

文章编号:1000 - 0615(2005)01 - 0109 - 06

综述 ·

## 甲壳动物渗透调节生理学研究进展

潘鲁青, 刘泓宇

(中国海洋大学海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003)

关键词:甲壳动物;鳃;血淋巴;离子转运;渗透调节;神经内分泌

中图分类号:Q45; S917

文献标识码:A

### Review on the osmoregulation of crustacean

PAN Lu-qing, LIU Hong-yu

(The Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

**Abstract:** Osmoregulation involves many aspects of physiological function in crustacean. Crustacean species exhibit almost all possible patterns of osmotic regulation and they are widely distributed in most of known biotopes. With the changes of liquid environment, the structure and function of the osmoregulation organs (such as gills, antennary glands), haemolymph osmotic pressure and ionic transport will turn to maintain the well-balanced metabolism, which are under the neuroendocrine regulation. The current research status of physiological mechanism of crustacean osmoregulation was reviewed in the following aspects: 1) Structure and function of gills and antennal glands (maxillary glands). The gills are very important organs and play a prominent role in osmoregulation; 2) Regulation of ion transport in branchial epithelium. Ion transport enzymes ( $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATPase}$ ,  $\text{V-ATPase}$ ,  $\text{HCO}_3^- - \text{ATPase}$  and carbonicanhydrase) stimulated by bioamines and cAMP may participate in the ion transport of branchial epithelium in crustacean; 3) Haemolymph composition and osmoregulation. Haemolymph concentration of ion and free amino acid accompanied by metabolites of blood can contribute to the most of haemolymph osmotic pressure; 4) Neuroendocrine control. Many neuropeptides may regulate the osmotic pressure of haemolymph and proteinsases activity of epithelial gill cells. Bioamines, cAMP and CaM have been proved to stimulate the uptake of  $\text{Na}^+$  and transport of  $\text{Cl}^-$ .

**Key words:** crustacean; gill; hemolymph; ion transport; osmoregulation; neuroenocrine

水生甲壳动物的渗透调节机制一直是国内外学者研究的热点,在渗透调节器官的形态结构<sup>[1,2]</sup>、离子转运调控<sup>[3-9]</sup>和血淋巴渗透压调节<sup>[10,11]</sup>以及神经内分泌调控<sup>[12,13]</sup>等方面已作了大量的研究工作,并取得了许多重要的成果。无论是广盐性还是狭盐性的水生甲壳动物,随着生活水环境的改变,在神经内分泌系统的调控下,渗透调节器官(主要是鳃)结构、血淋巴渗透压和离子转运等都会发生一系列的变化以适应外界环境,维持正常的生理代谢活动。目前甲壳动物渗透生理在神经内分泌调控、离子转运酶调控和渗透调节模式等方面的研究仍然比较薄弱,本文综述了国内外在甲壳动物渗透调节机制方面的研究进展,不仅对甲壳动物渗透生理的研究具有重要的理论意义,而且也为甲壳动物增养殖的水环境调控提供了科学依据。

## 1 渗透调节器官

根据甲壳动物面临外界盐度变化调节自身渗透压的能力,分为渗透压随变型(osmoconformer)和渗透压调节型(osmoregulator)<sup>[14]</sup>。渗透压随变型缺乏调节自身渗透压的能力,血液中的 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 及渗透压总是随外界盐度而变化,并与环境保持完全的一致;而渗透压调节型具有很强的调节自身渗透压的能力,当外界盐度变化时,能主动调节自身的血液中的离子和渗透压,并维持在一定水平上。甲壳动物的主要渗透调节器官为鳃和触角腺,其鳃是渗透压和离子调节的重要场所和主要器官。

### 1.1 鳃

甲壳动物鳃的基本结构一般由鳃轴及鳃丝构成。鳃丝是最基本的功能单位,其基本结构(从外至内)由角质

收稿日期:2004-05-08

资助项目:山东省科技兴海项目“低盐度地下水卤水凡纳滨对虾养殖技术的开发研究”资助(2001-3-6)

作者简介:潘鲁青(1966-),男,山东青岛人,博士,教授,主要从事水产动物生理学的研究。E-mail:panlq@ouc.edu.cn

层、角质层下间隙和鳃上皮组成,其中与渗透调节功能有关的主要结构为角质层和离子转运型上皮<sup>[1]</sup>。

**角质层** 角质层是各种离子尤其是主要渗透因子  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  的扩散屏障。鳃角质层的透性一般在渗透压随变型中较大,而在渗透压调节型中较小<sup>[15]</sup>。在狭盐性的渗透压随变型中,离子是通过角质层上大量水的运动和非特异小孔进出<sup>[16]</sup>;在渗透压调节型中,对某一特定的离子的高度透性则依赖于特定离子通道的存在<sup>[17]</sup>。

