

三斑海马的胚胎发育*

蔡难儿 徐权汉 于富才 吴贤汉

(中国科学院海洋研究所)

孙 广 廉

(山东省日照县海水养殖试验场)

海马的繁殖方式很特殊,对其育儿袋的生理和胚胎发育对环境的要求有人曾作过一些研究^[1],但并未对其形态进行描述。Г. B. 尼科里斯基的《分门鱼类学》^[2]一书以及日本学者对日本海马繁殖的观察^[3],均曾提到孵化后的幼鱼情况,然而资料很零星。除此之外,对海马胚胎发育的描述,尚未见有报道。为了对这种特殊繁殖方式的胚胎发育的特点有所了解,为海马养殖提供必要的资料,我们对三斑海马(*Hippocampus Trimaculatus*)的胚胎发育及其与温度的关系进行了观察和试验。结果如下。

本文所用材料同作者“三斑海马的生殖”一文¹⁾。

胚胎发育的观察方法是:将交配受孕的雄体隔离饲养,然后,每隔一定时间从育儿袋中取出卵子进行观察;有的卵子在体外培育观察。

一、胚胎发育

(一) 胚胎时期

从受精卵起至胚胎孵化(即膜内发育期)。

1. 第一阶段——受精卵及其胚盘形成

成熟的未受精卵呈长椭圆形,动物极在钝端的顶部,长轴 1.8 毫米,短轴 0.8 毫米。卵子含有大量卵黄,暗灰色透明状;其表面布满细小油球,然而它是沉性卵。油球桔红色,故整个卵子呈鲜艳的桔红色。

卵子受精后,表面一层卵膜迅速与质膜分离,形成围卵腔,15 分钟后卵膜膨胀到最大限度,长轴 2.35 毫米。(图版 I:1)之后,在卵质流动的同时,卵膜形状也发生变化,最后由卵子尖端部分形成一个卵膜柄,其长为 0.6 毫米。(图版 I:2)

卵子开始呈梨形,以后因尖端的卵质和卵黄向钝端流动而改呈圆球形,其直径为 0.93

* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第 825 号。

收稿日期:1980 年 9 月 26 日。

1) 见本刊第 83—94 页。

毫米;细胞质在动物极集中,形成胚盘。油球仍分散在整个卵子表面。(图版 I:3)

2. 第二阶段——卵裂(从第一次卵裂至低囊胚期)

卵裂方式与其他硬骨鱼相同。只是在卵裂过程中油球不断向动物极流动。(图版 I:4—10)

(1) 高囊胚期: 细胞继续分裂,越分越小,看不清细胞界限,整个胚盘呈半圆形。胚盘底部及四周聚集了大量油球,故胚盘朝上。(图版 I:11)

(2) 低囊胚期: 胚盘变矮,向四周扩展,紧包在卵黄之上。几乎所有的油球都集中在胚盘底部及其四周边缘。(图版 I:12)

3. 第三阶段——原肠胚(从细胞下包开始至胚盾形成)

(1) 原肠早期: 原肠作用开始,囊胚层细胞向植物极方向扩展(这一过程称为下包),其边缘细胞略加厚,形成胚环,但不甚明显。形成背唇的细胞分裂较快,呈现一个小的三角区。此时,油球亦随而下移。(图版 I:13)

(2) 原肠中期: 下包达全卵的 $2/5$, 背唇三角区细胞增厚并向内卷入,向前伸长、隆起,形成了胚盾。下包达 $1/2$ 时,胚盾甚为明显。(图版 I:14)

(3) 原肠晚期: 下包达 $4/5$, 卵黄绝大部分被囊胚层细胞包着,形成一个卵黄栓。胚盾往前伸展至动物极顶端。油球继续下移,除卵黄栓外,卵子又呈桔红色。

4. 第四阶段——神经胚(胚盾细胞增厚,细胞开始分化)

胚盾细胞增厚,形成神经板,前端窄而尖,继而宽又厚,后段窄且薄。在神经板的中央线下陷而两侧细胞向正中合并,形成实体、索状。以后中央裂出缝状的腔,成为神经管。(图版 I:15)

