

doi: 10.7541/2021.2020.017

拟赤梢鱼的胚胎发育和仔稚鱼生长特性观察

杨建¹ 耿龙武¹ 王雨^{1,2} 张宇婷^{1,2} 张颖¹ 马波¹ 李晨宇¹ 徐伟¹

(1. 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 哈尔滨 150070; 2. 上海海洋大学水产科学国家级
实验教学示范中心, 上海 201306)

摘要: 为阐明拟赤梢鱼(*Pseudaspius leptocephalus*)胚胎发育和仔稚鱼发育特点, 采用人工催产的方式获得受精卵, 观察分析了拟赤梢鱼胚胎发育和仔稚发育的时序特征。结果表明: 拟赤梢鱼成熟卵粒为黄色圆球形, 平均卵径为 (1.77 ± 0.20) mm, 遇水具微黏性; 在水温 23°C 条件下, 胚胎发育经历合子期、卵裂期、囊胚期、原肠胚期、神经胚期、器官形成期和孵化出膜期7个阶段26个时期, 共历时47h 55min完成孵化过程。初孵仔鱼在 $(23 \pm 1)^{\circ}\text{C}$ 水温条件下, 经历卵黄囊期仔鱼(0—7d)、晚期仔鱼(8—26d)和稚鱼期(27—31d), 进入幼鱼期; 卵黄囊期仔鱼游泳能力差, 随着卵黄囊逐渐消耗, 体表色素斑、胸鳍和尾鳍等逐渐形成, 消化道贯通, 鳔充气; 晚期仔鱼卵黄囊完全消失, 仔鱼游泳能力增强, 开口摄食, 腹鳍形成, 皮肤透明; 稚鱼期鳞片形成并覆盖全身, 鱼体形态已逐渐与成鱼无异。拟赤梢鱼仔稚鱼阶段全长生长特性公式为 $TL = 0.0125x^2 + 0.3579x + 6.2058$ ($R^2 = 0.9953$), 出膜15d内, 仔鱼生长速度缓慢, 全长日生长率仅为 (0.38 ± 0.02) mm/d, 15d后, 仔鱼生长速度变快, 全长日生长率可达 (1.24 ± 0.09) mm/d。研究初步阐明了拟赤梢鱼的胚胎发育和仔稚鱼发育的时序特征, 为拟赤梢鱼的苗种规模化繁育提供了理论基础。

关键词: 拟赤梢鱼; 胚胎发育; 仔稚鱼发育

中图分类号: S965.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2021)03-0636-09



拟赤梢鱼(*Pseudaspius leptocephalus*)隶属于鲤形目(Cypriniformes)、鲤科(Cyprinidae)、雅罗鱼亚科(Leuciscinae)、拟赤梢属(*Pseudaspius*), 为该属唯一一种喜冷水习性广温性鱼类, 在我国主要分布于黑龙江、乌苏里江和松花江及附属水域^[1], 其肉质细腻, 味道鲜美, 是当地土著名优鱼类“三花五罗”中的“鸭罗”, 具有非常重要的经济和研究价值。近年来, 由于人为过度捕捞和生存环境的破坏, 其野生种群数量持续下降, 在松花江和嫩江水域已非常罕见, 现仅在黑龙江上游和乌苏里江中下游有少量分布, 亟需开展拟赤梢鱼的保护性研究。

2015年至今, 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所团队初步完成了中国境内黑龙江和乌苏里江水域拟赤梢鱼的野生资源调查, 成功实现了拟赤梢鱼的人工催产、苗种驯化和池塘培育技术研究。目前, 关于拟赤梢鱼的研究仅在人工繁殖^[2]、

肌肉营养成分^[3]、消化系统的结构^[4]和酶活力^[5]等方面有少量报道, 对拟赤梢鱼的繁殖生物学和发育生物学等方面系统性研究方面尚不深入。因此, 开展拟赤梢鱼繁殖相关研究工作, 掌握其繁殖生物学特性, 对开展其种质资源保护具有重要意义。2019年, 本团队开始拟赤梢鱼的全人工繁殖技术研究并获得成功; 期间, 开展了胚胎发育和胚后生长阶段仔稚鱼形态学的指标的测量与分析, 初步揭示了该鱼胚胎发育和仔稚鱼生长的基本规律, 以期建立拟赤梢鱼苗种培育技术和揭示早期生长规律提供资料支撑。

1 材料与方法

1.1 材料来源与人工催产

2015年6月对采集于乌苏里江通江口江段的野生拟赤梢鱼进行人工繁殖试验, 获得的F1代在黑龙

收稿日期: 2020-01-20; 修订日期: 2020-07-06

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFD0900400); 中国水产科学研究院基本科研业务费项目(2020TD56)资助 [Supported by the National Key Research and Development Program (2019YFD0900400); Basic Project of Chinese Academy of Fishery Science (2020TD56)]

作者简介: 杨建(1987—), 男, 博士研究生; 主要从事鱼类遗传育种的研究。E-mail: last0templar@126.com

通信作者: 徐伟(1970—), 男, 主要从事鱼类遗传育种研究。E-mail: xwsc23@163.com

江水产研究所呼兰实验站池塘培育至4⁺龄, 随机选择健康和成熟度好的雄鱼4尾, 雌鱼8尾, 亲鱼体长(26.86±0.85) cm、体重(194.03±18.27) g。拟赤梢鱼雌雄亲鱼大小及外观差别不大, 雄鱼生殖孔有较小生殖突, 繁殖季节轻压有乳白色精液流出; 雌鱼生殖孔呈圆形, 繁殖季节腹部圆润、饱满。2019年6月, 水温达20℃, 通过注射促黄体素释放激素类似物LRH-A2、绒毛膜促性腺激素HCG和地欧酮DOM进行人工催产, 并成功催产雌鱼6尾, 雄鱼4尾, 采用干法人工授精方式。

1.2 胚胎发育观察

随机选取50粒受精卵置于直径13.5 cm, 深8.5 cm的圆形孵化盒中, 共10盒, 在温度为23℃的恒温孵化箱中孵化, 每隔4h换水1次。合子期至囊胚期, 每隔15min对同一批受精卵连续取样、观察并拍照记录; 囊胚期后, 每隔30min采样、观察1次。每次随机选择3盒取样观察, 每盒10枚受精卵。胚胎发育各发育时期以每次镜检50%以上受精卵达到该发育节点为准, 胚胎发育分期方法参考硬骨鱼类胚胎发育分期标准^[6]。胚胎发育的观察与图片采集采用Olympus显微成像系统。

