

doi: 10.7541/2022.2021.0292

北极茴鱼胚胎及仔鱼发育

邢君霞¹ 杨茂源² 陈朋¹ 李立伟² 钟馨² 陈立刚²
伍仕焱² 胡军² 郭焱¹

(1. 新疆维吾尔自治区水产科学研究所, 乌鲁木齐 830000; 2. 新疆额尔齐斯河流域开发工程建设管理局, 乌鲁木齐 830000)

摘要: 研究对人工繁殖的北极茴鱼(*Thymallus arcticus grubei*)胚胎发育开展系统观察, 记录分析其胚胎及仔鱼发育各时期的形态特征, 旨在为北极茴鱼的人工繁育和种质资源保护提供必要的基础数据。结果显示, 北极茴鱼受精卵呈圆球形, 金黄色, 沉性卵, 未吸水卵径(2.46±0.14) mm, 吸水卵径(3.14±0.18) mm, 卵黄质内有多个油球。油球的数量和空间分布在胚胎发育过程中发生了规律性变化。在孵化水温(11.06±0.72)℃, 溶氧8.3—9.8 mg/L条件下, 历时301h完成整个胚胎发育过程, 所需积温为3384.84h·℃, 经历合子期、卵裂期、囊胚期、原肠胚期、神经胚期、器官形成期和孵化出膜7个阶段, 共26个时期。北极茴鱼仔鱼尾鳍、胸鳍的分化和眼色素沉积在受精卵胚胎发育后期就已经完成, 背鳍、腹鳍、臀鳍和脂鳍等在胚后发育过程中相继分化。其初孵仔鱼平均全长为(9.33±0.35) mm, 仔鱼卵黄囊呈圆球形, 18日龄时卵黄囊和油球被完全消耗。其早期发育阶段(0—16日龄)的生长特性符合公式: $y=0.0005x^4-0.0201x^3+0.2264x^2-0.3773x+9.6102$ ($R^2=0.9968$)。研究初步阐明了北极茴鱼的胚胎发育和仔鱼发育的时序特征, 为今后的苗种规模化繁育提供了理论基础。

关键词: 胚胎发育; 仔鱼; 形态; 额尔齐斯河; 北极茴鱼

中图分类号: Q174 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2023)04-0648-09



北极茴鱼(*Thymallus arcticus grubei*)隶属鲑形目(Salmoniformes), 鲑科(Salmonidae), 茴鱼亚科(Thymalidae), 茴鱼属(*Thymallus*), 俗称花翅子^[1], 在中国仅分布于新疆北部的额尔齐斯河流域^[2]。北极茴鱼体色鲜艳, 外观华丽, 曾是额尔齐斯河重要土著经济鱼类, 是我国重要的水产种质资源, 具有较高的开发应用和研究价值。近年来, 受过度捕捞、水利工程建设等因素影响, 其野生种群资源量急剧衰退, 于2004年被列为新疆维吾尔自治区Ⅱ级保护鱼类。为了更好地保护北极茴鱼, 有必要开展其人工繁育研究。

目前, 在北极茴鱼的采捕运输^[3]、人工繁殖^[4]、耗氧率和窒息点^[5]及营养成分^[6]等方面有少量的报道, 关于其胚胎发育过程、仔鱼生长特点和影像资料等国内外尚无报道。胚胎发育的研究对人工繁

殖技术具有重要参考价值。本研究在人工繁殖技术获得成功的基础上, 利用显微镜观察的方法分析了人工繁殖的北极茴鱼胚胎及仔鱼发育过程, 描述了其发育各时期的形态特征, 丰富了其繁殖生物学资料, 旨在为北极茴鱼的人工繁育和种质资源保护提供必要的基础数据。

1 材料与方法

1.1 试验材料来源与人工催产

亲鱼驯养 2021年4月至5月对采集于额尔齐斯河支流布尔津河的野生北极茴鱼进行人工繁殖试验。亲鱼在车间内的PE桶内驯养(半径1 m, 高0.8 m)。驯养期间保持流水刺激, 水流速度控制在(0.37±0.10) m/s。水源为地下水, 平均水温为(10.62±0.36)℃, 溶解氧为(9.05±0.75) mg/L。每日投喂3次

收稿日期: 2021-10-26; 修订日期: 2022-05-16

基金项目: 新疆额尔齐斯河流域开发工程建设管理局资助项目; 科技部第三次新疆综合科学考察“阿尔泰山跨境保护地资源环境考察”项目(2022xjkk0800)资助 [Supported by Xinjiang Irtysh River Basin Development Engineering Construction Administration Funded Project; the Third Xinjiang Scientific Expedition Program “Resource and Environmental Investigation of Altai Mountain Transboundary Protected Area” (Grant No. 2022xjkk0800)]

作者简介: 邢君霞(1995—), 女, 硕士研究生; 主要研究方向为渔业资源及鱼类繁育。E-mail: 1625396735@qq.com

通信作者: 陈朋(1983—), 男, 硕士研究生; 主要研究方向为渔业生态与鱼类资源保育。E-mail: cpeng11@sina.com

黄粉虫和大麦虫, 投喂时间为10: 00、14: 30和19: 30。

亲鱼选择 北极茴鱼雌性个体背鳍高小于头长, 背鳍前缘轮廓较方, 有棱角, 背鳍整体形状呈平行四边形; 雄性个体背鳍高大于头长, 背鳍前缘轮廓较圆润, 后部长而高, 整体较高大。雌性个体生殖孔呈圆形, 繁殖季节腹部柔软、圆润饱满, 生殖孔发红或外凸; 雄性个体生殖孔有较小生殖突, 繁殖季节轻压有乳白色精液流出。选取成熟度较好、体表无伤的亲鱼进行人工催产, 本次用于催产的雌鱼平均体重(312.89±53.52) g, 雄鱼平均体重(256.62±42.72) g。

催产剂选择 选择促黄体素释放激素类似物LRH-A₂(100 μg, 宁波三生生物科技有限公司)和地欧酮DOM(100 mg, 宁波三生生物科技有限公司)。雌鱼按照每千克鱼体质量注射LRH-A₂ 5 μg, DOM 5 mg, 间隔24h注射1次, 成熟度较好的雌鱼注射2次相同的剂量, 成熟度相对较差的雌鱼注射3次, 第3次剂量减半。雄鱼剂量减半注射1次, 可以直接挤出精液的不注射催产剂。

