

文章编号: 1674-5566(2013)03-0410-09

## 头足类生殖系统组织结构研究进展

林东明<sup>1,2,3</sup>, 陈新军<sup>1,2,3</sup>

(1. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306; 3. 上海海洋大学 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306)

**摘要:** 生殖系统是海洋种类繁殖生物学研究的重点内容。为了更好地了解头足类繁殖生物学特性, 对头足类生殖系统组织结构研究进展进行了总结和归纳, 较为系统阐述了头足类生殖系统各单元的组成结构及其功能特点。研究认为, 头足类生殖系统主要由一个性腺, 一对或单根生殖导管, 以及一系列的腺体组织或生殖囊等组成。雄性生殖系统的腺体组织较为复杂, 但基本组成单元是一致的, 主要行使精荚组装的功能, 而雌性生殖系统的腺体组织较为简单, 但不同种类其组成单元相同, 主要行使形成卵壳的功能。分析认为, 目前基于解剖学、组织学的研究方法尚无法解释头足类性腺与生殖导管之间的连接、配子成熟后的输入机制、栖息水域环境变化对繁殖系统的影响, 以及雄性精荚器异速生长的模式及其废物产生的机制等, 建议结合发育生物学、细胞生化学、内分泌学、进化生态学等学科领域的理论和方法, 以便更为全面地研究头足类的繁殖系统特性及功能机制。

**研究亮点:** 生殖系统是头足类繁殖生物学的重要研究内容, 对其群体生物量及其可持续性的维持起着至关重要的作用。对头足类生殖系统各单元的组成结构及其功能特点进行较为全面归纳和分析, 为头足类繁殖生物学的研究提供一定的参考和建议。

**关键词:** 头足类; 生殖系统; 组织结构

**中图分类号:** S 931.1

**文献标志码:** A

头足类是古老而高等的海生软体动物, 现生鹦鹉螺亚纲(Nautiloidea)和鞘亚纲(Coleoidea)两类<sup>[1-2]</sup>。它们在海洋生态系统中占有重要的地位, 既是海洋哺乳动物等捕食者的重要食物来源, 也是甲壳类、鱼类等的摄食者<sup>[3-5]</sup>。然而, 除了鹦鹉螺亚纲的种属外, 鞘亚纲所属各个种类生长速度快, 生命周期较短, 大多数寿命为1~2年, 终生仅繁殖一次, 产完卵即死<sup>[6-9]</sup>。因此, 这些种类的繁殖习性及其生殖系统的发育对其群体的补充量和补充质量, 将起到至关重要的作用。

近年来, 国内外学者已经对头足类繁殖及其习性进行了相关研究, 主要涉及繁殖策略、繁殖生物学、繁殖行为学、生殖系统及其在分类学上的应用等方面<sup>[8, 10-14]</sup>, 但对其生殖系统各单元的组织结构及其功能的总结鲜有报道。因此, 本文

就头足类属种雌雄生殖系统各单元的组织结构特点、各单元的功能作用, 以及各单元在不同属种间的差异进行逐一阐述, 旨在为我国头足类繁殖生物学、人工育苗、资源增殖和繁殖保护等方面的研究提供理论基础, 并为其在生态学等方面的研究提供参考。

### 1 雄性生殖系统

头足类所属各种的雄性生殖系统的组成单元基本一致(图1), 组成单元可划分为精巢(testis)、输精管(spermatoductus)、精荚器(spermatophoric organ)[或精荚腺(spermatophoric gland)]、精荚囊(spermatophore sac)[或尼氏囊(Needham's sac)]、阴茎(penis)等<sup>[15-17]</sup>。然而, 不同种类之间在某些结构上存在细微差异。如十腕类(Decapods)的精荚器与精荚囊之间为一

收稿日期: 2012-12-08 修回日期: 2013-01-25

基金项目: 国家自然科学基金(40876090)

作者简介: 林东明(1980—), 男, 博士研究生, 研究方向为头足类繁殖生物学。E-mail: dmlin@shou.edu.cn

通信作者: 陈新军, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

段短的精荚管 (spermatophoric duct)<sup>[16, 18]</sup> (图 1a); 蛸类 (Octopods) 的精荚腺包括储精囊 (seminal vesicle) 和摄护腺 (prostate), 两者共同开口于精荚囊<sup>[19-20]</sup> (图 1b); 鹦鹉螺类 (Nautilus) 的精巢先与精荚腺相连, 再与输精管相接, 并且精荚腺和输精管两者相接处有一精荚囊<sup>[21-22]</sup>。

