

# 锯缘青蟹卵巢发育的组织学观察

上官步敏 刘正霖 李少菁

(厦门大学)

**提 要** 根据锯缘青蟹卵巢的外部形态和内部组织学特征,卵巢发育可以划分为六个时期:未发育期、发育早期、发育期、将成熟期、成熟期和排卵后期。在发育早期,多数卵母细胞胞质中有多个嗜酸性液泡,这种结构在其他十足类卵母细胞中较少见。少数个体在发育早期发生卵母细胞全面退化,这种现象可能是缺乏交配或饥饿造成的。

**关键词** 卵子发生,卵巢发育,锯缘青蟹

锯缘青蟹(*Scylla serrata*)是一种味道鲜美、营养丰富的食用蟹。尤其是卵巢成熟的雌蟹(俗称红蟳)更是价高味美的海珍上品,具有很高的经济价值。随着经济的发展,其需求量日益增大,而其资源十分有限,早已供不应求。因此,近年来福建、海南、广东、广西等地开始开展起人工育苗的研究,以便为扩大人工养殖提供苗种。在开展人工育苗研究时,对这一类型性腺发育规律的了解显然是必不可少的。

在我国,有关蟹类性腺发育的系统研究很少;有关锯缘青蟹生殖细胞发生和性腺发育的研究,也尚未见到报导。1949年,菲律宾学者曾描述比较了当地几种青蟹的精、卵发生过程<sup>[9]</sup>,但文中对锯缘青蟹卵子发生的描述很不完善,且有些观点尚待证实。1978年印度学者也曾对普利克特湖锯缘青蟹的卵子发生作了一些光镜水平的观察,遗憾的是这些结果未正式发表<sup>(1)</sup>。我国的青蟹仅有一种<sup>[6]</sup>,个体远比普利克特湖的锯缘青蟹小<sup>[10]</sup>,其性腺发育也可能因地理等因素的差别而不同。为了促进我国青蟹人工繁殖研究的开展,作者利用电镜和光镜对厦门海区锯缘青蟹卵巢发育和卵子发生进行了较深入的研究。这不仅有助于人工繁殖研究的发展,也为我们正在进行的青蟹繁殖的生理、生化研究,提供了不可缺少的理论基础。本文主要报导青蟹卵巢发育过程的研究结果。

## 材 料 与 方 法

实验用雌蟹均采捕自厦门附近海区。活蟹带回实验室后在水池中暂养 1—2 天,不投饵。

选择健康活蟹,由胸肢基部关节膜,按 10—15ml/kg 体重的剂量,注射 20% 氨基甲酸乙酯,随即测量头胸甲长、宽和体重。注射后约 10 分钟,待动物附肢基本不活动(进入麻醉状态)后,即开始解剖,并在把小块卵巢投入固定液后,对性腺的外部形态特征进行观察测量。多数供组织学制片的样品在 Bouin 氏液固定 24 小时后,按常规的石蜡切片程序脱水,透明和包埋;成熟和将成熟的卵巢用叔丁醇代替酒精和二甲苯进行脱水透明。切片 8 $\mu$ m。苏木精—伊红法染色。Olympus BH-2 型显微镜下观察拍照。

收稿年月:1990年7月;同年10月修改。

(1) Ezhilarasi, S., 1987. M. Sc. Dissertation, Madras University.

## 结 果

### (一) 卵 子 发 生

锯缘青蟹卵子在卵巢中主要经历了卵原细胞的增殖和迁移以及初级卵母细胞的分化和生长两个过程。在后一过程中,初级卵母细胞可分为卵黄发生前期和卵黄发生期。

1. 卵原细胞 胞体一般为卵圆或近圆形,核较大,占据细胞的大部分;胞质稀少,仅为一薄层围于核周,呈淡紫色。当卵原细胞处在增殖相对静止的状态时,胞体较小(短径 $5-7\mu\text{m}$ ),核着色较深,核仁不易辨认(图版—2)。在卵原细胞活跃增殖时,胞体略大( $6-9\mu\text{m}$ ),核圆且较大,染色质呈颗粒状,多数靠核膜内侧分布,并可见一个核仁(图版—4)。

