

牛蛙冬眠期及其前后的消化道嗜银细胞分布

韩沐宜 费继蕊 刘志涛^{*} 刘鹏 赵文阁

哈尔滨师范大学生命科学与技术学院 哈尔滨 150025

摘要:为研究两栖类在冬眠期及其前后消化道嗜银细胞是否参与冬眠期的消化调节,本文以牛蛙(*Rana catesbeiana*)为实验对象,采用Grimelius银染法,对冬眠期前($n=10$)、冬眠期($n=10$)和冬眠期后($n=10$)牛蛙消化道嗜银细胞的形态及密度进行比较研究。结果表明,牛蛙消化道各部位均有嗜银细胞分布;牛蛙消化道嗜银细胞形态在冬眠期、冬眠期前及冬眠期后无差异,均为锥体型、梭型和椭圆型;牛蛙消化道各部位具有外分泌功能的锥体型和梭形嗜银细胞密度在3个时期均显著高于具有内分泌功能的椭圆型嗜银细胞密度($P < 0.01$);3个时期牛蛙消化道嗜银细胞分布密度高峰均位于空肠处,但低谷有所不同,冬眠期前和冬眠期后牛蛙消化道嗜银细胞的分布密度低谷位于食管,而冬眠期其分布密度低谷位于贲门;3个时期相比,冬眠期前和冬眠期幽门处分布密度差异不显著($P > 0.05$),其余部位均有差异,且食管、胃、十二指肠、空肠、回肠和直肠中嗜银细胞分布密度在冬眠期显著高于冬眠期前和冬眠期后($P < 0.05$);冬眠期前和冬眠期后消化道嗜银细胞分布密度呈倒“U”型趋势,冬眠期分布密度呈现“~”型趋势。结合相关研究,推测牛蛙嗜银细胞分布密度的改变可能与机体适应不同生理状态及消化功能的调节有关。

关键词:牛蛙;嗜银细胞;冬眠;形态;分布密度

中图分类号: Q952 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2023) 06-908-08

The Comparative Research of Argyrophilic Cells in the Digestive Tract of *Rana catesbeiana* During Pre-Hibernation, Hibernation, and Post-Hibernation

HAN Mu-Yi FEI Ji-Rui LIU Zhi-Tao^{*} LIU Peng ZHAO Wen-Ge

Harbin School of Life Sciences and Technology, Harbin Normal University, Harbin 150025, China

Abstract: [Objectives] Hibernation is a very frequent occurrence in animals. During hibernation, the activity and digestive functions of animals are reduced, and the metabolic rate of animals is much lower than the basal metabolic rate, especially in amphibians and reptiles. Research demonstrated that the numbers of glucagon, gastrin, and somatostatin cells in the digestive system of *Rana catesbeiana* during hibernation were higher than that during the non-hibernation period or not significantly changed. Argyrophilic cells are the general

基金项目 黑龙江省科学基金项目(No. 2019072);

* 通讯作者, E-mail: zhitaoharbin1972@163.com;

