

绿鳍马面鲀中轴骨骼早期发育规律

朱金超^{①③} 边力^{①②} 李凤辉^{①②} 吴丹^① 陈莹^①
秦搏^④ 杨立国^④ 吴艳庆^④ 英娜^④ 陈四清^{①②*}

① 中国水产科学研究院黄海水产研究所海水养殖生物育种与可持续产出全国重点实验室 青岛 266071;

② 青岛海洋科技中心海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 青岛 266237; ③ 上海海洋大学水产与生命学院

上海 201306; ④ 中国水产科学研究院东海水产研究所 上海 201306

摘要: 运用阿新利蓝-茜素红双染色技术研究绿鳍马面鲀 (*Thamnaconus septentrionalis*) 初孵仔鱼和 1 ~ 60 dah (孵出后日龄) 仔、稚和早期幼鱼中轴骨骼 (头骨和脊柱) 的发育规律。结果表明: 绿鳍马面鲀初孵仔鱼头部无明显骨骼元件, 3 dah 脑颅软骨元件有前索软骨、侧索软骨、筛板和耳软骨环, 咽颅软骨元件有米克尔氏软骨、腭方软骨、角鳃软骨和基鳃软骨; 8 dah 脑颅耳软骨环愈合成圆, 咽颅上颌骨两侧末端与腭方软骨相连, 角鳃软骨从前往后逐渐变短; 15 dah 脑颅耳软骨环凸出, 咽颅齿骨和续骨出现, 鳃丝密集分布, 头部骨骼框架趋于稳定; 18 dah 脑颅嗅软骨环出现, 咽颅米克尔氏软骨发生退化, 下舌骨和上舌骨出现, 上下颌前端出现锥形齿; 20 dah 脑颅出现额骨和筛骨, 咽颅上下颌下移, 前鳃盖骨和前颌骨出现并硬骨化; 22 dah 咽颅前鳃盖骨向下延伸出骨片, 7 对鳃条骨硬骨化; 24 dah 顶骨、副蝶骨、下鳃盖骨、主鳃盖骨和角舌骨出现并硬骨化; 26 dah 头部布满硬骨化的锥形小鳞; 33 dah 脑颅额骨、筛骨和缘带完全硬骨化, 吻端变长, 咽颅下鳃盖骨和主鳃盖骨完全硬骨化, 锥形齿变门齿状; 50 dah 头部除鳃丝其余骨骼均完全硬骨化, 可认为头部骨骼硬骨化完成。绿鳍马面鲀的脊柱 14 dah 前透明无色; 18 dah 尾端的髓弓和脉弓分化出现; 25 dah 椎体分节完成; 28 dah 椎体硬骨化完成; 30 dah 部分椎体的后关节突与髓弓相愈合; 45 dah 各椎体间间距缩短, 脊柱完全硬骨化。研究理清了绿鳍马面鲀早期发育过程中轴骨骼元件的发育时序和骨化特征, 初步阐释了其中轴骨骼的生长发育规律和特殊性, 可为此物种育苗提供参考。

关键词: 绿鳍马面鲀; 阿新利蓝-茜素红染色; 仔鱼; 稚鱼; 中轴骨骼

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 04-597-10

The Early Developmental Pattern of Axial Skeleton in *Thamnaconus septentrionalis*

ZHU Jin-Chao^{①③} BIAN Li^{①②} LI Feng-Hui^{①②} WU Dan^① CHEN Ying^①
QIN Bo^④ YANG Li-Guo^④ WU Yan-Qing^④ YING Na^④ CHEN Si-Qing^{①②*}

基金项目 中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费 (No. 20603022022014), 烟台市科技创新发展计划项目 (No. 2022XCZX078), 福建省区域发展项目 (No. 2022N3015);

* 通讯作者, E-mail: chensq@ysfri.ac.cn;

第一作者简介 朱金超, 男, 硕士研究生; 研究方向: 水产养殖学; E-mail: 3296819063@qq.com.

收稿日期: 2023-06-26, 修回日期: 2024-03-03 DOI: 10.13859/j.cjz.202423126

- ① *National Key Laboratory of Mariculture Breeding and Sustainable Production, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071*; ② *Laboratory for Marine Fishery Science and Food Production Processes, Qingdao Marine Science and Technology Center, Qingdao 266237*; ③ *College of Fisheries and Life Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306*;
④ *East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 201306, China*

Abstract: [Objectives] The aim of this study was to investigate the developmental stage and ossification sequence of the axial skeleton in the early development of *Thamnaconus septentrionalis*, and to provide reference for seedling cultivation. **[Methods]** Using the Alcian Blue and Alizarin Red double staining for cartilage-bone to study the developmental pattern of the axial skeleton (skull and vertebrae) of *T. septentrionalis* from 0 - 60 dah (days after hatching). **[Results]** The results showed that in newly hatched larvae, no apparent skeletal elements were observed in the head. At 3 dah (days after hatching), there were cranial cartilage components such as trabecula cranii, parachordal, auditory cartilage ring and ethmoid plate, as well as cartilaginous components such as Meckel's cartilage, palatoquadrate, ceratobranchial cartilage, and basibranchial cartilage. At 8 dah, the auditory cartilage ring fused into a round shape, the ends of the maxilla was connected to the palatoquadrate, and the ceratobranchial cartilage gradually shortened from anterior to the posterior. At 15 dah, the auditory cartilage ring protruded, the skeletal framework of the head became stable, the dentary and symplectic appeared, and the gill filaments were densely distributed. At 18 dah, the olfactory cartilage ring, hypohyal and epihyal cartilage appeared, Meckel's cartilage regressed, conical tooth appeared at the anterior of the upper and lower jaws. At 20 dah, the frontal and ethmoid appeared, the preopercle and premaxilla appeared and ossified. At 22 dah, the preopercle extended downward into lamellae, and the branchiostegal ray fully ossified. At 24 dah, parietal, parasphenoid, subopercle, operculum and ceratohyal appeared and ossified. At 26 dah, the head was covered with sclerosified conical scales that were fully ossified. At 33 dah, the frontal, ethmoid and taenia marginalis posterior fully ossified, the rostral elongated, subopercle and operculum fully ossified, and conical teeth changed to incisor-like. At 50 dah, all the cartilages were ossified except the gill filaments and the cranial skeleton fully ossified can be considered (Fig. 2). The vertebral column of the *T. septentrionalis* was transparent and colorless in the first 14 dah. At 18 dah, the formation of the neural arch and haemal arch at the posterior end was observed. At 25 dah, the segmentation of the vertebral column was completed. At 28 dah, ossification of the centrum was completed. At 30 dah, the posterior articular of some centrum fused with the neural spine. At 45 dah, the intervertebral spacing decreased, and the vertebral column fully ossified (Fig. 3). **[Conclusion]** This study clarified the developmental stages and ossification sequence of the axial skeleton elements during the early development of the *T. septentrionalis*, providing theoretical references for this species seedling cultivation.

