

DOI: 10.12264/JFSC2022-0263

棘头梅童鱼仔稚鱼脊柱及附肢骨骼的早期发育

吴尘艳^{1,2}, 唐鹏彦¹, 钟俊生^{1,2}, 王晓东², 黄洁丽³

1. 上海海洋大学, 海洋动物系统分类与进化上海高校重点实验室, 上海 201306;

2. 上海海洋大学环境 DNA 技术与水生态健康评估工程中心, 上海 201306;

3. 浙江大学海宁生物电子国际研究中心, 浙江 嘉兴 314499

摘要: 本研究基于 2014 年 6–7 月在杭州湾北部水域用大型仔稚鱼网(口径 1.3 m、网目 0.5 mm)进行表层拖网所采集的棘头梅童鱼(*Collichthys luncidus*)仔稚鱼样本, 采用软骨-硬骨双染色技术, 探讨了棘头梅童鱼仔稚鱼(体长范围为 3.3~12.7 mm)脊柱及附肢骨骼的早期发育和骨化特征。研究结果表明: 脊柱骨化之前不分节, 而是由前向后逐渐长出的多个骨环把脊柱分节, 硬骨化出现的顺序大体上为由前向后。髓弓在脊柱骨化之前完全形成, 相对于一些低等鱼类髓弓等的生成方向是从中间向头尾和从后向前进行, 棘头梅童鱼的髓弓由前向后生长, 属于相对高等鱼类的生长类型。胸鳍支鳍骨是最先发育的附肢骨骼, 为能够自由地游泳摄食和从内源性营养转变为外源性营养提供了保障。后颞骨的形状十分特殊, 具有四枚向不同方向突起的棘; 背鳍支鳍骨由体中部开始向前后生长, 尾鳍支鳍骨的骨化晚于其他附肢骨骼, 侧尾下骨与其相邻的两枚尾下骨的基部融合, 为其游泳提供了强劲的动力。该研究结果不仅可以为早期形态学分类提供骨骼发育学方面的科学依据, 对棘头梅童鱼人工繁殖过程中结合骨骼发育进行技术上的契合也具有重要的参考价值。

关键词: 棘头梅童鱼; 仔稚鱼; 脊柱; 附肢骨骼; 骨骼发育

中图分类号: S912

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)10-1500-10

棘头梅童鱼(*Collichthys lucidus*)隶属鲈形目(Perciformes), 石首鱼科(Sciaenidae), 梅童鱼属(*Collichthys*), 为近海暖水性小型底层鱼类, 分布于朝鲜和日本西侧海区, 以及菲律宾海域和我国沿海^[1-2]。在我国主要分布于黄海和东海^[3], 全年均可捕获, 其因含有丰富的蛋白质、维生素和磷质且肉质细腻鲜美而深受消费者的喜爱。近年来, 棘头梅童鱼资源已处于过度捕捞状态^[4], 目前靠野外捕捞亲鱼, 开展了人工养殖技术, 但尚未成熟^[5]。许多学者对棘头梅童鱼的胚胎与仔鱼发育、地理群体的形态差异、摄食习性和遗传结构等进行了研究^[6-9]。在石首鱼科鱼类早期发育方面, 方家仲等^[10]、钟俊生等^[11]分别对大黄鱼(*Larimichthys crocea*)和鲢鱼(*Miichthys miiuy*)的形态发育进行了研究, 但在

早期骨骼发育方面仅见王秋荣等^[12]对大黄鱼仔稚鱼脊柱、胸鳍及尾鳍骨骼系统的发育进行了观察。

本研究运用硬骨-软骨双染色技术, 对棘头梅童鱼仔稚鱼脊柱及附肢骨骼早期发育和骨化进行研究, 旨在为鱼类早期骨骼形态学发育提供科学依据, 推动鱼类系统演化及鱼类系统分类的研究, 同时也为人工繁殖中的技术方面提供参考。

1 材料与方法

1.1 样本采集

所用样本于 2014 年 6–7 月在杭州湾北部水域(120°45'~122°09'E, 30°45'~30°51'N), 采用大型仔稚鱼网(口径 1.3 m、网目 0.5 mm)进行表层拖网获得, 采集的样本当场用 5%甲醛溶液固定。在室内

收稿日期: 2022-07-15; 修订日期: 2022-07-17.

基金项目: 农业农村部长江流域渔政监督管理办公室项目(D-8005-18-0061).

作者简介: 吴尘艳(1996–), 女, 硕士研究生, 研究方向为仔稚鱼资源学. E-mail: zjwcy1996@163.com

通信作者: 钟俊生, 教授. E-mail: jszhong@shou.edu.cn

选取鱼体完好、无体表损伤的样本共 75 尾。按 Kendall^[13]的仔稚鱼发育分期标准划分发育阶段, 计数并用游标卡尺(精确到 0.1 mm)测量体长: 前弯曲期和弯曲期仔鱼测量脊索长 (notochord length, NL), 后弯曲期仔鱼和稚鱼测量标准体长 (standard length, SL)(表 1)。

表 1 棘头梅童鱼仔稚鱼各发育阶段样本的体长范围和数量
Tab. 1 Length range and quantity in different developmental stages of *Collichthys luncidus* larvae and juveniles

项目 item	发育阶段 developmental stages			
	前弯曲期 preflexion stage	弯曲期 flexion stage	后弯曲期 postflexion stage	稚鱼期 juvenile stage
体长范围/mm length range	3.3–5.2	5.4–6.7	7.1–8.5	10.7–12.7
个体数 no. of larvae and juveniles	31	20	18	6

1.2 软骨–硬骨双染色透明

按 Dingerkus 和 Uhler 的软骨–硬骨双染色透明技术^[14], 对挑选出的样本进行透明染色, 具体步骤如下:

