

- existence of seedeating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 1973, **54**: 788 ~ 797.
- 43 M' Closkey, R. J., B. Fieldwick. Ecological separation of sympatric rodents (*Peromyscus* and *Microtus*). *J. Mammal.*, 1975, **56**: 119 ~ 129.
- 44 Keen, W. L. Habitat selection and interspecific competition in two species of plethodontid salamanders. *Ecology*, 1982, **63**: 94 ~ 102.
- 45 Schoener, T. W. The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 1982, **70**: 586 ~ 595.
- 46 Hutto, R. L. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. In M. L. Cody (eds), *Habitat selection in bird*. New York: Academic Press, 1985. 455 ~ 476.
- 47 Schoener, T. W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**: 27 ~ 39.
- 48 Van Horns B. Niches of adult and juvenile deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in seral stages of coniferous forests. *Ecology*, 1982, **63**: 992 ~ 1 003.
- 49 边疆晖, 樊乃昌, 景增春等. 高原鼠兔和达甘肃鼠兔的摄食行为及对栖息地适应性的研究. 见: 纪念陈桢教授诞辰100周年论文集. 北京: 中国科技出版社, 1994. 403 ~ 408.
- 50 Johnson, D. H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 1980, **61**: 65 ~ 71.
- 51 Hutto, R. L. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. In M. L. Cody (eds), *Habitat selection in bird*. New York: Academic Press, 1985. 455 ~ 476.
- 52 Forman, R. T., M. Godron. *Landscape ecology*. New York: John Wiley and Sons, 1986.
- 53 Hansson, L., L. Fahrig, G. Merriam. Mosaic landscape and ecological processes. London: Chapman & Hall, 1995.
- 54 Meffe C. K., C. R. Carroll. *Principles of conservation biology*. Massachusetts: Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, 1994.

## 甲壳动物精子学研究概况<sup>\*</sup>

### II. 精子发生与精子的生化组成

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

关键词 甲壳动物 精子发生 生化组成

在前文阐述了甲壳动物精子形态和结构的基础上, 本文着重概述其精子发生与精子的生化组成。

#### 1 精子发生

甲壳动物的精子发生和形成过程都是在精巢内产生和进行的。精原细胞紧靠曲细精管的基膜, 由基膜向管腔排列依次为不同发育时期的生精细胞: 初级精母细胞, 次级精母细胞、精子细胞和分化中的精子。精原细胞经过有丝分裂成为初级精母细胞, 初级精母细胞经过减数分裂染色体数目减半, 分为两个次级精母细胞, 精子细胞经过变态形成精子。但由于形成的精子形态各异, 因此精子发生在许多细节上是不

同的, 特别是形成过程。

1.1 头虾亚纲 (Cephalocarida)、须虾亚纲 (Mystacocaride) 和鳃尾亚纲 (Branchiura) 精子发生的研究几近空白。

1.2 对介形亚纲 (Ostracoda) 精子发生的报道均集中在腺状介虫科 (Cypridae)<sup>[1]</sup>, 且侧重强调了螺旋状结构的形成。一般认为其来源于核的外膜、内质网、高尔基器、羽状细胞器等。对于其它结构的形成研究极少。

<sup>\*</sup> 本文得到福建省自然科学基金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

1.3 桡足亚纲(Cepepoda)的精子发生只有零星的报道<sup>[2]</sup>,主要讨论三方面。(1)中心粒:小型异猛水蚤(*Heterolaophonte minuta*)精子发生过程中中心粒始终存在,并固定位于核的后端与线粒体区之间,推测其不仅参与了精子的分裂,也在精子的形态发生中发挥作用。(2)核膜:夏眠唇角水蚤(*Labidocera aestiva*)核膜的崩解发生于精细胞进入输精管时,这些核膜碎片形成高度折叠的膜复合体,并位于成熟精子的质膜边缘。但在小型异猛水蚤未观察到此现象。(3)顶体杯及片层的形成:在小型异猛水蚤顶体杯及嗜钺片层的形成与核膜的消失无关,而是由胞质内众多小泡融合成的小池演变的,小池是起源于内质网或高尔基器有待确定。内貽贝虱(*Mytilicola intestinalis*)和莱氏鲰(*Ergasilus lizae*)顶端致密的片层起源于内质网小池,但其功能尚待研究。

