

鹌鹑、红嘴鸥、黑翅长脚鹬胚胎期 小肠黏膜表面形态结构

姚茂林 王冠群 付蓝仪 刘玉堂*

东北林业大学野生动物资源学院 哈尔滨 150040

摘要:应用扫描电镜观察了鹌鹑(*Coturnix coturnix*)、红嘴鸥(*Larus ridibundus*)、黑翅长脚鹬(*Himantopus himantopus*)胚胎期小肠黏膜的形态变化。鹌鹑与红嘴鸥胚胎发育过程中,小肠黏膜形态结构可分为3个阶段。第一阶段为鹌鹑卵孵育第10~11天、红嘴鸥卵孵育第13~14天(相当于胚胎发育60%的阶段),小肠黏膜为山脊状纵行皱襞;第二阶段为鹌鹑卵孵育第12~13天、红嘴鸥卵孵育第15~16天(相当于胚胎发育70%的阶段),小肠黏膜为“W”形板状皱襞;第三阶段为鹌鹑卵孵育第14~17天、红嘴鸥卵孵育第17~22天(相当于胚胎发育到80%~100%阶段),小肠黏膜为指状绒毛。黑翅长脚鹬卵孵育第10天(相当于胚胎发育到60%的阶段),小肠黏膜为山脊状纵行皱襞;从卵孵育第12天(相当于胚胎发育到70%的阶段)一直到孵出小肠黏膜均为“W”形板状皱襞。初步判断3种鸟小肠黏膜形态发生这种有规律的变化可能是鸟类对其祖先系统发育的重演。

关键词: 小肠黏膜表面; 胚胎期; 鸟类

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2019) 04-576-05

Morphological Structure of Small Intestinal Mucosa in Embryos of Quail, Red-billed Gull and Black-winged Stilt

YAO Mao-Lin WANG Guan-Qun FU Lan-Yi LIU Yu-Tang*

College of Wildlife Resources, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Scanning electron microscopy was used to observe the morphological structure of small intestinal mucosa in embryos of Quail (*Coturnix coturnix*), Red-billed Gull (*Larus ridibundus*) and Black-winged Stilt (*Himantopus himantopus*). The results showed that during embryonic development of the quail and the red-billed gull, the morphological structure of the small intestine mucosa experienced three stages. The first stage was from the 10th to 11th day of embryonic development in the quail and from the 13th to 14th day of embryonic development in the red-billed gull (equivalent to 60% of embryonic development), when the small intestine mucosa was ridge-like longitudinal plica (Fig. 1a, d, Fig. 2c); The second stage was from the 12th to 13th day of embryonic development in the quail and from the 15th to 16th day of embryonic development in

基金项目 东北林业大学大学生创新训练项目 (No. 201510225079);

* 通讯作者, E-mail: Liu-yutang@foxmail.com;

第一作者介绍 姚茂林, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物学; E-mail: 2082342040@qq.com.

收稿日期: 2018-11-16, 修回日期: 2019-04-02 DOI: 10.13859/j.cjz.201904014

the red-billed gull (equivalent to 70% of embryonic development), when the small intestine mucosa transformed into "W"-shaped fold (Fig. 1b, 1e, Fig. 2a); The third stage was from the 14th to 17th day of embryonic development in the quail and from the 17th to 22th day of embryonic development in the red-billed gull (equivalent to 80% of embryonic development), when the small intestinal mucosa showed finger-like structure (Fig. 1c, f, Fig. 2b, d). On the 10th day of incubation (equivalent to 60% of embryonic development), the small intestinal mucosa of the black-winged stilt was ridge-like longitudinal plica (Fig. 1g, Fig. 2e); From the 12th day of incubation (equivalent to 70% of embryonic development) to hatching, the small intestinal mucosa of the black-winged stilt maintained "W"-shaped fold (Fig. 1h, Fig. 2f). We preliminarily judge that the regular change of embryonic intestinal mucosal structure of birds belongs to the iterate of ancestral phylogeny.

