

鳗鲡繁殖生物学研究

III. 鳗鲡性腺发育组织学和细胞学研究*

林鼎 林浩然

(中山大学生物系)

提 要

鳗鲡精巢发育可划分为6个时期,即精原细胞前增殖期,精原细胞后增殖期,精母细胞生长、成熟期,精子开始出现期,精子完全成熟期和精子退化吸收期。卵细胞的发育可划分为6个时相,即卵原细胞时相,卵母细胞单层滤泡时相,卵母细胞出现脂肪泡时相,卵母细胞卵黄充满时相,卵母细胞核极化时相和卵母细胞退化时相。以卵细胞发育6个时相在卵巢中组成的差异,也可把卵巢划分为相应的6个时期。对鳗鲡性腺发育的分期,卵黄积累方式,产卵类型等问题进行了讨论。

鳗鲡 (*Anguilla japonica* Temminck & Schlegel) 每年秋冬成群由江河下海作生殖洄游。性腺在漫长的洄游途中逐渐发育成熟,到达产卵场产卵。但是,由于到达产卵场的成熟亲鳗至今还较难捕到。因此,这方面的早期的研究工作,仅限于对下海鳗鲡性腺发育的描述^[8,9,11],近年由于鳗鲡人工繁殖试验的进展,注射激素诱导,能获得完全成熟的雌雄鳗,这给鳗鲡性腺发育研究提供了有利条件。日本学者对日本产的鳗鲡 (*Anguilla japonica*) 性腺发育作过研究,如佐藤英雄等(1962)报道了鳗鲡性分化及生殖腺成熟过程^[10]。山本喜一郎等(1972, 1974)先后发表了鳗鲡精、卵细胞发育研究报告^[13,14]。为配合我国开展鳗鲡人工繁殖试验,对我国产的鳗鲡性腺发育,有必要做深入的组织学和细胞学研究。

作者等前几年在进行鳗鲡人工繁殖试验时,对鳗鲡性腺发育曾作过报道^[1,2]。现将我们1972年至1973年对珠江口下海鳗鲡性腺发育调查、池养下海鳗鲡性腺发育周年变化观察以及注射激素诱导雌雄鳗鲡性腺发育所做的研究,一并整理成本文。

材 料 和 方 法

1972年至1973两年秋冬从珠江口下海鳗群的捕获物中(捕自中山县横门口、斗门县黄金冲口、新会县竹艮州等河口)取得性腺标本25号;从蓄养下海鳗的池塘中逐月取样获得的性腺标本42号;从鳗鲡人工繁殖催熟、催产池中定期抽样,取得性腺标本36号,总计性腺标本103号,其中雌鳗卵巢标本65号、雄鳗精巢标本38号。

* 本文承廖翔华教授审阅并提出宝贵意见,中山县食出公司沙口鱼站陈汝同志协助收集性腺标本,刘元工程师协助制作了部分切片标本,在此一并致谢。

编辑部收到日期: 1982年2月15日。

性腺组织块样品分别用 Bouin 和 Zenker 液固定，作组织学观察；用中性福马林和 2% 铁酸固定，作卵母细胞脂肪和糖类的鉴定。石蜡包埋切片（卵巢 8 微米、精巢 5 微米），用海氏苏木精-伊红（H. E.）染色；鉴定脂肪用铁酸染色法，鉴定糖类用过碘酸雪夫氏反应（PAS）染色法；精子涂片用铁苏木精染色法。部分切片标本用作显微摄影。精、卵细胞大小量度，系在切片标本上用目测微尺计量的平均值。

观 察 结 果

性腺一对，皆位于消化管背面，沿体壁两侧，以系膜与体壁相联系。卵、精巢左右均不对称。卵巢白色，呈皱缩长飘带形，在皱褶上隐约可见微细的卵粒。精巢似按肌节生成小叶片，排列成一对似链珠形的带状，故有“叶状器官”之称^[2]。

1. 精子发生过程和精巢组织学分期

鳗鲡精巢属于壶腹型，精巢小叶由许多壶腹组成，壶腹间由疏松的结缔组织分隔开，结缔组织间可见一些微血管分布，由这些微血管输送营养物质供给精原细胞生长发育，壶腹内包含有若干个生精囊，精原细胞在生精囊中生长发育。

一般下海雄鳗，精巢发育多处于精原细胞增殖期或精母细胞期；蓄养在池塘中的下海雄鳗，不经过注射激素诱导是难以发育成熟的。采用注射促黄体素释放激素（LRH）或鲤鱼脑垂体抽提液、绒毛膜促性腺激素（HCG）催熟诱导，精巢才能发育成熟，并排放精子。因此，我们观察到了精子发生的整个过程，即由精原细胞至精子形成的各个发育阶段。由于精子在精巢中发育程度不同，我们把精巢发育分成 6 个发育期。

第 I 期 精原细胞前增殖期（图版 I: 1）

精巢小叶呈半圆形，薄而透明稍带肉色。小叶组织结构系由结缔组织分隔成许多不规则的似蜂窝状，其中可见单个精原细胞或数个聚集成群的精原细胞。精原细胞形大，圆形或椭圆形，直径 9.68—12.80 微米，核大，直径 6.40—7.68 微米，核膜染色较深，核内有一个被苏木精染成深紫色的大核仁，核质似以核仁为中心构成星网状。核外包围有薄薄一层染成淡红色的细胞质。有一些精原细胞的外周由滤泡细胞包围形成生精囊。数个生精囊被结缔组织包围形成似蜂窝状的壶腹雏形。

第 II 期 精原细胞后增殖期（图版 I: 2）

精巢小叶略增大增厚，小叶可见明显的微血管分布，呈淡红肉色。精巢小叶组织学特点：壶腹形成似腺泡状，壶腹腔初现，壶腹中既可见单个大的精原细胞，也可见多数精原细胞处于有丝分裂增殖状态。壶腹间结缔组织中有丰富的微血管分布。这时期精原细胞仍呈圆形或椭圆形，因经分裂，故细胞直径略小，核仍占很大比例，核外包围的染成淡红色的细胞质显得更稀薄。核内除可见一个被苏木精染成深紫蓝色的大核仁之外，在核膜周边还可见 3—4 个小核仁，核内染色质常呈疏网状。

第 III 期 精母细胞生长、成熟期（图版 I: 3, 4）

精巢小叶增大增厚成圆形，并呈现乳白色。小叶组织学特点：壶腹的生精囊中精原细胞经过活跃的增殖后，进入初级精母细胞阶段。初级精母细胞直径小，平均约 7.68 微

米,嗜碱性增强,整个细胞被苏木精染成深蓝色,细胞核仍明显可见,核径平均约5.12微米,核外细胞质似有所增长。初级精母细胞在壶腹的生精囊中排列成2层或多层,壶腹腔普遍可见。此时壶腹中的精母细胞发育基本是同步的。此称为III期早期,即处于精母细胞生长期阶段。

