

横带髯鲷早期发育阶段消化系统组织学观察

平洪领^{1,2}, 付铁中², 张 涛^{1,2}, 史会来^{1,2}, 周 群², 邹京华²

1. 浙江省海洋水产研究所/浙江省海水增殖重点实验室, 浙江 舟山 316021

2. 浙江海洋大学海洋与渔业研究所, 浙江 舟山 316021

摘要: 了解横带髯鲷 (*Hapalogenys mucronatus*) 仔、稚、幼鱼消化系统的形态组织学特征, 可为其发育生物学、消化生理及投饵策略提供理论依据。通过形态学观察与连续组织切片及 HE 染色技术, 对横带髯鲷 0~45 d 仔、稚、幼鱼消化系统的形态组织进行观察。结果表明: 在水温 (24±2) °C 条件下, 0~2 d 为内源性营养期, 口咽腔、食道和胃已贯通; 3~8 d 为混合营养期, 肝脏、胰脏细胞团已形成, 可以摄食轮虫, 口咽腔中产生黏液细胞和味蕾, 食道及肠形成黏膜褶皱, 胰脏出现酶原颗粒, 此阶段仔鱼已具备初步的摄食消化能力, 可以投喂轮虫等饵料; 9 d 之后为外源性营养期, 肠道弯曲, 黏膜褶皱丰富, 纹状缘发达, 胃分为贲门区、胃体区和幽门区, 胃腺和胃小凹也形成, 肝脏肝血窦数量多, 胰脏可见酶原颗粒, 此阶段可摄食一些蒙古裸腹蚤 (*Moina mongolica*) 以及大的桡足类; 22~30 d 各器官进一步发育; 35 d 消化系统结构和功能基本完善。横带髯鲷早期发育阶段消化系统发育特征与其摄食方式及功能密切相关。

关键词: 横带髯鲷; 消化系统; 器官发生; 组织学

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



Organogenesis of digestive system in *Hapalogenys mucronatus* during early development

PING Hongling^{1,2}, FU Tiezhong², ZHANG Tao^{1,2}, SHI Huilai^{1,2}, ZHOU Qun², ZOU Jinghua²

1. Zhejiang Marine Fisheries Research Institute/Zhejiang Province Key Laboratory of Mariculture and Enhancement, Zhoushan 316021, China

2. Zhejiang Ocean University/Zhejiang Marine Fisheries Research Institute, Zhoushan 316021, China

Abstract: Understanding the morphological and histological characteristics of the digestive system of larvae, juveniles and young fish of *Hapalogenys mucronatus* can provide a theoretical basis for its developmental biology, digestive physiology and feeding strategy. Through morphological observation, continuous tissue sectioning and HE staining techniques, we examined histologically the development of the digestive system of the larvae, juveniles and young fish of *H. mucronatus* from 0th–45th day after hatching. The results show that at the water temperature of (24±2) °C, 0–2 day was the endogenous nutritional period, and the oropharyngeal cavity, esophagus and stomach had been penetrated. During the mixed nutrition period of 3–8 day, the cell masses of liver and pancreas had been formed, possible to feed on rotifers. Mucus cells and taste buds were produced in the oropharyngeal cavity, mucosal folds were formed in the esophagus and intestine, and zymogen particles appeared in the pancreas. At this stage, the larvae had preliminary feeding and digestive abilities, and could be fed with rotifers and other bait. After 9 days of age, it was the exogenous nutritional period, with a curved intestinal tract, abundant mucosal folds and well-developed

收稿日期: 2024-07-25; 修回日期: 2024-09-17

基金项目: 浙江省自然科学基金项目 (LTGN24C190010); 浙江省重点研发计划项目 (2023C02050); 浙江省“三农九方”科技协作计划项目 (2022SNJF073); 浙江省海洋水产研究所科技计划项目 (HYS-CZ-202317, HYS-CZ-202407); 舟山渔业育种育苗科创中心专项 (2023Y001-4)

作者简介: 平洪领 (1988—), 男, 工程师, 硕士, 研究方向为海水鱼类繁育与发育生物学。E-mail: pinghongling@126.com

通信作者: 史会来 (1980—), 男, 正高级工程师, 硕士, 研究方向为海水鱼类增殖学。E-mail: shihuilai1980@163.com

striated margins. The stomach was divided into a cardiac region, a gastric body and a pyloric region. Gastric glands and gastric pits were also formed, with a large number of hepatic sinuses, and zymogen particles visible in the pancreas. At this stage, it was possible to ingest some *Moina mongolica* and large copepods. From 22 to 30 days, each organ further developed, and after 35 d, the digestive system structure and function were basically improved. The development characteristics of digestive system at the early development stage of *H. mucronatus* are closely related to its feeding mode and function.

Keywords: *Hapalogenys mucronatus*; Digestive system; Organogenesis; Histology

鱼类消化系统发育规律与其摄食习性有着一定的联系^[1]。从组织学角度出发,研究仔、稚、幼鱼阶段消化系统对投喂饵料时间及种类的选择具有重要意义。国内外对多种鱼类仔、稚、幼鱼消化系统发育做了较多研究,如褐菖鲈(*Sebastiscus marmoratus*)^[2]、贝氏高原鳅(*Triplophysa bleekeri*)^[3]、普安银鲫(*Carassius auratus Linnaeus*)^[4]、赛内加尔鲷(*Solea senegalensis*)^[5]等。鱼类早期对饵料的摄取、消化和吸收会影响其生长和存活,消化系统的发育与饵料的消化、吸收有着直接关系。部分鱼类开口较早,可以摄入一些饵料,但并不意味着其能消化和吸收饵料,未被消化的饵料会充塞于其胃部和肠道,从而容易导致死亡。

横带髯鲷(*Hapalogenys mucronatus*)是我国东南沿海一种名贵海水鱼类,其肉质鲜美,有较高营养价值,是具有潜力的开发养殖对象。目前,关于横带髯鲷的研究主要集中在分类地位^[6]、营养价值^[7-8]、发育生物学^[9-10]等方面。浙江省海洋水产研究所率先实现了横带髯鲷的苗种繁育,虽然在亲鱼培育技术方面取得较大进展,但是尚未突破规模化苗种繁育技术,主要问题是苗种转食阶段成活率较低,缺乏对横带髯鲷消化系统组织发育学方面的研究。通过组织学观察研究横带髯鲷早期阶段消化系统发育,可以深入了解其组织结构变化,进而揭示其消化系统不同发育时期的变化规律以及消化功能与营养需求的关系,有利于确定其苗种培育过程中适宜的饵料和转食时间,降低育苗死亡率。本研究探究了横带髯鲷早期阶段消化系统的发育规律,为其消化生理和投喂策略等研究提供了基础资料。

1 材料与方法

1.1 仔、稚、幼鱼培育

实验在浙江省海洋水产研究所西轩试验基地进行,横带髯鲷受精卵为野生驯化后的亲鱼在室内养殖池中自然产卵所得,孵出后的鱼苗投放置于室内养殖池中。横带髯鲷仔、稚、幼鱼培育条件为:水

