

研究简报

浙江近海曼氏无针乌贼 卵巢周年变化的研究

THE ANNUAL CHANGE OF THE OVARY OF CUTTLE FISH (*SEPIELLA MAINDRONI* DE ROCHEBRUNE) IN THE WATERS OF ZHEJIANG PROVINCE

龚启祥 杜立勤

Gong Qixiang and Du Liqin

(浙江水产学院)

(Zhejiang Fisheries College)

曼氏无针乌贼 *Sepiella maindroni* de Rochebrune 在中国东、黄渤海均有分布。近年来,其产量不断下降。因此开展乌贼生物学的研究,合理地利用、保护乌贼资源已引起人们的注重。关于乌贼繁殖生物学,仅对其繁殖习性作了些研究^[1,2,3,4]。曼氏无针乌贼的人工孵化近年来作过初步探讨^[1]。在乌贼性腺发育方面,对金乌贼 *Sepia esculenta* Hoyle 作过研究^[2]。然而曼氏无针乌贼的性腺发育至今还未见报道。本文拟对曼氏无针乌贼卵巢周年变化作些观察,为乌贼的增养殖提供些基础生物学资料。

材料与 方法

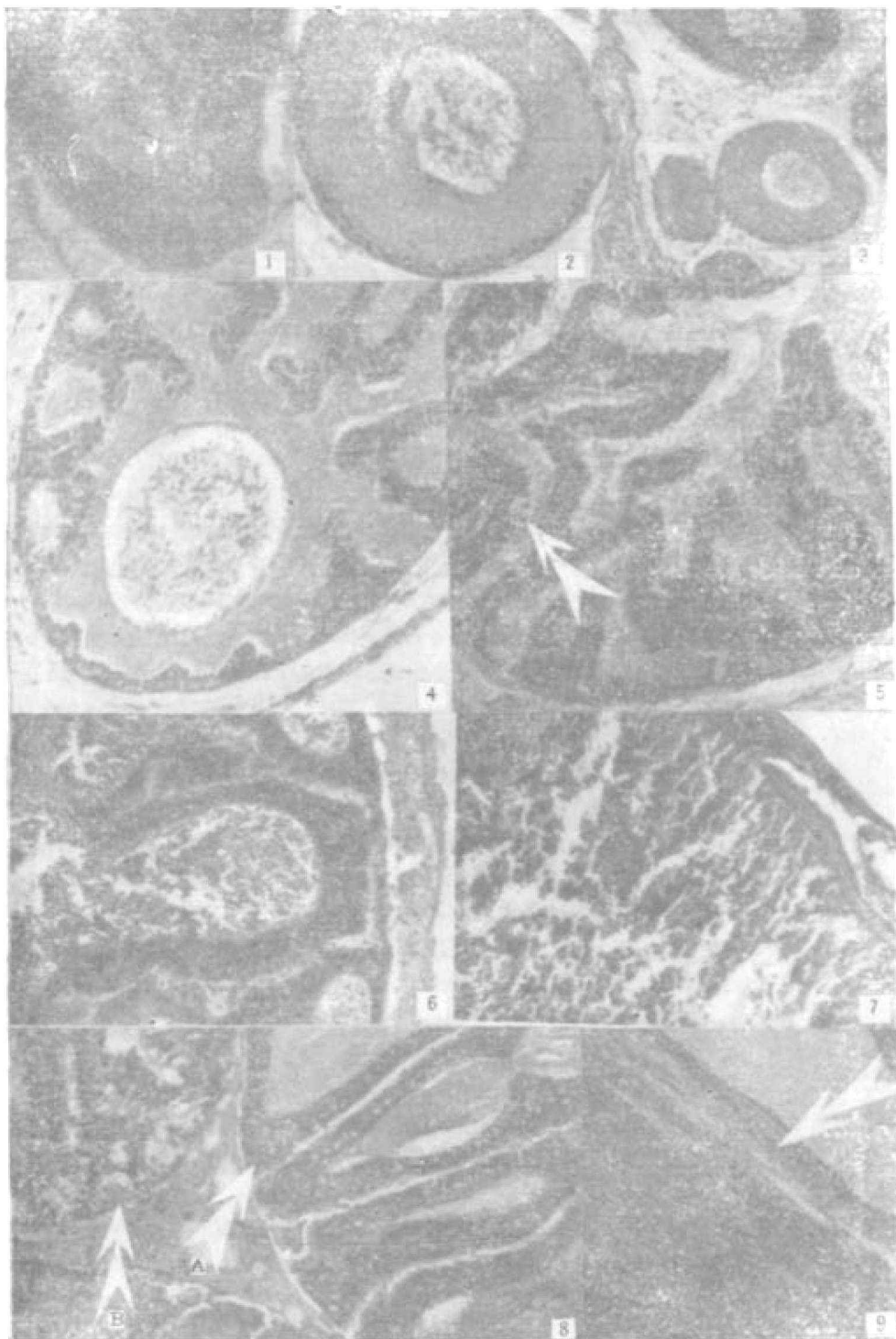
本工作是在1982—1983年间进行的。试验材料采自浙江近海,共得成熟个体和幼乌贼标本974只,其中雌性个体为352只。样品经形态测量后,卵巢及含有成熟卵的输卵管都用 Bouin氏液固定,石蜡包埋,切片厚度为6—8微米,Delafield氏苏木精——曙红染色。典型切片作显微摄影。曼氏无针乌贼卵母细胞发育的时相划分,是根据作者的研究来描述的;其卵巢发育分期,采用在卵巢切面中的面积超过50%的卵母细胞的时相来确定卵巢发育时期。

