

中国对虾体表感觉毛结构和功能的研究

II. 嗅毛的神经调控方式

陈楠生 孙海宝¹⁾

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

收稿日期 1992 年 1 月 7 日

关键词 中国对虾, 第 1 触角, 嗅毛, 化学感觉神经元

提要 报道了利用组织学、透射电镜技术对对虾第 1 触角上嗅毛的神经调控方式进行研究的结果。研究表明, 嗅毛是甲壳动物完成距离化学感觉(嗅觉)的主要感觉毛, 并且是迄今发现的甲壳动物唯一仅具有化学感觉活性的感觉毛。每根嗅毛由一簇(约 200 根)感觉神经元调控。双极感觉神经元的轴突投射到中枢, 在外周不形成突触联系, 且无围鞘包被; 树突簇投射入嗅毛腔内, 树突簇周围有鞘细胞包围。

大型十足目甲壳动物作为较理想的实验材料, 国外对它的化学感觉生物学进行了深入的研究^[2,5,6]。这些研究具有重要的理论和实践意义^[1,2]。研究内容大致涉及(1) 动物个体的行为(摄食、逃避捕食者、洄游、觅偶、交配等); (2) 化学感受器的形态; (3) 化学感觉神经元的电生理研究等三方面。前者研究化学感觉对动物行为的调控; 后两者主要研究化学感受器结构和功能的关系, 包括动物对外界化学信息的编码方式及完成这些功能的化学受体的结构特征。

甲壳动物的第 1 触角是主要的嗅觉器官, 其上分布着整齐排列的嗅毛, 是执行第 1 触角嗅觉功能的主要感觉毛^[5,7,12]。对嗅毛结构和功能的研究, 是近 20 年来甲壳动物化学感觉研究的中心内容之一^[5,9,10,12]。

中国对虾(*Penaeus chinensis*)是中国水产养殖的重要品种, 具有很高的经济价值。近年来, 由于水产养殖^[1]及基础研究^[2]的需要, 国内对其化学感觉研究也逐步展开^{[3,4,6]; 2)}。作者等利用解剖镜和扫描电镜系统地研究了中国对虾各种体表感觉毛(包括化学感觉毛和机械感觉毛)的形态及其在头胸甲附肢上的分布模式^[3]; 陈宽智等利用组织学方法, 观察了中国对虾第 1 触角一个切面(纵切面)上化学感觉神经元的分布方式^[4]; 本文结合组织学方法和透射电镜技术较全面地研究了中国对虾第 1 触角上化学感觉神经元的分布、神经元树突簇的结合方式和树突的内部结

* 本工作得到中国科学院院长研究基金的支持。电镜工作在季祥荣和查海峰同志等的帮助下完成, 特此致谢。

1) 第一作者为本刊通讯员, 第二作者为研究生导师。

2) 陈楠生, 孙海宝。中国对虾摄食敏感性研究(待发表)。

构。本文为进一步研究中国对虾化学感受器的组织学和电生理学奠定了基础。

1 材料和方法

实验用中国对虾为9~12 cm 的人工养殖虾以及18~22 cm 的海捕亲虾。从活体上剪下第1触角外鞭基部着生嗅毛的部位，(1) 用于组织切片的材料置于Bouin 氏固定液中固定，1% 的HNO₃ 或1% 的HCl 脱钙、酒精脱水、石蜡包埋、切片、苏木精-伊红染色、光镜观察、拍照；或将材料采用Nonidez 水合氯醛银法固定、染色、石蜡包埋、切片、光镜观察、拍照。(2) 用于扫描电镜观察的材料截成小段(约1cm)，转入95% 乙醇，再转入醋酸异戊酯，临界点干燥、喷金，然后用AMRAY 1000B 扫描电镜观察并拍照。(3) 用于透射电镜观察的材料截成小段(每段上约着生4~6 排嗅毛)，5% 戊二醛固定，5%EDTA 脱钙、O₅O₄ 后固定、酒精脱水、丙酮处理、丙酮与环氧树脂(1:1) 混和物中渗透过夜、环氧树脂包埋、超薄切片、染色，然后用H500 透射电镜观察并拍照。

