

温度对尖裸鲤胚胎发育及其仔稚鱼生长性状的影响

刘艳超^{①②} 刘海平^{②*} 刘书蕴^③ 刘孟君^④

① 西藏农牧学院 食品科学学院 林芝 860000; ② 西藏自治区农牧科学院 水产科学研究所 拉萨 850002; ③ 西藏自治区拉萨市林周县唐古乡 拉萨 850000; ④ 西藏自治区农牧科学院 畜牧兽医研究所 拉萨 850000

摘要: 采用实验生态学方法研究温度对尖裸鲤 (*Oxygymnocypris stewartii*) 胚胎发育及仔稚鱼生长性状的影响, 旨在掌握温度对其早期发育的影响。结果表明, 随着温度的升高, 胚胎的孵化时间缩短, 发育速度加快。在平均水温 5 °C、8 °C、11 °C、14 °C 和 17 °C 下, 尖裸鲤的胚胎孵化时间分别为 530.78 h、366.12 h、214.22 h、220.63 h、153.95 h, 温度和孵化时间呈幂函数关系, 有效积温在水温为 11 °C 时最低, 为 2 356.4 h · °C。尖裸鲤胚胎不同发育时期在不同温度下的累计时间均呈现指数函数关系。随着温度的升高, 孵化率呈现先降低后升高的趋势, 水温范围在 11 ~ 17 °C 时, 温度系数 Q_{10} 值和 Q_{13} 值最接近 2。尖裸鲤初孵仔鱼全长与温度间呈现三次多项式函数, 全长与温度之间不存在显著性关系; 而初孵仔鱼卵黄囊体积与温度间呈现显著性的二次多项式函数。综合各项指标表明, 尖裸鲤胚胎的适宜孵化水温为 11 ~ 17 °C, 仔稚鱼的适宜生长水温为 14 ~ 17 °C。

关键词: 尖裸鲤; 胚胎; 温度; 生长性状; 仔稚鱼

中图分类号: Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2018) 06-910-14

Effect of Temperature on Embryonic Development and Growth Traits of *Oxygymnocypris stewartii* Larvae and Juvenile

LIU Yan-Chao^{①②} LIU Hai-Ping^{②*} LIU Shu-Yun^③ LIU Meng-Jun^④

① Food Science College, Tibet Agriculture and Animal Husbandry University, Linzhi 860000; ② Institute of Fisheries Science, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa 850002; ③ Tanggu Township, Linzhou County, Lhasa 850000; ④ Research Institute of Animal Husbandry and Veterinary Medicine, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa 850000, China

Abstract: To understand the effect of water temperature on fish embryo development is important for its successful artificial rearing and domestication. Temperature has a great influence on the metamorphosis of fish embryos and larvae. Accordingly, the effects of temperature on embryonic development and growth traits of *Oxygymnocypris stewartii* larvae and juvenile were studied in the laboratory. The fertilized eggs of *O.*

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31560144) 和西藏财政专项 (No. XZNKY-2018-C-040, 2017CZZX004, 2017CZZX003);

* 通讯作者, E-mail: luihappy@163.com;

第一作者介绍 刘艳超, 男, 硕士研究生; 研究方向: 鱼类资源保护及利用; E-mail: yanchaoliu1216@163.com.

收稿日期: 2018-03-30, 修回日期: 2018-06-20 DOI: 10.13859/j.cjz.201806009

stewartii were randomly and averagely divided and raised at different water temperature groups (5, 8, 11, 14, 17 °C), respectively. Morphological measurements included total length, long diameter of yolk and short diameter of yolk volume were measured by a stereo microscope with Nikon Image Analysis system (Nikon SMZ1500). We used one-way ANOVA and regression analysis to analyze the data by the SPSS 21 and Excel 2007 software. Accumulated temperature $K = \text{the time of a certain development stage} \times \text{average temperature}$, hatching rate (%) = number of hatched larvae / number of fertilized eggs $\times 100\%$, fertilization rate = number of fertilized eggs / total number of eggs invested $\times 100\%$, yolk volume = $(4/3)\pi \times (\text{long diameter of yolk} / 2) \times (\text{short diameter of yolk} / 2)^2$, temperature coefficient $Q_{10} = (\text{Incubation time at temperature } T_0 / \text{Incubation time at temperature } T_a)^{10(T_a - T_0)}$. Descriptive statistics was presented as mean \pm standard error, and the significance level was set at $P < 0.05$. The results showed that the hatching time of the embryos was shortened and the development speed was accelerated with the increasing of water temperature. The hatching time of embryo was separately 530.78 h, 366.12 h, 214.22 h, 220.63 h, 153.95 h at different temperatures (5, 8, 11, 14, 17 °C), the relationship between temperature and incubation time was in a power function style (Fig. 2). The minimum accumulated temperature at 11 °C was 2 356.4 h \cdot °C (Fig. 4). The relationships between developmental periods and their accumulative time of *O. stewartii* embryo at different temperatures were all in an exponential function style (Table 2). The hatching rate showed a trend of decreasing firstly and increasing then with the rising of water temperature (Fig. 3). Compared with the Q_{10} , the Q_{13} was closest to 2 when the temperature was 11 - 17 °C (Table 3). Total length of *O. stewartii* larvae at hatching and temperature did not show a significant cubic function, but the relationship between yolk volume of larvae at hatching and temperature was in a significant quadratic function style (Table 4). The results indicated that the suitable temperature for early development of *O. stewartii* embryo is 11 - 17 °C, and the suitable growth temperature for the larvae and juvenile is 14 - 17 °C.

Key words: *Oxygymnocypris stewartii*; Embryo; Temperature; Growth traits; Larvae and juvenile

尖裸鲤 (*Oxygymnocypris stewartii*) 隶属鲤科 (Cyprinidae) 裂腹鱼亚科 (Schizothoracinae) 尖裸鲤属, 多分布在雅鲁藏布江中游各大干支流区域 (西藏自治区水产局 1995)。尖裸鲤属于裂腹鱼类三个等级类群中的高度特化等级 (曹文宣等 1981), 已被列入中国濒危动物红皮书 (乐佩琦等 1998) 和中国脊椎动物红色名录 (蒋志刚等 2016)。

近年来, 许多研究者对尖裸鲤的各个方面挖掘和研究, 主要包括个体生物学 (霍斌 2014)、肌肉营养 (洛桑等 2014)、摄食器官和食性 (季强 2008)、微生物群落结构 (陈美群等 2017)、鱼类养殖 (邵俭 2016)、鱼类调查和保护 (陈锋等 2010) 及染色体多样性 (武云飞等 1999)、标记实验 (Zhu et al. 2017)、

同工酶的比较分析 (魏玉众等 2017)、胚胎发育 (许静等 2011)、基因鉴定 (产久林等 2015) 等等各个方面。

如今, 气候变化已经或正在对全球的生态系统和生物多样性产生显著影响 (Walther et al. 2002)。而青藏高原对全球的气候变化高度敏感 (Liu et al. 2000)。由于适宜生存环境的破坏, 气候变暖可能使高山带的生物或优势物种濒临灭绝或被其他物种所代替 (Klanderud et al. 2005), 生物物候期和物种繁殖行为也因此而发生改变 (Root et al. 2003)。例如, 从 20 世纪 70 年代到 2000 年, 气候变暖使青藏高原色林错裸鲤 (*Gymnocypris selincuoensis*) 的繁殖物候发生了显著变化, 平均每 10 年提前了 2.9 d (Tao et al. 2018)。

