

海水鱼类 早期发育与养殖生物学

Early Development and Culture Biology of Marine Fish larvae

马振华 于刚 吴洽儿◎主编



 中国农业出版社

海水鱼类早期发育与养殖生物学

Early Development and Culture Biology of Marine Fish larvae

马振华 于刚 吴洽儿 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

海水鱼类早期发育与养殖生物学 / 马振华等主编 .

—北京：中国农业出版社，2017.9

ISBN 978 - 7 - 109 - 23155 - 9

I. ①海… II. ①马… III. ①海产鱼类—繁殖②海产
鱼类—发育生物学③海水养殖—鱼类养殖 IV. ①S965.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2017) 第 166803 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区麦子店街 18 号楼)

(邮政编码 100125)

责任编辑 张艳晶

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2017 年 9 月第 1 版 2017 年 9 月北京第 1 次印刷

开本：787mm×1092mm 1/16 印张：16.25

字数：370 千字

定价：80.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误，请向出版社发行部调换)

编委会

Early Development and Culture Biology of Marine Fish larvae

主 编:	马振华	于 刚	吴洽儿	
副 主 编:	刘一兵	虞 为	崔 科	李建柱
	董晓煜			
编写人员:	马振华	于 刚	吴洽儿	刘一兵
	董晓煜	崔 科	杨其彬	胡 静
	周胜杰	杨 蕊	祝文君	李建柱
	董义超	赵国安	赵 旺	虞 为
	傅明骏	郭恩棉	陈 旭	

FOREWORD | 前言

鱼类生理学 (Fish Physiology) 是研究鱼类功能活动的生物学学科, 包括个体、器官、细胞等层次的生理活动研究, 以及实验生理学、分子生理学和系统生理学等, 是以鱼类机体的生命活动现象和机体各个组成部分的功能为研究对象的一门学科。近 30 年来, 随着科学技术的不断进步, 现代科学技术与研究方法逐渐应用于鱼类生理学研究, 使其迅速发展, 不断深入。鱼类生理学成为了一门从细胞、组织、器官到整体水平研究鱼体机能的一门学科。研究鱼类生理规律不仅可以了解与掌握鱼类各器官系统的机能、活动规律和机理, 而且可以为鱼类养殖、增殖和捕捞提供理论依据, 因此, 已越来越被人们所重视。

海水鱼类早期发育过程中需要度过许多关键时期, 例如, 要由内源性营养阶段过渡到外源性营养阶段、变态阶段等, 鱼类在这些关键阶段与时期常常会出现大量死亡的现象, 其原因较为复杂。如何使海水鱼类在发育过程中顺利变态, 如何控制肉食性鱼类在仔、稚鱼阶段的残食行为发生, 这些都需要我们对海水鱼类仔、稚鱼发育生理进行系统研究。在仔、稚鱼发育过程中能否及时、充分地获得外源营养是其中一个主要原因, 也是海水鱼类仔、稚鱼培育过程中面临的重要问题。要提高海水鱼类仔、稚鱼生长和存活率, 需要对仔、稚鱼发育生理方面进行系统理解与掌握, 并在育苗养殖过程中对饵料选择、营养需求、环境调控、育苗技术等多个方面加强整体控制。

作为鱼类生理学的一个组成部分, 开展海水鱼类早期发育与养殖生物学的研究将会为海水鱼类繁育提供理论基础与实践参考。由于海水鱼类孵化初期发育不完全, 针对海水鱼类早期生理发育研究与成鱼有所不同。近年来, 随着科研技术的不断提高, 针对海水鱼类早期发育过程中一些生理生化研究也取得了一定突破, 本书对近年来海水鱼类的早期发育过程中的一些研究进行了分类总结。全书分为三部分, 第一部分为海水鱼类早期发育生理部分, 主要从海水鱼类消化系统早期发育、呼吸系统发育、海水鱼类免疫系统发育、

感官系统发育、骨骼发育等方面阐述了海水鱼类早期发育特征；第二部分主要介绍了海水鱼类仔、稚鱼摄食行为及营养需求；第三部分主要介绍了仔、稚鱼养殖生物学，涵盖了光照、温度、盐度、鱼鳔、变态、残食等方面内容，以供读者参考、借鉴。