5. 第五阶段——器官形成

(1) 肌节形成期: 胚体中部两侧出现两对肌节(图版 I:16), 但仍有卵黄栓。

(2) 眼泡形成期: 下包将结束,胚体前端脑部两侧向外突出一对椭圆形的组织,此即眼泡。肌节已发展到 12 对左右。

(3) 脑部分化和胚孔封闭期: 囊胚层将卵黄全部包住,胚孔即被封闭。脑部有两处缢缩,形成前脑泡、中脑泡和后脑泡三个部分。

(4) 眼泡腔形成期: 眼泡原是实心,此时中间出现腔隙,形成眼泡腔。脑部缢缩加深。

(5) 尾芽形成期: 胚体包着半个卵黄囊,其后端向后延伸,离开卵黄囊,延伸部分称为尾芽;尾芽呈圆棒状,比躯干部粗,比脑区小。肌节已达 14 对左右。(图版 I:17)

(6) 水晶体形成期: 眼泡内陷,形成眼杯,在眼杯内逐渐形成透亮的水晶体。

(7) 心脏形成期: 头部下方与卵黄囊交界处出现一个空腔。空腔中间一团细胞形成一条心管。肌节已达 21—23 对,有肌肉效应。尾部伸长,仍呈圆棒状。(图版 I:18)

(8) “五脑”形成期: 脑的分化是渐进的过程。三部分的脑已分成五个部分——端脑、

间脑、中脑、小脑和延脑。整个脑呈弯曲状,端脑和间脑很小;中脑、小脑和延脑的顶壁薄而透明,可见到脑腔,中脑脑腔很大;小脑和延脑的脑腔略小,呈菱形状(图版 II:19)。

(9) 耳囊形成期: 在小脑的两侧形成一对椭圆形的耳囊(图版 II:19)。

(10) 心脏搏动期: 心管变粗,开始微微搏动。

(11) 耳石形成期: 耳囊中出现一对有折光率的耳石(图版 II:20)。

(12) 眼球色素出现期: 眼球增大外突,其表面出现色素细胞,开始零星分散在眼球表面,随后数量增多,眼球呈黑色。

(13) 背鳍、胸鳍形成期: 胚体躯干后端与尾部前端背部出现一个三角形的鳍褶,将来即形成主要的游泳器官——背鳍;耳囊下方、胸部两侧出现一对外突的半圆形胸鳍褶,逐渐分化为胸鳍(图版 II:20)。

6. 第六阶段——血液循环

(1) 心室、心房形成期: 心管中间缢缩形成两个膨大的球形状,前者为心室,后者为心房,二者前后端连有血管。心脏外围有一个很大的围心腔(图版 II:21)。

(2) 卵黄囊血液循环形成期: 心室心房形成 6 小时之后,血液循环即开始。前端血液一部分输入头部;另一部分输入躯干,经背主动脉进入尾动脉,然后流回尾静脉,再经过卵黄囊腹面一条卵黄囊静脉回到心脏。此时,有 10—11 个体节,23 个尾节。(图版 II:22)

7. 第七阶段——孵化期(胚胎出膜,仍匿居育儿袋中)

水温 28—29℃ 时,6 天半的胚胎已长得很大,尾部长,绕过头部。胚体和尾部不时扭动,不久即脱膜而出,但胚胎仍在育儿袋中。此时,育儿袋逐渐吸进外界的海水,胚胎开始适应新的环境。

(二) 胚胎后期

1. 仔鱼前期(至卵黄囊消失,膜外发育,仍在育儿袋中度过)

(1) 孵化后第一天: 胚胎全长 6.1 毫米,尾长 3.3 毫米。

外部形态特征: 体呈半透明,吻部伸长,颌部略向上翘起,下颌突出。体背有三对灰白色斑点,将来形成棘;尾部背面也有数对斑点。躯干部有 10—11 个体节,尾部分许多节。背鳍褶增大,基部短,末端宽,形似扇;胸鳍呈半圆形,与胚体垂直;臀鳍小,位于尾与躯干交界处的腹面上方;在尾部末端长出一片尾鳍褶。

