水产学报
JOURNAL OF FISHERIES OF CHINA
DOI: 10.11964/jfc.20241214785
Science Press

薛凌展, 费凡, 曾高雄, 等. 两个地理群体马口鱼形态学比较及完全双列杂交子代胚胎发育与生长 [J]. 水产学报, 2026, 50(1): 019606.

Xue L Z, Fei F, Zeng G X, *et al*. Morphological comparison of two *Opsariichthys uncirostris* populations and analysis of embryo development and growth between their complete diallel crossing progeny [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2026, 50(1): 019606 (in Chinese).

两个地理群体马口鱼形态学比较及完全双列杂交子代胚胎发育与生长

薛凌展[1]，费　凡[2]，曾高雄[1]，陈嘉佳[1]，胡振禧[1]，陈度煌[1]，傅建军[3]，朱文彬[2,3]，罗明坤[3]，吴妹英[1]，吴　斌[1]，缪凌鸿[2,3]，董在杰[2,3*]

(1. 福建省淡水水产研究所，福建 福州　350002；
2. 南京农业大学无锡渔业学院，江苏 无锡　214081；
3. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心，农业农村部淡水渔业与种质资源利用重点实验室，江苏 无锡　214081)

摘要：【目的】比较黑龙江马口鱼和南方马口鱼两个地理群体的形态及其双列杂交子代的胚胎发育和生长的差异。**【方法】**测量两个地理群体的形态学性状指标，通过通径和相关性分析各性状对体重的影响，并评估两个地理群体杂交子代胚胎发育和生长。**【结果】**两个群体不同性别间的形态差异主要集中在鱼体整体轮廓、头部形态、鱼体大小等方面，其中黑龙江马口鱼雌性个体的 TRL/BL 标准化指标最大 (0.47 ± 0.02)，南方马口鱼雄性个体的 PFL/BL 标准化指标最大 (0.18 ± 0.01)；通过逐步判别分析，筛选出 10 个关键性状，建立了两群体的判别方程 (F=38.881 X_1–53.252 X_2–59.503 X_3–7.545X_4+22.466 X_5+22.387X_6–20.866 X_7–0.306 X_8+0.228 X_9+0.376 X_{10}–6.082)，综合准确率达 98.33%；2 个群体的相关性分析显示，17 个形态性状与体重均为正相关，进一步通径分析发现，南方马口鱼群体的体重与体厚相关系数最大 (0.93)，黑龙江马口鱼群体的全长与体重相关系数最大 (0.92)。两个群体双列杂交子代胚胎发育用时从少到多分别为，南方马口鱼自交组 (SS，37 h 28 min)、南方马口鱼♂×黑龙江马口鱼♀杂交组 (SN，38 h 6 min)、黑龙江马口鱼♂×南方马口鱼♀杂交组 (NS，40 h 57 min)、黑龙江马口鱼自交组 (NN，42 h 8 min)；双列杂交子代生长差异及中亲优势率分析显示，杂交组中 NS 组子代体重和全长在 30、60、90 日龄时均表现出中亲优势率，在 30 和 60 日龄时则表现出超亲优势率，SN 组子代在 90 日龄时体重表现出中亲优势率。**【结论】**南方马口鱼闽江群体与黑龙江马口鱼松花江群体之间的杂交具有一定的杂种优势，为新品种选育提供了重要参考。

关键词：马口鱼；地理群体；形态学；杂种优势；通径分析

中图分类号：S 965.1　　**文献标志码：**A

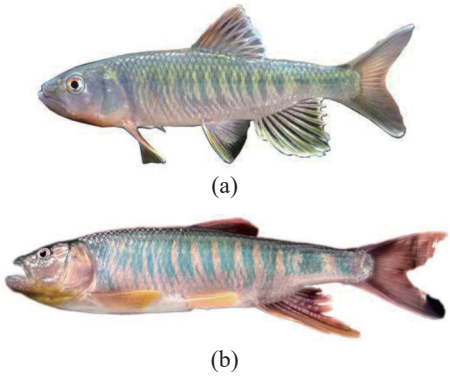
收稿日期：2024-12-02　　**修回日期：**2025-04-29

资助项目：福建省种业创新与产业化工程项目 (2021FJSCZY04)；福建省科技厅省属公益类科研院所基本科研专项 (2021R1014004，2022R1014004，2025R1014002)；福建省海洋服务与渔业高质量发展专项 (FJHY-YYKJ-2022-2-9)

第一作者：薛凌展，从事水产动物遗传育种研究，E mail：xlz5872@163.com

通信作者：董在杰，从事水产动物遗传育种研究，E mail：dongzj@ffrc.cn

马口鱼 (*Opsariichthys uncirostris*) 是一种杂食偏肉食性的小型淡水凶猛鱼类，隶属于鲤形目 (Cypriniformes) 鲤科 (Cyprinidae)鲃亚科 (Danioninae) 马口鱼属 (*Opsariichthys*)[1]，为东亚大陆特有物种，我国从海南岛至黑龙江省各个省市均有分布[2]。据中国鲤科鱼类志记载，马口鱼属下仅马口鱼一个种，根据其侧线鳞片的数量差异可进一步划分为两个亚种，分别为栖息于我国东北的黑龙江和松花江水系的黑龙江马口鱼 (*O. uncirostris amurensis*) 和广泛分布于长江流域及其以南水系的南方马口鱼 (*O. uncirostris bidens*)[3](图 1)。两个群体在形态上存在一定的差异，容易分辨，例如黑龙江马口鱼的体型更大，雄鱼婚姻色较浅，而南方马口鱼个体更小，雄鱼婚姻色较明显呈蓝绿色。两个群体在初次性成熟年龄上也有所差别[4-5]，黑龙江马口鱼雄鱼需 1 年以上，雌鱼则需 2 年以上[6]，而南方马口鱼雌雄只需 1 年；黑龙江马口鱼的平均繁殖力也更高[7]。这些差异是马口鱼群体对南北方不同地理环境和气候适应的进化结果。



(a)

(b)

图 1　南方马口鱼 (a) 和黑龙江马口鱼 (b) 成鱼图片

Fig. 1　Adult fish picture of *O. uncirostris bidens* (a) and *O. uncirostris amurensis* (b)

近年来，随着溪鱼消费热潮的兴起，马口鱼人工养殖业也得到了快速发展，苗种供需关系日益紧张，而公司+农户的保种方式，导致了近亲繁殖的概率越来越大，苗种的质量、抗病力均无法满足产业化发展的需求。因此亟需对马口鱼开展遗传改良工作，利用不同地理种群之间的杂种优势，以期获得在品质、产量、适应性、抗逆性、繁殖力和生长势等多个方面超越其亲本的新品系，满足不断扩大的产业化发展需求。

本实验通过比较南方马口鱼和黑龙江马口鱼的形态差异，开展通径和相关性分析，并进行 2×2 完全双列杂交，观察分析杂交子代胚胎发育和胚后仔鱼生长特性，旨在评价两个群体及杂交后代的生长优势，为马口鱼种质资源的挖掘和品种培育提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　实验鱼来源

本实验所用南方马口鱼为闽江群体，由福建省顺昌县兆兴鱼种养殖有限公司提供，为闽江流域捕捞的野生马口鱼人工繁育的 F_4；黑龙江马口鱼为松花江群体，由辽阳县兴大养殖场提供，为松花江流域野生马口鱼人工繁育的 F_2。本研究获得了福建省淡水水产研究所动物伦理委员会批准 (FFRIFJ-DW-2023-020)，实验过程中操作人员严格遵守伦理规范，并按照伦理委员会制定的规章制度执行。

1.2　人工催产和双列杂交实验

选择性腺成熟且第二性征表现明显的南方马口鱼与黑龙江马口鱼作为亲本进行人工催产和双列杂交实验。按照双列杂交方法即南方马口鱼♂×南方马口鱼♀(SS)、黑龙江马口鱼♂×黑龙江马口鱼♀(NN)、南方马口鱼♂×黑龙江马口鱼♀(SN) 和黑龙江马口鱼♂×南方马口鱼♀(NS)，分别进行人工授精，催产授精方法参考陈宇舒[8] 方法，并用干羽毛轻轻搅拌均匀后，加清水静置 1 min，再洗卵，放入各孵化器中进行隔离孵化。孵化水温为 24~26 ℃，pH 7.0~8.0，溶解氧维持 6.0 mg/L 以上。

1.3　马口鱼成鱼形态学性状测定

挑选体型正常、健康无病的南方马口鱼和黑龙江马口鱼成鱼雌雄个体各 30 尾，共计 120 尾进行形态学可量性状指标 (17 个) 和可数性状指标测定 (10 个)。

可量性状指标的测定　测量的 17 个生长性状，包括体重 (BW, g)、全长 (TL，cm)、体长 (BL，cm)、体高 (BH，cm)、体厚 (BT，cm)、头长 (HL，cm)、头高 (HH，cm)、头宽 (HW，cm)、眼径 (ED，cm)、吻端至眼后沿垂直距离 (VDSPO，cm)、眼间距 (EC，cm)、躯干长 (TRL，cm)、吻长 (SL，cm)、胸鳍长 (PFL，cm)、尾鳍长 (CFL，cm)、尾柄长 (CPL，cm)、尾柄高 (CPH，cm)(图 2)。

可数性状指标的测定　肉眼观察统计鳃耙

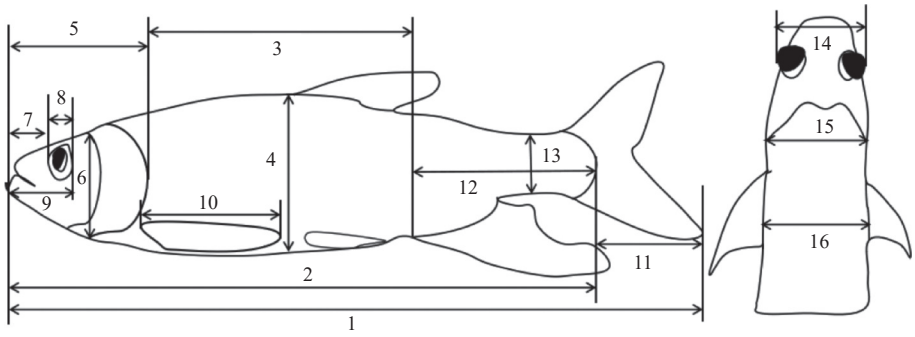


图 2　马口鱼形态特征测量示意图

1. TL，2. BL，3. TRL，4. BH，5. HL，6. HH，7. SL，8. ED，9. VDSPO，10. PFL，11. CFL，12. CPL，13. CPH，14. EC，15. HW，16. BT。

Fig. 2　Schematic diagram of morphological feature measurement of *O. bidens*

1. total length; 2. body length; 3. trunk length; 4. body height; 5. head length; 6. head heigh; 7. snout length; 8. eye diameter; 9. vertical distance from snout to posterior orbital; 10. pectoral fin length; 11. caudal fin length; 12. caudal peduncle length; 13. caudal peduncle height; 14. eye cross; 15. head width; 16. body thickness.