温(24±2)℃,盐度(26±1)‰,pH 7.5~8.1,溶解氧>5 mg·L⁻¹。仔鱼出膜后3 d开始投喂经小球藻强化后的褶皱臂尾轮虫(*Brachionus plicatilis*),密度为4~8个·mL⁻¹;第8天开始投喂桡足类和蒙古裸腹蚤(*Monia mongolica*);第30天开始投喂糠虾(Opossum shrimp)及鱼宝配合饲料。

1.2 取样与固定

从初孵仔鱼开始取样至第14天,每日取样1次,14~30 d每2 d取样1次,30 d后每隔5 d取样1次,至第45天幼鱼取样结束。每次停食6 h后随机取15尾健康的鱼苗,用Bouin's固定液固定,30 d前为全鱼固定,30~45 d按照头部、食道、胃、肠道和肝胰脏组织分别固定,室温保存24 h,然后使用70%(φ)乙醇溶液清洗样品2次,方可保存。

1.3 实验方法

经体积分数为70%、80%、90%、95%的乙醇溶液梯度脱水,各脱水30 min,无水乙醇再脱水25 min;二甲苯和无水乙醇按1:1体积比混合透明15 min,二甲苯透明10 min 2次;二甲苯和石蜡按1:1体积比浸透30 min,再在石蜡中透蜡30 min 2次;通过组织包埋机进行包埋处理,将包埋后的蜡块修整成“凸”字型;用莱卡组织切片机(RM2245)连续切片,切片厚度为4~7 μm,蜡片展开后在38℃烘片机上烘干;HE染色后树脂胶封片,在莱卡荧光显微镜(AXIOCam 506)下观察和拍照处理。

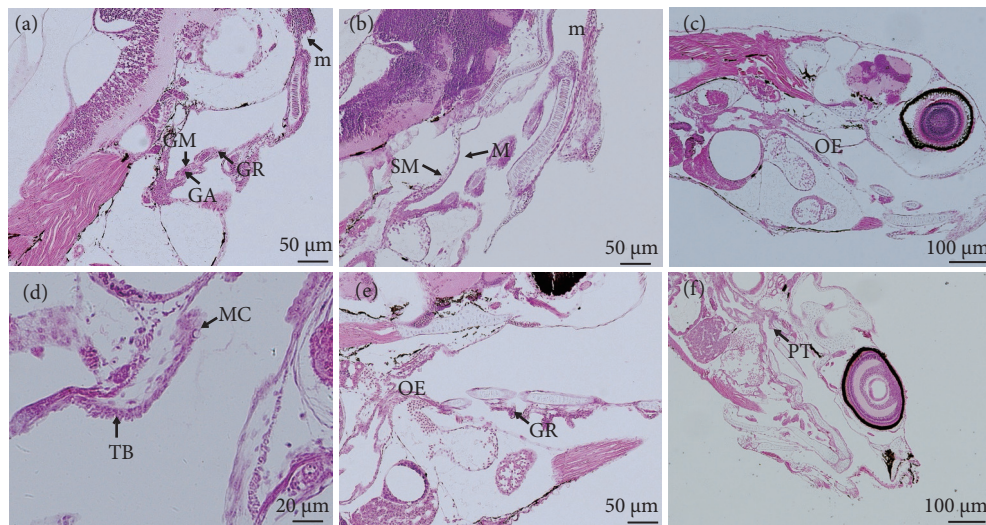
2 结果

2.1 口咽腔

口腔在第2天已经形成,头部前端靠下位置已具备口裂的基本形状,弧度不是很大,类似镰刀型,尚未与咽部贯通,口腔黏膜上皮细胞1~2层,未见黏液细胞和味蕾,咽喉部鳃弓和鳃耙开始形成(图1-a);第3天口裂完全形成,上下颌口腔瓣显而易见,下颌长于上颌,可以摄食轮虫,咽腔上皮此时具有黏膜层和黏膜下层(图1-b);第5天口咽

腔增大,黏膜下层为较薄的结缔组织(图1-c);第6天口咽腔后部可见部分黏液细胞和味蕾(图1-d);第7天鳃耙进一步发育,相邻鳃耙之间明显区分开

来,咽部可见肌肉层(图1-e);第11天可见咽喉部咽齿出现(图1-f),随着继续发育,口咽腔杯状细胞和黏液细胞增多。



GA. 鳃弓; GM. 鳃耙黏膜层; GR. 鳃耙; m. 口腔; M. 黏膜层; MC. 黏液细胞; OE. 食道; SM. 黏膜下层; TB. 味蕾; PT. 咽齿。
GA. Gill arch; GM. Gill rake mucosa; GR. Gill rake; m. Mouth; M. Mucosal layer; MC. Mucosa cell; OE. Oesophagus; SM. Submucosa; TB. Taste bud; PT. Pharyngeal tooth.

图1 横带髯鲷口咽腔发育的组织结构

注: a. 2日龄仔鱼口咽腔纵切, 全长(4.44±0.42) mm; b. 3日龄仔鱼口咽腔纵切, 全长(4.67±0.38) mm; c. 5日龄仔鱼口咽腔纵切, 全长(4.72±0.52) mm; d. 6日龄仔鱼口咽腔纵切, 全长(4.78±0.56) mm; e. 7日龄仔鱼口咽腔纵切, 全长(4.81±0.42) mm; f. 11日龄仔鱼口咽腔纵切, 全长(5.14±0.63) mm。

Fig. 1 Histological observation of development of buccopharyngeal cavity of *H. mucronatus*

Note: a. Longitudinal section of buccopharyngeal cavity of 2 DAH larva, total length of (4.44±0.42) mm; b. Longitudinal section of buccopharyngeal cavity of 3 DAH larva, total length of (4.67±0.38) mm; c. Longitudinal section of buccopharyngeal cavity of 5 DAH larva, total length of (4.72±0.52) mm; d. Longitudinal section of buccopharyngeal cavity of 6 DAH larva, total length of (4.78±0.56) mm; e. Longitudinal section of buccopharyngeal cavity of 7 DAH larva, total length of (4.81±0.42) mm; f. Longitudinal section of buccopharyngeal cavity of 11 DAH larva, total length of (5.14±0.63) mm.

2.2 食道

第2天可见食道单层黏膜上皮细胞, 食道呈直管状和胃部尚未完全贯通(图2-a);第3天可见食道黏膜上皮4~5层, 食道前部分靠近咽部黏膜层的细胞整齐排列, 较为疏松, 后部分靠近胃部黏膜层的细胞排列紧密几乎堆在一起, 可见黏膜下层(图2-b);第5天食道进一步扩张, 后食管靠近胃部为单层立方上皮(图2-c);第8天食道上下两层上皮细胞增多, 食管变大, 内腔形成纵行黏膜褶皱, 可见黏液细胞(图2-d);第10天食道变长, 腔内褶皱更加丰富(图2-e);第11天食道黏膜褶皱向腔内凸起, 形状多样(图2-f);第16天肌肉层可见, 黏液细胞大量存在(图2-g);第25天纹状缘清晰可见, 肌层以环形横纹肌为主(图2-h);第30天之后随着食道发育, 功能更加完善(图2-i)。

