

文章编号: 1000- 0615(2005)01- 0025- 08

中国龙虾早期叶状幼体消化道的组织结构观察

颜素芬, 姜永华, 陈昌生

(集美大学水产生物技术研究所, 福建 厦门 361021)

摘要: 利用光镜和电镜对中国龙虾叶状幼体发育早期(iv~Ⅵ期)消化道的组织学、组织化学和超微结构进行了研究。消化道可分为前肠、中肠和后肠。前肠包括口、食道和胃。消化道壁由粘膜层、结缔组织层、肌肉层和外膜组成。除中肠外, 其余消化管壁上皮均覆盖有几丁质层。消化道结构随幼体发育逐渐复杂化。口部的口器发达。食道壁内褶形成四个食道嵴。贲门胃的结构简单, 至Ⅵ期幼体只有胃磨齿的雏形; 幽门胃内具有由栉状刚毛组成的腺滤器, 其结构与过滤功能逐渐完善。中肠上皮细胞具微绒毛, 胞质中富含胞器。后肠有六个纵嵴。各段管壁上皮细胞内的胞器以线粒体与内质网居多。在各期幼体消化道中, 几丁质层具较多的多糖类物质, 中肠上皮细胞含少量糖原; 肌细胞内含丰富蛋白质, 幽门胃与中肠上皮的含量次之。还探讨了龙虾幼体消化道的结构与功能的关系。

关键词: 中国龙虾; 叶状幼体; 消化道; 组织学; 组织化学; 超微结构

中图分类号: S917

文献标识码: A

Histological observation on the digestive tract of phyllosoma larvae of *Panulirus, Panulirus stimpsoni*

YAN Su-fen, JIANG Yong-hua, CHEN Chang-sheng

(Institute of Fishery Biotechnology, Jimei University, Xiamen 361021, China)

Abstract: The histology, histochemistry and ultrastructure of early development of digestive tract of phyllosoma larva (iv~Ⅵ) of *Panulirus stimpsoni* have been studied with light microscope and electron microscope in this paper. The digestive tract can be divided into foregut, midgut and hindgut. Foregut includes mouth, esophagus and stomach. The wall of digestive tract consists of mucous layer, connective tissue, muscular layer and outer membrane. The mucous layer, which is covered by chitin except midgut, is generally composed of simple columnar epithelium and basal membrane. The chitin layer can derive the formation of toothed projection, thorn, ridge and setae, and the muscular layer which has three ways of arrangement including circular muscle, longitudinal muscle and radiant muscle has larger changes in different places of digestive tract; its outer membrane includes thin connective tissue and simple squamous epithelial cells. With the development of larval stages the structure of digestive tract becomes more and more complex. Mouthpart of phyllosomal larva is developed, it consists of a upper-lip, a pair of mandible and a pair of maxilla. The wall of esophagus protrudes into lumen and forms four ridges, that make the esophageal lumen a shape of "X", and there are glands in connective tissue of esophagus. The stomach forms the cardiac and pyloric stomach. The structure of cardiac stomach whose chitin layer forms a few setae and thorns is simple, only rudiment of the teeth of the gastric mill occurs at the fourth stages of larva; but the chitin and circular muscular layer of pyloric stomach is developed, there is gland filter that consists of comb-setae in lumen of stomach, its structure and function of filtration become better and better with the development of larval stages, and the wall of posterior part of pyloric stomach protrudes into lumen and forms four ridges, that make this stomach lumen a shape of "工". The epithelial cells of midgut which have microvilli and a large bloodsinus are distributed in connective tissue and muscular layer is thin. There are six longitudinal ridges in the hindgut whose connective tissue is crossed with radiant muscle. The observation of ultrastructure shows that mitochondria and endoplasmic reticulum are most of the organelles in the epithelial cells of wall of the digestive tract and the epithelial cells of the pyloric stomach and midgut also contain rich ribosome, and there are developed mitochondria in the muscular cell of

收稿日期: 2003-09-12

资助项目: 福建省自然科学基金项目(B0010031)

作者简介: 颜素芬(1955-), 女, 福建晋江人, 副教授, 主要从事水产动物组织胚胎学、发育生物学研究。Tel: 0592- 6180616, E-mail:

esophageal wall. In the digestive tract at all stages of larva, the study of histochemistry shows that the chitin layer contains many polysaccharides, but the quantity of glycogen of epithelial cells of midgut is less; the protein is rich in the muscular cell while the quantity of epithelial cells of cardiac stomach and midgut do secondly; the fat granules are not observed clearly in various cells and connective tissue. The relation between the structure and function of the digestive tract of the phyllosoma larva is also studied in this paper.

