

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НЕЙРОНОВ, СОДЕРЖАЩИХ КАТЕХОЛАМИНЫ, В МОЗГЕ *PAGURUS MIDDENDORFFII* И *PARALITHODES CAMTSCHATICUS* (ANOMURA, DECAPODA)

© Е. П. Коцюба

Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток;
электронный адрес: epkotsuba@mail.ru

Иммуноцитохимическим методом на тирозингидроксилазу (ТГ) изучено распределение нейронов, содержащих катехоламины, в мозге у двух видов ракообразных — рака-отшельника *Pagurus middendorffii* и камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*. ТГ-иммунореактивные нейроны выявлены в клеточных группах протоцеребрального, дейтоцеребрального и тритоцеребрального отделов мозга у обоих видов изученных ракообразных. Обсуждаются сходство и различия в топографии и количественном распределении ТГ-позитивных нейронов в различных структурах мозга у рака-отшельника и камчатского краба.

Ключевые слова: катехоламины, тирозингидроксилаза, ракообразные, мозг.

Принятые сокращения: ДА — дофамин, КА — катехоламины, НА — норадреналин, ОП — оптическая плотность, ТГ — тирозингидроксилаза, АсN — нейропилль аксессуарной доли, АМРН — передний протоцеребральный нейропилль, АпN — нейропилль антенн II, СВ — центральное тело, Е — эпинефрин, LAN — латеральный антеннулярный нейропилль, MAN — медиальный антеннулярный нейропилль, МРН — медиальный протоцеребральный нейропилль, ОГТ — ольфакторно-глобулярный тракт, ОН — нейропилль ольфакторной доли, РМРН — задний протоцеребральный нейропилль.

Катехоламины (КА) играют важную роль в интегративных процессах центральной нервной системы (ЦНС) и нервной регуляции важнейших функций у животных разного уровня организации от беспозвоночных до млекопитающих. У беспозвоночных, в том числе и ракообразных, ряд физиологических функций и поведенческих реакций двигательного характера обеспечивается при участии катехоламинергических механизмов ЦНС (Beltz, 1999; Sneddon et al., 2000). КА идентифицированы у представителей разных таксонов ракообразных, причем доминантным катехоламином в их ЦНС является дофамин (ДА), а норадреналин (НА) и эпинефрин (Е) выявлены только у некоторых видов (Fingerman, Kulkarni, 1993; Fingerman et al., 1994). Наличие КА-содержащих клеток в различных отделах центральной и периферической нервной системы ракообразных показано с помощью различных методов в ряде исследований (Kushner, Maynard, 1977; Elofsson et al., 1982; Laxmyr, 1984; Wood, Derby, 1996; Álvarez et al., 2005; Clark et al., 2008; Tinuki et al., 2009; Hartline, Christie, 2010). Тем не менее имеющиеся данные о распределении КА-синтезирующих нейронов в мозге десятиногих ракообразных *Homarus gammarus* (Cournil et al., 1994, 1995; Beltz, 1999), *Procambarus clarkii* (Mercier et al., 1991), *Panulirus argus* (Schmidt, Ache, 1994, 1997), *Orconectes rusticus* (Tierney et al., 2003) и *Callinectes sapidus* (Wood, Derby, 1996) фрагментарны и противоречивы. Противоречия касаются локализации, количества и морфометрических характеристик КА-содержащих нейронов в мозге исследованных видов, а организация КА-системы мозга у представителей семейства Paguridae изучена только в общих чертах (Briffa, Elwood, 2007).

В связи с этим представляет интерес сравнительное исследование распределения КА-синтезирующих нейронов в мозге у ранее не изучавшихся ракообразных — рака-отшельника *Pagurus middendorffii* и камчатского краба *Paralithodes camtschaticus*, при одних и тех же физиологических условиях. В качестве маркера КА-синтезирующих нейронов использовали антисыворотку к тирозингидроксилазе (ТГ) — первому ферменту синтеза катехоламинов.

Материал и методика

Работа выполнена на половозрелых самцах рака-отшельника *P. middendorffii* (Paguridae) и камчатского краба *P. camtschaticus* (семейство Lithodidae, Decapoda), отловленных в заливе Петра Великого Японского моря в марте—апреле 2009 г. Предварительно животных выдерживали в аквариуме с аэрируемой морской водой при 18 °С в течение нескольких дней для адаптации. Отпрепарированные надглоточные ганглии фиксировали в течение 4 ч в 4%-ном растворе параформальдегида, приготовленном на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.2), при 4 °С. Затем ганглии промывали в течение 24 ч в 0.1 М фосфатно-солевом буфере (рН 7.2), пропитывали в холодном 30%-ном растворе сахарозы на 0.1 М фосфатном буфере и готовили на криостате серийные срезы толщиной 25—30 мкм в трех плоскостях — горизонтальной, фронтальной и сагитальной.

