

贝类神经内分泌和免疫系统 对环境胁迫的响应^{*}

高 菲^{1 2} 许 强^{1 2} 陈慕雁^{1 2} 杨红生¹

(¹中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

(²中国科学院研究生院, 北京 100039)

贝类养殖在中国海水养殖业中占有重要的地位, 其产量占中国海水养殖总量的 80%以上, 也是出口创汇的主要对象。近年来栉孔扇贝 (*Chlamys farreri*) 等贝类的大规模死亡制约了相关产业的发展, 而导致栉孔扇贝 (*C. farreri*) 大规模死亡的直接病因是一种球形病毒 (贺桂珍等, 2003; 王崇明等, 2002), 养殖海区生态环境的胁迫作用是其大规模死亡的重要诱因 (张福绥等, 1999)。在多种胁迫因子的协同作用下, 贝类抗病力下降、病原体大量繁殖, 从而引起大规模死亡。因此, 系统地研究贝类神经内分泌和免疫系统对环境胁迫作用的响应是十分必要的。

胁迫反应指胁迫因子引起的机体在生物体、组织及分子水平上的行为学、细胞学和生化反应, 包括神经内分泌反应、免疫反应以及多种行为反应 (Bayne et al., 1975)。贝类胁迫反应尤其是神经内分泌反应及免疫反应的研究刚刚起步, 国内相关报道很少。本文作者综述了国际有关贝类神经内分泌反应及免疫反应的研究进展, 以期国内在此领域的研究提供参考依据。

一、贝类的胁迫因子与胁迫反应

Selye (1978) 首次提出了“胁迫” (stress) 这一概念, 他认为胁迫是生物对施加于机体的任何刺激的非专一性反应, 即通常所说的胁迫反应; 而胁迫因子 (stressor) 是指任何能对生物体的生存或内稳态造成威胁的刺激 (Wendelaar et al., 1997)。生物体通过胁迫反应来减少胁迫因子造成的影响并重建内部平衡。

1. 贝类的胁迫因子

贝类 (尤其是成体) 多数为活动性差的动物, 环境的任何改变, 不管是暂时的、重复性的还是长期的, 一般都会对其产生影响。贝类的胁迫因子通常包括外源性胁迫因子和内源

^{*} 通讯作者: 杨红生, 男, 博士生导师。现从事海洋水产与海洋环境研究。E-mail: hshyang@ms.gd.cn

性胁迫因子两种。其中外源性胁迫因子又可分为自然因素和人为因素。自然因素包括外界物理化学环境的变化(如水温、盐度等的剧烈或迅速变化);人为因素包括人为造成的水体污染(如重金属污染、有机化学物质污染等)和养殖过程的操作(如贝类的分选、运输等)。内源性胁迫因子源于贝类自身(如种群密度过大,生殖压力等等)。

胁迫因子具有干扰生物体的内稳态和激发生物体产生一系列的生理和行为反应并通过这些反应来适应或克服这一威胁(Chrousos et al., 1999)的作用。胁迫因子会对动物的寿命、生长、抗病力以及产品质量等产生不同程度的影响。因此,任何生物都必须且经常通过胁迫反应来维持其自身的动态平衡,贝类也不例外。

2 贝类的胁迫反应

生物体的胁迫反应,有的是专一的,即对某一胁迫因子或某一类相关的胁迫因子的反应;而多数是非专一的,即对许多种不同类型的胁迫因子的反应。胁迫反应也可称之为“抗争或逃逸”反应,是一种适应性反应。在胁迫反应发生时,动物会调集机体内储存的能量来应急,并且通过限制某些生理过程来节约能量,如生殖、摄食、免疫、生长、组织修复、痛觉和炎症反应等(Chrousos et al., 1999),这些对生物的长期生存都是非常重要的生理机能。胁迫反应虽然能增加生物存活的机会,但也会导致生物体抵抗力的下降。

