

青鱼的原始器官原基的形成和消化系统 呼吸系统的发生*

王 瑞 霞

(上海水产学院)

提 要

本文介绍了青鱼的早期发育、原始器官原基的形成,以及消化系统、呼吸系统的发生与分化的观察结果。对青鱼胚胎的早期发育和器官发生作了描述;并就此和其他硬骨鱼类的胚胎发育和器官发生进行了比较讨论。

青鱼 *Mylopharyngodon piceus* 是我国特有的淡水养殖经济鱼类——四大家鱼之一,属硬骨鱼类(Osteichthyes)鲤形目 Cypriniformes,鲤科 Cyprinidae。

硬骨鱼类器官发生文献颇少,国外学者 Henneguy^[1], Swaem^[2] 和 A. Brachet^[3]等虽对鲱鱼的器官发生作了很多工作,但还有许多鱼类的器官发生尚缺少研究。在国内朱洗教授等(1962)^[4]对白鲢胚胎发育的分期有过比较详细的研究,另外草鱼和鳊鱼胚胎发育的分期也曾有报导。但对青鱼和其他硬骨鱼类器官发生的文献尚未见到,为此我们于1979年和1980年对青鱼的胚胎和仔鱼的发育进行了详细地观察,并按发育时序,固定了标本,作了连续切片,对内部器官系统的发生与分化过程进行了初步的研究。

材 料 与 方 法

研究材料是在1979年和1980年家鱼人工繁殖季节,由上海市嘉定县望新育苗场供给,亲鱼经催情后行人工授精获得受精卵,于孵化桶内流水孵化。出膜后4天将仔鱼带回实验室,分养在大号搪磁盘内,用豆浆或蛋黄喂养到孵化后20天,进行了外部形态发育观察和连续切片观察,切片用的标本用Smith氏液定期固定16小时后,用换水法洗净固定液(约洗16小时),再经30%和50%酒精脱水,然后保存于70%甘油酒精中。按石蜡包埋切片法,进行横向、纵向和水平方向三种不同面的连续切片, Ehrlich haematoxylin eosin 染色,并进行显微摄影和显微投影仪绘图。

* 本文承山东大学曲淑惠教授指导并审阅了文稿,研究中,本院王逸侏同志协助收集材料和切片,东海水产研究所孙宝璐同志,复旦大学遗传所潘家谨同志和本院张敏同志帮助摄制照片,在此一并致谢。

观察结果

同其他鱼类一样,青鱼胚胎发育的速度与环境温度有密切关系,随着水温的升高,孵化速度加快,水温为22—26°C时,从受精到出膜历时约24小时;当水温增高到26—28°C时,发育速度则相应加快,约20小时即可破膜而出。刚孵出的仔鱼主要器官都极为幼稚,因此孵化后的仔鱼须继续培养观察并定期固定标本以研究器官系统的发育过程。

(一) 早期胚胎发育与原始器官原基的形成

青鱼的卵为半浮性卵,卵子产出后在流水中上下翻动随水漂流,如在静水孵育,则全沉水底。卵球直径约为1.3毫米,与其他鲤科鱼类一样,含有大量卵黄,并集中于植物极,属端黄卵类型。成熟的未受精卵表面紧包一层薄薄的外膜——卵黄膜(图版I_A)。受精以后,卵球立即收缩体积,皮质小泡破裂,排弃代谢产物,吸收水份,卵黄膜外举形成受精膜,受精膜与卵质膜之间出现一个大的腔隙即围卵周隙(图版I_{B,C})。在受精膜形成的同时,卵细胞质(胚胎形成物质)由较均匀状态向动物极集中,在动物极形成一“帽”状胚盘(blastodisc)(图版I_{C,D})。胚盘下方为卵黄所充塞,细胞质含量很少,不能分裂,这就决定了青鱼的卵裂类型为盘状裂;即卵裂仅限于动物极胚盘范围内进行,而植物极的卵黄不分裂。

(1) 卵裂与囊胚 受精卵在26°C水温时受精后45分钟即开始卵裂。第一次卵裂为经裂,把胚盘分成为大小相等的2个细胞(图版I_E)。又经10分钟后又进行第二次卵裂,其卵裂面与第一次互相垂直,于是形成大小相似的4个细胞(图版I_F)。第三次卵裂面有两个,都与第一次平行,结果形成8个细胞(图版I_G)。第四次卵裂面也有两个,都与第二次平行,结果形成16个细胞。从第五次卵裂开始卵裂面渐渐不整齐,细胞大小也不十分相似,排列也不规则。卵裂多次以后,分裂球愈分愈小,结果形成几层细胞组成的囊胚层(blastoderm),这时的胚胎叫囊胚(blastula)。