- (1) 清洗: 将保存在 5%甲醛溶液中的棘头梅童鱼仔稚鱼放入蒸馏水中浸泡 2~3 d, 进行清洗;
- (2) 软骨染色: 将清洗过的标本浸泡于软骨染液(10mg 阿利新蓝 Alcian blue 8GX+80 mL 纯乙醇+20 mL 冰醋酸)中 8~48 h, 直至观察到标本鳍条基部有明显的蓝色;
- (3) 梯度漂洗: 将软骨染色完成的标本浸入 95%乙醇溶液中浸泡 2~3 h, 然后更换 95%的乙醇溶液再重复 1 次, 随后依次放入递减浓度(75%、40%、15%)乙醇溶液中至标本完全下沉, 最后 15%的乙醇溶液浸泡半小时以上;
- (4) 组织透明: 将标本放入胰蛋白酶消化液(1g 胰蛋白酶 trypsin+70 mL 蒸馏水+30 mL 饱和硼砂溶液)中 1~2 d, 直至标本完全软化且透明;
- (5) 硬骨染色: 将透明后的标本放入硬骨染色液(茜素红 Alizarin Red 数粒+0.5%KOH 溶液)中 24~48 h, 直至硬骨染上红紫色;
- (6) 保存: 将染好的标本依次放入体积比为 3 : 1、1 : 1、1 : 3 的 0.5%KOH-甘油合剂中, 直至样本完全下沉, 最终放入纯甘油中保存。

1.3 发育观察

利用 Olympus SZ 解剖镜, 对完成染色后个体的脊柱以及附肢骨骼进行了解剖观察, 并绘制骨骼发育图。各图中阴影区域为软骨, 空白区域为硬骨。参照孟庆闻^[15]和 Harder^[16]进行骨骼命名。

2 结果与分析

2.1 脊柱

3.3 mmNL 个体脊索透明, 无分节现象, 其前部具一向上弯折(图 1a)。3.6 mm NL 个体在脊索前部开始出现第一枚髓弓(图 1b), 并向后方发育。至 5.2 mm NL 个体脊索开始骨化, 脊索背部前端形成了 3 枚髓弓, 此时髓棘仍为软骨, 但髓弓基部已开始骨化, 从第一枚髓弓基部开始向后形成了 3 个硬骨的半圆环; 脊索末端平直不弯曲, 尾下骨开始形成(图 1c)。5.4 mm NL 个体脊椎已经开始分节, 有了完整的硬骨环, 脊索末端已略微向上弯曲; 3 枚髓棘已经骨化完全且增宽, 前两枚髓弓前侧向前突起(图 1d)。6.2 mm NL 的个体脊索末端进一步弯曲, 尾下骨增多。躯干部椎骨形成, 但未骨化完全。28 枚髓弓已经全部形成, 从第 6 枚髓弓开始之后的仍为软骨。从第 7 节椎骨上形成了椎体横突; 从第 12 节椎体开始, 闭合形成 17 枚脉弓, 前 6 枚脉弓已经从基部开始硬骨化(图 1e)。7.1 mm SL 的个体已进入后弯曲期, 椎体以及尾杆骨已完全骨化, 多数髓弓和脉弓都开始骨化(图 1f)。12.7 mm SL 个体, 脊椎骨完全骨化, 从第 3 节椎体开始向后形成 8 枚腹肋。除了最后 3 枚髓弓外, 其余髓弓基部前侧都向前突起呈三角状髓弓; 脉弓与椎体横突多数已骨化(图 1g)。

2.2 背鳍和臀鳍支鳍骨

5.4 mm NL 的个体出现 9 枚背鳍支鳍骨和 6 枚臀鳍支鳍骨, 支鳍骨均为软骨(图 1d)。6.2 mm NL 的个体背鳍支鳍骨已形成 22 枚, 其中部分已

出现间鳍骨和鳍条;在第一枚背鳍支鳍骨的前部,已出现一枚背鳍前鳍基骨。臀鳍支鳍骨已经全部形成,除最后 3 枚外,其余支鳍骨上已长出间鳍骨和鳍条,第一枚臀鳍支鳍骨呈倒 Y 字型,内凹处接有一鳍棘,后部长有一间鳍骨和鳍条,但以上的骨骼仍未开始骨化(图 1e)。7.1 mm SL 的个体背鳍支鳍骨及鳍条已全部形成,9 根鳍棘也开始发育,其中前两枚鳍棘直接与第 1 枚支鳍骨连接,两者间无间鳍骨,此时背鳍支鳍骨、间鳍骨和鳍

棘仍未开始骨化;背鳍前鳍基骨 3 枚已完全形成,未骨化。臀鳍支鳍骨、间鳍骨及鳍条鳍棘均已生长完全,第 1 枚支鳍骨呈三角锥型,其前下部出现一枚鳍棘,除两枚鳍棘从前基部开始骨化外,臀鳍其余骨骼仍为软骨(图 1f)。12.7 mm SL 的个体背鳍及臀鳍支鳍骨变宽变长,均开始骨化,所有鳍棘骨化完全,背鳍前鳍基骨未骨化。背鳍和臀鳍均由前向后骨化。背鳍及臀鳍最后一枚支鳍骨上鳍条均分支为两根(图 1g)。

