

稀有𬶋鲫胚后发育和幼鱼生长的初步研究*

王剑伟 宋天祥 曹文宣

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要 本文介绍了室养条件下稀有𬶋鲫胚后发育与幼鱼生长的特点。稀有𬶋鲫的胚后发育过程可分为3个阶段共11个时期, 在水温24.7—31.8℃的条件下, 初孵仔鱼经25—30d即可完成胚后发育。在胚后发育期间, 仔鱼、稚鱼及幼鱼呈线性生长, 每日增长0.52 mm左右。饲养条件对生长和发育均有很大影响。在相同的饲养条件下, 采于四川省汉源县、灌县及彭县的亲鱼, 其后代在生长上无显著性差异。

关键词 稀有𬶋鲫, 胚后发育, 仔鱼, 稚鱼, 幼鱼, 生长

稀有𬶋鲫(*Gobiocypris rarus* Ye et Fu 1983)是我国近年来发现并开始使用的一种优良实验鱼。中国科学院水生生物研究所鱼类学研究室对它进行了大量的研究^[1—4], 为其作为我国的标准实验鱼奠定了基础。迄今为止的研究结果表明, 这种鱼不但个体小, 对温度、溶氧等环境条件适应性强, 饲养方便, 不易染病, 而且还具有如下特点: 繁殖季节长, 养殖条件下可周年产卵; 性成熟快, 在适宜的水温和充足的饵料等条件下孵出后4个月左右即可性成熟并产卵; 产卵批次多, 同一雌鱼每隔数天即可产卵一次, 每次产卵数百粒; 卵膜透明便于观察胚胎, 胚胎发育速度便于人为控制等。由于稀有𬶋鲫具有上述特点, 因而很快成为一种颇受欢迎的实验材料, 用于科研与教学中。据作者统计, 稀有𬶋鲫的应用已涉及鱼类遗传学、鱼病学、环境科学等领域, 在抗草鱼出血病病毒育种方面已有正式文献报道^[5,6]。

胚后发育一般指从初孵仔鱼至鳞片出齐的发育过程, 包括仔鱼、稚鱼(及早期的幼鱼)阶段。这些阶段与卵(胚胎)一起构成了鱼类的早期生活史(Early life history of fishes, ELHF)。ELHF的成败, 特别是仔鱼存活率直接影响到资源的增殖。对稀有𬶋鲫而言, ELHF的成败不仅直接影响到这批鱼的养殖或短期实验结果, 而且还可影响性成熟日龄, 从而对需传代的长期实验或实验动物育种造成影响。此外, 以ELHF的某些阶段或全阶段为实验材料的部分生活史试验是鱼类毒性试验的常用方法^[7]。为弥补稀有𬶋鲫胚后发育及幼鱼生长方面资料的缺乏, 现将几年来积累的资料整理, 报告如下。

1 材料与方法

1.1 材料 亲鱼分别于1990年3月采自四川省汉源县、1992年4月采自四川省汉源县、

* 中国科学院重点科研项目资助。本文插图由蔡鸣俊同志复墨, 特此致谢。

1996-05-15收到; 1997-10-08修回

灌县和彭县。亲鱼配对养于 $40 \times 20 \times 29\text{cm}$ 或稍大的玻璃水族箱中, 每日投喂水蚯蚓 (*Limnodrilus*) 或枝角类、桡足类。待亲鱼产卵后用虹吸的方法将卵取出, 放入培养皿中孵化。取孵化时间较一致的材料用于胚后发育与幼鱼生长的研究。

1.2 胚后发育过程观察 胚后发育的观察分别于 1990 年 5 月、1990 年 9—10 月、1993 年 6—7 月进行。本文主要根据 1993 年 6—7 月的观察描述。