本书得到了中华人民共和国人力资源和社会保障部 2016 年度高层次留学人才回国资助，还得到了国家自然科学基金（31502186）、渔港建设和渔业产业发展专项（海洋渔业科技推广方向，科技攻关与研发项目：A201601A01）、广西科学研究与技术开发计划项目（桂科攻 1598006-6-7）、广州市科技计划项目珠江科技新星专项（201610010166）的资助。笔者在前期研究及资料收集过程中得到了广西海世通食品有限公司、三沙美济渔业开发有限公司、深圳市龙岐庄实业发展有限公司、深圳深水网箱科技有限公司的支持与帮助。在本书后期整理过程中得到了刘裕然女士的支持与帮助。

由于编写时间仓促、编者水平有限，书中不足和错误之处在所难免，敬请同行专家和读者批评、指正。

编 者

2017 年 2 月 17 日

前言

第 1 部分 海水鱼类发育生理

1 海水鱼类消化系统早期发育 3

1.1 消化器官的早期发育 4

1.2 海水鱼类消化系统组织结构 6

1.3 消化酶的胚后发育 14

参考文献 18

2 海水鱼类呼吸系统发育 23

2.1 气体交换的原则 23

2.2 受精卵 24

2.3 气体交换发生的位置 28

参考文献 31

3 海水鱼类免疫系统组成及发育 35

3.1 鱼类免疫学发展简史 35

3.2 鱼类免疫细胞 36

3.3 鱼类免疫器官和组织 37

3.4 体液免疫因子 40

3.5 鱼类免疫系统发育 41

3.6 结语与展望 46

参考文献 46

4 海水鱼类感官系统发育 50

4.1 机械感受器官发育 50

4.2 视觉接收器官发育 52

4.3 化学感受器官发育 53

4.4 电感受器官发育 54

4.5 磁接收器官发育 56

参考文献 56

5 海水鱼类仔、稚鱼骨骼发育与畸形发生 59

5.1 仔、稚鱼骨骼发育 60

5.2 仔、稚鱼骨骼畸形 68

5.3 仔、稚鱼骨骼畸形的影响因素 71

5.4 小结 74

参考文献 74

6 海水鱼类仔、稚鱼异速生长 81

6.1 异速生长研究方法 81

6.2 仔、稚鱼发育与异速生长 82

参考文献 88

7 海水鱼类仔、稚鱼运动系统 91

参考文献 94

第 2 部分 海水鱼类仔、稚鱼摄食行为及营养需求

8 仔、稚鱼摄食行为 99

8.1 仔、稚鱼食物的搜索和检测器官 100

8.2 仔、稚鱼运动能力及食物搜索策略 100

8.3 仔、稚鱼食物捕获与摄入 101

8.4 生物饵料投喂密度对仔、稚鱼摄食的影响 104

8.5 仔、稚鱼摄食行为学在育苗技术上的应用 105

参考文献 106

9 生物饵料 109

9.1 微藻在海水养殖中的应用 109

9.2 轮虫在仔、稚鱼养殖中的应用 113

9.3 卤虫在水产养殖中的应用 116

9.4 桡足类在水产养殖中的应用 120

参考文献 121

10 微颗粒饲料 124

10.1 微颗粒饲料 125

10.2 蛋白质包裹微颗粒饲料 127

10.3 脂质在饲料中的应用 127

10.4 低分子量水溶性营养在饲料中的应用 128

参考文献 130

11 脂类 135

11.1 脂肪的生化特性 135

11.2	脂肪营养	138
11.3	脂质在鱼体内的代谢	144
11.4	海水仔、稚鱼对 n-3 系列长链多不饱和脂肪酸 (DHA 和 EPA) 的需要量	146
11.5	鱼类对 ARA 的需要量	147
11.6	结语	147
	参考文献	148
12	蛋白质需求	154
12.1	蛋白质的分类和功能	154
12.2	海水仔、稚鱼对饲料蛋白质的需求	156
12.3	蛋白质水平对鱼类生长参数及生理状态的影响	159
12.4	海水仔、稚鱼对氨基酸的需求	160
12.5	海水仔、稚鱼对必需氨基酸的需求	162
12.6	海水仔、稚鱼对不同氨基酸源的利用	168
