

苏氏鲢鳊鳔的组织学及呼吸上皮的超微结构的研究*

郑文彪 潘炯华 刘文生

(华南师范大学生物系, 广州)

提 要

本文首次报道了苏氏鲢鳊的具有气呼吸作用的鳔的组织学和呼吸上皮的超微结构。鳔由浆膜、纤维层、粘膜上皮三层构成, 纤维层的胶原纤维向鳔腔内突入衍生出密集的泡囊状小室, 并在鳔腔中心汇合为中轴。泡囊小室的内表面被覆高度毛细血管化的上皮(即呼吸上皮)。呼吸上皮细胞是一类同型特化的扁平上皮细胞, 电镜观察证明具有哺乳类肺泡上皮 I 型和 II 型细胞的结构。上皮细胞基底面与单层的毛细血管壁细胞联接形成胞质薄层的血-气屏障。研究结果证实鳔是苏氏鲢鳊的重要副呼吸器官, 具有强的空气呼吸作用。

关键词 苏氏鲢鳊, 鳔, 组织学结构, 呼吸上皮, 超微结构

迄今为止, 鱼类中具有鳔或者类似肺的鳔进行气呼吸的种类仅发现于肺鱼类 (*Lepidosiren*, *Protopterus*, *Neoceratodus*)、多鳍鱼 (*Polypterus*)、弓鳍鱼 (*Amia*)、雀鳊 (*Lepisosteus*)、泥鱼 (*Umbra*)、裸背鳗 (*Gymnotoidei*) 以及骨鳔类的鼠鲮目 (*Gonorynchiformes*) 的 *Phractolaemes* 及脂鲤目 (*Characiformes*) 的 *Lebiasinidae* 和 *Erythrinidae* 二科的部分种类^[3-5, 12]。最近, 作者(1986)和 Browman (1985) 分别报道了淡水鱼类中一种原产东南亚国家的鲢形目 (*Siluriformes*)、鲢科 (*Pangasiidae*) 的苏氏鲢鳊 (*Pangasius sutchi* (Fowler)) 的鳔也具有空气呼吸作用^[1, 4, 11], 证实鳔是苏氏鲢鳊的重要呼吸辅助器官, 描述了鳔的一般形态和气呼吸习性并测定水面气呼吸频数等。有关鱼类这一种高度分化为专一进行气呼吸的鳔的组织学结构和呼吸上皮的超微结构至今尚未有过系统的研究报告。因此进行这方面的研究工作对提供有关鱼类鳔的气呼吸功能的生物学资料, 探索鱼类这一类似高等陆生脊椎动物的肺的气呼吸器官的形成和演化具有十分重要的生物学意义。在 1985—1986 年, 我们进行了苏氏鲢鳊鳔的组织学和呼吸上皮的超微结构的研究。

材 料 和 方 法

实验材料取自 1978 年 6 月份从泰国引进的苏氏鲢鳊的子一代。实验鱼体长 20—30

* 参加本研究部分工作的还有陈曼、方利旭等同志, 泰国内陆渔业研究所 (NIFI) C. Kwei Lin 博士提供部分泰国鲢鳊文献, 谨此致谢。

1) 潘炯华等, 1986。苏氏鲢鳊的鳔及其气呼吸作用的研究。中国鱼类学会 1986 年学术年会论文摘要汇编。119—120。

1986年11月27日收到。

厘米,体重 165—250 克。组织学实验材料取自活体鳢鲇用波恩氏 (Bouin's) 溶液固定,石蜡包埋,切片厚度 6—8 微米;H-E 染色和 Von Gieson-E 氏苏木精复染(检验肌纤维)。在光镜下观察并进行显微摄影。电镜超微观察材料也取自活体鳢鲇,其后用戊二醛、锇酸双固定。超薄切片用饱和醋酸铀溶液前染,柠檬酸铅溶液后染,在 HU-12A 型电镜上观察并摄影。

