

拟目乌贼生殖系统的组织学研究

罗 江, 蒋霞敏*, 彭瑞冰, 唐 锋

(宁波大学海洋学院, 浙江 宁波 315211)

摘要: 为了丰富拟目乌贼人工繁育理论, 采用组织学方法, 对其雌雄生殖系统的结构进行了研究。结果显示, 雄性生殖系统可分为精巢、输精管、黏液腺、放射导管腺、中被膜腺、外被膜腺、硬腺、终腺和精荚囊 9 部分, 其中输精管可分为前段、中段(壶腹)和后段 3 部分。精子发生不同步, 成熟精子自精巢产生后, 通过输精管, 在黏液腺和放射导管腺中形成精团, 在中被膜腺和外被膜腺中按规律进行重新排列, 硬腺的主要作用是吸水使精荚变硬, 最后在终腺中成熟, 储存于精荚囊中, 在生殖季节分批排出。雌性生殖系统可分为卵巢、输卵管、输卵管腺、1 对缠卵腺和 1 对副缠卵腺 5 部分, 可推测卵子发生不同步, 分批成熟, 在输卵管腺、缠卵腺和副缠卵腺共同作用下形成三级卵膜结构。拟目乌贼雌雄生殖系统的结构与其受精和产卵方式是相适应的。

关键词: 拟目乌贼; 雄性; 雌性; 生殖系统; 组织学

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

拟目乌贼 (*Sepia lycidas*) 隶属于软体动物门 (Mollusca)、头足纲 (Cephalopoda)、鞘亚纲 (Coleoidea)、乌贼目 (Sepiida)、乌贼科 (Sepiidae)、乌贼属 (*Sepia*), 为浅海暖水性较强的底栖种, 分布于印度洋—西太平洋海域, 20 世纪 80 年代前中国东海有分布, 目前主要分布在海南、台湾、广东和福建等沿海水域^[1]。因肉味鲜美、营养丰富而深受消费者的青睐, 又因个体大、生长快而深具养殖潜力, 近年来广受国内外学者的关注, 主要集中在营养学^[2-4]、生态学^[5-8]、行为学^[9-11]和遗传学^[12-14]等, 关于生殖学方面的研究还比较匮乏。研究其生殖系统的组成, 有助于了解其精荚的形成过程和卵子产出的方式, 从而了解其受精方式, 对人工育苗和养殖具有十分重要的指导意义。

目前, 关于头足类生殖系统组织学的研究, 国外有珍珠鹦鹉螺 (*Nautilus pompilius*)^[15-16]、菱鳍乌贼 (*Thysanoteuthis rhombus*)^[17]、蛸乌贼 (*Octopoteuthis sicula*)^[18]、新僧头乌贼 (*Neorossia*

caroli)^[19]、莱氏拟乌贼 (*Sepioteuthis lessoniana*)^[20]、短柔鱼 (*Todaropsis eblanae*)^[21]、真蛸 (*Octopus vulgaris*)^[22]、多形艾爱尔斗蛸 (*Adelieledone polymorpha*) 和蒂尔氏近爱尔斗蛸 (*Pareledone turqueti*)^[23], 国内主要集中在金乌贼 (*Sepia esculenta*)^[24]、曼氏无针乌贼 (*Sepiella maindroni*)^[25-27]、嘉庚蛸 (*Octopus tankahkeei*)^[28-29]和长蛸 (*Octopus variabilis*)^[30]。迄今为止, 未见有关拟目乌贼生殖系统研究的报道, 本研究在组织学水平上对拟目乌贼雌雄生殖系统结构做了比较详细的研究, 以期丰富乌贼生殖学方面研究的资料, 为乌贼人工繁育提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

野生拟目乌贼于 2013 年 3—4 月捕自广东省湛江市硇洲岛海域 (21.11°N, 110.24°E), 共 58 只, 其中雄性 22 只 (体质量: 1.43 ~ 3.33 kg; 胴

收稿日期: 2014-01-06 修回日期: 2014-03-20

资助项目: 国家农转化项目 (2009GB2C220415); 浙江省种质种苗项目 (浙海渔计 2013-82); 宁波市重点科技项目 (2011C11002)

通信作者: 蒋霞敏, E-mail: jiangxiamin@nbu.edu.cn

长:23.12 ~ 30.88 cm), 雌性 36 只(体质量:0.95 ~ 2.28 kg; 胴长:20.60 ~ 26.57 cm)。

1.2 实验方法

活体解剖,分离出雌雄生殖系统各部分组织,切成大小(0.5 cm × 0.5 cm × 0.5 cm)的小方块,用 Bouin 氏液固定,24 h 后换新的 Bouin 氏液,保存于 4 °C 冰箱中。系列酒精梯度脱水,二甲苯透明,石蜡包埋,KD-2508 型轮转式切片连续切片,切片厚度 5 ~ 8 μm, H. E 染色,中性树胶封片, Olympus BX-50 型荧光显微镜观察并拍照。

2 结果

2.1 雄性生殖系统

雄性生殖系统的结构复杂,可分为精巢、输精管、黏液腺、放射导管腺、中被膜腺、外被膜腺、硬腺、终腺和精荚囊 9 部分,其中输精管可以分为前段、中段(壶腹)和后段 3 部分(图 1)。

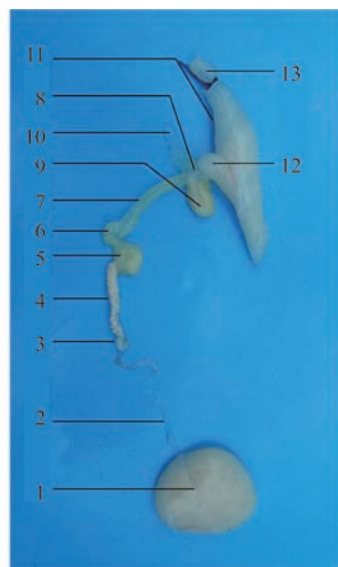


图 1 拟目乌贼雄性生殖系统

1. 精巢; 2. 输精管前段; 3. 输精管中段(壶腹); 4. 输精管后段; 5. 黏液腺; 6. 放射导管腺; 7. 中被膜腺; 8. 外被膜腺; 9. 硬腺; 10. 终腺; 11. 精荚囊; 12. 精荚管; 13. 阴茎

