

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2016.14461

## 梭鱼仔、稚、幼鱼消化系统胚后发育的组织学观察

聂广锋<sup>1,2</sup>, 李加儿<sup>1</sup>, 区又君<sup>1</sup>, 汤清亮<sup>3</sup>, 吴水清<sup>1,2</sup>, 王鹏飞<sup>1</sup>, 温久福<sup>1</sup>

1. 中国水产科学研究院 南海水产研究所, 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东 广州 510300;

2. 上海海洋大学 水产与生命学院, 上海 201306;

3. 广东省鲻科鱼类良种场, 广东 珠海 519090

**摘要:** 利用形态学和连续组织切片技术, 在光镜下系统观察了出膜后 1~39 d 的梭鱼(*Liza haematocheila*)仔、稚、幼鱼各期的消化系统发育特征。结果表明, 在水温 20~22℃时, 梭鱼受精卵经 50~54 h 孵化, 初孵仔鱼消化道仅由一条原始的消化管组成。孵出后第 4 天, 上下颌形成, 卵黄囊被吸收, 消化管盘曲, 第一盘曲处形成胃雏形, 第二盘曲处及之后形成前肠和后肠, 肛门形成并与外界贯通。孵化后第 7 天, 卵黄囊被完全吸收, 油球渐小至消失, 孵化后第 8 天, 消化系统明显分化成食道、胃、肠、直肠以及肝和胰等, 仔鱼由内源性营养向外源性摄食营养过渡。此后, 随着仔鱼的生长发育, 胃黏膜层的褶皱数量增加, 管壁增厚, 内腔增大。稚鱼后期, 梭鱼苗各鳍初步形成, 分化出鳍条, 孵化后 18 d, 幽门盲囊形成, 胃腺出现, 标志着稚鱼开始消化外源性蛋白, 同时, 消化道上皮细胞进一步分化, 肌层增厚, 肠道分段、盘曲, 稚鱼食性开始向植食性转换。在此以后, 消化系统从功能和结构上逐步地完善成熟。结果表明, 梭鱼消化系统的发育与仔、稚、幼鱼的生长、形态发育和消化系统功能的完善相一致。

**关键词:** 梭鱼; 组织学; 仔、稚、幼鱼; 消化系统; 胚后发育

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2016)01-0090-14

梭鱼(*Liza haematocheila*)属鲈形总目(Percomorpha), 鳀形目(Mugiliformes), 鳀科(Mugilidae), 梭属<sup>[1-3]</sup>, 为广温性、广盐性鱼类, 在我国沿海均有分布, 尤其在我国渤海南部和黄海中部种群数量最多<sup>[4]</sup>, 主要栖息在海口河川咸淡水交汇处, 杂食性, 食物缺乏时以水底泥中微生物为食。梭鱼肉质鲜美、生长快、繁殖力强、食物链短, 营养级次低<sup>[5-6]</sup>, 便于活体运输和暂养。近年来, 随着东南亚各国、中国台湾及华南沿海各地鲻科鱼类养殖业不断发展, 迫切需要改进种苗繁育技术, 进一步提高种苗生产水平。

鱼类消化道对食物的消化和吸收直接关系到鱼类生长、发育和繁殖<sup>[7]</sup>, 对鱼类消化道的组织学和形态学研究是认识和探讨鱼类摄食、消化和吸

收生理机制的基础和途径之一。相关研究国内外已有不少报道, 已对银鲳(*Pampus argenteus*)<sup>[8]</sup>、细鳞鲑(*Brachymystax lenok*)<sup>[9]</sup>、湘华鲮(*Sinilabeo decorus tungting*)<sup>[10]</sup>、鮟(*Silurus asotus*)<sup>[11]</sup>、大西洋鳕(*Gadus morhua*)<sup>[12]</sup>、北美牙鲆(*Paralichthys californicus*)<sup>[13]</sup>、尖吻细鳞鲑(*Brachymystax lenok*)<sup>[14]</sup>、军曹鱼(*Rachycentron canadum*)<sup>[15]</sup>、星斑川鲽(*Platichthys stellatus*)<sup>[16]</sup>等多种鱼类胚后发育进行研究。

梭鱼仔、稚、幼鱼消化系统的发育对苗种培育至关重要, 直接关系到仔、稚、幼鱼生长发育所需要的营养物质的摄取、消化和吸收<sup>[5-6]</sup>。目前, 李秀春等<sup>[17]</sup>对梭鱼的消化生理尤其是消化酶进行了系统的研究, 为人工养殖梭鱼的饲料

收稿日期: 2014-11-09; 修订日期: 2015-01-07.

基金项目: 广东省科技计划项目(2012A020602016); 广东省海洋渔业科技推广专项项目(A201101D02).

作者简介: 聂广锋(1990-), 男, 硕士研究生, 从事水产养殖基础生物学与繁育技术研究. E-mail: 929439283@qq.com

通信作者: 李加儿, 研究员. E-mail: lje001@126.com

添加剂提供了一定理论依据; 董厚见<sup>[18]</sup>研究了摄食水平、氨氮胁迫对梭鱼幼鱼生长的影响; 华建权等<sup>[19]</sup>对梭鱼仔鱼的适应性进行了研究; 彭银辉等<sup>[20]</sup>研究了溶氧水平对梭鱼幼鱼能量代谢与氧化应激的影响。仔稚鱼处于快速发育阶段, 其消化能力经历了从无到有、从弱到强、从简单到复杂的过程, 消化系统的发育规律能够揭示仔稚鱼的营养需求与变化, 只有了解了梭鱼仔、稚、幼鱼消化器官的发育以及卵黄囊吸收过程, 才能更深入地理解梭鱼早期摄食等生态习性的内在本质, 进而为人工育苗中饵料管理措施的合理实施提供准确的参照和理论依据, 以便给予仔、稚、幼鱼充分的营养, 提高幼苗的存活率和生长率。

## 1 材料与方法

实验用梭鱼仔、稚、幼鱼样本是于2014年3月12日至4月10日期间采自广东省鲻科鱼类良种场同一池塘培育孵化的仔鱼苗种。受精卵在水温( $20.5\pm0.5$ )℃, 盐度为3.5, pH值为7.0实验条件下孵化, 经过53 h孵出仔鱼。种苗培育期间水温18~23℃, 随机采取同一时期出膜的仔鱼用于实验, 实验仔鱼于孵化后5 d放苗下塘, 饵料初为池塘培育的轮虫、桡足类卵、桡足类幼体、卤虫无节幼体, 而后为鳗鱼粉, 用水稀释喷洒, 投喂时间为每天9:00及15:00前后。

从初孵开始, 每天取样20尾直至39 d。样品经过Bouin氏液固定24 h, 然后用70%乙醇溶液清洗全部样品直至黄色完全褪去, 再用中性福尔马林液固定<sup>[21~22]</sup>。经过常规脱水、石蜡包埋等程序处理, 用Leica RM 2135型切片机纵向连续切片, 厚度为5 μm, 常规HE染色, 最后用中性树胶封片, Q-Capture Pro 6.0显微镜下观察、测量、拍照。

## 2 结果与分析

### 2.1 梭鱼仔稚鱼消化系统发育的形态学特征

梭鱼消化系统的结构依次可分为口咽腔、食道、胃盲囊、胃本体、幽门盲囊、前肠、中肠、

后肠和肛门等部分, 附属消化腺有肝、胰和口咽腺等。

初孵仔鱼全长( $2.27\pm0.12$ ) mm, 头部倾曲于卵黄囊上, 漂浮生活。消化器官仅为一简单的短管, 位于卵黄囊与脊索之间。卵黄囊较大, 约为仔鱼全长的一半, 椭圆形, 在卵黄囊上中央具有哑铃状的黑色色素, 口和肛门尚未发育, 油球较小, 圆形, 暗黑色, 处于卵黄囊底部(图1-a)。

1 d 仔鱼全长( $3.25\pm0.23$ ) mm, 卵黄囊变小, 颜色变浅, 油球增大, 覆盖卵黄囊底部, 消化道成一条直形盲管, 眼睑形成, 黑色素不明显, 口凹出现, 肛门结构基本形成, 但未与外界相通, 管腔窄小, 形态学上食道、胃和肠道之间的分界不明显(图1-b)。

2 d 仔鱼全长( $3.53\pm0.24$ ) mm, 头胸部之间的鳃盖溢裂雏形形成, 显微镜下能够观察到仔鱼心脏跳动, 口裂形成, 口前下位, 尚未开口, 消化道增粗, 肠管末端肛孔与外界相通, 为肛门结构(图1-c)。

3 d 仔鱼平均全长( $3.80\pm0.28$ ) mm, 卵黄囊被吸收变小, 油球变小, 相比之下, 卵黄囊减小的速度较快。鳃盖后缘分界明显, 分化出头部, 口咽腔形成, 部分开口, 还不明显, 显微镜下能够观察到进行一张一合的运动, 还不能摄食, 在卵黄囊顶端靠背部的一端膨大形成胃雏形, 但肠胃分界尚不明显, 胸鳍出现(图1-d)。

4 d 仔鱼的口能够机械地闭合, 已能够摄食, 消化道进一步分化, 加粗, 弯曲增多, 第一肠区盘曲处开始膨大成胃囊结构, 消化道末端分化出后肠。食道、胃和肠道之间的区分不明显, 消化系统各器官形态结构初步形成, 卵黄囊进一步变小, 腾出的空间由肝细胞迅速分裂填充, 此时可看到眼睛结构(图1-e)。

5~6 d 仔鱼身体细瘦, 胸鳍生长较快, 尾鳍分化出来, 已能够独立垂直上下游动。卵黄囊已变得很小, 位于消化道后缘, 肝胰脏雏形呈透明的三角形, 口裂发育完全, 可见上下颌, 鳃盖明显可辨, 肠道再度盘曲, 形成肠圈。此时消化道可分

