

文章编号: 1674-5566(2010)03-0314-07

三疣梭子蟹卵巢发育期间 Y 器官组织学变化

刘智俊^{1,2}, 吴旭干¹, 成永旭¹, 阎斌伦², 陆剑锋³

(1. 上海海洋大学省部共建水产种质资源发掘与利用教育部重点实验室及
上海市教委水产养殖 E 研究院, 上海 201306;

2. 淮海工学院江苏省海洋生物技术重点建设实验室, 江苏 连云港 222005;

3. 合肥工业大学生物与食品工程学院, 安徽 合肥 230009)

摘要: 通过活体解剖和组织切片技术, 系统研究了三疣梭子蟹卵巢发育过程中 Y 器官的外观和组织学结构变化。结果表明, 三疣梭子蟹 Y 器官为淡黄色、扁平球状, 其中分布有血窦和血管, 腺细胞细胞质染色不明显, 细胞核呈卵圆形, 嗜碱性较强。卵巢发育过程中, Y 器官组织学具有以下特征和变化: I 期, 血窦和血管清晰可见, 分布于血窦附近的腺细胞膨大呈泡状, 且细胞核直径显著大于内部的细胞核直径 ($P < 0.01$); II 期, 血管收缩, 腺细胞体积变小, 胞核直径减少为 $(3.64 \pm 0.62) \mu\text{m}$ ($P < 0.01$); III 期, 血窦边界模糊, 呈退化状态, 细胞核呈强嗜碱性; IV 期, Y 器官小叶间的空隙变大, 腺细胞边界消失, 很难发现核仁; V 期, Y 器官小叶间的空隙进一步变大, 细胞核直径进一步缩小、核膜皱缩。以上结果表明, 三疣梭子蟹卵巢发育过程中, Y 器官呈退化的非分泌状态, 因此, Y 器官可能没有参与卵巢发育的内分泌调控。

关键词: 三疣梭子蟹; Y 器官; 组织学变化; 卵巢发育

中图分类号: S 917 **文献标识码:** A

The histological change of Y-organ during the ovarian development of swimming crab *Portunus trituberculatus*

LIU Zhi-jun^{1,2}, WU Xu-gan¹, CHENG Yong-xu¹, YAN Bin-lun², LU Jian-feng³

(1. Key Laboratory of Exploration and Utilization of Aquatic Genetic Resources and Aquaculture Division

E-Institute of Shanghai Universities Shanghai Ocean University, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;

2. Jiangsu Key Laboratory of Marine Biotechnology, Huaihai Institute of Technology, Lianyungang 222005, China;

3. College of Biotechnology and Food Engineering, Hefei University of Technology, Hefei 230009, China)

Abstract: By the dissection and histological section, the external feature and histology of Y-organ were investigated during the ovarian development of swimming crab *Portunus trituberculatus*. The results showed that Y-organ was flat-ball shape with the colour of light yellow. The hemolymph sinus, hemolymph channel, hemolymphocyte and gland cells of Y-organ could be found in the Y-organ while the gland cells with oval nuclear were dominated in the Y-organ. The main histological features and changes of Y-organ were described as follows during the ovarian development. Stage I: the hemolymph sinus and hemolymph channel were clear in the histological sections. The gland cells of Y-organ near the sinusoid and hemolymph channel were bigger

收稿日期: 2009-08-16

基金项目: 国家自然科学基金青年基金 (40806068); 江苏省海洋生物技术重点建设实验室开放课题 (2008HS001); 上海市教委水产养殖 E 研究院特聘研究员项目 (E03009)

作者简介: 刘智俊 (1985-), 男, 硕士研究生, 专业方向为水产动物营养与繁殖生物学。E-mail: ljs1949@163.com

通讯作者: 成永旭, E-mail: yxcheng@shou.edu.cn

than those cells in other areas as well as the nuclear diameter of these gland cells was significantly greater than that of the gland cell in the other areas Stage II; the hemolymph channel shrank and gland cell also seemed smaller than those of stage I. In this stage the nuclear diameter of gland cells was $3.64 \pm 0.62 \mu\text{m}$, which was significantly smaller than those of last stage Stage III; the boundary of hemolymph sinus became unclear and the nucleus of gland cells were actively stained by basophilic dyeshad Stage IV; the interspace among the different lobes of Y-organ increased significantly and the boundary of gland cells disappeared. The nucleus was smaller than before and not easily recognizable Stage V; the interspace among the different lobes of Y-organ was also increased than those of last stage. The diameter of the nucleus significantly decreased with shrunken nuclear membrane. In conclusion, these results suggested that the Y-organ was remarkably degenerated during the ovarian development of swimming crab. Therefore, the Y-organ may not be involved in the endocrine regulation of the ovarian development of this crab.

