

稀有𬶋鲫眼的形态发生研究

牟萍 高岚 王子仁

(兰州大学生命科学学院, 兰州 730000)

摘要: 详细观察和描述了稀有𬶋鲫眼发育的形态变化, 并分别对视网膜发育早期神经层、色素上皮层的厚度及眼发育后期视网膜的总厚度进行了测量。结果表明: 稀有𬶋鲫眼的发生始于神经胚时期形成的眼原基, 与两栖、哺乳类动物不同, 其眼原基是由间脑向左右伸出的对称外突实体; 在尾芽期眼原基向腹侧弯曲、侧向伸长, 随后开始内陷, 在尾泡期形成视杯。眼原基外层与外胚层紧贴的部分将发育为视杯的内层、神经视网膜, 而眼原基其余部分将分化为视杯的外层、视网膜色素层。在尾泡期之后, 视网膜色素层停止有丝分裂开始形成色素颗粒, 此时视网膜神经层开始分化。视网膜这两层结构在发育早期分化的有序进行可能与早期胚胎头部内空间以及附近的间充质细胞有关。从神经胚期到尾泡期, 视网膜色素层厚度由 $42.3 \pm 0.8 \mu\text{m}$ 减小到 $4.8 \pm 0.4 \mu\text{m}$, 视网膜神经层厚度从 $37.1 \pm 0.2 \mu\text{m}$ 增加到 $43.7 \pm 0.6 \mu\text{m}$, 而从尾鳍期到孵出期视网膜总厚度从 $42.7 \pm 1.2 \mu\text{m}$ 逐渐增加到 $98.3 \pm 2.1 \mu\text{m}$ 。与所有脊椎动物一样, 稀有𬶋鲫眼的视网膜分化也是按照由内向外的顺序进行, 晶状体、角膜及其他结构在孵出时已基本发育完全。

关键词: 稀有𬶋鲫; 眼; 形态发生; 视网膜; 晶体; 角膜

中图分类号: Q954 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2005)06-0607-08

脊椎动物眼的发生是一个复杂的过程, 它是由几个胚层来源不同的部分经过一系列的诱导作用以及时、空间上的协调, 从而形成一个具有精确功能的器官。在这个过程中, 包括著名的“诱导链”的概念, 是研究和分析发育中组织间相互作用和细胞分化所采用的一个经典的实验动物模型。同时, 眼的发生对于研究神经系统发育起到重要的作用^[1-3], 所以, 眼成为研究发育机制的经典对象。自从 Spemann 和 Lewis 对经典移植实验的开创以来, 国内外学者对脊椎动物眼的发育有了较深入和全面的研究^[4-10], 对于视泡的外突、内陷, 晶状体的形成及再生, 视网膜的分化, 角膜的诱导以及其他结构的发生过程已基本清楚。国内对于两栖类、哺乳类动物眼的发生已有较详尽的研究, 但是有关鱼类眼的发育因为其受精卵小、外包卵膜、头尾定位较困难等, 所以至今少见报道。本文以稀有𬶋鲫为实验动物, 对其眼的形态发生进行了详细的研究报道, 以期为脊椎动物眼的发生、鱼类眼发育机制以及其他相关研

究提供基础资料。

稀有𬶋鲫(*Gobiocypris rarus*)是一种特有的鲤科小型鱼类^[14], 具有适应能力强、性成熟周期短、繁殖季节长、在实验室饲养可周年繁殖、当年可望得到3—4个世代等特点, 所以近年来被认为是应用于鱼类遗传、发育、生理、病理等方面研究的较理想材料^[13]。因此本实验选用稀有𬶋鲫为实验材料, 对其眼的发育进行详细的研究, 为进一步开展稀有𬶋鲫的研究工作提供科学的背景资料, 这在国内外均属首次。

1 材料与方法

1.1 材料 选取性成熟亲鱼雌雄一对单独饲养, 自然繁殖, 受精卵置于培养皿中, 25.0℃恒温孵化。

1.2 方法 根据常剑波等^[1]对稀有𬶋鲫胚胎发育的分期, 采用双目解剖镜观察发育过程, 从神经胚开始到孵出各期用 Bouins 液固定, 固定后的卵用眼科镊子剥去卵壳(卵直径 1.25—1.70mm), 石蜡包埋,

收稿日期: 2004-05-20; 修订日期: 2004-7-20

基金项目: 甘肃省自然科学基金资助(编码: YS981-A25-002)

作者简介: 牟萍(1977—), 女, 山东省滨州市人; 硕士; 研究方向: 发育生物学。稀有𬶋鲫由中国科学院水生所陈毅峰, 王剑伟先生提供, 在此深表感谢!

