

杂色鲍齿舌的显微与亚显微结构

李娜 刘清神 李海云

(华南农业大学动物科学学院, 广州 510642)

摘要: 为研究鲍的消化生理学, 鲍的齿舌形态构造与鲍健康状况之间的关系, 我们采用石蜡切片、Harris苏木素伊红染色, 光学显微技术及扫描和透射电镜技术, 较全面地观察研究了杂色鲍的物理消化器官—齿舌的显微与亚显微结构。结果表明: “大龄幼鲍”和“成鲍”的齿舌齿式为: $\infty + 5 + 1 + 5 + \infty$, 即齿舌由 1 列中央齿, 每边 5 列侧齿和不定数的缘齿构成。随着鲍龄的增加, 齿舌的长带状的基本形态保持不变, 但长度和宽度都有所增加, 长度的增加是由其齿舌横排数目的增加, 舌齿大小的扩大及邻近横排舌齿的间距的增加造成; 齿舌宽度的增加是由其舌齿宽度的扩宽, 第 3 到第 5 侧齿的定期增加, 缘齿数目的稳定性增加造成。

关键词: 杂色鲍; 齿舌; 显微结构; 亚显微结构

中图分类号: Q959.21 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2008)06-0832-07

齿舌是软体动物(除瓣鳃纲、腹足纲及头足纲个别种外)具有的独特摄食器官, 位于口吻部口球的齿舌囊中, 一般呈带状结构, 由许多规则排布于齿舌基底膜上的角质齿片共同组成。由于软体动物种类繁多(约 13 万种), 分布区域广, 所摄取的食物种类及类型多样化, 包括有: 浮游藻类、底栖硅藻、大型海藻或附着性植物、有机碎屑、节肢动物、鱼类或其他软体动物等。长期适应不同种类及类型的食物, 使软体动物的齿舌有了不同的形态分化, 不同生活习性的类群可能具有不同的齿舌类型, 相同食性的软体动物可能具有相类似的齿舌结构, 因此齿舌形态可以作为软体动物分类的参考依据之一, 特别在食性不同的软体动物分类中意义较大。

目前国内学者对软体动物齿舌的研究内容有: 对软体动物门腹足纲前鳃亚纲中腹足目环口螺科的褐带环口螺(*Cyclophorus martensianus*)齿舌的光镜和扫描电镜观察^[1]; 对软体动物门多板纲多板目毛肤石鳖科的红条毛肤石鳖(*Acanthochiton rubrolineatus* LISCHKE)齿舌形态及矿物成分含量的研究^[2]; 对三种环棱螺贝壳形态及齿舌的比较研究^[3]; 对小型腹足类的齿舌的扫描电镜观察^[4]; 对中国沿海九种头足类齿舌的形态学的研究^[5]; 对鲍属动物齿舌的研究, 主要有对皱纹盘鲍(*Haliotis discus hannai* Ino)

齿舌扫描电镜下的形态观察^[6]以及皱纹盘鲍齿舌形成的研究^[7]。国外学者对软体动物齿舌的研究报道较多^[8-11], 包括有对齿舌的形成及同族关系、螺的圆锥状齿舌、齿舌的性别二态性及齿舌中铁蛋白的转运及生物矿化等研究。还包括对皱纹盘鲍^[12-13]、虹鲍(*Halotis iris*)^[14]、黑鲍(*Halotis rubra*)^[15]和九孔鲍(*Halotis diversicolor aquatilis*)^[16]的研究, 内容集中在鲍发育过程中齿舌的形态变更, 且主要以光镜和扫描结构为主。本文结合光镜、扫描和透射电镜, 对杂色鲍(*Haliotis diversicolor*)的齿舌进行显微和超微结构观察, 与国内外软体动物齿舌的相关研究结果相比较, 分析杂色鲍齿舌的结构与功能, 为杂色鲍摄食生理学研究提供理论依据, 为齿舌组织细胞学积累基础资料, 也为进一步的病理诊断提供对照素材。

1 材料与方法

“大龄幼鲍”和“成鲍”于 2005 年 6 月取自深圳西涌南门头村委鲍场。杂色鲍幼苗, 生长在育苗板上, 主要摄食育苗板上附着的底栖小型硅藻, 直到壳长长到 2 cm 左右, 则将它们从育苗板上剥离, 转为笼饲养, 此阶段后的鲍本文统称“大龄幼鲍”, 食性由摄食底栖小型硅藻转为摄食江蓠、裙带菜等大型

收稿日期: 2007-01-25 修订日期: 2007-12-17

基金项目: 广东省自然科学基金(编号: 032248), 华南农业大学大型仪器使用基金资助

作者简介: 李娜(1981—), 女, 汉族, 海南人; 硕士; 主要从事水产动物组织学与细胞学研究。E-mail: lina19810411@scau.edu.cn

