

东方高原鳅的胚胎与胚后发育观察

汪帆 杨瑞斌 樊启学

华中农业大学水产学院,武汉 430070

摘要 对东方高原鳅 *Triphlophysa orientalis* (Herzenstein) 胚胎发育及胚后发育的全过程进行观察、拍照并测量,结果显示:东方高原鳅成熟卵呈淡黄色、圆形,卵径为 0.97~1.11 mm,遇水具微黏性,为沉性卵。在水温(16±0.5)℃下,受精卵历时 132 h 9 min 孵化出膜,所需积温为 2113.6 ℃·h,整个胚胎发育过程分为 7 个时期:胚盘形成期、卵裂期、囊胚期、原肠胚期、神经胚期、器官形成期、出膜前期;初孵仔鱼全长(4.86±0.09) mm,在水温(16±0.5)℃下,胚后发育历时 34 d,分为卵黄囊和后期仔鱼阶段,其中卵黄囊阶段历时 9 d,后期仔鱼历时 25 d。

关键词 东方高原鳅; 胚胎发育; 胚后发育; 卵黄囊; 后期仔鱼

中图分类号 S 917; Q 132.4 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2017)06-0089-10

东方高原鳅 *Triphlophysa orientalis* (Herzenstein) 属鲤形目(Cyprinidformes)、条鳅科(Noemacheilinae)、高原鳅属(*Triphlophysa*),主要分布于西藏的拉萨河、怒江上游、青海、甘肃和四川西部的长江、黄河干流及其附属水体,青海柴达木盆地和甘肃河西走廊的自流水体等^[1-2]。东方高原鳅作为雅鲁藏布江经济名优鱼类,体表具漂亮花纹,有较好的观赏性。包括东方高原鳅在内的高原鳅是西藏雅鲁藏布江水域重要的土著鱼类,在西藏高寒脆弱的生态系统中占据重要地位。然而对于西藏地区高原鳅的研究仅有渔业资源、分类学等方面报道^[3-7]。

近年来,随着人类活动的日益加剧,西藏鱼类资源面临着外来鱼种的入侵、水电站建设、过度捕捞等威胁,加之西藏鱼类生长发育缓慢、性成熟晚的特点^[8-11],其种群资源一旦遭到破坏就难以恢复,因此,对高原鱼类的调查和保护就显得尤为重要和紧迫。笔者对东方高原鳅胚胎和胚后发育过程进行系统观察,并与鳅科其他鱼类进行比较,从而为进一步了解其早期生活史,以及开展西藏的高原鱼类增殖保护的相关工作提供参考资料。

1 材料与方法

1.1 试验地点

试验地点在西藏林芝农牧学院水产基地,该基

地靠近尼洋河,以地下水作试验用水。

1.2 亲本来源

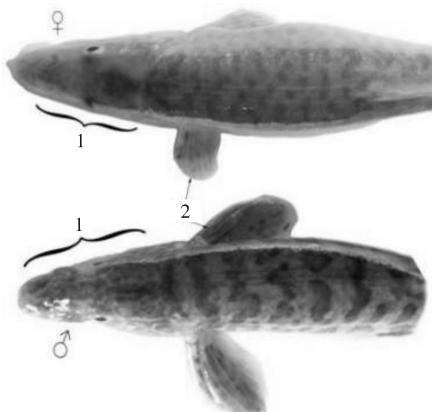
东方高原鳅于 2015 年 5 月 25 日,从西藏雅鲁藏布江中上游支流年楚河及入江湖泊中获得。从所获亲本中挑选 135 尾体质健康、性腺发育良好的个体,运输至西藏林芝农牧学院水产基地,暂养在 60 cm×60 cm×50 cm 的塑料盒中,控制水温(16±0.5)℃,保持流速 0.2 m/s。

1.3 雌雄鉴别

参照耿龙武等^[12]、陈修松等^[13]、王志坚等^[14]和侯飞侠等^[15]对高原鳅雌雄性的判定方法,东方高原鳅亲鱼雌雄的主要区别在于头部形状(图 1-1)和胸鳍肉垫(图 1-2)。雌鱼头部近似于等腰梯形,从鳃盖后缘到吻端逐渐缩小,而雄鱼整个头部以眼睛为界限,分为前后两部分,眼睛部分内凹,从鳃盖后缘到眼睛的部分近似于等腰梯形,从眼睛到吻端的部分略呈方形;雌鱼胸鳍较薄呈半透明状、表面色素较少;雄鱼胸鳍颜色较深,繁殖季节色素明显增多,鳍条明显增厚,尤其是第 1~3 鳍条尤为坚硬粗壮,表面角质化明显。

1.4 催产药物选择

催产药物选择浙江省宁波第二激素厂生产的绒毛膜促性腺激素(HCG)、促黄体素释放素类似物 A₂(LHRH-A₂)和马来地欧酮(DOM)。催产剂量



1.头部形态 Head shape; 2.胸鳍肉垫 Pectoral fin pads.

图1 东方高原鳅的雌雄鉴别

Fig.1 The morphological identification of
Triplophysa orientalis

为HCG 2 000 IU + LHRH-A₂ 20 mg/kg + DOM 5 mg/kg, 雄性剂量减半。

1.5 人工催产

催产时间:2015年5月28日上午10点。按照每尾雌鱼注射生理盐水0.1 mL配置催产药物,采用一针注射法,从胸鳍基部以45°角注射催产药物,进针深度约为0.15~0.20 cm;雌鱼注射12 h后,给雄鱼注射催产药物,催产剂量减半。催产完后,将鱼放回塑料白盒中,控制水温(16±0.5)℃,水流速度为0.2~0.3 m/s。

1.6 人工授精

雌鱼注射药物52 h后,将雌鱼捞出检查,轻轻挤压腹部有卵从泄殖孔中顺利流出即可挤卵;以干毛巾吸干体表多余水分,将成熟的卵挤入干燥的铁盆中;剖杀雄鱼将其精巢取出,放到滤纸上吸干水分,之后放入研钵中研磨,用0.4% (质量体积比)的生理盐水将研磨好的精巢冲入盛有卵子的铁盆中(生理盐水的剂量为卵子体积的10~20倍),并轻轻用手迅速搅拌20~30 s,获得受精卵。

