

铠平鲷的繁殖生物学特征及胚胎发育

郭书新¹, 张秀梅^{1,2*}, 李文涛¹, 高东奎¹

(1. 中国海洋大学海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003;

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 266072)

摘要: 为了解铠平鲷繁殖生物学特征及胚胎发育规律, 完善铠平鲷繁殖生物学研究内容, 为其种质资源保护和资源可持续利用提供基础资料, 实验利用春季于青岛胶州湾海域采集的铠平鲷生殖群体样本, 开展了其繁殖生物学研究, 并使用显微数码摄像系统, 观察了铠平鲷体内胚胎的发育过程, 定性和定量描述了各发育阶段胚胎的形态特征。结果显示, 实验采集样本的体长范围为62~137 mm, 体质量范围为9.4~126.8 g, 雌雄性比为1.85:1, 最小性成熟年龄为2龄, 生殖群体主要由2~4龄个体组成, 初次性成熟体长为70.6 mm。绝对怀卵量 F 为656~9235粒, 平均3176粒, 体长相对怀卵量 F_L 为12~67粒/mm, 体质量相对怀卵量 F_W 为72~140粒/g。雌鱼体内受精卵呈正圆球形, 平均卵径为(1.50±0.03) mm, 淡黄色, 自心跳期开始, 受精卵逐渐由正圆球形变为梨形。受精卵在海水中为沉性, 具多个油球, 在胚胎发育早期存在油球聚合现象, 一般至原肠胚末期时仅剩1个大油球。雌鱼体内初孵仔鱼全长(5.57±0.06) mm。研究表明, 虽然卵胎生铠平鲷的胚胎发育规律与大多数海水硬骨鱼类基本相似, 但胚胎发育中油球数量、色素分布和受精卵外部形态变化等仍具有其特异性。

关键词: 铠平鲷; 卵胎生; 繁殖生物学; 胚胎发育; 胶州湾

中图分类号: S 965.3

文献标志码: A

铠平鲷(*Sebastes hubbsi*)隶属于鲷形目(Scorpaeniformes)、鲷科(Scorpaenidae)、平鲷属(*Sebastes*), 主要栖息于近海底层岩礁区, 属海洋冷温性鱼类, 常见于我国黄、渤海和东海海域, 日本及朝鲜半岛西南岸海域也均有分布^[1-2]。铠平鲷为卵胎生鱼类, 在已经确认的330多种鲷科鱼类中, 有110种为胎生或卵胎生种类, 且大部分都属于平鲷属^[3], 平鲷属鱼类作为重要的卵胎生类群, 具有重要的研究价值。

鱼类胚胎发育研究是鱼类早期生活史的主要研究内容之一, 同时也是鱼类资源保护和增殖业的重要基础工作。自Jordan^[4]发现平鲷属鱼类为卵胎生鱼类后, 一个多世纪以来, 世界各国相继开展了几十种平鲷属鱼类早期生活史

研究, 并取得了丰硕的研究成果, 然而在这几十种平鲷属鱼类的早期生活史中仅有许氏平鲷(*S. schlegelii*)、椭圆平鲷(*S. oblongus*)、少棘平鲷(*S. paucispinosus*)、无备平鲷(*S. inermis*)、汤氏平鲷(*S. thompsoni*)和厚头平鲷(*S. pachycephalus*)等^[5-9]种类的胚胎发育研究, 铠平鲷胚胎连续发育方面的研究尚未见报道。

迄今, 有关铠平鲷的生物学相关研究较少, 仅见郑家声等^[10]和Nishikawa等^[11]关于中国黄海和日本海域铠平鲷细胞核核型的研究; Kai等^[12]关于铠平鲷和长棘平鲷(*S. longispinis*)线粒体DNA谱系的比较研究; 李超等^[13]关于铠平鲷等4种岩礁性鱼类视网膜感光细胞和最小分辨角的比较研究; Nagasawa^[14]针对铠平鲷仔鱼栖息环境及早期摄食

收稿日期: 2016-04-11 修回日期: 2016-07-26

资助项目: 国家自然科学基金(31172447, 41176117)

通信作者: 张秀梅, E-mail: xiumei1227@163.com

的相关研究; Iizuka等^[15]关于包括铠平鲈在内的日本硬骨鱼类耳石形态的研究; 张凤侠等^[16]与高东奎^[17]关于铠平鲈等3种平鲈属鱼类耳石形态和卵膜超微结构的比较研究。繁殖生物学方面, 仅有王英俊等^[18]开展了山东日照车牛山岛海域冬季铠平鲈繁殖生物学及年龄生长的相关研究, 而有关铠平鲈春季生殖群体生物学尚无相关报道。

本研究通过采集青岛胶州湾春季繁殖期的铠平鲈样本, 开展了生殖群体生物学特征及胚胎发育过程的实验研究, 以期进一步完善铠平鲈繁殖生物学研究内容, 为该鱼种的资源可持续利用与种质保护积累基础资料。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验用铠平鲈样本于2015年4—5月采自青岛胶州湾近岸海域地笼网渔获物, 共采集样本283尾。

1.2 实验方法

所有样本于实验室内进行常规生物学测定。鉴定性别, 测量全长(total length, TL)、体长(body length, BL)、体质量(body weight, BW)、净体质量(去除内脏后的重量)(net weight, W), 并摘取耳石进行年龄鉴定。

解剖鱼体, 取出卵巢, 测定卵巢重量。怀卵量测定采用重量比例法, 即从IV~V期卵巢的前、中、后部均匀取样, 称取样本重量、计数, 计算其绝对怀卵量和相对怀卵量。

从不同雌鱼活体卵巢中取出部分受精卵样品, 在Nikon SMZ1000体视显微镜下观察受精卵的发

育状况、发育特征并拍照, 对不同发育阶段的受精卵形状、大小, 卵膜外观, 卵黄间隙, 以及油球形状、大小、分布位置等特征指标进行测量。各可量性状的测定使用ImageJ软件完成。

1.3 数据统计分析

怀卵量相关指标计算公式^[19]:

绝对怀卵量(F)=卵巢重/卵巢样本重×卵粒数

体长相对怀卵量(F_L)=绝对怀卵量/体长

体质量相对怀卵量(F_W)=绝对怀卵量/净体质量

以10 mm为间隔, 对所有性腺达到Ⅲ期及以上的铁平鲈样本进行体长分组, 统计每个体长组中性成熟个体比例, 利用逻辑斯蒂方程: $P_i = \frac{1}{1 + e^{-C(X_i - L_{50})}}$ ^[20]计算50%个体性成熟体长 L_{50} , 式中 P_i 为体长组*i*中性成熟个体的比例, X_i 为体长组*i*中的值, C 为估算参数。