通讯作者: 李海云, E-mail: hyli@scau.edu.cn

海草,“大龄幼鲍”随着鲍龄的增加,除了笼养的投放密度有所变化外,食性均无改变,一直都是投喂江蓼、裙带菜等大型海草。本文取的“大龄幼鲍”的壳长分别为 2.5—3.7cm,壳宽 1.6—2.3cm,壳长 4—5.1cm,壳宽 2.5—3.2cm。本文将性腺饱满,能明显凭性腺团颜色区分雌雄的鲍称为“成鲍”,与“大龄幼鲍”做一简单划界。取的“成鲍”样,分别为壳长 5.9—6.6cm,壳宽 4.0—4.5cm。

齿舌长度的测量:取头部,在口球区横切,在裸露的齿舌软骨之间用镊子夹取齿舌前端,稍用力扯,则可拔出整条齿舌,平展在黑底的硬纸板上,用游标卡尺测量其长度与宽度。

石蜡切片样品的制备:取头部,在口球区横切,观察口球的横切面,用 10% 中性福尔马林固定,石蜡包埋, AO 切片机切片,切片厚 5μm, Harris 苏木素伊红 (H-E) 染色^[17], Leica QW im 图像采集软件采集图像, Leica DM2500 光学显微镜拍照。

扫描电镜样品的制备:取头部,在口球区横切,在裸露的齿舌软骨之间用镊子夹取齿舌前端,稍用力扯,则可拔出整条齿舌,截取中段齿舌,长 0.4—0.8cm 之间,在 0.1mol/L 磷酸缓冲液中快速漂洗 3 次,然后迅速放入 4℃ 的 2.5% 戊二醛前固定 4h 以上,再经 4℃ 的 1% 四氧化锇后固定 1h。2.5% 戊二醛和 1% 四氧化锇都用 pH 7.4 的 0.2mol/L 磷酸缓冲液配制,双固定后经 0.1mol/L 磷酸缓冲液漂洗 3 次,再经梯度酒精脱水, HCP-2 临界点干燥仪干燥, B-5 离子溅射仪喷金, XL 30 环境扫描电子显微镜观察并拍照。

透射电镜样品的制备:取杂色鲍头部,在口球区横切,在裸露的齿舌软骨之间用镊子夹取齿舌前端,稍用力扯,则可拔出整条齿舌,截取中段齿舌,组织块大小在 0.5—1mm³ 之间,用 4℃ 的 2.5% 戊二醛前固定 4h 以上,再经 4℃ 的 1% 四氧化锇后固定 1h。2.5% 戊二醛和 1% 四氧化锇都用 pH 7.4 的 0.2mol/L 磷酸缓冲液配制,双固定后经 0.1mol/L 磷酸缓冲液漂洗 6 次,梯度酒精脱水, Epon812 环氧树脂包埋, Leica UCT 超薄切片机切片,切片厚 90nm,切片经醋酸铀和柠檬酸铅双重染色, TECNAI G² 12 分析型透射电子显微镜观察并拍照。

2 结果

2.1 齿舌长度的测量

壳长 2.5cm,壳宽 1.6cm 的“大龄幼鲍”,测量其齿舌长 13mm,宽 1.2mm;壳长 3.7cm,壳宽 2.3cm 的“大龄幼鲍”,测量其齿舌长 21mm,宽 1.8mm;壳长

5.1cm,壳宽 3.2cm 的“大龄幼鲍”,测量其齿舌长 29mm,宽为 2.4mm,壳长为 6.6cm,壳宽为 4.5cm 的“成鲍”,测量其齿舌长 39mm,宽为 3mm。随着鲍龄的增加,鲍壳的长宽的加大,鲍齿舌的长宽也加大。

2.2 光镜结果

过口球横切齿舌囊 (图版: 1), 可见切面上成对的软骨齿托组成“V”型槽, 齿舌位于“V”型槽内, 呈现为内收状。齿托与齿舌之间、两齿托近端部有肌肉分布, 齿托内软骨基质中含较多的硫酸软骨素, 因而 H-E 染色时呈强嗜碱性 (图版: 2)。齿舌是一带状结构, 其上有许多角质齿片规则排布于齿舌基膜上 (图版: 3)。齿舌来源于口腔后方的“齿舌囊”, 囊壁的上部表皮细胞分泌形成小齿, 下部表皮细胞分泌形成基膜。齿舌带依附在成对的软骨齿托上, 软骨齿托具伸缩肌, 依靠肌肉的伸缩, 可以带动齿舌运动, 把进入到口腔中的食物磨碎 (图 1)。取食时, 吻张开, 在肌肉及软骨齿托的协同作用下, 齿舌外张呈弓形伸出吻外, 以齿面刮取或收集食物并收回口腔, 口腔后方有瓣膜将消化道与齿舌囊分开, 以使食物正确进入消化道。解剖齿舌, 压片观察, 可清楚地观察到齿舌的中央齿、侧齿和缘齿 (图版: 4 和 5)。

