

太湖短吻银鱼春季早期胚胎发育以及 温度与其孵化关系的研究*

王文滨

朱成德

鍾瑄世

(中国科学院动物研究所) (江苏省淡水水产研究所) (江苏省苏州地区水产研究所)

张玉玲 陈素芝

(中国科学院动物研究所)

一、目的和意义

太湖短吻银鱼 *Neosalanx tangkahkeii taihuensis* Chen 为太湖中的名贵鱼类之一,也是太湖中的优势种类之一。调源丰富,产量较高。渔产品除供应国内市场外,又为我国主要出口水产品之一。根据过去记载,渔产量不断提高,尤以今年上半年又获较大丰收(接近100万斤),就春季繁殖生长的个体,在银鱼汛期的种群分析中占有一半左右(另一半为秋季繁殖的个体)。由于这一鱼类古今中外久享盛名,目前已列入国家水产资源中的重点繁殖保护对象之一。关于它在春季生殖时期的发育和孵化规律方面,目前尚缺乏参考资料。为此,作者于1976—1981年曾多次前往太湖,在江苏省太湖渔业生产管理委员会和苏州地区水产研究所等单位的协助下,进行了这一鱼类早期胚胎发育的观察,并开展了温度与其孵化关系的试验研究。现将多年来所得大批实验资料和统计材料汇集整理如下。

二、材料和方法

实验工作完全是在野外现场进行的。实验用鱼是用双囊银鱼拖网生产船在湖区内网捕获得。每一小时起网一次(如渔捕过久,由于鱼体在水中网袋内的拥挤,往往引起过多的死亡或死亡过久)。从起网后的全部渔获物中迅速挑出成熟的雌、雄性个体(包括能够游动的鱼和死后不久鱼体尚属透明的个体),随即暂放于一只先盛有湖水的桶内,然后即在船上或將水桶携带至湖岸或室内进行人工授精。随着起网后鱼体死亡时间的延长,受精能力将逐渐减弱。一般在死亡后半小时左右或稍长的时间内,成熟的精、卵尚能保持受精能力。

人工授精采用干法受精。雌、雄比例为1:3(4)。受精卵在显微镜下连续观察、记录、水温测定和显微照相。为了观察发育胚胎的各个景面,可将受精卵置于凹片琼脂平板的小凹内,在双筒解剖镜或显微镜下轻轻翻动观察。对早期胚胎发育的分期是通过多次人工授精和发育材料进行反复观察的结果。各期发育的速度是依据1976年4月8日11时33分受精和发育,至4月12日6时仔鱼孵出的观察记录。

* 本文和秋季照片由王衡同志拍摄

关于温度对受精卵孵化影响的试验,是参照1976—1981年湖区春季产卵的实际孵化水温(表1),在室内、外自然气温和水中溶氧充分条件下,力求依同样湖区水温范围去进行实验观察。即将各次人工授精的发育卵在繁殖时期的各种温度范围内进行孵化;或使用同一批受精卵于同一时期经常移动在室内和室外的各个小气候的条件下进行孵化。水温测定一般1或2小时记录一次,直到孵出仔鱼,便可有规律的计算出孵化时数和平均温度。如对不定时测定的水温计算,是以相邻两次测定的平均温度乘以它们之间经历的时数,则为每次所需的温度,再以各次温度之和除以总时数,即得平均温度。

用各次不同的平均温度和孵化时数的相关结果,按 $H = at^b$ 公式,求出温度与孵化时数的指数方程。

三、早期胚胎发育过程

1. 卵(图版I:1) 成熟卵色白如玉,无黏性,沉性卵,近圆形,卵径0.63—0.71毫米,卵膜上有1卵孔,其周围有极为致密的分叉或不分叉的细卵膜丝。未成熟卵经人工挤出鱼体后,不久即逐个死去。死卵为乳白色,无光泽,用肉眼或在解剖镜下观察,很易识别挑出。受精卵明亮,卵裂发育均正常。个别鱼卵发育出现畸形,有的发育至卵裂期,或达到囊胚期便先后死去。

