

文章编号: 1007-7847(1999)03-0239-07

# 初孵扬子鳄嗅球的超微结构研究<sup>\*</sup>

杨传秀, 陈壁辉

(安徽师范大学 生物系, 中国安徽 芜湖 241000)

**摘要:** 用电镜研究初孵扬子鳄的嗅球。嗅球的外颗粒层具有明、暗两种细胞。僧帽细胞层细胞排列紧密、规则, 细胞之间无任何连接结构。内颗粒层见有3~5个细胞聚集成群, 并有个别细胞出现胞质降解现象。除内颗粒层部分细胞外, 其他各层细胞仍处于较幼稚阶段。胶质细胞已发生, 外网状层中有薄薄的髓鞘出现。突触处于不同的发育阶段, 大多为不对称型。

**关键词:** 初孵扬子鳄; 嗅球; 超微结构

中图分类号: Q434; Q952; Q959.64 文献标识码: A

## The Ultrastructural Study of Olfactory Bulb in *Alligator sinensis*

YANG Chuan-xiu, CHEN Bi-hui

(Department of Biology, Anhui Normal University, Wuhu 241000, Anhui, China)

**Abstract:** The olfactory bulbs of the new-hatching *Alligator sinensis* were studied by electron microscope. The outer granular layer has two kinds of cells: light cells and dark cells. The mitral cells closed together tightly and have no any junctional structures between them. Within the inner granular layer, there are some cell groups which contain three to five cells and there are one or two cells' cytoplasmic begin to degenerate. Except some cells of inner granular layer, the other cells are immature. Glia cells have been developed. Some thin myelin sheaths were observed in outer plexiform layer. The synapses are in different development phases and majority synapses are asymmetrical.

**Key words:** new-hatching *Alligator sinensis*; olfactory bulb; ultrastructure

扬子鳄在系统进化上占重要地位, 研究其组织结构可为比较组织学提供重要参考资料。嗅球是低等动物感知外界环境的重要器官之一, 初孵鳄的嗅球既具有胚胎期的某些特征, 也具备了成体的大致结构, 其超微结构目前国内外尚未见报道。

光镜下, 除室管膜外, 嗅球从外到内可明显分为7层: 神经纤维层、小球层、外颗粒层、外

\* 收稿日期: 1999-05-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39470092)

作者简介: 杨传秀(1975-), 女, 硕士研究生, 从事两栖爬行动物学研究; 陈壁辉(1931-), 男, 安徽人, 安徽师范大学教授, 硕士生导师, 从事动物学研究, 出版著作4本, 发表论文60余篇, 从事两栖爬行动物学研究。

网状层、僧帽细胞层、内网状层和内颗粒层。本文主要研究除神经纤维层和小球层以外,具神经细胞的其他各层结构。

## 1 材料和方法

初孵扬子鳄 3 条,采自安徽省扬子鳄繁殖研究中心。戊巴比妥钠麻醉,打开颅腔取出嗅球,立即置 2.5% 戊二醛磷酸缓冲液(pH 7.2),于冰箱内固定。2% 四氧化锇后固定, Epon812 环氧树脂包埋。半薄切片用甲苯胺兰、焦油紫、硫堇、次甲基兰混合染液染色;超薄切片用醋酸双氧铀和柠檬酸铅双重染色。日立 H-600 型电子显微镜观察拍照。

## 2 结 果

### 2.1 外网状层及外颗粒细胞层

外网状层主要由外颗粒层细胞的突起及僧帽细胞的树突交织而成。外颗粒层细胞分布于外网状层内及小球层的小球之间,数量少,胞体小,形态多变。细胞核多为圆形或椭圆形,少数细胞核缘波状,核内异染色质聚集成致密的团块,在核内随机分布,与核仁不易区分。常染色质的电子密度较低,核仁区颗粒组分明显。核膜双层,内膜间断性地被异染色质附着,核间隙较大。核孔数量少,每断面 2~3 个。细胞器含量较少,主要是线粒体和内质网,核糖体密度较高,偶尔有板层小体出现。线粒体数量不多,圆形、椭圆形,较大的线粒体稍膨胀,内部嵴较少。内质网较多,大多为圆形空泡状小池,粗面内质网上所附着的核糖体颗粒较少。少数细胞内有高尔基体出现,由 3~4 层扁平囊组成,位置不定。根据细胞的电子致密度及突起数量,可将外颗粒层细胞大致分为两类:一类细胞胞质清亮,另一类胞质较暗,但比胶质细胞稍亮。两者大小相似,所含细胞器的形态和数量也相仿,但后者的细小突起较多(图 1)。

