

十足目甲壳动物促雄性腺研究概述*

叶海辉 李少菁 王桂忠

(厦门大学海洋学系 厦门 361005)

关键词:十足目;促雄性腺;内分泌学

中图分类号:Q952 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2001)01-43-05

A Review on the Androgenic Gland of the Decapod Crustacea

YE Hai-Hui LI Shao-Jing WANG Gui-Zhong

(Department of Oceanography, Xiamen University Xiamen 361005, China)

Key words: Decapod; Androgenic gland; Endocrinology

促雄性腺 (androgenic gland) 是雄性甲壳动物特有的内分泌腺。自从 1947 年 Cronin 报道了优游蟹 (*Callinectes sapidus*) 具有该腺体, 1954 年 Charniaux-Cotton 命名并阐明跳钩虾 (*Orchestia gammarellus*) 该腺体的功能以来, 软甲亚纲 (Malacostraca) 有关该器官的报道日益增加^[1]。近年来国内已经开展了这方面的研究^[2-4]。本文概要总结了十足类促雄性腺的形态结构、功能和神经内分泌的研究进展。

1 形态学及组织学

十足类的促雄性腺通常位于第五步足肌肉之间, 多数附着在输精管近末端, 不同种类的促雄性腺的位置略有变化。促雄性腺的形态因种类不同差异很大。厚纹蟹 (*Pachygrapsus crassipes*) 的促雄性腺呈索状, 缠绕在输精管上, 切面直径 30~50 μm, 有些部位促雄性腺细胞聚集成团, 腺体外面包被一层很薄的鞘膜。光镜下, 细胞质均匀, 细胞核卵圆形, 最大时达 8~10 μm^[5]。溪蟹 (*Potamon koolooense*) 的促雄性腺由 4~5 股细胞索捻成线状, 外有被膜, 内无血管和毛细血管^[6]。Taketomi^[7] 报道, 克氏原螯虾 (*Procambarus clarkii*) 的促雄性腺呈葡萄串状, 乳白色, 由二种类型的细胞组成: A 型细胞呈长椭圆形, 细胞核和细胞质染色较深; B 型细胞呈球形, 染色较浅。在生殖季节, A 型细胞数量多, B 型细胞数量少。中国对虾的促雄性腺为片状结构, 覆盖在精荚囊和射精管连接的内侧面, 细胞类

型与克氏原螯虾类似^[2]。

在不同的生长繁殖季节, 十足类促雄性腺的形态结构有所变化。Carpenter 和 Deroos^[8] 根据鲸螯虾 (*Orconectes nais*) 促雄性腺发生过程形态的差异, 将促雄性腺分为四期: I 期, 促雄性腺仅由少数细胞组成, 紧贴于输精管上; II 期, 促雄性腺呈片状, 细胞成团或交联成索状, 腺体扩展进入周围的结缔组织; III 期, 促雄性腺沿着输精管伸展; IV 期, 促雄性腺捻成索状, 体积小小于 II、III 期。以上各期促雄性腺的细胞结构具有相应变化。长额虾 (*Pandalus platyceros*) 属于雌雄同体、雄性先育的种类。按照组织学特征, 促雄性腺可分为六期: I 期 (A 型细胞), 促雄性腺未成熟, 正在增生, 细胞很少, 不易找到; II 期 (B 型细胞), 细胞活跃, 细胞核盘状, 细胞质增大, 无液泡; III 期 (C 型细胞), 细胞核膨大, 卵圆形, 液泡出现; IV 期 (D 型细胞), 细胞特征与 III 期相似, 但液泡增多, 同时出现退化的细胞; V 期 (E 型细胞), 促雄性腺萎缩, 鞘膜增厚, 细胞核膨大固缩, 形状不规则; VI 期 (F 型细胞), 促雄性腺由空鞘组成, 细胞很少, 细胞核固缩^[9]。但也有作者认为促雄性腺的发生

* 福建省重中之重“福建省海洋生物优良种质和生物活性物质的应用基础研究”项目资助;