Key words: *Portunus trituberculatus*; Y-organ; histological changes; ovarian development

Y 器官是高等甲壳动物特有的内分泌器官, 位于其前胸腔的鳃腔内^[1], 通过分泌蜕皮激素来调控甲壳动物的蜕壳过程, 功能上类似于昆虫的前胸腺^[2]。Y 器官通常由一种类型细胞构成, 细胞质少, 细胞器不发达, 粗面内质网和高尔基体较少^[3], 这可能与甲壳动物不能合成胆固醇, 只能将食物中的胆固醇转化为类固醇类蜕皮激素的生化特性有关^[4]。尽管甲壳动物 Y 器官分泌的类固醇类激素与昆虫的蜕皮激素结构相似^[5-6], 但是 Y 器官只能产生不具有生物学活性的 α 蜕皮酮, 它们进入血液后经羟基化酶的作用转化为 20 羟基蜕皮酮 (β 蜕皮酮), 后者对于甲壳动物的蜕皮活动起着重要调控作用^[2, 7-8]。

三疣梭子蟹 (*Portunus trituberculatus*) 是我国重要的经济蟹类^[9]。尽管有研究详细报道了三疣梭子蟹卵巢发育过程中的组织学和超微结构变化^[9-10], 同时秦昆等^[11]对三疣梭子蟹的 Y 器官组织学和超微结构进行了初步研究, 而且以往对甲壳动物 Y 器官的研究, 主要集中在生长蜕壳阶段, 特别是蜕壳周期中 Y 器官的组织学和超微结构的变化^[12-14]等, 迄今尚不清楚三疣梭子蟹卵巢发育过程 Y 器官的外观和组织学结构是否发生改变。本文系统地研究了三疣梭子蟹卵巢发育过程中, Y 器官的外观、组织学的变化, 结果可为进一步认识甲壳动物 Y 器官功能提供理论参考, 同时也可以为完善三疣梭子蟹的繁殖生物学研究提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验用蟹和暂养

三疣梭子蟹于 2008 年 9 月至 2009 年 3 月购自浙江温岭渔港 ($28^{\circ}04'N$, $121^{\circ}20'E$) 的捕捞船, 精心挑选肢体健全的雌体三疣梭子蟹用于实验, 蟹体重在 69.4~468.8 g 之间。所有实验用蟹活体运输到上海海洋大学营养繁殖研究室, 在室内循环水系统中暂养两周, 暂养水族箱体积为 150 L ($75 \text{ cm} \times 45 \text{ cm} \times 55 \text{ cm}$), 箱底部放置无毒 PVC 管 (直径 18 cm, 长 25 cm) 作为隐蔽物, 每箱放 2 只蟹, 暂养期间每日下午 19:00 按照蟹体重的 5%~10% 投喂鱿鱼, 次日上午 10 点清理残饵和粪便。自然光照, 盐度为 24, 水温 $18 \sim 22^{\circ}\text{C}$, pH 为 7.0~9.0, 溶氧 $>5 \text{ mg/L}$, 氨氮 $<0.5 \text{ mg/L}$, 亚硝酸盐 $<0.15 \text{ mg/L}$ 。

1.2 实验取样和组织学观察

实验用蟹暂养两周后进行活体解剖。解剖前首先用电子天平对蟹进行称重, 然后取出 Y 器官, 在 PBS 中漂洗后放入 Bouin's 液中固定。同时分离出所有卵巢组织, 准确称取卵巢重量记录卵巢颜色, 计算卵巢指数 ($I_s = \text{卵巢质量} / \text{蟹质量}$)。根据吴旭干等^[9]的方法将三疣梭子蟹卵巢发育分为 5 期: I 期, 生长阶段, 未交配, 腹部呈三角形, 卵巢不明显, 卵巢中主要为卵原细胞; II 期, 已交配, 卵巢呈乳白色细带状, 卵巢开始发育;