**鳃上皮** 鳃上皮可分为两类:一是呼吸型上皮,主要功能是进行气体交换和离子扩散运动;二是离子转运型上皮,其主要功能为进行渗透压和离子调节。离子转运型上皮的典型结构是细胞顶部的质膜内褶形成微绒毛,基底侧质膜也内褶,而且更宽更深。质膜内褶处有大量线粒体(往往呈长条形),有时还有大量的糖原颗粒,为离子的主动运输供能。在其质膜上有大量与离子运输有关的结构如离子通道和离子转运酶等<sup>[18]</sup>。

## 1.2 触角腺和小顎腺

开口于第二触角基部的腺体习惯上称为排泄器官,其主要作用是调节渗透压和离子平衡,较常见的是触角腺(antennary gland)和小顎腺(maxillary gland),前者见于比较高等的类群如十足目(Decapoda)成体,后者则见于高等种类的幼体和低等种类的成体如口足目(Stomatopoda)<sup>[19]</sup>等。

多数淡水生活的种类如淡水螯虾(*Orconectes limosus*)等能进行高渗调节,其触角腺总是产生低渗尿,由于机体面临失去大量离子的威胁,触角腺的原肾管大量逆梯度重吸收离子来保持平衡,此时其原肾管基底及两侧质膜上与离子转运相关的酶系如各种 ATPase 和碳酸酐酶(carbonicanhydrase, CA)的活性很高。大多数的海洋种类采取的方式是随变调节,总是与环境处于等渗状态,产生等渗尿,此时原肾管中的离子转运酶几乎无活动,基本上不重吸收离子;而对于广盐性海洋种类如广盐性螯虾(*Pacifastacus leniusculus*)等则采取高渗-低渗调节,即在低渗环境中原肾管大量吸收离子而产生低渗尿,在等渗环境中则以等渗方式保持平衡,而高渗环境中,原肾管往往大量吸收水分并减少尿液的量,产生高渗尿以保持水分从而维持机体的渗透平衡<sup>[20]</sup>。

## 2 离子转运途径和作用机制

### 2.1 离子转运酶

甲壳动物的离子转运型鳃上皮是进行渗透调节和离子转运的主要场所,离子转运的调控主要通过  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -ATPase、V-ATPase、 $\text{HCO}_3^-$ -ATPase 和 CA 等多种离子转运酶的作用来完成<sup>[13]</sup>(图 1),其中  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -ATPase 大约占总 ATPase 活性的 70%,V-ATPase 等转运酶的活性约占 30%<sup>[21]</sup>。离子转运酶位于质膜上,主要通过运输和结合离子通道调控离子转运过程如  $\text{Na}^+$ / $\text{K}^+$  交换、 $\text{Na}^+$ / $\text{H}^+$  电中性交换、 $\text{Cl}^-$ / $\text{HCO}_3^-$  电中性交换等,这些转运过程还能

调节细胞内外的 pH 值。

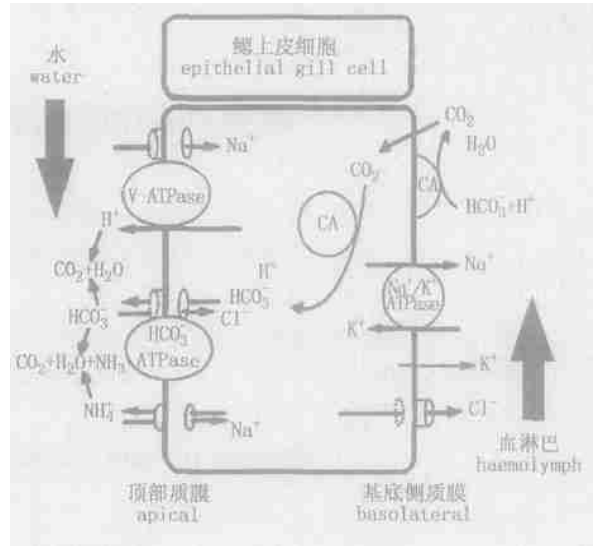


图 1 甲壳动物鳃离子转运上皮细胞离子转运过程模式(仿文献[13])

Fig. 1 Generalised model for ion transport of branchial epithelium in crustacean

$\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -ATPase  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -ATPase 是甲壳动物进行渗透调节最重要的蛋白酶,主要位于基底侧质膜上,参与细胞两侧  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  离子的跨膜主动运输,从而维持细胞内外的离子梯度和膜电位,可调节细胞的体积,并驱动细胞中糖和氨基酸的运送<sup>[22]</sup>。其作用是将进入鳃上皮细胞内的  $\text{Na}^+$  运入血淋巴中,同时将血淋巴内的  $\text{K}^+$  运入鳃上皮细胞中,从而维持机体的  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  平衡和调节血淋巴渗透压。该酶需经  $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+$  及相对应的  $\text{K}^+$  或  $\text{NH}_4^+$  激活,可被乌苯苷(ouabain)抑制,其酶活性可随环境盐度变化而波动。

