

天然水域魚類增殖學

參考文獻

第一集

上海水產學院

一九五九



鲫鱼和金魚胚胎发育的分期

李 冀* 汪安琦 崔道枋 牟家宜
王春元 張瑞清 宁益華 張乃昌

(中国科学院动物研究所遗传组)

引 言

金魚具有多数明显的变异,而且不难飼育。虽然每年只能繁殖一代,但是每次产卵的数目很多,易于进行統計学处理。因此它是研究遗传学的好材料。我国著名生物学家陈桢教授(1928, 1934)曾对金魚的透明鳞、紫色、蓝色等特征的遗传方式进行过詳尽的研究。Berndt (1925, 1928)对金魚的体形、体色、尾鳍的单、双和长、短等特征的遗传方式进行过初步的研究。松井佳一(1934)对金魚的龙睛、透明鳞、双尾和双臀等特征的遗传方式进行过研究。Goodrich (1929, 1931, 1935)的工作除証实了陈桢教授的工作外,也对透明鳞和体色等特征的胚后发育过程提出了一些材料。Battle (1940)对金魚的发育曾进行过初步的观察。

我們认为只有对金魚的发育进行詳尽的研究,了解某些遗传特征正常发育所需要的条件,才能借控制外界条件来控制該遗传特征的发育。本文即为一系列研究的开端,它的目的在于观察金魚正常发育的分期,并观察在发育过程中某些遗传特征的分化时期。

材 料 和 方 法

实验材料包括野生鲫鱼和紅鲫鱼、珠鳞、透明鳞等三个不同品种的金魚。现在将这四种魚身体各部的特征列表比較如下:

品 种 名 称	体 形	头 型	眼	臀 鳍 和 尾 鳍	鳞	体 色
鲫 魚	长 身	平头型的狭头	正常眼	单臀、单尾	正常鳞	灰色
紅鲫鱼	长 身	平头型的狭头	正常眼	单臀、单尾	正常鳞	橙紅色
珠 鳞	鈍棱形	平头型的狭头	正常眼	双臀、双尾	珠 鳞	五花
透明鳞	短 身	平头型的宽头	龙 睛	双臀、双尾	透明鳞	透明

种魚选择 鲫鱼系采自野外的2岁魚。各品种金魚則采用經过3代自交的純系个体,且皆为2岁者。采用2岁魚作为种魚的原因是它們的繁殖能力較大,既不会象1岁魚那样只产少数的卵,也不会象4、5岁魚那样,繁殖机能逐渐衰退。雌、雄魚的鑑別主要依鳃盖或胸鳍上是否有“追星”的存在。

本文于1958年12月9日收到。

* 哈尔滨医学院进修生。

授精前的处理 将种鱼选出后,即将一雌一雄放入鱼缸中,鱼缸中预先放入一束狐尾藻。这样,次日早晨4—10时之间(鲫鱼略早,在2—6时之间),雄鱼开始追逐雌鱼,它用自己头部顶撞雌鱼的腹部。这种行为表明雄鱼体内已有充分的成熟精液。这种追逐刺激雌鱼体内卵的加速成熟和排放。经过一时期的追逐后,即将雌、雄鱼分开,否则雌鱼可能将卵排到藻叶上。用右手握着被追逐过的雌鱼的头部,以拇指轻压其腹部,如有成群的卵排出,则可用来进行人工授精。否则需将雌鱼与雄鱼重新放入鱼缸中,使它们再行追逐,直到雌鱼排出了成熟的卵为止。

人工授精 先处理雄鱼。取一11厘米×2厘米的平皿,先以清水浸湿皿底,再用左手轻握雄鱼尾柄,使它不致左右摆动,右手轻握头部将雄鱼置于平皿中。用右手拇指和食指由前向后轻压腹部两侧,即有白色精液由生殖孔中流出。连续轻压5—10次,压出的精液即足够一次授精所需。将挤出的精液暂时放在平皿中,然后再处理雌鱼。取一11厘米×2厘米的平皿,皿中预先放入若干片2.5厘米×2厘米的小玻片。用右手轻握雌鱼头部,将鱼放入盛满清水的盆中,用左手持平皿浸入清水中,并放置在雌鱼的生殖孔下方。再用右手拇指轻压雌鱼腹部两侧,成群的卵即排入平皿中。当排至适量时,放开雌鱼,迅速摆荡平皿,使卵群均匀散开,呈散于小玻片上,然后将平皿中的清水倾出。再向盛有精液的平皿中倾入清水20毫升,略为摆荡,使精液得以均匀的稀释。然后,将稀释的精液倾于卵群上。如果稀释精液的液面不能漫过卵群,则可再滴入一些清水,使稀释的精液漫过全部卵群。这样即可保证精子能从不同位置的卵孔中钻入。以上各项操作应力求迅速,在2分钟内完成。10分钟后,用清水冲洗卵群3次以冲去盛余的精液,人工授精即告完成。这种人工授精方法可使受精率达到90%以上。

为了避免不同温度对发育的影响,我们于人工授精过程中完全采用25℃的清水进行各项处理。

恒温处理 恒温水槽(图1)由电热棒和水银温度调节器组成,控制温度为25℃。为了避免电流或离子对发育的影响,我们并未将受精卵直接放入恒温水槽中。将载有受精卵的小玻片放入6厘米×1.5厘米的小平皿中,此小平皿再放入恒温水槽中的11厘米×6.5厘米的结晶皿内。结晶皿中盛有清水,深约4厘米。观察时将小平皿取出置于双筒解剖镜下观察。结晶皿中的清水每12小时全部更换一次,以保证胚胎发育的需氧量。