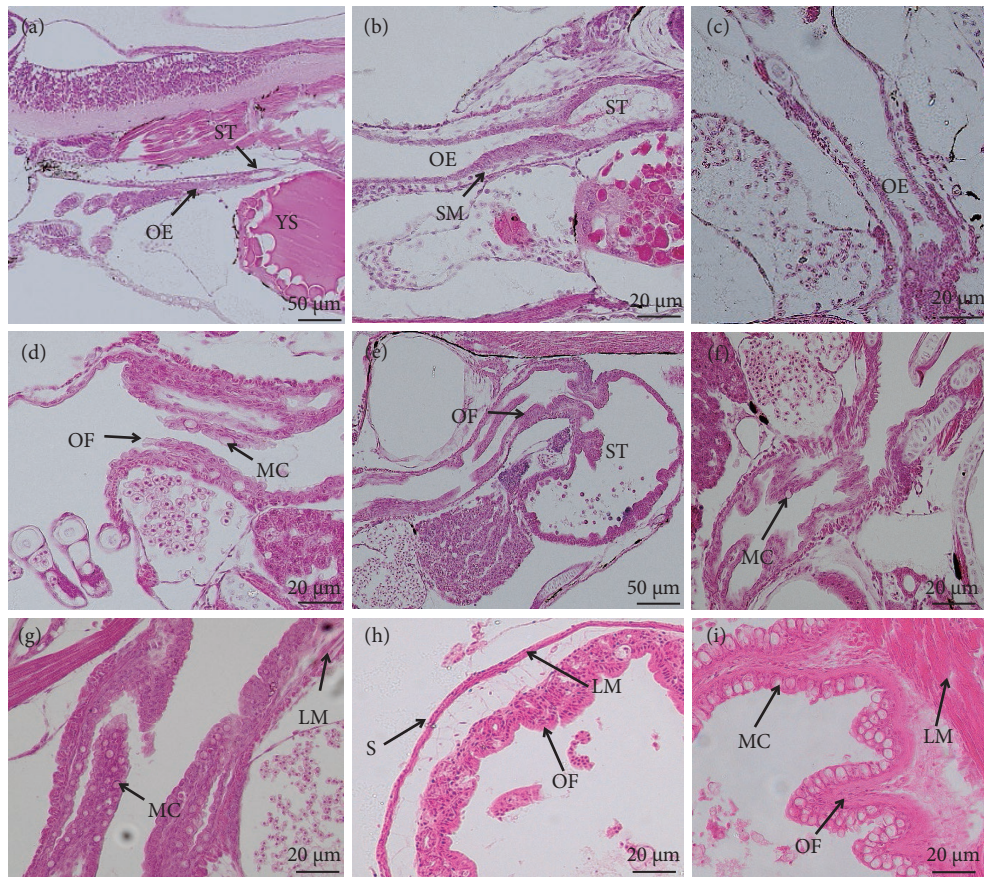
2.3 胃

第2天食道后半部分与胃部相连, 尚未贯通,

已发现胃腔结构与食道相似, 只有1~2层细胞(图2-a);第3天胃部一侧突出开始膨大, 胃的形状初步形成(图2-b);第5天胃黏膜内部细胞发育, 细胞核和细胞质界限清晰(图3-a);第9天胃部分化出贲门, 胃本体膨大, 细胞向胃内壁聚集, 胃腔间形成众多细胞团(图3-b);第10天胃内腔褶皱明显(图3-c);第16天胃部有少量胃腺, 可见纹状缘, 胃部结构包括黏膜层、黏膜下层、肌肉层和浆膜层, 胃部分化出幽门, 至此胃部包括3个部分: 贲门区、胃体区和幽门区(图3-d);第22天胃腺变多, 胃部出现胃小凹(图3-e);第25天肌肉层明显, 厚度增加, 胃部结构完整与成鱼相似(图3-f);第35—第45天胃腺数量众多, 胃黏膜褶皱以及肌肉层厚度增加(图3-g—i)。

2.4 肠道

第2天肠道贯通, 肠腔明显, 肠壁细胞清晰可见(图4-a);第3天肠道分为2部分, 细胞增多并



LM. 肌层; OE. 食道; OF. 食道褶皱; MC. 黏液细胞; S. 浆膜层; SM. 黏膜下层; ST. 胃; YS. 卵黄囊。
LM. Lamina muscularis; OE. Oesophagus; OF. Oesophagus fold; MC. Mucosa cell; S. Serosal layer; SM. Submucosa;
ST. Stomach; YS. Yolk sac.

图2 横带髯鲷食道发育的组织结构

注: a. 2 日龄仔鱼食道纵切, 全长 (4.44 ± 0.42) mm; b. 3 日龄仔鱼食道纵切, 全长 (4.67 ± 0.38) mm; c. 5 日龄仔鱼食道纵切, 全长 (4.72 ± 0.52) mm; d. 8 日龄仔鱼食道纵切, 全长 (4.89 ± 0.56) mm; e. 10 日龄仔鱼食道纵切, 全长 (5.04 ± 0.33) mm; f. 11 日龄仔鱼食道纵切, 全长 (5.14 ± 0.63) mm; g. 16 日龄仔鱼食道纵切, 全长 (5.75 ± 0.74) mm; h. 25 日龄稚鱼食道横切, 全长 (7.88 ± 0.73) mm; i. 30 日龄稚鱼食道横切, 全长 (9.98 ± 0.93) mm。

Fig. 2 Histological observation of development of oesophagus of *H. mucronatus*

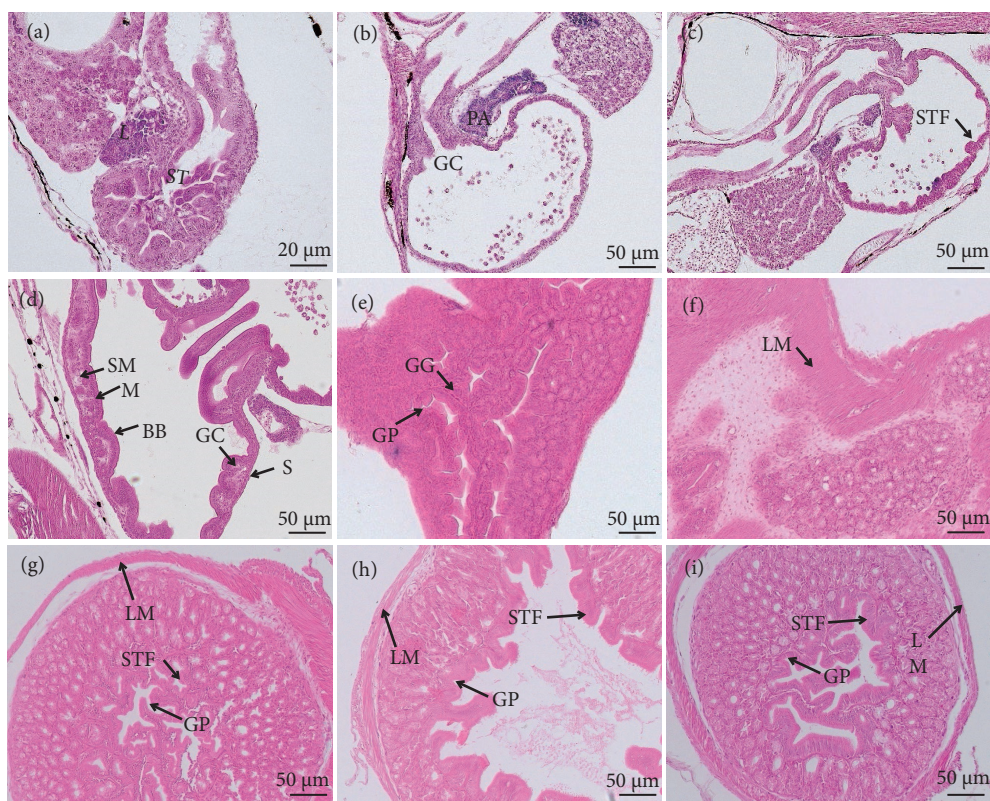
Note: a. Longitudinal section of oesophagus of 2 DAH larva, total length of (4.44 ± 0.42) mm; b. Longitudinal section of oesophagus of 3 DAH larva, total length of (4.67 ± 0.38) mm; c. Longitudinal section of oesophagus of 5 DAH larva, total length of (4.72 ± 0.52) mm; d. Longitudinal section of oesophagus of 8 DAH larva, total length of (4.89 ± 0.56) mm; e. Longitudinal section of oesophagus of 10 DAH larva, total length of (5.04 ± 0.33) mm; f. Longitudinal section of oesophagus of 11 DAH larva, total length of (5.14 ± 0.63) mm; g. Longitudinal section of oesophagus of 16 DAH larva, total length of (5.75 ± 0.74) mm; h. Transverse section of oesophagus of 25 DAH juvenile, total length of (7.88 ± 0.73) mm; i. Transverse section of oesophagus of 30 DAH juvenile, total length of (9.98 ± 0.93) mm.

