

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.202212080002

http://www.yykxjz.cn/

朱金超, 边力, 潘滢, 李凤辉, 潘鲁莹, 张子阳, 吴丹, 常青, 陈四清. 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, 2024, 45(2): 210-219

ZHU J C, BIAN L, PAN Y, LI F H, PAN L Y, ZHANG Z Y, WU D, CHANG Q, CHEN S Q. Morphological characteristics of postembryonic early development of the *Thamnaconus septentrionalis*. Progress in Fishery Sciences, 2024, 45(2): 210-219

## 绿鳍马面鲈胚后早期发育各阶段形态特征的研究\*

朱金超<sup>1,2</sup> 边力<sup>2</sup> 潘滢<sup>3</sup> 李凤辉<sup>2</sup> 潘鲁莹<sup>2</sup>  
张子阳<sup>2</sup> 吴丹<sup>2</sup> 常青<sup>2</sup> 陈四清<sup>2①</sup>

(1. 上海海洋大学水产与生命学院 上海 201306; 2. 中国水产科学研究院黄海水产研究所  
农业农村部海洋渔业与可持续发展重点实验室 山东 青岛 266071;  
3. 福建省农业科学院生物技术研究所 福建 福州 350003)

**摘要** 本文研究了绿鳍马面鲈(*Thamnaconus septentrionalis*)胚后早期发育各阶段可观、可量和可数性状的变化。结果显示,在水温为(23.0±1.0) °C条件下,1 d出现胸鳍;4 d卵黄囊消失,鳔基和第1背鳍鳍基清晰可见;7 d油球消失,出现腹鳍;8 d第1背鳍鳍基和腹鳍出膜;9 d披透明圆形小鳞;12 d鳔和腹两侧后匙骨清晰可见;14 d出现第2背鳍支鳍骨和臀鳍支鳍骨;16 d披锥形小鳞,上、下颌出现锥形齿;19 d分化出第2背鳍鳍条和臀鳍鳍条;20 d尾柄下侧长出尾鳍鳍条;24 d时,第2背鳍、臀鳍和尾鳍的鳍条形态发育完全;27 d鳔大量充气。可量性状变化的曲线方程 $R^2$ 值均>0.90,第1背鳍鳍高,4~30 d呈指数递增;视囊0~11和11~20 d为线性递增,0~11 d递增程度<11~20 d,21~30 d为指数递增;口裂4~13和22~30 d为线性递增,13~22 d为线性递减;全长、体长、体高和矢耳石直径等拐点前为线性递增,拐点后为指数递增,拐点集中在19~23 d。初孵仔鱼共27对肌节,头部6对,躯体21对;仔鱼末期,第2背鳍支鳍骨数为31~36根,臀鳍支鳍骨数为33~35根;稚鱼末期,第2背鳍和臀鳍鳍条数与支鳍骨数相对应,胸鳍鳍条数为15~18根,尾鳍鳍条数为12根;早期幼鱼45 d时,鳍条分节明显,第2背鳍鳍条2节,臀鳍鳍条3节,尾鳍鳍条为7~10节,50 d躯体4~5条黑色条带。研究较详尽地描述了绿鳍马面鲈胚后早期发育各阶段的形态特征,丰富了绿鳍马面鲈胚后早期发育基础资料,可为其苗种繁育提供指导。

**关键词** 绿鳍马面鲈;仔鱼;稚鱼;早期发育;形态特征

中图分类号 S965 文献标识码 A 文章编号 2095-9869(2024)02-0210-10

绿鳍马面鲈(*Thamnaconus septentrionalis*)又名象皮鱼、剥皮鱼和老鼠鱼等,底层杂食性经济鱼类,主要摄食桡足类、介形类和端足类等浮游生物。在我国东海、黄海和渤海等地区均有分布,在朝鲜、日本与南非也有分布(陈莲芳等,1984)。历史上,因其较高的经济价值曾一度成为仅次于带鱼(*Trichiurus*

*lepturus*)的重点捕捞对象。过度捕捞致使其野生群体逐年减少,目前,已成为人工养殖的重点关注对象之一。

鱼类在早期生长发育阶段,其形态特征、生态习性和生理结构等变化迅速,了解胚后早期发育形态、器官或组织的变化,可为鱼类分类、鉴定和早期资源的调查与利用提供基础资料(殷名称,1991)。形态特

\* 中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费(20603022022014)资助。朱金超, E-mail: 3296819063@qq.com

① 通信作者: 陈四清, 研究员, E-mail: chensq@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2022-12-08, 收修改稿日期: 2023-02-13

征观察是最常用的手段之一。卞晓东等(2014)观察描述了8种灯笼鱼科(Myctophidae)仔、稚鱼的形态特征,构建了灯笼鱼科发育分类检索表;乔晔(2005)观察并结合已有的研究,归纳整理了长江百余种鱼类早期形态特征,形成较完整的长江鱼类早期发育分类检索表;均为相应水域生态调查的种类鉴定提供了重要参考依据。近年来的白条双锯鱼(*Amphiprion frenatus*)、欧洲舌齿鲈(*Dicentrarchus labrax*)、北极茴鱼(*Thymallus arcticus*)、鸭绿沙塘鳢(*Odontobutis yaluensis*)和棘头梅童鱼(*Collichthys lucidus*)等仔、稚鱼的研究(刘俊果等, 2018; 马宾等, 2019; 吕爽等, 2021; 李文康等, 2022; 邢君霞等, 2022), 均描述了各自形态特征的变化, 依据鳍条或鳞片等形成的时间划分了仔鱼期和稚鱼期, 丰富了各自的繁殖生物学理论。

上述的研究对仔鱼后期及稚鱼期某一性状出现的时间天数较模糊, 数码图像多为侧视图, 俯、仰视图或局部图极为缺乏, 不利于研究人员对仔、稚鱼多方面的了解。本研究对绿鳍马面鲈胚后早期发育形态特征的变化进行较为详尽的描述, 旨在丰富绿鳍马面鲈早期发育基础资料, 为其苗种繁育提供指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

受精卵于2022年3—5月取自福建省宁德南海生物科技有限公司, 孵化水温为(21.5±0.5) °C, 盐度为(30.5±0.5), 在(52±2) h 孵化出膜, 取同一批初孵仔鱼进行研究。

### 1.2 实验方法

**1.2.1 苗种培育** 初孵仔鱼于1 m<sup>3</sup> 玻璃钢桶培育, 密度约为10 000 ind./m<sup>3</sup>, 设3个平行, 培育水温为(23.0±1.0) °C, 盐度为(30.5±1.5), pH为(8.0±0.3), 持续微充气增氧, 定期换水, 依照生产要求进行管理。饵料投喂顺序为: SS轮虫(3~7 d)→L轮虫(6~19 d)→卤虫无节幼体(18~30 d)→微粒饲料(28~50 d)。

