

表面清洁,又能尽量避免虫体在处理过程中的破损变形。

2.3 改进方法也适用于其他蠕形螨(特别是结节脓疱型蠕形螨)扫描电镜样本的制备。

参 考 文 献

1 Clifford Desch, Wm. B. Nutting. Morphology and functional anatomy of *Demodex folliculorum* (Simon) of man. *Acrologia*, 1978, 19: 422 ~ 462.

- 2 徐荫祺,徐业华,谢禾秀等. 毛囊蠕形螨扫描电镜的观察. 昆虫学报, 1982, 25(1): 56 ~ 58.
- 3 丁晓昆,李 芳. 毛囊蠕形螨的扫描电镜观察. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 1990, 8(1): 45 ~ 46.
- 4 丁晓昆,李 芳,王彦平. 皮脂蠕形螨的扫描电镜观察. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 1992, 10(3): 225 ~ 226.
- 5 樊培方,叶明忠,温廷桓. 山羊蠕形螨扫描电镜观察. 动物学研究, 1996, 17(4): 385 ~ 391.

甲壳动物精子学研究概况^{*}

I. 精子的形态与结构

王艺磊^{1,2)} 张子平³⁾ 李少菁²⁾
 (集美大学水产学院养殖系¹⁾ 厦门 361021)
 (厦门大学海洋学系²⁾ 厦门 361005)
 (香港城市大学生物与化学系³⁾ 九龙 香港)

关键词 甲壳动物 精子 形态 结构

甲壳纲是整个动物界中物种最为丰富的一个纲,其精子形态、结构各异。八个亚纲(按椎野 1964 年的分类系统)中的三个亚纲——须虾亚纲(Mystacocaride)、蔓足亚纲(Cirripedia)、鳃尾亚纲(Branchiura)的精子具鞭毛,能运动。其它五个亚纲的精子形状各不相同,无鞭毛且不运动。自上世纪后半叶以来,已在光镜水平进行了大量的研究。近年来,对其亚微结构的研究正不断深入。电镜细胞化学、免疫学、分子生物学等相关学科的渗透,更为甲壳动物精子学研究提供了新手段,开拓了新领域。全文分两部分,从精子的形态结构、精子发生及精子的生化组成等方面概述甲壳动物的精子学研究进展。本文着重阐述精子的形态与结构。

甲壳动物精子的形态和结构各异,在此我们以分类学的顺序来描述。

1 鳃足亚纲(Branchipoda)(图1)

前人对无甲目(Anostraca)^[1,2],双甲目

(Diplostroca)^[1]及背甲目(Notostraca)^[2]精子的研究得出了较为一致的研究结果,即:成熟精子大多数为圆形或椭圆形,核周区的细胞质丰富,无鞭毛或其它运动器官,但有一些细胞伪足可做轻微的变形运动。无甲目的瑞氏鳃足虫(*Branchiopus risnyai*)较特别,有一大的多态线粒体(Poly-morphic mitochondria)和无定型的致密颗粒。

2 介形亚纲(Ostracoda)(图2)

介形亚纲的精子研究较多,从 Gupta (1968)、Zissler (1969)以及 Reger 和 Florendo (1969),Regar (1970)的出色研究可知部分介形亚纲精子的特征。其精子为线形,是动物界中

* 本文得到福建省自然科学基金(资助号: C97036)和中国科学院昆明动物研究所细胞与分子进化开放实验室的资助;

第一作者介绍:王艺磊,女,34岁,副教授,硕士;

收稿日期:1997-05-21,修回日期:1997-09-22

最长的一种,长于体长,达几个毫米,能运动,但无鞭毛。可将其分为头部、中部和尾部。主要由核、线粒体衍生物,翼状的膜结构及螺旋状的细胞膜所组成。但1978年Wingstrand发现壮枝目(Myodocopa)鳃海萤科(Asteropinae)的精子简单,呈圆形,似乎与鳃足亚纲的精子相似,并认为可能是一种趋同现象。由于与前人研究的结果相关甚远,多年来,Wingstrand对介形亚纲进行了大量的研究,按目前的分类系统,介形亚纲共有46个科。Wingstrand(1988)^[4]研究了其中24个科的72个种均为该亚纲有代表性的种类。他认为先前的作者所描述的仅限于海萤总科(Cypridacea),并不能代表整个介形亚纲。实际上,在介形亚纲中有8种不同类型的精子。由于这些精子易于辨认,并可严格按目前的分类系统归类,因此,可做为分类学的判断依据之一。海萤总科和介虫总科(Cytheracea)精子的结构较为一致;海萤科(Cypridinidae),隆尔介虫科(Sarsiellidae)和皱皮萤科(Rutidermatidae)的精子结构各异且复杂,其它一些精子类型可代表筒柱萤科(cylindroleberididae),多肢介虫科(Polycopidae),巴氏介虫科(Bairdiidae)和泡沫介虫科(Cytherellidae)的特征。而且,有一些精子的形态特征能明显地反映出属的特性,特别是海萤总科和介虫总科,它已可完全用于分类学。另外,有一些形态结构特征是相当特别的,如吸海萤科(Halocyprididae),大量的线粒体位于成熟精子的核膜内;筒柱萤科小且圆的精子被独特的,合胞体状的液泡所包绕;海萤科,隆尔介虫科和皱皮萤科则在雌雄交配时期雄体可分泌粘液包绕精子团形成囊,并在雌性生殖沟内形成一特殊的外精英。总之,目前的研究结果表明在介形亚纲很难寻找到精子的共同特征,因此也无法概述出介形亚纲精子的原型,尚待更进一步地研究。

