

DOI: 10.12264/JFSC2024-0024

额尔齐斯河黑鲫胚胎及早期仔鱼发育特征

韩豪祥^{1,2}, 廉杰^{1,2}, 金洪宇¹, 马波^{1,2}

1. 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 农业农村部黑龙江流域渔业资源环境科学观测实验站, 黑龙江 哈尔滨 150076;
2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306

摘要: 为掌握分布于额尔齐斯河流域黑鲫(*Carassius carassius*)的胚胎及仔鱼发育规律, 填补人工繁育空白, 丰富其繁殖生物学数据, 本研究在额尔齐斯河水域收集黑鲫亲本, 通过人工催产受精的方式获得受精卵, 对其早期发育特征进行观察。结果显示: 黑鲫胚胎在 $(19.89 \pm 0.64)^\circ\text{C}$ 温度条件下, 历经 110 h 35 min 孵化出膜, 共需要积温 2274.54 h $^\circ\text{C}$; 黑鲫胚胎从受精卵开始, 受精后 50 min 胚盘隆起, 6 h 40 min 发育至囊胚, 17 h 20 min 发育至原肠胚, 26 h 20 min 发育至神经, 37 h 20 min 出现肌节, 70 h 35 min 出现心跳, 110 h 35 min 孵化出膜, 胚胎发育过程经历了受精卵、卵裂、囊胚、原肠胚、神经胚、器官形成和孵化共 7 个阶段(26 个时期); 孵出 1 d 的鱼苗全长 (4.45 ± 0.12) mm, 卵黄囊饱满, 静卧于水底, 2 d 后鱼苗全长 (5.13 ± 0.18) mm, 色素沉淀增加, 出现短暂游动, 3 d 后鱼苗全长 (5.69 ± 0.17) mm, 对外界刺激敏感, 卵黄囊吸收完毕, 臀鳍和尾鳍清晰可见。本研究首次报道了额尔齐斯河黑鲫在人工催产条件下的早期发育的时序及特征, 将进一步实现苗种规模化繁育提供基础资料 and 重要参考。

关键词: 额尔齐斯河; 黑鲫; 胚胎发育; 仔鱼发育; 种质资源

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2024)06-0684-09

黑鲫(*Carassius carassius*)属鲤形目(Cypriniformes), 鲤科(Cyprinidae), 鲫属(*Carassius*)^[1], 在世界上自然分布于中欧、东欧及亚洲西部^[2-3], 在我国仅分布于新疆地区额尔齐斯河流域^[3]。黑鲫多生活于水草丛生的湖泊、湿地、河汊等缓水或静水水域中, 具有耐低温、耐低氧的生物学特征^[1-2], 是额尔齐斯河鱼类区系组成中重要的土著物种^[4], 在鱼类抗寒、耐低氧品种培育中也具有重要的科学利用价值。

额尔齐斯河流域处于干旱地区^[5], 受其特殊气候的影响^[6], 其河流、湖泊、湿地等生态环境非常脆弱^[7], 同时由于过度捕捞^[8]、水电工程建设^[9]、农田用水^[10]等环境变化及人类活动的影响, 黑鲫自然栖息范围严重缩减, 资源数量明显衰退^[3-4],

目前仅在少数泡沼、湿地等水域中生存, 已于 2022 年列入新疆维吾尔自治区野生动物 I 级保护名录^[11], 因此急需开展黑鲫种群资源的保护研究。

鱼卵胚胎、仔稚鱼的发育阶段是鱼类的早期生活史阶段, 是由受精卵发育成健康个体的重要生命过程^[8]。鱼类胚胎发育期间受环境影响较大, 其中温度是影响胚胎的重要的环境因子之一, 对冷水性鱼类^[12-15]温水性鱼类^[16-18]等及热带鱼类^[19-21]等的研究表明, 不同繁殖习性鱼类的产卵、胚胎孵化都需要适宜水温, 因此了解胚胎及仔鱼发育特征是鱼类资源保护和利用的重要基础^[22]。在自然环境下, 黑鲫产卵期为 5—6 月^[3], 由于额尔齐斯河流域气温温差较大^[23], 水体的温度会有明显的波动, 可能会影响黑鲫鱼的产卵活动及胚胎的

收稿日期: 2024-01-18; 修订日期: 2024-04-13.

基金项目: 农业农村部农业财专项“西北地区重点水域渔业资源与环境调查”; 中国水产科学研究院基本科研业务费专项资金项目(2023TD07).

作者简介: 韩豪祥(1998–), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源与生态学. E-mail: 530952947@qq.com

通信作者: 马波, 研究员, 硕士生导师, 研究方向为渔业资源与生态学. E-mail: hsymabo@163.com

正常发育;此外,黑鲫一般栖息于池塘、泡沼等浅水水域,受新疆地区极端气候的影响^[6],这些小型水域容易干旱缺水而干涸,产卵场受到破坏而威胁到后代资源,黑鲫的繁殖及生存面临着恶劣的环境条件,因此了解黑鲫的繁殖环境条件及胚胎、仔稚鱼早期资源的发育特征对保护其野生资源很有必要。

在鲫属鱼类中关于鲫(*Carassius auratus*)^[24-25]、银鲫(*Carassius auratus gibelio*)^[25-26]等的胚胎发育研究已有报道,而黑鲫的人工繁育方面还缺乏数据资料,本研究在额尔齐斯河水域收集黑鲫亲本,通过人工催产受精的方式获得受精卵,对其早期发育特征进行观察,了解胚胎及仔鱼发育特点及规律,丰富其繁殖生物学数据,为黑鲫的人工繁育及种群资源保护利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 亲鱼来源与暂养