Fig. 1 Male reproductive system of *S. lycidas*

1. testis; 2. anterior sperm duct; 3. middle sperm duct (Ampullae); 4. posterior sperm duct; 5. mucilaginous gland; 6. ejaculatory apparatus gland; 7. middle tunic gland; 8. outer tunic gland; 9. hardening gland; 10. finishing gland; 11. spermatophoric sac; 12. spermatophoric duct; 13. penis

精巢 精巢近心形,乳白色,位于胴体基底部(图 1),由白膜和精小叶组成,为典型的小叶型(图版 I -1)。白膜为一结缔组织层,厚 20 ~ 30

μm,包裹在精小叶外围, H. E 染色呈粉红色,偶见有血管贯穿其中(图版 I -1)。精小叶形状不规则,大小各异,外被基膜,内可见不同发育时期的生精细胞有规律排列,从外到内依次为精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞、精细胞和精子,精小叶之间有血管贯穿(图版 I -1,2)。

输精管 前段输精管前段直接与精巢相连,为一透明的细长小管(图 1),长 80 ~ 100 mm,直径 0.6 ~ 1.0 mm,横切可见管壁由外向内依次为结缔组织、少量肌肉细胞和带纤毛的单层立方上皮细胞,上皮内陷而将输精管前段分隔为多个管腔,每个管腔内都延生出许多褶皱,腔内充满被 H. E 染成深紫色的精子(图版 I -3,4),此段输精管主要起运输精子的作用。

中段输精管前段末端膨大形成中段,即壶腹(图 1),长 5 ~ 8 mm,在活体状态下会节律地收缩,横切面近圆形,直径 1.6 ~ 2.0 mm,外层为结缔组织,含有大量血管和肌肉细胞,管壁上具有大量纤毛,管腔内充满了由管壁内陷形成的褶皱,但精子的数量极少(图版 I -5,6),壶腹主要起调节精子运输的作用。

后段输精管后段乳白色,弯曲盘折成长索状,长 30 ~ 50 mm,横切面呈不规则的四边形,管壁外层为肌层,由大量的肌肉细胞组成;内层为带纤毛的单层立方上皮细胞,内陷形成很多褶皱,管腔内精子大量聚集,排列不规则,少量结缔组织位于管腔之间(图版 I -7,8),此段输精管不仅有运输精子的作用,还兼有储存精子的作用。

黏液腺 输精管末端插入黏液腺中,黏液腺呈囊状,淡黄色,管壁具有单层立方纤毛上皮细胞,向腔内延伸形成大量的褶皱,几乎充满整个腔(图版 I -9),褶皱内含有分泌细胞,细胞核呈圆形,直径 5 ~ 6 μm,位于细胞一端, H. E 染色呈暗红色,细胞内可见大量被染成粉红色的细小分泌颗粒,为嗜酸性颗粒,分泌颗粒的存在使得细胞的分界并不明显(图版 I -10)。

放射导管腺 与黏液腺相连的一个淡黄色稍弯曲的囊状腺体为放射导管腺,长 10 ~ 12 mm,直径 4.5 ~ 5.0 mm,其管壁为单层立方纤毛上皮细胞,厚度不一,一侧特厚而深入管腔中,并形成大量褶皱,另一侧较薄,因而横切面形成了一个“U”字形的管腔,“U”字一枝的顶端向内卷曲,形成一个特殊的纤毛沟结构,沟内具有大量纤毛(图版 I -11,12)。

中被膜腺 中被膜腺为透明的长柱状,长25~30 mm,直径4.0~4.5 mm,横切面呈“U”字形的管腔,与放射导管腺不同的是,其管壁未延伸形成褶皱(图版 II-1),纤毛沟内上皮细胞排列更为紧密,纤毛也更为浓密,且有正在形成中的精荚,直径约0.35~0.38 mm(图版 II-2),纵切面可见,精荚中精子的排列已呈现出一定的规律,中间较稀疏,两侧较密集(图版 II-3)。

外被膜腺 紧接中被膜腺是一个短棒状的外被膜腺,长4~6 mm,直径约4.0~4.5 mm,横切面观略螺旋呈耳形,精荚位于纤毛沟外侧,精荚直径0.37~0.40 mm(图版 II-4),精子呈螺旋状排列,内层精子排列松散,外层精子排列紧密(图版 II-5),纵切面可见精子呈“V”字形梯状排列(图版 II-6)。

硬腺 外被膜腺一侧连硬腺,为一个长椭圆形的袋状腺体,淡黄色,切片条件下可见大量褶皱,褶皱上充满杯状的分泌细胞,H. E 染色呈淡蓝色,细胞核位于细胞的一端,呈圆形或椭圆形,直径约4~5 μm ,核仁清晰可见(图版 II-7)。

终腺 终腺为一透明的囊状体,其管壁含有大量的结缔组织,管腔形状不规则(图版 II-8),一般可见3~4个精荚,精荚直径为0.36~0.38 mm,此时精荚已经成熟,横切面清晰可见内被膜、中被膜和外被膜(图版 II-9)。

精荚囊 精荚囊略呈梭形,透明囊状,中部突出一个精荚管,与终腺相连,顶部为一漏斗状的阴茎(图1),精荚囊内可容纳长45~52 mm的精荚约500个,呈束状紧密排列,精荚由头部、颈部和尾部3部分组成,头部为放射装置(图版 II-10),颈部为胶合体(图版 II-11),尾部为精团(图版 II-12),精荚分批排出,一次可排出30~40个,即为一次交配所排出的精荚数量。

2.2 雌性生殖系统

雌性生殖系统较简单,由卵巢、输卵管、1对缠卵腺和1对副缠卵腺5部分构成。

卵巢 卵巢一个,位于胴体后部,成熟卵子游离到生殖腔中,呈黄色透明的椭圆形,质量约0.1 g,长径0.70 cm,短径0.60 cm,偶见的未成熟卵子为白色(图版 III-1),卵巢下面为生殖索,其上连着大量未成熟的卵子,切面上可见不同时相的卵母细胞,它们发育不同步,形态和大小均不同(图版 III-2)。卵子产出后呈长椭圆形的乳头状,乳白色,

半透明,质量约4.0 g,长径为3.76 cm,短径为1.73 cm,粘连成串,附于孵卵基上(图版 III-3)。

输卵管 输卵管位于整个生殖系统的下侧,长65~85 mm,透明管状,韧性强,开口于外套腔。管腔呈长椭圆形,长径约560 μm ,短径约360 μm ,管壁较厚,从外到内依次为结缔组织层、肌肉层和纤毛层,结缔组织厚约40 μm ,内有血管贯穿,肌肉层发达,厚约150 μm ,内有大量梭形的肌肉细胞,细胞核呈球状,最内层具有丰富的纤毛(图版 III-4,5)。