**1.2.2 取样观察** 以初孵仔鱼孵化时间为参考, 间隔24 h 取样, 持续50 d, 每个培育桶均取10~15 ind.。显微镜和体视镜观察生长发育变化, MS-222 麻醉拍照记录, ImageView 定标和修正, 使用 Excel 2021 软件分析运算可量指标数据, 绘制生长曲线图。

**1.2.3 观察指标** 可观性状有体色素、鳞片和脊索弯曲等发育变化; 可量性状有全长、体长和口裂等长度变化; 可数性状有第2背鳍、臀鳍和尾鳍鳍条与支鳍骨等的数量变化。各器官组织的判定参照孟庆闻

(1982)和关键(2012)的研究方法, 胚后早期发育各阶段的划分参照殷名称(1991)的方法。

## 2 结果

### 2.1 形态特征观察

**2.1.1 仔鱼期** 初孵仔鱼(图 1A): 初孵仔鱼全长为(2.16±0.12) mm, 悬垂水中, 上下移动, 灯光照射有趋光集群现象。头部零散分布点状色素, 心脏弧形, 位于眼后下方, 脊柱自脑部延伸至尾柄, 腹腔微弯曲, 共27对肌节, 头部6对, 躯体21对。背部鳍膜自头前方至尾末端, 臀部鳍膜自腹末端至尾末端, 膜上密集分布透明斑点; 背部鳍膜前约1/3为立体膜, 横纵向逐渐合拢为平面膜, 臀部鳍膜基部有1个黑色素形成的斑点条带。背部2~3肌节的鳍膜上分布1个伞形透明腺体组织(图 2A), 直径约为30 μm, 其下1根透明小管与腹腔顶端相连。腹部表面零星分布有树突状黑色素, 卵黄囊和油球约占腹腔95%的体积, 卵黄囊近似椭圆形, 油球位于卵黄囊前方, 约为卵黄囊体积的35%, 二者包裹于同一膜内, 肠道约呈一字形, 位于卵黄囊上部。头部视囊、视晶体、矢耳石和微耳石等清晰可见。

1 d(图 1B、C): 仔鱼全长为(2.37±0.12) mm, 随水而动, 可短暂平游1~4 cm, 静时头部垂直朝下, 缓慢下沉10~40 s后, 躯体转向上游, 循环往复。头部前端树突状黑色素增多成网状, 视囊点状黑色素零星分布, 脊柱前端黄色素弥散分布。心脏呈弧带状, 心率约为50次/min。眼后腹两侧出现透明无色的半圆形胸鳍, 卵黄囊吸收变小。

2 d(图 1D): 仔鱼全长为(2.49±0.14) mm, 头部倾斜朝下悬浮水中。脑部突出隆起, 后方出现三角形凹刻。心脏为半球形, 心率约80次/min, 血细胞流动清晰, 胸鳍呈椭圆形, 长约0.33 mm, 肠道变粗, 近球形膀胱现于肛门后上方。肠道前半段颜色较深, 后半段颜色较淡, 后肠末端下弯。

3 d(图 1E): 仔鱼全长(2.64±0.12) mm, 可借助水流维持平游。围心腔轮廓清晰, 后上方两侧各有7根鳃条骨有序排列, 眼后下方出现14根鳃盖棘(图 2B), 长约15 μm。胸鳍显著变大, 卵黄囊消失殆尽, 油球显著变小, 即将转入外源营养期。鳔基出现, 位于腹腔顶端, 腹部黑色素成网状, 臀膜基部的点状黑色素带弥散呈网状。

4 d(图 1F): 仔鱼全长为(2.69±0.11) mm, 口端位, 上、下颌出现, 口裂延伸至眼前下方, 头因眼和上、下颌的发育显著变大, 其中, 眼约占30%。视囊低倍镜(40×)墨黑色, 高倍镜(100×)深蓝色(图 2C)。第1背

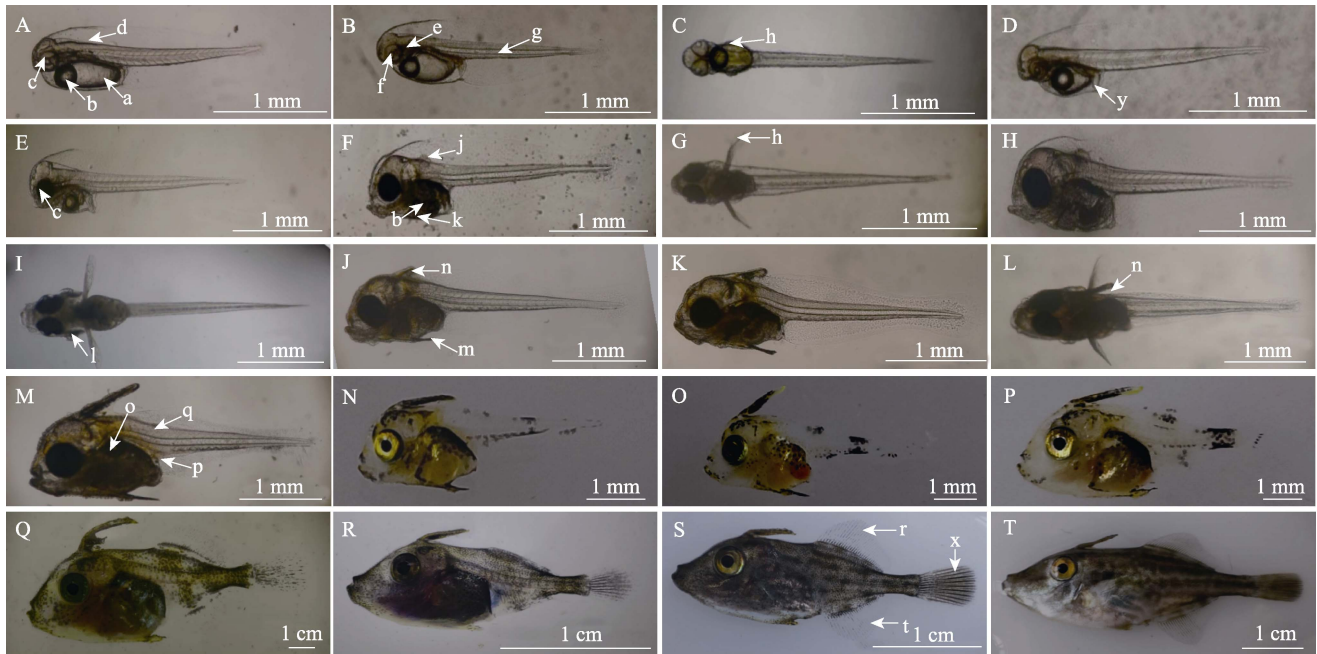


图1 绿鳍马面鲷胚后早期发育形态特征

Fig.1 Morphological characteristics of postembryonic early development of *T. septentrionalis*