2 结果

2.1 嗅毛的位置

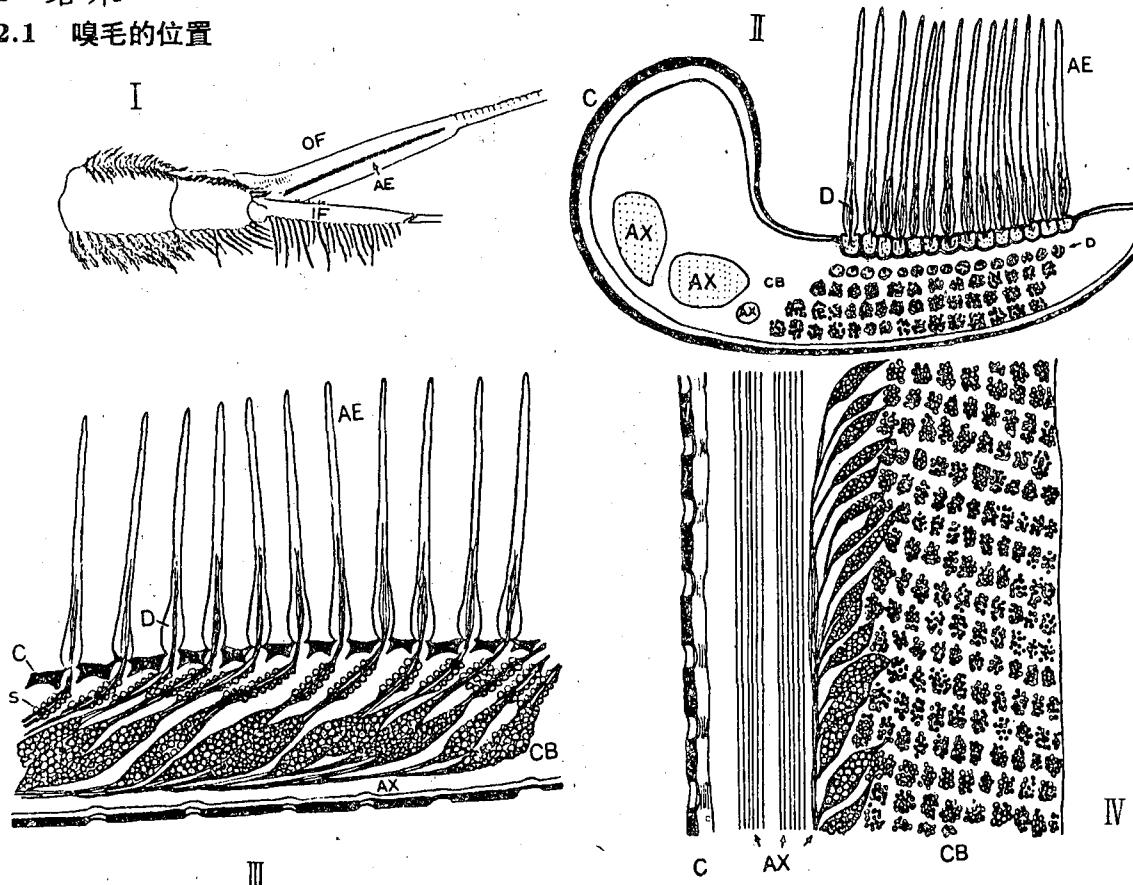


图1 中国对虾嗅毛的位置及结构

Fig.1 Location structure of aesthetasc hairs in *Penaeus chinensis*

I. 嗅毛位置；II. 第1触角外鞭基部的横切面；III. 第1触角外鞭基部的侧切面；IV. 第1触角外鞭基部的平切面。

