黄条鰤早期生长发育特征

徐永江^{1,2},张正荣^{1,2,3},柳学周^{1,2},王滨^{1,2},史宝^{1,2},刘永山^{1,2},李荣⁴,张言祥⁴

- 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,青岛市海水鱼类种子工程 与生物技术重点实验室,山东 青岛 266071;
- 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266071;
- 3. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306;
- 4. 大连富谷水产有限公司 辽宁 大连 116400

摘要: 观察和记录了黄条鰤(*Seriola aureovittata*)早期生活史阶段生长发育的形态与数量特征,描述了胚胎和仔稚 幼鱼各发育阶段的表观特征与生长特性。黄条鰤成熟卵子为透明的圆球形浮性卵,卵径(1.48±0.04) mm,单油球, 油球径(0.37±0.02) mm。在水温(21.5±0.5)℃,盐度 32, pH 8.0~8.2 条件下,受精卵历经 73 h 40 min 破膜孵化。初孵 仔鱼全长(4.23±0.39) mm,卵黄囊长椭圆形,长度约为全长的 1/3。3 日龄仔鱼全长(4.61±0.43) mm,开口,卵黄囊消耗 95%,眼睛变为黑色,鳔原基形成。4 日龄仔鱼全长(4.57±0.88) mm,肛门与外界联通,开始摄食轮虫。5 日龄仔 鱼全长(4.68±0.25) mm,卵黄囊耗尽,鳔开始充气。油球在 8 日龄消耗完毕,仔鱼全长(5.14±0.36) mm,完全进入外 源性营养阶段。7 日龄仔鱼全长(4.79±0.36) mm,鳔充气变为亮泡状。初孵仔鱼消化道细而直,随着仔鱼发育,消化 道变得粗大,肠道内褶回增多,在 10 日龄仔鱼全长(5.19±0.37) mm,形成第一个肠道生理弯曲,15 日龄仔鱼全长(5.71±0.50) mm,形成第二个肠道生理弯曲,消化能力不断增强。脊椎末端弯曲在 15 日龄开始,至 25 日龄全长 (8.66±1.06) mm,弯曲过程完成。35 日龄稚鱼全长(20.04±1.56) mm,各鳍条数与成鱼一致。60 日龄幼鱼全长(65.06±1.94) mm,鳞片形成。80 日龄幼鱼全长(134.05±3.25) mm,体表出现一条纵向横贯眼睛和尾椎末端的浅黄色 色素带,在体态上与成体无明显区别。

关键词: 黄条鰤; 胚胎发育; 胚后发育; 形态特征; 生长特性 中图分类号: S963 **文献标志码:** A **文章编号:** 1005-8737-(2019)01-0172-11

目前,中国海洋渔业已进入转型升级发展的 新时期,发展深远海养殖成为新的产业增长点, 而筛选和培育适宜的养殖品种则是推动深远海养 殖事业快速发展的关键。黄条鰤(Seriola aureovittata)属鲈形目(Perciformes)、鲹科(Carangidae)、鰤属, 又称黄尾鰤,是一种在全球海洋中上水层广泛分 布的大洋性经济鱼类,在中国沿海均有分布^[1-2]。 黄条鰤具有形体大、生长快、肉质鲜美、营养丰 富等特点,深受消费者喜爱。养殖实践证明,黄条 鰤非常适宜于深水抗风浪网箱养殖生产方式,是 开发前景广阔的一种深远海养殖优良鱼种。

20世纪90年代以来,日本等国家相继开展了 黄条鰤人工繁育与养殖技术研究,学者们观察和 描述了不同水域黄条鰤亲鱼产卵、胚胎和仔稚幼 鱼阶段的形态及生理生态特征,但由于地理群 体、培育条件、遗传背景等的差异,不同水域黄

收稿日期: 2018-03-15; 修订日期: 2018-05-13.

基金项目:国家重点研发计划项目(2017YFE0104400);中国水产科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(2016PT07, 2017GH05, 2018GH17);青岛市民生科技计划项目(17-3-3-61-nsh);国家海水鱼产业技术体系项目(CARS-47);农业部"一带一路"沿线热带国家水产养殖科技合作项目.

作者简介: 徐永江(1981--), 男, 博士, 副研究员, 研究方向为鱼类繁育理论与增养殖技术. E-mail: xuyj@ysfri.ac.cn

条鰤的早期生长发育特性差异较大^[3-8]。另外,目 前国际上黄条鰤苗种培育过程中尚存在畸形率 高、成活率低等问题[3],表明对其早期生活史的生 命现象及规律的认识尚不够深入,从而导致人工 繁育技术不稳定,养殖业多依赖野生苗种^[9]。因此, 有必要针对不同地理种群的黄条鰤早期生活史特 性进行详尽研究,获得特定海洋环境下的早期生 长发育第一手资料,支撑建立稳定的苗种培育技 术。近年来, 受海洋环境衰退和过度捕捞等因素 的影响,中国黄条鰤的自然资源不断下降,有必 要尽快开展黄条鰤人工繁育技术研究, 加强自然 资源修复和科学保护,也为中国发展深远海养殖 提供优良品种支撑。2013年以来,本团队开始对 黄条鰤进行人工繁育技术研究, 2017 年突破了亲 鱼自然产卵技术,开展了苗种培育试验,培育出 大规格苗种。此期间,笔者对黄条鰤胚胎和仔稚 幼鱼发育的形态特征和数量性状进行了观察和测 量,揭示了其器官发育和生长的基本规律,为建 立中国黄条鰤苗种培育技术提供了重要的早期生 活史资料支撑。

1 材料与方法

1.1 亲鱼培育与产卵调控

实验于 2017 年 4—6 月在大连富谷水产有限 公司进行。黄条鰤亲鱼年龄为 4 龄,来自黄海野 生亲鱼群体,经驯化培育后用于人工繁殖。亲鱼 在室内水泥池内(10 m×10 m×2 m)充气流水培育, 培育条件:水温 20~23℃,盐度 29~32,pH 8.0~8.6,日 换水率 200%~300%。饵料为鲜杂鱼虾肉,日投喂 两次,投喂量为鱼体重的 2%~3%,定期清理亲鱼 培育池保持水质清洁。通过水温和光周期调控, 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