Key words: Intestinal mucosal surface; Embryonic stage; Birds

小肠是动物消化吸收的主要器官, 其黏膜结构会影响动物的生长潜能和消化吸收效率。目前, 有关鸟类胚胎期小肠黏膜表面形态变化的研究见于火鸡 (*Meleagris gallopavo*) (Bohórquez et al. 2011) 及 2 种鸭类 (邱焕璐等 2018)。本文利用扫描电镜观察了鹌鹑 (*Coturnix coturnix*)、红嘴鸥 (*Larus ridibundus*)、黑翅长脚鹬 (*Himantopus himantopus*) 胚胎期小肠黏膜的形态发育状况, 旨在探讨鸟类胚胎期的小肠黏膜形态发育变化。

1 材料与方法

实验鸟卵来自黑龙江省肇东饲养场及大庆湿地公园, 鹌鹑受精卵 68 枚 (实验室孵育), 卵孵育第 6 至 17 天每天解剖 4 枚。红嘴鸥、黑翅长脚鹬受精卵各 12 枚 (实验室孵育), 红嘴鸥卵孵育第 13 至 22 天每天解剖 1 枚 (13 天以前因肠道太细小无法剖开), 黑翅长脚鹬卵孵育第 10 至 17 天每天解剖 1 枚。将鹌鹑、红嘴鸥、黑翅长脚鹬胚胎解剖取出完整消化道并用生理盐水冲洗, 小心去除结缔组织和脂肪, 分离出小肠, 将十二指肠、空肠分段断开, 用剪刀将各肠段纵向剖开, 用胰蛋白酶清洗以除去肠道内容物, 暴露肠黏膜层形态, 平展后用订书针将其固定在蜡板上, 浸泡于 2.5% 戊二醛溶液中固定保存, 将标本经系列酒精脱水, 通过临界点干燥仪 (Leica EM CPD300) 干燥, 喷金后,

在扫描电镜 (JSM-7500F) 下观察并拍照。

2 结果

鹌鹑、红嘴鸥、黑翅长脚鹬孵卵期分别为 17、22、17 d。鹌鹑卵孵育第 10 天, 小肠黏膜表面形成沿纵轴平行的山脊状皱襞 (图 1a), 平均宽约 25 μm , 皱襞表面高倍放大未见微绒毛; 第 11 天, 山脊状纵行皱襞出现轻微弯曲; 第 13 天, 山脊状纵行皱襞弯曲程度加深, 拐角变尖锐, 转变为“W”形板状皱襞 (图 1b, 图 2a), 皱襞顶端高倍放大可见稀疏分布微绒毛, 长度约 0.16 μm ; 第 14 天, 沿纵轴排列的“W”形板状皱襞断裂成短指状绒毛, 在原板状皱襞位置呈两行镶嵌平行排列; 第 15 天, 短指状绒毛密集分布, 不规则排列 (图 1c, 图 2b); 第 16 天后, 绒毛长度增加, 顶部圆钝, 发育成圆柱状绒毛, 且绒毛表面高倍放大可见紧密排列的微绒毛, 长度约 0.46 μm 。红嘴鸥卵孵育第 13 天, 小肠黏膜形成山脊状纵行皱襞 (图 1d, 图 2c); 第 15 天, 小肠黏膜开始转变为“W”形板状皱襞 (图 1e); 第 17 天, 小肠黏膜为指状绒毛 (图 1f, 图 2d)。黑翅长脚鹬卵孵育第 10 天, 小肠黏膜为山脊状纵行皱襞 (图 1g, 图 2e); 从第 12 天一直到孵化出壳, 小肠黏膜均为“W”形板状皱襞 (图 1h, 图 2f)。

