

大黄鱼早期发育的形态学研究

方家仲 褚茂兵 肖勤 陈孝涨 余海

(浙江省苍南县水产研究所 苍南 325802)

摘要 描述了大黄鱼(*Pseudosciaena crocea* (Richardson))早期发育(从受精至幼鱼早期)的主要特征,并对仔、稚、幼鱼各时期的划分进行研究,提出了界定标志:仔鱼前期(日龄1~8 d,持续8 d)以油球消失为界;仔鱼后期(日龄9~20 d,持续12 d)以各鳍齐全为界;稚鱼前期(日龄21~29 d,持续9 d)以枕骨棘完备为界;稚鱼后期(日龄30~35 d,持续6 d)以全身被鳞为界;36日龄以后进入幼鱼早期。

关键词 大黄鱼(*Pseudosciaena crocea* (Richardson)),形态学,早期发育,时期划分

中图分类号 Q954 **文献标识码** A **文章编号** 1000-3096(2003)06-0001-06

20世纪50年代末至60年代初,沙学绅^[1]采用人工授精方法培育出大黄鱼仔鱼(生活2 d)进行了胚胎发育和仔鱼前期的形态观察;用浮游生物网和张网获得材料对仔鱼后期和稚鱼的形态补充研究。此后,苏跃中等^[2],刘家富^[3],结合人工育苗生产实验,对大黄鱼的早期发育生物学作了报道。在前人研究的基础上,作者于1999年秋和2000年春,在两季育苗实验期间,观察了大黄鱼早期发育(从受精至幼鱼早期)的主要特征,并对仔、稚、幼鱼各时期的划分做了研究。

1 材料与方法

材料以春季育苗实验为依据。实验地点:苍南县沿浦镇下在水产养殖公司育苗厂。亲鱼300尾,平均体质量650 g,2000年1月9日选购于沙埕港鱼排。于2月17日、3月8日、3月26日和4月14日注射外源激素LRHA₃催产,分别于2月19~21日、3月10~12日、3月28日和4月16日池内自然产卵授精,共产出受精卵98 kg(每kg约70万粒)。取其中31 kg受精卵进行培育。在水温19.0~22.0℃、盐度23.3~25.0的条件下,先后共出池鱼苗292万尾。定期从催产池取卵样40~50粒、育苗池取鱼样10~30尾,结合培养皿定卵10~15个对照培育,在光学显微镜下连续活体观察(部分材料采用Carmine染色)、摄影、解剖、绘图和记录。

2 结果

2.1 胚胎发育(从受精到孵化出膜)

大黄鱼受精卵的孵化时间受到不同水温的影

响。在盐度23.3~25.0的海水中,当水温变化在22.0~21.0℃时,孵化时间为30.5 h;21.0~20.3℃时,孵化时间为34 h;20.0~19.0℃时,为40 h。根据22.0~21.0℃温度条件的胚胎发育进程列表1、图1。

2.2 胚后发育(从仔鱼前期至幼鱼早期)

根据发育进程划分为仔鱼前期(1~8日龄)、仔鱼后期(9~20日龄)、稚鱼前期(21~29日龄)、稚鱼后期(30~35日龄)和幼鱼早期(36日龄以后)等5个阶段。

2.2.1 仔鱼前期(从孵化出膜至内源性营养耗尽)

2.2.1.1 初孵仔鱼(即1 d仔鱼) 刚出膜的仔鱼体弯曲不舒展。卵黄囊紧贴于躯体之下,头略向下方倾曲。全长2.58 mm,肌节26对,其中:躯体前部1.22 mm,肌节9对;后部1.36 mm,肌节17对。约经过1 h,体展直,形似蝌蚪,长度平均为3.01 mm。孵出24 h左右的1d仔鱼(全长4.11 mm),其吻端呈圆圆形的口,封闭,不与消化道相通。肠细,呈直线形无回曲,横覆于卵黄囊之上,后段直肠略倾斜折向下方紧贴于腹腔膜的后缘。肛门未开口。肠壁紧缩不会蠕动,内无食。脊索始于眼与听囊之间的下方,贯穿全身至尾