Для иммуногистохимического выявления ТГ-иммунореактивных структур срезы, монтированные на пред-

метных стеклах, последовательно инкубировали с 1%-ной нормальной сывороткой лошади в течение 1 ч при комнатной температуре, кроличьими поликлональными антителами против ТГ (Immunotech, Франция) в разведении 1 : 500 при 4 °С в течение 18 ч, биотинилированными вторыми антителами (Vector Labs, США) в течение 2 ч при комнатной температуре и с авидин-пероксидазным комплексом (Vectastain Elite ABC Kit, Vector Labs, США) в течение 1 ч при комнатной температуре в темноте. Продукты реакции визуализировали при помощи субстрата (VIP Substrate Kit, Vector Labs, США), контролируя процесс развития окраски под микроскопом. Затем срезы промывали, обезживали по стандартной методике и заключали в бальзам. Для контроля за специфичностью реакций исключали стадию инкубирования в специфической антисыворотке, а также заменяли специфическую антисыворотку на нормальную кроличью. В этих случаях иммунопозитивная реакция на контрольных срезах отсутствовала.

На серийных срезах подсчитывали абсолютное число ТГ-иммунореактивных нейронов в каждой группе, определяли их размеры и среднюю оптическую плотность (ОП) продукта реакции с помощью автоматизированной системы анализа изображений Allegro-МС (Коцюба, Черток, 2010). Измерения ОП производили в белом свете. Все нейроны были разделены на 4 размерные группы: мелкие (10—20 мкм), средние (21—35 мкм), крупные (36—60 мкм) и гигантские (61 мкм и более). Среди ТГ-позитивных нейронов выделяли клетки четырех типов с характерным для каждого из них уровнем ОП (усл. ед.): низким (30—50), умеренным (51—70), высоким (71—100) и очень высоким (выше 101), который вычисляли по сумме яркости пикселей при сканировании профиля каждого нейрона. Данные количественного анализа представлены в виде среднего значения и стандартной ошибки среднего, полученных при обработке 15 срезов от каждого животного. Для оценки значимости цифровых данных использовали *t*-критерий Стьюдента. Значения считали статистически достоверными при $P \leq 0.05$.

При описании групп клеток и нейропилей в основных отделах мозга — медиальном протоцеребруме, дейтоцеребруме и тритоцеребруме — использовали наиболее распространенную номенклатуру (Sandeman et al., 1992).

Количество ТГ-позитивных нейронов в некоторых группах в мозге *Pagurus middendorffii* и *Paralithodes camtschaticus* (Anomura, Decapoda)

Отдел мозга	Группа клеток	<i>Pagurus middendorffii</i>	<i>Paralithodes camtschaticus</i>
		(<i>n</i> = 4)	(<i>n</i> = 4)
		количество ТГ-позитивных нейронов	
Медиальный протоцеребрум	6	18.0 ± 1.2	26.0 ± 2.1
	8	12.0 ± 0.9	2.0 ± 0.1
Дейтоцеребрум	9	9.0 ± 0.3	1.0 ± 0.1
	10	0	2.0 ± 0.9
	11	16.0 ± 1.1	12.0 ± 1.3
	12	0	18.0 ± 1.4
	15	4.0 ± 0.2	5.0 ± 0.9
Тритоцеребрум	16	8.0 ± 0.9	6.0 ± 0.3
	17	9.0 ± 1.3	7.0 ± 0.4

Латеральный протоцеребрум, который включает в себя оптические ганглии lamina ganglionaris, medulla externa, medulla interna и medulla terminalis, расположенные в глазных стеблях, не рассматривали.

