

版纳鱼鲷胚胎和幼体鳃的退化观察

蒙绍权^{①②} 贝永建^② 李桂芬^② 吴德峰^{①*} 祁保民^{③*}

① 福建农林大学生命科学学院 福州 350002; ② 玉林师范学院生命科学与技术学院 玉林 537000;

③ 福建农林大学动物科学学院 福州 350002

摘要: 为了解版纳鱼鲷 (*Ichthyophis bannanicus*) 胚胎和幼体鳃的退化特征, 同窝卵中 8 枚在胚胎成熟阶段早期被随机取出剖产, 随后余下的 9 枚卵在胚胎成熟阶段晚期时孵出或剖产, 观察幼体或胚胎鳃的变化。成熟阶段早期的胚胎, 初时其鳃色鲜红, 鳃枝充盈, 鳃丝与鳃轴近乎垂直; 随后鳃色发白, 鳃枝疲软, 鳃丝卷曲, 鳃丝与鳃轴夹角变小。成熟阶段晚期的胚胎和刚孵出的幼体, 初时其鳃色纯白, 鳃枝疲软, 鳃丝卷曲, 鳃丝与鳃轴夹角较小; 随后鳃逐渐脱落。观察发现, 版纳鱼鲷胚胎或幼体鳃的退化模式不是重吸收, 也不是重吸收加脱落, 而仅为脱落。鳃退化过程经历外鳃供血减少-供血停止-鳃枝组织死亡和脱落 3 个阶段, 每个阶段都有明显的外部形态特征。胚胎进入成熟阶段后, 越早孵化, 鳃枝留存越多, 反之, 鳃枝留存越少。发白后的鳃枝随机性脱落。

关键词: 两栖动物; 蚓螈; 版纳鱼鲷; 鳃; 退化

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 02-221-07

Degeneration of the Gills in *Ichthyophis bannanicus*

MENG Shao-Quan^{①②} BEI Yong-Jian^② LI Gui-Fen^② WU De-Feng^{①*} QI Bao-Min^{③*}

① *College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002*; ② *College of Life Science & Technology, Yulin Normal University, Yulin 537000*; ③ *College of Animal Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China*

Abstract: In order to make clear the degenerative characteristics of external morphology of gill in *Ichthyophis bannanicus*, 8 eggs at early stage of mature embryo were picked out randomly from the same clutch and the larvae were released from the capsule. Soon afterwards the remaining 9 eggs were monitored at late stage to observe the changes of gills before and after hatching. At early stage of mature embryo, initially embryonic gills (Fig. 1a) were red and inflated, filaments were at almost right angle to gill axis; afterwards, the gill rami (Fig. 1b) were paled and the filaments turned curled and the angle between filament and gill axis became smaller. At late stage of mature embryo and at the outset of newly born larvae, at the start the gill rami (Fig. 1c, d) were white, soft, filaments were curled, angles were smaller between filament and axis; subsequently, the gill ramus (Fig. 1e) striped off gradually. The result showed that the mode of gills

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31260509), 广西高等学校优秀人才培养计划项目 (No. 13-3), 玉林师范学院高层次人才科研启动基金项目 (No. G20130003);

* 通讯作者, E-mail: zj99289@yeah.net, qbm64@163.com;

第一作者介绍 蒙绍权, 男, 博士研究生; 研究方向: 动物形态、生理学; E-mail: msq2008@126.com。

收稿日期: 2015-09-29, 修回日期: 2016-01-04 DOI: 10.13859/j.cjz.201602008

degeneration was not resorption, nor resorption with stripping, but only stripping, that obvious signs of external morphological changes could be observed during the degeneration process which included 3 steps: less blood supply, halt of blood supply as well as death and stripping of gill rami, and that at late stage of mature embryo, the earlier hatching, the more gill rami; otherwise, less rami will be kept and paled gill rami will fall off randomly.

