

## 甲壳动物的体色与激素调节

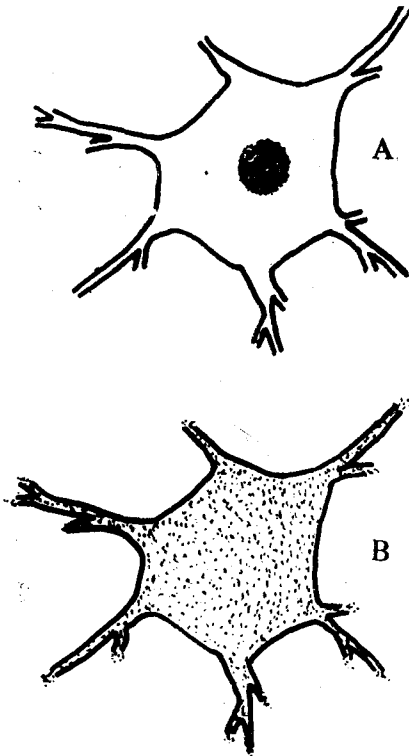
罗日祥

(中国科学院海洋研究所)

各种甲壳动物都有自己特定的体色,但这种体色不是一成不变,而是在不同程度上随着环境条件、生活背景的颜色及季节的变迁而改变。有的还随日周期或潮汐涨落周期的变化而变化。

### 一、色素细胞

甲壳动物体色发生改变是通过一种效应器——色素细胞来完成的。色素细胞直接位于表皮下面或分散在动物体更深一层的组织中。甲壳动物的色素细胞有许多分枝,颜色发生变化时,这些色素细胞的外形维持不变,而变化的是色素的分散或集中(如图所示)。如色素细胞里的黑色素分散时,动物体的颜色变深;黑色素集中时,动物的体色就变浅或近乎变白。



A表示色素集中; B表示色素分散。  
色素细胞的色素分散或集中示意图

### 二、色素细胞的超微结构

早在1876年Pouchet就认为各甲壳类色素细胞是包含单一色素的单个细胞。然而,1904年Keebleand和Gamble对一种大糠虾 *Macromysis flexuosa* 的研究证明,成熟的色素细胞不是简单的单个细胞,而是复杂的构体。最近超微结构研究(Elofsson, 1971; Hubert, 1976; Mcnamora, J. C., 1976; 1981)证实了Ballowitz (1914) 的看法。他们认为,色素细胞可以是多核细胞。因此,复杂的多核色素细胞可以看作是含有不同颜色或相类似的色素体独立的几个色素细胞的构体。Elofsson和Kauri (1971) 发现了限制色素体的底膜,而Mcnamara, J. C. (1981) 在色素细胞之间邻接处还看到了桥粒。应用超微技术在色素细胞内观察到微管和微丝结构,在小虾 *Palaeomon affinis* Heilprin的色素细胞中,Mcnamara, J. C. (1980) 用电镜观察,看到色素颗粒是带有一种池膜(cisternal membranes)的连续致密结构,由膜固着色素颗粒,而缺乏膜的色素颗粒似乎粘着在池膜外表面。关于色素的运动与这些微管、微丝及池膜的关系及生理意义尚未弄清。

### 三、色素细胞的色素

甲壳类色素细胞可含一种(单色)、两种(双色)或若干种(多色)色素。红、蓝、黄、白和黑色色素普遍存在于甲壳类的色素细胞中,多色色素细胞是对虾和小虾(*Decapoda Natantia*)的特征;单色和双色色素细胞主要在十足目中发现,在等足目和口足目中也有。对十足目的变色反应,研究较多。

褐虾(*Crangon Crangon*)具有四种类型的色素细胞:单色黑的、双色黑-红、三色棕-黄-红、四色黑-白-黄-红。至于多色色素细胞体系的控制相当复杂,或许涉及若干色素的“独立”运动。有人曾一度认为色素的运动是在神经控制之下,后来Perkins, E. B. (1928)及Koller, G. (1928)发现褐虾和小长臂虾(*Palaemonetes vulgaris*)的血淋巴中,含有

一种影响色素细胞运动的物质。这对于无脊椎动物中存在激素提供了第一个无可争辩的论据。从那时起, 对甲壳类激素控制变色反应的研究, 开展了一系列工作。

#### 四、色素活动激素的分泌位置

能使各种色素分散或集中的物质称之为色素活动激素, 现一般用 Chromatophorotrophins 这个词来表述。五十年代初期, 神经分泌的概念被人们确认后, 由中枢神经系统分泌的色素活动激素的全部意义才得到了解释。到目前为止, 已知甲壳类眼柄的 X-器官-窦腺系统是多种神经激素的发源地, 其中有的控制生长发育和蜕皮, 有的控制生殖。另外环食道和后食道连合也能分泌色素活动激素, 运送到神经外膜的神经血器官, 控制色素的运动。

#### 五、色素运动的激素调节

色素运动的调节控制, 通常认为由两部分组成。即一部分由神经系统通过神经信息调节, 但这方面还没有多少资料。另一部分由神经系统分泌的神经激素进入血淋巴, 通过血淋巴循环来调节皮肤色素细胞内的色素运动。这方面的工作到目前已积累了许多资料。