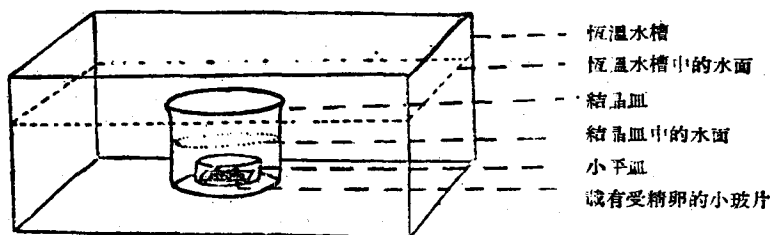


图1 表示受精卵放置的方式

发育的观察 每次授精的卵不少于1,000,但是我们并不观察它们的全部。我们只选择附着有36个以上受精卵的小玻片,每片作为一组,每次观察5组,由5个人同时进行

观察。由于鯽魚和金魚卵的发育必須在双筒解剖鏡下观察,而且有些发育时期又很短促,所以不可能于一短時間內观察完更多的卵。这样,我們就选定了 30 这一数目。

由于鯽魚和金魚的胚胎是透明的,所以我們得以在双筒解剖鏡下直接观察,一般不需要固定染色制成标本。记录方法也是在低倍显微鏡下直接进行生活显微摄影。从孵化期以后,由于幼魚的体积較大,未能进行显微摄影,也未及时繪出图象,这实在是我們工作中的一个缺陷。

分期方法 同一組內有 $1/3$ 以上的个体显出某期的特征时即作为該期的开始,或前一期的結束。

观 察 結 果

鯽魚和金魚的发育从受精卵开始,到幼魚的体形分化和鱗片形成时为止,根据形态或生理变化中显著的新特征的出现来划分发育时期,共可分成 44 个时期。现在将各发育时期的特征記述如下。

第 1 期 受精卵期: 初排出的未受精卵的卵質中充滿卵黃顆粒而不透明,質膜与角質卵膜密接不分。受精后,質膜与角質卵膜分离而形成卵周隙,卵黃顆粒开始流动而卵黃轉呈透明。卵排入水中后虽不受精,也有卵周隙和胚盘的形成,但是以后不进行分裂(图版 I 图 1、2)。

第 2 期 1 細胞期: 卵黃中的小卵黃粒流向上方,而大卵黃粒仍留于下方。卵黃的上方表面上,卵質集中形成一隆起的胚盘,看来有如一个細胞(图版 I 图 3)。

第 3 期 2 細胞期: 細胞沿經綫分裂,形成大小相等的 2 个細胞(图版 I 图 4)。

第 4 期 4 細胞期: 細胞也沿經綫分裂,而分裂面与第一次者垂直,分成大小相等的 4 个細胞(图版 I 图 5)。

第 5 期 8 細胞期: 有两个經綫分裂面,都与第一次分裂面平行,分成 8 个大小相等的細胞,排成 2 列(图版 I 图 6、7)。

第 6 期 16 細胞期: 也有两个經綫分裂面,且都与第二次分裂面平行,分成 16 个大小相等的細胞,排成 4 列。此时,卵黃开始了緩慢的变形运动(图版 I 图 8、9)。

第 7 期 32 細胞期: 周围的細胞仍沿經綫分裂,中央部分的細胞进行水平分裂。分裂結果所形成的 32 个細胞中,中央部分者較大,而周围部分者較小。此时卵黃表面开始出现 1 或 2 条暗褐色物質相集而成的暗紋(图版 I 图 10)。

第 8 期 64 細胞期: 周围的細胞进行水平分裂,中央部分的細胞沿經綫分裂。分裂結果所形成的 64 个細胞排列成 2 层(图版 I 图 11)。

第 9 期 高囊胚早期: 囊胚层上的細胞数目增多而体积变小,排列成 3—4 层。囊胚层的形状与 64 細胞期者差別不大(图版 I 图 12)。

第 10 期 高囊胚晚期: 囊胚层上的細胞数目更多而体积更小,排列成多层。囊胚层在卵黃上方形成一个半圓形隆起(图版 I 图 13)。

第 11 期 平囊胚期: 囊胚层上的細胞平展于卵黃上方,細胞体积更小(图版 I 图 14)。

第 12 期 原腸胚早期: 囊胚层开始扩展于卵黃上部,囊胚层的边緣上沿一环形区

域,細胞分裂加速而堆集加厚,形成胚环。胚环某区上的特別加厚部分即为胚盾(图版 I 图 15)。

第 13 期 原腸胚中期:囊胚层繼續扩展,包围了一半卵黄。胚环向下方移动;胚盾也漸伸长,伸展于囊胚层的表面(图版 I 图 16)。

第 14 期 原腸胚晚期:囊胚层包围了卵黄的大部,胚环已移到卵黄的下部。胚盾变窄而中枢神經系統的原基明显(图版 I 图 17)。

第 15 期 胚孔封閉期:囊胚层完全包围了卵黄,胚体开始形成。此时,中枢神經系統前端膨大成脑,胚体中部有 1—2 对体节出現。胚体尚无其它分化(图版 II 图 18)。

第 16 期 前脑形成視泡期:前脑明显,其兩側膨大形成視泡。此时,脑已分化成前脑、中脑、后脑三部分、尾端粗鈍。胚体中部分化出 3—5 对体节(图版 II 图 19)。

第 17 期 視泡形成中腔期:視泡原为一实心器官,此时其中部形成一狹隙。胚体已有 6—14 对体节(图版 II 图 20)。

第 18 期 听板形成期:后脑的后方兩側,各形成一橢圓形的淡色結構,这就是听板。胚体有 15—16 对体节(图版 II 图 21)。

第 19 期 嗅窝形成期:前脑前方,外胚层加厚而形成嗅窝。胚体有 17—19 对体节(图版 II 图 22)。

第 20 期 晶状体形成期:与視泡相对的外胚层形成了晶状体,耳中出現了泡状狹隙。卵黄囊形成一盲囊,伸入胚体尾部中,这就是后腸。胚体有 20—21 对体节,并开始緩慢的收縮(图版 II 图 23)。