A: 初孵仔鱼; B和C: 1 d仔鱼; D: 2 d仔鱼; E: 3 d仔鱼; F: 4 d仔鱼; G: 5 d仔鱼; H: 6 d仔鱼; I: 7 d仔鱼; J: 9 d仔鱼; K: 12 d仔鱼; L: 14 d仔鱼; M: 15 d仔鱼; N: 17 d仔鱼; O: 19 d仔鱼;

P: 23 d稚鱼; Q: 27 d幼鱼; R: 30 d幼鱼; S: 39 d幼鱼; T: 50 d幼鱼。

a: 卵黄囊; b: 油球; c: 视囊; d: 鳍膜; e: 耳石腔; f: 视晶体; g: 脊柱; h: 胸鳍; y: 后肠; j: 第1背鳍鳍基; k: 肝脏; l: 鳃盖; m: 腹鳍; n: 第1背鳍; o: 鳔; p: 臀鳍支鳍骨; q: 第2背鳍支鳍骨; r: 第2背鳍鳍条; x: 尾鳍鳍条; t: 臀鳍鳍条。

A: Newly hatched larvae; B and C: Larvae of 1 d; D: Larvae of 2 d; E: Larvae of 3 d; F: Larvae of 4 d;

G: Larvae of 5 d; H: Larvae of 6 d; I: Larvae of 7 d; J: Larvae of 9 d; K: Larvae of 12 d;

L: Larvae of 14 d; M: Larvae of 15 d; N: Larvae of 17 d; O: Larvae of 19 d; P: Post-larvae of 23 d;

Q: Juvenile of 27 d; R: Juvenile of 30 d; S: Juvenile of 39 d; T: Juvenile of 50 d.

a: Yolk sac; b: Oil globule; c: Visual sac; d: Fin membrane; e: Ear vesicle; f: Crystal;

g: Vertebral column; h: Pectoral fin; y: Hindgut; j: First dorsal fin base; k: Liver; l: Operculum;

m: Pelvic fin; n: First dorsal fin; o: Swim bladder; p: Anal fin pterygiophore;

q: Second dorsal fin pterygiophore; r: Second dorsal fins; x: Caudal fins; t: Anal fins.

鳍基出现,基部分布树突状黑色素。腹腔后血液分2个流向,极小部分血液流至尾部倒数第3个肌节,余下血液流至腹腔后第2与第3肌节,二者于脊柱下侧血管会合流回心脏。卵黄囊完全消失,油球尚存,三角形肝脏位于腹腔前端下部,肠道等消化器官充满腹腔约75%空间。

5 d (图1G): 仔鱼全长为 $(2.73 \pm 0.07)$  mm,趋光集群于水表层。头部与腹部树突状黑色素和点状黄色素显著增多,颌骨轮廓清晰,上颌端口较平齐,宽度略大于下颌;下颌端口弧形,长度略长于上颌。耳石腔内规管呈T形,围心腔狭长葫芦形,心房与心室分开,血液流向分支复杂,其中,颅腔及耳石腔血液流速最快。第1背鳍鳍基增大,胸鳍狭长中部可弯曲。

6 d (图1H): 仔鱼全长为 $(2.78 \pm 0.04)$  mm,捕食

时,躯体迅速向前位移,上、下颌同步张开闭合,完成捕食动作。鳃盖及胸鳍基部的体表出现排列规则、直径约为 $10 \mu\text{m}$ 的透明圆形小鳞,肠道内食物充盈,开始回转。第1背鳍上方鳍膜凹陷,臀部鳍膜基部黑色素彼此交叉重合。

7 d (图1I): 仔鱼全长为 $(2.81 \pm 0.15)$  mm,上颌至头后方呈弧形,下颌至腹末端平坦。第1背鳍鳍基有2种,一种长大于高,有2个峰;另一种长高相近,呈三角形。围心腔呈淡黄色,心率约为130次/min,血细胞透明无色。腹棱中偏后腹鳍出现,末端黑色尚未出膜,腰带单个无色,始自腹棱最前端。

8 d: 仔鱼全长为 $(2.85 \pm 0.13)$  mm,第1背鳍出膜,弯月形鳍棘脱离鳍基,其基部、耳石腔和脑部的色素彼此交叉相连,背部鳍膜的伞形透明腺体组织消失。

鳃盖边缘锯齿状, 肠道对折回转变明显, 腹棱色素显著增多并向上蔓延, 腹鳍出膜, 末端有1个锥形透明凸刺。

9 d (图 1J): 仔鱼全长为(2.88±0.17) mm, 鳃盖轮廓清晰, 其前半部无色透亮, 由数个扇形长条组成; 后半部昏沉较暗, 可自由活动。第1背鳍与腹鳍均显著变长, 体表披透明圆形小鳞, 上下颌末端及腰带体表的圆形小鳞变锥形小鳞。

10 d: 仔鱼全长为(2.93±0.15) mm, 自然光下腹腔和视囊金黄色, 晶体黑色; 低倍镜下视囊呈深绿色, 晶体为黑色; 高倍镜视囊呈蓝黑色, 晶体无色。头部约50%披锥形小鳞, 第1背鳍和腹鳍长度均>宽度, 第1背鳍宽度>腹鳍, 长度<腹鳍。第1背鳍粗壮, 末梢呈淡黄色; 腹鳍细长、暗黑, 末端略上翘, 延伸至肛门。

11 d: 仔鱼全长为(2.98±0.13) mm, 游动能力较强, 可前后悬停, 啃食池壁。心脏占据围心腔约90%。第1背鳍基部出现横向透明倒刺, 指向无规则。腹腔四周的黑色网状色素延伸至中部, 腹鳍凸出部分可自由活动, 基部硬棘与腰带直连, 连接处膨大变粗不可活动。

12 d (图 1K): 仔鱼全长为(3.03±0.16) mm, 椭圆形鼻腔清晰可见, 眼眶前部数十个点状色素环绕排列分布, 尾柄微凸, 下侧出现黑色素丛。腹腔顶端呈倒V形, 椭圆形鳃凹陷其中, 第1背鳍张开与后部鳍膜成斜V形。腹部两侧后匙骨始自耳石腔下方脊柱, 鳃前方穿过, 腹腔中部弯曲约30°后斜向肛门终止, 垂直长度横跨约3/4个腹腔。

13 d: 仔鱼全长为(3.07±0.13) mm, 全身约50%披锥形小鳞, 头部前 endpoint 状黄色素显著增多, 可见数十个锥形小刺组成的三角形(图 2D), 下颌出现1~2个锥形齿, 耳石腔黑黄, 2种色素覆盖, 矢耳石扁平位于其内最低。视囊表层条状绿色晶体零散分布, 胸鳍处体表出现规则长六角形粉红色虹彩细胞, 脊索末端局部出现线状黑色素。