### 2.2 僧帽细胞层

僧帽细胞 2~3 层,细胞相互穿插在一起,紧密排列,无胞间隙,细胞间缺特殊的连接方式(图 2)。僧帽细胞层中无胞突插入,极个别胶质细胞分布于其中。细胞大多为纺锤形,胞核

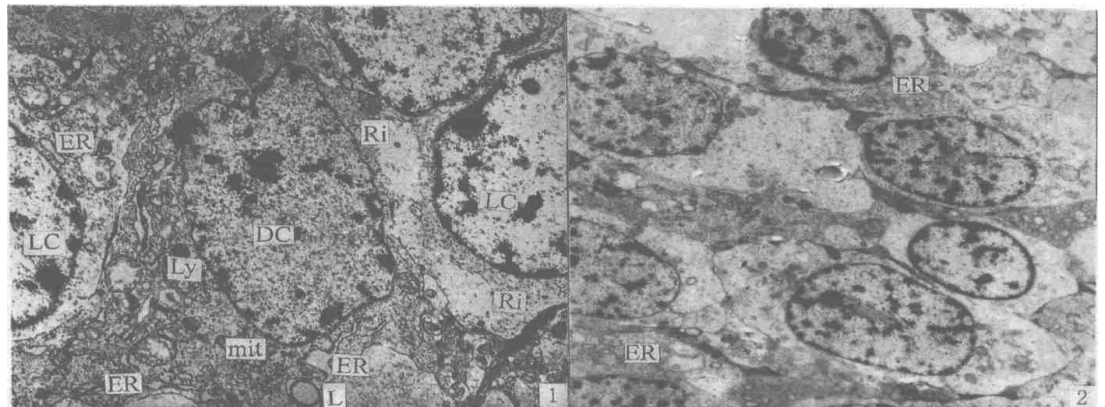


图 1 外颗粒层细胞 LC. 明细胞, DC. 暗细胞, ER. 内质网, L. 板层小体, Ly. 溶酶体, mit. 线粒体, Ri. 核糖体 5 000×

Fig. 1 The cells of outer granular layer. LC. light cell, DC. dark cell, ER. endoplasmic reticulum, L. layer body, mit. mitochondrion, Ly. Lysosome, Ri. ribosome. 5 000 ×

图 2 僧帽细胞层细胞 ER. 内质网 2 000×

Fig. 2 The cells of mitral cell layer, ER. endoplasmic reticulum, 2 000 ×

圆形、椭圆形或锥形, 细胞都处于比较幼嫩阶段。胞质清亮, 有的稍暗, 胞器也少, 主要为线粒体和内质网小泡, 这与外颗粒层细胞较相似, 但僧帽细胞层的细胞要大得多。细胞核内异染色质丰富, 凝聚成团块状, 遍布胞核, 部分附着在核内膜上, 核仁颗粒区明显。少数区域核周隙膨胀, 核孔也较少, 每断面大约 2~3 个。

### 2.3 内颗粒细胞层

此层细胞数量较多, 一部分细胞 3~5 个聚集在一起, 另一部分细胞单个游离分布。绝大多数内颗粒层细胞的核缘呈波状。细胞的发育阶段明显不同, 按照发育程度可把内颗粒层细胞分为以下几种:

1) 幼嫩细胞: 这种细胞数量最多, 所占比例最大, 常 3~5 个成群聚集在一起, 成群细胞之间没有间隙, 也缺特殊的连接结构(图 3), 这一点类似于僧帽细胞的排列。胞质清亮, 胞器稀少, 异染色质凝聚成团, 部分分布在核质内, 部分贴于内核膜, 形成一薄圈, 这与僧帽细胞和外颗粒层细胞也相似。

2) 较幼嫩细胞: 这种细胞游离或 2 个集在一起, 胞质仍很清亮, 胞器比幼嫩细胞稍多, 线粒体数量大增, 多聚核糖体数目也增加, 但内质网仍是膨胀的小泡状, 线粒体嵴较少, 高尔基体很少见(图 4)

