

中国明对虾脑发生和分化的细胞学观察

张健, 张志峰, 邵明瑜

(中国海洋大学 海洋生物遗传学与种质工程实验室, 山东 青岛 266003)

摘要:采用组织学和细胞学方法,初步研究了中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)脑的发生和分化过程。成神经细胞起源于原肠胚期,至膜内无节幼体期位于幼体前端;脑神经节起始于无节幼体 I 期(N₁),1 对;无节幼体 III 期(N₃)脑神经节前端愈合;Ⅲ 状幼体 I 期(Z₁)分化出嗅脑和前中后脑,此时前脑和中脑前端两侧愈合;仔虾期脑的大部分已经愈合,但后脑仍分离。随发育脑体积增加,髓质占脑体积的比例增加。脑神经细胞在无节幼体 VI 期(N₆)初步分化为 2 类:Ⅰ类神经细胞核着色浅,异染色质较少;Ⅱ类神经细胞着色深,核内异染色质较多。神经分泌细胞(NSC)在 II 期(Z₂)出现,胞体巨大,电镜下可见分泌颗粒;随着发育该细胞数量逐渐增多。神经细胞体群在糠虾期(M)部分形成,至仔虾期(P)主要神经细胞体群初具规模。中国明对虾至仔虾早期脑的基本结构已经分化完成,但神经分泌细胞的种类和数量的增加有待进一步的发育完成。[中国水产科学,2007,14(1):15—22]

关键词:中国明对虾;脑;发生和分化;神经细胞;神经分泌细胞

中图分类号:Q959.223

文献标识码:A

文章编号:1005—8737—(2007)01—0015—08

甲壳动物的神经系统能够产生多种神经激素,对蜕皮、生殖、色素迁移等生理功能具有重要的调节作用。对甲壳纲十足目成体神经系统形态结构的研究国内外已有一些报道^[1-5],而有关十足目脑发生的研究报道极少。Harzsch^[6]采用有丝分裂标记物 BrdU(溴脱氧尿嘧啶核苷)对蛛形互爱蟹(*Hyas araneus*)幼体脑成神经细胞进行了研究,发现Ⅲ 状幼体期成神经细胞快速分裂,进而形成脑。国内仅见薛俊增^[7]对三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)中枢神经系统发生的报道,认为脑于第 2 期卵内无节幼体阶段开始出现,至第 2 期卵内Ⅲ 状幼体阶段形成完整的脑。

中国明对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)为重要的经济甲壳类。王静凤等^[8]曾报道过其成体中枢神

经系统神经元的结构。但有关其脑的早期发生至今尚未见报道。本研究以中国明对虾胚胎和各期幼体为实验材料,采用组织学和细胞学方法对其脑的发生和分化进行探讨,旨为其发育过程中神经功能的建立、激素调控以及系统演化等的研究提供基础依据。

1 材料与方法

1.1 材料

2005 年 3~5 月,自山东昌邑海丰养殖公司,分别取中国明对虾原肠胚、肢芽期幼体、膜内无节幼体、无节幼体(N₁~N₆)、Ⅲ 状幼体(Z₁~Z₃)、糠虾幼体(M₁~M₃)和仔虾幼体(P₁~P₄)19 个发育时期的样本,样本规格见表 1。

表 1 中国明对虾各发育时期幼体体长

Tab. 1 Body size of *F. chinensis* larvae at different stage

$n=3\sim6; \bar{X}\pm SD$

发育时期 Stages	无节幼体 Nauplius						Ⅲ 状幼体 Zoea			糠虾幼体 Mysis			仔虾幼体 Post-larva
	N ₁	N ₂	N ₃	N ₄	N ₅	N ₆	Z ₁	Z ₂	Z ₃	M ₁	M ₂	M ₃	P ₁ ~P ₄
平均体长 /mm	0.340±	0.355±	0.368±	0.384±	0.432±	0.509±	1.072±	1.590±	2.290±	2.809±	3.188±	3.512±	3.900±
Body length	0.007	0.009	0.008	0.009	0.015	0.017	0.035	0.044	0.048	0.059	0.063	0.061	0.075
													—5.230±
													0.087

收稿日期:2006—04—10; 修订日期:2006—06—20.

基金项目:国家自然科学基金面上基金资助项目(30570223).

