

文章编号:1000 - 0615(2001)02 - 0103 - 06

## 中华绒螯蟹Ⅴ状幼体期复眼超微结构的观察

袁维佳<sup>1</sup>, 隋玉发<sup>1</sup>, 张慧琦<sup>2</sup>, 盛 春<sup>2</sup>

(1. 上海师范大学生物系, 上海 200234; 2. 上海师范大学实验中心, 上海 200234)

**摘要:**用电镜研究了中华绒螯蟹Ⅴ状幼体复眼的结构,结果显示出从Ⅴ状幼体 I 期到Ⅴ状幼体 V 期复眼的形态发生了变化,其表面积从Ⅴ I 的 15 400  $\mu\text{m}^2$  增加到Ⅴ V 的 0.4  $\text{mm}^2$ ,组成复眼的小眼由泡状突起发育成扁平六角形。小眼的折光部分的角膜、成角膜细胞、晶锥等均有一个发育成熟的过程。感光部分从Ⅴ II 起组成小眼的 8 个小网膜细胞分化成远端的 1 个细胞和近端 7 个细胞二部分,小眼的感杆束直径随幼体发育从 3.6  $\mu\text{m}$  增加到 5.3  $\mu\text{m}$ ,同时组成的微纤毛数量增多。Ⅴ状幼体复眼结构中的一个特征是具有较多的高尔基体,随着幼体的发育小网膜细胞中的胞器种类和数量也逐渐增多,在Ⅴ V 时小眼的结构基本上表现出与成体类似的光适应特征。从复眼的超微结构上看,Ⅴ状幼体复眼的感光功能是逐渐完善的。

**关键词:**中华绒螯蟹;Ⅴ状幼体;复眼;超微结构

**中图分类号:**Q436 **文献标识码:**A

## Ultrastructure of compound eye in zoea of *Eriocheir sinensis*

YUAN Wei-jia<sup>1</sup>, SUI Yu-fa<sup>1</sup>, ZHANG Hui-qi<sup>2</sup>, SHENG Chun<sup>2</sup>

(1. Department of Biology, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China;

2. Experimental Centre, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China)

**Abstract:** The fine structure of zoea compound eye of *Eriocheir sinensis* was studied by electron microscope. The results showed that the shape of the compound eye changed with developing of the larvae from zoea I to zoea V. The surface area of the compound eye increased from 15400  $\mu\text{m}^2$  in zoea I to 0.4  $\text{mm}^2$  in zoea V. The shape of an ommatidium like a bubble in zoea I changed into a hexagon in zoea II. The dioptr part of an ommatidium, including core, corneagenous cell and cone cell, under goes a development and a mature in zoea stage. The eight reticular cells, which composed the sensate part of an ommatidium, were divided into distal part (one cell) and proximal part (seven cells). The diameter of the rhabdom increased from 3.6  $\mu\text{m}$  to 5.3  $\mu\text{m}$  with the development of the zoea to fellow a multiplying of quantity of the microvillus. A large number of Golgi bodies are a feature of the structure of a reticular cell in zoea. The number and the kind of the organelles in the cell increase with the developing of the zoea. In zoea V an ommatidium has a structure similar to adult in light adaptation. The fine structure indicates that zoea larvae obtains the function of the light sensation gradually.

**Key words:** *Eriocheir sinensis*; zoea; compound eye; ultrastructure

节肢动物的感光器官 - 复眼由于其独特的结构特点和复杂的生理功能一直是国内外学者的研究对象,人们在探讨复眼的结构和生理功能方面做了大量的工作<sup>[1-5]</sup>。但是,已做的工作主要集中在成体

收稿日期:2000-09-06

基金项目:教育部中青年骨干教师基金资助(高等学校骨干教师资助计划),上海市科委自然科学基金(99ZF14026)

第一作者:袁维佳(1957-),男,江苏人,教授,博士,从事动物光感觉生理研究。Tel.:021-64322141, E-mail:weijia@shtu.edu.cn