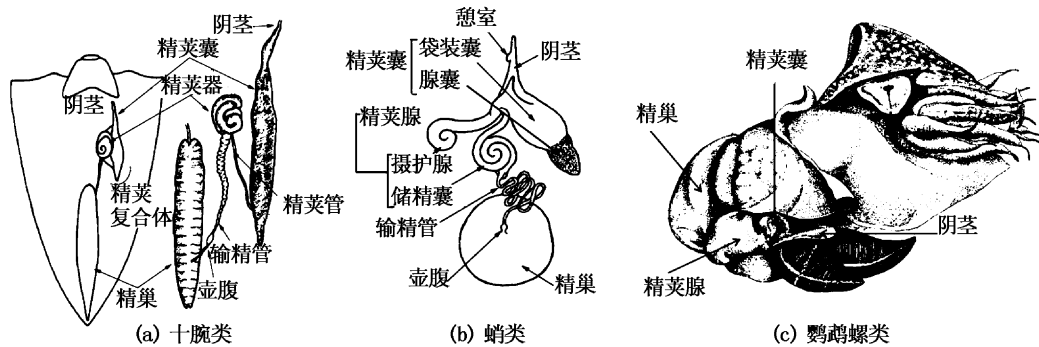


图 1 头足类雄性生殖系统  
Fig. 1 The male reproductive structures of cephalopods

### 1.1 精巢

头足类的精巢是精子生成的组织结构,位于体腔后端。八腕目 (Octopoda)、乌贼目 (Sepioidea) 等属种的精巢呈球形或心形,枪形目 (Teuthoidea)、微鳍乌贼目 (Idiosepiida) 等属种的精巢为圆锥形<sup>[16, 20, 25]</sup>。头足类精巢由众多的精小叶 (或称生精小管) 组成,属于典型的小叶型精巢<sup>[21, 25, 28-29]</sup>。然而,不同属种的精小叶排列方式存在一定的差异,如大王乌贼科 (Architeuthidae) 的 *Architeuthis* sp. 精巢中后部和中部的精小叶垂直于体轴,而前端的精小叶则与体轴平行<sup>[18]</sup>;乌贼科 (Sepiidae) 的曼氏无针乌贼 (*Sepiella maindroni*) 精巢中的精小叶形状和分布则呈现不规则,位于精巢边缘的精小叶为长条形,精巢中间部位的精小叶为菱形<sup>[25]</sup>;蛸科 (Octopodidae) 的精巢为典型的辐射型,由结缔组织分割成许多精小叶<sup>[20, 30]</sup>;鹦鹉螺类的精小叶则相互缠绕连结<sup>[21]</sup>。

### 1.2 输精管

头足类的输精管为一盘曲或 Z 字形的管状结构,外围有一层薄的体腔膜,主要起着输送成熟精子进入精荚器的作用。一般情况下,输精管均比较细长。如大王乌贼科的 *Architeuthis* sp. 成熟雄体,其输精管的拉直长度为胴长的 7.2% ~ 9.5%<sup>[18]</sup>;金乌贼 (*Sepia esculenta*) 成熟雄体输精

但是,不同学者对头足类雄性生殖系统组成的单元划分有所不同,如国内一些学者把十腕类的精荚器划分为贮精囊和摄护腺<sup>[2, 23-25]</sup>,而国外部分学者则把精荚囊和阴茎统称为端器 (terminal organ)<sup>[9, 18, 26-27]</sup>。

管的拉直长度则是其自然长度 (未拉直) 的 10 ~ 12 倍<sup>[31]</sup>;嘉庚蛸 (*Octopus tankahkeei*) 亲体输精管是其雄性生殖系统中最细长的管道<sup>[20]</sup>;柔鱼科 (Ommastrephidae) 属种亲体的输精管拉直长度是其胴长的 20%<sup>[32]</sup>。

输精管的纵切面一般呈椭圆形,管径粗细均一或中部稍膨大,管腔内壁具长而密的纤毛<sup>[20, 24, 32]</sup>。其中,十腕类的输精管由数目很多的回环褶皱组成,如柔鱼科各种类的输精管回环褶皱数高达 50 环<sup>[32]</sup>;蛸类的输精管则细长平滑<sup>[19, 21]</sup>。当输精管内充满精子时,则说明该个体已达到生理上的性成熟<sup>[18, 32]</sup>。此外,输精管的近端膨大并形成壶腹,远端则部分地插入精荚器粘液腺的管腔内<sup>[16, 18, 31]</sup>。宋训民<sup>[31]</sup>和叶德锋等<sup>[33]</sup>认为,壶腹可以有节奏地收缩,以此调节和控制精子的运动,保证每次进入的精子量正好可以形成一个精荚。鹦鹉螺类的输精管中间膨大并形成前精荚囊,同时输精管近端与精荚腺前端的后精荚囊相接<sup>[22]</sup> (笔者认为这所谓的输精管应该称为精荚管更为合适)。

### 1.3 精荚器

头足类的精荚器是完成精荚组装的腺体组织<sup>[16, 34-35]</sup> (图 2), 包含粘液腺 (mucilaginous glands)、放射导管腺 (ejaculatory apparatus gland)、中被膜腺 (middle tunic gland)、外被膜腺 (outer

tunic gland)、硬腺(hardening gland)、终腺(finishing gland)等<sup>[18,31,33]</sup>。当精荚器可产生正常的、完整的精荚并准备交配时,说明雄性亲体性腺已达到功能性成熟<sup>[32]</sup>。部分属种在其生理性成熟但没达到功能性成熟时,往往产生精子含量低的假性精荚或试验性精荚<sup>[18,32]</sup>。目前,仅发现帆乌贼科(Histioteuthidae)的*Histioteuthis hoylei*,狼乌贼科(Lycoteuthidae)的月乌贼(*Selenoteuthis scintillans*)、狼乌贼(*Lycoteuthis lorigera*)和斯普林氏狼乌贼(*Lycoteuthis springeri*)等属种具有成对的精荚器<sup>[15-16,36]</sup>。

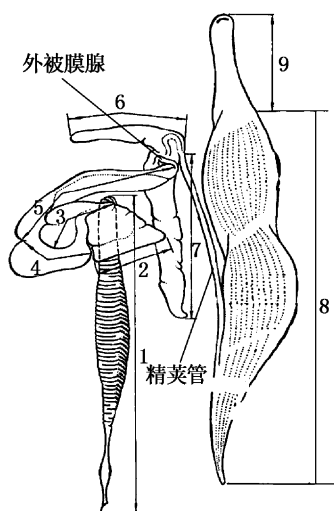


图2 柔鱼科精荚器示意图

Fig.2 The spermatophoric organ of ommastrephids

1. 输精管; 2,3. 粘液腺; 4. 放射导管腺; 5. 中被膜腺; 6. 硬腺; 7. 中腺; 8. 精荚囊; 9. 阴茎。

粘液腺是成熟精子自精巢进入精荚器的第一个腺体组织。在该腺体组织内,从精巢进入的成熟精子初步形成精团锥形<sup>[18,31,35]</sup>。放射导管腺体组织为S形或者是三角形,其管腔呈U字形<sup>[18,31]</sup>。放射导管腺的主要作用是形成精荚的放射导管结构及外膜、中膜等<sup>[31,35]</sup>。中被膜腺为一圆柱状的腺体软管,内部结构类似于放射导管腺<sup>[18,31,35]</sup>。外被膜腺也是一短而细的管状腺体,精荚经过该腺体后便形成其外被膜<sup>[31,35]</sup>。此外,宋训民<sup>[31]</sup>研究发现,金乌贼的外被膜腺一侧具有一更细长的盲管,并称之为X管,其功能不清楚。

