

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20210224002

http://www.yykxjz.cn/

方璐, 徐永江, 柳学周, 崔爱君, 王开杰, 王滨, 姜燕, 李文升. 五条鲷早期生长发育特征及胚胎发育的温度适应特性. 渔业科学进展, 2021, 42(6): 194-204

FANG L, XU Y J, LIU X Z, CUI A J, WANG K J, WANG B, JIANG Y, LI W S. The early growth and development characteristics of *Seriola quinqueradiata* and the temperature adaptation of embryonic development. Progress in Fishery Sciences, 2021, 42(6): 194-204

五条鲷早期生长发育特征 及胚胎发育的温度适应特性*

方璐^{1,2} 徐永江^{1①} 柳学周¹ 崔爱君¹
王开杰¹ 王滨¹ 姜燕¹ 李文升³

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室
青岛海洋科学与技术试点国家实验室深蓝渔业联合实验室 山东 青岛 266071;

2. 上海海洋大学水产与生命学院 上海 201306; 3. 莱州明波水产有限公司 山东 烟台 261400)

摘要 本研究采用显微摄像与形态度量的方法, 首次系统观察和描述了五条鲷(*Seriola quinqueradiata*)胚胎和仔稚幼鱼阶段生长发育的形态与数量特征。结果显示, 五条鲷成熟卵子为透明的圆球形浮性卵, 卵径长为 1.26~1.36 mm, 单油球。在水温(22.0±0.5)℃、盐度 30、pH 7.6~8.0 的条件下, 历时 35 h 15 min 孵化出膜。胚胎发育过程可分为卵裂前期、卵裂期、囊胚期、原肠期、神经胚期、器官发生期、肌肉效应期和脱膜孵化期 8 个时期。初孵仔鱼全长为(4.03±0.27) mm, 卵黄囊呈长椭圆形, 长度约为全长的 3/8。3 DAH(day after hatching, DAH)仔鱼全长为(16.23±1.61) mm, 开口, 转入混合营养期, 开口饵料为轮虫(*Brachionus plicatilis*)。6 DAH 仔鱼全长为(4.93±0.17) mm, 卵黄囊消耗殆尽, 鳔开始充气。10 DAH 仔鱼全长为(5.21±0.23) mm, 油球消耗完毕, 完全进入外源性营养阶段。15 DAH 仔鱼全长为(6.24±0.66) mm, 脊椎末端开始弯曲, 至 25 DAH 时, 稚鱼全长为(10.25±1.35) mm, 弯曲过程完成, 开始摄食卤虫无节幼体(*Artemia salina*)。30 DAH 稚鱼全长为(16.23±1.61) mm, 开始进行配合饲料转化; 40 DAH 稚鱼全长为(28.07±2.32) mm, 苗种摄食配合饲料良好。65 DAH 幼鱼全长为(81.49±5.11) mm, 体态与成体相似。研究表明, 五条鲷胚胎孵化的适宜温度范围为 22℃~24℃。研究结果可为构建稳定的五条鲷苗种培育技术提供依据, 保障深远海养殖优质种苗生产与供给。

关键词 五条鲷; 胚胎发育; 胚后发育; 形态特征; 生长特征; 温度适应
中图分类号 S936 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2021)06-0194-11

五条鲷(*Seriola quinqueradiata*)是一种大型的温水性、大洋性具有长距离洄游习性的经济鱼类, 在我国黄海、东海和南海海域有自然分布(孟庆闻等,

1995)。五条鲷生长速度快, 肉质鲜美, 营养丰富, 是做生鱼片的上等鱼类, 具有很高的经济价值, 与黄条鲷(*Seriola aureovittata*)、高体鲷(*Seriola dumerili*)

*山东省支持青岛海洋科学与技术试点国家实验室重大科技专项(2018SDKJ0303-1; 2018SDKJ0501-2)、国家重点研发计划项目(2019YFD0900901; 2018YFD0901204)、中国水产科学研究院基本科研业务费(TD47)、财政部和农业农村部: 国家现代农业产业技术体系(CARS-47)共同资助 [This work was supported by the Marine Science and Technology Fund of Shandong Province for Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao) (2018SDKJ0303-1; 2018SDKJ0501-2), National Key Research and Development Program of China (2019YFD0900901; 2018YFD0901204), Central Public-Interest Scientific Institution Basal Research Fund, CAFS (TD47), and China Agriculture Research System of MOF and MARA (CARS-47)]. 方璐, E-mail: 342245529@qq.com

① 通讯作者: 徐永江, 研究员, E-mail: xuyj@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2021-02-24, 收修改稿日期: 2021-03-30

同为目前国际上主要养殖的 3 种鲷属(*Seriola*)鱼类,且养殖产量最高(Higuchi *et al.*, 2017; 刘兴旺等, 2009)。

近年来,我国深远海养殖发展迅猛,各种大型养殖平台建设加速。然而,适宜的养殖品种缺乏成为深远海养殖发展的瓶颈之一。大洋性经济鱼类是适宜深远海养殖的优良品种,目前,国际上开发的三文鱼(*Oncorhynchus*)、金枪鱼(*Thunnini*)、鲷鱼(*Seriola*)等都成为了深远海养殖的优良品种。五条鲷是一种大洋性的具有较高经济价值的鲷属鱼类,日本自 20 世纪 60 年代开始采捕野生苗种进行人工养殖实验(Eriko *et al.*, 2004)。20 世纪 80 年代以来,日本持续开展了五条鲷人工繁殖技术的研究,突破了生殖调控产卵技术(Keiichi *et al.*, 1998),推动了产业的快速发展,目前,年养殖产量约达 14 万 t。掌握鱼类早期生长发育的形态和生理生态特性是成功进行繁殖的关键。有关五条鲷的早期生长发育特征,Osamu 等(1986)采用手绘的方式描述了其仔稚幼鱼的形态特征。

近年来,许多企业在福建和辽宁大连地区开展了五条鲷的养殖。为了解五条鲷繁殖生物学特性和建立苗种培育技术,中国水产科学研究院黄海水产研究所鱼类养殖与设施渔业研究室与企业合作,优选优质苗种培育五条鲷亲鱼 80 余尾。2020 年,采用温光调控措施促进亲鱼成熟并获得自然产卵,利用工厂化车间育苗系统开展了苗种培育工作。在苗种培育过程中,采用数量性状测定和显微拍摄的方法,记录了人工培育条件下五条鲷胚胎和仔稚幼鱼的生长发育特征,确立了胚胎发育的适宜温度范围,为建立我国五条鲷苗种培育技术提供了重要资料。

1 材料与方法

1.1 亲鱼培育和受精卵获取

实验于 2020 年 5—7 月在山东莱州明波水产有限公司进行。五条鲷亲鱼年龄为 4 龄,为 2016 年自日本引进的鱼苗经驯化培育后,优选获得的亲鱼用于人工繁殖。亲鱼在室内方形抹角水泥池(50 m³)内充气流流水培育。培育条件:水温为 20℃~23℃,盐度为 26~29, pH 为 7.6~8.0,日换水率为 200%~300%。投喂饵料为鲜杂鱼,日投喂 1 次,投喂量为鱼体重的 2%~3%。定期清理培育池,保持水质清洁。通过对温度和光照的调控,亲鱼性腺发育成熟,在培育池内自然产卵。

