

东方扁虾雄性生殖系统的解剖学和组织学研究

朱冬发^{①②} 李少菁^① 王桂忠^① 叶海辉^①

(^①厦门大学海洋学系 厦门 361005; ^②宁波大学水产系 宁波 315211)

摘要 东方扁虾雄性生殖系统由精巢、输精管及雄性生殖孔三部分组成,输精管可分为前、中、后三段。精巢由卷绕的前、后收集管及挂靠其上的许多生精腺囊所组成。同一腺囊内的精细胞发生基本同步,而不同腺囊内则可以不同步。收集管的主要功能是将精细胞团输送至输精管。精英在输精管内运行时一直进行着精子的形成过程,直至精子成熟。位于输精管末段环肌层外的索带状细胞团被认为是造雄腺。

关键词 东方扁虾 雄性生殖系统 解剖学 组织学

中图分类号:Q954 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2000)06-05-04

Anatomical and Histological Studies on the Male Reproductive System of *Thenus orientalis*

ZHU Dong-Fa^{①②} LI Shao-Jing^① WANG Gui-Zhong^① YE Hai-Hui^①

(^①Department of Oceanography, Xiamen University Xiamen 361005, China;

^②Department of Fisheries, Ningbo University Ningbo 315211, China)

Abstract The male reproductive system of *Thenus orientalis* is composed of paired testes, vas deferens and male gonopores. The vas deferens can be separated visually into the anterior, medial, and posterior segment. The testes are composed of multi-convoluted anterior and posterior collecting tubules bearing numerous spermatogenic acini. Stages of spermatocyte development within the acini vary throughout the testis; however spermatogenesis within each acinus is usually synchronous. The main function of collecting tubules is to transport the spermatids to the vas deferens. Spermiogenesis continues as the spermatophores progress through the vas deferens until sperm maturity is reached. The broad cords of cells lie outside the out circular muscular layers of the terminal vas deferens may be the androgenic gland of *T. orientalis*.

Key words *Thenus orientalis*; Male reproductive system; Anatomy; Histology

国外对某些龙虾的雄性生殖系统的组织学已开展过研究^[8~11,15~17],国内则仅见在中国龙虾(*Panulirus stimpson*)的精巢组织学上有过描述^[3]。Burton 曾研究了东方扁虾(*Thenus orientalis*)精子发生与雄性生殖系统相关结构的关系^[5],但我们认为其中的某些研究结果值得商榷。本文报道了对闽南海区东方扁虾雄性生殖系统解剖学和组织学的研究结果。

1 材料与方法

1.1 材料 活虾购自厦门海区。

1.2 方法 活体解剖迅速取出雄性生殖系统;

第一作者介绍 朱冬发,男,31岁,讲师,博士,研究方向:繁殖生物学;

收稿日期:1999-12-27,修回日期:2000-03-20

按部分切成小段,用 Bouin's 液固定,常规程序脱水、透明和石蜡包埋、切片(厚 $7\text{ }\mu\text{m}$), Ehrlich's 苏木精和 0.5% 伊红酒精溶液染色(H.E.)Olympus BH-2 型显微镜观察、拍照。

2 结果

2.1 雄性生殖系统的解剖学 东方扁虾雄性生殖系统由精巢、输精管和雄性生殖孔三部分构成。精巢一对,位于心脏下方,消化道的背侧,左右靠上部 $1/4$ 处的一段横桥相连而呈较标准的“H”型。不成熟雄虾的精巢呈透明的细线状;成熟雄虾精巢为乳白色,较卷曲(图版 I:1)。输精管在形态上明显地分为前、中、后三段(图版 I:1)。前段输精管透明,很短,直径一般不足 0.5 mm ;中段输精管高度盘绕,直径从不足 0.5 mm 慢慢增加到 1 mm 左右,展开的长度可达 $4\sim 6\text{ cm}$;后段输精管最为膨大,外观平滑、舒展,半透明,内部有许多乳白色的“米粒状”颗粒,此即精英。输精管末端稍紧缩并与位于第五步足基部的雄性生殖孔相通。