人工授精 采用干法受精。鱼体擦拭干净, 轻拍鱼腹部多次, 从上至下将卵子和精液先后挤入盆中, 羽毛顺时针搅拌均匀, 向盆内加入少量生理盐水, 搅动静置3—5min, 使鱼卵充分受精。加入清水, 羽毛轻轻搅拌洗卵2—3次, 后补足清水, 静置40min, 期间换水2次, 使受精卵充分吸水膨胀。待受精卵完全吸水膨胀后计数, 并放置至孵化器中。

孵化 本批共计采卵20000粒, 受精率为65.22%, 孵化率为40.50%。受精卵置于方形孵化槽(长80 cm, 宽50 cm, 高20 cm)进行微流水孵化, 孵化槽上方用遮阳网遮盖, 避免强光照射, 定时挑出死卵。

1.2 胚胎及仔鱼发育观察

受精后8h内, 连续观察, 随后每2h观察1次, 直至出膜。每次随机取30粒以上受精卵进行观察。将受精卵置于培养皿内, 用Motic体式显微镜进行观察和拍摄, 记录各胚胎发育期的形态特征及时序, 同时记录水温。胚胎发育分期方法参考硬骨鱼类胚胎发育分期标准, 胚胎发育的时序划分以50%以上个体发育至各期的时间为标准^[7]。破膜后每隔12h取5尾仔鱼, 放置培养皿中MS222麻醉后, 用游标卡尺[中国桂林数显卡尺, 精度(0—300) mm]测量全长, 记录特征。

胚胎发育各阶段积温按以下公式计算^[7]:

$$K = N \times T$$

式中, K 为积温, h·°C; N 为发育至某一阶段所经历的时间, h; T 为该发育阶段的平均温度, °C。

卵黄囊体积(V)计算公式^[8]:

$$V = 4/3 \times \pi \times L/2 \times (D/2)^2$$

式中, L 为卵黄囊长径, D 为短径。

1.3 数据分析

胚胎发育图片采用Photoshop CS10.0软件进行裁剪和编排, 数据用Excel 2007处理, 以“平均值±标准差(mean±SD)”表示, 运用Excel 2007进行线性回归分析, 绘制仔鱼生长曲线和仔鱼卵黄囊体积与出膜天数关系的曲线。

2 结果

2.1 北极茴鱼受精卵胚胎发育

北极茴鱼成熟卵为圆球形, 微黏性, 沉性卵, 卵粒呈金黄色, 卵黄质内有分散状油球, 呈均匀分布(图版 I -1), 平均卵径为(2.46±0.14) mm, 吸水后平均卵径为(3.14±0.18) mm, 较吸水前增大了27.64%。水温(11.06±0.72)°C, 溶解氧8.3—9.8 mg/L, 历时301h完成胚胎发育过程, 所需积温为3384.84h·°C。发育各阶段积温见表1, 各发育时期形态特征见表2。北极茴鱼的胚胎发育时序主要过程可分为合子期、卵裂期、囊胚期、原肠期、神经胚期、器官分化期和孵化出膜阶段。根据形态特征变化划分为26个时期。

合子期: 受精后20min, 受精卵吸水膨胀, 卵周隙逐渐增大, 胞质活动被激活, 原生质逐渐向动物极一端聚集。受精后2h, 油球逐渐集中于动物极一端。受精后约4h, 动物极一端出现帽状胚盘, 胚盘颜色较深(图版 I -2)。

卵裂期: 分裂方式属盘状卵裂。受精后6h10min, 开始第1次卵裂, 胚盘顶部中间产生一条裂沟, 裂沟间隙逐渐增大, 胚盘分裂为2个等大的细胞(图版 I -3)。受精后7h25min开始第2次卵裂, 与第1次卵裂的裂沟垂直相交, 形成4个大小相似的细胞(图版 I -

表1 北极茴鱼发育各阶段积温

Tab. 1 Temperatures of *T. arcticus grubei* at different stages of embryonic development

发育时期 Development stage	经历时长 Elapsed time (h)	平均温度 Average temperature (°C)	积温 Accumulative temperature (h·°C)	图版 I Plate I
胚盘形成期	4h	10.80	43.20	1—2
卵裂期	10h10min	12.01	122.14	3—9
囊胚期	32h45min	12.26	401.52	10—12
原肠胚期	24h35min	11.90	292.50	13—15
神经胚期	11h30min	11.41	131.22	16—17
器官分化期	140h	10.99	1538.60	18—24
孵化出膜期	78h	10.97	855.66	25—26

4)。受精后8h15min进行第3次分裂,在平行于第1次卵裂的裂沟的两侧各出现一条裂沟,形成8个形状、大小略有差异的细胞(图版 I -5)。受精后9h20min进行第4次分裂,在平行于第2次卵裂的裂沟的两侧各出现一条裂沟,形成16个形态各异的细胞(图版 I -6)。受精后10h50min进行第5次分裂,胚盘分层,细胞分裂不完全同步,形成32个细胞(图版 I -7)。受精后12h50min进行第6次分裂,细胞层次模糊不清,形成64个细胞(图版 I -8)。随着细胞继续分裂,细胞界限模糊不清,细胞多层排列,受精后14h10min,进入多细胞期(图版 I -9)。在卵裂期间,油球高密度集中分布在动物极一端,油球数量多且体积较小,排列紧密。

囊胚期:受精后23h,胚盘高度逐渐增加,形成隆起的囊胚,进入囊胚早期,其高度约为受精卵半径的1/4(图版 I -10)。受精后32h15min,胚盘高度下降,其高度约占受精卵半径的1/5,进入囊胚中期

(图版 I -11)。受精后46h55min,胚盘向扁平发展,胚盘高度明显降低,其高度约占受精卵半径的1/6,进入囊胚晚期(图版 I -12)。油球从囊胚晚期开始随胚盘的下移而向植物极移动。一部分受精卵发育至囊胚晚期后停止发育。

原肠胚期:在受精后53h10min,胚盘边缘细胞开始向植物极方向延伸、下包,在下包的同时胚盘边缘的细胞内卷、四周边缘增厚形成胚环的雏形,胚盘下包达卵黄直径的1/3,胚胎进入原肠早期(图版 I -13)。胚层细胞继续向下延伸和内卷,在胚环上出现加厚隆起的部分,形成胚盾,在受精后61h20min,下包达卵黄直径的1/2,进入原肠中期(图版 I -14)。受精后约71h30min,胚层细胞下包至卵黄直径的2/3,胚盾明显延长,进入原肠晚期(图版 I -15)。在原肠胚期间,油球随着胚层细胞的下包运动逐渐向植物极移动,油球排列逐渐稀疏,数量逐渐减少,融合后体积变大。

