

青鱼咀嚼器官胚后发育生物学的研究

刘焕亮 李 华 翟宝香

(大连水产学院, 116024)

刘 伟

(中国水产科学院黑龙江水产研究所, 哈尔滨 150010)

提 要

通过显微解剖、肉眼解剖、石蜡切片、扫描电镜观察和硬度值测定等方法, 观察全长5.6—330mm青鱼标本370尾, 描述了青鱼咽骨和咽齿形态发育和咽齿更换、固着规律的组织学特点及角质垫形态发育和组织学特点; 论述了咽齿发育阶段和更换、固着特点以及咀嚼器官发育与食性转化关系。为制定饲养青鱼生物学措施提供了理论依据。

关键词 青鱼咀嚼器官, 咽齿, 角质垫, 发育生物学

青鱼 *Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1845) 肉味鲜美, 是我国淡水渔业的重要经济鱼类和池塘养殖的重要对象。成鱼摄食螺蛳等底栖动物, 用咀嚼器官(咽齿和角质垫)轧碎外壳, 吐出后再吞食螺肉。青鱼的咀嚼器官、摄食方式和食物组成在个体发育过程中发生规律性变化。研究青鱼咀嚼器官发育生物学不仅有一定理论意义, 而且对制定饲养青鱼的生物学技术措施, 预防疾病和提高成活率、生长率都有重要指导作用。

关于青鱼咽齿的形态学^[7,3]、五对鳃裂形成的时期^[1]、胚后咽齿发育的概况^[2]以及咽齿和角质垫发生和发育组织学^[6]都曾有人论述过。但是关于青鱼咀嚼器官发育生物学的研究, 迄今未见系统报道。

材 料 和 方 法

解剖用标本全长5.6—330.0mm, 采自江苏省吴县黄桥养殖场, 均为1981年6月2日16时人工授精卵孵出的同批鱼。鱼苗出膜至下塘前每日5时和17时采样, 下塘后至7月4日每日9时采样, 然后每月采样一次, 体长100mm以上的样本于1982—1983年采集。鱼苗用氯仿麻醉后保存在5%福尔马林液中, 其余规格标本用10%福尔马林液固定, 保存于5%福尔马林液中。石蜡切片标本体长为4.2—57mm, 其中小鱼用Bouin's液固定, 30mm以上用福尔马林液固定。

小鱼咀嚼器官在解剖镜下解剖, 用显微镜和解剖镜观察测试, 借助描绘器绘图并用JSM-6扫描电镜观察照像; 大鱼咀嚼器官采用肉眼解剖观察法; 共解剖标本370尾。

组织切片标本用 Von-Ebner's 法脱钙或 Bodecker's 液软化珐瑯质(釉质), 石蜡包埋后进行横向、纵向、水平向连续切片, H. E. Lillie's 法染色, 用 AH6S 型 OLYMPUS 万能显微镜观察和摄影。

各种规格的咽齿和螺蛳用 HX-1 型显微硬度计测定硬度值。

根据咽骨上的齿和发育齿形状、大小和固着的状态确定咽齿的更换情况和代数。

青鱼成体的齿式为 4/5。左右咽齿的编号由口向后顺序分别为左 1、2、3、4 和右 1、2、3、4、5(图 1a)。

实 验 结 果

青鱼与其他鲤科鱼类一样, 具有典型的咀嚼器官, 由咽齿(Pharyngeal teeth, 或咽喉齿、咽头齿)和角质垫(Horny pad)或胼胝垫(Callous pad, 痂垫、咽磨)组成。咽齿固着在咽骨(Os pharyngeum)或第五对鳃弧骨的角鳃骨(Ceratobranchial bone)上, 齿式 4/5, 齿粗大且短, 呈臼状, 咀嚼面光滑。左侧第一齿咀嚼面较圆, 大小适中, 其余各齿咀嚼面椭圆, 第二、三齿最大, 第四齿较小。右列第一、二齿约相等, 咀嚼面近圆形, 其余三齿咀嚼面椭圆, 第二齿, 第五齿最小(图 1a)。咽齿的腹面有发育齿(Developing teeth, 或后补齿、替换齿), 包埋在结缔组织中, 当某咽齿退化脱落时相应的发育齿便替换上去(图 1b)。角质垫在基垫骨(Os basioccipitale)腹面, 与咽齿遥遥相对, 用以磨碎食物(图版 I: 1, 2)。

(一) 咽骨发育

鱼苗出膜 13h 出现鳃原基, 25h 出现鳃弧, 37h 鳃弧明显, 第五对鳃弧即咽骨呈直板状, 随后咽骨间距离增大, 后端逐渐向外倾斜。咽骨组织结构由软骨发育成硬骨, 形状由直板状逐渐发育成结构复杂的成鱼型(体长 20.8mm)(图 2)。咽骨粗短, 前肢稍长于后肢, 前角圆钝, 后角不明显, 前后无齿突约等长, 咽骨带齿部宽大, 背面两侧有宽大凹窝 5—6 个, 左右不对称(图 2e)。

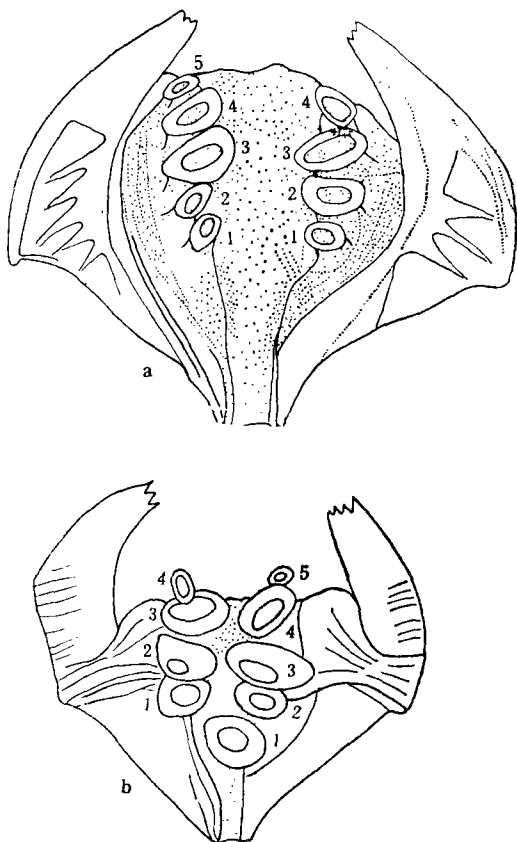


图 1 a 咽齿 b 发育齿(体长 460mm)