1.4 蔓足亚纲(Cirripedia)精子发生的研究也较少<sup>[3,4]</sup>。刚刚形成的早期精细胞有一椭圆形的核,单一的线粒体和具轴丝的中心粒区,有些种类可见高尔基复合体<sup>[4]</sup>。中期精细胞期顶体开始形成,精子形态变为椭圆形。后期精细胞期附属小滴形成,核沿着轴丝延伸,轴丝为9+2微管结构,除核及轴丝构成鞭毛的主要成分外,还有糖元颗粒及一细长的线粒体。Kubo等(1979)认为高尔基复合体在精细胞发育的不同时期发挥不同的作用,先后参与了顶体和附属小滴的形成。但我们在研究中发现,纹藤壶(*Balanus amphitrite*)精子发生过程中未见有典型的高尔基体,粗面内质网参与了附属小滴的形成。

1.5 鳃足亚纲(Branchipoda)的精子发生目前研究的亦较少<sup>[5,6]</sup>。无甲目鳃足虫属维氏鳃足虫(*Branchipus visnyai*)的精子发生中有一特殊的斑点状(Nuage)结构存在,精子没有形成顶体和尾部,一簇簇致密黑色颗粒融合成一大而无定形颗粒;同时其线粒体的行为也相当特殊,早期阶段具有众多细小的线粒体,最后发生融合形成了在成熟精子内的巨大的多态线粒体,这种变化推测可能与减少线粒体外膜以利

于其内部基质的运动有关。

1.6 在八个亚纲中软甲亚纲(Malacostraca)精子发生的研究最多。

1.6.1 叶虾目(Nebaliacea)是软甲亚纲最原始的类群。Jespersen(1979)曾研究了叶虾属(*Nebalia*)两个种类的精子发生,并认为它们的形成过程基本相同。早期精细胞聚集成群,细胞质内具有多个核,胞膜边缘分布着致密的凸起物。中期精细胞分散,但通过营养细胞相连,营养细胞之分泌液将精细胞包绕形成精英,精子在精英内成熟,成熟过程中细胞变为致密,细胞质空泡化,线粒体退化,中心粒消失,细胞表面不规则,凸起物发育成棘,但在精英内无极性。在整个发育过程中都没有形成顶体和鞭毛。

1.6.2 山虾目(Anaspidacea)也是软甲亚纲十分原始的类群。塔斯马利亚山虾(*Anaspides tasmaniae*)<sup>[7]</sup>精子卵圆形,前端覆盖顶体,叶状的核和线粒体占据整个细胞,长形亚顶体纤维贯穿核并形成螺旋体以支持细胞质后端的延伸物。在整个发育过程中没有形成鞭毛,精子不运动,包埋于由输精管分泌的小囊内。

1.6.3 在囊虾总目(Peracarida)糠虾目(Mysidacea)无刺大糠虾(*Praunus inermis*)和涟虫目(Cumacea)三刺长涟虫(*Iphinoe trispinosa*)的精子发生过程中<sup>[1]</sup>,次级精母细胞的核外,总有一些位于核孔区与核膜并行的致密不透明物质,称之为拟染色体,其周围包绕着众多的线粒体。在早期精细胞,常可见这些拟染色体及线粒体紧靠高尔基复合体。但到了后期只有高尔基复合体与拟染色体相连,线粒体缺失,并出现高尔基复合体膜的溶解,高尔基小泡内的物质与拟染色体的物质相混合。在精细胞的最终成熟过程中,这些拟染色体浓缩、伸长,并最终成为杆状的亚顶体区。精子发生过程中线粒体与拟染色体的关系可能是拟染色体可提供线粒体合成ATP所需的物质,而高尔基复合体则部分参与了亚顶体区的形成。在等足目(Isopoda)壁潮虫(*Oniscus asellus*)和盔甲栉水虱(*Asellus militaris*)及端足目(Amphipoda)跳钩虾属

