

白鲫摄食器官胚后发育生物学研究

刘焕亮 张秀梅 杨云龙 田景波 周志峰 傅丽静

(大连水产学院, 116024)

提 要 采用显微解剖、肉眼解剖、石蜡切片、光镜和扫描电镜观察等方法, 系统观测全长 5.5—260.0mm 白鲫标本 430 余尾, 描述了口径、鳃耙、侧突起、腭褶等摄食器官的形态学特点和数量性状在胚后发育过程中的变化规律; 论述了白鲫的摄食方式和摄食机能, 滤食器官发育与摄食方式和食物组成的转化, 摄食器官发育与饲养生物学技术措施。为制定培育白鲫苗种和饲养食用鱼技术措施提供了理论依据。

关键词 白鲫, 摄食器官, 胚后发育

白鲫(*Carassius carassius cuvieri*), 即日本河内鲫、源五郎鲫、大阪鲫, 体较大、肉味鲜美、生长较快、食性广、适应性强、苗种易获得、易捕捞, 是主要淡水鱼类和池塘养殖对象, 1976 年移植到我国, 已推广到全国各地。白鲫是典型滤食鱼类, 以滤食为主兼吞食多种食物。它的滤食器官由口、鳃耙、腭褶构成。该器官是在胚后发育过程中逐渐形成的, 同时, 其摄食方式和食物组成也随之发生规律性变化。深入系统研究白鲫滤食器官的发育生物学特点, 不仅具有鱼类发育生物学的理论价值, 而且对指导苗种培育和食用鱼的饲养也具有重要实际意义。

迄今为止, 许多学者对白鲫生物学^[1,2,4,6]、食性^[3]、养殖方式^[5]进行过一些研究, 对其鳃耙发育与食性关系^[4]也作过报道。但尚未见到系统报道白鲫滤食器官的发育生物学。本文系统描述了白鲫摄食器官的形态学和数量性状在胚后发育中变化规律及其与摄食方式和食物组成的关系。

材 料 和 方 法

解剖和测量全长 5.5—260.0mm 标本 430 余尾, 分别于 1983、1984、1985 和 1986 年采自上海淀山湖渔场、辽宁省庄河县水产研究所、辽阳市灯塔县水产良种场和上海市水产研究所试验场。

全长 5.5—10.0mm 鱼苗用 5% 福尔马林液固定保存, 其余规格标本用 10% 福尔马林液固定, 保存于 5% 福尔马林液中。石蜡切片标本系 Bouin's 液固定。

仔鱼和稚鱼小规格标本的摄食器官和肠管在解剖镜下解剖, 大规格标本(幼鱼和成鱼)则采用大体解剖法。鳃耙等用 4% NaOH 液或 5% NaHCO₃ 液浸泡 12—24 小时, 水洗去掉脏物, 用茜素染色, 在显微镜和解剖镜下观察测示, 借助描绘器绘图并用 JEM-

1200EX 型电子显微镜扫描镜观察照像；数量性状用测微尺测量（图 1）。组织切片标本用石蜡包埋并进行横向、纵向、水平向连续切片，H. E. 染色，用 AHBS 型 OLYMPUS 万能显微镜观察和摄影。

口径为 $\sqrt{2}$ 上颌长^[7]。开口率计算，上下颌张角为 90°时，开口率为 100%（图 1）；开口角为 45°时，开口率为 50%；口闭合时，开口率为零。

取肠道前部的内含物，在显微镜下观察食物种类组成，并测定和计算各类食物所占比例。

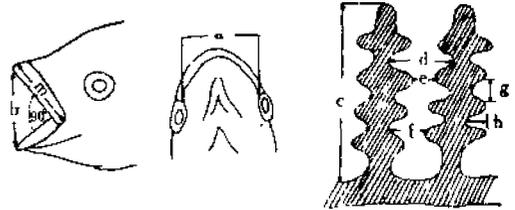


图 1 数量性状测量：示口宽、口径、鳃耙间距和侧突起间距

Fig. 1 Measurement of quantitative characters showing mouth width, mouth diameter, distance between gill rakers and distance between lateral protuberances.