2.2 雄性生殖系统的组织学

2.2.1 精巢 精巢外被为一层极薄的由扁平上皮细胞构成的包膜;内部为许多近椭圆形的腺囊和连续的长而卷绕的前、后收集管所充满,腺囊紧紧挂靠收集管,二者构成“葡萄串样”结构(图版 I:2)。精子发生于腺囊内。腺囊由大小二个腔所构成,二腔之间有一薄层隔膜(图版 I:3,5)。不同腺囊内精子发生可不同步;同一腺囊内,尤其是小腔内,精子发生基本同步。精原细胞(Sg)完全局限于腺囊小腔内(图版 I:3)。胞体近圆形,直径约 $10\sim 13\text{ }\mu\text{m}$;核较大,近圆形,直径约 $7\sim 10\text{ }\mu\text{m}$,H.E.着色较浅,染色质大多沿核膜内侧分布,核内一般具一个核仁。初级精母细胞(SC I)也完全局限于腺囊小腔内(图版 I:4)。SC I 近圆形,略大于 Sg ,直径约 $12\sim 16\text{ }\mu\text{m}$;胞核近椭圆形,较 Sg 核大,一般占细胞体积 $3/4$ 左右,染色体常偏于一侧,H.E.染色呈弯月状,核仁一个。SC I 在腺囊小腔中经第一次减数分裂生成次级精母细胞(SC II)(图版 I:2)。待大腔中精细胞排空后,隔膜发生

破裂,SC II 进入大腔内继续发育(图版 I:3)。SC II 近圆形,略小于 SC I,直径约 $11\sim 14\text{ }\mu\text{m}$;胞核近圆形,直径约 $7\sim 9\text{ }\mu\text{m}$,所占细胞体积较 SC I 大为下降;位于腺囊小腔中的 SC II 胞核中染色质也偏于一侧呈弯月形,但染色质的量较 SC I 明显减少(比较图版 I:5 和 4),表明染色体数目已减半;胞核内未见核仁。SC II 在腺囊大腔内继续第二次减数分裂生成精细胞(St)(图版 I:3)。St 最小,直径约 $6\sim 9\text{ }\mu\text{m}$,初生成的 St 核近椭圆形,表面凹凸不平,长径约 $5\sim 7\text{ }\mu\text{m}$,短径约 $3.5\text{ }\mu\text{m}$ 。St 的分化在腺囊大腔内已开始,一方面胞核发生极化;另一方面部分胞质被抛弃,以致细胞之间弥散着许多絮状物质(图版 I:5)。当腺囊小腔内又一批 SC II 形成时,大腔内正在分化的 St 成团地排入收集管内被输送和继续进行发育(图版 I:2)。

腺囊小腔内,有时能观察到核呈三角形或多边形、胞质较稀少的副细胞(图版 I:3),可能对生殖细胞起营养作用。由于精巢内腺囊的挤压,收集管的形状、大小不一。收集管管壁外层是一薄层上皮细胞,内层衬有一层较厚的具分泌活性的柱状腺细胞(图版 I:2)。收集管的主要作用是将精细胞团输送进前段输精管。

2.2.2 输精管 精巢前、后收集管内的精细胞团经管壁内层柱状腺细胞的分泌物包裹后形成初期精英,然后逐个排入前段输精管(AVD)。AVD 内精英排列成链珠状(图版 I:6),精英壁单层,厚度不一(约 $6\sim 12\text{ }\mu\text{m}$)。AVD 管壁从外至内依次由包膜、平滑肌细胞层、基膜及假复层柱状腺上皮细胞层所构成(图版 I:7)。柱状腺上皮细胞不断地向管腔内分泌嗜酸性粘液,对精英起营养及润滑作用。高度盘绕的中段输精管(MVD)结构与 AVD 基本类似,肌细胞层厚度逐渐增加,柱状腺上皮层胞核趋向于基位,排列较整齐,其分泌活性逐渐增强,因此 MVD 又称输精管腺段。MVD 中、后部分管腔直径达 $750\sim 1\,000\text{ }\mu\text{m}$,其内精英排列不再呈链珠状,横截面上精英数目逐渐增加(图版 I:8)。后段输精管(PVD)肌肉细胞层继续增厚,显示外环内纵的分层结构,环肌层较纵肌层厚,最厚

时可达 8 细胞层(图版 II 2),因此 PVD 又称输精管肌肉段。PVD 最明显的结构特征是管腔内具一个大的纵肌突。纵肌突在 MVD 末就开始形成并逐渐增大,基膜及柱状腺细胞层因此被迫向管腔内凹进(图版 II 1 3)。纵肌突是附近纵肌汇集于一处并逐渐增大而形成的,所以在 PVD 横截面上可见纵肌突外几乎全为环肌(图版 II 1)。由于 MVD 腺细胞层顶分泌活跃, PVD 管腔内的精英一般都被包裹于很粘滞的精液基质之中(尽管 PVD 腺细胞层已发生萎缩、分泌活性下降)。纵肌突的形成和增大使精液团呈马蹄形状(图版 II 1 4)。逐渐加厚的外环肌层及增大的纵肌突有利于精液团的射出,故 PVD 也称射精管段。