Fig. 1 a pharyngeal teeth b developing teeth
(body length 460.0mm)

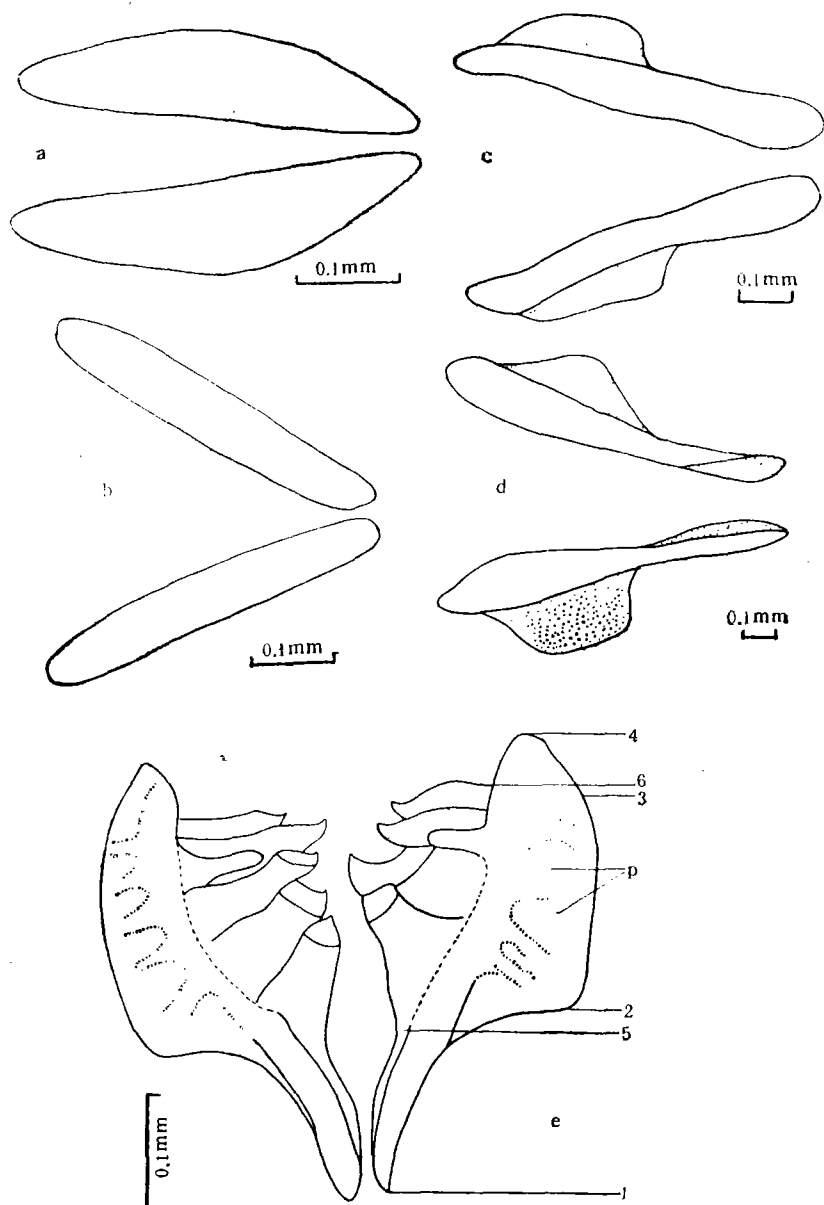


图2 咽骨发育

(体长: a 6.3mm, b 6.8mm, c 10.6mm, d 14.0mm, e 20.8mm)

1—2 前肢, 2—4 后肢, 1—5 前无齿突, 4—6 后无齿突 2 前角, 3 后角, p 凹窝

Fig. 2 Morphological development of pharyngeal teeth

(Body length: a 6.3mm, b 6.8mm, c 10.6mm, d 14.0mm, e 20.8mm)

1—2 Anterior limb, 2—4 Posterior limb, 1—5 Anterior edentulous process 4—6 Posterior edentulous process, 2 Anterior angle, 3 Posterior angle, p Pitted surface

(二) 咽齿发育

咽齿发育分期与鱼体长度、日龄关系见表 1。

表1 青鱼咽齿和角质垫发育与孵化体长、日龄关系

Tab. 1 Development of pharyngeal teeth and horny pad in relation to day after hatching and body length in the black carp

咽 齿①		角 质 垫②				长度③ (mm)		孵化	
发育期④	齿式⑤ 左/右	长⑥		宽⑦		体长⑧	全长⑨	后日龄⑩	
		mm	占体⑪ 长%	mm	占体⑪ 长%				
无 齿⑫						6.2—6.4	6.5—6.8	2—3	
齿 胚⑬						6.3—6.5	6.8—7.0	3—4	
初 齿⑭	1,2/2,1	正在形成		正在形成		6.3—7.4	6.7—7.8	5—6	
过渡型齿⑮	第一代	3/3	初型 0.14—0.19	1.7	初型 0.19—0.23	2.3	8.4—9.4	8.9—10.0	7—8
	第二代	4/4	0.21—0.31	2.0	0.21—0.29	2.0	10.3—12.0	11.0—13.4	9—11
	第三代	4/5	0.69—1.12	3.8	0.67—0.90	3.7	18.0—20.0	22.2—25.0	14—18
固定型齿⑯	第四代	4/5	1.40—1.42	5.6	1.20—1.26	4.8	24.9—26.5	31.0—33.8	26—29
	第五代	4/5	5.50—8.70	6.0	4.40—7.30	4.8	91.0—132.5	113.0—161.5	124 以内
	第六代	4/5	11.00	5.8	9.00	4.8	189.0	228.0	
	第七代	4/5	14.00	4.9	11.80	4.1	286.0	330.0	