胚胎发育各阶段积温按以下公式计算: $K=N \times T$ (K 为积温, $h \cdot ^\circ C$; 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, $^\circ C$)^[7]。拟赤梢鱼整个胚胎发育阶段所需的积温为个发育阶段积温之和(表1)。

1.3 胚后发育形态学观察与数据采集

仔鱼破膜后转移至循环水养殖系统中, 养殖容器规格有两种, 1号缸长/宽/高规格为28 cm×15 cm×19 cm, 供出膜25d以内幼鱼使用, 2号缸长宽高分别为43 cm×29 cm×29 cm, 供出膜25d以后幼鱼使用。仔鱼开口至40d, 投喂丰年虫成体。养殖密度控制: 25d以内, 300尾/缸; 25—40d, 150尾/缸。水温(23±1)℃, 光周期10L:14D。每天清理1次残饵粪便, 1周更换循环系统1/3水体, 以保证水质清新。

测量仔鱼形态学数据: 每天采样观察1次, 每次30尾。用MS-222麻醉后, 解剖镜下观察仔鱼形态, 拍照记录, 并测量鱼体全长、头长、体高、卵黄囊长径和短径等指标。卵黄囊体积(V)参照Alderdic等^[8]的方法计算: $V=(R \cdot r^2 \cdot \pi)/6$, 式中 R 为长径, r 为短径。

1.4 图片处理与数据分析

胚胎发育及仔稚鱼图片采用Photoshop CS6软件编辑, 测量数据分析采用单因素方差分析, 数据以平均值±标准差($\bar{x} \pm SD$)表示。

2 结果

2.1 胚胎发育

拟赤梢鱼卵呈圆球形, 遇水具有微黏性, 成熟卵粒呈黄色, 平均卵径为(1.77±0.20) mm。在水温23℃下, 历时47h55min完成整个胚胎发育过程, 各发育时期的形态特征见图版I。拟赤梢鱼胚胎发育时序与大部分硬骨鱼类相同, 主要分为合子期、卵裂期、囊胚期、原肠胚期、神经胚期、器官形成期和孵化出膜期7个阶段(表2和图版I)。在23℃水温条件下, 完成整个胚胎发育所需的积温为1102.09 h·℃。

合子期(0—1h) 受精完成至第一次卵裂发生的阶段, 持续时间约1h。受精卵吸水膨胀后平均卵径为(4.45±0.05) mm, 膨胀率平均为253.37%。受精10min后, 卵膜膨胀, 同时胞质活动激活, 非卵黄细胞质向动物极流动, 促使胚盘与卵黄分离, 胚盘隆起呈帽状, 颜色较深(图版I-1、2)。

卵裂期(1h—3h15min) 在受精1h后, 卵裂开始, 为部分分裂方式, 胚盘底部不完全分开。这一阶段, 经历6次以上特定方向的卵裂, 细胞数目逐渐增多, 体积越来越小, 胚盘细胞层数增多而逐渐隆起, 但细胞界限仍可分辨(图版I-3—9)。

囊胚期(3h15min—6h17min) 细胞分裂继续, 细胞界限开始模糊, 形成的多细胞层隆起于卵黄之上, 形如帽状, 为囊胚早期标志; 随后外包开始, 胚盘细胞逐渐变薄, 外周细胞与卵黄囊交界平滑, 界限不明, 为囊胚中期; 胚层细胞下包至1/3之前, 为囊胚晚期(图版I-10—12)。

原肠胚期(6h17min—13h43min) 外包运动

表1 拟赤梢鱼胚胎发育各阶段积温

Tab. 1 Temperatures of *Pseudaspius leptocephalus* at different stages of embryonic development

发育时期 Development stage	经历时间 Elapsed time (h)	平均温度 Average temperature (°C)	积温 Accumulative temperature (h·°C)
合子期 Zygophase	1h	23	23
卵裂期 Cleavage stage	2h15min	23	51.75
囊胚期 Blastula stage	3h2min	23	69.77
原肠胚期 Gastrula stage	7h26min	23	170.97
神经胚期 Neurula stage	2h26min	23	55.97
器官形成期 Organogenesis stage	27h51min	23	640.55
孵化期 Hatching stage	3h55min	23	90.08
合计Total	47h55min	23	1102.09

继续, 伴随胚盘细胞层邢台的内卷和延伸, 产生原始胚层和胚轴。外包进行至卵黄约1/3处时, 即进入原肠胚阶段; 胚层下包至1/2处, 胚盘边缘形成一层厚的环带, 即为胚环, 胚环一侧形成三角形加厚隆起, 为胚盾, 此期为原肠中期; 原肠晚期, 胚层下包至3/4处时, 胚体逐渐形成(图版 I - 13—15)。

神经胚期(13h43min—16h9min) 胚层下包至4/5, 即进入神经胚期, 其标志为胚环变小, 外胚层分化形成神经板, 胚层植物极未包入部分卵黄囊形成卵黄栓(图版 I -16); 随着外包的继续, 卵黄被完全包裹, 胚孔封闭(图版 I -17)。

器官形成期(16h9min—44h) 亦称为体节期, 胚孔封闭后即进入器官形成期。受精17h, 胚体头部、尾部隆起且区别明显, 躯干部有体节形成

(图版 I -18); 头部脑泡、眼囊和耳囊等依次形成(图版 I -19—21); 胚体后端腹面尾芽脱离卵黄, 表皮外有一层突出的皮褶, 成为尾鳍褶皱(图版 I -21—24), 尾鳍逐渐形成; 受精37h9min后, 胚体开始不规则扭动, 随后胚体出现卵圆形围心腔, 腔内有细胞团, 为心脏原基(图版 I -23); 受精44h, 心脏开始缓慢而有节奏的跳动, 胚体在膜内的转动频率也逐步加快(图版 I -24)。

孵化期(44h—47h55min) 受精46h23min后, 尾鳍继续增长, 鳍褶变宽, 卵膜逐渐变薄, 胚体扭动剧烈(图版 I -25); 随后卵膜开始溶解破裂, 绝大部分为尾部先出膜, 少部分头部先出膜, 出膜仔鱼无色素, 透明卵黄囊在鱼体下方, 仔鱼鳍发育不完全, 只能够间歇性垂直游动, 此时期为出膜期(图版 I -26)。

表 2 拟赤梢鱼胚胎发育时序及主要特征(水温23℃)

Tab. 2 Embryonic development of *Pseudaspius leptcephalus* (water temperature of 23℃)

