

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20240702002

http://www.yykxjz.cn/

陈云龙, 张发扬, 单秀娟, 滕广亮, 戴芳群, 金显仕. 黄海细纹狮子鱼卵巢发育的组织学观察. 渔业科学进展, 2025, 46(4): 67-77

CHEN Y L, ZHANG F Y, SHAN X J, TENG G L, DAI F Q, JIN X S. Histological study on the ovarian development of *Liparis tanakae* in the Yellow Sea. Progress in Fishery Sciences, 2025, 46(4): 67-77

黄海细纹狮子鱼卵巢发育的组织学观察*

陈云龙^{1,2} 张发扬¹ 单秀娟^{1,2,3①} 滕广亮¹ 戴芳群¹ 金显仕^{1,2,3}

(1. 海水养殖生物育种与可持续产出全国重点实验室 中国水产科学研究院黄海水产研究所 山东 青岛 266071;

2. 青岛海洋科技中心海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室 山东 青岛 266237;

3. 山东长岛近海渔业资源国家野外科学观测研究站 山东 烟台 265800)

摘要 细纹狮子鱼(*Liparis tanakae*)是黄海生态系统的优势种,阐明其种群繁殖规律是揭示优势种维持机制的前提,也是深层次认知生态系统结构与功能的基础。本研究采用石蜡切片和 HE 染色法对其卵巢各发育阶段进行了组织学研究,详细描述了各时相卵母细胞的形态和卵径分布特征,并分析了细纹狮子鱼的产卵类型。结果显示,细纹狮子鱼卵母细胞发育可分为 6 个时相:第 1 时相为刚从卵原细胞分化为卵母细胞时期,细胞体积小,细胞核占比较大;第 2 时相,卵母细胞增大,细胞周围出现一层滤泡膜;第 3 时相,细胞质中出现卵黄泡,卵黄开始积累,质膜与滤泡膜间出现放射带,滤泡膜变为 2 层;第 4 时相,卵黄开始填充卵黄泡,并逐渐结成卵黄小板;第 5 时相,卵黄融成单一大卵黄球,细胞核溶解;第 6 时相卵母细胞退化,卵黄被逐渐吸收形成空腔,部分卵母细胞形态不规则。细纹狮子鱼卵巢发育分为 6 期,不同发育时期各时相卵母细胞的组成比例不同。其中,第 1 期卵巢内卵径呈单峰分布,优势粒径组为 0.90~1.00 mm,主要由第 1、2 时相卵母细胞组成;第 2 期卵巢内卵径呈单峰分布,优势粒径组为 1.70~1.80 mm,主要由第 3、4 时相卵母细胞组成,第 5 时相卵母细胞增多;第 3 期卵巢卵径呈双峰分布,优势粒径组主要集中于 0.50~0.70 mm 和 1.10~1.20 mm,处于小生长期的卵母细胞和退化的卵母细胞比例较高。细纹狮子鱼卵巢发育模式为非同步型分批产卵类型。研究结果揭示了细纹狮子鱼卵巢发育规律及特点,为进一步丰富该鱼的繁殖生态学提供了理论参考。

关键词 细纹狮子鱼;组织切片;卵巢发育;卵径

中图分类号 S931 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2025)04-0067-11

细纹狮子鱼(*Liparis tanakae*)属鲉形目(Scorpaeniformes)、狮子鱼科(Liparidae)、狮子鱼属(*Liparis*),为大中型底层冷温性鱼类,广泛分布于西北太平洋近岸水域,以黄海中南部产量最高,其分布南限为东海北部,最北可达千岛群岛(赵传纲, 1990;

Chernova et al, 2004)。细纹狮子鱼为低值鱼类,常作为兼捕对象被捕捞,随着捕捞强度的增加与水产品加工业的迅速发展,其种群开发程度逐渐提高。调查显示,近年来,细纹狮子鱼平均体长和性成熟个体比重均呈下降趋势(陈云龙等, 2013)。细纹狮子鱼是黄海

* 国家自然科学基金(42206104)、中国水产科学研究院黄海水产研究所基本科研业务费(20603022022022)和中国水产科学院基本科研业务费(2023TD01)共同资助。陈云龙, Email: chenyl@ysfri.ac.cn

① 通信作者:单秀娟,研究员, Email: shanxj@ysfri.ac.cn

收稿日期: 2024-07-02, 收修改稿日期: 2024-08-21

生态系统的优势种，具有种群结构季节性变动较大、生长迅速、生命周期较短、对外界环境变化响应较明显等特点(薛莹等, 2010; 周志鹏等, 2012)，国内外学者先后从生物学特征及资源分布的季节变化(周志鹏等, 2012; Myoung *et al*, 2016)、年际变化(陈云龙等, 2013)、摄食生态(薛莹等, 2007; 张波等, 2011)、遗传分类特征(杨涛等, 2015)以及骨学和肌肉学(亢世华等, 2022)等方面开展了相关研究。目前，关于细纹狮子鱼的繁殖生态学研究尚不充分，限制了我们对优势种维持机制的科学认知。

繁殖是鱼类生活史过程中的关键环节(殷名称, 1995)，对种群延续意义重大，也是种群生态适应的基础。对细纹狮子鱼早期发育的研究多集中于 20 世纪八九十年代，如刘蝉馨(1987)、陈大刚(1991)等分析了黄海北部海域及黄海近岸细纹狮子鱼的产卵期及产卵量，Kawasaki 等(1983)解析了仙台湾细纹狮子鱼的性腺指数和卵径分布等特征，单秀娟等(2014)解析了黄海中南部细纹狮子鱼繁殖力、卵径、性腺成熟度等繁殖生物学特征的年代际变化。有关细纹狮子鱼卵巢发育及卵子发生过程尚未报道，缺乏精确的组织学划分依据。本研究通过对黄海细纹狮子鱼卵巢及卵母细胞发育特征进行研究，旨在了解该鱼卵巢发育规律及特点，为进一步丰富其繁殖生态学提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 样品收集与处理

细纹狮子鱼样品来源于中国水产科学研究院黄海水产研究所“北斗号”调查船 2022 年 6 月、8 月和 2023 年 10 月在黄海开展的渔业资源调查。此外，利

用渔船补充部分细纹狮子鱼冬季(2022 年 1 月、2 月、2023 年 12 月和 2024 年 1 月)样品。共计采集细纹狮子鱼样品 71 尾，其中 50 尾用于卵巢样品切片，具体样品信息见表 1。

