

文章编号: 1000- 0615(2002)01- 0001- 06

中国对虾循环系统的发生

王静凤¹, 张志峰¹, 张道波², 刘晓云³, 廖承义¹

(1. 青岛海洋大学海洋生命学院, 山东 青岛 266003;

2. 青岛海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;

3. 青岛海洋大学测试中心, 山东 青岛 266003)

摘要: 采用组织学方法, 研究了中国对虾循环系统的发生过程, 在无节幼体第 3 期, 起源于头胸甲皱褶部位的腹侧中胚层细胞通过增殖向背面迁移, 在中肠的背面形成一中胚层板, 此板两侧向背面上卷、合拢而成心脏; 与此同时, 该中胚层板两侧周围的中胚层细胞向两侧迁移, 与体壁接触形成围心腔; 心孔出现在无节幼体第 5 期, 是由该处的心壁细胞直接内陷形成; 心脏的形态结构随着幼体的发育而不断完善, 至蚤状幼体第 1 期以后, 组成心壁的细胞分化为单层的心肌细胞, 随后其外包被一层由结缔组织细胞形成的心外膜; 至仔虾期, 心脏的外形和结构已与成虾的相似; 背腹动脉发生的方式与时间和心脏的相同; 中背动脉的发生包括两部分: 心脏近端的中背动脉由心脏前端延伸而成, 心脏远端的中背动脉则由幼体前端背部中胚层细胞形成; 血细胞最早出现在无节幼体第 1 期。

关键词: 中国对虾; 循环系统; 中胚层板; 心脏; 背腹动脉; 中背动脉; 血细胞

中图分类号: S917; Q954. 56 文献标识码: A

The genesis of the circulatory system of *Penaeus chinensis*

WANG Jing-feng¹, ZHANG Zhi-feng¹, ZHANG Dao-bo², LIU Xiao-yun³, LIAO Cheng-yi¹

(1. College of Marine Life Science, Ocean University of Qingdao, Qingdao 266003, China;

2. Fisheries College, Ocean University of Qingdao, Qingdao 266003, China;

3. Test Center, Ocean University of Qingdao, Qingdao 266003, China)

Abstract: The development process of the circulatory system of *Penaeus chinensis* has been studied with tissue method. At the third stage of nauplius, originating from the part of carapace rudiment, the mesoderm cells of each side of ventral-lateral part of the larva divide quickly and extend towards back to form the heart rudiment cells. Then some of them migrate medially to form a mesodermal plate above the back of the mid-gut. After that, the plate curls towards back to form the heart. Meanwhile, the others extend outwardly to make contact with each side of lateral part and form the pericardial cavities. At the fifth stage of nauplius, the wall of heart slits inward directly to form the ostia. The shape and the structure of heart improve with the development of the larvae. After the first stage of zoea, the cells of heart wall develop into myocardial cells. Subsequently, one thin layer of adventitia formed by the connective tissue cells encloses the myocardium. At the post larva stage, the appearance and the

收稿日期: 2001-04-18

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目资助(G1999012005)

作者简介: 王静凤(1964-), 女, 山东荣成人, 副教授, 博士生, 主要从事海洋生物学研究。E-mail: jingfeng.ang@163.com

通讯作者: 张志峰(1964-), 女, 山东青岛人, 副教授, 博士, 主要从事海洋无脊椎动物发育生物学研究。Tel: 053-22031647

tissue structure of heart are similar to those of adult. The measure and time of development of dorsal abdominal artery are similar to those of heart. The formation of median dorsal artery includes two parts: one part near heart is extended by the heart of heart; another part far away from heart is formed by mesodermal cells in front of nauplius back; hemocytes are observed at the first nauplius.

Key words: *Penaeus chinensis*; circulatory system; mesodermal plate; heart; dorsal abdominal artery; median dorsal artery; hemocyte