发育时期 Embryonic development stage	发育时间 Development time	主要特征 Developmental characteristics	图版 I Plate I
受精卵Fertilized egg	0	受精卵为圆球形沉性卵, 黄色, 卵质均匀分布; 吸水膨胀后形成双层卵膜, 外层膜具微黏性	1
胚盘期Blastodisc stage	13min	非卵黄细胞质分离并流向动物极, 胚盘形成	2
2-细胞期2-cell stage	1h	胚盘分裂, 形成两个均等大小卵裂球	3
4-细胞期4-cell stage	1h27min	垂直于第一次卵裂沟, 形成4个2×2排列的4个均等大小的卵裂球	4
8-细胞期8-cell stage	1h47min	与第一次卵裂沟平行, 在两侧形成两条分裂沟, 形成8个2×4排列的卵裂球	5
16-细胞期16-cell stage	2h12min	与第二次卵裂沟平行, 形成两条平行卵裂沟, 产生16个4×4排列的卵裂球	6
32-细胞期32-cell stage	2h30min	形成4×8排布的32个大小相似的卵裂球	7
64-细胞期64-cell stage	2h58min	卵裂球大小出现差异, 排布较混乱并出现重叠	8
多细胞期Multicellular stage	3h15min	卵裂细胞密集排布, 大小不一, 细胞界限开始模糊, 但仍可分辨	9
囊胚早期Early blastula stage	4h	细胞界限模糊, 表面趋于平滑, 胚盘隆起	10
囊胚中期Mid-blastula stage	5h16min	胚盘凸起明显, 胚盘细胞沿卵膜向下扩展	11
囊胚晚期Late blastula stage	6h17min	胚盘细胞层逐步变薄, 并继续向植物极扩展	12
原肠早期Early gastrula stage	11h40min	胚盘细胞扩展至卵黄约1/3处	13
原肠中期Mid-gastrula stage	13h36min	胚盘包裹卵黄至约1/2处, 胚环、胚盾形成	14
原肠晚期Late gastrula stage	13h43min	胚盘下包至卵黄3/4处, 胚盾变厚	15
神经胚期Neurula stage	14h10min	胚盘下包至卵黄约4/5处, 胚胎背部形成神经板, 卵黄栓外露	16
胚孔封闭期Closure of blastopore stage	16h9min	胚孔关闭, 胚层完全覆盖卵黄栓, 外包运动结束, 胚体前段隆起	17
体节形成期Appearance of somite	17h	胚体头部和尾部隆起愈发明显, 胚体躯干部出现体节, 数目为2	18
脑泡形成期Appearance of cerebral vesicle	17h42min	胚体头部出现脑泡, 体节数目为5	19
眼囊形成期Appearance optic capsule	24h39min	眼囊出现在脑泡的两侧, 体节数为15个左右	20
耳囊形成期Otocyst stage	28h12min	胚体继续延长, 体节数目达到22个左右, 后脑出现椭圆形囊状窝, 即耳囊	21
尾鳍形成期Appearance of candal fin	30h48min	卵黄囊内陷, 胚体末端与卵黄囊分离, 形成尾鳍褶皱, 体节数目约为26个	22
肌肉效应期Muscle effect stage	37h9min	尾鳍变长, 背部开始出现不规则扭动	23
心脏跳动期Heart-beating stage	44h	出现心室空泡, 并开始缓慢、有节奏的跳动	24
出膜前期Early hatching stage	46h23min	细胞膜变薄, 透明度大, 尾鳍形成	25
出膜期Embryo hatching stage	47h55min	胚体破膜而出	26

2.2 仔稚鱼生长发育特征

卵黄囊期仔鱼(0—7d) (1)初孵仔鱼: 刚出膜仔鱼, 胚体透明呈弯曲状, 卵黄囊呈长梨状, 数个油球散布其中; 心脏位于卵黄囊前端, 血液循环可见, 血细胞呈微红色, 体表未出现黑色素; (2)1d: 头部略弯曲, 卵黄囊呈长柱型, 眼球颜色加深, 仔鱼沉于水底, 无游泳能力, 仅作间歇性上浮游动(图版 II-1); (3)2d: 头部与躯体平直, 卵黄囊减小, 眼球颜色进一步加深, 胸鳍原基形成(图版 II-2); (4)3d: 眼球完全变为黑色, 卵黄囊进一步减小, 肛门原基形成, 仔鱼头部、背部、侧线附近和卵黄囊后部躯体下部均有黑色素斑点出现(图版 II-3); (5)4d: 全身黑色素斑点进一步增多, 并在躯体背部上缘、腹面下缘与卵黄囊连接部和侧线呈线性分布, 尾鳍开始分化(图版 II-4); (6)5d: 卵黄囊体积明显减小, 头部黑色素聚集形成斑块, 鳔充气, 尾鳍鳍条骨数目1—2条(图版 II-5); (7)6d: 卵黄囊呈细条状, 消化道逐步贯通, 尾鳍鳍条数目3—5条, 尾鳍表面出现黑色素斑点, 仔鱼开始缓慢平游(图版 II-6); (8)7d: 腹部出现黄色反光质, 尾椎开始向上弯曲, 尾鳍鳍条数目10—12条(图版 II-7)。

晚期仔鱼(8—26d) (1)8d: 卵黄囊完全消失, 仔鱼开口摄食, 肠道内食物可见, 尾鳍鳍条数目12—14条(图版 II-8); (2)9d: 仔鱼背鳍和臀鳍开始分化, 仔鱼游泳能力增强(图版 II-9); (3)11d: 背鳍、臀鳍鳍条骨开始形成, 尾鳍出现分叉, 仔鱼腹部表面开始出现黑色素斑块, 尾椎向上弯曲明显(图版 II-10); (4)14d: 腹鳍原基出现, 背鳍和臀鳍开始有黑色素斑点分布(图版 II-11); (5)18d: 腹鳍形成(图版 II-12); (6)24d: 黑色素斑点在侧线以上背部呈散点状分布(图版 II-13); (7)26d: 背部黑色素斑点增多, 皮肤仍为透明, 肌肉纹理可见(图版 II-14)。

稚鱼期(27—34d) (1)27d: 侧线附近及以下腹部开始出现散点分布的白色鳞片(图版 II-15); (2)29d: 白色鳞片增多, 腹部区域逐渐连接成片(图版 II-16); (3)34d: 鳞片已完全覆盖侧线周边及整个腹部区域, 背部黑色素斑点不再增多, 鱼体形态已基本与成鱼无异(图版 II-17)。

