

尼罗罗非鱼性腺发育的研究*

刘 篓 刘国安 陈淑群 刘楚吾

(湖南师范学院生物系)

提 要

湖南地区生长于池塘环境的尼罗罗非鱼 (*Tilapia nilotica*)，性成熟日龄是 110—130 天，雄性比雌性普遍早熟 20 天。精细胞的发生能够完成由精原细胞到精子的全部发育过程，同样，卵细胞的发生也能完成由卵原细胞到卵子的全部发育过程。初级卵母细胞处于 III 时相阶段时，可由包被卵周的滤泡细胞分泌产生放射膜，但放射膜不在动物性极形成受精孔，也无精孔细胞的分化，证实尼罗罗非鱼是属于非受精孔受精类型。初级卵母细胞由 III 时相发育到 IV 时相是非同步性的，产后卵巢的组织学结构为第 IV 期，卵巢系数在繁殖季节可出现三次高峰，证实尼罗罗非鱼是属于多次产卵类型。通过对精巢组织学的研究，发现尼罗罗非鱼的第 I 期精巢是自然两性嵌合体。

我国先后从国外引进三种罗非鱼 (*Tilapia*)：莫桑比克罗非鱼 (*T. mossambica*)、加利略罗非鱼 (*T. galilea*) 和尼罗罗非鱼 (*T. nilotica*)。通过养殖生产实践证实，这些鱼类都能在我国南方各省的池塘进行养殖，而且有明显的增产效果，其中尤以尼罗罗非鱼的生长速度快、个体大、增产效果更为突出。二十多年来，我国对于罗非鱼的池塘养殖技术已经积累了较为丰富的经验和资料，然而对于这些鱼类性腺发育的基本规律却未作过系统的研究，国外也没有这方面的详细报道。我们选用了尼罗罗非鱼作为研究对象，从 1979 年 6 月到 1981 年 6 月进行了较为系统的生殖细胞生长发育和成熟的组织学、细胞学研究，根据我们已经取得的实验结果证实，这种鱼类的生殖规律和卵母细胞的细胞形态学特征与四大家鱼（草、青、鲢、鳙，下同）有明显的不同。本文的实验结果和提出的问题，将为尼罗罗非鱼的池塘繁殖和饲养技术提供理论依据。

材 料 和 方 法

1979 年 6 月由国家水产总局珠江水产研究所提供的当年第一批孵出的尼罗罗非鱼苗 1000 尾，放在一个约一亩面积的池塘饲养，饲养方法以改良水质繁殖浮游生物为主，同时适量投喂人工饵料（麦麸、糠饼）。每隔 15 天随机抽样检查，每次抽样 15—20 尾，进行生长测定，在被测定的鱼中解剖雄性、雌性各 1—3 尾，取整体或部分卵巢和精巢。解剖材料的连续程序跨三个年份（1979 年 6 月—1981 年 6 月），共得标本 248 尾（表 1），其中雌

* 本文承珠江水产研究所提供尼罗罗非鱼苗和长沙市岳麓渔场提供实验鱼池，均此表示感谢；刘国安同志系湖南省水产研究所来我系进修人员，是主要研究者之一。

编辑部收到稿件日期：1981 年 9 月 8 日。

表 1 尼罗罗非鱼性腺发育解剖材料基本情况

Table 1 The basic state of the developing gonads of *Tilapia nilotica*

取材时间 年 月		第一次性周期的个体				达到性成熟以后的个体			
		♀		♂		♀		♂	
		尾数	体重(克)	尾数	体重(克)	尾数	体重(克)	尾数	体重(克)
1979	6—9	72	1.4—199	73	1.4—209				
	10—12					25	144—185	25	149—218
1980	1—6					4	189—220	4	201—250
	6—9	10	6.8—162	14	6.8—173				
	8—9					2	330—331	2	340—395
	12					2	121—177	1	178
1981	1—6					9	142—304	5	178—330
合计		82		87		42		37	

性 124 尾, 雄性 124 尾, 对每尾鱼的性腺进行了组织学切片。这些标本中有 85% 是 1979 年 5 月起始生长发育的个体, 15% 是这些个体繁殖的第一代。卵巢和精巢用波氏液固定, H. E. 染色, 部分材料作了显微摄影。

实验结果

(一) 生殖细胞发育的特点和生殖腺的分期

经过实验研究, 我们发现尼罗罗非鱼的卵母细胞某些形态特征, 特别是膜系附属结构与鲤科鱼类(草、青)显然不同^[2,3]; 同时也发现这种鱼类生殖细胞生长发育的周期也与我国的四大家鱼不是同一类型^[1,4]。然而就性腺的组织学成分以及由一个停止有丝分裂的卵原细胞经历生长、成熟达到受精水平的卵子, 或是由一个停止有丝分裂的卵原细胞完成生长期后未进入成熟期而趋向生理死亡的退化卵等组织学原理和生殖细胞演变的程序来看, 基本上是同青、草鱼相似的。因此, 仍然采用了过去对青鱼性腺发育分期的方法来研究尼罗罗非鱼生殖细胞和生殖腺发育阶段的分期^[3]。

1. 根据细胞形态特征对生殖细胞的分期

(1) 卵细胞生长发育过程时相的划分

根据尼罗罗非鱼卵细胞在生长发育过程中的细胞形态学特征, 可以划分为 6 个时相。表 2 是用以说明各时相的特征和彼此间的关系的。

根据表 2 的实验结果对照过去已经研究过的草、青鱼卵细胞生长发育过程的事实^[2,3], 发现尼罗罗非鱼的卵细胞在生长发育过程中具有如下的特点: 1) 从 I 时相到 III 时相卵径增长低于草、青鱼相应时相的卵径(5—400 微米), 然而 IV 时相的最终卵径超过草、青鱼最终卵径(900—1100 微米)三分之一以上; 2) 由 II—III 时相和 III 时相的卵核中存在明

表 2 尼罗罗非鱼各时相卵母细胞的形态学特征

Table 2 The morphological characters of oocytes of various phase in *T. nilotica*

特征	时 相	卵原细胞	初级卵母细胞			成熟卵细胞	退化卵细胞
		增殖期	生长期			成熟期	退化期
		有丝分裂	小生长	大生长		减数分裂	生理死亡
		I 时相	II 时相	III 时相	IV 时相	V 时相	VI 时相
卵形	圆形	圆形	圆形	圆→椭圆	椭圆	不规则	
卵径(微米)	8—17	17—170	170—350	350—1600	1600—1700	溃 散	
核径(微米)	5—11	14—55	60—110	110—160	核膜消失	核溃散	
正中切面核仁平均数	1—2	3—20	25—65	20—40	消 失	消 失	
滤泡细胞层数	分化过程	1	2	2	脱离卵体	肥 大	
放射膜	无	无	开始形成	明显形成	脱离卵体	增 厚	
卵黄粒	无	无	出 现	充 塞	存 在	液 化	
精孔细胞和受精孔	无	无	无	无	无	无	

