

中国对虾幼体复眼的超微结构

张志峰 廖承义 刘晓云* 范瑞青* 姜明* 高澜* 徐怀恕
(青岛海洋大学海洋生命学院, 266003)
(青岛海洋大学测试中心, 266003)*

摘要 用电镜对中国对虾幼体复眼的超微结构进行了研究。结果表明, Z_1 期复眼仅处于眼基细胞状态, 至 Z_2 期, 构成复眼的每个个眼的基本组成结构已具备, 但各部分结构尚待进一步发育。个眼的小眼面至仔虾期以前均呈六角形状, 但当仔虾体长达 0.7~0.8cm 时, 小眼面基本成为方形。随着幼体发育, 角膜厚度渐增; 其下角膜生成细胞中的主要胞器, 如线粒体、粗面内质网逐渐减少; 幼体阶段, 晶状体外亦有角膜生成细胞延伸而成的鞘包围, 晶状体束在 Z_3 期或 Z_2 末期才由晶状体细胞分泌而成, 晶状体细胞似有逐渐变小的趋势, 而晶状体束则逐渐粗大; 晶状体基部周围的虹膜色素细胞在仔虾期以前均未见色素颗粒产生; 小网膜细胞内的色素颗粒随发育稍有增多, 由小网膜细胞微绒毛构成的感杆束在 Z_2 期便已形成, 且以后逐渐加长。

关键词 中国对虾, 幼体, 复眼, 超微结构

对甲壳动物复眼超微结构的研究, 国外已有了一些工作。我国在近几年也开始了这方面的研究, 但多数集中于成体甲壳动物[胡景杰等 1998, 袁维佳等 1997, 陈四清等 1996, Thomas 和 Comin 1986], 而关于其复眼发育的超微结构研究, 目前仅见少数报道[Meyer-Rochow 1975]。本文以中国对虾幼体为研究对象, 从超微水平研究其复眼的发生和发育, 为进一步探讨其功能和对虾幼体的基础研究提供参考资料。

1 材料与方法

中国对虾的无节幼体到仔虾各期幼体采集于青岛崂山对虾育苗场。

透射电镜: 戊二醛、锇酸双固定, EPON812 浸透包埋, LKB-NOVA 型超薄切片机上切片, 铀、铅双重染色, H-7000 型透射电镜观察拍照。

扫描电镜: 戊二醛、锇酸双固定, ECP-2 型 CO_2 临界干燥器干燥, IB-5 型离子镀膜机上喷金, Stereoscan 250MK3 型扫描电镜观察、拍照。

2 结果

2.1 眼基细胞

由无节幼体时期发展而来的复眼原基细胞不断增殖, 进入蚤状幼体时期, 逐渐外突呈泡状, 形成两个眼叶, 每个眼叶由表层的眼基细胞和深层的神经细胞两部分组成, 且二者之间由

狭窄的腔隙分隔(图版 I-1)。

眼基细胞为长形细胞,排列紧密,胞核大,呈长椭圆形或梭形,核内可见 1—2 个核仁,异染色质多数集中在核膜之下和核中央区域;胞质含量较少,其中有线粒体、粗面内质网和大量核糖体颗粒分布;远端有大小不一的无膜泡状结构(图版 I-2)。随着幼体发育,眼基细胞增多,并呈束状排列,每一束由数个细胞呈纵向排列,将来分化形成个眼,大量个眼聚集构成复眼。幼体发育至 Z_2 期,个眼的基本结构组成已具备,但尚未成熟。

2.2 角膜

自 Z_2 期或 Z_1 期末期开始,每个个眼的远端由角膜生成细胞分泌而成角膜,从结构上看,它由厚度不一的角质板层构成,随着发育,角膜不断分泌,层数渐增,整个角膜厚度增加(如 Z_2 期 18 层、 M_2 期 23 层)(图版 I-3, 4)。扫描电镜观察,每个个眼的小眼面在仔虾期以前均为六角形状(图版 I-6),随着仔虾发育,小眼面逐渐由六边形向方形过渡,当仔虾体长达 0.7~0.8cm 时,小眼面基本变为方形(图版 I-5)。