2.3 仔鱼生长特性

自破膜后0—7d, 拟赤梢鱼仔鱼发育的营养来源主要为卵黄囊; 至8d卵黄囊被吸收殆尽后仔鱼开口并完全依赖摄食外源营养; 期间, 卵黄囊体积变化与仔鱼日龄的关系符合以下公式: $V=0.006x^2-0.1628x+0.8675$ ($R^2=0.9483$), 其中 V 代表卵黄囊体积, x 为日龄。由图 1 可以看出, 出膜1d后, 卵黄囊消耗速度较慢, 3—6d, 卵黄囊消耗迅速, 表明初孵仔

鱼在此期间新陈代谢最为旺盛。

经回归分析(图 2A)发现, 拟赤梢鱼仔稚鱼阶段(0—40d)的全长生长特性规律符合公式: $TL=0.0125x^2+0.3579x+6.2058$ ($R^2=0.9953$), 其中 TL 为全长, x 为日龄。此外, 由图 2和表 3可知, 拟赤梢鱼仔鱼的体长、体高和头长均随日龄的增长而变长和变高; 其

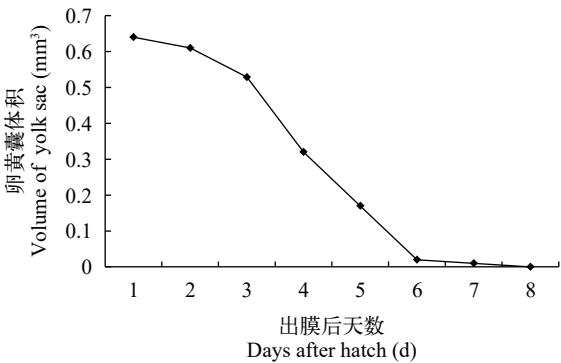


图 1 拟赤梢鱼卵黄囊吸收曲线

Fig. 1 Yolk sac absorption curve of *Pseudaspius leptocephalus*

表 3 拟赤梢鱼仔稚鱼发育过程形态学数据

Tab. 3 Morphological measurement of larval development *Pseudaspius leptocephalus*

出膜后天数 Days after hatch (d)	全长Total length (mm)	体长Body length (mm)	体高Body height (mm)	头长Head length (mm)
1	6.39±0.28	6.17±0.29	0.97±0.10	0.68±0.04
2	6.75±0.21	6.46±0.19	1.04±0.09	1.01±0.11
3	7.68±0.29	7.36±0.27	1.03±0.06	1.16±0.06
4	8.40±0.27	7.92±0.18	1.09±0.07	1.35±0.05
5	8.64±0.22	8.18±0.27	1.06±0.04	1.37±0.05
6	9.35±0.14	8.77±0.17	1.06±0.07	1.42±0.10
7	9.62±0.33	8.98±0.25	1.28±0.05	1.50±0.06
8	9.86±0.42	9.26±0.36	1.38±0.07	1.63±0.11
9	10.50±0.32	9.74±0.34	1.23±0.08	1.97±0.28
10	10.95±0.32	10.03±0.25	1.42±0.08	2.19±0.11
11	11.33±0.32	10.37±0.32	1.63±0.05	2.53±0.10
12	11.93±0.42	10.82±0.32	1.70±0.12	2.66±0.21
13	12.16±0.73	11.02±0.57	1.96±0.21	2.73±0.17
14	12.33±0.30	11.22±0.50	2.15±0.17	2.92±0.15
15	14.00±0.47	12.27±0.29	2.56±0.09	3.40±0.20
16	14.44±0.55	12.62±0.30	2.67±0.17	3.30±0.19
17	16.06±0.24	13.74±0.53	3.17±0.15	3.89±0.19
18	17.17±0.44	14.68±0.32	3.07±0.14	4.23±0.20
19	17.82±0.60	15.45±0.64	3.40±0.15	4.50±0.17
20	18.28±1.46	15.44±1.26	3.89±0.39	4.74±0.50
25	24.40±0.94	20.81±0.70	4.15±0.18	6.33±0.51
30	29.12±2.11	24.10±1.75	4.20±0.27	7.28±0.87
35	33.56±0.73	28.45±0.77	5.20±0.24	8.81±0.40
40	40.02±2.47	33.35±1.95	6.55±0.31	10.44±0.80

中, 体高和头长在仔稚鱼发育过程中表现出明显的异速生长现象。仔鱼在15d前生长速度较为缓慢, 日生长速率为 (0.38 ± 0.02) mm/d, 头长和体高也增长缓慢; 15d后, 仔鱼生长速度相对变快, 日生长速度达 (1.24 ± 0.09) mm/d, 体高和头长亦增长迅速(表3)。

3 讨论

3.1 拟赤梢鱼胚胎发育

拟赤梢鱼的胚胎发育特征与大多数硬骨鱼类相同, 基本遵循“卵裂-胚体形成-器官分化-孵化出膜”的顺序。本研究根据拟赤梢鱼胚胎发育过程形态特征发生的时间顺序则将其划分为合子期、卵裂期、囊胚期、原肠胚期、神经胚期、器官形成期和孵化出膜期7个阶段26个时期。对比雅罗鱼亚科不同属鱼类发现起胚胎发育分期的划分仍存在较大争议, 例如刘筠^[9]则将草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)的胚胎发育分期划分为6个阶段32个时期, 任丽珍等^[10]则将长江鳊(*Elopichthys bambusa*)的胚胎发育划分为7个阶段25个时期; 此外, 对比拟赤梢鱼相同栖息水域的鱼类亦发现其胚胎发育时期的划分亦存在较大分歧, 例如张永泉等^[11]将哲罗鲑

(*Hucho taimen*)的胚胎发育划分为6个阶段26个时期, 姜海峰等^[12]则将蒙古鲈(*Erythroculter mongolicus*)的胚胎发育划分为6个阶段21个时期。基于此种结果, 作者推测鱼类的胚胎发育过程是由遗传信息和外界环境共同调控的, 因此亲缘关系相近的鱼类可能因栖息环境不同, 其胚胎发育存在较大差异; 而相同栖息环境下的鱼类亦可能因遗传信息差异较大而胚胎发育过程存在一定差异。

