

圆尾鲎消化道组织结构与黏液细胞分布

谢木娇^① 钟金香^② 颜晓勇^{①*} 李俊伟^① 朱长波^①

① 中国水产科学研究院南海水产研究所, 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东省渔业生态环境重点实验室 广州 510300;

② 广东省海洋与渔业技术推广总站 广州 510222

摘要: 利用石蜡切片、苏木素-伊红 (H.E) 和阿利新兰-高碘酸雪夫试剂 (AB-PAS, AB, pH 2.5) 组化染色技术研究圆尾鲎 (*Carcinoscorpius rotundicauda*) 消化道组织结构及其黏液细胞的分布特征。圆尾鲎消化道外形为一直管状, 中肠部位有分支。H.E 染色结果显示, 食道、胃、幽门、中肠与后肠的管壁一般结构由外至内分为外膜、肌肉层、黏膜下层、黏膜层。食道是一段短管状结构, 肌肉层较胃壁的薄但几丁质层极厚。胃则为一膨大的砂囊结构, 内含一定数量的纵行黏膜皱褶, 肌肉纤维排列整齐, 几丁质层较薄。幽门与中肠套叠, 幽门壁肌肉层很薄, 几丁质层清晰可见。中肠和后肠结构差异不大, 具有一定数量的黏膜皱褶, 上皮细胞间分布比较多的黏液细胞, 均无几丁质层。AB-PAS 组化染色结果显示, 消化道有 I 和 II 型两种黏液细胞, 不同部位分布数量差别很大。食道和幽门未见黏液细胞。胃黏膜下层有少量 II 型黏液细胞。中肠和后肠黏液细胞数量比较多, 尤其是与幽门套叠的中肠前端区域, 均以 II 型黏液细胞为主, 主要分布在黏膜下层和黏膜上皮。在后肠黏膜下层有 I 型黏液细胞分布, 而黏膜上皮则分布密集的 II 型黏液细胞。圆尾鲎消化道组织结构及黏液细胞分布特征反映其不同部位功能的差别, 体现食性与消化机能相协调的特点。

关键词: 圆尾鲎; 消化道; 组织学; 黏液细胞;

中图分类号: Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2018) 02-270-08

Histology and Mucous Cell Distribution in Digestive Tract of *Carcinoscorpius rotundicauda*

XIE Mu-Jiao^① ZHONG Jin-Xiang^② XIE Xiao-Yong^{①*} LI Jun-Wei^① ZHU Chang-Bo^①

① *Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture, Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment, South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300;* ② *Guangdong Provincial Ocean and Fishery Technical Extension Center, Guangzhou 510222, China*

Abstract: This work was conducted to study the histological properties and distribution of mucous cells in digestive tract by conventional paraffin section, H.E and AB-PAS (Alician blue and periodic acid Schiff reagent, Alician blue at pH 2.5) staining in *Carcinoscorpius rotundicauda*. The digestive tract shaped as a

基金项目 广东省海洋渔业科技推广项目 (No. B201601-01), 广东省省级科技计划项目 (No. 2013B090500081, 2013B040500020);

* 通讯作者, E-mail: xiexiaoyongsh@sina.com;

第一作者介绍 谢木娇, 女, 硕士; 研究方向: 海水鱼类养殖基础生物学与繁育技术; E-mail: zuolan521314@126.com.

收稿日期: 2017-09-15, 修回日期: 2018-01-16 DOI: 10.13859/j.ejz.201802013

tube with branch structure in the zone of midgut (Fig. 1). H.E staining showed that esophagus, stomach, pyloric stomach, midgut and hindgut of this species showed general structure of digestive tract. From inner to outer of the digestive tube were mucosa, submucosa, muscularis, and serosa layer. A short and tubular esophagus was featured by thin muscularis but thick deeply chitin layer (Fig. 2a, b); Stomach was expanded with thick longitudinal folds and chitin layer coating in the mucosa surface (Fig. 2c, d, e). There pyloric stomachs trapped into midgut with both thin but recognizable muscularis and chitin layer (Fig. 2f, g); there was no remarkable difference in structure between midgut and hindgut, they both had numbers of mucosa fold and mucous cells locating in epithelium, but there was no chitin layer (Fig. 2h - l). Results of AB-PAS staining showed that there existed type I and type II mucous cells in digestive tract and their distribution characteristics were different in number and shape through the digestive tract. No mucous cell was detected in esophagus and pyloric stomach, but type II mucous cells were found in submucosa layer of stomach (Fig. 3a). Mucous cells distributed in midgut and hindgut were superior in quantity than in stomach to some extent, especially in gut zone near pyloric stomach. The majority of mucous cells was Type II in midgut, mainly distributed in submucosa layer and mucosa epithelium (Fig. 3b, c). Type I mucous cells were found in submucosa layer and numerous type II mucous cells were found in mucosa epithelium of hindgut (Fig. 3d - f). The histological characteristics of digestive tract of *C. roundicauda* reveal that the functions may differ in different parts of digestive tract, and it may indicate a coordination between feeding habit and digestive tract structural evolution in *C. rotundicauda*.