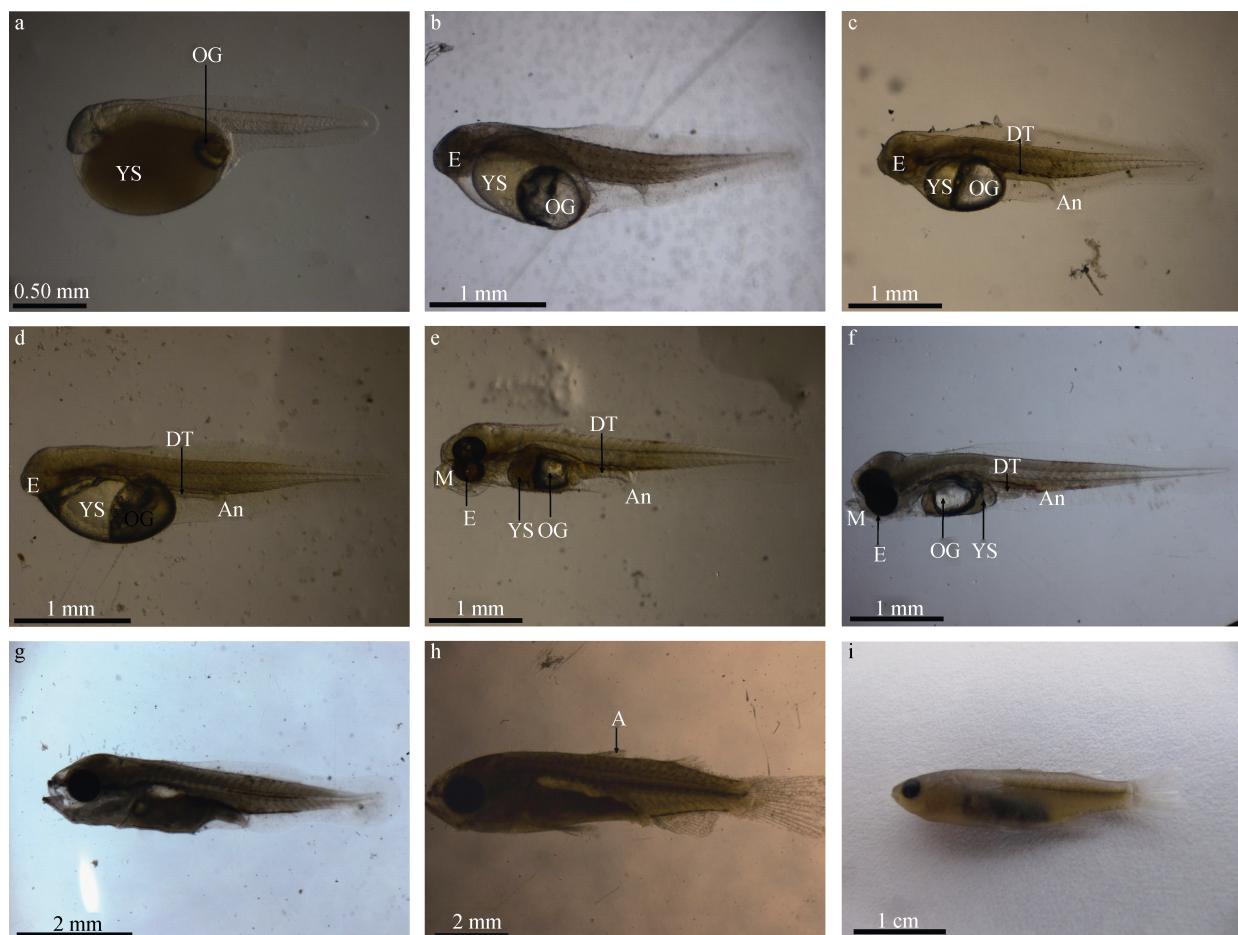


图 1 梭鱼仔稚幼鱼形态观察

a. 初孵仔鱼; b. 1 d 仔鱼; c. 2 d 仔鱼; d. 3 d 仔鱼; e. 4 d 仔鱼; f. 6 d 仔鱼; g. 8 d 仔鱼; h. 18 d 稚鱼; i. 30 d 幼鱼. A: 第二鳍棘;  
An: 肛门; DT: 消化道; E: 眼; OG: 油球; M: 口; YS: 卵黄囊.

Fig. 1 Morphology of larva, juvenile and young *Liza haematocheila*

a. Newly hatched larva; b. 1 day post hatching (dph) larva; c. 2 dph larva; d. 3 dph larva; e. 4 dph larva; f. 6 dph larva; g. 8 dph larva;  
h. 18 dph juvenile; i. 30 dph young. A: the second fin spine; An: anal; DT: digestive tract; E: eye; OG: oil globule; M: mouth; YS: yolk sac.

为 5 个部分：口咽腔、食道、胃、前肠和后肠。已由内源性营养转化为混合性营养阶段，具备摄食、消化和吸收的能力(图 1-f)。

7~8 d 仔鱼卵黄囊消失，油球已极小或消失。胃肠处形成明显盘区(图 1-g)。尾鳍由圆形变为方形，而后开始分叉。

出膜后 18 d 进入稚鱼阶段，各鳍均已形成，体被鳞片。此时，稚鱼已具备成鱼的外形，稍短粗，第二鳍棘形成(图 1-h)。之后，梭鱼在形态上不断完善成熟，30 d 进入幼鱼期，基本上具备了成鱼的形态结构，功能上不断完善加强(图 1-i)。

## 2.2 卵黄囊

刚出膜的仔鱼体尚未伸长，卵黄囊很大，位于头部脊索腹面，体积几乎占整个鱼体的 3/4，形状类似椭圆形；3 d 仔鱼卵黄囊呈长椭圆形，约占鱼体的 1/5，附于消化管道前下方；6 d 仔鱼全长( $4.38 \pm 0.25$ ) mm 时，卵黄囊已经被吸收得仅剩残余卵黄颗粒，位于肠道中央腹面；8 d 仔鱼全长( $6.47 \pm 0.28$ ) mm 时，卵黄颗粒已被全部吸收，卵黄囊消失，仔鱼进入外源性营养阶段(图 1)。

## 2.3 消化器官胚后发育的组织学结构

### 2.3.1 口咽腔 梭鱼的口腔和咽腔之间没有明显

的分界, 统称为口咽腔。刚孵出的仔鱼口咽腔处于未分化状态, 原始口咽腔的上皮由1~2层不规则的立方上皮细胞组成, 外周有一层疏松结缔组织, 内部有类似菱形的四边形。此外, 上皮内无黏液细胞和味蕾, 深层结缔组织不发达。身体背部和尾部各有一个长条形空泡(图2-a, b)。孵出后2 d, 口腔腹面和背面的连接组织外突形成一个上皮溢裂皱, 形成口瓣, 4~5 d的仔鱼全长3.82~4.23 mm, 口腔前缘出现杯状细胞, 口腔上颌表面为2~3层扁平上皮细胞, 宽10~12 μm, 由内向外分别为黏膜层、固有层、肌层和浆膜(图3-a)。随后在前咽顶壁黏膜上皮中出现杯状细胞和黏液细胞, 食道与口咽腔相接处出现味蕾。8 d的仔鱼口咽腔更加扩大, 呈喇叭形, 口咽上皮内有少量黏液细胞, 特别是与食管交界的后咽区较明显。在口咽腔上皮细胞中颌齿形成, 为平滑的毛刷状初齿, 在喇叭形腹面

聚集着大量颗粒型细胞, 细胞核大, 为口咽腺雏形(图3-b)。18 d的稚鱼口咽腔内的杯状细胞明显增多, 黏膜层增厚, 尤以口咽腔后部增厚更加明显并出现皱褶, 鳃耙密集, 颌齿露出(图3-e)。

**2.3.2 食道** 1 d的梭鱼仔鱼尚未开口, 食道未分化, 呈短细线状, 与咽部连接处未贯通, 由单层上皮细胞组成, 排列紧密, 成实心细胞团, 无分化(图2-c)。2 d仔鱼食道开始分化, 具平滑的食道, 细胞群中出现小空隙, 表明食道开始贯通。3 d前后, 仔鱼开口, 细胞个体小, 排列完整, 口咽腔与食道区贯通(图3-a)。5~6 d仔鱼全长4.0~4.6 mm, 黏膜上皮细胞1~3层, 深层正在发育的结缔组织比较疏松, 柱状上皮细胞还未发育完全, 肌肉层横纹肌纤维已较多。8~9 d仔鱼全长6.5~7.2 mm时, 食管从内到外已清晰可分辨黏膜、黏膜下层、肌层和浆膜。黏膜表层上皮细胞间出现较大的杯

