

文章编号: 1674 - 5566(2010)06 - 0756 - 07

虹鳟(♀) × 山女鳟(♂) 杂交种胚胎及仔鱼发育的研究

陈术强^{1,2}, 张玉勇², 贾智英², 鲍宝龙¹, 龚小玲¹

(1. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306;

2. 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 黑龙江 哈尔滨 150070)

摘要: 利用人工繁育技术对虹鳟(♀) (*Oncorhynchus mykiss*) 和山女鳟(♂) (*Oncorhynchus masou masou*) 进行了种间杂交实验, 并对杂交胚胎和仔鱼的发育进行了观察, 通过观察, 详细描述了其胚胎发育和仔鱼发育各个阶段的发育时序和形态特征。结果表明: 在水温为 4.3 - 9.2 °C 的条件下, 杂交受精卵的有效发育积温达到 206.01 °C·d 发眼, 完成胚胎发育所需的有效积温为 387.44 °C·d, 杂交鳟的胚胎发育速度介于双亲之间; 初孵仔鱼, 全身透明, 血液循环和心跳清晰可见, 肛突明显, 背鳍原基出现; 破膜后 20 d, 全长为 21.25 ± 1.40 mm, 此时约半数卵黄囊体积明显减小, 可以看见背鳍、臀鳍与尾鳍的出现; 破膜后 40 d, 个别发育较快的个体开始在水中游动, 主动摄食; 破膜后 45 d, 卵黄囊基本吸收完全, 仔鱼具有游泳能力, 50 d 后几乎全部上浮。

关键词: 虹鳟; 山女鳟; 杂交鳟; 胚胎; 仔鱼

中图分类号: S 965.2; S 917 **文献标识码:** A

A study on embryonic and larval development of hybrid F₁ by *Oncorhynchus mykiss* (♀) × *Oncorhynchus masou masou* (♂)

CHEN Shu-qiang^{1,2}, ZHANG Yu-yong², JIA Zhi-ying², BAO Bao-long¹, GONG Xiao-Ling¹

(1. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Harbin 150070, China)

Abstract: Interspecific hybridization between *Oncorhynchus mykiss* (♀) and *Oncorhynchus masou masou* (♂) was conducted by artificial propagation. A series of normal stages based on morphological features for the embryonic and larvae development of the hybrid was described. The results showed that the total effective temperature of the embryonic development was 387.44 °C·d which is higher than *Oncorhynchus mykiss* and lower than *Oncorhynchus masou masou* at the water temperature of 4.3 - 9.2 °C, while the eyeball pigment stage kept on 206.01 °C·d; the newly hatched larva was diaphanous all over the body and its blood circulation, heartthrob, anal stylet and dorsal fin rudiment could be seen clearly; 20 days after hatching, half of the yolk sac of the larvae was absorbed, the total length was 21.25 ± 1.40 mm, and the dorsal fin, anal fin and tail fin could be seen; 40 days after hatching, some of the larvae swam and took in food in the water; 45 days after hatching, the yolk sac of the larvae that could swim was absorbed mostly; almost all of the larvae

收稿日期: 2010-05-19

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(2007HSYZX-YY-49; 2009HSYZX-YY-40); 农业部淡水鱼类遗传育种和养殖生物学重点开放实验室课题(BZ2009-48)

作者简介: 陈术强(1985-), 男, 硕士研究生; 专业方向为遗传育种。E-mail: yadx_smkxy2008@163.com

通讯作者: 龚小玲, E-mail: xlgong@shfu.edu.cn

swam up 50 days after hatching.

Key words: *Oncorhynchus mykiss*; *Oncorhynchus masou masou*; hybrid; embryo; larvae

虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 和山女鳟 (*Oncorhynchus masou masou*) 同属于鲑科大麻哈鱼属,是冷水性名贵养殖鱼类。我国在东北、西北、华北和西南地区拥有非常丰富的冷水资源,但这些冷水资源在水产养殖上的利用率却非常低。缺乏优秀养殖品种是其中一个重要原因,虹鳟和山女鳟正是在这种情况下,上个世纪被引进我国。作为引进种,由于最初群体较小加之繁育过程中缺乏有效的保护策略,致使两种鱼在生产性状上均出现了不同程度的退化,开展虹鳟和山女鳟的杂交实验就是希望产生性状互补的杂交种,进而能够在生产中利用其杂种优势。目前,已经开展了多种鱼类杂交种的胚胎发育实验,如杂交鳊^[1-2]、杂交鳙^[3]、杂交鲢^[4]、杂交条纹鲈^[5]和牙鲆(♀)×圆斑星鲈(♂)^[6]等杂交种在胚胎和仔鱼发育方面都有过研究。虹鳟和山女鳟两种鱼的杂交实验已经获得了成功,具有商业开发潜力的杂交组合为虹鳟(♀)×山女鳟(♂)(本论文中暂命名为杂交鳟),有关杂交鳟的遗传机制,早期生长情况和肌肉营养品质评价等方面的研究也已报道^[7-9]。本文将对杂交鳟胚胎及其仔鱼的发育过程进行观察,旨在揭示杂交鳟胚胎和仔鱼的发育规律,为杂交鳟的批量生产和养殖开发提供更为详尽的基础资料。

1 材料与方 法

1.1 受精卵的获取及孵化

实验在中国水产科学研究院黑龙江水产研究所渤海冷水性鱼类试验站进行。挑选同步性成熟虹鳟雌鱼和山女鳟雄鱼,人工采集配子,利用干法授精得到杂交鳟的受精卵,受精卵被置于平行槽避光孵化。孵化期间采用天然涌泉流水孵化。杂交鳟受精卵的管理与虹鳟和山女鳟受精卵的日常管理相同。

1.2 采样和固定

在受精后 0-3 h 内,每间隔 15 min 采样一次;3-9 h 内,每间隔 30 min 采样一次;9-33 h 内,每间隔 1 h 采样一次;33-57 h 内,每间隔 2 h 采样一次;57-81 h 内,每间隔 4 h 采样一次;81

-129 h 内,每间隔 6h 采样一次;129-215 h 内,每间隔 12 h 采样一次;215 h 后到破膜每天采样一次。受精卵每次采集 15-20 粒,用 Bouin's 液固定,4℃ 暂存。

1.3 观察方法

用 Nikon SMZ-4500 型体式显微镜对所有样品进行观察。当发育过程中 50% 以上个体达到某个时期,则记为该发育阶段的起始时间。同时用连接电脑的数位影像系统 Nikon DXM 1200C 和软件 NIS-Elements F2.20 进行拍照,记录下其形态特征。仔鱼阶段用数码相机进行拍摄,并在出膜后每五天对仔鱼的全长、卵黄囊长径及短径用游标卡尺进行测量。

1.4 有效发育积温的计算

在杂交鳟受精卵胚胎发育过程中,完成某阶段的平均水温(℃)与发育到该阶段所需要的时间(天数 d 或时数 h)的乘积,表示有效发育积温。在实验中记录每次的采样水温和每日 8 点、14 点 20 点的温度,来计算发育期间的平均水温。

1.5 数据处理和统计分析

使用 Photoshop 7.0 编辑图片和制作图版,用软件 SPSS 11.0 和 Microsoft excel 2003 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 胚胎发育

从 2009 年 11 月 12 日受精到 2010 年 1 月 9 日破膜,杂交鳟胚胎发育经历 58 天,平均水温为 6.51℃(日平均水温的变化见图 1)。将杂交鳟整个胚胎发育过程分为六大阶段,细分为 25 个发育分期(表 1),各期发育时相(图版 I)的特征描述如下。

2.1.1 受精卵

吸水前的杂交鳟受精卵直径(5.02 ± 0.15) mm,吸水后 45 分钟卵径达到(5.48 ± 0.12) mm(图版 I-1)。吸水膨胀,卵内液泡破裂,泡液渗入卵质膜和卵膜之间,由于高渗透压而引起外界水进入卵膜,使卵膜举起,形成扩大的卵周隙,为胚胎发育提供宽敞的空间。受精后两小时原生

