

文章编号: 1000-0615(2008)06-0825-06

日本沼虾第一触角感受器的形态和分布

章颖慧¹, 张 东^{1,2}, 林俊达², 董巧香¹, 黄长江¹

(1. 温州医学院环境与公共卫生学院, 浙江 温州 325035;

2. Vero Beach Marine Laboratory, Florida Institute of Technology, 805 46th Place East,
Vero Beach, FL 32963, USA)

摘要: 应用扫描电子显微镜对日本沼虾第一触角触鞭上各种感受器的分布情况和形态结构进行了观察。结果表明,雌性和雄性日本沼虾触角感受器在种类、形态和分布上均相似。第一触角分为内、外两鞭,外鞭上具有附鞭。触角上共有四种感受器,分别为化感刚毛(或称嗅毛)、I型简单刚毛、II型简单刚毛和有齿刚毛。化感刚毛上端柔软,顶端无孔,仅着生于附鞭的凹槽内。其它三种感受器在内外两鞭上均有分布。I型简单刚毛通体光滑,顶端逐渐变细,具一顶孔,常伴生II型简单刚毛和有齿刚毛,但长度比后两种的短;II型简单刚毛基部光滑,顶端被鳞片覆盖,且具复杂的孔结构;有齿刚毛有大小两种类型,表面长有许多齿状突起,齿状突起主要分布于刚毛近顶端1/2~1/3区域内,近基部光滑无齿状突起。有齿刚毛的顶端也被鳞片覆盖,也具复杂的孔结构,结构与II型简单刚毛十分相似。

关键词: 日本沼虾;触角感受器;刚毛;化感刚毛

中图分类号: Q 174; S 917

文献标识码: A

甲壳纲十足目动物感受器种类繁多,形态多样,分布于体表各处,如触角、附肢等。其中,触角是十足目动物感觉系统的重要组成部分,对觅食、交配、躲避敌害以及感受水流、温度、湿度等个体行为具有重要的功用。触角感受器接受外界刺激,再由一系列感觉细胞将刺激传入中枢神经系统,经过综合分析,做出相应的行为反应。其中绝大多数触角感受器是双态型感受器,即具有感受化学信号和机械信号的双重功能。目前唯一发现的单态型感受器是化感刚毛,仅具有化学信号感受功能。触角感受器的种类和分布具有显著的种间差异,如美洲龙虾(*Panulirus argus*)有10种感受器^[1],但对虾只有3~4种感受器^[2-3];又如罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)的化感刚毛主要分布在第一触角的附鞭^[4]上,中国对虾

(*Penaeus chinensis*)的化感刚毛则主要分布在第一触角的外鞭上^[5]。目前,国内外对甲壳类触角感受器已有很多研究^[1-18],但有关真虾派触角感受器的研究尚局限在少数几个种属,如沼虾属^[4,6]等。沼虾属的罗氏沼虾第一触角表面结构的相关研究国内已有报道^[4],但对其触角两鞭上其它感受器结构的描述非常初步,由于观察倍数较低,感受器详细结构不明确。如顶端是否有孔等详细结构根本没有涉及,而这些结构对了解感受器的功能非常重要。Bauer和Caskey^[6]只对俄亥俄沼虾(*Macrobrachium ohione*)的可能与探测接触性外激素有关的触角感受器进行了描述。由此可见,迄今为止,对沼虾类触角感受器的外部结构尚无完整和详细的描述。因此,本文以日本沼虾为对象对其第一触角两鞭上感受器的种类和分

收稿日期: 2008-04-05

资助项目: 温州医学院科研发展基金(5010 校长基金重大项目)

作者简介: 章颖慧(1982-),女,辽宁沈阳人,硕士研究生,从事水生生物学研究。Tel: 0577-86699661, E-mail: zyhjess@163.com

通讯作者: 张 东, E-mail: zd_fit@hotmail.com; 黄长江, Tel: 0577-86699135, E-mail: cjhuang5711@163.com