3) 较成熟神经细胞: 游离分布, 游离核糖体的密度大增, 胞质的电子致密度比上面两种细胞高得多。内质网丰富, 条状排列规则, 其上附着大量的核糖体颗粒(图 5)

4) 成熟神经细胞: 单个游离分布, 胞质比较成熟神经细胞的胞质稍暗, 线粒体和内质网特征也与较成熟神经细胞相似, 但高尔基体数量较多, 每胞内出现 2~3 个, 并出现了初级溶酶体(图 6)。细胞内还出现了各种类型的板层小体, 有的环绕成绒线团状, 有的呈髓鞘状, 有的板层小体内部还包有线粒体, 溶酶体, 内质网, 核糖体等胞器。这种细胞的突起也较多。

5) 胞质降解型细胞: 内颗粒层细胞中还发现个别胞质具降解特征的细胞, 其内质网丰富, 内质网腔特别膨胀, 看起来好象其胞质聚集成条交错排列在一起, 线粒体也肿胀, 内部嵴较少。细胞内的其他胞器同成熟神经细胞相似(图 7)。

### 2.4 突起

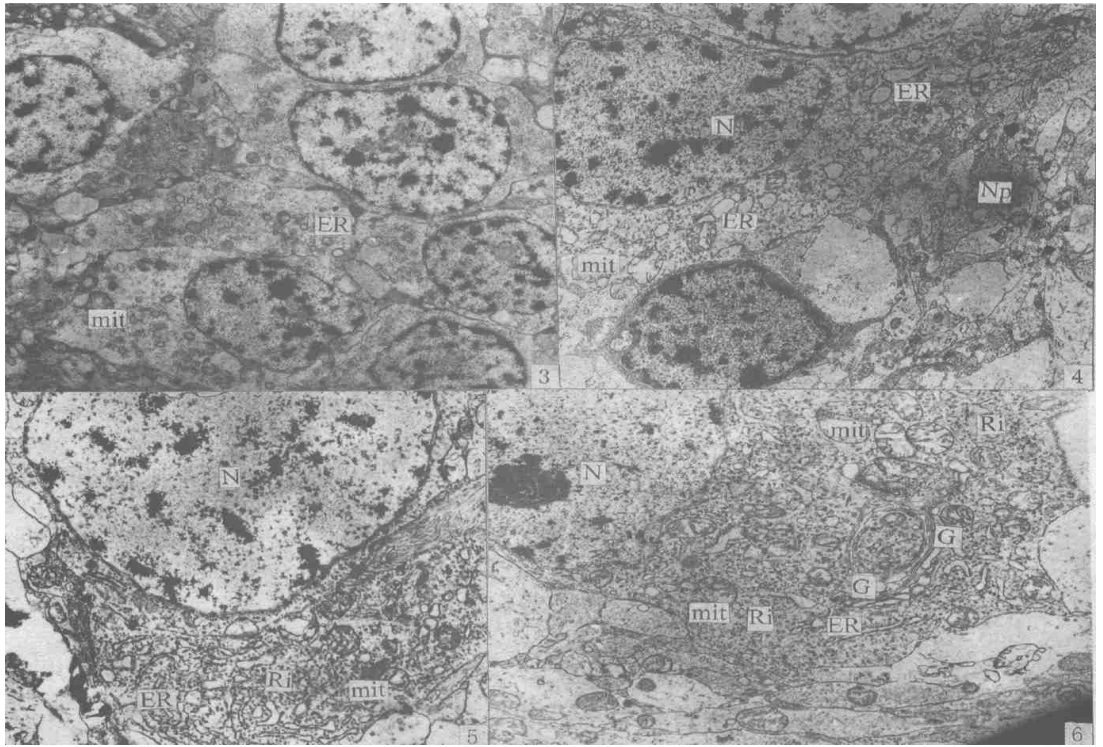
嗅球内各层细胞的突起均较少, 这可能是由于发育尚不完善的缘故。轴突内含有大量的微丝、微管, 并含少量线粒体, 轴浆清亮。树突近端可见到胞质中分布的大部分胞器, 远端, 大量微管与其长轴平行排列。在个别树突内能见到与髓鞘极为相似的板层结构(图 8), 其大小似线粒体, 功能尚不清楚。