OF. 第1触角外鞭；IF. 第1触角内鞭；AE. 嗅毛；D. 树突；CB. 细胞体；AX. 轴突；C. 甲壳层；S. 鞘细胞。

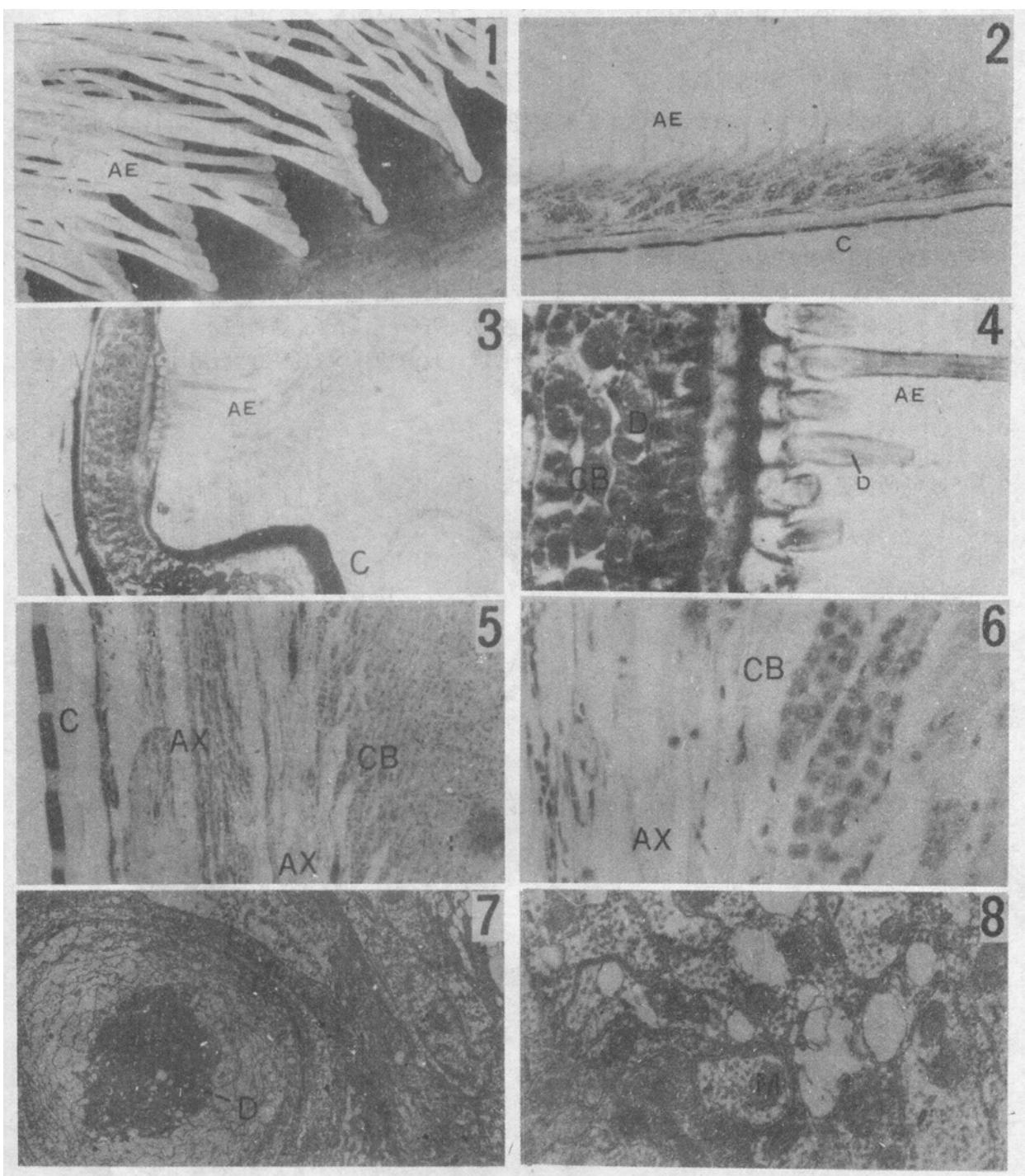


图2 中国对虾嗅毛透射电镜下的显微结构

Fig.2 Submicroscopic structure of aesthetasc hairs in *Penaeus chinensis* under electron microscope

