

# 千山产东北小鲵的早期发育

马连第 马德坤 高 意

(鞍钢医专生物教研室 鞍山 114036)

**摘要** 千山产东北小鲵为体外受精。精子形态似针状,分头、体、尾三部分。头、尾部纤细,二者长度比为1:4,直径比为2:1,体部很小,呈梭形。胚体从受精卵到孵出历时为15.02天左右,一般在每年的五月上旬均已孵出。孵出时的幼体前肢芽突起明显、未分叉。胚胎和胚后发育共分27个分期。幼体孵出后约7.94天左右已开口,即在前肢芽中期内完成;21.40天左右前肢发育完成;33.25天左右(即6月上旬)后肢发育完成。孵出后3—5个月(即当年的8月上旬到9月下旬)完成变态。

**关键词** 千山,东北小鲵,早期发育

千山产东北小鲵的外形和骨骼,染色体组型笔者有过报道。有关生态学方面的资料刘明玉等<sup>[1-2]</sup>也作过报道。但有关千山产东北小鲵的早期发育各阶段的分期和特征等生物学资料尚不完整,为了充实小鲵属胚胎发育方面的资料,深入了解发育各期的特点,为小鲵科的演化 and 分类提供一些依据,我们从1984—1990年每年4月9日开始到4月底沿千山南沟、中沟、北沟水域进行考察,并对千山的东北小鲵(*Hynobius*)的胚胎和胚后发育做了仔细观察,现报道如下。

**1 材料和方法** 1984年4月17日、1985年4月20日分别从千山自然水域中采集小鲵卵袋

(卵胶囊)在实验室内孵育进行了初步观察。1986年4月14日,1990年4月19日从千山溪水中石下采回雄性和孕卵的雌性成体,在室内分别进行雌雄同缸(长方形标本缸水深10cm左右)和雌雄隔离饲养。对其产卵行为和受精卵发育过程又进行了仔细观察。观察期间定期换水,保证水质清洁,水温稳定,水的pH值6.5—7.0。对先后四批共10对卵袋的胚胎活体和经Bouin氏液固定后的各期典型胚胎分别在双目解剖镜下观察,并描述和绘制外部形态特征图。基本上采用Shumway所拟定的分期方法进行分期。每一发育阶段的时间界限是以同一卵袋中各卵粒显示某阶段特征达50%以上时为依

表 1 1984—1990 年自然水域开始产卵时气象资料

开始产卵日期	气温 ℃		风向	水温 ℃	发现卵袋数
	最低	最高			
1984.4.17	7.6	12.7	早晨南风 2 级、8 点转北风 4 级	4	5 对
1985.4.20	9.8	19.8	南风 5 级	5—6	9 对
1986.4.14	9.8	19.8	南风 2—4 级	5	7 对
1987.4.13	-0.8	10.5	南风偏西 5 级	1—2	未见
1988.4.13	4	14.2	南风 4 级	4	3 对
1989.4.18	11.3	23.3	南风 4 级	5—6	8 对
1990.4.19	5	11	南风转东南风 4—5 级	4	2 对

据, 从该期特征出现时起到下一期特征出现时止。

**2 观察结果** 1984—1990 连续七年观察发现千山产东北小鲵成体是在 4 月上旬—中旬, 溪水已全部解冻开始陆续下水, 4 月 18—20 日以后全部入水。4 月中旬开始产卵。4 月下旬到 5 月上旬为产卵高峰期, 个别能延迟到 5 月下旬。从表 1 可看出开始产卵时的气象和水温。据这几年的气象资料, 从 4 月 9 日—4 月 25 日这期间持续刮南风。气温稳定在 4—10℃ 左右, 白天水温在 4—5℃ 左右时才开始产卵。

