

④
18-23 真鲷仔鱼摄食器官胚后发育的组织学观察杨为东¹, 翟宝香², 刘焕亮²

(1.大连虎滩乐园 水下世界, 辽宁 大连 116013; 2.大连水产学院 养殖系, 辽宁 大连 116023)

摘要: 使用显微解剖、石蜡切片等方法研究了真鲷仔鱼摄食器官胚后发育的主要特征及器官发生的特点, 论述了口腔内器官及咽腔内咽壁、鳃弓、齿与鳃耙的发育特点及其与食性转换的关系。

关键词: 真鲷; 仔鱼; 摄食器官; 胚后发育

中图分类号: Q954.5

文献标识码: A

Q959.483

S965.231

真鲷 (*Pagrosomus major*) 隶属于鲈形目鲷科真鲷属, 是一种名贵的海水养殖鱼类, 尤其适合于温带地区养殖。中国早在 60 年代就开始了真鲷的孵化实验, 近年福建网箱养殖真鲷规模逐年增大, 江苏、山东、辽宁等地也开始了苗种孵化与培育、养殖及越冬试验与批量生产等^[1]。日本对真鲷的研究报道较多, 大规模的商业养殖亦取得了良好的效果。但大量报道集中在养殖生产与营养饲料方面^[2], 此外对卵与仔鱼的发育^[3]、鳍的形成^[4]等亦有报道。

真鲷仔鱼阶段生活在海水表层, 以浮游桡足类作为主要食物, 从稚鱼阶段开始, 随着生长发育改为底层生活, 食物也改变为底栖甲壳类、软体动物、棘皮动物及小鱼等。真鲷的摄食器官与消化器官在个体发育过程中表现出有规律的变化。研究真鲷摄食器官胚后发育组织学有一定的理论意义, 可以为基础研究提供真鲷形态学与组织学资料, 对指导养殖生产、制订饲养真鲷的技术措施、提高养殖的成活率与生长率都有重要意义。

1 材料与方法

仔鱼出膜 1 个星期内逐日采样, 以后改为 3~5 d 采样 1 次。全长 1.82~15.9 mm 的标本系大连水产学院人工培育个体, 全长 16.4~73.0 mm 标本采自山东省莱州市对虾育苗场真鲷养殖池, 按体长分组, 不计日龄。个体较大的切片标本用 Von-Ebner's 法脱钙, 脱钙后彻底水洗除尽余酸, 按石蜡包埋切片法分别进行横、纵、水平向连续切片, 切片厚度 6~7 μm。H.E 法染色, 中性树脂封片。仔鱼解剖在解剖镜下进行。用显微镜和解剖镜观察测量, 并借助描绘器绘图或用 Olympus 万能显微镜进行显微摄影。