3 头虾亚纲(Cephalocarida)(图3)

头虾亚纲的精子无鞭毛。Brown和Metz(1967)及Brown(1970)曾简单地描述了长棘头虾(*Hutchinsoniella macrocantha*)精子的结构。头

虾亚纲是甲壳纲最原始的种类,种类稀少。精子结构简单,仅在其后部有一束紧密结合的纤维。

4 须虾亚纲(Mystacocarida)(图4)

须虾亚纲的勒氏长唇虾(*Derocheilocaris remanei*)的精子线形,具鞭毛。Brown和Metz(1967)认为模式长唇虾(*D. typicus*)精子的超微结构与蔓足亚纲的精子有一些相似之处,丰富的线粒体几乎遍布精子头部。

5 桡足亚纲(Copepoda)(图5)

桡足亚纲的精子不具鞭毛,也不运动,形态多样,因种类不同而异。哲学蚤科(Calanidae)的精子一般为球形或卵圆形,飞马哲水蚤(*Calanus finmarchicus*)精子的一端为包绕着不透明物质的致密膜^[1];猛水蚤科(Harpacticidae)的精子为线形,非螺旋状,囊状两节水蚤(*Diarthrodes cystoeus*)的精子长50~60 μ m,小异老丰猛水蚤(*Heterolaophonte minuta*)的精子长25 μ m,横切面为椭圆形,尾部呈锥形,长长的核中含有染色质丝,但无核膜,核的后面是六个紧挨的线粒体,精子的后端是平行的假膜,无中心粒和鞭毛,其最显著的特征是核的前端为一嗜锲的顶体杯^[5]。另外,花瓣鱼虱科(Anthosomatidae)的科氏人形鱼虱(*Lernanthropus kiroyeri*),其精子^[1]是具波状的纺锤形结构,核被嗜锲的片层所复盖,并具有微管支撑,其片层可能是顶体的结构。软刺鱼虱科(Chondracanthidae)的狭软刺颚虱(*Chondracanthus angustatus*)精子为星形,具线粒体,但无分化的顶体和中心粒。在绦臂颚虱科(Naobranchidae)的赛氏绦臂颚虱(*Naobranchia gymiformis*)精子为球形,但却具有两个中心粒,是桡足纲中非常特别的结构。其中,内质网的扁平结构形成了一种与质膜不同的多膜层。此外,Hipeau-Jacpuotte(1989)^[6]描述了寄生的驼厚尾虱(*Pachypyrgus gibber*)的精子,它似是一个核胞质相混合的细胞,其中有一致密的均质区和具晶格状的结构区。可能二者合为顶体的复合物。由此可见,桡足亚纲不同科的精子具不同的特征。