a. 口宽, b. 口径, c. 鳃耙长, d. e. f. 耙间距, g. 侧突起间距, h. 侧突起长, m. 上颌长。

实验结果

白鲫的摄食器官由口、鳃耙、腭褶构成，是在胚后发育过程中逐渐发育完善的。

（一）滤食器官的形态发育

1. 鳃耙 白鲫第 I—IV 鳃弧背缘两侧都着生两列鳃耙，分别称外列鳃耙和内列鳃耙。同一鳃弧的内外两列鳃耙前段呈锐角排列，后段的呈钝角，中间的空隙称鳃耙沟，相对应的腭褶适嵌于其沟中。鳃耙沟向食道方向逐渐变浅。第 I 鳃弧外列鳃耙最长（图版 I-1），其余各列鳃耙的长度相似，约为第 I 外列鳃耙的 1/2。每列鳃弧中段的鳃耙最长，愈近前后两端的愈短。鳃耙的长度和角度由前向后的变化趋势，使整个鳃耙网形成一个通

向咽底的“斜坡”，有利于食物向咽喉移动。鳃耙像一把尖刀（图 2），背厚，刃薄。背部（向鳃耙沟的一侧）有三行花瓣状的突起，中间一行的突起小于两侧的，并与两侧交错着生（图版 I-2）。每个侧突起上有 10—20 多个味蕾乳突（图版 I-3），乳突中有味蕾细胞和粘液细胞（图版 I-4）。鳃耙顶端也有数个味蕾乳突。

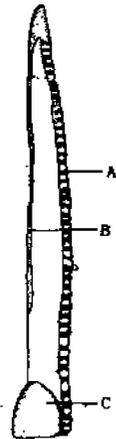


图 2 鳃耙侧面观（全长 260.0mm）× 100
Fig. 2 side view of gill raker (total length 260.0mm), × 100
a. 背部, b. 刃部, c. 基部。

白鲫的鳃耙由上皮组织和结缔组织向外突出形成原基，而后，分化出类骨鳃耙骨；被粘膜和结缔组织外面包裹，并相继出现侧突起。全长 6.0—10.8mm 时，出现乳头状鳃耙（图 3），鳃耙上出现味蕾和粘液细胞（图版 I-5）。全长 14.8mm 时，鳃耙顶端出现乳头状突起（图版 I-6）。全长 22.6mm 时，鳃耙

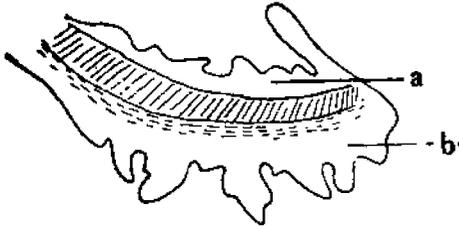


图3 第I鳃弧(全长6.1mm), ×100

Fig. 3 the first gill arch (total length 6.1mm), ×100

a. 鳃耙, b. 鳃丝。

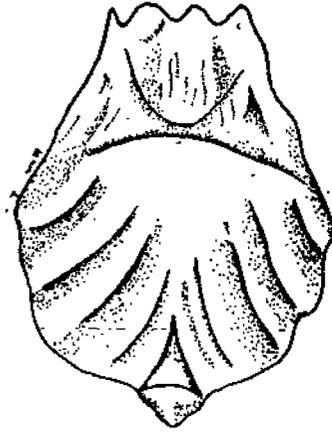


图4 腭褶(全长190.0mm), ×2

Fig. 4 palatine folds (total length 190.0mm), ×2

背部出现两列乳头状突起。全长30.4mm时,鳃耙背部的乳头增大,具侧突起锥形(图版I-7),其上具有3—5个味蕾乳突(图版I-8)。全长52.4mm时,侧突起呈圆弧形,其上具6—8个味蕾乳突(图版II-1)。全长76.0mm时,鳃耙形状似刀,排列整齐(图版I-1),侧突起也似成鱼,其上具9—11个味蕾乳突(图II-2)。全长125.4mm时,侧突起形态变化不大(图版II-3,4)。

2. 腭褶 白鲫的腭褶与蛙、鲮相似,也是口腔顶壁粘膜突出形成的,排列适与鳃耙沟相对应,每侧4个,中央1个。各腭褶愈近中央的愈短,中央的最短,呈“人”形,分叉的一端向后(图4)。每个腭褶适嵌于与其相对应的鳃耙沟中,中央的1个“人”形腭褶正好嵌在第V鳃弧两侧鳃耙所形成的沟中。因此,腭褶又称鳃耙褶。腭褶中有粘液细胞和味蕾,其前段的粘液细胞多于后段(图版II-5),而后段的味蕾多于前段(图版II-6)。