输卵管腺 输卵管腺又称蛋白腺,粘附于输卵管上,一直延伸至输卵管的开口处,呈淡黄色,弥散状。腺体嗜碱性,内有被H. E 染成蓝色的细小分泌颗粒(图版 III-6,7)。

缠卵腺 缠卵腺1对,呈肾形,长8~10 cm,宽5~6 cm,乳白色(图2),由腺壁和分泌页瓣组成,腺壁分为柱状上皮细胞、肌肉细胞和结缔组织三层,厚80~120 μm (图版 III-8,9),分泌页瓣平行排列呈“书页状”,上着生有纤毛,整个腺体被分泌页瓣分隔为多个长条形的瓣间区,每个分泌页瓣又被分泌细胞分隔成多个平行排列的棱形小腔,解剖时可见大量的分泌颗粒流出(图版 III-9,10)。

副缠卵腺 副缠卵腺1对,橙黄色,位于缠卵腺的上端(图2),由腺壁、腺体小管和结缔组织构成,腺壁由外向内依次为纤毛层、柱状上皮细胞层和肌肉细胞层,厚50~60 μm (图版 III-10),腺体小管交错排列,大小不一,直径20~100 μm 不等,形态各异(图版 III-11),腺体小管管壁为单层

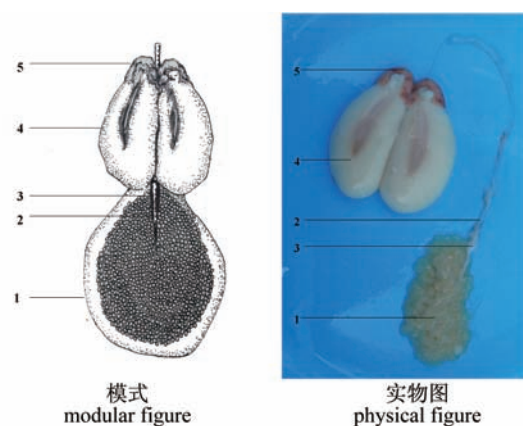


图2 拟目乌贼雌性生殖系统

1. 卵巢; 2. 输卵管; 3. 输卵管腺; 4. 缠卵腺; 5. 副缠卵腺

Fig. 2 Female reproductive system of *S. lycidas*

1. ovary; 2. oviduct; 3. oviduct gland; 4. nidamental gland; 5. subaltern nidamental gland

立方上皮细胞(图版Ⅲ-12),管腔内物质有的被 H. E 染成红色,有的被染成蓝色,有的管腔内物质极少,推测应为不同发育阶段的腺体小管,管腔外面可见大量被染成粉红色的分泌颗粒,呈嗜酸性(图版Ⅲ-11)。腺体小管之间由结缔组织连接,结缔组织间分布着少量的肌肉细胞(图版Ⅲ-12)。

3 讨论

3.1 雄性生殖系统的组成与精荚的形成

头足类雄性生殖系统的结构复杂,不同种类其构成各异,大体可以分为 3 种类型:一类为原始头足类,如珍珠鹦鹉螺^[15]的雄性生殖系统可分为精巢、附属腺、精荚囊(或尼氏囊)和阴茎 4 部分;第二类为乌贼类,如菱鳍乌贼^[17]、蛸乌贼^[18]、新僧头乌贼^[19]、曼氏无针乌贼^[26]等的雄性生殖系统可分为精巢、输精管、壶腹和精荚器 4 部分,其中精荚器包括黏液腺、放射导管腺、中被膜腺、外被膜腺、硬腺、终腺和精荚囊(或尼氏囊)等腺体;第三类为章鱼类,如真蛸^[22]、嘉庚蛸^[28-29]和长蛸^[30]等的雄性生殖系统可分为精巢、输精管、精囊、摄护腺、精荚囊(或尼氏囊)、阴茎和盲囊 7 部分。Hoving 等^[31]和 Sabirov 等^[21]将雄性乌贼特有的茎化腕也纳入了生殖系统的一部分,还有一些特殊的情况,如 Hoving 等^[32]在雄性鱼钩乌贼(*Ancistrocheirus lesueurii*)中发现了雌性个体所特有的缠卵腺结构。拟目乌贼雄性生殖系统可分为精巢、输精管、黏液腺、放射导管腺、中被膜腺、外被膜腺、硬腺、终腺和精荚囊 9 部分,属于第二类,不同的是其输精管可进一步分为前段、中段(壶腹)和后段 3 部分。

输精管是精子运输的通道,中段即壶腹,具有大量肌肉细胞和纤毛,能有节律地收缩,是精子运输的主要动力,前段和后段也具有少量肌肉细胞,但前段主要起输送精子的作用,而后段不仅有输送精子的作用,还有储存精子的作用。精子从精巢产生后,在壶腹和前段的共同调节下输送到后段,并贮存于后段,与此不同,长翼鱿鱼(*Loligo pealii*)^[26]精子的运输主要是通过输精管管口的肌肉来调节的。拟目乌贼黏液腺和放射导管腺的切面上仅见极少量的精子,推测后段输精管向黏液腺排放精子是分批进行,在黏液腺中形成了精团,且在这两个腺体的停留时间较短,这与叶德锋等^[26]认为精团在黏液腺中形成一致,宋训民^[24]和叶德

锋等^[26]都认为内被膜是在放射导管腺内形成,但本研究并未在放射导管腺内发现内被膜的形成,这可能是由于精团在这个腺体停留时间短,而造成未切到相关结构,此结论有待进一步实验考证。在中被膜腺中,可见到正在形成中的精荚,精子的排列也呈现出外多里少的规律,进入外被膜腺之后,这种规律更为明显,因此推断:中被膜腺和外被膜腺不仅分别是中被膜和外被膜形成的场所,还是精子重新按规律排列的场所。在终腺中已经有成熟的精荚,与外被膜腺相比,终腺中精荚的直径略有变小,推测精荚通过硬腺时,在硬腺的吸水作用下使得直径变小,这与宋训民^[24]认为硬腺的作用是使精荚吸水变硬的观点一致。拟目乌贼这种精荚的形成方式与金乌贼^[24]、曼氏无针乌贼^[26]等类似,与此不同,嘉庚蛸精子在精囊处形成精子囊团,最后在摄护腺中形成精荚^[28],而许星鸿^[30]认为盲囊也参与了长蛸精荚的形成,可见精荚的形成方式与生殖系统的结构相关。精荚形成后储存在精荚囊中,交配时分批排出,这与拟目乌贼繁殖期间多次交配的现象相吻合^[9]。