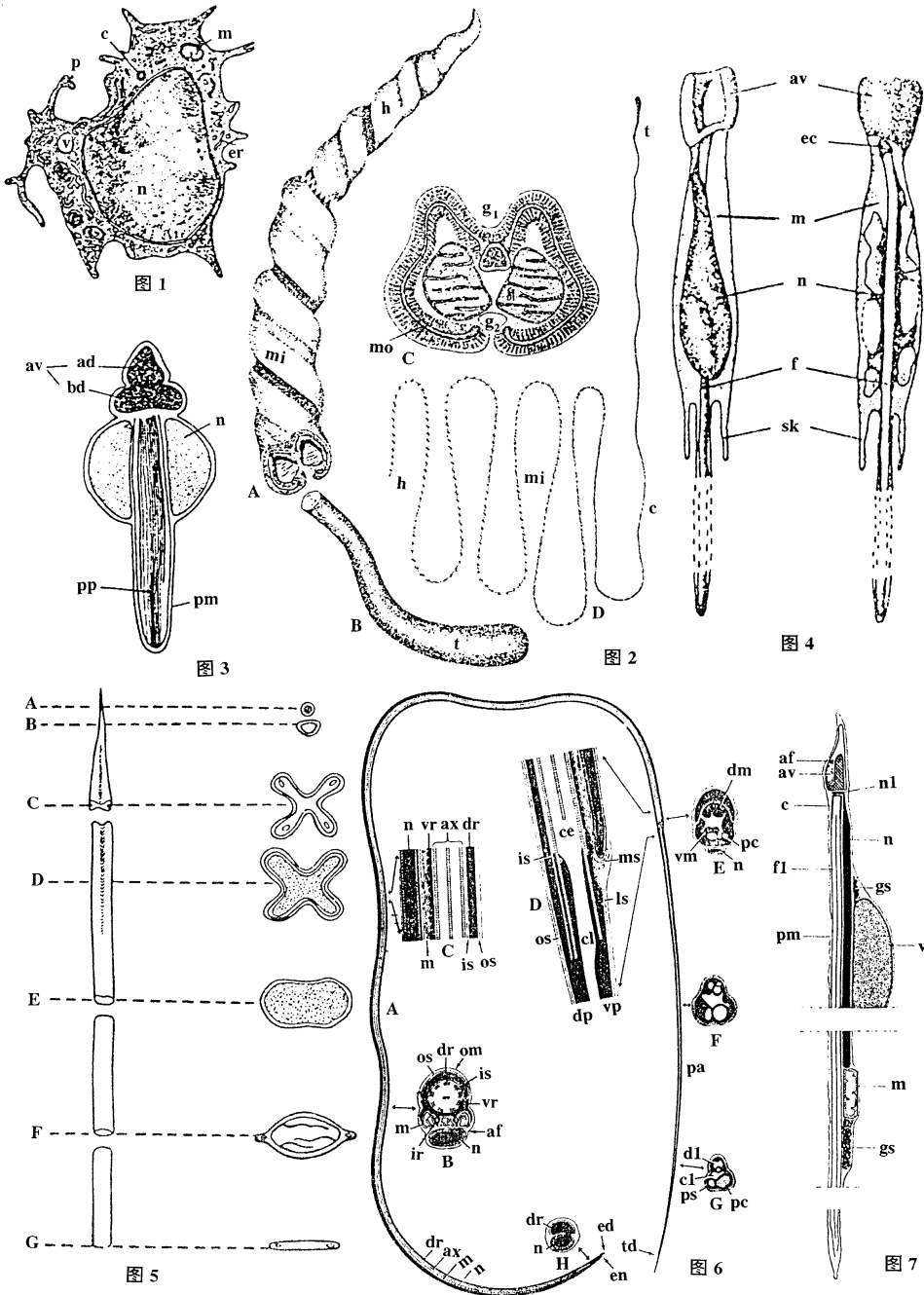


图 1~12 甲壳动物的精子

图 1 鳃足亚纲: 钳形多卤虫 *Polyartemia forcipata* (仿 Wingstrand, 1978) 图 2 介形亚纲: 肥壮介虫 *Cypridopsis* sp. 精子 (仿 Reger, 1970) 图 3 头虾亚纲: 长棘头虾 *Hutchinsoniella macrantha* (仿 Brown 和 Metz 1967) 图 4 须虾亚纲: 模式长唇虾 *Derochellocaris typicus* (仿 Brown 和 Metz 1967) 图 5 桡足亚纲: 猛水蚤目 参形猛水蚤 *Tisbe holothuriae* (仿 pochon-Masson 和 Gharagazolou-van Ginneken, 1977) 图 6 鳃尾亚纲: 鳃 *Argulus* (仿 Wingstrand, 1972) 图 7 蔓足亚纲精子总体观 (仿 Pochon-Masson 等, 1970)

