

唐鱼的繁殖行为和胚胎发育研究

刘汉生^{1,2}, 易祖盛³, 林小涛¹

(1. 暨南大学水生生物研究所, 广东 广州 510632 2. 广州市海洋与渔业自然保护区管理站, 广东 广州 510405
3. 广州大学生命科学学院, 广东 广州 510235)

摘要: 观察总结了唐鱼的几种繁殖行为, 即占区行为、张鳍行为、对峙行为、撞击行为、攻击行为、求偶行为以及交配行为。同时, 在控温条件下, 用解剖镜和显微镜观察了不同温度条件下唐鱼的胚胎发育, 将唐鱼的胚胎发育过程划分为 29 期。分析了水温变化对唐鱼胚胎发育速度的影响, 唐鱼胚胎发育的最适温度范围为 24~27℃。对唐鱼的保护提出了建议。

关键词: 唐鱼; 繁殖行为; 胚胎发育

中图分类号: Q145+1 文献标志码: A 文章编号: 1674-3075(2008)03-0022-06

唐鱼 (*Tanichtys albonubes* Lin) (陈宜瑜, 1999) 英文名 White Cloud Mountain minnow, 又名白云金丝、红尾鱼, 隶属于鲤形目、鲤科、鲴亚科、唐鱼属, 是国家 II 级重点保护水生野生动物 (汪松, 1998), 也是广东最有代表性的鱼类之一。1932 年, 鱼类学家林书颜首次在白云山发现唐鱼并带往西欧。唐鱼活泼灵巧、娇小艳丽, 具独特的观赏价值, 很快便流传至世界各地, 成为人们喜爱的观赏鱼品种之一。目前普遍认为唐鱼属含有 2 个种, 即 *T. albonubes* 和 *T. micagemmæ* (Freyhof J and F Herder, 2001), 这 2 个种的分布范围都很狭窄 (广东、香港和越南北部) (Lin S Y, 1932; Lin S Y, 1939), 自然种群数量稀少。其中, 唐鱼 (*T. albonubes*) 曾一度被认定为野外绝迹 (汪松, 1998), 但随着野生种群的重新发现 (易祖盛等, 2004), 近几年又成为了热点研究对象。本文通过对唐鱼的观察, 总结了唐鱼的繁殖行为方式, 同时对唐鱼的胚胎发育进行了研究, 以期对唐鱼资源的保育工作提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 唐鱼

唐鱼采自从化市石门公园, 共 200 尾, 体长 2~3 cm。于广州市水生野生动物救护中心水泥池中饲养。

1.2 实验设置

选取成熟的亲鱼, 按雌雄 2:1、3:1、6:2 的比例分别各放养于 1 组水族箱 (50 cm × 50 cm × 50 cm) 中, 在底部铺上一层河沙, 栽有莫丝 (*Vesicularia* sp.), 水体保持循环, 水温为 22~27℃, 用于唐鱼各种繁殖行为的观察。

另按雌雄比例 1:1 放养 1 组唐鱼于塑料箱 (28 cm × 18 cm × 9 cm) 中, 水深 6.5 cm, 水温为 22~27℃, 放凤眼莲 (*Limnoloba minor* Linn) 1 株, 通过配对繁殖, 获得其刚产出的受精卵用于胚胎发育过程的连续观察。

1.3 唐鱼繁殖行为观察

唐鱼繁殖行为观察采用现场目视和录像记录, 重点分析其占区行为、张鳍行为、对峙行为、撞击行为、攻击行为、求偶行为以及交配行为, 每种行为动作最少重复观察 3 次。

1.4 胚胎发育观察

受精卵置于培养皿中培养, 早晚各换 1 次水, 培养水温为 18~30℃。采用双筒解剖镜和显微镜对受精卵发育过程进行连续观察, 同时用适量的胰蛋白酶溶解卵膜, 在 Hank's 液中培养, 并经常更换培养液, 进行补充观察。对每个发育期均根据 Hank's 液中培养的活体标本绘图, 并对各典型特征作显微摄影。