Результаты

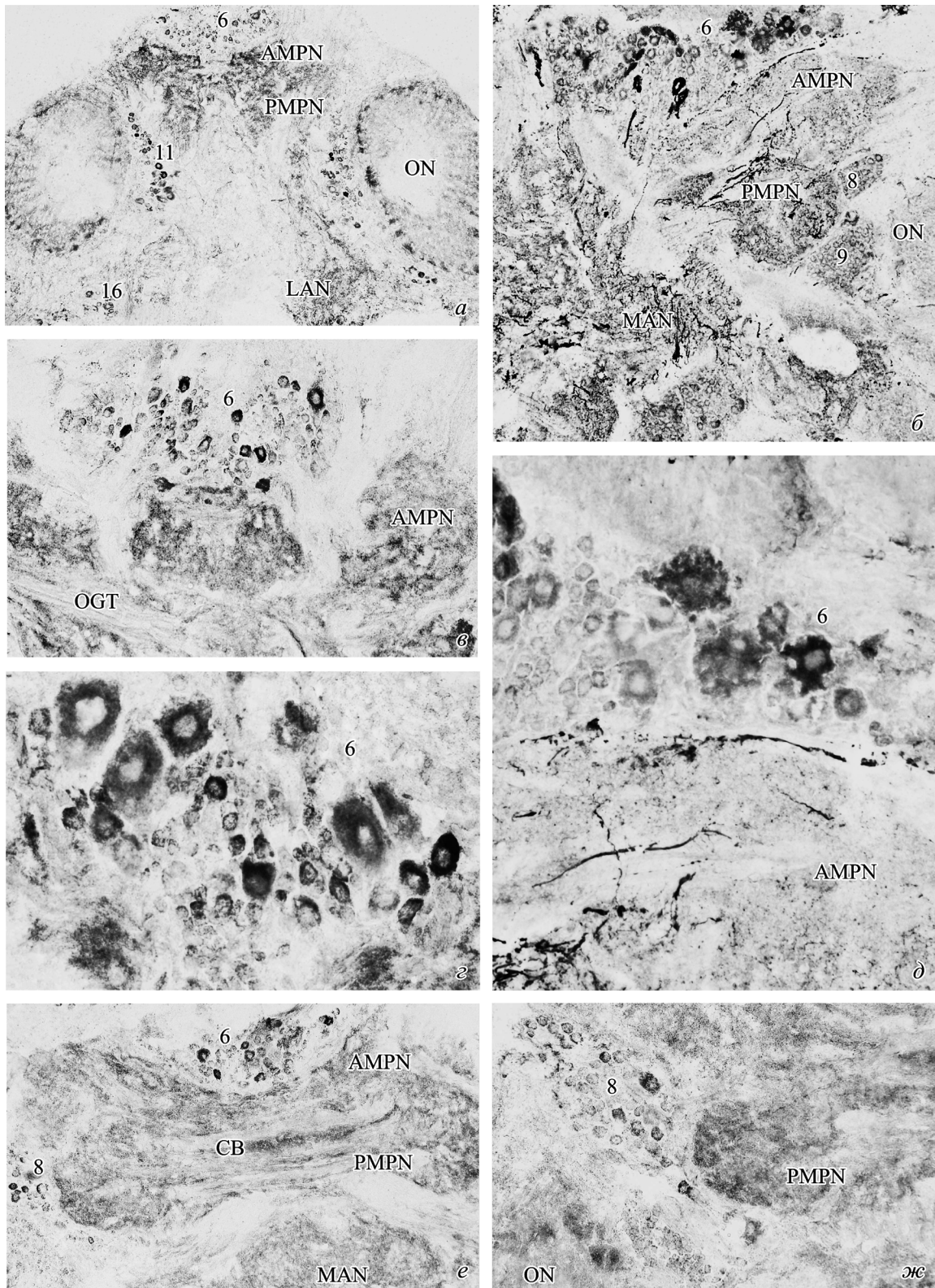
В мозге *P. middendorffii* и *P. camtschaticus* ТГ-позитивные нейроны и нервные волокна выявляются в медиальном протоцеребруме, дейтоцеребруме и тритоцеребруме. ТГ-позитивные нейроны различных форм и размеров присутствуют в составе нескольких клеточных групп, располагаясь поодиночке либо формируя группы. Число ТГ-позитивных клеток в аналогичных группах в мозге *P. middendorffii* и *P. camtschaticus* представлено в таблице.

В исследованных отделах мозга у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus* выявляются сходные закономерности в распределении ТГ-иммунореактивных элементов. В медиальном протоцеребруме у обоих видов ракообразных наиболее крупное скопление ТГ-позитивных нейронов располагается в переднедорсальной группе 6 (см. рисунок, а, б). Среди маркированных нейронов преобладают мелкие и средние нейроны с умеренной и низкой интенсивностью реакции, реже встречаются крупные клетки полигональной формы (см. рисунок, в, г). Кроме того, у *P. camtschaticus* в группе 6 выявляются гигантские мультиполярные нейроны с высоким и очень высоким уровнем ОП (см. рисунок, д). В группе 8 у *P. middendorffii* маркируются преимущественно мелкие клетки глобулярного типа с низкой ОП (см. рисунок, е, ж). Характерной их особенностью являются крупное ядро и узкий ободок цитоплазмы. У *P. camtschaticus* в аналогичной группе преобладают ТГ-позитивные нейроны среднего размера.

В нейропилях протоцеребрума у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus* ТГ-иммунореактивность определяется в волокнах МРН (см. рисунок, а, б) и в волокнах СВ (см. рисунок, в). В отличие от рака-отшельника у камчатского краба в МРН помимо тонких ТГ-позитивных волокон выявляются толстые интенсивно окрашенные волокна с небольшими варикозными утолщениями (см. рисунок, б).