数 (GR，片)、鳃片数 (GP，条)、背鳍鳍条数 (D，根)、胸鳍鳍条数 (P，根)、腹鳍鳍条数 (V，根)、臀鳍鳍条数 (A，根)、尾鳍鳍条数 (C，根)、侧线鳞数 (LLS，个)、侧线上鳞数 (SALL，个) 和侧线下鳞数 (SBLL，个) 等 10 个可数性状。

1.4　双列杂交 F_1 胚胎发育时序和仔鱼生长性状观察

胚胎和仔鱼培养条件　设置 4 组 (SS、NN、SN、NS) 孵化桶 (半径 0.5 m，高 1.2 m)，将受精后的卵子分别移入不同的孵化桶，调整孵化桶进气量，保持受精卵不断翻动，防止受精卵结块腐坏，使用加热棒加热水体，孵化温度控制在 24~26 ℃。出膜后养殖实验共进行 90 d，其间每日使用虹吸管吸污，每周测定 1 次水质，每日换水 1~2 次，以保证良好的水质。

胚胎发育观察　用显微镜观察和记录胚胎发育各阶段的形态特征和发育时间，具体发育时期划分参照刘筠[9] 的 32 个发育时期划分方法。卵裂期每 10 min 取样观察 1 次，囊胚期每 30 min 取样观察 1 次，原肠胚期后每 1 h 取样观察 1 次，每个时期随机观察 40~50 粒卵，记录各时期的照片以及具体时间。

胚后仔鱼发育观察　使用游标卡尺和电子天平详细跟踪记录出膜后 0~90 d SS、NN、SN、NS 等 4 个组合 F_1 仔鱼的 TL 和 BW，并测定 0~30 d SS、NN、SN、NS 等 4 个组合 F_1 仔鱼的 BL (mm)、BH (mm)、HL (mm)、肛前体长 (PBL，mm)、ED、卵黄囊长 (YSL，mm) 和卵黄囊高 (YSH，mm) 等 8 项生长参数。

1.5　数据处理与标准化

受精率 (%) = (受精卵粒数/抽检总卵粒数)×100%；

孵化率 (%) = (出膜鱼苗数/受精卵总数)×100%

中亲优势率 (%) = $(F_1-P_m)/P_m\times100\%$

超亲优势率 (%) = $(F_1-P_n)/P_n\times100\%$

式中，F_1 为杂交子代某一性状的平均值，P_m 为双亲中同一性状的平均值，P_n 为双亲中某一性状优良的亲本的平均值[10]。

1.6　统计分析

采用 SPSS (Ver. 27.0) 软件计算贡献率及累计贡献率进行主成分分析，采用 Shapiro-Wilk 检验方法进行正态性检验，运用 Levene 氏检验方法进行方差齐性检验，利用单因素方差分析 (One-Way ANOVA) Duncan 氏检验进行组间多重比较，$P<0.05$ 则具有统计学显著性差异，数据以平均值±标准差呈现。采用 Pearson 软件对各参数的相关性进行分析，通过凌恩数据分析云平台 (http://www.cloud.bio-microclass.com/CloudPlatform) 制作相关性热图。

2　结果

2.1　可量性状指标差异分析

为了消除 120 尾南方马口鱼和黑龙江马口鱼的雌雄个体的体型大小对形态分析产生的影响，将躯干部的测量性状分别除以其 BL，将头部的测量性状分别除以其 HL，从而将 17 个性状 (表 1) 转

化为 14 个标准化指标 (TRL/BL、BH/BL、BT/BL、HL/BL、PFL/BL、CFL/BL、CPL/BL、CPH/BL、HH/HL、HW/HL、SL/HL、ED/HL、EC/HL、VDSPO/HL) 进行统计学分析 (表 2)。在 14 个标准化指标中，黑龙江马口鱼雌性个体的 TRL/BL 显著高于其他 3 组，HL/BL 显著低于其他 3 组 ($P < 0.05$)。南方马口鱼雌雄个体的 BH/BL、BT/BL、HW/HL、VDSPO/HL 显著低于黑龙江马口鱼雌雄个体，CFL/BL 显著高于黑龙江马口鱼雌雄个体 ($P < 0.05$)。南方马口鱼雄性个体的 PFL/BL 显著高于其他 3 组 ($P < 0.05$)，但南方马口鱼的雌性个体与黑龙江马口鱼之间不存在显著性差异。南方马口鱼雌雄个体间的 CPH/BL 有显著性差异 ($P < 0.05$)，但与黑龙江马口鱼雌雄个体无显著性差异。南方马口鱼雄性个体的 HH/HL 显著高于南方马口鱼的雌性个体和黑龙江马口鱼的雄性个体 ($P < 0.05$)。不同群体雌雄个体的 CPL/BL、ED/HL、EC/HL 均不存在显著性差异。

2.2　可数性状指标差异分析

根据可数性状结果，南方马口鱼雄性个体的鳍式：D. Ⅱ~Ⅲ, 6~9；P. Ⅰ~Ⅱ, 6~11；V. Ⅰ~Ⅱ, 5~9；A. Ⅱ~Ⅲ, 6~8；C. Ⅲ~Ⅳ, 13~18。南方马口鱼雌性个体的鳍式：D. Ⅱ, 6~10；P. Ⅰ~Ⅱ, 7~10；V. Ⅰ~Ⅱ, 6~8；A. Ⅱ~Ⅲ, 6~9；C. Ⅲ~Ⅳ, 14~18。黑龙江马口鱼雄性个体的鳍式：D. Ⅱ~Ⅲ, 6~10；P. Ⅰ~Ⅲ, 7~11；V. Ⅰ~Ⅱ, 7~9；A. Ⅰ~Ⅱ, 8~11；C. Ⅱ~Ⅳ, 15~19。黑龙江马口鱼雌性个体的鳍式：D. Ⅱ, 7~9；P. Ⅰ~Ⅲ, 8~12；V. Ⅰ~Ⅱ, 7~9；A. Ⅰ~Ⅲ, 9~11；C. Ⅱ~Ⅳ, 16~20。

黑龙江马口鱼的雌雄个体的 SALL 具有显著差异，但 GR、GP、LLS 和 SBLL 均不受群体性别的影响 (表 3)。南方马口鱼雌雄个体的 GR 显著高于黑龙江马口鱼雌雄个体，LLS 显著低于黑龙江马口鱼雌雄个体 ($P < 0.05$)。黑龙江马口鱼雄性个体的 SALL 显著高于雌性个体 ($P < 0.05$)，且黑龙江马口鱼雌雄个体的 SALL 均显著高于南方马口鱼雌雄个体 ($P < 0.05$)。黑龙江马口鱼雄性个体的 SBLL 显著多于南方马口鱼雌雄个体 ($P < 0.05$)。

2.3　主成分分析

对两个群体马口鱼的 14 个标准化可量性状进

表 1　1 龄南方马口鱼和 1 龄黑龙江马口鱼成鱼的形态学可量性状分析

Tab. 1　Analysis on the morphological measurable traits of 1-year old *O. uncirostris bidens* and *O. uncirostris amurensis*

可量性状 measurable trait	南方马口鱼　*O. uncirostris bidens*		黑龙江马口鱼　*O. uncirostris amurensis*	
	雄鱼　male	雌鱼　female	雄鱼　male	雌鱼　female
BW/g	69.076 ± 13.549^{c}	50.938 ± 10.074^{d}	140.248 ± 30.615^{a}	112.830 ± 24.614^{b}
TL/cm	19.470 ± 1.521^{c}	18.092 ± 1.286^{d}	22.679 ± 1.303^{a}	21.553 ± 1.199^{b}
BL/cm	16.622 ± 1.318^{c}	15.428 ± 1.104^{d}	19.486 ± 1.058^{a}	18.584 ± 0.884^{b}
TRL/cm	7.537 ± 0.594^{b}	6.930 ± 0.582^{c}	8.783 ± 0.493^{a}	8.628 ± 0.435^{a}
BH/cm	3.995 ± 0.393^{c}	3.390 ± 0.286^{d}	5.107 ± 0.447^{a}	4.847 ± 0.313^{b}
BT/cm	2.012 ± 0.166^{c}	1.814 ± 0.159^{d}	2.582 ± 0.228^{a}	2.448 ± 0.237^{b}
HL/cm	4.138 ± 0.294^{c}	3.799 ± 0.261^{d}	4.803 ± 0.273^{a}	4.439 ± 0.366^{b}
HH/cm	3.190 ± 0.252^{c}	2.740 ± 0.270^{d}	3.591 ± 0.282^{a}	3.429 ± 0.207^{b}
HW/cm	1.768 ± 0.141^{c}	1.617 ± 0.121^{d}	2.208 ± 0.149^{a}	2.084 ± 0.165^{b}
SL/cm	1.206 ± 0.137^{c}	1.051 ± 0.123^{d}	1.691 ± 0.176^{a}	1.483 ± 0.306^{b}
ED/cm	0.818 ± 0.048^{c}	0.764 ± 0.050^{d}	0.970 ± 0.067^{a}	0.904 ± 0.087^{b}
EC/cm	1.567 ± 0.124^{c}	1.436 ± 0.105^{d}	1.899 ± 0.218^{a}	1.702 ± 0.232^{b}
VDSPO/cm	2.024 ± 0.147^{c}	1.815 ± 0.142^{d}	2.662 ± 0.235^{a}	2.387 ± 0.384^{b}
PFL/cm	3.017 ± 0.216^{c}	2.608 ± 0.153^{d}	3.393 ± 0.306^{a}	3.196 ± 0.233^{b}
CFL/cm	2.848 ± 0.300^{c}	2.664 ± 0.236^{d}	3.193 ± 0.303^{a}	2.968 ± 0.378^{b}
CPL/cm	4.947 ± 0.541^{c}	4.733 ± 0.386^{c}	5.900 ± 0.528^{a}	5.517 ± 0.533^{b}
CPH/cm	1.402 ± 0.114^{c}	1.252 ± 0.101^{d}	1.602 ± 0.121^{a}	1.544 ± 0.082^{b}

注：同行不同上标字母表示组间具有显著性差异(P<0.05)。下同。

Notes: Different superscript letters in the same row mean a significant difference between groups (P<0.05), the same below.