第一作者介绍 叶海辉, 男, 30 岁, 博士研究生; 研究方向: 甲壳动物内分泌学; Email: zoopecol@jingxian.xmu.edu.cn

收稿日期: 1999-01-29, 修回日期: 2000-09-01

不曾经历显著的变化^[5]。

2 超微结构

King^[5]为了探索 AGH(androgenic gland hormone) 的化学性质和阐明 AGH 分泌方式,对厚纹蟹(*Pachygrapsus crassipes*)促雄性腺的超微结构进行了研究。结果表明,除了高尔基体中心片层缺乏电子密度物质和分泌颗粒以外,促雄性腺细胞与脊椎动物分泌蛋白质的细胞相似:粗面内质网极为发达,线粒体有横向扁平的内嵴,多泡体数量丰富,内含许多小泡和颗粒。因此,作者推测 AGH 是蛋白质或多肽而不是脂类。Charniaux-Cotton^[8]认为 AGH 是通过全泌方式释放的,但本实验未曾发现全泌方式的证据。Payen 等^[11]的研究结果与 King 相似:促雄性腺细胞的粗面内质网极为丰富,线粒体成群围核分布,有多泡体,见图 1。克氏原螯虾

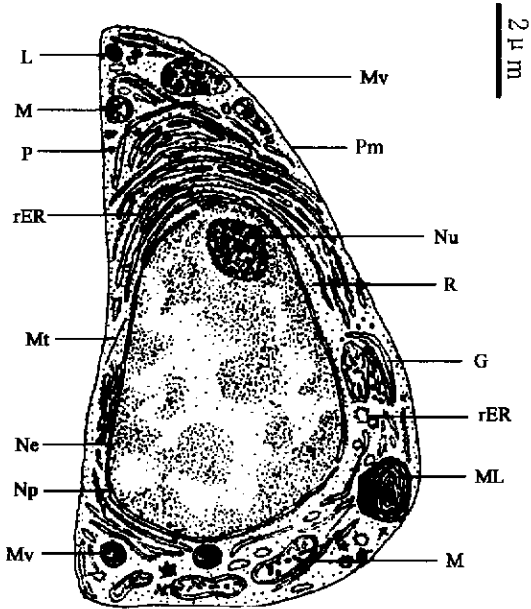


图 1 蟹类促雄性腺细胞超微结构

(仿 Payen, 1970)

L:脂肪体; M:线粒体; P:多核糖体; rER:粗面型内质网; Ne:核膜; Mt:微管; Np:核孔; Mv:多泡体; Pm:质膜; Nu:核仁; R:游离核糖体; G:高尔基体; ML:髓样小体

促雄性腺细胞有二种类型:A型细胞基质电子密度高,线粒体、高尔基体、髓样小体易见,粗面内质网层叠排列;B型细胞基质电子密度低,粗面内质网不如A型发达,但核周腔很大,内含物形状不同,宽阔的核周腔可能与全泌细胞的退化过程有关。目前,仍未发现十足类促雄性腺细胞贮存分泌颗粒的细胞器和分泌过程。

3 功能

自从 Charniaux-Cotton 报道了促雄性腺与甲壳动物雄性分化和发育有关以来,越来越多的实验证实了促雄性腺对雄性初级、次级性征发育和维持的重要作用。十足类的促雄性腺首先表现在激发和维持雄性性征上。众多证据表明,对于雌雄同体,雄性先育的种类,当雄性阶段结束时,促雄性腺则消失。此后,生殖腺发育为卵巢,且雌性第二性征也进行发育。若在雌性阶段移入促雄性腺,雌性会发生雄性化^[12]。Nagamine 等^[13]报道了促雄性腺切除后对罗氏沼虾形态分化和性别特征的影响:在发育早期,切除促雄性腺可以完全诱导雌性化,出现卵巢、输卵管和雌孔;在发育后期,切除促雄性腺,只能部分雌性化或不发生雌性化。当罗氏沼虾雄性附肢尚未形成时切除促雄性腺,则雄性附肢不能发育,已出现雄性附肢后切除促雄性腺,雄性附肢不会消失,但生长速度减慢。重新移入促雄性腺后,雌性化的罗氏沼虾又可恢复雄性性征和功能。后来, Sagi 等^[14]将切除促雄性腺的表型雌性与正常雄性交配,得到的后代全部为雄性; Malecha 等^[13]将移入促雄性腺的表型雌性与正常雌性交配,子代雌性:雄性为 3.2:1,两位作者并推断罗氏沼虾的性别类型为 ZW 型。