在解剖学上,精荚器中的硬腺和终腺两者相接形成一长椭圆形的腺体结构,国内学者将其称为摄护腺<sup>[2, 23-25]</sup>。在组织学上,硬腺和终腺是两

个结构和功能不同的盲囊状腺体。如金乌贼的硬腺与外被膜连接处膨大形成硬腺囊,硬腺囊的分泌物形成精荚的冠和冠线,硬腺则行使吸取精荚中被膜多余水分的功能<sup>[31]</sup>; *Architeuthis* sp. 硬腺则行使掉转精荚方向的作用,使其口部朝向终腺<sup>[18]</sup>。终腺是精荚完成形态变化、最终成型的场所,并使精荚头部向前进入精荚囊<sup>[18,31]</sup>。此外,金乌贼的终腺与精荚管相连处有一纤毛管,主要起将硬腺和终腺中废物排出的作用<sup>[31]</sup>。

#### 1.4 精荚囊

头足类的精荚囊为较透明的囊状结构,膨大,在交配前起着暂时贮存精荚的作用<sup>[15]</sup>。此外,嘉庚蛸精荚囊还起着包裹精荚头部和精荚胶质尾部的功能<sup>[20]</sup>,而长蛸(*Octopus variabilis*)精荚囊囊壁上的平滑肌则起着助推精荚排出的作用<sup>[30]</sup>; *Architeuthis* sp. 精荚囊起着反转精荚的作用,同时囊壁上的辐状肌组织结构通过收缩作用帮助精荚的排出<sup>[18]</sup>。

精荚囊的囊腔结构及其大小,在不同属种之间存在一定的差异。如嘉庚蛸精荚囊腔一侧为叶脉状规则褶皱突起的囊内腺,另一侧呈不规则的树枝状的突起<sup>[20]</sup>。曼氏无针乌贼精荚囊内比较简单,只有分散树枝状的突起<sup>[25]</sup>。 *Architeuthis* sp. 精荚囊长约为胴体长度的63%,可分为两部分,第一部分囊内具一系列纵向的嵴状突起以及一个大的纵向褶皱,第二部分囊内的显著特征则是密布的纵向膜,且彼此相互缠结,其作用是防止精荚跌回第一部分<sup>[18]</sup>。柔鱼科的精荚囊长度约为其胴体长度的60%,囊内有纵向沟槽,能导引精荚的排出<sup>[32]</sup>。

此外,不同种类的精荚囊单次装载的精荚数、精荚的排列方式均有所不同。菱鳍乌贼(*Thysanoteuthis rhombus*)雄性亲体精荚囊内的成熟精荚数一般最多不超过17个<sup>[35,37]</sup>;金乌贼雄性亲体的成熟精荚在精荚囊内呈螺旋形排列,数目在20~30个<sup>[31]</sup>;狼乌贼雄性亲体具有两个精荚囊,单边精荚囊内的精荚数目在54~135个,精荚反口端朝向囊口<sup>[36]</sup>;柔鱼科精荚囊内的精荚排列成螺旋状<sup>[32]</sup>;珍珠鹦鹉螺(*Nautilus pompilius*)的精荚囊有两个,一个位于精荚腺前端,另一个位于输精管中段,囊内精荚盘绕卷曲,并且输精管中段的精荚囊中间有约一个4/5囊长的纵向隔膜,将精荚分为两部分<sup>[22]</sup>。

## 1.5 阴茎

头足类的阴茎处于精荚囊前端,起着排出精荚的作用。在没有茎化腕的种类中,阴茎还起到向雌体输送精荚的作用<sup>[17, 26]</sup>。柔鱼科、枪乌贼科(Loliginidae)等种类阴茎较为短小粗宽,末端开口简单<sup>[32]</sup>;大王乌贼科的阴茎延长,末端蘑菇状并布满小乳突<sup>[18]</sup>;手乌贼科(Chiroteuthidae)、鞭乌贼科(Mastigoteuthidae)等种类的阴茎末端精致<sup>[26]</sup>;狼乌贼科具有一对短小阴茎<sup>[36]</sup>;鸚鵡螺科的阴茎一侧具有一小的附属器官,使阴茎呈倒“Y”型<sup>[21-22]</sup>。此外,嘉庚蛸阴茎中段具一个呈镜面倒“卜”型的阴茎囊,是分泌性的腺体腔,同时也是精荚排出过程中的反转场所<sup>[20]</sup>。大王乌贼科的阴茎腔壁具粘液外膜,HOVING等<sup>[18]</sup>认为这层粘液膜负责为精荚裹上一层胶质状外膜。

## 2 雌性生殖系统

头足类的雌性生殖系统由体腔特化而成,位

于胴体后端,体腔膜内,基本组成单元为卵巢(ovary)、输卵管(oviduct)和附属腺(accessory glands)<sup>[2, 16-17]</sup>(图3)。但是不同种类,其附属腺存在一定的差异。十腕类的附属腺主要为输卵管腺和缠卵腺,部分科属另有副缠卵腺<sup>[17]</sup>,如乌贼目和闭眼亚目(Myopsida)等属种的附属腺有输卵管腺(oviducal gland)、缠卵腺(nidamental gland)和副缠卵腺(accessory nidamental gland)<sup>[15-16]</sup>;开眼亚目(Oegopsida)等属种的附属腺则没有副缠卵腺<sup>[16, 21]</sup>。而蛸类的附属腺则更为简单,仅有位于输卵管中部的输卵管腺,没有缠卵腺和副缠卵腺等结构<sup>[16, 38]</sup>(图3d)。鸚鵡螺类类似于开眼亚目,没有副缠卵腺<sup>[21-22, 39]</sup>。

此外,福氏枪乌贼(*Loligo forbesi*)<sup>[40]</sup>、中国枪乌贼(*Uroteuthis chinensis*)<sup>[23]</sup>、狼乌贼<sup>[36]</sup>,以及曼氏无针乌贼<sup>[25]</sup>等属种的雌性生殖系统中还有纳精囊(seminal receptacle)。

