

神经生物学的发展趋势——以海洋动物为模型

陈楠生

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

神经生物学是一门比较古老的学科。其起源可追溯到公元 130~200 年, 罗马医生盖伦在不同节段上切断人的脊髓, 观察原有功能的丧失。随后, 神经生物学研究逐渐形成两个主要分支: 神经解剖学和神经生理学。1875 年, 意大利神经解剖学家高尔基(1844~1926)发明了著名的高尔基染色技术, 能够完整地将一些神经元染色。与高尔基同时代的西班牙神经解剖学家卡赫尔(1852~1934), 应用高尔基染色方法, 研究了人的整个神经系统。以上两位神经解剖学家的大量工作, 确立了神经元和轴突、树突的关系, 从而奠定了神经元学说。1906 年, 他们共享了诺贝尔医学-生理学奖。英国神经生理学家谢灵顿(1857~1952)对于单个神经元的功能, 以及信息由一个细胞转向另一个细胞的机制作了大量工作。著有《神经系统的整合作用》(1906)。

本世纪 60 年代初, 随着神经生物学与其他许多学科在发展过程中自然交叉、综合, 不同学科的理论、技术大量融合, 逐步形成了“神经科学”的概念。

近年来, 神经科学显现出爆发性的发展。作为这种发展的一个生动反映, 1969 年刚成立的只有几百名会员的美国神经科学会, 目前已拥有 17 000 余会员, 一跃而成为美国生物科学方面最大的学会^[1]。鉴于神经科学取得的重大进展, 以及这些进展所揭示的广阔前景, 科学家认为神经科学的发展正处于关键时刻, 并倡议命名 90 年代为“脑的 10 年”。因此, 科学界预计, 神经科学将是继分子生物学之后的又一生物学高峰, 并且它对人类的影响将更加深远。在此背景下, 我国海洋动物神经生物学研究应如何接受挑战, 并利用所有可能的机会? 本文将评述海洋动物作为神经科学研究对象的特点, 以及我国海洋动物神经生物学(在以后的叙述中, 将同时使用神经科学及神经生物学这两个名词, 除特别说明, 可将其视为同一概念)的研究现状, 并试图分析中国海洋动物神经生物学研究中存在的问题及出路。

1 海洋动物作为神经生物学研究对象的特点

30

历史上, 神经生物学中许多根本性的突破都来源于对海洋动物的研究, 并且, 以海洋动物为实验对象已成为现代神经科学的发展趋势^[51]。

1.1 生物电信号的产生及传播种

海洋动物枪乌贼(*Loligo pecki*)的巨大神经纤维为科学家弄清所有神经细胞产生并传播电脉冲的机制起了关键作用^[51]。霍奇金、赫胥黎和艾克斯也因此于 1963 年获得了诺贝尔奖金。

1.2 神经细胞的轴浆运输

同样, 也是由于一些海洋动物如枪乌贼、龙虾及沙蚕等具有巨大轴突而成为重要的研究材料^[51]。从而使这个领域得到重要的进展和突破。

1.3 学习与记忆的神经机制^①

学习和记忆是脑的高级神经活动。近十几年来, 学习与记忆已成为神经科学中富成果的研究领域。海洋动物在学习与记忆研究过程中也起了举足轻重的作用。例如软体动物海兔(*Aplysia*)具有习惯化(habituation)和敏感化(sensitization)的初级学习形式; 海螺(*Hermissenda crassicornis*)具有条件反射学习方式。

1.4 感觉生物学及行为调控

海洋动物特别是低等海洋无脊椎动物大多具有敏锐的感觉机制, 以感受生存环境中的各种信息(如光、声、化学信息、电、磁、热学等), 从而表现出相应的行为反应如摄食、御敌、生殖、附着、集群、洄游等。海洋动物感觉生物学及行为调控研究是一个既具有理论意义又具有广阔应用前景的领域。

