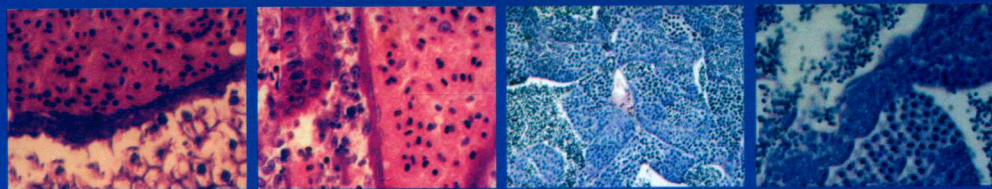


Histology and Embryonic
Development of *Triplophysa bleekeri*

贝氏高原鳅 组织学及胚胎发育

王志坚 熊洪林 黄 静 温龙岚◎著



科学出版社

贝氏高原鳅组织学及胚胎发育

Histology and Embryonic Development of
Triplophysa bleekeri

王志坚 熊洪林 黄 静 温龙岚 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

高原鳅属鱼类,是条鳅科最大的一个类群,也是迄今为止分布海拔最高的鱼类类群。贝氏高原鳅是一种小型底栖鱼类,是高原鳅属鱼类分布较为广泛的一种。本书从大体解剖、显微结构、亚显微结构等层次入手,全面描述了贝氏高原鳅各器官、系统的正常形态结构,可为鱼类形态学、病理学及养殖学等的进一步研究提供参考;对消化系统、泌尿系统等系统的胚后发育,以及对血细胞和生殖细胞的发生、胚胎发育等进行了仔细观察和比较,为高原鳅属鱼类起源、系统进化等方面的进一步研究提供了资料。全书共分为11章,附有插图377幅。为了方便读者阅读和理解,根据内容需要,插图分散安排,并采用中英文标注。

本书可供从事动物形态学、组织学、生理学、病理学、发育学,以及鱼类养殖、繁殖等方面的科研、教学人员参考,也可供动物学、水生生物学、水产养殖学等专业的研究生学习。

图书在版编目(CIP)数据

贝氏高原鳅组织学及胚胎发育 / 王志坚等著. —北京:科学出版社, 2019.4
ISBN 978-7-03-060856-7

I. ①贝… II. ①王… III. ①鳅科-动物组织学 ②鳅科-胚胎发生
IV. ①Q959.46

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2019)第 049074 号

责任编辑:韩卫军 / 责任校对:严 娜
责任印制:罗 科 / 封面设计:墨创文化

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号
邮政编码:100717
<http://www.sciencep.com>

成都锦瑞印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2019年4月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2019年4月第一次印刷 印张:10 1/4

字数:180 000

定价:128.00 元

(如有印装质量问题,本社负责调换)

西南大学博士基金项目

重庆市科学技术委员会重点实验室专项经费

西南大学生命科学学院研究型学院建设经费

三峡库区生态环境教育部重点实验室自由探索研究基金项目

共同资助

主要作者简介

王志坚，男，汉族，1969年生，教授，博士，博士生导师，现任西南大学生命科学学院院长、党委副书记，水产科学重庆市重点实验室主任，重庆动物学会理事长。兼任中国动物学会理事，中国鱼类学会理事，重庆市水产学会常务理事。

1982~1988年，在四川省南充龙门中学完成中学学业，1988年被保送到西南师范大学生物系就读生物教育专业本科，1992年毕业留校任教，1999年获得硕士学位，2011年获得博士学位，硕士和博士阶段都是师从张耀光教授。

主要从事鱼类生物学、动物资源保护与利用等方面研究。已经主持农业部公益性行业专项课题、农业部财政专项课题、重庆市科委攻关项目、重庆市科委社会民生重点项目、横向委托项目等50余项。获得重庆市2010年度自然科学奖一等奖1项。在核心期刊以第一作者或通讯作者发表论文100余篇。作为骨干教师，其主讲的“动物生物学”被评为国家级网络教育精品课程、“动物学”被评为重庆市精品课程。获得西南师范大学青年教师讲课比赛二等奖1次。获得重庆市优秀教学成果奖二等奖2项。

序

鱼类形态学、组织学、细胞学和胚胎发育研究为鱼类学的研究与发展做出过重要贡献，在推进现代生物科学的进步方面发挥过重要作用。现今，以鱼为研究对象的分子生物学、发育生物学等新兴学科仍离不开基础的形态观察、组织学和细胞学特征的识别。形态学、组织学、细胞学和胚胎发育相关知识仍然是现代生物学者必备的基础知识。