3.2 雌性生殖系统的组成和卵的产出

雌性生殖系统大体也可以分为 3 种类型:第一类为原始头足类,如珍珠鹦鹉螺^[15]的雌性生殖系统由卵巢、输卵管和缠卵腺 3 部分组成;第二类为乌贼类,如曼氏无针乌贼^[25]、中国枪乌贼(*Loligo chinensis*)^[33]、莱氏拟乌贼^[20]等的雌性生殖系统由卵巢、输卵管、输卵管腺、1 对缠卵腺和 1 对副缠卵腺 5 部分组成;第三类为章鱼类,如加利福尼亚双斑蛸(*Octopus bimaculoides*)^[34]、真蛸^[22]、嘉庚蛸^[28]和长蛸^[30]等的雌性生殖系统由卵巢、1 对输卵管和 1 对输卵管腺 3 部分组成。拟目乌贼雌性生殖系统分为卵巢、输卵管、输卵管腺、1 对缠卵腺和 1 对副缠卵腺 5 部分,属于第二类。缠卵腺和副缠卵腺在乌贼产卵时参与三级卵膜的形成,其分泌物还具有粘连卵串的作用^[35],副缠卵腺的管腔中还共生着大量能产抗生素的细菌,能在亲体产卵时随分泌物附到卵的三级卵膜上,起到抑制外界细菌的作用^[36],章鱼类不具备缠卵腺和副缠卵腺,因而产卵时不会分泌三级卵膜,且其所产的卵容易被外来生物如藻类、真菌和细菌等侵蚀,许著廷等^[28]认为嘉庚蛸具有复杂的输卵管腺结构,其分泌物能够完成缠卵腺和副缠卵腺分泌物粘连卵串的功能,因而也能产出呈串

的卵。值得一提的是,嘉庚蛸输卵管中有纳精囊结构,具有储存精子的功能,排出的卵子在纳精囊内与精子结合完成受精过程,属于体内受精^[28],而拟目乌贼雌性生殖系统各部分均未见精子的存在,因而不具备储存精子的功能,这与张炯等^[37]的研究一致。Wada等^[10]研究指出,拟目乌贼的纳精囊位于口球的口膜上,排出的卵子在口膜上与精子结合完成受精过程,因而属于体外受精。

拟目乌贼为分批产卵型,卵子是分批成熟的,卵巢内可见不同发育时期的卵母细胞,卵子成熟后外被一层卵膜,游离到生殖腔,通过输卵管时,由输卵管的分泌物形成第二层卵膜覆盖,随后由缠卵腺和副缠卵腺分泌物包裹,形成第三层卵膜,最后形成三级卵膜结构,这与Bernay^[38]的观点一致。张炯等^[37]认为曼氏无针乌贼缠卵腺和副缠卵腺的分泌物与墨汁混合后,共同形成卵子的外膜,从而形成黑色的卵膜,产出的卵为黑色,而拟目乌贼产出的卵为乳白色,晶莹透亮,因此认为墨汁并未参与卵膜的形成。

参考文献:

- [1] Chen X J, Liu B L, Wang Y G. World Cephalopoda [M]. Beijing: Ocean Press, 2009: 440. [陈新军, 刘必林, 王尧耕. 世界头足类. 北京: 海洋出版社, 2009: 440.]
- [2] Jiang X M, Peng R B, Luo J, et al. Analysis and evolution of nutrient composition in different tissues of wild *Sepia lycidas* [J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2012, 24 (12): 2393 - 2401. [蒋霞敏, 彭瑞冰, 罗江, 等. 野生拟目乌贼不同组织营养成分分析与评价. 动物营养学报, 2012, 24 (12): 2393 - 2401.]
- [3] Xu H H, Cai W F, Zhou S J, et al. Daily food consumption and its effect on the larvae body weight of *Sepia lycidas* [J]. Amino Acids and Biotic Resources, 2012, 34 (4): 67 - 70. [徐海洪, 蔡文飞, 周淑进, 等. 拟目乌贼幼体日摄食量及其对体重影响. 氨基酸和生物资源, 2012, 34 (4): 67 - 70.]
- [4] Nagai T, Yamashita E, Taniguchi K, et al. Isolation and characterisation of collagen from the outer skin waste material of cuttlefish (*Sepia lycidas*) [J]. Food Chemistry, 2001, 72 (4): 425 - 429.
- [5] Jiang X M, Peng R B, Luo J, et al. Effects of temperature on the embryonic development and larval growth of *Sepia lycidas* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24 (5): 1453 - 1460. [蒋霞敏, 彭瑞冰, 罗江, 等. 温度对拟目乌贼胚胎发育及幼体的影响. 应用生态学报, 2013, 24 (5): 1453 - 1460.]
- [6] Cai W F, Xu H H, Chen D H. Effect of temperature on growth rate and survival rate in cuttlefish (*Sepia lycidas*) larvae [J]. Amino Acids and Biotic Resources, 2012, 34 (4): 63 - 66. [蔡文飞, 徐海洪, 陈道海. 温度对拟目乌贼幼体生长率和存活率的影响. 氨基酸和生物资源, 2012, 34 (4): 63 - 66.]
- [7] Peng R B, Jiang X M, Yu S G, et al. Effect of several ecological factors on embryonic development of *Sepia lycidas* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33 (20): 6560 - 6568. [彭瑞冰, 蒋霞敏, 于曙光, 等. 几种生态因子对拟目乌贼胚胎发育的影响. 生态学报, 2013, 33 (20): 6560 - 6568.]
- [8] Kikkawa T, Watanabe Y, Katayama Y, et al. Acute CO₂ tolerance limits of juveniles of three marine invertebrates, *Sepia lycidas*, *Sepioteuthis lessoniana*, and *Marsupenaeus japonicus* [J]. Plankton and Benthos Research, 2008, 3 (3): 184 - 187.
- [9] Wen J, Jiang X, Wang Y, et al. The reproductive behavior of cuttlefish *Sepia lycidas* [J]. Fisheries Science, 2012, 31 (1): 22 - 27. [文菁, 江星, 王雁, 等. 拟目乌贼繁殖行为学的初步研究. 水产科学, 2012, 31 (1): 22 - 27.]
- [10] Wada T, Takegaki T, Mori T, et al. Sperm removal, ejaculation and their behavioural interaction in male cuttlefish in response to female mating history [J]. Animal Behaviour, 2010, 79 (3): 613 - 619.
- [11] Lucky N S, Ihara R, Yamaoka K, et al. Behavioral laterality and morphological asymmetry in the cuttlefish, *Sepia lycidas* [J]. Zoological Science, 2012, 29 (5): 286 - 292.
- [12] Jiang X M, Tang F, Luo J, et al. The embryonic development of *Sepia lycidas* [J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37 (5): 711 - 718. [蒋霞敏, 唐锋, 罗江, 等. 拟目乌贼的胚胎发育. 水产学报, 2013, 37 (5): 711 - 718.]
- [13] Kawashima Y, Nishihara H, Akasaki T, et al. The complete mitochondrial genomes of deep sea squid (*Bathyteuthis abyssicola*), bob-tail squid (*Semirossia patagonica*) and four giant cuttlefish (*Sepia apama*, *S. latimanus*, *S. lycidas* and *S. pharaonis*), and their application to the phylogenetic analysis of Decapodiformes [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2013, 69 (3): 980 - 993.
- [14] Yoshida M A, Tsuneki K, Furuya H. Phylogeny of