表 2　1 龄南方马口鱼和 1 龄黑龙江马口鱼成鱼的标准化形态学可量性状分析

Tab. 2　Analysis on the standardized morphological measurable traits of 1-year old *O. uncirostris bidens* and *O. uncirostris amurensis*

标准化可量性状 standard measurable trait	南方马口鱼　*O. uncirostris bidens*		黑龙江马口鱼　*O. uncirostris amurensis*	
	雄鱼　male	雌鱼　female	雄鱼　male	雌鱼　female
TRL/BL	0.45 ± 0.01^{b}	0.45 ± 0.01^{b}	0.45 ± 0.02^{b}	0.47 ± 0.02^{a}
BH/BL	0.24 ± 0.03^{b}	0.22 ± 0.01^{c}	0.26 ± 0.02^{a}	0.26 ± 0.01^{a}
BT/BL	0.12 ± 0.01^{b}	0.12 ± 0.01^{b}	0.13 ± 0.01^{a}	0.13 ± 0.01^{a}
HL/BL	0.25 ± 0.01^{a}	0.25 ± 0.01^{a}	0.25 ± 0.01^{a}	0.24 ± 0.01^{b}
PFL/BL	0.18 ± 0.01^{a}	0.17 ± 0.01^{b}	0.17 ± 0.01^{b}	0.17 ± 0.01^{b}
CFL/BL	0.17 ± 0.02^{a}	0.17 ± 0.01^{a}	0.16 ± 0.01^{b}	0.16 ± 0.02^{b}
CPL/BL	0.30 ± 0.01	0.31 ± 0.02	0.30 ± 0.02	0.30 ± 0.02
CPH/BL	0.09 ± 0.01^{a}	0.08 ± 0.00^{b}	0.08 ± 0.00^{b}	0.08 ± 0.01^{b}
HH/HL	0.77 ± 0.06^{a}	0.72 ± 0.04^{c}	0.75 ± 0.04^{b}	0.78 ± 0.06^{a}
HW/HL	0.43 ± 0.03^{b}	0.43 ± 0.02^{b}	0.46 ± 0.02^{a}	0.47 ± 0.04^{a}
SL/HL	0.29 ± 0.03^{c}	0.28 ± 0.02^{d}	0.35 ± 0.02^{a}	0.33 ± 0.05^{b}
ED/HL	0.20 ± 0.01	0.20 ± 0.01	0.20 ± 0.01	0.20 ± 0.01
EC/HL	0.38 ± 0.03	0.38 ± 0.02	0.40 ± 0.03	0.38 ± 0.03
VDSPO/HL	0.49 ± 0.03^{c}	0.48 ± 0.02^{c}	0.55 ± 0.03^{a}	0.54 ± 0.05^{b}

注：TRL/BL.躯干长/体长，BH/BL.体高/体长)，BT/BL.体厚/体长，HL/BL.头长/体长，PFL/BL.胸鳍长/体长，CFL/BL.尾鳍长/体长，CPL/BL.尾柄长/体长，CPH/BL.尾柄高/体长，HH/HL.头高/头长，HW/HL.头宽/头长，SL/HL.吻长/头长，ED/HL.眼径/头长，EC/HL.眼间距/头长，SVDSPO/HL.吻端至眼后垂直距离/头长，下同。

Notes: TRL/BL. trunk length/body length; BH/BL. body height/body length; BT/BL. body thickness/body length; HL/BL. head length/body length; PFL/BLpectoral fin length/body length; CFL/BL. caudal fin length/body length; CPL/BL. caudal peduncle length/body length; CPH/BL. caudal peduncle height/body length; HH/HL. head height/head length; HW/HL. head wide/head length; SL/HL. snout length/head length; ED/HL. eye diameter/head length; EC/HL. eye cross/head length; DSPO/HL. vertical distance from snout to posterior orbital/head length; the same below.

表 3　南方马口鱼成鱼与黑龙江马口鱼成鱼的形态学可数性状分析

Tab. 3　Analysis on the morphological countable traits of *O. uncirostris bidens* adults and *O. uncirostris amurensis* adults

可数性状 countable trait	南方马口鱼　*O. uncirostris bidens*		黑龙江马口鱼　*O. uncirostris amurensis*	
	雄鱼　male	雌鱼　female	雄鱼　male	雌鱼　female
GR/片	11.67 ± 1.11^{a}	11.67 ± 0.79^{a}	11.13 ± 0.85^{b}	10.87 ± 1.02^{b}
GP/条	8.00 ± 0.00	8.00 ± 0.00	8.00 ± 0.00	8.00 ± 0.00
LLS/个	47.30 ± 1.00^{b}	47.43 ± 1.43^{b}	49.20 ± 1.83^{a}	48.83 ± 1.19^{a}
SALL/个	9.27 ± 0.85^{c}	9.43 ± 0.84^{c}	10.50 ± 0.89^{a}	9.97 ± 0.87^{b}
SBLL/个	4.90 ± 0.30^{b}	4.87 ± 0.34^{b}	5.13 ± 0.43^{a}	4.93 ± 0.44^{ab}

行主成分分析 (表 4)，由于前 3 个主成分的累积贡献率达到 59.15%，因此可以舍弃其他主成分。前 3 个主成分的贡献率分别为 27.21%、18.77%、13.17%。主成分 1 中负荷量较大的指标有 BH/BL、BT/BL、HW/HL 等，反映了鱼体整体的大小特征；主成分 2 负荷量较大的指标有 SL/HL、VDSPO/HL，反映了鱼体头部的形态特征；主成分 3 负荷量较大的指标是 HL/BL。

2.4　逐步判别分析

对 120 尾南方马口鱼和黑龙江马口鱼的雌雄个体的 14 个标准化性状和 4 个可数性状，进行逐步判别分析。通过该分析筛选出了对判别模型方程贡献较大的变量，同时剔除了不相关的变量，最终确定了 10 个关键变量：BH/BL (X_1)、HL/BL (X_2)、CPD/BL(X_3)、HH/HL(X_4)、HW/HL(X_5)、SL/HL (X_6)、EC/HL (X_7)、GR (X_8)、LLS (X_9)、SALL (X_{10})，

表 4　主成分贡献率及各形态性状指标的负荷量

Tab. 4　Contribution percentage of the principal components and load capacity of each morphological trait indicator

标准化可量性状 standard measurable traits	主成分 principal component		
	1	2	3
TRL/BL	0.544	−0.581	−0.076
BH/BL	0.754	0.224	0.369
BT/BL	0.757	−0.032	0.203
HL/BL	−0.422	0.119	0.797
PFL/BL	0.161	−0.099	0.397
CFL/BL	−0.511	0.151	0.116
CPL/BL	−0.323	0.513	−0.458
CPH/BL	0.489	−0.353	0.282
HH/HL	0.704	−0.169	−0.214
HW/HL	0.811	−0.042	−0.171
SL/HL	0.298	0.810	0.335
ED/HL	0.190	0.346	−0.525
EC/HL	0.417	0.508	−0.271
VDSPO/HL	0.334	0.859	0.169
贡献率/% contribution rate	27.212	18.768	13.167
累计贡献率/% cumulative contribution rate	27.212	45.980	59.147

并建立判别模型方程：

$$F = 38.881X_1 - 53.252X_2 - 59.503X_3 - 7.545X_4 + 22.466X_5 + 22.387X_6 - 20.866X_7 - 0.306X_8 + 0.228X_9 + 0.376X_{10} - 6.082$$

根据所建立的判别模型方程和两个群体判别得分的频率分布，南方马口鱼组质心的判别得分为−2.130，黑龙江马口鱼组的判别得分为 2.130。利用所得方程对 2 个地理群体 120 尾实验鱼进行群体回判分析。将每尾个体的 10 个特征参数代入方程，计算 F 值，若 F 值更接近−2.130，则为南方马口鱼；若 F 值更接近 2.130，则为黑龙江马口鱼。经过判别方程验证，南方马口鱼判别成功率为 98.33%，黑龙江马口鱼判别成功率为 98.33%，综合判别成功率为 98.33%。

2.5　相关性分析

南方马口鱼 17 个生长性状数据的相关分析和显著性检验结果表明，所有生长性状与 BW 的显著性检验均为极显著正相关 (P<0.001)，其中 BL 与 TL 的相关系数最大 (0.992)，BT 与 BW、HW 和 PFL 的相关性分别达到 0.929、0.906 和 0.903 (图 3-a)。黑龙江马口鱼 17 个生长性状数据的相关性分析和显著性检验结果显示 (图 3-b)，所有生长性状与 BW 的显著性检验均为显著正相关 (P<0.01)，其中 VDSPO 与 SL 的相关系数最大 (0.993)，BL 与 BW、TL 的相关系数分别为 0.931 和 0.920。