2.3 角膜生成细胞

角膜之下是体积较大的角膜生成细胞。纵切面观为三角形,横切面观每两个角膜生成细胞构成一组,呈六角形(或多边形)(图版 II-7)。其核形状特殊,为弧形,位于细胞的外侧紧贴细胞膜,核质稀薄均匀,异染色质极少,胞质内富含线粒体、内质网、核糖体及高尔基复合体等结构,随着幼体发育,该细胞体积变小,胞质内的细胞器(如线粒体、内质网等)变少。

2.4 晶状体和晶状体束

晶状体亦在 Z_2 期产生位于角膜生成细胞之下,横切面观由四个细胞组成(图版 II-8)。该细胞在远端较膨大,渐向近端拉长变细而成长形细胞,其核位于远端膨大处,核内异染色质主要分布在核膜之下及核仁周围。胞质内可见许多线粒体存在,尤其在细胞的远端线粒体数量更多,另外,胞质中还可以看到少量内质网和大量游离核糖体存在(图版 II-9)。晶状体细胞可分泌晶状体束,位于四个晶状体细胞中央,横切面观,该束为方形,这一形状是由四个呈三角形的分别属于四个晶状体细胞的分泌物集合而成的(图版 II-10),纵切面观,晶状体束由远端至近端逐渐变细,其内由滑面内质网和两种颗粒组成,其中一种为糖原样深色颗粒,另一种为核糖体样浅色颗粒。从 Z_2 期开始,在晶状体和晶状体束外,便有一层由角膜生成细胞向下延伸特化而成的鞣膜包围(图版 II-8)。

晶状体细胞在发育过程中胞体有逐渐向两端拉长变细的趋势,晶状体束则随发育渐发达。在 Z_2 期,晶状体细胞较大,远端胞体突入角膜生成细胞内,此期尚未分泌晶状体束。以后,晶状体细胞不断分泌,细胞体积变小,晶状体束则不断变粗并向远端扩延,最终,其变细的近端与感杆束的远端相接。

2.5 虹膜色素细胞

该细胞在 Z_2 期便已出现,分布于晶状体基部周围,呈不规则状。其胞核特大,呈卵圆或椭圆形,核内异染色质紧贴核膜之下分布。胞质极少,为薄膜状,其内有少量线粒体、内质网及核糖体样颗粒存在,该细胞在仔虾期以前,均未形成虹膜色素颗粒(图版 II-8)。

2.6 小网膜细胞和感杆束

中国对虾幼体时期,小网膜细胞共有 8 个,其中 7 个为感杆束周围的杆形细胞,第 8 个小

网膜细胞位于感杆束最远端(图版 II-11)。小网膜细胞核位于细胞的远端,胞质内含有丰富的线粒体、粗面内质网、游离核糖体及高尔基复合体,另外,还含有色素颗粒及胞饮小泡(图版 II-12)。随着幼体发育,细胞内色素颗粒有渐多的趋势,第8个小网膜细胞特殊,它是感杆束与晶状体束交界处横向伸出的细胞,其胞内无线粒体,但色素颗粒较其它小网膜细胞明显地多。 Z_2 期便可见由小网膜细胞的微绒毛组成的圆杆状感杆束发生,组成感杆束的微绒毛呈不同走向的布纹状排列。微绒毛内可以看到细胞骨架(肌动蛋白丝)的存在(图版 II-13)。在感杆束与晶状体束交界处,由角膜生成细胞将二者分开(图版 II-14)。感杆束随幼体发育,其长度逐渐加长。小网膜细胞基部延伸特化形成轴突,穿过基膜,抵达神经节。