结 果

(一) 鳢的组织学

1. 鳢管

鳢管的组织学结构与食道相似,自内向外由粘膜、粘膜下层、肌层、浆膜四层构成。

鳢管内壁的粘膜向管腔内突入形成纵行的尖削型的皱襞,皱襞不分枝。鳢管后段的皱襞较为低平。粘膜上皮为复层上皮,表层主要为杯状细胞,间有椭圆形上皮细胞,深层为上皮细胞;在杯状细胞和上皮细胞中还常有一种大型粘液分泌细胞的存在。杯状细胞比上皮细胞大约 1 倍左右,胞质中充满粘液,H-E 染色不着色,呈空泡状,胞核沉底。大型粘液分泌细胞颇大,其大小为杯状细胞的 3—4 倍,胞核位于中央,具核仁 2—3 个,H-E 染色,胞质呈淡红色,胞核紫黑色。基底膜和结实层薄,固有膜为一层致密的结缔组织薄层。粘膜下层为疏松结缔组织,具有血管和少量分散的纵向横纹肌束。肌层为发达的横纹肌,外层为极薄的纵行肌,内层为厚的环行肌,环行肌层比纵行肌层厚约 6—8 倍。在鳢管后段与鳢本体交界处的肌层为特别增厚发达的括约肌,鳢管管腔缩小形成紧隘状态的“喉门”,以调节和控制鳢内气体的进出。鳢管最外一层为浆膜,由一层薄的疏松结缔组织和间皮细胞组成(图版 I:1, 2)。

2. 鳢

鳢的内壁出现了复杂的分化,由鳢壁向腔内突出形成密集的泡囊状呼吸小室,在鳢的背腹中线汇合贯穿鳢的首尾的中轴,将鳢腔分隔为左右二条气管,气管经若干次分级后通入各泡囊小室(图 1)。

鳢的组织学结构分为粘膜层、纤维层和浆膜 3 层。鳢壁经过 Von Gieson 染色,证实没有肌纤维分布。

粘膜层由上皮和固有膜构成。上皮层呈高度毛细血管化并被覆于鳢壁内表面任何与空气接触处,构成了一层特化的专一营气呼吸作用的粘膜上皮(图版 I:3,4)。毛细血管中充满血球,红血球与空气的气体交换在上皮进行。固有膜为一层薄的疏松结缔组织,H-E 染色呈浅蓝色,有次级动、静脉血管、淋巴细胞、单核白细胞、肥大细胞及成纤维细胞分布于其中。

纤维层是鳢的“骨架”,鳢的纤维层特别发达,由紧密排列的环行胶原纤维构成鳢壁(图版 I:4)。自鳢壁的胶原纤维向鳢腔内突入衍生出许多纵向和横向的胶原纤维束,互相连结构成大量的泡囊状呼吸小室的分隔。沿行鳢的背腹中线的胶原纤维质的分隔汇合为纵行的实心中轴,在中央有进出鳢的主动、静脉血管,并向鳢壁不断辐射发出次级血管,次