1.2 胚胎发育观察

每天检测亲鱼产卵情况,当发现亲鱼在培育池内

产卵时,立即取样观察。收集受精卵置于方形白色 PVC 材质的塑料箱(容积为 60 L)内,连续充气,流水孵化,控制水温为 22℃~23℃。孵化期间,胚胎发育至原肠期前每 15~20 min 取样 1 次,胚体形成后每 20~40 min 取样 1 次。利用 NIKON(MSZ800, 日本)解剖镜进行胚胎发育观察,记录胚胎发育时序及其形态特征,并使用 NIKON (Coolpix 4500, 日本)数码相机进行显微拍照。

1.3 仔稚幼鱼生长发育观察

仔鱼孵化出膜后,利用室内圆形水泥池(容积为 7 m³)开展苗种培育,初孵仔鱼布池密度为 10,000 尾/m²。培育条件:水温为 22℃~24℃,盐度为 27~30, pH 为 7.6~8.0,光照周期为 12L:12D。饵料系列:褶皱臂尾轮虫(*Brachionus plicatilis*)→卤虫无节幼体(*Artemia salina*)→配合饲料。苗种胚后发育时间以日龄(day after hatching, DAH)计算,初孵仔鱼为 0 日龄,以此类推。3~21 DAH 仔鱼投喂褶皱臂尾轮虫,日投喂 2 次,投喂密度为 8~10 ind./mL;投喂轮虫时添加小球藻(*Chlorella vulgaris*),密度为 5×10⁵ cell/mL。20 DAH 开始增加投喂卤虫无节幼体,密度为 1~2 ind./mL,日投喂 2 次;30 DAH 开始投喂配合饲料,进行配合转化;40 DAH 后转换投喂配合饲料。自 4 DAH 开始换水,换水率逐渐达 100%~200%,定期清理培育池底部,保持水质清洁。

自仔鱼布池日起 15 DAH 前,每天从育苗池中随机取样 40~60 尾;15 DAH 后每 3 d 随机取样 30~40 尾;30 DAH 后,每 5 d 随机取样 20~30 尾。实验之前,先使用 MS-222 对仔鱼进行麻醉处理,然后在 NIKON(MSZ800, 日本)解剖镜下对仔鱼不同时期的形态特征、色素变化、器官发育、摄食情况进行观察并拍照记录,测量仔鱼的体长、眼径、油球径等。另外,使用固定液固定各日龄标本 10~20 尾,以备实验室补充观察使用。

1.4 温度对胚胎孵化的影响

温度梯度设置:20℃、22℃、24℃、26℃、28℃共 5 组,每组重复 2 次。实验容器为 8 个白色塑料桶(容积为 100 L),使用 300 W 电热棒带控温仪控制温度(精确度为±0.5℃)作为恒温水浴。将实验烧杯(2 000 mL)加水放入,将水温调控到各自的温度组,每个温度组放置 3 个烧杯。发现产卵时,从采卵网箱中取受精卵,挑选发育至多细胞的卵,计数 120 粒分别放入每个烧杯中,微充气,定时观察并记录胚胎发育进程。每天将每个烧杯中的死卵计数后去除,并换水 30%~50%左右。

受精卵孵出后,统计孵化率、畸形率,确定适宜孵化水温。

1.5 数据统计分析

仔稚幼鱼生长数据、受精卵孵化率和畸形率数据采用平均值±标准差(Mean±SD)表示,使用 SPSS 24.0 软件进行单因素方差(one-way, ANOVA)分析方法,对受精卵孵化率、畸形率进行显著性分析,差异显著性水平 P 设定为 0.05,当 $P < 0.05$ 时为差异显著。

2 结果

2.1 胚胎发育特征

五条鲫的受精卵为浮性卵,圆球形,卵径长为 1.26~1.36 mm。受精卵在水温(22.0±0.5)℃、盐度 30、pH 7.6~8.0 的条件下,历时 35 h 15 min 完全孵化出膜(表 1)。

2.1.1 卵裂前期 未受精成熟卵子原生质表层分布着复杂的网纹结构。受精后,胚盘形成,卵周隙扩大(图 1A)。

2.1.2 卵裂期 受精后 2 h 10 min,受精卵胚盘发生经裂。胎盘发生 3 次经裂,将胚盘分成 8 个大小均

等的细胞,进入 8 细胞时期。每 1 次经裂的卵裂沟均与前 1 次卵裂沟垂直,分裂球等大;受精后 3 h 发生第 5 次经裂,进入 32 细胞时期,卵裂大小不一;受精后 3 h 30 min,第 1 次纬裂发生,胚盘分化成排列不均的 2 层细胞,进入 64 细胞期;之后细胞不断分裂,在动物极处排成多层;至受精后 5 h 15 min,胚盘动物极一侧形成表面粗糙的高帽状细胞群,进入桑葚期(图 1B~图 1H)。

2.1.3 囊胚期 受精后 6 h 5 min,高帽状细胞群表面由粗糙变得光滑,细胞继续分裂增多,高帽状细胞群高度增加,形成高囊胚;受精后 10 h 20 min,高囊胚边缘开始变薄并向扁平发展,进入低囊胚期(图 1I 和图 1J)。

2.1.4 原肠期 受精后 11 h 30 min,进入原肠早期。原肠胚边缘下包,形成原肠腔,胚盾逐渐明显;之后经历原肠中期、原肠晚期,至受精后 17 h 30 min,原肠腔壁加厚,原口即将关闭,出现胚体雏形(图 1K~图 1N)。

2.1.5 神经胚期 受精后 18 h 50 min,原口完全关闭,进入神经胚期。此时,神经胚两侧加厚隆起向内卷曲后在中间结合,形成神经脊。胚体头部呈椭圆形,胚体体节为 5~6 对,有棕黄色点状色素分布,出现克氏泡(图 1O)。

表 1 五条鲫胚胎发育时序(22.0℃±0.5℃)

Tab.1 Embryonic development timing of *S. quinqueriata* at water temperature of 22.0℃±0.5℃

发育时序 Development timing	发育时期 Development stage	图 1 Fig.1	发育时序 Development timing	发育时期 Development stage	图 1 Fig.1
0	未受精卵 Unfertilized egg	A	11 h 30 min	原肠早期 Early gastrula stage	K, L
1 h 20 min	2 细胞期 2-cell stage	B	13 h 50 min	原肠中期 Mid gastrula stage	M
1 h 40 min	4 细胞期 4-cell stage	C	14 h 50 min	原肠后期 Late gastrula stage	N
2 h 10 min	8 细胞期 8-cell stage	D	18 h 50 min	神经胚期 Neurula stage	O
2 h 30 min	16 细胞期 16-cell stage	E	27 h 40 min	胚体包卵黄囊 1/2 Embryo encircling 50 % of yolk sac	P
3 h	32 细胞期 32-cell stage	F	28 h 40 min	胚体包卵黄囊 2/3 Embryo encircling 67 % of yolk sac	Q
4 h 20 min	多细胞期 Poly-cell stage	G	30 h 25 min	胚体包卵黄囊 4/5 Embryo encircling 80 % of yolk sac	R
5 h 15 min	桑葚胚期 Morula stage	H	32 h	胚体完全包被卵黄囊 Embryo encircling 100% of yolk sac	S
6 h	高囊胚期 High blastula stage	I	35 h 15 min	破膜孵化 Hatching	T
10 h 20 min	低囊胚期 Low blastula stage	J			

