

# 法呢烯酸甲酯对甲壳动物繁殖内分泌调控作用研究进展\*

## RESEARCH PROGRESS OF REPRODUCTIVE ENDOCRINE REGULATION OF METHYL FARNESOATE TO CRUSTACEAN

刘光兴

(中国海洋大学海洋生命学院 青岛 266003)

中图分类号 Q45, Q959.223 文献标识码 A 文章编号 1000-3096(2003)12-0020-03

十足目甲壳动物有许多具有重要经济价值的种类,例如对虾、沼虾、螯虾、龙虾、蟹等。由于自然资源的供应毕竟有限,随着人们生活水平的提高,对这些高蛋白的需求量也逐渐增加,因而单靠捕捞是远远不够的,必须依靠水产养殖,提高养殖产量,以满足人民日益增长的物质生活水平的需要。目前,限制水产养殖业发展的一个重要因素是足够量的健康苗种的供应问题。由于缺乏对繁殖过程的了解而制约了育种业的发展,因而,弄清这些具有重要经济价值的甲壳动物繁殖的内分泌调控是进行成功水产养殖的基本前提。

近20年来,对于甲壳动物繁殖内分泌学的认识正在逐渐加深。调节甲壳动物繁殖的激素主要有性腺抑制激素(GIH)、性腺刺激激素(GSH)、促雄性腺激素(AGH)。GIH、GSH主要与雌体繁殖有关。GIH是由眼柄X-器官窦腺复合体合成和释放的,能够抑制卵巢中卵黄蛋白以及卵黄蛋白原的合成;GSH是由胸神经节和脑产生的,能够刺激卵巢生长和成熟。AGH主要与雄体的性别分化和精子的发生有关,是由促雄性腺产生的。在许多甲壳动物中,眼柄的切除能够刺激繁殖和蜕皮。事实上,通过眼柄切除刺激性腺发育已在虾的养殖中得到了很好的应用。由于眼柄中含有许多内分泌调控因子,眼柄切除必然会引起甲壳动物体内许多生理过程的改变。眼柄切除尽管可以刺激卵巢发育,促进卵巢成熟,但是此种情况下产出的卵子质量下降,孵化率降低,因而通过眼柄切除控制卵巢发育并不是一条很好的途径。80年代末,法呢烯酸甲酯(methyl farnesoate, MF)的发现为甲壳动物繁殖过程的内分泌调控研究起了重要的推动作用,现对MF在甲壳动物繁殖调控方面的研究现状分述如下。

### 1 MF的发现

一般来说,激素的鉴定是从内分泌活动的功能

特征开始的,首先利用生物鉴定测量其内分泌活性,然后进行纯化,之后才确定激素的结构。现代分子生物学和分析化学工具的应用使人们可以在确定其内分泌功能之前,在不同的生物体中鉴定生物活性分子的结构类似物。MF的发现就是利用气相色谱和质谱的手段鉴定的,而不是利用通常所采用的内分泌学研究方法鉴定出来的<sup>[1]</sup>。甲壳动物MF的结构与昆虫保幼激素III(Juvenile Hormone III, JH III)类似,是保幼激素III的非环氧化结构,最早是从蜘蛛蟹(*Libinia emarginata*)的血淋巴中分离和鉴定的,由大颚器官(Mandibular Organ, MO)分泌产生<sup>[1]</sup>。到目前为止,已报道30多种甲壳动物中MF的存在。不同种类,大颚器官合成MF的速率不同,血液中MF的浓度也明显不同<sup>[2]</sup>。在昆虫中,保幼激素III(JH III)会影响幼体的变态和成体的繁殖,甲壳动物具有许多与昆虫相同的形态学、发育学和生理学特征,由此人们推测MF是调节甲壳动物形态发生和成体繁殖的激素。

### 2 MF对甲壳动物繁殖周期的影响

血液中MF的浓度以及MO在离体条件下合成MF的速率与卵黄发生和卵巢周期密切相关。在幼体期和卵黄发生前期,MO活性最低,在卵黄发生期间最高,而在产卵前,MO活性又降低<sup>[1]</sup>。后来的研究证实,在许多种类中,MF都能够刺激卵巢成熟<sup>[3,4]</sup>。在克氏

\* 教育部科学技术研究重点项目 02132 号。

作者:刘光兴,出生于1964年,副教授,博士,现从事海洋生态学、浮游动物学研究。电话:0532-2032048, E-mail: gxliu@ouc.edu.cn

收稿日期:2003-08-10;修回日期:2003-11-12

原螯虾中也证实, MF 能够刺激卵黄蛋白的合成<sup>[5]</sup>。由于甲壳动物雄体通常存在许多形态类型,不同的形态类型显示出不同的性行为。MF 在雄性个体繁殖中的作用更加复杂, MF 不仅与不同雄体的形态类型的分化以及繁殖系统的状态有关,而且能够影响交配行为和交配策略<sup>[6,7]</sup>。更直接的证据表明, MF 与甲壳动物的繁殖密切相关。用拌有 MF 的饵料投喂凡纳对虾,能明显增强凡纳对虾亲体的产卵量、受精率和孵化率<sup>[8]</sup>。同样,用含 MF 的饵料投喂克氏原螯虾 30 d 后,实验组对虾的卵巢指数为对照虾的 2 倍以上<sup>[3]</sup>。可见, MF 在调控甲壳动物的繁殖成熟方面会具有广阔的应用前景。但是 Abdu 等对正在越冬的雌体 crayfish 进行 MF 饲喂实验的结果却表明, MF 对雌体的卵巢发育周期无影响,但能刺激动物的蜕皮<sup>[9]</sup>,说明 MF 对甲壳动物繁殖的影响与动物的发育时期有关,即在不同的发育时期, MF 的作用可能有所不同。