2. 卵黄发生前期卵母细胞 此期相当于小生长期。经过减数分裂前期,卵母细胞核显著膨大,形成胚泡;核仁明显,染色体兰色丝状和颗粒状,散布于核内(图版—6)。胞质由少而多,且越来越致密,出现一些嗜碱性颗粒,从而使胞质变为兰色。与此同时,多数细胞胞质中出现一至数个大的嗜酸性液泡(直径一至数 $\mu\text{m}$ );液泡内多可见红色物质(见图版—6,7,液泡内可见深色团块)。这种液泡状结构在其他十足类动物的卵母细胞很少见。此期细胞直径 $15-60\mu\text{m}$ 。

3. 卵黄发生期卵母细胞 此期相当于大生长期。卵母细胞在此期中体积迅速增大( $65-260\mu\text{m}$ ),胞质内开始积累卵黄粒,并且迅速增多。此期可分为卵黄发生初期和卵黄发生后期。在卵黄发生初期,滤泡细胞迁移到卵母细胞之间,但仍未完全包围每个卵母细胞。卵母细胞核内染色体明显,核仁大而显著,呈深紫色。胞质中液泡消失,出现一些较小的红色颗粒(卵黄粒);胞质变为紫红或深红色(图版—7)。

在卵黄发生后期,滤泡细胞在每个卵母细胞周围形成单层的滤泡层,卵母细胞体积显著增大,胞质内卵黄粒大而密集(图版—8,9)。

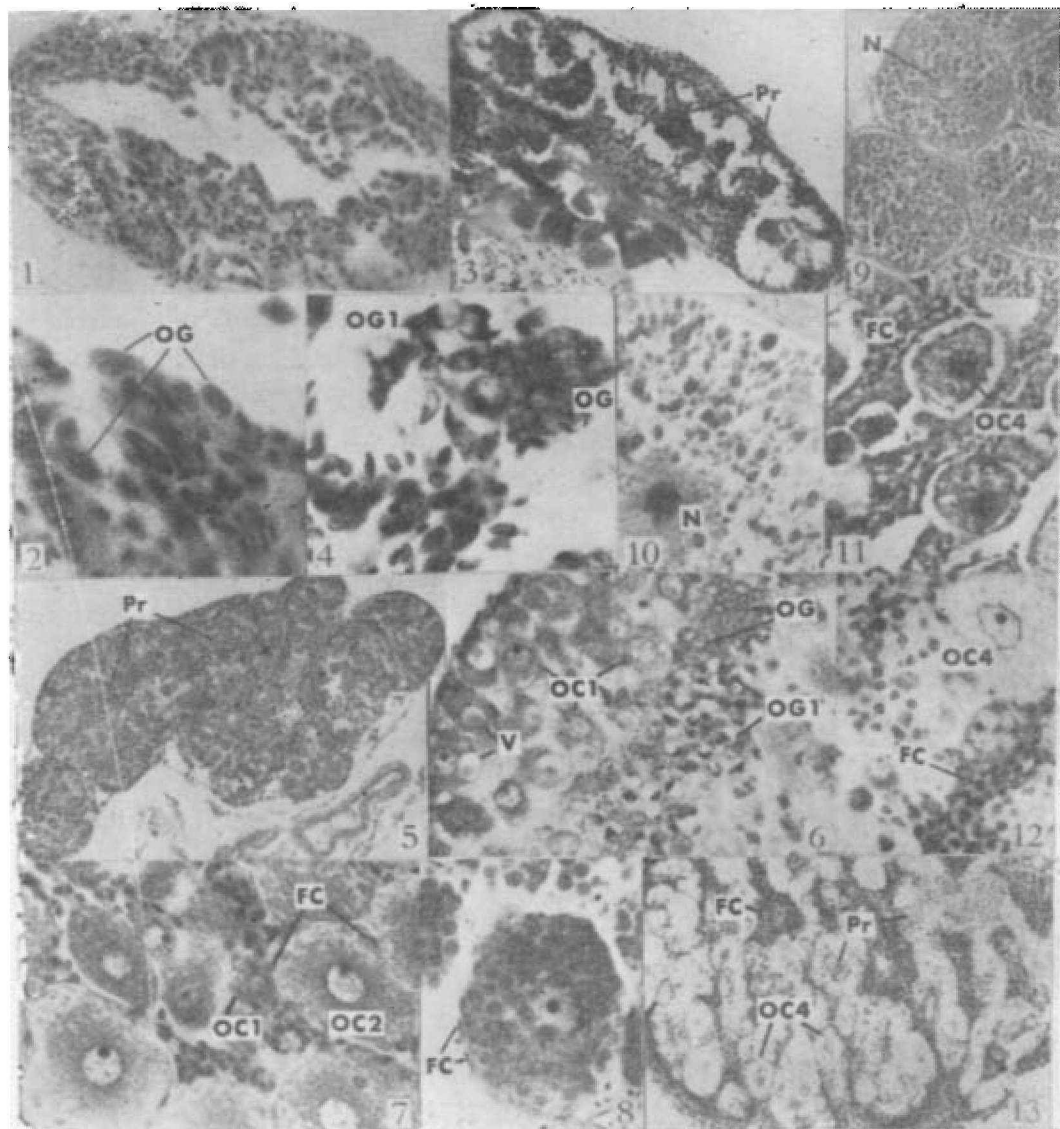
### (二) 卵巢发育和分期

根据卵巢内外特征的变化,卵巢发育可分为六期(见表1)。

在未发育期,卵巢为扁圆中空的细管,其内腔表面为单层柱状上皮(图版—1)。一些卵原细胞分布在上皮细胞之间,有时则游离出内皮细胞,分布在卵巢腔中,或三五成群集中在内皮细胞内陷而成的小穴中(图版—1,2)。

