

雌核发育银鲫的受精生物学研究 ——天然雌核发育银鲫繁殖方式的讨论 *

葛 伟 单仕新 蒋一珪 * *

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

提 要

本文研究了同源雌核发育银鲫精子在 4 种类型的雌核发育银鲫卵中的发育特征。初步揭示了天然雌核发育银鲫根据精子的来源不同而分别具有二种不同的繁殖方式, 对其在维持雌核发育银鲫种群生存, 促使克隆分化等方面的独特的生物学意义进行了讨论。

关键词 雌核发育, 受精, 银鲫

迄今为止, 众多的细胞学研究揭示了雌核发育银鲫的受精生物学过程。目前一般认为, 无论同源的或异源的, 近缘的或远缘的精子, 进入银鲫卵后均保持致密的状态, 不能起动发育成雄性原核。卵裂后, 精核随机进入一分裂球中, 仍以固缩的状态存在于子核旁, 在整个卵裂过程中, 精核与纺锤丝没有任何联系^[4,5,7,8]。

在开展雌核发育银鲫受精机理研究的基础上, 我们发现, 同源的(方正)银鲫精子和异源精子(红鲤、普通鲫等)虽然在银鲫卵中均不能发育成雄性原核, 但两者的细胞学行为存在着很大的差异。这种差异可能反映了银鲫天然雌核发育的某些重要特点。为此, 我们自 1987 年以来, 对同源(方正)银鲫精子在雌核发育银鲫卵中的发育行为进行了深入研究, 为进一步探讨银鲫雌核发育机理提供了重要的资料和线索。

材 料 和 方 法

(一) 材料

方正银鲫(取自黑龙江省方正县)、A 系、D 系(方正)银鲫(朱蓝菲提供)、高背型异育银鲫(陈本德提供), 雄性(方正)银鲫(取自黑龙江省方正县以及本所试验场)。

(二) 方法

1. (方正)银鲫雄鱼的鉴定 为了避免与两性融合发育的鲫鱼混淆, 我们对(方正)银

* 本研究获国家自然科学基金资助(3860590)。

** 魏丽华同志参加部分工作。

1988 年 8 月 12 日收到。

鲫雄鱼进行了严格的鉴定。根据已有的研究结果，两性融合型鱼卵与(方正)银鲫精子结合的杂种胚胎均不能成活^[1]。我们通过观察雌性红鲤与实验用雄鱼杂交的胚胎发育结果，可以准确无误地将(方正)银鲫雄鱼与两性融合生殖的雄性鲫鱼区分开来。

2. 标本的制备 采用人工催产、干法授精。精卵混匀后均匀洒在水中的筛绢上，定期取材，用 Bouin 液固定。连续石蜡切片，切片厚 $10\mu\text{m}$ 。H. E 染色。

(三) 实验组合

1. 方正银鲫(取自方正县) $\text{♀} \times \text{银鲫♂(1)}$ (1987年4月29日，水温 18°C)；
2. A系(方正)银鲫 $\text{♀} \times \text{银鲫♂(2)}$ (1988年4月16日，水温 18°C)；
3. D系(方正)银鲫 $\text{♀} \times \text{银鲫♂(2)}$ (1988年4月16日，水温 18°C)；
4. 高背型异育银鲫 $\text{♀} \times \text{银鲫♂(3)}$ (1988年4月24日，水温 20°C)。

结 果

本实验结果表明，同源雌核发育银鲫精子和异源两性融合鱼类精子在雌核发育银鲫卵中具有不同的发育行为特征。异源精子至少在第二次卵裂前仍保持高度致密状态(图版 I:1)。至今未见有关异源精子在银鲫卵中解凝发育的报道。同源银鲫精子进入银鲫卵后则陆续起动发育，并且在方正银鲫(取自原产地)、A系(方正)银鲫、D系(方正)银鲫和异育银鲫等各种类型雌核发育银鲫卵中表现出基本相似的发育过程。

(一) 原核期精核的行为特征

银鲫精子进入雌核发育银鲫卵后，刺激卵子排放极体，完成成熟分裂，并进而形成雌性原核。在雌性原核发育期间，精核陆续起动发育，体积明显增大，结构逐渐疏松，进入解凝状态。解凝精核均位于雌性原核旁，并逐渐向雌性原核靠近，最终与雌性原核接合(图版 I:2—3)。雌雄核在体积与着色性方面相差甚远，表明精核的发育程度和发育速度均落后于雌性原核。

