

江鳕生物学与养殖技术研究进展

李虹晔, 夏艳洁*, 朱淼, 韩晴

(吉林农业大学 动物科学技术学院, 吉林 长春 130118)

摘要: 江鳕 *Lota lota* 是鳕科鱼类中唯一的淡水鱼类, 大多分布在高寒水域, 随着其生存的水域环境被破坏和过度捕捞, 江鳕的数量急剧下降, 濒临绝迹, 是世界抢救性开发的品种之一。目前, 关于江鳕的研究大多集中在资源调查、繁殖发育及人工驯养等方面, 本文综述了江鳕的分类、生物学特征、人工繁养殖技术及主要疾病防控技术, 以期对江鳕的产业化养殖、人工放流及合理挖掘其经济价值提供参考。

关键词: 江鳕; 分类学; 生物学特征; 人工繁殖; 研究进展

中图分类号: S917.4

文献标志码: A

江鳕 *Lota lota* 隶属鳕形目 *Gadiformes* 鳕科 *Gadidae* 江鳕属 *Lota*, 俗称山鳕、山鲶鱼, 大多分布在高寒水域, 具有较高的经济、药用价值, 以及特殊的科学研究价值。作为世界上唯一在淡水中分布的鳕形目鱼类, 江鳕在 1000 万年前就从海洋鳕科鱼类中进化成淡水型鱼类^[1], 主要分布在欧亚大陆及北美各大水系^[2-4], 在中国主要分布于黑龙江、额尔齐斯河和鸭绿江水系^[5-6]。目前, 随着水域环境被破坏和过度捕捞, 江鳕的数量急剧下降, 濒临绝迹, 已成为世界抢救性开发的品种之一。目前, 关于江鳕的研究大多集中在资源调查、繁殖发育及人工驯养等方面, 近年来有关学者在江鳕人工繁殖和饲养驯化方面相继取得了一定的进展, 填补了许多研究空白。基于此, 本研究中就江鳕的分类、生物学特征、营养价值、人工繁养殖技术及主要疾病防控技术等进行综述, 以期对江鳕资源保护、产业化发展, 以及合理挖掘其经济价值提供相关科学参考。

1 江鳕的分类

江鳕栖息于约北纬 45° 的欧亚大陆和北美的河流、湖泊中, 最南可达美国东侧 40°N 的俄亥俄河上游^[7-9]。在 19 世纪末, 江鳕被公认为是一个北极物种^[10]。1941 年, Hubbs 等^[11]首先提出了 3 个亚种概念。根据江鳕的尾柄形状将其分为江鳕指名亚种 *L. lota lota*、细尾江鳕亚种 *L. lota leptura* 和北

美斑江鳕亚种 *L. lota maculosa*^[11-12]。2005 年, Van Houdt 等^[13]利用现代生物学技术分析出北半球流域的江鳕样本存在两个高度分化的遗传谱系, 且与之前根据形态学标准区分的两个亚种相对应, 其中一个系统类群为北美斑江鳕亚种, 主要栖息于北美南部 (直到大奴隶湖), 另一个江鳕系统群为江鳕指名亚种, 具环极分布特点, 但这项研究并不涉及中国水域。在欧洲水域中, 位于俄罗斯的奥比提什河和塔兹河流域的江鳕属于欧亚白令分支 (欧亚大陆-白令海峡), 为江鳕指名亚种, 且发现江鳕种群具有区域特异性^[14]。而位于北美密歇根湖和曼尼斯蒂河中的江鳕, 其产卵生活史类型间存在生殖隔离^[15], 但均属北美斑江鳕亚种。

在中国, 分布于黑龙江水系的江鳕尚存在争议。江鳕仅分布于新疆属北极海水系的额尔齐斯河、东北的黑龙江水系和鸭绿江上游 41~42°N 的水域, 这亦是欧亚大陆江鳕分布区的最南端, 从形态学角度认为鸭绿江水系^[16]、黑龙江水系^[17]可被划为江鳕指名亚种。其中, 鸭绿江水系存在江鳕种群体态性状变异, 可称之为鸭绿江长下颌种群^[17]。张俊丽等^[18-19]认为, 位于新疆北部额尔齐斯河的江鳕可划分为江鳕指名亚种, 因其流域的中、下游恰处“江鳕指名亚种”中心分布区, 但通过同工酶技术及形态学分析, 黑龙江水系与额尔齐斯河水域的江鳕应属不同亚种。因黑龙江水系位于“江鳕指名亚种”和“细尾江鳕亚种”分布区的交错地

收稿日期: 2019-09-18

基金项目: 吉林省重点科技研发项目 (2018021063NY)