14 d (图 1L): 仔鱼全长为(3.11±0.23) mm。游动时, 第1背鳍向后竖起约45°, 腹鳍向后竖起约30°, 离水后, 第1背鳍可竖起达90°, 腹鳍竖起约60°。淡绿色圆形胆囊位于鳃、肝脏和肠道三者之间。腹鳍基部出现3~5根锥形倒刺, 第2背鳍支鳍骨和臀鳍支鳍骨出现, 第2背鳍支鳍骨始自脊柱弯曲后半段, 长度跨越7个肌节; 臀鳍支鳍骨始自肛门后方, 长度跨越6个肌节; 二鳍每1个支鳍骨均为短棒状, 两边粗中间细。

15 d (图 1M): 仔鱼全长为(3.13±0.19) mm, 第1背鳍基部后方另斜向出现1个棘刺, 棘刺基部膨大与肩带直连, 第2背鳍和臀鳍的体表出现黑色素丛, 尾柄

下侧凸起明显, 凸起末端出现4~5个星状黑色素丛排列分布, 腹鳍凸出部分开始缩小变短。腹腔后方有数十处微血管横跨脊柱, 尾柄凸起3~4处, 第2背鳍和臀鳍6~8处。

16 d: 仔鱼全长为(3.23±0.14) mm, 第2背鳍和臀鳍鳍膜退化吸收明显, 上颌出现锥形齿, 长度不及下颌齿1/2, 虹彩细胞呈红紫相间, 鳃附近的体表最为密集。第2背鳍支鳍骨和臀鳍支鳍骨体表的黑色素丛变多, 第2背鳍有10~12个, 臀鳍有5~6个。

17 d (图 1N): 仔鱼全长为(3.28±0.23) mm, 全身披锥形小鳞, 脊柱上侧锥形小鳞5行, 下侧3行, 上颌有1~2个锥形齿, 下颌有2~4个锥形齿, 头部锥形小鳞末端三两相连, 连接部分悬空, 尾柄鳍膜退化吸收明显, 凸起处的星状黑色素变长条形黑色素。

18 d: 仔鱼全长为(3.38±0.24) mm, 体长与之相差约0.25 mm左右, 可摄食少量卤虫无节幼体, 外部各器官组织轮廓泾渭分明。尾柄的上、下色素丛整体呈沙漏状, 腹部4排雪花状黑色素规则排列(图 2E)。

19 d (图 1O): 仔鱼全长为(3.47±0.33) mm, 大量摄食卤虫无节幼体, 进入饵料转换期。鳃充气开始变大, 约占据腹腔的25%。第1背鳍末梢呈金黄色, 余下呈暗黑色; 第2背鳍支鳍骨有31~36根, 臀鳍支鳍骨有33~35根, 尾部与体长的占比显著变小。

**2.1.2 稚鱼期** 20 d: 稚鱼全长为(3.58±0.34) mm, 个体间大小出现显著差异, 视囊呈祖母绿色(图 2F)。下颌吻部前端平齐, 锥形齿距口端约0.1 mm。第2背鳍和臀鳍鳍条由鳍膜分化而出, 鳍条与支鳍骨连接处的体表2~3列圆形小鳞规则排列, 支鳍骨基部血流向清晰; 不同于第2背鳍和臀鳍鳍条, 尾鳍鳍条由尾柄下侧长出(图 2G), 脊索向上弯曲明显。

21 d: 稚鱼全长为(3.75±0.25) mm, 腹鳍鳍棘基部10~12个锥形倒刺规则排列, 2个大的指向前方, 8~10个小的斜向后方(图 2H)。第2背鳍、臀鳍和尾鳍鳍条发育明显, 脊索呈横S形, 原有尾鳍膜尚有残留, 出现两鳍相伴局面。

22 d: 稚鱼全长为(3.95±0.42) mm, 鼻孔隔瓣相连, 进水孔与出水孔明显。第1背鳍后部鳍膜呈三角形, 基部的斜向棘刺透明, 约将鳍膜一分为二, 上半部分鳍膜黑色素弥散分布, 下半部分鳍膜黄色素零星分布(图 2I)。第2背鳍鳍条与臀鳍鳍条和支鳍骨接合处呈U形, 支鳍骨处的肌肉纹路与支鳍骨垂直。

23 d (图 1P): 稚鱼全长为(4.15±0.30) mm, 吻部显著变长, 头部锥形小鳞基部彼此相连, 臀鳍支鳍骨和第2背鳍支鳍骨覆盖锥形小鳞, 尾柄上下色素丛相连。各鳍鳍条数量发育完全, 鳍条间距约0.1 mm,



尾柄下侧原有黑色素居中分布于尾鳍鳍条前端。

24 d: 稚鱼全长为(4.60±0.59) mm, 体色加深, 吻呈三角形, 鼻孔隔瓣相连。第1背鳍前部及左右两侧数个锥形倒刺排列, 除基部的其余指向朝下。腹鳍不可活动, 凸出部分消失殆尽。

**2.1.3 早期幼鱼** 27 d(图1Q): 早期幼鱼全长为(6.62±0.62) mm, 具有较强的体色改变能力, 体色可随环境变化而相应变化。鳔充气达到高峰, 大小约占腹腔1/3的空间, 部分鱼充气失衡漂于水面。嘴部上、下颌边缘角质化, 凹凸不平。

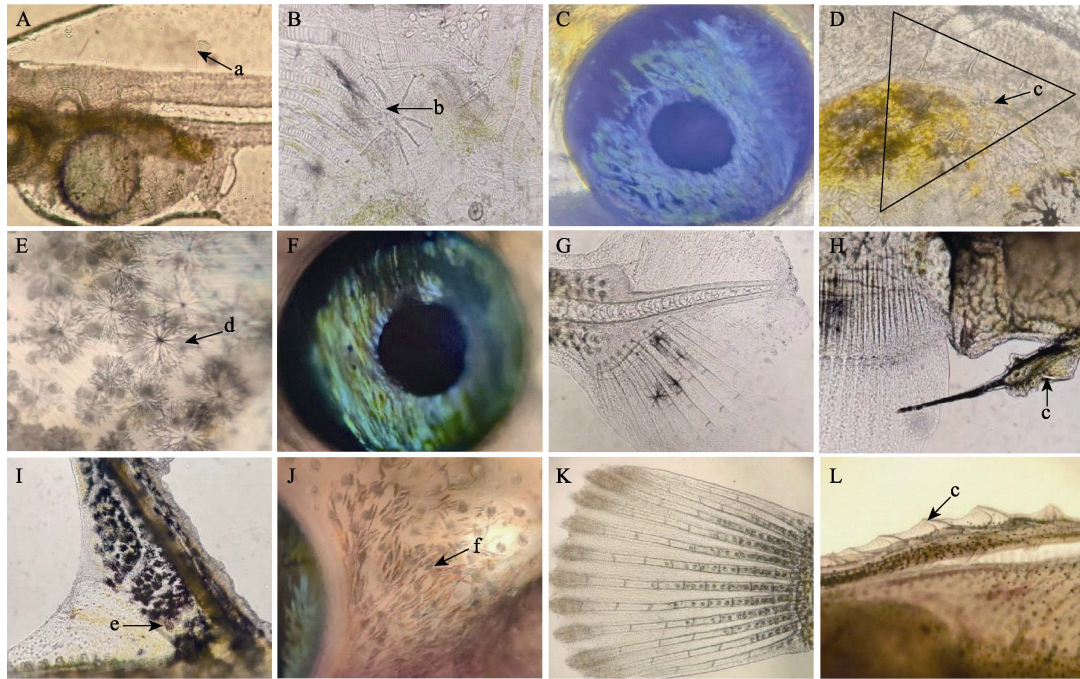


图2 绿鳍马面鲷胚后早期发育局部特征

Fig.2 Local characteristics of postembryonic early development of *T. septentrionalis*