通讯作者: 高岚, E-mail: gaolan6504@sohu.com

过眼做横切(图 1), 厚度 $6\mu\text{m}$, HE 染色, 在光镜下观察稀有鮈鲫眼在发育不同时期的形态结构变化。

使用 Motic image advanced 3.0 分别测量前五个发育时期视网膜神经层厚度 T_n 及色素上皮层厚度 T_p 以及其余各发育时期视网膜总厚度 T_t 。同一发育时期选取三张切片取平均值。对前五个发育时期相邻两时期的 T_n 、 T_p 做 t 检验。

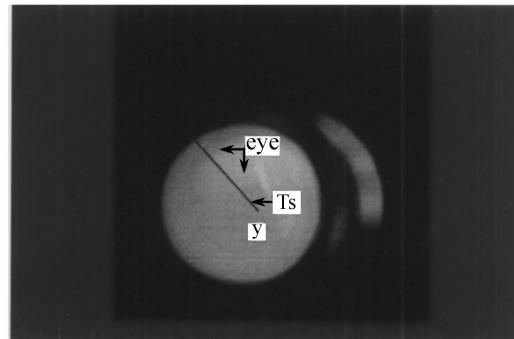


图 1 稀有鮈鲫尾芽期胚胎。图中黑线 TS 示沿背腹方向过眼做横切。

Fig. 1 The *Gobiocypris raru* embryo at the Tail bud stage. The black line TS shown transverse section through the eye along the dorsal-ventral axis of the head

2 结果

2.1 稀有鮈鲫眼的形态发生

稀有鮈鲫眼发育的过程从神经胚期开始, 从神经胚期到孵出历时 62h(孵化温度 25.0°C), 按期描述如下:

神经胚期(Neurula) 神经管前端间脑两侧向外突出, 形成眼原基, 此为眼形态发生的开始。眼原基与神经管壁的厚度和结构完全一样, 为未分化的神经上皮细胞; 眼原基外侧尚未与头部表皮外胚层相接触, 二者之间有一些中胚层的间充质细胞; 紧贴于外胚层之外有一层薄的扁平细胞, 包着整个早期胚胎(图版 I : a)。

眼基期(Optic rudiment) 眼原基进一步向外突出, 与头部表皮外胚层开始接触。眼原基内细胞排列紧密, 壁的厚度均匀一致, 内无空隙; 在眼原基的背腹侧有间充质细胞(图版 I : b)。

眼囊期(Optic vesicle) 眼原基开始向腹侧弯曲、延伸, 成扁平囊状, 其外壁紧贴覆盖其上的头部表皮外胚层, 内外壁之间出现狭长的腔; 左右眼囊对称, 像一对翅膀^[1](图版 I : c)。

尾芽期(Tail bud) 眼原基继续沿背腹方向弯曲并侧向伸长, 由原来的水平方向变为背腹方向, 逐渐与神经轴平行, 此方向的改变决定了即将形成的

视杯及最终眼睛的方向。原来眼原基背侧的部分随弯曲伸长而成为外侧壁, 紧贴表皮外胚层, 内细胞狭长, 沿垂直于外胚层的方向排列, 此部分将发育为视杯的内层、神经视网膜; 而原来眼原基腹侧部分随弯曲旋转而成为内侧壁, 此部分将分化为视杯的外层、色素视网膜(图版 I : d)。

尾泡期(Tail vesicle) 眼原基的外侧壁开始内陷, 与内壁组成双层的视杯, 通过视柄使视泡腔的下部与脑腔相连; 由于间脑前端神经管的伸长, 此时视柄与间脑腔的相连处处于前脑的底端。视杯的外层已经明显变薄, 背侧的部分只有一层细胞, 但还没有色素形成; 紧贴于神经细胞层的头部表皮外胚层(此处为预定晶体外胚层) 增厚, 形成晶体板(图版 I : e)。

尾鳍期(Caudal fin) 视杯进一步内陷, 外层变得更薄, 两层紧贴; 晶体板内陷为不规则圆形, 与头部表皮外胚层相连(图版 I : f)。

眼晶体形成期(Formation of eye lens) 晶体与头部表皮外胚层发生脱离, 由处于分裂状态的立方上皮细胞组成, 晶体后壁细胞进一步伸长形成有核的初级晶体纤维细胞; 视网膜神经细胞层内大多数细胞处于有丝分裂状态, 细胞数量明显增多, 视网膜色素层更薄, 细胞扁平, 由于附近的间充质与血液供给, 开始有少量色素; 角膜原基形成(图版 II : g)。

心脏搏动期(Heart pulsation) 初级晶体纤维形成; 视网膜神经细胞层细胞继续增多, 并已经开始分化, 在正对晶体后方的部位出现节细胞; 虹膜原基形成(图版 II : h)。

胸鳍原基期(Rudiment of pectoral fin) 预定角膜上皮变得比周围表皮略薄, 色素略有减少, 表明角膜开始分化; 视网膜神经层增厚, 分化范围已经扩展到视杯弯折处, 可明显分辨出神经节细胞层和神经纤维层; 位于晶体后部周围的初级晶体纤维细胞被挤向中央部位分化成无核的次级晶体纤维细胞, 与由单层立方上皮细胞构成前壁的晶体上皮之间隔一条缝隙(图版 II : i)。

眼灰期(Greyish eyes) 视网膜进一步分化, 可分辨出神经纤维层、神经节细胞层、内网层、双极细胞层、外网层、外核层和色素上皮层, 色素上皮向内伸出一些突起, 包围在视杆视锥细胞的外面; 神经纤维在视乳突处相遇集中, 经视柄(此时称为视神经) 通向间脑(图版 II : j)。

鳃弓期(Gill arch) 角膜色素减少, 但尚未透明; 晶体近于圆球形, 晶体腔完全被晶体纤维充满, 与前壁的单层晶体上皮紧贴, 形成分化完全的晶体;

