

## 几种甲壳动物视网膜电图特性的昼夜节律性比较\*

柴 敏 娟 郑 微 云  
(厦门大学)

**摘要** 本文采用棉芯电极记录未经麻醉的乳斑虎头蟹 *Orithyia sinica*、三疣梭子蟹 *Portunus trituberculatus* 和日本对虾 *Penaeus japonicus* 的视网膜电图 (Electroretinogram, ERG)，比较 ERG 特性的昼夜节律性。结果表明，乳斑虎头蟹 ERG 特性表现为其敏感度变化有昼夜节律性，白昼和晚上的光谱敏感曲线和峰值基本不变，仅在长波段和短波段出现不吻合；三疣梭子蟹和日本对虾 ERG 敏感度无昼夜节律性变化，白昼和晚上的光谱敏感曲线和峰值完全重合。这种差别可能与动物栖息地的光环境变化有关。

关于无脊椎动物视觉功能方面的昼夜节律的研究，从 60 年代末起，首先在甲壳纲的喇蛄属 *Cambaroides* 和真蟹 *Carcinus meanus*<sup>[5,7]</sup>，之后在肢口纲美洲鲎 *Limulus polyphemus* 上研究了 ERG 振幅和视神经纤维发放的昼夜节律性变化<sup>[8]</sup>。在对锯缘青蟹 *Scylla serrata* 复眼 ERG 光谱敏感性的研究中，我们观察到敏感度在白昼和夜晚有明显差别<sup>[9]</sup>，而在长毛对虾 *Penaeus penicillatus* 的研究中未见此现象<sup>[10]</sup>。同属甲壳类动物为何有如此不同，为此本文以乳斑虎头蟹 *Orithyia sinica*、三疣梭子蟹 *Portunus trituberculatus* 和日本对虾 *Penaeus japonicus* 为实验材料，对其 ERG 敏感度、光谱敏感性的变化规律进行研究。

### 一、材料与方法

#### 1. 标本

实验动物于 1984—1985 年捕自厦门附近海区，雌雄不拘。在自然光照周期条件下，饲养于含饱和氧的新鲜海水中。实验时动物不麻醉，捆绑在特制支架上，蟹架垂直于实验水槽；虾架与水槽底部成 35° 角，动物体一侧待测眼露于水面之上。在此条件下，动物能保持正常反应达 24h 以上<sup>[2]</sup>。

#### 2. 记录系统

见文献[2]。

#### 3. 实验程序

将一只动物置于屏蔽箱内海水槽中，暗适应至少 1h，之后开始实验。在整个实验过程，动物均保持在黑暗中，选择 400, 503, 584, 641nm 四种单色光测定 ERG 反应的振

\* 本文系中国科学院科学基金资助课题，(83)914 号。林纯参加部分工作，特此志谢。  
收稿日期：1987 年 7 月 8 日。

幅-强度曲线，以后每隔 1 或 2h 重复测定一次。为防止强光刺激对 ERG 节律性的影响<sup>[8]</sup>，控制刺激光强使 ERG 振幅最大不超过  $300\mu\text{V}$ 。

## 二、结 果

### 1. 乳斑虎头蟹 ERG 敏感度的昼夜节律

观测 5 只乳斑虎头蟹 ERG 敏感度的昼夜变化，虽在绝对值上存在个体差异，但变化模式基本相同。

乳斑虎头蟹 ERG 敏感度的昼夜节律性变化见图 1。图内列出波长为 503nm 和 641nm 的结果。采用 503nm 测试时，初始敏感度为 0.55 对数单位（基础水平），17:30—20:30 敏感度猛增达最大值，比基础水平高出 3.9 对数单位，之后略有下降，但至次日 4:00 均维持在高出基础水平 3.05 对数单位的状况；4:10 后敏感度急剧下降，两小时内下跌 1.8 对数单位，以后虽趋于稳定，但未降至基础水平。641nm 的敏感度模式似 503nm，其差别仅在于敏感度均比 503nm 低 1.00—1.75 对数单位。两者之差值同样显示类似的昼夜节律性变化（图 1 下方），并且与敏感度的变化在时间上同步。这与锯缘青蟹 ERG 昼夜节律变化相似<sup>[2]</sup>。