2.6　生长性状对 BW 的通径分析

通过对两个群体马口鱼通径分析发现，南方马口鱼群体对 BW 的直接作用依次为 BT (0.93)>BH (0.85)>TL (0.84)，表明南方马口鱼的 BT 对 BW 的直接影响最大；间接作用依次为 BH (0.596)>TL (0.512)>BT (0.451)，说明 BH 对 BW 的间接影响最大。黑龙江马口鱼群体对 BW 直接作用依次为 TL (0.92)>BH (0.83)>BT (0.40)，TL 对 BW 的直接影响最大；间接作用依次为 BH (0.482)>TL (0.282)>BT (0.259)，说明 BH 对 BW 的间接影响最大 (表 5)。

2.7　胚胎发育观察

在 24~26℃，马口鱼 4 个组合 (SS、SN、NS、NN) 的受精卵从精卵结合到仔鱼孵出整个过程历时分别为 37 h 28 min、38 h 6 min、40 h 57 min、42 h 8 min，经过受精卵期、胚盘形成期、卵裂期、囊胚期、原肠胚期、神经胚期、胚孔闭合期、器官发生期、心跳期和孵出期共 10 个连续发育阶段。根据马口鱼胚胎发育过程各阶段顺序、持续时间及形态变化情况，将整个发育过程分为 28 个时期 (表 6，图版)。4 个实验组胚胎发育时序和连续发育阶段特征均无明显差异，主要差异集中在每个发育阶段的时长。SS 自交组胚胎发育速率最快，总时长仅为 37 h 28 min (表 5)，而 NN 自交组的胚胎发育最慢，总时长达到 42 h 8 min，比 SS 组延长了 4 h 40 min；正反交两组胚胎发育总时长也出现了两极分化，其中 SN 组胚胎发育总时长接近 SS 组，为 38 h 6 min，NS 组胚胎发育总时长则接近 NN 组，为 40 h 57 min。从不同发育阶段的时长分析，NN 组进入尾芽期后至心脏原基期，胚胎发育总时长明显比 SS 组延长了 6 h 34 min~7 h 33 min，进入耳石出现期和心跳期以后 NN 和 SS 组间的胚胎发育速率差距显著缩小。

2.8　胚后仔鱼生长差异分析

4 个实验组的受精率和孵化率均有显著性差异 (P<0.05)，NN 和 NS 组的受精率显著高于其他

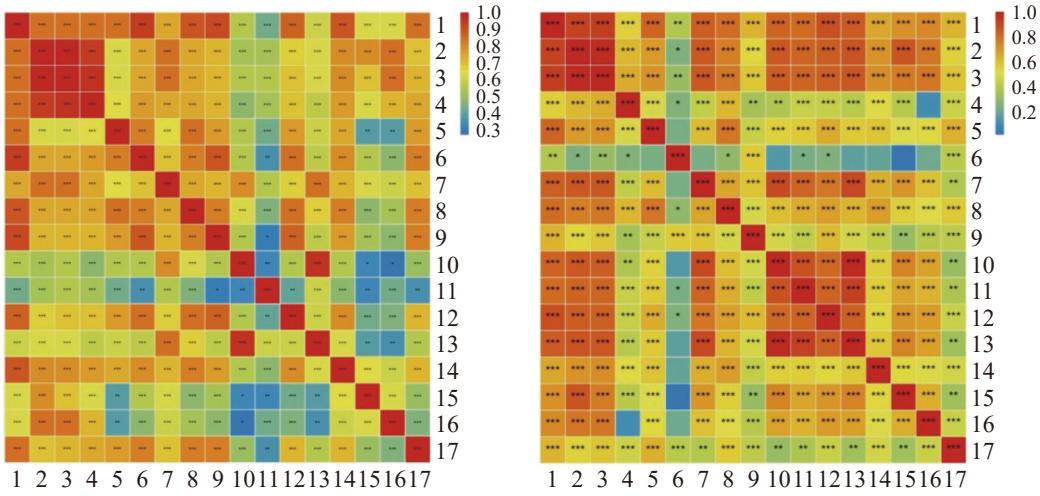


图 3　南方马口鱼 (a) 和黑龙江马口鱼 (b) 生长性状相关性热图

颜色表示相关系数，颜色越深，相关系数越大；*表示显著性，*越多差异越显著，*P<0.05，**P<0.01，***P<0.001，下同。1. BW，2. TL，3. BL，4. TRL，5. BH，6. BT，7. HL，8. HH，9. HW，10. VDSPO，11. ED，12. EC，13. SL，14. PFL，15. CFL，16. CPL，17. CPH。

Fig. 3　Heat map of growth traits between *O. uncirostris bidens* (a) and *O. uncirostris amurensis* (b)

The color of the column represents the correlation coefficient, and the darker the color, the larger the correlation coefficient; * indicates significance, the more *, the more significant the difference, *P<0.05, ** P <0.01, *** P <0.001, the same below. 1. BW; 2. TL; 3. BL; 4. TRL; 5. BH; 6. BT; 7. HL; 8. HH; 9. HW; 10. VDSPO; 11. ED; 12. EC; 13. SL; 14. PFL; 15. CFL; 16. CPL; 17. CPH.

表 5　南方马口鱼和黑龙江马口鱼显著生长性状对 BW 的通径分析

Tab. 5　Path analysis of significant growth traits on BW in *O. uncirostris amurensis* and *O. uncirostris bidens*

群体 population	性状 trait	相关系数 coefficient	直接效应 direct effect	间接效应 indirect effect			
				TL	BH	BT	合计 sum
南方马口鱼 *O. uncirostris bidens*	TL	0.84	0.328		0.157	0.355	0.512
	BH	0.85	0.254	0.203		0.393	0.596
	BT	0.93	0.479	0.243	0.208		0.451
黑龙江马口鱼 *O. uncirostris amurensis*	TL	0.92	0.639		0.244	0.038	0.282
	BH	0.83	0.348	0.447		0.035	0.482
	BT	0.40	0.141	0.172	0.087		0.259

注：统计分析各生长性状对BW的直接和间接通径系数，并进行检验，保留差异显著的性状(P<0.05)，剔除差异不显著的性状(P>0.05)。

Notes: The direct and indirect path coefficients of each growth trait on BW were analyzed and tested. Traits with significant differences were retained (P<0.05) and those with no significant differences were excluded (P>0.05).

两组 (P<0.05)，且 SN 组受精率显著高于 SS 组 (P<0.05)。NN 组的孵化率最高，显著高于其他 3 个组 (P<0.05)，SS 和 NS 组的孵化率较低，且显著低于 SN 组 (P<0.05) (表 7)。

仔鱼出膜后的生长过程呈现出明显的阶段性特征，而 4 组间的生长变化趋势则高度相似。在 0~4 d，TL、BL、PBL、ED 4 个形态指标的增长速率较为快速，进入 4.5 d 后逐渐变缓。仔鱼的 BH 的生长呈现慢-快-缓的变化趋势，在 4 d 之前增长较慢，4.5 d 之后 BH 增长则明显加快，17 d 后变缓。HL 在仔鱼出膜后 16 d 之前增长快速，17 d 后增长速度则变缓。卵黄囊在进入仔鱼发育晚期时 (4.5 d) 基本消失，4.5 d h 内 YSL 呈先升高后降低的趋势，YSH 呈持续降低的趋势 (图 4)。

2.9　杂交子代中亲优势率和超亲优势率比较

NS 组杂交子代在 30、60、90 d 均有 BW 和 TL 中亲优势率，在 30 和 60 d 时也表现出 BW 和 TL 超亲优势，而在 90 d 时未体现 BW 和 TL 超亲优势；90 日龄时 SN 组杂交子代具有 BW 中亲优势率，但在 30 和 60 d 时均没有 BW 和 TL 中亲优势率和超亲优势率 (表 8)。

