

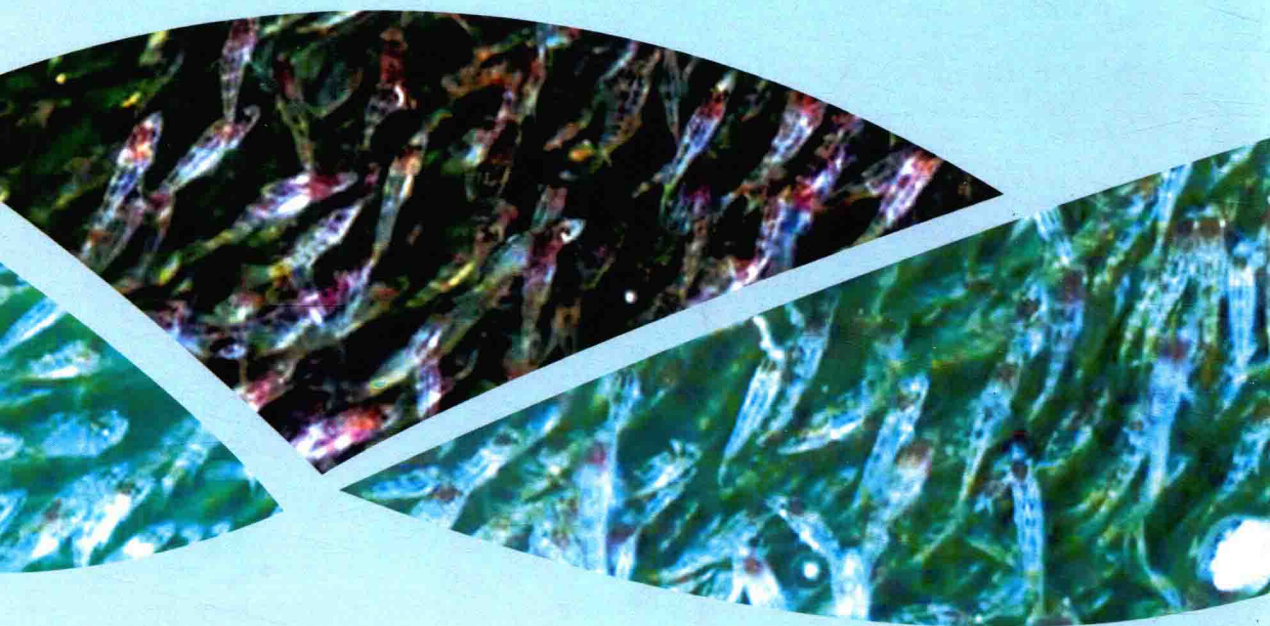
仔稚鱼

营养与生理学

ZIZHIYU

YINGYANG YU SHENGLI XUE

吴小易 © 编 著



重庆大学出版社

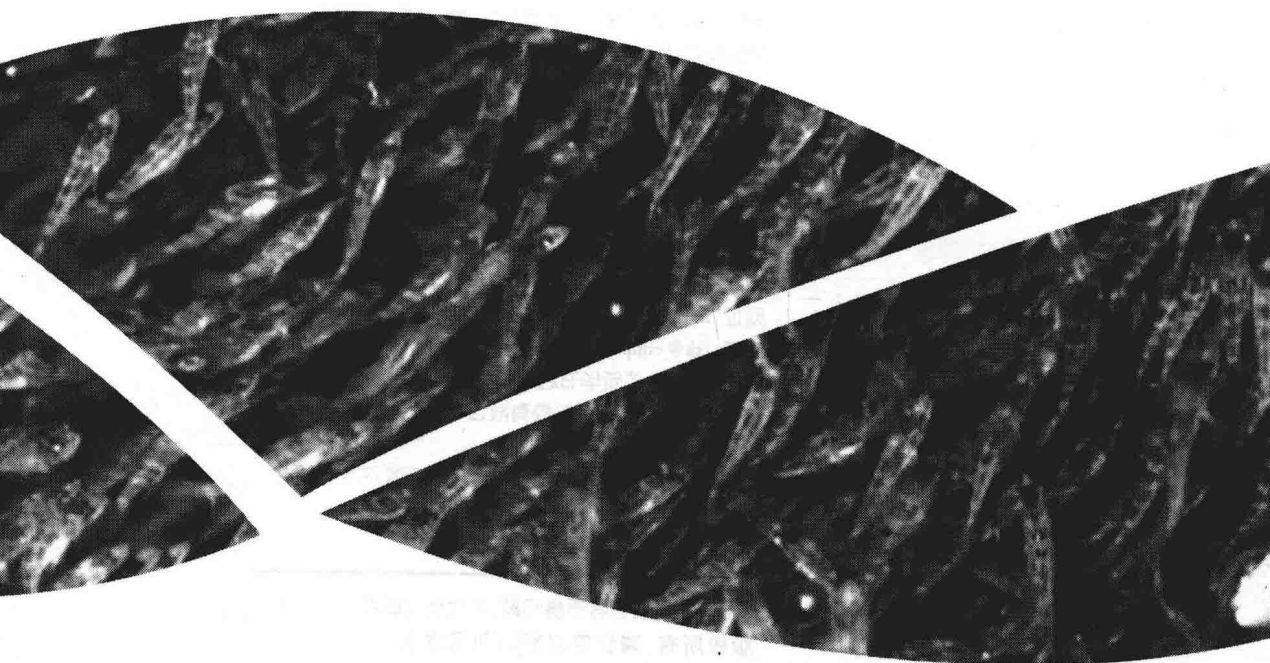
<http://www.cqup.com.cn>

仔稚鱼

营养与生理学

ZIZHIYU

YINGYANG YU SHENGLI XUE 吴小易 © 编 著



重庆大学出版社

内 容 提 要

本书是在综述国内外关于仔稚鱼营养及生理学研究结果及编者多年关于鱼类营养学研究的基础上编写而成,全书共分 11 章,包括消化系统、种类营养需求、蛋白质营养需求、微量元素营养需求、亲鱼饵料对受精卵及仔稚鱼的影响、仔稚鱼内源营养与外源营养、营养对仔稚鱼发育的影响、仔稚鱼的摄食行为、活饵料、微颗粒饲料配制技术、微颗粒饲料研发。

