

水螅离体组织的摄食反应*

汪安泰 高勇**

王邦安

(安徽师范大学生物学系 芜湖市 241000) (皖南医学院生理学教研室 芜湖市 241001)

摘要 本文用 8 种切割方式将水螅切成不同大小的组织片,术后分别移到涂有杆吻虫汁液的载玻片上观察和摄影,部分样品进行石蜡切片。结果表明:(1)无口缘组织的离体组织片无摄食反应,附有口缘组织的任何组织均有显著的摄食反应。(2)离体的垂唇和离体的远端半个垂唇能完成吞食过程。(3)口缘约有 10 个伪足交替地活动,内边缘细胞及其伪足具有牵引垂唇扩展、加强对食物的吸附力和吞食能力等方面的功能。(4)离体头部的口在玻片上扩展至极限时,口周长达 4 000 μm 多。(5)纵剖的水螅组织在杆吻虫汁液诱导下,头部组织向外折叠,从折叠的内表面上,可区分鞭毛和不同发育程度的腺细胞。最后,对内胚层边缘细胞的功能和水螅的张口模式等作了初步讨论。

关键词 水螅 离体组织 摄食反应 伪足

水螅的口平时紧闭,摄食时能极度地扩张。在发育方面,口与原肠胚的胚孔相当。近期有学者对水螅的口是一个固定的专门结构提出疑问^[1]。Lenhoff 发现水螅离体头对 10^{-5} mole/L 谷胱甘肽有一定摄食反应^[2]。Wood 从超微结构上发现水螅口缘内侧有一种“移行细胞”(transitional cells)^[3]。也有人称“栓细胞”(plug cells)^[1]。Technau 用免疫化学方法鉴定后指出,水螅口缘内侧单抗 L_{96} 细胞完全同“移行细胞”,建议改称为“边缘细胞”(boundary cells)。同时指出,水螅口是一个稳定的结构,并提出一个“张口模式”(model for mouth opening)^[4]。作者(1991)对水螅的张口过程曾作过专门观察^[5]。本文于 1995 年 10 月至 1996 年 11 月,以杆吻虫(*Stytaria fossularis*)诱导大小不同的水螅离体组织,仔细观察其摄食反应,描述了离体组织及其边缘细胞在摄食反应期间的动态过程,对化学感受器的分布情况和边缘细胞的功能作了初步研究。

1 材料与方 法

1.1 实验用水螅(*Pelmatohydra pseudoligac-tis*)的准备同作者 1996 年使用的方法^[6],杆吻虫的准备同作者 1991 年使用的方法^[5]。

1.2 本实验共使用 160 个带芽体的水螅,按切

割方式分为 8 组,每组 20 个水螅,分 3 次进行实验,初次使用 4 个,后每次使用 8 个。各组切割方式如下:

- 第 1 组,沿纵轴将水螅纵切为 2 部分。
- 第 2 组,在亚垂唇区横切,分离头部。
- 第 3 组,将离体头纵切为 2 部分。
- 第 4 组,将离体头纵切为 3 部分。
- 第 5 组,将离体头纵切为 6 部分。
- 第 6 组,在垂唇基部横切,分离垂唇。
- 第 7 组,在离体垂唇中部横切。
- 第 8 组,将离体垂唇纵切为 2 部分。

1.3 每次实验前 1 天挑选 4 或 8 个饱食的水螅置于培养皿,24 小时 后在双筒解剖镜下按设定的方式进行切割。另取 1 条杆吻虫置于载玻片上,用滤纸吸干虫的体表水,玻棒研压虫体,取另一干净载玻片刮除虫体碎肉,只留杆吻虫汁液的湿迹。再把术后水螅组织移到该载玻片上,加 2 滴清水,置于暗视野和普通显微镜下观察和摄影。由于水螅接触到杆吻虫汁液数秒内,很快出现摄食活动,有的出现很强烈的摄食

* 安徽省教委科学研究基金资助课题;

** 现在合肥市 26 中学工作;

第一作者介绍:汪安泰,男,42 岁,高级实验师;

收稿日期:1997-03-30,修回日期:1997-06-06

反应(详见汪安泰, 1991)。因此, 本实验观察 5 分钟后仍无任何活动迹象, 视为无摄食反应, 终止观察。对有活动的组织进行跟踪观察, 至组织片恢复至初始状态时为止, 观察时间约 16 (12~40) 分钟。部分样品用 60℃ 的 F. A. A. 固定液杀死固定。石蜡切片, 切片厚 8 μm 。H. E. 染色。

