

中国林蛙蝌蚪的口器发育

史艳飞^① 柴丽红^② 吴民耀^① 王宏元^{①*}

① 陕西师范大学生命科学学院 西安 710062; ② 长安大学环境科学与工程学院 西安 710064

摘要:采用扫描电镜和组织学技术观察了中国林蛙(*Rana chensinensis*)蝌蚪发育过程中口器外部形态结构的变化,以及中国林蛙蝌蚪口器内部结构特征。结果表明,在口器发育的初期,角质颌最先出现,接着出现唇乳突以及唇齿;在变态高峰期(G41~G42),口器结构如唇齿、角质颌和唇乳突则是按以下顺序消失的,即唇齿最先消失,其次角质颌消失,最后唇乳突消失。通过与其他无尾两栖动物幼体蝌蚪口器的结构比较,表明唇齿行和角质颌形态结构的发育与蝌蚪的觅食行为以及食物类型都是密切相关的。最后探讨了中国林蛙蝌蚪的取食方式和食物转运摄食途径。

关键词:中国林蛙;蝌蚪;口器;显微结构

中图分类号:Q954 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2011)06-103-08

Development of the Oral Apparatus of Chinese Wood Frog Tadpole

SHI Yan-Fei^① CHAI Li-Hong^② WU Min-Yao^① WANG Hong-Yuan^{①*}

① College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062;

② Environmental Science and Engineering College, Chang'an University, Xi'an 710064, China

Abstract: The alterations of oral apparatus morphology of *Rana chensinensis* tadpole were observed using both electron microscopy and light microscopy. The results showed that jaw sheaths appeared firstly at embryo stage, followed by the formation of marginal papillae and tooth rows. However, the tooth rows disappeared, followed by the lost of jaw sheaths and marginal papillae during metamorphic climax stage (G41 - G42). Compared to the other anuran larvae, morphological structure of oral cavity was related with the feeding behaviors and food types in Chinese Wood Frog tadpole. Finally, the feeding mode and food transport in the tadpoles of *R. chensinensis* were discussed.

Key words: *Rana chensinensis*; Tadpole; Oral apparatus; Microstructure

在无尾两栖动物中,幼体蝌蚪与成体相比较,其口器的形态结构差异明显。依据蝌蚪口器在头部方位的不同,可分为以下几种类型:腹位、前腹位、端位和上位口器^[1]。口器方位的不同可以反映蝌蚪栖息环境的差异,以及摄食方式的多样性。蝌蚪口器主要包括角质颌、唇乳突和唇齿等结构^[2]。不同栖息环境的蝌蚪,口器形态结构差异明显。一般静水型蝌蚪口器相对较宽大,唇齿数目较少或缺失,这样的口器结构可以提供较大的食物收集面积,有利于浮

游食物的摄取^[3]。栖息在流水中的蝌蚪,其口器内乳突数目多、体积大、分支多^[4],唇齿多而发达,有极强的角质颌,有利于刮食水底的食物。综上可见,蝌蚪口器形态结构的差异反映

基金项目 中央高校基本科研业务费专项资金(No. GK261001)资助;

* 通讯作者, E-mail: hongyuanwang@snnu.edu.cn;

第一作者介绍 史艳飞,女,硕士研究生;研究方向:动物发育形态学;E-mail: shiyanfei@stu.snnu.edu.cn。

收稿日期:2011-07-05,修回日期:2011-09-04

了无尾目物种幼体不同的生态栖息环境、摄食方式和食物类型。中国林蛙 (*Rana chensinensis*) 是华中、华北山地的常见物种,多生活在海拔 200 ~ 2 100 m 丘陵及山地的水坑、水塘、沼泽、水田、河流及其附近的森林、灌丛或草地。产卵期为 3 月初至 4 月上旬,卵多产在水深 3 ~ 20 cm 左右的静水塘或溪流回水荡内^[5]。我们主要采用扫描电镜及组织学的方法对中国林蛙蝌蚪胚胎阶段口器的发生、幼体蝌蚪典型口器的内部结构和变态高峰期蝌蚪口器进行了形态学描记,阐释了两栖动物蝌蚪从水栖到陆栖的变态过程中口器结构的生态适应。