本书可供综合性大学、师范院校、水产院校和农业院校鱼类学专业、水产学专业、饲料加工专业、饵料培养专业、海洋生物学专业以及其他有关专业的大专、本科学生和研究生作为课程教材或课程辅助教材,也可供从事动物营养学、饲料加工、动物生理学、鱼类生理学、水产养殖学、海洋生物学等研究工作的专业技术人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

仔稚鱼营养与生理学/吴小易编著. —重庆:重庆大学出版社,2015.7(2016.4 重印)
ISBN 978-7-5624-8951-1

I. ①仔… II. ①吴… III. ①稚鱼—营养生理—研究
IV. ①S962

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 056658 号

仔稚鱼营养与生理学

吴小易 编著

责任编辑:文 鹏 版式设计:文 鹏
责任校对:贾 梅 责任印制:邱 瑶

*

重庆大学出版社出版发行

出版人:易树平

社址:重庆市沙坪坝区大学城西路 21 号

邮编:401331

电话:(023) 88617190 88617185(中小学)

传真:(023) 88617186 88617166

网址:<http://www.cqup.com.cn>

邮箱:fxk@cqup.com.cn(营销中心)

全国新华书店经销

POD:重庆书源排校有限公司

*

开本:787mm×1092mm 1/16 印张:16.25 字数:375 千

2015 年 7 月第 1 版 2016 年 4 月第 2 次印刷

ISBN 978-7-5624-8951-1 定价:29.00 元

本书如有印刷、装订等质量问题,本社负责调换
版权所有,请勿擅自翻印和用本书
制作各类出版物及配套用书,违者必究

本书得到了“海南大学 2015 年度自编教材资助项目”(项目编号: Hdzbjc1506)和国家自然科学基金项目“鞍带石斑鱼仔稚鱼对糖的利用能力及代谢调控机制研究”(项目批准号:31260641)资助。

前言

仔稚鱼饵料目前主要有两种:一种是活饵料,如轮虫和卤虫;另一种是人工微颗粒饲料。至今,轮虫和卤虫仍是全世界范围内,用于仔稚鱼尤其是海水鱼仔稚鱼培养的主要饵料。可是,活饵料生产量很难维持稳定,且生产过程需要大量空间及成本,同时其营养组成可能不全面。人工微颗粒饲料易生产且成本相对较低,但目前关于用人工微颗粒饲料培养海水鱼类仔稚鱼的探索还不成功。饵料摄入、消化和吸收是影响仔稚鱼微颗粒饲料利用的关键因素。总体上看,饲喂微颗粒饲料的海水鱼仔稚鱼成活率较低。其最主要原因可能是仔稚鱼对微颗粒饲料的摄入量低,以及仔稚鱼消化系统发育不完全。仔稚鱼营养生理学信息的缺乏及仔稚鱼培养对活饵料的依赖,已经制约了仔稚鱼配合饲料及养殖业的发展。由于仔稚鱼培养成功与否决定着该种类海水鱼是否能进行大规模养殖,因此,开发微颗粒配合饲料,对于仔稚鱼批量生产非常重要。尽管相对于幼鱼和成鱼而言,仔稚鱼营养与生理学在研究上存在更多困难和挑战,但我们必须不断克服这些困难,开发适合于仔稚鱼生长和发育的人工微颗粒饲料。

本书提供了关于仔稚鱼营养与生理研究方面的较全面信息,包括仔稚鱼消化系统发育、营养需求、营养生理、饵料和摄食等方面。作者希望此书能够为研究者了解并发展仔稚鱼营养及仔稚鱼培养技术提供一些帮助,同时能作为相关大专院校水产动物营养及水产养殖课程的补充教材。由于时间仓促和编者水平有限,本书可能存在许多不足之处,望广大读者提出批评意见,以便再版时能更好地提高本书质量,非常感谢!

吴小易

2015年1月

目 录

第 1 章 消化系统	1
1.1 消化系统发生	2
1.2 消化道及其附属腺体的组织学结构	4
1.3 消化酶	10
第 2 章 脂类营养需求	15
2.1 必需脂肪酸(EEA)生理功能	15
2.2 必需脂肪酸需求量	19
2.3 脂类利用	27
2.4 小结	30
第 3 章 蛋白质营养需求	45
3.1 蛋白质消化	46
3.2 蛋白质代谢	53
3.3 氨基酸需求量	56
3.4 小结	63
第 4 章 微量元素营养需求	78
4.1 仔稚鱼饵料微量营养素含量	78
4.2 仔稚鱼微量营养素需求量研究方法	80
4.3 维生素营养需求量	81
4.4 矿物元素营养需求量	90
第 5 章 亲鱼饵料对受精卵及仔稚鱼的影响	106
5.1 繁殖生物学和卵巢发育	106
5.2 影响受精卵和仔稚鱼质量的关键因素	108