结 果

一、卵巢中卵母细胞的发生 乌贼卵巢是由其身体后端的体腔膜上某部分隆起而成的葡萄状结构。在其发育早期,生殖上皮伸入该隆起内,由生殖上皮细胞发育成卵原细胞,进而发育成各时相卵母细胞。

1. 第1时相卵母细胞 其形态多变,有不规则形或近圆球形。卵母细胞的长径为47.8—92.0微米,短径约36.8—77.3微米。胞质均匀,被H·E法染成深紫色显强嗜碱性(图版1)。胞核颇大呈椭圆形,其长径可达33.1—51.5微米。核质内有1—13颗球形核仁。整个卵母细胞的外周仅有一薄层质膜,

(1) 李复雪, 1962. 曼氏无针乌贼 *Sepiella maindroni* de Rochebrune 繁殖生物学的研究。动物生态及分类区系专业学术讨论会论文摘要汇编, 55。



未见完整的滤泡细胞层。

2. 第2时相卵母细胞 在其早期,卵母细胞大多成圆球形,卵径约117.8—165.6微米。胞质均匀仍被染成深紫色。胞核成透亮的圆泡状,大多位于卵母细胞中央,核径可达66.2—88.3微米。核质内散布着几十颗核仁,它们与染色质颗粒混杂在一起,常不易区分。卵母细胞外周已形成一层完整的滤泡层,滤泡细胞呈扁平状。在其发育中期,卵母细胞的形态基本为椭圆形,其长径为230.7—432.0微米、短径约172.8—244.8微米。胞质呈微粒状分布,染色均匀一致。胞核椭圆形、核膜呈波纹状。卵母细胞外周有两层滤泡膜(图版2)。随着卵母细胞发育,内层滤泡细胞渐成立方形,外层仍为扁平状。在2时相卵母细胞晚期,其形态已从椭圆形变成梭形,其长径为360.0—619.2微米,短径约244.8—374.4微米。此时卵母细胞外周的两层滤泡膜和质膜同时从卵母细胞四周迅速向卵母细胞内部伸入,在卵母细胞内部形成许多滤泡膜褶(图版4)。胞核也成梭形,其长轴方向与卵母细胞的长轴方向基本一致。核径很大,其长径达115.2—162.0微米,短径也有86.4—129.6微米。这时胞核已移向卵母细胞的一侧。从II期卵巢切片观察,卵巢游离面上的卵母细胞发育早,而卵巢中央及靠近体腔壁的卵母细胞发育晚一些。即此时已显示出卵母细胞发育的非同步性。

3. 第3时相卵母细胞 由于营养物质的积累,卵母细胞的体积增长很快,3时相卵母细胞的长径可达460.8—805.6微米。但胞核体积较前略有缩小,核长径为72.0—144.0微米。滤泡细胞褶入卵母细胞内后,在3时相时,内层滤泡细胞内出现泡状结构(图版5)。在H·T法中,此种泡透亮,似是脂肪泡。这脂肪泡如何在滤泡细胞内形成,尚需再作研究。这种脂肪泡形成后,被整个排入卵母细胞胞质内。滤泡细胞内的脂肪泡排出后,其滤泡细胞的形态又恢复正常。估计滤泡细胞的这种分泌作用是不断进行的,于是胞质内脂肪泡不断增多,广泛地分布在滤泡膜褶之间的胞质内。在3时相晚期,脂肪泡内出现被染成桔黄色的卵黄颗粒。