布均进行了详细的描述。为了与已报道的罗氏沼虾的结果进行比较,对罗氏沼虾第一触角两鞭上感受器的种类和分布进行了同步研究。

日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)俗称青虾或河虾,英文名为 Oriental river prawn,属甲壳纲十足目,长臂虾科,沼虾属。它不仅肉质鲜美,而且是我国适应性最强、产量最高、分布最广、经济价值最大的淡水虾。对其第一触角感受器的表面结构进行系统研究,有助于深入了解该虾感受系统的构造和功能,为相关的行为(如交配和摄食等)研究提供基础知识与科学依据。

感受器的性别二态性在甲壳动物中广泛存在,雄性动物通常具有更大或数量更多的感受器^[7],有些种类的雄性个体还拥有雄性专一感受器^[8-10]。因此,本文还对日本沼虾和罗氏沼虾感受器的种类、形态和分布在雌雄两性之间的区别进行了研究。

1 材料与方法

1.1 实验动物

日本沼虾购自温州水产市场。实验共用成体雄性 5 尾,全长 6.0~7.8 cm;成体雌性 5 尾,全长 6.5~8.5 cm。罗氏沼虾取自上海水产大学。实验共用成体雄性 5 尾,全长 6.6~10.3 cm;成体雌性 5 尾,体长 6.7~10.4 cm。

1.2 光学显微镜和扫描电子显微镜

活体剪下日本沼虾或罗氏沼虾的第一触角,基本形态用普通光学显微镜(德国 ZEISS)观察,触鞭上触角感受器的表面结构和分布情况用扫描电子显微镜观察。电镜样品制作与观察过程为:将触角切成 1.5 cm 左右的小段,在 2.5%的戊二醛($0.1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 磷酸盐缓冲液, pH 7.4)中于 4℃ 下固定 2 h 以上,乙醇梯度脱水后转入 100%叔丁醇,低温冷冻干燥,喷金,然后用 HITACHI S-3000 N 扫描电镜进行观察。

2 结果

2.1 第一触角的基本形态

日本沼虾第一触角分为内、外两鞭,外鞭上具一附鞭(图版 I-1)。日本沼虾内鞭和外鞭都呈青绿色,半透明。外鞭略长于内鞭,附鞭最短,仅为外鞭长度的 1/7~1/8。附鞭为一凹槽状结构。

2.2 触角感受器的种类和分布

第一触角上共有四种感受器,分别为化感刚

毛(或称嗅毛)、I 型简单刚毛、II 型简单刚毛和有齿刚毛。化感刚毛仅着生于附鞭的凹槽内(图版 I-2),其它三种感受器则在内外鞭上都有分布。其中,有齿刚毛主要分布于触角近基部的一端。没有发现这四种感受器在种类、形态和分布有显著的性别二态性。

化感刚毛 化感刚毛上端呈柔软的薄壁状,下部则呈硬管状,分节(图版 I-3),未见其顶端有孔(图版 I-4)。刚毛基部直径为 17~25 μm ;长度为 200~250 μm 。刚毛的分布始于附鞭的 9~15 节,每节 2 排,分别位于节的中部和远端。每排刚毛数为 2~5 根不等。

I 型与 II 型简单刚毛 I 型简单刚毛表面光滑,刚毛向顶端逐渐变细,顶端具一个圆孔(图版 II-3)。它们通常与 II 型简单刚毛和有齿刚毛伴生(图版 II-1,2),但长度比后两者的短。刚毛长度为 30~50 μm ,基部直径为 3~5 μm 。

II 型简单刚毛表面光滑,长约 40~60 μm ,直径约为 3~5 μm (图版 II-2)。II 型简单刚毛的头部被鳞片覆盖,顶端具有复杂的孔结构(图版 II-4)。