质开始向动物极聚集,逐渐隆起形成盘状胚盘,为此后的卵裂奠定了基础(图版 I-2)。

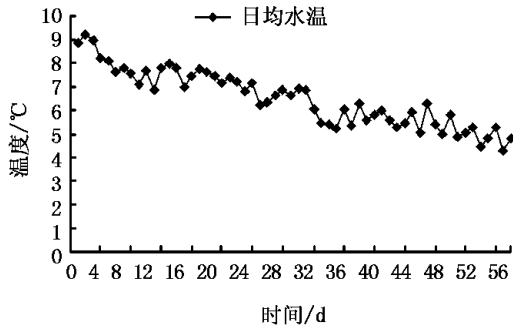


图1 杂交鳟从受精至破膜日平均水温变化图
Fig. 1 Variation of daily average temperature from fertilization to hatching *Oncorhynchus mykiss* (♀) × *Oncorhynchus masou masou* (♂)

表1 杂交鳟胚胎发育时序表

Tab. 1 Duration of embryogenesis in *Oncorhynchus mykiss* (♀) × *Oncorhynchus masou masou* (♂)

序号	发育时期	受精后时间 (h)	胚胎发育积温 / (水温 × 日数) (°C · d)
1	受精卵	0	0.00
2	胚盘隆起	2	0.72
3	2 细胞期	11	4.08
4	4 细胞期	14	5.16
5	8 细胞期	16	5.89
6	16 细胞期	20	7.25
7	分裂后期	26	9.54
8	囊胚早期	41	15.10
9	囊胚中期	87	31.93
10	低囊胚期	155	56.18
11	囊胚晚期	167	57.82
12	原肠早期	215	72.83
13	原肠中期	263	87.89
14	原肠晚期	287	96.12
15	神经胚期	311	103.87
16	眼基出现期	335	111.02
17	胚孔封闭	359	118.65
18	脑部分化期	383	126.4
19	胸原基出现期	407	133.96
20	眼囊形成期	431	141.48
21	尾芽出现期	455	148.77
22	眼晶体出现	503	163.59
23	尾鳍出现期	575	185.28
24	眼色素出现期	623	206.01
25	出膜期	1 391	387.44

2.1.2 卵裂期

受精后 11 小时,有效发育积温达到 4.08 °C · d 出现第一次卵裂,隆起的胚盘向两边拉长,胚盘顶部中央产生一裂痕并逐渐加深形成分裂沟,继

而将胚盘一分为二,形成两个基本相等的分裂球,进入 2 细胞期(图版 I-3);随着有效发育积温不断累积,细胞分裂数目呈现几何级增加,历经 4 细胞期、8 细胞期、16 细胞期(图版 I-4、5、6);分裂球越分越小,但界线尚清楚,分裂球大小不一,形成多细胞的胚体,进入分裂后期(图版 I-7)。

2.1.3 囊胚期

在受精后 41 小时,有效积温达到 15.10 °C · d 时,胚盘隆起达最高,形成高囊胚,进入囊胚早期(图版 I-8)。囊胚早期细胞分裂迅速,细胞变小,胚盘细胞堆积如帽状,与卵黄物质交界明显,但交界边缘很不完整。随着囊胚边缘细胞的增多,已看不出细胞个数,胚盘面积不断变大,开始向植物极下包和内卷,随之变得稍扁平,受精后 87 小时,有效积温达到 31.93 °C · d 时,胚胎进入囊胚中期(图版 I-9);囊胚层逐渐变低,与卵黄囊连接较平滑,受精后 155 小时,有效积温达到 56.18 °C · d 时,进入低囊胚期(图版 I-10)。囊胚细胞继续内卷形成不太明显的胚环,胚层继续下包,胚环形成,进入囊胚晚期(图版 I-11)。

2.1.4 原肠期

胚环继续下包,内卷明显,下包到 1/3 处,在未来胚环一侧出现增厚盾状突起(称为胚盾),进入原肠早期(图版 I-12),此时有效积温达到 72.83 °C · d;受精后 263 小时,有效积温达到 87.89 °C · d,胚环下包到 1/2 处,胚盾明显增长,头突出现,胚体开始延长并逐步完整,此时为原肠中期(图版 I-13;胚环下包到 3/4,胚盾逐渐延伸,超过动物极顶部,胚体基本形成,进入原肠晚期(图版 I-14)。

2.1.5 神经胚期

受精后 311 小时,杂交胚胎的有效发育积温达到 103.87 °C · d 时,胚盘下包 4/5,神经板形成,胚体后端有一个圆形原口,未包入的卵黄像一个栓子在原口上,称为“卵黄栓”(图版 I-15)。胚体头部较中后部明显隆起增大,可看出头部雏形。