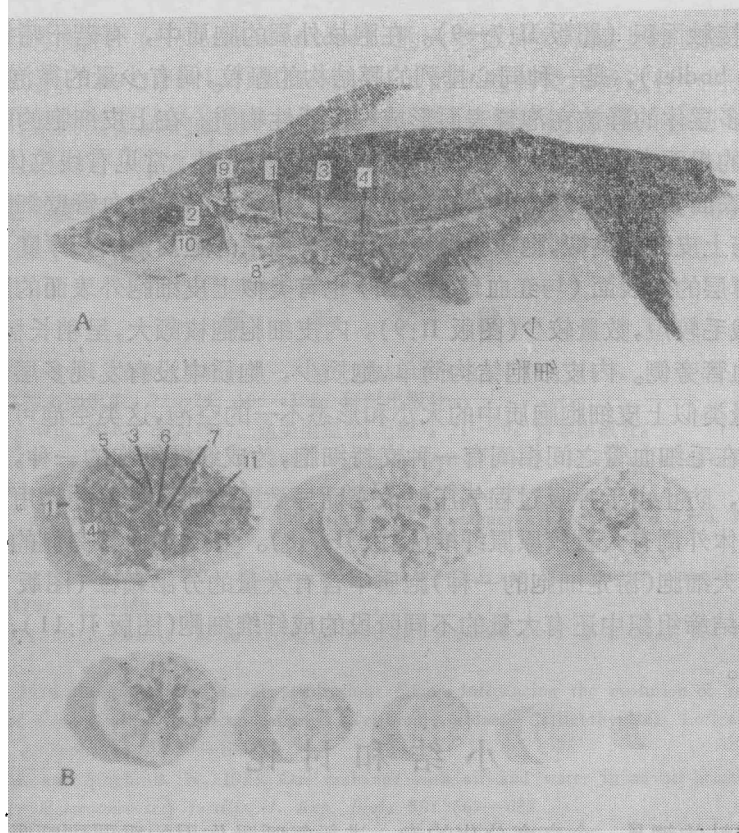


图1 苏氏鲢鲇鳔的剖画(自前至后)

A. 纵剖面 B. 横切面

1. 鳔壁; 2. 气管; 3. 鳔轴心; 4. 泡囊状呼吸小室; 5. 左侧气管; 6. 轴心上动脉血管; 7. 轴心上静脉血管; 8. 胃; 9. 前部气室; 10. 食道; 11. 右侧气管

Fig. 1 Dissection of the swimbladder of *Pangasius satuli*

(A. Longitudinal section, B. Cross section)

1. wall of swimbladder, 2. pneumatic duct; 3. medial septum; 4. respiratory alveoli;
5. left trachea; 6. artery; 7. vein; 8. stomach; 9. anterior lobe; 10. oesophagus;
11. right trachea

级血管经多次分级后通入粘膜上皮的毛细血管(图版 I:5,6)。因而在纤维层中常见有各级动、静血管。

鳔的最外层为一层薄的疏松结缔组织和单层间皮细胞构成的浆膜。

(二) 呼吸上皮的超微结构

鳔壁内表面和分隔的泡囊状呼吸小室表面的粘膜上皮为一层特化和专一营气呼吸作用的呼吸上皮。上皮细胞极为扁平,胞核外周的胞质特化延伸为扁平的胞质薄层,被覆于亦由单层扁平细胞所构成的毛细血管壁外表面(图版 II:7,9),构成了毛细血管腔内红血球与泡囊状小室中空气之间的血——气屏障。外层的上皮细胞之间彼此紧密相连成一完整的薄层,覆盖于鳔壁内表面。上皮细胞胞核呈“T”型,边缘有凹痕,染色质少,异染色质多分布于核的边缘。在与空气接触的外表面,具有许多由胞质向气腔突入的微绒毛,以

增大与空气的接触面积(图版 II:7—9)。在胞核外周的胞质中,有若干嗜钱性的多层体(multilamellar bodies),是一种同心排列的膜结构的颗粒,偶有少量的微泡(图版 II:8)。上皮细胞通过多层体的释放在泡囊表面形成一层活性物质。在上皮细胞的胞质中,接近胞核处有较多的粗面内质网和大小不一的空泡,在胞核外侧,常见有线粒体和高尔基体。与上皮细胞基底面紧密相连的由单层的扁平细胞围成管腔的毛细血管壁细胞(又称内皮细胞)形态上与上皮细胞类似,胞质呈现极度延伸为扁平的胞质薄层,厚度为上皮细胞的2/3。在胞质薄层的内表面(与红血球接触面)也有类似上皮细胞外表面的胞质突形成的微绒毛,但微绒毛较短,数量较少(图版 II:9)。内皮细胞胞核颇大,呈稍长椭圆形,染色质少,位于毛细血管旁侧。内皮细胞结构简单,胞质少,胞质中没有发现多层体和少有细胞器,但见有大量类似上皮细胞胞质中的大小和形态不一的空泡,这类空泡可能与其进行气体交换有关。在毛细血管之间相间有一种支持细胞,为成纤维细胞的一种,可能具有巩固毛细血管形状,防止由于呼吸过程气压的改变而导致毛细血管塌陷的作用。支持细胞核特大,圆形,胞体外周有大量胶原原纤维(图版 II:7,8)。在毛细血管旁侧的疏松结缔组织中有少数的肥大细胞(游走细胞的一种)胞质中含有大量的分泌颗粒(图版 II:10)。此外在固有膜疏松结缔组织中还有大量的不同阶段的成纤维细胞(图版 II:11),以及少量白细胞和巨噬细胞。