依据显微镜照片, 使用Illustrator CS6绘制铠平鲈胚胎发育模式图。实验所得数据均通过SPSS 19.0、Excel软件进行分析处理。

2 实验结果

2.1 群体组成

体长、体质量组成 铠平鲈样本的体长为62~137 mm, 平均体长为(96.89±15.62) mm, 优势体长组为80~110 mm, 占总样本数的64.3% (图1-a); 样本体质量为9.4~126.8 g, 平均体质量为(35.32±11.43) g, 优势体质量组为20~50 g, 占总样本数的87.85% (图1-b)。独立样本*t*检验表明, 铠平鲈样本的雌雄体长、体质量组成差异均不显著($t=1.243$, $P=0.216>0.05$; $t=1.561$, $P=0.121>0.05$)。

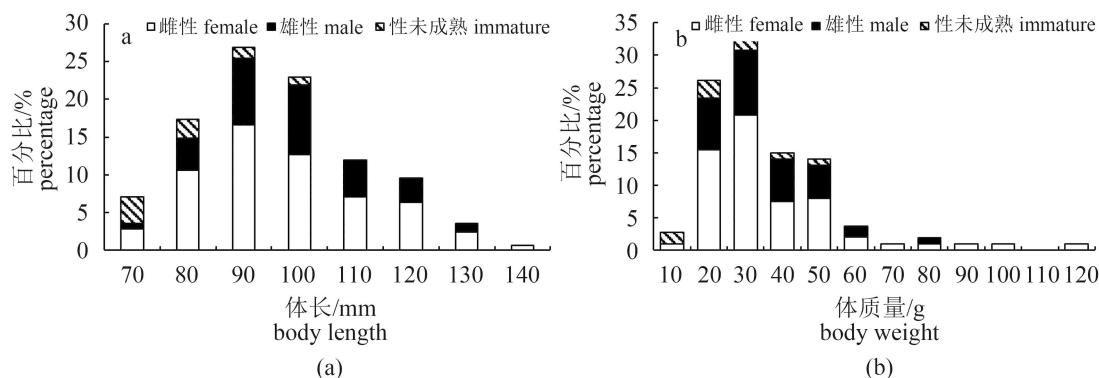


图1 铠平鲈体长(a)、体质量(b)频率分布

Fig. 1 The frequency distribution of body length (a) and body weight (b) of *S. hubbsi*

性比 实验共采集铠平鲈样本283尾，其中雌性个体168尾，占总样本数的59.4%；雄性个体91尾，占总样本数的32.2%；雌雄不辨的性未成熟个体24尾，占总样本数的8.4%。样本的雌雄性比为1.85:1，卡方检验结果明显偏离1:1($\chi^2=22.892$, $P=0.000<0.01$)。

年龄组成 通过对矢耳石轮纹的读取，确定铠平鲈的年龄组成(图2)。样本年龄组成为1~7龄，优势年龄组为2~4龄，占总样本数的79.5%，其中最小怀卵个体为2龄，体长62 mm，体质量9.4 g；雄性个体最小性成熟年龄为2龄，体长66 mm，体质量11.2 g。

2.2 初次性成熟体长

样本中雌性最小性成熟个体的体长为62 mm，体质量为9.4 g。经逻辑斯蒂方程拟合得到50%性成熟体长公式： $P_i = \frac{1}{1 + e^{-105.357(X_i - L_{50})}}$ ($R^2=0.972$)，得出雌性铠平鲈个体50%初次性成熟体长(L_{50})为70.6 mm (图3)。

2.3 怀卵量

通过对168尾性腺发育为IV~V期的雌鱼卵巢中卵粒的计数，铠平鲈的绝对怀卵量为656~9235粒，平均为3176粒。体质量相对怀卵量(粒/g净体质量)在72~140粒/g范围内波动，平均为108粒/g，体长相对怀卵量(粒/mm体长)为12~67粒/mm，平均为29粒/mm。

绝对怀卵量 随着铠平鲈体长、净体质量的增加，其绝对怀卵量也随之升高(图4)。

绝对怀卵量与体长呈幂函数关系，其关系式：

$$F = 0.0029BL^{2.9998} \quad (R^2 = 0.8909)$$

绝对怀卵量与净体质量呈线性关系，其关

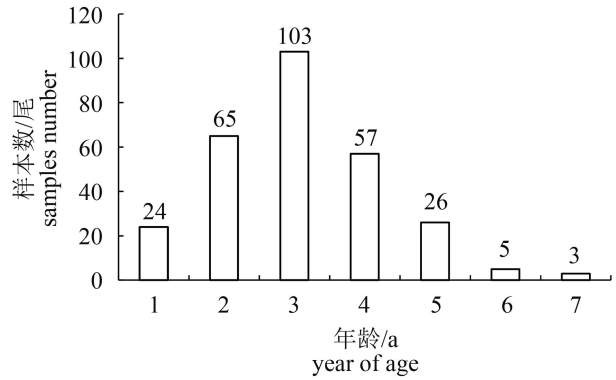


图2 铠平鲈年龄组成

Fig. 2 The age composition of *S. hubbsi*

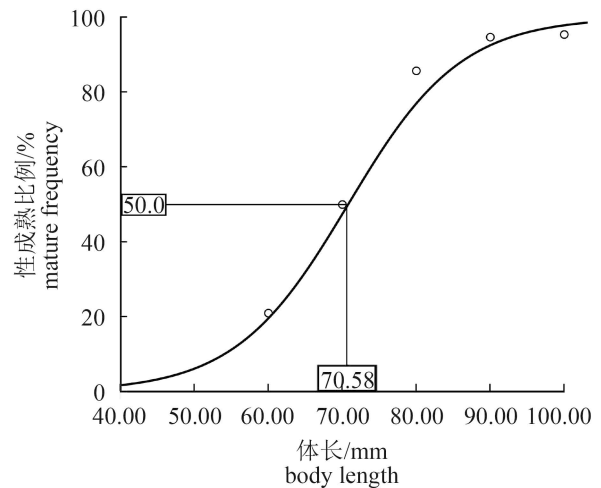


图3 铠平鲈性成熟比例与体长的关系

Fig. 3 Relationship between body length and sex mature frequency of *S. hubbsi*

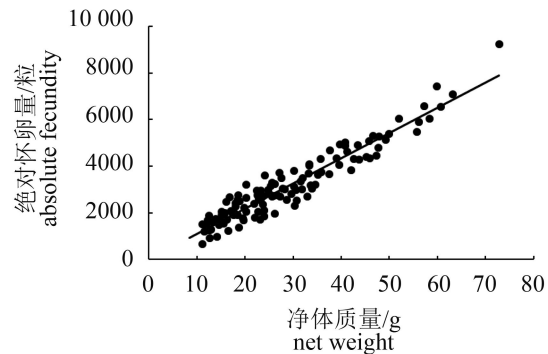
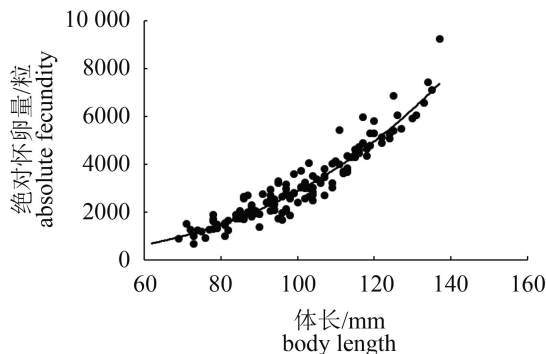


