

性成熟草鱼卵巢发育的年周期变化

林光华 翁世熙 张丰旺
(江西大学)

提 要

产卵前的卵巢同时含有大量4时相卵母细胞及少量2时相和3时相卵母细胞。产后2时相及3时相卵母细胞增多而4时相卵母细胞骤减，8月份4时相卵母细胞的数量又增多，约占卵巢体积的80%，及至11月份其数量又下降。自11月至翌年1月，卵巢中3时相卵母细胞增多而4时相卵母细胞则消失不见。至2月份，新的4时相卵母细胞又开始出现并逐渐增多。性成熟草鱼的卵巢以如此规律周而复始地产生成熟的卵子。卵巢中卵母细胞的发育是不同步的。但在产卵前有大量的3时相卵母细胞向4时相演化，同时有为数不少的发育中的2时相卵母细胞存在。产后卵巢中亦同时存在不同发育时期的卵母细胞。

随着草鱼人工繁殖技术的应用，早在六十年代初期就开展了对草鱼性腺发育的研究^[3,6,11]。近年来，对草鱼产卵类型的学术争论较多^[1,2,4,7,8]，争论的焦点是草鱼卵巢中卵母细胞的发育是否是同步的，在长江流域以南地区是否是一次产卵类型等等。作者曾研究证明草鱼卵巢在第一次性周期发育中只存在卵母细胞的逐级渐进发育，不存在发育的全部同步性，只是在性成熟前到性成熟时，卵巢中有较多的3时相卵母细胞发育成4时相，在产后，有较多的1时相卵母细胞发育成2时相而已^[5]。那么，草鱼卵巢在性成熟后的年周期变化中是否如此，卵巢中卵母细胞的发育在一年一度的繁殖周期中发生何种变化，草鱼卵巢具有何种产卵类型等生物学问题，在生产实践和理论上都有研究的必要。为此，作者以4—5龄性成熟的雌性草鱼为材料，进行了卵巢发育年周期变化的研究。

材 料 与 方 法

以池养的4—5龄草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)雌体为材料，自1979—1982年，分别在5月取材19尾(产前8尾，产后11尾，其中全产的4尾，部分产的7尾)，8月(产后3个月)20尾(其中全产的10尾、部分产的10尾)，11月12尾，次年1月(卵黄尚未在新的卵母细胞中形成)12尾，2月(新的卵黄颗粒在卵母细胞中开始形成)8尾。为了证实4月份(产前1月)卵巢发育程度，于4月10日取2尾；为了弄清在8—11月间卵巢的发育变化，于7月和10月又分别取4和3尾。总共80尾。

取材前，对鱼体的生长指标先进行测定，然后取鳞片并对照鱼场记录进行了年龄鉴

1) 施琼芳等，1965。草鱼第IV、V期卵巢中的卵母细胞(手稿)。
1983年6月27日收到；1984年8月15日收到修改稿。

定,所用的材料全是前一年或当年人工繁殖生产中使用过的亲鱼。鱼体测长称重后,解剖内脏,完整地分离出卵巢,测量其长度、宽度和厚度,称重,并以一侧完整地固定于10%福尔马林液中保存,另一侧分前、中、后3部分,于其中心部位取材,固定于Bouin液和Da Pano液中,材料分别处理并按常规制片法连续切片,其厚度为6微米,分别经H.E.双重染色和用硝酸银浸镀,在显微镜下观察、测量并进行显微摄影。切片上各时相卵母细胞在面积上所占的比例,是用每个蓄卵板切面上各种时相卵母细胞的数目与该时相卵母细胞平均面积的乘积的总和与每一种卵母细胞的数目与平均面积的乘积之比求得的。卵母细胞的胞径值与核仁数均是以连续切面中的正中切面上求得的。取材时还记录了草鱼生活水域中的水温和pH值。

结 果

(一) 性成熟草鱼卵巢重量、大小、成熟系数和外形分期在一年中的季节变化

性成熟草鱼卵巢重量一年中在109.7—1486.3克间变化,以5月性成熟期(产卵前夕)重量最大,产后即大幅度下降。8月又上升到第二个高峰值(7月份已开始形成),但全产型的重量比部分产型的为轻。此后,便持续下降,到翌年2月达最低值(表1)。与此相适应,成熟系数值一年中的变化在5月产前可高达17.93%。产后下降,8月可达第二个高峰值。2月下降到最低值。

