

# 中国鲎脑神经节的组织学观察

李林明, 叶海辉\*, 黄辉洋, 李少菁

(厦门大学海洋与环境学院, 福建 厦门 361005)

**摘要:** 采用组织切片和 H-E 染色法观察了中国鲎(*Tachypleus tridentatus*)脑神经节的组织形态结构. 研究发现中国鲎的脑神经节分为前脑和后脑. 前脑由视神经系统、蕈形体以及蕈形体周围的细胞群组成, 后脑由腹面侧后方第一细胞群、侧后方神经纤维网和部分的中央神经纤维网组成. 中国鲎的蕈形体比其他节肢动物都发达得多, 可能承担着更多的生理功能. 研究确认和区分了其脑神经节的细胞群和神经纤维网, 同时构建了中国鲎脑神经节的组织形态学图谱, 旨在为中国鲎的神经生物学的研究积累资料.

**关键词:** 中国鲎; 脑神经节; 组织学

中图分类号: S 917.4; Q 426

文献标志码: A

文章编号: 0438-0479(2011)06-1091-04

鲎科动物隶属于节肢动物门(Arthropoda)、螯亚门(Chelicerata)、肢口纲(Merostomata)、剑尾目(Xiphosura). 现存的鲎仅有 4 种, 即美洲鲎(*Limulus polyphemus*)、中国鲎(*Tachypleus tridentatus*)、圆尾鲎(*Carcinoscorpius rotundicauda*)和南方鲎(*Tachypleus gigas*)<sup>[1]</sup>. 鲎被人们称为“活化石”, 是一种具有极大科研价值的生物, 一直是国内外学者感兴趣的研究对象. 美国科学家 Hartline 等因揭示了美洲鲎视神经功能而获得 1967 年度诺贝尔生理和医学奖<sup>[2]</sup>.

中国鲎主要分布在日本的濑户内海和九州岛、中国东南沿海、越南、菲律宾各地<sup>[1]</sup>. 国内外学者对中国鲎的研究主要集中在人工培育、保护区建设、复眼形态、性腺、胚胎发育和药用价值等方面<sup>[3-8]</sup>. 目前有关中国鲎神经器官的研究未见报道. 本研究阐述了中国鲎脑神经节的组织形态, 旨在为中国鲎的神经生物学的研究提供基础资料.

## 1 材料与方法

### 1.1 实验动物

成体中国鲎购买于厦门市第八水产品市场, 雄鲎壳宽为 21~25 cm, 雌鲎壳宽为 25~31 cm.

### 1.2 解剖方法

快速去除中国鲎背部外壳, 其消化道位于鲎身体中轴线位置. 沿着消化道向食道方向剥离其他组织, 可

见围咽神经环位于食道靠近口的部位, 脑神经节位于围咽神经环的前部.

### 1.3 组织学方法

将脑神经节于 Bouin's 液固定 24 h, 梯度酒精脱水, 二甲苯透明, 石蜡包埋, 7  $\mu\text{m}$  连续切片, 切片依次进行二甲苯脱蜡, 梯度酒精复水, H-E 染色. 最后在 Olympus BX-51 显微镜下观察并拍照.

### 1.4 中国鲎脑神经节的区域划分和各区域的命名

采纳了 Chamberlain 的研究结果<sup>[9]</sup>, 将中国鲎脑神经节分为前脑和后脑两部分. 后脑包括腹面侧后方第一细胞群(ventral lateral posterior group #1, VLPG #1)、侧后方神经纤维网(posterior lateral neuropil, PLN)和部分的中央神经纤维网(central neuropil, CN), 其余各部分都为前脑. 此外, 文中中国鲎脑神经节各区域的命名也参照 Chamberlain 的研究结果<sup>[9]</sup>.

## 2 结果

### 2.1 前脑

中国鲎的前脑主要由视神经系统、蕈形体(corpus pedunculatum, CP)和蕈形体周边的细胞群组成.

#### 2.1.1 视神经系统

视神经系统由中间视神经、侧向视神经(lateral optic nerve, LON)、视神经片层(lamina, L)、视神经髓(medulla, M)、中间体(central body, CB)和背面中央细胞群(dorsal media group, DMG)组成.

