

甲壳类的蜕皮激素

罗日祥 王玉英

(中国科学院海洋研究所)

甲壳类在发育过程中,与昆虫类一样需经多次蜕皮,不同点是甲壳类变为成体后还会继续蜕皮。由于甲壳类多营水生生活,饲养和手术都有较多困难,所以到目前为止对其蜕皮机制的认识还不够明确。近十几年来,对甲壳类蜕皮激素的研究,已有不少报道,某些蜕皮激素的化学性质与结构已被确定,而且它们在体内的合成位置、传递方式以及某些生理功能也已被探查。本文就此项研究的近况综述如下。

1. 蜕皮激素的种类 甲壳类大约有40,000种,而关于它们的蜕皮激素,只在软甲壳类(Molacostraca)做过较多的研究。在鳃足类(Branchiopoda)、蔓足类(Cirripedia)的个别种类也做过一些研究。甲壳类,除了与昆虫共同有的Makisterone A外,其他的蜕皮类固醇都是C₂₇-甾醇。只有一种动物甾醇,Inokosterone是甲壳类所特有的一种。这种蜕皮激素已证实出现于龙螯虾(Homarus)的蜕皮前期。

2. 蜕皮类固醇的运输和代谢 脊椎动物的类固醇激素是要通过载体蛋白来运输的,昆虫蜕皮激素是游离或非游离进入体液循环。对甲壳类的研究很有限。只在Pachygrapsus和Orconectes两种中做过一些研究,其结果指出以蜕皮类固醇和20-羟基蜕皮酮形式进入血淋巴中自由循环,而不必通过特殊的载体蛋白。

关于甲壳类蜕皮激素的代谢,根据不多的资料概括地说,蜕皮激素在若干组织中转换成20-羟基蜕皮酮。这种转换率的最高值出现于蜕皮素最大峰值之前。C₂₀-羟化酶是唯一的蜕皮类固醇的代谢酶,甲壳类有这种酶的存在。从黄道蟹(Cancer)的化验中,这种酶位于线粒体中,对蜕皮类固醇显示最高底物特异性。近来对陆蟹(Cecarcinus lateralis)蜕

皮期间蜕皮激素的研究证明有两条主要的代谢途径:一是C-20和C-26的连续羟基化作用;二是游离蜕皮类固醇的配糖甙合物的形成。其代谢物形成的比率以及排除在各组织中有所变化。

3. 蜕皮类固醇激素的合成位置 昆虫的蜕皮类固醇的合成位置是在前胸腺,已被绝大多数学者公认,而甲壳类的Y-腺是否相当于昆虫的前胸腺,还未完全确定,但从形态学的许多证据来看,很多人都认为Y-腺(也称Y-器官)是合成蜕皮类固醇的场所。在蜕皮期间,不少人看到Y-器官的细胞质和细胞器变少,处于不活动状态;在活动时代细胞质的量和细胞器的发育都明显增加,管状的线粒体与稠密的基质一般均被看到。在Carcinus中发现小线粒体与平滑的内质网相联系。此外,也在Astacus中看到有非常长的线粒体。这种结构的变更被认为是合成蜕皮类固醇激素活动的象征。活动的Y-器官也有核糖体,而平滑内质网的发育以及管的形成非常明显。在6—7种动物上做过实验,当切除Y-器官时,蜕皮受到抑制,这种抑制可用蜕皮类固醇来补偿。在离体Y-器官能够把外源¹⁴C-胆固醇并入蜕皮类固醇上。以上事实说明Y-器官是蜕皮类固醇的策源地。但是否是唯一的策源地,目前还不能下结论。

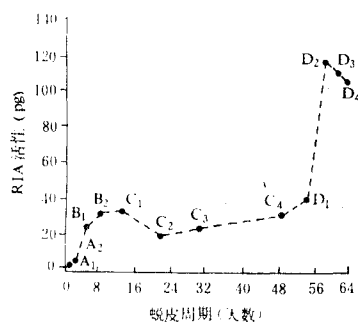
虽然Y-器官是分泌蜕皮类固醇的腺体,但无论用组织化学的方法还是用色层分离都未测定出来,认为这是由于Y-器官只分泌类固醇而不贮存。

4. 蜕皮类固醇的毒性 甲壳类使用蜕皮素可以诱导蜕皮,使个体增大。但使用不当,生物会中毒发育成畸形,甚至死亡。蜕皮类固醇在每克活体中达到1—2μg时, Keller, R.,

Gilgan, M. W., 等人均观察到致死现象的发生。将 *Cancer anthonyi* 的1—3期幼体置于含有200—400 $\mu\text{g/L}$ 的20-羟基蜕皮酮的海水中, 就导致外皮结构的异常发育。在 *Homarus* 中的实验证明, 每克活体重一次注射 2.0 μg 的20-羟基蜕皮酮, 则死亡率达100%, 若以缓慢释放形式分两次共注射2.5 μg 时, 80%幼体出现蜕皮。