2.1.6 器官发生期

受精后 335 小时,有效发育积温达到 111.02 °C · d 时,在前脑的两侧出现一对肾状突起,为眼的原基(图版 I-16),此时胚孔尚未关闭;有效发育积温达到 118.65 °C · d 时胚孔关闭,胚盘完全

包住卵黄,脊索呈柱状,神经板头端隆起,头部锥形更见明显(图版 I-17);达到 126.4 °C·d 时,脑部开始分化,分为明显的前、中、后脑,进入脑部分化期(图版 I-18);达到 133.96 °C·d 时在头部后方两侧出现胸鳍原基(图版 I-19);达到 141.48 °C·d 时,在眼前方腹面有一团暗色斑块,称为嗅囊,眼原基进一步发育,形成长椭圆形眼囊,称为眼囊形成期(图版 I-20);达到 148.77 °C·d 时,胚体尾部向后发育延长,尾芽形成(图版 I-21);达到 163.59 °C·d 时,眼原基进一步发育,在眼囊中发育形成晶体(图版 I-22);达到 185.28 °C·d 时,尾部已经脱离卵黄囊形成透明的鳍皱(图版 I-23);达到 206.01 °C·d 时,眼部开始出现黑色素,眼囊逐渐变黑(图版 I-24);受精后 1 391 h,有效发育积温达到 387.44 °C·d 时,胚体尾芽继续增长,鳍褶变宽,卵黄囊上血管增多,胚体较前扭动刷裂,卵膜逐渐变薄,加上胚体运动的牵拉,使卵膜破裂,开始破膜而出(图版 I-25)。

2.2 仔鱼发育

仔鱼五十天的生长情况见表 2。初孵仔鱼(图版 II-1)体重为 0.07 ± 0.03 g,全长为 16.69 ± 1.13 mm,卵黄囊长径为 7.30 ± 0.82 mm,短径为 4.67 ± 0.74 mm,血液循环和心跳清晰可见,肛突明显,背鳍原基出现。10 天后(图版 II-2)全长为 18.66 ± 1.24 mm,卵黄囊体积变小,尾鳍鳍棘分化。破膜后第 20 天(图版 II-3),全长为 21.25 ± 1.40 mm,此时约半数卵黄囊体积明显减小,可以看见背鳍、臀鳍与尾鳍鳍棘的分化,而相当比例的卵黄囊体积不但不明显减小,反而进一步吸水膨胀,并在数 10 天内全部死亡(图版 II-4),同期正常仔鱼见图版 II-5,身体色素沉积明显。破膜后第 40 天(图版 II-6,经过 75% 乙醇固定),个别发育较快的个体开始在水中游动,主动摄食。破膜后第 45 天,近半数卵黄囊变小的仔鱼上浮,第 50 天全部上浮,不能上浮的个体,卵黄囊吸收殆尽后死亡。

另外在对杂交鳟卵黄囊期仔鱼进行观察的时候,发现杂交鱼苗中出现几种畸形鱼(图版 III)。尾干上翘(图版 III-1)、尾部卷曲(图版 III-2)、

身体螺旋(图版 III-3、4)、尾部下弯(图版 III-5、6)、双头一身(图版 III-7)、身子上折(图版 III-8)。

表 2 1-50 天仔鱼全长及卵黄囊长径和短径的大小

Tab.2 Total length and yolk sac of the larvae from the first day to the 50th day

发育阶段	全长 (mm)	卵黄囊长径 (mm)	卵黄囊短径 (mm)
初孵仔鱼	16.69 ± 1.13	7.30 ± 0.82	4.67 ± 0.74
第 5 天仔鱼	17.86 ± 1.74	6.82 ± 0.69	3.82 ± 0.75
第 10 天仔鱼	18.66 ± 1.24	6.59 ± 0.70	3.44 ± 0.53
第 15 天仔鱼	20.96 ± 1.08	6.13 ± 0.71	3.04 ± 0.50
第 20 天仔鱼	21.25 ± 1.40	6.04 ± 0.74	2.96 ± 0.51
第 25 天仔鱼	21.42 ± 1.16	5.50 ± 0.93	2.86 ± 0.43
第 30 天仔鱼	22.15 ± 1.05	5.17 ± 0.76	2.72 ± 0.36
第 35 天仔鱼	22.97 ± 1.02	4.55 ± 1.11	2.55 ± 0.47
第 40 天仔鱼	23.49 ± 1.02	4.03 ± 0.72	2.29 ± 0.55
第 45 天仔鱼	25.26 ± 1.70	3.44 ± 0.95	1.84 ± 0.47
第 50 天仔鱼	25.29 ± 1.31	-	-

