

## 池沼公鱼的胚胎发育\*

解玉浩 李 勃

(辽宁省淡水水产研究所)

**提要** 本文对池沼公鱼成熟鱼卵的形态特征与粘束形成,受精卵的胚胎发育,未受精卵的发育以及胚胎对温度变化和离水干露的适应性进行了研究。依据胚胎生态适应力的观察资料,进行了发眼卵长途干运,成活率达到100%。

**主题词** 胚胎发育,池沼公鱼,水丰水库,土门水库

池沼公鱼 *Hypomesus olidus* (pallas) 是鲑形目胡瓜鱼科的小型经济鱼类。在我国仅分布于东北的部分江河水库<sup>[1]</sup>。这种鱼质嫩味美,营养丰富,出口内销供不应求。通过移植放流的途径发展公鱼渔业,有着广阔的前景。进行胚胎发育观察,掌握发育历程及其规律,在理论上或实践上都具有重要意义。Созн 记述了黑龙江池沼公鱼的繁殖与发育<sup>[2]</sup>。Sato 报导了日本小川原沼池沼公鱼的早期生命史等<sup>[3,4]</sup>。Крыжановский 等在黑龙江鱼类考察期间观察了池沼公鱼的胚胎发育<sup>[5]</sup>。Hamada 在公鱼属鱼类的分类与生态学研究一文中,描绘了池沼公鱼的胚胎发育<sup>[2]</sup>。在我国尚未见有关池沼公鱼胚胎发育资料。1985—1986年5月我们在移植公鱼受精卵工作中,进行了水丰水库、土门水库公鱼胚胎发育的观察研究。

### 材料与方 法

亲鱼捕自水丰水库岸边或土门水库入库河口产卵场。人工采卵、干法授精获得受精卵。部分受精卵盛于若干培养皿内,室内常温孵化,观察其胚胎发育。大批受精卵附在附卵框(棕榈片制成)上,置于水库浮动网箱内孵化,作对照观察。把活的胚胎放在小培养皿或凹玻片内,解剖镜或低倍显微镜下观察其发育进程,用测微尺测记胚胎各部大小,记录形态特征,描绘草图,并进行显微摄影。仔鱼活体用乌拉糖麻醉,以便观察。

把成熟雌鱼鱼卵挤于小培养皿内,镜下观察吸水前后卵膜变化及粘束形成,并观察了未受精卵的发育过程。

胚胎发育观察的同时,进行了胚胎生态适应力的实验:①室内常温下昼夜温差10—11°C条件下的发育历程;②电热控温在短时间内(40分钟左右)水温升降5—7°C条件下发育情况;③离水干露试验:把不同发育时期的胚胎(从水库网箱中孵化的胚胎中选取),连

\* 丹东外贸公司、凤城土门水库和我所资源室有关同志参加了公鱼移植野外工作;宽甸杨木杆边防派出所给予大力协助,在此一并致谢。

同附卵基质一起脱离水面,室内常温下干露放置,间隔淋水,搁置 24--48 小时后,拴上标签,放回水库网箱中,观察其发育结果。

以上各项实验观察两年重复进行了六次。

## 观察结果

### 一、成熟卵的形态特征

成熟鱼卵近圆球形,含有大量卵黄,卵黄内含有大小不一的脂肪滴。吸水前鱼卵呈卵质均匀分布的实体(图 1-1),平均卵径水丰水库为 0.73 毫米,土门水库 0.83 毫米。加水后 1 分钟,可见两层卵膜界限清晰,两层卵膜粘连在一起的一点为卵膜孔,水通过卵膜孔入内而使卵膜膨胀。卵膜孔遇水后先是内凹继而向外凸出,以牵连着此时已破裂的外层膜向外翻卷形成降落伞状粘束(图 1-2),牢固地粘附于培养皿上,用解剖针拨动鱼卵,可把粘束拉长而鱼卵仍不脱落。在自然条件下,受精卵附着在水中砂石等物体上发育或在流水中借助于降落伞状的粘束和卵黄中的脂肪滴,漂浮发育。