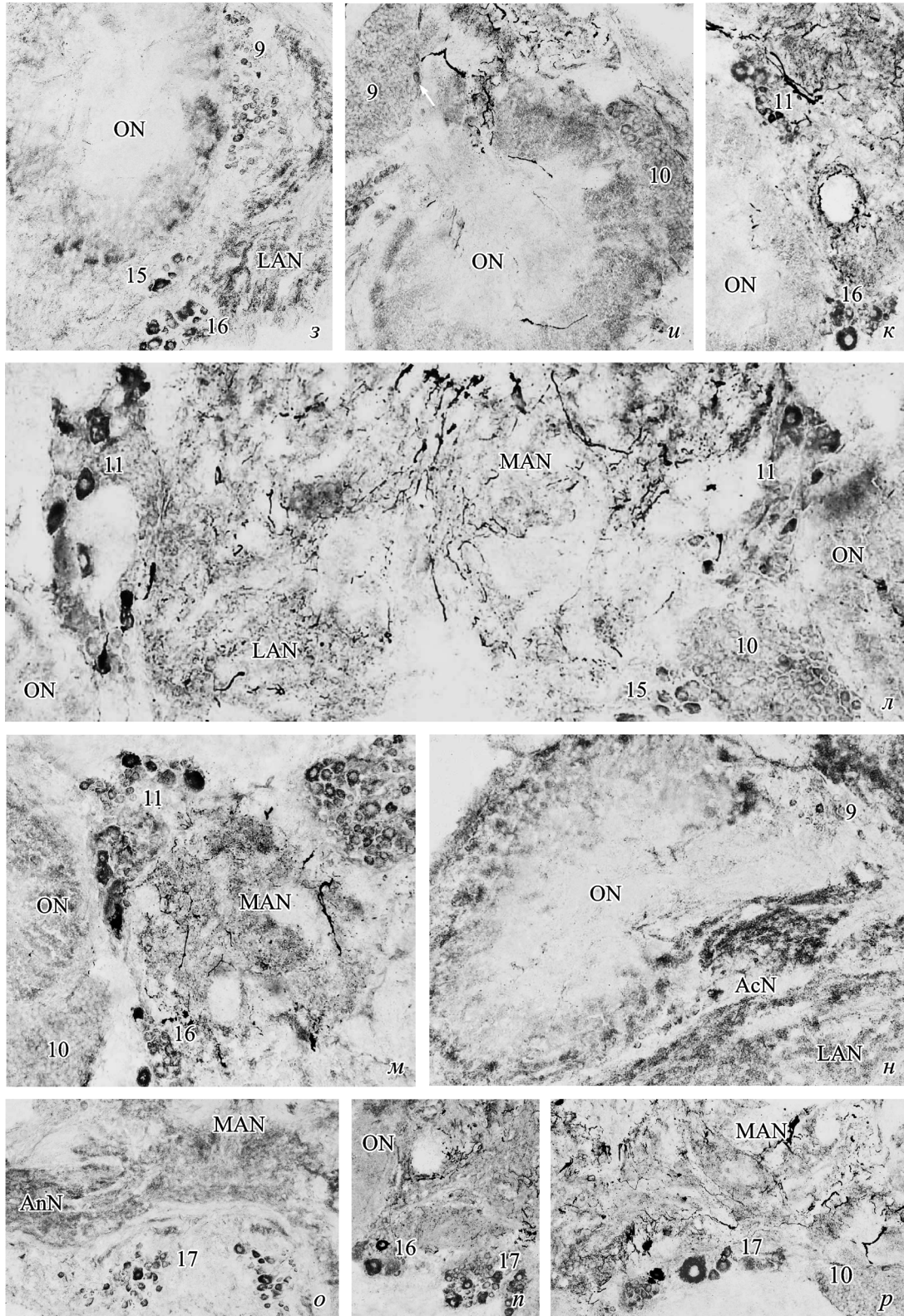
В дейтоцеребруме у обоих видов исследованных ракообразных обнаруживается несколько популяций ТГ-позитивных нейронов. В группе 9 у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus* обнаруживаются преимущественно мелкие глобулярные ТГ-позитивные нейроны с низким уровнем ОП (см. рисунок, з, и). В группе 11 у обоих видов ракообразных выявляются клетки округлой, грушевидной и полигональной форм мелкого, среднего и крупного размеров (см. рисунок, а, к—м). Среди нейронов этой группы наиболее интенсивно окрашиваются крупные клетки полигональной и грушевидной форм. В группе 10 у *P. middendorffii* ТГ-позитивные нейроны не обнаруживаются, а у *P. camtschaticus* маркируются единичные мелкие ольфакторные интернейроны глобулярного типа с низкой интенсивностью окраски (см. рисунок, л). Кроме того, у камчатского краба в группе 12 выявляются ТГ-позитивные нейроны округлой и полигональной форм мелкого и среднего размеров с различной интенсивностью окрашивания (см. рисунок, м).