图4 铠平鲈绝对怀卵量与体长、净体质量的关系

Fig. 4 Relationship between absolute fecundity and body length and net weight of *S. hubbsi*

系式:

$$F = 108.14W + 19.148 (R^2 = 0.9102)$$

体长相对怀卵量 随着铠平鲉体长、净体质量的增加, 其体长相对怀卵量也随之增加(图5)。

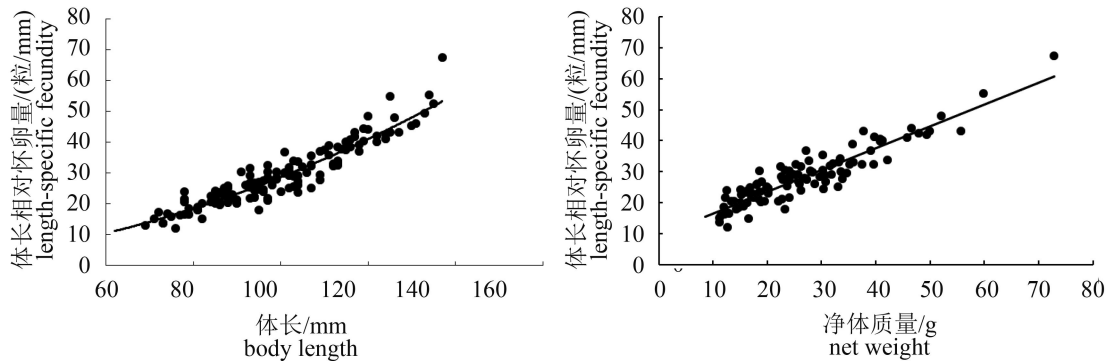


图5 铠平鲉体长相对怀卵量与体长、净体质量的关系

Fig. 5 Relationship between length-specific fecundity and body length and net weight of *S. hubbsi*

铠平鲉体长相对怀卵量与体长呈幂函数关系, 其关系式:

$$F_L/BL = 0.0032BL^{1.9744} (R^2 = 0.8779)$$

铠平鲉体长相对怀卵量与净体质量呈线性关系, 其关系式:

$$F_L/BL = 0.7034W + 9.6005 (R^2 = 0.8555)$$

体质量相对怀卵量 随着铠平鲉体长、净体质量的增加, 其体质量相对怀卵量并无明显的增加趋势, 而是在一定范围内波动(图6)。

2.4 年龄与怀卵量的关系

随着铠平鲉年龄的增长, 其平均怀卵量呈现先增加后下降的趋势, 在5龄时达到最大值(表1, 图7)。

2.5 铠平鲉的胚胎发育

胚胎发育是一个持续渐进的过程, 主要受

到遗传因素的影响, 其胚胎发育表现出种的特异性^[21]。根据许氏平鲉和褐菖鲉(*S. marmoratus*)胚胎发育时期的划分及命名方法^[5, 22], 结合铠平鲉受精卵的主要形态变化及器官形成, 将观察到的受精卵分为以下几个胚胎发育阶段和时期。

受精卵 铠平鲉成熟卵细胞呈正圆球形, 淡黄色透明, 卵膜单层, 表面光滑, 卵黄均匀, 无特殊构造, 卵周隙极小(图版-1)。受精卵卵径为(1.50±0.03) mm, 受精卵中具有多个油球, 一般为1个大油球和22~35个小油球, 大油球直径为(0.49±0.04) mm, 小油球的大小不等, 最小的油球直径仅为0.03 mm, 小油球与大油球同侧, 不规则地分布在卵黄囊上。将受精卵从卵巢取出静置于海水中, 彼此分离、下沉。

卵裂期 受采集样本受精卵发育时期和实验条件限制, 本实验未观察到卵裂期的受精卵。

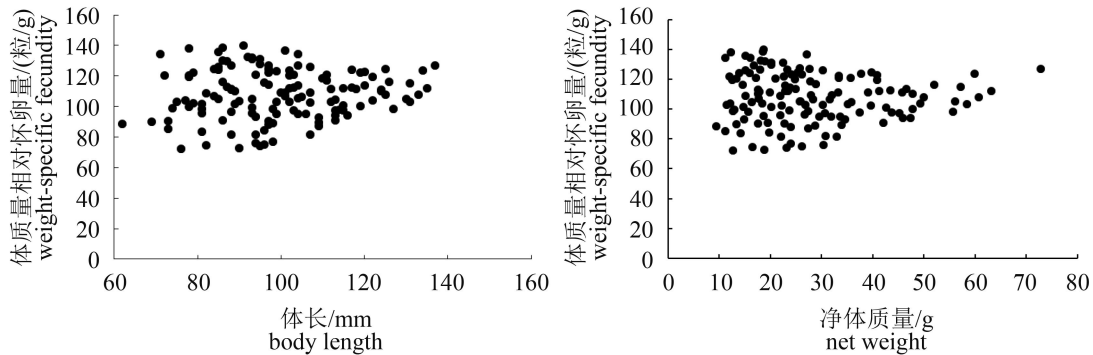


图6 铠平鲉体质量相对怀卵量与体长、净体质量的关系

Fig. 6 Relationship between weight-specific fecundity and body length and net weight of *S. hubbsi*

表1 铠平鲈不同年龄的平均怀卵量

Tab. 1 The average fecundity of *S. hubbsi* by age

年龄/a age	样本数/尾 samples number	绝对怀卵量/粒 absolute fecundity		体长相对怀卵量/(粒/mm) length-specific fecundity	体质量相对怀卵量/(粒/g) weight-specific fecundity
		变幅 range	均值 mean		
2	42	656~3050	1738	20	107
3	67	1464~5972	3185	31	127
4	37	1208~7089	4632	40	129
5	17	3500~9235	6066	48	113
6	3	4039~7410	5824	39	121
7	2	5122~6285	5704	37	116

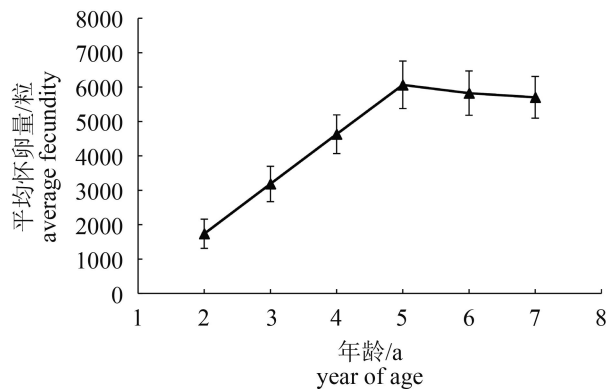


图7 铠平鲈平均怀卵量与年龄的关系

Fig. 7 The relationship between average fecundity and age of *S. hubbsi*

囊胚期 经过细胞分裂期的分裂增殖，动物极胚盘上的细胞数目不断增多、细胞体积减小，形成多层由不同大小细胞堆叠的帽状凸起，即所谓的高囊胚(图版-2)。随着细胞的继续分裂，胚盘中的囊胚细胞开始向周围扩散，从而隆起的胚盘结构逐渐降低，进入低囊胚期。整个囊胚期阶段，受精卵始终为圆球形，小油球数量减为12~18个，卵周隙略有增大。