Ⅲ期, 卵巢淡黄或橘黄色带状, 开始进入外源性卵黄合成期; Ⅳ期, 卵巢橘红色; 体积继续增大, 卵巢发育加快; Ⅴ期, 卵巢橘红色, 卵粒极为明显, 卵巢发育基本成熟。在卵巢发育的不同时期固定 3~5 个 Y 器官样品进行组织学研究, 同时取 1~2 个未固定的样品用佳能数码相机 (型号 Powershot A550) 进行活体拍照。

Y 器官在 Bouin's 液中固定 24 h 后转入 70% 酒精, 梯度酒精脱水, 二甲苯透明, 石蜡包埋 (56~58 °C), 用 Leica 切片机进行连续切片, 厚度 5~7 μm , HE 染色后用 Olympus BX41 显微镜观察并拍照, 采用 Image Pro Plus 5.0 图象处理软件测量 Y 器官内的细胞核直径。每期 Y 器官样品各重复 3~5 个, 每个样品至少统计 10 张切片。

1.3 数据分析

采用 SPSS 11.5 软件对实验数据进行统计分析, 用 Levene 法进行方差齐性检验, 不满足齐性方差时对百分比数据进行反正弦或者平方根处理, 采用 ANOVA 对实验结果进行方差分析, Tukey's 法进行多重比较, 以 $P < 0.05$ 为差异显著。

2 结果

2.1 Y 器官的位置和外观

三疣梭子蟹的 Y 器官, 位于头胸部鳃腔前端, 眼柄的外后侧 (图版 I -1), 大颚外侧内收肌腹缘 (图 1)。腺体呈淡黄色, 周围为淡黄色或白色结缔组织 (图版 I -2), 形态独立, 扁平球状 (图版 I -2')。

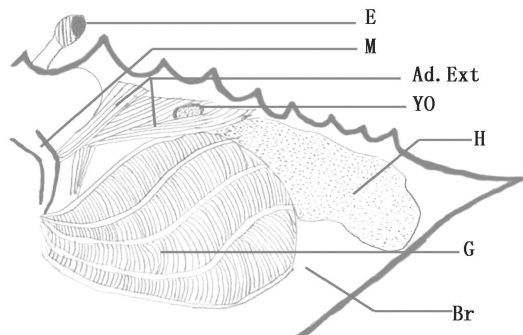


图 1 三疣梭子蟹 Y 器官的位置示意图

Fig 1 Position of Y-organ (YO) for *Portunus trituberculatus*

E. 眼柄; M. 大颚几丁质腱; Ad Ext 大颚外侧内收肌; YO. Y 器官; H. 肝胰腺; Br 鳃腔; G. 鳃。

2.2 卵巢发育各期 Y 器官组织学

I 期: Y 器官呈椭圆形, 外包一层结缔组织基膜 (图版 II -1, BL), 其内部有血窦与血管分布 (图版 II -1, HS 和 HC)。血窦中的血细胞被染成红色, 清晰易分辨 (图版 II -1, He)。Y 器官腺细胞排列紧密, 细胞核呈卵圆形, 核仁不明显 (图版 II -1, N)。其中位于 Y 器官内部的腺细胞细胞核较小 (图版 II -2 和图版 II -3, N), 直径为 $(4.80 \pm 0.60) \mu\text{m}$ ($3.69 \sim 5.91 \mu\text{m}$), 但是分布于血管 (HC) 附近和 Y 器官外周基膜 (BL) 附近的腺细胞细胞核着色较浅 (图版 II -2 和图版 II -3, N*), 呈膨大状态, 平均直径高达 $(6.29 \pm 1.01) \mu\text{m}$, 显著大于 Y 器官内部腺细胞的细胞核 (N) 直径 ($P < 0.01$)。整体上, 该期腺细胞细胞核的平均直径为 $(5.41 \pm 1.08) \mu\text{m}$ (图 2)。

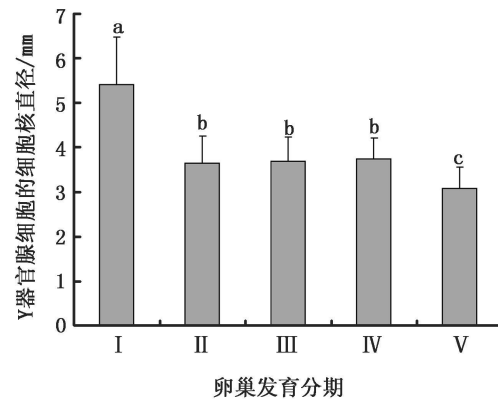


图 2 三疣梭子蟹卵巢发育过程中 Y 器官腺细胞的细胞核直径变化

Fig 2 The nuclear diameter of Y-organ during the ovarian development of *Portunus trituberculatus*