内部构造特征: 肝脏已形成,其附近一个绿色胆囊明显可见;胆囊背上方,出现一个透亮的小囊,将来形成鳔;心脏弯曲,心室前端形成动脉球,心房后端形成静脉窦。(图版 II: 23)

(2) 孵化后第二天: 头部与躯体形成 120 度角;吻部增长,颌部进一步翘起;口开启,但不能闭合,与食道相通;下颌能活动。肠道已形成,末端通至肛门,且与体外相通,有时可见到肠内废物从肛门排出。眼球大,相对地移向前方。由于胚体增长,吸收大量卵黄,卵黄囊缩小,在前部呈三角形,在后部呈囊状。鳔未充气。(图版 II:24)

(3) 孵化后第四天: 全长 7 毫米, 头长(吻至冠顶) 1.75 毫米, 尾长 3.65—3.8 毫米, 尾鳍仍在。吻管继续伸长, 口不时地开启闭合; 嗅孔在眼球前方基部; 鳃孔尚未与外界相通, 其表面盖有皮膜, 上有黑色素。卵黄囊已近消失, 有的呈长条囊状; 鳔已充气; 头部与躯干形成 145 度角。孵育期即将结束。(图版 II: 25)

2. 仔鱼期(刚产的仔海马)

产出第一天的海马见图版 II: 26。全长 8.0—9.0 毫米, 尾长 4.0—5.0 毫米。卵黄囊已完全消失。吻管长 1 毫米左右, 口径 0.3 毫米。眼球大、圆形, 眼眶突出, 眼眶上方有一个大的骨质棘, 眼球表面银灰黑色, 眼球能灵活转动。鳃在头部两侧, 被鳃盖骨覆盖; 鳃孔小, 开口于鳃的后上方。

头部很大, 与躯干相比为 1:1 左右, 头部前额有一肉质突起形成头冠。体无鳞, 皮肤上分布着许多色素细胞, 体呈半透明。躯干有 12 个体环节, 体两侧四行棘突, 每行 6 个。尾部长, 有许多骨环节, 呈四棱形状, 在前段 4—5 个骨环节的稜角上长着四个棘突。

背鳍长 1.6 毫米, 高 0.9 毫米, 有 21 根鳍条, 每根鳍条基部有一基粒; 形似扇, 末端呈波浪形。

刚产出的仔鱼鳔大, 漂浮在水表层。具有游泳能力, 游泳姿势与一般鱼类不同, 头朝上略向前倾, 尾朝下, 凭借背鳍从前端的鳍褶向后端作波浪式的摆动, 以此将身体推向前方。

表 1 三斑海马胚胎发育时间表(水温 28.0—29℃)

发育期	发育时间(时:分)	发育期	发育时间(时:分)	发育期	发育时间(时:分)	发育期	发育时间(天)
第一阶段 受精	0	高囊胚期	19:10	(5) 尾芽形成期	68:00	血循环期	5 天
卵呈梨状	0:40左右	低囊胚期	30:55	(6) 晶体形成期	73:00	臂鳍形成期	6 天
卵呈圆球状	1:10	第三阶段 (1) 原肠早期		(7) 心管形成期	74:00	尾鳍形成期	6.5 天
胚盘高举	2:40	(2) 原肠中期	46:40	(8) “五脑”形成期	76:50	第七阶段 孵化	6.5—7 天
第二阶段 2-细胞期	3:15	(3) 原肠晚期	51:50	(9) 耳泡形成期	76:50	仔鱼前期 孵化后第一天	7.5—8 天
4-细胞期	4:30	第四阶段 神经胚期	53:00	(10) 心脏搏动期	81:50	孵化后第二天	8.5—9 天
8-细胞期	5:35	第五阶段 (1) 肌节形成期	54:40	(11) 耳石形成期	86:50	孵化后第四天	10 天
16-细胞期	6:40	(2) 眼泡形成期	56:10	(12) 眼黑色素出现期	92:50	仔鱼期 第一天	11 天
32-细胞期	7:45	(3) 脑分化和 胚孔封闭期		(13) 背鳍、胸 鳍原基形成期	96:00 (4 天)		
多细胞期		(4) 眼泡腔形成期		第六阶段 心管分成 心房心室	102:00		