5.3	摄食周期对亲鱼最佳繁殖力的影响	108
5.4	营养对亲鱼生殖生理及卵质量的影响	110
5.5	几种特殊的饲料原料	118
5.6	小结	119
第 6 章	仔稚鱼内源营养与外源营养	134
6.1	硬骨鱼类卵黄营养形成过程	134
6.2	卵黄形态学	136
6.3	卵黄营养组成	138
6.4	卵黄利用机制	140
6.5	卵黄吸收率	143
6.6	非卵黄营养源	146
6.7	混合营养阶段	147
第 7 章	营养对仔稚鱼发育的影响	158
7.1	消化系统发育的评估指标	158
7.2	骨骼发育	161
7.3	与游泳相关的肌肉组织	163
7.4	小结	166
第 8 章	仔稚鱼的摄食行为	173
8.1	饵料搜寻	173
8.2	运动能力和搜寻策略	175
8.3	捕食	176
8.4	饵料投喂及营养组成对仔稚鱼捕食能力的影响	182
8.5	小结	182
第 9 章	活饵料	192
9.1	微藻	192
9.2	轮虫	197
9.3	卤虫	201
9.4	桡足类	206

第 10 章 微颗粒饲料配制技术	220
10.1 微颗粒饲料加工工艺及类型	221
10.2 脂质乳化剂	225
10.3 小分子及水溶性营养素添加技术	226
10.4 小结	228
第 11 章 微颗粒饲料开发	236
11.1 微颗粒饲料的需求	236
11.2 活饵料与微颗粒饲料比较	238
11.3 仔稚鱼营养与饲料学研究方法	243
11.4 已成功开发的微颗粒饲料	246
11.5 小结	248

第1章 消化系统

鱼类消化系统主要包括消化道和消化腺两部分。软骨鱼类直肠开口于泄殖腔。泄殖腔是直肠末端略微膨大而成,输尿管和生殖管均开口于此腔。泄殖腔以单一的泄殖孔通向体外。硬骨鱼类直肠末端有独立开口的肛门,位于生殖孔之前。消化系统有四方面的基本功能:运输、机械处理、化学处理和吸收。消化系统最早是由内胚层细胞形成的原肠发展而来,在低等脊椎动物中(鱼类、头索动物),消化管分化不是特别明显,例如鲨、七鳃鳗消化管就无大小肠分化,食道也未独立出来。有的鱼类没有胃,但大部分鱼类在胃与肠之间通常有明显的幽门存在,这是消化管的缢缩部位;也有一些鱼类幽门部不很明显,但总胆管常在幽门略后通入肠中。

鱼类也像其他生物一样,需要能源来满足机体各种生命活动(包括生长、代谢、繁殖等)对能量的需求。能量代谢的前体物质通常是葡萄糖、氨基酸及脂肪酸,而这些小分子前体物质的获得,需要借助于鱼类消化系统的功能即识别、摄入及分解外源大分子营养素(蛋白质、脂类及可消化多糖)。不同种类鱼均已进化出相应的摄食器官及消化机制,用来获取各种植物和动物食物源;鱼类消化系统通过分泌大量消化酶及增加肠道吸收面积来对必需营养素进行有效分解与吸收(Moyle and Cech, 2000)。由于仔稚鱼营养需求与幼鱼、成鱼不同,开展仔稚鱼营养研究应考虑消化系统结构、功能发生及各生长阶段的行为特点。消化器官不仅是营养素消化、吸收的部位,而且是机体的保护屏障,能阻止环境中毒素的危害;同时,消化器官也具有一定免疫功能,并且在盐代谢及水吸收方面具有重要作用(Wallace et al., 2005)。

开展仔稚鱼消化道形成及相关肝胰腺分化、形成的研究,有助于理解仔稚鱼营养消化生理,从而指导仔稚鱼投喂及培育。对于硬骨鱼类来说,功能及结构上发育完全的消化道的形成,是仔稚鱼进入幼鱼生长阶段的主要特征之一。仔稚鱼在发育的不同阶段,均具有明显的、不同的生理及形态学变化特征,对其发育特征的研究与了解有助于解决仔稚鱼培养过程中遇到的主要瓶颈问题,即人工配合饲料对活饵料的部分或完全取代。为此,针对仔稚鱼消化系统发生的研究,已持续 25 年之久,这些研究多集中于三文鱼家族及其他海水鱼中。

许多研究通过显微镜观察及对消化系统如胰腺、胃、肠道中消化酶活性进行生化定量测定,从而评估仔稚鱼消化器官的形态发生及组织学变化。近些年来,分子生物学技术已应用于仔稚鱼研究,可深入了解仔稚鱼发育早期中决定其消化道发生及功能形成的基因的时空表达模型,并得出了与传统研究不同的研究结果,即仔稚鱼孵化后尽管其器官和结构未发育

成熟,但并不会出现生理或消化缺乏症。因此,仔稚鱼时期,消化系统可提供其各种生命活动如代谢、游泳、生长等所需营养及能量。尽管鱼类在结构及功能分化方面表现出多样性,但所有硬骨鱼类器官及组织在形成过程中的作用机理类似。