视神经片层是一个肾形的结构, 它的凸面面向前

收稿日期: 2011-04-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(40776084, 4107681)

\* 通信作者: haihuiye@xmu.edu.cn

方接收侧向视神经,凹面面向后方并通过视交叉(optic chiasma, OC)与视神经髓连接(图版 I-1, 2).

视神经髓是一个卵形结构,它的前部接收来自视交叉的神经纤维,后部与中央神经纤维网相连.视神经髓外围包裹着一层神经细胞称为视神经髓细胞群(medullar group, MG),这些细胞直径为  $10\sim 60\ \mu\text{m}$ ,细胞与细胞之间的形态差异比较大(图版 I-3).

中间体是一个开口朝前的马蹄形结构,主要是由中间体神经纤维网(central body neuropil, CBN)组成.其外围包裹着中间体神经细胞(central body group, CBG),这些细胞直径为  $9\sim 10\ \mu\text{m}$ (图版 I-4).

背面中央细胞群位于中间体的两臂之中,胞体的直径为  $10\sim 95\ \mu\text{m}$ .该细胞群内细胞之间的大小形态差异很大(图版 I-4).

### 2.1.2 蕈形体和蕈形体周边的细胞群

蕈形体是中国螯脑神经节中最大的一个结构,大约占全脑体积的 80%,并充满了整个脑的腹面部分.蕈形体神经纤维网(CPGN)发达.蕈形体的前叶(CPA)、侧叶(CPL)和后叶(CPP)在脑的腹面区域结合在一起,前叶和侧叶从腹面延伸至背面.蕈形体的形态貌似花菜,该结构的花冠部是有成千上万个 Kenyon 细胞构成,这些 Kenyon 细胞直径约为  $6\ \mu\text{m}$ .蕈形体茎部(CPS)由神经纤维构成并进入到中央神经纤维网(图版 I-7).

蕈形体周围分布着许多成团的细胞,它们包括:背面侧后方第一细胞群(dorsal lateral posterior group #1, DLPG #1)、背面侧后方第二细胞群(dorsal lateral posterior group #2, DLPG #2)、腹面侧后方第二细胞群(ventral lateral posterior group #2, VLPG #2)、腹面中间细胞群(ventral medial group, VMG)和脊细胞群(raphe group, RG).

背面侧后方第一细胞群位于蕈形体侧叶的旁边,由大型神经细胞构成,胞体直径为  $60\sim 95\ \mu\text{m}$ ,该细胞群的轴突进入中央神经纤维网(图版 I-5).

背面侧后方第二细胞群比背面侧后方第一细胞群靠近脑的中轴线,细胞形态也与背面侧后方第一细胞群形态相似,细胞直径约  $20\sim 60\ \mu\text{m}$ (图版 I-6).

腹面侧后方第二细胞群位于侧后方神经纤维网的内侧,胞体直径为  $20\sim 95\ \mu\text{m}$ (图版 I-11).

腹面中间细胞群沿脑中线左右对称分布,细胞直径为  $10\sim 95\ \mu\text{m}$ .中间的细胞较大,两边的细胞较小.两端的细胞的轴突进入中央神经纤维网(图版 I-9).

脊细胞群位于蕈形体的 Kenyon 细胞之间呈左右对称分布,细胞数量较少,约为  $10\sim 16$  个细胞,细胞

直径为  $55\sim 65\ \mu\text{m}$ (图版 I-12).

## 2.2 后脑

后脑由腹面侧后方第一细胞群,侧后方神经纤维网和部分的中央神经纤维网组成.

侧后方神经纤维网是球形的结构,区域内的神经纤维呈交错状(图版 I-8).

腹面侧后方第一细胞群位于侧后方神经纤维网的外侧,胞体直径为  $20\sim 105\ \mu\text{m}$ (图版 I-10).

中央神经纤维网位于脑的后部,填充了其他结构之间的剩余空间.其中的神经纤维有的交错排列,有的平行排列.背面中央细胞群、背面侧后方第一细胞群、背面侧后方第二细胞群、腹面中间细胞群都有神经轴突进入中央神经纤维网.

