

# 贝氏高原鳅消化系统胚后发育的形态及组织结构

熊洪林<sup>①②</sup> 姚艳红<sup>②③</sup> 王志坚<sup>②\*</sup>

① 黔南民族师范学院生命科学系 贵州 都匀 558000; ② 淡水鱼类资源与生殖发育教育部重点实验室

水产科学重庆市市级重点实验室 西南大学生命科学学院 重庆 400715;

③ 天津市大港区第9中学 天津 300270

**摘要:** 应用解剖学、组织学和组织化学方法,对贝氏高原鳅(*Triplophysa bleekeri*)消化系统的胚后发育进行观察。结果表明,贝氏高原鳅仔、稚鱼呈线性生长趋势。仔鱼出膜后1~2 d为内源性营养阶段,3 d进入混合营养阶段,15 d进入外源性营养阶段。初孵仔鱼口凹已经出现,出膜后3 d与外界相通,9 d口咽腔基本发育完成。8 d食道发育基本完成。初孵仔鱼消化道雏形已现,但胃肠未明显分化。出膜后64 d胃小凹处出现胃腺,胃消化功能基本完备。初孵仔鱼肠道已经分化,出膜后27 d肠基本发育完成。初孵仔鱼具有肝前体,出膜后2 d肝细胞开始分化,7 d肝中出现明显的中央静脉和肝细胞索,肝组织结构与成体差异不大。3 d肝前端出现胰组织,4 d具有胰雏形,5 d完整胰出现,胰腺细胞之间具有大量嗜曙红酶原颗粒物质;9 d胰岛出现,胰组织基本发育完成。64 d消化系统各部分组织结构发育基本完成。贝氏高原鳅消化道的形态发育需要很长的时间,出膜后64 d胃肠仅前端膨大,无任何弯曲;85 d胃与食道呈直角弯曲后下行,但胃肠无明显分界;120 d胃弯曲为“Z”形后笔直下行,胃肠仍无明显分界,肝为一整体,未见分叶。1龄幼鱼,消化系统解剖结构与成鱼相似,但肝缺少右叶,肠缺少胃背面的圆环形弯曲。贝氏高原鳅消化系统的胚后发育特点和仔鱼的营养方式可能体现了长江以南地区冬天繁殖鱼类消化系统胚后发育的一般规律和仔鱼的营养趋势。

**关键词:** 贝氏高原鳅;消化系统;胚后发育

中图分类号:Q954.48 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2013)03-437-09

## Histomorphology of the Digestive System during Post-embryonic Development of *Triplophysa bleekeri*

XIONG Hong-Lin<sup>①②</sup> YAO Yan-Hong<sup>②③</sup> WANG Zhi-Jian<sup>②\*</sup>

① Department of Life Sciences, Qiannan Normal University for Nationalities, Duyun, Guizhou 558000;

② Key Laboratory of Freshwater Fish Reproduction and Development (Ministry of Education), Key Laboratory of Aquatic Science of Chongqing, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715;

③ No. 9 Middle School, Dagang, Tianjin 300270, China

**Abstract:** Anatomic, histological and histochemical methods were used to observe the post-embryonic development of digestive system in *Triplophysa bleekeri*. The growth of larva *T. bleekeri* was in a linear trend. Endogenous nutrition phase was within 2 days post hatching (dph), mixotrophic nutrition phase ranged from 3 to 14 dph, and ectogenous phase began since 15 dph. The mouth of newly-hatched larva could be observed and

基金项目 西南大学博士基金项目(No. swu111056),中央高校基本科研业务费专项资金(No. XDJK2009C196);

\* 通讯作者, E-mail: wangzj1969@126.com, wangzj@swu.edu.cn;

第一作者介绍 熊洪林,男,副教授;研究方向:动物学;E-mail: xionghlbear@163.com。

收稿日期:2012-10-29,修回日期:2013-01-07

linked to the outside at 3 dph. Oropharyngeal cavity formation was completed at 9 dph and esophagus formation was completed at 8 dph. The digestive tract of newly-hatched larva was a prototype, without obvious gastrointestinal differentiation. The rudiment of gastric glands appeared in gastric pits at 64 dph, showing the initiation of stomach function. The intestine basically completed its development at 27 dph. The liver rudiment appeared in newly-hatched larva and hepatic cells began to differentiate at 2 dph, with central veins and hepatic cords formation at 7 dph. There was no obvious histological difference in liver structure between the larva and the adult. Pancreatic tissue appeared in front of liver at 3 dph and the pancreas rudiment appeared at 4 dph. The pancreas formed at the side of esophagus and stomach at 5 dph and there were a large number of eosinophilic granules in pancreatic cavities. The pancreatic islet appeared at 9 dph, indicating the basic completion of pancreas development. The development of histological structures of digestive system was completed at 64 dph. The period of morphological development was long. There was not any bending but front enlargement appeared in the larval gastrointestinal structure at 64 dph. Stomach and esophagus were at a right angle before bending down, but there was no significant gastrointestinal boundary at 85 dph. The stomach showed “Z” shape before going straight down and no noticeable gastrointestinal boundary formed. As a whole the liver was not divided into leaves at 120 dph. The anatomic structure of digestive system of one-year-old fish was similar to that of the adult, except for the lack of right liver leaf and round intestine ring bending on the dorsal side of the stomach. The characteristics of post-embryonic development of digestive system and the nutrition way of larva in *T. bleekeri* probably reflect the general pattern and nutrition trend of larva in fishes which breed in winter in the southern zone of the Changjiang River.

