三种织纹螺性畸变的发展过程与雄性结构效应

施华宏^{1,2},黄长江¹,于秀娟²,朱四喜¹,张瑜斌¹

(1. 汕头大学 科技中心水生生物技术与环境资源保护研究所,广东 汕头 515063; 2. 暨南大学 水生态科学研 究所,广东 广州 510632)

摘要:从2000年3月到2002年10月对中国沿海海产腹足类性畸变的大范围调查过程中,在广东省汕头港、湛江港和厦门港分别采集到西格织纹螺(*Nassarius siquijorensis*) 胆形织纹螺 (*Nassarius thersites*)和节织纹螺(*Nassarius hepaticus*)等3个种,解剖观察发现3种织纹螺的雌性 个体都发生了性畸变现象。根据织纹螺性畸变的发展过程,对目前的性畸变发展划分体系作 了新的修改和补充。通过对比性畸变个体与正常雄性个体的特征,探讨了雄性个体结构特征 在性畸变过程中的效应。

关键词:织纹螺(*Nassarius* spp.) 性畸变 雄性结构效应 中图分类号:X145 文献标识码:A 文章编号:1000-3096(2004)09-0036-06

用于船体防污漆的有机锡化合物能导致海产腹 足类雌性个体产生不正常的雄性特征,也就是所谓的 性畸变^[1]。性畸变严重时会导致生殖道的堵塞,阻碍 受精的完成和卵囊的释放,使雌性成体不育,种群退 化,甚至区域性绝种^[2]。Fioroni等^[3]对 69个性畸变种 的形态特征进行了归纳和总结,建立了第一个性畸变 发展划分体系(图1)。该体系根据雌性个体的阴茎和 输精管的发育程度和先后顺序,将性畸变过程划分为 7个阶段 S0~S6)和 a, b和 c 等不同的类型。Stroben 等^[4]又发现,当 *Nassarius reticulatus* 形成了从阴茎基 部到生殖孔口相连接,而是在生殖孔口靠后的位置进入卵 囊腺。Stroben 等^[4]将这种类型定义为 S4*,并在性畸 变划分图中把 S4*作为一个旁支和盲支罗列出来。

作者从 2000 年 3 月到 2002 年 10 月对中国沿海 海产腹足类性畸变的大范围调查过程中,发现了 3 个 发生性畸变现象的织纹螺科的种。作为对此次调查的 系列报道之一,将首次报道这 3 个种雌雄和性畸变个 体的形态特征,对 Stroben 等¹⁴提出的性畸变划分体 系进行了修改和补充,并对雄性结构特征在性畸变过 程中的效应进行了探讨。

1 材料与方法

2000年3月到2002年10月,从辽宁大连到海南

三亚的中国大陆沿海,选取大型港口、渔船码头和岛 屿等 18 个区域为调查区。低潮时直接从码头、航道和 船厂附近的滩涂上采集织纹螺。样品活体带回实验 室,放入 7% MgCl 2 溶液中麻醉 12 h 后,用游标卡尺 测量螺体壳高。用小铁锤敲开螺壳,取出软体部分,用 解剖剪沿腮腺剪开外套膜后,用游标卡尺测量阴茎的 长度。将软体部分置于 4% 甲醛溶液中固定 24 h,经 自来水冲洗 15 min 后于 70% 乙醇中保存。在 Carl Zeiss Stemi SV11 解剖镜下,仔细观察保存样品,记录雌、雄 和性畸变个体的特征,尤其是阴茎和输精管的发育程 度;用 Carl Zeiss Axicam 数码摄像机摄像,并用 Axio Vision 图像分析系统进行图像处理。

2 结果

2.1 织纹螺的种类和数量

在对整个中国沿海性畸变的调查过程中,在湛江

(36)

收稿日期:2003-04-04;修回日期:2003-07-15 基金项目:国家自然科学基金项目(40176029);广东省重大 科技兴海项目(A200005F02);广东省自然科学基金(000792) 作者简介:施华宏(1970-),男,湖北孝感人,博士,主要从 事海洋污染生态学的研究,电话:025-83687547,E-mail: huahongshi@163.net