小结和讨论

1. 苏氏鲢鲇的鳔是一个高度分化的专一进行气呼吸作用的重要副呼吸器官,鳔内壁形成了密集分隔的泡囊状呼吸小室,被覆一层高度毛细血管化的呼吸上皮。鳔的组织学结构与一般鱼类的鳔差异极大^[2],其鳔内部的泡囊状呼吸小室的组织学结构与高等陆生脊椎动物的哺乳类的肺泡囊十分类似,均有纤维质的分隔和被覆一层高度毛细血管化的呼吸上皮^[17]。

2. 构成呼吸上皮的血-气屏障的二层细胞均为同型细胞,是有效进行气体交换的场所。上皮细胞胞质中的多层体、空泡和与空气接触的外表面具有大量由胞质突形成的微绒毛的特征与哺乳动物肺泡囊的上皮的I型和II型细胞相类似(Collet, 1974; Slonim, 1981)^[6,15]。据Stratton(1977)对大白鼠肺泡上皮所进行的研究认为上皮细胞的多层体向细胞外表面释放而形成一层表面活化剂物质,其功能是减少肺泡壁的张力和防止肺泡的塌陷^[16]。苏氏鲢鲇鳔内的泡囊状呼吸小室的上皮细胞胞质中的多层体可能具有这一功能,以维持泡囊状呼吸小室的形态。

3. 呼吸上皮下的疏松结缔组织中,在靠近毛细血管附近有一种肥大细胞胞质中的分泌颗粒。据Csaba(1971)和Lagunoff(1973)对哺乳动物的研究认为这种颗粒可以分泌出一种抗血凝物质作用于毛细血管和加速毛细血管中血球的流动^[7,11]。苏氏鲢鲇的鳔的疏松结缔组织中的肥大细胞胞质中的分泌颗粒是否也具有这一生理功能,尚有待进一步的证实。

4. 在鲇类中,虽然有不少具有气呼吸作用的种类,如甲鲇科(Loricariidae)和美洲鲇科(Trichomycteridae)的一些种类用胃上皮进行气呼吸(Gee, 1976)^[8];胡子鲇科

(Clariidae)、印度鲢科 (Heteropneustidae) 的大多数种类用鳃上腔上皮进行气呼吸 (Singh, 1971; Huges, 1971)^[9,13]。Callichthyidae 的一些种类用肠进行气呼吸 (Kramer, 1980)^[10]。而用鳔或类似肺的鳔进行气呼吸的鲢类, 仅见于鲢科 (Pangasiidae) 的苏氏鲢 (Pangasius sutchi), 作者最近从泰国获得的另一种鲢 (Pangasius pangasius)^[14] 的鳔也具有类同的高度毛细血管化的泡囊状呼吸小室。鲢鳊由于具有这一特化的气呼吸作用的鳔, 因而获得了对外界环境的较强的适应能力。