Key words: *Thamnaconus septentrionalis*; Alcian blue and Alizarin staining; Larvae; Juvenile; Axial skeleton

鱼类根据骨骼的特性可划分为软骨鱼类和硬骨鱼类。硬骨鱼类的骨骼系统复杂,分为外骨骼和内骨骼,内骨骼指处于鱼体肌肉下的骨骼,包括中轴骨骼和附肢骨骼(孟庆闻等

1987)。中轴骨骼由头骨、脊柱和肋骨组成,头骨由脑颅和咽颅组成,分别有保护头部中枢神经与感觉器官和支持两颌、舌与鳃的作用;脊柱由一连串脊椎骨关联而成,取代了脊索,有

躯干椎和尾椎两部分, 均具有支撑躯体和保护脊髓的作用。鱼类硬骨的形成包括软骨二次化骨形成的软骨化骨、结缔组织直接骨化形成的膜骨和外皮直接形成的皮骨(木村清志等 2021), 其与肌肉相互关联以保障鱼类正常进行摄食和游泳等活动(刘凌云等 2009)。

骨骼形态与结构特征是鱼类进化和分类的重要依据之一, 其构造和功能可为鱼类环境学研究提供数据支持(黄超等 2013)。鱼类的骨骼发育是一个复杂的过程, 与功能需求息息相关, 也因鱼的种类不同而存在明显的差异(Gao et al. 2018)。目前, 国内学者围绕着鱼类骨骼发育展开了一定的研究, 摸清了大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*) (张伟等 2021)、金线鱼(*Nemipterus virgatus*) (邓平等 2021)、军曹鱼(*Rachycentron canadum*) (毛非凡等 2023)、矛尾虾虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*) (黄洁丽等 2022) 和尖翅燕鱼(*Platax teira*) (郭华阳等 2022) 等鱼的附肢骨骼、脊柱或头部骨骼的发育规律, 为各自的苗种繁育提供了理论参考。鱼类骨骼的发育遵循头部优先的原则, 头部骨骼的发育变化与鱼类摄食和呼吸等功能的需求密切相关。如张伟等(2021)研究的大泷六线鱼头部骨骼发育始于胚胎时期, 初孵仔鱼已具备米克尔氏软骨和角鳃软骨等与摄食和呼吸相关的头骨元件, 为更早摄食外源性营养提供必要条件, 同时适应北方海域秋冬季的低温和食物短缺; 8~48 dah (孵出后日龄, days after hatching) 颌弓硬骨化增强了大泷六线鱼的咬合能力与吞咽能力, 舌弓硬骨化加强了脑颅与咽颅的连接, 鳃弓硬骨化使得咽齿逐渐发育完善, 此期间大泷六线鱼从捕食轮虫幼体发展到捕食相对大型的卤虫成体, 进入快速生长期; 49~60 dah 大泷六线鱼头骨除舌棒骨外基本骨化完成, 咽颅舌弓、鳃弓和鳃盖骨的硬化成熟提升了仔稚鱼的咬合和吞咽能力, 此阶段大泷六线鱼已可以采食比卤虫更加坚硬的配合饵料, 幼鱼生长渐趋稳定。

绿鳍马面鲈(*Thamnaconus septentrionalis*)

属单角鲈科(Monacanthidae)马面鲈属, 有生长速度快、养殖周期短和清理网箱附着物等养殖优点(陈莲芳等 1984, 李刚等 2021, 张哲等 2021)。其仔、稚鱼生长发育的形态变化和仔、稚及早期幼鱼的阶段划分已有相关研究报道, 如张哲等(2021)研究了其早期生长发育与摄食特性, 得出其仔、稚和幼鱼的生长指标可拟合为 2 或 3 段直线及均为白天摄食类型的结论; 关键等(2011)研究了其仔、稚鱼生长发育特征, 依据脊索上翘、鳞片或鳍条等的变化将其划分为前弯曲期仔鱼(3~19 dah)、弯曲期仔鱼(20~24 dah)、后弯曲期仔鱼(25~31 dah) 和稚鱼期的阶段。而目前关于绿鳍马面鲈中轴骨骼的早期发育研究尚未见报道, 本研究对绿鳍马面鲈仔、稚和早期幼鱼进行软骨-硬骨双染色技术处理, 对其中轴骨骼变化进行观察与分析。意在理清绿鳍马面鲈早期发育时中轴骨骼元件的发育时序和骨化阶段, 阐释中轴骨骼的生长发育规律和特殊性, 丰富鱼类骨骼形态发育资料, 有助于鱼类系统分化和分类的研究。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2022 年 5 和 6 月于中国水产科学研究院东海水产研究所江苏赣榆研究中心进行实验, 取同一批次受精卵孵化。孵化水温(22.5 ± 0.5) $^{\circ}\text{C}$, 盐度 29.5 ± 0.5 , pH 值 7.5 ± 0.2 , 经(50 \pm 2)h 孵化出膜。初孵仔鱼于 3 个 4 m \times 4 m \times 1.5 m 的水泥池培育, 密度约 4 000~6 000 尾/m³。培育期间水温(22.0 ± 1.5) $^{\circ}\text{C}$, 盐度 29.5 ± 1.5 , pH 值 7.5 ± 0.4 , 持续微充气和微流水, 依照生产要求进行管理。饵料投喂顺序: SS 轮虫(3~7 d)、L 轮虫(6~20 d)、卤虫无节幼体(18~30 d)、桡足类(25~35 d)及微粒饲料(28~60 d)。