表 2 北极茴鱼发育时序及主要特征
Tab. 2 Embryonic development of *T. arcticus grubei*

发育时期 Development stage	受精后时间 Time after fertilization	主要特征 Developmental characteristics	图版 I Plate I
受精卵	0	圆球形,微黏性,沉性卵,金黄色,多个分散状油球均匀分布其中	1
胚盘期	4h	受精卵吸水膨胀后形成卵周隙,原生质集中于动物极形成胚盘	2
2细胞期	6h10min	第1次分裂,形成两个大小相同的细胞,油球高密度集中分布在细胞体下方	3
4细胞期	7h25min	第2次分裂,形成2行2列排布的4个大小基本相同的细胞	4
8细胞期	8h15min	第3次分裂,形成2行4列排布的8个大小略有差异的细胞	5
16细胞期	9h20min	第4次分裂,形成4行4列排布的16个大小略有差异的细胞	6
32细胞期	10h50min	第5次分裂,形成4行8列排布的32个大小略有差异的细胞	7
64细胞期	12h50min	第6次分裂,分裂时间不完全同步,形态大小有差异,出现重叠排布的多个细胞	8
多细胞期	14h10min	细胞数量增多,体积变小,细胞界限模糊但仍可分辨	9
囊胚早期	23h	细胞界限模糊,表面趋于平滑,胚盘隆起达到最高	10
囊胚中期	32h15min	胚盘高度有所下降	11
囊胚晚期	46h55min	胚盘向扁平发展,高度明显降低,胚盘边缘的细胞开始向植物极下包,油球开始向植物极转移	12
原肠早期	53h10min	胚盘细胞延伸至卵黄直径的1/3处,油球随着胚体下包逐渐向植物极方向转移	13
原肠中期	61h20min	胚盘下包至卵黄直径的1/2处,胚环、胚盾形成	14
原肠晚期	71h30min	胚盘下包至卵黄直径的2/3处,胚盾变厚,油球随着胚体下包继续向植物极方向转移	15
神经胚期	76h30min	胚盘下包至卵黄约4/5处,胚胎背部形成神经板,卵黄栓出现,油球基本均匀分布于整个卵黄囊内	16
胚孔封闭期	83h	胚孔封闭,胚层完全覆盖卵黄栓,外包运动结束,胚体前部隆起	17
脑部分化期	95h	脑部开始分化	18
眼囊出现期	117h	胚体头部两侧出现一对椭圆形突起	19
胸鳍芽出现期	133h	两侧胸鳍芽出现	20
尾芽出现期	142h	尾部和卵黄囊分离,尾芽出现	21
晶体出现期	159h	眼囊中可以看到明显的晶体轮廓	22
尾鳍出现期	166h	尾鳍出现,胚体扭动	23
眼色素沉积期	172h	肉眼可观察到眼部有黑色素沉积,耳囊内可观察到耳石	24
循环期	223h	可见心脏跳动和血液流动,胚体扭动剧烈,胚体在卵膜内转动	25
出膜期	301h	胚体在卵膜内剧烈扭动,破膜而出	26

神经胚期: 受精后76h 30min, 胚层细胞下包达卵黄直径的4/5, 胚环缩小, 受精卵形状发生了变化, 植物极一端卵黄外露形成卵黄栓, 外胚层分化形成神经板, 胚盾中央增厚, 胚体轮廓清晰(图版 I-16)。受精后83h, 胚层下包完全, 胚孔封闭, 受精卵形状恢复为圆球形。油球基本呈均匀分布, 排列稀疏。

器官分化期: 受精后95h, 胚体前端开始隆起, 发育成为前脑、中脑和后脑(图版 I-18)。受精后117h, 胚体头部两侧开始出现一对椭圆形眼囊(图版 I-19)。受精后133h, 头部后方的两侧出现胸鳍芽(图版 I-20)。受精后142h, 胚体延长, 包围卵黄囊半周, 胚体尾部与卵黄囊分离, 形成尾芽(图版 I-21)。受精后159h, 在眼囊中可以看到晶体轮廓(图版 I-22)。受精后166h, 尾部与卵黄明显脱离, 尾鳍形成(图版 I-23)。受精172h, 眼部有肉眼可见的明显的黑色素沉积, 眼囊逐渐变黑(图版 I-24a), 后脑两侧可观察到两个椭圆形耳囊内有耳石(图版 I-24b)。在器官分化期间, 油球呈均匀分布, 排列稀疏, 数量减少。

孵化出膜期: 受精后223h, 进入循环期, 在卵黄囊前部可观察到心脏跳动, 频率约115次/min, 血液呈红色, 血液循环清晰可见。尾部剧烈扭动, 使胚体在卵膜内频繁转动(图版 I-25)。受精后301h, 胚体于卵膜内围绕卵黄约一圈, 卵膜变薄变软, 胚体尾部剧烈摆动, 卵膜最终破裂, 头部先出膜(图版 I-26)。孵化期间油球呈均匀分布, 排列稀疏, 数量进一步减少。

2.2 北极茴鱼仔鱼卵黄囊的吸收情况及生长发育特征

初孵仔鱼呈黄色, 全长为 (9.33 ± 0.35) mm, 头部与身体平直, 侧卧水中, 不能游动, 卵黄囊呈圆球形, 体积 (5.30 ± 0.33) mm³, 约占鱼体的4/5, 多个油球散布于卵黄囊内。心脏呈红色, 位于卵黄囊前端, 血管环绕卵黄囊一周, 躯干内可观察到清晰的红色血液流动。眼囊呈黑色, 体表可观察到较少的星状浅黑色素, 尾部被鳍膜完全包围, 呈尖锥状(图版 II-1)。

4日龄时仔鱼沉于水底, 无游泳能力, 仅作间歇性上浮游动, 口裂张合频繁, 卵黄囊消耗60%, 体积明显减小, 呈椭圆形, 眼囊颜色加深, 头部、背部及卵黄囊表面的星状黑色素增多。尾椎略微上翘(图版 II-2)。

