

中国大鲵胃肠道胚后发育的解剖学与组织学观察

李宁^① 梁刚^{①*} 刘婷婷^②

① 陕西师范大学生命科学学院 西安 710062; ② 陕西省水产研究所 西安 710086

摘要: 为了探讨中国大鲵(*Andrias davidianus*) 胃肠道形成、分化及发育的基本特征, 采用解剖学和组织学方法对其胃肠道胚后发育的形态结构变化进行了观察。结果表明, 出膜第 7 天时的大鲵, 胃肠道尚未分化, 为一直管; 出膜第 21 天时, 已有胃和肠的分化; 出膜第 35 天时, 分化出了胃、小肠和大肠。出膜第 7 天时, 胃肠道壁仅由黏膜上皮组成; 出膜第 21 天时, 胃壁由黏膜上皮、固有层、肌层和外膜组成, 肠壁由黏膜上皮和肌层组成; 小肠和大肠分别在出膜第 77 天及 98 天时分化出外膜, 在出膜第 98 天和 119 天分别分化出固有层; 出膜第 180 天时, 胃肠道壁均具备了黏膜上皮、固有层、黏膜下层、肌层和外膜。

关键词: 中国大鲵; 胃肠道; 胚后发育; 解剖学; 组织学

中图分类号: Q954.48 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2011)03-117-06

Anatomy and Histology of Gastrointestinal Tract during Postembryonic Development of the Chinese Giant Salamander *Andrias davidianus*

LI Ning^① LIANG Gang^{①*} LIU Ting-Ting^②

① *College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062*; ② *Shaanxi Fisheries Institute, Xi'an 710082, China*

Abstract: Morphological changes of gastrointestinal tract during postembryonic development of the Chinese giant salamander *Andrias davidianus* were observed. The gastrointestinal tract was a straight tubular structure on the 7th day after hatching (DAH), and the differentiation between the stomach and the intestine was observed on the 21st DAH. On the 35th DAH, the stomach, small intestine and large intestine were observed. The structure of gastrointestinal tract was simple, only with mucous epithelium on the 7th DAH. On the 21st DAH, the stomach was composed of mucous epithelium, lamina propria, muscularis and adventitia, and the intestine consisted of mucous epithelium and muscularis. Adventitia of small intestine and large intestine were formed on the 77th and 98th DAH respectively, and lamina propria appeared on the 98th and 119th DAH respectively. On the 180th DAH, the gastrointestinal tract wall had mucous epithelium, lamina propria, submucosa, muscularis and adventitia.

Key words: *Andrias davidianus*; Gastrointestinal tract; Postembryonic development; Anatomy; Histology

中国大鲵(*Andrias davidianus*) 简称大鲵, 是我国特有的有尾两栖动物, 也是世界现存两栖类中体形最大、寿命最长的古老动物^[1]。有关两栖动物消化系统的解剖学与组织学研究主要集中在无尾类, 有尾类的资料积累较少, 并集中在对亚成体和成体的研究^[2-4], 有尾两栖类消化道发育的研究未见报道。本文对大鲵胃肠

道胚后发育的形态结构变化进行了观察, 旨在

基金项目 陕西省自然科学基金项目(No. 2007C₁14);

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

第一作者介绍 李宁, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物发育细胞学; E-mail: xibao2004@sina.com。