在脊椎动物中,感觉器官感受到刺激后会引发两个神经内分泌轴的反应:下丘脑—垂体—类固醇生成细胞轴和下丘脑—交感神经系统—嗜铬细胞轴(Wendelaar et al., 1997; Chrousos et al., 1999)的反应。首先神经内分泌轴分泌信号物质,前一神经内分泌轴的信号物质包括神经肽和肾上腺皮质激素等,儿茶酚胺(CA)类激素则是后一神经内分泌轴的主要信号物质。然后肾上腺皮质激素和儿茶酚胺等诱导第二步反应:增加心输出量、耗氧增加等。第三步反应涉及生物体水平,包括能量物质的调集以及从非急需能量的生理过程(如生长、生殖和某些免疫功能)中重新分配能量(Wendelaar et al., 1997)。

贝类的生理结构相对于脊椎动物要简单的多,其神经内分泌轴为促肾上腺皮质释放激素(CRH)—促肾上腺皮质激素(ACTH)—生物胺轴(Ottaviani et al., 1997),但其胁迫反应的发生过程与脊椎动物是相似的。贝类感受到刺激后,其促肾上腺皮质释放激素(CRH)—促肾上腺皮质激素(ACTH)—生物胺轴分泌产生儿茶酚胺、神经肽以及促肾上腺皮质激素等,在这些信号物质的作用下,心输出量及耗氧量增加,能量重新分配。另外,一些生长因子(如血小板源生长因子 PDGF-AB和血小板转化因子 TGF β)也参与到复杂的神经内分泌免疫作用中来,血小板源生长因子 PDGF-AB抑制 CA等生物胺的活性,而血小板转化因子 TGF β 则诱导生物胺的分泌,在贝类的生理胁迫反应中起一定的作用(Ottaviani et al., 1997)。

二、贝类的神经内分泌反应

神经系统与内分泌系统是机体内两大重要的调节系统, 两者紧密联系, 互相配合, 共同调节机体的各种生理功能。它们分泌产生神经递质、激素等信号物质, 这些信号物质直接到达或经体液等的传递到达靶细胞后发挥其刺激或抑制作用, 调节靶细胞的功能。贝类受到胁迫, 首先引发促肾上腺皮质释放激素 (CRH)—促肾上腺皮质激素 (ACTH)—生物胺神经内分泌轴的调控作用, 调节贝类血淋巴及相关组织中儿茶酚胺、神经肽以及促肾上腺皮质激素等含量的变化, 然后一系列的免疫反应以及行为反应随之发生。

1. 参与贝类神经内分泌反应的信号物质及其功能

参与无脊椎动物神经内分泌反应的物质主要有神经递质、神经肽以及乙酰胆碱、儿茶酚胺等激素物质 (Rosa, 1984; Ottaviani et al., 1996; Stefano et al., 1999)。软体动物的神经内分泌反应主要涉及儿茶酚胺 (CA)、神经肽及促肾上腺皮质激素 (ACTH) 等 (Lacoste et al., 2001a; Lacoste et al., 2001b)。儿茶酚胺 (Catecholamines, CA) 主要由肾上腺素 (adrenaline, A)、去甲肾上腺素 (noradrenaline, NA) 和多巴胺 (dopamine, DA) 组成, 一般由肾上腺髓质合成。它们属单胺类神经递质, 也是动物体内非常重要的应激激素, 在神经内分泌系统调节中起重要作用, 主要生理功能是增强机体遇到刺激时的适应能力。从低等的无脊椎动物 (包括贝类) 到人, ACTH 的作用都是相似的, 它的主要作用是引发和控制儿茶酚胺类激素的分泌 (Lacoste et al., 2001b)。环境中存在着多种胁迫因子, 它们对贝类的作用往往是叠加的, 而儿茶酚胺作为贝类应激作用的一个灵敏信号物质 (Lacoste et al., 2001a), 反映的是各种胁迫因子对机体的综合效应, 因此对它的研究更有实际意义。

儿茶酚胺类激素作为贝类神经内分泌反应的重要信号物质, 其在血淋巴和组织中水平的改变, 会相应引起贝类多个组织器官的生理反应的变化。已知儿茶酚胺在软体动物的多个生理过程中都有重要作用, 包括摄食 (Teyke et al., 1993)、运动 (Sakharov et al., 1982)、呼吸 (Syed et al., 1991)、生殖 (Manger et al., 1996; Martinez et al., 1994)、免疫 (Ottaviani et al., 1996, 1997, 1998; Lacoste, 2001b)、幼虫附着和变形等 (Martinez et al., 1994)。

