

# 罗氏沼虾胚胎发育研究\*

## II. 原始器官原基形成和消化系统的发生

赵云龙 王群 赖伟 堵南山

(华东师范大学生物学系 上海 200062)

**提要** 罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)以内陷形成原肠。原肠胚有两类细胞:未陷入的外胚层细胞和陷入的中内胚层细胞团。后者部分细胞分化成的中胚层端细胞同外胚层端细胞发育成芽殖带,进而形成原始器官的原基。消化系统由前、中、后肠组成,管壁简单,管腔明显。至胚胎孵化,前肠分化成食道和胃;中肠同前、后肠相通;后肠末端形成肛道。消化腺肝脏呈囊状,尚未发育完成。

**关键词** 罗氏沼虾, 胚胎发育, 消化系统, 器官原基

\* 近年来在我国各地普遍开展罗氏沼虾(*Macrobrachium rosenbergii*)的人工育苗和增养殖。它的个体发育像一般动物那样,也分为胚胎发育和胚后发育两个阶段。后者又称幼体发育。对罗氏沼虾的幼体发育,中外已有不少报道,对其胚胎发育却少有人问津。为此,作者较完整地研究了胚胎发育的全过程,本文就其消化系统的发生作较为详细的报道,目的在于探讨其发育规律,使后续的幼体和成体都能健康生长和发育,有助于优化人工育苗,同时也补充了甲壳动物发育中的理论问题。

### 1 材料与方法

成熟亲虾取自上海市水产养殖场,置于实验室的水族箱(30 cm × 40 cm × 30 cm)内饲养。每缸两只,一雌一雄。28 °C 人工调控恒温;充气泵增氧。雌虾交配后,除去雄虾,待产。

雌虾一经排卵,连续采取实验用卵。在发育早期,每日自抱卵雌虾取卵3次;胚区形成以后,则每日取卵二次。所取受精卵除活体观察外,其余用 Bouin's 液固定,常规石蜡切片,切片厚 6~8 μm,用 Ehrlich's 苏木精染色,伊红复染。在日产 Olympus BH-2 显微镜下观察和绘图。

### 2 结果

#### 2.1 早期胚胎发育与原始器官原基的形成

2.1.1 卵裂与囊胚 在 28 °C 水温下,雌虾排卵后 3~4 h 卵裂。早期行完全卵裂,但分裂球大小不相

等,螺旋状排列。所以虽处于 8 或 16 个细胞期,但在切片上却只能见到 6 或 11 个细胞(图 1-1, 1-2)。经 8 次卵裂,产生 256 个细胞,虾胚进入囊胚阶段。这些细胞都呈圆形或椭圆形,排列在胚胎表面,组成一层薄的囊胚层,而囊胚层内的囊胚腔则全被卵黄颗粒所填充,因此又称卵黄囊。这些卵黄颗粒总称初级卵黄锥体,在卵内呈放射状分布(图 1-3)。

#### 2.1.2 原肠发生

罗氏沼虾的原肠发生和其他虾蟹一样,在囊胚的前端,囊胚层细胞分裂加快,形成胚区。在胚区的后方,细胞分裂更为活跃,细胞相互推挤,并向囊胚腔内陷入,陷入处形成原口(图 1-4)。陷入囊胚腔内的细胞称中内胚层细胞。一部分细胞在卵黄囊内吸收游离的卵黄颗粒,变成卵黄细胞,分散在整个卵黄囊内;另一部分细胞则进一步分化成为数个中胚层细胞和数量相当多的内胚层细胞。后者除一小部分构成靠近原口内腔的管壁外,其余则埋入卵黄囊中,不断分裂增殖,吸收卵黄,细胞体积增大,并穿过卵黄囊,逐渐移至囊胚层下,包围卵黄,构成内胚层囊。内胚层囊壁细胞各与一部分卵黄结合,放射状排列,为次级卵黄锥体。而未陷入囊内的囊胚层细胞则成为外胚层细胞,完成了原肠胚形成过程。原肠胚形成后不久,在原口左右两侧的细胞分裂增殖、隆起,形成一对腹板原基。原基持续增大,在原口上相连成为胸腹突,其末端中央略向内凹,又称为尾突和胸腹褶。至此时原口随之

