

草魚消化道組織学的研究

倪達書 洪雪峯

(中国科学院水生生物研究所)

草魚为我国特有的四大家魚之一,因其主要以植物,特别是水生植物为食,食料来源很广,加之生长快、长得大、肉量多、滋味美等等优点,所以很受养魚者和消費者的欢迎。但也有一个很大的缺点,即易患細菌性腸炎。在飼养过程中,若管理不善,往往导致大量死亡。解放以来,由于党的大力支持和养魚工作者与魚病工作者的努力,虽然找到了一些控制方法,但离彻底解决尚有距离。其根本原因,尚待繼續探索。

草魚为什么易生細菌性腸炎? 不难猜测,与其吃的东西和消化道的結構有密切关系。草魚消化道的形态解剖和組織結構,特别是組織結構如何? 目前仅知国内林浩然^[2]和国外 Веригина 氏^[5]有过两篇报导,而且所提供的資料都比较簡單。因此詳細地研究一下它的正常組織学,以供养魚家、魚类生理学家和魚病工作者們参考,当有一定的意义。

一、材料与方法

研究草魚消化道組織学系以本所飼养的魚种为材料,其全长为 8.2—9.8 厘米,体重 6.0—9.6 克。魚捕起后暫养于水族箱中 4—24 小时,待其消化道中的食物与粪便排空后使用。解剖时先用解剖針毀坏脑脊髓,然后取出消化道,分段固定于 Bouin 氏液中。經 4—8 小时后洗濯、脫水,最后用石腊包埋。各段消化道大都做連續切片,厚度为 6—8 微米。用海氏(Heidenhain)苏木精与伊紅(H. E.)或偶氮洋紅(Heidenhain's Azan)染色。

观察消化管柱状細胞与杯状細胞的单个細胞的形态,采用 Goodrich 氏^[10]离析組織的方法。

解剖观察消化道内外形态时是用体长 46—83 厘米,体重 1.07—6.41 公斤的大草魚。

測量消化道各段粘膜褶(mucosal fold)的长度是从一个或一个以上切片中通过其中軸的 10 个长度的平均数。由于每个切面上所切到的粘液分泌細胞并不都在同一平面上,因之,測量粘液細胞的大小,系选择 10 个或 10 个以上刚切到細胞正中心的切面来測量其长径与短径后取其平均数。

文中所用的插图都用繪图反光鏡直接从显微鏡中描出,口腔和腸管的整体图由謝才葆同志繪制。

二、消化道的外部形态

草魚的口端位,口裂中等,閉口时上颌超出下颌。上颌前端的上皮加厚,形成肉質上唇,其后緣紧接着新月形的“上颌瓣”(maxillary valve)。下颌的上皮边缘較薄,其后突然

弧形加厚,閉口时加厚的下唇适与上颌瓣密合。口腔頂壁粘膜的肉眼观,前后为多角形,中部为略具分支的纵斜皱褶(图1);底壁则为横或斜褶(图2)。口腔底壁有不能活动的舌,仅最前端稍稍与底壁游离。

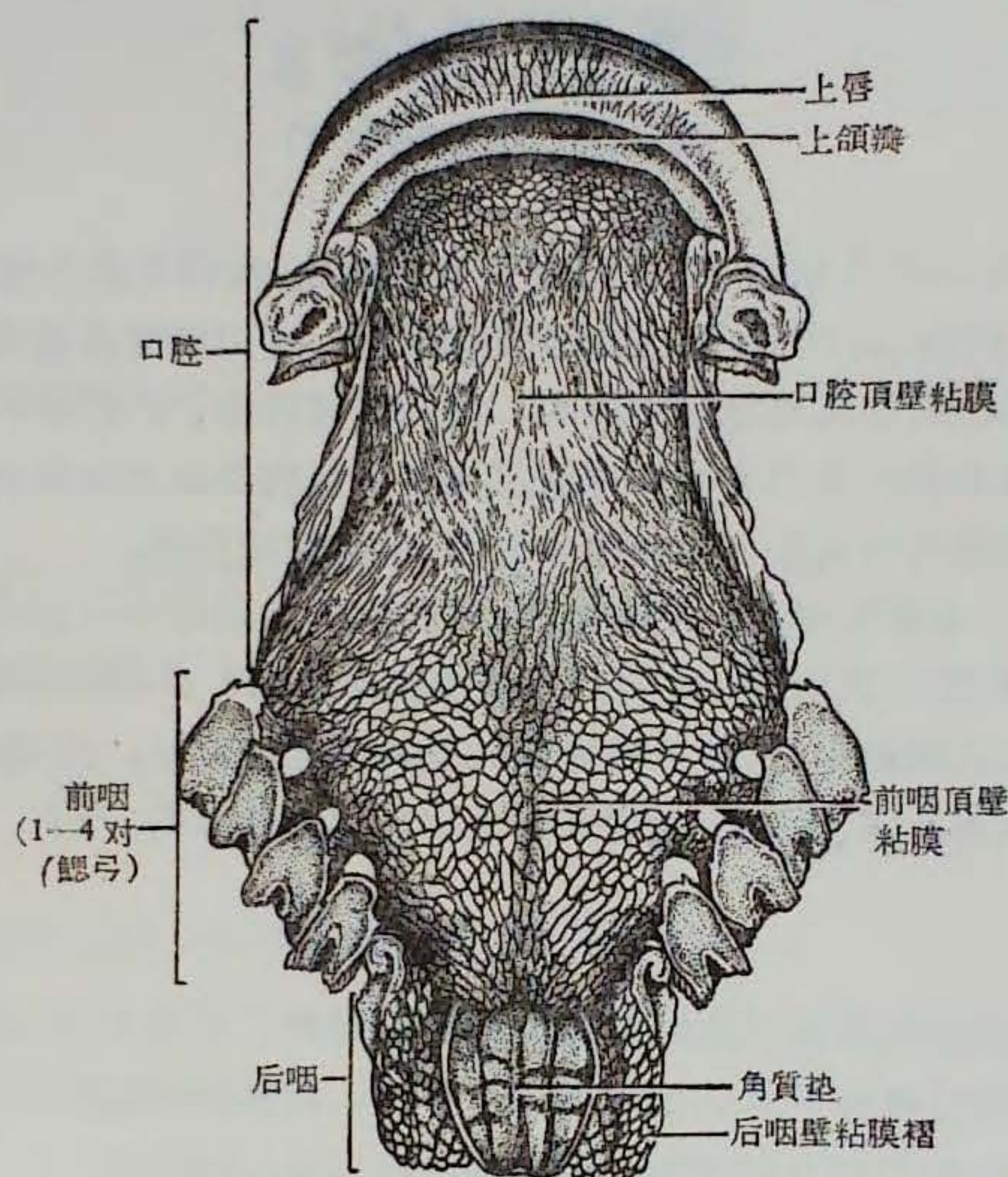


图1 口腔到后咽頂壁的表面观。

Surface view of the roof of the buccal cavity to posterior pharynx.

咽腔可明显的分为前后2部。前部較寬,左右各有4对鳃弓,鳃弓上的鳃耙短而稀疏,粘膜呈网状。这部分除为食物之通道外,还兼有呼吸作用。后部自第四对鳃弓之后始,咽腔逐渐变窄,其底壁有咽齿,着生于下咽骨。咽齿左右各两列,左2,5(4),右2,4(5);齿冠均为梳状锯齿。鱼类的牙齿为終身不断更换的类型,草鱼也不例外,因此在其咽底壁的肌肉組織中經常有正在发育的备用咽齿。咽齿与咽頂壁的角質墊相对。角質墊着生于基枕骨,呈盾形,前寬后窄,表面有几条纵横的沟道将角質墊划分成数行隆起的小方块。角質墊随着鱼体的生长而增厚加大,同时咽齿也相应地换大。生活时食物經咽齿与角質墊对磨而磨碎。因此可以说:后咽部的主要功能为咀嚼食物。后咽壁的粘膜褶形状随所处地位而有所不同,在角質墊之前,頂壁为叶状;其相对的底壁则为分支叶状;在側壁则为数行纵列皱褶,其中有1列特別高大,并一直延續到食道的兩側,但其高度則逐漸变低。

食道很短,其长度在体长9.1厘米的草鱼为0.13厘米。它的走向略向心脏背部傾斜,穿过心腹隔膜进入腹腔而与腸管相連。从外表看,食道与腸管交界处有一个紧隘,即所謂食道腸紧隘(oesophago-intestinal constriction)。在这紧隘前的背部稍偏左处,有一小管从食道通出,就是鳔管(pneumatic duct)。从里面看,食道的粘膜褶为較有規則的纵紋并向左右分出小支;然后与食道腸紧隘的隆起——食道腸括約肌(oesophago-intestinal sphincter)相交

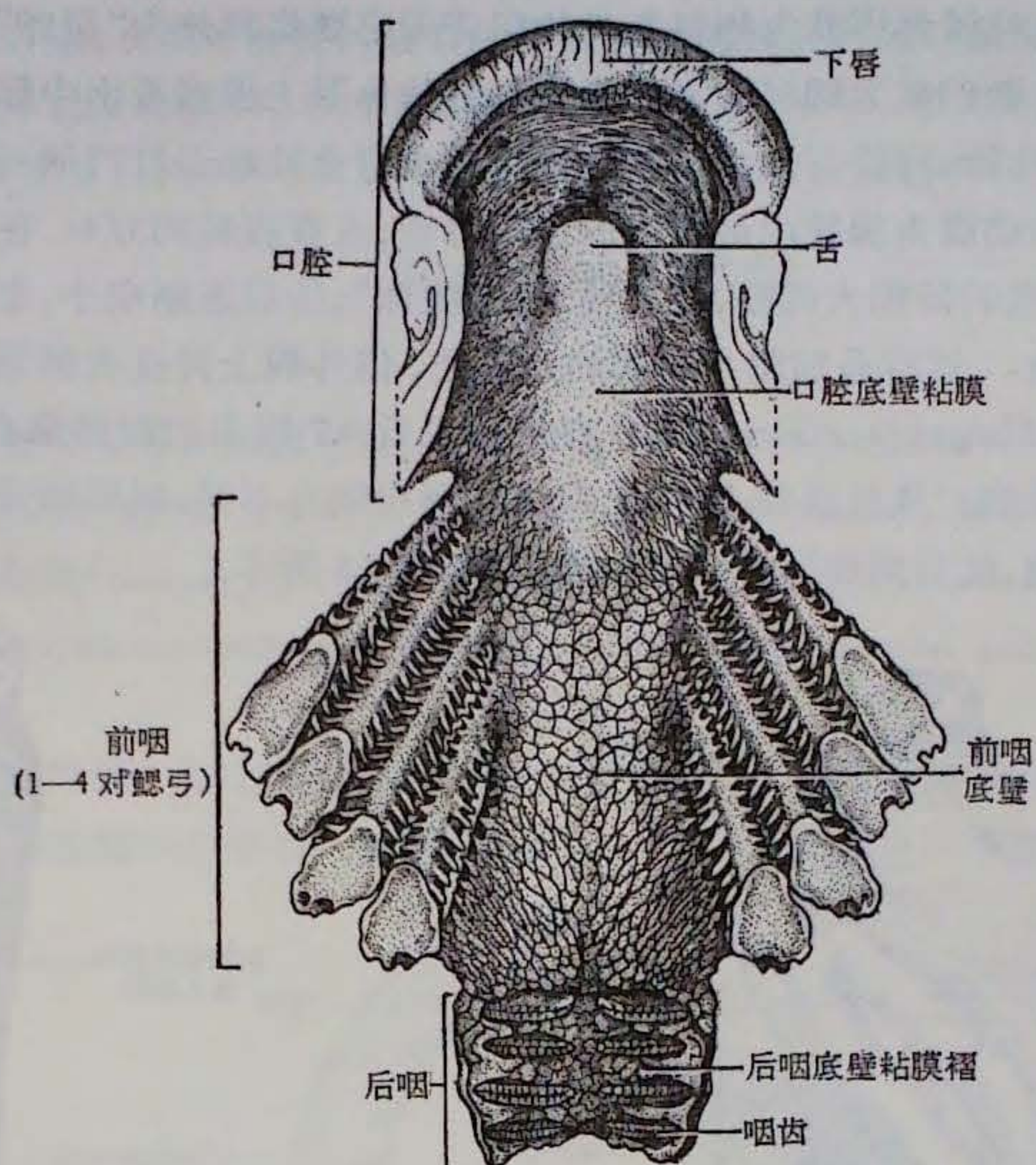


图2 口腔到后咽底壁的表面观。

Surface view of the floor of the buccal cavity to posterior pharynx.

接。括约肌的粘膜层呈白色,有8—9道纵行的粘膜褶规则地排列于其上(图3)。

草魚的腸管約为体长的2倍左右^[4],由食道經8次盘曲而至肛門口,盘曲的形状如图4所示。为了叙述方便計,我們将它分为前腸(fore-gut)、中腸(mid-gut)和后腸(hind-gut)3部。这与 Al-Hussaini 氏^[7]将鯉科魚类的腸管分为3肢基本上是一致的,所不同者仅后腸或第三肢的起点略有分歧而已。Al-Hussaini 氏对斜齿鰱(*Rutilus*)和鮡魚(*Gobio*)是以腸管最后一个弯曲起至肛門段称为后腸的,但是对鯉魚則延长到倒数第三个弯曲处起算,这

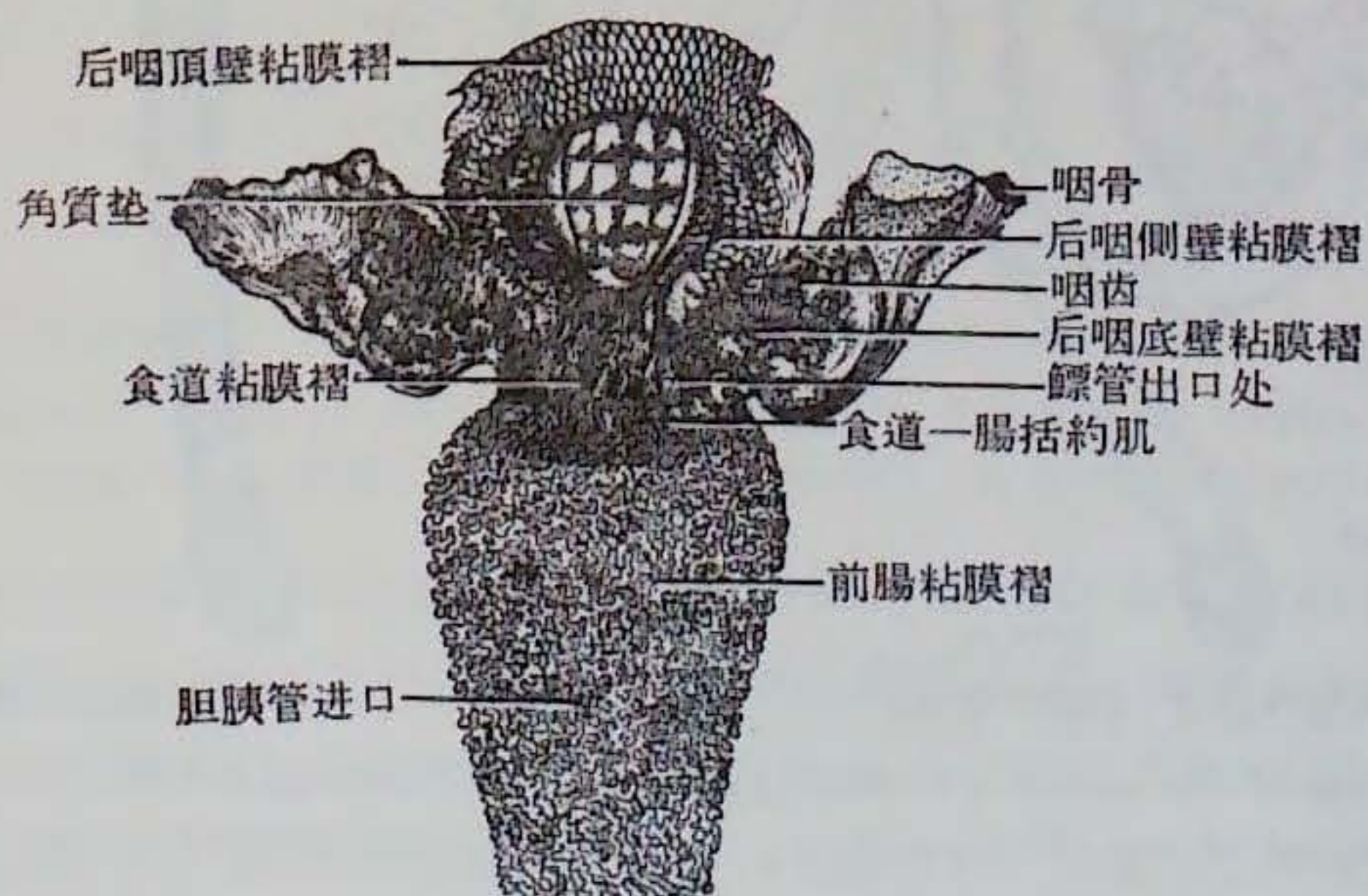


图3 后咽到前腸的剖面。

Inner view of the dissected posterior pharynx to fore-gut.

就显得不一致了。林浩然^[2]认为鲤科鱼类的肠管无必要将其分为“肠球”和“肠本部”，更谈不到有后肠了。我们认为鲤科鱼类的肠管虽然从外形上很难看出中肠与后肠有明显的区别，但为了便于比较，可按习惯将肠管的最后一个弯曲处起至肛门的一段称为后肠。

前肠 草鱼的前肠为肠管中最粗大的一段直管，直贯腹腔的3/4。在食道括约肌后突然膨大，成为这一段的最粗大部分，有人称之为“肠球”，往后逐渐变小，至腹腔的3/4处折向背面再向前弯曲。这就是前肠与中肠的分界处，但外貌上并没有明显的区别。9厘米长的草鱼，胆胰管（hepatopancreatic duct）在括约肌后0.7厘米的背部偏右处进入前肠，其基部略为膨大如壶腹。从里面看，前肠粘膜褶的形貌颇有不同，以胆胰管为中心的前后粘膜褶高而极度弯曲，往后则作“人”字形地排列，如图4A所示。

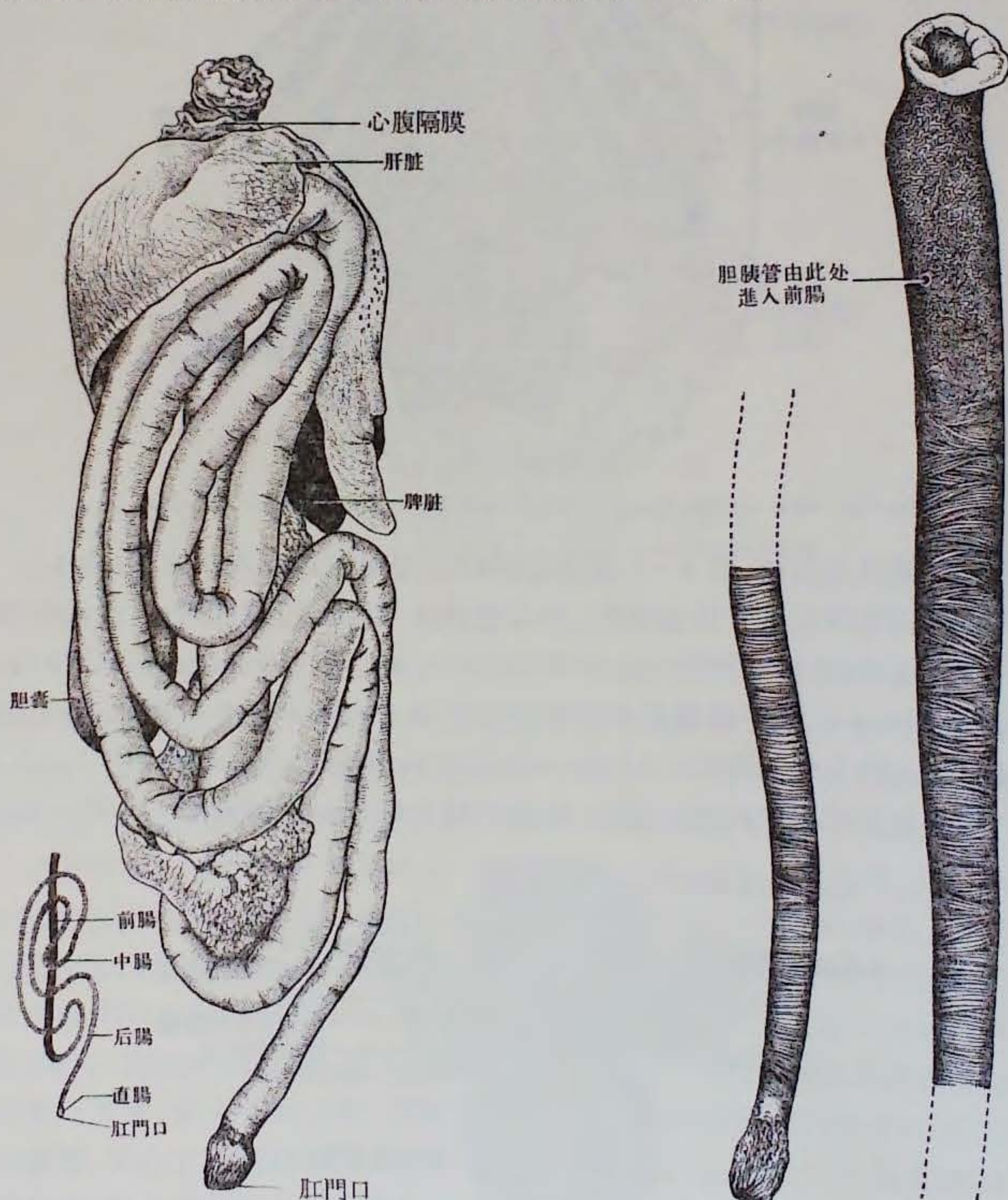


图4 草鱼的消化器官，示肠的盘曲。

The digestive organs of the grass carp, showing the convolutions of the intestine.