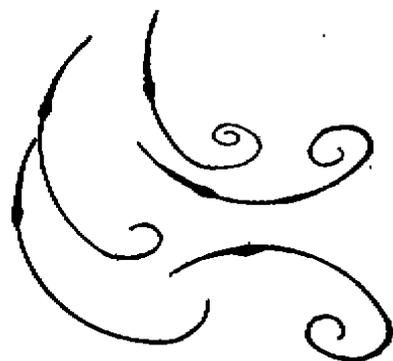


图 1 精子形态示意图

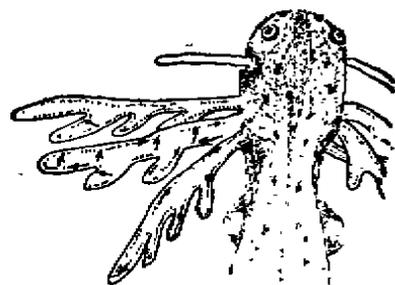


图 2 千山产东北小鲵早期发育

形状似针状, 分头、体、尾三部分。头、尾部纤细, 二者长度比为 1:4, 直径比为 2:1, 体部极小呈梭形(见图 1)。

千山产东北小鲵胚胎和胚后发育各期的时相变化(见表 2 和图 2)。各期形态特征描述如下:

**2.1 自卵产出起到第一次卵裂沟出现止。**受精后整个卵粒表面为黑褐色, 无定向, 外有三层

1986 年 4 月 15 日 19 点 45 分实验室观察所见: 配对行为在水内进行, 雌体产卵时当卵袋端部产出时, 雄体用嘴衔住卵袋端部, 用后肢蹬扯并将卵袋抱于腹部, 同时可见雄体排出乳白色精液于水中; 次日 3 点观察, 卵袋内已有 8 粒卵粒, 5 点第二条卵袋已产完。1986 年 4 月 17 日 13 点 5 分观察所见: 雌体产卵时生殖孔张开, 卵袋端部露出时, 雄体一直在雌体生殖孔周围游动, 或在雌体腹下缸底卧伏, 尾部与雌体尾部相对。17 点 30 分观察露出一个卵粒, 18 点 20 分露出 2 个卵粒, 22 点 40 分露出 5 个卵粒, 24 点已产完一条卵袋, 次日 4 点 30 分观察第二条卵袋已产完。1990 年 4 月 20 日 21 点观察所见: 雌体产卵时, 雄体行为与 1986 年 4 月 17 日观察相同(此时只一条卵袋端部露出), 次日 6 点观察, 二条卵袋都已产完。受精卵粒为黑褐色, 卵径 3—4mm。未受精的卵粒为灰白色。在 15 × 10 倍的显微镜下所见, 精子的

表 2 千山产东北小鲈胚胎和胚后发育

发育时期		水温 ℃	经过时间 (小时±标准差)	本期发育时间 (小时)	观察次数	图号
1	受精卵期	15	8.58±0.96	8.58	7	图 3-1
2	二细胞期	15	13.22±0.92	4.64	5	2
3	四细胞期	15	14.81±1.21	1.58	4	3
4	八细胞期	15	16.69±0.52	1.88	4	4
5	十六细胞期	15	18.84±0.44	2.15	4	5
6	多细胞期	16	22.64±0.50	3.80	4	6
7	囊胚早期	16	28.83±2.38	6.20	5	7
8	囊胚晚期	16—16.5	49.64±12.51	20.83	12	8
9	原肠胚早期	16.5—17	73.42±0.85	23.75	9	9
10	原肠胚中期	16.5—17	77.58±1.88	4.17	9	10
11	原肠胚晚期	16.5—17.5	85.05±2.99	7.47	7	11a、b
12	神经板期	16.5—17.5	97.69±7.55	12.6	6	12
13	神经槽期	15—17.5	110.61±9.02	12.92	7	13a、b
14	神经沟期	15—17	117.86±8.02	7.25	6	14
15	神经管期	14.5—17	129.15±5.75	11.29	6	15a、b、c
16	尾芽早期	14.5—17.5	166.53±8.26	37.38	20	16a、b
17	尾芽晚期	14.5—17.5	213.36±10.30	46.73	12	17
18	肌肉效应期(外鳃早期)	14—18	243.74±11.93	30.38	7	18
19	心脉期(外鳃中期)	14—17.5	273.24±8.74	29.50	7	19
20	鳃血循环期	16—20	317.13±6.95	44.50	11	20
21	孵化期	16.5—19	360.57±15.26	42.44	10	21
22	前肢芽早期	17—20	503.40±19.28	142.88	14	22
23	前肢芽中期(开口期)	18—21	551.14±0.50	48.00	5	23a、b
24	后肢芽早期	20—21	713.77±50.52	162.33	5	24
25	后肢芽中期	21	874.27±12.81	160.50	8	25a、b
26	后肢完成期	22	1158.60±39.34	284.33	10	26
27	变态期	23	3.66—5.16个月	2—3.5个月	30	27