水体温度对成熟系数的影响并不是最主要的,最主要的是草鱼本身的性周期变化(图1)。

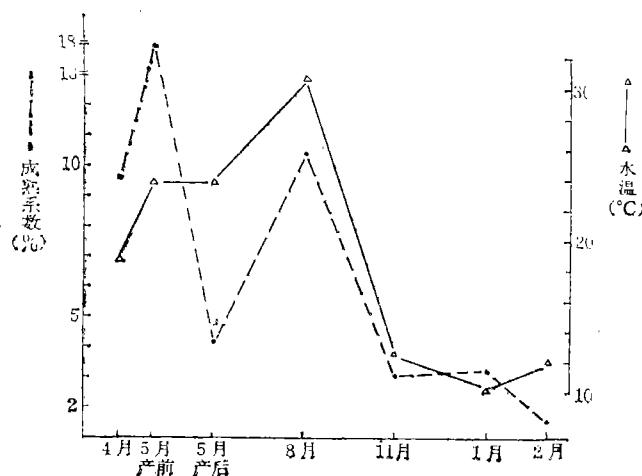


图1 草鱼成熟系数和水域水温的周期变化

Fig. 1 Variation of the maturation coefficient of Grass carp and pond water temperature in the year

卵巢的大小(长×宽×厚)一年中随季节不同在 $(27.88-40.83) \times (3.25-10.13) \times (0.83-3.45)$ 立方厘米之间变动。其中,长度的变动范围不大,且受到鱼体长度的影响;而

表 1 性成熟卵巢发育的周年变化
Tab. 1 The annual cycle of the ovarian development in the sex-matured grass carp

项 目	测定时间(月)	4—5		8		11		卵黄开始形成	
		产 前		全 产		部分产			
		(产前1月 (4月10日))	4—5	4—5	4—5	5	5		
年 龄	4—5	4—5	4—5	4—5	4—5	5	5	4—5	
测 定 尾 数	2	8	4	7	10	10	12	8	
测定时平均水温(°C)	19.0 ±1.00	24.00 ±2.00	23.86 ±1.36	24.86 ±1.46	32.00 ±1.40	31.00 ±1.00	12.25 ±2.46	10.00 ±1.00	
水 域 pH 值	6.20 ±0.10	6.25 ±0.75	6.13 ±0.47	6.12 ±0.50	5.67 ±0.24	6.50 ±1.00	5.88 ±0.54	6.10 ±0.10	
被测材料体重(克)	7,750.0 ±707.1	8,317.5 ±1187.5	6,225.0 ±318.2	7,464.3 ±41.6	8,750.0 ±2071.6	14,000.0 ±1,779.5	9,062.5 ±1,574.9	7,887.5 ±2,291.4	
卵巢平均重(克)	740.0 ±70.1	1,486.3 ±263.8	120.0 ±28.8	473.98 ±147.5	685.3 ±191.0	1,800.0 ±204.1	269.6 ±22.1	251.8 ±123.2	
成熟系数(%)	9.54 ±0.42	17.93 ±2.55	1.93 ±0.56	6.35 ±1.62	7.87 ±1.29	12.90 ±0.65	3.05 ±0.49	3.08 ±0.92	
卵巢大小(厘米)	长 度	35.25 ±2.47	32.35 ±2.82	29.04 ±4.06	32.04 ±4.60	33.00 ±2.86	40.83 ±1.65	34.16 ±2.17	
	宽 度	6.0 ±1.0	10.13 ±1.67	4.50 ±2.15	6.50 ±2.51	6.83 ±0.24	9.87 ±0.89	4.36 ±0.39	
	厚 度	2.05 ±0.48	3.45 ±0.50	1.06 ±0.50	1.66 ±0.66	1.45 ±0.15	2.90 ±0.39	1.38 ±0.26	
卵巢外形分期	IV	IV	II—III	VI	IV	IV	III—IV	III	