1.5 水温对胚胎发育的影响

在观察胚胎发育的同时, 在控温条件下研究了水温对胚胎发育的影响。水温依次为 30.0、27.0、24.0、21.0 和 18.0℃, 梯度为 3℃, 控温精度 ±0.5℃。同一亲本的受精卵产出后即迅速取出, 分别置于水族箱中在上述 5 个温度下培养。每个温度设 4 个平行组, 每组 20~30 粒受精卵, 以孵出鱼苗占

收稿日期: 2008-10-20

基金项目: 广州市科技攻关引导项目 (2002Z3-E0251)。

通讯作者: 林小涛, E-mail: tlinx@jnu.edu.cn

作者简介: 刘汉生, 1970 年生, 男, 湖南衡阳人, 高级工程师, 博士研究生, 研究方向: 水生生物生理生态学。

受精卵总数的一半为标准统计发育持续时间。整个实验共重复5次。

2 结果

2.1 繁殖行为

2.1.1 雌、雄性成熟外部形态特征 性成熟的雌、雄鱼最明显的特征是吻部发红; 雄鱼体色较雌鱼深而艳丽, 鱼身修长, 各鳍均呈红色, 背鳍和臀鳍较雌鱼的为大; 雌鱼明显较雄鱼肥大, 色彩黯淡, 腹部膨大略带白色。

2.1.2 占区行为 在繁殖期, 雄鱼会选择隐蔽、四周有水草的地方为占区。雄鱼有时会在占区的四周巡逻, 防止其他雄鱼侵入占区。当发现有入侵者的时候, 雄鱼向入侵者张鳍警告或慢慢游向入侵者, 体型较小或者是体色不够鲜艳的入侵者会马上离开; 当入侵者无视张鳍的警告时, 占区雄鱼便马上收鳍, 快速攻击入侵雄鱼的吻部、腹部以及尾部, 或者继续张鳍, 然后用躯体碰撞入侵雄鱼, 直到入侵雄鱼离开为止。在占区的初期阶段(10 min), 雄鱼亦会驱赶或攻击进入占区内的雌鱼, 而后雄鱼不再驱赶进入占区内的雌鱼。

2.1.3 张鳍行为 张鳍即唐鱼同时张开背鳍、胸鳍、腹鳍、臀鳍, 状如扇形。在同性之间张鳍是最基本的防御、挑畔、警告行为; 在异性之间, 张鳍是雄鱼吸引雌鱼的一种炫耀方式, 追逐异性时, 雄鱼会向雌鱼张鳍, 展示自己。

2.1.4 对峙行为 若有2尾雄鱼靠近, 当并列在平行位置时各自尽力张开所有的鳍, 张开的鳍像痉挛样抖动, 有时甚至张开鳃盖。2雄鱼的对峙行为或可能停顿在一个地方(对峙时间短), 或同时向前或向后朝同一方向移动, 对峙的时间延长。

2.1.5 撞击行为 2雄鱼同时张开背鳍、腹鳍和臀鳍并列靠近对峙1~2 min, 然后其中一方或同时用躯体撞击对方的躯体某些部位, 如尾撞击尾、腹部撞击腹部。这种行为多数发生在占区, 有时也发生在雄鱼之间抢夺配偶的时候。

2.1.6 攻击行为 唐鱼将所有的鳍收拢, 紧贴在鱼体上, 快速游向另一雄鱼并攻击对方的尾部、腹部以及嘴部。多发生在占区时, 以达到驱赶的目的。

2.1.7 求偶行为 求偶行为涉及雄鱼之间的挑畔、占领和守护占区。雄鱼尽力张开背鳍、腹鳍、臀鳍和鳃盖在雌鱼周围游动, 吸引、追逐雌鱼等, 整个过程

可分为3个阶段。

第1阶段: 主要是雄鱼之间的张鳍行为。这一阶段很少发生打斗、攻击行为。在张鳍时若有雌鱼游来, 雄鱼便马上收鳍, 然后游向雌鱼, 此时雌鱼多数快速游离, 逃避雄鱼。

