

综 述

## 甲壳动物化学感觉研究进展

陈楠生 孙海宝

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

**提要** 本文从甲壳动物化学受体的形态、动物个体的行为反应以及化学感觉神经元的电生理三方面综述了甲壳动物化学感觉研究近 20 年的进展。水生动物, 如甲壳动物特别是底栖甲壳动物, 主要依赖化学感受器获得其生存环境的信息, 从而表现出摄食、逃避捕食者、觅偶、交配、洄游等各种不同的行为反应。早期的研究主要是直观的行为观察和化学感受器的形态描述, 内容偏重于动物的摄食习性和化学感受器的结构及其分布。随后电生理方法和电镜技术的引入, 使化学感觉生理学的研究深入到细胞水平, 发现了受体细胞的一些特性, 如低自发放电频率、低阈值、调制、适应和去适应、范围分级等。另外, 还提出了甲壳动物化学受体对化学信号的两种基本编码方式, 即单线编码模式和交叉神经元模式。

**关键词** 甲壳动物 化学感觉 化学感受器 摄食行为 电生理

化学感觉即动物体对外界化学信息的感觉, 主要包括嗅觉和味觉。近 20 年来, 甲壳动物化学感觉的研究有了显著的进展, 在化学感受器亚显微结构和生理性质, 刺激物分子与受体相互作用的生化机制、化学感觉的行为调控等方面, 都进行了较深入的研究。甲壳动物化学感觉研究的内容相当广泛, 国外已有很多详尽的综述和专著<sup>[3,6,23],1)</sup>, 而在中国, 这个研究领域还基本上是空白, 并且也少有这方面的介绍。本文就化学受体的结构和分布、化学感觉的行为调控、化学感觉神经元的电生理特性等问题进行讨论和阐述。

### 一、甲壳动物化学感觉研究概述

水生动物主要通过化学感受器感知其生存环境中的信息, 从而表现出各种行为反应。化学感觉对于生活于深水区的动物特别重要, 因为它们主要依赖于化学感觉获得外界环境中的信息。

化学感觉研究具有很大的实际和理论意义。实际意义已在另文<sup>[4]</sup>中介绍。在理论方面, 化学感觉过程就是生物体对化学信号识别、收集、处理、传递和反应的过程; 研究神经系统结构较为简单的甲壳动物的化学感觉, 有助于阐明神经生物学的基本理论问题, 同时也是研究生物传感器以及计算机神经网络等的生物学基础。

纵观近 20 年的化学感觉研究不难发现, 利用得最多的实验材料是十足目甲壳动物, 如美洲螯龙虾(*Homarus americanus*)、美洲龙虾(*Panulirus argus*)、断沟龙虾(*P. int-*

博士研究生课题经费。

接受日期: 1991 年 7 月 30 日。

1) 陈楠生, 孙海宝, 1992, 甲壳动物化学感觉研究进展 I—III, 海洋科学研究进展, 科学出版社, 待刊。

*erruptus*)、螯虾 (*Orconectes limosus*)、日本对虾 (*Penaeus japonicus*)，以及某些蟹类<sup>[11]</sup>。甲壳动物作为实验材料有如下优点：①个体较大，易于操作。②生存于水环境中，适宜于化学物质的加样与定量研究。③感受器和细胞结构较简单，便于记录和分析。④在外围处理化学信息(高等动物一般在中枢加工化学信息)，便于研究。⑤具有相对窄谱(*relative narrowly-tuned*)受体细胞，这个特点便于研究混和刺激信息在受体细胞水平上加工的规律。

另外，对于其他甲壳动物如桡足类，也有人开展了化学感觉生理学方面的研究，但是这些方面的工作较之于十足目甲壳动物的研究来说比较初步，绝大多数的研究是与摄食行为有关的探索，也有一些与交配行为相关的内容<sup>[32,33]</sup>。上述研究表明，桡足类的滤食是受感觉(主要为化学感觉)决定的行为过程，并且，桡足类的化学受体主要分布于触角及摄食附肢上。下面的阐述仅限于十足目甲壳动物。