作者简介: 李虹晔 (1994—), 女, 硕士研究生。E-mail: 429117686@qq.com

通信作者: 夏艳洁 (1962—), 女, 教授。E-mail: jlndxyj@163.com

带,且位置更加向南扩展,存在其形态构造的性状变异问题^[8]。李娇^[20]对黑龙江地区中 3 个不同群体的江鳕进行遗传多样性分析,结果表明,镜泊湖与乌苏里江这两个群体比黑龙江群体在亲缘关系上更为接近。同时,张楠^[1]首次从线粒体基因组水平探讨了江鳕不同分布区内的遗传分化,结果显示,江鳕线粒体全序列长度不同,黑龙江水系江鳕独立于欧亚谱系江鳕和北美谱系江鳕,单独为一支。但周剑光等^[21]对新疆额尔齐斯河流域的野生江鳕染色体核型进行测定和分析推测,江鳕染色体结构在进化过程中通过增加其染色体臂数以适应淡水生活,并结合着丝粒染色体、臂数数目和形态特征,判断江鳕在进化上属于更为特化的类群,是较晚分化出来的鳕科鱼类。

2 江鳕的生物学特征

2.1 形态特征

早在 1958 年,施白南等^[22]就对江鳕历史来源、形态及分类做了一般性介绍。2005 年,方华华^[23]对江鳕做了进一步详细阐述:江鳕的体长较长,形状似鲶鱼般,鱼体前部呈现出圆筒的形态,后部则较为扁平;体被细小圆鳞,埋于皮囊中,体表具较厚的黏液,侧线完全;江鳕眼睛较小,有两对鼻孔,前一对鼻孔后缘有一鼻瓣,鼻前长出须,还有一根较长的颌须;口咽腔大,齿小且锋利,口咽腔内鳃耙较少;其肝脏和胆囊较大,肠较短,肠的长度小于体长,具尿囊;第一背鳍短小,第二背鳍较长,胸鳍和腹鳍均较为短小,尾鳍较长,且呈现出椭圆的形态;江鳕的体色变化较大,背部通常为灰褐色,在秋季则会呈现出一定淡绿色,在江鳕的体侧和鱼鳍上往往会有黑色、黄色的斑点(图 1)。江鳕的体长和体质量呈幂函数关系,耳石半径长和体长的生长呈直线关系^[17]。江鳕鼻骨中前部有一薄骨片,背视呈“8”字形,额骨 1 对,无凶门,无额骨嵴,内侧卷曲与前端分离,前眶骨上缘卷曲连续,向上突起呈棒状,末端分叉,耳骨后端光滑,无齿状突起与后颞骨相接,鳞片骨为 6 对,上枕骨嵴呈扁平状,后端呈钉子状^[18]。

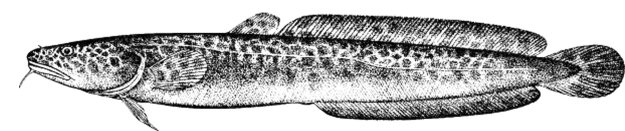


图 1 江鳕外部形态

Fig. 1 External morphology of burbot *Lota lota*

2.2 生活习性 & 环境条件

自然条件下,江鳕大多生活在纬度较高的冷水江河湖泊,以沙质底的冷水江河为主。江鳕喜独自夜间摄食,白天依附于石头底部不游动。成鱼常栖息于较深水底,幼鱼在较浅水面活动。在夏季,江鳕常栖息于温度较低的水环境且不活跃,秋季时开始活跃活动,整个冬季阶段江鳕摄食旺盛,增长较快^[24]。江鳕为典型凶猛的肉食性鱼类,自然条件下主要摄食活体动物。在北美流域中,江鳕以杜父鱼^[25]、九刺鱼^[26]为主要食物来源。江鳕的大小、水体深度、水体面积及该水域中的优势种均影响江鳕的食性,体积小的江鳕其食性为无脊椎动物。中国境内江鳕在 2 龄前以水生昆虫或底栖动物(食石蝇稚虫为主)为食,2 龄后以捕食别种小型鱼类为主。江鳕雌性性成熟年龄多为 3 龄(少数为 2 龄),行生殖洄游,在生殖洄游过程中,边上溯边摄食,仅在临产和产卵的短时间内停止摄食,产卵毕又立即大量进食^[17]。1 月上旬为产卵高峰期,产卵场多在河岸陡峭、河床为砂质或石砾处,水深 1~2 m,水体温度为 0℃ 左右。江鳕属一次性产卵鱼类,卵为黏性沉性卵^[27]。

