

东海三疣梭子蟹纳精囊形态结构与内含物的变化

宣富君 管卫兵^{*} 戴小杰 朱江峰

(大洋生物资源开发和利用上海高校重点实验室 上海海洋大学海洋科学学院 上海 201306)

摘要: 2005~2006年通过定期采样,对东海三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)纳精囊的形态、组织结构、内含物及相应卵巢的发育状况进行了较为深入的研究。交配前期,4~6月份,纳精囊囊壁较薄,背腹囊腔分离;随后囊壁皱缩(7~9月份),背部囊壁上皮出现分泌层;最后囊壁增厚,单层多核柱状细胞消失,腔内只含琥珀色胶状物质。交配期(10~11月份),囊腔膨大,囊壁变薄,背部近交接处出现“凸”或“丁”字型突起;相应地,腹囊腔内亦出现含角质层褶皱。精子塞是三疣梭子蟹成功交配的特征,是雌雄梭子蟹共同作用的产物,由雄性基质、雌性分泌物、精子塞不定部分和精子塞半透明部分4种物质组成;精英仅存于雄性基质中。三疣梭子蟹的精子塞在不到2个月内消失殆尽,并不能保护和滋养精子。背部突起对调控纳精囊容积起主要作用,其形成与消退与精英运输关系密切。交配后期(12月至翌年3月),纳精囊皱缩完全;裂解完全的精英在背腹囊腔交接处集中,最后贮藏在腹囊腔内,为后续受精做好准备。纳精囊与卵巢关系紧密,进化上可能有重要意义。纳精囊与卵巢发育相联系,可以更好地反映三疣梭子蟹的资源动态。

关键词: 三疣梭子蟹; 纳精囊; 精子塞; 卵巢; 组织学

中图分类号: Q954 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2009)02-01-11

Structure and Content of Spermathecae of *Portunus trituberculatus* from East China Sea

XUAN Fur Jun GUAN Wei Bing^{*} DAI Xiao Jie ZHU Jiang Feng

(The Key Laboratory for Oceans Fisheries Resources Exploitation of Shanghai Education Commission,
College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: This paper describes the morphology, structure and content of the spermathecae in *Portunus trituberculatus* and the its corresponding relationship with ovary by analyzing samples collected during 2005–2006 in East China Sea. In pre copulation period, the wall of the spermathecae was thin, but the lumen had been partitioned into two chambers, dorsal and ventral (Apr–Jun); Then the spermathecae began to shrink and the wall became relatively coarse while the mucosa developed secretory stratum (Jul–Sep); Finally, the wall evidently proliferated, while its polynuclear columnar epithelium degraded completely. There was nothing but one jelly like matrix existed in the lumen as revealed by the HE staining. In copulation period (Oct–Nov), the lumen extended significantly due to the fact that spermathecae received much male material and thus the wall became thin. Moreover, the dorsal part developed many protuberances that much like the Chinese character “凸” or “丁”. Correspondingly, the ventral part also developed a few folds. Spenn plug, consisting of four matrixes: MM, FM, APSP, TPSP, formed in the mating

基金项目 上海水产大学校长基金项目(No.科0497),上海市重点学科建设项目(T1101)资助;

* 通讯作者, E-mail: wbguan@shou.edu.cn;

第一作者介绍 宣富君,男,硕士研究生;研究方向:渔业资源生物学;E-mail: swimming_crab@126.com;

收稿日期:2008 08 19,修回日期:2008 12 29

process by the reactions between the male matrix and female secretion. This was an important character which implied the crab had successfully experienced mating activity. The spermatophores only existed in the superficial part of the male matrix on the top of dorsal chamber. However, the sperm plug disappeared within no more than two months, which was not responsible for protecting and nourishing the sperm. The dorsal protuberance controlled the whole spermathecal volume, whose formation and degeneration had close relationship with the transportation of spermatophores. In post copulation period (Dec–Mar), the spermathecae shranked completely. The dehiscent spermatophores firstly aggregated in the intersection of the dorsal and ventral parts and then stored in the ventral chamber of the spermathecae for the successive fertilization. The relationship between spermathecae and ovary was close and therefore might even have some evolutional significance. Combined with the developmental phases of spermathecae and ovary, we could better differentiate and understand the dynamics of the resource of *P. trituberculatus*.

Key words: *Portunus trituberculatus*; Spermathecae; Sperm plug; Ovary; Histology

纳精囊是十足类甲壳动物雌性生殖系统的重要组成部分,在精子储藏、受精及排卵的过程中起着十分重要的作用^[1~3]。高等短尾派蟹类的纳精囊可以看作是生殖道的凸起^[4]。根据不同部位外部特征、组织结构及功能的差异,纳精囊一般可以分为两部分进行描述,不同学者对其的称呼不尽相同,如前后部^[5]、背腹两室^[1, 6]或贮藏腔和受精腔^[7]。精子塞是短尾派蟹类交配后形成的一类特殊结构,根据其不同功能,可分为内部型与外部型两种类型^[8]。梭子蟹科精子塞属于内部型^[1, 5],它并不阻碍纳精囊及接下来的交配活动,只是把来自不同蟹类的精子团密封或分离。

三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)是我国重要的经济蟹类,东海蕴藏丰富,属于沿海渔民重要的捕捞对象^[9],但是对三疣梭子蟹生殖生物学认识还十分有限^[10]。李太武等^[11]早年对三疣梭子蟹的雌性生殖系统作了初步研究;近期,吴旭干等^[12]、姚桂桂等^[13]又对三疣梭子蟹卵巢的发育规律进行了比较详尽的描述。但作为雌性生殖系统的重要组成部分,三疣梭子蟹天然群体纳精囊的组织结构、发育规律及与卵巢的关系,目前国内外还没有学者对其进行过专门的研究。为此,本文对东海三疣梭子蟹交配季节前后纳精囊的形态结构、内含物变化及与卵巢发育的关系进行了较为深入的观察研究,以期对三疣梭子蟹的资源保护及人工育苗等方面提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料 实验用蟹共318只,头胸甲宽60~230 mm,体重35~430 g。于2005、2006年每月10日前后分批采集于舟山渔场,主要使用的渔具为刺网和蟹笼。