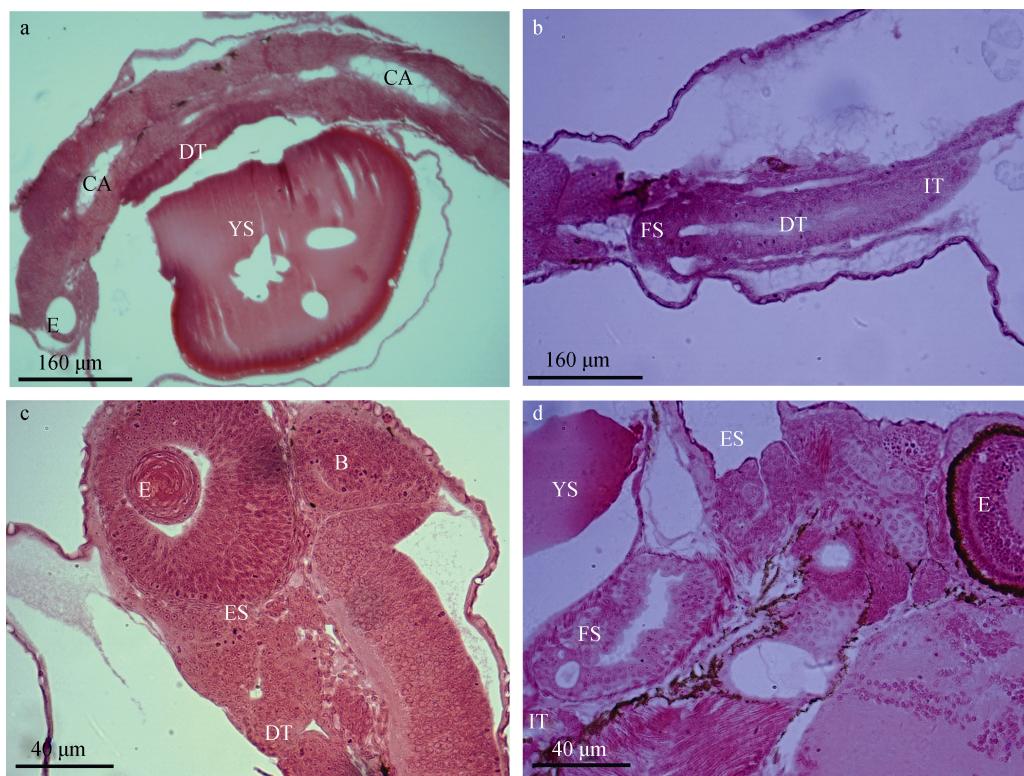


图2 梭鱼前期仔鱼组织学观察(HE染色)

a. 初孵仔鱼纵切; b. 初孵仔鱼纵切; c. 1 d 仔鱼纵切; d. 4 d 仔鱼消化道纵切. B: 脑; CA: 空泡; DT: 消化道; E: 眼; ES: 食道; FS: 胃本体; IT: 肠道.

Fig. 2 Histological observation on prelarvae of *Liza haematocheila* (HE staining)

a. longitudinal newly hatched larva; b. longitudinal newly hatched larva; c. longitudinal 1 dph larva; d. longitudinal 4 dph larva digestive tract.  
B: brain; CA: cavitation; DT: digestive tract; E: eye; ES: esophagus; FS: fundic stomach; IT: intestinal tract.

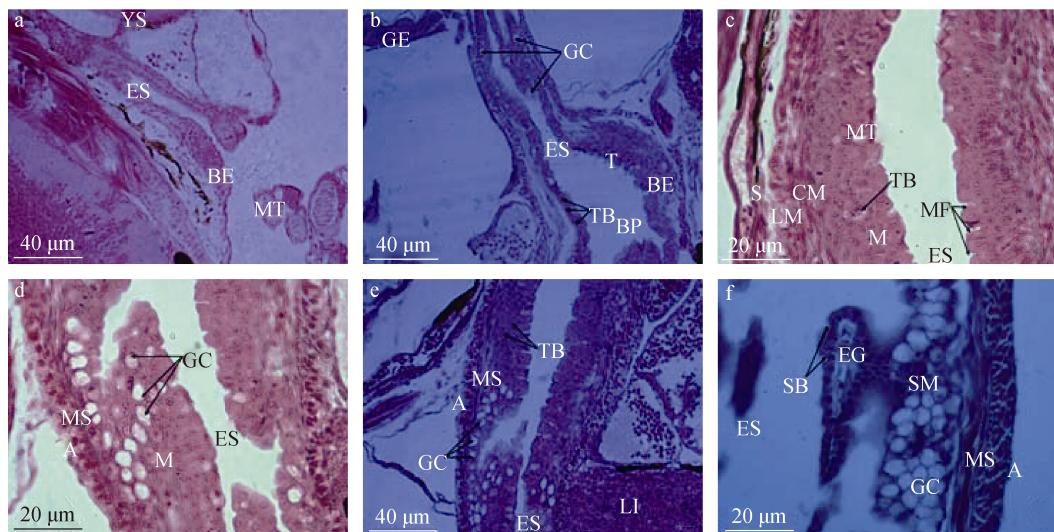


图 3 梭鱼仔、稚鱼口咽腔及食道的发育(HE 染色)

a. 4 d 仔鱼口咽腔及食道纵切; b. 8 d 仔鱼口咽腔及食道纵切; c. 12 d 仔鱼口咽腔纵切; d. 12 d 仔鱼食管纵切; e. 18 d 稚鱼食道纵切; f. 25 d 稚鱼食管纵切。

A: 外膜; BE: 口腔上皮; BP: 口咽腔; CM: 环肌; EG: 食管腺; ES: 食道; GC: 杯状细胞; LI: 肝; LM: 纵肌; M: 黏膜层; MF: 黏膜褶; MS: 肌肉层; MT: 颌齿; PE: 咽腔上皮; S: 浆膜; SB: 纹状缘; SM: 黏膜下层; T: 牙齿; TB: 味蕾; YS: 卵黄囊。

Fig. 3 Development of oropharyngeal cavity and esophagus on larva and juvenile *Liza haematocheila* (HE staining)  
a. longitudinal 4 dph larva oropharyngeal and esophageal; b. longitudinal 8 dph larva oropharyngeal and esophageal; c. longitudinal 12 dph larva oropharyngeal cavity; d. longitudinal 12 dph larva esophageal; e. longitudinal 18 dph juvenile esophagus; f. longitudinal 25 dph juvenile esophageal. A: adventitia; BE: buccal epithelium; BP: buccopharyngeal cavity; CM: circular muscle; EG: esophageal glands; ES: esophagus; GC: goblet cell; LI: liver; LM: longitudinal muscle; M: mucosa; MF: mucosal fold; MS: muscle layer; MT: maxillary tooth; PE: pharyngeal epithelium; S: serosa; SB: striated border; SM: submucosa; T: tooth; TB: taste buds; YS: yolk sac.

状细胞，其在食道中后部数量和密度明显大于前部。味蕾在食管前部出现，穿插于黏液细胞中。随后，杯状细胞数量不断增加，食道的空腔不断增大，食道管壁外侧可见环形的横纹肌和很薄的浆膜，12 d 出现纵肌，黏膜皱褶进一步加深(图 3-b, d)。21 d 以后的稚鱼，食道内皱壁更加丰富，肌壁的内环肌较厚，形状规则，外壁肌层较薄，黏膜上皮为复层扁平上皮，其中黏液细胞较多，充满了整个食道(图 3-f)。

**2.3.3 胃 胃盲囊：**孵出后 4 d 的仔鱼消化系统各个器官间如胃、肠差别还不明显，均由单层柱状细胞构成。食道后方管壁膨大形成胃盲囊，胃盲囊是食道向胃本体方向突出的囊状结构，此时与胃本体区别不明显。孵出后 8 d，胃盲囊出现皱褶，皱褶与胃壁相似，多数皱褶无分支(图 4-c)。孵出后 12 d 前后，在胃盲囊中可以看到食道的复层扁平上皮消失，转为缺乏杯状细胞和纹状缘的胃单层立方上皮。孵出后 18 d，黏膜层出现黏液

细胞，黏膜下层中含有成堆的浆液腺细胞，肌肉层由较光滑的平滑肌组成(图 4-f)。此后，随着日龄的增长，平滑肌的结构和功能不断完善。

**胃本体：**初孵的仔鱼消化道仅为一较短的管状结构，由细胞团组成，细胞排列紧密，细胞核染色不明显，腔隙小(图 4-a)。随着发育，消化道加粗，管壁加厚。孵化后 4 d 消化道发生盘曲，胃壁形成，胃原基细胞内陷形成明显的胃腔。此时的胃还比较原始，仅由黏膜层和浆膜层组成，胃壁细胞为单层上皮细胞，排列紧密。胃本体前方分化为胃盲囊，后方还未出现幽门盲囊结构。上皮有单层矮柱状细胞组成，具有纹状缘(图 4-b)。8 d 的仔鱼球形胃结构形成，黏膜层中可见纹状缘，出现小槽状结构，胃壁凹陷褶皱，厚度增加，胃小凹形成。黏膜上皮为单层柱状上皮，杯状细胞较少且小，胃中有大量细碎型食物，表明仔鱼已能够大量进食(图 4-c)。