参 考 文 献

- [1] 郑文彪、潘炯华, 1986. 新淡水养殖鱼类——苏氏鲢鳊。淡水渔业, (4): 2—5。
- [2] 秉志, 1983. 鲤鱼的组织, 22—24, 106—108. 科学出版社。
- [3] 费鸿年译 (Brown, M.E., 著), 1962. 鱼类生理学(上册)。71—80. 科学出版社。
- [4] Browman, M. W. and Kramer, D. L., 1985. *Pangasius sutchi* (Pangasiidae), an air-breathing catfish, uses the swimbladder as an accessory respiratory organ. *Copeia*, (4): 994—998.
- [5] Carter, G. S. and Beadle, L. C., 1931. The fauna of the Paraguayan Chaco. *Journ. Linn. Soc. London Zool.*, (37): 327—368.
- [6] Collet, A. J. and Des, B. G., 1974. Fine structure of myogenesis and elastogenesis in the developing rat lung. *Anat. Rec.*, 179: 343—360.
- [7] Csaba, G., 1971. Mechanism of the formation of mast cell granules. *Acta. Biol. Acad. Sci. Hung.*, 22: 155—168.
- [8] Gee, J. H., 1976. Buoyancy and aerial respiration: factors influencing the evolution of reduced swimbladder volume of some Central American catfishes (Trichomycteridae, Callichthyidae, Loricariidae, Astroblepidae). *Can. J. Zool.*, 54: 1030—1037.
- [9] Hughes, G. M. and Singh, B. N., 1973. Gas exchange with air and water in an air-breathing catfish, *Saccolabrus*, (= *Heteropneustes*) *fossilis*. *J. Exp. Biol.*, 55: 667—682.
- [10] Kramer, D. L. and McClure, M., 1980. Aerial respiration in the catfish, *Corydoras aeneus* (Callichthyidae). *Can. J. Zool.*, 61: 653—665.
- [11] Lagunoff, D., 1973. Membrane fusion during mast cell secretion. *J. Cell. Biol.*, 57: 252—259.
- [12] Liem, K. F., Eclancher, B. and Fink, W. L., 1984. Aerial respiration in the banded knife fish, *Gymnotus carapo* (Teleostei: Gymnotoidei). *Physiol. Zool.*, 57: 185—195.
- [13] Singh, B. N. and Hughes, G. M., 1971. Respiration of an air-breathing catfish, *Clarias batrachus* (Linn.). *J. Exp. Biol.*, 55: 421—434.
- [14] Smith, H., 1945. The freshwater fishes of Siam or Thailand. *U. S. Nat. Mus. Bull.*, 188: 357—359.
- [15] Slonim, B. N. and Hamilton, L. H., 1981. Respiratory physiology, 35—37. The C. V. Mosby, Co.
- [16] Stratton, C. J., 1977. The periodicity and architecture of lipid retained and extracted lung surfactant and its origin from multilamellar bodies. *Tissue Cell*, 9: 301—316.
- [17] Weiss, L. and O. Greep, 1977. Histology, 4th ed. pp. 765—830. McG. Hill Book Co.

图版 I 和 II 的图版注

a—气管腔, b—上皮层, c—基底膜和结实层, d—固有膜, e—杯状细胞, f—大型粘液分泌细胞, g—粘膜下层, h—肌层, i—泡囊状呼吸小室的气腔, j—胶原纤维层, k—血管化的粘膜上皮(即呼吸上皮), l—红血球, m—鳔轴心静脉血管, n—鳔轴心主动脉血管, o—毛细血管腔, p—上皮细胞, q—内皮细胞, r—支持细胞, s—多层体, u—胶原原纤维, v—分泌颗粒, w—空泡, x—血-气屏障上内外皮细胞中间的基底膜, y—浆膜, z—微绒毛

a. accule, b. epithelium, c. basement membrane and stratum compactum, d. tunica propria, e. goblet cells, f. large mucus-secreting cells, g. submucosa, h. muscularis, i. connective tissue, j. collagenic wall, k. well-vascularized mucosa, l. erythrocyte, m. main vein, n. main artery, o. capillary, p. epithelial cells, q. endothelial cells, r. fibroblast, s. multilamellar bodies, u. collagenic fibril, v. secretion granules, w. vacuoles, x. basement membrane, y. fibrosa, z. microvilli

STUDIES ON THE HISTOLOGICAL STRUCTURE OF SWIM BLADDER AND ULTRAMICROSCOPIC STRUCTURE OF RESPIRATORY-EPITHELIUM IN *PANGASIOUS SUTCHI*

Zheng Wenbiao Pan Jionghua and Liu Wensheng

(Department of Biology, South China Normal University, Guangzhou)