第一作者:方家仲,出生于1924年,工程师,目前在研课题:南麂列岛海域的浮游生物。通信地址:浙江省苍南县龙港镇龙翔路609号4楼,325802。E-mail:lgxixi@mail.wzptt.zj.cn

收稿日期:2001-07-04;修回日期:2002-05-18

表 1 大黄鱼胚胎发育进程(水温 22~21 °C、盐度 23.3~25)

Tab.1 The course of the embryos development of large Yellow Croaker (water temperature 22~21 °C, salinity 23.5~25)

阶段	受精后时间(h)	过程时间(min)	主要特征
胚盘形成	0.25	15	呈扁平状
2 细胞期	0.50	15	第 1 次分裂, 经裂
4 细胞期	0.75	15	第 2 次分裂, 纬裂
8 细胞期	1.17	25	第 3 次分裂, 经裂
16 细胞期	1.59	25	第 4 次分裂, 纬裂
32 细胞期	2.00	25	第 5 次分裂, 经裂和水平裂
64 细胞期	2.50	30	第 6 次分裂, 经、纬裂
128 细胞期	3.25	45	第 7 次分裂, 经、纬裂
高囊胚期	4.08	50	细胞密集呈高帽状
低囊胚期	6.91	170	细胞向植物极外包呈低帽状
原肠早期	8.41	90	胚环外包 1/3, 胚盾现
原肠中期	10.41	120	胚环外包 1/2, 神经管现
原肠晚期初	13.16	165	胚环外包 2/3, 肌节 2 对, 视泡、脑形成
原肠晚期中	14.06	54	胚环外包 3/4, 肌节 4 对, 视囊显, 黑色素细胞现
原肠晚期末	14.96	54	胚环外包 4/5, 肌节 6 对
原口接近封闭期	15.86	74	胚体环绕卵黄囊 1/3, 肌节 10 对, 脑分化前、中、后三部分, 克氏泡出现
原口封闭期	17.88	191	胚体环绕卵黄囊 1/2, 肌节 14 对, 晶体、心脏、听囊现
尾芽期	19.91	122	胚体环绕卵黄囊 3/5, 肌节 18 对, 嗅囊现, 克氏泡消失
尾部游离期	21.58	100	胚体环绕卵黄囊 2/3, 肌节 22 对, 胚体不时扭动
接近孵化期	28.25	400	胚体环绕卵黄囊 4/5, 肌节 26 对, 心博 110 次左右/min
孵出期	30.50	135	刚出膜的仔鱼弯曲状, 肌节 26 对

端。肌节仍为 26 对。鳔未出现。感觉器分布如下:脊索开始处上方 1 个, 第 4~5 对肌节上方 1 对, 第 8 肌节、第 11 肌节下方各 1 个, 均甚明显; 另在尾部等处隐蔽的感觉器若干个, 当受刺激而弹动时才显露出来。在体中部的黑色素丛最明显, 位于 15~18 对肌节下方, 呈树枝状, 其中还夹有黄色素细胞。此外, 躯体前半部、心脏附近到油球前半球, 也都分布黑色素; 从肛门附近到油球的后半部处有黄色素丛结集。奇鳍褶围绕全身: 背鳍褶从前脑上方开始, 往后与尾鳍褶相连, 并连接腹鳍褶而止于肛门。在尾鳍褶末端部分已出现幅射细纹状弹性丝。胸鳍芽已明显可见, 位于第 2~3 对肌节的下方。腹鳍尚未出现(图 2-1)。1 d 仔鱼外观的明显特征是它的后脑特别高突。随着发育进程, 其高突相对下降, 到 4 d 仔鱼期以后便没有这个特征了。

2.2.1.2 2 d 仔鱼 出膜 48 h 的 2 d 仔鱼(全长 4.13 mm)为“开口期仔鱼”。发育滞后的约再延缓半天, 即 60 h 的 2.5 d 仔鱼也都开口。此时仔鱼的口变成窝状, 其下部微微掀动, 能摄食外源性饵料。消化道

