

纳木错裸鲤性腺发育的组织学研究

何德奎¹ 陈毅峰¹ 蔡斌²

(1. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072; 2. 西藏自治区水产局, 拉萨 850000)

摘要: 采用常规的组织切片方法, 对西藏特有鱼类纳木错裸鲤的性腺发育进行了组织学研究, 系统地描述了各期精巢和卵巢的形态结构、特征及其变化。尤其论述了其卵巢中卵细胞的卵黄核破碎与分解的特点、卵膜的结构、核仁排出物在卵黄形成过程中的作用, 以及卵粒重吸收的过程。根据各期卵巢中卵母细胞的组成情况, 认为纳木错裸鲤已达性成熟的个体并不是每年都参与繁殖活动是对高原极端、多变气候环境的一种生态适应; 阐明了纳木错裸鲤属于分批同步产卵鱼类。

关键词: 纳木错裸鲤; 性腺发育; 组织学; 产卵类型; 西藏

中图分类号: S965. 116 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000- 3207(2001)01- 013

纳木错裸鲤[*Gymnocypris namensis* (Wu et Ren)]是西藏第一大湖泊纳木错中惟一的一种经济鱼类, 长期以来, 一直缺乏系统的生物学研究。随着人们生活水平的提高和西藏渔业资源开发利用的加剧, 对纳木错裸鲤进行繁殖生物学研究的需要亦日益迫切。在西藏自治区、农业部和中国科学院的支持下, 于 1997 年 8 月和 1998 年 4—7 月两次对纳木错进行了生物学考察, 并获取了大量的纳木错裸鲤标本和组织样品。本文运用组织切片的方法对其性腺发育进行了研究, 以期今后为开展纳木错裸鲤的人工繁殖和渔业资源的可持续利用提供必要的基础资料, 同时也填补了世界上对分布于海拔 4500m 以上高原地区鱼类性腺发育的组织学研究方面的空白。

1 材料和方法

纳木错裸鲤用撒网和三层刺网采自西藏纳木错及其支流中, 标本在新鲜状态下(部分为 70% 酒精固定后)进行常规生物学测量。同时观察并取出性腺称重(精确度为 0.1g), 性腺样品用 Bouin's 固定液固定, 在室内进行石蜡包埋和组织切片(厚 5—7μm), 苏木精-伊红(H. E.)染色后, 在 Olympus BH2 显微镜下观察、照相。性腺分期主要参照 MeñteH^[1] 和施芳^[2] 的分期方法。

收稿日期: 1999- 07- 10; 修訂日期: 2000- 03- 02

基金资助: 中科院“九五”重点(KZ952- 31- 101)和农业部“九五”重点(渔- 95- B- 96- 10- 01- 05)支持项目。

作者简介: 何德奎(1970—), 男, 甘肃省临夏县人; 助理研究员, 硕士; 从事鱼类学与生物地理学方面的研究。陈自明、巴珠等同志参加了野外工作, 谨此致谢!

通讯作者: 陈毅峰 e-mail: chenyf@ihb.ac.cn

2 结果

纳木错位于念青唐古拉山北麓, 海拔 4718m。由于所处的独特地理位置, 昼夜温差大, 气候异常寒冷, 全年有 5 个月(11 月至次年 3 月) 的冰封期, 在此期间冰下表层水温低于 0℃, 3 月下旬水温开始回升, 7 月平均表层水温 11~15℃。8 月开始水温逐渐下降, 至冬季湖水水温垂直线呈逆温现象。独特的高原气候环境决定了纳木错裸鲤生长季节短暂、生长缓慢、性成熟晚等特点。雄性性成熟个体平均体长(SVL) 335.6 ± 32.6 (n= 156), 平均体重 518.9 ± 153.9 g(n= 156)。雌性性成熟个体平均体长 345.6 ± 35.7 (n= 133), 平均体重 ± 188.6 g(n= 133)。雄性最小性成熟个体体长 226.0mm, 相应体重 106.7g, 去内脏重 78.6g, 成熟系数 11.46, IV 期精巢。雌性最小性成熟个体体长 248.0mm, 相应体重 299.0g, 去内脏 229.4g, 成熟系数 5.15, IV 期卵巢。纳木错裸鲤繁殖季节持续时间很长, 4—8 月均可见到处于繁殖期个体。

2.1 雄性生殖周期

I 期 呈透明的细线状, 直径小于 1.0mm, 淡灰色, 紧贴于背部腹膜的两侧, 肉眼无法分辨雌雄。切片显示其精巢中有许多分散的精原细胞, 核很大, 嗜碱性, 核膜明显(图版 I : 1)。体长小于 129.0mm, 体重小于 36.0g 的个体性腺发育都处于这一时期, 相应的性腺重 0.05—0.10g。

II 期 精巢细带状, 呈灰白色; 血管不发达, 半透明; 直径 1.0—1.4mm。繁殖期后再成熟的个体或初次进入生殖周期的个体处于该期。切片观察显示此时精原细胞的分裂增多, 排列成束; 构成实心的生精细管壶腹极其细小, 结缔组织隔膜仍不发达, 生殖细胞与 I 期相似(图版 I : 2)。成熟系数 0.58—9.06。

III 期 精巢已为完全成形的腺体形, 其长度接近成熟时期, 厚度稍小; 表面富有弹性, 因血管发达而呈淡红色。切片观察其壶腹增大, 生精细管(生精囊)的中央出现管腔, 生殖细胞增殖明显加快。其生精细管的发育程度不一, 内层生精细管的发育要早于近表层的生精细管; 生殖细胞主要由精原细胞、初级精母细胞、次级精原细胞以及少量的精子细胞组成(图版 I : 3)。成熟系数在 2.89—4.65。

IV 期 性腺已很发达, 约占腹腔的 1/2, 呈乳白色, 横断面为圆形或椭圆形, 表面血管发达, 此时的生精囊壶腹已达到最大。切片显示其生殖细胞主要由精子细胞和精子组成(图版 I : 4), 到 IV 期末已有部分生精囊裂开使精子充满整个壶腹, 若挤压腹部可见白色的精液流出。成熟系数 6.56—9.85。

V 期 精巢呈膨胀的软体状, 乳白色; 亲鱼离水时便能从泄殖孔中流出乳白色的精液。切片观察各生精细管的壶腹中都充满了精子, 虽无法分辨, 但可见其轮廓(图版 I : 5)。与其他鲤科鱼类相似, 纳木错裸鲤的精巢从 IV 期向 V 期的转变是在短时间内完成的。成熟系数 7.15—10.16。

