

УДК 595.384:591.486

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБОНЯТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ТРАВЯНОЙ КРЕВЕТКИ, *PANDALUS KESSLERI* (DECAPODA, PANDALIDAE)

Н. К. Блинова

Северодонецкий технологический институт
Восточноукраинского национального университета им. В. Даля,
Советский пр., 59 а, Северодонецк, Луганская обл., 934000 Украина
E-mail: sti@sti.lg.ua;

Принято 3 сентября 2007

Морфологические особенности обонятельной системы травяной креветки, *Pandalus kessleri* (Decapoda, Pandalidae). Блинова Н. К. — Основными элементами периферического отдела обонятельной системы травяной креветки, *Pandalus kessleri*, являются эстетаски. Общее количество эстетасков у половозрелых особей достигает 700 шт. У основания эстетасков обнаружен особый тип веерообразных щетинок. Первичные обонятельные центры представлены парными ольфакторными долями. Ольфакторные доли дейтоцеребрума *P. kessleri* — наиболее крупные и интенсивно развитые нейропилы мозга, с четко выраженной гломерулярной структурой.

Ключевые слова: *Pandalus kessleri*, травяная креветка, обонятельная система, эстетаск, мозг.

Morphological Peculiarities of Olfactory System in the Grass Shrimp *Pandalus kessleri* (Decapoda, Pandalidae). Blinova N. K. — Aesthetascs are the basic elements of peripheral department of the olfactory system of the grass shrimp *Pandalus kessleri*. Adult individuals usually possess up to 700 aesthetascs. There is a peculiar type of the fan-shaped bristles at bases of the aesthetascs. Primary olfactory centers are represented by paired olfactory lobes. The olfactory lobes of the deutocerebrum of *P. kessleri* are the largest and the most intensively developed neuropili of the brain, with clerly expressed glomerular structure.

Key words: *Pandalus kessleri*, grass shrimp, olfactory system, aesthetasc, brain.

Введение

Одним из важнейших проявлений и неотъемлемой частью жизнедеятельности животных является обмен информацией с окружающей средой. Чувствительность к химическим веществам — эволюционно наиболее древний вид восприятия факторов среды, так как затрагивает обменные процессы, обеспечивающие гомеостаз организма. У ракообразных химическая чувствительность лежит в основе таких сложных форм поведения как пищевое, половое и оборонительное. По аналогии с позвоночными животными у ракообразных выделяют два основных вида химического чувства — вкус и обоняние (Atema, 1977). Десятиногие ракообразные обладают хорошо развитой системой обоняния, которая включает в себя хеморецепторы антенн I (антеннул) и обонятельный нервный центр надглоточного ганглия (Sunderman, Sunderman, 2003). Органами обоняния у десятиногих ракообразных являются антеннулы, с расположенными на них специализированными чувствительными щетинками — эстетасками. К настоящему времени имеются довольно обширные сведения по морфологии эстетасков многих видов декапод (Ghiradella et al., 1968; Snow, 1973; Tierney et al., 1986; Блинова, 1988; Steullet et al., 2000)

Целью настоящего исследования явилось описание особенностей строения обонятельной системы травяной креветки, *Pandalus kessleri* Czerniavski, 1878, включая центральные представительства обонятельных рецепторов в надглоточном ганглии.

Материал и методы

Обонятельную систему изучали у половозрелых особей *P. kessleri* размером 100–140 мм, обитающих в заливе Петра Великого Японского моря. Для микроскопии использовали среднюю часть наружного жгута антеннулы и надглоточный ганглий. Материал фиксировали в жидкостях

Буэна, Мюллера или 10%-ном нейтральном формалине. Готовили парафиновые и целлоидиновые срезы толщиной 6–10 мкм. Срезы окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином. Часть материала импрегнировали серебром по Кахалою.