V-ATPase V-ATPase 在甲壳动物的渗透调节中占有相当重要的地位,该酶位于顶部质膜上,主要功能是将  $\text{H}^+$  泵出并形成电势差,驱使  $\text{Na}^+$  顺着电势梯度进入到鳃上皮细胞中<sup>[13]</sup>,从而与  $\text{H}^+$  完成电中性交换,同时也可作为  $\text{Cl}^-$ / $\text{HCO}_3^-$  电中性交换提供电势差。此进程受乙酰唑胺(acetazolamide)抑制,对氨基吡嗪胺(amilorde)敏感,该酶也可被巴弗洛霉素(bafilomycin A1)抑制<sup>[23]</sup>。

$\text{HCO}_3^-$ -ATPase  $\text{HCO}_3^-$ -ATPase 位于顶部质膜上,激活后可增加  $\text{Cl}^-$  的吸收<sup>[24]</sup>,从而与碳酸酐酶水化二氧化碳而产生的  $\text{HCO}_3^-$  进行电中性交换,但是此观点尚需进一步研究证实。 $\text{HCO}_3^-$ -ATPase 可被硫氰酸钠( $\text{NaSCN}$ )抑制。

碳酸酐酶(CA) 碳酸酐酶广泛分布于甲壳动物组织中,在鳃中最多,既有膜结合的,也有游离的,能催化二氧化碳缓慢水化,可被乙酰唑胺(acetazolamide)抑制<sup>[25]</sup>。在离子转运中的功能是为  $\text{Na}^+$ / $\text{NH}_4^+$  和  $\text{Na}^+$ / $\text{H}^+$  的电中性交

换提供  $H^+$  和  $HCO_3^-$ , 分别参与  $Na^+/H^+$ 、 $Cl^-/HCO_3^-$  离子的交换运输。

## 2.2 离子转运途径

当甲壳动物鳃的离子转运型上皮中无离子浓度梯度时,其跨上皮电势差为  $5 \sim 50mV$ ,且总是内负外正,这时甲壳动物鳃离子转运型上皮中  $Na^+$  和  $Cl^-$  的运输是独立进行的,其对  $Na^+$  的透性很小,而对  $Cl^-$  的透性很大,因此  $Na^+$  进出主要靠主动运输,而  $Cl^-$  可以扩散进入。鳃上皮细胞顶部质膜和基底侧质膜上的离子转运途径和通道互不相同。

基底侧质膜的离子转运  $Na^+/K^+$  泵:  $Na^+-K^+-ATPase$  进行调控,在整个离子转运鳃上皮的离子调控中占主导地位,其交换的关系为  $2Na^+$  与  $3K^+$  交换;  $K^+$  渗漏途径:维持鳃上皮细胞内外的  $K^+$  平衡,并和  $Cl^-$  转运有关,可被  $Ba^{2+}$  阻断<sup>[26]</sup>;  $Cl^-$  通道:由  $Na^+/K^+$  泵和  $K^+$  渗漏途径协同作用在基底侧质膜两侧形成内负外正的电势差(血淋巴——侧为正),从而驱使  $Cl^-$  从胞内向血淋巴运动,该通道可被二苯胍肿(DPC)等阻断<sup>[26]</sup>;  $Na^+-K^+-2Cl^-$  协同运输;过程受呋喃重苯胺(loop-diuretic furosemide)抑制,其中的  $K^+$  可被  $NH_4^+$  取代,可参与调节细胞体积,与  $Cl^-$  的逆电化学势的运输有关<sup>[27]</sup>。

顶部质膜上的离子转运  $Na^+-NH_4^+-ATP$  泵可调控  $Na^+/NH_4^+$  电中性交换,调节氮的平衡<sup>[28]</sup>,进行氮的排泄<sup>[29]</sup>,  $Na^+/NH_4^+$  交换在全部  $Na^+$  的渗入中只占相当小的部分;  $Na^+/H^+$  的电中性交换<sup>[30]</sup> 由  $V-ATPase$  进行调控;  $Cl^-/HCO_3^-$  的电中性交换  $Na^+/H^+$  的电中性交换为  $Cl^-$  提供了电势差,由此与  $HCO_3^-$  进行交换并最终形成  $CO_2$  排出<sup>[23]</sup>,可被二巯乙酰胺巯基磺酰二苯乙炔(SITS)抑制;  $Cl^-$  由于质膜的透性可扩散进入。

## 2.3 参与离子转运调控的信号分子

神经内分泌系统可通过神经递质的信号来调控鳃上皮的相关离子转运。在环境盐度变化情况下,鳃丝细胞体积发生变化,生物胺合成酶如鸟氨酸脱羧酶(ornithine decarboxylase)被激活而产生生物胺<sup>[31]</sup>,生物胺刺激腺苷酸环化酶使胞内第二信使环状腺苷酸(cAMP)的浓度升高。cAMP 与蛋白激酶 A(PKA)相耦联,通过 PKA 磷酸化激活顶部质膜的  $V-ATPase$ ,借助  $Cl^-/HCO_3^-$  电中性交换为  $Cl^-$  的吸收提供动力;同时也激活基底侧质膜的  $Cl^-$  通道,而增加  $Cl^-$  的吸收,还可激活  $Na^+-K^+-ATPase$ ,促进  $Na^+$  通过基底侧质膜进入血淋巴,最终实现渗透平衡,其激活的途径为  $cAMP \rightarrow PKA \rightarrow$  离子转运酶<sup>[32]</sup>。

