

## 多刺裸腹蚤的精子发生

曾错<sup>1</sup>, 徐霖林<sup>1</sup>, 赵云龙<sup>1</sup>, 马强<sup>1,2</sup>, 王群<sup>1</sup>

(1. 华东师范大学 生命科学学院, 上海 200062; 2. 崇明东滩鸟类国家级自然保护区, 上海 202183)

**摘要:** 应用组织学方法和电镜技术, 研究了多刺裸腹蚤 (*Moina macrocopa*) 的精子发生、成熟精子的形态以及雄性生殖系统的结构特征。多刺裸腹蚤雄性生殖系统包括1对精巢、1对输精管和1个生殖孔。精巢壁薄, 由电子密度不同的2层结缔组织膜组成。生殖孔位于尾爪底部, 其周围无类似交媾器等其他附属结构。多刺裸腹蚤的精子发生经历精原细胞、精母细胞、精子细胞和成熟精子4个主要时期。精原细胞呈椭圆形, 核染色质较分散, 细胞质中分布着大量的粗面内质网和游离的核糖体。精母细胞由于挤压呈多角形, 细胞核为椭圆形, 核基质和染色质分别位于细胞核的一侧, 细胞质中存在少量的线粒体, 内质网呈片层状。精子细胞向精子分化, 形态上纵向拉长, 细胞核也纵向伸长; 细胞质中线粒体数量增多, 个体增大, 且部分线粒体内嵴溶解, 形成空泡状的衍生物; 内质网大量发生。成熟精子弯曲成棒形, 细胞核变小, 呈圆形, 位于精子的中央。扫描电镜观察显示, 精子外表面光滑无附属结构。在整个精子发生过程中, 细胞核双层核膜结构完整且清晰。此外在精巢中还存在巨大细胞。[中国水产科学, 2010, 17(3): 487-495]

**关键词:** 多刺裸腹蚤; 精子发生; 精子; 雄性生殖系统

**中图分类号:** Q959

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1005-8737-(2010)03-0487-09

枝角类 (Cladocera) 属于甲壳动物中较为低等的一类。枝角类个体小、生长快、适应性强, 其作为经济水产动物如鱼类和虾蟹类的天然饵料具有营养价值高, 易于消化吸收的特点, 应用前景明显优于其他浮游生物; 同时枝角类是水生生态系统中重要的浮游生物, 在环境监测与水质评价中占有重要的地位。此外, 由于其生殖方式较为独特, 引起国内外学者的关注<sup>[1-4]</sup>。枝角类通常行孤雌生殖, 在特殊的环境中方能进行两性生殖, 孤雌生殖和两性生殖交替进行的生活史因物种不同而异, 有每年1次、2次或多次。但只有雄蚤出现, 才能提供雄性配子与雌性配子结合形成受精卵, 两性生殖方能发生, 因此雄蚤在生活史中起着重要的作用。雄蚤个体微小 (体长1~2 mm), 在自然环境中极难发现, 更不易用普通的方法研究其生殖腺的发育, 故其相关的报道极少。

仅大型蚤 (*Daphnia magna*) 和隆线蚤 (*D. carinata*) 有精子发生的研究报道<sup>[1,3-4]</sup>。本研究以裸腹蚤科 (Moinidae) 裸腹蚤属 (*Moina*) 的常见种多刺裸腹蚤 (*Moina macrocopa*) 为研究对象, 详细地研究了其精子发生过程的组织学及细胞超微结构, 以为枝角类生活史中两种生殖方式转变机制的深入研究提供细胞学基础。

### 1 材料与方法

多刺裸腹蚤于2007年5月购自上海市大渡河路花鸟市场。种类鉴定后, 经诱导, 将刚孵出的多刺裸腹蚤雄体于2 mL培养液中单独培养。记录每只雄性幼蚤外部形态变化和生殖腺的发育情况。取每个龄期的雄蚤约20只固定于Bouin's液中, 常规石蜡包埋、切片 (厚度5 μm)、系列酒精脱水、HE染色, 日

收稿日期: 2008-10-05; 修订日期: 2009-11-23.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30670227); 上海市科学技术委员会重大项目 (08231200702; 08DZ1203102).

作者简介: 曾错 (1981-), 女, 工程师, 从事水生动物学研究. E-mail: czeng@bio.ecnu.edu.cn

通讯作者: 赵云龙, 教授. Tel: 021-62232153; E-mail: ylzha@bio.ecnu.edu.cn

产Olympus BH-2显微镜下观察和拍照。另将不同年龄的雄蚤以0.1 mol/L, pH7.2磷酸缓冲液配制的2.5%戊二醛和1%锇酸双重固定,梯度乙醇脱水, Epon812包埋,瑞典LKB-2088超薄切片机切片,醋酸铀和柠檬酸铅双重染色, J-100CX透射电镜观察、拍照。