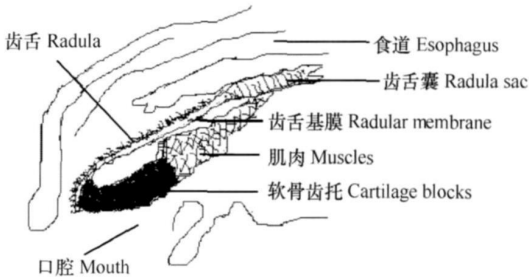


图 1 杂色鲍齿舌位置示意图
Fig 1 Showing mouth, radula, cartilage blocks, muscles, radular membrane, esophagus

2.3 扫描电镜观察

“大龄幼鲍”和“成鲍”的齿舌呈带状, 含有三种类型的齿: 中央齿 (国外一些学者称之为脊齿 Radial tooth (R)), 侧齿和缘齿, 这些齿以一定方式组成横列, 再由许多横列构成一条齿舌, 整条齿舌在非摄食或摄食后状态下正面 (齿面) 似一个“凹槽” (图版 I: 6), 腹面可清晰地观察到每横列的分界及其中央齿和侧齿 1 的分界 (图版 II: 7)。每一横列中部都有一个中央齿, 中央齿两侧对称排列 5 个侧齿和不定数的缘齿, 齿式为“∞+5+1+5+∞”。

中央齿 (脊齿 R): “大龄幼鲍”和“成鲍”的中央齿位于每横排齿列的正中位置, 每排 1 个, 齿片呈梯

形(实质是因为中央齿与侧齿 1 的连接导致局部内陷,故使中央齿呈现有长边和短边的梯形状),中央齿片的横向宽度约 243 μm ,纵向宽度约 86 μm ,游离缘没发现锯齿缘,每排邻近的中央齿之间有间距,约 63 μm (图版 II: 8)(以上测量数据和图版均取自壳长为 5.1 cm 壳宽为 3.2 cm 的“大龄幼鲍”)。

侧齿:“大龄幼鲍”和“成鲍”的侧齿分别位于中央齿两侧,每侧 5 个,依次分别称为第 1 2 3 4 5 侧齿。第 1 侧齿与中央齿直接相嵌,为板块状(图版 I: 8),第 2 侧齿为小板块状,紧邻第 1 和第 3 侧齿;第 3 到第 5 侧齿形状相似,似圆锥形,分为上下三排,交错分布,大小不一(图版 I: 9)。所有侧齿的游离缘均没有锯齿缘,在非摄食或摄食后状态下,两边侧齿与中央齿共同构成一个“凹槽”(以上测量数据和图版均取自壳长为 5.1 cm 壳宽为 3.2 cm 的“大龄幼鲍”)。

缘齿:壳长 2.5 cm 、壳宽 1.6 cm 的“大龄幼鲍”,缘齿数约为 70 对/每排;壳长 6.6 cm 、壳宽 4.5 cm 的“成鲍”,缘齿数约为 85 对/每排;“大龄幼鲍”的缘齿数明显少于“成鲍”。“大龄幼鲍”和“成鲍”的缘齿细而长,包括齿柄及齿端两部分,各缘齿的齿柄部末端统一连在一起,固定在缘齿基膜上。齿柄部细长,齿端部弯曲,呈挠状,其周缘环绕有许多锯齿缘(图版 II: 10),锯齿缘平均为 15.1 μm 长。每个缘齿端部的锯齿缘数目不定,大约有 30—50 个不等(以上测量数据和图版均取自壳长为 5.1 cm 壳宽为 3.2 cm 的“大龄幼鲍”)。

2.4 透射电镜观察

齿舌主要由许多规则排布的齿片构成,各齿片着生于齿舌基膜上,从透射电镜图片上观察,可以发现,每纵排的齿片形状相似,每一横排的齿片都是对称分布的(图版 II: 11)。齿片之间为疏松结缔组织,结缔组织以成纤维细胞、分散的肌细胞及基质为主要成分(图版 II: 12)。

3 讨论

3.1 齿式、齿数与功能分析

“大龄幼鲍”和“成鲍”的齿式相同,均为: $\infty + 5 + 1 + 5 + \infty$ (缘齿 + 侧齿 + 中齿 + 侧齿 + 缘齿)。 ∞ 代表缘齿的数目是不定数,此不定数是由于随着鲍龄的增加,缘齿数目有增加。大龄幼鲍”和“成鲍”齿舌的中央齿和侧齿共同构成一个“凹槽”,食物就从此“凹槽”内通过。第 3—5 侧齿呈相似的圆锥状,分布于“凹槽”的两侧上方,它们大小不同,侧齿 5 和 4 明显小于侧齿 3 而侧齿 5 为最小,它们位

置交错,不在一个平面上,更能充分有利地磨碎食物。中央齿、侧齿与缘齿一起,三种齿互相分工,密切合作,推测中央齿和侧齿主要是起锉碎食物的作用。而缘齿的柄部细长,仅在柄部末端相连,因而具有较大的活动性,加之其端部游离缘的锯齿缘结构,可看作似端部带齿轮的“羽毛”,以帮助锉碎的食物下滑,最终下滑进入食道。