(二) 卵裂期精核的行为特征

1. 雌性原核核膜破裂后 雌核染色体散布在纺锤体中部。解凝精核大多与雌核染色体混合在一起。由于精核发育不完全，其染色体相对聚集成团，故仍可将雌雄染色体区分开来(图版 I:4)。

2. 卵裂中期 雌核染色体集中在赤道板位置，解凝精核多数与雌核染色体共处于核板上(图版 I:5—6)。随着发育的进程，解凝精核有进一步发育成雄性原核的趋势。有些精核内逐渐可见清晰的染色体颗粒，并有新的核膜形成(图版 I:7)。

3. 卵裂后期 受精卵进入第一次卵裂后期，雌核染色单体分离并移向两极。解凝精核则落在雌核染色体后面，滞留在赤道板位置(图版 I:8)。

4. 卵裂末期 雌核染色体到达两极后形成子核。部分解凝精核在赤道板位置进一步松散，进而初步发育成有膜的雄性原核，核内染色体颗粒清晰可见(图版 I:9—10)。在纺

锤丝的作用下,精核可向两极伸展,表明其与纺锤丝之间存在着一定的联系(图版 I:11)。

讨 论

在正常受精过程中,精子的行为包括入卵(Penetration)、精核解凝(Decondensation)、原核形成(Formation of pronucleus)以及与雌性原核融合(Fusion of female pronuclei)^[1]。精核解凝是精核活化形成雄性原核的先决步骤。

解凝活化的精核与固缩的精核在雌核发育银鲫卵中的行为是不同的。固缩的精核在卵裂期间随机地位于卵裂纺锤体周围的某一不确定位置。解凝精核在原核期即与卵原核接合,卵裂期则大多与雌核染色体密切接触,且与纺锤丝之间有着一定的联系^[4,7,8,12]。

根据我们的实验结果,在种内自繁情况下,(方正)银鲫精子在雌核发育卵子中可以解凝,并可以与卵核接合。其发育行为类似于转性异育银鲫精子在银鲫卵中的发育,但发育的起动时间似乎略晚些,发育程度也略低些。^[12]这一结果与周嘉申等报道的观察结果有异^[4]。

银鲫精子在不同品系银鲫卵中的发育情况基本一致,表明不同品系银鲫在雌核发育调控方面具有相同的生理机制,品系的分化并未影响到雌核发育过程。

综合目前我们所掌握的资料,可以看出,在种间杂交和种内自繁情况下,银鲫分别表现出二种不同的受精细胞学过程。在种间杂交中,异源精子在银鲫卵中不能启动发育,精核高度固缩(图版 I:1),从而呈现出典型的雌核发育过程。而在种内自繁情况下,同源精子则可以解凝,并能与卵核接合。但这种解凝精核不能进一步充分发育转化为雄性原核。可以认为这是一种介于典型的雌核发育和两性融合生殖之间的中间类型。

据报道,自然界银鲫可以利用同地共居的(Sympatric)近缘甚至远缘两性鱼的雄鱼繁殖后代,然而却能保持其种的特征的相对稳定。^[9]在这种情况下,雌核发育银鲫集二种繁殖方式于一身具有重要的生物学意义。一方面,雌核发育银鲫通过抑制异源精子的发育,在细胞学水平上阻止了异源遗传物质的参入,避免种间杂种的产生。这一机制使得雌核发育银鲫利用异源雄鱼繁衍后代的同时,可以有效地维持其物种的自身稳定。另一方面,在种内自繁情况下,银鲫后代中可以产生一定比例的雄鱼,其精子在雌核发育银鲫卵中可部分程度地进入发育状态(解凝),并与卵核接合。这是一种既类似于传统的典型雌核发育(Gynogenesis)过程,又类似于两性融合(Amphimixis)过程的独特的中间发育类型。这一机制既保证了雌核发育银鲫种群各克隆(品系)的相对独立和稳定,又可以实现种群克隆间有限的有性遗传交换。这对于促使克隆的进一步分化,维持和增强雌核发育种的生存竞争能力,防止物种退化具有重要意义。银鲫种群中产生的少量雄鱼在沟通种群各克隆间的遗传交流方面起着某种桥梁作用。

考虑到上述银鲫的二种繁殖方式,有二种现象值得我们注意。首先,根据现有的资料(部分未发表),我们发现,精核参与银鲫早期发育的程度与银鲫子代中的雄鱼比例之间似乎存在着一定的相关性。这两种现象之间是否存在某种必然的联系,目前还不清楚,这是一个值得深入探讨的问题。其次,在银鲫的染色体研究方面,至今已有大量报道,然而各结果间差异颇大。^[1,2,3,6,13,14]这种差异可能是技术方法问题导致的,也可能反映了银