1 材料与方 法

1.1 材料 2010 年 4 月于陕西省西安市秦岭山脉大峪水库附近的无污染的缓流水域采集中国林蛙的卵,室温(15 ± 1) °C 下孵化为蝌蚪,喂以新鲜煮熟的青菜。蝌蚪的发育时期参照 Gosner 分期^[6],唇齿式术语表示参照李丕鹏的介绍^[7],口器外部和内部形态结构术语参照费梁等^[5]、Viertel^[8]、Bonacci 等^[9]、Larson 等^[10]的文献记述。

1.2 光镜样品的制备和观察 将 30 期的中国林蛙蝌蚪用 4% 多聚甲醛溶液固定 48 h,常规方法制备石蜡切片,切片厚 5 μm, H. E 染色,用 Leica 2 型光学显微镜观察,经 Leica Qwin V3 图像系统摄像。

1.3 扫描电镜样品制备和观察 将处于不同发育时期(G22、G23、G24、G30、G36、G41、G42)的中国林蛙蝌蚪,用 4% 的多聚甲醛室温固定 24 h,然后用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液浸 3 次,每次 15 min。在酒精 35%、50%、70%、80%、95%、100% 梯度逐级脱水(3 次),样品在每级浓度的酒精中停留 15 min,最后在 100% 的醋酸异戊酯中浸洗 5 min,临界点干燥仪干燥,真空镀膜,置于 Hitachi S-2300 扫描电镜下进行观察和拍摄。

2 结 果

通过扫描电镜观察,22 期的中国林蛙蝌蚪

口器由上唇和下唇组成,开口呈椭圆形或近似三角形(图版 I:A)。此时,角质颌位于上唇和下唇的内缘,分化并不明显。23 期的中国林蛙蝌蚪的口器则进一步变宽,中央的角质颌分化非常明显,位于上下唇最内侧。上颌呈拱形,下颌略微呈弧形,上颌比下颌略大。口器的外缘有突起,下唇内侧出现两行唇齿棱(图版 I:B)。24 期蝌蚪,口器进一步加宽,开口变大,上下角质颌颜色加深,角质化程度增强,上颌拱形程度变大,下颌呈现明显的 V 型。上下角质颌的边缘出现锯齿状的突起,称为颌鞘。此外,在口器的外缘突起明显,且上唇乳突缺失。下唇内侧出现 3 行唇齿棱(图版 I:C)。

30 期蝌蚪的口器已经发育完全,由外缘的唇乳突、唇齿以及角质颌组成。唇乳突结构明显,呈指状,在口角处有较发达的口缘乳突,与连续的下唇乳突相连。此外,在口缘乳突内侧有 2 ~ 3 行排列不整齐的副乳突,与下唇乳突和口缘乳突交错排列。唇齿着生在唇内侧的唇齿棱上,为长方形的手状结构,上下唇齿均衡,各 4 行排列,其中,上唇齿行呈典型的弓状,下唇齿行较上唇齿行更平直。离角质颌最远的一排上唇齿是连续的,呈拱形,由远及近,第 2、3、4 排唇齿中间被角质上颌分开,左右各一行。由外侧向内侧,唇齿数目越来越少。最内侧的下唇齿是左右分开的,其中间有 10 ~ 11 个小细齿缺口,而外侧 3 行均连续。下唇齿 4 行平行排列,其中,第 2 行唇齿长度最长,两端达到口角处,长度相当于口唇宽。第 1 行唇齿两端也达到口角处,由于其中间有缺口,长度与第 3 行唇齿差异不明显,第 4 行唇齿最短,仅为口唇宽的 2/3。唇齿的行数和排列方式用唇齿式表示为 I:3-3/1-1: III。位于口器中央的角质颌,角质化程度进一步加深,其边缘的锯齿状突起,呈圆锥状,排列紧密(图版 I:D)。

通过扫描电镜观察 36 期中国林蛙蝌蚪可见,口腔内部可分为口腔顶部和口腔底部。口腔底部可分为 3 个部分:舌前腔、舌原基区、舌后区。舌前腔为舌原基以前的部分,呈漏斗形,舌前腔的两侧横生有舌前乳突 3 对,乳突边缘