2 儿茶酚胺的分布及含量

贝类许多组织中都含有儿茶酚胺。组织学研究发现在贝类的中枢神经系统以及鳃内神经、生殖腺、足等组织器官中都有大量的含儿茶酚胺的细胞 (Smith et al., 1998; Croll et al., 1997; Stefano et al., 1975; Sweeney, 1968; Hirpi, 1972; Pani et al., 1998)。许多专家用色谱学方法研究证实了在多种软体动物的神经中枢及外周组织中存在 CA 及其前体和代谢物, 并检测了它们的浓度 (Sweeney, 1968; Hirpi, 1972; Pani et al., 1998)。一些贝类的血淋巴中 (Manger et al., 1996; Ottaviani et al., 1998; Lacoste et al., 2001b)

Pani et al., 1998; Lacoste et al., 2001; Pani et al., 1999; Ottaviani et al., 1996)也检测到 CA及其前体和代谢产物的存在。

一般说来, 贝类组织中 NA的浓度为 $0.01 \sim 1.6 \mu\text{g/g}$ DA的浓度为 $0.1 \sim 3.5 \text{ ng/g}$ 血淋巴中这两种激素的浓度分别为 $1 \sim 20 \text{ ng/mol}$ 和 $0.4 \sim 3 \text{ nM}$ (Lacoste et al., 2001; Osada et al., 1989; Dietz et al., 1992)。但 Pani (1999)用麦哲伦扁圆扇贝 (*Placopecten magellanicus*)作试验材料, 研究结果为血淋巴中的多巴胺浓度平均为 223.8 ng/mol 同时他还检测到 DOPA(DA的前体)和 DOPAC(DA的代谢产物)的存在, 但没有检测到肾上腺素和去甲肾上腺素。

3. 儿茶酚胺的变化

当遇到胁迫因子时, 贝类的神经肽 ACTH引发和控制 CA的分泌 (Lacoste et al., 2001)。同时贝类的组织及血淋巴中含有单胺氧化酶, 在两者的共同作用下, 其组织和血淋巴中的 CA含量发生变化。

(1) 机械胁迫对 CA的影响

机械胁迫 (mechanical stress)是模仿养殖分类分级及运输过程对贝类的影响, 在实验研究中将实验动物放于实验用搅拌器上进行旋转, 可以设置不同的转速及旋转时间。此类胁迫因子是养殖贝类在其生长过程中经常遇到的。机械胁迫引起双壳贝类血淋巴中 NA和 DA浓度的增加 (Lacoste et al., 2001; Muneoka et al., 1982)。而且在一定范围内, 机械胁迫的强度越大、持续时间越长, NA DA增加的幅度越大。机械胁迫施加后, 血淋巴中的 CA迅速回到基础水平。重复的机械胁迫, CA浓度回到基础水平所需的时间趋向于增加 (Lacoste et al., 2001a)。

(2) 温度、盐度变化对 CA的影响

环境温度、盐度处于经常变动之中, 低幅的变化不会对贝类产生显著影响, 过于剧烈的变化甚至会导致贝类死亡, 处于这两者之间的温度、盐度变化构成贝类的胁迫因子。温度胁迫改变软体动物组织中单胺类物质的浓度并影响其新陈代谢 (Osada et al., 1989; Muneoka et al., 1982; Hiripi et al., 1977)。温度变化 10°C , 长牡蛎 (*Crassostrea gigas*)血淋巴中的 NA和 DA浓度都增加, 但升温对这两种激素变化幅度的影响要大于降温的作用。盐度降低 10个单位时, 血淋巴中 NA和 DA水平也有显著增加 (Lacoste et al., 2001a)。Dietz等 (1992)曾报道了低盐胁迫下贝类肌肉组织中 DA水平升高。与机械胁迫相比, 温度、盐度胁迫后 CA浓度恢复到基础水平的时间较长, 温度胁迫下恢复时间至少为 48 h 盐度胁迫下恢复时间至少为 72 h (Lacoste et al., 2001a)。