1.2 实验方法

1.2.1 样本采集 以初孵仔鱼孵化时间为参考, 间隔 24 h 取样, 30 dah 前每 1 d 取一次,

30 ~ 45 dah 每 3 d 取一次,另取 50 dah 和 60 dah 各一次。MS-222 缓慢麻醉后用中性福尔马林溶液 (100 ml 40% 甲醛、900 ml 蒸馏水、4 g 磷酸二氢钠和 6.5 g 磷酸氢二钠) 固定, 24 h 后换液, 4 °C 低温保存。

1.2.2 染色观察 软骨-硬骨双染色技术参考杨安峰 (1987) 的研究。主要流程包括: 清洗标本 (蒸馏水浸泡 24 ~ 48 h)、软骨染色 (10 mg 阿利新蓝、80 ml 乙醇和 20 ml 冰醋酸混合液浸泡 12 ~ 24 h)、梯度漂洗 (依次置于 95%、75%、40%、15% 的乙醇溶液 6 ~ 12 h)、组织软化 (置于 1 g 碱性蛋白酶、70 ml 蒸馏水和 30 ml 硼砂饱和溶液混合液浸泡 24 ~ 48 h)、硬骨染色 (置于 4 mg 茜素红和 100 ml 0.5% 氢氧化钾混合液浸泡 12 ~ 24 h)、褪色漂白 (置于 0.5% 氢氧化钾溶液并加 1 ~ 3 滴 3% 双氧水溶液浸泡 0.5 ~ 1 h)、透明保存 (依次置于 3:1、1:1、1:3 的 0.5% 氢氧化钾-甘油合剂, 样本下沉后纯甘油中保存, 加少量石炭酸防腐)。显微镜 (Nikon ECLIPSE E200) 和体视镜 (Nikon SMZ1000) 观察染色情况, 拍照记录, Image View 进行照片修正, 脑颅、咽颅和脊柱区域划分参照图 1。中文版骨学术语主要参照孟庆闻等 (1987) 和《新鱼类解剖图鉴》(木村清志等 2021), 英文版骨学术语主要参照 Mabee 等 (1996) 和 Borisov 等 (2012), 中英文术语结合苏锦祥等 (1989) 和张伟等 (2021) 的文献校对。

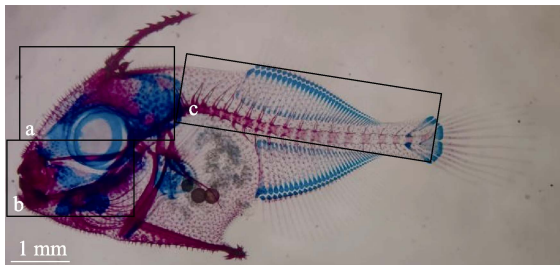


图 1 绿鳍马面鲈中轴骨骼区域划分

Fig. 1 Division of the central axial skeleton region of *Thamnaconus septentrionalis*

a. 脑颅; b. 咽颅; c. 脊柱。

a. Neurocranium; b. Splanchnocranium; c. Vertebral column.

2 结果

2.1 头部骨骼的发育

2.1.1 脑颅骨骼的发育 绿鳍马面鲈初孵仔鱼全长 (total length, TL) 2.16 mm, 头部无明显骨骼, 3 dah (全长 2.64 mm) 颅骨软骨元件较少 (图 2a), 有前索软骨、侧索软骨、筛板和耳软骨环, 前索软骨与侧索软骨前后直连, 呈 Y 形, 筛板由前索软骨前端愈合而成, 耳软骨环呈半球形, 尚未闭合, 脊索延伸至侧索软骨和耳软骨环下方。

8 dah (全长 2.85 mm) 耳软骨环愈合成圆 (图 2b), 与基枕骨相连, 围绕脊索前端对称分布。

15 dah (全长 3.13 mm) 前索软骨变粗, 中部出现弯曲 (图 2c), 巩膜软骨一圈于缘带内保护视囊, 耳软骨环凸出, 后半部愈合成球面。

18 dah (全长 3.38 mm) 前索软骨前端延伸出骨片 (图 2d), 侧索软骨与耳软骨环贴合, 嗅软骨环出现, 位于缘带前方, 耳软骨环完全愈合成球面。

22 dah (全长 4.02 mm) 前索软骨开始硬化 (图 2f), 额骨和筛骨出现。

24 dah (全长 4.60 mm) 前索软骨完全硬化并延伸出骨片 (图 2g), 顶骨和副蝶骨出现并硬化, 嗅软骨环开始硬化。

33 dah (全长 20.20 mm) 耳囊软骨的软骨区域变小 (图 2i), 额骨、筛骨和缘带完全硬化, 嗅软骨环尚有软骨残留。

50 dah (全长 45.21 mm) 耳囊软骨和嗅软骨环残留的软骨消失 (图 2k), 即颅骨完全硬化。

2.1.2 咽颅骨骼的发育 绿鳍马面鲈 3 dah (全长 2.64 mm) 咽骨骨骼框架初步形成 (图 2a), 尚不稳定, 各骨骼易发生形变与位移, 软骨元件较多, 有米克尔氏软骨、腭方软骨、基鳃软骨和角鳃软骨, 米克尔氏软骨呈 U 形, 位于头部最前端, 略前伸上扬, 腭方软骨与米克尔氏软骨后端相连, 4 对角鳃软骨排列分布于基鳃

