



华中农业大学

HUAZHONG AGRICULTURAL UNIVERSITY

# 硕士学位论文

MASTER'S DEGREE DISSERTATION

秦岭细鳞鲑早期发育研究

STUDY ON THE EARLY ONTOGENESIS OF  
*BRACHYMYSTAX LENOK TSINLINGENSIS*

研究生: 施德亮

CANDIDATE: SHI DELIANG

导师: 危起伟 教授

SUPERVISOR: PROFESSOR WEI QIWEI

专业: 湿地资源与环境

MAJOR: WETLAND RESOURCES  
AND ENVIRONMENT

研究方向: 濒危鱼类保护

FIELD: CONSERVATION OF  
ENDANGERED FISHES

中国 武汉

WUHAN, CHINA

二〇一二年六月

JUNE, 2012



分类号

密级

# 华中农业大学硕士学位论文

秦岭细鳞鲑早期发育研究

**Study on the early ontogenesis of *Brachymystax lenok*  
*tsinlingensis***

研 究 生： 施德亮

指 导 教 师： 危起伟 教授

指 导 小 组： 危起伟 教授

杜 浩 助理研究员

张 辉 副研究员

专业：湿地资源与环境

研究方向：濒危鱼类保护

获得学位名称：农学硕士

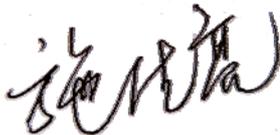
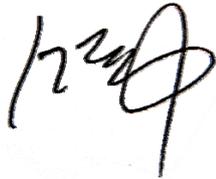
获得学位时间：2012年6月

华中农业大学水产学院

二〇一二年六月



# 华中农业大学学位论文独创性声明及使用授权书

学位论文 是否保密		如需保密，解密时间	年 月 日
<h3>独创性声明</h3> <p>本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得华中农业大学或其他教育机构的学位或证书而使用过的材料，指导教师对此进行了审定。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中做了明确的说明，并表示了谢意。</p> <p>研究生签名：  时间： 2012年 6 月 4 日</p>			
<h3>学位论文使用授权书</h3> <p>本人完全了解华中农业大学关于保存、使用学位论文的规定，即学生必须按照学校要求提交学位论文的印刷本和电子版本；学校有权保留提交论文的印刷版和电子版，并提供目录检索和阅览服务，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。本人同意华中农业大学可以用不同方式在不同媒体上发表、传播学位论文的全部或部分内容，同时本人保留在其他媒体发表论文的权力。</p> <p><b>注：保密学位论文（即涉及技术秘密、商业秘密或申请专利等潜在需要提交保密的论文）在解密后适用于本授权书。</b></p> <p>学位论文作者签名：  导师签名： </p> <p>签名日期： 2012年 6 月 4 日 签名日期： 2012年 6 月 4 日</p>			



## 目 录

摘 要 .....	1
第 1 章 文献综述 .....	7
1.1 鱼类早期生活史简述 .....	7
1.1.1 国内外鱼类早期生活史阶段划分 .....	7
1.1.2 卵的类型、特征及仔鱼分层分布特点 .....	8
1.1.3 鱼类早期摄食及营养 .....	8
1.1.4 影响鱼类早期发育的非生物因素 .....	10
1.1.4.1 水温 .....	10
1.1.4.2 溶氧 .....	11
1.1.4.3 光照 .....	13
1.1.4.4 水质和盐度 .....	13
1.1.4.5 敌害捕食 .....	14
1.2 鱼类视觉器官概述 .....	15
1.2.1 鱼类视觉器官构造 .....	15
1.2.3 鱼类视觉器官研究概述 .....	17
1.2.3 鱼类视觉器官主要功能 .....	17
1.3 秦岭细鳞鲑研究进展 .....	18
1.3.1 秦岭细鳞鲑生物学特征及生态习性 .....	18
1.3.2 中国鲑科鱼类地理分布简述 .....	19
1.3.3 秦岭细鳞鲑物种保护及研究现状 .....	20
1.4 本研究的目 的及意义 .....	20
第 2 章 秦岭细鳞鲑胚胎及仔稚鱼发育研究 .....	22
2.1 前言 .....	22
2.2 材料与方 法 .....	22
2.2.1 实验材料来源 .....	22
2.2.2 实验方 法 .....	23
2.2.3 样品采集与观察 .....	23
2.2.4 孵化和养殖条件 .....	23

2.2.5 发育积温算法 .....	24
2.2.6 数据处理与统计分析 .....	24
2.3 结果 .....	24
2.3.1 秦岭细鳞鲑胚胎发育时序 .....	24
2.3.1.1 受精卵 .....	24
2.3.1.2 卵裂阶段 .....	26
2.3.1.3 囊胚阶段 .....	26
2.3.1.4 原肠胚阶段 .....	26
2.3.1.5 神经胚阶段 .....	27
2.3.1.6 器官形成到破膜阶段 .....	27
2.3.2 秦岭细鳞鲑仔、稚鱼发育 .....	28
2.3.3 秦岭细鳞鲑胚胎发育时间 .....	28
2.4 讨论与分析 .....	28
2.4.1 秦岭细鳞鲑繁殖习性 & 胚胎发育特征 .....	28
2.4.2 影响秦岭细鳞鲑胚胎发育和仔稚鱼生长的因素 .....	30
2.4.2.1 胚胎发育影响因素 .....	30
2.4.2.2 仔稚鱼生长影响因素 .....	32
2.4.3 秦岭细鳞鲑胚胎发育过程中注意的问题及展望 .....	33
第 3 章 秦岭细鳞鲑视网膜早期发育研究 .....	34
3.1 前言 .....	34
3.2 材料与方 法 .....	34
3.2.1 材料来源与处理 .....	34
3.2.2.1 全长、体长、眼径和晶状体直径测量 .....	35
3.2.2.2 单位面积上视锥数量测定 .....	35
3.2.2.3 视网膜上分布的 3 种细胞计数 .....	35
3.2.2.4 眼最小分辨角 (MSA) 计算 .....	35
3.2.2.5 数据处理及图片拍摄 .....	35
3.3 结果与分析 .....	36
3.3.1 秦岭细鳞鲑眼球早期形态学变化 .....	36

3.3.2 秦岭细鳞鲑视网膜主要层次的形态发育 .....	37
3.3.2.1 色素上皮层 (PE) 中黑色素的分布 .....	37
3.3.2.2 光感受细胞的种类及分布 .....	37
3.3.2.3 外核层、内核层及神经节细胞层的发育 .....	37
3.3.3 三种视觉细胞在视网膜上的分布数量及其比值 .....	38
3.3.3.1 分布数量 .....	38
3.3.3.2 数量比 .....	38
3.3.3.3 晶状体直径与最小分辨角 (MSA) .....	40
3.4 讨论 .....	40
3.4.1 秦岭细鳞鲑视网膜结构与发育 .....	40
3.4.2 秦岭细鳞鲑视网膜运动反应 .....	41
3.4.3 视觉器官发育与摄食等行为关系的探讨 .....	42
第 4 章 结论与建议 .....	43
4.1 前言 .....	43
4.2 系统开展秦岭细鳞鲑早期发育各方面的研究 .....	43
4.3 储备野生亲鱼及培育子一代亲鱼实现全人工繁殖 .....	44
4.4 加强秦岭细鳞鲑的保护和管理手段 .....	44
4.4.1 保护物种的栖息地及生境 .....	44
4.4.2 加强水生野生动物保护法规宣传和渔政管理机构建设 .....	44
参考文献 .....	45
图 版 .....	57
图版 I 秦岭细鳞鲑胚胎发育时序图 .....	57
Plate I Development stage of <i>Brachymystax lenok tsinlingensis</i> embryo .....	57
图版 II 秦岭细鳞鲑仔稚鱼发育图 .....	58
Plate II Development of <i>Brachymystax lenok tsinlingensis</i> larvae and juveniles .....	58
图版 III 秦岭细鳞鲑早期视网膜发育图 .....	60
Plate III Development of Retina During <i>Brachymystax lenok tsinlingensis</i> Ontogeny .....	60
图版 IV 秦岭细鳞鲑早期视网膜发育图 .....	62
Plate IV Development of Retina During <i>Brachymystax lenok tsinlingensis</i> Ontogeny .....	62

致 谢.....	63
附录 I 攻读硕士学位期间发表的学术论文.....	65
附录 II 攻读硕士学位期间参加的学术会议及课题组项目.....	65

# 秦岭细鳞鲑早期发育研究

## 湿地资源与环境

2012 届硕士生 施德亮 指导教师 危起伟

### 摘 要

秦岭细鳞鲑 (*Brachymystax lenok tsinlingensis*) 是典型的陆封型冷水性鱼类, 为细鳞鲑一亚种, 为中国特有, 是世界上分布最南的鲑科鱼类, 1988 年被列为国家二级重点保护动物。秦岭细鳞鲑地域分布范围狭窄, 目前仅分布在中国黄河的渭河水系南、北部各支流上游和长江的汉水北侧支流渭水河、子午河上游。由于栖息地环境恶化、人类偷捕现象严重, 导致秦岭细鳞鲑野生资源日益减少, 因此物种保护、资源增殖的研究亟待加强。本文通过捕获野生亲鱼进行人工繁殖, 观察了秦岭细鳞鲑胚胎和仔鱼发育过程, 并研究出膜后仔稚鱼视网膜发育规律, 旨在为秦岭细鳞鲑人工繁殖和苗种培育提供数据支持。本文主要结果如下:

1. 秦岭细鳞鲑的卵为端黄卵, 成熟卵为圆球形, 黄色, 密度大于水, 含大量的卵黄, 未吸水时卵径为 ( $3.81\pm 0.06$  mm), 用生理盐水洗 30 s 后卵径达到最大 ( $4.25\pm 0.05$  mm)。受精卵在  $9.31\sim 12.80$  °C (平均水温为  $11.03\pm 0.03$  °C) 的水温条件下, 整个胚胎发育过程历经 408 h, 所需积温为  $193.35$  °C·d, 分为 6 个阶段 26 个时期, 受精卵阶段 (2.5 h), 卵裂阶段 (12.5 h), 囊胚阶段 (34 h), 原肠胚阶段 (70 h), 神经胚阶段 (24 h), 器官形成至破膜阶段 (264 h)。

2. 刚出膜的仔鱼体长为 ( $9.64\pm 1.03$  mm), 体重为 ( $22.9\pm 2.0$  mg), 体色透明, 肌节明显, 肛突明显, 口已开启, 胸鳍已经展开, 尾鳍出现, 背鳍雏形出现, 脂鳍还未出现, 尚无游泳能力; 第 3 d 的仔鱼背鳍出现, 臀鳍、腹鳍出现雏形, 体表出现少量的黑色素点; 出膜第 5 d 腹鳍和臀鳍界限分开明显, 体表出现大量黑色素; 第 7 d 的仔鱼背鳍, 腹鳍和臀鳍基本成形, 脂鳍雏形出现, 部分仔鱼已上浮; 12 d 后卵黄囊开始消失, 开始由内源性转向外源性营养; 第 46 d 出现幼鲑斑, 体形已经达到幼鱼阶段。

3. 初孵秦岭细鳞鲑仔鱼眼径为 ( $951\pm 50.2$  μm), 占体长的 9.87%, 这个比例随着仔鱼发育生长产生的变化不大 (8.98%~10.44%), 说明秦岭细鳞鲑的眼径相对体长较大; 晶状体直径比眼径为 23.03%~31.18%, 晶状体占眼球的比例较大; 从体长

与全长的变化趋势看，显示秦岭细鳞鲑早期阶段整体生长缓慢，这符合冷水性鱼类的生长特点。

4. 秦岭细鳞鲑视网膜 1 DPH (Day Post-Hatch) 时已经出现薄薄的一层色素上皮层，随着视网膜进一步发育，色素上皮层逐渐增厚。14 DPH 仔鱼视网膜开始有视网膜运动；秦岭细鳞鲑早期阶段视锥细胞出现时间早于视杆细胞，5 DPH 出现视锥细胞，9 DPH 出现少量的视杆细胞，随着秦岭细鳞鲑的生长发育，视锥细胞 (C.) 总体上呈基本不变水平，但略微有下降的趋势，视杆细胞 (R.) 逐渐增多；神经节细胞 (G.) 前期阶段 (9-18 DPH) 下降明显，后阶段的变化趋于平缓降低；随着不断发育，视网膜网络汇聚程度也逐渐增强，该程度在后期更加明显。晶状体直径在 31 DPH 前增加幅度很小，而后迅速增长，最小分辨角的最大值为 20 DPH 时的 0.0461，最小分辨角的最小值在 56 DPH 时的 0.0258。视网膜这种结构是与秦岭细鳞鲑在光线较强，光线变化较大的水质清澈的深潭中相适应，符合秦岭细鳞鲑的山涧溪流的栖息特性。

**关键词：**秦岭细鳞鲑，胚胎发育，仔稚鱼，视网膜，最小分辨角

# Study on the early ontogenesis of *Brachymystax lenok tsinlingensis*

## Wetland Resources and Environment

Graduate Shi Deliang    Supervisor Wei Qiwei

### ABSTRACT

Qinling lenok (*Brachymystax lenok tsinlingensis*), which is endemic to China and distributes in the most southward of the world among salmonidae, is a typical landlocked cold water fish. The species was listed as a Second Class Protected Animal by the national government of China in 1988. *B. l. tsinlingensis* has a narrow regional distribution, centralizing in the tributaries of the Weihe River and Yellow River, as well as in the upper Xushui River and Ziwu River which belonged to Hanjiang, a tributary of Yangtze River. Due to habitat destruction and illegal fishing, the wild population of *B. l. tsinlingensis* has declined markedly. Therefore, the study of species protection and stock enhancement is urgent to be done. In this paper, all of the experimental materials (fertilized eggs, embryos and larva) were collected from the artificial reproduction with the brood wild *B. l. tsinlingensis* which were caught in the National Reserve for *B. l. tsinlingensis* at Longxian county Shanxi Province. We observed the development of embryonic and larval fish as well as retina during *B. l. tsinlingensis* ontogeny to update the knowledge of fish to help the conservation as well as larva cultivation. The main results were as follows:

1. The unfertilized matured egg of *B. l. tsinlingensis* which had plenty of yolk was spheroidal, yellowish, telolecithal. Its density was heavier than water. The egg was immersed in normal saline for 30 s, egg diameter ranged from (3.81±0.06 mm) to (4.25±0.05 mm). The total accumulated temperature of the embryonic development was 193.35 °C·d under the condition of water temperature 9.31~12.80 °C (Mean±SD: 11.03±0.03 °C). We defined six broad stages of embryogenesis (the zygote (2.5 h), cleavage stage (12.5 h), blastula stage (34 h), gastrula stage (70 h), neurula stage (24 h) and organ formation stage (264 h)) which included 26 periods.

2. *B. l. tsinlingensis* larvae were hatching with a body length of  $(9.64 \pm 1.03 \text{ mm})$ , body weight of  $(22.9 \pm 2 \text{ mg})$ , had transparent body, obvious sarcomere and anal tubercle. The larva after hatching had less swimming capability, and its mouth opened. The pectoral fin, tail fin and rudiment of dorsal fin emerged except adipose fin. Three days later, the larva had a little of melanin on the surface of the body and had dorsal fin, rudiment of anal fin and pelvic fin. Boundaries between pelvic fin and anal fin part obviously, amounts of melanin on the surface of the body on the 5 days after hatching. Some of larvae with well-developed dorsal fin, pelvic fin, anal fin and rudiment of adipose fin swim to upper water. The yolk sac began to disappear on the 12 days after hatching, and the larvae shifted from the endogenous to exogenous feeding. Parr marks began to appear 46 days after hatching, when fins of the larvae were the same as young fish.

3. The diameter of eyeball of *B.l. tsinlingensis* at hatching was  $(951 \pm 50.2 \text{ }\mu\text{m})$ , accounted for 9.87% of body length. The ratios (8.98%~10.44%) of eyeball diameter vs. body length didn't change so much comparing with the development of larvae, the result showed that the diameter of eyeball was bigger relative to body length. Lens diameter/eyeball diameter ranged from 23.03% to 31.18%, showing the proportion of lens in the eyeball had a high value. The larvae of *B. l. tsinlingensis* grew slowly according to the trend of body length and total length at early stage, which was in accordance with the characteristic of cold water fish.

4. Retina of *B. l. tsinlingensis* was a filmy pigment epithelium (PE) that would be to thicken as the development of retina on the 1 DPH. There were retinomotor responses in the retina of larvae on the 14 DPH. The cones (C.) and rods (R.) didn't appear until 5 DPH and 9 DPH, respectively. The density of rods increased gradually while that of cones didn't change so much but slightly decreased as the time went on. The density of ganglion cells (G.) declined distinctly at early development stage (9-18 DPH) while reduced gently later. The degree of network aggregation of retina increased gradually accompanying with the development of *B. l. tsinlingensis*. Subsequently, this phenomenon became more obvious. It increased gently before 31 DPH in diameter of lens,

then after it rose dramatically. The maximum and minimum of minimum separated angle were 0.0461 on the 20 DPH, 0.0258 on the 56 DPH, respectively. The retina structure of *B. l. tsinlingensis* was associated with characteristics of its habitat.

**Key Words:** *Brachymystax lenok tsinlingensis*, embryonic development, larvae and juvenile, retina, Minimum Separated Angle



## 第 1 章 文献综述

### 1.1 鱼类早期生活史简述

#### 1.1.1 国内外鱼类早期生活史阶段划分

鱼类生活史 (Life history) 即生命周期, 是指精子与卵子结合直至机体衰老死亡的整个生命过程, 而鱼类早期生活史 (Early life history of fish) 特指从胚胎期、仔鱼期发育到稚鱼期的早期阶段 (殷名称, 1995a)。由于近代养殖业的迅速发展及苗种培育的需求, 涉及卵和仔鱼发育的鱼类早期生活研究成为了鱼类自然资源增殖与保护以及苗种培育的基础 (郑怀平, 1999), 因此国内外对鱼类早期生活史的研究颇为关注。在鱼类早期发育研究方面, 由于研究目的、方法、对象和重点的不同, 不同学者对早期生活史划分具有不同观点。现将目前公认的命名例举如下: (1) 多数学者主张“孵化”作为胚胎和仔鱼的分水岭, 因为孵化前胚胎不具有任何主动避敌能力和其他行为特性, 而在孵化之后相关特性逐渐显现; (2) 1943 年后 Hubbs (1943) 提出将仔鱼分为前期仔鱼 (Prelarva) 和后期仔鱼 (Postlarva), 这个概念一直沿用了 30 年左右, 但之后由于欧美对这两个名字概念模糊而逐渐少用, 改用卵黄囊期仔鱼或早期仔鱼 (Early-stage larva) 代替前期仔鱼, 晚期仔鱼 (Late-stage larva) 代替后期仔鱼; (3) Kendall 等 (1984) 认为, 鱼类早期生活史阶段存在形态、生态和生理变化相当大的两个过渡期—卵黄囊期和变形期仔鱼, 变形期主要指某种器官的有无及位置变更或是身体特征的变化或消失等, 同时还提出将仔鱼进一步分为弯曲前、弯曲和弯曲后三个亚期, 弯曲指的是尾鳍在发育过程中脊索末端向上弯曲的情况。 (4) 某些学者将开口摄食时间作为胚胎和仔鱼的分界线, 此分法主要强调开口摄食这个阶段在鱼类生活史中占有至关重要的地位, 同时承认孵化过程相对不那么重要 (柴毅, 2006)。当仔鱼发育到身体透明等仔鱼期特征消失时, 同时各鳍鳍条基本形成, 便进入了稚鱼期。

### 1.1.2 卵的类型、特征及仔鱼分层分布特点

鱼类的卵主要由卵膜、原生质和卵黄三部分组成，其中卵黄构成了卵的主要部分，是仔鱼摄食之前的营养来源。硬骨鱼类的卵根据形态结构和密度等可以分为三种类型的卵：浮性卵、沉性卵和半浮性卵（殷名称，1995a）。浮性卵（Pelagic eggs）形状较小，色泽透明，该类型的卵经亲鱼产出后浮于水面，随波漂流发育，多见于海水鱼类。多数浮性卵中含有一个或多个油球的脂肪物质，仅用于营养物质的供给。沉性卵（Demersal eggs）形状较大，卵经亲鱼产出之后沉于水底各种地质上发育，常见于淡水鱼类，有些种类的沉性卵产于水中之后会形成黏性以黏着水草或卵砾石上发育，又称黏性卵，如鲤等产的卵；半浮性卵产出后吸水膨胀明显，是原生质和卵膜之间形成较大的空隙，增加了卵的体积，此类型卵在静水中沉于水底，在流动性水中能随水流漂流，如四大家鱼的卵。

