

中国对虾幼体期视觉器官的发育*

安育新 陈 倅 刘卫东

(辽宁省海洋水产研究所, 大连 116023)

摘要 于1994年3—5月, 以中国对虾无节幼体6个亚期(N_1 — N_6)、蚤状幼体3个亚期(Z_1 — Z_3)、糠虾幼体3个亚期(M_1 — M_3)及仔虾(P)各时期的幼体为材料, 用日产 Olympus 万能研究显微镜观察研究各期幼体单眼及复眼的发育。结果表明: 在中国对虾无节幼体 N_1 — N_6 6个亚期, 单眼的两侧均有复眼的原基组织。在 Z_1 期, 复眼原基发育为眼叶, 其表层眼基细胞与内层神经组织分离; Z_1 后期, 眼叶表层眼基细胞发育成众多放射状原始小眼单位。 Z_2 期, 眼叶表层与内层分别发育为复眼和眼柄; 原始小眼单位分化为小眼。每个小眼表面有4个角膜生成细胞, 它们向上分泌形成圆形角膜; 角膜生成细胞下面为4个拉长的锥体细胞, 其周围散布着虹膜色素细胞; 锥体细胞下面的小网膜细胞呈长杆状, 其截面内未见视杆形成; Z_2 后期, 晶锥发生于锥体细胞底部。 Z_3 期, 视杆已形成, 晶锥向上增大; 单眼一直存在。 M_1 期, 复眼内各小眼分化由远体轴侧向近体轴侧继续进行; 单眼开始退化, 仅见色素及其两侧退化的单晶眼的痕迹。 M_2 、 M_3 期, 各小眼继续发育; 单眼仅残存色素。仔虾期, 单眼彻底消失, 复眼内各小眼的发育基本完成。

关键词 中国对虾 幼体期 视觉器官 发育

甲壳动物复眼的形态构造、发生及眼柄内感觉器官和神经内分泌器官等问题一直是众多学者研究的对象(堵南山等, 1992; Pyle et al., 1943; Bellon-Humbert et al., 1978; Herp et al., 1979; Johnson et al., 1980; Hafner et al., 1982), 而且多以蟹类、螯虾、长臂虾、龙虾作为研究对象, 有关对虾类复眼组织学发生在研究尚不多见。本文简述中国对虾幼体期单晶眼的发育过程, 详细研究复眼在幼体期的组织学发生及发育, 以期为中国对虾生物、生态研究提供参考。

1 材料与方法

于1994年3—5月, 在中国对虾(*Penaeus chinensis*)人工育苗池内采集胚后发育各期幼体作为实验材料, 分别取其无节幼体6个亚期(N_1 — N_6)、蚤状幼体3个亚期(Z_1 — Z_3)、糠虾幼体3个亚期(M_1 — M_3)及仔虾(P)期的样本, 经波恩、卡诺和中性福尔马林固定, 采用整体样本琼脂石蜡双包埋连续切片, 切片厚度5—7 μ m, H·E染色。同时对 Z_1 、 Z_2 、 Z_3 三个亚期样本进行了过碘酸希夫(PAS)反应, Mayer苏木精复染。以日产 Olympus 万能研究显微镜观察并照相。

* 辽宁省科技基金课题, 93009-1。安育新, 女, 出生于1965年10月, 助研。

收稿日期: 1994年12月9日, 接受日期: 1996年12月6日。

2 观察结果

2.1 幼体期单眼的发育

单眼在膜内无节幼体时已经形成。观察表明,无节幼体6个亚期内,单眼由三个圆形的单晶眼构成。 N_2 期幼体切片中可见到单晶眼色素及其侧面圆形的单晶眼(图版 I:1长箭头示两个单晶眼轮廓)。每个单晶眼有一圆形的晶体(Len),晶体外围的网膜细胞(图版 I:2长箭头示),色素等结构。网膜细胞核质均匀,苏木精染色弱。其它结构因幼体内卵黄物质的遮挡而观察不清。 N_3 期以后,单眼被其两侧正在发育中的复眼原基组织围在一个腔内(图版 I:3 Se可见两个单晶眼形状),腔内的卵黄物质到 N_6 期才被吸收。