Key words: Amphibian; Caecilian; *Ichthyophis bannanicus*; Branchia; Degeneration

版纳鱼螈 (*Ichthyophis bannanicus*) 是中国两栖纲蚓螈目仅有的一种代表动物 (费梁等 2005)。据文献资料, 蚓螈类的幼体有鳃 (Taylor 1968, Breckenridge et al. 1979, Dünker et al. 2000, 杨大同 2000, 费梁等 2005, Jadhav 2010), 鳃在幼体孵出后消失 (Sarasin et al. 1887 - 1890, Brauer 1899, Marcus 1908, Seshachar 1942, Wake 1969, Breckenridge et al. 1979, Duellman et al. 1986, Dünker et al. 2000, Jadhav 2010)。至于如何消失, 到目前为止文献给出 3 种答案: 重吸收 (Sarasin et al. 1887 - 1890, Brauer 1899, Marcus 1908, Seshachar 1942, Wake 1969, Breckenridge et al. 1979)、脱落 (Jadhav 2010)、既吸收又脱落 (Dünker et al. 2000)。然而具体如何吸收或如何脱落, 文献至今没有给出答案。2014 年 7 月在中国广西北流市郊野外 (22°46.846'N, 110°17.912'E) 发现一窝被雨水冲刷后暴露有 23 枚卵的版纳鱼螈卵团, 将这窝卵及护卵的母体一起端回室内饲养, 并观察胚胎和幼体鳃的具体退化过程, 揭示退化特征, 为进一步弄清该物种从胚胎阶段过渡到幼体阶段呼吸系统的交接机制积累证据。

1 材料与方法

1.1 成熟阶段早期胚胎鳃的观察

当观察到版纳鱼螈卵囊内胚胎相当于达岛鱼螈 (*I. kohtaoensis*) 的第 35 期 (Dünker et al. 2000), 即进入成熟阶段早期时, 趁着母体离开卵团的空隙, 用干净工具从卵团中随机剪取 8 枚卵, 之前已经取出 6 枚用于其他研究。取出的卵用 0.7% 生理盐水轻轻漂洗其上粘附的沙土, 放入盛有同浓度生理盐水的培养皿中, 用

镊子夹住 Breckenridge 等 (1979) 称为短茎的卵囊系带残端, 撕破卵膜, 释放出其中的幼体, 观察幼体鳃的颜色及形状。

1.2 成熟阶段晚期胚胎和刚孵出幼体鳃的观察

为防止错过幼体孵出时机, 自胚胎成熟阶段早期始, 使用电子监控设备记录窝中剩余 9 枚卵, 直至最后一枚卵被移出窝穴。当胚胎进入成熟阶段晚期, 即相当于达岛鱼螈的第 36 期 (Dünker et al. 2000), 幼体相继孵出, 并按孵出时间的先后给幼体编号。当幼体从卵囊中破膜, 整个身体刚脱离卵囊时, 立即将其移入直径 10 cm 的烧杯中 (盛水深 5 cm), 察看和记录鳃枝留存数, 并持续观察留存鳃枝情况, 记录每 1 条留存鳃枝自孵出到脱落的时长。当 6 条幼体孵出后, 对余下仍未孵出的 3 枚卵施行人工剖产术, 按剖出先后接续自然孵出幼体进行编号, 并与自然孵出的前 6 条幼体进行同样处理、观察。因为同窝卵同时期处于相同的发育阶段 (Pérez et al. 2009), 将人工剖产与自行孵出的幼体合并观察。

2 结果

2.1 成熟阶段早期胚胎的鳃

版纳鱼螈鳃由前中后 3 对鳃枝构成, 分别为左前鳃枝 (LFG) 和右前鳃枝 (RFG)、左中鳃枝 (LMG) 和右中鳃枝 (RMG)、左后鳃枝 (LRG) 和右后鳃枝 (RRG), 整套鳃的鳃枝完整 (图 1a, b)。

