

曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)精英器的结构 及精英形成研究*

叶德锋 吴常文 吕振明 迟长凤

(浙江海洋学院 浙江省海洋养殖装备与工程技术重点实验室 舟山 316000)

提要 采用活体解剖和组织切片技术对曼氏无针乌贼精英器结构及精英形成过程进行了初步研究。结果表明,曼氏无针乌贼精英器由输精管、粘液腺、放射导管腺、中被膜腺、外被膜腺、硬腺、终腺等腺体组成,依靠结缔组织相连,并外披被膜形成椭圆形囊状结构;精子经输精管输送到粘液腺内,形成精子团;在放射导管腺内,精英的放射导管结构和外膜、中膜、内膜及内被膜形成;在中被膜腺中,精英的中被膜形成;在外被膜腺中,精英的外被膜形成;通过硬腺和终腺,精英形成完整结构,通过精英管后进入精英囊储存、成熟,供繁殖季节使用。本文还就曼氏无针乌贼在精英器结构和精英形成方面的特点进行了探讨。

关键词 曼氏无针乌贼,精英器,精英形成

中图分类号 Q954.43

曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni* de Rochebruns)属软体动物门(Mollusca)、头足纲(Cephalopoda)、乌贼目(Sepioidea)、乌贼科(Sepiidae)(董正之,1988),广泛分布于我国沿海海域,尤以东海北部海域分布最多,曾是我国传统“四大海产”之一(吴常文等,2006)。但20世纪80年代中期以来,由于人为过度捕捞和产卵场生态环境的破坏,曼氏无针乌贼自然资源严重衰退,已近枯竭(吴常文等,2006)。本世纪初,国内有关单位开展了曼氏无针乌贼生殖调控与苗种繁育技术研究,并逐步开展了其增养殖技术研究工作,因此加强其繁殖生物学方面的研究显得更加必要。近年来,国内有关学者曾对曼氏无针乌贼的生殖系统和繁殖生物学做过部分的研究,内容含盖其配子的结构(叶素兰等,2009)、发生(蒋霞敏等,2007)、生殖系统结构(蒋霞敏等,2008;王春琳等,2010)、繁殖性能(李星颀等,1985)、繁殖习性(张炯等,1965)等各个方面,但有关曼氏无针乌贼精英器的确切结构与精英形成过程的研究几乎为空白。本文采用解剖显微观察法和组织

切片技术,对曼氏无针乌贼精英器的结构及精英的形成进行初步研究,以了解其精英的形成过程及精英器各部分的作用,为深入了解曼氏无针乌贼的繁殖生物学,从而更好地对曼氏无针乌贼进行繁育和增养殖开发提供基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验用曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)于2009年取自浙江大海洋科技有限公司秀山苗种繁育基地,选取性腺发育良好的成熟雄性个体,全长为12.80—15.00cm,体重为99.48—163.57g。活体取回后在实验室暂养备用。

1.2 实验方法

1.2.1 解剖学观察 活体解剖成熟雄性个体,去除精英器体腔膜,在解剖镜下用解剖针清除各部系膜后将雄性生殖导管及腺体展开,解剖各腺体,观察内含物及其内精英包装状态,了解精英成熟和装配

* 国家高技术研究发展计划(863)项目,2010AA10A404号;国家星火计划项目,2008GA700050号。叶德锋, E-mail: ydf86@yahoo.com.cn

通讯作者: 吴常文, 教授, E-mail: wucw08@126.com

收稿日期: 2010-04-17, 收修改稿日期: 2010-06-28

过程, 并采用显微摄影系统进行拍照、记录。

1.2.2 组织学研究 参考赵宗江(2003)的组织学研究方法对乌贼精英器各腺体进行组织学切片, 稍作修改。基本过程为: 活体解剖雄性精英器各腺体, 用 Bouin's 液固定, 系列梯度酒精脱水后, 二甲苯透明, 常规石蜡包埋, 连续切片, 切片厚度 5—6 μm , H.E 染色, 中性树脂封片, LEICA DM4000B 显微镜观察并拍照记录。