仔鱼(8.0mm)的口腔上腭薄而平坦,已出现味蕾和粘液细胞(图版I-5)。口腔上腭随身体增长而逐渐增厚。全长11.0mm时,上腭出现锥形皱褶,表层味蕾增多。全长26.0mm时,腭褶较明显;全长32.0mm时,腭褶明显;全长47.0mm时,腭褶已似成鱼。

(二) 摄食器官数量性状发育

白鲫的口径,鳃耙数目、长度、间距和侧突起长、间距等与摄食方式和食物组成有关的摄食器官数量性状,在胚后发育过程中发生规律性变化。

1. 口径 白鲫的口径随身体增长而增大。全长6.0—8.8mm时,口径为539—827 μm ;全长14.6—20.2mm时,口径为1223—1619 μm ;全长25.4—36.2mm时,口径为1994—3040 μm 。口径($y, \mu\text{m}$)对全长(x, mm)的直线回归方程为: $y = 111.89x - 109.54$ ($n = 16$), $r = 0.992 > r_{0.01} = 0.6226$ 。

2. 鳃耙 白鲫第I鳃弧外列鳃耙数量性状随全长增长而发生规律性变化(表1)。

(1) 鳃耙数目(个) 白鲫的鳃耙数随身体增长而增加。全长6.0—30.4mm时,鳃

表 1 第 I 鳃弧外列鳃耙数量性状变化
Table 1 The change of quantitative characters of
outward gill rakers in the first gill arch

全长(mm)	体长(mm)	鳃耙数(个)	鳃耙长(μm)	鳃耙间距(μm)	侧突起长(μm)	侧突起间距(μm)
6.0	5.8	7	13.4	26.8		
6.8	6.3	8	20.0	30.0		
8.0	7.2	10	35.0	30.0		
8.8	8.0	11	34.8	32.2		
10.8	9.4	11	45.0	40.0		
11.8	10.2	13	72.4	40.2		
13.8	11.6	16	125.0	40.0		
14.8	12.2	18	145.0	45.0		
16.6	13.4	20	175.0	30.0		
18.0	14.6	24	240.0	20.0		
20.8	17.2	38	325.0	25.0		
22.6	17.8	38	385.0	20.0	15.0	15.0
24.8	19.8	42	465.0	25.0	15.0	15.0
26.2	20.8	42	530.0	30.0	15.0	15.0
28.4	22.0	43	600.0	35.0	15.0	10.0
30.4	24.4	50	625.0	30.0	15.0	10.0
35.0	26.4	63	900.0	25.0	20.0	15.0
40.2	31.0	56	888.0	25.0	24.1	13.4
52.4	38.8	84	1850.0	38.4	26.8	21.4
65.4	47.8	100	2445.0	45.6	59.0	24.1
76.0	58.0	103	2650.0	51.0	67.0	24.1
89.4	68.2	116	3285.0	54.5	64.4	24.0
94.8	71.8	93	3340.0	56.3	64.4	24.1
102.0	80.2	101	3690.0	50.0	63.8	29.5
125.4	96.4	111	4675.0	69.7	110.0	40.2
224.0	175.0	114	9300.0	86.7	152.8	40.2

耙数目为 7—50 个, 鳃耙个数(y , 个)对全长(x , mm)的直线回归方程为: $y = 2.323x - 8.892$ ($n = 16$), $r = 0.996 > r_{0.01} = 0.6226$ 。全长 32.2—102.0mm 时, 鳃耙数为 50—116 个, 鳃耙个数(y , 个)对全长(x , mm)的直线回归方程为: $y = 0.9069x + 43.08$ ($n = 16$), $r = 0.7586 > r_{0.01} = 0.6226$ 。由此可见, 白鲫在个体发育过程中, 鳃耙数目的增加与身体增长之间的相关性, 在全长小于 30.4mm 左右时为极显著, 之后, 则不显著, 当全长达 100.0mm 以上时, 鳃耙数基本稳定在 100—120 个左右。

(2) 鳃耙长(μm) 白鲫的鳃耙长随身体增长而增长, 呈正相关。全长 6.0—37.0mm 时, 鳃耙长为 13.4—893.0μm, 鳃耙长(y , μm)对全长(x , mm)的直线回归方程为: $y = 41.396x - 324.99$ ($n = 16$), $r = 0.978 > r_{0.01} = 0.6226$ 。全长 37.0—224.0mm 时, 鳃耙长为 893.0—9300μm, 鳃耙长(y , μm)对全长(x , mm)的直线回归方程为: $y = 54.78x - 524.2$ ($n = 16$), $r = 0.993 > r_{0.01} = 0.6226$ 。