此外,移植促雄性腺可以使雌性十足类发生性反转。Nagamine^[16]将促雄性腺移入罗氏沼虾后发现:首先雄性附肢发生分化,然后出现雄孔和雄性螯足。未分化出孵育室和产卵刚毛的罗氏沼虾移入促雄性腺,不会出现上述结构。已具备这些特征的罗氏沼虾移入促雄性腺后,这些结构仍然存在,不会消失。所有雄性化个体仍有雌孔,有些个体卵巢前部出现精子发生,同时也存在卵子发生,但卵黄发生不能完成。性反转能否成功,与受体虾的年龄及雄性化所需的时间密切相关。小长臂虾(*Palaemonetes varians*)移入促雄性腺后,经 5 次蜕皮,可以观察到外部性征发生雄性化,分化产生的雄性附肢的刚毛数目和类型与雌性不同^[17]。Lee 等^[18]将促雄性腺移入雌性日本绒螯蟹(*Eriocheir japonicus*),结果雌蟹出现雄性特征:雄性交配肢发育,第 3~5 腹肢退化。

Joshi 和 Khanna^[6]报道,溪蟹(*Potamon kooloense*)促雄性腺的变化与精巢周期平行相关。当促雄性腺达到最大,细胞最活跃时,精巢刚好启动精子发生。当精巢进行细胞分裂和精子发生时,促雄性腺逐渐缩小。表明促雄性腺对精巢活动有直接影响,但鲸螯蟹的情况不同:当促雄性腺开始增大时,精巢活动已经开始,

精巢活动大大早于促雄性腺。因此推测,促雄性腺在增生前和增生期间,能够分泌足够的 AGH 激发精巢成熟和精子发生。只有 AGH 水平进一步提高时,才能激发雄性生殖肢的分化^[8]。一般认为,精子发生需要 AGH 的存在,精子发生的强度与 AGH 水平直接相关^[19]。然而,有些爬行亚目种类的精子发生一旦被激发,在缺乏 AGH 时,仍可持续进行^[20]。Lee 等^[18]的研究结果与前人相似;当日本绒螯蟹内外性征发生分化时,仍未发现促雄性腺的存在。因此设想,在性未分化的十足类雌雄个体体内,促雄性腺虽未成为腺体,但已分散存在。在遗传雄性个体,随着雄性决定基因的激活,分散的促雄性腺细胞发育成为腺体。

4 神经内分泌

4.1 神经激素 位于眼柄的 X 器官-窦腺复合体产生的激素对多种重要的生理活动均有调控作用, Panouse 首次证实了切除眼柄能够加快性腺发育,说明眼柄存在 GIH(gonad-inhibiting hormone)^[21]。此后,这一现象几乎在所有十足类都有发现。滨蟹(*Carcinus maenas*)两侧眼柄被切除后,则促雄性腺增生,促雄性腺细胞增大,细胞质液泡化,性腺提早成熟^[22,24]。Hoffman^[24]报道了长颚虾(*Pseudosquilla platyceros*)促雄性腺的消失与眼柄的关系:在促雄性腺活跃期,切除眼柄,促雄性腺不发生明显变化,但在促雄性腺萎缩期,精巢转为卵巢时切除眼柄,则促雄性腺细胞与活跃期相似,仍为高柱状。表明促雄性腺接受眼柄的调控作用。Joshi 和 Khanna^[6]认为,切除眼柄,注射眼柄提取液和促雄性腺提取液对性腺有无影响,与眼柄、促雄性腺活性及精巢周期有关。Otsu^[25]发现,GIH 既无种类特异性,也无性别特异性。多种十足类的 GIH 已被提纯,化学性质是多肽,但不同作者报道的分子量相差很大^[26-28]。