已相通, 肛门也开口。肠变粗而且已形成或即将形成第一个回曲。消化道内出现个别轮虫。从此仔鱼已经进入混合型营养期。此时期的心脏有心耳、心室、动脉球、静脉窦等部分, 心跳 148 次/min。血管系统初步形成, 沿脊索下方出现主动脉和主静脉血管, 血液全身流动, 清晰可见。鳔出现。听囊、嗅囊明显。卵黄囊前侧出现氏管。胸鳍扩大, 辐射状鳍条清楚。尾部出现骨质间充细胞(图 2-2)。

2.2.1.3 4~8 d 仔鱼 出膜后 96 h 的 4 d 仔鱼(全长 4.25 mm 左右), 卵黄已经耗尽, 卵黄囊消失。油球还在, 直径 0.26 mm, 其位置已略向前移。鳔扩大, 直径 0.12 mm, 其上方出现紫色枝状色素丛。胸鳍更大, 肠曲 1 回。体腹部中央的紫黑色枝状色素丛增多。此后, 油球一天比一天缩小, 位置也一天比一天前移。到出膜后约 192 h 的 8 d 仔鱼(全长 4.46 mm 左右), 油球完全耗尽。混合型营养基本结束, 转入完全摄食外界饵料。此时口的上、下颌骨形成, 但无细齿。鳃呈弓状, 尚未出现鳃耙和鳃丝。鳔逐渐变大, 直径 0.33 mm 左右。