卵膜。以后黑色素逐渐集中于动物极并转动调态,动物极向上,颜色渐变为棕褐色,植物极向下呈淡黄色。

**2.2** 自第一次卵裂沟出现起到第二次卵裂沟出现止。从动物极中部出现凹沟向两侧渐延伸过植物极将卵经裂为均等的二个细胞。

**2.3** 自第二次卵裂沟出现起到第三次卵裂沟出现止。从动物极中部与第一次卵裂沟相垂直向两侧过植物极将卵经裂为四个均等的细胞。

**2.4** 自第三次卵裂沟出现起到第四次卵裂沟出现止。第三次卵裂是在赤道板以上进行纬裂,分裂为8个不等的细胞,动物极4个细胞小,植物极4个细胞大。

**2.5** 自第四次卵裂沟出现起到第五次卵裂沟出现止。第四次卵裂为经裂,是由动物极每个

细胞的第3次分裂沟的中点处开始,向上延伸直到动物极顶,此时动物极首先形成8个较小的细胞且较清楚易见。分裂沟继续向植物极缓慢延伸直到形成8个较大的细胞。

**2.6** 自第四次卵裂完成起至粗囊胚期止。自第四次卵裂以后,经多次卵裂,细胞排列不规则不易计数,但卵裂沟清晰可辨。

**2.7** 自囊胚早期出现起至囊胚晚期出现止。继续不规则卵裂,细胞细小,但界限仍可分辨,呈桑椹状。动物极呈淡棕褐色,植物极呈淡黄绿色。

**2.8** 自囊胚晚期出现起至背唇凹沟刚出现止。卵裂球极小,镜下不易分辨细胞界限,胚胎表面较为平滑。

**2.9** 自背唇凹沟刚出现起至原口背唇出现止。

镜下可见胚体表面光滑,动物极黑色素细胞群向胚胎原口部位移动,植物极区域变小,在赤道下方约 $45^{\circ}$ 处形成新月形黑线继而出现浅凹状背唇,并向两侧延伸,背唇为深棕褐色。

**2.10** 自背唇形成起至侧唇出现止。此期背唇向两侧延伸形成半圆形胚孔沟即侧唇形成。在本期末,胚体原口背方中央出现一微凸区,两侧稍平坦,为浅棕褐色。

**2.11** 自侧唇形成起至神经板开始出现止。侧唇继续弧形延伸并汇合,腹唇出现,最后形成 $360^{\circ}$ 圆形胚孔即原口。胚孔初形成时较大,由卵黄栓阻塞,此时胚体开始转动,原口随之向后移。在本期末,背方微凸区渐消失。原口背方平坦,神经板开始形成。

**2.12** 自神经板开始形成起至神经褶开始出现止。原口逐渐缩小,随着胚体的转动原口由原来位置移至胚体后端稍下方(侧面观),胚体背部神经板平坦,两侧边缘开始隆起略显神经褶。此时神经褶部位为深棕褐色,两侧色浅。在神经板中部有浅凹沟与背唇相接。

**2.13** 自神经褶开始出现起至神经沟出现(中、后部神经褶开始靠近)止。神经褶自神经板的两侧缘继续隆起,并向前、后延伸,神经板中央沿胚体纵轴出现浅凹沟。本期末胚孔更小,但未消失。

**2.14** 自神经褶中后部靠近至神经褶前部靠拢愈合止。神经褶继续隆起,浅凹沟逐渐明显加深至神经沟完全形成。神经褶自中、后部逐渐靠近至愈合成神经管。此时卵黄栓消失,胚孔愈合成裂缝状,胚体开始伸长,约为 $4.5-5\text{mm} \times 3-2.5\text{mm}$ 。卵黄膜逐渐膨大,与胚体间充满水样液体。