(*Orchestoidea* sp.)<sup>[1]</sup>, 亚顶体的杆状结构最初被认为起源于早期精细胞之胞质中的电子致密体。从 Reger(1977)的研究可知这一致密体即是拟染色体。因此等足目和端足目的杆状亚顶体区也是起源于拟染色体。说明了囊虾总目精子发生的相似性,从而产生了形态相似的精子。

在真虾总目(Eucarida)十足目(Decapoda)爬行亚目(Reptantia)中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)<sup>[8]</sup>的精子发生过程中,拟染色体在精原细胞中出现,在初级精母细胞中包围中心粒,形成中心粒附属物,随后消失不见,说明了与囊虾总目拟染色体在功能上存在极大的差异。是否与导致不同形态的精子有关值得探讨。

1.6.4 比较十足目的精子发生<sup>[1,9-12]</sup>,早期精细胞在超微结构和一般形态上是相似的。其主要特征是核和一大前顶体腔。它们各占据细胞的两极。但在游泳亚目(Natantia)对虾部(Penaeidea)细胞质围绕着核分布,爬行亚目的细胞质则位于前顶体腔下面与核相邻的区域,即与核共占据细胞另一极的两侧。我们对长毛对虾(*Penaeus penicillates*)和锯缘青蟹(*Scylla serrata*)的研究也证实了这一结论。但在游泳亚目真虾部(Caridea),精子在发生过程中没有形成前顶体腔。

核:游泳亚目染色质在精子发生过程中经历了多次形态变化。在早期精细胞内它形成了多个大块的异染色质区,之后成为非浓缩状的均匀核质,最后在成熟精子中成为所有十足目精子均相似的疏松而非致密的结构。对虾部最初连续的核膜在中期精细胞崩解,使核质可自由交换。这两个特征也是许多爬行亚目种类的共同特征,但在闪光龙虾(*Panulirus argus*)和斑点龙虾(*P. guttatus*)的成熟精子中有一连续的核膜。与大多数十足目不同的是,真虾部在整个精子发生过程中保留完整的核膜。

对虾科(Penaeidae)短额虾亚科(Eusicyoniinae)锐脊单肢虾(*Sicyonia ingentis*)外核膜可能直接参与了前顶体腔的形成;在片刺褐虾(*Crangon septemspinosa*)精子中,部分外核膜伸入精子的顶体区, Demestre 等(1993)也在对

虾部的触须虾(*Aristeus antennatus*)报道了类似的现象,但在长额拟对虾(*Parapenaeus longirostris*)的精子发生过程中却未观察到核膜的这一变化。因此,核膜参与前顶体腔的形成之说并不适用于所有的十足目动物。

细胞质:游泳亚目的早期精细胞具有围绕核区的细胞质带,但在爬行亚目中细胞质位于顶体腔和核之间。这两种类型的存在可能与顶体的相对位置是相统一的。前者将形成具有棘突的精子,后者则发育成无棘突的精子。目前研究过的十足目种类的精子发生均证实了这一点。

在十足目的许多种类,早期精细胞的胞质囊泡化,一些囊泡融合成大的前顶体腔。胞质内紧靠核和发育中的顶体的膜复合体在十足目的精子中普遍存在。在短尾派(Brachyura)退化的膜复合体融合并进入穿孔器。同样,在长额拟对虾这些退化的膜复合体延伸至亚顶体区。关于膜复合体的起源有些学者认为可能是内质网融合卷曲而成。

当精细胞体积减小后,周边细胞质形成一围绕核区的薄带,薄带内具有退化的线粒体和残余的膜聚集。中心粒命运在不同种类也不尽相同,一些种类在早期精子发生过程中随着中心粒的退化,在成熟的精子内不再出现。如长额拟对虾,且微管在这一种类的精子发生过程中均未观察到。中心粒在对虾部的成熟精子内一般不存在,尽管在真虾部的精子中单或双个中心粒普遍存在。中心粒在爬行亚目的精子中存在与否因种而异。