比较 3 种鸟胚胎期小肠黏膜形态变化发现, 在胚胎发育大约 60% 的阶段, 即鹌鹑卵孵育第 10 至 11 天、红嘴鸥卵孵育第 13 至 14 天、

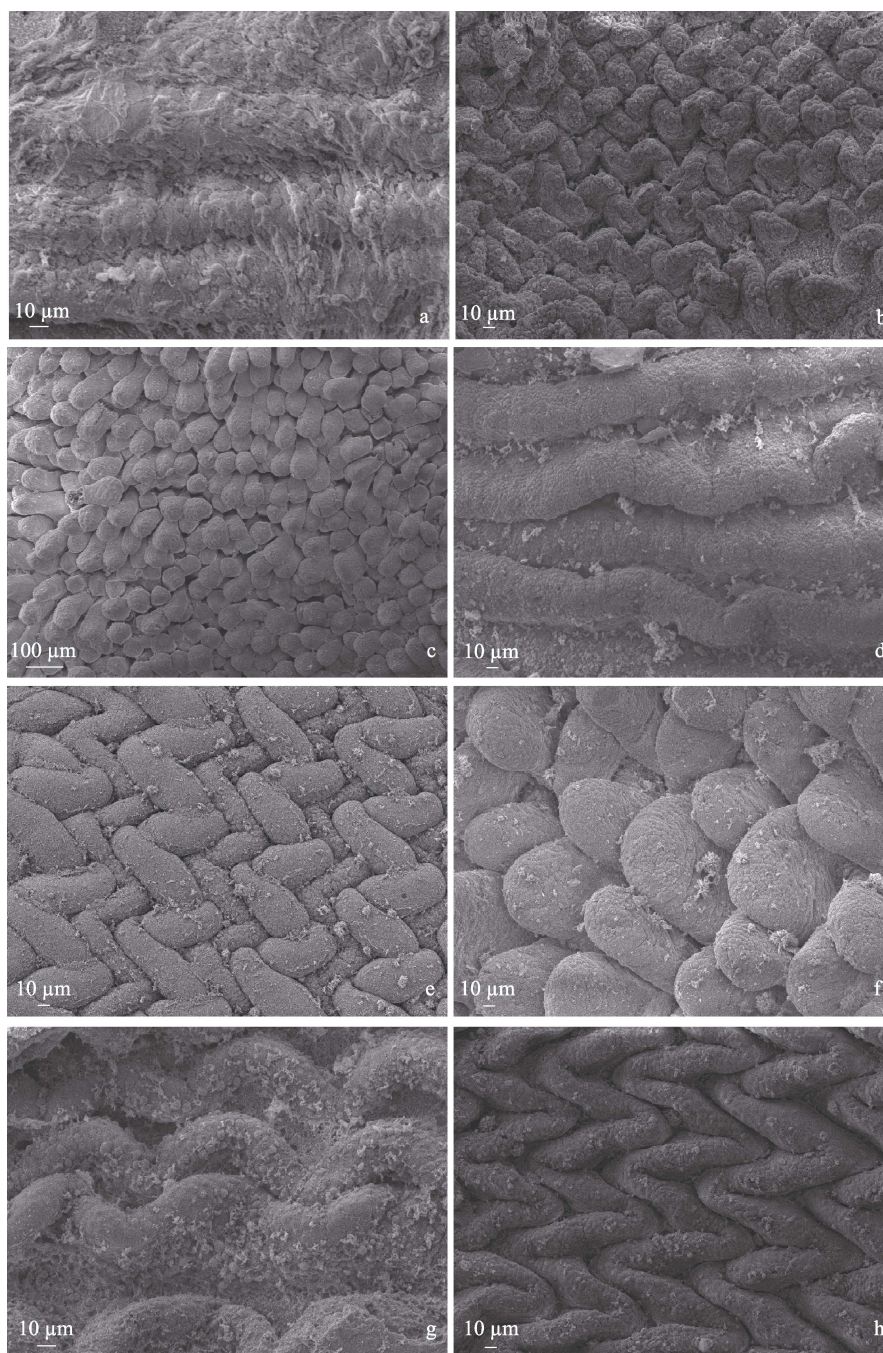


图 1 鹌鹑、红嘴鸥、黑翅长脚鹬胚胎期十二指肠黏膜表面扫描电镜照片

Fig. 1 Scanning electron microscopy of duodenum of Quail, Red-billed Gull and Black-winged Stilt at embryonic period

a. 鹌鹑胚胎期第 10 天, $\times 500$; b. 鹌鹑胚胎期第 13 天, $\times 300$; c. 鹌鹑胚胎期第 15 天, $\times 100$; d. 红嘴鸥胚胎期第 13 天, $\times 300$; e. 红嘴鸥胚胎期第 15 天, $\times 300$; f. 红嘴鸥胚胎期第 17 天, $\times 300$; g. 黑翅长脚鹬胚胎期第 10 天, $\times 500$; h. 黑翅长脚鹬胚胎期第 13 天, $\times 300$.
 a. Quail embryo at day 10, $\times 500$; b. Quail embryo at day 13, $\times 300$; c. Quail embryo at day 15, $\times 100$; d. Red-billed Gull embryo at day 13, $\times 300$; e. Red-billed Gull embryo at day 15, $\times 300$; f. Red-billed Gull embryo at day 17, $\times 300$; g. Black-winged Stilt embryo at day 10, $\times 500$; h. Black-winged Stilt embryo at day 13, $\times 300$.