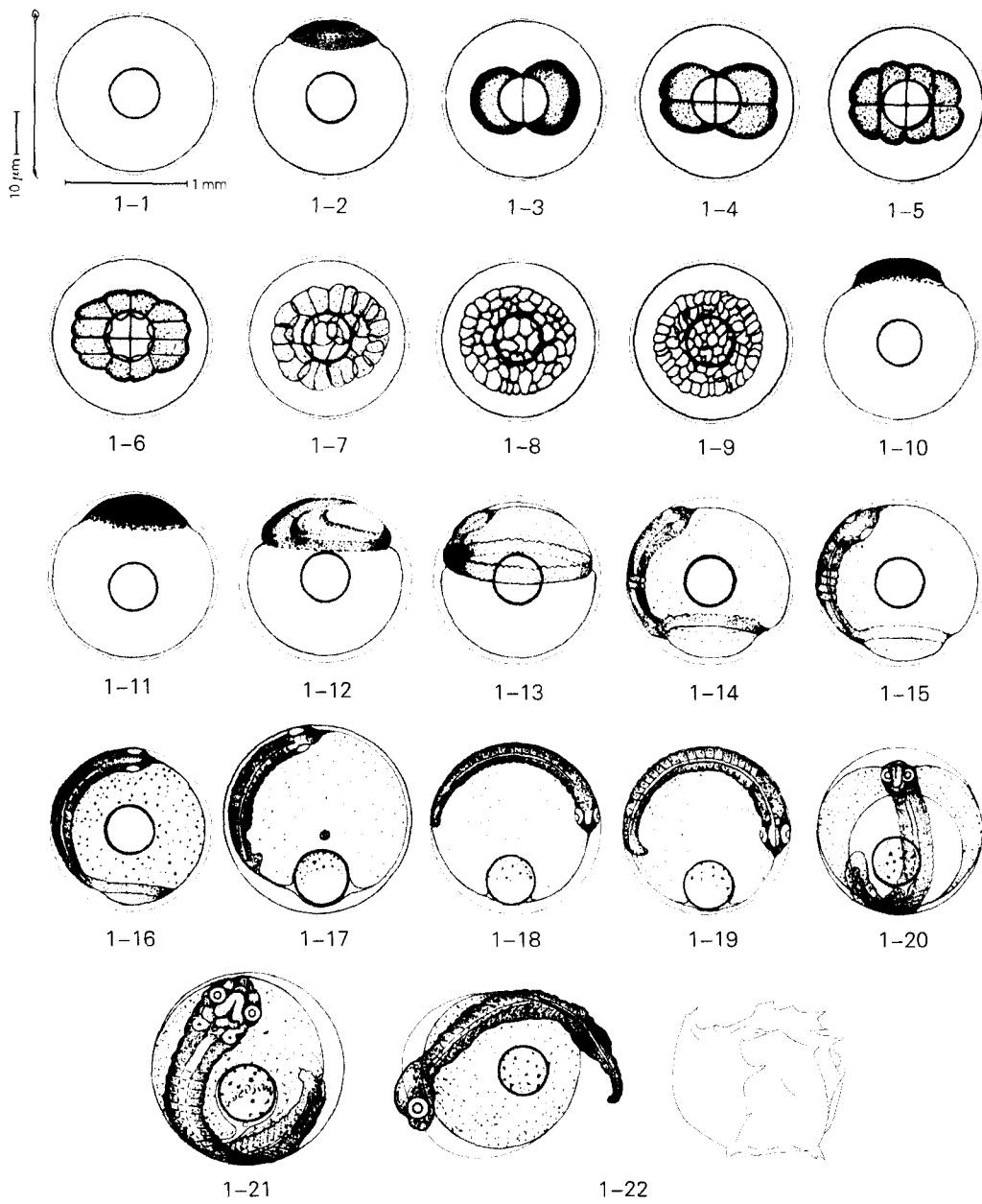


图 1 大黄鱼胚胎发育

Fig. 1 Embryo development of Large Yellow Croaker

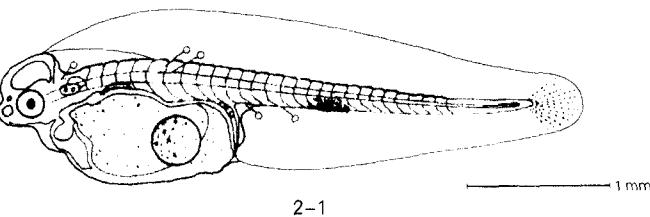
1-1 精子^[4]、受精卵；1-2 胚盘期；1-3 2细胞期；1-4 4细胞期；1-5 8细胞期；1-6 16细胞期；1-7 32细胞期；1-8 64细胞期；1-9 128细胞期；1-10 高囊胚期；1-11 低囊胚期；1-12 原肠早期；1-13 原肠中期；1-14 原肠晚初期；1-15 原肠晚中期；1-16 原肠末期；1-17 原口接近封闭期；1-18 原口封闭期；1-19 尾芽期；1-20 尾部游离期；1-21 接近孵化期；1-22 孵出期(右：破壳)

2.2.2 仔鱼后期（从内源性营养耗尽至各鳍发育齐全）

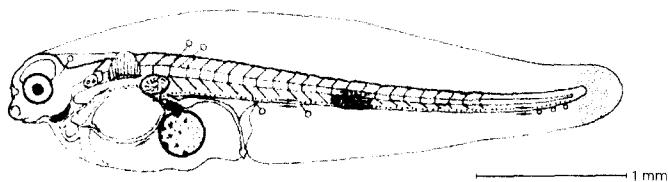
仔鱼后期是各鳍的形成、发育和完备阶段，而奇

鳍褶则随着奇鳍的逐步发育完备而消失。

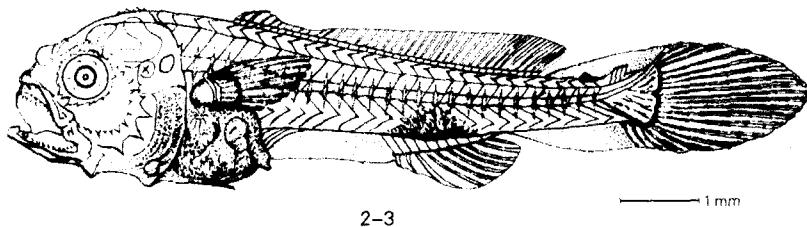
2.2.2.1 奇鳍的形成次序是：尾鳍、臀鳍、背鳍。(1)尾鳍：9 d 仔鱼(全长 4.69 mm) 的脊索后部形



