

(华东师范大学生物系 上海 200062)

王 群 赵云龙 黄 勃 赖 伟 堵南山:

甲壳动物十足类精英的研究概况

THE REVIEWS OF STUDIES ON THE SPERMATOPHORES OF DECAPODA, CRUSTATEA.

十足类甲壳动物中有重要经济价值的种类很多,国内许多学者如林勤武等 1991 年,堵南山等 1987 年、1988 年、1992 年、1995 年对其进行了多方面的研究,主要集中于精子和卵子的发生和形态学方面,而对精英的研究国内尚不多见,仅见王群 1996 年、王兰 1996

年、邱高峰 1997 年的报道。精英又称精包,它由输精管上皮细胞分泌物包被精子而形成,在交配时通过阴茎或交接器输送到雌体纳精囊内或腹部的腹板或刚毛上。精英在精子被转移到雌体的过程中起到了一定的保护作用。

早期国内外许多学者曾借助

光学显微镜对十足目精英形成过程及形态做了大量研究工作,随着电子显微镜的广泛应用,许多学者在此基础上又对精英的超微结构进行了深入的研究。

收稿日期:1999-08-09;

修回日期:1999-11-09



1 精荚的类型

Calman 1909年首先将精荚分成具柄型和无柄型两种,并指出具柄的种类体外受精的方式相当典型。之后,Dudenhausen等1983年将精荚分成3种类型:(1)具柄型,如异尾类中的寄居蟹;(2)管型,如长尾类中的螯虾、龙虾及对虾等;(3)椭圆型或球型,如短尾类中的梭子蟹、青蟹、中华绒螯蟹等。据Mouchet 1931年报道,异尾类精荚在柄的长度及精荚的层数上具有很大的形态学多样性,不同的种类、不同的生活环境其精荚的形状有很大的差异。长尾类的精荚在输精管内为一连续的管状结构,通过一种粘胶状的基质将精子包围其中,在交配时可通过输精管壁肌肉的收缩分节形成一个长管状的精荚。管状精荚排出体外后,还会形成一些特殊的结构,如Dudenhausen等1983年的研究表明软尾太平喇蛄(*Pacificastacus leniusculus*)的精荚其外层精荚壁在精荚被转移到雌体后,会形成一种较厚的“脊”,通过它能牢固地附着于雌体的腹部;“脊”是由精荚排出体外后与外界水环境接触,环境的改变使外层精荚壁发生变化所致。而对虾类的管状精荚则具有一种“翼”状结构,它同样能使精荚附着于雌体腹部。在短尾类中,长江华溪蟹的精荚较为特殊,是一种介于管状和椭圆形之间的一种中间类型,在形态学上更接近于管状,而在结构上则与短尾类相似^[1]。

精荚的类型与受精和交配方式具有一定的关系。体外受精的类型(异尾类和长尾类),精子一般被包裹成明显的精荚,具柄或呈管状。精荚通常被排放到雌体的腹

部,粘附于腹板或腹部刚毛上,或贮存在纳精囊中直到排卵。体内受精的类型(短尾类)精荚无柄,借助液体介质(精液)将精荚送入雌性生殖孔,这类动物常具有发育良好的阴茎或交接器,如Uma等1979年对锯缘青蟹(*Scylla serrata*)的报道。

2 精荚的结构、化学成分及形成

精荚主要由精荚壁、精荚基质及精子团组成。精荚壁一般由1~3层构成,多数为2~3层,少数为1层,各层厚度不尽相同。而Dudenhausen等1982年的报道表明少数种类除具多层精荚壁外,在精子外面还包有一囊状结构。关于精荚壁的化学成分,一般认为它是一种黏多糖蛋白;据Uma 1979年的研究,锯缘青蟹的精荚壁可分为内外两层;外层含硫酸酸性黏多糖,内层则含羧基酸性黏多糖,但两层均无脂类物质,几丁质试验外层为阳性,说明外层对精子具有保护作用,可有效地防止酸碱的侵蚀。Spaulding等1942年对普通滨蟹(*Carcinus maenas*)以及King等1948年对多毛对虾(*Penaeus setiferus*)的研究都曾在精荚壁中发现有几丁质,因此他们把精荚壁的稳定归因于几丁质。Dudenhausen等1983年对软尾太平喇蛄的研究中也指出精荚壁中的几丁质对精子有保护和支持作用。此外据Brunet等1980年报道在精荚壁中还发现有酚类复合物存在,这可能会对暴露的精荚提供一种抗菌作用。而日本沼虾的精荚呈索状,类似于长尾类精荚,但结构简单,仅一层精荚壁,呈“C”形,不完全包被精子团^[2];长