在发育早期,当卵巢外观仍十分细小,皱褶不明显、呈白浊略透明状时,卵巢内主要是大量处在活跃增殖期的卵原细胞。卵原细胞随着分裂向卵巢中央迁移,并在卵巢中央形成许多由处在分裂期的卵原细胞聚集而成的“增殖中心”(图版—3,4)。这是卵巢发育早期的初期(早II期)。

随着卵原细胞的迅速增殖,卵巢壁的滤泡组织也向腔内迁移,并把生殖细胞逐步分隔开,形成许多卵巢小管(ovarioles)。这种小管相当于初级滤泡,故其形成过程可称为“初级滤泡作用”(primary folliculogenesis)。在小管中,部分卵原细胞继续增殖,仍可见增殖中心,另一些细胞则分化形成初级卵母细胞,并开始其早期生长。因此,此时卵巢中同时可见到卵原细胞和不同大小的卵黄发生前期的卵母细胞(图版—5,6)。这时,由于卵巢



图版说明 The plate illustration

1. I 期卵巢横切( $\times 251$ ) 2. I 期卵巢壁局部( $\times 635$ ) 3. 早 II 期卵巢横切( $\times 105$ ) 4. 早 II 期卵巢局部( $\times 635$ ) 5. 晚 II 期卵巢横切( $\times 62$ ) 6. 晚 II 期卵巢局部( $\times 251$ ) 7. III 期卵巢( $\times 251$ ) 8. 卵黄发生后期卵母细胞( $\times 251$ ) 9. IV 期卵巢( $\times 62$ ) 10. V 期卵巢, 示成熟卵母细胞局部( $\times 251$ ) 11. VI 期卵巢( $\times 251$ ) 12. 发育早期退化卵巢, 示退化卵母细胞和增殖的滤泡细胞( $\times 251$ ) 13. 发育早期退化卵巢, 示卵原细胞增殖中心( $\times 62$ )