第2阶段: 这一时期主要是雄鱼占区、护区。

第3阶段: 雄鱼开始追逐雌鱼。刚开始, 雄鱼向雌鱼张鳍炫耀或在张鳍的同时摆动躯体轻轻拍打雌鱼的躯体或摩擦雌鱼的腹部。

2.1.8 交配行为 当雄鱼与雌鱼配对成功后, 很快地进行交配。雌鱼在水草之间游走, 雄鱼会紧跟在雌鱼的后面。当雌鱼钻到水草里或在水草的上方时, 雄鱼就会与雌鱼进行交尾。交尾时雄鱼从侧面贴近雌鱼, 尾部从下向上卷紧雌鱼尾部, 肛门相贴, 然后瞬间雌鱼排卵、雄鱼射精, 受精过程同时完成。若雄鱼把尾部从下向上卷的时候雌鱼突然游走, 则交配失败。

2.2 胚胎发育

2.2.1 受精卵阶段 唐鱼产粘性卵, 卵的比重大于水, 卵粒遇水后略为膨胀, 饱满且富有弹性, 外形无极性, 接近圆形。不同个体或同一个体所产的卵, 其卵径变化不大。卵无色透明, 未吸水时卵径为0.86~0.89 mm, 遇水后膨胀, 外径平均达1.10 mm, 卵周隙扩大。鱼卵阶段发育期都在粘性的卵膜内进行。观察拍摄胚胎发育期, 从受精卵到心脏搏动共25个发育期(表1、图1)。

2.2.2 仔鱼阶段 唐鱼孵出后依然带卵黄囊供其生长, 从孵出到鳔一室期共4个发育期(表1、图1)。

2.3 水温对胚胎发育的影响

在18、21、24、27和30℃5个温度下, 唐鱼的孵出时间分别为78 h、55 h、42 h、34 h、8 min、32 h。为了定量表示某一温度范围内温度变化对胚胎发育速度的影响, 理论上通常采用速度的温度系数 Q_{10} 值来表示:

$$Q_{10} = \left(\frac{T_o}{T_a} \right)^{\frac{10}{t_a - t_o}}$$

式中 Q_{10} 值代表温度升高10℃时胚胎发育速度加快的倍数, T_o 和 T_a 分别表示温度 t_o 和 t_a 时的孵化时间。有研究表明(陈金平等, 1998), Q_{10} 值接近2时的温度为最适发育温度。由此可以认为, 对于唐鱼, Q_{10} 值为2的温度范围是其胚胎发育的最适温度范围, 即24~27℃。

表 1 唐鱼胚胎发育 (27. 0℃ ±0. 5℃)

Tah 1 Em bryon ic deve lpm ent of *T. albonubes*(27. 0℃ ±0. 5℃)