1993 年 6 月 22 日 21:00 左右孵出的 450 尾仔鱼(亲鱼来源: 灌县)暂养于 $120 \times 50 \times 50\text{cm}$ 的玻璃水族箱中, 每日换水 20L, 同时清除脏物。每日投喂在池塘中捞取的浮游生物及人工孵化的卤虫 (*Artemia*, 虫卵来自天津塘沽) 无节幼体各一次, 每日投喂的食物均有剩余。在孵出后, 5d 以内每 12h 观察一次, 其后每 24h 观察一次, 每次观测抽样 10 尾。鱼体用 10% 的酒精麻醉后在解剖镜下观察, 用目测尺进行测量。对每个发育期均作描述并绘图, 对部分特征作显微摄影并用 2.5% 的戊二醛固定部分样品备查。

ELHF 阶段的划分参照 Houde 的工作和殷名称的论述^[8,9], 将各发育阶段依次记为: 胚胎、卵黄囊仔鱼或早期仔鱼、晚期仔鱼、及稚鱼。此外, 本文还涉及除性器官外其他形态、生态特征均似成鱼的生活史阶段, 姑称之为幼鱼。为方便起见, 本文将早期仔鱼、晚期仔鱼、稚鱼及幼鱼阶段也统称为幼鱼。胚后发育时期的划分参照梁铁燊等、易伯鲁等在其他鱼类的工作^[10,11], 并根据稀有𬶋鲫自身发育特点而定。

1.3 幼鱼的生长 用于生长研究的幼鱼精养在水族箱中, 在试验期间未发现染病或缺氧(溶氧在 4mg/L 以上)。对 30 日龄以内的幼鱼, 每日投喂浮游生物和卤虫无节幼体各一次; 30 日龄以上的幼鱼每日投喂枝角类、桡足类 1—2 次; 试验期间每日投喂的饵料均有剩余。依实验目的不同, 生长试验的设置不同(表 1)。

表1 生长试验的设置

Tab.1 Design of growth experiments

| 实验目的 Aim | 实验日期 Date | 实验方法 Method |
|--------------|-----------------|---|
| 胚后发育期间幼鱼的生长 | 1993.6.22—7.22 | 前述胚后发育过程观察时每日实测 10 尾鱼 |
| 初次性成熟以前的生长 | 1992.1.17—5.27 | 初孵仔鱼 250 尾(亲鱼来源: 汉源)养于 $60 \times 40 \times 30\text{cm}$ 白色聚乙烯食品箱中, 每 10d 抽测 10 尾样本 |
| | 1993.6.22—10.30 | 前述胚后发育研究后所剩鱼继续饲养于 $120 \times 50 \times 50\text{cm}$ 玻璃水族箱中, 取样方法同上 |
| 不同产地亲鱼其后代的生长 | 1992.6.20—10.20 | 同日孵出的仔鱼(亲鱼分别来自汉源、灌县)各 20 尾饲养于 $40 \times 20 \times 29\text{cm}$ 玻璃水族箱中, 分别于 60 日龄、120 日龄时测量 |
| | 1993.1.27—4.28 | 同日孵出仔鱼(亲鱼来自汉源、灌县、彭县)各 50 尾饲养于 $40 \times 20 \times 29\text{cm}$ 玻璃水族箱中, 30 日龄测量后分别随机放入 25 尾, 60 日龄测量后分别放入 10 尾, 90 日龄测量 |

2 结果

2.1 胚后发育过程

根据外部形态、器官发育程度等特点, 稀有𬶋鲫胚后发育过程可分为 3 个阶段共 11 个时期, 计早期仔鱼阶段 3 个时期, 晚期仔鱼阶段 6 个时期, 稚鱼阶段 2 个时期。

2.1.1 早期仔鱼阶段 本阶段从仔鱼孵化出膜至卵黄囊被吸收、仔鱼开始完全依靠外源

物质获取能量为止,共历时 4d(25.2—26.0℃),包括孵出期(Hatching stage)、鳔一室期(One chamber air bladder stage)和肠分化期(Differentiation of intestine)。