为什么海洋动物(特别是无脊椎动物)被如此广泛地应用发展和检验动物(包括人)的神经系统的结构和功能? 一般认为, 许多海洋动物都代表着生物复杂性进化过程中的早期阶段, 从而常常具有较简单的结构。研究简单的生物系统经常能够使我们很容易地看到问题

① 郭爱克, 1190。脑——世界的选择性表征。《复旦神经生物学讲座》(第六期), 复旦大学生命科学学院编印, 107~120。

的本质。在神经科学的发展中,通过分析简单的神经系统来研究脑的高级整合功能,已被证明是极富成效的。这些研究的基本前提是:无论是简单的还是复杂的神经系统,就其生物电信号的发生、传输、处理而言,存在着相同的原理;而组成神经系统的基本单位——神经元的结构和功能则是相似的。

2 中国海洋动物神经生物学的研究现状

中国进行神经生物学研究的历史不长,开展海洋动物神经生物学研究的历史更短。解放后至“文革”前有些报道,但绝大多数的工作集中在“文革”后完成。这些研究工作主要涉及(1)神经系统的大体解剖和神经元的结构和功能;(2)感觉生物学及行为调控。(考虑到淡水动物的神经生物学与海洋动物之间极大的相似性,因此在下面的叙述中,将引用一些淡水动物的资料,并将更多地使用水生动物这一名词。

2.1 神经系统的大体解剖及神经元的结构与功能

2.1.1 神经系统的大体解剖 这方面的工作比较零散,可供参考的资料亦不多。秉志等对鲤鱼(*Cyprinus carpio*)的神经系统进行了系统的观察,并对其解剖和生理方面的特点进行了探讨^[2];他还研究了鲤鱼平衡系统的神经连系,分析了平衡系统的形态、功能与鲤鱼生活习性的关系^[3];有人对白鳍豚(*Lipotes vexillifer*)的神经系统进行了简单描述;另有人描述了青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)的中枢神经系统、脊神经和脊神经节的早期发生与分化,并研究了与其相关的两个内分泌腺——脑上腺和脑下垂体的发生^[4]。

2.1.2 神经元的结构与功能 徐科等对中国对虾(*Penaeus chinensis*)腹神经索巨大神经纤维结构和功能的研究最具有代表性,有一定的特色、系统性和深度。1961年,首次报道了中国对虾腹神经索中巨大纤维的传导速度非常高,竟超过了哺乳动物最大纤维的最高值,为80~200m/s^[5]。随后,他们围绕中国对虾巨大神经纤维的结构和功能进行了进一步的研究^[6~10]。

对中国对虾巨大神经纤维结构和功能的研究,当时处于世界领先水平。后来Kusano和Hama等人在日本对虾(*Penaeus japonicus*)腹神经索中也发现了类似的现象,也开展了类似的研究。

神经元结构和功能方面的工作还有对沼虾(*Macrobrachium nipponensis*)神经纤维髓鞘的超显微结构的研究;对乌贼(*Sepia esculenta*)神经的研究;对沼虾腹部肌肉感受器的研究;对中国对虾牵张感受器的研究^[11]等。

2.2 感觉生物学及行为调控

海洋科学,1993年1月,第1期

“文革”以后,由于国际交流的增强及实际应用的需要,水生动物感觉生物学和行为调控方面的研究也开始从无到有,越来越多。感觉生物学研究的内容较广,包括视觉、听觉、化学感觉(嗅觉、味觉、内部化学感觉及趋化性等)、电感觉、磁感觉、热感觉等。近年来,国内较活跃的研究领域包括视觉和听觉,化学感觉研究也在逐步展开,但是,电感觉、磁感觉和热感觉的研究报道较少。

2.2.1 视觉生物学及行为调整 国际上,视觉生物学的研究一直是感觉生物研究中最活跃的领域。研究内容大致包括(1)视网膜的结构和功能;(2)视中枢的结构和功能;(3)视觉运动和模式识别^[12~13]。在我国,水生动物视觉生物学及行为调控的研究大致涉及三方面内容,(1)视觉运动反应(Optomotor reaction);(2)视觉通道的结构及视网膜运动反应(retino motor response);(3)视网膜电生理特性。