鱼类形态学、组织学、细胞学和胚胎发育研究已有悠久的历史，资料甚为丰富，但针对一种鱼的系统研究则不多，针对海拔分布差异巨大的一种鱼的详尽研究则更少。更遗憾的是，随着科学技术的发展与进步，研究手段的丰富与创新，年轻的研究者更专注于分子生物学、生物技术领域的研究工作，对形态学、组织学等基础研究关注较少。

西南大学地处嘉陵江畔，上有渠江和涪江与之汇合，下有长江接纳滔滔嘉陵江水，具有得天独厚的研究长江流域保护鱼类、名特优鱼类和重要经济鱼类的条件。半个多世纪以来，研究者在鱼类形态学、组织学、发育生物学、生殖生物学、能量生态学、生理学、生物化学等方面做了大量的研究工作，在取得丰富理论成果的同时，将长吻鮠（江团）、南方鲇（大口鲇）推向了百姓餐桌。尤其在中华鲟、胭脂鱼等保护鱼类，长吻鮠、南方鲇等名优鱼类的形态学、组织学、超微结构和发育等方面的研究坚持数十年，形成了较好的研究优势和传统，且得以延续。

全世界有鱼类近4万种，中国有鱼类3900多种，有过系统研究的种类极少。贝氏高原鳅隶属于条鳅科，是高原鳅属鱼类的代表种，具有体型小、分布广泛且海拔高差大、冬天繁殖、观赏性较强等特点，是研究地理起源和适应辐射的很好物种。王志坚教授带领学生历时10多年，专心致志开展贝氏高原鳅的相关研究，撰写完成《贝氏高原鳅组织学及胚胎发育》专著，值得肯定。

《贝氏高原鳅组织学及胚胎发育》是一部系统阐述贝氏高原鳅形态解剖、组织和



细胞结构、胚胎发育的著作。该书共分为11章，插图377幅，内容涉及皮肤、肌肉系统、骨骼系统、消化系统、呼吸系统、血液循环系统、泌尿系统、生殖系统、感觉器官、中枢神经系统和胚胎发育。内容丰富、描述详尽、图片清晰。该书的出版不仅丰富了鱼类学的内容，还为进一步系统研究高原鳅属鱼类的起源和系统演化等提供了重要资料。该书对于从事鱼类形态学、分类学、生态学、生理学、病理学、发育生物学等方面的研究人员、教学人员和学生也是一本很好的参考书。

在众多研究者将工作重点和兴趣投入分子生物学和现代生物技术的今天，我很高兴读到这本关于鱼类形态学、组织学、细胞学和胚胎发育方面的著作，愿其能在相关的研究和教学工作中发挥重要作用。

张耀光

2018年2月

前 言

全世界现有高原鳅属鱼类共130种，而我国就有112种，本属鱼类是条鳅科中最大的一个类群，也是十分特殊的一个类群。其分布广泛，在我国主要分布在青藏高原及其周围地区的江河、湖泊及沼泽中，海拔200 m以上的地区大多可以见到高原鳅属鱼类的踪影，该属是鱼类中唯一在高原5000 m以上还有分布的属，也是唯一分布海拔高差5000 m的属。从水平分布来看，向东还可以分布到北京，向南分布到广西、云南，向西到新疆、西藏，向北到新疆，可以说在全国大部分地区都有该属鱼类的踪影。

1996年，我有幸师从张耀光教授，从事动物形态及发育的研究。2002年，那是重要而又值得记住的一年，我跟随中国科学院成都生物研究所江建平研究员的课题组第一次走进神秘的西藏，负责鱼类资源调查，2003年、2008年，我又走进西藏，在那里，采集到大量的鱼类标本，对高原的鱼类有了初步认识。慢慢地，我开始对高原鳅属鱼类产生了兴趣，高原鳅属鱼类何以分布如此之广，分布海拔如此之高，有哪些特殊的适应机制……许多科学问题等待回答，对于这样一个十分特殊的类群，值得认真研究。

但高原鳅属鱼类众多，而且一些种类分类还存疑，选择哪一种或哪几种作为研究对象，是我们思考的第一个问题。通过研究发现，贝氏高原鳅*Triplophysa bleekeri*在重庆有分布，而且分布的海拔可以高达3000多米，据记载其在黄河水系也有分布。于是我们决定选择贝氏高原鳅作为长期的研究对象。在高原鳅属中，目前针对贝氏高原鳅的研究并不多，一些志书零星记载有一些生物学资料，或仅在资源调查中的名录中提及。比较深入研究贝氏高原鳅的第一篇论文是西南大学何学福先生进行的该鱼繁殖特性的研究，记述了马边河的贝氏高原鳅的繁殖习性、副性征和性比、性腺特征、繁殖群体组成、性成熟最小型、成熟系数和繁殖力等。四川农业大学的李忠利和严天明对青衣江雅安段贝氏高原鳅的胚胎和仔鱼的形态发育进行了观察，较为详细地描述了该鱼的早期发育过程和特点。