$$\text{核质比 NP} = V_n / V_c$$

$$V = 0.523\omega^2 L$$

其中,  $V_n$  为核的体积,  $V_c$  为细胞的体积,  $\omega$  为最大宽度,  $L$  为最大长度。

## 2 结果与分析

### 2.1 雄性生殖系统的结构

多刺裸腹蚤雄性生殖系统呈管状,由1对精巢、1对输精管和1个雄性生殖孔组成。精巢为腊肠形,位于肠管两侧,起始于心脏中下部,在后腹部精巢变

细为输精管,两侧输精管最后愈合,并沿后腹部通向尾爪底部的生殖孔(图1)。生殖孔附近无交媾器或其他附属结构(图版II-1)。精巢由精巢壁、生殖上皮、精巢腔及腔内精母细胞组成。精巢以结缔组织和肌肉与肠管相连,悬挂于体腔内。精巢壁极薄,由致密的结缔组织膜构成,厚约0.35  $\mu\text{m}$ ,分为相等的两层,外层电子密度高,内层电子密度较低。生殖上皮细胞主要由精原细胞组成,精原细胞呈长椭圆形,其核为长椭圆形。生殖上皮细胞沿着精巢壁呈不连续的生长,与精巢内分泌物质一起组成生殖上皮层(图版II-2)。生殖上皮层内为精巢腔,储存着不同发育时期的精母细胞和精液。精巢腔内还有少量的肌纤维和结缔组织。输精管为精巢壁的延伸,仍以结缔组织膜为主。输精管位于后肠两侧,向后愈合为较窄的管道,通向生殖孔。

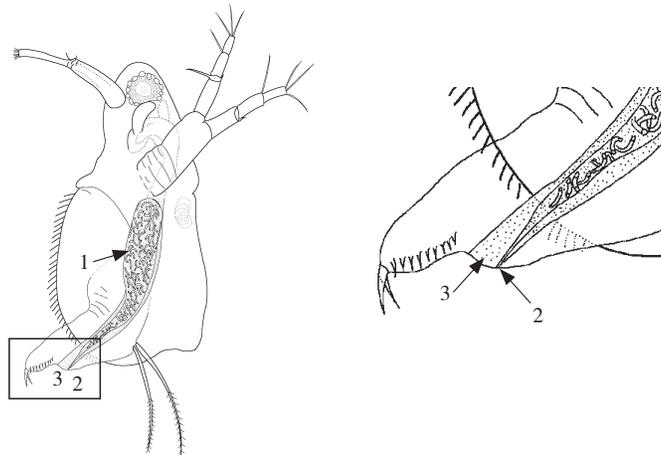


图1 多刺裸腹蚤雄蚤模式图

1. 精巢; 2. 雄性生殖孔; 3. 肛门.

Fig. 1 The diagram of mature male *Moina macrocopa*

1. Testis; 2. Male gonopore; 3. Anus.

### 2.2 精子发生过程的显微和超微结构

多刺裸腹蚤的精子经过2次成熟分裂,其中1次为减数分裂,其发生过程可分为精原细胞期、精母细胞期、精子细胞期和成熟精子4个时期。根据细胞的形态变化,精母细胞又可分为初级精母细胞和次级精母细胞,精子细胞分为早期和晚期精子细胞。

**2.2.1 精原细胞** 刚出生的雄蚤精巢中充满精原细

胞。细胞椭圆形,长径( $9.461 \pm 0.646$ )  $\mu\text{m}$ ,宽径( $5.880 \pm 0.578$ )  $\mu\text{m}$ 。细胞核位于细胞的中央,呈长椭圆形,长径( $7.05 \pm 1.452$ )  $\mu\text{m}$ ,宽径( $3.84 \pm 0.334$ )  $\mu\text{m}$ ,核质比约为0.300。双层核膜清晰,核基质均匀透明,嗜碱性,含少量絮状物。电子密度较细胞质低。染色质分散在胞核基质中,小部分聚集成团分布在核膜边缘内侧。细胞质极少,微嗜碱性,细胞质较均匀,

内有大量的粗面内质网,沿着核膜平行的方向呈不连续的环形片层状。胞质内还有游离的点状核糖体及很多内质网小泡(图版I-1, II-3)。

**2.2.2 精母细胞** 精原细胞不断分裂,产生精母细胞。细胞增长并相互挤压,在精巢内排列紧密,呈多边形。细胞核多位于细胞的一侧,圆形或椭圆形。核膜双层,规则且平滑。核内染色质浓缩于核的一侧,核基质位于另一侧,并有少量染色质分布在核基质一侧近核膜处。细胞质均匀,内有均匀分布的粗面内质网,大部分的内质网为不连续的片层状结构,近核膜处有数个球形线粒体(图版II-4)。

初级精母细胞:长椭圆形,长径( $11.67 \pm 1.213$ )  $\mu\text{m}$ ,宽径( $8.96 \pm 1.154$ )  $\mu\text{m}$ 。细胞核亦呈长椭圆形,长径( $6.67 \pm 0.606$ )  $\mu\text{m}$ ,宽径( $5.83 \pm 0.959$ )  $\mu\text{m}$ 。核质比约为0.238。核膜清晰,核物质主要集中在细胞中央,嗜碱性。细胞质层薄,微嗜碱性(图版I-2)。

次级精母细胞:卵圆形,长径( $11.5 \pm 1.213$ )  $\mu\text{m}$ ,宽径( $4 \pm 0.513$ )  $\mu\text{m}$ 。细胞核亦呈长椭圆形,长径( $6.75 \pm 0.628$ )  $\mu\text{m}$ ,宽径( $3 \pm 0.628$ )  $\mu\text{m}$ ,核质比约为0.332。核膜清晰。核物质成数块,分散在细胞核中,嗜碱性。细胞质层薄,强嗜碱性(图版I-3)。