成熟阶段早期刚从卵囊中剖出的版纳鱼螈幼体鳃鲜红色 (图 1a), 随着时间推移鳃色逐渐褪去 (图 1b), 约 20 min 后肉眼观察, 除鳃

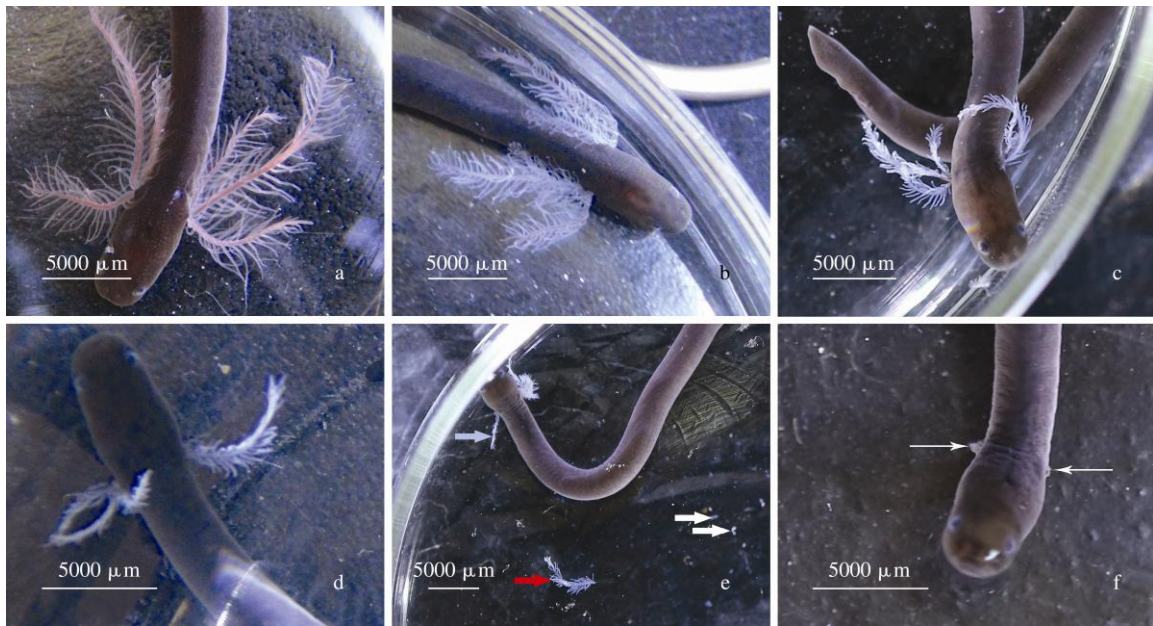


图 1 版纳鱼螈鳃

Fig. 1 The Gills of *Ichthyophis bannanicus*

a、b. 胚胎成熟阶段早期剖出幼体的鳃；c~f. 胚胎成熟阶段晚期孵出或剖出幼体的鳃。a. 刚剖出卵囊的幼体鳃，红色、充盈，鳃丝与鳃轴近垂直；b. 剖出卵囊约 20 min 后，鳃发白，鳃丝卷曲，鳃丝与鳃轴夹角变小；c. 刚孵出或剖出幼体的鳃，左前鳃枝已脱落，鳃枝纯白色，鳃丝卷曲，鳃丝与鳃轴夹角较小；d. 刚孵出或剖出幼体的鳃，右前和右后鳃枝已经脱落；e. 鳃枝正在脱落，红色箭头示脱落的整条鳃枝，白色箭头示一点点脱落的鳃组织，蓝色箭头示快落尽鳃丝的鳃枝；f. 所有鳃枝全部脱落，个体颈侧尚残留桩状的鳃枝基部（箭指示）。

a, b. Gills of the larva at early stage of mature embryo; c - f. Gills at late stage of mature embryo or at the time larva just hatching, and after hatching or freeing by dissection. a. Gills were red, inflated, and filaments were at right angle to gill axis; b. After a while, gills became pale, filaments became curl, and angles between filament and axis became smaller; c. The gills of larva/embryo that had lost the left front gill ramus before hatching or being dissected, white, curled filaments at a smaller angle to gill axis; d. The larva/embryo that had lost the right front gill ramus and right rear gill ramus before hatching or being dissected; e. The gill rami was losing. Red arrow, entire ramus stripped; white arrow, a little tissue dropped from ramus; blue arrow, gill axis with a few filaments that had lost almost all; f. Base remaining of the gills looked like a stump, as indicated by arrows.