1.7 孵化

取直径9 cm的玻璃培养皿,消毒后将受精卵平铺在培养皿中,再将培养皿放置在有进出水口、规格为50 cm×40 cm×50 cm的塑料白盒中,控制水温在(16±0.5)℃,保持水流0.2 m/s。每日上午9点用1 mg/L高锰酸钾溶液浸泡受精卵5 min。

1.8 胚胎发育及胚后发育观察

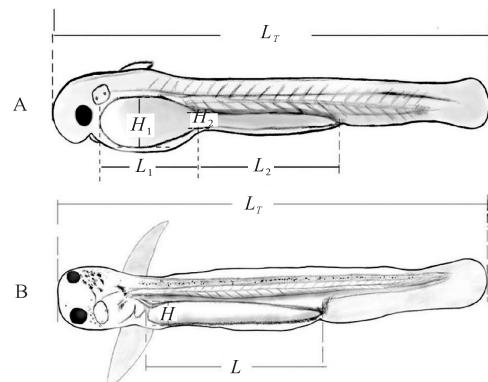
用Nikon SMZ-1500数码显微镜,连续观察胚胎发育过程,以50%受精卵发育进入某一阶段作为

该发育阶段的开始,观察并拍摄、记录其形态特征^[16~19];出膜仔鱼放入30 cm×20 cm×40 cm的塑料白盒中培育,控制水温(16±0.5)℃,保持水流0.2 m/s,每天上午10点,取5尾仔鱼观察并拍照、记录胚后发育形态特征。仔鱼开口后投喂煮熟后的蛋黄,每日上午9点和下午6点投喂2次,并及时用孔径0.25 mm的捞网清污。

1.9 数据处理

由于东方高原鳅胚胎发育不同时期卵黄囊形状不同,依据2种卵黄囊体积计算公式^[20~24],提出东方高原鳅的体积计算公式,当卵黄囊如图2A所示,其体积计算公式为: $V = L_1 H_1^2 \cdot \pi/6 + L_2 H_2^2 \cdot \pi/12$;当卵黄囊如图2B所示,其体积计算公式为: $V = LH^2 \cdot \pi/12$ 。

图片用Adobe Photoshop CS 5进行处理;仔鱼生长和卵黄吸收曲线拟合均用Origin 8.5.1软件进行回归分析。



L_T :全长 Total length; L :卵黄囊长径 Long diameter of yolk-sac; H :卵黄囊短径 Short diameter of yolk-sac; L_1 :卵黄囊膨大部长径 Long diameter of magnum yolk-sac; L_2 :卵黄囊狭长部长径 Long diameter of narrow yolk-sac; H_1 :卵黄囊膨大部短径 Short diameter of magnum yolk-sac; H_2 :卵黄囊狭长部短径 Short diameter of narrow yolk-sac.

图2 东方高原鳅仔鱼

Fig.2 Larvae of *Triplophysa orientalis*

2 结果与分析

2.1 胚胎发育过程

东方高原鳅胚胎发育在(16±0.5)℃条件下历时132 h 9 min,所需积温为2 113.6 ℃·h。

与多数鲤形目鱼类相似,东方高原鳅胚胎发育过程主要经过胚盘形成期、卵裂期、囊胚期、原肠胚期、神经胚期、器官形成期和出膜前期7个阶段。

1)胚盘形成期。成熟卵呈淡黄色圆球形,卵径

0.97~1.11 mm, 卵质黄色透明, 无油球, 受精卵遇水具有微黏性, 相对密度比水大, 为沉性卵(图3-1); 受精后10 min, 受精卵逐渐吸水膨胀, 卵周隙逐渐形成; 受精后35 min膜径达到最大, 受精卵不再膨胀, 此时卵径为(1.14±0.05) mm, 膜径为1.72~1.83 mm, 卵周隙为0.39~0.47 mm(图3-2); 受精后约45 min, 原生质向动物极移动、集中, 形成胚盘, 随着时间推移胚盘逐渐变大变高, 受精卵进入胚盘隆起期, 受精后1 h胚盘不再扩大, 高度约占卵黄的1/5~1/4(图3-3)。

2)卵裂期。受精后1 h 46 min, 受精卵发生第1次分裂, 分裂为经裂, 胚盘从中间凹陷形成2个相似的分裂球, 受精卵进入2细胞期(图3-4); 受精后3 h, 受精卵发生第2次分裂, 分裂为与第1次分裂沟垂直的经裂, 将胚盘分裂成形状大小相似的4个分裂球, 受精卵进入4细胞期(图3-5); 受精后4 h 20 min, 受精卵发生第3次分裂, 分裂为与第1次分列沟平行的2个经裂, 将胚盘分裂成中间4个略大于边上4个的8个分裂球, 排成2排, 受精卵进入8细胞期(图3-6); 受精后5 h 40 min, 受精卵发生第4次分裂, 分裂为与第2次分裂沟平行的2个经裂, 将胚盘分裂成排成4排的16个分裂球, 中间4个分裂球略微大于周围的分裂球, 受精卵进入16细胞期(图3-7); 随着分裂的继续, 卵裂球的数目逐渐增多、大小逐渐减小, 受精后10 h 12 min, 胚盘形成高举的多细胞胚体, 形状如同桑葚, 受精卵进入桑葚胚期(图3-8)。

3)囊胚期。受精后13 h 59 min, 随着分裂的继续, 胚盘细胞越来越小, 形成高举的囊胚, 高度约占卵黄的1/2, 受精卵进入囊胚早期(图3-9); 受精后18 h 4 min, 胚层高度降低、变薄透明, 可见囊胚腔, 受精卵进入囊胚中期(图3-10); 受精后, 囊胚细胞开始下包, 胚层高度逐渐降低, 受精卵进入囊胚晚期(图3-11)。

4)原肠胚期。受精后25 h 41 min, 胚层细胞逐渐下包, 约占卵黄的1/3, 侧面观可见胚层细胞背唇呈新月状, 胚盘边缘伴随着胚层细胞内卷形成一圈肥厚的胚环, 受精卵进入原肠早期(图3-12); 受精后28 h 11 min, 胚层细胞继续下包至卵黄的1/2, 此时在胚环的一定部位内卷形成三角形隆起的胚盾, 受精卵进入原肠中期(图3-13); 受精后31 h 41 min, 胚层细胞已经下包卵黄的2/3, 背唇逐渐明显, 受精卵进入原肠晚期(图3-14)。