5日龄时, 胸鳍增大, 呈扇形轮廓, 可向外垂直张开, 鱼鳔充气, 开始缓慢短距离平游。7日龄时仔鱼有较强的游动能力, 眼球完全变为黑色, 卵黄囊进一步减小, 呈锥形, 头部、背部的黑色素形成黑色斑点, 肛门原基形成, 尾椎上翘明显(图版 II-3)。

10日龄时, 卵黄囊明显变小, 呈纺锤形, 约占鱼

体的1/6, 体表的黑色斑点呈散点状分布, 鳃盖有节律地开合, 体表逐渐出现黄色素, 尾鳍开始出现放射丝。消化道逐渐贯通, 肠道开始膨大, 肠道内可观察到黄色内容物(图版 II-4)。

13日龄时, 鱼体摄食卤虫后, 腹部膨大, 肠道内容物呈棕红色。体表呈棕黄色, 腹部出现银白色光质, 尾鳍鳍条数量增加, 眼囊开始出现虹膜环, 环绕于晶状体周缘(图版 II-5)。

17日龄时, 卵黄囊即将消耗殆尽, 随着捕食卤虫的能力增强, 鱼体内的食物充塞度明显增加, 尾鳍增大, 鳍条数量约为18条, 肉眼可观察到背鳍、臀鳍、腹鳍开始分化, 背鳍鳍条数量约为11条, 呈淡黄色。体表棕黄色更加明显, 虹膜环明显变宽, 呈亮蓝色, 虹膜环约占眼球面积的2/3(图版 II-6)。

23日龄时, 体表覆盖不规则分布的黑色斑点, 体色加深, 尾鳍加宽, 呈扇形, 尚未分叉, 尾鳍鳍条数量约20条, 背鳍鳍条数量约为17条, 尚未出现鳞片的分化(图版 II-7)。

52日龄时, 鱼体呈黄褐色, 鳃部、侧线下方至腹部有银色光质。脂鳍已分化, 尾鳍分叉, 尾鳍鳍条数量约24条, 背鳍鳍条数量约21条, 鳞片尚未出现(图版 II-8)。

卵黄囊体积与日龄的关系如图1所示, 符合公式: $y=0.0219x^2-0.7109x+5.7453$ ($R^2=0.9854$), 其中,

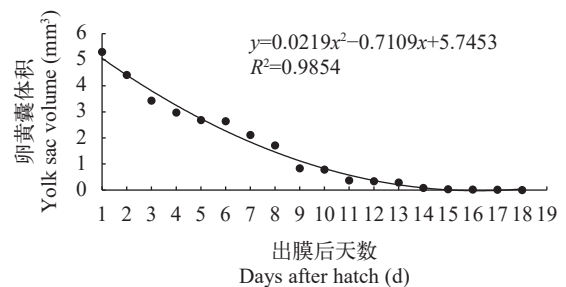


图1 北极茴鱼仔鱼卵黄囊体积与出膜天数的关系

Fig. 1 Relationship between yolk sac volume and days of hatching of *T. arcticus grubei*

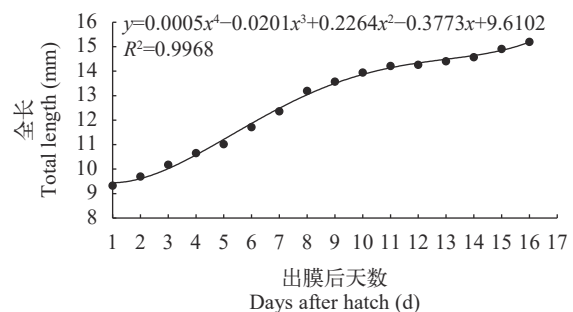


图2 北极茴鱼前期仔鱼生长曲线

Fig. 2 The early growth curve of *T. arcticus grubei*

y 为卵黄囊体积(mm^3), x 为日龄(d)。各日龄北极茴鱼仔鱼全长变化曲线的回归分析结果显示(图 2), 北极茴鱼早期发育阶段(0—16日龄)的生长特性符合公式: $y=0.0005x^4-0.0201x^3+0.2264x^2-0.3773x+9.6102(R^2=0.9968)$, 其中 y 为全长(mm), x 为日龄(d)。

3 讨论

3.1 北极茴鱼人工繁殖特点

结合人工繁殖试验推测, 北极茴鱼在自然环境的繁殖时间为4月中下旬至5月中旬, 水温约为8—11℃, 与茴鱼科的黑龙江茴鱼(*Thymallus arcticus grubei* Dybowski)^[9]和鸭绿江茴鱼(*Thymallus arcticus yaluensis* Mori)^[10]的产卵时间基本一致。除了把握合适的催产时机外, 亲鱼性腺的质量对人工繁殖的成败也有重大的影响。本次人工繁殖试验发现, 北极茴鱼的性腺发育成熟时间不同步, 需要通过注射催产药物进行人工催产。鱼类性腺的成熟度与亲鱼培育环境及饵料密切相关, 培育环境包括水温、水流等重要影响因素。北极茴鱼自然种群生活在温度低于13℃的山间溪流中, 有逆流顶水的习性。在亲鱼培育及催产期间, 人工模拟自然生境时, 要加大水流刺激促进性腺成熟。本试验中的亲鱼培育水源为地下水, 水温低于13℃, 通过水泵抽水冲击, 保持(0.37±0.10) m/s的水流刺激。同时, 在亲鱼培育期间强化营养, 丰富投喂的饵料种类, 不局限于黄粉虫和大麦虫等昆虫资源, 还可以投喂鲜活的饵料鱼。通过以上措施满足亲鱼发育所需的水温、水流和营养三大需求, 提高亲鱼精子和卵子的质量, 从而提高受精率和孵化率。