显的灯刷染色体(图版 I:7), 草、青鱼相应时相的卵核中看不到这种结构; 3) III 时相的放射膜不在动物性极形成受精孔, 滤泡细胞也不分化产生精孔细胞, 草、青鱼 III 时相卵细胞具有明显的受精孔和精孔细胞; 4) 由 III 时相到 IV 时相是非同步性的, 草、青鱼由 III 时相到 IV 时相是同步性的; 5) 在池塘环境条件下(水温 22—35℃), 能自动完成由 IV—V 时相的成熟排卵过程, 而草、青鱼必须经过人工催产才能完成这个过程。

(2) 精细胞生长发育过程的分期

精细胞在其各个发育阶段不象卵细胞那样出现明显的体积和膜系附属结构复杂的形态学变化, 因此没有必要划分时相, 直接按其发育程序的名字称呼就可反映出发育阶段。由精原细胞到精子的发育程序是: 精原细胞→初级精母细胞→次级精母细胞→精子细胞→精子。

2. 根据组织学成分对生殖腺的分期

(1) 卵巢的组织学分期

雌性尼罗罗非鱼卵巢中卵细胞的发育程序可由卵原细胞(I 时相)经过生长期(II、III、IV 时相)后, 能自动完成成熟期(V 时相), 或不进入成熟期而趋向生理死亡(VI 时相)。根据这些事实, 其卵巢的组织学分期也可相应地分为 6 个时期。为了简明起见, 现用表 3 加以说明。

通过表 3 组织学分期的研究, 可以为大体解剖用肉眼分期提供内外对应的依据。雌性尼罗罗非鱼的卵巢与我国四大家鱼雌性卵巢有相似之处, 都是左右成对位于体中线两侧和鳔的腹面。然而尼罗罗非鱼的卵巢膜(生殖上皮)却是独立存在, 仅由系膜悬挂于腹腔背壁, 而四大家鱼的卵巢膜(生殖上皮)则是与体腔腹膜相延续的^[2,3]。在第一次性周期内, 用肉眼观察, 第 I 期卵巢象两根蛛丝, 白色, 由前向后在生殖孔处汇合成一个长的“V”字形, 不易辨别雌雄, 也不能作一般的称量, 因此不能计算卵巢系数(表 5)。第 II 期卵巢细如发丝, 白色, 仍不能辨别雌雄, 也不便称量, 但在其背面可隐约见到一条纵走的血管。第 III 期卵巢, 体积显著增大, 圆扁, 呈肉色, 透过卵巢膜可见到微细的卵粒, 背面纵向血管较第 II 期更为明显, 卵巢成熟系数 0.21—0.57%。第 IV 期卵巢, 体积更加增大, 圆筒状,

表 3 尼罗罗非鱼的卵巢组织学分期

Table 3 Stages of the ovarian development of *T. nilotica* based on histology

分 期	组织 学 成 分						周期 运 转 情 况	
	时 相						第一次性周期	达到性成熟以后
	I	II	III	IV	V	VI		
I	I						终生出现一次	不再出现
II	I	II					由第 I 期发展而来，终生出现一次	不再出现
III	I	II	III				由第 II 期发展而来，终生出现一次	不再出现
IV	IV ⁺	I	II	III	IV ⁺		由第 III 期发展而来	生殖季节
	IV ⁺⁺	I	II	III	IV ⁺	IV ⁺⁺	由第 IV ⁺ 发展而来	生殖季节
	IV ⁺⁺⁺	I	II	III	IV ⁺	IV ⁺⁺	由第 IV ⁺⁺ 发展而来	生殖季节
V	I	II	III	IV ⁺	IV ⁺⁺		由第 IV ⁺⁺⁺ 发展而来	生殖季节
VI	I	II	III	IV ⁺	IV ⁺⁺		自然退化	温室(泉)越冬，非生殖季节

呈浅黄色，背面纵走血管粗大且有分枝伸展到卵巢其他部位，卵巢成熟系数 0.7—5.1% (表 5)。第 V 期卵巢，只能在雌雄交配产卵时或经过人工催产后得到，呈浅黄色，卵子游离，由于卵巢吸水膨胀，卵巢的重量可以增长一倍；因此这样的卵巢重量与体重的比率不能视为真正的卵巢系数。第 VI 期卵巢，在温室越冬非生殖季节出现 (表 6)，与第 IV 期相比，体积稍有缩小，颜色浅黄暗淡，卵巢表面有少数灰白色斑点，这就是趋向生理死亡的退化卵。卵巢系数 2.01—4.61%。

(2) 精巢的组织学分期

由精原细胞到精子形成只有 5 个发育阶段，在温室越冬非生殖季节由于精细小管的管腔和壶腹中的精子经历一定时间后就会衰老，趋向生理死亡，因此精巢也可按组织学成分划分为 6 个时期 (表 4)。

用肉眼对精巢进行分期是不容易做到准确无误的，因为第 I 期和第 II 期精巢在外观上并无显著不同的标志，不易区别雌雄，也不能作一般称量。第 III 期精巢，体积增大，片带状，呈半透明肉白色，精巢系数 0.13—0.14%。第 IV 期精巢，肉色，体积稍有增大，在精巢的背面能看到纵行血管，精巢系数 0.14—0.24%。第 V 期精巢，肉色，体积显著增大，血管粗大且有分枝，精巢系数 0.48—1.49% (表 6)，轻压腹部，可以挤出粘稠无色精液，在显微镜下观察，可看到自由活动的精子。第 VI 期，肉色，与第 V 期相比，体积明显缩小，精巢系数 0.50—0.65%。

(3) 两性嵌合体

我们在研究尼罗罗非鱼第一次性周期内生殖细胞生长发育过程中，发现雄性个体的第 I 期精巢几乎都是两性嵌合体，既有大量的正在进行有丝分裂的精原细胞，也有一定比例的卵原细胞 (图版 II:10)。当前在国内外引人注意的所谓罗非鱼性反转的实验研究^[5,6,8]，自然两性嵌合体的存在，可能就是性反转的基本依据。我们曾对草鱼和青鱼的性

表 4 尼罗罗非鱼精巢的组织学分期

Table 4 The stages of the testicular development of *T. nilotica* based on histology

分 期	组织学成分						周期运转情况	
	发育阶段						第一次性周期内	达到性成熟以后
	精原细胞	初级精母细胞	次级精母细胞	精子细胞	精子	衰老精子		
I	○						终生出现一次	不再出现
II	○ 形成小管						终生出现一次	不再出现
III	○	○					终生出现一次	不再出现
IV	○	○	○	○			由第 III 期发展而来	生殖季节
V	○	○	○	○	○		由第 IV 期发展而来	生殖季节
VI	○	○	○	○		○	自然交配排精后或自然退化	生殖季节或非生殖季节