В дейтоцеребруме у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus* ТГ-позитивные волокна выявляются в ольфакторных нейропилях (ОН), аксессуарных нейропилях (AcN), латеральных антеннулярных нейропилях (LAN) и медиальном антеннулярном нейропиле (MAN). У *P. middendorffii*



Распределение ТГ-иммунореактивных элементов в мозге *Pagurus middendorffii* (а, в, з, е—з, н, о) и *Paralithodes camtschaticus* (б, д, и—м, н, р).

а — общий вид мозга (горизонтальный вид), б—ж — фрагменты протоцеребрума, з—н — фрагменты дейтоцеребрума, о—р — фрагменты тритоцеребрума. AMPN — передний протоцеребральный нейропил, PMPN — задний протоцеребральный нейропил, ON — нейропил ольфакторной доли, OGT — ольфакторно-глобулярный тракт, CB — центральное тело, MAN — медиальный антеннулярный нейропил, LAN — латеральный антеннулярный нейропил, AcN — нейропил акцессорной доли, AnN — нейропил антенны II. Цифрами обозначены соответствующие группы клеток, стрелками — единичные глобулярные нейроны. Об. 5× (а), 10× (б, в, е—н), 20× (з, д, р).



Продолжение рисунка.

ON и AcN существенно различаются по распределению ТГ-позитивных волокон. В ON центральная часть лишена ТГ-иммунореактивных волокон, которые в незначительном числе выявляются по периферии (см. рисунок, 3, н). Напротив, высокая плотность ТГ-позитивных волокон наблюдается в мелких AcN (см. рисунок, н). У *P. camtsc-*

haticus AcN отсутствуют, в ON интенсивность окрашивания тонких ТГ-позитивных волокон низкая, но в некоторых их участках выявляются фрагменты толстых интенсивно окрашенных волокон (см. рисунок, u). В LAN и MAN у *P. middendorffii* тонкие ТГ-иммунореактивные волокна располагаются относительно равномерно (см.

рисунок, e, o), а у *P. camtschaticus* густые разветвления толстых варикозных ТГ-позитивных волокон локализируются преимущественно в дорсальной части MAN (см. рисунок, p).

В тритоцеребруме у обоих видов ракообразных ТГ-позитивные нейроны выявляются в группах 15—17. В группах 15 и 16 у *P. middendorffii* преимущественно маркируются крупные нейроны с высокой ОП (см. рисунок, z), а у *P. camtschaticus* помимо крупных нейронов встречаются единичные гигантские клетки с умеренной интенсивностью реакции (см. рисунок, k, n). В группе 17 у обоих видов ракообразных выявляются преимущественно средние и крупные ТГ-позитивные нейроны грушевидной, округлой или полигональной формы с различным уровнем ОП (см. рисунок, o—p). Кроме того, у *P. camtschaticus* в этой группе встречаются единичные гигантские клетки с высокой ОП см. (см. рисунок, p). ТГ-позитивные волокна у обоих видов исследованных ракообразных выявляются преимущественно в нейропилях антенн II (см. рисунок, o).

Обсуждение

Наши наблюдения показали как сходство, так и выраженные видовые различия в топографии КА-содержащих элементов между гомологичными отделами мозга *P. middendorffii* и *P. camtschaticus*.

В медиальном протоцеребруме наличие ТГ-позитивных клеток в группе 6 характерно для всех ранее исследованных видов ракообразных. У *P. middendorffii* и *P. camtschaticus*, как и у других ракообразных (Beltz, 1999; Tierney et al., 2003), количество КА-содержащих нейронов в группе 6 выше, чем в других группах. Сопоставление полученных результатов с данными литературы показало, что морфометрические параметры ТГ-позитивных нейронов этой группы значительно варьируют у разных видов ракообразных: у *Homarus gammarus* и *Oconectes rusticus* наиболее высока доля мелких клеток (Cournil et al., 1994; Wood, Derby, 1996; Beltz, 1999; Tierney et al., 2003), у *Litopenaeus vannamei* преобладают нейроны средней величины (Tinikul et al., 2011), а у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus* в этой группе выявляются мелкие, средние и крупные ТГ-позитивные нейроны. Кроме того, у *P. camtschaticus* в группе 6 встречаются гигантские мультиполярные ТГ-позитивные клетки. Подобные нейроны не описаны у других видов ракообразных.