有研究证实钙调蛋白(CaM)也参与离子转运调控。Péqueux 和 Gilles<sup>[33]</sup>应用 3 种抗钙调蛋白的喹噁啉类药物对中华绒螯蟹的离体鳃进行处理,发现基底侧质膜上的  $Cl^-$  传导通道受到了抗钙调蛋白药物的干扰,从而抑制  $Cl^-$  渗入并由此影响  $Na^+$  吸收,并认为钙调蛋白能调节微

绒毛膜和顶部质膜上的  $Na^+/K^+$  离子泵和  $Na^+$  离子交换。

## 3 血淋巴渗透压

甲壳动物具有适应盐度等水生环境因子的能力,主要通过血淋巴渗透压调控来维持机体正常的生命活动,血淋巴渗透压调节主要依赖于水分和无机离子的通透性以及渗透压效应物含量的变化,血淋巴中渗透压效应物如无机离子浓度、游离氨基酸含量等决定了甲壳动物血淋巴渗透压的水平。另外,血淋巴组成如蛋白质、血糖、脂类和氨等物质代谢水平对渗透压也会产生影响。

### 3.1 血淋巴渗透压效应物

血淋巴的离子浓度 血淋巴中主要阳离子的浓度接近于主要阴离子的浓度,它们几乎决定了血淋巴渗透压水平,其中  $Na^+$  和  $Cl^-$  是形成血淋巴渗透压最主要的贡献者<sup>[41]</sup>;氯化物在甲壳动物的血淋巴渗透压调节中占  $39.5\% \sim 49.6\%$ ,而且随盐度提高其调节作用也增大<sup>[34]</sup>; Wilder 等<sup>[11]</sup>认为罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)血淋巴渗透压的变化主要取决于血淋巴  $Na^+$  浓度的变化。

血淋巴的渗透压水平不仅受到鳃上皮渗透调节功能的调控,与组织液和细胞内液的变化也密切相关。一般认为甲壳动物血淋巴兼有运输系统和组织液双重功能,但血淋巴离子的组成与细胞液不大相同。在可兴奋组织中(如肌肉和神经)的细胞中,为了形成动作电位,  $K^+$  浓度必须高于外部组织液的水平,同时  $Na^+$  浓度下降,当总电解质水平低于海水时,这些可兴奋组织更具活性,可能导致渗透压不平衡<sup>[19]</sup>。在广盐性甲壳动物体内,组织中离子浓度的调节分为两步过程:首先通过血液的渗透调节,其次通过替代细胞中的有机物质,通过这样的途径细胞中的离子水平至少降至原生活海水浓度的  $50\%$ ,对一些种类如滑背新对虾(*Metapenaeus bennettiae*)则降至  $40\%$  或更少<sup>[19]</sup>。

自由氨基酸 Lima 等<sup>[5]</sup>计算了淡水沼虾(*Macrobrachium olfersii*)在盐度超过 21 时,血淋巴中  $Na^+$  和  $Cl^-$  形成的渗透压要低于血淋巴的实际渗透压,这说明血淋巴渗透压有一部分来源于非离子成分; Spaargaren<sup>[35]</sup>认为非离子成分产生的渗透压可能占褐虾(*Crangon crangon*)血淋巴总渗透压的  $20\%$ ; Dalla Via<sup>[36]</sup>研究发现美丽长臂虾(*Palaemon elegans*)由低盐进入高盐环境后,血淋巴中游离氨基酸含量上升了近  $55\%$ 。罗氏沼虾<sup>[10]</sup>在淡水和低盐环境中时,血淋巴总游离氨基酸仅有  $0.85 \sim 1.0 mmol L^{-1}$ ,而在高盐度下总游离氨基酸急剧上升到  $2.1 mmol L^{-1}$ ,其中丙氨酸比在淡水和低盐环境中升高了 6 倍。Dalla Via<sup>[37]</sup>在盐度  $10 \sim 50$  内得到凡纳滨对虾(*Litopenaeus vannamei*)和日本对虾(*Penaeus japonicus*)体内游离氨基酸随盐度的呈线性变化,主要的游离氨基酸为甘氨酸、牛磺酸、精氨酸、脯氨酸和丙氨酸,但主要的渗透压效应物为甘氨酸、脯氨酸和丙氨酸。由此可见自由氨基酸是甲壳动物渗透压的重要效应物。在低盐度适应过程中,