作者简介:张健(1980—),男,硕士生,主要从事海洋动物胚胎发生研究. E-mail: zhangjianouc@hotmail.com

通讯作者:张志峰. E-mail: zzf107@ouc.edu.cn

1.2 方法

1.2.1 光镜制样 样品经 Bouin's 液固定 24 h 后,转入 70%乙醇长期保存。Ⅲ 状幼体以前采用琼脂—石蜡双包埋连续切片,其他各期采用常规石蜡包埋并进行连续切片。切片厚 5 μm ,HE 染色,Olympus 显微镜观察拍照。

1.2.2 电镜制样 取无节 N_4 期、Ⅲ 状 Z_3 期幼体经 2.5%戊二醛和 1%锇酸固定,Epon 环氧树脂包埋,LKB 超薄切片机上切片,醋酸铀—柠檬酸铅染色后,Hitachi-700 型透射电镜下观察和拍照。

2 结果与分析

2.1 神经外胚层的发生及分化

原肠胚时期,其顶部外胚层细胞首先拉长,此即神经外胚层原基。至肢芽期早期,神经外胚层已经内陷(图版 I-1)。随发育的进行,内陷的神经外胚层与表皮外胚层分离进入胚胎内部,其中一部分发育为成神经细胞。至孵化前的膜内无节幼体,成神经细胞分布于幼体的前端,呈分散状,此时中枢神经系统尚未建立。

2.2 脑的发生和神经细胞的分化

2.2.1 无节幼体期(Nauplius) 无节幼体期头前腹部成神经细胞已分化为神经母细胞,至 N_6 神经母细胞初步分化为两种类型的神经细胞,未观察到神经分泌细胞和神经胶质细胞出现;由神经纤维束形成的神经髓质随发育逐渐明显,由 N_1 较细的丝状发育至 N_6 较粗的束状,但无节幼体期始终未分化出典型可辨的前中后脑。

(1)无节幼体 I 期(N_1):神经母细胞在此期聚集成一对脑神经节,位于头部偏腹面。脑髓质略呈细线状(图版 I-2)。此阶段神经母细胞尚未分化,其胞核较周围细胞核染色深且均匀,直径 3.5~5 μm ,核仁 1 个。

(2)无节幼体 II 期(N_2):神经细胞较 N_1 数量增加,主要集中于神经髓质前端,其中分布于髓质背部的神经母细胞排列疏松,而在髓质前端及腹部的神经母细胞排列较紧密且层数较多。神经髓质变得较明显,但尚未分区(图版 I-3)。

无节幼体 III 期(N_3)至 V 期(N_5): N_3 期左右分离的脑神经节前部愈合,脑体积增大;但神经髓质占头部空间比例仍然较小(图版 I-4)。 N_5 期以后,神经母细胞迅速增殖,数量明显增多。

无节幼体 VI 期(N_6):脑基本占据头前部的空间,脑前端左右神经节愈合部的宽度增加,约占脑平切面最大宽度的一半,其两侧为神经细胞占据。脑前部神经母细胞数量明显多于脑中后部(图版 I-5)。神经母细胞初步分化为 2 种类型的神经细胞,它们大小基本一致,核质比均较大,但核仁的数量和染色质的凝缩程度有明显不同。

I 类神经细胞:光镜下,多数为椭圆形,数量较少,散在分布于脑髓外侧;核着色浅,核内 1~2 个明显的核仁(图版 I-6)。电镜下,核质电子密度低,异染色质较少,主要分布于核膜周边;细胞质含量较少,细胞器以线粒体最多,近圆形,嵴丰富;糙面内质网和高尔基体数量相对较少(图版 I-7)。

II 类神经细胞:光镜下,近椭圆形,数量较多,与 I 类细胞混杂分布于脑髓外侧;核着色稍深,核仁较难分辨(图版 I-6)。电镜下,核质电子密度稍高,异染色质较多,位于核膜周边和分散于核质中;细胞质内线粒体和糙面内质网较 I 类细胞略多(图版 I-7)。

电镜下,脑神经髓质中可见大量有髓神经纤维,轴突内可见丰富的微管和线粒体等结构(图版 I-7)。

2.2.2 Ⅲ 状幼体期(Zoea)