另一种与甲壳动物繁殖相关的神经激素是由脑、胸神经节分泌的 GSH(gonad-stimulating hormone)。Tourir 发现前脑激素对维持雄性生殖系统的完整性是必需的,缺少这种物质,则性腺退化,性别反转。如灼烧前脑,导致促雄性腺和精巢退化,将前脑移入灼烧过的雄性个体,能阻止促雄性腺退化^[11]。此后 Eastman-Reks 等^[29]、Kulkarni 等^[30]证实了 GSH 对性腺的促进作用和脑、胸神经节是 GSH 释放的来源。Gupta 等^[31]报道了束腹蟹(*Paratelphusa hydrodromus*)精巢活动减弱是由血淋巴中 GIH 滴度上升, GSH 和 AGH 滴度下降造成。一般地, GSH 和 GIH 是通过促雄性腺再作用于精巢的^[12]。但 Payen^[32]认为,神经激素可以通过促雄性腺作用于精巢,也可以直接作用于精巢。Rangnek-

er 等^[33]切除头胸甲长度 3.5~5.0 cm 的锯缘青蟹(*Scylla serrata*)的眼柄,发现促雄性腺增生、精巢增大。但注射脑、胸神经节提取液,对精巢没有影响,表明 GSH 的功能与精巢周期有关。目前, GSH 的化学结构尚不清楚,日本对虾(*Penaeus japonicus*) GSH 的分子量比 GIH 小,约为 1 000~2 000 u,也是多肽^[34]。

4.2 神经递质 近年来,神经递质对性腺发育的作用逐渐受到重视,离体与在体实验都阐明了神经递质通过造雄腺对性腺起着间接调控的作用。Fingerman^[35]总结了几种神经递质对性腺发育的调控作用:5-羟色胺(5-HT),红色素聚集激素(RPCH)促进精巢发育;多巴胺(DA),甲硫氨酸-脑啡肽(Met-ENK)却抑制精巢成熟。见图 2。

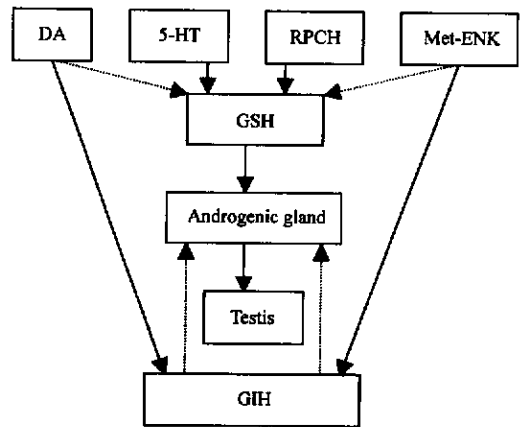


图 2 神经递质对精巢的调控作用

(仿 Fingerman, 1997)

DA:多巴胺; 5-HT: 5-羟色胺; RPCH: 红色素聚集激素; Met-ENK: 甲硫氨酸-脑啡肽; GSH: 性腺刺激激素; Androgenic gland: 促雄性腺; Testis: 精巢; GIH: 性腺抑制激素; 实线箭头: 促进作用; 虚线箭头: 抑制作用

5 展望

近 50 年来,十足类促雄性腺的研究已经积累了相当的成果资料,但仍有一些问题有待人们进一步深入研究。如(1)激素化学结构,十足类 GSH 和 GIH 的分离提纯已有报道,但不同作者所得的分子量相差量很大。AGH 在十足类是蛋白质激素^[36-38],激素提纯是定位分泌组织和检测激素水平的前提,意义重大,十足类 AGH 分离提纯工作有待进一步深入开展。(2)激素的分泌方式,对靶器官的作用机制,以及激素之间的调控作用尚待进一步研究。(3)由于十足类神经内分泌器官超微结构的研究很少,眼柄、脑、胸神经节等处的神经支配方式和神经递质的分布尚不清楚,今后这方

面的研究应有所突破。(4)软甲亚纲,仅见鲸螯虾(*Orconectes nais*)和等足类(*Sphaeroma serratum*)报道促雄性腺存在神经支配^[8,39],十足类促雄性腺的神经支配情况及神经纤维功能类型的研究,也是值得注意的。