受精卵出膜之后便进入仔鱼期阶段，在卵黄囊尚未消失之前的卵黄囊期仔鱼的生活方式主要可以归结为 4 种类型：（1）浮游型：属于海洋鱼类浮性卵，胚胎在卵的较早发育阶段孵出，借助卵黄中含有大量的水分继续保持浮性（Yin et al., 1992），这类仔鱼生活水层呼吸条件较好，仔鱼呼吸血管网不发达。（2）潜伏型：来自产在石砾或沙砾中的沉性卵，仔鱼孵出后潜伏于砾石之间生活。这类仔鱼卵黄囊期较长，具有发达的呼吸血管网，这和他们生活环境含氧条件较差相适应。（3）吸附型：常见于淡水鲤科，此类仔鱼头部具有分泌黏液的黏附器官，孵出后遇到水中水生植物等物体之后，就能黏附上面，形成头朝上，尾朝下方式，在水流中摆动发育，这样不容易被水流冲走，并且改善了呼吸条件。（4）底生型：来自于沉性卵，初孵仔鱼无游泳能力，静止时静卧于水底，早期常有一种鱼体斜向窜向水面，又极快平衡下沉水底的早期游泳模式，此类鱼随着卵黄囊逐步被吸收，仔鱼器官和鳔的出现，仔鱼不断向水体中上层移动。

### 1.1.3 鱼类早期摄食及营养

鱼类早期生活史中不同时期的个体发育伴随着不同的营养摄食类型（Balon, 1986），早期营养阶段包括三个阶段：（1）内源性营养（Endogenous nutrition），该阶段是初孵的仔鱼由于摄食、消化等器官没有发育完全，不具备向外界摄食的条件，

因此较大的卵黄囊则成了他们营养的来源。Balon (1986) 指出, 内源性营养供应决定和改变以后整个生命的变化, 是鱼类早期生活史中最重要的一种营养方式。不同种类的卵细胞供给各种各样大量富含营养物质的卵黄, 而不同物种个体含卵黄数量不同, 如软骨硬鳞鱼类的鲟鱼的卵子属于间黄卵, 卵黄含量较多, 硬骨鱼类的卵子属于端黄卵, 卵黄含量多。胚胎营养供给是决定仔鱼能否孵出的基本原因 (Orton, 1953), 少量的卵黄不足以构建仔鱼最终的表现型, 直到有足够营养来形成仔鱼的最终表现型, 仔鱼在部分生活史中需要经历外在营养获得策略 (Wassersug, 1975)。

(2) 混合性营养 (Mixed nutrition), 这个阶段是卵黄囊快消失到仔鱼初次摄食的一个过渡阶段, 在这阶段里仔鱼的消化、摄食和运动等器官发育完善到足以使仔鱼能成功地摄食外界食物, 否则仔鱼就会进入饥饿状态, 如果饥饿达到了不可逆点, 则会引发大量仔鱼死亡, 饥饿无论对仔鱼还是之后的发育都会产生巨大的不良影响, 因此这个时期对仔鱼的成活率及后面的发育起到重要的作用 (殷名称, 1995b; 郑怀平, 1999), Blaxter 和 Hempel (1963) 首先提出不可逆点 (The Point-of-No-Return, PNR) 来测定仔鱼的耐饥饿能力, 不可逆点指的是当测定的饥饿仔鱼初次摄食率低于最大摄食率一半时, 此时仔鱼尽管还能存活一段时间, 但已虚弱得没有恢复摄食能力了。目前饥饿是作为仔鱼死亡率因素的主要研究焦点之一 (宋昭彬等, 1998; 杨瑞斌等, 2008)。王剑伟等 (1999) 研究稀有鮎鲫 (*Gobiocypris rarus*) 不可逆点为出膜后的 8~10 d, 万瑞景等 (2004) 在水温为 23.0~24.8 °C 条件下, 发现鲢鱼 (*Engraulis japonicus*) 仔鱼的 PNR 为孵化后第 6 d。夏连军等 (2004) 发现黄颡 (*Dentex tumifrons*) 不可逆点出现在仔鱼孵出后第 8~9 d, 半滑舌鳎仔鱼耐受饥饿的时间临界点为孵化后第 10 d (庄志猛等, 2006)。此外, 施氏鲟 (*Acipenser schrenckii*) PNR 出现在 16 日龄 (黄晓荣等, 2007), 中华鲟 (*A. sinensis*) PNR 出现在 14 日龄 (Chai et al., 2011)。(3) 外源性营养 (Exogenous nutrition), 本阶段仔鱼的营养主要通过摄食外界的食物获得能量, 此时的仔鱼各种器官基本发育完全, 并形成了自己的摄食方式, 该方式提供了组织构建、运动和繁殖等的能量, 但不能把通过外界获取食物作为唯一的摄食模式 (Liem, 1980)。

## 1.1.4 影响鱼类早期发育的非生物因素

### 1.1.4.1 水温

鱼类早期发育与各种环境因子都有密切相关, 如水温、溶氧、光照、盐度、水质以及敌害捕食等 (王国恩, 1988)。所有生物都有一个温度耐受范围 (Hokanson, 1977), 而在这个范围内也有适于结构和功能发育的最佳温度 (Rombough, 1997)。鱼类是变温动物, 体温基本随着环境温度的变化而变化, 除了金枪鱼的体温与其周围水温相差达 10 °C 以上, 多数鱼类相差不超过 0.1~1.0 °C, 在适宜的水温范围内, 当水温升高, 鱼的体温也随之升高, 体内的生理过程加快, 这符合范霍夫定律 (温度每升高 10 °C, 生理过程的速度加快 2~3 倍), 因此鱼类生理活动强度与水温有着密切的关系, 如鱼类的胚胎发育速率、摄食强度、消化吸收率、生长率和性成熟时间等都受水温的直接影响 (申玉春, 2008), 尤其是早期发育阶段中的仔鱼阶段对温度的变化特别敏感 (Rombough, 1997)。鱼类个体发育是一个由许多步骤的复杂聚合过程, 并依赖于发育进程中的时机 (Kovac, 2002), 在多数海洋鱼类个体发育的步骤中的时机是可塑性的 (Koumoundouros et al., 2001), 环境的改变会导致这些变化的加速, 尤其是温度的变化, 会对鱼类的胚胎发育 (Heath et al., 1994)、仔稚鱼阶段 (Beacham et al., 1990; Björnsson et al., 2001) 造成改变。Green 等 (2004) 研究温度对珊瑚鱼早期阶段的影响发现, 高温组 (28 °C) 的珊瑚鱼仔鱼相比于低温组 (25 °C) 的仔鱼有较短的仔鱼期, 较快的生长率和更强的游泳能力。

胚胎发育的水温范围随种类不同而不同, 一般这范围不会超越产卵季节和场所的水温变幅, 就多数温水性鱼类来说, 水温范围需要在 10~30 °C, 超过这一个范围即引起发育停滞, 异常或死亡, 根据不同指标, 还可以找出发育温度范围内的适合温度或是最适合温度范围, 如家鱼胚胎发育温度范围为 17~28 °C, 最适温度为 25~27 °C; 鲑科鱼胚胎发育水温极限为 0~16 °C (Peterson et al., 1977)。同时在一定范围内, 温度与饥饿时间呈负相关, 如鲤、鲢、草鱼苗在 20 °C、23 °C、26 °C 和 29 °C 水温下, 50%和 100%饥饿致死时间依次缩短 (王吉桥等, 1993), 如在 25 °C、28 °C、30 °C、31 °C 条件下鳊 (*Siniperca chuatsi*) 从初孵到抵达 PNR 时间分别为 8 d、7 d、6 d、5 d, 随温度升高, 抵达 PNR 的时间逐渐提前 (张晓华等, 1999)。对于种内卵

的发育速度受水温影响最大，一般情况下两者呈正相关，发育时间随水温降低也延长，随水温上升而缩短，在低温环境下，胚胎的这种延缓孵出，有利于度过不良环境，具有生态学适应意义，图 1.1 反应了 11 种鱼在不同温度下胚胎发育时间。

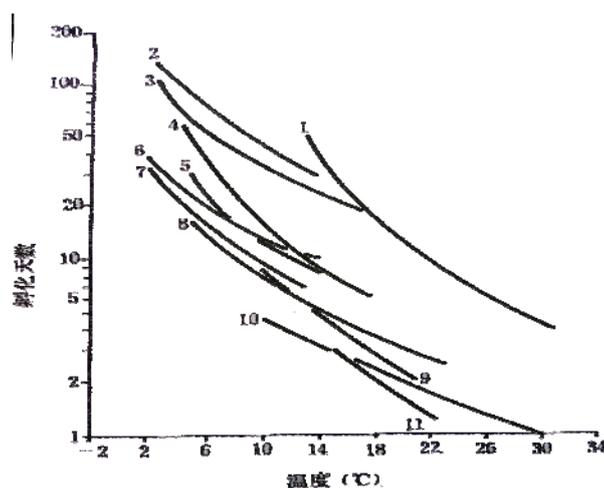


图 1.1 若干硬骨鱼类在不同温度下胚胎发育经历时间 (Blaxter, 1988)

注：1. 斑鲮；2. 溪鱒；3. 虹鱒；4. 胡爪鱼；5. 大西洋鲱；6. 欧洲鲾；  
7. 太平洋鲱；8. 似鳕鲱；9. 鲭；10. 鲮；11. 条纹鲈

Fig.1.1 The Timing of Egg Development at Different Temperature in Some teleosteans (Blaxter, 1988)

Note: 1. *Cyprinodon maculariu*; 2. *Salvelinus fortinali*; 3. *Salmo gairdneri*; 4. *Osmerus eperlanus*; 5. *Clupea harengus*; 6. *Pleuronectes platesa*; 7. *Gadus macrocephalus*; 8. *Enchelyopus cimbrius*; 9. *Scomber soombrus*; 10. *Mugil cephalus*; 11. *Morone saxatilis*.

#### 1.1.4.2 溶氧

在卵发育期，鱼类耐低氧能力最差，因此溶氧水平对于卵的发育和成活起到至关重要的作用。不同鱼类的卵对氧的需求不一样，通常，能在含氧量较低的水环境中发育的鱼卵，大多是沉性卵，而要求含氧量较高的水环境条件下发育大多数是浮性和半浮性卵。随着发育的不断推移需氧量逐步提高，这是鱼卵发育的一个特点，在发育初期对氧的需求较低，而后逐步增加，到发育到心脏搏动，血液循环时，耗氧量显著加大，等到仔胚开始扭动准备破膜这阶段，氧气需氧量达到最大（图 1.2）。大麻哈鱼在孵化早期阶段，极低的溶氧水平会导致大量的畸形苗，从受精到孵化阶

段，氧气消耗量也在逐渐上升，每个阶段的氧气临界水平从早期的 1 mg/L 增长到孵化前期的超过 7 mg/L (Alderdice et al., 1958)。

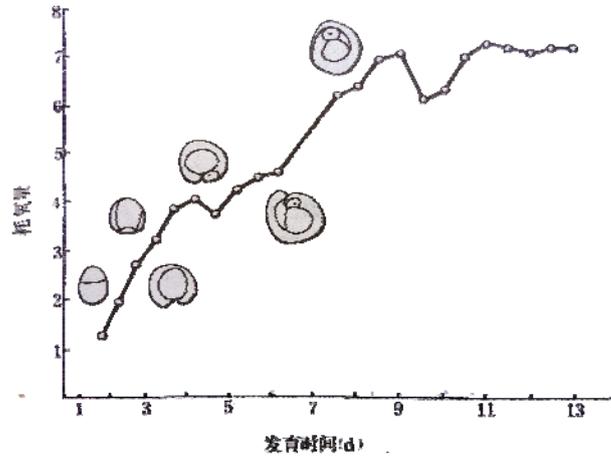


图 1.2 鲱胚胎在发育期间耗氧量的增长图 (纵坐标:  $\mu\text{lO}_2/100$  粒卵; 受精卵在水温  $8^\circ\text{C}$ 、盐度 1.5% 条件下经 15 d 孵出) (Braum, 1978)

**Fig.1.2 The Growth of Oxygen Consumption in Development of Herring Eggs (Y-axis:  $\mu\text{lO}_2/100$  per Egg; 15 d to Hatch at  $8^\circ\text{C}$ , 1.5% Salinity) (Braum, 1978)**

Hamor 等 (1976) 对大西洋鲑的研究发现，溶氧水平影响胚胎发育的时间。Matschak 等 (1997) 研究发现，在  $10^\circ\text{C}$  条件下将氧气增加到空气饱和程度的 150%，胚胎发育时间轻微变短，但将氧气水平降低至空气饱和程度的 50%，胚胎发育的时间将明显增长，同时氧气的水平可以影响孵化时候的存活率，在高温组 ( $10^\circ\text{C}$ ) 下氧气水平为空气饱和度的 30% 时，基本全部孵化失败，当氧气水平提高至空气饱和程度的 200% 时，该组的胚胎全部正常出膜。Matschak 等 (1998) 研究了温度和溶氧两者对虹鳟在胚胎过程中肌肉细胞结构的影响，两者之间有重要的关系，在  $10^\circ\text{C}$  下增加溶氧浓度会造成纤维长度的增加，而在低温下溶氧浓度的降低会减少纤维细胞的数量。方耀林 (1991) 对团头鲂胚胎发育耗氧量的研究发现，在  $23\sim 24^\circ\text{C}$  条件下，团头鲂胚胎耗氧量随发育阶段进行表现出交替升降但总体逐渐升高的特征，其中在原肠期和出膜期的好氧比增长最快，反应了这两个时期的团头鲂胚胎新陈代谢最旺盛。由于鱼类胚胎发育所需的氧气是通过自由扩散得到，因此在鱼卵发育环境中要有一个流水环境，保证氧气的正常供给，这也是胚胎能正常发育、孵出的基本条件之一。

### 1.1.4.3 光照

不同鱼类要求的光照条件不同，有些鱼类的胚胎适应在光线差的深水层，有些还专门在极黑暗的底质内避光发育，此种类型的胚胎持续的光照一般会延缓甚至导致其死亡，如大麻哈鱼；而多数浮性卵光线充足条件下才能正常发育，如光线不足，会使胚胎发育延缓（殷名称，1995a）。光照对海水鱼的影响主要在孵化期改变上，有些学者认为未孵化的仔鱼感受光照的刺激从而大量分泌（或停止分泌）孵化酶（一种蛋白水解酶），这种酶能使卵壳破裂，从而使仔鱼孵出（王宏田等，1998）。Östholm（1987）对大西洋鲑的研究发现，仔鱼的松果体可能是光照感受器，光照周期、光照强度、光照波长对于海水鱼的孵化都有影响，影响的结果与鱼的种类有关。对于海洋鱼类，适当增长光照时间，将有利于幼鱼的生长，这主要是因为大多数海洋鱼类摄食主要依靠视觉器官进行的，在某些情况下，比如在尖吻鲈的研究中发现，过度强烈的光照将会对仔鱼造成损伤，而低强度光照，可有效提高仔鱼的成活率。

### 1.1.4.4 水质和盐度

鱼的一生都在水中生活，因此水质关系到鱼类是否能健康生长。在自然条件下，受过工业污水和农药污染过的水质，导致水体中化学物质、重金属离子超标以及pH值偏低或偏高，都会造成鱼卵不能正常发育，仔鱼不能正常存活。pH是直接影响鱼类生长与发育的主要因素之一，如果pH过高或过低，会引起水中一些化学物质的含量发生变化，甚至可能转变成一些有毒物质，对鱼类的生长和浮游生物的繁殖不利，同时还会抑制光合作用，影响水质和水中的溶氧状况，妨碍鱼类呼吸（成日至，2004）。在胚胎发育中pH过高会导致卵膜提早溶解，pH过低会使卵膜软化，失去弹性，两者都会导致胚胎的正常发育。Faris等（1987）研究无鳞甲三刺鱼仔鱼在不同pH梯度下存活率，发现pH为6.5时存活率最高。强俊等（2009）通过研究不同梯度的pH对奥尼罗非鱼的影响发现，仔鱼生存的适宜pH范围为6.10~8.15，仔、稚鱼培育适宜pH范围为7.10~7.15。

海洋和淡水鱼类的卵都有各自适应不同的盐度范围。大多数海洋鱼类卵和仔鱼来讲，盐度要求一般为1.2%~3.5%。一般的，淡水鱼的卵随着水体盐度升高，死亡率增大；海水鱼类卵随着水体盐度下降，死亡率增大。同时盐度的剧烈变化对发育

阶段的任何一个时期都是不利的。有关盐度对胚胎发育和仔鱼生长影响国内外均有不少的报道, Vetemaa等(1996)研究盐度对梅花鲈胚胎发育影响发现, 盐度达到 $5 \times 10^{-6}$  mg/L时, 胚胎发育良好, 在原肠胚形成时死亡率很低 (<5%), 当盐度达到 $6 \sim 8 \times 10^{-6}$  mg/L时, 原肠胚形成时死亡率增加, 盐度达到 $9 \sim 11 \times 10^{-12}$  mg/L, 绝大多数胚胎在原肠胚结束时就死亡。木云雷等(2005)对大菱鲆稚鱼盐度适应研究发现, 盐度为2.8%和3.2%试验组大菱鲆稚鱼存活率最高, 120 h内为100%和92.5%; 盐度为1.2%和4.0%试验组存活率最低; 柳学周等(2004)对半滑舌鳎的研究发现, 其胚胎发育的适宜盐度为2.5%~3.5%, 在此范围内孵化率都可达88%以上, 若盐度低于2.0%或高于4.0%孵化率会明显降低, 同时初孵仔鱼畸形率会随之升高。孙丽华等(2006)对军草鱼的胚胎和仔鱼研究发现, 受精卵孵化最适合盐度为2.9%~3.8%, 仔鱼生长最适合盐度为2.6%~3.4%; 王涵生等(2002)对赤点石斑鱼研究发现, 受精卵孵化适合盐度为2.4%~3.8%, 此范围的出膜致畸率最低。

#### 1.1.4.5 敌害捕食

20世纪80年代, 敌害捕食开始被假定为鱼类早期生活史阶段自己死亡的最重要因素之一, 从而决定着种群补充量的变动(Hunter et al., 1984; Bailey et al., 1989; 殷名称, 1996)。鱼类和无脊椎动物如肉食性桡足类(*Copepods*)、枝角类(*Cladocera*)是捕食卵和仔鱼的主要生物, 桡足类、枝角类不仅可以直接摄食鱼卵, 还能通过他们的附肢刺破卵膜吸允鱼卵和仔胚的营养。一些淡水鱼类主要在产卵季节以捕食鱼卵为饵料对象, 如缪学组等(2005)解剖40尾体长12 cm的黄颡鱼, 发现其胃内含卵平均每尾127粒, 最多一尾高达451粒。捕食者捕食鱼卵和仔鱼主要取决因子有: (1) 亲鱼产卵行为影响到敌害生物对其卵和仔鱼的侵袭, 如许多产浮性卵的海洋鱼类在晚间产卵, 降低减少白昼活动的浮游动物对卵的侵害程度。(2) 鱼卵没有主动避敌能力, Yin等(1987)发现仔鱼的方向性避敌行为是在初次进食之后才形成的, 仔鱼的避敌游泳速度和维持这种游泳速度的能力和时间, 以及感觉器官和运动器官的发育状态, 都随着仔鱼的发育和生长逐渐改善(Williams et al., 1996; Sugisaki et al., 2001)。仔鱼期是一个快速、不断变化的阶段, 最明显的变化是形态学的变化, 如有结构的完善、新特征的形成以及其他无用结构的退化(Moser et al., 1984; Fuiman et al., 1994), 这些改变在形式上修正和提高了仔鱼在捕食环境或是其他活动区域的功能。

能和能力 (Osse, 1989), Bishop等 (1992) 研究发现棘鱼仔鱼 (孵化后<30 d) 由于捕食者的存在而减少饵料摄入, 捕食者造成的危险性的程度来决定摄入量, 同时他们发现仔鱼觅食效率随着仔鱼相对于捕食者的体长的增长而变高, 棘鱼仔鱼具有预测捕食者带来的威胁以及伴随产生的如何应对威胁的相应行为。Levy (1990) 对红大麻哈鱼 (*Oncorhynchus nerka*, *Salmonidae*) 稚鱼研究得出昼夜垂直迁移中的红大麻哈鱼稚鱼能在觅食、躲避捕食者和能量运用三者之间的权衡做出一个优先的行为妥协策略。Shepherd等 (2000) 对美洲拟庸鲈研究发现日龄影响躲避速度和躲避总位移, 逃避速度在出膜期时有一个相对最大值, 随后变小, 躲避位移在出膜后第3~4 d达到最大。(3) 饥饿对仔鱼避敌能力的影响, 敌害生物一般会选择捕食那些个体极小又非常虚弱的仔鱼, 因此, 如果在自然条件下仔鱼的饵料不足, 将会延长早期生活史阶段 (Fuiman et al., 1994), 延长仔鱼摆脱捕食者的时间 (Atkinson, 1996)。行为学研究表明, 鱼类擅长于食物和捕食者之间的权衡 (Milinski, 1993)。