2.1.6 器官发生期 受精后 27 h 40 min, 胚体包卵黄囊 1/2, 胚体头部和尾部明显, 体节为 9~12 对, 心脏原基形成; 受精后 28 h 40 min, 胚体包卵黄囊 2/3, 形成尾芽, 出现心跳活动(频率为 58~79 次/min), 胚体两侧均匀分布零散点状黑色素, 脑分化为 3 部分, 形成晶体, 体节为 20~24 对, 胚体偶尔出现间歇性收缩(频率为 1~3 次/min)(图 1P 和图 1Q)。

2.1.7 肌肉效应期 受精后 30 h 25 min, 胚体包卵黄囊 4/5, 胚体两侧分布的黑色素明显增多, 形成黑色素条带, 尾部较头部密集; 受精后 32 h, 胚体完全被卵黄囊, 头部和卵黄囊色素明显增多, 头部分化为 5 部分, 尾部扭转明显, 胚体间歇性收缩(肌肉效应)明显, 收缩频率为 12~18 次/min(图 1R 和图 1S)。

2.1.8 孵化期 受精后 35 h 15 min, 胚体肌肉效应

幅度和频率增大(15~23 次/min), 卵黄囊缩小, 胚体按先尾部后头部的顺序, 将卵膜顶破, 脱膜而出(图 1T)。

2.2 仔稚幼鱼生长发育特征

2.2.1 卵黄囊仔鱼期 初孵仔鱼(0 DAH): 全长为 (4.03 ± 0.27) mm, 卵黄囊较大, 呈椭圆形, 长径为 (1.53 ± 0.13) mm, 短径为 (0.81 ± 0.07) mm, 油球径为 (0.48 ± 0.04) mm。头长占全长的 10.9%, 肛前距占全长的 57.2%, 眼径为头长的 52.2%。初孵仔鱼刚脱膜时, 身体弯曲, 躯体前半部分伏在卵黄囊上, 腹部朝上或横卧在水中, 呈静止状态。背鳍膜和尾鳍膜之间存在明显的分界线, 背鳍膜和臀鳍膜边缘分布棕黄色点状色素带, 躯干、头部、油球上散布着枝状黑色素。肠道为细线状, 紧贴躯干腹部(图 2A)。

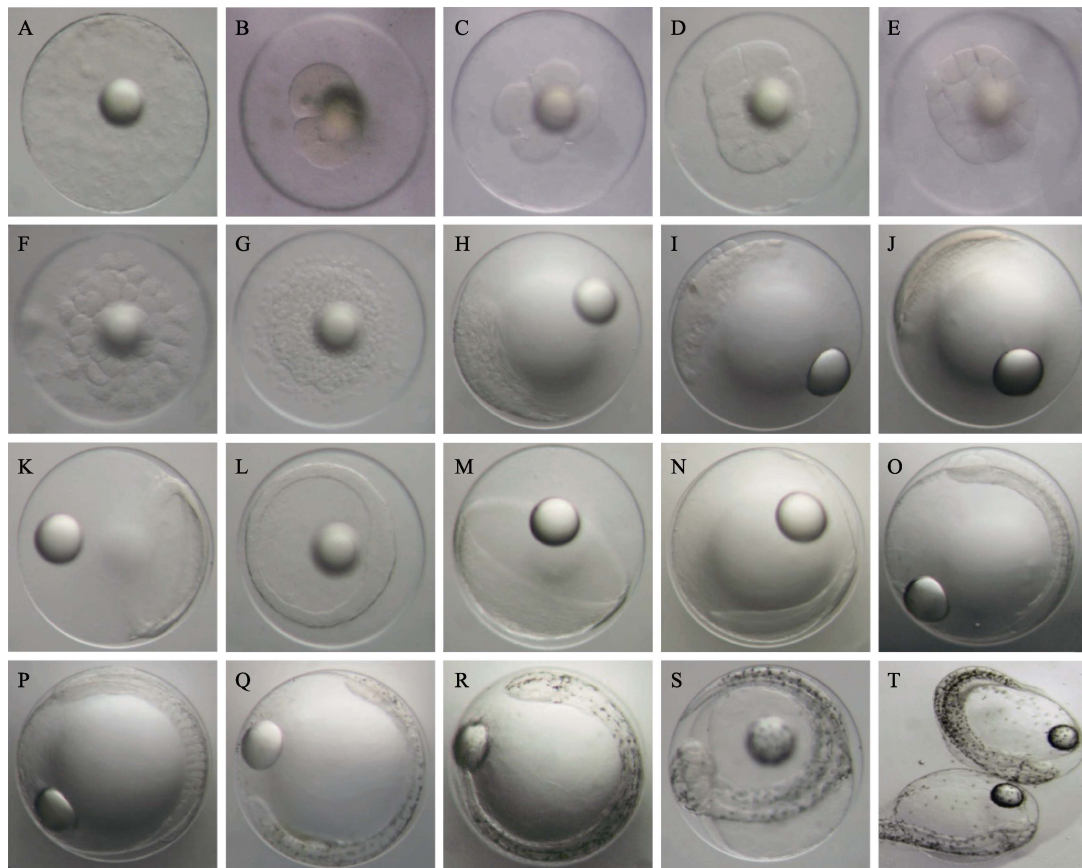


图 1 五条鲈胚胎发育形态特征

Fig.1 Morphological characteristics of embryonic development of *S. quinqueriata*

A: 未受精卵; B: 2 细胞期; C: 4 细胞期; D: 8 细胞期; E: 16 细胞期; F: 32 细胞期; G: 多细胞期; H: 桑葚胚期; I: 高囊胚期; J: 低囊胚期; K: 原肠早期; L: 原肠早期正面观(示胚盾); M: 原肠中期; N: 原肠后期; O: 神经胚期;

P: 胚体包卵黄囊 1/2; Q: 胚体包卵黄囊 2/3; R: 胚体包卵黄囊 4/5; S: 胚体全部被包卵黄囊; T: 破膜孵化

A: Unfertilized egg; B: 2-cell stage; C: 4-cell stage; D: 8-cell stage; E: 16-cell stage; F: 32-cell stage; G: Multicellular stage; H: Morula stage; I: High blastula stage; J: Low blastula stage; K: Early gastrula stage; L: Early gastrula stage (show embryonic shield); M: Mid gastrula stage; N: Anaphase of gastrula stage; O: Neurula stage; P: Embryo encircling 1/2 of yolk sac; Q: Embryo encircling 2/3 of yolk sac; R: Embryo encircling 4/5 of yolk sac; S: Embryo encircling the whole yolk sac; T: Hatching

1 DAH 仔鱼: 全长为(4.21±0.17) mm, 卵黄囊体积减少约 55%, 油球径为(0.44±0.06) mm。头长占全长的 11.5%, 肛前距占全长的 57.4%, 眼径为头长的 54.5%。仔鱼身体完全展开, 在水中静止倒立悬浮, 活动能力较弱。心脏呈 L 型, 心跳为 150~180 次/min。背鳍膜和臀鳍膜边缘分布的色素细胞密度增加, 呈较为明显的色素带; 躯干两侧色素分布密集, 尾部近乎透明。肠道尚未充气(图 2B)。