原肠胚期 原肠发育阶段囊胚开始向植物极下包。当下包1/4时，小油球数量继续减少为6~12个，囊胚层变薄，受精卵的阻碍使得囊胚边缘细胞内卷，胚盘发育成较薄的舌状胚盾雏形，胚盾即为胚体原基(图版-3)。当下包1/2时，小油球聚合成3~6个，胚体中轴线处细胞增多且在中心区形成神经管，胚盾弯曲增厚，下包的同时胚体向前端延伸(图版-4)。当下包3/4时，小油球仅剩1个或全部消失，胚体锥形延长，头部和尾部分化变得更加明显可辨，背部中段出现

4对体节，神经管延长，后端未合拢，长度约为胚体锥形的1/2(图版-5)。

原口关闭期 当胚环下包至植物极时，原口关闭，进入原口关闭期。此时胚体已基本形成，环绕卵黄囊约1/2，胚体头部的神经管膨大为脑，脑的后端较中部粗大，在脑的两侧出现视囊，背部肌节增至8对，神经管后端合拢，在胚体末端内侧出现泡状克氏囊(图版-6)。

胚体形成期 原口关闭后，胚体增厚并继续延长，听囊及耳石原基相继出现，胚体两侧听囊中各出现1对细小的点状耳石，背部肌节增至12~16对，胚体后端延伸并形成尾芽突起，克氏囊逐渐消失，随着胚体对卵黄囊的进一步吸收和胚体的不断增厚，卵周隙继续增大(图版-7)。

当胚体包卵黄囊3/5时，随着头部器官的不断分化，脑部出现3个初级脑室(端脑、中脑、后脑)，视晶体出现，口已裂开，嗅囊形成，体节增加至16~20对，神经管末端进一步延伸至尾部末端，躯干部至尾部出现鳍膜(图版-8)。

之后，环绕卵黄囊的胚体继续增厚，明显隆起，已能明显看到呈三角形的心脏原基，心脏开始缓慢跳动，以后逐渐加快。肌节22~24对(图版-9)。

当胚体包卵黄囊4/5时，头部视囊中出现点状黑色素沉淀，口裂增大，肌节数26对，由于肌细胞的收缩和舒张，胚体开始发生轻微而缓慢的扭动，起初只是在单独肌节间，随后相关的肌节才会发生联动，胚体扭动加快，肠已开始盘曲，肛门未开口，此时为肌肉效应期(图版-10)。

孵化前期 当胚体绕卵黄囊1周时，卵周隙达到最大，卵膜薄而光亮，视囊的点状黑色

素更加浓密, 中脑发达, 形成的左右两球更加突出, 上下颌已形成, 口裂为 (0.30 ± 0.03) mm, 肌节28对, 头部、背部前端和腹部均出现块状黑色素, 以腹部居多, 心脏跳动节律更加稳定, 心脏及其相连的动脉管内充满鲜红色血液, 内脏器官分化完全, 肛门开口, 胚体扭动更加频繁, 一般头部先破膜而出(图版-11)。

初孵仔鱼 初孵仔鱼全长 (5.57 ± 0.06) mm, 体长 (5.26 ± 0.07) mm。卵黄囊近于圆形, 其长径 (1.57 ± 0.04) mm, 短径 (1.35 ± 0.03) mm, 油球椭圆形, 其长径 (0.64 ± 0.03) mm, 短径 (0.37 ± 0.04) mm。肌节28对, 口稍上位, 口裂 (0.51 ± 0.04) mm, 鳃裂、鳃弓已形成, 口、咽、消化道已相通, 直肠末端出现一个较大的黑色素丛。鱼体鳍膜透明, 背鳍、臀鳍与尾鳍鳍膜连为一体。头部及胚体上的黑色素无明显增加。初孵仔鱼仍在卵巢腔内发育(图版-12)。

2.6 卵径的变化

本研究对铠平鲈的未受精卵、囊胚期、原肠胚期、原口关闭期、胚体发育期和孵化前期共6个发育时期的卵径进行了测量(图8), 因为自心跳期开始, 受精卵逐渐由正圆形向梨形转变, 所以胚体发育期和孵化前期的卵径为受精卵长轴的测量值。受精卵的大小随胚胎发育呈现明显上升的趋势。

3 讨论

3.1 铠平鲈生殖群体生物学特征

本实验对铠平鲈雌性个体性腺发育周期进行了周年监测, 每月随机采集10尾左右的雌性成鱼解剖观察其性腺发育程度, 研究发现, 青岛胶州湾海域铠平鲈的繁殖期集中在每年的4—5月, 并最终选定为研究样本的取样时间。铠平鲈的繁殖期为1年1次, 并非王英俊等^[18]报道的另有冬季繁殖期。就绝对怀卵量来看, 王英俊等^[18]报道海州湾车牛山岛海域冬季铠平鲈个体绝对怀卵量为327~7706粒, 平均为3387粒; 而胶州湾春季繁殖期铠平鲈个体绝对怀卵量为656~9235粒, 平均为3176粒。即本研究采集的铠平鲈个体绝对怀卵量波动范围更大, 但平均值略低, 这种差异可能是由于二者采样时间和海域不同造成的。海州湾样本取自12月份, 此时雌性性腺尚

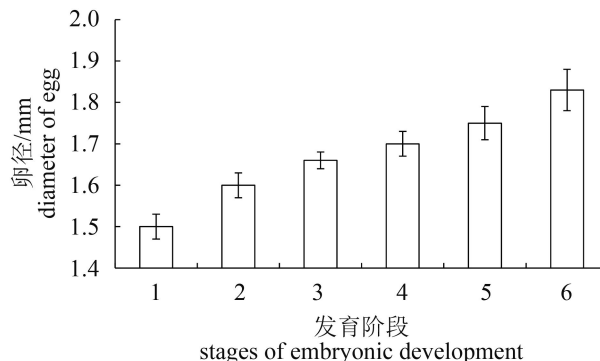


图8 铠平鲈胚胎早期发育的卵径变化

1.未受精期; 2.囊胚期; 3.原肠胚期; 4.原口关闭期; 5.胚体发育期; 6.孵化前期

Fig. 8 Egg diameter of *S. hubbsi* based on embryonic development

1. unfertilized stage; 2. blastula stage; 3. gastrulae stage; 4. blastopore closure stage; 5. embryo development stage; 6. prehatching stage