呈钝形。位于舌前乳突后方的舌原基,柠檬状,其上着生有横向排列的 3 枚舌乳突,长短不一,舌原基后方凹陷的部位是口腔底场,场内生有疱粒和短乳突多枚(图版 II:A, B, C)。口腔顶部可分为 3 个部分:鼻前区、内鼻孔区、鼻后区。鼻前区为内鼻孔以前的部分,宽阔近似 U 形,在鼻前区的中央及侧面有 3 对突起。内鼻孔区为内鼻孔到中嵴的部分,内鼻孔为一长椭圆形裂隙,内鼻孔边缘外侧有 3 对指状突起,内鼻孔的前方有一对鼻前乳突,内鼻孔的后方两侧有两对鼻后乳突。鼻后区为中嵴以后的部分,中嵴作为内鼻孔区和鼻后区的分界,近似三角形,其宽远大于高,中嵴边缘有多个锥状突起。口腔顶场 U 形,每侧有大乳突 4 枚,前 3 对无分叉,位于后方的 1 对乳突呈二叉状。场内有疱粒数枚,分散排列(图版 II:D, E, F)。

通过光镜观察中国林蛙蝌蚪口腔纵切面可见,鼻后区着生有较细长的纤毛垫(ciliary cushion)(图版 III:A),腹腭帆,褶皱状,游离缘上有突起,与咽的前方相连接成 V 形(图版 III:B),位于最后方的腔底上着生有许多过滤食物的锥状突起(图版 III:B)。

41 期的蝌蚪,口器外部结构开始部分退化,唇齿开始脱落,唇齿行已经不完整,但是唇乳突以及上下角质颌还完整(图版 I:E)。发育至 42 期后,蝌蚪的上下角质颌完全脱落,唇齿行已完全消失,部分残余的唇乳突仍位于口角两侧(图版 I:F)。

3 讨论

无尾两栖动物蝌蚪口器形态的多样性主要体现在口器方位的不同以及各组成结构的差异。Altig 等认为,蝌蚪口器形态结构与其生态表型具有一定的相关性,其觅食功能可以根据口器的形态结构来推断^[1]。大多数蝌蚪的口器形态结构由唇乳突、角质颌、唇齿等构成,但是由于其生态表型的差异,蝌蚪口器的形态结构存在一定的差异。栖息于静水塘的中华大蟾蜍(*Bufo gargarizans*)蝌蚪,由于其食物较丰富,多在水体的表层和中层觅食,也喜食水底的腐

烂食物,其唇齿行相对较少,唇齿式多为 I:1-1/Ⅲ。由于流水内悬浮食物少,栖息于溪流回水荡的中国林蛙蝌蚪,需要刮食藻类及水底食物,故唇齿行多而发达,唇齿式多为 I:3-3/1-1:Ⅲ。蝌蚪的摄食除了与唇齿式相关外,也与口器唇齿的形态结构密切相关。Khan 等发现麻斑蟾蜍(*B. stomaticus*)、赛哈蛙(*R. syhadrensis*)蝌蚪口器唇齿的末端呈手状结构,分叉,适合以抓取或挫刮的方式来觅食水底植物;而对于食肉型的虎纹蛙(*R. tigerina*)蝌蚪,唇齿则为圆柱状,末端呈尖端结构,不分叉,适合刺穿动物的身体,并将其固定,通过角质颌获取食物^[11]。本实验观察可见中国林蛙 30 期蝌蚪口器唇齿边缘具锯齿结构,呈手状,且分叉,表明中国林蛙唇齿结构与其适应觅食植物或者藻类的习性是一致的。

Thibaudeau 等认为无尾目两栖动物蝌蚪具有保守的口器发育模式^[12]。Bonacci 等通过比较 4 种无尾目两栖动物蝌蚪的口器发育模式,发现口器各组成结构出现的顺序为角质颌、唇乳突、唇齿^[9]。在本研究中,中国林蛙蝌蚪胚胎发育过程中,口器发育的顺序也依次为角质颌、唇乳突、唇齿,与 Thibaudeau^[12] 和 Bonacci^[9] 等的研究结果相一致。在中国林蛙蝌蚪的变态高峰期,上述结构的消失则是依照唇齿、角质颌和唇乳突的顺序,与 Agarwal 等^[13] 结果相一致。此外,在中国林蛙蝌蚪口器发育中,唇齿是最后出现,最先消失,与无尾目两栖动物蝌蚪口器发育模式一致。