2 DAH 仔鱼: 全长为(4.43±0.13) mm, 卵黄囊体积减少约 75%, 油球径为(0.40±0.04) mm。头长占全长的 11.6%, 肛前距占全长的 57.5%, 眼径为头长的 55.4%。仔鱼开始平游, 靠尾部摆动可变换水层, 且瞬时游泳速度快。在水中分布较为均匀, 分布密度水体上层较下层大。背鳍膜和臀鳍膜增高, 色素带密度增加; 眼囊开始分布淡黄色色素; 尾鳍膜仍为透明, 呈扇形。肠道加粗, 中间腔扩大(图 2C)。

3 DAH 仔鱼: 全长为(4.51±0.33) mm, 卵黄囊体积减少约 90%, 油球径为(0.21±0.05) mm。头长占全长的 15.1%, 肛前距占全长的 58.5%, 眼径为头长的 48.5%。仔鱼多静止在水中。鳔原基形成, 未充气。躯干上、下两侧枝状黑色素增多, 尾部有少量点状色素, 背鳍膜升高, 棕黄色色素减少, 胸鳍呈小叶状, 活动能力不强。眼囊因黑色素分布密集而呈黑色。心脏有血液流动。仔鱼开口, 下颌骨明显, 膀胱腔扩大, 肠道出现褶皱(图 2D)。

6 DAH 仔鱼: 全长为(4.93±0.17) mm, 卵黄囊消耗殆尽, 油球仍有残余。头长占全长的 23.2%, 肛前距占全长的 57.8%, 眼径为头长的 38.9%。仔鱼游泳能力提高, 能躲避障碍物, 主要分布在水中、上层, 有趋光性。鳔开始充气。躯干上、下两侧和眼囊黑色素分布密集, 躯干中部为棕黄色, 通体呈黄褐色(图 2E)。

2.2.2 脊索弯曲前仔鱼期 10 DAH 仔鱼: 全长为(5.21±0.23) mm, 油球消耗完毕。头长占全长的 25.7%, 肛前距占全长的 59.3%, 眼径为头长的 32.5%。躯干黑色素分布密度加大, 形成黑色色斑; 两侧胸鳍分成明显的两部分, 上半部为黑, 下半部为棕黄。肩带骨凸出。胸鳍明显增长。鳔充气呈椭圆形。消化系统进一步发育, 肠道褶皱增多(图 2F)。

2.2.3 脊索弯曲仔鱼期 15 DAH 仔鱼: 全长为(6.24±0.66) mm。头长占全长的 27.6%, 肛前距占全长的 66.3%, 眼径为头长的 35.1%。躯干左右两侧明显加宽。除头部下半部分和尾部, 全身分布黑色和棕黄色色斑, 通体为深褐色。仔鱼摄食轮虫良好, 摄食率(feeding rate, FT, %)(摄食率=摄食仔鱼数/仔鱼总数×100%)达 90%以上, 肠道前端和胃部后方形成第 1 个生理弯曲。

仔鱼脊索末端开始向上弯曲, 下方尾扇形成, 鳍条为 12 根, 上有少量棕黄色点状色素, 背鳍膜明显后移(图 2G)。

20 DAH 仔鱼: 全长为(7.55±1.12) mm。头长占全长的 28.7%, 肛前距占全长的 60.5%, 眼径为头长的 41.6%。除尾部和眼囊, 全身密集分布黑色色素, 通体呈淡黑色, 眼囊变成深蓝色。脊索末端弯曲完成。背鳍鳍条 16 根, 臀鳍鳍条 8 根, 覆盖着棕黄色色素。尾鳍扇形面积增大, 鳍条 17 根, 仍为透明。仔鱼开始摄食卤虫无节幼体, 肠道形成 2 个生理弯曲(图 2H)。

2.2.4 脊索弯曲后稚鱼期 25 DAH 稚鱼: 全长为(10.25±1.35) mm。头长占全长的 28.8%, 肛前距占全长的 59.5%, 眼径为头长的 33.1%。脊索末端演化成尾鳍条, 尾鳍条 17 根, 背鳍条 23 根, 臀鳍条 13 根。通体除尾鳍外呈黄绿色。鱼体能顺流游动, 有集群现象, 分布在水中、上层。个体生长差异加剧。苗种摄食卤虫无节幼体良好(图 2I)。

30 DAH 稚鱼: 全长为(16.23±1.61) mm。头长占全长的 24.7%, 肛前距占全长的 55.6%, 眼径为头长的 34.9%。尾鳍分叉明显, 鳍条 19 根, 尾鳍始端有黑色色素斑点。背鳍鳍条 30 根, 臀鳍条 21 根, 腹鳍条 5 根, 胸鳍条 12 根。通体呈黑金色, 眼囊为金黄色, 体表开始形成色素带。可逆流游动。全部摄食卤虫无节幼体, 开始进行配合饲料诱导。出现攻击与残食行为(图 2J)。

35 DAH 稚鱼: 全长为(22.45±1.42) mm。头长占全长的 26.6%, 肛前距占全长的 53.6%, 眼径为头长的 33.8%。鳍条数量与成鱼一样。鱼苗呈梭形, 通体呈金黄色。生长速度加快, 个体差异加大, 残食现象严重, 个体大的鱼苗撕咬吞食个体小的鱼苗, 造成鱼苗死亡率增高(图 2K)。

40 DAH 稚鱼: 全长为(28.07±2.32) mm。头长占全长的 27.8%, 肛前距占全长的 54.3%, 眼径为头长的 32.3%。鱼体体色发生巨大变化, 开始生成鳞片, 通体呈黑金色, 光照下躯干部为银白色, 尾鳍上、下端出现褐色色斑。体表形成 3~4 条纵向的色素带。鱼苗在水中集群快速游动, 遇有外部刺激快速散开逃逸(图 2L)。

2.2.5 幼鱼期 50 DAH 幼鱼: 全长为(45.75±4.03) mm。头长占全长的 28.9%, 肛前距占全长的 53.64%, 眼径为头长的 30.1%。色素带颜色加深, 背部为黑褐色, 腹部为棕黄色, 背鳍、尾鳍边缘、臀鳍边缘为棕黄色, 眼囊为棕黄色。纵向色素带增加至 5~6 条(图 2M)。

65 DAH 幼鱼: 全长为(81.49±5.11) mm。头长占全长的 25.9%, 肛前距占全长的 49.2%, 眼径为头长的 37.7%。体色再次发生变化, 背部为青色, 腹部为银白色, 背鳍、尾鳍、臀鳍为棕黄色, 体表鳞片形态同成体。眼囊为黄色, 纵向色素带褪去, 苗体态与成体相