全球气候变暖还加剧了生物多样性的波动，特别耐低温的物种会受到威胁（刘洋等 2009）。温度对胚胎细胞体酶系统的活动产生影响，继而影响胚胎发育。研究孵化期水温对鱼类胚胎发育的影响，是人工繁殖和人工驯化成功的重要环节（韦正道等 1997）。水温还对鱼卵和仔稚鱼自身的变态发育有较大的影响（朱鑫华等 1999，张甲坤等 2004）。在早期发育阶段，环境温度胁迫易使鱼类胚胎成活率与孵化率下降，仔鱼畸形率升高，生存活力下降（Liu et al. 2004），从而导致其补充群体数量减少以及资源量下降（冯广朋等 2009）。

因此，从全球气候变化的出发点考虑，识别气候因子的影响并探索温度变化对西藏冷水性鱼类早期发育的影响机制是非常有前瞻性和必要的。本文通过研究温度与尖裸鲤胚胎发育及仔稚鱼生长性状关系，旨在掌握其早期发育阶段对温度因子的响应机制，为评估青藏高原温度变化对尖裸鲤早期发育的影响效应提供基础数据，并为后续的人工规模化繁殖和苗种培育提供基础参考资料。

1 材料与方 法

1.1 材 料

2015 年 3 月至 6 月在西藏农牧学院教学实习牧场将自然成熟的尖裸鲤雌雄亲鱼进行干法人工授精，尖裸鲤采自雅鲁藏布江日喀则江段，雌鱼体重 $(1\,470.5 \pm 163.8) \text{ g}$ ($521.0 \sim 2\,379.5 \text{ g}$, $n = 14$)。为了消除不同母体之间的差异，所有的卵进行混合受精。然后将受精卵分别放入已设定的 5 个温度 ($5 \text{ }^\circ\text{C}$ 、 $8 \text{ }^\circ\text{C}$ 、 $11 \text{ }^\circ\text{C}$ 、 $14 \text{ }^\circ\text{C}$ 、 $17 \text{ }^\circ\text{C}$) 孵化框中，每个孵化框中有约 2 000 粒受精卵，孵化框（高 25.1 cm、长 44.2 cm、宽 30.1 cm）容积为 33.39 L。在整个实验期间，保持水质干净和水温相对稳定。

1.2 胚胎和仔稚鱼的培育

孵化过程中，用增氧泵持续向水槽充气，每天更换经过过滤、充分曝气、沉淀后的地下水，每隔 1 d 换一次水，每次换去原来的 1/2，

水体溶氧为 8.4 mg/L。使用设备为上海海圣控温养殖系统装置，并且每次更换的实验用水均由已经调温的蓄水池提供。每隔 2 h 记录温度变化和发育情况。使用 Nikon SMZ1500 体式解剖镜观察并拍照，观察胚胎发育的各期发育特征，并记录观察胚胎发育至各发育期的时间，用 ToupView 软件测量全长（total length, TL）和卵黄囊体积（yolk volume, YV）等性状。每天 9:00 和 18:00 时对仔稚鱼饲以鸡蛋黄和黏性沉性饲料，并统计胚胎或者仔稚鱼的死亡数。将半数以上个体出现同一发育特征作为该时期的划分标准（许静等 2011）。

1.3 有效积温和温度系数的计算

胚胎发育有效积温计算公式： $K = NT$ ，其中， N 为某一阶段发育所经历的时间（h）， T 为平均温度（ $^\circ\text{C}$ ）。胚胎发育的总积温为各个发育阶段的积温之和。

温度系数 Q_{10} 是温度每升高 $10 \text{ }^\circ\text{C}$ 时胚胎发育速度加快的倍数，该值能够定量表示某温度范围内水温变化对胚胎发育时间的影响（Tazawa et al. 1991）： $Q_{10} = (t_0/t_a)^{10/(T_a - T_0)}$ ，式中， T_0 和 T_a 表示胚胎发育的温度， t_0 表示在温度为 T_0 时孵化所需的时间， t_a 表示在温度为 T_a 时孵化所需的时间。当 Q_{10} 值是或者接近 2 时，其温度范围为胚胎发育的最适范围（黄贤克等 2017）。但事实上，相关研究显示，一些物种胚胎发育温度变化幅度不是 $10 \text{ }^\circ\text{C}$ ，如短蛸（*Octopus ocellatus*）的胚胎发育温度变化幅度为 $5 \text{ }^\circ\text{C}$ ($21 \sim 25 \text{ }^\circ\text{C}$)（董根等 2013）、黄姑鱼（*Nibea albiflora*）胚胎发育温度变化幅度为 $11 \text{ }^\circ\text{C}$ ($18 \sim 28 \text{ }^\circ\text{C}$)（黄贤克等 2017）、半滑舌鳎（*Cynoglossus semilaevis*）胚胎发育温度变化幅度为 $11 \text{ }^\circ\text{C}$ ($18 \sim 28 \text{ }^\circ\text{C}$)（张鑫磊 2006）、黑莓鲈（*Pomoxis nigromaculatus*）胚胎发育温度变化幅度为 $13 \text{ }^\circ\text{C}$ ($18 \sim 30 \text{ }^\circ\text{C}$)（钟全福 2014）、纹缟虾虎鱼（*Tridentiger trionocephalus*）早期发育温度变化幅度为 $9 \text{ }^\circ\text{C}$ ($17 \sim 25 \text{ }^\circ\text{C}$)（冯广朋等 2009）。本研究尖裸鲤胚胎发育温度变化幅度为 $13 \text{ }^\circ\text{C}$ ($5 \sim$

17 °C)。因此为了探寻更为灵活的衡量温度变化幅度的温度系数, 本研究重新定义了 Q_n , $Q_n = (t_0/t_a)^{n/(T_a - T_0)}$, 其中, n 表示实验所设温度梯度的差值, 其他参数描述同 Q_{10} 。判断依据与 Q_{10} 相似, 当 Q_n 值是或者接近 2 时, 其温度范围为胚胎发育的最适范围。

1.4 数据分析与处理

采用 SPSS 21 软件和 Excel 2007 对不同温度下尖裸鲤的胚胎发育总孵化时间、有效积温进行方差分析和作图; 对胚胎发育各发育期和发育时间的关系进行回归分析, 对水温与仔鱼生长性状的相关关系进行回归运算和单因素方差分析 ($P < 0.05$), 并作非线性分析图。

孵化率 = (孵出仔鱼数/受精卵数) × 100%; 受精率 = (受精卵数/投入总卵数) × 100%; 卵黄囊体积 = $(4/3)\pi \cdot (R/2) \cdot (r/2)^2$, 其中, r 为卵黄囊短径, R 为卵黄囊长径 (骆豫江等 2008)。

2 结果

2.1 温度对尖裸鲤胚胎各阶段发育时间的影响

尖裸鲤的胚胎发育时间随着温度的升高而降低。在 17 °C 发育到原肠期的时间最短。在高温下, 胚胎发育过程中多有畸形个体出现, 在低温下, 个别受精卵发育出现停滞不前以致死亡的现象。