宽度和厚度的变动范围较大，主要是受到繁殖的影响。5月性成熟时，其厚度和宽度均为最大值，产后便大幅度下降。8月又出现第二个高峰值（7月为2.25厘米厚，7.25厘米宽）。尤以部分产型表现更为突出。

从外形分期来看：成年雌性草鱼缺乏典型的第II期卵巢的形态，一年中一般在第II—III期、III—IV期、IV期、IV—VI期间变动。5月产前为第IV期（人工催情后可发育为第V期）。产后为VI—IV期。8月为第IV期，11月为II—III期，以III期越冬。

（二）卵巢中各时相卵母细胞组成的周年变化

草鱼卵巢是由结缔组织隔成多个相同结构单位——蓄卵板所构成，随着卵巢发育程度的不同，每个蓄卵板内含有不同数量的各时相的卵母细胞所占面积的比例也相应改变。

卵巢中各时相卵母细胞发育的周年变化（表2）就其在切面上所占面积，2时相卵母

表2 卵巢切面上各时相卵母细胞所占面积的周年变化

Tab. 2 Annual change of the percentage of area occupied by various phase of oocytes in the cross section of ovary

项 目	4—5				8		11	1—2		
	产前1月 (4月10日)	产前	产 后		全产	部分产		卵黄未形成	卵黄开始形成	
			全产	部分产						
成熟系数(%)	9.54	17.93	1.93	6.35	7.89	12.90	3.05	3.08	1.53	
测定切面数	20	40	20	30	40	30	60	60	60	
2时相(%)	10.40 ±2.22	5.11 ±1.45	34.50 ±8.90	27.01 ±9.89	15.26 ±4.86	9.11 ±3.28	17.70 ±6.08	27.10 ±7.48	19.52 ±10.10	
3时相早期(%)	3.40 ±1.26	2.79 ±2.68	22.50 ±6.58	4.41 ±3.71	0.22 ±0.41	1.61 ±0.47	8.66 ±4.71	26.50 ±6.73	9.58 ±8.76	
3时相晚期(%)	4.00 ±2.16	2.07 ±2.33	13.20 ±4.20	6.20 ±5.47	0	0	40.26 ±9.13	45.50 ±12.26	52.86 ±14.03	
4时相(%)	82.20 ±3.49	90.03 ±3.42	9.40 ±4.71	40.36 ±13.25	84.52 ±4.92	89.28 ±5.49	32.18 ±10.90	0	18.04 ±14.49	
退化卵(%)	0	0	20.4 ±6.51	22.02 ±11.78	0	0	1.20 ±0.15	1.0 ±0.10	0	

细胞在5.11—34.50%之间变动，5月产后（全产）和1月，卵巢中2时相卵母细胞达到了最高值，5月产前为最低值，产后至8月，其值下降，说明新生的2时相卵母细胞在产后大量形成，以后逐渐减少。而原来的又逐级发育为8月的新生4时相卵母细胞，故而数量减少（7月的值为13.54±2.46%）；8月以后，其值继续下降；到10月下降到9.60±3.80%；11月其值开始转为上升，至1月，上升到一年中的最高值（达27.10±7.48%）；2月转为下降。3时相卵母细胞一年中在0.22—26.50%间变化，最高值出现在5月产后（全产型）和1月。2月开始下降，连续至4月、5月产前更低。产后有所上升。5月产后（全产型）的最

高值至 8 月下降至最低值；部分产型也于 8 月下降至最低值（7 月份的为 $2.24 \pm 0.57\%$ ）。从 10 月份开始，其值开始上升为 $7.75 \pm 3.72\%$ ，11 月份又上升到 1 月的高值。3 时相晚期卵母细胞一年中在 0—52.86% 值间变动，在 8 月取材的切面上，没有发现它们的踪迹，7 月的值为 $0.58 \pm 0.37\%$ ，比 8 月的零值稍多。10 月其值就增加到 $33.13 \pm 11.28\%$ ，11 月的值又有所增加，1—2 月增加到全年中的最高值。4 时相卵母细胞在 5 月产前达最高值，产后其值下降，但仍有一定数量，7 月其值便上升到 $83.64 \pm 2.70\%$ 。8 月又达第二个高峰值（其值略低于 5 月），10 月下降到 $45.57 \pm 9.45\%$ ，11 月又有所下降。至 1 月在卵巢切面上不见它的存在。2 月由于新的 4 时相卵母细胞形成，其值开始上升。6 时相卵母细胞（即退化卵）在 5 月产后出现较多，7—10 月在卵巢切面上没有发现它的存在，11 月至翌年 1 月又可发现少量。2—5 月产前也看不见它的踪迹。

