

# 多疣壁虎胚胎发育分期的形态学特征

赵若男<sup>①</sup> 张黎悦<sup>②</sup> 吴鹏飞<sup>①</sup> 平骏<sup>①</sup> 金建钰<sup>③</sup> 张永普<sup>①\*</sup>

① 温州大学生命与环境科学学院 温州 325035; ② 浙江大学医学院 杭州 310058; ③ 温州大学教师教育学院 温州 325035

**摘要:** 脊椎动物发育生物学的研究通常依赖于数量有限的模式生物的形态变化, 胚胎发育分期表的建立为物种胚胎发育的一系列过程确立了一个统一的标准, 成为研究形态演化的重要工具。本研究对多疣壁虎 (*Gekko japonicus*) 28℃孵化条件下的胚胎发育过程进行显微观察, 并记录了整个胚胎发育历程。基于多疣壁虎胚胎发育过程中头部、咽、四肢等形态变化及皮肤色素沉积和被鳞的情况, 将多疣壁虎胚胎发育分为 42 个时期。刚排出体外的受精卵, 其胚胎发育一般已经发生至 28 期, 该期胚胎头部和躯干分化明显, 眼泡、咽弓、心和体节可见; 29 期前、后肢芽均可见; 30 期肢芽延长并开始出现分区, 31 期可见明显肢身, 32 期四肢均出现肢柱和肢杆的分区; 33 期咽裂消失, 指和趾开始显现; 35 期指和趾间带退化, 指和趾完全形成; 36 期出现爪; 37 期爪完全形成; 38 期皮肤色素沉积明显; 39 期指、趾底部膨大, 形成单行攀瓣; 40 期身体背部和四肢色素沉积且被鳞明显; 41 期腹部出现色素沉积且被覆鳞片。42 期鼻孔开放, 体背整体呈灰棕色。对多疣壁虎卵产出后胚胎 28 ~ 42 期发育期形态学变化进行了详细描述, 旨在为蜥蜴类胚胎发育研究提供参考。

**关键词:** 多疣壁虎; 胚胎发育; 形态发生

**中图分类号:** Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2017) 06-987-09

## The Morphological Characteristics of Embryos at Different Developmental Stages in the Japanese Gecko, *Gekko japonicus*

ZHAO Ruo-Nan<sup>①</sup> ZHANG Li-Yue<sup>②</sup> WU Peng-Fei<sup>①</sup> PING Jun<sup>①</sup>  
JIN Jian-Yu<sup>③</sup> ZHANG Yong-Pu<sup>①\*</sup>

① College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou 325035; ② College of Medicine, Zhejiang University, Hangzhou 310058; ③ College of Teacher Education, Wenzhou University, Wenzhou 325035, China

**Abstract:** Vertebrate developmental biologists typically rely on a limited number of model organisms to understand the evolutionary bases of morphological changes. Embryonic staging series are important tools in the study of morphological evolution as they establish a common standard for future studies of embryonic

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31170376), 浙江省大学生科技创新项目 (No. 2016R426028), 温州大学研究生创新基金项目 (No. 41);

\* 通讯作者, E-mail: zhangypu@126.com

**第一作者介绍** 赵若男, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生物学; E-mail: zrn669088@163.com。

收稿日期: 2017-03-09, 修回日期: 2017-08-02 DOI: 10.13859/j.cjz.201706008

development. In this study, we observed and recorded the processes of embryonic development for the Japanese Gecko (*Gekko japonicus*) from oviposition to hatching. We incubated all eggs at 28°C, and clarified staging series based on external morphology of the embryos, including the head, pharyngeal arch, limb, digits and features of the appearance of scalation and pigmentation, which would provide some references to the research on embryonic development of egg-laying reptiles. For *G. japonicus*, eggs were laid when they developed to stage 28 within the female's body and hatched at stage 42. The duration of each developmental stage varied from two to nine days (Fig. 1). A series of developmental stages of embryos was shown (Fig. 2). Somitogenesis was also well underway, with 30 - 33 pairs of somites evident at the time of laying. At stage 28, optic vesicle, pharyngeal arches and otic placode were visible, and the heart was visible as a single, curved endocardial tube protruding from the thoracic cavity. Forelimb buds were present as small protuberances, whereas the hindlimb buds were not yet visible by the second day after oviposition (Fig. 2a). Forelimb and hindlimb buds were observed as distinct protuberances at stage 29 (Fig. 2b). Then the limb buds were plate-like at stage 30 and the paddle-like autopodium could be seen at stage 31 (Fig. 2c, d). After two weeks of incubation, the forelimbs and hindlimbs were divided into three distinctive segments: stylopodium, zeugopodium, and autopodium at stage 32 (Fig. 2e). At stage 34, condensations of all five digits were visible in the autopodium of both forelimbs and hindlimbs (Fig. 2g). The interdigital webbing was deeply incised, and digits 1 and 5 were noticeably shorter than digits 2, 3 and 4 at stage 35 (Fig. 2h). Claws were present on all digits at stage 37 (Fig. 2j). Skin pigment and scale development were observed from stage 37 to stage 42 (Fig. 2j - o). There were differences between different species in incubation periods and embryonic stages (Table 1). The data provided by the staging series can be used for future studies of evolution and development.