不同温度下尖裸鲤胚胎的发育时序 (x , stage) 和从受精卵发育至胚胎发育的每一时期的时间 (y , h) (表 1) 进行回归分析, 两者间均呈现显著性的以 e 为底的指数函数关系 ($P < 0.01$), 并且拟合方程的相关系数 (R^2 值) 较大 (表 2)。其中, 水温 5 °C 组指数函数系数最大, 为 11.54, 水温 11 °C 组和 14 °C 组指数函数系数相差不大, 水温 17 °C 组指数函数系数最小, 为 5.79。

2.2 温度和孵化时间的关系

随着温度的升高, 胚胎的孵化时间缩短, 发育速度加快。在平均水温 5 °C、8 °C、11 °C、14 °C 和 17 °C 下, 尖裸鲤的胚胎孵化时间分别为

530.78 h、366.12 h、214.22 h、220.63 h、153.95 h。尖裸鲤胚胎孵化时间 (H , h) 和孵化水温 (T , °C) 成非线性负相关, 回归方程为 $H = 2655.5T^{-0.99}$, $R^2 = 0.9539$ ($P < 0.01$, $F = 62.07$)。其中, 水温 5 °C 组尖裸鲤孵化时间最长, 水温 11 °C 和 14 °C 孵化时间相差不大, 水温 17 °C 组孵化时间最短 (图 1)。

2.3 水温对孵化率和受精率的影响

水温平均温度在 5 ~ 17 °C 时, 随着温度的升高, 受精率呈现先降低后升高的趋势, 在水温 5 °C 时, 受精率最低, 为 96.69%; 在水温 11 °C 以后, 受精率均达到 100%。水温在 5 ~ 17 °C 时, 尖裸鲤受精卵均可以孵化, 但在 8 °C 时孵化率最低, 为 77.35%, 然后随着温度的上升孵化率呈递增的趋势 (图 2)。整体看来, 孵化率在 5 °C 时最高, 为 93.12%, 分析看来, 可能是由于在温度为 5 °C 下受精率最低致使受精卵数较少, 单位孵化面积密度较低, 从而导致孵化率提高。

2.4 温度和孵化积温的关系及温度系数 Q_{10}

在平均温度 5 °C、8 °C、11 °C、14 °C 和 17 °C 下, 尖裸鲤的胚胎发育过程中所需要的积温分别为 2 653.9、2 928.9、2 356.4、3 088.9、2 617.2 h · °C, 并且总积温在 8 °C 和 14 °C 出现两个峰值, 在 11 °C 出现一个最低值 (图 3)。

为了更好地衡量尖裸鲤胚胎发育温度范围的温度系数, 分别计算了 Q_{10} 和 Q_{13} , 在水温 11 ~ 17 °C 范围内, Q_{13} 值最为接近 2, 为 2.05, 而 Q_{10} 值为 1.73, 与 2 相差甚远。因此, 在本文中, 应用 Q_{13} 值更能准确表达在温度变化幅度为 13 °C 时尖裸鲤胚胎发育的温度系数 (表 3)。

2.5 不同温度下仔稚鱼生长特性比较

2.5.1 初孵仔鱼全长、卵黄囊容积差异性 水温在 5 ~ 14 °C 范围内, 尖裸鲤初孵仔鱼全长和体长随着温度的升高而增长, 但在水温 17 °C 时, 全长长度下降。水温 14 °C 组和 5 °C 组、8 °C 组、11 °C 组均有显著性差异 ($P < 0.05$), 水温 17 °C 组和 5 °C 组、8 °C 组均存在显著性

表 1 不同温度下尖裸鲤胚胎发育各发育期的发育时间

Table 1 Embryonic development of *Oxygymnocypris stewartii* at different temperatures

时期 Stages	不同温度下胚胎的发育时间 The development time of embryo at different temperatures (h)				
	5 °C	8 °C	11 °C	14 °C	17 °C
卵黄周隙最大 Perivitelline space maximum (图版 I : 1)	3.63	4.08	8.54	7.88	6.45
胚盘形成 Blastodisc (图版 I : 2)	8.62	10.70	3.72	3.85	7.19
2 细胞期 2-cell stage (图版 I : 3)	11.27	8.30	10.76	9.91	3.93
4 细胞期 4-cell stage (图版 I : 4)	15.52	10.95	8.17	7.87	8.91
8 细胞期 8-cell stage (图版 I : 5)	18.72	15.74	10.87	10.60	9.93
16 细胞期 16-cell stage (图版 I : 6)	24.05	15.73	15.27	13.95	11.06
32 细胞期 32-cell stage (图版 I : 7)	36.83	19.18	17.10	15.63	7.52
64 细胞期 64-cell stage (图版 I : 8)	34.17	23.14	19.19	17.52	10.25
多细胞期 Multicellular (图版 I : 9)	39.14	21.63	18.35	19.64	13.92
桑椹期 Morula stage (图版 I : 10)	39.33	26.78	21.87	17.25	16.62
囊胚早期 Early blastula stage (图版 I : 11)	41.57	36.53	24.22	21.92	18.96
囊胚中期 Middle blastula stage (图版 I : 2)	64.63	41.62	27.22	31.38	20.80
囊胚晚期 Late blastula stage (图版 I : 13)	122.70	50.75	41.87	31.00	27.07
原肠早期 Early gastrula stage (图版 I : 14)	147.47	75.55	58.52	44.02	31.23
原肠中期 Middle gastrula stage (图版 I : 15)	173.13	93.13	68.17	58.32	42.05
原肠晚期 Late gastrula stage (图版 I : 16)	199.60	109.68	75.65	68.00	47.18
神经胚期 Neurula stage (图版 I : 17)	221.45	118.03	83.85	73.35	51.18
体节出现期 Metameris appearance (图版 I : 18)	241.65	129.88	87.08	75.38	58.07
胚孔封闭期 Blastopore closure (图版 I : 19)	249.65	147.08	97.47	83.65	62.13
眼原基期 Eye original (图版 I : 20)	258.92	108.15	108.43	93.03	67.87
眼囊期 Eye sac formation (图版 I : 21)	282.72	162.02	110.65	99.95	70.37
听囊期 Otocyst stage (图版 I : 22)	289.32	186.58	118.92	109.43	73.00
耳石出现期 Otoliths appearance (图版 I : 23)	313.68	199.15	130.95	97.04	83.45
尾芽出现期 Tail bud appearance (图版 I : 24)	366.43	213.57	136.18	129.90	86.52
眼晶体出现期 Eye lens formation (图版 I : 25)	333.20	220.93	155.28	136.50	89.15
肌肉效应期 Muscular contraction (图版 I : 26)	389.28	232.47	162.97	146.58	96.67
心原基期 Heart original (图版 I : 27)	437.50	249.03	168.25	154.23	99.45
嗅囊期 Sniffing sac formation (图版 I : 28)	449.57	256.92	179.27	161.80	106.98
心搏期 Heart beating (图版 I : 29)	464.22	295.12	217.95	166.87	121.68
血液循环期 Blood circulation (图版 I : 30)	482.98	312.68	194.85	178.15	134.72
肛板期 Anal board (图版 I : 31)	774.73	328.43	274.69	193.20	136.18
尾鳍褶期 Fin fold stage (图版 I : 32)	487.82	505.49	199.93	198.78	140.47
胸鳍原基期 Pectoral fin appearance (图版 I : 33)	515.85	358.62	202.83	212.92	146.35
孵化 Hatched larva (图版 I : 34)	530.78	366.12	214.22	220.63	153.95

表中阴影部分的时间是通过拟合方程计算所得, 其他数据均是通过实验观测所得。

The time of dash area in the table is calculated by the fitting equation, other data were obtained through experimental observations.