- selected sepiidae (Mollusca, Cephalopoda) based on 12S, 16S, and COI sequences, with comments on the taxonomic reliability of several morphological characters [J]. *Zoological Science*, 2006, 23 (4): 341 - 351.
- [15] Haven N. The reproductive biology of *Nautilus pompilius* in the Philippines [J]. *Marine Biology*, 1977, 42(2): 177 - 184.
- [16] Spintzik J, Springer J, Westermann B. Morphological and histological organization of the pyriform appendage of the tetrabranchiate *Nautilus pompilius* (Cephalopoda, Mollusca) [J]. *Journal of Morphology*, 2009, 270(4): 459 - 468.
- [17] Nigmatullin C M, Apkhipkin A I, Sabirov R M. Structure of the reproductive system of the squid *Thysanoteuthis rhombus* (Cephalopoda: Oegopsida) [J]. *Journal of Zoology*, 1991, 224(2): 271 - 283.
- [18] Hoving H J T, Lipiński M R, Videler J J. Reproductive system and the spermatophoric reaction of the mesopelagic squid *Octopoteuthis sicula* (Rüppell 1844) (Cephalopoda: Octopoteuthidae) from southern African waters [J]. *African Journal of Marine Science*, 2008, 30(3): 603 - 612.
- [19] Cuccu D, Mereu M, Masala P, et al. Male reproductive system in *Neorossia caroli* (Joubin 1902) (Cephalopoda: Sepiolidae) from Sardinian waters (western Mediterranean Sea) with particular reference to sexual products [J]. *Invertebrate Reproduction and Development*, 2011, 55 (1): 16 - 21.
- [20] Sivashanthini K, Thulasitha W S, Charles G A. Reproductive characteristics of squid *Sepioteuthis lessoniana* (Lesson, 1830) from the Northern coast of Sri Lanka [J]. *Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 2010, 5(1): 12 - 22.
- [21] Sabirov R M, Golikov A V, Nigmatullin C M, et al. Structure of the reproductive system and hectocotylus in males of lesser flying squid *Todaropsis eblanae* (Cephalopoda: Ommastrephidae) [J]. *Journal of Natural History*, 2012, 46(29 - 30): 1761 - 1778.
- [22] Anna D C, Carlo D C, Marin A P. Sex steroid hormone fluctuations and morphological changes of the reproductive system of the female of *Octopus vulgaris* throughout the annual cycle [J]. *Journal of Experimental Zoology*, 2001, 289(1): 33 - 47.
- [23] Barratt I M, Johnson M P, Collins M A, et al. Female reproductive biology of two sympatric incirrate octopod species, *Adelieledone polymorpha* (Robson 1930) and *Pareledone turqueti* (Joubin 1905) (Cephalopoda: Octopodidae), from South Georgia [J]. *Polar Biology*, 2008, 31(5): 583 - 594.
- [24] Son X M. Fine structure of spermatophoric organ and formation of spermatophore in *Sepia esculenta* [J]. *Journal of Shandong University*, 1963 (3): 78 - 91. [宋训民. 金乌贼 (*Sepia esculenta* Hoyle) 精荚器的结构和精荚的生成. 山东大学学报, 1963 (3): 78 - 91.]
- [25] Jiang X M, Fu F Y, Li Z, et al. Anatomy and histology of reproductive system in cultured *Sepiella maindroni* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2008, 15(1): 63 - 72. [蒋霞敏, 符方尧, 李正, 等. 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, 2008, 15(1): 63 - 72.]
- [26] Ye D F, Wu C W, Lv Z M, et al. Fine structure of spermatophoric organ and formation of spermatophore in *Sepiella maindroni* [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2011, 42 (2): 207 - 212. [叶德锋, 吴常文, 吕振明, 等. 曼氏无针乌贼 (*Sepiella maindroni*) 精荚器的结构及精荚形成研究. 海洋与湖沼, 2011, 42(2): 207 - 212.]
- [27] Ye S L, Wang J X, Wu C W. Histology of male reproductive system in *Sepiella maindroni* [J]. *Journal of Zhejiang Ocean University: Natural Science*, 2007, 26(4): 371 - 377. [叶素兰, 王健鑫, 吴常文. 曼氏无针乌贼雄性生殖系统的组织学研究. 浙江海洋学院学报: 自然科学版, 2007, 26(4): 371 - 377.]
- [28] Xu Z Y, Li L G, Wang C L, et al. Anatomy and histology observation on the reproductive system of *Octopus tankahkeei* [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2011, 35(7): 1058 - 1064. [许著廷, 李来国, 王春琳, 等. 嘉庚蛸生殖系统结构观察. 水产学报, 2011, 35(7): 1058 - 1064.]
- [29] Jiao H F, Shi H X, You Z J. Histology study of reproductive system of the male *Octopus tankahkeei* [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2010, 19 (3): 333 - 338. [焦海峰, 施慧雄, 尤仲杰. 嘉庚蛸雄性生殖系统组织学观察. 上海海洋大学学报, 2010, 19(3): 333 - 338.]
- [30] Xu X H, Yan B L, Zhen J S, et al. Morphology and histology of the reproductive system in *Octopus variabilis* [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2008, 43 (4): 77 - 84. [许星鸿, 阎斌伦, 郑家声, 等. 长蛸生殖系统的形态学与组织学观察 [J]. 动物学杂志, 2008, 43(4): 77 - 84.]
- [31] Hoving H J T, Roeleveld M A C, Lipinski M R, et al. Reproductive system of the giant squid