二、胚胎发育与温度的关系

1. 孵育期与温度的关系 环境温度与胚胎发育速度密切相关。温度在 $22.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 时, 孵育时间 (从受精至产苗) 需 19 天; $23 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 时 18 天; $24 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 时 16 天; $28.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ 时 11 天。

发育速度的理论计算, 应用 Blunck 提出的公式 $X = (T - C)t^{[4]}$, 用上述二种任意温度和孵育时间的数据, 先求出胚胎发育起点温度 C (理论值为 14.25°C), 然后求 X (孵育期有效温积为 156.75)。取得 C 和 X 值后, 再以任意温度, 求得各个温度孵育期的理论值。经演算, 观察值基本上与理论值相符。(表 2)

表 2 孵育期的观察值和理论值比较

平均温度 ($^\circ\text{C}$)	20	22.5	23	24	25	28	28.5	30
观察值(天)		19	18	16			11	
理论值(天)	27.3	19	17.9	16.1	14.6	11.4	11	9.95

2. 孵育最适温度范围的推算 我们采用 Blunck 的公式和求温度系数 Q_{10} 值的公式^[2], 将二者结合运算。先换算出 20°C , 25°C , 30°C 等所需的发育时间, 代入 Q_{10} 值公式, 求出各种温度带的 Q_{10} 值, 并绘出温度与 Q_{10} 值的关系 (图 1)。求出最适温度和最适温度范围。但须指出, 应用数据温差要小, 计算才较准确。

表 3 海马孵育期的温度系数

温 度 带		温度间隔 $t_a - t_0$	平均温度 $\frac{t_a + t_0}{2}$	Z_a	Z_0	Q_{10} 值
t_a	t_0					
25	20	5	22.5	14.55	27.24	3.51
30	25	5	27.5	9.93	14.55	2.15
35	30	5	32.5	7.59	9.93	1.72
30	20	10	25	9.93	27.24	2.74
35	25	10	30	7.59	14.55	1.92
35	20	15	27.5	7.59	27.24	2.35

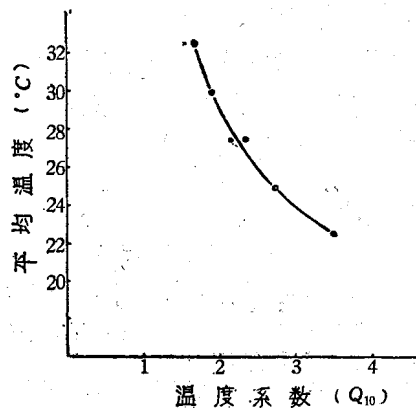


图 1 温度与温度系数的关系

一般认为, Q_{10} 值在 2 附近是胚胎发育最适温度带范围。从图 1 得知, Q_{10} 值在 2 时, 平均温度是 28.3℃, 故三斑海马胚胎发育的最适温度带应为 26℃—30℃。

三、讨 论

1. 海马卵子受精的环境条件 海马卵子是在育儿袋中受精、发育的, 卵子或胚胎均不能离体长期在正常海水中存活^[7], 这表明育儿袋里的环境很特殊。但据我们观察, 卵子与胚胎不一样, 它可以在正常的海水中受精, 并不需要一种特殊环境条件。依据有二: (1) 我们曾多次发现, 交配时有些卵子未能进入育儿袋, 而是在袋口停留片刻 (1—2 秒) 之后掉在池底, 其中有少数卵子能正常分裂, 这些卵子当时所处的介质是正常海水; (2) 海马交配之前, 雄体的育儿袋反复多次地吸入和排出海水; 受卵时, 松开育儿袋口, 同时吸进卵子和海水。而卵子的受精, 是雌体边排卵、雄体边排精, 在极短的时间内完成的。在如此短促的时间里, 育儿袋要迅速调整至新的环境条件是难以想像的。所以, 我们认为, 海马卵子是在正常海水中受精的, 但不能长期在正常海水中发育。