图4A 内壁外翻的肠管，示粘膜褶的排列形状。
The intestine turned inside out to show the arrangement of the mucosal folds.

中肠 肠管自第一个弯曲起，至第八个弯曲止，我们称之为中肠。这是全肠中最长的一段，但前后粗细几乎一致。从肉眼观察，内部的粘膜褶均为平行的环纹。

后腸 如上所述,我們將腸管的最后一个弯曲处起到肛門的一段直管称为后腸,其与中腸分界处不仅外貌沒有区别,就是粘膜褶的紋理也是一样。唯一的差异为其直径逐渐向肛門端縮小,及至近肛門的一段,粘膜褶由环紋轉变为縱紋,我們又称这一段为直腸。

三、消化道的組織学

(一) 口腔

草魚的口腔壁主要是由粘膜层(mucosa)与粘膜下层(submucosa)及部分肌肉(muscularis)所組成。粘膜层为复层上皮組織(stratified epithelial tissue),其中包含有味蕾(taste bud)和粘液分泌細胞(mucus-secreting cell),粘膜层之下为基底膜(basement membrane),再下面为結实层(stratum compactum),結实层之下为固有膜(lamina propria)及粘膜下层。兹分段描述于下:

口腔的最前端为唇,由較厚的复层多角形上皮組成。上唇的前緣至上颌瓣和下唇关闭时接触上颌瓣的隆起部分都有一层角質化的上皮細胞(图5),其厚度最多有8—9个細胞

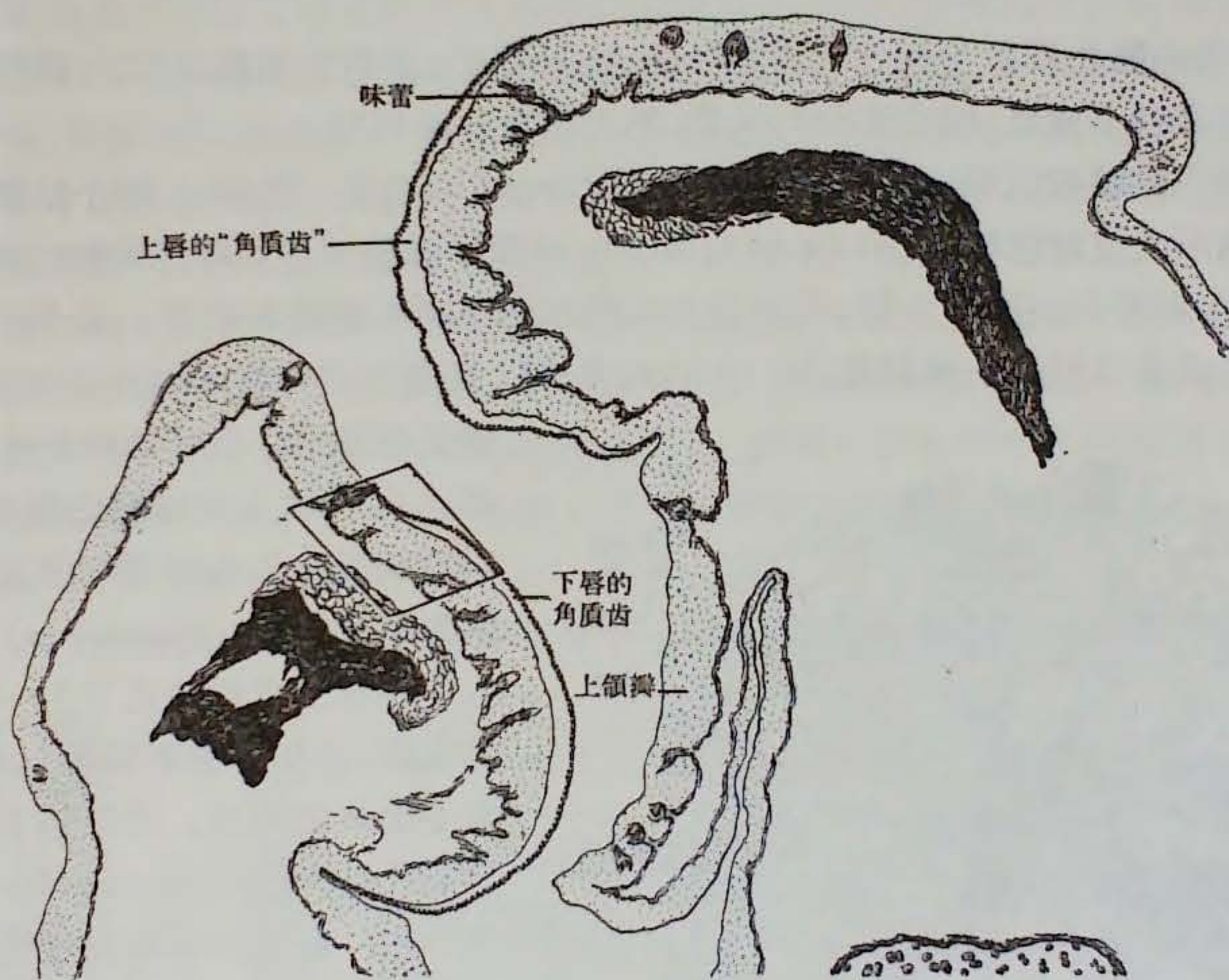


图5 上下唇縱切面(8微米),示“角質齿”分布的輪廓。Heidenhain's azan 染色。

Longitudinal section of the upper and lower lips, showing the outline of the arrangement of the so-called “horny teeth”. Heidenhain's azan.

胞之多。用海氏苏木精染色呈蓝黑色;用海氏偶氮洋紅染色則呈紫紅色。最表面的一层細胞,由于每个細胞向心收縮的結果,形成疏松的、锥堞形的、表面参差不齐的所謂“角質齿”(роговые зубы)(图5A)。这时細胞核已消失不見,有些基部也出現松动將脫落的样子。我們同意 Minzenmay 氏^[15]的意見,这是即将脫落的角質細胞;而不同意 Еремеева 氏^[6]的見解,即“角質齿”系由几个角質細胞組成,而且是不易脫落的結構。

角質化細胞以下为多角形上皮細胞,細胞膜較厚,靠胞膜周围的胞質很浓厚,染色較

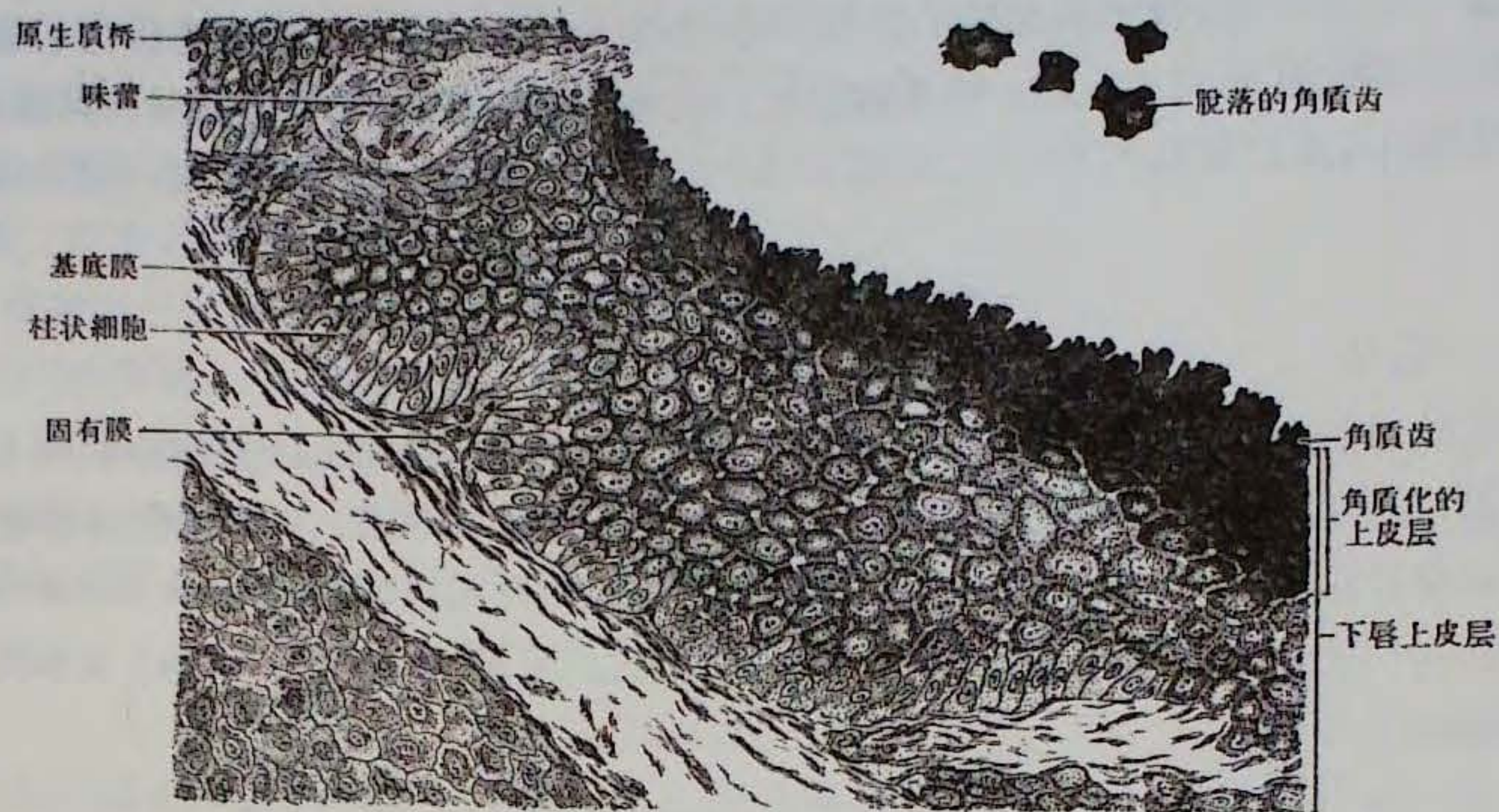


图 5A 图 5 标出部分的放大。

Higher power view of the demarcated portion of Fig. 5.

深,并有线状的原生质桥与相邻的细胞联接;核长卵形,多数有两颗核仁。最下为单层柱状细胞。在这段上皮里,偶有深藏的味蕾,但无粘液分泌细胞。

口腔壁的粘膜褶低而不明显,褶间的隐窝(crypt)也很浅(图6)。每个粘膜褶的表层由复层多角形上皮细胞组成(图19 A:3, B:3),核圆形或椭圆形,具有清晰的染色网和核仁,有时也可以看到在进行分裂,同时最表面的细胞不断在萎缩和脱落。多角形上皮细胞之下为单层或复层柱状上皮细胞(图19 A:2, B:2),其基部有时膨大而相互复迭;核卵形或长椭圆形,位于细胞的中部或中下部。在柱状上皮细胞之间及基部,可以看到很多染色较深的游走细胞,多数为淋巴细胞(lymphocytes)。

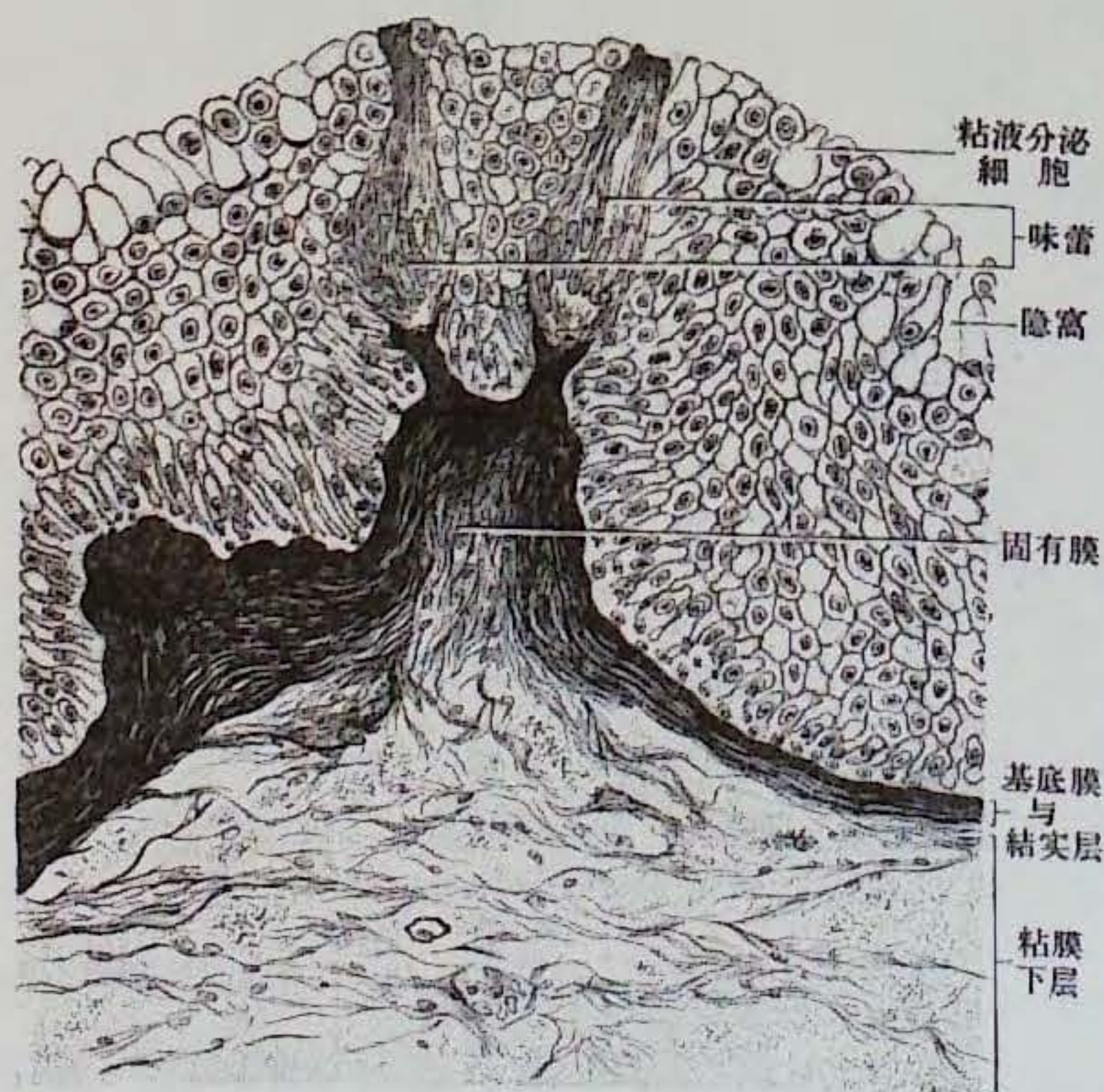


图 6 口腔底壁的横切面(8微米),示一个粘膜褶的构造及味蕾、粘液分泌细胞的分布状况。铁苏木精伊红染色。

Cross section of the floor of buccal cavity (8 μ), showing the structure of a mucosal fold and the distribution of the taste buds and mucus-secreting cells. H. E.