- Architeuthis* in South African waters [J]. *Journal of Zoology*, 2004, 264(2): 153 – 169.
- [32] Hoving H J T, Roeleveld M A C, Lipinski M R, *et al.* Nidamental glands in males of the oceanic squid *Ancistrocheirus lesueurii* (Cephalopoda: Ancistrocheiridae) -sex change or intersexuality? [J]. *Journal of Zoology*, 2006, 269(3): 341 – 348.
- [33] Ou R M. Preliminary study on the stages of gonad maturity of the *Loligo chinensis* [J]. *Marine Sciences*, 1983, (1): 44 – 46. [欧瑞木. 中国枪乌贼性腺成熟度分期的初步研究. *海洋科学*, 1983, (1): 44 – 46.]
- [34] Michael K, Stoskopf D V M, Bert S, *et al.* Anatomic features of *Octopus Bimaculoides* and *Octopus Digueti* [J]. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 1996, 27(1): 1 – 18.
- [35] Wang J W, Wang C L, Yu H W. Histology and ultrastructure of the nidamental gland of cuttlefish (*Sepiella maindroni*) [J]. *Fishery Science*, 2010, 29(2): 87 – 90. [王津伟, 王春琳, 余红卫. 曼氏无针乌贼缠卵腺组织学及超微结构的研究. *水产科学*, 2010, 29(2): 87 – 90.]
- [36] Wang C L, Wang J W, Yu H W, *et al.* Histology and ultrastructure of the accessory nidamental gland of *Sepiella maindroni* [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2010, 41(3): 391 – 395. [王春琳, 王津伟, 余红卫, 等. 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*, 2010, 41(3): 391 – 395.]
- [37] Zhang J, Lu W C. Preliminary observation of breeding habits in *Sepiella maindroni* [J]. *Journal of Fisheries of China*, 1965, 2(2): 35 – 43. [张炯, 卢伟成. 曼氏无针乌贼繁殖习性的初步观察. *水产学报*, 1965, 2(2): 35 – 43.]
- [38] Bernay B. Ovarian jelly-peptides (OJPs), a new family of regulatory peptides identified in the cephalopod *Sepia officinalis* [J]. *Peptides*, 2006, 27(6): 1259 – 1268.

Histology of reproductive system in *Sepia lycidas*

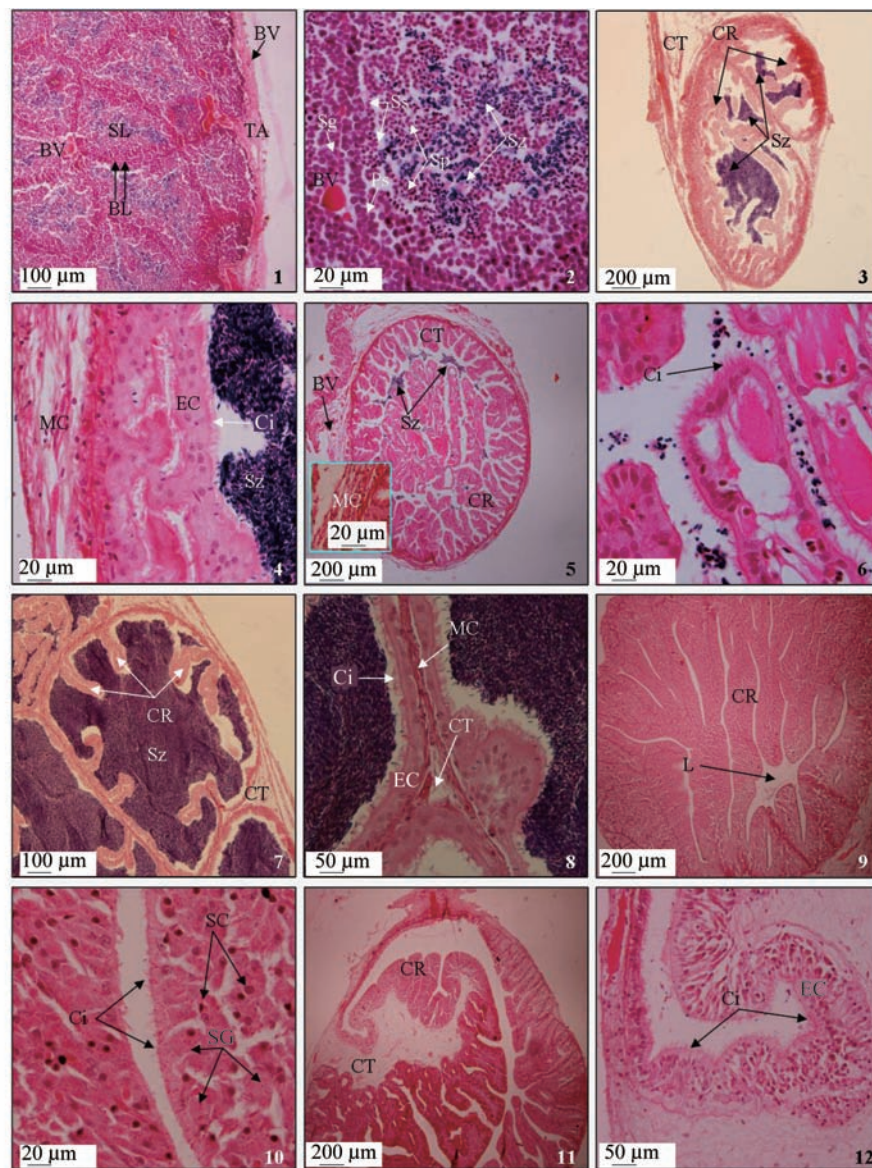
LUO Jiang, JIANG Xiamin*, PENG Ruibing, TANG Feng

(Faculty of Marine Science, Ningbo University, Ningbo 315211, China)

Abstract: *Sepia lycidas* is a warm-ocean demersal Cephalopoda that inhabits offshore waters at a depth of approximate 15 – 100 m, and is mainly distributed from the Indian Ocean to the western Pacific, and few research studies have been reported on this species. In order to enrich theoretical knowledge for the artificial breeding of *S. lycidas*, the fine structure of reproductive system in male and female *S. lycidas* was observed by anatomical and histological methods. The results showed that the male reproductive system consists of nine parts, i. e. : testis, sperm duct, mucilaginous gland, ejaculatory apparatus gland, middle tunic gland, outer tunic gland, hardening gland, finishing gland, and spermatophoric sac. The sperm duct could be further divided into anterior, middle (ampullae), and posterior part. The mature spermatozoon produced in the testis and transported by the sperm duct, formed sperm masses in the mucilaginous and ejaculatory apparatus gland, then arranged in a new regular in the middle and outer tunic gland, and turned hard in the hardening gland, and formed mature spermatophores in the finishing gland. The mature spermatophores stored in the spermatophoric sac, and ejaculated outside by batches in the mating seasons. The female reproductive system consists of five parts, i. e. : ovary, oviduct, oviduct gland, a pair of nidamental gland, and a pair of subaltern nidamental gland. Oogenesis is asynchronous, and the oocyte matures by batches, forms a tertiary egg envelope by joint action of the oviduct gland, nidamental gland, and subaltern nidamental gland. The male and female reproduction system of *S. lycidas* is adapted to its manner of fertilization and spawning.

