

# 日本沼虾中肠腺细胞的超微结构研究

邱高峰

(上海水产大学渔业学院, 200090)

**摘 要** 应用电镜技术研究了日本沼虾中肠腺细胞的类型及超微结构。结果表明:日本沼虾中肠腺上皮细胞大多呈柱状,顶端具微绒毛,依结构和功能不同可分为 R 细胞、F 细胞、B 细胞和 E 细胞 4 种类型。R 细胞具有吸收、贮存营养物质的功能,细胞内含有脂滴、糖原和吞噬泡,内质网、线粒体等细胞器数量少;F 细胞内蛋白酶原合成活动旺盛,粗面内质网极为发达,在数量上比 R 细胞多,几乎充满整个细胞;B 细胞微绒毛较短,以胞饮方式吸收营养,在细胞中形成许多大小不一的液泡和消化泡,进行胞内消化,也可以全泌方式释放消化酶进行胞外消化;E 细胞体积小,呈多边形,核质比大,为未分化的胚胎细胞。

**关键词** 日本沼虾,中肠腺细胞,超微结构

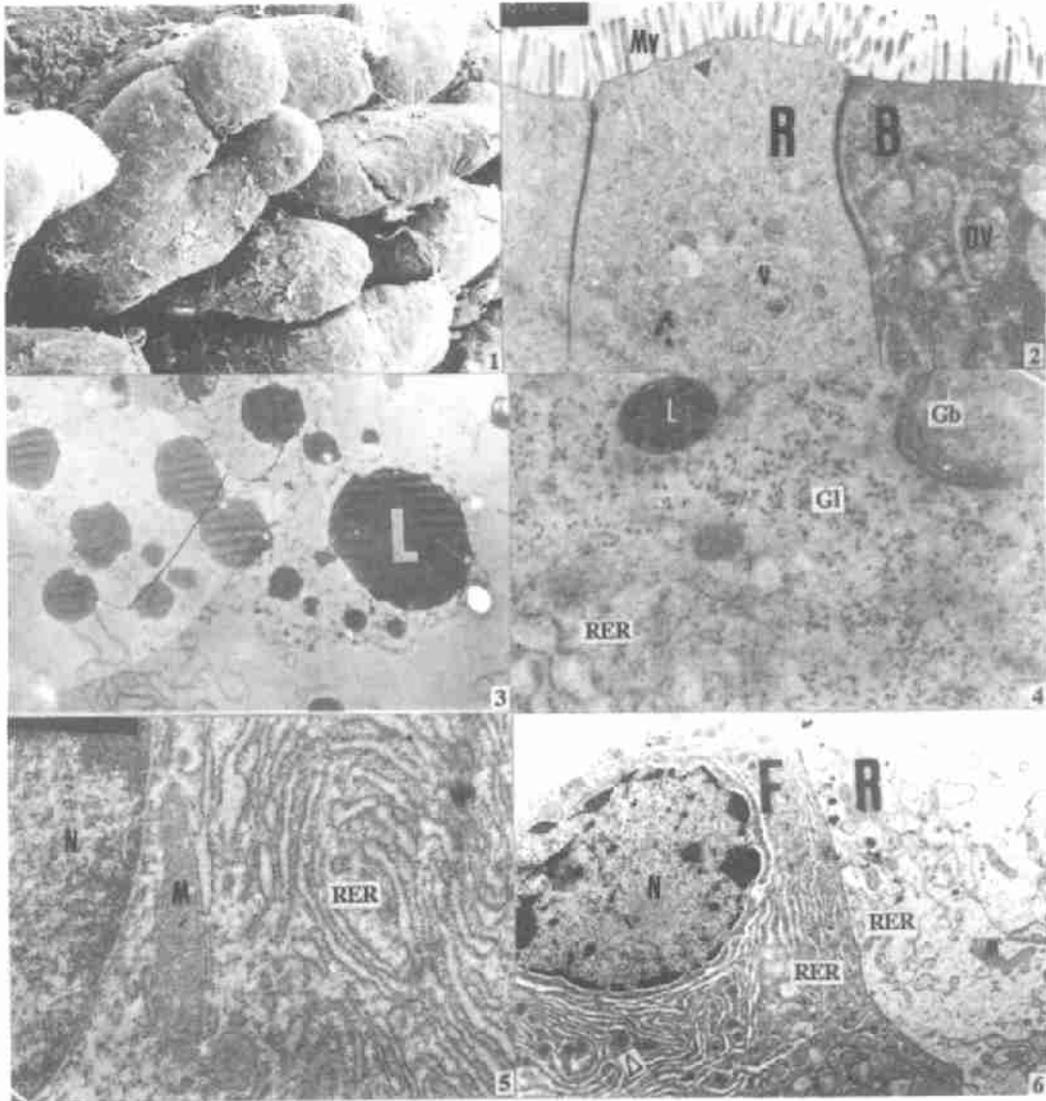
中肠腺是十足类甲壳动物较大的器官,其上皮细胞具有分泌消化液、吸收和贮存营养物质的功能,是食物消化、吸收的主要场所。自 19 世纪 80 年代以来,国外已有许多学者对十足类动物的中肠腺进行过组织学和电镜观察[Al-Mohanna 等 1985a、1985b, Caceci 等 1988, Jacobs 1928, Stanier 等 1966, Travis 1957, Van Weel 1955], Gibson 和 Barker[1979]还对此作了较详细的综述,但其中有些结果不尽一致[Al-Mohanna 等 1985a]。当今水产养殖业中虾病猖獗,许多流行性疾病均发生在中肠腺,因此对这一类群的中肠腺细胞进行深入探讨,对于虾病检测及虾类消化生理研究在理论和实践上均具有重要意义。本文较详细地报道了日本沼虾中肠腺细胞的类型及超微结构。

