

# 十足类甲壳动物卵巢发育过程中脂肪的积累与肝胰腺脂肪的变化

成永旭\* 赖伟 堵南山

(华东师范大学生物系 上海 200062)

**关键词** 甲壳动物 十足目 肝胰腺 脂肪 卵巢

十足类甲壳动物卵巢发育时脂肪的积累与肝胰腺脂肪变化研究,是十足类甲壳动物生殖生物学中重要的课题之一,近些年来,已逐渐受到人们的重视,现将有关问题,综述如下:

## 1 甲壳动物肝胰腺的功能与脂类储存

很多研究证明,甲壳动物肝胰腺显然缺乏象哺乳动物那样的肝功能,比如糖原异生作用和生酮作用<sup>[1]</sup>。但具有消化吸收和储存功能,因此称作“中肠腺”(midgut gland)或“消化腺”(digestive gland)也较为普遍。

执行肝胰腺贮藏功能的是 R 和 M 细胞<sup>[2]</sup>,R 细胞储存脂类、糖原,M 细胞储存糖蛋白和少量糖原,吸收和消化由 B 细胞完成。

肝胰腺中储存的能量物质主要是脂类,糖原物质特别少。如岸蟹(*Carcinus maenas*)的糖原物质含量只占整个碳水化合物干重的 0.3mg/g<sup>[3]</sup>;褐虾(*Crangon crangon*)在卵巢发育至成熟过程中,糖类占整个肝胰腺湿重的 0.4% - 0.8%;脂类占 2.7% - 33%;蛋白占 40% - 50.8%<sup>[4]</sup>;褐对虾(*Penaeus zatecus*)肝胰腺的糖类物质重为 0.4 - 0.45g/10 000g 体重,脂类为 40 - 50g/10 000g<sup>[5]</sup>。因此糖原作为甲壳动物肝胰腺储存的能量物质可以忽略。<sup>[6]</sup>

甲壳动物肝胰腺中储存的脂类一般不超过其体湿重的 8%<sup>[3,6,7]</sup>,储存脂类的动用也显然与哺乳动物不同。哺乳动物脂类主要在饥饿时动用,而很多研究认为,十足类甲壳动物在饥饿时基本上不动用其肝胰腺储存的脂肪<sup>[8,9]</sup>。Dall 认为饥饿时动用的主要是蛋白质,因为他

以雄性龙虾实验证实,在饥饿 18d 以后,非脂类物质(主要是蛋白质)下降 6% 体湿重,而且饥饿时蛋白质损失在其它甲壳动物如泥污鲸螯虾(*Orocnectes limosus*)<sup>[10]</sup>;龙虾属(*Panulirus longipes*)<sup>[7]</sup>;鲸螯虾属(*Orconectes ririlis*)等种类中证实,这说明饥饿时十足类甲壳动物可能主要以蛋白质作为能源。

另一种可能的解释是在饥饿时可能动用储存的糖原。但糖原储存在甲壳动物肝胰腺中非常低,且 Neiland 和 Scheer<sup>[8]</sup>对近方蟹属(*Hemigrapsus*)的研究以及 Jungreis 对鲸螯虾属(*Orconectes*)的研究都发现在饥饿时糖原物质都没有显著的代谢作用,因此可以认为糖原物质在饥饿时基本上不动用或者说基本上起不到作用。

目前看来,肝胰腺中储存的脂肪至少有两方面的作用:即在蜕皮周期中起作用;对于雌性个体在卵发育过程中起重要作用。本文只介绍后一种作用。

## 2 肝胰腺脂肪与卵巢脂肪积累的关系

卵巢在发育成熟过程中,蛋白质和脂肪的含量都有显著的增加,这种增加与肝胰腺中这些物质的相应减少有关。十足类甲壳动物,有许多研究证实卵发育过程中,肝胰腺不断合成卵黄蛋白原并通过血淋巴运输到正在发育的卵

\* 现在厦门大学海洋系 361005。

收稿日期:1996-01-15, 修回日期:1996-07-08

细胞中。对于肝胰腺脂肪与卵巢脂肪积累的关系,已开始受到关注并进行较为广泛的研究。

### 2.1 大多数的十足类甲壳动物,在卵巢发育过

程中,卵巢蛋白和脂肪量的增加与肝胰腺中蛋白质和脂肪的减少具有明显相关性,但蛋白质的相关远不如脂肪的相关性显著(见表1)。

表1 褐虾(*Crangon*)和长毛对虾(*Penaeus*)在卵巢发育时肝胰腺和卵巢蛋白质和脂肪各自的含量 单位:(mg/g 器官湿重)

