

短蛸繁殖行为及胚胎发育过程

王卫军¹, 杨建敏¹, 周全利¹, 郑小东², 张宇¹, 孙国华¹, 刘相全¹

(1. 山东省海洋水产研究所, 山东 烟台 264006; 2. 中国海洋大学 水产学院, 山东 青岛 266003)

摘要: 采用光学显微镜观察的方法, 对短蛸(*Octopus ocellatus*)的胚胎发育过程进行观察。在人工养殖环境下, 选用成体短蛸培养1个月后(五月份)即产卵。观察发现, 雌蛸一直对其卵子进行看护, 直到幼体孵化出膜, 随后两周之内雌蛸相继死亡; 受精卵卵裂方式为盘状卵裂。根据 Naef 的划分标准, 短蛸胚胎发育过程划分为20期, 期间胚胎经历2次翻转, 受精卵的孵化水温为16~21℃, 第1次翻转发生在第15天, 胚胎原基由动物极转向植物极; 第2次翻转发生在第40天, 胚胎由卵柄端转向卵柄相对端; 从受精卵到幼体孵化出膜共经历41d; 刚孵化出的幼体为浮游型, 浮游期12d左右, 之后营底栖生活。本文系统地描述了短蛸的繁殖行为和胚胎发育各个阶段的形态变化, 旨在丰富短蛸繁殖生物学和胚胎发育生物学的基础理论研究, 并为开展大规模开展短蛸人工育苗、养殖以及人工增殖放流提供科学依据。[中国水产科学, 2010, 17(6): 1157-1165]

关键词: 短蛸; 繁殖行为; 胚胎发育

中图分类号: Q959; S96

文献标识码: A

文章编号: 1005-8737-(2010)06-1157-09

短蛸属软体动物(Mollusca)、头足纲(Cephalopoda)、八腕目(Octopoda)、无须亚目(Incirrata)、蛸科(Octopodidae)、蛸属(*Octopus*), 广泛分布于渤海、黄海和东海北部。短蛸一般一年生, 生命周期短, 生长十分迅速, 是开展人工养殖和增殖放流的优良物种。

Naef^[1]最早对多种头足类的胚胎发育做了详细的研究, 其中以真蛸(*O. vulgaris*)作为蛸类的模式种, 将其胚胎发育划分为20期, Arnold^[2]则将枪乌贼(*Loligo pealei*)胚胎发育过程分为30期, 并推广至其他头足类物种使用。Overath等^[3]对蓝环蛸(*Hapalochlaena lunulata*)人工暂养、产卵和胚胎发育做了系统研究。Boletzky^[4]研究了头足类胚胎发育阶段卵黄的吸收过程。Ignatius^[5]对章鱼 *O. aegina* 胚胎发育过程进行了描述。日本学者 Yamamoto^[6]和国内学者张学舒^[7]对短蛸的繁殖行为和胚胎发育进行了初步研究, 但是并不系统,

其研究结果与本课题组的一些研究结果存在较大差异。

本研究对短蛸的繁殖习性和胚胎发育过程进行了观察与分析, 系统地描述了短蛸的繁殖行为和胚胎发育各个阶段的形态变化, 旨在为开展大规模开展短蛸人工育苗、养殖以及人工增殖放流提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

实验于2007-2009年在烟台泰华海珍品养殖基地进行, 实验用短蛸繁殖亲体分别采集于日照和烟台近海, 雌性体质量65.8~95.6g, 实验用亲体68头。亲体置于养殖池中流水培养, 温度控制在14~16℃, 投放陶罐和PVC管等遮蔽物, 投喂烟台牟平海区捕获的小杂蟹和低值蛤类等活体饵料。

收稿日期: 2010-04-10; 修订日期: 2010-07-01.

基金项目: 国家863计划项目(2007AA09Z433); 山东省博士基金资助项目(2006BS06010).