3.2 北极茴鱼胚胎发育的特点

北极茴鱼的胚胎发育特征遵循“卵裂-胚体形

成-器官分化-孵化出膜”的顺序。与大部分硬骨鱼类相同, 北极茴鱼胚胎发育在器官分化期历时最久, 占总孵化时长的34.55%, 所需积温最高, 其次是孵化出膜期, 占总孵化时长的25.91%, 出膜期持续2—3d, 出膜时间不同步。北极茴鱼很多器官在胚胎发育后期就已经分化形成, 如尾鳍和胸鳍等, 眼色素沉积也在胚胎发育过程中完成。出膜后, 背鳍、腹鳍和臀鳍相继分化, 脂鳍最后分化, 这与哲罗鱼(*Hucho taimen*)^[11]、秦岭细鳞鲑(*Brachymystax lenok tsinlingensis*)^[12]、尖吻细鳞鲑(*Brachymystax lenok*)^[13]和虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)^[14]类似。研究指出, 影响鱼类孵化时长和所需积温的主要因素为水温和卵径, 在适温范围内, 水温与胚胎发育速度呈正相关, 水温对孵化时长和所需积温的影响要大于卵径, 卵径则是决定初孵仔鱼全长的重要因素^[11, 15, 16]。与其他鲑形目鱼类相比(表 3), 北极茴鱼孵化温度与秦岭细鳞鲑相近, 但孵化时长和积温要低于秦岭细鳞鲑, 推测是由于秦岭细鳞鲑的卵径较大, 则鱼类孵化的时长和积温越高^[11]。黑龙江茴鱼在水温6.9—7.8℃条件下, 历时408h出膜, 所需积温为2808h·℃^[9], 北极茴鱼孵化温度高于黑龙江茴鱼, 胚胎发育速度更快, 而所需总积温高于黑龙江茴鱼。北极茴鱼的卵径和初孵仔鱼长度远小于鲑科鱼类, 与茴鱼科鱼类较为接近(表 3)。

3.3 油球在胚胎发育过程中的规律性转移及作用

在北极茴鱼鱼卵中不仅有卵黄囊, 在卵黄质中还分布着油球。油球一般存在于海产硬骨鱼类卵, 如大西洋鲑(*Salmo salar*)^[18]和多纹钱蝶鱼(*Selenotoca multifasciata*)^[19], 而在少数的淡水鱼类如哲罗鱼^[13]、虹鳟^[16]和白斑狗鱼(*Esocox lucius Linnaeus*)^[20]等卵黄囊也有油球分布。油球在北极茴鱼胚胎发

表 3 北极茴鱼与其他鲑形目鱼类的比较

Tab. 3 Comparison between *T. arcticus grubei* and other *Salmoniformes*

种类 Species	孵化时间 Duration from fertilization to hatching (h)	平均温度 Water temperature (°C)	总积温 Accumulated temperature (°C·h)	吸水后卵径 Egg diameter after water absorption (mm)	出膜仔鱼全长 Body length at hatching (mm)
北极茴鱼 <i>T. arcticus grubei</i>	301.00	11.06	3384.84	3.14	9.33
黑龙江茴鱼 <i>T. arcticus grubei</i> Dybowski ^[9]	408.00	7.35	2808.00	3.19	8.78
鸭绿江茴鱼 <i>T. arcticus yaluensis</i> Mori ^[10]	600.00	7.50	4800.00	3.00	10.00
哲罗鱼 <i>H. taimen</i> ^[11]	839.00	7.50	6292.56	5.55	18.45
秦岭细鳞鲑 <i>B. lenok tsinlingensis</i> ^[12]	408.00	11.03	4640.40	4.25	9.64
虹鳟 <i>O. mykiss</i> ^[14]	1248.00	6.30	7874.88	5.24	16.51
白点鲑 <i>S. leucomaenis</i> ^[17]	1944.00	6.14	10173.00	6.17	17.89

育的整个环节中随着细胞/胚体的空间变化而转移,油球的数量和空间分布经历了规律性的变化:在受精卵-卵裂期-囊胚期过程中,油球在卵黄囊内由均匀分布到高密度集中地分布在胚盘细胞下方,直到囊胚晚期,胚体开始下包运动开始,油球跟随胚体的下包而向植物极方向转移,至胚孔封闭期,油球又呈均匀分布在卵黄囊内。油球转移的过程中发生了相互融合,油球体积变大,在褐鳟(*Salmo trutta fario*)^[21]和虹鳟^[22]的研究中认为,卵黄渗透性的改变、卵黄蛋白质和数量的变化是导致油球物理属性改变和相互之间融合的主要因素。本研究表明,油球的转移现象多数发生在胚胎发育的早期阶段,在胚孔封闭之前转移最为频繁,这与Ahlstrom等^[23]在胡瓜鱼(*bathylagid smelts*)的研究结论一致,同样地,油球在胡瓜鱼的胚胎发育期间经历了显著的转移,不同物种之间油球的转移模式和融合程度是不同的。

油球是浓缩的能量储存体,其脂类的能量密度大约是蛋白质或碳水化合物的两倍^[24],在胚胎早期发育过程中主要被用作新陈代谢的底物^[25,26],在低温条件下,冷水鱼类胚胎发育至出膜通常需要较长的时间,油球中的脂类作为储能物质能在胚胎发育过程中发挥更持久的供能作用。油球除了具有供能作用外,在Baras等^[25]的研究中表明,油球在淡水中起到流体静压提升的作用,作为一种繁殖策略,使初孵鱼获得更大的浮力,从而在上层水体获得更多的氧气。根据油球随胚体位置的变化发生转移的现象,推测油球还具有保护胚胎的作用,降低因水流冲击和剧烈震动等不利的外界因素对胚胎造成的损害。

3.4 北极茴鱼仔鱼发育和生长特点

北极茴鱼初孵仔鱼全长为 (9.33 ± 0.35) mm,与秦岭细鳞鲑和黑龙江茴鱼接近,北极茴鱼初孵仔鱼全长大约是其卵径的4倍,与殷名称^[27]的结论相符。北极茴鱼仔鱼的卵黄囊在2—9日龄期间被仔鱼快速消耗,仔鱼生长迅速,10—18日龄消耗较缓慢,仔鱼生长速度趋于平缓,18日龄时卵黄囊被完全消耗。北极茴鱼仔鱼在1—10日龄时为内源性营养阶段,11日龄开始摄食卤虫,开口摄食时间与秦岭细鳞鲑^[14]和尖吻细鳞鲑^[15]的主动摄食时间相近。在11—17日龄为混合性营养阶段,当仔鱼处于内源性营养到外源性营养的转换期时,对外源性食物的摄取有过渡期,且此阶段卵黄囊已消耗殆尽,内源性营养不足以维持仔鱼正常生长所需的能量,造成此阶段仔鱼生长缓慢,因此,前期仔鱼生长曲线呈非线性生长。同时,此阶段也是饵料保障和仔

鱼器官发育的共同作用而造成仔鱼大量死亡的一个危险期^[28]。18日龄卵黄囊完全消失,开始进入外源性营养阶段,与黑龙江茴鱼仔鱼20日龄完全消耗卵黄囊的结论基本一致^[9]。仔鱼的初次摄食时间主要与种类、卵黄囊消失时间、消化器官的发育、水温和开口饵料的选择等有关^[29],仔鱼开口初期摄食能力差,把握仔鱼的开口时机和选择适口的饵料,对仔鱼的成活率有很大的影响^[30]。

致谢:

感谢中国科学院水生生物研究所叶少文对本文提出宝贵指导意见!