**2.2.3 精子细胞** 早期的精子细胞在精巢内排列无规则,由纵向拉长生长,呈长条形,其长径( $12.308 \pm 0.303$ )  $\mu\text{m}$ ,宽径( $6.058 \pm 0.064$ )  $\mu\text{m}$ 。细胞核形状不规则,大致长径( $9.04 \pm 1.02$ )  $\mu\text{m}$ ,宽径( $4.856 \pm 0.152$ )  $\mu\text{m}$ ,核质比约为0.504。核膜双层清晰可见,靠近细胞膜边缘的核膜突出,中间部分凹陷,形成浅杯状的核,线粒体的衍生物位于杯口上。核物质嗜碱性强,核基质均匀。核内染色质高度浓缩聚集成为块状,沿纵向核膜分布。细胞质层加厚,内容物分散均匀,亦呈强嗜碱性(图版I-4)。细胞质中有大量的内质网,沿细胞的长轴向平行排列成网状。椭圆形的线粒体分布在细胞核的凹陷处。线粒体大多位于精子细胞一端的胞质中,另一端胞质中通常存在较大线粒体衍生物——空泡。线粒体内嵴逐渐消失,留下一个“空洞”和少量内容物(图版II-5)。

晚期的精子细胞呈椭圆形,长( $12.03 \pm 6.285$ )  $\mu\text{m}$ ,

宽( $4.201 \pm 2.415$ )  $\mu\text{m}$ 。细胞膜边缘平滑,细胞核椭圆形,直径( $4.4 \pm 2.312$ )  $\mu\text{m}$ 。双层核膜仍十分清晰,核基质较均匀,染色质散点状,分散在核膜的内侧边缘,少量分散在核基质中。核物质嗜碱性强。核质比约为0.216。细胞质层增厚,内含物颗粒状,分布均匀,还有少量的内质网,嗜碱性。在细胞核的一侧,有一较大的线粒体衍生物(图版I-5, II-6)。

**2.2.4 成熟精子** 呈弧形弯曲的腊肠状,两端均较钝,宽度一致,外形上无头尾之分。整个精子呈半透明状,表面光滑,未发现有鞭毛、顶体等。精子长( $20 \pm 0.001$ )  $\mu\text{m}$ ,宽( $2.5 \pm 0.001$ )  $\mu\text{m}$ 。细胞核浓缩呈球形,位于细胞的中央,直径约2  $\mu\text{m}$ ,核质比约为0.064,呈弱嗜碱性。双层核膜清晰,核内染色质聚合成数块,沿核膜分布。核基质均匀。细胞形态特殊,胞质分布不均匀,中部细胞质层极薄,两端细胞质层厚。典型的线粒体消失,有多个大的线粒体衍生物。细胞质中仍有大量的粗面内质网,但片层状结构不明显,排列也不十分规则,细胞质呈弱嗜碱性(图版I-6、7、8, II-7)。

巨大细胞或营养细胞、支持细胞在精巢内常见,体大且形状不规则,细胞核椭圆形,双层核膜,核基质均匀,核内染色质聚成一团靠近核膜内侧边缘。细胞质中存在大量的游离的核糖体、高尔基体及其小泡,脂滴和多泡状结构,线粒体的数量相对较少(图版II-8)。

### 3 讨论

#### 3.1 生殖系统及精子形态结构的原始性

一般认为节肢动物由环节动物演化而来,节肢动物的长管状生殖腺就是由环节动物各节的生殖腺愈合而成,因此生殖腺愈长的种类也就愈原始<sup>[5]</sup>。多刺裸腹蚤的生殖腺为一端开口的长管,贯穿了除头部以外的各个体节,其精巢的结构说明具有原始性。组织学研究结果显示,多刺裸腹蚤精巢中除精母细胞和巨大细胞外未发现有血窦等其他管状构造,说明精子发生过程中其营养来源主要为外源性,消化道吸收的营养物质通过体液和精巢壁的渗透被

生殖细胞利用,这与隆线蚤相似<sup>[2]</sup>。精巢管壁或精巢腔内缺乏明显的肌肉组织,仅在精巢的外部有少量的肌肉连接肠道,起到固定作用。精母细胞或精子随着肠的蠕动而移动,因此排精作用的主要动力不是来自精巢本身的收缩与舒张,而是来自肠道的蠕动。与较高等甲壳动物的生殖系统组成不同<sup>[6-8]</sup>,多刺裸腹蚤不具有真正的生殖上皮或生发区,或者说其生殖上皮呈现不连续的状态,数个具有分生能力的细胞沿精巢壁生长,未形成生殖细胞层,故称之为“类生殖上皮”,体现了生殖的原始性。

多刺裸腹蚤与蚤属的隆线蚤和大型蚤的精子结构形态相似,成熟精子均呈棒状,无头部、颈部和尾部之分;具有细胞膜、细胞质和细胞核等基本结构。不同的是,隆线蚤与大型蚤精子外层有精子鞘结构,