柱状上皮细胞之下为一层极薄的基底膜,在切片上表现的只是一条线,看不出其他构造,而且与下面结实层的胶原纤维(collagenous fiber)相混,颇难分辨。结实层的胶原纤维用海氏苏木精伊红染色呈深棕黑色,靠近基底膜的部分粗而紧密,其下逐渐疏松。这一构造在口腔上皮里特别显著。以下为疏松的网形结缔组织(areolar connective tissue)即粘膜下层。在这层中可以看到微血管和静脉管以及神经纤维等。

从唇后起,复层上皮层里都有味蕾,其分布的疏密情形见表1。

表1 草魚口腔內味蕾数目的变化

口腔最前端以后(毫米)		0.824	0.920	1.016	1.056	1.248	1.352	1.560	1.704	1.800	1.896
一个切面上的味蕾数	口腔頂壁(个)	4	3	5	8	6	4	5	6	2	2
	口腔底壁(个)	8	6	5	5	5	3	4	7	6	2
口腔最前端以后(毫米)		1.960	2.048	3.136	3.328	3.424	3.552	3.744	3.904	4.376	4.792
一个切面上的味蕾数	口腔頂壁(个)	5	2	2	4	4	0	0	0	2	1
	口腔底壁(个)	2	3	2	0	3	0	3	0	0	0

口腔里的味蕾呈烧瓶形,大小在 $72 \times 23-76 \times 24$ 微米,其基部着生于固有膜的突起上。通常一个突起有一个味蕾,但有可多至2—3个者(图6)。味蕾是由两种細胞組成,即感觉細胞和支持細胞。前者呈梭形,核长椭圆形,纵列于味蕾的中央,頂端有火焰状的細纖維一直延伸到上皮表面的开口处。支持細胞的輪廓不很明显,核呈短椭圆形,常位于感觉細胞的底部及中間,起支持作用。

口腔复层上皮中除了味蕾外还有众多的粘液分泌細胞,它們的形状有袋形、梨形或指形种种。通常核呈扁圆形,位于細胞的基部;正在形成中的細胞,核为椭圆形或圆形,位于細胞中下部,周围被粘液包裹。这些細胞的染色反应深浅也不很一致,这可能与其发生、分泌活动和分泌物在細胞中充滿程度不同有关。粘液分泌細胞大多分布于粘膜的表面及粘膜褶的隱窝里,正在形成的細胞則在粘膜层的中間(图7,8)。

上颌瓣的横切面为柳叶状的复层多角形上皮組織,中央由叶脉状的固有膜貫穿着;在其腹面有很多味蕾和粘液分泌細胞,但在背面則只有粘液分泌細胞。这与 Al-Hussaini 氏^[7]所叙述的情况是一样的。从形态結構来看,上颌瓣为取食和呼吸时密閉口唇的結構,其背面接触食物的机会少而与口腔頂壁上皮接触磨擦的机会多,故多粘液分泌細胞而少味蕾,而腹面的情况則恰好相反(图7)。

草魚的舌从組織形态来看很原始和簡單。它仅由口腔底壁的粘膜层隆起而成,沒有

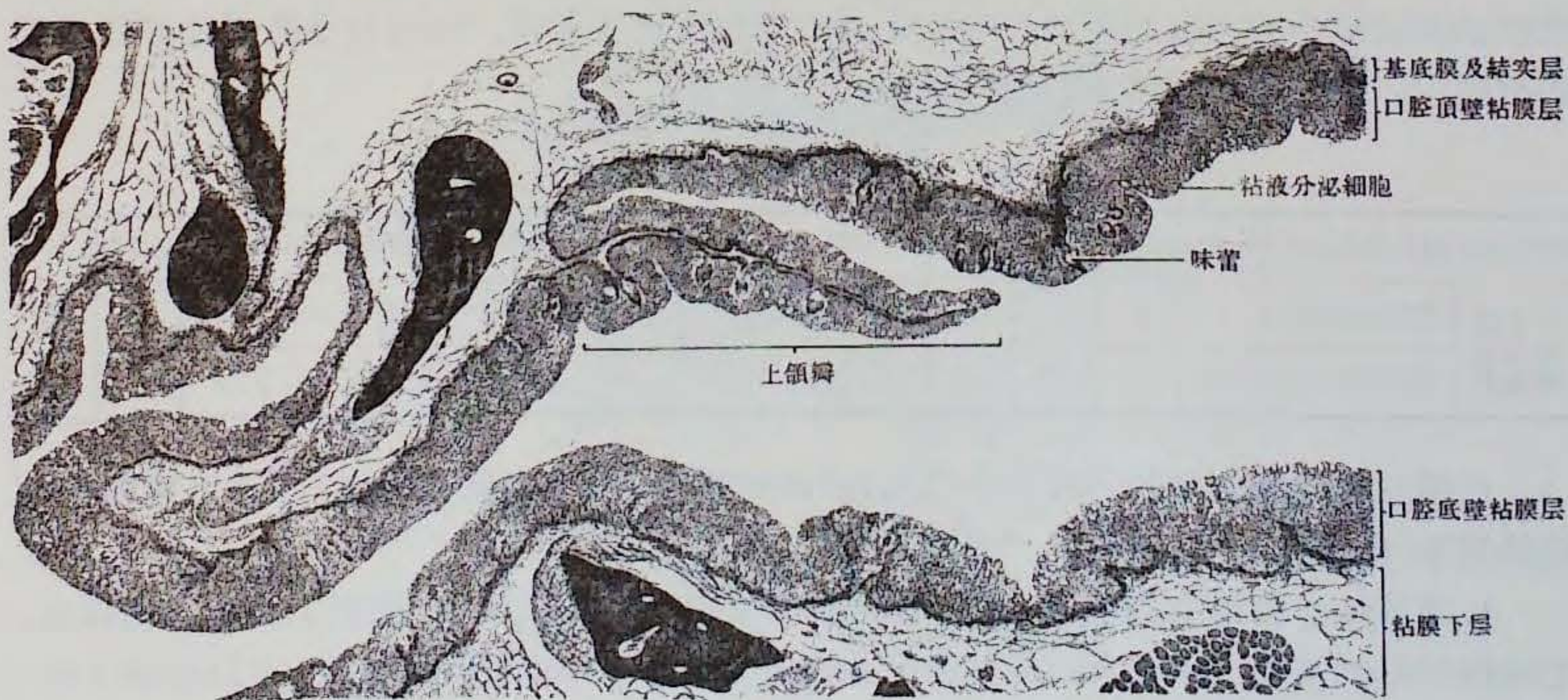


图7 口腔前端横切面(8微米),示上颌瓣。鉄苏木精伊紅染色。

Cross section of the anterior buccal cavity, showing maxillary valve (8μ). H. E.

象其他高等动物所必具的肌肉組織。复层多角形上皮比口腔壁略厚,但較平坦,几乎看不到隐窝。粘膜层下为疏松結締組織,与脂肪細胞包围于支持舌的基舌骨周围。再下层为成对巨形的頰骨肌(musculus geniohyoidus)。舌上味蕾的分布并不比口腔壁更多,而且与口腔一样越往后越少。由此不难看出,草魚的舌沒有帮助吞咽食物的能力和特別敏銳的味觉(图 8)。

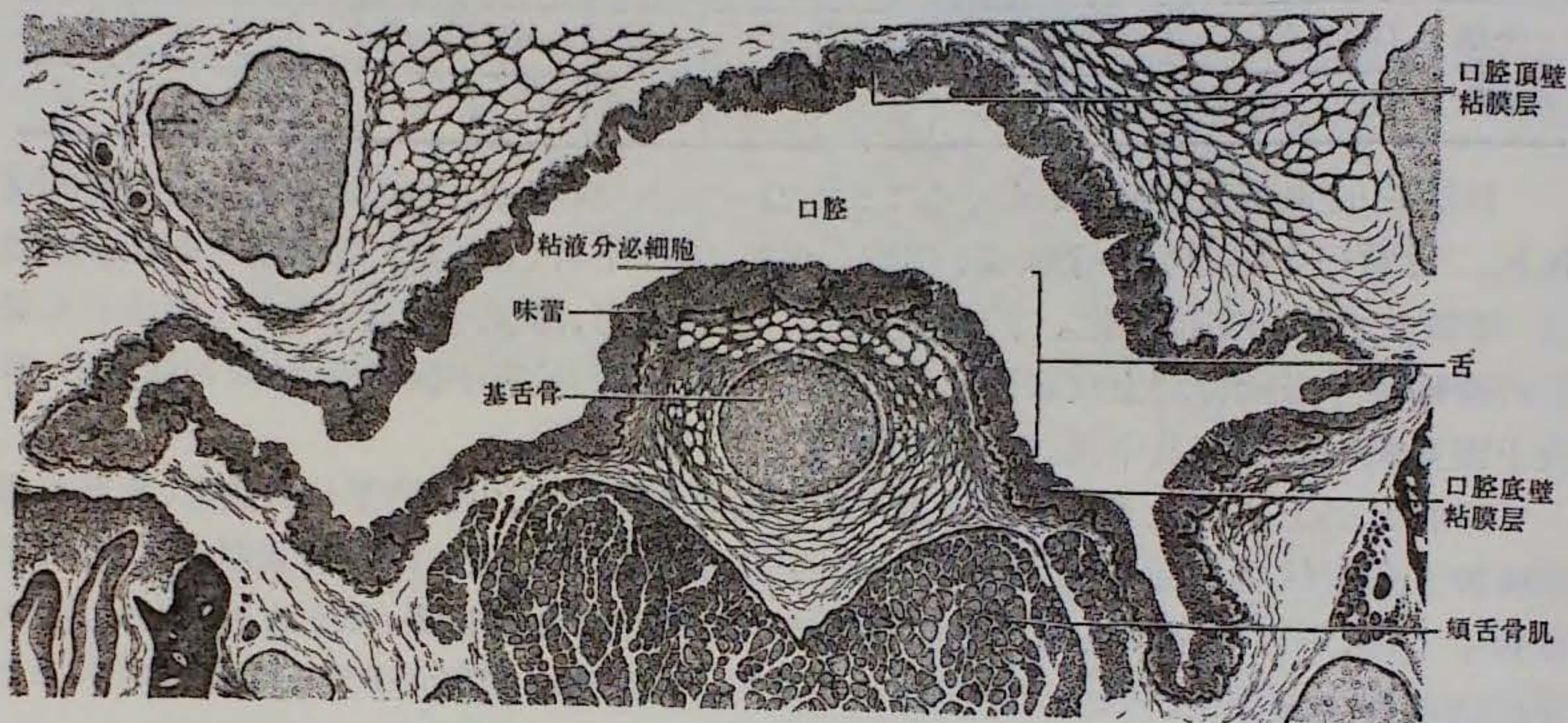


图 8 口腔的横切面(8微米)。鉄苏木精伊紅染色。
Cross section of the buccal cavity (8 μ). H. E.

(二) 咽

咽可分为前后两个部分。前咽粘膜褶的組織形态以及粘液細胞和味蕾的形状,与其在口腔者基本上是一样的(图 9、10)。頂壁的粘膜褶比底壁略高,所具味蕾的数目比在口腔者为多,而且其頂壁比底壁多,后部比前端多(表 2),有时在 1 个固有膜的突起上,可多达 6 个。鳃耙的上皮組織中也有味蕾,但为数較少,然也有 3 个集中在 1 个突起上的。在疏松結締組織中有丰富的脂肪細胞和走向不同的横紋肌纖維,而且有些肌纖維能深入到固有膜中。这是与口腔部分的主要区别。

表 2 草魚前咽內味蕾数目的变化

前咽最前端以后(毫米)	0.416	0.496	0.760	0.656	0.752	0.840	0.928	1.016	1.104	1.192	1.280	1.368	1.456	1.544	1.632
一个切面上的味蕾数															
前咽頂壁(个)	7	8	14	13	12	10	14	12	18	14	15	10	14	4	11
前咽底壁(个)	2	4	3	6	5	2	3	3	2	3	2	3	6	6	7

后咽的构造可划分为三部分来叙述,即頂壁的角質垫,底壁和咽齿,以及高而分支的粘膜側壁(图 11)。

1. 角質垫: 角質垫(horny pad)是后咽頂壁的主要組成部分,固着于基枕骨的腹面。它由特別厚的复层上皮組成。从組織发生来看,与口唇的結構基本相同,可以分成 3 层,即生发层(stratum germinativum)或称基层、顆粒层(s. granulosum)或中央层和角質层(s. corneum)或表层(图 11、12)。

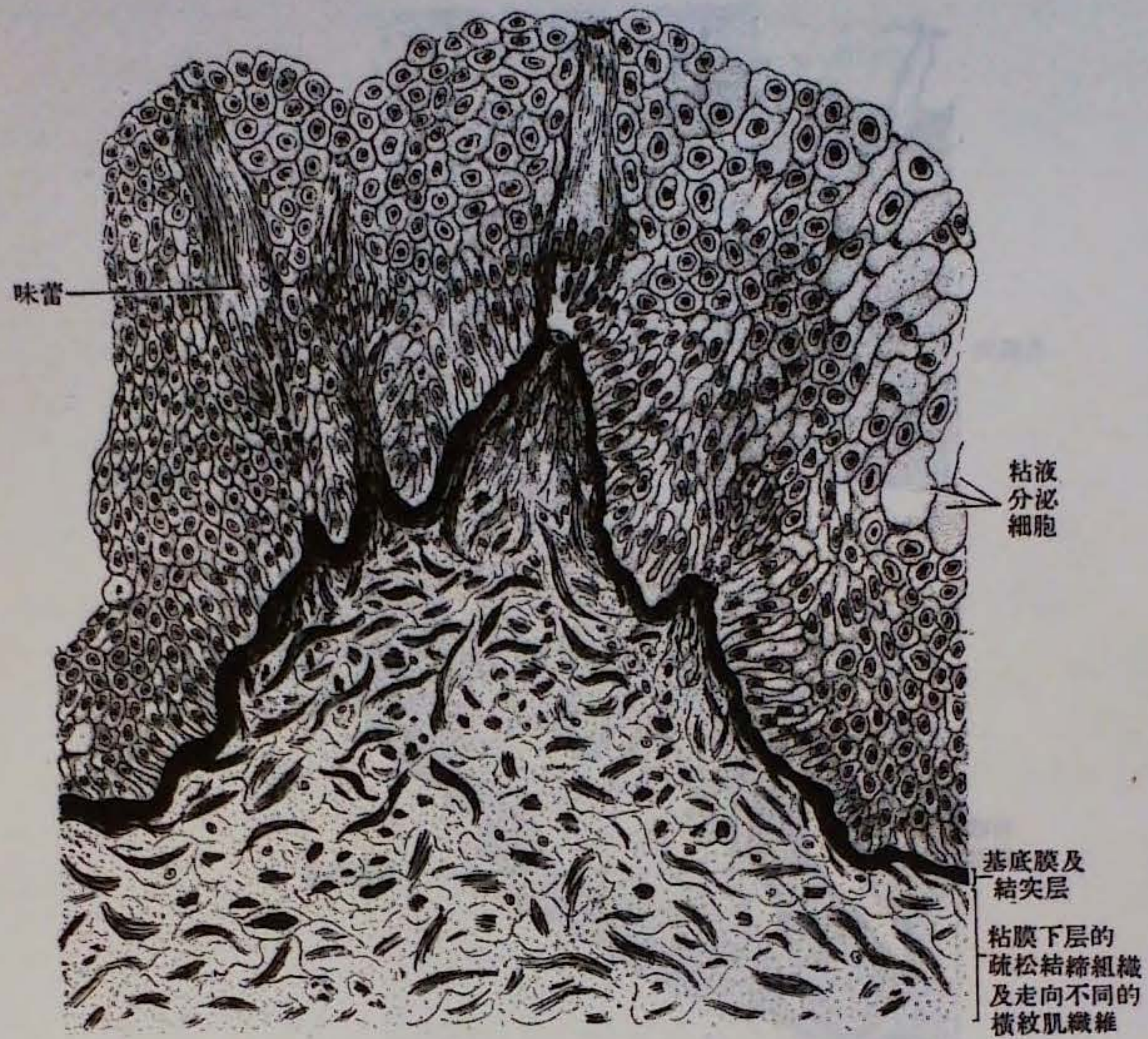


图9 前咽頂壁粘膜褶的横切面(8微米),示一个粘膜褶的构造及味蕾、粘液分泌細胞的分布状况。鉄苏木精伊紅染色。

Cross section of the roof of anterior pharynx (8μ), showing detailed structure of a mucosal fold and the distribution of the taste buds and mucus-secreting cells. H. E.

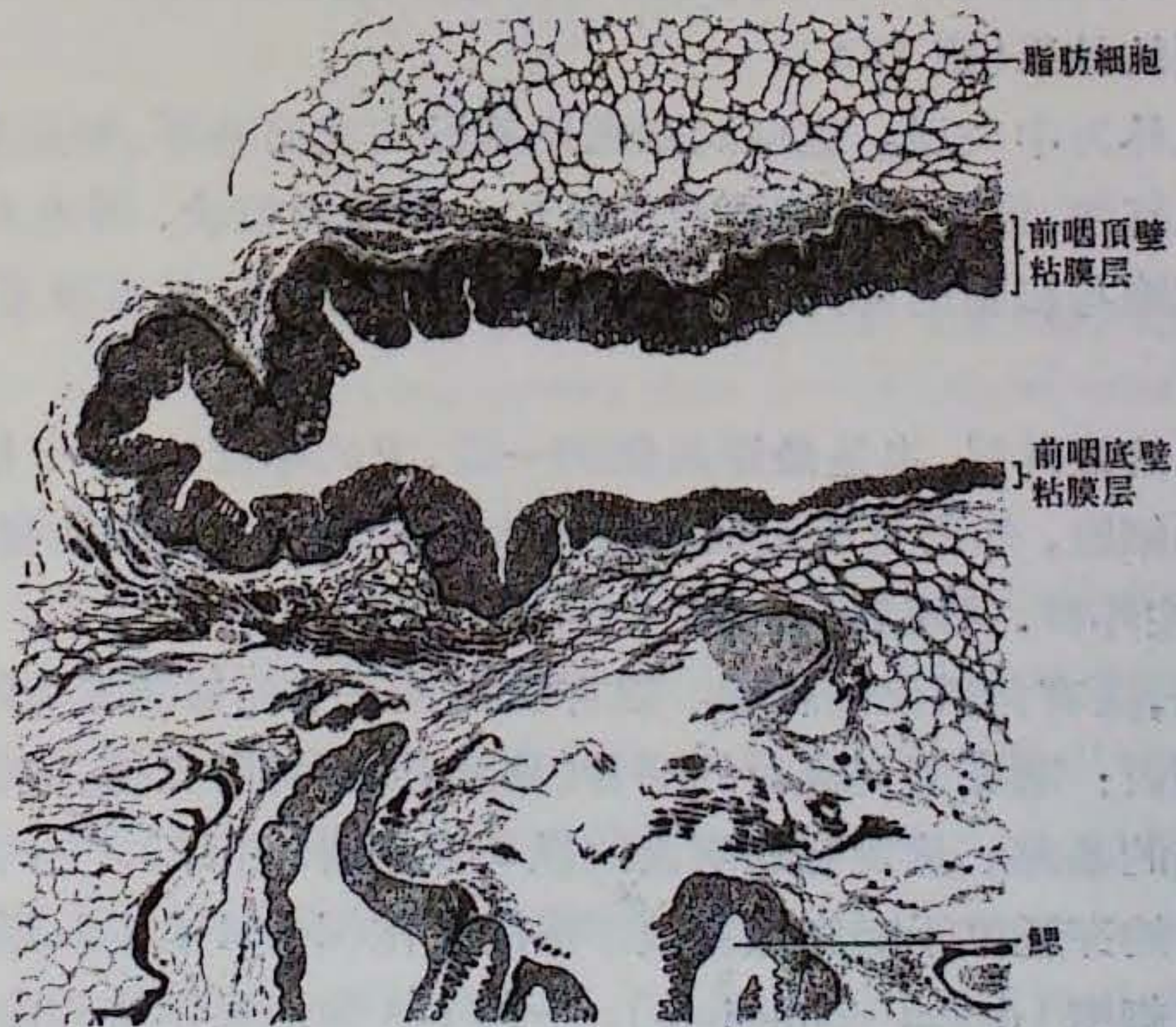


图10 前咽的横切面(8微米)。鉄苏木精伊紅染色。

Cross section of anterior pharynx (8μ), H. E.