\* 高等学校博士点基金资助项目 9126905 号。  
收稿日期:1997-08-07

闭合(图 1-5)。随着胸腹突的形成, 胚区前端逐渐形成一对视叶原基、两对触角原基和一对大顎原基。两

对触角原基的内侧中央处, 细胞增殖形成口道。

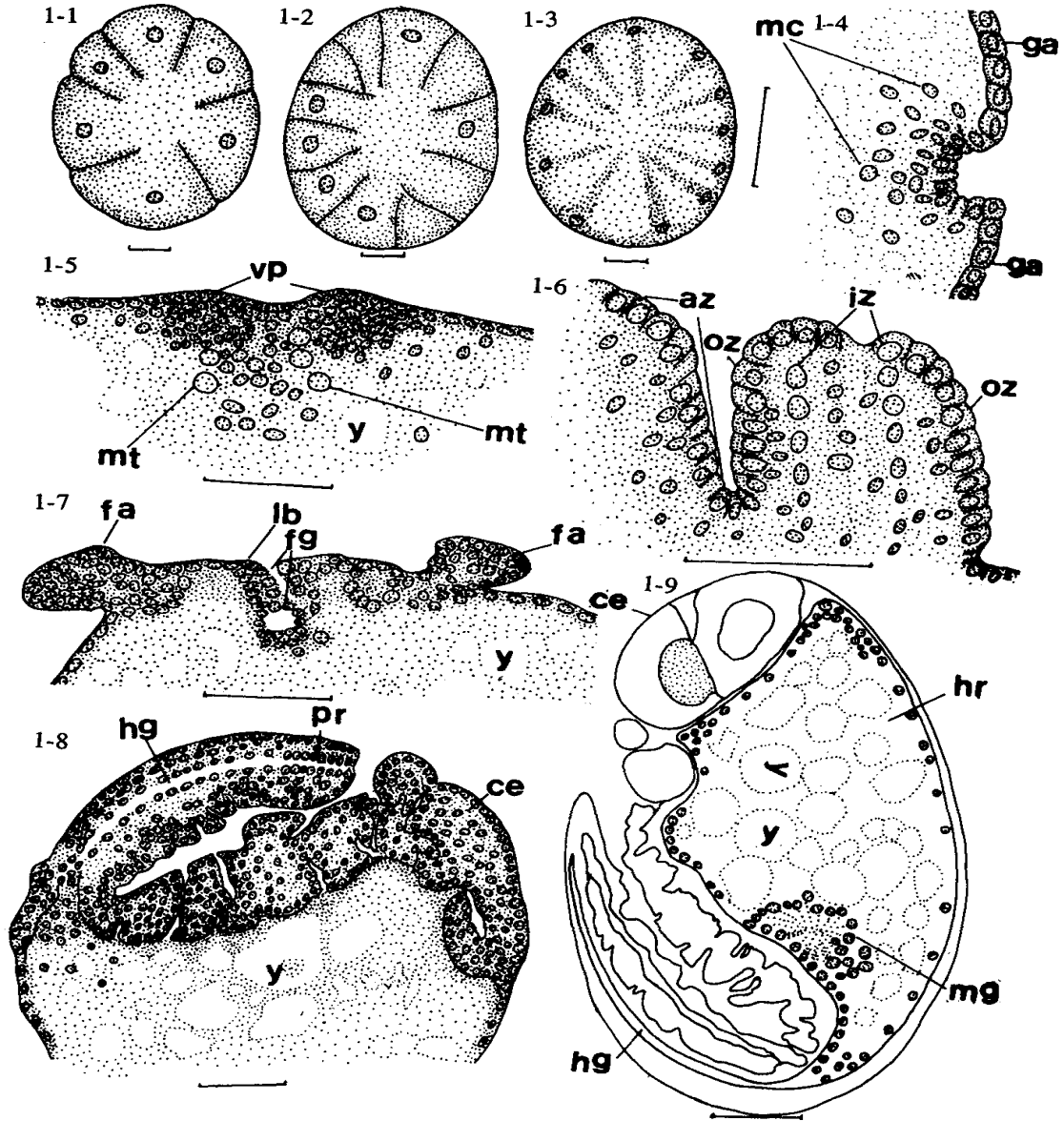


图 1 虾胚切片(各图的比例线均由 0.065 mm 放大而成)

Fig. 1 Sections on embryo of *Macrobrachium rosenbergii*

(The scale represents 0.1 mm)

1-1. 8 细胞纵切; 1-2. 16 细胞纵切; 1-3. 囊胚纵切; 1-4. 原肠胚纵切, 通过原口; 1-5. 原肠胚纵切, 通过腹板; 1-6. 虾胚纵切, 示芽殖带; 1-7. 虾胚横切, 示前肠; 1-8. 虾胚纵切, 示后肠; 1-9. 虾胚纵切, 示中肠。az. 前端芽殖带; ce. 复眼; fa. 第一触角; fg. 前肠; ga. 胚区; hg. 后肠; hr. 肝脏原基; iz. 后内芽殖带; lb. 上唇; mc. 中内胚层细胞; mg. 中肠; mt. 中胚层端细胞; oz. 后端外胚层芽殖带; pr. 肛道; vp. 腹板; y. 卵黄。

### 2.1.3 原始器官原基的形成

胸腹突增长、增厚, 呈两叶相连的圆柱体, 末端较

基部略膨大。纵切面上, 构成胸腹突的表层细胞排列规则且紧密, 但细胞形态、大小有异。背、腹面的表层