前顶体腔及顶体:十足目早期精细胞的显著特征是具有一大的前顶体腔。早期的研究认为其起源于高尔基体,有的认为起源于线粒体。近年来,通过电镜研究表明某些种类在形成前顶体腔的囊泡周围聚集着许多以同心圆排列的内质网<sup>[13]</sup>,如本实验室研究的长毛对虾;有些种类则聚集着许多内质网小泡<sup>[1,8,14]</sup>,因此可以推测前顶腔起源于内质网。在长额拟对虾前顶体腔絮状的基质内有一高电子密度的浓缩体,大量的细胞质可能参与了这一结构的形

成<sup>[13]</sup>。锐脊单肢虾前顶体腔内的顶体物可能是由几种内含致密椭圆体的膜囊相互融合聚集成的致密浓缩体。这些致密体的超微结构在上述这两种虾的顶体形成早期是十分相似的,但进一步的分化就出现了差异。第一种情况是致密体与顶体腔前膜接触并形成棘突原基,最后分化成的顶体结构较为简单。而第二种情况则是致密体与顶体腔后膜接触,其中的棘突原基与其它致密体分开,最终产生较为复杂的顶体结构。这两种情况可能分别代表了它们各自科的特点。本实验室的研究表明,长毛对虾的顶体形成过程类似于第一种情况,前顶体腔的致密体均一,但致密体似乎先与顶体腔的后膜接触,然后向前延伸形成棘突,顶体腔的其它部分分化为内外顶体层,因此,长毛对虾的顶体结构较锐脊单肢虾简单。由此可见,对虾亚科(Pennaeinae)和短额虾亚科之间最主要的区别就在于顶体的形成和结构。爬行亚目短尾派唐氏招潮蟹<sup>[13]</sup>前顶体腔内致密体的形成及其之后的分化与锐脊单肢虾相似。其它一些种类虽未详尽地阐述其分化过程,也未比较和游泳亚目的区别,但从他们的观察中均认为随着精子的分化和成熟,前顶体再分化出头帽,片层结构、中间层和丝状层,同时,前顶体腔近核一端的中央内凹,由膜复合体产生电子密度低的物质,一部分进入凹陷形成中央管,另一部分在顶体囊外周形成顶体管的外周延伸部分,从而形成结构完整的顶体。

与其它十足目相比较,真虾部精子显著的特征是棘突结构没有膜界,它是从与核膜膜相连的大量的膜结构起源的物质形成的,呈PAS阴性,且在受精过程中未发生顶体反应。因此,真虾部和对虾部精子的棘突在结构、形成和功能上显然是不同的,提示了真虾部在精子的分化和功能上有一相对独立的进化路径。

## 2 生化组成

### 2.1 核内含物

通常,细胞核中酸性的DNA与组蛋白等碱性蛋白和非碱性蛋白相结合以维持稳定。在

大多数后生动物的精子发生过程中,组蛋白要被碱性更强的碱性蛋白如:鱼精蛋白所取代,从而产生染色质高度浓缩,体积小而致密的细胞核。甲壳动物既有有鞭毛的运动型精子,也有无鞭毛的非运动型精子,这两类精子核内含物成分有很大区别,是甲壳动物精子细胞核形态结构各异的物质基础。

曾发现可很方便、很完全地把蟹和寄居蟹精子中的DNA丝与蛋白质分离开,染色质丝的直径平均为20Å。染色质丝是由含相当特殊的碱基位点的DNA所构成。在普通黄道蟹(*Cancer pagurus*)卫星DNA的“多聚dAT”占有很大比例,这些可能与无鞭毛非运动型精子核内不含碱性蛋白有关。