取细纹狮子鱼卵巢的 1/2 置于 5%甲醛溶液中保存，用于后续卵径测量；将卵巢另外 1/2 剪成条状，放入装有 Davidson AFA 固定液的离心管中固定，24 h 后转入 70%酒精溶液中保存，用于切片观察。取固定后的卵巢样品，经 Donatello 自动组织脱水机进行脱水，脱水浸蜡后的组织于 JB-P5 包埋机内进行包埋，使用 RM2016 石蜡切片机切片，切片厚度为 4 μm 。在 KD-P 摊片机上 40 $^{\circ}\text{C}$ 条件下将卵巢组织展开，载玻片捞起卵巢组织后，置于 GFL-230 烘箱内 60 $^{\circ}\text{C}$ 烘干。石蜡切片经二甲苯脱蜡、乙醇梯度处理至水后进行 HE 染色，中性树胶封片，在 Nikon Eclipse E100 显微镜下进行镜检，并在配套的成像系统 NIKON DS-U3 下拍照。

1.2 数据处理

通过软件 CaseViewer 对切片进行观察，分析各时相卵母细胞直径变化(μm ，精确到小数点后 1 位)，并观察细纹狮子鱼卵母细胞各发育时期的特点。根据卵巢成熟度划分标准，选择性腺成熟度 Ⅲ期及以上的样品，分前、中、后三部分各剪取 50~300 mg (精确到小数点后 2 位)组织小块，分离卵粒后，随机取 100~500 粒卵在 ZooSCAN 图像扫描系统及配套软件下进行卵径统计及时相组成分析。以 0.1 mm 组距统计卵径分布，卵径组统计包括卵径组下限(0.3 mm)的卵母细胞，不包括卵径组上限的卵母细胞(滕广亮等, 2018)。

表 1 黄海细纹狮子鱼样品信息
Tab.1 Sampling information of *L. tanakae* in the Yellow Sea

时间 Time	样品数 Sampling number	体长范围 Range of body length/mm	体重范围 Range of body weight/g	平均体长 Average body length/mm	平均体重 Average body weight/g
2022-01	27	258~460	265~1 596	350.6	834.7
2022-02	7	339~500	696~2 585	403.1	1 118.0
2022-06	5	98~188	19~143	142.6	61.2
2022-08	3	227~308	208~555	261.0	344.3
2023-10	12	207~410	112~1 090	292.6	481.2
2023-12	9	293~485	511~1 757	371.8	879.2
2024-01	8	332~470	496~1 677	404.0	1 166.4

2 结果与分析

2.1 细纹狮子鱼卵母细胞的发育特征

2.1.1 第 I 时相 卵原细胞停止分裂后向初级卵

母细胞过渡, 被包围在卵巢腔中无规则分布(图 1A)。细胞呈椭圆形或圆形, 体积小但细胞核明显且占比较大, 卵径为 $13.3\sim 67.9\ \mu\text{m}$, 核内染色质呈稀疏网状, 浅紫色, 核仁 2~8 个, 呈深紫色, 细胞质强嗜碱性, 呈蓝紫色(图 1B)。

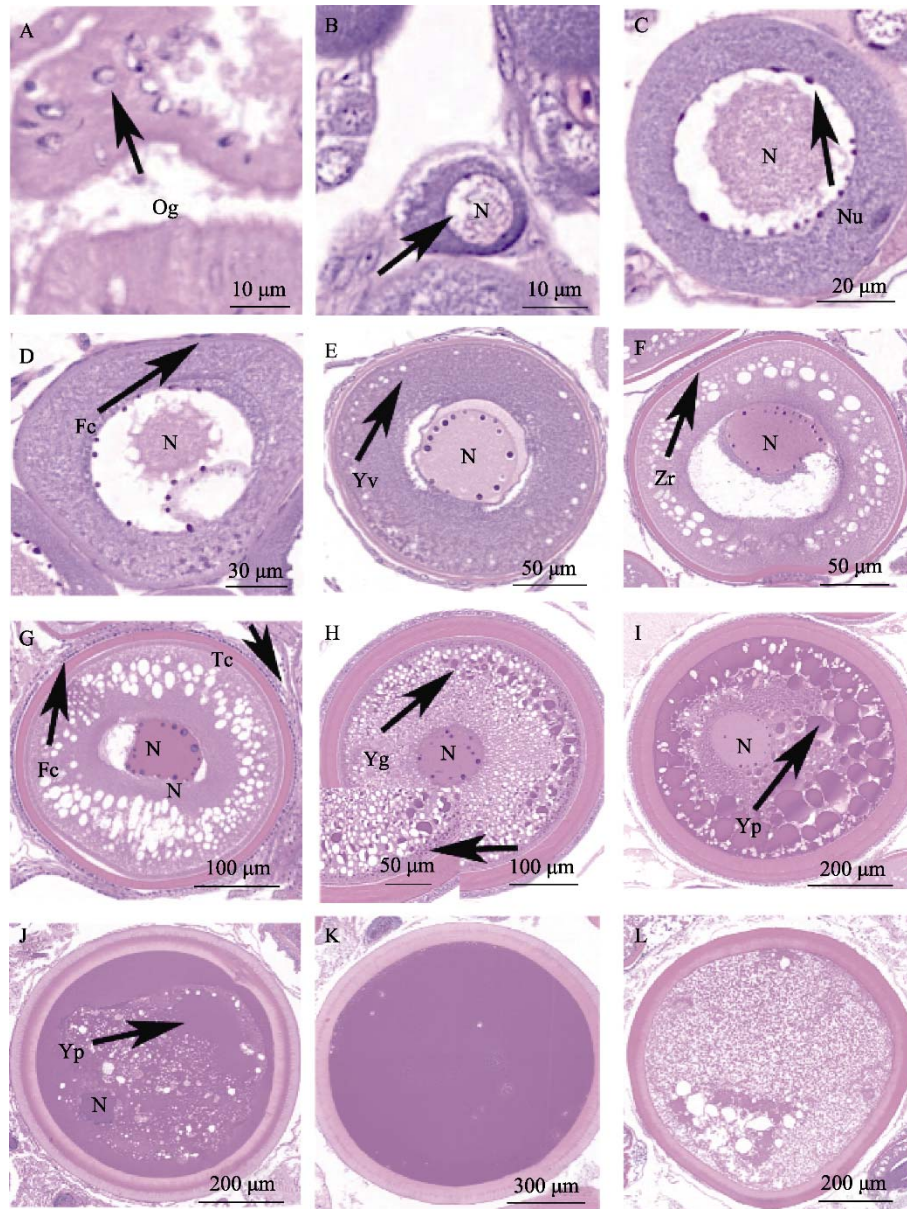


图 1 细纹狮子鱼各时相卵母细胞形态特征

Fig.1 Morphological characteristics of oocytes in different phases of *L. tanakae*

A: 卵原细胞期; B: 第 I 时相; C: 第 I 时相早期; D: 第 I 时相后期; E: 第 II 时相早期; F: 第 II 时相中期; G: 第 II 时相后期; H: 第 II 时相早期及局部放大示意图; I: 第 II 时相中期; J: 第 II 时相后期; K: 第 III 时相; L: 第 III 时相; Og: 卵原细胞; N: 细胞核; Nu: 核仁; Fc: 滤泡细胞; Yv: 卵黄泡; Zr: 放射带; Tc: 鞘膜细胞; Yg: 卵黄颗粒; Yp: 卵黄小板。
A: Oogonium phase; B: Phase I; C: Early phase I; D: Late phase I; E: Early phase II; F: Middle phase II; G: Late phase II; H: Early phase II and schematic diagram of local enlargement; I: Middle phase II; J: Late phase II; K: Phase III; L: Phase III; Og: Oogonium; N: Nucleus; Nu: Nucleolus; Fc: Follicle cell; Yv: Yolk vacuole; Zr: Zona radiata; Tc: Thecal cell; Yg: Yolk globule; Yp: Yolk platelet.