## 1.2 鱼类视觉器官概述

### 1.2.1 鱼类视觉器官构造

真骨鱼类眼的发生与其他脊椎动物基本相似, 是由胚胎间脑两侧凸出的眼泡和同眼泡相对的外胚层形成的晶体板两个原基共同发育而来, 是所有感觉器官中出现最早的 (楼允东, 1996)。鱼眼由眼球和辅助器官构成, 其中眼球由眼球壁 (纤维膜、血管膜和视网膜) 和眼球内容物 (水状液、晶状体和玻璃体)。鱼类的晶状体很坚实, 没有弹性, 不能改变形状, 所以鱼眼视力的调节是通过改变晶状体与视网膜之间的距离来完成的。硬骨鱼类依靠晶状体收缩肌的收缩, 使晶状体后移, 缩短晶状体与视网膜间的距离 (林浩然, 1998), 利用视觉摄食的鱼类一般生活于水体中上层, 鱼的活动性随照度的增加而增加, 这些鱼类归结为“视觉鱼类” (严新安, 2009)。鱼眼视网膜是产生视觉作用的部位, 视网膜是高度分化的神经组织, 具有很强的感光作用, 一般把视网膜的结构主要分为四层 (图 1.3), 从外到内是色素上皮细胞、视细胞、双极细胞、节细胞, 其中视细胞分为视杆细胞 (Rod cell) 和视锥细胞 (Cone cell), 视杆细胞接纳光线强弱, 司光觉, 光敏性高, 可以辨别物体的轮廓特征; 视锥细胞接纳光波长短, 司色觉, 有辨色和精细分辨的能力, 但必须在亮光视觉条件

下才能起作用。硬骨鱼类的眼对光亮和黑暗的适应，大部分是通过视网膜色素和视觉细胞运动来完成的(Bond, 1979), 在光线较强时(明适应), 视网膜色素上皮(Retina pigment epithelium, RPE) 的黑色颗粒移向视细胞, 而视杆细胞伸长, 外节移入色素区; 在光线较弱时(暗适应), 色素上皮被拉回, 而视杆细胞的收缩部分将他们拉开, 使之暴露(图 1.4)。色素和视细胞的移动需要一定的时间, 如大麻哈鱼对亮适应需

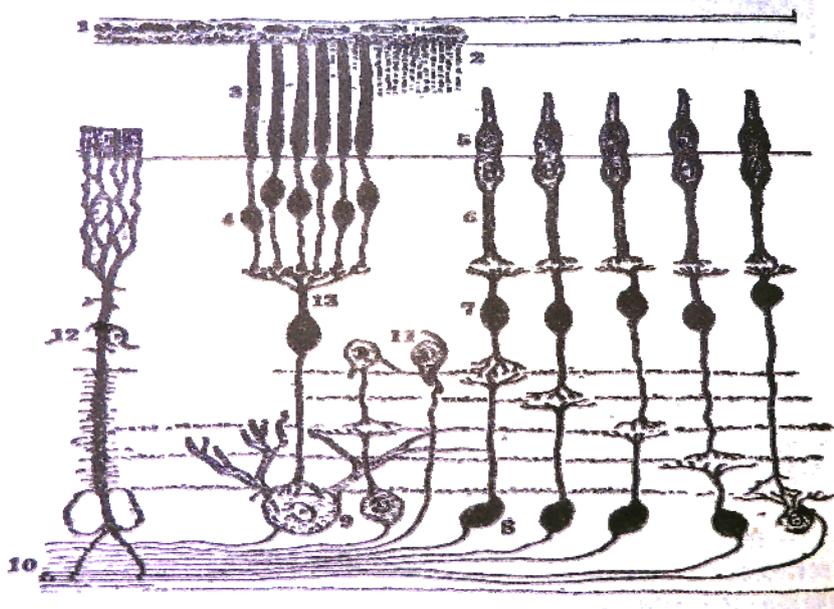


图 1.3 视网膜的四层细胞示意图 (楼允东, 1996)

注: 1. 色素上皮; 2. 色素上皮突起; 3. 视杆; 4. 视杆细胞的核和纤维; 5. 视锥; 6. 视锥纤维; 7. 与视锥细胞联系双极细胞; 8-9. 神经节细胞; 10. 神经节细胞的轴索; 11. 无长突细胞; 12. 苗勒氏纤维; 13. 与视杆细胞联系的双极细胞

Fig.1.3 Four Cell Layer of the Retina (From Lou, 1996)

Note: 1. Pigment Epithelium (PE); 2.Processus of PE; 3. Rods; 4. Nucleus and Fibre of Rods; 5. Cones; 6. Fibre of Cones; 7. Bipolar Cell Contact to Cones Cell; 8-9. Ganglion Cell; 10. Axon of Ganglion Cell; 11. Amakrine; 12. Muller's Fibers; 13. Bipolar Cell Contact to Rod Cell

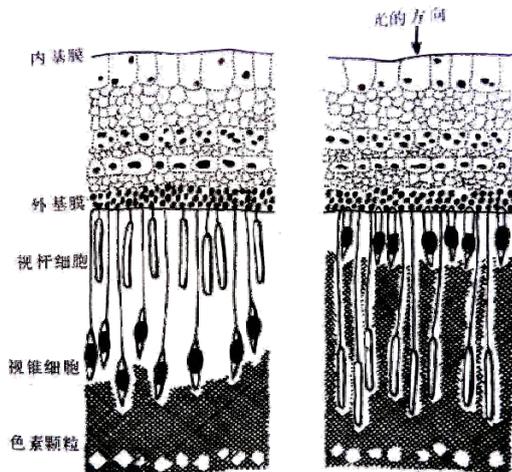


图 1.4 视杆、视锥和色素颗粒细胞在硬骨鱼类视网膜中的移动 (左: 暗适应; 右: 明适应) (殷名称, 1995a)

Fig.1.4 Movement of Rods, Cones and Pigment in Retina of Teleostean (Left, Dark-Adapted. Right, Light-Adapted) (From Yin, 1995a)

要 30 min 左右，对暗适应约需 1 h，而且明适应一般无潜伏期，暗适应通常有潜伏期 (Ali et al., 1975)。因此，在昼夜不同生态条件下，鱼类对光的敏感性是有差别的，这也表明鱼类对光敏感性的差别是与生态条件相联系的，是鱼类长期适应特定环境的结果。

### 1.2.3 鱼类视觉器官研究概述

国外对鱼类视觉器官(视网膜)研究开始较早，如 Ali (1959) 对大西洋鲑幼鱼的眼睛结构和视网膜运动进行研究；Blaxter 等 (1963) 运用传统组织学对鲱的视网膜发育和视网膜运动进行研究；Kaneko (1970) 对金鱼视网膜上的水平细胞、双极细胞和无长突细胞的形态学结构和特征进行研究；Ahlbert (1973) 对鲈鱼幼鱼的视网膜中的双锥细胞的发育进行描述；Ahlbert (1976) 同时研究了大西洋鲑和河鳟视锥结构与他们食性之间的关系。Pankhurst (1984) 对欧洲鳗仔鱼和稚鱼的视网膜发育进行研究；Moorma (2001) 对斑马鱼的视觉器官发育进行系统研究；Padrós 等 (2011) 研究了舌鳎眼球的组织和形态学发育。国内对鱼类视网膜发育报道相对较晚，如魏开建等 (1996,1997) 采用组织学分别对鳊鱼视网膜发育和乌鳢早期视网膜发育进行研究；柴毅等 (2007) 对中华鲟视网膜发育和趋光性进行研究；胡先成等 (2007) 对河川沙塘鳢视觉器官的发育及其与摄食的关系进行研究；马爱军等 (2007) 对半滑舌鳎仔稚鱼视网膜结构和视觉特性进行研究。

### 1.2.3 鱼类视觉器官主要功能

眼睛作为鱼类的光感受器 (photoreceptor) (林浩然, 1998)，在多数种类中，鱼类的视觉在摄食，集群，繁殖，垂直移动，洄游，躲避敌害等活动中起着重要的信息传递作用 (Olla et al., 1990; 柴毅等, 2009)，能有效的对猎物定位和侦查捕食者 (Browman et al., 1990; Vera et al., 2009)，因此鱼类的各种行为反应的形成都与视觉有关 (殷名称, 1995a)。视觉在鱼类早期生活史中发挥重要作用 (Miller et al., 1993)，在对早期阶段的西伯利亚鲟研究发现，光线作为一个重要的因素来刺激卵黄期仔鱼，影响其对水流的反应、活动模式和集群行为的发育来影响仔鱼的分布、恢复和存活 (Gisbert, 1999)。在个体发育中随着鱼类视觉灵敏度不断提高 (Otten,

1980), 鱼类辨别潜在的捕食者能力不断增强, 被捕食的机率不断减少, 捕食其他生物概率增加 (Rosenthal et al., 1971; Confer et al., 1975)。不管鱼类捕食采取捕食快速游动的猎物或是慢速游动的猎物或是游游停停的猎物类型, 视觉总是参与估算与实验中猎物的相遇比率 (Gerritsen et al., 1977), 因此增加视觉灵敏度可以提高捕食成功率和降低挨饿的概率。

### 1.3 秦岭细鳞鲑研究进展

#### 1.3.1 秦岭细鳞鲑生物学特征及生态习性

鲑科鱼类 (Salmonidae) 属于鲑形目 (Salmoniformes)、鲑亚目 (Salmonoidei), 一般认为, 秦岭细鳞鲑是细鳞鲑的一亚种 (李思忠, 1966), 为我国所特有, 属于局部分布的陆封型鲑, 俗称五色鱼, 梅花鱼。

秦岭细鳞鲑体长纺锤形, 稍侧扁, 体高为体宽 1.48~2.08 倍。主要特征是背鳍短 (鳍条在 17 以下), 有脂鳍, 侧线完全, 体被圆鳞, 头部无鳞, 口裂大, 齿锥形, 最后一椎骨上翘, 鳃盖膜分离且不分喉峡, 幽门盲囊 11~210 个 (孟庆闻等, 1989)。

秦岭细鳞鲑细鳞鲑为冷水性鱼类, 多栖息于水温较低、水质清澈的流水中。据报道 (侯峰, 2009), 秦岭细鳞鲑适宜水温为 9~22 °C, 在 0 °C 左右的水温也能活动, 忍耐最高极限水温为 25 °C; 仔鱼喜欢潜伏在砂砾空隙之间, 不常游动; 对酸碱度 (pH 值) 适应范围为 5.75~7.8, 致死上、下限为 8.5 和 4.3。溶氧含量一般要求在 6 mg/L 以上 (齐子鑫等, 2006)。性成熟时间为 3~5 龄, 4 龄以上自然条件下产卵期在 4 月中旬至 6 月, 水温为 4~12 °C。自然情况下产卵期为每年春、夏季 (3~6 月份), 自主河道下游游至含有沙砾底质的上游主河道或是支流进行繁殖, 9~11 月份自上游洄游到主河道的下游 (含深潭或石缝) 进行越冬 (任剑等, 2004)。秦岭细鳞鲑是肉食性鱼类, 喜欢摄食落入水中的萤火虫、瓢虫、牛虻、蜻蜓幼虫等昆虫和水中小鱼、水生植物、水生昆虫等 (李思忠, 1966), 特别是在产卵后具有跳出水面摄食在水面飞行的昆虫。该鱼每天食欲最旺的时间是早晨和傍晚, 水温 10 °C 左右时为食欲旺盛期, 在冰下也不停止索食。

### 1.3.2 中国鲑科鱼类地理分布简述

本科鱼类为北半球定居性和溯河洄游性鱼类，具有强冷水性特征，起源于欧亚北寒带，是第四纪冰川期南迁到中国的种类，是重要的经济鱼类（李思忠，1984）。我国有8属，17个种和亚种，分布水系有东北的黑龙江、鸭绿江、图门江，河北的滦河、潮河上游、长江上游的岷江和大渡河，陕西秦岭太白山的仰天河和黑河，黄河渭水流域，新疆的额尔齐斯河、布尔津河，台湾大甲溪等水系（图 1.5）。而细鳞鲑属产于日本、朝鲜和我国，已知有2种，我国只有细鳞鲑（*Brachymystax lenok*）1种。分布于黑龙江、鸭绿江、松花江、图门江滦河、潮河、黄河、长江以及新疆的额尔齐斯河水系，秦岭地区主要分布在渭河和汉水北侧的支流。

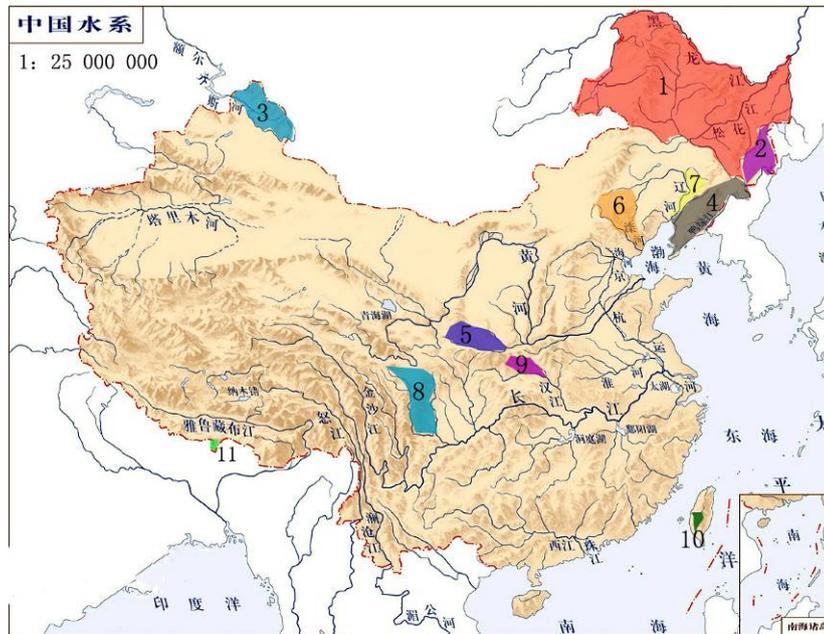


图 1.5 中国鲑科鱼类分布图（仿李思忠，1984）

注：1.黑龙江水系 2.图门江与绥芬河水系 3.额尔齐斯水系 4.鸭绿江水系 5.渭河上游（黄河水系） 6.滦河和潮白河上游 7.浑河水系 8.长江上游 9.秦岭南麓汉江上游（长江水系） 10.大甲溪水系 11.亚东水系

Fig.1.5 Distribution of Salmonidae in China (From Li, 1984)

Note. 1. Amur River 2. Tumen and Razdolnaya River 3. Eltrix River 4. Yalu River 5. Upstream of Weihe River (The Yellow River) 6. Upstream of Luanhe River and Chaobai River 7. Hun River 8. Upstream of Yangtze River 9. Upstream of Han River South of Qinling Mountains (Yangtze River) 10. Dajia River 11. Dongya water

### 1.3.3 秦岭细鳞鲑物种保护及研究现状

自1966年李思忠在陕西对秦岭细鳞鲑进行描述以来，国内学者对其研究主要集中在其形态学和资源量，如杨德国等（1999）对太白县渭水河的秦岭细鳞鲑采用单位面积捕捞量的方法对其资源进行估算发现其资源量不容乐观，现存量大约在5.4万尾（不包括幼鱼）并提出相关保护对策；任剑和梁刚（2004）对千河流域秦岭细鳞鲑资源调查报告，发现该物种分布范围缩小、亲鱼小型化、资源退减等现象。杨军严等（2006）对陕西黑河细鳞鲑生物学研究及资源保护进行研究；侯峰（2009）对甘肃秦岭细鳞鲑保护生物学研究发现，其种群栖息地面积减少，资源不断退化。而对其他研究比较少，如王典群（1986）对该鱼的神经系统进行初步观察发现，其神经系统与一般硬骨鱼类类似，但有几点不同（1）嗅叶不分化成嗅球和嗅束，直接连到端脑半球上，另一端以嗅神经连接到嗅囊，具有典型的“鲑型”嗅叶（2）其松果体较一般鱼类发达，可能与其视觉有关。施伯昌等（1994）对其颅后骨进行形态学的观察；王高学（2006）等对其耗氧率和窒息点做了初步研究，发现秦岭细鳞鲑的耗氧率随体重的增加而减小，随温度的升高而增加，耗氧量和窒息点随温度的升高和体重的增加而增加，在同一适温（14℃）条件下，秦岭细鳞鲑耗氧率呈明显的昼夜变化规律，夜间耗氧率明显大于白天；郑雪莉等（2010）对太白山黄柏原地区细鳞鲑的适应性生长进行研究，发现该地区的气候和生境适合细鳞鲑的生长；靳建波（2011）对秦岭细鳞鲑仔稚鱼耳石荧光标记效果进行研究，为以后增殖放流效果评估做准备。然而秦岭细鳞鲑各方面的研究还是比较薄弱，需要开展相关系统，以利于其物种保护。近年来，孙庆亮等（未发表资料）对秦岭细鳞鲑的自然繁殖、遗传多样性开展了系统性研究，特别是首次取得了人工和仿自然繁殖成功，本研究是该系列研究的内容之一。

### 1.4 本研究的目 的及意义

鉴于秦岭细鳞鲑分布地域狭窄，也是自然分布最靠南的鲑科鱼类（陕西省动物研究所，1987），具有科学研究价值，自1966年李思忠将秦岭细鳞鲑定为细鳞鲑的一个亚种后，各个方面研究还比较缺乏。而秦岭细鳞鲑肉质白嫩细腻、营养价值高，人类在利益的驱使下，出现了炸鱼、毒鱼、电鱼等严重破坏秦岭细鳞鲑的野生资源

量的行为，资源急剧下降，亟待开展保护。同时，秦岭细鳞鲑为肉食性冷水鱼类，不但肉质鲜美、营养丰富，而且具有较高的养殖价值。本研究通过传统研究方法对野生秦岭细鳞鲑亲鱼进行人工繁殖，对其胚胎发育、仔稚鱼发育以及早期视网膜发育进行观察，并讨论水温、溶氧、水质等各个生态因素对早期发育的影响，旨在掌握秦岭细鳞鲑早期发育过程及其影响因子，为秦岭细鳞鲑的物种保护及其孵化育苗提供技术支持。

## 第 2 章 秦岭细鳞鲑胚胎及仔稚鱼发育研究

### 2.1 前言

秦岭细鳞鲑 (*Brachymystax lenok tsinlingensis*) 隶属于鲑形目 (Salmoniformes)、鲑科 (Salmonidae)、鲑亚科 (Salmoninae), 俗称梅花鱼、五色鱼, 是典型的陆封型冷水性鱼类, 是第四纪冰川时期自北方南移的残留种, 地域分布范围狭窄, 为中国特有种, 是世界上分布最南的鲑科鱼类, 20 世纪 60 年代李思忠将陕西太白山细鳞鲑定为一新亚种 (李思忠, 1966)。目前秦岭细鳞鲑仅分布在中国黄河的渭河水系南、北部各支流上游和长江的汉水北侧支流湑子河、子午河上游, 栖息的河流海拔为 900~2 300 m, 水流湍急、水质清澈、水底多为大型砾石 (陕西省动物研究所, 1987)。秦岭细鳞鲑一般 3~5 龄达到性成熟, 并于每年春、夏季 (3~6 月份) 溯河洄游至上游的各支流小溪中觅食并完成繁殖, 秋末又由上游顺水向下游较大较深的河流迁移, 或是河流两岸的深潭、石缝中越冬 (侯峰, 2009)。由于栖息地环境恶化、人类偷捕现象严重, 导致秦岭细鳞鲑野生资源日益减少, 1988 年被列为国家二级重点保护动物 (乐佩琦等, 1998)。鉴于秦岭细鳞鲑的濒危现状, 陕西省政府在 1997 年先后在太白县和陇县建立秦岭细鳞鲑自然保护区, 但是秦岭细鳞鲑的基础研究仍较为薄弱, 2010 年长江水产研究所、陕西省水产研究所和陕西省陇县秦岭细鳞鲑国家级自然保护区三方合作首次取得其人工繁殖和幼鱼培育的成功 (靳建波等, 2011), 为秦岭细鳞鲑相关生物学和保护技术研究奠定了基础。

本研究通过对秦岭细鳞鲑胚胎、仔鱼和稚鱼阶段发育的观察, 了解了秦岭细鳞鲑胚胎发育的规律, 讨论了相关孵化条件对其发育的影响, 以期为秦岭细鳞鲑的人工繁殖和鱼种培育提供科学指导。

### 2.2 材料与方法

#### 2.2.1 实验材料来源

2011 年 4 月 5 日~16 日于陕西省陇县千河支流咸宜河 (秦岭细鳞鲑保护区内) 采用电捕方式 (电压 8~10 V) 捕获数对性成熟亲鱼, 采用氧气打包方式运回陕西省