Key words: *Panulirus stimpsoni*; phyllosoma larva; digestive tract; histology; histochemistry; ultrastructure

中国龙虾(*Panulirus stimpsoni*)隶属甲壳纲、十足目、爬行亚目、龙虾科,其味道鲜美,营养丰富,又有药用与工艺欣赏价值,是一种深受人们喜爱的高档海产品。十足类甲壳动物的消化道结构复杂,而且各类群由于幼虫发育的多样性及生活环境、摄食习性的改变,消化道结构也会发生相应的变化。龙虾生长一般要经过叶状幼体、游龙虾幼体、后游龙虾幼体、稚龙虾和成熟龙虾几个发育阶段,经历浮游、游泳、底栖3种生活方式,其中营浮游生活的叶状幼体期最长,也是龙虾整个早期生活史中最重要的阶段^[1,2]。Poloina等^[3]报道缘沟龙虾(*Panulirus marginatus*)的叶状幼体在海洋浮游时间长达12个月。在此如此长的发育期中,叶状幼体经历了复杂的生态环境,其开口饵料,食性以及营养需求对其生长发育、存活及变态都有很大影响,是龙虾幼体培育成败的主要因素之一^[4]。因此对与动物的摄食、消化吸收、营养代谢等功能密切相关的消化道的研究就显得尤为重要。虽然有关十足类甲壳动物消化道的组织结构国内外学者已作了不少研究,但至今未见涉及龙虾成体及幼体消化道组织学方面的研究报道。本文主要报道中国龙虾早期叶状幼体(iv~Ⅴ期)消化道的组织学、组织化学和超微结构的观察研究结果,并初步探讨其结构与功能的关系,以期为龙虾幼体的消化、营养生理及生化方面的研究打下基础,也为幼体人工培育中饵料的合理使用提供必要的理论参考。

1 材料与方法

1.1 材料

中国龙虾各期叶状幼体于2000至2001年7~9月取自集美大学水产学院海水养殖实验场。幼体每蜕皮一次为一期,取iv~Ⅴ期。

1.2 方法

组织学和组织化学切片制备 取各期龙虾幼体,分别用Bouin氏液、Carnoy氏液和甲醛钙液进行固定,石蜡包埋,采用横切、纵切、平切3种方

式连续切片。切片厚度7μm,分别用H.E染色作一般组织学观察;PAS法显示多糖,汞-溴酚蓝法显示蛋白质;苏丹黑法显示脂类,在Nikon显微镜下观察并拍照。

超微结构切片制备 在组织切片取材同时,另取各期龙虾幼体用2.5%戊二醛和1%锇酸双固定,酒精-丙酮系列脱水,环氧树脂包埋,LKB-8800V超薄切片机切片,醋酸铀-柠檬酸铅双重染色。在JEM-100C型透射电镜下观察并拍照。

2 结果

龙虾幼体的消化道可分为前肠、中肠和后肠,前肠包括口、食道和胃(图版1)。消化道各段的组织结构从内到外基本可分为粘膜层、结缔组织层、肌肉层和外膜。

2.1 消化道的组织学及超微结构观察

口与口器 龙虾幼体的口位于头胸部的腹面中央,入口处周围为发达的口器。口器由1个上唇,1对大颚及1对小颚组成,其基部横切面呈左右对称的5个瓣状结构。口器的表面被覆一层较厚的几丁质层,其上面具有许多尖锐的齿状突起及刺;几丁质层下为排列紧密的单层柱状上皮,胞核大、呈椭圆形,染色较深;上皮下为疏松结缔组织层;在上唇瓣内,成束呈辐射状排列的肌纤维穿过结缔组织及上皮细胞,向内直达几丁质层基部,向外与外膜相连。各期幼体的口部形态大体相似,只是口器的发达程度,几丁质层厚度和肌束的发达程度随幼体的发育而有所增加(图版2,3)。