2 结果

2.1 第 1 组, 纵切为 2 部分的水螅组织有较强的摄食反应。实验刚开始, 各触手交替地呈扭曲状快速收缩, 后缓慢伸展。垂唇朝口端方向伸展, 15~30 秒, 垂唇组织扩散呈扇形。有 6 例扩展至极限后, 向外翻转折叠, 保持折叠状态的时间为 5~28 分。这时能清晰地观察到内胚层表面的生活形态: 每个内皮肌细胞中央有 2 根游离鞭毛 (free flagella), 折叠位置的游离鞭毛呈静止状态, 长度约 30 \pm 5 μm , 翻转面上的游离鞭毛有呈静止和摆动 2 种状态。摆动时, 相邻 2 根鞭毛合在一起, 呈螺旋状摆动, 但摆动的频率明显比正常水螅低^[5]。腺细胞呈一串串葡萄状, 成熟腺细胞上的腺泡呈圆球状, 大小相似。未成熟腺细胞的腺泡亦呈圆球状, 但腺泡直径明显比前者小。衰老腺细胞上的腺泡已出现萎缩和变形, 衰老程度在形态上有明显区别。本实验尚没辨别出粘鞭毛 (adherent flagella) 和微绒毛 (microvilli)^[3]。

2.2 第 2 组, 水螅离体头有很强的摄食反应。将离体头的口面朝玻片, 切面朝上, 垂唇在 5~15 秒内开始蠕动, 口紧贴玻片扩张。扩张时, 不同部位的口周组织交替地向不同辐射方向蠕动, 其过程是: 内胚层边缘某一处或不相邻的几处细胞伸出透明的呈宽扁状的伪足 (图 1 见图版 I, 下同), 数量很少, 在二条触手之间仅有 1~2 个伪足。有的伪足呈近似长方形 (图 2)。当伪足伸展至一定限度后, 外胚层边缘细胞向外扩展, 覆盖在伪足上方, 在光镜下能清晰地观察到外胚层边缘细胞内的粘性刺丝囊 (图 3), 但中胶层边缘仍滞留于口缘之后 (图 3, 4)。最后, 中胶层边缘才扩展至口缘。这时, 口缘光

滑, 见不到伪足 (图 4)。不同部位的垂唇以这种方式交替不断地向辐射方向蠕动扩展, 垂唇内表面紧贴载玻片 (图 4)。当垂唇扩展至一定极限时, 口缘出现徘徊蠕动。这种蠕动是由于口缘某一处或不相邻的几处边缘出现快速后缩 10~80 μm , 片刻, 内胚层边缘细胞又慢慢伸出伪足, 并逐渐使后缩部分保持在最初达到的极限位置。口扩展到极限时的最大口周长达 4 000 μm 多, 口缘覆盖面是胃区横切面的 25 倍多。该组无头的体柱组织均无摄食反应。

2.3 第 3、4、5 组, 这 3 组结果相同, 均有明显的摄食反应。先是垂唇组织伸展, 内胚层边缘细胞伸出伪足, 不久被外胚层边缘细胞体覆盖, 但中胶层边缘始终滞后于口缘。垂唇的扩展程度明显低于离体的水螅头 (图 5, 6)。口缘呈光滑的弧形, 外胚层边缘细胞内可见到刺丝囊 (图 6)。

2.4 第 6 组, 离体垂唇具有正常水螅垂唇的吞食功能。将离体垂唇置于表面皿, 加适量清水; 另取杆吻虫 1 条, 切下杆吻虫后部幼体, 约 4 mm 长, 投入皿内, 在解剖镜下把杆吻虫幼体断片移近离体垂唇口端, 垂唇逐渐纵向伸展, 口张开, 口缘呈波浪状曲线, 并不断变化。当口缘上某一点接触到食物时, 整个口缘很快向前吸住食物的端部, 并交替地向前蠕动。先一处或不相邻的几处组织交替向前蠕动, 其他位置处于静止状态。然后, 前者静止, 后者活动。约 10 秒, 口缘运动到食物末端, 口关闭, 食物从切面端滑出。用针再次将食物拨至口端, 离体垂唇又重复上述过程。连续 3 遍, 结果一致。由于上述吞食过程时间短, 在解剖镜下没有分辨出伪足的活动。