**Key words:** *Gekko japonicus*; Embryonic development; Morphogenesis

胚胎发育是动物生活史的重要阶段, 其分期的确立对物种形态演变和系统发生研究具有重要意义 (Raff 2000)。有鳞目蜥蜴是爬行动物中种类最多的一个类群, 包含 6 263 个物种, 占爬行类物种总数一半以上 (Uetz 2016)。Dufaure 等 (1961) 简单描述了卵胎生的胎蜥 (*Lacerta vivipara*) 在子宫内的发育情况, 随后陆续有学者开展有鳞目蜥蜴胚胎发育的研究 (Lemus 1967, Muthukkarruppan et al. 1970, Lemus et al. 1981)。当演化发育生物学作为一门学科发展起来后 (Raff 2000), 胚胎发育的形态特征和生长速率就成为了研究系统进化的基础。Sanger 等 (2007) 首先将安乐蜥 (*Anolis sagrei*) 胚胎发育过程中形态变化与生态演化相结合, 并提出以此为基础来研究物种间基因变异。Wise 等 (2009) 以斑睑虎 (*Eublepharis*

*macularius*) 胚胎发育中四肢的发生为基准, 对其胚胎发育过程进行了分期, 较完整地描述了其胚胎发育阶段的形态特征。这为卵生爬行类胚胎发育的研究提供了一种很好的模式 (Wise et al. 2009)。

确立模式动物胚胎发育分期, 可为同类物种的胚胎发育研究提供一般化标准, 也为同类物种间的比较和发育生物学研究提供必要的基础性信息。就壁虎科 (Gekkonidae) 而言, Werner (1971) 简要描述了扇趾虎 (*Ptyodactylus hasselquistii guttatus*)、土耳其蜥虎 (*Hemidactylus turcicus*)、眼斑球趾虎 (*Sphaerodactylus argus*) 的胚胎发育特征, 但仅对它们的椎骨进行了比较分析, 没有确立其胚胎发育分期。Noro 等 (2009) 未对壁虎科马达加斯加壮丽虎 (*Paroedura picta*) 胚胎发育过

程给予明确分期。多疣壁虎 (*Gekko japonicus*) 隶属于爬行纲壁虎科, 是一种小型夜行性卵生爬行动物, 主要分布在中国秦岭、淮河以南的广大地区, 国外见于日本、朝鲜和老挝等地区 (赵尔宓等 1999, Luu et al. 2014)。常栖息于树林、沙漠、草原和住宅区, 适宜活动温度为 25~33℃, 有冬眠习性 (胡凌君等 2007)。多疣壁虎在科研、药用等方面都有着重要的价值 (刘妍婕等 2015), 已成为再生 (Jiang et al. 2009, Zhou et al. 2013, Liu et al. 2015)、免疫 (Liu et al. 2006, Olivieri et al. 2016) 等领域研究的重要模式动物。目前, 壁虎科物种胚胎发育历期未予明确划分, 也缺少分期依据, 研究多疣壁虎胚胎发育分期及各期形态学特征, 有助于为医学生物学再生研究提供分期依据, 为有鳞目蜥蜴类胚胎发育的系统演化提供理论依据。

## 1 材料与方法

多疣壁虎怀卵母体于 2015 年 5 月捕自浙江温州 (27°92'N, 120°69'E, 海拔 9 m), 带回温州大学生命与环境科学学院两栖爬行动物实验室饲养, 饲养笼 (直径 35 cm, 高 45 cm) 一侧加爬行动物养殖专用的 40 W 夜光灯加热 (Repti-zoo, China), 每天 18:00~21:00 时自动加热。每天定时适量投喂食物和补给水分, 主要饵料为黄粉虫 (*Tenebrio molitor*) 和玉米螟 (*Ostrinia nubilalis*) 幼体, 食物和水分中添加钙粉和维生素, 确保食物的多样性和实验动物所需的全面营养 (许雪峰等 2001)。为了避免卵粘到盒上无法收集, 将临产母体单养于覆盖保鲜膜的产卵盒 (20 cm × 15 cm × 8 cm) 内待产。母体产卵后 2 h 内收集新鲜的卵, 用灯光照射检查卵的受精情况, 卵壳内有血丝的为受精卵。受精卵编号后放入铺有蛭石为孵化基质的孵化盒 (14 cm × 10 cm × 5 cm) 内, 置于 28℃ 条件下的培养箱 (德国 BINDER KB400) 中孵化, 卵的 1/3 埋入基质, 胚胎一端朝上。孵化基质按干蛭石和水的质量比为 1:1 进行配比且搅

拌均匀 (Ji et al. 2001), 用土壤水势测定仪 (托普 TRS-II) 测定基质湿度约为 -220 kPa, 各孵化盒的基质厚度为 1.0~1.5 cm。

每天至少取 4 枚卵, 共收集 210 枚卵, 在 PBS 溶液 (pH 7.2, 上海生工生物工程股份有限公司) 中解剖, 体视显微镜 (Nikon SMZ1270) 下观察存活胚胎的形态特征, 使用 NIS-Elements F 软件拍照记录并测量主要形态指标, 随后用 10% 的福尔马林固定胚胎以便进一步研究。形态指标测量依据《中国动物志》(赵尔宓等 1999), 形态学分期标准参照 Muthukkarruppan 等 (1970)、Noro 等 (2009) 与 Wise 等 (2009) 对蜥蜴类胚胎发育分期的划分。文中形态测量值为平均值 ± 标准差。