5)神经胚期。受精后33 h 46 min胚层细胞继续下包至卵黄的3/4至5/6以上, 进入神经胚期(图3-15); 随着胚层细胞继续下包; 受精后35 h 57 min, 胚孔彻底闭合, 胚胎背面开始形成神经板, 受精卵进入胚孔封闭期(图3-16); 受精后38 h 56 min神经板的中线出现柱状的脊索, 神经板的前端隆起显出头部, 神经板的中间出现2对肌节, 受精卵进入肌节出现期(图3-17)。

6)器官形成期。受精后43 h 19 min, 胚体头部明显凸起, 形成脑泡, 侧面观呈半圆状, 脑泡的两侧出现1对椭圆隆起, 为眼的原基, 体节4对, 受精卵进入眼基出现期(图3-18); 受精后47 h 52 min, 眼基中央出现像“I”的横凹, 脑泡隆起变大, 可分出前、中、后三部分, 体节增加至8对, 受精卵进入眼囊期(图3-19); 受精后51 h 59 min, 尾端开始分化膨大, 体节增加至10~12对, 受精卵进入尾芽期(图3-20); 受精后56 h 16 min, 在脑后方出现1对椭圆透明的囊腔, 即为耳囊, 此时体节增加至18对, 尾芽更加膨大, 逐步脱离卵黄, 卵黄囊由圆形逐步变成不规则肾形, 受精卵进入耳囊期(图3-21); 受精后60 h 18 min, 耳囊出现白色透明点状耳石, 体节增加至20对, 卵黄囊被拉长, 变成靠头部圆形和靠尾部小泡状的2个部分, 受精卵进入耳石出现期(图3-22); 受精后64 h 57 min, 眼囊下陷, 眼杯口形成透明圆形晶体, 眼囊后方出现圆形的鳃板轮廓, 体节增至24对, 受精卵进入眼晶体期(图3-23); 受精后65 h 27 min, 胚体出现不规则的轻微颤动, 约4~7次/min, 体节增至28对, 受精卵进入肌肉效应期(图3-24); 受精后76 h 14 min, 在头部和卵黄囊前端交接处形成白色膜状包裹, 为心脏原基, 受精卵进入心脏出现期(图3-25); 受精后87 h 4 min, 心脏开始跳动, 心率50~55次/min, 血液呈半透明液体开始循环, 胚胎颤动明显加强, 约10~12次/min, 受精卵进入心跳期(图3-26); 受精后96 h 32 min, 尾部变得细长, 泡状结构消失, 出现鳍褶状结构, 即尾鳍出现, 心脏血液出现红色, 眼色素明显积累变黑, 体节增至32~34对, 受精卵进入尾部鳍褶期(图3-27)。

7)出膜前期。受精后120 h 24 min, 受精卵进入出膜期, 出膜时仅胚体尾部破膜而出, 头部还留在卵膜内, 随后卵膜逐渐塌陷, 开始脱落, 经过21 h 45 min, 所有受精卵完成脱膜(图3-28)。



1.受精卵 Fertilized egg; 2.卵周隙形成 Perivitelline space; 3.胚盘隆起 Blastodermic uplift; 4.2 细胞期 2-cell; 5.4 细胞期 4-cell; 6.8 细胞期 8-cell; 7.16 细胞期 16-cell; 8.桑葚胚期 Morula; 9.囊胚早期 Early blastula; 10.囊胚中期 Middle blastula; 11.囊胚晚期 Late blastula; 12.原肠早期 Early gastrula; 13.原肠中期 Middle gastrula; 14.原肠晚期 Late gastrula; 15.神经胚期 Neurula; 16.胚孔关闭期 Closure of blastopore; 17.肌节出现 Appearance of myomere; 18.眼原基期 Eye primordia; 19.眼囊期 Optic sac; 20.尾芽期 Tail bud; 21.耳囊期 Auditory vesicle; 22.耳石出现期 Appearance of otolith; 23.眼晶体期 Eye lens; 24.肌肉效应期 Muscle effect; 25.心脏出现期 Appearance of heart; 26.心跳期 Heart pulsation; 27.尾部鳍褶期 Caudal fin fold; 28.出膜前期 Pre-hatching.

图 3 东方高原鳅的胚胎发育

Fig.3 Embryonic development of *Triplophysa orientalis*

2.2 胚后发育过程

1) 卵黄囊期

初孵仔鱼: 刚出膜仔鱼肌节 34 对, 全长 (4.86 ± 0.09) mm, 卵黄囊体积 (0.40 ± 0.03) mm³; 除了眼部色素积累明显以外, 仔鱼通体透明无色素积累, 卵黄囊前段膨大明显呈椭圆球状, 后段呈长细棒状紧贴鱼体腹部, 卵黄囊全长约占仔鱼全长的 1/2; 胸鳍细长紧贴在鱼体两侧, 心脏跳动明显, 血液透明且涌动明显; 初孵仔鱼多数时间静卧在池底(图 4-1)。

出膜后 1 d, 头部上抬且两侧出现 3~5 个黑色素点, 仔鱼作间歇性螺旋状上升游动, 随即沉入池底(图 4-2)。

出膜后 2 d, 头部黑色素沉积, 出现 8~10 个黑色素点, 背部也开始出现少量黑色素点, 胸鳍较出膜 1 d 明显增大, 卵黄囊前端椭圆状膨大部分短径减小, 后半部分变化不大, 仔鱼能够短距离平游(图 4-3)。

出膜后 3 d, 头部色素继续沉积, 出现 20 个左右黑色素点, 背部色素沉积明显, 肌节和卵黄囊之间黑色素沉积; 胸鳍较 2 d 时增大 1 倍, 明显张开位于身体两侧; 卵黄囊前半部分短径较 2 d 时明显缩小一半, 后半部分变化不大; 消化道雏形基本形成, 但没