中,对节肢动物发育过程中各幼体阶段感光器官结构变化的描述只在对虾中有过报道<sup>[6,7]</sup>。

中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*) 作为甲壳动物十足目的一个代表,是我国特有的饲养种类,有着极高的经济价值,系统地了解中华绒螯蟹复眼的结构和发育过程,对进一步探讨甲壳动物感光器官的结构和发育生物学有一定的学术意义。我们曾对成蟹的复眼结构进行过研究<sup>[1,8]</sup>,并对幼体各发育阶段复眼的形态和结构作了初步探讨,已报道了复眼形态的发育过程<sup>[9]</sup>,现将复眼内部结构的发育变化报道如下。

## 1 材料和方法

实验所采用的各期中华绒螯蟹幼体来自上海浦东孙桥水产开发公司,为人工饲养的种类,分别从3月下旬逐期获得。在现场用2.5%戊二醛( $0.2\text{mol L}^{-1}$  pH 7.2 磷酸缓冲液配制)固定,在4℃的冰箱中保存。材料在制片前用 $0.2\text{mol L}^{-1}$ 磷酸缓冲液冲洗,然后用1%锇酸( $0.2\text{mol L}^{-1}$  pH 7.2 磷酸缓冲液配制)固定。经梯度酒精脱水后,用环氧树脂包埋。用钻石刀切成超薄切片,经过醋酸铀和柠檬酸铅双染色后,在高压(75kV)下用 Hitachi - 600 透射电镜观察。

## 2 结果

中华绒螯蟹Ⅰ期幼体复眼的外形随发育变化较大,Ⅰ期幼体复眼为向二侧突起的半球,前、后侧有眼柄出现,小眼占了约1/3。复眼的表面积约为 $15\ 400\ \mu\text{m}^2$ ,组成复眼的小眼之间间隔较大,小眼呈泡状突起。到Ⅴ期时复眼已从眼窝中伸出,眼柄发达,复眼在眼柄的端部呈半球状,表面积约为 $0.4\text{mm}^2$ ,小眼为六边形,相互之间排列紧密(图版 - 1,2)。

复眼的每个单眼成熟时外形由4边形变化成6边形,表面几丁质的角膜中央厚周边薄,整个角膜分成十几层明暗相间的小层,随幼体的发育小层的数量有增加,在近端面有电子致密的颗粒沉淀。成角膜细胞紧贴在角膜下,细胞质中的内质网在Ⅰ期时还不是很发达,到了Ⅴ期内质网充满了细胞质,并包围在晶锥的上半部。细胞质中还有许多短杆状的囊泡,周围为电子透明质,里面为膜结构物质。核为长椭圆形,在细胞的一边(图版 - 3)。

4个晶锥细胞在Ⅰ期时被角膜鞘分开,中央有一块呈电子致密质的分泌体。随着发育这些细胞相互呈不规则接合,中央的分泌体消失,横切面为一个椭圆形,晶锥中电子致密的颗粒分布也从块状分布改变成散状分布(图版 - 4,5)。晶锥周围围绕着远端色素颗粒细胞,在Ⅰ期时细胞中的色素颗粒为中等电子致密质,到Ⅴ期时这些色素颗粒成高度电子致密质。晶锥的近端横切呈半椭圆形,4个晶锥细胞的体积差异很大,晶锥的末端与多个小网膜细胞形成的感杆束一侧相接。

小眼之间的距离也随着幼体的发育不断地增大,在Ⅰ期时二个小眼感杆束之间的距离约为 $6.8\ \mu\text{m}$ ,到Ⅴ期时增加了二倍以上,达到了 $14\ \mu\text{m}$ ,小眼之间的小网膜细胞从紧密接触逐渐变成疏松排列(图版 - 6,图版 - 1)。每个单眼由8个小网膜细胞组成,在Ⅰ期时这些细胞的细胞核围绕晶锥的末端成一圈,从Ⅱ期起细胞核下降到晶锥以下,晶锥的末端由小网膜细胞的胞质围绕。