2. 胚盘期(图版I:2、3) 卵子受精后,卵膜吸水膨胀,与质膜分离,出现卵周隙,并逐渐增厚。30分钟后,卵周隙可达85微米,此时卵内物质移动,卵黄粒开始集中到植物极,原生质向动物极集中,并逐步隆起,出现胚盘,继续发育,形如一个细胞,其高度约为卵径的 $\frac{1}{3}$ 。受精后01分—2小时(历时2小时)

3. 2-细胞期(图版I:4) 胚盘顶部开始出现第一次分裂沟,并向下沿经线分裂,逐渐分成2个约相等的细胞。受精后2小时—2小时30分(历时30分)

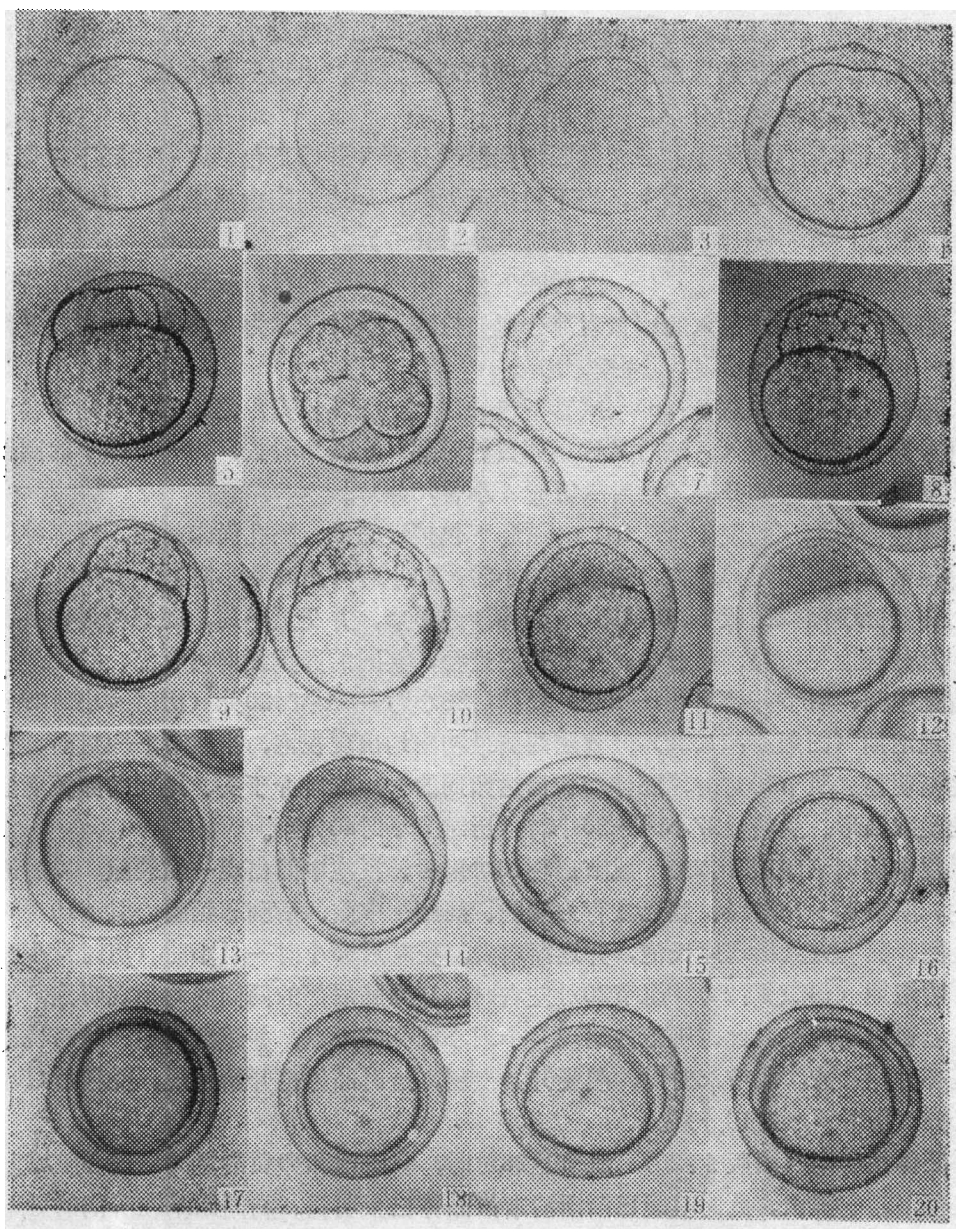
4. 4-细胞期(图版I:5、6) 细胞沿经线进行第二次分裂,此分裂沟与第一次分裂沟相垂直,分裂为4个相似的细胞,排成方形,中部微凸。受精后2小时30分—3小时10分(历时40分)。