Key words: *Carcinoscorpius rotundicauda*; Digestive tract; Histology; Mucous cell

圆尾鲎 (*Carcinoscorpius rotundicauda*) 属节肢动物门 (Arthropoda) 有螯亚门 (Chelicerata) 肢口纲 (Merostomata) 剑尾目 (Xiphosura) 鲎科 (Limulidae) 鲎亚科 (Tachypleinae) 蝎鲎属。主要分布在我国北部湾的海滩、雷州半岛和海南的西海岸, 如广西的江平、漫尾、企沙多地, 广东湛江、阳江等地以及香港都有圆尾鲎的分布 (Lee et al. 2005, 洪水根 2009)。作为地球动物界少数现存的“活化石” (Avisé et al. 1994, Hu 2011), 鲎具有重要的科学研究意义, 但随着海洋渔业经济的发展, 对鲎的过度捕捞以及对其生态环境的破坏, 使鲎资源迅速减少, 因此对鲎资源实施保护日渐受到人们的重视 (洪水根 2009, Hu 2011, Lee et al. 2016, Kwan et al. 2017)。本实验室尝试从圆尾鲎人工繁育及其生物学研究方向出发, 以期获得更多关于圆尾鲎繁养殖以及存活生态特性的参数, 为圆尾鲎种群的保护与增殖积累一定理论依据。消化道组织结构与黏液细胞的研究, 是研究圆尾鲎

食性、消化生理、生长及黏液分泌特征的有效手段, 有利于掌握圆尾鲎生长发育过程中消化道结构与功能的变化特征及其与黏液屏障建成之间的关联, 以便为人工繁养期间制定投喂策略和疾病防御提供一定参考依据。另外, 圆尾鲎一方面具有较强的抵御不良环境的能力如饥饿 (与其腹腔内黄色结缔组织的功能有关) (Hu et al. 2010)、缺氧和长时间运输等, 另一方面其生长发育缓慢, 这些特征是否与消化道的摄食、吸收及黏液分泌功能有关联, 本文将进行探讨。

1 材料与方法

1.1 样品来源

圆尾鲎 6 只 (3 雌 3 雄) 由本课题组在广东省湛江市遂溪县北潭镇人工繁育所得, 体型测定数据见表 1。

1.2 样品处理

待测定记录后迅速解剖取出消化道, 如图

表 1 实验样本圆尾鲎基本生物学数据

Table 1 Data of *Carcinoscorpius rotundicauda* used in this study

个体编号 Number	体重 (g) Weight	躯干长 (cm) Trunk length	头胸甲长 (cm) Carapace length	头胸甲宽 (cm) Carapace width	剑尾长 (cm) Telson length	性别 Gender
1	159.12	14.12	10.86	12.42	14.52	雌 Female
2	132.43	12.52	9.50	12.43	12.52	雄 Male
3	272.56	17.27	11.43	14.75	16.06	雌 Female
4	175.90	15.45	10.41	132.00	13.61	雄 Male
5	158.13	13.91	9.47	10.76	13.64	雌 Female
6	129.86	13.23	10.23	11.81	14.24	雄 Male

1 所示分离食道、胃、幽门、中肠和后肠，用 10% 甲醛固定 24 h，进行组织石蜡包埋与切片。唇瓣与口道是完成摄食（包括捕捉、选择过滤等）的最初部位，并未发生真正意义上的消化吸收，本文着重研究圆尾鲎食道至肠道各部位的组结构与组织化学特征，因此未对唇瓣与口道作相关研究分析。