细胞核为圆形,未观察到有细胞分裂现象。两侧的细胞核则为长椭圆形,略小,且细胞纵横双向分裂十分活跃。纵向分裂,表层细胞增多,胸腹突得以增长;横向分裂,内层细胞增多,胸腹突增厚。因此,把胸腹突两侧壁的细胞称为后端外层芽殖带。胸腹突内,近后端外层芽殖带,另有一些细胞,纵向排列成带,胞核形态、大小及功能似后端外层芽殖带,这些细胞称为后内芽殖带,两芽殖带的发生来源不同,前者由外胚层细胞形成,后者则由中胚层细胞形成。两芽殖带的前端,即胸腹突的末端细胞同带内的细胞相比,有明显的不同,其胞核更大。随着胸腹突的不断增长,这些细胞不断分裂、后退,始终居于胸腹突的末端,因此这些细胞又分别称为外胚层端细胞和中胚层端细胞。这样,我们不难理解,正是原肠期形成的外胚层和中胚层端细胞不断分裂,形成芽殖带,并随同芽殖带共同增殖,胚体得以增长。后端外层芽殖带将逐渐发育成胸部的附肢原基,后内芽殖带则将形成体腔囊,进而发育成心脏原基等。在口道和胸腹突之间,表层细胞排列规则,胞核大略呈长椭圆形,分裂快,称为前端芽殖带。带内细胞不断分裂,向内移入,形成头部附肢原基等(图1-6)。

## 2.2 消化系统的发生

### 2.2.1 前肠的发生和分化

**口** 两对触角原基之间的内侧中央处,外胚层细胞不断分裂,细胞相互挤压,向内陷入,在切面上呈一浅的横沟,即为口。口缘周围的细胞分裂速度不均,尤以口前缘的细胞分裂速度最快,因此,这里的细胞小,数量多,由口前缘逐渐隆起,并向胚胎后端倾斜,形成上唇原基。唇基细胞如同后端外层芽殖带,细胞不断分裂,上唇原基增大、增厚形成上唇,部分细胞同口周缘的其他细胞一起向卵黄囊内移。切面显示:上唇的表层细胞排列规则且紧密,其内细胞多随机分布。胚胎收缩形成体节,上唇也相应地缩小。