① pharyngeal teeth; ② horny pad; ③ length; ④ developmental stage; ⑤ dental formula left/right; ⑥ length; ⑦ width; ⑧ % body length; ⑨ body length; ⑩ total length; ⑪ day after hatching; ⑫ toothless; ⑬ dental germ; ⑭ original teeth; ⑮ transitional teeth pattern; ⑯ fixed teeth pattern

齿胚 在左右咽骨间的组织中出现若干个柱状物,内包有齿胚,左、右各3个,分别由造釉器和齿乳头构成。随后造釉器分化发育为釉质,齿乳头分化形成齿质和齿髓(图版1:3)。

初齿 初齿为尖锥形,稍向后端弯曲,埋于粘膜及其深层组织中。齿式为1,2/2,1,外列齿小于内列齿。造釉器伸长,罩在似火焰状齿乳头上(图3;图版1:4)。齿体与软骨质咽骨接触但不够牢固。

过渡型齿 鱼苗孵出7—18天期间,咽齿发育很快,在初齿未脱落时便出现第一代齿,并更换两次,出现第三代齿。齿形由尖锥状逐渐发育成似臼齿状,齿体增大变粗,数目增多,齿组织结构逐渐完善,齿根逐渐与咽骨牢固固着。

第一代齿 齿式为3/3,齿体比初齿明显增大,齿形为尖锥状,向后稍弯曲,似初齿。初齿未脱落,与第一代齿并存。第一代齿出现和固定顺序为:左3、2、4齿,右4、3、5齿(图4;图版1:5)。

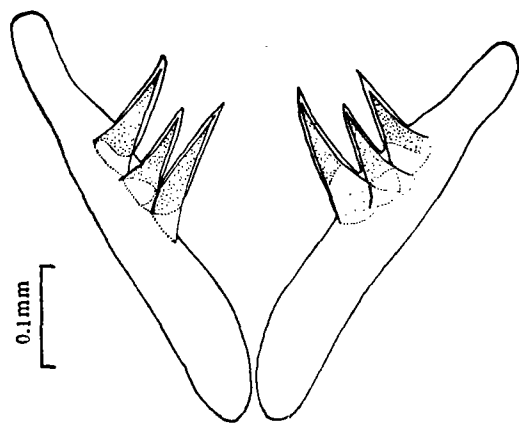


图3 初齿(体长7.4mm)

Fig. 3 Original teeth (body length 7.4mm)

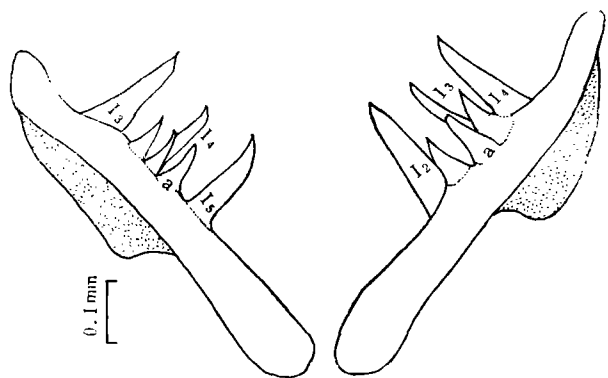


图4 第一代齿 (体长 10.6mm)

a 初齿, I_2-I_5 为第一代齿

Fig. 4 The first generation teeth (body length 10.6mm)

a. original teeth: I_2-I_5 , the first generation teeth

第二代齿 齿式为 4/4, 齿尖呈钩形, 齿体增大, 尤以左 1 和右 2 两齿较粗大而末端尖, 其余齿体较小并带有狭窄不太明显的咀嚼面(图 5)。初齿大部分脱落, 第一、第二代齿并存, 第三代齿第三个齿齿冠形成。

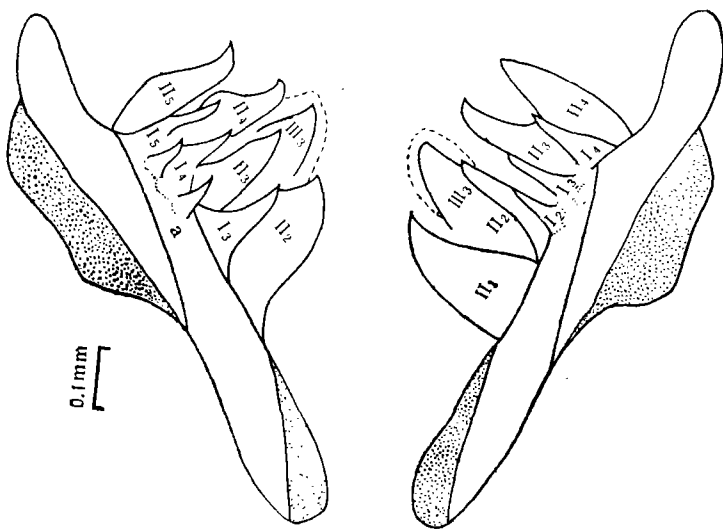


图5 第二代齿 (体长 12.0mm)

a 初齿, I、II、III 分别为第一、二、三代齿

Fig. 5 The second generation teeth (body length 12.0mm)

a. original teeth: I, II and III the first, second and third generation teeth

第三代齿 齿式为 4/5, 与成鱼相同。齿体粗大, 齿形呈钩状, 齿冠咀嚼面明显, 齿根与咽骨呈骨性固着, 较牢固(图 6; 图版 I: 6)。第二代齿开始或大部分脱落。

过渡型第一代齿即将从粘膜组织中露出, 已固着在透明软骨的咽骨上。过渡型各代齿的组织结构逐渐完善, 出现釉质、齿质和齿髓。釉质逐渐加厚, 齿质逐渐变硬, 齿髓由少

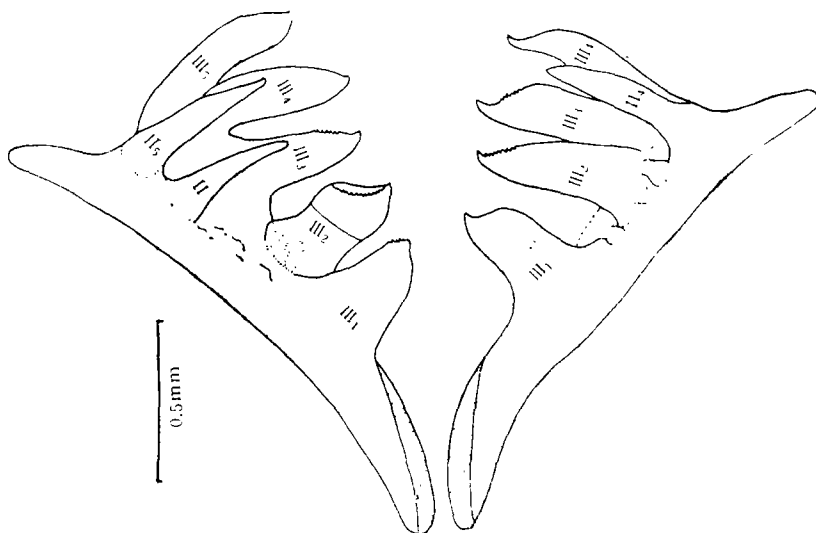


图6 第三代齿 (体长 18.4mm)