**Key words:** *Triplophysa bleekeri*; Digestive system; Post-embryonic development

鱼类胚后消化系统的不断完善是鱼体摄取外源性营养物质和自身生长发育的基础。对鱼类消化系统胚后发育进行研究,不仅可以丰富鱼类发育的资料,也为苗种培育提供指导。鱼类消化系统的胚后发育,国内外已有不少报道(陈细香等 2002, Gisbert et al. 2004, 林强等 2007)。贝氏高原鳅(*Triplophysa bleekeri*)属于鲤形目爬鳅科高原鳅属,体侧被 6~7 个黑色大横斑,具有较高的观赏价值;对环境的适应能力较强,易于饲养,具有较大的开发潜力。李忠利等(2009)对四川省雅安市青衣江流域贝氏高原鳅的胚胎和仔鱼形态发育进行过观察。本文是对分布于重庆市巫溪县大宁河流域,冬季完成胚胎和胚后发育的贝氏高原鳅消化系统胚后发育的报道,能够丰富冬天繁殖鱼类的发育资料,并为该鱼的人工养殖提供理论依据和参考。

## 1 材料与方法

**1.1 材料** 实验用贝氏高原鳅于 2009 年 12 月购自重庆市巫溪县,是渔民从大宁河巫溪河

段网捕的性成熟个体,共 53 尾,充氧带回实验室放入小实验池暂养 2~5 d,选取腹部膨大柔软、发育良好、活动正常的雌鱼和健康活泼的雄鱼,待轻压雌鱼腹部能挤出卵粒时,剖腹取出雄鱼精巢,用剪刀剪碎后与同时挤出的卵子作干法授精获得受精卵。仔鱼出膜后暂养于 50 cm × 40 cm × 45 cm 的玻璃水族箱内,箱底置小型卵石,室温(7~13℃),自然光照,静水饲养,不间断充气。水质参数如下:溶氧 9.0~9.7 mg/L, pH 8.1。3~5 日龄个体的饵料为鸡蛋黄或磨碎的水蚯蚓[主要种类为正颤蚓(*Tubifex tubifex*)和苏氏尾鳃蚓(*Branchiura sowerbyi*)],从 6 日龄开始为水蚯蚓。

### 1.2 方法

**1.2.1 胚后发育时间段界定及取样** 出膜后 0~24 h 为 1 日龄,即出膜后 1 d;出膜后 24~48 h 为 2 日龄,即出膜后 2 d,以此类推。从初孵仔鱼(仔鱼刚出膜时)开始取样,13 日龄前(含 13 日龄)每天取样 1 次,13 日龄后每 2~4 d 取样 1 次,每次取 15 尾,固定后作为组织学研究材料。1 龄幼鱼为 2010 年 6 月和 12 月从

巫溪县购得,两次的样本各取 10 尾,雌雄各半,体长 53.48 ~ 65.72 mm,体质量 2.86 ~ 5.76 g,固定后同样作为组织学研究材料。

**1.2.2 大体解剖** 取不同日龄的仔、稚鱼直接解剖,对消化系统的发育状况进行观察和描述;另取相对应的甲醛固定个体进行解剖,对照观察消化系统的自然位置及其各部分的自然相对位置,用 NIKON COOLPIX 5700 数码相机和 NIKON SMZ 1000 体视镜拍照。

**1.2.3 组织结构** 从出膜至 64 d 期间的组织结构材料用中性甲醛固定,出膜 64 d 后稚鱼和 1 龄幼鱼消化系统材料用 Bouin 液固定。材料均以石蜡包埋,切片 5 ~ 7  $\mu\text{m}$ ,H. E 及 PAS 染色,制片后采用 NIKON ECLIPSE 80i 显微摄像系统观察、照相。每项指标采用 IPP 图像分析软件随机选取 30 个样本测量相关数据,测得的数值经 Excel (2003) 处理后用“平均值  $\pm$  标准差”表示。

**1.2.4 年龄鉴定** 主要用于获取 1 龄幼鱼。取新鲜个体和甲醛固定个体,解剖取前 4 ~ 5 枚脊椎骨,沸水煮 5 min,0.5% NaOH 溶液浸泡 24 h,二甲苯透明,NIKON SMZ 1000 体视镜下观察,测定年龄。

## 2 结 果

**2.1 卵黄的吸收** 卵黄囊位于消化道腹部,初孵仔鱼卵黄囊体积较大,前段圆形,长径(1.13  $\pm$  0.10) mm,短径(0.62  $\pm$  0.09) mm ( $n = 30$ );后段棍棒形,长径(1.15  $\pm$  0.20) mm,短径(0.20  $\pm$  0.04) mm ( $n = 30$ ) (图版 I:1)。仔鱼出膜后 1 ~ 2 d 为内源性营养阶段。出膜后 3 d,部分仔鱼开口摄食,进入混合营养阶段。出膜后 4 d,卵黄囊体积明显变小,前段圆形部分长径(0.92  $\pm$  0.10) mm,短径(0.56  $\pm$  0.08) mm ( $n = 30$ );后段棍棒形部分长径(1.10  $\pm$  0.36) mm,短径(0.19  $\pm$  0.05) mm ( $n = 30$ )。出膜后 7 d,卵黄囊圆形部分进一步消耗,整个卵黄囊基本变成长条状。出膜后 8 d,长条形卵黄囊基本消失,只有胃下还有部分卵黄囊留存。出膜后 10 d,从形态上看卵黄囊已经消失,但从切片上