5. 8-细胞期(图版I:7) 细胞沿经线进行第三次分裂,这次有2条分裂沟分别出现在第一条分裂沟的两侧,并与第一次分裂沟相平行,分裂为8个细胞,排成2行,呈中部微凸的长方形。受精后3小时10分—3小时50分(历时40分)。

6. 16-细胞期(图版I:8) 细胞沿经线进行第四次分裂,这次仍有2条分裂沟分别出现在第二条分裂沟的两侧,并与第二次分裂沟相平行,分为16个细胞,排成4行,每行有4个大小略不相等的细胞。受精后3小时50分—4小时20分(历时30分)。

7. 32-细胞期(图版I:9) 细胞沿经线进行第五次分裂,这次有4条分裂沟与第一次和第三次分裂沟相间平行出现,分为32个细胞,排列不规则,其大小也略有不同。受精后4小时20分—4小时50分(历时30分)。

8. 多细胞期(图版I:10、11) 细胞分裂线同赤道平行,进行第六次水平分裂,分成64个细胞,排成2层,以后再呈经线分裂和水平分裂,于是细胞愈分愈多,则不易数清,是为多细胞期。受精后4小时50分—9小时20分(历时4小时30分)。



图版 I 1. 受精卵 2. 物质集中 3. 胚盘隆起 4. 2-细胞 5. 4-细胞 6. 4-细胞(顶面) 7. 8-细胞 8. 16-细胞 9. 32-细胞 10. 64-细胞 11. 多细胞 12. 高囊胚 13. 低囊胚 14. 原肠胚早期 15. 原肠胚中期 16. 原肠胚晚期 17. 神经胚早期: 下包接近完成 18. 神经胚早期: 下包完成(顶面) 19. 神经胚晚期: 头尾分化 20. 神经胚晚期: 肌节 2 对

9. 高囊胚期 (图版 I: 12) 胚盘细胞不断分裂, 细胞数目不断增多而体积渐小, 细胞界线已渐趋不清, 细胞聚集为半月形的囊胚, 高出卵黄之上, 其高度约是卵胚高度的 $\frac{1}{2}$ 。受精后 9 小时 20 分—11 小时 (历时 1 小时 40 分)。

随着卵子的继续发育, 胚胎在卵膜内有明显的转动现象, 这种状况可以由卵膜孔在开始

卵裂时处于动物极顶端而在高囊胚期时处在动、植物极之间而得到证明。

10. 低囊胚期 (图版 I:13) 细胞继续分裂,使细胞越来越小,界限更加模糊不清,囊胚高度逐渐减低,平展于卵黄囊上,使整个卵胚略近圆形,出现低囊状态。受精后11小时—12小时20分(历时1小时20分)。

11. 原肠胚早期 (图版 I:14) 囊胚细胞继续分裂并开始下包,此后囊胚下缘周边细胞逐渐增厚,形成帽状,罩在卵黄上,当下包接近 $\frac{1}{2}$ 时,周边细胞愈显增厚,形成明亮的胚环。受精后12小时20分—14小时30分(历时2小时10分)。

12. 原肠胚中期 (图版 I:15) 原肠胚下包,内卷继续进行,胚环显著明亮,待下包越过赤道,接近 $\frac{1}{2}$ 时,未被包入的卵黄囊部分形如栓塞,这时又称为大卵黄栓时期。受精后14小时30分—15小时50分(历时1小时20分)。

13. 原肠胚晚期 (图版 I:16) 原肠下包 $\frac{1}{2}$ 以上,胚环较宽,此时已移至卵黄囊下部,仅有少部分卵黄囊未被包入,这时又称小卵黄栓时期,从底面看去,为一个很小的圆圈,是为胚孔。受精后15小时50分—20小时(历时4小时10分)。