表 2 不同温度下尖裸鲤胚胎的发育时序 (x) 和发育时间 (y) 的回归方程

Table 2 Regression equations of embryonic development stages (x) and developmental time (y) of *Oxygymnocypris stewartii* under different temperatures

温度 (°C) Temperature	拟合指数方程 Regression equations	R^2	F	P
5	$y = 11.5400e^{0.1357x}$	0.883 0	218.87	< 0.01
8	$y = 8.2774e^{0.1285x}$	0.935 1	446.66	< 0.01
11	$y = 7.6061e^{0.1157x}$	0.898 6	230.49	< 0.01
14	$y = 7.0343e^{0.1141x}$	0.918 4	270.17	< 0.01
17	$y = 5.7917e^{0.1078x}$	0.917 4	288.74	< 0.01

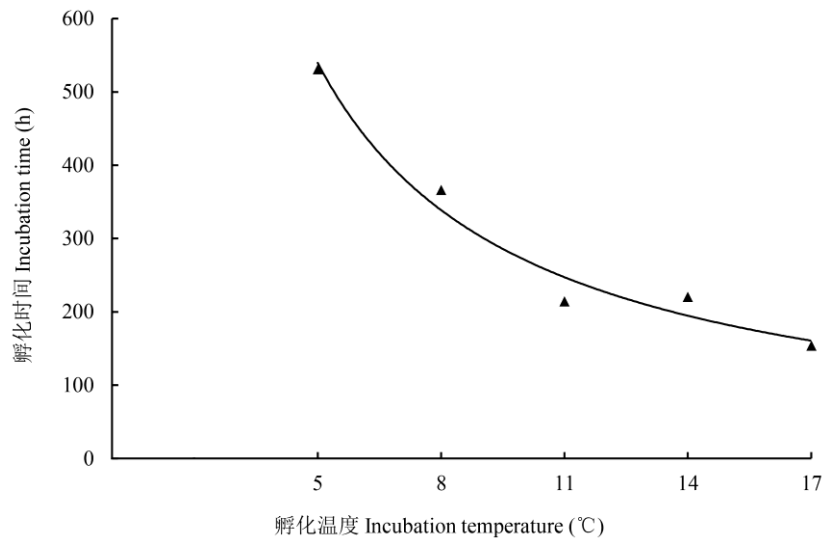


图 1 尖裸鲤孵化时间和孵化水温的关系

Fig. 1 The relationship between incubation time and incubation water temperature

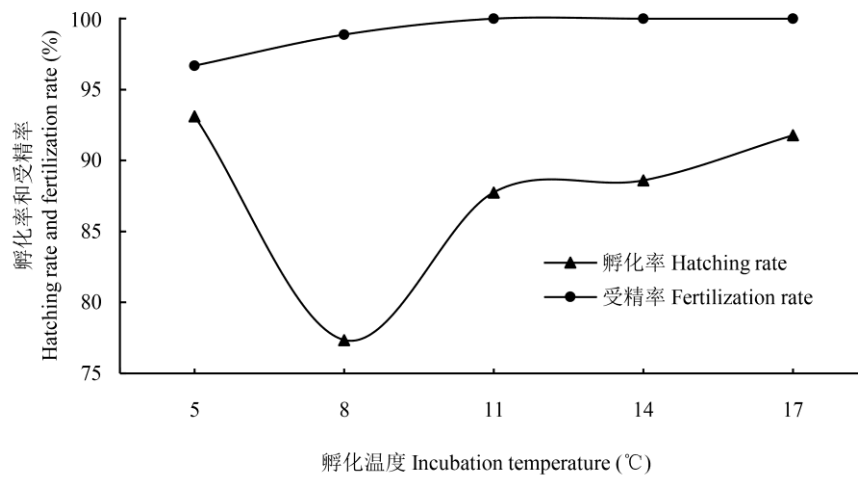


图 2 不同温度下尖裸鲤的孵化率和受精率

Fig. 2 Hatching rate and fertilization rate at different temperatures

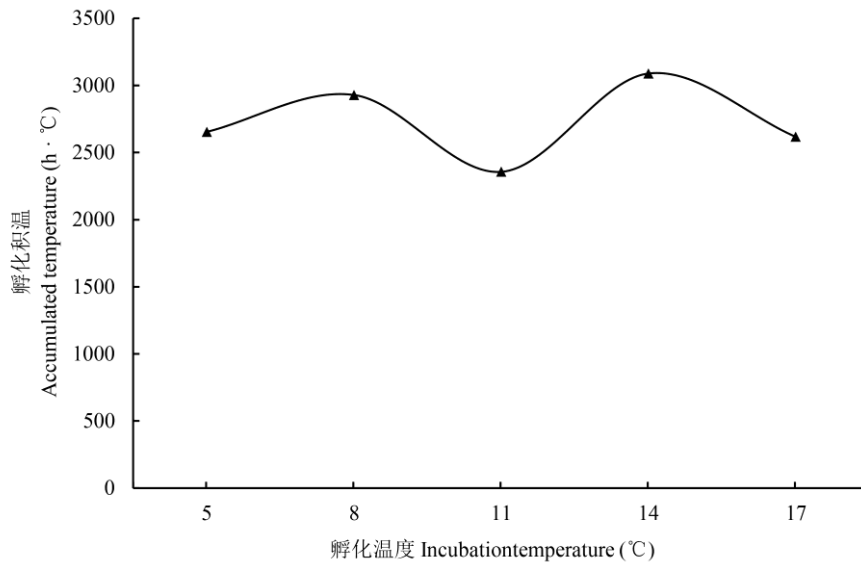


图 3 不同温度下尖裸鲤的孵化积温

Fig. 3 Accumulated temperature of *Oxygymnocypris stewartii* at different temperatures

表 3 尖裸鲤发育温度范围的温度系数 Q_{10} 和 Q_{13}

Table 3 Q_{10} of and Q_{13} embryonic development of *Oxygymnocypris stewartii* at different temperatures

温度 Temperature T_a (°C)	温度 Temperature T_0 (°C)	温度为 T_a 时孵化所需的时间 t_a The time t_a required for incubation (h)	温度为 T_0 时孵化所需的时间 t_0 The time t_0 required for incubation (h)	Q_{10}	Q_{13}
17	14	153.95	220.63	3.32	4.76
	11	153.95	214.22	1.73	2.05
	8	153.95	366.12	2.62	3.50
	5	153.95	530.78	2.81	3.82
14	11	220.63	214.22	0.91	0.88
	8	220.63	366.12	2.33	3.00
	5	220.63	530.78	2.65	3.55
11	8	214.22	366.12	5.97	10.20
	5	214.22	530.78	4.54	7.14
8	5	366.12	530.78	3.45	5.00

差异 ($P < 0.05$)。水温在 5 ~ 14 °C 范围内,尖裸鲤初孵仔鱼卵黄囊体积随着温度的升高呈现下降趋势,在水温 17 °C 时初孵仔鱼卵黄囊体积最小,与 5 °C 组、8 °C 组、11 °C 组均存在显著性差异,其余各组间无显著性差异 (表 4)。