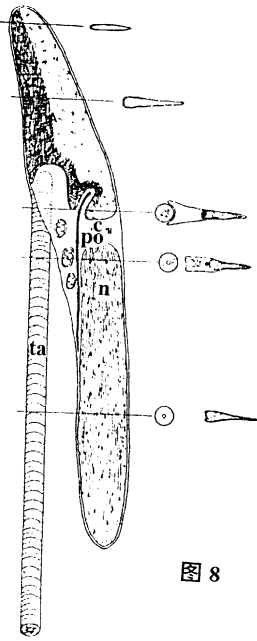


图 8

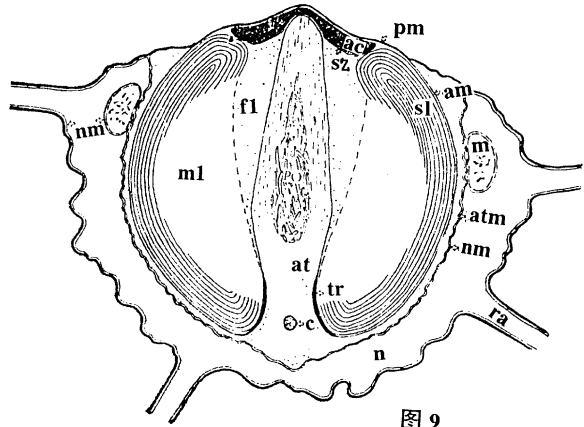


图 9

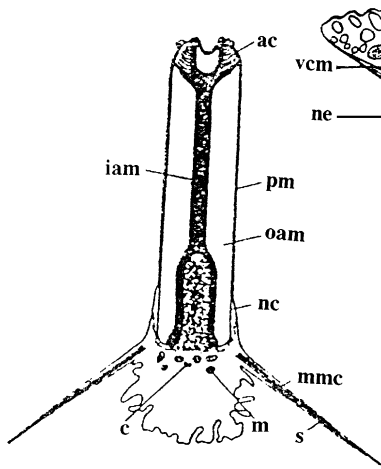


图 10

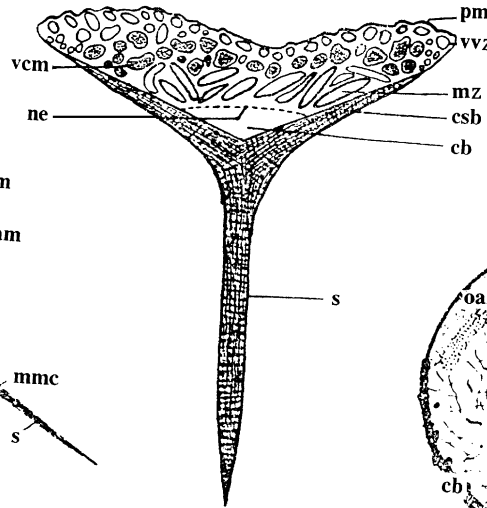


图 11

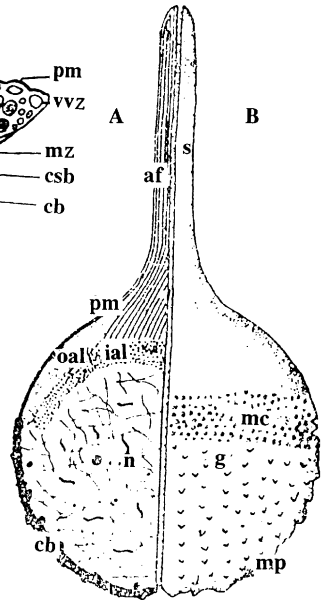


图 12

图 8 等足目: 寻常平甲虫 *Armadillidium vulgare* (仿 Reger 等, 1979) 图 9 爬行亚目: 短尾派 中华绒螯蟹 *Eriohair sinensis* (仿堵南山等, 1987) 图 10 爬行亚目 长尾派 美洲海 蛄 *Homarus americanus* (仿 Talbot 和 Chanmanov 1980) 图 11 游泳亚目 真虾部 日本沼虾 *Macrobrachium nipponense* (仿邱高峰等, 1996) 图 12 游泳亚目 对虾部 长毛对虾 *Penaeus penicillates* (仿张子平和王艺磊, 1991)

ac; 头帽, ad; 前盘, af; 顶体丝, am; 顶体膜 at; 顶体管, atm; 顶体管膜 av; 顶体腔 ax; 轴丝, bd 底盘 c(cc), 中心粒, cb; 细胞质带, cl; 中央腔, csb; 帽状体, dl; 假顶体背腔, dm; 假顶体颗粒物的背部延伸物, 内含 9, 1, 2 号轴丝 dp; 假顶体背杆, dr; 背带, ec; 电子致密芯, ed; 背带后端, en; 核的后端, er; 内质网 f; 鞭毛 fl. 顶体囊丝状物 g; 球状体, g₁, g₂; 精子表面的凹槽 gs; 糖元块 h; 头部, ial; 内顶体层, iam; 内顶体物, is; 背带的内膜囊, ir; 线粒体间的亮杆, ls; 腹侧假顶体囊的界限, m; 线粒体, mc; 囊泡状突起, mi; 精子中部, ml; 顶体囊中间层, mmc; 微管膜复合体, mo; 膜细胞器, mp; 小孔状凹陷, ms; 膜鞘, mz; 膜状带 n; 核, nc; 核袖, ne; 核被膜 nl; 核片层, nm; 核膜, oal; 外顶体层, oam; 外顶体物, om; 轴与背鞘之间的斜膜 os; 背带的外膜囊, p; 伪足, pa; 假顶体, pc; 假顶体的亮芯, pm; 质膜 po; 穿孔器, pp; 后端延伸物 ps; 假顶体膜囊, ra; 辐射臂, sk; 似裙结构 s; 棘(突), sl; 顶体囊片层结构, sz; 亚帽带, t; 尾部, ta; 具横纹的似尾附属物, td; 假顶体背杆顶端, tr; 加厚层 v; 腔, vcm; 内含基质的水泡, vm; 假顶体颗粒物的腹部延伸物, 内含 4, 5 号轴丝, vp; 假顶体的腹杆, vr; 腹带 vvz; 泡状带中的水泡

6 鳃尾亚纲(Branchiura)(图6)

鳃尾亚纲全部为寄生种类,在系统发育上是一个小侧枝,与绕足亚纲的亲缘关系最为密切,其精子具鞭毛。叶形虱(*Argulus foliaceus*)的精子线形,长 $125\mu\text{m}$,有些螺旋,并在前端变细,Brown(1970)^[1]描述了这一亚纲某些种类的精子,有的长达 $350\mu\text{m}$,螺旋状,直径 $5\sim 6\mu\text{m}$,Wingstrand(1972)^[1]认为这类精子具伪顶体(Pseudoacrosome),含有背杆直接和背环相连接,成为贯穿中心粒的微管。Brown(1970)^[1]推测鞭毛的形成可能与顶体的结构有关,因为在伪顶体和鞭毛环之间是相连续的。

7 蔓足亚纲(Cirripedia)(图7)

所有已研究过的蔓足类的精子都是线形的,能运动具鞭毛。直径约 $0.5\mu\text{m}$,长度依种类而定。根首目(Rhizocephala)的精子小于 $20\mu\text{m}$,而尖胸目(Acrothoracica)的精子可长达 $100\mu\text{m}$ 左右。围胸目(Thoracica)、尖胸目及根首目的精子结构相似^[7],头部较长,含有远端中心粒和鞭毛轴丝,鞭毛轴丝在前端被圆锥状顶体包绕,轴丝贯穿精子全长,纤维状的核与鞭毛轴丝并行,核的下面为一长形的线粒体及糖元颗粒。精子的波形游泳运动波及精子全长。鞭毛为典型的 $9+2$ 类型。在输精囊内精子有一显著的特征,即具有附属小滴(Accessory droplet),这也是这类精子最主要的特征。附属小滴的超微结构随不同的种而异。附属小滴的不同具有系统分类学上的意义^[7],但其功能还未能明了。其形状有的是长柱形,有的为膨大的短囊状,如:藤壶(*Balanus balanus*)的附属小滴长 $9\mu\text{m}$,宽 $1\mu\text{m}$,钻孔藤壶(*B. perforatus*)的附属小滴长 $10\mu\text{m}$,宽 $2.5\mu\text{m}$,龟头藤壶(*B. balanoides*)长 $20\mu\text{m}$,宽 $0.8\mu\text{m}$ 。但尖胸目附属小滴一般长仅有几微米,宽 $0.5\mu\text{m}$ 左右。附属小滴内常有棒状或囊状的结构(王艺磊等,待发表),附属小滴在经过射精管时丢失^[8]。这一改变可能与精子的活动密切相关。失去小滴的