有贯通(图 4-4)。

出膜后 4 d, 头部与背部以及肌节和卵黄囊之间黑色素继续沉积, 黑色素点增多明显; 仅心脏部位血液的血红色沉积; 消化道前端膨大, 后面逐渐变细呈透明细管状, 不含内容物; 卵黄囊前半部分短径继续缩小, 使其前后形状相似(呈细长棒球棒状)(图 4-5)。

出膜后 5 d, 周身血液开始变红, 头部和体背黑色素沉积加剧; 出现 4 对鳃弓, 鳃丝不明显; 卵黄囊继续缩小(图 4-6)。

出膜后 6 d, 头部及身体黑色素继续沉积, 并且头部出现黄色素消化道贯通直至肛门; 胸鳍明显增大, 口微开但还不能摄食; 体表颜色变成淡黄透明, 卵黄囊短径继续缩小(图 4-7)。

出膜后 7 d, 头部及身体黑色素继续沉积, 体表淡黄明显, 心脏处血液红色加深; 口张开并摄食, 鳃盖雏形出现, 消化道出现异物; 仔鱼平衡身体能力明显增强, 可自由游泳; 卵黄囊缩小呈细条状, 延伸至肛门(图 4-8)。

出膜后 8 d, 体表色素继续沉积, 鳃盖形成, 口张开明显, 肠道异物明显增多, 有排泄现象, 肛门处可见少量粪便, 卵黄囊进一步缩小呈细线状(图 4-9)。

出膜后 9 d, 上下颌边缘出现锯齿状突起, 鳃盖

张合明显, 肛门处粪便明显增多, 卵黄囊彻底消失, 仔鱼进入外源性阶段, 完全依靠外源食物获取能量(图 4-10)。

2) 后期仔鱼期

出膜后 10 d, 肠道内容物明显增多, 摄食量增大。

出膜后 11 d, 吻部出现第 1 对颌须, 胸鳍基部加厚、逐渐丰满, 支鳍骨形成, 尾鳍有内溢丝出现(图 4-11)。

出膜后 12 d, 在消化道前端正上方出现椭圆形空泡状的膜质鳔, 长径为 (0.44 ± 0.02) mm, 短径为 (0.129 ± 0.04) mm, 体积为 (0.0038 ± 0.0002) mm³(图 4-12)。

出膜后 13 d, 头部黑色素继续沉积, 从点状逐渐

加深成大颗粒黑色素, 膜质鳔体积略有增大, 背鳍皱褶出现, 尾鳍支鳍骨形成(图 4-13)。

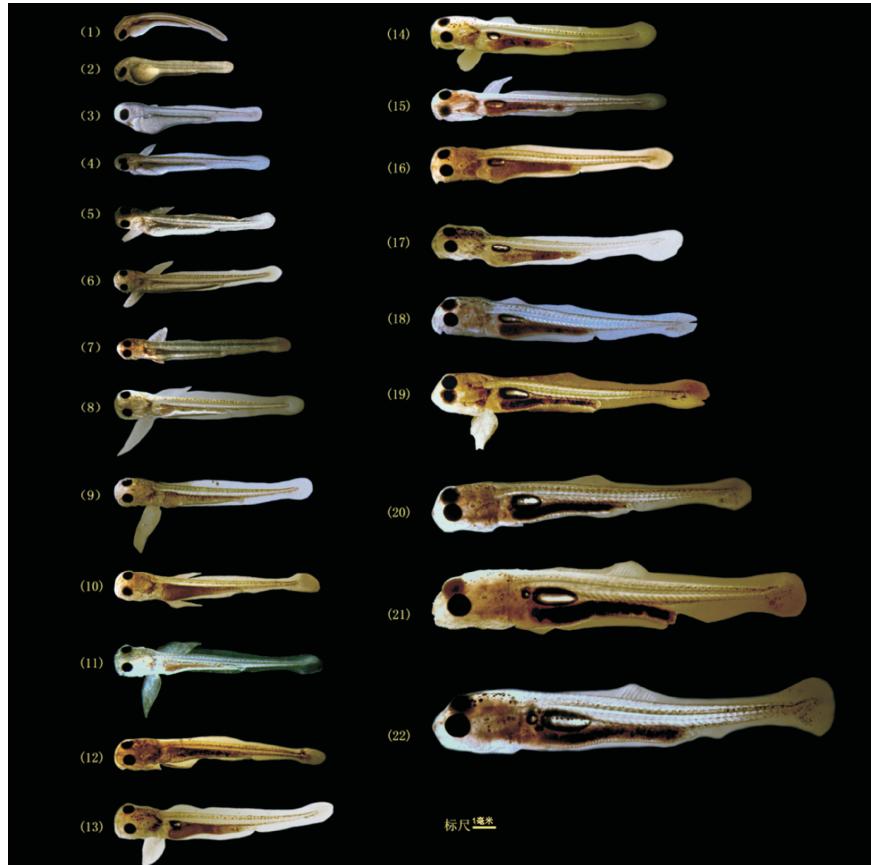
出膜后 15 d, 头部黑色素继续沉积, 黑色素颗粒逐渐增大, 鳃丝明显; 腹鳍皱褶出现; 膜质鳔体积增大明显, 为 (0.0250 ± 0.0004) mm³(图 4-15)。

出膜后 17 d, 膜质鳔长径继续增大, 尾鳍分化成上下两叶明显, 呈正尾型(图 4-18)。

出膜后 19 d, 臀鳍皱褶出现, 背鳍皱褶突起明显, 可观察到鳍条原基的出现, 膜质鳔短径略有增加, 体积变化不大(图 4-19)。

出膜后 24 d, 背鳍的支鳍骨开始形成, 膜质鳔正前方有 1 对圆球状的空泡形成, 为骨质鳔的原型(图 4-20)。

出膜后 28 d, 腹鳍的支鳍骨形成, 背鳍和尾鳍鳍



(1)初孵仔鱼 Newly hatched larvae; (2)1 d 仔鱼 1 day larvae; (3)2 d 仔鱼 2 days larvae; (4)3 d 仔鱼 3 days larvae; (5)4 d 仔鱼 4 days larvae; (6)5 d 仔鱼 5 days larvae; (7)6 d 仔鱼 6 days larvae; (8)7 d 仔鱼 7 days larvae; (9)8 d 仔鱼 8 days larvae; (10)9 d 仔鱼 9 days larvae; (11)11 d 仔鱼 11 days larvae; (12)12 d 仔鱼 12 days larvae; (13)13 d 仔鱼 13 days larvae; (14)14 d 仔鱼 14 days larvae; (15)15 d 仔鱼 15 days larvae; (16)16 d 仔鱼 16 days larvae; (17)17 d 仔鱼 17 days larvae; (18)18 d 仔鱼 18 days larvae; (19)19 d 仔鱼 19 days larvae; (20)24 d 仔鱼 24 days larvae; (21)28 d 仔鱼 28 days larvae; (22)34 d 仔鱼 34 days larvae.