5. 蜕皮类固醇受体 在各种脊椎动物中, 早已证明类固醇激素最初的作用方式必须与所谓受体相结合。而这种类固醇激素复合体的进一步功能如何还不知道。在无脊椎动物取得与脊椎动物类似的发现只是最近的事。Crayfish的皮下、后肠、精巢和胰腺腺的细胞质中已找到了这种受体, 并在皮下组织中测得了最高的结合作用, 证明它们充当了蜕皮激素的主要靶组织。蜕皮类固醇受体不仅在 *Orconectes limosus* 中找到, 而且在 *Astacus leptodactylus* 中, 在海岸带的蟹 (*Carcinus maenas*), 盐水小虾 (*Artemia salina*) 中均可找到。

关于细胞质中这种受体的物理化学特性, 它们是一种对热不稳定含有SH基团的蛋白质。此基团对它们的活性是必须的。细胞质受体的S—值大约是5。Spindler-Barth, M. 等人从Crayfish (*Orconectes limosus*) 的皮下和中肠中分离出了该物质。这些从两个器官中得到的分离物均能结合蜕皮类固醇和20-羟基蜕皮类固醇, 这种亲和蜕皮激素的特性是能饱和的。受体可用KCl抽取, 这种抽取依赖于应用的KCl浓度。



蜕皮周期与蜕皮激素的滴定度图

6. 蜕皮周期与蜕皮激素 已在很多种生物中证明, 甲壳类在蜕皮过程中, 体内蜕皮激素浓度也随之有周期性地改变。在蜕皮后或蜕皮间期均可测得蜕皮类固醇, 而在蜕皮前期, 蜕皮激素的滴定度猛增, 至蜕皮后又很快地下降, 降至一定程度后又慢慢回升到某一幅度范围内 (如图所示)。

在蜕皮周期, Y-器官的分泌活动也随之周期性的变化, Y-器官的最大分泌率比淋巴血中滴定度峰值大约提前四天。这表明甲壳类的蜕皮是通过Y-器官分泌蜕皮类固醇进入血淋巴循环来调节的, 但详细的生理机制还不够清楚。

7. 类固醇激素的性诱功能 有些蟹类 (*Pachygrapsus* 和 *Cancer*) 产生的激素同时具有性外激素的功能。雌蟹经蜕皮变成成蟹的过程中产生一种激素——甲壳类蜕皮类固醇, 随尿释放到水中, 从而刺激雄蟹向其靠拢, 并尾随在雌体附近, 待雌蟹蜕皮后的某个时刻进行交配。大红虾也已证明, 雌大红虾 (*Homarus americanus*) 在蜕皮时释放一种性诱激素 (Atema & Engstrom, 1971), 诱导雄大红虾与之结合。许多例子中表明, 某些甲壳类交配正好在雌体蜕皮之后。这种巧合提醒我们, 雌体的蜕皮激素可能涉及到性外激素的释放过程, 或直接或间接地参与其代谢。在蟹子 *Pachygrapsus crassipes*, *Cancer antennarius* 和 *C. anthonyi* 中性外激素活性的初步工作表明, 甲壳类 β -蜕皮激素具有蜕皮和性外激素的双重功能 (Kittredge, Terry 和 Takahashi, 1971)。也可能甲壳类有性外激素的存在, 但到目前为止, 证据还不充分。

8. 蜕皮激素的测定方法 早期多用丽蝇分析法。近十几年来, 由于气相层析和放射免疫分析方法的迅速发展, 才给蜕皮激素的研究工作开辟了新的途径。由于放射免疫分析 (RIA) 灵敏度高, 方法较简便, 所需仪器也较少, 故当前用的较普遍。

关于放射免疫分析法 (RIA) 的基本原理是基于蜕皮激素、放射性同位素标记蜕皮激素

竞争与蜕皮激素的抗体结合。其方法步骤已在曹梅讯等人的“20-羟基蜕皮酮的放射免疫分析及其在蓖麻蚕蛹上的应用”一文中详细阐明,在此不再重复。此方法在甲壳类中也完全适用。

9. 结语 甲壳类蜕皮激素的研究,尽管近十年来有较大进展,但与昆虫蜕皮激素的研究成就相比,还只是零星不系统的,论据也不够充分,有待于国内外有关学者继续致力于这方面的工作。

对于甲壳类其他激素的了解甚少,是否在消化、性成熟、排卵等有专一的激素控制,还是个谜,是一种蜕皮激素兼有多种功能,还是它们的不同代谢产物充当不同角色,这些问题

还有待于今后探索。

昆虫性外激素的研究近十年进展很大,许多种昆虫的性外激素已在生产上用于大面积诱捕农田敌害。而在甲壳类动物方面的工作还仅是个萌芽,而且由于它们营水生生活,对饲养条件要求严格,做行为观察困难,使这方面的工作进展缓慢。然而,这方面的研究进展对甲壳类经济虾蟹的增殖和捕捞是有着极其重要意义的。

关于我国经济虾蟹激素方面的研究还很少,特别是中国对虾蜕皮激素的研究几乎是空白,为促进我国海水养殖事业的发展,深入进行此项研究是十分有意义的。

(参考文献略)