第一作者介绍 韩沐宜,女,硕士研究生;研究方向:脊椎动物学;E-mail: 1271227131@qq.com。

收稿日期: 2022-08-17, 修回日期: 2023-07-28 DOI: 10.13859/j.cjz.202322208

term for the endocrine cells of the digestive tract that regulate the digestion, absorption, and feeding behavior of animals. However, little is known about the changes of argyrophilic cells in the digestive tract of *R. catesbeiana* pre-hibernation and post-hibernation, so we studied these changes during hibernation. **[Methods]** As a pre-hibernation experimental group, we acquired 10 *R. catesbeiana* from the Harbin Hada wholesale aquatic products market in September 2020 and acclimated them for 7 d in the laboratory. As a hibernation phase experimental group, 10 *R. catesbeiana* were obtained in October 2020 and acclimated to lab settings for 7 d in 6 °C incubators until mid-December 2020. April 10, 2021, 7 d under acclimatized laboratory conditions for the post-hibernation experimental group. Each *R. catesbeiana* was fed a live goldfish weighing around 3.5 g every three days while it was being domesticated. The Grimelius silver staining was applied to the intestinal tract. SPSS 23.0 and Duncan's multiple range test were applied to make a statistical analysis of the argyrophilic cells in the digestive tract of three periods of *R. catesbeiana*. An independent sample *t*-test was applied to compare the distribution density of the argyrophilic cells in the same part of the digestive tract of the three groups, and the data were shown as "mean ± SE". GraphPad Prism Version 8.0 software was used to plot the data. The argyrophilic cells were photographed using MOTICAM ProSSLite microimaging system. **[Results]** The argyrophilic cells in *R. catesbeiana* digestive tract did not differ morphologically during hibernation, pre-hibernation and post-hibernation, being cone-shaped, fusiformis and ellipse. Cone-shaped and fusiformis argyrophilic cells with exocrine activity in various parts of the *R. catesbeiana* digestive tract had considerably larger densities in the digestive tract during the three periods than elliptical cells with endocrine function ($P < 0.01$). In all three phases, the distribution density of argyrophilic cells peaked in the jejunum, while the troughs varied. The distribution densities of argyrophilic cells are lowest in the esophagus during the pre-hibernation and post-hibernation periods, and in the cardia during the hibernation period. Except for the pre-hibernation and hibernation periods, there were differences in the distribution density at the pylorus ($P > 0.05$), and the distribution densities of the esophagus, stomach, duodenum, jejunum, ileum, and rectum during hibernation were significantly higher than those of the pre-hibernation and post-hibernation periods ($P < 0.05$). In the pre-hibernation and post-hibernation periods, the argyrophilic cells displayed an inverted "U"-shaped distribution pattern, and in the hibernation phase, a "~-shaped distribution pattern (Fig. 2). **[Conclusion]** Overall, the variations in the distribution density of argyrophilic cells in *R. catesbeiana* during the three time periods were correlated with the physiological states and functions of the major digestive tract components. The distribution density of argyrophilic cells increased dramatically during hibernation compared to pre-hibernation and post-hibernation, which was linked to improved immunological response and an increase in the small intestine's sensitivity to neurotransmitters. In short, the morphological characteristics of the argyrophilic cells did not change significantly in pre-hibernation and post-hibernation, whilst the number of argyrophilic cells changed to accommodate the regular performance of their digestive activities and endocrine functions.

Key words: *Rana catesbeiana*; Argyrophilic cells; Hibernation; Morphology; Distribution density

胃肠道是动物重要的消化场所，在营养物质的消化吸收和抵抗病原体方面起着重要作用。胃肠道分布有多种内分泌细胞和各种微生

物群落，它们能调节和维持肠道正常生理功能 (Niu et al. 2022)。随着组织化学技术的发展，两栖动物消化道内分泌细胞的研究取得了大量

成果, 主要集中在物种间比较(欧阳凤等 2007)、冬眠(吴昊 2013)、变态发育(郭慧等 2013)、季节(牛鑫鑫 2013)、饥饿(陈慧等 2014)、年龄(汪寅等 2019)对内分泌细胞分布的影响等方面, 且已有研究表明两栖类的食性、年龄、生存环境等很多因素能够影响消化道内分泌细胞的形态、分布位置、密度及活性(牛鑫鑫 2013)。

消化道嗜银细胞是一类内分泌细胞, 广泛分布于消化道各个部位, 以分泌 5-羟色胺(5-hydroxytryptamine, 5-HT)为主, 具有内分泌和外分泌的功能, 可以促进胃肠道蠕动, 保护消化道黏膜, 对消化、吸收和动物的摄食行为起调控作用(邓孔昭 1980, Wang et al. 2010, 张志强 2013)。消化道嗜银细胞通常具有椭圆型、圆型、梭型和锥体型等形态, 其中, 椭圆型和圆型为内分泌型细胞, 胃肠激素等分泌物直接进入血液, 与肠腔无直接接触, 梭型和锥体型为外分泌型细胞, 能感受肠腔内刺激并触发细胞的分泌功能(Sartori et al. 2018, 张敏军 2020)。

两栖类通常采用冬眠的方式适应冬季不良环境(如寒冷、食物缺少等), 冬眠过程中, 活动能力和代谢率降低, 消化功能减弱, 4 至 5 个月不进食, 维持生命活动的能量来自于非冬眠期存储的脂肪等营养物质(Gerhard et al. 2004, 赵洋洋等 2020, 赵成坚等 2021), 并且消化道胰高血糖素细胞、胃泌素细胞和生长抑素细胞等内分泌细胞的数量也会发生显著变化(陈慧等 2014)。

牛蛙(*Rana catesbeiana*)是一种常用的两栖类实验动物, 具有脏器明显、材料易得、易解剖等特点, 方便进行取样(窦歆凯 2021)。牛蛙适宜的生长温度为 20~32 °C, 当温度降低至 15 °C 以下时, 生长停滞, 常伏于水中或洞中进入冬眠期前的半休眠状态, 当温度低于 10 °C 时, 则完全进入冬眠状态(陈勇等 2000), 第二年惊蛰前后, 温度升高至 10~15 °C 结束冬眠, 进入冬眠期后。通过对牛蛙冬眠期及冬

