

# 虾蟹精子发育的营养及代谢研究概况<sup>\*</sup>

王 群 赵云龙 陈立侨

(华东师范大学生物学系 上海 200062)

**摘要:** 对雄性虾蟹的生殖营养及精子代谢作了综述。大量研究证实,在人工养殖条件下,雄性虾蟹的生殖力会出现明显下降,其原因与人工饲养条件下营养缺乏有关。精子储存在贮精囊和纳精囊中时,不断进行旺盛的代谢活动,其代谢类型主要是无氧代谢,而代谢的能量物质大部分种类为碳水化合物,这些物质主要由精子以外的物质提供。

**关键词:** 雄性虾蟹;生殖营养;精子代谢

中图分类号:Q493 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2002)05-78-05

## Review of Male Nutrition Reproduction and Sperm Metabolism, in the Decapod Crustacea

WANG Qun ZHAO Yun-Long CHEN Li-Qiao

(School of Life Science, East China Normal University Shanghai 200062, China)

**Abstract:** This paper reviews nutrition reproduction and sperm metabolism in male decapod crustacea. A considerable amount of literature and personal observation indicates that the reproductive performance of male decapods declines in captivity, primarily because of inadequate nutrition. Sperms stored in the sperm reservoir and spermatheca have anaerobic metabolic activity. Spermatophores and seminal plasma have been shown to possess glycolytic carbohydrates deposits for energy production.

**Key words:** Male; Decapod; Nutrition reproduction; Sperm metabolism

亲体的生殖主要由遗传、生理条件、营养和管理等四个因素决定,而大量的文献和实验证实,营养因素可能是其中最重要的因素,它在某种程度上调节其它因素的作用<sup>[1]</sup>。因此,生殖营养研究对人工养殖动物至关重要。在十足类甲壳动物中,生殖营养方面的研究较多,但主要集中于雌体,特别是雌体中卵黄物质的积累、转运以及卵巢中相关营养物质的组成等,而对雄性的研究仅局限于生殖系统的形态学、组织学和组织化学,以及精子的发生、精荚的形成等方面,较少涉及雄体生殖营养及其代谢,这方面的研究在80~90年代才有少量报道。

### 1 生殖营养

**1.1 饵料营养成分对精子质量的影响** 甲壳动物长期以来被认为只有有限的重新合成高不饱和脂肪酸的能

力<sup>[2]</sup>,没有重新合成甾醇的能力<sup>[3]</sup>,因此人工饵料中脂类的添加对人工养殖状态下虾蟹的正常发育、繁殖等极为重要。Bray等曾对*Litopenaeus stylirostris*进行生殖试验研究,在三种不同总脂含量的饵料(7.8%,11.1%,13.9%)中,以11.1%试验组效果最佳,同时发现在饵料中添加1.5%的大豆卵磷脂能促进亲体的精子发生<sup>[4]</sup>。然而,饲料中过高的脂类水平会对摄食率产生负面的影响,因此,饵料中的脂类只要能满足虾类能量需求就

<sup>\*</sup> 高等学校博士点专项基金项目(No. 2000026903),霍英东青年教师基金项目,教育部回国留学人员科研启动基金项目的部分资助;

第一作者介绍 王群,男,34岁,博士,副教授;研究方向:甲壳动物生殖生物学;E-mail: qunwang@online.sh.cn.

收稿日期:2001-09-01,修回日期:2002-07-23

已足够<sup>[5]</sup>,过高的脂类含量将最终导致其它营养的缺乏<sup>[6]</sup>。在蛋白质方面,研究发现虾蟹类在成熟和生殖过程中对蛋白质需求要比非生殖期高,同时此间常伴随有大量的蛋白质生物合成<sup>[7]</sup>。*L. setiferus* 成熟个体精巢中蛋白质水平要比正在发育中的个体高<sup>[8]</sup>。然而,虾蟹类对氨基酸的要求可能比蛋白质更重要,有报道认为有 10 种氨基酸对甲壳动物是必需的<sup>[7]</sup>。碳水化合物对虾类亲体并非必需,但它们可能是一种有用的廉价能量来源<sup>[9]</sup>。