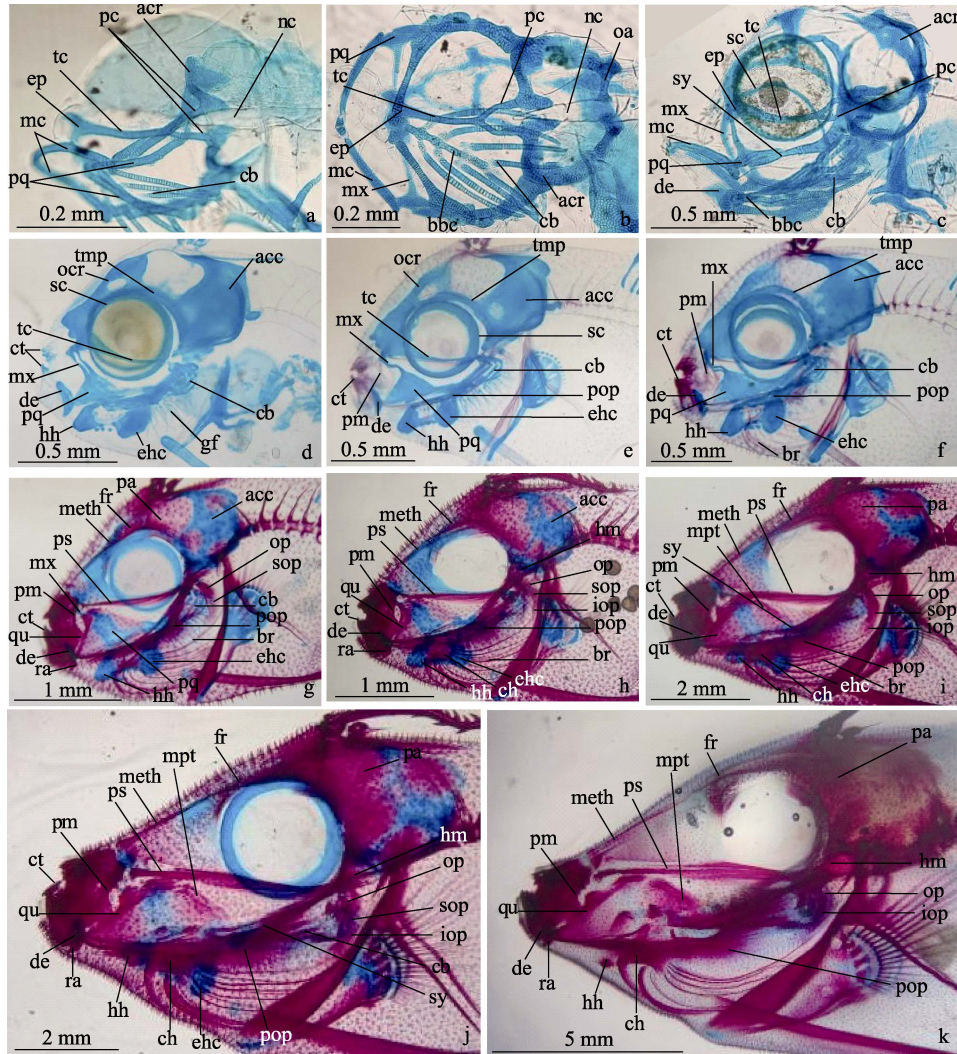


图2 绿鳍马面鲈头部骨骼发育

Fig. 2 Development of head skeleton in *Thamnaconus septentrionalis*

a. 3 日龄仔鱼 (全长 2.64 mm); b. 8 日龄仔鱼 (全长 2.85 mm); c. 15 日龄仔鱼 (全长 3.13 mm); d. 18 日龄仔鱼 (全长 3.38 mm); e. 20 日龄稚鱼 (全长 3.63 mm); f. 22 日龄稚鱼 (全长 4.02 mm); g. 24 日龄稚鱼 (全长 4.60 mm); h. 26 日龄稚鱼 (全长 6.43 mm); i. 33 日龄幼鱼 (全长 20.20 mm); j. 39 日龄幼鱼 (全长 32.53 mm); k. 50 日龄幼鱼 (全长 45.21 mm)。acc. 耳囊软骨; acr. 耳软骨环; bbc. 基鳃软骨; br. 鳃条骨; cb. 角鳃骨; ch. 角舌骨; ct. 锥形齿; de. 齿骨; ehc. 上舌软骨; ep. 筛板; fr. 额骨; gf. 鳃丝; hh. 下舌骨; hm. 舌颌骨; iop. 间鳃盖骨; mc. 米克尔氏软骨; meth. 中筛骨; mpt. 后翼骨; mx. 上颌骨; nc. 脊索; oa. 基枕骨; ocr. 嗅软骨环; op. 主鳃盖骨; pa. 顶骨; pc. 侧索软骨; pm. 前颌骨; pop. 前鳃盖骨; pq. 腭方软骨; ps. 副蝶骨; qu. 方骨; ra. 隅骨; sc. 巩膜软骨; sop. 下鳃盖骨; sy. 续骨; tc. 前索软骨; tmp. 后缘带

a. Larvae of 3 dah (TL 2.64 mm); b. Larvae of 8 dah (TL 2.85 mm); c. Larvae of 15 dah (TL 3.13 mm); d. Larvae of 18 dah (TL 3.38 mm); e. Post-larvae of 20 dah (TL 3.63 mm); f. Post-larvae of 22 dah (TL 4.02 mm); g. Post-larvae of 24 dah (TL 4.60 mm); h. Post-larvae of 26 dah (TL 6.43 mm); i. Juvenile of 33 dah (TL 20.20 mm); j. Juvenile of 39 dah (TL 32.53 mm); k. Juvenile of 50 dah (TL 45.21 mm)。acc. Auditory capsular cartilage; acr. Auditory cartilage ring; bbc. Basibranchial cartilage; br. Branchiostegal ray; cb. Ceratobranchial; ch. Ceratohyal; ct. Conical tooth; de. Dentary; ehc. Epihyal cartilage; ep. Ethmoid plate; fr. Frontal; gf. Gill filament; hh. Hypohyal; hm. Hyomandibula; iop. Interoperele; mc. Meckel's cartilage; meth. Mesethmoid; mpt. Metapterygoid; mx. Maxilla; nc. Notochord; oa. Occipital arch; ocr. Olfactory cartilage ring; op. Operculum; pa. Parietal; pc. Parachordal; pm. Premaxilla; pop. Preopercle; pq. Palatoquadrate; ps. Parasphenoid; qu. Quadrate; ra. Retroarticular; sc. Sclerotic cartilag; sop. Subopercle; sy. Sympletic; tc. Trabecula cranii; tmp. Taenia marginalis posterior. dah. Days after hatching; TL. Total length