ТГ-позитивные нейроны, обнаруженные нами в составе группы 8 у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus*, по локализации имеют сходство с клетками, которые были описаны в аналогичной группе только у *O. rusticus* (Tierney et al., 2003). Высокая ТГ-иммунореактивность нервных волокон и терминалей в медиальном протоцеребральном нейропиле (MPN) у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus* также была отмечена и у других ракообразных (Tierney et al., 2003; Tinikul et al., 2011). Полученные данные согласуются с результатами исследований (Wood, Derby 1996; Alvarez et al., 2005), в которых показано наличие ТГ- и ДА-иммунореактивных структур в протоцеребральных трактах и в нейропилях глазных ганглиев. О наличии ТГ-позитивных волокон в центральном теле (СВ) упоминается только у *L. vannamei* (Tinikul et al., 2011).

Данные о распределении ДА- и ТГ-позитивных нейронов в дейтоцеребруме ракообразных, полученные в основном на нескольких модельных видах (Schmidt,

Ache, 1994, 1997; Schmidt, 1997), фрагментарны. По данным иммуногистохимических исследований, у большинства ракообразных отсутствуют или содержится незначительное число ТГ- и ДА-иммунореактивных интернейронов в группах 9 и 11 (Schmidt, Ache, 1994, 1997; Schachtner et al., 2005). Полученные нами данные свидетельствуют о наличии в этих группах у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus* многочисленных ТГ-позитивных нейронов, что совпадает с результатами исследований, выполненных на *Homarus americanus* и *Macrobrachium rosenbergii* (Schmidt, 1997). Однако в отличие от других ракообразных, у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus*, так же как и у *L. vannamei* (Tinikul et al., 2011), в группе 11 присутствуют не только мелкие, но и крупные ТГ-позитивные нейроны.

Характерной особенностью камчатского краба является наличие ТГ-позитивных нейронов в группе 12. К настоящему времени сходные по топографии нейроны, но в меньшем количестве были описаны только у *C. sapidus* (Wood, Derby, 1996). Среди нейропилей дейтоцеребрума у ракообразных наиболее изучены ON и AcN. Известно, что при общем сходстве строения мозга у всех десятиногих ракообразных представители семейства Paguridae, в том числе и *P. middendorffii*, имеют ряд морфологических особенностей в структуре ON и AcN, которые связаны с особенностями их образа жизни и условиями обитания (Harzsch, Hansson, 2008). Для представителей этого семейства характерны увеличение относительного размера ON, числа обонятельных гломерул (Beltz et al., 2003) и наличие мелких AcN, которые хорошо развиты у омаров и лангустов, но отсутствуют у крабов (Sandeman et al., 1992, 1993).

Наши данные о наличии ТГ-позитивных волокон в ON и AcN согласуются с результатами исследований других авторов (Schmidt, Ache, 1994, 1997; Schmidt, 1997; Tierney et al., 2003). Известно, что у некоторых видов ракообразных ольфакторные структуры мозга могут получать ДА-ергическую центрифугальную иннервацию. Так, у *Panulirus argus* в нейропилях ольфакторных и аксессуарных долей идентифицированы центрифугальные дофамин-иммунореактивные волокна, источником которых являются парные крупные нейроны, локализованные в оптических ганглиях (Schmidt, Ache, 1997). Подобные результаты были получены на лангустах *Astacus leptodactylus*, *Orconectes limosus*, *Procambarus clarkii* и *Cherax destructor* (Schmidt, 1997). Известно, что у *P. argus* ДА-иммунореактивные нейроны иннервируют клеточную группу 10 и дополнительно группы 9 и 11 (Schmidt, Ache, 1994), у *C. destructor* только внутреннюю часть группы 10, а у *A. leptodactylus*, *O. limosus* и *P. clarkii* эти волокна иннервируют всю группу 10. Кроме того, имеются данные, подтвержденные электронно-микроскопическими наблюдениями, что у *P. argus* терминали центрифугальных ДА-содержащих аксонов образуют связи с нейронами группы 10 через химические синапсы и щелевые контакты (Schmidt, Ache, 1994; Wachowiak, Ache, 1994). Наличие ДА-иммунореактивных волокон в ON позволяет предполагать их участие в обработке обонятельной информации (Schmidt, 1997). Мы не нашли в литературе данных по распределению ТГ-позитивных волокон в других нейропилях дейтоцеребрума. Наличие ТГ-позитивных волокон в MAN у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus*, по-видимому, отражает структурные и функциональные особенности этого нейропиля. Согласно имеющимся морфологическим данным (Титова, 1985), в образовании

MAN у десятиногих ракообразных принимают участие отростки нейронов 15—17-й и 6-й групп, часть которых, как показали наши исследования, содержит ТГ.