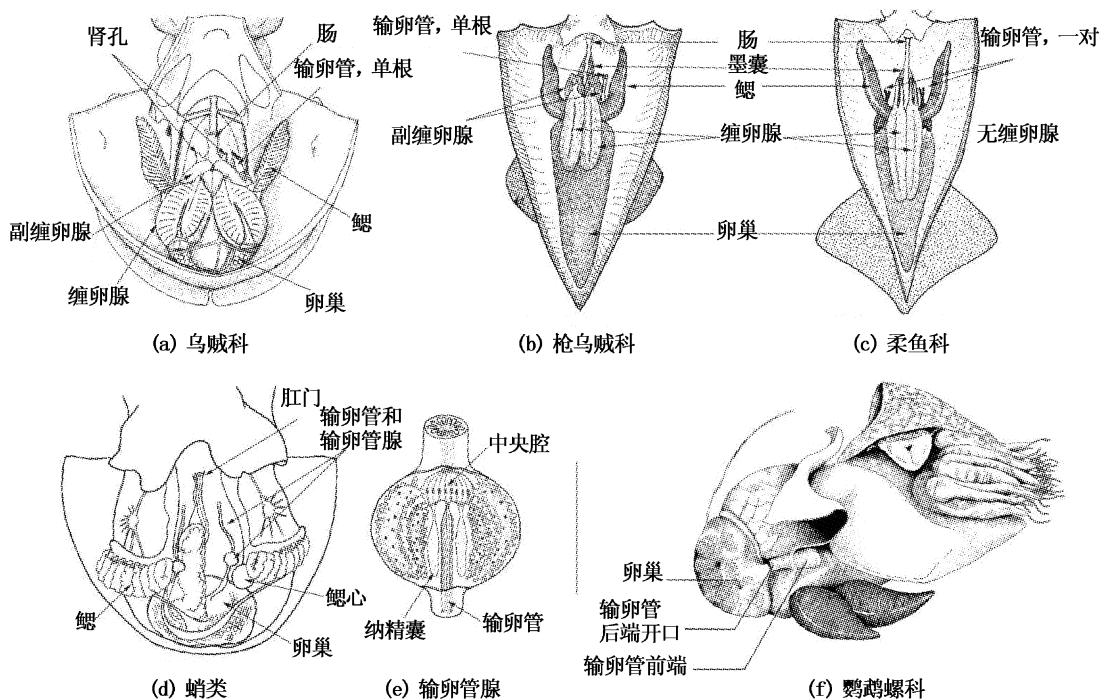


图3 头足类雌性生殖系统  
Fig. 3 The female reproductive structures of cephalopods

### 2.1 卵巢

头足类的卵巢是卵子发生并发育成熟的场所,为单个,位于胴体后部、内脏囊内。八腕目等属种的卵巢在胚胎期就成对出现,在幼体时融合为一<sup>[38]</sup>;而乌贼目和枪形目等种类的卵巢则没有

这种胚胎期成对出现而后融合为一的现象<sup>[16]</sup>。此外,不同属种的卵巢外形有所不同,如八腕目、鸚鵡螺目(Nautiloidea)等种类的卵巢呈圆球形<sup>[21, 30, 38, 41]</sup>;乌贼目种类的卵巢呈半球形<sup>[15-16, 25]</sup>;枪形目种类的卵巢则呈圆锥形<sup>[16, 18]</sup>。

一般地,卵巢由卵巢膜、不同时相的卵母细胞和卵巢基质构成<sup>[18,37]</sup>。但是,不同种类的卵巢组织学上存在一定的差异,如 *Architeuthis* sp. 卵巢的生殖动脉具有三级分支<sup>[18]</sup>;冰盖乌贼 (*Galiteuthis glacialis*)<sup>[42]</sup>和菱鳍乌贼<sup>[35]</sup>卵巢的生殖动脉仅分级到二级;曼氏无针乌贼卵巢膜上布满放射状排列的微细血管<sup>[25]</sup>;而长蛸其卵巢结构更为复杂,卵巢壁上发出线状具分支的生殖索,上面连接有米粒状的滤泡,整体呈穗状<sup>[30]</sup>。

此外,不同属种的卵巢附着在胴体背部的支撑方式也存在一定的差异。例如菱鳍乌贼<sup>[37]</sup>和 *Architeuthis* sp.<sup>[18]</sup>等种类是通过肠系膜深入卵巢中央并与生殖主动脉一起作用使卵巢附着于胴体背部。NIGMATULLIN 等<sup>[37]</sup>认为,卵巢这种附着于胴体背部的支撑方式是一种相对原始的结构特征。HOVING 等<sup>[18]</sup>则认为,这种附着支撑方式与 *Architeuthis* sp. 成一定斜度的游泳方式相关,可以减少对前面器官的压力。其它枪形目种类的卵巢则通过附着胃部后再使其贴附胴体背部<sup>[18]</sup>。鹦鹉螺目种类的卵巢通过支撑韧带依附胴体背部<sup>[21]</sup>。

## 2.2 输卵管

头足类的输卵管主要起输送成熟卵子的作用。其中,八腕目、开眼亚目等种类的输卵管为一对,而乌贼目、闭眼亚目等种类只有一侧发育的输卵管,另一侧输卵管则已退化<sup>[2, 15-17, 38]</sup>。鹦鹉螺目种类的输卵管为单根,可分为前后两部分,第一部分管壁薄,膜状,不与卵巢直接相接,而是正对着卵巢前端的颈状开口;第二部分管壁厚,布满褶皱<sup>[21-22, 39]</sup>(图 3f)。

八腕目种类的输卵管分为近端和远端两部分,中间为输卵管腺<sup>[16, 38]</sup>。同时,不同种类的输卵管或近端和远端输卵管之间存在一定的组织学差异。如嘉庚蛸的近端输卵管内具两瓣蘑菇状突起并嵌入管腔中,远端输卵管中则无大的突起<sup>[41]</sup>;长蛸的输卵管内具丰富的纵行褶皱,且黏膜上皮有纤毛<sup>[30]</sup>。