Fig. 6 The third generation teeth (body length 18.4mm)

到多, 齿根粗壮呈圆柱形(图版 II:7)。

固定型齿 在第三代咽齿的各个单齿尚未全部固定时, 个别第四代齿的单齿便固着在咽骨上。青鱼孵出 25 天左右, 体长 25.0mm 左右, 第四代咽齿全部固定(图 7)。体长达 90.0mm 以上时, 第五代齿全部固定(图 8)。第四代以后的各代齿式、齿形、齿组织结构、齿根与咽骨的固着等都与成鱼相似, 称固定型咽齿。齿式稳定为 4/5, 齿冠咀嚼面宽大(图版 II:8), 齿体粗大, 根部粗壮, 釉质和齿质增厚, 硬度增大, 髓腔明显, 髓质增多(图版 II:9), 齿根与咽骨呈骨性固着, 牢固(图版 II:10)。

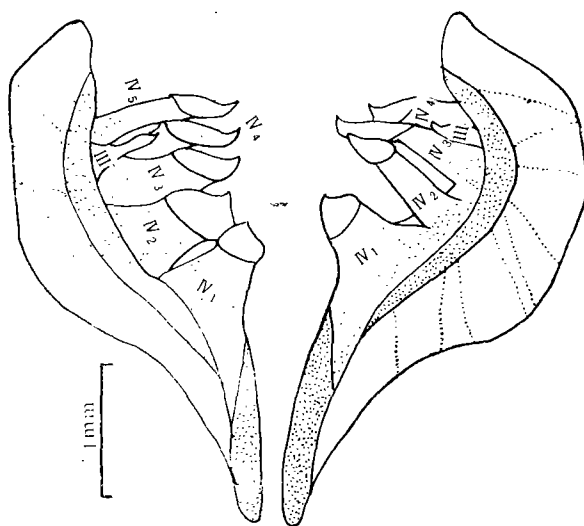


图7 第四代齿 (体长 30.0mm)

Fig. 7 The fourth generation teeth (body length 30.0mm)

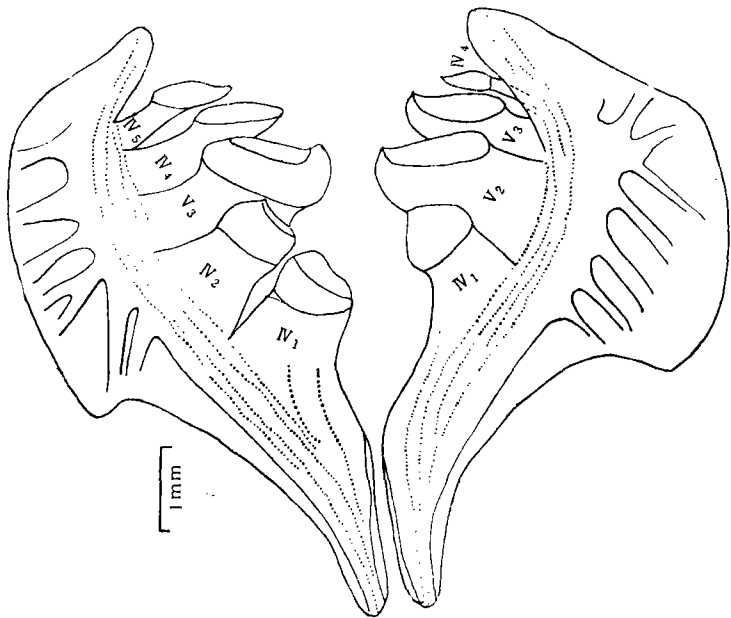


图8 第五代齿 (体长 91.0mm)
Fig. 8 The fifth generation teeth (body length 91.0mm)

(三) 咽齿硬度

青鱼咽齿釉质硬度随体长增长而增大，体长 7.5mm 的咽齿硬度低于螺蛳壳的硬度，体长 115mm 以上的咽齿硬度则高于螺蛳壳(表 2)。

表 2 青鱼咽齿釉质和螺蛳壳硬度值 (kg/mm²)

Tab. 2 Enamel of pharyngeal teeth of black carp and the hardness of the snails

种类 Species	咽 齿 Pharyngeal teeth					螺蛳 Snail	
	75	115	155	195	成鱼	小	大
体长 body Length mm							
硬度 Hardness							
$\bar{x} \pm \sigma_x$	192.6 ±64.5	284.7 ±1.9	289.5 ±47.5	289.7 ±23.8	312.0 ±31.4	228.2 ±43.3	228.3 ±42.6
n	5	3	4	3	7	5	6

(四) 咽齿的更换规律

青鱼咽齿在一生中更换数次，第一年除初齿外，换 5—6 代齿。每代齿更换的速度随身体增长而减慢(表 1)，初齿在咽骨上存在 3—4 天，第一代齿为 4—5 天，第二代齿为 5—7 天，第三代齿为 11—12 天，第四代齿为 90 天左右。每代齿的更换是逐个进行的，更换的顺序自第三代开始都是左 2、3、1、4 齿，右 3、4、1、5、2 齿。因此，在同一个体的咽骨上同时存在 2—3 代齿。