2004年,我继续在恩师张耀光教授的指导下开始博士阶段的学习,博士论文选择贝氏高原鳅进行研究,同年,我开始招收硕士研究生,第一个硕士研究生姚艳红也选择贝氏高原鳅为研究对象,先从我们比较擅长的形态及发育研究入手,开始了长达10余年的贝氏高原鳅形态及发育的研究工作。迄今,很多学生已经发表了一系列关于贝氏高原鳅的研究论文,包括姚艳红、熊洪林、温龙岚、陶聪、刘小红、任爽、黄静等,还有一系列相关论文将陆续发表。其间2004级本科生何翔、2007级本科生陈静也做出了积极的贡献。除上述直接参与本研究工作的研究生外,还有冯兴无、王宝森、李斌、青弘、王汨、刘明镜、耿相昌、晏正碧、鲁增辉、甘小平、马秀慧、曾庆等,他们全力做好其他研究工作,大力支持了本研究工作的开展。特此感谢各位同学的辛勤劳动!

2012年,我原来的研究生黔南民族师范学院的熊洪林副教授(现已是教授)以访问学者的身份再次回到母校,开始组织我的在读研究生为之前的研究工作查漏补缺,参加这一阶段工作的研究生有易建华、于丽娟、黄自豪、陈冬明,以及生命科学学院2010级本科生侯淑芸。在此,特别感谢熊洪林教授付出的艰苦努力和对我工作的大力支持!

初稿完成后,诸多老师和学生帮忙审读,他们是金丽、熊洪林、刘彬、蒲德永、黄静、甘小平、马秀慧、于丽娟、易建华、陈冬明、黄自豪、宋羽葳、朱汉墨、吴羿锦、侯淑芸、李嘉惠、焦平、杨调燕等。他们提出了许多宝贵的意见和建议,感谢他们!

本书能完成,还要借此机会感谢在我求学和工作道路上给我很多帮助的老师、领导、专家和朋友。由于篇幅有限,不在此一一列举,他们的帮助我永记于心。

感谢父母的理解!感谢岳父岳母在生活中的辛苦付出!感谢妻子霍静副教授的全力支持!感谢女儿的理解!没有他们的支持和理解,这些年是无法完成这么多工作的。

最后,特别感谢恩师张耀光教授百忙之中为本书作序,这是对学生的极大鼓舞。张老师是鱼类形态及发育领域的权威专家之一,著述甚多。恩师于我,像父亲,像朋友。

本书的研究工作得到了西南大学博士基金项目、重庆市科学技术委员会重点实验室专项经费、三峡库区生态环境教育部重点实验室自由探索研究基金项目的资助。本书的出版得到了西南大学生命科学学院研究型学院建设经费、西南大学博士基金项目的资助。特别感谢!

由于水平有限,书中疏漏和不足在所难免,敬请读者给予批评指正!

王志坚

2018年2月于西南大学

目 录

第1章 皮肤	001
1.1 皮肤的基本结构	001
1.2 表皮	002
1.2.1 基本结构	002
1.2.2 单细胞腺	002
1.3 真皮	003
1.3.1 基本结构	003
1.3.2 色素细胞	003
1.4 皮下层	003
1.5 鱼体各部位皮肤特点	003
第2章 肌肉系统	006
2.1 头部肌肉	006
2.1.1 眼肌	006
2.1.2 鳃节肌	007
2.2 躯干部和尾部肌肉	007
2.2.1 大侧肌	007
2.2.2 棱肌	008
2.3 附肢肌肉	008
2.3.1 背鳍肌	008
2.3.2 臀鳍肌	008



2.3.3 尾鳍肌	009
2.3.4 胸鳍肌	009
2.3.5 腹鳍肌	009
2.4 骨骼肌组织	009
第3章 骨骼系统	011
3.1 骨骼系统组成	011
3.2 中轴骨骼	011
3.2.1 头骨	011
3.2.2 脊柱和肋骨	018
3.3 附肢骨骼	020
3.3.1 奇鳍	020
3.3.2 偶鳍	020
3.4 骨组织	022
3.4.1 软骨	022
3.4.2 硬骨	022
3.4.3 脊索	022
第4章 消化系统	024
4.1 消化系统组成	024
4.2 消化管	026
4.2.1 显微结构	026
4.2.2 亚显微结构	029
4.3 消化腺	032
4.3.1 显微结构	032
4.3.2 肝亚显微结构	034
4.4 胚后发育	036
4.4.1 卵黄的吸收	036
4.4.2 消化管的发育	037
4.4.3 消化腺的发育	039