大量聚集在一起, 肠道变厚 (图 4-b); 第 5 天前中肠和后肠内部有明显缢痕, 纹状缘可见, 无杯状细胞 (图 4-c—d); 第 6 天可见肠道明显分为 2 部分, 纹状缘清晰, 前中肠和后肠肠腔增大, 两肠道之间形成肠瓣, 后肠有杯状细胞产生 (图 4-e); 第 8 天前肠和中肠分开, 腔内较为平滑, 后肠可见微微凸起的扇形黏膜褶皱, 肠腔进一步膨大 (图 4-f); 第 9 天肠道出现弯曲, 后肠褶皱更加明显, 此时杯状细胞有所增加 (图 4-g); 第 11 天前肠和中肠也开始产生黏膜褶皱, 后肠进一步发育 (图 4-h—i); 第 16 天前肠和后肠黏膜褶皱较中肠明显高出很多 (图 4-j—l); 第 22 天前肠有大量杯状细胞存在

(图 4-m); 第 30 天肠道发育完善, 包括黏膜层、黏膜下层、肌层和浆膜层 (图 4-n); 第 40 天中肠和后肠黏膜褶皱更加多样, 纹状缘发达 (图 4-o)。

2.5 肝胰脏

第 3 天肝细胞团在肠道附近, 肝细胞呈圆形, 细胞核清晰可见, 形成肝细胞索, 肝下方出现蓝紫色的胰腺细胞团 (图 4-b); 第 5 天肝细胞体积增大将油球包裹住, 肝细胞排列整齐较为疏松, 细胞核着色深与细胞质明显区分开 (图 5-a); 第 7 天肝细胞数量增加排列紧凑, 胰腺细胞聚集成胰脏, 含有酶原颗粒 (图 5-b); 第 9 天空泡结构形成于肝细胞之间, 肝血窦此时可见 (图 5-c); 第 11 天肝血窦数



BB. 纹状缘; GG. 胃腺; GP. 胃小凹; L. 肝; PA. 胰脏; STF. 胃褶皱; GC. 贲门; SM. 黏膜下层; M. 黏膜层; ST. 胃; LM. 肌层。
BB. Brush border; GG. Gastric gland; GP. Gastric pit; L. Liver; PA. Pancreas; STF. Stomach flod; GC. Gastric cardinal; SM. Submucosa; M. Mucosal layer; ST. Stomach; LM. Lamina muscularis.

图3 横带髯鲷胃发育的组织结构

注: a. 5 日龄仔鱼胃纵切, 全长 (4.72 ± 0.52) mm; b. 9 日龄仔鱼胃纵切, 全长 (4.94 ± 0.53) mm; c. 10 日龄仔鱼胃纵切, 全长 (5.04 ± 0.33) mm; d. 16 日龄仔鱼胃纵切, 全长 (5.75 ± 0.74) mm; e. 22 日龄稚鱼胃纵切, 全长 (7.05 ± 0.67) mm; f. 25 日龄稚鱼胃纵切, 全长 (7.88 ± 0.73) mm; g. 35 日龄幼鱼胃横切, 全长 (15.88 ± 0.95) mm; h. 40 日龄幼鱼胃横切, 全长 (21.28 ± 1.33) mm; i. 45 日龄幼鱼胃横切, 全长 (25.86 ± 1.83) mm。

Fig. 3 Histological observation of development of stomach of *H. mucronatus*

Note: a. Longitudinal section of stomach of 5 DAH larva, total length of (4.72 ± 0.52) mm; b. Longitudinal section of stomach of 9 DAH larva, total length of (4.94 ± 0.53) mm; c. Longitudinal section of stomach of 10 DAH larva, total length of (5.04 ± 0.33) mm; d. Longitudinal section of stomach of 16 DAH larva, total length of (5.75 ± 0.74) mm; e. Longitudinal section of stomach of 22 DAH juvenile, total length of (7.05 ± 0.67) mm; f. Longitudinal section of stomach of 25 DAH juvenile, total length of (7.88 ± 0.73) mm; g. Transverse section of stomach of 35 DAH young fish, total length of (15.88 ± 0.95) mm; h. Transverse section of stomach of 40 DAH young fish, total length of (21.28 ± 1.33) mm; i. Transverse section of stomach of 45 DAH young fish, total length of (25.86 ± 1.83) mm.

量增多, 细胞核被挤至一侧 (图 5-d); 第 16 天胰岛和胰管出现, 胰腺细胞数量增加, 细胞核为圆形, 酶原颗粒数量增多 (图 5-e); 第 25—第 35 天肝细胞继续发育可见中央静脉, 细胞核和细胞质在染色下不易区分 (图 5-f—g); 第 40—第 45 天肝体积变大 (图 5-h—i)。