本实验于2021年5月下旬开始在新疆额尔齐斯河布尔津河江段一处泡沼中通过地笼收集黑鲫,其中个体较小的黑鲫放回水中,只保留个体较大、健康无伤的亲鱼,将所捕获的黑鲫使用高锰酸钾消毒后暂养于“布尔津额河特有冷水鱼开发有限公司”提供的水泥池塘中。

1.2 人工繁殖

1.2.1 亲鱼选择 性腺发育良好的雌鱼腹部膨大且柔软,生殖孔扩大且红润,雄鱼头部布满珠星,轻压腹部有乳白色精液流出。从中挑选出性腺成熟状况良好、身体健康无伤的亲鱼分开暂养。此次所选亲鱼共26尾,雌鱼18尾,雄鱼8尾。雌性体重(125.35 ± 41.87) g,体长(147.79 ± 23.37) mm;雄鱼体重(101.77 ± 35.74) g,体长(142.00 ± 20.04) mm。

1.2.2 催产剂选择 使用适量催产药剂对所选亲本进行催产,使其更好排卵,从而保证受精卵的质量。此次催产药剂按体质量注射不同剂量,雌鱼所使用催产药物为潘多立酮(1 mg/kg),LHRH-A₂ ($5 \text{ } \mu\text{g/kg}$),使用0.9%氯化钠溶液稀释后由胸鳍基部凹陷处进行注射,雄鱼剂量减半。注射催产药剂后将雌雄亲本分开暂养。

1.2.3 人工授精 在注射催产剂24 h后,每隔

4 h进行观察,若轻压腹部可以流出卵粒分明、透亮的卵粒和乳白色精液,则可以进行人工授精。黑鲫采用干法受精,将雌鱼捞出用干毛巾擦干体侧水分,轻压腹部使卵子流入准备好的盆中,后以同样的方法将精液挤入盆中,迅速加入生理盐水使用羽毛搅拌约5 min,使其充分受精。加入清水对受精卵进行轻微搅拌清洗,最后加入适量清水使其充分吸水膨胀。

1.2.4 孵化 授精完成后将受精卵置于微流水的孵化槽中,放入氧泵保证其氧含量充足,溶解氧保持在7 mg/L以上,温度在(19.89 ± 0.64) °C。同时及时清除孵化框中的发霉死卵,防止发霉死卵黏附于正常受精卵之上使其缺氧死亡。

1.3 胚胎观察

通过参考同属鱼类胚胎发育文献成果^[24-26],了解黑鲫胚胎发育过程及其不同时期主要特征。使用温度计 HOB0 Water Temp Pro v2 记录温度,设定每10 min读取一次温度,用于胚胎孵化所需积温的计算。通过 Leica S6D 显微镜观察,拍摄记录胚胎发育各个时期照片,记录对应时间。观察时,受精卵发育至4细胞期前,间隔10~15 min取一定数量受精卵观察拍摄,发育至囊胚期前,间隔20~30 min取一次并观察,发育至神经胚期,间隔30~60 min取一次并观察,之后至出膜间隔2~3 h取一次,期间,根据实际情况调整下次观察时间。每次随机抽取不少于30粒的受精卵进行观察,以超过抽取卵数的60%为标准判定进入下一发育时期。积温($\text{h} \cdot ^\circ\text{C}$)为某时期温度平均值($^\circ\text{C}$)与时间的乘积(h)。

1.4 数据处理

利用 Excel2019 处理温度和时间数据,Photoshop2019 进行图片的制作。

2 结果与分析

2.1 卵及催产效果

黑鲫发育成熟的卵呈圆形,淡黄色,无油球,平均卵径为(1.03 ± 0.14) mm。受精卵透明,为沉性卵,微黏性,吸水膨胀后平均卵径为(1.6 ± 0.08) mm。未成功受精的卵也可以吸收膨胀并形成假胚盘,但随着时间推移,未受精的卵逐渐由透明状变浑

浊, 最终发白死亡浮在水面之上。本次实验中, 共采集鱼卵 5000 粒, 受精率为 92.58%, 孵化成功率为 89.92%。

2.2 黑鲫胚胎发育时序

黑鲫胚胎从受精卵至出膜历时 110 h 35 min,

全程水温 18.84~21.91 ℃, 平均水温(19.89±0.64) ℃, 总积温 2274.54 h·℃, 胚胎发育过程分为 7 个阶段 26 个时期, 发育阶段包括受精卵、卵裂、囊胚、原肠胚、神经胚、器官形成和出膜共计 7 个阶段(表 1、图 1)。