缩写说明 Notes for abbreviation

OG. 卵原细胞 OG1. 处在分裂期的卵原细胞 OC1. 卵黄发生前期卵母细胞 OC2. 卵黄发生初期卵母细胞 OC4. 退化卵母细胞 Pr. 增殖中心 V. 液泡 N. 卵母细胞核 FC. 滤泡细胞

小管的形成和生长, 卵巢增大并出现明显皱褶, 且变为不透明的乳白色, 这时为发育早期的晚期(晚 II 期)。

卵原细胞的增殖活动通常可进行到卵黄发生开始。

附表 锯缘青蟹卵巢发育期  
Attached table Ovarian development stage of *Scylla serrata*

发育期	头 胸 甲 长 (cm)	卵巢外部特征	卵巢组织学特征	发育特点
I未发育期	2.9—4.4 4.3—6.3	极细(0.2—0.5 mm),透明、管状、无皱褶、肉眼难于辨认。	横切面为中空细管,腔内或管壁上分布少量卵原细胞;无明显增殖迹象(图版-1,2)。	卵巢发育和卵子发生相对静止期。
II发育早期	3.7—7.4 5.2—11.3	宽约0.5—4.0mm,初期为白浊,略透明,皱褶不明显;晚期为乳白,不透明,皱褶明显。	初期出现大量卵原细胞,处在活跃增殖状态(图版-3,4);晚期卵巢小管形成,其内含卵黄发生前期卵母细胞和增殖的卵原细胞(图版-5,6)。	卵原细胞活跃增殖期,卵母细胞形成并进行减数分裂和卵黄发生前的准备。
III发育期	6.7—9.2 9.5—13.0	体积明显增大(宽由5mm增至20mm左右),皱褶显著,呈淡黄或橙黄色。	卵原细胞增殖极少或无;次级滤泡形成;卵巢内主要为卵黄发生期卵母细胞;卵母细胞增大显著,内含大量卵黄粒;核内染色体丝状(图版-7,8)。	卵母细胞迅速生长和卵黄发生旺盛期。
IV将成熟期	7.3—10.0 10.5—14.0	体积接近最大(宽约25mm),呈桔红色。	卵母细胞直径近最大(平均240 $\mu$ m),其内充满卵黄粒,核膜尚清晰,核内无明显染色体,核质均匀浅兰(图版-9)。	卵母细胞生长和卵黄发生近结束。
V成熟期	7.7—9.2 11.2—12.9	体积最大(最宽者可达28 mm),呈亮桔红色,卵粒可辨。	卵母细胞直径最大(平均260 $\mu$ m),卵核皱缩,核仁、核膜模糊,核质淡紫色(图版-10)。	卵母细胞生长和卵黄发生基本结束;卵核继续分裂。
VI排卵后期	7.5—8.0 11.6—12.5	萎缩,呈灰浊叶片状。	滤泡萎缩,泡内残存少量退化的大卵母细胞及早期卵母细胞、泡壁增厚(图版-11)。	排卵后,残存卵母细胞退化和重吸收。

到了发育期,卵巢小管壁上的滤泡细胞进一步向管腔内迁移,逐渐包围卵母细胞(图版—7),最终在每个卵母细胞周围形成单层滤泡细胞层,包裹住卵母细胞(图版—8);这一过程称为“次级滤泡作用”(secondary folliculogenesis)<sup>[8]</sup>。滤泡细胞在包住卵母细胞后,随着卵母细胞的生长增大,其形状逐渐由卵圆变为细长(图版—8)。

随着次级滤泡作用,卵母细胞进入卵黄发生期,卵巢迅速增大(主要是由于大量卵黄积累,促使卵母细胞体积迅速增大)直至成熟期达到最大体积。

### (三) 卵巢发育早期的退化

除上述正常发育过程外,还观察到一种异常现象——在发育早期的卵巢中出现卵母

细胞全面退化现象。出现这种退化的个体很少,在所观察的个体中仅见到两个。退化个体一般较大(头胸甲长分别为7.0和8.2cm),退化卵巢在外观上与正常的发育早期卵巢无明显差别,其内部特征略似排卵后期卵巢的特征,细胞和细胞核也皱缩变形,其胞质严重空化,很少有嗜色颗粒(图版—12)。除了这些特征外,这种早期退化的卵巢还可见到大量增殖的滤泡细胞和卵原细胞(增殖中心)(图版—12,13),据此很容易与排卵后期区分开来。