各时相卵母细胞在卵巢切面上所占面积的周年变化大致上是：2 时相卵母细胞在卵巢中全年都有存在，3 时相早期和晚期卵母细胞的发育以 10 月至翌年 2 月为主（秋、冬两季）。5 月产后（全产）的卵巢中也较多；4 时相卵母细胞从 2 月开始出现直到 11 月仍占一定数量。如以组织学来分期，性成熟后的草鱼卵巢在第一次性周期以后的年周期中以第 III、IV 期为主。

（三）性成熟草鱼卵巢发育周期中各时相卵母细胞的形态变化

从 5 月到 8 月取材的卵巢切片中可以看到 2 时相卵母细胞具有两类明显不同的形态。一类胞径较小，细胞质强嗜碱性，核内大的环状核仁较多（图版 I:1），核外有卵黄核的发育（图版 I:2），1—2 月份，此类细胞还出现细胞质外层分层的现象（图版 I:3）；另一类胞径平均较大，细胞质嗜碱性显著减弱，5—8 月，其细胞质中有外溢核仁出现（图版 I:2），核内大的环状核仁显著减少（图版 I:4）。

在 11 月至翌年 1 月的卵巢切片上，可以看到两种不同形态的 3 时相早期和晚期的卵母细胞。第一类细胞，3 时相早期细胞边周的一层液泡泡径较小，形态较圆，细胞质质地细致（图版 I:5）。3 时相晚期的液泡层次增多，形态整齐，细胞质结构细致（图版 I:6）。另一类细胞，3 时相早期卵母细胞边周一层液泡泡径较大，形态不整齐，细胞质淡而均一，但核内粒状核仁（位于核膜下方）明显可见（图版 II:7），3 时相晚期卵母细胞上述特征更加明显，核内核仁结构清晰（图版 II:8）。

关于退行性的卵母细胞，只在 5 月产后和 11 月至翌年 1 月出现。在卵巢切面上出现的数量不多，在形态上先是核仁消失，接踵而来的是核结构模糊不清，继而卵黄液化，细胞质空泡化。

用硝酸银浸镀切片，可以看到卵母细胞中嗜银性物质的分布，其规律基本上和第一次性周期内发育的一样。在 3 时相早期卵母细胞中，沿液泡四周分布，其量较少（图版 II:9）；在 3 时相晚期的卵母细胞中，其量明显增加（图版 II:10）。在 4 时相卵母细胞中，则围绕卵黄粒四周分布（图版 II:11）。