循环系统与对虾机体的免疫机能密切相关,从免疫的角度对对虾病的发生机理和防治进行研究是目前对虾研究领域的热点,阐明对虾循环系统的发生及发育过程将有助于从细胞和分子水平上对对虾病的致病机理进行深入研究。有关对虾类循环系统研究,在形态、结构和解剖等方面已有许多报道: Pillai^[1]和 Chen^[2]分别对米虾(*Caridiac laevis*)和中国对虾(*Penaeus chinensis*)的循环系统,包括心脏、围心腔、动脉系统和血窦等的分布、位置及形态进行了详细的描述;马生等^[3]采用水浸片方法对中国对虾幼体的循环系统进行了活体观察; Mclaughlin^[4]通过解剖的方法比较了不同甲壳类动物循环系统的异同及特点; Burrage 和 Sherman^[5]研究了美洲巨螯虾(*Homarus americanus*)胚胎时期心脏的细胞结构,叶燕玲和陈宽智^[6]对中国对虾成体心脏的结构进行了显微与亚显微观察。从目前收集的文献资料来看,对虾类循环系统的研究多数是针对成体,而有关幼体发育过程中循环系统的发生、发育的研究则少有报道。因此,本文采用组织切片技术,对中国对虾幼体循环系统的发生及在不同幼体时期的发育进行了比较详细的研究,以期补充和完善对虾发育生物学的研究,为对虾育苗和养殖及对虾病害的防治提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 材料

中国对虾各期幼体取自山东省海阳县何家育苗场。从膜内无节幼体期、无节幼体期(N_{1-6}),蚤状幼体期(Z_{1-3})、糠虾幼体期(M_{1-3})和仔虾期(P_{1-4} 和 P_{12}),共采集了 18 个时期的样本。

1.2 方法

将上述各期幼体,经 Bouin 氏液固定 4h,移入 70% 酒精中保存以备制片用。从膜内无节幼体到蚤状幼体经琼脂-石蜡双重包埋,糠虾期幼体和仔虾期幼体直接经石蜡包埋。常规石蜡连续切片,切片厚度 6 μm 。切片经 Ehrlich 氏苏木精染色,伊红复染。在 Olympus BH-2 显微镜下观察和拍照。

2 结果

2.1 心脏

中国对虾心脏的发生始于无节幼体第 3 期。首先在头胸甲皱褶部位,腹侧部的中胚层细胞(细胞较小,细胞核多呈卵圆形)不断分裂增殖、向背部迁移,聚集在中肠背部两侧,此即心脏原基细胞。其中一部分中胚层细胞沿着中肠背部向背中线迁移而形成一中胚层板,该中胚层板两侧向背面上卷(图版-1),至无节幼体第 4 期上卷的中胚层板两侧与背部体壁接触,形成最初的心脏。此时心脏的底壁和侧壁均由单层细胞组成,细胞呈梭形,细胞核较大,大多数呈椭圆形;顶壁尚没有形成,暂时由幼体的背部体壁替代(图版-2)。随着幼体的发育,心脏在形态和结构上发生了很大变化。心脏体积至无节幼体第 6 期以后显著增大,组成心脏壁的细胞至蚤状幼体第 1 期分化成单层的心肌细胞,此细胞呈细长梭形,核为圆形或卵圆形(图版-3,4),同时心脏两侧壁细胞通过增殖继续向背中线延伸,于蚤状幼体第 2 期,合拢形成心脏顶壁,至此,心脏具有完整的形态结构。心肌细胞在糠虾幼体期高度发达,不但在数量和体积方面显著增加,而且自糠虾幼体第 1 期以后,心肌纤维沿背腹方向向心腔内延伸形成隔膜,将心腔分隔为多个部分(图版-5),心壁的组成在仔虾时期发生了明显的变化,自仔虾第 1 期起心肌细胞外包有

一层结缔组织细胞组成的心外膜(即心脏壁由心外膜和心肌细胞组成),且心外膜沿不同方向向外延伸形成悬韧带附着在围心腔壁上(图版-6);随着仔虾的不断发育,心外膜的厚度逐渐增加,其组成细胞由单层变为数层。与成虾心脏相比较,发育至仔虾期的心脏,其基本结构已与成虾无明显差异^[6],但心外膜、心肌的厚度和心肌的复杂程度尚需进一步发育。

心孔最早出现在无节幼体第5期,是由心壁细胞直接向内凹陷而成,心孔处无心外膜包被(图版-7)。心瓣膜则是由心壁细胞向心腔内延伸分化而成(图版-8)。

2.2 围心腔

组成心脏原基的另一部分中胚层细胞,在中胚层板形成的同时,自中肠背部两侧向外迁移,最后与两侧体壁接触,此即围心腔底壁,它由单层细胞组成,并逐步形成包围在心脏外面的腔隙,即围心腔(图版-2)。