3 讨论

3.1 杂交鳟与亲本胚胎发育的比较

历经 1 391 小时,当发育积温达到 387.44 °C·d 时,杂交鳟破膜而出,发育过程所需积温高于虹鳟的 328.12 °C·d^[10],但远低于山女鳟的 500 °C·d^[11]。细胞分裂开始到囊胚晚期,杂交鳟和虹鳟发育到各期所需的积温相当,低于山女鳟;要发育到原肠期、神经胚期、眼基出现期和胚孔关闭,直至破膜,所需要的积温杂交鳟高于虹鳟低于山女鳟^[10-11]。杂交鳟胚胎发育所需有效积温介于双亲之间,和母本接近,这种现象在杂交鳟^[4]中也得到了体现。夏仕玲^[12]把这种现象解释为“偏母遗传”现象,即杂种的胚胎发育速度可能主要受到卵细胞质因子的调控。精卵融合后,卵子为胚胎发育提供所需的营养物质,直接影响到细胞分裂和组织分化的快慢,从而对发育速度产生影响。Appelhof 早在 1894 年研究大头鳕和鲱鱼的人工杂交胚胎时,就发现了杂种卵的分裂是按照母体的特点进行的^[12]。这种偏母遗传的作用机制由苏联著名鱼类遗传育种专家 Kirpichnikov 归结为:母体基因产物(mRNA 和蛋白质)在卵子中的积累和表现;细胞质基因的作用和传递^[12-13]。

3.2 水温对杂交鳟胚胎发育的影响

冷水性鱼类的胚胎发育时间长短与水温有着密切关系,如,虹鳟在平均水温 7.5 °C 时,从受精至孵出需要 46 天,平均水温为 9 °C 时,孵化期则为 30 - 38 天,而在平均温度为 12 °C 时,26 天左右即可出膜^[11];山女鳟在 8 °C 的水温孵化约需 60 d,而在绥芬河(平均孵化水温低于 4 °C)的山女鳟则需要 90 d 的孵化才破膜而出^[11]。孵化温度过低,孵化时间就长且孵化效果不佳;温度过高,发眼率降低,畸形率增高。虹鳟最适孵化水温为 9 °C,山女鳟最适孵化水温为 10 °C。本实验中的杂交鳟孵化水温是随着气候和自然环境变化的,总体上和亲本的最适孵化水温相差太大,杂交鳟的最适孵化水温还需要进一步的研究探讨。另外不同的水温下,鱼出膜所需的发育积温也略有差异,例如虹鳟在 9 °C 时约为 343.0 °C·d,10 °C 时约为 309.73 °C·d,12 °C 时约为 308.2 °C·d^[14],因此,在本实验条件下计算得到的杂交鳟各阶段有效发育积温可能与恒温孵化条件下所得数据有所差异。为了得到更精确的实验结果,探索一个杂交鳟的最适孵化水温来进行恒温孵化很有必要,这样不但可以缩短胚胎发育时间,同时也会提高受精率、发眼率、出膜率和成活率,这在今后的实验中,将会做深入的探究。

3.3 杂交鳟畸形仔鱼的出现

虹鳟的卵黄囊期仔鱼出现畸形也有过报道^[15-18],大多都是这几种类型。光线、振动以及水质异常等因素都将导致畸形鱼的出现。日光中的紫外线对卵和仔鱼都有杀伤作用,即使是散射光也有不良影响。在整个孵化过程中振动和噪音干扰,很容易使胚胎发育异常,或停止发育。孵化用水溶氧过低影响受精卵的发育,孵化时间延长,孵出仔鱼个体较小^[19]。除了环境因素的改变会出现畸形仔鱼,遗传物质也有影响,尤其是对于杂交种来说,亲本染色体组型和遗传物质的差异导致精卵融合时,杂交配子配组困难及配组异常也会出现相对较高的畸形鱼苗。在本实验中,亲本配子能正常融合,孵化出的杂交鳟可批量生产,但杂交鳟畸形率要高于虹鳟和山女鳟,这种现象是环境因素在起主导作用,还是遗传物质在决定,还是两者在共同影响,仍需要深入研究。