眠期前、冬眠期后消化道嗜银细胞的分布、形态及密度进行研究, 探讨两栖类冬眠过程中嗜银细胞是否参与消化调节活动。

1 材料与方法

2020 年 9 月于哈尔滨哈达水产品批发市场购买牛蛙 10 只, 雌雄各 5 只, 体重 (318.82 ± 21.21) g, 体长 (154.89 ± 11.21) cm, 在实验室条件下适应 7 d, 作为冬眠期前实验组; 2020 年 10 月购买牛蛙 10 只, 雌雄各 5 只, 体重 (318.16 ± 59.33) g, 体长 (149.69 ± 12.89) cm, 在实验室条件下驯化 7 d 后置于 6 °C 恒温培养箱中至 2020 年 12 月中旬取出, 作为冬眠期实验组; 2021 年 4 月购买牛蛙 10 只, 雌雄各 5 只, 体重 (296.71 ± 48.19) g, 体长 (141.43 ± 6.64) cm, 在实验室条件下适应 7 d, 作为冬眠期后实验组。饲养过程中, 每 3 d 每只牛蛙喂食 1 条 3.5 g 左右的活金鱼。

1.1 取材与固定

将牛蛙双毁髓处死后进行解剖, 取出整个消化道, 截取食管、贲门、胃、幽门、十二指肠、空肠、回肠、直肠等 8 个部位, 每个部位取样的长度不超过 15 mm。将样品经 0.65% 生理盐水冲洗后, 用改良的 Bouin's 固定液固定 72 h, 自来水冲洗后放入 70% 的乙醇溶液中保存备用。

1.2 染色

将固定后的样品进行脱水透明以及石蜡包埋, 并对蜡块进行修切(任春宇 2012)。使用石蜡切片机(型号为: TEC2500, 常州市郝思琳医用仪器有限公司)采用横切的方式将蜡块切成厚度为 6 μm 的蜡带, 展片后进行粘片和烘片, 并放入 37 °C 温箱中 3 d。采用 Grimalius 银染法, 将配制好的银染液放入 60 °C 的水浴锅中预热 30 min, 放入脱蜡复水后的切片, 染色 5 h, 放入还原液中还原 15 min, 然后放入蒸馏水中终止还原。还原液需要在银染进行 3.5 h 后配制, 并在 60 °C 的水浴锅中提前预热 1 h。最后将切片脱水、透明, 中性树胶封片(方

德福 1995)。

1.3 嗜银细胞的计数、观察和数据分析

使用 SMART 系列生物显微镜(重庆奥特光学仪器有限责任公司)对牛蛙的嗜银细胞进行镜检(目镜 10 倍, 物镜 40 倍), 随机选取 20 个视野进行嗜银细胞计数。使用 SPSS 23.0 软件进行统计学分析, 采用 Duncans 多重比较法分别对冬眠期前、冬眠期和冬眠期后牛蛙消化道各部位嗜银细胞进行统计学分析, 运用独立样本 *t* 检验分析 3 个时期消化道同一部位嗜银细胞分布密度差异。数据以“平均值 ± 标准误”表示, $P < 0.01$ 表示差异极显著, $P < 0.05$ 表示差异显著, $P > 0.05$ 表示差异不显著。使用 GraphPad Prism Version 8.0 软件作图。使用 MOTICAM ProS5Lite 显微成像系统(目镜 10 倍, 物镜 40 倍)对嗜银细胞进行拍照。

2 结果

2.1 消化道嗜银细胞的形态及分布

牛蛙消化道嗜银细胞染色后细胞核不着色, 细胞质被染成棕褐色, 其他细胞为黄色, 色差明显(图 1)。冬眠期前、冬眠期后和冬眠期牛蛙消化道各个部位均有嗜银细胞分布, 嗜银细胞均为锥体型、梭型和椭圆型, 主要分布于上皮细胞之间、上皮细胞基部及腺泡上皮细胞之间(图 1)。