软骨两侧,仔鱼此时已发育出摄食、吞咽和呼吸的相关骨骼。

8 dah(全长 2.85 mm)出现上颌骨(图 2b),两侧末端与腭方软骨相连,顶部与筛板相连,米克尔氏软骨前端左右各分化出一小骨,角鳃软骨从前往后逐渐变短。

15 dah(全长 3.13 mm)齿骨和续骨出现(图 2c),分别位于基鳃软骨前方和下方,角鳃软骨处的鳃丝密集分布,头部骨骼框架趋于稳定。

18 dah(全长 3.38 mm)头部轮廓发生显著变化(图 2d),米克尔氏软骨发生退化,上下颌前端出现锥形齿,摄食方式由吞食变为嚼食,下舌骨和上舌骨出现,颞方软骨呈三角形,上端与上颌骨相连,下端与齿骨相连,后端与续骨相连,下舌骨与上舌骨均呈板状。

20 dah(全长 3.63 mm)上下颌下移(图 2e),咽部后移,前鳃盖骨和前颌骨出现并硬骨化,上下颌的锥形齿硬骨化明显,齿骨退化变小。

22 dah(全长 4.02 mm)前鳃盖骨向下延伸出骨片(图 2f),其后端的鳃盖棘成丛并硬骨化,7对鳃条骨直接硬骨化。

24 dah(全长 4.60 mm)口部完全硬骨化(图 2g),锥形齿密不可分,方骨出现并硬骨化,下鳃盖骨、主鳃盖骨和角舌骨出现并硬骨化,主鳃盖骨硬骨化程度最高,鳃条骨、齿骨和隅骨完全硬骨化,部分角鳃软骨开始硬骨化。

26 dah(全长 6.43 mm)头部布满硬骨化的锥形小鳞(图 2h),后翼骨硬骨化,部分鳃条骨、舌颌骨和角舌骨完全硬骨化并延伸出骨片。

33 dah(全长 20.20 mm)吻端变长(图 2i),头部形态发生改变,下鳃盖骨和主鳃盖骨硬骨化完成并延伸出骨片,口部锥形齿变门齿状。

39 dah(全长 32.53 mm)头部形态和成鱼相似(图 2j),下舌骨略有软骨残留,上舌骨软骨残留较多。

50 dah(全长 45.21 mm)吻端再次延长(图 2k),除口部其余骨骼轮廓清晰,除鳃丝其余骨

骼软骨消失,可认为咽颌骨完全硬骨化。

2.2 脊柱的发育

绿鳍马面鲈的脊柱 14 dah(全长 3.22 mm)前内部透明(图 3a),外部线性轮廓流畅清晰,尚未出现分节现象,脊柱前端的基枕骨后突可见。

18 dah(全长 3.48 mm)尾端的髓弓和脉弓分化出现(图 3b),标志着脊柱发育的启动。

23 dah(全长 4.18 mm)脊柱出现分节现象(图 3c),腹腔处的椎体、髓棘、脉棘和肋骨均已硬骨化,第一椎体髓棘斜向朝前,第 1~6 节椎体的肋骨退化,第 7~9 节椎体的肋骨短小并弯曲朝后。

25 dah(全长 4.96 mm)脊柱分节完成(图 3d),共 20 个椎体,椎体间间距从前往后依次变大,髓弓和脉弓均已出现,脊柱末端分化为尾杆骨并上翘。

28 dah(全长 9.12 mm)脊柱椎体硬骨化完成(图 3e),腹腔处脊柱出现椎体上骨,位于脊柱下方依次排列,腹腔处椎体后部上端出现后关节突。

30 dah(全长 14.81 mm)部分椎体的后关节突与髓弓相愈合(图 3f),第 9 节椎体的脉弓向后延伸出骨片,脊柱的骨骼除尾部椎体的髓棘和脉棘两端尚未硬骨化,其余骨骼均硬骨化完成。

33 dah(全长 20.20 mm)第一椎体髓棘与耳囊软骨渐愈合(图 3g),2~6 节髓棘延伸出骨片,部分椎体的后关节突与髓棘完全愈合,中间留有较规则形圆孔,尾杆骨完全脱离脊柱。