看,肝下方仍有小部分卵黄囊留存。组织切片观察,出膜后 13 d 卵黄囊大小仅为 55  $\mu\text{m} \times$  40  $\mu\text{m}$  (图版 I:2),出膜后 15 d 卵黄囊消失,仔鱼进入外源性营养阶段。

**2.2 消化系统发育的形态学特点** 贝氏高原鳅仔、稚鱼呈线性生长趋势,初孵仔鱼体全长(4.11  $\pm$  0.46) mm ( $n = 45$ ),消化系统组织结构的胚后发育基本结束时(出膜后 64 d)体全长(18.25  $\pm$  1.74) mm ( $n = 30$ )。初孵仔鱼消化管为一简单的直形盲管,管腔狭窄;口和肛门已现锥形,但未与外界连通。出膜后 2 d,口张开,但消化管未贯通。出膜后 3 d,部分仔鱼开口摄食,开口饵料为熟蛋黄或磨碎的水蚯蚓,消化道内可见明显的蛋黄或水蚯蚓沉积。出膜后 7 d,消化管前端开始明显膨大,但无弯曲。出膜后 8 d,肝大小约 0.30 mm  $\times$  0.45 mm。出膜后 64 d,胃肠仅前端膨大,无任何弯曲。出膜后 85 d,胃与食道呈直角弯曲后下行,管径逐渐变小,但胃肠无明显分界。出膜后 120 d,胃弯曲为“Z”形后笔直下行,胃肠仍无明显分界(图版 I:3);胃的背面可见一明显的长条形胰;肝为一整体,未见分叶。检测 5 尾体长为 53.48 ~ 65.72 mm 之间幼鱼的脊椎骨,鉴定为 1 龄幼鱼,胃呈囊状,与肠有明显缢缩,可作为分界标志;肠绕胃成半环状,至胃中部折向后方,直达肛门(图版 I:4);肝结构与成鱼相比,缺少右侧叶。

### 2.3 消化道的发育

**2.3.1 口咽腔** 初孵仔鱼已经出现口凹,但未与外界连通。出膜后 2 d,口咽腔表面为单层立方上皮,其下固有膜很薄,前端有未分化的肌肉团(图版 I:5)。出膜后 3 d,口凹与外界相通。出膜后 4 d,口咽腔上皮中出现杯状细胞,黏膜下肌肉组织明显。出膜后 7 d,口咽腔的黏膜层、黏膜下层、肌肉层分界明显。黏膜层为复层扁平上皮,上皮细胞中夹杂大量的杯状细胞(图版 I:6)。出膜后 8 d,口腔顶壁中间出现乳突状的味蕾细胞。出膜后 9 d,口咽腔发育基本完成,口腔顶壁和底壁由黏膜层、黏膜下层和不同走向的横纹肌层组成。

**2.3.2 食道** 出膜后 2 d, 食道表面为复层扁平上皮, 薄层固有膜将其他未分化细胞明显隔开, 肌肉层不明显 (图版 I:5)。出膜后 4 d, 食道前段黏膜层出现大量空泡状的杯状细胞, 固有膜下的肌肉层明显分化 (图版 I:7)。出膜后 5 d, 食道变长, 近腔面开始出现黏膜皱褶, 黏膜下层和肌肉层较发达。出膜后 8 d, 食道发育基本完成, 近腔面形成数个黏膜皱褶; 黏膜层由 2~3 层复层扁平上皮细胞组成, 外层上皮细胞间充满杯状细胞; 杯状细胞体大, 中空, 无颗粒。固有膜和黏膜下层薄; 肌肉层为横纹肌, 发达 (图版 I:8)。

**2.3.3 胃** 初孵仔鱼只能根据位置判断胃肠 (图版 I:1)。胃肠均为单层柱状上皮, 无杯状细胞, 外覆薄层平滑肌。出膜后 2 d, 胃部稍显膨大 (图版 I:5)。出膜后 4 d, 近腔面出现 2 个或 3 个低矮的黏膜皱褶。出膜后 5 d, 胃明显扩大, 黏膜皱褶多而高; 肌肉层外侧出现薄层浆膜。出膜后 8 d, 黏膜皱褶比较发达。出膜后 9 d, 上皮细胞分泌大量中性黏蛋白, 覆盖于上皮细胞表面, 形成一层膜。出膜后 32 d, 黏膜皱褶大量出现; 固有膜内无胃腺。出膜后 64 d, 胃发育基本完成, 胃壁向胃腔突出形成 8~9 个黏膜皱褶, 皱褶基部均显强嗜碱性; 胃小凹处出现胃腺雏形, 亦为强嗜碱性; 黏膜下层不明显, 肌肉层为散乱的环肌层, 肌纤维之间夹杂大量结缔组织; 浆膜很薄 (图版 I:9)。