PVD 后部纵肌突附近的管壁外有一个弧带状的细胞团,其内细胞大而密集(图版 II 1),被认为是造雄腺结构。前人已在岩龙虾(*Jasus lalandii*)^[17]、挪威海螯虾(*Nephrops norvegicus*)^[7]及西方针额海螯虾(*Enoplometopus occidentalis*)^[9]等龙虾类物种相应位置上报道过造雄腺的存在。成熟雄虾前段输精管精英内的部分精细胞已完成核的极化并发生解聚,另有许多精细胞仍在进行核的极化(图版 II 5),而后段输精管内的精英大多数精细胞已经分化形成精子。胞核呈扁盘状,伸出 5 条辐射臂(偶见 6 条),顶体结构似一个圆球盛于核盘上(图版 II 6)因此精英在整个输精管管腔内的运输过程也是精细胞逐步分化为成熟精子的过程。

3 讨论

3.1 龙虾类精巢的组织结构 东方扁虾精巢内部由长而卷绕的收集管和许多紧密挂靠其上的腺囊共同构成,二者成“葡萄串样”结构,这与 Burton 的研究结果^[5]一致,也与国外学者在其它龙虾类物种上的研究结果^[9,15,16]相符,这可能表明龙虾类在精巢的组织结构上具有共性。中国龙虾则可能是个例外,其精巢由胶原纤维索、网状结缔组织和曲细精管组成^[3]。龙虾类在精巢组织学特征上显然有别于精巢由许多生精小管组成的其它十足类甲壳动物^[1,2,4,6,12];

在精子发生上,后者依靠长的生精小管各段精细胞发生的不同步来保证连续不断地产出成熟精子^[2],东方扁虾则依靠不同腺囊内精细胞发生的不同步来保证连续不断地形成成熟精子,二者异曲同工。

3.2 东方扁虾的精子发生 在东方扁虾精子发生的具体过程方面,本文与 Burton 的研究结果^[5]有较大分歧。Burton 认为:SC I 生成后,隔膜破裂而将 SC I 释放进腺囊大腔;SC II 形成后即由腺囊转入收集管并同时转变为 St。我们的观察显示:Sg 与 SC I 均局限于腺囊小腔内,SC II 也在腺囊小腔内产生,根据核的大小和 H.E 染色的情况等容易将三者区分开,SC II 破膜进入腺囊大腔继续进行第二次减数分裂形成 St,St 生成后即在腺囊大腔内开始分化,主要变化是胞核极化和部分胞质被抛弃,腺囊大腔内 SC II、初生成的 St 及正进行分化的 St 都有较明显的区分特征,分化中的 St 进入收集管,新一代 SC II 又破膜进入腺囊大腔,如此周而复始连续地进行精细胞的发生。我们进行的东方扁虾精子发生的超微结构研究(另文发表)进一步论证了上述结果,Burton 的研究缺乏精细胞发生的超微证据。此外,Burton 认为 SC I 小于 Sg,St 则最大,而本研究显示 SC I 略大于 Sg,SC II 和 St 又依次缩小,St 明显最小。