(1)Ⅲ 状幼体 I 期(Z_1):中国明对虾在 Z_1 分化出前、中、后脑(图版 I-8),前脑左右愈合,中脑只在靠近前端的部分左右愈合,较后的部分以及后脑仍左右分离。此期脑神经节分化出嗅脑,位于中脑外侧,嗅脑髓质呈椭圆形,与中脑髓质相连。

神经细胞仍为 2 类,但数目尤其是前脑神经细胞的数量较 N_6 明显增加,排列更加紧密,前脑周围包被厚达十几层的神经细胞。

(2)Ⅲ 状幼体 II 期(Z_2):前脑髓质宽度较 N_6 继续增加。神经细胞在此期仍不断增殖,在脑部所占比例略大于髓质(图版 II-1)。神经分泌细胞(NSC)在此期出现(图版 II-2),主要分布于前脑前端和中脑外侧缘,其数量少,胞体较大,直径 10~12.5 μm ,核大而圆,直径 6~8 μm ,呈空泡状。

(3)Ⅲ 状幼体 III 期(Z_3):光镜下神经细胞种类及形态与 Z_2 相似。电镜下观察 Z_3 脑部分布有 3 类细胞,包括 1 种神经分泌细胞,2 种神经细胞和 1 种神经胶质细胞。

神经分泌细胞(NSC):电镜下其核周隙较宽,核内异染色质少;细胞器明显较神经细胞丰富,线粒体

较大,嵴排列较密集,糙面内质网数量多,胞质内可见分泌颗粒(图版 II-3)。

神经细胞:数量最多,Ⅰ、Ⅱ类细胞的区分标准与无节幼体一致,但其细胞器数量增加,线粒体大而明显,嵴丰富,基质电子密度低;糙面内质网呈不规则的泡状,内含低电子密度物质;偶见呈片层状的高尔基复合体。核周隙明显(图版 II-4)。

神经胶质细胞:光镜下不易分辨。电镜下,该细胞位于脑髓质边缘、神经细胞的内侧,细胞形状较扁;其细胞核呈三角形或长椭圆形,电子密度最高;核周隙较窄,异染色质较多,分布于核膜之下和核质中,核仁不明显;细胞器以线粒体为主,高尔基体和糙面内质网很少(图版 II-4)。

2.2.3 糠虾幼体期(Mysis) 糠虾幼体期(M期)脑平切面略呈椭圆形,较 Σ 状幼体脑整体宽度增加,中脑后部和后脑仍左右分离(图版 II-5)。神经细胞所占脑体积比例仍然较大。 $M_1 \sim M_3$ 期脑形态无明显差别。

神经细胞仍然分为2类(图版 II-6),但Ⅰ类神经细胞核较前期增大,直径为 $5 \sim 6 \mu\text{m}$,细胞质含量增多,细胞形状不规则或呈多边形。Ⅱ类神经细胞胞质较前期同类细胞含量亦有增多,但较同期Ⅰ类细胞质少,细胞核直径未见增大,细胞多边形或略呈椭圆形。

NSC数量增加不多,但体积明显增大,胞体直径 $10 \sim 15 \mu\text{m}$,核直径 $6 \sim 10 \mu\text{m}$ 。其他特征与 Σ 状幼体类似。

神经胶质细胞于 M_2 期可在光镜下分辨。细胞较小,细胞质很少,核染色深,形状不规则,略扁,直径 $2 \sim 3 \mu\text{m}$ (图版 II-6)。

神经细胞的数目达到一个新的高度,主要集中于单眼后方,前脑前端和腹面,后脑腹面。细胞排列紧密,尤其是在头前呈索状排列,细胞层数增至几十层;在脑背面,包被髓质的细胞为几层至十几层。神经细胞在脑的表面聚集成群,细胞突起开始聚集成束,向内连入髓质。较大的细胞体群如前脑中群等比较明显,但其他较小的细胞体群尚不易分辨。

2.2.4 仔虾期(Post-larva) 仔虾期(P期)脑的大部分已经左右愈合,仅有后脑左右分离。脑在原有前中后脑基础上进一步分区,前脑分化出视神经节(视神经、视外髓和视内髓)、中前脑和侧前脑;中脑分化为嗅叶和第一触角髓质(连接第一触角神经);后脑主要分化出第二触角髓质(连接第二触角神