食道 食道为连接口与胃的短管,它从口的背方延伸至贲门胃的前腹部,与整个消化道接近垂直(图版1)。从横切面看,食道的内壁向腔内突起形成四个明显的隆嵴,分别称为上唇嵴、口后嵴及左、右侧嵴,使食道腔呈“X”形,随着幼体的长大,食道壁逐渐增厚,食道嵴的突起更明显(图版4,5)。食道腔面有一层几丁质衬里,与口

器的几丁质层相连。食道上皮由单层柱状细胞构成,在隆嵴处细胞呈高柱状、核卵圆形或椭圆形;上皮下为较厚的结缔组织层,其间分布有圆形的腺泡,称为皮肤腺或食道腺,腺细胞呈锥形,染色浅,核基位;肌层由不连续的环肌和成束直达几丁质层的辐射肌构成,在幼体第iv、^④期,肌束较为分散,^④^⑤期时肌束数量明显增加;外膜由少量结缔组织和单层扁平细胞构成(图版-4,5)。电镜下可见,食道几丁质层外突形成锥状刺与刚毛,上皮细胞质内含较多的线粒体、核糖体及少量的粗面内质网;胞核椭圆形,核仁1个。在辐射肌穿过的上皮细胞内,可见细胞的上部和与几丁质层交接的区域,分布着纤维状的肌丝。上皮外的环肌细胞内分布有丰富的线粒体,其内嵴多,呈泡状或小管状(图版-6,7)。

胃 胃壁的组织结构与食道的相似,但其几丁质层在胃的不同部位特化成几丁质板、短刺、嵴及刚毛等构造;上皮细胞及核形状多样,结缔组织中不见腺体存在;肌层在胃前部以辐射肌为主,在胃后部两侧则为发达的环肌束。胃可分为前部的贲门胃与后部的幽门胃,两者之间以贲门-幽门瓣隔开,发育早期的瓣膜结构非常简单,只是两胃之间的腹壁几丁质层向背面的突起而已,可视为贲门-幽门瓣的雏形;在^④^⑤期中突起增高,但仍未见形成典型的瓣膜(图版-1)。贲门胃较幽门胃体积小、结构简单。iv至^④期胃内腔增大不明显。其几丁质层在iv、^④期幼体时极薄,表面呈波纹状,局部外突形成少量刚毛及刺;从^④期幼体开始该层有所增厚,刚毛及刺的数量也随之增加,在相当成体中齿与侧齿(另文报道)的位置具有锥状突起,但直到^⑤期仍未见形成典型的胃磨齿结构。上皮细胞近立方形,核卵圆形、中位;上皮下为较厚的结缔组织层和成束排列的辐射肌(图版-1,8)。幽门胃的结构相当复杂,尤其是几丁质层,较贲门胃发达得多。幽门胃平切面前段膨大如壶腹,后端狭窄似瓶颈。从iv期起,幽门胃前段的侧壁就朝腔内突出形成两排整齐对称的栉状刚毛,其间还散布着许多细刚毛与短刺,这些刚毛均朝食物颗粒流动的固有方向倾斜,它们共同构成了腺滤器,具有过滤食物的作用(图版-9);至^④^⑤期幼体,胃壁几丁质层显著增厚成板状,边缘呈锯齿状,栉状刚毛增至四排,细刚毛及短刺增多加粗,使其过滤结构与功能更加完善(图版-10)。前

段的上皮细胞呈柱状或立方形,核卵圆或椭圆形、中位;横切面观,胃壁腹面两端的上皮变矮呈扁平状,使胃腔朝此两侧凹入,构成了腺滤器的腹滤沟(图版-11)。幽门胃后段胃壁增厚,两侧的几丁质及上皮层向腔内凸入形成方形侧嵴,将此处的胃腔分为背室与腹室,两室内壁均长有刚毛,胃壁背、腹面也向腔内凸入形成锥状的小背嵴与腹嵴,整个胃腔呈“工”字形;侧嵴处的上皮细胞呈高柱状、排列紧密;成束发达的环肌紧贴侧嵴分布。随着幼体发育,嵴增大,刚毛增多(图版-12)。

在幽门胃的最末端,几丁质层在胃壁的背、腹、左、右4个位置朝中肠方向延伸特化形成四根前粗后细的圆棒状结构,其表面突起许多斜向中肠腔的长刚毛。^{iv}期幼体的棒状结构长度仅达中肠管的前端;而在^④^⑤期幼体中,该棒状结构已伸入肠管中,刚毛的数量和长度也有明显增加(图版-13,14)。