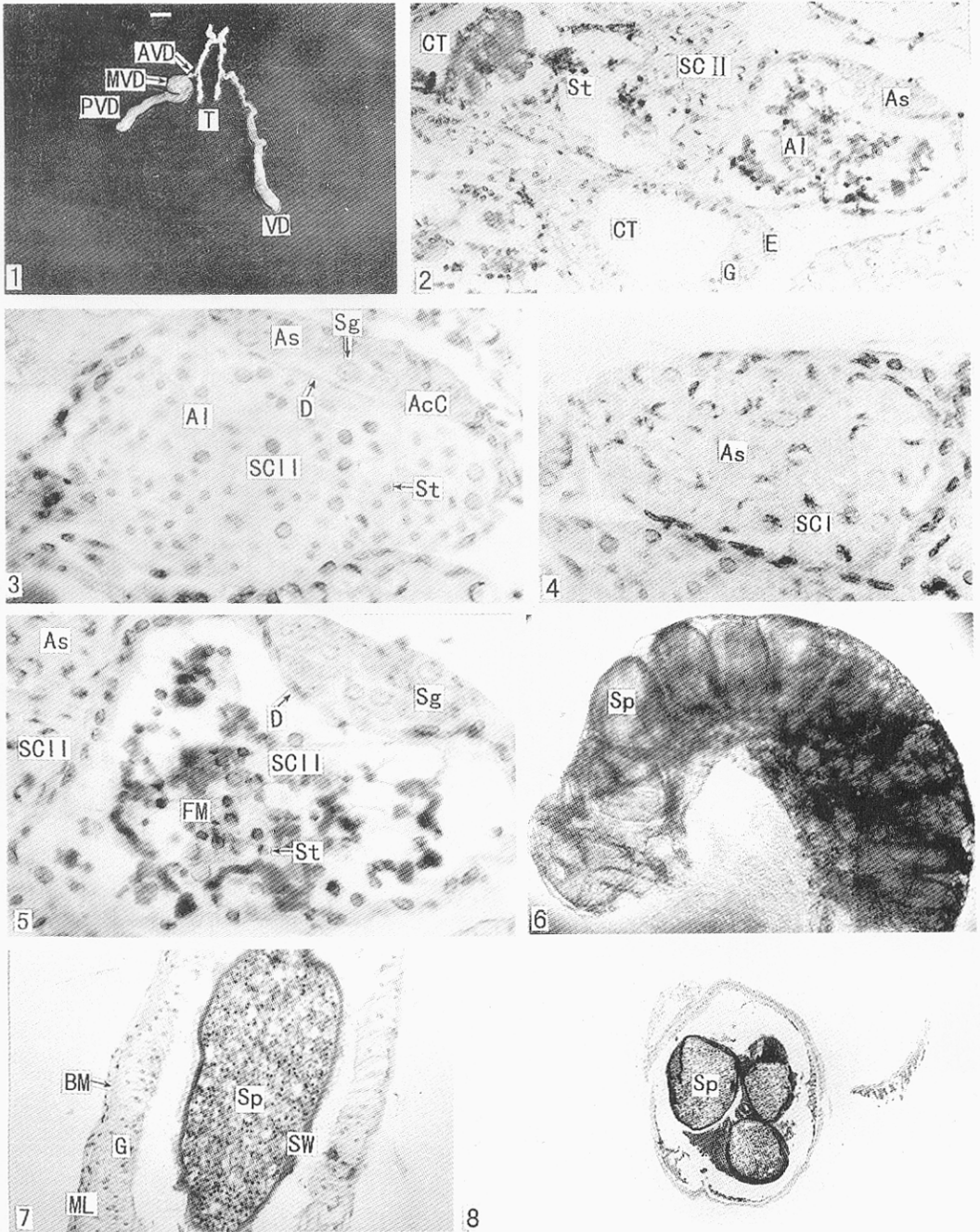
3.3 东方扁虾精细胞(St)的分化 St 的分化始于腺囊大腔,并一直在收集管及整个输精管的运输过程中进行着,直至输精管后段才达成熟或近成熟。分化活动主要有胞核极化,部分胞质被抛弃,核解聚,顶体形成及辐射臂生成等。联想到收集管和输精管管壁均具腺细胞层,且分泌活性逐渐升高直至输精管后段才降下来,我们也认为这些管壁分泌物不仅对精英的运输起到润滑作用,而且对精子的发育具营养作用^[5,18],并可能参与精英壁的改造、成熟。

3.4 关于纵肌突 东方扁虾输精管中的纵肌突,对应于其它龙虾类的盲突(typhlosome)^[8,14,17]。Burton 认为东方扁虾的盲突由扁平细胞构成^[5];Fielder 认为 *Jasus lalandei* 的盲突由腺上皮细胞皱褶而成,并向管腔内分泌