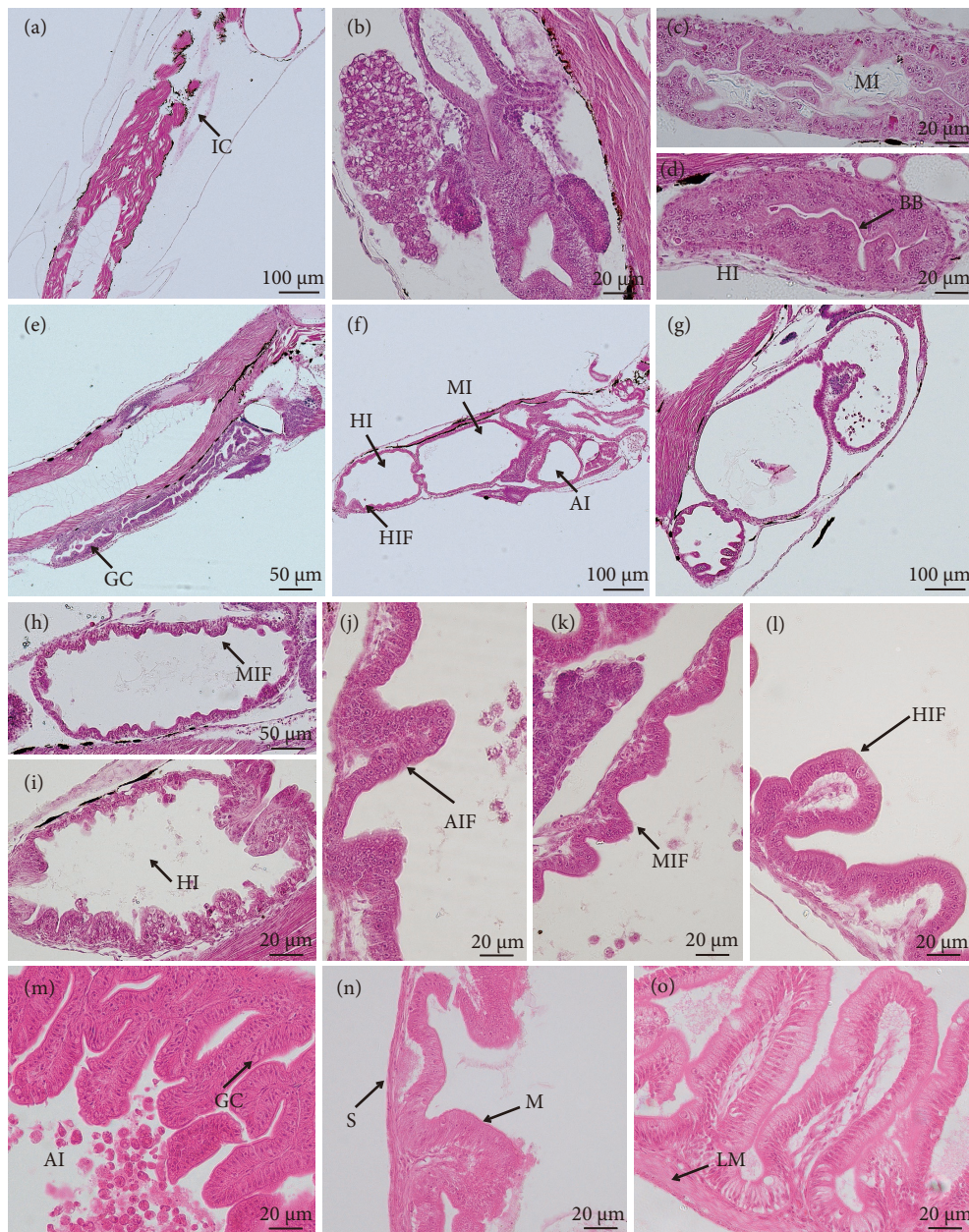
3 讨论

3.1 横带髯鲷早期发育阶段消化系统的划分

在水温 $23 \sim 28^\circ\text{C}$ 条件下, 区又君等^[11] 将卵形鲳鲅 (*Trachinotus ovatus*) 的消化系统发育分为 4 个阶段: 内源性营养阶段、混合营养阶段、外源性营养阶段及幼鱼期消化器官发育完成阶段。刘立明

等^[12] 根据形态特征对黑鲷 (*Sebastes fuscescens*) 早期发育阶段进行划分, 分析生长的转折点和发育的危险期。李绍明等^[13] 将湘华鲮 (*Sinilabeo decorus Tungting*) 消化系统发育分为卵黄期、混合营养期和外源营养期 3 个阶段。本研究根据横带髯鲷消化系统组织学特征, 探讨食性转化、投喂策略, 并将其分为以下 4 个阶段。

横带髯鲷内源性营养阶段 (第 0—第 2 天): 初孵仔鱼卵黄囊较大, 至第 3 天卵黄囊几乎消耗完全, 油球消耗较少。第 2 天口腔和食道黏膜上皮 1~2 层, 食道与胃相连, 肠腔明显。银鲷 (*Pampus argenteus*) 仔鱼消化系统各器官于第 4 天初步形成^[14]。在前期仔鱼向后期仔鱼转变时, 黑鲷 (*Sparus*



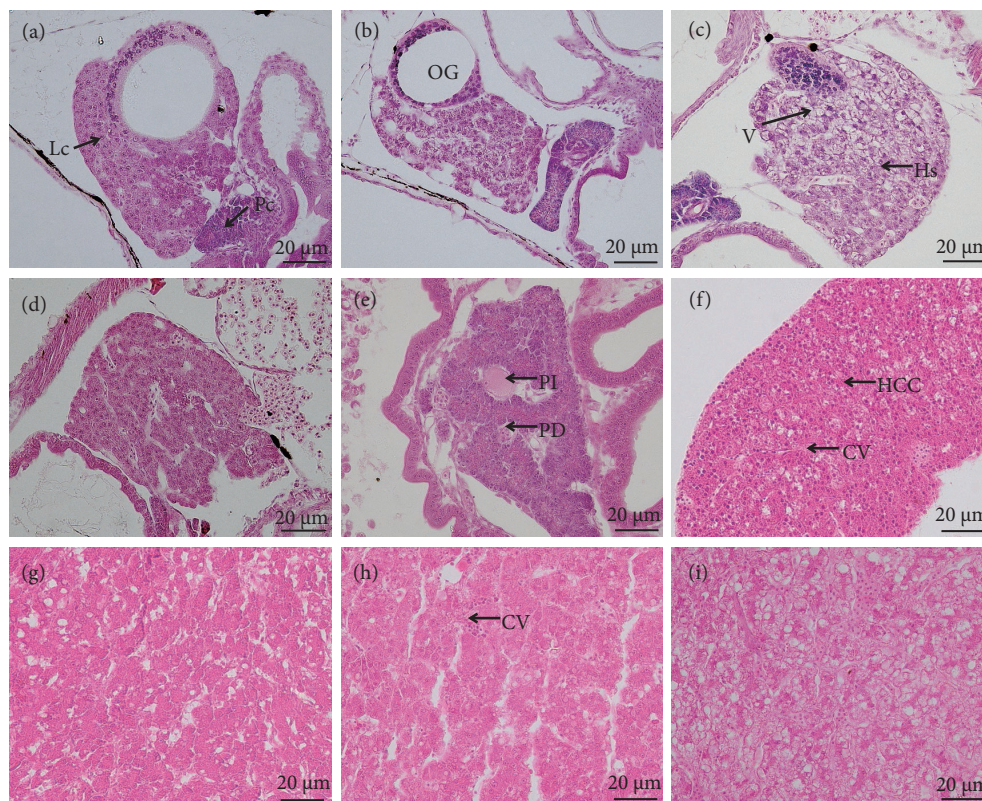
AI. 前肠; AIF. 前肠褶皱; GC. 杯状细胞; HI. 后肠; HIF. 后肠褶皱; IC. 肠腔; MI. 中肠; MIF. 中肠褶皱。
AI. Anterior intestine; AIF. Anterior intestine fold; GC. Goblet cell; HI. Hind intestine; HIF. Hind intestine fold;
IC. Intestine cavity; MI. Middle intestine; MIF. Middle intestine fold.