此时, 巩膜、脉络膜已经形成(图版 II: k)。

孵出期(Hatching) 角膜基本透明, 晶体、视网膜分化完成, 至此, 眼的结构已基本发育完备(图版II: l)。

2.2 稀有鮈鲫视网膜早期的分化

稀有鮈鲫眼的发生始于间脑两侧突起形成的眼原基, 眼原基与神经管相通, 是由呈放射状排列的神经上皮细胞组成, 细胞体积大、数量较少、呈圆形, 整个突起厚度均匀(图版 III: a)。其后, 眼原基沿背腹方向弯曲、侧向伸长, 与外胚层紧贴的外壁厚度增加, 细胞长椭圆形, 垂直于外胚层辐射状排列, 数量增多; 而内壁开始变薄, 细胞多为圆形, 数量减少, 在眼原基腹侧端两层相连处细胞由内层的圆形渐变为长椭圆形, 逐渐倾斜成垂直于外胚层的方向, 周围有

大量间充质细胞存在, 推测是由于内层细胞向外层迁移而造成眼原基内壁变薄、外壁增厚(图版 III: b、c); 随着发育的进行, 视杯形成, 视杯的外层即视网膜色素层继续变薄, 而且细胞的大小形状明显不同于视杯内层的细胞, 这种分化在眼球的背侧快于腹侧; 视杯的内层即视网膜神经细胞层的厚度和细胞数量迅速增加, 并逐渐开始分化(图版 III d、e)。

2.3 稀有鮈鲫视网膜厚度测量

测量结果见表1、表2。由表1可知, 从神经胚期到尾泡期, 视网膜色素层厚度 T_p 明显递减(相邻两时期之间 $P < 0.05$), 而视网膜神经细胞层厚度 T_n 相邻两时期之间无显著性改变(相邻两时期之间 $P > 0.05$)。从尾鳍期开始到孵出期视网膜总厚度 T_t 递增。

表1 稀有鮈鲫眼的发育过程中从神经胚期到尾泡期视网膜色素细胞层厚度 T_p 及视网膜神经细胞层厚度 T_n

Tab. 1 Thickness of the pigment epithelium layer and the neural retina from Neunula period to Tail vesicle period of *G. rarus*

	神经胚期	眼基期	眼囊期	尾芽期	尾泡期
$T_p(n=3)$	42.3±0.8	33.8±0.4	26.4±0.6	16.3±0.3	4.8±0.4
$T_n(n=3)$	37.1±0.2	39.4±0.4	40.4±0.5	41.9±0.5	43.7±0.6

表2 稀有鮈鲫眼的发育过程中从尾鳍期到孵出期视网膜总厚度 T_t

Tab. 2 Total thickness of the retina from Caudal fin period to Hatching period of *Gobio cypris rarus*

	尾鳍期	眼晶体形成期	心脏搏动期	胸鳍原基期	眼灰期	鳃弧期	孵出期
$T_t(n=3)$	42.7±1.2	47.3±1.7	48.6±1.4	52.6±1.4	70.1±1.6	79.8±1.8	98.3±2.1

3 讨论

3.1 稀有鮈鲫眼的形态发生特点

稀有鮈鲫眼的发生开始于眼原基的形成, 眼原基是由排列紧密的未分化神经上皮细胞构成的、由神经管前端间脑向左右伸出的对称外突实体, 这一结构的形成与斑马鱼眼的发生是一致的; 而在两栖类、哺乳类动物中, 眼的发生开始于视泡的形成, 视泡由间脑两侧壁向外突起, 视泡腔与脑腔相连形成一个较大的空腔, 这与稀有鮈鲫眼的发生是不相同的。另外, 稀有鮈鲫眼原基在尾芽期发生方向的变化, 沿背腹方向弯曲、侧向伸长, 由原来的水平方向变为背腹方向, 渐与神经轴平行。原来眼原基背侧部分随弯曲伸长而成为外侧壁, 紧贴表皮外胚层, 将发育为视杯的内层、神经视网膜; 而原来眼原基腹侧部分随弯曲旋转而成为内侧壁, 此部分将分化为视杯的外层、色素视网膜。Ellen 和 John 通过扫描电镜对斑马鱼早期眼的发生进行观察, 发现其在 10—12 体节时眼原基也发生沿背腹方向弯曲的变化过程, 并轻微旋转。此方向的改变在鱼眼的发生过程中是

一重大事件, 它决定了即将形成的视杯及最终眼睛的方向, 而在两栖类、哺乳类动物中则未见报道。形成这种弯曲的原因可能与眼原基背侧部分细胞的伸长以及早期胚胎头部内空间大小、各结构之间的相互作用有关。

稀有鮈鲫眼晶体的发生与斑马鱼、两栖类眼晶体的发病机制是相同的: 视杯外壁增厚的同时诱导覆盖其上的胚胎外胚层内层增厚, 形成预定晶体板。预定晶体板随着视杯外壁的内陷继续增厚成不规则圆形, 并与外胚层脱离、内陷, 从而形成晶体; 而在哺乳类动物中, 眼晶体的发生是由晶体原基细胞分裂增殖导致晶体板内陷形成晶体凹, 由于晶体原基边缘有坏死区使得晶体凹与周围外胚层分离形成晶体囊^[5], 这是鱼类、两栖类与哺乳类动物在眼的发育中的又一显著差异。