江华溪蟹的精荚壁与其相类似,亦不完全包被精子团^[1]。从十足类精荚的结构来看,不同的类群具有不同类型的精荚,即使在同一类型中也存在种的特异性。Dougherty等1986年的报道认为精荚的结构与繁殖习性有关,而精荚壁的厚薄则可能与其保护作用的强弱有关。

精荚壁的主要成分是黏多糖蛋白,碳水化合物是形成黏多糖物质的主要成分,因此有人曾猜测精荚壁可能对精子具有营养作用,但研究发现在精荚壁内仅含少量糖元,不可能为精子提供营养。Spaulding等在1984年的研究发现在精细胞内存在大量糖元,因此认为精子在从精巢排出后的较长一段时间内其成熟和正常代谢所需的能量可能由精细胞内的糖原内源性提供的。

精荚壁虽然是由致密的黏多糖蛋白组成,但它依然具有一定的通透性。Uma等1979年用活性染料(碱性品红、甲苯胺蓝、次甲蓝等)对锯缘青蟹精荚壁的通透性进行了试验,发现这些活性染料很容易通过精荚壁,这为精子在贮存过程中的物质交换、低分子量物质的转运以及精荚在雌体纳精囊内吸收外源性物质而使精荚壁破裂提供了可能性。精荚壁的厚度和通透性可能与不同种类的不同生活环境有关,如King等1974年研究认为深水种类精荚壁一般较厚,它可防止深水中过大的压力对精荚造成的影响。有些种类如Subramonia 1984年对*Albunea symmista*和*Ennita asiatica*的研究中发现,当精荚排出体外并暴露于海水中时,精荚壁上的一些酸性基团(羧基、巯基等)可吸收海水中的无机离子如钙离子等,从而使精荚壁硬化,增



强了精荚壁的保护作用。

一般认为精荚是在精子从精巢进入输精管前段后,由输精管上皮细胞分泌物随机包被精子团形成的,而精荚壁则是由这些分泌物逐渐沉积而成,是一种非细胞结构的物质。Hinsch 1988年在研究巨神蟹(*Ceryon fmenii*)的精荚时发现,精子从精巢释放时就被一种絮状物质包围形成精子团,该物质在沿输精管下行过程中不断积聚形成聚合物,与此同时该聚合物又被输精管上皮细胞分泌物包围。因此Hinsch在1991年的报道中认为精荚基质来源于精巢分泌物。输精管的不同部位在精荚形成过程中其功能不尽相同。Hinsch 1974年曾报道短尾类前输精管上皮细胞具分泌形成精荚的功能,而后输精管则只具储存的功能。Matthews 1951年的报道认为异尾类和长尾类的后输精管上皮细胞也能高度分泌黏性精荚附属物,因此后输精管上皮细胞也可能参与精荚的形成。中华绒螯蟹精荚的结构较简单,形成方式亦较特殊,其精荚壁并非来源于输精管上皮细胞分泌物的沉积,而源自精巢分泌物自身的浓缩,即来自精巢的分泌物包裹精子形成精子团,内层组成精荚基质,外层则浓缩形成精荚壁^[3,4]。因此,十足类甲壳动物精荚的形成方式并不是单一的,不同的种类可能有不同的方法。

3 精荚内精子数

十足类每个精荚内精子数的变化范围是相当大的,一般在几个至几百个不等,多的甚至有上千个,其精荚内精子的数量可能和雌体产卵量有关,产卵量大的种类,精荚数量或精荚内精子数量就