发育期		各发育期简要特征	发育时间*	图序
Embryonic development stages		Brief characteristics of each embryonic development stage	Time (h: m: in)	Figure ordinal
鱼卵阶段	1. 受精卵 Fertilized egg	刚受精, 卵粒紧靠卵	0: 00	1- 1
	2. 胚盘期 Blastodisc	胚盘隆起	0: 20	1- 2
	3. 2细胞期 2- cells	纵分裂为 2个细胞, 细胞较大	0: 30	1- 3
	4. 4细胞期 4- cells	纵分裂为 4个细胞, 植物极如扁柿形	0: 36	1- 4
	5. 64细胞期 64- cells	垂直分裂至 64个细胞, 动物极盖过植物极	1: 45	1- 5
	6. 128细胞期 128- cells	水平分裂为 128个细胞	2: 00	1- 6
	7. 桑葚期 Morula	细胞细小, 如桑葚状	2: 30	1- 7
	8. 囊胚中期 Mid blastula	囊胚层形成, 变矮	3: 01	1- 8
	9. 囊胚晚期 Late blastula	细胞极小, 原生质网收尽	3: 31	1- 9
	10. 原肠早期 Early gastrula	细胞内卷成胚环, 下包 1/3	4: 51	1- 10
	11. 原肠中期 Mid gastrula	胚层下包 2/3	5: 16	1- 11
	12. 原肠晚期 Late gastrula	胚层下包 4/5	5: 31	1- 12
	13. 神经胚期 Neurula	胚层下包, 余透亮的卵黄栓	6: 41	1- 13
	14. 胚孔封闭 Closure of blastopore	胚孔封闭	7: 16	1- 14
	15. 肌节出现期 Appearance of somite	脊索出现 2对肌节	9: 16	1- 15
	16. 眼基出现 Optic primordium	眼基出现, 肌节 5对	10: 44	1- 16
	17. 尾芽期 Tail bud	尾芽出现, 肌节 12对	13: 18	1- 17
	18. 听囊期 Otic vesicle	听囊出现, 肌节 16对	13: 40	1- 18
	19. 尾泡出现期 Kupffer's vesicle	尾泡出现, 肌节 20对	13: 53	1- 19
	20. 尾鳍期 Caudal fin	受卵膜控制, 尾部上伸, 肌节 22对	16: 58	1- 20
	21. 晶体形成 Formation of eye lens	眼晶体形成, 肌节 24对, 卵黄内凹	18: 39	1- 21
	22. 肌肉效应期 Muscular contraction	肌肉跳动, 肌节 26对	19: 32	1- 22
	23. 心脏原基期 Initial heart	心原基出现, 肌节 28对	20: 00	1- 23
	24. 耳石出现 Appearance of otoliths	耳石出现, 肌节 32对	20: 42	1- 24
	25. 心脏搏动期 Heart pulsation	心脏跳动, 肌节 36对, 尾上伸至头部	34: 08	1- 25
仔鱼阶段	26. 孵出期 Hatching	孵出体伸直, 眼与卵黄囊前部特大	40: 20	1- 26
	27. 胸鳍原基 Rudiment of pectoral fins	胸原基长出, 眼径特大	49: 30	1- 27
	28. 鳔雏形期 Emergence of air bladder	肌节 4+ 14+ 20= 38, 眼大, 黑色素较密	84: 10	1- 28
	29. 鳔一室期 One chamber air bladders	体黑色素多, 眼大, 鳔大, 长于前部	128: 50	1- 29

* 指距受精的时间。22~ 25期胚体于卵膜内卷曲。

3 讨论

3.1 繁殖行为

3.1.1 求偶行为分析 炫耀展示、轻啄在异性之间是雄鱼吸引雌鱼并诱发性反应的行为; 在同性之间则是一种吓唬行为, 也是一种减少能量消耗和避免受伤的仪式化战斗行为。本实验显示, 战斗力最强的雄鱼能最终与雌鱼交配。

求偶中末期, 争夺同一雌鱼引起了同性雄鱼间实力的较量, 最终获胜的雄鱼与雌鱼进行交配。获胜的雄鱼是占区的最有力的保卫者, 可有效驱逐前来抢夺占区的雄鱼, 前提是获胜的雄鱼必须一直在自己的区域里。当原雄鱼回巢发现占区被其他雄鱼占领时, 它可能马上发动攻击重新占区, 但也会因之前追打其他雄鱼消耗过多能量而放弃自己的巢, 重新寻找新的占区。

求偶末期, 雌雄鱼配对成功, 雌鱼在水草之间钻来钻去, 而雄鱼紧跟在后面, 当周围环境十分安静、没有其他唐鱼打扰时, 雌雄唐鱼才会交配产卵。

3.1.2 生殖投资 交配时雄鱼起主导作用, 因而雄鱼在繁殖行为上的投入大于雌鱼, 这与雄鱼在交配中投资相对较多以及产卵前为保卫雌鱼资源的付出较大有关。唐鱼繁殖过程中, 雄鱼的张鳍行为、占区行为、攻击行为和保卫雌鱼等行为与叉尾斗鱼的求偶行为有一定程度的相似。但叉尾斗鱼是典型的雄鱼护卵护幼动物 (谢增兰等, 2006), 唐鱼则不然, 雌、雄唐鱼都会吞食自己的鱼卵, 因此在人工繁殖时唐鱼交配结束后必须将亲鱼捞出。唐鱼是典型的卵生动物, 为水草黏附产卵型鱼类, 其产卵量大; 而鲈形目的斗鱼是泡沫型产卵鱼类, 产卵少, 所以必须通过护幼行为来提高仔鱼的成活率。从这点分析, 雄性叉尾斗鱼的生殖投资要大于唐鱼。