在眼基期, 眼原基背腹两层的厚度相差不大, 分别为 $37.1 \pm 0.2 \mu\text{m}$ 、 $42.3 \pm 0.8 \mu\text{m}$, 随着眼原基的伸长, 内层厚度明显减小, 到形成视杯时, 内层仅为一层细胞, 厚度只有 $4.8 \pm 0.4 \mu\text{m}$, 随后视网膜色素层停止有丝分裂开始形成色素颗粒。而在这期间视网

膜神经层的厚度变化不大, 从 $37.1 \pm 0.2 \mu\text{m}$ 到 $43.7 \pm 0.6 \mu\text{m}$ 略有增加, 且尚未分化, 在色素层停止有丝分裂开始形成色素颗粒之后视网膜神经层厚度才开始有大幅增加(表 2)。视网膜色素层与神经层在发育早期进行有序的先后分化可能与早期胚胎头部内空间以及附近的间充质细胞^[7,8]有关。可见, 视网膜色素层对于神经视网膜分化的开始及正确进行起到一定的作用, 这方面已有报道, Raymond 和 Jackson 通过在胚胎早期、晚期溶解视网膜色素层的实验发现, 如果没有色素视网膜, 神经视网膜以及整个眼睛将无法形成, 色素视网膜通过直接或间接的作用以确保神经视网膜层状结构的发生分化^[11]。至于视网膜色素层变薄、细胞逐渐减少的原因, 目前只能推测是由于内层细胞向外层发生了迁移, 至于有没有可能发生细胞凋亡或者存在其他的形成机理还有待于深入细致的研究和分析。

与所有脊椎动物一样^[6], 稀有𬶋鲫神经视网膜的分化也是按照由内向外的顺序进行的, 视杯中央底部的内层首先开始分化, 然后向四周(即杯底向杯缘^[4])和外层分化。在晶体形成后期神经节细胞开始分化, 随后内网层和无长突细胞形成, 而外核层和外网层紧随其后形成。

3.2 关于稀有𬶋鲫

稀有𬶋鲫体长 $35\text{--}60\text{mm}$ ^[12], 产黏性卵, 卵直径为 $1.25\text{--}1.70\text{mm}$, 卵壳无色透明, 可透过卵壳清晰观察胚胎发育。胚胎发育水温适应范围广泛, 在平均水温 $13.0\text{--}31.6^\circ\text{C}$ 的范围内均能正常发育^[14], 且孵化时间随水温的变化有明显不同, 在 30.0°C 孵出时间为 69h , 而在 13.0°C 孵出时间明显延长至 312h , 而斑马鱼的胚胎孵出时间最长记录为 96h ^[10], 这为有关的实验带来更多的便利。本次实验中稀有𬶋鲫眼的发育从神经胚到孵出历时 62h (孵化温度 25.0°C), 各时期结构特点鲜明, 既有脊椎动物眼的发生的普遍性又有其独特性, 是用于动物发育研究较好的实验材料。

参考文献:

- [1] Ellen A Schmitt, John E Dowling. Early eye morphogenesis in the Zebrafish, *Brachydanio rerio* [J]. *The journal of comparative neurology*, 1994, **344**: 532—542
- [2] Kimmel C B, Hatta K, Eisen J S. Genetic control of primary neuronal development in the zebrafish [J]. *Development* (suppl.), 1991, **2**: 47—57
- [3] Eisen J. Developmental neurobiology of the zebrafish [J]. *J. Neurosci.* 1991, **11**: 311—317
- [4] Feng B S, Ge R C, Tong Y X. Studies on morphogenesis of *Byfo Raddei* eye. *Acta Herpetologica Sinica*, 1984, **3**(3): 5—15[冯伯森, 葛瑞昌, 全允棚. 花背蟾蜍眼的形态发生的研究. 两栖爬行动物学报, 1984, 3(3): 5—15]
- [5] Shi P, Wang Z R. Studies on morphogenesis of mouse eye. *Journal of Lanzhou University* (Natural Sciences), 1999, **35**(1): 158—163[史萍, 王子仁. 小白鼠眼的形态发生的研究. 兰州大学学报, 1999, **35**(1): 158—163]
- [6] Ellen A Schmitt, John E Dowling. Early retinal development in the Zebrafish, *Danio rerio*: light and electronmicroscopic analyses [J]. *The Journal of comparative neurology*, 1999, **404**: 515—536
- [7] Moyer F. Electron microscope observation on the origin, development and genetic control of melanin granules in the mouse eye. In: The structure of the eye [M]. New York: Academic Press. 1961, 469—486
- [8] Lopasov G N, Stroea O G. Morphogenesis of the vertebrate eye [J]. *Adv. Morphol.*, 1961, **1**: 331—370
- [9] Stephen S, Easter Jr, Gregory N Nicola. The development of vision in the Zebrafish (*Danio rerio*) [J]. *Developmental biology*, 1996, **180**: 646—663
- [10] Laale H W. The biology and use of Zebrafish, *Brachydanio rerio* in fisheries research: A literature review [J]. *J. Fish. Biol.* 1977, **10**: 121—173
- [11] Raymond S M, Jackson I J. The retinal pigmented epithelium is required for development and maintenance of the mouse neural retina [J]. *Curr Biol.* 1995, **5**(11): 1286—1295
- [12] Ye M R, Fu T Y. Description of a new genus and species of danioninae from China (cypriniformes: cyprinidae) [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1983, **8**(4): 434—437[叶妙荣, 傅天佑. 鲤亚科鱼类—新属新种记述(鲤形目:鲤科). 动物分类学报, 1983, 8(4): 434—437]
- [13] Wang J W. Reproductive biology of *Gobio cypris rarus* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1992, **16**(2): 165—174[王剑伟. 稀有𬶋鲫的繁殖生物学. 水生生物学报, 1992, **16**(2): 165—174]
- [14] Chang J B, Wang J W, Cao W X. The embryonic development of *Gobio cypris rarus* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1995, **19**(2): 97—103[常剑波, 王剑伟, 曹文宣. 稀有𬶋鲫胚胎发育研究. 水生生物学报, 1995, **19**(2): 97—103]