陇县秦岭细鳞鲑国家级保护区咸宜关保护站基地 (N34°52.939', E106°38.921') 暂养一周左右, 待亲鱼稳定后采用人工催产获得受精卵。

## 2.2.2 实验方法

将受精卵静置至少 20 min, 再缓慢地转入孵化池的孵化筐内, 整个期间孵化过程采用 TidbiT V2 T 型水温自动记录仪(美国 OnsetHOBO 公司生产, 精度为 0.001 °C) 记录水温, ProODO 溶氧仪 (YSI 公司生产, 精度为 0.01 mg/L) 记录孵化水体溶解氧 (每天 4 次)。

## 2.2.3 样品采集与观察

每次采集样品 8~10 粒受精卵, 自受精起 0~12 h 内每隔 0.5 h 取样 1 次, 12~48 h 内每隔 1 h, 48~84 h 内每隔 2 h, 84~168 h 内每隔 6 h, 168~240 h 内每隔 12 h, 240 h 后到出膜期间每隔 24 h 各采样一次。秦岭细鳞鲑卵膜厚, 受精卵发育时间较长, 直接观察比较困难, 因此样品用体积分数为 5% 的甲醛溶液保存固定后剥膜观察。破膜后的仔稚鱼体重用分析天平 (型号 JD200~4; 精度为 0.0001 g) 称重, 全长、体长用游标卡尺 (精度为 0.02 mm) 测量, 每次测量 5 尾, 受精卵在 LEICA-Mz75 (德国) 解剖镜下剥膜重复观察记录并用 LEICA DFC 300FX 图像采集软件成像。

## 2.2.4 孵化和养殖条件

孵化和养殖水源为山涧水和井水的混合水, 其中山涧水的引水管道埋在地底下 50 cm 左右, 长度在 3 km。孵化期间最低水温为 9.31 °C, 最高水温为 12.80 °C, 平均水温为 11.3 °C, 溶氧范围为 7.99~8.55 mg/L, 受精卵处于黑暗条件下, 每天检查受精卵情况, 并及时把死亡卵用吸管吸出, 防止长水霉的卵导致好卵和坏卵连成一片致局部受精卵缺氧死亡。仔鱼开口饵料为丰年虫 (*Artemia salina*), 稚鱼长到 20 mm 左右开始混合投喂剁碎的水蚯蚓 (恩诺沙星浸泡灭菌) 和鱼苗专用~微粒子配合料 NO.2 (山东升索渔用饲料研究中心, 主要成分: 粗蛋白质≥50%, 粗脂肪≥8%, 粗纤维≤3%, 粗灰分≤16.5%), 每天投喂 3 次 (6: 00; 12: 00 和 18: 00), 用聚维

酮碘和食盐对养殖水体进行定期消毒。

## 2.2.5 发育积温算法

胚胎发育特征的确定是以该批样品的 50% 以上的样本出现该特征为标准, 其中, 各阶段积温 ( $^{\circ}\text{C} \cdot \text{d}$ ) 的计算方法如下:

$$\text{各阶段积温 } K (^{\circ}\text{C} \cdot \text{d}) = N \times T$$

式中:  $N$  为各个阶段所需时间 ( $\text{d}$ ),  $T$  为该阶段的平均水温 ( $^{\circ}\text{C}$ )。

## 2.2.6 数据处理与统计分析

采用 Microsoft Excel 2003 对所采集的实验数据进行整理和统计分析, 结果用平均值 $\pm$ 标准差 ( $\text{Mean} \pm \text{SD}$ ) 表示, 使用 LEICA DFC 300FX 图像采集软件和 Photoshop CS3 处理图像。

## 2.3 结果

### 2.3.1 秦岭细鳞鲑胚胎发育时序

秦岭细鳞鲑受精卵在  $9.31\sim 12.80^{\circ}\text{C}$  (平均水温为  $11.03\pm 0.03^{\circ}\text{C}$ ) 的水温条件下, 整个胚胎发育过程历经 408 h, 分为 6 个阶段 26 个时期 (表 2.1): 受精卵阶段 (2.5 h), 卵裂阶段 (12.5 h), 囊胚阶段 (34 h), 原肠胚阶段 (70 h), 神经胚阶段 (24 h), 器官形成至破膜阶段 (264 h)。

#### 2.3.1.1 受精卵

秦岭细鳞鲑的卵为端黄卵, 沉性卵, 无黏性, 卵膜厚, 成熟卵为圆球形, 黄色 (图版 I -1), 含大量的卵黄, 未吸水时卵径为 ( $3.81\pm 0.06 \text{ mm}$ ), 用生理盐水洗 30 s 后卵径达到最大 ( $4.25\pm 0.05 \text{ mm}$ ), 整个胚胎发育过程中卵径变化不明显。卵在吸水之后能清楚的看到卵黄与卵膜之间出现间隙, 直至出膜一直保持这个状态。

表 2.1 秦岭细鳞鲑胚胎发育时序表

Table 2.1 Duration of embryogenesis in *Brachymystax lenok tsinlingensis*

图版 Plate	发育时期 Development stage	起始时间/h Start time	持续时间/h Duration of each time	水温/°C Water temperature	积温/°C·d Accumulated temperature
I -1	受精卵 Fertilized egg	0	1	12.30	
I -2	1 细胞期 1-cell stage	1	2.5	12.26	0.51
I -3	2 细胞期 2-cell stage	3.5	1	12.17	1.79
I -4	4 细胞期 4-cell stage	4.5	1	12.16	2.29
I -5	8 细胞期 8-cell stage	5.5	2	12.09	2.80
I -6	16 细胞期 16-cell stage	7.5	3	11.81	3.79
I -7	32 细胞期 32-cell stage	10.5	1.5	11.91	5.29
I -8	64 细胞期 64-cell stage	12	3	12.17	6.05
I -9	多细胞期 Multi-cellular stage	15	1	12.15	7.57
I -10	囊胚早期 Early-blastula stage	16	6	11.44	8.08
I -11	囊胚中期 Mid-blastula stage	22	21	12.05	11.04
I -12	囊胚晚期 Late-blastula stage	43	7	10.67	21.38
I -13	原肠早期 Early-gastrula stage	50	34	9.99	24.55
I -14	原肠中期 Mid-gastrula stage	84	12	10.29	40.87
I -15	原肠晚期 Late-gastrula stage	96	24	10.83	46.48
I -16	神经胚期 Neurula plate stage	120	6	10.78	57.84
I -17	眼基出现期 Eye anlage stage	126	6	10.90	60.53
I -18	胚孔关闭期 Blastopore closed stage	132	12	10.45	63.08
I -19	脑部分化期 Brain differentiation stage	144	18	11.12	68.71
I -20	胸鳍原基出现期 Pectoral fin anlage stage	162	18	10.71	77.05
I -21	尾芽出现期 Tail bud formed stage	180	24	11.59	85.67
I -22	胸鳍雏形出现期 Rudiment of pectoral fin stage	204	60	11.34	97.06
I -23	眼晶体出现期 Eye lens formed stage	264	24	11.65	125.72
I -24	尾鳍出现期 Caudal fin appearance stage	288	24	10.90	136.88
I -25	眼色素出现期 Eye pigment stage	312	96	10.54	147.84
I -26	孵化期 Hatching	408		11.41	193.35

受精 1 h 后, 动物极的原生质开始聚集并逐渐隆起形成盘状胚盘即胚盘隆期起或是 1 细胞期 (图版 I -2), 自此开始卵裂。

### 2.3.1.2 卵裂阶段

秦岭细鳞鲑为盘状卵裂, 受精后 3.5 h 胚盘中部出现一条明显的分裂沟并逐渐加深, 将胚盘分为 2 个近似相等大小的分裂球, 第一次卵裂 (经裂) 标志着进入 2 细胞时期 (图版 I -3); 在 4.5 h 后出现与第一条分裂沟相垂直的分裂沟, 将胚盘分成 4 个等大的细胞, 此时进入 4 细胞期 (图版 I -4); 5.5 h 后开始第三次卵裂, 分裂沟与第一次平行, 垂直与第二次, 将胚盘分为 8 个相似的细胞, 进入 8 细胞期 (图版 I -5); 离受精 7.5 h 时, 胚胎发育进入 16 细胞期 (图版 I -6), 形成具有 4 排 16 个细胞的胚盘, 分裂球仍在一个平面上; 受精 10.5 h 后, 分裂球进一步分裂, 进入 32 细胞期 (图版 I -7); 受精 12 h 后形成具有 64 个细胞的胚盘, 此时的细胞形状变小, 进入 64 细胞期 (图版 I -8); 随细胞的不断分裂, 胚盘上隆起, 细胞个数越来越多, 分裂球也越来越小, 而且大小不等, 但界限还清楚, 最后形成一个细胞团, 此时进入多细胞期 (图版 I -9)。

### 2.3.1.3 囊胚阶段

受精后 16 h, 细胞继续分裂, 细胞变得更小, 细胞界限不清楚, 有很多分裂球组成的囊胚层高举在卵黄囊上, 胚盘的细胞堆积如帽, 达到最高点, 胚盘边缘与卵黄囊交界清晰, 这个时期为囊胚早期 (图版 I -10); 经过 6 h, 囊胚层逐渐变矮、变平, 分裂球已看不到界限, 此期为囊胚中期 (图版 I -11); 受精后 43 h, 囊胚层继续下陷, 变成扁状, 囊胚层细胞向卵黄囊下包, 约占整个胚胎的 1/3, 此时进入囊胚晚期 (图版 I -12)。

### 2.3.1.4 原肠胚阶段

受精后 50 h, 囊胚层细胞继续由四面向植物极下包, 因受卵黄的阻碍, 胚盘周缘形成一增厚的环带, 即是胚环 (Germ ring), 此时进入原肠早期 (图版 I -13); 再过 34 h, 胚环继续往植物极下包, 并在胚环的一定部位 (未来胚胎的后端), 由于囊胚层细胞的集中和迁移而出现呈三角形的加厚结构, 即为胚盾 (Embryonic shield),

胚胎进入原肠中期（图版 I -14）；受精后 96 h，胚环下包到 3/4，胚盾继续延伸，未被胚环包裹的卵黄之后形成“卵黄栓”，胚环则逐渐封闭形成胚孔，胚盾前部形成了稍稍膨大的脑泡原基，此时胚胎发育进入晚期原肠（图版 I -15）。

### 2.3.1.5 神经胚阶段

受精后 120 h，胚环逐渐变小并在胚体末端形成一个较大的圆形的胚孔（图版 I -16），此时胚体成形，胚体前端比中末端较大，是之后脑部形成的地方；受精 132 h 后，胚孔关闭，胚体前端呈柱状，神经板头端凸起，头部雏形出现，此期为胚孔关闭期（图版 I -18）。

### 2.3.1.6 器官形成到破膜阶段

受精后 126 h，胚体最前端的两侧呈一对肾形向左右略微突出，即为眼的原基（图版 I -17）；再过 18 h 后，胚体前端开始分化为清晰的脑部的前、中、后三部分，进入脑部分化期（图版 I -19）；受精后 162 h，在胚体脑部后左右下方均出现两个小锥形盾状原点，即为胸鳍原基（图版 I -20），再经过 42 h，胸鳍原基发育成能清晰可见的胸鳍雏形（图版 I -22）；受精后 180 h，胚体后端继续向后弯曲延伸，进入尾芽出现期（图版 I -21）；尾芽经过 108 h 的发育，脱离了卵黄形成透明的鳍褶，进入尾鳍出现期（图版 I -24），此时已经能看到胚体的心脏跳动（ $69\pm 2.1$  次/min， $n=5$ ）和清晰的血管；受精后 264 h，眼原基已经发育到眼晶体阶段（图版 I -23）；受精后 312 h，眼囊中能清晰的看到黑色素，眼囊颜色逐步加深，此时为眼色素出现期（图版 I -25），这个时期胚体摆动比较明显，卵膜逐渐变薄，为之后的破膜做好充分准备；受精后 408 h，第一批鱼苗破膜而出（图版 I -26），经仔细观察发现，破膜的方式主要有 2 种，一是头部破膜而出，二是尾部破膜而出，经统计头部破膜而出高达 95%，只是少部分是尾部破膜而出。刚出膜的仔鱼体色透明，肌节清楚，没有体色素，心率为（ $81.5\pm 1.05$  次/min， $n=5$ ）。出膜的仔鱼基本是先进行短时间的无方向的上下窜动后以静卧的方式躺在底部，此时卵黄囊还比较大，呈椭圆形。在出膜过程中发现有个别头部出膜到一半就死亡，或是出现弯曲状或是其他形状的畸形个体。

### 2.3.2 秦岭细鳞鲑仔、稚鱼发育

由于鲑科鱼类对于仔稚鱼的分期尚无明确定论，因此本研究中将出膜至开始上浮阶段定为仔鱼期，将上浮阶段开始到幼鲑斑形成完毕定义为稚鱼期。秦岭细鳞鲑受精卵在 9.31~12.80 °C（平均水温为 11.03±0.03 °C）的水温条件下历经 408 h 出膜，刚出膜的仔鱼（图版 II-A）体长（9.64±1.03 mm），体重（22.9±2 mg），肛突明显，肌节清楚，卵黄囊血管分布密集，血色素明显，口已开启，胸鳍已经展开，尾鳍出现，背鳍雏形出现，脂鳍还未出现；第 3 d 的仔鱼（图版 II-B）体重为（27.4±2 mg），体长（11.21±1.11 mm），背鳍出现，臀鳍、腹鳍出现雏形，体表出现少量的黑色素点（图版 II-C）；第 5 d 的仔鱼（图版 II-D）腹鳍和臀鳍界限分开明显，体表出现大量的黑色素点（图版 II-E），第 7 d 的仔鱼（图版 II-F）体重（29.5±2 mg），体长（14.21±1.59 mm），卵黄囊变小，背鳍，腹鳍和臀鳍基本成形，脂鳍雏形出现，部分仔鱼已上浮；出膜第 12 d 的仔鱼（图版 II-G）卵黄囊开始消失，开始由内源性转向外源性营养，以摄食外来饵料为主，直至卵黄囊全部消失，同时体表的黑色素逐步加深，各鳍条出现；第 46 d 鱼体（图版 II-H）出现幼鲑斑，体形已经达到幼鱼阶段。

### 2.3.3 秦岭细鳞鲑胚胎发育时间

秦岭细鳞鲑受精卵在 9.31~12.80 °C 条件下历经 408 h 孵出，总共所需要的积温为 193.35 °C·d，其中器官形成期到出膜期最长（122.74 °C·d），占总时间的 63.48%，其次依次为原肠期阶段（30.26 °C·d），占 15.65%，囊胚阶段（16.13 °C·d），占 8.34%，神经胚阶段（10.84 °C·d），占 5.61%，卵裂期阶段为（6.28 °C·d），占 3.25%，受精卵阶段最短（1.28 °C·d），仅占 0.66%。

## 2.4 讨论与分析

### 2.4.1 秦岭细鳞鲑繁殖习性及其胚胎发育特征

秦岭细鳞鲑是陆封型洄游鱼类，属典型的冷水性鱼类，需要在较低的水温环境

下进行繁殖, 每年春、夏季(3~6 月份)自主河道下游游至含有沙砾底质的上游主河道或是支流进行繁殖, 9~11 月份自上游洄游到主河道的下游(含深潭或石缝)进行越冬(任剑等, 2004)。秦岭细鳞鲑受精卵在 9.31~12.80 °C 条件下历经 408 h 出膜, 所需的总积温为 193.35 °C·d, 这与哲罗鱼(♀)(*Hucho taimen*)与细鳞鱼(♂)(*Brachymystax lenok*)杂交种(徐革锋等, 2010)、哲罗鱼(张永泉等, 2008)、高白鲑(*Coregonus Peleol*)(张北平等, 2001)、西藏亚东鲑(*Salmo truttafario L.*)(豪富华等, 2006)和虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)(黄金善等, 2005)等鲑科鱼类的孵化总积温要小, 与尖吻细鳞鲑(*Brachymystax.lenok*)相近(杜佳等, 2010)(表 2.2), 可能是秦岭细鳞鲑孵化水温比较高, 因此所需总热量就相对偏低, 这体现了不同种的卵发育所需的总热量是不一样的。秦岭细鳞鲑卵裂方式和胚胎发育时序与绝大多数硬骨鱼类相似, 大体分为卵裂-胚体形成-器官形成-出膜这 4 个阶段(殷名称, 1995a)。本研究参照鲑形目鱼类中虹鳟、西藏亚东鲑、哲罗鱼和尖吻细鳞鲑的划分将秦岭细鳞鲑的胚胎发育分为 6 个阶段和 26 个时期, 除此之外也有自己特殊的特征: ①秦岭细鳞鲑在春季繁殖, 胚胎发育不同步, 致使出膜时间不一致。本研究中出膜时间跨度为 5~7 d, 且秦岭细鳞鲑具有种间相残的现象, 因此应及时将不同规格的仔稚鱼分池培育; ②秦岭细鳞鲑卵为沉性的端黄卵, 卵直径为 3.81~4.25 mm, 较大马哈鱼(*Oncorhynchus keta*)(Mahon et al., 1956)(8~9.5 mm), 大西洋鲑(*salmon salar L.*)(5.5~6.0 mm)的小, 卵黄量大, 胚盘较小, 卵膜比较厚, 发育时间较长; ③秦岭细鳞鲑卵黄囊含有大量的油球(中性脂肪), 是一种营养物质, 油球一般只存在于海产硬骨鱼类卵, 如大西洋鲑(Battle, 1944), 而在少数的淡水鱼类如哲罗鱼(张永泉等, 2008)、花鲈(*Lateolabrax japonicus*)、虹鳟、太湖短吻银鱼(*Neosalanx tangkahkeii taihuensis Chert*)、西藏亚东鲑等卵黄囊表面均有油球分布; ④与同属鲑科的虹鳟、西藏亚东鲑、哲罗鱼等鱼类类似, 秦岭细鳞鲑在胚孔关闭之前已经形成眼原基, 这与银鮡(*Squalidus argentatus*)(李修峰等, 2005)、宽口光唇鱼(*Acrossocheilus monticola*)(严太明等, 1999)、胡子鲇(*Clarias fuscus Lacepede*)(刘文生等, 2004)、裂腹鱼(*Sehizothorax*)(陈永详等, 1999)、泰山赤鳞鱼(*Scqphecthes macrolepis*)(陈红菊等, 2008)等鱼类的眼原基都形成于胚孔关闭后不同; ⑤秦岭细鳞鲑很多器官在胚胎发育中已经形成, 胸鳍、尾鳍原基在脑部分化之前已经出现, 背鳍、脂鳍等其他鳍均在胚后形成, 眼色素也是在胚胎发育过程中

完成,这与尖吻细鳞鲑(杜佳等,2010)、哲罗鱼(张永泉等,2008)和大西洋鲑(Battle, 1944; Blalinsky, 1975; 龙永隆等, 2011)类似; ⑥秦岭细鳞鲑胚胎发育过程中胚环的形成是发生在原肠期阶段,而哲罗鱼(♀)(*Hucho taimen*)与细鳞鱼(♂)(*Brachymystax lenok*)杂交种(徐革锋等,2010)、哲罗鱼(张永泉等,2008)和尖吻细鳞鲑(杜佳等,2010)的胚环是在囊胚晚期形成的,两者不一致,本研究与楼允东的组织胚胎学(楼允东,1996)、尤永隆的发育生物学(Blalinsky, 1975; 龙永隆等,2011)和大马哈鱼(Mahon et al., 1956)符合,作者对哲罗鱼(♀)(*Hucho taimen*)与细鳞鱼(♂)(*Brachymystax lenok*)杂交种(徐革锋等,2010)、哲罗鱼(张永泉等,2008)和尖吻细鳞鲑(杜佳等,2010)中胚环出现的划分方法持有不同的观点。

表 2.2 秦岭细鳞鲑与其他鲑科鱼类的比较

Table 2.2 Comparison between *Brachymystax lenok tsinlingensis* and other salmons

种类 Species	平均温度/°C Water temperature	孵化时间/h Duration from fertilization to hatching	总积温/°C·d Accumulated temperature	出膜仔鱼体长 /mm Body length at hatching
秦岭细鳞鲑 <i>B. l. tsinlingensis</i>	11.03	408	193.35	9.64
哲罗鱼 <i>H. taimen</i>	7.5	839	262.19	18.45
尖吻细鳞鲑 <i>B. lenok</i>	7.7	597	191.53	10.67
高白鲑 <i>C. Peleol</i>	5.6	1392	325	7.25
西藏亚东鲑 <i>S. truttafario</i>	4.3	2196	393.5	13.09
虹鳟 <i>O. mykiss</i>	6.3	1248	328.12	16.51
哲罗鱼(♀)与细鳞鱼(♂) 杂交种 Hybrid of <i>H. taimen</i> (♀) <i>B. lenok</i> (♂)	7.55	769	241.95	18.1