### 2.5 髓鞘

嗅球的外网状层中, 髓鞘已开始发生, 甚为幼嫩, 仅由 3~5 层鞘膜围成(图 9)

### 2.6 突触结构

在外网状层和内网状层中, 已见有大量的突触存在, 突触结构也处于不同的发育阶段, 大多为不对称型。外网状层有少量交互型突触存在(图 10)。有些突触前部含有少量较大的、稀疏的、圆形小泡, 并有些小泡内有致密的核心(图 11), 这种突触可能是较幼嫩的。发育较好的突触占大部分, 其突触前部含有大量的、紧密堆积在一起的、较小的圆形突触小泡, 这与其他脊椎动物的突触小泡排列方式不同(图 12)。



**图 3** 内颗粒细胞层中成团分布的幼嫩细胞 ER. 内质网, mit. 线粒体. 3 000×

**Fig. 3** The cell group of immature cells in inner granular layer  
ER. endoplasmic reticulum, mit. mitochondrion. 3 000×

**图 4** 内颗粒细胞层中较幼嫩神经细胞 N. 细胞核, ER. 内质网, mit. 线粒体, NP. 神经毡 5 000×

**Fig. 4** The younger cells of inner granular layer  
N. nuclear, ER. endoplasmic reticulum, mit. mitochondrion, NP. neuropile. 5 000×

**图 5** 内颗粒细胞层中较成熟神经细胞 N. 细胞核, ER. 内质网, mit. 线粒体, Ri. 核糖体. 6 000×

**Fig. 5** The mature neural cells of inner granular layer  
N. nuclear, ER. endoplasmic reticulum, mit. mitochondrion, Ri. ribosome. 6 000×

**图 6** 内颗粒细胞层中成熟神经细胞 N. 细胞核, ER. 内质网, mit. 线粒体, Ri. 核糖体, G. 高尔基体. 8 000×

**Fig. 6** The mature neural cell of inner granular layer. N. nuclear, ER. endoplasmic reticulum, mit. mitochondrion, Ri. ribosome, G. golgiosome. 8 000×

### 3 讨 论

1) 综观初孵扬子鳄嗅球的各层次, 绝大多数的神经细胞仍处于发育早期阶段, 尤其是外颗粒层和僧帽细胞层。内颗粒层虽然有部分细胞发育较好, 但也不是完全成熟, 主要表现在: 细胞核常染色质清亮, 异染色质凝聚成团块状, 大小不一, 分不出明显的核仁, 但核仁区颗粒组分明, 有部分异染色质团块同核内膜相贴, 形成一薄圈。胞质比较清亮, 细胞器较少, 内质网为一些圆泡状或长棒状的小池, 高尔基体少见。这与唐一鹏和王怀星等人所描述的大鼠大脑胚胎期细胞是相似的<sup>[1,2]</sup>, 均属幼年期细胞特征, 表明初孵扬子鳄嗅球的发育很不完善, 还需要胚后的进一步发育, 并说明初孵鳄嗅觉是较迟钝的。

2) 根据神经响动(neur albiotaxic)学说, 嗅球各层次的细胞均由室管膜下层细胞向外迁移、分化、发育而来, 据此外颗粒层和僧帽细胞层细胞理应比内颗粒层细胞成熟, 但我们观察结果与