每日检测亲鱼产卵情况,当发现亲鱼在培育 池内产卵时,立刻取样观察。收集受精卵置于 60 L 固定于方形钢质框架上的筛绢网内孵化,连续充 气,流水孵化,控制水温 20~22℃。期间,胚胎发 育至原肠期前每15~30 min取样1次,胚体形成后 每 30 min~1 h 观察 1 次。胚胎发育观察利用 NIKON(MSZ800)解剖镜,记录胚胎发育时序及 其形态特征,用 NIKON coolpix 4500 数码相机进行显微拍照。

1.3 胚后发育观察

利用室内方形抹角水泥池(体积 20 m³)开展苗 种培育, 初孵仔鱼布池密度为 10000 尾/m²。培育 条件: 水温 22~24℃, 盐度 30~32, DO≥6 mg/L, pH 8.0~8.6, 光照周期 12L:12D。饵料系列:褶皱 臂尾轮虫(Brachionus plicatilis), 卤虫无节幼体 (Artemia salina), 卤虫成体, 鱼肉糜。苗种胚后发 育时间以日龄计算, 初孵仔鱼为0日龄(0DAH, 0 days after hatching), 以此类推。3~17 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 sp.), 密度为 5×10⁵ cell/mL, 18 DAH 停止添加小球藻和 轮虫; 12 DAH 开始增加投喂卤虫无节幼体, 密度 1~2 ind/mL, 日投喂 2次; 30 DAH 开始投喂卤虫 成体,50 DAH 后转换投喂鱼肉糜。自4 DAH 开始 换水,换水率逐渐达 100%~200%, 定期清理培育 池底部,保证水质清洁。

自仔鱼布池开始, 20 DAH 前每天从培育池中 随机取样 40~50 尾, 20 DAH 后每 2 天取样 30~40 尾苗种, 60 DAH 后每 5 天取样 1 次,每次取样 20~30 尾。测量时先用 MS222 将鱼苗麻醉,在 NIKON(MSZ 800)解剖镜下观察仔稚幼鱼的形态 特征、器官发育、摄食和开鳔情况,拍照记录。 测量苗种全长、卵黄囊长短径和油球径等可量性 状,计算卵黄囊和油球体积,数据以平均值±标准 差(*x*±SD)表示。卵黄囊和鳔体积(*V*)参照 Alderdice 等^[10]的方法计算: *V*=4/3·π·(*r*/2)²*R*₁/2,式中*r* 为短 径,*R*₁ 为长径。同时,统计每次取样苗种的摄食率 和开鳔率。另外,以 Davis 固定液固定各日龄标本 30~50 尾,以备实验室补充观察用。

2 结果与分析

2.1 胚胎发育

黄条鰤受精卵为浮性卵、圆球形,卵黄透明, 单油球。卵径(1.48±0.04) mm (*n*=55),油球径 (0.37±0.02) mm (*n*=55),克重卵粒数约为 533 粒。 受精卵在水温(21.5±0.5)℃、盐度 32 条件下经 73 h 40 min 完全孵化出膜(表 1)。

发育时序 development timing	发育时期 development stage	图 1 figure 1	发育时序 development timing	发育时期 development stage	图 1 figure 1
0 h 00 min	未受精卵 unfertilized egg	А	11 h 30 min	原肠胚早期 early gastrula stage	M, N
0 h 35 min	受精卵动物极形成 animal pole formation	В	15 h 50 min	原肠胚中期 mid gastrula stage	0
1 h 10 min	2 细胞期 2-cell stage	С	17 h 20 min	原肠后期 late gastrula stage	Р
1 h 30 min	4 细胞期 4-cell stage	D	19 h 00 min	原口关闭期 gastrula opening close stage	Q
1 h 55 min	8 细胞期 8-cell stage	Е	21 h 20 min	神经胚期 neurula stage	R
2 h 25 min	16 细胞期 16-cell stage	F	24 h 20 min	胚体包卵黄 1/2 embryo encircling 1/2 of yolk sac	S
2 h 50 min	32 细胞期 32-cell stage	G	39 h 40 min	胚体包卵黄 2/3 embryo encircling 2/3 of yolk sac	Т
3 h 20 min	64 细胞期 64-cell stage	Н	57 h 10 min	胚体包卵黄 4/5 embryo encircling 4/5 of yolk sac	U
3 h 50 min	多细胞期 poly-cell stage	Ι	63 h 20 min	胚体完全包被卵黄 embryo encircling 100% of yolk sac	V
4 h 20 min	桑椹胚期 morula stage	J	69 h 30 min	破膜孵化 hatching	W
5 h 30 min	高囊胚期 high blastula stage	Κ	73 h 40 min	孵化出膜 larva hatched out	Х
8 h 40 min	低囊胚期 low blastula stage	L			

表 1 孵化水温(21.5±0.5)℃下黄条鰤胚胎发育时序 Tab. 1 Embryonic development timing of *Seriola aureovittata* at water temperature of (21.0±0.5)℃

2.1.1 卵裂前期 未受精成熟卵子原生质表层分 布有复杂的网纹结构(图 1A)。受精后 0 h 35 min, 受精膜一侧局部升高,动物极形成,卵周隙扩大 (图 1B)。

2.1.2 卵裂期 受精后 1 h 10 min, 受精卵胚盘 发生经裂,将胚盘分成 2 个大小均等的细胞;此 后,至受精后 2 h 25 min,受精卵胚盘陆续发生第 二次、第三次和第四次经裂,每一次经裂的卵裂 沟均与前 1 次卵裂沟垂直,胚盘分化为 4 细胞、8 细胞和 16 细胞;受精后 2 h 50 min,发生第五次 经裂,胚盘分化为 32 个大小不一的细胞;受精后 3 h 20 min,第一次纬裂发生,胚盘分化成排列不 均的 2 层细胞,此后细胞不断分裂,在动物极处 排成多层;至 4 h 20 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 1 C,图 1D,图 1E,图 1F,图 1G,图 1H,图 1I,图 1J)。