精巢进一步发育,在壶腹的生精囊中,出现由初级精母细胞经过第一次成熟分裂所形成的次级精母细胞,细胞直径显然比初级精母细胞更小,嗜碱性增强,细胞膜轮廓隐约可辨,但核被苏木精染色极深,呈深蓝色,胞径3.09—4.12微米。壶腹中可见排列成多层的次级精母细胞,常4个一丛。个别生精囊出现精子细胞,呈圆形,直径更小,有的出现于壶腹腔中。开始呈现精子发育的非同步性。此称为III期晚期,即精母细胞成熟期。个别发育的较好的下海鳗可达到这个时期。

第IV期 精子开始出现期(图版I: 5, 6; 图版II: 7)

一般经过鲤鱼脑垂体和绒毛膜促性腺激素5—6次的注射诱导,雄鳗精巢大大发育,精巢小叶增多增大,小叶呈乳白色,饱满肥厚,成熟系数达到8—15%;精巢组织切片,可见精巢壶腹中精子细胞和精子聚集成丛。精子细胞呈圆形小粒状,直径约1.03—1.54微米,近壶腹壁处易见,而精子呈眉月形,多处于壶腹腔中,两者易区别。经注射激素诱导成熟的精巢,虽然壶腹腔出现精子,但其壶腹壁上尚可见有次级精母细胞和精子细胞复合存在,明显地表现出精子发育的非同步性,此称为IV期早期。大多数注射激素诱导成熟的精巢进一步发育,壶腹腔中充满着精子细胞和精子,壶腹壁变得非常薄,已见不到次级精母细胞存在,此称为IV期晚期。精子的发育,从IV期早期的非同步性到晚期的同步性,似乎存在着发育的“追赶”现象。

第V期 精子完全成熟期(图版II: 8—10)

经过激素诱导达到完全成熟的雄鳗,轻压其腹部可挤出白色精液,当提起头部时个别雄鳗精液可由泄殖孔自然流出。精巢小叶乳白色,肥厚,组织切片可见精巢壶腹中充满着经变态成熟的精子,并成涡旋流动状态,成熟精子头部呈眉月形,头部长5.15微米,宽1.03微米,尾部只隐约可见,尾部长度无法准确测出。经“追赶”之后各壶腹中精子发育十分整齐。

第VI期 退化吸收期

排精后精巢萎缩,壶腹中精子大部分已排空,结缔组织增多。但是,由于人工挤精后的雄鳗,体弱又加静养条件不善,雄鳗很快死亡,故雄鳗精巢退化过程未能详细观察。

2. 卵细胞生长发育过程和卵巢组织学分期

一般下海雌鳗的卵巢多处于初级卵母细胞小生长时期,和雄鳗一样,只蓄养而不注射激素进行诱导,卵巢不会进一步发育,只有在注射促黄体素释放激素或促性腺激素(鲤鱼脑垂体抽提液)、绒毛膜促性腺激素进行催熟诱导,卵巢方能发育成熟。卵细胞发育可分成6个时相。

第I时相 卵原细胞时相(图版II: 11)

卵原细胞略呈圆形或椭圆形,直径约10.24—12.80微米,细胞核占很大比例,核径约7.68微米,核外包围着一层很薄的细胞质,染成浅紫红色,核膜被苏木精染成浅蓝色,核质

成疏网状，中央常可见一个深蓝色的大核仁。池养鳗及体重约在50克以下的下海雌鳗，其卵巢中可观察到此卵原细胞。

第II时相 卵母细胞单层滤泡时相(图版II: 12, 13)。

初级卵母细胞呈多角椭圆形或长椭圆形，细胞直径25.6—38.4微米，约比卵原细胞大二、三倍，细胞质增长较快，细胞质具有颗粒结构，并呈现强的嗜碱性反应，被苏木精染成深紫蓝色。细胞质中常可见一个深蓝色圆形小体的卵黄核，核中常有多个脂肪样小泡，在有些细胞中可同时见到2—3个梭形似卵黄核样的结构。细胞核大且圆，核径约15.36—25.6微米，核膜清晰，核膜内侧常见有一个呈强嗜碱性反应、染成深蓝色的大核仁，有的细胞核中除大核仁外还见有2—3个小核仁，核质中可见成灯刷状染色体。卵膜外有一层长梭形的滤泡细胞围成的、呈嗜碱反应的滤泡膜，故称单层滤泡时相。相当于山本喜一郎等(1974)^[14]描述的染色仁期(Chromatin-nucleolus stage)和周边仁期(Peri-nucleolus stage)。

第III时相 卵母细胞出现脂肪泡时相(图版II: 14; 图版III: 15, 16)

初级卵母细胞继续生长，呈圆形，细胞直径166.20—184.32微米。一个明显的特征是细胞质中间圈开始出现一层脂肪泡而不是液泡；用PAS法染色不着色，用锇酸染色则见泡内周缘染成黑色圈(仔细调节焦距可以见到)。这证明山本喜一郎等(1974)^[14]提出在鳗鲡最初出现的卵黄物质是油球的说法是正确的。随着卵母细胞进一步发育，脂肪泡向外扩展，从一层发展成多层。细胞核梨形或圆形，核大，约占细胞的大部分，核径51.20—61.44微米，核膜清晰可见，核仁被染成红色，一个切面约有14—24个大小核仁，多数核仁靠近核膜周缘。当出现多层脂肪泡时，在近卵膜周缘出现稀疏的液泡层，在液泡间和脂肪间出现一些被染成紫红色的卵黄颗粒，卵膜外出现2层滤泡膜。相当于山本喜一郎等(1974)^[14]描述的油球期(Oil drop stage)和卵黄胞期(Yolk vesicle stage)。

第IV时相 卵母细胞卵黄充满时相(图版III: 17—20)

早期 初级卵母细胞继续长大，细胞呈椭圆形，细胞直径约240—290微米。核位于中央，核径约60—80微米，卵黄粒由外向核方向逐渐充满细胞质，脂肪泡密集于围核区。

中期：细胞呈圆形，细胞直径约306—469.2微米。核呈椭圆形，仍位于中央，核径71.4—102微米，核膜呈波纹状，核仁小而多，多数核仁紧贴在核膜上，一个切面约24—25个。卵黄粒大量充满，脂肪泡在围核区溶汇成几个大的脂肪球(油球)，H. E. 染色时，油球呈空泡状，经用锇酸染色，这些泡状的脂肪球呈现浓黑色，脂肪球直径大小不等，一般25—36微米，大的可达120微米。液泡仍集中分布于卵膜内缘一带。有些卵母细胞在外周细胞质中出现有细胞质聚集的半圆形颗粒带。卵膜出现明显的放射纹，滤泡膜仍为双层滤泡结构。相当于山本喜一郎等(1974)^[14]描述的第一次卵黄球期(Primary yolk stage)和第二次卵黄球期(Secondary yolk stage)。