**2.3.4 肠** 初孵仔鱼肠道已经形成, 但管腔狭窄, 结构简单 (图版 I:1)。肠细胞已经分化, 上皮为单层柱状上皮, 细胞排列紧密, 未见杯状细胞, 黏膜下为薄层平滑肌肌肉组织。出膜后 2 d, 杯状细胞开始出现, 但数量很少。黏膜下层出现, 为两层扁平细胞 (图版 I:5)。出膜后 4 d, 黏膜层杯状细胞增多。出膜后 5 d, 低矮的肠道皱褶开始出现。黏膜上皮表面出现薄层微绒毛, 黏膜下层出现一些空泡状结构。出膜后 7 d, 肠道皱褶丰富, 但均较低矮。黏膜下层和肌层均较薄, 黏膜下层出现大量空泡状结构 (图版 I:10)。出膜后 27 d, 肠基本发育完成, 各段组织结构基本相似, 肠腔内黏膜皱褶丰富,

黏膜上皮表面有明显微绒毛。黏膜上皮细胞中夹杂大量空泡状细胞和充满深色颗粒的黏液细胞 (图版 I:11)。

## 2.4 肝、胰的发育

**2.4.1 肝** 初孵仔鱼胃腹侧靠近肠前方处出现一团未分化的细胞, 为肝的前体 (图版 I:1)。出膜后 2 d, 肝细胞开始分化, 细胞之间空隙增大 (图版 I:5)。出膜后 4 d, 分化出圆形或方形肝细胞, 细胞核圆形, 染色较深, 核仁明显。细胞之间出现不规则腔隙, 开始出现肝细胞索和导管 (图版 I:7)。出膜后 7 d, 肝中出现明显的中央静脉和肝细胞索 (图版 I:12), 肝组织与成体差异不大。在后来的发育过程中肝组织逐渐占据了卵黄囊被吸收后留下的空隙, 肝体积进一步增大。出膜后 27 d, 肝细胞之间间隙扩大; 出膜后 32 d, 肝中间开始空泡化; 出膜后 38 d, 肝空泡化现象进一步发展; 出膜后 47 d, 整个肝都出现了空泡化现象 (图版 I:13)。出膜后 64 d, 肝体积进一步增大, 肝边缘部分肝血窦数量较多, 结构清晰, 肝细胞较致密; 肝中间部分肝细胞中出现较大的空泡化结构。肠系膜伸入肝组织内部形成明显的结缔组织分隔 (图版 I:14)。

**2.4.2 胰** 出膜后 3 d, 食道下方肝前端出现胰组织。出膜后 4 d, 具有胰雏形, 胰细胞分裂活动旺盛 (图版 I:7)。出膜后 5 d, 食道和胃侧腹面出现比较完整的胰。胰腺细胞形状不规则, 细胞间不规则的腔隙内分布有大量粉色嗜曙红酶原颗粒物质。细胞核大, 淡蓝色, 呈长圆形或圆锥形。胰中间有一染色较深的血管 (图版 I:15)。出膜后 9 d, 胰内部出现一个染色较浅的胰岛, 胰组织基本发育完成。出膜后 12 d, 胰腺泡内出现大量空泡状结构, 胰岛明显 (图版 I:16)。出膜后 32 d, 近胰处出现大量的脂肪细胞, 血管数量增多。出膜后 64 d, 胰腺组织和成体差别不大。胰岛椭圆形, 较大, 毛细血管丰富 (图版 I:17)。出膜后 90 d, 胰腺泡周围发现较大脂肪泡, 可能是消化道外周积累的脂肪; 近胰处血管体积明显增大; 胰岛特别突出 (图版 I:18)。

### 3 讨 论

**3.1 消化系统胚后发育特点及仔鱼的营养方式** 贝氏高原鳅出膜后消化系统的发育与食性的变化相适应。仔鱼出膜后 1~2 d 为内源性营养阶段,口和肛门均未与外界相通,仔鱼营养完全来自于卵黄囊。出膜后 3 d,口张开,部分仔鱼开始摄食,进入混和营养阶段,但仍然以内源性营养为主。出膜后 4 d,口咽腔上皮和食道黏膜开始出现杯状细胞,且食道固有膜下肌肉层明显分化;胃出现黏膜皱褶;肠上皮已经具有一定数量的杯状细胞;肝细胞明显分化,出现肝细胞索和导管;胰雏形出现,表明消化系统各部分已经具有初步的消化能力,仔鱼全面进入混合营养阶段。出膜后 7~9 d,口咽腔、食道、肝和胰基本发育完成,胃上皮细胞能够分泌大量中性黏蛋白覆盖自身表面,肠也分化出了丰富的皱褶和杯状细胞,表明仔鱼具有了比较完善的消化能力。出膜后 10 d,从形态上看卵黄囊已经消失;青衣江流域冬季繁殖的贝氏高原鳅仔鱼在相似温度条件下(9.0~12.8℃)卵黄完全吸收的理论时间从形态上看为 8.2 d(李忠利等 2009),说明不同地方贝氏高原鳅仔鱼卵黄囊在形态上的消失时间差异不大。出膜后 64 d,胃腺出现,稚鱼消化系统各部分组织结构与成鱼差异不大,表明稚鱼具有了完全消化功能。贝氏高原鳅与其他鱼类消化系统的发育时间相比,有一定差异,如黑鲷(*Sparus macrocephalus*)(3~6 月份自然条件)出膜后 20 d 左右消化系统组织结构与成鱼相似,30 d 左右解剖结构也与成鱼相差无几(马爱军等 2000);北美牙鲆(*Paralichthys californicus*)(18℃)(Gisbert et al. 2004)和白鲫(*Carassius carassius*)(自然条件)(翟宝香等 1997)在出膜后 30 d 左右消化系统组织结构似成鱼;短盖巨脂鲤(*Piaractus brachipomum*)(自然条件)的消化系统在出膜后 50 d 左右发育完成(郭恩棉等 2002);大鳍鱬(*Mystus macropterus*)(28~29℃)在出膜后 3 个月左右消化系统组织结构似成鱼(陈细香等 2002)。