2.1.2 第Ⅱ时相 细胞已经过渡到初级卵母细胞,进入小生长期阶段,细胞体积增大,形状为圆形或椭圆形,卵径为 58.3~174.9 μm ,细胞质增多且嗜碱性,呈蓝紫色,细胞核体积占比下降,核仁增大变多,较为整齐地靠核膜内侧分布,个别核仁分布在细胞核中央,细胞周围开始出现滤泡细胞,渐渐围绕细胞形成一层薄薄的滤泡膜(图 1C、D)。

2.1.3 第Ⅲ时相 初级卵母细胞进入大生长期阶段,体积进一步增大,卵径为 142.3~352.5 μm ,细胞圆形,细胞质嗜碱性减弱,呈浅紫色;细胞质中央或稍稍靠近细胞膜一侧开始出现卵黄泡,并围绕细胞核环形分布;核仁数目不再增加,紧贴核膜内缘,滤泡膜外又出现了一层鞘膜细胞;滤泡膜与质膜中间出现一层放射带(放射膜),呈粉色;到后期卵黄泡数量增多并占据了除核膜与质膜附近的所有区域;内层滤泡细胞变粗并呈方块状,放射带变粗,卵黄泡之间卵黄颗粒开始形成(图 1E~G)。

2.1.4 第Ⅳ时相 大生长期的初级卵母细胞开始进入卵黄颗粒的充塞阶段。细胞体积增长迅速,卵径为 320.2~1014.5 μm ,放射膜增厚并分为内外两层,内层为粉色,外层为浅紫色。第Ⅳ时相早期细胞核位于细胞中央,卵黄颗粒大小不一,充满整个细胞质并开始填充卵黄泡及泡外空间,放射带增厚至 11.4~32.7 μm ,开始出现分层现象,滤泡细胞继续增大;后期卵黄颗粒继续填充卵黄泡,形成卵黄质滴,并逐渐板结成块状;细胞核逐渐移向细胞一侧,核膜波曲不明显,核仁数目减少,放射带增厚至 34.1~56.7 μm ,分层现象更为明显,放射带外的滤泡细胞出现排列错乱的现象,滤泡膜波曲起伏,有部分不再紧贴放射带(图 1H~J)。

2.1.5 第Ⅴ时相 卵母细胞进入成熟阶段,细胞体积达到最大,卵径为 516.4~1316.7 μm ,细胞圆形,细胞核极化,核膜核仁溶解,卵黄小板几乎布满了整个细胞,慢慢融合形成一个单一大卵黄球,滤泡细胞排列错乱,细胞滤泡膜断裂,成熟的卵从滤泡膜中脱离出来游离于卵巢腔中(图 1K)。

2.1.6 第Ⅵ时相 卵母细胞发生退化,细胞内形成空腔,细胞质中也出现大大小小的空泡,卵黄颗粒及卵黄质滴逐渐被吸收,形成一堆不规则结构,滤泡膜溶解,细胞核解体消散(图 1L)。

2.2 卵巢形态与组织学特征

2.2.1 I 期 卵巢 I 期与精巢相似,外观尚不能区分,呈透明细条状,个体较小;卵巢内主要以卵原细胞和刚过渡完成的初级卵母细胞为主,无序地被包围

在结缔组织与卵巢腔中;卵巢壁厚度为 9.4~18.6 μm ,产卵板尚未成型(图 2A)。

2.2.2 II 期 卵巢壁较薄,厚度为 11.8~81.2 μm ,卵巢内结缔组织和血管发达,卵巢内壁产卵板初步形成,卵巢内卵母细胞为圆形,第 I、II 时相的卵母细胞彼此交错,呈条状,较为整齐地排列在卵巢产卵板上(图 2B)。

2.2.3 III 期 卵巢呈浅黄色,前端较粗、钝圆,后端较细,呈椭圆状,卵巢表面已有较粗血管,卵巢内卵粒体积增大、较难分开,卵巢壁增厚,为 51.6~153.8 μm ;卵巢内主要以第 II、III 时相卵母细胞为主,同时含有少量第 I 时相卵母细胞;后期第 II、III 时相卵母细胞减少,并伴随有第 IV 时相卵母细胞出现(图 2C)。

2.2.4 IV 期 卵巢呈黄色,表面有粗大血管,卵粒继续膨大且较易分开,从卵巢外面已能明显看到卵粒的凸起;卵巢中以第 III 时相卵母细胞为主,其次为第 IV 时相卵母细胞,同时也存在第 I、II 时相卵母细胞,后期出现第 V 时相卵母细胞,卵巢壁厚度为 62.1~206.4 μm (图 2D)。

2.2.5 V 期 卵巢继续膨大,呈淡红色,有粗大血管;卵粒膨大、易分开,且轻捻卵巢有卵粒流出现象,卵粒淡黄、半透明;卵巢中以第 III、IV 时相卵母细胞为主,其次为游离的第 V 时相卵母细胞,同时存在少量第 I 时相卵母细胞,卵巢壁厚度为 78.0~259.1 μm (图 2E)。

2.2.6 VI 期 卵巢较为松散呈瘪状,表面布满血管,颜色呈红色且继续加深,此时只有少量较大的卵粒存在;卵巢中出现大量形状不规则的第 I、II 时相卵母细胞和较多第 III 时相卵母细胞、空滤泡以及卵黄物质被吸收的退化卵,卵巢壁变薄,厚度为 21.6~70.1 μm (图 2F)。