孵出期 初孵仔鱼全长 4.50 ± 0.17 mm, 肛后长约占全长的 35%。体呈浅黄色并密布黑色素。心脏位于卵黄囊前方,血液呈浅黄色,心率每分钟 150 次左右(25.4℃)。卵黄囊前部膨大呈半球状,后部棒状。眼黑色素已形成,眼径约 0.28 mm。头已伸直,口裂出现,消化道贯通并出现鳔雏形。胸鳍已出现,其末端可达第 4 肌节。脊索末端平直,尾鳍圆形,其上有 4—8 朵较大的色素花。肌节 $10 + 11 + 13 = 34$ (图 1, A)。仔鱼一般侧卧水底,偶尔冲游。

鳔一室期 全长 4.64 ± 0.22 mm, 时龄 24h(平均水温 25.3℃)。卵黄囊棒状,在消化道背面有一椭圆状鳔形成,已充气。胸鳍末端可达鳔室的 1/2 至 2/3 处,鳃盖形成并基本上可覆盖鳃,尾鳍上色素花增多,肌节 $11 + 10 + 13 = 34$ (图 1, B)。这一时期的早期仔鱼已能上下左右自由游动。

肠分化期 全长 4.88 ± 0.07 mm, 时龄 48 h(25.3℃, 指累计两日平均温度,以下类似,仅标平均温度)。卵黄囊细棒状,肠内出现皱褶并开始分化,尾鳍出现辐射状鳍条原基(图 1, C)。本期仔鱼游动比较活跃,能开口摄食,进入混合营养期。

2.1.2 晚期仔鱼阶段 本阶段的仔鱼完全依靠外源物质获取能量,在水温 24.7—30.7℃ 条件下历时 16 d,其中包括自卵黄吸尽期至鳞片出现期前共 6 个时期。此阶段仔鱼的发育以鳔二室的形成、脊椎形成及各鳍的分化与形成为主干线。

卵黄吸尽期 (Exhaustion of yolk stage) 仔鱼全长 5.15 ± 0.22 mm, 时龄 96 h(26.2℃)。肛后长约占全长的 38%,鳃盖延伸并可覆盖鳃部,尾鳍下叶出现锥形鳍条,肌节 $11 + 10 + 13 = 34$ (图 1, D)。仔鱼大量摄食浮游生物以获取能量。

背鳍分化期 (Differentiation of dorsal fin stage) 仔鱼全长 5.60 ± 0.43 mm, 日龄 5d(26.9℃)。背鳍褶前部隆起形成背鳍原基;部分椎体形成,尾椎斜向上翘;尾鳍褶开始分化,其边缘呈不规则的波纹状,尾鳍下部出现 3—5 根鳍条,肌节 $11 + 10 + 13 = 34$ (图 1, E)。

臀鳍分化期 (Differentiation of anal fin stage) 仔鱼全长 6.62 ± 0.42 mm, 日龄 7d(27.1℃)。臀鳍褶分化形成臀鳍原基,背鳍原基明显并出现锥形鳍条,椎体形成,尾鳍条数目增多(图 1, F)。

鳔二室期 (Two chamber air bladder stage) 全长 9.05 ± 0.80 mm, 日龄 10d(26.9℃)。鳔前室形成,近圆形,鳔后室后端逐渐变尖;背鳍有所增长,有鳍条 7—10 根;胸鳍显示鳍条线纹,其基部有一团色素花;尾鳍条全部形成,分枝鳍条 17 根,尾鳍末端凹陷并形成叉尾;臀鳍明显,6 根鳍条可见;臀鳍褶残存;肌节 $12 + 9 + 13 = 34$ (图 1, G)。

腹鳍芽出现期 (Ventral fin bud stage) 全长 10.30 ± 0.43 mm, 日龄 13 d(26.8℃)。腹鳍芽由腹鳍褶中部外露,与背鳍几乎相对;椎体棘及肋骨显露,肌节进一步发育,由“v”型扩展成“w”型;臀鳍形成,鳍式 A3, 6;背鳍完全形成,鳍式 D3, 7—8(图 1, H)。