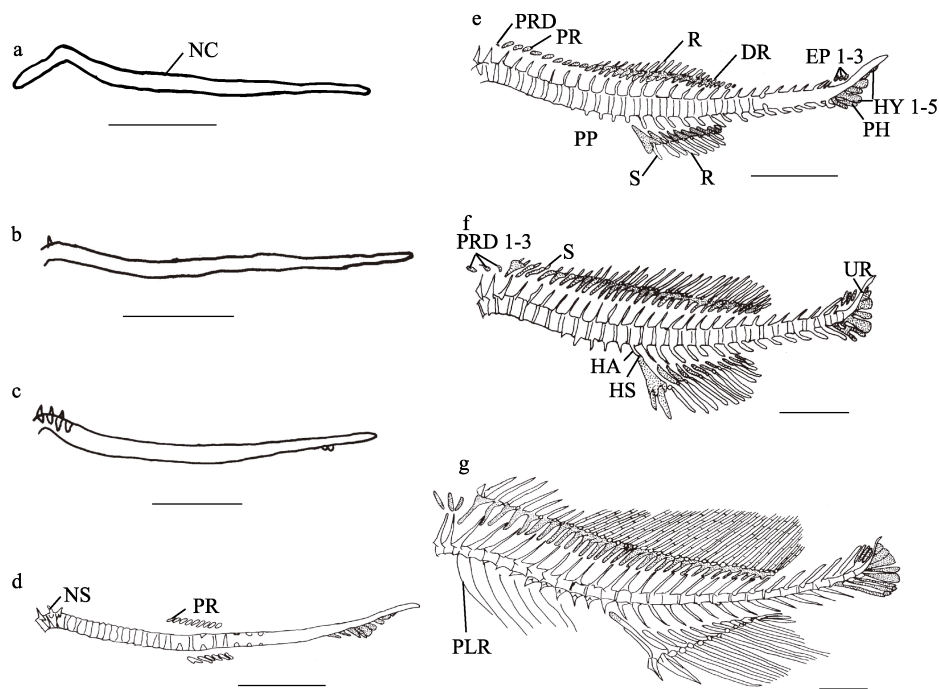


图 1 棘头梅童鱼仔稚鱼脊柱、背鳍和臀鳍的发育

a. 体长 3.3 mm; b. 体长 3.6 mm; c. 体长 5.2 mm; d. 体长 5.4 mm; e. 体长 6.2 mm; f. 标准体长 7.1 mm; g. 标准体长 12.7 mm; EP: 尾上骨; DR: 担鳍骨; HA: 脉弓; HS: 脉棘; HY: 尾下骨; NC: 脊索; NS: 髓棘; PH: 侧尾下骨; PLR: 腹肋; PP: 椎体横突; PR: 支鳍骨; PRD: 背鳍前鳍基骨; R: 鳍条; S: 背棘; UR: 尾杆骨。比例尺: 1 mm。

Fig. 1 Development of vertebral column, dorsal and anal fin in *Collichthys luncidus* larvae and juveniles
a. 3.3 mm NL; b. 3.6 mm NL; c. 5.2 mm NL; d. 5.4 mm NL; e. 6.2 mm NL; f. 7.1 mm SL; g. 12.7 mm SL;
EP: epural; DR: median pterygiophore; HA: haemal arch; HS: haemal spine; HY: hypural; NC: notochord;
NS: neural spine; PH: parhypural; PLR: pleural rib; PP: parapophysis; PR: pterygiophore;
PRD: proximal radial; R: fin ray; S: dorsal spines; UR: urostyle. Bars: 1 mm.

2.3 胸鳍支鳍骨

3.3 mm NL 的个体开始出现胸鳍支鳍骨,并形成了匙骨、肩喙软骨及支鳍软骨。匙骨细长;肩喙软骨上部具有背突,下部具有前突和后突,其中后突为一向斜后下方伸出的棒状骨;支鳍软骨呈椭圆形,上有一孔(图 2a)。4.4 mm NL 的个体上匙骨和后颞骨开始发育,上匙骨是一细短的小骨

棒,与匙骨上部前缘相接,后颞骨前端有一尖棘,后端逐渐增宽,接于上匙骨上端部;此时肩喙软骨背突、前突分别向斜前上方、斜前下方延伸,与匙骨相接,所有骨骼均未骨化(图 2b)。5.7 mm NL 的个体,后颞骨背缘后侧开始向上长出一小棘;肩喙软骨上部出现一乌喙骨孔;上匙骨已从中间部开始骨化,后颞骨基部也开始骨化(图 2c)。

6.7 mm SL 个体中, 原被肩喙软骨遮挡的后匙骨从其后露出, 并且已经骨化; 后颞骨背缘前侧与腹缘后侧各又长出一棘; 支鳍软骨上出现 3 个孔(图 2d)。8.4 mm SL 的个体后颞骨已经完全骨化, 匙骨中间部分开始向后突起, 逐渐变宽; 支鳍软骨基部已分离, 其端部长出 7 枚间鳍骨; 而肩喙软骨下部开始出现一乌喙骨孔(图 2e)。12.7 mm

SL 的个体后颞骨背侧两棘之间的下凹处逐渐向上长出膜状骨, 边缘呈波浪状; 匙骨继续向后突起增宽, 呈三角状, 前突向斜前方伸长; 5 枚胸鳍支鳍骨已经全部发育完成, 其上有间鳍骨 15 枚; 后匙骨也骨化完全, 肩胛骨和乌喙骨除了两者交界处、背突以及前突外均已骨化, 但是支鳍骨和间鳍骨仍为软骨(图 2f)。