收稿日期: 2010-11-18, 修回日期: 2011-03-02

探讨其胃肠道的形成、分化及发育的基本特征,为大鲵的发育和人工养殖等积累基础资料,也为其他脊椎动物消化系统的胚后发育研究提供参考。

1 材料与方法

观察用大鲵购自陕西省宁强县庙坝仿生态繁殖场(海拔 885 m,北纬 33°10'19",东经 106°19'14"),购回后暂养在实验室,饲养水温为 16~18℃。依据杨焱清等^[5]对大鲵发育时期的划分,从出膜第 7 天至出膜第 35 天(卵黄基本消失)内每隔 2 周取材一次,第 35 天至 147 天内每隔 3 周取材一次,第 180 天、350 天(外鳃消失)各取材一次。每次取材时选用 5~8 尾健康活跃的大鲵个体,测全长后,剪开腹壁,将大鲵整体置于改良的 Bouin's 液内固定 2 h,然后在解剖镜下取出胃肠道,观察胃肠道的分化情况并用电子数显卡尺测量各段的长度,再用改良的 Bouin's 液继续固定 24 h 以上。除了出膜 35 天内的材料整体常规石蜡包埋外,其余各期的材料取胃肠道各段分别行常规石蜡包埋。包埋后的材料连续切片,切片厚 5~7 μm, H. E

染色,中性树胶封片,用 Olympus BX41 光学显微镜观察、测量,用 Leica Qwin V3 显微成像系统采集图像。

2 结果

2.1 大鲵胃肠道胚后发育的解剖学观察

出膜第 7 天时,大鲵胃肠道较短,几乎与躯干部等长,无明显弯曲与膨大,也没有胃和肠的分化,此时的胃肠道管腔狭长,其腹面有长椭圆形、黄色的卵黄囊。出膜第 21 天时,大鲵已有胃和肠的分化,整个胃肠道尚很短,略有弯曲,管腔膨大变粗,但肠腔较胃腔小,腹面仍有卵黄囊。出膜第 35 天时的大鲵卵黄已基本消耗完毕,开口摄食,此时已有胃、小肠和大肠的分化;胃部较为膨大,在外部形态上已清晰可辨,接近小肠的位置有轻微的弯曲;肠道的长度增加,发生弯曲,在接近泄殖腔的肠道部分略显膨大,据此可以将肠道划分为小肠和大肠两个部分;至此胃肠道各器官在形态上分化基本完毕。出膜第 56~350 天,大鲵已没有卵黄,胃肠道各段直径逐步变大,长度逐渐增加(表 1)。

表 1 中国大鲵不同发育期胃肠道各段长度 (Mean ± SD, n = 5)

Table 1 Length of gastrointestinal tract in the *Andrias davidianus* at different stages

出膜天数(d)	体全长 (mm)	胃 (mm)	小肠 (mm)	大肠 (mm)
Day after hatching	Body length	Stomach	Small intestine	Large intestine
7	33.30 ± 0.55	—	—	—
21	35.22 ± 0.69	4.57 ± 0.13	—	—
35	41.60 ± 0.59	5.19 ± 0.28	16.61 ± 0.34	4.61 ± 0.14
56	42.84 ± 0.57	6.59 ± 0.43	19.17 ± 0.31	5.20 ± 0.23
77	43.94 ± 0.29	7.22 ± 0.30	26.72 ± 0.43	6.60 ± 0.24
98	45.90 ± 0.44	8.73 ± 0.26	30.74 ± 0.24	7.03 ± 0.30
119	47.48 ± 0.66	9.30 ± 0.16	35.03 ± 0.30	7.21 ± 0.07
147	51.62 ± 0.51	9.62 ± 0.19	36.30 ± 0.15	7.23 ± 0.08
180	58.88 ± 0.73	10.21 ± 0.24	38.35 ± 0.29	7.32 ± 0.10
350	102.82 ± 0.97	12.61 ± 0.64	57.10 ± 0.29	7.33 ± 0.07

“—”表示在该时还没有对应器官的分化。“—” means no differentiation of the organs.