2.1.3 囊胚期 受精后 5 h 30 min,高帽状细胞 群粗糙表面变得光滑,高度增加,形成高囊胚; 8 h 40 min,细胞持续分裂,囊胚层边缘开始变薄 并向扁平发展,进入低囊胚期(图 1K,图 1L)。

2.1.4 原肠期 受精后 11 h 30 min, 囊胚边缘细 胞下包形成原肠腔, 胚盾出现, 之后历经原肠中期、原肠后期, 至 19 h, 原口即将关闭, 胚体雏形 形成(图 1M, 图 1N, 图 1O, 图 1P, 图 1Q)。

2.1.5 神经胚期 受精后 21 h 20 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凸起,形成神经脊。胚体头部呈三角形,胚体体节 3~4 对。部分胚体在尾部出现克氏泡。胚体上出现黄褐色的点状色素分布(图 1 R)。

2.1.6 器官发生期 受精后 24 h 20 min, 胚体包 卵黄囊 1/2, 视囊形成, 胚体两侧有零星点状色素 分布, 体节 9 对, 心脏原基形成; 受精后 39 h 40 min, 胚体包卵黄囊 2/3, 尾芽形成, 心跳出现 (跳动频率 62~81 次/min), 胚体两侧分布较多星状 黑色素, 卵黄囊和油球上分布有零星枝状黑色素, 脑分化为 3 部分, 晶体形成, 体节 22~24 对, 胚体 偶尔出现间歇性收缩, 频次为 2~3 次/min(图 1S, 图 1T)。

2.1.7 肌肉效应期 受精后 57 h 10 min, 胚胎包 卵黄囊 4/5, 头部分化为 5 部分, 尾部明显歪向一侧, 随后整个胚体头尾相接盘在卵黄囊一侧, 胚体两侧边缘色素细胞明显增多, 形成两条细的黑 色素带, 胚体扭动明显(肌肉效应), 心跳达 16~220 次/min(图 1 U, 图 1V)。

2.1.8 破膜孵化 受精后 69 h 30 min, 胚胎肌肉 效应幅度和频率加大(10~18 次/min), 头部先将卵 膜顶破,成功脱膜而出。至 73 h 40 min,全部胚 胎孵化完毕,初孵仔鱼身体蜷曲围绕住卵黄囊(图 1W,图1X)。



图 1 黄条鰤胚胎发育形态特征

A.未受精卵; B. 受精卵动物极形成; C. 2 细胞; D. 细胞; E. 8 细胞; F. 16 细胞; G. 32 细胞; H. 64 细胞; I. 多细胞; J. 桑葚配; K. 高囊胚; L. 低囊胚; M. 原肠早期; N. 原肠早期正面观; O. 原肠中期; P. 原肠后期; Q. 原口关闭期; R. 神经胚(示克氏泡); S. 胚体包卵黄囊 1/2; T. 胚体包卵黄囊 2/3; U. 胚体包卵黄囊 4/5; V. 胚体全部包被卵黄囊; W. 破膜孵化; X. 孵化出膜.
 Fig. 1 Morphological characteristics of embryonic development of *Seriola aureovittata*

A. Unfertilized egg; B. Fertilized egg; C. 2-cell stage; D. 4-cell stage; E. 8-cell stage; F. 16-cell stage; G. 32- cell stage; H. 64-cell stage; I. Multicellular stage; J. Morula stage; K. High Blastula stage; L. Low blastula stage; M. Early gastrula stage; N. Early gastrula stage; N. Early gastrula stage; S. Embryo encircling 1/2 of yolk sac; T. Embryo encircling 2/3 of yolk sac; U. Embryo encircling 4/5 of yolk sac; V. Embryo encircling the whole yolk sac; W. Hatching; X. Larva hatched out.

2.2 仔稚幼鱼生长发育特征

2.2.1 卵黄囊仔鱼期(yolk sac larva stage) 初孵 仔鱼(0 DAH): 全长(4.23±0.39) mm(*n*=45), 卵黄 囊呈椭圆形, 长径(1.27±0.03) mm, 短径(0.73± 0.032) mm。油球径(0.33±0.02) mm。头长占全长 的 10.55%, 肛前距占全长的 55.97%, 眼径为头长 的 54.85%。初孵仔鱼初始出膜时身体弯曲, 在水 中处于静止状态, 1~2 h 后身体展直。背鳍膜与尾 鳍膜连接处有一凹陷作为分界线。背鳍膜和臀鳍 膜边缘分布浅黄色枝状色素带。躯干、头部与油 球上散布枝状的淡黑色素。心跳频率 200 次/min 以上。肠道为细线状, 紧贴躯干腹部(图 2A)。

1 DAH 仔鱼: 全长(4.34±0.22) mm (*n*=45), 卵 黄囊体积减少约 33%, 油球径(0.32±0.04) mm。头 长占全长的 10.67%, 肛前距占全长的 59.1%, 眼 径为头长的 55.49%。仔鱼在水体中倒立静止悬 浮。心脏呈 L 形, 心跳 160~185 次/min。肠道未 充气, 上有一条细小的凹痕。躯干两侧枝状色素 细胞分布密集, 但近尾端部为透明。背鳍和臀鳍 膜边缘枝状色素细胞密度增加, 呈现相对明显的 色素带(图 2B)。

2 DAH 仔鱼: 全长(4.58±0.25) mm (*n*=45), 卵 黄囊体积减少约 80%, 油球径(0.31±0.03) mm。头 长占全长的 10.78%, 肛前距占全长的 59.32%, 眼 径为头长的 57.30%。仔鱼在水体中相对均匀分布, 多在水体中上层悬浮, 开始平游, 靠尾部的摆动 可变换水层分布。仔鱼瞬时游动速度快。肠道开 始变粗, 肠道中间腔扩大。眼囊与头部上开始分 布淡黄色的点状色素, 呈淡黄色。尾鳍膜呈扇形 (图 2C)。