2 结果与分析

曼氏无针乌贼精英器位于雄体体腔左腮以下, 其被一层较厚的膜状结构即生殖囊包裹着, 并依靠体腔膜固定在体腔壁上, 仅精英囊头部和阴茎从中伸出; 将生殖囊解剖开, 精英器的腺体便裸露出来。此时各腺体由系膜连结在一起(图 1a), 用解剖针将各系膜清除, 各精英器的腺体便伸展开来, 如图 1b 所示, 伸展开来的精英器由不同腺体组成。按其形态结构及其在精英形成中的作用主要分为输精管、粘液腺、放射导管腺、中被膜腺、外被膜腺、硬腺、终腺等 7 个部分。

2.1 输精管的结构及功能

输精管为精英器第一个与性腺相连的结构, 位于精英囊的膨大腹部, 为一乳白色或淡黄色索状结构(图 1a)。其由一卷曲的管状结构组成, 反复盘绕凝集形成棒状, 不易梳理伸展。切面略呈三角形, 与性腺相连处膨大成壶腹(图 1b)。在活体自然条件下, 输精管内含大量的精子细胞, 管壁较脆, 用解剖针轻碰便能刺破管壁, 乳白色

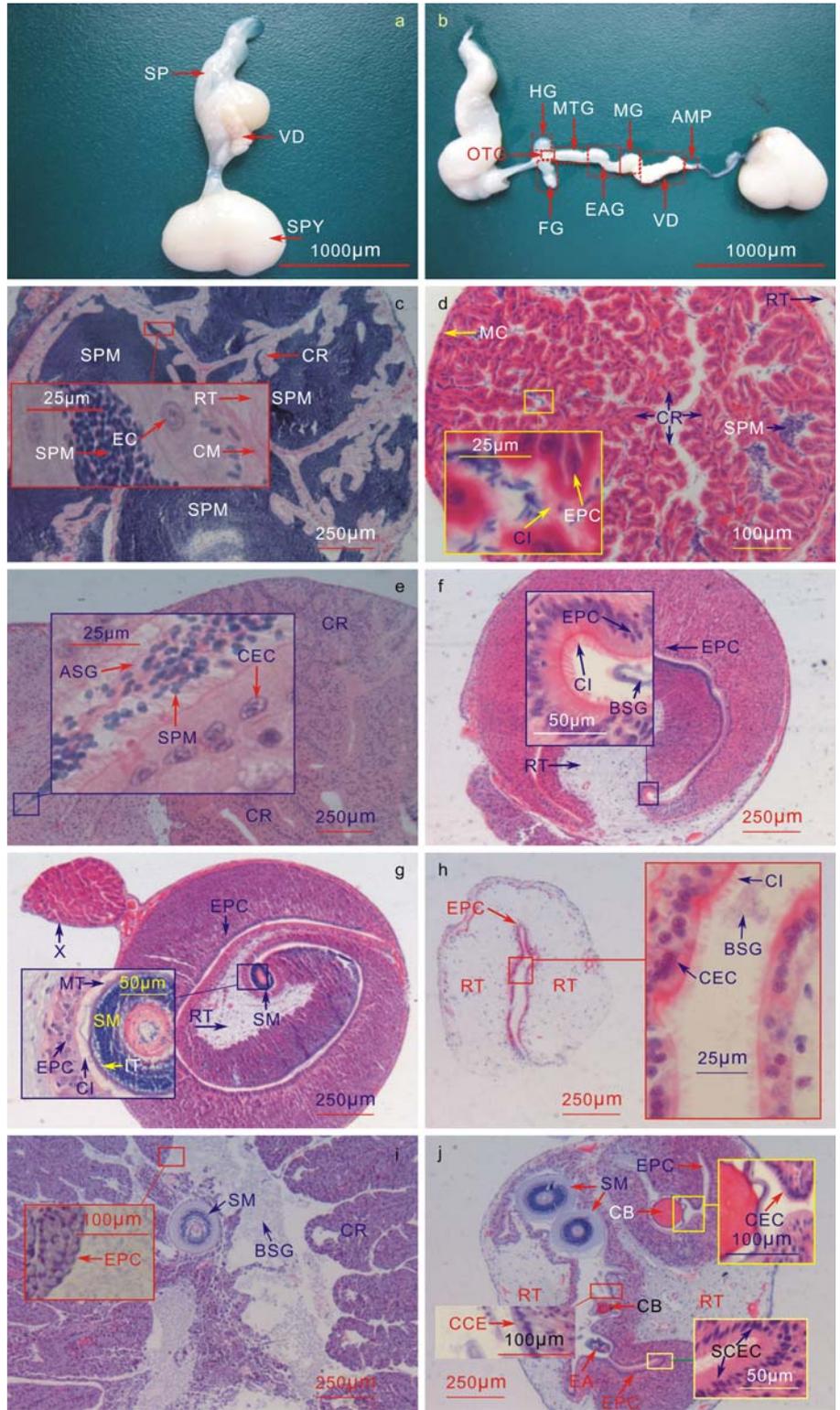


图 1 精英器的结构

Fig.1 Structure of spermatophoric organ

- a. 精英器自然状态下形态; b. 精英器人工展开状态下形态; c. 输精管横切管腔结构; d. 输精管壶腹横切管腔结构; e. 粘液腺横切管腔结构; f. 放射导管腺横切管腔结构; g. 中被膜腺横切管腔结构; h. 外被膜腺横切管腔结构; i. 硬腺横切管腔结构; j. 终腺横切管腔结构

的精子从中流出。用海水稀释, 可见大量活泼运动的精子细胞。切片条件下, 输精管横切部位示多个管腔, 且每个管腔内壁延伸出许多的褶皱或嵴, 管壁依次由扁平上皮细胞层、环肌层、结缔组织层和外膜层等组成, 腔内有大量被深染的精子, 紧密地排列在一起, 如图 1c 所示。腔内未见其它细胞的存在, 也未见精英结构, 因此推测其主要起着将性腺中的成熟精子输送到精英器其它腺体进行进一步包装的作用。而其末端的壶腹(图 1b), 在切片条件下, 外层为致密的结缔组织和环肌层, 壶腹管壁向内延伸出许多褶皱或嵴, 几乎将管腔充满, 褶皱间隙分布有精子, 且褶皱