## 1 材料和方法

日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)于 1995 年 3 月采自上海青浦县。选取健康、活力强的个体 8 只(平均体长 40 mm),活体解剖取出中肠腺,用锋利解剖刀片切成小块,以 2.5% 冷戊二醛和 1% 锇酸(0.2 mol/L 磷酸缓冲液配制, pH 值 7.2)双重固定,0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 值为 7.2)漂洗三次,每次约 20 min,系列酒精梯度脱水与丙酮转换,其中 30% ~ 70% 酒精脱水于 0 ~ 4℃ 进行,90% ~ 100% 酒精脱水在常温下进行,每级 15 min。扫描电镜材料脱水后移入醋酸异戊酯,30min 后,于 Hitachi HCP-2 临界点干燥器干燥,双面胶粘贴于铜台上,离子溅射喷镀金,于 Hitachi S-450 扫描电镜观察、拍照。透射电镜样品脱水后则以国产环氧树脂 618 包埋,瑞典 LKB 2088 型超薄切片机(玻璃刀)上切片,醋酸铀和柠檬酸铅双重染色,于 JEM-100CX 透射电镜下观察、拍照。

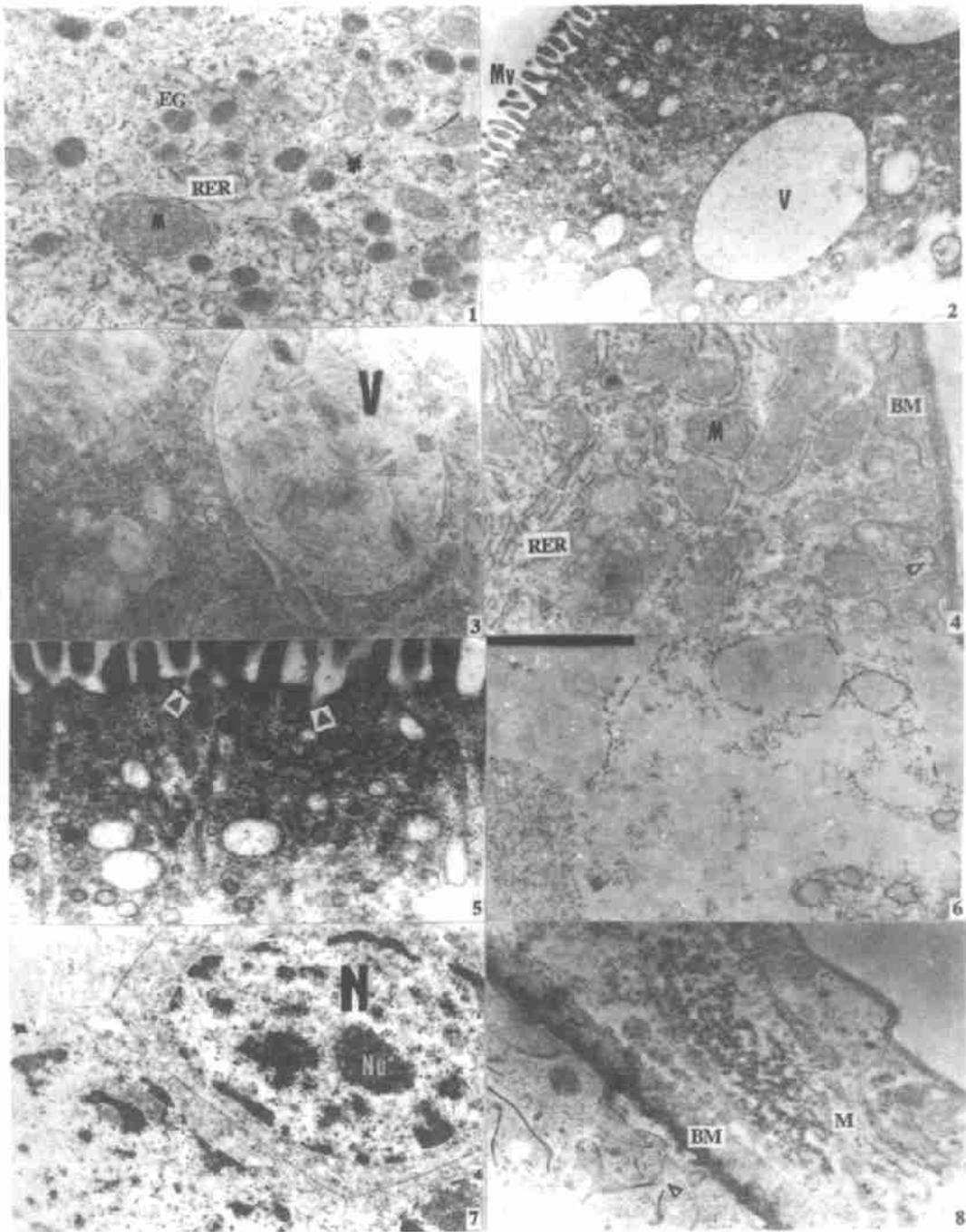
## 2 结果

扫描电镜(SEM)显示,日本沼虾中肠腺由大量的指状腺小管组成(图版 I-1),小管末端为盲端,另一端通中肠。有的腺小管末端部分还形成分叉(图版 I-1)。透射电镜(TEM)显示,腺小管的管壁由单层柱状上皮细胞组成,上皮细胞顶端具有微绒毛,朝向管腔(图版 I-2,图版 II-2),而上皮细胞底部有一层厚的基膜,基膜下为含有肌丝的皮肌细胞(图版 II-8)。上皮细胞可分为以下四种类型:



图版 I Plate I

1.扫描电镜照片示指状的腺小管,×500; 透射电镜照片:2.R细胞(R)微绒毛(Mv)基部吞噬作用(实心箭头)形成的吞噬泡(V)及B细胞(B)中的消化泡(DV),×8000; 3.R细胞中的脂滴(L),×10000; 4.R细胞中的高尔基体(Gb)及周围的糖原(Gl)和脂滴(L),×20000; 5.F细胞核(N)周围中的内质网(RER)及线粒体(M),×10000; 6.F细胞(F)中的糖原颗粒(空心箭头)及相邻R细胞(R)中的内质网(RER)和线粒体(M),×8000