开始囊胚层在卵黄上隆起较高,尚可看到模糊的细胞界限,但还未出现囊胚腔(blastocoele),称为囊胚早期(图版I_{H,N})。继之隆起的囊胚层细胞开始向卵黄方向扩张而变低,囊胚层细胞数量增加,体积更小,已不能看出细胞界限,此时由切片(图版I_O)可以看到一清楚的腔隙——囊胚腔,此时的胚胎称为囊胚中期(图版I_I),囊胚腔的顶壁和侧壁由多层细胞组成,其底部开始为一层无质膜分割的细胞质,后来胚盘边缘的细胞核分裂后移到这层细胞质中,连成一片形成卵黄多核体(yolk syncytium),这是鱼类胚胎所特有的构造,它能溶解并吸收卵子的营养物质——卵黄,供给胚胎发育。当囊胚层细胞向卵黄铺张而变低时,胚体便进入囊胚晚期(图版I_J)。

(2) 原肠作用与原始器官原基的形成 原肠作用进行的好坏对胚胎的进一步发育起决定性的作用,所以原肠胚是胚胎发育中的一个极为重要的时期。

青鱼的原肠作用与其他硬骨鱼类一样,是囊胚层细胞经过外包、集中、内卷和伸长等运动,细胞发生重新排列并分化为三种胚层,即外胚层,中胚层和内胚层,它们是各主要器官原基形成的基础。

囊胚层细胞的外包标志着原肠作用的开始,当低囊胚的囊胚层细胞,从四面向植物极

伸展下包时,由于卵黄的阻滞,囊胚层边缘细胞稍向内卷入而形成一条隆起的环带,称为胚环(germ ring)(图版 I_K)。当胚环出现胚盘继续向植物极外包时,在胚环的一定部位上,由于囊胚层细胞(脊索——中胚层——内胚层细胞)由此向内卷入,而出现一外观增厚的隆起,称为胚盾(embryonic shield)(图版 I_L)。它是胚体的始基。胚盾处的内卷边缘即为背唇(dorsal lip)。由于背唇的出现,胚胎的两侧对称图形显示出来,背唇的位置是未来胚胎的背后端。由于脊索——中胚层——内胚层细胞的不断卷入,因而胚盾加长,胚体的形态很快显露出来,胚盾的长轴就是胚胎的主轴。这时背唇的对边是腹唇,其两侧为侧唇,它们共同组成一圆形的孔叫胚孔(blastopore),胚孔处裸露的卵黄叫卵黄栓(yolk plug)(图版 I_L)。

随着原肠作用的进行,卵黄部分越来越多地被包围起来,当囊胚层下包达卵黄的 2/3 时,便进入原肠中期,这时通过胚盾的纵切面(图版 I_P)和横切面(图版 II_A)揭示青鱼的原肠胚由内外两层组成,内层为由背唇卷入的脊索——中胚层——内胚层细胞,是由无明显界限的四、五层细胞组成的叫下胚层(hypoblast),外层是由未卷入的三、四层细胞构成的上胚层(epiblast),前者排列于上胚层与卵黄多核体之间,其与卵黄多核体之间的缝隙是原肠腔(gastrocoel)。

当囊胚层细胞包围卵黄 4/5 到完全包围卵黄为神经胚期(nurula stage)(图版 I_L),由神经胚的横切面(图版 II_B)可以看到上胚层已分化为表皮层和神经外胚层,前者在胚体的最外面,为一层方形或多角形的细胞,将来形成幼体的表皮组织,在胚盾以外卵黄表面的表皮细胞,称为胚外膜(extra-embryonic membrane)。后者——神经外胚层是神经组织的原基。在上胚层分化的同时,下胚层的腹面也分化出一薄片状的细胞层是内胚层(entoderm),为单层的扁平细胞,紧贴于卵黄多核体的上面(图版 II_B),它以后分化为单层柱状的消化道上皮细胞及其附属的器官上皮。在内胚层与神经外胚层之间的三、四层细胞为脊索——中胚层原基,其中央线处的细胞集中分化为脊索,由横切面看(图版 II_B)呈圆球状,而正中纵切面观则为长条状细胞索。脊索分化的同时,其两侧的细胞分化为两条长而宽的细胞带叫中胚层(mesoderm),不久近脊索两侧的中胚层变厚形成体节。体节两侧的中胚层分化为侧板中胚层(图版 II_C)。在体节中胚层和侧板中胚层之间的细胞分化为血管带,是硬骨鱼类胚胎所特有的构造,为循环系统的原基。

在以上细胞分化的同时,胚体背部的神经外胚层细胞向背部中央集中,并下陷脱离表皮层,形成一实心无腔的细胞索,其横断面为三角形,它是中轴神经系统的原基(图版 II_C),青鱼的神经管出现较晚,是由神经索中央细胞之间裂出缝状腔隙而形成(图版 II_C)。

当胚孔封闭时,在胚体后端出现一个坚实而粗厚的细胞团叫末球(图版 III_A),它是由中胚层,脊索和内胚层细胞组成的,以后由于末球细胞的不断增生与分化,使胚体不断加长,所以末球是整个尾部的原基,连接于体干后部,又可称尾芽。

在青鱼胚孔封期的纵切面中(图版 III_A),可见在胚体后端腹面,末球的前端有一囊状构造,此为硬骨鱼类所特有的“Kupffer”氏囊;它是由胚体后部的内胚层细胞之间裂出腔隙而形成,囊之内壁衬有一层立方形的内胚层细胞(图版 III_B),它担负何种生理作用,尚不太明瞭。“Kupffer”氏囊永远居于末球的前方,并随着末球向后分化而后移,最后闭塞而消失。