В тритоцеребруме у *P. middendorffii* и *P. camtschaticus* ТГ-позитивные клетки определяются в составе 15—17-й групп, в то время как у *Callinectes sapidus* ТГ- и ДА-позитивные нейроны присутствуют в 15-й и 16-й группах (Wood, Derby, 1996), у *Macrobrachium rosenbergii* — в 16-й и 17-й (Tinikul et al., 2009), а у *Litopenaeus vannamei* — только в 17-й (Tinikul et al., 2011).

Таким образом, результаты настоящего исследования показали, что, несмотря на значительные различия в топографии, количестве и морфологии ТГ-позитивных нейронов у большинства видов ракообразных наблюдаются сходные закономерности в распределении КА-содержащих нейронов в группах 6, 11 и 17, что свидетельствует о сходстве выполняемых ими функций. Сопоставление полученных результатов с данными литературы показало, что общее число КА-содержащих нейронов в мозге *P. middendorffii* и *P. camtschaticus*, так же как и у других ракообразных, невелико, однако они локализируются в основных клеточных группах протоцеребрального, дейтоцеребрального и тритоцеребрального отделов (Beltz, 1999; Tierney et al., 2003). Наибольшее количество ТГ-позитивных нейронов содержится в протоцеребральном и дейтоцеребральном отделах мозга (Sandeman et al., 1992; Sullivan, Beltz, 2001). Известно, что эти нейроны осуществляют взаимодействия с нервными структурами (латеральным протоцеребрумом, ольфакторными долями, LAN, MAN и брюшным ганглием). Наличие КА в этих областях мозга позволяет предполагать их участие в регуляции сенсорных процессов и в контроле за различными формами поведения (Tierney et al., 2003).

Список литературы

- Коцюба А. Е., Черток В. М. 2010. Пространственная организация серотонинергических и нитроксидагических нейронов в некоторых ядрах бульбарного отдела сердечно-сосудистого центра человека. Тихоокеан. мед. журн. 4 (137): 43—46.
- Тумова В. А. 1985. Топография нейропиля надглоточного ганглия речного рака *Astacus leptodactylus*. Журн. эволюц. биохим. физиол. 21 (4): 390—397.
- Alvarez R. A., Villalobos M. G. P., Rosete G. C., Sosa L. R., Arechiga H. 2005. Dopaminergic modulation of neurosecretory cells in the crayfish. Cell. Mol. Neurobiol. 25: 345—370.
- Beltz B. S. 1999. Distribution and functional anatomy of amine-containing neurons in decapod crustaceans. Microsc. Res. Tech. 44: 105—120.
- Beltz B. S., Kordas K., Lee M. M., Long J. B., Benton J. L., Sandeman D. C. 2003. Ecological, evolutionary, and functional correlates of sensilla number and glomerular density in the olfactory system of decapod crustaceans. J. Comp. Neurol. 455: 260—269.
- Briffa M., Elwood R. W. 2007. Monoamines and decision making during contests in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. Animal Behav. 73: 605—612.
- Clark M. C., Khan R., Barj D. J. 2008. Crustacean dopamine receptors: localization and G protein coupling in the stomatogastric ganglion. J. Neurochem. 104: 1006—1019.
- Cournil I., Casasnovas B., Helluy S. M., Beltz B. S. 1995. Dopamine in the lobster *Homarus gammarus*. II. Dopamine-immunoreactive neurons and development of the nervous system. J. Comp. Neurol. 362: 1—16.
- Cournil I., Helluy S. M., Beltz B. S. 1994. Dopamine in the lobster *Homarus gammarus*. I. Comparative analysis of dopamine and tyrosine hydroxylase immunoreactivities in the nervous system of the juvenile. J. Comp. Neurol. 344: 455—469.
- Elofsson R., Laxmyr L., Rosengren E., Hansson C. 1982. Identification and quantitative measurement of biogenic amines and DOPA in the central nervous system and haemolymph of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Crustacea). Comp. Biochem. Physiol. C. 71: 195—201.
- Fingerman M., Kulkarni G. K. 1993. Quantitative measurement by reverse phase high performance liquid chromatography of norepinephrine in the central nervous system of the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, and physiologically and pharmacologically induced alterations. Comp. Biochem. Physiol. C. 104: 117—123.
- Fingerman M., Nagabhusanam R., Sarojini R., Reddy P. S. 1994. Biogenic amines in crustaceans: identification, localization and roles. J. Crust. Biol. 14: 413—437.
- Hartline D. K., Christie A. E. 2010. Immunohistochemical mapping of histamine, dopamine, and serotonin in the central nervous system of the copepod *Calanus finmarchicus* (Crustacea; Mallophoda; Copepoda). Cell Tissue. Res. 341: 49—71.
- Harzsch S., Hansson B. S. 2008. Brain architecture in the terrestrial hermit crab *Coenobita clypeatus* (Anomura, Coenobitidae) a crustacean with a good aerial sense of smell. BMC Neurosci. 9: 58. doi: 10.1186/1471-2202-9-58.
- Kushner P. D., Maynard E. A. 1977. Localization of monoamine fluorescence in the stomatogastric nervous system of lobsters. Brain Res. 129: 13—28.
- Laxmyr L. 1984. Biogenic amines and DOPA in the central nervous system of decapod crustaceans. Comp. Biochem. Physiol. C. 77: 139—143.
- Mercier A. J., Orchard I., Schmoedel A. 1991. Catecholaminergic neurons supplying the hindgut of the crayfish *Procambarus clarkii*. Can. J. Zool. 69: 2778—2785.
- Sandeman D. C., Sandeman R. E., Derby C., Schmidt M. 1992. Morphology of the brain of crayfish, crabs, and spiny lobsters: a common nomenclature for homologous structures. Biol. Bull. 183: 304—326.
- Sandeman D. C., Scholtz G., Sandeman R. E. 1993. Brain evolution in decapod Crustacea. J. Exp. Zool. 265: 112—133.
- Schachtner J., Schmidt M., Homberg U. 2005. Organization and evolutionary trends of primary olfactory centers in Tetraconata (Crustacea+Hexapoda). Arthropod. Struct. Develop. 34: 257—300.
- Schmidt M. 1997. Distribution of centrifugal neurons targeting the soma clusters of the olfactory midbrain among decapod crustaceans. Brain Res. 752: 15—25.
- Schmidt M., Ache B. W. 1994. Descending neurons with dopamine-like or with substance P/FMRamide-like immunoreactivity target the somata of olfactory interneurons in the brain of the spiny lobster, *Panulirus argus*. Cell Tissue. Res. 278: 337—352.
- Schmidt M., Ache B. W. 1997. Immunocytochemical analysis of glomerular regionalization and neuronal diversity in the olfactory deutocerebrum of the spiny lobster. Cell Tissue Res. 287: 541—563.
- Sneddon L. U., Taylor A. C., Huntingford F. A., Watson D. G. 2000. Agonistic behaviour and biogenic amines in shore crabs *Carcinus maenas*. J. Exp. Biol. 203: 537—545.
- Sullivan J. M., Beltz B. S. 2001. Neural pathways connecting the deutocerebrum and lateral protocerebrum in the brains of decapod crustaceans. J. Comp. Neurol. 441: 9—22.
- Tierney A. J., Kim T., Abrams R. 2003. Dopamine in crayfish and other crustaceans: distribution in the central nervous system and physiological functions. Microsc. Res. Tech. 60: 325—335.
- Tinikul Y., Mercier A. J., Sobhon P. 2009. Distribution of dopamine and octopamine in the central nervous system and ovary during the ovarian maturation cycle of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. Tissue Cell. 41: 430—442.
- Tinikul Y., Poljaroen J., Kornthong N., Chotwiwatthanakun C., Phoungpetchara I., Anuracpreeda P., Poomtong T., Hanna P. J., Sobhon P. 2011. Distribution and changes of serotonin and dopamine levels in the central nervous system and ovary of the