3.2 齿舌形态与物种的关系

腹足类动物的齿式存在明显的差异,不同科、属甚或是不同种类,不但齿舌的形状变异可能很大,而且齿式也有较大不同。并不是所有的腹足类都含中央齿、侧齿和缘齿,如腹足纲前鳃亚纲狭舌目的骨螺科和蛾螺科及大部分的中腹足目动物缺乏缘齿,只有中央齿和侧齿。而某些后鳃类则缺乏中央齿和缘齿,只有侧齿。齿舌齿片的形状常随着齿片的数目和动物的食性而变化。通常情况下,齿型较大的,齿片数目相对较少,齿型较小则数目相对较多。在肉食性的种类,齿片较少,但强而有力,齿端有钩、刺,有时还有毒腺;草食性种类,齿片小而数目较多,圆形或先端较钝,有时细而狭长^[19]。但鲍属动物因生活习性的相似,其齿舌形态相差不大,且齿式相同,如已研究的耳鲍、羊鲍、皱纹盘鲍、杂色鲍等的齿舌形态相似、齿式相同。耳鲍和羊鲍与皱纹盘鲍和杂色鲍相比有更长的第 2 侧齿及更多的缘齿^[18]。为此我们认为齿舌形态与齿式只可以作为软体动物分类的参考依据之一。

3.3 齿舌的发育

Kavamura^[12]研究皱纹盘鲍齿舌的生长发育情况结果如下:水温为 20 $^{\circ}\text{C}$ 的时候,在受精后的第 6 天,稚鲍壳长约为 0.28 mm ,齿列 11—13 排,齿式为 (1—2) + 2 + R + 2 + (1—2),此时所有齿的游离缘均有锯齿缘;稚鲍壳长长到 0.45 mm 时,齿列增至 20—26 排,齿式变为 3 + 2 + R + 2 + 3,此期所有齿的游离缘同样仍均有锯齿缘;当稚鲍壳长长到 0.5—1 mm 时,齿列增至 25—30 排,齿式为 (3—8) + 2 + R + 2 + (3—8);在受精后约两个月,稚鲍壳长为 1—2 mm 时,齿列未再增加,为 25—30 排,齿式变为 (8—16) + (3—5) + R + (3—5) + (8—16),此期所有齿的游离缘同样仍均有锯齿缘;再进一步发育至稚鲍壳长为 2—4 mm 时,齿列仍为 25—30 排,齿式变为 (16—40) + 5 + R + 5 + (16—40),此期仅侧齿 3—5 和缘齿的游离缘有锯齿缘,中央齿和侧齿 1—2 游离缘的锯齿缘已经磨损;在受精后两个多月,稚鲍壳长达 4 mm 以上时,齿列排数超过 30 中

央齿的侧齿数不变,缘齿数则超过 40 此期侧齿 3—5 游离缘的锯齿缘有一定程度的磨损。随鲍的进一步发育,从鲍壳长为 2mm 时,中央齿和侧齿 1—2 的锯齿缘磨损严重,到鲍壳长为 20mm 时,连侧齿 3—5 的锯齿缘也已全部磨损殆尽;缘齿的数目从早期的一对缘齿增加到 30—40 对(壳长 3—4mm),继而增加到 70—80 对(壳长 3—4cm),最后增加到 70—90 对(壳长 9—10cm 的成鲍)。

Onitsuka^[19] 研究九孔鲍齿舌的生长发育情况结果如下:在 0.5mm 壳长时,齿式为 (2—3)+2+R+2+(2—3),当壳长为 1.5mm 只有缘齿的数目增加到 12—13 对每排,而侧齿 3—4 是在壳长 1.5—2mm 之间增加,侧齿 5 则是在壳长到 6mm 后才出现的。在九孔鲍的壳长为 2mm 后,中央齿和侧齿 1—2 的锯齿缘几乎全部磨损,只有侧齿 3—4 仍有锯齿缘,随着鲍龄的增加,锯齿缘会继续磨损,直至中央齿和侧齿的锯齿缘都全部磨损殆尽。

其他学者对鲍齿舌的研究中^[12 14 16],均描述了中央齿、侧齿 1—5 都含有锯齿缘,本文观察研究的壳长 > 2cm 的杂色鲍的中央齿、侧齿 1—5 均无锯齿缘。分析如下:据其他学者研究的鲍^[12 14 16]的中央齿、侧齿 1—5 的锯齿缘,在鲍的饵料由底栖硅藻转为大型海藻时,几乎都已全部磨损殆尽。因而本文观察的已转为笼饲养、投喂大型海藻的杂色鲍,其中央齿和侧齿都无锯齿缘,是正常的,且证明与其他鲍种齿舌的锯齿缘磨损情况是一致的。