3 讨论

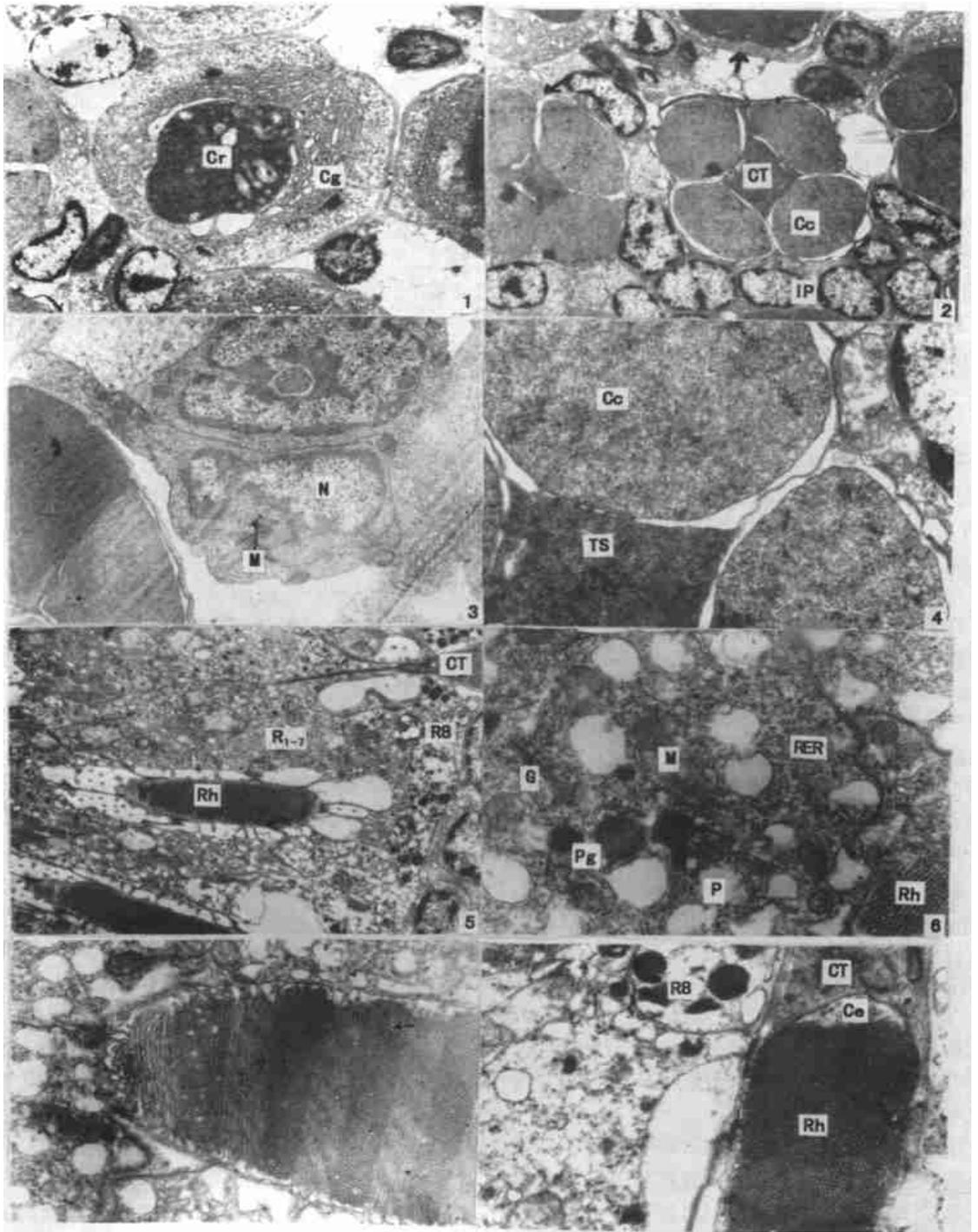
从本研究看,中国对虾幼体复眼中,每个个眼的晶状体束与感杆束相连,为典型的联立型像眼,发育至仔虾后期(体长 0.7~0.8cm),每个个眼的小眼面,逐渐由早期的六角形转变为方形,开始向成体复眼结构转变,其成像方式亦随之改变,最终形成反射型重叠性像眼[胡景杰等 1998]。据 Thomas 和 Cornin[1986]认为,联立型像眼只与趋光性有关,由此推测,中国对虾利用联立型像眼的趋光功能,生活于水的上层,并借此进行昼夜垂直活动。至于复眼在摄食中是否起作用,目前看法尚不一致。陈四清等[1996]认为,中国对虾对黄光和蓝光两个光谱系敏感,黄色饵料具有刺激中国对虾食欲的作用,且易被发现,被摄食机率高。但从陈楠生等[1995]和陆文卿和平原[1994]分别对中国对虾和中华绒螯蟹摄食行为的研究中得出,复眼在觅食行为中作用不明显,以上均为成体虾、蟹的研究结果,至于中国对虾幼体时期是否也有上述现象,有待进一步实验证明。