45 dah(全长 32.53 mm)椎体间间距缩短(图 3h),部分脉棘向后延伸出骨片,可认为整个脊柱硬骨化完成。

3 讨论

3.1 绿鳍马面鲈头部骨骼发育的适应性意义

研究认为,鱼类骨骼系统的发育和早期功能需求的变化与环境适应性等相关,其中头部骨骼的发育最为复杂繁琐,相关骨骼的

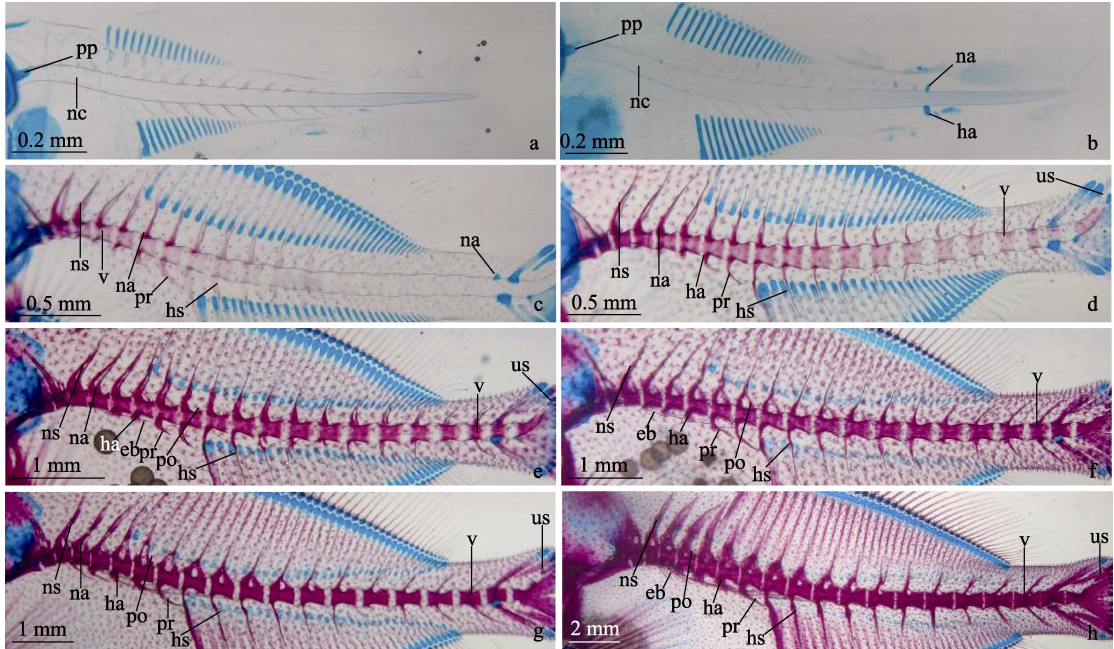


图 3 绿鳍马面鲈脊柱骨骼发育

Fig. 3 Development of vertebral column in *Thamnaconus septentrionalis*

a. 14 日龄仔鱼 (全长 3.22 mm); b. 18 日龄仔鱼 (全长 3.48 mm); c. 23 日龄稚鱼 (全长 4.18 mm); d. 25 日龄稚鱼 (全长 4.96 mm); e. 28 日龄幼鱼 (全长 9.12 mm); f. 30 日龄幼鱼 (全长 14.81 mm); g. 33 日龄幼鱼 (全长 20.20 mm); h. 45 日龄幼鱼 (全长 32.53 mm)。eb. 椎体上骨; ha. 脉弓; hs. 脉棘; na. 髓弓; nc. 脊索; ns. 髓棘; po. 后关节突; pp. 基枕骨后突; pr. 肋骨; us. 尾杆骨; v. 椎体

a. Larvae of 14 dah (TL 3.22 mm); b. Larvae of 18 dah (TL 3.48 mm); c. Post-larvae of 23 dah (TL 4.18 mm); d. Post-larvae of 25 dah (TL 4.96 mm); e. Juvenile of 28 dah (TL 9.12 mm); f. Juvenile of 30 dah (TL 14.81 mm); g. Juvenile of 33 dah (TL 20.20 mm); h. Juvenile of 45 dah (TL 32.53 mm). eb. Epicentral bone; ha. Haemal arch; hs. Haemal spine; na. Neural arch; nc. Notochord; ns. Neural spine; po. Postzygapophysis; pp. Postoccipital process; pr. Pleural rib; us. Urostyle; v. Vertebra. dah. Days after hatching; TL. Total length

发育时序与环境的适应性联系更为紧密 (Koumoundouros et al. 2001)。绿鳍马面鲈初孵仔鱼头部未观察到明显的骨骼元件, 这与鳊鱼 (*Siniperca chuats*) (曹晓颖等 2019)、赤点石斑鱼 (*Epinephelus akaara*) (Park et al. 2016) 和大菱鲂 (*Scophthalmus maximus*) (Lv et al. 2019) 相一致, 头部骨骼均为孵化出膜后开始发育, 与大泷六线鱼 (张伟等 2021) 和亚东鲑 (*Salmo trutta fario*) (豪富华等 2006) 的初孵仔鱼已具备米克尔氏软骨等摄食相关的骨骼有所不同。绿鳍马面鲈初孵仔鱼全长仅 2.16 mm (朱金超等 2024), 个体远小于军曹鱼 [全长 (3.35 ± 0.10) mm] (毛非凡等 2023)、大眼双锯鱼 (*Amphiprion ephippium*) (全长

4.472 ~ 6.152 mm) (李涛等 2023) 和拟赤梢鱼 (*Pseudaspius leptcephalus*) [全长 (6.39 ± 0.28) mm] (杨建等 2021) 的初孵仔鱼, 故绿鳍马面鲈胚胎时期优先发育与游动和平衡相关的器官, 以确保出膜后有基础的抵御敌害和逃跑能力, 观察中发现绿鳍马面鲈初孵仔鱼已具备胸鳍原基和短暂性平游的能力。

鱼类早期发育过程中, 从内源性营养转变为外源性营养是非常关键的时期之一, 头部骨骼在这一时期由简单结构发育为具有功能分区的复杂结构 (赵俊等 1995), 绿鳍马面鲈 3 dah 头部可划分为咽颅和脑颅两部分, 随着咽颅的米克尔氏软骨、腭方软骨、舌棒软骨和续软骨等骨骼的发育, 颌弓初步成型, 对仔鱼捕食至

关重要,生产上开口饵料大小是决定其开口成败的重要因素之一(张哲等 2021)。绿鳍马面鲀 4 ~ 15 dah 上颌骨、齿骨、缘带和耳软骨环相继发育,头部骨骼框架趋于稳定,但头部轮廓变化较小。18 ~ 22 dah 头部形态发生显著变化,方骨、嗅软骨环、下舌骨与上舌骨等出现、耳囊软骨和上下颌前端锥形齿出现及硬骨化,咽颅和脑颅相关骨骼基本完善,上下颌两侧被革状表皮包裹,下颌的开合程度降低,口裂显著变小,与关键等(2012)的形态学观察结果相同,这些特征均表明仔鱼随着日龄的增长摄食方式逐渐转变。