II 期: Y 器官的组织学与 I 期基本相似, 但 Y 器官中血管开始收缩, 腺细胞体积变小 (图版 II -4, HC), 腺细胞细胞质开始减少, 细胞核着色浅 (N), 仍然可见血管 (HC) 和血窦 (HS)。此阶段腺细胞的细胞核直径为 $(3.64 \pm 0.62) \mu\text{m}$ ($2.12 \sim 5.42 \mu\text{m}$), 显著小于 I 期腺细胞的细胞核直径 ($P < 0.01$, 图 1)。

III 期: Y 器官中血管的血管壁边界模糊呈退化状 (图版 II -5, HC), 血窦腔变大 (图版 II -5, HS)。Y 器官腺细胞边界不明显, 细胞核强嗜碱性, 直径为 $(3.69 \pm 0.54) \mu\text{m}$ ($2.69 \sim 5.08 \mu\text{m}$)。血管 (HC) 周围腺细胞边界消失 (图版 II -6, *), 细胞核体积变小 (图版 II -6, N)。

Ⅳ期: Y 器官萎缩状, 血窦 (HS) 腔扩大, 并且相连形成较大空隙 (图版Ⅲ -1, L)。血管消失, 血窦中血细胞减少, 聚缩成团 (图版Ⅲ -1, He)。腺细胞边界消失, 细胞开始形成明显的索状结构, 呈嗜酸性 (图版Ⅲ -2 箭头所指)。细胞核异染色质 (heterochromatin) 丰富, 具有强嗜碱性, 染色深 (图版Ⅲ -2 小箭头所指), 沿核膜分布, 此阶段细胞核直径 (3.74 ± 0.46) μm ($2.80 \sim 4.75$ μm)。

Ⅴ期: Y 器官中不同小叶间的空隙进一步变大 (图版Ⅲ -3, L), 腺细胞的细胞核体积进一步变小 (图版Ⅲ -4, N), 此时细胞核直径为 (3.08 ± 0.46) μm ($2.10 \sim 4.01$ μm), 显著小于Ⅳ期的细胞核直径 ($P < 0.01$)。核染色质高度压缩, 聚集在核膜附近。Y 器官基膜 (图版Ⅲ -4, BL) 附近的腺细胞细胞核皱缩, 边界模糊, 细胞核呈解体状态 (图版Ⅲ -4, Ap)。

3 讨论

3.1 三疣梭子蟹 Y 器官的位置和外观

三疣梭子蟹 Y 器官的分布位置与普通滨蟹 (*Carcinus maenas*)、锯缘青蟹 (*Scylla serrata*)、中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*) 等蟹类的基本一致^[1, 12-15]。三疣梭子蟹的 Y 器官呈淡黄色、扁平球状, 由若干小叶构成, 由于其形态独立, 很容易与周围的结缔组织区分 (图版Ⅰ -2)。三疣梭子蟹的 Y 器官为一致密的结合体, 而龙虾和螯虾类的 Y 器官呈弥散带状^[1]。

3.2 三疣梭子蟹 Y 器官组织学特征及其与卵巢发育的关系

三疣梭子蟹 Y 器官内主要由一种腺细胞组成, 细胞核明显、细胞质少。先前研究表明, 同属梭子蟹科的美洲蓝蟹 (*Callinectes sapidus*) Y 器官的腺细胞属于全浆分泌, 分泌旺盛的腺细胞细胞质高度泡状化, 而非分泌状态的细胞质较少、细胞核着色较深^[3]。本研究发现三疣梭子蟹的 Y 器官腺细胞在卵巢发育Ⅰ期也存在这两种状态, 卵巢Ⅰ期的 Y 器官中血管和血窦附近的腺细胞膨大, 呈泡状化结构, 细胞核直径明显大于其它区域, 属于典型的分泌状态^[16], 而 Y 器官内部的腺细胞细胞质少、细胞核直径小、核着色较深, 属于典型的非分泌状态^[3]。以往有研究认为“三疣梭子蟹 Y 器官存在两种腺细胞”^[11], 笔者认为这