第 21 期 中枢神經系統形成中腔期:最初前、中、后脑中出現了狹隙,以后中脑和后脑中,狹隙扩大成腔。胚体有 22—23 对体节(图版 II 图 24)。

第 22 期 中脑形成視叶期:中脑侧壁加厚而形成視叶,胚体有 24 对体节(图版 II 图 25)。

第 23 期 心跳期:头部下方有一搏动的小管,这就是心脏。此时,視盂壁上出現色素,胚体有 25 对体节(图版 II 图 26)。

第 24 期 耳石形成期:耳中分散的鈣質顆粒集中形成 2 块暗色而細小的耳石。胚体有 26—27 对体节(图版 II 图 27)。

第 25 期 循环期:最初卵黄囊表面堆集有成羣的血球,以后这些血球由不同路径,緩慢地流回心脏。胚体有 35 对体节(图版 II 图 28)。

第 26 期 腹腔形成期:胚体腹側形成了腹腔壁,卵黄囊表面的血球流动加速。不久,耳的后方,胚体兩側出現一对淡色橢圓形結構,这就是胸鳍芽(图版 II 图 29)。

第 27 期 总主靜脉形成期:胚体中部腹面出現一条粗大的血管,管壁上有分散的黑色素細胞,該血管引导血液从背側經卵黄囊表面流入腹側的靜脉竇中,这就是总主靜脉。不久,腹腔壁、卵黄囊表面和胚体背側都出現黑色素細胞(图版 II 图 30)。

第 28 期 尾鳍形成鳍膜期:尾端原为一尖細的芽,此时出現扁圓形的鳍膜。从这时开始,金魚的双尾鳍开始分化,双尾鳍的鳍膜腹叶較大(图版 II 图 31)。

第 29 期 尾鳍出現鳍条期:尾鳍鳍膜中出現輻射排列的鳍条。(图版 II 图 32)

第30期 孵化期: 孵化时, 尾部先借摆动冲破角质卵膜, 以后胚体才脱出卵膜。初孵化的幼鱼身体弯曲, 卵黄囊大而呈椭圆形。口已开, 鳃部仅为一凹沟, 全身的循环明显可见。脊索和肌节都很清晰。身体背面皮肤上, 腹腔壁上和卵黄囊表面有分散的黑色素细胞。胸鳍上已有鳍条和循环。尾鳍上鳍条明显; 在双尾鳍中, 背叶是单的, 腹叶是双的。背鳍膜后方连于尾鳍, 尾鳍的腹侧前方又与臀鳍膜和腹鳍膜相接。此时, 金鱼双臀鳍与单臀鳍开始分化; 腹鳍膜还不显著。

初孵化的幼鱼侧卧不动, 靠卵黄囊中的营养物质生长(图版Ⅱ图33)。

第31期 鳃循环期: 幼鱼身体伸长, 卵黄囊已缩小而形成一前端膨大, 后端细长的囊。鳃部有4对鳃, 其中可看到5对入鳃动脉的血液循环。此外, 鳃的前部有一个小突状的结构突向后方, 这就是鳃盖膜。此时, 先是头部, 以后是全身背侧皮肤上出现黄色素细胞。幼鱼仍侧卧不动。

第32期 鳔形成期: 初形成的鳔还借鳔管与消化管相通。幼鱼的鳃盖膜可动, 但尚未遮盖鳃的全部; 眼已能不断转动。幼鱼静止时不再侧卧而保持端正的体位。

第33期 下颌形成期: 幼鱼的卵黄囊更为缩小, 下颌形成并可动。鳔的背面出现黑色素细胞。

第34期 游动期: 鳔中已充满气体, 所以其轮廓清楚。幼鱼的卵黄已耗尽, 开始自由游动与摄食。

第35期 肝形成期: 幼鱼摄食后不久, 心的腹侧后方出现一个三角形, 灰黄色的器官, 这就是肝。在双筒解剖镜下可以清晰地看到肝小叶。此时, 头部背面皮肤中的黑色素细胞收缩成圆点状而不呈分枝状; 吻端和鳃盖膜腹缘上都出现了黑色素细胞; 尾鳍基部也形成了黑色素细胞和黄色素细胞的堆集。幼鱼的下颌不断运动, 消化管中充满食物。

第36期 鳃盖膜形成期: 鳃盖膜已完全遮盖了鳃。脊索末端弯向上方, 尾鳍中形成了间质的堆集。

第37期 尾鳍形成骨质鳍条期: 尾鳍中的间质开始形成了骨质鳍条。胸鳍上出现了一圈色素细胞, 背鳍膜和臀鳍膜中都出现了色素细胞和间质的堆集。此时, 金鱼的双尾鳍已散开, 所以很易与单尾鳍者相区别。

第38期 鳔分二室期: 鳔的中部内缢而分成二室, 鳔的表面上黑色素细胞增多。

第39期 背鳍形成骨质鳍条期: 背鳍中的间质形成了骨质鳍条; 和尾鳍相连的背鳍膜尚未消失。

第40期 臀鳍形成骨质鳍条期: 臀鳍中的间质形成了骨质鳍条; 和尾鳍相连的臀鳍膜尚未消失。此时, 金鱼的双臀鳍与单臀鳍有了明显的分化。

第41期 胸鳍形成骨质鳍条期: 胸鳍中的间质形成了骨质鳍条; 背鳍和尾鳍之间、臀鳍和尾鳍之间的鳍膜逐渐消失。腹鳍膜中部由间质堆积而成一个小突起, 这就是腹鳍分化的开始。此时, 全身背面皮肤中的黑色素细胞都收缩成圆点状, 而且排列紧密。