2.3 卵巢中卵母细胞组成

I 期主要以卵原细胞为主,还有少量分化后的第 I 时相卵母细胞,此时期样品较少,在采样过程中仅靠肉眼很难辨别精巢与卵巢。

II 期主要由第 I、II 时相卵母细胞组成,其中,第 II 时相卵母细胞占据优势,占比达 65.08%。

III 期主要由第 II、III 时相卵母细胞组成,其中,第 II 时相占 49.47%,第 III 时相占 34.73%。还有少量第 I 时相卵母细胞。

IV 期主要由第 III、IV 时相卵母细胞组成,其中第 IV 时相卵母细胞占 32.99%,第 III 时相卵母细胞占 51.55%。

V 期主要由第 III、IV、V 时相卵母细胞组成,其

中, 第Ⅲ时相卵母细胞占比开始下降, 为 34.62%, 第Ⅳ时相卵母细胞占 32.28%; 后期第Ⅳ时相卵母细胞减少, 第Ⅴ时相卵母细胞增多。

Ⅵ期卵巢中以第Ⅲ、Ⅳ时相卵母细胞为主, 占 42.39%, 且部分退化至形状不规则, 还有第Ⅱ时相卵母细胞、退化的第Ⅴ时相卵母细胞以及空滤泡(表 2)。

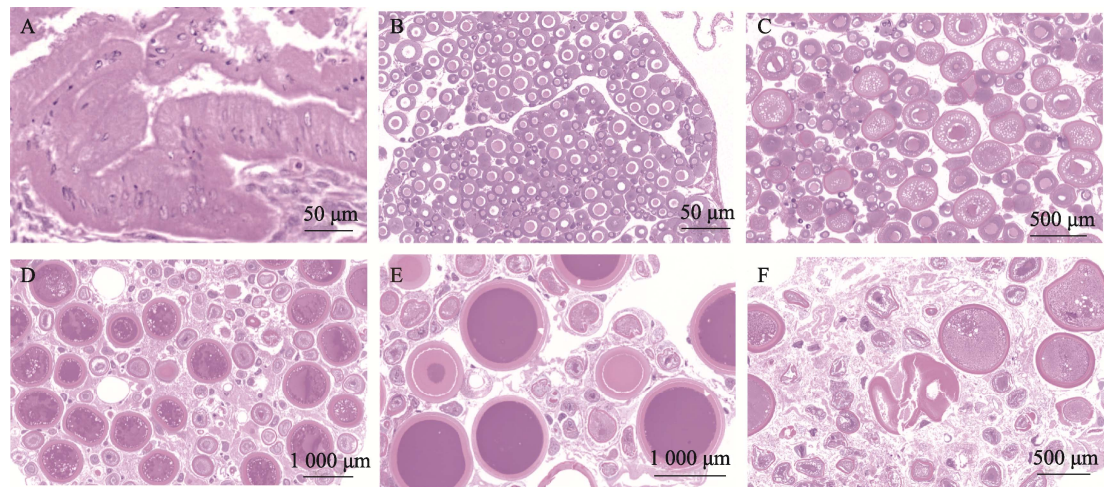


图 2 细纹狮子鱼各发育期卵巢(A: I 期; B: II 期; C: III 期; D: IV 期; E: V 期; F: VI 期)

Fig.2 Ovary of the *L. tanakae* at different stages (A: Stage I ; B: Stage II ; C: Stage III ; D: Stage IV ; E: Stage V ; F: Stage VI)

表 2 细纹狮子鱼各期卵巢中的卵母细胞组成

Tab.2 Composition of the oocytes at different ovarian development stages of *L. tanakae*

卵巢发育阶段 Development stages	各时相卵母细胞比例 Percentage of the oocytes /%					尾数 Quantity
	第 I 时相 Phase	第 II 时相 Phase II	第 III 时相 Phase III	第 IV 时相 Phase IV	第 V 时相 Phase V	
期 Stage I	93.75	6.25				1
期 Stage II	34.92	65.08				7
期 Stage III	11.32	49.47	34.73	4.48		18
期 Stage IV	2.02	12.37	51.55	32.99	1.07	16
期 Stage V	9.36	10.43	34.62	32.28	13.32	6
期 Stage VI	13.04	26.09	27.17	15.22	18.48	2

2.4 卵径分布

细纹狮子鱼Ⅳ期卵巢内的卵母细胞卵径呈单峰分布, 卵径主要分布在 0.70~1.10 mm, 其中优势粒径组为 0.90~1.00 mm, 所占比例为 26.31%。Ⅴ期卵巢中卵母细胞呈较缓的单峰状, 卵径分布范围扩大, 卵径在 1.20~1.80 mm 范围内的卵母细胞占比较大, 优势粒径组为 1.70~1.80 mm, 所占比例为 16.28%。Ⅵ期卵巢中卵母细胞呈明显的双峰分布, 在 0.50~0.70 mm 与 1.10~1.20 mm 区间形成峰值, 卵巢内超过 1.5 mm 的卵母细胞基本消失(图 3)。

3 讨论

3.1 细纹狮子鱼的卵巢发育与产卵类型

大多数硬骨鱼可以分为同步型和非同步型 2 种

卵巢发育方式, 其中, 同步型卵巢发育方式又分为完全同步和分批同步(Wallace *et al*, 1981; Murua *et al*, 2003)。完全同步型是指某种鱼类通常一生只产卵一次, 如大麻哈鱼(*Oncorhynchus keta*)(王继隆等, 2011)等, 卵巢内的卵母细胞通常处于同一时期; 分批同步型通常指一年只产一次卵的类型, 如圆斑星鲽(*Verasper variegates*)(徐永江等, 2011)等, 卵巢内通常含有至少 2 种不同时期的卵; 非同步型卵巢的鱼类一年中多次产卵, 卵巢中含有各个时期的卵母细胞, 如斑马鱼(*Danio rerio*) (王晶等, 2011)等。目前, 卵巢发育方式的划分没有明确的界限, 在卵巢中存在多个时相的卵母细胞时存在分类争议(施兆鸿等, 2006; 柳学周等, 2009; 温茹淑等, 2012)。细纹狮子鱼与高眼鲽(*Cleisthenes herzensteini*)类似(滕广亮等, 2018), 其在卵巢发育各个时期同时含有不同时相的卵母细

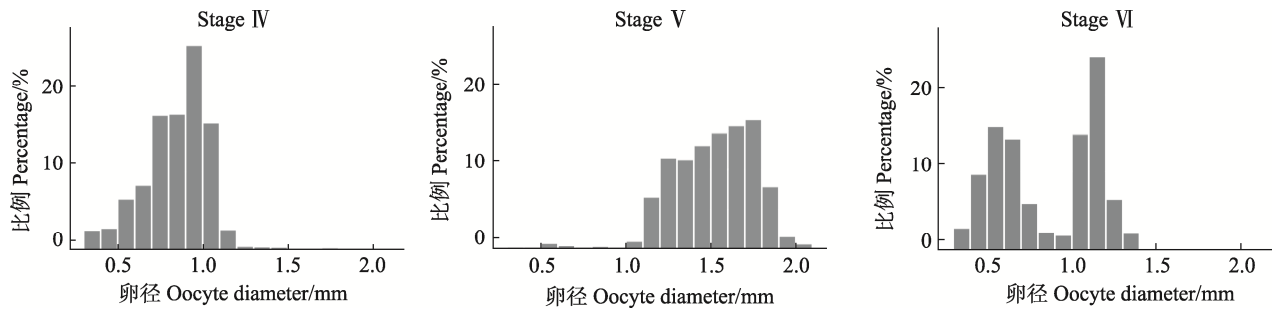


图 3 细纹狮子鱼各期卵巢的卵径分布

Fig.3 Eggs diameter distribution at different ovarian development stages of *L. tanakae*