3 DAH 仔鱼: 全长(4.61±0.43) mm (*n*=45), 卵 黄囊体积减少 95%, 油球径(0.26±0.03) mm。头



图 2 黄条鰤胚后发育形态特征

A.初孵仔鱼; B. 1 DAH 仔鱼; C. 2 DAH 仔鱼; D. 3 DAH 仔鱼; E. 5 DAH 仔鱼; F. 7 DAH 仔鱼; G. 10 DAH 仔鱼; H. 15 DAH 仔鱼; I. 20 DAH 仔鱼; J. 25 DAH 仔鱼; K. 35 DAH 稚鱼; L. 45 DAH 幼鱼; M. 60 DAH 幼鱼; N. 80 DAH 幼鱼.

Fig. 2 Morphological characteristics of post-embryonic development of *Seriola aureovittata* A. Newly hatched larvae; B. Larvae of 1 DAH; C. Larvae of 2 DAH; D. Larvae of 3 DAH; E. Larvae of 5 DAH; F. Larvae of 7 DAH;

G. Larvae of 10 DAH; H. Larvae of 15 DAH; I. Larvae of 20 DAH; J. Larvae of 25 DAH; K. Post-larvae of 35 DAH; L. Juvenile of 45 DAH; M. Juvenile of 60 DAH; N. Juvenile of 80 DAH.

长占全长的 13.19%, 肛前距占全长的 59.61%, 眼 径为头长的 52.41%。仔鱼开口, 眼囊因密集分布 黑色素而呈黑色, 下颌骨凸显。肠道变粗, 腔明 显。膀胱膨大。肛门尚未与外界联通。胸鳍小叶 状, 扇动能力不强。仔鱼多数时间在水体中静止, 游动时靠躯干后部和尾部摆动前进。躯干上下两 侧边缘密布点状、枝状和星状黑色素细胞, 但中 轴部位无色素分布, 呈透明状。头部散布零星枝 状和星状色素细胞。背鳍膜和臀鳍膜边缘色素带 变宽,背鳍膜色素带前有一个高度下降。尾鳍膜 上开始分布点状或细线状黑色素细胞。鳔原基形 成,未充气(图 2D)。

5 DAH 仔鱼: 全长(4.68±0.25) mm (*n*=45), 卵 黄囊消耗殆尽,油球径(0.19±0.03) mm。头长占全 长的 16.83%,肛前距占全长的 58.81%,眼径为头 长的 43.64%。仔鱼肠道变为管状。鳃盖上着生 2 根长的和1根短的鳃棘。鳔开始充气。心脏中有 血液流动。躯干中部呈淡黄色。背鳍膜和臀鳍膜 上的色素聚集成为色素斑,尾鳍膜上的色素增 多。背鳍膜与尾鳍膜交界处无色素分布。仔鱼游 泳和躲避能力增强,主要在中上水层游动,开始 表现出聚群和趋光的特性(图 2E)。

2.2.2 脊索弯曲前仔鱼期(preflexion larva stage)

7 DAH 仔鱼: 全长(4.79±0.36) mm (*n*=40), 油 球仍有残留。头长占全长的 19.21%, 肛前距占全 长的 58.92%, 眼径为头长的 42.82%。除眼睛黑色 外, 仔鱼躯干、腹部和头部都覆盖黄褐色素, 通体 呈淡黄色。胸鳍条 3~4 根, 鳃盖上着生 3 根长的 和 2 根短的鳃棘。肩带骨凸显。鳔充气成为椭圆 形亮泡, 仔鱼开鳔率约 60%。仔鱼摄食积极, 口部 张合速率达 130~160 次/min。仔鱼游动积极, 白 天聚群趋光, 夜晚多分散在水体中上层。背鳍膜 边缘黄褐色素斑数量 12~17 个, 臀鳍膜边缘色素 斑 4~7 个(图 2F)。

10 DAH 仔鱼: 全长(5.19±0.37) mm(n=40), 油球消耗完毕。头长占全长的 20.32%, 肛前距占 全长的 58.73%, 眼径为头长的 40.94%。仔鱼体表 密集覆盖黑色和黄色素, 通体黑色透金黄色, 躯 干两侧、头部、腹部覆盖雪花状、星状黑色素, 下 颌分布点状黑色素。胸鳍鳍条 6~7 根, 尾鳍鳍条 褶皱 5 根。鳃弓 1 对。仔鱼开鳔率达 80%以上。 仔鱼摄食轮虫良好, 摄食率达 95%以上。背鳍膜 前端高度下降, 分为明显的两部分, 边缘色素斑 8~10 个。臀鳍膜在肛门处高度降低, 边缘分布色 素斑 3~5 个。尾鳍膜上点状和枝状色素增多。肠 道前端、胃后方形成第一个生理弯曲(图 2G)。

2.2.3 脊索弯曲仔鱼期(flexion larva stage) 15 DAH 仔鱼: (全长 5.71±0.50) mm (*n*=40)。头长占 全长的 23.45%, 肛前距占全长的 61.51%, 眼径为 头长的 38.27%。身体明显变宽。上颌边缘着生牙 齿 5~6 个。仔鱼脊索末端开始向上弯曲, 脊索末 端下方尾扇形成, 鳍条 10 根, 上覆盖黄褐色色 素。背鳍分为前后两部分, 鳍条数为 15 根, 臀鳍 条 12 根, 胸鳍条 10 根。体表覆盖数量较多的斑 点色素, 呈淡黑透黄色。眼囊变为蓝绿色, 晶体黑 色。背鳍膜和臀鳍膜上色素斑数量减少。背鳍膜 边缘分布枝状和星状黑色素带。肠道形成两个生 理弯曲(图 2H)。