图版 II Plate II

1. F细胞中大量的糖原颗粒(EG),  $\times 10\ 000$ ; 2. B细胞顶端微绒毛(Mv)及细胞内的大量液泡(V),  $\times 8\ 000$ ; 3. 消化液泡(V)中含晶样物质,  $\times 20\ 000$ ; 4. B细胞基部中含大量线粒体(M)和管状内质网(RER), 细胞膜内褶(空心箭头), 其外为厚的基膜(BM),  $\times 10\ 000$ ; 5. B细胞顶部的胞饮作用(实心箭头),  $\times 20\ 000$ ; 6. B细胞泡状化(全泌),  $\times 10\ 000$ ; 7. E细胞中体积大的细胞核(N)及其内核仁(Nu),  $\times 8\ 000$ ; 8. R细胞基部细胞膜内褶(空心箭头), BM:基膜, M: 皮肤细胞中的肌丝(M),  $\times 10\ 000$

(1) R细胞 顶端具较长的微绒毛,在细胞质中含有脂滴和吞噬泡(图版 I-2,3),近细胞膜下的吞噬泡小,越往细胞中部吞噬泡体积增大,可能是吞噬泡之间融合的结果。在吞噬泡内含有颗粒状物质(图版 I-2),此外,细胞质中还含有少量的内质网和线粒体(图版 I-4,6),内质网囊腔大,滑面内质网占的比例比较大,高尔基体数量也较少,由3~5个潴泡平叠而成,有极性,其内可观察到电子密度高的物质,在高尔基体周围通常分布有大量的晶体状的糖原(图版 I-4)。细胞底部基膜处的细胞膜内陷形成许多内褶(图版 II-8)。

(2) F细胞 细胞顶端亦具有长的微绒毛,常伴随在R细胞旁边,但两者的明暗程度相差悬殊,F细胞明显较暗(图版 I-6),故有人称之为暗细胞,其细胞质中的粗面内质网极为发达,几乎充满整个细胞,在数量上较R细胞要多出好几倍(图版 I-5,6),因此两者容易被区别。F细胞内合成活动较旺盛,具一个体积较大的细胞核,核质均一,含1~2个核仁,在核周围粗面内质网呈平行或环形排列,线粒体长条形或椭圆形,嵴的数量多,在粗面内质网周围中等电子密度的酶原颗粒很常见(图版 II-1)。很明显,粗面内质网具有合成蛋白酶原的功能。

(3) B细胞 与R细胞和F细胞相似,B细胞顶端同样具有发达的微绒毛,但其长度明显短于前两种细胞(图版 II-2),而且其细胞内含有许多大小不一的液泡和消化泡(图版 II-2,3),这是区别于前两种细胞的主要特征。B细胞内的内质网呈管状,数量也较多,排列不规则,呈弥散分布,主要位于细胞中下层和基部,在细胞基部还含有大量棒状或椭球状的线粒体(图版 II-4),线粒体内嵴的数量也较多,而外围则有管状的粗面内质网包被。细胞底部的基膜厚,近基膜处的细胞膜也有发生内陷现象,但内褶的数量不及R细胞多(图版 II-4)。本研究发现,处于消化和吸收阶段的B细胞结构存在差异:吸收阶段的B细胞,微绒毛基部的细胞膜内陷,以胞饮作用方式吸收腺小管管腔中的营养物质,在细胞质中形成了许多大小不一的胞饮液泡(图版 II-5),胞饮液泡中透明,内含物质均一,细胞质电子密度低;而消化阶段(胞内消化)的B细胞,细胞质电子密度大,微绒毛基部的细胞膜平整,液泡中含有晶状和絮状物质(呈髓样)(图版 I-2,图版 II-2),这种液泡内可能进行胞内消化,故称消化泡(digestive vacuole),此外,透射电镜还显示,有的B细胞还呈现泡状化,以全泌方式释放其内的消化酶,进行胞外消化(图版 II-6)。

(4) E细胞 体积小,呈多边形,主要分布于腺小管的盲端部位,只有在此处上皮才具2层以上的细胞。E细胞为未分化的胚胎细胞,核质比大,核仁1~2个,染色深(图版 II-7),内质网、线粒体等细胞器数量少。