Key words: *Sepia lycidas*; male; female; reproductive system; histology

Corresponding author: JIANG Xiamin. E-mail: jiangxiamin@nbu.edu.cn



图版 I 拟目乌贼雄性生殖系统结构

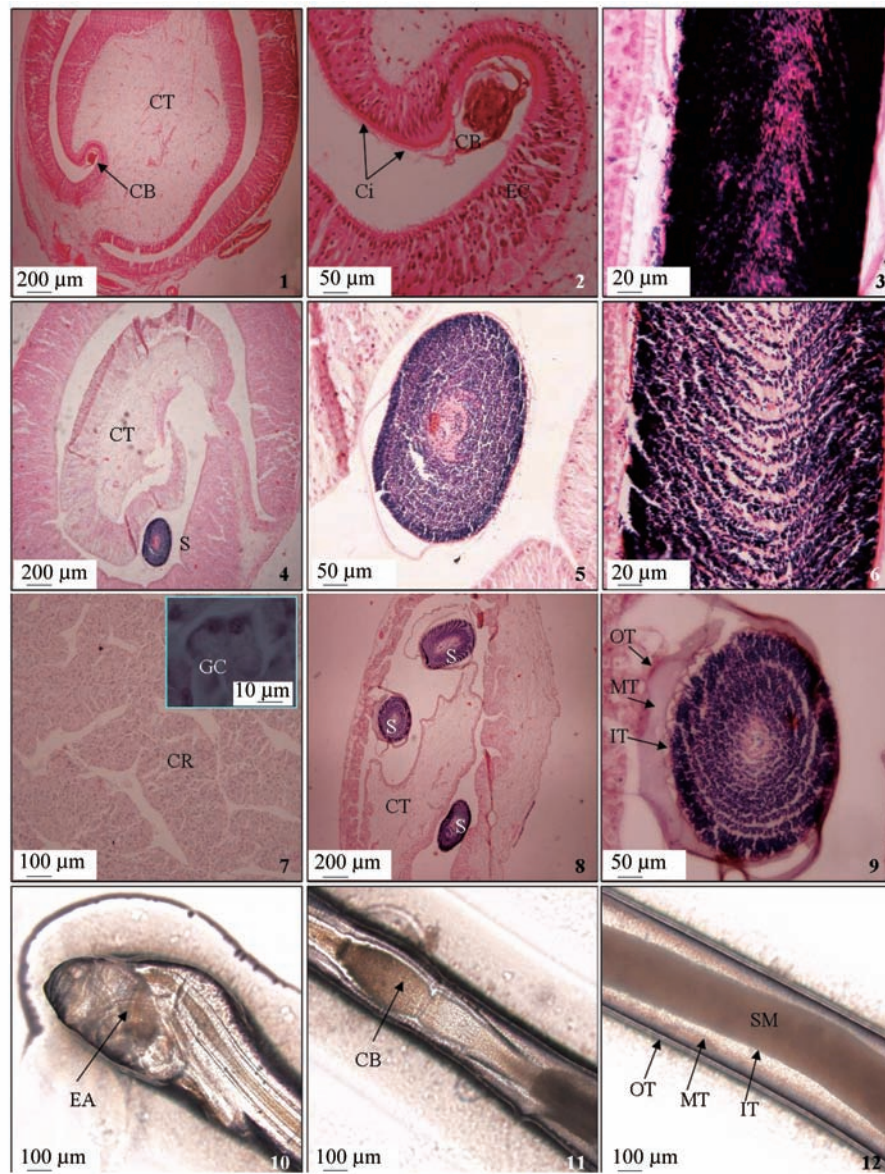
1. 精巢, ×100; 2. 精巢, ×400; 3. 输精管前段, ×40; 4. 输精管前段, ×400; 5. 输精管中段, ×40; 6. 输精管中段, ×400; 7. 输精管后段, ×100; 8. 输精管后段, ×400; 9. 粘液腺, ×40; 10. 粘液腺, ×400; 11. 放射导管腺, ×40; 12. 纤毛沟, ×200

BL:基膜; BV:血管; Ci:纤毛; CR:褶皱; CT:结缔组织; EC:上皮细胞; L:管腔; MC:肌肉细胞; Ps:初级精母细胞; SC:分泌细胞; SG:分泌颗粒; Sg:精原细胞; SL:精小叶; Sp:精细胞; Ss:次级精母细胞; Sz:精子; TA:白膜

Plate I Fine structure of male reproduction system of *S. lycidas*

1. Testis, ×100; 2. Testis, ×400; 3. Anterior sperm duct, ×40; 4. Anterior sperm duct, ×400; 5. Middle sperm duct, ×40; 6. Middle sperm duct, ×400; 7. Posterior sperm duct, ×100; 8. Posterior sperm duct, ×400; 9. Mucilaginous gland, ×40; 10. Mucilaginous gland, ×400; 11. Ejaculatory apparatus gland, ×40; 12. Ciliary groove, ×200

BL:Basal lamina; BV:Blood vessel; Ci:Cilium; CR:Cristae; CT:Connection tissue; EC:Epithelial cells; L:Lumen; MC:muscle cells; Ps:Primary spermatocyte; SC:Secretory cell; SG:Secretory granules; Sg:Spermatogonia; SL:Seminiferous lobule; Sp:Spermatid; Ss:Secondary spermatocyte; Sz:Spermatozoa; TA:Tunica albuginea