和嵴表面皆具有浓密的纤毛(图 1d), 由于活体时壶腹可以以此作有节律的收缩; 推测输精管壶腹在调节和控制精子运动中发挥作用。

2.2 粘液管的结构及精团的形成

紧接着输精管为精英器的粘液腺, 为一椭圆形的中空囊状结构, 位于精英器中部之一侧, 如图 1b 所示。在活体条件下, 将粘液腺解剖开, 可见有大量的分泌颗粒和精子细胞, 该分泌颗粒与成熟精英精团中的分泌颗粒类似, 说明两者可能同源, 分泌颗粒和精子细胞组成粘稠的混合物, 沿粘液腺腔壁纵向排列, 在管壁外肉眼隐约可见。在切片条件下, 粘液腺的管腔比输精管大, 管壁向内延伸了许多的褶皱或嵴, 形成大小不等不规则腔隙, 在一些腔隙中可见大量的分泌颗粒, 在腔隙内被 H.E 染成粉红色, 为嗜酸性颗粒, 如图 1e 所示。从粘液腺出来, 分泌颗粒和精子细胞已经混合包装成型, 形成精团雏形(图 2a), 此时的精团还未形成内被膜、胶合体和放射导管等结构。

2.3 放射导管腺的结构及精英头部结构的形成

与粘液管相连的是一短棒状的放射导管腺(图 1b), 其一侧与中被膜腺有系膜相连, 一侧游离。游离面管壁明显变薄且形成一条纵向透明区带(肉眼可见), 将管壁剖开可见大量的分泌颗粒; 在横切条件下可见, 放射导管腺管壁是由大量结缔组织和分泌细胞构成的, 细胞中含有大量的分泌颗粒, 嗜碱性, 细胞排列整齐紧密, 内侧具长而密的纤毛(图 1f); 管壁通常内陷形成一个巨大的褶皱或者嵴, 而内陷处则由大量的结缔组织填充, 可能为纵向透明区带的位置。在此腺体中往往可解剖出正在形成的精英, 精团呈稀松的螺旋结构, 且可见明显的内被膜结构(图 2b)此