图 4 东方高原鳅胚后发育

Fig.4 Post-embryonic development of *Triplophysa orientalis*

条明显;骨质鳔明显,并且膜质鳔与骨质鳔之间有一条细管将两者相连(图4-21)。

出膜后34 d,各鳍发育完全,鳍条骨清晰可见,骨质鳔和膜质鳔清晰可见(图4-22)。

3)卵黄囊的吸收与仔鱼的生长

东方高原鳅初孵仔鱼全长 L_T 为(4.95±0.16) mm,卵黄囊体积 V_Y 为(0.301 4±0.070 5) mm³(图4-1),前半部分呈膨大的椭圆球形, H_1 (0.695±0.068) mm, L_1 (1.067±0.042) mm,体积为(0.272 7±0.061 2) mm³,后半部分呈圆锥形, H_2 (0.266±0.063) mm, L_2 (1.436±0.119) mm³,体积为(0.028 7±0.014 8) mm³;出膜后第1天到第2天,卵黄囊前半部分椭圆球 H_1 减小明显,其他部分变化不大;出膜后第4天,卵黄囊变成前端略膨大后端呈尖状的圆锥形,体积 V_Y 为(0.118 0±0.001 9) mm³(图4-5);到第8天,卵黄囊仅剩紧贴消化道一条细线,体积 V_Y 为(0.021 3±0.015 3) mm³(图4-9);到第9天,卵黄囊彻底消失(图4-10)。

对卵黄囊体积 V_Y ,出膜后时间 D ,全长 L_T 进行拟合(图5):

卵黄囊体积 V_Y 和出膜后时间 D 的关系式:

$$V_Y = e^{(-1.360 - 0.2D - 0.0105D^2)} \quad (R^2 = 0.684)$$

卵黄囊体积 V_Y 和全长 L_T 的关系式:

$$V_Y = -0.065L_T + 0.369 \quad (R^2 = 0.65)$$

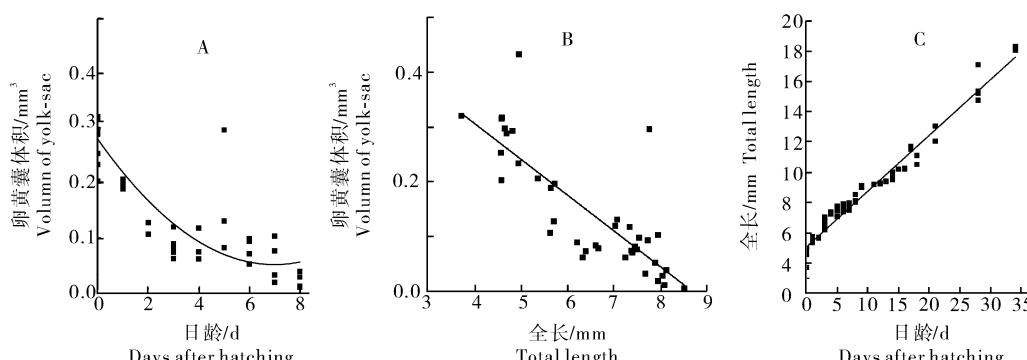
全长 L_T 和出膜后时间 D 的关系式:

$$L_T = 0.369D + 5.068 \quad (R^2 = 0.974)$$

从图5A中看出,仔鱼出膜后1~2 d,卵黄囊消耗最大;出膜4 d以后,卵黄囊消耗速率随发育时间逐渐减小;出膜后8~9 d,卵黄囊彻底消耗完。可见仔鱼从出膜到出膜后4 d期间,新陈代谢在整个卵黄囊阶段最为旺盛。

从图5B中看出,随着发育过程的进行,仔鱼卵黄囊体积与全长成反比;仔鱼全长 L_T 在5.5~6 mm处,卵黄囊体积减小明显,消耗速率快;仔鱼全长在6 mm之后,卵黄囊消耗速率减缓,全长增长速率趋于稳定;卵黄囊消失时,仔鱼全长在8.5 mm左右。

从图5C中看出,随着出膜时间增加,仔鱼全长呈递增趋势;在卵黄囊阶段,仔鱼生长速度较为稳定,在外源性阶段,仔鱼生长速度波动性较大,尤其是在出膜后10~20 d之间,波动性尤为明显。



A:卵黄囊体积 V_Y 和出膜后时间 D 的关系 Relationship between volume of yolk sac and days after hatching; B:卵黄囊体积 V_Y 和全长 L_T 的关系 Relationship between volume of yolk sac and total length; C:全长 L_T 和出膜后时间 D 的关系 Relationship between total length and days after hatching.

图5 东方高原鳅仔鱼发育

Fig.5 Larval development of *Triplophysa orientalis*

3 讨论

鳅类是较为复杂的类群,部分学者倾向于将鳅科鱼类分为3个亚科,即条鳅亚科、沙鳅亚科和花鳅亚科^[25-26];而另外一些学者提出将鳅类的4个类群都提升为科,分别命名为沙鳅科、平鳍鳅科、花鳅科和条鳅科^[27]。东方高原鳅的早期发育与其他鳅类的胚胎和胚后发育比较^[17,28-39]的结果如表1所示。

3.1 东方高原鳅卵和胚胎发育特点

东方高原鳅的成熟卵子是呈淡黄色、具微黏性的沉性卵,与条鳅科其他几种鱼,以及花鳅科的泥鳅和大鱊副泥鳅的成熟卵子相同,与沙鳅科呈青色漂流性、无黏性的成熟卵子不同;而平鳍鳅科的犁头鳅的成熟卵子则是黄色漂流性、无黏性的^[28-39]。这种在成熟卵子性状上的差异与唐琼英^[27]的研究相吻合,唐琼英^[27]指出花鳅科和条鳅科鱼类聚在一起,

