

赤水河银鮡的早期发育与仔鱼的耐饥饿能力

王芊芊^{①②} 吴金明^① 张富铁^① 王剑伟^{①*}

(① 中国科学院水生生物研究所 武汉 430072; ② 华中师范大学生命科学学院 武汉 430079)

摘要: 利用采自赤水河下游的银鮡 (*Squalidus argentatus*) 鱼卵对其早期发育进行了观察和描述, 并对仔鱼的耐饥饿能力进行了研究。银鮡卵属中等大小的漂流性卵, 具双层卵膜, 外膜径 (3.35 ± 0.41) mm。胚胎发育分 32 个发育期, 在水温 $24.6 \sim 25.5^\circ\text{C}$ 时历时 40 h。初孵仔鱼全长 (3.84 ± 0.36) mm, 眼下有一个黑点, 胸鳍原基已形成, 经 85 d 左右发育成幼鱼。仔鱼孵出后 2~3 d 开口摄食, 5 日龄时初次摄食率即达 100%。持续饥饿对银鮡仔鱼生长、发育、存活均有很大影响, 饥饿仔鱼 11~12 d 达不可逆点 (PNR), 饥饿至 13 日龄时, 绝大部分仔鱼死亡。

关键词: 银鮡; 早期发育; 仔鱼; PNR

中图分类号: Q495 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2010)03-11-10

Early Development and Starvation Tolerance of the Larva of *Squalidus argentatus* in Chishui River

WANG Qian-Qian^{①②} WU Jin-Ming^① ZHANG Fu-Tie^① WANG Jian-Wei^{①*}

(① *Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072;*

② *College of Life Science, Central China Normal University, Wuhan 430079, China*)

Abstract: The eggs of *Squalidus argentatus* were collected in the lower reaches of the Chishui River from March to July, 2007. Ontogenesis of *S. argentatus* was observed, and starvation tolerance of the larva was studied. The egg of *S. argentatus* belongs to middle-sized drifting egg, which had two layers of membrane, with the outer layer 3.35 ± 0.41 mm in diameter. Embryonic development was subdivided into 32 stages, which lasted for about 40 hours under the water temperature of 24.6 to 25.5°C . The average total length of newly hatched larvae was 3.8mm , with rudiment of pectoral fin and a macula under its eye. Before developing to a young fish, postembryonic development of the larva lasted for about 85 days. The larva began to feed on the second or the third day after hatching, and then the initial feeding rate reached the highest level of 100% on the 5th day. Effects of starvation on growth, development and survival were observed. The point of no return (PNR) was 11 to 12 days after hatching, and almost all larvae died before the 13th day.

Key words: *Squalidus argentatus*; Ontogenesis; Larva; PNR

基金项目 农业部水生野生动物保护办公室“长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区资源与环境综合调查专题 1: 赤水河水域生态和水生生物调查”, 中国长江三峡工程开发总公司“长江上游珍稀、特有鱼类及保护区渔业资源与环境监测”项目 (No. 071105-04);

* 通讯作者, E-mail: wangjw@ihb.ac.cn;

第一作者介绍 王芊芊, 女, 硕士; 研究方向: 动物学; E-mail: qianqianw2008@gmail.com。

收稿日期: 2009-11-10, 修回日期: 2010-03-04

鱼类早期发育是一个在形态、生态、生理、行为等方面动态变化的过程,同时,也是鱼类生活中死亡率很高的时期,这一阶段的存活率直接影响到鱼类年际补充量的大小^[1-2]。研究鱼类早期发育及饥饿对仔鱼的影响,不仅可丰富鱼类生物学资料,对种类鉴定、种群动态分析、鱼类资源保护以及鱼苗生产等也具有重要的意义^[2]。利用在天然水体中采集或者通过人工授精得到的受精卵,通过培养和连续观察的方法进行摄影、绘图、文字记录,已有很多学者对不同种类的早期发育过程进行了描述,但是由于技术条件的限制,直观、清晰的发育过程照片不多^[2-10]。曹文宣等在《长江鱼类早期资源》中整理了102种长江鱼类早期发育特征,其中大部分种类仍缺乏发育过程的照片或仅有部分发育期的照片^[2]。复核前人对鱼类早期发育的观察结果,增补发育过程的照片,是鱼类早期资源调查中一项基础性工作。

银鮡(*Squalidus argentatus*)隶属鲤形目鲤科鮡亚科,广泛分布于长江流域^[11]。银鮡在赤水河下游河段渔获物中所占比重较大,是该河段常见鱼类,具有一定的经济价值。对银鮡的早期发育先后有过一些观察与描述^[7-10],但对赤水河银鮡的发育缺乏研究。《长江鱼类早期资源》中主要引用了梁秩燊等对珠江银鮡发育的观察结果,并增补了部分胚后发育的彩色照片^[2],但银鮡早期发育的图片仍较缺乏。

作者利用采自赤水河的银鮡受精卵对其早期发育过程进行了观察,用照片记录了各重要发育期的特征,并对银鮡仔鱼耐饥饿能力进行了研究,旨在丰富银鮡早期发育方面的资料,为该河段鱼类资源的保护与利用提供参考。

1 材料与方 法

2007年3月25日至7月25日在赤水河赤水市江段,离右岸(E 105° 41. 832', N 28° 35. 645') 20 m处,用圆锥网后接圆柱形过滤筒采集鱼卵和鱼苗^[2]。银鮡卵是赤水市江段采集到的惟一具有双层卵膜的漂流性卵,与其他种类的鱼类极易区分^[12]。调查期间共采集到