## 二、化学受体的结构和分布

研究化学受体的结构是研究其功能的基础。甲壳动物化学受体的显著特点是多样性(*diversity*)<sup>[29]</sup>。多样性不仅表现在受体器官的形态水平，而且也表现在受体细胞的亚显微结构和生化结构水平。甲壳动物的化学受体几乎分布于躯体的每个部位。一般地，动物化学受体的分布模式及其与外界环境的关系有很大差异。许多动物的化学受体简单地分布于体表，直接暴露于环境介质中，具有纤毛状末端，没有任何保护；甲壳动物的化学受体则有附属结构(*Accessory structure*)保护。这些附属结构通常称为体表感觉毛，包括各种形式的刚毛(*Setae*)、管(*Cannal*)、囊(*Pouche*)和凹陷。

甲壳动物的机械感觉也是通过体表感觉毛完成的，而仅从形态上很难区分化学感觉毛和机械感觉毛。事实上，许多感觉毛都具有化学感觉和机械感觉双重功能<sup>[13,29]</sup>。至今，在甲壳动物中仅发现一种体表感觉毛——嗅毛(*Aesthetasc hair*)仅具有化学感觉功能。研究表明，化学感觉毛和机械感觉毛的主要区别表现在功能方面，因此可用电生理方法加以区分。

迄今为止，已有若干学者对许多甲壳动物的体表感觉毛进行了描述和研究<sup>[13,19,29]</sup>。对美洲螯龙虾的各种体表感觉毛根据其外部形态进行了系统的分类和命名，描述了各种感觉毛的分布模式，并运用电生理记录的方法检测了它们的功能<sup>[13]</sup>。美洲螯龙虾胸足上主要感觉毛的分布和功能，见表1。

对中国对虾(*Penaeus chinensis*)体表感觉毛形态和分布，最近也有学者进行了类似的研究<sup>1)</sup>。

在甲壳动物体表感觉毛(主要是化学感觉毛)的神经调控，即感觉神经元的分布方式研究方面，以及化学感觉神经元的亚显微结构研究方面，也有大量的报道<sup>[3,22,24,25,29,37]</sup>。研究表明：①化学感觉毛通常由大量的化学受体调控；每个十足目甲壳动物的嗅毛含有100个以上的神经元，在嗅毛基部，细胞体集中形成纺锤状簇，每个细胞体簇调控一根嗅

1) 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.头胸部附肢上感觉毛的形态和分布,海洋科学,待刊。

表 1 美洲螯龙虾胸足上的感觉毛<sup>[13]</sup>Tab.1 Cuticular sensilla on pereopods of *H. americanus*<sup>[13]</sup>

感觉毛类型	分布的胸足	在胸足上的位置	大约长度 ( $\mu\text{m}$ )	生理功能
光滑刚毛和鳞状刚毛	1—5	指节和掌节上,成簇成排排列;其他节上成簇排列	300—2000	化学感觉 机械感觉
锯状刚毛	4,5	掌节末端成簇排列,向指节延伸;第5胸足指节成排状	1000—2000	化学感觉 机械感觉
猬状毛	2,3,5	第2,3胸足螯的切割缘,成排状;指节脊和第5胸足掌节	100—300	化学感觉 机械感觉
栓状毛	I型	指节和掌节	70	机械感觉
	II型	第2—5胸足指节以外的所有节上	30	机械感觉
表皮活动关节栓状器官 (CAP 器官)	1—5	坐节—长节、长节—腕节、腕节—掌节等连接的远侧	20	机械感觉

毛,嗅毛依赖高度分枝的树突感受外界信息。②化学感觉神经元一般具有如下结构特征:为双极细胞,细胞体位于周边;树突高度分枝,投射到感觉毛腔内;轴突直接投射到中枢,在周边不形成突触<sup>[11]</sup>。甲壳动物体表感觉毛的结构模式图见图1。中国对虾化学感觉毛结构的研究已逐步展开<sup>[2,1]</sup>。