1.2 实验方法 采用电子天平(精确到0.1 g)和两脚规及GB1214-85型游标卡尺(精确到0.1 mm)对三疣梭子蟹的体重、头胸甲宽等参数进行测量。解剖后,即用肉眼观测记录纳精囊的外部特征,特别是纳精囊含精子塞情况;参考谢忠明等^[14]及吴旭干等^[12]将三疣梭子蟹的卵巢发育分为6期。由于发育较早阶段纳精囊与卵巢结合紧密,故无法对纳精囊和卵巢分别称量,而进入发育较高阶段后则用分析天平(精确到0.001 g)对其分别称量,并计算卵巢指数(ovary index, OVI)=(卵巢重g/体重g)×100^[12]。

解剖称量后,根据头胸甲宽及纳精囊特征,分别选取各期样本15个以上,将纳精囊迅速放入10%甲醛缓冲溶液固定;经酒精梯度脱水和二甲苯透明后,常规石蜡包埋(60~65℃),莱卡RM2016轮转式切片机连续切片(厚度6~8 μm),H. E染色,中性树胶封片,Olympus BX-51型显微镜观察并拍照。

2 结果

三疣梭子蟹雌性生殖系统由卵巢、输卵管、纳精囊、阴道和阴户组成。根据精子塞的有无,

可以明确将纳精囊分为交配前期、交配期以及交配后期3个阶段。结合各阶段纳精囊皱缩程度、容积、精子塞衰退状况特征可以进一步将纳精囊分为8个时期。研究发现, 纳精囊的形态(图1)、组织结构(图版I、II)及与卵巢的关系在其交配前后各个阶段有着显著的变化。

2.1 交配前期 4~9月为交配前期, 此时雌蟹的卵巢透明并呈细带状(I期), 基本处于发育停滞状态。而纳精囊则已处于不断发育之中, 期间根据其形态结构变化, 又可细分为3个时期。

2.1.1 交配前I期 4~6月, 此时离交配季节还有相当长的时间。三疣梭子蟹规格普遍偏小, 头胸甲宽一般处于120 mm以下。纳精囊无色透明, 侧扁, 葫芦状, 腔内充满液体, 与卵巢连接紧密(图1a)。纳精囊由背囊腔和腹囊腔组成, 囊壁过渡比较平滑(图版I: 1), 整个纳精囊外被结缔组织, 近表层尤其是背部厚实区域含有弥散型血管(图版I: 2)。背部囊壁上皮此时结构简单, 仅由一层多核柱状细胞组成(图版

I: 2); 而腹部囊壁附一层单核柱状上皮, 与结缔组织间还被一肌肉薄层, 游离面不含角质层(图版I: 3)。

2.1.2 交配前II期 7~8月, 纳精囊表面出现皱缩, 侧扁, 壶形, 亦不易与卵巢分离(图1b)。背部囊壁上皮结缔组织内出现多层含有分泌功能的上皮细胞, 称分泌层(图版I: 4); 而近腔面多核柱状细胞开始脱落(图版I: 4)。腹部单核柱状细胞排列依然有序, 游离面出现一薄层角质(图版I: 5)。另外, 在一些纳精囊尤其在近囊腔背部顶端内陷部分常有琥珀色颗粒或带状分泌物出现(图版I: 4)。

2.1.3 交配前III期 近交配期, 纳精囊通体皱缩, 乳白或灰白色, 不含液体; 与卵巢连接不再紧密(图1c); 囊重(0.44 ± 0.08)g, 卵巢指数 0.48 ± 0.09 (n=27)。到9月上旬, 大部分雌蟹(87%)处于此阶段。囊壁分泌层上皮增厚, 近顶端达80~90层; 细胞圆润, 核大, 胞体充满液体。多核柱状细胞完全消失, 腔内只含琥珀色胶状物质(图版I: 6)。



图1 交配季节前后三疣梭子蟹纳精囊(含部分卵巢)的形态变化

Fig. 1 The morphological change of spermathecae (including partial ovaries) around the mating season in *Portunus trituberculatus*

a~c: 交配前I~III期; d~f: 交配I~III期; g~h: 交配后I~II期。

a~c: Stages I~III of pre copulation; d~f: Stages I~III of copulation; g~h: Stages I~II of post copulation.

2.2 交配期 精子塞是短尾派蟹类交配后在纳精囊内形成的一种特殊结构。根据观察, 精

子塞集中出现于10、11月, 为此判断此时期为东海三疣梭子蟹的交配期, 交配期亦可分为3

个时期。交配后, 卵巢发育开始加速。

2.2.1 交配 I 期 纳精囊膨胀, 表面较光滑; 囊内基本不含液态物质, 整个生殖道梨形(图 1d)。卵巢带状, 乳白色(II 期); 部分淡黄, 可见细小卵粒(III 期): 囊重(0.61 ± 0.16)g ($n = 12$)。

解剖学与组织学研究表明, 三疣梭子蟹的精子塞可以由 4 种成分组成(图 2)。第一种成分含有精英, 称雄性基质。交配后精英绝大部分储存于背部雄性基质的顶端表层; 精英间排列紧密, 呈齿轮状相切(图版 I: 7)。背囊腔中后部, 雄性基质与精子塞的第二种成分相连接, 由于呈透明状, 称精子塞的半透明部分, 两者接触并不紧密, 嗜酸性较雄性基质弱(图版 I: 8)。此外, 两者外被一嗜酸性更强的基质薄层, 为精子塞第三种成分, 称雌性分泌物(图版 I: 7, 8); 该分泌物在近交接处厚度有所增加, 并与堆积在背囊腔中后部脱落的大量空泡细胞及细胞碎屑等细胞残体相混合, 组成精子塞的第四种成分, 称精子塞的不定部分(图版 I: 8)。阴道口基本被上述不定形物质所占据。

纳精囊囊壁变薄, 背部结缔组织内侧出现明显的肌肉层; 囊壁上皮消退严重, 有的仅剩 1~2 层分泌细胞。背部近交接处出现“凸”字型突起, 两侧分布不均, 多者可达十几个(图版 II 1)。突起中心由肌肉细胞构成, 垂直于背腹轴, 表面含有分泌细胞, 直至交接处(图版 II 1')。相应地, 腹部近交接处出现 1、2 个外被角质层的褶皱, 但组织结构相对简单。