2. 受精卵和胚胎形态的变化 海马卵子呈长椭圆状, 受精后, 在细胞质向动物极集中的同时, 卵黄也发生了激烈的流动, 最后形成圆球状, 这种变化过程与其他鱼类卵子极不相同。一般鱼类卵子呈圆球状, 卵黄流动甚少, 形状不变; 即使呈椭圆状的罗非鱼卵或鲮鱼卵, 其卵黄也甚少流动。

海马卵子表面布满细小油球, 在原肠作用以前, 它随细胞质向动物极流动, 聚集在胚盘底部或四周, 故胚盘始终朝上; 原肠作用开始, 又随胚环下移。这些现象也与海洋里其他一些含有油球的鱼卵子不同, 它们一般含有一个或数个油球, 油球较大, 位于植物极一端, 并不移动, 它具有使卵子漂浮的作用, 所以, 胚盘始终朝下。

海马尾部的生长速度要比躯体快得多, 发育 6—7 天其长度就大于躯体, 且能弯曲, 这又与其他鱼类不同。

3. 海马胚胎的孵化 尼科里斯基在《分门鱼类学》一书中提到: “幼鱼由卵孵出后的一段时间, 还匿在孵卵室内”^[3], 在我们观察胚胎发育的过程中证实了这一点。所以, 不能把海马仔排出体外视为孵化阶段。胚胎孵化之后, 成为仔鱼前期, 但不具有游泳能力, 而多数鱼类在仔鱼前期是具有游泳能力的。

4. 尾鳍的出现 一般动物学或鱼类分类学书籍中都提到, 海马无尾鳍。其实, 海马是有尾鳍的, 只不过仅在胚胎发育过程中出现一段时间, 排出体外之后便逐渐退化消失了。尾鳍的出现, 反映了系统发育的特征。

参 考 文 献

- [1] 郑葆珊、张有为, 1957. 海马. 生物学通报 7: 30—34.
- [2] 庞诗宜, 1960. 环境温度对金鱼胚胎发育的影响. 实验生物学报 7: 271—277.
- [3] Г. Б. 尼科里斯基, 1954. 分门鱼类学. 1958 年高教出版社译本, 第 320 页.
- [4] B. B. 雅洪托夫, 1959. 昆虫生态学. 1960 年科学出版社译本, 74—75 页.
- [5] Linton, J. R., & B. L. Soloff, 1964. The physiology of the brood pouch of the male seahorse *Hippocampus*. Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribbean, 14: 45—61.

DEVELOPMENT OF EMBRYO OF *HIPPOCAMPUS TRIMACULATUS**

Cai Nan'er, Xu Quanhan, Yu Fucui and Wu Xianhan

(*Institute of Oceanology, Academia Sinica*)

Sun Guanglian

(*Rizhao Mariculture Experimental Station*)

ABSTRACT

According to the morphological and physiological characteristics, the developmental period from the fertilization to the larval fish just produced is divided into eight stages.