2.3 动脉

2.3.1 背腹动脉

中国对虾背腹动脉发生的来源、方式和时间与心脏的相同。从无节幼体第3期开始,起自头胸甲皱褶后缘腹侧部的中胚层细胞通过增殖、迁移,在中肠后段背面形成一中胚层板,此中胚层板两侧向背面上卷,与幼体的背部体壁接触,形成背腹动脉的底壁和侧壁(图版-9)。随后背腹动脉两侧壁的细胞不断分裂增殖,向体壁背中线迁移,于无节幼体第6期合拢形成一个管状的背腹动脉。

2.3.2 中背动脉

中背动脉的发生包括两部分:心脏近端的中背动脉,自无节幼体第4期开始,由心脏前端逐渐向前延伸而成;心脏远端的中背动脉,其发生来源于幼体前端背部中胚层细胞。在无节幼体第3期,位于中肠前端背部少量的中胚层细胞堆积在一起,形成血管原基细胞团(此类中胚层细胞较大,细胞核大致呈圆形,具多个核仁)(图版-10),至无节幼体第6期分化形成心脏远端的中背动脉(图版-11)。

2.4 血细胞

血细胞最早出现于无节幼体第1期,分散于身体各处中胚层细胞形成的腔隙中。在H.E染色的切片中,血细胞可大致分为两类,一类细胞较小,核质比例很大,其细胞核居中,呈圆形,核内含有多个核仁。细胞质均质,呈较弱的嗜酸性,其较少的细胞质仅在细胞核周围形成一薄层,并稍向两极延伸,此类细胞似透明细胞;另一类细胞较大,常见有类似伪足样的突起,细胞核居中或偏离中心,呈圆形、卵圆形或肾形不等,细胞质较丰富,其含弱嗜酸性颗粒,此类细胞似颗粒细胞(图版-12)。

3 讨论

心脏的发生来源于中胚层细胞,不同的虾类,其心脏发生方式各不相同。罗氏沼虾的心脏发生于中胚层细胞形成的体腔囊,由胸腹基的背尾中胚层细胞群,先分裂增殖形成体腔囊,然后体腔囊向内分割两次,在胚胎背部形成呈“品”字型的三个体腔囊,由背侧的一个体腔囊发育成心脏,腹侧的两个最后形成围心腔^[7]。日本龙虾(*Panulirus japonicus*)的心脏也是由体腔囊形成^[8],但其后的分化过程与罗氏沼虾不同。而中国对虾的心脏发生则是由中胚层细胞形成的中胚层板向背面上卷合拢而成,和曲漱惠等描述的螯虾心脏发生方式相似^[9]。

高等虾类的胚胎从卵膜中孵化出时心脏已基本形成,并具有生理功能^[9]。从我们的实验结果来看,中国对虾的心脏发生始于无节幼体第3期,即当胚胎从卵膜中孵出时,心脏尚未发生,因此,从心脏发生的时间来看,中国对虾远不及高等虾类,在分类地位上应属于低等虾类。另外,由于中国对虾心脏及其它重要器官或系统(如消化系统等)^[10]是在由卵膜中孵出后的一段时间内逐渐形成,也就是说,它从卵膜中孵出时许多生理功能尚不具备,对环境的适应能力较差,这就提示我们,在实际的育苗生产中,应注意环境因子的变化,不能过早地改变生态因子或大幅度提高池水温度。