轴外鳃枝其他部分的颜色已经很淡，约 40 min 后整个鳃枝变白。

成熟阶段早期刚从卵囊中剖出的版纳鱼螈幼体，其鳃枝充盈（图 1a），鳃丝与鳃轴接近直角（图 1a）；约 20 min 后，鳃枝稍显疲软，鳃丝与鳃轴夹角逐渐变小（图 1b），鳃轴上的鳃丝尾部开始有些卷曲（图 1b）。

2.2 成熟阶段晚期胚胎或刚孵出幼体的鳃

所观察的 9 枚卵中 6 枚自然孵化，幼体按

孵出时间先后编号为 1 到 6，依孵出顺序，它们先后的时间间隔分别为 27 400 s（7 h 36 min 40 s）、37 388 s（10 h 23 min 8 s）、27 866 s（7 h 44 min 26 s）、16 471 s（4 h 34 min 31 s）、140 383 s（38 h 59 min 43 s）。第 6 枚卵孵出后 83 686 s（23 h 14 min 46 s）、84 712 s（23 h 31 min 52 s）、85 976 s（23 h 52 min 56 s）分别对未孵出的 3 枚卵施行人工剖产术，剖出幼体按先后顺序编号为 7 到 9。

表 1 版纳鱼螈成熟阶段晚期自然孵化或人工剖产幼体鳃情况

Table 1 Loss or remain of each ramus of the newly natural hatching or factitious releasing *Ichthyophis bannanicus* larvae at the late mature stage

	幼体编号 Number of larvae								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
左前鳃 Left front gill ramus	—	+	+	+	—	—	+	—	—
右前鳃 Right front gill ramus	+	—	+	—	—	—	—	—	—
左中鳃 Left middle gill ramus	+	+	—	+	—	—	+	—	—
右中鳃 Right middle gill ramus	+	+	+	—	—	—	—	—	—
左后鳃 Left rear gill ramus	+	+	+	+	—	—	—	—	—
右后鳃 Right rear gill ramus	+	—	+	+	—	—	—	—	—
留存鳃枝 (根) Remaining rami	5	4	5	4	0	0	2	0	0
缺失鳃枝 (根) Losing rami	1	2	1	2	6	6	4	6	6

+ 表示有鳃枝存在; — 表示鳃枝缺失。幼体编号的数字既表示样本号, 也表示幼体孵出或剖产的先后顺序。

+ indicate appearance of ramus; — indicate loss of ramus. Number of larvae represent both the serial number of the samples and the order of hatching/freeing by dissection.

9 条刚剖出或孵出版纳鱼螈幼体整套鳃的鳃枝不全 (表 1)。4 只个体整套鳃的 6 根鳃枝全部缺失, 其他 5 个样本整套鳃的鳃枝均有不同程度缺失, 无 0 缺失。依孵出和剖出顺序, 幼体整套鳃留存的鳃枝有减少趋势, 缺失的鳃枝有增加趋势 (表 1)。

刚剖出或孵出版纳鱼螈幼体, 留存的鳃枝纯白色 (图 1c, d)。白色背景下, 鳃枝基部偶尔可见极小的血栓样红色存在。

相对于成熟阶段早期剖出幼体的鳃, 版纳鱼螈这一时期幼体留存的鳃枝更轻盈柔软, 鳃轴上的鳃丝更卷曲且短小, 鳃丝与鳃轴的夹角更小 (图 1c, d)。

刚剖出或孵出版纳鱼螈幼体颈部两侧余留的鳃枝, 随着其在水中活动一段时间后逐渐脱落。不同个体留存的鳃枝全部脱落所需时间不等, 如 3 号个体耗时较长, 从孵化到鳃枝全部脱落时长达 52 669 s (14 h 37 min 49 s), 7 号个体所需时间较短, 鳃枝脱落耗时 16 401 s (4 h 33 min 21 s)。不同个体不同鳃枝脱落耗时也不相同, 如 3 号个体的右后鳃枝脱落耗时长达 52 669 s (14 h 37 min 49 s), 而 1 号样本

的右中鳃枝脱落仅耗时 3 128 s (52 min 8 s)。同一个体的不同鳃枝脱落的时间间隔不同, 如 1 号样本的右中鳃枝与左后鳃枝脱落相间 27 923 s (7 h 45 min 23 s), 而其右前鳃枝与右后鳃枝同时脱落。