Для сканирующей электронной микроскопии кусочки ткани антеннул фиксировали в 5%-ном глутаровом альдегиде на какодилатном буфере, при pH 7,4 в течение 1,5 ч. Постфиксацию осуществляли в 1%-ном растворе OsO₄ на какодилатном буфере при температуре 4°C в течение 1 ч. Обезвоживание проводили в спиртах возрастающей концентрации; материал высушивали при критической точке, напыляли золотом и просматривали в сканирующей микроскоп JSM 25S (JEOL, Япония). Для трансмиссионной электронной микроскопии обезвоженные кусочки ткани заливали в смесь Эпон 812–Аралдит М. На ультрамикротоме готовили полутонкие и ультратонкие срезы. Полутонкие срезы окрашивали толуидиновым синим или азуром «В» и применяли для световой микроскопии. Ультратонкие срезы контрастировали 2%-ным раствором уранилацетата и нитратом свинца и изучали в просвечивающем электронном микроскопе JEM 100B (JEOL, Япония).

Результаты

Антеннула *P. kessleri* имеет разделенное на три части основание, которое несет внутренний и наружный жгуты (Блинова, 1988: рис. 1). Наружный жгут антеннулы несколько короче внутреннего. У особой травяной креветки размером 130 мм его длина составляет 37 мм, диаметр на уровне проксимальных члеников – 760 мкм. Наружный жгут антеннулы уплощен в дорсовентральном направлении (рис. 1). Он имеет значительное продольное углубление (желобок) с вентральной стороны, в котором располагаются эстетаски. Желобок ограничен двумя боковыми лопастями – большей медиальной и меньшей латеральной. Кутикула внутри углубления образует многочисленные складки. На каждом членике средней части антеннулы (исключая 8–10 проксимальных и 15–20 дистальных) располагаются два поперечных ряда эстетасков. Отдельный ряд состоит

из 6 чувствительных волосков. Общее количество эстетасков на наружном жгуте антеннулы половозрелых особей *P. kessleri* может достигать 700.

Эстетаск травяной креветки представляет собой тонкий неопушенный волосок, встроенный в кутикулярную складку антеннулы. Его образует расширенное ампулообразное основание и стержень, имеющий членистое строение. Общая длина волосков в средней части антеннулы достигает 700 мкм, а волосков, расположенных на дистальных и проксимальных члениках – 620 мкм. Диаметр волосков у основания составляет 30 мкм. Длина члеников стержня увеличивается от 20 мкм у основания до 40 мкм в средней части. Дистальный отдел эстетаска характеризуется наличием тонкой ворсинки длиной 30–35 мкм.

У отдельных особей *P. kessleri*, имеющих длину тела 130–140 мм, за эстетасками на продольных гистологических срезах обнаружен особый тип щетинок, напоминающих веер (рис. 2). Щетинку составляют округлое основание и до 40 сросшихся вытянутых «лепестков», общий размер которых не превышает 35 мкм. На препаратах окрашенных азуром «В» основание данных кутикулярных выростов выглядит полым, а окончания «лепестков» интенсивно синими.



Рис. 1. Наружный жгут антеннулы *Pandalus kessleri* с эстетасками (нж – наружный жгут; э – эстетаски). Сканирующая электронограмма. Масштабная линейка 100 мкм.

Fig. 1. Outer flagellum of antennule of *Pandalus kessleri* with aesthetascs (нж – outer flagellum; э – aesthetascs). Scanning electronogram. Scale bar 100 μm.

Внутри наружного жгута антеннулы травяной креветки, на расстоянии 240 мкм от основания эстетасков, находятся группы чувствительных нейронов. Тела нервных клеток неправильной формы, ближе к округлой, со средним диаметром 15 мкм. Ядро крупное (диаметр 5–7 мкм), расположено, как правило, в центре базофильной цитоплазмы либо слегка эксцентрично. Оно имеет сферическую или слегка вытянутую форму и содержит четко обозначенное ядрышко и скопления внеядрышкового хроматина. Биполярные нейроны располагаются довольно плотно друг к другу, образуя периферические сенсорные ганглии. Просвет между клетками составляет 2–5 мкм. В состав сенсорного ганглия входит приблизительно 110–120 клеток. В каждом членике наружного жгута антеннулы находятся по два сенсорных ганглия. Дистально нейроны ганглия иннервируют отдельный ряд эстетасков, расположенных на впереди лежащем членике антеннулы. Отходящие от клеток сенсорного ганглия дендриты образуют терминальный пучок толщиной 16–20 мкм. Дендриты проникают в просвет основания волоска, где значительно утолщаются, а на расстоянии 45 мкм начинают интенсивно ветвиться. Тончайшие отростки дендритов достигают дистального отдела стержня волоска.