乌贼目、枪形目等种类的输卵管或横直,或盘旋,末端与输卵管腺相接,开口于鳃基部<sup>[15-16]</sup>。如蛸乌贼 (*Octopoteuthis sicula*) 的输卵管具有 12~14 个盘旋<sup>[9]</sup>;菱鳍乌贼、贝乌贼 (*Beryteuthis magister*) 和大王乌贼科等属种的输卵管横直,管内壁为布满纤毛柱状上皮的纵向褶

皱<sup>[18, 37]</sup>。

此外,输卵管的容量相对于其卵巢体积的大小在一定程度上表征着其排卵方式的差异。如鱼钩乌贼科 (*Ancistrocheiridae*)、爪乌贼科 (*Onychoteuthidae*)、小头乌贼科和贻乌贼科等属种<sup>[8]</sup>,以及 *Architeuthis* sp.<sup>[18]</sup>,菱鳍乌贼<sup>[37]</sup>等种类的输卵管容量小于其卵巢体积,故它们的排卵方式为间歇性终端排卵,因为输卵管容量小而无法一下子容下大量的卵子,以至于卵子分批排出<sup>[8]</sup>。

## 2.3 输卵管腺

头足类的输卵管腺位于输卵管终端或输卵管中部,与其它附属腺一起分泌腺体形成卵子的外膜或受精卵的胶质膜<sup>[25, 43-45]</sup>。同时,输卵管腺分泌的腺体有助于受精卵卵周隙 (*perivitelline space*) 的形成<sup>[46]</sup>。

一般地,八腕目种类的输卵管腺为输卵管中部膨大形成的腺体,组织结构可分为中央腔 (*central cavity*)、纳精囊 (*spermatheca*) 和输卵管腔 (*oviduct cavity*) 等,纳精囊起着储存精子的功能<sup>[16, 30, 38, 41, 45]</sup>(图 3e)。其中,嘉庚蛸纳精囊为 20~30 个,是卵子受精的场所,在生殖季节远端输卵管和纳精囊中可见到大量未激活的精子<sup>[41, 45]</sup>。

乌贼目、枪形目等种类的输卵管腺位于输卵管终端,开口于鳃基部,不具备储存精子的功能<sup>[15-16, 18, 25]</sup>。枪乌贼科<sup>[40, 47]</sup>、柔鱼科、菱鳍乌贼科<sup>[37]</sup>、小头乌贼科<sup>[42]</sup>,以及大王乌贼科<sup>[18]</sup>等种类的输卵管腺可分为两部分,第一部分呈椭圆形,为输卵管远端;第二部分肥大呈双叶状。VECCHIONE 等<sup>[47]</sup>认为,输卵管腺肥大的第二部分是十腕总目属种的共同特征。曼氏无针乌贼输卵管腺环绕并粘附于输卵管管壁上,一直延伸至生殖口,呈叶状<sup>[25]</sup>。

## 2.4 缠卵腺和副缠卵腺

头足类的缠卵腺和副缠卵腺成对,位于内脏囊之外,食道两侧,左右对称<sup>[18, 25]</sup>。缠卵腺和副缠卵腺与输卵管腺一起,分泌凝胶状物质,掺合墨汁,形成卵膜<sup>[25, 43, 48]</sup>。

开眼亚目没有副缠卵腺<sup>[16]</sup>,缠卵腺为两页状<sup>[9, 18, 37]</sup>。乌贼目和闭眼亚目同时具有缠卵腺和副缠卵腺<sup>[15-16]</sup>,缠卵腺椭圆形、白色,内为中空室状<sup>[25]</sup>;副缠卵腺圆形,为管道状腺体<sup>[25, 49-51]</sup>。副缠卵腺的腺体管道上皮细胞外散布着颗粒状

的球状小泡,KAUFMAN 等<sup>[52]</sup>认为这是某些脂类物质,王春琳等<sup>[51]</sup>则认为这些是副缠卵腺管道内共生细菌生存所必需的营养物质。

鸚鵡螺目的缠卵腺扁平 W 形<sup>[21]</sup>。在性腺成熟过程中,其缠卵腺发生一系列的颜色变化,经乳白色、微黄色、微黄绿色、微绿色,最后为成熟时的橄榄绿色<sup>[39]</sup>。

乌贼 (*Sepia officinalis*)<sup>[53-54]</sup>、曼氏无针乌贼<sup>[51]</sup>、皮氏枪乌贼 (*Loligo pealei*)<sup>[49,55]</sup>、福氏枪乌贼 (*Loligo forbesi*)<sup>[40]</sup>、乳光枪乌贼 (*Loligo opalescens*)<sup>[52]</sup>、杜氏枪乌贼 (*Loligo duvauceli*)<sup>[56]</sup>,以及微鳍乌贼科 (*Idiosepiidae*)<sup>[57]</sup>等种类的副缠卵腺的腺体小管腔内充满着大量共生细菌。KAUFMAN 等<sup>[52]</sup>和王春琳等<sup>[51]</sup>认为,这些共生细菌来自于生活水域的“水平传递”。关于这些共生细菌的作用,GRIGIONIÁ 等<sup>[54]</sup>和 BARBIERI 等<sup>[55]</sup>认为这些细菌可产生抗生素类物质保护卵而免受病原体的侵害,而 BOUCHER-RODONI 等<sup>[58]</sup>则认为这些细菌可驱动体内氨基态的氮转化并产生浮力。此外,副缠卵腺在雌性性腺成熟时由白色变为红色或橙红色,这主要是共生细菌产生色素的原因<sup>[49]</sup>。因此,王春琳等<sup>[51]</sup>认为副缠卵腺的这种颜色变化,可作为乌贼性成熟的“信号灯”。

另外,不同种类副缠卵腺的腺体小管上皮细胞上的微绒毛和纤毛着生部位有所不同。如曼氏无针乌贼<sup>[51]</sup>和虎斑乌贼 (*Sepia pharaonis*)<sup>[50]</sup>的副缠卵腺腺体小管道上的微绒毛着生连续,而纤毛只在特定部位着生;皮氏枪乌贼<sup>[49]</sup>副缠卵腺腺体小管上的微绒毛和纤毛均连续着生。王春琳等<sup>[51]</sup>认为这是乌贼科和枪乌贼科种类之间发育不同所引起的差异。