第42期 腹鳍形成骨质鳍条期: 腹鳍中的间质形成了骨质鳍条, 腹鳍膜仍存在; 背鳍和尾鳍之间、臀鳍和尾鳍之间的鳍膜已消失。

第43期 体形分化期: 金鱼的长身、短身和钝梭形的体形已明显可分。透明和五花体色的金鱼也开始褪色, 所以和其他体色者有了分化。腹鳍膜尚未消失。此时, 珠鳞金鱼

表 1. 鯽魚和金魚发育时程表

发育时期	开始时间 [†] (授精后时数)	各期內時間 (时数)	測定次數
第 1 期	受精卵期	0	5
第 2 期	1 細胞期	0.73±0.09	5
第 3 期	2 細胞期	0.90±0.20	5
第 4 期	4 細胞期	1.19±0.17	5
第 5 期	8 細胞期	1.40±0.14	5
第 6 期	16 細胞期	1.75±0.12	5
第 7 期	32 細胞期	2.03±0.68	5
第 8 期	64 細胞期	2.33±0.14	5
第 9 期	高囊胚早期	2.64±0.16	5
第 10 期	高囊胚晚期	3.35±0.62	5
第 11 期	平囊胚期	3.87±0.60	5
第 12 期	原腸胚早期	6.13±0.54	5
第 13 期	原腸胚中期	7.45±0.88	5
第 14 期	原腸胚晚期	9.87±0.86	5
第 15 期	胚孔封閉期	11.39±0.67	5
第 16 期	前腦形成視泡期	14.47±2.26	5
第 17 期	視泡形成中腔期	15.75±2.49	5
第 18 期	听板形成期	19.68±2.39	5
第 19 期	嗅窩形成期	20.53±2.35	5
第 20 期	品状体形成期	22.42±2.36	5
第 21 期	中枢神经系统形成中腔期	22.93±2.22	5
第 22 期	中腦形成視叶期	23.67±1.92	5
第 23 期	心跳期	25.50±2.77	5
第 24 期	耳中形成耳石期	26.41±2.83	5
第 25 期	循环期	30.62±3.83	5
第 26 期	腹腔形成期	31.64±4.51	5
第 27 期	总主靜脈形成期	33.04±4.53	5
第 28 期	尾鳍形成鳍膜期	34.53±4.49	5
第 29 期	尾鳍形成鳍条期	38.01±4.12	5
第 30 期	孵化期	64.93±9.37	5
第 31 期	鳃循环期	69.93±1.00	5
第 32 期	鳃形成期	81.26±1.15	5
第 33 期	下頷形成期	90.26±0.58	5
第 34 期	游动期	104.26±2.61	5
第 35 期	肝形成期	116.93±2.16	5
第 36 期	鳃盖膜形成期	135.68±2.63	5
第 37 期	尾鳍形成骨质鳍条期	184.93±2.71	5
第 38 期	鳃形成二室期	280.93±9.62	5
第 39 期	背鳍形成骨质鳍条期	303.93±4.54	5
第 40 期	臀鳍形成骨质鳍条期	328.93±3.46	5
第 41 期	胸鳍形成骨质鳍条期	352.93±7.80	5
第 42 期	腹鳍形成骨质鳍条期	368.93±7.80	5
第 43 期	体形分化期	412.93±9.87	5
第 44 期	鳞片形成期	466.93±17.20	5

† 每次观察 5 組, 每組观察 30 个以上的受精卵。每組有 $\frac{1}{5}$ 以上的受精卵出現某期特征时, 作为該时期的开始及前一时期的結束。

* 時間誤差以 S. D. = $\pm\sqrt{\frac{\sum(x-\bar{x})^2}{n-1}}$ 公式計算

的胸鳍和臀鳍基部形成外凸的皮肤囊, 这就是該品种的发育特征。

第 44 期 鳞片形成期: 全身出現了明显可見的鳞片, 正常鳞、透明鳞和珠鳞也已分

化。透明鱗缺少反光質和色素細胞; 珠鱗的中央部分色淡而且外凸; 正常鱗則呈暗灰褐色。此時, 腹鰭膜已消失, 幼魚已具有成魚的外形。

表 1 即為在 $24.5 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 的水溫下, 鯽魚和金魚的發育時程。

本觀察還說明: 金魚的雙尾鰭、雙臀鰭、透明鱗、珠鱗等遺傳特征是當鰭膜或鱗片初形成時即已開始分化, 而不經過未分化的發育期。鈍梭形, 短身等體形以及透明、五花等體色于第 31 期至第 42 期, 是依野生鯽魚的特點發育, 即呈現長身和灰色等特征, 第 43 期以後, 才開始分化。

討 論

Oppenheimer (1937) 曾對 *Fundulus heteroclitus* 的胚胎發育進行過詳細的觀察, 並劃分了三十四個發育期。若將鯽魚和金魚的胚胎發育與之比較, 則可看到它們之間是基本相似的。這表明鯽魚和金魚的發育也可以代表典型的硬骨魚類發育過程, 但是鯽魚和金魚的胚胎發育與 *Fundulus* 者仍有以下幾點不同: (1) 鯽魚和金魚的 64 細胞期, 清晰可見, 但平展囊胚期卻不易劃分, *Fundulus* 者則恰恰與此相反。(2) 鯽魚和金魚在胚孔封閉期已有體節分化, 到視泡形成中腔期已有 6 至 14 對體節。 *Fundulus* 則于視泡形成中腔期才開始有體節分化。(3) 鯽魚和金魚在晶狀體形成期有 20—21 體節時, 開始有肌肉收縮。 *Fundulus* 則遲至心跳期開始後, 當有 28 體節時才開始有肌肉收縮。(4) 鯽魚和金魚的嗅窩和晶狀體形成, 在中樞神經系統形成中腔以前即已結束, *Fundulus* 則于中樞神經系統形成中腔後才開始形成嗅窩。(5) 鯽魚和金魚的耳石形成是在血液循環開始之前, *Fundulus* 的耳石則于血液循環以後開始形成。(6) 鯽魚和金魚的總主靜脈明顯可見, 而胸鰭芽則不易觀察。 *Fundulus* 則恰恰與此相反。(7) 鯽魚和金魚的下頷與鰓于孵化後形成, *Fundulus* 則于孵化前形成。

以上幾點表明: 鯽魚和金魚的體節分化和肌肉收縮出現得比 *Fundulus* 為早, 嗅窩、晶狀體、耳石等感受器部分也分化較早。相反, 下頷與鰓的形成則較 *Fundulus* 為晚。