(二) 消化系统与呼吸系统的发生

前面已经提到,内胚层细胞在原肠形成过程中,与脊索——中胚层一起卷入胚体内部,开始它们之间无明显界限,不久内胚层细胞分化为薄片状的扁平细胞层,位于脊索——中胚层与卵黄多核体之间,青鱼的消化系统及其附属器官都起源于这一扁平细胞层。胚体前端的内胚层细胞向中央集中,在头部腹面形成背腹扁宽的内胚层细胞团,以后其内部出现腔隙形成咽腔,初为裂缝状,后扩大为消化管最宽大部分。咽部以后的内胚层细胞向胚体的背中线上集中,在脊索的下方形成一坚实无腔的内胚层细胞索,其中腔隙出现较晚,约孵化后第三天,由细胞索的后中部先出现腔隙,并由此向前后伸展形成中肠和后肠。消化管刚形成时,它的前端和后端不与外界相通。孵化后第四天肠管才与外界贯通(图版 IV_A)。这时的仔鱼除腹部的少量卵黄为营养外,同时可从外界摄取食物。但必须说明内胚层仅仅分化为消化管及其附属器官的上皮和其腺体,而整个器官不只由内胚层形成,其周围还有来自脏壁中胚层的结缔组织,血管和肌肉,此外还分布着来自外胚层的神经(图版 IV_D)。

当消化管形成时,肝、胰和鳔等构造也在进行分化。还有一些构造如甲状腺和胸腺,它们虽不属消化系统,但它们的上皮部分均起源于前消化道的内胚层,而且在早期胚胎中,它们与消化道的这部分结合在一起,所以下面一并予以描述。

1. 咽区(branchial region)的发生与分化

(1) 口(mouth) 在前脑腹面形成口的外胚层加厚形成扁平无腔的实心细胞团,以细胞团中出现腔隙并扩大成为口腔。口腔形成后与咽接通成为口咽区,因此青鱼口腔与咽腔无明显界限(图版 IV_{A,1,2})。口起初是由头部腹面两眼之间出现一横裂,以后由横裂变成扁圆形。口刚形成时,由于上下颌不能活动而不能摄食,后因下颌的发展,口的位置由腹面变为前位。

(2) 舌(lingue) 由口腔与咽交界处的口腔粘膜向外突出而形成(图版 IV_{A,3})。

(3) 咽区(branchial region)及其衍生物(derivative) 鳃是由咽的侧壁分化而成的,最初由咽腔的两侧壁向外突出6对囊状结构即为咽囊(pharyngeal pouches)它们自前向后分别称为舌颌囊(hyomandibular pouch)和第1—5对咽囊。当咽囊向外突出并接近外胚层时,把它们之间的头部间叶细胞分割成为7对鳃弓(branchial arch),它们自前到后分别称为颌弓(mandibular arch),舌弓(hyoid arch)和第1—5对鳃弓(图版 III_{C,D})。

鳃裂(gill cleft)是由内胚层咽囊的外壁与其相对的外胚层内陷的鳃沟(gill furrow)外胚层相遇形成鳃膜(branchial membrane),以后鳃膜破裂,使咽与外界相通,便建立了鳃裂。由照片(图版 III_{E,F})可见,除舌颌囊没有达到外胚层而形成咽壁的盲囊到以后消失之外,其他5对咽囊均向外开口形成鳃裂,所以青鱼有5对鳃裂。第1对鳃裂出现较早,孵化前已形成,其余4对鳃裂于孵化后第二天同时形成。此后在舌弓上产生皮肤皱褶(图版 III_{E,4}),它随着胚体的发育而向后延伸,斜盖于鳃弓的外面,即成鳃盖(gill cover)。鳃盖内侧的腔叫鳃腔(branchial cavity)。在鳃盖形成的同时,由鳃弓上长出鳃片(branchial lamellae),再在鳃片上长出鳃丝(branchial filament)(图版 III_{F,1,2})。

甲状腺(thyroid gland)开始是在第 1 对鳃弓的基部,咽的底壁向外突出一实心细胞团,以后它与咽壁分离,并分裂增生,分散于咽部腹面的组织中(图版 IV_{c,1})。

胸腺(thymus)的发育较迟,约孵化后第 4 天,由咽囊背部的内胚层细胞向外生出一团细胞发育而成(图版 IV_{B,1})以后这团细胞沿着鳃裂和鳃弓的背面,在舌弓与最后 1 对鳃弓之间伸展成连续的长索。

2. 食道(esophagus)与肠(gut)

青鱼无胃,其食道与肠的发生已如前述。食道很短,是消化管最细部分,肠的各段无明显分界(图版 IV_{A,1,2})。中肠的衍变物有:

(1) 鳔(air bladder) 发生于肝胰形成之后,开始在食道与肠交界处的背面,由肠之背壁向外突出一个长形囊槽,继之肠与囊相连处发生内缢,自后向前伸入囊与消化管之间,使囊与消化管分离而成一长的盲管即鳔的雏形,约孵化后一天,管内充气成为鳔,鳔与消化管之间留有细管即鳔管,不久侧板中胚层细胞包围鳔形成结缔组织的被膜和血管。

(2) 肝(liver) 肝的出现较早,当消化管腔尚未出现之前,由食道后端内胚层细胞索的腹面向外突出一实心细胞突,即为肝脏的原基。与消化管腔出现的同时,肝突的细胞分裂增殖形成分枝的细胞索——肝索(图版 IV_{D,1,2})。肝突的近心部出现腔隙与肠管相通,即为肝的导管——胆管(gall duct)。

(3) 胰(pancreas) 在肝突发生的同时,胰脏也是以实心细胞团的形式突出于食道后的内胚层细胞索,此后细胞索增生形成胰脏。它与肝脏紧密相连,位于肠管的背侧面,由胰管与肠管相通(图版 IV_{D,1,2})。

(4) 肛门(anus) 青鱼的肛门形成较晚,孵化后第二天当后肠末端的消化管腔未出现时,其相对部位的外胚层内陷形成肛道(图版 IV_{E,1})。孵化后第四天,后肠末端的消化管腔出现时,与其相遇,接通形成肛门(图版 IV_{F,1})。

讨 论 与 结 论

青鱼各器官在发生早期,都经过实心细胞团或实心细胞索的过程,例如神经管是由原基——神经索中央产生腔隙而形成。消化管是由内胚层索中空而成的,其他如眼、耳嗅觉器官以及甲状腺、胸腺和肝胰脏等都发生于原基——实心细胞团。

某些器官的发生过程与 Hennegus, A. Brachet 和 Swaem^[1] 等对鳙鱼相应器官的描述极为一致。但也有些器官发生与青鱼的不同,例如:

(1) 根据过去传统描述^[5],硬骨鱼类胚胎的 6 对咽囊,第 1 对舌咽囊永不开口,最后 1 对咽囊不发达也不开口,所以只形成 4 对鳃裂。但由青鱼胚胎切片(图版 III_{c,1,2})证实,硬骨鱼类之一——青鱼胚胎除第 1 对舌咽囊永不开口外,其余 5 对咽囊均向外开口形成 5 对鳃裂。因此对过去传统描述,硬骨鱼类只形成 4 对鳃裂的结论是否可靠,应予存疑。

(2) 有的文献^[5]描述,硬骨鱼类的咽腔是由胚体前部的内胚层细胞板经腹面褶向后方面成的。而青鱼的咽腔与其后部的消化管形成方式一样,也是由内胚层细胞向中央集中形成扁宽的内胚层细胞带,以后在此实心的内胚层带内产生腔隙形成咽腔。

(3) Henneguy^[1]认为“Kupffer”氏囊是由胚体后端的内胚层与其下方的多核体分离而成的,囊之背壁为脊索,腹壁为卵黄多核体。但由切片(图版 III_{A,B})证实青鱼的“Kupffer”囊是由胚体后端的内胚层裂出的小腔形成的,所以囊之内壁衬有一层立方形的内胚层细胞(图版 III_B)。

参 考 文 献

- [1] A.布拉舍著(朱洗译),1959。脊椎动物发生学(上下册)121—126;235—257;468—487;590—622;757—782。中华书局。
- [2] 巴斯著(张作幹译),1956。胚胎学 66—75;167—172。科学出版社。
- [3] 朱洗等,1962。家鱼人工生殖的研究 125—136。人民教育出版社。
- [4] 曲淑惠、李嘉泳、黄浙、张天荫,1980。动物胚胎学 259—271。人民教育出版社。
- [5] 高洁、王瑞霞,1961。水产动物胚胎学 125—144。农业出版社。
- [6] Balinsky B. I., 1975, An Introduction to Embryology, 161—240; 302—313; 440—461, 4th ed., Saunders Co. Philadelphia.
- [7] Nelson, O. E., 1953, Comparative Embryology of Vertebrate, The Blaskiston Co. New York.

A PRELIMINARY STUDY ON THE FORMATION OF THE PRIMARY ORGAN RUDIMENT AND DEVELOPMENT OF THE DIGESTIVE AND THE RESPIRATORY SYSTEMS OF THE BLACK CARP

Wang Ruixia

(Shanghai Fisheries College)

