



28705

鯽魚類的胚胎發育

A. C. 金茲堡著
T. A. 懈特拉弗

科学出版社

魚類的胚胎發育

A. C. 金茲堡 T. A. 傑特拉弗著

張貴寅 趙爾宓譯

科 學 出 版 社

1957年11月

張貴寅 趙爾宓譯

*

科学出版社出版(北京朝陽門大街 117 号)
北京市書刊出版業營業許可證出字第 061 号

上海大众文化印刷厂印刷 新華書店總經售

*

1957年11月第一版 書號：0945 字數：58,000

1957年11月第一次印刷 开本：850×1168 1/32

(沪)0001—1,076 印張：2 3/8 挑頁：1

定价：(10)0.50元

目 录

前言	(1)
緒言	(3)
胚胎发育	(5)
生殖細胞	(6)
授精与魚卵的去粘化	(11)
受精	(14)
卵裂	(20)
原腸形成	(28)
由原腸形成結束至心跳开始的胚胎发育	(34)
由心跳开始至孵出的胚胎发育	(43)
孵出期胚胎的結構和胚胎从膜内孵出的方法	(47)
发育的外界条件	(55)
一般概念	(55)
溫度界限	(58)
氧气与胚胎的气体交换	(60)
照度	(61)
水的性質	(61)
孵育的常規	(62)
一般概念	(62)
发育的速度	(63)
畸形的数量及其結構	(66)
廢物, 它的大小与根源	(68)
养育仔魚是評價孵育常規的标准	(70)
参考文献	(72)

前　　言

在苏联部长會議与苏联共产党中央委员会的“关于扩大食品工业生产及改善其質量”的決議中，給渔业提出在近几年內显著地增加鱼类捕获量的任务。同时，为了恢复有价值的鱼类品种〔鱈鱼类、鮭鱼类、鱸魚(судак)、鲤魚与鯿魚等〕的儲藏量与进一步增加鱼类捕获量，在1954—1956年間，將要进行大量的产业养魚工作：在窩爾加河、庫拉河、頓河、德涅斯特拉河、德涅泊河、庫班河、黑龙江及波罗的海沿岸、西伯利亞与堪察加等地的河流中，以及大的蓄水池，建設39个养魚、产卵-养育与飼养場。

关于增产鱈鱼类的問題急需解决，因为由于在窩爾加河、頓河、庫拉河建立起水利建筑，截断了鱈魚的大部分产卵場。虽然以試驗的形式提出建立人工产卵場，但是还不清楚它的有效程度。因此，关于人工养育鱈魚的工作具有特殊的意义。为了最快地与成功地解决这个任务，需要科学工作者与养魚者—实践者的共同努力。

养魚工作的成功，在頗大程度上依靠于养魚者、他們的智慧与經驗。現在，由于在江河的岸边孵育鱈魚与建設鱈魚养殖場，摆在我們面前的工作，就是研究与改进人工养育过程的許多环节。养魚者积极参加这一工作，是很重要的。为此，他們需要具备关于鱈魚发育的一般概念，以及他們所进行的业务的生物学意义。这些业务包括：获取魚卵、評定它的質量、人工授精、去掉魚卵的粘質、計算受精的百分率、創造能保証胚胎正常发育与其孵出的适宜的孵育条件、养育仔魚与把它們放养至江河內。养魚者應該学会評价发育的典型性、魚卵与仔魚的大小及廢物的根源，他們一定要能够有意識地参与評价这个或那个养魚方法，与改善养育方法的工作。

本書照顧到廣大的養魚者一實踐者，使讀者了解從受精開始至胚胎由膜中孵出為止的鱈魚的胚胎發育，同時也包括那些可能對授精與孵育魚卵有好处的知識。在敘述的時候利用了作者們的材料與觀察，以及文獻上的資料。關於鱈魚胚胎發育的比較詳細的資料記載在我們的著作〔16〕*中，在那本書里也引証了關於獲取成熟的、產業養魚用的魚卵，人工養育，胚胎發育以及部分關於仔魚發育問題的文獻。