表 6　马口鱼胚胎发育时序表

Tab. 6　Embryo developmental time schedule of the *O. uncirostris*

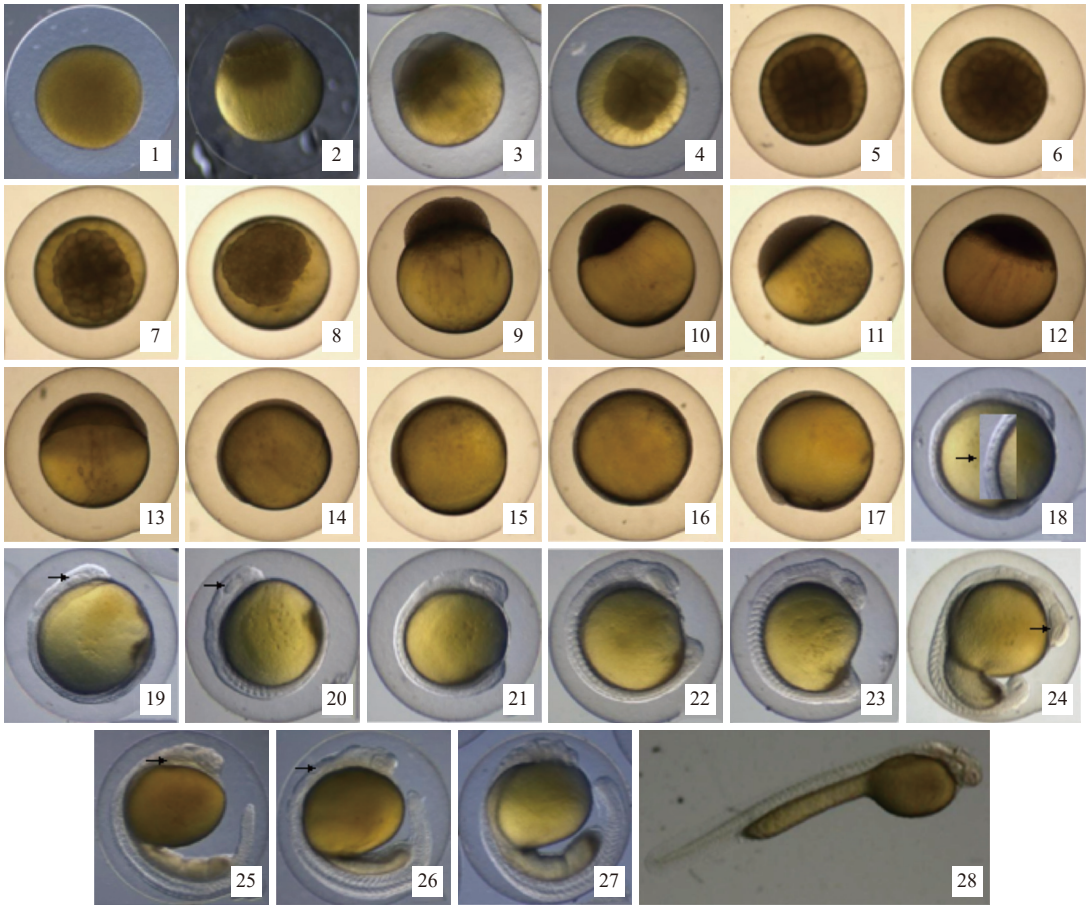
发育阶段 development stage	受精后时间　post fertilization time			
	SS	SN	NS	NN
卵裂期　cleavage stage				
2细胞期　2-cell stage	52 min	1 h 2 min (+10 min)	1 h 9 min (+17 min)	1 h 31 min (+39 min)
4细胞期　4-cell stage	1 h 31 min	1 h 34 min (+3 min)	1 h 50 min (+19 min)	2 h 17 min (+46 min)
8细胞期　8-cell stage	1 h 44 min	1 h 52 min (+8 min)	2 h 14 min (+30 min)	2 h 43 min (+59 min)
16细胞期　16-cell stage	2 h 5 min	2 h 5 min	2 h 38 min (+33 min)	3 h 2 min (+57 min)
32细胞期　32-cell stage	2 h 26 min	2 h 35 min (+9 min)	3 h 3 min (+37 min)	3 h 38 min (+1 h 12 min)
64细胞期　64-cell stage	2 h 47 min	2 h 53 min (+6 min)	3 h 26 min (+39 min)	4 h 7 min (+1 h 20 min)
多细胞期　multi-cell stage	3 h 53 min	3 h 55 min (+2 min)	4 h 21 min (+28 min)	4 h 44 min (+51 min)
桑椹胚期　morula stage	4 h 26 min	4 h 34 min (+8 min)	4 h 54 min (+28 min)	5 h 21 min (+55 min)
囊胚期　blastula stage				
囊胚早期　early blastula stage	4 h 52 min	4 h 56 min (+4 min)	5 h 39 min (+47 min)	6 h (+1 h 8 min)
囊胚中期　middle blastula stage	6 h 21 min	6 h 29 min (+8 min)	7 h 19 min (+58 min)	7 h 57 min (+1 h 36 min)
囊胚晚期　late blastula stage	7 h 18 min	7 h 25 min (+7 min)	9 h 20 min (+2 h 2 min)	9 h 49 min (+2 h 31 min)
原肠胚期　gastrula stage				
原肠胚早期　early gastrula stage	8 h 30 min	8 h 45 min (+15 min)	10 h 24 min (+1 h 54 min)	10 h 56 min (+2 h 26 min)
原肠胚中期　middle gastrula stage	9 h 55 min	10 h 22 min (+27 min)	13 h 13 min (+3 h 18 min)	13 h 41 min (+3 h 46 min)
原肠胚晚期　late gastrula stage	12 h 1 min	12 h 23 min (+22 min)	14 h 39 min (+2 h 38 min)	15 h 13 min (+3 h 12 min)
神经胚期　neurula stage	13 h 18 min	13 h 45 min (+27 min)	16 h 9 min (+3 h 9 min)	16 h 44 min (+3 h 44 min)
胚孔闭合期　blastopore closed stage	14 h 34 min	15 h 7 min (+33 min)	17 h 47 min (+3 h 13 min)	18 h 14 min (+3 h 40 min)
器官发生期　organogenetic stage				
肌节出现期　sarcomere appearance stage	15 h 49 min	16 h 25 min (+36 min)	20 h 20 min (+4 h 31 min)	20 h 57 min (+5 h 8 min)
眼基期　eye primordium stage	17 h 42 min	18 h 15 min (+33 min)	21 h 42 min (+4 h)	22 h 19 min (+4 h 37 min)
眼囊期　optic vesicle stage	18 h 10 min	18 h 45 min (+35 min)	22 h 8 min (+3 h 58 min)	22 h 49 min (+4 h 29 min)
尾芽期　tail bud stage	19 h 10 min	19 h 56 min (+46 min)	25 h 31 min (+6 h 21 min)	25 h 57 min (+6 h 47 min)
尾鳍褶出现期　caudal fin fold appearance stage	21 h 23 min	22 h 4 min (+41 min)	27 h 21 min (+5 h 58 min)	27 h 57 min (+6 h 34 min)
肌肉效应期　muscle effect stage	23 h 21 min	24 h 14 min (+53 min)	30 h 22 min (+7 h 1 min)	30 h 54 min (+7 h 33 min)
眼晶体出现期　eye lens appearance stage	26 h 32 min	27 h 12 min (+40 min)	32 h 45 min (+6 h 13 min)	33 h 17 min (+6 h 45 min)
心脏原基期　cardiac primordium stage	28 h 35 min	29 h 33 min (+58 min)	35 h 12 min (+6 h 37 min)	35 h 54 min (+7 h 19 min)
耳石出现期　otolith appearance stage	31 h 15 min	31 h 56 min (+41 min)	36 h 16 min (+5 h 1 min)	36 h 47 min (+5 h 32 min)
心跳期　heartbeat stage	33 h 21 min	34 h (+39 min)	37 h 28 min (+4 h 7 min)	38 h 56 min (+5 h 35 min)
孵出期　hatching stage	37 h 28 min	38 h 6 min (+38 min)	40 h 57 min (+3 h 29 min)	42 h 8 min (+4 h 40 min)

注：各个发育阶段的英文对照见图版的批注；括号内的数据是以SS组为基准，发育到相应阶段需要多耗费的时间。

Notes: The corresponding translation of every developmental stage can be found in the note of the Plate; data in parentheses are the additional time required to reach the corresponding stage of development, using the SS group as a benchmark.

3　讨论

随着马口鱼养殖产业的发展，针对马口鱼的研究越来越多，主要集中在马口鱼的分类学地位[11]、生物学特性[12-13]、人工驯养和繁育[14-15]等方面，而对南方马口鱼和黑龙江马口鱼两个亚种的群体差异和杂交育种却鲜有研究。经济动物的形态性状是育种工作关注的重要指标[16]，对于不同地理群体形态差异较为相似的物种，仅通过对其表型描述对比，难以准确鉴定出具体差异，甚至



图版　马口鱼胚胎发育不同时期 (24~26 ℃，以 SS 组为例)

1. 受精卵；2. 2 细胞期；3. 4 细胞期；4. 8 细胞期；5. 16 细胞期；6. 32 细胞期；7. 64 细胞期；8. 多细胞期；9. 桑椹胚期；10. 囊胚早期；11. 囊胚中期；12. 囊胚晚期；13. 原肠胚早期；14. 原肠胚中期；15. 原肠胚晚期；16. 神经胚期；17. 胚孔闭合期；18. 肌节形成期，示肌节 (→)；19. 眼基期，示眼原基 (→)；20. 眼囊期，示眼囊 (→)；21. 尾芽期；22. 尾鳍褶出现期；23. 肌肉效应期；24. 眼晶体出现期，示眼晶体 (→)；25. 心脏原基期，示心脏原基 (→)；26. 耳石出现期，示耳石 (→)；27. 心跳期；28. 孵出期。

Plate　Different stages of embryonic development of the *O. uncirostris* (24-26 ℃, take the SS group as an example)

1. fertilized egg; 2. 2-cell stage; 3. 4-cell stage; 4. 8-cell stage; 5. 16-cell stage; 6. 32-cell stage; 7. 64-cell stage; 8. multi-cell stage; 9. morula stage; 10. early blastula stage; 11. middle blastula stage; 12. late blastula stage; 13. early gastrula stage; 14. mid-gastrula stage; 15. late gastrula stage; 16. neurula stage; 17. blastopore closed stage; 18. appearance of myomere stage, indicates myomere (→); 19. eye base stage, indicates eye base (→); 20. eye saccule stage, indicates eye saccule (→); 21. tail bud stage; 22. appearance of caudal fin folds; 23. branchial arc stage; 24. appearance of crystalline lens, indicates crystalline lens (→); 25. cardiogenic stage, indicates cardiogenic (→); 26. appearance of ear crystal, indicates ear crystal (→); 27. heart beaten; 28. hatching stage.