1.3 组织学和组织化学染色

为了观察圆尾鲎消化道的组织结构与黏液细胞的分布特征，参考谢木娇等（2015，2016）的方法对消化道各部位的切片分别进行 H.E、AB-PAS 染色，前者用以显示消化道组织结构，后者则用以定位黏液细胞。H.E 为常规伊红-苏木素染液，显微镜下可观察到染成红色的细胞质与蓝色的细胞核。AB-PAS 染色采用试剂盒（AB-PAS 染色试剂盒 suju-DG0007 由南京森贝伽生物科技有限公司提供），操作步骤参照试剂盒说明书。染色后的切片使用德国 AxioScope. A1 型光学显微镜（ZEISS）进行观察拍照。根据区又君等（2013）、李加儿等（2015）对 AB-PAS 染色结果的分类方法把圆尾鲎消化道黏液细胞分为 4 型，I 型呈红色，含有 PAS 阳性的中性黏多糖，II 型呈蓝色，含有 AB 阳性的酸性黏多糖，III 型呈紫红色，主要含有 PAS 阳性的中性黏多糖，同时含有少量 AB 阳性的酸性黏多糖，IV 型呈蓝紫色，主要含有 AB 阳性的酸性黏多糖，同时含有少量 PAS 阳性的中性黏多糖。

2 结果

圆尾鲎消化道为一直管状，唇瓣下接口道，下行是食道，食道呈圆管状，管口比较小，表面为白色，下行可见膨大透明且直径较大的胃管，连接幽门以下为中肠、后肠，肠管直径比食道的大（图 1）。雌雄之间消化道解剖结构无明显差异。

2.1 圆尾鲎消化道组织结构

光镜观察雌雄圆尾鲎消化道组织结构差异不大。食道管壁从外到内依次是外膜、肌肉层、黏膜下层、黏膜层、几丁质层。外膜是一层薄薄的浆膜；肌肉层中间可见纵行肌肉束，内部由环形肌层围绕，肌层纤维间可见长梭型的肌细胞；黏膜下层主要是结缔组织，延伸在肌肉层、黏膜层上方，如同网状组织起到支撑的作用，局部可见密集的细胞（图 2a）；低倍镜下观察到食道管腔内有 7~9 条巨型的黏膜皱褶，由几丁质层、黏膜层与黏膜下层共同向腔内突起形成；黏膜层很薄，为单层柱状上皮，上皮细胞排列较为密集规则，呈高柱状，细胞核很大，分布在靠近基底层方向，胞浆内细胞质被染成红色；几丁质层极厚，内层可见波浪纹，外侧包被一层染成棕色的外缘带（图 2b）。胃壁构造与食道相似，也由外膜、肌肉层、黏膜下层、黏膜层、几丁质层组成，肌肉层明显比食道肌肉层厚，多为环形肌，染色鲜红，肌纤维密集而细长，肌细胞梭形，细胞核比较大；有些部位分布较薄的环形肌和极厚的纵行肌肉