2.2 大鲵胃肠道胚后发育的组织学观察

2.2.1 胃

出膜第 7 天时,大鲵胃肠道为一条狭窄的直管,仅由黏膜上皮组成;黏膜上皮属于单层柱状上皮,细胞排列整齐,细胞核大、呈椭

圆形(图版 I:1)。出膜第 21 天时,胃壁由黏膜上皮、固有层、肌层和外膜组成;黏膜上皮的细胞核呈柱状,位于基部,黏膜上皮游离面可见胃小凹(gastric pit);固有层属于疏松结缔组织,

其内分布有单管状胃腺;肌层由2~3层内环形和薄的外纵形平滑肌纤维构成;外膜是一薄层浆膜(图版 I:2)。出膜第35天和56天时,胃壁由黏膜上皮、固有层、薄的黏膜肌层、肌层和外膜组成;黏膜上皮和固有层与21天时基本相同,但出现了薄的黏膜肌层,此外,肌层为3~4层内环形和薄的外纵形平滑肌纤维,厚约25 μm 。出膜第77天的胃壁结构与56天的基本相同,但肌层厚约32 μm 。出膜第98天时,胃壁由黏膜上皮、固有层、黏膜肌层、黏膜下层、肌层和外膜组成,结构层次较为明显;黏膜下层较薄,属疏松结缔组织;肌层厚约38 μm (图版 I:3)。出膜第119天和147天的胃壁结构均与第98天的相似,只是固有层内的胃腺增多、肌层进一步增厚。出膜第180天的胃壁由黏膜上皮、固有层、黏膜肌层、黏膜下层、肌层和外膜组成,结构层次明显,其中,黏膜上皮厚约33 μm 、固有层厚约39 μm 、黏膜下层厚约34 μm 、肌层厚约44 μm 、外膜厚约5 μm (图版 I:4)。出膜350天时的胃壁结构与180天基本相同,只是各层的厚度进一步增加(图版 I:5)。

2.2.2 小肠 出膜第21天时,大鲵胃肠道仅有胃和肠的分化,还没有小肠和大肠的分化,此时肠壁仅由黏膜上皮和肌层组成;黏膜上皮为单层柱状上皮,游离面可见纹状缘(striated border),细胞核呈椭圆形或柱形,位于基底部;肌层只有1~2层环形平滑肌纤维(图版 I:6)。出膜第35天和56天时,小肠壁仍由黏膜上皮和肌层组成;黏膜上皮的细胞核高柱状,位于基底部;肌层为2层内环形和薄的外纵形平滑肌纤维。出膜第77天时,小肠壁由黏膜上皮、肌层和外膜组成;黏膜上皮的细胞核大、呈圆形或长椭圆形,排列整齐;肌层为2层内环形和薄的外纵形平滑肌纤维;外膜不太明显,很薄,属于浆膜(图版 I:7)。出膜第98天时,小肠壁由黏膜上皮、固有层、肌层和外膜组成;其主要特征是已经分化出明显的固有层,黏膜上皮与固有层整体向肠腔内突起形成了肠绒毛(intestinal villi)(图版 I:8)。出膜第119天的肠绒毛呈指状,且较出膜第98天的要长。出膜第147天

时,其主要特征是黏膜柱状上皮细胞间出现了少量的杯形细胞,柱状上皮细胞表面的纹状缘明显。出膜第180天时,小肠壁由黏膜上皮、固有层、黏膜下层、肌层和外膜组成,结构层次已经较为明显;固有层内可见单管状肠腺(intestinal gland);黏膜下层很薄;肌层包括2~3层明显的内环形与薄的外纵形平滑肌纤维(图版 I:9)。出膜第350天时,小肠壁仍由黏膜上皮、固有层、黏膜下层、肌层和外膜组成,但结构层次明显,其中,黏膜上皮厚约71 μm 、固有层厚约15 μm 、黏膜下层厚约20 μm 、肌层厚约28 μm 、包括内环形肌和外纵形肌而且二者的厚度相当,外膜厚约7 μm 。