4. 第4时相卵母细胞 其长径约1.07—4.12毫米,短径为0.86—2.80毫米。在卵母细胞内卵黄物质增多的同时,伸入到卵母细胞内的滤泡膜褶的形态结构发生明显变化:滤泡细胞之间的界线消失,整个滤泡细胞显著萎缩,其染色性质逐步地从嗜碱性向嗜酸性转化。至第4时相晚期时,伸入到卵母细胞内的滤泡细胞基本消失了(图版7)。这些充分说明,卵母细胞发育到第4时相时,伸入到卵母细胞内的滤泡细胞本身被卵母细胞同化,日渐变成卵母细胞的营养物质。这种滤泡细胞被同化吸收的过程、机理等有待进一步观察。在曼氏无针乌贼卵母细胞发生过程中,一直未见其初级卵膜结构。至第4时相晚期卵母细胞基本长足时,才在质膜外周可明显地看到一层被染成浅火黄色的、厚度不一的均质卵膜结构(图版7),其厚度可达5.6—18.4微米。这层卵膜似是由滤泡细胞分泌而成的次级卵膜。在次级卵膜的外周,滤泡细胞成层排列,形成一较厚的保护层。

5. 第5时相卵母细胞 即已达成熟阶段的卵细胞。卵粒透明,呈浅草绿色。其长径约3.14—4.41毫米,短径为1.70—2.91毫米。卵母细胞发育进入5时相后,滤泡膜自行破裂,于是成熟卵子被跌入生殖腔内。这时整个卵子的外周仅有一层较厚的次级卵膜,卵内的卵黄颗粒基本成融合状态(图版9)。在

图版说明 Explanation of Figures 图版(1—9) Plate I(1—9)

1. 第1时相卵母细胞 The Oocyte in phase 1
2. 第2时相中期卵母细胞 The middle stage of oocyte in phase 2
3. II期卵巢 The ovary of stage II
4. 第2时相晚期卵母细胞 The late stage of oocyte in phase 2
5. 第3时相卵母细胞,箭头所指系脂肪泡 The oocyte in phase 3, the arrow showing adipose froth
6. 第4时相早期卵母细胞 The early stage of oocyte in phase 4
7. 第4时相晚期卵母细胞 The late stage of oocyte in phase 4
8. IV期卵巢,箭头1所指为4时相卵母细胞,箭头2所指系3时相卵母细胞 The ovary of stage IV, the arrow A showing oocyte in phase 4, the arrow B showing oocyte in phase 3
9. 示第5时期卵母细胞局部,箭头所指为输卵管 A portion of oocyte in phase 5, the arrow showing oviduct

表1 曼氏无针乌贼各时相卵母细胞概况

Table 1 Oocyte of *Sepiella maindroni* de Rochebrume for each phase

卵母细胞时相 Phase of oocyte		卵 径 (微米) Ovum diameter (micron)		核径(微米) Nucleus diameter (micron)	次级卵膜厚度(微米) Thickness of the second egg membrane(micron)
		长 径 Longer ovum diameter	短 径 Shorter ovum diameter		
第1时相 The first phase		47.8—92.0	36.8—77.3	33.1—51.5	
第2时相 The second phase	早期 Early Stage	117.8—165.6		66.2—88.3	
	中期 Middle stage	230.7—432.0	172.8—244.8	86.4—129.6	
	晚期 Late stage	360.0—619.2	244.8—374.4	115.2—162.0	
第3时相 3rd phase		460.8—805.6	288.0—532.0	72.0—144.0	
第4时相 4th phase		1070.0—4120.0	860.0—2800.0		5.6—18.4
第5时相 5th phase		3140.0—4410.0	1700.0—2910.0		7.4—18.2

产卵活动中,当卵子通过输卵管末端时,由输卵管腺的分泌物在卵子外周先形成一层三级卵膜。当卵子产至体外时,由缠卵腺和墨囊的分泌物在腹腔中再在卵子外周包上50—60层的卵膜结构^[2]。