我們也曾注意觀察在同一種中, 野生鯽魚和不同品種金魚發育的差別, 以及金魚某些遺傳特征的分化時期。

鯽魚和不同品種金魚的胚胎和胚後發育程序是相同的。金魚的雙尾鰭這一遺傳特征是于孵化前第 28 期中; 當尾鰭形成鰭膜時即已開始分化; 雙臀鰭是于第 30 期即孵化期中臀鰭膜出現時即已開始分化。在孵化後的第 43 期中, 金魚的長身、短身、鈍梭形等體形已開始分化, 透明、五花等體色于此時期中也開始與其他體色有所區分。在孵化後第 44 期中, 當鱗片形成時, 透明鱗、珠鱗即已與正常鱗有所分化。這些觀察材料表明了這樣的情況: 金魚雙尾鰭、雙臀鰭、透明鱗、珠鱗等遺傳特征是當鰭膜或鱗片初形成時即已開始分化。體形和體色的分化則與此相反, 當幼魚依野生鯽魚的特點(即長身和灰色)發育過一時期以後, 才開始有不同體形和體色的分化。所以, 體形和體色的分化不是直接的, 首先重復祖先的一般形態, 然後才呈現特殊的分化。

從圖 2 的曲線中可以看出, 不同品種金魚的胚胎發育的速度上似乎是略有差異的。但是從第一次觀察和第二次觀察的紅鯽魚胚胎發育各期的速度差異顯然大于它与珠鱗或透明鱗金魚著的差異來看, 這種差異並非因品種不同所造成, 而是由于水溫波動所引起的

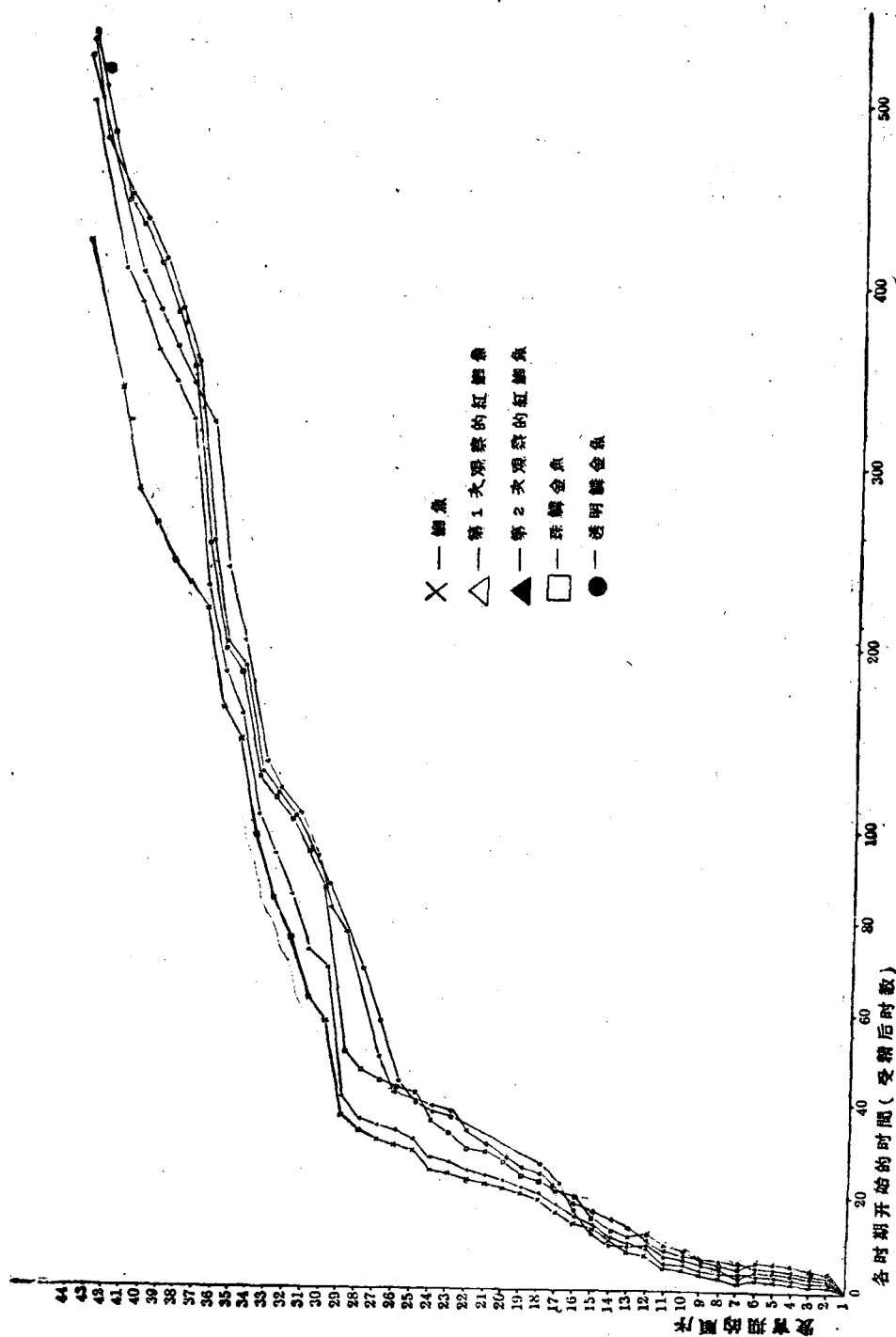


图2 鲫鱼和金鱼的发育速度的比较

結果。鯽魚的胚胎发育各期的速度从图 2 的曲綫中看,虽然較金魚者为快,但这可能也是由于水温的变化所造成。因为当我们观察鯽魚胚胎发育时,室内气温已增高到 26°C 左右,因此恆温槽中的水温也已相应增高到 $25^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$,而金魚者实际为 $24^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ 。这个 1°C 左右温度差异,就加速了鯽魚胚胎发育的速度。

如果我们再注意图 2 的曲綫中,鯽魚和不同品种金魚胚后发育速度的微小差异,就更为有力的說明,鯽魚和不同品种金魚胚胎发育速度的差异并非品种的差异,而是水温波动所造成的結果。因为在 $25^{\circ}\text{C} \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ 的水温中,鯽魚和不同品种金魚胚后发育各期速度的差异并未繼續增加。