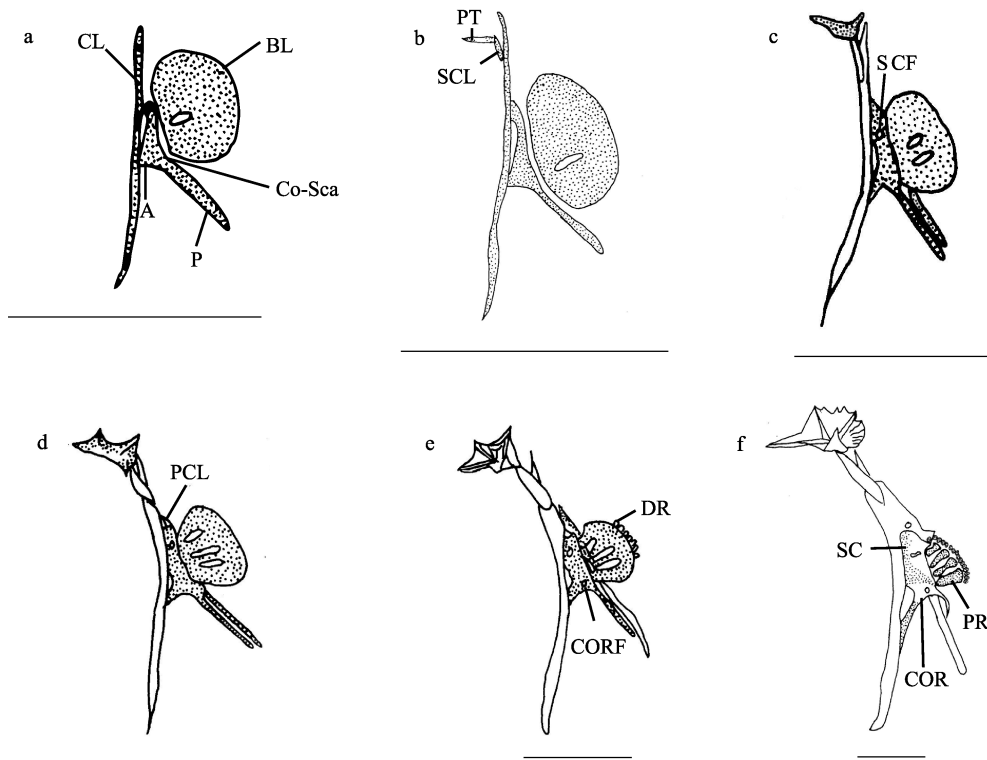


图 2 棘头梅童鱼仔稚鱼胸鳍的发育

a. 体长 3.3 mm; b. 体长 4.4 mm; c. 体长 5.7 mm; d. 体长 6.7 mm; e. 体长 8.4 mm; f. 体长 12.7 mm;
A: 前突; BL: 支鳍软骨; CL: 匙骨; COR: 乌喙骨; CORF: 乌喙骨孔; Co-Sca: 肩喙软骨; DR: 担鳍骨; P: 后突;
PCL: 后匙骨; PT: 后颞骨; PR: 支鳍骨; SC: 肩胛骨; SCF: 肩胛骨孔; SCL: 上匙骨。比例尺: 1 mm。

Fig. 2 Development of pectoral fin in *Collichthys lucidus* larvae and juveniles

a. 3.3 mm NL; b. 4.4 mm NL; c. 5.7 mm NL; d. 6.7 mm NL; e. 8.4 mm SL; f. 12.7 mm SL;
A: anterior; BL: branchial fin cartilage; CL: cleithrum; COR: coracoid; CORF: coracoid foramen; Co-Sca: acromioclavicular cartilage; DR: median pterygiophore; P: processus aborolis; PCL: posttemporal; PT: postcleithrum;
PR: pterygiophore; SC: scapula; SCF: scapula foramen; SCL: supracleithrum. Bars: 1 mm.

2.4 腹鳍支鳍骨

6.9 mm SL 的个体可观察到 1 对细小的腹鳍鳍基软骨(图 3a)。7.5 mm SL 的个体鳍基软骨增大, 并可见其中部接有出两枚细短的鳍条(图 3b)。8.4 mm SL 的个体无名骨已开始发育, 无名骨内侧及外侧均有透明膜状翼, 外侧透明翼上有 1 枚鳍棘与 4 枚鳍条(图 3c)。12.7 mm SL 的个体无名

骨已发育完全, 先前的透明外侧膜状翼下部逐渐向无名骨靠近, 最终每一侧的鳍棘与靠近鳍棘的 4 枚鳍条都接于无名骨之上, 第 5 枚鳍条与无名骨通过间鳍骨相接(图 3d)。

2.5 尾鳍支鳍骨

5.2 mm NL 个体出现 1 枚尾下骨和 1 枚侧尾下骨(图 4a)。5.4 mm NL 个体形成 5 枚尾下骨和 1

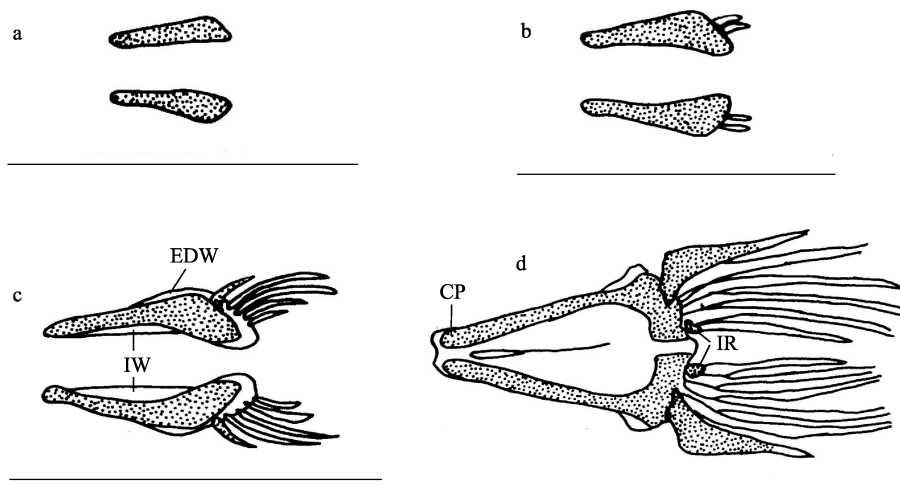


图 3 棘头梅童鱼仔稚鱼腹鳍的发育

a. 体长 6.9 mm; b. 体长 7.5 mm; c. 体长 8.4 mm; d. 体长 12.7 mm;

CP: 无名骨; EDW: 外侧翼; IW: 内侧翼; IR: 间鳍骨. 比例尺: 1 mm.

Fig. 3 Development of pelvic fin in *Collichthys luncidus* larvae and juveniles

a. 6.9 mm SL; b. 7.5 mm SL; c. 8.4 mm SL; d. 12.7 mm SL;

CP: Innominate bone; EDW: dorsal wing; IW: internal wing; IR: inertium. Bars: 1 mm.

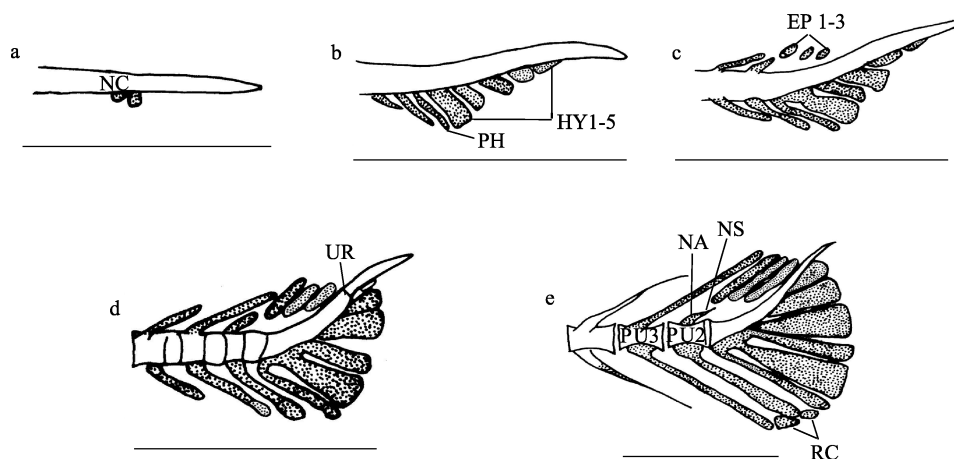


图 4 棘头梅童鱼仔稚鱼尾鳍的发育

a. 体长 5.2 mm; b. 体长 5.4 mm; c. 体长 6.2 mm; d. 标准体长 7.1 mm; e. 标准体长 12.7 mm;