鲫的物种特征。同源精核部分参与发育，从而导致少量染色体的随机参入可能是产生这种现象的原因之一。

参 考 文 献

- [1] 王蕊芳等, 1988。不同地理区域鲫鱼染色体银染色核仁组织者的比较研究。动物学研究, **9**: 165—169。
- [2] 沈俊宝等, 1983。黑龙江主要水域鲫鱼倍性及其地理分布 (I)。水产学报, **7**: 87—94。
- [3] 沈俊宝等, 1983。黑龙江一种银鲫(方正银鲫)群体三倍雄鱼的核型研究。遗传学报, **10**: 133—136。
- [4] 周嘉申等, 1983。黑龙江方正银鲫雌核发育的细胞学初步探讨。动物学报, **29**: 11—16。
- [5] 杨兴棋译(小林弘原著), 1978。鲫鱼的分类以及银鲫中所见到雌核发育的细胞遗传学研究。淡水渔业, **1981** (1): 36—40。
- [6] 詹瑞光, 1982。滇池两种类型鲫鱼的性染色体和 C-带核型研究。遗传学报, **9**: 32—39。
- [7] 俞豪祥, 1982。银鲫雌核发育的细胞学观察。水生生物学集刊, **7**(4): 481—487。
- [8] 崔悦礼等, 1981。滇池高背型鲫鱼雌核发育的研究。云南大学学报(自然科学版: 生物专辑), (2): 74—79。
- [9] 蒋一珪等, 1982。异源精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应。水生生物学集刊, **8**(1): 1—13。
- [10] 葛伟等, 1985。银鲫精子在两性融合生殖鱼类卵质中的受精特征。水生生物学报, **9**(2): 111—116。
- [11] 葛伟等, 1985。雌核发育银鲫卵抑制异源精子原核化的作用模式初探。水生生物学报, **9**(3): 203—208。
- [12] 葛伟等, 1990。人工转性异育银鲫精子在两性融合型和雌核发育型卵质中的发育特征及其应用意义。水生生物学报, **14**(2): 108—113。
- [13] 小林弘(Kobayashi, H.)等, 1972。アムール水系 Silver Crucian Carp (*Carassius auratus gibelio*) の染色體について。動物學雑誌, **81**: 320—321。
- [14] Sofradzija, A. et al., 1978. chromosome set of *Carassius Carassius* and *Carassius auratus gibelio*. ASFA 10: 58.

FERTILIZATION BIOLOGY OF GYNOGENETIC CRUCIAN CARP (*CARASSIUS AURATUS GIBELIO*), WITH A DISCUSSION ON THE REPRODUCTIVE MODES OF THE NATURALLY GYNOGENETIC CRUCIAN CARP