双层卵膜漂流性卵8 313粒,将部分鱼卵培育成幼鱼并鉴定种类,证实是银鮡。本文重点对5月1日、6月2日分别采到的57粒和170粒处于16细胞期的银鮡卵进行连续观察与拍照,其他批次的卵作为补充观察材料。孵出的仔鱼置于35 cm × 25 cm × 10 cm的塑料盘中用曝气的自来水培养,水温未进行控制,随自然气温变化,每天于10:00时和16:00时测定水温。全天连续充氧。以煮熟的鸡蛋黄作为仔鱼开口饵料,稍大仔鱼投喂人工孵化的卤虫(*Artemia* sp.)无节幼体。仔鱼每天上午和傍晚各投喂一次,每次喂食1 h后吸走容器底的食物残渣。每天换水1次。

在体视显微镜下进行早期发育观察,每次取10个同批样本作观察对象。以半数以上胚胎或仔鱼出现新特征作为划分发育时期的标准。发育阶段的划分参考文献^[9-10]并根据观察结果而定。观察仔鱼时先用100 mg/L甲磺酸三卡因(MS-222)麻醉仔鱼。对各发育期的形态特征及部分可数、可量性状进行记录,测量数据结果用平均值±标准差表示。用300万像素数码相机拍摄早期发育照片,并用5%中性福尔马林固定部分标本备查。

取6月4日、6月29日孵出的、处于同一发育期的两批仔鱼进行耐饥饿能力实验。第一批仔鱼1 860尾,完全饥饿组500尾,饥饿后摄食组1 360尾;第二批仔鱼360尾,完全饥饿组80尾,饥饿后摄食组280尾。完全饥饿组始终不投喂食物,用于观察饥饿仔鱼形态及统计死亡率。饥饿后摄食组,用于测定仔鱼的初次摄食率和不可逆点(point of no return, PNR),即从2日龄起,每日随机取仔鱼20~25尾放入单独容器内,投喂煮熟的鸡蛋黄和人工孵化的卤虫无节幼体,1 h后在解剖镜下观察,统计摄食率。当仔鱼的初次摄食率低于最大初次摄食率的一半时,此时仔鱼的日龄即为PNR^[13]。

2 结 果

2.1 卵 银鮡卵为球形,具双层卵膜,内、外膜间隙大,卵膜无黏性,属漂流性卵。随机测量了

174 粒鱼卵的卵径,卵外膜径平均 (3.35 ± 0.41) mm; 卵内膜径平均 (1.72 ± 0.18) mm。卵为浅青色或浅白色,两层卵膜透光性均好。大部分卵外膜光滑、无任何黏附物,少数卵外膜裹有少许植物碎屑等杂质。

2.2 胚胎发育 据相关文献^[9-10]和作者的观察,银鮠的胚胎发育阶段可分为 32 个发育期,本文实际观察到的是第 5 个发育期(16 细胞期)至第 32 个发育期(孵出期)。

胚胎早期发育较快,从 16 细胞期发育至原肠晚期只需 5 h,而此后发育速度逐步减缓,自

心搏动期到孵出期持续时间较长,达 11 ~ 13 h。银鮠仔鱼在心搏前期眼尚无黑色素,在心搏后期快出膜前,眼晶体下方就出现一个黑点,但眼的其他部分尚透明。出膜前,胚体在内层卵膜内蜷成“C”字型,头尾已经相触;此时心跳 125 次/min,胚体每间隔 30 s 左右出现一次剧烈扭动,每次可持续 5 s 左右。孵出期时胚胎经过数次剧烈扭动后冲出内膜,再经过几次剧烈的摆动,胚胎彻底摆脱外层卵膜,成为初孵仔鱼。胚胎发育时序及主要特征见表 1。

表 1 银鮠胚胎发育各发育期特征(24.6 ~ 25.5℃)

Table 1 The characteristics of *Squalidus argentatus* at different development stages

发育期 Stage	距受精时间(h) Time post fertilization	主要特征 Main characteristics	图版 Plate
16 细胞期 16 cell	2.5*	细胞垂直分裂 4 次,从顶面观可见卵黄囊顶端有纵横各三条分裂线,细胞排列为“4×4”馒头状。卵黄囊横径(赤道径)0.81 mm	I:1
32 细胞期 32 cell	2.9	从顶面观细胞排列为“4×8”。中间细胞较大,隆起较高,周围细胞略小	I:2
64 细胞期 64 cell	3.2	细胞首次出现水平分裂,分裂层隆起,细胞明显变小,排列不整齐。细胞层横径已大于卵黄囊横径	I:3
128 细胞期 128 cell	3.5	第 2 次水平分裂,细胞排列紧密,细胞层高度稍降低	I:4
桑葚期 Morula	3.7	细胞层高高隆起,细胞极小,细胞层横径等于卵黄囊径	I:5
囊胚早期 Early blastula	4.0	细胞层边缘变得光滑,侧视呈半球状	I:6
囊胚中期 Mid blastula	4.5	分裂细胞向卵黄囊四周扩散,细胞层变矮,细胞层横径已明显小于卵黄囊横径	I:7
囊胚晚期 Late blastula	5.0	胚层更扁平,整个卵粒呈圆形,被包裹的卵黄囊中部开始隆起	I:8
原肠早期 Early gastrula	5.5	胚层下包约 1/2,形成胚环,出现背唇和胚盾	I:9
原肠中期 Mid gastrula	6.5	胚层下包约 2/3,卵黄囊略拉长	I:10
原肠晚期 Late gastrula	7.5	胚层下包约 3/4,卵黄囊只露出一小部分	I:11
神经胚期 Neurula	8.8	胚体头部隆起,只剩卵黄栓外露。胚层几乎将完全包裹卵黄囊	I:12
胚孔封闭期 Closure of blastopore	9.8	胚体延长,卵黄囊最长处 0.73 mm,近椭圆形,胚孔已经完全封闭,胚体轮廓逐渐清晰。头尾可分辨	I:13
肌节出现期 Appearance of myomere	10.6	胚体轮廓显现,体两侧开始出现肌节 1~3 对	I:14
眼基出现期 Appearance of optic rudiment	11.0	眼基呈长椭圆形,肌节 4~5 对,胚胎围抱卵黄 4/5,卵黄囊呈圆球形。脊索显现	I:15
眼囊期 Optic vesicle	11.5	眼囊扩大,脊索清晰。肌节 6~8 对,胚胎围抱卵黄囊 5/6,胚体头部稍隆起	I:16
嗅板期 Olfactory placode	12.5	眼囊上方隐约可见嗅板。肌节 9~11 对	I:17
尾芽期 Tail bud	13.5	尾端突出,眼囊扩大更近圆形,卵黄囊稍有拉长。肌节 12~13 对	I:18
尾泡出现期 Appearance of tail vesicle	14.0	尾泡清晰,位于尾中部。卵黄囊拉长,椭圆形,后部稍窄。肌节 14~17 对	I:19