分期	<i>Crangon crangon</i> (Spaargaren 和 Haefner 1994)				<i>Penaeus setiferus</i> (Castille 和 Lawrence 1989)			
	脂肪		蛋白质		脂肪		蛋白质	
	肝胰腺	卵巢	肝胰腺	卵巢	肝胰腺	卵巢	肝胰腺	卵巢
(S1) I	35.73	35.28	50.74	88.4	45	6	28	8
II	43.75	27.35	42.64	251.6				
(S2) III	47.63	31.11	56.74	172.1	23	30	32	62
IV	50.82	18.35	48.58	274.5				
(S3) V	53.26	38.23	46.35	211.8				
(S4) VI	50.06	41.99	46.97	195.3	18	55	30	108
VII	37.63	61.34	43.12	188.1				
(S5) VIII	22.88	28.62	29.04	38.4	10	5	22	8

S1:卵原细胞发育期 S2:卵黄发生前期 S3:卵黄发生初期 S4:卵黄大量积累期 S5:排卵以后

在卵巢卵黄大量积累时期,肝胰腺脂肪确极显著的下降。由此推测 在这些甲壳动物肝胰腺中可能合成与卵脂形成有关的大量脂类,在卵巢成熟时被运输到正在发育的卵细胞,而肝胰腺中卵黄蛋白的合成比卵巢自身蛋白合成的量要少的多。

### 2.2 在卵巢发育过程中从肝胰腺中转移到卵巢中的脂肪

Adiyodi 等<sup>[11]</sup>鉴于束腹蟹属(*Paratelphusa hydrodromus*)卵黄发生早期,卵巢中不饱和脂肪酸增加,同时肝胰腺中的这些脂肪酸的降低提出:在卵巢发育过程中动用肝胰腺中的脂肪酸用于合成卵黄中的多不饱和脂肪酸(可能是必需脂肪酸),这种必需脂肪酸可能是来源于肝胰腺中的卵磷脂(PC)。

Allen<sup>[12]</sup>在研究了首长黄道蟹(*Cancer magister*)的卵巢发育过程,发现在卵巢发育的早期,*Cancer magister* 肝胰腺的脂肪很快转移到卵巢的甘油三酯池中,说明肝胰腺对卵巢中甘油三酯(TG)的积累有作用。Tehshima 等发现<sup>[13]</sup>、日本对虾在卵巢成熟过程中显著增加的脂肪, TG 和 PC, 与其肝胰腺中这些种类的降

低相关,说明肝胰腺对卵巢的 TG 和 PC 的积累是有贡献的。

那么,肝胰腺的这些脂类是以何种形式进入发育的卵巢呢? 根据十足类甲壳动物血淋巴脂蛋白的组成形式,即脂蛋白中所包含的脂类中,中性脂(主要是 TG)非常少,绝大部分是磷脂<sup>[13,14]</sup>,肝胰腺合成的 TG 直接以 TG 的形式运输到卵巢中的可能性不大。不过,对于磷脂 PC, Munoz<sup>[15]</sup>已证实活额虾(*Rhynchocinetes typus*)卵黄颗粒中(主要是磷脂和胆固醇)PC能够在肝胰腺中合成,然后通过血淋巴运输到正在发育的卵细胞,另外,PS 也主要在肝胰腺中合成,而 PE 只能在卵巢中合成。

2.3 有一些十足类甲壳动物,随着卵巢发育时脂肪的增加,而肝胰腺中脂肪含量减少不多(如日本对虾 Teshima 1989)或者根本没有降低,或者说这些种类在卵巢发育过程中,并未动用肝胰腺中的脂肪,两者相关不大(见表2)。

招潮属(*Uca annulipes*)<sup>[17]</sup>, 陆寄居蟹(*Coenobita perlatus*)和 *Coenobita brevirostris*<sup>[18]</sup>也有类似的结果。这种情况表明,这些动物的肝胰腺中储存脂肪并不是象上述一些

表2 对虾属 (*Penaeus aztecus*) 和沼虾属 (*Macrobrachium borealis*) 肝胰腺和卵巢在不同发育时期脂肪含量

	<i>Penaeus aztecus</i> (Castille 1989)		<i>Macrobrachium borealis</i> (Gonzalez-Bao 1988)	
	% (体湿重)		% 器官湿重	
	肝胰腺	卵巢	肝胰腺	卵巢
成熟早期	4.0	0.40	9.2	10
接近成熟	4.25	2.50	4.0	10
成熟	4.75	5.25	8.0	29
排卵后	3.0	0.50	4.0	8.0