### 3 讨论与结语

#### 3.1 中肠腺的名称

十足类甲壳动物中肠腺的名称繁多,除“中肠腺”外,还有“肝”、“肝脏”、“肝胰脏”、“肝胰腺”、“消化腺”等名称,使用非常混乱。本世纪60年代以前,主要采用“中肠腺”这一名称,随着人们对中肠腺细微结构和生理功能研究的不断深入,发现十足类动物的中肠腺具有类似脊椎动物肝脏和胰腺的功能,即能贮存脂肪和糖原(类似肝脏)和分泌消化液(类似胰腺外分泌部),而且腺体的体积也较大。因此,在60年代后,普遍改用“肝胰腺”或“肝胰脏”来代替“中肠腺”,Van Weel[1974]对此曾以大量事实的撰文评述,极力反对改用“肝胰腺”或“肝胰脏”这样的名称。随后,Mantel[1983]的权威性专著中重新使用“中肠腺”这一名称,然而目前国内外发表的

绝大多数论文和出版的书籍仍广泛使用“肝胰腺”或“肝胰脏”,有的甚至还使用“肝”或“肝脏”。与前人研究结果相一致,本研究结果表明,作为十足类动物日本沼虾中肠腺不仅具有脊椎动物肝脏和胰脏所具有的贮存、分泌功能,而且还具有脊椎动物肝脏和胰腺所没有的消化、吸收营养物质功能。此外,从胚胎发生来看,十足类动物的中肠腺由胚胎早期的中肠分化而来,因此,笔者认为应该尽早修正和统一十足类的消化腺名称,鉴于恢复使用“中肠腺”较为科学,故本文使用这一名称。

### 3.2 中肠腺细胞的类型

十足类动物中肠腺上皮细胞究竟存在多少种类型是长期以来一直争论的问题。在爬行亚目,Hirsch和Jacobs[1930]、Jacobs[1928]首先报道了一种蝾蛄(*Astacus leptodactylus*)中肠腺的4种类型细胞,并分别命名为E细胞(胚胎细胞)、F细胞(暗细胞)、R细胞(亮细胞)和B细胞(挤出细胞)。随后,Travis[1957]研究海龙虾(*Panulirus argus*)中肠腺组织学得到同样结果, Van Weel[1955]则把中肠腺细胞分为5种类型,分别称之为E细胞(挤出细胞)、D细胞(暗细胞)、L细胞(亮细胞)、胚胎细胞和暂时性细胞,从文中所描述的各种细胞结构特征可知,他所描述的前4种细胞类型与Jacobs[1928]命名的E、F、R、B细胞相似,只是名称不同而已,而暂时性细胞则可能是胚胎细胞分化过程中的一种过渡性细胞类型,但Vonk[1960]却认为十足类动物只存在R细胞和B细胞2种类型,60年代后,Stainer等[1966]、Bunt[1968]应用电镜技术分别研究了普通滨蟹(*Carcinus maenas*)和克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)中肠腺超微结构,结果再度证实了中肠腺存在4种类型细胞的观点。在游泳亚目有关报道较少,Pillai[1960]研究了一种米虾(*Cardina laevis*)中肠腺,也观察到4种类型的细胞,而Dall[1967]在滑背新对虾(*Metarenaens bennettiae*)仅发现3种类型中肠腺细胞,Al-Mohanna等[1985a]则在短沟对虾(*Penaens semisulcatus*)不仅观察到E、R、B、F 4种类型的中肠腺细胞,还发现了第5种类型细胞,即M细胞。本研究结果表明,日本沼虾中肠腺细胞仅存在4种类型,未发现M细胞,这一结果与Caceci等[1988]在南美白对虾(*P. vannamei*)的研究结果相似,由此可见,M细胞的存在具有种属差异性,并非所有游泳亚目的种类都存在,与爬行亚目种类相似,游泳亚目的大多数种类的中肠腺细胞可能也仅存在E、R、F、B 4种细胞类型。