续表 1

发育期 Stage	距受精时间 (h) Time post fertilization	主要特征 Main characteristics	图版 Plate
听囊期 Otic capsule	16.0	听囊显现,卵黄囊进一步拉长,卵黄囊近尾段明显内凹。肌节 18 对	I:20
尾鳍出现期 Appearance of caudal fin	17.0	尾端游离出卵黄囊,脑部明显隆起。尾泡变小移至尾末端,即将消失,肌节 19~20 对	I:21
晶体形成期 Formation of lens	18.5	眼中的晶体形成,胚胎进一步拉长,卵黄囊近尾段呈棒状。肌节 25~26 对	I:22
肌肉效应期 Muscular contraction	20.0	胚体开始有轻微抽搐,频率较低。听囊明显,脑区发达,明显隆起。胚体蜷缩于卵内,肌节 27 对	I:23
心原基期 Rudiment of heart	22.0	卵黄囊后部进一步拉长,肌肉抽搐频繁。在听囊处可见两个小点,为耳石雏形	I:24
耳石出现期 Appearance of otoliths	25.0	听囊可见耳石两颗,并逐渐变大。胚体扭动频次加快	I:25
心搏动期 Heart pulsation	29.0	心位于头下与卵黄囊交界处,呈透明管状。心跳 64 次/min。卵黄囊后部进一步拉长,呈棒状,胚体开始不断翻滚	I:26
眼黑点出现期 Appearance of pigment in eyes	37.5	眼晶体处开始出现一个黑点,颜色浅。已有胸鳍芽雏形。心搏动更加有力,心跳达 120 次/min,卵黄囊呈长柱形,血液无色,耳石变大,胚体扭动比较剧烈,即将出膜	I:27
孵出期 Hatching	40.0	仔鱼陆续出膜	

* 发育时间参考李修峰等^[10]的数据。* Time post fertilization labelled with asterisk was estimated according to the data from Li *et al.* ^[10].

2.3 胚后发育

2.3.1 卵黄囊仔鱼阶段 (21.1~25.7℃)

初孵仔鱼:刚出膜的仔鱼平均全长 (3.84 ± 0.36) mm ($n = 10$),除眼下方有个明显黑点外,其他部位均无色素;肌节 36 (23 + 13) 对;眼囊径约 0.25 mm,听囊径约 0.20 mm,几与眼囊等大;耳石清晰;仔鱼头部尚未抬起,与体轴垂直;口裂出现;胸鳍有所扩大;血液无色或略呈淡黄色 (图版 II:1)。

鳃弧期:孵出后 6 h,全长 (4.20 ± 0.32) mm ($n = 10$),肌节 37 (8 + 15 + 14) 对。眼出现黄色素,但颜色尚浅。胚体一侧出现 2~3 个鳃弧 (图版 II:2)。

鳃丝期:孵出后 12 h,全长 (4.50 ± 0.24) mm,肛前长 (2.95 ± 0.17) mm,眼径 (0.27 ± 0.03) mm ($n = 10$)。眼色素出现,可见少量黑色斑点;胚体一侧有 4 个鳃弧,并开始有鳃丝芽;仔鱼口裂已形成,但不能张合 (图版 II:3)。

眼黑色素期:日龄 1 d,全长 (4.60 ± 0.27) mm,肛前长 (3.02 ± 0.20) mm,眼径 (0.31 ±

0.05) mm ($n = 10$)。眼黑色素形成;沿卵黄囊上方的肠管已经贯通,仔鱼口由下位变为亚下位,口可张合,但不能摄食;仔鱼仍卧水底 (图版 II:4)。

鳃雏形期:日龄 1.5 d,全长 (4.80 ± 0.38) mm,肛前长 (3.33 ± 0.32) mm,眼径 (0.32 ± 0.04) mm ($n = 10$)。在卵黄囊前段上方开始有鳃的雏形,颜色较深,此时鳃尚未充气。仔鱼头部开始出现感觉芽;仔鱼多在水底层活动 (图版 II:5)。

鳃一室期:日龄 2.5 d,全长 (5.00 ± 0.40) mm,肛前长 (3.42 ± 0.35) mm,眼径 (0.33 ± 0.04) mm ($n = 10$)。卵黄囊上出现网状色素,鳃上有点状色素,耳石周围及胸鳍基部也有少许色素。鳃充气,鳃长 (0.50 ± 0.01) mm;除头上及两颌密布感觉芽外,体侧亦有感觉芽。仔鱼已能在水中层活动 (图版 II:6)。

2.3.2 晚期仔鱼阶段 (22.0~28.5℃)

卵黄囊吸尽期:日龄 5 d,全长 (5.20 ± 0.30) mm ($n = 10$)。尾鳍褶下叶开始出现少量

黑色素,背鳍褶前端微微下凹,但不明显。此时仔鱼鳔长 (0.60 ± 0.05) mm;仔鱼肠前段弯曲,后段直。卵黄囊吸尽,仔鱼进入外源性营养期(图版 II:7)。