作者简介: 王卫军(1979-), 男, 助理研究员, 硕士. 研究方向: 贝类遗传育. E-mail: wwj2530616@163.com

通讯作者: 杨建敏, 研究员, 博士. E-mail: ladderup@126.com

1.2 方法

雌蛸产卵后,取同一只亲体产出的同一批受精卵为观察对象。胚胎发育早期,每隔 1 小时用显微镜观察其胚胎发育变化过程,胚胎发育后期,每天用显微镜(Olympus BX50)观察胚胎变化,并用数码相机(Canon A650)拍照;后期每次观察用 8~10 粒受精卵或胚胎,直接拍照并取样。不同发育阶段的样品用甘油+酒精混合液(体积比 1:1)固定保存,做进一步观察。早期幼体培育用饵料为卤虫和枝角类。

2 结果与分析

2.1 繁殖行为

亲体交配过程中雄蛸将其第 3 对腕右侧的交接腕伸入雌体外套腔内,完成体内受精,整个过程持续 8~12 min。雌雄亲体大约在上年 10 月份开始交配。对此时期的雌体输卵管腺进行组织切片观察,发现有精子存在(数据未发表)也证实这一点,而此时雌蛸的卵子尚未成熟。雌雄交配行为在产卵前 1 个月最为明显,此时的雄蛸常常因为争夺交配权而相互打斗。雄蛸在雌蛸产卵前 1 周内全部死亡。雌蛸卵子分批成熟,分批产出,产卵过程可以持续 5~8 d,体能情况好的雌蛸,可将卵子全部产于陶罐等遮蔽物内。产卵后的雌蛸基本不再进食,整个孵化过程,雌蛸一直在罐内守护受精卵,用漏斗不断地给卵子喷水冲洗和通气,并用触腕不断抚弄卵子直到幼体孵化。孵化后 2 周之内雌蛸相继死亡。

2.2 胚胎发育

短蛸产出的单个卵子通过卵柄相互缠绕,呈葡萄状成串地粘附在罐壁上,每串卵子数量 20~60 粒。刚产出的卵子长径(5.5 ± 0.2) mm ($\bar{x} \pm SD$,下同),短径(2.3 ± 0.1) mm,孵化前卵子的体积变大,长径(6.3 ± 0.3) mm,短径(2.7 ± 0.1) mm。

短蛸卵为极端黄卵,卵黄含量高,卵裂方式为盘状卵裂,富含卵黄的植物极仅供给胚胎发育的营养,保持未分裂状态。卵子的细胞核被卵黄挤压,位于动物极一端,在其顶面形成薄而狭小的细胞质和细胞核区域。受精发生在动物极的卵

孔处,精卵融合后形成胚盘,卵裂就发生在胚盘上。在 16~21 条件下,幼体孵化出膜共需 41d。根据 Naef^[1]的标准,短蛸胚胎发育过程可划分为 20 期。整个胚胎发育过程如下:

第 1 期(卵子产出后 1~4 d):受精后的卵子,胚盘已在动物极形成,经历 3 次纵向卵裂形成八细胞。第 1 次卵裂将动物极分为左右两个半球;第 2 次卵裂与第 1 次卵裂面垂直;第 3 次卵裂与第 2 次卵裂面垂直,与第 1 次卵裂沟平行。3 次分裂之后,细胞分裂过程中出现不同步和不对称现象,经历 16 细胞期(图版 I-a)、32 细胞期、48 细胞期、56 细胞期和 64 细胞期(图版 I-b)等,细胞体积逐步变小。

第 2 期(卵子产出后 4~5 d):形成囊胚,囊胚为盘状,称为盘状胚。卵黄上皮覆盖在卵黄表面,此时细胞体积进一步变小,仅比卵黄颗粒稍大(图版 I-c)。

第 3 期(卵子产出后 6~9 d):卵黄上皮在未分裂的卵黄上逐步向植物极扩散(图版 I-d, e, f, g),此时卵黄上皮开始外包形成原肠。此期外胚层和中内胚层逐步形成,外围中胚层细胞开始形成外卵黄囊肌肉组织。

第 4 期(卵子产出后 10~11 d):卵黄上皮继续在未分裂的卵黄上向植物极扩散,胚盘下包比例达到 1:2(图版 I-h)。

第 5 期(卵子产出后 12~14 d):卵黄上皮继续在未分裂的卵黄上向植物极扩散,基本上把整个卵黄包被起来(图版 I-j, k, l),形成外卵黄囊,此时,腕原基在卵柄相对端已经形成,但并不显著。