○：表示有纵向指示发育阶段的细胞。

腺发育进行过研究^[2,3]，都未看到两性嵌合体的存在。

(二) 第一次性周期内性腺的发育程序

第一次性周期是指从受精卵开始到个体达到性成熟。在我国现行的养殖鱼类当中，尼罗罗非鱼是一种最早熟的鱼类，因此，个体在生长发育过程中达到性成熟所需的时间是以日为单位。雌性是 120—130 日；雄性是 100—110 日。

表 5 尼罗罗非鱼第一次性周期内卵巢发育情况

Table 5 The state of the ovarian development during the first sexual cycle of *T. nilotica*

编 号	时 间	生 长		发 育		日 龄	组织学分期					备 注
		体 长 (厘米)	体 重 (克)	卵 巢 重 量 (克)	卵 巢 系 数 (%)		I	II	III	IV	V	
5	1979.6.13	3.7	1.8			30	I					
23	1979.6.27	5.1	4.2			44	I	II				
41	1979.7.13	11.0	56.0	0.3	0.53	60	I	II	III			
62	1979.7.27	10.2	47.0	0.1	0.21	74	I	II				
83	1979.8.13	14.0	123.0	0.7	0.57	91	I	II	III			
94	1979.8.27	13.5	89.0	0.7	0.78	105	I	II	III	IV+		
110	1979.9.13	14.5	143.0	1.0	0.70	122	I	II	III	IV++		
130	1979.9.27	13.5	133.5	2.4	1.80	136	I	II	III	IV++		
131	1979.9.27	15.5	156.0	4.4	2.82	136	I	II	III	IV+++		
128	1979.9.27	16.0	180.0	7.0	3.88	136	I	II	III	IV+++		
144	1979.10.7	15.7	140.0	2.0	1.40	146	I	II	III	IV+		人工催产，产卵后
145	1979.10.9	15.9	142.0	3.5	2.46	148	I	II	III	IV++		同上
151	1979.10.13	16.0	145.0	7.5	5.17	152	I	II	III	IV+++		
157	1979.10.13	15.2	140.0	2.5	1.78	152	I	II	III	IV++		自然交配，产卵后

1. 卵巢的发育程序

从 30 日龄到 152 日龄的雌性标本中选了 14 号列在表 5, 用来分析卵巢发育与日龄之间的关系。

30 日龄的卵巢处于第 I 期(图版 I:1), 卵原细胞集成卵索填充于卵巢腔中, 但此期的卵巢尚有未被卵原细胞充塞的空隙, 有待卵原细胞进行有丝分裂增加卵原细胞的数量来填充。卵索中卵原细胞的细胞核显得非常活跃, 可以看到有丝分裂的各种图象。40 日龄的卵巢, 其中部分卵原细胞的胞核呈静止状态, 说明已无分生能力, 即将向初级卵母细胞过渡。

40—60 日龄的卵巢处于第 II 期(图版 I:2)。60—90 日龄的卵巢处于第 III 期(图版 I:3)。100 日龄进入第 IV 期, 120—130 日龄达到成熟高峰(图版 I:6), 可与雄性进行自然交配产卵。

综合表 5 的资料, 概括说明尼罗罗非鱼卵巢的发育与日龄的关系(图 1)。

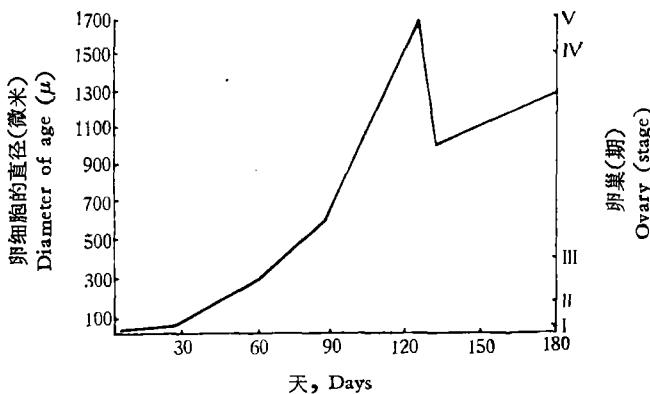


图 1 尼罗罗非鱼卵巢的发育与日龄的关系

Fig. 1 The relation between age and ovarian development of *T. nilotica*

2. 精巢的发育程序

从 30 日龄到 152 日龄的雄性标本中选用了 13 号列在表 6, 用来分析精巢发育与日龄之间的关系。

30 日龄的精巢处于第 I 期(图版 II:10), 精原细胞无定向地分散在精巢之中。40—50 日龄的精巢处于第 II 期(图版 II:12), 精原细胞集中排列形成曲精小管, 但无管腔。50—60 日龄的精巢处于第 III 期(图版 II:13), 曲精小管由精原细胞和初级精母细胞组成, 并已出现管腔。70—80 日龄的精巢处于第 IV 期(图版 II:14), 曲精小管由精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞和精子细胞组成, 曲精小管的管壁由精原细胞构成, 其他各个发育阶段的细胞都是成簇成堆地形成一个细胞集团。90—100 日龄的精巢进入第 V 期, 100—110 日龄达到成熟高峰(图版 II:15), 此时曲精小管的管腔和壶腹中储有大量的精子。

综合表 6 的资料, 概括说明尼罗罗非鱼精巢的发育与日龄的关系(图 2)。

3. 个体生长与性成熟

概括表 5、表 6 和其他实验材料数据可以看出, 尼罗罗非鱼在第一次性周期内的生长

表 6 尼罗罗非鱼第一次性周期内精巢发育情况

Table 6 The state of the testicular development during the first sexual cycle of *T. nilotica*

编 号	时间	生长		发育		日 龄	组织学分期					备 注
		体 长 (厘米)	体 重 (克)	精巢 重量 (克)	精巢 系数 (%)		I	II	III	IV	V	
1	1979.6.13	4.0	2.0			30	I					
25	1979.6.27	4.9	4.4			44		II				
42	1979.7.13	10.2	36.3			60			III			
63	1979.7.27	11.5	68.0	0.1	0.14	74				IV		
78	1979.7.27	11.5	68.2	0.1	0.14	74				IV		
84	1979.8.13	14.5	140.0	0.7	0.49	91					V	精子形成
85	1979.8.13	14.6	145.0	0.7	0.48	91					V	同 上
92	1979.8.27	16.0	159.5	0.8	0.50	105					V+	中量精子
106	1979.9.13	16.1	177.2	1.2	0.69	122					V+	同 上
126	1979.9.27	17.0	188.0	2.4	1.28	136					V++	大量精子
127	1979.9.27	16.5	182.0	2.7	1.49	136					V++	同 上
129	1979.9.27	16.8	191.4	1.3	0.68	136					V	已排精子
153	1979.10.13	16.3	154.0	2.0	1.29	152					V	大量精子