VI 期 刚排完精后的状态, 此时精巢呈松弛的细带状, 体积大为缩小, 仍呈淡红色。切片表明其精子排尽后使整个精巢处于不规则的中空状, 精巢内精囊萎缩, 但壶腹壁很厚, 成为精巢的主要组织; 生殖细胞分散于束状的结缔组织中, 主要是精子细胞和进入增殖期的精原细胞(图版 I : 6)。成熟系数 2.12—4.02。

孟庆闻等^[3]根据精巢组织结构的特点将真骨鱼类的精巢分为两种类型: 壶腹型(鲤形目型)和辐射型(鲈形目型)。已知的鲤科鱼类均属壶腹型。从纳木错裸鲤精巢发育的特点可以看出, 纳木错裸鲤属于壶腹型精巢, 其精子发育过程与其他鲤科鱼类相似。

2.2 雌雄生殖周期

2.2.1 卵母细胞的发生

第1时相卵母细胞 由生殖上皮细胞分生而来的卵原细胞依附于生殖上皮中, 细胞核很大, 核外包围一层很薄的细胞质, H. E. 染色呈淡紫色, 第1时相的卵原细胞是由这些卵原细胞停止分生而成, 分散于卵巢基质中, 呈椭圆或梨形, 大小不一, 直径5—10μm; 细胞质被染成淡红色; 核大, 可达卵径的一半, 嗜碱性; 核仁2—4个, 位于核中央(图版I: 7)。第1时相的卵母细胞可以停留很长一段时期, 在卵巢的各个时期都能看到。其后卵母细胞的原生质和细胞核开始增大, 原生质嗜碱性, 被染成蓝色; 核亦嗜碱性, 为淡蓝色; 随着卵母细胞的继续增大, 核膜明显, 核仁数目增多, 且分散于胞核中。在卵母细胞直径增大到30—36μm、胞核直径达23—26μm(图版I: 8)后, 卵母细胞便进入小生长期。

第2时相卵母细胞 根据纳木错裸鲤卵巢发育的特点可将第2时相卵母细胞发育分为早、晚两个时期。在早期, 卵母细胞主要借细胞质的增加而增大, 细胞呈圆形或椭圆形, 直径80—90μm, 胞质嗜碱性, 被苏木精染成紫色; 核位于中央, 淡蓝色, 直径36—42μm; 核膜明显, 常常弯曲; 在核膜内侧周围出现了8—15个细小的核仁, 核偏向一侧。与香鱼相似^[4], 第2时相早期的卵母细胞质中还出现了透明的环核圈(图版I: 9)。环核圈中的物质极其稀疏, 此环将胞核周围的原生质与其他原生质明显隔开, 其作用似乎有助于核仁物质的排放。在晚期, 卵母细胞进一步增大, 卵巢开始分叶(图版II: 10)。卵母细胞呈圆形, 直径达250—320μm; 细胞质嗜强碱性, 呈深紫色; 细胞质中出现着色很深的卵黄核, 直径20—30μm。靠近卵母细胞皮质层的卵黄核分解成颗粒状, 并沿卵膜向两侧分散到细胞质中, 使卵母细胞的皮质层形成深蓝色的颗粒环(图版II: 11, 12)。此时的细胞核直径为60—90μm, 核膜明显, 核仁开始增大, 出现若干粗大的核仁, 直径6—10μm, 核仁周围被一层透明的囊泡包围(图版II: 12)。囊泡内物质稀薄, 随后透亮的囊泡充满整个卵核。核膜因局部溶解而变得不明显, 部分核仁物质外排进入细胞质中(图版II: 13, 14)。第2时相卵母细胞具有两层膜, 即原有的细胞膜和卵母细胞的周围由单层的颗粒细胞和鞘膜细胞组成的卵膜。颗粒细胞扁平状, 其核呈长梭形。

第3时相卵母细胞 与2时相卵母细胞最大的不同是其细胞质中出现酸性物质。切片观察, 3时相早期的卵细胞已明显增大, 直径可达340—460μm; 在卵母细胞靠近卵膜周围的皮质层中出现2—4层大小不一、嗜酸性的液泡(图版II: 15), 其直径5—18μm。液泡内嗜弱碱性的内含物分布均匀, 呈淡紫色; 随后液泡从皮层向中心移动, 层数也略有增加, 但体积在不断变小。细胞核直径100—120μm, 核膜明显, 核膜内壁有十几个沿壁分布的细小核仁, 此时仍有核仁物质外排(图版II: 16)。在这几层液泡接近胞核后, 所有的原生质才开始从周围到中心都进行液泡的形成(图版II: 17); 随后液泡充满整个细胞质, 核仁开始向核中央移动。第3时相晚期的卵母细胞, 在核周细胞质中首先出现一些被H. E. 染成紫红色的卵黄颗粒; 随后卵黄颗粒逐渐增多, 并向细胞质外周扩散; 核仁分散于细胞核中, 数量急剧增多, 甚至达数十个(图版III: 18)。在第3时相早期的卵母细胞膜与滤

泡细胞之间开始出现的一层嗜酸性的卵膜，卵膜中起初并无明显的放射管道，其厚度随卵细胞的发育而增厚，以后卵膜中才开始出现放射管道。颗粒细胞和鞘膜细胞形态在3时相早期与2时相时相似，到了晚期颗粒细胞形态出现变化，呈柱状，细胞膜明显，核增大，嗜弱碱性（图版III: 19）。纳木错裸鲤的卵母细胞在3时相晚期，就已经出现受精孔的结构；在受精孔区域，卵细胞的卵膜以及颗粒细胞都向内陷，形成一个漏斗状的结构。在受精孔的漏斗区域，还存在着由多个细胞形成的中空的细胞团，其细胞膜不明显，嗜弱酸性（图版III: 24）。