胞,且在成熟卵巢中含有一定比例的早期卵母细胞,符合非同步型的卵巢发育方式。狮子鱼科鱼类繁殖产卵类型多为季节性分批产卵或一次性产卵(Stein, 1980)。渔业资源调查数据显示,细纹狮子鱼产卵高峰期每年的 1—3 月,不同地区可能会因为纬度与海水温度影响有 1~2 个月的偏差,但多年黄渤海调查研究中发现,在 7—8 月也有产卵个体的出现(单秀娟等, 2014)。对细纹狮子鱼卵巢的组织学观察发现,在卵巢发育到 Ⅳ期时,除含有数量较多的第 Ⅳ时相卵母细胞外,还存在一定数量、Ⅲ时相卵母细胞,在 Ⅳ期卵巢中也存在较多的、Ⅲ时相卵母细胞。这一特点在其他硬骨鱼类有相似的报道(罗楠等, 2021; 马世磊等, 2014),此现象表明,细纹狮子鱼卵巢具有相当的发育潜力和发育持续性,为其分批产卵提供了可能性。这类繁殖方式使得细纹狮子鱼能有效规避自然风险,提高种群存活率,有利于其多重压力下的种群延续。

3.2 细纹狮子鱼卵母细胞发育特点

细纹狮子鱼卵母细胞在发育前期与其他鱼类[如高眼鲈(滕广亮等, 2018)、翎电鳗(*Apteronotus albifrons*)(哈承旭等, 2021)、美洲鲈(*Alosa sapidissima*)(洪磊等, 2014)等]有许多共同点,如在卵母细胞发育到第 Ⅱ时相时,细胞增大,细胞外形成一层由滤泡细胞形成的滤泡膜,此为划分卵母细胞第 Ⅱ时相时期的标志,细胞进入小生长期。第 Ⅲ时相卵黄泡(液泡)出现并逐渐扩散至整个细胞,卵黄颗粒变大,细胞外出现两层滤泡膜(外面一层又称鞘膜细胞)并在细胞膜与滤泡膜中间形成一条放射带,卵黄泡以及放射带的出现为卵母细胞进入第 Ⅲ时相的标志。卵母细胞进入第 Ⅳ时相,卵黄颗粒继续增大,主要分布在细胞质外围,逐渐充斥整个细胞。从第 Ⅳ时相到第 Ⅴ时相过程中,细胞核受逐渐结成的卵黄质滴和卵黄小板挤压,由中心向细胞质边缘移动,到第 Ⅴ时相细胞膜溶解,核仁消失。值得注意的是,不同鱼类的放射带形成过程有

所差异,如细纹狮子鱼放射带在第 Ⅲ时相时期出现,而四指马鲛(*Eleutheronema tetradactylum*)在第 Ⅱ时相后期出现放射带(蓝军南等, 2020),双须骨舌鱼(*Osteoglossum bicirrhosum*)放射带则是出现在第 Ⅳ时相(汪学杰等, 2014)。

本研究发现,细纹狮子鱼第 Ⅳ时相细胞质中卵黄开始填充卵黄泡,形成卵黄质滴,在第 Ⅳ时相早期能够清晰地看到卵黄填充卵黄泡的现象(图 1H),并到中后期相互融合结成卵黄小板,慢慢融成单一大卵黄球。目前,关于卵黄沉积与充塞方式的研究较多:如红鳍笛鲷(*Lutjanus erythropterus*)和七彩神仙鱼(*Symphysodon* spp.)等在第 Ⅳ时相时期卵黄颗粒增多、膨大,围绕液泡逐渐融合呈板状并挤压液泡至成熟期(王金娜等, 2015; 徐亚飞等, 2015; 刘皓等, 2016);麦贤杰等(2005)和刘筠(1993)研究表明,第 Ⅳ时相卵黄发生过程有 2 种形态,分别为胞内沉积和胞外沉积,2 种卵黄沉积形式同时进行,并逐渐充塞了几乎所有的细胞质部分。此外,较多研究表明,卵黄颗粒结成块状、油滴融合成大油球后,二者具有相互融合的趋势,但尚未发生融合,而是互相充斥整个细胞质直到卵细胞发育成熟(柳学周等, 2009; 周斌等, 2012)。细纹狮子鱼的卵黄沉积与充塞方式是通过卵黄填充卵黄泡形成质滴,进而凝结成单一大卵黄球,这与蓝军南等(2020)对四指马鲛的研究结果类似。此外,卵黄充塞方式相同,也可能存在发生时间上的差异,如郭恩棉(2009)发现,斑马鱼卵母细胞中的卵黄填充过程发生在第 Ⅲ时相晚期,相较于其他物种稍早一些,这可能与物种的遗传因素及生活方式差异有关。

国内外学者发现,在卵母细胞发育至成熟时,放射带出现变薄(Shabanipour *et al*, 2010; 倪海儿等, 2001)、甚至消失的现象(龚启祥等, 1989)。本研究结果显示,在卵母细胞发育后期,放射带不仅没有变薄、消失,反而逐渐增厚且出现分层,放射带出现分层现象目前只在美洲鲈(洪磊等, 2014)及鲤鱼(*Cyprinus carpio*)(Shabanipour *et al*, 2010)等少数研究中有报道,

且美洲鲈放射带分层时期(第 时相晚期)与细纹狮子鱼(第 时相)不同。Shabanipour 等(2010)对放射带结构的研究表明,放射带中间有孔状通道,分为内外两层,内层具有保护作用,外层具有粘性,可以为卵细胞提供粘附效果(徐亚飞等, 2015; Riehl *et al.*, 1998),符合细纹狮子鱼产沉性、粘着性卵的特征(张仁斋等, 1985)。放射带的形成过程与卵细胞的发育、产卵相适应,受环境因素和遗传因素的影响(Hirai, 1993),一般出现在卵黄发生开始之前,为卵黄合成所必需的物质提供运输作用(Chaudhry, 1956; Jiang *et al.*, 2010)。细纹狮子鱼第 、 时相卵黄的产生、沉积和充塞阶段,与放射带的产生、增厚同步进行,验证了上述观点,但发育到第 时相,卵细胞成熟后放射带持续增厚,与上述观点相悖,原因尚且不清,还需后续进一步研究。