处于早期发育阶段, 多以Ⅲ~Ⅳ期为主; 而本实验样本4—5月取自于青岛胶州湾海域, 正值铠平鲈的繁殖盛期, 从而导致二者个体绝对怀卵量存在一定差异。另外, 也可能与外界环境条件、地理位置、营养状况、样本的年龄组成和体征指标等有关^[23-24]。

根据本实验结果, 铠平鲈的绝对怀卵量与体长呈幂函数关系, 与净体质量呈线性关系; 体长相对怀卵量与绝对怀卵量随体长、净体质量变化的相关关系一致; 而体质量相对怀卵量与体长、净体质量无显著相关。这一结果与宽体舌鳎(*Cynoglossus robustus*)、小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)、带鱼(*Trichiurus haumela*)及凤鲚(*Coilia mystus*)的研究结果相似^[25-28]。可以看出, 鱼类的个体繁殖力一般随体长和体质量的增加而增加, 但繁殖力与体长、体质量的相关方程则表现出一定的多样性, 符合鱼类繁殖力的一般特征。

性比是种群繁殖力的重要决定因素之一, 而实验采集的铠平鲈生殖群体中雌性个体数显著多于雄性个体数, 雌雄比例明显偏离1:1, 这种现象可能与铠平鲈的生殖策略有关, 雌多雄少以保障雌鱼和子代有充足的饵料基础, 促进种群的繁衍^[19]; 或是由于取样网具的选择性, 加之生殖期雌性个体逃逸能力较差所致。平鲈属的其他鱼类或其他的卵胎生鱼类的生殖群体中是否也存在雌雄比例明显偏离1:1的现象, 有待

深入研究。

另外, 本研究发现铠平鲈雌性个体的初次性成熟体长(L_{50})为70.6 mm, 可为今后制定合理的可捕规格提供理论参考。

3.2 铠平鲈生殖类型及受精卵浮性分析

鲈形目鱼类有两种生殖类型, 一种是卵生, 如日本鬼鲈(*Inimicus japonicus*)和松江鲈(*Trachidermus fasciatus*), 大多数海水硬骨鱼类均属于此种类型^[29-31]; 另一种是卵胎生, 如许氏平鲈和褐菖鲈^[5, 22], 铠平鲈属于后一种生殖类型。

硬骨鱼类鱼卵可分为分离浮性卵、凝聚浮性卵、分离沉性卵、粘着沉性卵和附着性卵等类型。大多数海产硬骨鱼类的鱼卵为分离浮性卵, 且有的种类卵中无油球, 如日本鬼鲈和高眼鲈(*Cleisthenes herzensteini*)^[29, 32]等; 有的种类具有1个油球, 如蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)和带鱼^[33-34]等或具有多个小油球, 如半滑舌鲷(*C. semilaevis*)、宽体舌鲷、短吻三线舌鲷(*C. abbreviatus*)和短吻红舌鲷(*C. joyneri*)^[35-38]等。早期研究认为浮性卵之所以具有浮性是因为鱼卵中油球的浮力作用^[39]。但本研究发现铠平鲈的鱼卵虽具有1个大油球及22~35个小油球, 却无浮性, 为分离的沉性卵; 而与铠平鲈同属于平鲈属的许氏平鲈, 其鱼卵与铠平鲈一样具1个大油球和20~30个小油球, 从卵巢取出的鱼卵, 在静水状态下会漂浮于海水的表层^[5]。现已研究证实, 鱼卵的沉浮性主要取决于卵黄内的水分含量, 而与其有无油球无关^[40]。因此, 铠平鲈鱼卵的沉性可能是因为其卵黄内水分含量较少的缘故。

3.3 铠平鲈胚胎发育特点

铠平鲈为体内受精, 受精卵于卵巢腔内完成胚胎和卵黄囊期仔鱼的发育, 仔鱼自母体产出时卵黄囊即将耗尽, 已能在海水中自由游动, 并开始主动摄食^[8]。观察结果显示, 铠平鲈的胚胎发育规律与大多数海产硬骨鱼类基本相似。关于铠平鲈的卵裂方式, 受采集样本受精卵发育时期和实验条件限制, 未能观察到处于卵裂期的受精卵, 而对同属的许氏平鲈、椭圆平鲈、少棘平鲈、无备平鲈、厚头平鲈和同为鲈科的卵胎生鱼类褐菖鲈的研究发现, 其卵裂方式均为盘状卵裂型^[5-9, 22], 与大多数海产硬骨鱼类相同。因此, 结合本实验观察到的囊胚期

受精卵的发育特征, 可以推测铠平鲈的卵裂方式也应属盘状卵裂型, 今后尚需进一步验证。

铠平鲈受精卵卵膜较薄、卵黄间隙狭小, 随着胚胎发育, 受精卵外部形态由正圆形逐渐向梨形转变。铠平鲈受精卵外部形态的变化特性被认为是对卵胎生繁殖方式的一种适应机制^[6]。相关研究表明, 许氏平鲈、少棘平鲈和椭圆平鲈在发育过程中, 其外部形态由正圆球形转变为梨形, 最终为椭圆形^[5-7]; 厚头平鲈受精卵由正圆球形直接转变为椭圆形^[9]; 而无备平鲈受精卵在发育过程中外部形态始终为正圆球形^[8]。平鲈属鱼类的受精卵外部形态及其变化趋势体现了不同种类的特异性。

另外, 铠平鲈胚胎发育早期存在多油球现象, 早期受精卵一般包含1个大油球和22~35个小油球, 而随着胚胎的不断发育, 小油球数量逐渐减少, 一般至原肠胚末期时, 受精卵中仅剩一个大油球。油球是内源性营养存储的一种形式, 对鱼类的早期发育有着重要意义。而研究表明, 硬骨鱼类受精卵中油球是在卵黄囊消耗完之后才开始被吸收, 所以铠平鲈胚胎发育过程中小油球的减少可能是因为发生了小油球的聚合, 而不是被提前消耗^[41-42]。此现象在许氏平鲈和椭圆平鲈的胚胎发育过程中也有发现(许氏平鲈有20~30个小油球, 椭圆平鲈有5~10个直径为0.25 mm和20~30个直径为0.05 mm的小油球), 直至胚体绕卵黄囊1周、受精卵即将孵化时, 许氏平鲈和椭圆平鲈受精卵中的小油球才全部消失^[5-6, 43]; 此外, 汤氏平鲈和无备平鲈至卵黄囊期仔鱼阶段仍有多个油球(分别为2~3和3~4个)^[8-9]; 而稀棘平鲈受精卵中仅1个大油球^[7]。可见, 油球的数量、分布位置及变化规律也反映出不同种类的特异性。