2.5 第 7 组, 离体垂唇被横切为 2 部分, 远端部有吞食行为, 近端部无任何反应。把蚤状蚤 (*Daphnia pulex*) 卵移到离体垂唇的远端部口边, 口先蠕动, 张口, 触及卵后, 口顺着卵的表面蠕动, 很快把卵含入“口内”。不久, 口缘到达卵的另一端后关闭口, 微小的远端垂唇组织从卵上落至皿底。将卵移到离体垂唇近基的一半垂唇组织的前端, 无任何反应。

2.6 第8组,离体垂唇纵切为2部分仍有明显的摄食反应。组织片蠕动较频繁,但组织扩展程度不如第3、4、5组。将1个蚤状溇卵移至组织片端部,该组织片立即向前蠕动,从卵的一端爬到卵的上方,又很快从卵的另一端沉入水底。将同一个卵再次移至垂唇组织片端部,仍重复上述活动。

3 讨论与结论

3.1 “外边缘细胞”与“内边缘细胞” 国外学者将外胚层口缘上的细胞称为“莲座细胞”(rosette cells)或“唇细胞”(lip cells)^[1],对内胚层口缘上的细胞称为“移行细胞”(transitional cells)^[3]、“栓细胞”(plug cells)^[1]或“边缘细胞”(boundary cells),也可理解为“边界细胞”,是不同于内胚层细胞类群,又不同于外胚层细胞类群,介于2个细胞层边缘的一种细胞(详见Technau, 1995)^[4]。为描述方便,本文暂将内胚层口缘上的细胞称为“内边缘细胞”(inner boundary cells),以区别外胚层口缘上的细胞,并将“莲座细胞”或“唇细胞”改称“外边缘细胞”(outer boundary cells)。

3.2 伪足

3.2.1 本实验首次发现,口部扩展时,内边缘细胞有透明的宽扁形伪足伸出活动。伪足数量在2个触手之间仅有1~2个,口周约有10个伪足交替地活动。伪足的宽度随口的周长而变化。汪安泰(1996)^[7]首次发现基盘附着层周围有伪足活动,伪足宽度变化甚微,长度变化较频繁,基盘附着层周围的许多伪足交替地变化长度,以此增加对水面的吸附力和吸附面积(详见该文)。本实验发现,内边缘细胞及其伪足亦有这种吸附作用。口缘伪足不同于基盘伪足。

3.2.2 内边缘细胞的伪足活动能牵引外边缘细胞向外逐渐扩展,以此带动整个头部组织扩展。例如,其一,见本实验第2组,水螅口在玻片上扩展至极限时的口周长达4 000多 μm ,是谷胱甘肽诱导张口的口周长(2 000多 μm)^[2,4]的2倍以上,口缘覆盖面是胃区横切面的25倍多,这在动物界中是极为少见的。如果没有内

边缘细胞伪足的牵引作用,而是“垂唇外胚层组织的收缩作用^[4]”,是很难达到这种张口程度的。其二,口缘扩展至极限后,不同部位的局部口缘经常交替地出现快速后缩10~80 μm 。不久,伪足又从该部位口缘处慢慢地紧贴玻片伸出来,伸至一定程度停止,可见到外边缘细胞向外扩展,覆盖在伪足上方,最后才是中胶层的边缘向外扩展至口缘。至于内边缘细胞及伪足是如何牵引外边缘细胞和中胶层扩展的目前还不清楚,有待研究。

3.2.3 口缘扩展至一定限度,内边缘细胞的伪足活动,是维持伪足吸附力与垂唇组织张力(既作用力与反作用力)动态平衡的一种现象。如果出现较大范围内边缘细胞吸附力减弱,会立即出现头部外翻现象。如,本实验第1组结果(第2组也有此现象,结果中未描述,详见汪安泰1991年报道^[5])。比较图7,图8和图9,内边缘细胞的吸附面随口的扩展程度而改变,至口扩展后期,其吸附面是垂唇一个内皮肌细胞吸附面的数十倍,事实上,在生活状态中,其比例相差更大。因此,我们认为,与内边缘细胞相比,垂唇内表面的吸附力是次要的。如果前者与后者的吸附力相近,当局部口缘吸附面松动时,不会导致整个头部外翻,只能引起整个垂唇收缩。事实是垂唇外翻的速度很快,象弹簧回弹一样迅速外翻。在正常水螅吞食过程中,水螅能顺利吞食比自身大数倍的食物,与内边缘细胞及其伪足的作用密切相关。