且整个精子主要以核物质为主<sup>[1,4]</sup>;多刺裸腹蚤的精子不具有精子鞘,其核周区的细胞质丰富,说明该种可能在枝角类中处于比隆线蚤更低等的进化地位。多刺裸腹蚤的精子无鞭毛,不能游动,这也是枝角类精子共同的特征之一。在甲壳动物中,鳃足亚纲动物的精子结构最为简单,无鞭毛或其他运动器官,但有些精子有伪足可做轻微的变形运动<sup>[9]</sup>。枝角类属鳃足亚纲动物中较低等的类型<sup>[10]</sup>,但不同枝角类精子形态变化较大<sup>[10-11]</sup>(表1)。在水环境中,多刺裸腹蚤的精子迅速融解,不具有体外存活的能力,需采取体内受精的方式,这与其简单的细胞结构和生殖构造密切相关。雄蚤存在的价值在于促进休眠卵的产生,以度过不良生存环境,使其种群得以延续。

精子鞘的有无体现了枝角类精子结构形态的种

表1 几种枝角类精子形态结构比较  
Tab. 1 Comparison of several cladoceran sperms' morphology

种名 Species name	属 Genus	共同特征 Common feature	精子特征 Sperm characteristic
多刺裸腹蚤 <i>Moina macrocopa</i>	裸腹蚤属 <i>Moina</i>		棍棒状,弧形弯曲.结构简单,具有细胞膜、细胞核和细胞质
短型裸腹蚤 <i>M. brachiata</i>	裸腹蚤属 <i>Moina</i>		具有分叉伪足,每个伪足由管状核的支囊所支撑
微型裸腹蚤 <i>M. micrura</i>	裸腹蚤属 <i>Moina</i>	无头尾之分;无鞭毛等结构(伪足除外);双层核膜;精子发生过程中出现线粒体;无顶体	球形,表面呈放射状
短尾秀体蚤 <i>Diaphanosoma brachyurum</i>	秀体蚤属 <i>Diaphanosoma</i>		结构简单,呈圆球状
隆线蚤 <i>Daphnia carinata</i>	蚤属 <i>Daphnia</i>		棍棒状,具有精子鞘结构
大型蚤 <i>Daphnia magna</i>	蚤属 <i>Daphnia</i>		棍棒状,与隆线蚤相似
晶莹仙达蚤 <i>Sida crystallina</i>	仙达蚤属 <i>Sida</i>		精子个体较大,长条形,精子两端有数目较多的分叉伪足

间差异,也体现了对不同的生活环境的适应性。多刺裸腹蚤多出现在水温较高的夏季,而隆线蚤与大型蚤喜欢水温较低的环境,说明精子鞘可能在低温环境下对隆线蚤的精子起到良好的保护作用。相比之下,较高等的甲壳动物<sup>[12-15]</sup>的成熟精子更复杂,有顶体,膜复合体、顶体管和顶体囊等结构<sup>[16-17]</sup>协助精子进入卵子。在多刺裸腹蚤成熟的精子中未观察到顶体,推断其精子和卵子结合方式可能为细胞膜融合,这是比较原始的特性。但是精子在受精的

瞬间是否出现过类似的结构,尚不确定。多刺裸腹蚤雄体通常在恶劣环境条件下产生,体型小(体长1~2 mm),其简单的生殖系统结构和原始的精子发生方式有利于短时间内生成大量精子,完成交配,使雌体产生休眠卵度过恶劣环境,从而保证物种的延续,有重要的生物学意义。

### 3.2 精子发生过程中细胞核与细胞器的变化

#### 3.2.1 细胞核的变化

甲壳动物精子发生过程中细胞核的变化一般体现在细胞核形态的变化及核

内染色质形态的变化。多刺裸腹蚤精子细胞核在精原细胞期和精母细胞期都呈椭圆形或多角形;在精子细胞期,细胞逐渐开始拉长纵向生长,细胞核也开始相应的发生变化;但是到了精子成熟时,细胞核又恢复为球形或椭圆形,位于细胞的中央。其他甲壳动物精子发生过程中,细胞核也有比较规律的变化,如东方扁虾(*Thenus orientalis*)精子细胞核在精原细胞和精母细胞期都是较规则的椭圆形,到精子细胞期开始分化,细胞核拉长、变薄<sup>[18]</sup>;日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)的精子细胞核经历了从多角形到椭圆形最后到杯形的过程<sup>[19]</sup>。不同物种细胞核形态的变化随着精子发育形态的变化而变化,具有明显的种类特征。此外,多刺裸腹蚤晚期精子细胞以及成熟精子细胞核的体积明显变小,在精子发生过程中,核内物质通过核膜孔向外排出,核物质的浓缩也有可能使得细胞核的体积变小<sup>[19]</sup>。这种现象在其他甲壳动物以及硬骨鱼类的精子发生中也存在<sup>[20-21]</sup>。多刺裸腹蚤的精子发生过程中,染色质一般都分成数块,位于核膜内侧,仅在精母细胞期有大量的染色质聚集,精子细胞期的染色质也分为较大数块位于核膜处,染色质浓缩与解聚的变化现象不明显。而隆线蚤的精子发生过程中染色质经历了从浓缩到分散到再浓缩,到成熟精子时又解聚分散的一个动态过程<sup>[4]</sup>。这可能与精子的发育时间有关,多刺裸腹蚤精子发育时间比隆线蚤短,核内染色质的分散解聚的变化过程间隔短,不易观察区分。