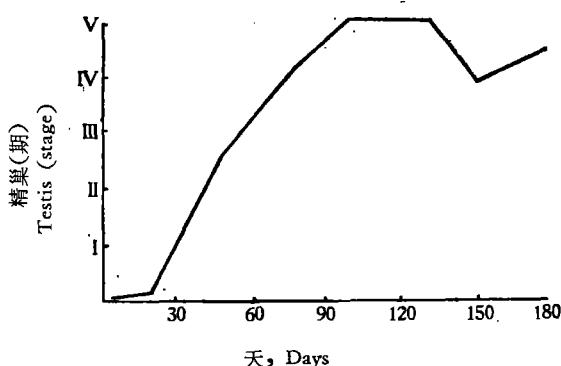


图 2 尼罗罗非鱼精巢发育与日龄的关系

Fig. 2 The relation between age and testicular development of *T. nilotica*

速度明显地反映出“S”曲线的生长规律。每亩单养 800—1000 尾，按一般池塘养鱼方法进行饲养，从鱼苗孵出到 30 日龄，体重增长平缓，个体的平均重量为 1.5—2.1 克，60 日龄为 30—50 克，从 70 日龄到 110 日龄这段时间，生长曲线成指数上升，个体的重量骤增到 140—200 克（表 1, 5, 6）。120 日龄以后，雌、雄个体均已先后达到性成熟，生长速度又趋平缓（表 5, 6），这与尼罗罗非鱼消化吸收后的养分大量向性产物转化有关。一般池塘养殖条件，按上述放养密度（单养 800—1000 尾/亩），水温 22—35℃，性成熟个体的长度为 14—17 厘米，体重 150—210 克。如果放养密度过大，性成熟个体的标准就会下降，体长 12—13 厘米，体重 100—120 克也能成熟产卵、排精。

(三) 性腺的季节周期变化

雌性和雄性尼罗罗非鱼完成第一次性周期达到性成熟以后，随着季节的运转和环境条件的变化，性腺相应地出现有规律的变化。

1. 卵巢的季节周期变化

从已经完成第一次性周期的雌性标本中选用了 19 号列在表 7，用来分析卵巢季节周期变化的规律。

表 7 尼罗罗非鱼性成熟后卵巢季节周期变化的情况

Table 7 The seasonal changes in the ovaries after sexual maturation of *T. nilotica*

编 号	时 间 年.月.日	生长		发、育		日 龄	组织学分期						备 注	
		体 长 (厘米)	体 重 (克)	卵巢 重量 (克)	卵巢 系数 (%)		I	II	III	IV	V	VI		
161	1979.10.13	15.2	142	3.0	2.11	152	I	II	III	IV++			VI	自然退化
167	1979.10.29	15.0	122	2.0	1.63	168	I	II	III	IV+				产后
168	1979.10.29	15.0	123	2.0	1.62	168	I	II	III	IV+				产后
170	1979.10.29	17.0	212	8.0	3.77	168	I	II	III	IV+++				产后
186	1979.11.10	15.8	140	1.5	1.07	180	I	II	III	IV+				产后
187	1979.11.11	18.0	202	7.2	3.56	181	I	II	III	IV++				开始退化
189	1979.11.12	16.0	104	5.0	3.04	182	I	II	III	IV++				同上
193	1979.11.18	15.0	130	4.0	4.61	188	I	II	III	IV++				同上
195	1979.12.13	15.8	159	3.2	2.01	213	I	II	III	IV++				产后恢复
196	1980.1.15	17.0	188.5	4.0	2.12	246	I	II	III	IV++				同上
199	1980.3.13	18.0	220.0	3.2	1.45	303	I	II	III	IV++				
200	1980.4.12	17.0	200.0	7.0	3.50	333	I	II	III	IV++				
202	1980.5.12	17.5	220.0	8.0	3.60	363	I	II	III	IV+++				
244	1981.5.25	21.0	313.0	4.0	1.28	735	I	II	III	IV+				产后
203	1980.6.21	18.0	178.0	2.5	1.40	403	I	II	III	IV+				产后
209	1980.7.25	18.0	180.0	6.5	3.61	437	I	II	III	IV+++				产后恢复
224	1980.8.25	20.0	331.0	5.0	1.51	468	I	II	III	IV+				第二次产卵
225	1980.8.25	20.0	330.0	5.5	1.66	468	I	II	III	IV++				同上
230	1980.9.24	17.5	257.0	5.5	2.14	498	I	II	III	IV++				人工催产后

从表 7 的资料可以看出：1) 已经达到性成熟日龄雌性尼罗罗非鱼在温室密集的情况下，其卵巢是第 VI 期越冬的，卵巢的组织学特点是既包含有 I、II、III、IV 各个正常发育时相的卵细胞，也同时出现因 IV 时相 (IV⁺⁺⁺) 超过生长成熟时限而趋向生理死亡的 VI 时相退化卵(图版 I:8)；2) 在生殖季节产后卵巢的组织学结构仍为第 IV 期，这与四大家鱼产后(全产)卵巢为第 II 期的情况显然是不同的^[1,4]；3) 在湖南地区，4 月底至 5 月上旬(水温 20℃ 以上)，尼罗罗非鱼由温室(温泉)转入池塘，经过合理的饲养管理和满足其产卵生态条件，5 月中、下旬至 9 月上、中旬是产卵繁殖季节。

卵巢组织结构因季节运转而发生变化的同时，其成熟系数(卵巢重量与体重的百分比率)也相应地出现明显的变动(图 3)。

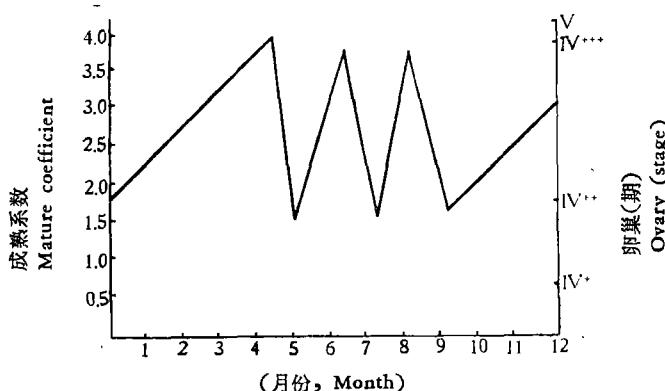


图3 尼罗罗非鱼卵巢成熟系数与季节周期变化的关系

Fig. 3 The relation between seasonal cycle and coefficient of maturation in the ovary of *T. nilotica*