Sellos等(1981)采用聚丙烯酰胺凝胶电泳分析了锯齿长臂虾(*Palaemon serratus*)精巢和精子的生化组成,特别是组蛋白的特性。锯齿长臂虾精子不含鱼精蛋白。但有具有体细胞特征的组蛋白和H<sub>1</sub>的配体。这些蛋白经Biogel p-100纯化后,氨基酸组成与H<sub>2</sub>A, H<sub>2</sub>B组蛋白相似,分子量约为155 000。染色质的生化分析表明,碱性蛋白/DNA高达0.94,与体细胞的比例相近。我们的研究结果表明,属无鞭毛、非运动型的成熟虾蟹精子核内均不含碱性蛋白<sup>[15~17]</sup>,与此相一致的是这些精子的细胞核呈疏松状。近来,我们<sup>[18]</sup>进一步用电镜细胞化学的手段研究了刀额新对虾精子碱性蛋白的变化,发现在顶体形成的同时,核内碱性蛋白被抛弃。最近,Chiva(1992)在甲壳动物蔓足亚纲这类有鞭毛的精子云状藤壶(*Balanus nubilus*)中首次发现了鱼精蛋白,这一蛋白内含有相当丰富的赖氨酸,其次是精氨酸,两者占67.7mol%,丝氨酸占10.9mol%。据Subirana(1983)的标准, Lys + Arg = 45 ~ 80mol%, Ser + Thr = 10 ~ 25mol%的可称为B<sub>4</sub>。因此,可将云状藤壶的鱼精蛋白归为B<sub>4</sub>。Chiva同时还检测到这一鱼精蛋白与核内的三种酸性蛋白相并存,这些蛋白与Vaugh和Hinsch(1972)先前所描述的独特的蛋白在成分上是相关的。他认为甲壳动物精子酸性蛋白的存在可为研究DNA-酸性蛋白-

鱼精蛋白的相互作用关系建立一个有趣的模式。

## 2.2 顶体内含物

甲壳动物顶体的起源一直是研究的热点。它总是 PAS 阳性, 包含糖类和蛋白质。在十足目, 已对其顶体中碱性蛋白的浓集及核内组蛋白的丧失进行了研究<sup>[1, 18]</sup>。新对虾精子顶体形成过程中, 在原顶体囊出现时就有了碱性蛋白。顶体内碱性蛋白的丰富度随十足目种类的不同有所差异。且在成熟精子内的分布也有些不同。Chevaillier (1970) 比较了几种蟹的碱性蛋白的分布, 挪威龙虾(长尾派)碱性蛋白仅位于穿孔器的中央管壁的边缘。寄居蟹(异尾派)扩展到整个囊状腔内, 真蟹(短尾派)则位于中央管壁及头帽附近。我们研究发现, 锯缘青蟹(短尾派)似乎与真蟹也不同, 碱性蛋白位于除中央管外的整个顶体腔。我们在对虾的研究中也发现刀额新对虾精子碱性蛋白仅位于内外顶体层, 而长毛对虾的棘突中也有碱性蛋白分布。

在挪威龙虾和蟹的顶体颗粒中碱性蛋白是游离的且富含精氨酸, 相似埃默蟹(*Emerita analoga*)的顶体腔内则是富含赖氨酸的碱性蛋白<sup>[1]</sup>。Chevaillier (1970) 称这些蛋白质为“十足目蛋白(decapodine)”, 且其分布及氨基酸组成随种类而异。Vaughn (1968) 和 Chevaillier (1970) 认为核-胞质交换对顶体腔内含物的形成是相当重要的, 但我们在刀额新对虾的研究中未观察到核内碱性蛋白转移至顶体的过程。

最近, Tsai 和 Talbot (1994)<sup>[19]</sup> 对美洲龙虾(*Homarus americanus*)顶体腔的收缩成分进行了细致的研究。美洲龙虾的顶体可分为四区。采用梯度离心分离出顶体杯, SDS-PAGE 显示, 顶体杯有 8 条主要的多肽带, 分子量从  $37 \times 10^3$  到  $66 \times 10^3 \mu$ , 另有 5 条附加带, 分子量为  $18 \times 10^3 \sim 29.5 \times 10^3 \mu$ 。顶体的 3 区仅含有  $40 \times 10^3 \mu$  的蛋白, 用 RLA60 标记显示, 其功能可能是促进精子和卵黄膜的接触。  $29 \times 10^3 \mu$  的蛋白在顶体反应中完全释放出来, 反应了的精子没有 4 区, 推测它是顶体 4 区的成分。其它 10 条带可部分被释放, 其中 7 条带可能是顶