**3.2.2 细胞器的变化** 细胞器与细胞核共同作用参与精子的发生过程,常见的细胞器有线粒体、内质网、高尔基体、溶酶体及中心体等<sup>[13-14]</sup>。多刺裸腹蚤精子发生过程中,未见高尔基体和溶酶体。有的学者认为内质网膜复合体或片层结构为特化的高尔基体<sup>[22]</sup>。细胞质中粗面内质网相当发达,并含有个体较大的线粒体,相同的结果出现在隆线蚤的精子发生过程中<sup>[4]</sup>。

多刺裸腹蚤精子发生过程中多是环细胞核呈片层状的粗面内质网,这一特征贯穿精子发育的各时期,这种内质网在十足类甲壳动物的精子发生过程

中十分常见<sup>[16-17,23]</sup>。在隆线蚤精子发育过程中,粗面内质网在精子发育早期呈聚集状态,与多刺裸腹蚤显著不同。内质网对细胞的形态有支持作用<sup>[24]</sup>,多刺裸腹蚤的内质网在精子形态的变化过程中起到相似的作用。多数学者认为,十足目动物中内质网参与了精子的顶体形成<sup>[25-27]</sup>。但多刺裸腹蚤精子结构简单,不存在顶体结构,因此精子内的内质网与顶体无关,但是内质网作为细胞质的膜复合体系,总是与核膜和质膜相关联<sup>[28]</sup>,是大量合成精子发生所需要的蛋白质、酶类等物质的重要场所,也是物质运输的重要通道。

多刺裸腹蚤的精子发生早期出现过典型的线粒体,精子细胞期以后,在细胞的两端,或在细胞核另一侧的细胞质中,线粒体变大,内嵴溶解,部分还残留在内膜处,逐渐衍生成较大空泡。类似现象在对长江华溪蟹(*Sinopotamon yangtsekiense*)的研究中也存在<sup>[21]</sup>。但衍生的线粒体空泡可能是数个线粒体融合而来。在许多昆虫和其他无脊椎动物的精子中,也存在高度变态的线粒体的衍生物,称作副核<sup>[29]</sup>。在次级精母细胞期,生精细胞的细胞核和细胞质发生了巨大的变化,需要大量的能量,线粒体数量很多<sup>[14]</sup>。多刺裸腹蚤精子发生早期出现的线粒体,提供了精子发生所必需的能量。线粒体是“能量工厂”,但线粒体衍生物的作用鲜有报道<sup>[24]</sup>。在很多甲壳动物成熟精子内无典型的线粒体,或线粒体都退化或变成衍生物<sup>[16,30-31]</sup>。在多刺裸腹蚤精子发生的中后期,线粒体衍生物是否还存在提供能量的作用,尚未见报道。推测线粒体可能从精母细胞中不断吸收某种酶类物质,将线粒体的内嵴溶解,从而变成专门储存类似酶类物质的囊泡,在受精时囊泡破裂,释放其内含物,溶解细胞膜,促进精卵融合,起到高等甲壳动物精子中顶体结构的作用,其具体的作用机制还需采用其他新方法深入研究。

在多刺裸腹蚤精子发生的过程中,还清楚观察到精巢中存在一种不同于生殖细胞的细胞,笔者称之为巨大细胞。这种巨大细胞数量较少,但据报道在大型蚤和隆线蚤精巢中均发现有巨大细胞存

在<sup>[1,4]</sup>。这是一类位于生殖细胞与精巢壁之间个体较大的细胞,前人认为是由精原细胞通过核内有丝分裂多倍体化形成的,具有营养和支持功能<sup>[32]</sup>。但其形成过程,与精子发生之间的关系,存在的意义及其发育方向尚无定论。