第5章 呼吸系统	042
5.1 呼吸系统组成	042
5.2 鳃	042
5.2.1 大体结构	042
5.2.2 显微结构	043
5.2.3 扫描电镜观察	045
5.2.4 透射电镜观察	047
5.3 骨鳔	049
5.3.1 大体结构	049
5.3.2 显微结构	050
第6章 血液循环系统	051
6.1 血液循环系统组成	051
6.2 心脏	051
6.2.1 静脉窦	052
6.2.2 心房	053
6.2.3 窦房瓣	053
6.2.4 心室	053
6.2.5 房室瓣	053
6.3 血管系统	053
6.3.1 动脉系统	053
6.3.2 静脉系统	056
6.4 外周血细胞	057
6.4.1 红细胞	057
6.4.2 白细胞	059
6.4.3 血小板	059
6.5 脾	060
6.6 血细胞的发生	060
6.6.1 红细胞系	060
6.6.2 单核细胞系	062



6.6.3 淋巴细胞系	062
6.6.4 粒细胞系	064
6.6.5 血小板系	064
6.6.6 各发育阶段血细胞的大小比较	065
第7章 泌尿系统	066
7.1 泌尿系统组成	066
7.2 肾	067
7.2.1 头肾	067
7.2.2 中肾	067
7.3 输尿管和膀胱	071
7.4 斯坦尼斯小体	072
7.5 肾发育	072
7.5.1 前肾形成期	072
7.5.2 生中肾桥形成期	073
7.5.3 中肾小管芽和幼稚肾小管开始形成期	074
7.5.4 中肾发育期	075
7.5.5 头肾形成期	077
第8章 生殖系统	078
8.1 第二性征	078
8.1.1 头形差异	078
8.1.2 吻部异形	079
8.1.3 胸鳍差异	079
8.2 生殖系统组成	079
8.2.1 雌性生殖系统	079
8.2.2 雄性生殖系统	080
8.3 卵子的发生	081
8.3.1 卵巢的发育	081
8.3.2 卵子的发生	082

8.4 精子的发生	085
8.4.1 精巢的发育	085
8.4.2 精子的发生	086
8.5 生殖导管	090
第9章 感觉器官	091
9.1 主要感觉器官	091
9.2 嗅囊	092
9.3 眼	093
9.3.1 眼球壁	093
9.3.2 折光系统	095
9.3.3 附属结构	096
9.4 内耳	096
9.4.1 半规管	097
9.4.2 壶腹	098
9.4.3 椭圆囊	098
9.4.4 球囊和瓶状囊	099
9.5 侧线系统	099
第10章 中枢神经系统	102
10.1 中枢神经系统组成	102
10.1.1 脑	102
10.1.2 脑神经	104
10.1.3 脊髓	105
10.2 脑	105
10.2.1 端脑	105
10.2.2 间脑	108
10.2.3 中脑	109
10.2.4 小脑	110
10.2.5 延脑	111



10.3 脊髓	112
10.4 中枢神经组织	113
10.4.1 室管膜上皮细胞	113
10.4.2 神经细胞	113
10.4.3 神经胶质细胞	116
10.4.4 毛细血管	118
10.5 脑垂体	118
10.5.1 神经垂体	118
10.5.2 腺垂体	119
10.6 尾垂体	122
 第11章 胚胎发育	123
11.1 受精卵与胚盘形成阶段	123
11.2 卵裂阶段	124
11.3 囊胚阶段	126
11.4 原肠胚阶段	126
11.5 神经胚阶段	127
11.6 器官形成阶段	128
11.7 孵化出膜阶段	131
 主要参考文献	133

第1章 皮 肤

贝氏高原鳅 *Triplophysa bleekeri* (图1-1), 中文名又称勃氏高原鳅, 隶属于鲤形目 (Cypriniformes), 条鳅科 (Nemacheilidae)。长期以来我国学者都将其归入鳅科 (Cobitidae), 目前鳅科中的条鳅亚科提升为科, 故将贝氏高原鳅归入条鳅科。