12.7	结论	169
	参考文献	169
 第 3 部分 海水鱼类仔、稚鱼养殖生物学 		
13	光照	177
13.1	光的特性和来源	177
13.2	光照强度	178
13.3	光照周期	180
13.4	光照质量	183
	参考文献	184
14	温度	187
14.1	温度对胚胎的影响	187
14.2	温度对孵化的影响	189
14.3	温度对仔、稚鱼生长的影响	190
14.4	温度对仔、稚鱼游泳表现的影响	193
	参考文献	195
15	盐度	198
15.1	盐度对胚胎发育及孵化的影响	198
15.2	盐度对仔、稚鱼的影响	201
15.3	盐度对仔鱼生存活力指数 SAI 值的影响	202
	参考文献	204
16	鱼鳔	207
16.1	鱼鳔的形态和发育	207

16.2	浮力控制机理	214
16.3	鱼鳔充气不好的后果	215
16.4	鳔的评估	216
16.5	调控鳔充气的因素	217
	参考文献	219
17	变态	222
17.1	比目鱼介绍	222
17.2	控制不对称形成的分子系统	232
17.3	鱼类视觉与变态	233
	参考文献	235
18	残食	239
18.1	鱼类养殖中残食行为的发生	239
18.2	残食行为中形态学的制约	241
18.3	残食者对被残食者规格的选择	242
18.4	残食者的生长优势	242
18.5	自残行为的生物学意义	242
18.6	残食现象的影响因素	243
18.7	残食行为发生的机制	246
18.8	问题与展望	246
	参考文献	247

第 1 部分

海水鱼类发育生理

1 海水鱼类消化系统早期发育

鱼类生长、繁殖、新陈代谢等生理活动需要能量来支持,与大多数动物类似,鱼类获取能量的主要途径来自于食物。不同种类鱼类在生物不断进化中演变出特有的消化生理结构,以此来适应不同的食性需求。例如,在经过不断进化后草食性鱼类为了能够更有效地消化植物性食物,消化道的长度远远大于肉食性鱼类。为了能够更有效地消化和吸收营养物质,鱼类的消化系统将消化酶、消化道表面等一系列生理、生化结构与功能有效地组合在一起。由于仔、稚鱼的饵料需求与幼鱼和成鱼有所不同,对于仔、稚鱼营养学研究应该从仔、稚鱼在不同发育时期的消化生理、营养需求、摄食生物学等方面进行系统研究(Ma et al, 2012)。此外,除了作为营养物质的消化和吸收的部位,仔、稚鱼的消化器官在早期阶段还具有必要的免疫功能,能够屏蔽环境毒素,且参与许多重要的代谢(Wallace et al, 2005)。

掌握鱼类消化系统早期发育规律将有助于我们更好地理解仔、稚鱼阶段的消化生理、营养需求、摄食生物学,相关知识亦可用于完善育苗前期阶段饵料的投喂管理(Ma et al, 2014, 2015)。仔、稚鱼发育阶段与幼鱼发育阶段一个主要的区分在于消化系统是否完全发育、各项功能是否已发育成熟,通常情况下我们以胃腺是否在胃部形成、胃蛋白酶是否分泌作为一个基础判别标准。在针对鱼类早期发育阶段消化生理的研究中,区分仔、稚鱼阶段与幼鱼阶段具有重要的实践意义。现阶段,由于生物饵料(轮虫、卤虫无节幼体等)在海水鱼类育苗初期无法被完全替代,大量使用生物饵料将会大大增加生产成本,颗粒饲料的使用被认为是有效降低育苗阶段生产成本的一个重要手段(Ma et al, 2012, 2015)。掌握鱼类消化系统发育时序及发育阶段将会准确、有效地对颗粒饲料的投喂进行指导。因此,在过去30年间,各国专家对许多海水经济型养殖鱼类早期消化生理发育进行了一系列的基础研究。

作为一个群体,虽然不同鱼类的营养生理功能存在显著的结构和功能的多样性、个体发育时序有所差异,但消化器官和系统发育的基本原理在硬骨鱼类当中基本相同。不同种类的海水鱼类消化器官及生理功能的发育主要受生活周期、繁殖方式等影响。除此之外,亦受其他生物和非生物因素影响,如水质、食物等。