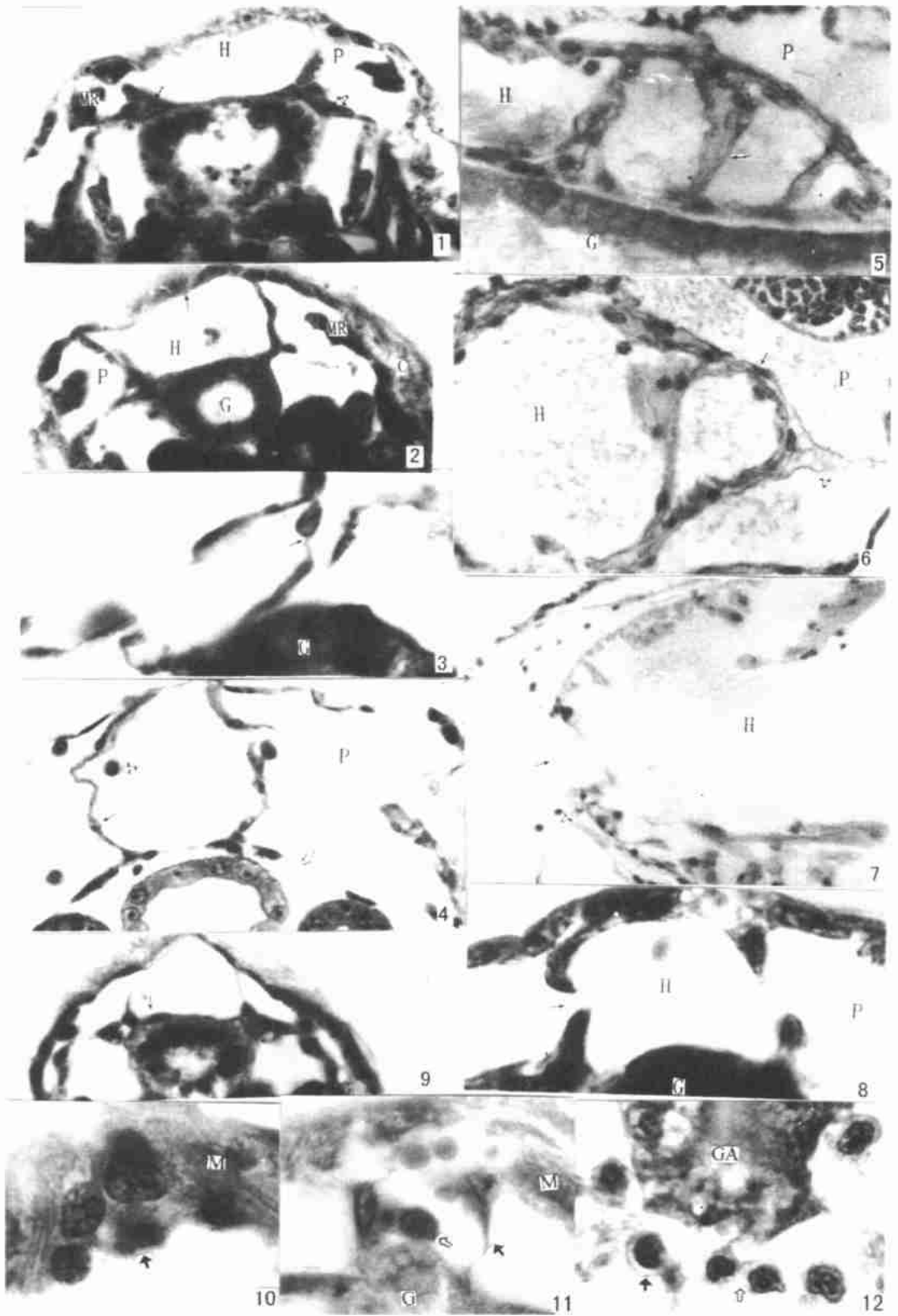
关于心孔的发生,日本龙虾的心孔是由心壁直接内陷形成而成^[8];本实验观察到中国对虾心孔的发生方式与日本龙虾一致。

中国对虾的背腹动脉和心脏同时发生,其发生方式和日本龙虾^[9]相似。中背动脉的发生则由两部分组成:心脏近端的中背动脉是由心脏前端向前延伸而成;而心脏远端的中背动脉是由第3期无节幼体前端背部中胚层细胞形成,这与曲漱惠等^[9]描述的日本龙虾前大动脉的发生方式相似。

中国对虾成体血细胞分为三种类型^[11],即透明细胞,小颗粒细胞和大颗粒细胞。而在幼体的发育过程中我们所观察到的只有两类血细胞,其原因可能是:在幼体阶段其颗粒细胞尚未分化成小颗粒细胞和大颗粒细胞;局限于染色方法(H. E 染色)和观察手段,未能显示出两类不同的颗粒细胞。有关血细胞的起源, Ghiretti- Magaldi^[12]认为,甲壳类动物的血细胞起源于胃壁上的淋巴生发小结,血基在生发小结中增生,分化成血细胞。在我们的实验观察中也发现,在无节幼体时期,血细胞在胃部区域出现的数量较多,但尚未发现有造血器官的存在。有关血细胞的发生及分化方式的深入研究正在进行中。

参考文献:

- [1] Pillai R S. The circulatory system of *Caridina laevis* Heller [J]. *Crustaceana*, 1965, 8: 66- 77.
- [2] Chen K Z. On the circulatory system of Decapoda (Crustacea) [J]. *Collecte Oceanic Works*, 1983, 6(1): 68- 75.
- [3] Ma S, Ma L, Zhang D B. Study on larval circulatory system and blood circulating access of the shrimp *Penaeus Chinesis* (O' sbeck) [J]. *J Ocean Univ Qingdao*, 2000, 30(2): 259- 264. [马 琳, 马 琳, 张道波. 中国对虾(*Penaeus chinensis*)幼体血液循环的活体观察[J]. 青岛海洋大学学报, 2000, 30(2): 259- 264.]
- [4] McLoughlin P A. Internal anatomy [A]. *The Biology of Crustacea (Vol 5), Internal Anatomy and Physiological Regulation* [M]. New York/ London: Academic Press, 1983. 1- 52.
- [5] Burrage T G, Sherman R D. Cellular organization of the embryonic lobster heart [J]. *Cell Tiss Res*, 1978, 188: 177- 187.
- [6] Ye Y L, Chen K Z. Studies on the morphology and ultrastructure of the heart of *Penaeus chinensis* (O' sbeck) [J]. *J Ocean Univ Qingdao*, 1992, 22(2): 89- 100. [叶燕玲, 陈智宽. 中国对虾(*Penaeus chinensis*) (O' sbeck) 心脏形态及超微结构的研究[J]. 青岛海洋大学学报, 1992, 22(2): 89- 100.]
- [7] Zhao Y L, Wang Q, Lai W, et al. A study on embryonic development of the Giant Freshwater Prawns, *Macrobrachium Rosenbergi* (Crustacea, Decapoda) ④ The development of the circulatory system [J]. *J East China Normal Univ (Natural Science)*, 1988, (suppl): 7- 11. [赵云龙, 王群, 赖伟, 等. 罗氏沼虾胚胎发育的研究 ④ 循环系统的研究[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 1988, (增刊): 7- 11.]
- [8] Terao A. On the embryonic development of the spiny lobster, *Panulirus japonicus* [J]. *Jap J Zool*, 1929, 2(4): 387- 449.
- [9] Qu S H, Li J Y, Huang Z. *Animal embryology* [M]. Beijing: People's Education Press, 1980, 84- 114. [曲漱惠, 李嘉泳, 黄 浙. 动物胚胎学[M]. 北京: 人民教育出版社, 1980. 84- 114.]
- [10] Wang H L, Liao C Y, Zhang Z F, et al. studies on the development of digestive system of *Penaeus chinensis* [J]. *J Ocean Univ Qingdao*, 1997, 27(3): 339- 346. [王海林, 廖承义, 张志峰, 等. 中国对虾消化系统发生的研究[J]. 青岛海洋大学学报, 1997, 27(3): 339- 346.]
- [11] Ye Y L, Chen K Z. Studies on the circulating hemocytes of *Penaeus Chinesis* [J]. *J Ocean Univ Qingdao*, 1993, 23(2): 35- 42. [叶燕玲, 陈智宽. 中国对虾(*Penaeus chinensis*) 血细胞超微结构、分类及计数[J]. 青岛海洋大学学报, 1993, 23(2): 35- 42.]
- [12] Ghiretti-Magaldi A, Milanesi C, Tognon G. Hemopoiesis in crustacea decapoda: Origin and evolution of hemocytes and cyanocytes of *Carcinus maenas* [J]. *Cell Differ*, 1997, 6: 167- 186.