20 DAH 仔鱼: 全长(6.97±0.42) mm (*n*=40)。 头长占全长的 27.81%, 肛前距占全长的 61.83%, 眼 径为头长的 39.04%。仔鱼脊索尾端弯曲完成。上 颌齿 10~11 个。鳃盖上鳃棘消褪。第一背鳍条 3 根, 第二背鳍条 20~22 根; 臀鳍条 15 根, 胸鳍条 13 根, 尾鳍条 15 根。背鳍条和尾鳍条上密布黑色素。 仔鱼整体呈黑黄色, 个体生长差异加剧(图 21)。

2.2.4 脊索弯曲后稚鱼期(post-flexion larvae stage)

25 DAH 稚鱼: 全长(8.66±1.06) mm (n=30)。 头长占全长的 29.69%, 肛前距占全长的 60.82%, 眼径为头长的 37.36%。脊索末端退化为尾鳍条, 尾叉明显。通体除尾鳍外呈现黑色,眼囊在灯光 下呈现亮蓝绿色。第一背鳍条 7 根,第二背鳍条 30~32 根,臀鳍条 22 根,胸鳍条 13 根,尾鳍条 17 根,腹鳍条 5 根。鱼苗顺流而动,白天多在水体中 上层集群游动,见光等刺激可迅速逃逸(图 2J)。

35 DAH 稚鱼: 全长(20.04±1.56) mm (*n*=30)。鱼 苗在灯光下呈黑金黄色,眼囊为黑黄色。鳍条数 量与成鱼一致。鱼苗可逆流游动,生长速度加快, 个体差异加大,鱼苗之间有攻击和残食行为,其 主要特征为个体较大苗种不断通过接触、撕咬、吞 食的方式攻击个体较小的苗种,导致小个体苗种 收到惊吓到处窜逃甚至死亡,这种攻击行为多发 生在早上,攻击频率可达7~10 次/min,造成了苗 种死亡率较高。开始摄食卤虫成体(图 2K)。

2.2.5 幼鱼期(juvenile stage) 45 DAH 幼鱼: 全长(30.92±2.95) mm (*n*=30)。体表鳞片开始生成。鱼苗呈梭形,体色发生巨大变化,整体呈浅金黄色,体表分布 9 条横向黄褐色的色素带。第二背鳍、腹鳍、臀鳍、尾鳍两个尾叉均密布黄色素(图 2L)。

60 DAH 幼鱼: 全长(65.06±1.94) mm (n=20)。体 表鳞片形态同成体。苗种体色再次发生变化,体 表 9 条色素带颜色加深,体表背部呈黄褐色,腹 部为白色。尾鳍整体、背鳍和臀鳍边缘为黄色。苗 种在水中集群顶流快速游动,遇有惊扰快速散开 逃逸。撕咬摄食鱼糜(图 2M)。

80 DAH 幼鱼: 全长(134.05±3.25) mm (n=20)。 苗种外观与成体一致, 体表横向分布的色素带消 失,出现一条纵向横贯眼睛和尾椎末端的浅黄色 色素带。背部为淡青色,腹部为白色。尾鳍黄色。 背鳍、臀鳍和腹鳍为淡黄色。眼囊为黄色(图 2N)。

2.3 摄食与生长

黄条鰤早期仔鱼的营养主要依靠卵黄囊,在 3 DAH开口后转入混合营养期,在 5 DAH卵黄囊 消耗殆尽后仔鱼完全依赖外源营养(图 3)。油球吸 收速度要慢于卵黄囊,至 8 DAH 才完全吸收完 毕。4 DAH 仔鱼全长(4.57±0.88) mm,初次摄食轮 虫,5 DAH 仔鱼摄食率约为40%,7 DAH 仔鱼摄食 率为70%~80%,肠道中充满轮虫。12 DAH 仔鱼 开始摄食卤虫无节幼体,15 DAH 仔鱼摄食卤虫个 体比例可达40%,20 DAH 仔鱼均已摄食卤虫无节 幼体。40 DAH 稚鱼可在较短时间内适应并摄食 卤虫成体,45 DAH 幼鱼摄食卤虫成体良好。60 DAH 幼鱼可积极摄食鱼肉糜。



黄条鰤早期生活史阶段(0~60 DAH)的生长特 性符合公式: TL=0.0226D²-0.4448D+6.4118 (*R*²= 0.9917), 其中 TL 为全长, D 为日龄。仔鱼在 25 DAH 前生长缓慢, 日生长速率仅为 0.14 mm/d, 但在 25 DAH 后仔鱼生长速度明显加快, 日生长速 率达 1.24 mm/d (26~40 DAH)。随着苗种摄食卤虫成体和肉糜后,鱼苗日生长速率达到 2.63 mm/d (41~80 DAH)。自初孵仔鱼至 80 DAH,黄条鰤早期生长发育阶段的日生长速率为 1.62 mm/d(图 4),表现出典型的异速生长模式。



3 讨论

本研究详细观察和记录了中国黄海海域黄条 鰤胚胎及仔稚幼鱼生长发育的数量形态特征,参 照 Shiogaki等^[11]的分类方法,将黄条鰤早期生长 发育划分为卵黄囊仔鱼、脊索弯曲前仔鱼、脊索 弯曲期仔鱼、脊索弯曲后稚鱼期和幼鱼期 5 个典 型的发育阶段。