表 1 黑鲫胚胎发育及特征
Tab. 1 Features of embryonic development of *Carassius carassius*

发育阶段 development stage	发育时期 embryonic development period	受精后时间 time after fertilization	各发育期特征 average water temperature	图序(图 1) figure ordinal (fig.1)
受精卵 fertilized eggs	受精卵 fertilized eggs	0	圆球状、黏性、亮黄色	a
	卵周隙形成 perivitelline space formation	30 min	受精卵内原生质向动物极聚集, 形成周隙	b
卵裂 cleavage	胚盘隆起 blastodisc stage	50 min	原生质向动物极集中而形成隆起的胚盘	c
	2 细胞期 2-cell stage	1 h 10 min	胚盘分裂成 2 个分裂球	d
	4 细胞期 4-cell stage	2 h	分裂沟于第 1 次垂直, 形成 4 个分裂球	e
	8 细胞期 8-cell stage	2 h 35 min	继续分裂为 8 个分裂球	f
	16 细胞期 16-cell stage	2 h 50 min	继续分裂为 16 个分裂球	g
	32 细胞期 32-cell stage	3 h 10 min	继续分裂为 32 个分裂球	h
	多细胞期 multi-cell stage	5 h 10 min	多次分裂后形成细胞团, 细胞间隙尚且可见	i
囊胚 blastula	囊胚早期 early blastula stage	6 h 40 min	分裂球越来越小且间隙模糊, 分裂球形成囊胚层, 胚盘高举于卵黄上	j
	囊胚中期 mid-blastula stage	12 h 10 min	间隙消失不可见, 囊胚层开始变扁下包, 与卵黄初成球形	k
	囊胚晚期 late blastula stage	16 h 30 min	囊胚层继续下包, 下包约 1/3 卵黄处	l
原肠胚 gastrula	原肠早期 early gastrula stage	17 h 20 min	胚层继续下包, 下包至约 1/2 处	m
	原肠中期 mid-gastrula stage	23 h 10 min	胚层继续下包至 2/3 处	n
	原肠晚期 late gastrula stage	24 h 30 min	胚层继续下包至 3/4,	o
神经胚 neural	神经胚期 neural stage	26 h 20 min	胚层继续下包, 胚体开始隆起, 出现神经板雏形	p
	胚孔封闭期 blastopore closing	28 h 10 min	下包形成胚孔, 胚孔越来越小至封闭完全	q
器官形成 organ formation	肌节出现期 sarcomere stage	37 h 20 min	肌节出现, 肌节位于胚体中段, 胚体两端大小不一, 头部微大	r
	眼基期 eye bud appearance	39 h 40 min	头端前段两侧出现肾性隆起	s
	眼囊期 eye sac appearance	44 h 15 min	眼部发育至长椭圆形, 胚体首尾最为接近	t
	尾芽期 caudal bud appearance	51 h 5 min	眼部开始变圆, 尾部轻微抬起	u
	晶体出现期 eye lens formation	60 h 55 min	眼杯中出现晶体, 头部发育分化较明显	v
	耳石期 otolith formation	65 h 15 min	脑后方出现圆形晶体, 胚体开始出现轻微扭动	w
	心跳期 heart beating	70 h 35 min	胚体头部下方出现心脏, 开始轻微且无规律搏动	x
	出膜前期 hatching prophase	73 h 35 min	眼部发黑, 身体扭动频率与幅度增大, 心跳加快, 身体发育完善	y
出膜 hatching	出膜期 hatching	110 h 35 min	鱼体出现色素沉淀, 头部与尾部不断与卵膜发生碰撞直至出膜	z