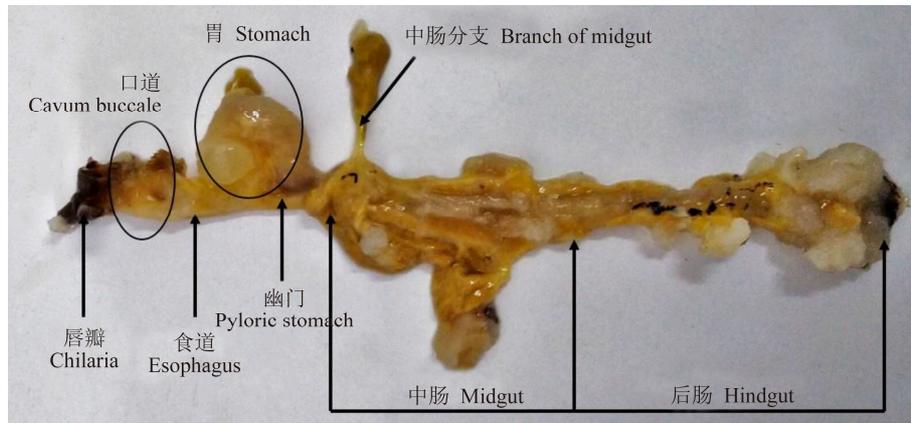


图 1 圆尾鲎消化道解剖结构示意图

Fig. 1 Digestive tract of *Carcinoscorpius rotundicauda*

束;肌层与黏膜之间分布较为密集且面积很大的黏膜下层,该结构内部有比较多的空隙,局部可见血管管腔,周围有血细胞分布;胃腔有 14~16 条黏膜皱褶,高低不一,黏膜层极薄,单层柱状上皮细胞间靠近几丁质层的区域分布比较多呈空泡状的黏液细胞,有些部位可见圆形的腺腔;几丁质层相对食道的较薄,同样可见波浪细纹和外缘带(图 2c~e)。幽门与中肠套叠,肠壁在外,幽门壁在内(图 2f),幽门壁同样由外膜、肌肉层、黏膜下层、黏膜层与几丁质层组成,各层结构与胃壁相似,差异表现在胃壁肌肉层比较薄,多为环形肌,黏膜皱褶 10 或 11 条,黏膜上皮为典型单层柱状上皮细胞,几丁质层比较薄,外缘带不清晰。肠道管壁与胃壁结构相似,肌层相对幽门壁厚而比胃壁的薄,环形肌与纵行肌束相间分布,黏膜下层从肌层向黏膜层延伸(图 2g);中肠腔内有 25~30 条黏膜皱褶,皱褶密集整齐,典型的单层柱状上皮细胞覆盖黏膜上皮,紫色的细胞核分布在靠基底膜一侧,大量巨型杯状黏液细胞分布在上皮的游离面,黏膜肌层比较明显(图 2h, i),中肠与后肠黏膜上皮外均无几丁质层,后肠黏膜皱褶有 30~37 条,结构与中肠差异不大(图 2j~l)。

2.2 圆尾鲎消化道黏液细胞分布

圆尾鲎雌雄个体的食道与幽门区域均未检

测出黏液细胞。胃黏膜下层可观察到被染成蓝色的细胞,为分泌酸性黏液的 II 型黏液细胞;靠近黏膜下层的黏膜上皮也分布少量 II 黏液细胞(图 3a)。与幽门套叠的肠管内有大量黏液细胞,黏膜下层均匀分布淡蓝色的 II 黏液细胞,细胞大小比较均匀,多为圆形;黏膜上皮则有密集深蓝色的 II 型黏液细胞,数量极多,细胞柱状,多集中在基底膜远离管腔的一侧(图 3b)。中肠在黏膜上皮区域出现少量蓝色的 II 型黏液细胞,在黏膜下层之间可见数量较多的淡蓝色 II 型黏液细胞(图 3c);后肠分布 I、II 型黏液细胞,淡蓝色的 II 型黏液细胞多分布在上皮基底膜和黏膜下层,细胞大小均匀,越靠近管腔,II 型黏液细胞蓝色加深,数量越多,细胞较大,多呈柱状,有些为圆形,黏膜下层还分布圆形的 I 型黏液细胞(图 3d~f)。

3 讨论

3.1 圆尾鲎消化道组织结构的特点

作为海洋底栖动物的一种,圆尾鲎运动能力相对较弱,捕食能力不强,常以软体动物、环节动物如沙蚕、星虫、线虫、海豆芽、海葵等为食,这种食性与其消化器官的结构及功能息息相关(洪水根 2009)。圆尾鲎消化道组织结构的共性体现在管壁由外到内依次为外膜、肌肉层、黏膜下层、黏膜层,食道、胃以及幽