## 2.4.2 影响秦岭细鳞鲑胚胎发育和仔稚鱼生长的因素

### 2.4.2.1 胚胎发育影响因素

受精卵的第一次卵裂标志着胚胎发育的开始,在整个发育过程中,卵的发育速率和出膜率受外界因子影响较大,主要因子有水温、溶氧、光照、水质以及敌害生物等(殷名称,1995a)。

鱼类的胚胎发育都需要一个适合的水温范围,如红大麻哈鱼的低温和高温温度

忍受范围分别在 40~42.5 °F 和 55~57.5 °F (Combs, 1965; Blaxter, 1988), 如果超过或是低于这个范围, 胚胎发育将停滞、异常或是死亡。在合适的水温范围内, 卵的发育时间与温度呈正相关, 虹鳟在 3 °C 条件下孵化历时 100 d 以上, 而在 17 °C 时不到 17 d 即可出膜 (Blaxter, 1988)。秦岭细鳞鲑在平均水温 11.03 °C 条件历经 408 h 出膜, 时间远远低于平均温度较低的哲罗鱼 (张永泉等, 2008) (7.5 °C/839 h)、西藏亚东鲑 (豪富华等, 2006) (4.3 °C/2196 h)、尖吻细鳞鲑 (杜佳等, 2010) (7.7 °C/597 h)。日本大头鳕 (*Gadus macrocephalus Tilesius*) 受精卵的发育速率、孵化率、初孵仔鱼存活率和形态特征在一定温度范围内受水温变化影响显著, 发育速率与孵化速率呈正相关 (卞晓东, 2010)。本研究中由于条件限制水温较自然产卵场的水温要高, 这也可能是导致受精卵出膜时间短, 出膜过程中死亡或是畸形苗的原因之一。2010 年在 10.35 °C 的平均温度下从孵化到出膜所需积温为 197 °C·d, 经推算得出在自然河道 6~11 °C 的水温变化下需要经过 29~35 d 孵化出膜 (靳建波, 2011), 这反应了水体温度与孵化速率、出膜时间的关系, 因此可以推断人工繁殖的最高水温不要超过 14 °C, 最适宜水温应控制在 6~10 °C。

鱼卵发育对溶氧要求随种类, 卵的类型和特点而不同, 鱼卵所需氧气是通过扩散得到的, 受精卵在不同阶段对需氧量要求也不一样, 如鲱 (*Clupea harengus L.*), 中华鲟 (*Acipenser sinensis*) 的卵在发育初期要求较低, 而后逐渐递增, 在孵化前期即胚体开始扭动至出膜时期达到最高峰 (Braum, 1978; 唐国盘, 2005), 氧气水平在大西洋鲑的胚胎发育后期的肌肉发育中具有重要作用 (Matschak et al., 1997), 秦岭细鳞鲑的孵化水体溶氧需求在 6.00~8.55 mg/L, 如果低于这个水平将会导致发育迟缓、坏死或是出膜幼苗畸形, 在正常水平范围内孵化出正常胚胎与溶氧的水平呈正比。一般的, 在一定范围内, 耗氧量的多少与水温的高低成正比, 中华鲟胚胎耗氧量的需求量的实验验证了这个观点 (唐国盘等, 2004)。因此适合的水体溶氧水平是保证秦岭细鳞鲑胚胎正常发育的前提之一。

孵化水体的水质也是保证胚胎正常发育的一个重要条件, 本研究中孵化水体采用的是山涧引水和井水混合水体, 雨天的山涧水体 (持续大雨) 通常比较浑浊, 这样可能会导致水体中各种病原菌或是其他能感染受精卵的微生物数量增加, 细菌长在卵膜外部会使卵膜牢固下降, 出现坏死区, 增加耗氧量, 从而严重威胁了胚胎的正常发育。在鱼卵孵化过程中, 一旦胚胎发育停止或是死亡, 可能极易感染水霉病

(肖克宇等, 2004), 在具体生产中作者采用了定时用食盐泼洒进行最大可能预防水霉病的发生。

#### 2.4.2.2 仔稚鱼生长影响因素

秦岭细鳞鲑刚出膜的仔鱼体长为 ( $9.64 \pm 1.03$  mm), 体重为 ( $22.9 \pm 2$  mg), 此时的仔鱼营养完全依靠卵黄提供, 属于内源性营养阶段, 该阶段最大影响因子是温度和水质等, 需要有稳定的温度和良好的水质。当达到临界期(内源性营养转外源性营养)时, 是由饵料保障和仔鱼器官发育的共同作用的一个危险期(殷名称, 1991), 鱼类的初次摄食时间主要与种类、卵黄囊消失时间、消化器官的发育、水体水温和开口饵料的选择等有关, 鱼类仔鱼的开口摄食率通常很低(10%~50%)(Rana, 1985; Dou et al., 2005), 这也是野外环境下, 稚鱼和幼鱼的死亡率远远低于仔鱼的原因(黄洪贵等, 2010)。仔鱼初次摄食成功的最主要决定因子有饵料的大小、质量和密度, 其次初次摄食的仔鱼都需要伴以视觉、摄食、消化、运动等器官功能的形成。秦岭细鳞鲑初孵仔鱼就已经开口, 到第 3 d 口咽腔已经逐步发育, 出膜到第 12 d 阶段称为卵黄囊期仔鱼(Yolk-sac larvae), 以卵黄囊作为营养源。第 12 d 卵黄囊逐步消失, 开始进食, 这与尖吻细鳞鲑的主动摄食时间相近(杜佳等, 2010)。

鱼类仔鱼度过危险期成功进入外源性营养, 在良好的水体环境中, 温度、密度和饵料的选择则是影响仔稚鱼生长的主要因素。高白鲑仔稚鱼摄食强度随温度变化很大, 在适合温度范围内仔稚鱼的摄食强度都随着水温的变高而增强(董崇智等, 1991)。大西洋鲑在水温  $8^{\circ}\text{C}$  以上出膜到初次摄食的时间与褐鳟(*Salmo trutta*)、红点鲑(*Salvelinus malma*)的时间一致, 但水温降到  $8^{\circ}\text{C}$  以下大西洋鲑比褐鳟、红点鲑需要等多的时间达到初次摄食阶段, 该结果与这三种鱼的最适合水温范围以及地理分布相一致(Jensen et al., 1989)。目前关于秦岭细鳞鲑摄食强度与温度的关系还没有报道, 有待更进一步的研究, 为苗种驯化提供基础资料。饵料种类及大小的选择关系到仔稚鱼食物喜好性选择, 楼宝等对赤点石斑鱼(*Epinephelus akaara*) 稚幼鱼采用不同的生物饵料投喂得出桡足类的投喂效果最佳, 存活率最高(楼宝等, 2004)。据饲养观察, 秦岭细鳞鲑开口饵料丰年虫效果较好, 仔鱼摄食活动强烈, 等仔稚鱼长到 20 mm 左右, 开始投喂剁碎的水蚯蚓, 摄食强度也很好, 若换成了饲料, 则摄食强度变差, 这可能是因为野生秦岭细鳞鲑偏好在水中晃动的活饵料, 因

此在人工驯化的时候先需要活饵料和饲料的混合再逐步用饲料替代活饵料，以达到人工驯化的目的。

### 2.4.3 秦岭细鳞鲑胚胎发育过程中注意的问题及展望

2010年在长江水产研究所、陕西省水产研究所和陕西陇县秦岭细鳞鲑国家级自然保护区三方合作首次取得人工繁殖和幼鱼培育的成功，但仍需要注意以下问题：

- (1) 根据2010年、2011年两年的经验，建议孵化水温控制在6~10℃，本次孵化水温偏高，出膜时间较短，导致受精卵出膜过程中死亡或是出现畸形仔鱼（主要是身体弯曲）。
- (2) 溶氧要控制在6 mg/L以上，确保在胚胎发育过程中因缺氧而坏死从而导致水霉病发生，最后形成坏死区域，水体的流速要适中，水流过小会导致受精卵表面氧气交换量不足导致缺氧，水流过大会导致对受精卵的冲击力较大影响正常的胚胎发育，特别是在敏感阶段（囊胚期到原肠期到神经胚阶段）。
- (3) 要做到日常的定时消毒工作，及时用自制符合大小的吸管吸出死卵，防止死卵感染水霉，连成坏死区，吸卵时动作要非常轻，避免碰到好卵影响发育，整个孵化过程中受精卵要避免光照。
- (4) 由于秦岭细鳞鲑出膜时间不一致，先出膜的仔鱼生长时间长，个体较后出膜的仔鱼大，会出现大吃小和相互残杀的现象，因此需要及时将规格差别大的仔稚鱼分开驯养，提高种苗的存活率。

## 第 3 章 秦岭细鳞鲑视网膜早期发育研究

### 3.1 前言

在多数鱼类的仔鱼期阶段，视觉被认为是具有主导地位的感觉器官，在熟悉栖息地环境，摄食，定位，集群和逃避潜在敌害等方面发挥不可替代的作用（殷名称，1995a; Rodríguez et al., 2001）。鱼类视觉器官的形态构造、视觉形成和水域光强度的特点有关，鱼眼视网膜是产生视觉的主要部位，不同生活环境和习性的鱼类视网膜对光线反应不一致，因此针对鱼类视网膜早期发育的特征研究，有利于更加深入了解不同阶段视觉结构对应相应的生态习性。

秦岭细鳞鲑是我国特有的、局部分布的陆封型冷水鱼类，多栖息于水温较低、水质清澈的流水中。目前未见细鳞鲑视网膜早期发育相关研究报道。本文采用传统组织学方法对秦岭细鳞鲑视网膜早期阶段进行观察，旨在为秦岭细鳞鲑物种驯化提供基础的生物学资料，为秦岭细鳞鲑幼鱼养殖提供理论基础。

### 3.2 材料与方法

#### 3.2.1 材料来源与处理

2011 年 4 月，在陕西省陇县秦岭细鳞鲑国家级保护区咸宜关保护站（N34°52.939′，E106°38.921′），对该自该保护区捕获的成熟亲鱼进行人工受精经过 408 h 的孵化所得的仔鱼 5000 尾，5 月 18 日为出膜高峰期，该天确定为出膜日期，记为出膜第 1 d，此后出膜 10 d 内每天取样一次，出膜第 10 d 到第 60 d 内每隔 2~5 d 取样 1 次。每次取样数量为 16 尾，分成 2 组，分别进行暗适应和明适应至少 120 min 以上后用 Bouin 试液进行固定，固定时间至少在 24 h 以上，进行常规石蜡切片，H.E 染色封片，置显微镜下观察并记录相关数据。

### 3.2.2 数据测量与方法

#### 3.2.2.1 全长、体长、眼径和晶状体直径测量

刚开始明暗适应前将实验对象放在解剖镜下（目测微尺，精度 0.01 mm）测量全长、体长和眼径，待鱼苗长到 15 d 后改用游标卡尺（精确到 0.1 mm）测量，其中晶状体直径在固定后放置 LEICA-Mz75（德国）解剖镜下用解剖针挑出后测量（柴毅，2006）。

#### 3.2.2.2 单位面积上视锥数量测定

视网膜横切切片上按 Trowell 的“方格计数法”计数（Trowell et al., 1959）。

#### 3.2.2.3 视网膜上分布的 3 种细胞计数

在显微镜下将视野区内视网膜分等长的 5 份，每个等长份中测定 100  $\mu\text{m}$  单位长度，对视锥细胞（C.）、外核层细胞核（O.N.）和神经节细胞（G.）的分布数量进行计数（Blaxter et al., 1967）。

#### 3.2.2.4 眼最小分辨角（MSA）计算

秦岭细鳞鲑最小分辨角参考 Tamura 和 Wisby（Tamura et al., 1963）的方法计算：

$$\sin \alpha = (1/f) [0.1 (1+0.25) \times 2/n^{1/2}], f = 2.55r$$

其中，f-晶状体的焦距长度（mm）

r-晶状体的半径（mm）

n-视网膜单位面积（0.01  $\text{mm}^2$ ）上视锥的数量（1 个双锥按 2 个单锥计算）

#### 3.2.2.5 数据处理及图片拍摄

数据运用 Microsoft Excel 2003 进行处理，结果表示为平均值 $\pm$ 标准差，并用型号 LEICA DM 2500 的显微镜选进行拍摄，LEICA DFC 300FX 图像采集软件和 Photoshop CS3 处理图像。

### 3.3 结果与分析

#### 3.3.1 秦岭细鳞鲑眼球早期形态学变化

表 3.1 反应了秦岭细鳞鲑早期不同阶段眼径、晶状体直径与体长、全长的变化趋势。初孵秦岭细鳞鲑仔鱼眼径为 ( $951 \pm 50.2 \mu\text{m}$ )，占体长的 9.87%，这个比例随着仔鱼的发育生长产生的变化不大 (8.98%~10.44%)，说明秦岭细鳞鲑的眼径相对体长较大；晶状体直径比眼径为 23.03%~31.18%，晶状体占眼球的比例较大；从体长与全长的变化趋势看，显示秦岭细鳞鲑早期阶段整体生长缓慢，这符合冷水性鱼类的生长特点。

表 3.1 不同发育时期秦岭细鳞鲑形态学数据 ( $n=12$ )

Table 3.1 Morphological data in different stages of *Brachymystax lenok tsinlingensis*

出膜日龄 (d)	全长 (mm)	体长 (mm)	眼径 ( $\mu\text{m}$ )	晶状体直径 ( $\mu\text{m}$ )
Day Post-Hatch	Total Length	Body Length	Eye Diameter	Lens Diameter
1	11.78	9.64	951	227.50
2	12.01	10.00	1013	259.30
3	13.01	11.21	1105	281.50
4	14.10	12.00	1308	301.30
5	14.97	13.00	1335	329.30
6	15.34	13.03	1377	331.30
7	16.23	14.21	1428	358.80
8	16.82	14.86	1458	360.30
9	16.87	14.95	1497	383.80
10	16.96	14.79	1528	429.30
12	20.44	17.80	1583	436.50
14	20.53	17.94	1682	443.80
16	21.30	18.86	1694	456.50
18	21.46	18.55	1752	460.50
20	22.29	19.44	1858	477.00
23	22.62	20.18	1900	481.00
26	22.90	19.54	1911	494.70
31	23.78	20.52	2106	534.30
36	26.04	22.36	2208	641.00
46	26.79	23.56	2460	767.00
56	32.17	28.03	2877	828.30

### 3.3.2 秦岭细鳞鲑视网膜主要层次的形态发育

对秦岭细鳞鲑仔稚鱼的视网膜采取常规组织学切片观察表明，其不同阶段的视网膜发育在结构和形态上存在不同程度的差异。

#### 3.3.2.1 色素上皮层（PE）中黑色素的分布

秦岭细鳞鲑视网膜 1 DPH（Day Post-Hatch）时已经出现薄薄的一层色素上皮层（图版III-1），随着视网膜进一步发育，色素上皮层逐渐增厚（图版III-3）。1~13 DPH 的仔鱼明暗适应视网膜中的黑色素一直分布在视锥细胞外侧（图版III-4，图版III-5），表明此阶段没有视网膜运动反应。14 DPH 仔鱼暗适应视网膜上黑色素能回到色素层上（图版III-8，图版IV-1），表明此时开始有了视网膜运动，到 26 DPH 时，明适应视网膜中的黑色素能很好的进入视觉细胞层保护视杆细胞（图版IV-3），暗适应视网膜中黑色素能较好的回到色素层，均匀分布在视锥细胞外侧（图版IV-2），此时的视网膜运动反应已经很明显。

#### 3.3.2.2 光感受细胞的种类及分布

秦岭细鳞鲑存在的视觉细胞为视锥细胞和视杆细胞，其中在早期阶段只有视锥细胞，未出现视杆细胞。在本次观察中，5 DPH 出现视锥细胞（图版III-5），表明此时视网膜具有感光的功能；9 DPH 出现少量的视杆细胞（图版III-6），随着秦岭细鳞鲑的生长发育，视杆细胞逐渐增多（图版IV-4），视锥细胞保持比较稳定的水平，最后形成视锥细胞、视杆细胞共存的视网膜类型。

#### 3.3.2.3 外核层、内核层及神经节细胞层的发育

视锥和视杆的细胞体集中于外界膜下方形成外核层，因此视觉细胞数量与外核层细胞核数量成正相关。1 DPH 未出现外核层，2 DPH 时才出现外核层（图版III-3），此时细胞核密度较大、排列紧凑，全是视锥细胞的细胞核。随着仔鱼的生长，视杆细胞的出现，外核层厚度增幅不大，到 26 DPH 时趋于稳定（图版IV-2）。

内核层是由水平细胞、双极细胞和无长突细胞等联合神经细胞的细胞体构成，

秦岭细鳞鲑的内核层比较厚，5 DPH（图版III-5）时内核层发育比较明显，分化为3层，水平细胞层、双极细胞层和无长突细胞层，直至视网膜发育 26 DPH 完善（图版IV-3），内核层也没有明显变化。

神经节细胞层是视网膜最里面的一层细胞。秦岭细鳞鲑的神经节细胞层的变化趋势与一般鱼类相同，即由厚变薄，1 DPH 的仔鱼神经节细胞层出现且较厚（图版III-1），随着仔鱼的生长发育，神经节细胞层逐渐变薄，到 36 DPH 时，神经节细胞层变为 1~2 层（图版IV-4，图版IV-5）。

### 3.3.3 三种视觉细胞在视网膜上的分布数量及其比值

对秦岭细鳞鲑早期发育阶段视网膜横切片每 100  $\mu\text{m}$  的视锥细胞（C.）、外核层细胞核（O.N.）和神经节细胞（G.）的分布数量及其数量比用 Microsoft Excel 2003 进行分析整理。

#### 3.3.3.1 分布数量

视网膜上的视锥细胞（C.）、外核层细胞核（O.N.）和神经节细胞（G.）在不同阶段的分布数量反应了其分布密度大小。图 3.1 可知，随着秦岭细鳞鲑的生长发育，视锥细胞（C.）总体上呈基本不变水平，但略微有下降的趋势。外核层细胞核（O.N.）呈逐步增长趋势，前期增长较慢，20 DPH 后增长变快，46 DPH 增长迅速，这与视杆细胞大量出现而视锥细胞保持基本不变的情况一致。神经节细胞（G.）前期阶段（9-18 DPH）下降明显，后阶段的变化趋于平缓降低。

#### 3.3.3.2 数量比

图 3.2 显示外核层细胞核比视锥（O.N./C.）和外核层细胞核比神经节细胞（O.N./G.）的变化趋势。O.N./C.和 O.N./G.总体均随着秦岭细鳞鲑的生长发育呈现逐渐递增趋势。9 DPH 的 O.N./C.值为  $1.29 > 1$ ，说明此时已经出现了少量的视杆细胞，随后的观察比值均大于 1，从 31 DPH 后开始出现大量的视杆细胞，该结果与图 3.1 一致。视网膜网络结构中由感受细胞传至双极细胞再传至神经节细胞的信息传递通道汇聚程度的变化可以由 O.N./G.值变化趋势来反应。10 DPH 时，O.N./G.值为 1.05，

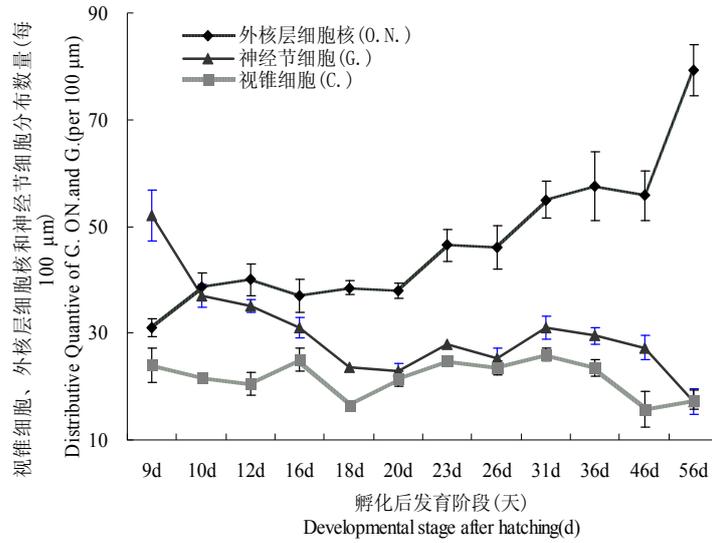


图 3.1 秦岭细鳞鲑视网膜横切片 100 μm 内视锥 (C.)、外核层细胞核 (O.N.) 和神经节细胞 (G.) 的数量分布

Fig.3.1 The Distributive Quantity of Cones (C.), Nuclei of the Outer Nuclear Layer (O.N.) and Ganglion Cells (G.) per 100 μm Unit Length in the Retinal Cross Section of *Brachymystax lenok tsinlingensis*