有关眼基细胞的来源,目前有两种观点,一是来源于深层的神经细胞[Hafner 等 1982],另一是来源于眼叶外胚层细胞[安育新等 1997],我们倾向于后一种观点,从本研究的图 1 可见,深层神经细胞与表层眼叶细胞间有一腔隙分隔,且细胞结构明显不同。

大多数十足目动物幼体时期,小眼面的形状均为六角形[Meyer-Rochow 1975],从我们的观察来看,中国对虾仔虾期以前小眼面为六角形,进入仔虾期后,小眼面逐渐由六角形向方形转变,当仔虾体长达 0.7~0.8 cm 时,小眼面基本变为方形,并与成体小眼面形状相同[胡景杰 1986]。这与安育新等[1997]对中国对虾幼体复眼的光镜研究结果不同。作者认为,这可能与他们在实验中所用的仔虾为早期仔虾,而对晚期仔虾末,进行观察,从而得出的结果与本实验结果有一定的差异。另外,本研究还发现整个复眼的近体轴区域是小眼面最终变方的位置,这也进一步证实了其它学者的观点,小眼的分化是由远体轴侧向近体轴侧进行的[安育新等 1997, Hafner 1982]。

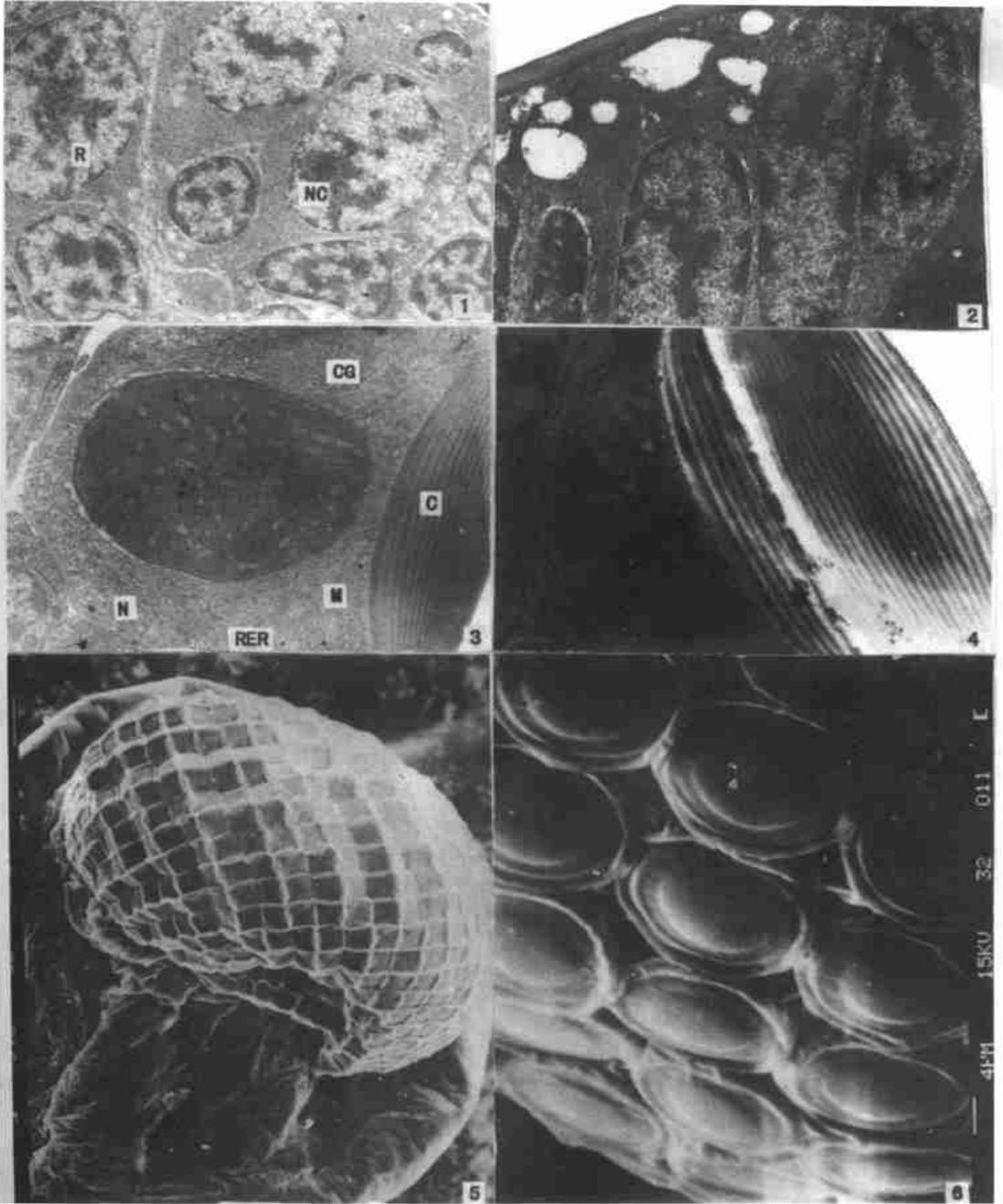
角膜生成细胞在作者所参考的文献中均描述为三角形状,在本研究中,该细胞从复眼纵切面看的确为三角形状,但从横切面看,它是由两个角膜生成细胞构成一个单位,呈多边形或近似六边形。因此作者认为,以后对于角膜生成细胞形状描述上不能笼统地认为是三角形状。