表1 东方高原鳅与其他鳅类卵的性质、胚胎和胚后发育的比较
Table 1 The comparison of egg characters, embryonic and post-embryonic development among *Triphophyssa orientalis* (Herzenstein) and other cobitid fishes

种类 Species	颜色 Color	卵的性质 feature	成熟卵径/mm Egg diameter	膜径/mm Egg membrane diameter	孵化水温/℃ Water temperature	孵化时间 Incubation time	积温/(℃·h) Accumulated temperature	卵黄囊 阶段/d Yolk sac stage	初解仔鱼长度/mm Body length of newly hatched larvae
东方高原鳅 <i>Triphophyssa orientalis</i>	淡黄 Yellow	沉性 Demersal 微黏性 Micro cohesive	0.97~1.11	1.72~1.83	16±0.5	132 h 9 min	2 113.6	8~9	4.86±0.09
安氏高原鳅 ^[28] <i>Triphophyssa angelii</i>	金黄 Golden	沉性 Demersal 微黏性 Micro cohesive	0.87~1.05	1.24~1.41	16.3~18.1	119 h 44 min	2 083.4	5	4.58
贝氏高原鳅 ^[29] <i>Triphophyssa bleekeri</i>	金黄 Golden	沉性 Demersal 强黏性 Strong cohesive	0.94~1.10	1.36	9.0~12.8	405 h 30 min	—	8	4.32±0.23
高原鳅属 <i>Triphophyssa</i>	西昌高原鳅 ^[30] <i>Triphophyssa sichangensis</i>	—	强黏性 Strong cohesive	0.90±0.10	—	15~17	72 h	1 080~1 224	—
条鳅科 Nemacheilidae	达里湖高原鳅 ^[12] <i>Triphophyssa daliaica</i>	浅黄 Yellow	强黏性 Strong cohesive	0.93±0.01	—	18	70 h	1 260	3
	叶尔羌高原鳅 ^[17] <i>Triphophyssa yarkandensis</i>	淡黄 Yellow	沉性 Demersal 微黏性 Micro cohesive	0.60±0.052	—	20.0±1.0	65 h 34 min	1 310	7
副鳅属 <i>Paracobitis</i>	短体副鳅 ^[31] <i>Paracobitis potanini</i>	黄色 Yellow	沉性 Demersal 强黏性 Strong cohesive	1.976±0.046	—	17~20	58 h	986~1 160	21
花鳅科 Cobitidae	泥鳅 ^[32] <i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	淡黄 Yellow	沉性 Demersal 微黏性 Micro cohesive	0.72~0.84	1.14~1.28	19.5~23.0	26 h 40 min	—	5.5
	大鳞副泥鳅 ^[33] <i>Paramisgurnus dabryanus</i>	篾黄 Yellow	沉性 Demersal 黏性 Cohesive	0.60~0.65	1.20~1.30	21~23	26 h 35 min	583	5
花鳅科 Boitidae	中华沙鳅 ^[34] <i>Boita superciliaris</i>	艾绿 Green	漂流性 Pelagic 无黏性 Non-cohesive	0.90~1.30	4.21~4.98	23±0.5	33 h 15 min	764.8	—
	宽体沙鳅 ^[35] <i>Boita reevesae</i>	灰黄 Grayish yellow	半漂流 Semi pelagic 无黏性 Non-cohesive	0.90~1.10	1.60~1.90	23±0.5	27 h	621	—
沙鳅科 Boitidae	花斑副沙鳅 ^[36] <i>Parabotia fasciata</i>	黄绿 Olive	漂流性 Pelagic 无黏性 Non-cohesive	1.00	2.70	28	12 h	336	—
	长薄鳅 ^[37] <i>Leptolotia elongata</i>	灰青 Gray green	漂流性 Pelagic 无黏性 Non-cohesive	1.50~1.66	3.67~4.00	22~23.5	34 h	748	—
平鳍鳅科 Balitoridae	紫薄鳅 ^[38] <i>Lepidobrama taeniaips</i>	青灰 Graphite	漂流性 Pelagic 无黏性 Non-cohesive	1.47±0.10	4.60±0.34	30.5~31.0	—	—	5.00
	犁头鳅 ^[39] <i>Leptarchithys fimbriata</i>	黄色 Yellow	漂流性 Pelagic 无黏性 Non-cohesive	1.76±0.04	—	22.5~23.5	34 h	782	5

与平鳍鳅科鱼类形成姐妹群,而沙鳅科为一单系,最早发生分化,处于所有鳅类的根部位置。这种现象可能与各种群生存水域流速、水深以及产卵场分布等栖息环境密切相关。

东方高原鳅的成熟卵径为 $0.97\sim1.11\text{ mm}$,充分吸水后卵周隙明显增大,膜径为 $1.72\sim1.83\text{ mm}$ 。

东方高原鳅与安氏高原鳅、贝氏高原鳅、西昌高原鳅、达里湖高原鳅4种高原鳅的卵径比较接近^[12,28-30],且明显大于叶尔羌高原鳅的卵径^[17]。何德奎等^[40]对22种高原鳅属鱼类进行了分子系统发育和生物地理学研究,研究提出将叶尔羌高原鳅归入赫氏鳅亚属。可能位于高原地区的东方高原鳅与作为塔里木河水系土著鱼类的叶尔羌高原鳅^[17]的生存环境有很大不同。

水温控制在 $(16\pm0.5)\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下,东方高原鳅胚胎发育需要 $130\text{ h }9\text{ min}$,所需积温 $2\ 113.6\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}$,初孵仔鱼全长为 $(4.86\pm0.09)\text{ mm}$,而安氏高原鳅胚胎发育温度为 $16.3\sim18.1\text{ }^{\circ}\text{C}$,所需积温为 $2\ 083.4\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}$,初孵仔鱼全长为 4.58 mm ,两者最为接近。安氏高原鳅是我国长江流域特有物种,主要分布于沿渡河、金沙江、雅砻江、长江上游,适于在急流中生活,但产卵场一般分布在河道两岸流速较缓或近乎静水的浅水域,水深不超过 30 cm ^[28];而东方高原鳅主要分布于西藏的拉萨河、怒江上游、青海、甘肃和四川西部的长江、黄河干流及其附属水体,青海柴达木盆地和甘肃河西走廊的自流水体等^[1-2]。两者生存的海拔高度相近,从试验结果可推测出安氏高原鳅与东方高原鳅产卵场的环境比较接近。