在电镜下观察,贲门胃的上皮细胞界限不清晰;胞质结构较简单,胞器较少且不发达,主要为线粒体,还有少量内质网和游离核糖体;胞核卵圆形(图版-15)。幽门胃前段的几丁质层较厚,可见排列整齐的栉状刚毛,上皮细胞的排列如贲门胃,胞质内线粒体和游离核糖体增多(图版-16);幽门胃后段的上皮细胞排列紧密,胞质电子密度较高,含较多囊泡状线粒体、内质网及丰富的游离核糖体;胞核长椭圆形或长棒状、大小不一,核基质致密(图版-17)。

中肠 中肠是胃与后肠间的一段消化道,肝胰腺的导管开口于胃与中肠的交界处(图版-13,14)。中肠与前、后肠最显著的差别在于中肠上皮的游离面光滑,无几丁质衬里。中肠上皮为单层上皮,排列紧密。^{iv}至^④期幼体的中肠前段上皮细胞近立方状,核圆形或卵圆形,常位于细胞中部;靠近后肠的中肠上皮逐渐增高呈柱状,胞核基位,横切面可见肠壁形成3个明显的皱褶。随着幼体的发育,肠上皮细胞高度增加,后段的褶皱增多。各期幼体的肠上皮下为疏松结缔组织,其中充满血窦;肌层较薄;外膜的单层扁平上皮细胞分布不连续。肠腔内可见到围食膜结构及絮状物质(图版-18,19)。超微结构显示,中肠上皮细胞的游离面具有明显的微绒毛,但微绒毛内不见微丝束支撑、基部也无终末网结构。胞质中含有丰富的囊状线粒体,内部嵴多、基质少;小管状或小

泡状的粗面内质网及核糖体广泛分布;有少量糖原颗粒,高尔基体一般位于核下方、细胞基部(图版-20)。

后肠 后肠起始于中后肠交接处肠壁细胞形成的一明显缺刻,该缺刻随幼体的发育而增大。后肠很短,靠近肛门处的后肠膨大呈球状,类似于高等动物的直肠。后肠腔面有一薄层几丁质覆盖;肠上皮细胞在后肠前段呈立方或柱状,后段则变为扁平形;上皮下为结缔组织,其中有成束的辐射肌穿过,外膜具有结缔组织和单层扁平上皮细胞(图版-21,22)。后肠肠壁向腔内突起形成6条纵嵴,横切面可见肠壁有6个锥形突起(图版-23)。当后肠内容物较多时,后肠嵴可以伸展开,使后肠腔的体积扩大。各期幼体后肠的形态及组织结构变化不大。

2.2 消化道的组织化学观察

PAS 反应 在各期龙虾幼体中,消化道各段(除中肠外)的几丁质层均呈 PAS 阳性,其中前肠的几丁质层 PAS 阳性反应最强。前、中肠结缔组织、中肠上皮细胞及后肠几丁质层的 PAS 反应次之;食道腺细胞、中肠腔内的围食膜及其余消化管壁的组织结构呈 PAS 弱阳性或阳性反应不明显。随着幼体发育,消化道内的 PAS 反应稍有增强。经 1% 淀粉酶消化后的对照组,其消化道各段的几丁质层基本仍呈 PAS 阳性,结缔组织和食道腺细胞褪色不明显,表明这些部位主要含多糖类物质或只有极少量糖原;中肠上皮细胞、围食膜 PAS 反应与其它部位则有不同程度减弱,说明这些部位既有糖原也有其它多糖物质,其含量因各段组织结构的不同而异。

汞-溴酚蓝法 对于同一期幼体来说,消化道各段的4层组织结构均被染上深浅不同的蓝色,其中肌肉细胞和基膜蓝色最深,表明蛋白质含量最多;上皮细胞蓝色次之,这其中尤以幽门胃后段及中肠上皮细胞的蓝色更深些;几丁质层、结缔组织及食道腺细胞着色较浅,呈淡蓝色。对于不同期幼体而言,随着幼体的发育,各部位的着色深度比上一期更加明显。

苏丹黑法 在各期幼体消化道各段的苏丹黑染色中,各类细胞和结缔组织中均未见到明显的脂肪颗粒。

3 讨论

中国龙虾叶状幼体消化道壁的组织结构与许多十足目动物的基本相似^[5-13],一般由粘膜层、结缔组织层、肌肉层和外膜组成。由于所处的位置和功能的不同,消化道中各种组织的发达程度也有所不同。