3.3 细纹狮子鱼成熟卵巢的卵径分布

作为评价鱼卵质量最常用的指标之一,卵径大小对鱼类个体早期发育和存活具有重要的生物学意义(殷名称, 1991)。前期研究表明,细纹狮子鱼卵径随所处海域不同有所差异(Kawasaki 等, 1983; 陈大刚, 1991)。单秀娟等(2014)发现,黄海细纹狮子鱼的卵径分布由 1985—1986 年的多峰型转变为 2011—2012 年的双峰型,平均卵径小幅增加。本研究结果表明,2022—2024 年细纹狮子鱼无论是在卵径的分布范围,还是大卵粒占比方面,均有较大幅度的增加。鱼类的孵化率与卵径呈正相关(殷名称, 1991),卵径增大有利于细纹狮子鱼孵化率的提高,这可能是细纹狮子鱼种群对快速变化的外界环境、气候变化和捕捞强度等多重压力的适应性响应,后续还需结合种群生物性特征和繁殖力等进一步研究。此外,细纹狮子鱼为杂食性鱼类,摄食种类多,生长快速,黄海生态系统其他经济鱼种的减少导致其面临的种间竞争压力变小,饵料环境相对富足,可能对卵径增大起到了一定的积极作用。ZooSCAN 图像扫描的卵径数据均稍高于石蜡切片观测到的卵径大小,推测是由样品固定、脱水、浸蜡等过程导致细胞失水收缩而引起。Ⅵ期卵巢内,卵母细胞卵径呈双峰分布,在 0.50~0.70 mm 与 1.10~1.20 mm 区间形成峰值,推断卵巢发育至Ⅵ期,成熟卵粒排出卵巢腔后,细胞内剩余退化后的Ⅲ、Ⅳ期卵母细胞以及营养物质被吸收后的Ⅴ期卵母细胞和空滤泡。本研究中,Ⅵ期细纹狮子鱼卵巢样品数量较少,后续需加强该时期样品的收集工作,并结合环境变化和其他生测指标等,进一步分析细纹狮子鱼繁殖生态学特征的变化。

参 考 文 献

- CHAUDHRY H S. The origin and structure of the zona Pellucida in the ovarian eggs of teleosts. *Zeitschrift Für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 1956, 43(5): 478–485
- CHEN D G. Fishery ecology in the Yellow Sea and Bohai Sea. Beijing: Ocean Press, 1991 [陈大刚. 黄渤海渔业生态学. 北京: 海洋出版社, 1991]
- CHEN Y L, SHAN X J, ZHOU Z P, *et al.* Interannual variation in the population dynamics of snailfish *Liparis tanakae* in the Yellow Sea. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(19): 6227–6235 [陈云龙, 单秀娟, 周志鹏, 等. 黄海细纹狮子鱼种群特征的年际变化. *生态学报*, 2013, 33(19): 6227–6235]
- CHERNOVA N V, STEIN D L, ANDRIASHEV A P. Family *Liparidae* Scopoli 1777—snailfishes. *California Academy of Sciences. Annotated Checklists of Fishes*, 2004, 31: 1–72
- GONG Q X, NI H E, LI L P, *et al.* On the change of the ovary in annual cycle of silver pomfret *Stromateoides argenteus* from the East China Sea. *Journal of Fisheries of China*, 1989, 13(4): 316–325 [龚启祥, 倪海儿, 李伦平, 等. 东海银鲈卵巢周年变化的组织学观察. *水产学报*, 1989, 13(4): 316–325]
- GUO E M. Histological study on ovarian development in zebrafish (*Brachydanio rerio*). *Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science)*, 2009, 26(3): 229–232 [郭恩棉. 斑马鱼卵巢发育的组织学研究. *青岛农业大学学报(自然科学版)*, 2009, 26(3): 229–232]
- HA C X, YANG C H, WANG W, *et al.* Histological observation of ovarian development of apteronotid eel *Apteronotus albifrons*. *Fisheries Science*, 2021, 40(3): 403–408 [哈承旭, 杨翠华, 王伟, 等. 翎电鳗卵巢发育组织学研究. *水产科学*, 2021, 40(3): 403–408]
- HIRAI A. Fine structure of the egg membranes in four species of pleuronectinae. *Japanese Journal of Ichthyology*, 1993, 40(2): 227–235
- HONG L, LI Z X, CHEN C, *et al.* The study of ovary development and steroid hormone changes in *Alosa sapidissima*. *Strategic Study of CAE*, 2014, 16(9): 86–92 [洪磊, 李兆新, 陈超, 等. 美洲鲈鱼卵巢发育规律和性类固醇激素变化研究. *中国工程科学*, 2014, 16(9): 86–92]
- JANSSEN P A H, LAMBERT J G D, TH GOOS H J. The annual ovarian cycle and the influence of pollution on vitellogenesis in the flounder, *Pleuronectes flesus*. *Journal of Fish Biology*, 1995, 47(3): 509–523
- JIANG Y Q, ZHANG T T, YANG W X. Formation of zona radiata and ultrastructural analysis of egg envelope during oogenesis of Chinese perch *Siniperca chuatsi*. *Micron*, 2010, 41(1): 7–14
- KANG S H, JIN X S, WANG J. Osteological and myological