## 2 结果

### 2.1 分期及主要鉴别特征

多疣壁虎刚排出体外的受精卵, 其胚胎一般已发育至 28 期, 整个胚胎发育过程可划分为 42 个时期, 各时期连续发育的时长有差异, 一般为 2~9 d (图 1)。

多疣壁虎四肢发育过程是从第 28 期到第 39 期, 是胚胎发育分期的重要鉴别特征。28 期部分胚胎出现前肢芽的小突起, 29 期前后肢芽明显可见、前肢芽长于后肢芽, 30 期肢芽延长并出现分区, 31 期可见明显的似桨状肢身, 32 期四肢均出现肢柱和肢杆的分区, 33 期肢身逐渐细化、出现指和趾的凝结现象, 34 期五指和五趾明显可见, 35 期指/趾间带明显退化、指和趾形状大小出现明显差异。36 期手掌和脚掌轮廓分明, 爪出现, 37 期爪完全形成, 后肢开始比前肢长, 38 期指、趾变粗壮, 指、趾端向两侧膨大, 39 期指、趾底膨大出现皮肤皱褶, 可见明显的单形攀瓣。

多疣壁虎胚胎咽弓及下颌的发育过程是从 28 期至 35 期, 28 期咽弓 1、2、3 明显可见, 29 期咽弓 4、5 出现, 31 期咽弓 1 与咽弓 2 分离, 咽弓 1 向上颌方向延伸, 之后发育为下颌。32 期咽弓 2、3 可见, 咽弓 4、5 消失, 35 期下

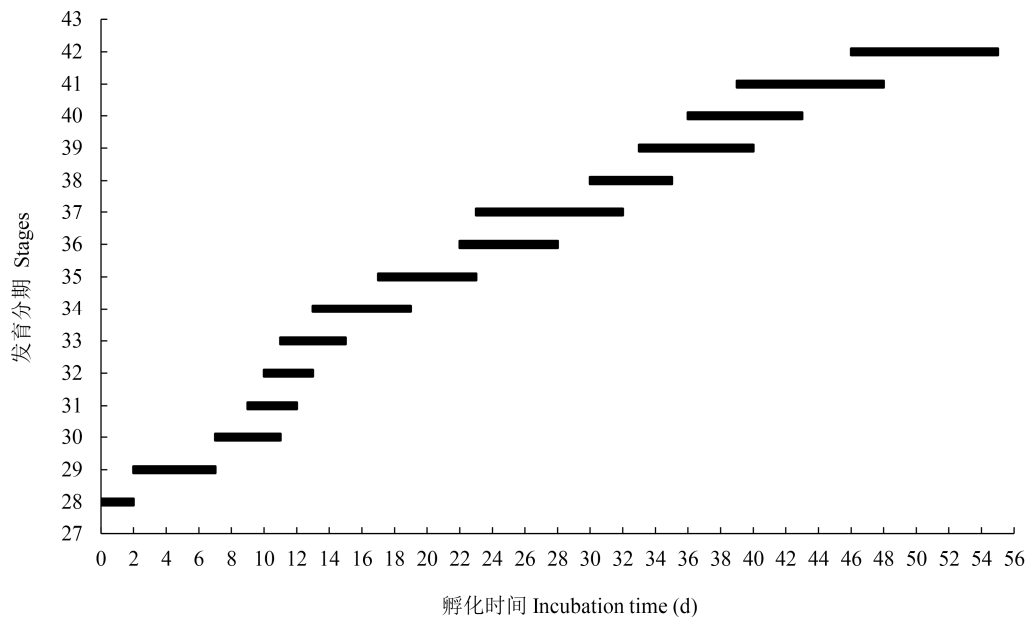


图1 多疣壁虎胚胎发育各期持续时间 (d)

Fig. 1 Timing of developmental stages for the Japanese Gecko (day)

颌发育完全。

皮肤色素沉积和被鳞的过程覆盖 37 ~ 42 期, 从 37 期开始, 胚胎背部出现色素沉积, 四肢的肢杆和肢柱部位部分出现颗粒状的鳞, 38 期下颌被覆鳞片, 39 期整个头部可见鳞片覆盖, 40 期身体背部和四肢明显被鳞和着色, 尾部的色素沉积呈条纹状, 41 期腹部出现色素沉积和被覆鳞片, 皮肤色素沉积和被鳞的过程持续到 42 期, 可作为多疣壁虎胚胎发育中后期分期的主要鉴别依据。

## 2.2 各期主要形态特征

**28 期** (图 2a) 头部: 头顶有明显凸起; 眼泡可见, 眼睛呈圆形, 眼睛边缘有着色, 呈浅褐色; 脉络膜裂可见, 脉络膜裂的边缘开始相互接触融合; 上颌突明显; 鼻窝形成; 耳基板形成。咽弓: 咽弓 1、2、3 形成, 咽裂 1、2、3 以狭缝的形式打开。躯干: 胸腔外侧紧贴一弯曲的心内膜管, 之后发育为心, 埋入胸腔; 体节约有 30 ~ 33 个。四肢: 前肢芽呈小突起出现; 后肢芽未出现。尾: 尾芽向腹侧弯曲, 不分节。