11~12 d 前后的仔鱼，胃腔增大，底部黏膜褶皱加深，幽门括约肌增厚。此时，胃分成 3 个部分：

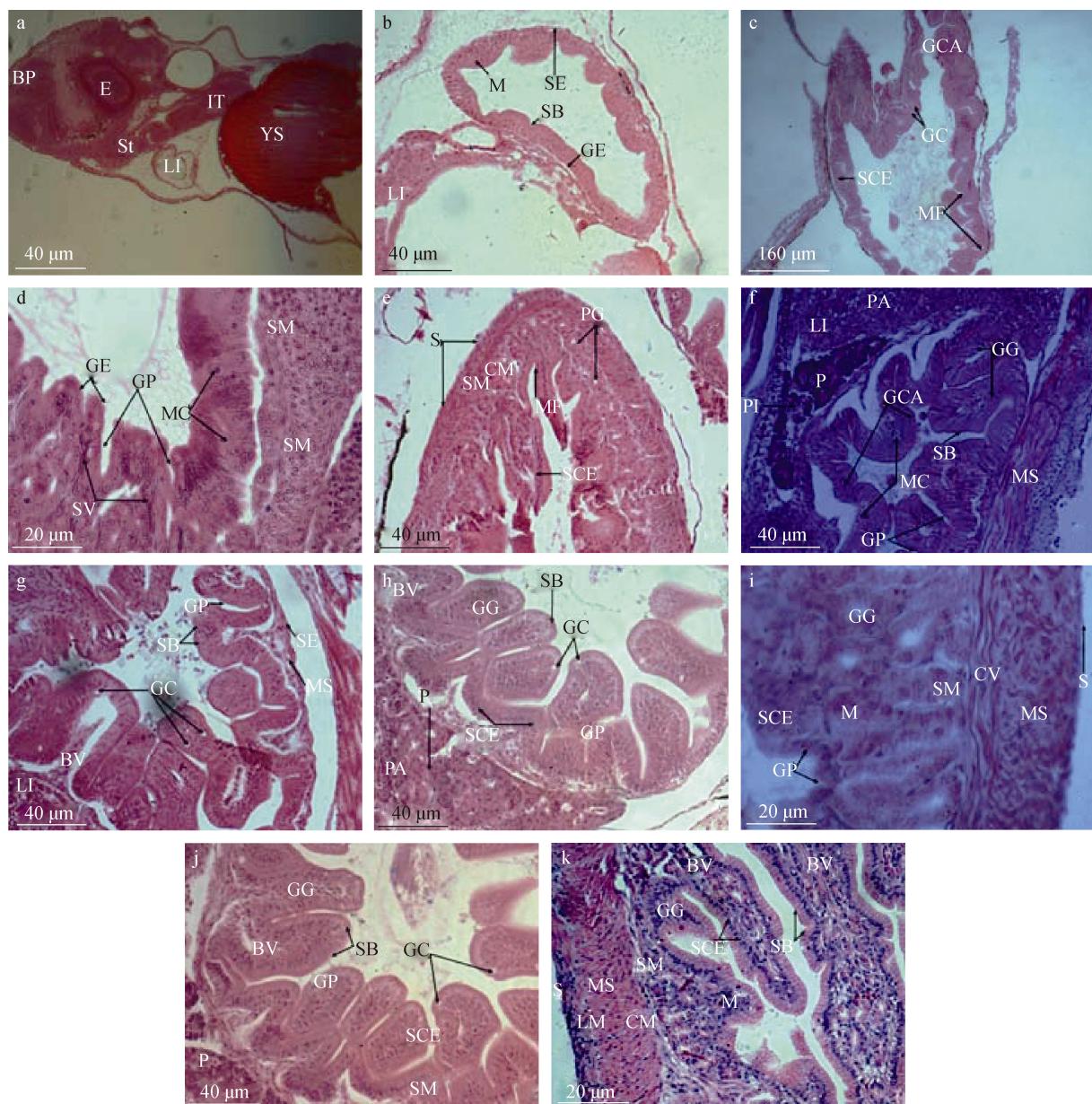


图4 梭鱼仔、稚、幼鱼消化道组织结构观察(HE染色)

a. 2 d 仔鱼消化道纵切; b. 4 d 仔鱼胃纵切; c. 8 d 仔鱼胃纵切; d. 12 d 仔鱼胃纵切; e. 18 d 稚鱼幽门胃纵切; f. 18 d 稚鱼胃盲囊纵切; g. 18 d 稚鱼幽门盲囊纵切; h. 25 d 稚鱼胃本部纵切; i. 25 d 稚鱼胃贲门部纵切; j. 27 d 稚鱼胃纵切; k. 27 d 稚鱼胃幽门部纵切。BP: 口咽腔; BV: 血管; CM: 环肌; CV: 中央静脉(主静脉); E: 眼; GC: 杯状细胞; GCA: 胃盲囊; GE: 胃上皮; GG: 胃腺; GP: 胃小凹; IT: 肠道; LI: 肝; LM: 纵肌; M: 黏膜层; MC: 肥大细胞; MF: 黏膜褶; MS: 肌肉层; P: 胰脏; PA: 门管区; PG: 幽门腺; PI: 胰岛; S: 浆膜层; SB: 纹状缘; SCE: 单层柱状上皮; SE: 复层上皮; SM: 黏膜下层; St: 胃; SV: 小静脉; YS: 卵黄囊。

Fig. 4 Histological observation on the digestive tract of larva and juvenile *Soiuy Liza haematocheila* (HE staining)  
a. longitudinal 2 dph larva digestive tract; b. longitudinal 4 dph larva stomach; c. longitudinal 8 dph larva stomach; d. longitudinal 12 dph larva stomach; e. longitudinal 18 dph juvenile pyloric stomach; f. longitudinal 18 dph juvenile gastric caeca; g. longitudinal 18 dph juvenile pylorus; h. longitudinal 25 dph juvenile stomach; i. longitudinal 25 dph juvenile cardia; j. longitudinal 27 dph juvenile stomach slit; k. longitudinal 27 dph juvenile pylorus.

BP: buccopharyngeal cavity; BV: blood vessel; CM: circular muscle; CV: central vein; E: eye; GC: goblet cell; GCA: gastric caecum; GE: gastric epithelial; GG: gastric gland; GP: gastric pit; IT: intestinal tract; LI: liver; LM: longitudinal muscle; M: mucosa; MC: mast cell; MF: mucosal fold; MS: muscle layer; P: pancreas; PA: portal area; PG: pyloric gland; PI: pancreatic island; S: serosa; SB: striated border; SCE: simple columnar epithelium; SE: stratified epithelium; SM: submucosa; St: stomach; SV: small vein; YS: yolk sac.

贲门部、胃本体及幽门部。在贲门部形成向胃本体开口的贲门瓣，在胃本体处可以看到一些上皮褶皱和纵肌。胃的底部为幽门部，胃小凹明显，这部分相对较窄，黏膜层和肌层较厚，黏膜层中出现肥大细胞，细胞核大，在黏膜层下可见小静脉，黏膜下层增厚(图 4-d)。18 d 稚鱼的胃发育发生了明显变化，固有层中出现胃腺(图 4-e)。胃的肌肉层由平滑肌纤维组成，胃后端黏膜褶皱 6~8 个，肌肉层内层为薄的环形肌，外层为纵肌。胃部肌肉层厚度：幽门部>胃本体>贲门部，环肌和纵肌均为平滑肌(图 4-e, f, g)。整个胃的上皮中没有杯状细胞，在胃本体中，上皮细胞排列不紧密，形成的黏膜褶棱角明显，大多为 5~7 边形，黏膜褶高度：幽门部>贲门部>胃本体；宽度：胃本体>幽门部>贲门部(图 4-h, i, j, k)。38 d 的幼鱼具发育完全的胃，近于球形，浆膜层较薄，由间皮细胞和结缔组织构成，肌层发达，黏膜层下血管明显。

**2.3.4 幽门盲囊** 孵出 4 d 的仔鱼在胃肠交界处的管壁背侧出现少量的细胞团隆起，形成第一盘曲，胃囊腔原基在此形成。在 8 d 前后，仔鱼消化道第二段弯曲处，幽门盲囊原基发育成指状突起，管腔明显，此时类似于肠的结构，由内到外依次为黏膜层、肌肉层和浆膜(图 4-c)。孵出 10 d 前后，幽门盲囊原基的上皮黏膜褶数量少且分支较少，胃小凹数量少且深。黏膜上皮为单层柱状上皮，与胃壁差别不大。18 d 的稚鱼幽门盲囊形成，呈花瓣状排列，有较多的黏膜褶皱及次级黏膜褶，单层柱状上皮结缔组织和肌层较薄，外被浆膜，每个褶皱形成 2~4 个杯状细胞或若干其他黏液分泌细胞，上皮纹状缘明显(图 4-g)。至稚鱼后期，幽门盲囊进一步发育，黏膜褶高度不规则，肌层增厚，黏膜下层血管旁边的杯状细胞增多。

**2.3.5 肠** 根据肠的盘曲，梭鱼的肠分为前、中、后肠三部分，前肠管壁最粗，中肠次之，后肠最细；在长度上，中肠最长，后肠次之，前肠最短。刚出膜的仔鱼消化道尚未分化，较短，呈直管状，由单层上皮细胞组成，前端伸抵耳囊后方，后端具腔，伸到卵黄囊后缘(图 2-a)。1 d 仔鱼可见肠道原基，细胞核多位于基底部，肠壁黏膜上皮细胞

矮柱状，排列紧密，细胞开始分化。此时消化道后端位于脊索中央偏后的外侧形成肛突(图 1-b)，肠是消化道中最长的部分，胃是消化道中最膨大的部分，后端为肠，前端是未分化的食道。在出膜后 3 d，黏膜上皮为增高的单层柱状上皮，游离端生成纹状缘，肠腔未见明显分化，肠道呈直线状，无盘曲，位于卵黄囊靠近脊索的一方。4 d 的仔鱼肠腔未见明显的褶皱，此时肠道可分为前肠、后肠，前肠膨大，中央盘曲，盘曲处为分界线，此后中肠在此形成，后肠细直，肠道黏膜上皮中可见大量杯状细胞，组成较大环形，而后形成肠腔(图 5-a)。5~6 d 的仔鱼，中肠由前肠进一步盘曲形成，同时在中肠黏膜层中突出形成纵行黏膜褶，此时胃肠中可见少量食物残渣。8~10 d 仔鱼全长 6.4~7.8 mm 时，前肠进一步膨大，黏膜上皮细胞增高增大，排列整齐紧密，前端肠褶皱高，纹状缘清晰，黏膜褶深，血管明显，后肠柱状上皮细胞的细胞顶部出现矮柱状上皮细胞，有大量杯状细胞，为整个肠道中最多，此外，后肠的皱褶高度较前肠低，肠腺原基出现，血管已明显可见。肝胰脏伸抵后肠，尚未分散分化，较长(图 5-b, c, j)。

17~18 d 仔鱼后肠上皮细胞观察到大量的空泡结构，杯状细胞较少或消失。随着日龄的增加，黏膜和黏膜下层更加发达，黏膜褶数量和环形平滑肌厚度增加，可清晰地看到纵行平滑肌(图 5-k)。黏膜褶皱与杯状细胞的丰富度为：前肠>后肠>中肠(图 5-d, h, k)。此后肠管长度显著增加，体长与肠长之比为 1.084 至 1.266，表明此时稚鱼肠道发育迅速，梭鱼稚鱼食性快速向植食性转化。