晚期：细胞大小与早期时相差不多，明显的特征是核开始向动物极一端移动，核轮廓十分清楚，核质均匀致密，核质周缘仍然可见数个小核仁，核周常形成2—3个特大的油球，核相对一端卵黄粒比较密集，有些细胞质聚集的半圆形颗粒带更为明显。相当于山本喜一郎等(1974)^[14]描述的第三卵黄球期(Tertiary yolk stage)。

第V时相 卵母细胞核极化时相(图版IV: 21, 22)

卵母细胞由第IV时相过渡到第V时相，主要特点是细胞核极化，核移到动物极，核膜

溶解,核样可辨,但核质已和动物极处的细胞质交融在一起,还可见稀少几个核仁,卵母细胞处于准备第一次成熟分裂状态。有些卵母细胞在植物极一端可见细胞质聚集的半圆形颗粒带,似遂向动物极流动。放射膜和滤泡膜变得很薄,卵母细胞易脱离滤泡膜,为排卵前兆。相当于山本喜一郎等(1974)^[14]描述的核移动期(Migratory nucleus stage)和成熟前期(Prematuration stage)。

第VI时相 卵母细胞退化时相(图版 IV: 23—25)。

未能排出的成熟卵母细胞在卵巢内即行退化吸收。退化卵细胞的特征是: 卵质液化,放射膜增厚、模糊不清,外围的滤泡细胞肥大,活跃地增殖,由一层增为多层,并侵入吞噬卵质。卵母细胞逐渐萎缩,在细胞残体液化的卵质中可见断裂萎缩的卵膜,退化卵的外周可见有微血管分布伸入,内可见明显的血球。

根据以上卵细胞发育6个时相在卵巢中组成的差异,以及卵巢形态和组织结构特征,可把卵巢发育过程相应地划分为6个发育时期如下:

第I期 卵原细胞期

卵巢一对薄而透明,呈淡肉色,紧贴在体腔壁上呈长扁细带状。外观难以区别雌雄,但组织学切片镜检,卵巢充满第I时相卵母细胞,即卵原细胞,有的卵原细胞处于活跃分裂增殖状态。这在当年池养鳗可见到。

第II期 单层滤泡期

卵巢呈长扁带状,由于微血管分布增多,故呈淡红色。卵巢中以第II时相卵母细胞,即单层滤泡时相为主构成,蓄卵板上,细胞排列较为稀疏,在大量第II时相卵母细胞之间还可见少量第I时相,即卵原细胞时相。在结缔组织中可见微血管分布。下海雌鳗卵巢发育多处于这个阶段,成熟系数约在0.8%左右。

第III期 脂肪泡期

卵巢呈长皱带状,蓄卵皱褶增多并增厚,呈乳白色,并见明显血丝(微血管分布丰富)。卵粒明显可见,卵巢以第III时相卵母细胞,即脂肪泡时相为主构成,可见一些第II时相卵母细胞。少数下海鳗卵巢可发育到此阶段,成熟系数约在1.1—7.2%左右。

第IV期 卵黄充满期

卵巢蓄卵皱褶剧烈增大增厚,呈乳黄色,卵粒饱满,充满卵黄,卵巢以第IV时相卵母细胞,即卵黄充满时相为主构成,可分为IV期初(以第IV时相早期为主构成)、IV期中(以第IV时相中期为主构成)和IV期末(以第IV时相晚期为主构成)。在第IV期卵巢中,极少发现有第III时相卵母细胞,表明第III时相卵母细胞已同步发育进入第IV时相。卵巢中也很少发现第II时相卵母细胞。蓄养的下海雌鳗要经过多次间歇地注射激素催熟诱导,才能逐渐发育进入这个时期,成熟系数可达25%以上。

第V期 核极化期

卵巢蓄卵皱褶蜿蜒增长,增大,增厚,卵粒饱满呈乳黄色,剖开腹腔,卵巢似花絮状暴露出来,卵巢以第V时相卵母细胞,即核极化时期和第IV时相,即卵黄充满时相构成。蓄养的下海雌鳗同样需要经过人工注射激素诱导,才可能达到此发育状况。

第VI期 退化期

卵巢萎缩,呈紫红色,可见排卵后残留的滤泡壁和一些残留的第IV时相卵母细胞,但

明显可见较多处于退化的卵母细胞。

讨 论

近年来由于鳗鲡人工繁殖获得一定的进展，因此，才有可能对鳗鲡精、卵细胞发育过程及其特点进行比较完整的观察和分析。据我们观察，其发育特征与一般硬骨鱼类基本一样，也和山本喜一郎等（1972，1974）^[13,14]报道的基本一致。但有些问题尚待深入研究和探讨。

1. 关于鳗鲡精巢、卵巢发育分期问题

关于鱼类性腺发育组织学分期，目前国际上还未订出统一的标准。山本喜一郎等（1972，1974）^[13,14]把鳗鲡精巢发育分为5期，卵巢卵的发育分为10期。Yamamoto（山本喜一郎）等（1961）^[17]研究金鱼（*Carassius auratus*）时，也是把卵巢卵发育分为10期。Davis（1977）^[16]研究淡水鮰鱼（义尾鮰属的一种——*Tandanus tandanus* Mitchell）性腺发育也采用相似的分期。但是，我国1958年以来关于淡水鱼类性腺发育已习惯于采用6级分期方法^[3,4,18]。因此，本文对鳗鲡性腺发育分期，既参考山本喜一郎等（1972，1974）^[13,14]的分期又结合我国已有的习惯进行划分。