(3) 病原体对 CA的影响

贝类的病原体很多, 主要包括立克次氏体、支原体、衣原体样原核生物、类立克次氏体、孢子虫、鞭毛虫、纤毛虫、变形虫、吸虫、绦虫、线虫、腹足类和一些甲壳类 (刘世良等, 2003)。

淡水螺 (*Biomphalaria glabrata*)体内寄生血吸虫后, 其中枢神经系统和血淋巴中 DA 5-HT(五羟色胺)及 DOPA的含量均低于正常水平 (Manger et al., 1996)。

(4) 生殖压力对 CA 的影响

近年来的许多研究表明, 动物生殖后其血淋巴中的多巴胺 (DA) 浓度显著降低, 在双壳贝类中也有同样发现 (Osada et al., 1989; Paulet et al., 1993)。有专家在对多形饰贝 (*Dreissena polymorpha*) 的研究中发现 DA 能够抑制其生殖行为, 从而推断 DA 浓度的降低可能是对生殖压力的一种适应 (Fong et al., 1993)。值得注意的是, 贝类的生殖行为在很大程度上是由温度的激增所诱导的 (Barber et al., 1991), 而温度的升高不仅会影响生殖, 还会引起机体的其他胁迫反应。

三、贝类的免疫反应

目前对贝类的免疫系统及机理已有诸多研究, 而且贝类免疫学研究即将进入一个成熟的实验阶段, 但胁迫因子引起的贝类免疫反应多局限于对免疫参数影响的研究, 对免疫功能影响的研究尚少 (Lacoste et al., 2001 d)。贝类产生胁迫反应时, 发生变化的免疫参数主要有: 血细胞数目, 血细胞迁移活性, 吞噬作用 (均属细胞免疫范畴), 儿茶酚胺类激素以及化学发光和细胞内外的超氧化物阴离子等 (Lacoste et al., 2001 d; Malham et al., 2002)。

1. 对细胞免疫各参数的影响

细胞免疫是贝类最主要的防御方式, 主要通过血细胞的吞噬作用完成。血细胞可分为颗粒细胞、透明细胞和纤维细胞 3 种, 贝类体内的免疫反应主要由颗粒细胞完成 (Hegaret et al., 2003), 颗粒细胞在体内或体外吞噬各种有机和无机颗粒, 清除病原体颗粒及自体损伤或死亡细胞, 并参与损伤修复等功能, 是贝类主要的免疫防御机制。颗粒细胞的吞噬反应包括识别、吞噬和氧化 (或者通过酶的作用) 3 个步骤 (Hegaret et al., 2003)。当遇到环境胁迫时, 贝类的反应能力很大程度上依赖于其血细胞的生命及功能 (Hegaret et al., 2003)。

当贝类遭遇胁迫时, 由于占血细胞绝大多数的透明细胞的大批死亡, 血细胞数目明显减少。机械胁迫后, 长牡蛎血淋巴中的血细胞数目从 2.62×10^6 个 / ml 减少到 1.04×10^6 个 / ml, 而后血细胞数目增长, 甚至超过初始水平 (Lacoste et al., 2001 d; Hegaret et al., 2003); 其中可迁移的细胞数目也减少, 而后可迁移细胞数目回升, 120 min 后细胞数达到基础水平的 6 倍, 480 min 后又基本回到基础水平 (Lacoste et al., 2001 d)。吞噬作用主要受 NA、ACTH 等的影响, NA 通过 β 肾上腺素受体 / camp 蛋白激酶 A 信号途径调节贝类血细胞的吞噬作用 (Ottaviani et al., 1991)。胁迫下吞噬细胞的数目也显著减少, 同样随后也有一个回升过程, 240 min 后达到基础水平的 2 倍多, 480 min 后又开始回复 (Lacoste et al., 2001 d)。