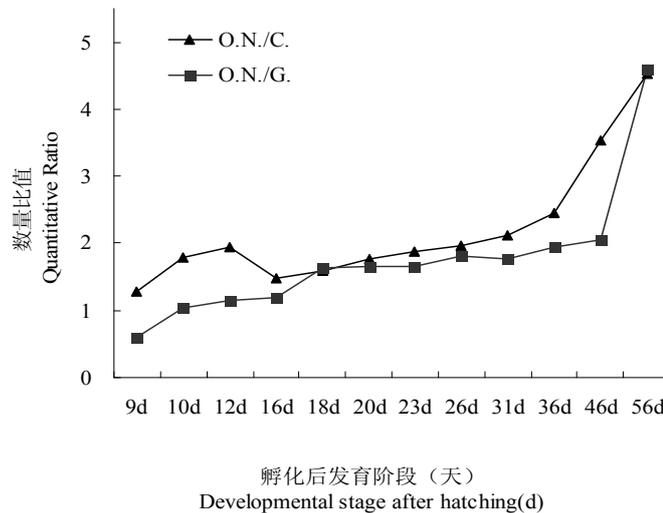


图 3.2 秦岭细鳞鲑视网膜上外核层细胞核 (O.N.) 与视锥细胞 (C.) 和神经节细胞 (G.) 的数量比

Fig.3.2 The Distributive Ratio of Nuclei of the Outer Nuclear Layer (O.N.) to Cones (C.) and to Ganglion Cells (G.) in the Retina of *Brachymystax lenok tsinlingensis*

说明 O.N.与 G.数量相当, 神经节细胞恰好可以接受视细胞传来的信号, 随着不断发育, 视网膜网络汇聚程度也逐渐增强, 该程度在后期更加明显。

### 3.3.3.3 晶状体直径与最小分辨角 (MSA)

由最小分辨角公式可知, MSA 的大小取决于视网膜中视锥细胞的密度和晶状体直径的大小, 与其成反比, 而最小分辨角反应了视敏度, 分辨角与视敏度成反比。图 3.3 揭示了秦岭细鳞鲑晶状体直径和最小分辨角随其生长发育的变化规律。晶状体直径在 31 DPH 前增加幅度很小, 而后迅速增长。16 DPH 前的视锥细胞密度较大且变化不明显, 晶状体直径增长缓慢, 最小分辨角较小且下降趋势不明显, 从 16 DPH~31 DPH, 视锥细胞密度急剧下降, 而晶状体直径仍增长缓慢, 造成最小分辨角呈显著增大的趋势, 31 DPH 后, 随着晶状体直径增长程度的增加, 视锥细胞密度保持比较稳定的趋势, 导致最小分辨角呈较小趋势发展。最小分辨角的最大值为 20 DPH 时的 0.0461, 最小分辨角的最小值在 56 DPH 时的 0.0258。

## 3.4 讨论

### 3.4.1 秦岭细鳞鲑视网膜结构与发育

刚孵出的秦岭细鳞鲑仔鱼视网膜可以观察到色素层和神经节细胞层, 晶状体分化完全, 这与鲑科鱼类在胚胎中就已经形成晶状体的现象相符合 (施德亮, 2012), 到 5 DPH 视网膜才发育为典型的十层结构。本观察显示, 秦岭细鳞鲑视网膜早期只存在视锥细胞, 视杆细胞在 9 DPH 才开始出现并增多, 这与多数硬骨鱼类的视觉细胞发育一致 (Blaxter et al., 1967; Boehlert, 1978; Kawamura et al., 1984; 魏开建等, 1996)。而与其不同的有, 在光学显微镜下观察初孵的红大麻哈鱼没有视杆细胞的出现 (Ali, 1959), 在采用投射电子显微镜对虹鳟早期视网膜发育的研究发现, 视锥和视杆细胞在初孵时就已出现 (Schmitt et al., 1989), Flamarique and Hawryshyn (1996) 发现红大麻哈鱼的胚胎阶段就能观察到视杆和视锥细胞的外端结构, 在孵化前就出现视杆细胞同样在黄鲈 (Ahlbert, 1973) 和一些两栖动物 (Grant et al., 1980) 中有过报道, 而在欧洲鳗 (Pankhurst, 1984) 发育中视杆细胞出现在视锥细胞之前。

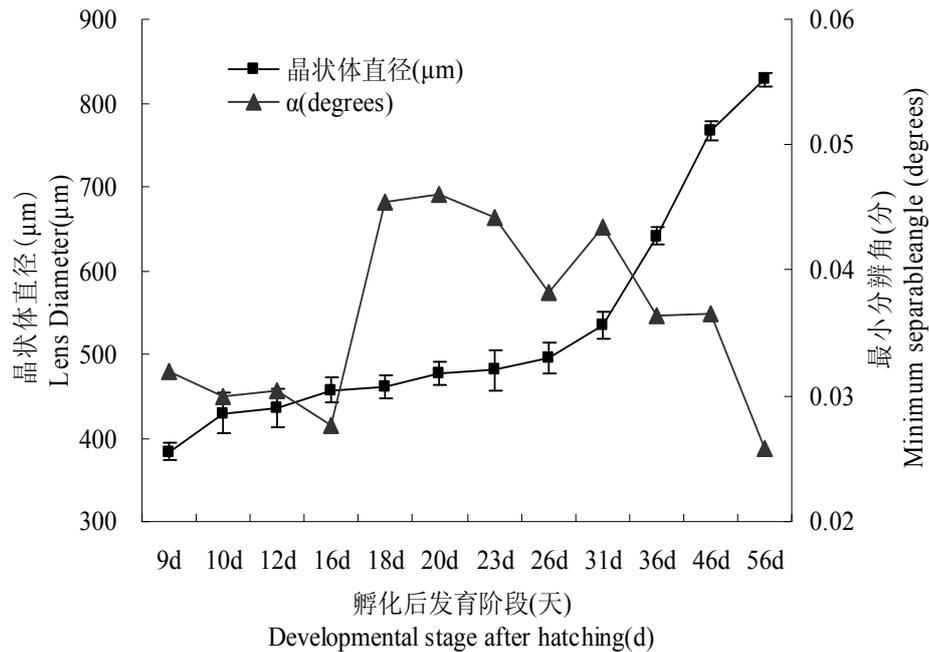


图 3.3 早期发育阶段秦岭细鳞鲑最小分辨角的变化

Fig.3.3 Minimum Separable Angle in Early Development Stage of *Brachymystax lenok tsinlingensis*

秦岭细鳞鲑仔稚鱼喜欢栖息在平躺水质清澈的水流中，喜无光或弱光的环境中活动，而“台阶式”的深潭是大鱼活动的主要场所，因此深潭底部及两侧常可见大石堆砌形成的石缝，河道两边有乔木或是灌木树根形成的孔隙和洞穴（侯峰，2009），而在本研究中随着秦岭细鳞鲑生长发育，视锥数量保持一个稳定水平，视杆细胞逐渐增多，而视杆感受弱光，视锥感受强光，据野外观察，刚孵出的仔鱼在光线较弱但清澈透明的水域活动，随后转入深潭或是石缝等处，因此视锥视杆共存的视网膜类型恰好符合该鱼的栖息特性。

### 3.4.2 秦岭细鳞鲑视网膜运动反应

视网膜运动是指视网膜中的视锥细胞、视杆细胞和色素上皮黑色素会随环境光线强弱变化而发生相对位置改变的过程。本研究显示9 DPH出现少量的视杆细胞，在14 DPH之前未出现视网膜运动反应，这一特点与多数硬骨鱼类类似（Kawamura et al., 1984; 马爱军等，2007），该结果与Blaxter的“视网膜运动反应是伴随着视杆

细胞的出现而发生” (Blaxter et al., 1967) 的观点一致, 视杆细胞在弱光条件下发挥较好的感光能力, 因此视网膜运动被认为是在强光条件下保护视杆细胞而发生的, 因此秦岭细鳞鲑可以在白天的早晨和晚上进行摄食, 如前期只有视锥细胞的半滑舌鳎仔鱼阶段浮游生活时主要在白天进行摄食 (马爱军等, 2007)。视网膜这种结构是与秦岭细鳞鲑在光线较强, 光线变化较大的水质清澈的深潭中相适应。

### 3.4.3 视觉器官发育与摄食等行为关系的探讨

对大多数鱼类而言, 视觉器官是其重要的感觉器官, 在摄食、集群、躲避敌害等活动中起着重要的作用 (Olla et al., 1995)。鱼眼最小分辨角反应了视敏度的高低, 视网膜网络结构的汇聚程度反应了光敏感性的强弱 (徐永淦等, 1990; 魏开建等, 1997)。高视敏度有利于准确为饵料生物的大小及运动情况, 可以主动追击并摄取食物秦岭细鳞鲑仔鱼初期视网膜汇聚程度较低, 主要以视锥细胞为主, 视敏度较高, 适于感受强光, 随后视网膜汇聚程度逐步上升, 而最小分辨角下降, 视敏度提高, 这跟秦岭细鳞鲑具有较强的捕食活动相符 (李思忠, 1966)。鳊鱼科、黄鲈和鲢鱼三种鱼能看到同一大小的猎物的距离随日龄增加而变大 (Miller et al., 1993)。视觉器官是秦岭细鳞鲑开口的重要感觉器官, 因此在实际仔稚鱼养殖中需要注意光线的强弱选择, 使鱼苗最有效的摄取食物。

## 第4章 结论与建议

### 4.1 前言

自李思忠 1966 年将秦岭细鳞鲑定为秦岭亚种以来,国内诸多学者对秦岭细鳞鲑的分类地位,形态学,生理、资源状况等进行了报道。宋世良(1984)和王鸿媛(1988)研究认为细鳞鲑在北方的分布是连续性的,对是否有无秦岭亚种需要进一步研究;秦树臻等(1989)对鸭绿江、河北省及甘肃省渭河上游的细鳞鱼进行分类比较,得出细鳞鱼属在中国只有一种,无亚种的分化;王典群(1986)对该鱼的神经系统进行初步观察发现;施伯昌等(1994)对其颅后骨进行形态学的观察;王高学(2006)等对其耗氧率和窒息点做了初步研究;郑雪莉等(2010)对太白山黄柏原地区细鳞鲑的适应性生长进行研究;杨德国等(1999)、任剑和梁刚(2004)、杨军严等(2006)和侯峰(2009)分别对其资源、栖息地状况进行调查,发现其种群资源不容乐观,栖息地环境逐渐缩小;靳建波(2011)对秦岭细鳞鲑仔稚鱼耳石荧光标记效果进行研究,为以后增殖放流效果评估做准备。

本研究是继孙庆亮等(未发表资料)的研究(秦岭细鳞鲑的自然繁殖、遗传多样性开展了系统性研究,特别是首次取得了人工和仿自然繁殖成功)的一个延续。本研究通过传统研究方法对野生秦岭细鳞鲑亲鱼进行人工繁殖,对其胚胎发育、仔稚鱼发育以及早期视网膜发育进行观察,讨论得出了人工繁殖的温度范围以及溶氧水平;并了解了该物种的早期视网膜中视觉细胞的构成类型,为早期育苗提供了技术支持。而该物种的研究仍较薄弱,未来对该物种的保护和研究工作还在继续。近年来,由于人类偷捕现象严重,秦岭细鳞鲑生境破坏不断加剧,导致野生资源不断下降,因此加强科研工作和管理方式是保护其资源的重要手段。

### 4.2 系统开展秦岭细鳞鲑早期发育各方面的研究

为更加全面的掌握秦岭细鳞鲑人工繁殖的各个细节,将来可以开展以下工作:

- (1) 进一步细化该物种的胚胎发育温度,在第 2 章中建议的孵化水温(6~10 °C)再进行分梯度试验,从而找出秦岭细鳞鲑最佳发育温度范围,提高出膜率与成活率;

同时还需要确定该鱼幼苗的最佳摄食温度，从而提高摄食率。(2) 对秦岭细鳞鲑胚胎发育以及早期生活史的耗氧量进行研究，确保各个阶段耗氧量范围，为将来大量开展人工繁殖工作做基础。(3) 本文只对该物种的视觉器官做了初步的研究，而秦岭细鳞鲑是陆封型洄游性鱼类，因此还需要对其的嗅觉和味觉等器官进行系统研究，可以了解该物种的洄游是否通过嗅觉器官或是其他器官来完成回归定位，并可以探讨不同感觉器官在早期摄食中的功能，从而增加人工育苗的成功率。

### 4.3 储备野生亲鱼及培育子一代亲鱼实现全人工繁殖

人工增殖放流是维持生物物种生存与扩大物种数量的有效途径，在加强自然保护的同时，科研工作需要积极开展工作，先储备野生亲鱼，通过野生亲鱼的人工繁殖获得子一代，再通过对子一代的培育使其达到性成熟个体，最终实现全人工繁殖，再经增殖放流补充野生种群数量，使该物种的资源不断恢复。

### 4.4 加强秦岭细鳞鲑的保护和管理手段

#### 4.4.1 保护物种的栖息地及生境

生境是生物物种存在和发展的物质基础，保护生物的繁殖及栖息地，是维持生物种群繁衍和发展的先决条件。秦岭细鳞鲑栖息于海拔较高水温较低的山涧溪流中，目前在许多河流都有采矿作业，对其生境造成了一定的破坏，因此需要对采矿的单位进行一些补偿性的整改措施。

#### 4.4.2 加强水生野生动物保护法规宣传和渔政管理机构建设

秦岭细鳞鲑保护区工作人员应该定期的进行法规宣传，通过制作宣传册，视频以及标本展示方式，使群众了解水生动物的法律法规，加强对秦岭细鳞鲑的认识，从而减少偷捕现象的发生，提高群众的自觉性以及积极性，创造一个良好的生态环境。渔政执法人员需要建立一套救护措施，一旦发现有受伤的鱼应马上采取救护，等到恢复后立即放生；同时还需要定时的检查有无偷捕现象，如果发现将依法办理。

## 参考文献

1. 卞晓东. 鱼卵, 仔稚鱼形态生态学基础研究. [博士学位论文]. 青岛: 中国海洋大学, 2010
2. 柴毅, 谢从新, 危起伟, 陈细华. 中华鲟视网膜早期发育及趋光行为观察. 水生生物学报, 2007, 31 (06): 920-922
3. 柴毅, 谢从新. 中华鲟眼球的早期发育. 水生态学杂志, 2009, 2 (06): 124-126
4. 柴毅. 中华鲟感觉器官的早期发育及其行为机能研究. [博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2006
5. 陈红菊, 姜运良, 宋憬愚, 季相山, 张安才, 谭景和. 泰山赤鳞鱼胚胎发育的研究. 水生生物学报, 2008, 32 (6): 926-933
6. 陈永祥, 罗泉笙. 乌江上游四川裂腹鱼的胚胎发育. 四川动物, 1999, 16 (14): 163-167
7. 成日至. 池水酸碱度对鱼类的影响. 饲料研究, 2004, (003): 9-9
8. 董崇智, 牟振波, 赵彩霞. 高白鲑仔鱼, 稚鱼在不同温度条件下的摄食强度试验. 水利渔业, 1991, 5: 13-16
9. 杜佳, 徐革锋, 韩英, 牟振波. 尖吻细鳞鲑胚胎及仔、稚、幼鱼发育的研究. 大连海洋大学学报, 2010, 25 (05): 379-385
10. 方耀林, 余来宁. 团头鲂及其胚胎耗氧率的研究. 淡水渔业, 1991, (003): 21-23
11. 豪富华, 陈毅峰, 蔡斌. 西藏亚东鲑的胚胎发育. 水产学报, 2006(03): 289-296
12. 侯峰. 甘肃秦岭细鳞鲑保护生物学研究. [硕士学位论文]. 兰州: 西北师范大学, 2009
13. 胡先成, 赵云龙. 河川沙塘鳢视觉器官的发育及其与摄食的关系. 动物学杂志, 2007, 42(05): 41-48
14. 黄洪贵, 胡振禧, 黄种持, 叶小军, 黄柳婷, 吴妹英. 饥饿对中华倒刺鲃仔鱼摄食, 存活与生长发育的影响. 江西农业大学学报, 2010, 32(2): 0231-0235
15. 黄金善, 范兆廷, 贾忠贺, 李永发, 徐革峰. 沉性大卵径鱼卵的观察方法与虹鳟的胚胎发育. 经济动物学报, 2005, 9 (004): 235-238

16. 黄晓荣, 庄平, 章龙珍, 张涛, 冯广朋, 赵峰. 延迟投饵对史氏鲟仔鱼摄食, 存活及生长的影响. 生态学杂志, 2007, 26 (1): 73-77
17. 靳建波, 危起伟, 孙庆亮, 李罗新, 甘芳. 茜素络合物浸泡标记秦岭细鳞鲑发眼卵及仔鱼耳石. 淡水渔业, 2011, 41 (02): 10-17
18. 靳建波. 秦岭细鳞鲑仔稚鱼耳石微结构及荧光标记研究. [硕士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2011
19. 乐佩琦, 陈宜瑜. 中国濒危动物红皮书(鱼类). 北京: 科学出版社, 1998
20. 李思忠. 陕西太白山细鳞鲑的一新亚种. 动物分类学报, 1966, 3 (01): 92-94
21. 李思忠. 中国鲑科鱼类地理分布的探讨. 动物学杂志, 1984, 1 (3): 34-34
22. 李修峰, 黄道明, 谢文星. 汉江中游银鮡的胚胎发育. 大连水产学院学报, 2005, 20 (003) :181-185
23. 林浩然. 鱼类生理学. 广州: 广东高等教育出版社, 1998, 272-274
24. 刘文生, 李勇, 肖建光. 胡子鲇胚胎发育的观察. 华南农业大学学报, 2004, 25 (004): 89-92
25. 柳学周, 徐永江, 马爱军. 温度, 盐度, 光照对半滑舌鲷胚胎发育的影响及孵化条件调控技术研究. 海洋水产研究, 2004, 25 (6): 1-6
26. 龙永隆, 林丹军, 张彦定. 发育生物学. 北京: 科学出版社, 2011, 96-98
27. 楼宝, 史海东, 柴学军. 不同生物饵料对赤点石斑鱼稚幼鱼生长和存活率的影响. 上海水产大学学报, 2004, 13 (3): 270-273
28. 楼允东. 组织胚胎学. 北京: 中国农业出版社(第二版), 1996, 314-319
29. 马爱军, 王新安, 庄志猛, 张秀梅, 张立敬. 半滑舌鲷仔、稚鱼视网膜结构与视觉特性. 动物学报, 2007, 53 (02): 354-363
30. 缪学祖, 殷名称. 太湖花[鱼骨]生物学研究, 水产学报, 2005, 7 (1): 31-44
31. 木云雷, 宋广军. 水温和盐度对大菱鲆稚鱼存活的影响. 水产科学, 2005, 24 (12) :1-3
32. 秦树臻, 王所安. 细鳞鱼亚种问题的研究, 鲑鳟渔业, 1989, 2(001):52-61
33. 齐子鑫, 赵永军. 细鳞鲑的生物学及养殖前景展望. 郑州牧业工程高等专科学校学报, 2006, 26 (01): 29-30
34. 强俊, 李瑞伟, 王辉. pH 对奥尼罗非鱼仔鱼活力及仔, 稚鱼生长的影响. 南

- 方水产, 2009, 5 (2): 69-73
35. 任剑, 梁刚. 千河流域秦岭细鳞鲑资源调查报告. 陕西师范大学学报 (自然科学版), 2004, 32 (S2): 165-168
36. 陕西省动物研究所. 秦岭鱼类志. 北京: 科学出版社, 1987, 12-15
37. 申玉春. 鱼类增养殖学. 北京: 中国农业出版社, 2008, 7-9
38. 施伯昌, 王典群. 细鳞鲑颅后骨的解剖. 兰州大学学报 (自然科学版), 1994, 30 (1): 72-77
39. 施德亮, 危起伟, 孙庆亮, 李罗新, 杜浩. 秦岭细鳞鲑早期发育观察. 中国水产科学, 2012, 19 (4)
40. 宋世良, 方树淼. 秦岭细鳞鲑 *Brachymystax lenok tsinlingensis* Li 亚种问题的商榷. 兰州大学学报(自然科学版), 4: 92-95
41. 宋昭彬, 何学福. 鱼类饥饿研究现状. 动物学杂志, 1998, 33 (1): 48-52
42. 孙丽华, 陈浩如, 王肇鼎. 盐度对军曹鱼胚胎和仔鱼发育的影响. 生态科学, 2006, 25 (1): 48-51
43. 唐国盘, 刘鉴毅, 危起伟, 杨德国, 朱永久, 杜浩. 中华鲟胚胎的耗氧率. 动物学杂志, 2004, 39 (005): 30-34
44. 唐国盘. 中华鲟胚胎发育和早期生活史阶段耗氧率的研究. [硕士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2005
45. 万瑞景, 李显森, 庄志猛, 蒙子宁. 鲢鱼仔鱼饥饿试验及不可逆点的确定. 水产学报, 2004, 28 (1): 79-83
46. 王典群. 细鳞鲑神经系统的初步观察. 兰州大学学报 (自然科学版), 1986, 22 (3): 106-113
47. 王高学, 周继术, 强晓鸣. 秦岭细鳞鲑耗氧率和窒息点的初步研究. 动物学杂志, 2006, 41 (02): 72-75
48. 王国恩. 鱼类早期胚胎发生及环境影响. 东北师大学报 (自然科学版), 1988, 3:115-131
49. 王涵生, 方琼珊, 郑乐云. 盐度对赤点石斑鱼受精卵发育的影响及仔鱼活力的判断. 水产学报, 2002, 26 (4): 344-350
50. 王宏田, 张培军. 环境因子对海产鱼类受精卵及早期仔鱼发育的影响. 海洋