甲壳动物微量营养素(维生素和矿物质)的研究较少,很多都是沿用鱼类和其它一些脊椎动物的标准。在必需营养元素中,VE 在鱼类发育和生殖中非常重要。而在甲壳动物中也有研究发现在饵料中添加 VE 醋酸盐(500 mg/kg)能提高 *L. setiferus* 正常精子的百分率<sup>[10]</sup>。矿物质尤其是微量矿物质,它们常常是某些酶的辅助因子,其缺乏或不均衡通常会影响到甲壳动物的生殖,具体表现为以下两种方式:首先,它可以导致电解质不平衡,诱导渗透压发生变化从而伴随身体的脱水,食欲下降等,改变机体原有的代谢方式,损伤呼吸和排泄功能,诱发亲体卵子的退化和重吸收以及生殖力下降;其次,矿物营养失调的直接影响是改变卵子成分和质量<sup>[7]</sup>。由于水生甲壳动物能够从水体中直接吸取矿物质,因此很难区分饵料需求和实际生理需求之间的差异,此外,在人工饵料中动物性饵料的矿物质含量较高,但利用可控制矿物质水平的纯合饵料的操作又不切实际<sup>[11]</sup>,因此,虾蟹类矿物质需求的研究受到很大的限制,如何解决实验中水生甲壳动物从水体中直接吸收矿物质,已成为深入研究其需求量的关键。

随着经济虾蟹人工养殖的不断深入,人工养殖条件下亲体营养需求的研究显得尤为重要。大量的实验证实亲体的成功繁殖往往与其营养水平紧密相关,而且在人工饲养条件下雄虾的生殖能力会出现明显下降,其原因显然与人工饲养条件下营养缺乏有关<sup>[12,13]</sup>。因此,营养因素在确保精子质量中起了首要的作用,是保证亲体繁殖成功,提高精子质量的先决条件<sup>[14]</sup>。

Samuel 对雄性 *Macrobrachium malcolmsonii* 繁殖过程中的营养效应作了研究,发现长期饲喂单一饵料会导致精子质和量的明显下降,最终导致精子的完全消失<sup>[15]</sup>。Leung-Trujillo 在研究人工饲养条件下 *Penaeus setiferus* 精子质量时也发现类似问题,营养不均衡直接导致了该虾精巢退化及精子数量的急剧减少,至实验结束时精子亦全部消失<sup>[13]</sup>。上述结果与 Chamberlain 等的观察吻合<sup>[12]</sup>。因此人工饲养条件下保证饲料营养的质和量对维持精巢的正常形态及精子的发生与生存代谢

至关重要。但也有例外的情况,在实验室条件下孵化并饲养的雄性海螵蛸(*Homarus americanus* 和 *H. gamma-rus*),其精英的质量与正常精英相比没有显著差异,且含有大量的正常精子,其中原因尚不清楚<sup>[13]</sup>。

上述各实验证明了营养因素对精子的数量和质量有重要影响作用,却未涉及对精子质量起决定作用的营养成分。虽然营养物质消化、吸收及分解的中间代谢过程相当复杂,同时各营养物质之间又有互补作用,从单个营养素角度探讨对精子质量的影响较为困难,但分析研究各个营养素对精子发生、发育的影响,可获得事半功倍的效果。

## 1.2 与生殖有关的能量物质和生化成分的季节性变化

脂类(甘油三酯)、碳水化合物、蛋白质是细胞的主要成分,也是能量的贮存形式。磷脂作为细胞膜的结构成分,随细胞的增殖与消亡而变化,而胆固醇既是细胞膜的结构成分<sup>[16]</sup>又是甲壳动物性激素的前体物质<sup>[17]</sup>。大量研究证实脂类特别是甘油三酯是十足类甲壳动物生殖、代谢过程中的主要能量物质,同时也是成体、卵和开口前幼体能量贮存的主要形式<sup>[7]</sup>。碳水化合物在核酸的形成、氨基葡萄糖的产生、几丁质合成的前体、外骨骼的合成等方面具有重要作用。因此,核酸、磷脂、甘油三酯、胆固醇等的季节变化很可能是某一物种生殖周期的一个重要变量要素。

Fernandes 在对克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)的生化成分和能量的季节变化研究中发现,脂类特别是甘油三酯含量的季节变化最明显,并与生殖产物形成存在明显的相关性,而蛋白质和碳水化合物含量的季节变化则相当有限,因此认为甘油三酯是该虾能量的主要贮存形式,而碳水化合物只在脂类贮存大量减少时被迫动用,同时将贮存蛋白质作为暂时的营养储备<sup>[18]</sup>。Fernandes 的这一假说进一步支持了 Schirf 等的观点<sup>[19]</sup>。

甲壳动物生殖周期中生化成分和能量物质含量的季节性变化可以反映营养储存的不同目的。对一些物种来讲,营养储备的大量快速积累发生在食物供应充足的高峰时期,而后在食物供应缺乏期逐渐通过代谢途径利用这些贮存物;另一些种类,营养储备的增加主要与其生殖产物的合成有关<sup>[17]</sup>。因此,深入研究虾蟹类能量物质和生化成分的季节性变化,可间接了解该物种在代谢过程中所利用的主要能量物质,同时又可了解虾蟹类生长周期中各时期的营养需求并指导生产,为虾蟹类生长过程中营养的强化、提高存活率、繁殖成功率等提供必要参考。