在幼体发育过程中复眼的结构变化是显著的(表1),Ⅰ期的小眼横切面显示出8个小网膜细胞围成一圈,小网膜细胞之间在感杆束周围有间隙连接相连。伸出的微纤毛共同形成了感杆束,相互之间的小网膜细胞的微纤毛呈直角排列。从Ⅱ期开始第8个小网膜细胞留在远端,其它7个细胞位置下降,感杆束的横切面由7个小网膜细胞构成(图版 - 2,3),纵切显示出感杆束的边缘呈波浪状,感杆束微纤毛纵向排列处的直径大于垂直排列处的直径。Ⅰ期的感杆束直径最小,只有 $3.2\ \mu\text{m}$ ,随着幼体的发育,感杆束的直径渐渐增大,到Ⅳ期时,达到了 $5.3\ \mu\text{m}$ 。组成感杆束的微纤毛数量也不断增加,但是其直径却从Ⅰ期时的 $0.08\ \mu\text{m}$ 下降至Ⅳ期时的 $0.07\ \mu\text{m}$ ,光照对感杆束微纤毛的影响也逐渐明显,微纤毛的排列变得零乱(图版 - 4)。膜下储泡囊从Ⅰ

幼体 I 期起就已出现,为围绕在感杆束周围的不规则大空腔。膜下储泡囊与感杆束之间有一层薄的胞质,从幼体 III 期起在靠近微纤毛基部的胞质中发现一些由胞饮形成的小囊泡。

表 1 幼体复眼一些结构的直径比较

Tab.1 comparison of the diameter of some ommatidium structures in zoaea

幼体	感杆束	微纤毛	线粒体	单眼
I 期	3.6 ±0.74	0.084 ±0.0042	0.43 ±0.039	6.8 ±0.66
II 期	4.4 ±0.44	0.077 ±0.0093	0.56 ±0.021	11.3 ±0.57
III 期	4.7 ±0.36	0.071 ±0.006	0.60 ±0.078	12.5 ±0.90
IV 期	5.3 ±0.44	0.068 ±0.004	0.88 ±0.138	13.1 ±0.53

在幼体的早期复眼细胞结构中都可发现较多的高尔基体,为 3~4 层薄囊组成的结构。色素颗粒分布在感杆束的周围,随幼体的发育在数量上有增加。在幼体 I 期细胞质中只可见到线粒体,大量的呈电子透明的囊泡,以及少量的短段光滑内质网(图版 - 5)。从幼体 II 期起线粒体中的嵴数量增加,颗粒内质网出现,呈长线条状。同时多囊体也出现,为膜围成的小囊泡团,其直径在同一发育时期的细胞中变化也较大。在幼体 V 期时,小网膜细胞质中还出现板膜体,形态有变化,但都是由多层膜形成的结构(图版 - 6)。

### 3 讨论

中华绒螯蟹的幼体发育要经过 4 次脱皮,经历幼体 I 期至 V 期的阶段。我们的实验结果显示中华绒螯蟹的复眼感光器在胚后的各期幼体中有一个发育过程,复眼在幼体期间不但在形态上有变化,而且在内部结构上也有变化。幼体的复眼随着幼体的发育,组成复眼的小眼数量增加,复眼的直径增大。从内部结构看每一个小眼也有一个体积增大的过程,主要体现在小眼感杆束的发育,组成的微纤毛数量增加和小网膜细胞的体积增加这二方面。另外,小眼与小眼之间也逐渐出现了一些空隙,使得小眼之间的距离也拉开。