A: 初孵仔鱼; B: 3 d 仔鱼; C: 4 d 仔鱼; D: 13 d 仔鱼; E: 18 d 仔鱼; F: 20 d 稚鱼; G: 20 d 稚鱼; H: 21 d 稚鱼; I: 22 d 稚鱼; J: 30 d 幼鱼; K: 39 d 幼鱼; L: 45 d 幼鱼。

a: 腺体; b: 鳃盖棘; c: 锥形倒刺; d: 黑色素; e: 硬棘; f: 虹彩细胞

A: Newly hatched larvae; B: Larvae of 3 d; C: Larvae of 4 d; D: Larvae of 13 d; E: Larvae of 18 d; F: Post-larvae of 20 d; G: Post-larvae of 20 d; H: Post-larvae of 21 d; I: Post-larvae of 22 d; J: Juvenile of 30 d; K: Juvenile of 39 d; L: Juvenile of 45 d.

a: Glandular; b: Operculum spine; c: Conical barb; d: Melanin; e: Hard spine; f: Iridocyte

30 d(图1R): 早期幼鱼全长为(14.75±1.38) mm, 全身覆盖多种色素, 上、下颌张开嘴呈圆形, 由吞食性变啜食性。部分锥形小鳞基部呈人字形, 指向后方。彩虹细胞五颜六色, 鳃部附近体表最为密集(图2J)。

33 d: 早期幼鱼全长为(20.60±2.25) mm, 肩带背棱略凹陷, 触摸稚鱼体表, 粗糙感明显。整个腹腔及头部均分布有虹彩细胞, 腹腔后部以蓝色为主, 腹腔前部以紫色为主。

36 d: 早期幼鱼全长为(25.75±1.55) mm, 每个鳞片基部均有1~3个黑色素分布, 腹腔后部呈墨蓝色, 腹腔前部呈蓝紫色, 腹棱腹腔为淡绿色。

39 d(图1S): 早期幼鱼全长为(32.70±1.73) mm, 腹腔具有强烈的金属质感, 尾鳍鳍条末端颜色深沉,

鳍条上黑色素越往中间分布越密集, 上、下4个鳍条色素显著少于中间8个(图2K)。腹鳍硬棘退化, 紧贴腰带, 不可活动。

45 d: 早期幼鱼全长为(39.27±2.28) mm, 体型和成鱼相仿, 腹部纯白, 第2背鳍鳍条2节, 分节整体呈浅V字形。臀鳍鳍条分3节, 分节基本于同一水平线。尾鳍鳍条分7~10节, 分节整体无规则。第1背鳍前方及左右3列锥形倒刺指向全部朝下(图2L)。

50 d(图1T): 早期幼鱼全长为(44.77±2.72) mm, 体型修长, 游动迅速, 抢食明显。胸鳍透明无色, 第2背鳍和臀鳍鳍条淡黑色, 尾鳍全黑, 背部暗黑, 腹部亮白, 鳃孔开口为3.0 mm左右。躯体规则排列4~5条黑色条带, 侧线明显与椎体走向一致。

## 2.2 形态性状测量

绿鳍马面鲈胚后早期发育生长曲线见图3。从图3可以看出,各性状曲线方程的 $R^2$ 值均 $>0.90$ 。第1背鳍鳍高在4~30 d呈指数递增;视囊0~11和11~20 d为线性递增,0~11 d递增程度 $<11\sim 20$  d,21~30 d为指数递增;口裂4~13和22~30 d为线性递增,13~22 d为线性递减;其余性状在拐点前为线性递增,拐点后为指数递增,拐点集中在19~23 d。各性状拐点的日龄和大小分别为:全长为[20 d, (3.58±0.34) mm]、体长为[20 d, (3.32±0.18) mm]、体高为[20 d, (0.94±0.16) mm]、耳石腔长为[23 d, (0.393±0.021) mm]、耳石腔高为[20 d, (0.344±0.029) mm]、矢耳石直径[25 d, (0.068±0.028) mm]、视囊直径为[11 d, (0.282±0.059) mm; 20 d, (0.714±0.042) mm]、口裂为[13 d, (0.521±0.034) mm; 22 d, (0.325±0.028) mm]、鳃盖长[(19 d, 0.475±0.049) mm]、鳃盖高为[19 d, (0.412±0.024) mm]、肝脏长为[19 d, (0.512±0.021) mm]、肝脏高为[16 d, (0.425±0.029) mm]、鳔长为[21 d, (0.515±0.042) mm]、鳔高为[19 d, (0.386±0.034) mm]。

## 3 讨论

### 3.1 绿鳍马面鲈胚后早期发育可观和可数性状

本研究及已有的报道均表明(薛美岩, 2011; 张哲等, 2021),绿鳍马面鲈早期生长发育变化迅速,存在“变态”发育现象,与棘头梅童鱼、白条双锯鱼和北极茴鱼(刘俊果等, 2018; 吕爽等, 2021; 邢君霞等, 2022)等仔、稚鱼的研究结果相似,仔、稚鱼和早期幼鱼三者之间形态存在明显差距。绿鳍马面鲈在4 d吸收完卵黄囊,与蒙古鲈(*Erythroculter mongolicus*)和草海鲫鱼(*Carassius auratus*)(姜海峰等, 2016; 王金娜等, 2023)卵黄囊消失时间相一致,而冷水性鱼类哲罗鲑(张永泉等, 2008)卵黄囊消失时间则持续约30 d,这一差异主要与其温度适应性和外界生物饵料有关。绿鳍马面鲈、蒙古鲈和鲫鱼苗种培育水温均为23℃左右,在自然条件下,水温为23℃时,外界生物饵料相对充足,及时有效开口可保证子代获得最大的存活率。油球于开口摄食后3~4 d吸收完全,与双棘刺尻鱼(*Centropyge bispinosa*)、拟赤梢鱼(*Pseudaspius leptcephalus*)和北极茴鱼(杨建等, 2021; 李琰等, 2022; 邢君霞等, 2022)等研究结果类似,原因可能是仔鱼刚进入外源性营养阶段,游动能力相对较弱,残留的油球可以提供一定的浮力,方便捕食,李琰等(2022)的研究也表明这一观点;另外,作为重要营养