结合其他学者对皱纹盘鲍^[12]、虹鲍^[14]、黑鲍^[15]、九孔鲍^[16]齿舌的研究,我们总结出齿舌的发育都有类似的形态变更,但变更的时期是大不一样的,九孔鲍齿舌发展的速度会比皱纹盘鲍^[12]和虹鲍^[14]慢。九孔鲍^[16]变形后,壳长达到 0.8mm 后,齿排数目才有增加,而皱纹盘鲍^[12]和虹鲍^[14]在变形后壳长为 0.5mm 后,齿排数目就发现有增加。但它们都有类似的齿舌发育规律:齿舌的长带状的基本形态保持不变,在鲍的整个生长发育过程中,随着鲍龄的增加,中央齿数目一直维持每一横排有一个,而侧齿的数目是由每横排 2 对增加到 5 对,缘齿的数目也一直呈线性增加。齿舌的长宽随鲍生长而增加,长度的增加是由其齿舌横排数目的增加,舌齿大小的扩大,及邻近横排舌齿的间距的增加造成;齿舌宽度的增加是由其舌齿宽度的扩宽,第 3 到第 5 侧齿的定期增加,缘齿数目的稳定线性增加造成。在鲍的生长过程中,齿舌会随着鲍龄的增加,有所磨损。最早是中央齿和近中央齿的侧齿游离缘的锯齿

缘先磨损,后是远中央齿的侧齿游离缘的锯齿缘磨损直至全部磨损殆尽。本文取的鲍样,是“大龄幼鲍”和“成鲍”(都为笼饲养,投喂的饲料都为裙带菜、江蓠等大型海藻,食性基本无变化),没有对“大龄幼鲍”和“成鲍”之前生长期,即生长在育苗板上的壳长为 2cm 以下的稚鲍(饲料为底栖硅藻)做研究,故对杂色鲍齿舌的发育与食性变化的关系还需通过进一步的实验做进一步的研究。

致谢:

该文实验开展时,得到广东省农科院兽医研究所和广东省兽医公共卫生实验室的石和荣、柯浩的指导和帮助,还在取样过程中得到深圳西涌南门头村委鲍场全体员工的配合,在此一并表示最真心的感谢。

参考文献:

- [1] Chen G W, Dai X L, Zhu M W, et al. Observation on Radula of *Cyclophorus martensianus* by optic microscope and scanning electron microscope [J]. *Chinese Journal of Zoology* 2000, 35(3): 7—9 [陈广文,戴晓玲,朱命炜,等.褐带环口螺齿舌的光镜和扫描电镜观察.动物学杂志,2000 35(3): 7—9]
- [2] Liu C L, Zhao J G, Cui L B, et al. Morphology and mineral contents of the radula of chiton (*Acanthochiton rubrolinestus* LISCHKE) [J]. *Acta Zoologica Sinica* 2001, 47(5): 553—557 [刘传琳,赵见高,崔龙波,等.红条毛肤石鳖齿舌形态及矿物成分含量.动物学报,2001 47(5): 553—557]
- [3] Wu X P, Ouyang S, Liang Y L, et al. Comparative studies on shell and radular morphology of *Bellamya* (gastropoda viviparidae) [J]. *Journal of Nanchang University (Natural Science)* 2000, 24(1): 1—5 [吴小平,欧阳珊,梁彦龄,等.三种环棱螺贝壳形态及齿舌的比较研究.南昌大学学报(理科版) 2000 24(1): 1—5]
- [4] Ouyang S, Wu X P, Shu F Y. Observation on radula of small gastropoda by SEM [J]. *Chinese Journal of Zoology* 2001, 36(5): 2—3 [欧阳珊,吴小平,舒凤月.小型腹足类齿舌的扫描电镜观察.动物学杂志,2001 36(5): 2—3]
- [5] Zheng X D, Wang R C. Morphological study on radula of nine cephalopods in the coastal waters of China [J]. *Journal of Fisheries of China* 2002, 26(5): 417—422 [郑小东,王如才.中国沿海九种头足类齿舌的形态学.水产学报,2002 26(5): 417—422]
- [6] Liu C L, Guo C H, Cui L B, et al. Observation on the Radula of *Haliodiscus hannai* Ho with SEM [J]. *Journal of Yantai University (Natural Science and Engineering)*, 1996, 4: 25—30 [刘传琳,郭承华,崔龙波,等.皱纹盘鲍齿舌扫描电镜下的形态观察.烟台大学学报(自然科学与工程版),1996 4: 25—30]
- [7] Liu C L, Cui L B, Lu Y H. Radula formation of *Haliotis discus hannai* [J]. *Acta Zoologica Sinica* 2000, 46(2): 235—237 [刘传琳,崔龙波,陆瑶华.皱纹盘鲍齿舌形成的研究.动物学报,2000 46(2): 235—237]
- [8] Guralnick R P, deMaintenon M J. Development and homology of radular teeth: a case study using columbellid gastropods (*Neogastropoda* Columbellidae) [J]. *The Journal of Molluscan Studies*