因此,观察的材料表明,在恆温条件下鯽魚和不同品种金魚的胚胎和胚后发育速度上也是相同的。

总 結

1. 鯽魚和金魚的发育从受精卵开始,到幼魚体形分化并生出鱗片时为止,依据形态和生理变化中显著新特征的出现来划分发育时期,共可分为 44 个时期。

2. 鯽魚和紅鯽魚、透明鱗金魚、珠鱗金魚的发育程序是相同的。在恆温条件下,各期发育速度也是相同的。

3. 在 $24.5^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ 的水温条件下,全部发育过程共須 467 小时,一般于受精后 1 小时开始第一次分裂,3 小时結束卵裂,6 小时結束囊胚发育而出現胚环,15 小时开始脑的分化,26 小时开始心跳,65 小时孵化,104 小时自由游动。

4. 金魚的双尾鳍在孵化前,尾鳍形成鳍膜时开始分化;双臀鳍在孵化期中,臀鳍膜出現时开始分化。透明鱗和珠鱗是当孵化后鱗片形成时,开始分化。这些鳍和鱗片上的遗传特征是当鳍膜和鱗片初形成时,即已开始分化。

5. 金魚的长身、短身、鈍梭形等体形和透明、五花等体色于孵化后,依野生鯽魚的特点发育一时期以后,即重复其祖先的一般形态以后才开始分化。

本工作进行时及报告写作时,承李汝祺教授提出宝贵意見,作者們特此表示感謝。

参 考 文 献

- [1] Battle, H. I.: 1940. Embryology and larval development of goldfish (*Carassius auratus*). *Ohio J. Sci.* 40: 82—93.
- [2] Berndt, W.: 1925. Vererbungsstudien an Goldfischrasen. *Indukt. Abstamm. u. Vere.* 36: 101—139.
- [3] Berndt, W.: 1928. Wildform und Zierrassen bei der Karausche. *Zool. Jahrb.* 45: 842—972.
- [4] Chen, C. Shisan: 1925. Variation in external characters of goldfish, *Carassius auratus*. *Contrib. Biol. Lab. Sci. Soc. China* 1: 1—64.
- [5] Chen, C. Shisan: 1928. Transparency and mottling, a case of Mendelian inheritance in the goldfish, *Carassius auratus*. *Genetics* 13: 434—452.
- [6] Chen, C. Shisan: 1938. The inheritance of blue and brown colours in the goldfish, *Carassius auratus*. *Jour. gen.* 24: 61—74.
- [7] Goodrich, H. B.: 1929. Mendelian inheritance in fish. *Quar. Rev. Biol.* 4: 83.
- [8] Goodrich, H. B.: 1931. The postembryonic development of Mendelian characters in goldfish, *Carassius auratus*. *Jour. Exp. Zool.* 59: 337—358.
- [9] Goodrich, H. B.: 1935. The development of hereditary color patterns in fish. *Amer. Natural.* 69: 267—277.
- [10] Matsui, Y.: 1934. Genetical studies on goldfish in Japan. *Jour. Imp. Fish. Inst.* 30: 1—96.
- [11] Oppenheimer, J. M.: 1937. The normal stages of *Fundulus heteroclitus*. *Anat. Rec.* 68: 1—8.

- [12] Tavalge, W., and R. Rugh: 1947. Development of the platyfish, *Platyopocellus maculatus*. *Zoologica* 22: 1—15.
- [13] 岡田弥一郎, 清石礼造: 1936. 日本产淡水魚の仔魚及び稚魚の形态并に生态的研究. 水产研究誌 36: 539—546.

NORMAL STAGES IN THE DEVELOPMENT OF WILD AND DOMESTICATED GOLDFISH, *CARASSIUS AURATUS*

(Laboratory of Genetics, Zoological Institute, Academia Sinica)

The development of the wild and domesticated goldfish, *Carassius auratus*, was studied in the constant temperature bath maintained at $24.5^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$. On the basis of morphological and physiological characters, the developmental period, from the fertilization to the appearance of scales on the larval fish, was divided into 44 stages. An average of 467 hours was needed for completing the entire development.

The first cleavage appeared one hour after fertilization and the cleavage was completed in 3 hours. The end of blastulation was at 6 hours and hereafter the germ ring appeared. The differentiation of the brain occurred 15 hours after fertilization, heart beating started at 26 hours, hatching took place 65 hours after fertilization, and free swimming started 104 hours after fertilization.

No clear-cut difference was found in the developmental stages between the wild and the different varieties of the domesticated goldfish.

The differentiation of "paired caudal-fin" was observed before hatching of the embryo, during the formation of the caudal-fin membrane. And the differentiation of "paired anal fin" was observed during hatching, when the anal fin membrane first appeared. The transparent-scale and pearl-scale were also differentiated when the scales were first formed.