14. 神经胚早期 (图版 I:17、18) 原肠下包接近完成,胚孔尚未封闭。背部神经物质集中。并逐渐凹下,出现神经沟。受精后20小时—23小时(历时3小时)。

15. 神经胚晚期 (图版 I:19、20) 胚体渐趋形成,并超过半周,胚雏明显,头、尾已能分辨,且分化愈见明显。随着头、尾分化的进行,其间的卵黄囊向内收缩,空处呈单凸形。在背部中间,肌节开始出现1—2对。受精后23小时—27小时20分(历时4小时20分)。

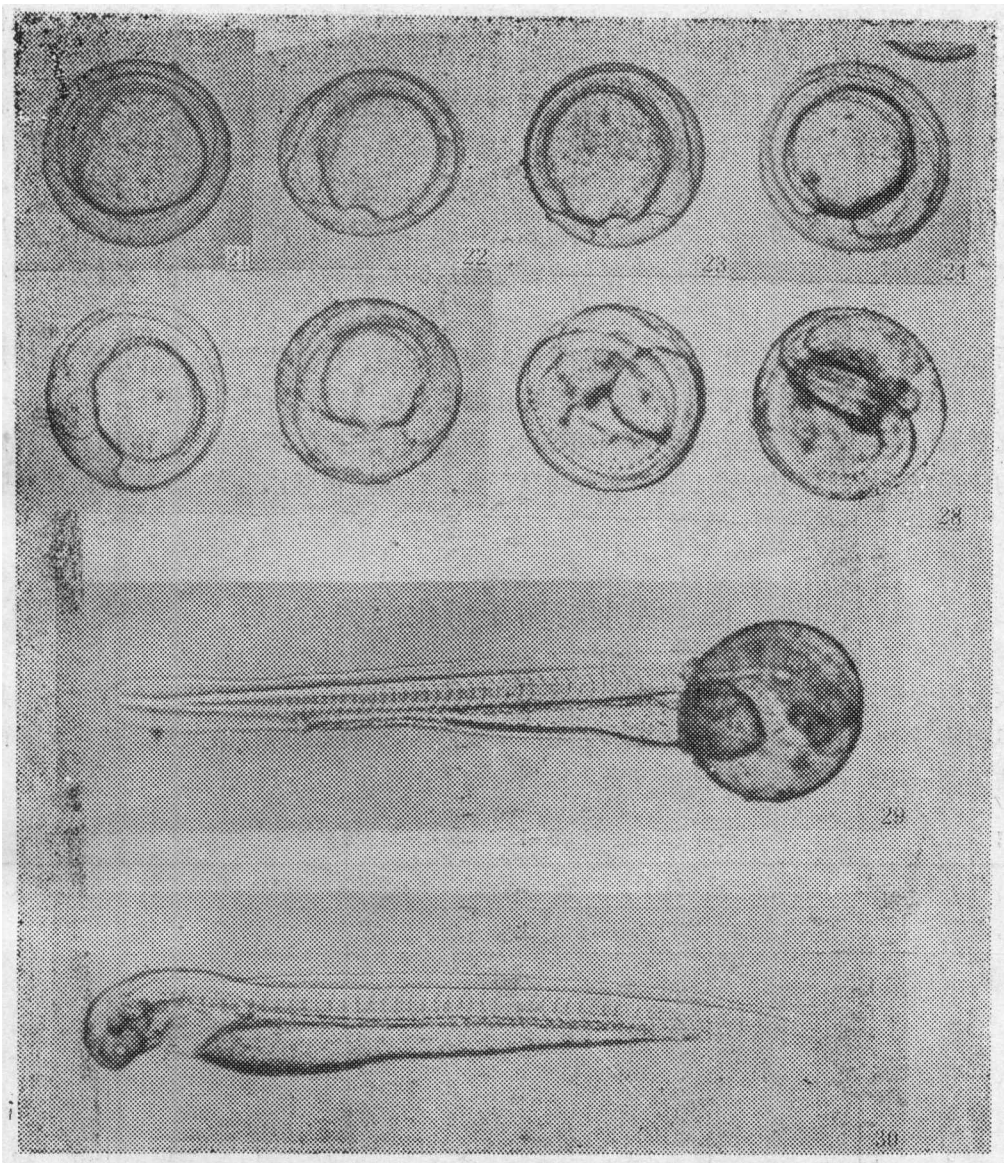
16. 视泡期 (图版 I:21、22) 前脑两侧最初隐约出现视泡,当肌节3—4对时,视泡可见,并逐渐明显。肌节10对时,胚体增长已达卵周的 $\frac{1}{2}$,此时介于头、尾间的卵黄囊继续内缩,空处呈双凸形。受精后27小时—35小时(历时7小时40分)。