收稿日期: 1999-05-14

作者简介: 杨为东 (1966-), 男, 硕士。

2 结果

2.1 口腔内器官

出膜后2 d 全长(TL) 2.52~2.53 mm 的仔鱼口尚未开通,但眼区下方已出现口腔,切片观察头端腹面具有一团染色较深的细胞区为口腔,其前端腹面具有一团染色较深的细胞为口板。出膜后3 d (TL 2.6~2.7 mm) 头部腹面内凹与口腔相通形成口(图1-A),口腔顶壁、底壁上皮均为单层上皮,厚4~5 μm ,上皮深层为疏松结缔组织,内有多角状未分化细胞。出膜后4 d (TL 2.0~3.0 mm),上下颌软骨出现,由于下颌的发育,口的位置逐渐向前移动至端位,上唇出现单层唇瓣,厚2~4 μm ,唇上皮细胞双层,厚10~15 μm ,鳃盖皮膜完全。出膜后5 d (TL 2.9~3.1 mm),口腔底壁上皮增厚,舌原基出现,单层扁平上皮盖在基舌骨软骨上,下方上皮厚1~3 μm 。出膜后11 d (TL 3.0~3.1 mm),舌上皮深部疏松结缔组织发达,内具未分化细胞,唇复层上皮厚30~35 μm 。出膜后19 d (TL 3.6~3.9 mm),齿骨开始骨化,上颌骨已形成硬骨,上唇瓣上皮细胞双层,下唇瓣出现,舌粘膜上皮出现数个味蕾,大小为40 μm × 25 μm ,突出于粘膜上皮,口腔顶壁上皮细胞2层,具10余个小纵褶。TL 4.7 mm,前颌出现细长的弧形膜骨。TL 5.5 mm 时,口腔壁粘膜上皮为复层,上皮细胞间出现数个粘液细胞,唇粘膜中具味蕾。TL 5.8 mm 时,齿骨前端出现4个初齿,前颌骨前端具6个初齿,前颌突起发达。TL 8.0 mm (体长SL 6.9 mm),舌、口腔壁粘膜上皮均具味蕾与粘液细胞(图1-B),粘膜上皮细胞复层厚10~12 μm ,上皮深部具明显结实层。TL 11.0 mm (SL 9.0 mm) 时,颌齿两排,均为尖锥状齿,唇上皮味蕾多。TL 15.0 mm (SL 12.8 mm) 后只是粘膜层更厚,味蕾与粘液细胞大量出现,齿增多。以后从颌部分化形成犬齿、臼齿和颗粒齿,逐渐形成成鱼齿的结构。

齿原基为颌骨区紧密排列的双层细胞索结构,细胞核大且圆,染色比周围细胞深,细胞索诱导下面的间充质分化、隆起形成齿乳头原基,双层细胞索呈帽状形成造釉器,齿乳头周围结缔组织增生包围齿乳头和造釉器形成初齿。以后造釉质、齿乳头分化成齿本质和齿髓,齿囊发育为齿周一些组织和齿骨质,此时初齿尚未与颌骨成骨性固着。TL 8.0 mm (SL 6.9 mm),颌骨松质骨结缔组织内具发育齿(图1-C),发育齿排列无规则,齿尖指向有横有竖,发育齿被齿囊包裹,齿囊的基部内壁是棱柱状细胞,上部紧密相连的双层立方细胞形成釉质细胞,内层细胞较大,齿的顶部为釉质,深部为齿本质,齿髓腔内壁具单层成齿质细胞,细胞的形状在齿上部为较高的柱状,近齿根处渐渐变成立方,齿根处扁平状(图1-D)。齿髓中央有血管、神经和结缔组织。

2.2 咽腔内器官

2.2.1 咽壁 出膜后3 d (TL 2.6~2.7 mm),咽腔与食道开通,咽粘膜上皮为单层扁平上皮,厚3~5 μm ,咽顶壁上皮深层具疏松结缔组织,尚无肌肉。出膜后14 d (TL 3.3~3.6 mm),前咽顶壁粘膜上皮细胞2~3层,疏松结缔组织发达,后咽上皮细胞3~5层,厚10~20 μm ,内有数个味蕾,左右上咽骨间具一较大纵褶,上皮厚5~7 μm 。

TL 4.7 mm, 前咽壁上皮细胞为复层多角形, 厚 $20\ \mu\text{m}$, 咽顶底壁上皮均具少量味蕾。TL 5.8 mm, 咽区上皮具少量大型粘液细胞, TL 8.0 mm (SL 6.9 mm), 上皮层厚 $45\sim 55\ \mu\text{m}$, 结实层明显, 大量粘液细胞与味蕾出现, 顶壁有横纹肌束散布在结缔组织中, 以后咽区上皮细胞只有量上的变化。