种说法不妥, 所谓的“两种细胞”应该是腺细胞的两种不同状态。Y 器官属于非神经上皮内分泌腺, 腺体组织直接浸泡于血淋巴中 (相对独立于其它组织), Y 器官合成和分泌的蜕皮酮通过其中的血管和血窦进入血淋巴, 然后通过血淋巴运输到靶器官中发挥作用^[11]。三疣梭子蟹卵巢发育位于Ⅰ期时, Y 器官中的血管和血窦丰富, 这可能有利于分泌的蜕皮酮及时进入血淋巴, 同时暗示该时期的 Y 器官具有较强的蜕皮酮分泌能力。

随着三疣梭子蟹卵巢不断发育, Y 器官呈退化趋势, 细胞核直径显著缩小 (图 2), 卵巢发育至Ⅲ期, Y 器官中的血管外围模糊, 腺细胞边界消失; 卵巢发育至Ⅳ期, Y 器官小叶收缩明显, 在光镜下 Y 器官中有很大的空隙; 卵巢Ⅴ期的 Y 器官, 细胞核直径最小, 核物质高度压缩。表明三疣梭子蟹 Y 器官在卵巢发育过程中呈退化趋势, 这暗示三疣梭子蟹卵巢发育进入Ⅱ期后, Y 器官分泌蜕皮酮的能力可能急剧下降。造成这种情况的可能原因是三疣梭子蟹卵巢发育和产卵过程中通常不蜕壳^[12], 故 Y 器官呈退化状态, 这与中华绒螯蟹和锯缘青蟹的情况基本类似^[12-15]。

蜘蛛蟹 (*Acanthonyx lunulatus*) 和中华绒螯蟹卵巢发育早期 (Ⅰ期和Ⅱ期), 血淋巴中的 20 羟基蜕皮酮含量呈显著上升趋势, 但是卵巢发育后期 (Ⅲ期 -Ⅴ期), 血淋巴中 20 羟基蜕皮酮含量下降很快^[17-18], 因此推测认为 20 羟基蜕皮酮在甲壳动物卵巢发育早期具有重要的促进作用。由于甲壳动物卵巢发育过程中, 卵黄蛋白需要和蜕皮酮结合储存在卵巢中, 以支持此后的胚胎正常发育^[19], 因此很多甲壳动物在卵巢发育过程中卵巢中 20 羟基蜕皮酮含量上升^[20]。但是卵巢发育过程卵巢和血淋巴中的 20 羟基蜕皮酮含量上升, 并不能证明 20 羟基蜕皮酮对卵巢发育有直接的促进作用。通过对凡纳滨对虾 (*Penaeus vannamei*) 和罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*) 卵母细胞离体实验表明, 20 羟基蜕皮酮对卵巢发育和卵黄合成无直接的促进作用^[21-22]。非常有趣的是, 对卵巢发育早期的中华绒螯蟹雌体进行注射 20 羟基蜕皮酮, 发现外源注射 20 羟基蜕皮酮能够促进活体中华绒螯蟹的卵巢发育^[17]。以上这些实验结果暗示, 20 羟基蜕皮酮可能不是直接促进卵黄发生和卵巢发育, 它可能与甲壳动物体内的其他激素共同调控卵巢发育, 不同激素间

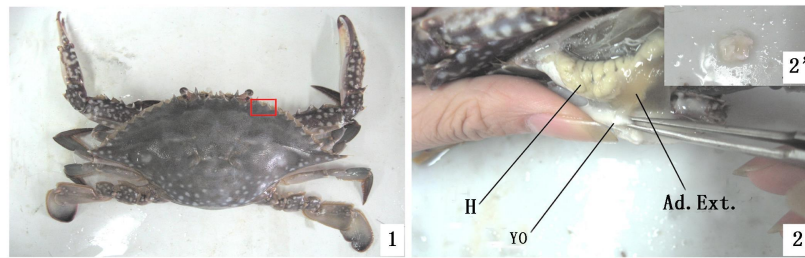
存在协同或者拮抗的交互作用已经在一些甲壳动物中得到了证实^[23]。值得注意的是,有些甲壳动物卵巢发育过程中,血淋巴中的 20 羟基蜕皮酮含量上升并不是因为要促进卵巢发育,而是因为这些种类卵巢发育成熟后需要蜕壳才能产卵,这些种类此阶段血淋巴中 20 羟基蜕皮酮含量上升,主要是因为产卵前需要进行蜕壳^[24]。