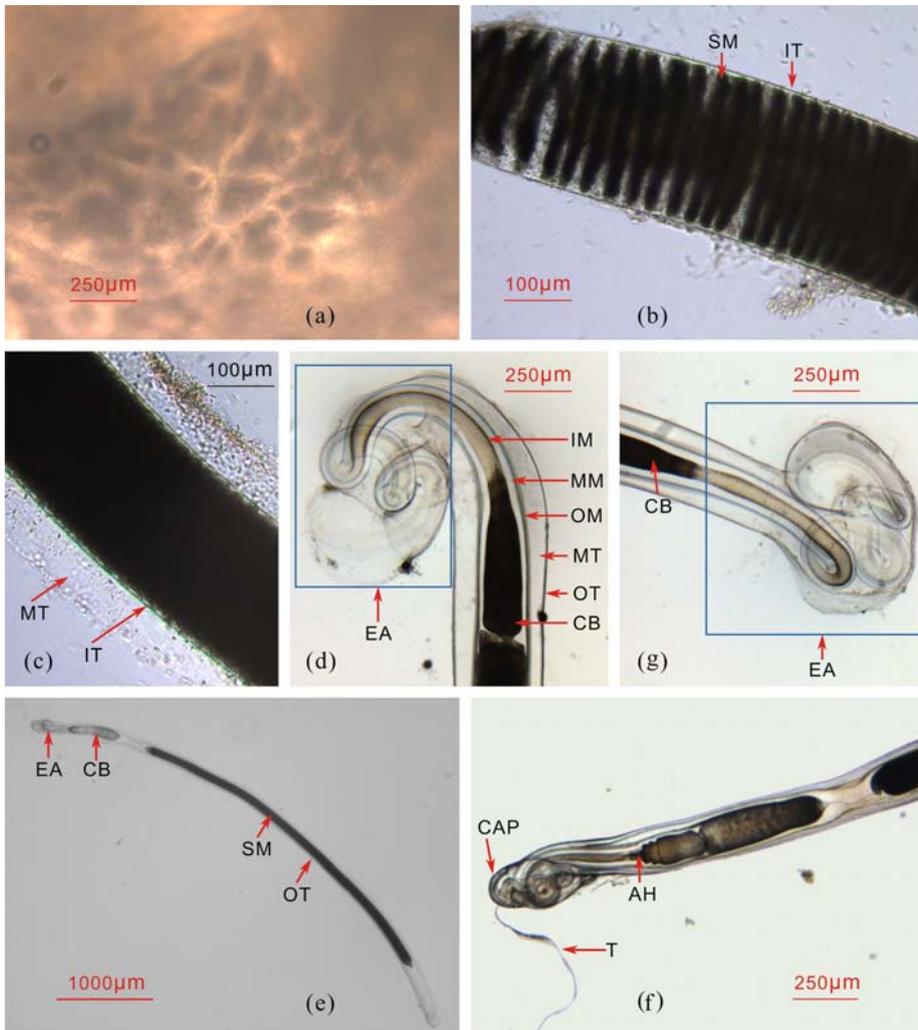


图 2 精英的结构

Fig.2 Structure of spermatophore

(a) 粘液腺中的精团雏形; (b) 放射导管腺中精英的精团结构; (c) 中被膜腺中精英的精团结构; (d) 硬腺中精英的头部结构; (e) 成熟精英的完整结构; (f) 成熟精英的完整头部结构; (g) 终腺中精英头部结构。AH. 箭头状结构; CAP. 帽子结构; CB. 胶合体; EA. 放射装置; IM. 内膜; IT. 内被膜; MM. 中膜; MT. 中被膜; OM. 外膜; OT. 外被膜; SM. 精团; T. 冠线结构

时精英的放射导管部分已经形成,胶合体和内、中、外膜均可见,推测这些结构均在放射导管腺中形成,此时的精英已有头尾之分,精英以尾端精团向前,放射导管拖在其后。图 1 中,AMP. 壶腹 ASG. 嗜酸性分泌颗粒; BSG. 嗜碱性分泌颗粒; CB. 胶合体; CCE. 柱状上皮细胞; CEC. 纤毛上皮细胞; CI. 纤毛; CM. 环肌; CR. 内壁褶皱或嵴; EA. 放射装置; EAG. 放射导管腺; EC. 上皮细胞; EPC. 分泌细胞; FG. 终腺; HG. 硬腺; IT. 内被膜; MC. 肌肉细胞; MG. 粘液腺; MT. 中被膜; MTG. 中被膜腺; OTG. 外被膜腺; RT. 结缔组织; SCEC. 复层纤毛上皮细胞; SM. 精团; SP. 精英; SPM. 精子; SPY. 精巢; VD. 输精管; X: X 管