图 1 腹足类性畸变发展过程的划分体系(参照 Fioroni 等^[3]和 Stroben 等^[4])

Fig. 1 Classification system of imposex evolution in prosobranchs (from Fioroni *et al*.^[3] and Stroben *et al*.^[4]) ac 不育卵囊团; cg 卵囊腺; gp 生殖乳突; obc 开放的贮精囊; ocg 开放的卵囊腺; ocv 生殖孔阻塞; p 阴茎; pd 阴茎导管; pr 前列腺; te 触角; vd 输精管; vdp 输精管绕过生殖孔口; vds 一段输精管

港、汕头港和厦门港分别采集到西格织纹螺 (Nassarius siquijorensis)) 胆形织纹螺 (Nassarius thersites)和节织纹螺 (Nassarius hepaticus)等 3 个织纹螺科 的种。其中,前 2 个种数量比较丰富,而节织纹螺数量极少,仅采集到 2 个个体(表 1)。



表1 织纹螺性畸变调查结果

种类	时间	采样地点	总数	性比	雄性壳长	雄阴茎长	雌性壳长	雌阴茎长
	(年-月)		(个)	雌⁄雄	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)
西格织纹螺	2000 - 07	汕头港	80	0.67	31.1	13.8	30.7	4.9
胆形织纹螺	2001 - 03	湛江港	20	1.22	21.6	15.3	22.1	12.5
节织纹螺	2002 - 08	厦门港	2	1.00	26.4	14.7	25.9	9.8

Tab.1 Investigation results of imposex in Nassarius spp.

2.2 雌、雄个体生殖系统特征

织纹螺雄性生殖系统主要由精巢、输精管和阴茎 等组成(图 2-1),没有前列腺结构。阴茎位于右触角 稍后,从阴茎基部发出输精管,输精管与肠道分离,沿 外套膜边缘朝内脏团方向延伸,在外套膜后端穿过外 套膜与肾部输精管相连接。3种织纹螺阴茎都比较发 达,但形状有所差异:西格织纹螺阴茎细长,基部稍 粗;胆形织纹螺阴茎长大,前端弯曲而尖,阴茎导管十 分明显;节织纹螺阴茎呈长条形,前端稍钝,其余部分 几乎等宽(图 2-1)。

雌性生殖系统由卵巢、卵囊腺、纳精腺和蛋白腺 等组成。卵囊腺位于右侧外套膜上,其上紧贴肠道,卵 囊腺在靠近头部的一端开口于外套膜上,称为生殖孔 口,与肠道的开口(排泄口)并列。卵囊腺在靠近内脏 团的一端与蛋白腺相连,而纳精腺则嵌于卵囊腺和蛋 白腺之间。成熟的卵囊从卵囊腺中经过阴道由生殖孔 口排出体外。雌性个体最明显的特征是生殖孔口较大 (图 2-2)。

2.3 性畸变过程与特征

织纹螺性畸变个体表现出以下的畸变过程: I 在右触角稍后形成了短小的阴茎突起(图 2-3); Ⅲ 突起逐步增长,并在阴茎中形成导管;Ⅲ 阴茎导管从 阴茎基部延伸出一段输精管;Ⅳ 输精管继续延伸,直 到跨越过外套膜边缘并绕过生殖孔口,而没有与生殖 孔口连接(图 2-4)。

本研究调查的样品中,大部分西格织纹螺仅形成 了短小的阴茎,即处于I,少数个体达到IV,此时,其 阴茎形状与雄性个体阴茎相似,也几乎达到雄性个体 阴茎的长度,只是较纤细;所有的胆形织纹螺都达到 IV,而且阴茎形状、大小和长度等几乎达到与雄性个 体相同的地步,其输精管也与雄性个体输精管粗细相 当;在仅采集到的唯一1个雌性节织纹螺中,其畸变 程度到达了IV,阴茎细长,输精管不明显,从外观上看 仅在表皮上留下了一条与雄性个体输精管路径相同 的痕迹(图 2-4)。