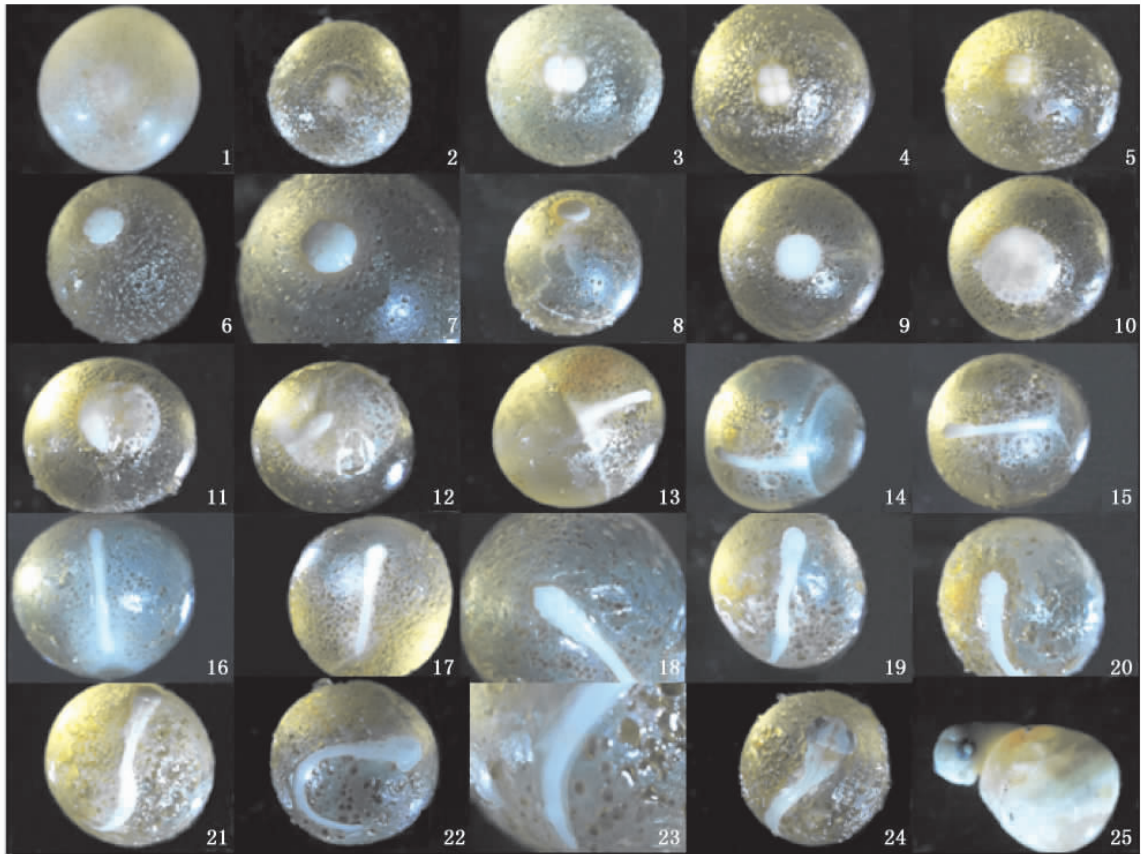
参考文献:

- [1] 宓国强,练青平,王雨辰,等. 杂交鳟胚胎发育观察[J]. 浙江海洋学院学报:自然科学版,2009,28(3):264-268.
- [2] 宓国强,练青平,王雨辰,等. 翘嘴鳊(♀)×斑鳊(♂)杂交子一代的胚胎发育[J]. 上海海洋大学学报,2009,18(4):421-427.
- [3] 姚桂桂,刘新轶,谢楠,等. 杂交鳟胚胎发育过程观察[J]. 杭州农业与科技,2009,(6):38-40.
- [4] 潘伟志,陈军,赵春刚,等. 杂交鲢(怀头鲢♀×鲢鱼♂)胚胎发育进程[J]. 东北林业大学学报,2004,32(6):66-68.
- [5] 赖明勇. 杂交条纹鲈胚胎发育初步观察[J]. 福建水产,2004,(3):20-23.
- [6] 李珺竹,张全启,齐洁,等. 牙鲆(♀)×圆斑星鲆(♂)杂交子代的胚胎及仔鱼发育[J]. 中国水产科学,2006,13(5):732-739.
- [7] 张玉勇,白庆利,贾智英,等. 虹鳟、山女鳟及其杂交子代(虹鳟♀×山女鳟♂)的微卫星分析[J]. 水产学报,2009,33(2):188-194.
- [8] 张玉勇,白庆利,贾忠贺,等. 山女鳟和虹鳟的杂交子代与其亲本后代早期生产性能的比较[J]. 大连水产学院学报,2009,24(4):362-365.
- [9] 张玉勇,贾智英,池喜峰,等. 虹鳟(♀)×山女鳟(♂)杂交 F1 及其亲本肌肉营养成分和肌肉质地的比较[J]. 动物学杂志,2009,44(6):89-95.
- [10] 黄金善,范兆廷,贾忠贺,等. 沉性大卵径鱼卵的观察方法与虹鳟的胚胎发育[J]. 经济动物学报,2005,(4):235-238.
- [11] 范兆廷,姜作发,韩英. 冷水性鱼类养殖学[M]. 北京:中国农业出版社,2008.
- [12] 夏仕玲. 鱼类卵细胞质对胚胎发育速度的调控[J]. 淡水渔业,1990,(3):17-18.
- [13] 吴融. 生物技术在水产养殖上的应用[J]. 水产学报,1987,11(2):182.
- [14] 王玉堂,熊贞. 淡水冷水性鱼类养殖新技术[M]. 北京:中国农业出版社,2001.
- [15] Bonnet E, Fostier A, Bobe J. Characterization of rainbow trout egg quality: A case study using four different breeding protocols, with emphasis on the incidence of embryonic malformations[J]. Theriogenology, 2007,67(4):786-794.
- [16] Aegerter S, Jalabert B. Effects of post-ovulatory oocyte ageing and temperature on egg quality and on the occurrence of triploid fry in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* [J]. Aquaculture, 2004,231(1-4):59-71.
- [17] Springate J R C, Bromage N, Elliot J A K, et al. The timing of ovulation and stripping and their effects on the rates of fertilization and survival to eyeing, hatch and swim-up in the rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) [J]. Aquaculture, 1984,43(1-3):313-22.
- [18] Aegerter S, Jalabert B, Bobe J. Large scale real-time PCR analysis of mRNA abundance in rainbow trout eggs in

relationship with egg quality and post-ovulatory ageing [J].
Mol Reprod Dev, 2005,72(3):377-85.

Rates in Hatching Jars to Control Fungal Infections of
Rainbow Trout Eggs [J]. The Progressive Fish-Culturist,
2001,57(3):226-230.

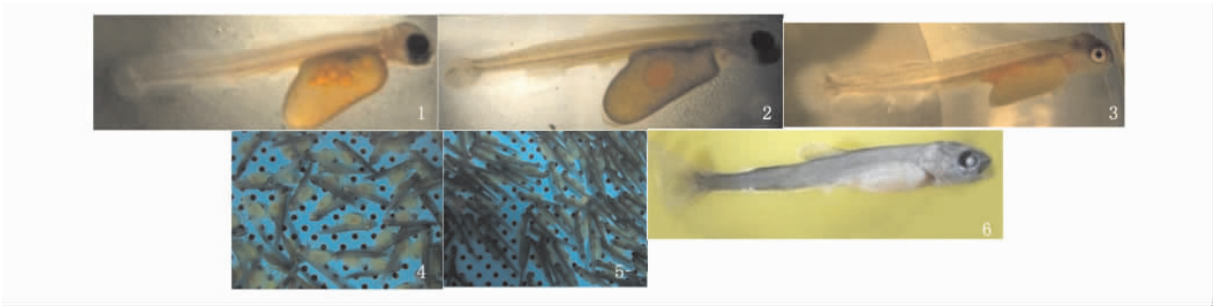
[19] Rach J J, Marks J A, Dawson V K. Effect of Water Flow



图版 I 虹鳟(♀) × 山女鳟(♂) 杂交胚胎发育图

Plate I Embryonic development stages of *Oncorhynchus mykiss* (♀) × *Oncorhynchus masou masou* (♂)