三疣梭子蟹卵巢发育过程中, Y 器官呈退化趋势,特别是卵巢发育 II 期后, Y 器官中的腺细胞呈典型的非分泌状态^[16],这暗示三疣梭子蟹卵巢发育过程中,卵母细胞中所需要的蜕皮酮可能不是由 Y 器官分泌的,很可能是由卵巢组织中的滤泡细胞转化和分泌的。类似的现象已经在多种昆虫中得到了证实,这些昆虫卵巢发育过程中分泌 20 羟基蜕皮酮的蜕皮腺(前胸腺)退化,卵巢发育所需要的 20 羟基蜕皮酮主要由卵巢中的滤泡细胞分泌,分泌的蜕皮激素多数转运到卵细胞中,因而血淋巴中 20 羟基蜕皮酮含量没有出现显著上升^[25-26]。昆虫和甲壳动物分类地位较为接近,同属于泛甲壳动物纲^[27],因此“卵巢中滤泡细胞可以转化和分泌蜕皮酮”的现象在三疣梭子蟹中可能也存在。进一步需要深入探讨三疣梭子蟹卵巢发育过程中血淋巴和卵巢中蜕皮酮的含量变化,卵巢发育过程中蜕皮酮的主要来源和分泌器官等,以便阐明 Y 器官和蜕皮酮对三疣梭子蟹卵巢发育的作用机理。

参考文献:

- [1] Lachaise F, LeRoux A, Hubert M, et al The molting gland of crustaceans: localization, activity and endocrine control (a review) [J]. *J Crust Biol* 1993, 13: 198-234.
- [2] Gabe M. Sur l'existence chez quelques Crustacés Malacostracés d'un organe comparable à la glande de la mue des Insectes [J]. *Comptes Rendus Hebdomadaires de l'Académie des Sciences* 1953, 327: 1111-1113.
- [3] Spaziani E. Morphology, histology and ultrastructure of the ecdysial gland (Y-organ) in crustacea. In: *Morphogenetic Hormones of Arthropods* [M]. New Brunswick: Rutgers Univ Press 1990: 233-267.
- [4] Hirsch G W, Spaziani E, Vensel W H. Ultrastructure of the Y-organ of cancer antennarius in normal and decapod crabs [J]. *J Morphol* 1980, 163: 167-174.
- [5] Morlue W, Stone J V. Comparison of the biological activities of an insect and a crustacean neurohormone that are structurally similar [J]. *Nature* 1976, 264: 287-289.
- [6] Shih J T, Liao C F. Conversion of Cholesterol to Sex Steroid-like Substances by Tissues of *Mictyris brevidactylus* in Vitro [J]. *Zool Stud* 1998, 37(2): 102-110.
- [7] Teshima S I, A Kanazawa. Bioconversion of progesterone by the ovaries of the crab *Portunus trituberculatus* [J]. *Gen Comp Endocrinol* 1971, 17: 152-157.
- [8] 陆剑锋, 赵维信. 十足目甲壳动物生殖激素对卵巢的作用机制调控 [J]. *上海水产大学学报*, 2001, 10(2): 166-171.
- [9] 吴旭干, 姚桂桂, 杨筱珍, 等. 东海三疣梭子蟹第一次卵巢发育规律的研究 [J]. *海洋学报*, 2007, 29(4): 120-127.
- [10] 杨筱珍, 吴旭干, 姚桂桂, 等. 三疣梭子蟹第一次卵巢发育过程中卵母细胞和卵泡细胞超微结构 [J]. *复旦大学学报: 自然科学版*, 2007, 46(6): 963-967.
- [11] 秦昆, 康现江, 郭明申, 等. 三疣梭子蟹 Y 器、大颚器显微及超微结构研究 [J]. *台湾海峡*, 2007, 26(1): 76-84.
- [12] 赵维信, 陆剑锋. 中华绒螯蟹 Y 器官在蜕皮周期中超微结构的变化 [J]. *中国水产科学*, 2004, 11(1): 74-77.
- [13] Jegla T C, Ruland C, Kegel G, et al The role of the Y-organ and cephalic gland in ecdysteroid production and the control of molting in the crayfish *Orconectes limosus* [J]. *J Comp Physiol* 1983, 152B(1): 91-95.
- [14] Blanchet M F, Porcheron P, Dray F. Variations in the level of ecdysteroids during the molting cycle and vitellogenesis in the amphipod *Orchestia gammarellus* [J]. *Int J Invertebr Reprod* 1979, 1(2): 133-139.
- [15] 叶海辉, 李少菁, 黄辉洋, 等. 锯缘青蟹 Y 器官结构与卵巢发育的研究 [J]. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2002, 41(6): 791-795.
- [16] Ikeda M, Naya Y. The biotransformation of tritiated 3-dehydroecdysone by crayfish *Procambarus clarkii* [J]. *Cell Mol Life Sci* 1993, 49(12): 1101-1105.
- [17] 罗荣生, 王幽兰, 曹梅讯, 等. 中华绒螯蟹血淋巴 20 羟基蜕皮酮诱发蜕皮和卵巢发育的作用 [J]. *动物学报*, 1990, 36(2): 157-164.
- [18] Chaix J C, Reggi M de. Ecdysteroid levels during ovarian development and embryogenesis in the spider crab *Acanthonyx lunulatus* [J]. *Gen Comp Endocrinol* 1982, 47(1): 7-14.
- [19] Subramoniam T. Crustacean ecdysteroids in reproduction and embryogenesis [J]. *Comp Biochem Physiol C* 2000, 125(2): 135-156.
- [20] Lachaise F, Hoffmann J A. Ecdysone and ovarian development in a decapod *Carcinus maenas* [J]. *C. R. Hebd Seances Acad Sci Paris Ser D*, 1977, 285(6): 701-704.
- [21] Quackenbush L S. Yolk synthesis in the marine shrimp *Penaeus vannamei* [J]. *Comp Biochem Physiol* 1992, 103A(4): 711-714.
- [22] 赵维信, 贾江, 安苗. 外源激素和眼柄提取物对罗氏沼虾卵母细胞的离体诱导作用 [J]. *上海水产大学学报*, 1995, 5(4): 221-225.
- [23] 陆剑锋, 白桦, 成永旭, 等. 孕酮对克氏原螯虾大颚器激素生物合成的体外调控 [J]. *中国水产科学*, 2006, 13(3): 471-474.