#### 参考文献:

- [1] Berard J J. Ultrastructural study of spermiogenesis and spermatozoon in *Daphnia magna* Straus (Entomotraca, Branchiopoda, Cladocera) [J]. Bulletin De la Societe. Zoologique De France-Evolution Et Zoologie, 1974, 99 (4): 723-730.
- [2] 张明凤, 赵云龙, 杨志彪, 等. 隆线蚤孤雌生殖系统的组织学[J]. 动物学杂志, 2004, 39 (4): 68-72.
- [3] 张明凤, 赵云龙, 曾错. 隆线蚤雄性生殖系统的组织学研究[J]. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2004, 118 (4): 111-116.
- [4] 张明凤, 赵云龙, 王群, 等. 隆线蚤的精子发生及成熟精子的超微结构[J]. 动物学报, 2005, 51 (4): 710-717.
- [5] 堵南山. 甲壳动物学(上册)[M]. 北京: 科学出版社, 1993.
- [6] 王兰, 堵南山, 赖伟. 长江华溪蟹输精管的超微结构与精荚形成的研究[J]. 海洋与湖沼, 1996, 27 (4): 373-377.
- [7] 邱高峰, 堵南山, 赖伟. 日本沼虾雄性生殖系统的研究: II. 精子的形态及超微结构[J]. 动物学报, 1996, 42 (4): 349-354.
- [8] 王春琳, 朱冬发, 蒋霞敏, 等. 黑斑口虾蛄雄性生殖系统的组织学与超微结构[J]. 水产学报, 2002, 26 (5): 403-410.
- [9] 王艺磊, 张子平, 李少菁. 甲壳动物精子学研究概况: I. 精子的形态与结构[J]. 动物学杂志, 1998, 33 (3): 35-43.
- [10] 蒋燮治, 堵南山. 中国动物志: 节肢动物门甲壳纲淡水枝角类[M]. 北京: 科学出版社, 1979: 1-297.
- [11] 尹文英, 宋大祥, 杨星科, 等. 六足动物(昆虫)系统发生的研究[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 1-405.
- [12] 姜叶琴, 韩志萍. 真虾部动物精子结构的研究进展[J]. 湖州师范大学学报, 2001, 23 (3): 47-50.
- [13] 杨万喜, 堵南山, 赖伟. 日本沼虾高尔基体在精子发生过程中的变化[J]. 动物学报, 1998, 44 (4): 377-383.
- [14] 杨万喜. 日本沼虾三种细胞器在精子发生过程中变化的研究[J]. 应用与环境生物学报, 1998, 4 (1): 49-54.
- [15] Koehler L D. A unique case of cytodifferentiation: Spermatogenesis of the prawn, *Palaemonetes paludosus* [J]. J Ultrastr Res, 1979, 69: 109-120.
- [16] 堵南山, 薛鲁征, 赖伟. 中华绒螯蟹精子的研究: II. 精子发生[J]. 海洋与湖沼, 1988, 19 (1): 71-75.
- [17] 李太武. 三疣梭子蟹精子的发生及超微结构研究[J]. 动物学报, 1995, 41 (1): 41-47.
- [18] 朱东发, 李少菁, 王桂忠. 东方扁虾精子发生的超微结构[J]. 动物学报, 2002, 48 (1): 100-104.
- [19] 赵云龙, 堵南山, 赖伟. 日本沼虾精子发生的研究[J]. 动物学报, 1997, 43 (3): 243-248.
- [20] 杨万喜, 应雪萍, 竺俊全, 等. 硬骨鱼类精子发生及其在系统演化研究中的应用前景[J]. 东海海洋, 2000, 18 (3): 53-58.
- [21] 王兰, 堵南山, 赖伟. 长江华溪蟹精子发生过程中线粒体的超微结构研究[J]. 动物学报, 1997, 43 (2): 113-118.
- [22] Kaye G I, Pappas G D, Yasuzumi G, et al. The distribution and form of the endoplasmic reticulum during spermatogenesis in the crayfish, *Cambaroids japonicus* [J]. Z Zellforsch, 1961, 53: 159-171.
- [23] 王艺磊, 张子平, 李少菁. 锯缘青蟹精子发生的超微结构[J]. 动物学报, 1997, 43 (3): 249-254.
- [24] 翟中和, 王喜忠, 丁明孝. 细胞生物学[M]. 第1版. 北京: 高等教育出版社, 2000: 208-222 .
- [25] Lynn J W, Clark W H Jr. The fine structure of the mature sperm of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* [J]. Biol Bull, 1983, 164: 459-470.
- [26] 堵南山, 赖伟, 安婴, 等. 中华绒螯蟹受精的细胞学研究[J]. 中国科学(B辑), 1992, 3: 260-265.
- [27] Palade G E. Studies on the endoplasmic reticulum II. Simple disposition in cells in situ [J]. J Biophys Biochem Cytol, 1955, 1: 567-582.
- [28] Palade G E. The endoplasmic reticulum [J]. J Biophys Biochem Cytol, 1956, 2 (suppl): 85-97.
- [29] 徐信. 发育生物学[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 1986: 8-11.
- [30] Hinsch G W. Microtubules in the sperm of the spider crab *Libinia emarginata* L. J [J]. Ultrastruct Res, 1969, 29: 525-534.
- [31] Reger J F. Studies on the fine structure of spermatids and spermatozoa of the crab, *Pinniazasp* [J]. J Morphol, 1970, 132: 89-100.
- [32] Zaffaagini F. Some cytological and cytochemical observations on the maturation of the tests in *Daphnia magna* [J]. Caryologia, 1965, 18 (1): 1-13.