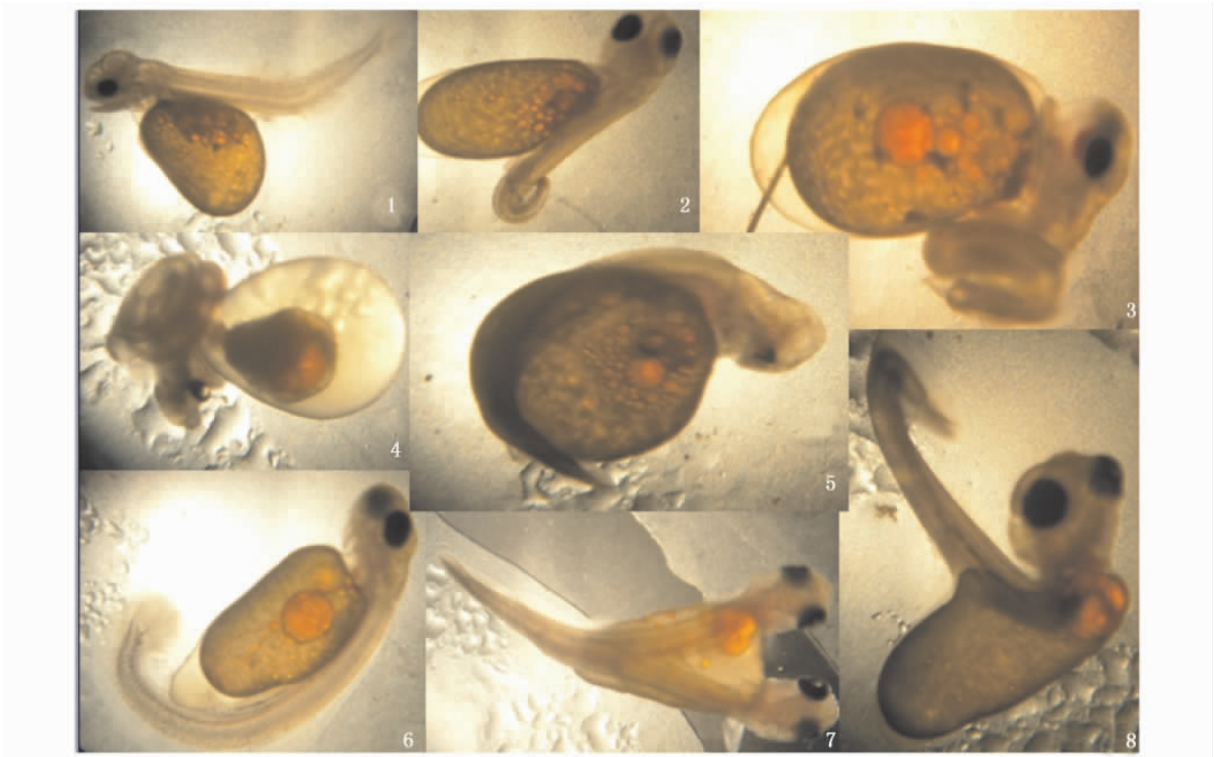
1. 受精卵; 2. 胚盘隆起; 3. 2 细胞期; 4. 4 细胞期; 5. 8 细胞期; 6. 16 细胞期; 7. 分裂后期; 8. 囊胚早期; 9. 囊胚中期; 10, 11. 囊胚晚期; 12. 原肠早期; 13. 原肠中期; 14. 原肠晚期; 15. 神经胚期; 16. 眼基出现期; 17. 胚孔封闭; 18. 脑部分化期; 19. 胸鳍原基出现期; 20. 眼囊形成期; 21. 尾芽出现期; 22. 眼晶体出现; 23. 尾鳍出现期; 24. 眼色素出现期; 25. 出膜期。



图版 II 杂交鱒仔鱼发育图

Plate II Larva development of *Oncorhynchus mykiss* (♀) × *Oncorhynchus masou masou* (♂)

1. 初孵仔鱼; 2. 第十天仔鱼; 3. 第二十天仔鱼; 4. 卵黄囊体积不但无明显减小, 反而吸水膨胀致死; 5. 和 4 同时期的正常仔鱼; 6. 第四十天仔鱼(75% 乙醇固定)。



图版 III 畸形仔鱼

Plate III Types of identified morphological malformations