2.2 消化道嗜银细胞的分布密度

不论冬眠期还是冬眠期前、冬眠期后, 牛蛙消化道嗜银细胞密度最高的部位均为空肠, 且具有外分泌功能的锥体型和梭型嗜银细胞的密度显著高于具有内分泌功能的椭圆型嗜银细胞的密度($P < 0.01$)(表 1), 但低谷略有不同, 冬眠期牛蛙消化道嗜银细胞的分布密度低谷位于贲门, 冬眠期前和冬眠期后分布密度低谷均位于食管处。3 个时期比较发现, 除贲门和幽门 2 个部位无显著差异外, 其余 6 个部位的嗜银细胞密度冬眠期均显著高于冬眠期前和冬眠期后($P < 0.05$)(表 1)。

3 讨论

消化道嗜银细胞的形态与其所在位置及其分泌颗粒的排放方向不同有关(楚德昌等 2004)。牛蛙消化道嗜银细胞的形态为锥体型、梭型、椭圆型 3 种类型, 主要分布于黏膜上皮的上皮细胞之间、基部及腺浅层的腺泡上皮细胞之间, 其中, 锥体型和梭型嗜银细胞具有外分泌功能, 颗粒长突起端向管腔方向排放, 其密度显著高于具有内分泌功能的椭圆型嗜银细胞的密度, 与鱼类的研究结果相似, 即大多数鱼类消化道嗜银细胞都属于外分泌型细胞, 少数为内分泌型细胞(庹云等 2017)。

消化道嗜银细胞的分布与其生境、摄食方式、食物组成以及年龄有关, 不同物种嗜银细胞在消化道的分布部位不同(杨贵波等 1995, 赵文艳等 2003, 楚德昌等 2004, 李佳洲等 2011, Wang et al. 2014a, 梁翼东等 2018, 伍亮等 2018), 在消化道各部位出现的时间也有所不同(陈霞等 2014)。大多数两栖类消化道各部位均有嗜银细胞分布(张志强 2013), 少数种类如埃及蟾蜍(*Bufo regularis*)(El-Salhy et al. 1981)、版纳鱼螈(*Ichthyophis bannanicus*)(李佳洲等 2011)的食管和直肠中未见嗜银细胞分布。嗜银细胞在动物消化道的分布模式通常有 3 种(黄威权等 1985): (1) 倒“U”型, 即嗜银细胞在十二指肠处分布最多, 消化道两端分布较少, 如凹耳蛙(*Odorrana tormota*)(马雪泷等 2012)和东北小鲵(*Hynobius leechii*)(任春宇等 2011); (2) “U”型, 即嗜银细胞在消化道中段分布极少, 两端分布较多, 如蛤蚧(*Gekko gekko*)消化道嗜银细胞在食管至胃部呈“U”型分布(赵成坚等 2021); (3) “~”型, 即嗜银细胞在消化道各个部位分布呈波浪型, 如极北鲵(*Salamandrella keyserlingii*)(任春宇等 2011)。也有少数动物嗜银细胞在消化道中的分布规律与以上 3 种分布情况不符, 青海沙蜥(*Phrynocephalus vlangalii*)其消化道小肠部分嗜银细胞的占比较高, 小肠是营养吸收