第4时相卵母细胞 是卵黄快速积累时期，根据细胞大小和形态变化，可将第4时相卵母细胞分为早、中、晚三个时期。早期，卵径 $500\text{--}860\mu\text{m}$ ，卵黄颗粒迅速向细胞质外周扩散，液泡被挤压到卵母细胞边缘的细胞质中（图版III: 21, 22）。细胞核位于中央，为不规则的椭圆形，嗜酸性，直径 $100\text{--}210\mu\text{m}$ ；核膜已不明显，略呈波纹状。核仁8—16个，细小，分散于细胞核的中央区域。初级卵膜具有明显的放射管道，呈明暗交错的横纹状。初级卵膜与滤泡细胞之间的次级卵膜呈嗜酸性，厚 $16\text{--}22\mu\text{m}$ ，具有放射微管（图版III: 23）。颗粒细胞呈柱状，细胞膜不明显，核圆形，嗜碱性。到中期，卵细胞直径 $660\text{--}800\mu\text{m}$ ，并几乎完全被卵黄颗粒所充满，只有在卵母细胞的边缘区域还存在少量的液泡；卵黄颗粒呈不规则的四方形，直径 $10\text{--}15\mu\text{m}$ 。核仍位于中央，核膜不明显，仍呈波纹状，卵膜进一步增厚（图版III: 25, 26）。在晚期，卵径已达 $900\text{--}1100\mu\text{m}$ ，卵黄颗粒完全充满了整个卵细胞，次级卵膜进一步增厚（图版III: 27）；胞核开始偏向动物极，核膜不明显。

第5时相卵母细胞 从卵细胞的发生看，第5时相的卵母细胞是初级卵母细胞经过第一次成熟分裂成为次级卵母细胞，进而发育到第二次成熟分裂中期的成熟卵细胞。第5时相的卵母细胞胞核已移动到动物极附近，核膜消失，仅见一团核质，核仁亦不存在，而卵细胞的原生质则集中散布于动物极的卵黄中，形成胚盘原基。次级卵膜间互相融合，呈绒毛状（图版III: 29），其后卵细胞与滤泡膜分离并游离于卵巢中。

第6时相卵母细胞 卵母细胞成熟后未排出的第5时相卵母细胞和正在发育中的第4时相卵母细胞都有可能退化而被吸收，处于这一退化吸收过程中的卵母细胞称为6时相卵母细胞。图版IV: 32—34、III 20说明了未排出卵母细胞的吸收主要是由颗粒细胞来完成的。其过程首先是滤泡上皮颗粒细胞急剧膨胀，呈椭圆形，细胞膜明显，细胞核显著增大，约占整个细胞体积的一半，也呈椭圆形，细胞质嗜酸性，核质嗜碱性（图版III: 20）。随后，卵细胞与卵膜发生分离。放射带开始溶解和不规则变性，嗜酸性，核膜和核仁消失，破碎的胞膜碎片散布于卵母细胞质中，卵细胞质嗜弱酸性，滤泡细胞继续膨胀，呈不规则柱状，鞘膜细胞与颗粒细胞分离（图版IV: 33）。最后颗粒细胞吞噬和消化卵黄颗粒，卵细胞外周已被清除（图版IV: 34）。

2.2.2 卵巢的发育

I期 外形上与I期精巢相似，为透明的细线状，淡灰色，外观难以分辨雌雄。切片观察生殖细胞主要是由卵原细胞和处于第1时相的卵母细胞组成。体长小于138.0mm，体重小于45.0g个体卵巢均处于此期。

II期 半透明，呈淡黄色或略带淡红色，具有较明显的血管，肉眼已能分辨出细小的卵粒。II期卵巢包括两种类型，即初次进入II期的个体和已进行繁殖后而回到II期的个

体。初次进入Ⅱ期的个体的卵巢透明, 血管和结缔组织不发达, 体积相对较小; 已繁殖过后个体的Ⅱ期卵巢松软, 结缔组织和血管发达。Ⅱ期卵巢切片显示其卵巢中主要由第2时相的卵母细胞、少量的1时相卵母细胞和卵原细胞组成。性成熟系数0.38—1.26。

Ⅲ期 卵巢呈淡黄色, 具有粗大的血管, 卵巢明显增大并且增厚。此时的卵粒不容易被分离, 直径0.4—0.5mm, 卵粒中开始沉积卵黄。卵巢中除第3时相的卵母细胞外, 还有相当数量的1、2时相卵母细胞; 其中3时相的卵母细胞占数量的26.84%—46.86%, 占切面面积的56.72%—78.91%。成熟系数3.85—4.62。

Ⅳ期 卵巢粗大、饱满, 不透明, 呈淡黄色。此时挤压鱼体腹部, 卵粒尚不能从泄殖孔中流出。卵母细胞由于挤压而呈不规则的多角形。第Ⅳ期晚期的卵巢中的生殖细胞主要是由第4时相的卵母细胞和少量的2、3时相卵母细胞组成(图版Ⅲ 28)。第4时相的卵母细胞占数量的48.62%—63.54%, 占切面面积的78.46%—90.67%, 成熟系数6.55—9.26。

Ⅴ期 卵巢松软, 亲鱼离水时卵子即能自动流出, 卵已游离于卵巢中, 淡黄色, 半透明, 呈卵圆形, 平均直径1.2—1.6mm。卵子遇水后即膨胀, 仅具轻微粘性。在第Ⅴ期卵巢中仍具有少量3时相和4时相的卵母细胞。第4、5时相的卵母细胞在数量上分别占6.16%和73.56%, 占切面面积的7.21%和90.62%, 平均成熟系数10.86。在纳木错的入湖河流中, 每年4—8月均能发现处于Ⅴ期卵巢的个体。

Ⅵ期 卵巢松弛, 体积缩小, 呈囊状, 由于充血而呈红色。切片观察, 卵巢中还有少量未产出的卵细胞和大量的空滤泡(图版Ⅳ:30), 以及大量的处于第3时相的卵细胞, 这些卵细胞的卵膜和胞核发生不规则的变形(图版Ⅳ:31)。根据7、8月份对产完卵个体的卵巢观察发现, 卵巢中的卵母细胞主要是由2、3时相的卵母细胞和少量正在被吸收的未排出的卵母细胞组成, 这三种卵母细胞分别在数量上占72.65%、25.44%和1.91%, 截面积占30.6%、58.8%和10.6%, 随着季节进一步推移, 3时相卵母细胞向4时相卵母细胞发育。纳木错裸鲤性成熟个体卵巢越冬的情况是比较复杂的, 既有Ⅳ期卵巢, 又有Ⅲ期卵巢, 同时在湖泊中繁殖后回到Ⅱ期卵巢个体常年存在, 这些个体以Ⅱ期卵巢越冬, 并不参加次年繁殖活动; 因此纳木错裸鲤并不是所有性成熟的个体每年都进行生殖活动, 这些个体以Ⅱ期卵巢越冬。