### 二、受精卵的发育

1. 受精及胚盘形成 成熟卵受精后,卵膜吸水膨胀,在水温 $10^{\circ}\text{C}$ 时,30秒钟后便可见卵间隙出现,并渐次增大,6分钟后达到最大(图 1-3),此时平均卵径水丰水库为 0.8 毫米,卵质径 0.73 毫米,土门水库为 1.10 毫米,卵质径为 0.83 毫米。受精后 1 小时 40 分,水温 $15^{\circ}\text{C}$ 时,卵质在动物极形成胚盘,胚盘高 0.21 毫米(图 1-4)。这个阶段历时 2 小时 40 分。

2. 卵裂期 受精后 3 小时 10 分,水温 $15.5^{\circ}\text{C}$ 时,胚盘自顶端出现一条纵向分裂沟,形成两个分裂球,进入 2 细胞期(图 1-5)。紧接着,与第一次卵裂沟相垂直出现卵裂沟,形成大小相似的四个细胞。在受精后 4 小时,水温 $16.8^{\circ}\text{C}$ 进入 4 细胞期(图 1-6)。第三次卵裂出现两条与首次卵裂相平行的分裂沟,形成 8 个分裂球,于受精后 6 小时 30 分,水温 $13.5^{\circ}\text{C}$ 时,进入 8 细胞期(图 1-7)。受精后 7 小时,在水温 $13^{\circ}\text{C}$ 时进入 16 细胞期(图 1-8)。受精后 7 小时 45 分,水温 $13^{\circ}\text{C}$ 时,分裂形成 32 个细胞(图 1-9)。随着卵裂次数的增加,分裂球逐渐变小,细胞界限模糊不清。受精后 10 小时 30 分水温 $12^{\circ}\text{C}$ 时进入多细胞期(图 1-10)。此阶段历时 9 小时 50 分。

3. 囊胚期 随着卵裂的继续,胚盘排列成多层细胞团,渐渐隆起,于受精后 18 小时,在水温 $10.2^{\circ}\text{C}$ 时,进入高囊胚期(图 1-11)。此时卵全径 0.93 毫米,内径 0.78 毫米,囊胚高 0.24 毫米(水丰水库的受精卵)。受精后 25 小时,水温 $14^{\circ}\text{C}$ ,进入低囊胚期。此阶段历时 14 小时 30 分。

4. 原肠胚期 低囊胚进一步发育,胚盘边缘细胞开始向植物极移动。于受精后 27 小时 40 分,水温 $11^{\circ}\text{C}$ 时进入原肠初期(图 1-12),胚层下包卵黄约 $1/3$ 。受精后 33 小时 40 分,水温 $11^{\circ}\text{C}$ 时胚层下包 $3/5$ ,下包边缘形成胚环,进入原肠中期(图 1-13)。受精后 43 小时 20 分,水温 $10^{\circ}\text{C}$ 时,胚层下包 $4/5$ ,可见大卵黄栓,进入原肠晚期。此阶段历时 17 小时 20 分。

5. 神经胚期 下包继续进行,在受精后 45 小时 40 分,水温 $10^{\circ}\text{C}$ 时,神经板初现,进

入神经胚期。受精后 48 小时 30 分,水温 10°C 时进入胚孔封闭期(图 1-14),神经板延长,胚体皱形形成,头部较尾部宽。此阶段历时 5 小时 10 分。

6. 器官形成到孵化期 受精后 57 小时,水温 10°C 时,胚体环绕卵黄囊周边 3/4, 头部两侧形成视泡,肌节奠基(图 1-15)。受精后 67 小时 45 分,水温 7.8°C 时,视杯形成,肌节出现,胚体绕卵黄周约 4/5。受精后 82 小时,水温 11.5°C 时,尾芽出现。受精后 97 小时 30 分,水温 15°C 时,眼泡中出现晶状体,听囊奠基(图 1-16)。受精后 116 小时 40 分,水温 10°C 时,听囊中出现耳石,尾部开始与卵黄囊分离(图 1-17)。继而随着胚体的发育,脑部开始分化、肌节增多,胚体伸长绕卵黄囊 1 周多;卵黄囊拉长,似亚铃形;胚体间隔几分钟抽动一次,听囊后方出现胸鳍原基,鳃点出现。受精后 176 小时 30 分,水温 12.5°C 时,眼睛出现淡色色素;头部后下方与卵黄囊前上方处围心腔明显可见,心搏 32—36 次/分(图 1-18)。随着胚体进一步伸长,眼睛色素变浓,胚体活动频繁,每分钟扭动几次至几十次;心搏加快,每分钟 100 次左右。受精后 310 小时 30 分,水温 18°C 时,眼色更深,晶状体呈黑色,虹彩呈棕褐色,视网膜呈深兰色,似含萤光色素,胚体在卵内盘绕近两周半,扭动剧烈。受精后 331 小时,水温 15°C 时,个别胚体开始剧烈摆动后破膜孵化,仔鱼以尾部先出膜。此阶段历时 274 小时。