黄条鰤受精卵为单油球的圆球形浮性卵,卵 径比同为鰤属鱼类的高体鰤(Seriola dumili)^[12-14]、 五条鰤(Seriola quinqueradiata)^[16]大(表 2)。另外, 本研究结果大于美国、韩国水域以及中国福建海 区黄条鰤受精卵径^[4-6,17],而与新西兰水域的黄条 鰤受精卵径相近^[7](表 2),这种受精卵径的差异主 要是与地理种群、亲鱼规格大小、亲鱼营养、环 境因子、激素催产、世代差异等因素有关,在其 他鱼类中也有类似发现^[6]。黄条鰤胚胎发育过程 中会在胚体包卵黄囊 1/2 时出现克氏泡, 但不是 所有胚胎发育过程中都出现克氏泡, 表明这种结 构可能不是生长发育所必需的, 与其他鱼类的研 究结果一致^[14-15],可能只是一种早期生长阶段器 官发育的始祖重演现象。本研究发现, 当黄条鰤 胚体包卵黄囊 2/3 时, 心跳频率达 62~81 次/min, 其后在胚胎期心跳频率可达 200 次/min 以上。这 一特征出现时间较其他低温鱼类为早且心跳频率 高^[22-23],但与高体鰤基本一致^[16],推测与鰤属鱼 类早期快速发育的代谢需求相关。另外, 黄条鰤 胚胎孵化出膜时,头部先破膜而出,这与钟建兴 等[17]对中国福建海区黄条鰤的胚胎发育观察结 果一致, 而与高体鰤不同^[14-15], 这种破膜孵化方 式的差异取决于不同种的早期生活史习性,其与 仔鱼发育和存活的关系尚不明确。这些结果表明 鰤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。

比较了几种鰤属鱼类胚胎和早期仔鱼发育特征(表 2),结果发现本研究黄条鰤初孵仔鱼全长(4.23±0.39)mm[(21.0±0.5)℃],较高体鰤^[14,18]、五条鰤^[16]等鰤属鱼类长(表 2),但短于条斑星鲽(Verasper moseri)^[19]、圆斑星鲽(Verasper variegatus)^[20]等受精卵径较大的鱼类,可见初孵仔鱼的大小与受精

卵大小有密切关系。对新西兰种群的黄条鰤早期 生长发育研究表明, 初孵仔鱼大小与受精卵孵化 温度相关,低温下初孵仔鱼个体大于高温下初孵 仔鱼, 但油球大小相反, 这种初孵仔鱼大小的差 异取决于温度对卵黄物质转化效率的影响^[7],但 过高或过低的温度会造成卵黄和油球等内源性营 养过快或过缓吸收利用,容易造成仔鱼开口期对 外源营养的适应障碍,从而导致早期生长发育阶 段高的死亡率[21-22],因此应采用适宜的温度进行 苗种早期培育。另外,本研究还发现,美国、日本、 新西兰海域黄条鰤初孵仔鱼个体相对较大^[5,7-8], 而韩国海域黄条鰤初孵仔鱼全长相对小^[4],这种 初孵仔鱼大小的差异与地理水域、亲鱼营养状态、 孵化温度、生活史等因素都有密切的关系,可能 会为黄条鰤地理种群划分、亲体培育及苗种培育 等提供有益的借鉴, 值得下一步开展国际联合研 究确证。在本研究条件下, 黄条鰤卵黄囊在孵化 后5d完全消耗殆尽,而同为鰤属鱼类的五条鰤、 高体鰤的仔鱼多在 3~4 DAH 卵黄囊才能完全消 耗完[14,16]。与之相比,冷温性鱼类太平洋鳕 (Gadus macrocephalus)、条斑星鲽、圆斑星鲽等 仔鱼卵黄囊分别在孵化后 8 DAH、7 DAH 和 11 DAH 才完全消耗完毕^[19-20,23],长时间卵黄吸收过 程可能是鱼类适应低温和洄游生活的一种种群繁 衍策略, 以满足生活环境变化适应引发的新陈代 谢能量需求的差异,获得最大后代存活率,对于 自然群体资源的早期补充具有重要意义。与其他 水域黄条鰤相比,美国、智利、新西兰、韩国、日 本等海域的黄条鰤仔鱼卵黄囊分别在 2 DAH、3 DAH、5.4 DAH、5 DAH 和 4 DAH^[4-5,7-8](表 2), 这 种差异与培育温度、亲体状态和地理种群差异有 关,可能为不同地理水域黄条鰤群体的早期判别 提供有益的营养指标借鉴。本研究还发现,同样 作为内源性营养来源的油球吸收速度较慢,在孵 化后 8 DAH 才完全吸收完毕,这与 Sang 等^[4]报道 结果基本一致,油球吸收耗时较长,在一些鱼类 中油球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 过渡期的成活与生长^[24]。

表 2 鲕属鱼类胚胎和早期仔鱼发育特征比较分析

Tab. 2	Comparison of embryonic and early larval development characteristics among Seriola fishes								
鱼种 species	受精卵径/mm fertilized egg diameter	油球径/mm oil globe diameter	孵化时间 hatching duration	初孵仔鱼全长/mm total length of newly hatched larva	卵黄消耗时间/DAH exhaustion time of yolk sac	参考文献 reference			
黄条鰤 Seriola aureovittata	$1.482{\pm}0.004$	0.368±0.002	73 h 40 min (21.0±0.5)℃	4.34±0.222	6 (22–24°C)	本研究 the study			
	1.23-1.40	-	41 h 30 min (23–25℃)	_	_	[17]			
	1.34 - 1.40	0.28-0.31	-	4.44 ± 0.21	2 (21°C)	[5]			
	_	-	_	4.26±0.11	3 (21–24°C)	[23]			
	1.33-1.50	0.30-0.33	103–108 h (17℃)	4.8	5.4	[7]			
	1.388±0.041 (20–21°C)	0.378±0.029	_	_	_	[6]			
	1.35 ± 0.04	$0.32{\pm}0.02$	67–75 h (20±0.5℃)	3.62±0.16	5	[4]			
	1.31-1.47	0.34-0.36	76 h (20−21.4°C)	4.45-4.55	4	[8]			
高体鰤	1.03-1.12	0.24-0.26	31 h 10 min (23℃)	2.92-3.12	4	[14]			
Seriola dumili	1.01 - 1.17	0.22-0.24	31 h 15 min (23.1–23.7℃)	2.84-3.04	_	[15]			
五条鰤 Seriola quinqueradiata	1.08-1.18	_	_	3.37 (19.6–21°C)	3	[16]			