## 2 精子的代谢

十足类精子自精巢产生后进入输精管贮存,其间精子有一个逐渐成熟的过程,此过程中精子始终进行着旺盛的代谢活动;而在交配之后,精子又可在雌体纳精囊中贮存相当长的时间,并保持其活力,如 *Chionocetes bairdi* 的精子可在雌体纳精囊中贮存达 2 年之久<sup>[20]</sup>。精子在上述两种情况下如何进行代谢活动,其详尽过程和机理目前尚不清楚。

**2.1 代谢类型的判断** 生物有机体的代谢方式主要有两种,专性需氧代谢即有氧代谢和专性厌氧代谢即无氧代谢。大部分脊椎动物属于专性需氧代谢,而一些微生物则属于专性厌氧代谢。而不同代谢类型的生物体内其乳酸脱氢酶(LDH)、琥珀酸脱氢酶(SDH)、延胡索酸还原酶(FR)的活性有较大区别。LDH 是一种重要的酶,在糖酵解中起重要作用,LDH 在脊椎动物组织中的类型显示有 H-型和 M-型两种亚单位,它们与有氧和无氧呼吸有关<sup>[21]</sup>,而 SDH 和 FR 活性的比值在各类动物中也有很大差异,如哺乳动物,其 SDH/FR 的比值为 60:1,而某些微生物如 *Micrococcus lactyliticus*,其 SDH/FR 的比值为 0.03:1,而且大量的乳酸到丙酮酸的还原作用仅发生在有氧条件下。由此可以认为,SDH/FR 的比值可以作为区分代谢方式的一种指标<sup>[22]</sup>。但有部分无脊椎动物代谢方式介于专性厌氧和专性需氧之间,属两者之间的一种中间类型,它们可以在氧气不足的情况下,由有氧代谢转向厌氧代谢,其中的转换机制目前不完全清楚。短尾类精子的代谢方式很有可能属于这种,而其转换机制可能与精荚壁或纳精囊内的某种物质有关。

精子耗氧量的测定也是判断精子代谢类型的另一辅助条件。但精子在进行有氧代谢过程中,其耗氧量相当低,因此要准确测定有一定难度。

**2.2 十足类精子的代谢类型** Jeyalectumie 和 Subramoniam 研究了 *Paratelphusa hydromous* 精子在输精管中的代谢方式,发现输精管内有很高的丙酮酸还原活性,因此认为短尾类精子在输精管内很可能采用厌氧代谢方式,而代谢的能量物质则是脂类<sup>[23]</sup>。其后的研究又发现锯缘青蟹(*Scylla serrata*)输精管中 FR 活性明显高于 SDH 活性,因此认为精子在输精管中也进行厌氧代谢<sup>[24]</sup>,而作为精子厌氧糖酵解终产物的乳酸亦在上述两种短尾类中被检测到<sup>[14]</sup>。Anilkumar 等又对 *Metopograpsus messor* 进行了这方面的研究,并试图揭示精子在纳精囊中的代谢方式<sup>[22]</sup>。研究结果显示,纳精囊内容物中主要是蛋白质和脂类(磷脂和甘油三酯),而酶

活性和精子耗氧量方面的测定有力地证实了精子在纳精囊中的代谢方式为有氧代谢,其能量物质为脂类和蛋白质(或蛋白质)。

从上面的研究结果来看,短尾类精子的代谢方式主要有两种:(1)在输精管中精子仍被精荚壁包裹时,精子依靠厌氧糖酵解来获得能量;(2)到达雌体纳精囊后,精荚壁破裂,精子在纳精囊中呈游离状态,部分种类可能转向有氧代谢。

**2.3 精子代谢的能量物质及来源** 关于精子代谢所利用的主要能量物质及其来源,目前还没有定论,可能存在种的差异性。蜜蜂的精子在雄性生殖道中利用糖酵解精浆中的碳水化合物进行厌氧代谢,而在雌体纳精囊中则利用精子细胞中的内源性物质如脂肪酸和磷脂等进行有氧代谢<sup>[25]</sup>。海胆精子完全依靠内源性物质如磷脂作为能量物质,精浆在代谢中所起作用很小<sup>[26]</sup>。十足类精子代谢的能量物质除前面提到的 *Paratelphusa hydromous* 利用脂类与 *Metopograpsus messor* 利用脂类和蛋白质(或蛋白质)外,大部分倾向于利用碳水化合物。如 Pochon-Masson 等研究十足类甲壳动物精子时发现:精子中拥有糖原沉积,并以此作为能量物质<sup>[27]</sup>。而在锯缘青蟹精荚中同样含有游离糖类,如果糖、葡萄糖和甘露糖,显示它们可能参与精子的无氧代谢<sup>[28]</sup>。进一步研究锯缘青蟹精子在纳精囊贮存过程中以及体外低温冷藏时发现,精荚无论在纳精囊还是在体外贮存均利用了碳水化合物,而蛋白质、脂类则未被利用<sup>[24,29]</sup>。