**29 期** (图 2b) 头部: 眼呈椭圆形, 脉络膜裂

关闭, 眼内部开始出现色素沉积; 鼻唇沟明显。咽弓: 咽弓 1、2、3、4 明显可见, 咽弓 5 隐约可见。躯干: 体节 31 ~ 35 个。四肢: 前、后肢的肢芽清晰可见; 前肢芽长 ( $0.63 \pm 0.12$ ) mm, 前肢芽宽 ( $0.45 \pm 0.11$ ) mm, 前肢芽长大于宽; 后肢芽长 ( $0.46 \pm 0.17$ ) mm, 后肢芽宽 ( $0.52 \pm 0.19$ ) mm, 后肢芽长小于宽; 前肢芽长大于后肢芽长。尾: 尾芽延长, 长度达 ( $1.29 \pm 0.48$ ) mm。

**30 期** (图 2c) 四肢: 前后肢的肢芽继续膨大, 像树桩, 前肢尖端出现外胚层嵴, 前肢开始出现肢身的分区, 前肢芽长度仍大于宽度, 后肢芽长度 [ $(0.61 \pm 0.18)$  mm] 略大于宽度 [ $(0.47 \pm 0.15)$  mm]。

**31 期** (图 2d) 头部: 眼睛呈肾形, 瞳孔在眼睛的中间部位; 鼻骨处突起, 喙呈钩状。咽弓: 咽弓 1 向上颌方向延伸, 与咽弓 2 分离, 咽裂 1、2 可见, 咽裂 3、4 消失。四肢: 前后肢的肢芽显著膨大, 后肢延长, 前肢和后肢外观上有些相似, 肢身变平, 呈三角形, 前肢开始出现肢柱和肢杆的分区, 前肢长 ( $1.72 \pm 0.24$ ) mm, 后肢长 ( $1.39 \pm 0.32$ ) mm。尾: 尾部变细变长,