2.2.3 大肠 出膜第35天时,大鲵肠道已有大肠的分化,此期大肠壁由黏膜上皮和肌层组成;黏膜上皮为单层柱状上皮,细胞核大、呈圆形或椭圆形,位于基底部;肌层为2层内环形和薄的外纵形平滑肌纤维(图版 I:10)。出膜第56天和77天时的结肠壁结构与出膜第35天时基本相同。出膜第98天时,大肠壁由黏膜上皮、肌层和外膜组成;黏膜上皮的单层柱状细胞之间夹杂较多的杯形细胞;内环形平滑肌纤维增厚为2~3层;外膜为一薄层浆膜(图版 I:11)。出膜第119天和147天时,大肠壁由黏膜上皮、固有层、肌层和外膜组成,其主要特征是此时出现了较厚的固有层,且固有层中具有少量的单管状大肠腺。出膜第180天时,大肠壁由黏膜上皮、固有层、黏膜下层、肌层和外膜组成,结构层次已较为明显,其主要特征是该期出现了结构疏松的黏膜下层,内环形平滑肌纤维增厚为3~4层。出膜第350天时,大肠壁各层次结构明显,其主要结构特征有二:在大肠腔内黏膜上皮、固有层和黏膜下层共同突起形成黏膜皱襞,肌层中的外纵形平滑肌较厚(图版 I:12,13)。

3 讨论

3.1 大鲵胃肠道胚后发育的时空顺序 有关消化道形态与结构发育时空顺序方面的研究工作目前还鲜见文献,只见对扬子鳄(*Alligator*

sinensis) 胚前发育中消化道各层的出现顺序方面的文献报道, 该文认为扬子鳄消化道壁各层是按照黏膜上皮和固有层、黏膜下层和环肌层、斜肌或(和)纵肌层的先后次序出现的^[6]。从本文结果看, 大鲵胃肠道胚后发育具有一定的时空顺序: ①就胃肠道形态发育而言, 出膜第 7 天时大鲵胃肠道是一条尚未分化的直管, 出膜第 21 天时已有胃和肠的分化, 出膜第 35 天时分化出了胃、小肠和大肠。②就胃肠道各层发育而言, 出膜第 7 天时大鲵胃肠道仅由一层黏膜上皮构成, 出膜第 21 天时胃壁分化出了黏膜上皮、固有层、环肌层、纵肌层和外膜, 出膜第 98 天时胃壁才分化出黏膜下层。出膜第 21 天时肠道由黏膜上皮和环肌层组成, 出膜第 56 天时小肠壁分化出了纵肌层, 出膜第 77 天时小肠壁分化出现了外膜, 出膜第 98 天时小肠壁分化出了固有层, 出膜第 180 天时小肠壁分化出了黏膜下层。大肠壁各层的分化与小肠基本一致, 只是各层分化出的时间比小肠晚。③就胃肠道壁的厚度及其结构发育的完善程度而言, 大鲵胃肠道壁的厚度主要是由于固有层和肌层厚度的增加而逐渐变厚; 胃壁各层在出膜第 98 天时已经发育完善, 大肠和小肠各层则在出膜第 180 天时才发育完善。从以上分析可以看出, 大鲵胃肠道胚后发育也具有一定的时空顺序: 胃肠道各器官是按照胃、小肠、大肠的顺序逐渐分化并不断完善的, 胃肠道壁各层是按照黏膜上皮、环肌层、纵肌层、外膜、固有层、黏膜下层的发育顺序依次出现的。

3.2 大鲵胃肠道胚后发育形态结构变化与发育进程的关系 有关消化道发育的形态结构变化与发育进程关系的研究目前主要集中在硬骨鱼类, 而且, 大多数硬骨鱼类的发育都要经历一个由内源性营养阶段、混合性营养阶段到外源性营养阶段的过程^[7]。哲罗鱼(*Hucho taimen*) 在内源营养性阶段(受精后 50 d 内), 消化系统组织结构尚处在原始状态, 只有由一单层细胞构成的原始消化管; 在混合性营养阶段(受精 50~60 d), 分化出了胃和肠, 胃腺较多, 肠上皮间出现杯形细胞, 肌层也有所增厚, 但此时消化