## 3 讨论

早期的学者认为螯科动物脑神经节包括全部围咽神经环.后来这种说法被 Chamberlain 等修正,他们认为脑神经节只是围咽神经环中位于食道前部的区域.而位于食道后部区域的部分应该与其他节肢动物的食道下神经节和胸神经节同源<sup>[9]</sup>.我们在对中国螯神经系统的解剖中发现,其围咽神经环的后部有 5 对足神经分布,因此该区域不应属于脑的结构.此外中国螯的脑神经节只分为前脑和后脑两部分,没有观察到触角神经纤维网和嗅叶等典型的中脑结构,这一点支持了螯亚门动物的中脑是退化的这一普遍事实<sup>[9]</sup>.这也和中国螯没有触角这一形态学特征有关.

中国螯脑神经节的形态和已报道的美洲螯脑神经节<sup>[9]</sup>总体上相似,但还是有一定区别.成体美洲螯的中间体是一个 U 字形结构,底部弯曲度较大,整体结构较为狭长,而成体中国螯中间体较宽底部弯曲幅度较小,这一点和美洲螯幼体的中间体形态更加相似<sup>[10]</sup>.另外,腹面中间后侧细胞群(ventral medial posterior group, VMPG)在幼体美洲螯脑中不存在;成体美洲螯的 VMPG 是在发育的过程中从腹面中间细胞群(ventral medial group, VMG)分离出来的<sup>[9]</sup>.切片观察表明,成体中国螯脑神经节的 VMG 体积较大,但没有发现 VMPG 的存在.我们推测中国螯 VMPG 没有从 VMG 分离出来,或者 VMG 包括了 VMPG.

蕈形体是中国螯脑神经节中最主要的组成部分.蕈形体又名蘑菇体(mushroom body)是广泛存在于节肢动物和某些环节动物脑神经节的一种结构<sup>[10]</sup>.昆虫的蕈形体是其脑神经节中的感觉和记忆中枢<sup>[11]</sup>.它是由成千上万个 Kenyon 细胞构成,主要接收来自触角神经的信号<sup>[12]</sup>.然而螯科动物是没有触角的.对美洲螯的研究表明,其蕈形体接收的信号来自腹面螯肢和

腮表面的化学感受器<sup>[13]</sup>. 这从一个方面解释了螯的蕈形体存在于螯脑腹面的原因. 中国螯脑神经节中的蕈形体和美洲螯相似, 都是从腹面向背面延伸, 占据了 80% 以上的体积, 是脑内最大的结构. 二者的形态学极为相似, 都是由微小的 Kenyon 细胞构成, 推测中国螯脑神经节中的蕈形体也具有相同的功能.

节肢动物是多细胞动物中数量最多, 结构也最多样的一个动物门类<sup>[14]</sup>, 但是所有的节肢动物的脑神经纤维网的系统结构是相对保守的<sup>[15]</sup>. 在对甲壳类和昆虫的研究中发现, 这些动物的前脑有很多保守的结构, 这些结构中最重要的是中线神经纤维网(midline neuropils) 又称中间体<sup>[16]</sup>. 节肢动物门有颚亚门的中间体、前脑桥和相关的神经元组成了“中间复合体”(central complex)<sup>[17]</sup>. 这个结构的主要功能是视觉信息的处理和附肢的协调运作<sup>[18-19]</sup>. 中国螯的中间体的形态和其他螯亚门动物一样是一个弓型结构. 这个结构与颚亚门动物的中间体在脑中的位置和形态结构两方面都十分相似, 但是螯亚门动物的中间体直接接受来自视神经髓的信息<sup>[20]</sup>, 而有些颚亚门动物(如昆虫)的中间体则接受来自于中脑的视觉信息<sup>[21]</sup>. Harzsch 利用免疫组织化学定位美洲螯脑中的组胺和 5-羟色胺, 揭示了中间复合体中神经细胞的神经递质类型, 从而证明了美洲螯中间复合体与其他节肢动物是同源的<sup>[10]</sup>. 有关中国螯神经递质、神经激素及相关功能的研究还很缺乏, 这和中国螯重要的科研地位与应用价值极不相称, 今后亟需加强这方面的研究.