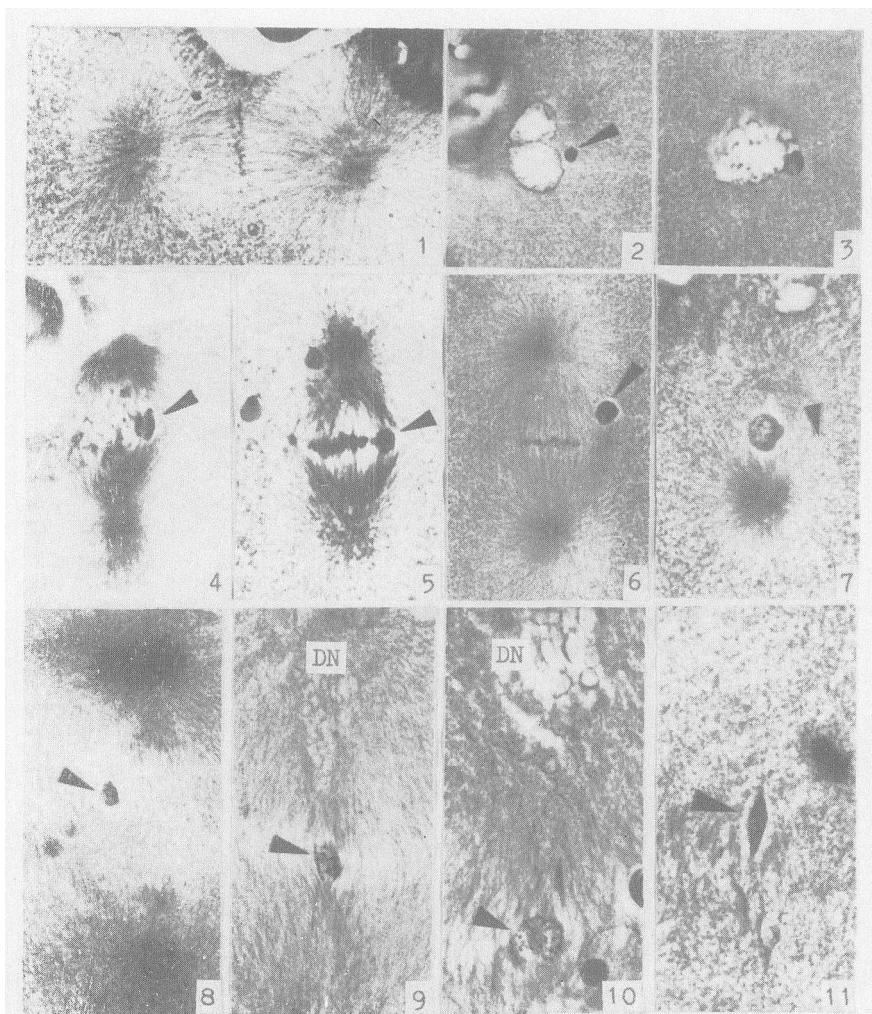
Ge Wei Shan Shixin and Jiang Yigui

(Institute of Hydrobiology, Academia Sinica, Wuhan 430072)

Abstract

The present paper describes the developmental characteristics of the sperm nucleus from homologous gynogenetic crucian carp in the fertilized eggs of four types of gynogenetic crucian carp. It was preliminarily revealed that the naturally gynogenetic crucian carp assumes two different kinds of reproductive modes, depending on the sperm sources. The heterologous sperm nucleus remains compact after entering the gynogenetic egg. However, the homologous one shows activation and even partially transforms into male pronucleus. The peculiar biological significance of this phenomenon in maintaining population survival and causing clonal differentiation of gynogenetic crucian carp is discussed.

Key words Gynogenesis, Fertilization, Crucian carp *Carassius auratus gibelio*



1.典型的雌核发育图像(银鲫♀×红鲤♂)。箭头所示为固缩的精核。 $\times 800$; 2. 银鲫♀×银鲫♂, 原核期。精核(箭头)体积增大, 位于雌性原核旁。 $\times 800$; 3.解凝精核与雌性原核接合(箭头) $\times 800$; 4.雌性原核破裂, 箭头所示为解凝精核。 $\times 800$; 5—6.卵裂中期, 解凝精核(箭头)处于或接近核板位置。 $\times 800$; 7.部分精核可初步原核化(箭头)。 $\times 800$; 8.后期、雌核染色体移向两极, 而解凝精核则仍位于核板位置(箭头)。(DN: 子核)。 $\times 800$; 9—10.末期、随着精核的进一步发育, 精核染色体颗粒清晰可见(箭头)(DN: 子核)。 $\times 800$; 11.某些精核在纺锤体纤维作用下向两极伸长(箭头) $\times 800$

1. Typical figure of gynogenesis (gynog, crucian carp ♀ × common carp ♂), with the arrow showing the condensed sperm nucleus at the metaphase; $\times 800$; 2. Pronuclear stage in gynog. crucian carp ♀ × gynog. crucian carp ♂, with the arrow indicating the swollen sperm nucleus beside the female pronucleus. $\times 800$; 3. Association of decondensed sperm nucleus (arrow) and female pronucleus, $\times 800$; 4. Breakdown of the female pronucleus, with the arrow showing the decondensed sperm nucleus (arrow), $\times 800$; 5—6. Metaphase of the first cleavage. The decondensed sperm nucleus (arrow) was located at or close to the nuclear plate, $\times 800$; 7. Some of the sperm nuclei were partially transformed into male pronuclei (arrow), $\times 800$; 8. Anaphase. The female chromosomes migrated to the poles, but the decondensed sperm nucleus (arrow) remained at the nuclear plate. $\times 800$; 9—10. Telophase. With the further development of sperm nucleus, the sperm chromosomal particles could be clearly observed. (arrow) (DN: daughter nucleus) $\times 800$; 11. Some of the sperm nuclei elongated under the action of spindle fibres. $\times 800$