第 6 期(卵子产出后 15~16 d):口、漏斗和外套膜等器官原基形成,胚胎发生第 1 次翻转,各个器官的原基由卵柄相对端转到卵柄端(图版 I-m),翻转过程需 20~25 min;腕原基呈球状,共 8 个;胴体原基中部内陷;漏斗口明显;外卵黄囊完全封闭以后,卵黄囊开始有节律的收缩,频率为 14~15 次/min(图版 I)。

第 7 期(卵子产出后 17 d):各种原基进一步发育,由外胚层内陷而成的眼原基形成;口、腕、漏斗和外套膜可见(图版 I-n);卵黄囊收缩次数开

始减少, 10~12 次/min。

第 期(卵子产出后 18 d): 眼初步形成; 腕变长, 末端钝圆(图版 II-a); 内脏团器官开始形成; 由外胚层内陷而成的平衡囊形成, 成对地对称于外套膜和眼之间; 卵黄囊有节律的收缩, 为 9~10 次/min。

第 期(卵子产出后 19 d): 眼虹膜形成, 眼珠大而明显, 颜色为浅黄色; 腕进一步变长; 外套膜拉长, 顶端突出, 中部凹陷变浅, 胴体初步形成(图版 II-b); 卵黄囊有节律的收缩, 频率为 8~10 次/min。

第 期(卵子产出后 20 d): 眼珠橘黄色; 腕末端变得尖细, 仍未出现吸盘; 胴体变大变圆, 胚胎外形已与成体短蛸相似(图版 II-c); 卵黄囊收缩次数增加, 频率为 10~12 次/min。

第 期(卵子产出后 21~22 d): 眼睛橘黄色; 腕变长, 出现单行吸盘; 胴体变大变圆; 外卵黄囊有节律的收缩, 导致一部分外卵黄进入外套腔, 形成内卵黄囊, 呈白色(图版 II-d); 外卵黄囊每分钟收缩 11~14 次; 左右鳃心开始有规律的交互跳动, 频率为 34~36 次/min(图版 I)。

第 期(卵子产出后 23~24 d): 眼珠变为红色; 腕可以在卵子内活动(图版 II-e); 外卵黄囊有节律的收缩, 10~14 次/min; 左右鳃心有规律的交互跳动, 45 次/min。

第 期(卵子产出后 25~26 d): 眼珠变为深红色; 腕可以在卵子内自由活动(图版 II-f); 在胚胎腹面漏斗靠近胴体处出现 2 个皮下色素细胞; 外卵黄囊有节律的收缩变慢, 6~8 次/min; 左右鳃心有规律的交互跳动, 约为 60 次/min。

第 期(卵子产出后 27~28 d): 眼珠变为紫红色; 腕可以在卵子内自由活动(图版 II-g); 胴体进一步变大, 在胚胎背面出现多个皮下色素细胞; 外卵黄囊有节律的收缩, 6~8 次/min; 鳃心有规律的交互跳动, 约为 80 次/min。

第 期(卵子产出后 29~30 d): 内卵黄囊体积变大, 外卵黄囊体积变小(图版 II-h)。外卵黄囊不再收缩, 鳃心有规律的交互跳动, 频率为

90~95 次/min。

第 期(卵子产出后 31~32 d): 眼珠黑白分明; 腕上出现两行皮下色素细胞; 内卵黄囊继续变大, 外卵黄进一步消耗, 体积约为卵子体积的一半; 墨囊位于内卵黄囊腹侧, 开始生成墨汁(图版 II-i); 皮下色素细胞会因为环境的变化而扩大缩小; 胚胎在卵子内活跃, 左右鳃心不再是交互跳动, 而是一起跳动, 频率为 96~100 次/min。

第 期(卵子产出后 33~36 d): 内卵黄囊体积继续变大, 外卵黄进一步消耗或者进入内卵黄囊, 体积约为卵子体积的 1/3; 卵子体积变大, 体积约比刚产出的卵子大约 1/3(图版 II-j, k), 为第 2 次胚胎翻转提供空间; 胚胎在卵子内非常活跃; 胴体腹面表层出现许多颗粒很小的色素斑; 鳃心跳动频率为 100~110 次/min。