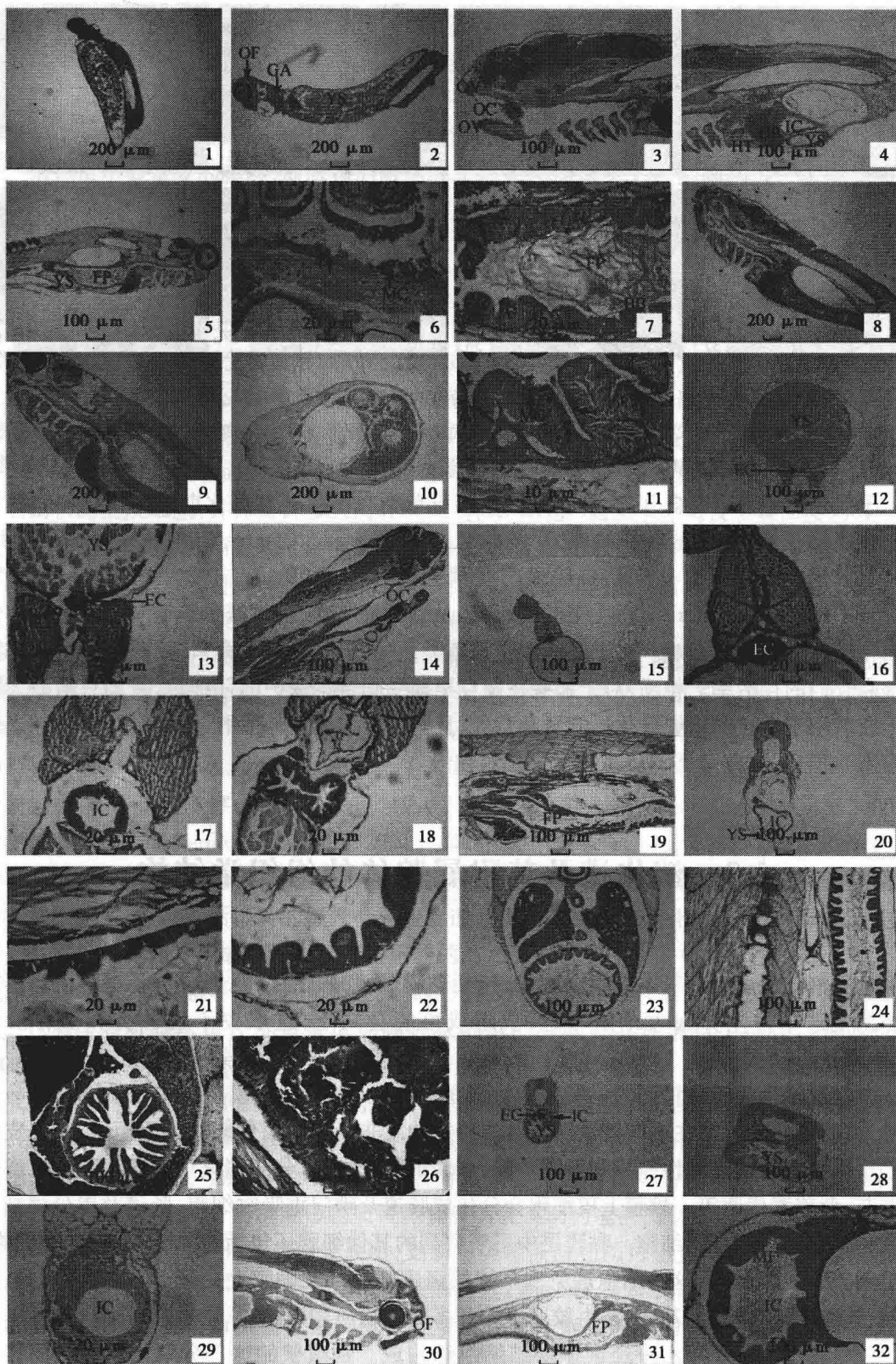
鱼类消化器官及生理功能的形成,受其生活史、繁殖策略和许多生化或非生化因素影响,如水质、水温及食物来源、营养组成等。本章综述目前已有的关于仔稚鱼消化生理方面的研究结果,尤其是仔稚鱼早期发育过程中消化道及附属器官的结构化与功能化。同时,本章也重点关注不同组织学及生化标记方法与技术在评估不同营养及饲养条件下仔稚鱼营养状况中的应用。

1.1 消化系统发生

硬骨鱼类消化系统发生,是鱼类早期生活史中较为重要的生理变化。虽然开口期仔稚鱼的消化道已初具消化能力,但和成鱼相比,其结构与功能还不完善。开展鱼类消化系统发生过程及功能完善的深入研究,对于人工苗种培育具有重要指导意义。

在已研究的大多数鱼类中,刚孵化仔稚鱼的原始食道在组织学上是一条未分化的直管,背侧连接于卵黄囊。然而,在卵黄幼体阶段,仔稚鱼发育迅速,消化系统出现了明显的区域特征,器官分化成口咽腔、食管、肠道、胰腺、肝脏等,但胃的发生决定于鱼的种类。阮国良等(2012)采用 HE、PAS 等染色方法,比较研究了草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)、鳊(*Elopichthys bambusa*)和翘嘴鲌(*Culter alburnus*)消化道组织的早期发育特征,结果表明:①初孵仔鱼卵黄囊的相对体积以鳊的最大;②孵后 2 d 和 3 d,均分别出现肠管和口裂,孵后 3 d、4 d 和 2 d,分别出现肠腔;③孵后 4 d、7~9 d 和 4 d,肠腔内分别出现食物团,意味着此时草鱼、鳊和翘嘴鲌已分别开始外源性摄食;④孵后 5 d、6 d 和 6 d,肠道内表面分别出现黏膜褶;⑤草鱼和鳊的肠道分别在孵后 14 d 和 30 d 出现盘曲,而在翘嘴鲌的切片图中未发现其肠道的盘曲;⑥草鱼、鳊和翘嘴鲌的肠道分别于孵后 17~23 d、30 d 和 24~29 d 出现数量较多的黏液细胞,此时标志着食性的转换和分化过程基本完善。

海水鱼与淡水鱼在器官和功能发生过程中具有很大的差异性,这种差异性甚至在起源上关系比较近鱼类间也存在。尽管海水鱼与淡水鱼刚孵化后的消化道均是一条直的管道,但它们在开口摄食外源性食物方面存在重要差异。普遍认为在海水鱼类中,胃腺及酸性消化直到仔稚鱼变态后才开始发生,而仔稚鱼变态发生于开口后很长一段时间(Govoni et al., 1986; Zambonino-infante and Cahu, 2007)。而在受精卵体积的淡水鱼类中,胃腺在仔稚鱼摄食由内源性向外源性转变过程中就开始发生,如鲷科鱼类(Lingling and Qianru, 1981; Balon, 1985; Fishelson, 1995; Morrison et al., 2001; Alvarez-González et al., 2008)、三文鱼类(Sarieyyüoglu et al., 2000; Rust, 2002)及鲶鱼类(Verreth et al., 1992; Kozarić et al., 2008; de Amorim et al., 2009);然而,这种消化系统快速发育的特点并不是所有淡水鱼类都具有,如鲑科类(Loewe and Eckmann, 1988; Segner et al., 1993)、鲈鱼类(Ostaszewska, 2005)及鲤科鱼类(Smallwood and Smallwood, 1931; Wallace et al., 2005)。