仔鱼孵化历时不等,受精后 343 小时大量孵出。胚胎发育时程及孵化积温见表 1、2。

表 1 胚胎发育过程

Table 1 Process of embryonic development

发育时期 Developmental stage	水温(°C) Water temperature	受精后时间 Time after fertilized	持续时间 Continuative time
受精 Fertilizing of eggs	10		
胚盘形成 Blastodisc formation	15	2hr40 <sup>m</sup>	30 <sup>m</sup>
2细胞 Two cells	15.5	3hr10 <sup>m</sup>	50 <sup>m</sup>
4细胞 Four cells	16.8	4hr00 <sup>m</sup>	2hr30 <sup>m</sup>
8细胞 Eight cells	18.5	6hr30 <sup>m</sup>	30 <sup>m</sup>
16细胞 Sixteen cells	13	7hr00 <sup>m</sup>	45 <sup>m</sup>
32细胞 Thirty-two cells	13	7hr45 <sup>m</sup>	2hr45 <sup>m</sup>
多细胞 Morula stage	12	10hr30 <sup>m</sup>	7hr30 <sup>m</sup>

续表

发育时期 Developmental stage	水温(℃) Water temperature	受精后时间 Time after fertilized	持续时间 Continuative time
囊胚形成 blastula formation	10.2	18 <sup>hr</sup> 00 <sup>m</sup>	7 <sup>hr</sup> 00 <sup>m</sup>
低囊胚 Short blastula	14	25 <sup>hr</sup> 00 <sup>m</sup>	2 <sup>hr</sup> 40 <sup>m</sup>
原肠初期 Early stage of gastrula	11	27 <sup>hr</sup> 40 <sup>m</sup>	6 <sup>hr</sup> 00 <sup>m</sup>
原肠中期 Middle stage of gastrula	11	33 <sup>hr</sup> 40 <sup>m</sup>	9 <sup>hr</sup> 40 <sup>m</sup>
原肠晚期 Late stage of gastrula	10	43 <sup>hr</sup> 20 <sup>m</sup>	2 <sup>hr</sup> 20 <sup>m</sup>
神经胚期 Stage of nervous embryo	10	45 <sup>hr</sup> 40 <sup>m</sup>	2 <sup>hr</sup> 50 <sup>m</sup>
胚孔封闭期 Stage of blastopore closing	10	48 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>	8 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>
视泡出现 Eye sac appearance	10	57 <sup>hr</sup> 00 <sup>m</sup>	10 <sup>hr</sup> 45 <sup>m</sup>
视杯形成 Eyecup formation	7.8	67 <sup>hr</sup> 45 <sup>m</sup>	14 <sup>hr</sup> 15 <sup>m</sup>
尾芽形成 Tail bud formation	11.5	82 <sup>hr</sup> 00 <sup>m</sup>	15 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>
晶体出现 Eyeglass appearance	15	97 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>	19 <sup>hr</sup> 10 <sup>m</sup>
耳石出现 Otolith appearance	10	116 <sup>hr</sup> 40 <sup>m</sup>	10 <sup>hr</sup> 20 <sup>m</sup>
脑腔出现 Brain appearance	10.4	127 <sup>hr</sup> 00 <sup>m</sup>	19 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>
胚体转动 Embryo turning	10	140 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>	19 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>
胸鳍基出现 Pectoral fin appearance	19.5	154 <sup>hr</sup> 00 <sup>m</sup>	9 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>
鳔点出现 Bladder appearance	10	165 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>	13 <sup>hr</sup> 00 <sup>m</sup>
眼色素出现 Colour appearance in eyes	12.5	176 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>	10 <sup>hr</sup> 00 <sup>m</sup>
尾部扭动 Tail wriggle	15.5	285 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>	45 <sup>hr</sup> 30 <sup>m</sup>