多数甲壳动物具有 8 个小网膜细胞,本研究证明,中国对虾幼体也具有 8 个小网膜细胞,其中第 8 个小网膜细胞位于晶状体束与感杆束交界处,呈横向伸出,其它 7 个为柱状,与其垂直分布。由小网膜细胞的微绒毛构成的感杆束,在 Z_2 期已明显可见(图版 II-12、13),这一结果与安育新等[1997]认为 Z_2 期感杆束尚未形成的结论不一致。感杆束内微绒毛呈紧密的相互垂直排列,这种排列方式说明其具有分析偏振光的能力。



图版 I Plate I

1. Z₁ 期复眼, 眼基细胞 R, 神经细胞 NC × 3 000; 2. Z₁ 期复眼, 眼基细胞 × 6 000; 3. Z₂ 期复眼局部纵切, 核 N, 线粒体 M, 粗面内质网 RER, 角膜生成细胞 CG × 4 800; 4. M₂ 期复眼局部纵切, × 7 200; 5. 仔虾(0.7~0.8)复眼扫描, 示方形小眼面; 6. M 期复眼扫描, 示六角形小眼面。



图版 II Plate II

7. M_2 期复眼局部纵切, 示角膜生成细胞 C_g 、晶状体 Cr , $\times 3\ 000$; 8. M_2 期横切, 示晶状体 Cc 、晶状体束 CT 、虹膜色素细胞 IP 、鞘 \rightarrow , $\times 2\ 400$; 9. Z_2 期晶状体纵切面, 核 N 、线粒体 M $\times 4\ 800$; 10. M_2 期晶状体横切, 晶状体细胞 Cc 、三角形分泌物 TS , $\times 9\ 600$; 11. M_1 期复眼纵切, 晶状体束 CT 、第 8 个小网膜细胞 R_8 、其它小网膜 R_{1-7} 、感杆束 Rh , $\times 3\ 000$; 12. Z_2 期小网膜细胞, 感杆束 Rh 、线粒体 M 、粗面内质, 人 RER 、高尔基复合体 G 、近端色素颗粒 P_g 、胞饮小泡 P , $\times 14\ 400$; 13. Z_2 期感杆束, 微绒毛细丝 \rightarrow , $\times 10\ 800$; 14. M_1 期晶状体束与感杆束交界处, 晶状体束 CT 、感杆束 Rh 、角膜生成细胞延伸部分 C_e 、第 8 个小网膜细胞 R_8 , $\times 12\ 000$.