我们以鳗鲡性腺发育组织学、细胞学特征为主要分期依据。精巢发育分为：第Ⅰ期，精原细胞前增殖期；第Ⅱ期，精原细胞后增殖期；第Ⅲ期，精母细胞生长、成熟期；第Ⅳ期，精子出现期；第Ⅴ期，精子成熟期；另加上第Ⅵ期，退化吸收期。基本上与山本划分相一致。卵巢发育分期，我们把山本描述的卵巢卵发育的10期，按卵细胞形态特征归并为6个时期，并按卵细胞不同时相在卵巢中的主次构成，相应地把卵巢发育分为6期。第Ⅰ期，卵原细胞期：以山本（1）卵原细胞期称为第Ⅰ期（卵原细胞时相为主构成）；第Ⅱ期，单层滤泡期：以山本（2）染色仁期和（3）周边仁期合称为第Ⅱ期（单层滤泡时相为主构成）；第Ⅲ期，脂肪泡期：以山本（4）油球期和（5）卵黄泡期合称为第Ⅲ期（脂肪泡时相为主构成）；第Ⅳ期，卵黄充满期：以山本（6）第一卵黄球期，（7）第二卵黄球期和（8）第三卵黄球期合称为第Ⅳ期（卵黄充满时相为主构成）；第Ⅴ期，核极化期：以山本（9）核移动期和（10）成熟前期合称为第Ⅴ期（核极化时相为主构成）；第Ⅵ期，退化期：以第Ⅵ期（退化时相为主构成）。以上划分具有如下几个特点：（1）注意了卵巢卵发育上质特征的差异，（2）简化分期数目，（3）每期冠以主要质特征作为命名便于记忆，（4）卵巢卵的发育时相特征、名称和分期序号与卵巢发育分期名称和序号相吻合。

2. 关于鳗鲡卵母细胞最初卵黄积累形式问题

一般硬骨鱼类卵母细胞发育过程中，最初出现卵黄物质是以碳水化合物卵黄-液泡形式出现较为普遍，已经研究的我国几种家鱼是以液泡出现标志着卵黄积蓄的开始^[3,4]。但也有一些鱼类是以脂肪卵黄-脂肪泡出现标志着卵黄积蓄的开始^[12,14]。山本喜一郎等（1973）报告指出鳗鲡卵黄积累方式为：油球（脂肪泡），卵黄泡（液泡），卵黄球的顺序。我们研究中采用PAS法和锇酸法分别来检验不同发育时相的卵母细胞，其结果表明山本上

述结论是正确的。不同种鱼类卵黄积蓄出现的顺序不同,除系统发生差异之外,可能和鱼类生态类群不同有关,其生物学意义还值得研究。

3. 关于卵黄核和原生质带问题

有很多学者论及卵黄核的出现和作用问题。Raven (1961) 在《卵子发生》专著中对卵黄核问题作了详细的讨论,他指出,“卵黄核”这一术语的应用,限制在卵细胞质中轮廓分明的小体上似乎是更好一些。……有些实例,卵细胞质中可见一个或几个小体,它们也被叫作卵黄核^[7],一般认为它们是在卵黄形成上起作用,卵黄核的出现和消失是卵黄物质积累的前兆。鳗鲡和多数其他硬骨鱼类一样,在早期时相卵母细胞质中可见一个大的圆形卵黄核,核中有多个脂肪样小泡,与脂肪卵黄-脂肪泡出现密切相关。Bambeke 早在 1898 年就描述过幽灵蜘蛛 (*Pholcus phalangioides*) 的卵黄核包含有许多液泡。然后它瓦解成为许多碎片,分散到细胞质中,最后全部瓦解成小颗粒并在以后变为脂肪小滴(据 Raven, 1961)^[7]。看来鳗鲡脂肪泡的出现也有类似情况。此外,鳗鲡第 II 时相卵细胞中常见有 2—3 个梭形的被苏木精染成深蓝色的原生质块,有类似卵黄核的结构。Персов (1965)^[19] 在驼背大麻哈鱼 (*Oncorhynchus gorbuscha*) 早期卵细胞中也描述过类似的结构,称为苏木精染色深的原生质区。这种原生质区在鳗鲡似乎是随着脂肪泡的出现被推向外周,在卵黄充满后似乎成为一个半圆形原生质颗粒带,嗜碱性仍然很强,直到核极化后,植物极一端仍可见此半圆形原生质颗粒带,似正在向动物极流动,这在其他硬骨鱼卵细胞发育中似乎少见,这现象在鳗鲡是否可能由于外源激素诱导成熟而产生的异常呢?或是一种特有的与今后胚胎定位发育有关的正常现象,有待深入观察研究。

4. 关于鳗鲡产卵类型问题

根据目前所知,鳗鲡可能属于一次性产卵鱼类。其卵巢结构表明,第 III 时相卵母细胞基本上是同步地过渡到第 IV 时相,这就是一种依据。同时,我们发现第 IV 期卵巢中,不仅只见到少数第 III 时相卵母细胞,而且也很少看到第 II 时相卵母细胞,这在硬骨鱼类卵巢发育中是很特殊的,这种特殊情况在鳗鲡卵巢发育中是否普遍存在,由于我们所获得的成熟雌鳗标本不多,还不能断言。但是,这和赵长春等 (1980)^[6] 报告中提到“河鳗的第 IV—VI 期卵巢没有第 II 时相卵母细胞”的情况很相象。对鳗鲡这种卵巢发育特殊结构,我们认为似乎表明鳗鲡一生只有一次周期,在漫长的产卵洄游途中,把体内主要营养物质和能量都集中用于最后一级卵母细胞的发育,以使绝大部分卵母细胞都发育达到卵黄充满的第 IV 时相,成熟亲鱼到达产卵场产卵后即死亡,这也是保证种族延续的一种适应。从卵巢成熟系数 (GSI) 指标来看,一般硬骨鱼类临产前最高值约为 25% 左右,而鳗鲡却可高达 60—70% (日比谷京, 1966^[15]; 王义强等, 1980^[5]), 产卵后身体只剩下一层躯壳,在大洋产卵后死亡是可以想象到的。但这并不排除人工繁殖后经过精心培育雌鳗获得生殖的可能性,赵长春等 (1980)^[6] 的研究已得到初步的证实。