1. 嗅毛 ($\times 308$): AE. 嗅毛; 2. 第1触角基部侧切 ($\times 200$): AE. 嗅毛, C. 甲壳层; 3. 第1触角基部横切 ($\times 200$): AE. 嗅毛; C. 甲壳层; 4. 第1触角基部横切 ($\times 800$): AE. 嗅毛, D. 树突, CB. 细胞体; 5. 第1触角基部平切 ($\times 200$): AX. 轴突, CB. 细胞体, C. 甲壳层; 6. 第1触角基部平切 ($\times 800$): AX. 轴突, CB. 细胞体; 7. 树突簇 ($\times 36000$): D. 树突; 8. 树突簇 ($\times 60000$): D. 线粒体。

中国对虾嗅毛的位置、外部形态等已在上文^[3]作过较详尽的描述(图1: I; 图2:1)。

2.2 嗅毛的神经调控方式

为了弄清中国对虾嗅毛的神经调控方式, 对第1触角外鞭基部着生嗅毛的部位进行了组织切片研究, 切片分3个方向, 即横切、侧切和平切。侧切为纵切的一种方式, 切面为外鞭长度方向与嗅毛方向组成的平面; 平切为纵切的另一种方式, 切面与侧切切面垂直。

2.2.1 横切 横切切片清楚地显示了调控嗅毛的感觉神经元的簇状分布方式(图1: II; 图2:3,4)。在每个横切面上, 大约可看见3~5排成簇排列的神经元, 每排所含的神经元簇数相当于每排嗅毛的根数, 据此可知每簇神经元调控单根嗅毛。另外, 从横切面上可见, 靠近嗅毛的神经束几乎看不出明显的结构, 而远离嗅毛的神经簇则明显由细胞组成。这说明靠近嗅毛的簇主要是树突, 而远离嗅毛的神经束则主要是细胞体, 并且可以清楚地看到, 细胞体周围没有围鞘包被。横切面上可见3个神经簇, 其中最小的一簇由嗅毛的化学感觉神经元轴突形成, 其余两簇的功能尚不清楚。

2.2.2 侧切 侧切结果大体上类似于陈宽智等^[4]显示的结果, 但也有明显不同。侧切面显示了调控每根嗅毛的感觉神经细胞簇(图1: III, 图2: 2)。可见图中细胞体簇的分布与横切结果基本相符。树突簇周围有鞘细胞(Sheath cells)包被, 而不是陈宽智等^[4]描述的史旺氏细胞(Schwann cells)。细胞体簇没有围鞘包裹。树突簇投射到嗅毛腔内。

2.2.3 平切 综合显示了感觉神经元的簇状排列以及神经簇的规则分布方式(图1: IV; 图2:5,6)。图中还显示了化学感觉神经束的位置。神经束的神经纤维排列比较疏松, 它们在外鞭的基部才形成较密集的神经束。

2.3 树突的结构

透射电镜下树突的排列相对紧密, 树突内主要含有大量的线粒体和微管(图2:7,8)。每个树突簇约含有200左右树突; 周围有鞘细胞包围(图2:7)。

3 讨论

中国对虾嗅毛分布于第1触角外鞭基部膨大部分, 排列很有规律。外鞭每环节上着生2排嗅毛, 共有嗅毛100排左右, 每排约13~20根。体长18~22 cm的中国对虾, 其嗅毛长约500 μm, 基部膨大部位直径约20 μm^[3]。陈宽智等^[4]报道中国对虾嗅毛长度最大约为110 μm, 似与实际不符, 且文中没有指明对虾的体长。