## Histology and ultrastructure of spermatogenesis in *Moina macrocopa*

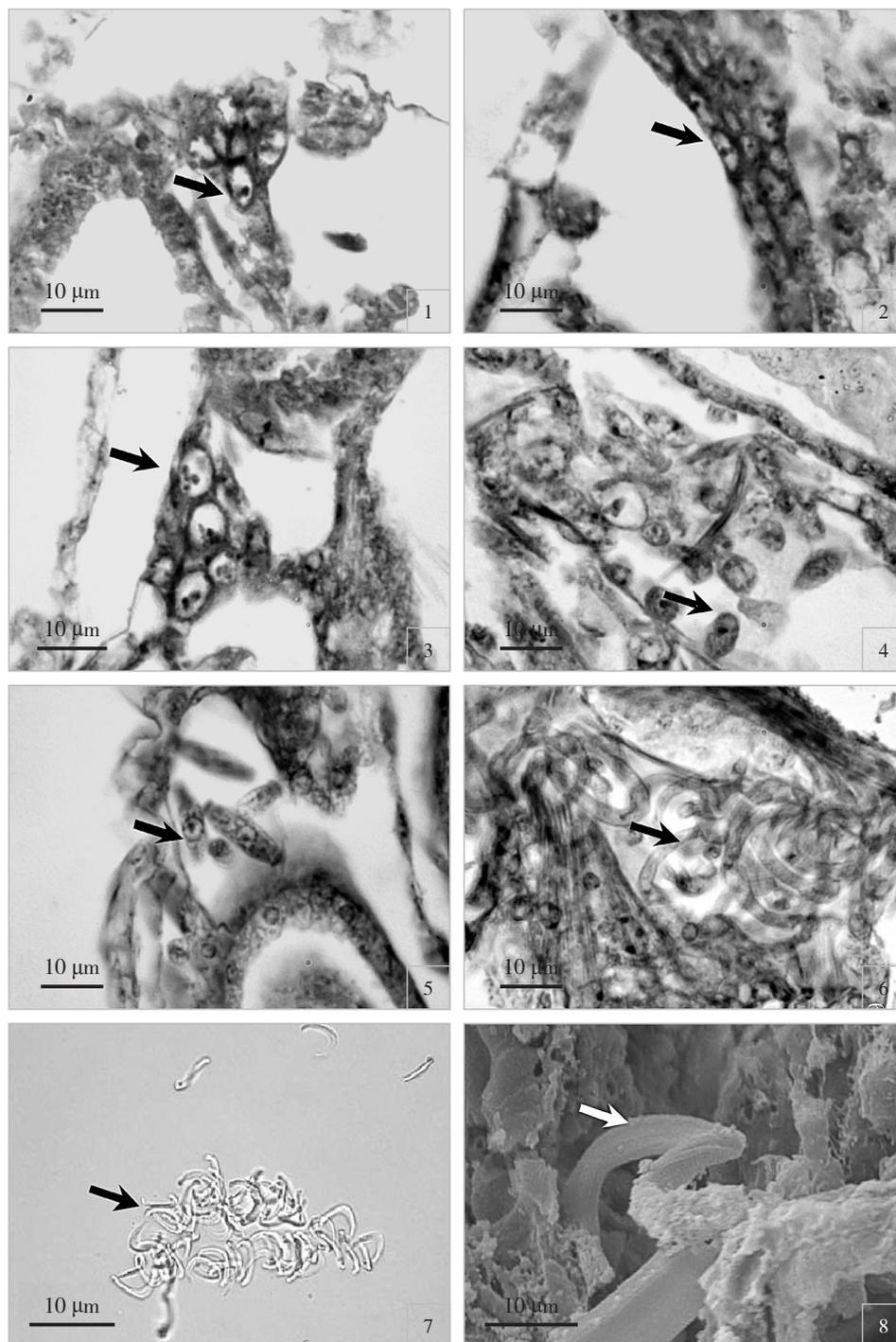
ZENG Cuo<sup>1</sup>, XU Linlin<sup>1</sup>, ZHAO Yunlong<sup>1</sup>, MA Qiang<sup>1,2</sup>, WANG Qun<sup>1</sup>

(1. School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; 2. Shanghai Chongming Dongtan National Nature Reserve, Shanghai 202183, China)

**Abstract:** Spermatogenesis, mature sperm's morphology and the whole male reproductive system in *Moina macrocopa* were investigated with histological method, scanning electron microscopy (SEM) and transmission electron microscopy (TEM). The spermatogenesis experiences four main stages: spermatogonium, spermatocyte, spermatid and mature sperm. Spermatid stage can be further divided into two stages: the early spermatid and the later spermatid. Spermatogonia were oval in shape and there were big and oval nucleuses with dispersed chromatin in the center. In the relatively thinner cytoplasm layer of spermatogonium distributed a great deal of rough endoplasmic reticulum (RERs) and many free ribosomes. Because of extrusion between cells, spermatocytes became multiangular, and their nucleuses were still oval, in which chromatin and nuclear matrix located at lateral sides. The cytoplasm of spermatocyte had some oval mitochondria and many sheet RER. During the stage that spermatid developed into spermatozoon, the whole spermatid and the nucleus elongated longitudinally. The cytoplasm had more mitochondria which became larger. Cristae disappeared or partially remained at the edge of internal membrane in some mitochondria, and mitochondrial derivatives were formed. In the same time, endoplasmic reticula appeared abundantly. The ripe sperms had a clavated bended lubricous body without any other appendants. The nucleus of sperm was in a circle and became smaller in the center of the cell. In the whole process of the spermatogenesis, the double-karyothecas kept integrate and clear. We did not observe the sperm scabbard. The gaint cells which had nutritious function could be found together with germinal cells in testicles. The male reproductive system of *Moina macrocopa* was composed of a pair of testes, a pair of deferens and one male gonopore. And it was relatively primordial. The wall of the testis was thin, which could be divided into two layers under electron microscopy. The male gonopore was at the bottom of post abdominal claw where no appendants like coitus organs could be found. [Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17 (3): 487–495]