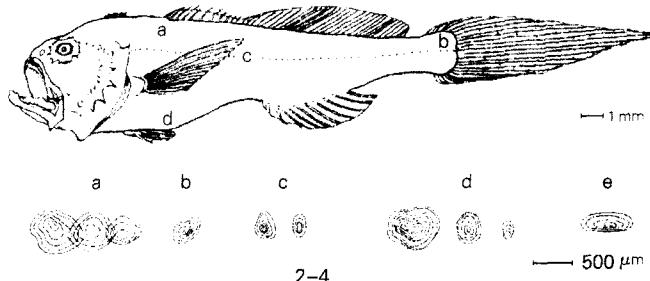
2-1



2-2



2-3



2-4

图 2 大黄鱼仔鱼、稚鱼及幼鱼早期

Fig. 2 Larval, juvenile and young earlier period of Large Yellow Croaker

2-1 1 d 仔鱼; 2-2 2 d 仔鱼; 2-3 20 d 仔鱼(仔鱼前期), 各鳍齐全; 2-4 35 d 稚鱼(幼鱼早期), 全身被鳞:a. 背部鳞片;b. 尾柄鳞片;c. 鳃盖鳞片;d. 腹部鳞片;e. 侧线鳞片

成2个支鳍骨原基。13 d(5.44 mm)支鳍骨发育扩大, 其下面开始长出鳍条原基。14 d(6.29 mm), 鳍条形成, 数目不详。16 d(7.31 mm), 脊索末端向上翘起, 上、下两块支鳍骨排列鳍条12条;上7条,下5条。到18 d 仔鱼期(8.33 mm), 鳍条数目增为 $8+9=17$ 条, 向正后方呈蒲扇形射出, 尾鳍基本完备, 尾鳍褶已经

消失。(2)臀鳍:14 d 仔鱼的支鳍骨开始出现, 有5~6个;16 d, 9个;17 d, 10个。均未见鳍条长出。18 d 仔鱼出现鳍条8条, 但鳍棘尚未分化;19 d(8.67 mm), 第1鳍棘已分化而成, 至20 d 仔鱼期(9.5~10.2 mm), 第2鳍棘分化完成。至此, 臀鳍有2条鳍棘和8条鳍条, 与成鱼的鳍式相同。此时的腹鳍褶(在臀鳍部分)也基

本不存在。(3)背鳍:16 d 仔鱼体背的第2背鳍出现支鳍骨一行,约20个。18 d 仔鱼已增到30个,其上尚无鳍条生成。20 d 仔鱼(10.2 mm)已发育到第1背鳍有鳍棘3条,第2背鳍有鳍条33条。此时,背鳍褶不再存在。以上3个奇鳍褶虽然都已消失,但是背鳍与尾鳍之间、尾鳍与臀鳍之间和臀鳍至肛门之间等3段鳍褶,均仍保留而未消失。

2.2.2.2 偶鳍以胸鳍最早于1 d 仔鱼前期形成,至20 d 仔鱼已扩大叶面,有鳍条15条;腹鳍迟于20 d 仔鱼期才出现。至此,具游泳功能的运动器官全部发育齐全(图2-3)。

2.2.2.3 9~10 d 仔鱼的上下颌骨已具绒毛状细齿,第一鳃弓出现4~5个乳头状鳃耙和锯齿状鳃丝。不仅轮虫,而且丰年虫无节幼体都顺利地被摄食。

2.2.3 稚鱼前期(从各鳍齐全至枕骨棘发育完备)

2.2.3.1 群游的开始是稚鱼前期的一个重要特征。24 d 稚鱼(8.10~11.80 mm)开始在水池边缘象征性地集群顺(逆)时针方向游动,速度非常缓慢;25 d 群游现象比较明显。此后,白天必聚集池边群游。对28~29 d 稚鱼观察测定,游动的速度约为2.2 m/min。而夜间则分散于水体。

2.2.3.2 消化道发育增快。21 d 稚鱼(均全长8.44 mm),肠的前半部已膨大成胃,且略向后突出,出现幽门盲囊,肠曲增到2回,内壁褶皱明显。桡足类已被摄入。25 d 以后稚鱼,其肠胃已全部塞满桡足类。