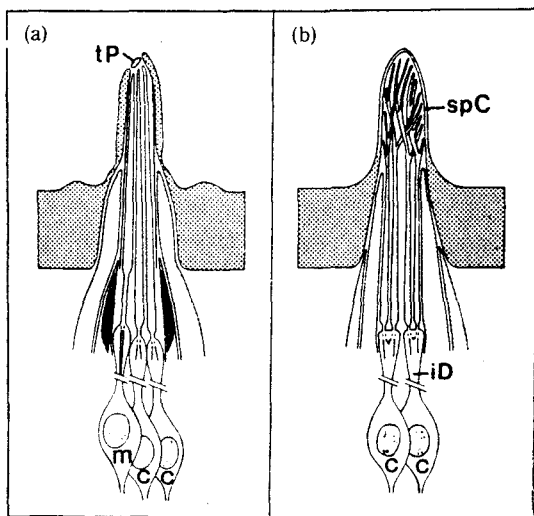


图1 甲壳动物体表感觉毛的亚显微结构模式  
Fig.1 Ultrastructure of cuticular sensilla of crustaceans

a. 双重功能感觉毛; b. 化学感觉毛; c. 化学感觉神经元;  
m. 机械感觉神经元; tP. 末端孔; spC. 海绵状壁;  
iD. 树突内段。

通常,对甲壳动物摄食行为的化学感觉研究涉及以下诸方面的内容。

### 1. 摄食敏感谱

在同一浓度下(一般采用自然状态下存在的浓度),不同化学物质刺激甲壳动物产生

## 三、化学感觉的行为调控

化学物质可作为水生动物摄食行为的诱食剂(Feeding attractants)、附着生物幼虫附着变态的诱导物(Inducers)、介导洄游动物洄游的信息素(Pheromones),以及诱导动物觅偶和交配行为的性外激素(Sex pheromones)等<sup>[1]</sup>。这里仅以化学感觉对甲壳动物摄食行为的调控为例予以简述。

Lindstedt 总结了水生动物摄食行为的一般模式(图2),由此说明不同化学刺激物对摄食行为的影响<sup>[20]</sup>。

1) 陈楠生,孙海宝,1992,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。海洋科学,待刊。

摄食反应的强度，构成此种甲壳动物摄食行为的化学敏感谱，即摄食敏感谱；由于摄食行为可分为寻食（由嗅觉调控）和进食（由味觉调控）两个阶段，而影响这两阶段的化学刺激物并不完全一致，故摄食敏感谱可相应地分为寻食敏感谱和进食敏感谱，即嗅谱和味谱<sup>[10,32,33]</sup>。

总结以往的工作，可归纳出刺激甲壳动物摄食行为的化学物质的分子本质<sup>[10]</sup>：①小分子量的普通代谢物，包括氨基酸、季铵化合物、核苷和核苷酸、有机酸等等。②绝大多数抽提物（Extracts）刺激摄食能力的大小，决定于混和物的共同作用，而往往不是某一种化学物质单独起作用。上述结果对中国对虾配合饵料诱食剂的研制具有指导意义。

## 2. 化学敏感部位

研究甲壳动物的摄食行为，可以得到动物化学敏感部位的分布模式<sup>[27]</sup>。经常使用的方法有：局部刺激或点刺激（Focal Stimulation）、部分切除（Ablation）和阻断传入神经（Deafferentation）<sup>[18]</sup>。前两种方法在精度上都有局限，因为对于前者，化学刺激物的扩散不能避免；对于后者，部分切除很难精确地控制，并且往往会影响动物的正常生理状况。阻断传入神经的方法基本上能弥补上两种方法的不足。

## 3. 寻食影响

摄食经历（feeding experience）可以选择性地改变甲壳动物的摄食敏感性<sup>[12]</sup>。在自然状态下，美洲螯龙虾可随机捕食偏顶蛤（*Modiolus modiolus*）和紫贻贝（*Mytilus edulis*），若只用这两种贝中的任意一种作饵料喂养龙虾，持续一个月以后，龙虾对这种贝的化学敏感性增强了<sup>[12]</sup>。

至于甲壳动物摄食敏感性随摄食经历发生变化的原因，Derby 和 Atema 认为是，甲壳动物在摄食过程中形成了特定的“寻食影象（search images）”（类似记忆）所致<sup>[12]</sup>。寻食影象的形成，在以前一般都归因于视觉因素。寻食影象的存在反映了甲壳动物化学敏感性的可塑性，这有助于甲壳动物对生存环境中化学信号的变化产生反应，从而更有效地定位和捕食食物。

## 4. 化学刺激物的分辨

在自然环境中，动物所遇到的化学物质复杂多样，并且超过了需求。因此，需要分辨出哪些是有用的，哪些是多余的；要区分哪些是食物信号，哪些是捕食者的信号，哪些是配偶发出的信号等等。Fine-Levy 等提出了一个差异厌食性联想调节模式（Differential