**食道** 口部细胞不断分裂增殖,向内陷入呈一管状结构,即为口道,口道管壁由1~2层柱状细胞构成,内层细胞核较大,由最初的外胚层细胞陷入所致,外层细胞核小,由内层细胞以及口道周围的细胞分裂形成。口道壁细胞分裂快,除了口道内端的腔壁仅有单层扁平细胞构成外,管壁细胞多且排列紧密。口道初为垂直的短管,管径约11  $\mu\text{m}$ ,后因胚体收缩及口道持续发育增长,逐渐呈一钩状的管状结构,管腔缩小。至胚胎孵化时,口道逐渐分化成食道和胃。食道内径为7.8  $\mu\text{m}$ (图1-7)。

**胃** 呈囊状,胃腔最大直径约26  $\mu\text{m}$ 。胃壁上皮

由单层柱状细胞构成,上皮向腔内突出、凹陷不平。上皮内外表面均有一薄层膜状物,其中外表面零星分布着比上皮细胞略小的长梭形细胞。

### 2.2.2 中肠的发生

与前肠和后肠相比,中肠的发生最为缓慢。原肠期的胚区细胞内陷形成内胚层囊,在28  $^{\circ}\text{C}$ 水温下,发育70 h后,囊胚细胞同卵黄共同形成明显的合胞体状,且囊壁细胞不断吸收卵黄,次级卵黄锥体消失,囊壁细胞更长。与此同时,一部分囊壁细胞胞质液泡化,胞核变形,移入卵黄囊内,逐渐退化吸收。持续发育约140 h后,囊壁一部分细胞逐渐集中,形成排列较为紧密的上皮细胞层,称为内胚层板,为中肠前身。随后内胚层板的上皮细胞移动、集中,形成一中肠囊。其囊壁细胞排列较为松散,细胞为柱状,胞核为圆形和椭圆形,胞质呈放射状向腔内突出。中肠囊逐渐向胚胎前、后端伸展,囊腔缩小,囊壁细胞排列紧密,肠上皮由单层细胞组成。发育成明显的管状结构。其外有一层长梭形的细胞分布,为肠系膜,由中胚层细胞发育而成。

**肝脏** 除了形成中肠的部分内胚层囊壁细胞外,其余的包围了残余的卵黄形成完整的囊状结构。囊壁细胞吸收卵黄,囊腔略缩小,囊内呈泡状,发育成肝脏原基。原基细胞不断吸收卵黄,至胚胎孵化,除囊中央残留小块的卵黄外,四周的卵黄已被全部消耗、吸收。由外向内,囊泡分布略呈放射状,似次级卵黄锥体,成为肝脏的雏形,真正的肝脏需在胚胎出膜后逐渐发育完成(图1-9)。

### 2.2.3 后肠的发生

胸腹突持续增长,其末端中央的外胚层细胞以漏斗状向内凹陷,由此形成肛道。内陷的细胞随之不断分裂、增殖,向胚胎前端延伸,并和后端外层芽殖带分裂向内移入的细胞在胸腹突中央处形成纵向细胞带。此带细胞不断集中,形成由一单层细胞围成的管状结构,即为后肠。后肠远端同肛道相连,近端肠腔增大,同内胚层囊相连。横切面示肠腔略呈圆形,肠壁有4个长椭圆形的细胞组成,胞质少,呈锥状向腔内突入。肛道管腔明显,后壁细胞排列规则、致密,可能为1~2层柱状细胞组成。肛道在胸腹突末端的开口即为肛门(图1-8)。

随着胚胎收缩形成体节和肌肉囊的发生,后肠由胸腹突的纵轴处,被挤至近胸腹突的背侧,此时,经过持续的发育,管壁细胞增多,管壁增厚,管腔扩大,肛道内径6.9  $\mu\text{m}$ ,后肠内径约12.5  $\mu\text{m}$ 。后肠外也有一膜,为肠系膜。细胞呈长梭形,由中胚层细胞发育而来。