经)。神经细胞所占脑体积的比例变小,髓质体积明显增加。其中前脑髓质所占体积最大,宽度接近脑最大宽度;嗅脑所占中脑的比例增大,但中脑占整个脑部的比例缩小;后脑变化不大(图版 II-7)。

细胞体群已比较明显, P_4 期脑平切面可以区分出较大的细胞体群,如前脑中群、前脑腹侧群、中脑嗅叶群和后脑后中群(图版 II-8)。

3 讨论

节肢动物中枢神经系统与其体节的分布、附肢的组成有密切的关系,并与附肢和有关器官的功能也有密切关系^[8]。中国明对虾的脑主要对应单眼(无节幼体以前)和复眼(Σ 状幼体以后)、第一触角和第二触角,因此认为脑与头部附肢对应的感觉功能密切相关。

N_3 期以前,幼体虽然能够自由生活,但感觉和活动能力较弱,这与其脑体积较小,左右神经节尚未愈合,脑髓质小等结构特征相一致;此阶段幼体主要依靠单眼和两对触角获取信息,传递给脑神经节,进一步产生相应的感觉和活动指令。

N_3 期以后,随着脑左右神经节前端愈合、食道下神经节的发生以及大颚神经节的出现,无节幼体期神经系统初步建成,脑接受的信息量开始增加,功能增强,在形态学上与神经母细胞的大量增殖及脑体积明显增大相对应;至 N_6 期,神经母细胞分化为两类神经细胞,中脑外侧隐约可见嗅脑雏形,推测脑各部功能趋向特化,并逐渐开始与外周神经细胞及神经连接建立起一一对应的联系。

Z期脑分化为前、中、后脑;复眼伸出,通过视神经连接前脑;前脑功能特化,主要与视觉有关;嗅脑于中脑两侧分出,说明此期对虾的味觉功能已初步建立。

神经细胞在感觉和运动方面起重要作用,有些还有分泌激素的功能^[9]。根据神经细胞所在位置及胞体突起走向的不同,它们可分为不同的细胞体群^[5]。M期脑体积继续增大,一些较大的细胞体群开始形成。根据本实验观察,相同体群的胞体突起聚集并连入固定的脑髓质,其胞体的形态大小近似,推测其信息处理、冲动传导甚至激素分泌都具有较高的一致性,因此脑调控功能的规律性将有所加强;M期NSC数量略微增加,体积增大,分泌颗粒的数量和种类也有所增加,分泌物的种类较前期更加丰

富,调控的机理也更加复杂。

P期脑对幼体平衡性的调控加强;脑髓质体积较M期明显增加,分区进一步细化,细胞体群分化更加完善,表明仔虾期幼体信息处理和神经冲动传导增强,因此幼体运动、摄食和避敌能力大大增强。

中枢神经系统作为动物生命活动的最高调节中枢,除神经调节外还能分泌多种激素。廖家遗等^[10]从罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)脑提取出促性腺激素(GSH),另外,在日本沼虾(*M. nipponensis*)脑中也发现有GSH^[11]。在锯缘青蟹(*Scylla serata*)成体脑中可以分出4类NSC^[3],NSC种类数在一定程度上反映了神经分泌功能的特异性分化程度。根据本实验观察,中国明对虾NSC首先于Z₂期出现,Z₃期其分泌颗粒数量仍较少,至P期仅能分辨出1种NSC,表明其还未完全分化成熟。

中国明对虾在N₁期脑仅有一对神经节,脑髓质呈细丝状;Z₁期嗅脑出现,并分化为前、中、后脑。薛俊增报道,三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)前脑首先于N₂期出现;至孵化前的Z₂期分化出嗅脑,同时中脑和后脑也已分化,此阶段虽然中、后脑连接紧密,但尚未完全愈合^[7]。这些发育时间上的差异可能与两种动物生活状态不同有关。中国明对虾于N₁期便开始自由生活,而三疣梭子蟹至Z₂期之后才从卵膜内孵出开始自由生活。因为非自由生活时与外界环境隔绝,尚不具备与神经密切相关的感觉、运动、摄食和避敌等功能和行为,因此三疣梭子蟹脑的发育相对中国明对虾延迟。但如果从开始自由活动的角度比较两种动物神经系统分化程度的差异,显然三疣梭子蟹脑的分化要比中国明对虾早。另外蟹类孵化后经历了2次重要的变态,神经系统