在水温 14 °C 和 17 °C 时,初孵仔鱼全长大

于其他 3 个温度组,而卵黄囊体积小于其他 3 个温度组 (表 4),表明水温在 14 °C 和 17 °C 时,卵黄营养物质能够较好地用于尖裸鲤初孵仔鱼的生长发育。此外,尖裸鲤初孵仔鱼全长 (L , mm) 与温度 (T , °C) 间呈现三次多项式函数,拟合方程为 $L = -0.0161T^3 + 0.5179T^2 - 4.8429T + 21.135$, $R^2 = 0.9978$ ($P = 0.06$),

表 4 不同温度下尖裸鲤初孵仔鱼生长性状比较

Table 4 Comparison of growth traits of *Oxygymnocypris stewartii* larvae at hatching at different temperatures

温度 Temperature (°C)	全长 Total length (mm)	体长 Body length (mm)	肛前长 Length before the anus (mm)	肛后长 Length before the anus (mm)	肛前长/肛后长 Ratio	卵黄囊体积 Yolk volume (mm ³)
5	7.84 ± 0.19 ^{bc}	7.76 ± 0.19 ^{bc}	6.18 ± 0.12 ^b	1.26 ± 0.18 ^{cd}	4.90	6.00 ± 0.20 ^a
8	7.35 ± 0.66 ^c	7.24 ± 0.65 ^c	6.25 ± 0.62 ^b	1.13 ± 0.10 ^d	5.53	6.40 ± 0.24 ^a
11	9.00 ± 1.25 ^{bc}	8.83 ± 1.14 ^b	7.21 ± 0.74 ^{ab}	1.77 ± 0.53 ^{bc}	4.07	6.29 ± 0.97 ^a
14	10.70 ± 0.25 ^a	10.54 ± 0.22 ^b	8.31 ± 0.14 ^a	2.37 ± 0.06 ^a	3.51	5.13 ± 0.89 ^{ab}
17	9.32 ± 0.63 ^{ab}	9.11 ± 0.59 ^a	7.34 ± 0.57 ^{ab}	2.02 ± 0.18 ^{ab}	3.63	3.47 ± 1.13 ^b

同一列中标注不同字母的数据之间有显著性差异 ($P < 0.05$)。

Within the same column, different superscript letters indicate significantly difference ($P < 0.05$).

全长与温度之间不存在显著性关系; 而初孵仔鱼卵黄囊体积 (V , mm³) 与温度 (T , °C) 间呈现显著性的二次多项式函数 ($P < 0.01$), 拟合方程为 $V = -0.041T^2 + 0.6917T + 3.5527$, $R^2 = 0.9971$ 。

2.5.2 尖裸鲤仔稚鱼全长与日龄的关系 通过拟合尖裸鲤仔鱼全长 (L) 和日龄 (D) 的三次多项式函数 (表 5), 尖裸鲤仔鱼全长观测值与拟合模型相关系数值均达到 0.95 以上, 表明 Cubic 生长模型能够很好地估计尖裸鲤仔鱼全长在不同温度下随着日龄增加而展现的生长趋势。尖裸鲤初孵仔鱼全长在水温 5 °C 和 8 °C 相差不大, 随着生长天数的增加, 水温 8 °C 和 11 °C 下的尖裸鲤仔鱼全长生长速度趋向一致, 同这两个温度相比, 水温 5 °C 下仔鱼全长生长速度相对缓慢; 水温 17 °C 下仔鱼全长在 54 d 之前一直保持较快的生长趋势, 在 54 d 后, 稍慢于水温 14 °C 下的仔鱼生长 (图 4)。

3 讨论

3.1 温度对尖裸鲤胚胎发育的影响

鱼类胚胎发育需要在适宜的温度条件下进行, 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 (张培军 1999, 强俊等 2008), 过高或过低的温度往往会抑制鱼类的生长发育, 甚至引起死亡。而温度的影响主要体现在胚胎发育早期停滞不前 (张鑫磊

2006), 胚胎孵化过程中出现畸形而死亡 (唐丽君等 2014), 或者畸形个体勉强孵化出膜, 最终在出膜后很快死亡。

水温直接影响到胚胎的发育时间 (许源剑等 2010), 在一定温度范围内, 鱼类胚胎孵化时间随温度升高而缩短 (戈志强等 2003)。本研究所得温度和胚胎发育的孵化时间呈显著性的负相关幂函数关系, 与云纹石斑鱼 (*Epinephelus moara*) (张廷廷 2016)、日本黄姑鱼 (*Nibea japonica*) (许源剑等 2010)、寡齿新银鱼 (*Neosalanx oligodontis*) (龚世园等 1996a)、泰国斗鱼 (*Betta splendens*) (李岑等 2011) 一致, 不同于呈负相关线性函数的白斑狗鱼 (*Esox lucius*) (韩叙 2010), 亦不同于呈负相关指数函数的大头鳕 (*Gadus macrocephalus*) (卞晓东 2010)。此外, 尖裸鲤卵不同发育时期在各孵化温度下的持续时间能够清晰反应出受精卵在各个发育时期持续时间随水温的变化趋势, 均呈现指数函数关系。在水温 5 °C 组孵化时间达 530.78 h, 而水温 17 °C 组孵化时间为 153.95 h, 反映出尖裸鲤在不同温度下孵化时间差异较大。

低温造成了胚胎细胞代谢和分裂速度的阻滞 (戈志强等 2003), 延迟胚胎的成熟 (韦正道等 1997), 最终影响到孵化率, 温度过高则会影响胚胎细胞的正常分裂 (许源剑等 2010)。水温在 5 ~ 17 °C, 随着温度的升高, 尖裸鲤胚

表 5 尖裸鲤全长 (L) 与日龄 (D) 的回归方程

Table 5 Regression equations of total length (L) and days (D) after hatching of *Oxygymnocypris stewartii*

温度 Temperature (°C)	拟合Cubic模型方程 Cubic function	R ²
5	$L = 0.0006D^3 - 0.0297D^2 + 0.6025D + 8.2305$	0.955 6
8	$L = 0.0005D^3 - 0.0231D^2 + 0.6186D + 7.9691$	0.969 6
11	$L = -0.0002D^3 + 0.0054D^2 + 0.3443D + 9.1358$	0.994 1
14	$L = 0.0007D^3 - 0.031D^2 + 0.7576D + 9.1655$	0.965 7
17	$L = 0.0004D^3 - 0.0236D^2 + 0.844D + 8.9224$	0.990 6

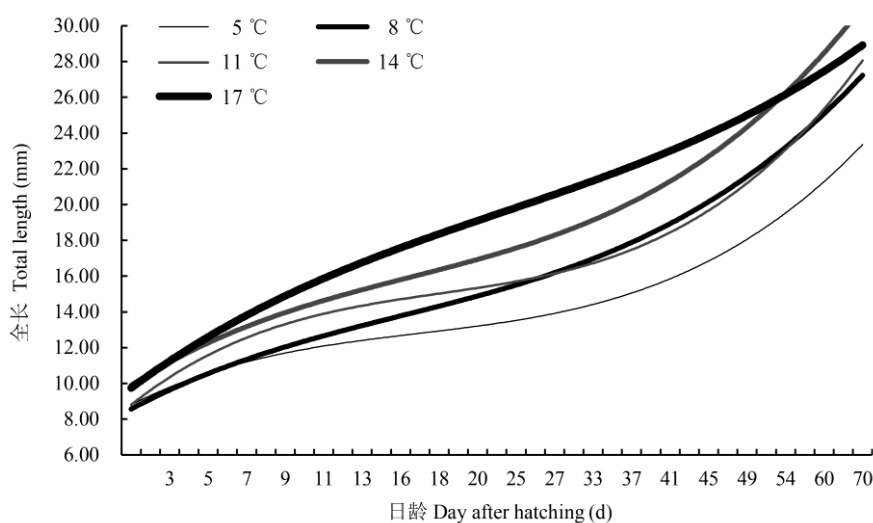


图 4 尖裸鲤全长与日龄的曲线生长模型

Fig. 4 Curve growth model of total length and days after hatching of *Oxygymnocypris stewartii*