3 讨论

3.1 卵膜结构与生理适应意义

和大多数硬骨鱼类一样, 纳木错裸鲤卵膜结构的变化与卵母细胞内营养物质的积累密切相关。纳木错裸鲤在第2时相卵母细胞外只有一层滤泡细胞, 无放射带; 从第3时相开始, 伴随着皮质层中液泡的出现和向内扩散, 在卵细胞膜与滤泡细胞之间出现一层被H. E. 染成黄色的匀质卵膜, 早期并无放射管道; 滤泡细胞亦无明显的变化, 呈扁平状, 细胞膜明显, 核呈梭形, 说明液泡中的卵黄是由卵母细胞自生合成的; 这层卵膜可能主要是由卵母细胞生成的初级卵膜, 随着卵母细胞的进一步发育其厚度也逐渐增加。在3时相后期开始出现明显的放射管道。颗粒细胞形态发生改变, 呈柱状, 细胞膜也开始变得不明显, 在第3时相晚期、第4时相早期, 在均质膜与滤泡之间开始出现一层完整的、嗜弱酸性

的、被 H. E. 染成红色的卵膜，并迅速增厚，约是初级卵膜的 2 倍；膜上具有众多的纵向分布的微管，可能是卵母细胞与滤泡细胞进行物质和信息交流的通道。滤泡细胞与这层卵膜的紧密结合，说明这层卵膜可能是由滤泡细胞分泌形成的，因而是次级卵膜，这与鲂的卵膜相似^[5]。在放射带和次级卵膜出现后，卵母细胞核的四周开始出现颗粒卵黄，并向胞质周围推进，说明颗粒卵黄的积累与次级卵膜有关，即颗粒卵黄是由卵细胞外源性物质合成的。Mayer 在研究海鲈 (*Dicentrarchus labrax*) 卵细胞发育时认为其卵母细胞的成熟过程中有三种不同类型的卵黄，即脂质卵黄滴、蛋白卵黄颗粒和皮质液泡（碳水化合物卵黄）。三种卵黄在形态、染色性质和化学本质上均不同，但在出现顺序有所重叠中^[6]。多数硬骨鱼类，脂质卵黄首先以脂滴的形式出现于卵母细胞膜内侧的皮质层中，其后蛋白卵黄颗粒才出现于核周并开始积累^[7, 8]，脂滴的出现被认为是卵子发生中内源性产生的，蛋白卵黄则是外源性产生的^[9, 10]。而在鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*) 和青鱼 (*Mylopharyngodon piceus*) 最初出现的卵黄物质是以碳水化合物卵黄—液泡形式出现的^[2, 11]。在纳木错裸鲤的卵黄早期形成过程中未观察到与脂质卵黄有关的脂滴形成，而是以碳水化合物卵黄—液泡形式出现，这与鲢和青鱼相似。

卵膜形态的差异也反映出鱼类对不同生态环境的适应性。纳木错裸鲤的成熟卵具有粘性与其卵膜结构有关。对于粘性卵来说，其卵膜可以明显地分为三层：即卵母细胞膜、放射带（内层和外层）以及包卵膜。一般认为放射带是由卵母细胞和滤泡细胞的微绒毛及细胞膜突起互相伸入共同形成的，卵母细胞通过这层膜与外界进行物质和信息交换^[12]。在排卵之前，滤泡细胞的突起与滤泡细胞失去联系，滤泡与卵细胞分离，其突起或者融合成胶质卵膜，或者不融合，呈绒毛状或丝状，因而卵具有粘性。

3.2 核仁排出物在卵黄形成过程中的作用

早期卵母细胞细胞核的旁边或在细胞质中有一个能被碱性染料染色的卵黄核，Habbard 在 1894 年首次描述了其结构^[13]。在第 2 时相晚期卵黄核分解和消失，卵黄核物质分散到周围胞质中，关于卵黄核的作用和成分，Voss 认为卵黄核含有氧化酶（据 Brachet, 1960），Konopacka 认为这个区域含有脂肪^[14]，Brachet 认为卵黄核消失后它在细胞质内破裂形成一个环状物，卵黄核区域是脂肪形成中心^[15]，Brann 还认为卵黄核能为卵黄的合成提供所需能量。现在一般认为这些物质分散到卵周皮质中，与卵黄形成有关^[13]。

观察发现，在纳木错裸鲤中，卵黄核并不在细胞质中直接破碎和消失，而是迁移到卵周皮质中才开始破碎，分解颗粒在皮质层向两侧扩散，最终在皮质层形成一个嗜碱性，紫红色的颗粒环，颗粒环的位置与第 3 时相早期液泡出现的位置一致；颗粒环的消失，标志着卵细胞内营养物质积累的开始。但是在纳木错裸鲤的卵黄早期形成过程中未观察到与脂质卵黄有关的脂滴存在，而是以液泡的形式出现，因而卵黄核是否与卵母细胞的脂质卵黄形成有关，还有待进一步的研究证实。

有关硬骨鱼类的卵母细胞中核仁排出物已有许多报道^[3, 16, 17]。纳木错裸鲤也是从第 2 时相早期开始，卵母细胞核中核仁物质不断积累，在核膜内缘形成几个粗大、圆形、被碱性染料染成深色的核仁，在其周围形成稀薄的囊状。到第 2 时相中、后期，核膜局部破裂溶解，这些粗大核仁进入细胞质中，有时还可以看到多个核仁同时进入细胞质中，核仁排出物开始出现的时间要晚于卵黄核出现的时间。但是纳木错裸鲤核仁排出物持续的时

间较长,这个过程在其他鱼类仅持续到第3时相早期细胞膜内侧出现液泡时即停止,而在纳木错裸鲤这一过程还可以持续到第3时相的中期。关于卵母细胞中的核仁在营养物质积累过程中的作用,有人认为核仁排出物进入细胞质后,便失去染色性而溶解到细胞质中,它们在卵黄形成中起作用,可以直接转变成转铁蛋白^[18]。龚启祥等则认为进入细胞质中的核仁排出物可能就是核周的第二套卵黄的前身物质,或者与第二套卵黄形成有关。从纳木错裸鲤的情况看,核仁排出物与核周的颗粒卵黄即蛋白卵黄形成有关。

3.3 卵巢中卵粒的退化现象

由于产卵失败或产卵过程被阻止,未产出的卵被吸收的现象在硬骨鱼类中普遍存在^[2, 8, 19, 20]。卵黄的吸收既可以发生在未成熟的卵细胞,也可以出现在成熟的卵细胞中。未排出卵的吸收过程主要是由颗粒上皮细胞来完成的。颗粒上皮细胞在卵母细胞成熟过程中起到输送卵母细胞营养物质的功能,但在消除未排出的卵细胞时,颗粒细胞显著改变了其功能,在靠近卵细胞的顶部一侧吞噬卵黄和原生质,基部将吞噬的卵细胞物质消化,并将其产物输送到含有血管的周围组织中。近年来的研究认为鱼卵滤泡细胞层是卵巢中主要的类固醇激素的分泌部位,排卵后滤泡细胞层主要合成黄体酮^[12]。