参考文献:

- [1] Ren M L, Guo Y, Zhang R M, *et al.* Fisheries Resources and Fishery of the Ertixhe River in China [M]. Urumqi: Xinjiang Science, Technology and Public Health Press, 2002: 68-70. [任慕莲, 郭焱, 张人铭等. 中国额尔齐斯河鱼类资源及渔业 [M]. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 2002: 68-70.]
- [2] Guo Y, Zhang R M, Cai L G, *et al.* Xinjiang Fish Fauna [M]. Urumqi: Xinjiang Science and Technology Press, 2012: 50-51. [郭焱. 新疆鱼类志 [M]. 乌鲁木齐: 新疆科学技术出版社, 2012: 50-51.]
- [3] Xiang W, Cao G. The harvesting and transportation technology of wild *Thymallus arcticus grubei* [J]. *China Fisheries*, 2010, 4(11): 59-60. [向伟, 曹恭. 野生北极茴鱼的捕捞及运输技术 [J]. *中国水产*, 2010, 4(11): 59-60.]
- [4] Xiang W. Preliminary study on artificial propagation technology of *Thymallus arcticus grubei* [J]. *Scientific Fish Farming*, 2011(11): 11. [向伟. 北极茴鱼人工繁殖技术初步研究 [J]. *科学养鱼*, 2011(11): 11.]
- [5] Xiang W. Studies of *Thymallus arcticus grubei* on the oxygen consumption rate and suffocation point [J]. *Journal of Aquaculture*, 2014, 35(7): 30-32. [向伟. 北极茴鱼亲鱼耗氧率和窒息点的研究 [J]. *水产养殖*, 2014, 35(7): 30-32.]
- [6] Liang Y Z, Wei D M, Xiang W, *et al.* Analysis and evaluation of nutritional components of the muscle for *Thymallus arcticus* [J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2016, 37(3): 343-347. [梁永增, 魏冬梅, 向伟, 等. 北极茴鱼肌肉营养成分分析 [J]. *食品工业科技*, 2016, 37(3): 343-347.]
- [7] Li X. Animal Histology Embryology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2005: 324-350. [李霞. 水产动物组织胚胎学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 324-350.]
- [8] Shao J C, Liu C L, Qin F, *et al.* Observation on embryonic and larval development of *Culter alburnus* of Hanjiang River [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2016, 35(6): 111-116. [邵建春, 刘春雷, 秦芳, 等.]

- 汉江地区翘嘴鲌胚胎及仔鱼发育观察 [J]. 华中农业大学学报, 2016, **35**(6): 111-116.]
- [9] Han Y, Zhang L L, Zhao J W, *et al.* Embryonic development and larvae, fry and juvenile growth of *Amur grayling* [J]. *Freshwater Fisheries*, 2009, **39**(4): 17-21. [韩英, 张澜澜, 赵吉伟, 等. 黑龙江茴鱼胚胎的发育及仔、稚、幼鱼的生长 [J]. *淡水渔业*, 2009, **39**(4): 17-21.]
- [10] Sun K, Xia K L, Lin C F. Artificial propagation of *Amur grayling* [J]. *Journal of Economic Animal*, 2013, **17**(4): 221-224. [孙锴, 夏克立, 林崇峰. 鸭绿江茴鱼人工繁殖技术的研究 [J]. *经济动物学报*, 2013, **17**(4): 221-224.]
- [11] Zhang Y Q, Yin J S, Jia Z H, *et al.* The embryonic and larval development in Taimen *Hucho taimen* [J]. *Journal of Dalian Fisheries 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 [J]. *大连水产学院学报*, 2008, **23**(6): 425-430.]
- [12] Shi D L, Wei Q W, Sun Q L, *et al.* Early ontogenesis of *Brachymystax lenok tsinlingensis* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2012, **19**(4): 557-567. [施德亮, 危起伟, 孙庆亮, 等. 秦岭细鳞鲑早期发育观察 [J]. *中国水产科学*, 2012, **19**(4): 557-567.]
- [13] Du J, Xu G F, Han Y, *et al.* Development of embryos, larvae, fry and juveniles in *lenok Brachymystax lenok* [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2010, **25**(5): 379-385. [杜佳, 徐革锋, 韩英, 等. 尖吻细鳞鲑胚胎及仔、稚、幼鱼发育的研究 [J]. *大连海洋大学学报*, 2010, **25**(5): 379-385.]
- [14] Huang J S, Fan Z T, Jia Z H, *et al.* The observation method of sinkable and large diameter egg and the embryonic development of *Oncorhynchus mykiss* [J]. *Journal of Economic Animal*, 2005, **9**(4): 235-238. [黄金善, 范兆廷, 贾忠贺, 等. 沉性大卵径鱼卵的观察方法与虹鳟的胚胎发育 [J]. *经济动物学报*, 2005, **9**(4): 235-238.]
- [15] Kupren K, Mamcarz A, Kucharczyk D, *et al.* Influence of water temperature on eggs incubation time and embryonic development of fish from genus *Leuciscus* [J]. *Polish Journal of Natural Science*, 2008, **23**(2): 461-481.
- [16] Martell D J, Kieffer J D, Trippel E A. Effects of temperature during early life history on embryonic and larval development and growth in haddock [J]. *Journal of Fish Biology*, 2005, **66**(6): 1558-1575.
- [17] Zhang Y Q, Liu Y, Wang B Q, *et al.* The embryonic and larval development in *Salvelinus leucomaenis* [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2010, **45**(5): 111-120. [张永泉, 刘奕, 王炳谦, 等. 白点鲑胚胎与仔鱼发育 [J]. *动物学杂志*, 2010, **45**(5): 111-120.]
- [18] Battle H I. The embryology of the Atlantic salmon (*Salmo salar* Linnaeus) [J]. *Canadian Journal of Research*, 1944, **22d**(5): 105-125.
- [19] Qiao D L, Li S F, Ling Q F, *et al.* Development of embryo and yolk-sac stage larva of white spot pike, *Esox lucius* [J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2005, **14**(1): 12-18. [乔德亮, 李思发, 凌去非, 等. 白斑狗鱼胚胎和卵黄囊期仔鱼的发育 [J]. *上海水产大学学报*, 2005, **14**(1): 12-18.]
- [20] Liu J Y, Li Q, Sun Y Q, *et al.* Embryonic and post-embryonic development of *Selenotoca multifasciata* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2021, **28**(8): 978-987. [刘鉴毅, 李琪, 孙艳秋, 等. 多纹钱蝶鱼胚胎发育及胚后发育观察 [J]. *中国水产科学*, 2021, **28**(8): 978-987.]
- [21] Mansour N, Lahnsteiner F, Patzner R A. Distribution of lipid droplets is an indicator for egg quality in brown trout, *Salmo trutta fario* [J]. *Aquaculture*, 2007, **273**(4): 744-747.
- [22] Lahnsteiner F. Morphological, physiological and biochemical parameters characterizing the over-ripening of rainbow trout eggs [J]. *Fish Physiology and Biochemistry*, 2000, **23**(2): 107-118.
- [23] Ahlstrom E. Remarkable movements of oil globules in eggs of bathylagid smelts during embryonic development [J]. *Journal of the Marine Biological Association*, 1969, **11**(1&2): 206-217.
- [24] Jobling M. Fish bioenergetics [J]. *Oceanographic Literature Review*, 1995, **9**(42): 785.
- [25] Baras E, Arifin O Z, Slembrouck J, *et al.* Oil globule size in fish eggs: a matter of biome and reproductive strategy [J]. *Fish and Fisheries*, 2018, **19**(6): 996-1002.
- [26] Wiegand M D. Composition, accumulation and utilization of yolk lipids in teleost fish [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1996, **6**(3): 259-286.
- [27] Yin M C. Fish Ecology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995: 142-144. [殷名称. 鱼类生态学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 142-144.]
- [28] Yin M C. Advances and studies on early life history of fish [J]. *Journal of Fisheries of China*, 1991, **15**(4): 348-358. [殷名称. 鱼类早期生活史研究与其进展 [J]. *水产学报*, 1991, **15**(4): 348-358.]
- [29] Yin M C. Feeding ability and growth of the yolk-sac larvae of north sea herring [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1991, **22**(6): 554-560. [殷名称. 北海鲱卵黄囊期仔鱼的摄食能力和生长 [J]. *海洋与湖沼*, 1991, **22**(6): 554-560.]
- [30] Yang J, Geng L W, Wang Y, *et al.* Embryonic and larval-juvenile developmental characteristics of *Pseudaspius leptocephalus* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, **45**(3): 636-644. [杨建, 耿龙武, 王雨, 等. 拟赤梢鱼的胚胎发育和仔稚鱼生长特性观察 [J]. *水生生物学报*, 2021, **45**(3): 636-644.]