2.2.1 受精卵 黑鲫受精卵与成熟的卵相似, 呈圆球状、微黏性、亮黄色(图 1a); 受精后 30 min 卵周隙明显, 可初步辨别是否受精(图 1b)。该阶

段总积温 9.758 h·℃。

2.2.2 卵裂 受精后 50 min, 原生质向动物极集中而形成隆起的胚盘(图 1c); 受精后 1 h 10 min

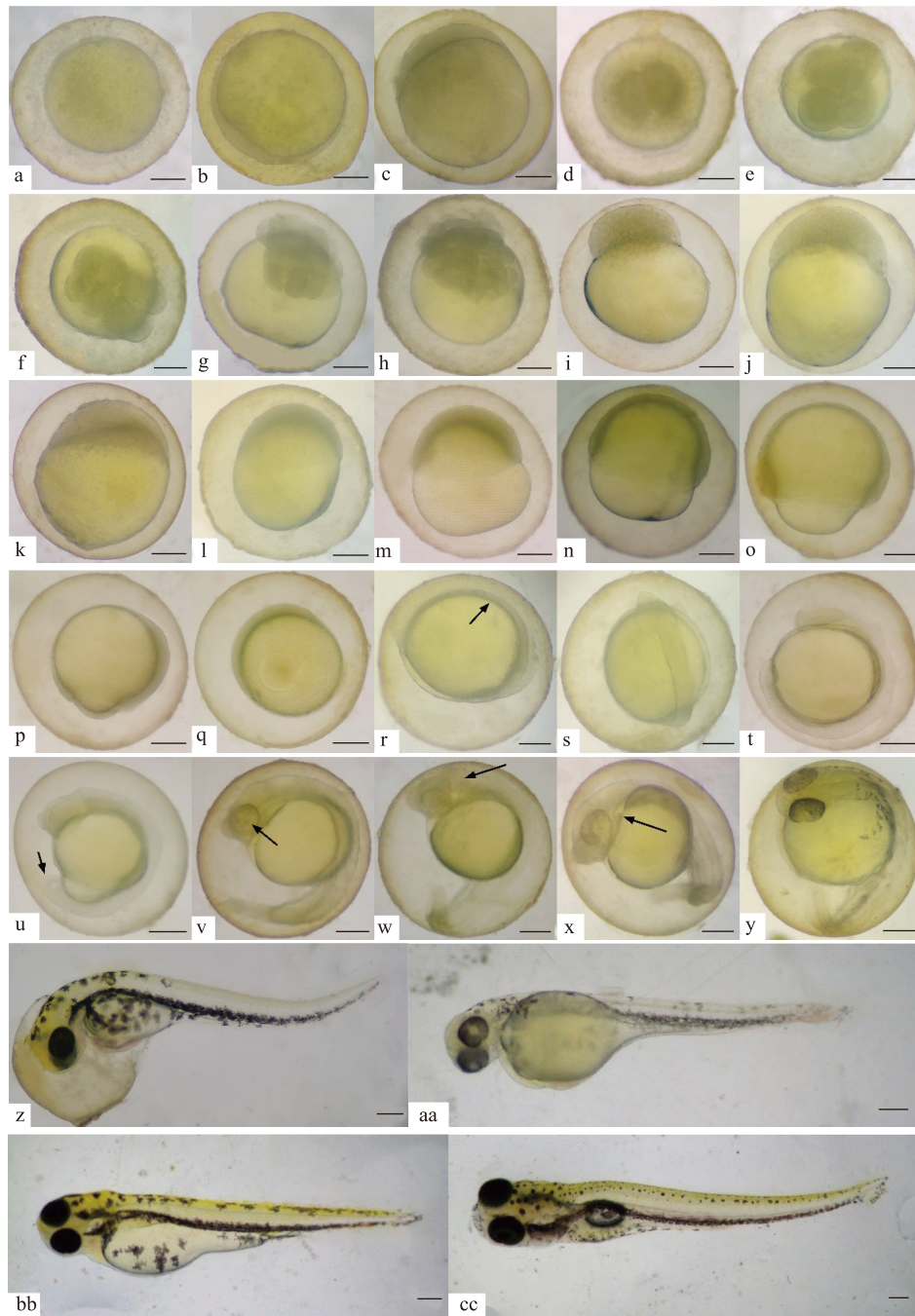


图 1 黑鲫胚胎和胚后发育

- a. 受精卵; b. 卵周隙形成. c. 胚盘隆起. d. 2 细胞期. e. 4 细胞期. f. 8 细胞期. g. 16 细胞期. h. 32 细胞期. i. 多细胞期. j. 囊胚早期. k. 囊胚中期. l. 囊胚晚期. m. 原肠早期. n. 原肠中期. o. 原肠晚期. p. 神经胚期. q. 胚孔封闭期. r. 肌节出现期, 箭头示肌节. s. 眼基期. t. 眼囊期. u. 尾芽期, 箭头示尾芽. v. 晶体出现期, 箭头示晶体. w. 耳石期, 箭头示耳石. x. 心跳期, 箭头示心脏原基. y. 出膜前期. z. 初孵仔鱼. aa. 1 日龄仔鱼. bb. 2 日龄仔鱼. cc. 3 日龄仔鱼. 比例尺: 0.3 mm.

Fig. 1 Development of embryo and larva of *Carassius carassius*

- a. Fertilized eggs. b. Perivitelline space formation. c. Blastodisc stage. d. 2-cell stage. e. 4-cell stage. f. 8-cell stage. g. 16-cell stage. h. 32-cell stage. i. Multi-cell stage. j. Early blastula stage. k. Mid-blastula stage. l. Late blastula stage. m. Early gastrula stage. n. Mid-gastrula stage. o. Late gastrula stage. p. Neural stage. q. Blastopore closing. r. Sarcomere stage, arrowhead shows the myomere. s. Eye bud appearance. t. Eye sac appearance. u. Caudal bud appearance, arrowhead shows the tail bud. v. Eye lens formation, arrowhead shows the crystal. w. Otolith formation, arrowhead shows the otolith. x. Heart beating, arrowhead shows the heart rudiment. y. Hatching prophase. z. First hatchlings. aa. 1-day-old larvae. bb. 2-day-old larvae. cc. 3-day-old larvae. Scale bar: 0.3 mm.

出现第 1 次卵裂, 胚盘分裂成 2 个分裂球, 进入 2 细胞期(图 1d); 受精后 2 h 第 2 次分裂, 分裂沟于第 1 次垂直, 进入 4 细胞期(图 1e); 2 h 35 min 后第 3 次分裂, 出现 8 个大小接近的分裂球, 进入 8 细胞期(图 1f); 2 h 50 min 第 4 次分裂, 分裂为 4×4 排列的 16 个分裂球, 进入 16 细胞期(图 1g); 3 h 10 min 后第 5 次分裂, 分裂为 32 个分裂球, 其散乱分布大小不一, 此时细胞球基本处于同一层, 进入 32 细胞期(图 1h)。受精后 5 h 10 min, 经过多次分裂, 分裂球变小且细胞间隙尚且可见, 形成多细胞胚体, 此时进入多细胞期(图 1i)。该阶段总积温 92.776 h·℃。

2.2.3 囊胚 受精后 6 h 40 min, 随卵裂次数增加, 分裂球越来越小且间隙模糊, 分裂球形成囊胚层, 胚盘高举于卵黄上, 进入囊胚早期(图 1j); 受精后 12 h 10 min, 间隙消失不可见, 囊胚层开始变扁下包, 与卵黄初成球形, 进入囊胚中期(图 1k); 受精后 16 h 30 min, 囊胚层继续下包, 下包约 1/3 卵黄处, 此时进入囊胚晚期(图 1l)。该阶段总积温 223.885 h·℃。

2.2.4 原肠胚 受精后 17 h 20 min, 囊胚层继续下包, 下包至约 1/2 处, 此时胚层下包边缘开始变厚, 胚环出现, 进入原肠早期(图 1m); 受精后 23 h 10 min, 胚层下包至 2/3 处, 进入原肠中期(图 1n); 受精后 24 h 30 min, 胚层下包至 3/4, 进入囊胚晚期(图 1o)。总积温 156.705 h·℃。

2.2.5 神经胚 受精后 26 h 20 min, 胚层继续下包, 胚体开始隆起, 出现神经板雏形, 进入神经胚期(图 1p); 受精后 28 h 10 min, 下包形成胚孔, 胚孔越来越小至封闭完全, 此时进入胚孔封闭期(图 1q)。该阶段总积温 72.285 h·℃。

2.2.6 器官形成 受精后 37 h 20 min, 肌节出现, 肌节位于胚体中段, 此时胚体两端出现大小不一, 头端微大, 进入肌节出现期(图 1r)。受精后 39 h 40 min, 头端前段两侧出现肾性隆起, 肌节数目增加, 进入眼基期(图 1s); 受精后 44 h 15 min, 眼部发育至长椭圆形, 肌节数目进一步增加, 胚体未出现尾部抬起, 该时期胚体环绕卵黄最多, 首尾最为接近, 进入眼囊期(图 1t); 受精后 51 h 5 min, 胚体尾部出现抬起状态, 同时眼部开始变