### 3 分析与展望

生殖系统作为海洋动物繁衍的重要系统之一,其组织结构及功能是繁殖生物学研究的重点。头足类作为高级进化的软体动物<sup>[59]</sup>,其生殖系统及功能结构具有一定的特异性。在组成单元上,头足类的生殖系统主要由一个性腺(精巢或卵巢),一对或单根生殖导管(输卵管或输精管),以及一系列的腺体组织或生殖囊等组成<sup>[16]</sup>。其中,雄性生殖系统的腺体组织较为复杂,但基本组成单元是一致的,包括粘液腺、放射导管腺、

中被膜腺、外被膜腺、硬腺和终腺等 6 部分腺体组织,统称为精荚器或称精荚腺,是精荚完成组装的重要腺体器官<sup>[16,33-35]</sup>。雌性生殖系统的腺体组织较为简单,不同种类其组成单元相同。如十腕类具有输卵管腺和缠卵腺,部分科属还有副缠卵腺<sup>[17]</sup>;而鸚鵡螺类只有输卵管腺和缠卵腺,没有副缠卵腺<sup>[22,39]</sup>;蛸类的腺体组织单元最为简单,仅有输卵管腺,且位于输卵管中部<sup>[16,38]</sup>。

相对于腹足类、双壳类等其它软体动物,头足类雄性生殖系统组成是相对完善的、闭合的,但相对复杂;雌性生殖系统组成则相对简单,这可能是一种生殖进化的表现,同时也可能是头足类较其它软体动物高级的表现所在。如腹足类细角螺 (*Hemifusus ternatanus*)<sup>[60]</sup>的雄性生殖系统比较简单,没有硬腺和终腺结构(原作者统称为前列腺);而雌性生殖系统相对复杂,特化出输卵管集合管、蛋白腺、缠卵腺、黑腺、交接囊等结构;塔形马蹄螺 (*Trochus pyramis*)<sup>[61]</sup>雄性生殖系统则更为简单,只有精巢和输精管,没有其他任何的附属腺体。

在功能作用上,头足类雄性生殖系统具有特殊的精荚器组织,通过该器官中的各个腺体组织完成精荚的组装,并通过阴茎或茎化腕实现精荚向雌性亲体的输送<sup>[16-18,26]</sup>。雌性生殖系统中的输卵管腺和缠卵腺分泌腺体形成卵壳,副缠卵腺则充满共生细菌可分泌抗生素类物质或驱动体内氨基态的氮转化<sup>[25,43-45,48]</sup>。然而,目前对雌雄生殖系统中性腺与生殖导管之间的连接、配子成熟后的输入机制等,除了鸚鵡螺类有所报道外<sup>[21,39]</sup>,其它十腕类和蛸类的均鲜有研究报道或无法建立<sup>[18]</sup>。

目前,海洋水域环境条件的变化,如海洋酸化现象正在缩小某些头足类属种的生活水域并改变其分布范围<sup>[62]</sup>,海洋污染造成其内分泌紊乱<sup>[5]</sup>等,这些因素在一定程度上影响了这些种类的繁殖交配。如,菱鳍乌贼为了适应一定的栖息环境,性腺附着胴体背部的方式、输卵管的容量、精荚囊的大小等均有所特异<sup>[37]</sup>;鱼钩乌贼 (*Ancistrocheirus lesueurii*) 则为了适应其生存的环境,提高了其繁殖质量,在雄性群体中出现了比例(44%)假两性畸形现象,生殖系统中出现了缠卵腺<sup>[5]</sup>。卡里普索面蛸 (*Opisthotentis calypso*) 为了适应深海的生活条件,其体内蛋白质

含量、热量积累等均较其他沿海种类的低<sup>[63]</sup>。此外,头足类的性腺形成始于幼体,并且 I 期、II 期的性腺终生只出现一次<sup>[64]</sup>;部分科属雄性生殖系统的精荚器存在沿岸、近海、大洋等 3 种类型的异速生长模式<sup>[32]</sup>,精荚在生成过程中会产生废物,并可通过特定的组织结构排出精荚器<sup>[31]</sup>等。

综上所述,国内外学者对头足类生殖系统及功能结构进行了一定的研究,但是对部分组织及其功能的认识还存在不足,为此在今后头足类繁殖生物学研究过程中,一方面应在现有学科研究方法和手段的基础上,结合发育生物学、细胞生化学、内分泌学、进化生态学等学科的理论和方法,开展头足类繁殖系统特性及功能机制,繁殖机理及策略等的研究;其次,要利用超微结构和生化分析等方法,重点分析和讨论不同头足类生殖系统结构的差异,其结构的差异必然会导致其繁殖习性的不同;再次,头足类栖息水层从表层至水下 5 000 m 均有,栖息范围遍及热带至极地海域,因此需要结合栖息环境的变化,考虑不同水层、不同区域,研究头足类繁殖策略及其营养积累。