2 对儿茶酚胺类激素的影响

贝类遇到胁迫因子时, 血淋巴中 NA 和 DA 浓度均有显著增加, 一段时间后这两种激素的浓度均回到基础水平 (Lacoste et al., 2001 d)。

3. 对其他免疫参数的影响

机械胁迫后, 贝类的化学发光反应也有一个降低、回升超过基础水平数倍后又回复的过程; 细胞内超氧化物阴离子的产生是一个减少、增加、急剧减少再回升的过程; 细胞外超氧化物阴离子的变化是一个减少增加再减少的过程 (Lacoste et al., 2001 d)。

4. 对免疫功能的影响

环境胁迫对贝类免疫功能影响的研究甚少, Ballarin等 (2003) 的研究结果认为, 蛤 (*Chamelea gallina*) 遇到剧烈的机械胁迫时, 细胞免疫功能受到影响, 血细胞浓度、嗜菌作用以及酸性磷酸酶活性指数均下降; 相反, β -葡萄糖苷酸酶的活性却显著增加。He Gare等 (2003) 用流式细胞仪对美洲牡蛎 (*Crassostrea virginica*) 的血细胞凝集、血细胞寿命以及血细胞的呼吸爆发也做了初步的研究认为: 血细胞凝集作用没有显著改变, 透明细胞的凝集只有轻微的降低; 嗜菌作用降低; 颗粒细胞及小颗粒细胞死亡的数目减少; 升温胁迫对呼吸爆发的影响不显著。

许多腹足类和双壳贝类体内存在一些阿片样肽类物质如促肾上腺皮质激素 (ACTH) 或促黑激素等, 同样能够对机体的免疫功能起抑制或促进的作用 (Stefano et al., 1999)。

通常在胁迫因子存在时, 贝类的免疫功能受到严重的抑制, 而后免疫功能有一个短暂的增强期 (Lacoste et al., 2001 d; Ballarin et al., 2003)。免疫功能的抑制期为病原的入侵和繁殖提供了时机, 因此贝类的疾病爆发经常与环境胁迫并发。

四、研究展望

神经系统与内分泌系统是生物体内两大主要调节系统, 贝类的神经内分泌反应在整个胁迫反应中起关键作用, 以前的研究主要集中于对神经内分泌反应现象的研究, 今后应加强胁迫因子导致的贝类神经内分泌反应机理的研究。了解贝类神经内分泌反应机理, 可为全面深入的研究贝类胁迫反应提供理论支持。

胁迫因子能引起贝类的诸多免疫反应, 但目前的工作刚刚从对免疫参数的研究转向对免疫功能的研究, 因此在这方面要做的工作仍很多。如对吞噬作用 3 个不同阶段 (趋化、接触和内化) 的影响; 对与吞噬作用有关的各种吞噬小体和水解酶类的影响; 对呼吸爆发时 ROS 的改变; 对血细胞其他功能 (如炎症、包裹作用等) 的影响; 对体液免疫的影响, 以及胁迫下各种免疫功能之间的相互作用的研究。

总之, 深入研究贝类神经内分泌及免疫系统对环境胁迫的响应, 有助于系统深入的了解贝类胁迫反应整个过程及各相关系统间的相互关系, 同时能为贝类的病害防治和大规模养殖提供指导。

参 考 文 献

- 贺桂珍, 李赟, 宋微波, 王崇明等. 2003. 栉孔扇贝病原感染与病害发生关系探讨. 水产学报, 27(3): 279~277
刘世良, 麦康森. 2003. 贝类免疫系统和机理的研究进展. 海洋学报, 25(2): 95~105