17. 视中腔期 (图版 I:23) 肌节出现10对以后,视泡中间出现一横裂隙,以后渐渐扩大为空腔。肌节16—18对时,脑已发育为端脑、间脑、中脑、后脑和延脑。肌节19对时,尾部游离变圆,其后方处出现库氏泡,并逐渐增大。受精后35小时—41小时(历时6小时)。

18. 听泡期 (图版 I:24) 肌节20对左右时,在延脑后部的两侧隐约出现听泡,至22—23对时,它已清晰可见。此时听泡内出现2个细小明亮的原点,并逐渐明显。同时视泡外层陷下,视杯开始形成。肌节26对时,嗅囊开始出现,这时晶体也开始出现。受精后41小时—45小时10分(历时4小时10分)。

19. 胚体抽动期 (图版 I:25) 肌节达28对时,在听泡和卵黄囊之间出现心脏原基,呈明亮的绿色,易于辨识。此时嗅囊已渐渐清晰,晶体已很明显。胸鳍原基在听泡的后下方隐约出现。肌节30—31对时,尾部抬起,尾鳍膜已显得清楚,此时头、胸部抬高,使椭圆形的胸鳍原基亦随之凸起而渐渐明显。肌节33—34对时,胚体的头、尾刚刚接触,恰为一卵周,这时胚体中间最早出现肌节的部位开始有缓慢的抽动,以后逐渐增多,每分钟可达2—3次。由于胚体的抽动,凸起于胸部的胸鳍原基愈益明显可见。此时听泡内的2个原点也已增大并互相靠拢。心脏趋于明显,但尚未开始跳动。背鳍膜明显,受精后45小时10分—55小时10分(历时10小时)。

20. 心跳期 (图版 I:26) 肌节35—36对时,背鳍膜向后逐渐延长。尾鳍膜增厚。胚体抽动加快。心脏已很清楚,并开始微弱的收缩,每分钟2—3次。肌节37对时,收缩仍无节



图版 I 21. 视泡期: 肌节 3 对 22. 视泡期: 肌节 9 对 23. 视中腔期: 肌节 12 对 24. 听泡期: 肌节 25 对
25. 胚体抽动期: 肌节 28 对 26. 心跳期: 耳石原基 27. 耳石形成期: 耳石明显 28. 孵化期: 蛇形盘曲
29. 仔鱼正在孵出 30. 初孵仔鱼

律, 每分钟 9 次。以后心跳逐渐有了节奏, 并渐渐增多。这时听泡内的 2 个原点逐渐靠近, 合为一绿色发亮的椭圆体。受精后 55 小时 10 分—60 小时 (历时 4 小时 50 分)

21. 耳石形成期 (图版 I: 27) 肌节 38—39 对时, 心跳已达每分钟 25—32 次。肌节 40 对以后, 心包腔明显, 心脏增大, 略呈 S 形, 心跳每分钟 40—50 次, 此时在听泡内的椭圆体中隐约出现 2 粒深绿色发亮的耳石。肌节 44 对时, 胚体增长可达 $1\frac{1}{4}$ 卵周, 这时胚体抽动加剧, 有时还出在转动和扭动现象, 耳石继续增大, 已经十分明显。嗅囊也已相当清楚。受精后 60

小时—66小时30分（历时 6 小时30分）。

22. 孵化期（图版 I：28、29、30） 胚体显著增长，环盘于卵膜内，将近 2 卵周。胚体时常发生剧烈的转动和扭动，呈蛇形盘曲。卵黄囊已被吸收为矮梨形。待卵黄囊收缩以及尾部抬起至库氏泡时，库氏泡便逐渐消失。脑部逐渐发育，各脑区明显。耳石再增大。背鳍膜、尾鳍膜和臀鳍膜延长连成一片。动脉球明显，心脏可分为心室、心房和静脉窦三部分。从头部至背鳍膜之前出现许多孵化腺。视网膜开始呈淡黄色，继之加深为棕黄色。孵化前，心脏跳动节奏有力，每分钟约 150 次。尾部摆动频繁，胚胎破膜时，尾部最先弹出膜外，而后头部脱膜，仔鱼孵出。至此早期胚胎发育完成。受精后 66 小时 30 分—90 小时 27 分（历时 23 小时 57 分）。