3 讨论

作者调查的 3 种织纹螺雌雄个体生殖系统的结 构特征与同科的 N. reticulatus 相同,即雄性个体没有 前列腺,输精管在外套膜部分与肠道明显分离,与雌 性个体生殖道在外套膜的相对路径不同。3种织纹螺 的性畸变特征在 N. reticulatus 中也都有报道,运用 Stroben 等^[4]的划分体系,发现的性畸变过程可以找到 对应的阶段和类型,即Ⅰ为S1a,Ⅱ为S2a,Ⅲ为S3a, Ⅳ为 S4*,其发展途径为 S1a→S2a→S3a→S4*。但在 Stroben 等^[4] 对 N. reticulatus 性畸变过程的研究中,在 S3a→S4 *还划分出 S4,并且认为 S4*是 S4 的进一步 发展(图1)。在划分体系中,S4表示输精管与生殖孔 口相连接的类型。作者对织纹螺的调查发现,性畸变 个体的输精管并没有与生殖孔口相连接,而是经过了 生殖孔口(图 2 d)。Stroben 等^[4]在 N. reticulatus 中也 没有发现输精管与生殖孔口相连接的性畸变类型。因 此, Stroben 等^[4]把 S4*看作是由 S4 发展而来的,这种 观点是不合理的(图1),有必要进行修改。作者认为, 应将 S4 和 S4*列为并列的类型,它们都由 S3 发展而 来(图3)。

并且,近年来其他研究者在 N. reticulatus 中发现 了雌性不育个体^[5.6],表明 S4*并不是 N. reticulatus 的最终阶段。施华宏等在亚洲棘螺(*Chicoreus asianus*) 中也发现了输精管经过生殖孔口而卵囊腺中有不育 卵囊团的类型,并确定为 S6*。因此,作者认为 S4*还 可以继续发展到 S6*(图 3)。而对于 S4*→S6*中间类 型的界定和在此情形下导致雌性个体不育的机制将 另文发表。

Gibbs 等¹⁷认为,在性畸变的高级阶段,雄性个体的生殖结构在性畸变的总体效应上提供了重要的线索。由于 N. reticulatus 的雄性个体没有前列腺,输精管同肠道明显分离,而雌性个体中,肠道紧贴在卵囊腺表面,即在雌雄结构中,生殖道在外套膜部分的相



图 2 织纹螺雌、雄和性畸变个体的形态特征

Fig.2 Morphological characteristics of male, female and imposex specimens of Nassarius spp. 2-1. 节织纹螺(N. hepaticus) 雄性个体; 2-2. 西格织纹螺(N. siquijorensis) 正常雌性个体; 2-3. 西格织纹螺性畸变个体, 右触角稍后形成 短小阴茎; 2-4. 节织纹螺性畸变个体, 形成了阴茎和输精管, 输精管绕过生殖孔口.cg-卵囊腺 p-阴茎; r-肠道; t-精巢; te-触角; vd-输精管; vo-生殖孔; ro-排泄口

对路径是相互分离的。发生性畸变时,输精管从生殖 孔稍后的部分同卵囊腺相连接,并没有干扰雌性个体 的交配和卵囊释放。因此, N. reticulatus 被列为不会 发生雌性不育的种类。但 *N. reticulatus* 中雌性不育个体的发现表明 Gibbs 等的推论有失偏颇。

对比织纹螺性畸变个体与雄性个体特征,结果表



图 3 对腹足类性畸变发展过程划分体系的修改部分

Fig. 3 Updated classification system of imposex evolution in gastropod

ac 不育卵囊团; cg 卵囊腺; obe 开放的贮精囊; ocg 开放的卵囊腺; ocv 生殖孔阻塞; p 阴茎; pd 阴茎导管; pr 前列腺; te 触角; vd 输精管; vdp 输精管绕过生殖孔口; vds 一段输精管