十足目甲壳动物种类一样,主要为卵巢发育提供脂肪,可能还有另外的作用。Castille 和 Lawrence 同时研究了大西洋褐对虾 (*Penaeus aztecus*) 和长毛对虾 (*Penaeus setiferus*) 雌雄成熟虾肝胰腺脂肪的含量<sup>[5]</sup>,其含量都相当高,而精巢的脂肪含量相当低,因而认为雄性肝胰腺的高脂肪含量必定具有其它重要作用,在雌性可能也具有和雄性同样的此种作用。

另外,也有一些种类在繁殖阶段肝胰腺脂肪降低,除了用于卵巢发育之外,还可能有其它原因,如 Armifage 认为<sup>[19]</sup>: 鳌虾 (*Orconectes nais*) 在中夏卵巢发育时,肝胰腺脂肪含量的降低,还是由于没有从外界摄取足够的食物来满足正在发育的卵巢所需,所以就必须要用肝胰腺中储存的脂肪来满足。而 Middleditch<sup>[20]</sup> 对长毛对虾 (*Penaeus setiferus*) 的研究结果(见表3)。似于 Armifage 的结论不附,表3中养殖期为3-4周(卵巢从发育到产卵),在此期间食物

表3 *Penaeus setiferus* 自然条件下与养殖条件下卵巢和肝胰腺脂肪含量变化比较

(% 器官湿重)	自然虾		养殖虾	
	卵巢	肝胰腺	卵巢	肝胰腺
1期(未成熟)	6.0	22.6	--	--
2期	7.7	13.6	15.9	32.9
3期(接近成熟)	13.6	15.1	19.4	66.8
4期	--	--	20.1	51.4
5期(将要排卵)	16.1	11.7	19.5	23.6

充足,但肝胰腺脂肪含量在排卵前显著下降。显然食物不是下降的原因。Middleditch 认为,

在排卵前肝胰腺脂肪含量的下降,是由于在排卵前十足目甲壳动物停止摄食,或者是由于食物在数量和质量上的波动的缘故,还认为在卵黄发生盛期,肝胰腺主要是作为代谢中心,来加工从食物中摄取的脂肪,然后运输到卵巢作为卵细胞的脂肪,但肝胰腺储存脂肪不是卵黄脂肪的来源。

现在的主要问题是:对于这一类的甲壳动物,肝胰腺脂肪含量在排卵前的下降到底用于什么样的代谢?若用于饥饿代谢又与 Dall<sup>[9]</sup> 的研究相背,因此有待于进一步研究。

2.4 从上述讨论中可以看到,在十足目甲壳动物卵巢发育大量积累脂肪阶段,是否动用肝胰腺储存的脂肪存在有两模式,即卵巢脂肪含量增加与肝胰腺脂肪下降显著相关或相关性不大。这可能反映了这两种模式的甲壳动物在营养、生活习性和生殖习性的不同。Castille 和 Lawrence 认为<sup>[5]</sup>,如果甲壳动物的一些种类动用肝胰腺储存的脂肪用于卵细胞发育,那么这些种类大都可以把自己的生殖选在比较适合于幼体生长的季节里,在这个季节里,食物充分,温度适宜,光照条件良好。因此这些种类的生殖季节比较明显。在海水甲壳动物中,这些种类主要是那些在浅海繁殖的种类。如 Castille 和 Lawrence 研究的两个种类大西洋褐对虾 (*Penaeus aztecus*) 和长毛对虾 (*penaeus setiferus*) 中<sup>[5]</sup>,后者在卵巢发育时动用肝胰腺脂肪到卵巢,繁殖是在浅海,产卵季比较集中(春末夏初),而前者肝胰腺储存脂肪很少用于卵巢发育,其繁殖场则远离海滨而进入较深的海域繁殖,且从早春到冬初都可以产卵生殖,繁殖季节不明显。其生殖腺发育所需营养主要从外界摄取。

2.5 我国的养殖蟹类如河蟹、三疣梭子蟹、锯缘青蟹均在浅海繁殖,故肝胰腺脂肪的储存与卵巢发育应有密切的关系。但在这方面的研究国内仍是空白,亟待进行研究。

### 3 小结

3.1 在卵巢发育过程,肝胰腺储存脂肪的动用

与卵巢发育的关系存在两种模式;在一些种类的甲壳十足目动物中两者关系非常密切(A种类);另一些种类两者关系不大(B种类)。

3.2 对于A种类,肝胰腺中所合成的用于卵巢发育的脂类主要是磷脂(PC和PE?),另外甘油三酯也有可能被合成后送往卵巢。对于B种类,肝胰腺可做为脂类的代谢中心。摄取的脂肪先在此进行加工,然后及时送往正在发育的卵巢。因此卵巢发育的时序就各有不同,繁殖季节不明显。但B种类肝胰腺储存的脂肪的作用不明,推测与蜕皮有关。