EP: 尾上骨; HY: 尾下骨; NA: 特化的髓弓; NC: 脊索; NS: 髓棘; PH: 侧尾下骨;

PU: 前尾椎骨; RC: 辐射状软骨; UR: 尾杆骨. 比例尺: 1 mm.

Fig. 4 Development of caudal fin in *Collichthys luncidus* larvae and juveniles

a. 5.2 mm NL; b. 5.4 mm NL; c. 6.2 mm NL; d. 7.1 mm SL; e. 12.7 mm SL;

EP: epural; HY: hypural; NA: neural arch; NC: notochord; NS: neural spine; PH: parhypural;

PU: pleurostyle; RC: radial cartilage; UR: urostyle. Bars: 1 mm.

一枚侧尾下骨(图 4b)。6.2 mm NL 的个体在最后一枚髓弓后上侧处形成 3 枚尾上骨, 侧尾下骨与其相邻的尾下骨基部开始融合(图 4c)。7.1 mm SL 的个体尾下骨的末端与体纵轴近乎垂直, 侧尾下骨与第 1、2 尾下骨基部均融合, 尾下骨可分为上、下两部分: 上部分由第 3、4、5 尾下骨组成, 位于

体轴上部, 相互独立, 第 3 尾下骨的下缘与体轴几乎平行; 下半部分则是基部融合的侧尾下骨与第 1、2 尾下骨(图 4d)。12.7 mm SL 个体的尾鳍支鳍骨已发育完全, 此时尾鳍也已发育完全, 尾杆骨已开始骨化, 但尾下骨仍未见骨化的发生(图 4e)。

3 讨论

3.1 脊柱早期发育的差异与进化

脊索骨化最先从其前部开始, 在开始骨化之前, 已经可以观察到髓弓的发生, 则可以认为骨化是从第一枚髓弓下方的脊索开始的。但这并不代表骨化一定是从髓弓基部的脊索开始, 向左右延伸, 最终在脊索腹面形成闭合的硬骨环, 而是从脊索周身的任意一个起点开始向相反的两个方向延伸, 最后形成闭合的硬骨环。其次, 同一发育阶段硬骨化的起点不是唯一的, 而是多起点同时进行, 每一起点形成硬骨环的速度不一, 6.2 mm NL 的个体可见第一枚髓弓下方的脊椎仍未形成闭合的硬骨环, 但硬骨化起点出现的顺序大体上为由前向后。相似的多起点向两侧发生也在同属于石首鱼科的大黄鱼中有观察到^[12], 这可能有助于尽快提高仔稚鱼的游泳能力。而在分类地位较低的鲱形目刀鲚(*Coilia nasus*)中则是单一起点从中间向两侧进行^[17], 胡瓜鱼目的有明银鱼(*Salanx ariakensis*)可能受“幼态持续”的影响, 未能观察到硬骨环形成^[18], 其他种类多为从前向后发生^[19-26](表 2)。

硬骨环的形成使脊椎分节, 髓弓、髓棘的生长与脊椎的分节并不是同步进行的, 髓弓先发生, 然后脊椎逐渐由前向后形成硬骨环, 5.4 mm NL 的个体仅有 3 枚髓弓, 但硬骨环的发生进程已推进至脊椎后部。随后髓弓、髓棘加速发育, 速度超过了硬骨环形成的速度, 6.2 mm NL 的个体髓弓、髓棘已经几乎全部长出, 但硬骨环仅发育至接近尾柄部。髓弓的生长顺序是由前向后的, 骨化顺序也是由前向后的。本研究中由于透明样本数量有限, 未能明确脉弓的生长顺序, 只可见 6.2 mm NL 的个体由尾部向前 17 枚脉弓已经全部长出, 随后椎体横突还在继续向前部的脊椎生长, 由此可推测脉弓有可能是由尾部向前生长的, 但此论点还有待后续实验的探究。多数鱼类的髓弓、髓棘、脉弓和脉棘生成方向是从前向后, 但在分类地位较低的刀鲚和有明银鱼中, 其生成方向是从中间向头尾和从后向前进行的。

棘头梅童鱼稚鱼最终可见 8 对椎体横突及 16

枚脉弓, 但它们的骨化顺序并非由前向后, 6.2 mm NL~7.1 mm SL 的个体中均可观察到脉弓先全部长出, 然后从前向后开始骨化, 每一枚脉弓由基部向脉棘开始骨化; 此阶段已长出椎体横突且已经骨化完全, 但前几节椎体上的椎体横突还未长出。躯椎和尾椎连接处的这几对椎体横突不会生长成脉弓与脉棘。

另根据王秋荣等^[12]对大黄鱼仔稚鱼脊柱、胸鳍及尾鳍骨骼系统的发育观察结果显示, 大黄鱼脊柱在形成髓弓之前先开始分节, 前弯曲期时脊索最多已能分为六节, 当其髓弓发育成 4 个, 尾下骨增至 3 块, 仔鱼脊柱腹面椎体横突和脉弓也开始形成时, 脊柱的分节完全, 此时大黄鱼的脊柱还未开始骨化。但棘头梅童鱼的脊柱在骨化之前并未观察到有分节现象, 是骨化而产生的硬骨环把棘头梅童鱼的脊柱分节, 这一点与同为鲱形目的鳎^[21]相似。