由梯状演变为团状神经系统,而中国明对虾始终为梯状,从神经系统分化特性方面也体现了中国明对虾的进化地位较三疣梭子蟹低。

参考文献:

- [1] Sandeman D, Sandeman R, Derby C. Morphology of the brain of crayfish, crabs, and spiny lobsters; a common nomenclature for homologous structures[J]. Biol Bull, 1992, 183: 304—326.
- [2] Seabrook W D, Nesbitt H J. The morphology and structure of the brain of *Orconectes virilis* (Hagen) (Crustacea, Decapoda) [J]. Can J Zool, 1996, 44: 1—22.
- [3] 黄辉洋, 李少菁, 王桂忠, 等. 锯缘青蟹脑的神经分泌细胞[J]. 厦门大学学报, 2001, 40(3): 793—797.
- [4] 赵云龙, 李红, 王群, 等. 中华绒螯蟹神经细胞和胶质细胞的光镜及电镜观察[J]. 动物学研究, 1999, 20(6): 411—414.
- [5] 秦照萍, 廖家遗. 罗氏沼虾脑神经细胞体群的研究[J]. 中山大学学报, 2000, 39(6): 126—128.
- [6] Harzsch S, Dawirs R R. Neurogenesis in the developing crab brain: Postembryonic generation of neurons persists beyond metamorphosis[J]. Neurobiology, 1998, 29(3): 384—398.
- [7] 薛俊增. 三疣梭子蟹胚胎期中枢神经系统的发生和发育[J]. 动物学研究, 2005, 26(2): 184—189.
- [8] 王静凤, 赵继胜, 李立德, 等. 中国对虾细胞学研究——中枢神经系统神经元细胞体显微观察[J]. 青岛海洋大学学报, 1997, 27(1): 56—64.
- [9] 廖家遗. 罗氏沼虾脑神经分泌细胞的研究[M]//中国动物学会. 中国动物科学研究. 北京: 中国林业出版社, 1999: 79—82.
- [10] 廖家遗, 张艳, 孙继贤, 等. 罗氏沼虾脑促性腺素的初步分离及活性检测[J]. 水产学报, 2001, 25(1): 5—10.
- [11] Yano I. Ultraintensive culture and maturation in captivity of penaeid shrimp[C]//McVey J P. CRC handbook of mariculture: Crustacean aquaculture (2nd ed). Florida: CRC Press, Boca Raton, 1993: 289—313.

Cytological observation of neurogenesis and differentiation of brain in shrimp *Fenneropenaeus chinensis*

ZHANG Jian, ZHANG Zhi-feng, SHAO Ming-yu

(Laboratory of Marine Genetics and Breeding, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Abstract: Neurogenesis and development of brain has been studied by using the histological and cytological methods in *Fenneropenaeus chinensis*. The experiment would provide basic academic evidence for foundation of nervous, hormone control and phylogenetic evolution. The neuroblast originated at gastrula stage and was in front part of larva in membrane. Brain of *F. chinensis*, which was composed of a pair of ganglion cerebrales, originated at N₁ phase. The pair of ganglion cerebrales concrescenced at N₃ in front part of brain. Brain was differentiated into protocerebrum, deutocerebrum, tritocerebrum and olfactory lobe at Z₁ phase. Protocerebrum and the front of deutocerebrum concrescenced. Brain mostly concrescenced at P phase, while tritocerebrum was still separate. During development, both the volume of the brain and the ratio of neuropil in proportion to brain's volume increased. Two kinds of nerve cells were differentiated at N₆ phase. The nucleus of type II was dyed deeply and had more heterochromatin, and that of type I was opposite. Neurosecretory cell (NSC) appeared at Z₂ phase, which was huge. Neurosecretory granules were observed in it under electron microscope, and the number of NSC increased during the development. Nerve cell body clusters partially appeared at M phase and developed more perfectly at P phase. The primary structure of the brain in *F. chinensis* has been differentiated at early stage of P. However, the sort and number increase of NSC need to develop further. [Journal of Fishery Sciences of China, 2007, 14(1): 15–22]

Key words: *Fenneropenaeus chinensis*; brain; neurogenesis and development; nerve cell; neurosecretory cell

Corresponding author: ZHANG Zhi-feng. E-mail: zzfp107@ouc.edu.cn

图版说明

图版 I

1:原肠胚纵切,标尺=10 μm . 2: N_1 整体纵切,标尺=10 μm . 3: N_2 整体纵切,标尺=10 μm . 4: N_3 头部纵切,标尺=10 μm . 5: N_6 整体平切,标尺=10 μm . 6: N_6 头部平切,标尺=10 μm . 7: N_6 头部平切,标尺=2 μm . 8: Z_1 头部平切,标尺=10 μm .