随着时间的推移, 版纳鱼螈幼体鳃枝有的自鳃枝轴基一次性全部断落 (图 1e), 有的一小段一小段逐渐掉落, 或变成絮状一点点脱落 (图 1e)。鳃枝脱落后的幼体颈部两侧仍可见有短小桩状鳃枝基部残留 (图 1f)。

3 讨论

3.1 退化模式

蚓螈鳃以何种模式实现退化, 一直以来在学术上争论不休。很长时间学者们采纳鳃是被胚胎或幼体重吸收的观点 (Sarasin et al. 1887 - 1890, Brauer 1899, Marcus 1908, Seshachar 1942, Wake 1969, Breckenridge et al. 1979)。Brauer (1899) 报道, 接近胚胎发育末期, 鳃长度减少, 后鳃枝最先被重吸收。对于前鳃枝和中鳃枝, Brauer (1899) 没有提到是如何退化的, 但从他的报道内容中显然看出, 他认为

剩下前鳔枝和中鳔枝也是渐渐地被重吸收而不是脱落掉 (Dünker et al. 2000)。Marcus (1908) 对某些蚓鳔的退化模式进行了分析, 支持 Brauer (1899) 和 Sarasin 等 (1887 - 1890) 的见解: 鳔没有脱落, 而是重吸收。直到 20 世纪后期, 鳔被重吸收的观点受到一些研究者质疑。Duellman 等 (1986) 是较早质疑的学者, 认为蚓鳔的退化发生在晚期胚胎、幼体或胎儿的生命期中, 在孵化之后, 鳔消失很快, 要么重吸收要么脱落。Dünker 等 (2000) 提出双模型观点, 发现后鳔枝在孵出前被重吸收, 前鳔枝和中鳔枝在孵化后脱落。Jadhav (2010) 彻底否定了鳔被胚胎或幼体吸收的观点, 他比较详细地记述了孟买鱼鳔 (*I. bombayensis*) 孵出时鳔一直保留着, 在孵出后 8 ~ 12 h 脱掉鳔枝的 1/3, 15 ~ 20 h 脱掉鳔枝的 2/3, 20 h 鳔枝全部脱落。

在版纳鱼鳔胚胎成熟阶段晚期, 幼体刚孵出或刚剖出时, 9 个样本中每一个着生鳔枝的部位都有鳔枝留存记录 (表 1, 图 1c, d), 也都有鳔枝缺失的情况 (表 1), 特别是第 1、3、4 号样本刚孵出时后鳔枝均留存 (表 1), 所以 Dünker 等 (2000) 观察到后鳔枝在孵化前被重吸收的情况在本研究中没有发生。据此, 我们认为版纳鱼鳔的所有鳔枝都没有被胚胎或幼体重吸收, 表 1 数据支持了 Jadhav (2010) 提出的蚓鳔全部鳔枝脱落而不是重吸收的结论。

3.2 退化征兆

针对达岛鱼鳔的胚胎和幼体, Dünker 等 (2000) 认为, 不管是鳔枝的全长还是鳔丝的数量, 那些孵出后仍留存的鳔枝都没有退化的信号。但在版纳鱼鳔胚胎和幼体鳔的退化过程中, 外部形态表现出明显的退化征兆。

首先是鳔的颜色变淡。既往文献中极少提到鳔的颜色, Breckenridge 等 (1979) 仅提到双带鱼鳔 (*I. glutinosus*) 卵囊中胚胎的鳔红色。Jadhav (2010) 描述孟买鱼鳔刚孵出幼体的鳔鲜红色, 15 ~ 20 h 之后褪色发白, 随后脱落。在版纳鱼鳔胚胎成熟阶段的早期, 由卵囊中剖