2.2.3.3 头部各棘明显增大增粗。其中枕骨棘早在17 d 仔鱼时期的颅顶上出现细棘突起,18 d 明显,20 d 已具有4个棘。21 d 稚鱼有5个棘(见之于全长8.6 mm),这时还细小,25 d(10.54 mm)变粗,28 d(16.2 mm)增到6个棘,29 d(13.4 mm)有7个棘,均呈扇弧形排列。至此枕骨棘发育完备;眼眶骨有上棘6个、下棘4个。颞骨棘明显。鳃盖后棘4~5个,特别粗大。

2.2.4 稚鱼后期(从初鳞形成至全身被鳞、奇鳍褶完全消失)

从30 d 稚鱼(全长15 mm左右)开始,腹鳍的夹道首先出现1对并列的圆形鳞片,以后随着日龄和体长的增长而增多。由31~35 d 稚鱼观察得出:当19.4 mm时,有2对圆鳞;20 mm,3对;21 mm,4对。此时体表各处均未见鳞片。23 mm,腹部鳞片已增至数十个,同时鳃盖处也有鳞片;全长30 mm的35 d 稚鱼,不但腹缘、鳃盖等处,而且背部,体侧和尾柄,到处都有4圈以上和许多更小的鳞片,达到全身被鳞,侧线出现。至此,仔鱼后期所保留的3小段奇鳍褶,也都全部退化消失(图2-4)。

2.2.5 幼鱼早期(全身被鳞以后)

36 d 幼鱼(全长22.2 mm)以后,鳞被、侧线、鳍棘和鳍条均逐渐完整。全长38 mm(47 d 幼鱼)的鳍式是:背鳍IX-33,臀鳍II-8,胸鳍15,腹鳍I-5,尾鳍36;眼径2 mm;圆鳞13圈纹以上。幼鱼早期特征除尾鳍较长,尾部长度为眼径的5倍和枕骨棘退化剩4个等保留幼鱼特有形态外,已与成鱼基本相似。

3 讨论

关于大黄鱼胚后发育几个时期划分的界定,参考和参照国内外学者对鱼类胚后发育阶段(段落)划分的典范、观点^[5,6]以及大黄鱼仔、稚鱼发育阶段划分的意见^[3],结合生产性育苗过程中出现的形态特征,本文确定以油球消失(8 d)、各鳍齐全(20 d)、枕骨棘完备(29 d)和全身被鳞(35 d)为各时期划分的界定标志。详见表2。

3.1 仔鱼前期

卵黄囊是内源性营养的主要供给器官,它的消失是学者通常用作仔鱼前期的界限^[6]。观察得知,当大黄鱼孵化后4 d,其卵黄囊就已消失。然而,油球仍继续担负着内源性营养的补给,且随着日后发育而逐渐缩小,直至8 d 仔鱼期才消失。作者认为:以内源性营养耗尽为划分仔鱼前期界限的标志,应以油球消失为准。

3.2 仔鱼后期

学者对仔鱼期的定义是,从孵出到奇鳍褶开始退化消失、鳍条形成至各运动器官发育完备为止;而对仔鱼后期的划分依据则是从卵黄吸收到各运动器官发育完备为止,此时鳞片尚未形成^[6]。通过观察,大黄鱼仔鱼尾鳍褶于18 d、臀鳍褶于20 d、背鳍褶于20 d 随着相应各鳍的发育完备而消失,同时20 d 又是具游泳功能的运动器官各鳍齐全之日,此时鳞片尚未形成。据此,本文确定以20 d 龄(全长10.2 mm)为仔鱼后期的界限,与学者的观点是一致的。至于界定标志采用“各鳍齐全”而不用奇鳍褶退化消失的理由是:虽然3个奇鳍褶此时已经消失,但是夹在三者之间和臀鳍至肛门之间还有3小段奇鳍褶均仍保留着,直至35 d(30 mm, 全身被鳞)才完全消失,却已是即将进入幼鱼早期了。