(3) 鳃耙间距(μm) 白鲫的鳃耙间距在胚后发育过程中的变化规律不明显。全长 6.0—3.8mm 时为 26.8—32.2μm, 全长 9.2—14.8mm 时为 24.5—45.0μm, 全长 16.6—

40.2mm 时为 20.0—35.0 μm , 全长 52.4—224.0mm 时为 38.4—86.7 μm 。总之, 白鲫鳃耙间距随身体增长而增长, 但规律性不明显。

(4) 侧突起长(μm) 白鲫的侧突起长随身体增长而增长。自全长 22.6mm 开始出现侧突起至全长 35.0mm, 侧突起长稳定在 15.0—20.0 μm 左右; 全长 40.2—224.0mm 时, 侧突起长为 24.1—152.8 μm , 侧突起长($y, \mu\text{m}$)对全长(x, mm)的直线回归方程为: $y = 0.2117x + 11.48$ ($n = 16$), $r = 0.8695 > r_{0.01} = 0.6226$ 。

(5) 侧突起间距(μm) 侧突起间距随身体增长也有一定增大, 但当全长达 125.0mm 以上时基本稳定为 40.2 μm 。全长 22.6—224.0mm 的侧突起间距为 10.0—40.2 μm , 侧突起间距($y, \mu\text{m}$)对全长(x, mm)的直线回归方程为: $y = 0.2117x + 11.48$ ($n = 16$), $r = 0.869 > r_{0.01} = 0.6226$ 。

小结和讨论

(一) 白鲫的摄食方式和摄食机能

根据白鲫摄食器官的形态学结构特点, 以及生物器官形态与机能辩证统一的观点, 可确认白鲫的主要摄食方式是滤食, 同时兼有吞食能力。

白鲫的鳃耙是滤食器官的主要部分。鳃耙多而长, 长刀形, 排列紧密而规则, 靠鳃耙沟的背部两侧着生 3 行侧突起。每个鳃弧的内外两列鳃耙呈锐角着生, 构成鳃耙沟。每侧 4 个鳃耙沟, 中央 1 个(由第 V 鳃弧的两列鳃耙构成), 计 9 个鳃耙沟。像 9 个三角截面的滤袋, 以滤取食物。

腭褶组织中有味蕾细胞和粘液细胞, 具有味觉和分泌粘液的作用。9 个腭褶适嵌于相对应的鳃耙沟中, 分泌的粘液把微小食物粘合成食物颗粒, 同时, 腭褶不断蠕动, 有利于食物在鳃耙沟中移动和吞咽。腭褶在呼吸动作鳃盖闭合时, 保持鳃耙沟的空隙, 容纳滤积的食物。

白鲫在滤食时, 水和食物进入口腔和鳃耙沟中, 在鳃盖的闭扩作用下, 水和微小的食物等颗粒通过耙间距和侧突起间距从鳃孔流出体外, 适宜大小的食物等被滤积在鳃耙沟中, 在水流的冲击和腭褶的蠕动作用下, 不断向后移动, 当食物到了腭褶变低处靠近咽喉底时, 在神经支配下咽喉处肌肉收缩产生吞咽动作, 食物便进入食道。

白鲫的鳃耙数目、长度等组成的过滤网面积比鲢、鳙的小, 腭褶也较矮, 因此, 滤食效率要比鲢、鳙低。但由于口腔中鳃耙等影响吞食的障碍物少, 因此, 白鲫的吞食能力比鲢、鳙强一些, 而比银鲫和鲫的吞食能力差。

(二) 滤食器官发育与摄食方式和食物组成的转化

根据白鲫滤食器官的鳃耙、侧突起和腭褶的发育特点, 可将其摄食方式划分为三个阶段。

吞食阶段 全长 6.0—22.6mm 时(见表 1), 白鲫的鳃耙数目少(7—38 个)而短(13—385 μm), 侧突起刚出现, 为乳状突, 长仅 15 μm , 腭褶尚不明显。此时, 白鲫尚不具备滤食能力, 依靠视觉用口吞食食物。该阶段的适口食物规格取决于口径和口宽。摄食时