2.2.2 交配 II 期 交配后一段时间内纳精囊容积达到最大, 内含一定液体, 囊重(1.21 ± 0.32)g ($n = 11$); 卵巢乳白、淡黄或黄色(II~III 期)(图 1e)。精子塞雌性分泌物增多; 可能与分泌时间有关, 近囊壁至雄性基质嗜酸性逐渐减弱(图版 II 2')。此时, 包埋于雄性基质中的精英舒展, 渐呈椭圆形(图版 II 2); 偶有精英逃逸, 不含精英膜(图版 II 3); 腹囊腔内精子塞开始消退(图版 II 4); 阴道口完全游离。

囊壁进一步膨胀, 背部囊壁外仍堆积着大量分泌完全的细胞残体(图版 II 3)。背部突起舒展; 腹部近交接处两侧分别出现 3~5 个起伏

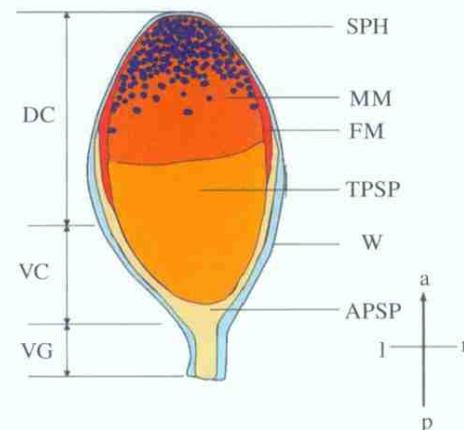


图 2 交配 I 期纳精囊精子塞结构成分示意图

Fig. 2 Diagrammatic drawing of the structure of sperm plug including spermathecae during stage I of copulation

APSP. 精子塞不定部分; DC. 背囊腔; FM. 雌性分泌物; MM. 雄性基质; SPH. 精英; TPSP. 精子塞半透明部分; VC. 腹囊腔; VG. 阴道; W. 囊壁。图中纳精囊的方位: a. 前; p. 后; l. 左; r. 右。

APSP. Amorphous part of sperm plug; DC. Dorsal chamber; FM. Female matrix; MM. Male matrix; SPH. Spematophore; TPSP. Translucent part of sperm plug; VG. Vagina; VC. Ventral chamber; W. Wall. Orientation of the spermathecae is shown by axes indicating anterior (a), posterior (p), left (l) and right (r).

较大的褶皱, 外被角质层, 其中尤以第一个特别庞大(图版 II 5)。褶皱一律突向腔内。每个褶皱有一个结缔组织中心, 由结缔组织和肌肉细胞组成, 该中心的每个方向上的单层柱状上皮细胞都向外伸展(图版 II 5)。

2.2.3 交配 III 期 纳精囊容积急剧减少, 不及最大容积时的 1/4, 内含大量液态物质, 较浊(图 1f); 囊重(0.28 ± 0.06)g ($n = 10$); 卵巢黄色(III 期), 开始充满体腔。在近两个月的交配季节里, 卵巢指数达 2.50 ± 2.36 ($n = 36$)。分泌层消失殆尽, 近交接处囊壁背部区域再次出现 3~8 个数目不等的突起, 收缩严重的呈倒“丁”字型(图版 II 6)。精子塞半透明部分只剩与雄性基质相邻一隅; 相应地, 雄性基质、雌性基质也有所减少(图版 II 7)。

2.3 交配后期 12 月份, 精子塞消失, 交配活

动结束。卵巢橘黄或橘红色, 卵粒清晰可见(III ~ IV期), 卵巢指数达 7.54 ± 2.29 ($n = 28$)。到3月份, 卵巢充满体腔, 有的发育完全, 出现游离卵(IV~ V期), 准备受精。

2.3.1 交配后 I 期 囊壁相对光滑, 哑铃状(图 1g), 囊重(0.21 ± 0.08) g ($n = 33$); 腔内成分比较简单, 除细胞碎屑外, 就是精子团(图版 II 8)。大部分精子团此时集中在背腹交接处狭窄的管道里, 少量悬浮于腹囊腔中。囊壁结缔组织层增厚, 背部达 $200 \mu\text{m}$ 以上(图版 II 8)。在一些纳精囊内, 可以发现上述“丁”字型背部突起整体脱落的残体(图版 II 9)。腹部囊壁近交接处褶皱数目增加, 两边都在 10 个以上(图版 II 10), 长度超过整个腹部囊壁的 $1/2$ 。

2.3.2 交配后 II 期 囊壁凹凸不平, 乳白色(图 1h), 囊重(0.18 ± 0.05) g ($n = 11$); 囊腔皱缩完全, 大部分嵌于卵巢内。1月份的纳精囊已基本完成生殖变化, 大多处于该阶段。

精子储藏有两种方式: 一是聚集在交接处小的精子团逐渐融合(图版 II 10), 然后通过纳精囊囊壁本身收缩(含肌肉细胞或肌肉层), 或其他方式运送到腹囊腔内, 再贮藏(图版 II 11), 这种方式较常见; 另一种形式是, 小的精子团在交接处入口或背囊腔内, 一个或几个或十几个精子逐步释放到腹囊腔并最终在那里融合储存, 这种情况较少见, 可能只发生在精英不太丰富的纳精囊中。在纳精囊精子团完成贮存之后, 下一步就等待产卵受精。

3 讨 论

3.1 纳精囊的形态结构变化 东海三疣梭子蟹纳精囊形态结构在交配季节前后有着显著的变化。交配前期(4~ 6月份), 三疣梭子蟹纳精囊背腹囊腔已经分离; 临近交配期(7~ 9月份), 多核柱状细胞开始脱落, 背部上皮出现分泌层; 最后囊壁完全皱缩, 囊内仅含琥珀色胶状物质。这与 Beninger 等^[15] 及 Lanteigne 等^[16] 对雪蟹(*Chionoecetes opilio*) 和互爱蟹(*Hyas coarctatus*) 未成熟及成熟前个体纳精囊组织结构的描述基本一致。三疣梭子蟹近交配期纳精