2.4 中被膜腺的结构及精英中被膜的形成

与放射导管腺相连的下一个腺体为中被膜腺(图 1b),二者交界处有一凹陷(肉眼可见),该腺是一较长的直管,长度与一个成熟精英的长度相当,宽度较放射导管腺细,其壁也有一条纵向透明区带并与放射导管腺相连,解剖可见其内含有大量的分泌颗粒。切片条件下,该腺管壁也有多层细胞组成,与其前一个腺体放射导管腺相似,不同的是中被膜腺的管壁内陷程度更严重并在内形成卷曲(图 1g),而原先在放射导管腺中填充凹陷的结缔组织此时变的更少,凹陷处内陷相邻管壁相互靠拢,形成透明区带。切片时也可见正在形成中的精英(图 1g)。活体解剖中被膜腺中往往可以看到正在装配中的精英,并可见厚厚的中被膜已经形成(图 2c),因此推测该膜主要在中被膜腺中形成。

2.5 外被膜腺的结构及精英外被膜的形成

紧接中被膜腺为一短而细的透明管状结构称为外被膜腺(图 1b),其内径与精英的粗细程度相当,较中被膜腺细,切片下可见外被膜腺管壁由内层致密的纤毛上皮细胞和外层结缔组织构成,纤毛上皮细胞内含有大量的分泌颗粒,表明分泌能力非常旺盛,深层细胞则排列较为疏散(图 1h)。正在形成的精英在通过该腺体后,就具备了外被膜,但在中膜腺中精英并不具备外被膜结构,故推测外被膜腺是外被膜形成的场所。

2.6 硬腺的结构及精英的结构

精英通过外被膜腺进入下一个腺体——硬腺(图 1b),硬腺为一个长椭圆形的盲囊结构,其开口与外被膜腺及最后一个腺体终腺相通,其管壁较厚,活体解剖时,有大量的分泌颗粒涌出,往往其中有一个精英存在。此时精英的放射导管腺(图 2d)与成熟精英(图

2e、图 2f)尚有差异,即胶合体前端未形成箭头状结构,精英头部未形成腔室和帽子结构。切片条件下可见,硬腺管腔内壁延伸出许多褶皱,褶皱上布满分泌细胞,分泌细胞被 H.E. 染成蓝色,呈嗜碱性,褶皱腔隙也充满了嗜碱性颗粒(图 1i),其确切功能目前还不清楚。

2.7 终腺的结构及精英的结构

终腺为一透明椭圆形盲囊(图 1b),切片条件下,终腺的管腔呈不规则形状,管腔内壁各处构造不尽相同,有复层纤毛上皮细胞层,有纤毛上皮细胞层,有柱状上皮细胞等,深层细胞很密,形状不定,排列也不规则,如图 1j 所示。在活体条件下往往可见有 4—6 个卷曲的乳白色精英存在其中,此时精英较为柔软,可随意弯曲,结构趋于完整,只是相对膨胀和透明;精英的胶合体前部箭头状结构未形成;在精英帽子结构部位,放射导管往往还未完全卷曲,并未形成成熟精英的腔室(图 2g),此时有的精英帽子结构上的冠线已经形成。精英从终腺出来后通过一个扁平的膜状结构——精英管进入精英囊底部,经进一步成熟,螺旋排列 2—3 圈抵达精英囊最顶端的阴茎,待繁殖季节交配时使用。

3 讨论

3.1 精英器的组成

头足类的精英是雄体借以存储精子,并进行交配转移精液的载体,其精妙的结构和放射过程在不少头足类中都已有报道(Hoving *et al*, 2008; Takahama *et al*, 1991; Mann *et al*, 1966),但有关其形成过程及精英器各部分在其中的作用则较少报道,在国内也仅见金乌贼(*Sepia esculenta*)的报道(宋训民, 1963)。对于曼氏无针乌贼而言,还未见有研究涉及,仅见部分研究者对其雄性生殖系统研究时偶尔涉及其精英器的组成,如江静波等(1965)认为曼氏无针乌贼雄性生殖系统由精巢、输精管、贮精囊、输精管、前列腺组成(刘凌云等, 1997); 蒋霞敏(2008)等也对雄性生殖系统进行了研究和类似的命名,对应于本文中研究的精英器而言,这些研究对精英器各组成部分的区分还不够全面,对有些腺体的命名也未按照其功能进行命名,如:将粘液腺称为贮精囊并将其视为简单的暂时存储精子的器官,显然是不合理的。再如:将从放射导管腺直到外被膜腺的较长管道称为输精管,显然也与它们本身的结构和行使的功能不相称。同时将精英成熟的硬腺和终腺合并称为前列腺可