腹鳍形成期 (Formation of ventral fin stage) 日龄 18 d(26.8℃), 全长 13.33 ± 1.09 mm。腹鳍形成,有 7—8 根分枝鳍条,腹鳍褶收缩,仅残存一窄条;胸鳍条形成(图 1, I)。

2.1.3 稚鱼阶段 本阶段是仔鱼与幼鱼之间的过渡阶段, 始于鳞片出现期 (Emergence of scales stage), 终于鳞片形成期 (Formation of scales stage), 在水温 26.4—31.8℃ 条件下共历时 10 d。

孵化后 20—23 d, 鱼全长 12.71—17.71 mm, 腹鳍褶消失, 体侧鳞片出现 (图 1, J)。孵化后 25—30 d, 全身鳞片出齐 (图 1, K), 除性腺外各形态、生态特征均似成鱼, 进入幼鱼阶段 (Young stage), 胚后发育完成。

2.2 幼鱼的生长

2.2.1 胚后发育期间幼鱼的生长 在胚后发育期间, 稀有𬶋鲫的生长较快。参照王剑伟的方法^[1], 经计算机模拟后得到全长 (TL, mm) 与日龄 (AGE, day) 的最适相关方程:

$$TL = 3.6763 + 0.5202 \cdot AGE \quad (r = 0.9822, t = 91.768)$$

从上式可得知, 胚后发育期间全长的日增长量为 0.52 mm。

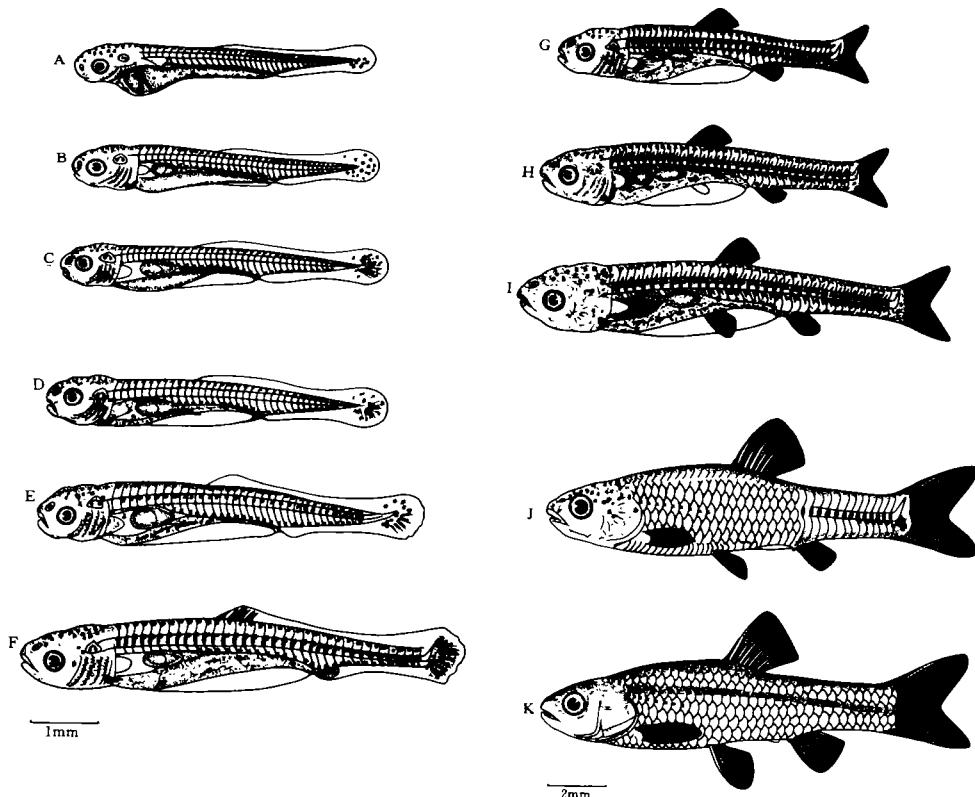


图 1 稀有𬶋鲫的胚后发育

Fig. 1 Postembryonic development of *G. rarus*.