我們希望本書不僅使養魚者，同時也使更廣泛的讀者感到興趣。怎樣由結構簡單，常常是顯微鏡下才能看到的微小的魚卵，在短短的胚胎發育時期內，形成結構極其複雜的高等動物的有機體，這個問題是一個永遠使人好奇的自然界的謎，好象幾個世紀以前一樣，到今天它還是那樣有力地激動著人們求知的慾望。

讀者在本書內可以看到，怎樣由他所熟悉的鱈魚類的魚卵發育成仔魚，然后再由仔魚變成成長的鱈魚或碩大的鯉魚。讀者也可以了解許多試驗、知識與主動性，保證鱈魚魚卵正常發育所必要的本領；人們在改造自然，堵塞江河與改變其中的鱈魚的生活條件時，對鱈魚的養育也要關心。

* 此書譯者正在翻譯中。

緒　　言

大多数鱈魚〔欧洲鳇(белуга)、某些鱈魚、閃光鱈(севрюга)与刺鱈(шип)〕都属于迴游鱼类：它們生活在海里，仅在产卵的时候才回到河里来。鱈魚在水流迅速、具有硬底的 10 米深的地方产卵。受精作用在水中进行。水流攜帶魚卵并把它散布开来。魚卵逐渐沉到河底，以其卵膜牢牢地粘在石块或小圓石上。

胚胎发育繼續 2 到 10、甚至到 15 天，依溫度不同而轉移：溫度愈低，发育进行的愈慢。以后胚胎突破卵膜，离开它。仔魚在剛孵化出来的前些天仍以卵黃为营养，在仔魚的卵黃囊內儲藏着大量的卵黃。它們常常浮在水的上层，逐渐被江河的水流帶走。不久仔魚便开始主动地攝取小甲壳类、蚊子的幼虫及其他的食物。通常仔魚在河里停留一些时候(有时停留几个月)，然后游到海里去。起初，稚魚生活在河口附近，以后才进入海洋中，鱈魚在海洋中生長与生活許多年，直到性成熟，閃光鱈在 10—13 岁、鱈魚在 8—17 岁、欧洲鳇在 16—18 岁时性成熟。

鱈魚达到性成熟状态之后，在产卵期游入河中。在河口找到的鱈魚，它們的性产物还未完全成熟。只有在通常离河口很远的产卵場內，魚卵与魚精才能完全成熟，变成比較流动的状态。产完卵以后，鱈魚再回到海里，在那里生活到下一次产卵迴游。

鱈魚的寿命很長：曾經捕到 53 岁的鱈魚，1926 年在烏拉尔河的河口曾得到一条約有 75 岁的欧洲鳇。它的体重有 1 吨多，并得到 180 公斤魚卵。还曾采到过更大的、1 吨半重的欧洲鳇。

有些鱈魚，如欧洲鳇、黑龙江鱈、紅鱈(стерлядь)、犁吻鱈(лопатонос)經常生活在河中。

近来，堤坝堵塞了魚类在許多河里通向产卵場的去路。这样

就使得只能进行鱈魚的人工繁殖。Н. Л. 赫尔比里斯基 (Гербильский) 研究出了在下游区域由双亲获得成熟的魚卵与魚精的方法。为此目的, 需往双亲背部肌肉中注射研碎的、溶于生理鹽水中的魚的垂体——內分泌腺, 其激素能刺激性产物成熟。

注射垂体素的方法, 使得我們可能在江河的下游主要漁場附近建立鱈魚养殖场, 广泛地发展人工养育鱈魚的工作。俄罗斯鱈、闪光鱈、欧洲鱈与紅鱈最有实用价值, 現在已經在許多大养殖场內养育它們。

本書專門記述它們的发育。由于这几种鱈魚的发育很相似, 我們將以一般形式叙述, 仅仅在各个种类有所不同的地方, 才單独提出来。在图上描绘的是在頓河下游、罗果日基諾庄的养魚場中所采到的黑海—亞速海鱈 (черноморско-азовский осетр) 的胚胎 (图版 XIX, 图 1 与图 3, 是闪光鱈与紅鱈的胚胎图除外)。所有的图放大倍数都一样 (比例尺附註在图版 I 下面的图 2Б 里)。