视觉运动反应。视觉运动反应是指动物为了将其视野内的运动目标保留在视网膜的一点上而产生的一种移动反应^[14]。研究水生动物视觉运动反应,对于阐明其趋流和集群机制,探讨其视觉特点和游泳能力具有重要的理论意义,并且在设计、改进渔法和控制海洋经济动物的行为上也有较大的实用价值。

1981年较全面地研究了*Decapterus maruadsi*和鲈鱼(*Pseudoscophorus japonicus*)的趋光性^[15];何大仁等(1985)对鳊鱼(*Mugil cephalus*)、鲮鱼(*Lateolabrax japonicus*)、黄鳍鲷(*Sparus latus*)、鲤鱼和黄河鲤(*Ctenopharyngodon idellus*)等5种幼鱼进行了视觉运动反应实验,并将幼鱼对运动条纹的反应分成三个阶段:跟随、活泼运动和无反应,结果表明反应率随照度的降低或屏幕转速的提高而下降^[16];另外,对尼罗罗非鱼(*Tilapia nilotica*)^[17,18]、鲫鱼(*Carassius auratus*)^[14]、太平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)幼体和缢蛏(*Sinonovacula constricta*)幼体等也进行了类似的研究。

在光诱渔业中采用什么颜色的光源来诱集鱼群最有效?针对这个问题,有人对三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)^[19]、孔沙丁鱼(*Sardinella perforata*)、勃氏银汉鱼(*Atherinobleekeri*)、长毛对虾(*Penaeus peicillatus*)、黄鳍鲷幼鱼、鲤鱼幼鱼等,利用行为学方法进行了对色光的趋光反应研究。结果表明,这些动物都具有不同程度的色觉。

视觉通道的结构及视网膜运动反应。硬骨鱼视网膜具有脊椎动物视网膜的一般特征,常用作研究脊椎动物视网膜一般特性及视觉信息在视网膜中加工、传输的材料。组织学方法与其他方法相结合,已成为揭示鱼类视觉特性及阐明其趋光机理的重要手段。这方面的工作包括对普通鳊鱼(*Mugil cephalus*)和黄鳍鲷等的视网膜结构的研究。

部分鱼类视网膜中的视锥、视杆和色素上皮褐色素会随环境光强变化而发生相对位置的改变,这一现象被称为鱼类视网膜运动反应^[21]。国内这方面的研究包括对黄鳍鲷和普通鲷鱼的研究^[21],对鲑鱼石斑鱼(*Epinephelus forio*)、大弹涂鱼(*Boleophthalmus pectinirostris*)的研究^[22],以及对青石斑鱼(*Epinephelus awoara*)的研究^[23]等。

除了上述对经济海洋动物的研究,国内还有人对一些珍稀动物如白暨豚的视觉通道的结构进行了研究^[24,25]。

视网膜电生理特性。随着光诱技术的发展,对鱼类的视觉特性,尤其是视觉适应过程和光谱敏感性进行深入的研究愈显示其重要性。以视觉系统各级神经元的电活动来反映视觉特性,利用进行精确的定量分析,是一种比较理想的指标。

视觉膜电图(ERG)是视网膜的综合电活动,在很大程度上反映了视系统的基本功能。杨雄里等在这方面做了系统、深入的工作。他们研究了 *Decapterus maruadsi* 和鲈鱼视网膜电图的适应特性和 B 波段在明适应过程中的变化^[26],以及鲫鱼视杆和视锥系统的相互作用^[27]。另外,有人研究了 *Sebastis marmoratus* 视网膜感受系统的适应特点以及 *Sebastis marmoratus* 的色觉,指出它的辨色能力较弱^[28]。

