

鲂胚胎的发育*

万成炎 林永泰 黄道明

(水利部水库渔业研究所, 武汉 430079)
中国科学院

提 要 本文以人工催产、自然受精获得的鲂受精卵为材料, 用胰蛋白酶脱去卵膜, 将裸卵置于 Holtfreter 氏液和曝气的蒸馏水中培育, 在解剖镜下仔细观察鲂的胚胎发育特征, 并将其胚胎发育划分为 8 个阶段、29 个时期。旨在为鲂的人工繁育提供基础资料。

关键词 鲂 胚胎发育 裸卵

分类号 Q959.46

鲂 *Megalobrama skolkovii* Dybowsky 隶属于鲤形目、鲤科、鱼白亚科、鲂属, 在我国东部的长江流域广泛分布, 是东亚淡水鱼类类群的典型代表之一, 也是重要的经济鱼类。鲂属鱼类早期发育的研究多见于团头鲂, 如曹文宣对梁子湖团头鲂的早期发育特点作了描述^[1], 孟庆闻对团头鲂的器官发育作了深入研究^[2]。作者曾对鲂的人工繁殖和胚胎发育作了初步报导^[3]。本文对鲂的胚胎发育特征作了细致的描述, 旨在提供鲂人工繁育不同发育阶段胚胎的外部特征和发育状况判别的依据。

1 材料和方法

进行胚胎发育观察的材料是人工催产后自然受精的卵。为了便于观察, 用胰蛋白酶溶液去膜, 及时将去膜后的裸卵移入 Holtfreter 溶液中培养, 待发育至尾芽期后, 转移到曝气的蒸馏水中发育。整个胚胎发育观察和描图是在成光 SM₁ 型体视显微镜 10×50(倍率 50 倍)下完成的。用培养皿盛同一批受精卵作连续观察(水温 22~24.5℃), 并同室内解剖盘、环道内的受精卵的发育情况作比较。在取样观察的同时用 5% 福尔马林加 0.7% NaCl 的固定液固定一批样品作反复观察和绘图。

2 观察结果

2.1 胚盘期(图版 1)

鲂卵径小, 呈圆球状, 淡黄色, 吸水后围卵周间隙小, 直径 1.3mm 左右, 具粘性。受精后 50 分钟, 在卵黄体的上方隆起一小丘状的胚盘, 胚盘的形成为卵裂奠定了基础。

2.2 卵裂期(图版 2~7)

受精后 55 分钟, 隆起的胚盘向两边拉长, 从中间凹陷, 胚盘被分为两部分即 2 细胞期; 10 分钟后开始第二次分裂, 分裂向与第一次分裂向垂直, 四个分裂球呈前后排列, 每排 2 个, 即 4

* 水利部水利技术基金课题。

收稿日期: 1997-05-06; 收到修改稿日期: 1997-09-22. 万成炎, 男, 1964 年生. 副研究员.

细胞期;15分钟后进行第三次分裂,有两个分裂面,均与第一次分裂向平行,8个分裂球呈前后两排排列,每排四个即8细胞期;17分钟后,进行第四次分裂,有两个分裂面,与第一次分裂向垂直,16个分裂球分四排,每排四个即16细胞期;20分钟后进行第五次分裂,有四个分裂面,均与第一次分裂向平行,分裂球分四排,每排8个即32细胞期.上述分裂过程中的分裂球形状相似,大小基本相等.此后细胞分裂速度加快,分裂球越来越多,排列重迭程度大,分裂球大小开始出现差异.受精后2小时47分,在卵黄体上形成一个隆起的细胞团,即为多细胞期.此时的分裂球为小豆状,分裂球之间的界线清楚,在卵裂的同时,卵黄颗粒的位置也发生了调整,卵裂初期,卵黄颗粒的大小一致,分布均匀,随着卵裂的进行,位于分裂球下方的卵黄颗粒变粗、变稀,沿卵黄体四周的卵黄卵致密、均匀,中间的颗粒相对稀少,但无卵黄体变形运动.