对比雅罗鱼亚科其他属硬骨鱼类和相同栖息水域的其他硬骨鱼类的胚胎发育过程, 拟赤梢鱼胚胎发育亦有其自身特点: (1)拟赤梢鱼的受精卵为端黄卵, 卵黄含量大, 具微黏性, 比重稍大于水; (2)未吸水膨胀前, 拟赤梢鱼受精卵卵径为 (1.77 ± 0.20) mm, 大于贝加尔雅罗鱼(*Leuciscus leuciscus baicalensis*)的 $(0.8—1.2)$ mm^[13], 小于鳊的 $(3.5—4.0)$ mm^[10]和哲罗鲑的 (5.06 ± 1.3) mm^[11]; (3)拟赤梢鱼整个胚胎发育阶段需有效积温为 $1102.09\text{h} \cdot ^\circ\text{C}$, 高于鳊的 $705.34\text{h} \cdot ^\circ\text{C}$ ^[14], 低于哲罗鲑的 $6274\text{h} \cdot 70\text{h} \cdot ^\circ\text{C}$ ^[15]; (4)拟赤梢鱼器官发育时间较长, 胸鳍、眼囊耳囊和心脏器官在破膜时已具备基本形态结构; (5)不同于哲罗鲑^[11]和贝加尔雅罗鱼^[13]眼色素在胚胎发育期间就已形成, 拟赤梢

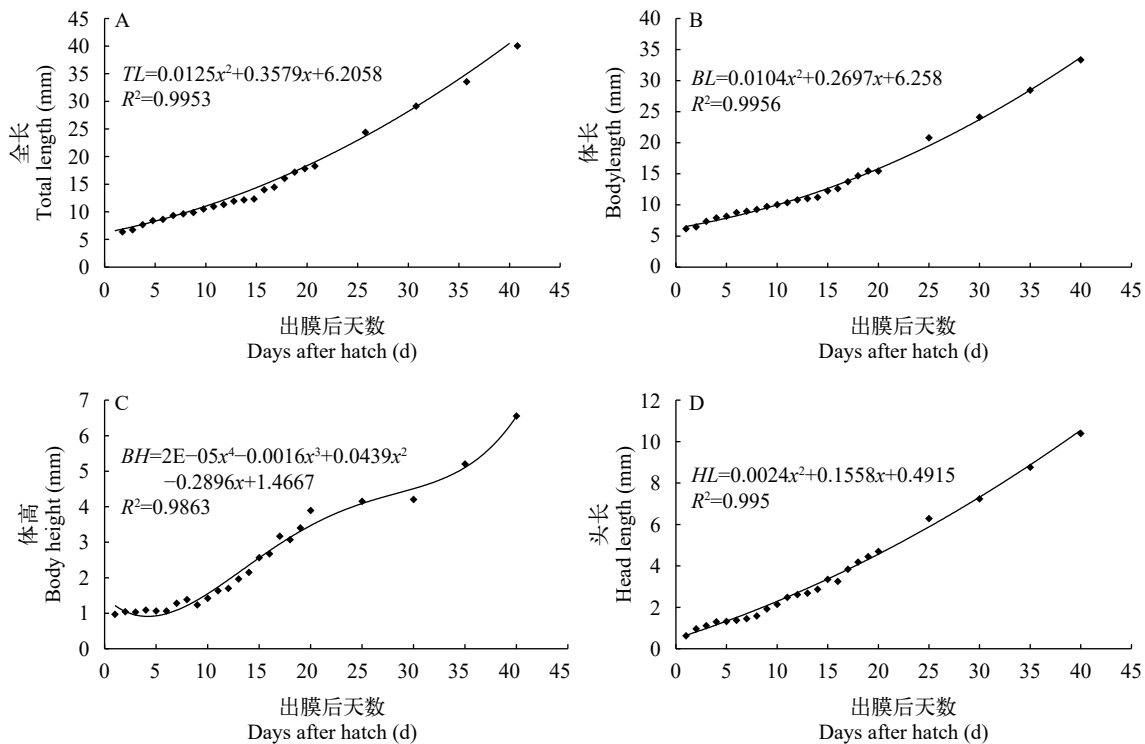


图2 拟赤梢鱼早期生长曲线

Fig. 2 The early growth curve of *Pseudaspius leptcephalus*

A为全长与孵化日期的关系; B为体长与孵化日期的关系; C为体高与孵化日期的关系; D为头长与孵化日期的关系

A represent the relationship between total length and day-age of *Pseudaspius leptcephalus* larvae; B represent the relationship between body length and day-age of *Pseudaspius leptcephalus* larvae; C represent the relationship between body height and day-age of *Pseudaspius leptcephalus* larvae; D represent the relationship between head length and day-age of *Pseudaspius leptcephalus* larvae

鱼与鳃^[10]相同, 眼色素为破膜后形成; (6)拟赤梢鱼仔鱼绝大部分为尾部先出膜, 少数个体头部先出膜, 其破膜速度与孵化水温和仔鱼活力有关, 水温越高, 仔鱼活力越好, 出膜速度越快。

3.2 拟赤梢鱼仔稚鱼发育

根据Kendall等^[16]和殷名称^[17]对鱼类早期发育划分标准, 将拟赤梢鱼仔稚鱼发育阶段划分为卵黄囊期仔鱼、晚期仔鱼和稚鱼期3个阶段。卵黄囊期仔鱼活动能力弱, 消化系统发育不完全, 无法摄取外源营养物质, 卵黄囊的内源性营养是维持此期仔鱼生命活动的唯一营养来源。作为喜冷水广温性鱼类的拟赤梢鱼仔鱼卵黄囊在出膜8d后消耗殆尽; 相比而言, 温水性鱼类蒙古鲌^[12]和鳊^[14]的卵黄囊消耗需4—5d; 而冷水性鱼类哲罗鲑卵黄囊消耗则需27d才消耗完毕^[11]; 这一差异主要与其温度适应性和洄游习性有关, 以保证子代获得最大的存活率。

此外, Kendall等^[16]根据仔鱼发育期间尾椎的弯曲变化, 将晚期仔鱼进一步划分为弯曲前期、弯曲期和弯曲后期; 而在本研究中, 仔鱼尾椎出现弯曲时, 卵黄囊尚未吸收完毕; 因此, 如按其划分标准, 卵黄囊期仔鱼和晚期仔鱼在发育时序划分中存在重叠部分; 针对这一情况, 本研究认为此划分标准并不能适用于所有鱼类。