自由氨基酸向鳃细胞外释放,并受蛋白激酶 C 调节,同时自由氨基酸的分解提高<sup>[38]</sup>。当外界盐度升高时,血淋巴氨基酸含量的增长速度低于血淋巴  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  的增长速度<sup>[10]</sup>,这也说明血淋巴渗透压调节在短时间内主要依赖于离子的转运调控。

### 3.2 血淋巴中的物质代谢

**血淋巴蛋白** 许多学者对于甲壳动物血淋巴中增多的自由氨基酸的来源还存在分歧。一些学者认为可能来源于组织细胞或者新合成以及血淋巴蛋白的分解,应该认识到自由氨基酸增多的来源并非其中一种途径,但可以肯定是有部分自由氨基酸来源于血淋巴蛋白的分解<sup>[14]</sup>。Huong 等<sup>[10]</sup>认为随着外界盐度升高,甲壳动物的血淋巴蛋白减少,自由氨基酸含量增加,这说明盐度升高时血淋巴中部分蛋白会分解为自由氨基酸。因此,氨基酸含量受到血淋巴蛋白代谢的调节。

**糖代谢** 当甲壳动物进入低盐度的环境时,其细胞线粒体数量会急剧上升,氧化代谢上升,说明耗能极大,同时血淋巴葡萄糖水平下降,细胞色素 C 氧化酶活动升高,耗氧量增加, $\text{CO}_2$  的产量增加<sup>[39]</sup>。Engel 等<sup>[40]</sup>发现美洲真蟹 (*Callinectes sapidus*) 的 ATP 数量与环境盐度有关; Conte 等<sup>[41]</sup>在卤虫 (*Artemiasalina*) 中发现颈器细胞质中 ATP 的水平随盐度升高而下降。这说明血淋巴离子转运的调节增加了能量的需求。

**脂代谢** 甲壳动物的循环血液中绝大多数脂为磷脂<sup>[19]</sup>,而是组成膜结构的最主要成分。在低盐度时,甲壳动物的鳃上皮细胞中磷脂酰丝氨酸、卵磷脂的含量减少,磷脂酰乙醇胺含量增加<sup>[42,43]</sup>,而且,后 3 对离子转运型鳃上皮中的总磷脂显著升高<sup>[44]</sup>,表明血淋巴中脂类代谢增强,脂类合成、更新速度加快,膜的透性也随之受到影响。

**氮代谢** 多数甲壳动物的  $\text{NH}_3\text{-N}$  占氮代谢产物的 40%~90%,也有一些虾类的排泄物中有相当量的尿素,大多数的氮排泄物由上皮细胞排出,氮代谢产物增多表明蛋白质作为代谢能源的比例增大。当环境盐度升高时,体内游离氨基酸的含量增加,而低盐度时,游离氨基酸作为主要的能量代谢底物被分解, $\text{NH}_3\text{-N}$  的排泄量明显增加<sup>[34]</sup>。在盐度 15~30 时,中国对虾 (*Penaeus chinensis*) 的尿素排泄量随盐度的升高而增大,主要原因是尿素中的  $\text{NH}_4^+$  增加用于部分取代碱离子  $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$ ,参与鳃上皮顶部膜的  $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$  电中性交换,并可替代基底侧质膜  $\text{Na}^+-\text{K}^+-2\text{Cl}^-$  协同运输中的  $\text{K}^+$  参与离子调控<sup>[27,45]</sup>。

## 4 神经内分泌系统的调控作用

甲壳动物渗透压和离子调节受神经内分泌系统的调控。在低盐环境中,切除了眼柄的美洲龙螯虾 (*Homarus americanus*) 血淋巴渗透压下降到较低的水平,而注射窦腺匀浆提取液后,渗透压又出现了升高<sup>[46]</sup>;Freire 等<sup>[12]</sup>用眼柄、胸神经中枢等器官的匀浆提取液注射到淡水沼虾

(*Macrobrachium olfersii*) 的体内,引起血淋巴中渗透压效应物——自由氨基酸含量的改变。McNamara 等<sup>[47]</sup>研究表明当外界盐度变化时,预先注射胸腺匀浆提取液的淡水沼虾可使血淋巴中的离子 ( $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ ) 保持平衡;Berlind 和 Kamemoto<sup>[48]</sup>发现胸腺的乙醇提取物能降低甲壳动物在低渗环境下水的渗入,而丙酮溶解物则能增加水的渗入,经过检测,这些物质都是分子量为 800~1000Da 的多肽。这说明甲壳动物眼柄中的 X-器官窦腺复合体、胸腺等神经内分泌器官中存在一些物质对渗透调节具有调控作用,而且各种神经内分泌器官的调节功能不同。甲壳动物主要由神经内分泌器官包括 X-器官窦腺复合体、胸腺和围心腺等分泌素,通过各种内分泌因子作用于离子转运酶等相关功能酶,调节鳃和血淋巴由离子的转运、渗透压效应物的含量等<sup>[13,49,50]</sup>。