从图3可以知道,已经达到性成熟日龄的雌性尼罗罗非鱼,在繁殖季节(5—9月),卵巢的成熟系数形成多次性的消长变动,明显地出现3次高峰。成熟系数高峰一般为3.5—4.0%,个别可达到5.17% (表5)。自然交配产卵或人工催产后的成熟系数下降至2.14—1.0%。

2. 精巢的季节周期变化

从已经完成第一次性周期后的雌性标本中选用15号列入表8,作为分析精巢季节周期变化规律。

从表6和表8可以知道,已经达到性成熟日龄的雄性尼罗罗非鱼在与雌性进行自然交配排精后,精巢中仍储有大量的精子,按照精巢组织学分期标准应属于第V期,在生殖

表8 尼罗罗非鱼成熟后精巢季节变化的情况

Table 8 The seasonal changes in the testes after sexual maturation of *T. nilotica*

编 号	时 间 年·月·日	生 长		发 育		日 龄	组织学切片						备 注
		体 长 (厘米)	体 重 (克)	卵 巢 重 量 (克)	卵 巢 系 数 (%)		I	II	III	IV	V	VI	
160	1979.10.13	16.0	144.0	1.8	1.25	152					V		已排精子
166	1979.10.27	16.5	148.0	1.0	0.68	166					V	VI	精子大量排出
169	1979.10.29	16.0	140.0	1.6	1.14	168					V		已排精子
190	1979.11.13	16.8	191.0	2.5	1.30	183					V		
192	1979.11.18	16.2	174.0	1.1	0.63	188					V	VI	精子大量排出
194	1979.12.13	15.8	161.0	1.2	0.75	213					V	VI	同上
197	1980.1.15	17.0	188.5	1.5	0.79	246					V	VI	同上
198	1980.3.13	18.5	248.5	2.2	0.86	303					V+		精子增多
241	1981.3.15	19.0	240.0	2.0	0.83	667					V+		同上
201	1980.4.12	17.0	201.0	1.9	0.95	333					V+		同上
201'	1980.5.12	19.0	250.0	3.2	1.28	363					V++		储存大量精子
248	1981.6.9	22.0	329.5	3.0	0.91	742					V		已排精子
210	1980.7.25	19.0	270.0	4.0	1.48	437					V++		储存大量精子
226	1980.8.26	20.0	340.0	2.2	0.65	468					V	VI	精子大量排出
231	1980.9.24	22.7	395.0	2.1	0.50	498					V	VI	同上

季节晚期(8—9月)作最后一次交配排精后的精巢组织学结构短时间处于第VI期(表8)，曲精小管的管壁有的仅由精原细胞构成，管腔中残存为数极少的衰老精子(图版II:16左)，同时也可看到有的曲精小管则由精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞、精子细胞和成熟精子构成(图版II:16右)。在温室越冬期间的精巢组织学结构大都处于不同发育水平的第V期或第VI期。

随着季节的运转，精巢的成熟系数(精巢重与体重的百分比率)也发生相应的变化(图4)。

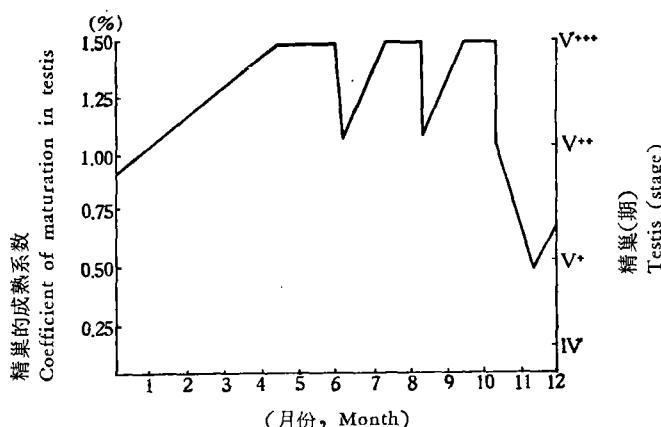


图4 尼罗罗非鱼精巢成熟系数与季节周期变化的关系

Fig. 4 The relation between seasonal cycle and coefficient of maturation in testis of *T. nilotica*

从图4可以看出，在繁殖季节的5—9月，精巢的成熟系数有与卵巢成熟系数相似的情况，出现多次性的消长变化，成熟系数的高峰为1.28—1.49%，自然交配排精后下降到0.50—0.65%。

3. 产卵类型

从表7和图3可以明显地看出：1)已经达到性成熟的雌性尼罗罗非鱼的卵巢系数在生殖季节可以出现多次性的消长变动，在湖南地区，5—9月，水温22—35℃，有3次高峰形成；2)自然交配产卵或人工催产后卵巢的组织学结构为第IV期，其中包含有I、II、III和IV⁺、IV⁺⁺各个发育阶段的卵细胞，说明由III时相到IV时相是非同步性的(图版I:8)，III时相卵母细胞不象草、青鱼那样只能在冬季形成^[2,3]，只要达到性成熟个体的卵巢可以在一年任何季节找到。根据以上实验结果，证实尼罗罗非鱼是一种典型的多次产卵类型。

讨 论

1. 性腺发育与日龄和体重之间的关系

尼罗罗非鱼是当前养殖鱼类成熟最快的鱼类，从受精卵到个体发育成熟所需的时间不是以年为单位，而是以日计算，所以称为性成熟日龄。在湖南的气候条件下，水温22—

35℃，按一般池塘养鱼的方法，尼罗罗非鱼的性成熟日龄，雌性是120—130天，雄性是100—110天。雄性一般比雌性早熟20天左右。雌性比雄性稍为晚熟的现象在养殖鱼类是普遍存在的^[1,2,3]。在合理的饲养管理和生态条件下，性腺发育与日龄的增长能保持一个比较恒定的关系(图1, 图2)。在第一次性周期内，尼罗罗非鱼个体生长的速度和性腺发育的水平是随日龄的增长同时并进的。个体生长的速度可因放养密度、饵料和生态条件等多种可变因素的影响而快慢不一，然而性腺发育的水平则主要受日龄的制约。根据表5和表6的实验结果，尼罗罗非鱼在第一次性周期内的生长速度明显地反映出“S”曲线的生长规律，从70日龄到110日龄这段时间生长曲线呈指数上升，体重迅速增长，在上述饲养条件下，一般个体达到150—209克(表1, 5, 6)。120日龄以后，雌性和雄性均已先后达到性成熟，个体生长速度显著降慢而趋于平缓状况。比较表5和表6的实验结果，在第一次性周期内，雌性和雄性个体生长速度的差异并不显著，然而达到性成熟以后，在饲养过程中就可看出雄性要比雌性长得快(表1, 7, 8)，这与其说是一个遗传学问题，不如说是一个营养转化问题易被理解。原理是雌性有比雄性需要更多的养分消耗于IV时相卵母细胞卵黄的形成。综合上述情况，尼罗罗非鱼的养殖应当按照“S”生长曲线这一规律，充分利用第一次性周期内70日龄个体生长速度呈指数上升这一特点，把养殖周期限额在120天左右，个体重量平均达到150—200克，会使尼罗罗非鱼的商品生产获得最佳的经济效益。