2.3 囊胚期(图版8-10)

受精后4小时12分,细胞进一步分裂,囊胚层高高隆起,耸立于卵黄体上,呈半圆形.囊胚四周分裂球界线清楚,中央相对模糊,但仍可见细胞界线,在囊胚下方、卵黄体上方有一比较高的区域为囊胚腔.38分钟后,囊胚细胞开始向四周扩散,胚层降低,在囊胚腔下方,卵黄体中央出现数根纵向卵黄枝.随着囊胚细胞的进一步扩散,胚层变得扁平,紧贴卵黄体,其横径小于卵黄体横径.由于囊胚的分裂、扩散作用,卵黄体开始由圆形变为梨形.

2.4 原肠图(图版11-15)

同其它硬骨鱼类的胚胎发育相同,其原肠化运动以下包、内卷的方式进行.受精后5小时47分,囊胚细胞下包卵黄体的1/3,囊胚横径小于卵黄体横径,卵黄体为梨形;1小时20分后,囊胚下包卵黄体的1/2,其下包边缘受卵黄阻碍加厚形成胚环,囊胚横径与卵黄体横径几乎相等.15分钟后,囊胚下包至卵黄体的2/3时,囊胚细胞以内圈方式在卵黄体顶部隆起,其增厚部分即为胚盾,此时的囊胚为不对称形,卵黄体上部为不规则的囊袋形,下部为弧形,胚盾下方的卵黄略向内凹陷;受精后8小时15分,囊胚下包卵黄体的3/4,整个卵黄体呈倒梨形,在胚盾下方略为不规则.

2.5 神经胚期(图版16)

受精后9小时,囊胚继续下包、内卷,囊胚侧面观为不对称形,一边粗,一边细,在粗的后端出现细线状间断分布的原始神经即为神经胚期.此时的卵黄为倒梨形,外露的卵黄很少,外露部分称为卵黄栓.

2.6 胚孔封闭期(图版17)

受精后9小时55分,随着囊胚的进一步下包,外露的卵黄越来越少,最后胚体环抱卵黄,卵黄栓消灭,在卵黄栓末端形成圆形的胚孔,胚孔越来越小,直至封闭,即胚孔封闭期.此时的神经胚沿胚体向前发育超过胚体的1/2,胚轴开始形成,位于胚体中央.

2.7 肌节出现期(图版18)

受精后10小时40分,胚体环抱卵黄,头、尾大小变得几乎相等,逐渐靠近,在胚体中央出现5对肌节,卵黄为不规则圆形,头尾间的卵黄平直.

2.8 眼基、眼囊出现期(图版19-20)

受精后11小时20分,头部前端抬起,略高于尾部,头部中央出现椭圆形眼基,其下缘为波浪形,此时胚体的头尾更接近,头尾之间的卵黄由平直变为弧形,肌节7对.随着头尾继续延伸至相触,围绕卵黄一周,卵黄体近圆形,脑分化为原始的前中后,眼囊呈长椭圆形,眼的下缘又

变光滑,即为眼囊期.

2.9 尾芽至肌肉效应期(图版 21-26)

受精后 13 小时 5 分,头部隆起、膨大,眼基凹陷成眼杯,尾部紧贴卵黄,头尾环抱卵黄的 5/6,卵黄圆形,头尾间卵黄为弧形,在眼的腹下方出现一长圆形嗅板,随后在尾部有一膜状结构将胚体和卵黄分开,形成尾芽,尾芽略离开卵黄,肌节 10-15 对,此时眼窝进一步凹陷,眼角方向与胚体成锐角,体节 15 对.40 分钟以后,在脊索前端的上方出现长圆形耳囊,即耳囊期.此时眼角与胚体所成锐角加大,肌节 15-17 对.25 分钟后,尾部变得宽大,其上出现圆泡即尾泡期.此时头部脑的分化明显,眼囊中出现晶体,尾鳍基形成,耳囊明显,肌节 20 对,整个卵黄略呈肾形,在与尾部末端相触处的卵黄略向内凹陷.受精后 15 小时 50 分,胚体开始出现微弱的间歇颤动,每分钟约 20 次,尾鳍出现鳍褶并离开卵黄,此时脊索非常清晰,肌节 25-27 对.尾泡消失.