囊分泌层细胞的大幅增加亦与长江华西蟹(*Sinopotamona yangtsekiense*) 囊壁顶分泌腺细胞的发生规律一致^[2], 只是前者分泌后完全脱落, 是全腺型细胞。交配后, 三疣梭子蟹纳精囊膨胀, 囊壁变薄, 这时比较显著的特征是近交接处出现数量不等的“凸”字型突起及褶皱。最初发现大范围突起的是在刚交配的纳精囊内, 可以推测它的出现使囊腔容积进一步扩增有了可能; 紧接着, 纳精囊容积达到最大, 突起短暂舒展; 随后突起再次出现, 但这次的出现可能预示着纳精囊囊腔大规模整体收缩的开始。到交配期结束时, 纳精囊容积大大减少, 突起收缩严重的呈倒“丁”字型。褶皱最初也出现在刚交配的纳精囊内, 在纳精囊容积达到最大时出现结缔组织中心; 随后, 褶皱规模不断扩大, 它对纳精囊的整体收缩可能也起一定作用。Sainte Marie 等^[17] 在描述雪蟹雌性生殖系统时曾对褶皱的结构有过专门的描述。另外, 在一些短尾派蟹类的纳精囊中还时常出现一些由柱状细胞和含纤维肌肉细胞组成的环状薄膜^[7, 16], 它主要用来产卵时控制精子数目, 然而三疣梭子蟹的突起与褶皱明显不同于这种环状薄膜结构。

交配后期, 三疣梭子蟹纳精囊容积再次缩小, 而囊壁结缔组织层却相应增厚, 这可能是因为肌肉层收缩突起整体脱落的结果。因此可以进一步推测, 交配期纳精囊内背部出现的突起是由于囊壁肌肉层细胞收缩造成的, 它对囊腔容积大小控制应该起主要作用, 而关于交配后囊壁背部肌层才出现有待进一步研究。另外, 在此过程中可以发现, 随着突起的出现与舒张及再收缩, 贮存在纳精囊背部顶端的精英不断地向腹囊腔靠近, 并最终随着突起的完全消退存储在腹囊腔中。因此, 在交配后期出现整体脱落的突起也就可能意味着纳精囊对接收的雄性产物处理的完成。此外, 成永旭等^[3] 在对锯缘青蟹(*Scylla serrata*) 排卵后纳精囊囊壁的描述中亦指出, 肌肉层的运动有利于成熟卵与非运动型精子充分混合及受精卵的排出。关于三疣梭子蟹纳精囊在第一次排卵后的组织结构的变化有待后续研究。

3.2 纳精囊功能及与卵巢的关系 纳精囊在甲壳类精英/精子贮存中有三大优势: (1) 减少交配次数, 尽量避免由于竞争而引起的损伤; (2) 减少交配过程中抱卵蟹腹部卵的损失; (3) 在缺少雄蟹的情况下正常受精产卵^[18]。三疣梭子蟹属短世代种, 可能与美洲蓝蟹(*Callinectes sapidus*)一样^[19], 一生仅交配一次, 而且交配时间有限, 因此, 纳精囊的精子存储对进行多次抱卵的三疣梭子蟹具有重要意义^[20], 而且由于是内部型纳精囊, 三疣梭子蟹精卵汇合很可能就发生在纳精囊存储精子的腹部区域^[21]。

纳精囊与卵巢发育关系密切^[22]。三疣梭子蟹与美洲蓝蟹^[22, 23]一样, 在不到两个月的时间内, 囊内物质基本消退, 纳精囊原来所占的容积完全被卵巢利用; 对于雪蟹, 由于存在多次交配行为, 纳精囊容积不断增大, 不过排卵后卵巢腾出的空间已足以满足纳精囊储存精英精液的需要^[24], 因此可以认为, 短尾派蟹类纳精囊及卵巢发育在合理利用体腔有限空间上是相当成功的, 有一定进化意义^[25]。另外, 研究发现在交配前期和交配期近8个月(4~11月)的时间内, 三疣梭子蟹的外部形态(头胸甲宽等参数)变化相对不是很大, 卵巢发育缓慢(I~II期), 卵巢指数亦没有明显差异, 而相应地, 纳精囊的重量、形态及组织结构却有了显著的变化, 据此可以明确地将三疣梭子蟹纳精囊分为6个阶段(即纳精囊交配前期与交配期)。在交配后期到产卵前近4~5个月(12月至翌年3月)时间内, 纳精囊基本被包埋于卵巢中, 变化不甚显著; 而此时卵巢发生迅速, 发育期明显变化(III~V期, 3个阶段), 卵巢指数从 2.50 ± 2.36 (n=36, 11月)增长到了 11.11 ± 2.23 (n=86, 1~3月), 因此卵巢与纳精囊相结合对准确把握短尾派蟹类发育阶段具有十分重要的意义。对于成熟群体(交配期与交配后期), 可以准确评定天然群体的交配时间, 而且与捕捞地点相联系, 甚至可以推断产卵群体迁移前在生殖区域逗留的时间^[23], 这对蟹类资源动态管理不无裨益。