续表

发育时期 Developmental stage	水温(℃) Water temperature	受精后时间 Time after fertilized	持续时间 Continuative time
破膜孵出 Out of membrane	15	331hr00 <sup>m</sup>	12hr00 <sup>m</sup>
大量孵出 A great deal of hatch	14.5	343hr00 <sup>m</sup>	

表 2 受精卵孵化积温

Table 2 Hatched accumulative temperatures of fertilized egg

地点 Place	受精时间 Fertilized time	水温(℃) Water temperature (℃)		孵出时间 Time of hatched	孵化时数 (小时) Hatched hours (h.)	积温(小时·度) Accumulative temperatures (H·D)
		变幅 Range	平均 Average			
水丰水库 Shui Feng reservoir	1985年4月20日 10点	7.8—19.5	12.35	5月4日5点	331	4087.85
水丰水库 Shui Feng reservoir	1985年4月23日 11点	8.4—19.0	13.22	5月6日18点	319	4217.18
水丰水库 Shui Feng reservoir	1985年4月27日 10点30分	9.3—18.0	14.05	5月8日19点	277.5	3898.88
土门水库 Tu Men reservoir	1986年3月23日 15点40分	8.1—14.7	12.45	4月5日8点	304.8	3788.54
土门水库 Tu Men reservoir	1986年3月27日 8点30分	4.1—14.5	12.82	4月9日15点	318.5	4083.20
土门水库 Tu Men reservoir	1986年3月29日 9点	4.5—15	12.98	4月11日 10点30分	313.5	4069.23

## 7. 仔鱼形态特征及活动情况

(1) 初孵仔鱼 刚孵出的仔鱼全长,水丰水库的为4.34毫米,肌节54—59(图1-19),土门水库的为4.93毫米,肌节58—61。卵黄囊椭圆形,长为体全长的18.2%,前端有一个大的脂肪滴。头部稍屈附在卵黄囊前上方。胸鳍扇形,有辐射状鳍条原基。体背部、腹部和尾部有膜状鳍褶。腹部鳍褶在将成的肛门处凹陷。肠直管状,肛门未向外开通。沿肠管下布有颗粒状黑色素。仔鱼沿斜面向上游动,间或静卧器皿底部。平均心搏120次/分。

(2) 5日龄仔鱼 全长5.38毫米(土门水库),胸鳍伸长,已能水平游动。卵黄囊呈前圆后尖的瓜子形,长为体全长的11%。肠管下部色素加深,为黑色条带。口开启,可吞咽食物,肠管不时蠕动,肛门开通,进入混合营养阶段(图1-20)。

(3) 12日龄仔鱼 仔鱼卵黄囊消失,由混合营养转入完全独立的摄取外界食物阶

段。下颌更为突出。游泳能力增强。此时平均水温  $12^{\circ}\text{C}$ , 仔鱼全长 5.55 毫米(图 1-21)。

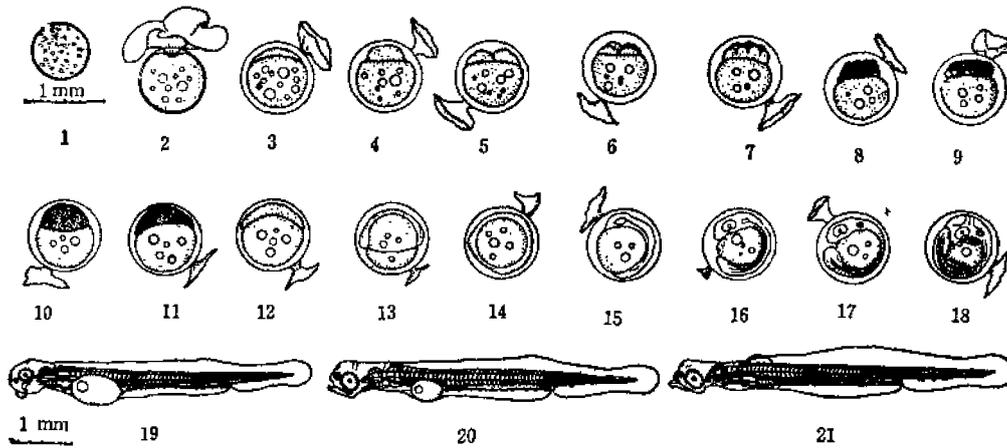


图 1 池沼公鱼的胚胎发育

Fig. 1 The embryonic development of pond smelt (*Hypomesus olidus*)