- 王崇明, 王秀华, 宋晓玲等. 2002 栉孔扇贝一种球形病毒的分离纯化及其超微结构观察. 水产学报, **26**(2): 180~183
- 张福绥, 杨红生. 1999 山东沿岸夏季栉孔扇贝大规模死亡原因的分析. 海洋科学, **1**: 44~47
- Balalirio L, Pamparini D M, Marini M G. 2003. Mechanical disturbance affects haemocyte functionality in the venus clam *Chamaelea gallina*. Comparative Biochemistry and Physiology Part A, **136**: 631~640
- Barber F L, Blake N J. 1991. Reproduction Physiology in scallop Biology Ecology and Aquaculture (S E Shumway Ed.). Elsevier: 377~428
- Bayne B L, Gabbott P A, Widdows J. 1975. Some effects of stress in the adult on the eggs and larvae of *Mytilus edulis* (L.). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, **55**: 675~689
- Chrousos G P, Gold P W. 1999. The concepts of stress and stress system disorders: Overview of physical and behavioural homeostasis. J Am Med Assoc, **267**: 1244~1252
- Croft R P, Jackson D L, Voronezhskaya E E. 1997. Catecholamine containing cells in larval and post larval bivalve mollusks. Biol Bull, **193**: 116~124
- Dietz T H, Wilson J M, and Silveira H. 1992. Changes in monoamine transmitter concentration in freshwater mussel tissues. J Exp Zool, **261**: 355~358
- Fong P P, Noordhuis R, Ram J L. 1993. Dopamine reduces intensity of serotonin-induced spawning in the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. J Exp Zool, **266**: 79~83
- Hiripi L. 1972. Catecholamines in different tissues of fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L., Pelecypoda) analysed by thin layer chromatographic and fluorimetric method. Ann Biol, **353**: 11
- Hiripi L, Nemcsok J, Elekcs K, et al. 1977. Monoamine level and periodic activity in 6-hydroxydopamine treated mussels *Anodonta cygnea* L. Acta Biol, **28**: 175~182
- He Garrett H, Wikfors G H, Soudant P. 2003. Flow cytometric analysis of haemocytes from eastern oysters *Crassostrea virginica* subjected to a sudden temperature elevation II. Haemocyte functions: aggregation, viability, phagocytosis and respiratory burst. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **293**: 249~265
- Lacoste A, Malham S K, Cueff A, et al. 2001a. Stress induced catecholamine changes in the hemolymph of the oyster *Crassostrea gigas*. General and Comparative Endocrinology, **122**: 181~188
- Lacoste A, Malham S K, Cueff A, et al. 2001b. Noradrenaline modulates oyster haemocyte phagocytosis via β_2 -adrenergic receptor cAMP signaling pathway. General and Comparative Endocrinology, **122**: 252~259
- Lacoste A, Malham S K, Cueff A, et al. 2001c. Evidence for a form of adrenergic response to stress in the oyster *Crassostrea gigas*. J Exp Biol, **204**: 1247~1255
- Lacoste A, Malham S K, Gélbart F, et al. 2001d. Stress induced immune changes in the oyster *Crassostrea gigas*. Developmental and Comparative Immunology, **26**: 1~9
- Malham S K, Lacoste A, Gélbart F, et al. 2002. A first insight into stress induced neuroendocrine and immune changes in the octopus *Eledone cirrhosa*. Aquat Living Resour, **15**: 187~192
- Manger P, Li J, Christensen B M, et al. 1996. Biogenic monoamines in the freshwater snail *Biomphalaria glabrata*: influence of infection by the human blood fluke *Schistosoma mansoni*. Comp Biochem Physiol, **114A**: 3: 227~234
- Manríez G, Rivera A. 1994. Role of monoamines in the reproductive process of *Aegiopecten purpuratus*. Invertebr Reprod Dev, **25**: 167~174
- Muneoka Y, Kamura M. 1982. The multiplicity of neurotransmitters and neurohormones controlling *Mytilus* muscle. Comp Biochem Physiol, **73C**: 149~156
- Osada M, Nomura T. 1989. Seasonal variations of catecholamine levels in the tissues of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. Comp Biochem Physiol, **93C**: 171~173
- Ottaviani E, Casagrandi E, Kleiss D. 1997. Effect of PDGF and TGF β on the release of biogenic amines from invertebrate immunocytes and their possible role in the stress response. FEBS Letters, **403**: 236~238
- Ottaviani E, Casagrandi E, Kleiss D. 1998. The CRH-ACTH-like biogenic amine axis in invertebrate immunocytes activated by PDGF and TGF β . FEBS Letters, **427**: 255~258
- Ottaviani E, Cossarizza A, Ortolani C, et al. 1991. ACTH-like molecules in gastropod mollusks: A possible role in an-