绿鳍马面鲀 24 ~ 26 dah 口部锥形齿密不可分,头部布满硬骨化的锥形小鳞,咽颅的颌弓、舌弓、鳃弓和鳃盖骨系与脑颅的嗅区、额骨区、蝶骨区和枕骨区等大部分骨骼均开始或完全硬骨化。此时上下颌的硬骨化增强了捕食和咬合能力,头部披满锥形小鳞增强了御敌能力,舌弓硬骨化增强了摄食能力,鳃弓硬骨化提高了鳃的呼吸功能。摄食方式完全转变为撕咬或吸食,生产上饵料可由轮虫替换为卤虫无节幼体或桡足类无节幼体,绿鳍马面鲀进入快速生长期。33 ~ 50 dah 头部形态再次发生改变,吻端延长,整体轮廓已与成鱼相似,至 50 dah 除鳃丝外其余骨骼软骨消失,即头部骨骼完全硬骨化。咽颅的下鳃盖骨、主鳃盖骨和舌颌骨等延伸出的骨片,脑颅鼻区和耳区的逐步完善,显著提升了早期幼鱼的咬合、捕食、嗅探和体调节平衡能力,此阶段生产上饵料完全转为饲料微粒,早期幼鱼生长日趋稳定。综上所述,绿鳍马面鲀头部骨骼的发育与其外源性摄食能力的建立相对应,是其饵料逐级增强的必要条件。

3.2 绿鳍马面鲀头部骨骼发育的特殊性

鱼类骨骼的发育过程与其形态结构、生态适应和功能需求等密切相关,不同鱼类头部骨骼发育时序不尽相同(Kohno et al. 1983)。绿鳍马面鲀头部骨骼至 50 dah 完全骨化,骨化周期耗时较鳊鱼的 35 dah 更长(曹晓颖等 2019),而短于大泷六线鱼的 60 dah (张伟等 2021),

这与其各自的生长环境有关,鳊鱼是淡水水域里典型的肉食性鱼类,其苗种培育水温 21 ~ 23 °C,初孵仔鱼口裂大,以饵料鱼为开口饵料,生长迅速;大泷六线鱼为冷温性底层鱼类,其苗种培育水温 16 ~ 17 °C,初孵仔鱼头部已具备部分骨骼元件,但水温较低生长较缓慢;绿鳍马面鲀苗种培育水温 20 ~ 23 °C,初孵仔鱼偏小,摄食轮虫阶段(3 ~ 20 dah)生长缓慢,卤虫(18 ~ 30 dah)和饲料微粒(28 ~ 60 dah)阶段生长迅速。

与拟赤梢鱼(杨建等 2021)和大眼双锯鱼(李涛等 2023)等鱼一样,绿鳍马面鲀的胚后早期发育表现为异速生长模式,生长拐点集中在 18 ~ 22 dah (朱金超等 2024)。绿鳍马面鲀头部形态在异速生长模式的转折点时会发生显著变化,其中吻部最为明显,转折点之前吻部主要骨骼为上、下颌组成,下颌略长于上颌,上颌不可活动,捕食吞咽动作由下颌张合完成;转折点后吻部上下颌均向后位移并退化,吻部两侧被表皮包裹,口上下出现锥形齿,依靠撕咬或吸食获取食物。这与鳊鱼(曹晓颖等 2019)和大泷六线鱼(张伟等 2021)等均不同,鳊鱼的吻部先后经历上颌长于下颌、上下颌等长和下颌长于上颌三个变化过程,大泷六线鱼则是与鳊鱼的变化过程相反,这是鱼类摄食器官的发育与摄食行为之间相适应的结果(田文斐 2012)。

与同为杂食性的大泷六线鱼相比,绿鳍马面鲀的头骨发育有其不同之处,大泷六线鱼的头部骨骼发育主要围绕鼻区开始,内部嗅觉器官的出现,提升了其嗅探外源营养的能力,其眼区和耳区发育相对滞后,蝶骨、顶骨和翼骨系的骨化要等到 20 ~ 25 dah 才开始。绿鳍马面鲀则优先发育眼区和耳区,发育早期眼部占整个头部约 1/3 大小,耳软骨环 8 ~ 15 dah 逐渐发育为耳囊软骨,22 ~ 26 dah 鼻区才分化出额骨和筛骨,此时眼区和耳区的部分骨骼已硬骨化,这与团头鲂(*Megalobrama amblycephala*)的发育历程相似(赵俊等 1995)。

3.3 绿鳍马面鲈脊柱的发育和特殊性

毛非凡等(2023)的研究认为, 军曹鱼的髓弓、脉弓或尾下骨的出现标志着其脊柱发育的开始。本研究中绿鳍马面鲈脊柱 14 dah 前透明无色, 18 dah 尾部出现髓弓和脉弓, 脊柱开始发育, 23 dah 脊柱前端的髓棘和脉棘出现, 25 dah 分化出尾杆骨, 45 dah 完全硬化。脊柱、髓棘、脉棘、髓弓和脉弓均由前端向末端逐渐骨化, 这与军曹鱼(毛非凡等 2023)、矛尾虾虎鱼(黄洁丽等 2022)、鳊鱼(曹晓颖等 2019)和大泷六线鱼(于超勇等 2020)等鱼的脊柱骨化方向相一致, 而与刀鲚(*Coilia nasus*) (陈渊戈等 2011)脊柱从中间向两端骨化和美洲鲈(*Alosa sapidissima*) (邓平等 2017)脊柱首尾两端向中间骨化不同。本研究中绿鳍马面鲈经阿利新蓝染色后, 脊柱和尾杆骨无显色变化, 即二者为骨膜化硬骨, 这与上述几种鱼的研究结果均一致, 可见这是鱼类骨骼发育过程中较为普遍的共性之一。绿鳍马面鲈的 8 对肋骨在进化过程中发生退化, 前 3 对肋骨已完全消失, 后 5 对略有残留, 鳃室居于其中, 这与其侧扁的体型相适应。腹腔增生的椎体上骨与肋骨交替排列, 猜测可能增强了腹部骨骼系统的稳定性和信号的传导性, 具体机制和作用有待进一步研究探明。

本研究对绿鳍马面鲈中轴骨骼的发育和骨化进行了观察与描述, 确定了中轴骨骼的发育时序, 探讨了早期发育与摄食功能之间的关系, 有助于进一步了解其早期发育阶段的功能趋向, 可为其苗种培育提供参考。