3.2 附肢骨骼早期发育的差异与进化

和大部分鱼类一样, 棘头梅童鱼的胸鳍支鳍骨很早就开始发育, 鱼类胸鳍在鱼类游泳时发挥着十分重要的作用, 变得能够自由的游泳摄食也是从内源性营养转变为外源性营养的一个关键条件。3.3 mm NL 的个体虽然还只具有一条脊索, 但胸鳍已经出现。胸鳍支鳍骨的发育模式与其他支鳍骨不同, 其首先以一整枚椭圆形支鳍软骨的形式出现, 随后此支鳍软骨中部逐渐出现椭圆形纵向裂口, 这样的裂口逐渐增多增大, 向基部延伸, 如此支鳍骨基部被分离, 随后裂口向端部延伸, 最终 5 枚支鳍骨完全分离, 而在各支鳍骨端部还未完全分离时, 间鳍骨已经开始从端部中间向两边生长。

本研究的棘头梅童鱼样本最终发育至稚鱼期时, 不包括尾杆骨在内有 28 节椎体, 11 枚臀鳍支鳍骨和 32 枚背鳍支鳍骨。尾鳍支鳍骨主要由尾杆骨、1 枚侧尾下骨、5 枚尾下骨、3 枚尾上骨, 第 2 前尾椎骨及第 3 前尾椎骨组成, 十分符合典型的鲱形目鱼类尾鳍支鳍骨的特征^[16]。大黄鱼^[12]和棘头梅童鱼同属于石首鱼科, 但两者的骨骼发育情况有所不同。大黄鱼的侧尾下骨与第 1、2 尾

下骨的基部亦融合,但 3 枚尾上骨与髓弓的相对位置却与棘头梅童鱼不同,棘头梅童鱼的 3 枚尾上骨最终位于第 2 前尾椎骨髓棘的上方,而大黄鱼的 3 枚尾上骨却始终位于第 2 前尾椎骨髓棘端部的后上方,这是由于大黄鱼脊椎骨 27 节,体长却是棘头梅童鱼的 4~5 倍,故每一节椎体的长度都较棘头梅童鱼长很多。

棘头梅童鱼侧尾下骨与第 1、2 尾下骨基部融合,此类尾下骨及侧尾下骨融合的现象在鱼类中十分常见,如有明银鱼、褐菖鲈(*Sebastiscus marmoratus*)、大黄鱼、金色小叶齿鲷(*Microspathodon chrysurus*)、金钱鱼(*Scatophagus argus*)等(表 2)。革条田中鲂(*Tanakia himantegus*)侧尾下骨与第 1 尾下骨基部融合^[27],美洲鲈(*Alosa sapidissima*)第 1 尾下骨与第 2 尾下骨中部融合^[28]。Johnson

认为这样融合可以增强鱼的游泳能力^[29],这样的观点在长颌拟飞鱼(*Parexocoetus mento mento*)身上也得到了论证,其第 1、2 尾下骨融合为一整块扇形骨片,第 3、4、5 尾下骨亦是如此;长颌拟飞鱼在起飞前需要在水面快速滑行一段距离,融合的尾下骨为其提供了强劲的动力^[19]。而在分类地位更高的大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)和菊黄东方鲀(*Takifugu flavidus*)中,侧尾下骨不与尾下骨联合。

棘头梅童鱼的背鳍支鳍骨最先发生于中间部,随后逐渐向两端生长,体前部背鳍支鳍骨比后部先生长完全。未观察到臀鳍支鳍骨的生长方向,由于在 5.4 mm NL 的个体中可以发现,第一枚支鳍骨体积最大,然后逐渐减小,且此时臀鳍后部的支鳍骨还未长出,推测臀鳍支鳍骨可能由前向后生长,有待于在后续的研究中进一步论证。

表 2 不同种仔稚鱼脊柱及附肢骨骼生长发育的比较
Tab. 2 Comparison of growth and development in vertebral column and the appendicular skeleton among several larvae and juveniles

种类 species	椎体形成方向 direction of vertebral bone formation	各鳍形成顺序 order of fin formation	尾鳍部分骨骼数及其融合情况 number of several bone and fused in caudal fin	参考文献 reference
刀鲚 <i>Coilia nasus</i>	从中间向两端 form middle to both ends	P, DA, C, V	HY:6, PH:1, EP:3, PH+HY1*, EP1+2	[17]
有明银鱼 <i>Salanx ariakensis</i>	未观察到 not observed	P, CA, D, V	HY:6, PH:1, EP:1, PH+HY1+HY2	[18]
长颌拟飞鱼 <i>Parexocoetus mento mento</i>	未提及 not mentioned	未提及 Not mentioned	HY:5, PH:1, EP:3, HY1+HY2, HY3+HY4+HY5	[19]
褐菖鲈 <i>Sebastiscus marmoratus</i>	从前向后 From anterior to posterior	P, C, D, AV	HY:4, PH:1, EP:3, PH+HY1+HY2	[20]
鲈 <i>Siniperca chuatsi</i>	从前向后 from anterior to posterior	P, CD, AV	HY:5, PH:1, EP:1, PH+HY1+HY2*	[21]
大黄鱼 <i>Larimichthys crocea</i>	多点从中间向两端 multipoint from middle to both ends	P, C, V	HY:5, PH:1, EP:3, PH+HY1+HY2, HY3+HY4	[12]
金色小叶齿鲷 <i>Microspathodon chrysurus</i>	从前向后 from anterior to posterior	P, CDAV	HY:5, PH:1, EP:3, PH+HY1+HY2	[22]
矛尾虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	从前向后 from anterior to posterior	P, C, DA, V	HY:3, PH:1, EP:2, HY2+HY3	[23]
金钱鱼 <i>Scatophagus argus</i>	从前向后 from anterior to posterior	P, V, C, DA	HY:5, PH:1, EP:3, PH+HY1+HY2, HY3+HY4+HY5	[24]
大菱鲆 <i>Scophthalmus maximus</i>	从前向后 from anterior to posterior	P, C, D, A, V	HY:3, PH:1, EP:1, HY2+UR	[25]
菊黄东方鲀 <i>Takifugu flavidus</i>	从前向后 from anterior to posterior	P, DAC	HY:2, PH:2, HY1+HY2	[26]
棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i>	多点从中间向两端 multipoint from middle to both ends	P, C, DA, V	HY:5, PH:1, EP:3, PH+HY1+HY2	本研究

注: A: 臀鳍; C: 尾鳍; D: 背鳍; EP: 尾上骨; HY: 尾下骨; P: 胸鳍; PH: 侧尾下骨; UR: 尾杆骨; V: 腹鳍; +: 发生融合; *: 暂时地。
Note: A: anal fin; C: caudal fin; D: dorsal fin; EP: epural; HY: hypural; P: pectoral fin; PH: parhypural; UR: urostyle; V: pelvic fin; +: fused; *: temporarily.