3.3 拟赤梢鱼仔稚鱼生长特性

本研究发现, 拟赤梢鱼的仔稚鱼发育呈现早期生长速度慢, 后期生长速度快的现象, 出膜15d前仔鱼的全长增长速率为 (0.38 ± 0.02) mm/d, 开口摄食卤虫后(15—40d)的增长速率则达 (1.24 ± 0.09) mm/d, 这与其他鱼类的异速生长模式相一致^[18—21]。拟赤梢鱼仔鱼的这种异速生长特点, 可能与早期仔鱼发育主要由卵黄囊提供营养, 营养较单一, 而仔鱼开口初期, 消化系统发育不完善, 摄食能力差, 是仔鱼发育初期生长速度慢的主要原因; 随着消化系统发育的完善, 仔鱼摄食能力增强, 外源性营养丰富且多样, 仔鱼的生长速度得到极大提升, 推测拟赤梢鱼的这一异速生长策略主要与早期生长发育的生物习性相适应, 是一种提高仔鱼存活率的生存策略。

参考文献:

- [1] Nikolsky. Fishes in Heilongjiang River [M]. Beijing: Science Press, 1960: 138-144. [尼科斯基. 黑龙江流域鱼类 [M]. 北京: 科学出版社, 1960: 138-144.]
- [2] Yu X Y, Zhou C H. Preliminary study on the artificial reproduction of *Pseudaspius leptocephalus* [J]. *China Fisheries*, 2015(7): 79-81. [于信勇, 周长海. 拟赤梢鱼人工繁殖的初步研究 [J]. *中国水产*, 2015(7): 79-81.]

- [3] Wu S F, Zhang Y, Ma B, *et al.* Evaluation of nutritional quality and proximate composition in the muscle of *Pseudaspius leptocephalus* [J]. *Journal of Biology*, 2016, **33**(6): 52-56. [吴善福, 张颖, 马波, 等. 乌苏里江拟赤梢鱼肌肉营养成分分析与品质评价 [J]. *生物学杂志*, 2016, **33**(6): 52-56.]
- [4] Jin J L, Li W H, Liu H W, *et al.* Morphological and histological characteristics of digestive system of *Pseudaspius leptocephalus* [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2019, **47**(6): 79-83. [金建丽, 李伟航, 刘泓玮, 等. 拟赤梢鱼消化系统的形态学与组织学结构特征 [J]. *贵州农业科学*, 2019, **47**(6): 79-83.]
- [5] Jin J L, Li W H, Lu H, *et al.* Distribution and activity of digestive and immune enzymes in *Pseudaspius leptocephalus* [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2019, **47**(7): 75-79. [金建丽, 李伟航, 陆灏, 等. 拟赤梢鱼消化酶和免疫酶的分布与活性 [J]. *贵州农业科学*, 2019, **47**(7): 75-79.]
- [6] Li X. Histology and Embryology of Aquatic Animals [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.]
- [7] Xu J. Early development of four *Schizothoracinae* fishes in the Yarlung Zangbo River, Tibet [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2011: 4-9. [许静. 雅鲁藏布江四种特有鱼类早期发育的研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2011: 4-9.]
- [8] Alderdice D F, Rosenthal H, Velsen F P J. Influence of salinity and cadmium on capsule strength in Pacific herring eggs [J]. *Helgolander Marine Research*, 1979(32): 149-162.
- [9] Liu J. Reproductive Physiology of Cultured Fishes in China [M]. Beijing: Agriculture Press, 1993: 82-88. [刘筠. 中国养殖鱼类繁殖生理学 [M]. 北京: 农业出版社, 1993: 82-88.]
- [10] Ren L Z, Cheng L M, Han X L, *et al.* Embryonic and larval development of yellowcheek carp *Elopichthys bambusa* in the Yangtze River [J]. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2011, **26**(3): 215-222. [任丽珍, 程利民, 韩晓磊, 等. 长江鳊胚胎及仔鱼发育研究 [J]. *大连水产学院学报*, 2011, **26**(3): 215-222.]
- [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] Jiang H F, Geng L W, Tong G X, *et al.* Artificial propagation and observation of embryonic and postembryonic development in pond-farmed Mongolian culter *Erythroculter mongolicus* collected from Jingpo Lake [J]. *Fisheries Science*, 2016, **35**(2): 130-135. [姜海峰, 耿龙武, 佟广香, 等. 池养镜泊湖蒙古鲌的人工繁殖及胚胎发育和胚后发育观察 [J]. *水产科学*, 2016, **35**(2): 130-135.]
- [13] Wang Y N, Tian L, Li S Z, *et al.* Preliminary study of embryonic development of *Leuciscus leuciscus baicalensis* [J]. *Xinjiang Farm Research of Science and Technology*,

- 2018, **41**(2): 31-33. [王业宁, 田丽, 李胜忠, 等. 贝加利亚罗鱼胚胎发育初步研究 [J]. *新疆农垦科技*, 2018, **41**(2): 31-33.]
- [14] Fu G Q, Shen T S, Xu G X, *et al.* Artificial propagation and embryonic development of *Elopichthys bambusa* [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2007, **31**(5): 640-646. [宓国强, 沈土山, 许谷星, 等. 鳊的人工繁殖与胚胎发育 [J]. *水产学报*, 2007, **31**(5): 640-646.]
- [15] Xu G F, Du J, Zhang Y Q, *et al.* Embryonic, larval and juvenile development of hybrid between *Hucho taimen* (♀)×*Brachymystax lenok* (♂) [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2010, **17**(4): 630-638. [徐革锋, 杜佳, 张永泉, 等. 哲罗鱼(♀)与细鳞鱼(♂)杂交种胚胎及仔稚鱼发育 [J]. *中国水产科学*, 2010, **17**(4): 630-638.]
- [16] Kendall A W Jr, Ahlstrom E H, Moser H G. Early Life History Stages of Fishes and Their Characters [M]// Moser H G (Eds.), *Ontogeny and Systematics of Fishes*. USA: Allen Press Inc, 1984, 11-22.
- [17] Yin M C. Feeding and growth of the larva stage of fish [J]. *Journal of Fisheries of China*, 1995, **19**(4): 335-342. [殷名称. 鱼类仔鱼期的摄食和生长 [J]. *水产学报*, 1995, **19**(4): 335-342.]
- [18] Xu Y J, Zhang Z R, Liu X Z, *et al.* Morphometric characteristics of the embryonic and postembryonic development of yellowtail kingfish, *Seriola aureovittata* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, **26**(1): 172-182. [徐永江, 张正荣, 柳学周, 等. 黄条鲷早期生长发育特征 [J]. *中国水产科学*, 2019, **26**(1): 172-182.]
- [19] Li J, Han Y L, Xu L, *et al.* Embryological stages and allometric growth during yolk-sac larva of *Lampetra japonica* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, **41**(6): 1207-1217. [李军, 韩英伦, 徐磊, 等. 日本七鳃鳗胚胎发育及卵黄囊期仔鱼的异速生长 [J]. *水生生物学报*, 2017, **41**(6): 1207-1217.]
- [20] Liu X C, Liufu Y Z, Wang Y X, *et al.* Embryonic development, morphological development of larva, juvenile and young fish of *Epinephelus coioides* [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2006, **13**(5): 689-699. [刘晓春, 刘付永忠, 王云新, 等. 斜带石斑鱼胚胎及仔稚幼鱼形态发育 [J]. *中国水产科学*, 2006, **13**(5): 689-699.]
- [21] Ma B, Zhang L, Zhang Z Q, *et al.* Observation of embryonic and larval development of sea bass *Dicentrarchus labrax* [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2019, **34**(3): 303-309. [马宾, 张磊, 张志强, 等. 欧洲舌齿鲈胚胎发育及仔鱼生长观察 [J]. *大连海洋大学学报*, 2019, **34**(3): 303-309.]