胎孵化率呈现先降低后升高的趋势，在水温 5 °C 时，受精率最低，为 96.69%，在水温 11 °C 以上，受精率均达到 100%。对于孵化率来说，尖裸鲤胚胎在水温 5 ~ 17 °C 均可以孵化，但孵化率在 5 °C 时最高，为 93.12%，在 8 °C 时孵化率最低，为 77.35%，然后随着温度的上升孵化率呈递增的趋势，分析看来，可能是由于在温度 5 °C 下受精率最低致使受精卵数较少，以及低温抑制某些细菌类病害或者传染病的发生，从而导致孵化率增加。

综合温度对尖裸鲤胚胎孵化时间、孵化率和受精率以及温度系数 Q_{10} 和 Q_{13} 值的影响结果来看，尖裸鲤胚胎的适宜孵化水温为 11 ~ 17 °C。这与水纹石斑鱼的最适温度为 22 ~

24 °C (张廷廷 2016)，日本黄姑鱼适宜孵化水温为 17 ~ 22 °C (许源剑等 2010) 等均不同。

3.2 温度对尖裸鲤仔稚鱼全长的生长影响

3.2.1 温度对初孵仔鱼全长和卵黄囊体积的影响 在鱼类早期发育阶段过程中，物质营养的转换是一个重大的临界。卵黄囊作为初孵仔鱼生长发育的重要营养物质和能量来源，其消耗和转化对仔鱼的成活及早期形态的正常发育起着关键性作用 (油九菊等 2014)。

温度不同，仔鱼卵黄囊的利用效率也不同 (张晓华等 1999, 李孝珠等 2011)。温度越高，鱼体维持生存消耗能量的速率越快 (Xie et al. 2010)。早期仔鱼的体长与其发育程度密切相关 (张晓华等 1999, 曹振东等 2002)。在

一定范围内，初孵仔鱼体长随发育温度的升高而降低，较高孵化温度下初孵仔鱼体长较短(甘小平 2012)，虽然低温使胚胎发育速率降低并延长了孵化时间，但低温下孵出初孵仔鱼体长较长(Otterlei et al. 1999)。相应地，当水温接近受精卵耐温极限时，卵黄囊由于胚体利用效率低下而导致损失部分增多，从而用于组织生长发育的能量减少，致使孵化出体长较短的仔鱼(Jordaan et al. 2006)。

本文尖裸鲤仔鱼全长与水温之间有着较高相关性的一元三次曲线关系，从5℃到8℃，仔鱼全长下降，从8℃到14℃，仔鱼全长呈现上升趋势，在14℃有最大值($P < 0.05$)。通过分析卵黄囊体积与水温之间显著的一元二次曲线关系，从5℃到8℃，仔鱼卵黄囊体积随之增加，从8℃到17℃，仔鱼卵黄囊体积逐渐下降而全长也相应地增加，说明尖裸鲤仔鱼卵黄囊的利用效率水平并未下降，17℃不是其极限温度；反而在水温5℃时，尖裸鲤仔鱼全长显著低于水温11℃、14℃和17℃三组，其卵黄囊体积显著高于17℃组，与其他三组无显著性差异，说明水温5℃限制了尖裸鲤初孵仔鱼对卵黄囊的利用和生长。

3.2.2 尖裸鲤仔稚鱼全长不同温度水平随日龄的变化 不同鱼类生长的适温范围有所不同，这与其自身遗传特性以及对生活环境的长期适应有关(谢忠明 1993)。尖裸鲤仔稚鱼全长和日龄呈现三次多项式函数，这种函数关系与四指马鲛(*Eleutheronema tetradactylum*) (油九菊等 2014)、美洲黑石斑(*Centropristis striata*) (张廷廷 2016)等一致。早期发育阶段的各种器官系统、生理机能均处于形成、发育和完善过程中，此时对环境因子的变化非常敏感(邓思平等 2000)。本研究中，尖裸鲤各水温组仔鱼的全长均随日龄增加而增加。随着日龄的增加，水温5℃下仔鱼全长生长速度相对缓慢，水温14℃组和17℃组均保持较快的生长趋势，说明水温14~17℃是尖裸鲤仔鱼的适宜生长水温。

3.3 尖裸鲤早期发育研究现状探讨及其资源增殖保护建议

许静等(2011)针对尖裸鲤的胚胎发育、仔稚鱼的发育时序和形态学性状等发育特点进行了详细的研究和阐述。许静等(2011)研究胚胎发育阶段的温度范围是9.8~11.8℃，仔稚鱼阶段的温度范围是11.6~16.8℃，并没有通过设置固定的温度梯度来研究温度因子对其早期发育的影响。而本文是通过设置5个温度梯度来研究其对尖裸鲤胚胎发育及其仔稚鱼生长的影响，进而确定胚胎的适宜孵化温度和仔稚鱼的适宜生长温度。

在一定范围内，水温急剧升高2~3℃不会给人工繁殖造成明显损失，反而因为急剧下降3~6℃会给人工繁殖带来严重损失(唐丽君等 2014)。因此，选择控制温度的孵化和育苗场所对受精卵的孵化至关重要(戈志强等 2003)。在增殖放流时，鱼苗所生活的环境温度必须与放流水域的水温相一致，温差过大会不同程度地影响增殖放流效果(龚世园等 1996a, b)。

因此，在人工规模化培育苗种活动或者科学研究中，建议在尖裸鲤的仔稚鱼期苗种培育阶段温度控制在14~17℃之间，能够较大幅度缩短孵化时间，节省成本。而雅鲁藏布江中游3月份平均水温是6℃左右，水温逐渐上升，7月份平均水温是15℃左右，8月份水温开始下降(魏希等 2015)。所以在增殖放流活动中，苗种培育应考虑到江河相应季节的水温范围，从而避免温度剧烈变化对仔稚鱼的影响。

参 考 文 献

- Jordaan A, Hayhurst S E, Kling L J. 2006. The influence of temperature on the stage at hatch of laboratory reared *Gadus morhua* and implications for comparisons of length and morphology. *Journal of Fish Biology*, 68(1): 7-24.
- Klanderud K, Totland Ø. 2005. Simulated climate change altered dominance hierarchies and diversity of an alpine biodiversity hotspot. *Ecology*, 86(8): 2047-2054.