随着研究方法和技术的不断改进,人们对仔、稚鱼消化生理的认知度也在逐渐提升。在早期针对仔、稚鱼消化生理的研究中,研究方法主要分为两部分:一部分主要是针对个体发生及后天发育过程中消化器官的形态学和组织结构的研究;另一部分是针对消化道、

胰腺、胃等消化器官中消化酶的定量研究。近年来,随着分子生物学技术的不断发展,生长及消化相关基因的时间和空间表达也逐渐被运用到仔、稚鱼消化生理的研究当中。由于孵化后仔鱼消化系统各组织器官未完全发育,早期研究认为仔鱼的消化系统与成鱼相比效率有限 (Govoni et al, 1986)。但近年来的相关研究认为,仔鱼的消化系统能在未发育成熟的情况下为仔鱼提供满足新陈代谢、运动、生长发育所需的营养和能量,说明仔鱼的消化系统具有高效的消化能力 (Conceição et al, 2010)。

本章针对海水鱼类消化系统早期发育,从形态学、组织学、生物化学等方面系统阐述仔、稚鱼消化生理的早期发育过程,以期帮助读者理解与掌握海水鱼类消化系统的早期发育。

1.1 消化器官的早期发育

在大多数的海水鱼类中,初孵仔鱼的消化道是一条未完全发育的、贯穿鱼体的管状消化道,位于卵黄囊的背部 (图 1-1a)。在孵化初期,仔鱼要经过内源性营养阶段、混合性营养阶段、外源性营养阶段。在内源性营养阶段,仔鱼的营养供给主要依靠卵黄囊存储的营养支持鱼体发育;在混合性营养阶段,仔鱼的营养供给除了来自于卵黄囊之外,开始依靠外源食物提供;在外源性营养阶段,仔鱼生长所需的营养主要来自外界食物。在内源性营养阶段,仔鱼的消化系统由单一的管状消化道迅速发育,分化出几个不同的区域 (图 1-1c, d, e)、不同的器官 (图 1-1e, f),形成初级消化系统。在仔、稚鱼阶段,主要形成的消化器官有颊咽、食道、肠、胰腺、肝脏等,但海水鱼仔、稚鱼胃的形态发育与物种有关。

海水鱼类和淡水鱼类消化系统早期发育存在着显著的差异。虽然海水鱼类和淡水鱼类的消化道孵化后都呈现出相似的、未完全发育的结构特征:①消化道在卵黄囊的背部;②贯穿身体两段 (从口部到肛门);③细胞核在基部或中心的单层柱状上皮细胞 (之后发育成肠细胞),在外源性营养阶段的发育过程中存在着显著的形态解剖学方面的差异。通常认为,在进入外源性营养阶段后海水鱼类在变态之后才形成胃腺、胃蛋白开始分泌 (Ma et al, 2014; Chen et al, 2006)。而在大多数淡水鱼中,由于受精卵的个体较大,淡水鱼类的胃腺发育与胃蛋白酶分泌通常在由混合营养阶段向外源性营养阶段过渡时期开始发生。例如,虹鳟 *Oncorhynchus mykiss* (Saricayyupoglu et al, 2000), 中吻鲟 *Acipenser medirostris* (Gisbert & Doroshov, 2003), 灿丽鱼 *Petenia splendida* (Alvarez-Gonzalez et al, 2008), 银鲈 *Rhamdia quelen* (de Amorim et al, 2009)。然而,这种现象并不是出现在所有的淡水鱼类中,例如,白梭吻鲈 *Sander lucioperca* (Ostaszewska, 2005)、真白鲢 *Coregonus lavaretus* (Segner et al, 1993)、安芬鲢脂鲤 *Salminus affinis* (Atencio-Garcia et al, 2007), 这些鱼类受精卵的卵径比较小。

鱼类消化系统的早期发育时序与鱼类的种类相关,通常不同种类鱼类的发育与其在自然界中进化过程中形成的繁育策略有关。例如,丽鱼科中的尼罗罗非鱼 *Tilapia nilotica* (Morrison et al, 2008)、灿丽鱼 *Petenia splendida* (Alvarez-Gonzalez et al, 2008) 等具