铠平鲈胚胎发育的另一显著特点是色素分布相对较少, 且出现时期较晚, 仅至孵化前期于胚体背部出现少量块状黑色素, 卵黄囊期仔鱼黑色素无明显增加。而许氏平鲈在胚盘形成后卵黄囊表面即有黑色素斑出现, 随着不断发育, 胚体逐渐出现菊花状黑色素^[5, 43]; 椭圆平鲈胚体绕卵黄囊1周时, 胚体上才出现黑色素, 随着胚胎发育一直到稚鱼期, 黑色素越来越浓密^[6]。色素的分布特点为鱼类早期发育的重要特征, 在仔鱼发育阶段的分类鉴定和亲缘进化研究方面具有极其重要的意义。

参考文献:

- [1] 周才武, 成庆泰. 山东鱼类志[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1997, 400-420.
Zhou C W, Cheng Q T. Ichthyography of Shandong[M]. Jinan: Shandong Science And Technology Press, 1997, 400-420(in Chinese).
- [2] 孟庆闻, 苏锦祥, 缪学祖. 鱼类分类学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995, 534-537.
Meng Q W, Su J X, Miao X Z. Systematics of Fishes[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995, 534-537(in Chinese).
- [3] 蔺玉珍, 于道德, 温海深, 等. 卵胎生许氏平鲈仔鱼与稚鱼发育形态学特征观察[J]. 海洋湖沼通报, 2014, (2): 51-58.
Lin Y Z, Yu D D, Wen H S, *et al.* Morphometrics development of ovoviviparous *Sebastes schlegelii* Hilgendorf larvae and juvenile[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2014, (2): 51-58(in Chinese).
- [4] Goode G B. The fisheries and fishery industries of United State[M]. Frederick: US Government Printing Office, 1884: 262-277.
- [5] 万瑞景, 陈瑞盛. 黑鲷的生殖习性及早幼期形态[J]. 海洋水产研究, 1988, (9): 213-220.
Wan R J, Chen R S. Reproductive behavior and morphology of early development of *Sebastes fuscescens* (Houttuyn) in the Bohai Sea[J]. Marine Fisheries Research, 1988, (9): 213-220(in Chinese).
- [6] 藤田矢郎. 胎生魚タケノコメバルの卵発生と仔魚期[J]. 日本水产学会誌, 1958, 24(6-7): 475-479.
Fujita S. On the egg development and larval stages of a viviparous scorpaenid fish, *Sebastes oblongus* Günther[J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1958, 24(6-7): 475-479(in Japanese).
- [7] Moser H G. Reproduction and development of *Sebastes paucispinis* and comparison with other rockfishes off southern California[J]. Copeia, 1967, (4): 773-797.
- [8] KIM Y U, HAN K H. The early life history of the rockfish, *Sebastes inermis*-1. Egg development and morphology of larvae by Artificial Treatment in Aquarium[J]. Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1993, 26(5): 458-464.
- [9] Han K H, Kim Y U, Kim C M. Description of egg and larvae of two species of rockfishes (Scorpaenidae: *Sebastes*) in Korean waters[J]. Korean Journal of Ichthyol, 1996, 8(2): 1-9.
- [10] 郑家声, 王梅林, 朱丽岩, 等. 斑头鱼和铠平鲈核型研究[J]. 青岛海洋大学学报(自然科学版), 1997, 27(3): 333-338.
Zheng J S, Wang M L, Zhu L Y, *et al.* Studies on the karyotypes of *Agrammus agrammus* (Temminck et Schlegel) and *Sebastes hubbsi* (Matsubara)[J]. Journal of Ocean University of Qingdao(Natural Science Edition), 1997, 27(3): 333-338(in Chinese).
- [11] Nishikawa S, Honda M, Wakatsuki A, *et al.* Comparative studies on the chromosomes in Japanese fishes-2. Chromosomes of eight species of scorpionfishes[J]. Journal of the Shimonoseki University of Fisheries, 1977, 25(3): 187-191.
- [12] Kai Y, Park K D, Nakabo T. The incomplete history of mitochondrial lineages between two rockfishes, *Sebastes longispinis* and *Sebastes hubbsi* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae)[J]. Journal of fish biology, 2012, 81(3): 954-965.
- [13] 李超, 王亮, 覃乐政, 等. 4种岩礁性鱼类视网膜感光细胞和最小分辨角的比较[J]. 水产学报, 2014, 38(3): 400-409.
Li C, Wang L, Qin L Z, *et al.* Comparison study of four species of coral-reef teleosts (Scorpaeniformes) with photoreceptor cells and the angle of minimum resolution[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(3): 400-409(in Chinese).
- [14] Nagasawa T. Early life history of Yoroi-mebaru, *Sebastes hubbsi*, in the Sado Strait, Sea of Japan[J]. Bulletin of the Japan Sea National Fisheries Research Institute (Japan), 1999, 49: 97-108.
- [15] Iizuka K, Katayama S. Otolith morphology of teleost fishes of Japan[J]. Bulletin of Fisheries Research Agency (Japan), 2008, 25: 1-222.
- [16] 张凤侠, 张秀梅, 覃乐政, 等. 基于矢耳石形态的平鲈属鱼类鉴别及研究方法比较[J]. 海洋学报, 2015, 37(4): 28-39.
Zhang F X, Zhang X M, Qin L Z, *et al.* Sagittae morphology used in the discrimination of the fish of *Sebastes* and the comparison of sagittal research method[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2015, 37(4): 28-39(in Chinese).