咽齿更换的形态学变化是: 老一代齿的萎缩变细至脱落, 新一代齿的形成、发育至固着。老一代某个齿体萎缩变细过程中, 其腹面附近结缔组织中的发育齿齿冠逐渐形成齿体和齿根, 当老一代齿体脱落时, 咽骨周围的破骨细胞破坏吸收其残留的硬骨组织, 为新齿的固着准备好了位置。这时新齿的根部周围的成骨细胞不断生成齿骨质, 将齿根在相应的位置上与咽骨愈合成骨性固着。新齿根部开始在腹面与咽骨接触, 然后随接触面的增大, 齿体逐渐移向背面, 直至达到正常位置(图 9; 图版 II: 11)。

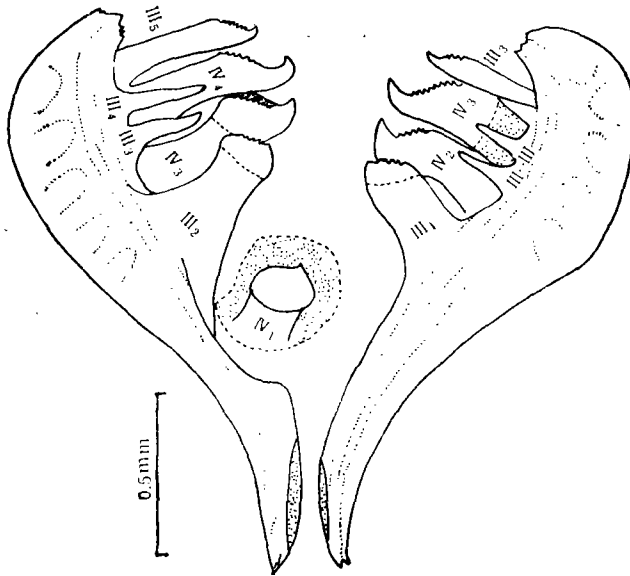


图 9 第三、四代齿 (体长 22.6mm) 示右 IV_1 齿固着情形

Fig. 9 The third and fourth generation teeth (body length 22.6mm) showing the fixation of the pharyngeal teeth (IV_1)

(五) 角质垫的发育

角质垫的形成比咽齿晚 3—4 天, 由后咽顶壁的上皮特化而成, 开始上皮细胞为一层, 后来变为两层并逐渐形成两个生发中心呈致密团, 为角质垫初型, 宽大于长。体长达 15.5 mm 时, 角质垫上两个致密团明显增大, 中部稍凹 (图版 II: 12), 分化为基层 (生发层)、中央层 (颗粒层) 和表层 (角质层) 三层结构。体长 18.0mm 时, 角质垫表层出现纹沟, 硬度增大; 体长 20.8mm 时, 角质垫形状似成鱼, 两个致密团不明显, 长大于宽, 三层结构明显。基层薄, 一层细胞; 中层较厚, 多角形细胞大小均匀排列整齐; 表层较厚, 角质化细胞呈鳞片状, 厚度为角质垫 1/2 左右 (图版 II: 13)。在发育过程中随着身体增长, 角质层逐渐增厚, 体长 35mm 时, 角质层厚度为中央层和基层总和的两倍, 体长达 57mm 时为其 3 倍多 (图版 II: 14)。

小结与讨论

1. 咽齿的发育阶段

Белогуров^[8] 将野鲤 (*Cyprinus carpio* L.)、鲮 (*Rutilus rutilus caspicus* J.)、鳊 (*Abramis brama* L.) 咽齿发育划分为初齿、过渡型齿和固定型齿三个阶段, 每个单齿自初齿发育成固定型齿的代数不同。叶奕佐^[2]将青鱼咽齿发育也分为同样三个阶段。作者根据青鱼咽齿发生、发育形态组织学特点、齿式与咽骨固定形式等特点, 也将青鱼咽齿胚后发育分为初齿、过渡型齿和固定型齿三个阶段。每种齿形所更换的代数不同, 初齿为一代, 过渡型齿为三代, 固定型齿为若干代。

鲤科鱼类咽齿胚后发育的阶段性和规律性反映了系统发育的规律, 初齿的形状、结构和数目相似, 过渡型齿各自向种的特异性方向发展, 固定型齿则完全体现出种的特性, 即区别明显。青鱼咽齿初齿与鲢、鳙、鲤、鳊、鳊等相似, 尖锥形, 齿式为 1.2/2.1, 齿体小而埋于粘膜及其深层组织中, 齿组织结构未明显分化, 齿体与软骨质咽骨接触但不牢固(图 3; 图版 I:4)。

过渡型齿的三代齿式分别为 3/3、4/4、4/5, 齿形由尖锥状变为似臼状, 齿体迅速增大, 齿组织结构逐渐完善, 出现釉质、齿质和齿髓, 齿体露出粘膜, 与角质垫接触, 齿根逐渐与咽骨呈骨性固着, 牢固。青鱼自第四代齿进入固定型齿(体长 20.8mm 左右), 齿式和齿形等与成鱼相似, 齿式稳定为 4/5, 齿冠为臼齿状, 齿体粗大, 根部粗壮, 釉质和齿质增厚, 硬度增大, 齿根与咽骨固着牢固。

2. 咽齿的更换和固着

青鱼的咽齿与其他鱼类的颌齿、咽齿以及两栖类、爬行类的齿相似, 一生中换齿多次, 旧齿脱落后由发育齿(后备齿)代替, 如此去旧更新, 终生不止, 称多牙列 (Polyphyodont)^[4]。除初齿外, 第一年换齿 5—6 次, 比鲤少 1 次, 比鳊和鳊分别少 2 次和 3 次^[8]。咽齿更换速度前期快于后期, 初齿 3—4 天即脱落, 而第四代齿 90 天才全部脱落。每代齿的更换是逐个且左右两侧交错进行的, 以保证在个别齿更换时整个齿系列仍保持咀嚼食物的机能。咽齿更换速度的不均衡性和单个交错更换方式具有一定生物学意义。由此看来, 二龄青鱼发病率高与咽齿更换规律无关。

青鱼咽齿在个体发育过程中固着形式的变化似乎重演动物牙齿进化全程, 初齿齿基部借结缔组织固着在软骨质咽骨上, 似端生齿附着方式^[9], 过渡型齿与咽骨的固着形式是由结缔组织逐渐进化到骨性固着, 固定型齿则是典型的骨性固着, 与哺乳类槽生齿相似, 具有不太明显的齿槽窝(图版 II:11)。