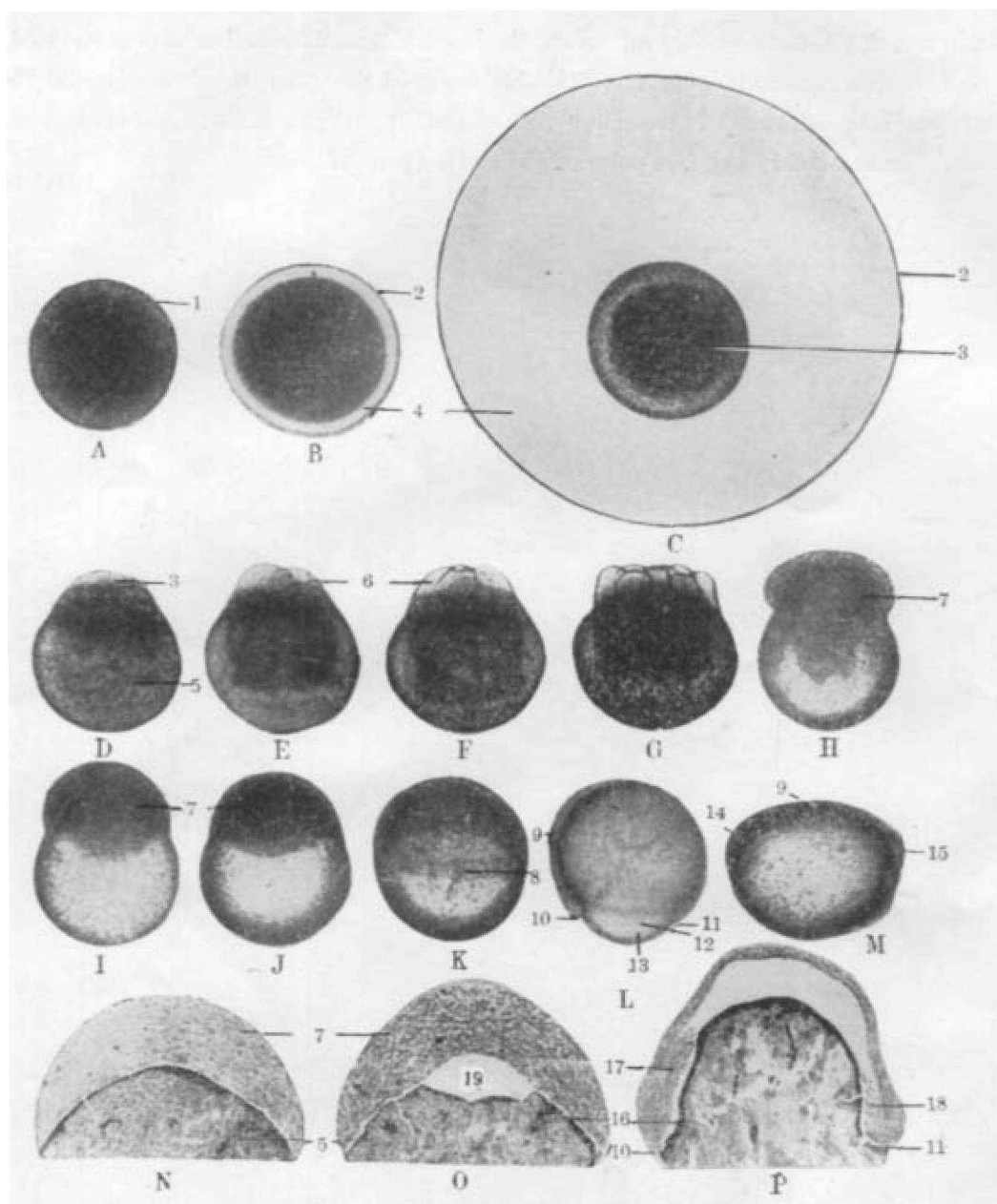
Abstract

This report describes the development and differentiation of the digestive and the respiratory systems of the black carp, *Mylopharyngodon piceus*.

The digestive system of the black carp develops from the primary rudiment, a thin layer of endodermal plate. The endodermal cells concentrate toward the middle, where a solid elongated thickening of endoderm is formed. Then the digestive tract is formed by the separation of cells in the middle.