表 7　南方马口鱼和黑龙江马口鱼双列杂交受精率和孵化率

Tab. 7　Fertilization rate and hatching rate of in *O. uncirostris amurensis* and *O. uncirostris bidens* diallel crossing

指标 index	SS	SN	NS	NN
受精率/% fertilization rate	68.50 ± 3.75^{a}	79.18 ± 3.23^{b}	94.24 ± 0.88^{c}	92.96 ± 0.98^{c}
孵化率/% hatching rate	50.00 ± 4.55^{a}	59.32 ± 2.81^{b}	47.24 ± 7.84^{a}	70.06 ± 0.73^{c}

容易出现分类信息丢失现象[17]。因此，多变量的主成分分析、判别分析和通径分析可更准确地反映两个群体之间的性状差异，被广泛地应用于遗传育种工作前的评价分析[18-19]。此外，胚胎发育及胚后仔鱼发育是人工繁殖的关键环节，因此对该阶段的观察分析可为杂交育种工作提供最初评价，为南方马口鱼与黑龙江马口鱼的杂交育种工作提供重要参考。

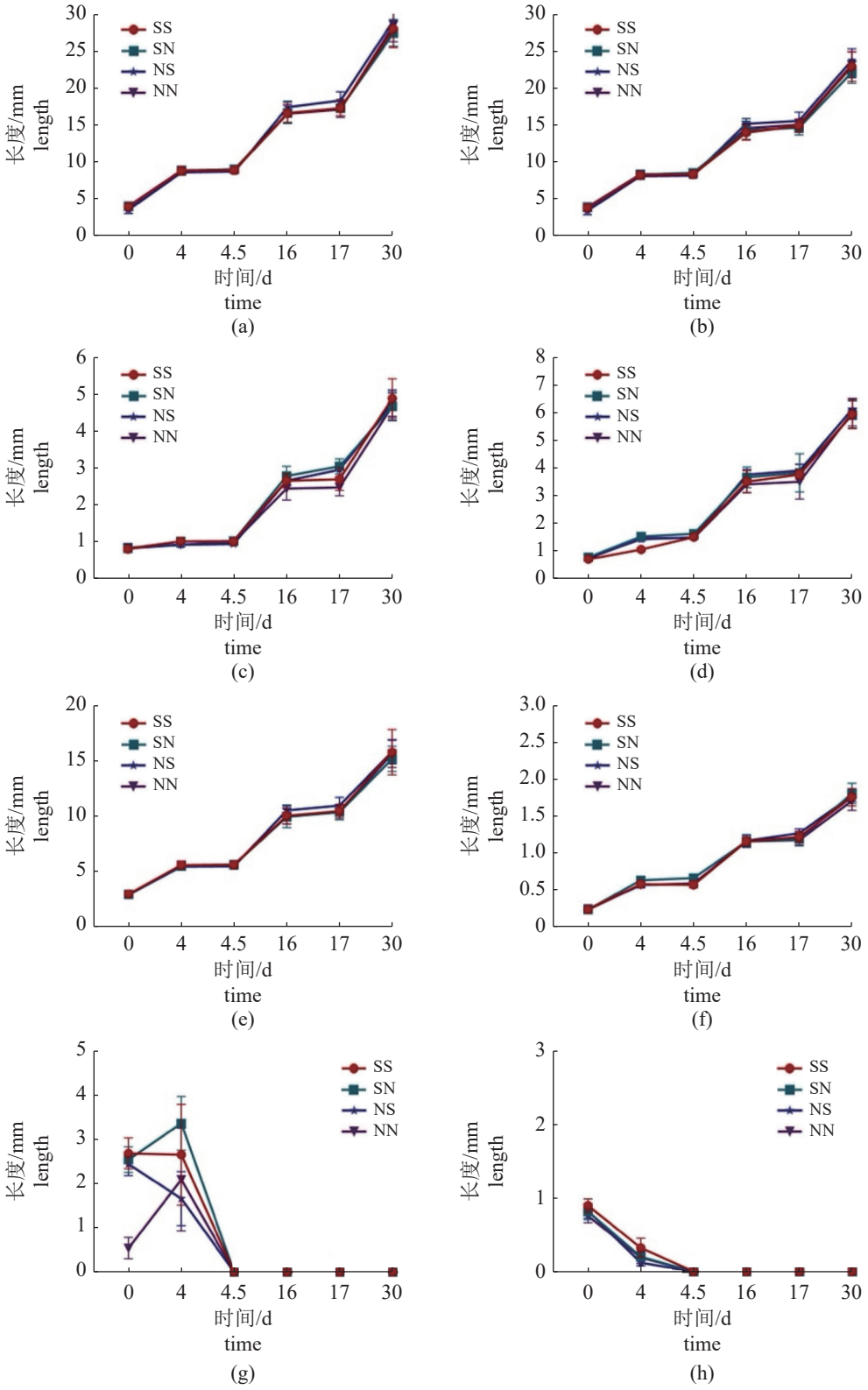


图 4　马口鱼仔稚鱼发育过程的形态测量

(a) TL，(b) BL，(c) BH，(d) HL，(e) PBL，(f) ED，(g) YSL，(h) YSH；0~4 d 为仔鱼发育早期，4.5~16 d 为仔鱼发育晚期，17~30 d 为稚鱼期。

Fig. 4　Morphological measure of larval and juvenile development of *O. uncirostris*

(a) TL; (b) BL; (c) BH; (d) HL; (e) PBL; (f) ED; (g) YSL; (h) YSH. 0-4 d is the early larval stage; 4.5-16 d is the late larval stage; 17-30 d is the juvenile stage.

表 8　杂交子代 90 日龄中亲优势率和超亲优势率比较分析

Tab. 8　The comparative analysis of mid-parental dominance rates and super-parental dominance rates in 90-day-old hybrid offspring

指标 index	性状 trait	杂交组合 F_1	日龄/d day		
			30	60	90
中亲优势率/% mid-parental predominance rate	BW	SN	−14.28	−16.24	1.51
		NS	23.81	16.24	1.51
	TL	SN	−3.01	−5.47	−0.10
		NS	3.01	4.74	1.65
超亲优势率/% super-parental predominance rate	BW	SN	−18.18	−16.95	−4.72
		NS	18.18	15.25	−4.72
	TL	SN	−3.86	−7.38	−1.15
		NS	2.11	2.62	0.57

本研究对南方马口鱼和黑龙江马口鱼 2 个群体的形态学指标进行综合评价分析，发现两个群体的 17 个直接测量性状均存在显著差异。另外，两个群体的 GP、LLS、SALL 和 SBLL 等可数性状均受到地理种群的影响表现出显著性差异，其中 GR、SALL 分别在各自的群体中受到性别的影响表现出显著性差异。主成分分析结果显示，负荷量较大的指标标准化可量性状的 BH/HL、BT/BL、HL/BL、HH/HL、SL/HL 和 VDSPO/HL，说明南方马口鱼与黑龙江马口鱼个体差异主要集中在整体轮廓大小和头部形态等方面。本研究中通过逐步判别分析，从 2 个群体间共筛选出 10 个变量，多于暗纹东方鲀 (*Takifugu fasciatus*) (5 个)[18] 和半刺厚唇鱼 (*Acrossocheilius hemispinus*) (4 个) 的变量[20]，表明马口鱼两个群体间的形态存在较大的差异。因此为了可以快速区分两个群体，本研究建立了南方马口鱼与黑龙江马口鱼的共同判别模型，其综合准确率高达 98.33%，高于大刺鳅 (*Mastacembelus armatus*) (97.0%)[21]、河川沙塘鳢 (*Odontobutis potamophilus*) (89.5%)[22]、斑点半鲿 (*Hemibagrus guttatus*) (95.4%)[23] 和罗非鱼 (97.5%)[24] 的综合准确率，低于鳜 (*Siniperca chuatsi*) (99.4%)[25] 的综合准确率，而与尖头塘鳢 (*Eleotris oxycephala*) (98.3%)[8] 的综合准确率相近。

对两个群体 17 个生长性状数据进行相关性分析，发现生长性状与 BW 存在极显著正相关。南方马口鱼群体中与 BW 最相关的 3 个性状分别为 BT、HW 和 PFL，黑龙江马口鱼群体中与 BW 最相关的 3 个性状分别为 BL、TL 和 EC，这表明南方马口鱼群体的 BW 主要取决于 BT，黑龙江马口鱼群体的 BW 主要取决于 BL。虽然性状间的相关性分析能够揭示不同性状之间的相关系数，但它无法充分阐明性状之间的直接和间接联系。而通径分析可以将因变量与自变量之间的相关系数细分为直接影响 (即通径系数) 和间接影响 (即间接通径系数)，使性状间的关系能得到更具体和深入的分析结果[26]。在本研究中，对两个群体的生长数据进行通径分析，南方马口鱼对 BW 直接作用依次为 BT、BH、TL，黑龙江马口鱼对 BW 直接作用依次为 TL、BH、BT，进一步验证了本研究中相关性分析的结果，这为后续的遗传育种性状选择提供了重要参考。

鱼类胚胎发育既存在共性，也展现出其独特性。不同种类的鱼会经历相似的胚胎发育阶段，但是不同的阶段所持续的时间却各不相同，特别是在器官分化等关键时期，不同鱼类存在较大的差异。本研究中马口鱼胚胎发育过程与圆口铜鱼 (*Coreius guichenoti*)[27]、宽鳍鱲 (*Zacco platypus*)[28]、花斑裸鲤 (*Gymnocypris eckloni*)[29]、尖裸鲤 (*Oxygymnocypris stewartii*)[30]、大鼻吻鮈 (*Rhinogobio nasutus*)[31]、鲈鲤 (*Percocypris pingi*)[32]、黄河鲤 (*Cyprinus carpio*)[33] 等其他鲤科鱼类的胚胎发育过程相类似，仅个别阶段存在差异，主要差异集中在原肠胚中期及晚期；而与分类地位差距较远的中华鲟 (*Acipenser sinensis*)[34] 和眼斑双锯鱼 (*Amphiprion ocellaris*)[35] 的胚胎发育过程则存在明显的差异。南方马口鱼和黑龙江马口鱼两个群体自交系胚胎的发育历史存在较大的差异，在相同孵化环境下 (24~26℃)，南方马口鱼从受精到出膜共历时 37 h 28 min，实验结果与金丹璐等[5] 的结