1985,1989 年有学者还利用细胞内记录的方法研究了鲤属鱼(Cyprinid) L-型外水平细胞的反应特性^[29,30]。另有人研究了鲤属鱼视网膜光感受器电位的明适应特征^[31]。

无脊椎动物视网膜电生理特性方面的研究也有一些报道^[32~38]。

2.2.2 听觉生物学及行为调控 虽然声诱和声驱渔业在国际上已得到广泛应用,但是国内对水生动物听觉研究与视觉研究相比,相差甚远。

行为学方面的工作包括对两种鳢科鱼类(*Ophiocephalidae*)声反应特性的研究;罗非鱼(*Tilapia macrocephala*)对低频声刺激的听觉行为等。有人利用电生理方法研究了宝石鱼(*Hemichromis bimaculatus*)气鳔的听觉功能^[39]。

有些研究涉及水生动物的声信号。水生动物的发声与行为有密切关系,这方面的研究对水生生物资源的合理开发利用很有意义,有报道记录了厦门港入海处海洋生物噪声,以及舟山海域的生物噪声。有人对鲛鱼的求偶声进行了初步研究^[40]。另外,有人研究了具有回声定位能力的白暨豚的声信号和声行为及声训练。

2.2.3 化学感觉生物学和行为调控 化学感觉(主要包括嗅觉和味觉)在许多水生动物的生活诸如摄

食、御敌、生殖、附着、集群和洄游等方面起着主导作用。国外对水生动物化学感觉的研究大致包括行为、感受器结构、感觉神经元对信号的编码等^[41];国内的研究开展得较迟,并且主要是形态学方面的工作^[43~45],其中一些工作是出于分类的目的^[42]。行为学方面的工作比较初步^[46~49],主要探讨水生动物的化学感觉对其摄食行为的调控作用。电生理方面的工作仅刚刚开始^[50]。

3 存在的问题及前景思考

3.1 存在的问题

我国开展海洋动物(以及淡水动物)神经生物学研究的时间不长,但已在一些方面,特别是在感觉生物学和行为调控方面做了大量的工作。一些领域如中国对虾腹神经索巨大纤维结构和功能的研究,视觉信息的处理及视觉通道结构的研究等已具有世界先进水平,为进一步的基础研究和应用基础研究奠定了基础。

但是,在中国海洋动物神经生物学研究中也明显地存在着许多问题,其中比较突出的有(1)基础研究课题分散,无法取得重大成果,难以形成有特色的学术方向;(2)应用基础研究不深入、不系统,与应用脱节,许多研究往往只有初步探索,没有进一步系统的工作;(3)不同研究者使用的方法和利用的条件差异较大,这导致不同研究结果之间的可比性差,不利交流和合作。

3.2 前景思考

神经生物学在国际上已成为生物中最活跃的领域这一。在中国科学院的《1986~2000 年生物学规划》里,神经生物学被列为四大优先发展领域之一(其他三个领域分别为分子生物学、细胞生物学和生态学)。由于海洋动物作为神经生物学研究对象具有许多不能替代的优点,故海洋动物神经生物学的研究正受到越来越高的重视。

正如杨雄里所言,神经科学研究已经形成光谱形格局,即在各个层次,各个侧面呈现出百花齐放的形势,我们既不可能也没有必要在所有领域都去“填补空白”^[1]。在我国目前的经济情况下,应该确立有限的目标,在这些目标上大幅度提高支持强度。目标太多必然导致人力和财力的分散,结果是谁的研究都难以展开,都难以取得有份量的成果。对海洋动物神经生物学研究,同样需要有取舍的观点。结合现有的研究基础及可能的应用前景,应重点发展海洋动物感觉生物学及行为调控研究这一领域。