二、卵巢发育 在生殖周期中,卵巢发育的阶段性是很明显的。

1. 10月—翌年1月卵巢 即越冬期卵巢。从表2可知,幼乌贼孵化后的7—10月由于水温适宜、饵料充足,其体重增长迅速,性腺发育也较快,在10月上旬已能用肉眼区分出精巢与卵巢。虽然卵巢重量甚微,平均仅0.12克,但可见其卵粒结构。至此,其卵巢发育开始进入II期(图版3)。在II期卵巢中,基本细胞群为2时相卵母细胞,其个数占83.5%,在卵巢切面上所占的面积比例达97.8%。曼氏无针乌贼卵巢发育进入II期后,便在此期越冬。

2. 2—3月卵巢 曼氏无针乌贼越冬期过后,其卵巢发育进程很快。2月中旬雌体样品都是II期卵巢,但到3月上旬时其卵巢类型基本为IV期,而且少数个体的输卵管内已有少量成熟卵子堆积。III期卵巢,这种卵巢在样品中所占频数不高,一般不易采到,这可能卵母细胞处在3时相阶段的时间甚短之故。III期卵巢中的主要细胞群为3时相卵母细胞,其个数占25.1%,在卵巢切面中所占的面积比例约61.5%。其次是1、2时相卵母细胞,其个数占74.9%,在卵巢中所占的切面面积比例仅38.5%。IV期卵巢,在IV期卵巢中,基本细胞群为4时相卵母细胞(图版8)。其个数占38.2%,所占切面面积比例约90.4%。此外,还有3、2、1等不同时相的卵母细胞。

3. 4—6月卵巢 即繁殖期卵巢。从表2可见,这时期的卵巢类型有IV、V以及跌卵后的VI-IV期等形态。IV期卵巢:这种卵巢同3月份的IV期卵巢相比,在卵母细胞的组成上无多大区别。4时相卵母细胞的个数约占48.5%,在卵巢切面上的面积比例仍有96.5%。V期卵巢及跌卵后的VI-IV期卵巢:由于乌贼卵母细胞发育到5时相时,便因滤泡膜破裂而纷纷跌入生殖腔,因此很难采到完整的V期卵巢标本。如果生殖腔内见到大量分散的、透明的成熟卵子,这时的卵巢发育已进入V期。但能采到的完整卵巢标本是跌卵后的VI-IV期卵巢。这种卵巢与跌卵前的IV期卵巢,在卵母细胞组成的细胞学图象上无显著差别。

表2 曼氏无针乌贼各期卵巢中的卵母细胞组成
 Table 2 Oocyte percentage of *Sepiella maindroni* de Rochedrune
 for each stage of ovary

月份 Month	卵巢 时期 Developing stage of ovary	平均纯重 (克) Average pure body weight (g)	平均卵巢 重(克) Average ovary weight (g)	平均成熟 系数(%) Average value of mature coefficient (%)	卵母细胞组成(%) Oocyte percentage for each phase (%)								
					个数比例 Rate of individual number				切面上面积比例 Rate of occupied area on one section of ovary				
					1、2时相 1&2 phase	3时相 3rd phase	4时相 4th phase	5时相 5th phase	1、2时相 1&2 phase	3时相 3rd phase	4时相 4th phase	5时相 5th phase	
7		0.9											
8		2.8											
9		13.7											
10	II	163.7	0.12	0.85	100					100			
11	II	177.7	0.12	0.87	100					100			
12	II	202.5	0.28	1.39	100					100			
1	II	215.8	0.63	2.90	91.3	8.7				85.9	14.9		
2	II	246.0	1.24	4.74	84.2	15.9				60.7	39.3		
3	III IV	302.5	5.00	14.70	74.9 34.9	25.1 26.9	38.2			38.5 2.1	61.5 7.5	90.4	
4	IV V	255.5	7.50	28.00									
5	IV V	243.0	7.07	31.44									
6	IV V	209.6	8.9	32.50	37.4	14.1	48.5			1.2	3.3	95.5	