讨 论

性成熟后，雌性草鱼卵巢发育的周年变化主要是受到繁殖周期的影响。其主要变化表

现为卵母细胞的生长与发育，在长江流域以南的地区，每年5月是草鱼的繁殖季节；在产前，卵巢中90%为4时相的卵母细胞所充塞，且存在有2时相和少量的3时相早期及晚期的卵母细胞。这说明，此时期卵巢中大部分卵母细胞已发育成4时相卵母细胞，而由2时相发育为3时相的卵母细胞数量则较少。作者的工作证明，在草鱼卵巢中，全年各个季节皆有2时相卵母细胞的形成和发育，只是在5月产后和翌年1月形成的数量较多而已。3时相早期和晚期卵母细胞在5月产前和8月的卵巢中都比较少，这是由于它们都已迅速发育成为4时相卵母细胞了；它们的大量出现是在11月至翌年2月，并随着新的4时相卵母细胞的逐渐形成而减少。从5月到11月，4时相卵母细胞占卵巢的绝大部分体积，只有到1月才完全消失，2月又有新的形成。所以，全年中，除8月份的材料见不到3时相晚期和1月份前后见不到4时相卵母细胞外，其它季节的卵巢中均有各个发育阶段（即各时相）的卵母细胞。5月产后，即使是全产（相对而言）的材料，其卵巢切片中，仍可见到一定数量的3时相早期和晚期的卵母细胞（图版II:12）。此类细胞，被误认为退化的细胞^[3]。作者从卵巢连续切片中发现其细胞核结构正常，核仁明显，因此，有充分理由认为，卵巢中只存在卵母细胞的逐级渐进发育，不存在卵母细胞发育的全部同步性。但也应该承认，在繁殖季节，产前有大批3时相晚期卵母细胞发育成4时相，产后有较多的1时相卵母细胞发育成2时相，冬季则有大批2时相卵母细胞发育成3时相的事实存在。

从表1中还可以看出，无论从卵巢重量、成熟系数、卵巢大小，特别是宽度和厚度的增加，卵巢切面上4时相卵母细胞所占的面积和卵巢外形分期等因素来看，卵巢的发育皆具有两个高峰。4月下旬至5月，为第一个高峰，此时期，人工催情可以产卵，第二个高峰在7月中旬至8月上旬，但第二个高峰值低于第一个高峰值，强化培育时可以催情产卵^[5-7]。据此，作者认为，在长江流域以南地区，池养草鱼的卵巢具有一年多次产卵的生物学基础，然而限于当地的环境条件，在一般饲养条件下均表现为一次产卵型，而在强化培育和适合的环境条件下也可以第二次催情产卵。

根据切片所见，上述草鱼卵巢的年周期变化规律中，引起作者深切注意的是8月到11月份，未排出的大量4时相卵母细胞在切片上消失的同时，仅见到极少量的解体中的4时相卵母细胞和大量另一种形态的3时相早期和晚期卵母细胞（图版II:7,8），这些细胞的核结构清晰，核仁明显，除液泡较多且彼此融合外，其细胞质呈匀质状态，很似4时相卵母细胞被吸收卵黄后的形态，这些细胞可能在来年春天重新形成卵黄粒成为4时相卵母细胞，对此形态现象，拟另行撰文作进一步论证。

作者认为，在性成熟的草鱼卵巢发育中，根据2时相卵母细胞发育的形态特征，应分为早期和晚期两个阶段更为合适。2时相早期卵母细胞的特征是：细胞胞径较小，细胞质强嗜碱性，细胞核中环状核仁较多。夏季有卵黄核发生，冬季会发生细胞质外层分层现象。2时相晚期卵母细胞的特征是：细胞胞径增大，细胞质嗜碱性显著减弱，核中环状核仁数目减少，有环状核仁外溢现象发生。

参 考 文 献

- [1] 中山大学生物系动物研究室，1978。草鱼人工繁殖一年多次产卵的生物学基础。淡水渔业，(5): 7—15。
[2] 李长春，1975。我们认为存在家鱼一年二次产卵——与湖南师范学院生物系商榷。淡水渔业，(9): 26—27。

- [3] 刘 篓等, 1962。草鱼性腺发育的研究。湖南师范学院自然科学院学报, 1962: 1—23。
 [4] 刘 篓等, 1978。草鱼产卵类型的研究。水生生物学集刊, 6(3): 247—260。
 [5] 林光华等, 1981。草鱼卵巢在第一次性周期内发育的研究。海洋与湖沼, 12(4): 372—382。
 [6] 武汉大学生物系等, 1960。青、草、鲢、鳙性腺及其相关器官在晚秋的组织学研究。武汉大学自然科学院学报(生物专刊), (3): 31—36。
 [7] 洪湖县水产研究所, 1973。草鱼一季二次产卵的实验报告。淡水渔业, (8): 15—16。
 [8] 黄文浩等 1978。在强化培育下草、鲢、鳙鱼一年两次产卵的初步研究。水生生物学集刊, 6(8): 144—155。