似(图 2N)。

2.3 仔稚幼鱼摄食与生长特性

仔鱼开口前, 生长主要靠内源性营养; 3 DAH 时, 仔鱼开口后转入混合营养期(图 3); 在 4 DAH 时, 卵黄囊消耗 96%; 在 6 DAH 时, 卵黄囊吸收完毕, 仔鱼开始发育并完全依赖外源营养, 生长速度加快。油球吸收速度较卵黄囊慢, 至 10 DAH 吸收完毕。3 DAH 时, 仔鱼初次摄食轮虫; 6 DAH 仔鱼摄食率为 60%~70%;

20 DAH 仔鱼摄食卤虫无节幼体; 30 DAH 仔鱼进行配合饲料转化; 40 DAH 仔鱼全部摄食配合饲料。

本研究条件下, 五条鲷早期生长曲线见图 4。从图 4 可以看出, 其生长特性公式如下:

$$TL=0.024 3D^2-0.390 7D+5.855 7 (R^2=0.997 2)$$

式中, TL 为仔鱼全长, D 为日龄。

仔鱼在 20 DAH 之前生长缓慢, 日生长速率为 0.17 mm/d; 20 DAH 之后生长速率明显提升, 日生长速率为 1.02 mm/d; 随着鱼苗开始摄食配合饲料后, 日生长

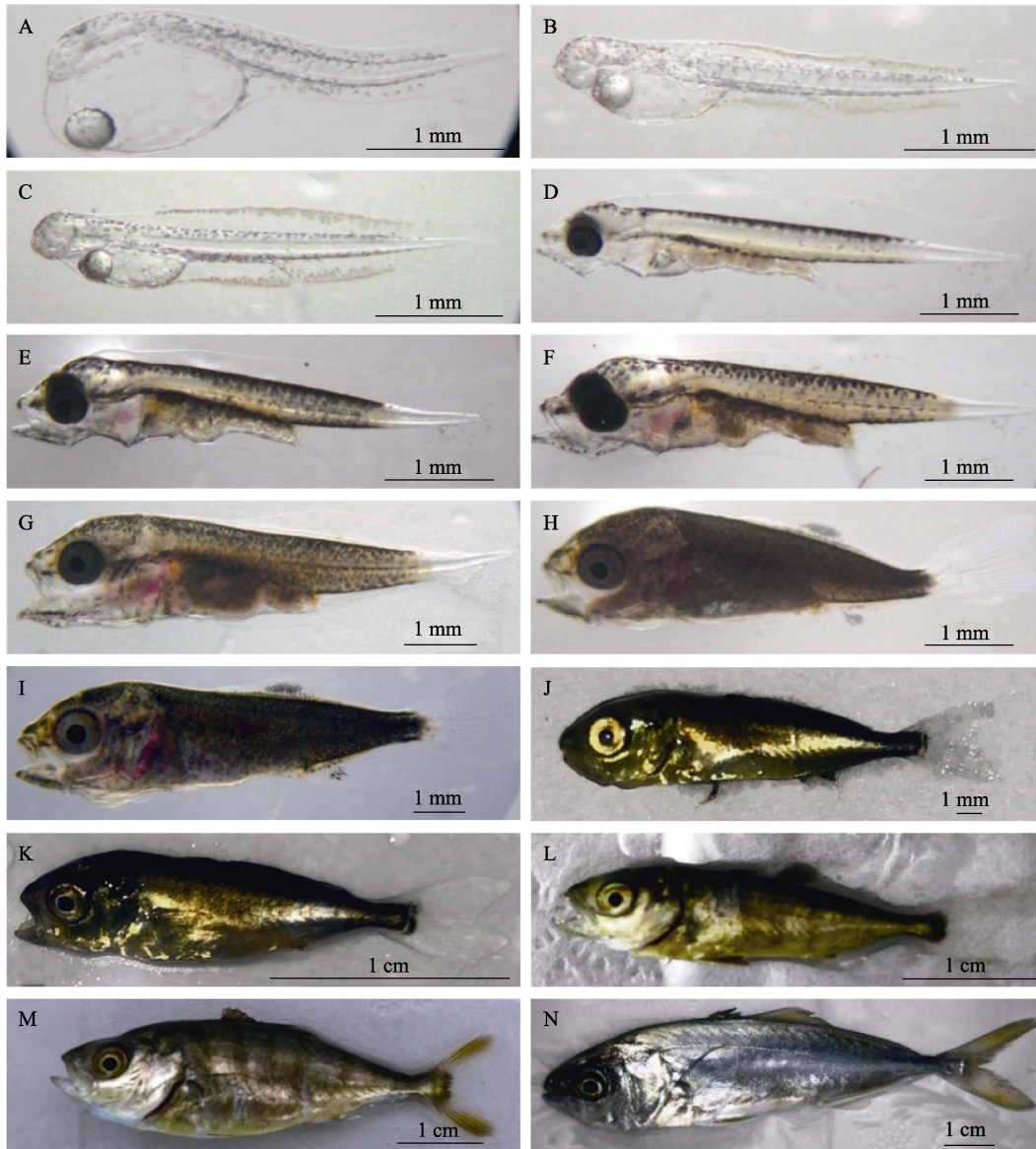


图 2 五条鲷胚后发育形态特征

Fig.2 Morphological characteristics of post-embryonic development of *S. quinquerediata*

A: 初孵仔鱼; B: 1 DAH 仔鱼; C: 2 DAH 仔鱼; D: 3 DAH 仔鱼; E: 6 DAH 仔鱼; F: 10 DAH 仔鱼; G: 15 DAH 仔鱼; H: 20 DAH 仔鱼; I: 25 DAH 仔鱼; J: 30 DAH 仔鱼; K: 35 DAH 稚鱼; L: 40 DAH 幼鱼; M: 50 DAH 幼鱼; N: 65 DAH 幼鱼
 A: Newly hatched larvae; B: Larvae of 1 DAH; C: Larvae of 2 DAH; D: Larvae of 3 DAH; E: Larvae of 6 DAH; F: Larvae of 10 DAH; G: Larvae of 15 DAH; H: Larvae of 20 DAH; I: Larvae of 25 DAH; J: Larvae of 30 DAH; K: Post-larvae of 35 DAH; L: Juvenile of 40 DAH; M: Juvenile of 50 DAH; N: Juvenile of 65 DAH

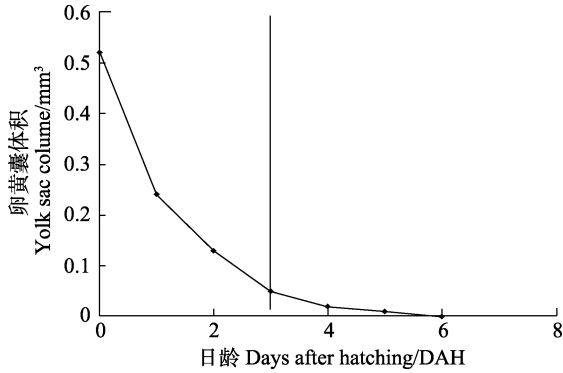


图3 五条鲮仔鱼卵黄囊吸收过程
Fig.3 Exhaustion of yolk sac of larval *S. quinquerediata*

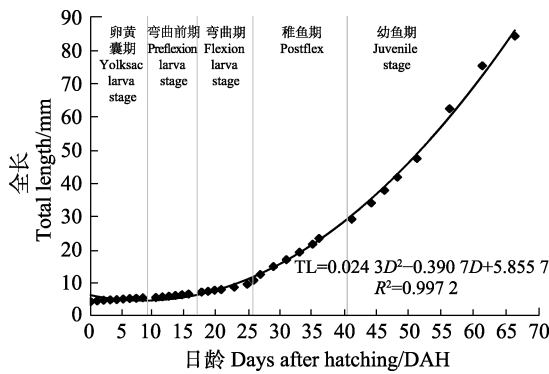


图4 五条鲮早期生长曲线(0~65日龄)
Fig.4 The early growth pattern of *S. quinquerediata* (0~60 DAH)