食道是食物由口进入胃的通道。龙虾幼体的食道腺、发达的隆嵴和肌肉束的协同作用,对于将食物进行缠裹、搅磨及吞咽具有重要意义。据报道三疣梭子蟹(*Protunus trituberculatus*)的食道腺分泌物含有酸性和中性粘多糖、透明质酸等物质,除能起润滑作用有助于吞咽外,还可帮助消化^[5]。组织化学研究表明,龙虾幼体的食道腺含有少量多糖与蛋白质,其功能应与此相似。食道嵴的发育与伸展,有利于增加食物的容量并扩大与食道的接触面积。食道壁中发达的辐射肌束的收缩,能将食道壁外拉而扩大内腔;而环肌的有节律收缩则能对食物起挤压和向后推进的作用,并使食物与消化性粘液充分混合;上皮细胞与肌细胞中丰富的线粒体可为食道的收缩和搅磨提供必需的能量。

胃是许多甲壳动物消化系统中最重要的器官之一。贲门胃内具有胃磨,幽门胃内具有腺滤器,这两种结构的发育过程较复杂,而且种类不同其发育进程也不尽相同。一般认为,胃磨的主要功能是研磨进入胃中的食物,故胃磨结构的变化与动物的食性是相关的^[5-10]。朱丽岩等^[5]、李富花与李少菁^[6,7]和堵南山等^[8]认为三疣梭子蟹、锯缘青蟹(*Scylla serrata*)与中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)幼体胃磨在 Z₃ 开始形成,此时才适宜投喂个体较大且具甲壳的卤虫(*Artemia salina*)无节幼体,而在胃磨尚未发育或只是雏形时,因研磨能力差,只能选用个体较小、易磨碎的食物作饵料。王海林等^[9]观察到中国对虾(*Penaeus chinensis*)幼体发育至 M₁ 期具有胃磨的雏形, Factor^[10]报道美洲螯虾(*Homarus americanus*)的胃磨齿出现于 P₄ 期幼体,它们的出现都使幼体的食性和摄食量有了很大的转变。而在龙虾,发育至 E₅ 期的幼体贲门胃中仍未观察到典型的胃磨齿,只是在相当成体中齿与侧齿的位置上具有几丁质的锥状突起,

但中国龙虾却从Ⅳ期幼体开始就能摄食卤虫无节幼体^[1,4]。据陈昌生等^[4]的研究报道,龙虾叶状幼体的这种食性与其口器构造及摄食方式有关,叶状幼体运动能力弱,通常依靠胸足和颚足将遇到的饵料抓住再送至口器,其摄食方式为捕食性,无对虾蚤状幼体的滤食阶段,故太微小或运动太快的饵料不易被捕食,而卤虫无节幼体自身运动较慢,且个体大小适中、呈红色、目标明确,因此适合作为叶状幼体的饵料。从组织学角度来看,龙虾幼体发达的口器与此捕食方式及食性相适应,其口部尖锐的齿状突起及刺等结构和成束肌肉的协同作用可将食物进行充分的锉磨、绞碎,然后再送入食道。无疑龙虾发达的口器起到了相当胃磨齿或辅助锥形胃磨的作用,使之在幼体发育早期就能摄食消化个体较大的卤虫。由于龙虾营浮游生活的叶状幼体期很长,其贲门胃胃磨的发育完善很可能将伴随着幼体的进一步变态以及生活方式与摄食习性的改变出现在更迟的时期。