EYE MORPHOGENESIS IN THE *GOBIOCYPRIS RARUS*

MU Ping, GAO Lan and WANG Zi-Ren

(Life science college of LanZhou University, LanZhou 730000)

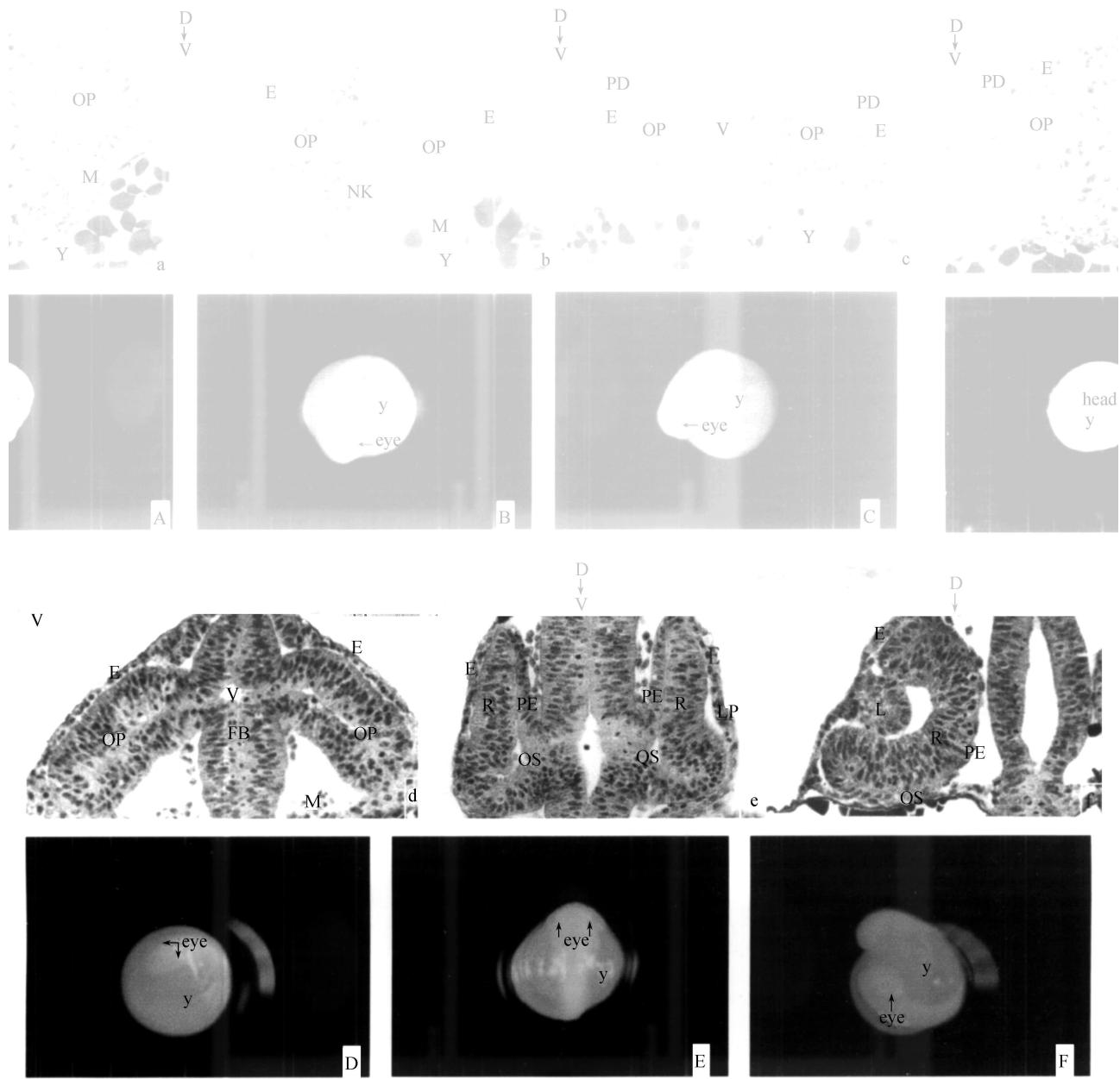
Abstract: *Gobiocyparis rarus* was a new genus of danioninae from China. It had some good characteristic such as strong vitality, short mature period and breeding every year when raised in the Lab. So recently it was regarded as an ideal experimental material. Eye morphogenesis in the *Gobiocyparis rarus* was observed and described in detail. Retina, lens and cornea development were our emphases. Meanwhile, the thickness of the pigment epithelium layer and the neural retina from Neurula period to Tail vesicle period and the total thickness of the retina from Caudal fin period to Hatching period of *Gobiocyparis rarus* were measured.