速率达到 2.13 mm/d。从初孵仔鱼开始至 65 DAH 幼鱼，五条鲮早期生长发育的日生长速率为 1.19 mm/d，表现出典型的异速生长模式。

2.4 温度对胚胎孵化的影响

五条鲮胚胎在不同温度条件下的孵化率和畸形率见图 5。从图 5 可以看出，20℃、22℃、24℃、26℃实验组的孵化率无显著差异，分别为 63.3%、74.2%、

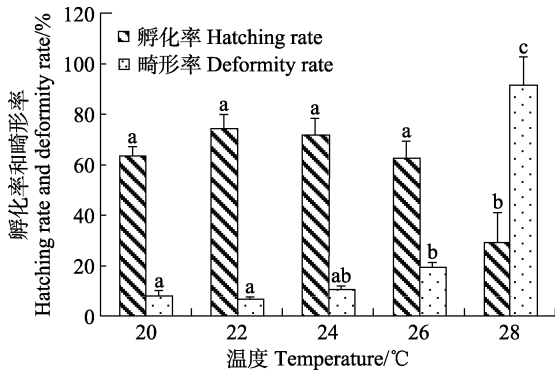


图5 温度对五条鲮胚胎孵化和初孵仔鱼畸形的影响
Fig.5 Hatching and deforming rates of *S. quinquerediata* embryos under different temperatures

71.7%、62.50%。28℃实验组的孵化率仅为 29.1% ($P<0.05$)，畸形率高达 91.4% ($P<0.05$)，且很快死亡。26℃实验组的胚胎发育畸形率也相对较高，为 19.3% ($P<0.05$)。

从孵化速率看，在 20℃条件下，胚胎发育最慢，孵化时间为 39 h，孵化率相对较低；而 28℃条件下，胚胎发育最快，但大多数胚胎发育到一定时期就会停止，孵化出的仔鱼几乎全为畸形；26℃条件下胚胎发育也很快，用时 28 h，但仔鱼畸形率较高，温度对胚胎发育速率的影响很明显(表 2)。综合温度对胚胎发育的影响，五条鲮受精卵孵化水温以 22℃~24℃为宜。

3 讨论

3.1 五条鲮胚胎发育特征

本研究观察和记录了五条鲮胚胎及仔稚幼鱼生长发育的数量形态特征，将五条鲮分为卵裂前期、卵裂期、囊胚期、原肠期、神经胚期、器官发生期、肌肉效应期和脱膜孵化期 8 个发育阶段，将胚后仔稚鱼生长发育时期划分为卵黄囊仔鱼期、脊索弯曲前仔鱼期、脊索弯曲仔鱼期、脊索弯曲后稚鱼期和幼鱼期 5 个典型的发育阶段(Shiogaki *et al*, 1974)。

五条鲮受精卵为单油球的圆球形浮性卵，卵裂方式为典型端黄卵的盘状卵裂，以下包的形式形成原肠胚，胚胎各个发育时期的形态特征与已报道的鲮属鱼类基本一致。卵径为 1.26~1.36 mm，比 Fukuhara 等(1986)研究结果大，比同为鲮属鱼类的黄条鲮(徐永江等, 2019)小，比高体鲮(陈昌生等, 1998)大。受精卵孵化时间为 35 h 15 min，与高体鲮相近，短于黄条鲮。本研究发现，五条鲮胚胎在神经胚期开始体节分化并出现克氏泡，胚体包卵黄囊 2/3 发生器官分化，心跳频率为 58~79 次/min，与同属鱼类相近。五条鲮胚胎孵化出膜时，与同属的高体鲮一致，尾部先冲破卵膜，然后整个胚体破膜而出，而黄条鲮头部先将卵膜顶破，随后脱膜而出。表明鲮属鱼类不同种之间，在早期生活史的器官发育时序及不同生长阶段的生理特征存在明显差异。这种破膜孵化方式的不同应该与不同鱼类的早期生活史差异相关，与仔鱼发育和存活的关系尚不明确。

3.2 仔稚幼鱼摄食与生长

五条鲮初孵仔鱼全长为(4.03±0.27) mm，较日本海域的五条鲮(Fukuhara, 1986)大，比同属的黄条鲮小，比高体鲮大，由此可见，初孵仔鱼大小与受精卵大小直接相关。本研究条件下，五条鲮仔鱼卵黄囊在

表 2 温度对五条鲷胚胎发育的影响
Tab.2 Effects of temperature on the embryonic development of *S. quinqueradiata*

温度 Temperature /°C	发育时间(h:min)及发育进程 Hatching time and development course				孵化时间 Hatching time/h	备注 Remarks
	00:00	14:00	24:00	28:30		
20	多细胞期 Multicellular stage	原口关闭期 gastrula opening close stage	胚体包卵黄囊 1/2 Embryo encircling 1/2 of yolk sac	胚体包卵黄 4/5 Embryo encircling 4/5 of yolk sac	39.0	仔鱼活力良 The larvae have average vitality
22	多细胞期 Multicellular stage	神经胚期 Neurula stage	胚体包卵黄囊 2/3 Embryo encircling 2/3 of yolk sac	胚体完全包被卵黄 Embryo encircling the whole yolk sac	37.5	仔鱼活力强 The larvae are very vigorous
24	多细胞期 Multicellular stage	神经胚期 Neurula stage	胚体包卵黄囊 4/5 Embryo encircling 4/5 of yolk sac	胚胎已孵化约 50% Embryo hatched 50%	33.5	仔鱼活力强 The larvae are very vigorous
26	多细胞期 Multicellular stage	胚体包卵黄 2/3 Embryo encircling 2/3 of yolk sac	胚胎已孵化约 40% Embryo hatched 40%	胚胎已孵化约 60% Embryo hatched 60%	28.0	仔鱼活力良, 畸形率较高 The larvae are generally vigorous and have a higher deformity rate
28	多细胞期 Multicellular stage	胚体包卵黄 4/5 Embryo encircling 4/5 of yolk sac	多数胚胎发育停 止, 约 25%孵化 Most embryos die and hatch 25%		26.5	绝大多数胚胎在胚体几 乎全部包围卵黄时死 亡, 畸形严重 Most embryos die before hatching, and the deformity rate is high

注: 表中时间 00:00 是从实验开始计时, 孵化时间则是从卵受精开始计时

Note: The time 00:00 in the table is from the beginning of the experiment, and the incubation time is from the egg fertilization