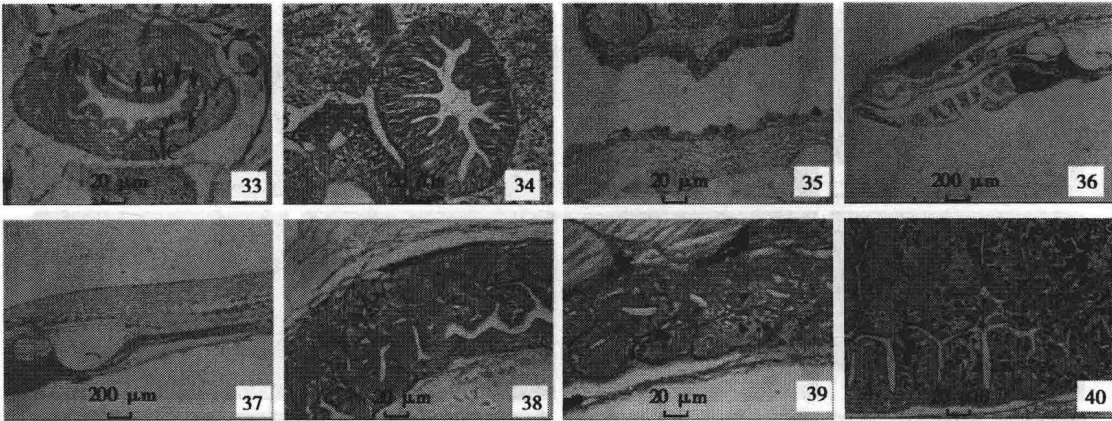


图 1.1 草鱼、鳊和翘嘴鲌消化系统的发育 (引自阮国良等, 2012)

1—11. 草鱼; 12—26. 鳊; 27—40. 翘嘴鲌。BB: 刷状缘; EC: 肠管; FP: 食物团; GA: 鳃弓; HP: 肝胰脏; HT: 心脏; IC: 肠腔; MC: 黏液细胞; MF: 黏膜褶; OC: 口腔; OF: 口裂; OV: 口腔瓣; YS: 卵黄囊。

子代鱼类通常都有自己的一些特性,如鲷科鱼类在消化器官分化期间会掺杂种间特异性。在底层受精鲷科鱼类中,如尼罗罗非鱼 (Lingling and Qianru, 1981; Morrison et al., 2001),其消化系统发育比利用口腔进行受精的鲷科鱼类 (Balon, 1985; Fishelson, 1995; Osse and van den Boogart, 2004) 要快。因此,从这方面来看,鱼类繁殖策略对仔稚鱼发育包括消化道发育有直接影响。对于底栖型受精鱼类,它们需要快速发育来适应外环境生物链,以提高它们的存活率。相反,对于那些在发育早期受到亲本保护的仔稚鱼,它们只需最大限度地获取用于生长和组织分化的能量和营养,且它们可以避免其他的一些能量消耗(如逃避捕食者),所以,这些鱼类消化系统发育相对较慢。

1.2 消化道及其附属腺体的组织学结构

鱼类消化道由四种基本组织层构成,包括黏膜层、黏膜下层、肌肉层及肠道绒毛。不同鱼类消化道结构差异很大,有些部位或组成可能会缺乏,这取决于鱼种类和发育阶段 (Takashima and Hibiya, 1995)。

黏膜层是消化管最里面的一层。在构成消化管的结构中,黏膜层结构和功能是最易变化的,使得消化管能够在不同管道区域具有特定的或非特定的消化能力。因而,黏膜上皮细胞表现出消化道区域性差异和不同功能,如保护黏膜内层、分泌消化液、营养素吸收、渗透压调节、营养素代谢等。黏膜上皮细胞会分化成肠道及幽门垂吸收细胞、肠道及胃分泌细胞和消化道黏膜中的杯状细胞。黏膜层中可观察到的其他细胞还包括外源迁入细胞(粒细胞、淋巴细胞、巨噬细胞),这些细胞是免疫系统的组成部分。在黏膜上皮最下方,有一薄的、致密的、连续的条带,称为基底膜,由胶原纤维和多糖类物质构成。

硬骨鱼类黏膜下层由一层或多层结缔组织构成。肠道壁的这部分结构具有种间特异

性。有些鱼类仅含单层且松的黏膜下层;大多数鱼类含多层黏膜下层,并由此构成致密层和颗粒层。在有些情况下,致密层下方有一松的结缔组织层。黏膜下层也包含黏膜下丛,以便对黏膜下层进行神经调节。在黏膜下层的周围是肌肉层,由平滑肌或横纹肌构成,取决于消化道的部位。肌肉层可形成内环和外纵肌纤维。

消化道中最重要的膜层,即所谓的绒毛膜是由单层的扁平上皮细胞构成。绒毛膜是肠系膜扩展而成,它覆盖了消化道的整个外表面。

1.2.1 食道

孵化时,仔稚鱼食道并不属于消化道形态分化部位,它的发生起始于仔稚鱼孵化后和外源性摄食行为开始前。在食道形成阶段,食道成一简单管状,从鳃弓连接于咽的后部,此时,有胃鱼类的胃并未开始分化或发生。大多数鱼类食道短、宽、直,食道分化最显著的特征是食道黏膜的形成,即黏膜皱褶及杯状细胞(图 1.2a),但不同种类的鱼,其黏膜形态会不同。