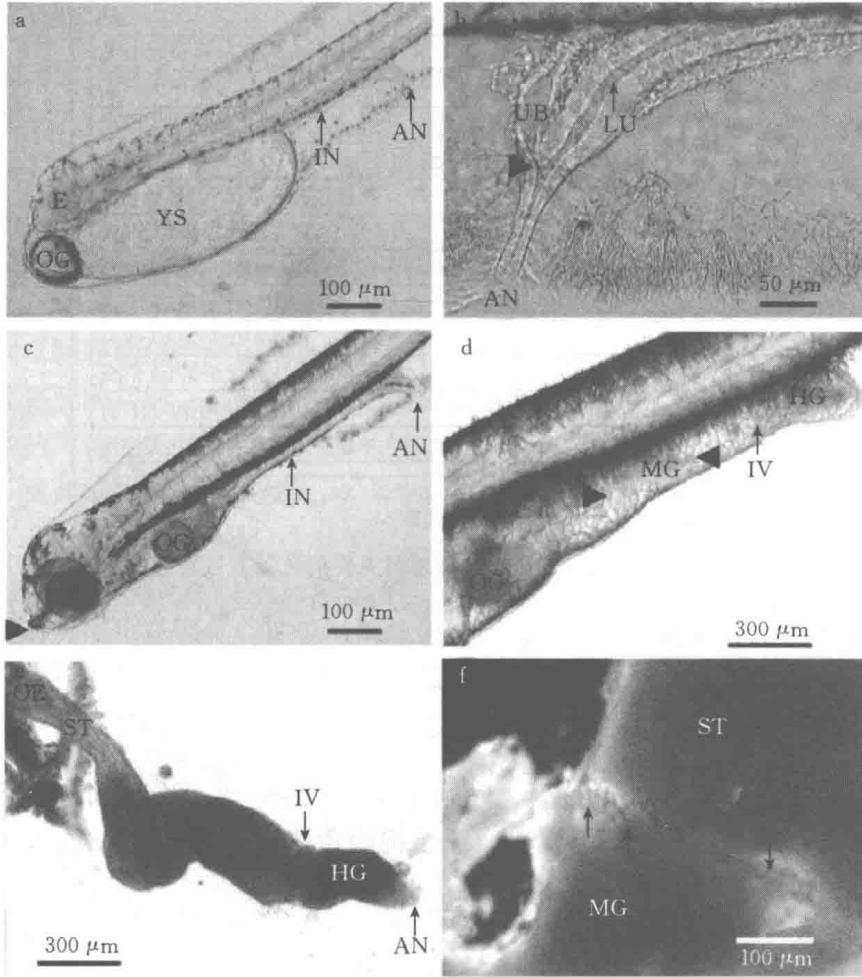


图 1-1 黄尾鲷仔、稚鱼消化道形态学观察

a~b. 孵化后第 0 天 c. 孵化后第 2 天 d. 孵化后第 4 天 e. 孵化后第 8 天 f. 孵化后第 24 天
AN. 肛门 E. 眼 HG. 后肠 IN. 初期肠道 IV. 初期瓣膜 LU. 内腔 MG. 中肠 OE. 食道
OG. 油球 ST. 胃 UB. 膀胱 YS. 卵黄囊

(引自 Chen et al., 2006a)

有基质产卵特点鱼类发育比口育类型的丽鱼科鱼类 (Fishelson, 1995; Osse et al., 2004) 快。在生物进化过程中, 基质产卵类型的鱼类, 初孵仔鱼由于缺乏保护, 为了能在有限的环境条件下存活下来, 通常其器官与各个系统发育迅速。相反, 在仔鱼期受到父母哺育类型的鱼类, 在早期发育过程中, 由于环境压力相对较小, 通常会用更多的能量进行机体生长、组织分化, 使得这一类型的鱼类发育相对较慢。