第 期(卵子产出后 37~38 d): 眼睛外层出现绿色金属光泽; 内卵黄囊和外卵黄囊体积均进一步变小(图版 II-l); 鳃心跳动频率稳定在 100~110 次/min。

第 期(卵子产出后 39~40 d): 胚胎发生第 2 次翻转, 胴体由卵柄翻转到卵柄相对端, 内卵黄囊和外卵黄囊体积均进一步变小, 外卵黄几乎消耗殆尽(图版 II-m)。

第 期(卵子产出后 41 d): 幼体破膜而出, 有少量外卵黄仍未被消耗(图版 II-n, o), 孵化后外卵黄囊 1~2 h 后消失; 刚孵化的幼体体质量约 0.03 g, 其外套腔内有大的内卵黄囊; 腕上有 14~16 个吸盘, 从第 4 个吸盘开始分为两行。

刚孵化的幼体可以自由活动, 为浮游型, 通过漏斗喷水使身体漂浮在水面上, 大部分时间贴于池壁, 幼体的浮游期大约 12 d, 之后伏底, 转为营底栖生活。

3 讨论

3.1 与其他头足类繁殖行为的比较

与乌贼和鱿鱼不同, 蛸类属于体内受精, 短蛸的交配方式与真蛸^[8]、章鱼(*O. joubini*)^[9]和玛雅蛸(*O. maya*)^[10]相似, 雄蛸骑在雌蛸的胴体上, 或者伏于雌蛸的一侧, 将交接腕伸入雌蛸外套腔内,

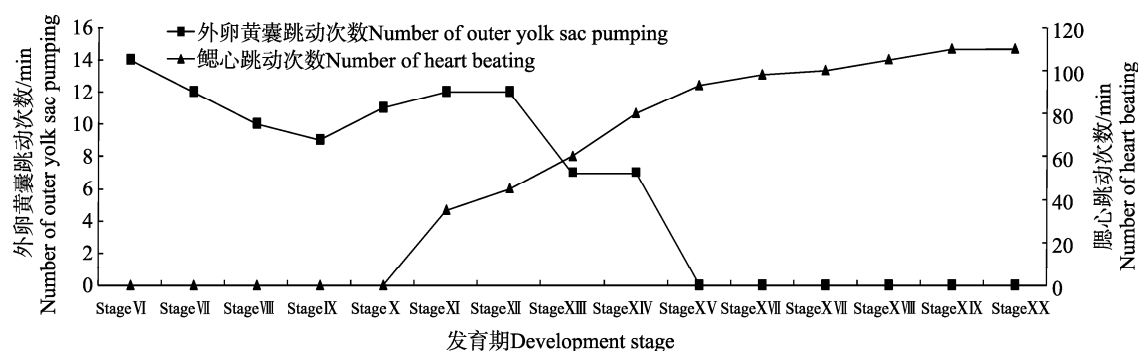


图 1 各发育期短蛸外卵黄囊和鳃心跳动次数

Fig. 1 Number of heart beating and outer yolk sac pumping at each development stage of *O. ocellatus*

把精英输入其体内,精子储存于输卵管腺内。在短蛸交配季节,2只雄蛸相遇时经常打斗,体内色素细胞表现出黑白交替的条带,以此来显示对对方的威慑,与坦桑尼亚霞水母章鱼(*O. cyanea*)^[11]繁殖行为相似。另外,在研究中发现多只雄性短蛸同时竞争和1只雌性短蛸交配的现象,真蛸^[12-13]、章鱼(*O. digueti*)^[14]和双斑蛸(*O. bimaculatus*)^[15]也有类似行为。短蛸雄性个体没有固定的交配伴侣,交配行为是随机的,这与Wells等^[8]对真蛸的观察结果一致。雄性短蛸性腺成熟早于雌性,交配开始于产卵前4~5个月,这与张学舒^[7]所描述的交配后不久就产卵的行为不同。