有齿刚毛 有齿刚毛有大小两种类型(图版 III-1),大的长度为 300~500 μm ,基部直径 20~30 μm ;小的长度为 100~170 μm ,基部直径 15~25 μm 。刚毛表面上长有许多齿状突起(图版 III-3),主要分布在刚毛顶端 1/2~1/3 区域内,刚毛近基部则光滑无齿状突起(图版 III-4)。刚毛顶端也被鳞片覆盖,有孔,结构与 II 型简单刚毛十分相似(图版 III-2)。

3 讨论

日本沼虾的第一触角不仅具有内外两鞭,其外鞭上还具有一条很短的附鞭,化感刚毛着生在附鞭的凹槽中。附鞭这种结构目前仅见于沼虾属种中,如日本沼虾(本研究)与罗氏沼虾^[5],在甲壳类十足目的其它种类中尚未见报道。化感刚毛在甲壳类十足目中一般均成排着生于第一触角外鞭的某一区域,但着生区域具有显著的种间差异。曾增等^[4]认为甲壳类十足目化感刚毛的着生位置可分为四种类型,即龙虾型(着生于第一触角外鞭顶端)、蟹型(着生于第一触角外鞭中段)、对虾型(着生于第一触角外鞭基部)和罗氏沼虾型(着生于第一触角附鞭上)。毫不奇怪,日本沼虾化感刚毛的着生位置为罗氏沼虾型。日本沼虾化感刚毛

上端异常的柔软和纤薄,因而样品经脱水处理后常常有不同程度的收缩(图版 I-3)。这样的结构应该有利于化学信号分子的进出,但却可能易遭损伤。然而,显微观察结果表明多数化感刚毛结构完整,可能得益于附鞭的凹槽结构。一般来说,沼虾容易发生个体间的打斗,养殖过程中,如果食物不足,密度过大,甚至会互相残食^[11]。如果化感刚毛不是被包裹于附鞭凹槽内,而是着生于外鞭或内鞭上,就会容易受到损伤。

曾嵘等^[4]因“膜管瘪塌贴附于一体”而无法判断罗氏沼虾的化感刚毛是否具有顶孔,这一问题在本文中得到了解决,结果表明这两种沼虾的化感刚毛均无顶孔。甲壳类化感刚毛顶孔的有无因种而异,比如美洲龙虾(*Panulirus argus*)的化感刚毛具有顶孔^[12],锯缘青蟹(*Scylla serrata*)则不具有顶孔^[13];中国对虾的化感刚毛就具有顶孔^[5],但同属的南美白对虾(*Penaeus vannamei*)^[14]则不具顶孔。顶孔的存在可能有利于化学信号分子的进出,可提高感受的敏感性。日本沼虾和罗氏沼虾的化感刚毛虽无顶孔,但其纤薄的外壁可能足以弥补这种不足。当然,顶孔有无的差异可能还与感受功能对化感刚毛的依存度、生态习性、地理环境、遗传因素等有关。

本文结果表明,除了化感刚毛以外,日本沼虾和罗氏沼虾的第一触角触鞭上还有两种简单刚毛和一种有齿刚毛。曾嵘等^[4]未能将罗氏沼虾两鞭的这三种刚毛区分开来,仅描述了“软刺刚毛”和“硬刺刚毛”种,前者可能属于本文发现的有齿刚毛或 I 型简单刚毛,而后者等同于本文的有齿刚毛。Bauer 和 Caskey^[6]在俄亥俄沼虾中只发现两种刚毛,即本文中的有齿刚毛和 I 型简单刚毛。这种差异是由于技术原因所致,还是确有种间差异有待对同属更多种的研究加以确定。

罗氏沼虾和日本沼虾第一触角内外两鞭与附鞭的结构及其上面的感受器的种类、结构、与分布均十分相似。同属真虾派的鞭藻虾属(*Lysmata*)的 4 个种,尽管在生态习性和外形上有差别,但其触角感受器的种类和分布没有明显差异^[15]。由此可以推断,相近种类,尤其同属种之间,由于进化上的亲缘关系,可能具有相似的感受器结构和分布。