The results indicated that the eye morphogenesis in the *Gobiocyparis rarus* begins with the formation of optic primordia. Unlike amphibians and mammals, the optic primordia are the evaginations from the forebrain as solid masses of cells. They were communicate with the neural keel and the elliptic cells within the primordium are radially arranged. In this period mesenchyme cells are also observed ventral to the optic primordium. The optic primordia bend ventrally and elongate laterally and take on a distinctive wing-like shape in tail bud period. They had contacted with the ectoderm closely already. In tail vesicle period, the optic cup is well formed. The out layer of the optic primordia clings to the ectoderm will give rise to the neural retina whereas the other part of the optic primordia will give rise to the pigment epithelium. The neural retina will not differentiate until mitosis within the pigment epithelium layer stopped and pigment was synthesized after the Tail vesicle period. The orderly differentiation of the two layer of retina is probably related to the space in embryo and the mesenchyme nearby. From Neurula period to Tail vesicle period, the thickness of the pigment epithelium layer reduced evidently from $42.3 \pm 0.8 \mu\text{m}$ to $4.8 \pm 0.4 \mu\text{m}$ while the thickness of neural retina increased indistinctively from $37.1 \pm 0.2 \mu\text{m}$ to $43.7 \pm 0.6 \mu\text{m}$. From Caudal fin period to Hatching period, the total thickness of the retina increased gradually from $42.7 \pm 1.2 \mu\text{m}$ to $98.3 \pm 2.1 \mu\text{m}$.

Retinal differentiation in the *Gobiocyparis rarus* generally follows the direction inner-to-outer sequence characteristic of all vertebrate species. It commences with the differentiation of the inner layer of the bottom of the optic cup and then to the periphery and the outer layer.

Lens, cornea and other adnexa are basically formed before hatching.