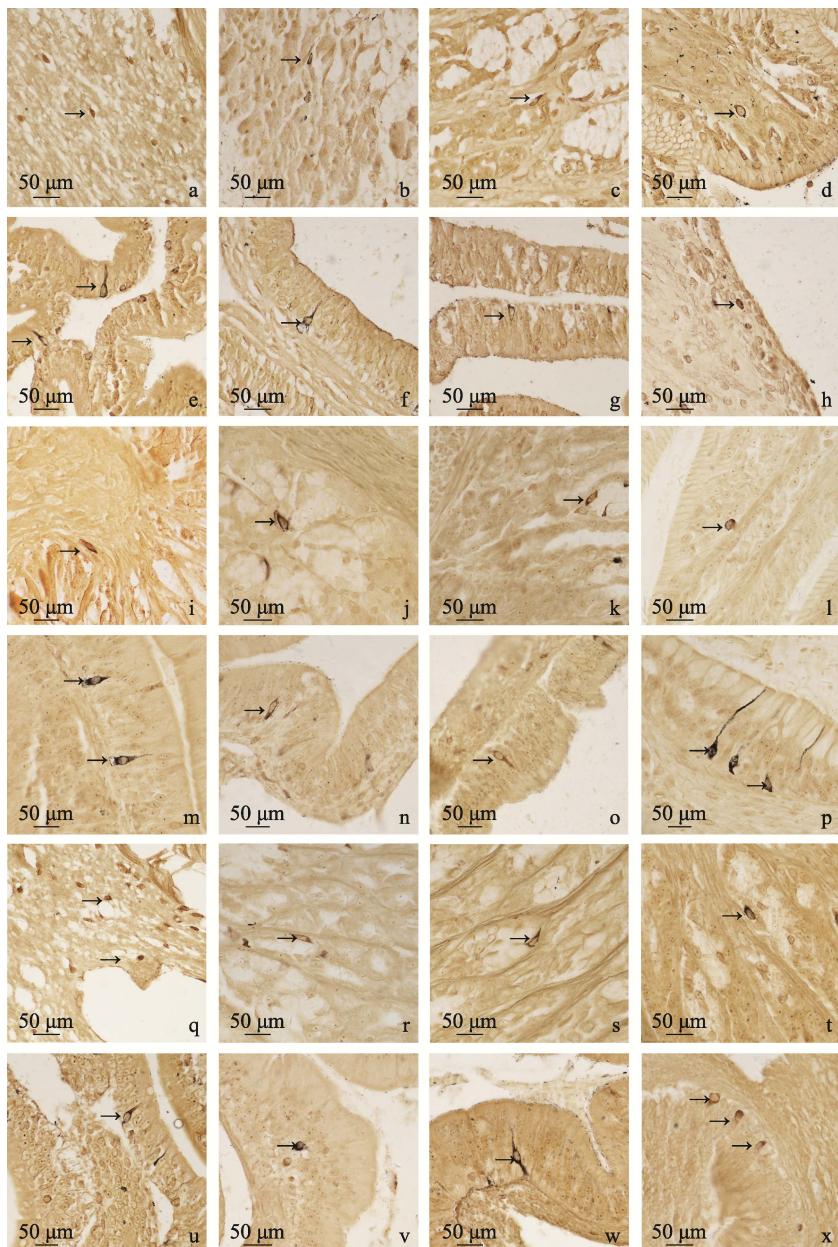


图 1 不同时期牛蛙消化道嗜银细胞分布及形态 (400 \times)

Fig. 1 Distribution and morphology of argyrophilic cells in digestive tract of *Rana catesbeiana* at different stages (400 \times)

- a. 食管锥体型; b. 贲门锥体型; c. 胃梭型; d. 幽门椭圆型; e. 十二指肠梭型; f. 空肠梭型; g. 回肠锥体型; h. 直肠椭圆型; i. 食管梭型; j. 贲门锥体型; k. 胃锥体型; l. 幽门椭圆型; m. 十二指肠梭型; n. 空肠梭型; o. 回肠梭型; p. 直肠梭型和锥体型; q. 食管椭圆型; r. 贲门梭型; s. 胃梭型; t. 幽门椭圆型; u. 十二指肠梭型; v. 空肠椭圆型; w. 回肠梭型; x. 直肠椭圆型和锥体型。箭头指示嗜银细胞。
- a. Cone-shaped, in the esophagus; b. Cone-shaped, in the cardia; c. Fusiformis, in the gastric body; d. Ellipse, in the pylorus; e. Fusiformis, in the duodenum; f. Fusiformis, in the jejunum; g. Cone-shaped, in the ileum; h. Ellipse, in the rectum; i. Fusiformis, in the esophagus; j. Cone-shaped, in the cardia; k. Cone-shaped, in the gastric body; l. Ellipse, in the pylorus; m. Fusiformis, in the duodenum; n. Fusiformis, in the jejunum; o. Fusiformis, in the ileum; p. Fusiformis and Cone-shaped, in the rectum; q. Ellipse, in the esophagus; r. Fusiformis, in the cardia; s. Fusiformis, in the gastric body; t. Ellipse, in the pylorus; u. Fusiformis, in the duodenum; v. Ellipse, in the jejunum; w. Fusiformis, in the ileum; x. Ellipse and Cone-shaped, in the rectum. The arrow points to the argyrophilic cells.

表1 不同时期牛蛙消化道嗜银细胞的分布密度

Table 1 The density of argyrophil cells of different periods in the digestive tract of *Rana catesbeiana*