背鳍分化期:日龄 7 d,全长 (5.70 ± 0.30) mm,肛前长约占全长的 70%,眼径 (0.37 ± 0.05) mm ($n = 10$),背鳍分化。色素增多,尾鳍褶下叶出现一朵大的色素花;此外听囊上、胸鳍下方、鳔上和沿肠管至尾部均开始出现黑色素。背鳍褶前部下陷,后部宽度变窄(图版 II:8)。

尾椎上翘期:日龄 11 d,全长 (6.50 ± 0.40) mm,眼径 (0.43 ± 0.08) mm;鳔长 $0.60 \sim 0.70$ mm ($n = 10$)。尾椎开始上翘;背鳍分化更为明显,并出现 1~2 根鳍条(图版 II:9)。

鳔二室期:日龄 14 d,全长 (6.80 ± 0.50) mm ($n = 10$)。肛前长约占体长的 61.8%。鳔前室出现,尚小,后室鳔呈椭圆形,末端略尖。背鳍条 4~6 根,尾鳍条 20~22 根,尾鳍边缘微微凹入(图版 II:10)。

尾鳍分叉期:日龄 17 d,全长 (7.50 ± 0.50) mm ($n = 10$)。尾鳍明显内凹形成叉形,尾鳍条开始分节。背鳍褶已变得很窄,但尚未与背鳍分离,背鳍条 7~8 根;臀鳍从臀鳍褶中凸显出来,可见 2~4 根臀鳍条(图版 II:11)。

腹鳍芽出现期:日龄 20 d,全长 (8.20 ± 0.70) mm ($n = 10$)。出现腹鳍芽,尚小,未伸出腹鳍鳍褶;背鳍条 9 根,臀鳍条 6 根。

臀鳍分化期:日龄 24 d,全长 (8.80 ± 0.60) mm ($n = 10$)。臀鳍与臀鳍褶分离,臀鳍条 6 根,未分节。背鳍条出现分节。

背鳍形成期:日龄 26 d,全长 (9.00 ± 0.80) mm ($n = 10$)。背鳍形成,与背鳍褶分离,背鳍条 10(3.7)根;臀鳍条开始分节。

臀鳍形成期:日龄 31 d,全长 (9.70 ± 1.20) mm。肛前长占全长的 61.5%,头长约占全长的 24%。全身色素增多,除头部、鳔上及尾下叶的色素外,尾柄下方、臀鳍条及背鳍条前端均出现黑色素。臀鳍条 8~9 根,基本全长。腹鳍已长出,出现 4 根腹鳍条(图版 II:12)。

腹鳍形成期:日龄 38 d,全长 $(16.50 \pm$

$1.50)$ mm,腹鳍形成。除尾鳍基下方有一颗明显黑色素外,其上方也出现一颗颜色稍浅的黑色素斑。胸鳍条出现,但未长全,胸鳍尚小。尾鳍基部残余的鳍褶和背鳍褶未完全消失(图版 II:13)。

2.3.3 稚鱼阶段(22.0~29.2℃)

鳞片出现期:日龄 53~55 d,全长 (18.30 ± 1.90) mm ($n = 10$)。头顶少许色素,头部感觉芽亦明显;眼径 (1.75 ± 0.50) mm,嗅囊明显,嗅囊径约 0.50 mm。背鳍与腹鳍位置相对,背鳍起点稍在腹鳍起点之前;背鳍条(3.7),臀鳍条(3.6)。胸鳍上方体侧开始有鳞片长出。

颌须出现期:日龄 61 d,全长 (19.50 ± 2.20) mm ($n = 10$)。口边开始长出一对极小的芽状突起,为颌须雏形。颌须芽长仅 0.13 mm。体侧鳞片长出 2~3 排。此时所形成的鳞片无色透明,较软,肉眼不易察觉。

2.3.4 幼鱼阶段(24.5~29.0℃) 日龄 85 d,全长 (31.80 ± 3.70) mm ($n = 10$),头长占体长的 22%,眼径平均 2.20 mm,眼间距约 1.30 mm;嗅囊距眼较近,嗅囊径平均 0.9 mm;鼻瓣较明显。头顶色素集中,形成 3 个色素斑,排列呈倒三角形;尾基部还残留一块颜色较浅的色素斑,身体其他部位色素都基本消退,鳞片出齐,体色基本与成鱼相似。在日光下翻动鱼体,鳞片折射出银色光泽(图版 II:14),进入幼鱼阶段。

2.4 仔鱼的耐饥饿能力

2.4.1 饥饿对仔鱼生长、发育及存活的影响

在平均水温 24.2℃ 时,仔鱼自鳔一室期(2.5 d)开始摄食,进入混合营养期,至 5 日龄时卵黄耗尽,完全依靠外源性营养。如果仔鱼在混合营养期末摄食,则成长、发育速度将减缓;若一直持续饥饿,仔鱼生长将逐渐停止,甚至会出现负增长。饥饿将导致鱼体消瘦、发育停止,出现胸角等形态特征(表 2)。饥饿仔鱼从孵出后第 6 天开始出现死亡,其后死亡率逐渐增高,至 13 日龄时,饥饿仔鱼几乎全部死亡。

2.4.2 初次摄食率和 PNR 银鮡仔鱼初次摄食率的变化见图 1。两次实验水温不同,仔鱼

表 2 银鮠正常仔鱼与饥饿仔鱼的形态比较 (22.5 ~ 25.3 °C)

Table 2 Comparison of morphological characteristics between the normal larva and the starved larva of *Squalidus argentatus*