Z_1 期,单晶眼仍为圆形(图版 I:4 Se)。单晶眼的晶体、网膜细胞、色素清晰,其杆状体(光感受细胞)向下有神经纤维(nf)与脑神经节(BN)相连(图版 I:4)。到 Z_2 、 Z_3 期,单晶眼由圆形变为菱形,其晶体呈椭圆形(图版 I:5 Len),位于单晶眼色素的远端;网膜细胞变长,杆状体位于网膜细胞基部靠近单晶眼色素的一端。

M_1 期,单眼的三个单晶眼开始退化,晶体消失,单晶眼与脑神经节相连的神经纤维也消失,仅见色素两侧残留的单晶眼的痕迹(图版 I:6短箭头示)。 M_2 、 M_3 期,仅可见到单眼色素的存在,其它结构消失。进入仔虾期(P),单眼已彻底消失。

2.2 复眼的发生、发育

N_1 、 N_2 期,单眼的两侧有一群排列紧密、形状很不规则的细胞,细胞核大,胞质稀少,有丝分裂旺盛:这群源于外胚层的细胞即为复眼的原基。 N_3 期,复眼原基(图版 I:3 RTC)处细胞加速分裂,与脑神经节及其周围的神经组织共同形成位于单眼两侧的“V”形对称结构。 N_4 、 N_5 期,复眼原基细胞与脑神经组织迅速增殖,细胞增多变小,脑神经节增大,左右愈合。 N_6 期,复眼原基向上凸出(图版 I:7 RTC),此处细胞变长,原基与脑神经节结合疏松。

进入 Z_1 期,复眼原基发育为乳突状,形成沿腹中线(长箭头)对称排列的两个眼叶(OL),其内各有一视神经节(LG)(图版 I:8)。眼叶进一步发育为两层:表层为眼基细胞(OC),内部为神经组织(DN),两层中间由狭窄的腔隙(图版 I:9长箭头)分隔。表层眼基细胞排列紧密,细胞核大胞质少,核椭圆或长梭形,长径在 $9.5-19.0\mu\text{m}$ 之间,核或均质或呈有丝分裂相。眼叶内层的神经组织是由视神经节及其周围发育中的神经细胞以及未分化的神经内分泌细胞组成。神经细胞质少,核圆或卵圆形,核径在 $5.7-7.6\mu\text{m}$ 之间。 Z_1 后期,眼叶加长,中间稍有缢缩(图版 I:10短箭头示),眼叶靠近体轴(长箭头)一侧将发育为眼柄。眼基细胞向纵深分裂,形成若干放射状的细胞簇,每簇细胞即为一个原始小眼单位(图版 II:11 POU)。这里的细胞在光镜下未见外形的差异,细胞核椭圆或梭形,有丝分裂旺盛,PAS(过碘酸希夫)反应呈现阴性,这一增厚的眼叶表层即为复眼的雏形。

Z_2 期,眼叶分化成复眼和眼柄两部分。复眼内每个原始小眼单位分化为一个小眼。每个小眼的表面有4个角膜生成细胞,它们向上分泌出圆形的角膜(图版 II:12 CO)。角膜生成细胞的下面是4个拉长的锥体细胞(CCC),长约 $30-40\mu\text{m}$,几乎为整个小眼长度的一半。锥体细胞核椭圆形,位于细胞的中部,胞质PAS反应阳性。横切面可见4个锥体细胞组成“十”字形。锥体细胞的周围散布着若干圆形的细胞,核亦圆形,呈现有丝分裂,胞质PAS反应阴性,这些细胞即为发育中的虹膜色素细胞(IP)。锥体细胞的下面是呈长杆