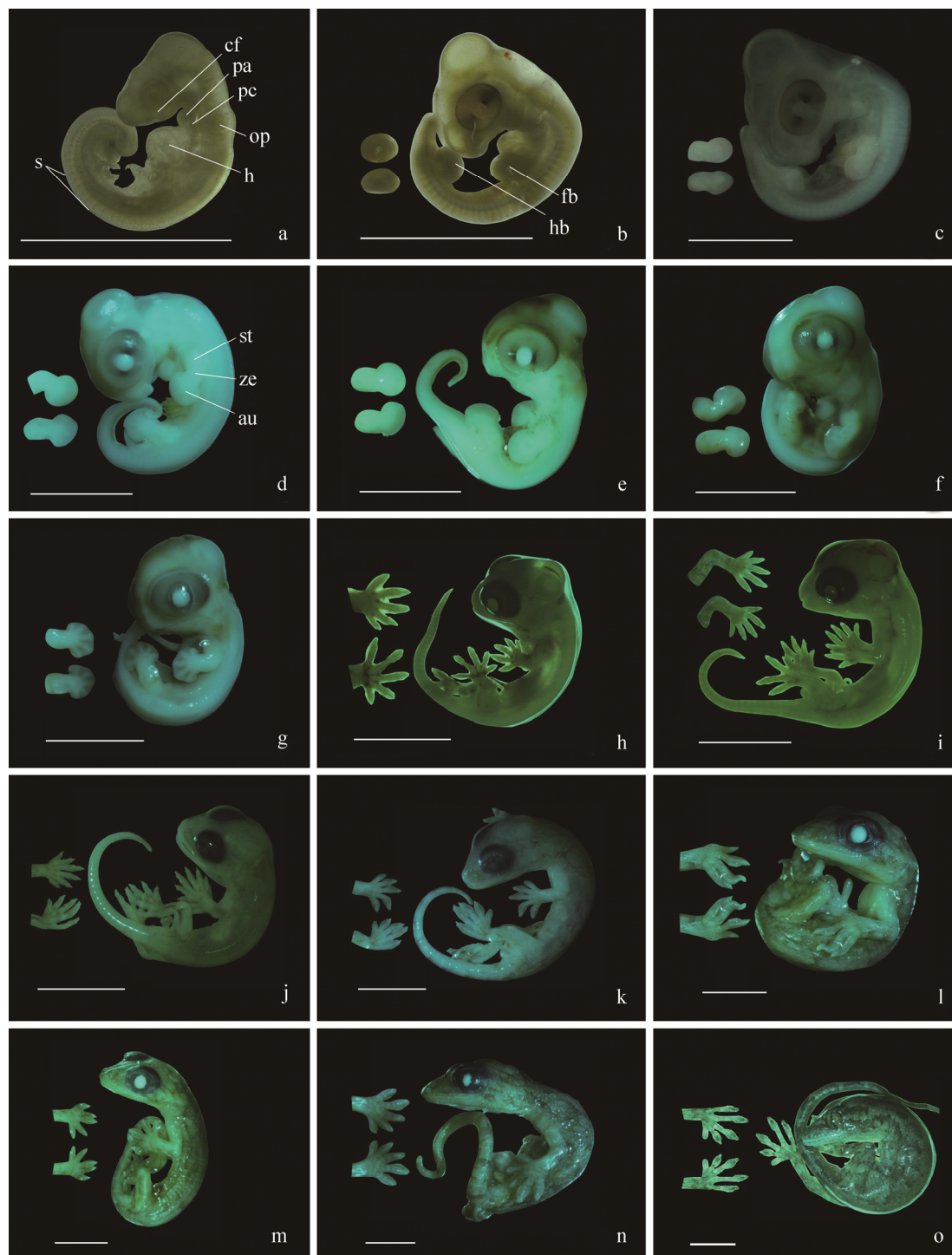


图 2 多疣壁虎胚胎 28~42 期发育分期图谱 (标尺 = 4 mm)

Fig. 2 Developmental staging series for the Japanese Gecko (stages 28 - 42, Bar = 4 mm)

a ~ o. 28 ~ 42 期。a - o. Stage 28 - stage 42.

au. 肢身; cf. 脉络膜裂; fb. 前肢芽; h. 心; hb. 后肢芽; op. 耳基板; pa. 咽弓; pc. 咽裂; s. 体节; st. 肢柱; ze. 肢干。

au. Autopodium; cf. Choroid fissure; fb. Forelimb bud; h. Heart; hb. Hindlimb bud; op. Otic placode; pa. Pharyngeal arches; pc. Pharyngeal clefts; s. Somite; st. Stylopodium; ze. Zeugopodium.

尾长 ( $3.56 \pm 0.45$ ) mm。

**32 期** (图 2e) 头部: 鼻唇沟消失。咽弓: 咽弓 1 发展成下颌; 咽弓 2、3 仍可见。躯干: 心往胸腔内发展, 只留下微微隆起; 体节不可见。四肢: 四肢均可见明显的肢身、肢柱和肢杆的分区, 四肢末梢扩大, 肢身未出现凝结, 部分胚胎前肢的 IV 和 III 指隐约可见。

**33 期** (图 2f) 头部: 侧面观察可以看到外耳道部位出现微小凹陷; 下颌往上颌方向延伸更长; 瞳孔回到眼睛的中心位置。咽弓: 咽裂完全关闭, 均不可见。四肢: 四肢的肢身出现凝结, 指间和趾间开始出现分隔, II、III、IV、V 指和 III、IV、V 趾隐约可见。尾长 ( $5.06 \pm 0.57$ ) mm。

**34 期** (图 2g) 头部: 侧面观察可以看到外耳道部位凹陷加深, 下颌延伸到与上颌同等长度的位置; 整个视网膜上出现均匀的黑色素沉积, 眼睛内部被完全着色, 瞳孔背离尾部, 向喙端移动。眼球边缘出现圆形边界的薄膜, 之后会发育成眼睑。躯干: 心完全埋入胸腔, 隆起消失。四肢: 前后肢均可见已凝结的指和趾, 指和趾均已形成并由一种弧形的网状物 (指/趾间带) 所连接。指/趾间带微凹, 指和趾明显比指/趾间带厚。

**35 期** (图 2h) 头部: 从背侧看, 头顶脑明显可见; 下颌完全形成, 从背侧俯视观察, 可见一对大而突出的黑色眼睛, 与上颌一起构成 V 形; 四肢: 指和趾延长并拥有尖锐的末梢, 指、趾间的网状指/趾间带变得稀薄并出现较大缺口, 指和趾形状大小出现明显差异, II、III、IV 指和趾明显长于 I 和 V 指和趾。前肢长 ( $3.88 \pm 0.39$ ) mm, 后肢长 ( $3.47 \pm 0.52$ ) mm。尾部更长 [ $(7.86 \pm 0.71)$  mm]。

**36 期** (图 2i) 头部: 下颌稍微前突。四肢: 指、趾间的网状指/趾间带逐渐消散, 手掌和脚掌轮廓分明, 指、趾骨处出现环形纹路, 标志着骨骼和关节的形态发生正在进行, 有部分爪开始出现。

**37 期** (图 2j) 头部: 上下眼睑变厚。四肢: 后肢 [ $(6.36 \pm 0.63)$  mm] 明显比前肢 [ $(5.32 \pm$

$0.49)$  mm] 长, 指、趾末端发育出爪。皮肤: 胚胎背部开始出现色素沉积, 部分头部也出现色素沉积, 但未发现尾部有黑色素沉积, 胚胎整体皮肤仍呈透明状, 部分四肢背面有粒鳞出现, 下颌未见被鳞。

**38 期** (图 2k) 头部: 头顶呈圆拱形。四肢: 指、趾变粗壮, 并进一步延长, 指、趾前段膨大; 前肢被鳞, 下颌部位可见瓦状唇鳞出现。

**39 期** (图 2l) 四肢: 指、趾底膨大产生皮肤皱褶, 整齐排列, 形成单行攀瓣, 不对分。尾: 色素沉积明显可见, 尾长为 ( $16.89 \pm 0.91$ ) mm。皮肤: 下颌部位唇鳞明显, 上颌部位出现鳞片, 眼眶周围覆粒状鳞, 整个头部可见鳞片覆盖。