出的幼体鳔色鲜红, 在较短的时间之后颜色开始逐渐变淡白, 最后褪色发白。而在成熟阶段晚期剖产或刚孵出的幼体所余留的鳔枝均纯白色。Breckenridge 等 (1979) 横切双带鱼鳔的鳔轴和鳔丝进行了组织观察, 至少有两条大血管贯穿于鳔轴和鳔丝中, 鳔壁很薄。据此, 我们推断版纳鱼鳔成熟阶段胚胎鳔色的前后变化源于鳔内流动的血液, 也就是说, 鳔的颜色与流经鳔枝的血液有关。这一推断可以很好地解释鳔的颜色变化: 血量大则鳔枝鲜红, 血量小则鳔枝变淡, 无血液则鳔枝发白。同时, 颜色的变化也提示鳔功能的盛衰。一旦颜色变淡, 预示着鳔开始退化。

其次是鳔枝疲软, 鳔丝卷曲。Jadhav (2010) 记录孟买鱼鳔的鳔是在孵出 20 h 后疲软。而 Breckenridge 等 (1979) 仅提到双带鱼鳔刚孵出幼体的鳔丝是柔软的, 没有提到整个鳔枝的状态, 所以无法判断具体情况。版纳鱼鳔胚胎成熟阶段早期, 刚被剖出幼体的鳔充盈而坚挺, 过约 20 min 后, 开始疲软和出现鳔丝卷曲。而在胚胎成熟阶段晚期, 鳔从一孵出或剖出开始就呈现出轻盈疲软的状态。版纳鱼鳔胚胎成熟阶段早期鳔枝疲软情形与 Jadhav (2010) 对孟买鱼鳔的记录相似, 仅发生时间不同。因为鳔丝细胞形状的改变与血量的增加有关 (Bond 1960), 因此, 鳔枝的疲软和鳔丝的卷曲同样可能是血量大鳔枝充盈, 血量小鳔枝疲软, 鳔丝卷曲。这也提示, 鳔枝疲软和鳔丝卷曲现象伴随着鳔的退化而发生。

最后是鳔丝和鳔轴的夹角变小。Dünker 等 (2000) 描述达岛鱼鳔鳔丝垂直于鳔轴。版纳鱼鳔只在胚胎成熟阶段早期, 刚剖出的幼体鳔丝几乎垂直于鳔轴, 一段时间后鳔丝与鳔轴的夹角慢慢变小, 直至小于 50° (图 1b)。结合鳔枝的形态和颜色不难解释, 鳔丝与鳔轴垂直同样是因为血量充足, 鳔枝充盈; 它们的夹角变小是因为血量不足, 鳔枝疲软。所以, 鳔丝与鳔轴夹角变小也是伴随着鳔的退化而发生。

综上所述, 鳔的颜色、形状和夹角都与血

液供给多少直接相关。由此进一步推断出鳃的颜色、鳃枝的形状、鳃丝与鳃轴的夹角与鳃的功能有关：颜色鲜红，鳃枝充盈，夹角垂直，则鳃功能旺盛；颜色发白，鳃枝疲软，鳃丝卷曲，夹角变小，则功能消退。版纳鱼螈的幼体在孵出之前或之后鳃的这些外部形态上的变化，就是其鳃退化的征兆。

3.3 退化的时间

多数研究者认为，蚓螈鳃的退化发生在晚期胚胎 (Brauer 1899, Duellman et al. 1986)，本文观察到，在胚胎成熟阶段的晚期，当幼体孵出或剖产时，有的鳃枝在孵出前已经脱落 (表 1, 图 1c, d)，这表明在幼体孵出之前鳃已经退化，即退化发生在孵化前，这印证了多数研究者的看法。此外，在胚胎成熟阶段的早期，幼体刚刚被人为释放出来的一小段时间内，鳃没有退化的迹象，但经过一段时间后，鳃表现出退化的特征 (图 1b)。提示成熟阶段早期胚胎的鳃也有退化，但退化是发生在剖出之后。Jadhav (2010) 描述孟买鱼螈刚孵出时鳃没有退化迹象，到孵出后 15 ~ 20 h，鳃才开始表现出退化的迹象。也就是说，孟买鱼螈幼体鳃与版纳鱼螈成熟阶段早期剖出的幼体鳃一样，是孵出后才退化，退化发生在孵出之后而不是孵出之前。对比孟买鱼螈孵出的幼体，我们提出疑问：是否版纳鱼螈幼体孵化晚了，它本应在胚胎成熟阶段早期孵化？或是不是 Jadhav (2010) 的研究对象提前出生了，也就是没有达到成熟阶段晚期而在早期就出生了？这些问题有待于进一步研究。然而可以肯定的是，越早孵出，鳃枝留存越多；越迟孵出，鳃枝留存越少 (表 1)。