从感受功能的角度来看,只有化学感受神经元的感受器称为化学感受器,如化感刚毛;只有机械感受神经元的感受器称为机械感受器,如美洲鳌龙

虾(*Homarus americanus*)胸足上的 CAP 器官^[16];同时兼具机械与化学感受神经元的感受器则称为化学-机械双态感受器,如栓型感受器(peg sensilla)^[17]和冠状感受器(hooded sensilla)^[18]。要确定感受器的功能,就必须借助透射电镜的内部超微结构研究和电生理方法的生理功能研究^[18],这是因为机械感受神经元和化学感受神经元在透射电镜下的超微结构具有明显差别。本文及曾嵘等^[4]的研究目前均停留在外部结构的研究,因而还无法确定日本沼虾与罗氏沼虾内外鞭上两种简单刚毛和有齿刚毛的感受功能到底属于哪种类型。

在罗氏沼虾和日本沼虾中,都没有发现雌雄之间四种感受器的形态和分布有明显差异。Bauer 和 Caskey 在对俄亥俄沼虾的研究中^[6]发现,雄性个体刚毛数量比雌性多。本研究两种沼虾两性之间感受器种类没有差异,但在它们种间或同种不同性别间,可能在感受器数量上存在差异,这需要进一步研究证实。

本研究得到了温州医学院科研发展基金(5010 校长重大项目)的资助;罗氏沼虾实验材料承上海水产大学戴习林老师热情提供;电镜工作在温州医学院电镜室方舟溪、潘亮亮、胡万里三位老师的帮助下完成,谨此铭谢。

参考文献:

- [1] Cate H S, Derby C D. Morphology and distribution of setae on the antennules of the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* reveal new types of biomodal chemo-mechanosensilla [J]. Cell Tissue Research, 2001, 304: 439-454.
- [2] Foxton P. The morphology of the antennal flagellum of certain of the *Penaeidea* (Decapoda, Natantia) [J]. Crustaceana, 1969, 16: 33-42.
- [3] 陈楠生,孙海宝. 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 [J]. 海洋科学, 1992, 3: 36-40.
- [4] 曾 嵘,项 翔,李 琦. 罗氏沼虾小触角表面结构的观察 [J]. 水生生物学报, 2004, 28(6): 613-621.
- [5] 陈宽智,王 青. 中国对虾 *Penaeus chinensis* (O'Sbeck) 第一触角化学感受器结构的研究 [J]. 青岛海洋大学学报, 1991, 21(4): 31-35.
- [6] Bauer R T, Caskey J L. Flagellar setae of the second antennae in decapod shrimps: sexual dimorphism and possible role in detection of contact