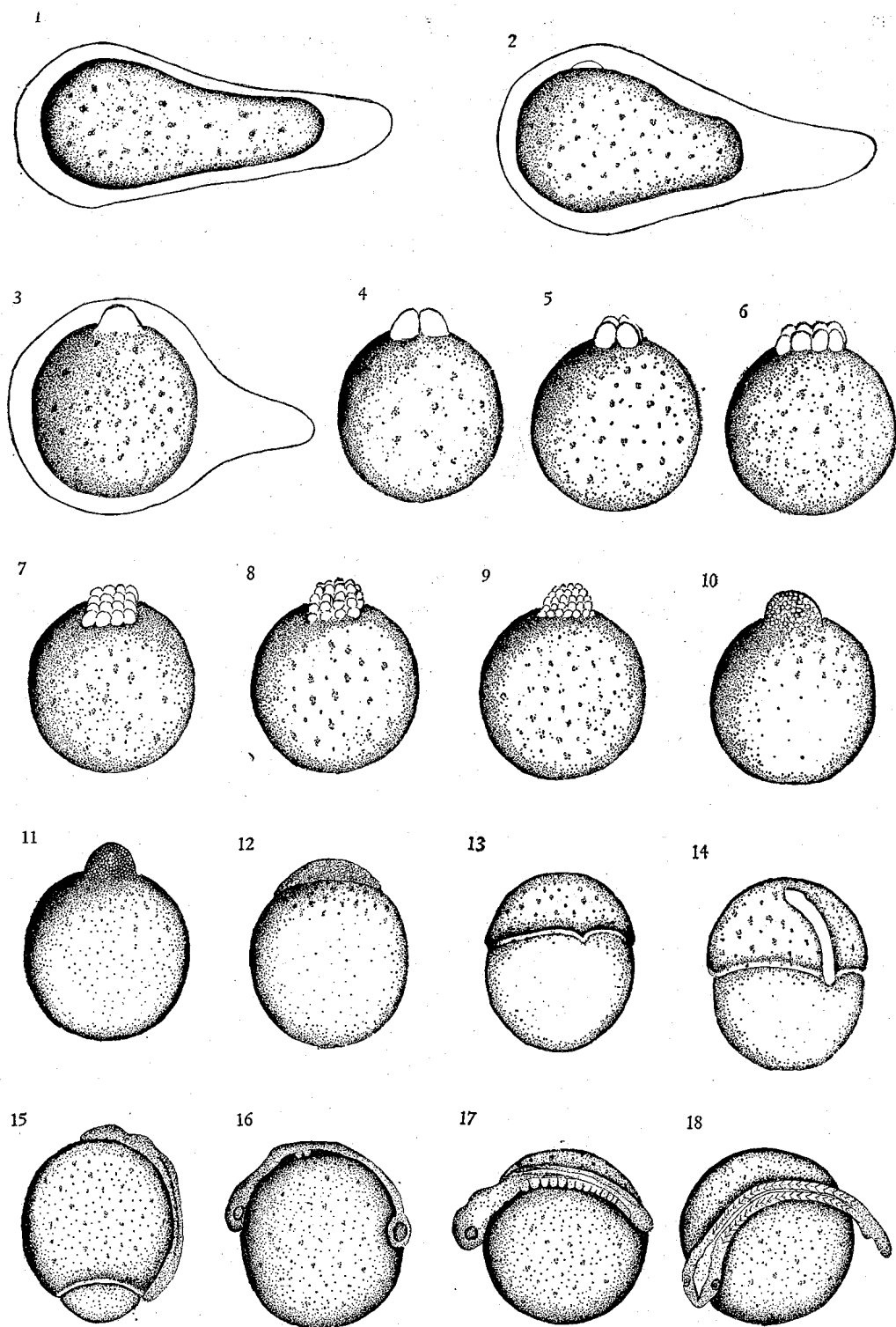
Unfertilized eggs are long ellipsoid in shape with one being bigger and the other smaller. The cytoplasm is gradually accumulated at the animal pole after fertilization. These eggs change into spherical shape two hours and forty minutes after fertilization at the temperature of about 28—29° C.

The process of the cleavage and the gastrulation is the same as that of the ordinary fish. The oil globules are gradually accumulated towards the animal pole before gastrulation and then slowly move to the vegetable pole.

In six days after fertilization, the length of the tail gets slightly longer than the body. The embryo is hatched out by another half day or one day. During the same period, the caudal-fin membrane is also formed, which is gradually degenerated on the second day after the larva is released.