和能量物质,可降低仔鱼因开口无食而死亡的概率,以保证子代获得最大的存活率。

本研究观察到的背部鳍膜伞形透明腺体组织,尚未见其他文献报道,推测为早期辅助呼吸器官或鳔基充气所用。一方面鱼体刚破膜,鳃部处于分化阶段,观察0~6 d也未发现明显的鳃部结构;另一方面,此时鱼体变化迅速,代谢较旺盛,耗氧较大,鳃部供氧可能不足;同时,其下小管连接在腹腔顶部鳔基前端,鳔基出现时,其结构大小发生了明显变化。鳍条出现时序为胸鳍(1 d)、第1背鳍(4 d)、腹鳍(7 d)、第2背鳍(19 d)、臀鳍(19 d)和尾鳍(20 d),与黄条鲈、棘头梅童鱼和北极茴鱼(马宾等, 2019; 李文康等, 2022; 邢君霞等, 2022)等出现时序一致;在观察中发现,第1背鳍和腹鳍的变化与日龄相关性更大,第2背鳍和臀鳍的变化与全长相关性更大。原因可能是第1背鳍和腹鳍出现时间较早,个体间全长差异相对较小,同时,第1背鳍和腹鳍的出现除维持身体平衡外,也是仔鱼早期主要御敌手段。一方面鱼体在遇到危险时,二鳍均可竖起,“体高”会显著增加,吓阻捕食者;另一方面,二鳍鳍棘布满锥形倒刺易刺伤捕食者,从而降低捕食者对其仔、稚鱼的偏好,提高种群存活率,关键等(2011)的研究也表明这一点。第2背鳍和臀鳍出现时间点较晚,此时,鱼体已经披鳞,消化器官基本发育完善,游动能力较强,具备一定的御敌能力,第2背鳍和臀鳍主要作用是辅助平衡和游动;另在鱼体体长到达一定程度前,摄取的能量主要用于体长、体高的增加和体表鳞片的形成,以快速度过危险期。

### 3.2 绿鳍马面鲈胚后早期发育可量性状

研究发现,绿鳍马面鲈胚后早期发育与多数鱼类一样(李军等, 2017; 徐永江等, 2019; 马宾等, 2019),表现为异速生长模式,也与薛美岩(2011)的研究相符;生长拐点集中在19~23 d,与张哲等(2021)的研究相一致。异速生长的主要原因:首先是早期发育营养源自卵黄囊和轮虫,外加仔鱼无法消化轮虫卵,营养较单一;其次是仔鱼生长初期,捕食能力差,消化系统不完善。后期投喂卤虫阶段,一方面饵料营养丰富,种类增多;另一方面鱼体消化系统较完善,摄食能力较强,杨建等(2021)研究拟赤梢鱼的生长发育也表明这一观点。有研究表明,仔、稚鱼这种异速生长特性与其生态习性相适应,有利于鱼体适应环境变化和提存活率(Khemis *et al*, 2013; Bignami *et al*, 2013)。本研究中,4~30 d内,第1背鳍鳍高呈指数增长,呈平缓趋势,预估后期幼鱼阶段呈线性增长,其与全长比

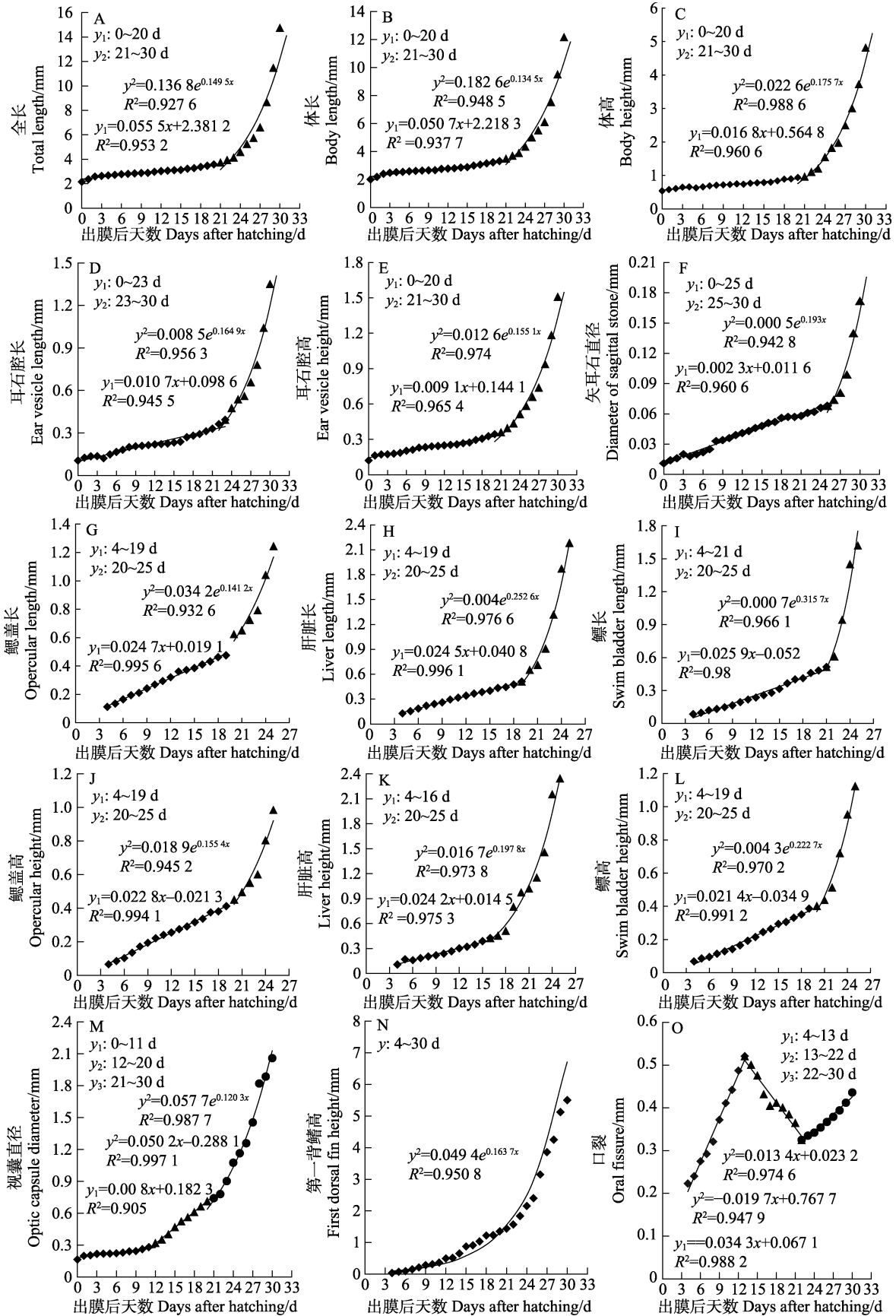


图3 绿鳍马面鲷胚后早期发育生长曲线

Fig.3 Postembryonic early development and growth curve of *T. septentrionalis*

在 27 d 达到最大值(0.583), 之后比值逐渐变小, 这与鱼体后期快速生长和第 1 背鳍基本发育完全有直接关系。口裂呈先大后小再大的变化趋势, 原因可能是前期口裂日益增大, 一方面有助于提高捕食成功率, 另一方面提高单位捕食次数的捕食量; 至一定阶段, 生长趋于稳定, 上、下颌骨开口因口膜包裹日渐愈合, 口裂因此变小, 即表明鱼体由吞食性逐渐转为嚼食性; 后期的增大则是随着鱼体的生长而变化。