- sex pheromones [J]. Invertebrate reproduction and development, 2006, 49: 51–60
- [7] Boxshall G A, Huys R. Ontogeny and phylogeny of copepod antennules [J]. Philosophical transactions of the Royal Society of London, 1998, 353: 765–786.
- [8] Johansson K U I, Hallberg E. Male-specific structure in the olfactory system of mysids (Mysidacea: Crustacea) [J]. Cell Tissue Research, 1992, 268: 359–368.
- [9] Ohtsuka S, Huys R. Sexual dimorphism in calanoid copepods: morphology and function [J]. Hydrobiologia, 2001, 453–454: 441–466.
- [10] Shenoy S, Jalihal D R, Sankolli K N. Ecological diversity with reference to aesthetascs in freshwater prawns [J]. Crustaceana, 1993, 65: 300–308.
- [11] Ling S W. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) [J]. FAO Fisheries Reports, 1969, 57: 589–606.
- [12] Laverack M S, Ardill D J. The innervation of the aesthetasc hairs of *Panulirus argus* [J]. Quarterly Journal of Microscopical Science, 1965, 106: 45–60
- [13] 曾 嶂, 徐奇放, 黄晓峰, 等. 锯缘青蟹嗅觉器官的保护性形态特征 [J]. 动物学报, 2002, 48: 804–811.
- [14] 曾 嶂, 戴立贤, 刘永红, 等. 凡纳对虾小触角表面结构的显微观察 [J]. 华中农业大学学报, 2002, 21(4): 371–378.
- [15] Zhang D, Cai S L, Liu H, *et al.* Antennal sensillia in *Lysemata shrimp* [J]. Journal of Crustacean Biology, 2008, 28: 433–438.
- [16] 陈楠生, 孙海宝. 甲壳动物化学感觉研究进展 [J]. 海洋与湖沼, 1992, 23: 334–342.
- [17] Schmidt M, Gnatzy W. Are the funnel-canal organs the campaniform sensilla of the shore crab, *Carcinus maenas* (Decapoda, Crustacea) [J]. Cell Tissue Research, 1984, 237: 81–93.
- [18] Cate H S, Derby C D. Ultrastructure and physiology of the hooded sensillum, a bimodal chemo-mechanosensillum of lobsters [J]. The Journal of Comparative Neurology, 2002, 442: 293–307.

Morphology and distribution of antennular sensilla in *Macrobrachium nipponense*

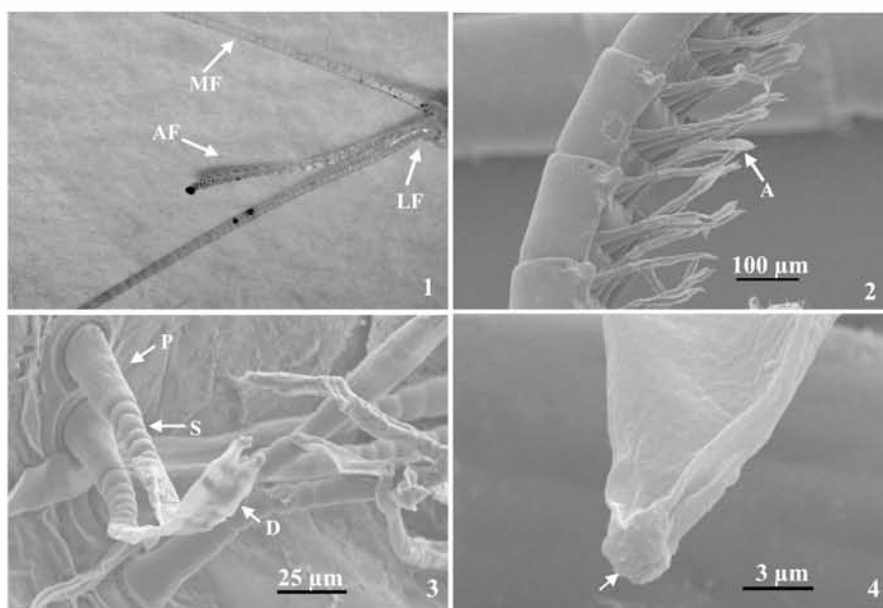
ZHANG Ying-hui¹, ZHANG Dong^{1, 2}, LIN Jun-da²,
DONG Qiao-xiang¹, HUANG Chang-jiang¹

(1. School of Environmental Science and Public Health, Wenzhou Medical College, Wenzhou 325035, China;