### 参考文献:

- [1] 翁朝红, 洪水根. 螯的分布及生活习性[J]. 动物学杂志, 2001, 36(5): 4-8.
- [2] William H, Miller M D. Morphology of the ommatidia of the compound eye of *Limulus* [J]. J Biophys Biochem Cytol, 1957, 3(3): 421-435.
- [3] 霍淑芳, 刘润中, 许华曦, 等. 中国螯复眼的形态及超微结构研究[J]. 中国水产科学, 2006, 13(4): 517-520.
- [4] 洪水根, 李祺福, 陈美华, 等. 中国螯胚胎发育研究[J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2002, 41(2): 239-243.
- [5] 王军, 王德祥, 苏永全, 等. 中国螯的胚胎发育[J]. 动物学杂志, 2001, 36(4): 9-14.
- [6] Nakamura T, Furunaka H, Miyata T. Tachyplesin, a class of antimicrobial peptide from the hemocytes of the horseshoe crab (*Tachyplesus tridentatus*). Isolation and chemical structure [J]. J Biol Chem, 1988, 263(15): 16709-16713.
- [7] Miyata T, Tokunaga F, Yoneya T, et al. Antimicrobial peptides, isolated from horseshoe crab hemocytes, tachyplesin II, and polyphemusins I and II; chemical structures and biological activity [J]. J Biochem, 1989, 106(4): 663-668.
- [8] Kawabata S I, Nagayama R, Hirata M, et al. Tachycitin, a small granular component in horseshoe crab hemocytes, is an antimicrobial protein with chitin-binding activity [J]. J Bio Chem, 1996, 120: 1253-1260.
- [9] Chamberlain S C, Wyse G A. An atlas of the brain of the horseshoe crab *Limulus polyphemus* [J]. J Morphol, 1986, 187(3): 363-386.
- [10] Harzsch S, Wildt M, Battelle B, et al. Immunohistochemical localization of neurotransmitters in the nervous system of larval *Limulus polyphemus* (Chelicerata, Xiphosura): evidence for a conserved protocerebral architecture in Euarthropoda [J]. Arthropod Struct Dev, 2005, 34(3): 327-342.
- [11] Gronenberg W. Subdivisions of hymenopteran mushroom body calyces by their afferent supply [J]. J Comp Neurol, 2001, 435(4): 474-489.
- [12] Loesel R, Carsten M. The mushroom bodies—prominent brain centres of arthropods and annelids with enigmatic evolutionary origin [J]. Acta Zool, 2010, 91(1): 29-34.
- [13] Fahrenbach W H. The brain of the horseshoe crab (*Limulus polyphemus*) III. Cellular and synaptic organization of the corpora pedunculata [J]. Tissue Cell, 1979, 11(1): 163-200.
- [14] 刘凌云, 郑光美. 普通动物学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1997: 233.
- [15] Sandeman D, Sandeman R, Derby C, et al. Morphology of the brain of crayfish, crabs, and spiny lobsters; a common nomenclature for homologous structures [J]. Bid Bull, 1992, 183(2): 304-326.
- [16] Homberg U. Interneurons in the central complex in the bee brain (*Apis mellifera* L.) [J]. J Insect Physiol, 1985, 31(3): 251-264.
- [17] Williams J L D. Anatomical studies of the insect central nervous system, a ground plan of the midbrain and an introduction to the central complex in the locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera) [J]. J Zool, 1975, 176(1): 67-86.
- [18] Bausenwein B, Nicolas R, Müller, et al. Behavior-dependent activity labeling in the central complex of *Drosophila* during controlled visual stimulation [J]. J Comp Neurol, 1994, 340(2): 255-268.
- [19] Strauss R, Heisenberg M. Coordination of legs during straight walking and turning in *Drosophila melanogaster* [J]. J Comp Physiol A, 1990, 167(3): 403-412.
- [20] Strausfeld N J, Barth F G. Two visual systems in one brain; neuropils serving the secondary eyes of the spider *Cupiennius salei* [J]. J Comp Neurol, 1993, 328(1): 43-62.
- [21] Vitzthum H, Mueller M, Homberg U. Neurons of the central complex of the locust *Schistocerca gregaria* are sensitive to polarized light [J]. J Neurosci, 2002, 22(3): 1114-1125.