综上所述,内边缘细胞及伪足具有增加吸附面积与吸附力,牵引垂唇扩展和提高吞食效果及吞食能力等方面的生理功能。

3.3 口缘伪足交替活动加强摄食功能 Technau(1995)测出水螅内边缘细胞约有10个左右^[4]。Campbell(1987)认为有百余个细胞^[1]。我们观察到口周约有10个内边缘细胞伪足活动。认为前者的结果比较正确。如果细胞数较多,伸出的伪足形态似乎应该呈指状或长三角形,如基盘周围腺细胞很多,伸出的伪足呈长三角形^[7],而不是宽扁形。Technau(1995)根据用谷胱甘肽诱导水螅的观察结果,提出一种“张口

模式”,认为是垂唇外胚层细胞纵向收缩,牵动内边缘细胞外翻,引起水螅口张开^[4]。这种张口方式,作者在过去系列工作中曾见过多次,但不是唯一的张口方式。如图7,当垂唇扩展时,口已张开,未发现外胚层细胞纵向收缩和内边缘细胞外翻。如图8,当垂唇向前延伸时,口已张开,亦无“模式”现象。又如图9,内边缘细胞和外边缘细胞同步向前伸展时,水螅口已张开等。因此,水螅的摄食行为及其细胞间的相互协调机理是比较复杂的,不宜以某一种“模式”去描述。

3.4. 水螅的化学感觉细胞 有学者提出水螅的化学感觉细胞较密集地分布在触手与垂唇的交接处^[8], Kinnamon(1981)从连续关薄切片上观察到,化学感觉细胞分布在垂唇远端。本实验证实,无垂唇的离体组织或无口边缘组织的任何大小组织均无摄食反应,附有口缘组织的离体组织,其摄食反应均很明显。表明化学感觉细胞绝大多数分布在垂唇顶端部。

3.5 纵切水螅组织的外翻观察 作者(1991)对腔肠内表面的活体形态作过观察^[5]。本实验发现,纵切为2部分的水螅组织,在杆吻虫汁

液诱导下,有30%的组织出现外翻。对内表面形态的观察效果更好一些,观察时间较长,可清晰地观察到鞭毛的长度、数量及腺细胞的形态、分布和衰老状态。

参 考 文 献

- 1 Campbell, R. D. Structure of the mouth of *Hydra* spp. A breach in the epithelium that disappears when it closes. *Cell Tissue Res.*, 1987, 249:189~197.
- 2 Lenhoff, H. M. Activation of the feeding reflex in *Hydra littoralis*. *The Journal of General Physiology*, 1961, 45:331~343.
- 3 Wood, R. L. The fine structure of the hypostome and mouth of *Hydra*. *Cell Tissue Res.*, 1979, 199:319~338.
- 4 Technau, U. and T. W. Holstein. Boundary cells of endodermal origin define the mouth of *Hydra vulgaris*. *Cell Tissue Res.*, 1995, 280:235~242.
- 5 汪安泰. 水螅腔肠的活体观察. 动物学杂志, 1991, 26(5): 36~38.
- 6 汪安泰. 水螅的消化、排遗和触手生长模式的研究. 动物学杂志, 1996, 31(2):1~5.
- 7 汪安泰. 水螅的反口孔结构和功能. 动物学报, 1996, 42(2):135~139.
- 8 Kinnamon, J. C., J. A. Westfall. A three dimensional serial reconstruction of neuronal distributions in the hypostome of a *Hydra*. *J. Morph.*, 1981, 169:321~329.