6 DAH 时消耗殆尽, 比 Shukei 等(1990)研究的时间(3 DAH)稍长, 可能与环境因子、地理种群、亲鱼规格大小等因素有关。但其与条斑星鲷(*Verasper moseri*) (7 DAH)、太平洋鲷(*Gadus macrocephalus*) (8 DAH)等冷水性鱼类相比时间要短(柳学周等, 2009; 徐永江等, 2017)。卵黄囊吸收过程长可能是鱼类适应温度变化和洄游生活的一种种群繁衍策略, 为适应环境变化引发的新陈代谢能量需求的变化存在差异, 从而提高仔鱼存活率, 这对于自然群体资源的早期补充具有重要意义。而同样是内源性营养来源的油球吸收速度较卵黄囊慢, 在孵化后 10 DAH 才完全吸收完毕, 这种现象与黄条鲷研究结果相一致, 油球吸收耗时较长, 是一种重要的能量存储方式, 可有效保障洄游性鱼类仔鱼由内源性营养向外源性营养阶段过渡时期的生长发育和存活(Sang *et al*, 2016; Rønnestad *et al*, 1998)。五条鲷与黄条鲷相比, 仔鱼开口时间都是在 3 DAH, 开口饵料都为轮虫; 五条鲷开始摄食卤虫无节幼体较晚, 在 25 DAH 时开始摄食, 黄条鲷在 12 DAH 开始摄食。但五条鲷在 30 DAH 时即开始转配合饲料投喂, 黄条鲷在 40 DAH 开始摄食卤虫成体, 可见五条鲷较同属黄条鲷苗种在早期饵料适应能力方面要强, 饲料

转换所需的时间短。

本研究发现, 五条鲷仔稚鱼生长发育阶段存在早期生长速度慢、后期生长速度快的现象(图 4), 该现象也发生在日本海域。在 20 DAH 前生长速率仅为 0.17 mm/d, 但在 20 DAH 后生长速率达到 1.02 mm/d (20~30 DAH), 在摄食配合饲料后, 生长速率达 2.13 mm/d (30~65 DAH), 这是一种异速生长模式, 与同属鱼类早期生长模式相似(Emmanuel *et al*, 2016), 其他硬骨鱼类早期生活史中也存在类似的生长发育特点, 这种早期阶段的异速生长特性与其早期生活史的生态习性是相适应的, 推测可能是早期生长发育阶段适应环境变化和提高后代成活率的一种生存策略。五条鲷仔鱼在 10 DAH 之前, 体表色素主要是较大的点状和枝状棕黄色素和黑色素, 随着生长发育色素数量逐渐增多, 面积扩大, 体色也发生变化。10 DAH 之后, 体表色素主要以点状棕黄色素为主, 并趋于密集均匀分布, 鱼苗体色进一步加深, 整体呈褐色。30 DAH 后, 幼鱼体表呈金褐色, 背部为黑色, 开始出现纵向色素带, 色素带随着鱼苗发育先加深后褪去。65 DAH 时, 幼鱼纵向色素带褪去, 体色发生巨大变化, 整体呈银白色。

本研究还发现,五条鲷鱼苗在 20 DAH 后个体生长差异明显,30 DAH 后开始出现攻击与残食行为,个体较大的鱼苗通过撕咬、吞食的方式攻击个体较小的鱼苗,导致鱼苗培育损失较大。日本学者专门研究了五条鲷的攻击行为,但尚未建立较为有效的防除技术(Nguyen *et al*, 2016)。因此,在苗种培育过程中,应及时对个体差异大的苗种进行分筛,以提高苗种培育成活率。

3.3 温度对胚胎孵化的影响

温度是影响鱼类受精卵孵化的重要因素,不同的鱼种胚胎发育需要的温度条件不同,对温度的适应范围有很大差异。在一定温度范围内,五条鲷胚胎发育速度与温度呈正相关(表 2),高温条件下胚胎发育最快,但大多数胚胎发育到一定时期就会停止生长,孵化出的仔鱼几乎全为畸形。已有研究表明,鱼类胚胎孵化主要靠胚体的运动和孵化酶 2 个方面作用,孵化酶的分泌和作用受温度的影响较明显,酶只有在其适宜的温度范围之内拥有最大活性(樊廷俊等, 2002; 楼允东, 1965)。本研究表明,五条鲷的孵化率随温度升高呈先升高后降低的趋势,该现象与半滑舌鲷(柳学周等, 2004)、云纹石斑鱼(张廷廷等, 2016)、黄姑鱼(黄贤克等, 2017)等其他硬骨鱼相似,其可能的原因是过高的温度抑制了孵化酶活性或其他孵化诱导因子的表达,同时,受精卵细胞膜的渗透性也受到影响使得卵裂过程或器官分化过程出现紊乱(王宏田等, 1998),从而导致胚胎孵化率下降和畸形率升高。在 22℃~24℃条件下,五条鲷受精卵的孵化率最高、畸形率最低、初孵仔鱼的活力最好,因此,在工厂化生产中,五条鲷受精卵最适宜的孵化水温是 22℃~24℃。

参 考 文 献

- CHEN C S, HUANG J M, HE H W, *et al*. Morphological studies of the embryos, larvae juvenile and young fish of *Seriola dumerili*. Journal of Fishery Sciences of China, 1998, 5(1): 25–29 [陈昌生, 黄佳鸣, 何华武, 等. 高体鲷胚胎及仔稚幼鱼的形态观察. 中国水产科学, 1998, 5(1): 25–29]
- ERIKO O, TAKUYA N, YOSHITOMO N, *et al*. Genetic linkage maps of two yellowtails (*Seriola quinqueradiata* and *Seriola lalandi*). Aquaculture, 2004, 244(1/2/3/4): 41–48
- EMMANUEL M M, KARINA G Á, JUAN P L, *et al*. Morphological development and allometric growth of yellowtail kingfish *Seriola lalandi* V. Larvae under culture conditions. Aquaculture Research, 2016, 47(4): 1277–1287
- FAN Y J, SHI Z P. Research progress and application prospects of fish hatching enzymes. Marine Limnology Bulletin, 2002(1): 48–56 [樊廷俊, 史振平. 鱼类孵化酶的研究进展及其应用前景. 海洋湖沼通报, 2002(1): 48–56]
- FUKUHARA O, NAKAGAWA T, FUKUNAGA T. Larval and juvenile development of yellowtail reared in the laboratory. Nippon Suisan Gakkaishi, 1986, 52(12): 2091–2098
- HIGUCHI K, YOSHIDA K, GEN K, *et al*. Effect of timing of restricted feeding on sexual maturation in female yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. Aquaculture, 2017, 479: 609–615
- HUANG X K, SHAN L Z, YAN M C, *et al*. Embryonic development of yellow aquarium and its relationship with temperature and salinity. Marine science, 2017, 41(7): 44–50 [黄贤克, 单乐州, 闫茂仓, 等. 黄姑鱼胚胎发育及其与温度和盐度的关系. 海洋科学, 2017, 41(7): 44–50]
- KEIICHI M, KAZUTOSHI K, TAKASHI K, *et al*. Advanced spawning in yellowtail, *Seriola quinqueradiata*, by manipulations of the photoperiod and water temperature. Fisheries Science, 1998, 64(5): 727–731
- LIU X W, WEI W Q. Research progress on the nutritional physiology of yellow amberjack protein. Feed and Animal Husbandry, 2009(5): 49–51 [刘兴旺, 魏万权. 五条鲷蛋白营养生理研究进展. 饲料与畜牧, 2009(5): 49–51]
- LIU X Z, XU Y J, LIU X F, *et al*. Early growth and development characteristics of barfin flounder (*Verasper moseri*). Oceanologia et Limnologia Sinica, 2009, 40(6): 699–706 [柳学周, 徐永江, 刘新富, 等. 条斑星鲷(*Verasper moseri*)的早期生长发育特征. 海洋与湖沼, 2009, 40(6): 699–706]
- LIU X Z, XU Y J, MA A J, *et al*. The effect of temperature, salinity, and light on embryonic development of semi-smooth tongue sole and incubation condition regulation technology. Marine Fisheries Research, 2004, 25(6): 1–6 [柳学周, 徐永江, 马爱军, 等. 温度、盐度、光照对半滑舌鲷胚胎发育的影响及孵化条件调控技术研究. 海洋水产研究, 2004, 25(6): 1–6]
- LOU Y D. Hatching enzymes of fish. Zoological Journal, 1965(3): 97–101, 123 [楼允东. 鱼类的孵化酶. 动物学杂志, 1965(3): 97–101, 123]
- MEN Q W, SU J X, MIU X Z. Taxonomy of fishes. Beijing: China Agriculture Press, 1995, 672 [孟庆闻, 苏锦祥, 缪学祖. 鱼类分类学. 北京: 中国农业出版社, 1995, 672]
- NGUYEN N H, WHATMORE P, MILLER A, *et al*. Quantitative genetic properties of four measures of deformity in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* Valenciennes, 1833. Journal of Fish Diseases, 2016, 39: 217–228
- OSAMU F, TOHRU N, TATSUHIRO F. Larval and juvenile development of yellowtail reared in the laboratory. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1986, 52(12): 2091–2098
- RØNNESTAD I, KOVEN W, TANDLER A, *et al*. Utilisation of yolk fuels in developing eggs and larvae of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Aquaculture, 1998, 162(1/2):