江鳕胚胎发育分为受精卵阶段、卵裂期、囊胚期、原肠期、神经胚期和器官形成期 6 个阶段,20 个发育时期,胚胎死亡高峰期分别为胚盘期到二细胞期、桑椹胚期到原肠早期、出膜期^[28-29]。江鳕苗期发育划分为:仔鱼上浮期、仔鱼平游期、仔鱼开口期、仔鱼转饵期(稚鱼期)和幼鱼期^[30]。在各年龄段内,1~2 龄江鳕的增长速度最快,4 龄之后增长率减慢^[16]。江鳕仔鱼对低温条件变化的适应范围较宽(0~12℃)且耐低氧,幼鱼在 3 mg/L 溶解氧的水体条件下可正常生存,在仔鱼发展到幼鱼阶段,江鳕会由追逐弱光变为避光而行,其生活习性为上浮到平游再到底栖转变,直到仔鱼发育后期,栖息于隐蔽环境^[30]。江鳕通过两个机制来实现全年生长^[31]:冬春季节,江鳕摄食活跃,摄入量大于代谢量,超出部分在肝物质中储存;夏季食物摄入不足时,利用肝组织贮存的物质维持生长。江鳕利用这样的能量循环机制,以应对炎热夏季。

2.3 营养价值

江鳕肉质结实,不仅雪白细嫩、味道鲜美,而且具有高蛋白、低脂肪的特点,同时富含 DHA 和 EPA 等不饱和脂肪酸,具有较好的食用价值与保健作用,深受消费者喜爱。有研究显示,江鳕肌肉

(干样) 中含有 17 种氨基酸, 其中包括人体必需氨基酸 7 种, 鲜味氨基酸占氨基酸总量的 39.13%, 多不饱和脂肪酸含量为 44.05%, 其中, EPA 含量为 8.65%, DHA 含量为 20.32%^[32], 明显高于斑驳尖塘鳢^[33]、中华倒刺鲃^[34]和舌虾虎鱼^[35]等养殖鱼类。同时, 鱼肉中富含多种维生素、矿物质及丰富的生物活性物质, 有利于视觉系统的发育, 并具有防治心血管疾病、抗癌和抗炎等功效。江鳕的必需氨基酸含量与氨基酸总量的比值 (E/T) 为 41.17, 必需氨基酸含量与非必需氨基酸含量的比值 (E/NT) 为 82.42, 符合 FAO/WHO 提出的 E/T 应为 40% 左右和 E/NT 应为 60% 以上的参考蛋白质模式标准^[32], 说明江鳕蛋白质氨基酸种类组成合理, 符合人体所需, 是一种具有较高营养价值和保健的淡水鱼类, 有较高的商业开发潜力。

3 江鳕的人工养殖及繁殖技术

3.1 人工养殖技术

目前, 国外主要在江鳕捕捞和食品加工方面取得一些成果。江鳕是北欧国家重要的经济鱼类, 其肥满的肝脏是制作鱼肝油的上好原料。在芬兰、瑞典和苏联的欧洲部分均在进行商业性捕捞, FAO 统计年鉴 1987 年报告的江鳕渔获量为 1577 t, 用于盐渍鱼罐头和宠物食品。在中国江鳕资源有限, 为珍稀经济种类, 因此, 抢救该物种计划势在必行, 近年来, 江鳕人工繁殖和饲养驯化技术相继在黑龙江^[27]、新疆^[36]、北京^[37]等省市获得重大突破。

3.1.1 仔鱼和稚鱼期 江鳕的仔鱼期是体长、体质量变化的关键时期, 稚鱼期为主要器官形成时期^[24]。江鳕仔鱼时期呈视觉摄食状态, 目前, 淡水臂尾轮虫为最佳开口饵料, 仔鱼期存活率超过 95%。江鳕的摄食习惯会随着不同生长阶段而变化, 在转饵期, 摄食桡足类和枝角类仔鱼存活率可达 70%^[38]。在稚鱼前期投喂枝角类, 成活率最高, 稚鱼后期主要摄食鲤等^[39]。此外, 水温对江鳕的生长也有显著影响, 蒋燕等^[40]提出幼鱼发育过程中提高 3 ℃ 水温有利于鱼体生长速度加快。同时, 水温对江鳕幼苗和幼鱼的养殖模式亦有明显影响, 但鱼苗初期其存活率与温度呈负相关^[41]。