仔稚鱼食管黏膜表面的上皮细胞和成鱼类类似。总的来说,淡水鱼类食管黏膜上排列有多层鳞状的上皮细胞,并伴有许多大的杯状细胞(图 1.2b),而海水鱼类食道表面排列有一层柱状上皮细胞,并具有很少的黏液细胞和带血管蒂的黏膜皱襞(图 1.2c)(Stevens and Hume, 2005)。在一些刚孵化的仔鱼及圆口类成鱼、鲈鱼及瑶鱼食管里面发现纤毛上皮。纤毛上皮的出现,也许可认为是形态相似鱼的一些特征。

食管分化及功能形成的另一个组织学特征是杯状细胞的出现及它们的组织生化特性(图 1.2d)。不同种类的鱼,其食道上皮杯状细胞首次生成的时间不一样。对于欧洲鳎(Boulhic and Gabaudan, 1992)、地中海鳎(Ribeiro et al., 1999)、美洲黄盖鲽(Baglolle et al., 1997)、大黄鱼(Mai et al., 2005)等,食道上皮杯状细胞在仔稚鱼刚开口或刚进行外源性摄食前生成;而对于大菱鲆(Segner et al., 1994)、欧洲比目鱼(Hachero-Cruzado et al., 2009)、欧洲海鲈(García-Hernández et al., 2001)、军曹鱼(Faulk et al., 2007)及大西洋鲱鱼(Morrison, 1993)等,杯状细胞在仔稚鱼发育较晚才出现。对黑线鳕有报道,其食道中功能性杯状细胞刚形成前,活饵料的摄入会导致食道上皮细胞脱落和老化,因为这个阶段食道中保护性黏液细胞还没形成,所以,仔稚鱼培养的前几天要特别注意。如果这个时期水质不稳定或受到细菌感染,就可能出现仔稚鱼大面积死亡现象(Gisbert et al., 2004)。

已有学者对海水鱼仔稚鱼食道黏膜杯状细胞的种间特异性进行了综述(Zambonino-Infante et al., 2008)。杯状细胞可分泌不同类型和特性的黏液物质。食道末端黏膜细胞分泌大量含糖的神经因子(图 1.2 c, d),而食道前端黏膜细胞除了分泌少量神经性黏液物质外,还分泌大量含羧基和硫基的含糖物质,这些多糖物质包含有唾液酸成分。鱼类食道杯状细胞分泌的大量黏液可能具有润滑作用,因为鱼类自身没有高等脊椎动物所含的唾液腺。另外,鱼类杯状细胞所分泌的黏液物质可能具有哺乳类动物唾液类似的功能,即保护消化道黏膜(Scocco et al., 1998)。有研究表明,黏膜中类唾液酸物质可阻止病毒识别黏膜细胞受体决定子,并保护黏膜不受细菌分泌的唾液酶分解(Zimmer et al., 1992)。另外,黏液类物质的分泌,是中等规格鱼类消化道响应外环境变化及维持渗透压的一种机制(Domeneghini et al., 1998; Sarasquete et al., 2001)。最后,食道杯状细胞能分泌含糖神经类物质,有助于