很早就有人发现褐虾 *Crangon* 的后连合器含有两种激素, 一种可溶于乙醇, 并能浓集色素细胞内的黑色色素, 使整个身体变白; 第二种是不溶于乙醇的激素, 能使色素细胞内的黑色色素分散, 导致整个动物体变成黑暗色。除此之外, *Crangon* 的眼柄也含两种激素, 一种是使动物躯干变白的, 另一种是使躯干和尾巴变白的激素。Brown, F. A., Webb, H. M. 和 Sandeen, M. I. (1952) 对小长臂虾也做了类似的研究。指出小长臂虾窦腺有一种激素能把色素细胞里的红色色素集中, 还发现在后脑连合及环食道连合也有此类激素。在环食道连合和复神经索还存在一种红色色素分散激素。有实验证明, 正常的虾, 养在白色背景中, 红色色素完全紧缩, 体色发青; 若注射有红色色素分散激素的神经索提取物时, 体色轻微变红, 但很快恢复正常。若把动物的眼柄切除 (即摘除了红色色素集中激素的主要来源) 并养在黑色背景中, 则红色色素充分扩散, 若把窦腺提取物注射进该动物, 则红色色素迅速集中, 动物体色立即变青。

Fingerman, M. (1966) 认为尽管使色素分散和集中的活性物质是彼此完全分开的。他还认为在 *Crangon* 中, 黑色素细胞是大批的, 而集中黑色素的

色素活动激素与集中所有三种 (红、白、黑) 色素的其他色素活动激素一起提供一种对各背景精细调节色素细胞的反应能力。Skorkowski, E. F. (1971, 1972) 从蟹子 (*Rhithropanopeus harrisi*) 的眼柄水抽取物和褐虾的眼柄水抽取物中, 用 Sephadex G-25 能分离出三种特殊的色素活动激素 (chromatophorotrophins), 即黑色素分散激素、白色素集中激素和红色素集中激素。

Fernlund, P. (1970), Fernlund, P. 和 Jo-seisson, L. (1972) 合成的红色素集中激素能够集中招潮 (*Uca*) 和螯蛄 (*Cambarus Shufeldtii*) 的色素细胞中的红色素, 但对 *Uca* 白色素细胞或黑色素细胞没有影响。因此, 可以断定, 每一色素细胞类型受个别特殊的色素集中和分散激素控制。Kleinholz, L. H. (1972), Skorkowski, E. F. 和 Kleinholz, L. H. (1973) 认为黑色素分散激素及红、白色素集中激素不具有种属特异性, 或许是所有十足类所共同的。

综上所述, 可以说明, 色素细胞里的色素运动是由各种色素活动激素来调节控制的, 这种控制色素运动的激素随色素的种类不同而不同, 至于同种颜色的色素活动激素的种间是否有差异还不清楚, 至少在十足类也许不会有很大特异性。由后连合、环食道连合及复神经索等分泌的色素活性物质是否可称为激素目前还有些争议。

调节控制色素活动激素的释放方面的工作, 到目前为止研究的不多。Fingerman, M., Hanumante, M. M. 和 Fingerman, S. W. (1981) 做过一些工作。指出 5-羟色胺可能触发红色素分散激素的释放。至于其它的还有待于探求。

#### 六、色素活动激素的组成

在甲壳类、色素活动激素的分离、纯化、鉴定、合成比其它的要早一些。现有的证据表明, 色素活动激素和视网膜末端色素适应激素是一种多肽物质。这两种激素已成功的提纯并分析了它们的氨基酸组成。Fernlund, P. (1970) 测定长额虾 (*Pandalus borealis*) 的视网膜末端色素光适应激素的分子量约为 2000 的十八肽。而氨基酸组成为: 精氨酸 (1)、天冬氨酸 (2)、苏氨酸 (1)、丝氨酸 (2)、谷氨酸 (1)、脯氨酸 (1)、甘氨酸 (2)、丙氨酸 (1)、缬氨酸 (1)、蛋氨酸 (2)、异亮氨酸 (3) 和白氨酸 (1)。Fernlund, P. (1972) 还分析了 *Pandalus* 的红色素集中激素的氨基酸、其序列是: 焦谷氨酸-亮氨酸-天冬酰

胺-苯丙氨酸-丝氨酸-脯氨酸-甘氨酸-色氨酸酰胺。这种红色素集中激素是一种八肽物质，现可以人工合成。

### 七、颜色变化的意义

通常，甲壳动物与其他动物一样，机体肤色的改变，与保护色、温度调节及交配活动有关。如在海底的动物，其体色与海底的颜色一致，而在海表层的体色就发白或透明，以避免敌害发觉达到保护自己的目

的。另外，动物体的体色变化与体温调节也有关系。如*Uca*，在温度上升到15℃以上时，色素趋向于集中，温度达20℃以上时，白色素趋向于分散，这样可以减少吸收热量。有的蟹子白天体色变浅，晚上变深；有的蟹子在高潮时颜色变浅，而低潮时变深，均与其保护色及体温调节有关。至于色素运动更深远的意义有待于生态学与生理学的研究密切配合方可详细揭示出来。