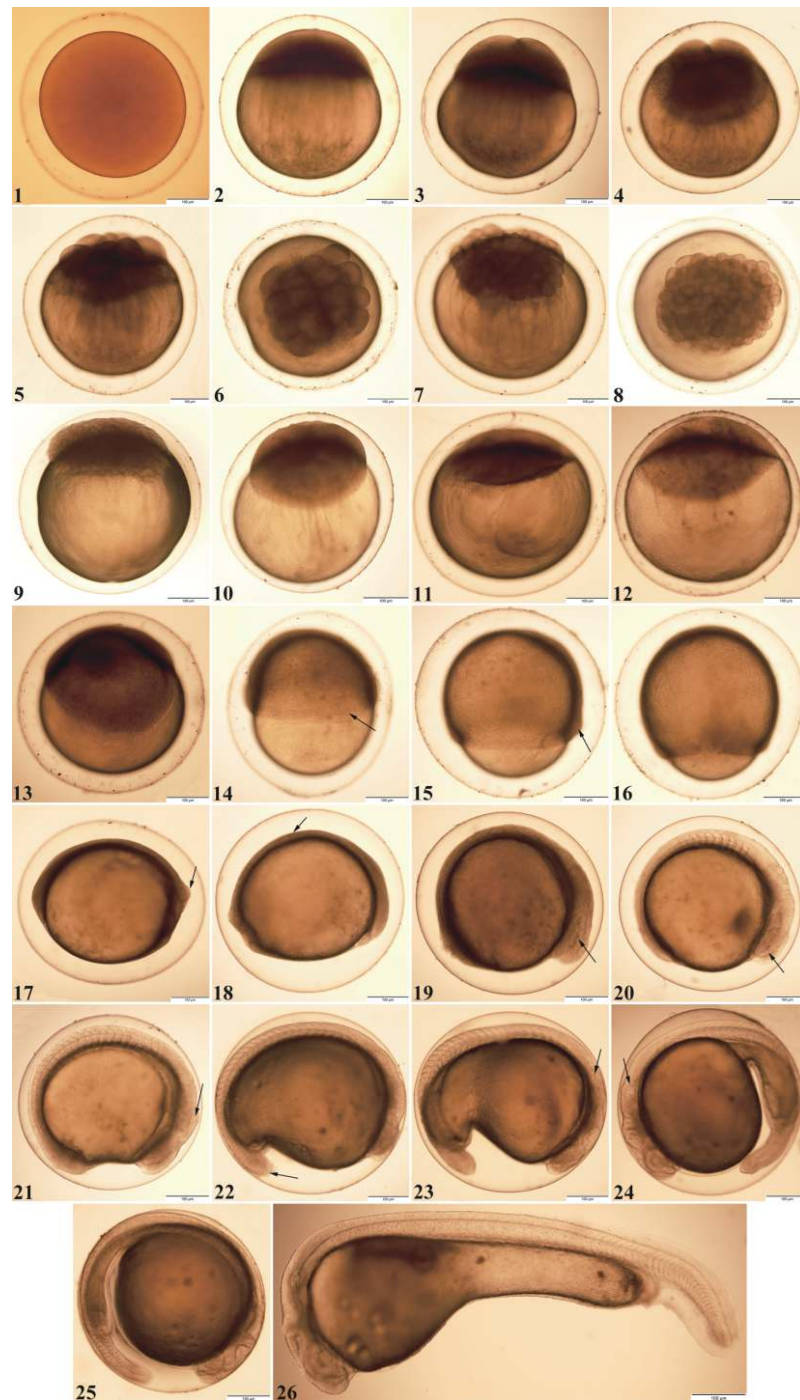
EMBRYONIC AND LARVAL-JUVENILE DEVELOPMENTAL CHARACTERISTICS OF *PSEUDASPIUS LEPTOCEPHALUS*

YANG Jian¹, GENG Long-Wu¹, WANG Yu^{1,2}, ZHANG Yu-Ting^{1,2}, ZHANG Ying¹, MA Bo¹,
LI Chen-Yu¹ and XU Wei¹

(1. Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin 150070, China; 2. National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: In order to verify the embryonic and larval-juvenile development characteristics of *Pseudaspius leptocephalus*, we continuously observed and analyzed the developmental process of the fertilized eggs obtained through artificial propagation of the parent fish. The results indicated that the mature eggs of *Pseudaspius leptocephalus* were yellow, and the mean diameters of the eggs were about (1.77±0.20) mm; moreover, the eggs were slightly sticky in the presence of water. At 23°C, the embryonic development of *Pseudaspius leptocephalus* lasted for 47h55min, and experienced yegophase, cleavage stage, blastula stage, gastrula stage, neurula stage, organogenesis stage and hatching stage were subdivided into 26 periods. At (23±1)°C, the newly-hatched larvae experienced the yolk-sac larvae (0—7d), the (8—26d), and post-larval stage (27—31d), and then entered the juvenile stage. The larvae had lower swimming capability at yolk-sac larvae stage; with the decrease of yolk-sac, the pigment spots on the body surface, the pectoral fin, tail fin and digestive tube were fully developed gradually, and the swim bladder inflation were also accomplished. Late stage larvae had better swim and feed abilities and the yolk-sac vanished; in addition, the ventral fin formation of late stage larvae completed and the skin were still transparent at this stage. Until the end of post-larval stage, there is no difference between the individuals and the adult fish in scale formation. The relationship between the total length of *Pseudaspius leptocephalus* with days post hatch were in accord with equation $TL=0.0125x^2+0.3579x+6.2058$ ($R^2=0.9953$), indicating that the larvae grow slowly within 15 days post hatch with only (0.38±0.02) mm per day, and larvae grow very fast and reached (1.24±0.09) mm per day after 15 days. In this study, we illuminated the embryonic and larval-juvenile development characteristic, and provided theoretical basis to large-scale propagation and breeding of *Pseudaspius leptocephalus*.