3.1.2 成鱼期 在冬季 0 ℃ 时, 江鳕的肠道内食糜肽酶的相对活性较高, 最高活性为 45%^[4]。同时, 在低温条件下, 江鳕胃的收缩率比其他冷水鱼类低并与温度呈指数关系^[42]。对江鳕肠上皮细胞的超显微结构分析显示, 江鳕的肠道中有隐窝, 这

与某些哺乳动物相似^[43]。Kuz'mina^[44]等发现, 江鳕肠黏膜中淀粉分解活性最适温度为 50 ℃, 低于白斑狗鱼、河鲈、欧鳊等鱼类, 并推测与江鳕的物种起源有关。同时, 江鳕肠黏膜脂质中以饱和脂肪酸为主, 冬季 n-3、n-6 脂肪酸含量要比夏季含量高^[45-46], 这是江鳕消化系统对低温条件的适应。江鳕在转口驯化过程中, 还存在对配合饲料不摄食、不适口等现象, 导致成活率低和易患病等问题。因此, 江鳕饲料开发方面要考虑江鳕的肠道结构、摄食习性、不同生长阶段等多个方面的因素。

Wocher 等^[47]发现, 不同程度的遮挡物对江鳕生长无影响, 但对其游动和摄食行为有显著的影响, 即高遮蔽组的鱼表现出较低的游泳活动和摄食活力, 中、高养殖密度组摄食活力和游动行为高于低密度组。研究表明, 江鳕的致死温度最高为 32 ℃^[48], 说明适中的养殖密度和部分遮挡物都有利于江鳕的摄食活力, 并可以考虑在驯化其摄食人工饲料的同时也可驯化其温度适应能力。

3.2 繁殖技术

3.2.1 亲鱼养殖 目前, 国内外有关江鳕的全人工繁殖技术尚未见报道, 还处于试验阶段。流水环境下人工投喂活饵更适合江鳕亲鱼养殖, 其精子活力、数量、脂肪酸含量更高^[49]。注射促性腺激素释放激素的江鳕, 可缩短排卵时间, 同时提高其胚胎存活率^[50]。亲鱼繁殖温度为 0~3 ℃^[31], 产卵期为 12 月末至 1 月上旬, 孵化温度为 1~2 ℃, 时间为 40 d, 要求无光或弱光环境^[39]。江鳕幼鱼上溯洄游时间和丰度峰值与亲鱼雌鱼肝体指数呈极显著负相关, 上溯洄游时间决定了要产卵的雌鱼能否进入河流产卵区及江鳕鱼苗的孵化时间^[51]。

3.2.2 胚胎发育 江鳕睾丸在形态上归类为管状吻合型, 精子形态和发生过程可分为 II 型, 江鳕精子特征主要是鞭毛的横向插入及向心复合体位于核窝外侧^[52]。与多数硬骨鱼类相比, 江鳕精子外形非常小, 无植入窝, 头部无顶体^[53], 笔者初步认为这与水体环境、繁殖特性和形态进化有关。江鳕精子在 pH 为 7.5~8.5 的弱碱性环境中活力较高^[54]。Dziewulska 等^[55]发现, 欧洲地区江鳕精子活力的最佳渗透压为 100~200 mOsm/L, 当处在浓度为 0.012 mol/L 以上的 K⁺ 溶液中时, 精子运动完全停止, 这与对北美地区江鳕的究结果相似^[56-57]。Dadras 等^[58]发现, 精子在 20 ℃ 时可自发激活, 在 30 ℃ 时达峰值^[58]。精子激活温度超出了产卵温度范围, 表明在人工授精过程中可进行常规精子处

理,无激活风险。江鳕精子激活液的最适介质为浓度 135 mmol/L 的葡萄糖溶液^[54]。高温下,精子活化可能是由 Ca^{2+} 的渗透压调节机制和调节蛋白臂 ATP 酶活性机制决定,从而影响鞭毛运动,也可能与高温下精子膜流动性的增加有关,这为今后的研究提供了一条新的途径。在 0~3 ℃ 水温下,经 42 d 受精卵破膜,从受精卵至孵化出膜需要积温 887~1023 h·℃^[29]。江鳕发育所需积温与孵化温度呈正相关,孵化时间与孵化温度呈负相关。与其他冷水鱼类相比,江鳕胚胎孵化温度、发育所需积温均较低,但器官形成期所需积温较大,约占总积温的 85.33%,这不仅与其种属特性相关,还与江鳕出膜期温度升高有关^[29]。

3.3 主要疾病防控技术

在疾病方面,江鳕寄生虫类疾病尤为突出,同时由寄生虫及细菌引起的各类疾病具有传播速度快、范围广、感染率与死亡率高的特点。因此,在有效解决江鳕疾病的问题上,还需继续研究。