日龄 Age (d)	仔鱼体长 (mm) Body length of the larva		仔鱼形态 Morphological characteristics	
	正常 Normal (n = 15)	饥饿 Starved (n = 15)	正常 Normal (n = 15)	饥饿 Starved (n = 15)
3.5	5.11 ± 0.27	4.66 ± 0.21*	鳔长平均 0.50 mm, 肠内充满食物, 仔鱼在水中层活动	鳔长平均 0.37 mm, 仔鱼卵黄囊呈长柱形, 听囊大而明显
5.0	5.24 ± 0.30	4.94 ± 0.23*	鳔长平均 0.60 mm, 卵黄吸尽, 开始营外源性营养。仔鱼身体饱满, 肠管前端膨大。脊椎平直, 无弯曲	鳔长平均 0.48 mm, 卵黄吸尽, 因肠内无食物, 仔鱼身体后部更显细长。鳔上部的一段脊椎略向下弯曲
6.0	5.48 ± 0.34	5.02 ± 0.22*	仔鱼背鳍褶前端开始出现凹陷, 仔鱼常在水中下层游动, 觅食能力较强。脊椎平直, 肌肉饱满	仔鱼背鳍褶前端无明显凹陷, 仔鱼游动能力弱, 肠管萎缩, 变得极细。鳔上的一段脊椎弯曲更严重
7.0	5.69 ± 0.38	5.17 ± 0.26*	仔鱼发育到背鳍分化期, 听囊周围和肠后段有色素, 尾下叶一颗色素明显。各器官逐渐开始分化。仔鱼对外界刺激反应较灵敏, 不易捕捉	鳔变小, 仔鱼身体上色素不明显, 鱼体呈白色透明色。脊椎后段亦弯曲, 尾部呈现不正常的上翘, 同时出现明显胸角
11.0	6.46 ± 0.40	4.88 ± 0.31*	尾椎上翘, 仔鱼主动摄食, 且游动活跃, 对危险的躲避能力增强, 不易捕捉。仔鱼存活率高	仔鱼对水中的干扰反应迟钝; 发育趋于停止。仔鱼死亡率高
13.0	6.72 ± 0.43	4.74 ± 0.33*	部分个体出现鳔前室, 背鳍、尾鳍条发育中	饥饿仔鱼几乎全部死亡

* 表示正常摄食组仔鱼与饥饿组仔鱼平均体长有显著性差异, $P < 0.01$ 。

* Significant difference ($P < 0.01$) indicated by asterisk on average body length was found between normal and starved larva.

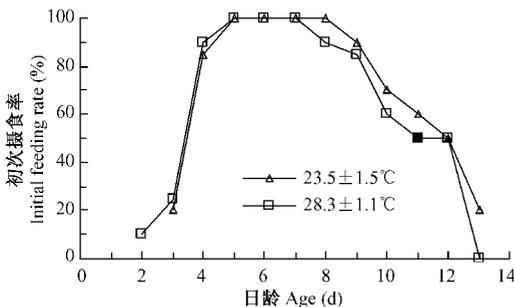


图 1 银鮠仔鱼在饥饿期的初次摄食率变化

Fig. 1 Changes in the initial feeding rates of the larva during starvation period

实心点为 PNR。Solid dot means PNR.

初次摄食时间、摄食率略有差异, 但总的变化趋势一致: 初次摄食率开始时很低, 然后迅速升高到 100%, 维持 4 d 左右后急剧下降。

从图 1 的结果可知, 第 1 次实验, 水温为 (23.5 ± 1.5) °C, 仔鱼达到 PNR 的时间为 12 日龄, 13 日龄时初次摄食率仅为 20%; 第 2 次实验, 水温 (28.3 ± 1.1) °C, 仔鱼达到 PNR 的时间为 11 日龄, 13 日龄时残存仔鱼已不能摄食。

3 讨论

3.1 银鮠的发育特点 与四大家鱼等鲤科鱼类相比, 银鮠的卵及胚胎发育具有其独特性: (1) 银鮠鱼卵属于中等大小的漂流性卵, 在赤水河目前已采集到的种类以及文献^[2-10]已经记载的长江淡水鱼类中, 银鮠卵是惟一具双层卵膜的漂流性卵, 与其他种类鱼卵极易区分。研究中作者发现, 采集到的银鮠卵少数外层卵膜受到不同程度的破损, 但只要内层卵膜完好,

内部胚体未受损,几乎都能正常发育出膜。作者剥离 50 粒卵外膜,保持内膜及胚体不受损伤,然后继续培养观察,结果显示,96% 能正常发育并出膜。在调查中还发现,犁头鳅 (*Lepturichthys fimbriata*)、紫薄鳅 (*Leptobotia taeniops*) 等所产的单层漂流性鱼卵孵化率较低,但银鮡卵的出膜率高,可能与双层卵膜对胚体的保护作用较强有关。(2) 银鮡在听囊期之前就出现尾泡,与四大家鱼的顺序正好相反^[6],这也与梁秩燊等、李修峰等的观察结果一致^[9-10]。(3) 四大家鱼在孵出后才出现胸鳍原基^[6],而银鮡仔鱼出膜前就已经长出胸鳍原基,孵出后不久胸鳍芽已非常明显。(4) 银鮡的初孵仔鱼身体肌节数为 37 对,少于四大家鱼的 38 ~ 43 对^[6],且银鮡初孵仔鱼平均全长仅 3.84 mm,明显比四大家鱼的 (6.0 ~ 7.0) mm^[6]短;(5) 银鮡仔鱼无典型的眼黄色素期;虽然鳃弧、鳃丝期间有黄色素出现,持续时间较短,且口裂出现与鳃丝的形成几乎同时,故将口裂期^[10]并入鳃丝期。(6) 银鮡仔鱼在腹鳍芽出现期之前尾鳍就开始分叉,因此应将尾鳍分叉作为一个发育期。(7) 银鮡仔鱼的背、臀鳍与鳍褶分离的先后顺序与四大家鱼^[6]的也正好相反。