参 考 文 献

[1] 林鼎、林浩然, 1973。鳗鲡的种类、分布和繁殖生物学。中山大学《科技通讯》, (6): 40—41。

- [2] 林鼎、林浩然等, 1977。鳗鲡 (*Anguilla japonica* Temminck et Schlegel) 繁殖生物学研究, I. 下海鳗鲡雌雄性状差异和鉴别。水生生物学集刊, 6(2): 177—188。
- [3] 施琼芳等, 1964。鲤鱼性腺周期变化的研究。水生生物学集刊, 5(1): 77—94。
- [4] 湖南师范学院生物系鱼类研究小组, 1975。青鱼性腺发育的研究。水生生物学集刊, 5(4): 471—484。
- [5] 王义强、赵长春等, 1980。河鳗人工繁殖的初步研究。水产学报, 4(2): 147—156。
- [6] 赵长春、谭玉钧等, 1980。产后雌鳗再生殖的可能性。海洋与湖沼, 11(3): 241—246。
- [7] 李汝祺、张宗炳译 (Raven, C. P., 1961), 1965。卵子发生。科学出版社。
- [8] 松井佳一、牧野佐二郎, 1934。下リ鳗の卵巣の一例に就て。科学, 4(10): 412。
- [9] 松井魁, 1936。本邦産鳗 *Anguilla japonica* T. et s. の卵巣卵の大きさに就て。科学, 6(4): 136—138。
- [10] 佐藤英雄、中村中六、日比谷京, 1962。鳗の生殖腺の成熟に关する研究 1. 性分化および生殖腺の成熟過程。日本水産学会誌, 28(6): 579—584。
- [11] 松井魁, 1972。鳗学[生物学研究篇], 148—163, 恒星社厚生閣版(東京)。
- [12] 山本喜一郎、大田熊、高野和則、石川徹二, 1965。ニジマスの成熟に関する研究—I. 1年魚の卵巣の発達について。日本水産学会誌, 31(2): 123—132。
- [13] 山本喜一郎、広井修、平野忠、森岡孝朗, 1972。シナホリン投与による養殖ウナギの精巢催熟について。日本水産学会誌, 38(10): 1083—1090。
- [14] 山本喜一郎、大森正明、山内睦平, 1974。日本産ウナギ (*Anguilla japonica*) の卵形成について。日本水産学会誌, 40(1): 9—15。
- [15] 日比谷京, 1966。ウナギの完熟采卵に成功。養殖, 3(7): 12—15。
- [16] Davis, T. L. O., 1977. Reproductive Biology of the freshwater Catfish *Tandanus tandanus* Mitchell in the Gwydir River Australia. 2. Structure of the gonads. Australia J. Mar. Freshwater Research, 28 (2): 139—158.
- [17] Yamamoto, K. and F. Yamazaki, 1961. Rhythm of development in the oocyte of the gold-fish. *Carassius auratus*. Bull. Fac., Hokkaido Univ., 12 (2): 93—110.
- [18] Мейен, В. А., 1939. К вопросу о годовом цикле костистых рыб. Изв. АН СССР. Биол., 3: 389—420.
- [19] Персов, Г. М., 1965. Состояние половых желез у кеты и горбуши при переходе к морскому этапу жизни и темп их полового созревания. Тр. ММБИ АН СССР, вып., 9 (13): 95—105.

STUDIES ON THE BREEDING BIOLOGY OF THE EEL (*ANGUILLA JAPONICA* TEMMINCK & SCHLEGEL)