**2.15** 自神经管开始出现起至尾芽开始分化出止。胚体继续伸长,神经管完全形成(神经管前端明显膨大,在腹面凹陷弯曲)。本期末胚体前端略显头部,两侧已显鳃板,感觉板、后端尾芽开始分化出。胚体约为 $5-6\text{mm} \times 2.5-2\text{mm}$ 。卵黄膜继续膨大、变薄、可见胚体在卵黄膜内转动。

**2.16** 自尾芽出现起至有明显尾芽伸出止。头

部伸长向腹面弯曲,鳃板明显隆起,眼泡开始出现;尾芽伸出,末端钝圆,尾芽基部腹面有一明显凹陷为肛窝。胚体全长 $7-8\text{mm}$ ,尾芽长 $1\text{mm}$ 。

**2.17** 自尾芽伸出起至外鳃芽分化为3对止。胚体向一侧弯曲,头部眼泡后平衡器原基出现,尾芽增长(由向腹面弯曲而渐举起),末端尖圆。胚体全长 $9-10\text{mm}$ ,尾芽长 $2\text{mm}$ 。

**2.18** 自外鳃分化出起至外鳃芽明显止。外鳃芽处于早期,平衡枝芽出现,前肢芽基微突起,尾芽出现半透明的背、腹鳍褶,胚体受刺激时可扭曲运动,全长 $5-11\text{mm}$ ,尾长 $2-3\text{mm}$ 。

**2.19** 外鳃芽明显伸长但尚未分枝,尾鳍褶变宽,可见心脏部位有搏动现象。

**2.20** 自外鳃出现分枝突起至分枝明显呈羽状鳃丝止。 $100\times$ 解剖镜下可见鳃内血液脉冲性流动,血流方向(见图3)。平衡枝发育完全,呈棒状。胚体全长 $13-14\text{mm}$ 、尾长 $3-4\text{mm}$ ,前肢芽基明显突出,此期如人工破膜,胚体则侧卧缸底,可在水中短期游动。

**2.21** 自外鳃出现羽状分枝起至胚体孵化出膜止。卵膜极度膨大、变薄,胚体(卵囊球已从第二层卵胶膜中分离出,并从卵袋游离端破膜孵出。卵袋内卵膜离解成浆糊状从卵袋内流出。此时幼体的羽状鳃丝增长,外鳃发育完全,其长 $4\text{mm}$ ;平衡枝长 $1.5\text{mm}$ 。刚孵出的幼体全长 $15-18\text{mm}$ ,头长 $3-3.5\text{mm}$ ,尾长 $4-6\text{mm}$ 。眼角膜透明,可见黑色眼球,前肢芽突起明显。尾背、腹鳍褶明显增宽、前者向前延伸至背中部、后者止于肛孔。孵出的幼体在水中可平衡身体自由游动一段距离后侧卧缸底。幼体背部褐绿色,上有黑褐色斑点。腹面白色、体表透明,口窝明显。