本研究观察到的银鮡早期发育过程与文献记载的发育过程^[9-10]基本相同,不同之处在于:(1) 作者观察到银鮡初孵仔鱼的体长比以前文献中记述的银鮡出膜时的仔鱼^[9-10]要短,平均全长只有 3.84 mm,某些初孵仔鱼仅 3.50 mm。(2) 作者所观察到的尾椎上翘期与鳃二室期发生时间较接近,但鳃前室出现之前,尾椎已上翘,这与以前的观察^[9-10]不同。(3) 银鮡的一对颌须是在鳞片出现期之后开始长出的,以前文献中银鮡胚后发育的分期均没有单独描述这一特点^[9-10]。作者认为颌须出现既是一个重要的形态鉴别特征,也是稚鱼阶段即将结束的一个重要标志,因此单独划分出颌须出现期。

3.2 银鮡仔鱼的耐饥饿能力 引起仔鱼死亡的因素有很多,其中饥饿是主要因素^[14],因此

很多作者通过测定饥饿仔鱼的“不可逆点”来评价仔鱼的耐饥饿能力,为鱼苗培育提供参考资料^[15-19]。本研究表明,饥饿的确可以在较短的时间内引起仔鱼大量死亡,在抵达 PNR 前一日(10 日龄),仔鱼死亡率已超过 60%,13 d 时死亡率达 95% 以上。银鮡仔鱼的 PNR 为 11 ~ 12 d,与银鲫 (*Carassius auratus gibelio*) (11 d)^[15]相似,比草鱼 (*Ctenopharyngodon idellus*)、鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*)、鳙 (*Aristichthys nobilis*) (16 ~ 17 d) 和瓦氏黄颡鱼 (*Pelteobagrus fulvidraco*) (15 d) 等仔鱼的 PNR^[15,17]短,比稀有鮡鲫 (*Gobiocypris rarus*) (8 ~ 10 d)^[16]、鮡 (*Silurus asotus*) (9 ~ 10 d)^[18]、唐鱼 (*Tanichthys albonub*) (8.5 d)^[19]略长,这表明银鮡仔鱼的耐饥饿能力在我国常见的淡水鱼类中处于中等水平。

银鮡初孵仔鱼个体很小,开口摄食时全长 5 mm 左右,此时仔鱼口裂小,尚不能摄食卤虫无节幼体,只能投喂豆浆或蛋黄。此时若未投喂,或投喂不适口的饵料对仔鱼发育是有一定影响的;但若此后能及时投喂适口饵料,银鮡仔鱼可以继续生长发育。卵黄吸尽期以后的仔鱼,已可以摄食人工孵化的卤虫或经过过滤的浮游生物。作者观察发现,若长期投喂蛋黄或豆浆会影响银鮡仔鱼的发育、生长和存活。因此,根据仔鱼的发育期和大小,及时投喂适当的饲料,是保证仔鱼正常生长、发育的关键。

参 考 文 献

- [1] Chambers R C, Trippel E A. Early Life History and Recruitment in Fish Populations. London: Chapman and Hall, 1997.
- [2] 曹文宣,常剑波,乔晔,等. 长江鱼类早期资源. 北京:中国水利水电出版社, 2007, 23 - 32.
- [3] 常剑波,王剑伟,曹文宣. 稀有鮡鲫胚胎发育的研究. 水生生物学报, 1995, 19(1): 97 - 103.
- [4] 万成炎,林永泰,黄道明. 鮡胚胎的发育. 湖泊科学, 1999, 11(1): 70 - 74.
- [5] 王志坚,张耀光,李军林,等. 福建纹胸鮡胚胎发育. 上海水产大学学报, 2000, 9(3): 194 - 199.
- [6] 易伯鲁,余志堂,梁秩燊,等. 葛洲坝水利枢纽与长江四大家鱼. 武汉:湖北科学技术出版社, 1988, 106 -

- 108.
- [7] 王昌燮. 长江中游“野鱼苗”的种类鉴定. 水生生物学集刊, 1959, 3:324-341.
- [8] 周春生, 梁秩燊, 黄鹤年. 兴修水利枢纽后汉江产漂流性卵鱼类的繁殖生态. 水生生物学集刊, 1980, 7(2): 175-188.
- [9] 梁秩燊, 常剑波, 陈华. 珠江银色颌须鮠的产卵习性及其胚胎发育//中国鱼类学会. 鱼类学论文集:第五辑, 北京:科学出版社, 1986, 35-45.
- [10] 李修峰, 黄道明, 谢文星, 等. 汉江中游银鮠的胚胎发育. 大连水产学院学报, 2005, 20(3):181-185.
- [11] 陈宜瑜, 褚新洛, 罗云林, 等. 中国动物志:硬骨鱼纲鲤形目:中卷. 北京:科学出版社, 1998, 314-316.
- [12] 吴金明, 王芊芊, 刘飞, 等. 赤水河赤水段鱼类早期资源现状. 长江流域资源与环境, (已接受).
- [13] Yin M C, Blaxter J H S. Feeding ability and survival during starvation of marine fish larvae reared in the laboratory. J Exp Mar Biol Ecol, 1987, 105: 73-83.
- [14] 殷名称. 鱼类早期生活史阶段的自然死亡. 水生生物学报, 1996, 20(4):366-368.
- [15] 殷名称. 鲢、鳙、草、银鲫卵黄囊仔鱼的摄食、生长、耐饥饿能力//中国鱼类学会. 鱼类学论文集:第六辑. 北京:科学出版社, 1997, 69-79.
- [16] 王剑伟, 乔晔, 陶玉岭. 稀有鮠鲫仔鱼的摄食和耐饥饿能力. 水生生物学报, 1999, 23(6):648-654.
- [17] 马旭洲, 王武, 甘炼, 等. 延迟投饵对瓦氏黄颡鱼仔鱼存活、摄食和生长的影响. 水产学报, 2006, 30(3):323-328.
- [18] 乔志刚, 常国虎, 张建平, 等. 延迟投饵对鲢仔鱼摄食、存活和生长的影响. 上海水产大学学报, 2007, 16(2): 130-134.
- [19] 陈国柱, 方展强. 饥饿对唐鱼仔鱼摄食和生长的影响. 动物学杂志, 2007, 42(5):49-61.