从上述研究结果来看,十足类甲壳动物精子代谢的能量物质来源可能有两种:(1)内源性提供,即精子代谢的能量物质来源于精子及精荚自身所含的脂类或碳水化合物,其证据是因为在精子或精荚中检测到碳水化合物以及精子能在体外不含营养物质的情况下继续存活并保持活力;(2)外源性提供,即精子代谢的能量物质由精子或精荚以外的物质如精浆和纳精囊内容物提供,这主要是因为精浆和纳精囊内容物中含有大量的碳水化合物和脂类。从精子的结构来看,其主要部分是顶体和核物质,因此碳水化合物的含量极其有限,不足以提供精子长时间的代谢所需,而在对锯缘青蟹精荚的研究中发现该精荚壁能被有机分子穿透<sup>[30]</sup>,这就意味着精子也有透过精荚壁利用精浆或纳精囊中的某些能量物质的可能。因此,甲壳动物精子代谢的能量物质很可能同时具有两种来源,即甲壳动物精子也象哺乳动物和昆虫那样在利用自身能量物质的同时,还广泛利用精浆和纳精囊内容物中的能量物质。

## 参 考 文 献

- [1] Smith O B, Akinbami O O. Micronutrients and reproduction

- in farm animals. *Animal Reproduction Science*, 60 ~ 61 (2000): 549 ~ 560.
- [ 2 ] Mourente G. *In vitro* metabolism of C-14-polyunsaturated fatty acids in midgut gland and ovary cells from *Penaeus kerathurus* Forskal at the beginning of sexual maturation. *Comp Biochem Physiol*, 1996, **115**(2): 255 ~ 266.
- [ 3 ] Kanazawa A, Chim L, Laubier L. Tissue uptake of radioactive cholesterol in the prawn *Penaeus japonicus* Bate during ovarian maturation. *Aquat Living Resour*, 1988, **1**: 85 ~ 91.
- [ 4 ] Bray W A, Lawrence A L, Lester L J. Reproduction of eye-stalk-ablated *Penaeus stylirostris* fed various levels of total dietary lipid. *J World Aquacult Soc*, 1990B, **21**: 41 ~ 52.
- [ 5 ] Aranyakananda P, Lawrence A L. Effects of ingestion rate on dietary protein and energy requirements of *Penaeus vannamei* and the optimal protein to energy ratio. *Memorias 2 Simposio en Nutrición Acuicola*. Monterrey, México, 1994. 1 ~ 19.
- [ 6 ] D' Abramo L R. Triacylglycerol and fatty acids. In: Halver E ed. *Crustacean Nutrition*. Vol. 6. World Aquaculture Society. Baton Rouge L A, 1997. 71 ~ 84.
- [ 7 ] Harrison K E. The role of nutrition in maturation, reproduction and embryonic development of Decapod Crustaceans: A Review. *J Shellfish Res*, 1990, **9**(1): 1 ~ 28.
- [ 8 ] Castille F L, Lawrence A L. Relationship between maturation and biochemical composition of the gonads and digestive glands of the shrimps *Penaeus uzecus* Ives and *Penaeus setiferus* (L.). *J Crust Biol*, 1989, **9**(2): 202 ~ 211.
- [ 9 ] Deshimaru O, Yone Y. Effect of dietary carbohydrate sources on the growth and feed efficiency of prawn. *Bull Jpn Soc Sci Fish*, 1978, **44**: 1 161 ~ 1 163.
- [ 10 ] Chamberlain G W. Stepwise investigation of environmental and nutritional requirements for reproduction of penaeid shrimp. PhD dissertation. Department of Wildlife and Fisheries Science. Texas A & M University, TX, USA. 1988.
- [ 11 ] Wouters R, Lavens P, Nieto J *et al.* Penaeid shrimp broodstock nutrition: an updated review on research and development. *Aquaculture*, 2001, **202**: 1 ~ 21.
- [ 12 ] Chamberlain G W, Johnson S K, Lewis D H. Swelling and mechanization of the male reproductive system of captive adult Penaeid shrimp. *J World Maricult Soc*, 1983, **14**: 135 ~ 136.
- [ 13 ] Leung-Trujillo J R, Lawrence A L. Observations on the decline in the sperm quality of *Penaeus setiferus* under laboratory conditions. *Aquaculture*, 1987, **65**: 363 ~ 370.
- [ 14 ] Sasikala S L, Subramoniam T. On the occurrence of acid mucopolysaccharides in the spermatophores of two marine penaeid prawns. *Penaeus indicus* (Milne Edwards) and *Metaperaeus monoceros* (Fabricius). *J Exp Mar Biol Ecol*, 1987, **113**: 145 ~ 153.