STUDIES ON THE YEAR CYCLE OF THE OVARIAN DEVELOPMENT IN THE SEX MATURE GRASS CARP (*CTENOPHARYNGODON IDELLUS*)

Lin Guanghua, Weng Shicong and Zhang Fengwang
 (Jiangxi University)

Abstract

This paper deals with the development of the oocytes in the ovary of the sexually mature pond-cultured Grass carp. During the years 1979—1982, the ovarian development of 80 specimens of 4—5 years old has been studied. These specimens were collected in May, August, November and the next January every year. The results show that the histological structure of the ovaries before spawning time, contains the oocytes of phase 2, 3 and 4 with the phase 4 occupying the maximum part of the ovary, while phase 2 and 3, the minimum. After spawning, the oocytes of phase 2 and 3 increased and phase 4 decreased immediately. The number of the phase 4 oocytes increased again in August; they occupied a volume of 80% of the ovary and then decreased in November. From November to next January, the oocytes of phase 3 increased and phase 4 disappeared from the ovary. During February, the new phase 4 oocytes appeared and increased gradually till the spawning time. The ovary underwent a series of elaborate and gradual changes which eventually led to the formation of the mature sex cells. The oocytes do not develop synchronously from one phase to the next, but a large number of the oocytes developed from phase 3 to phase 4 before spawning time, and a great number of phase 2 developed in ovary after spawning. The results also show that the histological structure of the ovary of the Grass carp possesses the biological basis of spawning twice in one year cycle, but the fish spawns only once a year in most parts of the area south of the Changjiang river, due to certain unfavorable environmental factors.

This paper also shows that the oocytes of phase 2 can be subdivided into early and late stages based on their cytological characteristics.

Key words Annual cycle of ovarian development. Grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*).