29~30 d，稚鱼肠管形成第 7 至第 8 个肠曲，梭鱼稚鱼消化系统各个器官的大部分功能细胞初步形成，前肠杯状细胞较大(图 5-e, i)。幽门胃肌层发达，黏膜层褶皱增多，摄食系统十分完备。进入幼鱼期，肠壁黏膜下层增厚，肌层发达，黏膜层中杯状细胞减小，黏液细胞出现(图 5-e)。38 d 的幼鱼前肠中央乳糜管发达，后肠可见黏液细胞，肠腺形成，肠系中胰腺发育较完善(图 5-f, m)。

**2.3.6 消化腺 肝：**初孵的仔鱼肝位于卵黄囊与正在发育的消化道之间，为单细胞团。出膜后 2 d

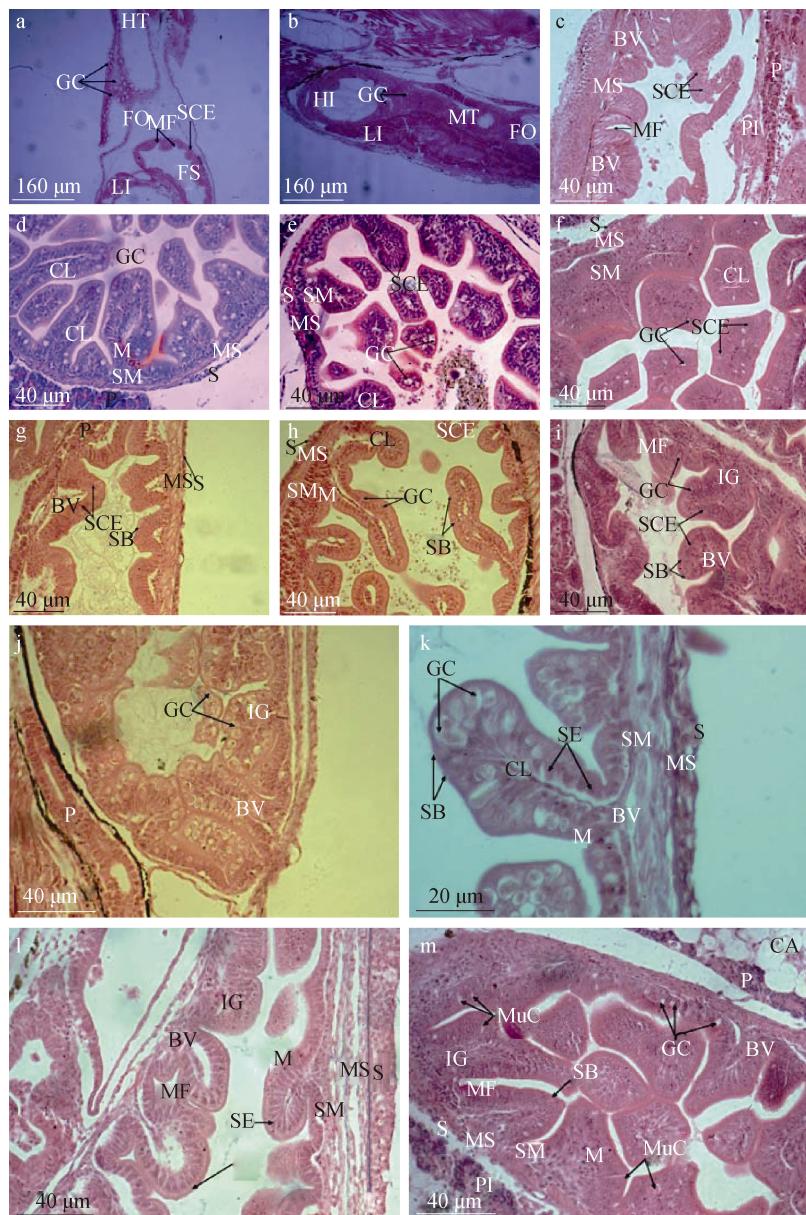


图5 梭鱼早期肠道组织结构观察(HE染色)

a. 4 d 仔鱼肠道纵切; b. 8 d 仔鱼肠道纵切; c. 12 d 仔鱼前肠纵切; d. 18 d 稚鱼前肠纵切; e. 28 d 稚鱼前肠纵切; f. 38 d 幼鱼前肠纵切; g. 10 d 仔鱼中肠纵切; h. 17 d 仔鱼中肠纵切; i. 28 d 稚鱼中肠纵切; j. 10 d 仔鱼后肠纵切; k. 18 d 稚鱼后肠纵切; l. 25 d 稚鱼后肠纵切; m. 38 d 幼鱼后肠纵切。

BV: 血管; CA: 空泡; CL: 中央乳糜管; FO: 前肠; FS: 胃本体; GC: 杯状细胞; GCA: 胃盲囊; HI: 后肠; HS: 肝血窦; IG: 肠腺; IT: 肠道; IV: 小叶间静脉; KC: 库普弗细胞; LI: 肝; LM: 纵肌; M: 黏膜层; MC: 肥大细胞; MF: 黏膜褶; MI: 中肠; MS: 肌肉层; MuC: 黏液细胞; P: 胰脏; PI: 胰岛; S: 浆膜; SB: 纹状缘; SCE: 单层柱状上皮; SE: 复层上皮; SM: 黏膜下层。

Fig. 5 Histological observation on intestinal tract of *Liza haematocheila* in the early stage

a. longitudinal 4 dph larva gut; b. longitudinal 8 dph larva gut; c. longitudinal 12 dph larva foregut; d. longitudinal 18 dph juvenile foregut; e. longitudinal 28 dph juvenile foregut; f. longitudinal 38 dph juvenile foregut; g. longitudinal 10 dph larva midgut; h. longitudinal 17 dph larva midgut; i. longitudinal 28 dph juvenile midgut; j. longitudinal 10 dph larva hindgut; k. longitudinal 18 dph juvenile hindgut; l. longitudinal 25 dph juvenile hindgut; m. longitudinal 38 dph juvenile hindgut. BV: blood vessel; CA: cavitation; CL: central lacteal; FO: foregut; FS: fundic stomach; GC: goblet cell; GCA: gastric caecum; HI: hindgut; HS: hepatic sinusoid; IG: intestinal gland; IT: intestinal tract; IV: interlobular veins; KC: kupffer cell; LI: liver; LM: longitudinal muscle; M: mucosa; MC: mast cell; MF: mucosal fold; MI: midgut; MS: muscle layer; MuC: mucus cell; P: pancreas; PI: pancreatic island; S: serosa; SB: striated border; SCE: simple columnar epithelium; SE: stratified epithelium; SM: submucosa.

的仔鱼，肠道前端外围间充质细胞分化形成肝实心细胞团，以后细胞团出现许多大的不规则腔隙，产生肝细胞索和导管，肝细胞不规则，细胞核较大，圆形，正处于发育分化表达的状态。出膜后 4 d，肝组织几乎充满胰腔前部。7~8 d 的仔鱼肝细胞分裂迅速，数量可观，肝血窦明显，体积小，数量多，可见血细胞，有部分脂肪颗粒充斥于肝细胞间(图 6-a)。

10 d 的仔鱼肝已分为左右两叶，肝细胞更加紧密，细小。血细胞在出膜 12 d 可见，含量较丰富，此外细胞核大，浓密，充满整个血管，出现空泡结构，中央静脉明显，肝细胞索形成，肝细胞染色加深(图 6-b)。随着仔稚鱼生长发育，约在出膜 18 d 前后，小叶间动脉出现，并可见中央静脉，有大量脂肪小颗粒分散在肝细胞间，形成类似杯状的空泡结构，出现 Kupffer 细胞(图 6-c)。至 25 d 的稚鱼，小叶间胆管出现，肝血管丰富，中央静脉明显，大量肝细胞聚集在一起形成肝小叶，但肝小叶不明显(图 6-d)。

胰：出膜后 4 d，在肝的下方出现染色较深的胰腺细胞团(图 5-a)。随后仔鱼的胰腺开始向肠道盘曲处和胃幽门部腹面延伸。最后定位于胃肠之间，随肠盘曲主要在肠曲内。胰腺细胞长形或不规则形，染色较深(图 5-b)。出膜 8 d 以后，胰腺不断分化，胰管出现，开口于前肠的腹部，胰腺细胞间有脂肪细胞和血管分布。大约在出膜后 12 d，胰岛在胰腺中形成，胰岛细胞呈梭形，外包被结缔组织，可见开口于肠的胰管，外端可见胰腺外分泌部，胰腺细胞聚集形成腺泡，在腺泡中间出现明显的嗜酸性酶原颗粒(图 6-e)。22 d 稚鱼的胰中出现胰腺泡和泡心细胞，胰岛和胰管都很明显，胰岛由大小不一的细胞团组成，染色浅，小叶间出现胆管(图 6-f)。27 d 稚鱼肠道周围的胰腺结构已经发育完善，呈等腰三角形，胰岛较大并且较多，分散在胰腺中，胰腺中脂肪颗粒较少(图 6-g)。

### 3 讨论

#### 3.1 梭鱼消化系统胚后发育形态、组织结构特点与其营养方式的关系

##### 3.1.1 内源性营养时期 刚孵出的梭鱼仔鱼消化

道未分化，仅由两层原始的复方上皮细胞组成。1~2 d 仔鱼全长 3.25~3.54 mm，橄榄球形卵黄囊很大，梭鱼仔鱼靠卵黄囊提供营养，处于内源性营养期。4 d 仔鱼消化道已完全贯通，其贯通时间早于鮈(3d)<sup>[11]</sup>迟于虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*) (8 d)<sup>[23]</sup>。此时消化系统各个器官尚未完全分化，结构和作用不明显，还不能够摄食，前期仔鱼肠道可能参与了卵黄吸收过程。梭鱼仔鱼肝脏发育较早且发育迅速，孵化后 4 d 就能够迅速填充卵黄囊被吸收而空余的空间。