A1:第一触角;A2:第二触角;E:食道;EC:外胚层;EN:内胚层;M:线粒体;MD:大颚;MDG:大颚神经节;MS:髓鞘;N:神经髓质;NB:成神经母细胞;Nu:核仁;OL:嗅叶;PB:前脑;1: I 类神经细胞;2: II 类神经细胞;☆:神经外胚层.

图版 II

1: Z_2 头部平切,标尺=10 μm . 2: Z_2 中脑,标尺=10 μm . 3: Z_3 脑部 NSC,标尺=2 μm . 4: Z_3 脑部 NSC,标尺=2 μm . 5: M_2 头部平切,标尺=10 μm . 6: M_2 前脑平切,标尺=10 μm . 7: P_4 头部平切,标尺=50 μm . 8: P_4 头部平切,标尺=50 μm .

A1N:第一触角神经;AMNP:前髓质;AnN:第二触角髓质;CAMCP:前脑中群;CCOLD:中脑嗅叶群;CLCP:前脑腹侧群;CPMCT:后脑中群;DB:中脑;E:食道;G:神经胶质细胞;LAN:第一触角侧髓质;M:线粒体;MAN:第一触角中髓质;MS:髓鞘;NG:神经分泌颗粒;NSC:神经分泌细胞;Nuc:细胞核;OL:嗅叶;PB:前脑;Pb:前脑桥;PMNP:后髓质;RER:糙面内质网;TB:后脑;1: I 类神经细胞;2: II 类神经细胞.

Plate I

1:Longitudinal section of gastrulae, ruler=10 μm . 2:Longitudinal section of N_1 , ruler=10 μm . 3:Longitudinal section of N_2 , ruler=10 μm . 4:Longitudinal section of head of N_3 , ruler=10 μm . 5:Horizontal section of N_6 , ruler=10 μm . 6:Horizontal section of head of N_6 , ruler=10 μm . 7:Horizontal section of head of N_6 , ruler=2 μm . 8:Horizontal section of head of Z_1 , ruler=10 μm .

A1: Antenna I; A2: Antenna II; E: Esophagus; EC: Ectoderm; EN: Endoderm; M: Mitochondria; MD: Mandible; MDG: Mandible Ganglion; MS: Myelin Sheath; N: Neuropil; NB: Neuroblast; Nu: Nucleolus; OL: Olfactory lobe; PB: Protocerebrum; 1: Nerve cell I; 2: Nerve cell II; ☆: Neuroectoderm.