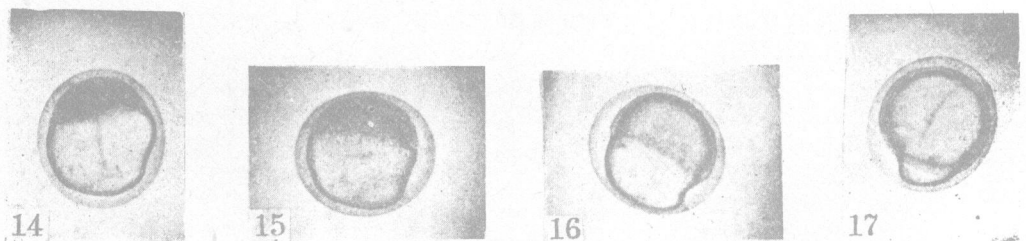
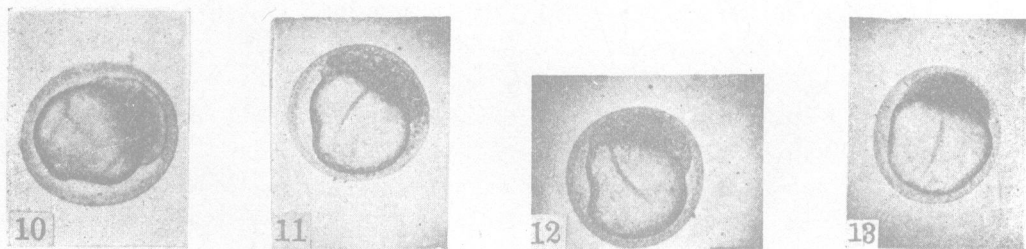
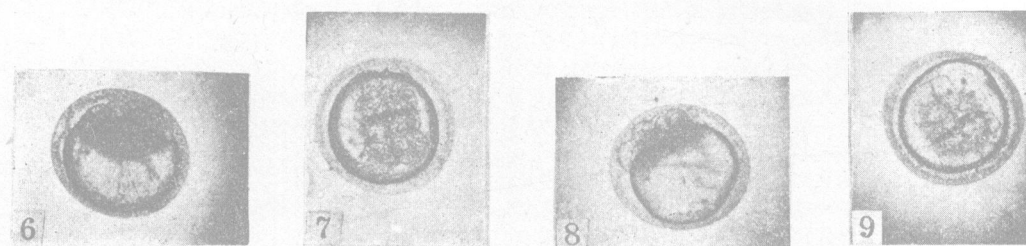
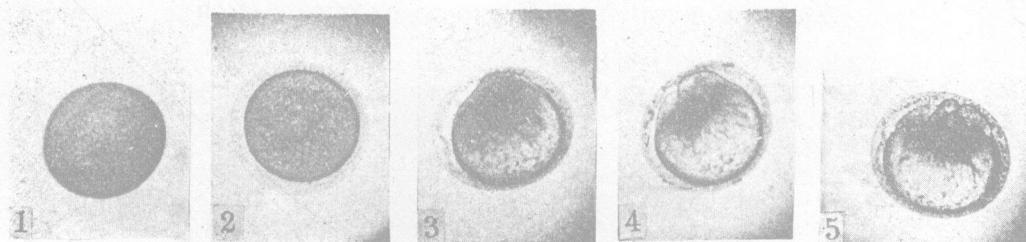
With respect to certain hereditary characters, such as body shape and skin color, the fish larvae are first spindle-shaped and grey-colored, as is the case with the wild type, and then gradually become shortened in shape and transparent or mottled in the color pattern of the skin.

The embryonic stages of the development of *Carassius auratus* were compared with those of *Fundulus heteroclitus*, and certain important differences were noted.

图 版 說 明

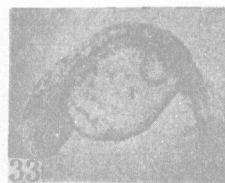
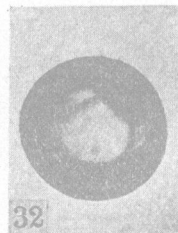
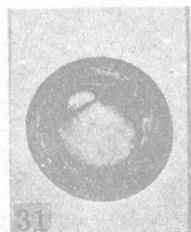
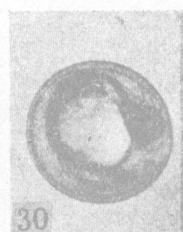
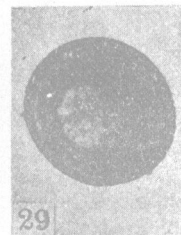
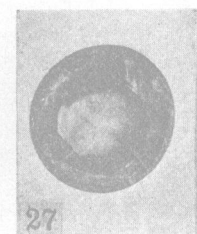
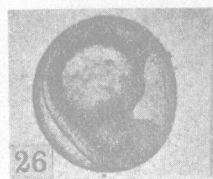
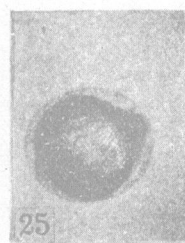
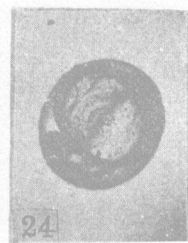
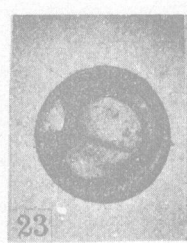
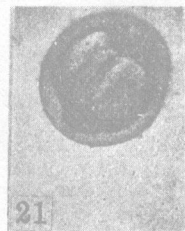
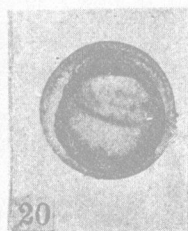
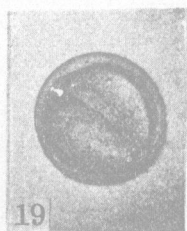
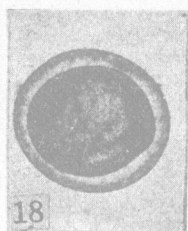
图版 I 鯽魚和金魚的胚胎发育(生活顯微攝影 $\times 28$)

- | | |
|------------------|----------------|
| 1. 未受精卵。 | 10. 32細胞期,側面觀。 |
| 2. 受精卵,表示卵周隙已形成。 | 11. 64細胞期,側面觀。 |
| 3. 1細胞期,側面觀。 | 12. 高囊胚早期,側面觀。 |
| 4. 2細胞期,側面觀。 | 13. 高囊胚晚期,側面觀。 |
| 5. 4細胞期,側面觀。 | 14. 平囊胚期,側面觀。 |
| 6. 8細胞期,側面觀。 | 15. 原腸胚早期,側面觀。 |
| 7. 8細胞期,正面觀。 | 16. 原腸胚中期,側面觀。 |
| 8. 16細胞期,側面觀。 | 17. 原腸胚晚期,側面觀。 |
| 9. 16細胞期,正面觀。 | |



图版 II 鯽魚和金魚的胚胎发育(生活顯微攝影 × 28)