能也有失精确, Drew(1919)和宋训民(1963)等均认为, 头足类的这些腺体与高等动物的前列腺是有显著不同的, 其功能也完全不一样, 本文参照 Drew(1919)的方法将精英器各腺体的结构及精英在其中的形成过程, 将其分为输精管、粘液腺、放射导管腺、中被膜腺、外被膜腺、硬腺、终腺, 发现曼氏无针乌贼精英器的组成与鱿鱼(*Loligo Pealii*)和金乌贼(*Sepia esculenta*)的组成基本相当。

3.2 精英器的结构与精英的形成

精英器各腺体在组织构造上也与其它头足类相当, 输精管是掌管精子运输的管道, 在其管腔中除精子细胞外并未发现其它细胞, 在活体解剖下, 仅有少量透明颗粒, 可能是部分分泌颗粒, 蒋霞敏等(2008)在对曼氏无针乌贼输精管进行切片研究时也发现了这些分泌颗粒, 但有关这些颗粒的功能目前还不清楚, 输精管的这种结构说明其主要功能仍是运输精子。在输精管与精巢相连的一端存在一短小的壶腹结构, 在切片条件下, 壶腹管壁中有部分肌肉细胞, 在腔内有纤毛结构, 活体状态下输精管壶腹部分还能做有节律的收缩, 说明输精管壶腹可以通过肌肉收缩来调节输精管内的精子, 并向粘液腺输送, 这与宋训民(1963)对金乌贼的研究结果相似, 而 Drew(1919)推测鱿鱼通过输精管口肌肉的收缩来调节精子的输送, 而作者在曼氏无针乌贼输精管管口壁中并未发现肌肉细胞的存在, 因此可能与鱿鱼的收缩机制稍有不同。粘液腺、放射导管腺、中被膜腺及外被膜腺是精英形成的场所, 精英在粘液腺中形成裸露的精团, 在放射导管腺中形成胶合体和粘液管的内、中、外膜及精团的内被膜, 进入中被膜后再裹上厚厚一层中被膜层, 最后在外被膜腺中裹上外被膜, 从而完成精英所有部件的装配, 这些装配过程需要大量粘液物质的参与才能完成, 在粘液腺、放射导管腺、中被膜腺及外被膜腺中, 无论在活体还是在切片条件下均发现了大量的分泌颗粒, 同时在各腺体管壁细胞内部也发现大量的分泌颗粒, 这正说明了这些腺体结构和功能的统一。精英在这些腺体中成熟过程基本与鱿鱼(Drew, 1919)和金乌贼(宋训民, 1963)的相当, 仅在各腺体结构上稍有差异, 如鱿鱼在粘液腺到放射导管腺间有一条抑痕, 而曼氏无针乌贼与金乌贼均没有; 在金乌贼终腺中存在一半圆形小管和纤毛管结构(宋训民, 1963), 而在曼氏无针乌贼、鱿鱼中均未发现此种结构等; 另外硬腺和终腺是精英成熟的

场所, 金乌贼中硬腺有一膨大的、称为硬腺囊的部位, 宋训民(1963)认为是精英帽子结构和冠线合成的地方, 但在曼氏无针乌贼和鱿鱼中均未发现此结构, 因此推测曼氏无针乌贼帽子结构和冠线最终可能是在终腺中合成的。

本研究是对曼氏无针乌贼精英器和精英形成过程的首次报道, 尽管对其各腺体的基本结构和功能有了初步的了解, 但对于精英器中各腺体的确切特征、理化性质和功能, 特别是各腺体中合成物质类型及基本装配过程还需要结合超微结构和细胞、生化的方法进行进一步研究, 相信这些研究将会为人们更好地了解海洋头足类及其繁殖生物学奠定良好的基础。