贝氏高原鳅稚鱼消化道形态和成鱼差异显著。出膜后 64 d,消化道仍是直管状,胃部稍膨大,与肠分界不明显,在形态上并没有发育完全;出膜后 85 d,在食道与胃相接处出现一直角弯曲,但形态上胃肠仍无明显区别;即使 1 龄幼鱼,消化道与成体相比,仍有差异。1 龄幼鱼胃呈长囊状,与肠有明显的缢缩为界,肠绕胃成半环状,至胃中部折向后方,直达肛门;而贝氏高原鳅成体胃明显膨大,为弯曲的“U”形囊状结构,幽门后有一明显缢缩与肠分开,肠向后上方行走,在胃背面绕成“φ”状,直达肛门(熊洪林等 2012)。因此,贝氏高原鳅消化道的形态发育需要很长的时间,可能与不同发育阶段的食性有关,原因有待于进一步研究。

关于仔鱼开口摄食和进入混合营养阶段的时间,贝氏高原鳅为 3 日龄;而大海马(*Hippocampus kuda*)[(28±2)℃]为 1 日龄(林强等 2007),鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)(6 月份自然条件)为 2~4 日龄(翟宝香等 1992),北美牙鲆(Gisbert et al. 2004)、黑鲷(马爱军等 2000)、鳊鱼(*Siniperca chuatsi*)(自然条件)(唐宇平等 1993)和大黄鱼(*Pseudosciaena crocea*)(25.6~29.4℃)(徐晓津等 2010)为 3 日龄,鲇(*Silurus asotus*)(24~25℃)为 4 日龄(蒲红宇等 2004),说明除卵胎生的大海马外,大多数硬骨鱼类开口摄食和进入混合营养阶段的时间差不多,都在 3 日龄左右。关于仔鱼混合营养的时间,贝氏高原鳅超过 12 d,而大黄鱼为 2~4 d(徐晓津等 2010),鲇为 3 d(蒲红宇等 2004),鲢为 3~5 d(翟宝香等 1992),大海马(林强等 2007)和鳊鱼(唐宇平等 1993)为 4 d。贝氏高原鳅仔鱼混合营养时间较长,进入外源性营养阶段前有较长的缓冲时间,有利于仔鱼存活,可能是对冬季发育的适应现象。

从体型来看,贝氏高原鳅为小型鱼类,成体体长 79.1~88.6 mm,体质量 5.2~7.8 g(熊洪林等 2012),但消化系统胚后发育的时间相对较长,组织结构在出膜后 64 d 才基本发育完成,并且成体和仔、稚鱼消化系统的形态差异显著,仔鱼期利用卵黄的时间较长,推测与冬天水

温较低,新陈代谢相对缓慢以及食物相对匮乏有关。贝氏高原鳅消化系统的胚后发育特点和仔鱼的营养方式可能体现了长江以南地区冬天繁殖鱼类消化系统胚后发育的一般规律和仔鱼的营养趋势。

**3.2 胃的发育及胃腺出现的意义** 贝氏高原鳅仔鱼出膜时胃已现雏形,与半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)(常青等 2005)、夏季鲆(*Paralichthys dentatus*)(Bisbal et al. 1995)和塞内加尔鳎(*Solea senegalensis*)(Ribeiro et al. 1999)的发育情况相似。出膜后 9 d,胃上皮细胞分泌大量中性黏蛋白,Gisbert 等(2004)认为,这是胃腺的一种功能性指示,虽然此时有关酶如胃蛋白酶并没有出现。出膜后 64 d,胃腺出现,表明胃消化功能基本完备。胃腺出现在稚鱼消化系统的发育过程中占有重要地位,许多学者认为胃腺出现与否是稚鱼和仔鱼的重要区别之一(Elbal et al. 1986, Baglole et al. 1997, Gisbert et al. 2004)。Tanaka(1973)认为胃腺的出现标志着稚鱼阶段的开始,多种鱼类胃腺出现在大体相似的时期,即仔鱼胚后发育时期的三分之二时刻。Kato 等(2004)又进行了补充,提出大部分鱼类胃腺出现在仔鱼后期发育的后半阶段,当然也有一些鱼类如蓝鳍金枪鱼(*Thunnus thynnus*)(Miyashita et al. 1998)和黄鳍金枪鱼(*T. albacares*)(Kaji et al. 1999)为早熟性发育,即胃腺出现在仔鱼后期发育的前半阶段。显然,贝氏高原鳅胃腺发育属于晚熟性发育,可能与冬天繁殖有关。