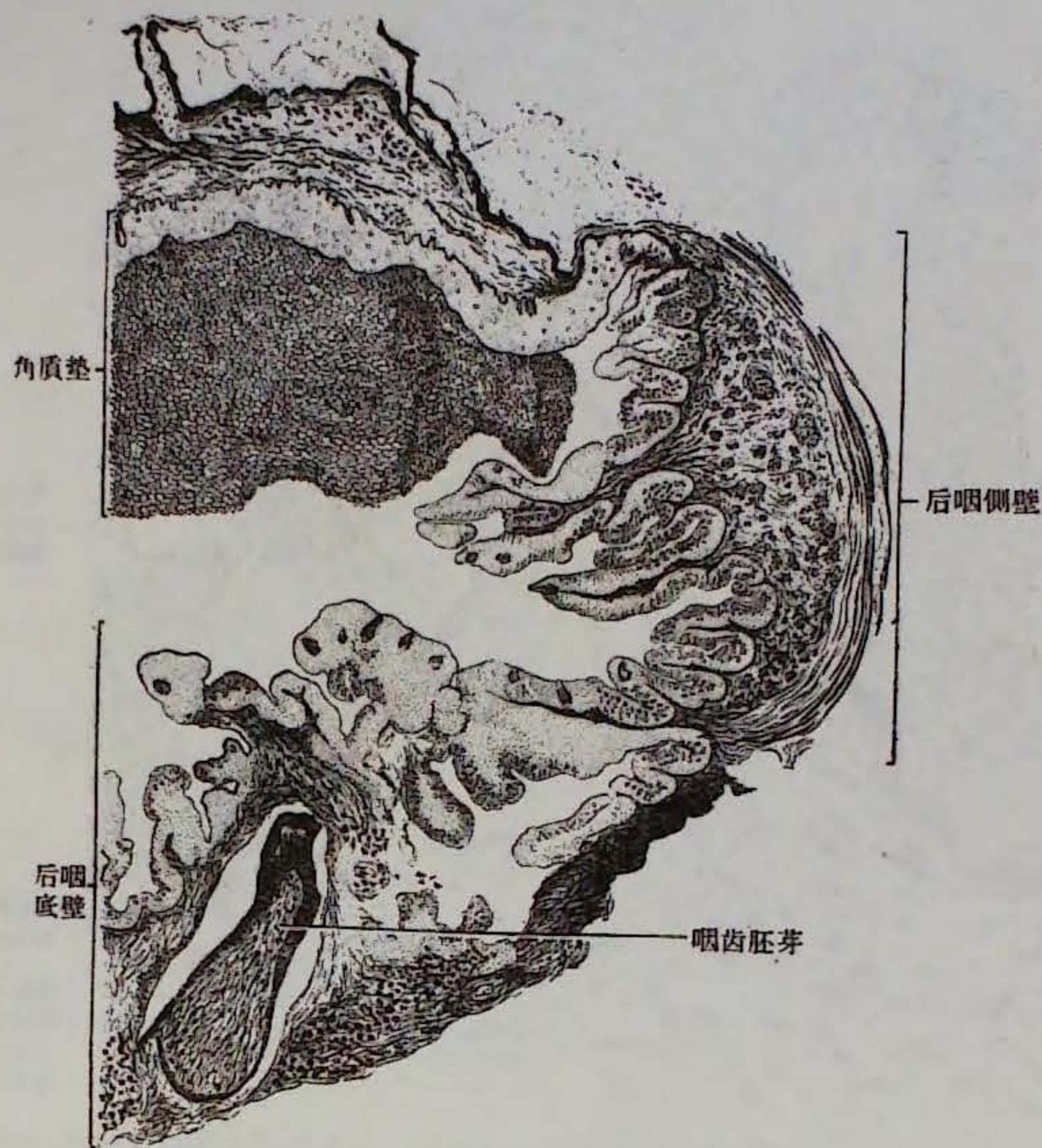


图 11 后咽(去咽骨及咽齿)横切面(8 微米)。鉄苏木精伊紅染色。
Cross section of posterior pharynx (8μ), (pharyngeal bone and teeth removed). H. E.

基层象雉堞样排列于粘膜下层的結締組織上。細胞呈短柱形、紡錘形和橢圓形；核大而明显，很多在进行有絲分裂，尤其在边缘的細胞分裂更为頻繁。角质垫的加大增厚，显然是这层細胞分裂的結果(图 12A)。

紧接于基层之外为中央层。这层的細胞比基层的大而略厚，都呈多角形，核为橢圓形或圓形。核质染色甚浅，但中央有深蓝色的核仁。細胞质粒状，四周尤密，用海氏苏木精染色呈深蓝色。細胞与細胞的排列較疏松，留有較寬的間隙，并有很多綫形的原生质桥彼此連接。

表层是角质垫的最外层，也是最厚最硬的一层，它的厚度約 6—8 倍于前两层的总和。这是完全角质化的細胞，外形呈不規則的鱗片状。在靠近中央层的細胞还可看到干癟了的核痕迹，可是越往外移，就連痕迹也沒有了。

角质垫的边缘，沒有角质化的細胞。这样就保证了它能够随着魚体的长大而长大。

2. 咽底壁和咽齿：咽底壁为成对的咽骨(第五对鰓弓)所支持，咽齿着生于咽骨上，粘膜上皮附着于齿冠的基部。从发育的咽齿的縱切面来看(图 13)，它的构造与哺乳动物的牙齿很相象。咽齿的芽胚位于咽底壁粘膜下层的牙泡(dental follicle)内，基部内壁 2/3 为单层柱状牙质上皮細胞(dental epithelium)，上部 1/3 为两层紧接的内外立方形釉质上皮細胞(internal and external enamel epithelium)，再里为釉质冠(enamel cap)，牙质(dentin)，成牙质細胞(odontoblast)和牙髓(dental pulp)。牙质有无数小管組成的放射形条紋。成牙质細

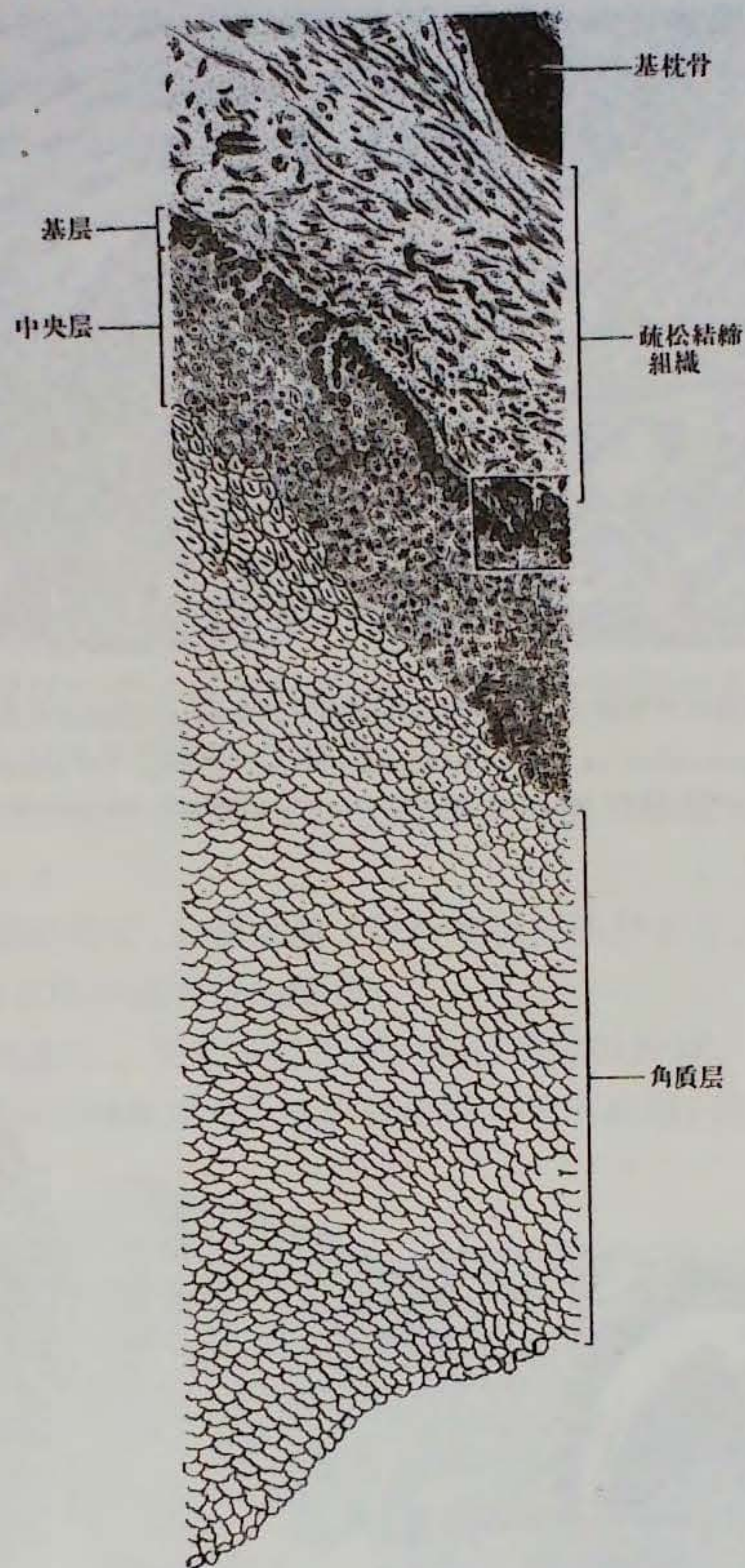


图 12 角质垫横切面(8微米), 示三层细胞类型的构造。铁苏木精伊红染色。

Cross section of "horny pad" (8 μ), showing three types of cellular structures. H. E.

胞仅 1 层之厚与牙髓细胞混在一起不易分辨。

3. 后咽侧壁：粘膜褶与前咽不同，侧壁中央有一个特别高而有多级叶状分支的褶，在其两侧，褶高逐渐变低，分支也较简单，甚至没有分支。褶上的味蕾较少而粘液分泌细胞则大大地增加，甚至成为复层排列，大多呈指状，少数为圆形和梨形（图 14）。粘液分泌细胞所以特别多的原因，我们猜想其作用为便于将食物形成食物团，以利于润滑吞咽。

粘膜褶的顶端为复层鳞状或扁平上皮细胞(stratified squamous epithelium)，边缘较疏松，有即将脱落的细胞，而内部则排列很紧密。基底膜与结实层靠得很紧，不易分辨出来。粘膜下层的结缔组织中有纵行及斜行的横纹肌纤维束，有些还深入到固有膜中。粘膜下层之外为很厚的环行横纹肌纤维（图 11、14）。

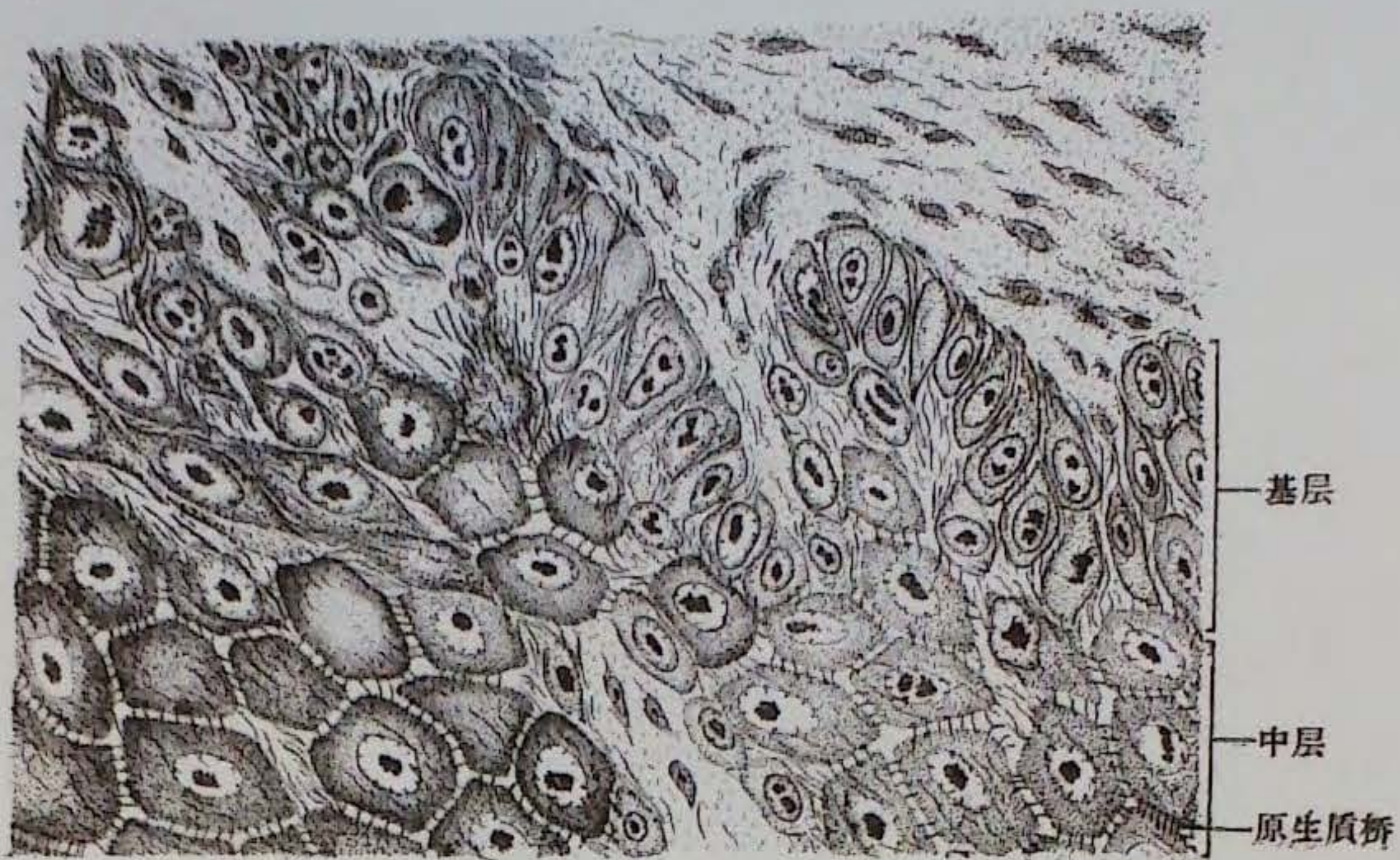


图 12A 图 12 标出部分的放大, 示基层细胞不断进行分裂, 中层细胞有明显的原生质桥。
Higher magnification of the demarcated portion of Fig. 12, showing mitosis in the basal layer and the protoplasmic bridge of the middle layer.

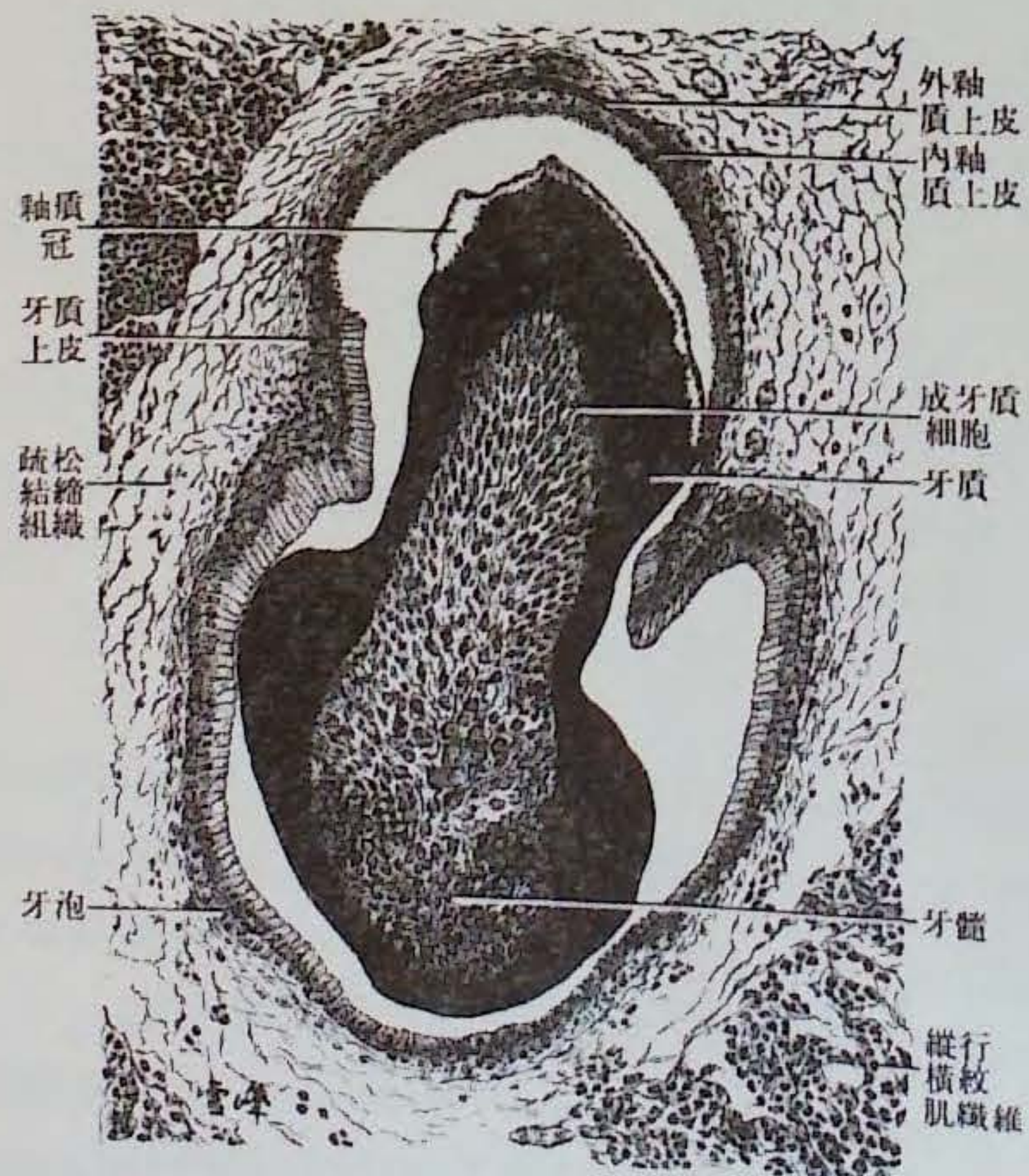


图 13 咽齿胚芽纵切面(6 微米)。铁苏木精伊红染色。
Longitudinal section of the primordium of pharyngeal tooth (6 μ). H. E.



图 14 后咽侧壁粘膜褶放大。
Enlargement of the lateral mucosal fold of the posterior pharynx.