Cooke 和 Sullivan<sup>[51]</sup>研究发现围心腺匀浆提取液可增加进入甲壳动物鳃丝的  $\text{Na}^+$  通量,并认为围心腺激素可能通过调节生物胺、血淋巴中的效应物和水流经过鳃丝表面的速度,进行渗透压平衡和离子交换的调控;一些学者将 DA 和已经适应稀释水环境中的美洲真蟹围心器官的匀浆提取液分别注入到在自然海水中的甲壳动物体内,其  $\text{Na}^+/\text{K}^+-\text{ATPase}$  活力均显著地提高<sup>[52-54]</sup>。Zatta<sup>[55]</sup>证实岸蟹 (*Carcinus maenas*) 由海水移到 50% 的海水中后,血淋巴中 DA 含量出现了迅速的升高,同时去甲肾上腺素 (NE) 和 5-羟色胺 (5-HT) 出现了降低;Morris 和 Edwards<sup>[3]</sup>给杂色瘦方蟹 (*Leptograpsus variegatus*) 注射 DA 或 cAMP 后,发现鳃丝  $\text{Na}^+/\text{K}^+-\text{ATPase}$  活力迅速升高,指出生物胺与鳃丝细胞膜上  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  泵的激活相关;许多学者研究认为存在于围心腺中的 DA 和章鱼胺 (OA) 能够通过 cAMP 来调节  $\text{Na}^+$  的吸收<sup>[52,56,57]</sup>。由此证实甲壳动物神经内分泌激素可通过生物胺进行渗透平衡的调节。

许多学者认为,甲壳动物鳃丝转运酶在神经内分泌系统调控下大致经历短、长期两个阶段,短期调节是生物胺 (如 5-HT、DA 等) 通过刺激腺苷酸环化酶使 cAMP 的浓度升高,从而诱导激活已有的离子转运酶进行渗透调节<sup>[52,58]</sup>;长期调节一方面是生物胺系统刺激离子转运型鳃上皮细胞膜产生重要的褶皱系统,增加了质膜上  $\text{Na}^+/\text{K}^+-\text{ATPase}$  位点和离子通道的数量,另一方面则是神经内分泌因子 cAMP 等刺激靶酶的蛋白磷酸化,并合成新酶的结果<sup>[50,52,58]</sup>。

### 参考文献:

- [1] Barra J A, P é queux A, Humbert W. A morphological study on gills of a crab acclimated to freshwater [J]. Tissue and Cell, 1983, 15: 583 - 596.
- [2] Lin S C, Liou C H, Cheng J H. The role of the antennal glands in ion and body volume regulation of cannulated *Penaeus monodon* reared in various salinity conditions [J]. Comp Biochem Physiol, 2000, 127A: 121 - 129.
- [3] Morris S, Edwards T. Control of osmoregulation via regulation of  $\text{Na}^+/\text{K}^+-\text{ATPase}$  activity in the amphibious purple shore crab