护卵行为是蛸类特有的行为,其护卵行为有2种,1种是产卵后,雌蛸一直守候在巢穴里,基本不再进食,直到幼体孵化,孵化后不久雌蛸死亡,如短蛸、真蛸^[13,16]、深海章鱼 *Bathypolypus arcticus*^[17]和深海章鱼 *Graneledone* spp.^[18]等都有相似行为。另1种是没有巢穴的底栖型蛸类,雌蛸将产出的卵子置于腕间膜上,随身携带直到幼体孵化,如南蓝圈章鱼(*Hapalochlaena maculosa*)^[14]、*O. burryi*^[19]和 *O. defilippi*^[20]等。

3.2 头足类胚胎发育过程的划分

不同学者对胚胎发育过程划分的标准不一,Naef^[1]认为,蛸类受精卵的发育过程应该分为20期,在胚胎发育早期(I-XIII阶段)根据天数来划分,后期根据胚胎的形态特征变化来划分。Arnold等^[2]把受精卵极体的排放,早期每1次卵裂都分别划分为1期,把Naef的划分标准中的第1期细分为

9个期,这样把早期发育各个阶段划分更加细致,最终把枪乌贼(*Loligo pealei*)胚胎发育阶段划分为30期,并将此标准应用于其他一些头足类物种。郑小东把真蛸胚胎发育过程共分为30期,在胚胎发育早期(1~24期)根据天数来划分,后期根据胚胎形态特征的变化来划分(未发表数据)。

温度对胚胎发育所用的时间起关键作用^[21],*O. conispadiceus*^[22]在温度2.2~17.2℃时,幼体孵化需10个月以上。因此,根据天数来划分发育阶段的标准并不科学。但在蛸类胚胎发育的研究上,Naef^[1]根据形态特征对蛸类胚胎发育划分的标准被广大学者所采用,沿用至今,由温度导致的胚胎发育天数的差别也已不再重要。

3.3 胚胎翻转的必要性

短蛸胚胎发育过程与其他蛸类胚胎发育过程相似^[23-26],都要发生2次胚胎翻转。器官形成过程中,胚胎位置在卵内发生第1次翻转^[27]。翻转后,胚胎大多位于卵柄相对端,一部分位于卵柄端(图版),这可能与细胞核的位置有关,作者在长蛸胚胎发育过程中也发现有类似现象(未发表数据)。第1次翻转后位于卵柄端的胚胎,死亡率比较高,推测可能因为空间小窒息而死。对于第1次翻转的原因还不清楚,可能与卵黄物质的包裹及原基形成以后卵黄营养物质的吸收有关,Ignatius^[5]认为第2次胚胎翻转为幼体孵化出壳提供了合适的位置。Boletzky^[28]研究真蛸胚胎发育过程中发现,有时候并不进行第2次胚胎翻转,而是直接从卵柄端破膜而出,所以,Boletzky认为

第 2 次胚胎翻转是非必须的。

参考文献:

- [1] Naef A. Die Cephalopoden (Embryologie) [M]. Fauna flora Golf Neapel, 1928, 35: 1–357.
- [2] Arnold John M, Summers W C. Embryonic Development: Plasmic movement, cleavage, and subsequent development of the squid embryo, *Loligo pealei*[J]. Biol Bull, 1965, 24–44.
- [3] Overath H, Boletzky S V. Laboratory observations on spawning and embryonic development of a blue-ringed octopus[J]. Mar Biol, 1974, 27: 333–337.
- [4] Boletzky S V. A contribution to the study of yolk absorption in the Cephalopoda[J]. Z Morph Tiere, 1975, 80: 229–246.
- [5] Ignatius B. Embryonic development in *Octopus aegina* Gray, 1849[J]. M Srinivasan Current Sci (Bangalore), 2006, 9(8): 1089–1092.
- [6] Yamamoto T. Some observations on the embryonal development of the eggs of *Octopus ocellatus* Gray[J]. Botany Zool Tokyo, 1941, 9: 239–243.
- [7] 张学舒. 人工环境中短蛸的繁殖行为和胚胎发生[J]. 浙江海洋学院学报: 自然科学版, 2002, 9(3): 220–224.
- [8] Wells M J, Wells J. Sexual displays and mating of *Octopus vulgaris* Cuvier and *O. cyanea* Gray and attempts to alter performance by manipulating the glandular condition of the animals[J]. Anim Behav, 1972, 20: 293–308.
- [9] Hanlon R T. *Octopus joubini*[M]// Boyle P R, Cephalopod Life Cycles, Vol I: Species Accounts, ed. London: Academic Press, 1983: 293–310.
- [10] Van Heukelem W F. *Octopus maya*[M]//Boyle P R. Cephalopod Life Cycles, Vol. I: Species Accounts, London: Academic Press, 1983: 311–323.
- [11] Young J Z. Courtship and mating by a coral reef octopus (*Octopus horridus*) [J]. Proceedings of the Zoological Society of London, 1962, 138: 157–162.
- [12] Wood F G JR. Observations on the behaviour of Octopus[J]. Int Congr Zool, 1963, 16(1): 73.
- [13] 郑小东, 韩松, 林祥志, 等. 头足类繁殖行为学研究现状与展望[J]. 中国水产科学, 2009, 16(3): 459 - 465.
- [14] Voight J R. Ligula length and courtship in *Octopus digueti*: A potential mechanism of mate choice[J]. Evolution, 1991, 45: 1726–1730.
- [15] Tranter, D. J. and Augustine O. Observations on the life history of the blue-ringed octopus, *Hapalochlaena maculosa*[J]. Mar Biol, 1973, 18: 115–128.
- [16] Wodinsky. Breeding season of *Octopus vulgaris*[J]. Mar Biol (Berlin), 1972, 16(1): 59–63.
- [17] Wood J. B, Kenchington E, O'Dor R K. Reproduction and embryonic development time of *Bathypolypus arcticus*, a deep-sea octopod (Cephalopoda: Octopoda)[J]. Malacologia, 1998, 39: 11–19.
- [18] Voight J R, Grehan A J. Egg brooding by deep-sea octopuses in the North Pacific Ocean[J]. Biol Bull, 2000, 198: 94–100.
- [19] Forsythe J W, Hanlon R T. Aspects of egg development, post-hatching behaviour, growth and reproductive biology of *Octopus burryi* Voss 1950 (Mollusca: Cephalopoda) [C]. Vie et Milieu, 1985, 35: 273–282.
- [20] Hanlon R T, Forsythe J W, Boletzky S V. Field and laboratory behavior of "Macrotritopus larvae" reared to *Octopus defilippi* Verany, 1851 (Mollusca: Cephalopoda) [C]. Vie Milieu, 1985, 35: 237–242.
- [21] Boletzky S V. Embryonic development of cephalopods at low temperatures[J]. Antarctic Sci, 1994, 6(22): 139–142.
- [22] Ito H. Some observations on the embryonic development of *Paroctopus conispadiceus* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. Bull Hokkaido Regional Fish Res Lab, 1983, 48: 93–105.
- [23] Joll L M. Mating, egg-laying and hatching of *Octopus tetricus* (Mollusca: Cephalopoda) in the laboratory[J]. Mar Biol, 1976, 36: 327–333.
- [24] Heukelem V. Laboratory maintenance, breeding, rearing and biomedical research potential of the Yucatan octopus, *Octopus maya*[J]. Lab Anim Sci, 1977, 27: 852–859.
- [25] Warnke K. Observations on the embryonic development of *Ocotpus mimus* (Mollusca: Cephalopoda) from northern Chile[J]. Veliger, 1999, 42: 211–217.
- [26] Boletzky S V, Fuentes M, Offner N. First record of spawning and embryonic development in *Octopus macropus* (Mollusca: Cephalopoda) [J]. J Mar Biol Assoc, UK, 2001, 81: 703–704.
- [27] Boletzky S V. Rotation and first reversion in octopus embryo[J]. Experientia, 1971, 27: 558–560.
- [28] Boletzky S V. von: Zum Schlüpfen von *Octopus vulgaris* Lam[J]. Verh Naturf Ges Base, 1966, 177: 165–170.