开展海洋动物感觉生物学及行为调控研究能够给我们带来什么呢?(1)在理论方面,研究感觉生物学即研究各种感觉器官结构和功能和关系,即研究动物对外界

信号(光、声、化学信号、电、磁、热等)的识别、接受、调制并产生行为反应的过程,对这些过程机制的了解为人们研制高效能的生物传感器以及发展神经计算机打下了基础;(2)在应用方面,海洋动物的行为主要受各种外界信号的调控,系统研究它们的感觉生物学,对经济动物的人工增殖、有害生物的防除及海洋渔业均具有重大意义;(3)正因为海洋动物的各种行为都受外界信号的调控,并可以通过研究加以掌握,因此,海洋动物感觉生物学及行为调控的研究方法,给所有的海洋生物学家提供了一个有益的武器,从此,海洋生物学家们可以以神经生物学的眼光去研究海洋生物。比如,生态学家可以以神经生物学的观点去分析海洋动物种内和种间的相互关系(即信息生态学);渔业生物学家可以利用神经生物学家结论去预测鱼群,甚至可以对鱼群进行人工调控。

主要参考文献

- [1] 杨雄里,1991.神经科学的重大进展及展望。未来十年的生物科学。上海科学技术出版社,1~11。
- [2] 秉志等,1959.鲤鱼神经系统的初步观察。动物学报 11(3):370~389。
- [3] 秉志,1964.鲤鱼平衡系统的神经连系。动物学报 16(4):497~504。
- [4] 王瑞霞,1985.青鱼器官发生的初步研究 I 神经系统的发生。鱼类学论文集(第四辑)。科学出版社,61~68。
- [5] 范世藩等,1961.对虾的高传导速度的大神经纤维。科学通报 4:51~52。
- [6] 黄世楷、叶容、徐科,1963.对虾神经纤维髓鞘的显微镜及电子显微镜观察。生理学报 26(1):39~42。
- [7] 郝斌、徐科,1965.对虾神经纤维的双折射性质。生理学报 28(4):373~377。
- [8] 徐科、谭德培、陈芳顺,1975.对虾有髓巨大神经纤维的跳跃传导。科学通报 20(8):380~382。
- [9] 徐科、杨钦照、邹顺兴,1975.对虾巨大神经纤维缺乏静息膜电位的实验材料。科学通报 20(8):383~386。
- [10] 徐科、宋秀娥、张铁峰,1980.对虾神经纤维特有的轴突壁的微管结构。动物学报 26(3):220~221。
- [11] 杨钦照、孙海宝、徐科,1984.对虾的慢与快牵张感受器的放电型式与镁离子浓度的关系。生理学报 36(1):77~80。
- [12] 杨雄里,1987.光感受机制研究的重要突破。生理科学进展 18(1):11~14。
- [13] 杨雄里,1991.视网膜中的信息调制。生理科学进展 22(3):207~211。
- [14] 蔡厚才、金礼赞、郑国成,1989.鲫鱼视觉运动反应特性的研究。海洋湖沼通报 4:80~85。
- [15] 俞文钊、何大仁、郑玉水,1981.和鲈鱼趋光行为的研究。海洋学报 3(1):149~156。
- [16] 何大仁等,1985.几种幼鱼视觉运动反应研究。水生生物学报 9(4):365~372。
- [17] 刘理东、何大仁、郑微云,1986.尼罗罗非鱼视觉运动反应的特点。厦门大学学报(自然科学版) 25(5):580~587。
- [18] 何大仁、刘理东、郑微云,1987.影响尼罗罗非鱼视觉运动反应的因子。水生生物学报 11(3):255~267。
- [19] 郑微云、罗会明,1979.三疣梭子蟹对颜色的趋光反应。海洋科学 3:15~18。
- [20] 章厚泉、何大仁,1989.鲑点石斑鱼、大弹涂鱼在不同光照强度下运动反应的比较。厦门大学学报(自然科学版) 28(6):647~650。
- [21] 章厚泉、何大仁,1991.青石斑鱼视网膜运动反应产生机制。海洋学报 13(6):838~842。
- [22] 吴奇久、李俊凤、肖悦梅,1982.白暨豚视觉通道的组织学研究——视神经结构、纤维计数和纤维直径谱。中国科学(B辑) 11:1 011~1 006。
- [23] 李俊凤、吴奇久、肖悦梅,1984.白暨豚视觉通道的组织学研究——视网膜。中国科学(B辑) 2:132~135。
- [24] 杨雄里等,1978.鲫鱼视网膜敏感度在暗适应过程中的变化。生物化学与生物物理学报 10(1):15~26。
- [25] 杨雄里、徐列卫,1992.鲫鱼视杆和视锥系统的相互作用——视网膜电图 B 波分析。中国科学(B辑) 4:368~373。
- [26] 郑微云、李伦平,1988.褐菖视网膜感受系统及其适应特性研究。厦门大学学报(自然科学版) 27(3):328~332。
- [27] 杨雄里,1985.鲤属鱼 L-型外水平细胞所接收的锥细胞信号。生理学报 37(4):307~315。
- [28] 杨雄里,1985.明适应条件下鲤属鱼 L-型外水平细胞反应的给光一瞬变成分。生理学报 37(4):316~322。
- [29] 徐列卫、杨雄里,1991.鲤科鱼视网膜光感受器电位的明适应特性。生理学报 43(4):311~321。
- [30] 杨雄里等,1984.蟹视网膜电图的昼夜节律。生理学报 36(2):202~206。
- [31] 杨雄里,1985.锯缘青蟹复眼的单一感受系统。生理学报 37(1):61~69。
- [32] 杨雄里等,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。
- [33] 杨雄里等,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):130~136。
- [34] 郑微云、李进西,1990.摘除 X 器官性腺系统对锯缘青蟹视网膜电图昼夜节律的影响。厦门大学学报(自然科学版) 29(6):672~676。