咽底壁的粘膜褶也呈分支状,但較側壁为低,褶頂为复层多角形上皮,細胞膜較厚,排列也很密。这可能因經常与頂壁的角質垫接触和磨擦而引起的适应。底壁的粘液分泌細胞比側壁为少,而味蕾則多于側壁。此外,結締組織內除有縱行的橫紋肌纖維外,还有脂肪細胞。

(三) 食道

食道的粘膜层形成 11—15 个歪斜的粘膜褶,褶頂一般尖削,但也有个别很寬和分支的。粘膜层也是复层上皮組織,基层是复层紡錘形細胞,胞質很少,整个几为紡錘形的核所占据,核膜明显,核仁居中。基层之上为数层多角形細胞和粘液分泌細胞,其最表面常有一至数层扁平細胞,核已萎縮,有的呈現即将脫落之势。粘液分泌細胞的形态构造与后咽部的无甚差异,仅数量較少。它們分布于粘膜褶的兩側和隱窩里,而尤以后者为最多,頂端很少,甚至沒有。

在整个食道的連續切片中可以看到在括約肌前都有味蕾分布,但数量很少。这与 Curry 氏^[9]在鯉科魚类所观察到的情形頗为一致。

游走細胞分布在粘膜褶的基部較多。粘膜层之外为基底膜和結实层,二者排列情况与在后咽部者相似。

粘膜下层为疏松結締組織,其間充滿了縱行的橫紋肌纖維束,有些地方还有少数斜行的橫紋肌纖維,有时固有膜中也有它的踪迹。

粘膜下层之外为肌肉层,它是一层很厚的环行橫紋肌纖維,其厚度較后咽側壁約厚 1—2 倍。在鰓管进入食道的乳突处,肌肉纖維排列較不規則,除环行肌之外尚有縱行橫

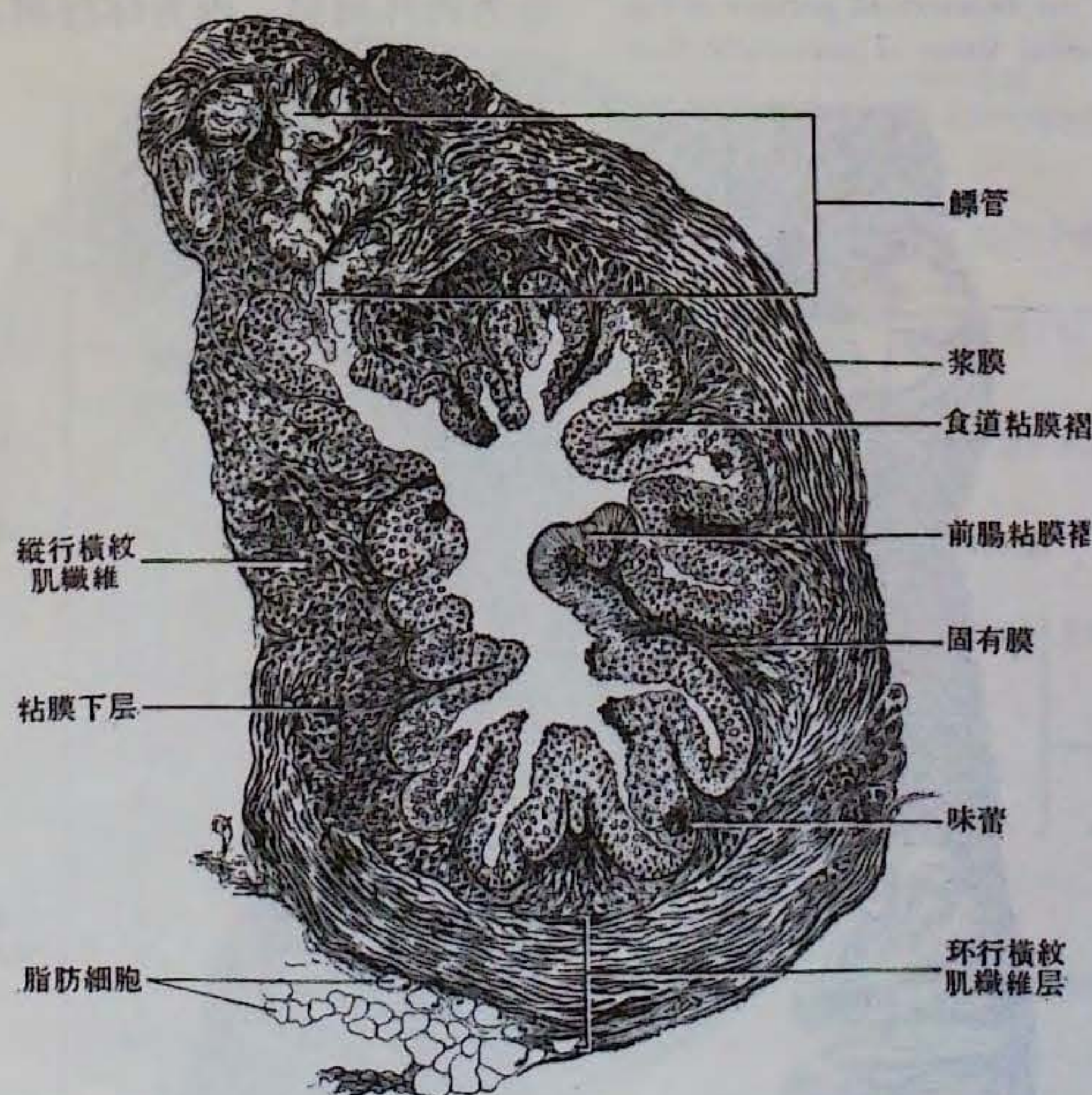


图 15 食道斜切面(8微米),示鰓管由食道左背側长出。鉄苏木精伊紅染色。
Oblique section of the oesophagus (8μ), showing the connection of the pneumatic duct which comes out from the left dorsal side. H. E.

紋肌和斜行肌纖維替代了环行肌纖維的位置(图 15)。

鰓管乳突的粘膜层为单层柱状上皮組織，着色較食道为浅，边缘沒有纤毛或紋状緣 (striated border); 核为长椭圆形，位于細胞的基部，几乎在同一水平上(图 16)。

食道穿过心腹隔进入体腔以后最外面有一层薄而紧密的浆膜，有的地方只有一层間皮(mesothelium)。

(四) 食道——腸括約肌

食道与腸的连接处为食道——腸括約肌。它的粘膜褶在纵切面上为纵行排列。粘膜层的組織形态，在与食道连接的一端与食道相同；其与腸管连接的一端則与腸粘膜褶的組織完全一样(图 17)。

括約肌的粘膜层之外为基底膜和結实层。后者从后咽壁延續而来，至括約肌而終了。在粘膜下层的疏松結締組織內，接近食道的一端有不少纵行的横紋肌纖維(图 18)，及至接近腸管的一端則这种肌纖維就完全消失(图 18A)。括約肌的肌肉层很厚，明显地分为内外两层，內为环行而具有分支的平滑



图 16 图 17 标出部分的放大，示鰓管的上皮組織。
Higher power view of the demarcated portion of Fig. 17, showing the epithelial tissue of pneumatic duct.

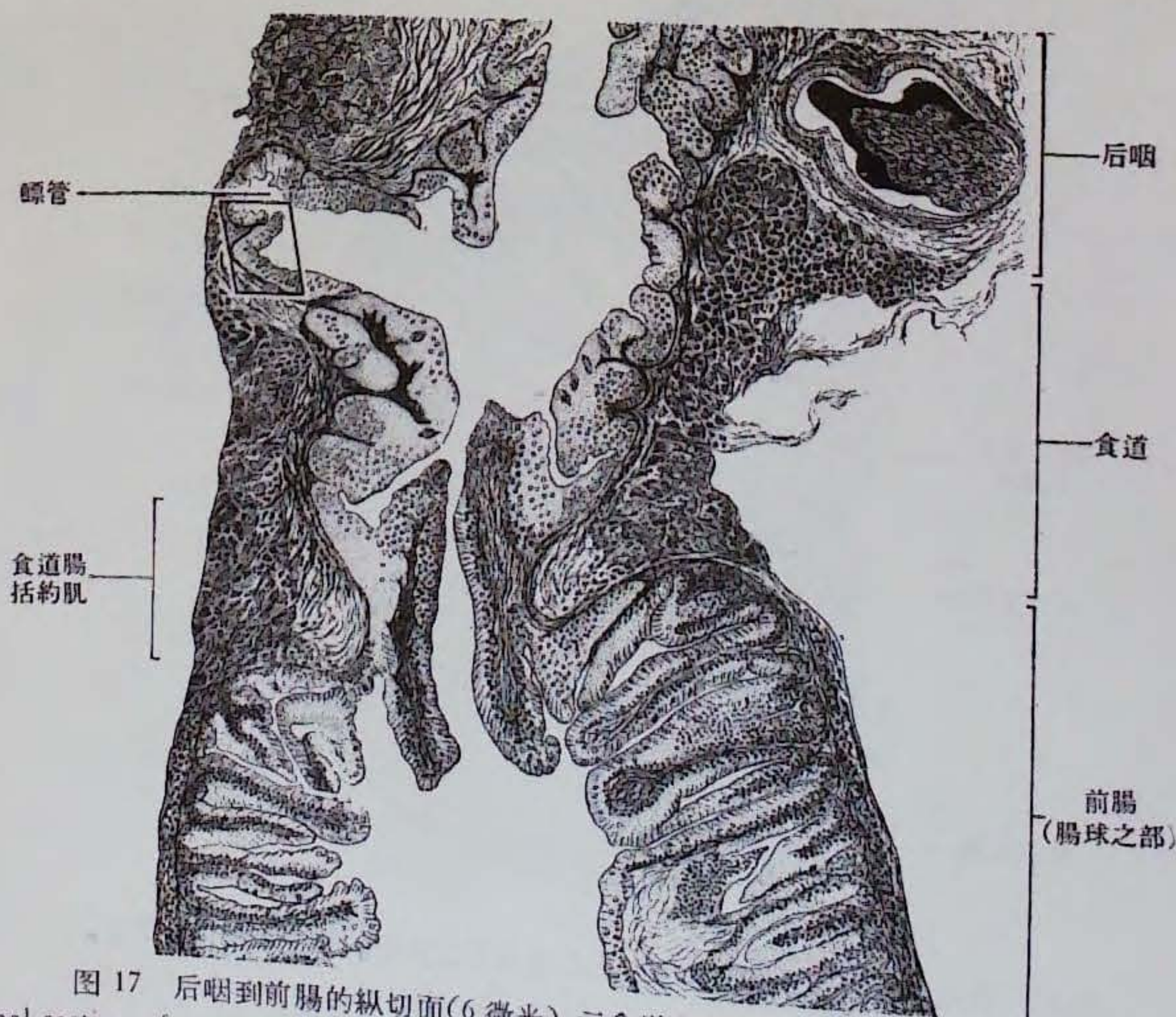


图 17 后咽到前腸的纵切面(6 微米)，示食道腸括約肌。鉄苏木精伊紅染色。
Longitudinal section of posterior pharynx to fore-gut (6 μ), showing oesophago-intestinal sphincter. H. E.

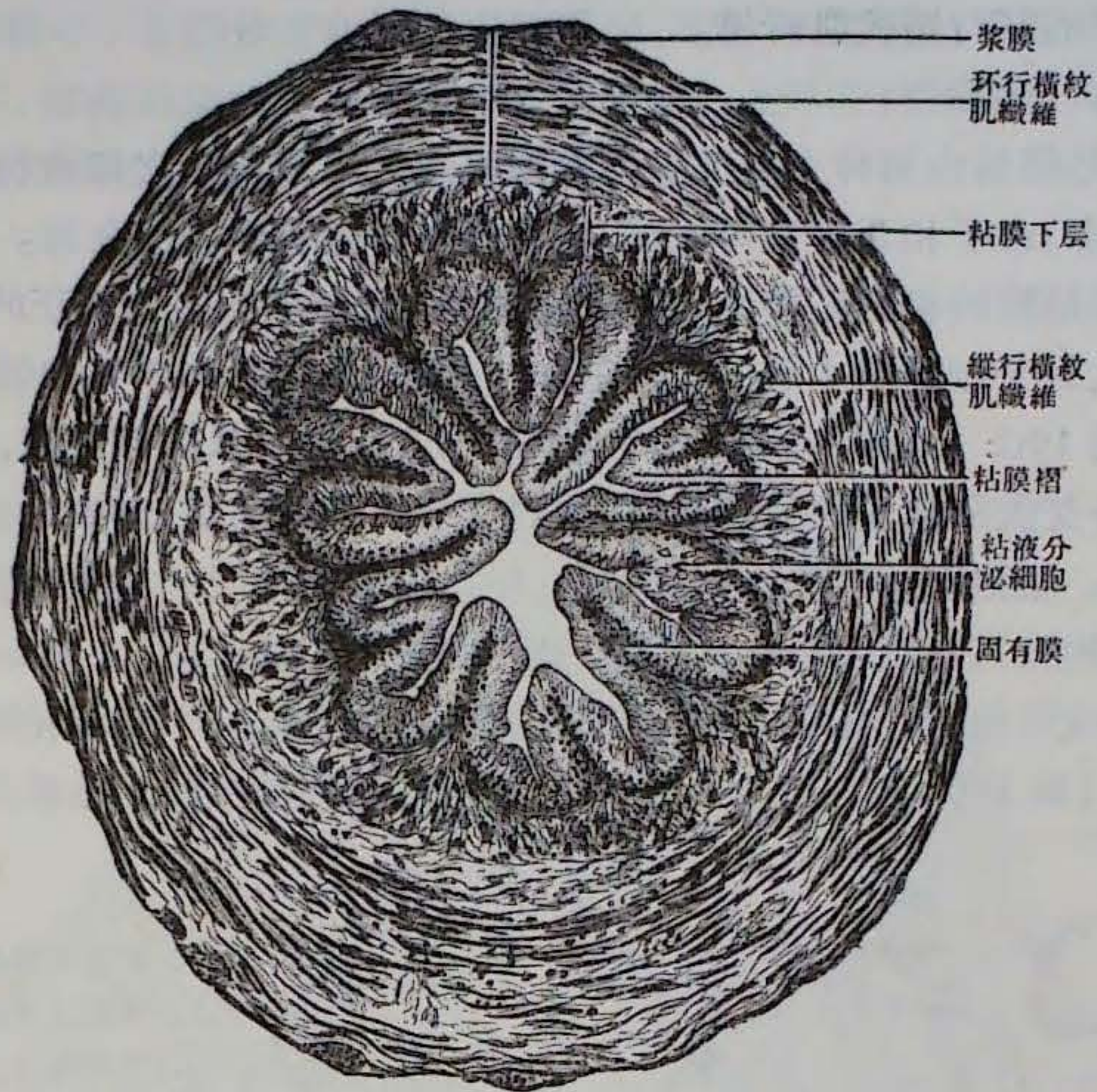


图 18 食道的横切面(8 μ 微米)。鉄苏木精伊紅染色。
Cross section of oesophagus (8 μ). H. E.



图 18A 食道腸括約肌的横切面(8 μ 微米)。鉄苏木精伊紅染色。
Cross section of oesophago-intestinal sphincter (8 μ). H. E.

肌纤维,外为较厚的环行横纹肌纤维。

(五) 肠管

草鱼肠管的粘膜层由两种主要类型的细胞组成,即柱状上皮细胞和杯状粘液细胞。这两种细胞的形态,由于相互排列得很紧,在切片上不容易看得很全面。用 Goodrich 氏^[10]的离析方法,将肠粘膜的细胞完整地分开,则所谓柱状细胞就不是真正的柱状,而是从上而下逐渐变细的、每个细胞至少有一处收缩和一处膨大,膨大部分与相邻细胞的收缩部分刚好镶嵌起来(图 19C: 1)。核一般位于细胞基部膨大之处。从顶侧面观,细胞呈不规则的多角柱状,末端分叉成鸭掌状或吸盘状(图 19C: 1,2); 从侧面观,游离的边缘呈线状直纹,故特称为纹状缘。细胞质一般呈均匀的颗粒,但在前肠和中肠的柱状细胞中,有时在纹状缘以下和核以上的胞质内出现念珠状排列的空泡。这与 McVay & Kaan 氏^[14]在鲫鱼中记述的单个空泡有些相似。杯状细胞上部特别膨大成坛形,其中充满粘液,有时可看到粘液正在分泌出来(图 19C: 3)。这种细胞的形状与食道以前各段的粘液分泌细胞极易区



图 19A 离析的口腔顶壁上皮细胞。
Dissociated epithelial cells of the roof of buccal cavity.

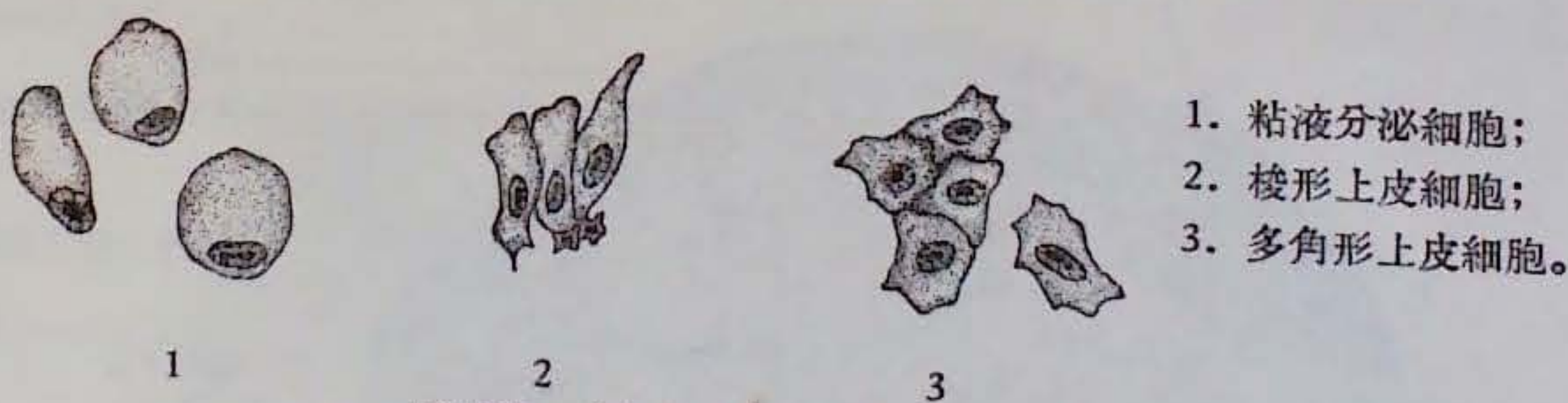


图 19B 离析的口腔底壁上皮细胞。
Dissociated epithelial cells of the floor of buccal cavity.

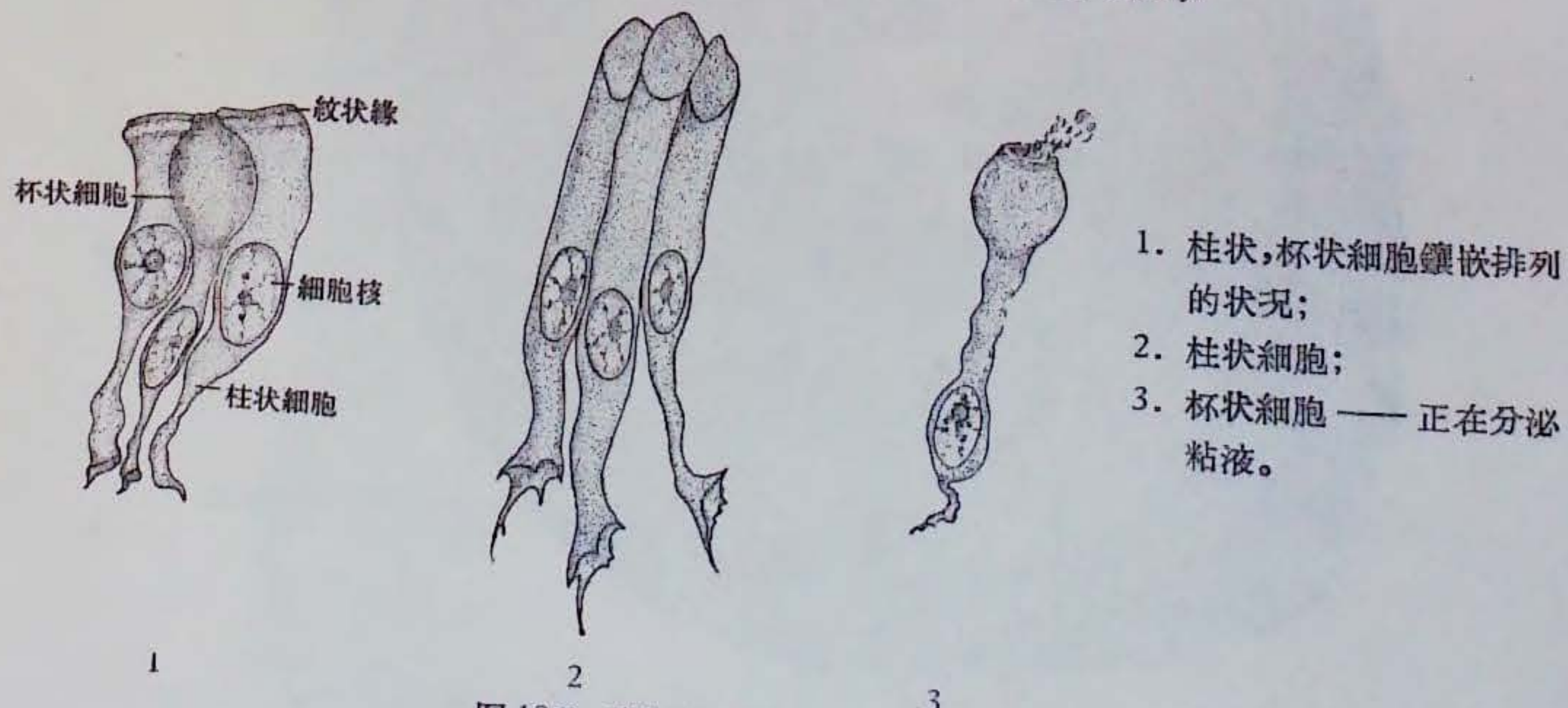


图 19C 离析的前肠粘膜的上皮细胞。
Dissociated epithelial cells of mucosal fold of the fore-gut.