讨 论

1. 关于曼氏无针乌贼卵母细胞的滤泡膜变化和卵膜结构问题 曼氏无针乌贼卵母细胞发生中, 在其早期便有扁平状的滤泡细胞包围。在2时相中期时, 已有完整的、形态不同的两层滤泡膜结构。卵母细胞本身的质膜很薄, 故此时的滤泡膜除供应卵母细胞的营养物质外, 还有十分明显的保护卵母细胞的作用。随着卵母细胞发育, 两层滤泡膜同时向卵母细胞内伸入, 在卵母细胞的细胞质内形成许多滤泡膜褶, 而且卵巢中的微血管也随滤泡膜褶伸入卵母细胞内, 从而保证了早期卵母细胞的营养供应。以后, 伸入到卵母细胞内的滤泡细胞本身逐渐被胞质同化、吸收, 而变成卵母细胞的营养物质。从而表明, 乌贼卵母细胞的营养方式为特殊的滋养型。在整个卵母细胞发育过程中, 始终未见其初级卵膜结构。而到4时相卵母细胞晚期时, 才出现一层次级卵膜结构, 其仅仅起一种保护作用而已。曼氏无针乌贼卵母细胞的特殊卵膜结构可能与它的营养方式有关。由于其卵母细胞的营养物质供应是靠滤泡细胞及微血管的伸入, 把营养物质直接送入卵母细胞内来完成的, 而不是通过滤泡细胞和卵母细胞的微绒毛, 故曼氏无针乌贼可以无初级卵膜结构。

2. 关于曼氏无针乌贼的排卵方式和产卵类型问题 关于乌贼的产卵活动, 国内学者对金乌贼、曼

氏无针乌贼都作过详细观察^[2,3]。认为卵子是分批生成、分批产出。或者说是多次产卵类型。据作者对产卵前曼氏无针乌贼解剖和卵巢切片分析,在3月上旬,从IV期卵巢开始,便有发育早的成熟卵跌入生殖腔后进入输卵管。但这些卵子不会马上产出。从IV期卵巢切片分析,除基本细胞群4时相卵母细胞外,尚有3、2、1等不同时相卵母细胞,可见其发育并非一致。从繁殖期的成熟系数分析(见表2),从4—6月卵巢成熟系数值一直在28.0%—32.5%的高水平上,该数值没有下降后再上升的现象。为此,作者推测,在繁殖季节,曼氏无针乌贼卵巢排卵(跌卵)是连续不断的。这些成熟卵子跌入生殖腔后,经输卵管在生殖腔中的开孔,逐渐在输卵管中堆积。卵子在输卵管中的发育处在暂时停顿状态,虽然进入输卵管的卵在时间上有先后之不同,但在发育程度上无多大区别。成熟卵子是逐个从输卵管中产至体外的,每次产卵活动总要间隔几天^[3]。作者认为这种分批产卵,不是由于卵巢分批排卵的结果,而是由于亲乌贼在产卵活动中体力需恢复的缘故。堆积在输卵管中的、发育基本相同的成熟卵分次产出后,亲乌贼便死亡了。可见这种所谓分批产卵应理解为发育相同的卵子分次产出而已。

小 结

1. 在浙江近海,10月上旬曼氏无针乌贼的性腺从体腔膜上明显隆起。10月—翌年2月为II期卵巢。3月上旬卵巢发育进入IV期。繁殖期为4—6月。
2. 曼氏无针乌贼无初级卵膜结构,至第4时相晚期才出现次级卵膜结构。
3. 曼氏无针乌贼卵巢跌卵,在成熟期是连续不断的;堆积在输卵管中的成熟卵是逐个产出的。
4. 曼氏无针乌贼卵母细胞的营养方式为特殊的滋养型。

参 考 文 献

- [1] 李星颢等, 1982。曼氏无针乌贼的人工孵化及其在资源增殖中作用的估计。海洋渔业, 4(1):1—3。
- [2] 李嘉泳等, 1965。金乌贼 *Sepia esculenta* Hoyle 在我国黄渤海的小体游和发育。太平洋西部渔业研究委员会第六次全体会议论文集, 61—92。科学出版社。
- [3] 张焯等, 1965。曼氏无针乌贼 *Sepiella maindroni* de Rochebrune 繁殖习性的初步观察。水产学报, 2(2):35—44。
- [4] 张玺等, 1962。中国经济动物志:海产软体动物, 223—225。科学出版社。
- [5] 黄海水产研究所, 1981。海洋水产资源调查手册(第二版), 82—87。上海科学技术出版社。
- [6] 瑞温, C. P.(李汝祺、张宗炳译), 1960。卵子发生。科学出版社。