A. Hatching stage; B. One chamber air bladder stage; C. Differentiation of intestine; D. Exhaustion of yolk stage; E. Differentiation of dorsal fin stage; F. Differentiation of anal fin stage; G. Two chamber air bladder stage; H. Ventral fin bud stage; I. Formation of ventral fin stage; J. Emergence of scales stage; K. Formation of scales stage

2.2.2 性成熟前幼鱼的生长 在初次性成熟以前, 稀有𬶋鲫的长度生长是较快的, 但饲养条件对生长与发育有很大影响。表 2 列出了两组饲养条件不完全相同的情况下幼鱼的生

长等资料。这两个试验组的饵料、管理等是基本相同的,但水族箱类型、水温则显著不同,因而其生长与发育情况差异较大。

实验组1用 $60 \times 40 \times 30$ cm白色聚乙烯食品箱饲养,结果在130 d时全长为 31.70 ± 2.10 mm;而实验组2用 $120 \times 50 \times 50$ cm玻璃水族箱在较高温度下饲养,130 d时全长达 42.85 ± 2.07 mm。除生长速度明显不同外,两组的发育情况也不同。实验组2在30日龄

表2 性成熟前幼鱼的生长

Tab.2 Growth of *G. rarus* before sexual maturation

| 日龄(d) Age | 实验组1 Group 1 | | 实验组2 Group 2 | |
|--------------|---------------------------|-----------------------------|---------------------------|-----------------------------|
| | 温度(℃) Temperature±S.D. | 全长(mm) Total length±S.D. | 温度(℃) Temperature±S.D. | 全长(mm) Total length±S.D. |
| 0 | 23.0 | 4.03 ± 0.21 | 25.4 | 4.50 ± 0.17 |
| 10 | 25.1 ± 1.45 | 5.97 ± 0.80 | 26.9 ± 1.91 | 9.05 ± 0.80 |
| 20 | 26.8 ± 2.46 | 10.40 ± 1.70 | 27.1 ± 2.19 | 14.64 ± 1.32 |
| 30 | 24.8 ± 2.46 | 13.45 ± 1.94 | 27.9 ± 2.38 | 18.21 ± 0.91 |
| 40 | 22.8 ± 4.73 | 14.20 ± 0.75 | 27.8 ± 2.23 | 21.76 ± 1.46 |
| 50 | 21.9 ± 4.66 | 14.60 ± 1.70 | 28.0 ± 2.10 | 25.56 ± 1.62 |
| 60 | 21.6 ± 4.36 | 17.85 ± 1.85 | 27.7 ± 2.00 | 29.40 ± 2.58 |
| 70 | 21.2 ± 4.14 | 18.05 ± 1.39 | 27.7 ± 1.96 | 31.75 ± 1.57 |
| 80 | 21.1 ± 3.91 | 21.30 ± 1.82 | 27.5 ± 1.93 | 35.55 ± 1.36 |
| 90 | 21.1 ± 3.70 | 22.45 ± 1.05 | 27.3 ± 1.92 | $37.93 \pm 2.07(1)$ |
| 100 | 21.2 ± 3.56 | 26.60 ± 1.84 | 27.1 ± 1.93 | $39.35 \pm 2.50(3)$ |
| 110 | 21.3 ± 3.42 | 29.05 ± 1.64 | 26.9 ± 1.93 | $40.40 \pm 1.97(3)$ |
| 120 | 21.3 ± 3.29 | 30.07 ± 1.57 | 26.7 ± 1.92 | $41.80 \pm 2.20(4)$ |
| 130 | 21.4 ± 3.20 | 31.70 ± 2.10 | 26.6 ± 1.90 | $42.85 \pm 2.07(10)$ |

注:括号内的数字为10尾样本中已达性成熟的个体数 Numbers in the parentheses are the amounts of sexual matured individuals.