反应可能是受到射精管上皮的某些细胞分泌物的触发。

8 软甲亚纲(Malacostraca)

在软甲亚纲中,囊甲总目(Peracarida)和真甲总目(Eucarida)研究得最多。囊甲总目又以端足目(Amphipoda)、等足目(Isopoda)的研究较多,真甲总目中的十足目(Decapoda)由于许多是经济种类而倍受关注,且个体大,易操作,研究最多,也最为深入。

薄甲组(Leptostraca)叶甲总目(Phyllocarida)具有包在球形精英内的球形精子。Jespersen(1979)观察到这类精子具棘突,但无极性、无顶体结构和鞭毛,具液泡状的胞质和退化的线粒体。真软甲组(Eumalacostraca)中,原虾总目(Syncarida)的精子具有由粗末端延伸成丝状体的梨形精子。它们贮存在巨大的马蹄形精英内。棘甲总目(Hoplocaridae)的精子是无任何附属物的球形。相反,囊甲总目:糠虾目(Mysidacea)、涟虫目(Cumacea)、异足目(Anisopoda)、等足目和端足目中所有的精子均为线形。这些精子通常包含有以锐角在末端相联系的两种结构。真甲总目磷虾目(Euphausiacea)的精子类似一个简单的具核的圆或椭圆形细胞,贮存于似烧瓶的精英内。十足目游泳亚目(Natantia)的精子为单星形,爬行亚目(Reptantia)的精子为多星型。

8.1 囊甲总目(图8)

等足目的精子在长度上可从 $2\mu\text{m}$ 如尼姑蝾蛄虱(*Portunion maenadis*)到 1mm 或更长。等足目的精子具有一个柄(handle)和一条鞭(lash)。柄外包有细胞膜及呈横纹的壁。壁的条纹在不同种类不同,鞭为管状结构。在潮虫亚目(Oniscoidea)直径为 300\AA ,而在浪飘水虱总科(Cymothoidea)直径为 500\AA 。一般认为柄和鞭相连的顶部肾形结构为顶体位置。柄为类似尾巴的附属物。鞭内的主要组成为核及线粒体,中心粒等。

Reger(1966)对端足目和等足目精子的比较研究表明两者在许多特征上是相似的,可用

相同的模式来阐述其结构。在跳钩虾属 (*Orchestia*), 精子在雌性纳精囊内不能形成柄, 它们在聚集过程中丢失。

在涟虫目, 精子的主体部和尾部也呈锐角, 在尖鼻无尾涟虫 (*Leucon nosicus*) 其尾部似多鞭毛。异足目的精子为卵圆形, 但还需更多的研究来了解这一结构。

8.2 十足目

十足目精子无鞭毛, 目前依其结构不同可大致分为两种类型。游泳亚目所特有的单星型精子有一延伸的棘突。爬行亚目的精子为多星型, 具有众多的由核或细胞质起源的辐射臂。其顶体无任何明显的延伸。

8.2.1 爬行亚目

这类精子由顶体、核杯和辐射臂三部分组成。其中顶体形态较为复杂, 包含多种亚显微结构。顶体位于精子中央, 主要分为头帽、顶体管和顶体囊三部分。头帽位于前端与核杯相对, 短尾派 (*Brachyura*) (图 9) 的头帽为一电子密度很高的圆盘状结构, 头帽的中央向前突起呈圆锥状, 内凹处正好容纳顶体管前端的伸出部分。顶体管包括中央管和顶体瓣膜两部分, 管内前端有一群微管沿主轴排列, 此结构常称之为穿孔器, 微管群称之为穿孔器微管, 是分类的依据之一, 在梭子蟹科 (*Portunidae*) 其位于中央管内较靠前端的位置^[9]。在方蟹科 (*Grapsidae*) 的两种绒螯蟹中, 穿孔器微管主要分布在中央管中段^[10], 在豆蟹和几种肩蟹中, 穿孔器微管则延伸至中央管后段, 占中央管全长的四分之三左右^[11]。某些种类在中央管基部有一中心粒, 如: 中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*)、锯缘青蟹 (*Scylla serrata*)、普通海 蛄 (*Homarus vulgaris*)、北方黄道蟹 (*Cancer borealis*)、挪威海螯 虾 (*Nephrops norvegicus*)、镶边拟 蠹 蟹 (*Libinia emarginata*)、巴豆蟹 (*Pinnixia* sp) 和尖额蟹类 (*Oxyrhynchus*) 等精子中, 另一些种类, 如日本绒螯蟹 (*Eriocheir japonicus*)、克氏原螯 虾 (*Procambarus clarkii*)、大西洋寄居蟹 (*Eupagurus berhardus*) 等的精子中均无中心粒。由头帽和顶体膜所围成的部分称顶体囊,