## 参 考 文 献

- BIAN X D, WAN R J. Morphogenesis and taxonomic identification of larvae and juveniles in genus *Myctophum rafinesque*. *Journal of Fisheries of China*, 2014, 38(10): 1731–1746 [卞晓东, 万瑞景. 灯笼鱼属仔稚鱼的发育形态及其分类检索. 水产学报, 2014, 38(10): 1731–1746]
- BIGNAMI S, SPONAUGLE S, COWEN R K. Response to ocean acidification in larvae of a large tropical marine fish, *Rachycentron canadum*. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 996–1006
- CHEN L F, ZHENG Y J. Study on the early development, spawning ground and spawning period of *Thamnaconus septentrionalis* in East China Sea. *Acta Ecologica Sinica*, 1984, 4(1): 73–79 [陈莲芳, 郑元甲. 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, 1984, 4(1): 73–79]
- GUAN J, LIU H J, GUAN S G, *et al.* Early developmental characteristics of external apparatus of *Thamnaconus septentrionalis*. *Progress in Fishery Sciences*, 2012, 33(4): 26–33 [关健, 刘洪军, 官曙光, 等. 绿鳍马面鲈外部器官的早期发育. 渔业科学进展, 2012, 33(4): 26–33]
- GUAN J, WEN H S, LIU H J, *et al.* Post-embryonic development of *Thamnaconus septentrionalis*. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2011, 42(4): 561–566 [关健, 温海深, 刘洪军, 等. 绿鳍马面鲈仔、稚鱼生长发育特征研究. 海洋与湖沼, 2011, 42(4): 561–566]
- JIANG H F, GENG L W, TONG G X, *et al.* Artificial propagation and observation of embryonic and postembryonic development in pond-farmed mongolian culter *Erythroculter mongolicus* collected from Jingpo Lake. *Fisheries Science*, 2016, 35(2): 130–135 [姜海峰, 耿龙武, 佟广香, 等. 池养镜泊湖蒙古鲈的人工繁殖及胚胎发育和胚后发育观察. 水产科学, 2016, 35(2): 130–135]
- KHEMI I B, GISBERT E, ALCARAZ C, *et al.* Allometric growth patterns and development in larvae and juveniles of thick-lipped grey mullet *Chelon labrosus* reared in mesocosm conditions. *Aquaculture Research*, 2013, 44(12): 1872–1888
- LI J, HAN Y L, XU L, *et al.* Embryological stages and allometric growth during yolk sac larvae of *Lampetra japonica* (Martens). *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, 41(6): 1207–1217 [李军, 韩英伦, 徐磊, 等. 日本七鳃鳗胚胎发育及卵黄囊期仔鱼的异速生长. 水生生物学报, 2017, 41(6): 1207–1217]
- LI W K, LUO X N, WU C, *et al.* Observation on the development of larvae and determination of the point of no return of *Odontobutis yaluensis*. *Journal of Dalian Ocean University*, 2022, 38(1): 1–18 [李文康, 骆小年, 吴晨, 等. 鸭绿沙塘鳢仔稚鱼发育观察及饥饿不可逆点的确定. 大连海洋大学学报, 2022, 38(1): 1–18]
- LI Y, FANG H F, ZHENG X Q. Embryonic and early larval development of marine angelfish *Centropyge bispinosa*. *Journal of Applied Oceanography*, 2022, 41(2): 302–309 [李琰, 方鸿飞, 郑新庆. 双棘刺尻鱼的胚胎发育和仔鱼早期发育研究. 应用海洋学学报, 2022, 41(2): 302–309]
- LIU J G, CHEN W, MA L B, *et al.* Observation of embryonic development and larval morphology of *Collichthys lucidus*. *Marine Fisheries*, 2018, 40(6): 691–702 [刘俊果, 湛微, 马凌波, 等. 棘头梅童鱼胚胎发育和仔鱼形态观察. 海洋渔业, 2018, 40(6): 691–702]
- LV S, XIA S D, MAO T Q, *et al.* Morphologic observation on embryonic and larval development of *Amphiprion frenatus*. *Journal of Southern Agriculture*, 2021, 52(12): 3303–3310 [吕爽, 夏苏东, 毛天奇, 等. 白条双锯鱼胚胎及仔稚鱼发育形态学观察. 南方农业学报, 2021, 52(12): 3303–3310]
- MA B, ZHANG Z Q, LIU Y, *et al.* Morphologic observation on embryonic and larval development of *Amphiprion frenatus*. *Journal of Dalian Ocean University*, 2019, 34(3): 303–309 [马宾, 张志强, 刘鹰, 等. 欧洲舌齿鲈胚胎发育及仔鱼生长观察. 大连海洋大学学报, 2019, 34(3): 303–309]
- MENG Q W. On the morphological characteristics of the larvae of 7 species of freshwater fishes. *Journal of Fisheries of China*, 1982, 6(1): 65–76 [孟庆闻. 7 种鱼类仔鱼的形态观察. 水产学报, 1982, 6(1): 65–76]
- QIAO Y. Early morphogenesis and species identification of fishes in Yangtze River. Doctoral Dissertation of Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2005 [乔晔. 长江鱼类早期形态发育与种类鉴别. 中国科学院研究生院(水生生物研究所)博士研究生学位论文, 2005]
- WANG J N, TAI D M, ZHOU Q C, *et al.* Preliminary study on embryo and juvenile development of *Carassius auratus*. *Northern Chinese Fisheries*, 2023, 42(1): 9–13 [王金娜, 邵定敏, 周其椿, 等. 草海鲫鱼胚胎和幼鱼发育的初步研究. 黑龙江水产, 2023, 42(1): 9–13]
- XING J X, YANG M Y, GUO Y, *et al.* Embryonic and larval developmental characteristics of *Thymallus arcticus grubei*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, 47(4): 1–10 [邢君霞, 杨茂源, 郭焱, 等. 北极茴鱼胚胎及仔鱼发育. 水生生物学报, 2022, 47(4): 1–10]
- XU Y J, ZHANG Z R, LIU X Z, *et al.* Morphometric characteristics of the embryonic and postembryonic development of yellowtail kingfish, *Seriola aureovittata*. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(1): 172–182 [徐永江, 张正荣, 柳学周, 等. 黄条鲷早期生长发育特征. 中国水产科学, 2019, 26(1): 172–182]
- XUE M Y. Study on early development and growth of *Thamnaconus septentrionalis*. Master's Thesis of Shanghai