3.3 精子塞的意义及形成过程 精子塞是雌

性短尾派蟹类在整个生殖过程中纳精囊内出现的一种特殊物质结构, 是短尾派蟹类成功交配的一个显著标志^[5, 26]。与同科远洋梭子蟹(*Portunus pelagicus*)^[5]和美洲蓝蟹^[23]一样, 三疣梭子蟹交配后, 纳精囊内亦出现精子塞, 不过精英并没有出现分层现象, 因此可以推断雌性三疣梭子蟹在整个生殖季节可能只交配一次。三疣梭子蟹精子塞存在时间较短(仅10、11月出现), 对于梭子蟹科物种1个月可能是足够的, 因为梭子蟹科物种交配时间有限, 交配活动仅限于雌蟹退壳后的软壳阶段^[27], 所以三疣梭子蟹纳精囊中出现的精子塞可能仅用来防止多次交配, 保证父权。三疣梭子蟹精子塞在精子存储的过程也不大可能像在雪蟹、蜘蛛蟹(*Libinia emarginata*)及普通滨蟹(*Carcinus maenas*)中一样, 起保护和营养精子或精英的作用^[27~30]。Diesel^[7]在研究鬼蛛蟹(*Inachus phalangium*)生殖系统结构与功能时, 曾总结性地指出短尾派蟹类交配后纳精囊内主要存在两种物质, 它们分别来源于雄蟹导入的不同精液成分。根据交配时雄性附肢是否深入纳精囊内部, 在囊内这两种物质成分出现的顺序正好相反。内部型纳精囊交配时雄性附肢直接深入纳精囊背部顶端, 因此首先进入纳精囊的应该是后输精管的精液成分, 它受到囊壁挤压后在腹部形成精子塞中不含精英部分; 紧接着是中前输精管内的精液成分, 由于精英与精液在运送上存在着速率上的差异, 精英仅分布在背部基质的表层。三疣梭子蟹交配后囊内精英、雄性基质及精子塞半透明部分的布局与Diesel^[7]所描述的基本一致。然而, Diesel^[7]在文中并没有进一步关注除这两种物质外的雌性分泌物及精子塞不定部分, 而且作者认为交配后出现在纳精囊中呈胶状的精子塞成分也不只是单纯的雄性分泌物。参考管卫兵等^[31, 32]人工模拟精子塞及人工精英移植, 本文认为三疣梭子蟹的精子塞应由4种基质成分共同组成, 它们是雄性产物与雌性分泌物共同作用的结果。交配后, 囊壁分泌层细胞大量分泌, 雌性分泌液分别与来自雄性输精管不同部位的精液成分反应, 首先形成精子塞半透明

部分及雄性基质; 由于分泌过量, 反应后剩余的雌性物质及细胞碎屑一起被挤到近交接处及腹囊腔广大的空间里。大概是细胞碎屑比较容易被吸收分解, 故在交配后不长的一段时间里, 纳精囊阴道口部分就完全游离了, 而且此时精子塞的不定部分亦出现明显消退迹象, 这可能与纳精囊内存在的大量细菌有关^[33]。由此可以推断三疣梭子蟹纳精囊内的精子塞完全不同于Bawab等^[5]报道的同属物种远洋梭子蟹的精子塞。相反, 远洋梭子蟹的漏斗状精子塞很可能仅是前面提到的精子塞不定部分。目前, 关于精子塞的具体成分及起源还未见报道^[34], 因此要了解精子塞这种独特的结构, 还需进一步研究。

参 考 文 献

- [1] Bawab F M, El Sherief S S. Stages of the reproductive cycle of the female crab *Portunus pelagicus* (L., 1758) based on the anatomical changes of the spermatheca (Decapoda brachyuran Portunidae). *Crustaceana*, 1988, **54**(2): 139~148.
- [2] 王兰, 李春源. 长江华溪蟹纳精囊与卵巢发育周的关系. 动物学研究, 1999, **20**(1): 36~40.
- [3] 成永旭, 李少菁, 王桂忠. 锯缘青蟹排卵后纳精囊及其内部精子的超微结构. 上海水产大学学报, 2000, **9**(1): 69~71.
- [4] Lopez G L S, Lopez G C, Rodriguez E M. Morphology of spermathecae in the estuarine crab *Chasmagnathus granulatus* Dana 1851 (Grapsidae, Sesaminae). *Journal of Zoology* (London), 1999, **49**: 490~493.
- [5] Bawab F M, El Sherief S S. Contributions to the study of the origin, nature and formation of the plug in spermatheca of the female crab *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1966) (Decapoda brachyuran). *Crustaceana*, 1989, **57**(1): 9~24.
- [6] Jensen P C, Orensan J M, Armstrong D A. Structure of the female reproductive tract in the Dungeness crab (*Cancer magister*) and implications for the mating system. *Biological Bulletin*, 1996, **190**(6): 336~349.
- [7] Diesel R. Structure and function of the reproductive system of the symbiotic spider crab *Inachus phalangium* (Decapoda: Majidae): sperm storage, and spawning. *Journal of Crustacean Biology*, 1989, **9**(2): 266~277.
- [8] Diesel R. Sperm competition and the evolution of mating behavior in Brachyura, with special reference to spider crabs (Decapoda: Majidae). In: Bauer R T, Martin J W eds. *Crustacean Sexual Biology*. New York: Columbia University Press, 1991, 145~163.
- [9] 俞存根, 宋海棠, 姚光展. 东海大陆架海域蟹类资源量的评估. 水产学报, 2004, **28**(1): 41~45.
- [10] 薛俊增, 堵南山, 赖伟. 中国三疣梭子蟹的研究. 东海海洋, 1997, **15**(4): 61~65.
- [11] 李太武, 苏秀榕, 张峰. 三疣梭子蟹雌性生殖系统的组织学研究. 辽宁师范大学学报, 1993, **16**(4): 315~323.
- [12] 吴旭干, 姚桂桂, 杨筱珍等. 东海三疣梭子蟹第一次卵巢发育规律的研究. 海洋学报, 2007, **29**(4): 120~127.
- [13] 姚桂桂, 吴旭干, 杨筱珍等. 三疣梭子蟹的第二次卵巢发育规律. 动物学研究, 2007, **28**(4): 423~429.
- [14] 谢忠明, 刘洪军, 冯蕾. 海水经济蟹类养殖技术. 北京: 中国农业出版社, 2002, 15~27.
- [15] Beninger P G, Lanteigne C. The spermatheca of immature, premature, mature snow crabs, *Chionoecetes opilio*. *Journal of Shellfish Research*, 1995, **14**(1): 321~332.
- [16] Lanteigne C, Beninger P G, Gionet C. Ontogeny of female primary sexual characters in the Majid crabs *Chionoecetes opilio* and *Hyas coarctatus*. *Journal of Crustacean Biology*, 1996, **16**(3): 501~514.
- [17] Sainte Marie G, Sainte Marie B. Morphology of the spermatheca, oviduct, intermediate chamber, and vagina of the adult snow crab (*Chionoecetes opilio*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1998, **76**: 1589~1604.
- [18] Ehler R W, Beninger P G. Multiple reproductive strategies in snow crab, *Chionoecetes opilio*: Physiological pathways and behavioral plasticity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1995, **193**: 93~112.
- [19] Jivoff P R, Hines A H. Female behaviour, sexual competition and mate guarding in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Animal Behaviour*, 1998, **55**: 589~603.
- [20] 宋海棠, 丁跃平, 许源剑. 浙江北部近海三疣梭子蟹生殖习性的研究. 浙江水产学院学报, 1988, **7**(1): 39~45.
- [21] Rotllant G, González Gurrián E, Femández L, et al. Ovarian maturation of the multi-spawning spider crab *Maja brachydactyla* (Decapoda: Majidae) with special reference to yolk formation. *Marine Biology*, 2007, **152**: 383~394.
- [22] Hines A H, Jivoff P R, Bushmann P J. Evidence for sperm limitation in female blue crabs (*Callinectes sapidus*). *Bulletin of Marine Science*, 2003, **72**: 287~310.
- [23] Wolcott D L, Hopkins C W B, Wolcott T G. Early events in seminal fluid and sperm storage in the female blue crab *Callinectes sapidus* Rathbun: Effects of male mating history, male size, and season. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2005, **319**: 43~55.