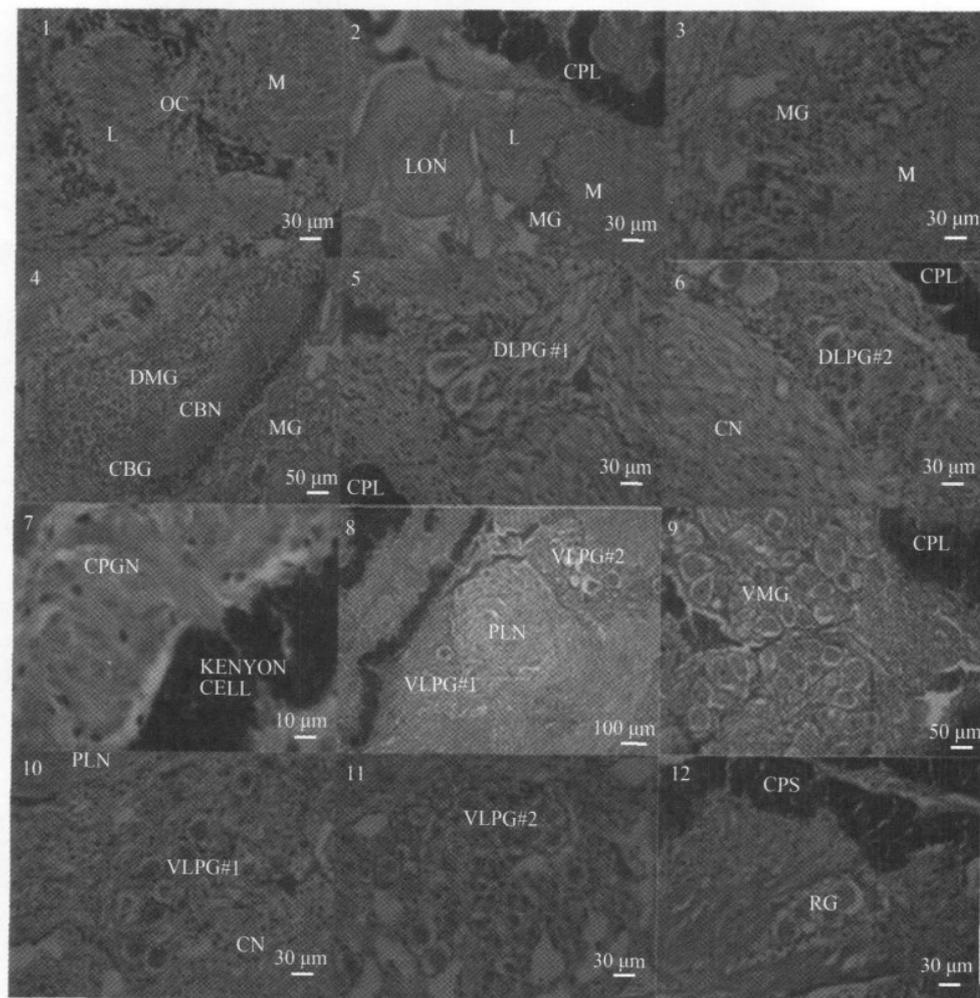
## The Histology of the Brain of the Horseshoe Crab *Tachypleus tridentatus*

LI Lin-ming, YE Hai-hui\*, HUANG Hui-yang, LI Shao-jing

(College of Oceanography and Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

**Abstract:** An atlas of the brain of the horseshoe crab *Tachypleus tridentatus* was developed by H-E staining. The brain of *T. tridentatus* is composed by the protocerebrum and tritocerebrum. The deutocerebrum is absence or reduce. The protocerebrum contains the optic system, corpus pedunculatum and some clusters of cells. The tritocerebrum is composed by central neuropil and some clusters of cells. The corpus pedunculatum of *T. tridentatus* is developed than any other marin arthropod, which may have other funtion. All of the neuronal groups and neuropil were identified and named. The atlas provided a basis for correlating neuroendocrine studies.

**Key words:** *T. tridentatus*; brain; histology



1,2. 视神经和视神经片层;3. 视神经髓;4. 中间体和背面中央细胞群;5. 腹面侧后方第一细胞群;6. 腹面侧后方第二细胞群;  
7. KENYON 细胞;8. 侧后方神经纤维网;9. 腹面中间细胞群和中央神经纤维网;10. 背面侧后方第一细胞群;  
11. 背面侧后方第 2 细胞群;12. 脊细胞群.

图版 I 中国鲎脑神经节的组织形态

Plate I The histology and morphology of the brain of *Tachypleus tridentatus*