### 3.3 中肠腺细胞功能

E细胞作为未分化的胚胎细胞,核质比大,细胞器少,在消化、吸收和分泌等方面并不起作用,但它可通过有丝分裂和分化形成不同类型的中肠腺细胞[Al-Mohanna等1985b]。R细胞的主要功能是吸收和贮存营养物质,与众多研究者的研究结果相似,本研究显示日本沼虾的R细胞不仅有吞噬作用,还可贮存脂肪和糖原,R细胞中的高尔基复合体活动较旺盛,内含高电子密度物质,可能意味着R细胞吸收的营养物质,在R细胞内必须经过重新包装才能贮存。F细胞的功能目前分歧意见较大,归纳起来,存在4种不同观点:(1)认为F细胞与酶原合成无关[Bunt 1968];(2)认为F细胞具有合成和分泌的双重功能[Al-Mohanna等1985b];(3)认为F细胞能合成糖原,但不具有分泌作用,只有在F细胞分化为B细胞后酶原才被分泌释放[Jacobs 1928, Barker和Gibson 1977、1978];(4)认为F细胞能吸收矿质元素和进行食物消化[Erri-Babu等1982]。本研究结果与第三种观点相同,未观察到F细胞能分泌酶原,仅见在其内的粗面内质网合成酶原活动旺盛。对B细胞的功能大多数学者认为主要是分泌[Hirsh和Jacobs 1928,

Barker 和 Gibson 1977, Van Weel 1955, Caceci 等 1988], 分泌方式因不同种类而异, 有顶泌、局泌和全泌等方式。日本沼虾 B 细胞不仅具有分泌作用, 而且还具有吸收营养物质, 进行胞内消化的功能。处于分泌阶段的 B 细胞呈现泡状化(图版 II-6), 以全泌方式释放消化酶原, 行胞外消化, 而在吸收阶段, B 细胞又能以胞饮方式吸收腺小管管腔中可溶性营养物质(与 R 细胞吞噬颗粒物质不同), 在胞饮液泡中出现晶体状和絮状物质, 进行消化作用, 这种胞内消化作用在短沟对虾也有类似报道[Al-Mohanna 和 Nott 1986]。

### 3.4 中肠腺细胞的分化

如前所述, E 细胞可分化形成不同类型的中肠腺细胞, 但具体分化途径如何仍未达成统一的观点。Van Weel [1955]、Caceci 等 [1988] 认为分化途径为:  $E \rightarrow R \rightarrow F \rightarrow B$ , Hirsch 和 Jacobs [1930] 则认为是:  $R \leftarrow E \rightarrow F \rightarrow B$ 。由于不同类型的细胞并不是固定不变的, 故存在许多中间型细胞, 其次不同的生理状态(如饥和饱)均会影响到中肠腺细胞的结构和功能状态, 因此, 仅仅从结构变化上确定细胞分化的具体途径是相当困难的, 应结合生理方面的研究。