- central immune response and stress. *Proc R Soc Lond B* **245**: 215~218
- Ottaviani E, Franceschi C 1996. The neuroendocrinology of stress from invertebrate to man. *Prog Neurobiol* **48**: 421~440
- Panfili A K, Croll R P 1999. Catechol concentration in the hemolymph of the scallop *Placopecten magellanicus*. *General and Comparative Endocrinology* **118**: 48~56
- Panfili A K, Croll R P 1995. Distribution of catecholamines, indolamines, their precursors and metabolites within the scallop *Placopecten magellanicus* (Bivalvia: Pectinidae). *Cell Mol Neurobiol* **15**: 371~386
- Panfili A K, Croll R P 1998. Pharmacological analysis of monoamine synthesis and catabolism in the scallop *Placopecten magellanicus*. *Gen Pharmacol* **31**: 67~73
- Paullet Y M, Donval A 1993. Monoamines and reproduction in *Pecten maximus*: a preliminary approach. *Invert Reprod Dev* **23**: 2~3
- Pień A, Cooper S L, Hadfield M G 1997. CA and dihydroxyphenylalanine in metamorphosing larvae of the nudibranch *Phyllidia siliogae* Bergh (Gastropoda: Opisthobranchia). *J Comp Physiol* **181A**: 187~194
- Rosza K S 1984. The pharmacology of molluscan neurons. *Prog Neurobiol* **23**: 79~150
- Sakharov D A, Saksinski J 1982. Effects of dopamine antagonists on snail locomotion. *Experientia* **38**: 1090~1091
- Selye H 1978. *The Stress of Life*. McGraw-Hill Book Co.: New York
- Smith S A, Nason J, Croll R P 1998. Distribution of catecholamines in the sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Can J Zool* **76**: 1254~1262
- Stefano G B, Aiello E 1975. Histochemical localization of serotonin and dopamine in the nervous system and gill of *Mytilus edulis* (Bivalvia). *Biol Bull* **148**: 141~156
- Stefano G B, Salzet M 1999. Invertebrate opioid precursors: Evolutionary conservation and the significance of enzymatic processing. *Int Rev Cytol* **187**: 261~286
- Sweeney D C 1968. Anatomical distribution of monoamines in a fresh-water bivalve mollusk *Sphaerium sulcatum* (L.). *Comp Biochem Physiol* **25**: 601~613
- Syed N J, Winlow W 1991. Respiratory behavior in the pond snail *Lymnaea stagnalis* II. Neural elements of the central pattern generator. *J Comp Physiol* **169A**: 557~568
- Tekke T, Rosen S C, Wells K R, et al 1993. Dopaminergic neuron B20 generates rhythmic neuronal activity in the feeding motor circuitry of *Aplysia*. *Brain Res* **630**: 226~237
- Wendelaar Bonga S E 1997. The stress of response in fish. *Physiological Reviews* **59**(1): 35

Stress induced Neuroendocrine and Immune Responses in Mollusks: a Review

GAO Fei² XU Qiang² CHEN MuYan² YANG Hongsheng

(¹ Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071)

(² Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039)

ABSTRACT

Adrenocorticotropin and catecholamines are the primary messengers secreted from the neuroendocrine system when mollusks are disturbed by stressors. The former induces the secretion of the latter. Both circulation noradrenaline and dopamine concentrations increase in response to stressors, such as those from mechanical stressors, variations of temperature and salinity and some parasites. Noradrenaline concentrations vary from 1 ng/ml to 20 ng/ml and dopamine

concentrations vary from 0.4 ng/ml to 3 ng/ml. In turn, the change of catecholamines induces a series of responses, such as increased oxygen uptake and reallocation of energy. Stressors induce the changes of some immune parameters including the numbers of hemocytes, the hemocyte migratory activity, phagocytotic activity, the circulation catecholamine concentrations, chemiluminescence and superoxide anion production. Studies on the effect of stress on mollusks' immune functions are rare. Stressors can exert inhibiting effects on the mollusks immune functions, and subsequently a stimulating effect takes place. In this paper, stress induced neuroendocrine and immune responses in mollusks are reviewed.