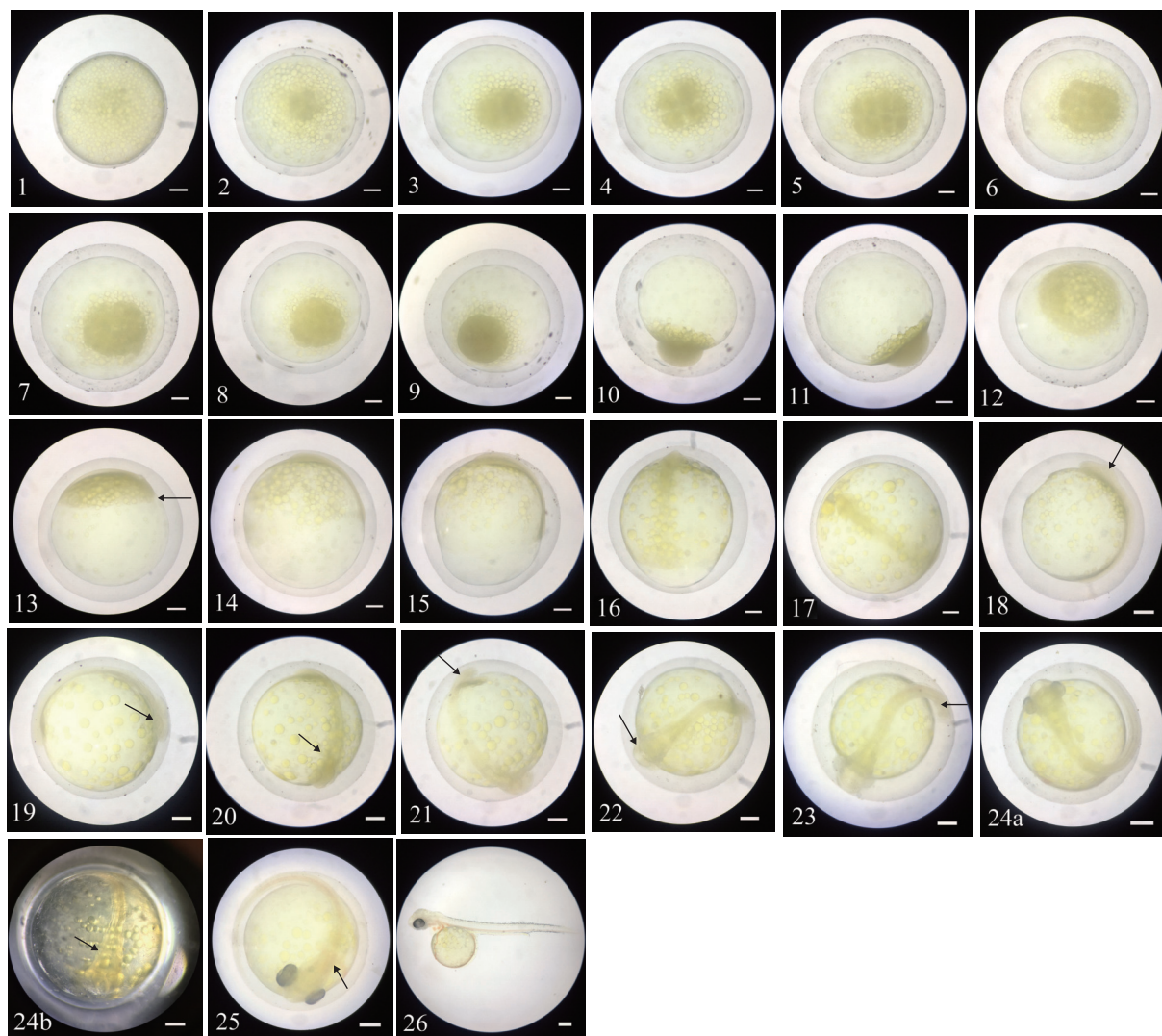
EMBRYONIC AND LARVAL DEVELOPMENTAL CHARACTERISTICS OF *THYMALLUS ARCTICUS GRUBEI*