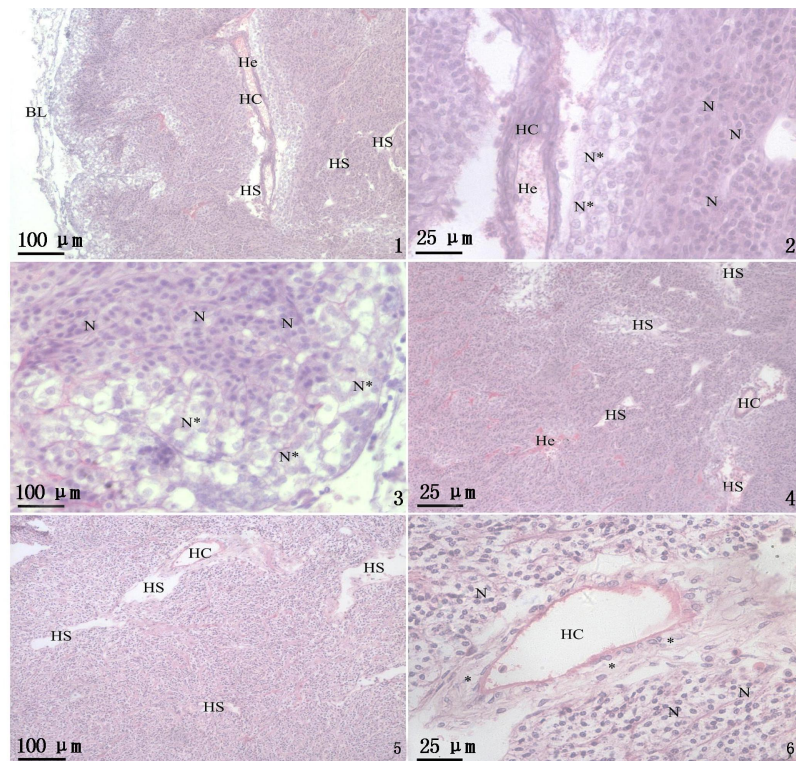
- [24] Young N J Webster S G, Rees H H. Ovarian and hemolymph ecdysteroid titers during vitellogenesis in (*Macrobrachium rosenbergii*) [J]. *Gen Comp Endocrinol* 1993, 15: 183-190.
- [25] Tawfik A I Vedrova A, Li W W, et al Haemolymph ecdysteroids and the prothoracic glands in the solitary and Gregarious adults of *Schistocerca Gregaria* [J]. *J Insect Physiol* 1996, 43(5): 485-493.
- [26] 王方海,张古忍,温瑞贞,等. 入侵害虫蔗扁蛾成虫及卵内蜕皮激素的定性定量分析 [J]. *中国科学 C*. 2008, 38(1): 23-27.
- [27] O'Brien T G, Kinnaird M F, Dierenfeld E S et al Gene translocation links insects and crustaceans [J]. *Nature* 1998, 392: 667-678.