头帽后衬有一密度较低的薄层, 称亚帽带; 亚帽带后方, 中央管的周围分为两层, 靠中央管的为内层, 电子密度略低于亚帽区, 外层包绕在内层之外, 电子密度最低, 但占据顶体囊的大部分区域。在外层的外侧, 有些种类具有 1~3 层环状片层结构, 如锯缘青蟹、美味优游蟹 (*Callinectes sapidus*), 有些种类有 4~8 层发达的片层结构, 如日本绒螯蟹、中华绒螯蟹, 但在许多种类, 没有片层结构如扇蟹科和豆蟹科的某些种类。

核杯是由于精子的核呈大的杯状包裹在顶体的外周而得名, 核杯外被核膜和质膜。有的种类精子在靠顶体一侧的核膜常与顶体管膜融合, 并出现断续或消失 (如青蟹), 有的种类未发生融合, 核膜和顶体膜均完整 (如中华绒螯蟹); 有的种类核膜和质膜相融合形成一电子密度高, 不透明的界膜 (如三疣梭子蟹)。

辐射管目前可确定为核起源, 臂内有的种类具有丝状物质, 可能属微管微丝类; 有些种类具微管, 且与中心粒相联系, 有人认为这与受精时的收缩有关, 但有的种类无此物质同样可进行受精, 因此臂内丝状物或微管的功能尚待进一步的探讨。辐射臂的多少与长度是研究十足目系统分类与发生的重要依据。

目前, 用精子超微结构的许多特征来研究爬行亚目的各种类之间的起源和进化关系是精子学研究的一个热点。Jamieson 等学者近 5 年来发表了众多的文章专门阐述了短尾派精子结构在分类学上的意义。在分类依据中, 他特别强调了顶体结构、辐射臂的微管有无, 臂数量的多少, 中心粒的有无等^[12]。此外, Tudge 等 (1995, 1996) 也以精子的超微结构来分析长尾派 (*Macrura*) 以及长尾派和异尾派 (*Anomura*) 之间的系统进化关系。

从低等到高等蟹类, 精子的某些结构存在很大的差别, 低等蟹类、中心粒和线粒体较完整、较典型, 具有一位于核杯后端的长臂, 似乎仍保留着某些有鞭毛精子的特征。在较高等的蟹类, 无后端长臂, 也未见明显的微管存在于辐射管中, 且多数中心粒和线粒体严重退化。

在爬行亚目的精子研究中, 到目前为止, 主

要均集中在短尾派。异尾派和长尾派的研究较少。在异尾派的寄居蟹总科(Paguridea)中、陆寄居蟹科(Coenobitidae)、寄居蟹科(Eupaguridae)和活额寄居蟹科(Diogenidae)即从精子顶体的形状、穿孔器的形状和内部组成加以分类。但从总体上看与短尾派的结构相似。长尾派(图10)如龙虾属(*Panulirus*)的精子结构与爬行亚目的其他种类的精子结构相类似,但顶体腔较复杂,可分为四个各自分离的区:均质区、涡形区、结晶状区和絮凝状区。

8.2.2 游泳亚目

从文献上看,对游泳亚目精子的研究显然比爬行亚目的精子少得多。

游泳亚目对虾部(Penaeidea)精子的主体构型基本上为梨形,分为球状体和棘突两部分,真虾部(Caridea)的精子为“外翻的伞形”结构(图11)。在60~80年代,游泳亚目的研究主要集中在对虾科(Penaeidae)以上的一些种类,甚至在《对虾生物学》一书中有关对虾的精子超微结构模式也是引用锐脊单肢虾(*Sicyonia ingentis*)的精子图片。对虾科精子的研究,首先由Hudinage(1941)简要描述了日本对虾(*Penaeus japonicus*)精子的形态,并将精子描述成头为主体带有一尾。King(1948)则将白对虾的精子划为头、中段、尾三部分,这两种分法显然是受到鞭毛型精子描述方法的影响。Pochoir-Masson(1968, 1969)通过比较了爬行亚目和真虾部片刺褐虾(*Grangon vulgaris*)和锯齿长臂虾(*Palaemon serratus*)的精子,认为游泳亚目的精子并非介于鞭毛型和非鞭毛型精子的中间类型,为游泳亚目精子的研究翻开了新的一页。80年代中期陈倅等(1986)分别在光镜下描述了白对虾(*P. setiferus*),中国对虾(*P. orientalis*)的精子。但陈倅将中国对虾的细胞核定位于近棘突的一侧呈半月形是错误的。1987年日本学者Ogawa曾用扫描电镜观察了日本对虾的精子外形。1989年我们首先在中国细胞生物学会第四次全国代表大会上宣读了关于对虾成熟精子扫描和透射电镜的观察结果,并绘出其超微结构模式图(图12)^[13, 14]。对虾精

子的顶体可分为棘突和内外顶体层。棘突内(长毛对虾)由相互平行的纵细丝构成,形成穿孔器,内顶体层所含颗粒粗大,外顶体层颗粒细小,三部分之间界限分明但无膜相结构分隔。在顶体相对一侧的球状体即为核的部位,核内结构十分疏松,非浓缩呈凝絮状,使精子细胞较大,不利于运动。在成熟精子中,核周细胞质含有退化的膜细胞器,线粒体少甚至不存在,我们认为,对虾性成熟不同步,雄虾先于雌虾成熟,有的时间相差近半年,精子可在雌虾纳精囊中存活相当长的时间,这与成熟对虾精子少或不具线粒体,代谢水平低是相关的。之后,有许多学者的研究结果也与我们的结论相符^[15~17]。