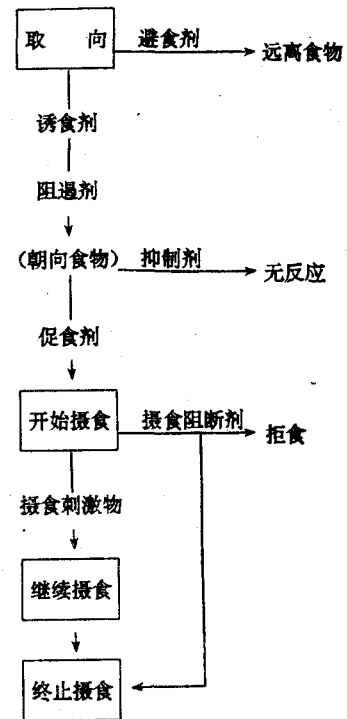


图2 化学刺激物对水生动物摄食行为影响的一般模式<sup>[32]</sup>

Fig.2 Generalized model showing effects of chemical stimuli on feeding behavior<sup>[32]</sup>

诱食剂：促使动物朝向食物源或者获得化学感觉活性的刺激物，可以通过长距离起作用；阻遏剂：促使动物在接近食物源时停止运动的物质；避食剂：促使动物不朝向食物源或者使动物对食物源不具有感觉活性的物质；促食剂：引起摄食（品味）的刺激物；摄食刺激物：促进动物进食和继续进食的刺激物；抑制剂：阻止或妨碍摄食起始的物质；摄食阻断剂：妨碍进一步摄食或加快结束摄食行为的物质<sup>[32]</sup>。

aversive associative conditioning paradigm),研究了美洲龙虾对四种不同化学刺激物的分辨情况(原理类似高等动物条件反射的建立)<sup>[20,21]</sup>。研究表明,美洲龙虾能够识别不同的刺激物。这种分辨能力的机制目前正在研究中。

#### 四、化学感觉过程的电生理研究

1958年, Hodgson 将电生理技术引入了甲壳动物的化学感觉生物学研究<sup>[28]</sup>。由于电生理技术的客观性、精确性和易于操作等特点,迅速弥补了行为学研究的不足。电生理技术广泛用于研究甲壳动物化学感觉过程,从而极大地推动了化学感觉生物学的深入研究。

甲壳动物的化学受体是一种初级感觉神经元 (Primary sensory neuron), 其轴突直接投射到中枢<sup>[11]</sup>。这些受体受化学物质刺激后产生的反应, 可以通过细胞外记录 (Extracellular recording) 轴突的神经放电得到。将剪下的某一个化学感觉器官 (第1触角

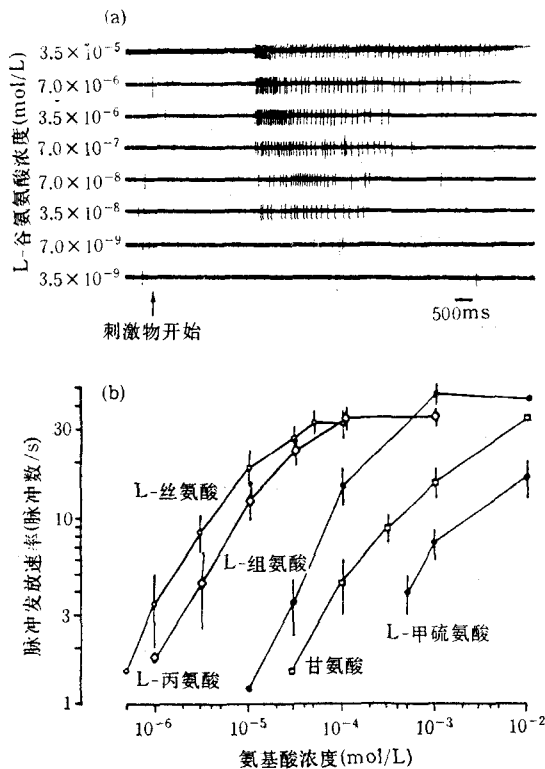


图3 化学感觉神经元对刺激物强度的编码: 阈值和强度-反应曲线

Fig.3 Coding of stimulus intensity by chemosensory neuron: threshold and intensity-response curve

a.美洲螯龙虾步足上单一化学感觉神经元对 L-谷氨酸的反应阈值; b. *Austropotamobius torrentium* 步足上氨基酸敏感性化学感觉神经元的强度-反应关系, 图中显示了 29 根神经元分别对 L-丝氨酸、L-丙氨酸、L-组氨酸、甘氨酸、L-甲硫氨酸反应的平均值。