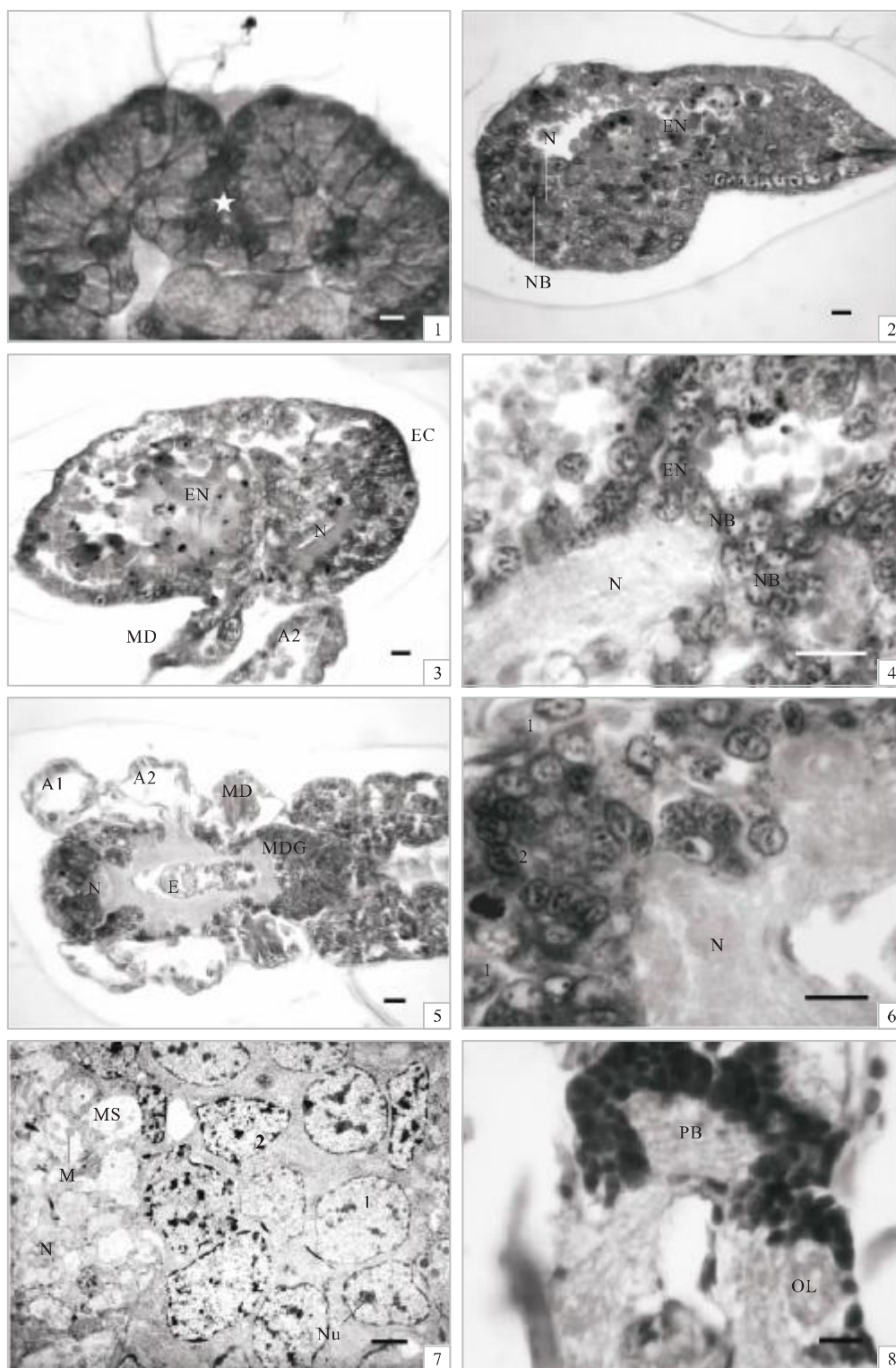
Plate II

1:Horizontal section of head of Z_2 , ruler=10 μm . 2:Deutocerebrum of Z_2 , ruler=10 μm . 3:NSC of brain of Z_3 , ruler=2 μm . 4:NSC of brain of Z_3 , ruler=1 μm . 5:Horizontal section of head of M_2 , ruler=10 μm . 6:Horizontal section of protocerebrum of M_2 , ruler=10 μm . 7:Horizontal section of head of P_4 , ruler=50 μm . 8:Horizontal section of head of P_4 , ruler=50 μm .

A1N: Antenna I nerve; AMNP: Anterior medial neuropil of protocerebral; AnN: Antenna II neuropil; CAMCP: Cluster of anterior median cell bodies of protocerebrum; CCOLD: Cluster of cell bodies of olfactory lobe of deutocerebrum; CLCP: Cluster of lateral cell bodies of protocerebrum; CPMCT: Cluster of posterior medial cell bodies of tritocerebrum; DB: Deutocerebrum; E: Esophagus; G: Glial cell; LAN: Lateral antenna I neuropil; M: Mitochondria; MAN: Median antenna I neuropil; MS: Myelin Sheath; NG: Neurosecretory Granules; NSC: Neurosecretory cell; Nuc: Nucleus; OL: Olfactory lobe; PB: Protocerebrum; Pb: Protocerebral bridge; PMNP: Posterior medial neuropil of protocerebral; RER: Rough Endoplasmic Reticulum; TB: Tritocerebrum; 1: Nerve cell I; 2: Nerve cell II.