图版说明 Explanation of Plate

1. 中国对虾无节幼体第3期头胸部横切面 × 1300, 示形成心脏的中胚层板(→)和形成围心腔的细胞(⇒); 2. 中国对虾无节幼体第4期头胸部横切面 × 520, 示上卷的中胚层板与背部体壁接触(→); 3,4. 中国对虾蚤状幼体第1,3期头胸部横切面 × 1300, × 520, 示单层心肌细胞(→)、血细胞(⇒)和围心膜(⇒); 5. 中国对虾糠虾期幼体第1期头胸部纵切面 × 520, 示心肌细胞向内延伸形成的隔膜(→); 6. 中国对虾仔虾第1期头胸部横切面 × 520, 示单层结缔组织细胞形成的外膜(→)和悬韧带(⇒); 7. 中国对虾第12期头胸部横切面 × 260, 示心孔(→)和外膜(⇒); 8. 中国对虾无节幼体第5期头胸部横切面 × 1300, 示心孔(→)的形成; 9. 中国对虾无节幼体第3期头胸甲皱褶后缘处横切面 × 520, 示形成背腹动脉的中胚层板(→); 10. 中国对虾无节幼体第3期头胸部横切面 × 1250, 示心脏远端中背动脉血管原基细胞(→); 11. 中国对虾无节幼体第6期头胸部横切面 × 1250, 示已形成的心脏远端中背动脉(→); 血细胞(⇒); 12. 中国对虾无节幼体第3期头胸部横切面 × 250, 示透明细胞(→)和颗粒细胞(⇒)。
1. Cross section of the heart-thoracic part of *Penaes chinensis* at N₃ stage × 1300, Showing the mesodermal plate (→) and cells (⇒) that separate y form ved heart and pericardial cavities. 2. Cross section of the heart-thoracic part of *Penaes chinensis* at N₄ stage × 520, Showing the curling mesodermal plate making contact with the back wall of nauplius(→). 3,4. Cross section of the heart-thoracic part of *Penaes chinensis* at Z₁ and Z₃ stages × 1300, × 520, Showing one-layer myocardial cells (→), blood cells (⇒) and pericardial membrane(⇒). 5. Longitudial section of the heart-thoracic part of *Penaes chinensis* at M₁ stage × 520, Showing the septum (→) formed by myocardial cells extending into heart cavity. 6. Cross section of the heart-thoracic part of *Penaes chinensis* at P₁ stage × 520, Showing the adventitia (→) formed by one layer connective tissue cells and showing aae cordes (⇒). 7. Cross section of the heart-thoracic part of *Penaes chinensis* at P₁₂ stage × 260, Showing ostia(→) and adventitia (⇒). 8. Cross section of the heart-thoracic part of *Penaes chinensis* at N₅ stage × 1300, Showing the formation of ostia(→). 9. Cross section of the rear edge of carapace rudiment of *Penaes chinensis* at N₃ stage × 520, Showing the mesodermal plate(→) that formed dorsal abdominal artery. 10. Cross section of the heart-thoracic part of *Penaes chinensis* at N₃ stage × 1250, Showing the vascular rudiment cells (→) of median dorsal artery far away from the heart. 11. Cross section of the heart-thoracic part of *Penaes chinensis* at N₆ stage × 1250, Showing the formed median dorsal artery far away from the heart(→). blood cells (⇒). 12. Cross section of the heart-thoracic part of *Penaes chinensis* at N₃ stage × 1250, Showing the hyaline cells (→) and granular cells (⇒).

H 心脏; P 围心腔; GA 胃; MR 肌肉原基; C 头胸甲皱褶; M 肌肉

H heart; P pericardial cavity; G mid gut; GA gastric; MR muscle rudiment; C carapace rudiment; M muscle

致读者、作者

《水产学报》是由中国水产学会主办、上海水产大学承办的国内外公开发行的学术性期刊。专门刊载与水产业有关的具有创新性的研究论文、研究简报和综述等。本刊是中国自然科学核心期刊,并被《中国科学引文索引》、《水产文摘》、《中国水产文摘》、《水科学和渔业文摘》(ASFA)、美国《化学文摘》(CA)、俄罗斯《文摘杂志》(P)等多种权威检索刊物收录本刊的论文摘要。根据中国科技信息研究所信息分析研究中心最新提供的2001年版《中国科技期刊引证报告》,《水产学报》2000年影响因子和总被引频次分别为0.681、532,在水产类学术期刊中排名第1位,在全国1411种统计源期刊中排名分别为第62位和第93位。欢迎正在从事有关水产科学研究项目(如国家自然科学基金、国家攀登计划、国家“863”和“973”计划、国家重点科技攻关、“长江学者计划”和国际合作研究等重大项目)的作者来稿,我们将竭诚为您提供优质服务。

《水产学报》创刊于1964年,至2001年底已出版了100多期,现为了便于作者及读者的保存和查阅,编辑部将已出版的所有杂志编辑成了具有分类、关键词、作者、出版时间等检索途径和打印功能的全文数据库光盘,定价为200元(含邮费),如需要购买,请与编辑部联系。

另外,关于投稿有以下说明:(1)来稿需一式两份,正文以四号字、宽行打印。作者自备底稿,本刊概不退还稿件(照片除外);(2)图、表中内容及参考文献均需中英文对照。(3)为便于国际间合作与交流,请作者提供较详细的英文摘要。