在觅食过程中,除唇齿外,角质颌也是一个重要的觅食工具,可以对大块的食物进行有效的切割、移动^[1]。角蟾亚科(Megophryinae)的蝌蚪角质颌呈纤弱的弓型,角质化程度低,颌鞘象牙形,排列稀疏,以滤食方式摄取浮游生物、有机质碎屑等。而拟髭蟾亚科(Leptobrachiinae)和掌突蟾亚科(Leptolaginae)的蝌蚪角质颌均为厚重的“U”型,角质化程度高,颌鞘圆锥形,排列紧密,以唇齿或角质颌刮食附着在石块上的有机质碎块、藻类和小动物等。蝌蚪觅食方式与该种蝌蚪角质颌的角质化程度具有较强的

相关性,因此,口器唇齿行和角质颌等形态结构的发育与蝌蚪的觅食方式以及食物类型都是密切相关的。通过对中国林蛙 30 期蝌蚪典型口器结构的扫描电镜观察,其角质颌角化程度强,具锯齿状颌鞘,颌鞘圆锥形,尖而密,因此,在觅食过程中,以其发达的唇齿和角质颌共同来啃食食物,显示了角质颌形态特征对底栖生活的适应。

唇乳突的数量、形状和大小与栖息环境存在密切的联系^[1]。栖息于激流中的隆肛蛙 (*Feirana quadranus*) 蝌蚪,下唇有两层唇乳突;栖息于静水塘的中华大蟾蜍蝌蚪,唇乳突仅分布于两口角。通过对中国林蛙蝌蚪 30 期口器结构的扫描电镜观察,上唇乳突缺失,但口角处以及下唇乳突发达,唇乳突的结构与其觅食功能具有一定的关系。唇乳突具有触觉和感应的功能,可以控制水流,将水流中的食物碎屑运送到口腔内。

大多数蝌蚪口腔的内部结构构成一个多层的颗粒诱陷系统 (multitiered particle-entrapping system),具有根据大小筛选颗粒的能力^[14]。对中国林蛙蝌蚪 36 期口器内部结构的扫描电镜观察,口腔内的各种乳突不仅对食物颗粒有不同程度的拦截作用,而且有推拉的作用,将食物运送到咽部和食道。综上所述,中国林蛙蝌蚪的觅食方式和过程如下:唇齿和角质颌对大块的食物进行有效的切割和刮食,唇乳突对小颗粒食物进行收集并将水流中的食物碎屑运送到口腔内。口腔内的大小乳突、纤毛垫以及腹腭帆共同来控制水流,食物碎屑在水流的推动下进入到鳃滤行以及鳃篮。鳃滤行与鳃篮内具有分泌作用的分泌窝,分泌的黏液将食物碎屑包裹,并在背侧纤毛垫的摆动下,将食物碎屑转运至食道。