胚胎发育

胚胎发育从受精作用开始，也就是从生殖細胞，雌性的——卵与雄性的——精子相融合开始。受精卵——这已是新的有机体，在适宜的条件下，它經過一系列的連續的形成过程，变成仔魚、稚魚与成年魚。

受精卵——这是一个細胞。它經過多次分裂(卵裂过程)。在所产生的細胞(分裂球)之間逐漸形成腔，受精卵便变成里面具有腔的多細胞球体——囊胚。由于囊胚壁細胞經過复杂的移动的結果，形成原腸，胚胎变成两层然后变三层。以后，发生最重要的器官系統——神經、排泄、肌肉与循环系統——的原基。不久，心臟开始跳动，肌肉开始收縮，变成可以活动的胚胎。尾部迅速生長，胚胎获得游动的能力，起初，它被膜所限制。最后，胚胎穿破卵膜，抛弃它，变成仔魚。仔魚營独立生活，并且逐漸变成稚魚，按其構造上的主要特点已与成年魚非常相似。

为了叙述方便起見，把胚胎的一系列連續的变化分成各个时期。給每一时期命以一定的名称或一定的順序号码。时期的数目——可多可少：依叙述的詳尽程度可以多分或少分。在鱗魚的胚胎发育中，我們描述了 36 个时期，其中每一时期都有自己的順序号码与自己的名称^[16]。

除这样划分以外，在发育过程中，可以根据发育着的胚胎对于环境的不同关系的特点，分成各个时期(在上述的書^[16]內有詳細的記載)。在鱗魚胚胎发育中，可以区分出五个阶段：受精、卵裂、原腸形成、由原腸形成結束至心臟开始跳动的发育、由心臟开始跳动至孵出。

在开始叙述胚胎发育以前，先討論鱗魚的卵与精子的結構。

生殖細胞

卵

在准备产卵的成年雌魚体内，卵由卵巢中排出（排卵），游离于体腔中，沉没在粘着的体腔液内。雌魚所产出的卵的数量很多。在体形比較小的紅鱈有八千到十一万九千魚卵之多⁽⁵⁾，在比較大的鱈魚，魚卵的数量能达到数百万——在欧洲鱈能产生二百八十万、鳇（калуга）能产生四百一十万⁽¹³⁾。

卵的外形 單个的魚卵体积比較小——它的直徑由 2 毫米（紅鱈魚卵）至 4 毫米（欧洲鱈魚卵）。魚卵为圓形，或者往往稍微長一些。顏色为灰褐色。卵有极性的結構，无论在其内部結構或外表的顏色都能显示出来：卵受精以后向上的部分叫做动物极，通常比下面顏色均匀的植物极明亮，在动物极可以区分出一到三个暗色的同心圓圈与中央的明亮的极性斑点（图版 I, 图 2）。在不同的雌魚，甚至同一雌魚所产出的許多卵，它們的色素图象都可能不一样。这种初期的图象对于以后的发育的意义，我們知道的还很少。但是，可以有把握这样說，无论是否具有一个、二个或者三个暗色圓圈的卵，都能形成正常的仔魚。也有的魚卵，由于上部所积累的色素过多，甚至比下部顏色还要暗，圓圈也完全分辨不出来，仅仅在其中央保存有不大的、比較明亮的极性斑点〔在頓河鱈（донский осетр）常能看到〕，这样的魚卵也能发育成正常的仔魚。有时，但是很少見，魚卵完全沒有暗色色素，而呈現淡黃色〔在白化病魚（рыб-альбиносы）可以找到这种魚卵〕。

卵的結構 和一切細胞一样，雌性生殖細胞的主要部分，也是細胞質与細胞核。在成熟的鱈魚卵中很难看到細胞核。早在成熟期，核膜即溶解，分裂着的細胞核在动物极部分的中心，靠近卵的表面，以后在那里分出两个小的細胞——极体。在卵开始能够受精以前分出第一个极体。在精子鉆入卵之后分出第二个极体。