通常开口率为75%左右,可以吞食的食物规格为:(口径 \times 75%) \times 口宽。全长6.8—8.8mm时的适口食物规格为404.25—620.25 μ m,食物组成为轮虫、无节幼虫和小型枝角类。全长14.8—22.6mm时的适口食物规格为856.1—1133.3 μ m,食物组成为轮虫、枝角类、挠足类和小量浮游植物。

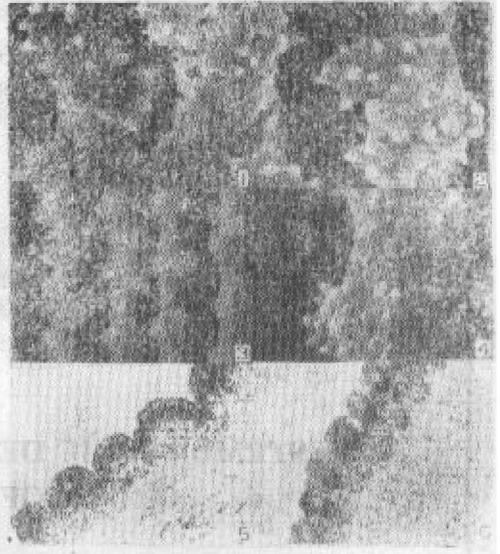
吞食向滤食转化阶段 全长24.8—40.2mm左右,鳃耙数增加为56个,长增至近1.0mm左右,侧突起明显并出现数个味蕾乳突,腭褶也逐渐明显。此时,白鲫的摄食方式由吞食向滤食转化,适口食物规格取决于口径和鳃耙间距。白鲫该阶段的适口食物规格幅度增大,大的可达1396—2128 μ m,小的则仅为20.0—26.8 μ m。食物组成为浮游动物、有机腐屑和浮游植物,后者有时可占相当大的比例。

滤食阶段 全长达52.4mm以上时,鳃耙数达84枚,长近2.0mm(1850 μ m),侧突起形状和味蕾乳突数与成鱼相似,腭褶的形态结构也与成鱼相同。此时,白鲫的摄食方式以滤食为主兼吞食。白鲫该阶段滤取食物的规格取决于鳃耙间距和侧突起间距。全长52.4mm以上的鳃耙间距为38.4—86.7 μ m,侧突起间距为21.2—40.2 μ m,可滤取的最小食物规格为21.2—86.7 μ m。白鲫该阶段的主要食物组成为浮游生物、浮游细菌和有机腐屑,有时浮游植物占相当大比例;在肠管中也可见到人工投喂的各种饲料。



图版 I plate I

1. 第 I 鳃弧(全长 76.0mm), \times 6.3: 示内外列鳃耙
2. 侧突起(全长 224.0mm), \times 200: 示 3 列侧突起(扫描)
3. 侧突起(全长 224.0mm), \times 600: 示味蕾乳突(扫描)
4. 第 I 外列鳃耙纵切(全长 103.0mm), \times 165: 示味蕾和粘液细胞
5. 口腔、咽喉部水平切(全长 8.0mm), \times 165: 示鳃耙和腭褶的味蕾、粘液细胞
6. 第 I 鳃弧(全长 14.8mm), \times 250: 示鳃耙顶端乳状突(扫描)
7. 侧突起锥形(全长 30.4mm), \times 300 (扫描)
8. 侧突起顶端味蕾乳突(全长 30.4mm), \times 2500 (扫描)



图版 II plate II

1. 侧突起味蕾乳突(全长 52.4mm), \times 600 (扫描)
2. 侧突起味蕾乳突(全长 76.0mm), \times 600(扫描)
3. 侧突起和味蕾乳突(全长 125.4mm), \times 150 (扫描)
4. 侧突起味蕾乳突(全长 125.4mm), \times 500 (扫描)
5. 口腔前部腭褶纵切(全长 155.0mm), \times 165: 示味蕾和粘液细胞
6. 口腔中部腭褶纵切(全长 155.0mm), \times 165: 示味蕾和粘液细胞