参 考 文 献

- [1] Altig R, Johnston G F. Guilds of anuran larvae: relationships among development modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs*, 1989, 3: 81 - 109.
- [2] Altig R. A primer for the morphology of anuran tadpoles. *Herpetological Conservation and Biology*, 2007, 2 (1): 71 - 74.
- [3] Duellman W E, Trueb L. *Biology of Amphibians*. London: The Johns Hopkins University Press, 1994: 197 - 229.
- [4] 江先群, 李汝祺. 无尾两栖类蝌蚪味觉器的研究. *北京大学学报: 自然科学版*, 1958, (2): 235 - 249.
- [5] 费梁, 胡淑琴, 叶昌媛, 等. *中国动物志: 两栖纲 下卷 无尾目*. 北京: 科学出版社, 2009: 1312 - 1313.
- [6] Gosner K L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 1960, 16(3): 183 - 190.
- [7] 李丕鹏. 蝌蚪唇齿式的表述. *四川动物*, 2006, 25(2): 414 - 416.
- [8] Viertel B. The filter apparatus of *Rana temporaria* and *Bufo bufo* larvae (Amphibia, Anura). *Zoomorphology*, 1985, 105(6): 345 - 355.
- [9] Bonacci A, Brunelli E, Sperone E, et al. The oral apparatus of tadpoles of *Rana dalmatina*, *Bombina variegata*, *Bufo bufo*, and *Bufo viridis* (Anura). *Zoologischer Anzeiger: A Journal of Comparative Zoology*, 2008, 247(1): 47 - 54.
- [10] Larson P M, Reilly S M. Functional morphology of feeding and gill irrigation in the anuran tadpole: electromyography and muscle function in larval *Rana catesbeiana*. *Journal of Morphology*, 2003, 255(2): 202 - 214.
- [11] Khan M S, Mufti S A. Oral disc morphology of amphibian tadpole and its functional correlates. *Pakistan Journal of Zoology*, 1994, 26(1): 25 - 30.
- [12] Thibaudeau D G, Altig R. Sequence of ontogenetic development and atrophy of the oral apparatus of six anuran tadpoles. *Journal of Morphology*, 1988, 197(1): 63 - 69.
- [13] Agarwal S K, Niazi I A. Development of mouthparts in the tadpoles of *Rana tigrina* Daud. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences*, 1980, 89(2): 127 - 131.
- [14] 李丕鹏, 崔希芝, 陆宇燕, 等. 崑崙林蛙蝌蚪口器结构的研究. *四川动物*, 2007, 26(4): 831 - 834.

图版 I 说明

中国林蛙蝌蚪不同发育时期口器的扫描电镜结构

A: 蝌蚪 22 期, 标尺 = 100 μm ; B: 蝌蚪 23 期, 标尺 = 50 μm ; C: 蝌蚪 24 期, 标尺 = 50 μm ; D: 蝌蚪 30 期, 标尺 = 400 μm ; E: 蝌蚪 41 期, 标尺 = 10 μm ; F: 蝌蚪 42 期, 标尺 = 50 μm 。

Explanation of Plate I

Development of the oral apparatus in tadpoles of *Rana chensinensis*

A: Stage 22 of tadpole, bar = 100 μm ; B: Stage 23 of tadpole, bar = 50 μm ; C: Stage 24 of tadpole, bar = 50 μm ; D: Stage 30 of tadpole, bar = 400 μm ; E: Stage 41 of tadpole, bar = 10 μm ; F: Stage 42 of tadpole, bar = 50 μm .

A1 ~ A4: 上唇齿行; AG: 黏附垫; LJS: 下角质颌; LL: 下唇; M: 开口; MP: 唇乳突; P1 ~ P4: 下唇齿行; SP: 副乳突; TR: 唇齿棱; UJS: 上角质颌; UL: 上唇。

A1 - A4: Upper labial tooth rows; AG: Adhesive gland; LJS: Lower jaw sheath; LL: Lower labium; M: Mouth opening; MP: Marginal papillae; P1 - P4: Lower labial tooth rows; SP: Submarginal papillae; TR: Tooth ridges; UJS: Upper jaw sheath; UL: Upper labium.

图版 II 说明

中国林蛙蝌蚪口腔内部的扫描电镜结构

A: 口腔底部, 标尺 = 500 μm ; B: 口腔底部, 标尺 = 250 μm ; C: 口腔底部, 标尺 = 25 μm ; D: 口腔顶部, 标尺 = 100 μm ; E: 口腔顶部, 标尺 = 100 μm ; F: 口腔顶部, 标尺 = 25 μm 。

Explanation of Plate II

Morphological characters of the internal oral cavity of *Rana chensinensis* tadpole

A: The buccal floor, bar = 500 μm ; B: The buccal floor, bar = 250 μm ; C: The buccal floor, bar = 25 μm ; D: The buccal roof, bar = 100 μm ; E: The buccal roof, bar = 100 μm ; F: The buccal roof, bar = 25 μm .

BFA: 口腔底场; BFP: 口腔底场乳突; BRA: 口腔顶场; BRP: 口腔顶场乳突; CH: 内鼻孔; IP: 舌前乳突; LP: 舌乳突; MR: 中嵴; PRA: 鼻前场; PRP: 鼻前乳突; POP: 鼻后乳突; TA: 舌原基。

BFA: Buccal floor arena; BFP: Buccal floor papillae; BRA: Buccal roof arena; BRP: Buccal roof papillae; CH: Choanae; IP: Infralabial papillae; LP: Lingual papillae; MR: Mmedial ridge; PRA: Prenarial arena; PRP: Prenarial papillae; POP: Postnarial papillae; TA: Tongue anlage.