状延伸至基膜的小网膜细胞(RC),其截面可见由7个细胞组成,PAS反应阴性,截面的中央未见视杆形成。小网膜细胞内有浅棕色色素颗粒。基膜下面的腔隙(图版II:12长箭头)变大。复眼内各小眼的分化并不同步,靠近体轴的一侧仍有很多正在分化中的小眼单位,分化首先开始于远体轴侧(DIS),逐渐向近体轴侧(PORX)进行(图版II:13短箭头示进展方向)。Z₂后期,在锥体细胞的底部出现晶锥,PAS反应为阳性。视网膜色素增多,颜色加深。基膜下面有视神经纤维与视神经节相连。眼柄内,外髓(ME)、内髓(MI)、端髓(MT)的锥形也出现(图版II:14),有时还可见到X器官的同心圆环状分泌块(图版II:14XOS)。

Z₃期,小眼的晶锥(CC)向上扩大,锥体细胞变小,细胞核变成梭形,紧贴于细胞中部外侧。虹膜色素细胞在锥体细胞侧下方纵向排列与视轴平行。随各小眼分化的先后,视网膜色素(图版II:15RP)呈现浓淡递减的现象。从小眼截面切片(图版II:16)中可见:虹膜色素细胞相互联结成网格状,网格的中央是具“十”字裂缝的晶锥,是由4个锥体细胞分别分泌而致,晶锥内可见到颗粒状物质;小网膜细胞横切面中央透明的视杆(RH)已经形成,视杆对PAS反应也呈阳性。

M₁期,晶锥继续向上扩大,已接近角膜。晶锥的上半部由锥体细胞包围,锥体细胞的核位于细胞的中部。晶锥截面的裂缝仍很清晰。视杆内可见与视轴方向垂直的“Z”状条纹(图版II:17)。基膜下面增大的腔隙内视神经纤维(图版II:17NF)增多,眼柄内视神经节及三个神经髓质增大。M₂期,小眼的晶锥已抵角膜,晶锥截面的裂缝(图版II:18CC)仅在其边缘处存在。尚在分化过程中的小眼单位已不多见。M₃期,晶锥截面的裂缝在光镜下已见不到(图版II:19),晶锥或为均质或具颗粒物质。

仔虾期(P),复眼内各区域的小眼分化发育基本完成。小眼的角膜仍为圆形(图版II:20),其下为角膜生成细胞,再下为晶锥,锥体细胞位于晶锥的中上部两侧,变得很小。小眼的下部是延长呈杆状的小网膜细胞,其中央是由它们分泌而成的视杆。每个小眼由上、下两种色素——虹膜色素和视网膜色素膜色素隔开。从角膜到晶锥构成了复眼的屈光部分,小网膜细胞和视杆构成光接收部分。眼柄内视神经节及三个神经髓质饱满(图版II:20 LG, ME, MI, MT),眼柄通过神经束与脑神经节相连接。

3 讨论与结语

3.1 中国对虾复眼内各小眼的分化起始于远体轴侧并向近体轴侧发展。这一点与Hafner等人(1982)研究螯虾视网膜发育时的观察结果一致,与昆虫视网膜的发育方向也相同(Meinertzhagen, 转引自Hafner, 1982)。

3.2 具有完整结构的单眼一直存在到Z₃期。Z₁期复眼仅见乳突状锥形,尚未分化出小眼,此时单眼的感光作用仍存在。尽管进入Z₂期以后单眼的三个单晶眼形状发生变化,但结构仍很完好,而复眼内各小眼的结构发育尚不完全,单眼可能仍起作用。Z₃期,复眼内已有部分发育好的小眼,这部分小眼是否能有感光作用,此时单眼的作用又如何,这些问题有待更深入的探讨。很明显,在糠虾幼体期单眼退化而复眼开始发挥作用。

3.3 虹膜色素与视网膜色素的变化过程不同。本文作者观察到中国对虾幼体期视网膜色素的颜色随小眼分化的先后呈现浓淡递减现象,但在虹膜色素的发育过程中却未见到这种情况。而Hafner等人(1982)报道,螯虾幼体视网膜发育过程中虹膜色素与视网膜色素

均随小眼的发育先后有浓淡递减现象,本研究与之不尽相同。

3.4 作者在观察中发现,幼体期小眼发育时,锥体细胞的核一直位于细胞的中间;到仔虾期锥体细胞位于晶锥中上部的两侧。Hafner等(1982)发现螯虾后期蚤状幼体小眼内锥体细胞核位于细胞上端,晶锥发育完成后锥体细胞被挤到晶锥的上面,Bell等(1988)在观察白对虾(*Penaeus setiferus*)幼体组织学时也有与Hafner等(1982)相同的结果。本研究与两位作者的观察不同,可能是因种而异。