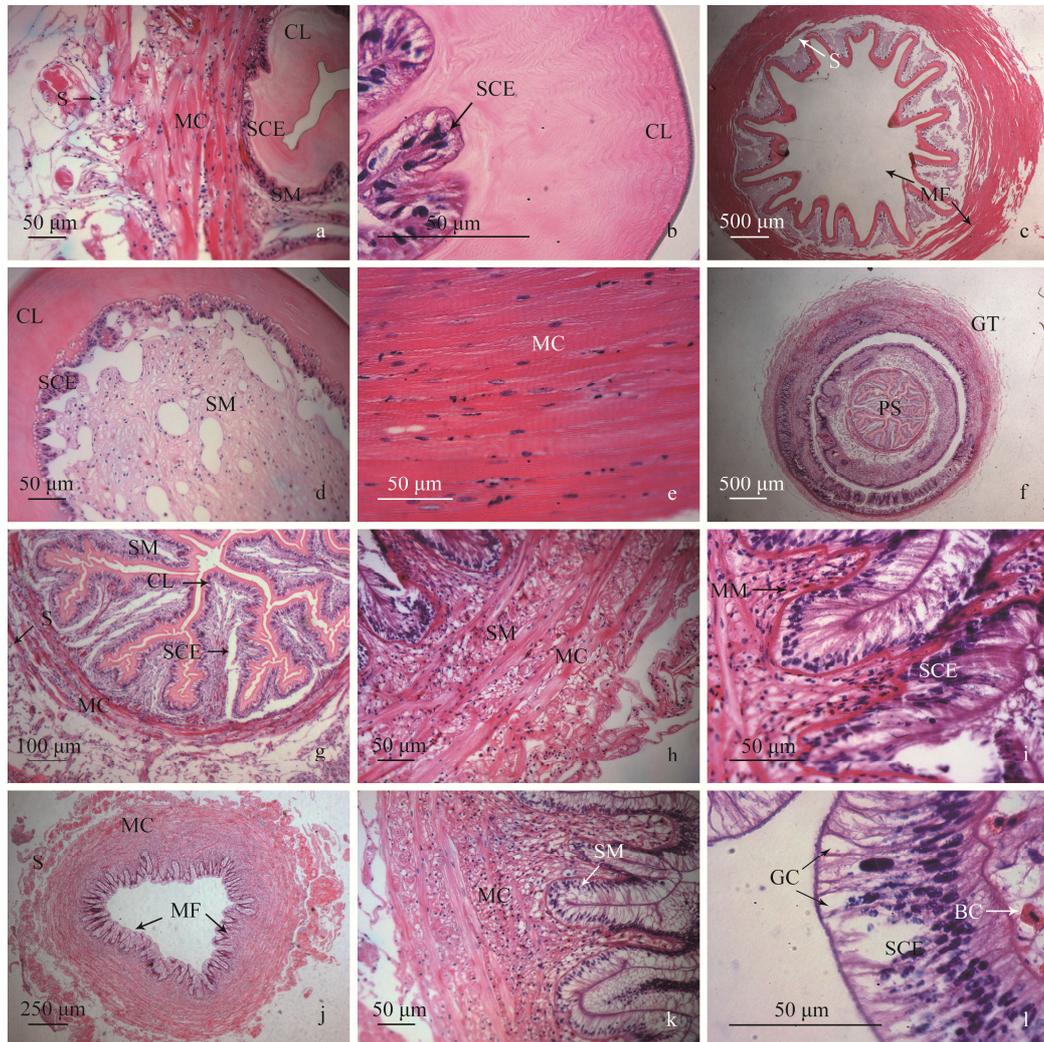


图 2 圆尾鲎消化道组织结构 (H.E 染色)

Fig. 2 Light microscopic observation of digestive tract in *Carcinoscorpius rotundicauda* (H.E staining)

a. 食管壁整体结构 (× 100); b. 食道黏膜和几丁质层 (× 400); c. 胃壁整体结构 (× 8); d. 胃黏膜 (× 100); e. 胃壁肌肉层 (× 200); f. 幽门壁与中肠前端套叠 (× 10); g. 幽门整体结构 (× 50); h. 中肠管壁 (× 100); i. 中肠黏膜 (× 200); j. 后肠管壁整体 (× 16); k. 后肠肌肉层 (× 100); l. 后肠黏膜上皮 (× 400)。

a. Whole structure of esophagus wall (× 100); b. Single columnar epithelium and chitin layer (× 400); c. Whole structure of stomach (× 8); d. Mucosa and chitin layer of stomach (× 100); e. Muscular coat in stomach (× 200); f. Pyloric stomach trapping into midgut (× 10); g. Whole structure of pyloric stomach (× 50); h. Midgut wall (× 100); i. Mucosa in midgut (× 200); j. Whole structure of hindgut (× 16); k. Muscular coat and mucosa in hindgut (× 100); l. Single columnar epithelium in mucosa of hindgut (× 400).

BC. 血细胞; CL. 几丁质层; GC. 杯状细胞; GT. 肠管壁; MC. 肌肉层; MF. 黏膜皱褶; MM. 黏膜肌; PS. 幽门; S. 浆膜; SCE. 单层柱状上皮; SM. 黏膜下层。

BC. Blood cell; CL. Chitin layer; GC. Goblet cell; GT. Gut; MC. Muscular coat; MF. Mucosa fold; MM. Muscularis mucosa; PS. Pyloric stomach; S. Serosa; SCE. Single columnar epithelium; SM. Submucosa.