参 考 文 献

- [1] Fingerman, M. Endocrine mechanism of crustacean. *J. Crust. Biol.*, 1987, 7(1): 1~24.
- [2] 李富花, 相建海. 中国对虾促雄性腺形态结构和功能的初步研究. 科学通报, 1996, 41(15): 157~164.
- [3] 邱高峰, 吴萍, 楼允东. 中华绒螯蟹促雄性腺的结构与功能. 水产学报, 2000, 24(2): 108~112.
- [4] 张银华, 徐盈, 张菁等. 罗氏沼虾中等足类 AGH 类似物的分离与鉴定. 水生生物学报, 2000, 24(2): 167~171.
- [5] King, D. S. Fine structure of the androgenic gland of the crab *Pachygrapsus crassipes*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1964, 4: 533~544.
- [6] Joshi, P. C., S. S. Khanna. Studies on the androgenic gland of the freshwater crab, *Potamon kooloense* (Rathbun). *Z. mikrosk-anat. Forsch. Leipzig*, 1987, 101(4): 699~713.
- [7] Taketomi, Y. Ultrastructure of the androgenic of the crayfish, *Procambrus clarkii*. *Cell Biol. Inter. Report.*, 1986, 10(2): 131~137.
- [8] Carpenter, M. B., R. Deroos. Seasonal morphology and histology of the androgenic gland of the crayfish, *Orconectes nais*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1970, 15: 143~157.
- [9] Hoffman, D. L. The development of the androgenic gland of a proandric shrimp. *Biol. Bull.*, 1969, 137: 286~296.
- [10] Charniaux-Cotton, H. Androgenic gland of crustaceans. *Gen. Comp. Endocrinol.*, suppl. 1962, 1: 241~247.
- [11] Payen, G. G., D. John, J. R. Costlow *et al.* Etude comparative de l'ultrastructure des glandes androgenes de crabes normaux eta pedonculectomises pendant la vie larvaire ou apres la puberte chez les especes *Rhithropanopens harrisii* (Gould) et *Callinectes sapidus* rathbun. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1970, 17: 526~542.
- [12] Akiyodi, K. G., R. G. Adiyodi. Endocrine control of reproduction in decapod crustacea. *Biol. Rev.*, 1970, 45: 121~164.
- [13] Nagamine, C., A. W. Knight, A. Maggenti *et al.* Effect of androgenic gland ablation on the male primary and secondary sexual characteristics in the malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (de Man) (Decapoda, Palaemonidae) with first evidence of induced feminization in a nonhermaphroditic decapod. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1980a, 41: 423~441.
- [14] Sagi, A., D. Cohen, Y. Milner. Effect of androgenic gland ablation on morphotypic differentiation and sexual characteristic of the male freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1990, 77: 15~22.
- [15] Malecha, S. R., P. A. Nevin, P. Ha *et al.* Sex-reversed freshwater prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture*, 1992, 105: 201~218.
- [16] Nagamine, C., A. W. Knight, A. Maggenti *et al.* Masculinization of female *Macrdorachicum rosenbergii* (de Man) (Decapoda, Palaemonidae) by androgenic gland implantation. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1980b, 41: 442~457.
- [17] Frelon, M., C. Debenest, G. Martin. Masculinization of the ditch shrimp *Palaemonetes varian* (Leach 1814) A re-evaluation using scanning electron microscopy (Decapod, Caridea, Palaemonidae). *Crustaceana*, 1993, 65(1): 105~110.
- [18] Lee, T. H., M. Yamauchi, F. Yamazaki. Sex differentiation in the crab *Eriocheir japonicus* (Decapod, Grapsidae). *Invert. Reprod. Develop.*, 1994, 25(2): 123~138.
- [19] Charniaux-Cotton, H., G. Payen. Sex differentiation. In: Bliss, D. E., Mantel, L. H. eds. *The Biology of Crustacea*. Vol. 9. New York: Academic Press, 1985. 217~299.
- [20] Payen, G. G., G. D. Amato. Donnees actuelles sur le control de la spermatogenese chez les Crustaces decapodes Reptantia. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 1978, 119: 447~464.
- [21] 蔡生力. 甲壳动物内分泌学研究展望. 水产学报, 1998, 22(2): 154~161.
- [22] Demeusy, N. Declenchment de la ponte chez la crabe *Carcinus maenas* Pennantpar ablation des pedoncules oculaires. *C. R. Acad. Sci. Paris.*, 1952, 234: 1 224~1 226.
- [23] Demeusy, N., A. Veillet. Influence de l'ablation des pedoncules oculaires sur la glande androgene de *Carcinus maenus*. *L. Compt. Rend Acad. Sci.*, 1958, 246: 1 104~1 107.
- [24] Hoffman, D. L. Seasonal eyestalk inhibition on the androgenic gland of a proandric shrimp. *Nature*, 1968, 218: 170~172.
- [25] Otsu, T. Biochromonal control of sexual cycle in freshwater crab *Potoman dehaani*. *Embryologia*, 1963, 8: 1~