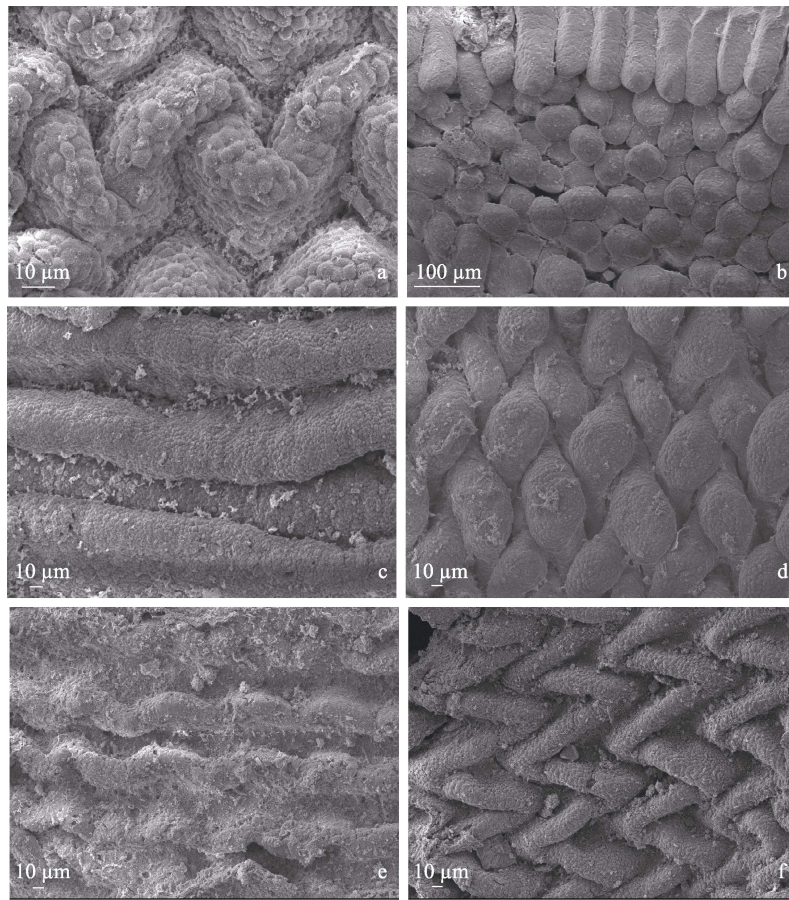


图2 鹌鹑、红嘴鸥、黑翅长脚鹬胚胎期空肠黏膜表面扫描电镜照片

Fig. 2 Scanning electron microscopy of jejunum of Quail, Red-billed Gull and Black-winged Stilt at embryonic period

- a. 鹌鹑胚胎期第 13 天, $\times 1\ 000$; b. 鹌鹑胚胎期第 15 天, $\times 200$; c. 红嘴鸥胚胎期第 13 天, $\times 400$; d. 红嘴鸥胚胎期第 17 天, $\times 300$;
e. 黑翅长脚鹬胚胎期第 10 天, $\times 300$; f. 黑翅长脚鹬胚胎期第 13 天, $\times 300$.
a. Quail embryo at day 13, $\times 1\ 000$; b. Quail embryo at day 15, $\times 200$; c. Red-billed Gull embryo at day 13, $\times 400$; d. Red-billed Gull embryo at day 17, $\times 300$; e. Black-winged Stilt embryo at day 10, $\times 300$; f. Black-winged Stilt embryo at day 13, $\times 300$.

黑翅长脚鹬卵孵育第 10 至 11 天, 小肠黏膜均为山脊状纵行皱襞; 在胚胎发育大约 70% 的阶段, 即鹌鹑卵孵育第 12 至 13 天、红嘴鸥卵孵育第 15 至 16 天、黑翅长脚鹬卵孵育第 12 至 13 天, 小肠黏膜均为“W”形板状皱襞。在胚胎发育 80%~100% 阶段出现差异变化, 即鹌鹑卵孵育第 14 至 17 天、红嘴鸥卵孵育第 17 至 22 天、黑翅长脚鹬卵孵育第 14 至 17 天, 鹌鹑与红嘴鸥小肠黏膜均为指状绒毛, 而黑翅长脚鹬从卵孵育第 12 天起一直到孵化出雏, 小肠黏

膜均为“W”形板状皱襞。

3 讨论

小肠绒毛是动物养分吸收重要结构。一般认为哺乳动物及鸟类通过指状绒毛, 扩大肠道吸收面积, 增强吸收效率。本文研究鹌鹑、红嘴鸥和黑翅长脚鹬小肠黏膜均发生阶段性变化, 且在变化的时间顺序和形态特征上都展现出相似规律。这种黏膜表面形态规律性变化, 是属于胚胎发育过程中正常的形态分化过程还

是对祖先的一种形态重演值得去深入探究。

在胚胎发育大约 60% 的阶段, 3 种鸟小肠黏膜表面呈现沿小肠纵轴平行的或略微弯曲的山脊状皱襞。这与现代爬行动物肠道黏膜结构相似(徐金龙等 2009, 李贵生等 2014)。因此 3 种鸟在早期胚胎阶段具有相近的形态发育模式, 可能重演了鸟类祖先爬行动物阶段, 但此结论尚需进一步的研究论证。