图版 I 说明

银鮠的胚胎发育

1. 16 细胞期; 2. 32 细胞期; 3. 64 细胞期; 4. 128 细胞期; 5. 桑葚期; 6. 囊胚早期; 7. 囊胚中期; 8. 囊胚晚期; 9. 原肠早期; 10. 原肠中期; 11. 原肠晚期; 12. 神经胚期; 13. 胚孔封闭期; 14. 肌节出现期; 15. 眼基出现期; 16. 眼囊期; 17. 嗅板期; 18. 尾芽期; 19. 尾泡出现期; 20. 听囊期; 21. 尾鳍出现期; 22. 晶体形成期; 23. 肌肉效应期; 24. 心原基期; 25. 耳石出现期; 26. 心搏动期; 27. 眼黑点出现期。

Explanation of Plate I

Embryonic development of *Squalidus argentatus*

1. 16 cell; 2. 32 cell; 3. 64 cell; 4. 128 cell; 5. Morula; 6. Early blastula; 7. Mid blastula; 8. Late blastula; 9. Early gastrula; 10. Mid gastrula; 11. Late gastrula; 12. Neurula; 13. Closure of blastopore; 14. Appearance of myomere; 15. Appearance of optic rudiment; 16. Optic vesicle; 17. Olfactory placode; 18. Tail bud; 19. Appearance of tail vesicle; 20. Otic capsule; 21. Appearance of caudal fin; 22. Formation of lens; 23. Muscular contraction; 24. Rudiment of heart; 25. Appearance of otoliths; 26. Heart pulsation; 27. Appearance of pigment in eyes.

图版 II 说明

银鮠的胚后发育(1~11 标尺相同)

1. 孵出期; 2. 鳃弧期; 3. 鳃丝期; 4. 眼黑色素期; 5. 鳔雏形期; 6. 鳔一室期; 7. 卵黄吸尽期; 8. 背鳍分化期; 9. 尾椎上翘期; 10. 鳔二室期; 11. 尾鳍叉形期; 12. 臀鳍形成期; 13. 腹鳍形成期; 14. 幼鱼期。

Explanation of Plate II

Plate II Postembryonic development of *Squalidus argentatus* (Figure 1 to 11 have the same bar)

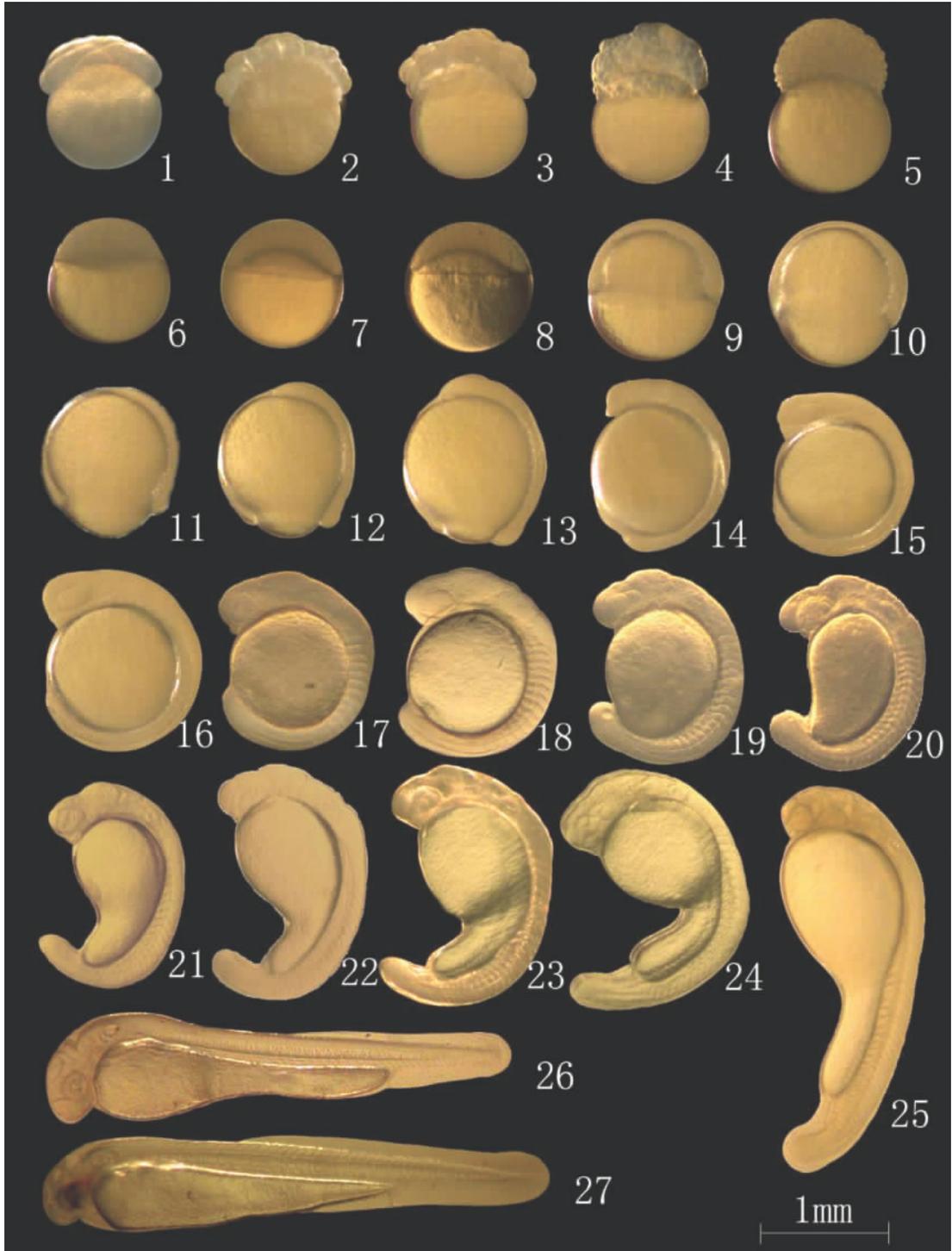
1. Hatching; 2. Gill arch; 3. Gill filament; 4. Melanoid eye; 5. Emergence of air bladder; 6. One chamber air bladder 7. Exhaustion of yolk; 8. Differentiation of dorsal fin; 9. Caudal tip lifting; 10. Two chamber air bladder; 11. Concave caudal fin; 12. Formation of anal fin; 13. Formation of ventral fin; 14. Young fish.