- Ocean University, 2011 [薛美岩. 绿鳍马面鲈早期发育及生长的研究. 上海海洋大学硕士研究生学位论文, 2011]
- YANG J, GENG L W, XU W, *et al.* Embryonic and larval-juvenile developmental characteristics of *Pseudaspius leptocephalus*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, 45(3): 643–651 [杨建, 耿龙武, 徐伟, 等. 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, 2021, 45(3): 643–651]
- YIN M C. Advances and studies on early life history of fish. *Journal of Fisheries of China*, 1991(4): 348–358 [殷名称. 鱼类早期生活史研究与其进展. 水产学报, 1991(4): 348–358]
- ZHANG Y Q, YIN J S, JIA Z H, *et al.* Embryonic and larval development in *Hucho taimen*. *Journal of Dalian Ocean University*, 2008, 23(6): 425–430 [张永泉, 尹家胜, 贾钟贺, 等. 哲罗鱼胚胎和仔鱼发育的研究. 大连水产学院学报, 2008, 23(6): 425–430]
- ZHANG Z, JIANG L L, WANG Z, *et al.* Growth, development, and feeding characteristics of *Thamnaconus septentrionalis* during early stages. *Marine Sciences*, 2021, 45(1): 1–13 [张哲, 姜良龙, 王臻, 等. 绿鳍马面鲈早期生长发育与摄食特性的研究. 海洋科学, 2021, 45(1): 1–13]

(编辑 陈 严)

## Morphological Characteristics of Postembryonic Early Development of the *Thamnaconus septentrionalis*

ZHU Jinchao<sup>1,2</sup>, BIAN Li<sup>2</sup>, PAN Ying<sup>3</sup>, LI Fenghui<sup>2</sup>, PAN Luying<sup>2</sup>,  
ZHANG Ziyang<sup>2</sup>, WU Dan<sup>2</sup>, CHANG Qing<sup>2</sup>, CHEN Siqing<sup>2①</sup>

(1. College of Fisheries and Life Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;  
2. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Key Laboratory of Marine Fisheries and Sustainable Development, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Qingdao 266071, China;  
3. Institute of Biotechnology, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350003, China)

**Abstract** The morphological characteristics, ecological habits, and physiological structures of fish vary rapidly in the early growth and development stage. Understanding the changes in the postembryonic early development morphology of organs or tissues could provide basic information for the classification or identification of fish and the investigation or utilization of early resources. Morphological characteristic observation is one of the most commonly used methods. The existing studies on the early development of a certain trait in the late larval and juvenile stage are unclear. Most of the digital images are side views, resulting in a lack of dorsal views, ventral views, or local images, which is not conducive to the understanding of larval and juvenile. In this study, the variations in observable, measurable, and countable traits in postembryonic early development of *Thamnaconus septentrionalis* were explored using optical microscopy and stereomicroscopy. The observable traits included the developmental changes of yolk sac, scales, and notochord curvature. The measurable traits included the growth changes of total length, body length, body height, and oral fissure. The countable characters included the number of fins in the second dorsal fin, anal fin, caudal fin, and the number of pterygiophore. The results showed that at (23.0±1.0) °C, the newly hatched larvae moved up and down in the water, with a phenomenon of convergent clustering under light irradiation; the pectoral fin appeared at 1 d, and the heart rate was approximately 50 beats/min; the optic capsule was completely black, the maxillar appeared, the oral fissure extended below the eyes, the yolk sac disappeared, and the first dorsal fin base appeared at 4 d; the girdle was single and colorless and began from the front edge of the belly, the oil globule disappeared, and the pelvic fin base appeared at 7 d; the first dorsal fin base and pelvic fin base broke membrane at 8 d; the first dorsal fin and pelvic fin were significantly longer than before, transparent rounded scales were observed at 9 d; swimming ability was improved, indicated by hovering back and forth gnawing

① Corresponding author: CHEN Siqing, E-mail: chensiqing@ysfri.ac.cn

pool wall, transversally conical barbs appeared at the base of the first dorsal fin at 11 d; the swim bladder and postcleithrum on both sides of the belly were clearly visible at 12 d; the second dorsal fin and anal fin pterygiophore appeared at 14 d, the second dorsal fin pterygiophore spans seven sarcomeres and the anal fin pterygiophore spans six sarcomeres. There are 10~12 melanin masses in the second dorsal fin and 5~6 in the anal fin, the conical teeth appeared on the upper and lower jaws at 16 d; the second dorsal fin and anal fin were differentiated at 19 d; the swim bladder fills about 25% of the abdominal cavity; notochord curves upward clearly and the stalk of caudal fin came out at 20 d; the fin strips of the second dorsal fin, anal fin, and caudal fin were well-developed at 24 d; the open mouth was round and changed from swallowing to sucking at 30 d, and the rainbow cells were colorful and the body surface near the gill was the most dense; the abdominal cavity has a strong metallic texture, the hard spine of the pelvic fin was degraded, close to the girdle at 39 d; 4~5 black bands were arranged regularly on the body, and the lateral line was consistent with the vertebral column at 50 d. The  $R^2$  values of the curve equations of measurable traits were all greater than 0.90. The height of the first dorsal fin increased exponentially 4~30 d. The visual sac increased linearly from 0~11 d to 11~20 d, and the increment of 0~11 d was less than that of 11~20 d, while the increment of 21~30 d was exponential. The oral fissure in 4~13 d and 22~30 d increased linearly, while that in 13~22 d decreased linearly. The total length, body length, and body height increased linearly before the inflection point and exponentially after the inflection point, which was concentrated in 19~23 d. The number of fin pterygiophore of the second dorsal fin was 31~36, while that in the anal fin was 33~35. The number of pectoral fins and caudal fins were 15~18 and 12, respectively. In conclusion, metamorphosis occurs in the postembryonic early development of *T. septentrionalis*, showing an allometric growth pattern, with a slow linear growth in the rotifer-feeding stage and a fast exponential growth in the artemia-feeding stage. The changes in the first dorsal fin and pelvic fin were correlated with age in days. The changes in the second dorsal and anal fins were correlated with the total length. This study enriches the early biological theory of *T. septentrionalis* and provides basic data for the investigation or utilization of its seedling breeding and resources. The partial enlarged detail is helpful for scholars to further understand the larval or juvenile fish and perform deep research.

**Key words** *Thamnaconus septentrionalis*; Larvae; Juvenile; Early development; Morphological characteristics