## 讨 论

### (一) 卵巢发育的分期

一些甲壳动物卵巢发育的分期,主要根据卵巢外部特征的变化,这给人们提供了直观迅速地了解性腺发育的可能性<sup>[4,7]</sup>。然而仅根据外部特征有时不易做到准确地分期。在确定分期界限时,应以卵巢内部发育特征为主,否则分期的意义就不大。通过对锯缘青蟹卵巢内外特征的对比观察,作者以卵巢发育特点为主,把卵巢发育分为六期。这种分期法与中国对虾(*Penaeus orientalis*)<sup>[1]</sup>和墨吉对虾(*P. merguensis*)<sup>(2)</sup>的划分相似。

未发育期(I期)是指卵巢在迅速发育之前(也即生殖细胞开始活跃地增殖和迅速地分化生长之前)的一段相对静止的发育过程。卵子发生经历起源、增殖、分化三个阶段<sup>[11]</sup>。第一阶段一般指原始生殖细胞的形成并迁移到性腺生殖表皮中的过程。这一过程始于胚胎早期<sup>[11]</sup>,并可能在胚胎期结束时就完成了<sup>[2]</sup>。根据作者的观察,青蟹卵原细胞开始活跃的增殖要到个体头胸甲长接近4甚至5cm时才开始,因此从胚胎期结束(即幼蟹形成之时,此时头胸甲长约数mm)到4—5cm之间,卵巢的生殖细胞可能处在一种相对静止的发育状态中,这时卵巢中仅见到很少量的卵原细胞,没有卵原细胞明显增殖的迹象,其特征与随后的发育早期显然有明显不同,故作者把这一阶段的卵巢发育定为“未发育期”。

在中国对虾中,曾把卵原细胞旺盛的增殖时期定为未发育期<sup>[1]</sup>,这是值得商榷的。他们所观察到的特征应属于第II期的初期,而且这种特征与“未发育期”这一名称也不相符。造成这种情况可能是由于他们所观察的对虾个体还不够小的缘故,此外也可能由于II期初期与I期之间在外观上是难于区分的。

在外观上,近成熟和成熟期卵巢也是不易区分的。从组织学的角度,除了成熟期平均卵径略大于近成熟期外,核的变化是卵子成熟的重要特征。在成熟期,核明显皱缩,核膜及核仁模糊不清,表明核即将解体进入分裂中期。在中国对虾<sup>[1]</sup>和墨吉对虾<sup>(2)</sup>中,成熟卵母细胞的核也有类似的变化。Wourms也认为卵母细胞的成熟“是由胚泡破裂而始”<sup>[11]</sup>。显然以核的这种变化作为甲壳类卵母细胞成熟的标志已得到较普遍的证实和接受。

由上所述可以清楚地看到,要做到准确、科学地对卵巢发育进行分期,最好的方法是以卵巢内部的发育特征为主,把内外特征结合起来作为分期的依据。

(1) 冯玉爱等,1986。甲壳动物学论文集,313。

(2) 同上。

## (二) 卵巢发育早期的退化

个别卵母细胞的退化是普遍的现象,但在发育早期几乎全部卵母细胞都发生退化的现象则很少,仅在个别较大的个体中发现。在这些全面退化卵巢中仍有大量正在分裂的卵原细胞,由这一点可以确定这些大个体的性腺尚处发育早期。通常大多数个体在头胸甲长 5—6cm 时,卵巢即已发育到晚 II 期;许多个体在 7—8cm 时,即进入 III 期,甚至 IV 或 V 期。而这些退化个体在 7—8cm 时,仍停留在 II 期而未进一步发育。这暗示,可能有什么因素阻止了卵母细胞合成卵黄和卵巢的进一步发育。