3. 咽齿的形态和组织学特点

青鱼咽齿的形态与哺乳动物的异形齿不同, 初齿、过渡型齿和固定型齿的单个齿体的大小虽然有一定差异, 但基本上属同形齿, 即初齿似犬齿, 过渡型齿似锯齿状臼齿, 固定型齿为臼状齿。

青鱼咽齿的齿胚、初齿、过渡型齿、固定型齿的组织学特点分别与哺乳动物和人的齿

相似。齿胚期有造釉器、齿乳头和齿泡(齿囊),后来造釉器分化为釉质,齿乳头分化形成齿质和齿髓,齿泡发育为齿周组织和齿骨质^[6]。固定型齿有典型釉质、齿质、髓质和髓腔、齿骨质等。

4. 咀嚼器官发育与食性转化关系

青鱼的咀嚼器官发育的阶段性与食性转化密切相关,反映了动物器官形态与机能的统一性。全长 6.7—7.8mm (体长 6.3—7.4mm) 的仔鱼,咽齿为初齿,齿体小呈尖锥状,埋于粘膜组织中,角质垫未形成,即咀嚼器官不完善,无咀嚼机能。此时仔鱼处于内营养、混合营养和吞食浮游动物阶段。全长 8.9—25.0mm (体长 8.4—20.0mm) 的仔鱼和稚鱼,咽齿为过渡型齿,齿体大小、齿形和数目变化较大。齿形由尖锥状变为尖端带钩形的似臼齿状,齿组织分化趋完善,齿体逐渐露出粘膜组织,齿式由 3/3 变为 4/5;角质垫形成,组织完善,角质层逐渐增厚至占角质垫总厚度的 1/2。此时,咀嚼器官基本形成,初步具有磨碎小型食物的机能。该期的仔、稚鱼的食性处于由吞食较大型浮游动物向摄食摇蚊幼虫等底栖动物转化时期。全长达 31.0mm (体长 25.0mm) 以上的稚、幼和成鱼,咽齿为固定型齿,齿体逐渐增大,齿形同成鱼,呈臼齿状,咀嚼面宽大,齿根粗壮,齿冠釉质层增厚。体长达 115mm 以上时,咽齿釉质硬度大于螺蛳壳(表 2)。角质垫的角质层不断增厚变硬。咽齿和角质垫相对应,在中枢神经的支配下,周围肌肉进行伸缩运动,形成一定咀嚼力和拾力,可以压碎和磨碎螺蛳等硬度较大的带壳食物。此时,青鱼以螺蛳等底栖动物为主要食物。

根据青鱼咀嚼器官发育生物学特点,在培养苗种和饲养食用鱼时应投喂适宜的饲料,以降低发病率,提高生长率和成活率。当青鱼全长达 100mm 以上时,咽齿硬度接近小螺蛳壳的硬度,可喂轧碎螺蛳和蚬类食物;当全长达 120mm 以上时,咽齿硬度超过螺蛳壳,咀嚼器官具有一定咀嚼力和拾力,可投喂轧碎螺蛳和整体蚬类;全长达 140mm 以上时,可投喂小螺蛳,以后随咽齿硬度增大和后咽腔扩大,则可投喂不经过筛的螺蛳。我国太湖地区培育青鱼种、二龄青鱼种和食用青鱼,其投喂饲料种类和规格基本上是合理的^[9]。

参 考 文 献

- [1] 王瑞霞,1982. 青鱼的原始器官原基的形成和消化系统呼吸系统的发生. 水产学报,6(1): 77—83.
- [2] 叶奕佐,1964. 青鱼胚后发育的初步研究. 水产学报,1(1—2): 39—57.
- [3] 李仲辉,1982. 河南鲤科鱼类咽骨咽齿的比较研究(一). 新乡师范学院学报,(1): 61—72.
- [4] 湖北医学院主编,1984. 口腔解剖生理学,3—11;201—204;213—216 页. 人民卫生出版社.
- [5] 雷慧僧、姜仁良、王道尊、刘焕亮、周福荣、陈祖淳、陈光明,1981. 池塘养鱼学,175—179页. 上海科技出版社.
- [6] 翟宝香、刘伟、刘焕亮,1988. 青鱼咽齿和角质垫发生和发育组织学研究. 大连水产学院学报,3(1): 23—36.
- [7] Chu, Y. T., 1935. Comparative studies on the scales and on the pharyngeals and their teeth in Chinese cyprinids, with particular reference to taxonomy and evolution. *Biological Bulletin of St. John's University*, (2): 81—110.
- [8] Белогуров А. Я., 1948. Смена глоточных зубов у сазана, воблы и леща. Сб. (Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития). стр. 144—181. Изд-во АН СССР.

POST-LARVAL DEVELOPMENT OF THE MASTICATING APPARATUS OF BLACK CARP *MYLOPHARYNGODON PICEUS* (RICHARDSON)

Liu Huanliang Li Hua and Zhai Baoxiang

(*Dalian Fisheries College, Dalian 116024*)