### 3 MF 对甲壳动物幼体变态以及成体形态发生的影响

对于保幼激素在昆虫的形态发生中的作用已众所周知, MF 在某些甲壳动物形态发生中的作用也非常明显。MF 浓度的提高能使晚期幼体的分化延迟,而且高剂量的 MF 能够阻止幼体的发育。蜕皮酮 (ecdysteroid) 可与 MF 共同作用控制甲壳动物的异速生长和形态分化,蜕皮酮和低浓度 MF 的存在能够促进甲壳动物的异速生长,反之,蜕皮酮和高浓度 MF 的存在能够抑制甲壳动物的异速生长<sup>[11]</sup>。显然, MF 在甲壳动物的形态发生过程中,作为一种控制形态发生的激素起重要作用。

### 4 MF 在甲壳动物体内的合成、分泌及运输

MF 是由大颚器官合成和分泌的, MF 在组织中的代谢途径是通过酯酶降解形成法呢烯酸 (Farnesoic acid)<sup>[12]</sup>。不同组织中的脂酶水平不同,即使在同一组织中,脂酶活性也显示出季节的变化<sup>[12,13]</sup>。

MF 载体蛋白的发现为深入了解 MF 的作用方式提供了帮助。血液中载体蛋白的作用包括增加脂溶性的激素在溶液中的溶解性,介导脂溶性激素与靶器官和代谢酶的相互作用等。Takac 等<sup>[14]</sup>在蜘蛛蟹雄体的血淋巴中发现了 4 种特异性的结合蛋白,在精巢中检测到了 3 种,在雌体卵巢组织中只发现了 2 种蛋白,而在血液中未检测到 MF 结合蛋白的存在,这也是第一次在性腺组织中发现 MF 结合蛋白

的存在,说明性腺组织可能是 MF 的靶器官,这一发现为进一步说明 MF 在甲壳动物繁殖过程中的作用提供了依据。

近期的研究表明,卵子发生过程中蛋白激酶 C 的变化可能是由 MF 的激活引起的,这也提示我们, MF 对某些生理过程的影响可能会通过影响某些重要酶的变化来实现<sup>[15]</sup>。

### 5 MF 合成和分泌的调控

眼柄中存在能够调节 MF 合成和分泌的因子。用眼柄提取物处理大颚器官,能够抑制大颚器官的分泌。目前已从 *Libinia emarginata* 的窦腺中分离出了神经肽,能够抑制大颚器官活性,称为 MOIH。生物学鉴定结果表明,这些神经肽能够抑制 MF 的合成,这 3 种神经肽具有同样的氨基酸组成,并且它们都属于甲壳动物血糖代谢激素 (Crustacean Hyperglycemic Hormone, CHHs),含有 72 ~ 76 氨基酸残基。现在,完整的由 972 个碱基对组成的 cDNA 序列已经被分离出来<sup>[16,17]</sup>。在其它种类中也分离和鉴定出了 MOIH<sup>[18]</sup>。Chaves 报道了眼柄窦腺提取物对大颚器官大小以及 MF 合成的影响,结果表明,窦腺提取物的加入明显抑制了克氏原螯虾法呢烯酸甲基转移酶的活性,从而降低了 MF 的合成。而眼柄的移去却刺激了法呢烯酸甲基转移酶的活性,从而使 MF 的合成量增加<sup>[19]</sup>。

国外通过对 MF 的研究,不仅弄清了 MF 的功能、代谢、运输以及作用模式,而且也分离出了调节 MF 合成的物质 MOIH。国内学者有关甲壳动物 MF 的研究陆续有一些零星的报道,主要集中在克氏原螯虾。赵维信等研究了克氏原螯虾大颚器官对其卵巢发育的影响<sup>[20]</sup>,尔后于 2001 年报道了克氏原螯虾大颚器官合成 MF 的研究与卵巢发育周期有关<sup>[21]</sup>。总之,国内对甲壳动物繁殖内分泌研究较少,有关 MF 对甲壳动物繁殖作用方面研究进行得更少。我国作为水产养殖大国,虾蟹的养殖在我国水产养殖中占有举足轻重的地位,苗种质量也是限制我国水产养殖业健康发展的一个重要障碍。开展法呢烯酸甲酯 (MF) 对重要经济甲壳动物繁殖和调节机制的研究,对于弄清甲壳动物繁殖机理,有效控制甲壳动物繁殖,保证养殖动物苗种供应方面具有重要意义。

#### 参考文献

- 1 Lauffer H, Borst D W, Baker F C, et al. Identification of a juvenile jormone - like compound in a crustacean.