究竟是何原因造成这种退化?一是可能与缺乏交配有关。在实验中,作者曾解剖部分雌体的生殖系统,发现在发育早期、较小的个体中均未见到交配迹象,而在发育期(卵黄合成从此期开始)至成熟期的雌体中,都观察到交配过的特征:受精囊明显膨大,呈乳白色,并可镜检到精子。这表明交配与卵黄发生有某种联系。交配导致卵巢迅速发育和卵黄合成在许多虾、蟹都有报导<sup>[1,7]</sup>。在中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*),雌蟹如不能入海交配,卵巢即行退化<sup>[4]</sup>。交配可使虾蛄(*Squilla holoschista*)血浆和卵巢出现新合成的卵黄蛋白原<sup>[6]</sup>。在青蟹养殖中,通常认为未交配的雌蟹(俗称白蟹)是不能育成性腺成熟的“红蟳”;而卵巢为乳白色(相当晚 II 期)的大个体(有母)是初交配的,可以达到性成熟<sup>[3]</sup>。这除了证实交配促使性腺成熟外,还说明交配是在晚 II 期的大个体中进行的。印度学者的系列解剖观察也证实头胸甲长 8.0cm 以上的晚 II 期雌性青蟹均已交配过<sup>[10]</sup>。很可能雌蟹无需交配即可发育到卵巢 II 期。当个体生长到一定大小(例如 6—7cm)时进行交配;而作为一种生物刺激因素,此时的交配启动了体内有关的调控系统,使后者通过一定的途径(如神经内分泌途径)作用于卵巢,促使卵母细胞卵黄发生启动,使卵巢由 II 期发育到 III 期。当雌体达到一定大小却没有交配的机会时,卵巢不能进一步发育,相反则发生退化。当然,本实验观察到的大个体青蟹的退化是否确由于未获交配的机会而致,还有待进一步的观察才能确定。

除了交配外,其他因素(如饥饿等)也可能是导致退化的原因。饥饿造成甲壳类卵的重吸收也曾有报导<sup>[9]</sup>。当饵料缺乏时,为了保证身体的生长则可能抑制卵巢发育,甚至通过卵巢的退化和重吸收来补充生长之需。此外还可能还有其他造成退化的原因。显然通过进一步研究造成卵巢退化的真正原因将有助于促进青蟹养殖生产,还可使其繁殖的理论研究更加深入。

## 参 考 文 献

- [1] 上海水产学院主编,1981.组织胚胎学,280—281.农业出版社(京).
- [2] 曲漱惠等,1980.组织胚胎学,106.人民教育出版社(京).
- [3] 徐卓君等,1984.实用海水养殖技术,90—101.农业出版社.
- [4] 厦门水产学院《养蟹》编写组,1982.养蟹,27—29.农业出版社.
- [5] 戴爱云等,1986.中国海洋蟹类,190—191.海洋出版社(京).
- [6] Adiyodi, R. G. & T. Subramoniam, 1988. *Arthropoda-Crustacea*. In: *Reproductive Biology of Invertebrates* (Adiyodi, K. G. & R. G. Adiyodi, eds.), I. pp. 445—496. John Wiley & Sons (Chichester).
- [7] Bawab, F. M. & S. S. El-Sherief, 1988. *Stages of the reproductive cycle of the female crab Portunus Pelagicus based on the anatomical changes of the spermatheca* (Decapoda, Brachyura, Portunidae).