具有很低的阈值 (图 3a)。⑤ 适应特性, 包括自我适应 (Self-adaptation)、交叉适应

或第 2 触角、颚足、步足等) 置于一个实验槽内, 用含有化学刺激物的溶液给具有树突的感觉毛 (Dendrite-bearing sensilla) 灌流, 用钩状电极 (Hook electrodes) 或吸附电极 (Suction electrodes) 记录神经束的电位变化, 即反应强度和放电频率。

电生理方法用于研究化学受体细胞的敏感特性的关键问题, 是如何记录单细胞的动作电位。由于受体细胞的轴突极细, 并且许多轴突并行形成神经束, 难以分离, 因此如何分离出单纤维, 用细胞内记录 (Intracellular recording) 的方式研究化学受体的电生理特性, 还是一个有待攻克的难题<sup>[11]</sup>。现在, 已有人开始用细胞内记录的方法 (电压钳位和电流钳位) 研究化学受体的电活动<sup>[11]</sup>。

##### 1. 化学受体的一般电生理特性

甲壳动物化学受体主要具有如下电生理特性<sup>[11]</sup>: ① 低的自发放电 ( $\leq 1\text{Hz}$ )。② 不同的刺激物常常激发不同的化学受体细胞产生具有相同时间模式 (Temporal pattern) 的反应。③ 脉冲发放速率 (Rate of discharge) 仅由刺激物的浓度所决定 (图 3b)。④

(Across-adaptation) 和累积适应 (Cumulative adaptation)<sup>[8,9,38]</sup>。③ 调制 (Tuning) 特性<sup>[17]</sup>。

## 2. 化学敏感谱

定义类似于摄食敏感谱。电生理记录到的化学敏感谱亦有嗅谱和味谱之分<sup>[4,5]</sup>。记录甲壳动物的距离化学感觉器官(如第 1 触角)得到嗅谱,记录接触化学感觉器官(如第 1 步足、口器附肢等)得到味谱。另外,还有多细胞谱(记录神经束)和单细胞谱(记录单纤维)之分<sup>[8]</sup>。研究表明,用电生理方法得到的化学敏感谱与用行为方法得到的化学敏感谱基本相符合,即能引起行为反应的化学物质也能刺激化学受体引起电生理反应<sup>[36]</sup>。

## 3. 调制

“调制”,是指刺激某一化学受体产生反应的不同化学物质的数量和异质性 (Heterogeneity)<sup>[11]</sup>。甲壳动物的周边化学感觉系统具有不同类型的化学受体。化学信号的编码始于受体细胞,然而不同受体细胞的化学敏感特性并不一致,它们的单细胞谱相差很大。为此,人们将化学感觉神经元根据它们的单细胞谱分成两类:特异细胞 (Specialist) 和普通细胞 (Generalist)<sup>[11]</sup>。特异细胞只对一种或几种非常相似的化学物质起反应,不同特异细胞的单细胞谱不重叠;普通细胞能与许多不同的化学物质反应,不同普通细胞的单细胞谱有重叠,但不重合。甲壳动物化学受体一般是特异细胞(即窄谱细胞或窄调制细胞)、普通细胞(即广谱细胞或宽调制细胞)也存在,但不普遍<sup>[17]</sup>。

## 4. 反应群

刺激化学受体产生最强反应的刺激物,称为该受体细胞的最敏感刺激物。根据最敏感刺激物的不同可将受体细胞划分成许多“反应群 (Reaction group)”<sup>[7]</sup>。一些细胞还具有次敏感刺激物,它们能引起的反应在相同浓度下比最敏感刺激物要弱。在绝大多数反应群内,次敏感刺激物也各不相同,这样,可分成许多谱亚群 (Spectral subpopulation)。同类谱亚群可以根据单一受体细胞的其他刺激-反应特性进一步分类。结果,没有一个受体细胞与另一个受体细胞完全相同,从而产生了大量不同的化学感觉细胞。不同的细胞具有不同的敏感谱和谱调制宽度<sup>[17]</sup>。