- characteristics of *Liparis tanakae* from Chinese coasts. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(2): 62–79 [亢世华, 金显仕, 王俊. 中国产细纹狮子鱼的骨学和肌肉学研究. 渔业科学进展, 2022, 43(2): 62–79]
- KAWASAKI T, HASHIMOTO H, HONDA H, *et al.* Selection of life histories and its adaptive significance in a snailfish *Liparis tanakai* from Sendai Bay. Nippon Suisan Gakkaishi, 1983, 49(3): 367–377
- LAN J N, OU Y J, WEN J F, *et al.* Histological studies on ovary development and oogenesis histology in fourfinger threadfin, *Eleutheronema tetradactylum*. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(12): 1415–1426 [蓝军南, 区又君, 温久福, 等. 四指马鲛卵巢发育和卵子发生的组织学观察. 中国水产科学, 2020, 27(12): 1415–1426]
- LIU C X. Fauna of Liaoning: Fish. Shenyang: Liaoning Science and Technology Press, 1987, 411–412 [刘蝉馨. 辽宁动物志: 鱼类. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 1987, 411–412]
- LIU H, ZHANG Y H, LUO J, *et al.* Histology of ovarian development of crimson snapper *Lutjanus erythropterus*. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2016, 47(1): 269–275 [刘皓, 张玉红, 罗杰, 等. 红鳍笛鲷 (*Lutjanus erythropterus*) 卵巢发育的组织学研究. 海洋与湖沼, 2016, 47(1): 269–275]
- LIU J. Propagation physiology of main cultivated fish in China. Beijing: Agriculture Press, 1993, 29 [刘筠. 中国养殖鱼类繁殖生理学. 北京: 农业出版社, 1993, 29]
- LIU X Z, XU Y J, LIU N Z, *et al.* Study on histological and morphometric characters of gonad development of *Cynoglossus semilaevis* Günther. Progress in Fishery Sciences, 2009, 30(6): 25–35 [柳学周, 徐永江, 刘乃真, 等. 半滑舌鳎卵巢发育的组织学和形态数量特征研究. 渔业科学进展, 2009, 30(6): 25–35]
- LUO N, LI Y H, WAN G Y, *et al.* Annual change and histological observation of ovary development of *Misgurnus dabryanus* in Dongjiangyuan waters. Jiangxi Fishery Science and Technology, 2021(2): 26–28, 31 [罗楠, 李燕华, 万国媛, 等. 东江源水域大刺鳅卵巢发育周年变化及组织学观察. 江西水产科技, 2021(2): 26–28, 31]
- MA S L, GENG Z, XU D D, *et al.* Histological observations on the gonadal development of *Nibeia albiflora*. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 2014, 33(2): 129–133, 146 [马世磊, 耿智, 徐冬冬, 等. 黄姑鱼性腺发育的组织学观察. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2014, 33(2): 129–133, 146]
- MAI X J, HUANG W J, YE F L, *et al.* Reproductive biology and artificial breeding of marine fish. Beijing: Ocean Press, 2005, 17–18 [麦贤杰, 黄伟健, 叶富良, 等. 海水鱼类繁殖生物学和人工繁育. 北京: 海洋出版社, 2005, 17–18]
- MURUA H, SABORIDO-REY F. Female reproductive strategies of marine fish species of the north Atlantic. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 2003, 33: 23–31
- MYOUNG S H, BAN T W, KIM J K. Population structure of *Liparis tanakae* (PISCES, Liparidae) from Korea based on morphological and molecular traits. Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2016, 49(2): 198–207
- NI H E, DU L Q. Observation on the ovary development of *Ilisha elongata* in the East China Sea. Journal of Fisheries of China, 2001, 25(4): 317–322, 389–390 [倪海儿, 杜立勤. 东海鳎卵巢发育的组织学观察. 水产学报, 2001, 25(4): 317–322, 389–390]
- RIEHL R, PATZNER R A. Minireview: The modes of egg attachment in teleost fishes. Italian Journal of Zoology, 1998, 65(sup1): 415–420
- SHABANIPOUR N, HOSSAYNI S N. Histological and ultrastructural study of Zona Radiata in oocyte of common carp *Cyprinus carpio* (Linnaeus 1758). Micron, 2010, 41(7): 877–881
- SHAN X J, CHEN Y L, ZHOU Z P, *et al.* Inter-annual variations in propagational biological characteristics of *Liparis tanakae* in central and southern Yellow Sea. Progress in Fishery Sciences, 2014, 35(3): 1–8 [单秀娟, 陈云龙, 周志鹏, 等. 黄海中南部细纹狮子鱼繁殖生物学特征的年际变化. 渔业科学进展, 2014, 35(3): 1–8]
- SHI Z H, LUO H Z, GAO L J, *et al.* Study on histology of ovary development of *Pampus cinereus*. Marine Fisheries Research, 2006, 27(4): 1–5 [施兆鸿, 罗海忠, 高露姣, 等. 灰鲳卵巢发育的组织学研究. 海洋水产研究, 2006, 27(4): 1–5]
- STEIN D L. Aspects of reproduction of liparid fishes from the continental slope and abyssal plain off Oregon, with notes on growth. Copeia, 1980, 1980(4): 687
- TENG G L, SHAN X J, JIN X S, *et al.* A study on the ovary-development characters and oocyte size-distribution of *Cleisthenes Herzensteini* in the Yellow Sea. Progress in Fishery Sciences, 2018, 39(1): 12–20 [滕广亮, 单秀娟, 金显仕, 等. 黄海高眼鲷卵巢发育特征及卵径分布. 渔业科学进展, 2018, 39(1): 12–20]
- WALLACE R A, SELMAN K. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. American Zoologist, 1981, 21(2): 325–343
- WANG J, WANG B, LI J T, *et al.* Histological observation of zebrafish gonad development. Genomics and Applied Biology, 2011, 30(2): 168–174 [王晶, 王冰, 李纪同, 等. 斑马鱼性腺发育的组织学观察. 基因组学与应用生物学, 2011, 30(2): 168–174]
- WANG J L, TANG F J, ZHU Z, *et al.* Characteristics and analysis of colony structure of breeding migratory salmon in autumn Wusuli River. Hunan Agricultural Sciences, 2011(21): 120–123, 128 [王继隆, 唐富江, 朱翥, 等. 乌苏里江秋大麻哈鱼生殖洄游群体结构特征与分析. 湖南农业科学, 2011(21): 120–123, 128]
- WANG J N, TAI D M, ZHOU Q C, *et al.* Histological observation of ovary development of *Carassius auratus* in

- Caohai Lake. Guizhou Agricultural Sciences, 2015, 43(8): 196–200 [王金娜, 邵定敏, 周其椿, 等. 草海鲫鱼卵巢发育的组织学观察. 贵州农业科学, 2015, 43(8): 196–200]
- WANG X J, TIAN Y, LIU Y, *et al.* Histological study on the gonadal development of *Osteoglossum bicirrhosum*. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(4): 525–531 [汪学杰, 田媛, 刘奕, 等. 双须骨舌鱼性腺发育的组织学观察. 水产学报, 2014, 38(4): 525–531]
- WEN R S, ZENG D L, FANG Z Q. Histological studies on the oogenesis of *Xiphophorus helleri*. Chinese Journal of Zoology, 2012, 47(6): 85–91 [温茹淑, 曾德莉, 方展强. 剑尾鱼卵子发生的组织学观察. 动物学杂志, 2012, 47(6): 85–91]
- XU Y F, CHEN Z Z, GAO J Z, *et al.* Gonadal development of artificially-cultured *Discus* fish (*Symphysodon* spp.). Journal of Anhui Agricultural University, 2015, 42(1): 115–123 [徐亚飞, 陈再忠, 高建忠, 等. 人工养殖七彩神仙鱼性腺发育的研究. 安徽农业大学学报, 2015, 42(1): 115–123]
- XU Y J, LIU X Z, LIU J G, *et al.* Histological and morphometric studies on the annual gonadal maturation cycle of spotted halibut *Verasper variegatus*. Progress in Fishery Sciences, 2011, 32(3): 7–15 [徐永江, 柳学周, 刘君刚, 等. 圆斑星鲽卵巢发育的组织学和数量形态特征研究. 渔业科学进展, 2011, 32(3): 7–15]
- XUE Y, XU B D, GAO T X, *et al.* Preliminary study on feeding ecology of *Liparis tanakae* in north Yellow Sea. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(5): 1066–1074 [薛莹, 徐宾铎, 高天翔, 等. 北黄海细纹狮子鱼摄食生态的初步研究. 中国水产科学, 2010, 17(5): 1066–1074]
- XUE Y, JIN X S, ZHAO X Y, *et al.* Food consumption by the fish community in the central and southern Yellow Sea in autumn. Periodical of Ocean University of China, 2007, 37(1): 75–82 [薛莹, 金显仕, 赵宪勇, 等. 秋季黄海中南部鱼类群落对饵料生物的摄食量. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2007, 37(1): 75–82]
- YANG T, SHAN X J, CHEN Y L, *et al.* Analysis of Liparidae species in central and southern Yellow Sea. Progress in Fishery Sciences, 2015, 36(5): 19–25 [杨涛, 单秀娟, 陈云龙, 等. 黄海中南部狮子鱼种类的分析. 渔业科学进展, 2015, 36(5): 19–25]
- YIN M C. Ecology of fishes. Beijing: China Agriculture Press, 1995 [殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995]
- YIN M C. Advances and studies on early life history of fish. Journal of Fisheries of China, 1991, 15(4): 348–358 [殷名称. 鱼类早期生活史研究与其进展. 水产学报, 1991, 15(4): 348–358]
- ZHANG B, JIN X S, DAI F Q. Feeding habits and their variation of seasnail (*Liparis tanakae*) in the central and southern Yellow Sea. Journal of Fisheries of China, 2011, 35(8): 1199–1207 [张波, 金显仕, 戴芳群. 黄海中南部细纹狮子鱼的摄食习性及其变化. 水产学报, 2011, 35(8): 1199–1207]
- ZHANG R Z, LU S F. Fish eggs and larvae in China offshore. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1985 [张仁斋, 陆穗芬. 中国近海鱼卵与仔鱼. 上海: 上海科学技术出版社, 1985]
- ZHAO C Y. Marine fishery resources of China. Hangzhou: Zhejiang Scientific and Technical Press, 1990, 70–71 [赵传纲. 中国海洋渔业资源. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1990, 70–71]
- ZHOU B, ZHANG M, ZOU X R, *et al.* Histological observation on the ovary development of Chilean jack mackerel (*Trachurus murphyi*) in the southeast Pacific Ocean. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(5): 892–898 [周斌, 张敏, 邹晓荣, 等. 东南太平洋智利竹筴鱼卵巢发育的组织学观察. 上海海洋大学学报, 2012, 21(5): 892–898]
- ZHOU Z P, JIN X S, SHAN X J, *et al.* Seasonal variations in distribution and biological characteristics of snailfish *Liparis tanakae* in the central and southern Yellow Sea. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(17): 5550–5561 [周志鹏, 金显仕, 单秀娟, 等. 黄海中南部细纹狮子鱼的生物学特征及资源分布的季节变化. 生态学报, 2012, 32(17): 5550–5561]