**3.3 仔、稚鱼期肠的辅助消化和吸收机制** 胃腺出现以前,仔、稚鱼胃消化机制不健全,不能对蛋白质进行化学性消化,只能通过保持肠道为碱性环境和通过胰蛋白酶的活性来对食物进行消化(Walford et al. 1993),通过胞饮作用和细胞内消化对蛋白质进行消化和吸收(Govoni et al. 1986)。出膜后 5 d 的仔鱼,正处于混合营养阶段前期,肠道黏膜上皮细胞顶端就具有明显的纹状缘,黏膜下层细胞中出现一些空泡状结构,细胞内具有一些内容物,数量随着生长和摄食活动而增加,这些特征表明在上皮细胞

内发生了积极的转运活动,即上皮细胞可以进行胞饮和细胞内消化(Calzada et al. 1998),这也是一些硬骨鱼类仔鱼的消化机制(Tanaka 1973, Cousin et al. 1987)。同时,在一些冷水性鱼类如大西洋鳕(*Gadus morhua*)的黏膜层细胞间隙中也可见到小脂肪颗粒或者脂肪泡,被认为是一种临时性的能量储藏,可能是由于脂肪消化能力不足所引起的(Kjørsvik et al. 2004);也有人认为仔鱼从开始摄食时就摄取吸收脂肪,但肠道对于脂蛋白的储存能力较低,因此将其以游离的脂滴形式富集起来(Deplano et al. 1991)。同金头鲷(*Sparus aurata*)(Sarasquete et al. 1995)相似,贝氏高原鳅仔、稚鱼期,随着肠道的迅速发育,肠壁空泡状结构逐渐增多。Iwai 等(1968)认为肠前段的空泡为吸收的脂肪滴,而肠后段的内容物是通过胞饮作用吸收的蛋白质。硬骨鱼类的仔、稚鱼期,消化酶系统发育不完全,通过胞饮作用吸收营养物质可能成为消化蛋白质的一条替代途径(Cahu et al. 2001)。

胃腺出现以后,肠壁空泡状结构数量和体积都逐渐减少,表明蛋白质消化机制由肠道的胞饮作用和细胞内消化转向由胃腺分泌盐酸和胃蛋白酶原而进行的化学性消化(Cahu et al. 2001)。

## 参 考 文 献

- Baglole C J, Murray H M, Goff G P, et al. 1997. Ontogeny of the digestive tract during larval development of yellowtail flounder: a light microscopic and mucous histochemical study. *Journal of Fish Biology*, 51(1): 120–134.
- Bisbal G A, Bengtson D A. 1995. Development of the digestive tract in larval summer flounder. *Journal of Fish Biology*, 47(2): 277–291.
- Cahu C, Infante J Z. 2001. Substitution of live food by formulated diets in marine fish larvae. *Aquaculture*, 200(1/2): 161–180.
- Calzada A, Medina A, González de Canales M L. 1998. Fine structure of the intestine development in cultured sea bream larvae. *Journal of Fish Biology*, 53(2): 340–365.
- Cousin J C B, Baudin-Laurencin F, Gabaudan J. 1987. Ontogeny of enzymatic activities in fed and fasting turbot, *Scophthalmus*