- 1997 63: 65—77
- [9] Kohn A J Nishi M Pernet B Snail spears and scimitars: a character analysis of conus radular teeth [J]. The Journal of Molluscan Studies 1999 65: 461—481
- [10] deMantion M Sexually dimorphic radular morphology in *Euplaca varians* and *E. versicolor* (Neogastropoda: Columbellidae) [J]. Molluscan Research 2004 24: 179—185
- [11] Lu H K Huang C M Li C W Translocation of Ferritin and Bio-mineralization of Goethite in the Radula of the Limpet *Cerata lorea* Reeve [J]. Experimental Cell Research 1995 219: 137—145
- [12] Kawamura T Takami H Roberts R D et al Radula development in abalone *Haliotis discus hannai* from larva to adult in relation to feeding transitions [J]. Fisheries Science 2004 67: 596—605
- [13] Takami H Kawamura T Dietary changes in the abalone *Haliotis discus hannai* and relationship with the development of the digestive organ [J]. Japan Agricultural Research Quarterly 2003 37(2): 89—98
- [14] Roberts R D Kawamura T Takami H Morphological changes in the radula of abalone (*Haliotis iris*) during post-larval development [J]. Journal of Shellfisheries Research 1999 18: 637—644
- [15] Johnston D Moltschanivsky J N Wells J Development of the radula and digestive system of juvenile blacklip abalone (*Haliotis rubra*). Potential factors responsible for variable weaning success on artificial diets [J]. Aquaculture 2005 250: 341—355
- [16] Onitsuka T Kawamura T Ohashi S et al Morphological changes in the radula of abalone *Haliotis diversicolor aquatilis* from post-larva to adult [J]. Journal of Shellfish Research (Refereed) 2004 23(4): 1079—1086
- [17] Li N Shi H R Li H Y et al Microstructure and ultrastructure of the gill of *Haliotis diversicolor* [J]. Acta Hydrobiologica Sinica 2007 31(4): 516—523 [李娜, 石和荣, 李海云, 等. 杂色鲍鳃的显微与亚显微结构. 水生生物学报, 2007 31(4): 516—523]
- [18] Li T W Su X R Ding M J et al The biology of abalone [M]. Beijing Science Press 2004 32—34 [李太武, 苏秀榕, 丁明进, 等. 鲍的生物学. 北京: 科学出版社, 2004 32—34]
- [19] Cai Y Y Zhang Y Wei R F The generality of conchology [M]. Shanghai Shanghai Scientific & Technical Publishers 1995 70 [蔡英亚, 张英, 魏若飞. 贝类学概论. 上海: 上海科学技术出版社, 1995 70]