**3.1.2 内源与外源混合营养时期** 5~7 d 仔鱼全长 4.15~4.61 mm 时，卵黄囊已被均匀吸收，变得很小，胃中发现少量食物，表明梭鱼仔鱼已能够主动摄食，处于混合营养时期。生产上通常在此时放苗下塘，通过简单的摄食补充营养供生长发育。此时梭鱼仔鱼胃腺尚未形成，还不能消化外源蛋白，营养主要依靠细胞胞饮作用与细胞内消化来获取营养和能量。这些营养特征在其他卵生鱼类消化系统的研究中也得到了证实<sup>[24~27]</sup>。在不同的养殖条件下，不同鱼类混合营养时期的时间长短略有差别。例如，星斑川鲽混合营养期即为后卵黄阶段，从孵化后 3 d 到孵化后 5 d<sup>[16]</sup>；贝氏高原鳅(*Triphlophysa bleekeri*)仔鱼 3 d 进入混合营养时期，15 d 进入外源性营养时期<sup>[28]</sup>；大海马(*Hippocampus kuda*)在(28±2)℃ 条件下，1 d 进入混合营养阶段<sup>[29]</sup>。该阶段梭鱼仔鱼正处于敏感期，消化器官发育尚不完善，生理功能也不健全，仔鱼生长也相对缓慢<sup>[30~32]</sup>。

研究表明，后卵黄囊阶段是梭鱼仔鱼死亡高峰期，也是育苗工作中提高苗种成活率的关键时期<sup>[6]</sup>。在育苗中不仅要调节好环境因素，也要适时供给适口饵料。在本研究中，下塘前一个月在池塘培育桡足类幼体等饵料生物。这些梭鱼仔鱼苗的适口饵料，能够帮助大多数仔鱼顺利渡过这一关键时期。

**3.1.3 外源性营养时期** 8 d 仔鱼全长(6.46±0.28) mm 时，卵黄囊消失，消化道初步发育，进入外源性营养时期。在口咽腔上皮细胞中出现颌齿，在 12 d 左右鳃耙形成，能够简单地滤食和吞

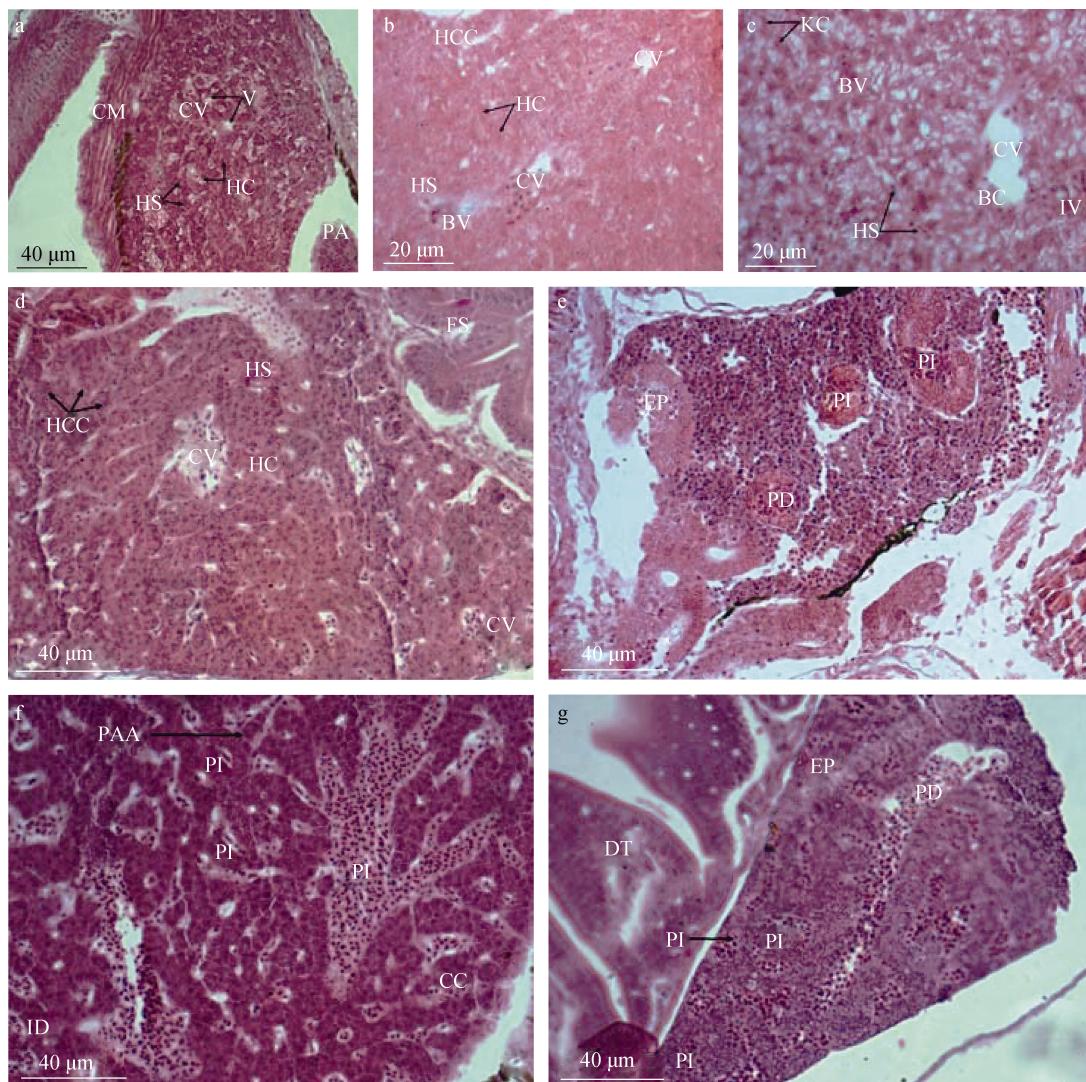


图 6 梭鱼仔、稚鱼肝和胰的发育(HE 染色)

a. 8 d 仔鱼肝纵切; b. 12 d 仔鱼肝纵切; c. 18 d 稚鱼肝纵切; d. 25 d 稚鱼肝纵切; e. 12 d 仔鱼胰纵切; f. 22 d 稚鱼胰纵切; g. 27 d 稚鱼胰纵切。

BC: 胆小管; BV: 血管; CC: 泡心细胞; CV: 中央静脉; DT: 消化道; EP: 胰脏外分泌部; FS: 胃本体; HC: 肝细胞; HCC: 肝细胞索; HS: 肝血窦; ID: 小叶内导管; IV: 小叶间静脉; KC: 库普弗细胞; LI: 肝; P: 胰脏; PA: 门管区; PAA: 胰腺泡; PD: 胰管; PG: 幽门腺; PI: 胰岛; V: 空泡结构(肝)。

Fig. 6 Development of liver and pancreas of larva and juvenile *Liza haematocheila* (HE staining)

a. longitudinal 8 dph larva fish liver; b. longitudinal 12 dph larva fish liver; c. longitudinal 18 dph juvenile liver; d. longitudinal 25 dph juvenile liver; e. longitudinal 12 dph larva pancreas; f. longitudinal 22 dph juvenile pancreas; g. longitudinal 27 dph juvenile pancreas.  
BC: bile canaliculus; BV: blood vessel; CC: centroacinar cell; CV: central vein; DT: digestive tract; EP: exocrine pancreatic; FS: fundic stomach; HC: hepatic cell; HCC: hepatic cell cords; HS: hepatic sinusoid; ID: intralobular ducts; IV: interlobular vains; KC: kupffer cell; LI: liver; P: pancreas; PA: portal area; PAA: pancreatic acinus; PD: pancreatic duct; PG: pyloric gland; PI: pancreatic island; V: vacuolar structure (liver).

咽食物。在外型上, 梭鱼仔鱼胸鳍和尾鳍率先发育, 背鳍和臀鳍在原来的鳍膜上开始发生并形成特定的形状, 便于鱼体在水体中快速游动, 利于获取食物。此时, 采用鳗鱼粉料在池塘边混水泼洒, 可

见梭鱼仔鱼成群摄食。18 d 的稚鱼, 胃腺和肝胰腺初步形成, 初步具备了成鱼的消化功能, 能够消化吞食大多数植食性饵料。

胃腺出现以后, 梭鱼稚鱼肠壁空泡状结构数

量和体积都逐渐减少，可能是与梭鱼稚鱼蛋白质消化机制由肠道的胞饮作用和细胞内消化转向由胃腺分泌盐酸和胃蛋白酶原而进行化学性消化有关，这与 Cahu 等<sup>[33]</sup>研究结果相一致。

在此之后，伴随着鱼体肠道的进一步弯曲加长，功能完善，梭鱼由仔鱼后期进入稚鱼期，食性开始向植食性转换<sup>[4, 6]</sup>。稚鱼后期，梭鱼苗消化系统结构初步完善，已具备成鱼的消化功能，开始摄食底泥上的底栖硅藻和有机碎屑，这与雷霁霖<sup>[4]</sup>的研究结果相同。目前南方普遍采用鳗鱼粉配合小颗粒饵料投喂梭鱼幼鱼，有利于其尽快生长达到出售规格。

### 3.2 水温对梭鱼受精卵孵化以及对仔鱼口肛与外界贯通的影响

在本研究中，梭鱼受精卵孵化温度是 18~22℃，充气和流水式培育，在 48~54 h 孵化。研究表明，口和肛门的形成及其与外界相通是仔鱼即将开口摄食的重要标志之一<sup>[29~30]</sup>。但在不同鱼种出现的时间与顺序不一致，一般草食性鱼类比肉食性的鱼类开口以及肛门贯通早一些，可能与肉食性鱼类受精卵携带的营养更丰富有关。梭鱼仔鱼肛门先于口对外界贯通，一般来说，水温高，物质转化加快，利于梭鱼消化道发育，促使其尽快适应外界多变的环境。