На всем протяжении от выхода из сенсорного ганглия до основания эстетаска пучок дендритов окружают обкладочные клетки (рис. 3). Обкладочные клетки имеют вытянутую форму и довольно крупные размеры. Длина такой клетки достигает 25–26 мкм, диаметр в средней части – 7 мкм. Ядро неправильной формы (диаметр 3–4 мкм) с четкими границами и большим количеством периферического хроматина. Обкладочные клетки богаты шероховатым эндоплазматическим ретикулумом. Они окружают пучки дендритов, располагаясь по периферии в один слой. Количество обкладочных клеток, окружающих один пучок дендритов, составляет приблизительно 20.

Аксоны обонятельных клеток сенсорного ганглия входят в состав антеннулярного нерва и направляются в парные обонятельные доли дейтоцеребрума надглоточного ганглия (мозга). Обонятельные, или ольфакторные, доли – наиболее крупные и развитые нейропилы в мозге травяной креветки (рис. 4). Нейропилы имеют бобовидную форму и по большому диаметру составляют в среднем 700 мкм, по меньшему – 400 мкм. На препаратах, импрегнированных серебром по Кахалю, периферия ольфакторных долей выглядит более интенсивно окрашенной. Такая окраска обусловлена наличием густых

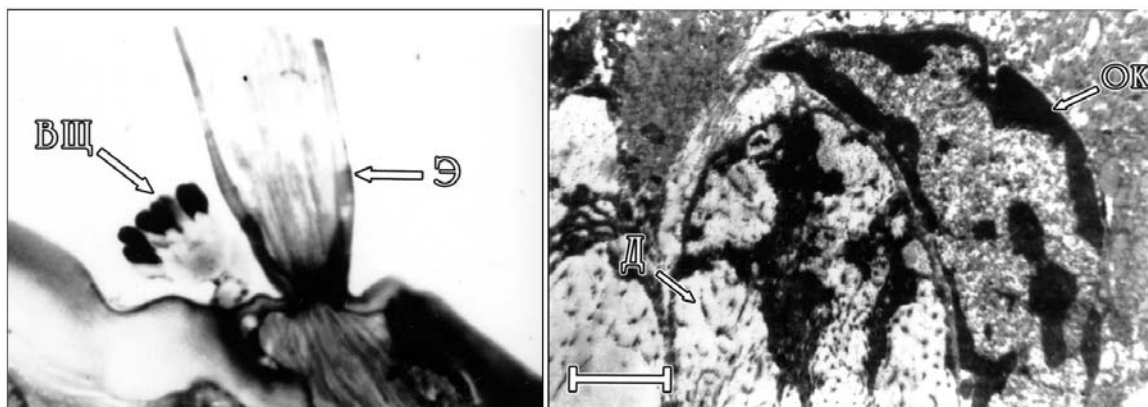


Рис. 2. Основание эстетаска *Pandalus kessleri* (э – эстетаск; вщ – веероподобная щетинка). Увеличение $\times 400$.

Fig. 2. Foundation of aesthetascs of *Pandalus kessleri* (э – aesthetasc; вщ – fan-shaped bristle). Increase $\times 400$.

Рис. 3. Обкладочная клетка, окружающая дендриты сенсорных нейронов *Pandalus kessleri* (ок – обкладочная клетка; д – дендриты). Электронограмма. Масштабная линейка 4 мкм.

Fig. 3. Enveloping cell, surrounding the dendrites of sensory neurons of *Pandalus kessleri* (ок – enveloping cell; д – dendrites). Electronogram. Scale bar 4 μm .