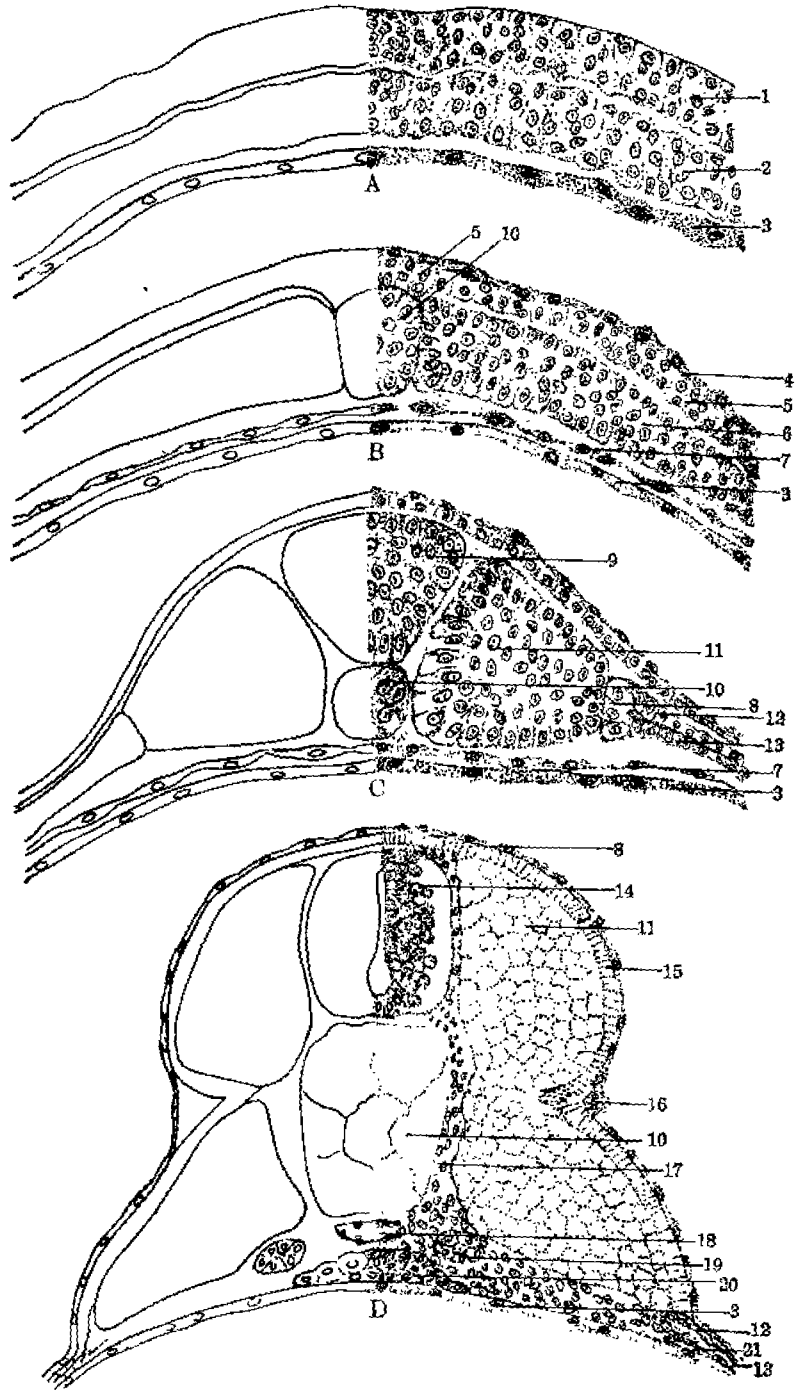
The foregut is the most advanced in differentiation. The pharyngeal region lies ventral to the myelencephalon. The lateral wall of the pharyngeal cavity bulges out and produces a series of outwardly directed pockets on the each side (plate III.C, 23, 24, 25, 26,). These pockets are known as pharyngeal pouches. They are designated by the name of hyomandibular arches and I-V pair pharyngeal pouches from anterior to the posterior. The epidermis folds roll inward to meet the pharyngeal pouches. A series of branchial grooves is thus developed on the surface of the pharyngeal region (plate III.C, 19, 20, 21, 22). The outer wall of the epidermal groove fuses into a branchial

membrane. A gill cleft is formed when the branchial membrane becomes perforated, so that an open communication is established between the pharyngeal cavity and the outer medium. Because of the first pair of pharyngeal pouches does not open to the outside, the black carp has five pairs of gill clefts (plate III.E).