- [24] Sainte-Marie B. Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab, *Chionoecetes opilio*, in the northwest Gulf of Saint Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, **50**: 2 147~2 156.
- [25] Sainte-Marie B. Sperm demand and allocation in decapod crustaceans. In: Duffy E J, Thiel M eds. Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems Crustaceans as Model Organisms. Oxford, New York: Oxford University Press, 2007, 191~209.
- [26] Shauna J O, Harkin D G. The sperm plug is a reliable indicator of mating success in female Dungeness crab, *Cancer magister*. *Journal of Crustacean Biology*, 2004, **24**(2): 314~326.
- [27] Hartnoll R G. Mating in the brachyuran. *Crustaceana*, 1969, **16**: 161~181.
- [28] Urhani N, Sainte-Marie B, Sevigny J M, et al. Sperm competition and paternity assurance during the first breeding period of female snow crab (*Chionoecetes opilio*) (Brachyura: Majidae). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1998, **55**: 1 104~1 113.
- [29] Bauer R T, Martin J W. Crustacean Sexual Biology. New York: Columbia University Press, 1991, 145~163.
- [30] Subramonian T. Spermatophores and sperm transfer in marine crustacean. *Advances in Marine Biology*, 1993, **29**: 129~215.
- [31] 管卫兵, 王桂忠, 李少菁等. 锯缘青蟹精子塞的人工模拟. *海洋学研究*, 2005, **23**(4): 30~35.
- [32] 管卫兵, 王桂忠, 李少菁等. 锯缘青蟹精英移植人工授精初探. *台湾海峡*, 2005, **24**(3): 339~346.
- [33] Beninger P G, Lanteigne C, Elner R W. Reproductive processes revealed by spermatophore dehiscence experiments and by histology, ultrastructure, and histochemistry of the female reproductive system in the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius). *Journal of Crustacean Biology*, 1993, **13**(1): 1~16.
- [34] 管卫兵, 王桂忠, 李少菁. 蟹类精英贮存和裂解研究进展. *水产学报*, 2007, **27**(1): 120~128.

图版 I 说明

1. 交配前Ⅰ期, 示纳精囊背囊腔及腹囊腔、囊壁背腹部交界处(↑)、输卵管位置(*), 40×; 2. 交配前Ⅰ期, 示背部囊壁组织、单层多核上皮细胞(▲)、弥散性血管(*), 100×; 3. 交配前Ⅰ期, 示腹部囊壁组织, 400×; 4. 交配前Ⅱ期, 示背部囊壁组织及部分囊腔、游离的琥珀色颗粒(*), 三角(▲)和4示夹杂着琥珀色颗粒正处于退化中的多核单层柱状细胞, 200×; 5. 交配前Ⅱ期, 示纳精囊腹部, 单层柱状细胞游离面出现角质层(*), 200×; 6. 交配前Ⅲ期, 示背部囊腔, 带状琥珀色分泌物(*), 200×; 7. 交配Ⅰ期, 示纳精囊的背部前端, 齿轮状的精英(*), 雄性基质外被的雌性分泌物薄层(↑), 100×; 8. 交配Ⅰ期, 示精子塞四种成分, 横排箭头(↑)示雄性基质与精子塞半透明部分的分界, 纵排箭头(↑)示上述两种基质与雌性分泌物的分界, 100×。

Explanation of Plate I

1. Stage I of pre copulation showing the dorsal and ventral chambers of spermathecae, the intersection of the dorsal (↑), ventral part, and the oviduct (*), 40×; 2. Stage I of pre copulation showing dorsal part of the wall, simple polynuclear columnar epithelium (▲), and dispersive vessels (*), 100×; 3. Stage I of pre copulation showing ventral part of the wall, 400×; 4. Stage II of pre copulation showing dorsal part of the wall and corresponding part of the chamber. The triangle (▲) and 4 show the simple polynuclear columnar epithelium which is shedding off and contains some amber granules (*), 200×; 5. Stage II of pre copulation showing the ventral part of spermathecae, a cuticular stratum out of the columnar epithelium lined in the ventral chamber (*), 200×; 6. Stage III of pre copulation showing the dorsal chamber of spermathecae and the amber secretion (*), 200×; 7. Stage I of copulation showing the front dorsal part of spermathecae, the dentiform spermatophores (*), and the lamella of female matrix which encloses the male matrix (↑), 100×; 8. Stage I of copulation showing the four matrices of sperm plug, the intersection of male matrix and the translucent part of sperm plug (transverse three arrows '↑'), the intersection of the two matrixes mentioned above and female matrix (longitudinal two arrows '↑'), 100×.