2. 受精孔类型与非受精孔类型的比较

我们曾研究过草鱼和青鱼生殖细胞的生长发育和卵子的成熟、排卵^[2,3]，证实四大家鱼乃至其他鲤科养殖鱼类都是属于受精孔类型的卵子^[2,3,7]。我们证实尼罗罗非鱼的卵子是属于与鲤科鱼类不相同的另一种类型——非受精孔类型。所谓非受精孔类型的卵子，是指初级卵母细胞在第III时相阶段，包围在卵周的滤泡细胞也分泌产生放射膜，但不形成受精孔，没有精孔细胞的分化，当卵子完成成熟、排卵时，放射膜脱离卵体与滤泡细胞连成条带或块状残存于卵巢之中(图版I:8)。因此，雌性尼罗罗非鱼的第V时相卵子既无受精孔，也没有放射膜的包被，卵子的外膜就是卵本身的细胞质膜(图版II:9)，受精时精子从动物性极的非卵黄原生质区(胚基)入卵。鲤科鱼类的卵子受精以后，在胚胎发育过程中，一般都具有特殊的外膜以保护胚胎的正常发育，而尼罗罗非鱼的受精卵是在雌性的口腔中进行胚胎发育(孵化)，不具备像鲤科鱼类那样特殊的外膜结构是容易理解的。

3. 两性嵌合体与性反转

许多脊椎动物包括人类在内的性别已被证实在受精时就由性染色体所决定，但是在早期胚胎发育阶段的生殖腺原基是同时具有向雄性发展的髓质和向雌性发展的皮质，最后是向髓质发展还是向皮质发展，这就决定于性激素的作用。基于这种原理，胚胎学家曾进行过注射雌性激素到两栖类的蛙胚和鸟类的鸡胚里去的实验，结果可以导致由原来的雄性转变为雌性，反之，注射雄性激素则可以导致由原来的雌性转变为雄性。

近年来，国内外的水产科技工作者应用性激素伴食投喂罗非鱼(*Tilapia*)使之由雌性变为雄性或由雄性变为雌性的性反转实验^[5,6,8]。本文的研究目的原来并未设想涉及性反转的问题，然而在进行30—40日龄的精巢组织学观察时，发现尼罗罗非鱼的第I期精巢是

两性并存的嵌合体，既有大量的精原细胞，也有处于Ⅰ时相的卵原细胞（图版II:11）。这种自然两性嵌合体的标本并非偶而出现，而是普遍存在。我们曾对草鱼和青鱼生殖细胞的生长发育作过研究^[2,3]，从未发现有两性嵌合体的存在。尼罗罗非鱼第Ⅰ期精巢中出现的卵原细胞往后的命运如何？根据在第Ⅱ期、Ⅲ期、Ⅳ期和Ⅴ期精巢进行组织学观察的结果，没有发现有卵原细胞或初级卵母细胞的继续存在，说明在正常情况下，精巢中的卵原细胞随着个体的生长发育会走向败育而夭亡，并不干扰精细胞的生长发育和精子的生成。

当前国内外从事鱼类性反转的研究者大都热衷于选择罗非鱼作为实验材料^[5,6,8]，原因之一是通过性反转实验获得纯雄性进行单性养殖，认为雄性比雌性长得快；另一原因是通过性反转实验获得纯雄性或纯雌性生殖机能的转化鱼，再以转化鱼为一方与原系鱼为另一方进行杂交，最终得到遗传型的纯雄性个体。尼罗罗非鱼第Ⅰ期精巢自然两性嵌合体的发现，可为性反转的实验研究提供性分化可塑性的理论依据。在自然界里，并非所有鱼类都有性反转的效果，只有像尼罗罗非鱼这样具有性分化可塑性的胚胎学基础才能奏效。

4. 产卵类型与养殖

概括起来，尼罗罗非鱼的卵母细胞在生长发育过程中具有如下的特点：1) 初级卵母细胞由Ⅲ时相到Ⅳ时相是非同步性的；2) 产卵后卵巢的组织学结构仍为第Ⅳ期；3) 在繁殖季节，卵巢成熟系数出现多次性的消长变动，明显地形成3次高峰（图3）。这些事实足以说明尼罗罗非鱼是属于典型的多次产卵类型，它与我国四大家鱼属于一次产卵型是显然不同的。在湖南地区，每年5—9月是尼罗罗非鱼的繁殖季节，按普通池塘养鱼的方法饲养亲鱼（繁殖大量浮游植物作为饵料基础），水温22—35℃，第一次性成熟以后的雌性个体可在繁殖季节连续产卵3次，根据卵细胞的发育程序和产后卵巢组织学结构的特征，每次产卵间隔的时间大约是30—50天。第一次和第二次产卵受精孵出的鱼苗，可在当年育成商品鱼（150—200克/尾），由于第三次产卵的时间迟到8月底或9月上、中旬，产卵受精孵出的鱼苗，当年不能育成商品鱼，有利用地热条件（如温泉）越冬的地方，可以作为鱼种培育，为来年提供大规格鱼种也是可行的。如果没有地热条件，最好只作二次产卵，控制第一次和第二次产卵在5—6月最迟在7月上旬完成，而后将雄性和雌性亲鱼分开饲养，并按标准化的要求进行选育，达到提纯复壮的目的。值得提出讨论的是，在生产实践中反映出尼罗罗非鱼第二次和第三次产卵与第一次产卵相比，有明显递减的现象，而且个体之间参差不齐。就一尾达到性成熟以后的雌性尼罗罗非鱼而言，在一年的繁殖季节，第一次产卵的数量多于第二次，更多于第三次，这是正常的现象。如就性周期而言，第一次性周期第一次产卵的数量少，往后随着体重的增长而怀卵量加大。300—350克的雌鱼，在繁殖季节的第一次产卵量为800—1600粒。至于个体之间存在的产卵数量参差不齐的现象，应视为与亲鱼的培育管理不善有关，与未能进行选种育种也是相关联的。如果能坚持亲鱼标准化的选育和改善饲养条件，预计尼罗罗非鱼的产卵效果是会得到显著提高的，江南各省，除广东、广西以外，每年控制二次产卵即可。

参 考 文 献

- [1] 中国科学院实验生物研究所, 1960。家鱼人工繁殖的研究。第 1—56 页。科学出版社。
- [2] 刘筠, 1962。湖南师范学院自然科学学报, (4): 63—85。
- [3] 刘筠, 1975。水生生物学集刊, 5(4): 471—489。
- [4] 刘筠, 1978。水生生物学集刊, 6(3): 247—260。
- [5] 杨永铨等, 1979。遗传学报, 6(3): 17—22。
- [6] 杨永铨等, 1980。遗传学报, 7(8): 29—34。
- [7] Bieniarz, K., 1979. *Aquaculture*, (17): 45—68.
- [8] Hopkins, K. D., 1979. *Aquaculture*, (18): 263—268.