图版 III 说明

中国林蛙蝌蚪口腔的纵切

A: 口腔前部; B: 口腔后部; 标尺 = 200 μm 。

Explanation of Plate III

Cross section of the oral cavity of the *Rana chensinensis* tadpole

A: Anterior part of the buccal cavity; B: Posterior part of the buccal cavity. bar = 200 μm .

BFA: 口腔底场; CH: 内鼻孔; CC: 纤毛垫; FR: 鳃滤行; IP: 舌前乳突; LP: 舌乳突; OC: 口腔; POP: 鼻后乳突; TA: 舌原基; VV: 腹腭帆。

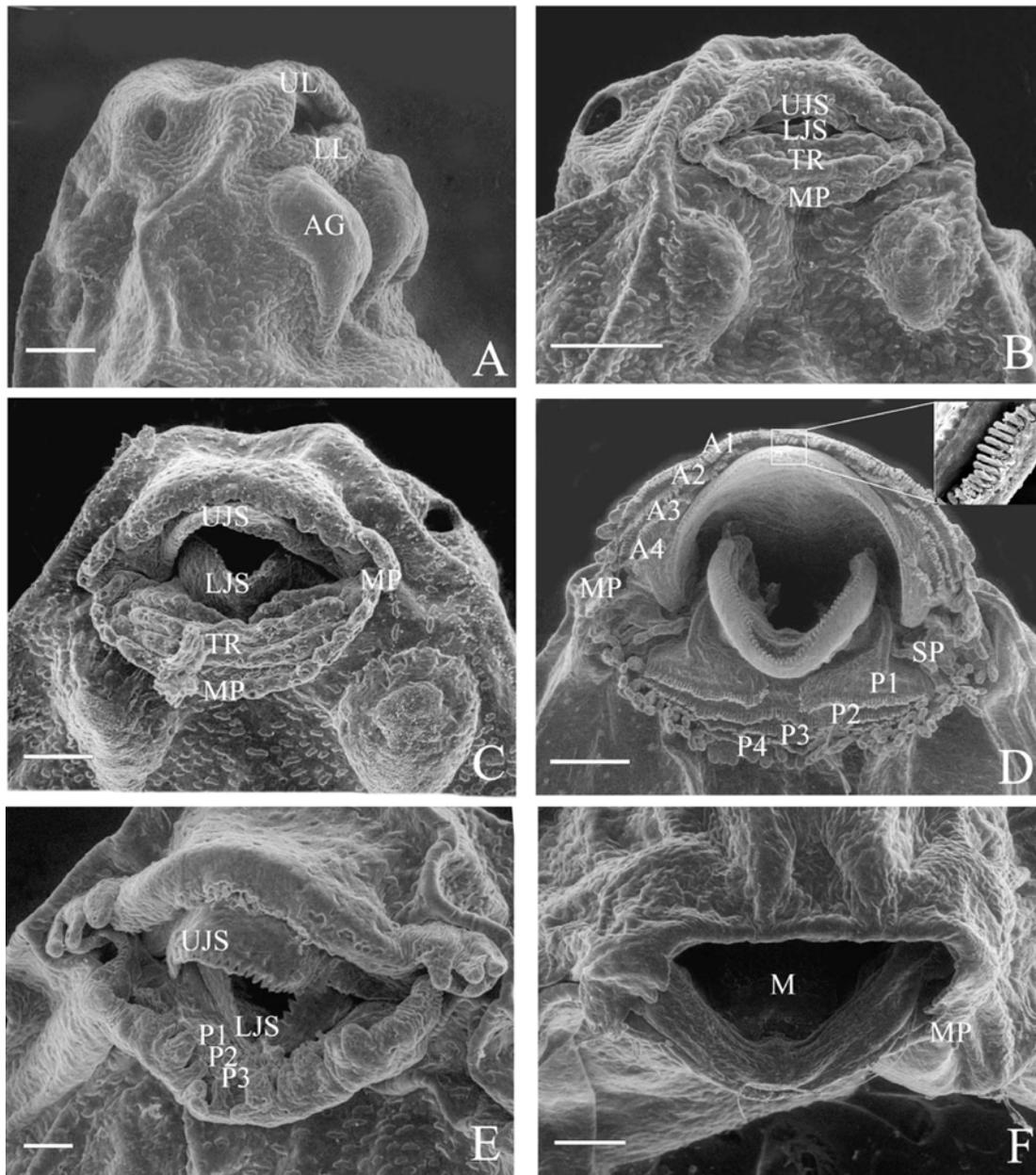
BFA: Buccal floor arena; CH: Choanae; CC: Ciliary cushion; FR: Filter rows; IP: Infralabial papillae; LP: Lingual papillae; OC: Oral cavity; POP: Postnarial papillae; TA: Tongue anlage; VV: Ventral velum.