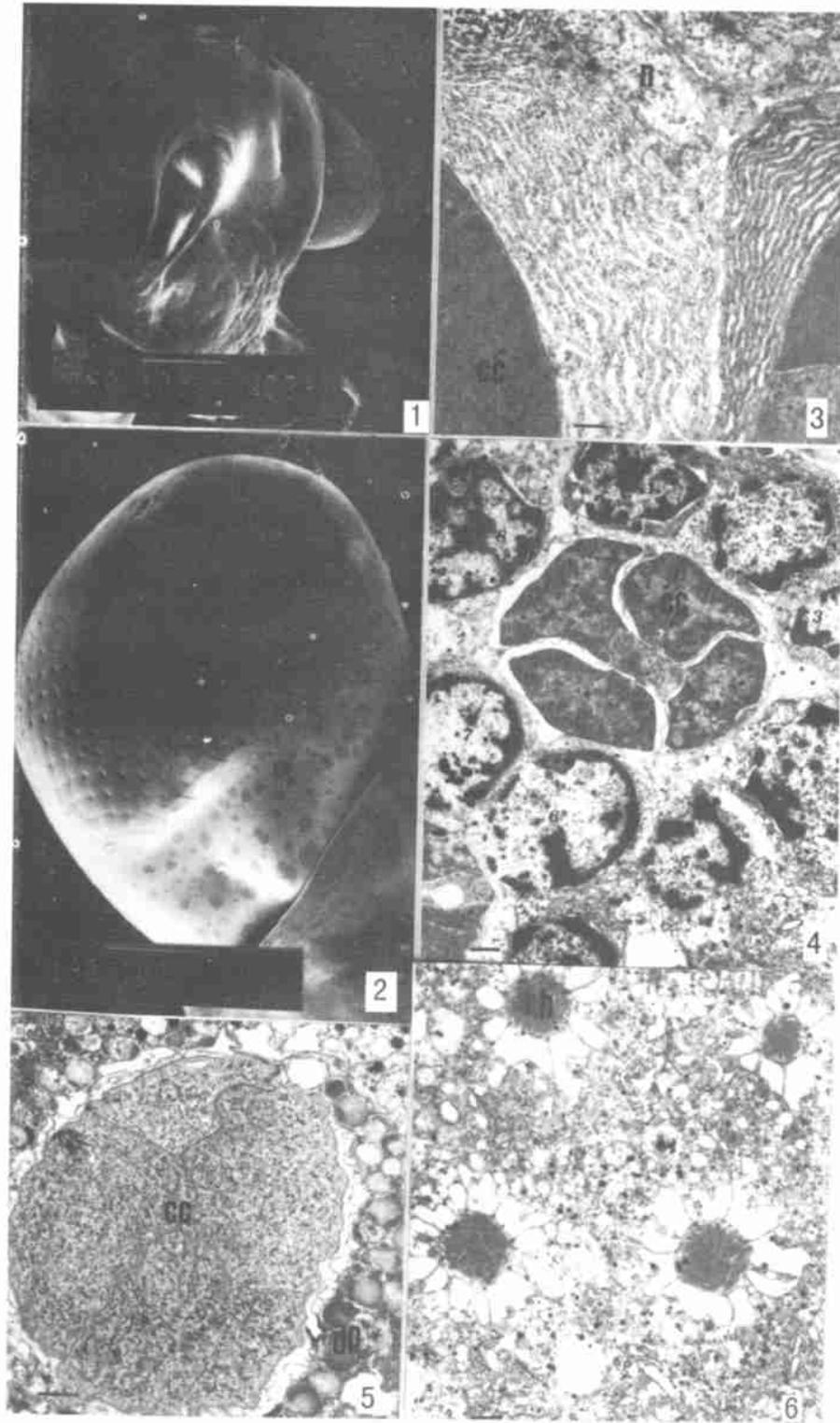
从超微结构上可发现,中华绒螯蟹组成复眼的每一个小眼的结构形式在幼体时期有一个较大的变化。中华绒螯蟹成蟹的小眼 8 个小网膜细胞分成远端 1 个细胞和近端 7 个细胞的上下二个部分,而且细胞核位于感杆束的远端处<sup>[1]</sup>。在幼体中与成蟹相类似的结构在幼体 II 期时才出现。在幼体 I 期时 8 个小网膜细胞处于同一个平面,而且细胞向上抬起,包围了晶锥的近端,小网膜细胞的胞核位于感杆束上方,晶锥的末端处。随着幼体的发育,小网膜细胞有一个分化和改变形态的过程,在这个过程中,一个细胞留在远端,其它 7 个细胞下降至晶锥以下,组成感光的主体。小眼的这种结构变化在中国对虾的幼体发育中也曾发现<sup>[7]</sup>,这是否是甲壳动物复眼的一种发育模式还需进行大量的研究。

复眼的感光基本单位是小眼,从小眼的结构发育来看,在幼体 I 期的复眼可能还不具备感光的功能。首先,晶锥还没有集聚成束,另外,在晶锥中有电子致密颗粒成块状分布。这些都显示出复眼的折光部分还不能很好地聚光和让光子通过。同时,在复眼的感光部分中感杆束还没有发育完成,小网膜细胞中只有少数几种细胞器,特别是内质网结构还不完善,显示出细胞合成蛋白质的能力不强。甲壳动物的感受光刺激是一个非常复杂的过程,涉及到一系列酶促生物化学反应<sup>[10,11]</sup>,同时细胞内的各种细胞器也发生相应的变化。感杆束的微纤毛是蛋白质的结构,在光刺激下会发生分解,在这过程中会形成胞饮泡、多囊体等细胞器,同时也需要一些相关的细胞器<sup>[1,2,12]</sup>。从幼体 II 期开始细胞器的种类和数量增加,到幼体 V 期小眼的结构基本上发育成熟,在光刺激下小网膜细胞的结构与成体的结构基本相同。因此,复眼的感光功能逐渐得到完善。