每根嗅毛的神经调控模式彼此类似。每根嗅毛由大量的(约200根)化学感觉神经元调控, 它们并行成簇, 呈纺锤状。其树突簇投射入嗅毛腔内, 轴突簇与其它嗅毛的轴突簇在第1触角外鞭的基部汇聚成排列松散的一股, 然后投射到中枢。在树突簇的周围分布着鞘细胞。鞘细胞或称为辅助细胞(Auxiliary cells)是一类非神经细胞, 可分为内鞘细胞和外鞘细胞^[9,10]。在细胞体簇及轴突簇周围则没有观察到围鞘。这些结论与陈宽智等^[4]的不同。陈宽智等指出, 每个感觉神经细胞丛(簇)的细胞体、轴突及树突集合体(簇)均有围鞘包围, 史旺氏细胞清晰可见^[4]。这里有几点值得商榷: (1) 化学感觉神经元细胞体簇和轴突簇周围似无围鞘包围; (2) 树突簇周围的细胞为鞘细胞, 并非一般意义上的史旺氏细胞。一般意义上的史旺氏细胞是指包被周围神经系统中神经元的轴突形成髓鞘的细胞。

参考文献

- [1] 陈楠生、孙海宝, 1991。化学感觉研究在水产养殖中的应用。海洋科学 6: 8 ~ 10。
- [2] 陈楠生、孙海宝, 1992。甲壳动物化学感觉研究进展。海洋与湖沼(待出版)。
- [3] 陈楠生、孙海宝, 1992。中国对虾体表感觉毛结构和功能的研究 I. 头胸甲上感觉毛的形态和分布。海洋科学。3:34 ~ 39。
- [4] 陈宽智、王青, 1991。中国对虾第1触角化学感受器结构的研究。青岛海洋大学学报 21 (4): 31 ~ 36。
- [5] Ache, B.W., 1982. Chemoreception and thermoreception. In the Biology of Crustacea, Vol. 3, Academia Press, New York. 369~398.
- [6] Carr, W.E.S., B.W. Ache, and R.A. Gleson, 1987. Chemoreceptors of crustaceans: similarities to receptors for neuroactive substances in internal tissues. *Environmental Health Perspectives* 71:31-46.
- [7] Derby, C.D., 1982. Structure and function of cuticular sensilla of the lobster *Homarus americanus*. *J. Crust. Biol.* 2 (1):1-21.
- [8] Ghiradella, H.T., J.F. Case and J. Cronshaw, 1968. Structure of aesthetascs in selected marine and terrestrial decapods: chemoreceptor morphology and environment. *Am. Zoologist* 8: 603-621.
- [9] Grunert, U. and B.W. Ache, 1988. Ultrastructure of the aesthetasc (olfactory) sensilla of the spiny lobster, *Panulirus argus*. *Cell Tissue Res.* 251: 95-103.
- [10] Heimann, P., 1984. Fine structure and molting of aesthetasc sense organs on the antennules of the isopod, *Asellus aquaticus* (Crustacea). *Cell Tissue Res.* 235: 117-128.
- [11] Laverack, M.S. and D.J. Ardill, 1965. The innervation of the aesthetasc hairs of *Panulirus argus*. *Quart. J. Micro. Sci.* 106: 40-60.
- [12] Laverack, M.S., 1988. The diversity of chemoreceptors. In Sensory Biology of Aquatic Animals. Springer-Verlag. 286-312.
- [13] Spencer, M. and K.A. Linberg, 1986. Ultrastructure of aesthetasc innervation and external morphology of the lateral antennule setae of the spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall). *Cell Tissue Res.* 245: 69-80.

STRUCTURE AND FUNCTION OF CUTICULAR SENSILLA ON THE PRAWN *PENAEUS CHINENSIS*

II. Innervation of the aesthetasc hairs

Chen Nansheng and Sun Haibao

(Institute of Oceanology, Academia Sinica, Qingdao 266071)

Received: Jan. 7, 1992

Key Words: *Penaeus chinensis*, Antennule, Aesthetasc hair, Chemosensory neuron

Abstract

The innervation of the aesthetasc hairs on the antennules of *Penaeus chinensis* were studied using both light and electron microscopes. Each aesthetasc hair of *P. chinensis* is found to be innervated by a cluster of bipolar primary sensory neurons (about 200 in total). A cluster of dendrites of these bipolar neurons projects to the chamber of an aesthetasc hair with sheath cells surrounding it, while clusters of axons project directly to the central nervous system without sheath surrounding them.