图版 II 说明

1. 交配Ⅰ期, 示背部近交接处突起(*), 200×; 1. 示放大的突起(*), 400×; 2. 交配Ⅱ期, 示纳精囊的背部前端, 雌性分泌物出现分层现象(↑), 逐步舒展的精英(*), 200×; 2. 示雌性分泌物出现分层现象区域的局部放大, 嗜酸性逐渐减弱(↑), 400×; 3. 交配Ⅱ期, 示纳精囊背部近交接处囊壁, 200×; 4. 交配Ⅱ期, 示纳精囊腹囊腔精子塞的消退, ‘*’示消退殆尽的精子塞不定部分, 100×; 5. 交配Ⅱ期, 示腹囊腔近交接处出现的褶皱, 褶皱的结缔组织中心(*), 背腹部交接处(↑), 背部突起的基部(▲), 100×; 6. 交配Ⅱ期, 示背部近交接处的囊壁, 丁字状突起(*), 外堆积着大量脱落的细胞碎屑, 100×; 7. 交配Ⅱ期, 示消退中的精子塞,

精子塞的半透明部分(*), 100×; 8. 交配后I期, 示背部厚实的结缔组织和裂解完全的精英, 大量弥散性血管(*), 完全分解的精英(↑), 200×; 9. 交配后I期, 示突起的脱落(*), 完全分解精英(↑), 200×; 10. 交配后II期, 示第一种运送方式, 箭头示精子转移方向(↑), 腹囊腔出现褶皱(*), 200×; 11. 交配后II期, 示腹囊腔中贮藏的精子, 精子转移方向(↑), 腹囊腔出现褶皱(▲), 腹囊腔储存的精英(*), 200×。

Explanation of Plate II

1. Stage I of copulation showing the dorsal wall of protuberances proximal to the intersection(*), 200×; 1' showing the amplificatory one(*), 400×; 2. Stage II of copulation showing the front dorsal part of spermathecae, the stratified female matrix(↑) and the gradually stretched spermatophores(*), 200×; 2' showing the amplificatory part of the female matrix; the acidophilic decreased gradually to the direction(↑), 400×; 3. Stage II of copulation showing the dorsal wall close to the intersection, 200×; 4. Stage II of copulation showing the degenerated sperm plug localized in the ventral part of the spermathecae, the mostly degenerated amorphous part of sperm plug(*), 100×; 5. Stage II of copulation showing the biggest fold proximal to the ventral intersection, the connective tissue center of fold(*), the intersection from ventral to dorsal(↑), and basal of the dorsal protuberance(▲), 100×; 6. Stage III of copulation showing the dorsal wall proximal to the intersection, the protuberances(*) which are much like the Chinese character '丁' and lots of cell debris adjacent the wall accumulated in the chamber, 100×; 7. Stage III of copulation showing degenerated sperm plug and translucent part of sperm plug(*), 100×; 8. Stage I of post copulation showing the dorsal increased connective tissue, lots of dispersive vessels(*), and the dehiscent spermatophores(↑), 200×; 9. Stage I of post copulation showing the dorsal protuberances shedding off(*), the dehiscent spermatophores(↑), 200×; 10. Stage II of post copulation showing the first method of sperm transference, the direction of sperm transference(↑), and the ventral folds(*), 200×; 11. Stage II of post copulation showing the ventral stored spermatozoa, the direction of sperm transference(↑), the ventral folds(▲), and the stored spermatozoa in ventral chamber(*), 200×.

APSP. 精子塞不定部分; CD. 细胞碎屑; CT. 结缔组织; DC. 背囊腔; FM. 雌性分泌物; M. 肌肉层; MM. 雄性基质; OV. 卵巢; SC. 分泌细胞; SMCE. 一层单核柱状细胞; SPCE. 一层多核柱状细胞; SS. 分泌层; TPS. 精子塞半透明部分; VC. 腹囊腔。

APSP. Amorphous part of sperm plug; CD. Cell debris; CT. Connective tissue; DC. Dorsal chamber; FM. Female matrix; M. Muscle; MM. Male matrix; OV. Ovary; SC. Secretory cell; SMCE. Simple mononuclear columnar epithelium; SPCE. Simple polynuclear columnar epithelium; SS. Secretory stratum; TPS. Translucent part of sperm plug; VC. Ventral chamber.