#### 参考文献:

- [1] LINDGREN A R, GIRIBET G, NISHIGUCHI M K. A combined approach to the phylogeny of Cephalopoda (Mollusca) [J]. *Cladistics*, 2004, 20:454-486.
- [2] 陈新军, 刘必林, 王尧耕. 世界头足类[M]. 北京: 海洋出版社, 2009:1-36.
- [3] CLARKE M R. Cephalopoda in the diet of sperm whales of the southern hemisphere and their bearing on sperm whale biology [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1980, 37: 5-48.
- [4] CLARKE M R. The role of cephalopods in the world's oceans: an introduction [J]. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 1996, 351:979-983.
- [5] 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.
- [6] NESIS K N. Cephalopods of the world [M]. Neptune City, New Jersey: T. F. H. Publications, 1987: 1-15.
- [7] RODHOUSE P G. Physiological progenesis in cephalopod mollusks [J]. *Biological Bulletin*, 1998, 195: 17-20.
- [8] ROCHA F, GUERRA A, GONZALEZ A F. A review of reproductive strategies in cephalopods [J]. *Biological reviews*, 2001, 76: 291-304.
- [9] HOVING H J T, LIPINSKI 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, 30:603-612.
- [10] NIGMATULLIN C M, NESIS K N, ARKHIPKIN A I. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) [J]. *Fisheries Research*, 2001, 54:9-19.
- [11] 施惠雄, 焦海峰, 尤仲杰. 头足类动物繁殖生物学研究进展[J]. *水利渔业*, 2008, 28(1):5-8.
- [12] 郑小东, 韩松, 林祥志, 等. 头足类繁殖行为学研究现状与展望[J]. *中国水产科学*, 2009, 16(3):459-465.
- [13] 刘必林, 陈新军. 头足类生殖系统及其在分类学上的应用[J]. *水产学报*, 2010, 34(8): 1219-1226.
- [14] 范帆, 尹飞, 王建. 曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)生物学研究现状及展望[J]. *现代渔业信息*, 2011, 26(6): 6-9.
- [15] NESIS K N. Concise key for determination of cephalopod molluscs of the world Ocean [M]. Promyslennost; M, Liogkaya I pisch, 1982:1-360.
- [16] ARKHIPKIN A I. Reproductive system structure, development and function in cephalopods with a new general scale for maturity stages [J]. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 1992, 12:63-74.
- [17] JEREB P, ROPER C F E. Cephalopods of the world, An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date, Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae) [M]. Rome: FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, 2005, 4(1): 1-36.
- [18] 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, 64: 153-169.
- [19] MANN T. Spermatophores: development, structure, biochemical attributes and role in the transfer of spermatozoa [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1984: 1-215.
- [20] 焦海峰, 施惠雄, 尤仲杰. 嘉庚蛸雄性生殖系统组织学观察[J]. *上海海洋大学学报*, 2010, 19(3):333-338.
- [21] ARNOLD J M. Reproduction and Embryology of Nautilus [M]// SAUNDERS W B, LANDMAN N H. Nautilus: the biology and paleobiology of a living fossil, V.6. New York: Springer, 2010:1-631.
- [22] SASAKI T, SHIGENO S, TANABE K. Anatomy of living Nautilus: Reevaluation of primitiveness and comparison with Coleoidea [M]//TANABE K, SHIGETA Y, SASAKI T, et al. Cephalopods: Present and Past. Tokyo: Tokai University Press, 2010:1-314.
- [23] 欧瑞木. 中国枪乌贼性腺成熟度分期的初步研究[J]. *海洋科学*, 1983(1):44-46.
- [24] 叶素兰, 王健鑫, 吴常文. 曼氏无针乌贼雌性生殖系统的

- 组织学研究[J]. 浙江海洋学院学报:自然科学版, 2007, 26(4): 371-377.
- [25] 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[J]. 中国水产科学, 2008, 15(1): 63-72.
- [26] NESIS K N. Mating, spawning and death in oceanic cephalopods: a review [J]. *Ruthenica*, 1995, 6(1): 23-64.
- [27] VILLANUEVA R, STAAF D J, ARGÜELLES J, et al. A laboratory guide to in vitro fertilization of oceanic squids [J]. *Aquaculture*, 2012, 342(343): 125-133.
- [28] HANLON R T, AMENT S A. Behavioral aspects of sperm competition in cuttlefish, *Sepia officinalis* (Sepioidea: Cephalopoda) [J]. *Marine Biology*, 1999, 134:719-728.
- [29] PEPITA G B, ENRIC RIBES, MARIA J Z, et al. Evolution Of Octopod Sperm I: Comparison of Nuclear Morphogenesis in *Eledone* and *Octopus* [J]. *Molecular Reproduction and Development*, 2002, 62: 357-362.
- [30] 许星鸿, 阎斌伦, 郑家声. 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] 宋训民. 金乌贼(*Sepia esculenta*)精荚器的结构和精荚的生成[J]. 山东大学学报, 1963(3): 78-91.
- [32] NIGMATULLIN CH M, SABIROV R M, ZALYGALIN V P. Ontogenetic aspects of morphology, size, structure and Production of spermatophores in ommastrephid squids: An overview [J]. *Berliner Paläobiol*, 2003, 3: 225-240.
- [33] 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[J]. 海洋与湖沼, 2011, 42(2):207-212.
- [34] BLANQUAERT T. L'origine et la formation des spermatophores chez les cephalopodes decapodes [J]. *Cellule*, 1925, 36: 315-356.
- [35] NIGMATULLIN CH M, ARKHIPKIN A I, SABIROV R M. Age growth and reproductive biology of diamond-shaped squid *Thysanoteuthis rhombus* (Oegopsida: Thysanoteuthidae) [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, 124: 73-87.
- [36] HOVING H J T, LIPINSKI M R, ROELEVELD M A C, et al. Growth and mating of southern African *Lycoteuthis lorigera* (Steenstrup, 1875) (Cephalopoda: Lycoteuthidae) [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2007, 17: 259-270.
- [37] NIGMATULLIN CH M, ARKHIPKIN A I, SABIROV R M. Structure of the reproductive system of the squid *Thysanoteuthis rhombus* (Cephalopoda: Oegopsida) [J]. *Journal of Zoology*, 1991, 224: 271-283.
- [38] WELLS M J, WELLS J. Cephalopoda: Octopoda [M]. New York: Academic Press, 1977: 201-336.
- [39] HAVEN N. The reproductive biology of *Nautilus pompilius* in the Philippines [J]. *Marine Biology*, 1977, 42:177-184.
- [40] LUM-KONG A. A histological study of the accessory reproductive organs of female *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) [J]. *Journal of Zoology*, 1992, 226: 469-490.
- [41] 焦海峰, 彭小明, 尤仲杰. 嘉庚蛸雌性生殖系统组织学观察[J]. 动物学杂志, 2011, 46(6):88-95.
- [42] NESIS K N, NIGMATULLIN CH M, NIKITINA I V. Spent females of deepwater squid *Galiteuthis glacialis* under the ice at the surface of the Weddell Sea (Antarctic) [J]. *Journal of Zoology*, 1998, 244:185-200.
- [43] 张炯, 卢伟成. 曼氏无针乌贼繁殖习性的初步观察[J]. 水产学报, 1965, 2(2):35-43.
- [44] DI COSMO A, DI CRISTO C, PAOLUCCI M. Sex steroid hormone fluctuation and morphological changes of the reproductive system of the female of *Octopus vulgaris* throughout the annual cycle [J]. *Journal of Experimental Zoology*, 2001, 289:33-47.
- [45] 许著廷, 李来国, 王春琳, 等. 嘉庚蛸生殖系统结构观察[J]. 水产学报, 2011, 35(7):1058-1064.
- [46] IKEDA Y, SAKURAI Y, SHIMAZAKI K. Fertilizing capacity of squid (*Todarodes pacificus*) spermatozoa collected from various sperm storage sites, with special reference to the role of gelatinous substance from oviducal gland in fertilization and embryonic development [J]. *Invertebrate Reproduction and Development*, 1993, 23:39-44.
- [47] VECCHIONE M, YOUNG R E. Analysis of morphology to determine primary sister-taxon relationships within coleoid cephalopods [J]. *American Malacological Bulletin*, 1996, 12: 91-112.
- [48] BOLETZKY S V. Encapsulation of cephalopod embryos: a search for functional correlations [J]. *American Malacological Bulletin*, 1986, 4: 217-227.
- [49] BLOODGOOD R A. The squid accessory nidamental gland: ultrastructure and association with bacteria [J]. *Tissue and Cell*, 1977, 9(2):197-208.
- [50] NAIR J R, DEVIKA P, GEORGE M C, et al. Accessory nidamental gland of *Sepia pharaonis* Ehrenberg (Mollusca: Cephalopoda): ultrastructure and function [J]. *Asian Fisheries Science*, 2005, 18: 255-263.
- [51] 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[J]. 海洋与湖沼, 2010, 41(3): 391-395.
- [52] KAUFMAN M R, IKEDA Y, PATTON C, et al. Bacterial symbionts colonize the accessory nidamental gland of the squid *Loligo opalescens* via horizontal transmission [J]. *The Biological Bulletin*, 1998, 194: 36-43.
- [53] VANDEN BRANDEN C, GILLIS M, RICHARD A. Carotenoid producing bacteria in the accessory nidamental glands of *Sepia officinalis* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 1980, 66: 331-334.
- [54] GRIGIONIÁ S, BOUCHER-RODONI R, DEMARTA A, et al. Phylogenetic characterisation of bacterial symbionts in the accessory nidamental glands of the sepoid *Sepia officinalis* (Cephalopoda: Decapoda) [J]. *Marine Biology*, 2000, 136: 217-222.
- [55] BARBIERI E, PASTER B J, HUGHES D, et al. Phylogenetic characterization of epibiotic bacteria in the accessory