Key words: *Gobiocyparis rarus*; Eye; Morphogenesis; Lens; Retina; Cornea

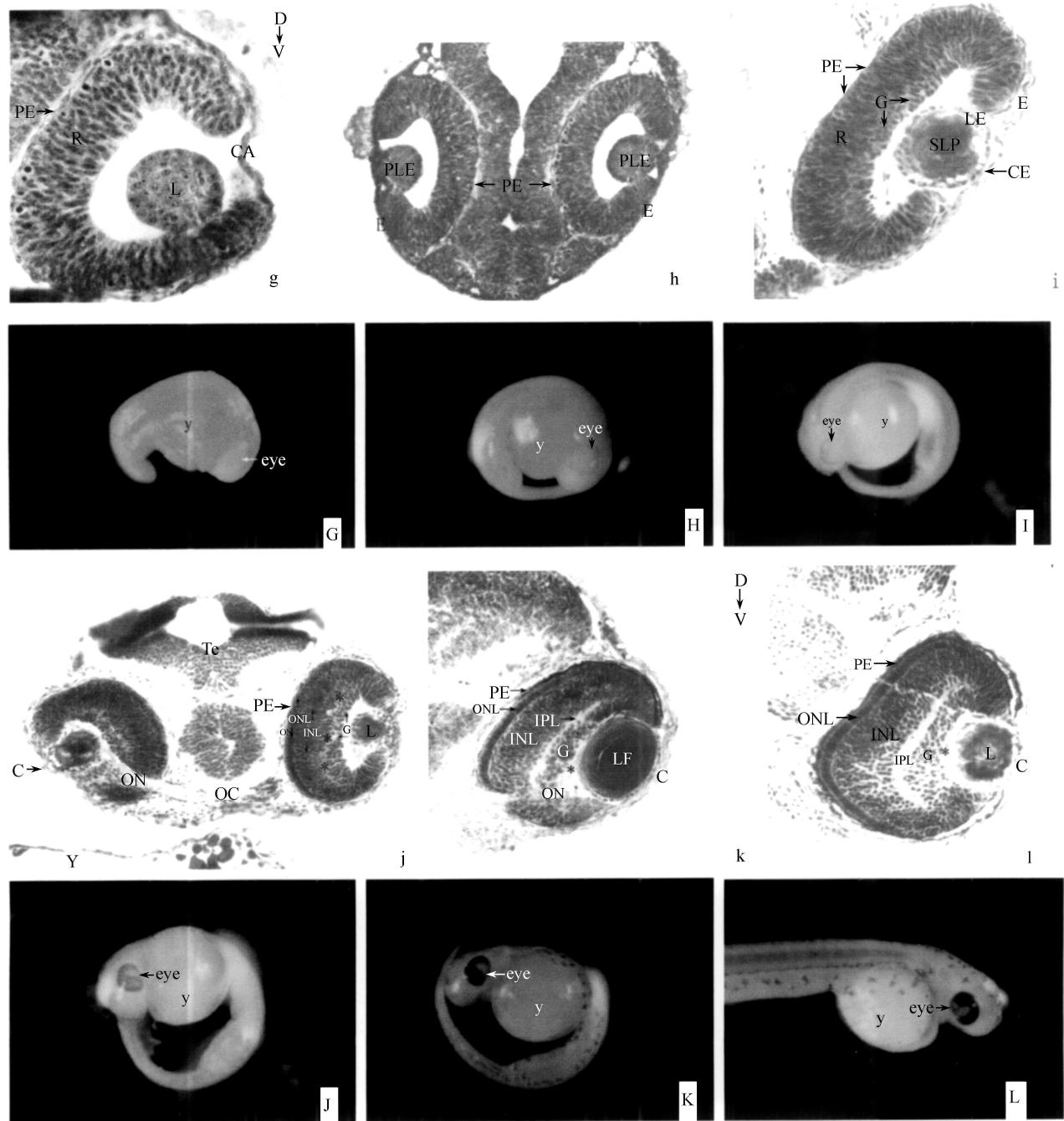


图版 I

a. 神经胚期, 示眼原基(OP), 扁平细胞(PD), 间充质细胞(M), $\times 280$; b. 眼基期, 示眼原基进一步突出, 与头部表皮外胚层(E)接触, $\times 220$; c. 眼囊期, 示眼原基(OP)远侧端向背腹方向延伸, 成扁平囊状, 眼原基与神经管相连处出现空腔(V), $\times 245$; d. 尾芽期, 示眼原基(OP)沿背腹方向弯曲伸长, 渐与神经轴平行, 此时视柄与间脑腔的相连处处于前脑(FB)的底端, $\times 198$; e. 尾泡期, 示视杯(OC), 通过视柄(OS)与脑腔相连, 视网膜神经细胞层(R), 视网膜色素细胞层(PE), 晶体板(LP), $\times 175$; f. 尾鳍期, 示视杯进一步内陷, 两层紧贴; 晶状体(L)形成, $\times 230$

图 A-F 示相应时期整个胚胎 $\times 30$

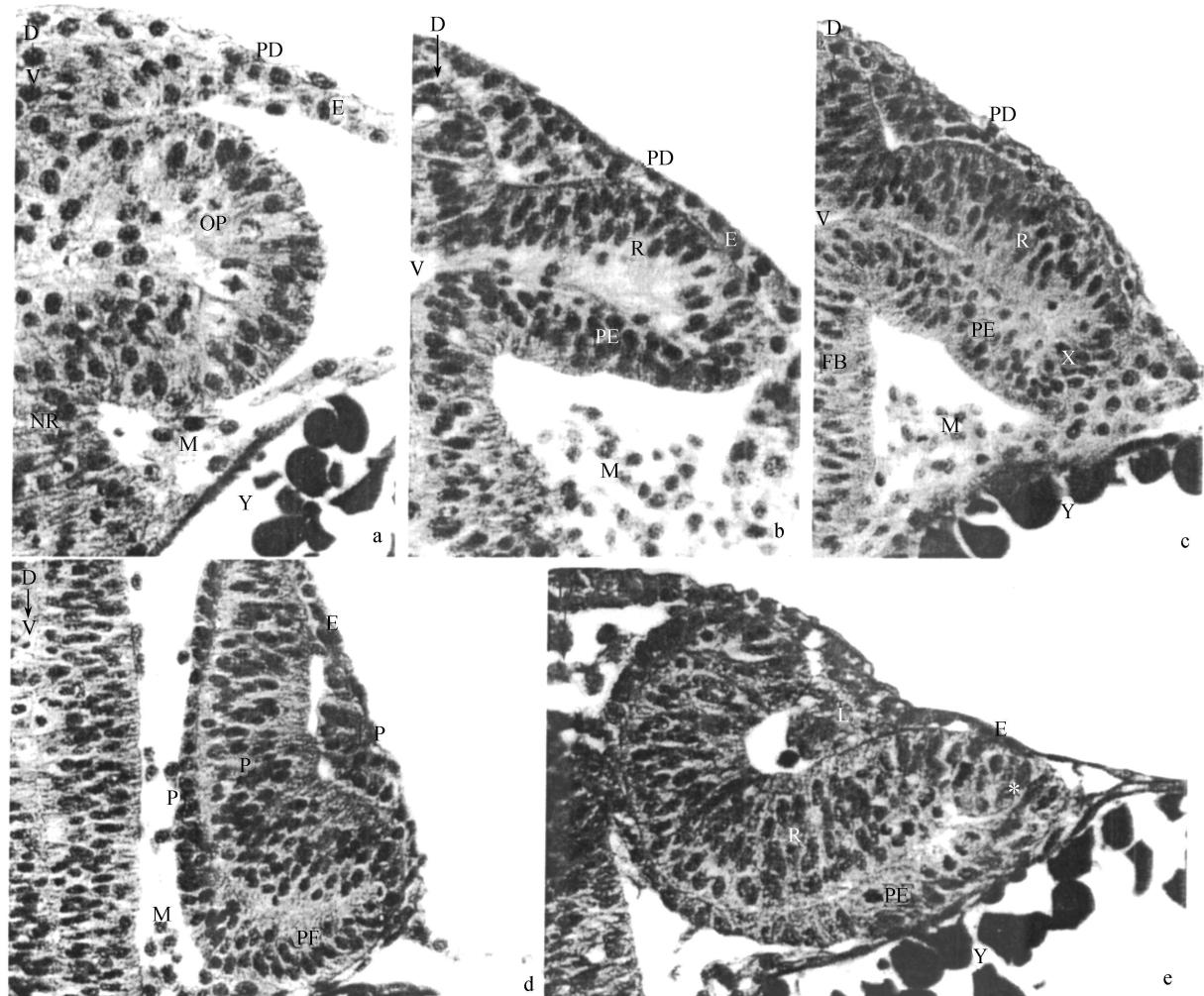
a. Neurula stage, showing the optic primordium (OP), periderm (PD) and mesendymhe (M) cells, $\times 280$; b. Optic rudiment stage, showing the optic primordium (OP) evaginates much more and contact with the ectoderm (E), $\times 220$; c. Optic vesicle stage, showing the optic primordium (OP) extends in the ventral direction which now looks like a compressed sac and a ventricle (V) first appears, $\times 245$; d. Tail bud stage, showing the optic primordium (OP) bends and elongates ventrally and parallel to the neural axis, the protuberance now lies ventral to the rest of the forebrain (FB), $\times 198$; e. Tail vesicle stage, showing the optic cup (OC), the optic stalk (OS), the neural retina (R), the pigment epithelium (PE) and the lens placode (LP), $\times 175$; f. Caudal fin stage, showing the two layers contact closely and lens (L) formed, $\times 230$; A-F showing the embryo $\times 30$