纳木错裸鲤排卵后,其颗粒细胞显著膨胀,细胞核增大,细胞膜明显(图版IV:30),这说明排卵后的颗粒细胞仍具有内分泌功能。通过金鱼性腺季节变化的研究,Beach将卵细胞的退化吸收过程分为四个阶段:第1阶段,在吸收过程开始之前的颗粒细胞与鞘膜细胞并无明显的区别,在吸收过程开始后,颗粒细胞开始膨胀,细胞膜明显,胞内无颗粒,细胞核靠近卵细胞膜,其中有明显的核仁;卵细胞膜开始局部溶解。第2阶段,卵细胞膜残渣移入卵细胞内部,滤泡细胞进一步增大,细胞原生质内含有大量的卵黄颗粒,卵细胞部分已清除。第3阶段颗粒细胞层进一步增厚,许多细胞延伸到卵细胞质中,卵细胞膜碎片继续分散于卵细胞质中,滤泡细胞已完全是具有生理活性的细胞。在第4阶段滤泡细胞已充满卵母细胞的所有空间,滤泡细胞中已无卵黄颗粒,细胞质顶部一侧嗜酸性,而基部一侧嗜碱性。纳木错裸鲤卵细胞的吸收过程也是由颗粒细胞来完成,在这一过程中,鞘膜细胞的形态无明显变化。

3.4 纳木错裸鲤的产卵类型

根据卵母细胞在卵巢中的发育形态,可以将鱼类生殖的产卵类型分为三种^[21]:完全同步型、分批同步型和分批非同步型。在纳木错裸鲤的第II至第V期卵巢中,均有第2、3时相的卵母细胞;根据1998年8月份观察,处于产卵期卵巢(V期卵巢),仍具有少量3时相和4时相的卵母细胞。第4、5时相的卵母细胞分别在数量上占6.16%和73.56%,第3时相卵母细胞占1.68%。有些已经产过一次卵的个体,卵巢中仍具有部分处于发育中的4~5时相卵母细胞和少量3时相卵母细胞。已产完卵的个体卵巢中(V期卵巢)无4时相卵母细胞,只具有2、3时相卵母细胞和正在被吸收的卵母细胞,其形态和卵膜均已不正常。由于高原地区食物相对贫乏,鱼类生长季节短暂,因此这些3时相卵母细胞不可能在当年就发育成熟。这说明纳木错裸鲤与另外两种裂腹鱼类相似^[22, 23, 24],卵巢一年只成熟一次,但并不是一次产完所有的成熟卵,而是断续进行几次产卵,期间部分4时相卵母细胞还可以成熟为5时相卵母细胞,因而纳木错裸鲤应属于分批同步产卵类型。

参考文献:

- [1] Мейен ВА. В КВО ПРОСУ О ГОДОВО МЦИКЛЕ КОСТИСТЫХ РЫБ [J]. ИзвАН СССР Биол, 1939, 3: 389—420
- [2] 施芳, 尹伊伟, 胡传林, 等. 鲢鱼性腺周年变化的研究 [J]. 水生生物学集刊, 1964, 5(1): 77—94
- [3] 孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 鱼类比较解剖学 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1987, 263—265
- [4] 龚启祥, 曹克驹, 曾 . 香鱼卵巢发育的组织学研究 [J]. 水产学报, 1982, 6(3): 221—234
- [5] 王瑞霞. 鲣鱼受精早期精子入卵的扫描电子显微镜观察 [J]. 水产学报, 1982, 6(4): 813—820
- [6] Mayer I, Shackley S E, Ryland J S. Aspect of the reproductive biology of the bass, *Dicentrarchus labrax* L. I. an histological and histochemical study of oocyte development [J]. *J Fish Biol.*, 1988, 33: 609—622
- [7] 林鼎, 林浩然. 鳜鱼繁殖生物学研究 III. 鳜鱼性腺发育组织学和细胞学研究 [J]. 水生生物学集刊, 1984, 8(2): 157—164
- [8] Beach A W. Seasonal changes in the cytology of the ovary and of the pituitary gland of the godfish [J]. *Can J Zool.*, 1959, 37: 615—625
- [9] Shackley S E, King P E. Oogenesis in a marine teleost, *Blennius pholis* [J]. *L cell Tissue Res.*, 1977, 181: 105—128
- [10] Wiegand M D. Vitellogenesis in fishes [A]. In: (Richter C J J, Goos H J Th. eds.) *Proceedings of International Symposium on Reproductive Physiology of Fish* [C]. Wageningen: Pudoc. 1982, 136—146
- [11] 湖南师范学院生物系鱼类研究室. 青鱼性腺发育的研究 [J]. 水生生物学集刊, 1975, 5(4): 471—483
- [12] 施芳. 鱼类性腺发育研究新进展 [J]. 水生生物学报, 1988, 12(3): 248—258
- [13] Hubbard J W. The yolk nucleus in *Cymatogaster aggregatus* Gibbons [J]. *Proc Am Phil. Soc.*, 1984, 33: 74—83
- [14] Konopacka B. Recherches histochemicals sur le développement des poissons. 1, La vitellogenèse chez le goujon et le carpe [J]. *Bull Acad Polonaise Sci. et Let.*, 1935, B: 163—182
- [15] Brach et J. The Biochemistry of Development [M]. London: Pergamon, 1960, 1—44
- [16] Malhotra Y R. On the nucleolar extrusions in the developing oocytes of a Kashmir fish *Schizothorax niger* Hechel [J]. *Ichthyologica*, 1963, II: 57—60
- [17] Van Der Merwe W, Van Vuren J H J, Vemaa J F. Cyclic histomorphological changes in the ovary of mudfish, *Labeo capensis* [J]. *Aquaculture*, 1988, 72: 349—358
- [18] 瑞温 CP(李汝祺, 张宗炳译). 卵子发生中的卵核、卵子发生 [M]. 北京: 科学出版社, 1961, 41—70
- [19] Al-Daham N K, Bhatti M N. Annual changes in the ovarian activity of freshwater teleost, *Barbus luteus* (Heckel) from Southern Iraq [J]. *J Fish Biol.*, 1979, 14: 381—387
- [20] Bieniarz K, Epler P. Preliminary results of the in vivo studies on ovarian resorption in carp (*Cyprinus carpio* L.) [J]. *J Fish Biol.*, 1976, 8: 449—451
- [21] 施芳. 鱼类生理学 [M]. 北京: 农业出版社, 1991, 303—318
- [22] 胡安, 唐诗声, 龚生兴. 青海湖裸鲤的繁殖生物学研究 [A]. 见: 青海湖地区的鱼类区系和青海湖裸鲤的生物学 [C]. 北京: 科学出版社, 1975, 49—62
- [23] Malhotra Y R. Seasonal variation in the morphology of the ovaries of a Kashmir fish *Schizothorax niger* Hechel [J]. *Kashmir Science*, 1965, II: 27—39
- [24] Malhotra Y S. Studies on the seasonal changes of the ovary of *Schizothorax niger* Hechel from Dal Lake in Kashmir [J]. *Japanese J Ichthyology*, 1970, 17(3): 110—116