参 考 文 献

- 王春琳, 王津伟, 余红卫等, 2010. 曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)副缠卵腺的组织学及超微结构. 海洋与湖沼, 41(3): 391—395
- 江静波, 陈俊民, 陈如作等, 1965. 无脊椎动物学(修订本). 北京: 农业出版社, 223—224
- 叶素兰, 吴常文, 傅正伟等, 2009. 曼氏无针乌贼精子的超微结构. 中国水产科学, 16(1): 8—12
- 刘凌云, 郑光美, 1997. 普通动物学(第三版). 北京: 高等教育出版社, 227—228
- 李星颌, 戴健寿, 唐志跃等, 1985. 曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni* de Rochebrune)怀卵量及生殖力. 浙江水产学院学报, 4(1): 1—6
- 吴常文, 赵淑江, 徐蝶娜, 2006. 舟山渔场针乌贼(*Sepia andreana*)的生物学特性及其渔场分布变迁. 海洋与湖沼, 37(3): 231—237
- 宋训民, 1963. 金乌贼(*Sepia esculenta* Hoyle)精英器的结构和精英的生成. 山东大学学报, 3: 78—91
- 张 炯, 卢伟成, 1965. 曼氏无针乌贼繁殖习性的初步观察. 水产学报, 2(2): 35—44
- 赵宗江, 2003. 组织细胞分子学实验原理与方法. 北京: 中国中医药出版社, 3—53
- 董正之, 1988. 中国动物志, 软体动物门, 头足纲. 北京: 科学出版社, 1—201
- 蒋霞敏, 符方尧, 李 正等, 2007. 曼氏无针乌贼的卵子发生及卵巢发育. 水产学报, 31(5): 607—617
- 蒋霞敏, 符方尧, 李 正等, 2008. 人工养殖曼氏无针乌贼生殖系统的解剖学与组织学研究. 中国水产科学, 15(1): 63—72
- Drew G A, 1919. Sexual activities of the squid *loligo pealii*. The spermatophore, its structure, ejaculation and formation. *Journal of Morphology*, 32(2): 379—435
- Hoving H J, Lipiński M R, Videler J J, 2008. Reproductive system and the spermatophoric reaction of the mesopelagic

- squid *Octopoteuthis sicula* (Rüppell 1844) (Cephalopoda: Octopoteuthidae) from southern African waters. African Journal of Marine Science, 30(3): 603—612
- Mann T, Martin A W, Thiersch J B, 1966. Spermatophores and spermatophoric reaction in the giant octopus of the north pacific, *Octopus dofleini martini*. Nature, 211: 1279—1282
- Takahama H, Kinoshita T, Sato M *et al*, 1991. Fine structure of the spermatophores and their ejaculated forms, sperm reservoirs, of the Japanese common squid *Todarodes pacificus*. Journal of Morphology, 207: 241—251

FINE STRUCTURE OF SPERMATOPHORIC ORGAN AND FORMATION OF SPERMATOPHORE IN *SEPIELLA MAINDRONI*

YE De-Feng, WU Chang-Wen, LÜ Zheng-Ming, CHI Chang-Feng

(Key Laboratory of Mariculture Equipments and Engineering Technology of Zhejiang Province, Zhejiang Ocean University, Zhoushan, 316000)

Abstract Fine structure of spermatophoric organ and formation of spermatophore in *Sepiella maindroni* were studied by using morphologic observation and histological methods. The results show that spermatophoric organ in *S. maindroni* is a cystic structure, which consists of vas deferens, mucilaginous gland, ejaculatory apparatus gland, middle tunic gland, outer tunic gland, hardening gland, and finishing gland. Sperms from spermary are transported in vas deferens. Embryonic forms of sperm mass are shaped in the mucilaginous gland. Ejaculatory apparatus, inner tunic, inner membrane, middle membrane, and outer membrane are formed in ejaculatory apparatus gland. Middle tunic of spermatophore is assembled in middle tunic gland. Outer tunic of spermatophore is assembled in outer tunic gland. Complete spermatophores are found in hardening gland and finishing gland in turn, and mature in spermatophoric sac through spermatophore duct. This paper discusses the differences on fine structure of spermatophoric organ and formation of spermatophore between *Sepiella maindroni* and other cephalopods.

Key words *Sepiella maindroni*, Spermatophoric organ, Spermatophore formation