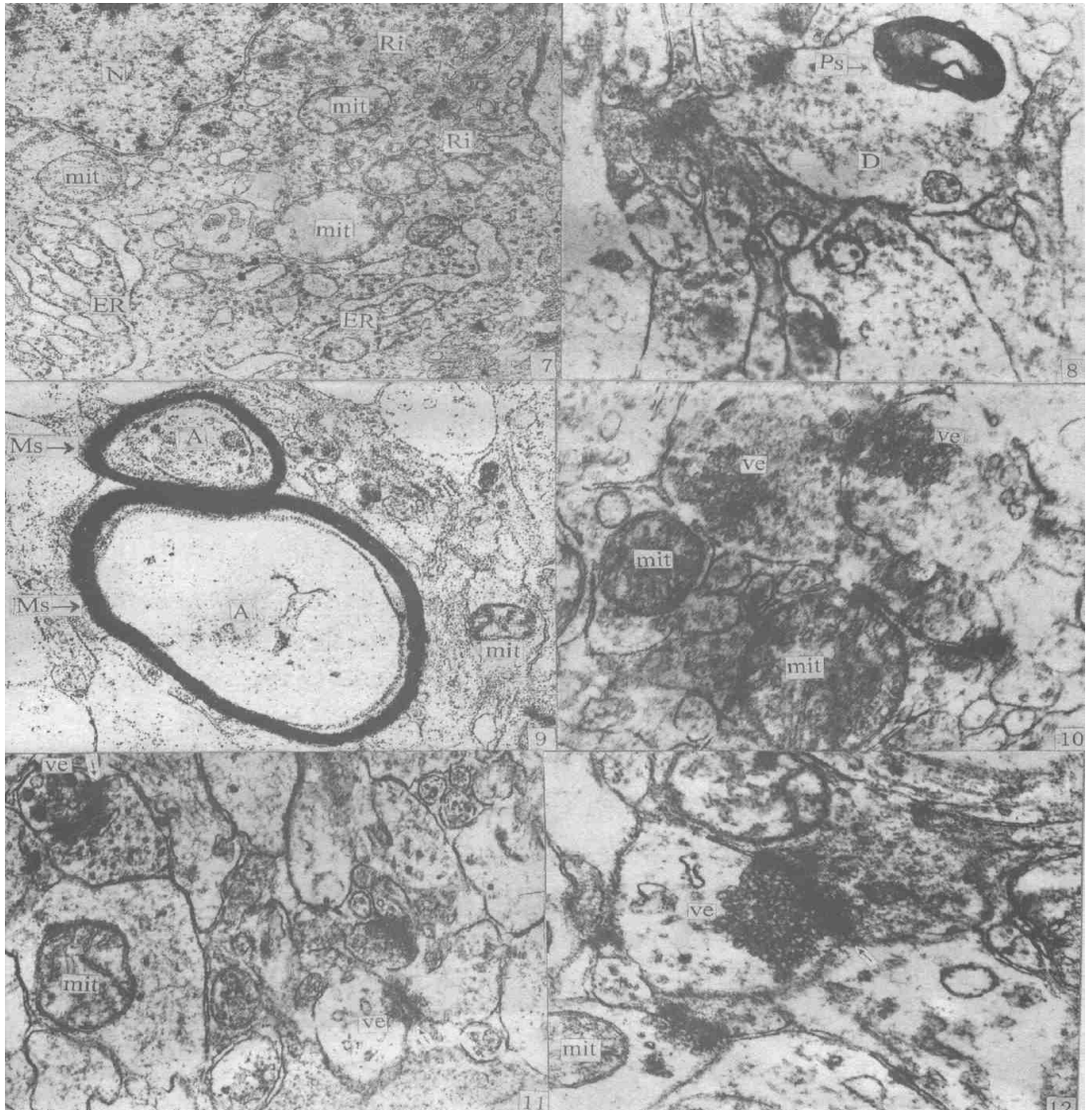


图 7 内颗粒细胞层中胞质降解细胞 N. 细胞核 ER. 内质网 mit. 线粒体 Ri. 核糖体 10 000×

Fig. 7 The degeneration neural cell of inner granular layer N·nuclear, ER·endoplasmic reticulum, mit. mitochondrion, Ri·ribosome. 10 000×

图 8 树突内类似髓鞘的板层结构(PS ) D. 树突. 25 000×

Fig. 8 The plate stucture that was similar myelin sheath within dendrite. (Ps→) D. dendrite 25 000×

图 9 刚发生的髓鞘( MS ) A. 轴突, mit. 线粒体. 20 000×

Fig. 9 The developing myelin sheath(MS→) A. axon, mit. mitochondrion. 20 000×

图 10 外网状层内的交互型突触 Ve. 突触小泡, mit. 线粒体. 30 000×

Fig. 10 The reciprocal synapse in outer plexiform layer Ve. synaptic vesicles, mit. mitochondrion. 30 000×

图 11 不成熟的突触结构 Ve. 突触小泡, ↑. 突触间隙, mit. 线粒体. 30 000×

Fig. 11 The immature synapse Ve. synaptic vesicles, ↑. synaptic cleft, mit. mitochondrion. 30 000×