別。在前腸和中腸中，它們分布在粘膜褶的頂端、兩側和隱窩里，可是數目則較食道以前各段為少(圖 20)，惟在后腸的直腸部分則數量特多，尤其在褶間的隱窩里，常成多層排列，同時形狀亦略有改變，常以梨形或橢圓形者為多。

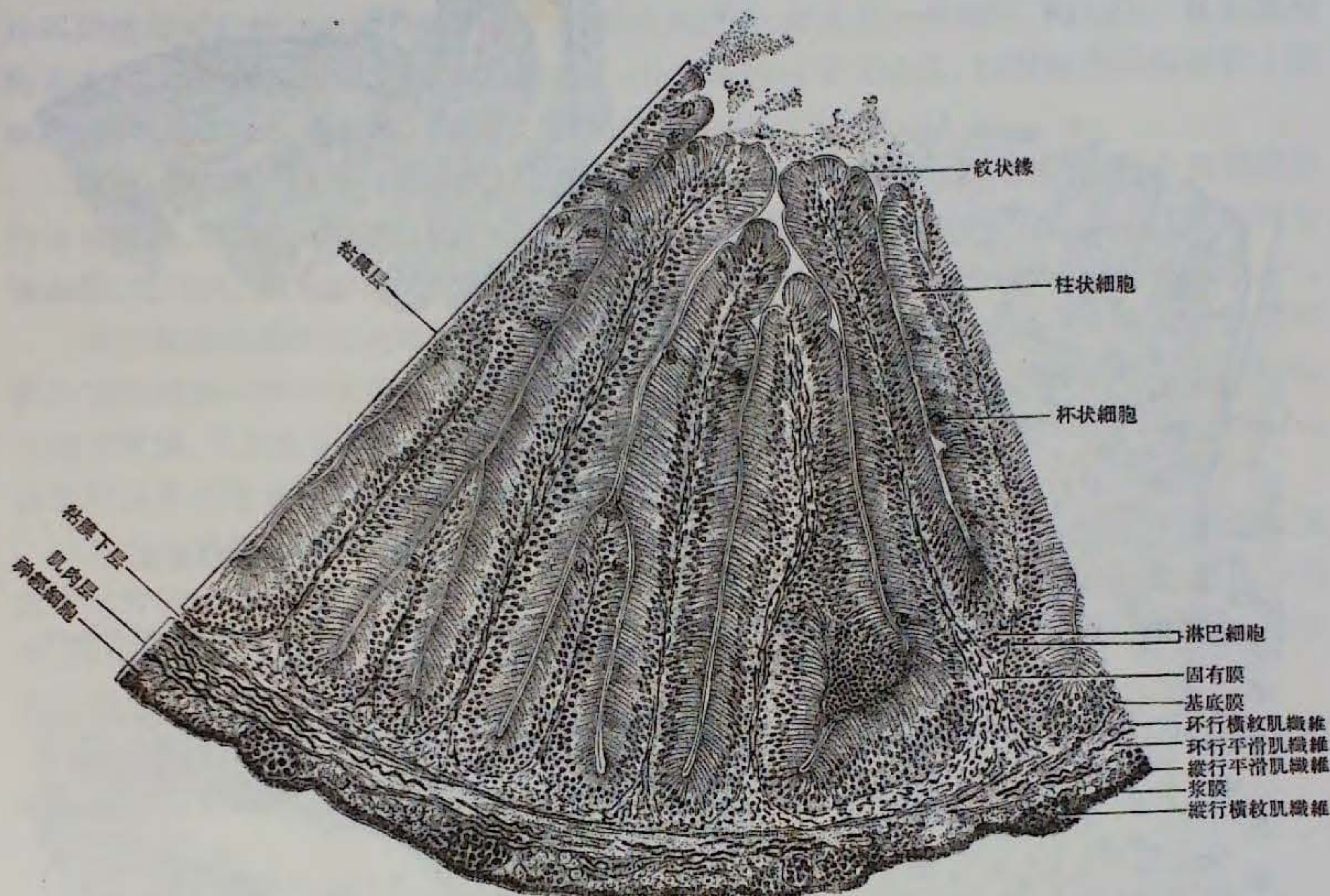


圖 20 前腸橫切面(8 微米)。鐵蘇木精伊紅染色。

Cross section of the fore-gut (8 μ). H. E.

腸粘膜細胞經常有推陳出新的現象，特別是在粘膜褶的頂端，常有數個或一叢細胞脫落在腸腔里。中腸上皮細胞的脫落似乎比其他兩段更為常見，脫換的程度也比較利害。另一方面也可看到細胞在不斷增生，特別在粘膜褶的基部有各種時期的有絲分裂圖景(圖 21)。

粘膜層除了上述兩種細胞之外，還有游走細胞。它們大多位於粘膜褶的基部，也有少數移行到褶的兩側和頂端。在后腸的粘膜基部游走細胞往往成堆成團的排列着。

基底膜在前腸的前端和后腸的直腸部分比其餘部分較清晰易辨。

腸壁的粘膜下層為一層極薄的疏松結締組織，是腸粘膜褶的支柱，內有很多血管和神經纖維。

粘膜下層之外為肌肉層，由平滑肌纖維組成，常分內外兩層，內層為較厚的環行肌，中隔一層結締組織，其中常排列着較大的神經細胞即腸肌叢(myenteric plexus)(圖 24A)，外為較薄的縱行肌纖維。在前腸的前端，胆胰管進入的地段，環行平滑肌之外尚有斷續的環行橫紋肌纖維和縱行的橫紋肌纖維束。往后環行橫紋肌逐漸減少和消失，而縱行的橫紋肌纖維束，除數量亦逐漸減少外，并一直延續到前腸快要終了前才完全消失。中、后腸是

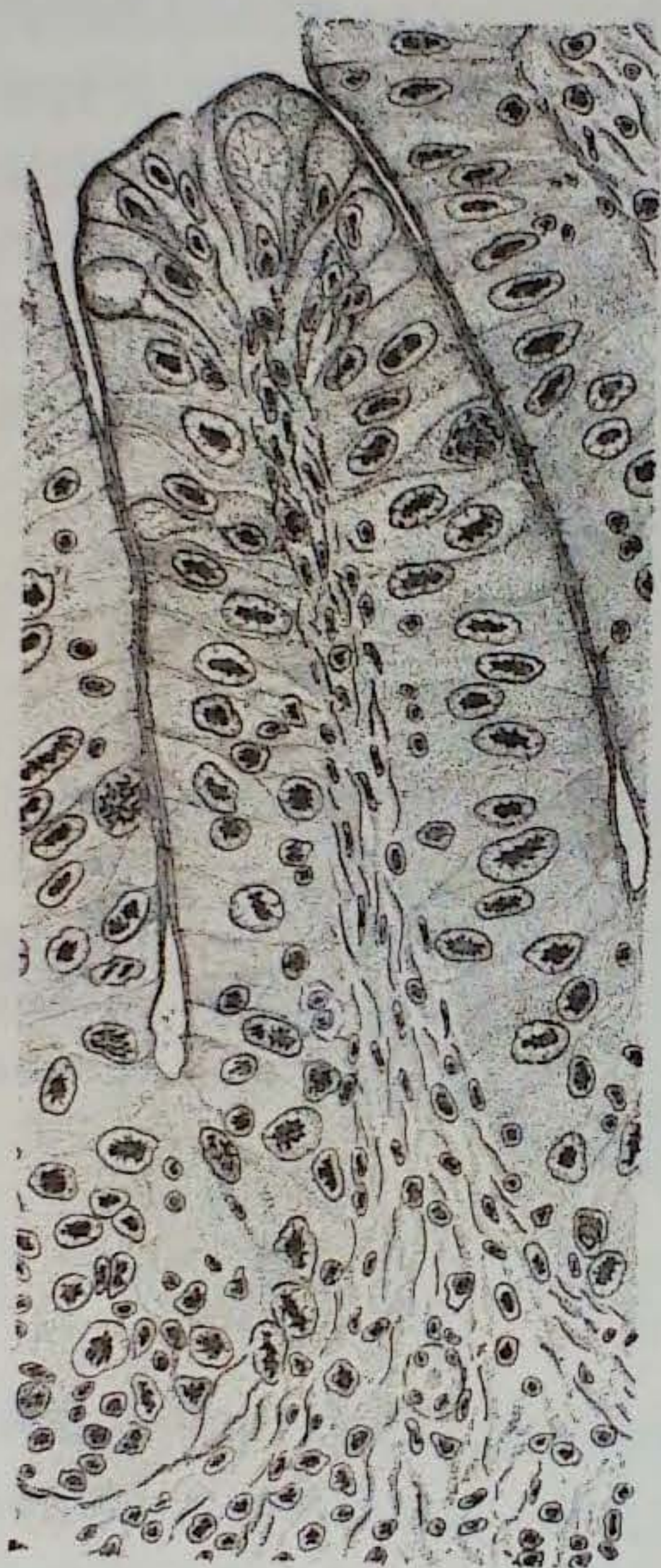


图 21 前肠粘膜褶横切面(8微米), 示粘膜上皮细胞分裂及纹状缘。铁苏木精伊红染色。
Cross section of the mucosal fold (8μ), showing the mitotic figures of epithelial cells and the striated border. H. E.

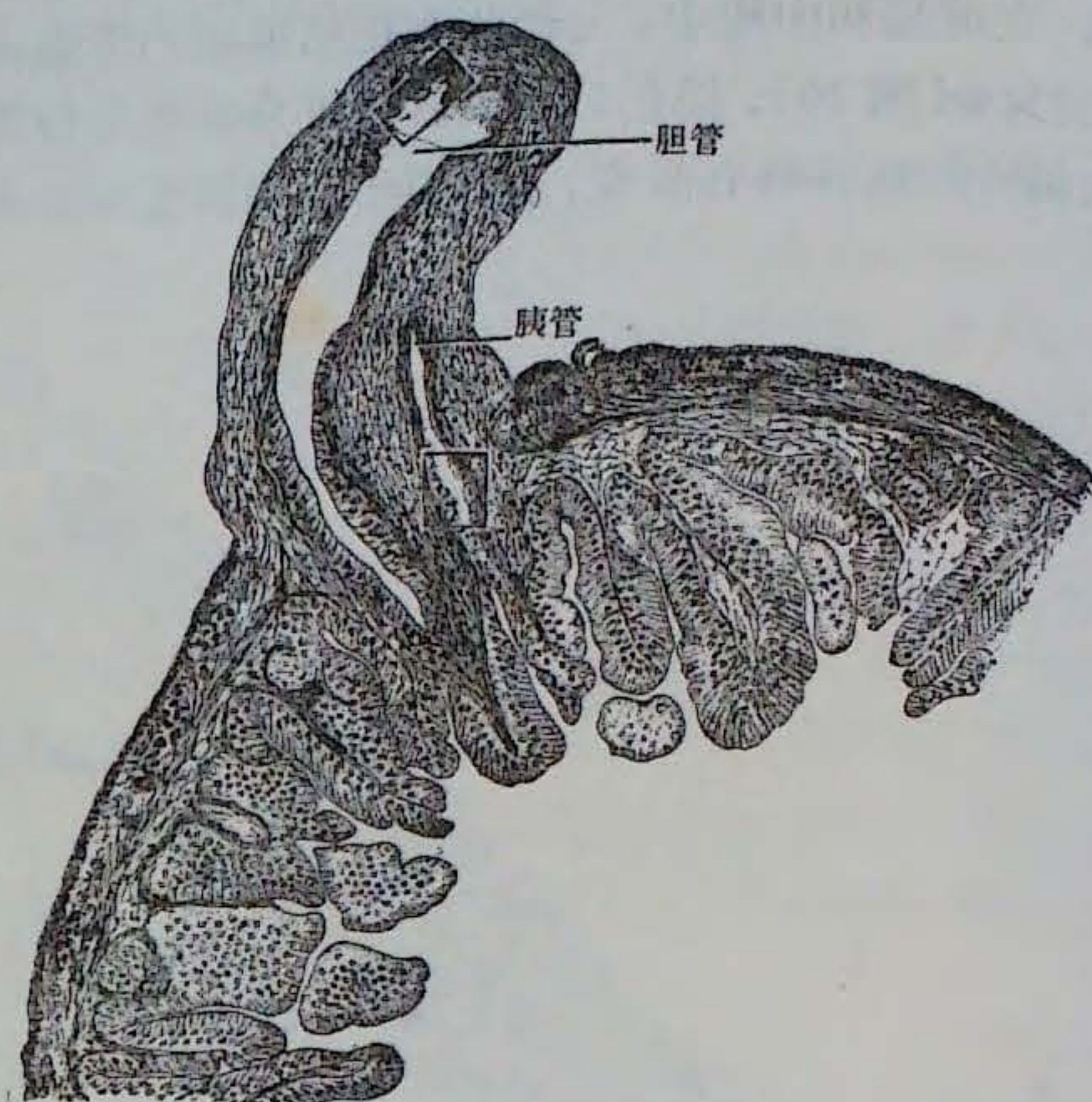


图 22 前肠横切面(8微米), 示胆、胰管进入前肠。
铁苏木精伊红染色。
Cross section of fore-gut (8μ), showing entrance of biliary and pancreatic ducts into the fore-gut. H. E.

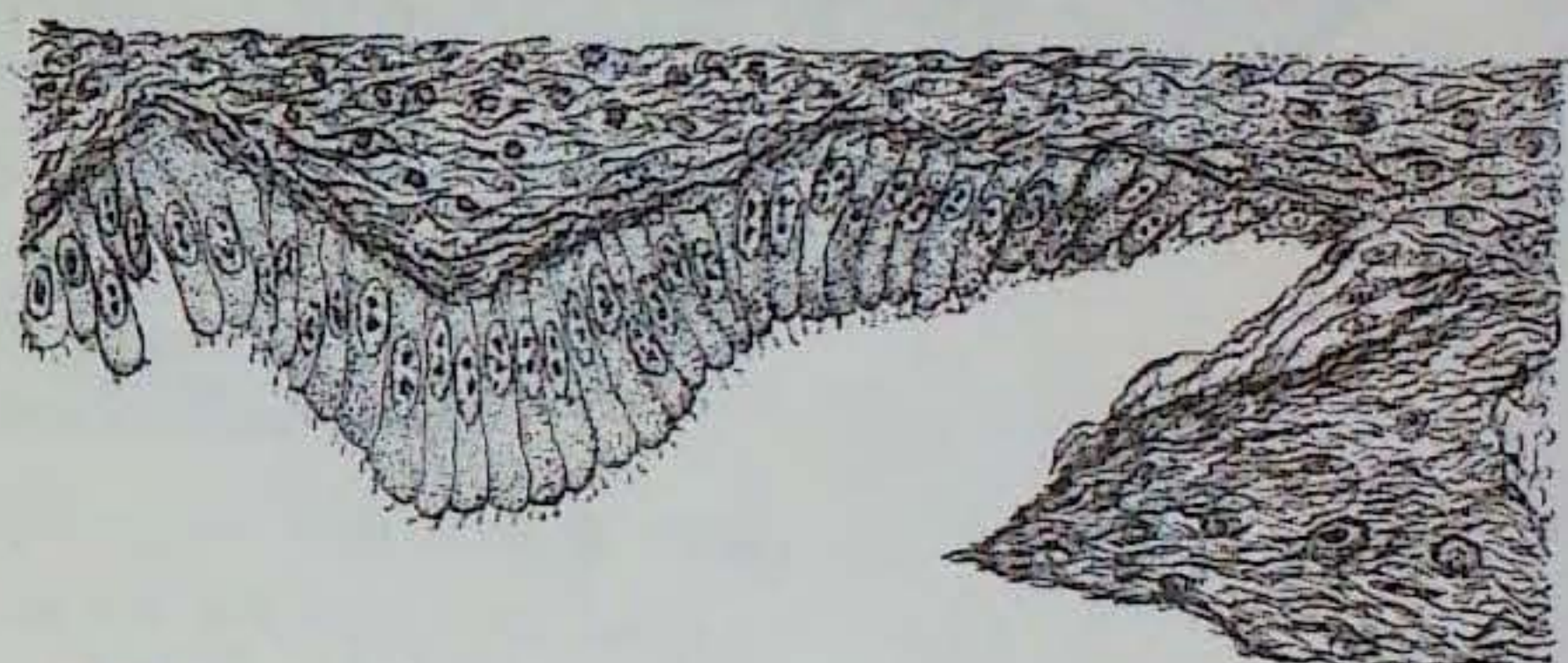


图 22A 图 22 标出部分胆管的放大, 示胆管的上皮组织。
Higher magnification of the demarcated portion of Fig. 22, showing epithelial tissue of the biliary duct.

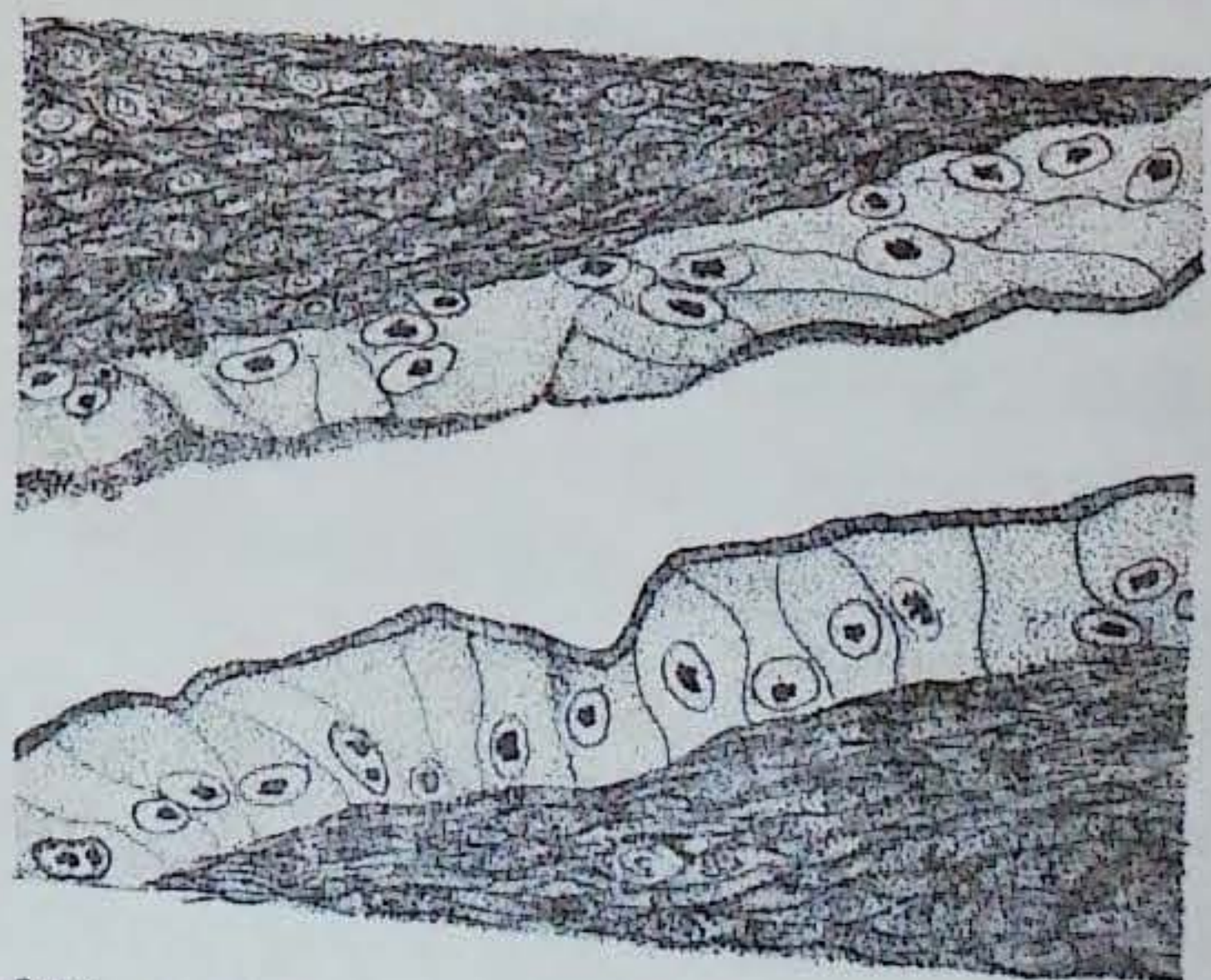


图 22B 图 22 标出部分胰管的放大, 示胰管的上皮组织。
Higher magnification of the demarcated portion of Fig. 22, showing the epithelial tissue of the pancreatic duct.