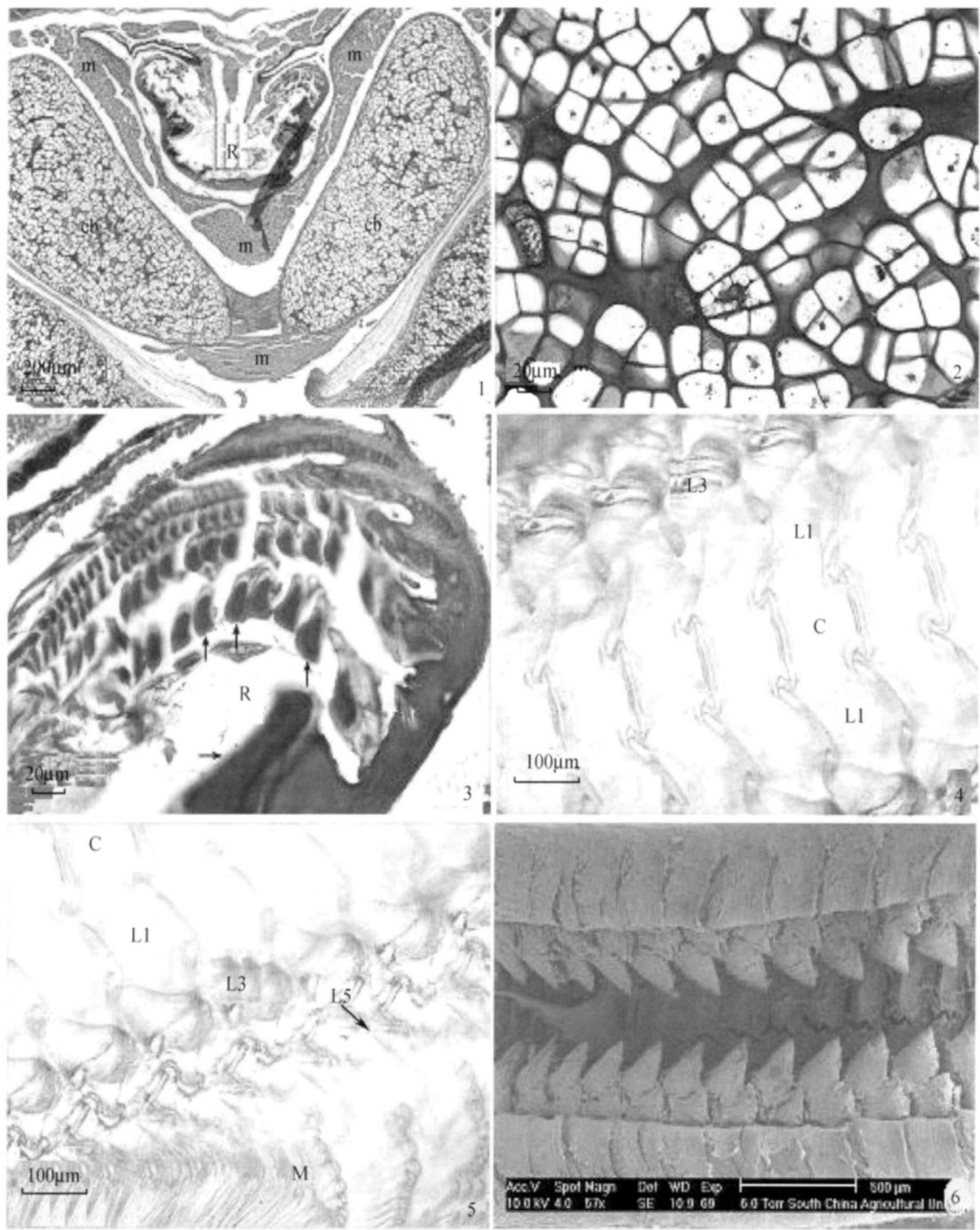
MICROSTRUCTURE AND ULTRASTRUCTURE OF THE RADULA OF HALIOTIS DIVERSICOLOR

LINa LIU Qing-Shen and LI Hai-Yun

(College of Animal Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642)

Abstract In order to investigate the structural and developmental changes in the radula, analyse the relation between radula morphology and digestive physiology in healthy abalone, we examine the radula of *Haliotis diversicolor* by light scanning and transmission electron microscopes. Radula formula of the large juvenile abalones and mature abalones is $\infty+5+1+5+\infty$, namely, Radula is made up of central teeth, lateral teeth and marginal teeth. There are one transverse row of central teeth and five pairs of lateral teeth (L1, L2, L3, L4 and L5) in the radula. The amount of marginal teeth is variable. The sizes of L4 and L5 teeth of juvenile and adult *H. diversicolor* were much smaller than L3 teeth. The overall length of radula increased linearly with abalone shell length, reflecting increases in the gap between adjacent rows of teeth, the length of teeth and the number of transverse rows of radula teeth. The width of the radula also increased linearly as the abalone grew. This increase in width was caused mainly by the increase in width of the individual teeth, delayed addition of L3-L5, steady increase in number of marginals. The sizes of L4 and L5 teeth of juvenile and adult *H. diversicolor* were much smaller than L3 teeth. Mature abalones have many more marginal teeth than large juvenile abalones, and the radula of mature abalones is longer and wider than that of the large juvenile abalones. The serrations on teeth were worn as abalones grew, first on central teeth and later on L1 and L2, finally on L3-L5, nearly all the serrations disappeared at last. Further studies on the detailed functions of the different types of abalone radula teeth (central teeth, L1-5 and marginal teeth), the way they are used during feeding and their hardness and flexibility during development are needed to more fully understand about the transitions in feeding and the food sources of abalone throughout their life stages. The present study describes morphological developments from large juvenile to mature abalones in *Haliotis diversicolor* that are remarkably similar to those observed in *Haliotis discus hannai*, *Haliotis iris*, *Haliotis rubra*, *Haliotis diversicolor aquatilis* which are ecologically similar but not closely related. Study of radula development in a wider range of abalone will provide an interesting comparison of the influence of genetics and ecology on the evolution of abalone radulae.