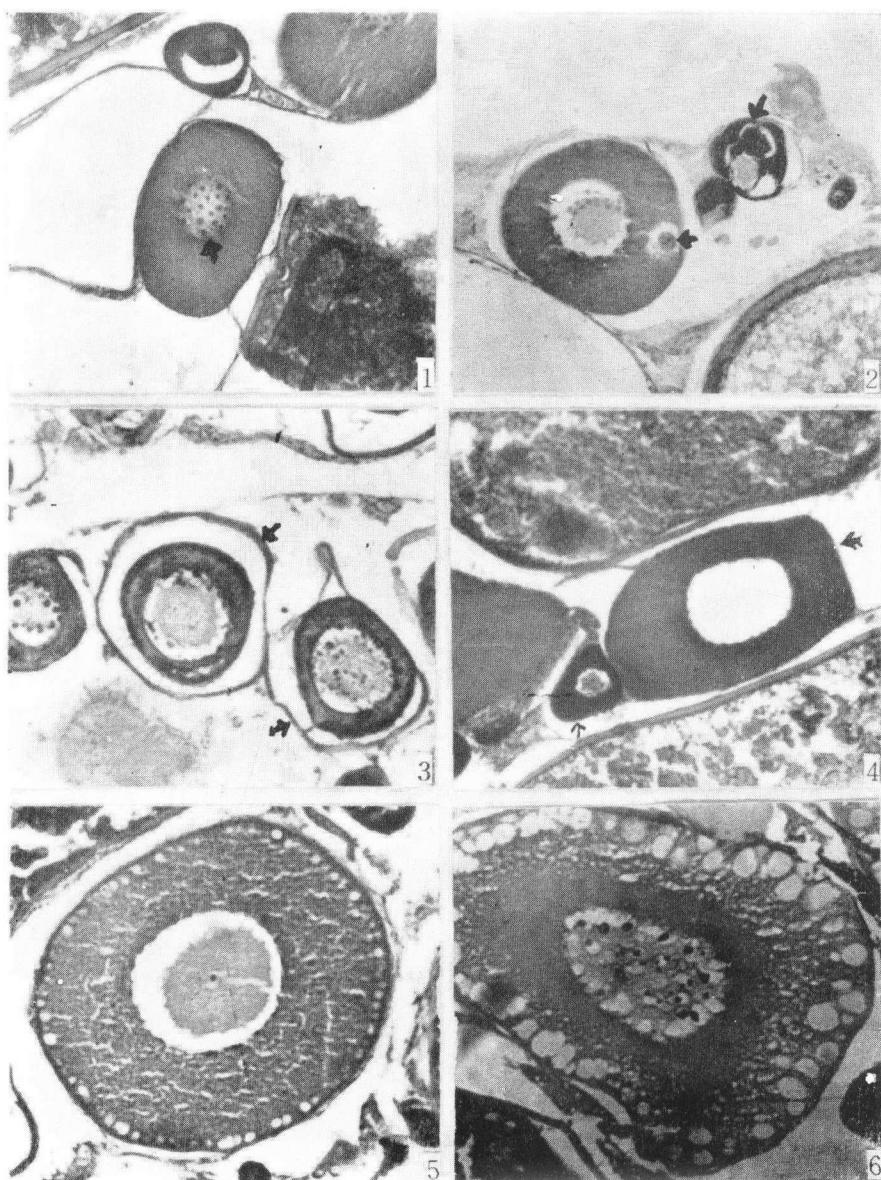
图 版 说 明

Morphologic features of oocytes in sex matured Grass carp in different season (I)

- Fig. 1 The section of ovary which was obtained in May, shows the early stage of phase 2 oocytes containing a circular nucleolus. $\times 150$
- Fig. 2 The section of ovary which was obtained in August, shows the yolk nucleus, in the early stage of phase 2 oocytes and the exclusion of nucleolus from the nucleus in the later stage of phase 2 oocytes. $\times 150$
- Fig. 3 The section of ovary which was obtained in January, shows the delamination of the cytoplasm of the early stage of phase 2 oocytes. $\times 150$
- Fig. 4 The section of ovary which was obtained in August, shows the two types of phase 2 oocyte. $\times 150$
- Fig. 5 The section of ovary which was obtained in January, shows a type of early stage in phase 3 oocyte. $\times 150$
- Fig. 6 The section of ovary which was obtained in January, shows the later stage of phase 3 oocyte which grows from the early stage of phase 3 oocyte in Fig. 5. $\times 150$

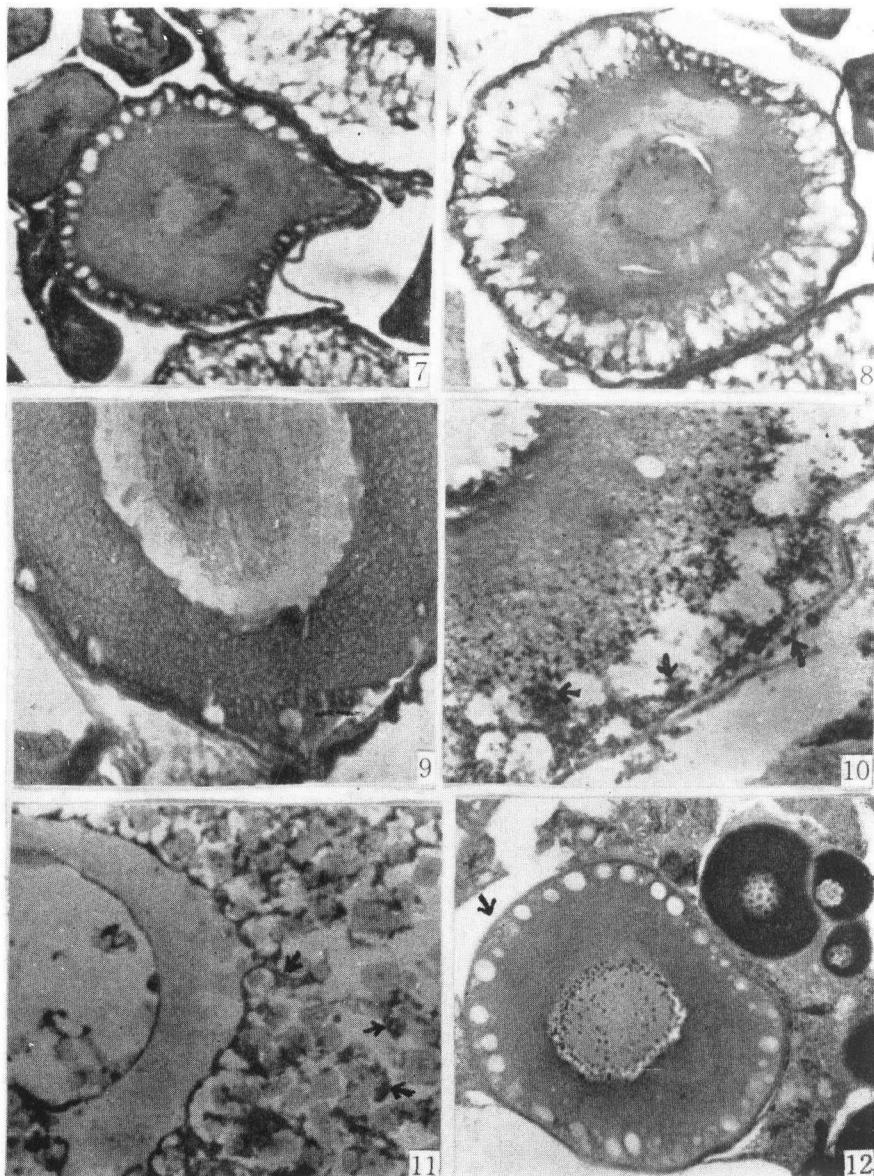
Morphologic features of oocytes in sex matured Grass carp in different season (II)