完全沒有橫紋肌的。

腸壁的縱行平滑肌之外为一薄层疏松結締組織被一层間皮細胞所盖的漿膜 (serosa) (图 23)。

草魚胆胰管的构造实际上为两条独立的管子,胆管在前,胰管在后分别进入腸腔,但其外則被共同的結締組織鞘所包裹。因此从外表看,好象是一条管子(图 22)。从組織結構来看,二者亦极易区别。胆管内壁由 5—6 个纵的粘膜褶組成,粘膜层为单层柱状上皮細胞,其頂緣似有一层纤毛,此外还有少数粘液分泌細胞(图 22A)。

胰管比胆管为細,内部粘膜层仅在进入腸腔的一段有起伏而不形成皺褶,上皮細胞亦为单层类型,但細胞較短闊,核大而較圓,頂边有象腸粘膜細胞的紋狀緣,也有少数粘液分泌細胞(图 22B)。离腸較远的胰管上皮細胞变为单层立方上皮 (simple cuboidal epithelium)。

关于草魚前腸的膨大部分能否視為退化了的胃? 这个問題似有必要加以澄清。我們認為它同鯉魚一样不仅外表沒有胃的样子,就是从組織結構来看也是属于腸子的形态。它既无胃腺,又无粘膜肌层,而有腸上皮所具有的典型杯状細胞,同时胆胰管也在此进入。因此可以毫无疑义地肯定草魚是沒有胃的。

从大处来看,草魚的前腸、中腸和后腸基本上是一样的,但是从細微的結構来比較,就觉得这样的分段还是可取的。前腸主要的特点是粘膜褶最高,褶的兩側平行,褶頂为圓形,兩褶之間的隱窩很窄;粘膜下层很薄;肌肉层除平滑肌外絕大部分有少量的环行橫紋肌纖維和縱行橫紋肌纖維束。

中腸的粘膜褶較低,褶的基部較寬,因之褶的兩側不平行,同时褶間的隱窩也較大;粘膜下层比前腸略厚,但肌肉层則完全沒有橫紋肌纖維(图 23)。

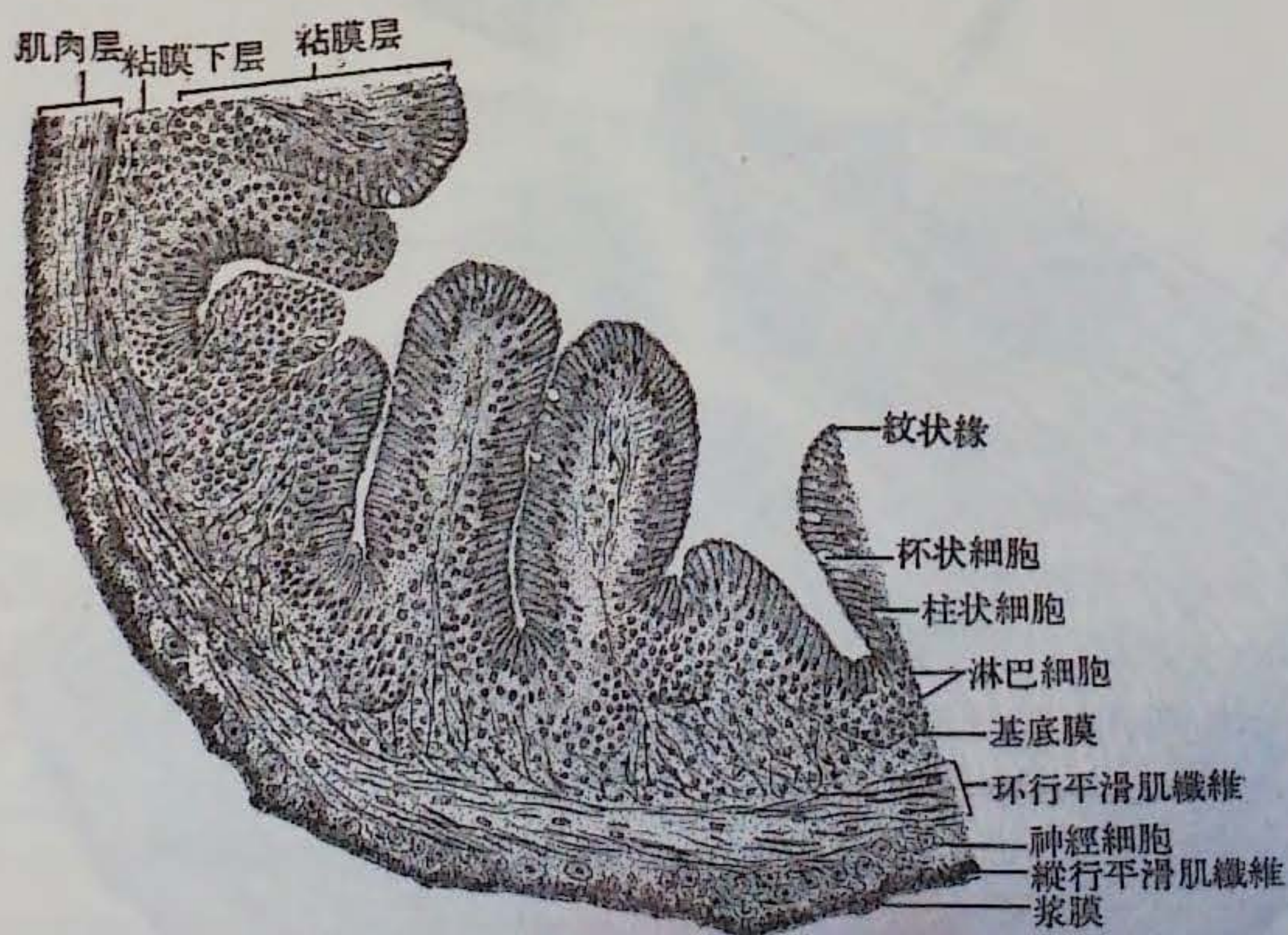


图 23 中腸中段橫切面(8 微米)。鉄苏木精伊紅染色。

Cross section of middle part of mid-gut (8 μ). H. E.

后腸的粘膜褶基部寬而頂部尖,数目也逐漸減少(图 24)。到了直腸,粘膜褶变为 7—9 个纵行,頂为斜方形,基部寬,粘液分泌細胞特多;粘膜下层特別厚(图 25)。最后肛門口

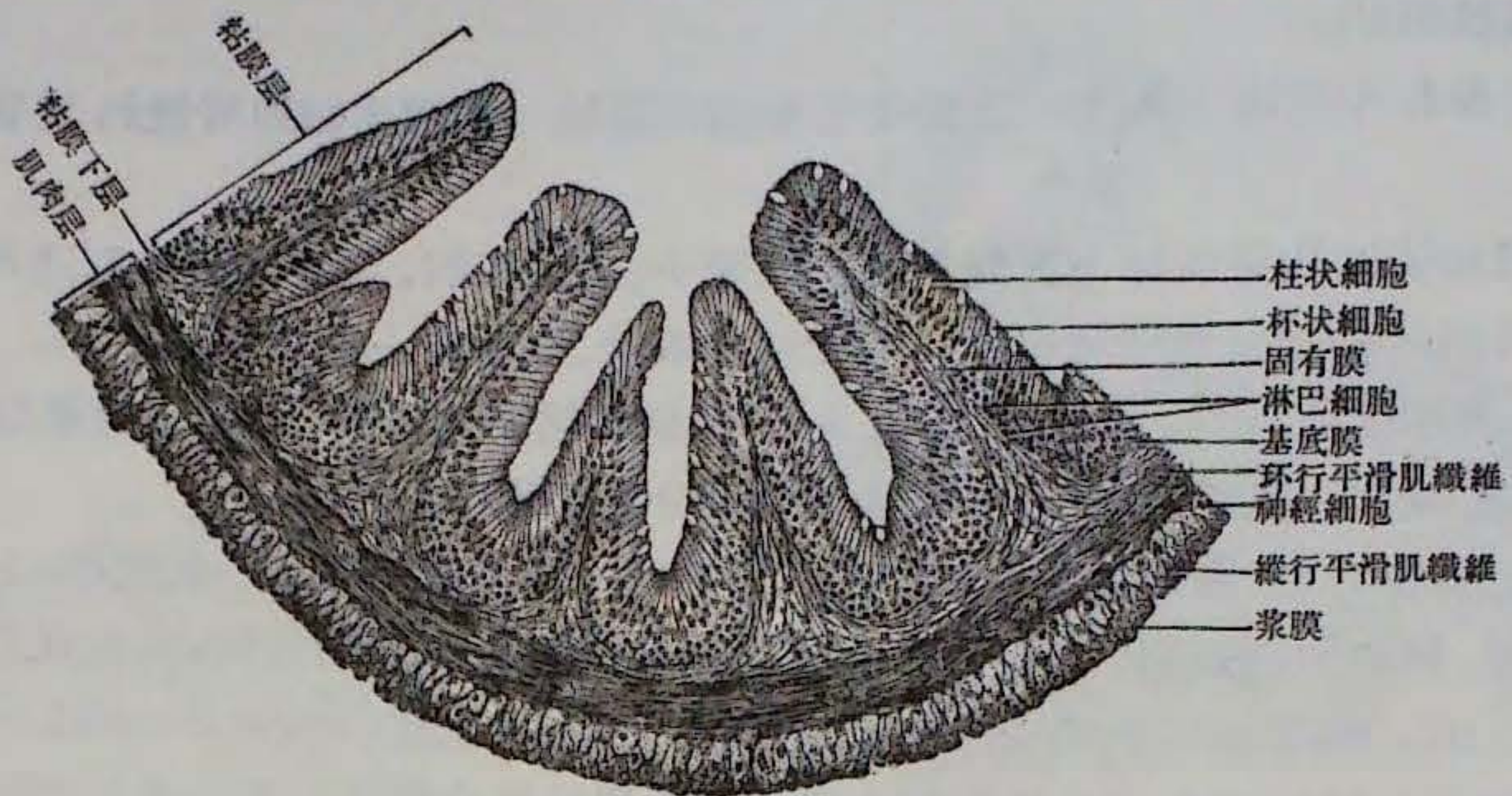


图 24 后肠前段横切面(7微米)。铁苏木精伊红染色。
Cross section of the anterior part of hind-gut (7 μ). H. E.

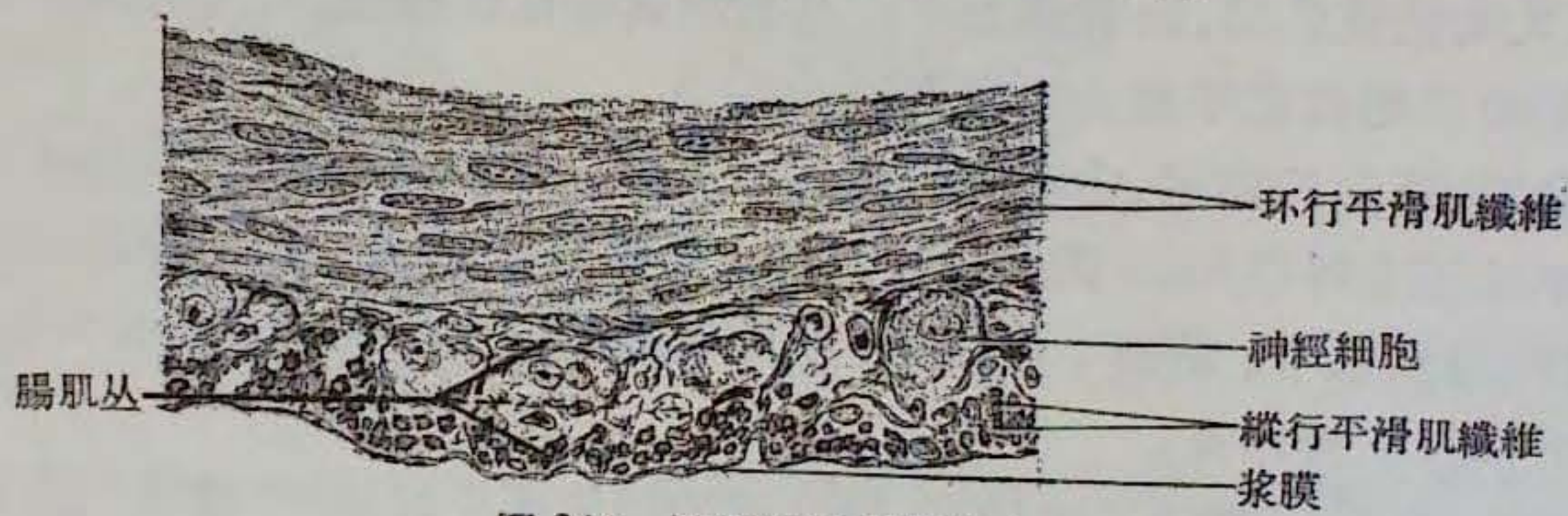


图 24A 图 24 肌肉层的放大。
Higher magnification of muscular layer of Fig. 24.

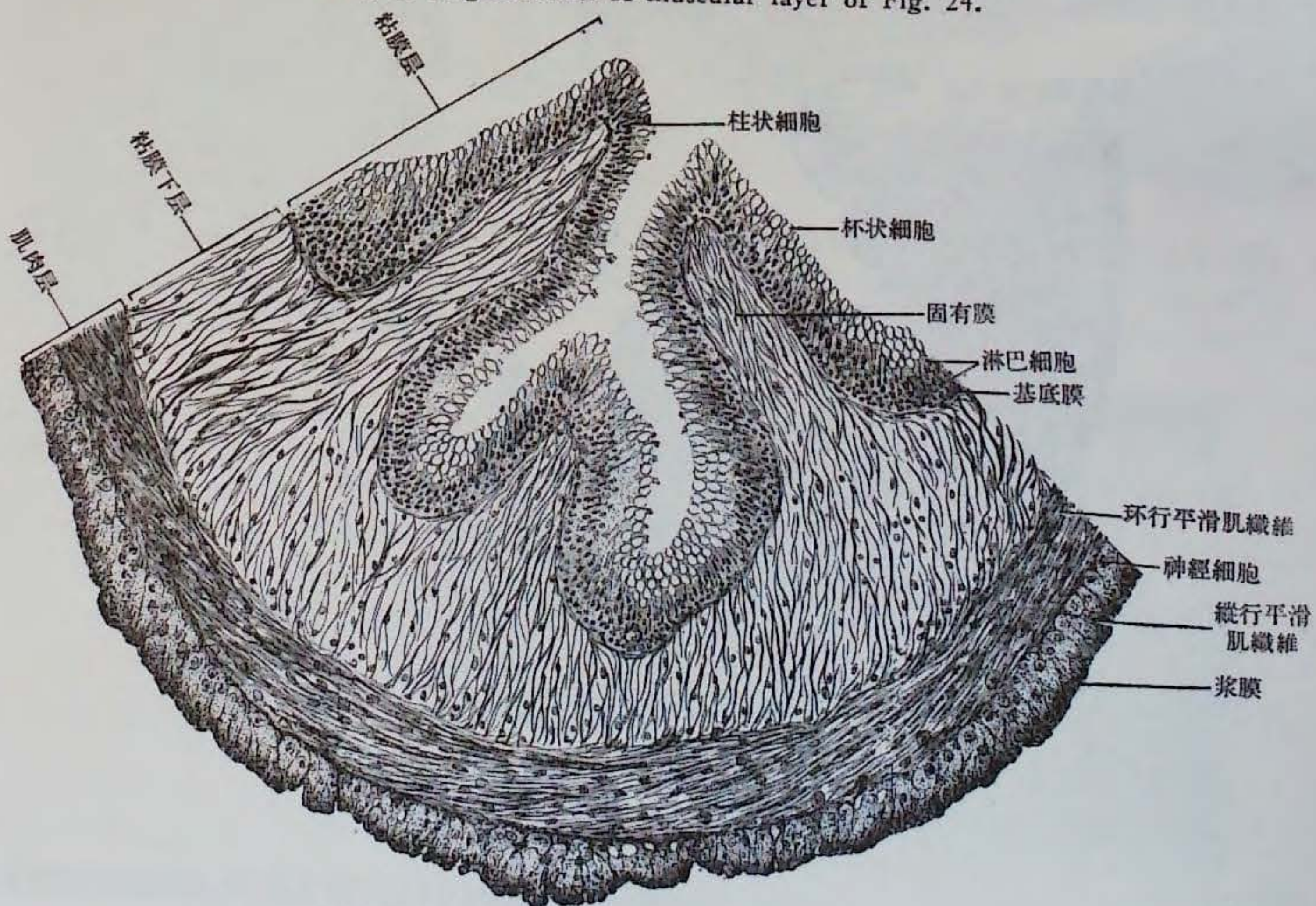


图 25 直肠横切面(7微米)。铁苏木精伊红染色。
Cross section of rectum (7 μ). H. E.

的粘膜褶又变为圓頂，并在朝向泄殖孔的一側(背面)变得很高，而在其相对的一側却很低，同时外面紧与表皮相連(图 26)。

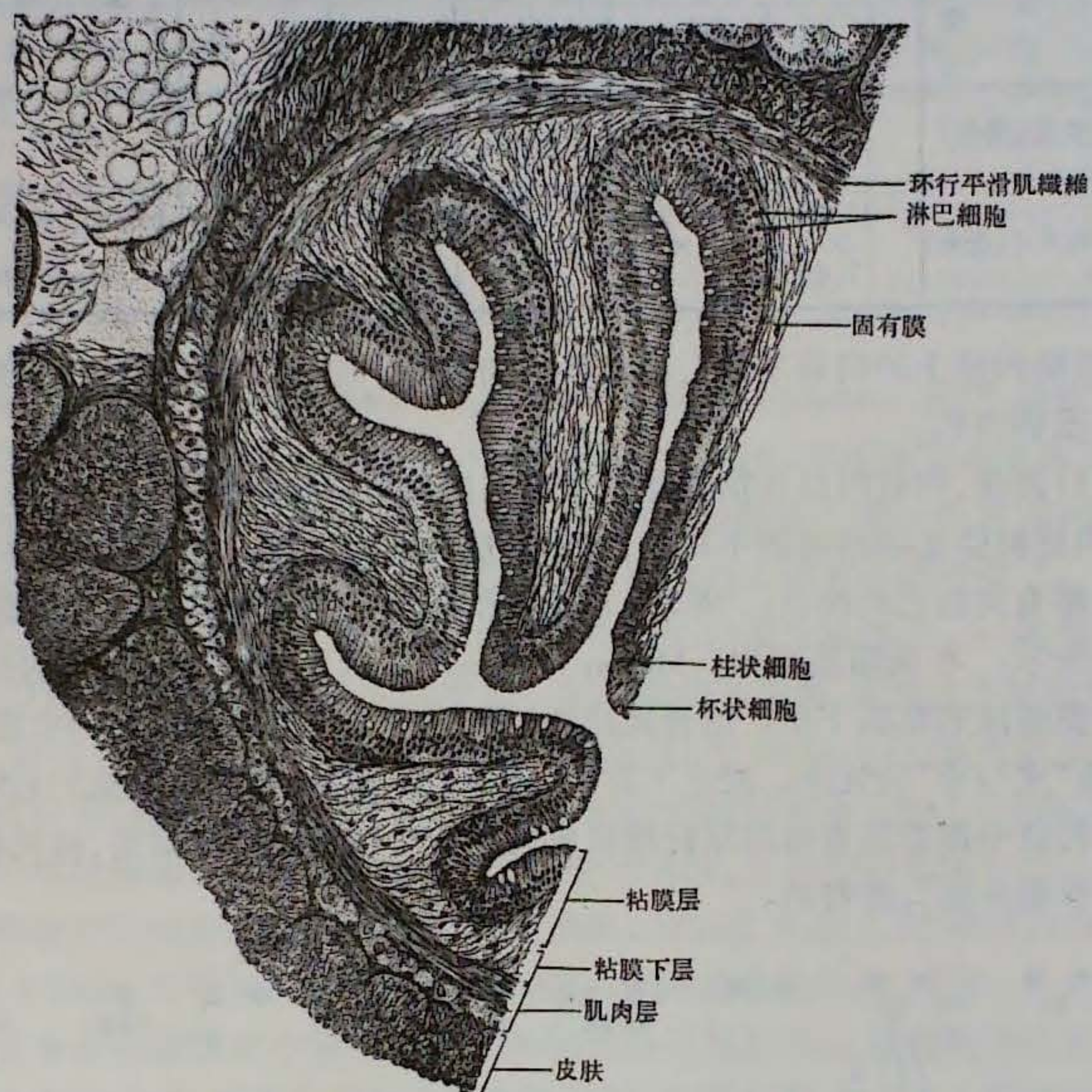


图 26 肛門口横切面(7 微米)。鉄苏木精伊紅染色。

Cross section of anus (7 μ). H. E.