- Leptograpsus variegatus* [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1995, 112C:129 - 136.
- [4] Chen J C, Chia P G. Osmotic and ionic concentrations of *Scylla serata* (Forsk.) subjected to different salinity levels [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1997, 117A:239 - 244.
- [5] Lima A G, McNamara J C, Terra W R. Regulation of hemolymph osmolytes and gill  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase activities during acclimation to saline in the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae) [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1997, 215:81 - 91.
- [6] Onken H, Riestenpatt S. NaCl absorption across split gill lamellae of hyperregulating crabs: transport mechanisms and their regulation [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1998, 119A:883 - 893.
- [7] Lucu C, Devescovi M. Osmoregulation and branchial  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase in the lobster *Homarus gammarus* acclimated to dilute seawater [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1999, 234 - 304.
- [8] Lucu C, Devescovi M, Skaramuca B, et al. Gill  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase in the spiny lobster *Palimurus elephas* and other marine osmoconformers adaptiveness of enzymes from osmoconformity to hyperregulation [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2000, 246:163 - 178.
- [9] Castiño P C, Martins I A, Bianchin A. Gill  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase and osmoregulation in the estuarine crab, *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851 (Decapoda, Grapsidae) [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2001, 256:215 - 227.
- [10] Huang D T T, Yang W J, Okuno A, et al. Changes in free amino acids in the hemolymph of giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* exposed to varying salinities: relationship to osmoregulatory ability [J]. *Comp Biochem Physiol*, 2001, 128A:317 - 326.
- [11] Wilder M N, Ikuta K, Atmomarsono M, et al. Changes in osmotic and ionic concentrations in the hemolymph of *Macrobrachium rosenbergii* exposed to varying salinities and correlation to ionic and crystalline composition of the cuticle [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1998, 119A:941 - 950.
- [12] Freire C A, McNamara J C, Rosa J C, et al. Neuroendocrine control of osmotic regulation in the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann) (Crustacea, Decapoda): Free amino acid concentrations in the hemolymph [J]. *Gen Comp Endocrinology*, 1995, 100:83 - 91.
- [13] Morris S. Neuroendocrine regulation of osmoregulation and the evolution of air-breathing in decapod crustaceans [J]. *J Exp Bio*, 2001, 204(5):979 - 989.
- [14] Pêqueux A. Osmotic regulation in crustaceans: review [J]. *Journal of Crustacean Biology*, 1995, 15(1):1 - 60.
- [15] 温伯格 W B, 温伯格 F J. 海洋动物环境生理学(宋天复译) [M]. 北京:农业出版社, 1982. 110 - 117.
- [16] Lignon J M, Pêqueux A. Transbranchial and transcuticular potentials in the gill filaments of the crayfish *Astacus leptodactylus* [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1988, 90A:820 - 829.
- [17] Pêqueux A. The transepithelial potential difference of isolated perfused gills of the Chinese crab *Eriocheir sinensis* acclimated to freshwater [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1988, 89A:163 - 172.
- [18] 周双林, 姜乃澄, 卢建平, 等. 甲壳动物渗透压调节的研究进展. 鳃的结构与功能及其影响因子 [J]. *东海海洋*, 2001, 19(1):44 - 51.
- [19] 陈楠生(译). 对虾生物学 [M]. 青岛:青岛海洋大学出版社, 1992. 40 - 41.
- [20] 周双林. 六种经济甲壳动物排泄器官结构特征的比较研究 [D]. 浙江大学, 2001. 11 - 12.
- [21] Furriela R P M, McNamara J C, Leone F A. Characterization of  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase in gill microsomes of the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* [J]. *Comp Biochem Physiol*, 2000, 26(B):303 - 315.
- [22] 房文红, 王慧, 来琦芳, 等. 斑节对虾鳃  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase 的活性 [J]. *上海水产大学学报*, 2001, 10(2):140 - 144.
- [23] Onken H, Putzenlechner M. A V-ATPase drives active, electrogenic and  $\text{Na}^+$ -independent  $\text{Cl}^-$  absorption across the gills of *Eriocheir sinensis* [J]. *J Exp Biol*, 1995, 198:767 - 774.
- [24] Lee S H. Salinity adaptation of  $\text{HCO}_3^-$ -dependent ATPase activity in gills of blue crab (*Callinectes sapidus*) [J]. *Bio Biophys Acta*, 1982, 689(1):143 - 154.
- [25] Wheatley G, Henry P. Branchial and antennal gland  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase and carbon anhydrase activity during salinity acclimation of the euryhaline crayfish *Pacifastacus leniusculus* [J]. *J Exp Biol*, 1987, 133:73 - 86.
- [26] Onken H, Graszynski K. Active  $\text{Cl}^-$  absorption by the Chinese crab (*Eriocheir sinensis*) gill epithelium measured by transepithelial potential difference [J]. *J Comp Physiol*, 1989, 159(B):21 - 28.
- [27] O'Grady S M, Palfrey H C, Field M. Characteristics and functions of  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ - $2\text{Cl}^-$  cotransport in epithelial tissues [J]. *Amer J Physiol*, 1987, 253:177 - 192.
- [28] Varley D G, Greenaway P. Nitrogenous excretion in the terrestrial carnivorous crab *Geograpsus grayi*: site and mechanism of excretion [J]. *J Exp Biol*, 1994, 190:179 - 193.
- [29] 董双林, 堵南山, 赖伟. 日本沼虾生理生态学研究. pH、 $\text{Ca}^{2+}$  和 NaCl 对耗氧率和氨排泄的影响 [C]. 北京:中国动物学会成立 60 周年纪念论文集, 1994. 176 - 182.
- [30] Ahearn G A, Franco P, Clay L P. Electrogenic  $2\text{Na}^+/\text{H}^+$  exchange in crustaceans [J]. *Journal of Membrane Biology*, 1990, 116:215 - 226.
- [31] Watts A, Edward W Y, Henry R P. Hypoosmotic stimulation of ornithine decarboxylase activity in the brine shrimp *Artemia franciscana* [J]. *J Exp Zool*, 1996, 274:15 - 22.
- [32] Mo J L, Devos P, Trausch G. Active absorption of  $\text{Cl}^-$  and  $\text{Na}^+$  in posterior gills of Chinese crab, *Eriocheir sinensis*: modulation by dopamine and cAMP [J]. *J Crust Biol*, 2003(23):505 - 512.
- [33] Pêqueux A, Gilles R. Calmodulin as a modulator of NaCl transport in the posterior salt-transporting gills the Chinese crab *Eriocheir sinensis* [J]. *Mar Biol*, 1992, 113:65 - 69.
- [34] Chen J C, Jun L L. Response of osmotic and chloride concentrations of *Penaeus chinensis* osbeck subadults acclimated to different salinity and temperature levels [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 1994, 179:267 - 278.
- [35] Spaargaren D H. Aspects of osmotic regulation in the shrimp *Crangon crangon* and *Crangon allmanni* [J]. *Neth J Sea Res*, 1971, 5:275 - 333.
- [36] Dalla Via G J. The effect of salinity on free amino acids in the prawn *Palaemon elegans* (Rathke) [J]. *Arch Hydrobiol*, 1989, 115:125 - 135.
- [37] Dalla Via G J. Salinity responses of the juvenile shrimp *Penaeus japonicus*. Free amino acids [J]. *Aquac*, 1986, 55:307 - 316.
- [38] Deaton L E. Hypoosmotic volume regulation in Bivalves: protein kinase C and amino acid release [J]. *J Exp Zool*, 1994, 268:145 - 150.
- [39] Welcomme L, Devos P. Energy consumption in the perfused gills of the euryhaline crab *Eriocheir sinensis* adapted to freshwater [J]. *J Exp Zool*, 1991, 257:150 - 159.
- [40] Engel D W, Ferguson R L, Eggert L D. Respiration rates and ATP concentration in the excised gills of the blue crab as a function of salinity [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1975, 52A:669 - 673.
- [41] Conte F P. Role of C-4 pathway in Crustacea chloride cell function [J]. *Amer J Physiol*, 1980, 238:269 - 276.
- [42] Zwingelstein G, Bodenec J, Brichon G, et al. Formation of phospholipid nitrogenous bases in euryhaline fish and crustacean. Effects of salinity and temperature on synthesis of phosphatidylserine and its decarboxylation [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1998, 120B(3):467 - 473.
- [43] Zwingelstein G, Brichon G, Bodenec J, et al. Formation of phospholipid nitrogenous bases in euryhaline fish and crustaceans