STUDIES ON THE GONADAL DEVELOPMENT OF *TILAPIA NILOTICA*

Liu Yun, Liu Guoan, Chen Shuqun, and Liu Chuwu

(*Department of Biology, Hunan Teachers' College*)

Abstract

This paper deals with the gonadal development of *Tilapia nilotica*. In Hunan, the age of sex maturity of *Tilapia nilotica* which grows in the pond is 110—130 days; the male spawners ripen 20 days earlier than the female ones generally. The entire course of spermatogenesis as well as oogenesis, from spermatogonium to spermatozoon and oogonium to egg, can be completed endogenously in the pond environment. The oocytes develop from phase III to phase IV non-synchronously. The histological structure of the ovaries return to stage IV after natural spawning or after natural degeneration, which testifies that female *Tilapia nilotica* spawns many times in a year.

According to our research, there is nomicropyle and micropylar cell in the structure of a primary oocyte (phase IV), which is different from the primary oocyte of the grass carp and snail carp. The testes of male *Tilapia nilotica* are hermaphroditic mosaics at early stages of development.

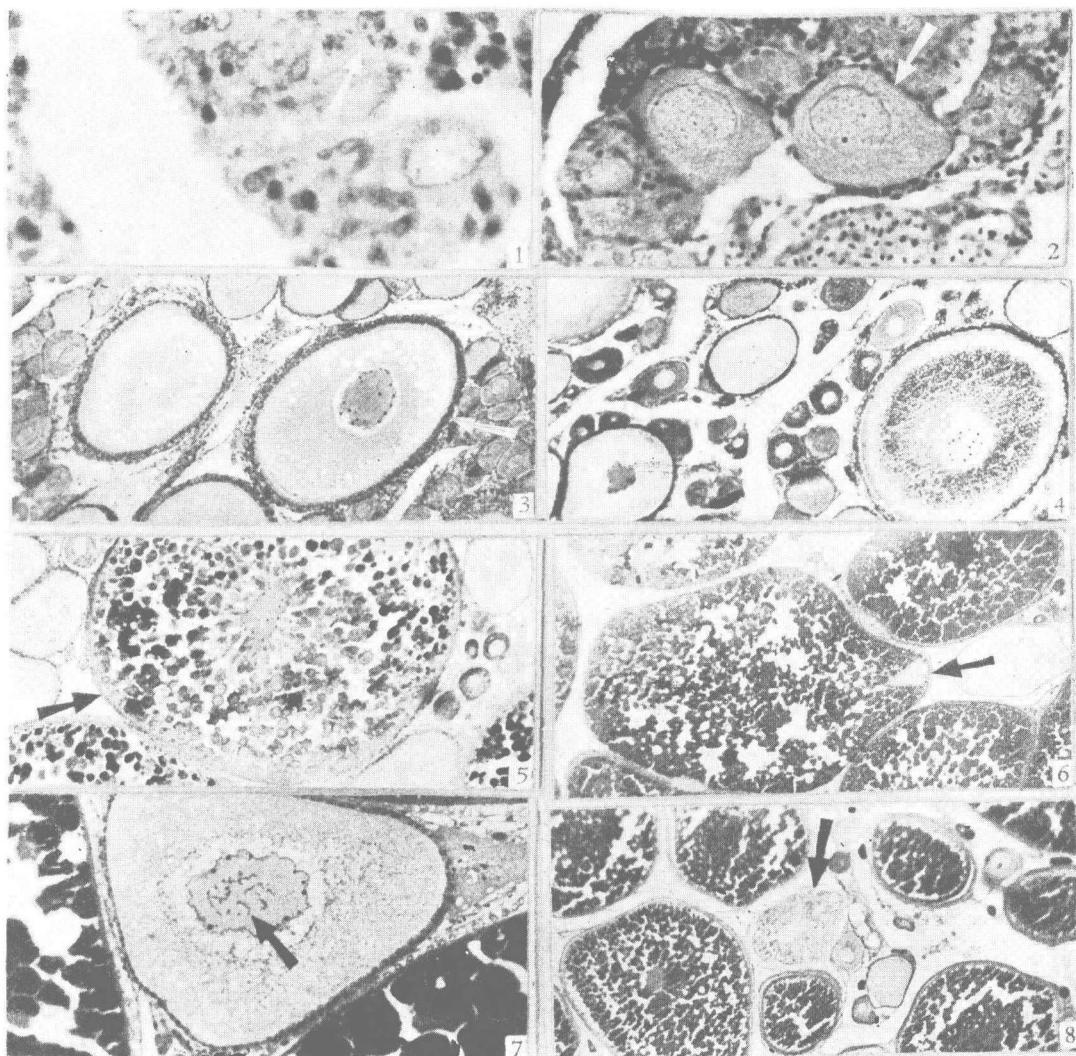


图1 ♀, 30日龄, 体重1.8克, 卵巢第I期。白色箭头示卵巢腔中的卵原细胞处于有丝分裂状态 ($\times 1500$)
 图2 ♀, 44日龄, 体重11克, 卵巢第II期。白色箭头示II时相卵母细胞 ($\times 600$) 图3 ♀, 60日龄, 体重56克, 卵巢第III期。白色箭头示III时相卵母细胞 ($\times 150$) 图4 ♀, 105日龄, 体重89克, 卵巢第IV期。白色箭头示IV⁺卵母细胞 ($\times 150$) 图5 ♀, 122日龄, 体重143克, 卵巢第IV期。黑色箭头示IV⁺⁺卵母细胞 ($\times 150$) 图6 ♀, 455日龄, 体重330克, 卵巢第IV期。黑色箭头示IV⁺⁺⁺卵母细胞 ($\times 150$) 图7 同图6。黑色箭头示III时相卵母细胞核内灯刷染色体 ($\times 300$) 图8 ♀, 144日龄, 体重140克, 产后卵巢第IV期。黑色箭头示存留在卵巢组织中的放射膜和滤泡细胞 ($\times 60$)