图4 横带髯鲷肠道发育的组织结构

注: a. 2 日龄仔鱼肠道纵切, 全长 (4.44 ± 0.42) mm; b. 3 日龄仔鱼肠道纵切, 全长 (4.67 ± 0.38) mm; c. 5 日龄仔鱼肠道纵切, 全长 (4.72 ± 0.52) mm; d. 5 日龄仔鱼后肠纵切, 全长 (4.72 ± 0.52) mm; e. 6 日龄仔鱼肠道纵切, 全长 (4.78 ± 0.56) mm; f. 8 日龄仔鱼肠道纵切, 全长 (4.89 ± 0.56) mm; g. 9 日龄仔鱼肠道纵切, 全长 (4.94 ± 0.53) mm; h. 11 日龄仔鱼中肠纵切, 全长 (5.14 ± 0.63) mm; i. 11 日龄仔鱼后肠纵切, 全长 (5.14 ± 0.63) mm; j. 16 日龄仔鱼前肠纵切, 全长 (5.75 ± 0.74) mm; k. 16 日龄仔鱼中肠纵切, 全长 (5.75 ± 0.74) mm; l. 16 日龄仔鱼后肠纵切, 全长 (5.75 ± 0.74) mm; m. 22 日龄稚鱼前肠纵切, 全长 (7.05 ± 0.67) mm; n. 30 日龄稚鱼中肠横切, 全长 (9.98 ± 0.93) mm; o. 40 日龄幼鱼后肠横切, 全长 (21.28 ± 1.33) mm。

Fig. 4 Histological observation of development of intestine of *H. mucronatus*

Note: a. Longitudinal section of intestine of 2 DAH larva, total length of (4.44 ± 0.42) mm; b. Longitudinal section of intestine of 3 DAH larva, total length of (4.67 ± 0.38) mm; c. Longitudinal section of intestine of 5 DAH larva, total length of (4.72 ± 0.52) mm; d. Longitudinal section of hind intestine of 5 DAH larva, total length of (4.72 ± 0.52) mm; e. Longitudinal section of intestine of 6 DAH larva, total length of (4.78 ± 0.56) mm; f. Longitudinal section of intestine of 8 DAH larva, total length of (4.89 ± 0.56) mm; g. Longitudinal section of intestine of 9 DAH larva, total length of (4.94 ± 0.53) mm; h. Longitudinal section of middle intestine of 11 DAH larva, total length of (5.14 ± 0.63) mm; i. Longitudinal section of hind intestine of 11 DAH larva, total length of (5.14 ± 0.63) mm; j. Longitudinal section of anterior intestine of 16 DAH larva, total length of (5.75 ± 0.74) mm; k. Longitudinal section of middle intestine of 16 DAH larva, total length of (5.75 ± 0.74) mm; l. Longitudinal section of hind intestine of 16 DAH larva, total length of (5.75 ± 0.74) mm; m. Longitudinal section of anterior intestine of 22 DAH juvenile, total length of (7.05 ± 0.67) mm; n. Transverse section of middle intestine of 30 DAH juvenile, total length of (9.98 ± 0.93) mm; o. Transverse section of hind intestine of 40 DAH young fish, total length of (21.28 ± 1.33) mm.



CV. 中央静脉; HCC. 肝细胞索; Hs. 肝血窦; Lc. 肝细胞; OG. 油球; Pc. 胰细胞; PD. 胰管; PI. 胰岛; V. 空泡结构。
CV. Central vein; HCC. Hepatic cell cords; Hs. Hepatic sinusoid; Lc. Liver cells; OG. Oil globules; Pc. Pancreatic cells;
PD. Pancreatic duct; PI. Pancreatic island; V. Vacuolar structure.

图5 横带髯鲃肝脏和胰脏发育的组织结构

注: a. 5 日龄仔鱼肝脏和胰脏纵切, 全长 (4.72 ± 0.52) mm; b. 7 日龄仔鱼肝脏和胰脏纵切, 全长 (4.81 ± 0.42) mm; c. 9 日龄仔鱼肝脏纵切, 全长 (4.94 ± 0.53) mm; d. 11 日龄仔鱼肝脏纵切, 全长 (5.14 ± 0.63) mm; e. 16 日龄仔鱼胰脏纵切, 全长 (5.75 ± 0.74) mm; f. 25 日龄稚鱼肝脏纵切, 全长 (7.88 ± 0.73) mm; g. 35 日龄幼鱼肝脏纵切, 全长 (15.88 ± 0.95) mm; h. 40 日龄幼鱼肝脏纵切, 全长 (21.28 ± 1.33) mm; i. 45 日龄幼鱼肝脏纵切, 全长 (25.86 ± 1.83) mm。

Fig. 5 Histological observation of development of liver and pancreas of *H. mucronatus*

Note: a. Longitudinal section of liver and pancreas of 5 DAH larva, total length of (4.72 ± 0.52) mm; b. Longitudinal section of liver and pancreas of 7 DAH larva, total length of (4.81 ± 0.42) mm; c. Longitudinal section of liver of 9 DAH larva, total length of (4.94 ± 0.53) mm; d. Longitudinal section of liver of 11 DAH larva, total length of (5.14 ± 0.63) mm; e. Longitudinal section of pancreas of 16 DAH larva, total length of (5.75 ± 0.74) mm; f. Longitudinal section of liver of 25 DAH juvenile, total length of (7.88 ± 0.73) mm; g. Longitudinal section of liver of 35 DAH young fish, total length of (15.88 ± 0.95) mm; h. Longitudinal section of liver of 40 DAH young fish, total length of (21.28 ± 1.33) mm; i. Longitudinal section of liver of 45 DAH young fish, total length of (25.86 ± 1.83) mm.

macrocephalus)^[15]、大黄鱼 (*Pseudosciaena crocea*)^[16] 消化系统构造基本确立。哲罗鱼 (*Hucho taimen*) 相对较晚, 破膜后第 20 天左右才能完成消化系统形态上的分化^[17]。大麻哈鱼 (*Oncorhynchus keta*) 受精后第 25 天消化道才贯通^[18]。灰鲳 (*P. cinereus*) 消化系统各器官分化则有先后顺序, 首先是肠区的发育, 接着是胃、肝和胰腺^[19]。这些差异可能与鱼本身不同的遗传特性及外界条件有关^[20]。此阶段横带髯鲃仔鱼消化系统基本形成, 虽然可以开口摄食, 但消化系统功能尚不完善。

混合营养阶段 (第 3—第 8 天): 第 3 天仔鱼口完全张开, 已经可以摄食一些较小的轮虫, 咽部和食道上皮具有黏膜层和黏膜下层, 胃形状初步形成, 肠道可分为前肠、中肠和后肠, 肝细胞团和胰

腺细胞团形成。卵黄囊先被消耗完全, 油球至第 8 天被完全消耗。第 5 天肠道有明显缢痕出现纹状缘, 肝细胞体积增大。第 6 天咽后部有黏液细胞和味蕾, 黏液细胞分泌的粘液起到润滑的作用, 减少摩擦带来的损伤。第 7 天胰脏中含有酶原颗粒, 胃腔膨大可以容纳一定量的食物。第 8 天食道内腔形成纵行黏膜褶皱, 可以增大食道壁与食物的接触面积。军曹鱼 (*Rachycentron canadum*) 食道前部先出现纵行肌束, 发达程度明显高于后段^[21]。圆斑星鲽 (*Verasper variegatus* Temminck et Schlegel) 前食道黏膜上皮中杯状细胞较丰富, 后部分几乎无杯状细胞但褶皱突出^[22], 而美洲黄盖鲽 (*Pseudopleuronectes americanus*) 后部分杯状细胞丰富^[23]。张永泉等^[24]发现哲罗鱼食道前后组织结构无明显差异。