单肢虾科(Sicyoniidae)的精子具有高度复杂的顶体结构^[18, 19]含有顶体杯和棘突,亚顶体区含盘状的片层,中央芯、晶格状结构,致密的外周环和核片层,复杂的亚顶体区是整个科的特征。真虾部长臂虾科(Palaemonidae)的精子与对虾部不同,杯状核(伞部)的中央由辐射状的纤丝支持,这些纤维在核的基部网结在一起并延伸形成棘突^[20, 21]。如:日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)和罗氏沼虾(*M. rosenbergi*),其棘突均是由20根辐射状纤丝汇合而成。棘突既与精核无关,也没有顶体的结构和功能,PAS反应呈阴性。实质上棘突是由收缩蛋白组成,其主要功用可能是在受精过程中发生弯曲与卵子接触,牵引精子入卵。

大多数游泳亚目的精核都呈凝絮状,而日本沼虾,耙路小长臂虾(*Palaemonetes paludosus*)的精核非常特化,内含许多大小不同的小泡,泡内含有PAS阳性反应的颗粒^[21],日本沼虾还具有内质网潴泡样的膜囊,这些PAS阳性小泡的功能值得进一步探讨。

最近,Medina(1994)提出,游泳亚目和爬行亚目这两类精子之间应存在一些中间过渡类型。他指出仅仅根据成熟精子棘突的有无将十足目的精子分为两种类型是不充分的,还因考虑精子发生过程中棘突的起源和形成方能更准确。因此,Medina认为十足目的精子可分为三类而非传统的两类,即:单星状的真虾部精子有

一无膜界的纤丝状棘突,相反的单星状的对虾部精子是具膜界的,而多星状的爬行类精子是无棘突的顶体腔。

笔者认为,在传统的两类精子中还有第三类的精子类型是可能的,但是 Medina 试图以对虾部触芒虾(*Aristaeus antennatus*)的精子为模式来作为第三类精子类型的代表,证据仍不够充分。除要了解棘突的起源和形成外,还应以棘突在受精中的作用来判定。真虾部某些种类精子棘突的结构和功能相当独特,与传统的两类不同,暗示了另一类精子类型的存在。这一类是否在真虾部普遍存在值得深入研究。

以精子的结构研究动物种类的进化路径在游泳亚目亦已开始, Medina (1995)^[22]发现对虾部触芒虾和叶拟芒虾(*Aristaeomorpha foliacea*)与对虾部典型的特征不同,且它们之间的结构也明显不同。触芒虾的精子没有棘突,具球形(非杯状)的顶体和亚顶体细胞质(非核周质),是独立进化的。叶拟芒虾的精子没有顶体,简单的精子细胞由中央核及周围的细胞质带,无膜界的核所组成,无中心粒和辐射臂。因此除顶体外,与典型的对虾部精子相近。这两种精子类型似乎说明了传统分类相近的属有截然不同的进化路径。

对虾科的日本对虾精子中发现有微管束的存在^[17],至今精子微管仅在爬行亚目出现,在对虾精子中的这一发现可能引起分类学家的兴趣。锯齿似对虾(*Penaeopsis serrata*)的棘突中有一螺旋的管状结构也是对虾部目前研究中唯一观察到的^[19]。作者在长毛对虾的精子棘突中也观察到平行细丝状结构。进一步研究其生化组成及在受精过程中的作用将是极为有趣的。也是本实验室目前的研究内容之一。

参 考 文 献

- 1 Pochon-Masson J. Arthropoda-Crustacea In Reproductive Biology of Invertebrates. Vol. II. Spermatogenesis and sperm function Adiyodi, K. G. Ed., John Wiley and Sons, New York: 1983. 107~449.
- 2 Nicotra, A., G. Mura. Fine structural observations on nurse-like structures during spermatogenesis of *Branchipus*

- visnyai* (Crustacea Anostraca). *J. Crustacean Biol.*, 1986, 6(4): 705~708.
- 3 Sabelli, F. S., S. Tommasini. Functional morphology and ultrastructure of the male reproductive system in the Lep-*testheriidae* (Branchiopoda, Conchostraca). *Crustaceana* (Leiden), 1994, 67(3): 362~370.
- 4 Wingstrand, K. G. Comparative spermatology of the Crustacea Entomostraca: 2: Subclass Ostracoda. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter*, 1988, 32: 1~149.
- 5 Hosfeld, B. On sperm ultrastructure, spermiogenesis and the spermatophore of *Heterolaophonte minuta* (Copepoda, Harpacticoida). *Zoomorphology* (Berlin), 1994, 114(4): 195~202.
- 6 Hipeau-Jacquotte, R., F. Coste. Reproductive system of the parasitic copepod *Pachypugus gibber*: Spermatogenesis and spermatophore formation in dimorphic males, and discharge in female tracts. *J. Crustacean Biol.*, 1989, 9(2): 228~241.
- 7 Healy, J. M., D. T. Anderson. Sperm ultrastructure in the cirripedia and its phylogenetic significance. *Records of the Australian Museum.*, 1990, 42: 1~26.
- 8 Barnes, H., W. Klepal, E. A. Munn. Observations on the form and changes in the accessory droplet and motility of the spermatozoa of some cirripedes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1971, 7: 173~196.
- 9 上官步敏, 李少菁. 锯缘青蟹精子超微结构的研究. *动物学报*, 1994, 40(1): 7~11.
- 10 堵南山, 赖伟, 薛鲁征. 中华绒螯蟹精子的研究 I 精子的形态及超微结构. *海洋与湖沼* 1987, 18(2): 119~125.
- 11 Jamieson B. G. M. The ultrastructure of the spermatozoa of four species of Xanthid crabs. (Crustacea, Brachyura, Xanthidae). *J. Submicroscop. Cytol. Pathol.*, 1989, 21(3): 579~584.
- 12 Jamieson, B. G. M., D. Guinot, D. F. B. Richer. Phylogeny of the Brachyura (Crustacea, Decapoda): Evidence from spermatozoal ultrastructure. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 1995, 166: 265~283.
- 13 张子平, 王艺磊. 对虾精子的研究 I 成熟精子的形态与超微结构. 中国细胞生物学学会第四次全国代表大会暨学术讨论会论文摘要汇编. 上海, 1989. 89.
- 14 张子平, 王艺磊. 对虾精子的研究 I 成熟精子的形态与超微结构. *厦门水产学院学报*. 1991, 13(2): 1~9.
- 15 林勤武, 刘瑞玉, 相建海. 中国对虾精子的形态结构、生理生化功能的研究 I 精子的超显微结构. *海洋与湖沼*, 1991, 22(5): 397~401.
- 16 洪水根, 陈细法, 周时强等. 长毛对虾精子发生的研究