- 20.
- [26] Aguilar, M. B., L. S. Quackenbush, D. T. Hunt *et al.* Identification, purification and initial characterization of the vitellogenesis-inhibiting hormone from the Mexican crayfish, *Procambarus bourieri* (Ortmann). *Comp. Biochem. Physiol.*, 1992, **102B**(3): 491~498.
- [27] Quackenbush, L. S., L. L. Keeley. Regulation of vitellogenesis in the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Biol. Bull.*, 1988, **175**: 321~331.
- [28] Soyee, D., J. P. Le Caen, P. Y. Noel *et al.* Primary structure of two isoform of the vitellogenesis inhibiting hormone from the lobster *Homarus americanus*. *Neuropeptides*, 1991, **20**:25~32.
- [29] EastmanReks, S., M. Fingerman. Effects of neuroendocrine tissue and cyclic AMP on ovarian growth *in vivo* and *in vitro* in the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1984, **79A**:679~684.
- [30] Kulkarni, G. K., L. Glade, M. Fingerman. Oogenesis and effects of neuroendocrine tissue on *in vitro* synthesis of protein by the ovary of the red swamp crayfish. *Procambarus clarkii* (Girard). *J. Crust. Biol.*, 1991, **11**:513~522.
- [31] Gupta, N. V. S., D. N. P. Karap, R. G. Adiyodi *et al.* The antagonism between somatic growth and testicular activity during different phase in intermolt (Stage C₄) in sexually mature freshwater crab, *Paratel phusa hydrodromus*. *Invert. Reprod. Develop.*, 1989, **16**: 195~204.
- [32] Payen, G. G. Experiment studies of reproduction in Malacostraca crustaceans. Endocrine control of spermatogenic activity. In: Adams, T. S., Clark, W. H. eds. Recent Advance in Invertebrate Reproduction. New York: Elsevier North-Holland, 1980. 187~196.
- [33] Rangneker, P. V., M. N. Madhyastha, A. N. Latey. Hormonal control of reproduction in female crab, *Scylla serrata* (Forsk.). *J. Amin. Morphol. Physiol.*, 1971, **18**(1):17~29.
- [34] Yano, I. Ultraintensive culture and maturation in captivity of penaeid shrimp. In: J. P. Mcvey ed. CRC Handbook of Mariculture, Crustacean Aquaculture. 2nd ed. Vol. 1. Boca Raton: Florida CRC Press, 1993. 289~313.
- [35] Fingerman, M. Roles of neurotransmitters in regulating reproductive hormone release and gonadal in decapod crustaceans. *Invert. Reprod. Develop.*, 1997, **31**(1~3): 47~54.
- [36] Hasegawn, Y., K. Haino-FuKushima, Y. Katakura. Isolation and properties of androgenic gland hormone from the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1987, **67**: 101~110.
- [37] Juchault, P., T. S. Legrand, J. Maissiat. 1.17 Present state of knowledge on the chemical nature of the androgenic hormone in higher crustaceans. In: Hoffman, J., Porchet, M. ed. Biosynthesis, Metabolism and Mode of Action of Invertebrate Hormone. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1984. 155~160.
- [38] Katakura, Y., Y. Fujimaki, K. Unno. Partial purification and characterization of androgenic gland hormone from isopod crustacean, *Armadillidium vulgare*. *Annot. Zool. Japon.*, 1975. 203~209.
- [39] Martin, G., R. Raimond, M. Loulier *et al.* Ultrastructural and experimental studies on the androgenic gland in juvenile and puberal males of *Sphaeroma serratum* (Isopoda, Flabellifera). *Crustacean*, 1996, **69**(3): 349~358.