图1 真鲷仔鱼摄食器官胚后发育的组织学结构

A 咽纵切 (全长 12.4mm), 示其结构, $\times 16.5$; B 发育齿纵切 (全长 15.8mm), 示其结构, $\times 100$;
C 眼眶横切 (全长 8.0mm), 示舌上味蕾, $\times 10$; D 咽区纵切 (全长 12.4mm), 示鳃耙组织结构, $\times 6.6$;
E 发育齿纵切 (全长 39.1mm), 示发育齿结构, $\times 50$; d 齿质; da 齿乳头; dt 发育齿; co 造釉器;
gr 鳃耙; he 心脏; oc 口腔; od 成齿质细胞; pt 咽齿。

2.2.2 鳃弓 出膜后 2 d (TL 2.52~2.53 mm), 外鳃孔开通, 咽部两侧壁可以见到 7 对原基, 它们分别发育为颌弓、舌弓和 5 对鳃弓。以后对应的外胚层内陷形成 5 对鳃裂。出膜后 5 d (TL 2.9~3.1 mm), 鳃弓出现透明软骨, 上覆有单层粘膜上皮, 出膜后 14 d (TL 3.3~3.6 mm), I 鳃弓角鳃骨外侧具 4~6 个粘膜突起形成鳃耙雏形, 鳃弓上皮与结缔组织薄, III 咽鳃骨软骨腹面粘膜深层出现咽齿, 齿的结构与颌齿相似, 齿借结缔组织与软骨相连。下咽骨出现齿的原基。出膜后 19 d (TL 3.9 mm), II、III、IV 鳃弓的上鳃骨与角鳃骨上均出现鳃耙突起, 鳃盖骨出现, 上下齿各 5~6 个, 略向咽后倾斜。出膜后 23 d (TL 4.0~4.1 mm), 鳃耙为多列不对称型 (图 1-E), 鳃耙由粘膜覆盖着鳃耙类骨构成。外鳃耙长于内鳃耙。TL 7.1 mm (SL 6.2 mm), 鳃弓上皮出现少量味蕾。TL 9.7 mm, 鳃耙骨变为膜骨, 鳃耙变的更长。TL 11.4 mm (SL 9.4 mm), 下咽齿大致两排, 上下咽骨开始骨化, 咽齿齿根与咽骨呈骨性固着。咽齿旁粘膜上皮具大量味蕾与粘液细胞。TL 12.4 mm, 鳃耙发育最快, 以后除 I 外鳃耙仍继续增长外, 其余鳃耙不再增长并开始退化。TL 15.5~15.8 mm, 鳃耙变为单列不对称型。I 外鳃耙很长, 内缘出现数个骨质小刺, 鳃耙上皮中具粘液细胞, 其余鳃耙特化成长圆状突起, 上皮中具少量味蕾, 鳃耙变为成鱼型, 鳃耙长度变化见表 1。

表1 各鳃弓外鳃耙最大长度的变化

 μm

全长/mm	I	II	III	IV
4.0~4.1	23~30	12~20	5~10	5~10
5.8	75~80	50	20~30	20~30
7.1	150	110	30~50	30~50
9.7	230	200	140	120
12.4	410	350	210	140
13.4	440	250	200	120~200
15.6	610	200	150~200	100~150
20.5	680	150	150	100~150

3 讨论

真鲷具颌齿与咽齿^[5,6],从形态上可分为犬齿、臼齿和颗粒齿,属异形齿。按发育可分为初齿、发育齿和固定齿。青鱼的咽齿发育亦分为相似的三个阶段^[7,8]①,但青鱼属同形齿。

真鲷初齿具造釉器、齿乳头和齿囊,以后分化成釉质、齿本质和齿骨质等。齿腔中具齿髓,初齿靠结缔组织附在骨上,成齿齿根与骨呈骨性固着。鱼类颌齿的组织结构未见报道,但咽齿的组织结构研究较多,它与青鱼、鲤鱼、草鱼^[8~10]的咽齿结构基本一致,但真鲷发育齿不像其它鱼类包裹在咽骨腹面的结缔组织中,而是生长在松质骨结缔组织内。Matsuoka^[6]在真鲷骨骼研究中指出,真鲷在 TL 8.5 mm 腭骨后腹缘有数个临时性小齿,在 TL 15.5 mm 消失,但本作者则没有观察到, Kohno^[5]、Fukuhara^[3]亦未报道。大部分硬骨鱼类的咽齿与颌齿的发达程度成反比^[11]。但真鲷颌齿与咽齿同样发达。