3.4 脱落方式

脱落是鳃退化的一种模式，从以上讨论总结版纳鱼螈外鳃的退化模式：首先，外鳃供血减少，其颜色变淡，鳃枝疲软，鳃丝卷曲，鳃丝与鳃轴夹角变小；其次，外鳃供血停止，其颜色发白，鳃枝轻盈柔软，鳃丝卷曲，夹角变小；最后，鳃枝组织死亡，鳃枝完全脱落。

Jadhav (2010) 描述，孟买鱼螈幼体外鳃的脱落过程是鳃枝后部的 2/3 先断落，其次是余下的 1/3 脱落。也就是说，Jadhav (2010) 观察到孟买鱼螈幼体外鳃的脱落方式只有一种，即一截一截地断落。对比孟买鱼螈，版纳鱼螈幼体外鳃的脱落方式较为丰富：有整枝脱落，有成段断落，还有一点一点掉落。其实，外鳃供血停止后，鳃枝组织细胞就陆续死亡，死亡后的组织结构脱离躯体的方式没有规律，正如在版纳鱼螈幼体外鳃脱落中所观察到的那样，方式多样而丰富，并非单一而有规律。

参 考 文 献

- Bond A N. 1960. An analysis of the response of *salamander* gills to changes in the oxygen concentration of the medium. *Developmental Biology*, 2(1): 1–20.
- Brauer A. 1899. Beiträge zur kenntnis der entwicklung und anatomie der gymnophionen. II. Entwicklung der aussern Form. *Zoologische Jahrbüch Anatomie*, 12: 477–508.
- Breckenridge W R, Jayasinghe S. 1979. Observations on the eggs and larvae of *Ichthyophis glutinosus*. *Ceylon Journal of Science*, 13(1/2):187–202.
- Duellman W E, Trueb L. 1986. *Biology of Amphibians*. New York: McGraw Hill, 670.
- Dünker N, Wake M H, Olson W M. 2000. Embryonic and larval development in the caecilian *Ichthyophis kohtaoensis* (Amphibia, Gymnophiona): a staging table. *Journal of Morphology*, 243(1): 3–34.
- Jadhav B V. 2010. Observations on external gills of juvenile of *Ichthyophis bombayensis* (Amphibia-Ichthyophiidae). *Journal of Experimental Zoology*, 13(1): 281–284.
- Marcus H. 1908. Beiträge zur kenntnis der gymnophionen. I. Über das schlundspaltengebeit. *Architecture of Mikroskopie Anatomy*, 71(1): 695–744.
- Pérez O D, Lai N B, Buckley D, et al. 2009. The morphology of prehatching embryos of *Caecilia orientalis* (Amphibia: Gymnophiona: Caeciliidae). *Journal of morphology*, 270(12): 1492–1502.
- Sarasin P, Sarasin F. 1887-1890. *Ergebnisse Naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884-1886. Band II : Zur Entwicklungsgeschichte und*

- Anatomie der Ceylonesischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus*. Wiesbaden: C.W. Kreidel's Verlag, 251–284.
- Seshachar B R. 1942. The eggs and embryos of *Gegenophis carnosus*. Bedd Current Science, 11: 439–441.
- Taylor E H. 1968. The Caecilians of the World. A Taxonomic Review. Lawrence: University Kansas Press, 848.
- Wake M H. 1969. Gill ontogeny in embryos of *Gymnopsis* (Amphibia: Gymnophiona). Copeia, 1 (1):183–184.
- 费梁, 叶昌媛, 江建平, 等. 2005. 中国两栖动物检索及图解. 成都: 四川出版集团, 四川科学技术出版社, 2–21.
- 杨大同. 2000. 我国的十种两栖动物. 生物学通报, 35(8): 2–3.