- 科学, 1998, 4: 50-52
51. 王鸿媛. 细鳞鱼属的研究和河北北部的细鳞鱼. 鲑鳟渔业, 1988, 1(1): 16-25
  52. 王吉桥, 毛连菊, 姜静颖, 于滨海. 鲤, 鲢, 鳙, 草鱼苗和鱼种饥饿致死时间的研究. 大连海洋大学学报, 1993, 8(02): 58-65
  53. 王剑伟, 乔晔, 陶玉岭. 稀有鮰鲫仔鱼的摄食和耐饥饿能力. 水生生物学报, 1999, 23(6): 648-654
  54. 魏开建, 谢从新, 杨英, 周洁, 熊传喜. 乌鳢早期视网膜发育的初步研究. 华中农业大学学报, 1997, 16(05): 408-412
  55. 魏开建, 张海明. 鳊鱼视网膜发育的组织学研究. 华中农业大学学报, 1996, 20(03): 263-269
  56. 夏连军, 施兆鸿, 陆建学. 黄鲷仔鱼饥饿试验及不可逆点的确定. 海洋渔业, 2004, 26(004): 286-290
  57. 肖克宇, 陈昌福. 水产微生物学. 北京: 中国农业出版社, 2004, 296-299
  58. 徐革锋, 杜佳, 张永泉, 柳洋, 尹家胜, 牟振波. 哲罗鱼(♀)与细鳞鱼(♂)杂交种胚胎及仔稚鱼发育. 中国水产科学, 2010, 17(004): 630-638
  59. 徐永淦, 何大仁. 黄鳍鲷视网膜结构和超微结构的研究. 海洋与湖沼, 1990, 21(06): 544-596
  60. 严太明, 何学福, 贺吉胜. 宽口光唇鱼胚胎发育的研究. 水生生物学报, 1999, 23(06): 636-640
  61. 严新安. 半滑舌鳎摄食机理的研究. [硕士学位论文]. 青岛: 中国海洋大学, 2009
  62. 杨德国, 危起伟, 李绪兴, 张晓琴, 成保良. 秦岭渭水河太白段珍稀水生动物分布现状及保护对策. 中国水产科学, 1999, 6(03): 124-126
  63. 杨军严, 钟林, 王开锋. 陕西黑河细鳞鲑生物学研究及资源保护. 陕西师范大学学报(自然科学版), 2006, 34(S1): 67-69
  64. 杨瑞斌, 谢从新, 樊启学. 仔稚鱼发育敏感期研究进展. 华中农业大学学报, 2008, 27(001): 161-165
  65. 殷名称. 鱼类早期生活史研究与其进展. 水产学报, 1991, (04): 348-358
  66. 殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995a, 134-272

67. 殷名称. 鱼类仔鱼期的摄食和生长. 水产学报, 1995b, 19 (004): 335-342
68. 殷名称. 鱼类早期生活史阶段的自然死亡. 水生生物学报, 1996, 20 (4): 363-372
69. 孟庆闻, 缪学祖, 俞泰济. 鱼类学. 上海: 上海科学技术出版社, 1989, 209-211
70. 张北平, 蔡林钢, 吐尔逊, 马燕武, 张人铭, 李精明, 郭焱. 高白鲑受精卵人工孵化及胚胎发育观测, 水产学杂志, 2001, 14 (2): 24-27
71. 张晓华, 苏锦祥, 殷名称. 不同温度条件对鳊仔鱼摄食和生长发育的影响. 水产学报, 1999, 23 (1): 91-94
72. 张永泉, 尹家胜, 贾钟贺, 陈玉春. 哲罗鱼胚胎和仔鱼发育的研究. 大连水产学院学报, 2008, 23 (006): 425-430
73. 郑怀平. 鱼类早期生活史的营养与摄食. 盐城工学院学报(自然科学版), 1999, 12 (003): 63-66
74. 郑雪莉, 卜书海, 代栓发, 李先敏, 张宏, 李爱军. 细鳞鲑在太白山南坡的适应性生长研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2010, 32 (03): 52-58
75. 庄志猛, 万瑞景, 陈省平, 刘新富. 半滑舌鳎仔鱼的摄食与生长. 动物学报, 2006, 51 (6): 1023-1033
76. Ahlbert I B. Ontogeny of double cones in the retina of perch fry (*Perca fluviatilis*, *Teleostei*). *Acta Zoologica*, 1973, 54(4):241-254
77. Ahlbert I B. Organization of the cone cells in the retinae of salmon (*Salmo salar*) and trout (*Salmo trutta*) in relation to their feeding habits. *Acta Zoologica*, 1976, 57(1): 13-35.
78. Alderdice D F, Wickett W P, Brett J R. Some effects of temporary exposure to low dissolved oxygen levels on Pacific salmon eggs. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 1958, 15(2): 229-250
79. Ali M A. The ocular structure, retinomotor and photo-behavioral responses of juvenile Pacific salmon. *Canadian Journal of Zoology*, 1959, 37(6): 965-996
80. Ali M A. Vision in fishes: new approaches in research. New York: Plenum Press. 1975

81. Atkinson D. Ectotherm life-history responses to developmental temperature. *Animals and temperature: Phenotypic and evolutionary adaptation*, 1996, 183-204
82. Bailey K, Houde E. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Advances in Marine Biology*, 1989, 25: 1-83
83. Balon E K. Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model. *Environmental Biology of Fishes*, 1986, 16(1): 11-24
84. Battle H I. The embryology of the Atlantic salmon (*Salmo salar* Linnaeus). *Canadian Journal of Research*, 1944, 22(5): 105-125
85. Beacham T D, Murray C B. Temperature, egg size, and development of embryos and alevins of five species of Pacific salmon: a comparative analysis. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1990, 119(6): 927-945
86. Bishop T D, Brown J A. Threat-sensitive foraging by larval threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1992, 31(2): 133-138
87. Björnsson B, Steinarsson A, Oddgeirsson M. Optimal temperature for growth and feed conversion of immature cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 2001, 58(1): 29-38
88. Blalinsky B I. *An Introduction to Emryology*. 4th ed. Philadelphia: W.B.Saunders Company. 1975, 175-178
89. Blaxter J, Jones M P. The development of the retina and retinomotor responses in the herring. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 1967, 47(03): 677-697
90. Blaxter J H S, Hempel G. The influence of egg size on herring larvae. *J.Cons.Cons.Int.Explor.Mer*, 1963, 28: 211-202
91. Blaxter J H S. Pattern and variety in development. *Fish Physiology*, 1988, 11A: 1-58
92. Boehlert G W. Intraspecific evidence for the function of single and double cones in the teleost retina. *Science*, 1978, 202(4365): 309
93. Bond C. *Biology of Fishers*. WB Saunders Company Philadelphia, London,

- Toronto. 1979
94. Braum E. Ecological aspects of survival of fish eggs, embryos and larvae. In Ecology of Freshwater Fish Production, 1978, 102-131
  95. Browman H, Gordon W C, Evans B I, O'Brien W J. Correlation between histological and behavioral measures of visual acuity in a zooplanktivorous fish, the white crappie (*Pomoxis annularis*). Brain Behav. Evol, 1990, 35: 85-97
  96. Chai Y, Xie C X, Wei Q W. Yolk-sac absorption and point of no return in Chinese sturgeon *Acipenser sinensis* larvae. Journal of Applied Ichthyology, 2011, 27:687-689
  97. Combs B D. Effect of temperature on the development of salmon eggs. The Progressive Fish-Culturist, 1965, 27(3): 134-137
  98. Confer J L, Blades P I. Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. Limnology and Oceanography, 1975, 571-579
  99. Dou S, Masuda R, Tanaka M, Tsukamoto K. Effects of temperature and delayed initial feeding on the survival and growth of Japanese flounder larvae. Journal of Fish Biology, 2005, 66(2): 362-377
  100. Faris A, Wootton R. Effect of water pH and salinity on the survival of eggs and larvae of the euryhaline teleost, *Gasterosteus aculeatus* L. Environmental Pollution, 1987, 48(1): 49-59
  101. Flamarique I, Hawryshyn C. Retinal development and visual sensitivity of young Pacific sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Journal of Experimental Biology, 1996, 199(4): 869-882
  102. Fuiman L A, Magurran A E. Development of predator defences in fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 1994, 4(2): 145-183
  103. Gerritsen J, Strickler J R. Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. Journal of the Fisheries Board of Canada, 1977, 34(1): 73-82
  104. Gisbert E. Early development and allometric growth patterns in Siberian sturgeon and their ecological significance. Journal of Fish Biology, 1999, 54(4): 852-862

105. Grant P, Rubin E, Cima C. Ontogeny of the retina and optic nerve in *Xenopus laevis*. I. Stages in the early development of the retina. *The Journal of Comparative Neurology* 1980, 189(4): 593-613
106. Green B S, Fisher R. Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. *Journal of experimental marine biology and ecology* , 2004, 299(1): 115-132
107. Hamor T, Garside E. Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in response to various levels of temperature, dissolved oxygen, and water exchange. *Canadian Journal of Zoology*, 1976, 54(11): 1912-1917
108. Heath D D, Devlin R H, Heath J W, Iwama G K. Genetic, environmental and interaction effects on the incidence of jacking in *Oncorhynchus tshawytscha* (chinook salmon). *Heredity*, 1994, 72(2): 146-154
109. Hokanson K E F. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 1977, 34(10): 1524-1550
110. Hubbs C L. Terminology of early stages of fishes. *Copeia*, 1943, 260
111. Hunter J, Center S F. Inferences regarding predation on the early life stages of cod. *Flodevinger rapportser*, 1984, 1: 533-562
112. Jensen A J, Johnsen B O, Saksgrd L. Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1989, 46(5): 786-789
113. Kawamura G, Mukai Y, Ohta H. Change in the visual threshold with development of rods in ayu *Plecoglossus altivelis*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries (Japan)*, 1984
114. Kawamura G, Tsuda R, Kumai H, Ohashi S. The visual cell morphology of *pagrus major* and its adaptive changes with shift from pelagic to benthic habitats. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 1984, 50
115. Kaneko A. Physiological and morphological identification of horizontal, bipolar

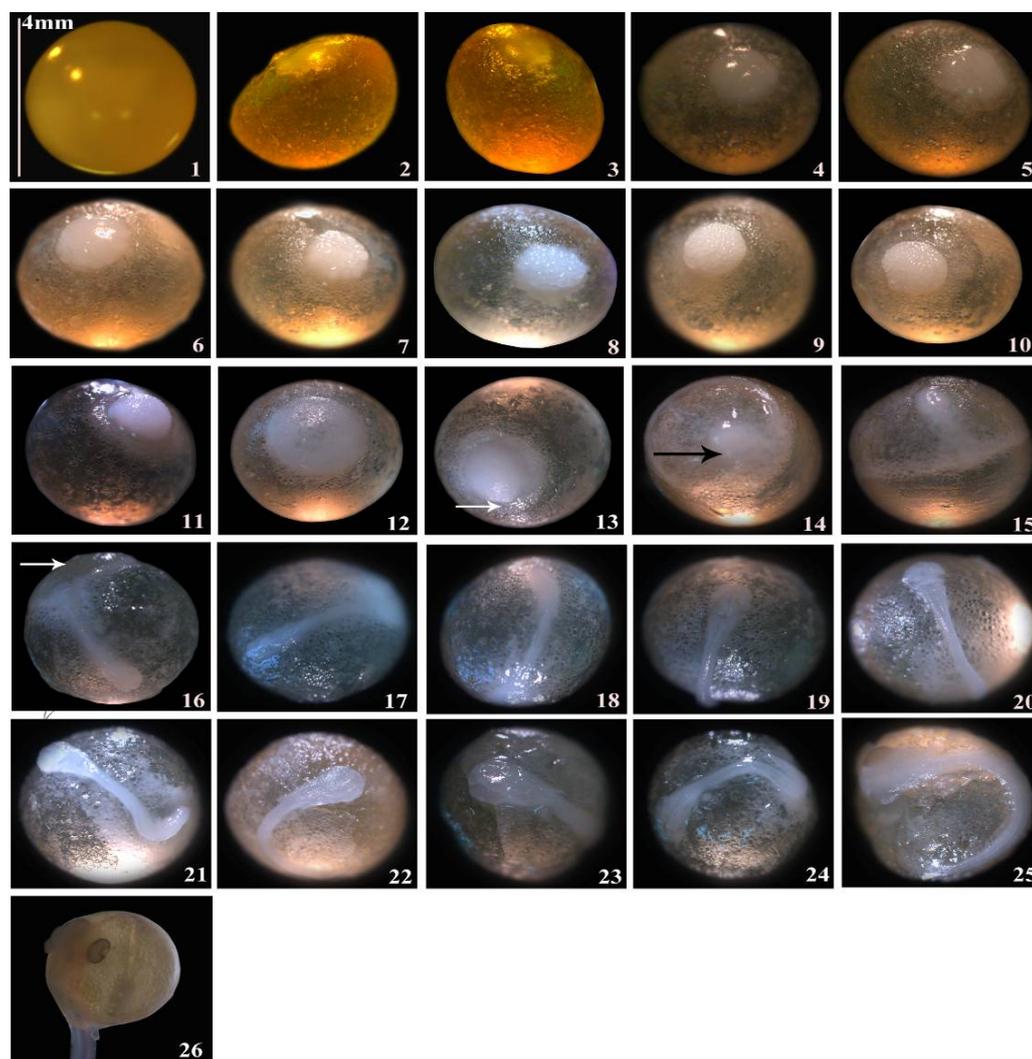
- and amacrine cells in goldfish retina. *The Journal of Physiology*, 1970, 207(3): 623
116. Kendall J A, Ahlstrom E H, Moser H G. Early life history stages of fishes and their characters. *Ontogeny and systematics of fishes*, 1984, 1: 11-22
117. Koumoundouros G, Divanach P, Anezaki L, Kentouri M. Temperature-induced ontogenetic plasticity in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Marine Biology*, 2001, 139(5): 817-830
118. Kovac V. Synchrony and heterochrony in ontogeny (of fish). *Journal of theoretical biology*, 2002, 217(4): 499-507
119. Levy D A. Sensory mechanism and selective advantage for diel vertical migration in juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1990, 47(9): 1796-1802
120. Liem K F. Acquisition of energy by teleosts: adaptive mechanisms and evolutionary patterns. *Environmental physiology of fishes*, 1980, 35: 299-334
121. Mahon E F, Hoar W S. The early development of the chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum). *Journal of Morphology*, 1956, 98(1): 1-47
122. Matschak T W, Stickland N C, Mason P S, Crook A R. Oxygen availability and temperature affect embryonic muscle development in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Differentiation*, 1997, 61(4): 229-235
123. Matschak T, Hhopcroft T, Smason P, Crook A R, Stickland N C. Temperature and oxygen tension influence the development of muscle cellularity in embryonic rainbow trout. *Journal of Fish Biology*, 1998, 53(3): 581-590
124. Milinski M. Predation risk and feeding behaviour. *Behaviour of teleost fishes*: 1993, 285-305
125. Miller T J, Crowder L B, Rice J A. Ontogenetic changes in behavioural and histological measures of visual acuity in three species of fish. *Environmental Biology of Fishes*, 1993, 37(1): 1-8
126. Moser H G. *Ontogeny and systematics of fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, 1984

127. Moorman S. Development of sensory systems in zebrafish (*Danio rerio*). *Ilar Journal*, 2001, 42(4): 292-298
128. Olla B L, Davis M W. Behavioral responses of juvenile walleye pollock *Theragra chalcogramma* Pallas to light, thermoclines and food: possible role in vertical distribution. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 1990, 135(1): 59-68
129. Olla B L, Davis M W, Ryer C H, Sogard S M. Behavioural responses of larval and juvenile walleye pollock (*Theragra chalcogramma*): possible mechanisms controlling distribution and recruitment. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 1995, 201: 3-15
130. Orton G L. The systematics of vertebrate larvae. *Systematic Biology*, 1953, 2(2): 63
131. Osse J. Form changes in fish larvae in relation to changing demands of function. *Netherlands Journal of Zoology*, 1989, 40 1(2): 362-385
132. Östholm T, Brännäs E, Veen T. The pineal organ is the first differentiated light receptor in the embryonic salmon, *Salmo salar* L. *Cell and Tissue Research*, 1987, 249(3): 641-646.
133. Otten E. Vision during growth of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae). *Netherlands Journal of Zoology* 1980, 31(4): 650-700
134. Pankhurst N. Retinal development in larval and juvenile European eel, *Anguilla anguilla* (L.). *Canadian Journal of Zoology*, 1984, 62(3): 335-343
135. Padrós F M, Villalta M, Gisbert E, Est´evez A. Morphological and histological study of larval development of the Senegal sole *Solea senegalensis*: an integrative study." *Journal of Fish Biology*, 2011
136. Peterson R, Spinney H, Sreedharan A. Development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs and alevins under varied temperature regimes. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 1977, 34(1): 31-43
137. Rana K. Influence of egg size on the growth, onset of feeding, point-of-no-return,

- and survival of unfed *Oreochromis mossambicus* fry. *Aquaculture*, 1985, 46(2): 119-131
138. Rodríguez A, Gisbert E. Morphogenesis of the eye of Siberian sturgeon. *Journal of Fish Biology*, 2001, 59(5): 1427-1429
139. Rombough P J. The effects of temperature on embryonic and larval development, Cambridge University Press, 1997, 61:177-224
140. Rosenthal H, Hempel G. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.). *Marine food chains*, 1971, 344-364
141. Schmitt E, Kunz Y W. Retinal Morphogenesis in the Rainbow Trout, *Salmo gairdneri*(Part 1 of 2). *Brain, Behavior and Evolution*, 1989, 34(1): 48-56
142. Shepherd T, Costain K, Litvak M K. Effect of development rate on the swimming, escape responses, and morphology of yolk-sac stage larval American plaice, *Hippoglossoides platessoides*. *Marine Biology*, 2000, 137(4): 737-745
143. Sugisaki H, Bailey K, Brodeur R. Development of the escape response in larval walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *Marine Biology*, 2001, 139(1): 19-24
144. Tamura T, Wisby W J. The visual sense of pelagic fishes especially the visual axis and accommodation. *Bulletin of Marine Science*, 1963, 13(3): 433-448
145. Trowell O, Westgarth D. A method for differential cell counting in certain organs. *The Anatomical Record*, 1959, 134(3): 463-471
146. Vera L M, Migaud H. Continuous high light intensity can induce retinal degeneration in Atlantic salmon, Atlantic cod and European sea bass. *Aquaculture*, 2009, 296(1-2): 150-158
147. Vetemaa M, Saat T. Effects of salinity on the development of fresh-water and brackish-water ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) embryos. *Ann Zool Fennici*, 1996, 33:687-692
148. Wassersug R J. The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. *American Zoologist*, 1975, 15(2): 405-417

149. Williams P, Brown J, Gotceitas V, Pepin P. Developmental changes in escape response performance of five species of marine larval fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1996, 53(6): 1246-1253
150. Yin M, Blaxter J. Escape speeds of marine fish larvae during early development and starvation. *Marine Biology*, 1987, 96(4): 459-468
151. Yin, M, Craik J. Biochemical changes during development of eggs and yolk-sac larvae of herring and plaice. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 1992, 10: 347-358

图 版

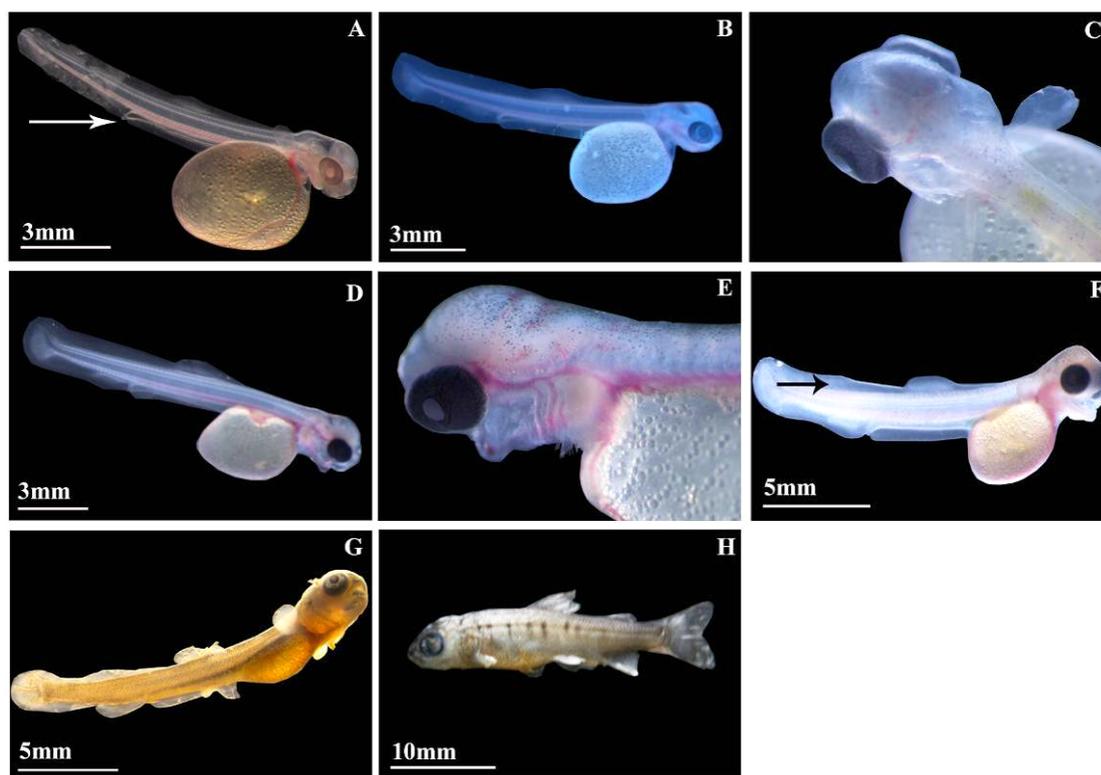


图版 I 秦岭细鳞鲑胚胎发育时序图

1: 受精卵; 2: 1 细胞期; 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: 分裂后期; 10: 囊胚早期; 11: 囊胚中期; 12: 囊胚晚期; 13: 原肠早期 (箭头: 胚环); 14: 原肠中期 (箭头: 胚盾); 15: 原肠晚期; 16: 神经胚期 (箭头: 胚孔); 17: 眼基出现期; 18: 胚孔关闭期; 19: 脑部分化期; 20: 胸鳍原基出现期; 21: 尾芽出现期; 22: 胸鳍雏形出现期; 23: 眼晶体出现期; 24: 尾鳍出现期; 25: 眼色素出现期; 26: 孵化期。

**Plate I Development stage of *Brachymystax lenok tsinlingensis* embryo**

1. zygote. 2. 1-cell stage. 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 stage. 10. Early-blastula stage. 11. Mid-blastula stage. 12. Late-blastula stage. 13. Early-gastrula stage (arrowhead: germ ring). 14. Mid-gastrula stage (arrowhead: embryonic shield). 15. Late-gastrula stage. 16. Neurula plate stage (arrowhead: Blastopore). 17. Eye anlage stage. 18. Blastopore closed stage. 19. Brain differentiation stage. 20. Pectoral fin anlage stage. 21. Tail bud formed stage. 22. Rudiment of pectoral fin stage. 23. Eye lens formed stage. 24. Caudal fin appearance. 25. Eye pigment stage. 26. Hatching.