3.5 原始小眼单位内细胞的来源,本文作者与Hafner等(1982)在各自的研究对象中均发现原始小眼单位内细胞光镜下未见形态上的不同。Hafner发现它们在超微结构上却存在很大差异,并认为这些细胞或来源于眼叶表面的上皮细胞或来源于眼柄内的增殖区。本研究未发现眼柄内增殖区,而认为原始小眼单位内细胞源自眼基细胞,而眼基细胞又源于眼叶顶端外胚层,与曲漱惠等(1983)论述的一致。

总之,复眼的发生可追溯为:胚体外胚层分化出复眼原基,由原基组织发育为两个眼叶,眼叶顶端外胚层演化成眼基细胞,再依次发育为原始小眼单位,分化成小眼。而眼叶内侧外胚层发育为眼柄内神经组织及其附属器官。在复眼的内部,每个小眼的分化先由角膜往下进行,而分化首先开始于远体轴侧,并逐渐向近体轴侧进展。

参 考 文 献

- 曲漱惠等, 1983, 动物胚胎学, 高等教育出版社(北京), 97—98。
 堵南山等, 1992, 甲壳动物学论文集, 第三辑, 青岛海洋大学出版社(青岛), 128—135。
 Bell, T. A. et al., 1988, A handbook of normal penaid shrimp histology, World Aquaculture Society (California), pp. 26—33。
 Bellon-Humbert, C. H. et al., 1978, *J. Mar. Ass. U. K.*, **58**: 851—856。
 Hafner, G. S. et al., 1982, *J. Morph.*, **173**: 101—118。
 Herp, F. V. et al., 1979, *J. Morph.*, **161**: 39—52。
 Johnson, P. T. et al., 1980, Histology of the Blue Crab *Callinectes sapidus*, Praeger Publishers CBS Educational and Professional Publishing (New York), pp. 134—147。
 Pyle, R. W. et al., 1943, *The Biol. Bulletin*, **85**(2): 87—102。

DEVELOPMENT OF OCULAR ORGANS IN THE LARVAL STAGES OF *PENAEUS CHINENSIS*

An Yuxin, Chen Qiu, Liu Weidong

(Liaoning Marine Fisheries Research Institute, Dalian 116023)

Abstract The samples including Nauplium (N_1-N_6), Zoea (Z_1-Z_3), Mysis (M_1-M_3), and Postlarvae of the shrimp (*Penaeus chinensis*) were collected from artificial nursing ponds of the shrimp every two days during March–May in 1994, fixed in neutral formalin, Bouin's and Carnoy's liquids. Parafin sections of 5—7 μ m in thickness were prepared. Histological studies on the development of the ocular organs

in the shrimp were carried out with an Olympus research microscope. The results show that in the Naupia (N_1-N_6), there are two blocks of rudimental tissues of the compound eyes (RTC) locating bilaterally on two sides of the simple eye. At the Z_1 stage, RTC develops to become ocular lobes (OC) consisting of two layers—the surface layer is the photoreceptive rudiment and the deeper one is the neuropil region. The cells on the surface of OC proliferate and elongate to form several clusters arranging radially; these are proto-ommatidial units. At the Z_2 stage, the compound eyes and eyestalks occur, and the three ganglia appear in the eyestalk. In the developing ommatidium, the cornea secreted upwards by four coneagen cells lies on the surface of the ommatidium. Four elongated crystalline cone cells are beneath the coneagen cells and surrounded by iris pigment cells. The reticular cells are evident in the lower region of the ommatidium. At this stage, the rhabdom has not been formed yet. At the later Z_2 stage, the crystalline cone occurs at the bottom of the cone cells. Two series of pigments—iris and retina pigments separate one ommatidium from another. At the Z_3 stage, the rhabdom is produced by the reticular cells. The cone enlarges upwards, but the cone cells become smaller and adhere to the cone. The simple eye is present at Zoea stages and begins to degenerate at the M_1 stage, but only the trace of the ommatidial cells and the pigment of the simple eye can be seen. The ommatidial differentiation is not synchronous in the whole compound eye; it initiates in the distal region. Then it progresses gradually to the proximal region along the body axis. During M_2 and M_3 stages, only the pigment of the naupliar eye remains. At the Postlarval stage, the simple eye disappears thoroughly and ommatidial formation in all regions of the compound eye is accomplished.