王芊芊等:赤水河银鮡的早期发育与仔鱼的耐饥饿能力

图版 I

WANG Qian-Qian *et al.*: Early Development and Starvation Tolerance of the Larva of *Squalidus argentatus* in Chishui River

Plate I



图版说明见文后

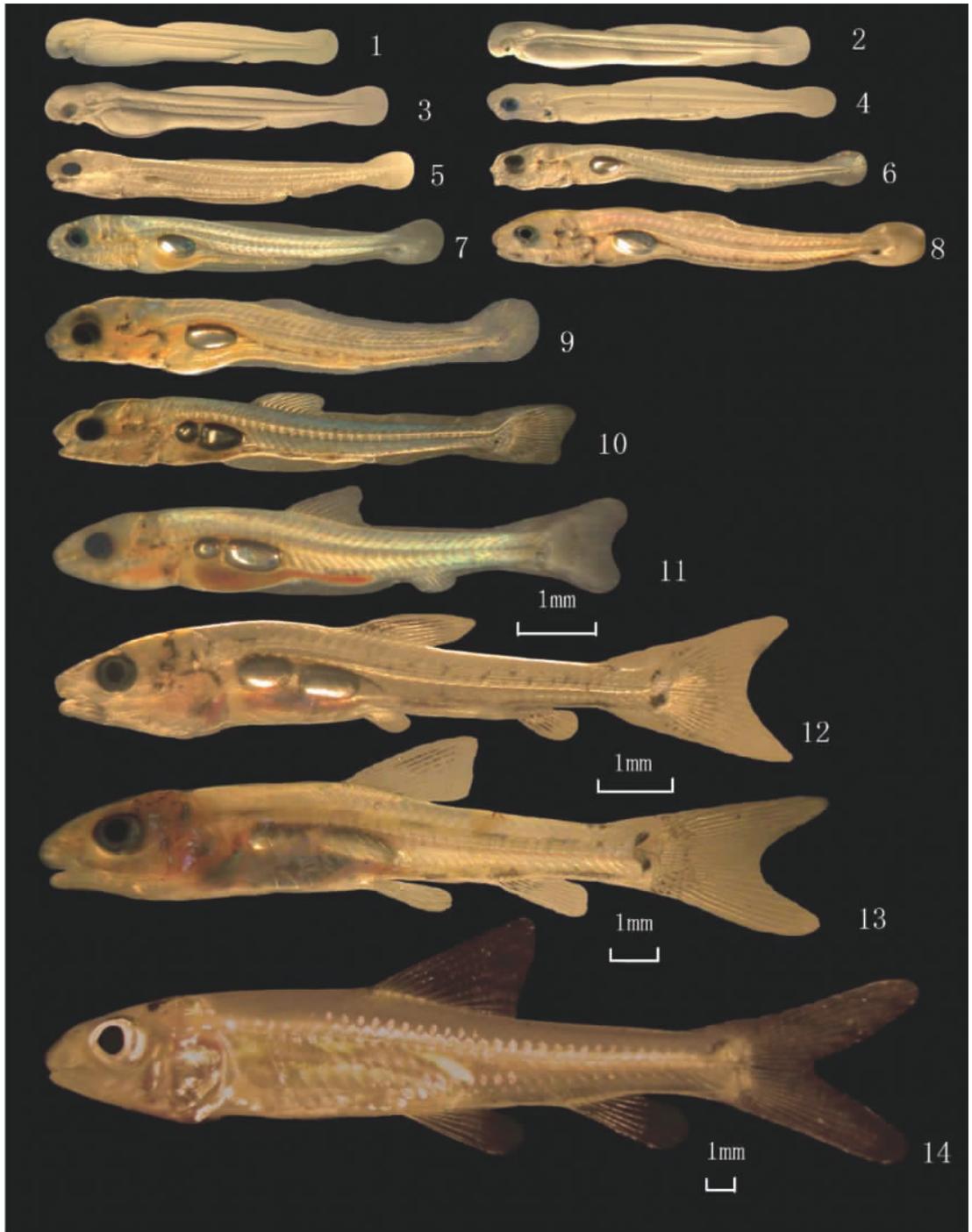
王芊芊等:赤水河银鮡的早期发育与仔鱼的耐饥饿能力

图版 II

WANG Qian-Qian *et al.*: Early Development and Starvation Tolerance of the Larva of

Squalidus argentatus in Chishui River

Plate II



图版说明见文后