

貝類的防禦機制



張素容

水產試驗所淡水繁養殖研究中心

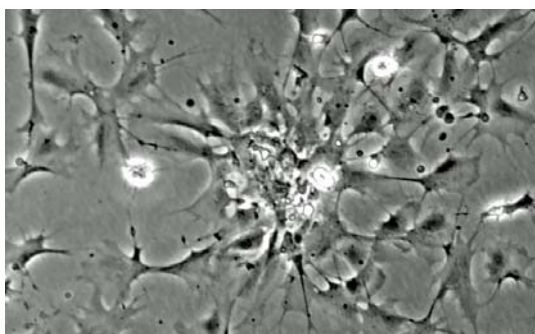
貝類的循環系統屬於開放式，其免疫系統不像脊椎動物那麼複雜，既不具有特異性又缺乏記憶免疫反應的功能，只有血球的吞噬作用和少數非特異體液性免疫因子及其交互作用的簡單機制。

一、細胞性防禦作用

擔任貝類防禦機制中心的是存在於血淋巴中的血球細胞，其在貝類發炎反應、傷口修復、包圍及吞噬作用中扮演著必要的角色 (Cheng 1981; 1996)。

(一) 細胞攤附、移動和趨化作用

貝類的血球細胞附著於基質上 (如玻璃玻片) 時，會自發性地開始在玻片上藉由阿米巴運動進行攤附 (cell spreading) 和移動 (locomotion)。移動作用參與發炎、細胞修復、趨化、包圍和吞噬作用等免疫反應過程。不同於血球的移動，趨化作用 (chemotaxis) 是血球細胞直接朝向特定刺激源移動。雖然包含貝類等軟體動物血球趨化因子的特性尚未被完全釐清，但其模式應該和脊椎動物類似。有時，血球細胞需經由趨化作用的刺激，



在位相差顯微鏡下觀察文蛤的血球細胞攤附於玻片上

才會引發吞噬作用或包圍作用；有時則無需趨化吸引，即可捕獲外來物 (Cheng & Howland, 1979; Hinsch & Hunt, 1990)。

(二) 發炎反應和傷口修復

貝類的發炎反應 (inflammation) 與脊椎動物相似，不過由於貝類的循環系統為開放式，所以兩者還是有一些差異。發炎反應包括細胞性和體液性因素，在一般情況下，貝類從發炎反應開始到傷口修復 (wound repair)，主要經過幾個過程：(1)大量血球細胞滲出到受傷組織；(2)血球細胞聚集形成血栓；(3)變長的血球細胞由內向外替代傷口處的受傷組織；(4)纖維細胞使膠原蛋白沉澱；(5)巨噬性顆粒細胞清除壞死組織碎屑；(6)重建正常組織結構 (Cheng, 1996)。

(三) 包圍作用

當外來粒子過大而無法被單一血球細胞吞噬時，即會產生包圍作用 (encapsulation)。血球細胞會一層一層的包圍住外來物質，最後將其和寄主組織分離 (Fisher, 1986; 1988)。此種包圍作用的啟動與否，會隨病原種類而不同。如吸蟲 (*Bucephalus cuculus*) 幼蟲，並不會引發美國牡蠣 (*Crassostrea virginica*) 細胞性反應，但條蟲 (*Tylocephalum* sp.) 的後條幼蟲 則可被完全包圍 (Feng, 1988)。

(四) 吞噬作用

不具特異性免疫的貝類，吞噬作用 (phagocytosis) 是其主要的防禦方式，需藉由血球細胞和一些體液性因子共同反應。吞噬



作用包括幾個過程：(1)外來異物的辨識與黏附－外來異物與吞噬細胞之細胞表面結合通常不是隨機性及特異性的現象，目前廣被接受的是以凝集素做為與吞噬細胞結合的橋樑 (Adema et. al., 1991)；(2)血球細胞以用偽足包圍或內陷形成液泡而將異物攝入；(3)被攝入之外來物質會和細胞膜形成吞噬體，再利用血球內的溶小體 (lysosome) 酵素進行水解作用或引發呼吸爆 (respiration burst)，產生 O_2^- 、 H_2O_2 、 OH^- 和 $HO^{\cdot}$ 等活性氧族群 (reactive oxygen intermediates) 來殺死和摧毀被吞噬的微生物。

二、體液性防禦因子

由於貝類缺乏特異免疫反應和免疫球蛋白，因此體液性因子亦是對抗外來微生物的重要防禦。貝類的體液性功能包含凝集、調理、溶菌、抗微生物和蛋白干擾活性以及類細胞激素的分子。

(一) 溶小體酵素

貝類溶小體酵素 (lysosomal enzyme) 的生物學作用迄今尚未解明，一般認為它們具有防禦和消化雙重作用。溶小體酵素存在於血球細胞和血淋巴中，參與細胞內外的殺菌作用。目前已有多種存在於貝類體內的溶小體酵素被確定，包括 β -葡萄糖苷酸酶 (β -glucuronidase)、 β -N-acetylglucosaminidase、鹼性磷酸酶 (alkaline phosphatase)、酸性磷酸酶 (acid phosphatase)、解脂酶 (lipase)、 β -半乳糖苷酶 (galactosidase) 以及 A-、B-和 C-酯酶 (esterase)、溶菌酶 (lysozyme) 和胺基肽酶 (Chu et al, 1996; Lópes et al., 1997)。溶小體酵素會引發的許多酵素反應，其中包括去磷酸化作用 (dephosphorylation)，降解

黏多醣 (mucopolysaccharides)，水解醯基甘油 (acylglycerol) 和水解肽鏈中連結的游離胺基酸群。

(二) 外源凝集素

血漿中外源凝集素 (lectin) 不單只是為了辨識出非自身分子，而使血球與之結合，也具有凝集和調理素等功能。已知貝類血漿和體液中的凝集素，可凝集多種外來物質如藻類、細菌、脊椎動物精子和人類紅血球，並有高度特異性 (Fisher & DiNuzzo, 1991)。對於生活在富含微生物環境中的貝類，外源凝集素對於細菌的凝集能力有直接的益處，利用凝集的方式可防止細菌或寄生蟲進一步的擴散。而凝集後可引導出兩種防禦方式：利用細胞外溶菌酵素來溶解細菌，以及血球細胞進行吞噬和包圍被凝集細菌或微生物。

(三) 溶血素

溶血素 (hemolysin) 可溶解多種脊椎動物的紅血球，雖具有某種程度的特異性，但在貝類防禦中所扮演的角色仍未明。目前對於溶血素的了解僅在於其對細胞的溶解活性，因而推測可能屬於貝類退化的補體系統 (Chu, 1988)。

雖然貝類的免疫因子為先天性和非特異性，但已有證據顯示，貝類某些非特異性的免疫因子也存在一定程度的可誘導性，可經由誘導來增加免疫因子的數量與活性。

註：本文主要參考自 Cheng, T.C. (1996) Hemocytes: forms and functions. In: Newel, R.I.E., V. S. Kennedy and A. F. Eble (eds.) *The Eastern Oyster Crassostrea virginica*. Maryland Sea Grant College, College Park, Maryland, 299-334. 及 Chu F.-L.E (1988) Humoral defense factors. In: W. Fisher (ed.) *Disease Processes in Marine Molluscs*. Special publication (American Fisheries Society) 18: Washington, 178-188.