此阶段横带髯鲷仔鱼已具备摄食能力, 但消化器官还处于发育早期, 可以投喂一些较小的轮虫。

外源性营养阶段: 第9天肠道出现弯曲, 后肠褶皱更加明显, 此时杯状细胞有所增加, 这使得食物在肠道中的停留时间延长, 从而实现对营养物质的充分吸收。蒲红宇等^[25]对鲇(*Silurus asotus* L.)的研究中也认为中肠长而盘曲, 纹状缘发达, 是主要的营养物质吸收场所。此时, 空泡结构形成于肝细胞之间, 大鳞副泥鳅(*Paramisgurnus dabryanus*)随着发育肝脏也有类似特点^[26], 可能是由于随着食物的摄入肝细胞贮存了大量的肝糖原导致逐渐空泡化^[27-28]。第10—第11天肝血窦数量增多, 前肠和中肠也开始产生黏膜褶皱, 后肠进一步发育。第16天胃部包括贲门区、胃体区和幽门区3个部分, 有少量胃腺, 可见纹状缘。大口鲇(*S. meridionalis*)8日龄即开始分化出胃的3个部分^[29]。星斑川鲈(*Platichthys stellatus* Pallas)胃腺也于16日龄开始形成^[30]。胃腺大都在变态阶段形成, 仔鱼在胃腺尚未出现时缺乏功能性的胃^[31]。食道和胃部之间有括约肌增强食物吞吐能力防止食物倒流, 加之发达的胃可以使食物停留更长时间进而被充分消化^[32]。第22天胃部出现胃小凹, 表明已具有功能性的胃, 褐菖鲉于第28—第30天稚鱼出现^[2]。第25—第30天食道纹状缘清晰可见, 肌层以环形横纹肌为主, 肠道发育完善。此阶段横带髯鲷消化系统进一步发育, 可以投喂一些蒙古裸腹蚤以及桡足类等活饵料。

幼鱼阶段: 第30天之后肝组织可见中央静脉。第35—第45天胃腺数量众多, 胃、中肠和后肠黏膜褶皱更加多样, 纹状缘发达, 肝体积变大, 肠道黏膜褶皱出现次级皱襞。此阶段胃部发育完善, 幼鱼时期消化系统结构已与成鱼相似, 可以投喂一些冰鲜肉糜、糠虾及配合饲料。四指马鲛(*Eleutheronema tetradactylum*)第30天仔鱼消化道具备与成体相似的结构和功能^[33]。

3.2 横带髯鲷胰脏结构及功能

硬骨鱼类的胰脏分为紧凑型、弥散型和散布型3种类型^[34]。鸭绿沙塘鳢(*Odontobutis yaluensis*)幼鱼的胰脏为紧凑型, 器官独立与肝脏相邻^[35]。鳊(*Miichthys miiuy*)肝脏与胰脏相互独立, 属于散布型^[36]。通过组织切片的方法在横带髯鲷第3天仔鱼肝组织下方出现蓝紫色的胰腺细胞团, 第7天胰腺细胞聚集成胰脏, 但是胰脏组织较小。横带髯鲷

幼鱼以及成鱼胰脏难以肉眼辨认, 胰腺多分布于肝脏及肠道附近, 几乎充塞于整个消化道的空隙, 这与大多数的海洋硬骨鱼类相似^[37]。斜带石斑鱼(*Epinephelus coioides*)发育至第35天肠道周围的胰组织内开始出现空泡化, 成鱼胰脏难以辨认^[32]。大海马(*Hippocampus kuda*)第30—第35天很难辨认胰脏, 胰腺组织弥散夹杂在肝脏中间开始出现空泡^[38]。胰脏通常包含2部分: 细胞排列成不规则形状, 聚集一起形成的胰岛被归为内分泌部; 占腺体大部分, 能够分泌胰腺的消化腺被归为外分泌部^[39]。内分泌部通常分泌胰岛素, 可以达到降血糖的效果。外分泌部主要是一些网状腺泡, 将分泌的胰液通过排泄管输送至肠。

3.3 横带髯鲷消化系统发育对苗种培育的作用

亲鱼品质的优劣很大程度上决定了受精卵质量, 孵化条件(温度、盐度等)影响着初孵仔鱼成活率。在苗种培育阶段, 海水鱼面临着诸多危险时期, 易出现大量死亡。第1个危险期是在以内源性营养为补充的卵黄囊期间, 仔鱼完全依赖于自身提供的营养, 培育过程中应控制好外部环境, 如温度过高易造成卵黄囊被大量消耗^[40]。过早缺乏内源性营养提供, 仔鱼未开口、无法摄食外界营养满足自身需求, 易造成死亡。第2个危险期在混合营养期, 横带髯鲷3日龄仔鱼口裂形成、肛门和外界相通, 食道、胃部、肠道已经贯通, 肝胰脏细胞大量聚集即将形成肝脏、胰脏。此时, 可以投喂轮虫等开口饵料, 建立外源性摄食习惯, 保证营养需求。第3个危险期在外源性营养期间, 第7—第8天仔鱼游泳能力增强, 油球消耗殆尽, 胃腔开始膨大, 食道出现纵行黏膜褶皱, 有利于食物存储、与食物接触更加充分。饵料转换期仔鱼死亡数量较多, 可能是因为消化系统结构和功能还不够完善, 未提供充足的饵料。第9天肠道变得弯曲, 胃本体膨大。随着发育, 第11天仔鱼肠道杯状细胞, 黏膜褶皱增多, 投喂蒙古裸腹蚤及桡足类完成饵料的转换。第16天胃部胃腺形成, 幽门分化, 仔鱼向稚鱼转变期间营养模式发生重要变化, 可加大饵料密度。第4个危险期在稚鱼向幼鱼转换期间, 也有部分死亡现象发生。此时, 肠道及胃部肌肉层增厚、黏膜褶皱增多、黏液细胞更加丰富, 肝胰脏功能较为完善, 可投喂一些糠虾、肉糜及配合饲料。幼鱼消化系统与成鱼相似, 死亡率较低。可见, 苗种培育过程中经历的危险阶段与消化系统发育程度关系密

切, 选择适合的饵料及丰富的营养才能减少大量死亡的现象, 从而提高育苗的成活率。

参考文献:

- [1] 李加儿, 吴水清, 区又君, 等. 斜带石斑鱼(♀)×鞍带石斑鱼(♂)杂交子代(青龙斑)消化系统的早期发育[J]. 动物学杂志, 2016, 51(1): 73-83.
- [2] 杨佳喆, 齐闯, 徐善良. 褐菖鲉仔、稚鱼消化系统发育的组织学观察[J]. 热带海洋学报, 2019, 38(2): 58-66.
- [3] 熊洪林, 姚艳红, 王志坚. 贝氏高原鳅消化系统胚后发育的形态及组织结构[J]. 动物学杂志, 2013, 48(3): 437-445.
- [4] 姚俊杰, 梁正其, 冯亚楠, 等. 普安银鲫消化系统胚后发育的组织学观察[J]. 贵州农业科学, 2013, 41(11): 152-155.
- [5] RIBEIRO L, SARASQUETE C, DINIS M T. Histological and histochemical development of the digestive system of *Solea senegalensis* (Kaup, 1858) larvae[J]. Aquaculture, 1999, 171(3): 293-308.
- [6] GONG L, WANG K X, LYU Z M, et al. Comparative mitogenomes of Lobotiformes provides insights into the phylogentic position of Haplogenyidae[J]. Reg Stud Mar Sci, 2024, 75: 103580.
- [7] 张涛, 平洪领, 史会来, 等. 舟山海域不同规格横带髯鲷营养成分分析及品质评价[J]. 浙江海洋大学学报(自然科学版), 2020, 39(6): 502-508.
- [8] 平洪领, 史会来, 张涛, 等. 横带髯鲷早期发育阶段的氨基酸和脂肪酸组成变化研究[J]. 浙江海洋大学学报(自然科学版), 2023, 42(4): 303-311.
- [9] 平洪领, 张涛, 史会来, 等. 横带髯鲷早期生长发育特征[J]. 中国水产科学, 2021, 28(3): 276-287.
- [10] 林慧, 史会来, 张涛, 等. 横带髯鲷精子超微结构及其生理特征[J]. 中国水产科学, 2024, 31(3): 257-265.
- [11] 区又君, 何永亮, 李加儿. 卵形鲳鲹消化系统的胚后发育[J]. 台湾海峡, 2011, 30(4): 533-539.
- [12] 刘立明, 姜海滨, 王茂剑, 等. 黑鲷仔、稚、幼鱼生长、发育与成活率变化的研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2013, 43(3): 25-31.
- [13] 李绍明, 田璐, 肖俊红, 等. 湘黄鲷仔、稚鱼消化系统发育组织学观察[J]. 中国水产科学, 2022, 29(7): 1033-1043.
- [14] 高露姣, 施兆鸿, 严莹. 银鲳仔鱼消化系统的组织学研究[J]. 中国水产科学, 2007, 14(4): 540-546.
- [15] 马爱军, 马英杰, 姚善诚. 黑鲷消化系统的胚后发育研究[J]. 海洋与湖沼, 2000, 31(3): 281-287.
- [16] 徐晓津, 王军, 谢仰杰, 等. 大黄鱼消化系统胚后发育的组织学研究[J]. 大连水产学院学报, 2010, 25(2): 107-112.
- [17] 关海红, 匡友谊, 徐伟, 等. 哲罗鱼消化系统器官发生发育的组织学观察[J]. 动物学杂志, 2007, 42(2): 116-123.
- [18] 关海红, 刘伟, 赵春刚, 等. 放流前的大麻哈鱼消化系统发生发育的组织学研究[J]. 大连海洋大学学报, 2010, 25(4): 308-313.
- [19] 施兆鸿, 高露姣, 陈超, 等. 灰鲳仔稚鱼消化系统的发育[J]. 海洋渔业, 2009, 31(3): 254-262.
- [20] 李武辉, 孙成飞, 董浚键, 等. 大口黑鲈开口摄食与转食人工配合饲料期消化系统发育特征[J]. 渔业科学进展, 2023, 44(1): 80-89.
- [21] 初庆柱, 张健东, 陈刚, 等. 军曹鱼消化系统胚后发育的组织学研究[J]. 水生生态学杂志, 2010, 31(4): 86-91.
- [22] 王思锋, 张志峰, 张全启, 等. 圆斑星鲷仔鱼变态前消化系统发生的形态学和组织学研究[J]. 中国水产科学, 2006, 13(1): 1-7.
- [23] BAGLOLE C J, MURRAY H M, GOFF G P, et al. Ontogeny of the digestive tract during larval development of yellowtail flounder: a light microscopic and mucous histochemical study[J]. J Fish Biol, 1997, 51(1): 120-134.
- [24] 张永泉, 刘奕, 尹家胜, 等. 哲罗鱼(*Hucho tamen*)消化系统胚后发育的形态与组织学的研究[J]. 海洋与湖沼, 2010, 41(3): 422-428.
- [25] 蒲红宇, 翟宝香, 刘焕亮. 鲈仔、稚鱼消化系统胚后发育的组织学观察研究[J]. 中国水产科学, 2004, 11(1): 1-8.
- [26] 刘亚秋, 高胜涛, 胡雨, 等. 大鳞副泥鳅消化系统胚后发育组织学观察[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2016, 33(3): 31-37.
- [27] 陈慕雁, 张秀梅. 大菱鲆仔稚幼鱼消化系统发育的组织学研究[J]. 水生生物学, 2006(2): 236-240.
- [28] MICALE V, GARAFFO M, GENOVESE L, et al. The ontogeny of the alimentary tract during larval development in common pandora *Pagellus erythrinus* L.[J]. Aquaculture, 2006, 251(2): 354-365.
- [29] 黄峰, 严安生, 张桂蓉, 等. 大口鲈仔鱼消化道的组织学观察[J]. 华中农业大学学报, 2000, 19(1): 59-63.
- [30] 方华华, 王波. 星斑川鲷仔稚鱼消化系统发育的组织学研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(14): 50-54.
- [31] WALFORD J, LAM T J. Development of digestive tract and proteolytic enzyme activity in seabass (*Lates calcarifer*) larvae and juveniles[J]. Aquaculture, 1993, 109(2): 187-205.
- [32] 吴金英, 林浩然. 斜带石斑鱼消化系统胚后发育的组织学研究[J]. 水产学报, 2003, 27(1): 7-12.
- [33] 谢木娇, 区又君, 李加儿, 等. 四指马鲛(*Eleutheronema tetradactylum*)消化系统胚后发育组织学观察[J]. 渔业科学进展, 2017, 38(2): 50-58.
- [34] HAMLIN H J, von HERBING I H, KLING L J. Histological and morphological evaluations of the digestive tract and associated organs of haddock throughout post-hatching ontogeny[J]. J Fish Biol, 2000, 57(3): 716-732.
- [35] 王吉桥, 徐丽, 李文宽, 等. 鸭绿沙塘鳢消化系统发育的组织学观察[J]. 吉林农业大学学报, 2008, 30(1): 98-105.
- [36] 练青平, 钟俊生, 楼宝. 鳊鱼仔稚鱼消化系统的组织学研究[J]. 上海水产大学学报, 2007, 16(3): 212-218.
- [37] BISBAL G A, BENGTON D A. Development of the digestive tract in larval summer flounder[J]. J Fish Biol, 1995, 47(2): 277-291.
- [38] 林强, 吕军仪, 张彬, 等. 大海马消化系统胚后发育的形态学及组织学研究[J]. 热带海洋学报, 2007, 26(6): 46-51.
- [39] 谢碧文, 王志坚. 瓦氏黄颡鱼消化系统组织学的初步研究[J]. 内江师范学院学报, 2002, 17(2): 22-27.
- [40] 付铁中, 平洪领, 张涛, 等. 横带髯鲷(*Haplogenyus mucronatus*)仔鱼饥饿不可逆点及摄食生长特性研究[J]. 海洋与湖沼, 2022, 53(6): 1494-1502.