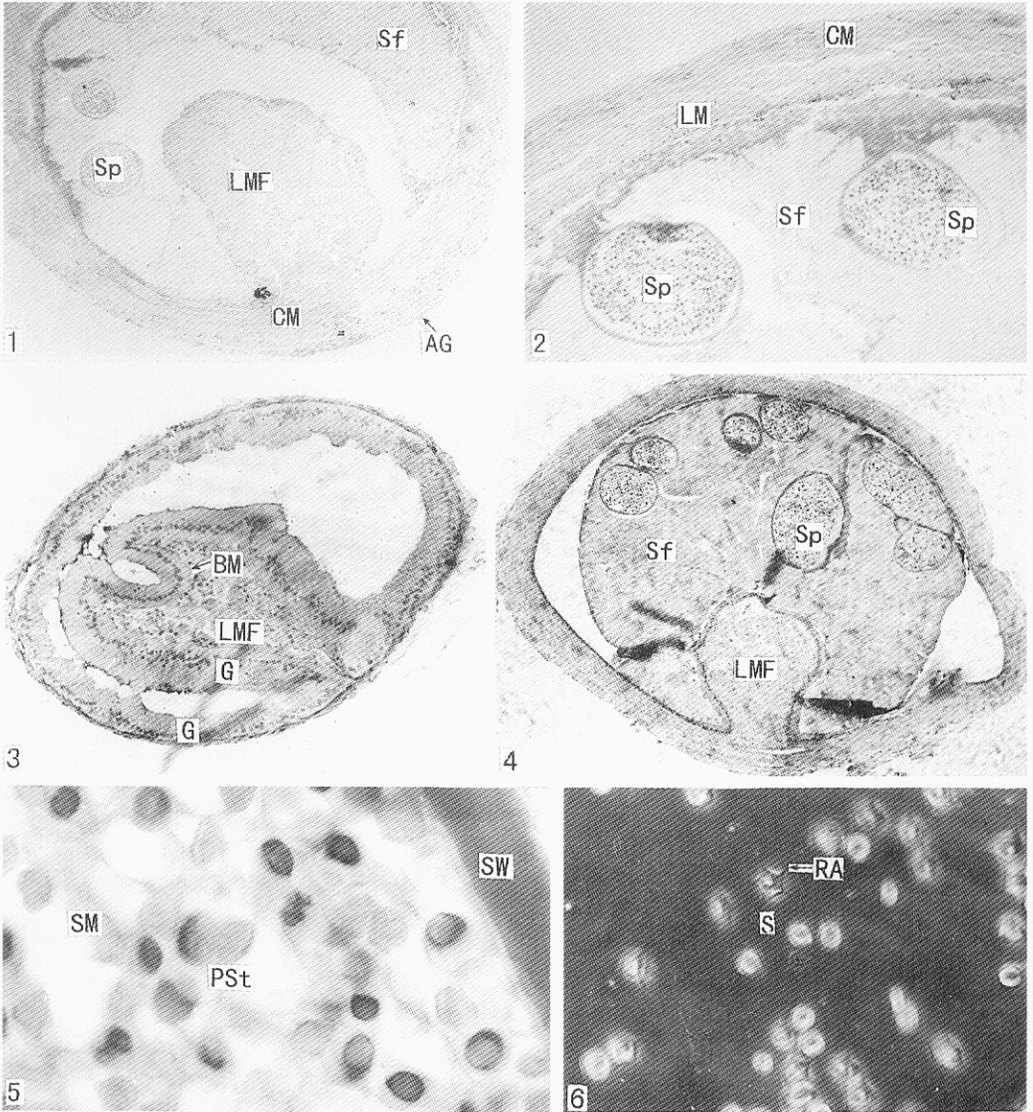
精液基质^[8]。本研究显示东方扁虾“盲突”系纵肌汇集、发育而成,故名为纵肌突。纵肌突的形成和发育使后段输精管末端空间大为缩小,管壁外层较厚的环肌一收缩,精荚团即容易被射出。