3.1.3 占区的生态学意义 繁殖期的雄鱼占区是催乳激素和雄性激素共同作用的结果,雌、雄鱼能在水中释放吸引异性的化学激素 (Lee C T et al 1979),而且在观察中多次发现求偶过程中雄鱼占区的地方并不一定是将来的产卵地,占区有可能起到了刺激雌鱼性成熟的作用。雄鱼占区、拥有巢穴是为了在抢夺配偶的争夺战中有更大的优势,只有战斗力强的雄鱼才能一直守住自己的巢穴不被抢占,在争夺配偶的战斗中才能取得最后的胜利并与雌鱼配对成功,同时能保护雌鱼不受其他雄鱼的影响。

3.2 胚胎发育

3.2.1 关于胚胎发育过程 唐鱼胚胎发育的特点表现为:1)眼睛特别大,比鲃亚科和雅罗鱼亚科的鱼类都大;2)尾部较长,肌节 $4+14+20=38$ 对,其尾部20对肌节与鳊亚科的鱼类相近,而多于一般鲃亚科和雅罗鱼亚科鱼类尾部肌节的4~6对^①;3)尾泡出现期后于听囊期,这个次序与稀有鮡鲫和银色颌须鲃不同(常剑波等,1995;梁秩燊等,1986);4)相比其它鲤科鱼类,孵出时仔鱼器官分化程度较低,未达胸鳍原基期。这对于唐鱼的仔鱼成活率有一定影响,对水体环境的依赖程度较高,不利于唐鱼的生存。

关于唐鱼的胚胎发育已有一些报道。在与前人实验的相同温度范围内,本实验唐鱼的胚胎发育时间相对较短;卵径也有一些差别,本实验刚受精的卵的卵径为0.86~0.89 mm,小于报道的1.06 mm(陈国柱等,2004;Tetsuya Sado and Seishi Kimura,2005)。

3.2.2 关于温度对胚胎发育的影响 在18~30℃,低温下唐鱼孵出时间明显延长,18℃时的孵化时间达78 h。唐鱼胚胎发育的最适温度范围为24~27℃,此温度下孵化时间为34~42 h。广州地区年平均气温为23.4℃以上,因此唐鱼在广州地区的繁殖可维持较长的时间。