**40 期** (图 2m) 头部: 头顶变扁平。皮肤: 身体背部和四肢完全被鳞和着色。尾: 尾部的色素沉积呈条纹状, 尾长为 ( $19.94 \pm 1.28$ ) mm。

**41 期** (图 2n) 头部: 外鼻孔清晰可见, 但被组织填充, 仍呈封闭状态。皮肤: 皮肤的颜色更深, 腹部开始出现色素沉积, 并开始被覆鳞片。

**42 期** (图 2o) 头部: 鼻孔完全开放。四肢: 后肢 [ $(9.30 \pm 0.7)$  mm] 比前肢 [ $(7.72 \pm 0.39)$  mm] 长。尾: 尾长为 ( $24.15 \pm 2.17$ ) mm。皮肤: 皮肤颜色加深, 身体背部和头部明显可见较大的疣鳞, 整个胚胎以一种特有的方式被着色, 体背整体呈灰棕色, 腹面颜色比较浅, 呈肉色。这个时期的胚胎类似于刚孵出的幼体。

### 3 讨论

胚胎发育是动物生活史中一个重要的环节, 对不同发育阶段的胚胎进行分期, 能够更规范准确地区分不同发育程度的胚胎, 但仅以发育时间、胚龄或仅用胚胎长度、重量或某些形态特征为基准, 都不足以规范和表明该胚胎的发育水平 (孙昭 1999)。迄今为止, 随着研究者对爬行类胚胎发育的不断研究, 器官发生及其形态特征已成为爬行类胚胎发育分期的重要标准 (Muthukarruppan et al. 1970, Sanger et al. 2007, Noro et al. 2009, Wise et al. 2009,

Roscito et al. 2012)。

在动物的进化历程中，胚胎发育早期过程是比较保守的。爬行动物不同物种在不同环境条件下的胚胎发育历程和速率有所差异（表 1），但胚胎发育具有形态相似性，如多疣壁虎胚胎发育第 31 期，黄喉拟水龟（*Mauremys mutica*）胚胎发育第 11 期（赵伟华等 2008），都表现出肢身似桨状的形态特征。爬行动物胚胎发育早期，部分典型器官和形态特征出现时序也具有相似性，头部、心、尾先出现，随后肢芽出现，四肢逐渐分化，指和趾形成，再爪形成。蛇类胚胎发育的过程中，一般在外形上未见肢芽出现（吴美锡 1989，Boback et al. 2012）。胚胎发育的中后期，物种间差异越来越大，蜥蜴类胚胎发育中后期的特征主要是鳞片和色素沉积，不同物种胚胎的被鳞部位和鳞片类型不同，皮肤色素沉积也呈现出特定的方式（Noro et al. 2009，Wise et al. 2009），而龟鳖类会有背甲、腹甲的形成（Yntema 1968，Tokita et al. 2001）。蛇类细长形，为了与卵内发育的空间位置相适应，其胚胎发育过程中尾部及胚体后端盘曲，这也是蛇类胚胎发育有别于蜥蜴类和龟鳖类的一大特征（Boback et al. 2012）。

多疣壁虎胚胎发育过程中的主要形态学特征与已研究的蜥蜴类具有一定的相似性（Sanger et al. 2007，Noro et al. 2009，Wise et al. 2009）。蜥蜴类胚胎发育分期的研究中，四肢的形态特征变化明显，易于观察比较，且形态发生覆盖的时期长（28 ~ 39 期），尽管研究者对胚胎发育的分期及所采用的分期方法有所不同，但四肢的形态变化作为爬行类胚胎发育分期的一个重要指标已被采纳（Sanger et al. 2007，Noro et al. 2009，Wise et al. 2009）。多疣壁虎四肢发育与马达加斯加壮丽虎（Noro et al. 2009）和斑睑虎（Wise et al. 2009）相似，但多疣壁虎胚胎发育后期（38 ~ 40 期）指、趾底膨大，并形成单形攀瓣。多疣壁虎皮肤出现色素沉积发生在 37 期，胚胎尾部色素沉积在第 38

表 1 爬行类胚胎发育分期与孵育时间比较

Table 1 A comparison between embryonic development stages and incubation time among reptiles