XING Jun-Xia¹, YANG Mao-Yuan², CHEN Peng¹, LI Li-Wei², ZHONG Xin², CHEN Li-Gang²,
WU Shi-Yan², HU Jun² and GUO Yan¹

(1. Institute of Fisheries Research of Xinjiang Uygur Autonomous Region, Urumqi 830000, China; 2. Xinjiang Irtys River Basin Engineering Construction and Development Administration, Urumqi 830000, China)

Abstract: *Thymallus arcticus grubei* is only distributed in the Irtys River basin in northern Xinjiang Uygur Autonomous Region in China. In recent years, due to overfishing and construction of water conservancy projects, its resources have declined sharply. It was listed as a second-level protected fish in Xinjiang Uygur Autonomous Region in 2004. This research carried out systematic observations on the embryonic development of artificially propagated *Thymallus arcticus grubei*, and recorded and analyzed the morphological characteristics of their embryos and larvae at various stages of development, aiming to provide necessary basic data for the breeding of *Thymallus arcticus grubei* and resource protection. The results showed that the fertilized eggs of *Thymallus arcticus grubei* were spherical, golden yellow, sinking eggs, unabsorbed eggs diameter (2.46 ± 0.14) mm, water-absorbed eggs diameter (3.14 ± 0.18) mm, and there were multiple oil droplets in the yolk. The number and spatial distribution of oil droplets changed regularly during embryonic development. Under the conditions of incubation water temperature (11.06 ± 0.72) °C and dissolved oxygen of 8.3—9.8 mg/L, it takes 301 h to complete the entire embryonic development process, and the required accumulated temperature is $3384.84 \text{ h} \cdot ^\circ\text{C}$. There are 7 stages, zygote, cleavage, blastula, gastrula, neurula, organ formation and hatching, totaling 26 stages. The differentiation of caudal and pectoral fins and eye pigmentation of *Thymallus arcticus grubei* larvae have been completed in the late embryonic development of the fertilized egg, and the dorsal fin, pelvic fin, anal fin, adipose fin, etc. differentiated in the post-embryonic development process. The average length of the newly hatched larvae is (9.33 ± 0.35) mm. The yolk sac and oil droplets are completely consumed at the age of 18 days. The growth characteristics of its early developmental stage (0—16 days old) conform to the formula: $y = 0.0005x^4 - 0.0201x^3 + 0.2264x^2 - 0.3773x + 9.6102$ ($R^2 = 0.9968$). This study preliminarily clarified the timing characteristics of the embryonic development and larval development of *Thymallus arcticus grubei*, and provided a theoretical basis for the future large-scale breeding of seedlings.

Key words: Embryonic development; Larval; Morphological; Irtys River; *Thymallus arcticus grubei*

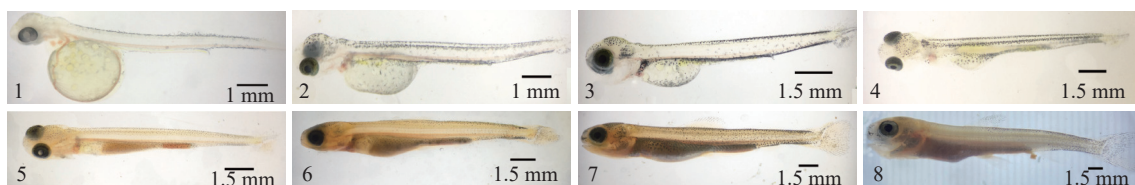


图版 I 北极茴鱼胚胎发育

Plate I Embryonic development of *T. arcticus grubei*

1. 受精卵; 2. 胚盘形成; 3. 2细胞期; 4. 4细胞期; 5. 8细胞期; 6. 16细胞期; 7. 32细胞期; 8. 64细胞期; 9. 多细胞期; 10. 囊胚早期; 11. 囊胚中期; 12. 囊胚晚期; 13. 原肠早期(箭头指示胚环); 14. 原肠中期; 15. 原肠晚期; 16. 神经胚期; 17. 胚孔封闭期; 18. 脑分化期(箭头指示脑泡); 19. 眼囊出现期(箭头指示眼囊); 20. 胸鳍芽出现期(箭头指示胸鳍芽); 21. 尾芽期(箭头指示尾芽); 22. 晶体出现期(箭头指示晶体); 23. 尾鳍期(箭头指示尾鳍); 24a. 色素沉积期; 24b. 耳石(箭头指示耳石); 25. 循环期(箭头指示心脏); 26. 出膜期。标尺表示0.4 mm

1. fertilized egg; 2. blastoderm; 3. 2 cell stage; 4. 4 cell stage; 5. 8 cell stage; 6. 16 cell stage; 7. 32 cell stage; 8. 64 cell stage; 9. multi-cell stage; 10. early blastula stage; 11. mid-blastula stage; 12. late blastula stage; 13. early gastrula stage (arrowhead indicates germ ring); 14. mid-gastrula stage; 15. late gastrula stage; 16. neurula stage; 17. closure of blastopore stage; 18. brain differentiation stage (arrowhead indicates cerebral vesicle); 19. appearance optic capsule (arrowhead indicates optic capsule); 20. pectoral fin appearance stage (arrowhead indicates pectoral fin); 21. tail bud period (arrowhead indicates tail bud); 22. eye lens formation stage (arrowhead indicates eye lens); 23. caudal fin appearance (arrowhead indicates caudal fin); 24a. Eye coloring material formation stage; 24b. statolith (arrowhead indicates statolith); 25. gill circulation stag (arrowhead indicates heart); 26. hatching stage. Scale bar=0.4 mm



图版 II 北极茴鱼仔稚鱼发育

Plate II Larva development of *T. arcticus grubei*

1. 1日龄; 2. 4日龄; 3. 7日龄; 4. 10日龄; 5. 13日龄; 6. 17日龄; 7. 23日龄; 8. 52日龄

1. 1d; 2. 4d; 3. 7d; 4. 10d; 5. 13d; 6. 17d; 7. 23d. 8. 52d