1. 成熟鱼卵 2. 粘膜翻卷形成粘束 3. 受精后动物极突起 4. 胚盘形成 5. 2 细胞期 6. 4 细胞期 7. 8 细胞期 8. 16 细胞期 9. 32 细胞期 10. 多细胞期 11. 囊胚期 12. 原肠初期 13. 原肠中期 14. 胚孔封闭期 15. 视泡形成 16. 听囊出现 17. 耳石出现 18. 心跳期 19. 刚孵出的仔鱼 20. 5 日龄仔鱼 21. 12 日龄仔鱼

1. Mature egg; 2. Turned mucous membrana from inside out to form sticky bundle; 3. Protuberance of animal pole; 4. Blastodisc formation; 5. Two cells stage; 6. Four cells stage; 7. Eight cells stage; 8. Sixteen cells stage; 9. Thirty-two cells stage; 10. Morula stage; 11. Blastula stage; 12. Early stage of gastrula; 13. Middle stage of gastrula; 14. Stage of blastopore closing; 15. Eye sac stage; 16. Auditory sac stage; 17. Stage of otolith appearance; 18. Heart pulsation; 19. Hatching stage; 20. Fry of 5 days old; 21. Fry of 12 days old.

### 三、未受精卵发育

挤出的成熟鱼卵放入培养皿水中, 卵膜逐渐吸水膨胀, 2 分钟后卵间隙达 0.05 毫米。之后卵的动物极渐渐突起, 采卵后 2 小时 15 分(水温  $12.5-13.8^{\circ}\text{C}$ ) 形成高 0.21 毫米的

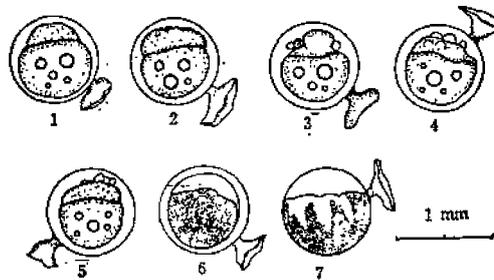


图 2 池沼公鱼未受精卵的发育

Fig. 2 Development of pond smelt (*Hypomesus olidus*) unfertilizing egg

1. 胚盘突起 2.—5. 不规则卵裂 6. 胚盘解体 7. 卵黄解体、卵间隙消失  
1. Protuberance of blastoderm; 2.—5. Irregular cleavage; 6. Disintegration of blastoderm; 7. Disintegration of yolk.

胚盘(图 2-1)。此阶段的发育在形态上与受精卵完全相同。采卵后 4 小时 35 分,胚盘突起更高,接近卵黄的 1/2,出现不规则的分裂沟。采卵后 9 小时 30 分,胚盘顶部出现大小不一排列不齐几个分裂球(图 2-2、3、4、5)。至此未受精卵不能继续发育而死亡。采卵后 20 小时 30 分,动物极表层原生质开始解体(图 2-6)。采卵后 34 小时 25 分,由于原生质裂解流入围卵腔而致卵间隙消失,动物极与卵黄融合,卵细胞失去透明性(图 2-7)。再经 10 余小时,肉眼可见这种死卵混浊发白,与受精卵明显不同。

#### 四、胚胎对温度变化和离水干露的适应情况

受精卵在室内常温下,昼夜温差最大达 11 摄氏度(7.8°—18.8°C),或电热控温短时内(40 分钟左右)温度升降 5—7°C,胚胎均能正常发育,孵出活泼的仔鱼。

从水库孵化箱中选取发育到胚孔封闭、胚体扭动和眼睛出现色素的胚胎,连同附卵基质(棕榈片)一起带回室内,干露置于广口塑料桶内,间隔 4—7 小时淋水一次,气温 4—16°C,搁置 24—48 小时后继续入水孵化,胚胎发育正常并孵出活泼的仔鱼。气温 5—15°C,发眼卵离水干露(没淋水)最长经 17 小时,亦正常孵出仔鱼。