图版 I 早期发育

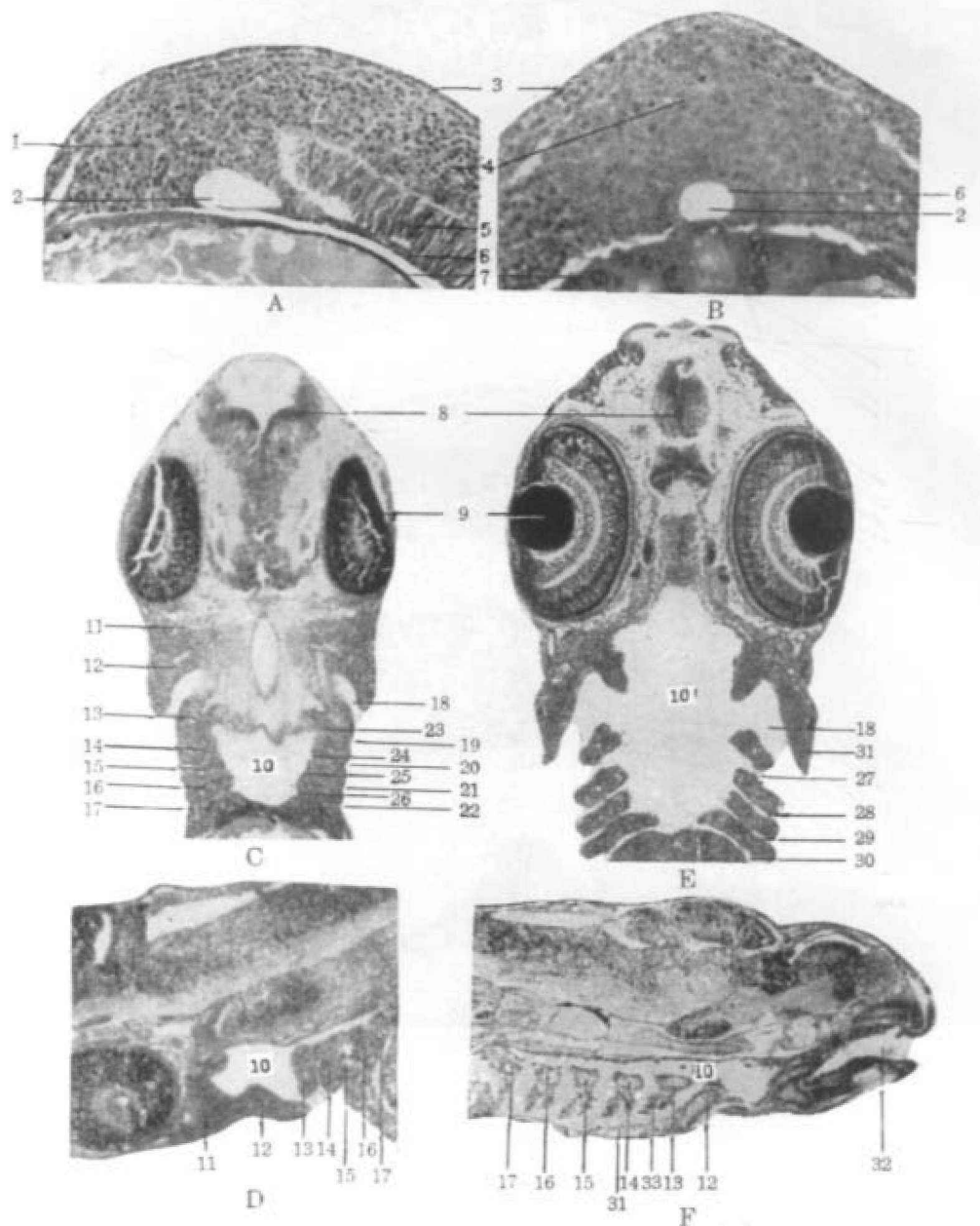
A. 未受精的卵； B. 受精后 3 分钟，受精膜开始举起； C. 受精后 25 分钟，受精膜举起达顶点；
 D. 细胞质向动物极集中形成胚盘； E. 第一次卵裂； F. 第二次卵裂； G. 第三次卵裂； H. 囊胚早期； I. 囊胚中期； J. 囊胚晚期； K. 原肠早期； L. 原肠晚期示胚盾； M. 胚孔封闭；
 N. 囊胚早期切面； O. 囊胚晚期切面； P. 原肠早期通过胚盾之纵切面；
 1. 卵黄膜； 2. 受精膜； 3. 胚盘； 4. 围卵周隙； 5. 植物极卵黄部分； 6. 分裂球； 7. 囊胚层；
 8. 胚环； 9. 胚盾； 10. 背唇； 11. 腹唇； 12. 侧唇； 13. 卵黄栓； 14. 胚体之头端； 15. 胚体之尾端(未球部分)； 16. 卵黄多核体； 17. 由背唇处卷入的脊索—中胚层—内胚层；
 18. 边缘中胚层； 19. 囊胚腔