参考文献:

- [1] Ni Y, Wu H L. Fishes of Jiangsu Province[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2006. [倪勇, 伍汉霖. 江苏鱼类志[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006.]
- [2] Zhao S L, Xu H X, Zhong J S. Marine fish fauna of Zhejiang Province[M]. Hangzhou: Zhejiang Science & Technology Press, 2016. [赵盛龙, 徐汉祥, 钟俊生. 浙江海洋鱼类志[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2016.]
- [3] Wan R J, Zhang R Z. Fish eggs, larvae and juveniles in the offshore waters of China and their adjacent waters[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2016. [万瑞景, 张仁斋. 中国近海及其邻近海域鱼卵与仔稚鱼[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2016.]
- [4] Hu Y, Zhang T, Yang G, et al. Assessment of resource situation of *Collichthys lucidus* in coastal waters of the Yangtze Estuary[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(9): 2867-2873. [胡艳, 张涛, 杨刚, 等. 长江口近岸水域棘头梅童鱼资源现状的评估[J]. 应用生态学报, 2015, 26(9): 2867-2873.]
- [5] Shan L Z, Shao X B, Xie Q L, et al. Studies on the technique of artificial propagation and larva nursery of collichthy lueidus[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 2006, 25(3): 266-271. [单乐州, 邵鑫斌, 谢起浪, 等. 棘头梅童鱼人工繁殖及育苗技术研究[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2006, 25(3): 266-271.]
- [6] Liu J G, Song W, Jiang K J, et al. Observation of embryonic development and larval morphology of *Collichthys Lucidus*[J]. Marine Fisheries, 2018, 40(6): 691-702. [刘俊果, 宋炜, 蒋科技, 等. 棘头梅童鱼胚胎发育和仔鱼形态观察[J]. 海洋渔业, 2018, 40(6): 691-702.]
- [7] Liang S Z, Song W, Zhao M, et al. Morphology of seven *Collichthys lucidus* populations near the coast of the Yellow Sea and East China Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(3): 576-585. [梁述章, 宋炜, 赵明, 等. 黄海、东海近海七个棘头梅童鱼地理群体的形态差异分析[J]. 中国水产科学, 2018, 25(3): 576-585.]
- [8] Wang J F. The preliminary study of food composition and feeding habit of collichthy lucidus in the Yangtze River Estuary[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015. [王建锋. 长江口棘头梅童鱼食物组成与摄食习性初步研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.]
- [9] Liang S Z, Song W, Ma C Y, et al. Genetic structure of *Collichthys lucidus* populations from China coastal waters based on mt DNA control region[J]. Marine Fisheries, 2019, 41(2): 138-148. [梁述章, 宋炜, 马春艳, 等. 基于线粒体控制区的中国近海棘头梅童鱼群体遗传结构研究[J]. 海洋渔业, 2019, 41(2): 138-148.]
- [10] Fang J Z, Chu M B, Xiao Q, et al. Morphological studies on the early development of large yellow croaker, *pseudosciaena crocea* (Richardson)[J]. Marine Sciences, 2003, 27(6): 1-6. [方家仲, 褚茂兵, 肖勤, 等. 大黄鱼早期发育的形态学研究[J]. 海洋科学, 2003, 27(6): 1-6.]
- [11] Zhong J S, Lou B, Yuan J F. Study on the early development in larvae and juveniles of *Miichthys miiuy*[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2005, 14(3): 3231-3237. [钟俊生, 楼宝, 袁锦丰. 鲢鱼仔稚鱼早期发育的研究[J]. 上海水产大学学报, 2005, 14(3): 3231-3237.]
- [12] Wang Q R, Ni Y Y, Lin L M, et al. Development of the vertebral column and the pectoral and caudal fins in larvae of the large yellow croaker *Larimichthys crocea* (Richardson) [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2010, 34(3): 467-472. [王秋荣, 倪玥莹, 林利民, 等. 大黄鱼仔稚鱼脊柱、胸鳍及尾鳍骨骼系统的发育观察[J]. 水生生物学报, 2010, 34(3): 467-472.]
- [13] Kendall JR A W. Early Life History Stages of Fishes and Their Characters[M]//Moser H G, Richards W J, Cohen D M, et al. Ontogeny and Systematics of Fishes. The American Society of Ichthyologists Herpetologists. Lawrence: Allen Press Inc, 1984: 11-22.
- [14] Dingerkus G, Uhler L D. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage [J]. Stain Technology, 1977, 52(4): 229-232.
- [15] Meng Q W, Su J X, Li W D. Comparative Anatomy of Fishes[M]. Beijing: Science Press, 1987: 5-124. [孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 鱼类比较解剖[M]. 北京: 科学出版社, 1987: 5-124.]
- [16] Harder W. Anatomy of Fishes, Unit 1[M]. Schweizerbart: University of Michigan Press, 1975: 31-91.
- [17] Chen Y G, Xia D, Zhong J S, et al. Development of the vertebral column and the appendicular skeleton in the larvae and juveniles of *Coilia nasus*[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2011, 20(2): 217-223. [陈渊戈, 夏冬, 钟俊生, 等. 刀鲚仔稚鱼脊柱和附肢骨骼发育[J]. 上海海洋大学学报, 2011, 20(2): 217-223.]
- [18] Wang X D, He M D, Zeng J, et al. Development of the vertebral column and the appendicular skeleton in the larvae and juveniles of *Salanx ariakensis* in the north of Hangzhou Bay[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2018, 27(6): 930-937. [王晓东, 何鸣笛, 曾娇, 等. 杭州湾北部有明银鱼仔稚鱼脊柱和附肢骨骼发育研究[J]. 上海海洋大学学报, 2018, 27(6): 930-937.]
- [19] Dasilao J C, Yamaoka K. Development of the vertebral column and caudal complex in a flyingfish, *Parexocoetus mento*