图 12 发育较好的突触结构 Ve. 突触小泡, ↑. 突触间隙, mit 线粒体. 30 000×

Fig. 12 The mature synapse Ve. synaptic vesicles, mit. mitochondrion, ↑. synaptic cleft. 30 000×

此推论截然相反. 这说明神经细胞迁移到位发生在胚胎发育较早期, 之后各层细胞逐渐发育成熟. Brand 和 Rakic<sup>[3]</sup> 及 Marin-Padilla<sup>[4]</sup> 报道过: 在哺乳动物中, 传入信息将影响着神经核或某一区域的神经组织的发育. 僧帽细胞和外颗粒层细胞主要接受来自嗅神经的神经冲动, 胚胎期, 小鳄尚未接触外界环境, 由嗅神经传入的外界刺激信号较少, 由于接受的信息冲动影响着神经元的发育, 所以僧帽细胞和外颗粒层细胞处于较迟缓的发育状态. 内颗粒细胞层除接受僧帽细胞的神经冲动外, 还向大脑皮层传递信息, 同时也受到大脑的调控, 大脑皮层的发育比嗅球稍完善(另文发表), 可能受这些因素的影响, 内颗粒层部分细胞发育较好.

3) 内颗粒层中的胞质降解细胞, C. M. Trujillo<sup>[5]</sup> 和 C. Yanes<sup>[6]</sup>, 在蜥蜴(*G. galloti*) 的腹侧纹状体及大脑的其他部位均发现过类似现象, C. M. Trujillo 将其归为细胞死亡类型的一种, 并将其作为孵出期的特征之一. Giordano<sup>[7]</sup> 和 Cunningham<sup>[8]</sup> 在哺乳动物中也发现过类似现象, 并且也发生在出生时期. 我们在扬子鳄中观察到此现象, 说明该现象在脊椎动物中普遍存在.

4) 扬子鳄嗅球的外颗粒层中存在着明、暗两种神经细胞. Garcia 和 S. Llahi 等报道, 蜥蜴(*Podarcis hispanica*) 嗅球<sup>[9]</sup> 的外颗粒层细胞只有一种暗细胞存在, 但其副嗅球的外颗粒层(球周细胞)中, 有明、暗两种细胞存在<sup>[10]</sup>. 蛇类的副嗅球依据外颗粒层细胞球周细胞的大小、形状和尼氏染色结果也可将其分为明、暗两种类型<sup>[11]</sup>. 但大鼠嗅球的外颗粒层细胞可分明、暗两种类型<sup>[10]</sup>. 以上说明爬行动物嗅球外颗粒层细胞结构存在着类群间的差异, 鳄的嗅球与哺乳类鼠较相似, 比有鳞类复杂, 而且可能兼具副嗅球的某些功能.

5) 扬子鳄的突触小泡较小, 圆形, 发育较好的突触, 其小泡紧密堆积在一起, 这一特征在其他脊椎动物中未见. 初孵扬子鳄嗅球的突触绝大部分为不对称型, 少数对称型, 外网状层中含有少量交互型突触. 蜥蜴以及其他绝大多数的脊椎动物, 外网状层的突触结构大多为交互型<sup>[12]</sup>. 这一差别可能是由于扬子鳄嗅球发育不完善所致, 僧帽细胞同外颗粒层细胞的突触结构已形成, 但反方向的突触尚未全部形成. 1981年, Rogowski 和 Feng<sup>[13]</sup> 提出: 出生后, 动物所接受的嗅觉信息对于突触的发育将起着决定性的作用. 本文的观察结果同意这一观点.