在胚胎发育大约 70% 的阶段, 3 种鸟小肠黏膜转变为“W”形板状皱襞, 皱襞顶端高倍放大可见稀疏分布微绒毛。火鸡(Bohórquez et al. 2011) 及 2 种鸭(邱焕璐等 2018) 胚胎期小肠黏膜表面也表现出以上相同的变化, 这表明鸟类胚胎发育的 60%~70% 阶段, 小肠黏膜表面都有着相类似的形态发育过程。

在胚胎发育至 80% 阶段以后, 鹌鹑与红嘴鸥小肠黏膜由“W”形板状皱襞转变为指状绒毛, 指状绒毛是以纯吸收作用为主, 每根绒毛表面微绒毛高度密集分布, 进一步扩大肠道吸收面积。这与鸭类(邱焕璐等 2018) 的发育相类似, 这些鸟小肠黏膜在胚胎发育 80% 阶段直至出生后早期均呈指状绒毛, 至成体后转变成不连续的“W”形板状皱襞。成体鸟的“W”形排列的板状绒毛结构被认为可能对小肠内容物有着进一步碾压揉搓甚至研磨作用, 进一步提高消化效率。W 板状绒毛可能是杂食性鸟类对食物具有更高效消化效率的一种进化适应策略, 也是解释鸟类比哺乳类肠道更短小却具有更高消化代谢效率的原因之一。

与前述鸟类不同, 黑翅长脚鹬由胚胎发育的 70% 阶段一直持续到孵出仍然为“W”形板状皱襞, 这表明不是所有鸟都出现过指状绒毛结构阶段。同时, “W”形板状皱襞也不是分化成指状绒毛最方便的结构形态, 因此胚胎发育过程中这种有规律结构变化更可能是一种形态重演, 很可能是反应了该鸟类祖先食性演化过程。鹌鹑与红嘴鸥的祖先可能经历了由杂食或植食转变成肉食或软食的食性变化, 因此在小肠中形成了扩大肠道吸收面积的绒毛结构。化石证据表明, 鸟类起源于肉食性兽脚类恐龙

(Zhou 2004, 徐星 2013), 植食性槽齿类恐龙是所有肉食性兽脚类恐龙的祖先(赵晓明等 2003)。这满足肠道黏膜从板状到指状变化的对应关系, 恰好符合本文的推测。

鸟类是陆栖脊椎动物中摄食率最高的物种, 需要具备快速消化胃内食物的能力。正常情况下动物都是通过增加肠道长度来获得更高的消化率, 如杂食和草食哺乳动物的肠道长度都比肉食的长(Moen et al. 2014)。但鹌鹑、红嘴鸥、黑翅长脚鹬胚胎期小肠黏膜表面形态变化表明, 它们的祖先可能通过改变小肠黏膜形态结构的方式, 提高消化效率, 以解决其消化吸收效率与肠道短小之间的矛盾。综上所述, 作者认为鸟类小肠黏膜形态发育可能属于其对祖先系统发育的重演, 并可通过此形态发育过程揭示其祖先食性演变历程。但是, 这个推论成立还需要充分的证据。

参 考 文 献

- Bohórquez D V, Bohórquez N E, Ferket P R. 2011. Ultrastructural development of the small intestinal mucosa in the embryo and turkey poul: A light and electron microscopy study. *Poultry Science*, 90(4): 842–855.
- Moen D, Morlon H. 2014. From dinosaurs to modern bird diversity: extending the time scale of adaptive radiation. *PLoS Biology*, 12(5): e1001854.
- Zhou Z H. 2004. The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften*, 91(10): 455–471.
- 李贵生, 唐福星. 2014. 两种龟消化道黏膜上皮的扫描电镜观察(英文). *暨南大学学报: 自然科学与医学版*, 35(4): 344–349.
- 邱焕璐, 王冠群, 刘玉堂, 等. 2018. 绿头鸭与番鸭个体发育过程中肠道黏膜表面形态观察. *野生动物学报*, 39(4): 953–957.
- 徐金龙, 李贵生. 2009. 广东乌龟消化道组织学观察. *生态科学*, 28(2): 189–192.
- 徐星. 2013. 鸟类失落的第二对翅膀: 鸟类进化过程的四翼阶段. *科学*, 65(5): 24–27.
- 赵晓明, 宋秀英. 2003. *生物遗传进化学*. 北京: 中国林业出版社, 200–500.