部位 Region	冬眠期前 Pre-hibernation		冬眠期 Hibernation		冬眠期后 Post-hibernation	
	内分泌型细胞 Enclosed type	外分泌型细胞 Open type	内分泌型细胞 Enclosed type	外分泌型细胞 Open type	内分泌型细胞 Enclosed type	外分泌型细胞 Open type
食管 Esophagus	1.3 ± 0.1 ^{a**}	2.9 ± 0.1 ^a	7.7 ± 0.2 ^{c**}	15.1 ± 0.2 ^d	0.7 ± 0.1 ^{a*}	1.3 ± 0.2 ^a
贲门 Cardia	1.9 ± 0.2 ^{b**}	4.2 ± 0.2 ^b	2.8 ± 0.1 ^{a**}	4.5 ± 0.2 ^a	2.9 ± 0.2 ^{d**}	5.6 ± 0.2 ^e
胃 Gastric body	3.3 ± 0.1 ^{c**}	8.3 ± 0.3 ^d	11.6 ± 0.2 ^{d**}	14.1 ± 0.2 ^c	1.3 ± 0.1 ^{b**}	3.2 ± 0.1 ^b
幽门 Pylorus	3.4 ± 0.1 ^{c**}	7.1 ± 0.2 ^c	4.2 ± 0.1 ^{b**}	6.8 ± 0.2 ^b	2.1 ± 0.2 ^{c**}	4.8 ± 0.2 ^d
十二指肠 Duodenum	5.0 ± 0.2 ^{d**}	10.5 ± 0.3 ^e	14.2 ± 0.2 ^{c**}	19.5 ± 0.4 ^f	3.4 ± 0.1 ^{e**}	7.5 ± 0.2 ^f
空肠 Jejunum	5.5 ± 0.2 ^{e**}	11.5 ± 0.2 ^e	12.1 ± 0.2 ^{d**}	23.3 ± 0.3 ^g	4.0 ± 0.1 ^{f**}	7.7 ± 0.2 ^f
回肠 Ileum	3.5 ± 0.1 ^{c**}	7.8 ± 0.2 ^{cd}	12.8 ± 0.3 ^{d**}	18.4 ± 0.5 ^{ef}	3.3 ± 0.1 ^{c**}	6.0 ± 0.2 ^e
直肠 Rectum	3.1 ± 0.1 ^{c**}	7.4 ± 0.2 ^{cd}	11.4 ± 0.3 ^{d**}	17.2 ± 0.4 ^e	2.3 ± 0.1 ^{c**}	3.9 ± 0.1 ^c

数据以平均值 ± 标准误表示; 相同时期同一部位数据内分泌型细胞和外分泌型细胞肩标*表示差异显著 ($P < 0.05$), 肩标**表示差异极显著 ($P < 0.01$); 同列数据肩标相同小写字母表示差异不显著 ($P > 0.05$), 小写字母完全不同表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Data are expressed as Mean ± SE; Shoulder mark * of data at the same location in the same period indicated significant difference ($P < 0.05$), and shoulder mark ** indicated extremely significant difference ($P < 0.01$). For the data in the same column, the same lowercase letters mean no significant difference ($P > 0.05$), while the completely different lowercase letters mean significant difference ($P < 0.05$).

的主要场所, 钙、胆盐、维生素 B₁₂ 等物质均在小肠各处被吸收, 嗜银细胞在贲门和胃体处为分布密度高峰, 回肠处为分布密度低谷, 整体呈现倒“V”型分布(赵洋洋等 2020), 这可能是由于青海沙蜥生活在高海拔低温低氧的环境中, 其特有的消化道组织结构分布能够帮助其对脂肪进行吸收利用以及促进血液循环增加氧气的供应, 嗜银细胞在胃部的分布最高, 是由于胃中含有大量的分泌物增强食物在胃部进行消化的能力, 以便在小肠处进行吸收, 其消化道结构特点为其适应高海拔低氧环境提供了有力的帮助。本研究中, 牛蛙消化道嗜银细胞呈倒“U”型分布模式, 在十二指肠和空肠处存在明显的密度高峰, 表明该部位的消化作用和运动机能最强。与小肠处嗜银细胞相比, 牛蛙食管处嗜银细胞分布密度相对较低, 食管部的嗜银细胞主要作用是用于感受吞咽食物时的机械压力, 而同属无尾目的中华大蟾蜍 (*B. gargarizans*) 食管处的嗜银细胞密度高于小肠中的嗜银细胞密度, 但东北林蛙 (*R. dybowskii*) 食管处嗜银细胞的分布密度同牛蛙一样在整个消化道中相对较低(吴昊 2013), 可能由于东