- [ 15 ] Samuel M J, Kannupandi T, Soundarapandian P. Nutritional effects on male reproductive performance in the freshwater Prawn *Macrobrachium malcolmsonii* (H. Milne Edwards). *Aquaculture*, 1999, **172**: 327 ~ 333.
- [ 16 ] Cullis P R, Hope M J. Physical properties and functional role of lipids in membranes. In: Vance D E, Vance J ed. *Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes*. Vol. 20. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier, 1991. 1 ~ 40.
- [ 17 ] Lowery R S. Growth, moulting and reproduction. In: Holdich D M and Lowery R S eds. *Freshwater Crayfish Biology, Management and Expotation*. London, England: Croom Helm, 1988. 83 ~ 113.
- [ 18 ] Fernandes M A S, Mendonca M I R, Marques J C *et al.* Seasonal changes in the biochemical composition and energy content of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) in the lower Mondego River Valley, Portugal. *J Crust Biol*, 1994, **14**(4): 736 ~ 743.
- [ 19 ] Schirf V R, Turner P, Selby L *et al.* Nutritional status and energy metabolism of crayfish (*Procambarus clarkii* Girard) muscle and hepatopancreas. *Comp Biochem Physiol*, 1987, **88A**: 383 ~ 386.
- [ 20 ] Paulus J E, Laufer H. Vitellogenocytes in the hepatopancreas of *Carcinus maenas* and *Libinia emarginata* (Decapoda, Brachyural). *Int J Invert Reprod Dev*, 1987, **11**: 29 ~ 44.
- [ 21 ] Pfeleiderer G, Wachsmuth E D. Alters- und Funktions-abh agige differenzierung der lactatdehydrogenase menschlicher organe. *Biochem Z*, 1961, **334**: 185 ~ 198.
- [ 22 ] Anilkumar G, Sudha K, Anitha E *et al.* Aspects of sperm metabolism in the spermatheca of the Brachyuran crab *Metopograpsus messor* (Forsk.). *J Crust Biol*, 1996, **16**(2): 310 ~ 314.
- [ 23 ] Jeyalectumie C, Subramoniam T. Biochemical composition of seminal secretions with special reference to LDH activity in the reproductive tissues of the field crab, *Paratelpusa hydrodromous* (Herbst). *Exp Biol*, 1987, **46**: 231 ~ 236.
- [ 24 ] Jeyalectumie C, Subramoniam T. Biochemistry of seminal secretions of the crab *Scylla serrata* with reference to sperm metabolism and storage in the female. *Molecular Reproduction and Development*, 1991, **30**: 44 ~ 55.
- [ 25 ] Blum M S, Bumgarner J F, Taber S. Composition of fatty acids in the lipid classes in honey bee semen. *J Insect Physiol*, 1967, **13**: 1 301 ~ 1 309.
- [ 26 ] Mohri H. Plasmalogen content in sea-urchin gametes. *Sci Pap Coll Gen Educ Univ Tokyo*, 1959, **9**: 263 ~ 267.
- [ 27 ] Pochon-Masson J. Arthropoda-Crustacea. In: Adiyodi K G, Adiyodi R G ed. *Reproductive Biology of Invertebrates*, Vol. 11. Spermatogenesis and Sperm function. Chichester: John

- Wiley & Sons. Ltd. 1983. 407 ~ 449.
- [28] Uma K. Studies on the seminal secretions of a portuni crab *Scylla serrata* (Forsk.) (Brachyura; Crustacea). PhD thesis, University of Madras, India. 1982.
- [29] Jeyalectumie C, Subramoniam T. Cryopreservation of spermatophores and seminal plasma of the edible crab *Scylla serrata*. *Biol Bull*, 1989, 177:247 ~ 253.
- [30] Uma K, Subramoniam T. Histochemical characteristic of spermatophore layers of *Scylla serrata* (Forsk.) (Decapoda: Portunidae). *Int J Invert Reprod*, 1979, 1:31 ~ 41.