新孵出的仔鱼 2.65—2.81 毫米，侧卧皿底，每隔片刻，仔鱼从皿底，直向水面呈蛇形扭动游去，随后逐渐向皿底沉落而静卧，而后再作如是游动，这样断续往复不已。肌节 56—59 对（肛前肌节 38—41 对；肛后肌节 17—18 对）。卵黄囊长形，其前部的 $\frac{1}{3}$ 较厚。肛门点清楚。胸鳍芽在听泡的后下方和心脏的上方明显可见。背鳍膜稍厚。腹鳍膜较薄。尾鳍膜最厚。

四、温度与卵子孵化的关系

太湖中太湖短吻银鱼春季的产卵繁殖时间一般是从 3 月中旬一直延续至 5 月上旬，其盛产期多在 4 月中、下旬。为了探讨春季生殖时期太湖水温与卵子孵化的关系，现将太湖西山水文站 1976—1981 年春季水温记录（表 1）列表如下：

表 1 太湖（西山站）1976—1981 年春季平均水温记录

年 份	月 旬	3 月 (°C)		4 月 (°C)			5 月 (°C)
		中 旬	下 旬	上 旬	中 旬	下 旬	上 旬
1976		9.9	10.5	11.5	16.3	19.4	20.6
1977		11.5	11.2	15.4	17.0	19.3	17.0
1978		8.3	10.8	13.3	18.5	16.7	20.3
1979		9.1	12.0	12.7	15.9	18.5	18.0
1980		8.0	9.7	14.3	15.7	15.0	18.4
1981		12.1	13.3	12.4	16.1	19.7	21.4

参照太湖各月份的水温情况，我们在进行人工孵化试验时，采用与湖区相应的 等同 温度，开展了一系列的梯级自然温度对卵子孵化的试验研究。兹将试验结果（表 2）列表于下。

由表 2 的实验结果可以看出，温度与卵子的孵化有着密切的关系。不同的 温度 对卵子的孵出时间有着不同的影响。在低温孵化时所需的孵化时数就比较多，如：温度 13.3°C、孵化时数为 163 小时 18 分，温度降至 10.9°C 时，所需的孵化时数为 236 小时 30 分（接近 10 昼夜），但在较高温度孵化时所需的孵化时数则显著减少，如：温度 18.9°C、孵化时数为 85 小时 27 分（仅为 3 天半）。因而可以看出其高、低温度相差 8°C 时，孵化时数需要增加或减少

表 2

太湖短吻银鱼人工孵化试验记录

受 精 时 间	孵 化 水 温 (℃)			孵 出 时 间	孵 化 时 数
	温度范围	平均温度	总积算温度 (度·时)		
1976年4月8日11时42分	11—16.5	13.3	2,163	1976年4月15日7时	163小时18分
1981年4月4日17时30分	11.8—16.5	13.6	2,172	1981年4月11日9时40分	160小时10分
1981年4月15日11时50分	13.2—18.7	15.6	1,969	1981年4月20日17时48分	125小时58分
1981年4月24日10时30分	13.2—20.5	16.4	1,825	1981年4月29日2时	111小时30分
1981年4月24日10时30分	13.3—21.3	17.4	1,800	1981年4月28日18时14分	103小时44分
1981年4月24日10时30分	13.5—21.7	18.1	1,719	1981年4月28日9时18分	94小时48分
1979年4月24日18时8分	17—19.8	18.9	1,616	1979年4月28日7时35分	85小时27分

注: 本试验记录中尚有: 温度5.5—12℃、孵化时数236小时30分(平均温度10.9℃*、总积算温度2577度·时)

温度10—15.8℃、孵化时数196小时35分(平均温度12.1℃*、总积算温度2378度·时)