史艳飞等:中国林蛙蝌蚪的口器发育

图版 I

SHI Yan-Fei *et al.* :Development of the Oral Apparatus of Chinese Wood Frog Tadpole

Plate I

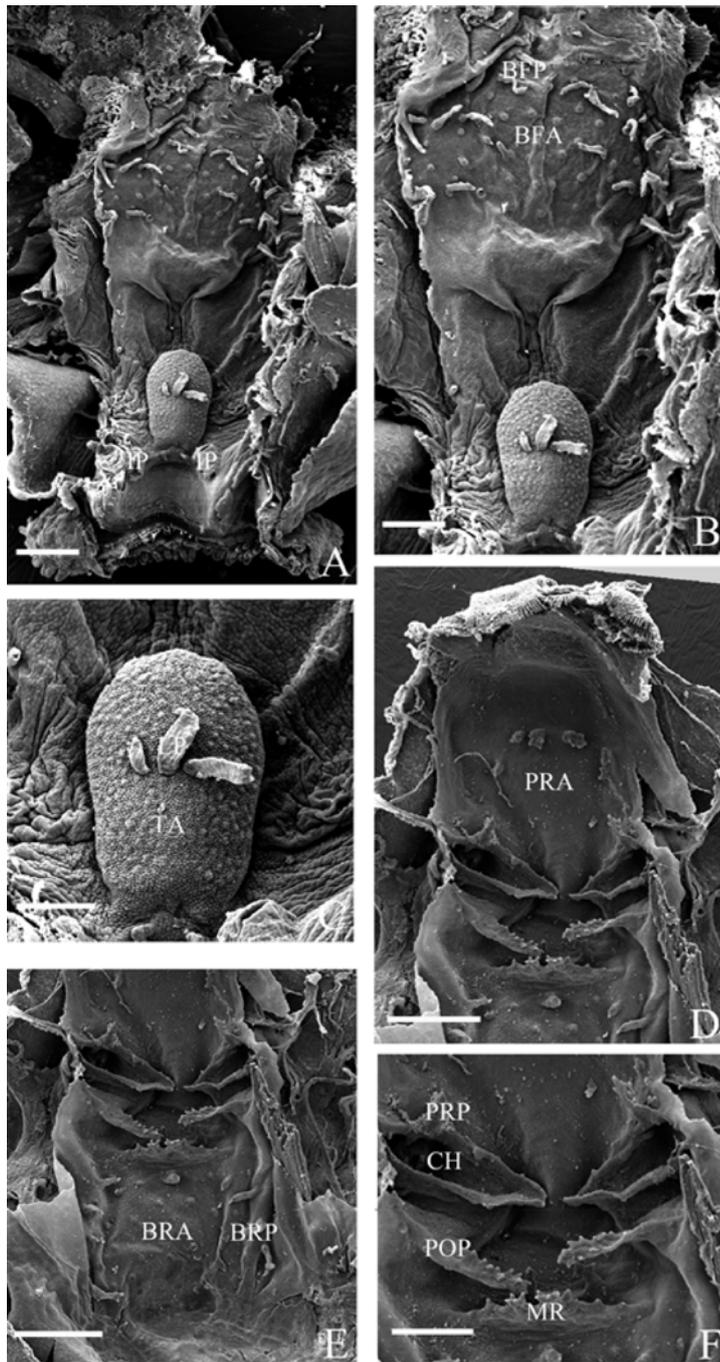


图版说明见文后

史艳飞等:中国林蛙蝌蚪的口器发育

图版 II

SHI Yan-Fei *et al.* : Development of the Oral Apparatus of Chinese Wood Frog Tadpole Plate II