- Crustaceana*, 54(2): 139-148.
- [8] Charniaux-Cotton, H., 1980. Experimental studies of reproduction in Malacostraca Crustaceans, Description of vitellogenesis and of its endocrine control. In: *Advance in Invertebrates Reproduction* (Clark, W. H. & J. T. S. Adams, eds.), II. pp. 177-186. Elsevier North Holland(In.).
- [9] Estampador, E. P., 1949. *Scylla*(Crustacea: Portunidae)II. Comparative studies on spermatogenesis and oogenesis. *Philip. Jour. Sci.*, 78(3): 301-353.
- [10] Ezhilarasi, S. & T. Subramoniam, 1982. Spermathecal activity and ovarian development in *Scylla serrata*(forsk.) (Decapoda: Portunidae). In: *Prog. Invert. Reprod. Aquacult. proceedings of the First All India Symposium on Invertebrate Reproduction (1981)* (Subramoniam, T. & S. Varadarajan, eds.), pp. 77-88. New Century Printers(Madras, India).
- [11] Wourms, J. P., 1987. Oogenesis. In: *Reproduction of Marine Invertebrates*(Giese, A. C. et al. eds.), IX. pp. 50-179. The Boxwood Press, Pacific Grove(California).

## HISTOLOGICAL STUDIES ON OVARIAN DEVELOPMENT IN *SCYLLA SERRATA*

Shangguan Bumin, Liu Zhengcong and Li Shaojing

(Xiamen University)

**ABSTRACT** The oogenesis and ovarian development of the mud crab, *Scylla Serrata*, were described. Based on the changes of nucleus and cytoplasm of germ cells, vitellus formation and relationship between oocytes and follicle cells, oogenesis of *Scylla serrata*, being similar to those found in other decapods, can be divided into three stages, i. e., oogonia, previtellogenic and vitellogenic oocytes. Based mainly on the development of germ cells and follicle cells in ovary, also on the external features of ovary (size, morphology, color, etc.), the ovarian development can be divided into six stages as follows.

I. Undeveloped stage, an inactive phase of oogenesis. The ovaries at this stage are ribbonlike, small and transparent. There is only a few germ cells in the ovary and no obvious multiplication could be observed.

II. Early-developing stage, active proliferation of oogonia, differentiation and early development of oocytes. The ovaries at this stage increase gradually in size and attain a zigzag contour with milk-white color.

III. Developing stage, a main period of vitellus formation. The ovaries increase rapidly in size, being pale-yellow to yellow in colour.

IV. Nearly-ripe stage, the ovaries in this stage become large in size and orange to reddish-orange in colour.

V. Ripe stage, the ovaries remain same size as in stage IV, besides the discernible projecting follicles and bright reddish-orange colour. For the accumulation of a great amount of yolks, the oocytes appears to maximum in volume, and the nuclei breakup.

VI. Post-spawning stage, after spawn, the ovaries degenerate, small in size and become grey and semi-transparent. The spent ovaries contain few residual oocytes, which degenerate and absorbed.

Some vacuoles, which hardly appear in other decapod oocytes, were found in most previtellogenic oocytes of *Scylla serrata*. Extensive ovarian degeneration were found in a few individuals at early-developing stage, which might be resulted from lack of mating or starvation etc.

**KEYWORDS** oogenesis, ovarian development, *Scylla serrata*

## 书 讯

### 《中国海洋机动渔船图集》

《中国海洋机动渔船图集》(群众渔业)是农业部水产司委托全国水产节能协作组办公室负责组织沿海各省市自治区水产厅(局)共同协作谨慎选择编辑成集的。所选船型都是由各省市自治区水产局和地区水产局经过认真调查研究反复讨论确定的,有先进性和代表性。

《图集》共收集船型 55 艘。每艘船型有彩照、线型图、总布置图、中剖面图、机舱布置图、静水力曲线、各种装载情况稳性计算等。选集为八开本, 350 页。

这是一项全国海洋群众渔业机动渔船选优定型工作, 是一项渔船技术改造的基础工作。

图集内容丰富、全面, 可供修造船工厂、研究设计部门、船检、学校、用户等单位研究应用。

《图集》已由上海交通大学出版社出版。过去预订的单位, 已分别寄发。

《图集》目前尚有少量存书, 欲购单位或个人, 请来函订购。每册收费 80 元(外加邮费 6 元)。书款请邮寄: 上海市军工路 334 号(邮政编码 200090)全国水产节能协作组办公室伍稷芳。

(全国水产节能协作组办公室)

一九九一年三月