2. Vero Beach Marine Laboratory, Florida Institute of Technology, 805 46th Place East,
Vero Beach, FL 32963, USA)

Abstract: Scanning electron microscopy and light microscopy were used to examine the morphology and distribution of antennular sensilla of the *Macrobrachium nipponense*. The results showed that there is no sexual dimorphism in the morphology and distribution of the antennular sensilla. Each antennule consisted of two flagella, the medial flagellum and the lateral flagellum on which there is an appendage flagellum. There are four types of sensilla on the flagella of antennules of *M. nipponense*: aesthetascs, two types of simple setae and denticulated setae. Aesthetascs are located on the appendage flagella of the antennules. The distal part of the aesthetasc is very soft and there is no pore on the tip of the aesthetascs. Other types of setae are located on both the lateral and medial flagella. Type I simple setae are smooth with a pore on the tip. They usually appear in groups with type II or denticulated setae and they are shorter than the type II and the denticulated setae. Type II setae are smooth with scales around tip, with complicated pore structure. There are two different sizes of denticulated setae. The 1/2~1/3 distal portion of the denticulated setae is studded with numerous denticles. Their tips and pore structures are similar to those of type II setae.

Key words: *Macrobrachium nipponense*; antennal sensilla; setae; aesthetasc

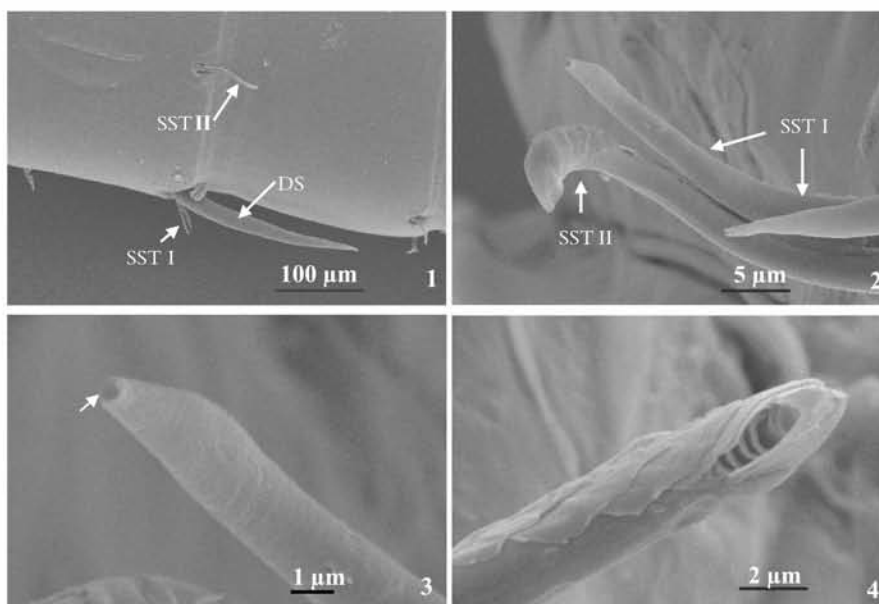


图版 I 化感刚毛

Plate I Aesthetascs

1. 日本沼虾第一触角结构:内鞭(MF),外鞭(LF)和附鞭(AF); 2. 凹槽状附鞭结构:化感刚毛(A) $\times 180$; 3. 化感刚毛结构:上端柔软薄壁部分(D)、下部硬管状部分(P)和上下连接分节处(S) $\times 800$; 4. 箭头示化感刚毛顶端结构无顶孔 $\times 7\,000$

1. antennules of *Macrobrachium nipponense*. medial flagellum (MF), lateral flagellum (LF), and appendage flagellum (AF) $\times 180$; 2. appendage flagellum. Aesthetascs (A) $\times 180$; 3. the structure of aesthetascs, thin distal portion (D), thick proximal portion (P) and segments between the two parts (S) $\times 800$; 4. distal end of aesthetasc with no pore at the tip $\times 7\,000$