与卵的特殊任务——产生新个体的开端——相联系，在它的細胞質內含有大量的儲藏的營養物質——卵黃与脂肪。卵的极性結構也表現在这些物質的分布上：大的卵黃顆粒与脂肪小滴蓄积在卵的植物极，在动物极集中着活动的細胞質的主要物質，仅含有少量小的卵黃顆粒。与儲藏物質及細胞質的分布不均匀相适应，卵的比較大的植物极部分以后仅形成胚胎的腸管，而所有其他的器官都是由体积比較小的、富有細胞質的动物极部分形成。

卵外面复盖着三层膜——两层卵黃膜与外面的膠膜(图版II, 图 1A)。在未受精卵，它們比較薄，并且彼此紧密地相貼着，只有在高倍显微鏡下才能分辨出它們。在受精以前，膜不很坚固，卵很容易受損傷。在用針操作和在由雌魚采取魚卵时，考慮到这点是很重要的。

与卵的上极相对的部分的膜，比其他部分的稍微薄些。这里約有十多个小管，叫做卵孔管。在受精时，精子可以經過这些小管，进入卵內。膜本身比較致密，精子不能穿透它(例如在蛙受精时則能穿透)。

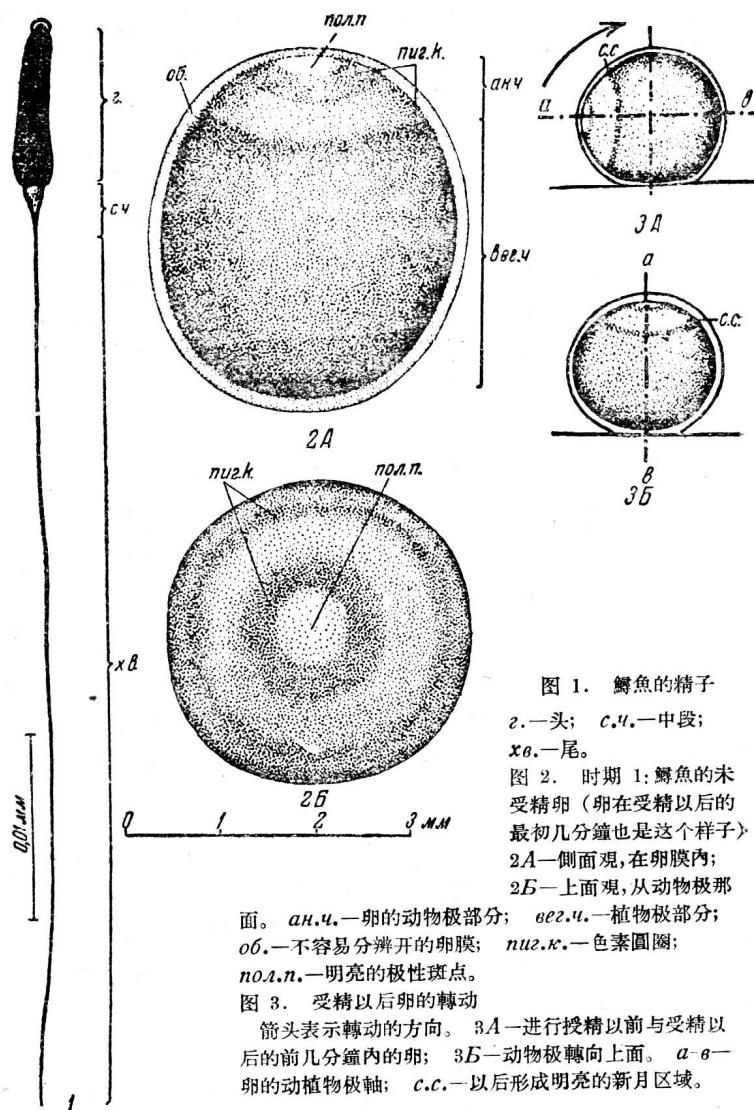
卵在水中能保持相当長時間的受精能力，这是由于，起初仅卵的下部周圍开始膨脹，在卵孔管部分几乎不发生变化。据証明，把魚卵放入水中以后，經過 30—40 分鐘(有时甚至經過几个小时)，精子尙能进入卵內。但是，在把卵养育在水中的时候，能受精的卵的百分率显著地降低。