北林蛙和牛蛙主要以小型昆虫为食, 不需要将食物通过食管的挤压进入胃部。

两栖类冬眠过程处于不进食状态, 消化道的吸收功能和消化活动减弱, 这是降低能量消耗的一种方式(牛永刚 2019)。在冬眠期, 两栖类的消化道结构在细胞水平上并未发生显著变化(楚德昌等 2004), 但为了增加其在冬眠期的免疫能力, 机体分泌 5-羟色胺(5-HT)、胃泌素(gastrin, GAS)、胰多肽(pancreatic polypeptide, PP)、胰高血糖素(glucagon, GLU)、生长抑素(somatostatin, SS) 和神经肽 Y(neuropeptide Y, NPY) 的免疫反应细胞的密度及免疫反应强度均显著升高(楚德昌等 2004, Wang et al. 2014b), 消化道对肾上腺素与乙酰胆碱两种神经递质更敏感, 消化道的运动振幅和运动能力明显增强(楚德昌 2001)。本研究结果证实, 在冬眠期, 牛蛙消化道嗜银细胞的形态虽然未有显著改变, 但除贲门和幽门外, 消化道其余部位嗜银细胞的密度显著升高, 从而分泌更多的 5-羟色胺和黏液, 5-羟色胺可以增加机体的免疫调节, 弥补由于冬眠期间肠道微生物多样性及丰富度下降对机体的影

响(朱宇航等 2021), 分泌的黏液含有非特异性免疫因子和特异性的免疫球蛋白成分, 能够起到黏膜免疫防御的功能(吴媛媛 2015), 在润滑器官和保护器官免受促溶解变性及抑制病原菌的重要作用(Mahfud et al. 2020)。但贲门和幽门部位嗜银细胞的密度没有显著变化, 这是由于食管和贲门对食物起到润滑作用, 同时防止食物及胃液反流入食管, 幽门则将胃中的食物挤压进入肠道继续进行消化吸收, 而食管和胃体处嗜银细胞显著增加, 其消化功能和润滑作用也显著提升, 从而降低了贲门和幽门部的消化压力, 因此贲门和幽门部的嗜银细胞密度无显著变化, 同时导致了牛蛙冬眠期消化道不同部位嗜银细胞密度的分布模式由倒“U”型变为“~”型。

参 考 文 献

- El-Salhy M, Grimelius L, Wilander E, et al. 1981. Histological and immunohistochemical studies of the endocrine cells of the gastrointestinal mucosa of the Toad (*Bufo regularis*). *Histochemistry*, 71(1): 53–65.
- Gerhard H, Sylvia O, Ralf E. 2004. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 141(3): 317–329.
- Mahfud M, Ernawati E, Budipitjo T, et al. 2020. An immunohistochemical study of endocrine cells in the digestive tract of *Varanus salvator* (Reptile: Varanidae). *Veterinary World*, 13(9): 1737–1742.
- Niu Z Y, Xue H Y, Jiang Z Y, et al. 2022. Effect of temperature on intestinal microbiota and lipid metabolism in *Rana chensinensis* tadpoles. *Environmental Science and Pollution Research*, 2022(30): 35398–35412.
- Sartori S S R, Peixoto J V, Lopes V D P G, et al. 2018. Neuroendocrine structures of the small intestine of the capybara *Hydrochoerus hydrochaeris* (Mammalia, Rodentia). *Animal Biology*, 68(1): 89–104.
- Wang H, Zhang S, Zhou N, et al. 2014a. Distribution of endocrine cells in the digestive tract of *Alligator sinensis* during the active and hibernating period. *Tissue and Cell*, 46(5): 343–351.
- Wang H, Zhou N, Rui Z, et al. 2014b. Identification and localization of gastrointestinal hormones in the skin of the Bullfrog *Rana catesbeiana* during periods of activity and hibernation. *Acta Histochemica*, 116(8): 1418–1426.
- Wang J X, Peng K M, Liu H Z, et al. 2010. Distribution and morphology of argyrophilic cells in the digestive tract of the African Ostrich. *Tissue and Cell*, 42(1): 65–68.
- 陈慧, 郭慧, 方翔, 等. 2014. 饥饿和冬眠期牛蛙胃肠胰系统内分泌细胞的变化. *水生生物学报*, 38(1): 187–192.
- 陈霞, 任春宇, 李淑兰. 2014. 极北鲵消化道嗜银细胞的胚后发生. *动物学杂志*, 49(4): 546–551.
- 陈勇, 吴莉芳, 张东鸣, 等. 2000. 利用塑料大棚缩短牛蛙冬眠期的研究. *吉林农业大学学报*, 22(2): 97–99.
- 楚德昌. 2001. 冬眠与非冬眠刺猬小肠运动机能与对 Ad、Ach 反应敏感性比较. *四川动物*, 20(4): 217–219.
- 楚德昌, 邓振旭. 2004. 中华蟾蜍、黑斑蛙冬眠期与非冬眠期消化管嗜银细胞的比较. *动物学杂志*, 39(1): 21–24.
- 邓孔昭. 1980. 胃肠道内分泌细胞及其激素. *生理科学进展*, 11(2): 113–119.
- 窦歆凯. 2021. 牛蛙研究现状与展望. *知识窗: 教师版*, (3): 95.
- 方德福. 1995. 现代医学实验技巧全书. 北京: 北京医科大学、中国协和医科大学联合出版社, 51–52.
- 郭慧, 周乃珍, 赵帅, 等. 2013. 牛蛙变态发育前后消化道内分泌细胞的变化. *水生生物学报*, 37(3): 541–546.
- 黄威权, 黄荫乔, 王文超, 等. 1985. 大鼠小肠嗜银、亲银细胞的分布及形态学观察. *解剖学报*, 16(4): 412–416, 457.
- 李佳洲, 李桂芬, 苏福来, 等. 2011. 版纳鱼螈消化道嗜银细胞的分布及形态学. *解剖学杂志*, 43(2): 213–216.
- 梁翼东, 秦宇. 2018. 青海沙蜥消化道嗜银细胞的分布及形态观察. *青海畜牧兽医杂志*, 48(3): 17–19, 47.
- 马雪泷, 唐鑫生, 吴仁红, 等. 2012. 凹耳蛙消化道组织学和嗜银细胞形态观察. *动物学杂志*, 47(1): 9–15.
- 牛鑫鑫. 2013. 花背蟾蜍脏器大小、肠道可塑性和内分泌细胞的季节变化. 合肥: 安徽农业大学硕士学位论文.
- 牛永刚. 2019. 高山倭蛙冬眠的生理生化特征及分子机制. 兰州: 兰州大学博士学位论文.
- 欧阳凤, 张文学, 陈晓虹. 2007. 叶氏隆肛蛙和太行隆肛蛙消化道 5-羟色胺内分泌细胞. *解剖学杂志*, 30(4): 493–495.
- 任春宇. 2012. 极北鲵消化道组织学及其内分泌细胞的研究. 哈尔