明性畸变个体至少在以下 3 个方面遵循雄性个体的 结构特征:(1)性畸变个体雄性器官的发展次序与雄 性个体相同。雄性个体先形成阴茎,然后,从阴茎基部 形成输精管,并继续向前延伸。性畸变个体 Sla→ S2a→S3a 的发展次序与此相同;(2)性畸变个体雄性 器官的发展路径与雄性个体相同。最明显的表现在于 雄性个体输精管同肠道分离,相应地,性畸变个体雄 精管偏离了生殖孔口;(3)性畸变个体雄性器官的形 态与雄性个体相似。胆形织纹螺性畸变个体的阴茎和 输精管与雄性个体在大小、长度和形状上都极为相 似。西格织纹螺和节织纹螺性畸变个体细长的阴茎也 与其雄性个体阴茎较长有关。

由此可见,雄性个体的生殖结构特征的确影响性

畸变个体雄性特征的表达,作者称之为雄性结构效 应。然而,Gibbs等¹⁷却认为雄性个体的生殖结构决定 了 *N. reticulatus* 的最高畸变程度不能超过 S4*,实际 的调查却证明这种推断有失偏颇^[5,6]。原因在于,性 畸变是由于有机锡污染引起的^[2],本身是雌性个体一 种畸形的发育,其总体趋势是朝雄性化程度较高的方 向发展,但在畸变过程中也会形成一些特殊的组织, 如施华宏等在亚洲棘螺的性畸变个体生殖孔口边曾 发现明显的片状突起,如果在卵囊腺中也产生了类似 的增生组织,则易导致雌性个体的不育。因此,作者认 为,雄性个体的结构特征在雌性个体的畸变过程中有 一定的效应,但对性畸变个体的最高畸变程度并不起 决定性的作用。



参考文献:

- Blaber S J M. The occurrence of a penis like outgrowth behind the right tentacle in spent females of *Nucella lapillus* (L.)[J]. Proceedings of the Malacological Society of London, 1970, 39: 231 – 233.
- [2] Gibbs P E, Bryan G W, Pascoe P L, et al. The use of the dog – whelk, Nucella lapillus, as an indicator of tributyltin contamination[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1987, 67: 507 – 523.
- Fioroni P, Oehlmann J, Stroben E. The pseudoherma phroditism of prosobranchs; morphological aspects[J].
 Zoologischer Anzeiger, 1991, 226: 1 – 26.
- [4] Stroben E, Oehlmann J, Fioroni P. The morphological expression of imposex in *Hinia reticulata* (Gastropoda:

Buccinidae): a potential biological indicator of tributyltin pollution[J]. Marine Biology, 1992, 113: 625-636.

- [5] Barreiro R, González R, Quintela M, et al. Imposex, organotin bioaccumulation and sterility of female Nassarius reticulatus in polluted areas of NW Spain[J]. Marine ecology progress series, 2001, 218: 203 – 212.
- Barroso C M, Moreira M H, Bebianno M J. Imposex, female sterility and organotin contamination of the proso – branch *Nassarius reticulatus* from the Portuguese coast[J].
 Marine ecology progress series, 2002, 230: 127 – 135.
- [7] Gibbs P E, Bryan G W. TBT induced imposex in neogastropod snails: masculinization to mass extinction[A]. de Mora S J. Tributyltin: Case Study of an Environ – mental Contaminant[C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 212 – 236.

Development of imposex and structural effect on males in three *Nassarius* spp.

SHI Hua - hong^{1, 2}, HUANG Chang - jiang¹, YU Xiu - juan², ZHU Si - xi¹, ZHANG Yu - bin¹
(1. Institute of Aquatic Biotechnology and Environmental Resources Protection, Shantou University, Shantou 515063, China;
2. Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China)

Received: Apr., 4, 2003

Key words: Nassarius spp.; imposex; structural effect of male

Abstract: From March 2000 to October 2002, a large scale investigation was conducted in the coastal waters of China for imposex in gastropod. *Nassarius siquijorensis*, *N. thersites* and *N. hepaticus* were collected from Shantou Harbor, Zhanjiang Harbor and Xiamen Harbor, respectively. All these three *N.* spp. were found to be affected by imposex. According to the imposex development of *N.* spp, the present imposex classification system was updated. The structural effect in males was also discussed by comparing the morphological characteristics of normal males with the imposex specimens.

(本文编辑:刘珊珊)

41