(编辑 马瑾艳)

Histological Study on the Ovarian Development of *Liparis tanakae* in the Yellow Sea

CHEN Yunlong^{1,2}, ZHANG Fayang¹, SHAN Xiujuan^{1,2,3①},
TENG Guangliang¹, DAI Fangqun¹, JIN Xianshi^{1,2,3}

(1. State Key Laboratory of Mariculture Biobreeding and Sustainable Goods, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao Marine Science and Technology Center, Qingdao 266237, China;
3. Shandong Changdao Fishery Resources National Field Observation and Research Station, Yantai 265800, China)

Abstract *Liparis tanakae* is a dominant species of the Yellow Sea ecosystem, and its biological characteristics—such as high seasonal variations in population structure, rapid growth, relatively short lifespan, and pronounced response to environmental changes—substantially contribute to population maintenance mechanisms. To date, relevant ecological studies of *L. tanakae* have mainly focused on seasonal and interannual changes in its spatial distribution, feeding ecology, genetic classification, and osteological and myological characteristics. However, research on its reproductive ecology remains insufficient, limiting our scientific understanding of the mechanisms underlying its dominance. As a pivotal life history phase, reproduction is essential for the survival and persistence of fish populations. Furthermore, the reproductive capabilities of species form the basis for broader ecological adaptations and success within their environments.

To investigate the biological reproductive characteristics of *L. tanakae*, histological studies of the ovaries at various developmental stages were conducted using paraffin sections and hematoxylin and eosin staining. Samples were obtained from fishery resource surveys conducted in June and August 2022 and October 2023 in the Yellow Sea as well as during the winter (January and February 2022, December 2023, and January 2024). In total, 71 specimens were collected, 50 of which were used for ovary sample sectioning. The morphology and diameter distribution characteristics of oocytes at different developmental stages were described in detail, as well as the spawning type. The results showed that oocyte development could be divided into six phases. In phase I, the oocyte is just differentiated from the oogonium, with a small cell volume and relatively large nucleus; the oocyte in phase II enlarges, and a follicle membrane appears around the cells; in phase III, yolk vacuoles start to appear in the cytoplasm of the cell and yolk begins to accumulate; zona radiata appears between the cytoplasm and follicle membranes, and the follicle membrane becomes two-layered; in phase IV, yolk begins to fill up the yolk vacuoles, gradually forming yolk platelets; in phase V, yolk merges into a single large yolk ball, and the nucleus dissolves; in phase VI the oocytes degenerate, the yolk is gradually absorbed to form a cavity, and some oocytes are irregular in shape.

Ovary development can also be divided into six stages, and there are obvious differences in oocyte composition at different ovarian development stages. In stage I, the ovary is mainly composed of oocytes in phase I and II with the percentages of 34.92% and 65.08%, respectively. In stage II, the ovary is mainly composed of oocytes in phase III (49.47%) and IV (34.73%). In stage III, the percentage of oocytes in phase V account for 51.55%, whereas that of oocytes in

① Corresponding author: SHAN Xiujuan, Email: shanxj@ysfri.ac.cn

phase increase to 32.99%. In stage , the ovary is mainly composed of oocytes in phase (34.62%) and (32.28%). In stage , the percentages of oocytes in different phases are relatively uniform, with some degraded oocytes and empty follicles. The egg diameter in stages and exhibited a unimodal distribution with the dominant groups between 0.90–1.00 and 1.70–1.80 mm, respectively. The egg diameter in stage showed a bimodal distribution, with dominant groups between 0.50–0.70 and 1.10–1.20 mm, and high oocyte proportions in the small-growth and degraded phases were observed.

Compared to previous results (1985–1986 and 2011–2012), our study (2022–2024) revealed a notable increase in both the distribution range of egg diameters and the proportion of large egg diameter groups. Hatchability was positively correlated with the egg diameter, and an increase in the egg diameter of *L. tanakae* improved the hatching rate. This may be an adaptive response of *L. tanakae* to the multiple pressures from a rapidly changing external environment, caused by climate change and fishing activities. In addition, other economically important fish species in the Yellow Sea ecosystem, such as *Larimichthys polyactis* and, *Gadus macrocephalus* have declined in the past few decades. This has decreased the inter-specific competition pressure faced by *L. tanakae* to some extent, and the relatively abundant prey environment might have contributed positively to the egg diameter increase of *L. tanakae*. The results indicate that *L. tanakae* ovaries exhibited considerable developmental potential and sustainability, and we consider *L. tanakae* to be a non-synchronized multiple batch spawner. Our study reveals the developmental characteristics of *L. tanakae* ovaries and provides a theoretical reference for further enrichment of the reproductive ecology of this species.

Key words *Liparis tanakae*; Histological sections; Ovarian development; Oocytes diameter