HISTOLOGICAL STUDIES ON THE GONADAL DEVELOPMENT OF AN ENDEMIC TIBET FISH *GYMNOCYPRIS NAMENSIS*

HE De- kui¹, CHEN Yi- feng¹^①and CAI Bin²

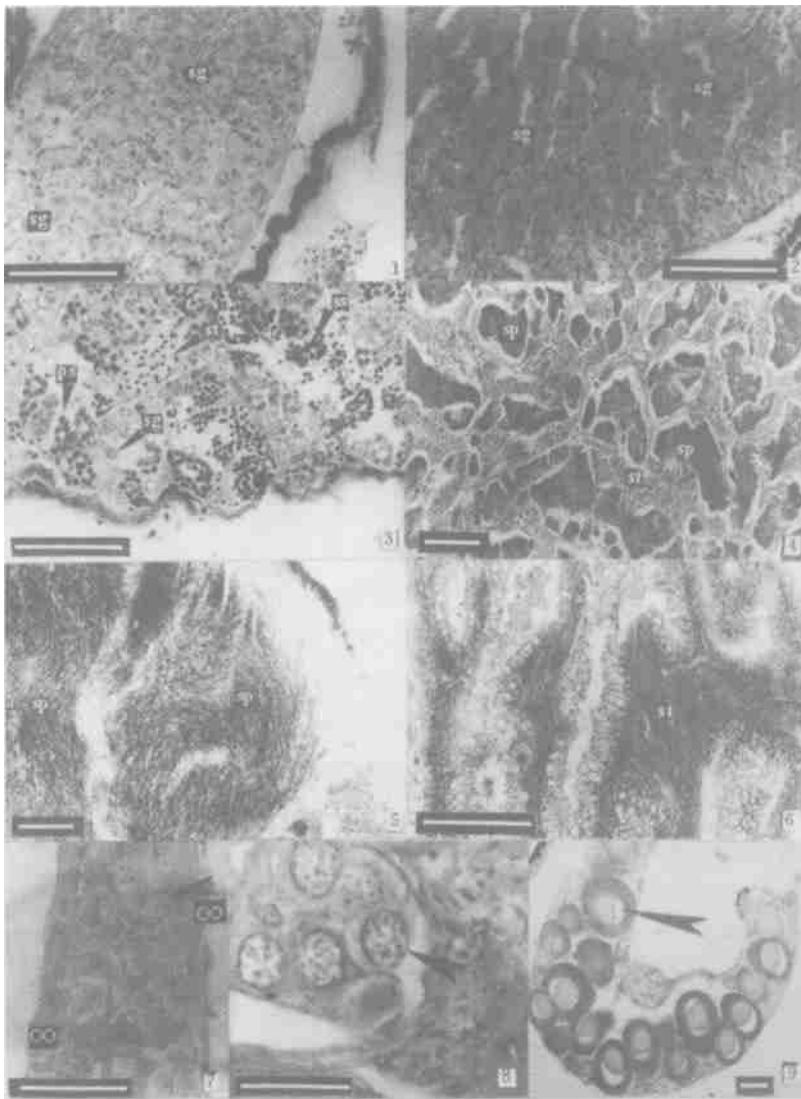
(1. Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072;

2. The Bureau of Aquatic Products Xizang Autonomous Region, Lasa 850000)

Abstract: The histology of the gonadal development of namucuo naked carp, *Gymnocypris namensis* which is endemic to the Namucuo Lake, Northern Tibet, was studied. The volume of the ovary increased markedly in August and attained at maximum in December, egg-laying was from April to August. At the end of the spawning, a larger number of oocytes which remained in ovary became astrophied and were reabsorbed subsequently. The oogenesis is composed of six phase. In the phase 2 of the development of the oocytes, the yolk nucleus, which was possibly related to the formation of yolk, broke up and formed a ring in the outer cortex. From the later phase 2 to the middle phase 3, the nucleoli of the oocytes contained substance, which was probably related to the formation of protean yolk granules, and entered into cytoplasm by the part rupture of the nuclear membrane. In the phase 4, vitelline membrane was composed of 2 layers: zona radiata or the primary membrane which is mostly formed by oocyte and the second membrane which is possibly formed by granulosa. The micropyle canal was blocked by more than 10 micropilar cells which formed a vesicle. In a reproductive season, the ovary of namucuo naked carp matured only once in a year and the mature fish could spawn surely more than one time.