#### 五、讨论与总结

1. 池沼公鱼的成熟鱼卵入水后 1 分钟以内,卵膜孔先是内凹继而凸起,可能形成一种拉张力致使卵最外层的膜破裂翻转形成降落伞状粘束,同时卵膜孔吸水形成卵周隙。粘束具有很强的粘性,在天然条件下,受精卵粘附于砂石等物体上,经常在风浪冲击下发育。在流水条件下,亦可借降落伞状粘束和卵黄脂肪滴漂浮发育。粘束的形成和卵周隙的出现,入水是刺激因素,与受精似没有直接联系。

2. 受精卵在水温 7.8—19.5°C 条件下,约经 330 小时左右孵出仔鱼。温度低发育慢,温度高发育速度快,但发育积温大体相等,约 4000 小时度。

3. 胚胎发育的生态适应性较强,在天然水体水温 5—18°C,室内水温 7.8—19.5°C 条件下,正常发育孵化。发眼卵在 5—15°C、相对湿度 70% 以上,没有阳光直射条件下,最长离水 17 小时仍能正常发育孵出仔鱼。如间隔淋水,保持鱼胚的潮湿状态,历时 24—60 小时长途运输,成活率可达 100%。

4. 未受精卵入水激动后,能开始胚盘突起或卵裂,但这个过程要比受精卵迟缓,有的最终仅能出现几个不规则的畸型分裂球,鱼卵即行死亡。死亡鱼卵原生质解体,与卵黄融合,整个鱼卵混浊发白,易于与透明的活卵区别。水温 7.8—17°C 这个过程历时 3 天左右。

#### 参 考 文 献

- [1] 解玉浩、朴笑平,1984. 水丰水库的池沼公鱼生物学. 水生生物学集刊, 8(4):457—468.
- [2] Hamada, K., 1954. Taxonomic and ecological studies of *Hypomcysus*. Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 9(1): plate 7—8.
- [3] Sato, R., 1952. Biological observation on the pond smelt, *Hypomcysus olidus* (Pallas), in lake Kogawaka, Aomoyi Prefecture, Japan. II. Early life history of the fish. Tohoku Journ. Agric. Res. 3(1): 175—184.

- [ 4 ] —, 1952. Larval development of the pond smelt, *Hypomesus olidus* (Pallas). *Tohoku Journ. Agric. Res.*, (2): 41—48.
- [ 5 ] Крыжановский, С. Г. и др., 1951. Материалы по развитию рыб р. Амура *Труды Амурской этно-логической экспедиции 1945—1949 гг.* Том II: 36—45.
- [ 6 ] Соин С. Г., 1947. Размножение и развитие малой корюшки, *Hypomesus olidus* (Pallas). *Изв. ТИИРО.*, Том 25: 210—220.

## OBSERVATION ON THE EMBRYONIC DEVELOPMENT OF POND SMELT

Xie Yuhao and Li Bo

(Research Institute of Freshwater Fisheries, Liaoning Province)

**ABSTRACT** This paper presents the morphological characteristics of the egg, embryonic and larval development of pond smelt, *Hypomesus olidus* (Pallas). The materials were obtained from artificial fertilizations, which were carried out in spring of 1985—1986 in Shui Feng And Tu Men reservoirs.

The mature egg of the pond smelt is spherical in shape, after fertilized and water absorbed, the outmost membrane of the egg breaks down and forms a parachute like sticky bundle around the margin of micropyle. The eggs are strongly sticky, the fertilized eggs attach to the sands and rocks as well as other materials in the water. The diameter of swollen eggs is 0.86—0.95 mm, averaging 0.87 mm. The embryo hatched out for 331—343 hours after fertilization at the water temperature ranging 7.8—19.5°C. The accumulated temperature about 4000 hours-degree were needed in the process of embryonic development. The body of newly hatched larvae is average 4.3 mm in total length with 54—61 pairs of myotomes. Six days after hatching, the yolk sac almost absorbed and the larvae started to eat.

The embryo of pond smelt possessed a great ability in adapting to various ecological conditions. It can normally develop and hatch through strong fluctuation of water temperature within a short time (Raising or lowering 5—7°C in some 40 minutes) and it can tolerate dryness out of water in a long time (through 17 hours at air temperature 4—15°C).

The unfertilized egg can develop to blastoderm, but it begins abnormal cell-division afterwards and dies.

**KEY WORDS** Embryonic development, Pond smelt, Shui Feng reservoir, Tu Men reservoir