参 考 文 献

- [1] 陈倬, 崔维喜. 中国对虾雄性生殖系统的结构及发育. 动物学报, 1986, **32**(3): 255~259.
- [2] 堵南山, 薛鲁征, 赖伟. 中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*) 雄性生殖系统的组织学研究. 动物学报, 1988, **34**(4): 329~333.
- [3] 韦受庆. 中国龙虾 *Panulirus stimpsoni*(Holthuis) 的个体发生. 热带海洋, 1985, **4**(2): 80~88.
- [4] 张子平, 王艺磊. 三种对虾雄性生殖系统解剖学、组织学和组织化学的研究. 厦门水产学院学报, 1996, **18**(2): 29~38.
- [5] Burton, T. E. The spermatid pathway and associated reproductive structures of the squat lobster *Thenus orientalis*(Lund, 1793). *Invertebrate Reproduction & Development*, 1995, **28**(1): 53~61.
- [6] Champion, H. F. B. The functional anatomy of the male reproductive system in *Penaeus indicus*. *South Afr. J. Zoology*, 1987, **22**: 197~307.
- [7] Farmer, A. S. D. Reproduction in *Nephrops norvegicus* (Decapoda: Nephropidae). *J. Zool. Lond.*, 1974, **174**: 161~183.
- [8] Fielder, D. R. The spiny lobster *Jasus lalandei*(H. Milne-Edwards) in South Australia II. Reproduction. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 1964, **15**: 133~144.
- [9] Haley, S. R. Spermatogenesis and spermatophore production in the Hawaiian red lobster *Enoplometopus occidentalis*(Randall) (Crustacea, Nephropidae). *Journal of Morphology*, 1984, **180**: 181~193.
- [10] Heydorn, A. E. F. Notes on the biology of *Panulirus homarus* and on length-weight relationships of *Jasus lalandii*. *S. Afr. Div. Sea Fish. Invest. Rep.*, 1969, **69**: 1~22.
- [11] Hisch, G. W., C. E. McKnight. The vas deferens of the Spanish lobster, *Scyllarus chacei*. *Invert. Reprod. Develop.*, 1988, **13**: 267~280.
- [12] Joshi, P. C., S. S. Khanna. Structure and seasonal changes in the testes of a fresh water crab *Potamon kooloense*. *Proc. Indian. Acad. Sci. Anim. Sci.*, 1982, **91**(5): 439~450.
- [13] Lesser, J. H. R. Identification of early larvae of New Zealand spiny and shovel-nosed lobsters (Decapoda, Palinuridae and Scyllaridae). *Crustaceana*, 1974, **27**(3): 259~277.
- [14] Martin, G. G., C. Herzig, G. Narimatsu. Fine structure and histochemistry of the freshly extruded and hardened spermatophore of the spiny lobster, *Panulirus interruptus*. *Journal of Morphology*, 1987, **192**: 237~246.
- [15] Matthews, D. C. The origin, development and nature of the spermatophoric mass of the spiny lobster, *Panulirus penicillatus*(Oliver). *Pacific Science*, 1951, **5**: 359~371.
- [16] Matthews, D. C. The origin and development of the spermatophoric mass of a Nephrosid lobster, *Enoplometopus occidentalis*(Randall). *Pacific Science*, 1954, **8**: 115~124.
- [17] Silberbauer, B. I. The biology of the South African rock lobster *Jasus lalandii*(H. Milne-Edwards) 2. The reproductive organs, mating and fertilization. *S. Afr. Div. Sea Fish. Invest. Rep.*, 1971, **93**: 1~46.
- [18] Subramoniam, T. Chemical composition of spermatophores in decapod Crustacean. In: Bauer, R. T., J. W. Martin ed. *Crustacean Sexual Biology*. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1991. 290~307.



1. 雄性生殖系统解剖图, 标尺: 1 cm; 2. 精巢内部结构(横切) $\times 165$; 3. 腺囊结构, 示隔膜及 SC II 在腺囊大腔内形成 St $\times 330$; 4. 腺囊小腔内 Sg 已转化为 SC I $\times 330$; 5. 腺囊大腔内 St 已开始分化 $\times 330$; 6. 精荚在 AVD 内呈链珠状排列 $\times 30$; 7. AVD 纵切 $\times 82.5$; 8. MVD 横切 $\times 33$ (英文缩写含意见图版 II)



1. PVD 横切面的一部分, 示纵肌突、造雄腺 $\times 33$; 2. PVD 横切面的另一部分, 示管壁肌肉层、精英及精液团等 $\times 82.5$; 3. 不成熟雄虾的 PVD 横切 $\times 82.5$; 4. PVD 横切, 示马蹄形精液团 $\times 33$; 5. AVD 内精英的结构 $\times 825$; 6. PVD 内精英破碎后的镜检相, 示成熟精子 $\times 825$

AcC: 副细胞; AG: 造雄腺; Al: 腺囊大腔; As: 腺囊小腔; AVD: 前段输精管; BM: 基膜; CM: 环肌; CT: 收集管; D: 隔膜; E: 上皮; FM: 絮状物质; G: 柱状腺细胞; LM: 纵肌; LMF: 纵肌突; ML: 肌肉层; MVD: 中段输精管; PSt: 极化精细胞; PVD: 后段输精管; RA: 辐射臂; S: 精子; SC I: 初级精母细胞; SC II: 次级精母细胞; Sf: 精液; Sg: 精原细胞; SM: 精英基质; Sp: 精英; St: 精细胞; SW: 精英壁; T: 精巢; VD: 输精管