3.3 唐鱼的保护

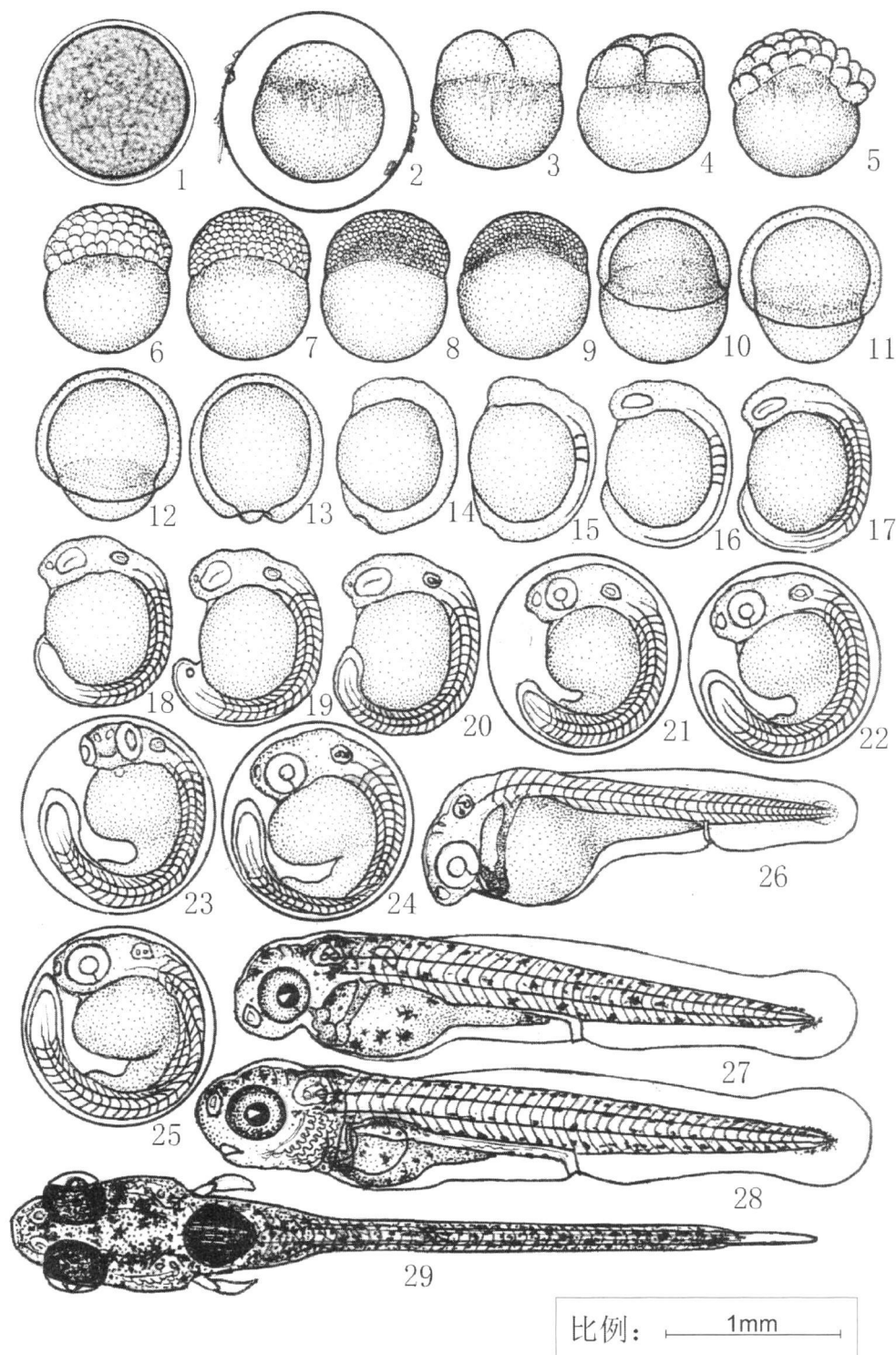
唐鱼作为我国Ⅱ级重点保护水生野生动物,应当切实予以保护。在进行唐鱼野外种群的调查过程中,作者发现保护唐鱼栖息地是最有效的保护措施。由于发展经济,人们往往忽略了溪流中的唐鱼资源,建议在开发山溪进行的环境影响评价工作中,务必有鱼类考察一项,以有利唐鱼自然资源的保护。

参考文献:

- 陈宜瑜. 1999. 中国动物志硬骨鱼纲,鲤形目:中卷[M]//北京:科学出版社.
- 陈金平,樊启学,赵振山. 1998. 南方大口鲶胚胎发育及温度对胚胎发育的影响[J]. 水产学杂志, 11(2): 23-28.
- 常剑波,王剑伟,曹文宣. 1995. 稀有鮡鲫胚胎发育研究[J]. 水生生物学报, 19(2): 97-103.
- 陈国柱,方展强,马广智. 2004. 唐鱼胚胎发育观察[J]. 中国水产科学, 11(6): 489-497.
- 汪松. 1998. 中国动物红皮书[M]//北京:中国科学出版社.
- 易祖胜,陈湘舜,巫锦雄,等. 2004. 野生唐鱼在广东的再发现[J]. 动物学研究, 25(6): 551-555.
- 谢增兰,胡锦矗,郭延蜀,等. 2006. 叉尾斗鱼繁殖行为的观察[J]. 动物学杂志, 41(5): 7-12.
- 梁秩燊,常剑波,陈华. 1986. 珠江银色颌须鲃的产卵习性和胚胎发育[C]//鱼类学论文集:第五辑. 北京:科学出版社.
- Freyhof J and F Hender. 2001. *Tanichthys kagenmae*, a new miniature cyprinid fish from Central Vietnam (Cypriniformes: Cyprinidae) [J]. Ichthyol Exp Br Freshwat 12 (3): 215-220.
- Lee C T, Ingersoll D W. 1979. Social chemical signals in five Belontiidae (Pisces) species [J]. Journal of Comparative and Physiological Psychology 93(6): 1171-1181.
- Lin S Y. 1932. New cyprinid fishes from White Cloud Mountain, Canton [J]. Limnol Sci J 11(3): 379-383.
- Lin S Y. 1939. Description of two new capps from New Territories Hongkong [J]. Hongkong Nat 10 129-132.
- Tetsuya Sado and Seishi Kimura. 2005. Developmental morphology of the cyprinid fish *Tanichthys albonubes* [J]. Ichthyological Research 52 386-391.