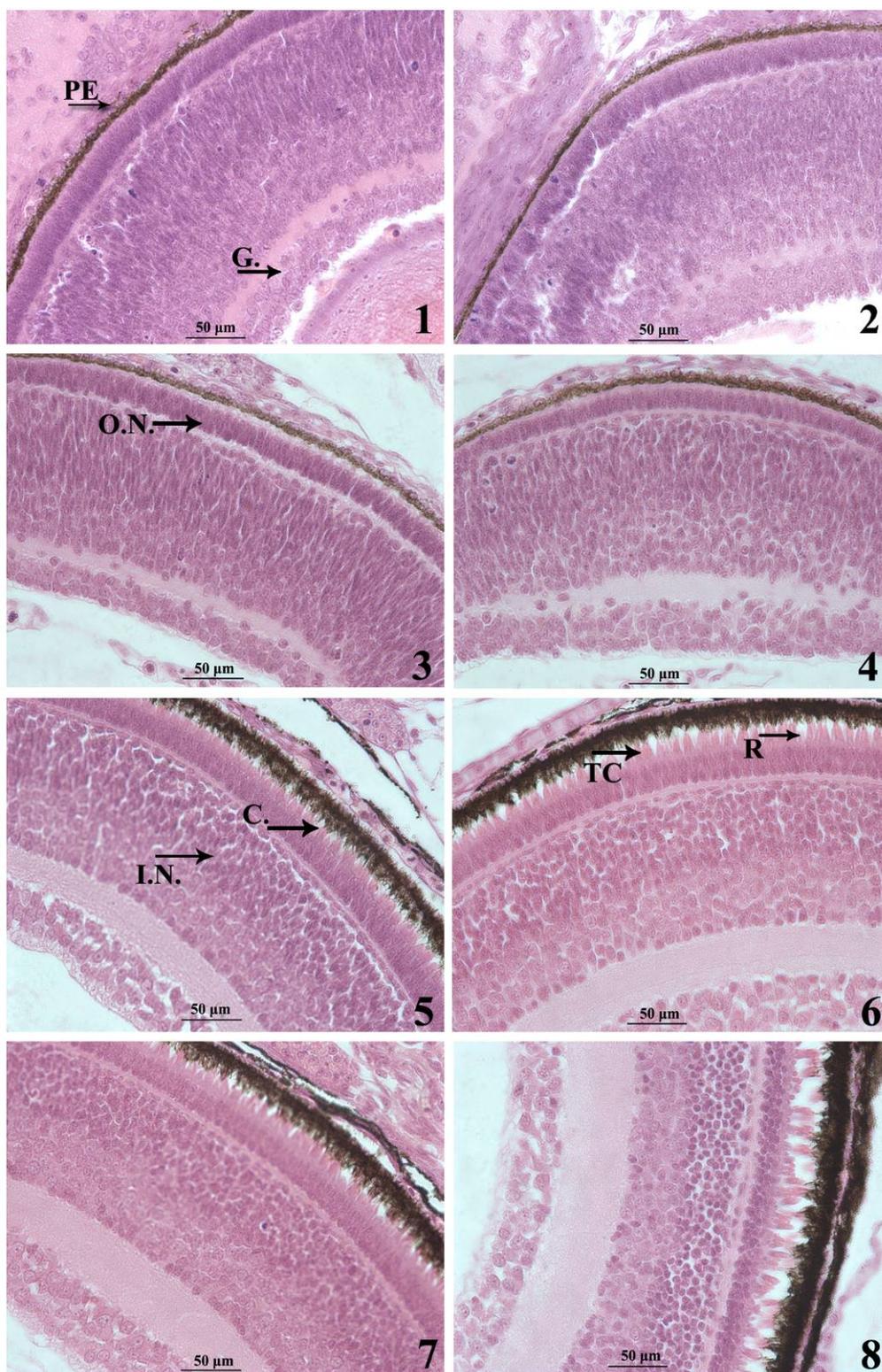


图版 II 秦岭细鳞鲑仔稚鱼发育图

A: 出膜仔鱼 (箭头: 肛突) B: 出膜 3 d 的仔鱼 C: 出膜 3 d 的仔鱼 (放大: 体表黑色素)  
D: 出膜 5 d 的仔鱼 E: 出膜 5 d 的仔鱼 (放大: 体表黑色素) F: 出膜 7 d 的仔鱼 (箭头: 脂  
鳍雏形) G: 出膜 12 d 的仔鱼 H: 出膜 46 d 的稚鱼

**Plate II Development of *Brachymystax lenok tsinlingensis* larvae and juveniles**

A. hatching larva (arrowhead: anal tubercle) . B. 3 d larva after hatching. C. 3 d larva after hatching  
(enlarged: melanin) . D. 5 d larva after hatching. E. 5 d larva after hatching (enlarged: melanin) . F.  
7 d larva after hatching (arrowhead: Rudiment of adipose fin) . G. 12 d larva after hatching; H. 46 d  
juvenile after hatching



### 图版III 秦岭细鳞鲑早期视网膜发育图

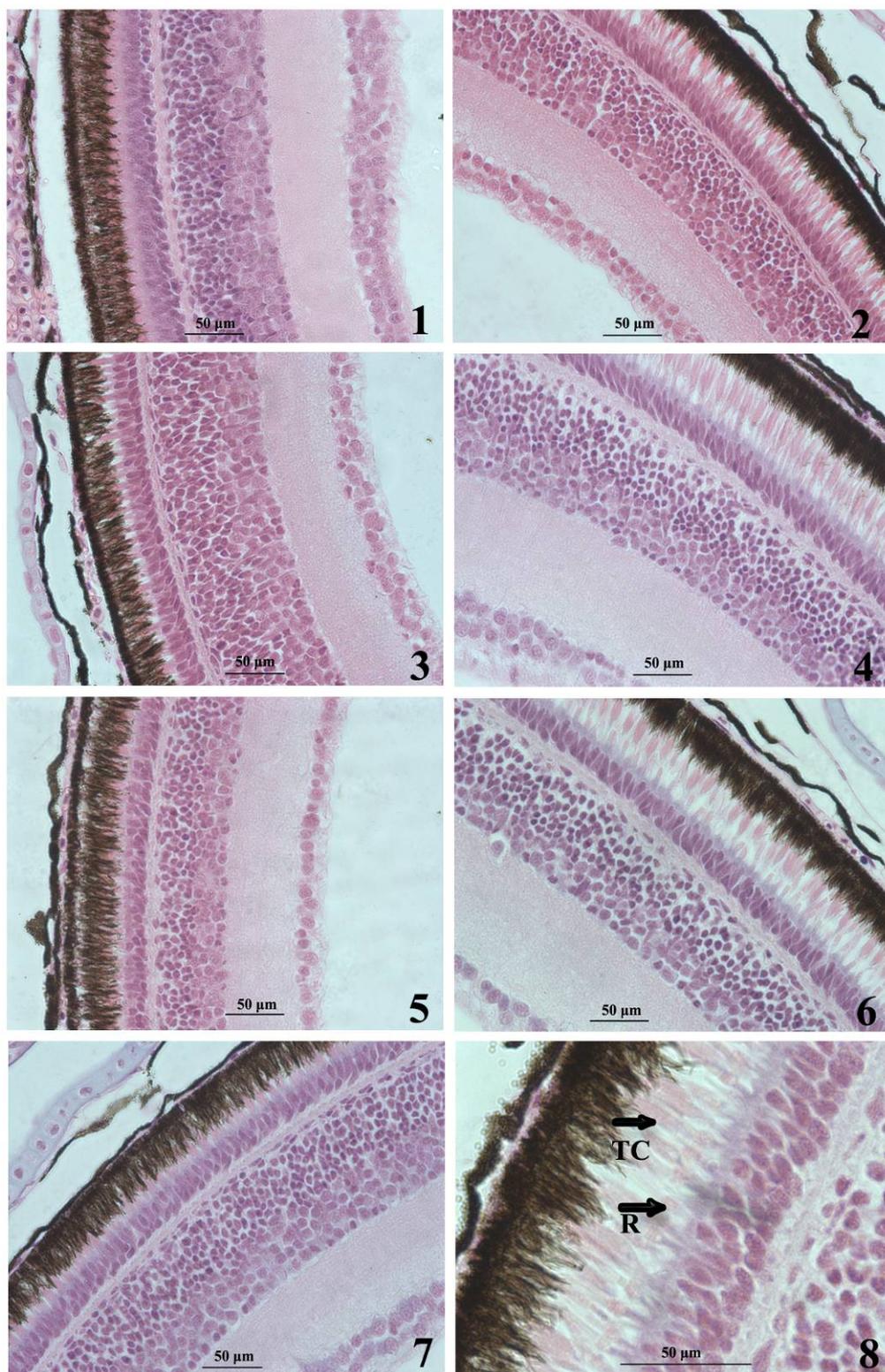
1. 1 日龄秦岭细鳞鲑暗适应视网膜（横切）
2. 1 日龄秦岭细鳞鲑明适应视网膜（横切）
3. 2 日龄秦岭细鳞鲑暗适应视网膜（横切）
4. 2 日龄秦岭细鳞鲑明适应视网膜（横切）
5. 5 日龄秦岭细鳞鲑明适应视网膜（横切）
6. 9 日龄秦岭细鳞鲑暗适应视网膜（横切）
7. 9 日龄秦岭细鳞鲑明适应视网膜（横切）
8. 14 日龄秦岭细鳞鲑暗适应视网膜（横切）

注：O. N.：外核层，I. N.：内核层，G.：神经节细胞层，PE：黑色素层，TC：双锥细胞，C：单锥细胞，R：视杆细胞

#### **Plate III Development of Retina During *Brachymystax lenok tsinlingensis* Ontogeny**

1. The Dark Adapted Retina of 1 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
2. The light Adapted Retina of 1 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
3. The Dark Adapted Retina of 2 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
4. The Light Adapted Retina of 2 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
5. The Dark Adapted Retina of 5 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
6. The Dark Adapted Retina of 9 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
7. The Light Adapted Retina of 9 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
8. The Dark Adapted Retina of 14 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*

Note. O.N.: Outer Nuclear Layer. I.N.: Inner Nuclear Layer. G.: Ganglion Cell layer.  
PE: Pigment Layer. TC: Twin cone cell. C: Single Cone Cell. R: Rod.



#### 图版IV 秦岭细鳞鲑早期视网膜发育图

1. 14 日龄秦岭细鳞鲑明适应视网膜（横切）
2. 26 日龄秦岭细鳞鲑暗适应视网膜（横切）
3. 26 日龄秦岭细鳞鲑明适应视网膜（横切）
4. 36 日龄秦岭细鳞鲑暗适应视网膜（横切）
5. 36 日龄秦岭细鳞鲑明适应视网膜（横切）
6. 46 日龄秦岭细鳞鲑暗适应视网膜（横切）
7. 46 日龄秦岭细鳞鲑明适应视网膜（横切）
8. 56 日龄秦岭细鳞鲑暗适应视网膜（横切）

注：TC：双锥细胞， R：视杆细胞

#### **Plate IV Development of Retina During *Brachymystax lenok tsinlingensis* Ontogeny**

1. The Light Adapted Retina of 14 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
2. The Dark Adapted Retina of 26 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
3. The Light Adapted Retina of 26 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
4. The Dark Adapted Retina of 36 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
5. The Light Adapted Retina of 36 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
6. The Dark Adapted Retina of 46 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
7. The Light Adapted Retina of 46 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*
8. The Dark Adapted Retina of 56 DPH Larvae of *Brachymystax lenok tsinlingensis*

Note. TC: Twin cone cell, R: Rod

## 致 谢

当最后的键盘声落下时，硕士毕业论文随之完稿，我的研究生生活也即将结束。回首三年的研究生生活中，有痛苦更有喜悦，这种痛苦与喜悦教我成长，伴我度过了三个难忘的春夏秋冬。本论文得以最终顺利完稿，离不开导师、家人、各位老师、师兄（姐）弟（妹）、同学及朋友的支持和帮助，值此之际，衷心地感谢你们。

首先，要深深感谢我的导师，中国水产科学研究院长江水产研究所危起伟研究员。危老师学识渊博、严谨求实，心胸宽广、勇于创新、敢于尝试，三年来耳濡目染，深受影响。危老师对我的整个实验设计，实验方案的实施，实验论文的撰写整个过程中提出了许多宝贵意见。危老师亦师亦父，平时对我言传身教，严格要求我，在修改文章时，危老师更是语重心长地教导我做事不能马虎，在生活中教导我不能浮躁，而我也将慢慢地将这些缺点改掉，这将是人生中的一大笔财富。感谢危老师让我参加课题组各种野外调查和实验，增添了我的实验技能和人生经历。总之，论文的完成离不开危老师的指导与鼓励，在此，谨向我的恩师致以最诚挚的谢意与敬意！

其次，感谢陕西省陇县秦岭细鳞鲑国家级保护区任陇矿主任、胡志斌、蔚建利副主任、张文芳女士等在咸宜关试验基地的大力支持与配合！感谢陕西省陇县秦岭细鳞鲑国家级保护区咸宜关保护站朱义民和李呈祥先生在实验基地予以生活上的照顾！秦岭细鳞鲑亲鱼捕捞工作非常辛苦，在此感谢陕西省陇县秦岭细鳞鲑国家级保护区咸宜关保护站朱义民先生、荆州太湖试验基地王义辉先生、孙庆亮师兄、靳建波师兄和阎栓成先生在此过程中的帮助！感谢长江水产研究所李罗新老师、王义辉先生和涂新智在人繁和仔鱼培育工作中给予的大力帮助！怀念与孙庆亮、靳建波师兄和王义辉先生一起四人在陕西深山的生活，感谢你们一路的陪伴，这些日子值得珍藏一辈子！

感谢孙庆亮师兄在我实验思路方面给予的帮助和指引！感谢你在陕西省陇县咸宜关保护站搭建的实验平台，为我创造良好的实验条件！感谢长江大学柴毅副教授/博士在视网膜切片观察实验中给与耐心的指导！感谢长江水产研究所信息中心邵今老师在购买文献和书籍时给予热情的帮助！感谢长江水产研究所濒危鱼类保护组杜

浩师兄、师兄王成友博士研究生、室友冯宪斌在学术文章的修改上的帮助！感谢西南大学梁志强博士研究生在图片处理给予的帮助！感谢中科院水生生物研究所师妹杨晓鸽在数据整理方面的帮忙！

感谢长江水产研究所柳凌研究员、杨德国研究员、曾令兵研究员和张洁明老师、肖艺师姐、吴兴兵师兄在提供解剖镜和显微镜等仪器使用方面的帮助！感谢长江水产研究所同学张金凤、王生在仪器使用等方面的帮助！

感谢濒危课题保护组杜浩博士、张辉博士、吴金明博士，06 级师兄孙庆亮、师姐邹远超，07 级师兄王成友、李艳华、师姐胡佳，08 级师兄靳建波、刘猛、王崇瑞、李伟，同门成为为、李雷、郭海林，10 级师弟薛超、师妹骆慧、史玲玲、孙立元，11 级师弟谢晓、王恒、师妹杨晓鸽，在职博士生梁志强。谢谢你们在我研究生生活中给予的帮助、支持与鼓励，在此向你们表示衷心感谢！

感谢长江水产研究所濒危保护组沈丽老师、周琼女士、黄瑾女士、李曼女士在购买仪器试剂、财务报账和打印资料等方面给予的方便！感谢孙勇虎先生、胡志华先生、杨猛先生在出差运输实验器材给予无私的帮助！感谢华中农业大学水产学院曹玉琼老师在学习生活中的帮助！

感谢华中农业大学和中国水产科学研究院长江水产研究所给我提供这个平台，让我完成硕士学习！

最后感谢我的父母、妹妹及其他家人，是你们给予了我无限的动力和鼓励，是你们在背后默默的支持和理解才有我今天的成绩，特别感谢父母 20 多年来对我的养育与培育之恩。

再次感谢所有关心和帮助过我的人们！谢谢！祝你们幸福！

本文得到了中央科研院所基本业务费项目（2011JBFA22）和公益性行业（农业）科研专项（201203086）的资助！

施德亮

二〇一二年三月于武大科技园长江水产研究所

## 附录 I 攻读硕士学位期间发表的学术论文

1. **施德亮**, 危起伟, 孙庆亮, 李罗新, 杜浩. 秦岭细鳞鲑早期发育观察. 中国水产科学, 2012, 19 (4)

## 附录 II 攻读硕士学位期间参加的学术会议及课题组项目

1. 第六届世界鲟鱼养护大会, 武汉, 2009.10, 参加 (工作人员)
2. 2011 年华中农业大学研究生学术年会与首届南湖学术论坛, 2011.11, 做口头报告, 报告题目: 秦岭细鳞鲑早期发育观察 (获三等奖)
3. 中国水产科学研究院内陆渔业学术研讨会, 广州, 2011.12, 做口头报告  
报告题目: 秦岭细鳞鲑早期发育观察
4. 2009.07: 三峡库区中华鲟放养实验可行性调查 (中华鲟神农溪放流及跟踪)
5. 2010.05~06: 四川绰斯甲河川陕哲罗鲑调查
6. 2010.07~12: 长江上游特有鱼类资源监测
7. 2010.10: 向家坝长江上游特有鱼类达氏鲟、胭脂鱼、厚颌鲂等标记放流
8. 2009~2011 年: 葛洲坝下中华鲟秋季野外调查 (产卵场调查、铜鱼、圆口铜鱼的解剖等)
9. 2010~2011: 陕西秦岭细鳞鲑野外调查及人工繁殖实验
10. 2011.08: 青海湖裸鲤资源监测
11. 2011.09: 北京海洋馆中华鲟常规体检
12. 2012.03: 陕西陇县秦岭细鳞鲑资源调查
13. 2012.05: 贵州省赤水市长江上游特有鱼类放流站中华倒刺鲃标记放流