图版 II 胚层分化与原始器官原基的形成图解

A. 原肠中期通过胚盾之横切面； B. 神经胚期通过胚盾之横切面； C. 眼泡期通过胚体之横切面； D. 孵化期通过胚体之横切面；

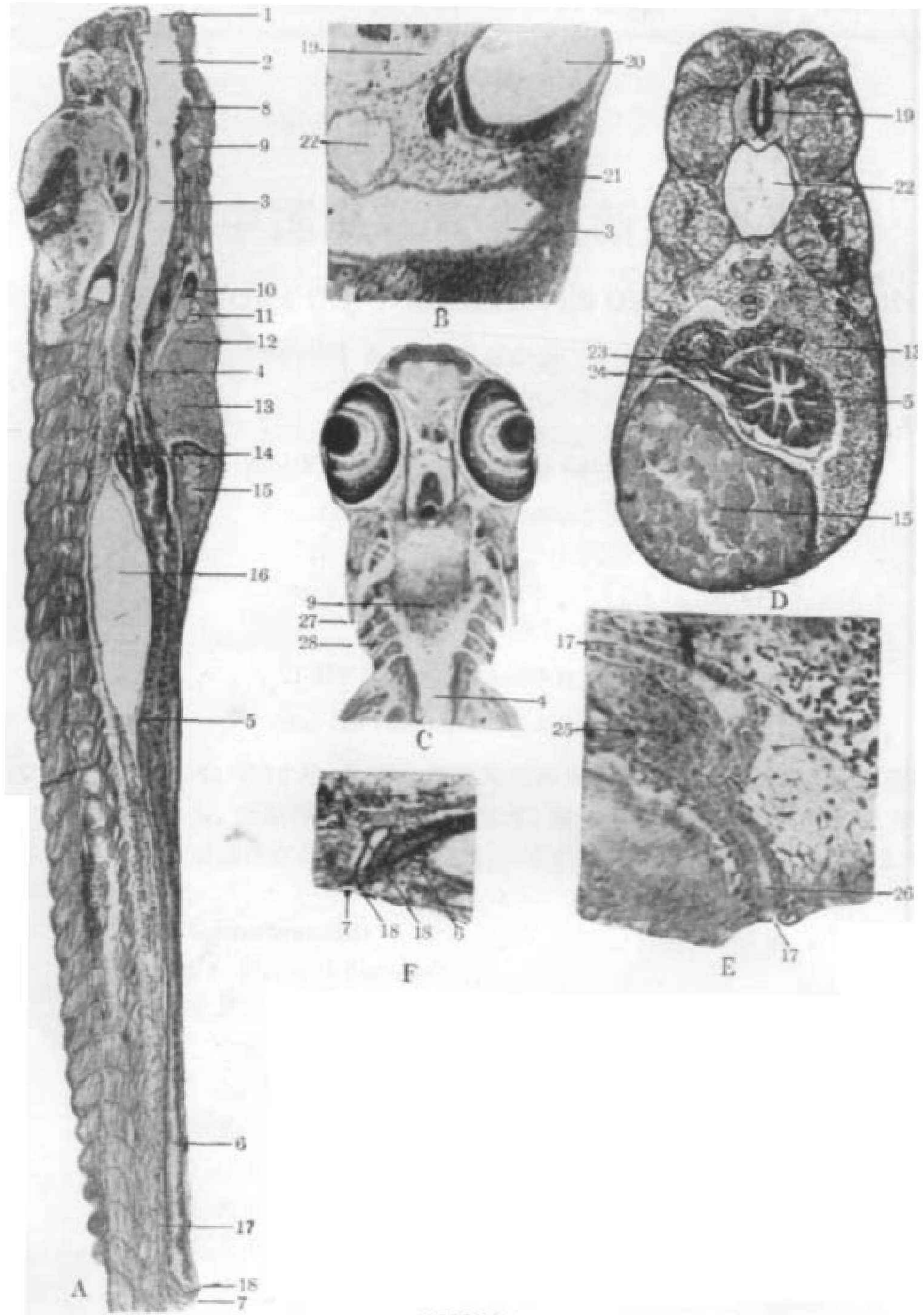
1. 上胚层(外胚层)； 2. 卷入之脊索—中胚层—内胚层； 3. 卵黄多核体； 4. 表皮外胚层； 5. 神经外胚层； 6. 中胚层； 7. 内胚层； 8. 生肾组织； 9. 神经索； 10. 脊索； 11. 肌肉； 12. 体壁中胚层； 13. 脏壁中胚层； 14. 神经管； 15. 真皮； 16. 侧线； 17. 生骨细胞； 18. 背主动脉； 19. 吴氏管； 20. 内胚层细胞索； 21. 体腔



图版 III

A-B. 胚孔封闭期通过胚体后端克氏囊之切面(A. 纵切面, B. 横切面), 示克氏囊之发生; C-D. 孵化期通过鳃区之切面(C. 平切面, D. 纵切面), 示鳃的发生; E. 孵化后第三天仔鱼鳃区之平切面, 示鳃裂形成; F. 孵化后第五天仔鱼鳃区之侧切面, 示鳃丝, 鳃盖形成;

1. 末球; 2. 克氏囊; 3. 表皮外胚层; 4. 神经外胚层; 5. 脊索; 6. 内胚层; 7. 卵黄多核体;
 8. 脑; 9. 眼; 10. 咽; 11. 颌弓; 12. 舌弓; 13. 第一对鳃弓; 14. 第二对鳃弓; 15. 第三对鳃弓;
 16. 第四对鳃弓; 17. 第五对鳃弓; 18. 第一对鳃裂; 19. 第二对鳃沟; 20. 第三对鳃沟;
 21. 第四对鳃沟; 22. 第五对鳃沟; 23. 第二对咽囊; 24. 第三对咽囊; 25. 第四对咽囊;
 26. 第五对咽囊; 27. 第二对鳃裂; 28. 第三对鳃裂; 29. 第四对鳃裂;
 30. 第五对鳃裂; 31. 鳃盖; 32. 口腔 33. 鳃丝



图版 IV

A. 肠管建成期正中纵切面, 示消化道各部; B. 孵化期通过咽囊、耳囊之横切面, 示胸腺发生;
 C. 孵化后第三天通过咽腹壁之平切面, 示分散的甲状腺; D. 孵化后第三天通过肝胰脏之横切面;
 E. 孵化后第二天通过肛道泄殖腔区之纵切; F. 肛区的放大

1. 口; 2. 口腔; 3. 咽腔; 4. 食道; 5. 中肠; 6. 后肠; 7. 肛门; 8. 舌; 9. 甲状腺; 10. 动脉球; 11. 心房; 12. 心室; 13. 肝脏; 14. 螺管; 15. 卵黄; 16. 鳃; 17. 中肾管; 18. 泄殖腔; 19. 延脑; 20. 耳囊; 21. 胸腺; 22. 脊索; 23. 胰脏; 24. 胰管; 25. 后肠 (腔尚未形成); 26. 肛道; 27. 鳃盖; 28. 鳃弓