(责任编辑 张俊友)

① 梁秩燊,莫瑞林,陈福才,曾小芳. 西江常见鱼类早期发育的分类鉴定及其产卵类型[M]//珠江水系渔业资源调查报告:第六分册. 1985 255-295.



1 受精卵; 2 胚盘期; 3. 2细胞期; 4. 4细胞期; 5. 64细胞期; 6. 128细胞期; 7. 桑葚期; 8. 囊胚中期; 9. 囊胚晚期; 10. 原肠早期; 11. 原肠中期; 12. 原肠晚期; 13. 神经胚期; 14. 胚孔封闭; 15. 肌节出现期; 16. 眼基出现; 17. 尾芽期; 18. 听囊期; 19. 尾泡出现期; 20. 尾鳍期; 21. 晶体形成; 22. 肌肉效应期; 23. 心脏原基期; 24. 耳石出现; 25. 心脏搏动期; 26. 孵出期; 27. 胸鳍原基; 28. 鳔雏形期; 29. 鳔一室期

图 1 唐鱼的胚胎发育

1 Fertilized egg 2 Blastodisc; 3. 2- cells 4. 4- cells 5. 64- cells 6. 128- cells 7. Morula; 8. Mid blastula; 9. Late blastula; 10. Early gastrula 11. Mid gastrula 12. Late gastrula 13. Neurula 14. Closure of blastopore; 15. Appearance of somite; 16. Optic primordium; 17. Tail bud; 18. Otic vesicle; 19. Kupfer's vesicle; 20. Caudal fin; 21. Formation of eye lens; 22. Muscular contraction; 23. Initial heart; 24. Appearance of otoliths; 25. Heart pulsation; 26. Hatching; 27. Rudiment of pectoral fins; 28. Emergence of air bladder; 29. One chamber air bladders

Tab 1 Embryonic development of *T. albonubes*

The Reproductive Behaviors and Embryonic Development of *Tanichthys albonubes*

LIU Han-sheng^{1,2}, YI Zu-sheng³, LIN Xiao-tao²

(1. Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China

2. Guangzhou Management Station of Ocean and Fisheries Natural Reserves, Guangzhou 510405, China

3. Institute of Biodiversity, Guangzhou University, Guangzhou 510235, China)

Abstract Reproductive behaviors of *T. albonubes* were observed and summarized in this paper, including range behavior, stretching fins, confronting collision, attacking courtship and mating. Also, We studied its embryonic development through microscope, divided and illustrated it into 29 developmental stages. The fertilized egg of *T. albonubes* was transparent, adhesive and spherical in shape, measuring 0.86~0.89mm in diameter. Under the water temperature of 27°C ($\pm 0.5^\circ\text{C}$), it took 34 hours and 8 minutes to complete embryonic development. Time for incubation showed a negative correlation to the water temperature. The optimum incubation temperature for *T. albonubes* embryos was between 24°C and 27°C. In addition, we gave some conservative suggestions of *T. albonubes*.

Key words *Tanichthys albonubes*, reproductive behavior, embryonic development