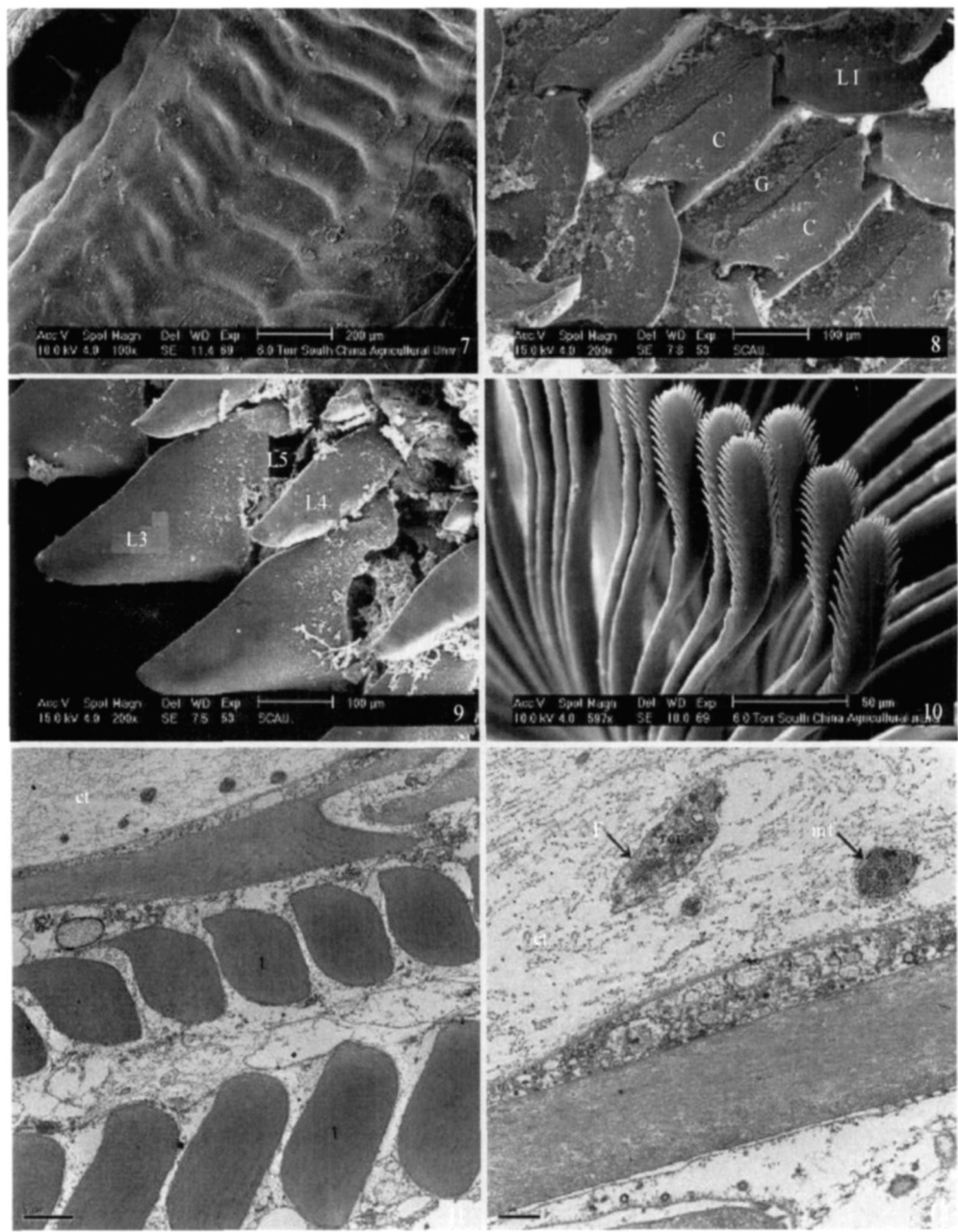
Key words *Haliotis diversicolor*; Radula; Microstructure; Ultrastructure



图版I Plate I

1. 口腔内部示齿舌, 软骨齿托及相关肌肉×50 2 软骨齿托放大×400 3. 部分齿舌放大, 箭头示齿片×400 4. 齿舌示中央齿, 侧齿 1 侧齿 3×100 5. 齿舌示中央齿, 侧齿 1 侧齿 3 侧齿 5 缘齿×100 6. 扫描电镜图片示齿舌整体观, bar=500µm

1 Mouthparts showing radula (R) cartilage blocks (cb) muscle (m)×50 2. Amplification of the cartilage blocks (cb)×400 3. A part of radula (R) showing teeth×400 4. Radula (R) showing central teeth (C), lateral teeth 1 (L1), lateral teeth 3 (L3)×100 5. Radula (R) showing central teeth (C), lateral teeth 1 (L1), lateral teeth 3 (L3), lateral teeth 5 (L5) marginal teeth (M)×100 6. SEM photographs showing whole view of radula bar=500µm



图版 II Plate II

7. 扫描电镜图片示齿舌背面, $\text{bar}=200\mu\text{m}$ 8. 扫描电镜图片示中央齿, 邻近横排中央齿的间距, 侧齿 1, $\text{bar}=100\mu\text{m}$ 9. 扫描电镜图片示侧齿 3, 4, 5 $\text{bar}=100\mu\text{m}$ 10. 扫描电镜图片示缘齿, $\text{bar}=50\mu\text{m}$ 11. 透射电镜图片示齿片和结缔组织, $\text{bar}=5\mu\text{m}$ 12. 透射电镜图片示结缔组织, 成纤维细胞, 肌细胞, 粗面内质网 (rer), $\text{bar}=1\mu\text{m}$
7. SEM photographs showing the back of radula $\text{bar}=200\mu\text{m}$ 8. SEM photographs showing central teeth (C), gap between central teeth of adjacent transverse rows (G), and lateral teeth 1 (L1), $\text{bar}=100\mu\text{m}$ 9. SEM photographs showing lateral teeth 3-5 (L3, L4 and L5), $\text{bar}=100\mu\text{m}$ 10. SEM photographs showing marginal teeth (m), $\text{bar}=50\mu\text{m}$ 11. TEM photographs showing teeth (t) and connective tissue (ct), $\text{bar}=5\mu\text{m}$ 12. TEM photographs showing connective tissue (ct), fibroblast (F), muscle fiber (mf), rough endoplasmic reticulum (rer), $\text{bar}=1\mu\text{m}$