* 由公式计算得来

150小时, 不过从16℃向上递增时, 每增1℃, 所需减少的孵化时数约为10小时, 而从13℃向下递减时, 每减1℃, 所需增加的孵化时数为30或40小时。由此可见孵化温度每相差1℃时, 孵化时数不是以固定的百分数相增减。然就温度与孵化时数的关系而言, 两者成指数相关。

为了求得温度与孵化时数的关系, 可用 $H = at^b$ 公式表示。H = 孵化时数、t = 温度。通过对表2中的大量试验数字的计算与代入, 求得 $H = 18535.30t^{-1.8230}$

即

$$\log H = 4.2680 - 1.8230 \log t$$

这样我们便可以依据公式, 只要在春季繁殖时间知道太湖中任何时候的某种水温, 便可推知出卵子孵化所需的孵化时数。必须说明, 这样卵子孵化所需要的时数不包括其它因素的影响。至于太湖中的水温状况每年虽然不尽相同, 但可以从当年湖区实际出现的水温测定, 随时都可计算出当年春季繁殖时期太湖短吻银鱼卵子孵化所需的自然孵化(接近)时数。

将表2中的实验数据和由计算来的理论数据制出相关曲线(图1), 可以看出两者接近吻合, 偏离不大。曲线的下端斜度缓, 曲线的上端陡度稍大。这一情况表明, 斜度缓时, 温度对卵子孵出的时间影响较小, 陡度稍大时, 温度对卵子孵出的时间影响较大。这一点从表2中的记录数字亦可得到说明。

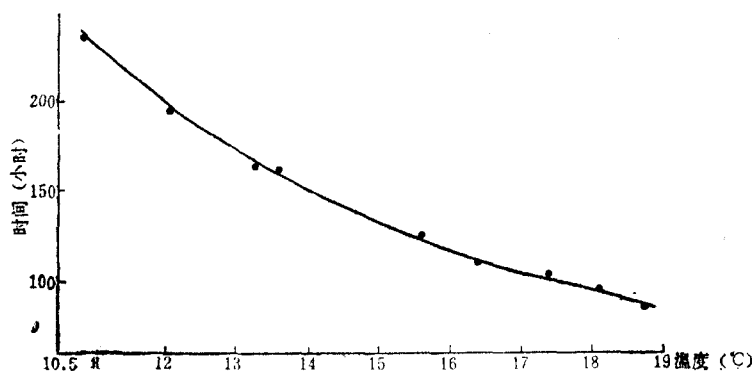


图1 太湖短吻银鱼孵化时间与孵化温度的关系

卵子在孵化过程中, 孵化时数与孵化所需的总积算温度之间的关系是孵化时数越短, 总积算温度亦越低, 孵化时数越长, 总积算温度亦越高。如图 2 所示, 用孵化时数与总积算温度所表示的关系, 两者显然成正相关。

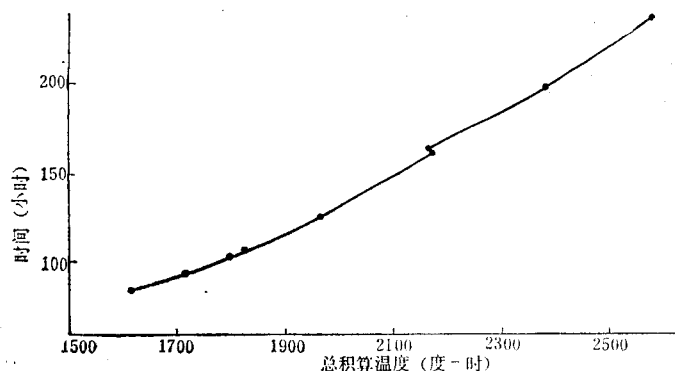


图 2 太湖短吻银鱼孵化时间与总积算温度的关系

在不同的温度下, 卵子孵化所需的总积算温度也各不相同。低温孵化所需的总积算温度较高, 而在温度较高时的孵化所需的总积算温度却较低。如: 孵化温度 13.3℃ 时, 总积算温度为 2,163 (度-时), 温度在 18.9℃ 时, 所需的总积算温度为 1,616 (度-时)。从图 3 中亦可看出各种孵化温度卵子孵化所需总积算温度的情况。