圆, 进入尾芽期(图 1u); 受精后 60 h 55 min, 眼杯中出现晶体, 头部发育分化较明显, 进入晶体出现期(图 1v); 受精后 65 h 15 min, 脑后方出现圆形晶体, 此时胚体开始出现轻微扭动, 进入耳石期(图 1w); 受精后 70 h 35 min, 胚体头部下方出现心脏, 并开始轻微且无规律搏动, 进入心跳期(图 1x); 受精后 73 h 35 min, 胚体发育较为完善, 眼部发黑, 身体扭动频率与幅度增大, 心跳加快(112 次/min)且规律, 出现少量色素沉淀, 此时进入出膜前期(图 1y)。该阶段总积温 908.432 h·℃。

2.2.7 出膜 受精后 110 h 35 min, 体加快扭动, 头部与尾部不断与卵膜发生碰撞, 溶膜酶作用下顶破后完成出膜, 头部与尾部均可先出膜, 同时该阶段鱼体出现色素沉淀, 刚出膜鱼体向背部弯曲(图 1z)。该阶段总积温 810.670 h·℃。

2.3 仔鱼发育

刚破膜 1 d 的仔鱼鱼苗全长(4.45±0.12) mm, 仔鱼呈淡黄色, 前段膨大, 卵黄饱满尚未吸收, 胚体发育不完善, 静卧于水底(图 1aa) (5.13±0.18) mm; 2 d 后卵黄变小, 色素沉淀增加, 刺激后出现短暂急促游动, 身体弯曲程度减小, 接近笔直, 体长增加, 全长(5.13±0.18) mm(图 1bb); 3 d 后对外界刺激更为敏感, 活力增加, 体长进一步增加, 此时卵黄几乎消失, 大多仔鱼开口, 但由于游动能力较差, 捕食效率低, 此时仍生长较慢, 臀鳍与尾鳍清晰可见, 全长(5.69±0.17) mm(图 1cc)。

3 讨论

3.1 黑鲫胚胎及早期仔鱼发育特征分析

黑鲫受精卵为典型的端黄卵, 卵裂类型为盘状卵裂, 与大多数淡水鱼类相同。本研究在人工繁育的条件下, 记录了黑鲫胚胎发育的 7 个阶段 26 个时期的形态特征变化, 基本遵循“卵裂-胚体形成-器官分化-孵化出膜”的顺序。对比其他鲫属鱼类的胚胎发育分期略有不同, 例如, 胡菊^[24]将淇河鲫(*Carassius auratus* in Qihe river)分为 7 阶段 23 时期, 马海艳等^[25]将银鲫和普通鲫胚胎发育分为 6 阶段 25 个时期, 梁正其等^[26]将普安银鲫(*Carassius auratus*)胚胎发育分为 6 阶段 23 时期。此外, 对比额尔齐斯河其他土著鱼类的胚胎发育

分期也存在较大不同,例如杜劲松等^[27]将白斑狗鱼(*Escox lucius*)胚胎发育划分为 6 个阶段 33 个时期,黄金善等^[28]将梭鲈(*Sander lucioperca*)划分为 6 阶段 24 个时期,而乔德亮等^[29]将河鲈(*Perca fluvitills*)仅划分为 16 个时期。该结果证明影响鱼类胚胎发育过程的因素并不是单一的,而是自身遗传特征和外部环境共同作用的结果,因此即使是遗传关系较为亲近的同属鱼类因为外部环境的不同胚胎发育过程也会产生差异,同样地,处于相同环境下的鱼类也会因为自身遗传特性的差异导致其胚胎发育过程产生较大差异。另外,黑鲫与其它鱼类胚胎发育相比较,神经胚阶段之前发育过程相同,进入器官发育阶段后出现差异。相较于白斑狗鱼和黑斑原鲌(*Glyptosternum maculatum*)^[30],耳石期与心跳期先后顺序不同;黑鲫出现明显扭

动(肌肉效应期)和心跳出现时间相隔较长,而多纹蝶鱼(*Selenotoca multifasciata*)^[19]则先出现心跳与黑鲫相反,且出现该特征时间接近。

黑鲫与同属鱼类胚胎发育水温、积温等指标对比如表 2 所示。结果显示,相较于胚胎发育水温接近的普安银鲫和发育水温较高的银鲫、鲫和淇河鲫,黑鲫所需的孵化时间和积温均更高,表明黑鲫具有自身独特的遗传特性和对生存环境的适应性。另外与额尔齐斯河部分土著鱼类相比,黑鲫胚胎发育所需积温略低于白斑狗鱼^[27]和河鲈^[29],在对黑鲫天然产卵场调查时发现,黑鲫繁殖期晚于两种鱼类,此时生存水域水温升高,因此黑鲫能够更快地完成胚胎发育过程,这可以看作是黑鲫为了弥补繁殖期较晚的一种适应性繁殖策略。

表 2 鱼类胚胎发育积温对比
Tab. 2 Comparison of accumulated temperature of fish embryonic development

物种名称 species name	水温/℃ water temperature	总时长/h total duration	积温/h·℃ accumulated temperature	数据来源 data socrrce
黑鲫 <i>Carassius carassius</i>	19.89±0.64	110.58	2274.538	本研究
普安银鲫 <i>Carassius auratus</i>	18.00	98.71	1776.78	[24]
银鲫 <i>Carassius auratus gibelio</i>	23.00±1.00	59.31	1364.13	[23]
鲫 <i>Carassius auratus</i>	23.00±1.00	59.05	1358.15	[23]
淇河鲫 <i>Carassius auratus</i> Qihe river	23.00~25.00	58	1439.57	[22]
白斑狗鱼 <i>Escox lucius</i>	5—11	185.3	2641.37	[25]
河鲈 <i>Perca fluvitills</i>	8—13	265	2540—2880	[27]