2.10 心脏原基期至心脏搏动期(图版 27-28)

受精后 17 小时 50 分,在胚体头部和卵黄囊之间的细胞排列成串,即为心脏原基,尾鳍可随意摆动,耳囊分化明显,肌节 33 对;3 小时 45 分后,耳囊中出现耳石,肌节 35 对;1 小时 30 分后,在头部腹下方、卵黄囊正前方出现心脏,心脏有节律地收缩,每分钟 60 次左右,肌节 37-38 对.

2.11 出膜期(图版 29)

出膜前期,胚体尾鳍分化明显,略向背方举起,泄殖腔出现,两颗耳石清晰可见.未去膜卵胚体在卵膜内头尾相触超出一圈,并不时扭动;出膜后期胚体由原来的扭动转为颤动,这是胚体用头或尾部顶撞卵膜发出的振动,有利于脱膜过程的完成.有头先出膜的,也有尾先出膜的,在头或尾出膜后,胚体的颤动还会持续,直到胚体全部从卵膜中脱出.受精后 29 小时,胚体开始从卵膜中脱出.

刚出膜仔鱼全长 4.3mm 左右,卵黄囊径 2.5mm 左右.仔鱼纤细,身体透明,在水中间歇地作螺旋向上的游动,然后身体平直,自然下沉,静卧于器皿底部,长时间不动.

3 小结和讨论

3.1 鲂裸卵的获得及培养

鲂产粘性卵,自然受精过程中易粘附水中杂质,从而影响胚胎发育的观察效果.作者参考了朱作言、杨兴棋等脱去胡子鲶、泥鳅卵膜的方法^[4,5],成功地脱去了鲂的卵膜,并对裸卵进行培育,直到发育成鱼苗.脱膜过程及无膜卵的培育为:受精后 5 分钟,取受精卵于盛有 Holtfreter 氏液的培养皿中,然后用解剖针挑入少量粉状胰蛋白酶,轻轻摇动,5-10 分钟卵膜皱瘪,并逐渐被溶解,用尖头镊撕破皱瘪的卵膜,迅速将裸卵移入曝气的蒸馏水中,然后将裸卵置于 Holtfreter 氏液中培养观察.待胚胎发育至尾芽期,再将其移入曝气的蒸馏水中.用裸卵观察胚胎非常方便,可用发圈拨动裸卵,在任意方位观察卵子和胚胎的每一步变化.经与室内解剖盘、室外环道的受精卵比较.按上述过程处理的无膜卵不仅发育正常,而且发育过程与未去膜卵基本一致.仅仅在心脏形成期尾部脱离卵黄,至胚胎自然脱膜孵出这一段时间,去膜胚胎没有卵膜约束,在尾部离开卵黄囊后即已伸直,并能在水中随意缓慢摆动,未去膜胚胎由于仍处于卵膜包围中,尾部活动不那么自由.这与朱作言、杨兴棋等对胡子鲶、泥鳅胚胎发育的观察结

果^[4,5]一致。此外,还用次氯酸钠脱去鲂受精卵的卵膜,并用去膜后的卵培育出正常的鱼苗。

表 1(图版说明) 鲣胚胎发育分期及时序(水温 22~24.5℃)

Tab. 1(Plate Captions) Stage and time schedule of embryonic development of *M. skolkovii*