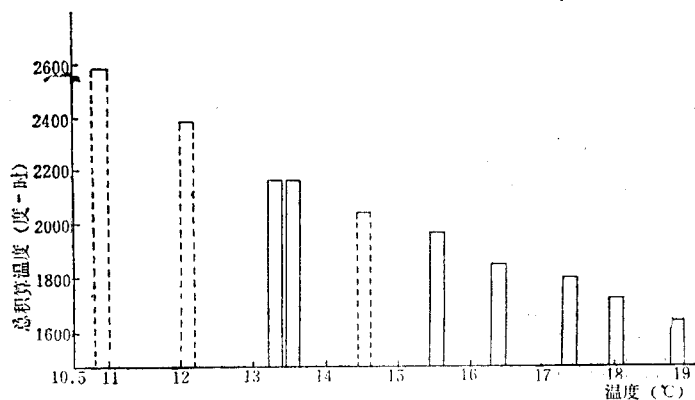


图 3 太湖短吻银鱼各种温度孵化时所需的总积算温度

五、结 论

1. 太湖短吻银鱼春季早期胚胎发育实验观察结果分为 21 个发育期。
2. 从卵裂到囊胚期可以见到发育胚胎在卵膜内有 90° 的转动现象。
3. 温度与孵化有着密切的关系。在实验温度范围内, 孵化时间与温度成负相关。由实验结果代入 $H = at^b$, 求得其关系式为:

$$H = 18535.30t^{-1.8230}$$

或

$$\log H = 4.2680 - 1.8230 \log t$$

4. 依据上列公式计算, 可以随时推知春季生殖时期, 湖区中太湖短吻银鱼在任一温度下所需的孵化时间。

参 考 文 献

- 江苏太湖地区水产中心试验站 1964 繁殖保护资源是淡水渔业稳定增产的主要途径。——江苏太湖地区水产资源繁殖保护工作总结。中国水产 5: 12—13。
- 湖北省水生生物研究所鱼类研究室 1976 长江鱼类。科学出版社。
- 窦鸿身、连光华 1963 太湖的自然地理及水产资源的利用问题。地理 5: 207—210。
- Kinne, O. and E. M. Kinne 1962 Rates of development in embryos of a cyprinodont fish exposed to different Temperature-Salinity-Oxygen combinations. *Can. J. Zool.* 40(2): 231—253.
- Lasker, R. 1964 An experimental study of the effect of temperature on the incubation time, development, and growth of Pacific sardine embryos and larvae. *Copeia* 1964(2): 399—405.
- Omi, H. 1978 The normal embryonic development and the effect of temperature on its speed of the long finned smelt, *Spirinchus lanceolatus* (Hikita) *J. Hokkaido Fish. Exp. St.* 35(2): 10—20.
- Wakiya, Y. and N. Takahasi 1937 Study on fishes of the Family *Salangidae*. *J. Coll. Agric. Tokyo* 14(4): 265—296.
- Yanai, T. 1953 Hatching glands of the bony-fish *Salanx microdon*. *Zool. Mag. Tokyo* 62: 19—22.

EXPERIMENTAL STUDIES ON EARLY DEVELOPMENT OF SHORT-SNOUT ICE-FISH AND THE RELATIONSHIP OF TEMPERATURE TO INCUBATION OF ITS EGGS IN SPRING

Wang Wenbin

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

Zhu Chengde

(Institute of Freshwater Fisheries of Jiangsu)

Zhong Xuanshi

(Institute of Fisheries of Suzhou District, Jiangsu Province)

Zhang Yuling Chen Suzhi

(Institute of Zoology, Academia Sinica)

In the present paper, the early development of short-snout ice-fish, *Neosalanx tangkahkeii taihuensis* Chen, has been described in detail and the temperature between 10.9—18.9°C has been studied in relation with incubation of its eggs in spring during the years 1976—1981 in lake Taihu.

1. The early development of short-snout ice-fish may be divided into twenty-one stages.

2. The developing embryo in the egg membrane has been observed to have turned to an angle of 90° from cleavage to blastula stage.

3. The correlation between incubation time and temperature is a significant negative one, $H = at^b$, and may be expressed by:

$$H = 18535.30t^{-1.8230}$$

$$\text{or } \log H = 4.2680 - 1.8230 \log t$$

4. According to the above formula, incubation time may be deduced from any temperature for short-snout ice-fish at breeding season in spring in lake Taihu.