#### 参考文献:

- [1] 唐一鹏. 大鼠大脑皮质神经元的发育——超微结构研究[J]. 神经解剖学杂志, 1987, 3(1): 79-84.
- [2] 王怀星, 王衡, 克力. E18 胎鼠大脑皮质超微结构的观察[J]. 新疆医学院学报, 1989, 12(4): 213-215.
- [3] BRAND A M, RAKIC P. Cytodifferentiation and Synaptogenesis in the neostriatum of fetal and neonatal Rhesus monkeys [J]. *Anatomy and Embryology*, 1984, 169: 21-34.
- [4] MARIN -PADILLA M. Neurogenesis of climbing fibers in the human cerebellum: a Golgi study [J]. *Journal of Comparative Neurology*, 1986, 235: 82-96.
- [5] TRUJILLO C MA, YANES C M. Cell death in the embryonic brain of *Gallotia galloti* (Reptilia: Lacertidae): a structural and ultrastructural study [J]. *J Anat*, 1987, 150: 11-21.
- [6] YANES C, PEREZ-BATISTA M A. Development of the ventral striatum in the lizard *Gallotia galloti* [J]. *J Anat*, 1989, 164: 93-100.
- [7] GIORDANO D L, MARRAY M, CUNNINGHAM I J. Naturally occurring neuron death in the optic layers of superior colliculus of the postnatal rat [J]. *Journal of Neurocytology*, 1980, 9: 603-614.
- [8] CUNNINGHAM T J. Naturally occurring neuron death and its regulation by developing neural pathways [J]. *International Review of Cytology*, 1982, 74: 163-187.

- [ 9] GARCIA-VERDUGO, LIAHI J M S, FARINAS I , *et al.* Laminar organization of the main olfactory bulb of *Podarcis hispanica*: An electron microscopic and Golgi study[J] . J Hirnforch, 1986, 27: 87-100.
- [ 10] LLAHI S, GARCIA-VERDUGO J M . Ultrastructural Organization of the Accessory Olfactory Bulb of the Lizard *Podarcis hispanica*[J] . J Morphol, 1989, 202: 1-11.
- [ 11] HALPERN M . The efferent connections of the olfactory bulb and accessory olfactory bulb in the snakes. *Thamnophis sirtalis* and *Thamnophis radix*[ J] . J Morphol, 1976, 150: 553-578.
- [ 12] PRICE J L, POWELL T P S . The Synaptology of the granule cells of the olfactory bulb[J] . J Cell Sci, 1970, 7: 125-155.
- [ 13] ROGOWSKI B A, FENG A S . Normal postnatal development of medial superior olivary neurons in the albino rat: A golgi and nissl study[J] . Journal of Comparative Neurology , 1981, 196: 85-98.

## 本刊参考文献编排格式及示例

本刊参考文献编排格式,按照 GB7714- 87 《文后参考文献著录规则》及国家新闻出版署颁发的《中国学术期刊(光盘版)检索与评价数据规范》的规定,采用顺序编码制.参考文献按在正文中出现的先后次序列表于文后;其序号左顶格,并用方格号加数字表示.各类参考文献条目的编排格式及部分示例如下:

### 1 专著(M)、论文集(C)、学位论文(D)、报告(R)

[序号]主要责任者.文献题名[文献类型标识].出版地:出版者,出版年.起止页码(任选).

[1]姚守拙.压电化学与生物传感[M].长沙:湖南师范大学出版社,1997.20-30.

[2]辛希孟.信息技术与信息服务国际研讨会论文集:A集[C].北京:中国社会科学出版社,1994.

[3]张筑生.微分半动力系统的不变集[D].北京:北京大学数学系数学研究所,1983.

### 2 期刊文章(J)

[序号]主要责任者.文献题名[J].刊名,年,卷(期):起止页码.

[4]施时迪,姜仕仁, 尹,等.黑线姬鼠相对水与脂肪含量的研究[J].生命科学研究,1998,2(1):28-33.

### 3 论文集集中的析出文献(A)

[序号]析出文献主要责任者.析出文献题名[A].原文献主要责任者(任选).原文献题名[C].出版地:出版者,出版年.析出文献起止页码.

### 4 报纸文章(N)

[序号]主要责任者.文献题名[N].报纸名,出版日期(版次).

### 5 国际、国家标准(S)

[序号]标准编号,标准名称[S].

[5]GB 9999-88,中国标准刊号[S].

### 6 专利(P)

[序号]专利所有者.专利题名[P].专利国别:专利号,出版日期.

### 7 电子文献(数据库-DB/ CD,电子公告版-EB/ OL)

[序号]主要责任者.电子文献题名[电子文献及载体类型标识].电子文献的出处或可获得地址,发表或更新日期/引用日期(任选).

### 8 各种未定义类型的文献(Z)

[序号]主要责任者,文献题名[Z].出版地:出版者,出版年.