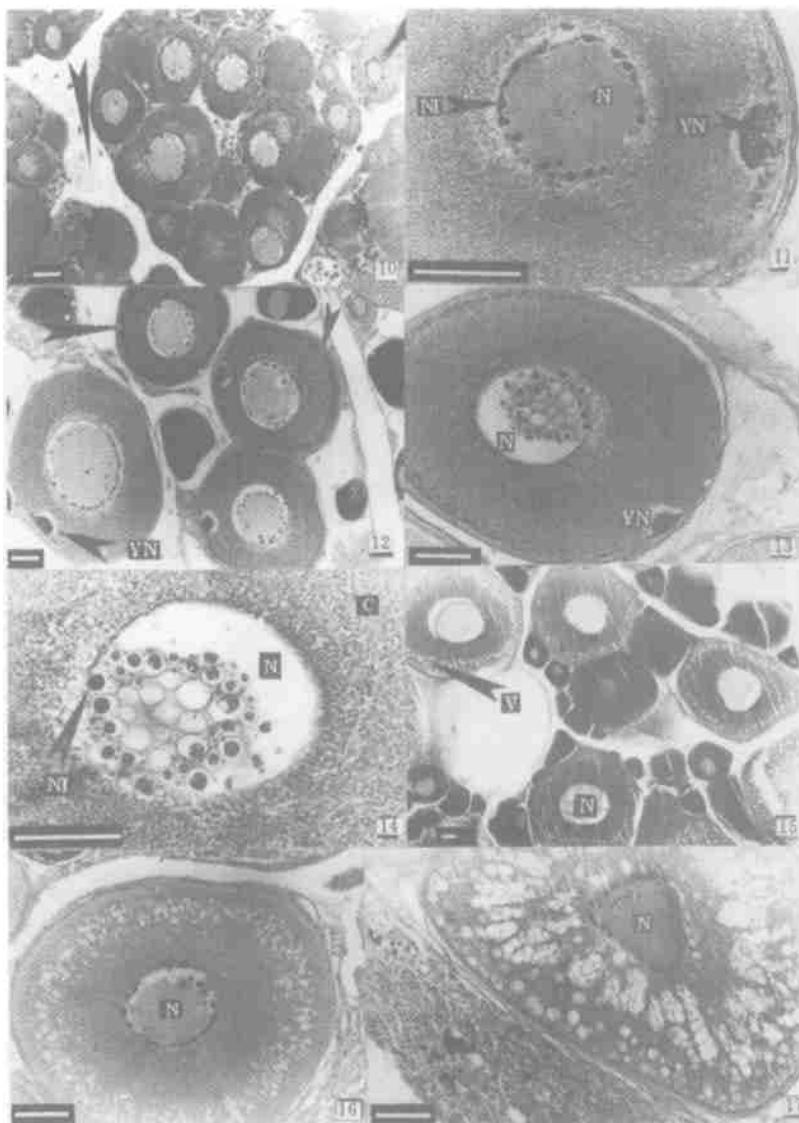
Key words: *Gymnocypris namensis*; Gonadal development; Histology; Spawning pattern; Tibet

① To whom correspondence and reprint request should be addressed. E-mail: chenyf@ihb.ac.cn



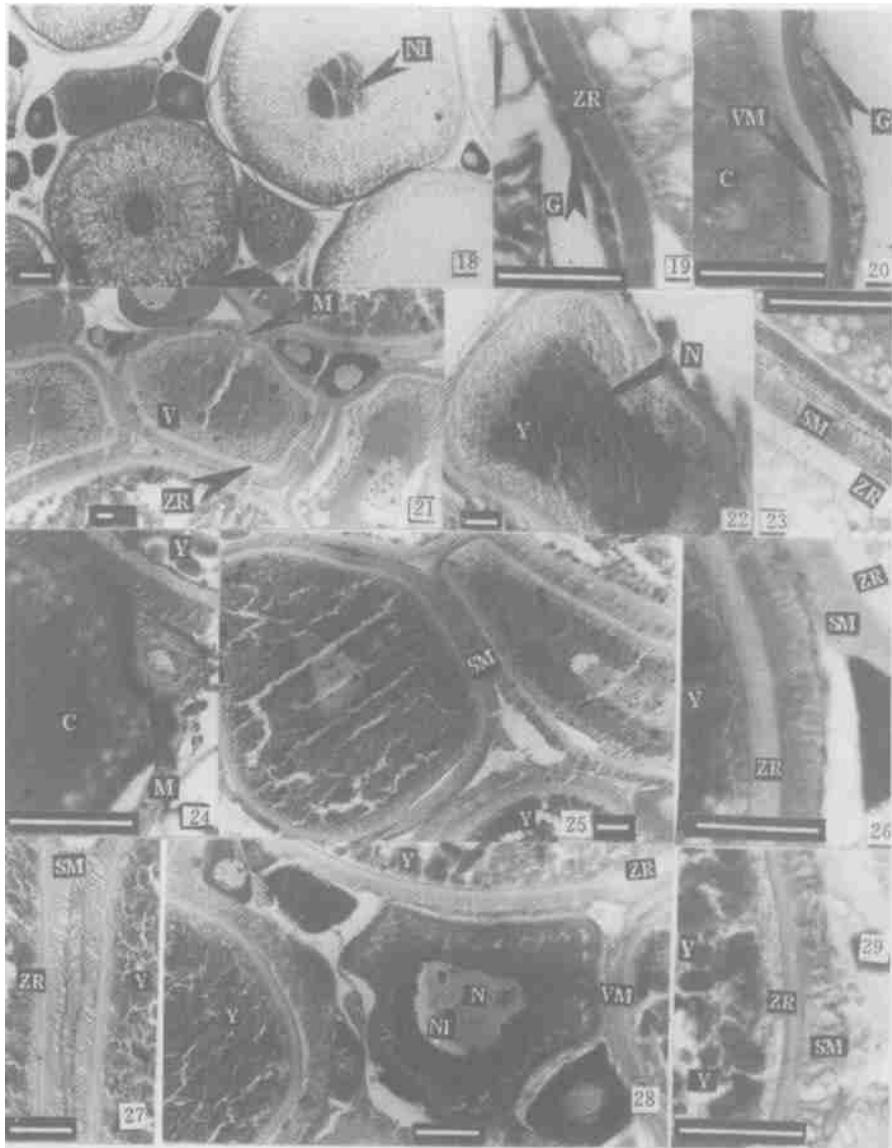
图版 I

1. I 期精巢 2. II 期精巢 3. III 期精巢 4. IV 期精巢 5. V 期精巢 6. VI 期精巢 7. I 期卵巢中的卵原细胞
8. I 期卵巢: 卵母细胞进入小生长期 9. II 期早期卵巢: 示环核圈
1. The testis in the stage I 2. The testis in the stage II 3. The testis in the stage III 4. The testis in the stage IV
5. The testis in the stage V 6. The testis in the stage VI 7. The oogonia of the ovary in the stage I 8. The ovary in the
stage I , a few of oocytes in phase 1 began to grow 9. The ovary in the early stage II , oocytes with a transparent layer
surrounded the nucleus