多。Hinsch 1973年报道龙虾精荚内仅有一个精子,而尖额蟹属每个精荚内精子数目各不相同。原始的甲壳类,如模式长唇虾(*Deocheilocaris typicus* Pennak et Zinn),在每个精荚内有2个精子。中华绒螯蟹精荚大小不一,精荚内精子数也各不相同,多的可达上千个,说明在精荚的形成过程中精子是被随机包被的。

4 精液

精荚在输精管内被白色的精液所包围。据Hinsch 1974年报道,精液通常不少于两种不同的形式,而中华绒螯蟹^[3]及长江华溪蟹^[1]同样均具有两种以上不同类型的精液。精液有的呈球形,由中等电子密度物质组成,大小各异;有的为絮状,由电子致密物质组成。在短尾类,精液是由输精管中、后部的上皮细胞分泌的,如Hinsch 1988年的报道。关于分泌物的分泌方式,Talbot 1989年报道认为分泌物是通过胞吐或以顶分泌方式形成分泌泡之后向管腔内排放。有些种类,精液和精荚被输入雌体纳精囊后,可形成精子栓,如Hinsch 1974年和Spalding 1942年的报道。精子栓位于纳精囊和输卵管交接处,主要功能是防止精荚过早流入输卵管,这对于提高卵的受精率和精子的利用率具有重要意义。

5 精荚在雌体纳精囊内的存在方式及其破裂机制

据Hinsch 1986年报道,进入雌体纳精囊内的精荚主要有两种形态:(1)保持原有的形状直到排卵,如*Oxalipes ocellatus*; (2)因精液破裂、消失,精荚壁随之渐渐破裂,精

子以自由分散的状态存在于纳精囊内,如*Libinia emarginata*。

关于精荚破裂的机制众说纷纭。Beninger等在1988年指出,受精过程中的水化作用可以导致一部分精荚破裂,而其他精荚则被保存下来。因此,Beninger等把它归因于各精荚壁的厚度及折叠程度的不同。但目前的研究又认为单纯水化作用对于精荚壁的破裂只是一种微弱的刺激,机械压力和水化作用同时进行才是非常必要的。关于机械压力的作用机制,Hamon早在1937年在普氏寄居蟹(*Eupagurus pndeauxii*)的研究中就提出,后又被Spalding 1942年所引用,他认为通过生殖孔狭窄的通道可能使精荚壁破裂。牧人魁蟹(*Chionoecetes opilio*)的生殖孔仅40 μm,而精荚的直径在50~200 μm之间,经过生殖孔时精荚势必承受巨大的机械压力,因此最大的精荚在交配时破裂,小精荚却仍然保存下来。Mouchet和Hamon则认为,精荚表面水的吸涨作用使渗透压发生改变同样可以使精荚发生破裂。

除上述观点外,Dudenhausen等1983年的报道认为雌体分泌的某些低分子量的物质可能是精荚壁破裂的原因,这一观点支持了早期学者Burkenroad和其他一些人的观察,他们认为在排卵过程中由雌体释放的分泌物是精荚破裂的原因。Diesel在1989年也曾指出由纳精囊腺体上皮细胞分泌的酶是精荚表膜破裂的原因。而Anilkumar等早在1977年就已发现短尾类在其卵巢发育过程中的确存在受精囊上皮细胞分泌物。然而在管须蟹属(*Albunea*)则不同,其厚的精荚壁暴露在海水中立刻硬化成一种石灰样物质,它的破裂可能是雌体在

受精过程中用强有力的爪挖开的,这与 Fielder 1964 年研究 *Jasus lalandei* 和 Berry 1969 年研究 *Palinurus gilchristi* 的结果相同。

精荚破裂机制的研究主要集中在体内受精的种类(短尾类),而体外受精的种类(长尾类、异尾类)因其精荚通常附着于雌体的腹部(位于体外),并保留至排卵时才破裂,所以上述这些原因导致精荚破裂的可能性不大,而其破裂的真正原因尚不清楚,有待

于将来更进一步的研究。🌅

主要参考文献

- 1 王 兰等。海洋与湖沼,1996, 27(4):373~378
- 2 邱高峰等。动物学报,1997,43(1):68~73
- 3 王 群等。华东师范大学学报(自然科学版) 动物学专辑,1996,12:5~10

(本文编辑:刘珊珊)