真鲷齿的更替是发育齿在松质骨结缔组织中出现后,随着发育,齿体逐渐转动使齿尖垂直,然后发育齿平移到被替代的齿下,逐渐上移堵塞旧齿的齿髓腔,使旧齿齿根萎缩,然后在破骨细胞的作用下旧齿脱落,发育齿替代旧齿,上移占据旧齿根的位置,以后齿根发育由成骨细胞将齿根与骨呈骨性固着。齿的更换是按固定程序进行还是由于齿磨损等原因随机取代,现在还不很清楚,但根据相同体长鱼的发育齿分布情况来看,笔者侧重于后者。

真鲷鳃耙发育有其显著特点,从 TL 3.3~3.6 mm 鳃耙突起形成开始,鳃耙经历了从多列不对称型向单列不对称型的转变。I 鳃弓外鳃耙不断增长,其余鳃耙经历了由增长到退化又特化成齿簇的过程。从 TL 15.8 mm 开始,鳃耙变为成体型,耙上粘液细胞与味蕾逐渐增多。一般认为,具有密生鳃耙的鱼类捕食浮游生物,而与具有稀疏鳃耙的鱼类相反^[12]。但不论何种食性的仔鱼开口期鳃耙均未发育,以后出现稀疏长杆状

① 朱德芬,蔡兴帮.真鲷全人工育苗的初步试验.科技资料汇编(5).江苏省海洋水产研究所,1989,10-13.

鳃耙^[7,13,14]。此时均以浮游生物为食。

刚开始摄食的仔鱼摄食器官处于未分化状态,依靠视觉捕食饵料生物,在口咽腔不经过选择和机械消化就迅速进入肠管。M. Tanaka^[15]对多种仔鱼研究有相同结论,此时胃尚无机能,食物贮藏在肠前部。香鱼、鲈鱼等具有直肠管,其仔鱼食物贮存在肠与直肠交界处^[16]。后期仔鱼咽齿出现,口咽腔逐渐具味蕾和粘液细胞,此时除依靠视觉捕食外尚能部分依靠味觉选择,咽齿出现可以持握食物以利吞咽。以后随着颌齿的发育捕食能力逐渐增强。真鲷从稚鱼开始,转为底层生活,食物组成亦发生变化。此时主要靠味觉捕食,摄食方式由吞食转为咬食,可以摄食较大食物。颌齿出现并发达是摄食方式转变的基础,与此相应,鳃耙长度增加,以弥补由于生长导致的耙间隔增大,以后由于食性转化,鳃耙的作用减弱,只有Ⅰ鳃弓外鳃耙仍继续增长。鳃盖与Ⅰ鳃弓间空隙较大,鳃耙延长可有效防止食物逃脱。幼鱼期以后颌齿与咽齿进一步发育,颌齿分化,真鲷咬碎与咀嚼产生食物碎片的机会增多。据报道真鲷不是充分嚼碎饵块而是几乎整个吞食^[12]。臼齿出现使压碎食饵硬壳的功能增强,咽齿尖端后弯能更有效地防止食物逸出。此时鳃耙具成体结构,味蕾可感觉食物,粘液细胞及耙上小齿可帮助收集食物碎片,并防止甲壳类硬壳与棘刺对鳃弓的伤害。真鲷舌不发达,不能随意运动,食物在口腔是借助于水流的运动而被推进的。

