

法如 DMSO 冷冻割断法^[8];也可应用 Oshel (1985)的甲壳动物石蜡切割技术^[11],该方法对于观察甲壳动物的三维结构有效且适用,因为在此方法中可使用锋利的解剖刀进行。Felgenhauer (1987)认为使用普通的切片机更好些。Ro, et al. (1990)将用于透射电镜研究的包埋块作半薄切片进行扫描电镜的样品制作与观察也取得了较好的效果^[12]。

参 考 文 献

- Bauer, R. T. Grooming behavior and morphology of the caridean shrimp *Pandalus danae* Sumpson (Decapoda; Natantia; Pandalidae). *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 1975, **65**: 281—303.
- Felgenhauer, B. E., et al. Differential epibiont feeding in relation to grooming in *Palaeomonetes kadiakensis*. *Fieldiana (Zoology)*, 1978, **72**: 83—100.
- Holmquist, J. G. The grooming behavior of the terrestrial amphipod *Talitroides alluaudi*. *Journal of Crustacean Biology*, 1985, **5**: 334—340.
- Felgenhauer, B. E. Techniques for preparing Crustaceans for scanning electron microscopy. *Journal of Crustacean Biology*, 1987, **7**(1): 71—76.
- 李庚午等. 扫描电镜生物制样的改进. *电子显微学报*, 1994, **13**(5): 398.
- Malick, L. E. Modified thiocarbonylhydrazide procedure for scanning electron microscopy: routine use for normal, pathological, or experiment tissues. *Stain Technology*, 1975, **50**: 265—269.
- Tyson, G. E., et al. Antennular sensilla of the brine shrimp, *Artemia salina*. *Biological Bulletin*, 1979, **156**: 382—392.
- 王仲涛等. 组织和细胞扫描电镜图谱. 人民卫生出版社, 1986, 197—213.
- 李向党. 单用叔丁醇的扫描电镜样品制备法. *电子显微学报*, 1993, **12**(1): 97.
- Mariscal, R. N. Scanning electron microscopy of the sensory epithelia and nematocysts of corals and a corallimorpharian sea anemone. *Proceedings of the Second International Coral Reef symposium 1. Great Barrier Reef Committee, Brisbane*, 1974, pp. 519—532.
- Oshel, P. E. Paraffin carving: A preparative technique for scanning electron microscopy of crustaceans. *Journal of Crustacean Biology*, 1985, **5**: 327—329.
- Ro, S., et al. Structure and function of the vas deferens in the shrimp *Penaeus setiferus*: segments 1—3. *Journal of Crustacean Biology*, 1990, **10**(3): 455—468.

无脊椎动物内分泌与激素综览

邬世英

(西南师范大学生命科学系 重庆 630715)

摘要 本文简要介绍了近年对非昆虫无脊椎动物内分泌与激素研究动态和各大门类内分泌与激素较成熟的认识。现已明确相似于脊椎动物的内分泌也存在于许多无脊椎动物且有不同功能的多种激素。神经内分泌细胞及其分泌的神经激素、蜕皮激素等激素了解更为系统、深入,研究最多的动物是节肢动物(特别是甲壳类)。

关键词 无脊椎动物 内分泌 激素 功能

1902年英国的 Bayliss 和 Starling 的研究奠定了内分泌学的基础 Starling 首先提出“激素”一词,近百年来内分泌与激素的研究基本上都集中在高等脊椎动物,但是,近20年来除昆虫类有大量工作外在其他无脊椎动物也开展了许多研究。近年每年(以1991—1993年统计)发表无脊椎动物内分泌与激素(自体合成的激

素)专题论文10—30篇;1990年前后举行的有关专题讨论会的国际或地区(国家)会议已有多次。前者如纽约普莱西德湖城会议、法国会议、匈牙利会议,后者如芬兰、法国、美国(洛伊斯安纳州立大学)、加拿大(安大略)、日本等召