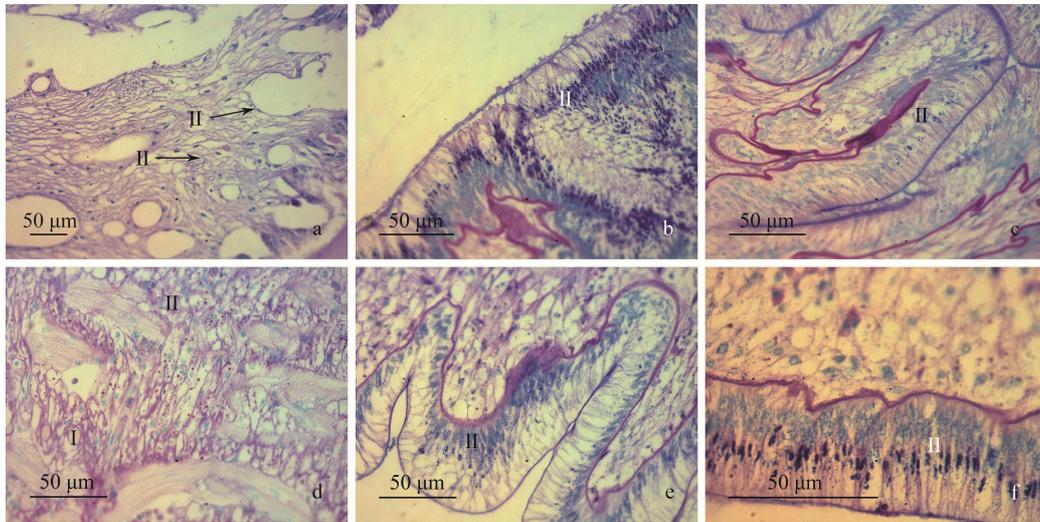


图3 圆尾鲎消化道黏液细胞分布 (AB-PAS 染色)

Fig. 3 Mucous cells in digestive tract of *Carcinoscopus rotundicauda* (AB-PAS staining)

用于 AB-PAS 染色的各部分切片与 H.E 染色所用的切片同一起来源。Those sections stained in AB-PAS stem from those stained in H.E.

a. 胃黏膜下层的 II 型黏液细胞 ($\times 100$); b. 分布在与幽门套叠的中肠黏膜上皮的 II 型黏液细胞 ($\times 200$); c. 中肠黏膜下层的 II 型黏液细胞 ($\times 200$); d. 后肠黏膜下层的 I 型黏液细胞 ($\times 200$); e, f. 后肠黏膜上皮间密集的 II 型黏液细胞 (e $\times 200$, f $\times 400$)。

a. Type II mucous cells in mucosa of stomach ($\times 100$); b. Type II mucous cells in mucosa of midgut trapping into pyloric stomach ($\times 200$); c. Type II mucous cells in submucosa layer of midgut ($\times 200$); d. Type I mucous cells in submucosa layer of hindgut ($\times 200$); e and f. Type II mucous cells in epithelium of hindgut (e $\times 200$, f $\times 400$).

I. I 型黏液细胞; II. II 型黏液细胞。I. Type I mucous cell; II. Type II mucous cells.

门的黏膜上皮外包裹一层几丁质，而中肠与后肠无几丁质结构。中肠无几丁质层与中国鲎 (*Tachypleus tridentatus*) 及其他节肢动物如中国龙虾 (*Panulirus stimpsoni*) (颜素芬等 2005)、锦绣龙虾 (*P. ornatus*) (梁华芳等 2011)、波纹龙虾 (*P. homaru*) (李长玲等 2008) 相似，说明节肢动物门不同种属间进化存在共性。圆尾鲎食道到后肠管壁各层结构存在的差异体现不同部位在食物消化吸收时发挥不同的作用。食道管口比较小，长度较胃与幽门短，肌肉层与黏膜下层发达、黏膜皱褶丰富、黏膜层薄、几丁质层极厚是其结构特点，食道是消化道接触食物完成进一步物理消化的部位，发达的肌肉层赋予食道较强的收缩伸张能力，使食物进一步研细 (胡玲玲等 2010)，为食物团进入胃部开始正式意义上的消化做准备；黏膜下层除了其支撑器官作用外，推测分布于黏膜下层的

细胞、血管、神经节可能与营养物质的有效传递与消化活动的信号快速传递有关；丰富的黏膜皱褶有效扩大了食道消化食物的面积 (谢木娇等 2016)，极为发达的几丁质结构作为天然的机械屏障，除了减少食物对消化道带来的机械摩擦外，对保护黏膜上皮不受食源性细菌或病毒等有害微生物的入侵有重要作用 (陈秀荔等 2016)。胃部膨大呈砂囊状，肌肉层更发达，黏膜下层分布很多未知的腺腔，黏膜皱褶数量更多，几丁质层比较薄是胃壁结构与食道的差异，胃是完成食物进一步消化的场所，具有更为发达的肌肉层以及更为丰富的黏膜皱褶，保证了食物的快速蠕动磨合以及与胃部的充分接触。幽门与中肠套叠，较薄的几丁质层使食物逐渐过渡到中肠完成吸收。肠腔内黏膜皱褶极为丰富 (中肠 25~30 条，后肠 30~37 条黏膜皱褶)，分布大量杯状黏液细胞，黏膜上皮无几