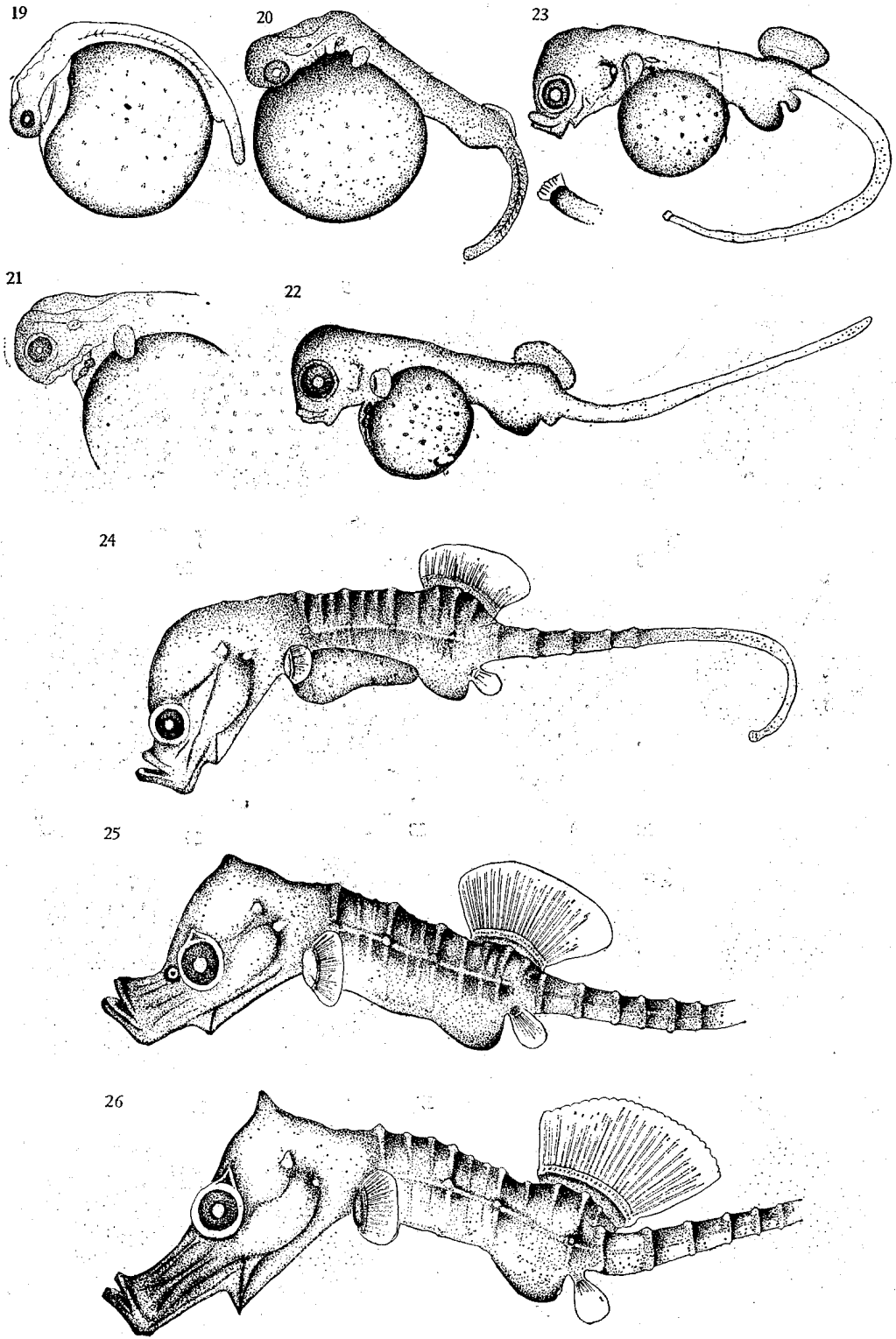
The incubation period is 19 days at $22.5 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$, 16 days at $24 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ and 11 days at $28.5 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$. The most optimum temperature range for its brooding is roughly from 26° C to 30° C.

* Contribution No. 825 from the Institute of Oceanology, Academia Sinica.



三斑海马胚胎发育

1.受精卵； 2.卵质向动物极流动； 3.卵呈圆形； 4.2-细胞时期； 5.4-细胞时期； 6.8-细胞时期； 7.16-细胞时期； 8.32-细胞时期； 9.64-细胞时期； 10.多细胞期； 11.高囊胚时期； 12.低囊胚时期； 13.原肠作用开始(下包 1/3)； 14.胚盾形成(下包 1/2)； 15.神经时期； 16.肌节形成期； 17.尾芽形成期； 18.心脏形成期



胚胎发育、仔鱼前期和仔鱼期

19.“五脑”、耳囊形成期； 20.耳石、背鳍、胸鳍形成期； 21.心室、心房形成期； 22.卵黄囊血液循环期； 23.尾鳍形成期； 24.孵化后第二天； 25.孵化后第四天； 26.仔鱼期(产出第一天)