Reproductive behavior and process of embryonic development of *Octopus ocellatus*

WANG Weijun¹, YANG Jianmin¹, ZHOU Quanli¹, ZHENG Xiaodong², ZHANG Yu¹, SUN Guohua¹,
LIU Xiangquan¹

(1. Shandong Marine Fisheries Research Institute, Yantai 264006, China; 2. Fishery College of China Ocean University, Qingdao 266003, China)

Abstract: *Octopus ocellatus*, the common name of which is short arm octopus, belongs to Mollusca, Cephalopoda, Octopodidae, Octopus, and widely spreads in the Bohai Sea, the Yellow Sea, and north of the East China Sea. It is tasty, highly nutritive, and enjoyed by many people, so, it is of great economic value. A large amount of *O. ocellatus* is captured from the nature, and exported to Korea and Japan. Because of over-capture, its resource has been declining rapidly, and is in urgent need of ecological restoration. At the same time, *O. ocellatus* has its advantages, eg, its life cycle is only one year, and it grows very fast. Therefore, it is a favorite species for artificial culture and proliferation discharge. Lots of research about embryonic development has been done on other cephalopod, such as *O. vulgaris*, *Loligo pealei*, *Hapalochlaena lunulata*, *O. aegina* and so on, but few study was done on *O. vulgaris*.

This study focused on reproductive behavior and embryonic development of *O. ocellatus*. It was cultured in artificial environments for a month and then spawned. The female took care of her eggs from beginning till larva hatching. During this period, the female scarcely preyed, and died within fortnight after larva was hatched. The type of cleavage was discoidal cleavage. According to the standard of embryonic development, established by Naef, the process of embryonic development was categorized into 20 stages by characteristics. The process of embryonic development of *O. ocellatus* endured 2 reverses. The first reverse took place on the fifteenth day, in which embryonic anlage turned from animal pole to vegetal pole. At hatching temperature of 16—20 the second one was happened on the fortieth day, embryo turning from egg stalk to the opposite. In the end, larva was hatched after 41 d. The hatchling was planktonic, and they began benthic lifestyle about 12 d later. This research presented some useful data, which will be of great value on artificial breeding, culture and proliferation discharge. [Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(6): 1157–1165]

Key words: *Octopus ocellatus*; reproductive behavior; embryonic development

Corresponding author: YANG Jianmin. E-mail: ladderup@126.com

图版 I 短蛸早期胚胎发育过程的描述

a. 卵子产出 1 d 后, 16 细胞期; b. 卵子产出后 2~3 d, 64 细胞期; c. 卵子产出后 4~5 d, 囊胚形成; d. 卵子产出后 6~7 d, 卵黄上皮开始下包 1:6; e. 卵子产出后 8 d, 卵黄上皮开始下包 1:5; f. 卵子产出后 9 d, 开始形成原肠, 卵黄上皮开始下包 1:4; g. 卵子产出后 10 d, 卵黄上皮开始下包 1:3; h. 卵子产出后 11 d, 卵黄上皮开始下包 1:2; i. 卵子产出后 12 d, 卵黄上皮开始下包 2:3; j. 卵子产出后 13 d, 卵黄上皮开始下包 5:6; k. 卵子产出后 14 d, 卵黄上皮开始下包 7:8, 腕原基在卵柄相对端开始形成; l. 卵子产出后 15 d, 卵黄上皮开始下包 9:10; m. 卵子产出后 16 d, 口、漏斗和外套膜等器官原基形成, 胚胎发生第一次翻转; n. 卵子产出后 17 d, 眼原基形成, 口、腕、漏斗和胴体可见。

EA: 眼原基; MA: 口原基; MMA: 外套膜原基; TA: 腕原基。图中比例尺代表 1 mm。

Plate Description of the early-embryonic development of *O. ocellatus*

a. 1 day after spawned, 16 cell stage; b. 2-3 d after spawned, 64 cell stage; c. 4-5 d after spawned, blastula formation; d. 6-7 d after spawned, yolk epithelium wrapped 1/6 downwards; e. 8 d after spawned, yolk epithelium wrapped 1/5 downwards; f. 9 d after spawned, gastrulate, yolk epithelium wrapped 1/4 downwards; g. 10 d after spawned, yolk epithelium wrapped 1/3 downwards; h. 11 d after spawned, yolk epithelium wrapped 1/2 downwards; i. 12 d after spawned, yolk epithelium wrapped 2/3 downwards; j. 13 d after spawned, yolk epithelium wrapped 5/6 downwards; k. 14 d after spawned, yolk epithelium wrapped 7/8 downwards. Tentacle anlage formed at the opposite of egg capsule stalk; l. 15 d after spawned, yolk epithelium wrapped 9/10 downwards. m. 16 d after spawned, mouth, funnel, and mantle membrane anlage formed, the first reverse of embryo; n. 16 d after spawned, eye anlage formed, mouth, funnel, and mantle membrane clearly.