**2.22** 自幼体孵出,前肢芽出现起至末端呈二叉型止。此期口裂已形成,口板膜尚未穿通。体全长 $16-21\text{mm}$ ,头长 $3-3.5\text{mm}$ ,尾长 $7-8\text{mm}$ 。

**2.23** 前肢芽由二叉型逐渐在第二叉的末端又分出一叉形成三叉型。此时后肢芽基突起呈片状,末端圆钝,口板膜已穿通;口已形成,心脏跳

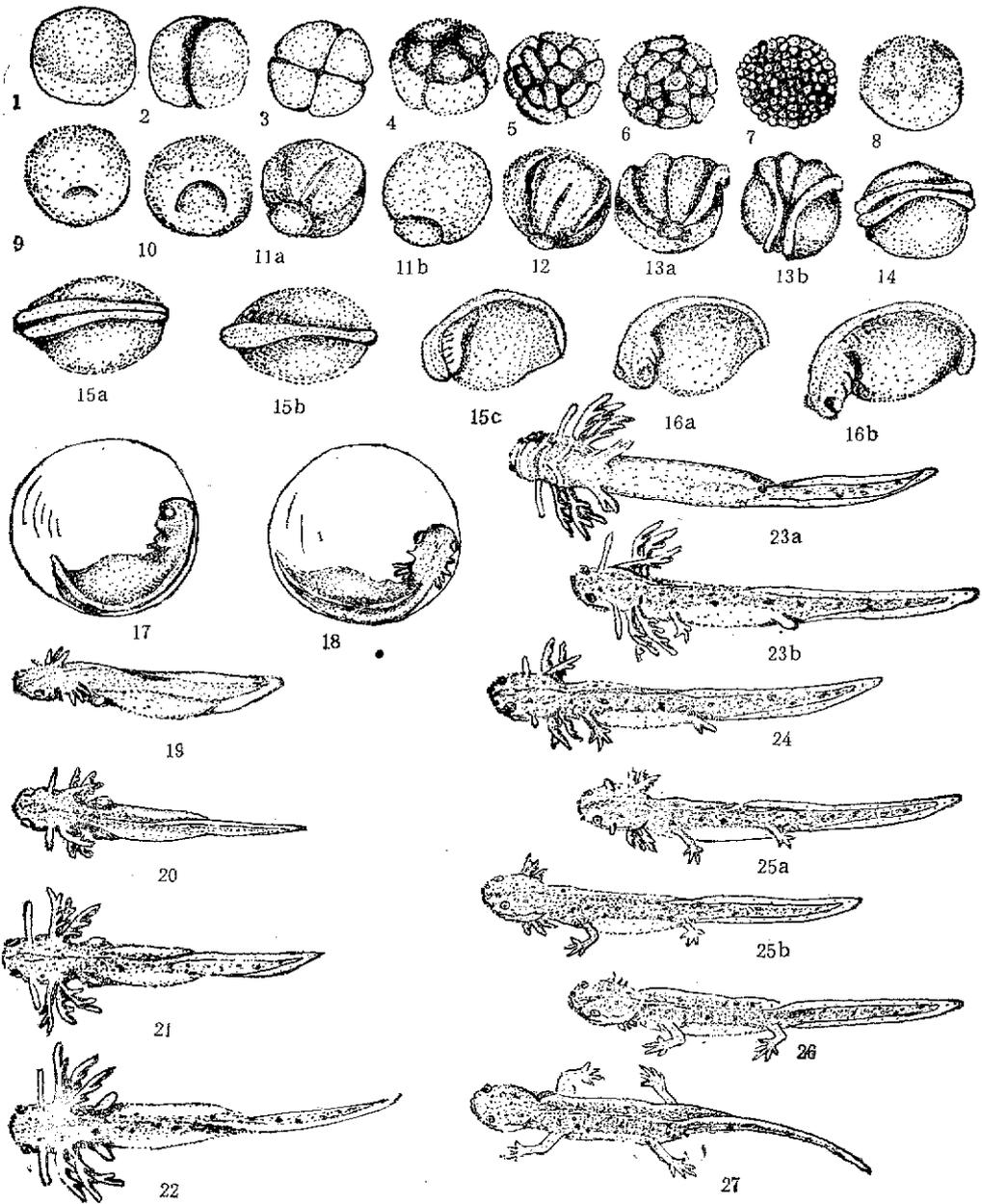


图3 鳃内血球流向示意图

动明显 63—80 次/分左右。

**2.24** 前肢芽在第三叉的末端又分出一叉形成四叉型；后肢芽由片状伸长至出现二叉型止。此期外鳃丝、平衡枝开始萎缩。腹面透明，可见肺泡和肠管。幼体活跃可摄食。

**2.25** 自后肢芽形成二叉型至第二叉内侧又分出一叉呈三叉型，再经过 48 小时左右在第三叉内侧又分出一叉即呈四叉型为止。本期末外鳃

丝明显萎缩，鳃丝缩短，平衡枝萎缩直至消失。前肢肘关节形成，四指型前肢发育完成。

**2.26** 自后肢芽四叉型形成起至第四叉内侧又分出一叉呈五叉型，再经过 178 小时左右五趾形成止。本期末后肢关节由出现至灵活。体全长 28—32mm，体高（背到腹）5—6mm，头长 4.5—5.5mm，尾长 12—15mm，尾高 4mm 左右，前肢长 4.2mm 左右，后肢长 4.8mm 左右，外鳃