**Key words:** *Moina macrocopa*; spermatogenesis; sperm; male reproductive system

**Corresponding author:** ZHAO Yunlong. E-mail: ylzhao@bio.ecnu.edu.cn

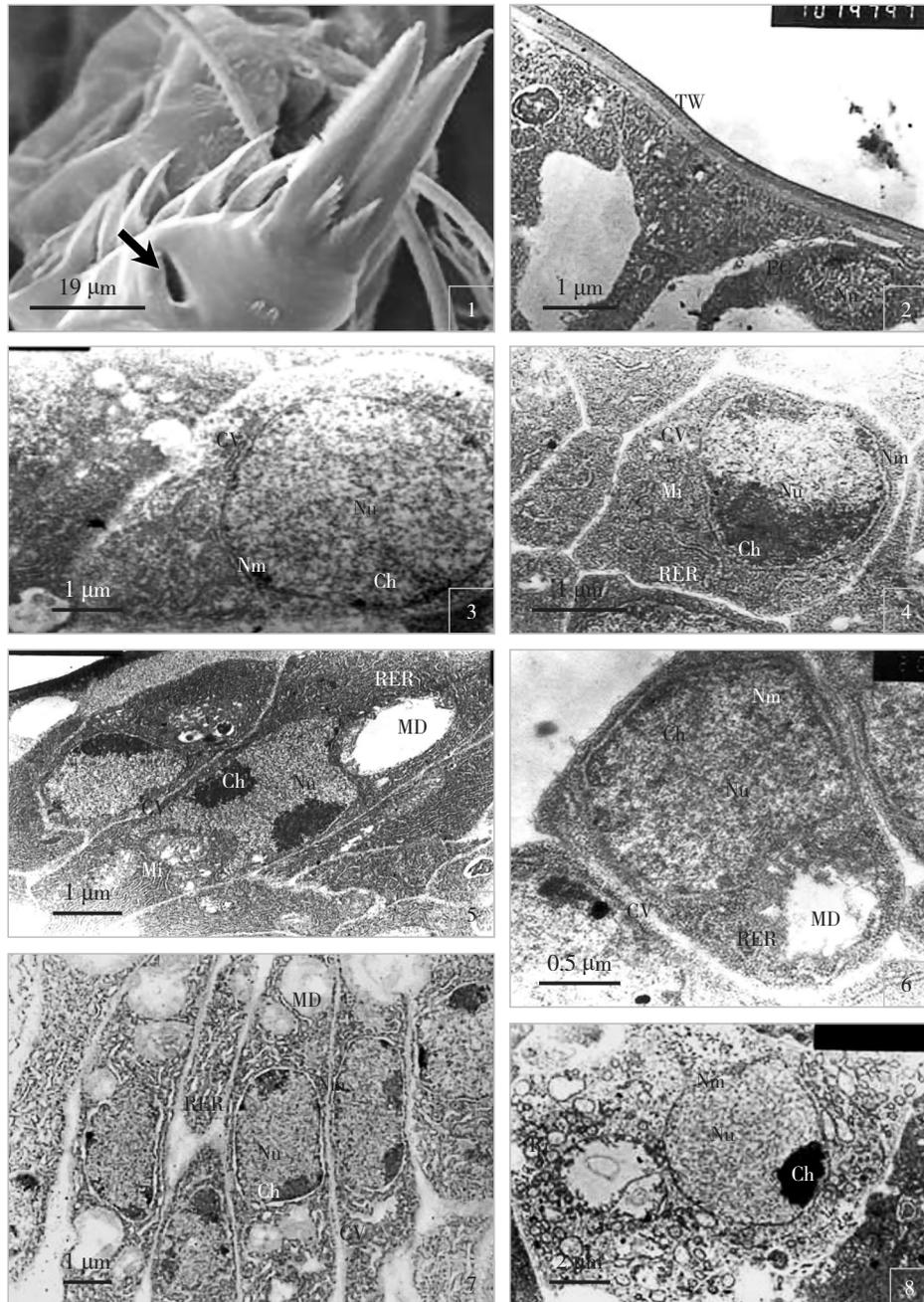


图版 I

1. 精原细胞 (精巢横切); 2. 初级精母细胞 (精巢纵切); 3. 次级精母细胞 (精巢横切); 4. 早期精子细胞; 5. 晚期精子细胞; 6. 成熟精子; 7. 普通光镜下精子的形态; 8. 扫描电镜下精子的形态. 箭头所示为各期雄性生殖细胞.

Plate I

1. Spermatogonium; 2. Primary spermatocyte; 3. Secondary spermatocyte; 4. The early spermatid; 5. The later spermatid; 6. Spermatozoon; 7. Spermatozoon under optical microscope; 8. Spermatozoon under SEM. Arrows show male germ cells of various phases.



图版II

1. 雄体的尾爪和生殖孔; 2. 精巢壁及生殖上皮细胞; 3. 精原细胞; 4. 精母细胞; 5. 早期精子细胞; 6. 晚期精子细胞; 7. 成熟精子; 8. 巨大细胞.

Ch-染色质; CV-细胞边缘; Cy-细胞质; EC-生殖上皮细胞; MD-线粒体衍生物; Mi-线粒体; Nm-核膜; Nu-细胞核; RER-粗面内质网; Ri-核糖体; TW-精巢壁; Ve-小泡.

Plate II

1. Post-abdominal claw and the reproductive gonopore; 2. Testis wall; 3. Spermatogonium; 4. Spermatocyte; 5. The early spermatid; 6. The later spermatid; 7. Spermatozoon; 8. Giant cell Ch-Chromatin.

Ch-Chromatina; CV-Cell verge; Cy-Cytoplasm; EC-Germinal epithelium cell; MD-Mitochondria derivant; Mi-Mitochondria; Nm-Nuclear membrane; Nu-Nucleus; RER-Rough endoplasmic reticulum; Ri-Ribosome; TW-Testis wall; Ve-Vesicle.