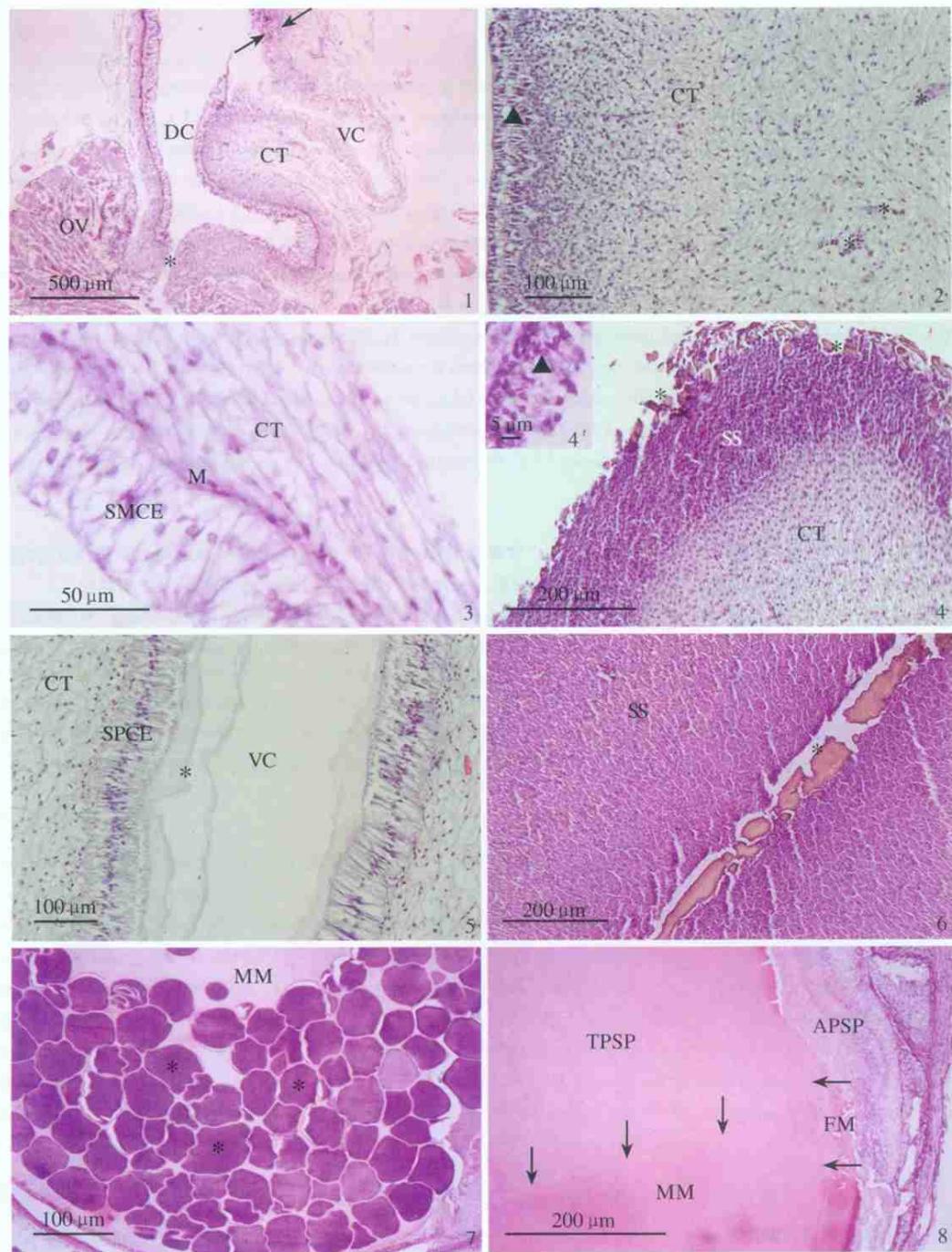
宣富君等: 东海三疣梭子蟹纳精囊形态结构与内含物的变化

图版 I

XUAN Fur Jun et al.: Structure and Content of Spermathecae of *Portunus trituberculatus*

from East China Sea

Plate I



图版说明见文后

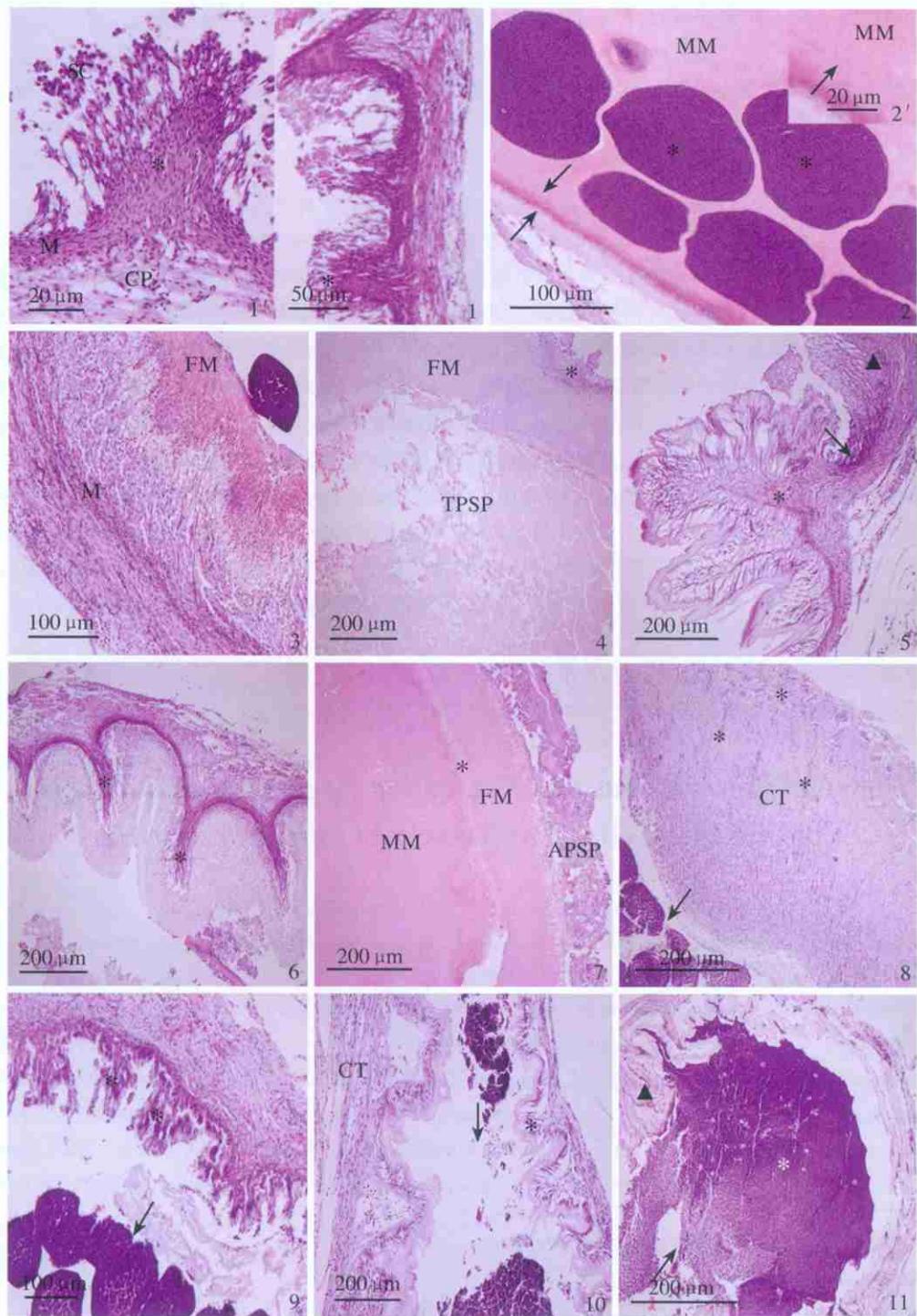
宣富君等: 东海三疣梭子蟹纳精囊形态结构与内含物的变化

XUAN Fur Jun et al.: Structure and Content of Spermathecae of *Portunus trituberculatus*

from East China Sea

图版II

Plate II



图版说明见文后