- I. 精子的形态结构. 动物学报, 1993, 39(3): 239~243.
- 17 Medina A. Spermatozoal ultrastructure of *Penaeus kerathurus* and *Penaeus japonicus* (Crustacea: Dendrobranchiata). *Zoology*, 1994, 114: 181~187.
- 18 Kleva M. G., A. I. Yudin, W. H. Clark, Jr. Fine structure of the unistellate sperm of the shrimp *Sicyonia ingentis* (Natantia) *Tissue Cell*, 1980, 12(1): 29~54.
- 19 Medina A., D. L. R. I. Lopez A. Santos. Ultrastructural comparison of the spermatozoa of *Sicyonia arinata* (Sicyoniidae) and *Penaeopsis serrata* (Penaeidae) shrimps (Crustacea: Dendrobranchiata), with particular emphasis on the acrosomal structure. *J. Submicro. Cytol. Pathol.*, 1994, 26(3): 395~403.
- 20 Butcher, A. R. D. R. Fielder. The reproductive anatomy of male fresh-water prawns *Macrobrachium australiense* (Holthuis 1890) in Southeast Queensland. *Invert. Reprod. Develop.* 1994, 26(3): 205~212.
- 21 邱高峰, 堵南山, 赖伟. 日本沼虾雄性生殖系统的研究 II. 精子的形态及超微结构. 动物学报, 1996, 42(4): 349~354.
- 22 Medina A. The atypical sperm morphologies of *Aristeus antennatus* and *Aristaeomorpha foliacea* (Crustacea: Dendrobranchiata, Aristeidae) and their phylogenetic significance. *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle*, 1995, 166: 243~250.

高等甲壳动物性别决定机制及其性逆转^{*}

康现江 王所安

(河北大学生物系 保定 071002)

关键词 高等甲壳动物 性别决定 性逆转

在我国,十足目甲壳动物(尤其是对虾属的种类)的养殖创造了显著的经济效益和社会效益。如何在现有的基础上提高其效益?途径之一即进行遗传育种的研究,进而创造出具有优良经济性状的品种,其中高等甲壳动物性别决定机制与性逆转的研究是这项研究领域的重要基础之一,受到许多研究者的广泛重视。本文就国内外目前在该领域的研究现状做一扼要概述。

1 高等甲壳动物的性别决定机制

在甲壳动物中,性别决定及其分化在不同的类群之间差别较大。在等足目(Isopoda)一些种类中,有的进行单性生殖(monogeny),在行孤雌生殖的类群中为多倍性生殖(polyploidy),其性别多受群体的密度、环境温度及营养状况等因子决定^[1,2]。在端足目钩虾属的迪氏钩虾(*Gammarus duebeni*)对光期敏感,夏季孵化出的个体多为雄性,秋季孵化出的多为雌性,其性别决定机制尚不清楚。

在一些高等甲壳动物中,其性别是有性染色体决定的。Niiyama^[3]在26个十足目动物中,发现有8个具有异型性染色体^[2]。在斜纹蟹属(*Plagusia*),绒螯蟹属(*Eriocheir*)和近方蟹属(*Henugrapsus*)^[3],长额虾属(*pandalus*)等一些种雄性个体发现有异型性染色体(x-y chromosome或x-0 chromosome)。而在铠甲虾科的颈刺铠甲虾(*Cervimunida princeps*)观察到XX-Y性染色体。

迄今为止,在沼虾属中的罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)和日本沼虾(*M. Japonics*)未发现异型性染色体。许多学者对对虾属(*Penaeus*)很多种的染色体进行了研究,未发现性染色体。如相建海等^[4]和我们对中国对虾(*P. chinensis*)染色体组,核型的研究,未发现性染色体,而中国对虾自然种群和我们室内试验的群体,其雌雄性比为1:1,根据

* 河北省科委自然科学基金资助项目,编号90247108;

第一作者简介:康现江,男,34岁,讲师,博士;

收稿日期:1996-12-30,修回日期:1997-05-30