Key words *Penaeus chinensis* Ocular organ Larval stage Development

图 版 说 明

图 版 1

图版 I 中国对虾单眼(1—6)及复眼(7—10)的发育

Plate I Development of the simple eye (1—6) and compound eye (7—10) of *Penaeus chinensis*

单眼的发育: N_2 期幼体: 1. 单眼的色素(Sep), 长箭头示两个单晶眼轮廓, $\times 600$; 2. 圆形晶体(Len)、色素, 长箭头示晶体外面网膜细胞层, $\times 600$ 。 N_3 期幼体: 3. 脑神经节(BN)、复眼原基(RTC)、单眼(Se)的两个圆形单晶眼, $\times 150$ 。 Z_1 期幼体: 4. 脑神经节、单眼的一个单晶眼、单眼视神经纤维(nf), $\times 480$ 。 Z_2 期幼体: 5. 脑神经节、椭圆形晶体, 长箭头示另一个单晶眼, $\times 300$ 。 M_1 期幼体: 6. 复眼(CE)、脑神经节, 短箭头示色素两侧退化的单晶眼痕迹, $\times 120$ 。复眼的发育: N_6 期幼体: 7. 单眼的色素、复眼原基, $\times 600$ 。 Z_1 期幼体: 8. 眼叶(OL)、视神经节(LG)、脑神经节, 长箭头示体轴, $\times 300$; 9. 眼基细胞(OC)、深层神经组织(DN), 长箭头示 OC 与 DN 间的空隙, $\times 150$; 10. 短箭头示眼叶缢缩, 长箭头示体轴, $\times 150$ 。

图 版 II

图版II 中国对虾复眼的发育(11—20)

Plate II Development of the compound eye (11—20) of *Penaeus chinensis*

Z₁期幼体: 11. 眼叶表面放射状原始小眼单位(POU), ×480。Z₂期幼体: 12. 角膜(CO)、锥体细胞(CCC)、虹膜色素细胞(IP)、小网膜细胞(RC), 长箭头示增大的腔隙, ×300; 13. 近体轴侧(PROX)、远体轴侧(DIS), 短箭头示小眼分化的进展方向, ×240; 14. 外髓(ME)、内髓(MI)、端髓(MT)的锥形, X器官分泌物(XOS), ×240。Z₃期幼体: 15. 锥体细胞变小, 晶锥增大, 虹膜色素细胞、视神经纤维(NF), 视网膜色素(RP)随小眼分化先后呈浓淡递减现象, ×300; 16. 晶锥截面裂缝、虹膜色素细胞、视杆(RH), ×300。M₁期幼体: 17. 晶锥、视杆内“Z”状条纹、视神经纤维, ×600。M₂期幼体: 18. 晶锥裂缝仅见于边缘, ×300。M₃期幼体: 19. 晶锥截面裂缝在光镜下已见不到, ×240。仔虾(P): 20. 视神经节、外髓、内髓、端髓饱满, 角膜仍为圆形, ×60。

《海洋与湖沼》学报历年获奖目录

1988年	山东省科协优秀科技期刊	一等奖
1990年	中国科学院优秀自然科学期刊	二等奖
1991年	山东省科委、山东省新闻出版局、山东省科协优秀科技期刊 (总分第一名)	一等奖
1992年	中国科学院优秀科技期刊	二等奖
1992年	中国科协优秀科技期刊	一等奖
1992年	国家科委、中宣部、国家新闻出版总署优秀科技期刊	二等奖
1993年	华东区优秀科技期刊	一等奖
1997年	全国优秀科技期刊	三等奖
1997年	中国科协优秀科技期刊	二等奖