- Liu X D, Chen B D. 2000. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 20(14): 1729–1742.
- Liu X Z, Xu Y J, Ma A J, et al. 2004. Effects of salinity, temperature, light rhythm and light intensity on embryonic development of *Cynoglossus semilaevis* Günther and its hatching technology optimization. *Marine Fisheries Research*, 25(6): 1–6.
- Otterlei E, Nyhammer G, Folkvord A, et al. 1999. Temperature and size-dependent growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): a comparative study of Norwegian coastal cod and northeast Arctic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(11): 2099–2111.
- Root T L, Price J T, Hall K R, et al. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421(6918): 57–60.
- Tao J, He D K, Kennard M J, et al. 2018. Strong evidence for changing fish reproductive phenology under climate warming on the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 24(5): 2093–2104.
- Tazawa H, Kuroda O, Whittow G C. 1991. Noninvasive determination of embryonic heart rate during hatching in the brown noddy (*Anous stolidus*). *The Auk*, 108: 594–601.
- Walther G R, Post E, Convey P, et al. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879): 389–395.
- Xie X J, Sun R. 2010. The pattern of energy allocation in the southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). *Journal of Fish Biology*, 42(2): 197–207.
- Zhu T B, Gan M Y, Wang X G, et al. 2017. An evaluation of elastomer and coded wire tag performance in juvenile Tibet fish *Oxygymnocypris stewartii* (Lloyd, 1908) under laboratory conditions. *Journal of Applied Ichthyology*, 33(3): 498–501.
- 卞晓东. 2010. 鱼卵、仔稚鱼形态生态学基础研究. 青岛: 中国海洋大学博士学位论文.
- 曹文宣, 陈宜瑜, 武云飞, 等. 1981. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系//中国科学院青藏高原综合科学考察队. 青藏高原隆起的时代、幅度和形式问题. 北京: 科学出版社, 118–130.
- 曹振东, 谢小军. 2002. 温度对南方鲢饥饿仔鱼的半致死时间及其体质量和体长变化的影响. 西南师范大学学报: 自然科学版, 27(5): 746–750.
- 产久林, 姜华鹏, 刘一萌, 等. 2015. CO I 和 16S rRNA 基因在高原裂腹鱼物种鉴定中的应用. *水生态学杂志*, 36(4): 98–104.
- 陈锋, 陈毅峰. 2010. 拉萨河鱼类调查及保护. *水生生物学报*, 34(2): 278–285.
- 陈美群, 李宝海, 周建设, 等. 2017. 尖裸鲤病变死亡后微生物群落结构变化分析. *西南农业学报*, 30(5): 1233–1238.
- 邓思平, 吴天利, 王德寿, 等. 2000. 温度对南方鲢幼鱼生长与发育的影响. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 25(6): 674–679.
- 董根, 杨建敏, 王卫军, 等. 2013. 短蛸 (*Octopus ocellatus*) 胚胎发育生物学零度和有效积温的研究. *海洋与湖沼*, 44(2): 476–481.
- 冯广朋, 庄平, 章龙珍, 等. 2009. 长江口纹缟虾虎鱼早期发育对生态因子的适应性. *生态学报*, 29(10): 5185–5194.
- 甘小平. 2012. 温度对稀有鮰鲫繁殖、胚胎发育和仔鱼生长的影响. 重庆: 西南大学硕士学位论文.
- 戈志强, 朱江, 朱玉芳, 等. 2003. 不同光照、温度对大银鱼受精卵孵化率的影响. *淡水渔业*, 33(5): 23–24.
- 龚世园, 张训蒲, 宋智修, 等. 1996a. 寡齿新银鱼胚胎发育及其与温度的关系研究. *应用生态学报*, (增刊 1): 93–98.
- 龚世园, 张训蒲, 宋智修, 等. 1996b. 近太湖新银鱼胚胎发育与温度的关系研究. *华中农业大学学报*, 15(2): 163–167, 205.
- 韩叙. 2010. 白斑狗鱼人工繁育技术研究. 保定: 河北农业大学硕士学位论文.
- 黄贤克, 单乐州, 闫茂仓, 等. 2017. 黄姑鱼胚胎发育及其与温度和盐度的关系. *海洋科学*, 41(7): 44–50.
- 霍斌. 2014. 尖裸鲤个体生物学和种群动态学研究. 武汉: 华中农业大学博士学位论文.
- 季强. 2008. 六种裂腹鱼类摄食消化器官形态学与食性的研究. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文.
- 蒋志刚, 江建平, 王跃招, 等. 2016. 中国脊椎动物红色名录. 生物多样性, 24(5): 501–551, 615.
- 乐佩琦, 陈宜瑜. 1998. 中国濒危动物红皮书: 鱼类. 北京: 科学出版社, 158–159.
- 李岑, 姜志强, 刘庆坤, 等. 2011. 泰国斗鱼的胚胎发育及温度对胚胎发育的影响. *大连海洋大学学报*, 26(5): 402–406.
- 李孝珠, 常艳利, 康清娟, 等. 2011. 温度对池沼公鱼仔鱼生长发

- 育的影响. 水生态学杂志, 32(2): 96-99.
- 刘洋, 张健, 杨万勤. 2009. 高山生物多样性对气候变化响应的研究进展. 生物多样性, 17(1): 88-96.
- 洛桑, 张强英, 丹增达瓦, 等. 2014. 拉萨河尖裸鲤 (*Oxygymnocypris stewartii*) 肌肉营养组成与分析评价. 西藏大学学报: 自然科学版, 29(1): 8-12, 53.
- 骆豫江, 朱新平, 潘德博, 等. 2008. 高体革仔稚鱼的生长和发育. 水产学报, 32(5): 697-702.
- 强俊, 李瑞伟, 王辉. 2008. 温度对奥尼罗非鱼受精卵孵化和仔鱼活力的影响. 淡水渔业, 38(4): 25-29.
- 邵俭. 2016. 四种高原土著鱼类养殖生物学研究. 武汉: 华中农业大学博士学位论文.
- 唐丽君, 张筱帆, 张堂林, 等. 2014. 水温对鲢早期发育的影响. 华中农业大学学报, 33(1): 92-96.
- 韦正道, 王昌燮, 杜懋琴, 等. 1997. 孵化期温度对松江鲈鱼胚胎发育的影响. 复旦学报: 自然科学版, 36(5): 577-580.
- 魏希, 邓云, 张陵蕾, 等. 2015. 雅鲁藏布江干流中游河段水温特性分析. 四川大学学报: 工程科学版, 47(增刊 2): 17-23.
- 魏玉众, 张桂蓉, 霍斌, 等. 2017. 雅鲁藏布江中游 6 种裂腹鱼乳酸脱氢酶同工酶的比较研究. 淡水渔业, 47(5): 3-8.
- 武云飞, 康斌, 门强, 等. 1999. 西藏鱼类染色体多样性的研究. 动物学研究, 20(4): 258-264.
- 西藏自治区水产局. 1995. 西藏鱼类及其资源. 北京: 中国农业出版社, 114-115.
- 谢忠明. 1993. 淡水良种鱼类增养殖技术. 北京: 中国农业出版社, 445.
- 许静, 谢从新, 邵俭, 等. 2011. 雅鲁藏布江尖裸鲤胚胎和仔稚鱼发育研究. 水生态学杂志, 32(2): 86-95.
- 许源剑, 孙敏, 柴学军, 等. 2010. 日本黄姑鱼胚胎发育及温度对其过程的影响. 浙江海洋学院学报: 自然科学版, 29(6): 544-550.
- 油九菊, 柳敏海, 傅荣兵, 等. 2014. 四指马鲛仔稚鱼发育及生长特征的初步研究. 大连海洋大学学报, 29(6): 577-581.
- 张甲坤, 苏奋振, 杜云艳. 2004. 东海区中上层鱼类资源与海表温度关系. 资源科学, 26(5): 147-152.
- 张培军. 1999. 海水鱼类繁殖发育和养殖生物学. 济南: 山东科学技术出版社, 1-207.
- 张廷廷. 2016. 石斑鱼早期温度、生长与摄食特性及其对高能低氮饲料的适应性研究. 上海: 上海海洋大学硕士学位论文.
- 张晓华, 苏锦祥, 殷名称. 1999. 不同温度条件下对鳊仔鱼摄食和生长发育的影响. 水产学报, 23(1): 91-94.
- 张鑫磊. 2006. 半滑舌鲷胚胎发育及幼鱼营养需求的研究. 青岛: 中国海洋大学硕士学位论文.
- 钟全福. 2014. 黑莓鲈胚胎发育观察及温度对胚胎发育的影响. 福建水产, 36(5): 333-343.
- 朱鑫华, 王云峰, 刘栋. 1999. 温度对褐牙鲷资源补充特征的生态效应. 海洋与湖沼, 30(5): 477-485.