魚卵的質量 魚卵具有不同的質量，这不仅表現在它对受精的能力，同时也表現在受精卵以后的发育上。

在好的魚卵，当进行授精时，受精率能超过 80%，甚至 90%；如果这种魚卵是在良好的条件下孵育，那么几乎不会产生廢物，孵出来的仔魚都有正常的結構。

但是，并非經常都能得到这种魚卵。如果剖开雌魚較早，卵还没有完全成熟，就人工地由卵巢取出卵来，或者相反，剖开的过晚，

图版 I



这时魚卵會長期地在魚體腔內存留，則會有或多或少的魚卵不能受精。如果把雌魚養育在不良條件下，例如在水溫過高時，也能看到類似的現象。

在許多情況下，質量不好的魚卵在外形上就可以看出來。有時雌魚產生“死魚卵”：這樣的每個魚卵很軟，卵的部分破裂以後，由其中流出乳白色的內含物。不要用這種魚卵進行授精。在另一些情況下，魚卵容易被壓碎，放在手指之間可以把它壓碎，但是它自己不致裂開——這是“弱魚卵”。這樣的魚卵通常可以受精與孵育，但是在孵育這種魚卵時不一定能得到好結果。在洗滌的時候，弱魚卵容易被損壞，也容易產生許多畸形構造的胚胎。這種魚卵往往在孵出仔魚以前就可以看到很多廢物。也有的魚卵，在外形上就表現出其中進行着分解、退化過程：卵的動物極的色素圖象破壞，色素形成不規則的堆積，這樣的卵看樣子就很不好。這樣的卵通常完全不能發育。

但是也有這種情形，在外形上看好象是正常的卵，授精之後才知它的受精率很小。這種現象的原因是各種各樣的。在魚卵沒有成熟以前也是這樣的。如果在從雌魚採取魚卵之前，雌魚生長在不良條件之下時，也能看到這種情形；這時，早先能夠受精的魚卵現在失去了這種能力，而退化的變化尚不足以引起卵的外形發生變化。最後，在雌魚體內還有一部分（有時是很大一部分）卵不受精就開始發育（所謂孤雌發育，關於這個問題以後還要談到）；這種卵也不能再受精了⁽¹⁶⁾。

在養魚業的面前擺着一個最重的任務——發現早期評價魚卵質量的方法，以便在受精之前就能知道，魚卵能否很好的受精，以及它們能否形成生活力強的仔魚。雖然在這方面有過一些嘗試，但是現在還沒有研究出可靠的與便於在實踐上應用的方法（詳情參看⁽¹⁶⁾）。

精 子

如果雌魚能產出大量魚卵，那麼雄魚所產生的精子要比它的卵多許多倍。精子數量很多：在1立方毫米精液中含有1千萬（通常含有2百萬—5百萬精子^[34]）。

精子有一個細杆狀的頭（几乎完全是由核質構成），頭的後端稍為膨大，其後是短的中段與長的細尾（圖版I，圖1）。與貯藏大量營養物質的卵相比較，精子呈線形；精子全長約有0.05毫米，頭寬0.001—0.002毫米（即是比卵的直徑小1000—4000倍）。

如果取一滴精液放在載玻片上，置於顯微鏡下觀察，在高倍鏡下我們可以看到，精子並不活動。但是只要加些水，精子便開始迅速游動，彎曲的尾象鞭毛一樣的運動。為了使受精作用成功，加些水使精子主動的活動是很重要的。在質量不好的精液中，精子不太活動，其中有很多精子僅僅尾能擺動而不能移動位置，也有的完全不能運動。