表3 不同产地亲鱼其后代的生长

Tab.3 Growth of progeny from parents of different sources

| 组别 Group | 日龄(d) Age | 温度(℃) (变幅与平均) Temperature (Range and mean) | 亲鱼来源 Source of parents | 全长 (mm) Total length | | 注 Note |
|-------------|--------------|---|------------------------------|-------------------------|---------------------|---------------|
| | | | | 变幅 Range | 平均±标准差 Mean±S.D. | |
| 1—1 | 60 | 21.2—29.9 | HY | 18.0—26.5 | 22.58 ± 2.29 | $t = 1.764$ |
| | | 26.4 | GX | 16.5—25.0 | 21.28 ± 2.37 | $P > 0.05$ |
| | 120 | 15.9—29.9 | HY | 25.0—39.5 | 35.55 ± 3.04 | $t = 1.382$ |
| | | 25.2 | GX | 31.5—41.0 | 36.77 ± 2.52 | $P > 0.05$ |
| 2—1 | 30 | 17.8—28.8 22.7 | HY | 12.0—17.3 | 14.30 ± 1.00 | $t = 0.925,$ |
| | | | GX | 12.7—16.3 | 14.49 ± 0.96 | 1.225, 0.427, |
| | 60 | 17.8—28.8 22.9 | PX | 12.7—16.8 | 14.59 ± 1.20 | 无显著性差异 |
| | | | HY | 18.5—27.0 | 22.84 ± 1.72 | $t = 0.238,$ |
| 2—2 | 90 | 17.8—28.8 22.8 | GX | 18.9—25.0 | 22.73 ± 1.55 | 0.980, 1.270, |
| | | | PX | 20.0—26.5 | 23.31 ± 1.67 | 无显著性差异 |
| | 90 | 17.8—28.8 22.8 | HY | 26.5—32.5 | 30.85 ± 1.99 | $t = 0.697,$ |
| | | | GX | 27.5—32.5 | 30.25 ± 1.86 | 0.049, 0.553, |
| | | | PX | 26.5—35.5 | 30.08 ± 2.52 | 无显著性差异 |

时已完成胚后发育，而实验组1在60日龄时才完成。从性腺发育来看，实验组1在130d时无一尾达性腺成熟，而实验组2从90d开始即有IV期性腺个体，110d发现水族箱中有产出的卵粒，130d时抽样全部达IV期或V期性腺。

值得说明的是，不同日龄的幼鱼其生长速度并非相同的。实验组1因水温变化较大（表2），因而其生长有较大波动。实验组2温度比较稳定，但其生长也不是匀速的。幼鱼生长的总趋势是，随着日龄的增加与性腺发育成熟（90d以后），其生长速度（这里指全长增长率）逐渐减小。

2.2.3 不同产地亲鱼其后代的生长 对三个产地亲鱼的后代进行了生长的比较研究。结果表明，在相同饲养条件下汉源（HY）、灌县（GX）、彭县（PX）亲鱼的后代在生长上无显著性差异（表3）。

3 讨论

稀有𬶋鲫的胚后发育与幼鱼生长具有两大特点。一是胚后发育速度较快。例如，在24.7—31.8℃的条件下，孵化后2d的仔鱼即可摄食，4d卵黄吸尽，25—30d即可完成胚后发育，这比家鱼要快得多^[1]。二是水温、水族箱类型与大小等饲养条件对生长和发育均有很大影响。针对上述特点并结合以前的养殖经验，饲养稀有𬶋鲫幼鱼时应注意以下几点：