### 3 讨论

3.1 原口的作用。罗氏沼虾原口区细胞分裂速度很快,细胞间的推挤作用,细胞内陷,形成了原口。这个过程与其他多细胞动物的原口发生过程有些相似,但以后的发展就截然不同。罗氏沼虾原口发生以后,仅停留在原始阶段。随后视叶原基及头部三对附肢原基出现,并在两对触角原基的内侧中线发生了上唇及后口,标志着前肠已发生,在原口两侧的胸腹突原基也发生了大分裂,向中央集中形成了胸腹突,原口消失。至于中肠的发生则处于更后期,在外形上并无明显特征。从前肠与后肠的发生看,罗氏沼虾是另一类后口动物。

3.2 直到目前为止,十足目甲壳动物中胚层的发生与发育还没有研究得十分清楚。据 Shino 1950 年报道,日本龙虾的原肠胚早期曾发现原口处形成内胚层板,由此分化出中胚层。但本种虾原肠形成时内陷细胞团部分分化形成最初的中胚层细胞,由其不断分裂,形成后内芽殖带。因此又称中胚层端细胞。内陷细胞团故称中内胚层细胞团。至于中内胚层细胞团分

化出几个中胚层端细胞, Terao(1929)研究的日本龙虾仅为 2 个细胞, Anderson(1967)研究的 *Limnadia stanleyana* 和 *Artemia salina* 有 6 或 7 个中胚层端细胞,并随着胚胎发育增加至 8 到 9 个。此外中胚层端细胞在软甲亚纲众多的类群中发现,且细胞数变化不大,一般为 8 个。主要的报道者有: Weygoldt(1960), Stromberg(1967), Zilch(1974), Pace(1976)等。而作者在罗氏沼虾实验中,未能察辨出有多少个中胚层端细胞,也并未发现似 Shino 描述的内胚层板分化出中胚层。

3.3 原肠作用形成的内胚层囊,发育至胚胎孵化,除部分囊壁细胞形成中肠外,其余囊壁细胞吸收卵黄,成为囊泡状的肝脏原基。同 Fioroni(1970)研究的 *Galathea*; Lang(1973)报道的 *Maja squinado*; Scheidegger(1976)描述的 *Eupagurus prideauxi* 的研究结果相同,与 Fioroni(1969)研究的螯虾的结果略有不同,区别在于螯虾在卵黄囊中央处形成中肠,本种虾则在卵黄囊壁处形成。

参考文献(略)

## A STUDY ON EMBRYONIC DEVELOPMENT OF THE GIANT FRESHWATER PRAWN, *Macrobrachium rosenbergii*(DE MAN) (CRUSTACEA, DECAPODA)

### II . THE FORMATION OF THE PRIMARY ORGAN RUDIMENT AND DEVELOPMENT OF THE DIGESTIVE SYSTEM

ZHAO-Yunlong WANG-Qun LAI-Wei DU-Nanshan  
(Department of Biology, East China Normal University, Shanghai, 200062)

Received: Aug. 7, 1997

Key Words: *Macrobrachium rosenbergii*, Embryonic development, Digestive system, Primary organ rudiment

#### Abstract

This paper describes the development and differentiation of the digestive system of the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*.

The cleavage evolves from the spiral type to the superficial type. The gastrulae of shrimp is formed by invagination

of the cells. The gastrulae consists of ectodermal and mesodermal cell groups, the later group differentiates ectodermal teloblast and mesodermal teloblast, which develop budding zone. The zone develops and extends deeply to form the primary organ rudiment. The digestive system consists of fore-gut, mid-gut and hind-gut. When embryo is almost ready to hatch, the fore-gut differentiates esophagus and stomach, the mid-gut is in contact with fore-gut and hind-gut. The proctodeum is formed at the end of hind-gut. Meanwhile, the hepatic rudiment which can not develop completely is still a sac.