以20 d 作为仔鱼与稚鱼的分界,在日龄和体长上,与苏跃中等、刘家富提出的肠为2道回曲和胃已分化等特征^[2,3]出入不大,基本上是一致的。

3.3 稚鱼期

仔鱼期结束后的半个月内(21~35 d, 8.44~21.50 mm)形态发育上出现了三个重要变化:枕骨棘发育完

表 2 大黄鱼早期发育各时期的界定

Tab. 2 The definition of each stages on the early development of Large Yellow Croaker

发育时期	持续时间 (d)	日龄 (d)	全长(mm)		特征	界定标志
			日均	变幅		
仔鱼前期	8	1~8	3.01~4.46	2.82~4.93	开口期, 卵黄囊、油球消失	油球消失
仔鱼后期	12	9~20	4.74~7.89	4.42~9.52	胸鳍、臀鳍完备, 尾鳍基本完备, 背鳍大部完备, 腹鳍出现, 枕骨棘出现	各鳍齐全
稚鱼前期	9	21~29	8.44~13.40	6.12~16.00	群游开始, 枕骨棘发育完备	枕骨棘完备
稚鱼后期	6	30~35	15.29~21.50	12.10~30.00	初鳞形成~全身被鳞	全身被鳞
幼鱼早期		36~47 (36以后)	22.20~37.40	19.50~41.06	除尾部较长、保留枕骨棘等幼鱼特征外, 基本上与成鱼相似	

备; 鳞片从无到全身披被; 奇鳍褶最后全部消失。根据学者对稚鱼期的定义与观点, 我们把全身被鳞(35 d)作为稚鱼后期的界定标志是符合常规的。考虑到枕骨棘是石首鱼类早期形态的重要特征之一, 其发育完备时正是鳞片开始形成之前夕(29 d), 因而将它作为稚鱼前期的标志, 虽然有关学者对大黄鱼稚鱼期尚未细分为前、后期。

参考文献

- 1 沙学绅. 大黄鱼卵子和仔、稚鱼的形态特征. 见: 中国科学院海洋研究所. 海洋科学集刊. 北京: 科学出版社, 1962. 2: 31~49
- 2 苏跃中. 大黄鱼 *Pseudosciaena crocea* (Richardson) 人工繁殖及育苗技术的研究. 现代渔业信息, 1997, 12(5): 24~26
- 3 刘家富. 人工育苗条件下的大黄鱼胚胎发育及其仔、稚鱼形态特征与生态的研究. 现代渔业信息, 1999, 14(7): 21~24
- 4 尤永隆, 林丹军. 大黄鱼精子的超微结构. 动物学报, 1997, 43(2): 121
- 5 诗密特著, 萧前柱译. 动物胚胎学(上卷). 北京: 高等教育出版社, 1956. 234~235
- 6 上海水产学院主编. 鱼类学与海水鱼类养殖. 北京: 农业出版社, 1990. 313

MORPHOLOGICAL STUDIES ON THE EARLY DEVELOPMENT OF LARGE YELLOW CROAKER, *Pseudosciaena crocea* (Richardson)

FANG Jia-Zhong CHU Mao-Bing XIAO Qin CHEN Xiao-Zhang YU Hai
(Fisheries Research Laboratory of Cangnan County, Cangnan, 325802)

Received: Jul., 4, 2001

Key Words: Large Yellow Croaker (*Pseudosciaena crocea* (Richardson)), Morphological, The early development, Period define

Abstract

This paper deals with the main characters of the early development of Large Yellow Croaker, from zygote to larval fish. We study above the definition of each stages on the early development and put forward the divisible sign: from first day to oil-ball disappear, it is called Prolarval (from 1 d old to 8 d old, continuing 8 d); when each fin completely forms, it is called Postlarval (from 9 d old to 20 d old, continuing 12 d); when occipital bone spine completes, it is called Projuvenile (from 21 d old to 29 d old, continuing 9 d); when the whole body is covered with scales we call it Postjuvenile (from 30 d old to 35 d old, continuing 6 d); after 36 d old comes larval fish period.

(本文编辑:刘珊珊)