相对于贲门胃的简单,龙虾幼体幽门胃的腺滤器结构发育良好。在Ⅳ期幼体胃中就能观察到两排整齐的栉状刚毛,说明此期已开始有了过滤食物的作用;至Ⅴ期时,其几丁质层增厚,栉状刚毛增至四排,胃壁上的细刚毛也更多,使其过滤及筛选食物的功能更加完善。Factor^[10]详细观察了美洲螯虾胃内食物的移动情况,指出食物可沿一些复杂的途径移动入肠且食物颗粒是按大小分类过滤的。这一结论与本研究的观察结果基本一致。在龙虾幼体中,一些食物颗粒可沿贲门胃背中线进入幽门胃前段的背部位置,其中足够小的颗粒向下滤过栉状刚毛进入腹滤沟,进而经幽门胃后段腹室的再次过滤筛选,最小的颗粒最后进入肝胰腺(又称中肠腺,另文报道);而一些无法滤过栉状刚毛的中等颗粒,可向后直接经后段的背室进入中肠。另有一些适当小的食物颗粒可绕过贲门—幽门瓣直接从侧面进入幽门胃前段的腹滤沟,再重复上述的过滤步骤。本研究还首次观察到幽门胃末端具有四根前粗后细的圆棒状结构,上面突出许多长刚毛,当它们末端靠拢时,立体观呈漏斗状。究其功能,作者初步认为,该结构一方面可对经腺滤器分类过滤后的食物颗粒起分流的作用,当圆棒合拢时,小的颗粒可滤过圆棒上的刚毛进入肝胰腺,而当圆棒分开时,中等大小的颗粒可顺着圆棒刚毛的方向进入中肠;另一方面还可

起到阻止食物倒流的作用。胃部后方的肌层相当发达,既有利于幽门胃的扩张收缩,使腔内食物被充分混合、筛选,同时也能控制圆棒状结构的离合程度及食物过滤的速度。电镜观察显示,该段胃壁上皮含有丰富的内质网与核糖体,它们是合成蛋白质的主要场所,组织化学的研究也表明胃壁富含蛋白质,这些物质对幼体发育过程中胃壁结构的构建与补充具有重要的作用。

中肠壁无几丁质衬里是其明显特征,说明其来源于内胚层。中肠上皮细胞游离面具有排列整齐的微绒毛,显示出吸收细胞的结构特征,但微绒毛内未见微丝支撑,基部也无终末网或类似中华绒螯蟹中的梯状纹纤维丝结构^[11],倒是与中国对虾幼体中肠上皮细胞的微绒毛结构相似^[12]。张志峰等^[12]认为,这种结构可能反映中肠具有一定物质吸收能力,但吸收力不太强。甲壳动物中肠上皮细胞的类型因种类而异,据报道,锯缘青蟹幼体的中肠上皮从Z₃起开始分化,在单一类型的均质细胞中出现有液泡的细胞,表明中肠的代谢活动活跃、吸收效率提高、对营养的需求量增加^[7]。中华绒螯蟹幼体Z₁和Z₂的中肠细胞分为椭圆形细胞、囊状细胞和含分泌小泡的细胞3类,这些细胞含有较丰富的线粒体或内质网,它们有利于提高中肠细胞的活力和增强其代谢强度^[11]。中国对虾幼体的中肠上皮具有含脂肪颗粒和不含脂肪颗粒的两类细胞,它们均含有酶原颗粒及大量的线粒体、内质网与游离核糖体^[12];组织化学反应显示幼体中肠上皮含多糖与糖原,其酸性磷酸酶、碱性磷酸酶和酯酶等均呈阳性,进一步说明中国对虾幼体中肠具有消化、吸收及储存糖原的功能^[13]。相比之下,龙虾幼体发育早期的中肠上皮细胞形态结构基本相似,应属同一类细胞,从其具有微绒毛结构,细胞内含丰富的粗面内质网、核糖体与线粒体但未见到脂肪颗粒和酶原颗粒,PAS阳性物含多糖与糖原,而细胞腔面未观察到分泌泡来看,作者分析,龙虾幼体的中肠细胞应有吸收和细胞内消化作用,同时也具有储存功能,但能力不会太强。细胞内大量的线粒体可为中肠的代谢提供能量基础,内质网和核糖体则可在合成与转运上皮所吸收的物质方面发挥重要的作用。

集美大学水产学院97级张莉同学和98级王晓蕾同学参加本研究部分工作,特此致谢。

参考文献:

- [1] 韦受庆, 赖 彬. 中国龙虾叶状幼体营养初步实验[J]. 海洋通报, 2000, 19(2): 36- 41.
- [2] 朱冬发, 李少菁, 王桂忠. 龙虾类叶状幼体的培养[J]. 海洋通报, 1999, 18(5): 86- 92.
- [3] Poloina J J, Moffitt R B. Spatial and temporal distribution of the phyllosoma of the spiny lobster, *Panulirus marginatus*, in the northwestern Hawaiian islands[J]. Bull Mar Sci, 1995, 56(2): 406- 417.
- [4] 陈昌生, 胡家才, 陈政强, 等. 中国龙虾叶状幼体摄食的研究[J]. 水产学报, 2001, 25(4): 330- 335.
- [5] 朱丽岩, 郑家声, 王梅林, 等. 三疣梭子蟹幼体消化道的组织学研究[J]. 青岛海洋大学学报, 1999, 29(2): 271- 278.
- [6] 李富花, 李少菁. 锯缘青蟹幼体胃磨发育的比较研究[J]. 海洋科学, 1995, 2(5): 38- 41.
- [7] 李少菁, 李富花. 锯缘青蟹幼体消化系统发育的组织学研
- [8] 堵南山, 陈炳良, 赖 伟. 中华绒螯蟹幼体消化系统发育的研究[J]. 海洋与湖沼, 1992, 23(1): 79- 82.
- [9] 王海林, 廖承义, 张志峰, 等. 中国对虾(*Penaeus chinensis*)消化系统发生的研究[J]. 青岛海洋大学学报, 1997, 27(3): 339- 346.
- [10] Factor J R. Development and metamorphosis of the digestive system of larval lobster, *Homarus americanus* (Decapoda: Nephropidae) [J]. J Morph, 1981, 169: 225- 242.
- [11] 陈炳良, 堵南山. 中华绒螯蟹幼体中肠的超微结构[J]. 海洋与湖沼, 1992, 23(5): 533- 536.
- [12] 张志峰, 马爱军, 于 利, 等. 中国对虾幼体中肠的超微结构[J]. 海洋与湖沼, 1999, 30(2): 145- 149.
- [13] 张志峰, 于成海, 廖承义, 等. 中国对虾幼体消化系统的组织化学研究[J]. 海洋湖沼通报, 2000, (2): 6- 10.

图版说明 Explanation of Plate

1. iv期前肠纵切, 示口、食道、贲门胃和幽门胃, H-E, $\times 500$; 2. iv期口器横切, 示瓣状结构, H-E, $\times 500$; 3. iv期口器纵切, 示几丁质层、齿状突和刺, H-E, $\times 500$; 4. iv期食道横切, 示食道嵴, PAS, $\times 500$; 5. \textcircled{iv} 期食道横切, 示食道壁的组织结构, H-E, $\times 500$; 6. iv期食道横切, $\times 4000$; 7. iv期食道横切, 示肌丝, $\times 10000$; 8. \textcircled{iv} 期贲门胃横切, 示锥形胃磨齿, H-E, $\times 500$; 9. iv期幽门胃平切, 示前、后段形状及栉状刚毛, H-E, $\times 500$; 10. \textcircled{v} 期幽门胃平切, 示增厚的几丁质层, H-E, $\times 500$; 11. iv期幽门胃横切, 前段, 示腹滤沟, H-E, $\times 500$; 12. iv期幽门胃横切, 后段, 示幽门胃嵴, H-E, $\times 500$; 13. \textcircled{vi} 期幼体平切, 示胃、中肠、肝胰腺和圆棒状结构的位置关系, H-E, $\times 125$; 14. \textcircled{vi} 期幼体平切, 示延长的圆棒状结构, H-E, $\times 500$; 15. iv期贲门胃横切, 示上皮层, $\times 4000$; 16. \textcircled{vi} 期幽门胃平切, 示栉状刚毛, $\times 2700$; 17. \textcircled{vi} 期幽门胃平切, 示侧嵴的上皮层, $\times 2700$; 18. iv期中肠, 前段平切, 示上皮细胞及围食膜, H-E, $\times 500$; 19. iv期中肠, 后段横切, 示肠壁褶皱, H-E, $\times 500$; 20. iv期中肠横切, 示微绒毛和胞器, $\times 6700$; 21. iv期中后肠平切, 示中后肠交接处及后肠结构, H-E, $\times 500$; 22. \textcircled{vi} 期中后肠平切, H-E, $\times 500$; 23. iv期后肠横切, 示后肠嵴, H-E, $\times 500$