Liu Wei

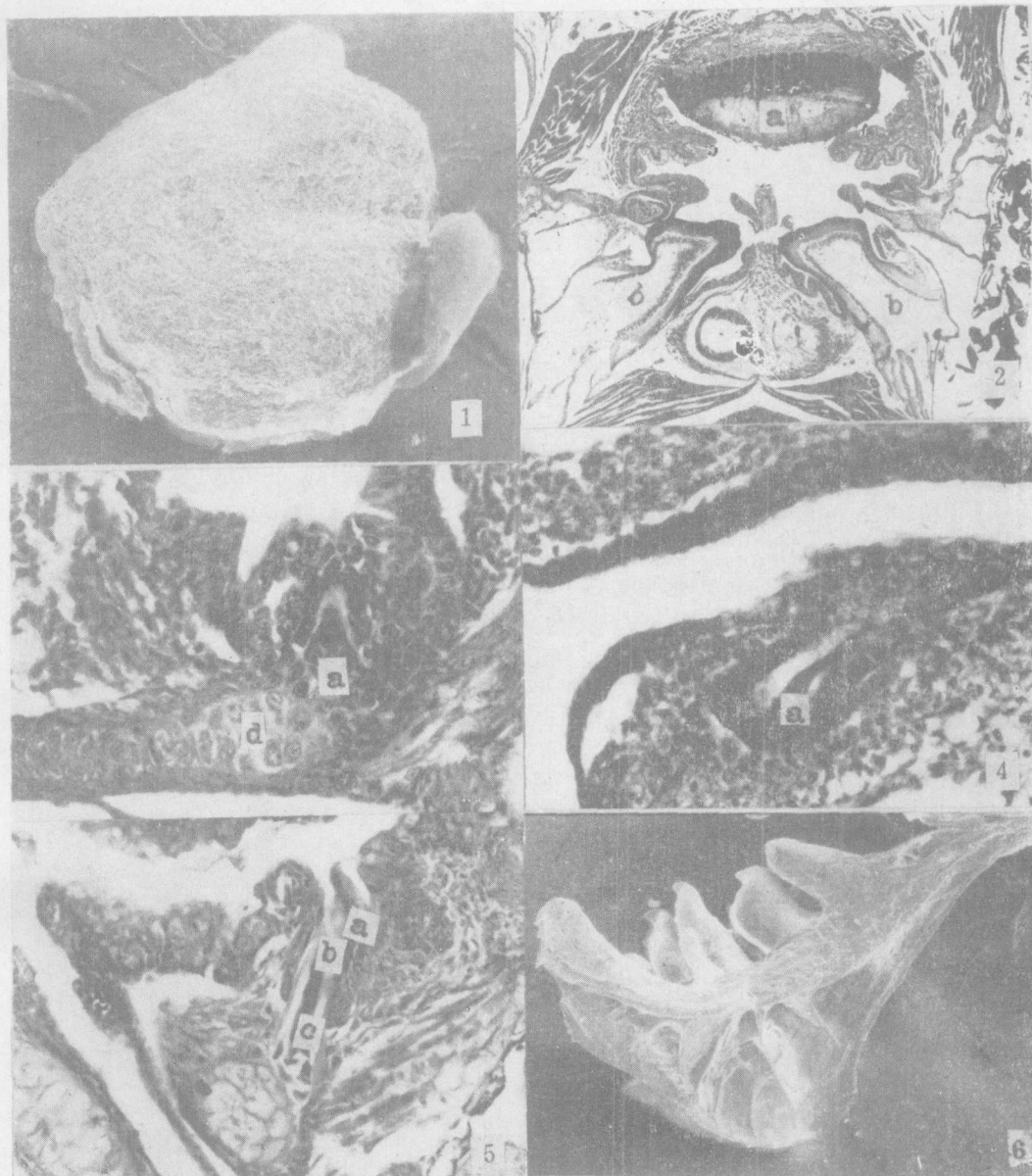
(*Heilong River Fishery Research Institute, Haerbin 150 010*)

Abstract

The masticating apparatus (the pharyngeal teeth and the horny pad) of black carp is formed gradually during postlarval development. The pharyngeal teeth grow on the pharyngeal bones on the bottom of the posterior pharyngeal cavity, while the horny pad is situated on the roof of the cavity, opposite to the pharyngeal teeth. The development of the pharyngeal teeth can be divided into three stages, i.e., original teeth, transitional teeth and fixed teeth. The original teeth have only one generation, with a dental formula of 1,2/2,1. The transitional teeth have three generations, and the dental formulae are 3/3, 4/4 and 4/5 respectively. The fixed teeth have several generations. During the first year, there are two to three generations with a dental formula of 4/5. The pharyngeal teeth are changed several times in the life-cycle. During the first year, the old teeth are displaced by the new ones repeatedly (five to six times). In each generation, the rate of change is higher in the earlier stage than in the latter stage. The teeth are changed one by one and alternatively from either side. When an old tooth is thin, absorbed and dropped, it is substituted by a new one. The fixed teeth have typical structures of enamel, dentine, pulp, pulp-cavity and cement. The horny pad appears later than the pharyngeal teeth and is composed of three layers: cuticle (outer layer), granular layer (middle layer) and germinal (basal) layer. The thickness and strength of the horny pad increase with the growth of the animal.