器官还处于发育早期, 卵黄尚未完全吸收, 消化系统处于过渡期, 在形态和机能上发生着很大转变; 在外源性营养阶段(受精 60 d 后), 卵黄已被完全吸收, 消化道发育完善, 胃壁结构层次明显, 胃腺发达, 肠黏膜表面有很多皱褶, 开始主动摄食^[8]。鲇(*Silurus asotus*)^[9]、条斑星鲃(*Verasper moseri*)^[10]、红鳍东方鲃(*Takifugu rubripes*)^[11]和南方大口鲃(*S. soldatovi meridionalis*)^[12]等消化系统的胚后发育也经历上述 3 个阶段, 只是与哲罗鱼发育各阶段经历的时间存在差异。

李丕鹏等指出, 大鲵消化道的形成和发育与较低等的软骨鱼、硬骨鱼及两栖类相似, 而不同于羊膜类^[2]。阳爱生等认为, 大鲵刚出膜时, 尚未开口不能进食, 需要经过一段胚后卵黄营养期^[13]。从本文的观察结果及对养殖场调查情况看, 在出膜第 21 天时, 大鲵胃肠道仅有胃和肠的分化, 还没有小肠和大肠的分化, 胃壁由黏膜上皮、固有层、肌层和外膜组成, 肠壁仅由黏膜上皮和肌层组成, 表明此时胃肠道还没有发育完善, 不具备消化吸收功能, 完全依靠卵黄来提供发育所需的营养, 属于内源性营养阶段。在出膜第 35 天时, 大鲵胃肠道已有胃、小肠与大肠的分化, 胃壁由黏膜上皮、固有层、黏膜肌层、肌层和外膜组成, 小肠与大肠壁由黏膜上皮和肌层组成, 且此时胃固有层发达且其内分布有丰富的胃腺, 小肠黏膜上皮可见纹状缘, 大小肠肌层增厚且出现了纵肌层, 表明此时胃肠道已基本发育完善, 初步具备了消化吸收的功能, 可以开口摄食, 但仍需要依靠残余的卵黄提供发育所需的营养, 属于混合性营养阶段。在此需要说明的是, 此时虽然胃肠道已基本发育完善, 但消化吸收功能还不够健全, 处于胃肠道发育的过渡期和关键期, 因此, 在该期适时提供适量、适口的饵料成为影响大鲵成活率的关键因素。在出膜第 56 天时, 尽管大鲵胃肠道还缺乏黏膜下层等结构, 但此时已没有卵黄, 胃肠道各段直径逐步变大, 长度逐渐增加, 摄食量增强, 表明此时已经完全具备了消化吸收的功能, 属于外源性营养阶段。综上所述, 大鲵胃肠道