收稿日期:1995-01-06,修回日期:1995-08-17

开的会议;同时,有关无脊椎动物内分泌与激素专题讨论会会议的综述性著述和学术专著多本(部)先后问世。前者,如:Loughton(1990)、Gustafsson(1989)、Lafond(1990)、Sato(1990)、Salanki(1992)后者,如:Hoffman(1984)、Koolman(1989)、Gupta(1990, 1991)的多卷集等。在非节肢动物学术专著中以Koolman节肢动物学术专著以Gupta的书更为全面而深入,被多数同行认可、引用。各种著述(和论文)所涉及的既有含氮碱性化合物(包括多肽、蛋白质)也有甾醇类激素数十种(类)之多,除报道更多的神经激素、蜕皮激素外,还有许多别的激素,如:促肾上腺皮质激素、生长激素、促性腺激素、神经肽、信使肽、降血钙素、多巴Ephemera、蜕皮抑制激素以及别的甾类激素;雄性腺素、前列腺素、前列腺素-1, 15-内酯以及别的20烷酸化合物,雌素二醇,还有形态遗传、形态发生(与色泽变化有关的)激素,等等。由上可见,非昆虫无脊椎动物内分泌与激素的研究已进入一个崭新的历史阶段,有着广阔的研究前景。

考虑到篇幅,本文对近年研究动态和各大门类动物的各种激素仅简要提及国外主要文献线索供进一步了解、追索时参考,而只就较成熟的动物类别及其激素的一般认识作简要介绍——其中对蜕皮激素的成分、功能就便按国内文献(王宗舜, 1993)列出。详细材料可参见Gupta专著 Vol.1, Part1 或者 Koolman 专著和 1990 年的专题论文。

许多无脊椎动物的内分泌系统(综合内分泌系统)与激素和脊椎动物方面相比较在结构、功能诸方面存在巨大差异而且同源激素也极少。前者主要激素种类(如神经激素、蜕皮激素等)多为神经内分泌细胞(或器官)所产生,除此之外,一些无脊椎动物(如甲壳类)也有传统意义上的真正的内分泌器官。神经内分泌产生的激素同样释放入血液或血淋巴中分别调控着无脊椎动物的蜕皮、变态、性腺发育、配子产生、色素(体色素、眼网膜色素)移动、再生、心动、某些代谢甚或行为……总之,它们在生命活动中起

着脊椎动物内分泌激素同样重要的作用。现已证实刺胞动物、扁形动物、线形动物、软体动物、环节动物、节肢动物和棘皮动物等门中均有前述某些激素及其对应结构的发现。

1 刺胞动物

1.1 水螅体细胞生长激素 水螅神经内分泌细胞分泌的生长激素大量释放时能抑制上皮肌肉组织中间质细胞发育成性细胞,从而使体细胞增殖;当其分泌减少或缺乏时则性细胞开始形成。此外,水螅的再生可能亦受该激素控制。

1.2 珊瑚类的蜕皮激素 六放和八放珊瑚类有蜕皮激素的存在是肯定的,其主要化学成分分别为 20-羟基蜕皮酮(20E)和叶状珊瑚甾酮,它们可能对珊瑚有保卫作用。

2 扁形动物

2.1 淡水涡虫的神经激素 该激素调控着涡虫的再生,这是近年才得以证实的。过去仅认为是间充质中某些细胞保留着自身胚性细胞特性,在虫体损伤部分快速增长并分化出不同组织而已。后来在用体躯切割探索再生原因的研究中又发现虫体前、后端存在着代谢梯度的递降,于是又提出“前端优势”(特指脑和眼)所产生的某类诱导和抑制物质的作用来解释这种再生及其“极性”。近年将涡虫头部提取液加入一个去头涡虫人工培养基内的实验却出现反常现象:去头涡虫再未长出新的头部(再生受到某种物质的抑制)。也就是说,在体躯特定区域内存在着某类抑制同区域另一水平面上出现再生的物质。据推测该物质很可能就是头部所产生的神经激素(或别的激素)。

2.2 吸虫类的蜕皮激素 吸虫类和其他扁虫一样过去报道有雌素二醇的发现,现在又证实有蜕皮激素的存在,其主要化学成分为蜕皮酮(E), 20-羟基蜕皮酮(20E)和 20、26-2 羟基蜕皮酮(20、26E),它们可能对吸虫的生长调节、无性繁殖和胚胎发育方面有作用。

3 线虫动物

线虫的蜕皮激素 该激素在线虫体内合成现已明确;其主要化学成分为蜕皮酮(E), 20-

羟基蜕皮酮(20E)、20、26-2 羟基蜕皮酮(20、26E)、百日青甾酮 A(PoA)、川漆甾酮(Cya)、和罗汉松甾酮(Ma),这些物质可能在线虫卵黄发生、胚胎发生、蜕皮、蜕皮周期调节和生长调节诸方面起作用。