本研究电镜制样过程中得到华东师范大学电镜中心徐俊美等同志的协助, 上海水产大学渔业学院 94 级硕士研究生吴萍帮助打印文稿, 谨致谢忱。

### 参 考 文 献

- Al-Mohanna S Y, Nott J A. 1986. B-cells and digestion in the hepatopancreas of *Penaeus semisulcatus* (Crustacea; Decapoda). J Mar Biol Assoc U K, 66:403 ~ 414.
- Al-Mohanna S Y, et al. 1985a. M- 'midget' cells in the hepatopancreas of the shrimp *Penaeus semisulcatus* de Hanna, 1844(Crustacea, Decapoda). Crustaceana, 48:260 ~ 268.
- Al-Mohanna S Y, et al. 1985b. Mitotic E- and secretory F-cells in the hepatopancreas of the shrimp *Penaeus semisulcatus* (Crustacea, Decapoda). J Mar Biol Assoc U K, 65:901 ~ 910.
- Barker P L, Gibson R. 1977. Observations on the feeding mechanism, structure of the gut and digestive physiology of the European lobster *Homarus gammarus* (L.) (Decapoda; Nephropidae). J Exp Mar Biol Ecol, 26:297 ~ 324.
- Barker P L, Gibson R. 1978. Observations on the structure of the mouthparts, histology of the alimentary tract, and digestive physiology of the mud crab *Scylla serrata* (Forsk.) (Decapoda; Portunidae). J Exp Mar Biol Ecol, 32:177 ~ 196.
- Bunt A H. 1968. An ultrastructural study of the hepatopancreas of *Procambarus clarkii* (Giard) (Decapoda, Astacidea). Crustaceana, 15: 282 ~ 288.
- Caceci T, et al. 1988. Ultrastructure of the hepatopancreas of the Pacific white shrimp, *Penaeus vannamei* (Crustacea; Decapoda). J Mar Biol Assoc U K, 68:323 ~ 337.
- Dall W. 1967. The function anatomy of the digestive tract of a shrimp, *Metapenaeus bennettiae* Racek and Dall (Crustacea; Decapoda; Penaeidae). Austr J Zool, 15:699 ~ 714.
- Erri-Babu D, et al. 1982. Studies on the digestive system of the crab *Menippe rumphii* (Fabricius) (Crustacea, Brachyura). J Exp Mar Biol Ecol, 58:175 ~ 191.
- Gibson R, Barker P L. 1979. The decapod hepatopancreas. Oceanography Mar Biol Ann Rev, 17:285 ~ 346.
- Hirsch G C, Jacobs W. 1930. Der arbeitsthythmus der mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. Zeitschr Vergl Physiol, 12:524 ~ 557.
- Jacobs W. 1928. Untersuchungen über die cytologie der sekretbildung in der mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. Zeitschr. Zellforsch Mikrosk Anat, 8(1):1 ~ 62.
- Mantel L H. 1963. Internal anatomy and physiological regulation. In: Mantel L H, ed. The Biology of Crustacea. New York and London: Academic Press.

- Pillai R S. 1960. Studies on the shrimp *Cardina laevis* (Heller). I. The digestive system. *J Mar Biol Assoc India*, 2:57 ~ 74.
- Stanier J E, et al. 1966. The fine structure of the hepatopancreas of *Carcinus maenas* (L.) (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 14:56 ~ 66.
- Travis D F. 1957. The molting cycle of the spiny lobster *Panulirus argus* Latreille. IV. Post-ecdysial histological and histochemical changes in the hepatopancreas and integumental tissues, *Biol Bull Woods hole*, 113:451 ~ 479.
- Vonk H J. 1960. Digestion and metabolism, In: Waterman T H, ed. *The physiology of crustacea*. New York: Academic Press. 291 ~ 316.
- Von Weel P B. 1955. Processes of secretion, restitution, and resorption in gland of mid-gut (Glandula media intestini) of *Atya spinipes* Newport. *Physiol Zool*, 28:40 ~ 54.
- Von Weel P B. 1974. "Hepatopancreas"?, *Comp Biochem Physiol*, 407:1 ~ 9.

## ULTRASTRUCTURAL STUDIES ON THE CELLS OF MIDGUT GLAND IN THE *MACROBRACHIUM NIPPONENSE*

QIU Gao-Feng

(Fisheries College, Shanghai Fisheries University, 200090)

**ABSTRACT** The ultrastructures of different type cells of the midgut gland in the freshwater prawn, *Macrobrachium nipponense*, were studied through electronic microscopy. The columnar epithelium which lines the ducts of the midgut gland consists of four type cells (E, R, F, B) similar to that described in other decapoda. The apical surface of all type cells has numerous microvilli. R-cells, which functions in food absorption and food storage, are characterized by lipid droplet, glycogen and phagosoma filled with debris. F-cells are tall columnar epithelial cells with abundant mitochondria and rough endoplasmic reticulum by which the digestive enzymes are apparently synthesized. However, no secretive activities are observed in F-cells. The microvilli of B-cells are shorter than that of other cells. B-cells can pinocytose material from the tubule lumen of the gland. A large number of vacuoles were found in B-cells. The vacuoles filled with myelin figures are concerned with intracellular digestion. Rupture and release of the B-cells vacuole contents directly into the lumen are regarded as a process of holocrine secretion. E-cells are polyhedral, undifferentiated and show a high ratio of nuclear to cytoplasm. The cytoplasm contains relatively sparse rough endoplasmic reticulum and small mitochondria.

**KEYWORDS** *Macrobrachium nipponense*, Midgut gland, Ultrastructure