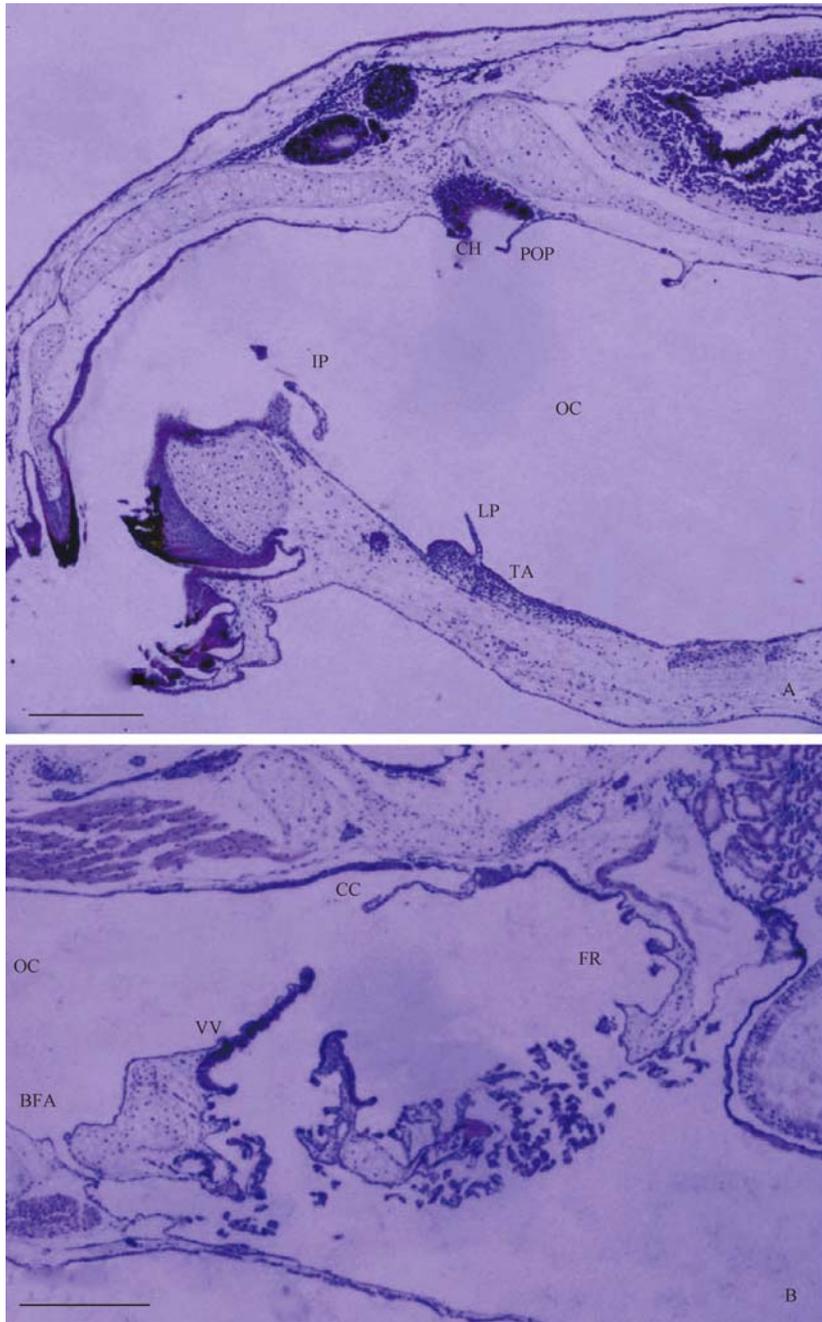
图版说明见文后

史艳飞等:中国林蛙蝌蚪的口器发育

图版 III

SHI Yan-Fei *et al.* : Development of the Oral Apparatus of Chinese Wood Frog Tadpole

Plate III



图版说明见文后