### 3.3 梭鱼消化系统早期发育特点

初孵的仔鱼，尚未开口，消化道仅有一腔室，为很小的消化管，与卵形鲳鲹(*Trachinotus ovatus*)<sup>[24]</sup>相似，而黄鳍鲷<sup>[34]</sup>(*Sparus latus*)的消化道还是一实心管道。梭鱼仔鱼 3 d 开口，4 d 已能够摄食，这与斜带石斑鱼(*Epinephelus coioides*)<sup>[35~36]</sup>、鞍带石斑鱼(*Epinephelus lanceolatus*)<sup>[37]</sup>、大黄鱼(*Pseudosciaena crocea*)<sup>[38]</sup>的发育时间相同，口腔上皮可见杯状细胞，有学者认为除具有润滑作用外，还可能具有胃前消化的作用，8 d 仔鱼口咽腔中出现大量聚集的细胞团，细胞核大，可能也与梭鱼的胃前消化有关。18 d 稚鱼食道黏液细胞丰富，分泌的黏液具有湿润食物的作用。胃的发育较为完善，可见贲门部、盲囊部和幽门部，胃幽门部黏膜褶较高，胃腺形成，幽门括约肌发达，至

25 d 已初步发育完成。

梭鱼仔鱼不具备功能性的胃，其消化机制，特别是对蛋白质的消化机制不健全，而胃腺具有消化蛋白质的功能。发达的胃腺能够分泌胃蛋白酶和盐酸，促进基础的细胞外蛋白的吸收，代替了细胞内消化和泡饮作用，成为营养吸收的主要方式<sup>[39~40]</sup>。胃腺的出现标志着梭鱼稚鱼可以代谢大量外源性蛋白及其他营养物质，这与 Tanaka<sup>[41]</sup>的研究结果相一致。

至 28 d，肠管形成第 7 个和第 8 个肠曲<sup>[4]</sup>，前肠中出现大量杯状细胞，中央乳糜管发达，可能与食物的进一步消化有关，上皮细胞游离面纹状缘发达，柱状细胞排列紧密。38 d 的幼鱼肠壁进一步加厚，肌层发达，更加有利于食物的消化、吸收。

梭鱼食道宽短<sup>[5]</sup>，胃为球形胃，褶皱密集。幽门部褶皱细长，肌层发达，明显厚于贲门部和盲囊部，至幼鱼阶段消化道各部分已逐渐发育完善。稚鱼后期胃部明显增大，在采集的稚鱼样本中有许多因大量进食而致使腹部膨大数倍的稚鱼。进入稚鱼期后，从组织学上已经能把肝和胰分开，肝中出现大量空泡结构，肠系中的胰腺也分化为胰腺外分泌部和胰岛。在稚鱼后期，胰岛能够独立分泌胰岛素，胰腺外分泌部能分泌胰腺外激素，并释放到血管中。进入稚鱼期后，梭鱼已具备消化外源蛋白质的能力，表明消化腺的发育程度与胃肠的发育相协调<sup>[38]</sup>。肠黏膜下层中肠腺分泌消化酶，胰腺分泌胰岛素和胰腺外激素，最终在胃内形成一个酸化的消化环境<sup>[42~43]</sup>。总之，梭鱼消化系统的发育是与仔、稚、幼鱼的生长、形态发育、摄食、代谢以及功能的程序相一致。

本研究通过形态学和组织学观察研究了梭鱼早期发育阶段消化系统的发育过程，探索梭鱼发育过程中对食物的消化、吸收的特点，为梭鱼的种苗生产过程中适时投喂适口饵料提供了科学的依据。

### 参考文献：

- [1] Lu Z K. Concise Encyclopedia of Chinese Aquaculture[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2001: 633~640. [陆忠康.

- 简明中国水产养殖百科全书[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 633–640.]
- [2] Su J X. Ichthyology and Marine Fish Culture[M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2005: 378–410. [苏锦祥. 鱼类学与海水鱼类养殖[M]. 第2版. 北京: 中国农业出版社, 2005: 378–410.]
- [3] Cheng Q T, Zheng B S. Chinese Fish Retrieval System[M]. Beijing: Science Press, 1987: 270. [成庆泰, 郑葆珊. 中国鱼类系统检索[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 270.]
- [4] Lei J L. The developmental stages of Mullet. *Mugil soiuy* Basilewsky[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 1979, 1(1): 157–175. [雷霖霖. 梭鱼(*Mugil soiuy* Basilewsky L.)胚胎和仔、稚、幼鱼发育的研究[J]. 海洋学报, 1979, 1(1): 157–175.]
- [5] Wang Q, Chang H M, Meng S Y. Histological study on digestive system of Mullet (*Liza haematocheila*)[J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2008, 27(5): 740–742. [王茜, 常洪敏, 孟思远. 梭鱼消化系统的组织学研究[J]. 四川动物, 2008, 27(5): 740–742.]
- [6] Lin C X, Li W J, Tang T D. A study on food organisms in fry ponds and food habits, growth of mullet fry[J]. *Journal of Fisheries of China*, 1982, 6(4): 359–367. [林重先, 李文杰, 唐天德. 梭鱼鱼苗池的饵料生物组成和鱼苗食性及生长的研究[J]. 水产学报, 1982, 6(4): 359–367.]
- [7] Xu G F, Chen X J, Du J, et al. Fish digestive system: Its structure, function and the distributions and characteristics of digestive enzymes[J]. *Chinese Journal Fisheries*, 2009, 22(4): 49–55. [徐革锋, 陈侠君, 杜佳, 等. 鱼类消化系统的结构、功能及消化酶的分布与特性[J]. 水产学杂志, 2009, 22(4): 49–55.]
- [8] Gao L J, Shi Z H, Yan Y. Histological studies on development of digestive system in larval *Pampus argenteus*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2007, 14(4): 540–546. [高露姣, 施兆鸿, 严莹. 银鲳仔鱼消化系统的组织学研究[J]. 中国水产科学, 2007, 14(4): 540–546.]
- [9] Xu G F, Liu Y, Li Y F, et al. Organogenesis of the digestive system in *Brachymystax lenok* during early development[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2013, 20(4): 733–742. [徐革锋, 刘洋, 李永发, 等. 细鳞鲑早期发育过程中的消化系统发生[J]. 中国水产科学, 2013, 20(4): 733–742.]
- [10] Liang Z Q, Li C W, Liu M Q, et al. Morphological and histological observation of the digestive system in *Sinilabeo decorus tungting* (Nichols)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, 18(5): 1051–1060. [梁志强, 李传武, 刘明求, 等. 湘华鲮消化系统的形态学与组织学研究[J]. 中国水产科学, 2011, 18(5): 1051–1060.]
- [11] Pu H Y, Zhai B X, Liu H L. Histological studies on post-embryonic development of digestive system in larval catfish *Silurus asotus*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2004, 11(1): 1–8. [蒲红宇, 翟宝香, 刘焕亮. 鲇仔、稚鱼消化系统胚后发育的组织学观察研究[J]. 中国水产科学, 2004, 11(1): 1–8.]
- [12] Lauzon H L, Gudmundsdottir S, Steinarsson A, et al. Effects of bacterial treatment at early stages of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) on larval survival and development[J]. *J Appl Microbiol*, 2010, 108(2): 624–632.
- [13] Gisbert E, Piedrahita R H, Conklin D E. Ontogenetic development of the digestive system in California halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices[J]. *Aquaculture*, 2004, 232(1–4): 455–470.
- [14] Du J, Xu G F, Han Y, et al. Development of embryos, larvae, fry and juveniles in lenok *Brachymystax lenok*[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2010, 25(5): 379–385. [杜佳, 徐革锋, 韩英, 等. 尖吻细鳞鲑胚胎及仔、稚、幼鱼发育的研究[J]. 大连海洋大学学报, 2010, 25(5): 379–385.]
- [15] Chu Q Z, Zhang J D, Chen G. Histological studies on postembryonic development of digestive system in *Rachycentron canadum*[J]. *Journal of Hydroecology*, 2010, 3(4): 86–91. [初庆柱, 张健东, 陈刚. 军曹鱼消化系统胚后发育的组织学研究[J]. 水生态学杂志, 2010, 3(4): 86–91.]
- [16] Fang H H, Wang B. Histological studies on the development of digestive system in larval and juvenile starry flounder[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(14): 50–54. [方华华, 王波. 星斑川鲽仔稚鱼消化系统发育的组织学研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(14): 50–54.]
- [17] Li X C. Digestive physiology study of *Mugil soiuy*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2008. [李秀春. 梭鱼消化生理的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2008.]
- [18] Huang H J. The effects of ammonium and ration size on growth and toxicological of mullet, *Liza haematocheila*[D]. Shanghai: Ocean university of Shanghai, 2012. [黄厚见. 摄食水平、氨氮胁迫对梭鱼幼鱼生长的影响及其毒理效应研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2012.]
- [19] Hua J Q, Shen A M, Pan X Y, et al. Studies on adaptability to salinity of Barracuda's fingerling[J]. *Journal of Zhejiang Ocean University: Nature science*, 2006, 25(4): 407–409. [华建权, 沈爱苗, 潘雪央, 等. 梭鱼仔苗的盐度适应性研究[J]. 浙江海洋学院学报: 自然科学版, 2006, 25(4): 407–409.]
- [20] Peng Y H, Huang G Q, Li J, et al. Energy metabolism and oxidative stress of juvenile *Liza haematocheila* as dissolved oxygen decline[J]. *Guangxi Sciences*, 2013, 20(4): 294–298. [彭银辉, 黄国强, 李洁, 等. 溶氧水平对梭鱼幼鱼能量代谢与氧化应激的影响[J]. 广西科学, 2013, 20(4): 294–298.]
- [21] Jin G X, Xu W, Geng L W, et al. Histological observation of