## 5. 范围分级假设

单一受体细胞的反应常常在 2—3 个对数单位的浓度范围内达到饱和,而多细胞群的反应达到饱和则需要更大范围的浓度变化。对这种特性的解释,人们提出了范围分级 (Range Fractionation) 的假设<sup>[17]</sup>。这个假设认为,不同的受体细胞对不同浓度范围内的化学物质敏感,从而保证多细胞群既对一个较宽的浓度范围敏感,又能对化学物质的浓度变化保持最大的敏感活性。

## 6. 混和物效应

甲壳动物的化学受体对混和物的反应,一般不能从它们对混和物单一成分的反应进行预测,这个现象称为混和物效应,包括抑制作用 (Suppression) 和协同作用 (Synergism)<sup>[11]</sup>。Rifke 和 (Bartoshuk) 描述了混和物成分对化学受体影响的两种累加方式: ① 反应累加 (Response summation), 在不同化学物质刺激不同受体时发生。② 刺激累加 (Stimulus summation), 也称刺激替代 (Stimulus substitution), 在不同化学物质刺激相同受体时发生。如果混和物引起的反应不同于用以上累加方法得到的结果,则表明发

生了混和物成分之间的相互作用<sup>[10]</sup>。

### 7. 化学受体多样性原因

总结电生理技术对化学受体的研究,可归纳出化学受体细胞单细胞谱多样性产生的原因大致有:① 化学受体各不相同。② 受体上的位点各不相同。③ 不同刺激物刺激化学受体的时程(Time course)同。④ 适应和去适应现象的存在<sup>[7]</sup>。

### 8. 化学信息的编码

甲壳动物化学受体细胞对化学信号的编码方式大致有两种:单线编码(Labeled-line code)和交叉神经元模式(Across-neuron pattern)编码<sup>[16]</sup>。甲壳动物化学受体中广泛存在的窄调制细胞的作用可能为:① 从混和刺激物中挑出关键信息。② 对交叉神经元模式起一个特殊的辅助作用,以识别化学性质或结构上相似的化合物<sup>[17]</sup>。

## 五、外部化学受体对内部神经活性物质的敏感性——进化意义

多细胞水生动物,其外部化学受体和内部受体(例如突触后膜上受体)的主要功能非常相似,均能感受周围水环境中特定的化学物质。两种受体都具有结合位点,它们都以一定的亲和力结合特异性化学物质。Haldane 曾假设,一些内部受体由原如水生动物的外部化学受体进化而来<sup>[11]</sup>。

事实上,整个脊椎动物的神经系统和它的许多神经活性物质的受体,在发育的早期,都位于细胞的外层,即外胚层,直至原肠胚形成。外胚层细胞一直与外部水环境接触,在随后的发育过程中,它们的周围形成内部水环境,开始与邻近细胞、细胞层和体液发生联系。这样可以以适应的无脊椎动物(如甲壳动物)的化学受体为模型研究内部受体<sup>[11]</sup>。

## 六、其他

化学受体直接与外界水环境接触,意味着化学受体系统特别容易受水环境中化学物质或因子,例如去污剂、工业废物、原油、温度、酸碱度等的损伤。这方面的研究现在还处于起步阶段<sup>[11]</sup>。

## 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] 陈宽智、王青,1991。中国对虾第一触角化学感受器结构的研究。青岛海洋大学学报,21(4): 31—36。
- [3] Ache, B. W., 1982, Chemoreception and thermoreception, *In* Biology of Crustacea (Vol. 3), Academic Press, New York, pp. 369—398.
- [4] Atema, J., 1977, Functional separation of smell and taste in fish and crustacea, Proc. Int. Symp. Olfaction Taste, 6th, pp. 165—174.
- [5] Atema, J., 1980, Smelling and tasting underwater, *Oceanus*, 23: 4—18.
- [6] Atema, J. et al. (eds.), 1988, Sensory Biology of Aquatic Animals, Springer-Verlag, pp. 286—401.
- [7] Atema, J. et al., 1989, Adaptation and mixture interaction in chemoreceptor cells: mechanisms for diversity and contrast enhancement, *In* Perception of Complex Smells and Tastes, Academic Press, Australia, pp. 82—100.
- [8] Borroni, P. F. and Atema, J., 1988, Adaptation in chemoreceptor cells I. Self-adapting backgrounds determine threshold and cause parallel shift of response function, *J. Comp. Physiol. (A)*, 164: 67—74.
- [9] Borroni, P. F. and Atema, J., 1989, Adaptation in chemoreceptor cells II. The effects of cross-adapting backgrounds depend on spectral tuning, *J. Comp. Physiol. (A)*, 165: 669—677.