### 参 考 文 献

- 1 Van Well P. B. "hepatopancreas". *Comp. biochem. Physiol.* 1974, 47A; 1-9
- 2 Al-Mohanna S. Y. and J. A. Nott. R-cells and the digestive cycle in *Penaeus semisulcatus*. *Mar. Biol.* 1987, 95; 129-137.
- 3 Heath J. R. and H. Barnes. Some changes in biochemical composition with season and during the moulting cycle of the common shore crab, *Carcinus maenas*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 1970, 16; 199-233.
- 4 Spaargaren D. H. and P. A. Haefter. Interactions of ovary and Hepatopancreas during the reproductive cycle of *Crangon crangon*. II. Biochemical relationships. *J. Crustacean Biology* 1994, 14; 6-19.
- 5 Castille F. L. and A. L. Lawrence. Relationship between maturation and biochemical composition of the gonads and digestive glands of the shrimps *P. aztecus* Ives and *P. setiferus*. *J. crusta. Bio.* 1989, 9; 202-211.
- 6 Schafer, H. J. Storage materials utilized by starved pink shrimp, *Penaeus duorarum*. *FAO Fish. Rep. Ser.* 1968, 57; 393-403.
- 7 Dall. W. Indices of nutritional state in the western rock lobster, *Punultrus longipes*. 1. Blood and tissue constituents and water content. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 1974, 16; 167-180.
- 8 Neiland W. W. and B. T. Scheef. The influence of fasting and of sinus gland removal on body composition of *Hemigrapsus nudus*. *Physiologia comp. Ctecol.* 1953, 3; 321-326.
- 9 Dall W. Lipid absorptio and utilization in the norwegian lobster, *Nepbrops norvegicus*. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 1981, 50; 33-45.
- 10 Speck R. R. and K. Urich. Consumption of body constituents during starvation in the crayfish, *Orconectes Limosus*. *Z. vergl. Physiol.* 1969, 33; 410-414
- 11 Adiyodi R. G. and K. G. Adiyodi. Lipid metabolism in relation to reproduction and molting in the crab, *Paratathysa hydrodromous*: cholesterol and unsaturated fatty acids. *Indian. J. Exp. Biol.* 1971, 9; 514-515
- 12 Allen W. V. Lipid transport in the Dungeness crab, *Cancer magister Dana*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1972, 43B; 193-207.
- 13 Testuma S. T. and A. Kanazawa. Variation in lipid compositions during the ovarian maturation of the prawn. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 1983, 49; 957-962
- 14 Spaziano E., R. J. Havel and R. L. Hamilton *et al*. Properties of serum high-density lipoproteins in the crab, *Cancer antennarius* Stimpson. *Comp. Biochem. Physiol.* 1986, 85B; 307-314.
- 15 Munoz G., S. Donghi and H. Cerisola. vitellogenesis in the crayfish *Rhynchocinetes typus* role of hepatopancreas in lipid yolk biosynthesis. *Cellular and Molecular Biology* 1990, 36; 531-536.
- 16 Gonzalez-Baro M. R. and R. J. Pollero. Lipid characterization and distribution among tissues of the freshwater Crustacean *Macrobrachium borellii* during an annual cycle. *Comp. Biochem. physiol.* 1988, 91B; 711-715
- 17 Pillay K. K. and N. B. Nair. Observations on the biochemical changes in the gonads and other organs of *Uca annulipes*, *Portunus pelagicus* and *Melepenaeus affinis* (Decapoda Crustacea) during the reproductive cycle. *Marine Biology* 1973, 18; 167-198.
- 18 Lawrence J. M. Organic composition and energy content of the hepatopancreas of hermit crabs (Coenobita) from Eniwetok Atoll, Marshall Islands (Decapoda). *Crustaceana* 1976, 31; 113-118
- 19 Armitage K. B., A. L. Builema and N. J. Willems. Organic constituents in the annual cycle of the crayfish *Orconectes nais*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1972, 41A; 825-842.
- 20 Middleditch B. S., S. R. Missler and H. B. Hmes. Metabolic profiles of penaeid shrimp; dietary lipids and ovar an maturation. *J. chromatography* 1980, 195; 359-368.