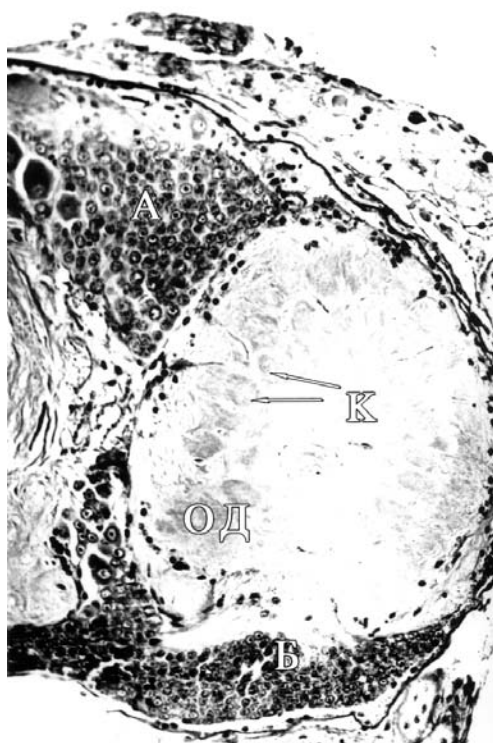


Рис. 4. Ольфакторная доля мозга *Pandalus kessleri* (ОД – ольфакторная доля; А, Б – группы нейронов; к – клубочки). Увеличение х63.

Fig. 4. Olfactory lobes of brain of *Pandalus kessleri* (ОД – olfactory lobe; А, Б – groups of neurons; к – glomeruli). Increase x63.

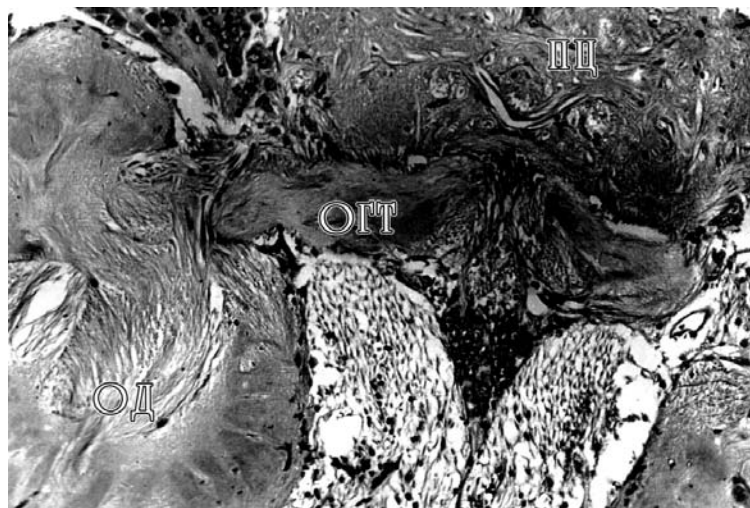


Рис. 5. Ольфакторно-глобулярный тракт мозга *Pandalus kessleri* (ОГТ – ольфакторно-глобулярный тракт; ОД – ольфакторная доля; ПЦ – протоцеребрум). Увеличение х63.

Fig. 5. Olfactory globular tract of brain of *Pandalus kessleri* (ОГТ – olfactory globular tract; ОД – olfactory lobe; ПЦ – protocerebrum). Increase x63.

переплетений отростков биполярных сенсорных нейронов и интернейронов, которые образуют клубочки (гломерулы). Средняя часть нейропиля более рыхло заполнена волокнами.

Ольфакторная доля дейтоцеребрума *P. kessleri* образована отростками двух групп интернейронов (рис. 4, А, Б). Группа нейронов А на сериях фронтальных срезов расположена несколько дорсальнее и медиальнее, группа Б – сзади от нейропиля. Из нейронных групп, составляющих нейропиле, выделено три типа

клеток. Нейроны I типа входят в группу А и являются самыми крупными и малочисленными, их диаметр в среднем составляет 50–60 мкм. Среди крупных нейронов встречаются единичные гигантские клетки, имеющие грушевидную форму (диаметр до 150 мкм). Большая часть интернейронов группы А представлена клетками II типа (диаметр около 30 мкм). Группу В составляют мелкие глобулярные клетки III типа (диаметр до 15 мкм).