丁质层包被是中肠和后肠的结构特征，中肠是食物完成食物消化吸收的主要场所，具有丰富的黏膜皱褶以及柱状上皮的消化细胞、吸收细胞使食物顺利快速完成消化吸收（洪水根 2009）。圆尾鲎中肠、后肠均无几丁质结构，但有极多数量的杯状黏液细胞，与陈秀荔等（2016）报道相似，杯状细胞分泌的黏液，在润滑肠道保护肠道上皮方面发挥作用（Peterson et al. 2014, 董文道等 2015, Johansson et al. 2016），而后肠黏膜皱褶更为丰富，推测后肠除了与食物最终的消化吸收有关外，更侧重发挥储存、排出食物残渣和粪便功能。

3.2 圆尾鲎消化道黏液细胞分布特征

黏液细胞主要功能是分泌黏液，黏液成分主要是黏蛋白（mucin）、水、无机盐、抗菌肽等，在润滑保护、消化吸收、抗菌、抗病毒及离子转运方面发挥作用（McGuckin et al. 2011, 区又君等 2013, Johansson et al. 2016）。本研究发现圆尾鲎的消化道除食道与幽门未检测出黏液细胞，其余各部位均检测到黏液细胞的分布，但黏液细胞种类比较单一，而且不同部位黏液细胞数量以及细胞形态和着色程度存在差异。圆尾鲎与大多数鱼类消化道黏液细胞种类丰富的特点不同，其消化道黏液细胞种类少，主要为 II 性黏液细胞，II 性黏液细胞为含有单一酸性黏液物质的细胞，属于幼稚型黏液细胞，而成熟型黏液细胞（含有混合黏液物质的 III 和 IV 型黏液细胞）则未发现。有研究发现中国龙虾的食道腺分泌物主要含有多糖物质和少量蛋白质（姜永华等 2009），可以推测该物种消化道能分泌含有混合黏液物质的成熟的黏液细胞。黏液细胞有自身的发育分泌周期，细胞个体的大小、形态、内容物也随之改变，因而着色深浅也不同（黄智慧等 2009），另外黏液细胞形态各异反映消化道不同部位结构功能的差异。圆尾鲎食道不含黏液细胞，但具有发达的几丁质层可行保护功能；胃部几丁质层比较薄，黏膜上皮出现酸性黏液细胞，其分泌物具有润滑食物并在一定程度上抑制食源性有害微生物

生长的作用（林旋等 2008），圆尾鲎胃部是消化道最为膨大的区域，容纳食物量多，几丁质结构与黏液层的存在使胃部消化食物更为高效安全，而黏膜下层包括未知腺腔上皮也分布比较多的 II 型黏液细胞，推测圆尾鲎黏膜下层存在未知黏液腺，参与黏液分泌，形成黏液层保护胃壁并协助食物的消化。中肠前端 II 型黏液细胞最为密集，说明此段黏液分泌能力最为强大，而中肠后段 II 型黏液细胞数量减少，后肠黏液细胞数量增加，反映肠道不同部位功能的差别，中肠是食物消化吸收最主要的场所，而中肠与后肠均无几丁质层，大量的黏液细胞有利于黏液层的形成与巩固，在保证润滑食物促进吸收的同时通过黏液屏障保护肠管壁，特别是后肠（直肠与肛门）承担食物残渣的排出与水分、离子的重吸收功能（陈秀荔等 2016）。黏液的润滑与保护作用尤为重要，圆尾鲎与鱼类尤其凶猛肉食性鱼类，消化道黏液细胞的种类与数量前者远比后者少，反映生物进化期间对环境适应程度的不同，圆尾鲎具有坚硬的几丁质外壳、消化道含几丁质层并覆盖黏液层，形成机械与黏液屏障，与其对不良环境顽强的抵抗能力分不开。另外，在哺乳动物以及其他水生动物如鱼类、虾类生物的肠道黏液层居住大量的共生群，黏液层、菌群与机体乃至外界环境之间复杂的信息交流与代谢协调是近年来的研究热点（Pelaseyed et al. 2014, Ghanbari et al. 2015, Banerjee et al. 2017），圆尾鲎肠道黏液层的发生与变化以及是否居住共生菌及其与宿主之间的联系，还有待深入研究。

参 考 文 献

- Avise J C, Nelson W S, Sugita H. 1994. A speciation history of "living fossils": molecular evolutionary patterns in horseshoe crabs. *Evolution*, 48(6): 1986–2001.
- Banerjee G, Ray A K. 2017. Bacterial symbiosis in the fish gut and its role in health and metabolism. *Symbiosis*, 72(1): 1–11.
- Ghanbari M, Kneifel W, Domig K J. 2015. A new view of the fish gut microbiome: advances from next-generation sequencing.