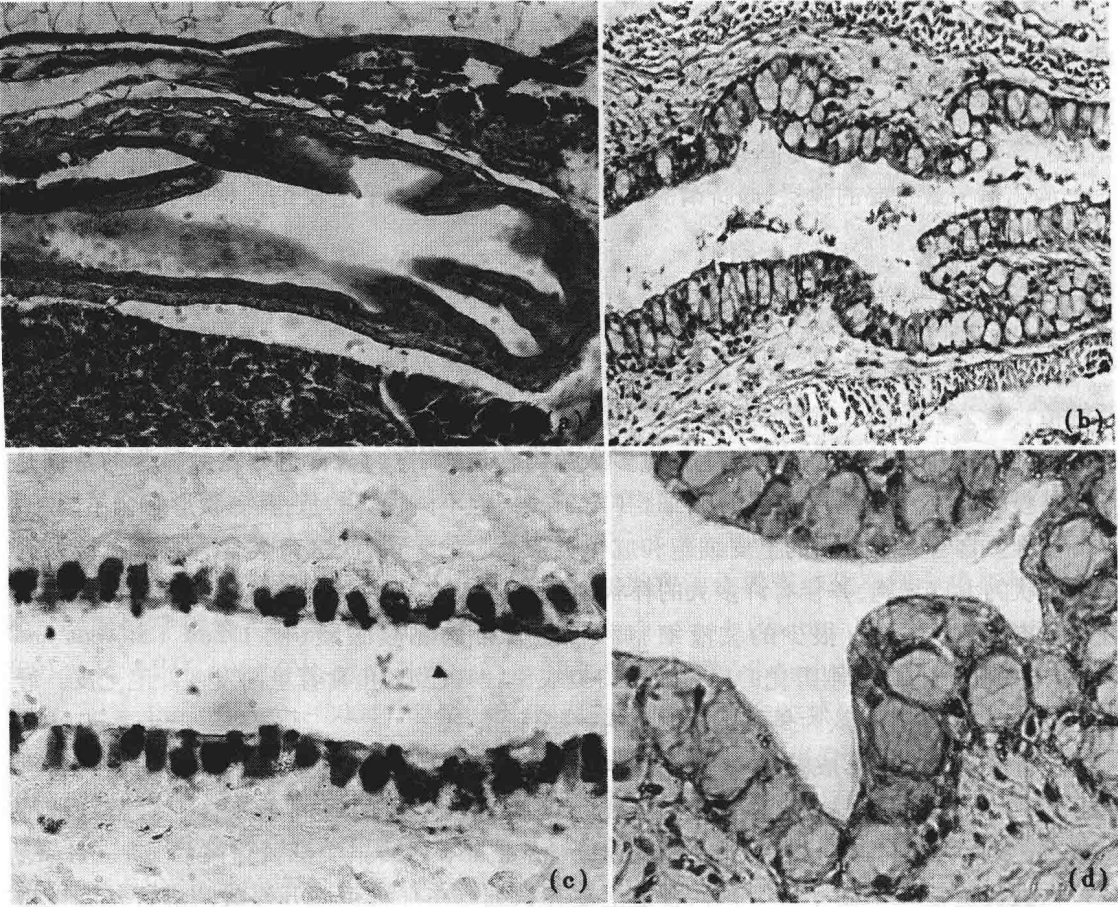


图 1.2 不同种类仔稚鱼的食道结构

(a) 15 日龄比目鱼 (*Paralichthys californicus*) 仔稚鱼食道。(比例尺: 200×; 苏木精-曙红 [H-E] 染色).
 (b) 24 日龄红头金雕 (*Petenia splendida*) 仔稚鱼食道结构, 无大量的杯状细胞 (比例尺: 200×; 苏木精-曙红 [H-E] 染色). (c) 17 日龄牙鲆 *Paralichthys californicus* 仔稚鱼食道上皮中的杯状细胞, 内含中性糖复合物 (PAS 染色部位 (比例尺: 400×; 过碘酸-品红亚硫酸 [PAS] 染色). (d) 13 日龄丽鱼 *Petenia splendida* 仔稚鱼食道上皮中的杯状细胞, 细胞中透明物质为黏多糖复合物 (比例尺: 400×; H-E 染色).
 (图片来自 E. Gisbert.)

食物消化、食糜运输及一些易吸收物质 (如双糖和短链脂肪酸) 的运输 (Sarasquete et al., 2001)。

1.2.2 肠道

肠道是消化道中最长的部分, 占据了腹腔大部分空间, 肠道也是消化道中首先能被区分的器官之一。肠道黏膜是一种处于不断动态变化中的组织, 是营养物质消化和吸收的主要部位; 同时, 肠道黏膜还与荷尔蒙、神经因子激活、胆汁合成及胆汁在肝胰腺中分泌有关。孵化期仔稚鱼肠道是一条未分化的直管, 带有平滑的管腔; 卵黄营养期 (内源性营养期) 后肠弯曲, 肠瓣在肠黏膜上形成缢痕, 并把肠道分为前肠 (图 1.2a) 和后肠 (图 1.2d) 两部分。肠道

黏膜大部分由短的皱褶直线排列而成。大多数鱼类前肠和后肠在组织学上无显著差异,它们上面均排列有一层柱状上皮细胞,这些细胞含有细胞核、胞质及突出的微绒毛(图 1.2b)。

随着肠道发育不断完善,黏膜皱褶数增加,肠道开始盘绕并占据腹腔大部分空间。这些形态学变化的发生,是为了让有限空间的腹腔容纳不断增长的肠道,同时增加肠道的消化吸收面积,以便获取更多营养。然而,并不是所有鱼类都有弯曲的肠道,例如香鱼(Nakagawa et al., 2002)和斑马鱼(Wallace et al., 2005);在这些鱼中,肠道吸收面积的扩大主要通过增加肠道黏膜的皱褶度实现(图 1.2e)。根据肠道组织学特征,可把肠道分成三个不同部分:

①前肠。接收肝胰腺及胆囊分泌物。前肠组织学特征是有一层含突出微绒毛的柱状上皮,微绒毛内含大量杯状细胞,这些杯状细胞靠近括约肌(图 1.2a)。前肠是脂类的主要吸收部位(Diaz et al., 1997; Olsen et al., 2000),而后肠是蛋白质的主要吸收部位(Deplano et al., 1991)。然而,也有研究报道,脂类消化和吸收过程在后肠和直肠中仍会继续(García-Hernández et al., 2001; Gisbert et al., 2005)。

②后肠。后肠与前肠在组织学上类似,主要区别在于黏膜皱褶数量和程度不同,前肠黏膜皱褶更长、更深,数量更多(图 1.2e)。

③末肠。有些鱼类如鲟鱼类,直肠的前面还有末肠,是鱼类孵化后不久形成的,末肠的出现大大增加了后肠黏膜的吸收面积(Buddington and Doroshov, 1986; Gisbert et al., 1998)。鱼类肠道结束于一个短的直管,称为直肠,有的鱼类直肠上排列有单层的或柱状的、含有少量杯状细胞的上皮或方形的上皮(图 1.2f)。尽管在种间会有些差异性,但肠道黏膜结构在硬骨鱼类上还是相对保守,基本上可以分为上述四部分。

不同种类的仔稚鱼,肠道发育缓慢及特征不同。杨瑞斌等(2009)利用光学显微技术和透射电镜技术,观察和研究了1~35日龄黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)仔稚鱼肠道发育时指出:3日龄时,肠道分化为前肠、中肠、后肠,前肠吸收细胞胞质中可见脂肪泡,后肠吸收细胞胞质中可见蛋白质胞饮体;直到25日龄后,肠吸收细胞胞质中尚可见蛋白质胞饮体(图 1.4)。于道德(2008)研究了条斑星鲷仔稚鱼肠道发育特征,其结果表明:初孵仔鱼肠道十分简单,尚未分化,为直管状。8~9日龄仔鱼小肠壁由单层柱状细胞组成,上皮细胞高11~13 μm,直肠已从肠道中分化出来,靠近肠道和直肠的肠管部分已开始形成皱褶,小肠黏膜外仅由单层扁平细胞的浆膜层覆盖而无肌肉层的发生,直肠黏膜上皮细胞柱状,排列紧密,接近肛门处的浆膜逐渐增厚,上皮细胞逐渐变矮最终变为复层扁平上皮,此时小肠和直肠皆无杯状细胞发生;12~17日龄时,胃肠交接处形成微小紧绕,肠道分化前肠和中肠,形成第一个弯曲,前肠具6~8个褶,细胞顶端平钝,开始形成纹状缘,可见上皮细胞间少量杯状细胞的零星分布,中肠杯状细胞相对前肠要密集,直肠上皮细胞胞质内出现少量嗜伊红颗粒,部分仔鱼卵黄囊仍然存在;29日龄,前肠具10~12个钝褶,细胞顶端稍平整,中肠具7~9个低褶,更钝;直肠的柱状上皮细胞胞质内出现大量嗜伊红颗粒,前肠杯状细胞仍然很少,小肠后段和直肠内的杯状细胞开始增多;34~36日龄稚鱼肠道进一步分化,增生,前肠皱褶相对增多、变高,纹状缘排列整齐,但杯状细胞仍然很少,中肠至后肠肠壁逐渐变薄,皱褶减少且纹状缘排列混杂,直肠上皮胞质内的嗜伊红颗粒更加明显。