- [17] 高东奎. 鱼类浮游生物形态及分子鉴定方法的应用基础研究[D]. 青岛: 中国海洋大学: 2015.
Gao D K. Applying basic research on the morphological and molecular approaches to identifying the ichthyoplankton[D]. Qingdao: Ocean University of China: 2015(in Chinese).
- [18] 王英俊, 叶振江, 张弛, 等. 车牛山岛铠平鲷繁殖群体生物学研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2011, 41(12): 46-52.
Wang Y J, Ye Z J, Zhang C, *et al.* The fisheries biology of *Sebastes hubbsi* in Che-Niushan Island[J]. Periodical of Ocean University of China(Natural Science Edition), 2011, 41(12): 46-52(in Chinese).
- [19] 陈大刚. 渔业资源生物学[M]. 北京: 中国农业出版社. 1997, 53-79
Chen D G. Fishery Resources Biology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1997, 53-79(in Chinese).
- [20] Lysack W. 1979 Lake Winnipeg fish stock assessment program[R]. Manitoba Department of Natural Resources Manuscript Report, 1980, 30(80): 118.
- [21] 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.
Chen L Q, Wu Q, Zheng S M, *et al.* Development of embryo and yolk-sac larva of *Schizothorax chongi*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2008, 15(6): 927-934(in Chinese).
- [22] 林丹军, 尤永隆. 卵胎生硬骨鱼褐菖鲈胚胎及仔鱼的发育[J]. 台湾海峡, 2002, 21(1): 43-52.
Lin D J, You Y L. Embryonic and larval development of ovoviviparous teleost, *Sebastes marmoratus*[J]. Journal of Oceanography In Taiwan Strait, 2002, 21(1): 43-52(in Chinese).
- [23] Vila-Gispert A, Moreno-Amich R. Fecundity and spawning mode of three introduced fish species in Lake Banyoles (Catalunya, Spain) in comparison with other localities[J]. Aquatic Sciences, 2000, 62(2): 154-166.
- [24] 冯广朋, 章龙珍, 庄平, 等. 繁殖季节长江口斑尾刺虾虎鱼的形态、生殖力与卵巢组织学特征[J]. 海洋渔业, 2010, 32(3): 257-263.
Feng G P, Zhang L Z, Zhuang P, *et al.* Morphological character, individual fecundity and ovary histology of *Acanthogobius ommaturus* in Yangtze River estuary[J]. Marine Fisheries, 2010, 32(3): 257-263(in Chinese).
- [25] 倪海儿. 东海宽体舌鳎的个体生殖力[J]. 水产学报, 2000, 24(4): 319-323.
Ni H E. Individual fecundity of *Cynoglossus robustus* from the East China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2000, 24(4): 319-323(in Chinese).
- [26] 水柏年. 小黄鱼个体生殖力及其变化的研究[J]. 浙江海洋学院学报: 自然科学版, 2000, 19(1): 58-69.
Shui B N. Study on the reproductive ability of *Pseudosciaena polyactis* and its change[J]. Journal of Zhejiang Ocean University(Natural Science Edition), 2000, 19(1): 58-69(in Chinese).
- [27] 凌建忠, 程家骅, 任一平, 等. 东海带鱼主要特征与个体繁殖力的关系[J]. 中国水产科学, 2004, 11(2): 116-120.
Ling J Z, Cheng J H, Ren Y P, *et al.* Relationships between main physical characters and individual fecundities of hairtail *Trichiurus japonicus* in the East China Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2004, 11(2): 116-120(in Chinese).
- [28] 徐开达, 周永东. 舟山近海凤鲆个体繁殖力的研究[J]. 海洋渔业, 2006, 27(4): 271-275.
Xu K D, Zhou Y D. The Individual Fecundity of *Coilia mystus* (Linnaeus) in the coastal waters of Zhoushan[J]. Marine Fisheries, 2006, 27(4): 271-275(in Chinese).
- [29] 史会来, 楼宝, 王奋芬, 等. 日本鬼鲈胚胎发育及仔、稚鱼形态学观察[J]. 水生生物学报, 2012, 36(6): 1071-1080.
Shi H L, Lou B, Wang F F, *et al.* Observation of embryonic and larval development of devilstinger, *Inimicus japonicus*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2012, 36(6): 1071-1080(in Chinese).
- [30] 王金秋, 潘连德, 梁天红, 等. 松江鲈鱼(*Trachidermus fasciatus*)胚胎发育的初步观察[J]. 复旦学报(自然科学版), 2003, 43(2): 250-254.
Wang J Q, Pan L D, Liang T H, *et al.* Preliminary study on embryonic development of the roughskin sculpin, *Trachidermus fasciatus* (Scorpaeniformes: Cottidae)[J]. Journal of Fudan University (Natural Science), 2003, 43(2): 250-254(in Chinese).
- [31] 赵传綱, 张仁斋, 等. 中国近海鱼卵与仔鱼[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1985.
Zhao C Y, Zhang R Z, *et al.* Fish eggs and larvae in the offshore waters of China[M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1985(in Chinese).
- [32] 姜言伟. 高眼鲈(*Cleisthenes herzensteini* Schmidt)的早

- 期发育[J]. 海洋水产研究, 1980, (1): 105-113.
- Jiang Y W. The early life history of Plaice, *Cleisthenes herzensteini* Schmidt[J]. Marine Fisheries Research, 1980, (1): 105-113(in Chinese).
- [33] 沙学绅, 何桂芬, 张孝威. 蓝点马鲛卵子和仔、稚鱼形态特征的观察[J]. 海洋与湖沼, 1966, 8(1): 1-12.
- Sha X S, He G F, Zhang X W. A description of the morphological characters of the eggs and larvae of the blue spotted mackerel, *Scomberomorus niphonius* (Cuvier & Valenciennes)[J]. Oceanologia et Limnologia, 1966, 8(1): 1-12(in Chinese).
- [34] 沙学绅, 阮洪超, 何桂芬. 带鱼卵子和仔、稚鱼的形态特征[J]. 水产学报, 1981, 5(2): 155-160.
- Sha X S, Ruan H C, He G F. A description of the morphological characteristics of the eggs and larvae of the hairtails, *Trichiurus haumela* (Forskål)[J]. Journal of Fisheries of China, 1981, 5(2): 155-160(in Chinese).
- [35] 万瑞景, 姜言伟, 庄志猛. 半滑舌鳎早期形态及发育特征[J]. 动物学报, 2004, 50(1): 91-102.
- Wan R J, Jiang Y W, Zhuang Z M. Morphological and developmental characters at the early stages of the tonguefish *Cynoglossus semilaevis*[J]. Acta Zoologica Sinica, 2004, 50(1): 91-102(in Chinese).
- [36] 藤田矢郎, 内田惠太郎. イヌノシタの卵発生と仔魚前期[J]. 九州大學農學部學藝雜誌, 1957, 16(2): 319-322.
- Fujita S, Uchida K. Egg development and prelarval stages of a sole, *Cynoglossus robustus* Günther[J]. Science Bulletin of the Faculty of Agriculture of Kyushu University, 1957, 16(2): 319-322(in Japanese).
- [37] 藤田矢郎, 北島力, 林田豪介. コウライアカシタピラメの成熟促進, 卵発生と飼育による仔稚魚の形態[J]. 魚類学雜誌, 1986, 33(3): 304-315.
- Fujita S, Kitajima C, Hayashida G. Induction of ovarian maturation and development of eggs, larvae and juveniles of the tonguefish, *Cynoglossus abbreviatus*, reared in the laboratory[J]. Japanese Journal of Ichthyology, 1986, 33(3): 304-315(in Japanese).
- [38] 杨东莱, 吴光宗, 庞红艳. 渤海半滑舌鳎及焦氏舌鳎的鱼卵和仔稚鱼的形态[J]. 海洋科学, 1983, (2): 29-32.
- Yang D L, Wu G Z, Pang H Y. The morphology of the early stage of tonguefishes, *Cynoglossus semilaevis* Günther and *C. joyneri* Günther, in the Bohai Bay[J]. Marine Sciences, 1983, (2): 29-32(in Chinese).
- [39] 楼允东. 组织胚胎学(第二版)[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994: 299-305.
- Lou Y D. Histology and Embryology (2nd edition)[M]. Beijing: Agricultural Press of China, 1994, 299-305(in Chinese).
- [40] 殷名称. 鱼类早期生活史研究与其进展[J]. 水产学报, 1991, 15(4): 348-358.
- Yin M C. Advances and studies on early life history of fish[J]. Journal of Fisheries of China, 1991, 15(4): 348-358(in Chinese).
- [41] Moodie G E E, Loadman N L, Wiegand M D, et al. Influence of egg characteristics on survival, growth and feeding in larval walleye (*Stizostedion vitreum*)[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1989, 46(3): 516-521.
- [42] Silversand C, Norberg B, Haux C. Fatty-acid composition of ovulated eggs from wild and cultured turbot (*Scophthalmus maximus*) in relation to yolk and oil globule lipids[J]. Marine Biology, 1996, 125(2): 269-278.
- [43] Yamada J, Kusakari M. Staging and the time course of embryonic development in kurosoi, *Sebastes schlegelii*[J]. Environmental Biology of Fishes, 1991, 30(1-2): 103-110.