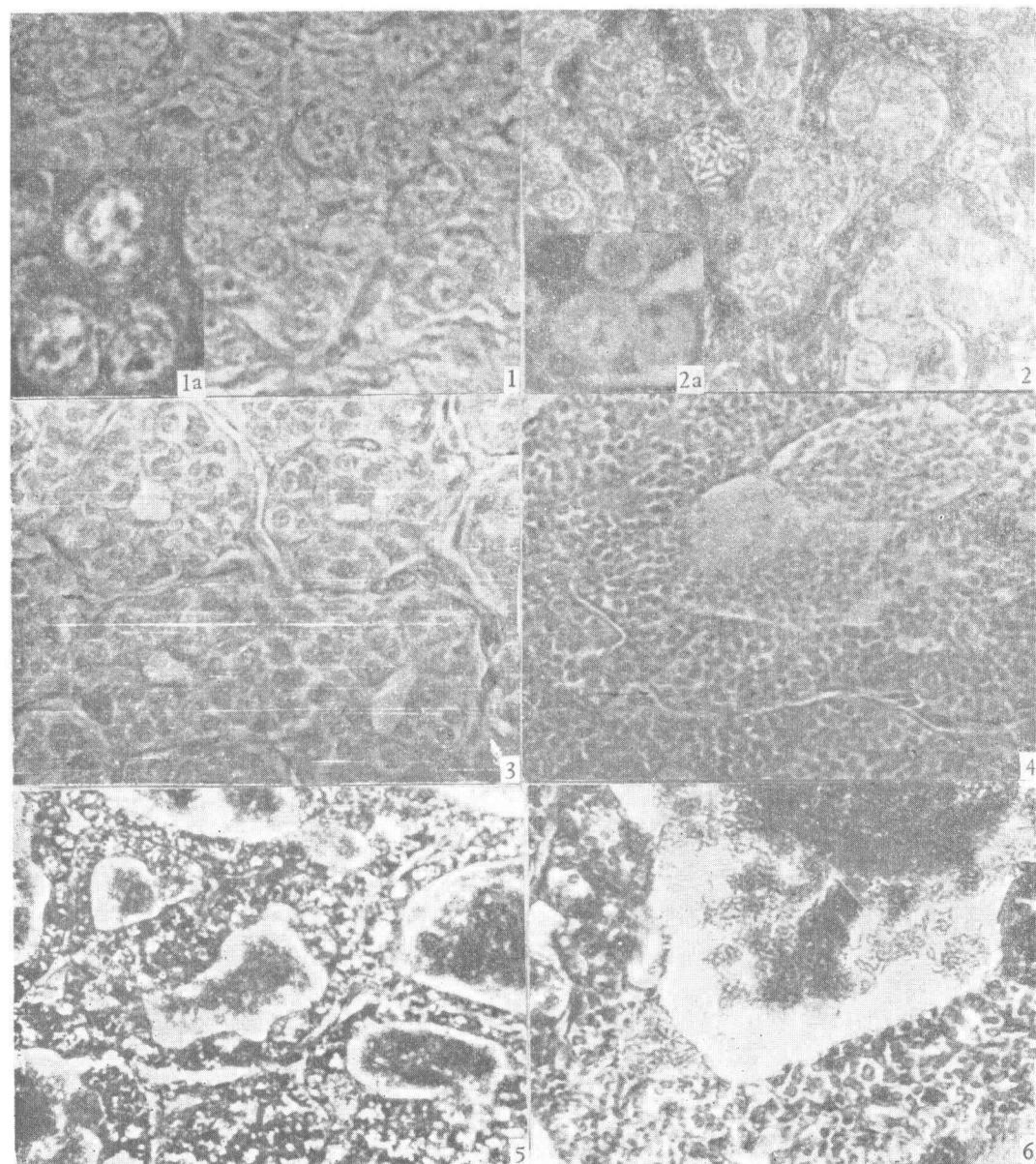
3. HISTOLOGICAL AND CYTOLOGICAL STUDIES ON THE GONADAL DEVELOPMENT OF EEL

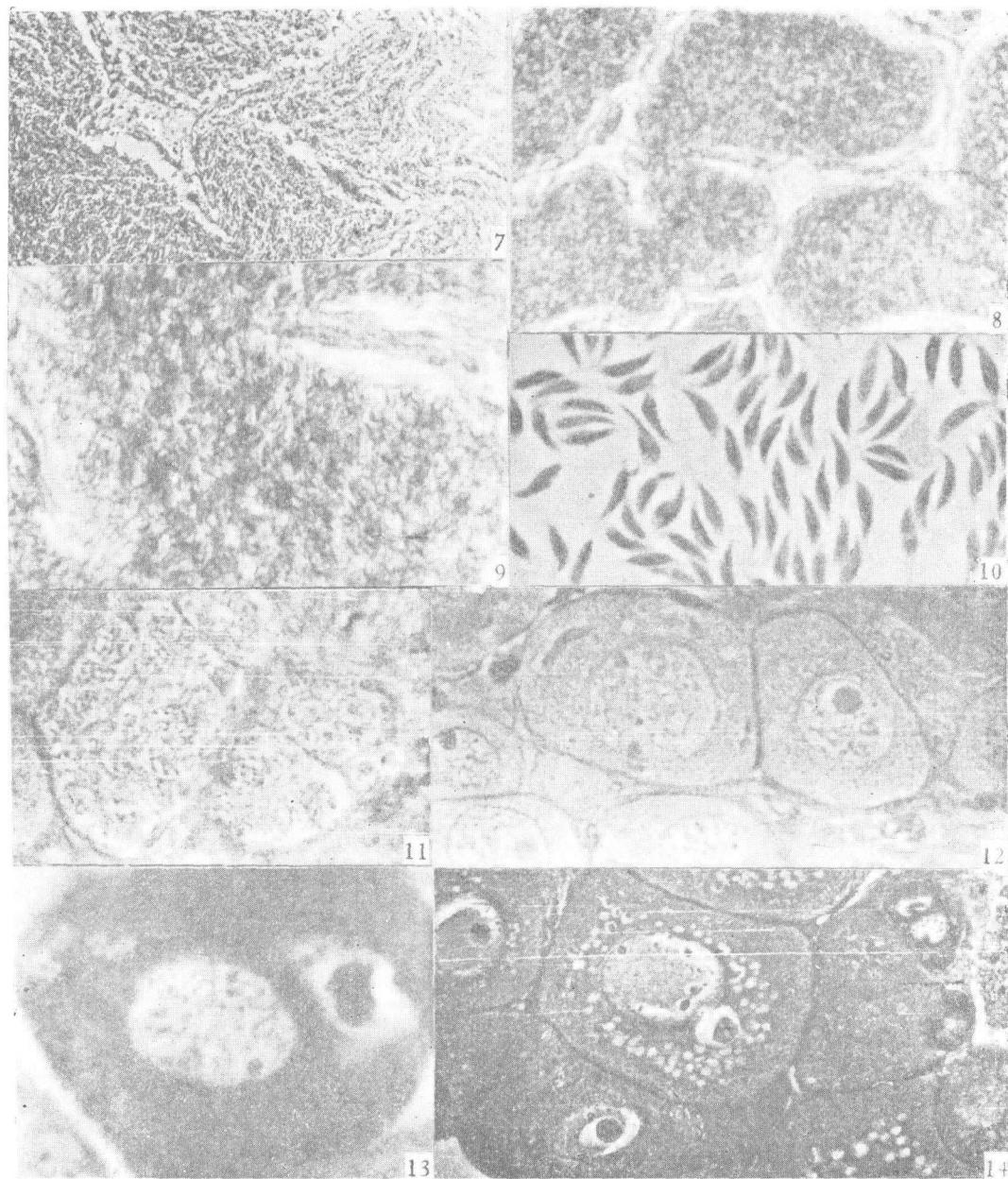
Lin Ding and Lin Haoren

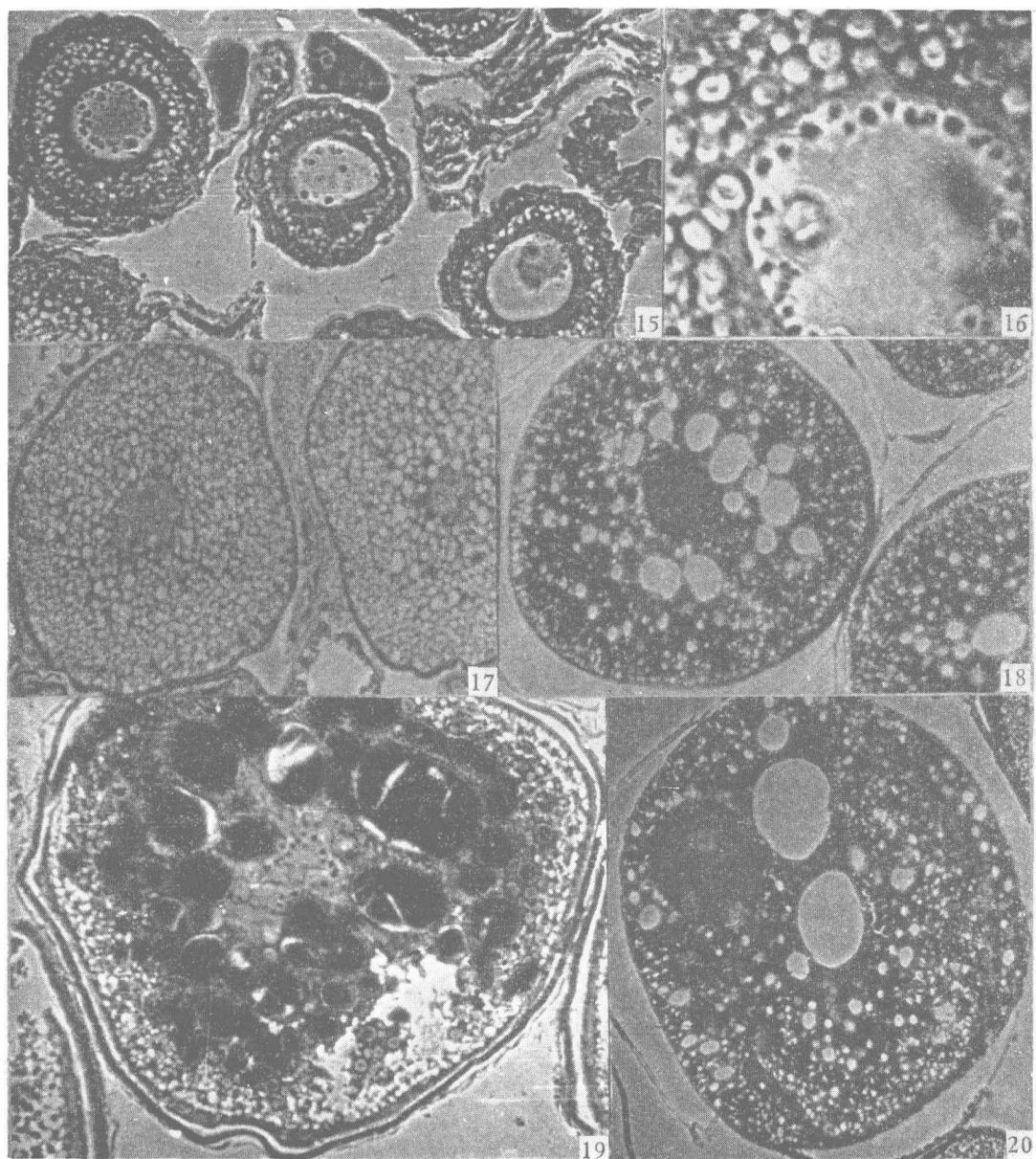
(Department of Biology, Zhongshan (Sun Yatsen) University)