目前对于鱼类早期发育时期的划分尚未明确,通常分为胚胎、仔鱼、稚鱼 3 个阶段^[15],对于仔稚鱼的划分则一般按照卵黄囊的吸收、鳞片的形成等特征^[21],其中仔鱼阶段是指鱼苗孵出到鳞片的出现,而仔鱼阶段又可以依据卵黄囊的吸收程度分为早期仔鱼和晚期仔鱼。本研究中将黑鲫孵化出膜至卵黄囊被完全吸收定为早期仔鱼。研究发现,黑鲫早期仔鱼发育阶段时间较短,仅 3 d 卵黄囊便被完全吸收,这时仔鱼行动灵敏,对外界刺激反应强烈,证明此时的黑鲫仔鱼活性较高,具备了独立生存的能力,同时意味着黑鲫仔鱼由内源性和外源性营养混合吸收的方式转变为外源性营养吸收的方式。

3.2 水温对黑鲫胚胎发育的影响

鱼类的胚胎发育和孵化水温密切相关,是胚

胎发育的重要影响因子之一,适宜的孵化水温是鱼类胚胎正常发育的基本条件,在适温范围内,水温越高,其孵化速率越快^[31]。例如普安银鲫在 18 ℃水温下需要 98.71 h 完成孵化,在 24 ℃水温下需要 56.48 h 完成孵化,而在 26 ℃水温下仅需要 28.20 h 完成孵化。另外,孵化水温接近的银鲫、鲫和淇河鲫其孵化时长也存在差异,这可能与本身的生长特性以及初温度外的其他孵化条件密切相关。有研究表明,温度的升高能加快胚胎的新陈代谢从而提高孵化速率^[32-33],但温度过高可能造成胚胎发育畸形。因此,温度对黑鲫胚胎发育的影响有待进一步探究。

野外捕捞亲鱼时发现,将亲鱼由地笼转移至鱼箱时受到刺激的黑鲫会排出晶莹剔透的卵粒,证明此时少量黑鲫亲鱼性腺已发育至成熟,具备

繁殖条件,同时测量水温发现可达 12℃左右,随着时间的推移,水温持续上升,当温度超过 15℃时,可发现黏附于芦苇根茎上的受精卵,证明多数黑鲫已经开始繁殖。随水温上升的产卵行为本质是变温刺激排卵^[34],推测低温限制黑鲫排卵。结合野外采捕亲鱼及人工繁殖实验发现黑鲫自然繁殖时期在 5 月下旬至 6 月中旬,较额尔齐斯河其他鱼类相比,白斑狗鱼 4 月初开始产卵,河鲈和梭鲈等 5 月初开始产卵,由此可见在长期的自然选择过程中,黑鲫根据自身繁殖特点结合当地的温度变化情况形成了最适合自身的繁殖时期,从而提高其后代成活率。

3.3 黑鲫资源保护建议

额尔齐斯河流域黑鲫的种群资源已出现明显衰退,针对当前黑鲫种群状况,建议渔业管理部门严格管控捕捞网具和违法捕鱼行为,加大对非法捕捞的打击力度,制定科学的渔业开发策略;在黑鲫繁殖时期设置禁渔期,严禁捕捞活动,选择优质的亲本进行人工繁育,增加放流力度,对黑鲫的野生资源量进行补充;减少农业灌溉、挖沙采矿等人类活动,保证其种群的生存环境;同时加强黑鲫繁殖生物学和种群动态方面的研究,在现有的黑鲫胚胎及早期仔鱼的研究基础上对后期仔鱼和稚鱼进一步深入研究,摸清黑鲫仔稚鱼生长特性、食性等个体生物学,为黑鲫的人工繁育、苗种培育和增殖放流提供理论指导,以促进黑鲫野生资源量的恢复。

参考文献:

- [1] Guo Y, Zhang R M, Cai L G, et al. Ichthyology of Xinjiang [M]. Urumqi: Xinjiang Science and Technology Press, 2012. [郭焱, 张人铭, 蔡林钢, 等. 新疆鱼类志[M]. 乌鲁木齐: 新疆科学技术出版社, 2012.]
- [2] Wheeler A C. Status of the crucian carp, *Carassius carassius* (L.), in the UK[J]. Fisheries Management Ecology, 2000, 7(4): 315-322.
- [3] Ren M L, Guo Y, Zhang R M, et al. Fishes and fish fauna composition in Ergis River, China[J]. Arid Zone Research Arid Zone Res, 2002, 19(2): 62-66. [任慕莲, 郭焱, 张人铭, 等. 我国额尔齐斯河的鱼类及鱼类区系组成[J]. 干旱区研究, 2002, 19(2): 62-66.]
- [4] Ren M L, Guo Y, Zhang R M, et al. Fish resources and fisheries in the Irtysh River, China[M]. Urumqi: Xinjiang Science and Technology Health Press, 2002. [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.]
- [5] Jialieli N. The influence of operation mode of reservoir on water environment in the downstream of Irtysh River[J]. Energy and Energy Conservation, 2017(6): 101-102, 133. [努尔兰·加列力. 水库运行模式对额尔齐斯河下游水环境的影响[J]. 能源与节能, 2017(6): 101-102, 133.]
- [6] Yao J Q, Chen J, Tuoliwubieke D, et al. Trend of climate and hydrology change in Xinjiang and its problems thinking[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2020, 43(5): 1498-1511. [姚俊强, 陈静, 迪丽努尔·托列吾别克, 等. 新疆气候水文变化趋势及面临问题思考[J]. 冰川冻土, 2020, 43(5): 1498-1511.]
- [7] Wu J H, Yang H, Yang F S, et al. Assessment of wetland ecosystem health in Irtysh River[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2014, 28(6): 149-154. [吴金鸿, 杨涵, 杨方社, 等. 额尔齐斯河流域湿地生态系统健康评价[J]. 干旱区资源与环境, 2014, 28(6): 149-154.]
- [8] Liu C C, Niu J G, Liu H, et al. Fish community structure and alien fish distribution in Ertix River[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2021, 34(1): 46-53. [刘春池, 牛建功, 刘鸿, 等. 额尔齐斯河流域鱼类群落结构及外来鱼类分布[J]. 水产学杂志, 2021, 34(1): 46-53.]
- [9] Li S Y, Lei J Q. The pattern and change of the ecosystems in the Ergis River Watershed[J]. Arid Zone Research, 2002, 19(2): 56-61. [李生宇, 雷加强. 额尔齐斯河流域生态系统格局及变化[J]. 干旱区研究, 2002, 19(2): 56-61.]
- [10] Jiang X X, Huang J, Zhang Y, et al. Impact analysis of hydrological regime changes in Irtysh River basin valley ecosystem and suggestions for ecological restoration[J]. China Rural Water and Hydropower, 2019(10): 12-16. [姜旭新, 黄婧, 张岩, 等. 额尔齐斯河流域河谷生态系统水文情势变化影响分析及生态修复建议[J]. 中国农村水利水电, 2019(10): 12-16.]
- [11] The People's Government of Xinjiang Uygur Autonomous Region of China. Notice on the release of the Xinjiang Uygur Autonomous Region list of wild animals under key protection (revised)[J]. Communiqué of the People's Government of Xinjiang Uygur Autonomous Region, 2023(Z1): 2-7. [新疆维吾尔自治区人民政府. 关于发布新疆维吾尔自治区重点保护野生动物名录(修订)的通知[J]. 新疆维吾尔自治区人民政府公报, 2023(Z1): 2-7.]
- [12] Zhang Y Q, Yin J S, Zhang C, et al. Embryonic development of burbot (*Lota lota*) in Heilongjiang River[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2013, 26(3): 24-28. [张永泉, 尹家胜,