EA indicates eye anlage, MA indicates mouth anlage, MMA indicates mantle membrane anlage, TA indicates tentacle anlage. Scale bar indicates 1mm.

图版 II 短蛸后期胚胎发育过程的描述

a. 卵子产出后 18 d, 内脏团器官开始形成; b. 卵子产出后 19d, 胴体初步形成, 眼睛大而明显, 其颜色为浅黄色; c. 卵子产出后 20 d, 胴体变大变圆, 眼睛橘黄色; d. 卵子产出后 21 ~ 22d, 出现吸盘和内卵黄囊, 眼睛橘红色; e. 卵子产出后 23 ~ 24 d, 眼珠变为红色; f. 卵子产出后 25 ~ 26d, 眼珠变为深红色, 出现色素细胞; g. 卵子产出后 27 ~ 28 d, 眼珠变为紫红色; h. 卵子产出后 29~30 d, 内卵黄体积变大, 外卵黄体积变小; i. 卵子产出后 31 ~ 32 d, 眼珠黑白分明, 开始生成黑色墨汁; j. 卵子产出后 33 ~ 34 d, 内卵黄变大, 外卵黄进一步消耗, 体积约为卵子体积的 1/3; k. 卵子产出后 35 ~ 36 d, 胚胎在卵子内活跃, 卵子体积明显变大; l. 卵子产出后 37 ~ 38 d, 色素细胞明显, 眼睛出现绿色金属光泽; m. 卵子产出后 39 ~ 40 d, 胚胎发生第二次翻转, 外卵黄几乎消耗殆尽; n. 卵子产出后 41d, 幼体破膜而出, 有少量外卵黄仍未被消耗; o. 刚刚孵化的幼体, 体内有大量内卵黄.

IS, 表示墨囊; IYS, 内卵黄囊; OYS, 外卵黄囊. 图中比例尺代表 1 mm.

Plate Description of the post-embryonic development of *O. ocellatus*

a. 18 d after spawned, organ of visceral mass formation; b. 19 d after spawned, mantle formation, eyes big and evident, buff; c. 20 d after spawned, mantle turned big and round, eyes was croci; d. 21-22 d after spawned, sucker and inner yolk sac appearance, eyes was jacinth; e. 23-24 d after spawned, eyes turned to red; f. 25-26 d after spawned, eye was crimson, chromatophore appearance; g. 27-28 d after spawned, eyes turned to aubergine; h. 29-30 d after spawned, inner yolk sac bigger, outer yolk sac smaller; i. 31-32 d after spawned, black and white eyeball evident, ink sac formation; j. 33-34 d after spawned, inner yolk sac much more bigger; k. 35-36 d after spawned, embryo was active and egg volume was bigger; l. 37-38 d after spawned, chromatophore evident, emitting green metal luster of the eyes; m. 39-40 d after spawned, the second reverse of embryo; n. 41 d after spawned, little unconsumed outer yolk sac attached the hatchlings; o. freshly hatchlings having big inner yolk sac.

IS indicates ink sac; IYS indicates inner yolk sac; OYS indicates outer yolk sac. Scale bar indicates 1mm.

王卫军等：短蛸繁殖行为及胚胎发育过程

WANG Weijun et al: Reproductive behavior and process of embryonic development of *Octopus ocellatus*

图版III 短蛸胚胎在不同发育阶段的位置

a. 第X期；b. 第XI期；c. 第XII期；d. 第XIII期；e. 第XIV期；f. 第XV和XVI期。箭头表示未发生第二次胚胎翻转时，胚胎位于卵柄相对端。图中比例尺代表1mm。

Plate III Position at different stages of *O. ocellatus* embryo

a. stage X; b. stage XI; c. stage XII; d. stage XIII; e. stage XIV; f. stage XV and XVI. Arrow indicates the embryo lied at opposite of the egg stalk before the second embryo reverse. Scale bar indicates 1mm.