越来越多的研究证明,感杆束处于一个动态变化过程,即当光适应时,构成感杆束的微绒毛降解,当进入暗适应时,微绒毛又重新形成,构成感杆束。在这一变化过程中,小网膜细胞内的胞器也相应随之变化,其中线粒体在这一变化中主要是提供维持膜系结构(主要是光照后,近端色素颗粒的形成)和发挥功能所需的能量,而细胞内所存在的具单膜、大小相近的胞饮小泡可能与微绒毛的更新和物质的吸收以及胞外成分内渗有关[黄春发等 1988]。

参 考 文 献

- 安育新,陈 琛,刘卫东等. 1997. 中国对虾幼体期视觉器官的发育. 海洋与湖沼, 28(6): 567~572
- 陆文卿,平原. 1994. 中华绒螯蟹触角和复眼在觅食行为中的研究. 水产科技情报, 21(3): 99~102
- 陈四清,李爱杰,王 琛等. 1996. 中国对虾复眼结构及生理功能的作用. 海洋水产研究, 17(1): 30~34
- 陈楠生. 1995. 中国对虾摄食行为的化学感受生理学 I. 中国对虾觅食过程中的化学感受. 海洋科学, (6): 32~37
- 胡景杰,陈宽智,包振民等. 1998. 中国对虾复眼的研究 II. 亚显微结构. 海洋科学, (3): 26~30
- 袁维佳,汪 琴,胡玉韵等. 1997. 中华绒螯蟹光感受器超微结构在昼夜光周期中的变化. 动物学报, 43(4): 344~365
- 黄春发. 1988. 脊椎动物和无脊椎动物的光感受器结构. 细胞生物学杂志, 10(1): 10~15
- Hafner G S, Tokarski T, Hammond-Soltis G, et al. 1982. Development of the crayfish retina: A light and electron microscopic study. J Morph, 173(1): 101~108
- Fincham A A. 1984. Ontogeny and optics of the eyes of the common prawn *Palaemon* (Palaemon) *seratus* (Pennant, 1777). Zool J Linn Soc, (81): 89~113
- Meyer-Rochow V B. 1975. Larval and adult eye of the western rock lobster (*Paralurus longipes*). Cell Tiss Res, 162: 439~457
- Thomas W, Comin. 1986. Optical design and evolutionary adaptation in crustacean compound eye. J Crust Bio, 6(1): 1~23

ULTRASTRUCTURE OF COMPOUND EYE IN THE LARVAL STAGES OF *PENAEUS CHINENSIS*

ZHANG Zhi-Feng, LIAO Cheng-Yi, LIU Xiao-Yun*,
FAN Rui-Qing*, JIANG Ming*, GAO Lan*, XU Hui-Shu
(College of Marine Life Sciences, Ocean University of Qingdao, 266003)
(Test Centre, Ocean University of Qingdao, 266003)*

ABSTRACT Ultrastructure of compound eye was investigated by TEM and SEM in the larval stages of *Penaeus chinensis*. The result indicated: The compound eye is in photoreceptive rudiment at Z₁ stage. During Z₂ stage, the main components of every ommatidium of compound eye were completed. The surface of ommatidium had the appearance of hexagonal faceting before post-larval stage. But the facet was square when the length is 0.7~0.8cm at post-larval stage. Some main organelles of corneagenous cell, such as mitochondria, rough endoplasmic reticulum, etc. decreased gradually. Crystalline tract secreted by crystalline cells began at Z₂ stage and became thick gradually. Iris pigmental cells didn't produce pigmental granules before the post-larval stage. Retina pigments slight increased gradually as developing. The rhabdom was formed at Z₂ stage and lengthened gradually.

KEYWORDS *Penaeus chinensis*, Larval stage, Compound eye, Ultrastructure

ACKNOWLEDGEMENTS The authors thank UNESCO for its support of this research under the UNESCO contract No. 861. 359. 8.