Abstract

The gonadal development of eel was studied histologically and cytologically. The development of testis is composed of six stages: 1) early multiplication of spermatogonia; 2) late multiplication of spermatogonia; 3) growth and maturation of spermatocytes; 4) initial appearance of spermatozoa; 5) complete maturation of spermatozoa; 6) degeneration of spermatozoa. The oogenesis is composed of ix phases: 1) oogonia; 2) oocyte with follicular epithelium consisting of a single layer of follicle cells; 3) oocyte with adipose vesicles; 4) oocyte filled with yolk; 5) oocyte with migratory nucleus; 6) degeneration of oocyte. Based on the six phases of oogenesis, the development of ovary is also composed of six stages correspondingly. The staging of gonadal development of eel, the mode of yolk formation, the spawning type and other questions were discussed.







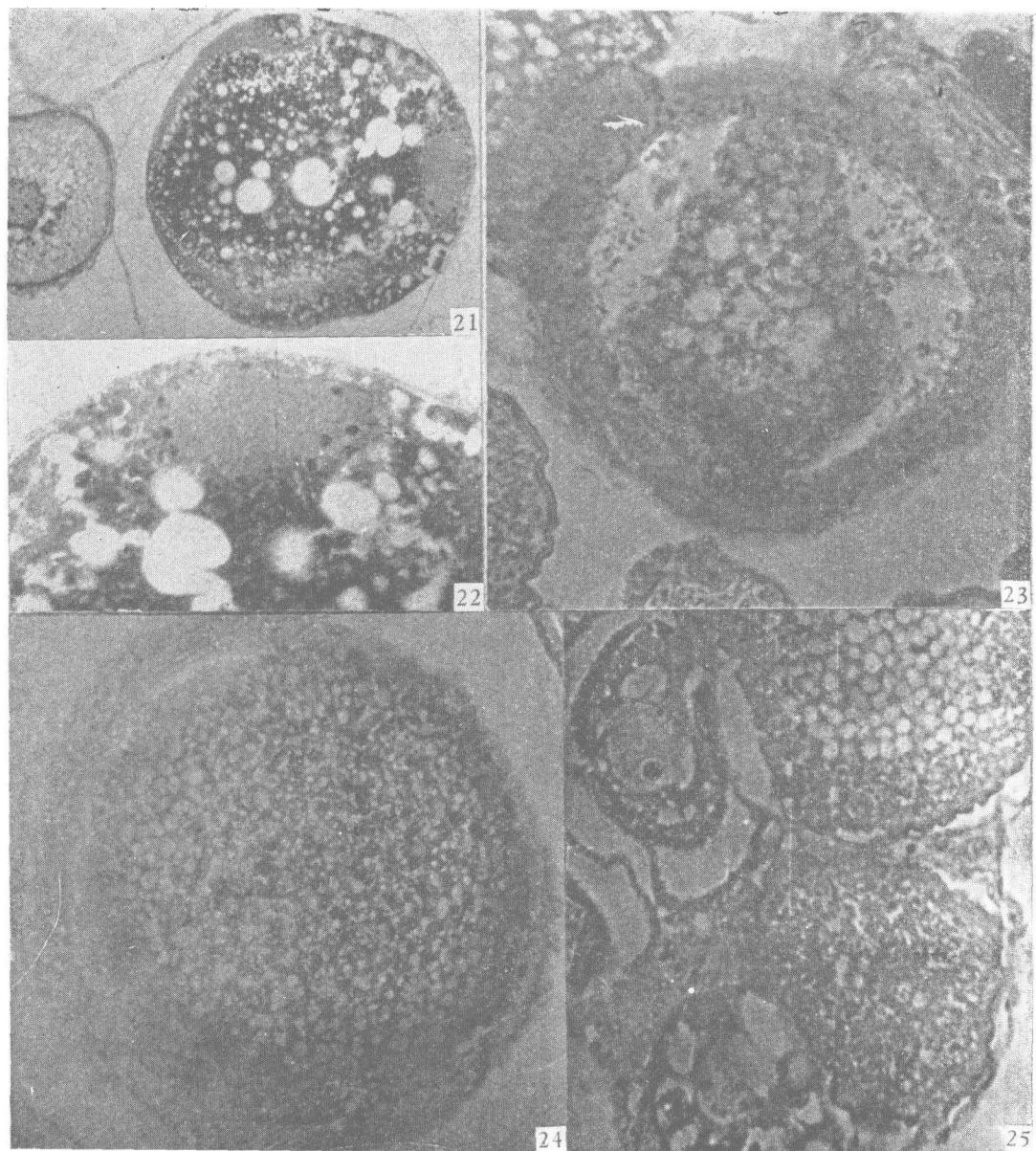


图 版 说 明

图 版 I

- 图 1 精巢组织,处于精原细胞前增殖期,未形成明显的壶腹,精巢发育第 I 期($\times 600$),左下角示同期放大的精原细胞($\times 1500$)
- 图 2 精巢组织,处于精原细胞后增殖期,壶腹形成,壶腹腔初现,壶腹间可见丰富微血管,精巢发育第 II 期($\times 600$),左下角示同期放大的精原细胞($\times 1500$)
- 图 3 精巢组织,处于精母细胞生长期。壶腹增大,腔明显,初级精母细胞排列多层,精巢发育第 III 期早期($\times 600$)
- 图 4 精巢组织,处于精母细胞成熟分裂期,壶腹中次级精母细胞排列多层,个别生精囊中出现精子细胞,有的亦见于壶腹腔中,精巢发育第 III 期晚期($\times 600$)
- 图 5 精巢组织,处于精子出现期,壶腹壁上见有次级精母细胞、精子细胞,壶腹腔中出现精子,精巢发育第 IV 期早期($\times 300$)
- 图 6 精巢组织,示壶腹壁上次级精母细胞和精子细胞及壶腹腔中的精子($\times 600$)
- Fig. 1 A section of testis at the stage of early multiplication of spermatogonia (Stage 1), ampulla is not formed yet ($\times 600$). Spermatogonia at the same stage are shown in inset ($\times 1500$).
- Fig. 2 A section of testis at the stage of late multiplication of spermatogonia (Stage 2), ampulla with lumen is formed and plenty of capillaries lie between ampullae ($\times 600$). Spermatogonia at the same stage are shown in inset ($\times 1500$).
- Fig. 3 A section of testis at the stage of growth of spermatocyte (early stage 3), ampulla and its lumen enlarged, primary spermatocytes lie in several layers ($\times 600$).
- Fig. 4 A section of testis at the stage of maturation of spermatocyte (late stage 3). Several layers of secondary spermatocytes lie inside the ampulla, spermatids appear inside some spermatogonial cysts or the lumen of ampulla ($\times 600$).
- Fig. 5 A section of testis at the stage of initial appearance of spermatozoa (early stage 4). Secondary spermatocytes and spermatids lie in the wall of ampulla, spermatozoa appear inside the lumen of ampulla ($\times 300$).
- Fig. 6 A section of testis at stage 4 showing secondary spermatocytes and spermatids lying in the wall of ampulla, and spermatozoa lying inside the lumen of ampulla ($\times 600$).

图 版 II

- 图 7 精巢组织,处于精子出现期,壶腹壁薄,腔中充满精子细胞和精子混杂一起,精巢发育第 IV 期晚期($\times 300$)
- 图 8 精巢组织,处于精子成熟期,精巢壶腹中充满着经变态成熟的精子,成涡旋流动状态,精巢发育第 V 期($\times 300$)
- 图 9 精巢组织,放大图象,示成熟精子成涡旋流动状态
- 图 10 精液涂片,示成熟精子形态($\times 1500$)
- 图 11 卵巢组织,示卵原细胞时相(第一时相)($\times 600$)
- 图 12 卵巢组织,示卵母细胞单层滤泡时相(第 II 时相),细胞质中可见梭形卵黄核样结构,卵巢发育第 II 期($\times 600$)
- 图 13 卵巢组织,示第 II 时相卵母细胞,细胞质中出现的卵黄核结构($\times 1500$)
- 图 14 卵巢组织,示卵母细胞脂肪泡时相(第 III 时相),细胞质中出现脂肪泡,个别细胞可见卵黄核,尚可见少数 II 时相卵母细胞,卵巢发育第 III 期($\times 300$)