- [10] Carr, W. E. S. and Derby, C. D., 1986, Chemically-stimulated feeding behavior in marine animals, *J. Chem. Ecol.*, **12**: 989—1011.
- [11] Carr, W. E. S. et al., 1987, Chemoreceptors of crustaceans: Similarities to receptors for neuroactive substances in internal tissues, *Environ. Health Perspect.*, **71**: 31—46.
- [12] Derby, C. D. and Atema, J., 1981, Selective improvement in responses to prey odors by the lobster, *Homarus americanus*, following feeding experience, *J. Chem. Ecol.* **7**: 1073—1080.
- [13] Derby, C. D., 1982, Structure and function of cuticular sensilla of the lobster *Homarus americanus*, *J. Crust. Biol.*, **2**(1): 1—21.
- [14] Derby, C. D. and Atema, J., 1982, Chemosensitivity of walking legs of the lobster *Homarus americanus*: neurophysiological response spectrum and thresholds, *J. Exp. Biol.*, **98**: 303—315.
- [15] Derby, C. D. and Atema, J., 1982, Narrow-spectrum chemoreceptor cells in the walking legs of the lobster *Homarus americanus*: taste specialists, *J. Comp. Physiol.*, **146**: 181—189.
- [16] Derby, C. D. and Ache, B. W., 1984, Quality coding of a complex odorant in an invertebrate, *J. Neurophysiol.*, **51**: 906—924.
- [17] Derby, C. D. and Atema, J., 1988, Chemoreceptor cells in aquatic invertebrate: peripheral mechanisms of chemical signal processing in decapod crustaceans, *In Sensory Biology of Aquatic Animals*, Springer-Verlag, pp. 365—385.
- [18] Devine, D. and Atema, J., 1982, Function of chemoreceptor organs in spatial orientation of the lobster, *Homarus americanus*: differences and overlap, *Biol. Bull.*, **163**: 144—153.
- [19] Factor, J. R., 1978, Morphology of the mouthparts of larval lobster, *Homarus americanus* (Pecapoda: Nephropidae), with special emphasis on their setae, *Biol. Bull.*, **154**: 383—408.
- [20] Fine-Levy, J. B. et al., 1988, Differential associative conditioning and olfactory discrimination in the spiny lobster *Panulirus argus*, *Behav. Neural Biol.*, **49**: 315—331.
- [21] Fine-Levy, J. B. et al., 1989, Behavioral resolution of quality of odorant mixtures by spiny lobsters: differential aversive conditioning of olfactory responses, *Chem. Senses*, **14**(4): 503—524.
- [22] Ghiradella, H. T., Case, J. F. and Cronshaw, J., 1968, Structure of aesthetascs in selected marine and terrestrial decapods: chemoreceptor morphology and environment, *Am. Zoologist*, **8**: 603—620.
- [23] Grant, P. T. and Mackie, A. M., 1974, Chemoreception in Marine Organisms, pp. 1—41.
- [24] Grünert, U. and Ache, B. W., 1988, Ultrastructure of the aesthetasc (olfactory) sensilla of the spiny lobster, *Panulirus argus*, *Cell Tissue Res.*, **251**: 95—103.
- [25] Heimann, P., 1984, Fine structure and moulting of aesthetasc sense organs on the antennules of the isopod, *Astellus aquaticus* (Crustacea), *Cell Tissue Res.*, **235**: 117—128.
- [26] Derby, C. D. and Atema, J., 1982, Chemosensitivity of walking legs of the lobster *Homarus americanus*: neurophysiological response spectrum and thresholds, *J. Exp. Biol.*, **98**: 303—315.
- [27] Hindley, J., 1975, The detection, location and recognition of food by juvenil banana prawns, *Penaeus merguensis*, *Mar. Behav. Physiol.*, **3**: 193—210.
- [28] Hodgson, E. S., 1958, Electrophysiological studies of arthropod chemoreception III. chemoreceptors of terrestrial and fresh-water arthropods, *Biol. Bull.*, **115**: 114—125.
- [29] Laverack, M. S., 1988, The diversity of chemoreceptors, *In Sensory Biology of Aquatic Animals*, Springer-Verlag, pp. 287—312.
- [30] Laverack, M. S., 1964, The antennular sense organs of *Panlirus argus*, *Comp. Biochem. Physiol.*, **13**: 301—321.
- [31] Lindstedt, K. J., 1971, Chemical control of feeding behavior, *Comp. Biochem. Physiol. (A)*, **39**: 553—591.
- [32] Mcleese, W. W., 1970, Detection of dissolved substances by the American lobster (*Homarus americanus*) and olfactory attraction between lobsters, *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **27**: 1371—1378.
- [33] Nakamura, K., 1987, Chemoreceptive properties in feeding of the prawn (*Penaeus japonicus*), *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, **36**: 201—205.
- [34] Poulet, S. A. and Marsot, P., 1978, Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (arthropoda: crustacea), *Science*, **200**: 23.
- [35] Poulet, S. A. and Marsot, P., 1980, Chemosensory feeding and food-gathering by omnivorous marine copepods, *In Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*, pp. 198—218.
- [36] Shephard, P., 1974, Chemoreception in the antennule of the lobster, *Homarus americanus*, *Mar. Behav. Physiol.*, **2**: 261—274.
- [37] Spencer, M. and Linberg, K. A., 1986, Ultrastructure of aesthetasc innervation and external morphology of