（1）维持较高的水温 尽管用于繁殖的亲鱼通常饲养在20—25℃的条件下，但比25℃略高的水温更利于幼鱼的生长与发育。

（2）及时投饵 由于2日龄的仔鱼即开口摄食，因此及时投喂适口的饵料是保证存活的关键。每天宜投喂两次，开口饵料可用卤虫无节幼体、经40目筛（孔径0.45mm）过滤的浮游动物、煮熟的鸡蛋黄等。特别值得推荐的是卤虫无节幼体。因为卤虫无节幼体不但具有较高的营养价值，而且这种活饵可根据需要随时获得且操作方便，投喂后残饵易于清除，将此作为稀有𬶋鲫30日龄以前的主要饵料可能是恰当的。对于30日龄以上的稀有𬶋鲫，目前尚未研制出比浮游生物（主要是枝角类、桡足类）和水蚯蚓饲养效果更好的人工饵料。

（3）饲养宜用玻璃水族箱 尽管用水泥池饲养时其生长较快，但水泥池远不如玻璃水族箱经济、实用；而使用起来很方便的聚乙烯食品箱不适于饲养稀有𬶋鲫。在饲养30日龄以前的幼鱼时可采用诸如40×20×29mm的小型水族箱以保证饵料密度。对于30日龄以上的鱼，宜用较大的水族箱饲养；至于养殖密度，目前尚无准确的资料，可供参考的经验是饲养30日龄以上鱼时，每升水中饲养鱼数不多于2尾。

参 考 文 献

- [1] 王剑伟。稀有𬶋鲫的繁殖生物学。水生生物学报, 1992, 16(2): 165—174
- [2] 王剑伟。稀有𬶋鲫对高浓度二氧化碳与低溶氧的急性反应。水生生物学报, 1995, 19(1): 84—88
- [3] 常剑波、王剑伟、曹文宣。稀有𬶋鲫胚胎发育的研究。水生生物学报, 1995, 19(2): 97—103
- [4] 何舜平等。稀有𬶋鲫咽齿个体发生的研究。水生生物学报, 1994, 18(2): 144—149
- [5] 王铁辉等。草鱼出血病病毒人工感染稀有𬶋鲫出血病主要器官组织的超薄切片观察。水生生物学报, 1993, 17(4): 343—346
- [6] 王铁辉等。稀有𬶋鲫对草鱼出血病病毒敏感性的研究。水生生物学报, 1994, 18(2): 144—149

- [7] 周永欣等编著. 水生生物毒性试验方法. 北京: 农业出版社, 1989, 11
- [8] Houde, E., D. Fish early life dynamics and recruitment variability. Amer. Fish. Soc. Symp., 1987, 2:17—29
- [9] 般名称. 鱼类早期生活史研究与其进展. 水产学报, 1991, 15(4): 348—358
- [10] 梁铁燊等. 长江干流和汉江的鱼的繁殖习性及其胚胎发育. 水生生物学集刊. 1984, 8(4): 389—403
- [11] 易伯鲁等. 长江草、青、鲢、鳙四大家鱼早期发育的研究. 易伯鲁等编著, 葛洲坝水利枢纽与长江四大家鱼. 湖北: 湖北科学技术出版社, 1988, 69—116

POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT AND GROWTH OF CULTURED RARE MINNOW, *GOBIOCYPRIS RARUS*

Wang Jianwei Song Tianxiang and Cao Wenxuan

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

Abstract Postembryonic development and growth of laboratory cultured rare minnow, *Gobiocypris rarus* were studied from 1990 to 1993. The postembryonic development is divided into early-stage larva, late-stage larva and juvenile period on the basis of the external morphology, internal morphogenesis and biological characters. A total of 11 stages are subdivided among the three periods. At the water temperature ranging from 24.7 to 31.8°C, the postembryonic development lasts 25 to 30 days, and the larva grows uniformly with a growth rate 0.52mm per day. Cultural conditions influence the development and growth effectively. In similar conditions, descendants from different populations grow at the same growth rate no matter whether their parents were captured in Hanyuan County, Guanxian County, or Penxian County.

Key words *Gobiocypris rarus*, Postembryonic development, Growth, Larva Stage, Juvenile fish, young fish