- Science, 1987, 235: 202 - 205
- 2 Homola E, Chang E S. Methyl farnesoate: crustacean juvenile hormone in search of functions. *Comp Biochem Physiol*, 1997, 117B(3): 347 - 356
  - 3 Laufer H, Biggers W J, Ahl J S B. Stimulation of ovarian maturation in the crayfish *Procambarus clarkii* by methyl farnesoate. *Gen Comp Endocrinol*, 1998, 111: 113 - 118
  - 4 Reddy P S, Ramamurthi R. Methyl farnesoate stimulates ovarian maturation in the freshwater crab *Oziotelphusa senex senex* Fabricius. *Curr Sci*, 1998, 74(1): 68 - 70
  - 5 Rodríguez E M, Greco L S L, Medesany D A, et al. Effects of methyl farnesoate, alone or combination with other hormones, on ovarian growth of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii*, during vitellogenesis. *General and Comparative Endocrinology*, 2002, 125: 34 - 40
  - 6 Laufer H, Sagi A, Ahl J S B. Alternate mating strategies of polymorphic males of *Libinia emarginata* appear to depend on methyl farnesoate. *Invert Reprod Develop*, 1994, 26: 41 - 44
  - 7 Rotllant G, Tarkac P, Liu L, et al. Role of ecdysteroids and methyl farnesoate in morphogenesis and terminal moult in polymorphic males of the spider crab *Libinia emarginata*. *Aquaculture*, 2000, 190: 103 - 118
  - 8 Laufer H, Paddon J, Paddon M. A hormone enhancing larvae production in the pacific white shrimp, *Penaeus vannamei*. In: Alston D E, Green B W, Clifford H C(eds). IV symposium on aquaculture in Central America: focusing on shrimp and tilapia. Tegucigalpa, Honduras: Asociacion nacional de acuicultores de Honduras and the Latin American chapter of the world aquaculture society, 1997.
  - 9 Abdu U, Barki A, Karplus I, et al. Physiological effects of methyl farnesoate and pyriproxyfen on wintering female crayfish *Chemix quadricarinatus*. *Aquaculture*, 2001, 202: 163 - 175
  - 10 Abdu U, Takac P, Laufer H, et al. Effect of methyl farnesoate on late larval development and metamorphosis in the prawn *Macrobrachium rosenbergii* (Decapoda, Palaemonidae): A Juvenile-like effect? *Biol Bull*, 1998, 195: 112 - 119
  - 11 Laufer H, Ahl J, Rotllant G, et al. Evidence that ecdysteroids and methyl farnesoate control allometric growth and differentiation in a crustacean. *Insect Biochem Mol Biol*, 2002, 32: 205 - 210
  - 12 Laufer H, Albrecht K H. Metabolism of methyl farnesoate in vitro by peripheral tissues of the spider crab, *Libinia emarginata* (Decapoda). In: Hoshi M, Yamashita O(eds). *Advances in Invertebrate Reproduction 5*. Amsterdam: Elsevier Science, 1990. 217 - 222
  - 13 Takac P, Ahl J S B, Laufer H. Seasonal differences in methyl farnesoate esterase activity in tissues of the spider crab *Libinia emarginata*. *Invert Reprod Develop*, 1997, 31: 211 - 216
  - 14 Takac P, Ahl J S B, Laufer H. Methyl farnesoate binding proteins in tissues of the spider crab, *Libinia emarginata*. *Comp Biochem and Physiol (Part B)*, 1998, 120: 769 - 775
  - 15 Soroka Y, Sagi A, Khalaila I, et al. Changes in protein kinase C during vitellogenesis in the crayfish *Chemix quadricarinatus* - possible activation by methyl farnesoate. *General Comparative Endocrinology*, 2000, 118: 200 - 218
  - 16 Liu L, Laufer H. Isolation and characterization of sinus neuropeptides with both mandibular organ inhibiting and hyperglycemic effects from the spider crab *Libinia emarginata*. *Arch Insect Biochem Physiol*, 1996, 32: 375 - 385
  - 17 Liu L, Laufer H, Gogarten P J, et al. cDNA cloning of a mandibular organ inhibiting hormone from the spider crab *Libinia emarginata*. *Invert Neuroscience*, 1997(3): 199 - 204
  - 18 Wainwright G, Webster S G, Wilkinson M C, et al. Structure and significance of mandibular organ inhibiting hormone in the crab, *Cancer pagurus*. *J Biol Chem*, 1996, 271: 12 749 - 12 754
  - 19 Chaves A R. Effects of sinus gland extract on mandibular organ size and methyl farnesoate synthesis in the crayfish. *Comparative Biochemistry and Physiology (Part A)*, 2001, 128: 327 - 333
  - 20 赵维信, 李胜. 克氏原螯虾大颚器官对卵巢发育的影响. *水产学报*, 1999, 23(3): 229 - 233
  - 21 赵维信, 白桦. 克氏原螯虾大颚器官合成甲基法尼酯的研究. *水产学报*, 2001, 25(3): 193 - 196

(本文编辑:刘珊珊)