- early ontogenetic development of digestive system in bulat-mail barbel *Barbus capito*[J]. *Fisheries Science*, 2013, 32(6): 311–315. [金国雄, 徐伟, 耿龙武, 等. 大鳞鲃消化系统早期发育的组织学观察[J]. 水产科学, 2013, 32(6): 311–315.]
- [22] Shi Z H, Huang X X, Fu R B, et al. Salinity stress on embryos and early larval stages of the pomfret *Pampus punctatus*[J]. *Aquaculture*, 2008, 275(1–4): 306–310.
- [23] Guo W, Gao F X, Pan L, et al. Morphological observation on larval and juvenile development of *Oncorhynchus mykiss*[J]. *Marine Fisheries*, 2012, 34(3): 263–269. [郭文, 高凤祥, 潘雷, 等. 斑点鳟仔、稚、幼鱼的形态发育[J]. 海洋渔业, 2012, 34(3): 263–269.]
- [24] Alvarez-González C A, Cervantes-Trujano M, Tovar-Ramírez D, et al. Development of digestive enzymes in *California halibut Paralichthys californicus* larvae[J]. *Fish Physiol Biochem*, 2005, 31(1): 83–93.
- [25] Zambonino-Infante J L, Gisbert E, Sarasquete C, et al. Ontogeny and physiology of the digestive system of marine fish larvae[M]/Cyrino J E P, Bureau D P, Kapoor B G. Feeding and Digestive Functions of Fishes. Beijing: Science Publishers, 2008: 281–348.
- [26] Ou Y J, He Y L, Li J E. Postembryonic development of digestive system of *Trachinotus ovatus*[J]. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, 2011, 30(4): 533–539. [区又君, 何永亮, 李加儿. 卵形鲳鲹消化系统的胚后发育[J]. 台湾海峡, 2011, 30(4): 533–539.]
- [27] Chen B N, Qin J G, Kumar M S, et al. Ontogenetic development of the digestive system in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* larvae[J]. *Aquaculture*, 2006, 256(1–4): 489–501.
- [28] Xiong H L, Yao Y H, Wang Z J. Histomorphology of the digestive system during post-embryonic development of *Triplophysa bleekeri*[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2013, 48(3): 437–445. [熊洪林, 姚艳红, 王志坚. 贝氏高原鳅消化系统胚后发育的形态及组织结构[J]. 动物学杂志, 2013, 48(3): 437–445.]
- [29] Lin Q, Lü J Y, Zhang B, et al. Histological studies on post-embryonic development of digestive system of seahorse *Hippocampus kuda*[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2007, 26(6): 46–51. [林强, 吕军仪, 张彬, 等. 大海马消化系统胚后发育的形态学及组织学研究[J]. 热带海洋学报, 2007, 26(6): 46–51.]
- [30] Anderson S A, Salinas I, Walker S P, et al. Early development of New Zealand hapuku *Polyprion oxygeneios* eggs and larvae[J]. *J Fish Biol*, 2012, 80(3): 555–571.
- [31] Jiang J H, Zhang D M, Zhu J Q, et al. The Development of embryo, larva and juvenile of *Acrossocheilus fasciasayus*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2012, 43(2): 280–287. [姜建湖, 张德明, 竺俊全, 等. 光唇鱼(*Acrossocheilus fasciatus*)胚胎及仔、稚鱼的发育[J]. 海洋与湖沼, 2012, 43(2): 280–287.]
- [32] Liu L M, Jiang H B, Wang M J, et al. Study on the growth, development and survival rate of larval, juvenile and young *Sebastodes fuscescens*[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2013, 43(3): 25–31. [刘立明, 姜海滨, 王茂剑, 等. 黑鲪仔、稚、幼鱼生长、发育与成活率变化的研究[J]. 中国海洋大学学报, 2013, 43(3): 25–31.]
- [33] Cahu C, Infante J Z, Takeuchi T. Nutritional components affecting skeletal development in fish larvae[J]. *Aquaculture*, 2003, 227(1–4): 245–258.
- [34] Wang Y C, Li J E, Ou Y J. Histomorphology observation on digestive tract of larva, juvenile and young yellowfin black porgy (*Sparus latus*)[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2012, 43(8): 1212–1217. [王永翠, 李加儿, 区又君. 黄鳍鲷仔、稚、幼鱼消化道形态组织学观察[J]. 南方农业学报, 2012, 43(8): 1212–1217.]
- [35] Zhang H F, Liu X C, Liufu Y Z, et al. Embryonic development, morphological development of larva, juvenile and young fish of *Epinephelus coioides*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2006, 13(5): 689–699. [张海发, 刘晓春, 刘付永忠, 等. 斜带石斑鱼胚胎及仔稚幼鱼形态发育[J]. 中国水产科学, 2006, 13(5): 689–699.]
- [36] Liu D E, Zhang Y Z, Fang Q S, et al. Study on morphological development of larval, juvenile and young *Epinephelus coioides*[J]. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, 2008, 27(2): 180–189. [刘冬娥, 张雅芝, 方琼珊, 等. 斜带石斑鱼仔、稚、幼鱼的形态发育研究[J]. 台湾海峡, 2008, 27(2): 180–189.]
- [37] Zhou L, Weng W M, Li J L, et al. Studies on embryonic development, morphological development and feed changeover of *Epinephelus lanceolatus* larva[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, 26(01): 293–302. [周玲, 翁文明, 李金亮, 等. 鞍带石斑鱼胚胎发育及仔鱼形态发育、饵料转变的观察研究[J]. 中国农学通报, 2010, 26(01): 293–302.]
- [38] Xu X J, Wang J, Xie Y J, et al. Post-embryonic histological development in digestive system of large yellow croaker *Pseudosciaena crocea*[J]. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2010, 25(2): 107–112. [徐晓津, 王军, 谢仰杰, 等. 大黄鱼消化系统胚后发育的组织学研究[J]. 大连水产学院报, 2010, 25(2): 107–112.]
- [39] Lou Y D. Histo-embryology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2004: 45–13. [楼允东. 组织胚胎学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2004: 45–13.]
- [40] Chen M Y, Zhang X M. Development of the digestive system in larval and, juvenile and young turbot *Scophthalmus*

- maximus*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2006, 30(2): 236–240. [陈慕雁, 张秀梅. 大菱鲆仔稚幼鱼消化系统发育的组织学研究[J]. 水生生物学报, 2006, 30(2): 236–240.]
- [41] Tanaka M. Studies on the structure and function of the digestive system of teleost larvae[D]. Kyoto: Kyoto University, 1973: 136–140.
- [42] Zhang Y Q, Liu Y, Yin J S, et al. Morphology and histology of post-embryonic digestive system of *Hucho taimen*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2010, 41(3): 422–428.
- [43] Lian Q P, Zhong J S, Lou B. Histological studies on the development of digestive system in larval and juvenile *Miichthys miui*[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2007, 16(3): 212–218. [练青平, 钟俊生, 楼宝. 鲢鱼仔稚鱼消化系统的组织学研究[J]. 上海水产大学学报, 2007, 16(3): 212–218.]

## Histological studies on post-embryonic development of the digestive system in larval, juvenile, and young *Liza haematocheila*

NIE Guangfeng<sup>1,2</sup>, LI Jiaer<sup>1</sup>, OU Youjun<sup>1</sup>, TANG Qingliang<sup>3</sup>, WU Shuiqing<sup>1,2</sup>, WANG Pengfei<sup>1</sup>, WEN Jiufu<sup>1</sup>

1. Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Exploitation & Utilization, Ministry of Agriculture; South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China;

2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. Guangdong Well-bred Mullets Fish Farm, Zhuhai 519090, China

**Abstract:** *Liza haematocheila* is a fish species with potential economic value; therefore, it is important to study the development of *L. haematocheila* larvae, juveniles, and young. In this study, the digestive system of *Liza haematocheila* from 1 to 39 days post-hatching (dph) was morphologically observed by light microscopy, and developmental characteristics were described. The results showed that digestive tracts of the newly hatched larvae at 20–22°C were composed of a single tube for digestion. At 4 dph, the upper and lower jaws appeared, and the yolk sac was absorbed. The gastrointestinal tract was generated in coils by the digestive tract. The stomachic prototype came out of the first coils, and the following coils formed into the foregut and hindgut. At 7 dph, the yolk sac was completely absorbed, and the oil globule were absorbed fairly well and disappeared; the post-larvae individuals obtained nutrition by exogenous feeding. At 8 dph, the digestive system was clearly differentiated into organs such as the esophagus, stomach, intestine, rectum, liver, and pancreas. At this time, nutritional requirements of the larvae gradually transitioned from endogenous to exogenous. Subsequently, with larval growth, the digestive tract changed to have increased wrinkles in the mucous layer, thickened walls, and a bigger cavity. From 15 dph to 18 dph, elongation of the digestive tract, deeper folds, and increase in the absorption surface were observed. At 18 dph, the pyloric caeca was formed, and gastric glands were observed, which indicates the beginning of digesting exogenous protein. Meanwhile, the intestinal epithelial cells further differentiated, the muscle continually thickened, and the intestines became segmented and circular. The larval feeding habits began to change to herbivory. Subsequently, the digestive system gradually improved both functionally and structurally. As of 18 dph, the juveniles had rapid increase in body length by exogenous nutrition. These results showed that *L. haematocheila* digestive system development was consistent with functional improvement.

**Key words:** *Liza haematocheila*; histology; larval, juvenile and young; digestive system; post-embryonic development

**Corresponding author:** LI Jiaer. E-mail: lje001@126.com