- . Phosphatidylethanolamine methylation in liver and hepatopancreas[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1998, 120B(3): 475 - 482.
- [44] Babili G, Zwingolstein G. Does sphingomyelin participate in signal transduction in the gill cells of euryhaline crabs during salinity changes[J]. *Comp Biochem Physiol*, 1996, 115(1): 7 - 12.
- [45] Chen J C, Chi Y L. Response of oxygen consumption, ammonia-N excretion and urea-N excretion of *Penaeus chinensis* exposed to ambient at different salinity and pH levels [J]. *Aquac*, 1995, 136:243 - 255.
- [46] Charmantier-Daures M N, Bounaricha P, Thuet D E, et al. Ontogeny of osmoregulation and salinity tolerance in two decapod crustaceans: *Homarus americanus* and *Penaeus japonicus* [J]. *Biol Bull*, 1988, 175:102 - 110.
- [47] McNamara J C, Salomao L C, Ribeiro E A. Neuroendocrine regulation of osmotic and ionic concentrations in the hemolymph of the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann) (Crustacea, Decapoda) [J]. *Gen Comp Endocrinol*, 1991, 84:16 - 26.
- [48] Berlind A, Karamoto F I. Rapid water permeability changes in eyestalkless euryhaline crabs and in isolated, perfused gills [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1977, 58:383 - 385.
- [49] Fingerman M. Endocrine mechanism of crustacean [J]. *Journal of Crustacean Biology*, 1987, 7(1):1 - 24.
- [50] 蔡生力. 甲壳动物内分泌学研究展望 [J]. *水产学报*, 1998, 22(2):154 - 161.
- [51] Cooke I M, Sullivan R E. Hormones and neurosecretion [J]. *The Biology of Crustacean*, 1982, 3:205 - 290.
- [52] Sommer M J, Mantel L H. Effect of dopamine cyclic AMP and pericardial organs on sodium uptake and  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase activity in gills of the green crab *Carcinus maenas* [J]. *J Exp Zool*, 1988, 248:272 - 277.
- [53] Savage J P, Robinson G D. Inducement of increased gill  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase activity by a hemolymph factor in hyperosmoregulating *Callinectes sapidus* [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1983, 75A:65 - 69.
- [54] Mo J L, Devos P, Trausch G. Dopamine as a modulator of ionic transport and  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase activity in the gills of the Chinese crab *Eriocheir sinensis* [J]. *Crust Biol*, 1998, 18:442 - 448.
- [55] Zatta P. Dopamine, noradrenaline and serotonin during hypoosmotic stress of *Carcinus maenas* [J]. *Mar Biol*, 1987, 96:479 - 481.
- [56] Lohrmann D M, Kamenoto F I. The effect of dibutyryl cAMP on sodium uptake by isolated perfused gills of *Callinectes sapidus* [J]. *Gen Comp Endo*, 1987, 65:300 - 305.
- [57] Kamenoto F I. Neuroendocrinology of osmoregulation in crabs [J]. *Zool Sci*, 1991, 8:827 - 833.
- [58] Trausch G, Forget M C, Devos P. Biogenic amine-stimulated phosphorylation and  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -ATPase in the gills of the Chinese crab *Eriocheir sinensis* [J]. *Comp Biochem Physiol*, 1989, 94B:487 - 492.