- nidamental gland and egg of the squid *Loligo pealei* (Cephalopoda: Loliginidae) [J]. Environmental Microbiology, 2001, 3:151-167.
- [56] GOMATHI P, NAIR J R, SHERIEF P M. Antibacterial activity in the accessory nidamental gland extracts of the Indian squid, *Loligo duvauceli* Orbigny [J]. Indian Journal of Marine Sciences, 2010, 39(1):100-104.
- [57] PICHON D, GAIA V, NORMAN M D, et al. Phylogenetic diversity of epibiotic bacteria in the accessory nidamental glands of squids (Cephalopoda: Loliginidae and Idiosepiidae) [J]. Marine Biology, 2005, 147: 1323-1332.
- [58] BOUCHER-RODONI R, MANGOLD K. 1994. Ammonia production in cephalopods, physiological and evolutionary aspects [J]. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology, 1994, 25: 53-60.
- [59] CYRAN N, KLINGER L, SCOTT R, et al. Characterization of the Adhesive Systems in Cephalopods [M]// von BYERN J, GRUNWALD I. Biological Adhesive Systems: From Nature to Technical and Medical Application. New York: Springer Vienna, 2010: 1-305.
- [60] 蒋霞敏, 段雪梅, 姜小敏, 等. 细角螺生殖系统的形态结构观察[J]. 水产学报, 2011, 35(5):738-742.
- [61] 李芳远, 冯永勤, 吴洪流, 等. 塔形马蹄螺雄性生殖系统的组织学研究[J]. 海南大学学报:自然科学版, 2008, 26(2): 153-156.
- [62] SEIBEL B A. The jumbo squid, *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae), living in oxygen minimum zones II: Blood-oxygen binding [J]. Deep-Sea Research II, <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.10.003>.
- [63] ROSA R, PIMENTEL M S, BAPTISTA M, et al. Trophic and reproductive biochemistry of a deep-sea gelatinous octopus, *Opisthoteuthis calypso* [J]. Marine Biology, DOI: 10.1007/s00227-012-2084-5.
- [64] 蒋霞敏, 符方尧, 李正, 等. 曼氏无针乌贼的卵子发生及卵巢发育[J]. 水产学报, 2007, 31(5): 607-617.

## Research progress on histological structure of reproductive system in cephalopod

LIN Dong-ming<sup>1,2,3</sup>, CHEN Xin-jun<sup>1,2,3</sup>

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** The study of reproductive system is a vital component in reproductive biology of marine species. In order to better understand the reproductive biology of cephalopod, the research progress on histological structure of reproductive system in cephalopod has been summarized in this study, and the histological structure and function of the reproductive system of cephalopod are reviewed systematically. In general, the system in both males and females consists of a gonad (testis and ovary), one or two separate gonoducts and a complex of accessory glands or reproductive sac. The male's accessory glands are complex but the basic composed unit is the same, which are responsible for the production of spermatophores. However, the female's accessory glands are relatively simple but the basic composed unit is not the same for different species, which plays the function on forming of egg coats. However, the mechanism of gonad communicating with the gonoducts and the way with which the gemmates shed into the gonoducts remain unclear if we only use the methodology of anatomy and histology, and so does the effect of changing habitat environment on the reproductive system. The peculiarities of allometric growth of different parts of the spermatophoric organ and the mechanism of waste generating in the spermatophoric organ are also unclear. Therefore, the methodology of the developmental biology, cellular biochemistry, endocrinology and evolutionary ecology should be explored in the research on the reproductive biology of cephalopod in future.

**Key words:** cephalopod; reproductive system; histological structure