- mento (Teleostei: Exocoetidae)[J]. Ichthyological Research, 1998, 45(3): 303-308.
- [20] Deng P P, Yan Y L, Shi Y H. Early development of the vertebral column and appendicular skeleton in *Sebastes marmoratus* larvae[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2018, 44(6): 735-742. [邓平平, 严银龙, 施永海. 褐菖鲉仔稚鱼脊柱及附肢骨骼系统的早期发育[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2018, 44(6): 735-742.]
- [21] Tian W F. Study on the development of skeleton and feeding apparatus and their adaption to feeding in *Siniperca chuatsi* (Perciformes: Siniperacinae)[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2012. [田文斐. 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[D]. 上海: 上海海洋大学, 2012.]
- [22] Potthoff T, Kelley S, Saksena V, et al. Description of larval and juvenile yellowtail damselfish, *Microspathodon chrysurus*, Pomacentridae, and their osteological development[J]. Bulletin of Marine Science, 1987, 40(2): 330-375.
- [23] Huang J L, Hu F, Song X J, et al. Development of the vertebral column and appendicular skeleton in larvae and juveniles of *Chaeturichthys stigmatias*[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2022, 31(1): 71-85. [黄洁丽, 胡芬, 宋小晶, 等. 矛尾虾虎鱼仔稚鱼脊柱及附肢骨骼系统的发育观察[J]. 上海海洋大学学报, 2022, 31(1): 71-85.]
- [24] Deng P P, Shi Y H, Xu J B, et al. Early development of the vertebral column and appendicular skeleton of *Alosa sapidissima*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(1): 73-81. [邓平平, 施永海, 徐嘉波, 等. 美洲鲱仔稚鱼脊柱及附肢骨骼系统的早期发育[J]. 中国水产科学, 2017, 24(1): 73-81.]
- [25] Tong X H, Liu Q H, Xu S H, et al. Skeletal development and abnormalities of the vertebral column and of the fins in hatchery-reared turbot *Scophthalmus maximus*[J]. Journal of Fish Biology, 2012, 80(3): 486-502.
- [26] Zhang Z F, Shi Y H, Xie Y D, et al. Early development of the vertebral column, appendicular skeleton and aculeus in the Tawny puffer (*Takifugu flavidus*)[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2016, 25(6): 853-865. [张宗锋, 施永海, 谢永德, 等. 菊黄东方鲀脊柱、附肢骨骼及皮刺的早期发育[J]. 上海海洋大学学报, 2016, 25(6): 853-865.]
- [27] Wang M X. A comparative study on the development of early life stage and appendicular skeleton in *Tanakia chii* and *Tanakia himantegus*[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2014. [王明星. 齐氏田中鲂鮄与革条田中鲂鮄早期发育和附肢骨骼发育的比较研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2014.]
- [28] Deng P P, Shi Y H, Xu J B, et al. Early development of the vertebral column and appendicular skeleton of *Alosa sapidissima*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(1): 73-81. [邓平平, 施永海, 徐嘉波, 等. 美洲鲱仔稚鱼脊柱及附肢骨骼系统的早期发育[J]. 中国水产科学, 2017, 24(1): 73-81.]
- [29] Johnson G D. The limits and relationships of the Lutjanidae and associated families[J]. Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography, 1981, 24: 1-114.

Development of vertebral column and appendicular skeleton in *Collichthys lucidus* larvae and juveniles

WU Chenyan^{1,2}, TANG Pengyan¹, ZHONG Junsheng^{1,2}, WANG Xiaodong², HUANG Jieli³

1. Shanghai Universities Key Laboratory of Marine Animal Taxonomy and Evolution; Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Engineering Research Center of Environmental DNA and Ecological Water Health Assessment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. Zhejiang University-Haining International Research Center of Bioelectronics, Jiaxing 314499, China

Abstract: *Collichthys lucidus* is a demersal fish with a high economic value that has demonstrated an ability to adapt to warm water. Many scholars have studied the embryonic and larval development, morphological differences of geographical groups, feeding habits, and genetic structure of *Collichthys lucidus*. In this study, specimens of *Collichthys lucidus* larvae and juveniles were collected using a larval net (mouth diameter, 1.3 m; mesh size, 0.5 mm) in the north of Hangzhou Bay between June and July, 2014 to evaluate vertebral column and appendicular skeleton development. A series of wild specimens (body length, 3.3–12.7 mm) were stained for both cartilage and bone. The results showed that the larval notochord did not appear segmented until the first segment was formed by the bone rings gradually growing out from the front to the back. Ossification occurred in an anterior-to-posterior direction. The neural arch also grew in this direction and was completely formed before the ossification of the notochord, while the neural arch of lower fish grew from middle to both ends or from posterior to anterior. Therefore, the growth type of *Collichthys lucidus* belonged to relatively higher fish. The pectoral fin of fish plays a very important role in swimming, wherein being able to swim and eat freely is a key condition for the evolution from endogenous to exogenous nutrition. The pectoral fin supports of *Collichthys lucidus* were first to develop among the appendicular skeleton, and the post-temporal had four spines protruding in different directions. The dorsal fin supports first developed in the middle of body, before gradually growing to both ends. Furthermore, the dorsal fin supports in the front of the body were longer than those in the back. The ossification of the caudal fin supports occurred subsequent to that of other appendicular bones, and the lateral inferior caudal bone fused with the bases of two adjacent inferior caudal bones. This type of fusion can enhance the swimming ability of fish. For example, the flying fish *Parexocoetus mento mento* glides quickly on the surface of the water before taking off, with this type of fusion providing power for the flying action. These findings not only provide a scientific basis for early morphological classification in bone development but also provide insights into the role of bone development in the process of artificial reproduction in *Collichthys lucidus*.

Key words: *Collichthys lucidus*; larval and juvenile; vertebral column; appendicular skeleton; osteological development

Corresponding author: ZHONG Junsheng. E-mail: jszhong@shou.edu.cn