- Fig. 7 A section of testis at the stage of initial appearance of spermatozoa (late stage 4). The wall of ampulla is thinned, its lumen is filled with spermatids and spermatozoa ($\times 300$).
- Fig. 8 A section of testis at the stage of complete maturation of spermatozoa (stage 5), ampulla is filled with mature spermatozoa ($\times 300$).
- Fig. 9 The enlargement of Figure 8 showing complete mature spermatozoa in spiral fluid state.
- Fig. 10 The smear of sperm showing the morphology of mature spermatozoid ($\times 1500$).
- Fig. 11 A section of ovary showing oogonia (phase 1) ($\times 600$).
- Fig. 12 A section of ovary showing oocyte with follicular epithelium consisting of a single layer of

follicle cells (phase 2). Note the oval yolk nucleus-like structure inside the cytoplasm. Ovary at stage 2 ($\times 600$).

Fig. 13 A section of ovary showing yolk nucleus lie inside cytoplasm ($\times 1500$).

Fig. 14 A section of ovary showing oocyte with adipose vesicles (phase 3). Note the adipose vesicles in cytoplasm. Ovary at stage 3 ($\times 300$).

图 版 III

图 15 卵巢组织(锇酸处理), 示第 III 时相卵母细胞, 单层及多层脂肪泡, 卵巢发育第 III 期($\times 300$)

图 16 卵巢组织, 第 III 时相卵母细胞, 示脂肪泡放大图象, 泡内及周缘黑色为被锇酸显示的脂肪。

图 17 卵巢组织, 示卵母细胞卵黄充满时相早期(第 IV 时相早期), 脂肪泡间出现卵黄颗粒, 卵巢发育第 IV 期初 ($\times 150$)。

图 18 卵巢组织, 示卵母细胞卵黄充满时相中期(第 IV 时相中期), 卵黄粒大量充满, 脂肪泡溶汇成几个大的脂肪球(油球), 卵巢发育第 IV 期中 ($\times 150$)。

图 19 卵巢组织(锇酸处理), 脂肪球呈现浓黑色, 表示脂肪存在, 细胞质周界有一层液泡层(放大图象)

图 20 卵巢组织, 示卵母细胞卵黄充满时相晚期(第 IV 时相晚期), 核开始移向动物极, 相对一端可见半圆形颗粒带, 卵巢发育第 IV 期末 ($\times 150$)。

Fig. 15 A section of ovary (treated with osmic acid) showing oocyte with adipose vesicles. Note the single and multiple layers of adipose vesicles ($\times 300$)

Fig. 16 A section of ovary at stage 3 showing adipose vesicles. Note the dark lipid treated by osmic acid lie inside and around the vesicles.

Fig. 17 A section of ovary showing oocyte filled with yolk (early phase 4). Note yolk granules appear between adipose vesicles. Ovary at stage 4 ($\times 150$).

Fig. 18 A section of ovary showing oocyte filled with yolk (middle-phase 4). Note oocyte filled in bulk with yolk granules, adipose vesicles mixed together and formed several large adipose drops. Ovary at middle stage 4 ($\times 150$).

Fig. 19 A section of ovary treated with osmic acid showing adipose drops in dark and a single layer of liquid vesicles lie around cytoplasm.

Fig. 20 A section of ovary showing oocyte filled with yolk (late phase 4). Note nucleus at the beginning of migrating. Ovary at late stage 4 ($\times 150$)

图 版 IV

图 21 卵巢组织, 示卵母细胞核极化时期(第 V 时相), 核移达动物极, 核膜溶解, 核仁仍可见, 相反一端可见半圆形颗粒带, 卵巢发育第 V 期($\times 150$)

图 22 图 21 的放大图象, 示细胞核。

图 23—25 卵巢组织, 示卵母细胞退化时相(第 VI 时相), 卵巢发育第 VI 期 ($\times 150$)

Fig. 21 A section of ovary showing oocyte with migratory nucleus (phase 5). Note nucleus migrating toward animal pole and nuclear membrane broke down. Ovary at stage 5 ($\times 150$).

Fig. 22 The enlargement of Figure 21 showing the characteristics of nucleus.

Fig. 23—25 Sections of ovary showing the degeneration of oocyte (phase 6). Ovary at stage 6 ($\times 150$).