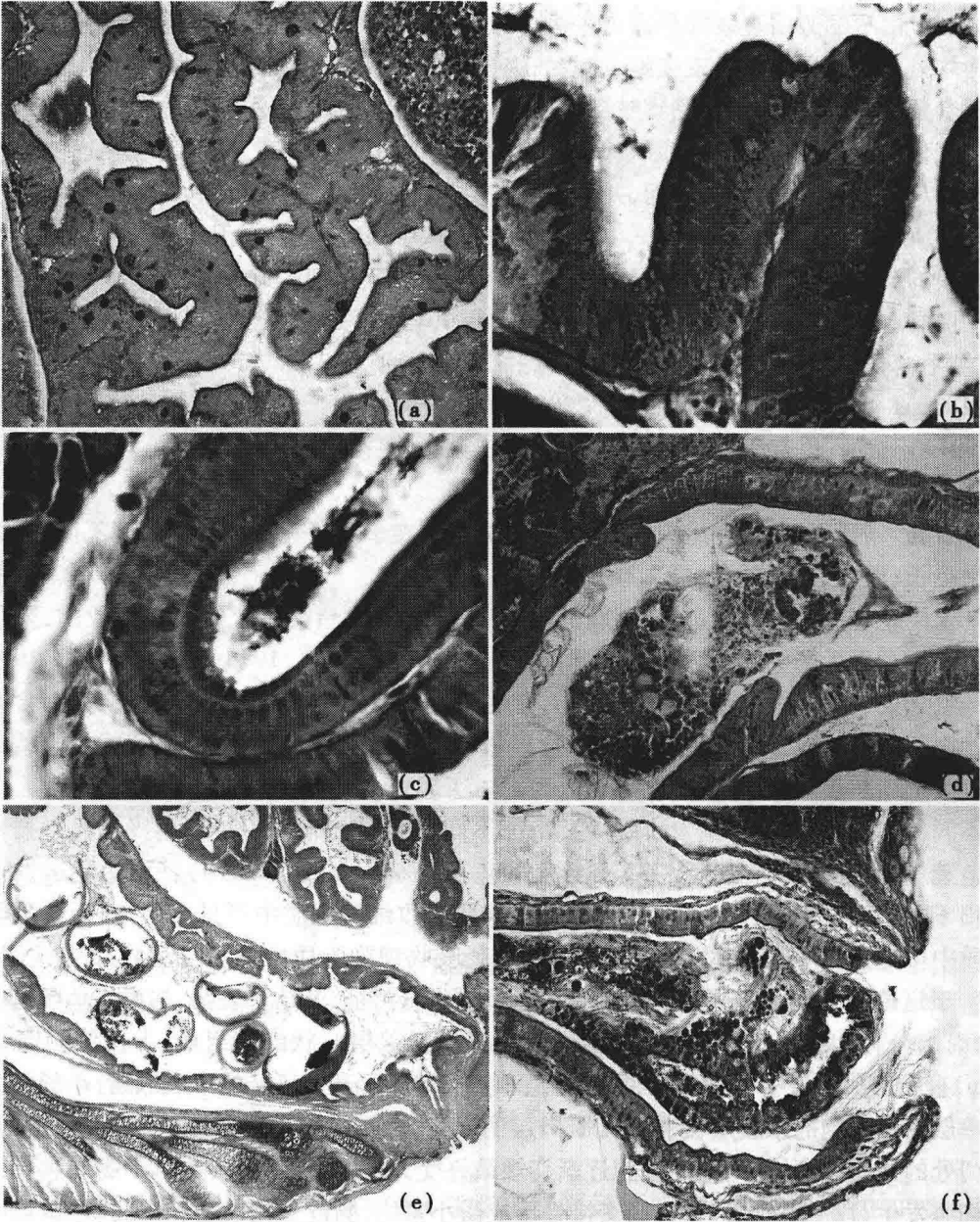
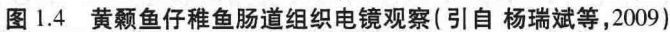


图 1.3 比目鱼 (*Paralichthys californicus*) 仔稚鱼肠道结构

(a) 25 日龄仔稚鱼肠道. 分泌的杯状细胞含中性黏液物 (PAS 染色部位) (比例尺: 200×; PAS 染色). (b) 25 日龄仔稚鱼肠道皱褶, 具有微绒毛和柱状上皮 (比例尺: 600×; H-E 染色). (c) 15 日龄仔稚鱼后肠, 展示了嗜酸性粒细胞刷状缘 (比例尺: 400×; H-E 染色). (d) 直肠区形成肠道黏膜将肠道分开成前肠和后肠两部分. 肠腔出现并被蠕虫充满 (比例尺: 400×; H-E 染色). (e) 35 日龄仔稚鱼后肠. 黏膜皱褶和杯状细胞下降. (f) 35 日龄仔稚鱼直肠. (比例尺: 400×; H-E 染色) (图片来自 E. Gisbert.)



9