the lateral antennule seta of the spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall), *Cell Tissue Res.*, **245**: 69—80.

- [38] Voigt, R. and Atema, J., 1990, Adaptation in chemoreceptor cells III. effects of cumulative adaptation. *J. Comp. Physiol. (A)*, **166**: 865—874.

## ADVANCES OF CHEMORECEPTION STUDIES IN CRUSTACEANS

Chen Nansheng and Sun Haibao

(*Institute of Oceanology, Academia Sinica, Qingdao 266071*)

### ABSTRACT

The advances of chemoreception studies on crustaceans in the past 20 years or so as are reviewed in three sections, i.e. morphological studies of chemoreceptor cells and organs, behavioral studies of individual animals, and electrophysiological studies of primary sensory neurons. Many aquatic organisms such as crustaceans possess well-developed chemosensory systems adapted to monitoring changes in the chemical composition of their aqueous environment. Specific chemicals in the external environment may evoke highly predictable changes in their behavior (known to include those associated with feeding, avoiding predators, recognizing a suitable habitat, reproducing, migrating and interacting with conspecific organisms).

The first section details the morphology and distribution of chemoreceptor cells and organs. Chemoreceptors are widely distributed in crustaceans and heavily protected by accessory structures (setae, canals, pouches or depressions) and may be in the antennules, antennae, legs or mouthparts, but all have the following common anatomical features: (1) they are modified ciliary cells; (2) they are bipolar neurons with somata in the periphery; and (3) they have axons projecting into the CNS, apparently without forming synapses in the periphery.

The second section discusses the chemical control of behaviors of crustaceans and gives as example to illustrate the effects of chemical stimuli on feeding behavior. This section also deals with search images, mixture effects, differential aversive associative conditioning paradigm, etc.

The third section summarizes the electrophysiological studies of chemoreceptors in crustaceans. Many crustacean chemoreceptor cells have very low levels of spontaneous activity ( $\leq 1$  Hz). In a chemosensory cell, different stimulatory compounds usually evoke responses in similar temporal patterns. The rate of discharge of chemoreceptor cells is typically a simple function of the stimulus concentration. A striking feature of some crustacean chemoreceptors is their low threshold. Chemoreceptor cells are usually narrowly tuned to particular amino acids and nucleotides found in food organisms.

**Key words** Crustacean, Chemoreception, Chemoreceptor, Feeding behaviour, Electrophysiology.