3.3.1 寄生虫类 郭帅等^[59]调查发现,额尔齐斯河(中国段)内江鳕的寄生虫病原大致有 11 种,其中默氏复口吸虫是严重感染的优势性寄生虫,其生活史为鸥鸟—椎实螺—鱼,因此,消灭椎实螺和驱散鸥鸟是常见有效预防手段^[60],这与贾舒安^[61]所述全年的感染率稳定在 95%~100% 略有差异,这可能与采样时间、地点、鱼体大小、操作人员的专业技术等方面有关。并且贾舒安^[61]认为,复口吸虫对鱼类种群的感染有明显的季节差异,感染率、感染强度及平均感染丰度均在夏、秋季最高,这与复口吸虫的宿主的活动性有关;其次,线虫的感染率较高,这与额尔齐斯河水温有关,该水域水温常年不超过 25 ℃,使宿主产生抗体的水平下降,更容易受到病害侵袭。在苗种培育试验过程中,刘晓辰^[62]研究发现,在初夏江鳕大规模苗种中小瓜虫感染率高,小瓜虫的感染源与活饵料有关,对饵料和环境消毒是预防小瓜虫感染的有效途径。在水温 15~25 ℃ 时,小瓜虫感染率最高,因此,降低水体温度也是防止感染的有效途径。

3.3.2 细菌类 苗种转食冻鱼肉期间,因冻品长期储存会带有一些细菌,鱼体患肠炎病风险较高,在驯化期需注意对饵料的消毒处理。在江鳕养殖各阶段要注意预防水霉病的感染,水霉菌最适生长温度为 10~15 ℃,正符合江鳕的生活环境。高晓田等^[63]在苗种培育间发现鱼体感染水霉菌,但并未对菌株进行鉴定。目前,在贵州地区发现江鳕能够

感染类志贺邻单胞菌 *Plesiomonas shigellode*,从江鳕体中分离出该菌能对头孢曲松、哌拉西林和庆大霉素等 11 种抗生素耐药^[64],该菌株耐药表型存在差异^[65-66],这可能与菌株的来源不同及养殖场抗生素的使用情况有关。

4 存在问题及展望

总体来说,江鳕与其他冷水鱼、海洋鳕科鱼类相比,研究中还存在较多空白点,其研究大多集中在分类学、生物学特征、人工繁殖与养殖技术等方面,江鳕研发和应用领域有待进一步研究与开发。针对目前研究成果,笔者提出问题与对策如下:

(1) 现阶段江鳕分类一直存在争议,在中国,学者们对新疆额尔齐斯河水域的江鳕的分类机制非常明确,但对黑龙江水系江鳕种的划分还有待进一步利用现代生物学技术和形态学技术鉴定。

(2) 江鳕的人工繁殖与养殖技术尚处于初步阶段,江鳕食性驯化、出苗率都存在问题。仔鱼期摄食淡水轮虫,存在成本高和供应难的问题。从肉食性转食到颗粒饲料,其中的营养配比对江鳕机体的消化机制影响研究尚未见报道,可参考其他成功转食的饲料配方,如鳊类、鲶类等肉食性鱼类。

(3) 性腺发育机制研究是繁育调控的基础,江鳕在 2 龄左右,性腺发育成熟后才能区分雌鱼和雄鱼,采用现代分子生物学技术如高通量转录组测序技术构建江鳕性腺基因表达谱,从全基因角度筛选性腺发育调控主效基因或相关转录调节因子,探究江鳕性别决定及性别分化机制,有助于早期江鳕性别鉴定技术的开发。

(4) 江鳕为底层冷水性鱼类,在 1 ℃ 环境下仍可保持生长,江鳕抗冻蛋白根据序列组成和结构特征属Ⅲ型抗冻蛋白^[55]。目前,仅见大西洋鳕和太平洋鳕有抗冻基因相关研究,因此,江鳕可作防寒抗冻方面的特种生物,其科研价值巨大。

(5) 江鳕肝脏较大,占体质量的 6%~9%,肝脏为鱼类加工的主要副产物之一,其脂肪含量达 50% 以上,含有丰富的 EPA 和 DHA,因此,研究江鳕的资源综合利用,开发其提取工艺和品质评价尤为重要。

(6) 因江鳕对生活环境条件和鱼类群落结构的干扰具有敏感性,种质资源濒临灭绝。而采取适当的管理措施,如加强栖息地和产卵场保护,设置禁渔期等,都能为江鳕的种群恢复产生积极影响;同时,建立江鳕的基因库也十分重要。

参考文献:

- [1] 张楠. 鲚属鱼类和江鳕的线粒体基因组全序列研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2015.
- [2] Van Houdt J K, Hellemans B, Volckaert F A M. Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic burbot (*Lota lota*): Pleistocene extinctions and recolonization. [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2003, 29(3): 599–612.
- [3] 吕绘倩. 太平洋鳕抗冻基因的研究[D]. 大连: 大连海洋大学, 2017.
- [4] Kuz'mina V V, Skvortsova E G, Shalygin M V. Role of peptidases of the enteric microbiota and prey in temperature adaptations of the digestive system in boreal carnivorous fish[J]. Inland Water Biology, 2019, 12(2): 231–239.
- [5] 李思忠, 李春光. 中国动物志硬骨鱼纲 银汉鱼目 鲱形目 颌针鱼目 蛇鲻目 鳕形目[M]. 北京: 科学出版社, 2011: 616–617.
- [6] 郭焱. 新疆鱼类志[M]. 乌鲁木齐: 新疆科学与技术出版社, 2012: 184–185.
- [7] Reshetnikov Yu S. Atlas presnovodnykh ryb Rossii (Atlas of freshwater fishes of Russia) [M]. Moscow: Nauka, 2002.
- [8] Bogutskaya N G, Naseka A M. Katalog Beschelyustnykh I Ryb Presnykh Isolonovatykh Vod Rossii s Nomenklaturymy I Taksonomicheskimi Kommentariyami (Catalogue of Agnathans and Fishes of Fresh and Brackish Waters of Russia with Comments on Nomenclature and Taxonomy) [M]. Moscow: KMK, 2004.
- [9] Nelson J S. Fishes of the World[M]. New Jersey: Wiley, 2006.
- [10] Snyder D E. Burbot—larval evidence for more than one North American species[C]. Proceedings of the Third Symposium on Larval Fishes, 1979: 204–220.
- [11] Hubbs C L, Schultz L P. Contributions to the ichthyology of Alaska, with description of two new fishes [J]. Occasional Papers Museum Zoology, University of Michigan, 1941, 431: 1–31.
- [12] Speirs J M. Nomenclature of the channel catfish and the burbot of North America[J]. Copeia, 1952(2): 99–103.
- [13] Van Houdt J K J, De Cleyn L, Perretti A, et al. A mitogenic view on the evolutionary history of the Holarctic freshwater gadoid, burbot (*Lota lota*) [J]. Molecular Ecology, 2005, 14(8): 2445–2457.
- [14] Khrunyk Y Y, Bogdanov V D, Yalkovskaya L E, et al. The genetic diversity of burbot (*Lota lota* L., 1758) of Western Siberia (the analysis of the mtDNA control region polymorphism) [J]. Russian Journal of Genetics Volume, 2017, 53(2): 233–241.
- [15] Blumstein D M, Mays D, Scribner K T. Spatial genetic structure and recruitment dynamics of burbot (*Lota lota*) in Eastern Lake Michigan and Michigan tributaries[J]. Journal of Great Lakes Research, 2018, 44(1): 149–156.