Отростки обонятельных интернейронов формируют ольфакторно-глобулярный тракт, который осуществляет прямую связь с одним из ганглиев латерального протоцеребрума *medulla terminalis* (рис. 5). Большая часть волокон ольфакторно-глобулярного тракта представляет собой отростки глобулярных нейронов. При выходе из ольфакторных долей нервные тракты имеют толщину 250 мкм. В центре основного нейропиля протоцеребрума они частично перекрещиваются и направляются в *medulla terminalis*.

Обсуждение

Основными элементами периферической части обонятельного анализатора травяной креветки являются эстетаски — чувствительные волоски, располагающиеся рядами на наружном жгуте антеннулы. В ходе онтогенеза эстетаски у *P. kessleri* появляются на II стадии личиночного развития (Блинова, Черкашин, 1999). У большинства десятиногих ракообразных эстетаски располагаются на дистальных, а не на средних, как у *P. kessleri*, члениках антеннулы (Heimann, 1984; Tierney et al., 1986). Основания волосков травяной креветки скрыты в желобке вентральной части наружного жгута. Такое расположение препятствует возможным механическим повреждениям структуры эстетасков. Благодаря сегментации стержня, волосок *P. kessleri*, так же, как и у видов *Pagurus hirsutiusculus* (Ghiradella et al., 1968), *Paragrapsus gaimardii* (Snow, 1973), *Hymenocera picta* (Wasserthal, Seibt, 1976) способен отклоняться, совершая поисковые движения и повышая вероятность взаимодействия с запаховым стимулом. Такую же функцию, по-видимому, может выполнять и тонкий апикальный вырост дистального отдела стержня волоска (Wasserthal, Seibt, 1976). Обнаруженные за основанием эстетасков у крупных особей креветки (140 мм) веероподобные щетинки, возможно, являются признаком полового диморфизма и участвуют в рецепции половых феромонов у самок. Есть предположение, что восприятие феромонов у ракообразных осуществляется именно эстетасками (Vauchau, Fontaine, 1984).

Особенностью внутренней организации эстетасков является то, что тела биполярных сенсорных нейронов располагаются в непосредственной близости от них, образуя внутри антеннулы периферические сенсорные ганглии. Один эстетаск иннервируется большим количеством чувствительных клеток. У травяной креветки, как и многих других ракообразных, их более ста (Snow, 1973; Tierney et al., 1986; Steullet et al., 2000). Дендриты сенсорных нейронов *P. kessleri* плотно окружены одним слоем обкладочных клеток, которые совместно с капиллярами гемолимфатической системы выполняют изолирующую, опорную и трофическую функции. Наличие в цитоплазме обкладочных клеток большого количества шероховатого эндоплазматического ретикулума свидетельствует о возможной секреторной функции этих клеток. Как известно, обкладочные клетки принимают участие в секреции веществ, необходимых при формировании кутикулы волоска во время линьки (Guse, 1983). Обкладочные клетки у ракообразных чаще образуют не один, как у *P. kessleri*, а два слоя (Snow, 1973; Heimann, 1984; Tierney et al., 1986).

Область, в которой осуществляется первичная обработка химических сигналов от антеннул — парные ольфакторные (обонятельные) доли дейтоцеребрума (Schmidt, Ache, 1992). Ольфакторные доли дейтоцеребрума травяной креветки представляют собой наиболее крупные и интенсивно развитые нейропили. Ольфакторные доли ракообразных имеют характерную структуру, включающую

в себя клубочки, гломерулы (Цвиленева и др., 1985) или колонки (Sunderman, Sunderman, 2003). Наружный слой обонятельных долей *P. kessleri* также состоит из клубочков (колонок), в которые входят волокна чувствительных нейронов, а также отростки интернейронов, которые образуют ольфакторно-глобулярный тракт. Ряд ученых рассматривают ольфакторные гломерулы как функциональные единицы обонятельной системы ракообразных и отмечают наличие корреляции между численностью волосков и плотностью гломерул в ольфакторных долях (Beltz et al., 2003). Интернейроны обонятельных долей проецируются в один из ганглиев глазного стебелька *medulla terminalis*, который выполняет роль высшего интегративного центра мозга ракообразных (Blaustein et al., 1988).