- Fig. 7 The section of ovary which was obtained in January, shows the early stage of phase 3 oocyte after the yolk is absorbed. $\times 150$
- Fig. 8 The section of ovary which was obtained in January, shows the later stage of phase 3 oocyte which grows from the early stage of phase 3 in Fig. 7. $\times 150$
- Fig. 9 The section of ovary which was obtained in August, shows argentophilic substance distributing in the early stage of phase 3 oocyte. $\times 600$
- Fig. 10 The section of ovary which was obtained in August, shows argentophilic substance distributing in the later stage of phase 3 oocyte. $\times 600$
- Fig. 11 The section of ovary which was obtained in August, shows argentophilic substance distributing around the yolk granules in phase 4 oocyte. $\times 600$
- Fig. 12 Phase 3 oocytes can be seen in the section of ovary which was obtained in May, after ovulation. $\times 150$



性成熟草鱼卵母细胞在不同季节发育中的形态特征 (1)

- 图 1 5月取材的卵巢切面,示具有环状核仁的2时相早期卵母细胞。 $\times 150$
- 图 2 8月取材的卵巢切面,示2时相早期卵母细胞中的卵黄核(右上方箭头处)和2时相晚期卵母细胞中的外逸核仁(左下方箭头处)。 $\times 150$
- 图 3 1月取材的卵巢切面,示2时相早期卵母细胞出现的细胞质外层层分现象。 $\times 150$
- 图 4 8月取材的卵巢切面,示2时相卵母细胞的两种类型。 $\times 150$
- 图 5 1月取材的卵巢切面,示3时相早期卵母细胞的一种类型(由2时相卵母细胞生成的)。 $\times 150$
- 图 6 1月取材的卵巢切面,示由图5中的早期3时相卵母细胞发育而成的3时相晚期卵母细胞。 $\times 150$



性成熟草鱼卵母细胞在不同季节发育中的形态特征 (2)

- 图 7 1月取材的卵巢切面,示卵黄被吸收后形成的3时相早期卵母细胞。 $\times 150$
- 图 8 1月取材的卵巢切面,示卵黄被吸收后由上图的早期发育而成的3时相晚期卵母细胞。 $\times 150$
- 图 9 8月取材的卵巢切面,示3时相早期卵母细胞中嗜银性物质的分布。 $\times 600$
- 图 10 8月取材的卵巢切面,示3时相晚期卵母细胞中嗜银性物质的分布。 $\times 600$
- 图 11 8月取材的卵巢切面,示4时相卵母细胞中卵黄粒周围分布的嗜银性物质。 $\times 600$
- 图 12 5月产后的卵巢切面中,可见到3时相早期卵母细胞。 $\times 150$ 。