本研究发现, 黄条鰤早期生长发育阶段存在 早期生长速度慢、后期生长速度快的现象,在 25 DAH 前生长速率仅为 0.14 mm/d, 但在 25 DAH 后 生长速率达到 1.24 mm/d (26~40 DAH), 而在摄食 卤虫成体和肉糜后, 生长速率达 2.63 mm/d (41~ 80 DAH), 这是一种异速生长模式, 在其他硬骨 鱼类早期生活史阶段中也存在类似的生长发育特 点^[19,26]。国外学者对智利、韩国、日本海域黄条鰤 早期生长研究也表明其具有典型的异速生长模式, 与本研究结果基本一致^[4, 8, 25], 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, 推测也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。本研究还发 现, 黄条鰤苗种在 20 DAH 后个体生长差异明显, 同时 30 DAH 后开始出现攻击与残食行为,个体 较大的苗种不断通过接触、撕咬、吞食的方式攻 击个体较小的苗种,导致小个体苗种受到惊吓到 处窜逃甚至死亡,造成了苗种培育损失较大。有 关学者开展了黄条鰤早期生长阶段攻击行为的相 关研究^[27-28],基本认识了其发生时期及特征,但 尚未建立较为有效的防除技术。今后苗种培育过 程中, 应及时对个体差异大的苗种进行分筛, 同 时加强黄条鰤苗种攻击行为的发生机理及防除技 术研究,提高苗种培育成活率。

参考文献:

- Zhang C L. Survey Report on Fishes of the Bohai Sea and Yellow Sea[M]. Beijing: Science Press, 1955: 116-119. [张 春霖. 黄渤海鱼类调查报告[M]. 北京: 科学出版社, 1955: 116-119.]
- [2] Liu J, Chen Y X, Ma L. Fishes of the Bohai Sea and Yellow Sea[M]. Beijing: Science Press, 2015: 172. [刘静, 陈咏霞, 马琳. 黄渤海鱼类图志[M]. 北京: 科学出版社, 2015: 172.]
- [3] Leyton Y, Sayes C, Mejias C, et al. Increased larval survival of *Seriola lalandi* using *Pseudoalteromonas* sp. as probiotics[J]. Revista de Biología Marinay Oceanografía, 2017, 52(1): 95-101.
- [4] Sang G Y, Sang W H, Ji S C, et al. Morphological development of embryo, larvae and juvenile in yellowtail kingfish, *Seriola lalandi*[J]. Development and Reproduction, 2016, 20(2): 131-140.
- [5] Stuart K R, Drawbridge M A. Captive spawning and larval rearing of California yellowtail (*Seriola lalandi*)[J]. Aquaculture Research, 2013, 44(5): 728-737.
- [6] Yang S G, Ji S C, Gu L S, et al. Management of sexual maturation and natural spawning of captive-reared yellowtail kingfish, *Seriola lalandi*, in an indoor rearing tank[J]. Development and Reproduction, 2016, 20(2): 141-147.
- [7] Moran D, Smith C K, Gara B, et al. Reproductive behaviour and early development in yellowtail kingfish (*Seriola lalandi* Valenciennes 1833)[J]. Aquaculture, 2007, 262(1): 95-104.
- [8] Fujita S, Yogata T. Induction of ovarian maturation, embryonic development and larvae and juveniles of the amberjack, *Seriola aureovittata*[J]. Japanese Journal of Ichthyology,

1984, 30(4): 426-435.

- [9] Sicuro B, Luzzana U. The state of *Seriola* spp. other than yellowtail (*S. quinqueradiata*) farming in the world[J]. Reviews in Fisheries Science and Aquaculture, 2016, 24(4): 314-325.
- [10] Alderdice D F, Rosenthal H, Velsen F P J. Influence of salinity and cadmium on capsule strength in Pacific herring eggs[J]. Helgoland Marine Research, 1979, 32(1-2): 149-162.
- [11] Shiogaki M, Doutsu Y. The spawning of sea culpin, *Pseudo-blennius cottoides*[J]. Bulletin of Fishery of Nagasaki University, 1974, 38: 71-76.
- [12] Mylonas C C, Papandroulakis N, Smboukis A, et al. Induction of spawning of cultured greater amberjack (*Seriola dumerili*) using GnRHa implants[J]. Aquaculture, 2004, 237(1-4): 141-154.
- [13] Jerez S, Samper M, Santamaría F J, et al. Natural spawning of greater amberjack (*Seriola dumerili*) kept in captivity in the Canary Islands[J]. Aquaculture, 2006, 252(2-4): 199-207.
- [14] Chen C S, Huang J M, He H W, et al. Morphological studies of the embryos, larvae, juveniles and young fish of *Seriola dumerili*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 1998, 5(1): 25-29. [陈昌生, 黄佳鸣, 何华武, 等. 高体鰤胚胎及仔稚 幼鱼的形态观察[J]. 中国水产科学, 1998, 5(1): 25-29.]
- [15] Masuma S, Kanematu M, Teruya K. Embryonic and morphological development of larvae and juveniles of the amberjack, *Seriola dumerili*[J]. Japanese Journal of Ichthyology, 1990, 37(2): 163-168.
- [16] Fukuhara O, Nakagawa T, Fukunaga T. Larval and juvenile development of yellowtail reared in the laboratoty[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 1986, 52(12): 2091-2098.
- [17] Zhong J X, Cai L H, Zheng H D, et al. Embryonic development in *Seriola aureovittata*[J]. Journal of Fujian Fisheries, 2010(2): 22-25. [钟建兴, 蔡良候, 郑惠东, 等. 黄条蛳胚 胎发育观察[J]. 福建水产, 2010(2): 22-25.]
- [18] Papandroulakis N, Mylonas C C, Maingot E, et al. First results of greater amberjack (*Seriola dumerili*) larval rearing in mesocosm[J]. Aquaculture, 2005, 250(1-2): 155-161.
- [19] Liu X Z, Xu Y J, Liu X F, et al. Embryonic and postembryonic development of barfin flounder, *Verasper moseri*[J]. Oceanology et Limnologia Sinica, 2009, 40(6): 699-707. [柳

学周, 徐永江, 刘新富, 等. 条斑星鲽(Verasper moseri)的 早期生长发育特征[J]. 海洋与湖沼, 2009, 40(6): 699-707.]