Таким образом при принципиальном сходстве структуры обонятельной системы ракообразных, травяная креветка *P. kessleri* имеет ряд отличительных морфологических признаков, которые, вероятно, обусловлены особенностями среды обитания и образом жизни данного вида.

- Блинова Н. К. Строение эстетасков травяного чилима *Pandalus latirostris* // Зоол. журн. — 1988. — **67**, № 2. — С. 44–48.
- Блинова Н. К., Черкашин С. А. Развитие антеннул у личинок травяной креветки *Pandalus kessleri* // Биол. моря. — 1999. — **25**, № 3. — С. 217–220.
- Цвиленева В. А., Тутова В. А., Квашина Т. В. Топография мозга прибрежного краба *Hemigrapsus sanguineus* // Журн. эволюц. биохим. и физиол. — 1985. — **21**, № 6. — С. 578–585.
- Atema J. Functional separation of smell and taste in fish and crustacea // Proc. VI Intern. Symp. in Olfaction and Taste (Paris, 1977). — London : Information Retrieval, 1977. — P. 165–174.
- Beltz B. S., Kordas R., Lee M. M. et al. Ecological, evolutionary, and functional correlates of sensilla number and glomerular density in the olfactory system of decapod crustaceans // J. Comp. Neurol. — 2003. — **455**, N 26. — P. 260–269.
- Blaustein D. N., Derby C. D., Simmons R. B., Beall A. C. The structure of the brain and *medulla terminalis* of the spiny lobster (*Panulirus argus*) and crayfish (*Procambarus clarkii*), with an emphasis of olfactory centers // J. Crustac. Biol. — 1988. — **8**, N 4. — P. 493–519.
- Ghiradella H., Case J. F., Cronshaw J. Fine structure of the aesthetasc hairs of *Pagurus hirsutiusculus* Dana // Protoplasma. — 1968. — **66**, N 1–2. — P. 1–20.
- Guse G.-W. Ultrastructure, development and moulting of the aesthetascs of *Neomysis integer* and *Idotea baltica* (Crustacea, Malacostraca) // Zoomorphology. — 1983. — **103**, N 2. — P. 121–133.
- Heimann P. Fine structure and moulting of aesthetasc sense organs on the antennules of the isopod *Asellus aquaticus* (Crustacea) // Cell and Tissue Res. — 1984. — **235**, N 1. — P. 117–128.
- Schmidt M., Ache B. W. Antennular projections to the midbrain of the spiny lobster. II. Sensory innervation of the olfactory lobe // J. Comp. Neurol. — 1992. — **318**. — P. 291–303.
- Snow P. J. Ultrastructure of the aesthetasc hairs of the littoral decapod, *Paragrapsus gaimardii* // Z. Zellforsch. — 1973. — **138**. — P. 489–502.
- Steullet P., Cate H. S., Michel W. C., Derby C. D. Functional units of a compound nose: aesthetasc sensilla house similar populations of olfactory receptor neurons on the crustacean antennule // J. Comp. Neurol. — 2000. — **418**. — P. 270–280.
- Sunderman R., Sunderman D. Development, growth, and plasticity in the crayfish olfactory system // Microsc. Res. Tech. — 2003. — **60**, N 3. — P. 266–277.
- Tierney A. J., Tompson C. D., Dunham D. W. Fine structure of the aesthetasc chemoreceptors in the crayfish *Orconectes propinquus* // Can. J. Zool. — 1986. — **64**, N 2. — P. 392–399.