- 滨: 哈尔滨师范大学硕士学位论文.
- 任春宇, 曹雷, 李淑兰, 等. 2011. 极北鲵与东北小鲵消化道嗜银细胞的比较. 中国农学通报, 27(11): 46–49.
- 唐云, 曹坤, 刘龙伟, 等. 2017. 花鱂消化道嗜银细胞的分布及形态学观察. 黑龙江畜牧兽医, (11): 245–247, 300.
- 汪寅, 汪子怡, 刘溯源, 等. 2019. 中华蟾蜍登陆后消化道嗜银细胞形态和分布密度的增龄变化. 中国组织化学与细胞化学杂志, 28(4): 345–349.
- 吴昊. 2013. 东北林蛙冬眠期前后消化道内分泌细胞的比较研究. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学硕士学位论文.
- 吴媛媛. 2015. 中华蟾蜍变态发育过程中消化道黏液细胞和黏膜酶及皮肤生物活性物质的适应性变化. 芜湖: 安徽师范大学硕士学位论文.
- 伍亮, 赵秋平, 吴颖, 等. 2018. 花背蟾蜍消化道嗜银细胞形态和分布密度的增龄变化. 中国组织化学与细胞化学杂志, 27(6): 548–552.
- 杨贵波, 陈茂生, 邓泽沛, 等. 1995. 大熊猫胃肠道内分泌细胞分布型的研究. 兽类学报, 15(1): 4–10.
- 张敏军, 陈霞. 2020. 8周有氧运动对肥胖大鼠消化道嗜银细胞形态及分布密度的影响. 动物学杂志, 55(6): 752–759.
- 张志强. 2013. 两栖类消化道嗜银细胞和 5-羟色胺细胞的研究进展. 中国组织化学与细胞化学杂志, 22(2): 172–175.
- 赵成坚, 黄勇, 刘武, 等. 2021. 蛤蚧冬眠期与非冬眠期消化道嗜银细胞的比较. 养殖与饲料, 20(10): 13–16.
- 赵文艳, 李淑兰. 2003. 黑斑蛙胃肠道嗜银细胞的分布及形态学研究. 中国比较医学杂志, 13(6): 48–51.
- 赵洋洋, 祁玥, 王晓宁, 等. 2020. 青海沙蜥消化道组织结构及嗜银细胞研究. 生态学报, 40(16): 5855–5861.
- 朱宇航, 司华哲, 张玉, 等. 2021. 冬眠行为与动物肠道微生物相互作用机制的研究进展. 动物营养学报, 33(7): 3719–3725.