发育阶段及经历时间		发 育 时 期	距受精时间	图版号
受精卵(55 分)	受精卵	zygot	0	
	胚盘形成	one-cell	0:50	1
卵裂(3 小时 17 分)	2 细胞	2-cell stage	0:55	2
	4 细胞	4-cell stage	1:05	3
	8 细胞	8-cell stage	1:20	4
	16 细胞	16-cell stage	1:37	5
	32 细胞	32-cell stage	1:57	6
	多细胞	morula stage	2:47	7
囊胚(1 小时 35 分)	高囊胚	early blastula stage	4:12	8,9
	低囊胚	late blastula stage	4:50	10
原肠(3 小时 13 分)	原肠早期	early gastrula stage	5:47	11
	原肠中期	mid gastrula stage	7:07	12,13
	原肠晚期	fate gastrula stage	8:15	14,15
神经胚(2 小时 20 分)	神经胚期	eurula stage	9:00	16
	胚孔封闭期	closure of blastopore stage	9:55	17
	肌节出现期	appearance of myomere stage	10:45	18
肌肉效应(6 小时 30 分)	眼基期	optic rudiment stage	11:20	19
	眼囊期	optic capsule stage	11:55	20
	嗅板期	olfactory placode stage	13:05	21
	尾芽期	tail bud stage	13:20	22
	耳囊期	otic capsule stage	13:45	23
	尾泡期	tail vesicle stage	14:10	24
	晶体形成期	formation of lens stage	14:20	25
	尾鳍形成期	appearance of caudal fin stage	14:40	—
	肌肉效应期	muscular contraction stage	15:50	26
心脏搏动(6 小时 30 分)	心脏原基期	rudiment of heart stage	17:50	27
	耳石出现期	appearance of otoliths stage	21:35	28
	心脏搏动	heart pulsation stage	23:05	—
出膜(4 小时 40 分)	出膜早期	early hatching stage	24:20	
	出膜晚期	late hatching stage	29:00	29

3.2 鲣胚胎发育特征

从总体上来看, 鲣胚胎发育符合硬骨鱼类发生发育的一般规律, 如以细胞分裂为基础, 以下包、内卷的方式进行原肠化运动, 胚盾特化为特定器官, 器官的进一步发育等。由于种的差异性, 其胚胎发育了具有自己的特点, 主要体现在以下几方面:

(1) 胚胎各发育期出现的时序存在一定差异, 而且各期分裂球、囊胚、胚体的大小也不尽相同。如肌节出现期至眼囊期发育速度较快, 尾泡、眼晶体、尾鳍相继出现的时间间隔短。

(2) 多细胞后的各期, 卵黄体变形程度较鲢、鳙、青鱼、草鱼大, 先后经历了圆形、梨形、倒梨形、囊袋形、肾形、锤形、棒形。

(3) 眼囊期胚体围抱卵黄, 头尾相触, 而鲢、鳙、青鱼、草等头尾总保持一定距离, 出膜后期胚体在卵膜内头尾弯曲超出一圈。

3.3 鲻胚胎发育分期及时序

根据鲂胚胎发育特点,将其发育分为8阶段,29时期(表1).从受精卵卵裂至原肠晚期胚体下包卵黄体的4/5,属细胞分裂分化过程;而原肠期胚体下包卵黄的5/6,至眼基出现期,既包含了细胞分化,也包含了器官分化过程,眼基期以后的各期为器官分化过程,以最能体现生命存在形式的肌肉颤动和心脏搏动分为两个阶段,最后为出膜阶段.

致谢 承蒙中国科学院水生生物研究所邬华根先生复墨,余志堂研究员对本文初稿提出修改意见,本所胡传林研究员审阅全文,特此致谢.

参 考 文 献

- 1 曹文宣.梁子湖的团头鲂和三角鲂.水生生物学集刊,1960(1):57-82
- 2 孟庆闻等.团头鲂的器官发育.水产学报,1986,10(4):395-408
- 3 林永泰.三角鲂人工繁殖和胚胎发育.水利渔业,1989(2):28-31
- 4 朱作言.胡子鲶的胚胎发育.水生生物学集刊,1982,7(4):445-454
- 5 杨兴棋等.用胰蛋白酶水解法去除泥鳅卵膜的研究.见:中国鱼类学会编.鱼类学论文集(3).北京:科学出版社,1983.99-106
- 6 易伯鲁等.葛洲坝水利枢纽与长江四大家鱼.见:水利枢纽建设与渔业生态研究专集.武汉:湖北科学技术出版社,1988.69-113