参 考 文 献

- Borisov V B, Shkil F N, Abdissa B, et al. 2012. Development of the cranium in the large African hexaploid barb *Labeobarbus* (= *Barbus intermedius*) (Cyprinidae; Teleostei). *Journal of Ichthyology*, 52(11): 838–860.
- Gao X Q, Liu Z F, Guan C T, et al. 2018. Skeletal development and abnormalities of the vertebral column and fins in larval stage of hatchery-reared American shad, *Alosa sapidissima*. *Aquaculture Research*, 49(7): 2376–2392.
- Kohno H, Taki Y, Ogasawara Y, et al. 1983. Development of swimming and feeding functions in larval *Pagrus major*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 30(1): 47–60.
- Koumoundouros G, Divanach P, Kentouri M. 2001. Osteological development of *Dentex dentex* (Osteichthyes: Sparidae): dorsal, anal, paired fins and squamation. *Marine Biology*, 138(2): 399–406.
- Lv X J, Xu S H, Liu Q H, et al. 2019. Osteological ontogeny and allometric growth in larval and juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). *Aquaculture*, 498: 351–363.
- Mabee P M, Trendler T A. 1996. Development of the cranium and paired fins in *Betta splendens* (Teleostei: Percomorpha): Intraspecific variation and interspecific comparisons. *Journal of Morphology*, 227(3): 249–287.
- Park J Y, Han K H, Cho J K, et al. 2016. Early osteological development of larvae and juveniles in red spotted grouper, *Epinephelus akaara* (Pisces: Serranidae). *Development & Reproduction*, 20(2): 87–101.
- 曹晓颖, 赵金良, 陈晓武, 等. 2019. 鳊仔稚鱼骨骼系统骨化发育. *中国水产科学*, 26(2): 304–313.
- 陈莲芳, 郑元甲. 1984. 东海区绿鳍马面鲈的早期发育和产卵场、产卵期的探讨. *生态学报*, 4(1): 73–79.
- 陈渊戈, 夏冬, 钟俊生, 等. 2011. 刀鲚仔稚鱼脊柱和附肢骨骼发育. *上海海洋大学学报*, 20(2): 217–223.
- 邓平等, 施永海, 徐嘉波, 等. 2017. 美洲鲈仔稚鱼脊柱及附肢骨骼系统的早期发育. *中国水产科学*, 24(1): 73–81.
- 邓平等, 施永海, 徐嘉波, 等. 2021. 金钱鱼仔稚鱼脊柱及附肢骨骼系统早期发育研究. *水产科学*, 40(4): 596–602.
- 关键, 陈志信, 张家男, 等. 2011. 绿鳍马面鲈 (*Thamnaconus modestus*) 仔、稚鱼生长发育特征研究. *海洋与湖沼*, 42(4): 561–566.
- 关键, 刘洪军, 郑永允, 等. 2012. 绿鳍马面鲈外部器官的早期发育. *渔业科学进展*, 33(4): 26–33.
- 郭华阳, 刘明鉴, 高杰, 等. 2022. 尖翅燕鱼仔稚鱼脊柱及附肢骨骼系统的发育观察. *南方水产科学*, 18(6): 93–99.
- 豪富华, 陈毅峰, 蔡斌. 2006. 西藏亚东鲑的胚胎发育. *水产学报*, 30(3): 289–296.
- 黄超, 谭肖英, 罗智. 2013. 鱼类仔稚鱼骨骼发育的研究进展. *当代水产*, 38(3): 74–76.

- 黄洁丽, 胡芬, 宋小晶, 等. 2022. 矛尾虾虎鱼仔稚鱼脊柱及四肢骨骼系统的发育观察. *上海海洋大学学报*, 31(1): 71–85.
- 李刚, 王庆龙, 张凯强. 2021. 绿鳍马面鲈的人工繁育技术. *中国水产*, (11): 82–84.
- 李涛, 黄小林, 杨育凯, 等. 2023. 大眼双锯鱼仔、稚、幼鱼的形态发育与生长. *南方水产科学*, 19(1): 165–172.
- 刘凌云, 郑光美. 2009. *普通动物学*. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 336–340.
- 毛非凡, 陈刚, 马骞, 等. 2023. 军曹鱼仔稚鱼脊柱和四肢骨骼的发育特征. *水产学报*, 47(8): 59–67.
- 孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 1987. *鱼类比较解剖*. 北京: 科学出版社, 75–102.
- 木村清志, 大须贺友一: 高天翔, 张秀梅译. 2021. *新鱼类解剖图鉴*. 北京: 中国农业出版社, 267–271.
- 苏锦祥, 孟庆闻, 唐宇平. 1989. 团头鲂骨骼系统的发育. *水生生物学报*, 13(1): 1–14.
- 田文斐. 2012. 鳊鱼骨骼早期发育以及主要摄食器官发育与摄食行为的适应性研究. 上海: 上海海洋大学硕士学位论文.
- 杨安峰. 1987. 硬骨-软骨双染色技术. *动物学杂志*, 22(2): 40–41.
- 杨建, 耿龙武, 王雨, 等. 2021. 拟赤梢鱼的胚胎发育和仔稚鱼生长特性观察. *水生生物学报*, 45(3): 636–644.
- 于超勇, 官曙光, 于道德, 等. 2020. 大泷六线鱼仔稚鱼脊柱及四肢骨骼系统的发育观察. *大连海洋大学学报*, 35(1): 47–55.
- 张伟, 刘莹, 官曙光, 等. 2021. 大泷六线鱼仔稚鱼头部骨骼发育观察. *水生生物学报*, 45(4): 898–905.
- 张哲, 姜良龙, 王臻, 等. 2021. 绿鳍马面鲈早期生长发育与摄食特性的研究. *海洋科学*, 45(1): 1–13.
- 赵俊, 陈湘淼. 1995. 鲂鱼的头骨发育及其适应意义. *动物学研究*, 16(4): 307–314.
- 朱金超, 边力, 潘滢, 等. 2024. 绿鳍马面鲈胚后早期发育各阶段形态特征的研究. *渔业科学进展*, 45(2): 210–219.