果 (37 h) 接近；而黑龙江马口鱼自交系胚胎发育总历时为 42 h 8min，比南方马口鱼自交系延长了 4 h 40 min，实验结果与骆小年等[4] 的 (18~20℃，62 h 6 min)差异较大，这可能与孵化温度有关。而南方马口鱼♂×黑龙江马口鱼♀和黑龙江马口鱼♂×南方马口鱼♀两个杂交子代群体胚胎发育总历时分别为 38 h 6 min 和 40 h 57 min，介于两个自交组之间，其中南方马口鱼♂×黑龙江马口鱼♀杂交组与南方马口鱼自交组接近，黑龙江马口鱼♂×南方马口鱼♀杂交组与黑龙江马口鱼自交组接近，说明胚胎发育的主要影响因素来自母本。根据不同时期 4 个群体的生长数据，进一步统计分析了两个杂交群体各个时期的中亲优势率和超亲优势率，发现黑龙江马口鱼♂×南方马口鱼♀杂交组在 30、60 和 90 d 均存在 BW 和 TL 中亲优势率，在 30 和 60 d 也表现出 BW 和 TL 超亲优势，但优势均不显著，南方马口鱼♂×黑龙江马口鱼♀杂交组在 90 d 有 BW 中亲优势率，但在 30 和 60 d 均没有 BW 和 TL 中亲优势率和超亲优势率，推测在鱼苗的早期杂种优势还不显著，随着鱼苗的进一步培养，后期两个杂交组合的杂种优势可能会更加明显。

4　结论

南方马口鱼与黑龙江马口鱼两个群体间的形态差异主要集中在鱼体整体轮廓、头部形态、鱼体大小等方面。通过形态学分析，本实验构建了南方马口鱼与黑龙江马口鱼两个群体判别模型 $F=38.881\,X_1-53.252\,X_2-59.503\,X_3-7.545\,X_4+22.466\,X_5+22.387\,X_6-20.866\,X_7-0.306\,X_8+0.228\,X_9+0.376\,X_{10}-6.082$，综合判别准确率达 98.33 %。通径分析明确南方马口鱼的 BW 主要取决于 BT，黑龙江马口鱼的 BW 主要取决于 BL，为后续的遗传育种性状选择提供了重要参考。完全双列杂交子代的 90 d 生长性能显示，不同杂交组合的胚胎发育时序主要受母本影响，NS 组仔鱼存在 BW 和 TL 中亲优势率，表现出一定的杂种优势，为新品种选育提供重要参考。

（作者声明本文无利益冲突）

参考文献 (References)：

[1] 陈宜瑜. 马口鱼类分类的重新整理 [J]. 海洋与湖沼, 1982(3): 293-299.
Chen Y Y. A revision of Opsariichthys-type fishes[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1982(3): 293-299 (in Chinese).

[2] 金柏, 金克伟. 铁甲水库马口鱼生物学的初步研究 [J]. 水产科学, 1985(4): 8-12.
Jin B, Jin K W. A preliminary study on biology of *Opsariichthys bidens* Günther in Tiejia Reservoir[J]. Fisheries Science, 1985(4): 8-12 (in Chinese).

[3] 伍献文, 曹文宣. 中国鲤科鱼类志: 上卷 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1964: 40-41.
Wu X W, Cao W X. Annals of *Cyprinids* of China[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1964: 40-41 (in Chinese).

[4] 骆小年, 段友健, 张晓静, 等. 北方马口鱼全人工繁殖、胚胎与仔鱼发育研究 [J]. 大连海洋大学学报, 2022, 37(4): 550-557.
Luo X N, Duan Y J, Zhang X J, *et al*. Artificial propagation and embryonic and larval development of Chinese hook snout carp *Opsariichthys bidens*[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2022, 37(4): 550-557 (in Chinese).

[5] 金丹璐, 张清科, 王友发, 等. 鲤科经济鱼类马口鱼 (*Opsariichthys bidens*) 胚胎发育及仔稚鱼形态与生长观察研究 [J]. 海洋与湖沼, 2017, 48(4): 838-847.
Jin D L, Zhang Q K, Wang Y F, *et al*. Observation of embryonic, larva and juvenile development of *Opsariichthys bidens*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2017, 48(4): 838-847 (in Chinese).

[6] 陈乘. 南方马口鱼的繁殖生物学特性及繁育技术研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2015.
Chen C. Research on the reproductive biology and artificial breeding technique of southern *Opsariichthys bidens*[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2015 (in Chinese).

[7] 梁正其, 杨梦双. 锦江河马口鱼的繁殖力及其与生物学指标关系的研究 [J]. 铜仁学院学报, 2015, 17(4): 24-29.
Liang Z Q, Yang M S. Study on the fecundity and its relationship with the biological index of the *Opsariicjthys bidens* in Jinjiang River[J]. Journal of Tongren University, 2015, 17(4): 24-29 (in Chinese).

[8] 陈宇舒. 尖头塘鳢 (*Eleotris oxycephala*) 雌雄个体形态差异分析 [J]. 渔业研究, 2023, 45(4): 346-355.
Chen Y S. Analysis on morphological indices and discrimination of male and female *Eleotris oxycephala*[J]. Journal of Fisheries Research, 2023, 45(4): 346-355 (in Chinese).

[9] 刘筠. 中国养殖鱼类繁殖生理学 [M]. 北京: 农业出版社, 1993.
Liu J. Propagation physiology of main cultivated fish in China[M]. Beijing: Agricultural Publishing House, 1993 (in

Chinese).

[10] 胡志国, 刘建勇, 包秀凤, 等. 九孔鲍双列杂交家系子代的杂种优势与配合力分析 [J]. 南方水产科学, 2014, 10(1): 43-49.
Hu Z G, Liu J Y, Bao X F, *et al*. Combining ability and heterosis of hybridization between cultured and wild stocks of *Haliotis diversicolor supertexta*[J]. South China Fisheries Science, 2014, 10(1): 43-49 (in Chinese).

[11] 伍献文, 等. 中国鲤科鱼类志 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1982.
Wu X W. Annals of *Cyprinids* of China[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1982 (in Chinese).

[12] 秦志清, 梁萍, 林建斌, 等. 闽江马口鱼肌肉营养成分分析与评价 [J]. 渔业研究, 2022, 44(5): 508-515.
Qin Z Q, Liang P, Lin J B, *et al*. Analysis and evaluation of nutritional components in the muscle of *Opsariichthys bidens* in Min River, Fujian Province[J]. Journal of Fisheries Research, 2022, 44(5): 508-515 (in Chinese).

[13] 张凯, 王伟瑜, 赵丽悦, 等. 温度对马口鱼幼鱼耗氧率, 窒息点及抗氧化能力的影响 [J]. 水产科学, 2023, 42(1): 89-95.
Zhang K, Wang W Y, Zhao L Y, *et al*. Effects of temperature on oxygen consumption rate, suffocation threshold, and antioxidant capacity of juvenile Chinese Hooksnout Carp *Opsariichthys bidens*[J]. Fisheries Science, 2023, 42(1): 89-95 (in Chinese).

[14] 刘艳艳, 薛凌展, 傅建军, 等. 大刺鳅 18 月龄体质量的育种值和遗传力估计 [J]. 渔业研究, 2022, 44(3): 213-222.
Liu Y Y, Xue L Z, Fu J J, *et al*. Estimated breeding value and heritability of 18 pfm body weight for full-sib families of *Mastacembelus armatus*[J]. Journal of Fisheries Research, 2022, 44(3): 213-222 (in Chinese).

[15] 段友健, 骆小年, 李姣, 等. 马口鱼秋片鱼种北方池塘培育试验 [J]. 辽东学院学报 (自然科学版), 2023, 30(2): 104-108.
Duan Y J, Luo X N, Li J, *et al*. Pond cultivation experiment of autumn fingerlings of *Opsariichthys bidens* in northern China[J]. Journal of Liaodong University (Natural Sciences), 2023, 30(2): 104-108 (in Chinese).

[16] 李银康, 钟金香, 鲍虞园，等. 中国鲎幼鲎形态性状与体重的通径分析及异速生长研究 [J]. 水产学报, 2023, 47(4): 049110.
Li Y K, Zhong J X, Bao Y Y, *et al*. Path analysis and allometric growth of morphological characters and body mass of juvenile *Tachypleus tridentatus*[J]. Journal of Fisheries of China, 2023, 47(4): 049110 (in Chinese).

[17] 韩晓磊, 马强, 李小蕊, 等. 不同地区克氏原螯虾群体的形态差异分析 [J]. 水生态学杂志, 2011, 32(3): 82-87.
Han X L, Ma Q, Li X R, *et al*. Morphological variations analysis of different geographic populations of *Procambarus clarkii*[J]. Journal of Hydroecology, 2011, 32(3): 82-87 (in Chinese).

[18] 毕宜慧, 张鑫宇, 李杰, 等. 暗纹东方鲀雌雄个体形态差异及其判别分析 [J]. 海洋渔业, 2021, 43(5): 563-572.
Bi Y H, Zhang X Y, Li J, *et al*. Analysis of morphological index and discrimination of male and female *Takifugu fasciatus*[J]. Marine Fisheries, 2021, 43(5): 563-572 (in Chinese).

[19] 平洪领, 张涛, 史会来, 等. 人工养殖斑鳜不同月龄表型性状的主成分与判别分析 [J]. 水产学报, 2024, 48(3): 039613.
Ping H L, Zhang T, Shi H L, *et al*. Principal component and discriminant analyses of morphological traits of cultured *Konosirus punctatus* at different stage[J]. Journal of Fisheries of Chinas, 2024, 48(3): 039613 (in Chinese).

[20] 赖铭勇. 半刺厚唇鱼雌雄个体形态差异分析 [J]. 渔业研究, 2023, 45(2): 119-126.
Lai M Y. Analysis on morphological indices and discrimination of male and female *Acrossocheilius hemispinus*[J]. Journal of Fisheries Research, 2023, 45(2): 119-126 (in Chinese).

[21] 薛凌展. 大刺鳅基因组及性腺发育的生理机制研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2021.
Xue L Z. Research of the genome and gonad development physiological mechanism of zig-zag eel (*Mastacembelus armatus*)[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2021 (in Chinese).