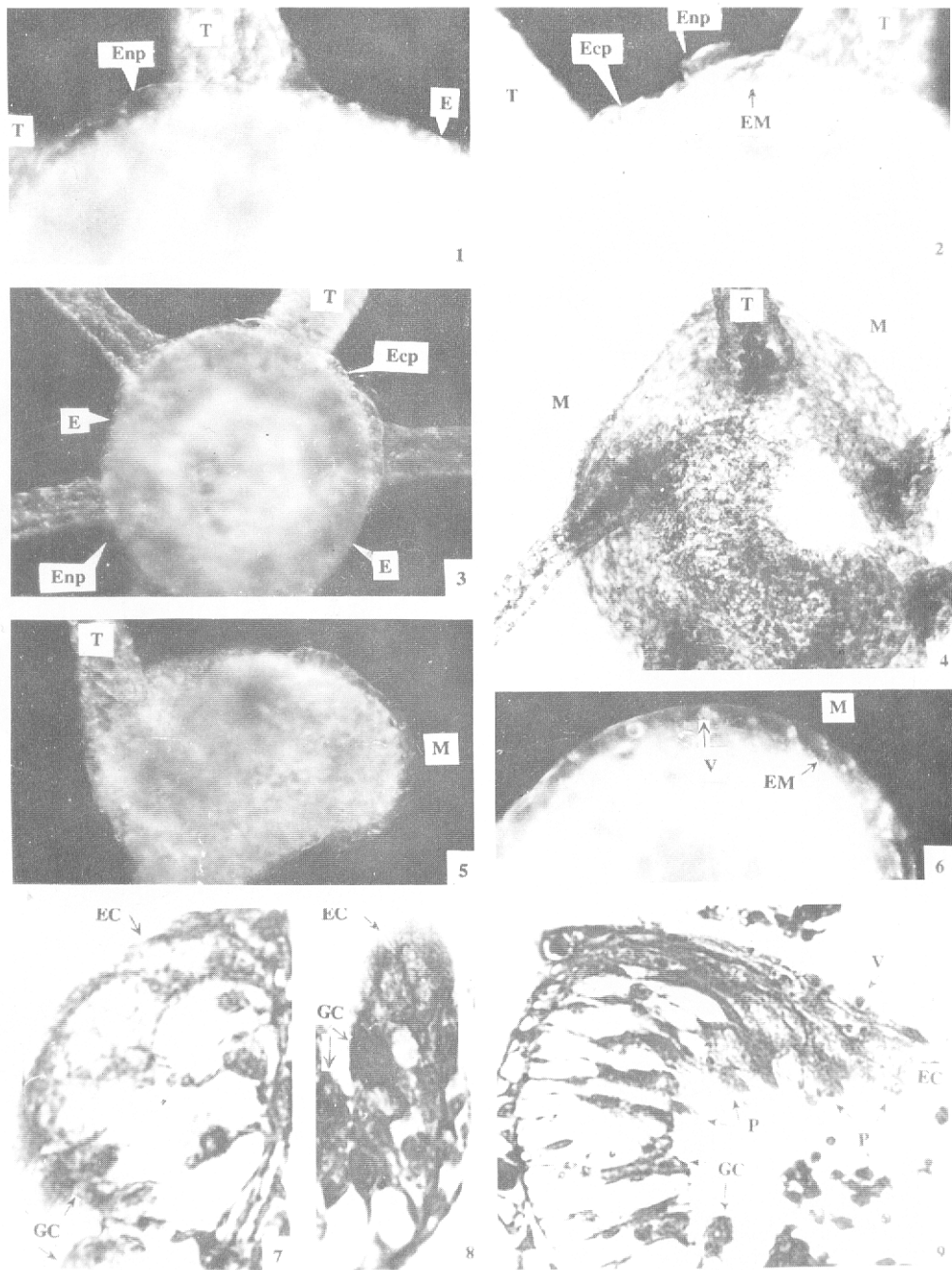


图 1 垂唇内表面示伪足, ×540;图 2 同 1,示伪足和外胚层边缘细胞;图 3 离体头内表面观示口周形态, ×180;图 4 离体头背面观 示极度扩展时的形态, ×180;图 5 1/6 离体头的组织的摄食反应示组织扩展状态, ×216;图 6 同 5 示口缘形态, ×630;图 7 垂唇刚扩展时的头部纵切, ×1 530; 图 8 垂唇向口端伸展时的头部纵切, ×1 260;图 9 垂唇边缘伸展时的头部纵切, ×1 350 T:触手, Enp:伪足, E:口缘, Ecp:外胚层边缘细胞, EM:中胶层边缘, M:内、外胚层边缘, EC:内胚层边缘细胞, GC:腺细胞, V:卷缠刺丝囊。