4 软体动物

软体动物的激素除生长激素、促性腺激素、蜕皮激素外,近年又在海产贝类上证实前列腺素-1,15-内脂的存在。

4.1 腹足类的生长激素 现已肯定腹足类(至少其中的肺螺类)的神经系统中找到了神经分泌细胞,它所产生的生长激素除作用于生长外还参与渗透压的调节。

4.2 头足类的促性腺激素 该激素由头足类脑两侧眼柄上着生的眼腺(一种神经内分泌腺)的腺细胞所分泌已肯定无疑,它可诱导雌或雄性个体性腺的发育使其膨大。另外还证实眼腺本身又受脑内一种抑制神经的控制,而该神经的抑制中枢又受到每天光照节奏变化的调控:眼接受周期性光照变化刺激后神经抑制中枢被激活,眼腺的分泌活动逐步被抑制;当切断雌性头足类视觉神经后,由于神经抑制中枢缺乏更多的刺激,眼腺抑制解除后迅速膨大,促性腺激素分泌增加从而导致未成年个体卵巢的早熟。

除促性腺激素可调控卵巢的成熟外现在推测头足类还有神经激素或别的内分泌激素调控着它们的复杂行为(由于头足类高度发达的神经感觉器官、外套外表面色素细胞对体色的迅速调节,过去认为这些就是头足类行为复杂的原因)。

4.3 软体动物的蜕皮激素 现已证实软体动物有自身合成的蜕皮激素存在,其主要化学成分为蜕皮酮(E)和 20-羟基蜕皮酮(20E)。这些化合物对贝壳形成期间的钙化作用直接相关。

5 环节动物

5.1 多毛类和寡毛类的神经激素 该激素为这两类动物脑内神经内分泌细胞所分泌,它不仅调控着再生,而且在感觉器和神经巨纤维的配合下参与动物对一定刺激的应激性。此外,

现在发现该激素同样调控着这两类动物的生殖和第二性征的发育。

5.2 环节动物的蜕皮激素 环节动物自身有蜕皮激素的存在已为实验所肯定,该激素的主要化学成分为蜕皮酮(E)、20-羟基蜕皮酮(20E)和 20、26-2 羟基蜕皮酮(20、26E),它们可能作用于表皮发生、蜕皮和胚胎发生。

6 节肢动物

6.1 甲壳类的内分泌与激素

6.1.1 甲壳类的神经内分泌器官与激素 甲壳类眼柄内某种物质调控着体色变化早在百多年前已观察到,但其结构和调节过程还是近年才确定的:神经内分泌器官(X-器官和 Y-器官)及其分泌的一些特殊激素的作用。X-器官是脑末端髓质中的一些细胞团。螯虾和多数具眼柄虾类存在于眼柄内,而无眼柄类和少数有眼柄虾类则近于脑顶部。X-器官末梢与循环系另一结构、窦腺(非一般腺体器官)紧密相连。X-器官所产生的主要激素为蜕皮抑制激素。该激素被 X-器官的轴突运到窦腺,最后由窦腺释放到血淋巴中。Y-器官(从前称“蜕皮腺”)位于大颚收肌正下方。它是昆虫前胸腺的同源器官,主要分泌蜕皮激素其主要化学成分为蜕皮酮(E)、20-羟基蜕皮酮(20E)、25-去氧蜕皮酮(25dE)和百日青甾酮 A(PoA)。当体内抑制蜕皮激素水平降低时蜕皮激素释放便增加从而引起蜕皮的发生。正常的蜕皮循环就这样在上述两器官的协调配合下进行——而且蜕皮一旦开始,若没有这两种器官进一步的活动,蜕皮循环就会自动进行下去。此外,在 70 年代初还有报道蜕皮激素可引起某些种类的交配反应有性诱作用。

甲壳类除 X-器官和 Y-器官外,可能在它们的围心腔壁内和食道的腹面存在另一些神经内分泌器官。前者的分泌物可引起心动振幅和频率降低;后者的分泌物和窦腺分泌的其它几种激素一道作用于甲壳类体壁色素细胞和视网膜色素细胞、调控着色素粒的移动从而改变体色和受光强度(Johnson 1977)。

最后,还必须看到两点:第一,少数甲壳类