### 2. 三疣梭子蟹和日本对虾 ERG 敏感度的昼夜节律性变化

观测 4 只三疣梭子蟹的 ERG 敏感度，其在 24h 内没有出现昼夜节律性变化（图 2）。从图 2 可知，在 503nm，初始基础水平为 4.2 对数单位，之后略增，17:30 已达 5.0 对数单位，直至次日 11:30，敏感度一直保持在  $5.0 \pm 0.5$  对数单位的水平上，没有乳斑虎头蟹和锯缘青蟹那种敏感度剧增和猛跌的现象，这提示其 ERG 敏感度无昼夜节律性变化。641nm 的结果基本同 503nm，两者敏感度差值在 24h 内也无昼夜节律性变化（图 2 下方）。

日本对虾和三疣梭子蟹相似，同样没有昼夜节律性变化，差别仅在于敏感度变化的绝对值不同（图 3）。日本对虾敏感度变化大些，从实验开始至稳定，敏感度增高了 2.6 对数单位，而三疣梭子蟹仅上升 0.8 对数单位。

### 3. 乳斑虎头蟹、三疣梭子蟹和日本对虾 ERG 的光谱敏感性

结果表明，乳斑虎头蟹 ERG 敏感度昼夜节律变化的幅度因波长而异，在长波段要小些（图 1）。这意味着 ERG 光谱敏感性也有昼夜节律变化。该动物在同天白昼（15:30）和晚上（20:30）测得的光谱敏感性比较见图 4。晚上的敏感峰值在 500—517nm 之间，白

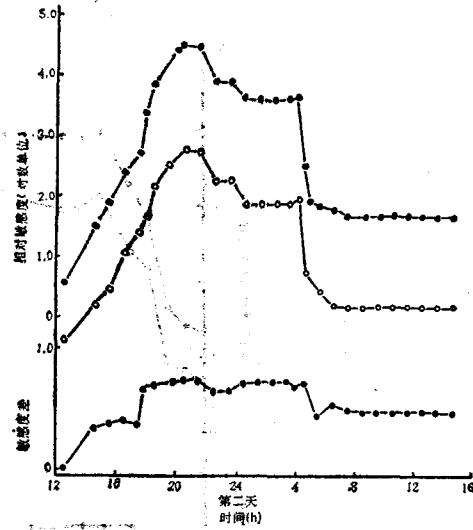


图 1 乳斑虎头蟹 ERG 敏感度的昼夜节律

Fig. 1 Circadian rhythms in the ERG sensitivity of *Orithyia sinica*  
●—● 503nm; ○—○ 641nm; ○—○ 差值。图 2,3 同。

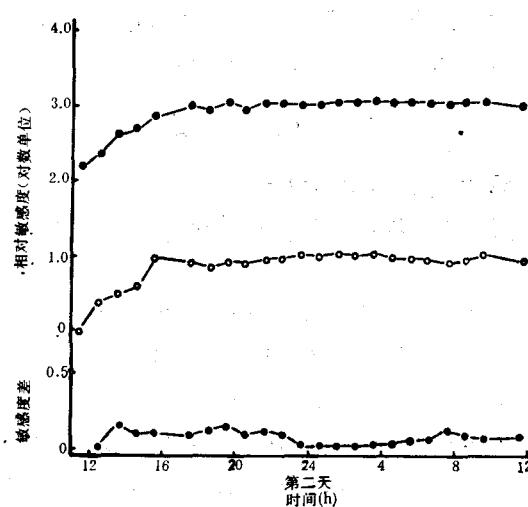


图 2 三疣梭子蟹 ERG 敏感度的变化

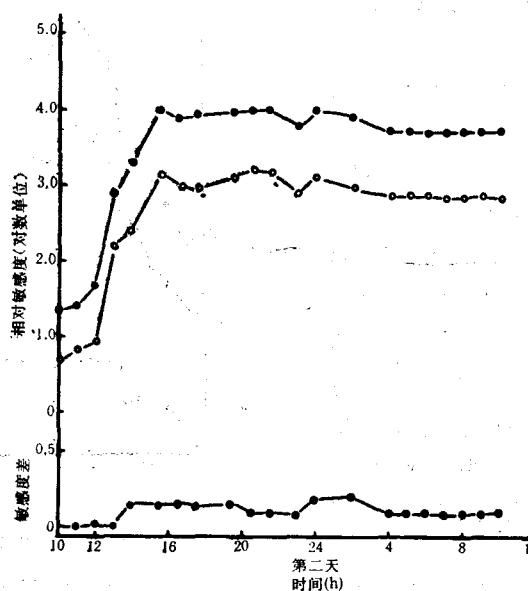
Fig. 2 Changes in the ERG sensitivity of *Portunus trituberculatus*