- 157–170
- SANG G Y, SANG W H, JI S C, *et al.* Morphological development of embryo, larvae and juvenile in yellowtail kingfish, *Seriola lalandi*. *Development and Reproduction*, 2016, 20(2): 131–140
- SHIOGAKI M, DOUTSU Y. The spawning of sea culpin, *Pseudoblennius cottoides*. *Bulletin of Fishery of Nagasaki University*, 1974, 38: 71–76
- SHUKEI M, MASAEI K, KAZUHISA T. Embryonic and morphological development of larvae and juveniles of the amberjack, *Seriola dumerili*. *Japanese Journal of Ichthyology*, 1990, 37(2): 164–169
- WANG H T, ZHANG P J. Effects of environmental factors on the development of marine fish fertilized eggs and early larvae. *Marine Science*, 1998, 22(4): 50–52 [王宏田, 张培军. 环境因子对海产鱼类受精卵及早期仔鱼发育的影响. *海洋科学*, 1998, 22(4): 50–52]
- XU Y J, ZHANG Z R, LIU X Z, *et al.* Early growth and development characteristics of yellowtail. *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. *中国水产科学*, 2019, 26(1): 172–182]
- XU Y J, LIU X Z, SHI B, *et al.* Domestication and early development characteristics of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) broodstock. *Fishery Science Progress*, 2017, 38(1): 159–167 [徐永江, 柳学周, 史宝, 等. 太平洋鳕 (*Gadus macrocephalus*) 亲鱼驯化培育与早期发育特征. *渔业科学进展*, 2017, 38(1): 159–167]
- ZHANG T T, CHEN C, SHI Z H, *et al.* Effects of temperature on embryonic development and larval vigor of Moray grouper (*Epinephelus moara*). *Fishery Science Progress*, 2016, 37(3): 28–33 [张廷廷, 陈超, 施兆鸿, 等. 温度对云纹石斑鱼 (*Epinephelus moara*) 胚胎发育和仔鱼活力的影响. *渔业科学进展*, 2016, 37(3): 28–33]

(编辑 陈 严)

Early Growth and Development Characteristics of *Seriola quinqueradiata* and the Temperature Adaptation of Embryonic Development

FANG Lu^{1,2}, XU Yongjiang^{1①}, LIU Xuezhou¹, CUI Aijun¹,
WANG Kaijie¹, WANG Bin¹, JIANG Yan¹, LI Wensheng³

(1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Deep Blue Fishery Joint Laboratory, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao, Shandong 266071, China; 2. College of Fishers and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. Laizhou Mingbo Aquatic Co., Ltd, Yantai, Shandong 261400, China)

Abstract Yellowtail amberjack, *Seriola quinqueradiata*, is a globally distributed, economically important, marine pelagic fish species belonging to the same genus as *S. aureovittata* and *S. dumerili*. It is a popular table fish worldwide because of its flavorsome flesh and high nutritional value. Recently, we made a breakthrough in triggering the natural spawning of *S. quinqueradiata* by manipulating photothermal regimes in China, and produced over 7700 juveniles with an average total length (TL) of 147 mm in an indoor tank culture system. Meanwhile, the morphological and quantitative characteristics and the growth and development of *S. quinqueradiata* during the early life history stages were observed and described for the first time. The mature eggs of *S. quinqueradiata* are transparent, spherical, and buoyant, with a single oil globe with a diameter of approximately 1.26~1.36 mm. The embryos hatched out at approximately 37 h 40 min post hatching at a water temperature of (22.0±0.5)°C. The embryonic development process can be divided into eight stages: pre-cleavage, cleavage, blastula, gastrula, neurula, organogenesis, muscle effect, and hatching. The morphology of embryonic development has been described previously. The TL of the newly hatched larvae was (4.03±0.27) mm with an oval yolk sac, which accounted for 3/8 of the TL. The TL of larvae 3 days after hatching (DAH) was (16.23±1.61) mm, and the mouth opened and larvae entered the mixed nutrition period. The first food was a rotifer. The TL of larvae at 6 DAH was (4.93±0.17) mm; here, the yolk sac was exhausted and the swim bladder started to inflate. The TL of larvae at 10 DAH was (5.21±0.23) mm, and the larvae entered the exogenous nutrition stage. The TL of larvae at 15 DAH was (6.24±0.66) mm, and the end of the spine began to bend. The TL of larvae at 25 DAH was (10.25±1.35) mm, and the spine bending process was completed; thereafter, the larvae began to feed on *Artemia nauplii*. The TL of juveniles at 30 DAH was (16.23±1.61) mm, which is when commercial feed conversion started, and the juveniles began to feed well on the commercial diet at 40 DAH when the TL reached (28.07±2.32) mm. The TL of juveniles at 65 DAH was (81.49±5.11) mm, which was when the juvenile morphology was similar to the adults. Furthermore, the suitable temperature for embryonic development was determined to be 22°C~24°C. The results provide technical support regarding artificial breeding and seedling production technology of *S. quinqueradiata* that could boost the development of the *S. quinqueradiata* farming industry in China.

Key words *Seriola quinqueradiata*; Embryonic development; Postembryonic development; Morphological characteristics; Growth performance; Temperature adaption

① Corresponding author: XU Yongjiang, E-mail: xuyj@ysfri.ac.cn