonstration of muscarinic cholinergic receptor binding in the pigeon CNS. Experientia, 1981, 37: 607-611.
12. Barth R, Felix D. Influence of GABA and glycine and their antagonists on inhibitory mechanisms of pigeon optic tectum. Brain Res, 1974, 80: 532-537.
13. Streit P, Knecht E, Reubi, JC et al. GABA-specific presynaptic dendrites in pigeon optic tectum: a high resolution autoradiographic study. Brain Res, 1978, 149: 204-210.
14. Lefort D, Cuenod M. Glycine aspecific [H^3]-strychnine binding in the pigeon CNS. J Neurochem, 1978, 30: 1287-1291.
15. Felix D, Henke H, Frangi, U. Opiate receptors in the pigeon optic tectum. Brain Res, 1979, 175: 145-152.

(收稿:1998-12-10)