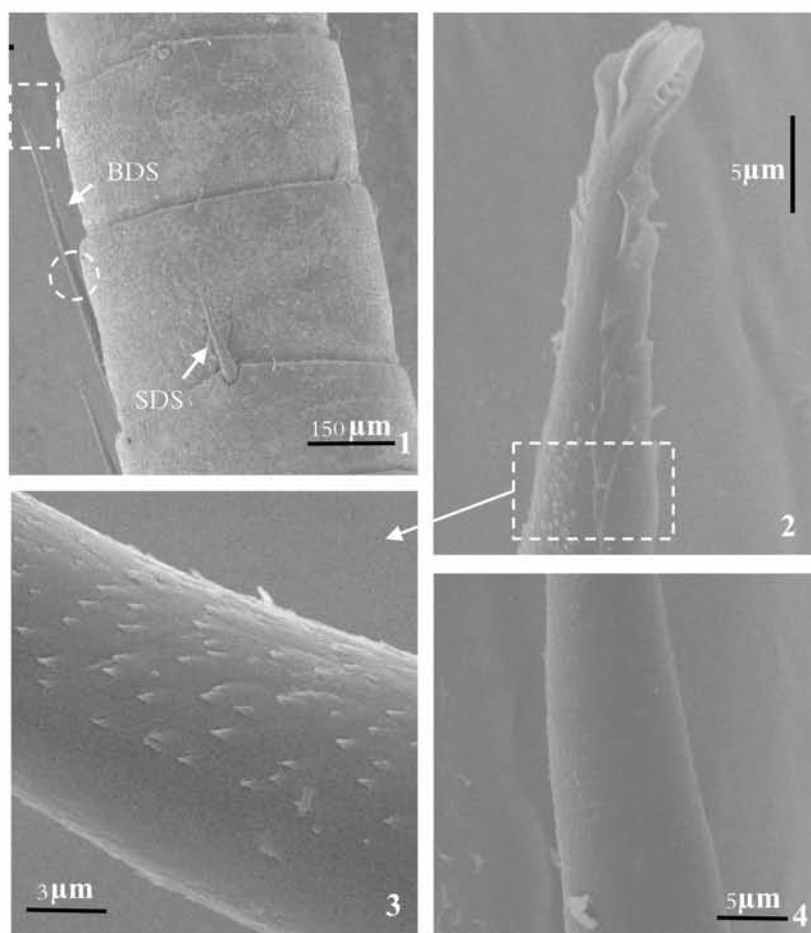


图版 II I型与II型简单刚毛

Plate II Simple setae type I and II

1. 三种触角感受器:I型简单刚毛(SST I)、II型简单刚毛(SST II)和有齿刚毛(DS), $\times 250$; 2. I型简单刚毛伴II型简单刚毛丛生, $\times 4\,000$; 3. I型简单刚毛结构:表面光滑顶端具一圆孔, $\times 12\,000$; 4. II型简单刚毛远端结构:头部被鳞片覆盖,顶孔结构复杂, $\times 10\,000$

1. three types of setae, simple setae type I (SST I), simple setae type II (SST II) and denticulated setae (DS), mixed group of simple setae and denticulated seta, $\times 250$; 2. two SST I appear in groups with a SST II, $\times 4\,000$; 3. distal end of SST I with round pore at the tip, $\times 12\,000$; 4. distal end of SST II, smooth with scales around tip and with complicated pore structure, $\times 10\,000$



图版Ⅲ 有齿刚毛

Plate III Denticulated setae

1. 两种有齿刚毛:大有齿刚毛(BDS)小有齿刚毛(SDS), $\times 120$; 2. 图 a 中矩形区域的放大,示有齿刚毛远端结构:头部被鳞片覆盖,顶孔结构复杂, $\times 4\,500$; 3. 有齿刚毛表面的齿状突起, $\times 6\,000$; 4. 图 a 中圆形区域的放大,示有齿刚毛近端表面无突起, $\times 3\,000$

1. two sizes of denticulated setae: big denticulated setae (BDS), small denticulated setae (SDS), $\times 120$; 2. higher magnification of rectangular area showing distal end of denticulated setae. scales around tip and with complicated pore structure, $\times 4\,500$; 3. numerous denticles on the surface of denticulated seta, $\times 6\,000$; 4. higher magnification of circular area showing the smooth proximal portion of denticulated setae, $\times 3\,000$