- Aquaculture, 448: 464–475.
- Hu M. 2011. Aspects of ecology and biology of two sympatric horseshoe crab species (*Tachypleus tridentatus* and *Carcinoscorpius rotundicauda*). Honk Kong: Doctor of Philosophy in City University of Hong Kong, 1–20.
- Hu M, Wang Y, Tsang S T, et al. 2010. Effect of prolonged starvation on body weight and blood chemistry in two horseshoe crab species: *Tachypleus tridentatus* and *Carcinoscorpius rotundicauda* (Chelicerata: Xiphosura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 395(1): 112–119.
- Johansson M E, Hansson G C. 2016. Immunological aspects of intestinal mucous and mucins. *Nature Reviews Immunology*, 16(10): 639–649.
- Kwan B K, Cheung J H, Law A C, et al. 2017. Conservation education program for threatened Asian horseshoe crabs: A step towards reducing community apathy to environmental conservation. *Journal for Nature Conservation*, 35: 53–65.
- Lee C N, Morton B. 2005. Experimentally derived estimates of growth by juvenile *Tachypleus tridentatus* and *Carcinoscorpius rotundicauda* (Xiphosura) from nursery beaches in Hong Kong. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 318(1): 39–49.
- Lee C N W, Morton B. 2016. Changes in the distributions of juvenile horseshoe crabs (Arthropoda: Chelicerata) (2002 – 2014) related to environmental perturbations at Pak Nai and Ha Pak Nai, Deep Bay, Hong Kong SAR, China. *Marine Pollution Bulletin*, 108(1/2): 134–146.
- McGuckin M A, Lindén S K, Sutton P, et al. 2011. Mucin dynamics and enteric pathogens. *Nature Reviews Microbiology*, 9(4): 265–278.
- Pelaseyed T, Bergström J H, Gustafsson J K, et al. 2014. The mucous and mucins of the goblet cells and enterocytes provide the first defense line of the gastrointestinal tract and interact with the immune system. *Immunological Reviews*, 260(1): 8–20.
- Peterson L W, Artis D. 2014. Intestinal epithelial cells: regulators of barrier function and immune homeostasis. *Nature Reviews Immunology*, 14(3): 141–153.
- 陈秀荔, 朱威霖, 杨春玲, 等. 2016. 圆尾鲎与中国鲎消化道形态学与组织学观察. *水生态学杂志*, 37(5): 92–99.
- 董文道, 曹海龙, 王邦茂. 2015. 杯状细胞在肠道疾病发病中作用的研究进展. *国际消化病杂志*, 35(4): 244–246.
- 洪水根. 2009. 中国鲎生物学研究. 厦门: 厦门大学出版社, 1–267.
- 胡玲玲, 李加儿, 区又君, 等. 2010. 养殖条石鲷消化道形态构造及组织学观察. *南方水产科学*, 6(6): 65–69.
- 黄智慧, 马爱军, 汪岷, 等. 2009. 鱼类体表黏液分泌功能与作用研究进展. *海洋科学*, 33(1): 90–94.
- 姜永华, 颜素芬. 2009. 中国龙虾消化道的组织学与组织化学研究. *集美大学学报: 自然科学版*, 14(3): 217–223.
- 李加儿, 吴水清, 区又君, 等. 2015. 斜带石斑鱼(♀) × 鞍带石斑鱼(♂) 杂交子代幼鱼消化道粘液细胞和胃泌素细胞的研究. *南方水产科学*, 11(3): 67–73.
- 李长玲, 曹伏君, 黄翔鹤, 等. 2008. 波纹龙虾消化系统光镜和扫描电镜的观察. *热带海洋学报*, 27(3): 72–78.
- 梁华芳, 翁少萍, 何建国. 2011. 锦绣龙虾消化系统的解剖学及组织学研究. *广东海洋大学学报*, 31(4): 1–5.
- 林旋, 张伟妮, 林树根, 等. 2008. 欧洲鳗鲡皮肤、鳃及消化道黏液细胞的分布与类型. *福建农业学报*, 23(1): 39–43.
- 区又君, 李加儿, 勾效伟, 等. 2013. 黄斑篮子鱼消化道组织学和组织化学研究. *南方水产科学*. 9(5): 51–57.
- 谢木娇, 区又君, 李加儿, 等. 2015. 四指马鲛稚鱼, 幼鱼和成鱼消化道黏液细胞组织化学研究. *中国细胞生物学学报*, 37(9): 1226–1234.
- 谢木娇, 区又君, 李加儿, 等. 2016. 不同发育阶段的四指马鲛消化道组织学比较研究. *南方水产科学*, 12(2): 51–58.
- 颜素芬, 姜永华, 陈昌生. 2005. 中国龙虾早期叶状幼体消化道的组织结构观察. *水产学报*, 29(1): 25–32.