胚后发育的形态结构变化与其发育进程是密切相关的,其发育历程也需要经历内源性营养、混合性营养和外源性营养等 3 个阶段。

参 考 文 献

- [1] 叶昌媛, 费梁, 胡淑琴. 中国珍稀及经济两栖动物. 成都: 四川科学技术出版社, 1993: 64 - 69.
- [2] 李丕鹏, 张育辉, 马成仓, 等. 大鲵消化道的解剖学和组织学研究. 陕西师大学报: 自然科学版, 1991, 19 (1): 61 - 64.
- [3] Andrew D C, Jonathan M W. Development of the gut in *Xenopus laevis*. *Developmental Dynamics*, 1998, 212: 509 - 521.
- [4] 李家洲, 李桂芬, 贺华丽, 等. 版纳鱼鲷消化道解剖学和组织学观察. 动物学杂志, 2009, 44(6): 96 - 102.
- [5] 杨焱清, 肖汉兵, 刘鉴毅. 大鲵胚后发育的初步观察. 中国水产科学, 1994, 1(2): 26 - 31.
- [6] 李堃, 华田苗, 陈壁辉, 等. 扬子鳄消化系统发育的形态学研究. 安徽师范大学学报: 自然科学版, 2002, 25 (3): 266 - 269.
- [7] Balon E K. Terminology of intervals in fish development. *J Fish Res Board Can*, 1975, 32: 1663 - 1670.
- [8] 关海红, 匡友谊, 徐伟, 等. 哲罗鱼消化系统器官发生发育的组织学观察. 动物学杂志, 2007, 42(2): 116 - 123.
- [9] 蒲红宇, 翟宝香, 刘焕亮. 鲇仔、稚鱼消化系统胚后发育的组织学观察研究. 中国水产科学, 2004, 11(1): 1 - 8.
- [10] 肖志忠, 于道德, 辛梅, 等. 条斑星鲽消化系统个体发生的组织学观察. 海洋科学, 2008, 32(6): 3 - 6.
- [11] Wan Z Z, Gao T X, Zhang X M, et al. Histological study on the digestive system development of *Takifugu rubripes* larvae and juvenile. *Journal of Ocean University of China*, 2006, 1(5): 39 - 44.
- [12] 刘建虎, 叶元土, 王学文, 等. 南方大口鲇消化管胚后发育组织学研究. 中国水产科学, 1999, 6(1): 18 - 23.
- [13] 阳爱生, 卞伟, 刘运清. 大鲵胚胎发育的初步研究. 动物学报, 1983, 29(1): 42 - 47.

图 版 说 明

1. 出膜第 7 天的胃肠道, ×200; 2. 出膜第 21 天的胃, ×200; 3. 出膜第 98 天的胃, ×200; 4. 出膜第 180 天的胃, ×200; 5. 出膜第 350 天的胃, ×100; 6. 出膜第 21 天的肠, ×400; 7. 出膜第 77 天的小肠, ×400; 8. 出膜第 98 天的小肠, ×400; 9. 出膜第 180 天的小肠, ×400; 10. 出膜第 35 天的大肠, ×400; 11. 出膜第 98 天的大肠, ×200; 12. 出膜第 350 天的大肠, ×200; 13. 出膜第 350 天的大肠, ×400。

Explanation of Plate

1. Gastrointestinal tract, the 7th day after hatching (DAH), ×200; 2. Stomach, the 21st DAH, ×200; 3. Stomach, the 98th DAH, ×200; 4. Stomach, the 180th DAH, ×200; 5. Stomach, the 350th DAH, ×100; 6. Intestine, the 21st DAH, ×400; 7. Small intestine, the 77th DAH, ×400; 8. Small intestine, the 98th DAH, ×400; 9. Small intestine, the 350th DAH, ×400; 10. Large intestine, the 35th DAH, ×400; 11. Large intestine, the 98th DAH, ×200; 12. Large intestine, the 350th DAH, ×200; 13. Large intestine, the 350th DAH, ×400.

Gt: 胃肠道; Gc: 杯形细胞; Gp: 胃小凹; Gg: 胃腺; Ig: 肠腺; Lig: 大肠腺; Lp: 固有层; Me: 黏膜上皮; Mm: 黏膜肌层; Ms: 肌层; Sb: 纹状缘; Av: 外膜; Sm: 黏膜下层; V: 绒毛。

Gt. Gastrointestinal tract; Gc. Goblet cells; Gp. Gastric pits; Gg. Gastric gland; Ig. Intestine gland; Lig. Large intestine gland; Lp. Lamina propria; Me. Mucous epithelium; Mm. Muscularis mucosa; Ms. Muscularis; Sb. Striated border; Av. Adventitia; Sm. Submucosa; V. Villus.