真鲷仔鱼前期咽部两侧产生5对鳃裂,这与青鱼、罗非鱼的研究结果一致^[14,17,18],但与传统描述不同,传统认为最后1对鳃弓间永不开裂,只形成4对完整鳃裂。真鲷先通肛门而后开口,这与棱鲮的开通顺序一致^[19],但与青鱼开通顺序相反。

参考文献:

- [1] 游克仁. 海水网箱养殖真鲷(三)[J]. 中国水产, 1988, (10):37.
- [2] FOSCARINI K. A review: intensive farming procedure for red bream *Pagrus major* in Japan[J]. Aquaculture, 1988, 72:191-246.
- [3] FUKUHARA O. Morphological studies of larvae of red sea bream: I Formation of fins[J]. Bull Nisei Reg Fish Res Lab, 1976, 9:1-11.
- [4] FUKUHARA. Functional morphology and behavior of early life stages of red sea bream[J]. Bull Jap Soc Sci Fish, 1985, 51(5):731-743.
- [5] KOHNO H. Development of swimming and feeding functions in larvae *Pagrus major*[J]. Jap J Ichthyol, 1983, 3(10):47-59.
- [6] MATSUOKA M. Osteological development in the red sea bream *Pagrus major*[J]. Jap J Ichthyol, 1985, 32(1):35-51.
- [7] 叶奕佐. 青鱼胚后发育的初步研究[J]. 水产学报, 1964, 1(1,2):39-57.
- [8] 翟宝香, 刘伟, 李华. 青鱼咽齿和角齿垫发生和发育组织学研究[J]. 大连水产学院学报, 1988, 3(1):23-26.
- [9] 尾崎久雄. 鱼类消化生理[M]:下册. 李爱杰, 沈宗武译. 上海:上海科技出版社, 1985.
- [10] 秉志. 鲤鱼组织[M]. 北京:科学出版社, 1983. 16-22.
- [11] 苏锦祥. 鱼类学与海水鱼类养殖[M]. 北京:农业出版社, 1987. 55-64, 219-220.

- [12] 尾崎久雄. 鱼类消化生理[M]:上册. 吴尚忠译. 上海:上海科学技术出版社, 1983.
- [13] 武文魁. 兰点马鲛的口器构造与摄食习性[J]. 海洋学报, 1987, 9(4): 525 - 530.
- [14] 赵宝生, 孙建富, 毕宁阳. 尼罗非鲫仔鱼前期器官发育与分化的组织学观察[J]. 大连水产学院学报, 1989, 4(2): 21 - 26.
- [15] TANAKA M. Characteristics of the epithellum related to fat absorption in the anteromedian part of the intestine after feeding[J]. Jap J Ichthyol, 1972, 19(1): 15 - 25.
- [16] 日本水产学会. 稚鱼的摄饵和发育[M]. 蔡完其, 李思发译. 上海:上海科学技术出版社, 1979. 1 - 19.
- [17] 王瑞霞. 青鱼的原始器官基的形成和消化系统、呼吸系统的发生[J]. 水产学报, 1982, 6(1): 77 - 83.
- [18] 刘焕亮, 李华, 翟宝香. 青鱼咀嚼器官胚后发育生物学研究[J]. 水生生物学报, 1990, 14(4): 310 - 320.
- [19] 朱成德. 仔鱼的开口摄食期及其饵料综述[J]. 水生生物学报, 1986, 10(1): 86 - 95.

Post - embryonic development histology of red sea bream, *Pagrus major*

YANG Wei-dong¹, ZHAI Bao-xiang², LIU Huan-liang²

(1. Dalian Hutan Playground, Dalian 116013; 2. Dept. of Aquaculture, Dalian Fisheries Univ., Dalian 116023, China)

Abstract: Characteristics of post - embryonic histology of feeding organ of red sea bream larvae were studied by dissect and paraffin wax section. Development of oral, pharyngeal wall, branchial arch, pharyngeal tooth, gill raker is associated with the food changes.

Key words: feeding organ; post - embryo histology; *Pagrus major*; larvae