张 健等:中国明对虾脑发生和分化的细胞学观察

ZHANG Jian et al: Cytological observation of neurogenesis and differentiation of brain in shrimp *Fenneropenaeus chinensis*

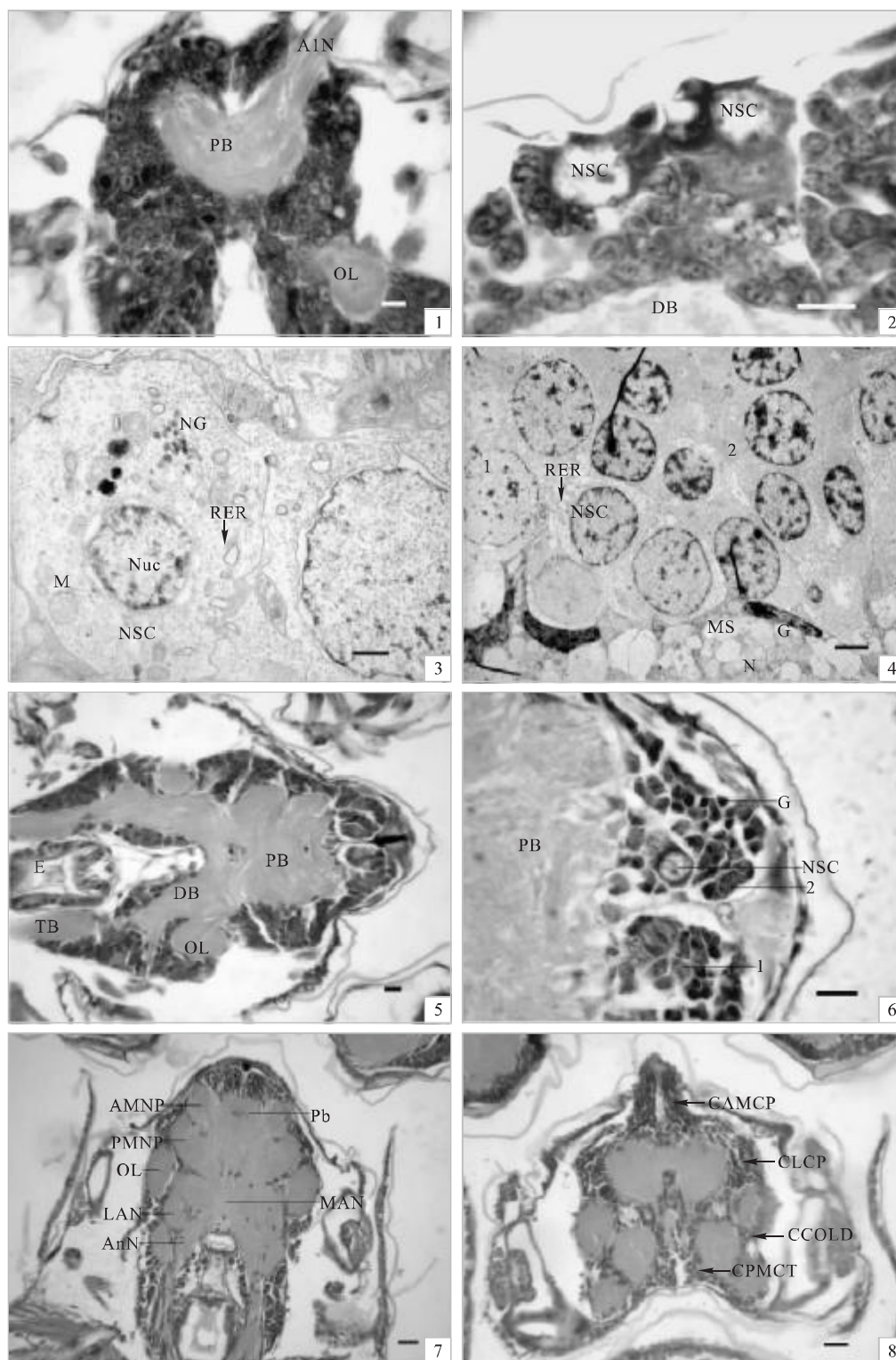


图版 I (说明见文后)

Plate I (Explanation at the end of the text)

张 健等:中国明对虾脑发生和分化的细胞学观察

ZHANG Jian et al: Cytological observation of neurogenesis and differentiation of brain in shrimp *Fenneropenaeus chinensis*



图版 II (说明见文后)

Plate II (Explanation at the end of the text)