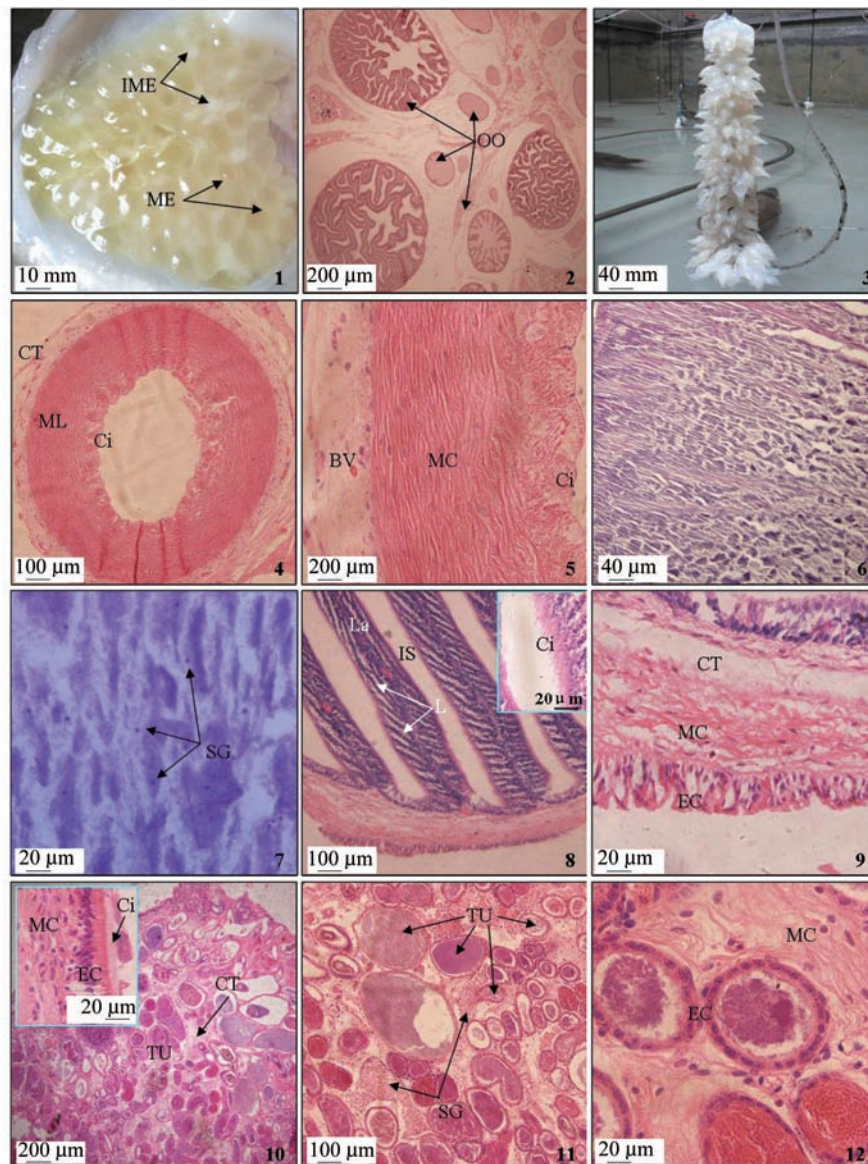
图版 II 拟目乌贼雄性生殖系统结构

1. 中被膜腺, $\times 40$; 2. 纤毛沟, $\times 200$; 3. 中被膜腺内精荚, $\times 400$; 4. 外被膜腺, $\times 40$; 5. 外被膜腺内精荚, $\times 200$; 6. 外被膜腺内精荚, $\times 400$; 7. 硬腺, $\times 100$; 8. 终腺, $\times 40$; 9. 终腺内精荚, $\times 200$; 10. 精荚头部, $\times 100$; 11. 精荚中部, $\times 100$; 12. 精荚尾部, $\times 100$
 CB: 胶合体; Ci: 纤毛; CR: 褶皱; CT: 结缔组织; EA: 放射装置; EC: 上皮细胞; GC: 杯状细胞; IT: 内被膜; MT: 中被膜; OT: 外被膜; S: 精荚; SM: 精团

Plate II Fine structure of male reproduction system of *S. lycidas*

1. Middle tunic gland, $\times 40$; 2. Ciliary groove, $\times 200$; 3. Spermatophoric in the Middle tunic gland, $\times 400$; 4. Outer tunic gland, $\times 40$; 5. Spermatophoric in the Outer tunic gland, $\times 200$; 6. Spermatophoric in the Outer tunic gland, $\times 400$; 7. Harding gland, $\times 100$; 8. Finishing gland, $\times 40$; 9. Spermatophoric in the Finishing gland, $\times 200$; 10. Head of the spermatophoric, $\times 100$; 11. Middle of the spermatophoric, $\times 100$; 12. End of the spermatophoric, $\times 100$

CB: Cement body; Ci: Cilium; CR: Cristae; CT: Connection tissue; EA: Ejaculatory apparatus; EC: Epithelial cells; GC: Goblet cells; IT: inner tunic; MT: Middle tunic; OT: Outer tunic; S: Spermatophoric; SM: Sperm mass



图版Ⅲ 拟目乌贼雌性生殖系统结构

1. 卵巢; 2. 卵巢, ×40; 3. 呈串受精卵; 4. 输卵管, ×100; 5. 输卵管, ×400; 6. 输卵管腺, ×100; 7. 输卵管腺, ×400; 8. 缠卵腺, ×100; 9. 缠卵腺壁, ×400; 10. 副缠卵腺, ×40; 11. 副缠卵腺, ×100; 12. 副缠卵腺, ×400

BV: 血管; Ci: 纤毛; CT: 结缔组织; EC: 上皮细胞; IME: 未成熟卵子; IS: 瓣间区; La: 分泌页瓣; MC: 肌肉细胞; ME: 成熟卵子; ML: 肌肉层; OO: 卵母细胞; SG: 分泌颗粒 TU: 腺体小管

Plate III Fine structure of female reproduction system of *S. lycidas*

1. Ovary; 2. Ovary, ×40; 3. A string of zygote. 4. Oviduct, ×100; 5. Oviduct, ×400; 6. Oviduct gland, ×100; 7. Oviduct gland, ×400; 8. Nidamental gland, ×100; 9. Parietal of the Nidamental gland, ×400; 10. Subaltern Nidamental gland, ×40; 11. Subaltern Nidamental gland, ×100; 12. Subaltern Nidamental gland, ×400

BV: Blood vessel; Ci: Cilium; CT: Connection tissue; EC: Epithelial cells; IME: Immature egg; IS: Interlamellar spaces; La: Lamellar; MC: muscle cells; ME: Mature egg; ML: Muscle layer; OO: Oocyte; SG: Secretory granules; TU: Tubular