Pacific white shrimp, *Litopenaeus vannamei*, during ovarian maturation cycle. Cell Tissue. Res. 345 : 103—124.

Wachowiak M., Ache B. W. 1994. Morphology and physiology of multiglomerular olfactory projection neurons in the spiny lobster. J. Comp. Physiol. A. 175 : 35—48.

Wood D. E., Derby C. D. 1996. Distribution of dopamine-like immunoreactivity suggests a role for dopamine in the courtship display behavior of the blue crab, *Callinectes sapidus*. Cell Tissue. Res. 285 : 321—330.

Поступила 22 VII 2010

THE DISTRIBUTION OF CATECHOLAMINE-CONTAINING NEURONS
IN THE BRAIN OF *PAGURUS MIDDENDORFFII* AND *PARALITHODES CAMTSCHATICUS*
(ANOMURA, DECAPODA)

E. P. Kotsyuba

A. V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far East Branch of RAS, Vladivostok;
e-mail: epkotsuba@mail.ru

Immunocytochemical methods using an antibody raised against tyrosine hydroxylase (TH) were investigated the distribution of catecholamine-containing neurons in the brain of two species of crustacean *Pagurus middendorffii* and *Paralithodes camtschaticus*. Morphologically different types of TH-immunoreactive neurons are found in the cell clusters in the protocerebrum, deutocerebrum, and tritocerebrum of divisions the brain in both species studied crustaceans. The similarities and differences in topography, numbers and morphology of TH-positive neurons in the different structures of the brain in the hermit crab and king crab are discussed.

Key words: catecholamines, tyrosine hydroxylase, crustacean, brain.