| 物种<br>Species                       | 初生卵发育时期<br>(期)<br>Stage of<br>oviposition (stage) | 发育历期(期)<br>Development<br>period (stage) | 孵化期 (d)<br>Incubation<br>period | 孵化温度<br>(℃)<br>Hatching<br>temperature | 参考文献<br>Reference source    |
|-------------------------------------|---------------------------------------------------|------------------------------------------|---------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------|
| 拟鳄龟 <i>Chelydra serpentina</i>      | 0                                                 | 27                                       | 140 和 63                        | 20 和 30                                | Yntema 1968                 |
| 乌龟 <i>Mauremys reevesii</i>         | 1                                                 | 28                                       | 55                              | 32                                     | 谭立军等 2001                   |
| 黄喉拟水龟 <i>M. mutica</i>              | 1                                                 | 22                                       | 67                              | 29                                     | 赵伟华等 2008                   |
| 中华条颈龟 <i>M. sinensis</i>            | 1                                                 | 23                                       | 53                              | 29                                     | 杨志兵等 2011                   |
| 中华鳖 <i>Pelodiscus sinensis</i>      | 3                                                 | 30                                       | 37                              | 33                                     | 侯陵 1984                     |
| 中华鳖 <i>P. sinensis</i>              | 不详                                                | 27                                       | 50                              | 30                                     | Tokita et al. 2001          |
| 扬子鳄 <i>Alligator sinensis</i>       | 1                                                 | 28                                       | 60 ~ 62                         | 29                                     | 华天苗等 2004                   |
| 中国水蛇 <i>Enhydrys chinensis</i>      | 不详                                                | 24                                       | 78 ~ 84                         | 室温                                     | 吴美锡 1989                    |
| 非洲家蛇 <i>Boaedon fuliginosus</i>     | 1                                                 | 10                                       | 60                              | 28                                     | Boback et al. 2012          |
| 变色树蜥 <i>Calotes versicolor</i>      | 27                                                | 42                                       | 60                              | 23 ~ 26                                | Muthukkarruppan et al. 1970 |
| 瘦平咽蜥 <i>Liolaemus tenuis tenuis</i> | 30                                                | 43                                       | 70                              | 22                                     | Lemus et al. 1981           |
| 安乐蜥 <i>Anolis sagrei</i>            | 4                                                 | 19                                       | 22 ~ 27                         | 27                                     | Sanger et al. 2007          |
| 马达加斯加壮丽虎<br><i>Paroedura pictus</i> | 1                                                 | 27                                       | 60                              | 28                                     | Noro et al. 2009            |
| 斑睑虎 <i>Eublepharis macularius</i>   | 28 ~ 29                                           | 42                                       | 52                              | 28                                     | Wise et al. 2009            |
| 多疣壁虎 <i>Gekko japonicus</i>         | 28                                                | 42                                       | 52                              | 28                                     | 本研究                         |

期才出现,出现时间比斑睑虎晚,斑睑虎在 36 期时尾部开始色素沉积 (Wise et al. 2009)。多疣壁虎胚胎在 38 期时前肢被鳞,而马达加斯加壮丽虎在第 39 期还未发现四肢被鳞 (Noro et al. 2009),变色树蜥 (*Calotes versicolor*) 第 40 期时四肢被鳞 (Muthukkarruppan et al. 1970)。

胚胎发育的比较研究是探讨动物进化的重要手段之一,我们对多疣壁虎胚胎发育进行分期,描述了其胚胎发育过程中的外部特征,丰富了其繁殖生物学的研究内容,为卵生爬行类的胚胎发育进一步完善分期标准和依据。近年来,有鳞类胚胎发育的研究涉及组织或器官的发展模式,为胚胎发育的研究提供更丰富准确的信息。如 Jensen 等 (2013) 以几种蜥蜴和蛇为对象揭示心的演化,Guerra-Fuentes 等 (2014) 提出了 9 种球趾虎亚物种的胚胎视网膜色素上皮发育模式,Werneburg 等 (2015) 研究了巨蜥科百眼巨蜥 (*Varanus panoptes*) 胚胎发育过程中头骨的形成。因此,为了深入开展爬行动物胚胎发育分期研究,可以引用更多组织学指标,将胚胎发育的外部形态和内部组织器官结合,以利于爬行类胚胎发育分期的标准化和准确性。