体腔的成分, 另 3 条是内外顶体层的物质。这一收缩成分不属于肌动蛋白-肌球蛋白体系, 而是细胞外收缩的功能蛋白。

## 2.3 细胞骨架

目前, 随着免疫荧光技术的应用, 甲壳动物特别是十足目精子的细胞骨架研究取得了重大的进展。Tudge (1994a)<sup>[20]</sup> 用单克隆抗肌动蛋白抗体和三种不同的单克隆抗管蛋白抗体的间接免疫荧光技术研究了红细螯寄居蟹(*Clibanarius eiythropus*), 蜘蛛蟹(*Maja squinado*), 普通黄道蟹和溪蟹(*Potamon fluviatile*)的细胞骨架蛋白、肌动蛋白(actin)和管蛋白(tubalin)的存在和分布情况。Actin 存在于四种蟹中, 但 Actin 的荧光类型不同, 蜘蛛蟹和普通黄道蟹的顶体腔内有致密的荧光, 是参与顶体反应的成分; 溪蟹的顶体内也有 Actin, 而在红细螯寄居蟹, Actin 则存在于细胞质中。四种蟹中均未见 F-actin。Tubulin 仅出现在前三种蟹的细胞质中, 溪蟹未见。在此基础上 Tudge (1994b)<sup>[21]</sup> 采用单克隆和多克隆抗肌动蛋白抗体的免疫荧光, 荧光鬼笔环肽和 DNA 酶对普通黄道蟹进行了更深入的研究。Actin 位于顶体腔内两个明显的中央环中。致密的荧光出现在穿孔器中。SDS-PAGE 证实了 Actin 的存在, 其分子量约为  $43 \times 10^3 \mu$ 。采用专一的多克隆抗体也观察到与 Actin 相关的  $\alpha$ -Actin, 肌球蛋白和血影蛋白的存在, 但还未被 SDS-PAGE 和免疫印迹所证实。

Perez (1991)<sup>[22]</sup> 利用 FITC——鬼笔环肽和抗管抗体方法定位了真虾部正型动额虾(*Phynchocinetes typus*)精子的 Actin 和类管蛋白(tubulinlike protein)。SDS-PAGE 和电转移至硝化纤维素上证实了 Actin 和  $97 \times 10^3 \mu$  和  $120 \times 10^3 \mu$  蛋白的存在, 这两种蛋白连接着类管蛋白, 但无管蛋白的存在。Perez 推测这些细胞骨架在受精过程中是很活跃的。

最后, 还要提到的是: 许多十足目精子核内有微管的存在<sup>[1]</sup>。

## 2.4 其他

酶: 对甲壳动物精子酶类的研究很不充分,

Gerreau de doubresse (1970) 认为叶足总目 (Phyllopoda) 位于线粒体内巨大的内含物可能是酶的贮存器。Mathur (1962) 显示了在等足目壁潮虫线粒体内富含酶类。

Lee 等 (1966) 和 Yasuzumi (1966) 在一种日本小螯虾的未成熟的精子内发现硫氨素焦磷酸酶, 此酶仅位于棘的膜上。Pearson 和 Walker (1975) 观察了普通滨蟹精子发生过程中细胞色素 C 氧化酶的变化。

在卤虫属的精子中存在有一些蛋白酶、脂酶、糖元酶等。

其他: Barnes 和 Finlayson (1962) 发现在藤壶的精子中具有抗坏血酸 (Vc) 和碳水化合物。蔓足类精子的鞭毛周边物质是由一些糖元颗粒组成<sup>[1]</sup>。须虾亚纲勒氏长唇虾 (*Derochei locaris remanei*) 的鞭毛精子内也含有一些糖元<sup>[1]</sup>。在等足目, 精子长柄含有一重要的蛋白质, 它常被 PAS 阳性反应的物质所围绕而形成横纹壁。在十足目, 多糖、总蛋白等均是相当丰富的。