通常情况下, 肉食鱼类的消化系统发育速度较快。以黄尾鲷 *Seriola lalandi* 为例 (图 1-2), 孵化后第 0 天初始的肠道、肛门形成。孵化后第 1 天, 肝脏和胰脏形成。孵化后第 2 天, 口张开。孵化后第 4 天, 肠道瓣形成, 核上空泡形成。孵化后第 5 天, 胃形成。孵化后第 8 天, 肠道开始卷曲。孵化后第 12 天, 杯状细胞在肠道内出现。孵化后第 15 天, 胃腺在胃部形成。孵化后第 18 天, 胃基部、幽门盲囊形成。

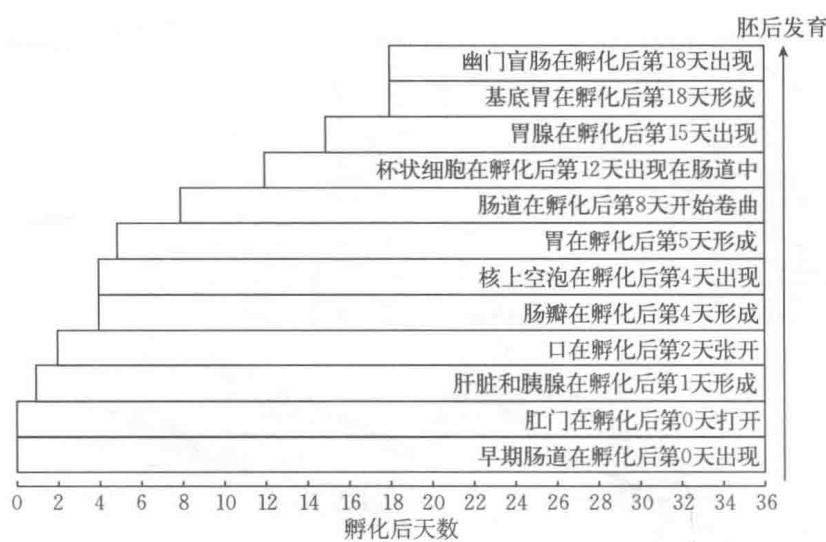


图 1-2 孵化后 0~36 天黄尾鲷主要消化器官发育过程
(引自 Chen et al, 2006a)

1.2 海水鱼类消化系统组织结构

海水鱼类消化道壁一般是由黏膜、黏膜下层、肌层、浆膜层 4 个基本组织层构成 (图 1-3)。但是, 消化道的这些不同段组织结构随鱼体生长及鱼的种类的变化较大。从食道到直肠的消化道壁是具有浆膜层、肌层、黏膜层和黏膜下层, 而口腔和咽壁缺乏浆膜层 (Hossain et al, 1996)。

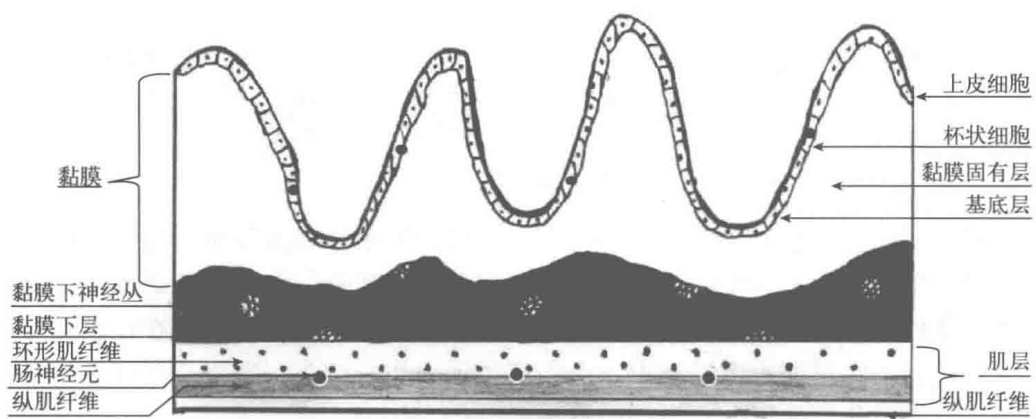


图 1-3 海水鱼类消化道壁的一般结构

黏膜层是消化道壁的最内层。与消化道其他组织层相比, 黏膜层的结构和功能具有较高的可变性, 使其在消化道中赋有多样化的消化功能。因此, 黏膜上皮沿着消化道具有多个专门功能区域, 这些功能区域具有保护内层结构、分泌消化液、吸收营养、调节渗透压等功能。上皮黏膜细胞可以分化成在肠和幽门盲肠中的吸收细胞, 在胃和肠中的分泌细