## 参考文献:

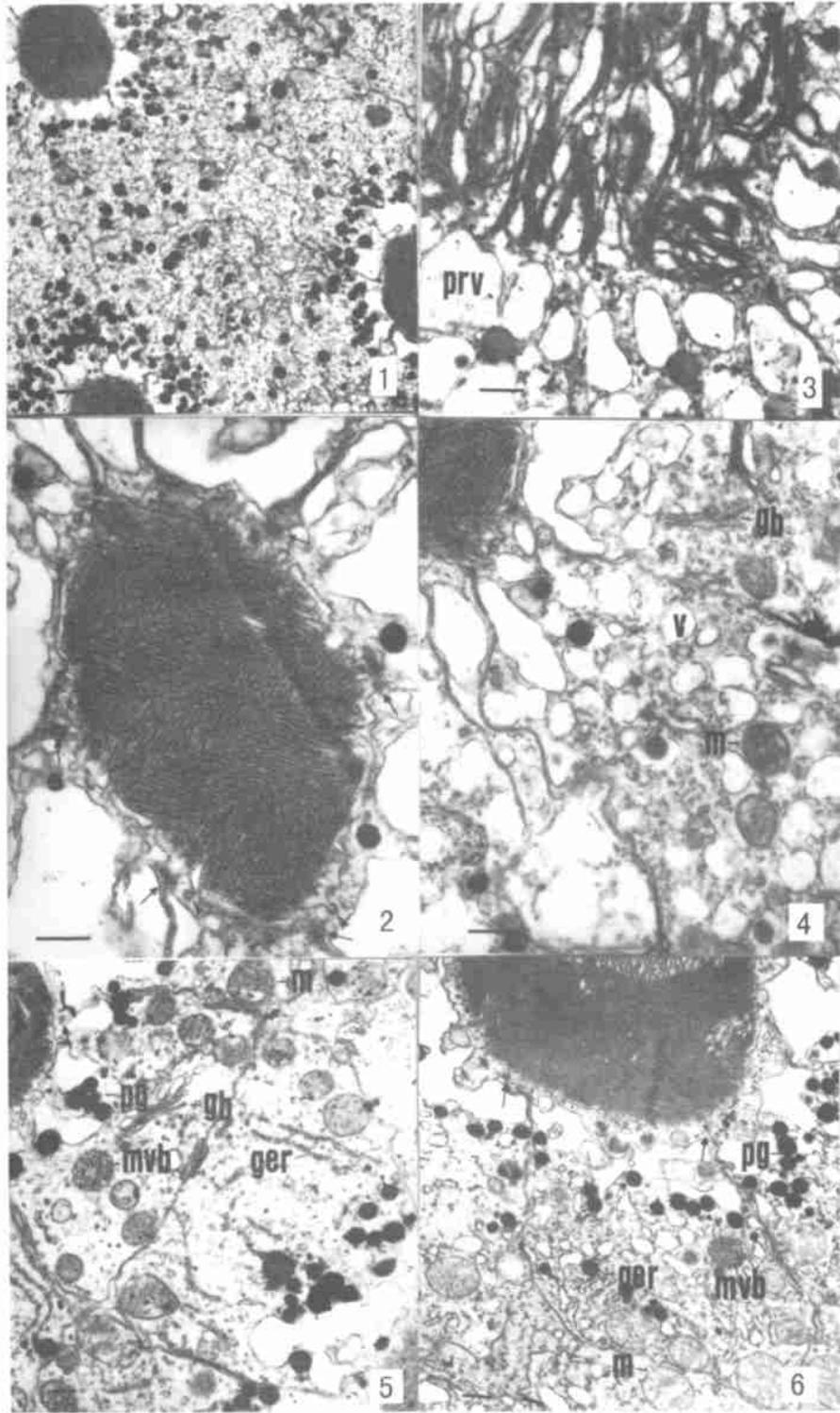
- [1] 袁维佳,汪 琴,胡昀韵,等. 中华绒螯蟹光感受器超微结构在昼夜光周期中的变化[J]. 动物学报, 1997, 43(4): 344 - 352.
- [2] 袁维佳,陈 蕾,潘晓震,等. 钙离子浓度对暗适应时的中华绒螯蟹光感受器超微结构的影响[J]. 动物学研究, 1999, 20(1): 32 - 35.
- [3] Doughtie D G, Pao K R. Ultrastructure of the eyes of the grass shrimp, *Palaemonetes pugio* general morphology, and light and dark adaptation at noon[J]. Cell Tissue Res, 1984, 238: 271 - 288.
- [4] Herman K G. Light-stimulated rhabdom turnover in *Limulus* ventral photoreceptors maintained in vitro [J]. J Comp Neurol, 1991, 303: 11 - 21.
- [5] Schraermeyer U, Polyanovsky A, Pivovarova N. et al. Extracellular compartments of the blowfly eye: Ionic content and topology [J]. Visual Neuroscience, 1999, 16: 461 - 474.
- [6] 安育新,陈 休,刘卫东,等. 中国对虾幼体期视觉器官的发育[J]. 海洋与湖沼, 1997, 28(6): 567 - 572.
- [7] 张志峰,廖承义,刘晓云,等. 中国对虾幼体复眼的超微结构[J]. 水产学报, 1999, 23(3): 217 - 222.
- [8] 袁维佳,胡昀韵,汪 琴,等. 不同光适应的中华绒螯蟹光感受器超微结构在昼夜中的变化[J]. 上海师范大学学报, 1998, 27(1): 68 - 76.
- [9] 宋丽华,袁维佳,张晓红,等. 中华绒螯蟹幼体及成体复眼的形态学变化[J]. 华东师范大学学报, 1998(动物学专辑), 27 - 31.
- [10] Nagy K. Biophysical processes in invertebrate photoreceptors: Recent progress and a critical overview on *Limulus* photoreceptors [J]. Q R Biophys, 1991, 24: 165 - 226.
- [11] Dorlöchter M, Klemeit M, Stieve H. Immunological demonstration of Gq $\alpha$  protein in *Limulus* photoreceptors [J]. Visual Neuroscience, 1998, 14: 287 - 292.
- [12] Eguchi E, Waterman T H. Changes in retinal fine structure induced in the crab *Libinia* by light and dark adaptation [J]. Z Zellforsch, 1967, 79: 209 - 229.