图 版 说 明

尖裸鲤的胚胎发育

1. 卵黄周隙最大; 2. 胚盘形成; 3. 2 细胞期; 4. 4 细胞期; 5. 8 细胞期; 6. 16 细胞期; 7. 32 细胞期; 8. 64 细胞期; 9. 多细胞期; 10. 桑葚期; 11. 囊胚早期; 12. 囊胚中期; 13. 囊胚晚期; 14. 原肠早期; 15. 原肠中期; 16. 原肠晚期; 17. 神经胚期; 18. 体节出现期; 19. 胚孔封闭期; 20. 眼原基期; 21. 眼囊期; 22. 听囊期; 23. 耳石出现期; 24. 尾芽出现期; 25. 眼晶体出现期; 26. 肌肉效应期; 27. 心原基期; 28. 嗅囊期; 29. 心搏期; 30. 血液循环期; 31. 肛板期; 32. 尾鳍褶期; 33. 胸鳍原基期; 34. 孵化。

Explanation of Plate

Embryonic development stages of *Oxygymnocypris stewartii*

1. Perivitelline space maximum; 2. Blastodisc; 3. 2-cell stage; 4. 4-cell stage; 5. 8-cell stage; 6. 16-cell stage; 7. 32-cell stage; 8. 64-cell stage; 9. Multicellular; 10. Morula stage; 11. Early blastula stage; 12. Middle blastula stage; 13. Late blastula stage; 14. Early gastrula stage; 15. Middle gastrula stage; 16. Late gastrula stage; 17. Neurula stage; 18. Metameres appearance; 19. Blastopore closure; 20. Eye original; 21. Eye sac formation; 22. Otocyst stage; 23. Otoliths appearance; 24. Tail bud appearance; 25. Eye lens formation; 26. Muscular contraction; 27. Heart original; 28. Sniffing sac formation; 29. Heart beating; 30. Blood circulation; 31. Anal board; 32. Fin fold stage; 33. Pectoral fin appearance; 34. Hatched larva.

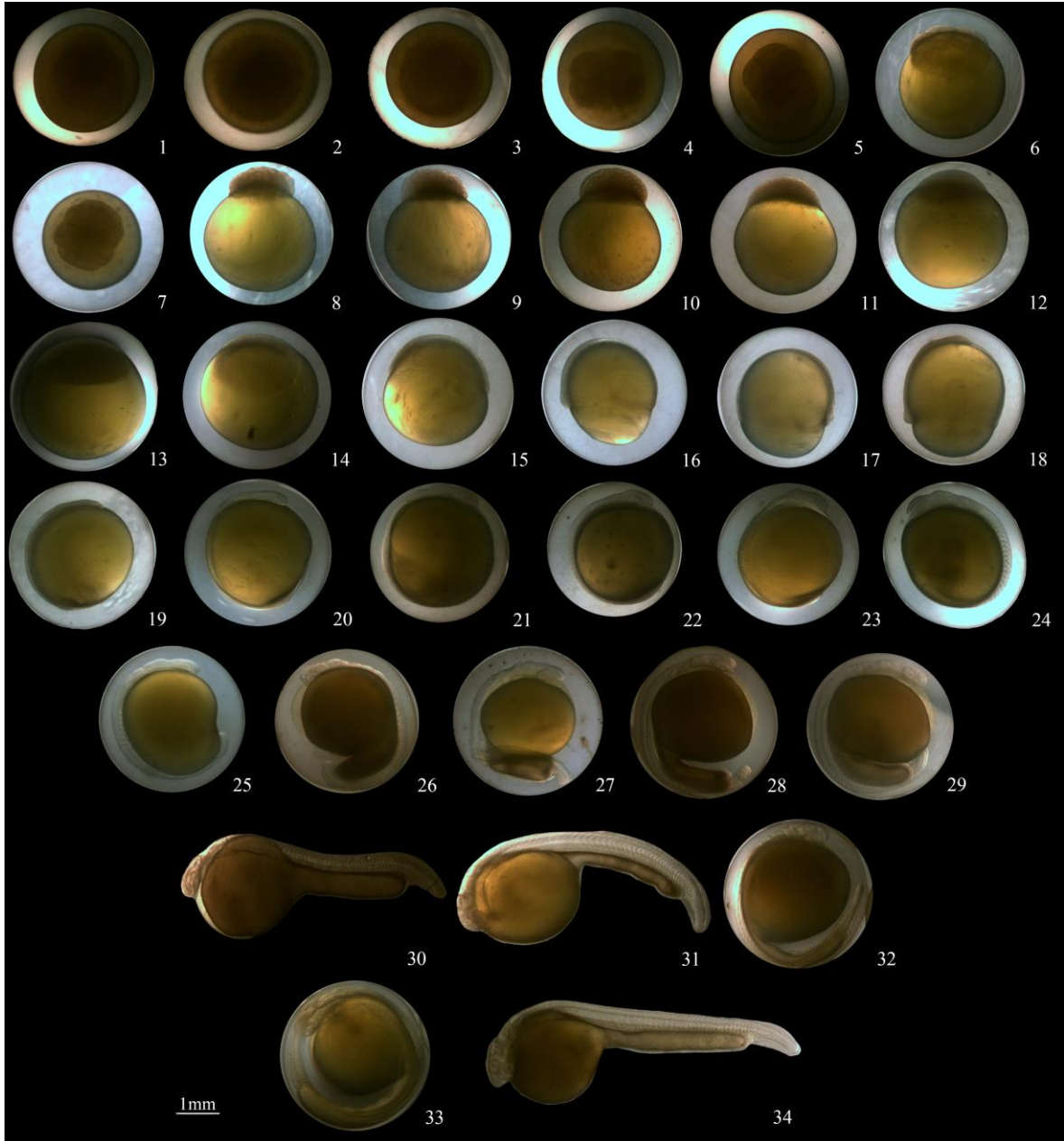
刘艳超等：温度对尖裸鲤胚胎发育及其仔稚鱼生长性状的影响

图版 I

LIU Yan-Chao et al.: Effect of Temperature on Embryonic Development and Growth Traits of

Oxygymnocypris stewartii Larvae and Juvenile

Plate I



图版说明见文后