Abstract

The present paper deals with the histological structure of the swimbladder and ultramicroscopic structure of mucosa (also called respiratory-epithelium) of an air-breathing catfish, *Pangasius sutchi*, of which the swimbladder as an obligatory respiratory organ. The structure of pneumatic duct of the fish is similar to that of the esophagus, being organized by mucosa, submucoea, muscularis and fibrosa. Formed mainly by goblet and epithelial cells, the mucosa is stratified, with longitudinal folds. Muscularis consists of well-developed circular skeletal muscle, especially in posterior part of the pneumatic duct, where the muscle is so well-developed that it forms a larynx-like structure to regulate the amount of air inlet and outlet of the swimbladder. The trabeculated swimbladder is composed of three parts; mucosa, collagenic fiber wall and fibrosa. The wall of swimbladder and the respiratory alveoli consist of collagenic fibers but no muscle fibers are present. The mucosa is a sort of highly vascularized respiratory epithelium with capillaries covering the luminal surface of the respiratory alveoli. Between the respiratory epithelium and collagenic fibers, there is a relatively thin layer of loose connective tissue within which fibroblasts, various kinds of white blood corpuscles and blood vessels were found.

The respiratory epithelium is a very thin cellular structure, with a layer of simple squamous epithelial cells and the endothelial cells closely connected to the basement of the epithelial cell. A rather thin basement membrane separates the epithelial cells from the endothelial cells. Hence, the blood-gas barrier for aerial exchange is composed of epithelium, basement membrane and endothelium. All the squamous epithelial cells are isotypic having T-shaped nuclei surrounded by endoplasmic reticulum and osmiophil multilamellar bodies. Mitochondria and Golgi apparatus are seen, often with vacuoles of different sizes. From the apices of the epithelium, short microvilli extend irregularly into the alveoli space. The characteristics of the epithelial cell mentioned above are similar to type I and type II cells of the alveolar epithelium in mammals. In this paper, the ultramicroscopic structure of endothelial cells, mast cells, and fibroblasts are also described, and the relations of the swimbladder to aerial respiration are discussed.

Key words *Pangasius sutchi*, Swimbladder, Histological structure, Respiratory epithelium, Ultramicroscopic structure



1. 鳔管前段横切, 示粘膜层, $\times 400$; 2. 鳔管后段横切, 示组织结构, $\times 45$; 3. 鳔内壁泡囊状呼吸小室横切, 示高度血管化的粘膜上皮, $\times 400$; 4. 鳔壁横切, 示发达胶原纤维层、浆膜和粘膜上皮, $\times 400$; 5. 鳔内纤维质轴心横切, 示主动、静脉血管和自主动脉辐射发出的次级动脉血管, $\times 250$; 6. 鳔内纤维质轴心水平切, 示主动脉血管及次级动脉血管, $\times 300$

1 Cross section of the anterior pneumatic duct, showing mucosa, $\times 400$; 2 Cross section of the posterior part of pneumatic duct, $\times 45$; 3 Cross section of the swimbladder, showing a part of a vesicular respiratory alveolus with well-vascularized mucosa, $\times 400$; 4 Cross section of the swimbladder wall, showing collagenic fibers, mucosa and fibrosa, $\times 400$; 5 Cross section of the swimbladder through the medial septum, illustrating main artery and vein, as well as secondary artery $\times 250$, 6 Longitudinal section of the medial septum showing main artery and its branches, $\times 300$

(图版 I 和图版 II 注在第167页)



7 毛细血管化的呼吸上皮, $\times 4000$; 8 上皮细胞, $\times 12000$; 9 血-气屏障的结构, $\times 25000$; 10 毛细血管旁侧的肥大细胞, 示胞质中的分泌颗粒, $\times 15000$; 11 疏松结缔组织中的成纤维细胞, $\times 12000$

7 A part of a vesicular respiratory alveolus, $\times 4000$; 8 Structure of an epithelial cell, $\times 12000$; 9 The cellular barrier for aerial exchange $\times 25000$; 10 Mast cells in the connective tissue surrounded by blood vessels showing secretory granules, $\times 15000$; 11 A fibroblast with some collagenic fibers around it, $\times 12000$

(图版 I 和图版 II 注在 167 页)