Reproductive biology and embryonic development of *Sebastes hubbsi*

GUO Shuxin¹, ZHANG Xiumei^{1,2*}, LI Wentao¹, GAO Dongkui¹

(1. Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

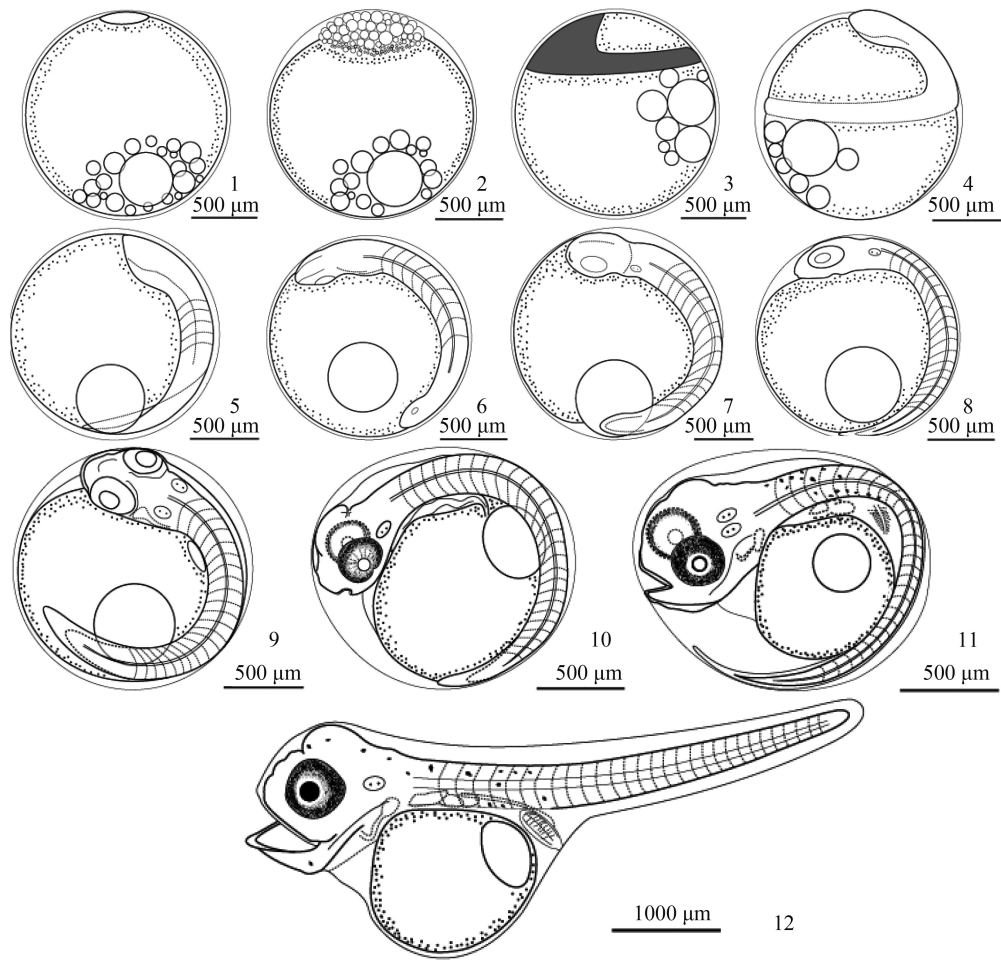
2. Functional Laboratory of Marine Fisheries Science and Food Production Process, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266072, China)

Abstract: The study was designed to know the characteristics of reproductive biology and embryonic development regularity of *Sebastes hubbsi*, to accumulate basic data for further study on protection and sustainable utilization of this fish resources. The reproductive biology and embryonic development of *S. hubbsi* were studied based on 283 samples of breeding stocks caught in spring in Jiaozhou Bay, Qingdao, from April to May 2015. After obtaining fertilized eggs from female fish, we observed the embryonic development using the microscope and examined the morphological characteristics of each development stage. The collected samples had a body length ranging from 62 to 137 mm, a body weight ranging from 9.4 to 126.8 g, and an age range of 2 to 4 years. The female-male sex ratio was 1.85 : 1 and the first sexual maturity age was 2 years. The body length of the species at the first sexual maturity age was 70.6 mm. The individual absolute fecundity F ranged from 656 to 9235 (mean 3176) eggs. The individual length-specific fecundity to body length F_L ranged from 12 to 67 (mean 29) eggs per mm and the individual weight-specific fecundity F_W ranged from 72 to 140 (mean 108) eggs per gram. The egg of *S. hubbsi* was globular with a light yellow color and had multiple oil globules of varied size. The sterilized eggs would sink in the water with an average diameter of (1.50 ± 0.03) mm. With the embryonic development, all oil globules of the egg gradually merged into a single one until at about the late gastrula stage, and the eggs gradually changed to pear-shaped from the heart beat stage. The newly hatched larvae were still in the ovarian cavity and had a total length of (5.57 ± 0.06) mm. The embryonic development of ovoviviparous teleost *Sebastes hubbsi* seems to be similar to most of the marine teleost fishes, but there were still some characteristics different from others such as in pigmentation, oil globule variation, morphological change of eggs, etc.

Key words: *Sebastes hubbsi*; ovoviviparity; reproductive biology; embryonic development; Jiaozhou Bay

Corresponding author: ZHANG Xiumei. E-mail: xiumei1227@163.com

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (31172447, 41176117)



图版 铠平鲈胚胎发育

1. 受精卵; 2. 高囊胚期; 3. 原肠包卵黄1/4; 4. 原肠包卵黄1/2; 5. 原肠包卵黄3/4; 6. 原口关闭期; 7. 尾芽期; 8. 晶体出现期; 9. 心跳期; 10. 肌肉效应期; 11. 孵化前期; 12. 初孵仔鱼

Plate Embryonic development of *S. hubbsi*

1. fertilized egg; 2. high blastula period; 3. germ ring 1/4 epiboly; 4. germ ring 1/2 epiboly; 5. germ ring 3/4 epiboly; 6. blastopore closure stage; 7. tail bud stage; 8. appearance of lens stage; 9. heart beat stage; 10. muscular contraction stage; 11. prehatching stage; 12. newly hatched larva