- [20] Ning X, Liu X Z, Sun Z Z, et al. Morphological development and growth pattern of *Verasper variegatus*, Temminck et Schlegel in early life stages[J]. Progress in Fishery Sciences, 2011, 32(2): 7-15. [宁鑫, 柳学周, 孙中之, 等. 圆斑星鲽 的早期生长发育特征[J]. 渔业科学进展, 2011, 32(2): 7-15.]
- [21] Blaxter J H S. The effect of temperature on larval fishes[J]. Netherland Journal of Zoology, 1992, 42: 336-357.
- [22] 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: 1558-1575.
- [23] Xu Y J, Liu X Z, Shi B, et al. Domestication of wild broodstock and early development of pacific cod (*Gadus macrocephalus*)[J]. Progress in Fishery Sciences, 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[J]. 渔业科学进展, 2017, 38(1): 159-167.]
- [24] Rønnestad I, Koven W, Tandler A, et al. Utilisation of yolk fuels in developing eggs and larvae of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*)[J]. Aquaculture, 1998, 162(1-2): 157-170.
- [25] Martínez-Montaño E, González-Álvarez K, Lazo J P, et al. Morphological development and allometric growth of yellowtail kingfish *Seriola lalandi* V. larvae under culture conditions[J]. Aquaculture Research, 2016, 47(4): 1277-1287.
- [26] Liu X Z, Xu Y J, Wang Y Y, et al. Characters of development and growth of early life stages of the rock bream *Oplegnathus fasciatus*[J]. Acta Zoologica Sinica, 2008, 54(2): 332-341.
 [柳学周, 徐永江, 王妍妍, 等. 条石鲷的早期生长发育特 征[J]. 动物学报, 2008, 54(2): 332-341.]
- [27] Moran D. Size heterogeneity, growth potential and aggression in juvenile yellowtail kingfish (*Seriola lalandi* Valenciennes)
 [J]. Aquaculture Research, 2007, 38: 1254-1264.
- [28] Nguyen N H, Whatmore P, Miller A, et al. Quantitative genetic properties of four measures of deformity in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* Valenciennes, 1833[J]. Journal of Fish Diseases, 2016, 39: 217-228.

Morphometric characteristics of the embryonic and postembryonic development of yellowtail kingfish, *Seriola aureovittata*

XU Yongjiang^{1, 2}, ZHANG Zhengrong^{1, 2, 3}, LIU Xuezhou^{1, 2}, WANG Bin^{1, 2}, SHI Bao^{1, 2}, LIU Yongshan^{1, 2}, LI Rong⁴, ZHANG Yanxiang⁴

- Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Qingdao Key Laboratory for Marine Fish Breeding and Biotechnology; Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;
- Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China;
- 3. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
- 4. Dalian Fugu Fishery Co. Ltd., Dalian 116400, China

Abstract: The yellowtail kingfish, Seriola aureovittata, is a globally distributed marine economic pelagic fish species. It is a popular table fish all over the world for its tasty flesh and high nutritional content. As the consumption demand has increased and natural resources have declined in recent years, an increasing number of countries including China have begun to artificially culture this species due to its fast growth and market value. It is particularly suitable for the deep sea net cage culture method and is thus a promising candidate for the deep sea farming industry in China. Studying the morphometrics and physiology of embryos, larvae, juveniles, and young fish to obtain information about their early life history is the first step and key to the successful aquaculture of a fish species. Thus, we observed, recorded, and described the morphometric characteristics of the embryonic and postembryonic development of S. aureovittata in order to provide basic knowledge for the artificial breeding and seedling production of this species. The fertilized eggs obtained by natural spawning were spherically shaped and buoyant. The fertilized eggs were transparent and had one oil globule in the yolk, with an egg diameter of (1.48±0.04) mm and an oil globule diameter of (0.37±0.02) mm. The fertilized eggs hatched 73 h 40 min after fertilization in (21.5±0.5)°C water with a salinity of 32 and a pH of 8.0–8.2. The total length (TL) of the newly hatched larva was (4.23±0.39) mm and consisted of a long oval yolk sac, which accounted for one third of the TL. The larvae opened their mouths and exhibited blackened eyes at 3 days after hatching (DAH) with a TL of (4.61±0.43) mm. At this time, the yolk sac decreased in volume by approximately 95%, and the swim bladder primordium formed. Larvae at 4 DAH were (4.57±0.88) mm in TL and began to feed on rotifers, thus entering the mixed feeding stage. Five DAH, the larvae with a TL of (4.68 ± 0.25) mm exhausted the yolk sac and the swim bladder began to inflate with air. The oil globule was absorbed at 8 DAH, and the larvae (TL 5.14 mm±0.358 mm) completely entered the exogenous nutritional stage. The swim bladder of the larvae at 7 DAH (TL of 4.79± 0.36 mm) became a bright vesicle after inflation with air, which exists through their life history. The intestine of the newly hatched larvae was thin, short, and straight, but became long, curled, and complicated with development. The first intestinal physiological curve formed at 10 DAH when the larvae were (5.19±0.37) mm in TL and the second formed at 15 DAH when the larvae reached (5.71±0.50) mm in TL. Flexion of the notochord started at 15 DAH and was completed at 25 DAH when the larvae were (8.66±1.06) mm in TL. The development of the dorsal fin, pectoral fin, anal fin, and caudal fin was completed by the time the juveniles were (20.04±1.56) mm in TL. At 60 DAH (TL 65.06 mm±1.94 mm), the scales on the body surface formed. At 80 DAH, when the young fish achieved (134.05±3.25) mm in TL, their appearance was similar to that of the adults.

Key words: *Seriola aureovittata*; embryonic development; postembryonic development; morphological characteristics; growth performance

Corresponding author: LIU Xuezhou. E-mail: liuxz@ysfri.ac.cn.