Fig. 1 ♀, thirty days of age, a weight of 1.8 grammes, stage I ovary. White arrow showing a mass of oogonia in mitosis $\times 1500$ Fig. 2 ♀, forty-four days of age, a weight of 4.2 grammes, stage II ovary. White arrow showing young oocytes (phase II) $\times 600$ Fig. 3 ♀, sixty days of age, a weight of 56 grammes, stage III ovary. White arrow showing oocytes (phase III). $\times 150$ Fig. 4 ♀, one hundred and five days of age, a weight of 89 grammes, stage IV ovary. White arrow showing oocytes (phase IV). $\times 150$ Fig. 5 ♀, one hundred and twenty-two days of age, a weight of 143 grammes, stage IV ovary. White arrow showing oocytes (phase IV). $\times 150$ Fig. 6 ♀, four hundred and fifty-five days of age, stage IV ovary. Black arrow showing oocytes (phase IV). $\times 150$ Fig. 7 As the same of fig. 6. Black arrow showing lampbrush chromosome in the nucleus of the oocytes (phase III). $\times 300$ Fig. 8 ♀, one hundred and forty-four days of age, a weight of 140 grammes, stage IV (spent) ovaries. Black arrow showing the radial membrane and follicular cells which have survived in the spent ovaries. $\times 60$

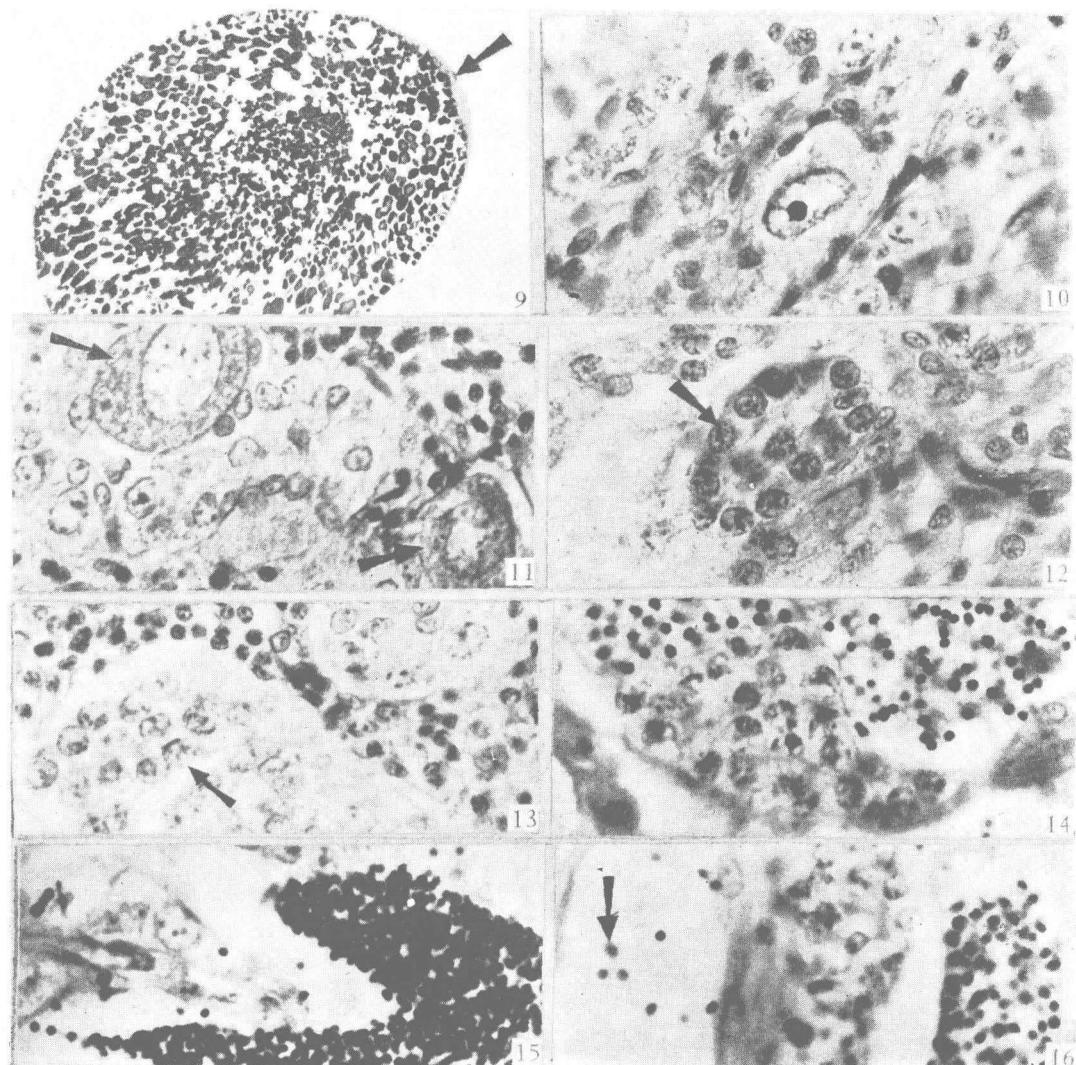


图9 同图8。人工催产获得的已经完成成熟、排卵的V时相卵子。黑色箭头示动物性极胚基受精区(60×) 图10 ♂, 30日龄, 体重2.1克, 精巢第I期。示精集中没有排列方向的精原细胞(×1500) 图11 ♂, 40日龄, 体重4.0克, 精巢第I期——两性嵌合体。黑色箭头示卵原细胞(×1500) 图12 ♂, 44日龄, 体重65克, 精巢第II期。黑色箭头示曲细精管形成(×1500) 图13 ♂, 60日龄, 体重36.3克, 精巢第III期。白色箭头示精原细胞, 黑色箭头示初级精母细胞(×1500) 图14 ♂, 74日龄, 体重68克, 精巢第IV期(×1500) 图15 ♂, 105日龄, 体重159克, 精巢第V期(×1500) 图16 ♂, 122日龄, 体重177克, 精巢第VI期。黑色箭头示排精后残存在曲细精管管腔中的衰老精子(×1500)

Fig. 9 As the same of fig. 8. phase V egg through induced ovulation. Black arrow showing fertilization zone of the animal pole. ×60 Fig. 10 ♂, thirty days of age, a weight of 2.1 grammes, stage I testis. Showing spermatogonia in irregular arrangement. ×1500 Fig. 11 ♂, forty days of age, a weight of 4.0 grammes, stage I testis with mosaic hermaphroditism. Black arrow showing oogonium in the testis. ×1500 Fig. 12 ♂, forty-four days of age, a weight of 65 grammes, stage II testis. Black arrow showing the formation of seminiferous tubule. ×1500 Fig. 13 ♂, sixty days of age, a weight of 36.3 grammes, stage III testis. Black arrow showing spermatocyte. ×1500 Fig. 14 ♂, seventy-four days of age, a weight of 68 grammes, showing stage IV testis. ×1500 Fig. 15 ♂, one hundred and five days of age, a weight of 159 grammes, showing stage V testis. ×1500 Fig. 16 ♂, one hundred and twenty-two days of age, a weight of 177 grammes, stage VI testes. Black arrow showing the declining spermatozoan which has survived in the spent seminiferous tubule. ×1500