

# 青鱼性腺发育的研究\*

湖南师范学院生物系鱼类研究小组

## 提 要

湖南地区生长于池塘环境的青鱼,性成熟年龄是5—6年,雄性比雌性普遍地早熟一年。卵母细胞和滤泡细胞是同源的,都来自于卵原细胞。池养青鱼的卵母细胞只能发育到初级卵母细胞阶段(IV时相),必须通过人工催情,才能进行染色体的减数分裂,使卵母细胞由第IV时相发育到第V时相。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。青鱼在第一次性周期内,雄性精巢在第5个冬季进入第IV期,雌性卵巢在第6个冬季进入第III期,从此以后,每年冬季,雄性精巢回复到第IV期,雌性卵巢回复到第III期,这种性腺季节周期变化的规律,为生产上选留亲鱼提供了理论依据。青鱼雌性卵母细胞由第III时相到第IV时相是同步性的;经人工催情产卵或自然退化后,卵巢的组织学结构又回复到第II期,证明青鱼是一次产卵类型。已经达到性成熟年龄的雌性青鱼,卵母细胞的卵黄形成有两种不同的类型。第一种类型是泡内卵黄,第二种类型是泡外卵黄。如果饲养管理工作如投饵、水质调节不适宜,卵母细胞不能正常形成卵黄,就会出现卵子的败育现象,这是生产上一个重要问题,必须进一步研究。

研究家鱼生殖细胞形成的规律,是为人工繁殖培育亲鱼、催情产卵、受精和孵化提供理论依据的。

在六十年代的初期,一些研究单位和高等院校已对白鲢和草鱼的性腺发育进行了研究<sup>[1,2]</sup>。作为四大家鱼(指青、草、鲢、鳙,以下均同)之一的青鱼性腺发育情况,至今尚未见有系统的研究资料。早在1958年,我们对湖南四大家鱼进行性腺发育调查时<sup>[3]</sup>,虽曾注意到青鱼性腺发育的情况,因所获得的标本不多,加之当时重点是要解决草鱼的问题,故未把青鱼的资料整理出来。文化大革命以后,在毛主席革命路线的指引下,淡水养殖业得到更加蓬勃的发展,草、鲢、鳙鱼的人工繁殖也有进一步的普及和提高,但是青鱼的人工繁殖,无论是基础理论或是生产技术,都不能适应当前生产形势的发展,因此对于青鱼的培育,催情和自然产卵受精等方面还不能提出稳定的生产措施。鉴于这种情况,我们认为有必要对青鱼的性腺发育进行研究。

## 一、材料和方法

1958—1964年在湖南各地的池塘、湖泊取得青鱼性腺标本82号,1971—1974年继续在池塘、湖泊和江河等水域取得标本107号,总共是189号。1971年以后取得的标本

1975年1月15日收到。

\* 本工作承湖南省农业局水产处、湖南鱼类资源调查办公室、长沙市岳麓渔场及全省有关渔场的大力支持、协助,特此致谢!

(83—189 号), 都从鳞片、鳍条作了年龄鉴定, 同时对每尾鱼的性腺进行了细胞学和组织学检查。取样的精巢和卵巢用波氏液固定, H. E. 染色, 部分材料作了显微摄影。青鱼的来源: 从地区上分, 主要来自湘北洞庭湖区, 在丘陵、平原地区也取得一些材料; 从水域上分, 主要来自湖泊(养殖湖), 其次是池塘和江河(表 1)。

表 1 1958—1974 年解剖青鱼标本的季节、性别及年龄情况

水域	季节	年 龄																		合 计		
		4—10 月		一		二		三		四		五		六		七		八			九	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀		♂	♀
内湖	春											1	1	1				1	1		2	7
	夏															1						1
	秋					1	2							1								4
	冬	2	2	7	5	13	14	10	10	1	10	8	4	1	3	1	1				1	93
池塘	春	3	3					2	3	4			1	1			1				1	19
	夏											1	1	1	3	1	2		3			12
	秋	4	5	1		2		3		3			1						1			20
	冬					5	6	5	5	1		1	1				1		1			26
江河	春																					
	夏											2		1	3							6
	秋					1																1
	冬																					
合 计		9	10	8	5	22	22	20	18	9	10	12	9	6	10	2	6	1	6		4	189