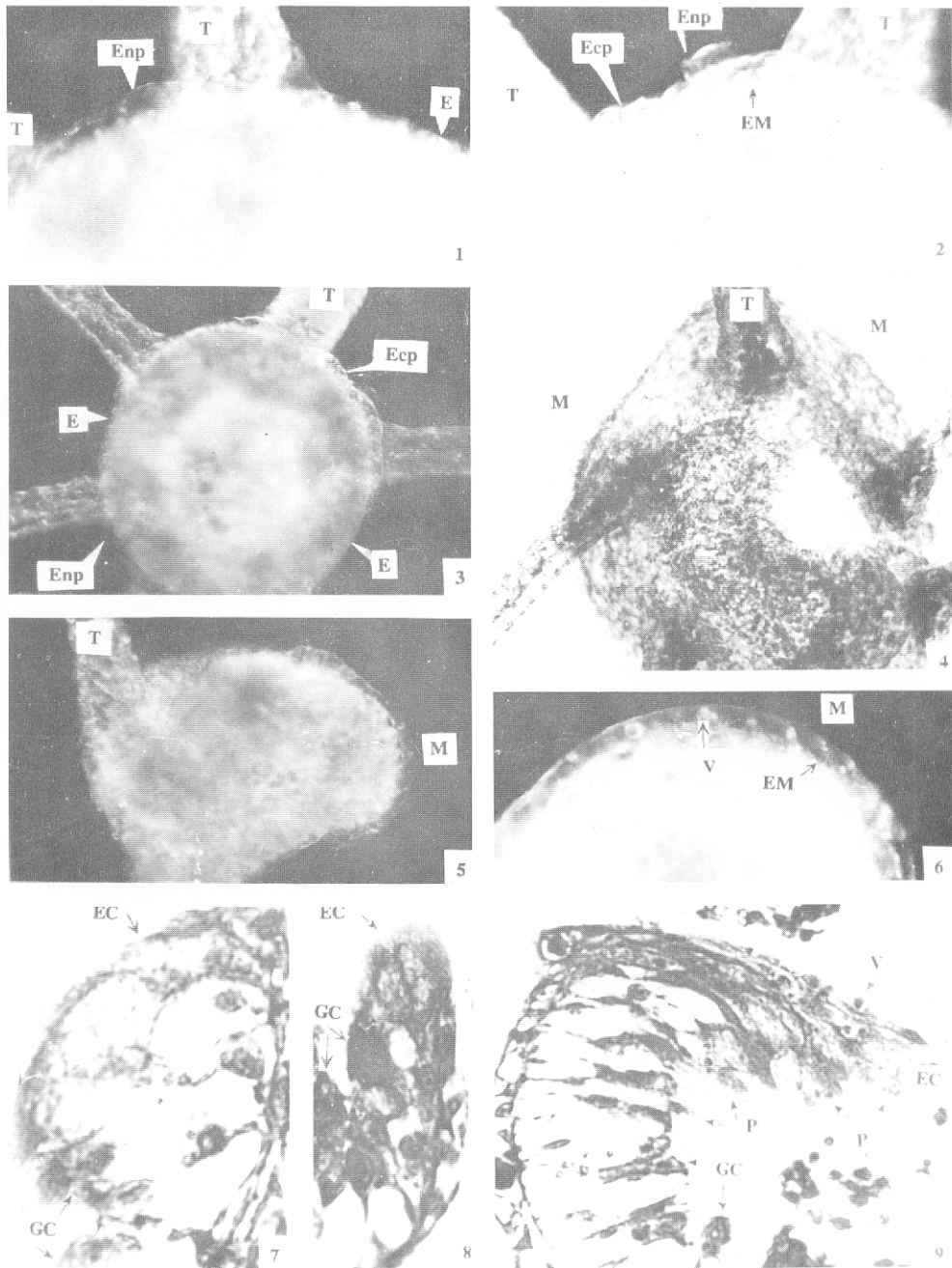


图 1 垂唇内表面示伪足, $\times 540$; 图 2 同 1, 示伪足和外胚层边缘细胞; 图 3 离体头内表面观示口周形态, $\times 180$; 图 4 离体头背面观 示极度扩展时的形态, $\times 180$; 图 5 1/6 离体头的组织的摄食反应示组织扩展状态, $\times 216$; 图 6 同 5 示口缘形态, $\times 630$; 图 7 垂唇刚扩展时的头部纵切, $\times 1530$; 图 8 垂唇向口端伸展时的头部纵切, $\times 1260$; 图 9 垂唇边缘伸展时的头部纵切, $\times 1350$ T: 触手, Enp: 伪足, E: 口缘, Ecp: 外胚层边缘细胞, EM: 中胶层边缘, M: 内、外胚层边缘, EC: 内胚层边缘细胞, GC: 腺细胞, V: 卷缠刺丝囊。