精子在水中只能生活有限的時間，因為它們主動運動，消耗許多能。在大多數硬骨魚的精子在水中保持活動性的时间很短^[42]：鮭魚的精子為45秒鐘，淡水鮭、白鮭及嚮爾加鮭的精子為1分鐘，鱸魚的精子為1.5—2分鐘，鯉魚的精子為1.5—3分鐘，狗魚的精子為3—4分鐘。鱈魚的精子在水中生活10—15分鐘時，它的活動性不致顯著的減低，在個別情況下活動性能保持數小時之久^[33,34]。這可能與鱈魚在河中急流處產卵有關，卵與精子在那裡迅速地散開。在這種條件下，精子長期地保持活動性與卵長期地保持受精能力，就保證了受精的巨大有效性。

不加水的時候，精子不活動，它能很長時期保持生活力，特別是在低溫（1—4°）時。因而為了保存精子可以把它放在乾器皿內，置於冰上。在用這樣保存5—6晝夜的精液授精時，所得到的魚卵受精率及孵育仔魚的百分率，與用新鮮精液授精時一樣。但是也

有这种情况，在两晝夜之后所有的精液全部死亡^(33,34)。在个别实验里，有的精子能生活21天⁽⁴³⁾。

在几乎透明的鱼的精液内，精子很少，在保存它们到2—3天时便会死亡。如果把几个雄鱼的精液搜集在一个器皿内，也是这样⁽⁴³⁾。把睾丸碎块保存在寒冷地方的实验没有得到成功：在前几晝夜精子便全部死亡⁽³⁴⁾。

授精与鱼卵的去粘化 (обесклейвание)

在自然繁殖时，成熟的鱼卵由雌鱼体腔进入输卵管内，经过生殖孔逐渐地排入水中。雄鱼也把精子产到那里。精子在水中主动地游动，与卵相遇之后，进行受精。

在繁殖鱈鱼的时候，养鱼者应保证卵与精子相遇。为了这个目的研究出了采取鱼卵与鱼精的方法，以及人工授精的方法。正确地进行这些手续对于保证以后孵育的成功是很重要的。

在人工繁殖时与自然产卵不同，需要一下子从雌鱼取出全部鱼卵，这对鱼卵的质量有一定程度的影响，在鱼卵中同时可能有的卵过度成熟(先排出的卵)，有的不够成熟而不能受精。在质量较好的鱼卵中这种鱼卵较少(占百分之几)，在采取鱼卵的时机不合适时，可能具有这种鱼卵。这样一来，采取鱼卵的时机有很大的意义。

建议⁽²⁴⁾在按摩鱼腹时出现第一部分鱼卵之后，经过1—2小时，再采取鱼卵。在成熟的雌鱼；鱼卵进入体腔内；如果提起雌鱼鱼头来，那么由于腹壁形成巨大的压力，鱼卵便自动地由生殖孔流出来。用小槌震动成熟的雌鱼的鱼头，切断鳃血管(以使血液流出，而在取鱼卵时所切断的地方少流血液)，先在下面放一个盆，然后由生殖孔至胸鳍水平剖开腹壁；所有的鱼卵与体腔液便流入盆中。如果有一部分鱼卵没有排出来，而它和卵巢又容易分开，就可以用手取出它来。这样的鱼卵需要与排出的鱼卵分开，单独地授精与孵育，因为它之中有一大部分鱼卵没有成熟，也有的在把它与卵巢

分開時受到損傷，不能受精。並且它們的受精百分率的低下通常是由於水霉菌的大量發育。所以，把這樣取出來的魚卵與具有較高的受精率的排出來的魚卵混在一起，是不恰當的。

於排完卵以後，在第一部分魚卵中有時出現發粘的魚卵團塊，在授精以前要把這種團塊除去。

當把魚卵收集在盆內時，剩餘的體腔液需要倒掉，因為它妨礙受精。

在採到魚卵之後立刻進行授精，才可以得到最好的效果。如果需要等一個短時期（例如在由幾個雌魚采得魚卵，而雄魚不夠用時），則應該把魚卵保存在體腔液中，在授精以前再把剩餘體腔液倒掉。魚卵與空氣接觸而乾燥時，迅速失去受精的能力。這可能是由於直射的太陽光線與高溫的作用。因而在授精之前保存魚卵與進行受精作用都需要在陰影地方，或是遮住陽光進行，在熱天要避免拖延授精的時間。