- 张超, 等. 黑龙江流域江鳕的胚胎发育[J]. 水产学杂志, 2013, 26(3): 24-28.]
- [13] Xing J X, Yang M Y, Chen P, et al. Embryonic and larval developmental characteristics of *Thymallus arcticus grubei* [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2023, 47(4): 648-656. [邢君霞, 杨茂源, 陈朋, 等. 北极茴鱼胚胎及仔鱼发育[J]. 水生生物学报, 2023, 47(4): 648-656.]
- [14] 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.]
- [15] Han H X, Jin H Y, Lian J, et al. Observation on development of embryonic and larval of *Leuciscus idus* in Irtysh River[J]. Wetland Science, 2024, 22(1): 16-24. [韩豪祥, 金洪宇, 廉杰, 等. 额尔齐斯河中的高体雅罗鱼胚胎和仔鱼发育观察[J]. 湿地科学, 2024, 22(1): 16-24.]
- [16] Guo Y C. Effect of water temperature on embryonic development of *Hypophthalmichthys molitrix* and *Ctenopharyngodon idella*[J]. Freshwater Fisheries, 1982, 12(3): 35-40. [郭永灿. 水温对鲢鱼、草鱼胚胎发育的影响[J]. 淡水渔业, 1982, 12(3): 35-40.]
- [17] Hu X S, Li C T, Ge Y L, et al. Observation on embryonic and early larval development of black bream (*Megalobrama terminalis*) in the Heilong River[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(10): 1176-1183. [胡雪松, 李池陶, 葛延龙, 等. 黑龙江三角鲂的胚胎和早期仔鱼发育观察[J]. 中国水产科学, 2020, 27(10): 1176-1183.]
- [18] Hu Z X, Huang H G, Wu M Y, et al. Effects of temperature on the embryonic development of *Siniperca scherzeri*[J]. Freshwater Fisheries, 2014, 44(3): 104-107. [胡振禧, 黄洪贵, 吴妹英, 等. 温度对斑鲈胚胎发育的影响[J]. 淡水渔业, 2014, 44(3): 104-107.]
- [19] 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. 多纹钱鲮鱼胚胎发育及胚后发育观察[J]. 中国水产科学, 2021, 28(8): 978-987.]
- [20] Qu Y J, Li J E. Early embryonic development in *Trachinotus ovatus*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2005, 12(6): 786-789. [区又君, 李加儿. 卵形鲳鲹的早期胚胎发育[J]. 中国水产科学, 2005, 12(6): 786-789.]
- [21] Kuang J H, Chen G, Ma Q, et al. Embryonic development and morphological characteristics of larvae and juveniles of cobia (*Rachycentron canadum*)[J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(11): 1814-1824. [邝杰华, 陈刚, 马骞, 等. 军曹鱼的胚胎发育及仔稚鱼形态观察[J]. 水产学报, 2021, 45(11): 1814-1824.]
- [22] Chen S Q, Zhu Y J, Wu X B, et al. Morphological development of embryos and larvae of *Mystus macropterus*[J]. South China Fisheries Science, 2023, 19(6): 60-70. [陈思奇, 朱永久, 吴兴兵, 等. 大鳍鲃胚胎及仔稚鱼发育观察[J]. 南方水产科学, 2023, 19(6): 60-70.]
- [23] Liu Q J, Wu S L. Variation characteristics of diurnal temperature and influence factors of Irtysh River in Xinjiang [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2017, 31(4): 351-356. [刘强吉, 武胜利. 新疆额尔齐斯河流域气温日较差变化特征及影响因子分析[J]. 水土保持学报, 2017, 31(4): 351-356.]
- [24] Hu J. Embryogenesis observation of *Carassius auratus* in Qihe River[J]. Henan Fisheries, 2018(2): 29-31, 35. [胡菊. 淇河鲫的胚胎发生观察[J]. 河南水产, 2018(2): 29-31, 35.]
- [25] Ma H Y, Zhou H, Gao Y C, et al. Comparative observation of embryonic development of silver crucian carp *Carassius auratus gibelio* and crucian carp *Carassius auratus auratus* [J]. Journal of Dalian Ocean University, 2015, 30(5): 472-477. [马海艳, 周贺, 高养春, 等. 银鲫与普通鲫早期胚胎发育的比较研究[J]. 大连海洋大学学报, 2015, 30(5): 472-477.]
- [26] Liang Z Q, Ma S, Yao J J, et al. The embryonic development of Puan crucian carp *Carassius auratus* Linnaeus[J]. Fisheries Science, 2012, 31(6): 316-320. [梁正其, 马珊, 姚俊杰, 等. 普安银鲫胚胎发育的初步研究[J]. 水产科学, 2012, 31(6): 316-320.]
- [27] Du J S, Hai S, Su D X, et al. Studies on the development of embryo and larva of northern Pike (*Esox lucius* Linnaeus)[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2004, 28(6): 629-634. [杜劲松, 海萨, 苏德学, 等. 白斑狗鱼胚胎和仔鱼发育的研究[J]. 水生生物学报, 2004, 28(6): 629-634.]
- [28] Huang J S, Guo J X, Liu Y, et al. Observation on embryonic and larval development of *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus) [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2009, 40(2): 65-69. [黄金善, 郭家祥, 刘奕, 等. 梭鲈胚胎及仔鱼发育观察[J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(2): 65-69.]
- [29] Qiao D L, Ling Q F, Yin J G, et al. Development of embryo and yolk-sac stage larva of perch (*Perca fluviatilis*)[J]. Journal of Biology, 2006, 23(1): 34-38. [乔德亮, 凌去非, 殷建国, 等. 河鲈胚胎及卵黄囊期仔鱼发育[J]. 生物学杂志, 2006, 23(1): 34-38.]
- [30] Pan Y Z, Li B H, Kelsang G, et al. Embryonic development of *Glyptosternum maculatum* in Tibet[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(6): 1205-1215. [潘瑛子, 李宝海, 格桑加措, 等. 西藏黑斑原鲃胚胎发育观察[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1205-1215.]