胞，或者在整个消化道中存在的杯状（黏液）细胞。除此之外，在消化黏膜层可以见到如粒细胞、淋巴细胞、巨噬细胞等外迁细胞。在黏膜下层的基底部分，存在着较薄的、致密的由胶原纤维和多糖组成的基底膜层。黏膜固有膜层是位于黏膜上皮下一个由结缔组织和血管组成的薄层。在黏膜固有层之下，是一个由平滑肌组成的薄层，黏膜肌层亦可被发现。在很多鱼类中，该结构发育不完全或不存在，因此在解剖过程中很难分清固有层的结缔组织和黏膜下层。

硬骨鱼类的黏膜下层由一层或多层结缔组织构成。肠道这部分肠壁的结构通常与鱼种类有关，在一些鱼类中黏膜下层是由单层的松散黏膜下层构成，而在另外一些品种鱼类中则具有致密颗粒构成的多层结构黏膜下层。黏膜下层还包含黏膜下神经丛，黏膜下神经丛具有调控黏膜的功能。在黏膜下层的周围是由平滑肌或横纹肌层构成的肌层。两个肌层中间的神经丛内神经元可调控消化道的蠕动。浆膜层是由扁平上皮细胞构成。浆膜是肠系膜的延伸，覆盖消化道的外表面。

1.2.1 食道

海水鱼类初孵仔鱼在孵化后食道与消化道相连且未分化，其分化始于摄取外源性营养物质。初孵仔鱼的食道在此阶段是一个短的未分化的导管（图 1-4a, b），此时食道与最后一个鳃弓及咽的后部相连，后接未分化的胃部。食道组织分化形成后，形成一条短、宽、宽的食管管，此时显著的组织学特性为形成具有杯状细胞食道黏膜，不同鱼的食道黏膜不同（图 1-4c）。

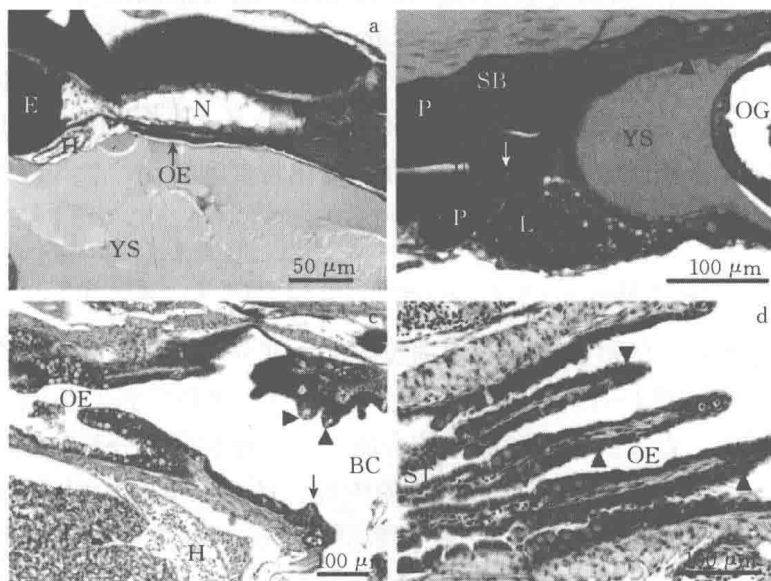


图 1-4 黄尾鲷食道胚后发育矢量切片

a. 初孵仔鱼食道（HE 染色） b. 孵化后第 3 天食道（HE 染色） c. 孵化后第 15 天食道（HE 染色）

d. 孵化后第 15 天食道黏液细胞（黑色箭头处，PAS 染色）

BC. 口裂 E. 眼 H. 心脏 IN. 初期肠道 K. 肾 L. 肝 MF. 肌纤维

OE. 食道 OG. 油球 P. 胰脏 SB. 鳃 ST. 胃 YS. 卵黄囊

（引自 Chen et al, 2006a）