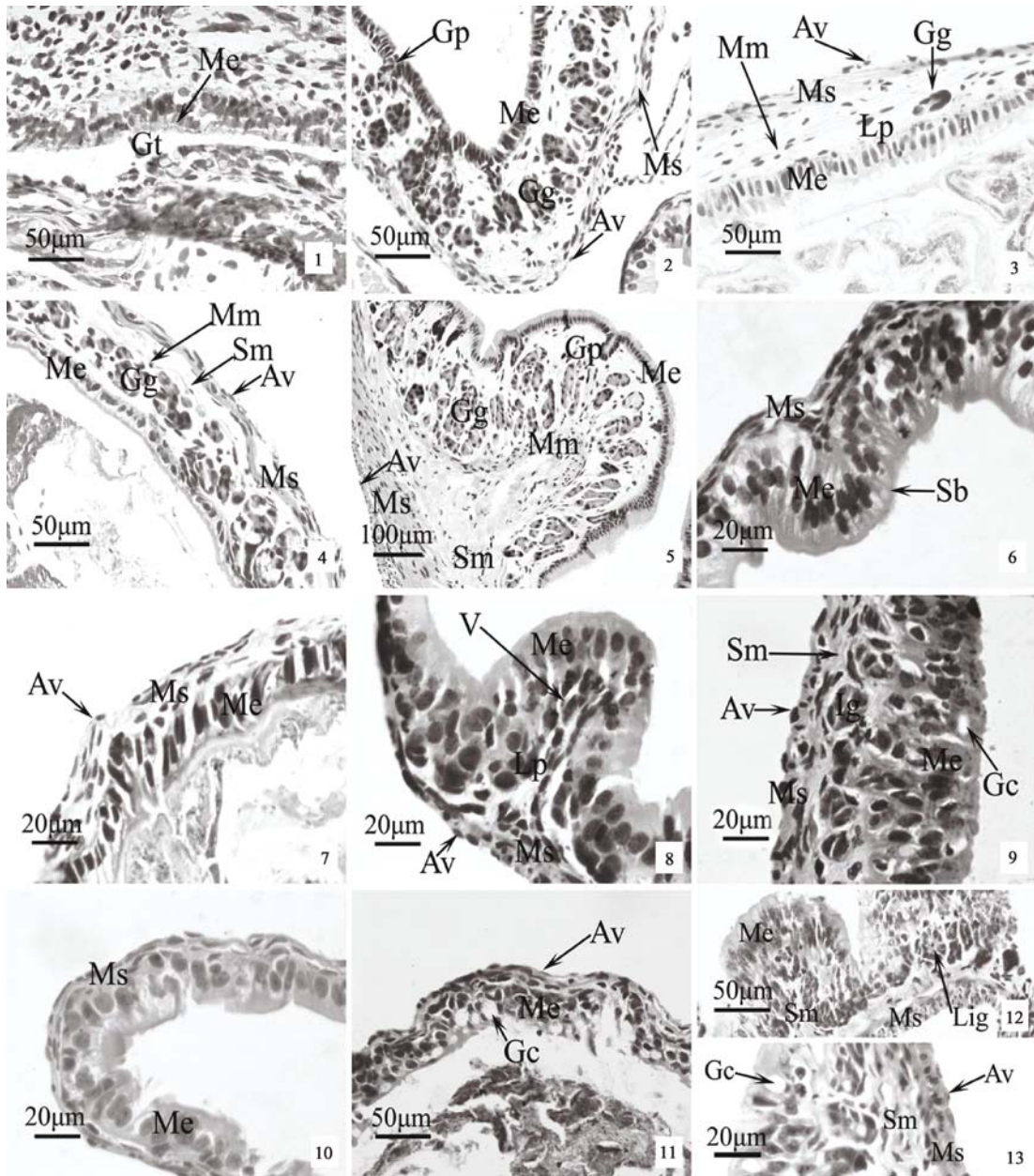
李 宁等:中国大鲵胃肠道胚后发育的解剖学与组织学观察

图版 I

LI Ning *et al.* : Anatomy and Histology of Gastrointestinal Tract during Postembryonic

Development of the Chinese Giant Salamander *Andrias davidianus*

Plate I



图版说明见文后