图 3 日本对虾 ERG 敏感度的变化

Fig. 3 Changes in the ERG sensitivity of *Penaeus japonicus*

天峰值基本不变，在短波段下跌 0.6 对数单位，而在长波段略增 0.1—0.3 对数单位，其变化趋势与锯缘青蟹基本相似<sup>[2]</sup>。

三疣梭子蟹和日本对虾在白天和晚上测得的光谱敏感性见图 5，其结果不同于锯缘青蟹。三疣梭子蟹晚上的峰值在 460—480nm 之间，白天的峰值和光敏性基本落在实线上，与晚上的基本重叠。日本对虾也如此，白天和晚上的光敏曲线吻合得比三疣梭子蟹更好，提示这两种动物的光敏性同样无昼夜节律变化，与 ERG 敏感度明显无昼夜节律变化

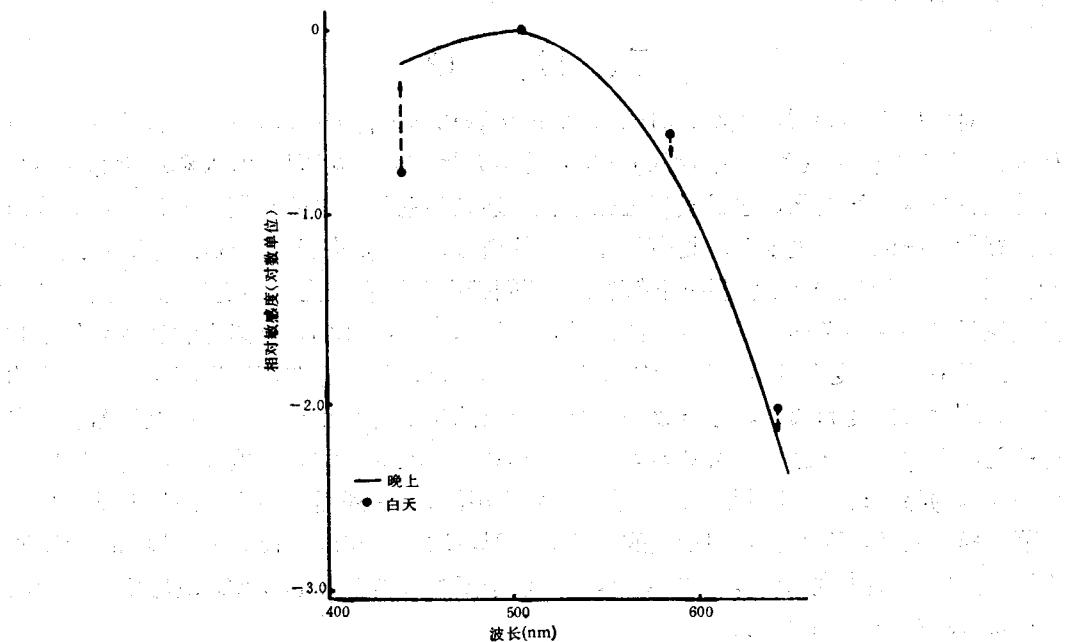


图4 同一乳斑虎头蟹在白天和晚上测定的光谱敏感性

Fig. 4 Spectral sensitivity of a single *Orithya sinica* determined during the day and the night