Embryonic Development of *Megalobrama skolkovii*

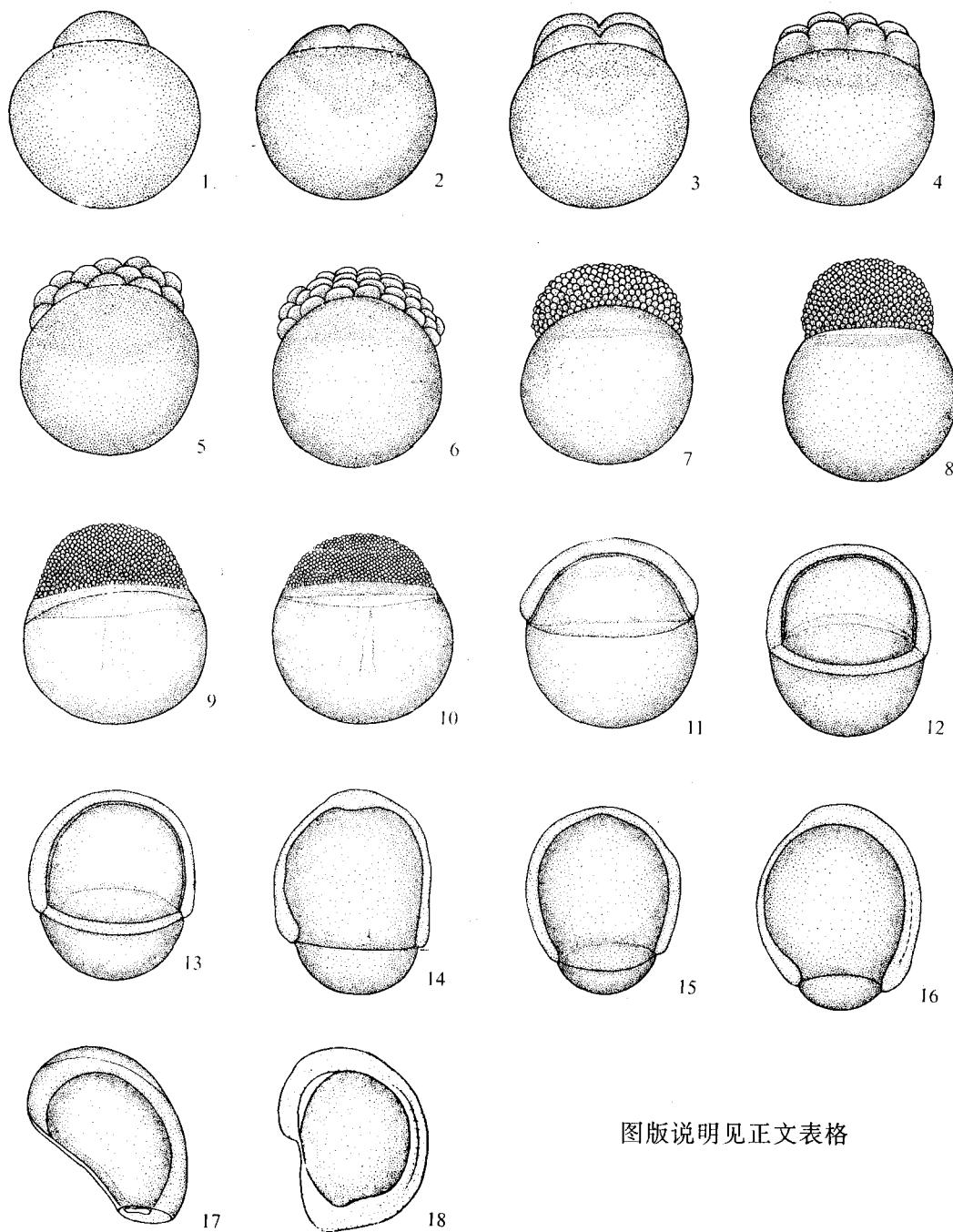
WAN Chengyan LIN Yongtai HUANG Daoming

(Institute of Reservoir Fisheries, Ministry of Water Resources & Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430079)