- [16] 杨树勋, 杨雨壮, 郑伟, 等. 鸭绿江上游江鳕的性状变异和亚种地位[J]. 生物学通报, 2018, 53(7): 1–4.
- [17] 杨树勋, 李东奎, 杨雨壮, 等. 牡丹江上游(含镜泊湖)江鳕年年龄、生长、食性和繁殖的研究[J]. 水产学报, 1989, 13(1): 5–16, 58.
- [18] 张俊丽. 江鳕群体的形态学和遗传学研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2007.
- [19] 张俊丽, 高天翔, 方华华, 等. 黑龙江多布库尔河和新疆额尔齐斯河江鳕的形态特征及生化遗传分析[J]. 中国水产科学, 2008, 15(3): 386–391.
- [20] 李娇. 江鳕微卫星标记筛选鉴定及黑龙江地区群体遗传多样性分析[D]. 长春: 吉林大学, 2007.
- [21] 周剑光, 蒋艳琳, 张林, 等. 新疆江鳕染色体核型分析和形态特征研究[J]. 淡水渔业, 2019, 49(4): 3–8.
- [22] 施白南, 高岫. 在松花湖内采到的江鳕[J]. 生物学通报, 1958(1): 7–10.
- [23] 方华华. 江鳕和大头鳕形态学和遗传学的研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2005.
- [24] 杨雨壮, 秦大公, 殷丽洁, 等. 江鳕耳石年轮[J]. 生物学通报, 2002, 37(2): 6–7.
- [25] Koporikov A R, Bogdanov V D, Yalkovskaya L E, et al. Ecological, morphological, and genetic diversity of burbot (*Lota lota* L., 1758) in large river basins of Western Siberia[J]. Russian Journal of Ecology, 2017, 48(5): 449–458.
- [26] Lawler G H. The biology and taxonomy of the burbot, *Lota lota*, in Heming Lake[J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1963, 20(2): 417–433.
- [27] 韩骥. 黑龙江江鳕的人工繁殖技术[J]. 河北渔业, 2017(1): 40–41.
- [28] 张永泉, 尹家胜, 张超, 等. 黑龙江流域江鳕的胚胎发育[J]. 水产学杂志, 2013, 26(3): 24–28.
- [29] 高晓田, 肖国华, 陈力, 等. 江鳕胚胎发育的观察[J]. 水产学杂志, 2012, 25(1): 14–18.
- [30] 盖力强. 江鳕苗种培育及温度对江鳕幼鱼摄食生长的影响[D]. 石家庄: 河北师范大学, 2008.
- [31] Hölker F, Volkmann S, Wolter C, et al. Colonization of the freshwater environment by a marine invader: how to cope with warm summer temperatures? [J]. Evolutionary Ecology Research, 2004, 6(8): 1123–1144.
- [32] 徐革锋, 王裕玉, 白庆利, 等. 江鳕肌肉营养成分分析与品质评价[J]. 动物营养学报, 2013, 25(12): 3027–3032.
- [33] 邴旭文, 张宪中. 斑驳尖塘鳢肌肉营养成分与品质的评价[J]. 中国海洋大学学报, 2006, 36(1): 107–111.
- [34] 邴旭文. 中华倒刺鲃和光倒刺鲃肌肉营养品质的比较[J]. 大连水产学院学报, 2005, 20(3): 233–237.
- [35] 庄平, 宋超, 章龙珍. 舌虾虎鱼肌肉营养成分与品质的评价[J]. 水产学报, 2010, 34(4): 559–564.
- [36] 李胜. 额尔齐斯河江鳕的人工繁殖技术及冰下放流试验[J]. 中国农业信息, 2016(4): 130, 160.
- [37] 盛竹梅, 黄文. 江鳕鱼种利用人工配合饲料驯化养殖技术[J]. 中国水产, 2014(1): 60–61.
- [38] 钱龙, 范镇明, 胡伯林, 等. 江鳕孵化条件的研究[J]. 淡水渔业, 2006, 36(5): 57–58.
- [39] 蒋燕, 肖国华, 闫保国, 等. 不同饵料对江鳕稚鱼生长速度及成活率的影响[J]. 水产科技情报, 2012, 39(2): 96–98.
- [40] 蒋燕, 田彦强, 张恺, 等. 江鳕苗种培育技术[J]. 中国水产, 2007(10): 43–45.
- [41] Barron J M, Jensen N R, Anders P J, et al. Effects of temperature on the intensive culture performance of larval and juvenile North American burbot (*Lota lota maculosa*) [J]. Aquaculture, 2012, 364–365: 67–73.