## 参 考 文 献

- Pochon-Masson J. Arthropoda-Crustacea In *Reproductive Biology of Invertebrates*. Vol. II. *Spermatogenesis and sperm function*. Adiyodi K. G. Ed., New York: John Wiley and Sons, 1983. 107~449.
- Hosfeld, B. On sperm ultrastructure spermiogenesis and the sperm-tophor of *Heterolaophonte minuta* (Copepoda Harpacticoida) *Zoomorphology* (Berlin), 1994, **114**(4): 195~202.
- Anderson, D. T. Barnacles—structure, function development and evolution. London: Chapman & Hall Press, 1992. 128~133.
- Molares, J., F. Tilver., R. Quintana S. Rodriguez, C. Pascual. Gametogenesis of *Pollicipes cornucopia* (Cirripedia: Scalpellomorpha) in Northwest Spain. *Mar. Biol.*, 1994, **120**(4): 556~560.
- Nicotra, A., G. Mura. Fine structural observations on nuage-like structures during spermatogenesis of *Branchipus visnyai* (Crustacea Anostraca). *J. Crust. Biol.*, 1986, **6**(4): 705~708.
- Nicotra, A., G. Mura. Mitochondrial behavior during spermiogenesis of *Branchipus visnyai* (Crustacea Anostraca). *J. Crust. Biol.*, 1985, **5**: 683~685.
- Jespersen, A. Spermiogenesis in *Anaspidetes Tusmaniae* (Thomson) (Crustacea Malacostraca, Syncanda). *Acta Zool. Stockh.*, 1983, **64**(1): 39~46.
- 堵南山, 赖伟, 薛鲁征. 中华绒螯蟹精子的研究 II. 精子发生. 海洋与湖沼, 1988, **19**(1): 71~75.
- Arsenault, A. L. Changes in the nuclear envelope associated with spermatid differentiation in the shrimp *Crangon septemspinosa*. *J. Ultrastruct. Res.*, 1984, **8**: 294~308.
- Papathanassiou E., P. E. King. Ultrastructural studies on gametogenesis of the prawn *Palaemon serratus* (Pennant). II. Spermiogenesis. *Acta Zool., Stockh.*, 1984, **65**: 33~40.
- Shigekawa K., W. H. Clark, Jr. Spermiogenesis in the marine shrimp, *Sicyonia ingentis*. *Dev. Growth Differentiation*. 1986, **28**: 5~112.
- Medina A., A. Rdñiguez. Spermiogenesis and sperm structure in the crab *Uca tangeri* (Crustacea Brachyura), with special reference to the acrosome differentiation. *Zoomorphology*, 1992, **111**: 161~165.
- Medina A. Spermiogenesis and sperm structure in the shrimp *Parapenaeus longirostris* (Crustacea Dendrobanchiata): comparative aspects among decapods. *Mar. Biol.*, 1994, **119**: 449~460.
- 王艺磊, 张子平, 李少菁. 锯缘青蟹精子发生过程中超微结构. 动物学报, 1997, **43**(3): 249~254.
- 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): 1~8.
- 张子平, 王艺磊, 陈明波. 三疣梭子蟹及锯缘青蟹雄性生殖系统的组织学和组织化学的研究. 首届全国水产青年学术研讨会论文集. 上海: 同济大学出版社出版, 1995. 160~167.
- 张子平, 王艺磊. 三种对虾雄性生殖系统解剖学、组织学与组织化学的研究. 厦门水产学院学报, 1996, **18**(2): 29~39.
- 王艺磊, 张子平, 李少菁. 刀额新对虾精子发生过程中碱性蛋白的变化. 厦门大学学报 (自然科学版), 1996, **35**(6): 947~951.
- Tsai, K. L., P. Talbot. Ultrastructural and biochemical analysis of the apical cap: A contractile element of the lobster sperm acrosome. *J. Exp. Zool.*, 1994, **268**: 186~199.
- Tudge, C. C., J. L. Justine. The cytoskeletal proteins actin and tubulin in the spermatozoa of four decapod crabs (Crustacea Decapoda). *Acta Zoologica*. (Copenhagen), 1994a, **75**(4): 277~285.
- Tudge, C. C., P. Grellier, J. L. Justine. Actin in the acrosome of the spermatozoa of the crab, *Cancer pagurus* L. (Decapoda Crustacea). *Mol. Reprod. Dev.*, 1994 **38**(2): 178~186.
- Perez C., M. Roco, A. Castro, E. Dupre, G. Schatten, C. Barros. Localization of microfilaments and a tubulin-like protein in crustacean (*Rhynchocinetes typus*) spermatozoon. *Mol. Reprod. Dev.*, 1991, **28**(4): 373~379.