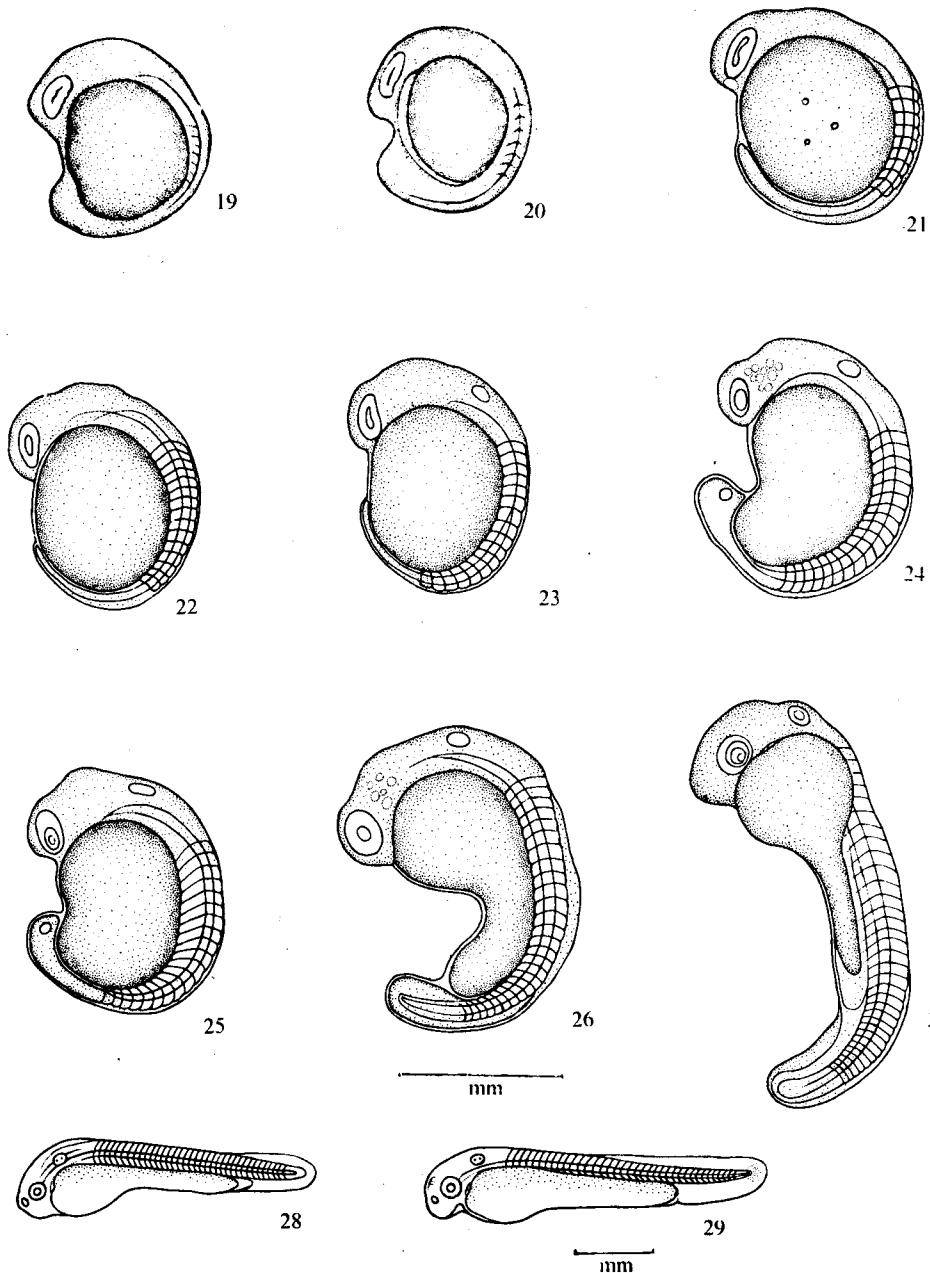
Abstract

The embryonic development of *Megalobrama skolkovii* was studied from 1989-1990. The fertilized eggs of *Megalobrama skolkovii* were obtained by artificial spawning and natural insemination. They were treated in trypsin solution in order to remove the egg membrane, then the naked eggs were cultured consequently in Holtfreter solution and aerated distilled water, 29 development stage characteristics were described and illustrated.

Key Words *Megalobrama skolkovii*, embryonic development, naked eggs



图版说明见正文表格



图版说明见正文表格