在採到魚卵時，把精液收集在單獨的干器皿中。應該採取2—3個雄魚的精子：在這種情況下可以避免因為其中一個的精液質量不好而不能授精。在把精液加至魚卵以前，需要往精液中加些水，象 B. П. 符拉斯基（Враский）於 1856 年所研究出的“乾受精法”（當時是這樣稱呼這種方法的）一樣。在即將授精之前再往精液中加水，因為精子甚至短時期在水中存在也能減低它的活動力。在養鱈業常常採用改變的符拉斯基方法：由雄魚取出的精液放在單獨的器皿內，然後澆在魚卵上，或者直接讓精子流在魚卵上，然後再加水。這時，在未稀釋的精子過多的地方，受精作用進行的不正常：可能會有過多的精子進入卵內；這樣的卵常常發育成畸形，胚胎也常常在未孵出之前就已死掉^[16]。為了避免這個缺陷應該採用符拉斯基的原來方法，關於這個方法，K. 凱斯列爾（Кесслер）在 1863 年曾寫道：“就在於把魚卵事先放在乾器皿內，將用少量水稀釋的魚精澆在魚卵上。”

在漁業發展過程中，于 B. П. 符拉斯基提出自己的方法以前，曾采用“濕”授精法：先把魚卵，然後把魚精壓擠入盛滿水的器皿中，讓它們在那裡混合。但是，因為許多種硬骨魚的卵與精子在水中很快就失去受精的能力，在用“濕”授精法時，受精的百分率常常很低；因為這個緣故，這個方法在各地都被符拉斯基的方法代替。在 1919 年 П. А. 馬斯洛夫(Маслов)^[28]提出了改進的鱈魚“濕”受精法：多次地用水洗滌魚卵直至將全部體腔液除淨(需用 30 分鐘以下)，然后再把精液倒入淹沒魚卵的水中。П. А. 馬斯洛夫得到了很高的魚卵受精率，因為鱈魚的卵與精子在水中很長時間保持受精能力。雖然如此，但是無論是對於硬骨魚，或是鱈魚都應該盡量採用符拉斯基的方法：在按照馬斯洛夫的方法長時間浸洗魚卵的體腔液時，未受精卵具有柔軟的膜，很容易受到損傷；另外，在水的作用之下未受精卵常常失去受精的能力，變為孤雌發育。

在受精時加入的精液的數量有很大的作用。正象我們已談過的，過多的未以水稀釋的精液引起受精過程進行的不正常，部分胚胎畸形發育(如果在加至魚卵以前，先以水稀釋精液，那麼即使精子稍微多些也沒有什麼害處)。另一方面，在精液數量不足時，受精的百分率也低。我們建議每千克魚卵採取 0.5—5 毫升的精液(在精液的液體的情況下還要多些)^[6, 34]。這很有趣，如果採取 0.5 毫升的精液，對於閃光鱈來說則每一個卵平均約可得到 2 萬精子^[34]。當把精液再稀釋 20 倍時(每個卵約只得 1 千個精子)，則只有個別的卵才能受精^[35]。大概在用這種濃度的精液授精時，在直接靠近魚卵的卵孔的地方精子很少，而其他距離較遠的地方的精子不能在授精過程中的短短幾分鐘內游至卵孔。

在加入精液以後經過幾分鐘之後，受精卵的膜開始粘化。在養鱈業曾提出的孵育法，在孵育時與在自然界中一樣，魚卵在粘着狀態發育^([38])，詳情參看^([16])。在採用其他方法時[其中也包括現在養鱈業中採用的 П. С. 尤申科(Ющенко)的方法]，在魚卵粘