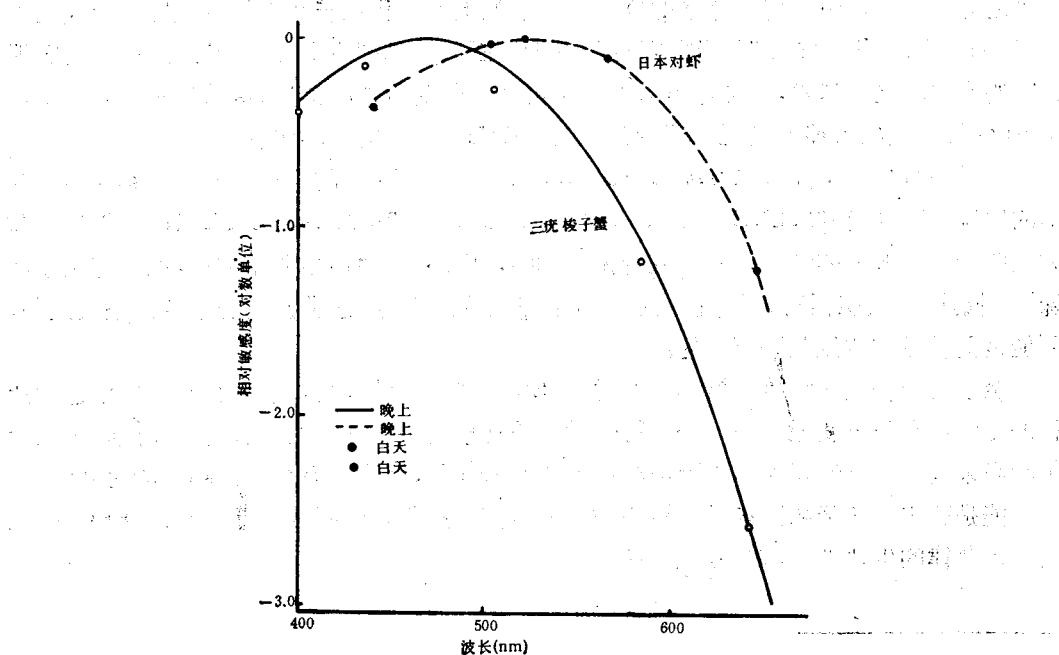


图5 同一三疣梭子蟹和日本对虾在白天和晚上测得的光谱敏感性

Fig. 5 Spectral sensitivity of a single *Portunus trituberculatus* and a single *Penaeus japonicus*, determined during the day and the night

的结果一致。

### 三、讨 论

三种实验动物同属甲壳纲,为什么乳斑虎头蟹和锯缘青蟹一样,ERG 特性具昼夜节律变化,而三疣梭子蟹和日本对虾的 ERG 特性无此变化? 众所周知,人和动物的许多生理特性具昼夜节律变化,这是长期进化过程中逐渐与动物环境的周期性变化相适应的结果。视觉系统的功能主要受动物所处光环境的调制,乳斑虎头蟹习居细沙底质,锯缘青蟹则喜泥多沙少的底质,但都是潮间带动物。潮间带有明显昼夜光环境变化,而这两种动物又长期栖息在这种光环境昼夜变化的地带,这与本工作中 ERG 敏感度的昼夜变化是吻合的: ERG 敏感度于日落突然猛增,于日出突然下降,且恰好在环境光亮度迅速变化的时刻完成对敏感度的调节,这与该动物昼伏夜出的生活习性相符。而三疣梭子蟹和日本对虾是浅海动物。三疣梭子蟹除春夏生殖季节进入沿海港湾和河口地区外,其他时间均移居较深的海区;日本对虾通常白昼潜伏于海底泥沙,夜晚缓慢地在水层深部游动,生殖季节同样进入河口附近。它们栖息的环境颇相似,均是光亮度昼夜变化不如潮间带明显的地方,可能与这样的生活习性相适应,三疣梭子蟹和日本对虾的 ERG 敏感度不同于前两种蟹,没有昼夜节律变化。

乳斑虎头蟹和锯缘青蟹 ERG 敏感度的节律变化,可能主要是由于视网膜屏蔽色素的昼夜迁移所致。屏蔽色素迁移的主要功能在于控制进入视杆的光量子数,强光时屏蔽色素外迁形成黑色素环遮挡视杆;弱光或暗时屏蔽色素内移,使视杆不受遮蔽。近年来不少研究表明,色素的迁移呈昼夜节律性<sup>[6,8,9]</sup>。Leggett 和 Stavenga 的工作也指出了在同样暗适应条件下,白天屏蔽色素的位置不同于晚上<sup>[10]</sup>。我们曾在青蟹敏感度最低(上午 8:30)和最高(晚上 8:30)时切断视神经,发现切断后敏感度不变,以后始终维持在切断那瞬间的水平。这意味着,屏蔽色素基本上保持在切断前所处的位置,这从另一个侧面支持了 ERG 敏感度的节律性是通过屏蔽色素的昼夜调节所致的一种解释。