3.2 东方高原鳅胚后发育特点

东方高原鳅初孵仔鱼的卵黄囊为前段膨大明显呈椭圆球状,后段呈长细棒状紧贴鱼体腹部,不同于沙鳅属的中华沙鳅、宽体沙鳅棒球棒状的卵黄囊;随着发育的进行,东方高原鳅胚胎的卵黄囊前半部分短径逐渐缩小,到出膜后4 d,卵黄囊变成细长棒球棒状。鉴于东方高原鳅发育不同阶段的卵黄囊形状不同,本文提出了不同阶段的东方高原鳅卵黄囊体积计算公式,从而更加准确地计算东方高原鳅卵黄囊体积。东方高原鳅仔鱼的卵黄囊阶段为 $8\sim9\text{ d}$,与贝氏高原鳅最为接近,明显短于短体副鳅。在东方高原鳅仔鱼生长发育中,东方高原鳅仔鱼的生长速率在出膜后 $3\sim4\text{ d}$ 达到最大值,比贝氏高原鳅的 $5\sim8\text{ d}$ 生长速率快^[29],比叶尔羌高原鳅的 $2\sim3\text{ d}$

慢^[17]。

朱松泉^[41]认为,骨质鳔的形成增强了条鳅亚科鱼头后方身体的强度,增强了水平运动的能力,以适应于在急流和石砾缝隙中的生活。东方高原鳅出膜后12 d,在腹腔中央出现椭圆形空泡状的膜质鳔,长径为 $(0.44\pm0.02)\text{ mm}$,短径为 $(0.129\pm0.04)\text{ mm}$,体积为 $(0.003\ 8\pm0.000\ 2)\text{ mm}^3$,出膜后24 d在膜质鳔的前方形成2个空泡状的骨质鳔,并且膜质鳔与骨质鳔之间有一条细管将两者相连。东方高原鳅的鳔后室相当发达,不同于多数条鳅科鱼类是鳔后室趋向退化,前室趋向小型化,可能东方高原鳅的祖先原本就生活在静水或缓流水体中,随着青藏高原的急剧隆起,引起了自然条件的急剧变化,形成了干燥、寒冷、强辐射、周年水位变化剧烈的特殊高原环境^[42]。因而,东方高原鳅这种特征也与其既能栖息于缓流中、也能栖息于静水中的特征相适应。

3.3 东方高原鳅的资源保护

随着青藏高原的隆升而出现的高原鱼类是已知世界上适应于高寒环境分布海拔最高的鱼类^[43],并且高原鱼类是研究高原鱼类演化以及青藏高原隆起对生物的影响等问题的重要对象^[44]。

作为西藏土著鱼类之一,东方高原鳅早期发育的特点是卵径较小、胚胎发育温度低、胚胎发育所需积温高、以及卵黄囊阶段时间较长,这种低温下孵化期长、代谢率低的发育特点使得东方高原鳅在孵化阶段和仔鱼阶段极其容易受到敌害捕食和环境因子变动的影响,加之西藏鱼类生长发育缓慢、性成熟晚的特点^[8-11],因此,东方高原鳅的种群资源一旦遭到破坏就难以恢复。

综上所述,东方高原鳅人工繁殖的相关工作,不仅对发展西藏的特色养殖业具有重要价值,更是对鱼类系统进化、生物地理学、青藏高原地质演变等问题具有重要的借鉴指导作用,因此,开展东方高原鳅等高原鱼类的相关研究及保护工作具有重要意义。

参 考 文 献

- [1] 李亮涛,杨学芬,杨瑞斌,等.藏布江中游东方高原鳅的年龄与生长特性[J].华中农业大学学报,2016,35(6):117-123.
- [2] 西藏自治区水产局.西藏鱼类及其资源[M].北京:中国农业出版社,1995:50-51.
- [3] 梁文涛.几种高原鳅属鱼类的生物学研究[D].武汉:武汉轻工