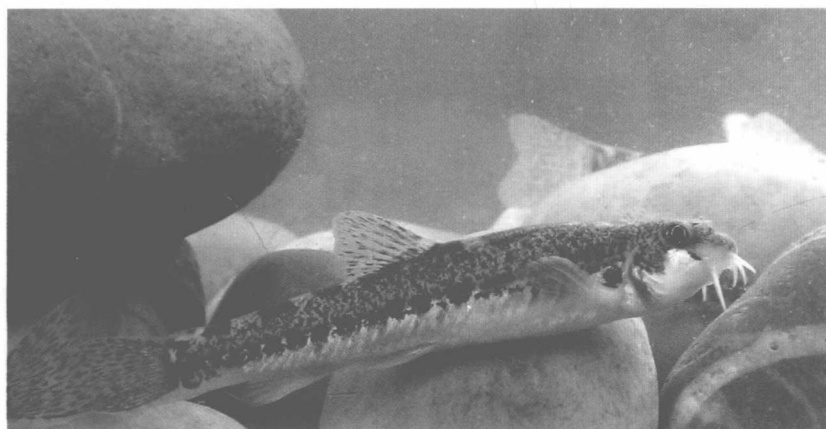


图1-1 贝氏高原鳅
Figure 1-1 *Triplophysa bleekeri*

贝氏高原鳅体表光滑无鳞, 具有各种色斑; 体侧和头部具有侧线。皮肤由表皮、真皮和皮下层组成, 衍生物主要是单细胞腺体。

1.1 皮肤的基本结构

表皮上层由数层细胞组成; 表皮下层具有分裂和生长能力, 称为生发层。真皮较厚, 由结缔组织纤维构成。皮下层由疏松结缔组织组成。真皮和皮下层中具有色素细胞, 使贝氏高原鳅体表呈现出不同的色斑 (图1-2)。

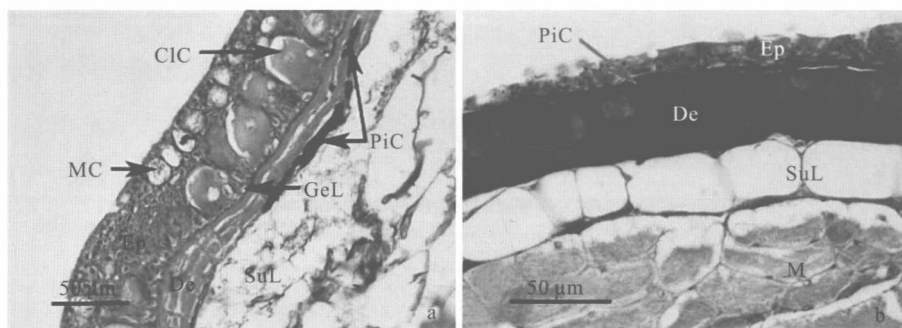


图1-2 皮肤结构

Figure 1-2 structure of skin

a. 头部皮肤横切 (transection of skin in the head); b. 体侧皮肤横切 (transection of skin in body side)

CIC-棒状细胞 (club cell); De-真皮 (dermis); Ep-表皮 (epidermis); GeL-生发层 (germinal layer); M-肌肉 (muscle); MC-黏液细胞 (mucous cell); PiC-色素细胞 (pigment cell); SuL-皮下层 (subcutaneous layer)

1.2 表皮

1.2.1 基本结构

表皮分为腺层和生发层，腺层在外侧，生发层为表皮最内一层。表皮主要由复层扁平上皮细胞组成，细胞之间连接紧密。表层2~3层细胞为扁平状，细胞核也为扁平椭圆形。表层以下的细胞多为圆形和梭形。表皮细胞之间具有很多腺体细胞，复层上皮细胞和腺体细胞一起组成腺层。生发层细胞立方形或扁平形，具有分生新细胞的能力。生发层细胞在不断产生新细胞的同时，把原有的细胞推向外方 (图1-2a)。

1.2.2 单细胞腺

表皮中具有丰富的单细胞腺，主要包括黏液细胞和棒状细胞。黏液细胞又名杯状细胞，为表皮表层腺体细胞，细胞呈杯状或圆形；细胞核靠近细胞一侧分布。黏液细胞分泌物中含有黏多糖和纤维等物质，遇水后发黏为黏液，可以使鱼体润滑，减少与水的摩擦力；此外，黏液还具有保护鱼体免受病原微生物附着的功能。黏液细胞在头部及背部皮肤中分布较多，其他部位的皮肤中含量相对较少。棒状细胞是表皮中含有的另一种单细胞腺体，分布于表皮深层，细胞体积比黏液细胞大得多。棒状细胞细胞质嗜酸性，故苏木精-伊红染色 (H-E染色) 后呈红色；细胞核很小，1或2个。棒状细胞主要分泌黏液，据相关研究报道，鲤形目鱼类的棒状细胞还分泌一种警戒物，具