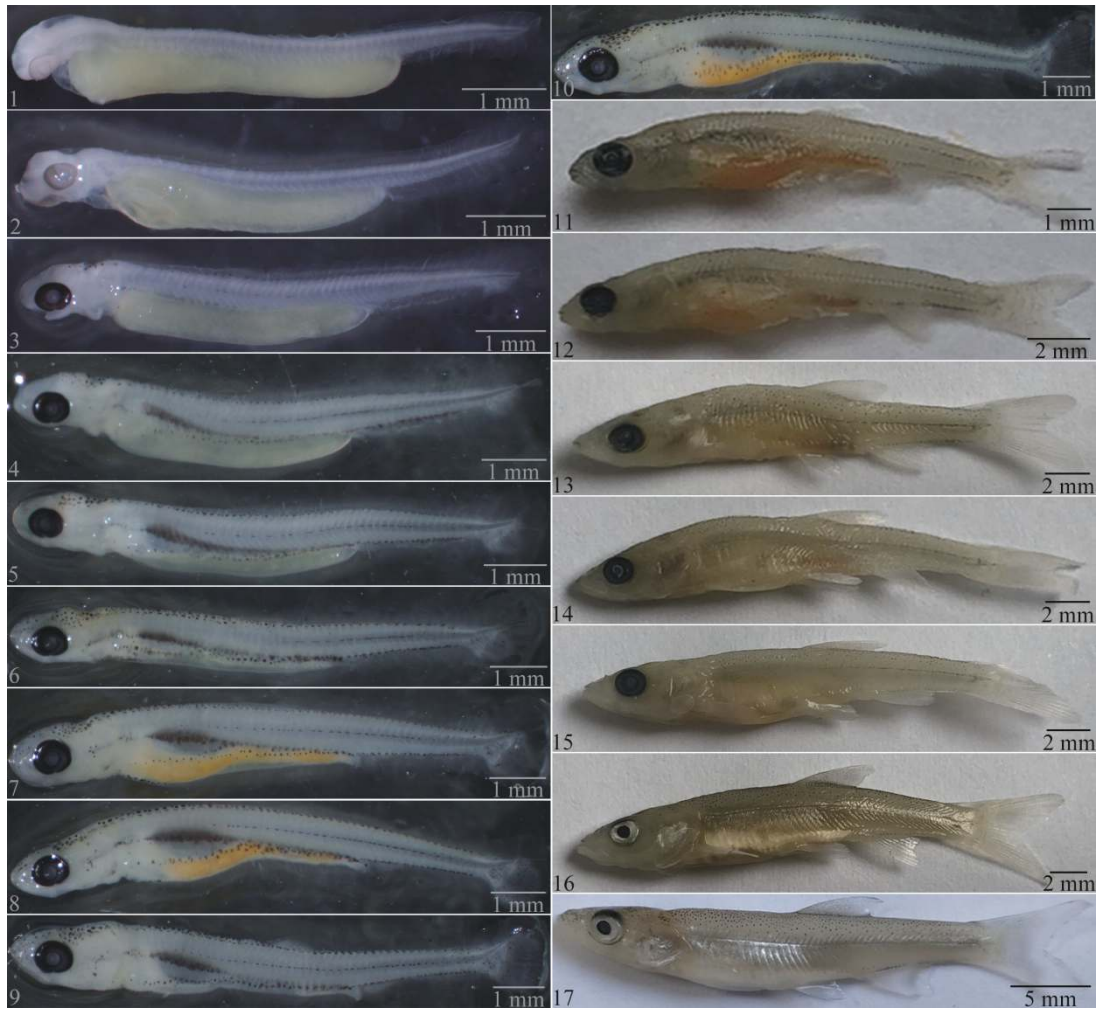
Key words: *Pseudaspius leptocephalus*; Embryonic development; Larval-juvenile development



图版 I 拟赤梢鱼胚胎发育时序

Plate I Embryonic development of *Pseudaspius leptcephalus*

1. 受精卵; 2. 胚盘期; 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; 14. 原肠中期(箭头指示胚环); 15. 原肠晚期(箭头指示胚盾); 16. 神经胚期; 17. 胚孔封闭期(箭头指示尾芽); 18. 体节形成期(箭头指示体节); 19. 脑泡形成期(箭头指示脑泡); 20. 眼囊形成期(箭头指示眼原基); 21. 耳囊形成期(箭头指示耳囊); 22. 尾鳍形成期(箭头指示尾鳍); 23. 肌肉效应期(箭头指示心脏原基); 24. 心脏跳动期(箭头指示心脏); 25. 出膜前期; 26. 出膜期
1. fertilized egg; 2. blastodisc stage; 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. multicellular stage; 10. early blastula stage; 11. mid-blastula stage; 12. late blastula stage; 13. early gastrula stage; 14. mid-gastrula stage (arrowhead indicates germ ring); 15. late gastrula stage (arrowhead indicates embryonic shield); 16. neurula stage; 17. closure of blastopore stage (arrowhead indicates tail bud); 18. appearance of somite (arrowhead indicates somite); 19. appearance of cerebral vesicle (arrowhead indicates cerebral vesicle); 20. appearance optic capsule (arrowhead indicates eye primordium); 21. otocyst stage (arrowhead indicates statocyst); 22. appearance of caudal fin (arrowhead indicates tail fin); 23. muscle effect stage (arrowhead indicates cardiac primordia); 24. heart-beating stage (arrowhead indicates heart); 25. early hatching stage; 26. embryo hatching stage



图版 II 拟赤梢鱼仔稚鱼发育时序

Plate II Larva development of *Pseudaspius leptcephalus*

1. 1日龄; 2. 2日龄; 3. 3日龄; 4. 4日龄; 5. 5日龄; 6. 6日龄; 7. 7日龄; 8. 8日龄; 9. 9日龄; 10. 11日龄; 11. 14日龄; 12. 18日龄; 13. 24日龄; 14. 26日龄; 15. 27日龄; 16. 29日龄; 17. 34日龄

1. 1d; 2. 2d; 3. 3d; 4. 4d; 5. 5d; 6. 6d; 7. 7d; 8. 8d; 9. 9d; 10. 11d; 11. 14d; 12. 18d; 13. 24d; 14. 26d; 15. 27d; 16. 29d; 17. 34d