18. 胚孔封閉期,側面觀,右側的膨大部分即為腦。
19. 前腦形成視泡期,胚體前部的背面觀,前腦兩側膨大成視泡,胚體中部有明顯的體節。
20. 視泡形成中腔期,側面觀,視泡中的暗紋即為其中的狹隙。
21. 听板形成期,胚體中部的背面觀,后腦兩側的一對淡色橢圓形結構即為听板,其后方有成對的體節。
22. 嗅窩形成期,頭部的背面觀,右側視盃前方的淡色結構即為嗅窩。
23. 晶狀體形成期,側面觀,視盃中已有成形的晶狀體,體節的數目也已增多。
24. 中樞神經系統形成中腔期,頭部的背面觀,中腦已有膨大的腦室。
25. 中腦形成視葉期,頭部的背面觀,中腦側壁加厚成視葉,后腦中的腦室明顯。
26. 心跳期,側面觀,視盃的后方腹側的陰暗部分即為心臟。體節數目又有增多。
27. 耳石形成期,側面觀,淡色的耳中有兩塊暗色的耳石,視盃中出現了色素。
28. 循環期,側面觀,卵黃表面的暗斑即為一羣羣流動的血球。
29. 腹腔形成期,側面觀,胚體腹面、卵黃背側的一條暗帶即為初形成的腹腔壁。
30. 總主靜脈形成期,側面觀,后腦后方的暗斑即為總主靜脈,血液由此處流向眼腹側的心臟中。
31. 尾鰭形成鰭膜期,側面觀,尾鰭腹葉上輻射狀的細紋即為鰭條。
33. 孵化期,側面觀,眼、耳的結構都很清晰,身體背側的暗色縱紋即為脊索腹側的色素堆積,尾鰭腹葉為雙尾,腹部有一明顯的尿泡。



魚類卵子發育能力的進一步研究

童第周 李嘉泳 葉毓芬

(中國科學院海洋生物研究室, 山東大學生物系, 青島)

作者中的二人 (Tung, and Tung. (童第周與葉毓芬) 1944; Tung, Chang, and Tung. (童第周、張致一與葉毓芬) 1945) 曾以分割的方法, 研究金魚 (*Carassius auratus*) 卵子的發育能力。他們將 2 至 8 細胞時期的金魚卵子, 在去膜後, 用玻璃針, 按第一次或第二次的分裂平面, 將整個卵子分割為二半。每半含有半數分裂球, 一半卵黃, 和一半未流入分裂球的細胞質。分割後, 每半都能繼續發育, 但產生下列 6 種不同的情形: (1) 二半都發育為完整的, 一半大小的胚胎; (2) 一個為完整的胚胎, 另一個為不完整的胚胎; (3) 一個為完整的胚胎, 另一個為囊胚; (4) 兩個都為不完整的胚胎; (5) 一個為不完整的胚胎, 一個為囊胚; (6) 兩個都為囊胚。

在橫分割和分離分裂球的實驗中, 他們的結果是: 在 1 或 2 細胞時期, 赤道綫上的分割, 卵子發育到囊胚即停止。在 4 細胞或 4 細胞以後的時期, 同一平面的分割, 卵子能發育為完整的胚胎。

根據以上的結果, 他們的解釋是: 在赤道綫以下植物性半球的一邊, 卵子含有一種有關原腸形成或個體形成的物質。分割後的半球, 如含有這種物質, 能發育為胚胎; 沒有這種物質, 發育為囊胚。如果分割平面經過這種物質的中心, 二半卵子都有這種物質的一半, 每半都發育為完整的胚胎。

這種解釋, 對上述大部分的結果, 都是適合的。但對分割後, 二半卵子都發育為囊胚的事實, 似乎很難說明。作者認為, 這或許是分割的時候, 因手術不夠仔細, 損害了卵子中的個體形成物質, 使二半都不能產生胚胎。如果這樣的解釋是正確的, 那末, 人們也可以推想, 正如 Morgan (1893) Lewis (1912) Hoadley (1928) Nicholas 和 Oppenheimer (1942) 等所主張的, 魚類卵子的分裂球, 都有發育為胚

1955年6月15日收到

胎的能力；當卵子分割為二半，一半發育為胚胎，一半發育為囊胚的時候，囊胚的形成也可以由於分割時的機械作用，損壞了這種物質的結果。

為了解決這個問題，作者等在本實驗中，以頭髮縛紮卵子的方法，代替玻璃針的分割，來研究卵子發育的能力。因這樣可把卵子縛成二部，而不會像分割那樣嚴重的損害了卵內的物質，使每半卵子都可按照它們自己的能力發育。

本實驗的一部分結果曾於 1951 在科學記錄上發表過。

實驗和結果

本實驗以金魚為材料，卵子經人工受精後，去掉卵壳，以嬰兒頭髮，按我們所要分縛的平面，縛成二半，但不完全分離，使二半的中間有一條狹小的物質互相聯系。卵子圓滑有彈性，所以縛的時候，不能夠把每一個卵子都分成為相等的二半。有時一半大，一半小，形成各種不等的比例。因卵內物質在發育過程中繼續不斷的流動，所以很容易使卵子從所縛的頭髮滑了出來，恢復它的圓形。這種情形最常遇見的，是縛分不均的卵子。有的縛紮時雖然相等，但經過一段時間以後，也逐漸變為不等的二部了。

實驗是在 Holtfreter 溶液中進行的。胚胎以 Bouin 液體固定，胭脂紅整體染色，切片為 10μ ，圖由繪圖器繪成。

本實驗主要是在 1949 年做的，以後每年略加補充。採用的卵子是受精後一細胞時期到八細胞時期。在一個細胞時期縛的方向是經過動物性半球胚盤的中心和植物性半球的中心。因縛的時間有遲早，如細胞核尚未分裂，縛後二半，祇有一半有細胞核，能分裂發育，一半沒有細胞核，不能發育。如縛時細胞核已分裂，每半可以各有一細胞核，這樣二半都能分裂，發育。

在 2 細胞，4 細胞和 8 細胞時期，縛後二半都有細胞核，所以如果發育，二半都發育，如死亡，二半都死亡。但有少數卵子因縛得太緊，同時由於細胞質的運動，縛後的二半部，或遲或早，彼此分離。分離的二半，有都能繼續發育的，有一半發育，一半死亡的。為了使實驗的結果更明確起見，在本報告中，我們將在 1 細胞時期縛紮的，一半未分裂的，和在 2、4 和 8 細胞時期縛紮的，分離後一半死亡，一半發育的例子全部刪去。僅敘述縛後二半都能發育的卵子。

表 1 是縛後二半部都能發育的卵子。全數共 45 個例子，內 2 細胞時期的卵子 23 個，佔全數的一半，4 細胞和 8 細胞時期的 20 個，1 細胞時期的祇有 2 個，