- [31] Liu M J, Guo H Y, Gao J, et al. Embryonic development and morphological characteristics of larvae and juvenile of *Platax teira*[J]. South China Fisheries Science, 2022, 18(4): 103-111. [刘明鉴, 郭华阳, 高杰, 等. 尖翅燕鱼早期胚胎发育及仔稚鱼形态观察[J]. 南方水产科学, 2022, 18(4): 103-111.]
- [32] Yanagitsuru Y R, Main M A, Lewis L S, et al. Effects of temperature on hatching and growth performance of embryos and yolk-sac larvae of a threatened estuarine fish: Longfin smelt (*Spirinchus thaleichthys*)[J]. Aquaculture, 2021, 537: 736502.
- [33] Han M Y, Luo M Z, Yang R, et al. Impact of temperature on survival and spinal development of golden pompano *Trachinotus ovatus* (Linnaeus 1758)[J]. Aquaculture Reports, 2020, 18: 100556.
- [34] Yin J S, Shen J B, Luan X H. Effect of temperature on the development of DACE (*Leuciscus brandti*) embryos in the Suiffen River[J]. Acta Ecologica Sinica, 1992, 12(3): 232-238. [尹家胜, 沈俊宝, 栾晓红. 温度对绥芬河滩头雅罗鱼胚胎发育的影响[J]. 生态学报, 1992, 12(3): 232-238.]

Developmental characteristics of embryos and early larvae of *Carassius carassius* in the Irtysh River

HAN Haoxiang^{1,2}, LIAN Jie^{1,2}, JIN Hongyu¹, MA Bo^{1,2}

1. Heilongjiang Basin Fishery Resources and Environment Scientific Observation Experimental Station, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin 150076, China;
2. College of Fisheries and Life, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: This study was conducted to understand embryonic and larval development of *Carassius carassius* distributed in the Irtysh River Basin, fill the gap in artificial breeding, and enrich the reproductive biological data of this species. This study collected *C. carassius* parents from the Irtysh River, obtained fertilized eggs through artificial induction of fertilization, and observed their early developmental characteristics. The results showed that the embryos hatched out of the membrane at a temperature of $(19.89 \pm 0.64)^\circ\text{C}$ for 110 h and 35 min, and a total accumulated temperature of $2274.54\text{ h}\cdot^\circ\text{C}$. The *C. carassius* embryo started from the fertilized egg, placenta was bulged 50 min after fertilization and developed to a blastocyst in 6 h 40 min. The gastrul embryo developed in 17 h 20 min, nerve developed in 26 h 20 min, sarcomere appeared in 37 h 20 min, heartbeat occurred in 70 h 35 min, and membrane emerged in 110 h 35 min. The embryonic development process went through seven stages (26 periods) of fertilized egg, cleavage, blastocyst, gastrulation, neural embryo, organ formation, and hatching. Lying at the bottom, the total length of the fry hatched after 1 d was $(4.45 \pm 0.12)\text{ mm}$, and the yolk sac was full; the full length of the fry after 2 d was $(5.13 \pm 0.18)\text{ mm}$, the pigmentation had increased, and a short swim was observed; the total length of the fry after 3 d was $(5.69 \pm 0.17)\text{ mm}$, they were sensitive to external stimuli, the yolk sac was absorbed, and anal and caudal fins were clearly visible. This study is the first to report the timing and characteristics of the early development of the Irtysh River *C. carassius* under artificial induction conditions, thereby providing basic data and an important reference for further large-scale breeding of seedlings.

Key words: Irtysh River; *Carassius carassius*; embryonic development; larvae development; germplasm resource

Corresponding author: MA Bo. E-mail: hsymabo@163.com