图版 II

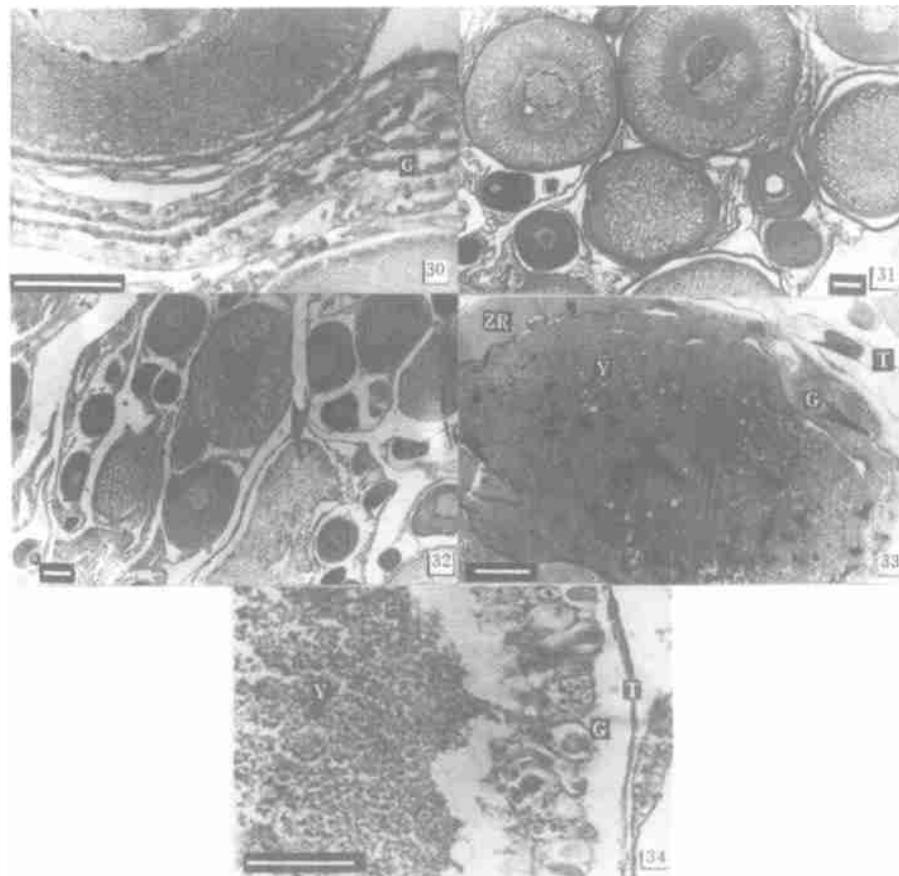
10. II 期卵巢: 卵巢已分叶 11. 第 2 时相晚期卵母细胞: 示卵黄核在皮质层开始分解 12. 第 2 时相晚期卵母细胞: 示卵黄核颗粒已在皮质层形成环 13. 第 2 时相晚期卵母细胞: 示卵黄核和细胞核 14. 第 2 时相晚期卵母细胞: 示核仁排出物 15. 第 3 时相早期卵母细胞: 示在皮质层出现液泡 16. 第 3 时相中期卵母细胞: 液泡已移向细胞质中部, 细胞核继续有核仁物质释放 17. 第 3 时相中期卵母细胞: 液泡已充满整个细胞质, 核仁分布于核周
10. The ovary in the stage II, the ovary separated into lobules 11. The ovary of late phase 2, the yolk nucleus broke up in the outer cortex 12. The oocyte in the late phase 2, the yolk granules had a ring in the outer cortex 13. The oocyte in the late phase 2, the yolk nucleus and nucleus 14. The oocyte of the late phase 2, some nucleoli extruded into the ooplasm 15. The oocyte of early phase 3, the vesicles appeared peripherally 16. The oocyte of the middle phase 3, the vesicles extended to the middle cytoplasm, a few nucleoli extruded into the ooplasm 17. The oocyte of the middle phase 3, the vesicles filled the whole cytoplasm, the nucleoli near nuclear membrane



图版 III

18. 第3时相晚期卵母细胞:核周开始出现卵黄颗粒,核仁分散布于细胞核中,多达数十个
 19. 示3时相晚期卵母细胞膜的放射带增厚
 20. 示6时相晚期卵母细胞膜、颗粒细胞肥大、细胞膜明显核增大
 21. 第4时相早期卵母细胞:卵黄颗粒向细胞质周围扩散
 22. 第4时相早期卵母细胞
 23. 第4时相早期卵膜
 24. 第4时相早期受精孔
 25. 第4时相中期卵巢:卵黄颗粒已布满除皮质层外的所有细胞质
 26. 示第4时相中期卵母细胞卵膜
 27. 第4时相后期卵母细胞卵膜
 28. IV期晚期卵巢中的3时相早期卵细胞
 29. 第5时相卵母细胞卵膜

18. The oocyte of late phase 3: the yolk granules appeared near nucleus, the nucleoli, more than 10, were decentrized into the nucleus 19. The oocyte of late phase 3, zona radiata became thicker 20. The vitelline membrane of phase 6, granulosa cells hypertrophy, cell membrane obvious 21. The oocyte of early phase 4, the yolk granules extended into peripherally 22. The oocytes of early phase 4 23. The vitelline membrane of oocyte in the early phase 4 24. The micropyle of oocyte in the early phase 4 25. The oocyte in the middle phase 4, the yolk granules filled the whole cytoplasm except for a narrow rim 26. The vitelline membrane of oocyte in the middle phase 4 27. The vitelline membrane of oocyte in the late phase 4 28. The ovary of later stage 4, there were some oocytes in the early phase 3 29. The vitelline membrane of oocyte in phase 5



图版 IV

30. 示已排卵的空滤泡, 颗粒细胞肥大 31. VI期卵巢: 具有大量3时相卵细胞 32. 示正在吸收的卵细胞 33. 示正在吸收的卵细胞 34. 示正在吸收卵黄的颗粒细胞

30. The empty follicle and granulosa cells hypertrophy 31. The ovary of the late stage VI, there were many oocytes in phase

32. Degenerate follicle 33. Degenerate follicle 34. The yolk granules absorbed by the hypertrophic granulosa cells

英文缩写说明:

ps: 初级精母细胞 sg: 精原细胞 sp: 精子 ss: 精母细胞 st: 精子细胞 C: 细胞质 G: 颗粒细胞 M: 受精孔 N: 细胞核 NI: 核仁 OO: 卵原细胞 SM: 次级卵膜 T: 鞘膜细胞 V: 液泡 VM: 卵膜 Y: 卵黄 YN: 卵黄核 ZR: 放射带

比例棒= 50 μ m

Explanation to abbreviation:

Ps: Primary spermatocytes sg: Spermatogonia sp: Spermatzoa ss: Secondary spermatocytes st: Spermatids C: Cytoplasm G: Granulosa cells M: Micropyle N: Nucleus NI: nucleolus OO: Oogonia SM: Secondary membrane T: Thecal cell V: Vesicles VM: Vitelline membrane Y: Yolk YN: Yolk nucleus ZR: Zona radiata

Scale bar= 50 μ m