(三) 白鲫摄食器官发育与苗种分级培育和饲养食用鱼生物学技术措施

根据白鲫摄食器官胚后发育生物学特点、摄食方式和适口食物转化规律,采取相应生物学技术措施培育苗种和饲养食用鱼,可大幅度提高生产效率。在白鲫鱼苗全长 6.0—8.8mm 吞食轮虫时期,应采取适时清塘、及时注水和施适量有机肥等措施培养大量轮虫,以满足鱼苗对适口浮游动物的需要。这对于保证和提高夏花鱼种成活率是相当重要的。在白鲫全长达 15.0—22.6mm 吞食较大型浮游动物时期,应采取每日勤施有机肥保持和维持轮虫高峰期的同时,大量培养枝角类,并根据池水饵料生物量的具体情况,补投适量微颗粒饲料,以满足其对营养的需要。全长达 24.0—40.2mm 吞食向滤食转化时期,由吞食大型浮游动物逐渐转为滤食浮游植物,则应采取施有机肥和定期注新鲜水等措施培养水质,达到以鞭毛藻类为优势种,以加速白鲫的成长。当白鲫全长达 52.4mm 时已完全转为滤食阶段,可出塘混养在草鱼、鲤鱼鱼种池或食用鱼池中,以代替鲢、鳙作为主要搭养鱼类。当然,也可以与鲢、鳙等滤食性鱼类混养,但由于白鲫滤食能力不及鲢、鳙强,搭养比例应为鲢的 1/3。关于改革放养方式以白鲫为主要配养鱼类的探讨^[6]是有一定科学依据的。

参 考 文 献

- [1] 丁瑞华,1988. 池养白鲫的食性和生长及其养殖的研究. 水产学报,12(4):291—301.
 [2] 中山大学生物系动物教研室,1977. 介绍一种优良的鲫鱼品种—白鲫生物学和养殖. 淡水渔业,(7—8):15—22.
 [3] 中山大学生物系动物教研室,同位素实验室,1979. 白鲫鱼种对水绵消化吸收率的研究. 水生生物学集刊,6(4):409—418.
 [4] 陈玉琳等,1986. 大阪鲫生物学的研究. 水产学报,10(3):229—247.
 [5] 秦贵泉等,1982. 改革放养方式以白鲫为主要配养鱼类的探讨. 淡水渔业,(2):14—16.
 [6] 雷慧僧等,1981. 池塘养鱼学,5—80. 上海科学技术出版社.
 [7] 代田昭彦,1975. 若幼鱼及稚仔鱼の口径と饵料. 水产饵料生物学,170—187. 恒星社厚生阁(东京).

POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT OF FEEDING ORGAN OF CRUCIAN CARP

Liu Huanliang, Chang Xiumei, Yang Yunlong,
Tian Jingbo, Zhou Zhifeng and Fu Lijin

(Dalian Fisheries College, 116024)

ABSTRACT Developmental morphology of feeding organ of crucian carp (*Carassius carassius cuvieri*) varying from 5.5mm to 260.0mm in total length ($n > 430$) was observed by gross anatomy, tissue sections, microscopy and scanning electron microscopy. Morphological and quantitative changes in mouth diameter, gill rakers, lateral protuberances and palatine folds were described during postembryonic de-

velopment. The following aspects were discussed: (1) feeding mode and feeding function for crucian carp; (2) development of feeding organ and transition of feeding behavior; (3) relationship between changes in quantitative traits of feeding organ and suitable size and composition of food; (4) development of feeding organ and biological technique on culture of crucian carp.

KEYWORDS crucian carp, *Carassius carassius cuvieri*, feeding organ, postembryonic development

1993年《河北渔业》征订

《河北渔业》是水产学科的科学技术与情报交流的综合性刊物其特点是倡导增殖型渔业。设有《渔业策论》、《科学研究》、《技术开发》、《科技述评》、《专题讲座》、《专访》、《丰产经验》、《渔业经济》、《市场分析》、《渔政管理》、《科技短讯》等栏目,主要是报道本省水产科技、渔业生产新动态,并适当引进国外和省外有关水产科技的信息,兼收并蓄,全方位地为水产事业服务。在国内外公开发行。国内统一刊号: CN13—1145;国际刊号: ISSN1004—6755。1991年当选为全国水产、渔业类核心期刊;1992年连获河北省和全国水产系统优秀期刊奖。

本刊为双月刊版面16开本52页,定价1.25元,全年收费7.5元。欢迎广泛订阅。凡订阅者,请通过邮局将订费汇寄秦皇岛市东山《河北渔业》编辑部(邮编: 066002)。如通过银行信汇,请写清,开户银行: 秦皇岛市农行;帐号: 4053100401