文献[8]报告,美洲鲎 *Limulus polyphemus* 侧眼 ERG 的昼夜节律受视神经离心冲动的控制,切断视神经,ERG 节律即消失。克氏原螯虾 *Procambarus clarkii* 是受神经和体液两个方面调节的<sup>[11]</sup>。切断锯缘青蟹视神经,ERG 节律性虽明显减小,但没有完全消除<sup>[3]</sup>;摘除 x-窦腺器官,同样也只观测到节律性的减小<sup>1)</sup>。这类蟹的屏蔽色素昼夜迁移,可能是受神经和体液共同调制的。

至于实验初期三疣梭子蟹和日本对虾 ERG 敏感度的变化,也受视网膜屏蔽色素迁移的影响。在研究长毛对虾 ERG 特性时,曾观察到漂白外迁的屏蔽色素在黑暗中几个小时尚未全部返回的现象<sup>2)</sup>。由于屏蔽色素的缓慢迁移,使达到完全暗视阈值的时间延迟,这可能是三疣梭子蟹和日本对虾经 5—6h 敏感度方趋稳定的原因。至于它们 ERG 特性无昼夜节律的生理机制,有待进一步研究。

1) 郑微云等, 1987。摘除 x-窦腺系统对锯缘青蟹视网膜电图昼夜节律的影响。(未发表)

2) 柴敏娟等, 1984。长毛对虾复眼的双重感受系统及其适应特性。1984 年曾在“感觉生理和神经肌肉生理”专题讨论会上报告。

## 参 考 文 献

- [1] 杨雄里、郑微云、柴敏娟等, 1985。锯缘青蟹复眼的单一感受系统。生理学报 37(1): 61—69。
- [2] 杨雄里、郑微云、柴敏娟等, 1986。锯缘青蟹视网膜电图特性的昼夜节律变化。动物学报 32(2): 122—129。
- [3] 杨雄里、柴敏娟、郑微云, 1986。切断视神经对蟹视网膜电图昼夜节律的影响。动物学报 32(2): 130—135。
- [4] 柴敏娟、林淑君, 1990。长毛对虾复眼感受系统的光谱特性。海洋与湖沼 21(2): 160—165。
- [5] Arechiga, H. & C. A. G. Wiersma, 1969. Circadian rhythm of responsiveness in crayfish visual units. *J. Neurobiol.* 1: 71—85.
- [6] Arechiga, H. & B. Fuentes, 1970. Correlative changes between retinal shielding pigments position and electroretinogram in crayfish. *The Physiol.*, 13: 137.
- [7] Arechiga, H., A. Huberman, and E. Naylor, 1974. Hormonal modulation of circadian neural activity in *Carcinus maenas* (L.). *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 187: 299—313.
- [8] Barlow, R. B. Jr., 1983. Circadian rhythms in the *Limulus* visual system. *J. Neuroscience* 3: 856—870.
- [9] Barrera-Mera, B., 1976. The effect of cerebroid ganglion lesions on ERG circadian rhythm in the crayfish. *Physiol. Behav.* 17: 59—64.
- [10] Leggett, L. M. & D. G. Stavenga, 1981. Diurnal changes in angular sensitivity of crab photoreceptors. *J. Comp. Physiol. (A)* 144: 99—110.
- [11] Page, J. L. & J. L. Larimer, 1975. Neural control of circadian rhythmicity in the crayfish II. The ERG amplitude rhythm. *J. Comp. Physiol.* 97: 81—96.

## COMPARISON OF THE CIRCADIAN RHYTHMS IN ERG CHARACTERISTIC OF SOME DECAPOD CRUSTACEANS

Chai Minjuan and Zheng Weiyun

*(Xiamen University)*

### ABSTRACT

Under constant dark-adapted condition, circadian rhythms of ERG were studied with cotton-wick electrodes in three unanaesthetized decapod crustaceans, and the ERG characteristics compared. The results were as follows.

The crab *Orithya sinica* showed circadian rhythm changes in ERG sensitivity,  $\lambda_{\max}$  of spectral sensitivity curves ( $S_\lambda$  curves) was fundamentally fixed, but  $S_\lambda$  curves were not overlapped in the long- and the short-wavelength regions during the day and the night. Different phenomena were observed in the crab *Portunus trituberculatus* and the prawn *Penaeus japonicus*: the ERG sensitivity showed no circadian rhythm changes, the  $S_\lambda$  curves and their  $\lambda_{\max}$  were overlapped during the day and the night.

The reasons for different physiological responses were probably related with the change of light environment of animal's habitat.