- 大学,2014.
- [4] 陈礼强,吴青,郑曙明,等.细鳞裂腹鱼胚胎和卵黄囊仔鱼的发育[J].中国水产科学,2008,15(6):927-934.
- [5] 邓华堂,岳兴建,陈大庆,等.怒江细尾高原鳅生长特征与食性[J].淡水渔业,2010,40(1):26-33.
- [6] 杨鑫,霍斌,段友健,等.西藏雅鲁藏布江双须叶须鱼的年龄结构与生长特征[J].中国水产科学,2015,22(6):1085-1094.
- [7] 刘鸿艳,谢从新,郑跃平,等.西藏高原鳅个体繁殖力的研究[J].淡水渔业,2009,39(4):12-16.
- [8] 周建设,李宝海,潘瑛子,等.西藏渔业资源调查研究进展[J].中国农学通报,2013,29(5):53-57.
- [9] 张驰,李宝海,周建设,等.西藏渔业资源保护现状、问题及对策[J].水产学杂志,2014,27(2):68-72.
- [10] 蔡斌.西藏鱼类资源及其合理利用[J].中国渔业经济,1997(4):38-40.
- [11] 格桑达娃,王慧,陈红菊.西藏渔业资源保护及其利用的思考[J].中国渔业经济,2011,29(5):172-176.
- [12] 耿龙武,姜海峰,佟广香,等.达里湖高原鳅人工繁殖技术初步研究[J].水产学杂志,2015,28(6):15-18.
- [13] 陈修松,陈娇,邓思红,等.西昌高原鳅人工繁殖研究和仔鱼形态初步观察[J].水产科技情报,2015,42(5):243-245.
- [14] 王志坚,黄静,张耀光.大宁河贝氏高原鳅的繁殖特性[J].淡水渔业,2013,43(5):8-13.
- [15] 侯飞侠,何春林,张雪飞,等.高原鳅属鱼类雄性第二性征[J].动物分类学报,2010,35(1):101-107.
- [16] 薛凌展.大刺鳅胚胎发育观察[J].淡水渔业,2014,44(2):101-104.
- [17] 陈生熬,宋勇,牛玉娟,等.叶尔羌高原鳅胚胎发育与胚后发育观察[J].中国水产科学,2015,22(4):597-607.
- [18] 杨明生.拟刺鰕生物的初步研究[J].淡水渔业,1996,26(3):17-19.
- [19] 顾志敏,朱俊杰,贾永义,等.太湖翘嘴红鲌胚胎发育及胚后发育观察[J].中国水产科学,2008,15(2):204-214.
- [20] WANG Y, HU M, CAO L, et al. Effects of daphnia (*Moina micrura*) plus chlorella (*Chlorella pyrenoidosa*) or microparticle diets on growth and survival of larval loach (*Misgurnus anguillicaudatus*) [J]. Aquaculture Int, 2008, 16(4):361-368.
- [21] WANG Y, HU M, WANG W, et al. Transpositional feeding rhythm of loach *misgurnus anguillicaudatus*, from larvae to juveniles and its ontogenesis under artificial rearing conditions [J]. Aquaculture Int, 2008, 16(6):539-549.
- [22] JARDINE D, LITYAK M K. Direct yolk sac volume manipulation of zebrafish embryos and the relationship between offspring size and yolk sac volume [J]. J Fish Biol, 2003, 63(2):388-397.
- [23] FAUSTINO F, MAKINO L C, NEUMANN E, et al. Morphological and morphometric aspects of early life stages of pia-
banha *Brycon gouldingi* (Characidae) [J]. J Fish Biol, 2015, 86(5):1491-1506.
- [24] GAO L, DUAN M, CHENG F, et al. Ontogenetic development in the morphology and behavior of loach (*Misgurnus anguillicaudatus*) during early life stages [J]. Chin J Oceanol Limnol, 2014, 32(5):973-981.
- [25] 陈景星,朱松泉.鳅科鱼类亚科的划分及其宗系发生的相互关系[J].动物分类学报,1984(2):91-98.
- [26] 朱松泉.中国条鳅志[M].南京:江苏科学技术出版社,1989.
- [27] 唐琼英.鳅超科鱼类分子系统发育研究[D].武汉:华中农业大学,2005.
- [28] 王华,郭延蜀,左林,等.安氏高原鳅胚胎和仔鱼发育的观察[J].水产科学,2009, 28(12):721-725.
- [29] 李忠利,严太明.贝氏高原鳅胚胎和仔鱼的形态发育[J].水生生物学报,2009,33(4):636-642.
- [30] 陈修松,陈娇,邓思红,等.西昌高原鳅人工繁殖及苗种培育研究[J].现代农业科技,2015(3):287-288.
- [31] 王宝森,姚艳红,王志坚.短体副鳅的胚胎发育观察[J].淡水渔业,2008,38(2):70-73.
- [32] 郑文彪.泥鳅胚胎和幼鱼发育的研究[J].水产学报,1985,9(1):37-47.
- [33] 梁秩燊,梁坚勇,陈朝,等.大鱗副泥鳅的胚胎发育及鱼种培养[J].水生生物学报,1988,12(1):27-42.
- [34] 何斌,陈先均,温涛,等.中华沙鳅的胚胎发育[J].西南农业学报,2014,27(3):1332-1336.
- [35] 岳兴建,王芳,谢碧文,等.沱江流域宽体沙鳅的胚胎发育[J].四川动物,2011,30(3):390-393.
- [36] 杨明生.花斑副沙鳅的胚胎发育观察[J].淡水渔业,2004,34(6):34-36.
- [37] 梁银铨,胡小建,黄道明,等.长薄鳅胚胎发育的观察[J].水生生物学报,1999,23(6):631-635.
- [38] 唐燕高,徐大宝,王运能,等.紫薄鳅的人工繁殖初步试验[J].中国水产,2010(1):41-43.
- [39] 熊玉宇,乔晔,刘焕章,等.犁头鳅早期发育[J].水生生物学报,2008,32(3):424-433.
- [40] 何德奎,陈咏霞,陈毅峰.高原鳅属 *Triphlophysa* 鱼类的分子系统发育和生物地理学研究[J].自然科学进展,2006,16(11):1395-1404.
- [41] 朱松泉.中国条鳅亚科鱼类的鳔和骨质鳔囊的研究[J].水生生物学报,1986,10(2):136-143.
- [42] 何舜平.鳅鮀鱼类鳔囊结构及系统发育研究(鲤形目;鲤科)[J].动物分类学报,1991,16(4):490-495.
- [43] 何舜平,曹文宣,陈宜瑜.青藏高原的隆升与颤鮀鱼类(鮀形目;鮀科)的隔离分化[J].中国科学:生命科学,2001,31(2):330-333.
- [44] 何春林,宋昭彬,张鹗.中国高原鳅属鱼类及其分类研究现状[J].四川动物,2011,30(1):150-155.

Embryonic and post-embryonic development of *Triplophysa orientalis* (Herzenstein)

WANG Fan YANG Ruibin FAN Qixue

College of Fisheries, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract The embryonic and post-embryonic development of *Triplophysa orientalis* (Herzenstein) were observed and described in detail under a microscope with a digital camera. The results showed that the mature unfertilized eggs of *T. orientalis* were viscous, ovoid, with a diameter of 0.97–1.11 mm, and characterized by tiny adhesive when encountering water. At a water temperature of $(16 \pm 0.5)^\circ\text{C}$, the embryonic development lasted 132 h and 9 min, with a cumulative temperature of $2113.6^\circ\text{C} \cdot \text{h}$. Additionally, the embryonic development can be divided into seven physiological periods including blastoderm formation stage, cleavage stage, blastula stage, gastrula stage, neural stage and organ formation stage. The newly hatched larvae was (4.86 ± 0.09) mm in length and the post-embryonic development lasted 34 days at a water temperature of $(16 \pm 0.5)^\circ\text{C}$, which can be divided into the yolk sac and post larvae stage, lasting 9 and 25 days, respectively.

Keywords *Triplophysa orientalis* (Herzenstein); embryonic development; post-embryonic development; yolk sac; post larvae

(责任编辑:边书京)