[22] 王雪, 任艳, 刘怡然, 等. 河川沙塘鳢繁殖期与非繁殖期种群形态差异、雌雄个体差异及遗传多样性分析 [J]. 生物资源, 2023, 45(6): 523-533.
Wang X, Ren Y, Liu Y R, *et al*. Morphological differences, individual differences between male and female, and genetic diversity analysis of reproductive and nonreproductive populations of *Odontobutis potamophilus*[J]. Biotic Resources, 2023, 45(6): 523-533 (in Chinese).

[23] 高峰. 斑点半鲿群体形态学和遗传学研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2020.
Gao F. Morphological and genetic studies of the populations of *Hemibagrus guttatus*[D]. Nanning: Guangxi University, 2020 (in Chinese).

[24] 邹起庭. 尼罗罗非鱼、奥利亚罗非鱼及其正、反杂交子一代的形态特征和线粒体基因组比较研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2019.
Zou Q T. Morphological characteristics and mitochondrial genome comparison of Nile tilapia, blue tilapia and their reciprocal-lycrossed hybrid stocks[D]. Nanning: Guangxi University, 2019 (in Chinese).

[25] 魏磊, 朱书琴, 刘伟, 等. 鳜回交子代与亲本子代间体型和体斑特征比较 [J]. 南方水产科学, 2020, 16(2): 1-7.
Wei L, Zhu S Q, Liu W, *et al*. Comparison on morphology and body spots characteristics between backcross progenies and their parents of mandarin fish[J]. South China Fisheries Science, 2020, 16(2): 1-7 (in Chinese).

[26] 柒壮林, 王一农, 陈德云, 等. 齿纹蜒螺的形态性状对体质量的影响分析 [J]. 水产科学, 2011, 30(8): 505-508.
Qi Z L, Wang Y N, Chen D Y, *et al*. Effect of morphometric traits on body weight in clam *Nerita yoldi*[J]. Fisheries Science, 2011, 30(8): 505-508 (in Chinese).

[27] 胡佳祥, 张植元, 王雄延, 等. 长江上游圆口铜鱼人工繁殖和胚胎发育研究 [J]. 安徽农学通报, 2021, 27(6): 75-80.
Hu J X, Zhang Z Y, Wang X Y, *et al*. Study on the artificial propagation and embryonic development of *Coreius guichenoti* in the Upper Yangtze River[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2021, 27(6): 75-80 (in Chinese).

[28] 石叶忠, 朱双全, 潘月, 等. 宽鳍鱲胚胎发育研究 [J]. 浙江海洋大学学报 (自然科学版), 2022, 41(4): 308-314.
Shi Y Z, Zhu S Q, Pan Y, *et al*. The embryonic development of *Zacco platypus*[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 2022, 41(4): 308-314 (in Chinese).

[29] 董艳珍, 邓思红, 肖文渊. 花斑裸鲤的胚胎发育观察 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46(6): 142-144.
Dong Y Z, Deng S H, Xiao W Y. Observation on embryo development of *Gymnocypris eckloni* Herzensten[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(6): 142-144 (in Chinese).

[30] 许静, 谢从新, 邵俭, 等. 雅鲁藏布江尖裸鲤胚胎和仔稚鱼发育研究 [J]. 水生态学杂志, 2011, 32(2): 86-95.
Xu J, Xie C X, Shao J, *et al*. Embryonic and larval development of *Oxygymnocypris stewartii* in the Yarlungzangbo River[J]. Journal of Hydroecology, 2011, 32(2): 86-95 (in Chinese).

[31] 杨瑞兰, 刘彦斌, 赵红雪, 等. 大鼻吻鮈胚胎发育特征和初孵仔鱼形态观察 [J]. 甘肃农业大学学报, 2024, 59(1): 49-58.
Yang R L, Liu Y B, Zhao H X, *et al*. Embryonic development and morphologic observations of newly-hatched *Rhinogobio nasutus* larvae[J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2024, 59(1): 49-58 (in Chinese).

[32] 王永明, 岳兴建. 鲈鲤的胚胎发育 [J]. 四川动物, 2013(4): 530-534.
Wang Y M, Yue X J. Embryonic development of *Percocypris pingi*[J]. Sichuan Journal of Zoology, 2013(4): 530-534 (in Chinese).

[33] 胡灿灿, 王磊, 王宇峰, 等. 黄河鲤早期胚胎观察与研究 [J]. 河南水产, 2015(4): 20-22,26.
Hu C C, Wang L, Wang Y F, *et al*. Observation and study on early embryo of *Cyprinus carpio*[J]. Henan Fisheries, 2015(4): 20-22,26 (in Chinese).

[34] 唐国盘. 中华鲟胚胎发育和早期生活史阶段耗氧率的研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2005.
Tang G P. Studies on embryonic development and oxygen consumption rate of early life stages of Chinese sturgeon, *Acipenser sinensis*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2005 (in Chinese).

[35] 鞠晨曦. 公子小丑鱼 (*Amphiprion ocellaris*) 胚胎发育的形态学观察及盐度对幼鱼生长的影响 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2013.
Ju C X. Morphological observation of embryonic development and effects of salinity on growth of false clownfish *Amphiprion ocellaris*[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2013 (in Chinese).

Morphological comparison of two *Opsariichthys uncirostris* populations and analysis of embryo development and growth between their complete diallel crossing progeny

XUE Lingzhan [1], FEI Fan [2], ZENG Gaoxiong [1], CHEN Jiajia [1], HU Zhenxi [1], CHEN Duhuang [1], FU Jianjun [3], ZHU Wenbin [2,3], LUO Mingkun [3], WU Meiying [1], WU Bin [1], MIAO Linghong [2,3], DONG Zaijie [2,3*]

(1. *Freshwater Fisheries Research Institute of Fujian Province*, *Fuzhou* 350002, *China*;
2. *Wuxi Fishery College*, *Nanjing Agricultural University*, *Wuxi* 214081, *China*;
3. *Key Laboratory of Freshwater Fisheries and Germplasm Resources Utilization*, *Ministry of Agriculture and Rural Affairs*, *Freshwater Fisheries Research Center*, *Chinese Academy of Fishery Sciences*, *Wuxi* 214081, *China*)

Abstract: *Opsariichthys uncirostris* is a small, omnivorous freshwater fish with slightly predatory behavior. It has diverged into two subspecies, *O. uncirostris amurensis* (northern China) and *O. uncirostris bidens* (southern China), with distinct physiological adaptations to their respective northern and southern geographic climates. *O. uncirostris amurensis* is characterized by a shorter maturation cycle (precocious maturity), whereas *O. uncirostris bidens* exhibits faster growth rates. With the growing consumer demand for stream fish, aquaculture production has intensified. However, this has led to increased inbreeding, resulting in declining seed quality and disease resistance, which has impeded sustainable industry development. To address this issue, there is an urgent need to develop new strains with superior traits. This study aimed to conduct a comparative morphological analysis of these two subspecies and perform a diallel cross to evaluate heterosis in embryonic development, larval viability, and growth performance. The ultimate goal was to produce a novel hybrid strain that outperforms both parental lines, providing a genetically improved stock to support the high-quality development of the industry. In this study, we measured morphological trait indices of *O. uncirostris bidens* (Minjiang River Population) and *O. uncirostris amurensis* (Songhua River Population). Through path and correlation analyses, the influence of each trait on body weight, and the embryonic development and growth of the offspring of the complete diallel crossing between two populations were evaluated and analyzed. Morphological quantifiable trait analysis showed that the morphological differences between different genders in the two populations of *O. uncirostris amurensis* and *O. uncirostris bidens* were mainly concentrated in aspects such as the overall contour of the fish body, head shape, and fish body size. Among them, the TRL/BL standardized index of female *O. uncirostris amurensis* was the largest (0.47 ± 0.02). The PFL/BL standardized index of male *O. uncirostris bidens* was the largest (0.18 ± 0.01). Stepwise discriminant analysis identified 10 significant traits, leading to a discriminant equation with an overall accuracy rate of 98.33% to distinguish the two populations ($F = 38.881\ X_1 - 53.252\ X_2 - 59.503\ X_3 - 7.545X_4 + 22.466\ X_5 + 22.387X_6 - 20.866\ X_7 - 0.306\ X_8 + 0.228\ X_9 + 0.376\ X_{10} - 6.082$). Correlation analysis showed that the 17 growth traits of the two groups were positively correlated with body weight. Path analysis showed that the correlation coefficient between body weight and body thickness was the largest (0.93). In *O. uncirostris amurensis*, the correlation coefficient between total length and body weight was the largest (0.92). Embryonic development times for offspring from shortest to longest were as follows: self-crossed progeny of *O. uncirostris bidens* (SS, 37 h 28 min), progeny of *O. uncirostris bidens* male × *O. uncirostris amurensis* female (SN, 38 h 6 min), progeny of *O. uncirostris amurensis* male × *O. uncirostris bidens* female (NS, 40 h 57 min), and self-crossed progeny of *O. uncirostris amurensis* (SS, 42 h 8 min). Analysis of the growth differences and mid-parent heterosis of the complete diallel crossing progeny showed the progeny of NS group hybrids exhibited heterosis in body weight and total length at 30, 60, and 90 days after hatching, with superior parent heterosis observed at 30 and 60 days after hatching. The SN group hybrid progeny showed mid-parent heterosis for body weight at 90 days after hatching. The study demonstrated the hybridization between the Minjiang River population of *O. uncirostris bidens* and the Songhua River population of *O. uncirostris amurensis* has certain heterosis, providing a valuable reference for new breed development.

Key words: *Opsariichthys uncirostris*; geographical populations; morphology; heterosis; path analysis

Corresponding author: DONG Zaijie. E-mail: dongzj@ffrc.cn

Funding projects: Fujian Provincial Seed Industry Innovation and Industrialization Engineering Project (2021FJSCZY04); Basic Research Special Fund for Provincial Public Scientific Research Institutes, Fujian Provincial Department of Science and Technology (2021R1014004, 2022R1014004, 2025R1014002); Fujian Provincial Special Fund for Marine Services and High-quality Fisheries Development (FJHY-YYKJ-2022-2-9)