www.cnki.net



1. 溇状幼体 I 期复眼形态,向外突起呈半球状。 2. 溇状幼体 V 期复眼形态,眼柄已从眼眶中伸出。 3. 溇状幼体 V 期晶锥(cc)旁的成角膜细胞横切,显示出特殊的细胞质和细胞核(n)。 4. 溇状幼体 I 期晶锥(cc)横切,4 个细胞相互分开,周围有 8 个小网膜细胞的胞核(数字)。 5. 溇状幼体 III 期晶锥(cc)横切,示周围的远端色素细胞(dp)和小网膜细胞的远端部分(rc)。 6. 溇状幼体 I 期 4 个小眼的横切,示感杆束(rh)。

标尺:3~6=1 μm



1. 溇状幼体 IV 期 4 个小眼的横切, 示感杆束(rh)。 2. 溇状幼体 I 期感杆束横切, 示 8 个小网膜细胞之间的胞间连接(箭头), 无柄箭头示胞饮泡。 3. 溇状幼体 V 期时的感杆束横切, 示周围的膜下储泡囊(prv)微纤毛排列零乱。 4. 溇状幼体 I 期小眼局部横切, 示高尔基体(gb), 线粒体(m)和囊泡(v)。 5. 溇状幼体 II 期小眼局部横切, 示高尔基体(gb), 线粒体(m)、内质网(ger)、多囊体(mvb)和色素颗粒(pg)。 6. 溇状幼体 III 期小眼局部横切, 示感杆束中零乱的微纤毛, 小网膜细胞之间的连接(箭头), 以及线粒体(m)、内质网(ger)、多囊体(mvb)和色素颗粒(pg)。

标尺: 7 = 1 μm; 8 - 12 = 0.5 μm