四、討 論

不論从大体解剖和显微組織来看，草魚消化道的构造与其他不同食性的鯉科魚类如杂食性的鯉、鯽魚^[7,8,9]，肉食性的鰻魚^[2]，和以浮游生物为食料的鯪、鰱^[2]，除了捕集器(鰓耙)和粉碎器(咽齿)有所不同外，沒有重大、特殊的区别。这是饶有兴趣的事。因为在高等动物中草食性的动物如牛羊之类都有特别的反刍胃以适应草食的习性，而草魚竟能以一般最简单的结构进行草料的消化，其中奥秘值得魚类生理学家进行研究。

关于鯉科魚类的腸管分段命名的問題，学者們的意見很不一致：Rogick, McVay & Kaan, Kapoor 氏^[11,14,16]把腸管分为腸球和腸本部两部分；Al-Hussaini 氏^[7]将腸管分成 3 肢(limbs)；秉志把鯉魚的腸管分为十二指腸，小腸，大腸和直腸^[1]；而 Curry 氏以及最近林浩然則认为食道之后便是腸，沒有分段的必要^[2,9]。我們已在上文指出，草魚的腸管同其他鯉科魚类一样可分为前腸、中腸和后腸 3 段，基本上与 Al-Hussaini 氏的分法相同。我們认为那些反对分段者^[2]的理由是不充分的，他們认为：“腸直径，腸壁厚度，腸壁粘膜层形成的皺襞数量和形状方面有些差别”但不必分段。而我們认为：正是这些差别形成

表3 草魚消化道粘膜褶的平均

測量項目	区域部位		口 腔		前 咽	后 咽		食 道	食道—腸括約肌
			頂 壁	底 壁	頂 壁	側 壁	底 壁		
粘膜褶的平均长度(微米)			152.7	160.8	176.4	532	447.7	232.4	221.1
粘液細胞的平均大小(微米)			13.59	14.91	16.6	15.82×9.43		20.09×10.36	15.22×11.08
			× 7.69	× 9.57	× 9.4	42.16×6.5		38.93×10.16	31.09×9.42

了“形态和組織构造上的明显不同”，故有分段的必要。至于 Cheng 氏^[8]将鯽的前腸称为“胃”也是不很确当的。

草魚自口腔起，到肛門口止粘膜褶的平均高度及粘液細胞的平均大小是各异的(見表3)，另外有两层組織是連續延綿不断的，即粘膜层和粘膜下层。但是組成这两层的細胞和組織則各段都有其自己的特色。因之，草魚的消化道可按其形态和組織的某些特征而分段，如图27所示。在此順便指出，McVay & Kaan 氏以及林浩然认为后咽壁、食道和腸壁只有固有膜而沒有粘膜下层。这种說法我們认为是不正确的。因为固有膜乃粘膜下层的衍生物，是“皮与毛”的关系。皮之不存，毛将焉附？其次，我們在草魚的后咽壁、食道以及食道腸括約肌中都看到有由胶原纖維組成的結实层和橫紋肌纖維束，林氏指称：“鯽由后咽开始沒有結实层”，恐有誤。

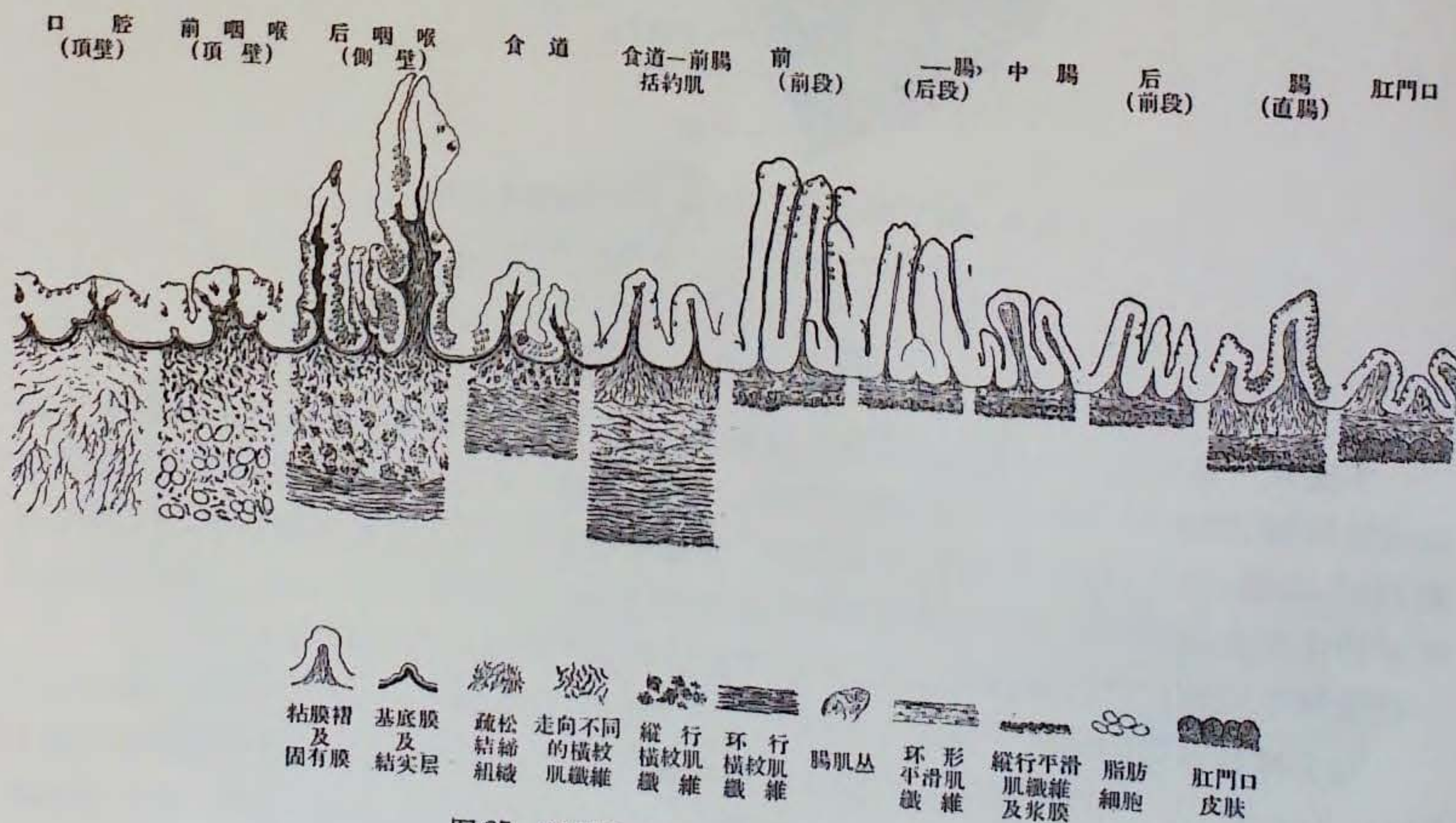


图27 草魚消化道各部分組織形态示意图。

Schematic drawings of various parts of the digestive tract of grass carp, showing their histo-morphological constitutions.

过去学者研究鯽科鱼类消化道时很少注意到口唇上皮的結構。Al-Hussaini 氏在斜齒鯽的进入口腔的上皮上发现有一层厚的角質化多角形細胞，它的形状与皮肤的結構一样，

高度及粘液細胞的平均大小

前 腸		中 腸			后 腸		
前 段	后 段	前 段	中 段	后 段	前 段	直 腸	肛 門 口
630.8	495.3	270.5	235.1	214.4	315.4	295.8	232.4
14.8 × 11.9	15.0 × 11.8	9.73 × 7.8	7.85 × 5.01	7.00 × 7.85	8.15 × 6.43	8.32×6.75 21.03×6.43	11.46×7.06 18.84×5.63

只是沒有味蕾和粘液分泌細胞；Minzenmay 氏^[15]在鮡和 Еремеева 氏^[6]对鯉魚苗亦有同样发现；我們在草魚也观察到这种結構，并作了較詳的叙述，至其功用还不甚了解，有待进一步研究。此外，我們在草魚的前咽壁上沒有看到有如林氏^[2]第4图所示粘膜层角化細胞的图景。猜想林氏可能将口唇的上皮或后咽角質墊的边緣当做前咽壁了。

草魚的粘膜层和其他鯉科魚类一样有两种类型的粘液分泌細胞。一种叫粘液分泌細胞，分布于自口腔到食道腸括約肌的前半部。它的形状是袋形、梨形或不規則形，成熟的核压扁在底部，粘液染色很淡，作网状，多数排列于表面(图 19A1, B1)；正在成长中的粘液分泌細胞的核在后部，橢圓形，被包围于染色均匀而較深的粘液中，多位于粘膜层之中。另一种是典型的杯状細胞(goblet cell)，分布于腸管的各段，它的形态见图 19C:1, 3。林浩然对口腔和后咽壁的粘液分泌細胞也称为杯状細胞，而以在皮肤上的“杯状細胞”(Kolbenzellen, 根据 Uhlich 氏^[18])当作粘液分泌細胞¹⁾。这显然是錯誤的。

草魚腸管各段的粘膜层中最主要的两种細胞是单层柱状上皮細胞和杯状細胞。前者从离析的整体細胞来看，并不象切片上所示的柱状，而是如图 19C: 1, 2 所示的形状。关于它的功能，我們同意 Al-Hussaini 氏的見解是一种吸收細胞(absorptive cells)。凹陷式的“窠”(nest)在草魚的前腸和中腸的粘膜褶上亦常見之。杯状細胞是腸管各段唯一的粘液分泌細胞，它的分布在各段的情形各有不同，在直腸中特多，形成复层排列。显然这是与潤滑粪便以利排糞有关。孟庆閏、苏錦祥^[3]认为白鮰腸壁內有腸腺分泌腸液以消化食物恐非事实。

草魚腸壁的粘膜下层很薄，尤以前腸为最，同时又缺乏众所公认为控制扩张的，由胶原纖維組成的結实层，这样就便于腸壁能相应地扩大，有利于食料丰富时能尽量多貯食物。草魚貪食的习性是养魚者尽人皆知的事实，食料充足时腸壁能扩张成一层透明的薄皮。这也可能是草魚为什么容易得腸炎的原因之一。

草魚消化道的肌肉层从后咽才开始出現有环行的橫紋肌纖維。这层肌纖維延續到食道而包围于其外。食道肌肉层的厚度也較后咽为厚。食道腸括約肌最厚，外为环行的橫紋肌，內为环行的分支平滑肌。腸管的肌肉层以平滑肌为主，內为环行纖維，外为縱行纖維。但在前腸的两层平滑肌之間，間有断續的环行和縱行的橫紋肌纖維。环行的橫紋肌

1) 根据林氏的描述：“粘液細胞較大，多在中間层分布，常成瓶形、橢圓形或不規則形，排列較稀疏，細胞內的細胞質集中在細胞中央和細胞分离，核橢圓形，位細胞中央”因而判断是皮肤上的“杯状細胞”。同时我們在草魚头部的皮肤中看到这种細胞。

纖維約在前腸的中段以後逐漸消失，而縱行的橫紋肌纖維束則一直延至前腸快要終了前才完全消失。Curry 氏在鯉魚、McVay & Kaan 氏在鯽魚、Al-Hussaini 氏在斜齒鰻、Girgis 氏^[17]在 *Labeo horie* 等鯉科魚類的前腸都有橫紋肌纖維的記載。看來這是無胃魚類的一般現象。此外在中腸和后腸的環、縱肌肉層之間有一層薄的結締組織，其中常排列着象高等動物所具有的腸肌叢神經細胞，非常清晰，但過去學者都未注意，甚至有誤稱為脂肪細胞者^[2]。

草魚消化道的粘膜上皮細胞都有更換與增生現象，但其速度在消化道各段可能有些差別。在所觀察的切片中，口腔、食道、前腸和中腸的上皮細胞都有不同程度的脫落，其中尤以中腸為甚，同時粘膜褶基部也出現很多有絲分裂的圖景。Leblond & Stevens 氏^[12]發現白鼠腸上皮細胞分裂的周期性；Leblond & Messier 氏^[13]用 Thymidine- H^3 找出小白鼠小腸上皮細胞更換頻率。草魚上皮細胞的分裂是否也有周期性，壽命多長？值得進一步研究。

五、總 結

1. 本文敘述了草魚自口唇至肛門全部消化道的形態；
2. 對口唇、口腔包括舌、前咽、后咽包括角質墊和咽齒、食道、食道腸括約肌、前腸、中腸、后腸包括直腸和肛門的組織學進行較詳細的描述並附有說明的圖表；
3. 描述了膽管和胰管的組織學，但對肝、胰臟則未加研究；
4. 敘述了味蕾和兩種類型的粘液分泌細胞的形態和分布；
5. 草魚腸壁的環行和縱行肌肉層之間有一層結締組織，其間分布着非常清晰的腸肌叢神經細胞；
6. 草魚雖為草食性魚類，但其消化道的結構與其他雜食性的、肉食性的和專吃浮游生物的鯉科魚類如鯉、鯽、鰱和鯪、鰻等沒有什麼重大的差別；
7. 討論了鯉科魚類腸管的分段問題，根據草魚腸管各段的組織形態的區別，將腸管分為前腸、中腸和后腸是較為合理的。

參 考 文 獻

- [1] 秉 志, 1960. 鯉魚的解剖. 科學出版社.
- [2] 林浩然, 1962. 五種不同食性鯉科魚的消化道. 中山大學學報(自然科學), 3:65—78.
- [3] 孟慶聞、蘇錦祥, 1960. 白鰱的解剖. 科學出版社.
- [4] 倪達書, 1959. 草、青、鰱、鰻的飼養方法. 太平洋西部漁業研究委員會第二次全體會議論文集 65—91.
- [5] Веригина, И. А., 1961. Гистологическое строение кишечника толстолобика и белого амура. Тр. Зоол. Музея Моск. ун-та., 1961(8):189—195.
- [6] Еремеева, Е. Ф., 1957. Роговые зубы молоди карповых рыб и их приспособительное значение на разных этапах развития. Тр. ин-та Морфол. Животных, А. Н. вып. 16, 299—312.
- [7] Al-Hussaini, A. H., 1949. On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits. Part I. Q. J. M. Sc., 90:109—140.
- [8] Cheng, L. T., 1931. A preliminary note on the epithelium and its adjacent structures of the fish's stomach in spring and winter. Cont. Biol. Lab. Sci. Soci. China., Zoological series VII (10):305—313.
- [9] Curry, E., 1939. The histology of the digestive tube of the carp (*Cyprinus carpio communis*). J. Morph., 65(1):53—78.
- [10] Goodrich, E. S., 1942. A new method of dissociating cells. Q. J. M. Sci., 83:245.
- [11] Kapoor, B. G., 1957. Digestive tube of an omnivorous Cyprinoid fish, *Barbus stigma*. (Cuv. & Val.)

- Japanese Journal of Ichthyol.*, 6:48—53.
- [12] Leblond, C. P. & C. E. Stevens, 1948. The constant renewal of the intestinal epithelium in the albino rat. *Anat. Rec.*, 100:357—378.
- [13] Leblond, C. P. & B. Messier, 1958. Renewal of chief cells in the small intestine as shown by radioautography after injection of thymidine H^3 into mice. *Anat. Rec.*, 132:247—259.
- [14] McVay, J. A. & H. W. Kaan, 1940. The digestive tract of *Carassius auratus*. *Biol. Bull.*, 78:53—67.
- [15] Minzenmay, A., 1953. Die mundregion der Cypriniden. *Zool. Jahrb.*, 57(1): 191.
- [16] Rogick, M. D., 1931. Studies on the comparative histology of the digestive system of certain teleost fishes. II. A minnow (*Campostoma anomalum*). *Morph.*, 52:1—25.
- [17] Girgis, S., 1952. On the anatomy and histology of the alimentary tract of an herbivorous bottom-feeding Cyprinoid fish, *Labeo horie* (Cuvier). *J. Morph.*, 90:317—362.
- [18] Uhlich, H., 1937. Über die Schleimsekretion bei Fischen. *Zool. Jb. (Physiol.)*, 57:417—456.

THE HISTOLOGY OF THE DIGESTIVE TRACT OF THE GRASS CARP (*CTENOPHARYNGODON IDELLUS*)

NIE DA-SHU & HONG SIH-FONG

(Institute of Hydrobiology, Academia Sinica)

ABSTRACT

1. The present paper includes a study of the gross and microscopical anatomy of the digestive tract of the grass carp, *Ctenopharyngodon idellus*.
2. The histology of the lips, buccal cavity including the rudimentary tongue, anterior and posterior pharynx including the horny pad of the roof and the pharyngeal teeth of the floor, oesophagus, oesophago-intestinal sphincter, fore-gut, mid-gut, and hind-gut which contains the rectum and anus, has been described in detail and appropriate figures and tables are appended.
3. A study of the gross and microscopical structures of the hepatopancreatic duct brought out the following characteristics: the bile duct and pancreatic duct are distinctly separated as they go into the intestine, but they are lapped together externally by a common sheath of connective tissue. The mucosal layer of the bile duct is thrown into folds and its columnar epithelium is provided with a ciliated border, while the mucosal layer of the pancreatic duct is plain and its epithelium has a striated border.
4. The morphology and distribution of the taste buds and two types of the mucus-secreting cells have been studied and discussed.
5. In between the inner circular and outer longitudinal smooth muscles of the intestinal wall, there is a very distinct myenteric plexus intermingling with the connective tissue. This is especially true in the region of the hind gut.
6. Although the grass carp feeds mainly on aquatic vascular plants, the histological structure of its digestive tract resembles closely that of *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus*, *Elopichthys bambusa*, *Hypophthalmichthys molitrix*, and *Aristichthys nobilis*.
7. According to the histological differences exhibited in the different regions of the digestive tube of the grass carp, it seems more reasonable to divide the intestine of cyprinoid fishes into fore-gut, mid-gut and hind-gut.