- [42] Pääkkönen J P J, Marjomäki T J. Gastric evacuation rate of burbot fed single-fish meals at different temperatures [J]. *Journal of Fish Biology*, 1997, 50(3): 555–563.
- [43] Kuperman B I, Kuz'mina V V. The ultrastructure of the intestinal epithelium in fishes with different types of feeding [J]. *Journal of Fish Biology*, 1994, 44(2): 181–193.
- [44] Kuz'mina V V, Glatman L, Drabkin V, et al. Amylolytic activity in fish intestinal mucosa: temperature effects [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2003, 134(3): 529–534.
- [45] Zabelinskii S A, Pomazanskaya L F, Chirkovskaia E V. Brain proteolipids in representatives of different vertebrate classes [J]. *Zhurnal Evolutsionnoi Biokhimii i Fiziologii*, 1984, 20(3): 239–45.
- [46] Kuz'mina V V, Smirnova E G. Distribution of alkaline phosphatase activity along the intestine of freshwater teleost fish [J]. *Voprosy Ikhtiologii*, 1991, 31(6): 989–995.
- [47] Woher H, Harsányi A, Schwarz F J. Husbandry conditions in burbot (*Lota lota* L.): impact of shelter availability and stocking density on growth and behaviour [J]. *Aquaculture*, 2011, 315(3–4): 340–347.
- [48] Terrazas M M, Adams J R, Sudheesh P S, et al. Effects of diel temperature fluctuation on growth, stress response, and immune function of burbot [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2017, 146(5): 996–1007.
- [49] Blecha M, Dzyuba B, Boryshpolets S, et al. Spermatozoa quality and sperm lipid composition in intensively cultured and wild burbot (*Lota lota*) [J]. *Animal Reproduction Science*, 2018, 198: 129–136.
- [50] Kucharczyk D, Nowosad J, Kujawa R, et al. Comparison of spontaneous and hormone-induced reproduction of burbot (*Lota lota* L.) under hatchery conditions [J]. *Aquaculture*, 2018, 485: 25–29.
- [51] Koporikov A R, Bogdanov V D. The dependence of the duration of downstream migration of burbot (*Lota lota*) larvae on the hepatosomatic index of spawners [J]. *Russian Journal of Ecology*, 2019, 50(2): 138–145.
- [52] Dadras H, Golpour A, Dzyuba A, et al. Ultrastructural feature of spermatogenic cells and spermatozoon in cultured burbot *Lota lota* [J]. *Tissue and Cell*, 2019, 61: 1–7.
- [53] 李胜忠,程先友,董亚菲,等.江鳕精子的形态及超微结构观察 [J]. *贵州农业科学*, 2016, 44(5): 93–96.
- [54] 王位莹,李胜忠,张俊杰,等.江鳕精子在不同激活液中的活力测定 [J]. *贵州农业科学*, 2015, 43(10): 144–146, 152.
- [55] Dziejulska K, Pilarska M. Inhibitory effect of K⁺ ions and influence of other ions and osmolality on the spermatozoa motility of European burbot (*Lota lota* L.) [J]. *PLoS One*, 2018, 13(5): e0196415.
- [56] Lahnsteiner F, Berger B, Weismann T, et al. Sperm motility and seminal fluid composition in the burbot, *Lota lota* [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 1997, 13(3): 113–119.
- [57] Zuccarelli M D, Jensen N, Ingermann R L. Inhibitory effect of osmotic concentration, potassium and pH on motility of the sperm of the North American burbot *Lota lota maculosa* [J]. *Journal of Fish Biology*, 2007, 70(1): 178–189.
- [58] Dadras H, Boryshpolets S, Golpour A, et al. Effects of temperature on sperm motility of burbot *Lota lota*: spontaneous activation and calcium dependency [J]. *Journal of Fish Biology*, 2019, 95(4): 1137–1144.
- [59] 郭帅,焦丽,番林古丽·热哈提,等.额尔齐斯河(中国段)江鳕寄生虫的流行病学研究 [J]. *新疆农业科学*, 2016, 53(10): 1940–1946.
- [60] Flock Å, Wersäll J. Synaptic structures in the lateral line canal organ of the teleost fish *Lota vulgaris* [J]. *The Journal of Cell Biology*, 1962, 13(2): 337–343.
- [61] 贾舒安.额尔齐斯河河鲈寄生虫区系调查及结节三枝钩绦虫分子系统学研究 [D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学, 2013.
- [62] 刘晓辰.江鳕小瓜虫病的治疗 [J]. *科学养鱼*, 2009(5): 53–54.
- [63] 高晓田,肖国华,陈力,等.江鳕一龄鱼种培育技术研究 [J]. *河北渔业*, 2011(11): 28–29, 43.
- [64] 张效平,杨星,李小义,等.江鳕类志贺邻单胞菌的分离鉴定及药敏试验 [J]. *水产科学*, 2018, 37(4): 533–538.
- [65] 左跃,易弋,夏杰,等.2株黄颡鱼源类志贺邻单胞菌的分离与鉴定 [J]. *江苏农业科学*, 2013, 41(9): 199–201.
- [66] 杨星,曾令兵,李瑞伟,等.患病大鲈类志贺邻单胞菌的分离与鉴定 [J]. *水生态学杂志*, 2014, 35(1): 91–95.

Research perspectives on biology and culture of burbot *Lota lota*: a review

LI Hongye, XIA Yanjie*, ZHU Miao, HAN Qing

(College of Animal Science and Technology, Jilin Agriculture University, Changchun 130118, China)

Abstract: Burbot *Lota lota*, the only freshwater fish in family Gadidae mostly distributed in the alpine waters with high economic value, medicinal value and special scientific research value, has fallen sharply in natural waters and is on the verge of extinction, making it one of the world's most urgently exploited species, due to environmental damage and overfishing. At present, most researches are focused on resource investigation, reproductive development and artificial domestication in burbot. Therefore, this paper reviews the classification, biological characteristics and artificial culture and propagation technology of burbot in order to provide references with the industrial breeding, artificial releasing, and rational exploitation of burbot stock.

Key words: *Lota lota*; taxonomy; biological characteristics; artificial breeding; research progress