图版 II

g 眼晶体形成期,示晶体(L)与头部表皮外胚层发生脱离,角膜原基(CA)形成, $\times 310$; h 心脏搏动期,示初级晶体纤维(LF),视网膜神经细胞层细胞继续增多,并已经开始分化, $\times 132$; i 胸鳍原基期,示预定角膜上皮(CE),神经节细胞层(G),次级晶体纤维细胞(SLP),视网膜色素层(PE)色素增多, $\times 150$; j 眼灰期,示神经节细胞层(G),内网层(*)、内核层(INL),外核层(ONL),视神经(ON)和视交叉(OC), $\times 132$; k 鳃弓期,示角膜(C)色素减少,晶体腔完全被晶体纤维(LF)充满, $\times 198$; l 孵出期,示角膜(C)基本透明,晶体、视网膜分化完成, $\times 210$; 图 G-L示相应时期整个胚胎 $\times 30$

g Formation of eye lens stage, showing the lens (PE) detached from the ectoderm, cornea anlage (CA) came into being, $\times 310$; h Heart pulsation stage, showing the primary lens fibre (PLF) and neural retina begins to differentiate, $\times 132$; i Rudiment of pectoral fin stage, showing Cornea epithelium (CE), ganglion cell (G) and the secondary lens fibre (SLP), pigment has increased within the pigment epithelium (PE), $\times 150$; j Greyish eyes stage, showing the ganglion cell (G), inner plexiform layer (*), inner nuclear layer (INL), out nuclear layer (ONL), optic nerve (ON) and the optic chiasm (OC), $\times 132$; k Gill arch stage, showing the pigment within the cornea (C) has decreased and the spherical lens was totally full of lens fibre (LF), $\times 198$; l Hatching stage, showing the cornea (C) became transparent and lens, retina has completed their differentiations, $\times 210$; G-L showing the embryo $\times 30$



图版 III

稀有鮈鰍视网膜前五个时期的分化 a. 示眼原基形成, 由呈放射状排列的神经上皮细胞组成, 细胞体积大、圆形, 整个突起厚度均匀, $\times 316$; b、c. 示眼原基沿背腹方向弯曲、侧向伸长, 与外胚层紧贴的外壁(R)厚度增加, 细胞长椭圆形, 垂直于外胚层辐射状排列, 而内壁(PE)开始变薄, 在眼原基腹侧端两层相连处(图c, *)细胞由内层的圆形渐变为长椭圆形, 逐渐倾斜成垂直于外胚层的方向, $\times 316$; d、e. 示视杯形成, 视杯的外层即视网膜色素层(PE)的分化在眼球的背侧快于腹侧, PE层背部已分化为一层细胞而腹部视柄处仍有几层细胞; 视杯的内层即视网膜神经细胞层(R)的厚度和细胞数量继续增加, 并逐渐开始分化, $\times 396$

The differentiation of retina during the first five stages of *Gobiocypris rarus*. a. showing each primordium is composed of an array of large, round-shaped, radially oriented neural epithelium cells, they are even evaginations, $\times 316$; b, c showing the optic primordia bend and extend in the ventral direction. The lateral surface which contacts with the ectoderm became thicker and cells within it elongated. The medial surface became thinner and cells in it still are round, $\times 316$; d, e showing the formation of optic cup. The differentiation of the pigment epithelium (PE) in dorsal part of the eye is faster than which is in ventral part. The thickness of the retina (R) and the quantity of cells continue to increase and then begins to differentiate, $\times 396$