A: 肛门; C: 几丁质层; CC: 圆棒状结构; cm: 环肌; CPV: 贲门—幽门瓣; CS: 贲门胃; Cs: 栓状刚毛; ct: 结缔组织; ELR: 食道侧嵴; EMR: 食道口后嵴; ep: 上皮; ESO: 食道; EUR: 食道上唇嵴; H: 后肠; HP: 肝胰腺; HPD: 肝胰腺进入肠的导管; HR: 后肠嵴; M: 中肠; mhj: 中后肠交接处; Mi: 线粒体; Mo: 口; Ms: 肌丝; Mv: 微绒毛; N: 细胞核; om: 外膜; PDR: 幽门背嵴; PLR: 幽门侧嵴; pm: 围食膜; PS: 幽门胃; PVR: 幽门腹嵴; RLT: 锥形侧齿; rm: 辐射肌; RMT: 锥形中齿; Th: 刺; Tp: 齿状突起; Vg: 腹滤沟

1. Longitudinal section of foregut at iv stage, showing mouth, esophagus, cardiac and pyloric stomach, H-E, $\times 500$; 2. Transverse section of mouthpart at iv stage, showing structures of lamella, H-E, $\times 500$; 3. Longitudinal section of mouthpart at iv stage, showing chitin layer, toothed projection and thom, H-E, $\times 500$; 4. Transverse section of esophagus at iv stage, showing ridges of esophagus, PAS, $\times 500$; 5. Transverse section of esophagus at \textcircled{iv} stage, showing histological structure of esophageal wall, H-E, $\times 500$; 6. Transverse section of esophagus at iv stage, $\times 4000$; 7. Transverse section of esophagus at iv stage, showing muscular silk, $\times 10000$; 8. Transverse section of cardiac stomach at \textcircled{iv} stage, showing rudiment of teeth of gastric mill, H-E, $\times 500$; 9. Frontal section of pyloric stomach at iv stage, showing shape of anterior part, posterior part and comb-setae, H-E, $\times 500$; 10. Frontal section of pyloric stomach at \textcircled{v} stage, showing chitin layer of thickening, H-E, $\times 500$; 11. Transverse section of pyloric stomach at iv stage, anterior part, showing ventral filter groove, H-E, $\times 500$; 12. Transverse section of pyloric stomach at iv stage, posterior part, showing ridge of pyloric stomach, H-E, $\times 500$; 13. Frontal section of larvae at \textcircled{vi} stage, showing stomach, midgut, hepatopancreas and structure of circular club, H-E, $\times 125$; 14. Frontal section of larvae at \textcircled{vi} stage, showing structure of circular club prolonged, H-E, $\times 500$; 15. Transverse section of cardiac stomach at iv stage, showing epithelial coat, $\times 4000$; 16. Frontal section of pyloric stomach at \textcircled{vi} stage, showing comb-setae, $\times 2700$; 17. Frontal section of pyloric stomach at \textcircled{vi} stage, showing epithelial coat of lateral ridge, $\times 2700$; 18. Midgut at iv stage, frontal section of anterior part, showing epithelial cell and peritrophic membrane, H-E, $\times 500$; 19. Midgut at iv stage, transverse section of posterior part, showing wrinkle of gut wall, H-E, $\times 500$; 20. Transverse section Midgut at iv stage, showing microvilli and organelle, $\times 6700$; 21. Frontal section of mid-hindgut at iv stage, showing junction of mid-hindgut and structures of hindgut, H-E, $\times 500$; 22. Frontal section of mid-hindgut at \textcircled{vi} stage, H-E, $\times 500$; 23. Transverse section of hindgut at iv stage, showing ridge of hindgut, H-E, $\times 500$

A: anus; C: chitin layer; CC: structure of circular club; cm: circular muscle; CPV: cardio-pyloric valve; CS: cardiac stomach; Cs: comb-setae; ct: connective tissue; ELR: lateral ridge of esophagus; EMR: metamouth ridge of esophagus; ep: epithelium; ESO: esophagus; EUR: upper-lip ridge of esophagus; H: hindgut; HP: hepatopancreas; HPD: duct of hepatopancreas into intestine; HR: ridge of hindgut; M: midgut; mhj: junction of mid-hindgut; Mi: mitochondria; Mo: mouth; Ms: muscular silk; Mv: microvilli; N: nucleus; om: outer membrane; PDR: dorsal ridge of pyloric stomach; PLR: lateral ridge of pyloric stomach; pm: peritrophic membrane; PS: pyloric stomach; PVR: ventral ridge of pyloric stomach; RLT: rudiment of lateral teeth; rm: radiant muscle; RMT: rudiment of medial teeth; Th: thom; Tp: toothed projection; Vg: ventral filter groove