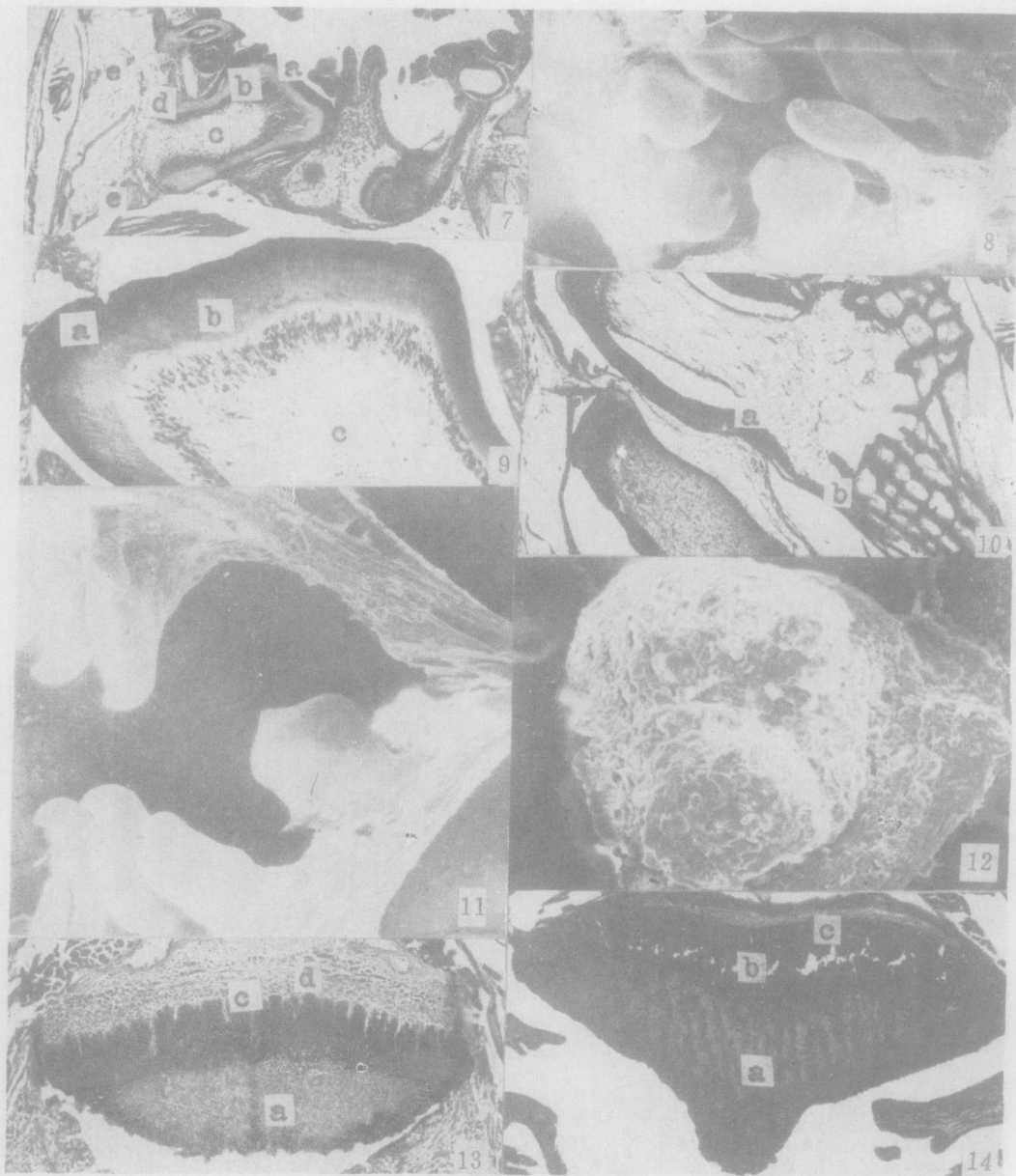
The development of the masticating apparatus is closely associated with changes in the feeding habit. At the original teeth stage, the masticating apparatus is not capable of masticating food and the fish changes from heterogenous feeding to zooplankton-feeding. At the transitional stage, the apparatus has weak ability to masticate food and is not capable of grinding; the diet of the fish changes from zooplankton to benthos like chironomid larvae. At the fixed teeth stage, the apparatus is capable of masticating and grinding benthic animals with shells, i.e. snails.

Key words Masticating apparatus, pharyngeal teeth, Horny pad, Developmental biology



1.角质垫(体长 123mm)×40 (扫描); 2.后咽区横切面(体长 24.0mm)×100, 示咽齿与角质垫位置, a. 角质垫, b. 咽齿, c. 发育齿; 3. 后咽区横切面(体长 6.2mm)×132, 示齿胚结构, a. 齿乳头, b. 造釉器, c. 齿泡, d. 咽骨软骨细胞; 4. 后咽区纵切面(体长 6.4mm)×100, 示初齿结构, a. 齿乳头, b. 造釉器, c. 咽骨软骨细胞; 5. 后咽区横切面(体长 8.0mm)×100, 示第一代齿结构, a. 造釉器, b. 齿质, c. 齿髓, d. 咽骨软骨细胞; 6. 第三代齿(右), (体长 20.0mm)×20 (扫描) a. 未脱落的第二代齿

1. horny pad (Body length 123mm)×40 (scanning electron-microscopy); 2. cross-section of the posterior pharyngeal region (Body length 24.0mm)×100, showing the position of horny pad and pharyngeal teeth. a. horny pad, b. pharyngeal teeth c. developing teeth; 3. cross-section of the posterior pharyngeal region (Body length 6.2mm)×132 showing the structure of dental germ, a. dental papilla, b. enamel organ, c. dental follicle, d. cartilage cell of pharyngeal bone; 4. longitudinal-section of the posterior pharyngeal region (Body length 6.4mm)×100, showing the structure of original teeth, a. dental papilla, b. enamel organ, c. cartilage cell of pharyngeal bone; 5. cross-section of the posterior pharyngeal region (Body length 8.0mm)×100, showing the structure of first generation teeth, a. enamel organ, b. dentine, c. dental pulp, d. cartilage cell of pharyngeal bone; 6. third generation teeth (right) (Body length 20.0mm)×20 (scanning electron-microscopy), a. the undropped second generation teeth



7.后咽区横切面(体长 21.0mm)×16; 示第三代齿结构: a. 釉质, b. 齿质, c. 齿髓, d. 齿根, e. 咽骨;
8. 第四代齿(体长 31.5mm)×14 (扫描); 9. 第四代齿结构(体长 24.0mm)×50, a. 釉质, b. 齿质, c. 齿髓;
10. 固定型齿纵切面, 示齿根与咽骨骨性固着, a. 齿体, b. 齿根; 11. 第三代齿(体长 20.0mm)×20 (扫描), 示右 IV₁ 固着情形; 12. 角质垫(体长 15.5mm)×80 (扫描), 示两个密致团; 13. 后咽区横切面(体长 21.0mm)×25, 示角质垫结构, a. 角质层, b. 中央层, c. 基层, d. 上腭结缔组织; 14. 后咽区横切面(体长 57.0mm)×10, 示角质垫结构, a. 角质层, b. 中央层, c. 基层

7. cross-section of the posterior pharyngeal region (Body length 21.0mm)×16 showing the structure of third generation teeth a. enamel b. dentine c. dental pulp d. teeth root e. pharyngeal bone; 8. the fourth generation teeth (Body length 31.5mm)×14 (scanning electron-microscopy); 9. the structure of the fourth generation teeth (Body length 24.0mm)×50 a. enamel b. dentine c. dental pulp; 10. longitudinal-section of fixed type teeth: showing fixing in bone connected by teeth root and pharyngeal bone a. teeth body b. teeth root; 11. the third generation teeth (Body length 20.0mm)×20 (scanning electron-microscopy), showing the fixing situation of right IV₁; 12. horny pad (Body length 15.5mm)×80 (scanning electron-microscopy), showing two dense groups; 13. cross-section of the posterior pharyngeal region (Body length 21.0mm)×25 showing the structure of horny pad a. cuticle b. middle layer c. basal layer d. connective tissue of upper palate; 14. cross-section of the posterior pharyngeal region (Body length 57.0mm)×10 showing the structure of horny pad a. cuticle b. middle layer c. basal layer