- maximus* L. Journal of Fish Biology, 30(1): 15–33.
- Deplano M, Diaz J P, Connes R, et al. 1991. Appearance of lipid-absorption capacities in larvae of the sea bass, *Dicentrarchus labrax* during transition to the exotrophic phase. Marine Biology, 108(3): 361–371.
- Elbal M T, Agulleiro B. 1986. An immunocytochemical and ultrastructural study of endocrine cells in the gut of a teleost fish, *Sparus auratus* L. General and Comparative Endocrinology, 64(3): 339–354.
- Gisbert E, Piedrahita R H, Conklin D E. 2004. Ontogenetic development of the digestive system in California halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices. Aquaculture, 232(1/4): 455–470.
- Govoni J J, Boehlert G W, Watanabe Y. 1986. The physiology of digestion in fish larvae. Environmental Biology of Fishes, 16(1/3): 59–77.
- Iwai T, Tanaka M. 1968. The comparative study of the digestive tract of teleost larvae. III. Epithelial cells in the posterior gut of halfbeak larvae. Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish, 34(1): 44–48.
- Kaji T, Tanaka M, Oka M, et al. 1999. Growth and morphological development of laboratory-reared yellowfin tuna *Thunnus albacares* larvae and early juveniles, with special emphasis on the digestive system. Fisheries Science, 65(5): 700–707.
- Kato K, Ishimaru K, Sawada Y, et al. 2004. Ontogeny of digestive and immune system organs of larval and juvenile kelp grouper *Epinephelus bruneus* reared in the laboratory. Fisheries Science, 70(6): 1061–1069.
- Kjørsvik E, Pittman K, Pavlov D. 2004. From fertilization to the end of metamorphosis-Functional development// Moksness E, Kjørsvik E, Olsen Y. Culture of Cold-Water Marine Fish. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 204–278.
- Miyashita S, Kato K, Sawada Y, et al. 1998. Development of digestive system and digestive enzyme activities of larval and juvenile bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, reared in the laboratory. Suisanzoshoku, 46(1): 111–120.
- Ribeiro L, Sarasquete C, Dinis M T. 1999. Histological and histochemical development of the digestive system of *Solea senegalensis* (Kaup, 1858) larvae. Aquaculture, 171(3/4): 293–308.
- Sarasquete M C, Polo A, Yúfera M. 1995. Histology and histochemistry of the development of the digestive system of larval gilthead seabream, *Sparus aurata* L. Aquaculture, 130(1): 79–92.
- Tanaka M. 1973. Studies on the structure and function of the digestive system of teleost larvae. Kyoto: Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kyoto University, PhD Thesis, 136–145.
- Walford J, Lam T J. 1993. Development of digestive tract and proteolytic enzyme activity in seabass (*Lates calcarifer*) larvae and juveniles. Aquaculture, 109(2): 187–205.
- 常青, 陈四清, 张秀梅, 等. 2005. 半滑舌鳎消化系统器官发生的组织学. 水产学报, 29(4): 447–453.
- 陈细香, 金灿彪, 徐吉山, 等. 2002. 大鳍鲢消化系统胚后发育的组织学研究. 西南师范大学学报: 自然科学版, 27(2): 239–243.
- 郭恩棉, 王鑫, 周培勇, 等. 2002. 短盖巨脂鲤消化系统胚后发育学的研究. 莱阳农学院学报, 19(3): 161–167.
- 李忠利, 严太明. 2009. 贝氏高原鳅胚胎和仔鱼的形态发育. 水生生物学报, 33(4): 636–642.
- 林强, 吕军仪, 张彬, 等. 2007. 大海马消化系统胚后发育的形态学及组织学研究. 热带海洋学报, 26(6): 46–51.
- 马爱军, 马英杰, 姚善诚. 2000. 黑鲷消化系统的胚后发育研究. 海洋与湖沼, 31(3): 281–287.
- 蒲红宇, 翟宝香, 刘焕亮. 2004. 鮎仔、稚鱼消化系统胚后发育的组织学观察研究. 中国水产科学, 11(1): 1–8.
- 唐宇平, 樊恩源. 1993. 鳊鱼消化器官的发育和食性的研究. 水生生物学报, 17(4): 329–336.
- 熊洪林, 姚艳红, 王志坚. 2012. 贝氏高原鳅消化道的结构. 西南师范大学学报: 自然科学版, 37(4): 113–120.
- 徐晓津, 王军, 谢仰杰, 等. 2010. 大黄鱼消化系统胚后发育的组织学研究. 大连水产学院学报, 25(2): 107–112.
- 翟宝香, 刘焕亮, 李梦河, 等. 1992. 鲢消化系统胚后发育的组织学研究. 大连水产学院学报, 7(2/3): 19–30.
- 翟宝香, 张秀梅, 张靖. 1997. 白鲫消化系统胚后发育的组织学研究. 中国水产科学, 4(3): 23–29.

图 版 说 明

贝氏高原鳅消化系统胚后发育的形态及组织结构

1. 初孵仔鱼纵切; 2. 出膜后 13 d 仔鱼纵切; 3. 出膜后 120 d 稚鱼消化道解剖; 4. 1 龄幼鱼消化道背面观; 5. 出膜后 2 d 仔鱼纵切; 6. 出膜后 7 d 仔鱼纵切; 7. 出膜后 4 d 仔鱼纵切; 8. 出膜后 8 d 食道纵切; 9. 出膜后 64 d 胃横切; 10. 出膜后 7 d 肠纵切; 11. 出膜后 27 d 肠纵切; 12. 出膜后 7 d 肝纵切; 13. 出膜后 47 d 空泡化肝切片; 14. 出膜后 64 d 肝切片; 15. 出膜后 5 d 仔鱼纵切; 16. 出膜后 12 d 胰切片; 17. 出膜后 64 d 胰切片; 18. 出膜后 90 d 胰切片。

Explanation of Plate

Histomorphological structure of the digestive system during post-embryonic development of *Triplophysa bleekeri*

1. Longitudinal section of newly-hatched larva; 2. Longitudinal section of 13-day larva after hatching; 3. Anatomy of the digestive tract of 120-day juvenile after hatching; 4. Dorsal observation of the digestive tract of 1-year young; 5. Longitudinal section of 2-day larva after hatching; 6. Longitudinal section of 7-day larva after hatching; 7. Longitudinal section of 4-day larva after hatching; 8. Longitudinal section of 8-day esophagus after hatching; 9. Transaction of 64-day stomach after hatching; 10. Longitudinal section of 7-day intestine after hatching; 11. Longitudinal section of 27-day intestine after hatching; 12. Longitudinal section of 7-day liver after hatching; 13. Section of 47-day vacuolization liver after hatching; 14. Section of 64-day liver after hatching; 15. Longitudinal section of 5-day larva after hatching; 16. Section of 12-day pancreas after hatching; 17. Section of 64-day pancreas after hatching; 18. Section of 90-day pancreas after hatching.