图版 I 三疣梭子蟹 Y器官的位置和外观

Plate I Position external view and internal view of Y-organ (YO) in *Portunus trituberculatus*

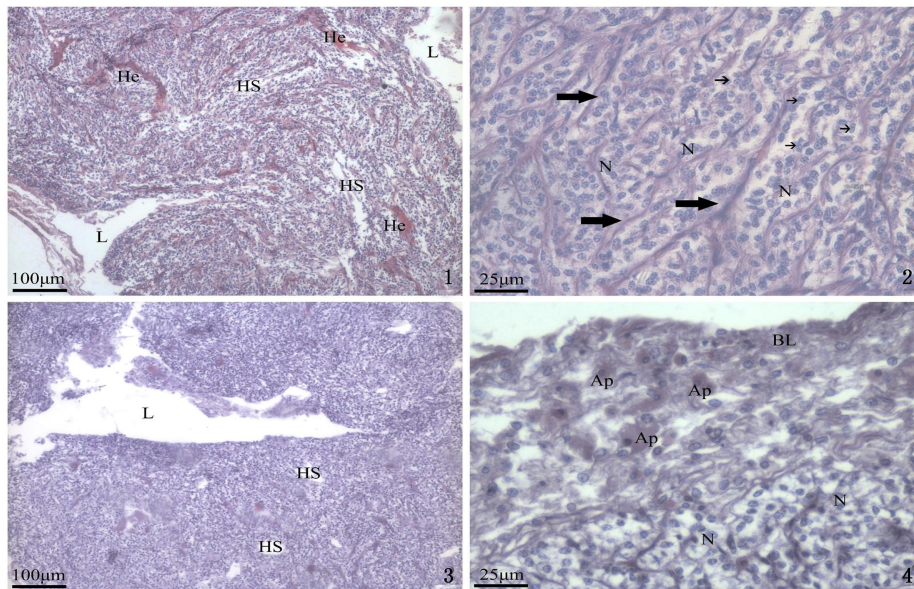
1 示三疣梭子蟹 Y器官在蟹甲壳内的区域 (红色方框位置); 2 三疣梭子蟹 Y器官的内部位置, 示大颚外侧内收肌, 2'为分离的 Y器官照片; Ad Ext 大颚外侧内收肌; YO: Y器官; H: 肝胰腺。



图版 II 三疣梭子蟹卵巢发育早期 (I-III期) Y器官的组织学

Plate II Histology of Y-organ during the early stage (stage I-III) of ovary development in *Portunus trituberculatus*

1-3. 卵巢 I 期的 Y器官组织学; 4. 卵巢 II 期的 Y器官组织学 (GSI=2.64); 5-6. 卵巢 III 期的 Y器官组织学 (GSI=4.07)。



图版 III 三疣梭子蟹卵巢发育后期 (IV -V 期) Y 器官的组织学
 Plate III Histology of Y-organ during the later stage (IV -V) of
 ovary development in *Portunus trituberculatus*

1-2 卵巢 IV 期的 Y 器官组织学 (GSI=7.73) ; 3-4 卵巢 V 期的 Y 器官组织学 (GSI=13.24) ; BL 基膜 ; He (hemolymphocyte) 血细胞 ; HS 血窦 ; HC 血管 ; N 细胞核 ; Ap 降解的腺细胞。