- [35] 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.
- [36] 郑微云、柴敏娟,1990.三疣梭子蟹视觉特性的电生理研究.海洋与湖沼 21(5):490~493.
- [37] 申钧,1984.宝石鱼气鳔的听觉机能.生理学报 30(4):397~400.
- [38] 叶富良等,1985.鲮鱼求偶声的初步研究.鱼类学论文集(第四辑).科学出版社,135~139.
- [39] 荆显英、肖友芙、景荣才,1981.白暨豚的声信号及声行为.中国科学 2:235~239.
- [40] 王丁、景荣才,1990.白暨豚的声训练.水生生物学报 14(2):138~144.
- [41] 陈楠生、孙海宝,1992.甲壳动物化学感觉研究进展.海洋与湖沼 23(3):195~206.
- [42] 孟庆闻、殷名称,1981.鳇类嗅觉器官的研究.鱼类学论文集(第二辑).科学出版社 1~24.
- [43] 陈宽智、王青,1991.中国对虾第一触角化学感受器结构的研究.青岛海洋大学学报 21(4):31~36.
- [44] 陈楠生、孙海宝,1992.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.海洋科学 3:36~40.
- [45] 陈楠生、孙海宝,1992.中国对虾体表感觉毛结构和功能的研究 II 嗅毛的神经调控方式.海洋科学 4:28~32.
- [46] 黄玉霖,1986.金鱼化学感受与摄食行为的研究,厦门大学学报(自然科学版) 25(6):705~711.
- [47] 周洪琪,P. B. Johnson,1988. pH 对鱼类化学感觉的影响.水产学报 12(2):169~172
- [48] 宋天复、李亚晨、史群,1989.氨基酸对金鱼摄食活动的影响.动物学杂志 24(3):19~23.
- [49] 陈楠生、孙海宝,1992.中国对虾摄食敏感性研究.中国科协首届青年学术年会论文集(理科卷).中国科学技术出版社,403~408.
- [50] 周洪琪,P. B. Johnson,1991.罗非鱼味觉敏感性.海洋与湖沼 23(2):206~210.
- [51] Adelman, W. J. Jr, 1983. Trends in neurobiology using marinemodels. *Oceanus* 26(2)47—54.