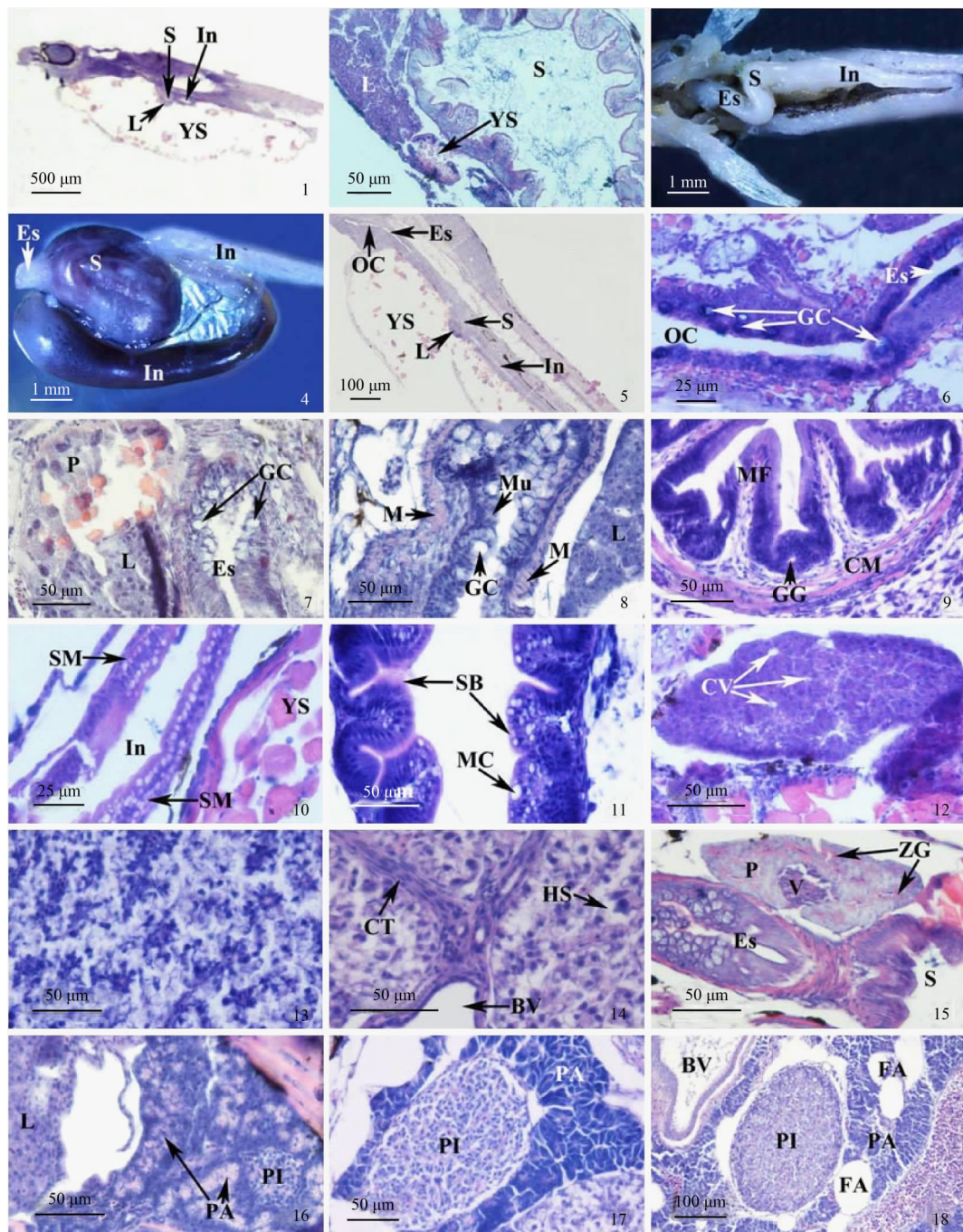
BV. 大血管; CM. 环肌; CT. 结缔组织; CV. 中央静脉; Es. 食道; FA. 脂肪泡; GC. 杯状细胞; GG. 胃腺; HS. 肝血窦; In. 肠; L. 肝; M. 肌肉层; MC. 黏液细胞; MF. 黏膜皱襞; Mu. 黏膜层; OC. 口咽腔; P. 胰; PA. 胰腺泡; PI. 胰岛; S. 胃; SB. 纹状缘; SM. 黏膜下层; V. 胰内血管; YS. 卵黄囊; ZG. 酶原颗粒。  
BV. Big vessel; CM. Circular muscle; CT. Connective tissue; CV. Central vein; Es. Esophagus; FA. Fat alveolus; GC. Goblet cell; GG. Gastric gland; HS. Hepatic sinusoid; In. Intestine; L. Liver; M. Muscle layer; MC. Mucous cell; MF. Mucosal fold; Mu. Mucosa; OC. Oral-pharyngeal cavity; P. Pancreas; PA. Pancreatic alveolus; PI. Pancreatic islet; S. Stomach; SB. Striated border; SM. Submucosa; V. Vessel; YS. Yolk sac; ZG. Zymogen granule.

熊洪林等:贝氏高原鳅消化系统胚后发育的形态及组织结构

图版 I

XIONG Hong-Lin *et al.*: Histomorphology of the Digestive System during Post-embryonicDevelopment of *Triplophysa bleekeri*

Plate I



图版说明见文后