表3 千山产东北小鲵与中国小鲵的比较

时 期	千山产东北小鲵(日文)	中国小鲵(张等 1987)
产卵期	4月中旬—5月中旬 气温 4—10℃以上,水温 4—5℃ 产卵	11月底—12月底 气温 -2.2—4.7℃,水温 0℃以下 产卵,降雨或雪更有利产卵。
受精卵—孵化 受精卵—变态	4月中旬—5月初 平均 14 天左右 4月中旬—9月下旬 水温 4—23℃	12月20—22日—2月2日 1.5个月 12月20—22日—5月4—20日 水温 0—21℃

丝退化只剩三对残留主枝。

2.27 自后肢发育完成起经过 2—3.5 个月时间完成变态。此期间外鳃逐渐消失,幼体有时露出水面活动,最后鳃裂封闭,上陆息栖在石头上、用肺呼吸、体全长 50—60mm,外鳃消失前正常捕食,外鳃消失后,活动减弱、食欲减退。

### 3 讨论

3.1 在实验室内将雌雄隔离饲养,所产出卵袋的卵粒均发白,不能发育,说明卵未受精。千山产东北小鲵为体外受精。

3.2 据 1986 年 4 月 16 日、4 月 17 日和 1990 年 4 月 20 日三次在室内观察雌体产卵情况:产卵时间为 17 点到次日凌晨 3—4 点,第一条卵袋产程时间长达 7—8 小时,第二条卵袋产程短,只用 1—2 小时。可见千山的东北小鲵在室内条件下产卵多在夜间完成(与东北小鲵喜夜间活动的习性是一致的)。并且二条卵袋不是同时产出,这点与“东北小鲵生态观察”<sup>[1]</sup>一文所述同时产出二条卵袋看法不同。

3.3 根据各组胚胎发育各期时间比较看,有的发育期各组时差较大,这可能是因各组胚胎发育的环境条件差异所致。然而从受精卵到孵化各组所需时间差异较小。幼体孵出后因环境影响,捕食量的差异使个体发育的进程有所不同,以至不同个体变态期的时差长达 1.5 个月左右。在变态期,当外鳃即将消失时,幼鲵需要登陆行肺呼吸,如果长时间不能上陆呼吸空气则将造成死亡;以外,刚登陆的幼鲵常因觅食困难而夭折,这是人工喂养中值得注意的问题。

3.4 在原肠胚中期末,胚体原口背方中央出现一线状微凸区,两侧稍平坦,到原肠胚晚期快结束时这一线状微凸区渐消失(见图 2 的 3—11a)。这一变化是否与神经板形成有关有待进一步研究。

3.5 由表 3 可见千山产东北小鲵与中国小鲵二者产卵期和产卵时所需的条件不同(气温和水温),中国小鲵在气温 -2.2—4.7℃,水温 0℃ 以下产卵,降雨或雪更有利产卵。这是种的特异性所决定。然而它们虽然是不同的种,地理分布不同(中国小鲵分布在湖北、浙江、福建一带),但个体发育从受精卵到变态完成这段总的历程时间是相近的,约为 5 个月左右完成。

3.6 千山产东北小鲵刚孵出的幼体全长 15—18mm,处于前肢芽早期的开始,前肢芽突起明显、未分叉。与中国小鲵刚孵出的幼体相似,而巫山北鲵刚孵出的幼体是在 6 月初,平均长 25mm,处于前肢芽中期已出现三指,后肢芽明显。就现有资料表明两属间其孵化期有所差别。

### 参 考 文 献

- 1 刘明玉等. 东北小鲵的生态观察. 两栖爬行动物学报, 1984, 3(2): 78—80.
- 2 张鸾生, 唐国起. 中国小鲵的一些生物学资料. 动物学杂志, 1987, 22(1): 23—25.
- 3 费梁, 叶昌媛, 王朝芳. 峨眉髭髯早期胚胎发育的初步观察. 动物学杂志, 1987, 22(6): 18—21.
- 4 Бавников А. Т. Очерки по Биологии Земноводных. Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства просвещения РСФСР, 1956, 1—165.