## 参 考 文 献

- Boback S M, Dichter E K, Mistry H L. 2012. A developmental staging series for the African house snake, *Boaedon (Lamprophis) fuliginosus*. *Zoology*, 115(1): 38–46.
- Dufaure J P, Hubert J. 1961. Table de développement du lézard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin. *Archives Anatomie Microscopique et de Morphologie Expérimentale*, 50(3): 309–328.
- Guerra-fuentes R A, Daza J D, Bauer A M. 2014. The embryology of the retinal pigmented epithelium in dwarf geckos (Gekkota: Sphaerodactylinae): a unique developmental pattern. *BMC Developmental Biology*, 14(29): 1–11.
- Jensen B, Berg G V D, Doel R V D, et al. 2013. Development of the hearts of lizards and snakes and perspectives to cardiac evolution. *PLoS One*, 8(6): e63651.
- Ji X, Du W G. 2001. The effects of thermal and hydric environments on hatching success, embryonic use of energy and hatchling traits in a colubrid snake, *Elaphe carinata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. 2001, 129(2/3): 461–471.
- Jiang M, Gu X, Feng X, et al. 2009. Molecular characterization of the brain protein 44-like (*Brp44l*) gene of *Gekko japonicus* and its expression changes in spinal cord after tail amputation. *Molecular Biology Reports*, 36(2): 215–220.
- Lemus D. 1967. Contribucion al estudio de la embriologia de reptiles chilenos. II. Tabla de desarrollo de la lagartija vivipara *Liolaemus gravenhorsti*. *Biologica*, 40(10): 39–61.
- Lemus D, Illanes J, Fuenzalida M, et al. 1981. Comparative analysis of the development of the lizard *Liolaemus tenuis tenuis*. II. A series of normal postlaying stages in embryonic development. *Journal of Morphology*, 169(3): 337–349.
- Liu Y, Ding F, Liu M, et al. 2006. Est-based identification of genes expressed in brain and spinal cord of *Gekko japonicus*, a species demonstrating intrinsic capacity of spinal cord regeneration. *Journal of Molecular Neuroscience*, 29(1): 21–28.
- Liu Y, Zhou Q, Wang Y J, et al. 2015. *Gekko japonicus* genome reveals evolution of adhesive toe pads and tail regeneration. *Nature Communications*, 6: 1–11.
- Luu V Q, Calame T, Nguyen T Q, et al. 2014. A new species of the *Gekko japonicus* group (Squamata: Gekkonidae) from central Laos. *Zootaxa*, 3895(1): 73–88.
- Muthukkarruppan V R, Kanakambika P, Manickavel V, et al. 1970. Analysis of the development of the lizard, *Calotes versicolor*, I. A series of normal stages in the embryonic development. *Journal of Morphology*, 130(4): 479–489.
- Noro M, Uejima A, Abe G, et al. 2009. Normal developmental stages of the Madagascar ground gecko *Paroedura pictus* with special reference to limb morphogenesis. *Developmental Dynamics*, 238(1): 100–109.
- Olivieri D N, Garet E, Estevez O, et al. 2016. Genomic structure and expression of immunoglobulins in Squamata. *Molecular Immunology*, 72: 81–91.
- Raff R A. 2000. Evo-devo: the evolution of a new discipline. *Nature Reviews Genetics*, 1(1): 74–79.
- Roscito J G, Rodrigues M T. 2012. Embryonic development of the

- fossorial gymnophthalmid lizards, *Nothobachia ablephara* and *Calyptommatus sinebrachiatus*. *Zoology*, 115(5): 302–318.
- Sanger T J, Losos J B, Gibson-Brown J J. 2007. A developmental staging series for the lizard genus *Anolis*: a new system for the integration of evolution, development, and ecology. *Journal of Morphology*, 269(2): 129–137.
- Tokita M, Kuratani S. 2001. Normal embryonic stages of the Chinese softshelled turtle *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae). *Zoological Science*, 18(5): 705–715.
- Uetz P. 2016. The Reptile Database. [EB/OL]. [2016-11-6]. <http://www.reptile-database.org/>.
- Werneburg I, Polachowski K M, Hutchinson M N. 2015. Bony skull development in the Argus monitor (Squamata, Varanidae, *Varanus panoptes*) with comments on developmental timing and adult anatomy. *Zoology*, 118(4): 255–280.
- Werner Y L. 1971. The ontogenetic development of the vertebrae in some gekkonoid lizards. *Journal of Morphology*, 133(1): 41–92.
- Wise P A D, Vivkaryou M K, Russell A P. 2009. An embryonic staging table for in ovo development of *Eublepharis macularius*, the leopard gecko. *The Anatomical Record Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 292(8): 1198–1212.
- Yntema C L. 1968. A series of stages in the embryonic development of *Cheyladra serpentina*. *Journal of Morphology*, 125(2): 219–252.
- Zhou Y, Xu Q, Li D, et al. 2013. Early neurogenesis during caudal spinal cord regeneration in adult *Gekko japonicus*. *Journal of Molecular Histology*, 44(3): 291–297.
- 侯陵. 1984. 中华鳖 (*Trionyx sinensis*) 胚胎发育的研究. 湖南师范大学: 自然科学学报, (4): 59–70.
- 胡凌君, 杜卫国. 2007. 多疣壁虎的体温调节及运动能力热依赖性. *动物学报*, 53(2): 227–232.
- 华田苗, 王朝林, 陈壁辉. 2004. 扬子鳄胚胎发育分期. *动物学研究*, 25(3): 263–271.
- 刘妍婕, 吴小东, 徐寒梅. 2015. 壁虎药用价值的研究进展. *药学进展*, 39(12): 915–919.
- 孙昭. 1999. 胚胎发育的分期及发育表. *四川解剖学杂志*, 7(1): 61–64.
- 谭立军, 刘筠, 陈淑群. 2001. 乌龟胚胎发育的研究. *水生生物学报*, 25(6): 605–612.
- 吴美锡. 1989. 中国水蛇 *Enhydris chinensis* (Gray) 胚胎发育的研究. *福建师大学报: 自然科学版*, 5(4): 71–76.
- 许雪峰, 计翔. 2001. 多疣壁虎的雌性繁殖及孵化温度对孵化期和孵出幼体特征的影响. *生物学杂志*, 20(6): 8–11.
- 杨志兵, 杨佩佩, 贺斌, 等. 2011. 中华条颈龟胚胎发育的形态学观察. *安徽农业科学*, 39(33): 20501–20505.
- 赵尔宓, 赵肯堂, 周开亚. 1999. 中国动物志: 爬行纲 第二卷 有鳞目 蜥蜴亚目. 北京: 科学出版社, 8–14, 15–43.
- 赵伟华, 朱新平, 魏成清, 等. 2008. 黄喉拟水龟胚胎发育的观察. *水生生物学报*, 32(5): 649–656.