表 1 中列出的 189 号标本, 来自湖泊的 105 号, 来自池塘的 77 号, 来自湘江产卵场和洞庭湖的 7 号。

二、结 果

(一) 年龄鉴定和性成熟年龄

淡水硬骨鱼的年龄, 一般是根据鳞片上的年轮测定的; 就我们过去对草鱼年龄鉴定的经验<sup>[2]</sup>, 鳞片上形成的年轮, 由于受气候、饵料等因素的影响产生的副轮和其他一些不易识别的特征, 造成鉴定上的麻烦和困难, 因此有必要用胸鳍磨片 (0.2—0.25 毫米) 作为对照。鳍条磨片可以清楚地看到季节生长带交替的纹理, 没有副轮和其他一些难以识别特征的干扰。

根据 107 个 (83—189 号) 标本的鳞片、鳍条和性腺发育资料的综合分析, 同一鱼体的鳞片和鳍条上的年轮数, 在大多数的情况下是一致的, 但二者年轮形成的时间并不一定吻合, 有先后的差异。鳞片上年轮的形成发生于生殖季节, 约在 4 月下旬至 5 月上中旬。表 5 中第 93 号是 1972 年 5 月 9 日解剖的, 鳞片上最外一个斜割也就是第六个年轮刚形成不久,

在第六个斜割的外缘才出现一个新的环板,说明当年的年轮是4月下旬或5月初形成的。

落实年龄的常规方法是根据鳞片和鳍条上的年轮数字作出决定的。如是秋冬两季取得的标本,在年龄数字的右角上记有“+”号,例如 $5^+$ 或者 $6^+$ ,说明鱼的年龄是5年多或者6年多;如系春季取得的标本,则在年龄数字的右角上记有“-”号,例如 $5^-$ 或 $6^-$ ,说明鱼的年龄即将达到5年或者6年;如系夏季取得的标本,多少年轮就是多少年龄,不记“+”号或“-”号。

怎样确定青鱼的性成熟年龄?主要是根据冬夏两季的标本进行分析。表5中第116号,年龄 $4^+$ ,冬季卵巢是第Ⅱ期,卵巢中无退化卵和空瘪滤泡的痕迹,证实不是产后或自然退化后的第Ⅱ期,而是第一次性周期内的第Ⅱ期,由此推算在来年夏季5周岁的雌性青鱼不能达到性成熟。与此相对应的是表5中178号,年龄 $5^-$ ,春季卵巢是第Ⅱ期,同样说明当年夏季5周岁的雌性青鱼不能达到性成熟。再看表5中的83号和91号,年龄前者是 $5^+$ ,后者是 $6^-$ ,前者冬季卵巢是第Ⅲ期,后者春季卵巢也是第Ⅲ期,二者卵巢中均无退化卵和空瘪滤泡,证明都是第一次性周期内的第Ⅲ期。根据已达性成熟年龄雌性青鱼卵巢季节周期变化第Ⅲ期越冬的规律(表5),这两尾在夏季即将6周岁的雌性青鱼可以达到性成熟。参看表5和表7的资料,凡是达到6周岁和6周岁以上的雌性青鱼,在绝大多数情况下,夏季卵巢都能达到第Ⅳ期;凡是未达到6周岁的雌性青鱼,夏季卵巢都不能达到第Ⅳ期。根据上述资料,可以证实雌性青鱼的性成熟年龄是6周年(6冬7夏)。

表6中第175号和第176号,都是雄性,年龄都是 $4^-$ ,同是春季解剖的标本,精巢都是第Ⅱ期,说明在当年夏季4周岁的雄性青鱼是不能达到性成熟的。表6中第85号和第88号,年龄都是 $4^+$ ,同是冬季解剖的标本,精巢都是第Ⅳ期,推算到来年夏季5周岁的雄性青鱼可以达到性成熟。再看表6的第181和第186号,前者已经达到5周岁,后者即将达到5周岁,精巢都是第Ⅴ期。参看表6和表8中的资料,凡是达到5周岁的雄性青鱼,夏季精巢都能发育到第Ⅴ期;凡是不到5周岁的雄性青鱼,夏季精巢不能发育到第Ⅴ期。根据以上这些事实,可以证明雄性青鱼的性成熟年龄是5周年(5冬6夏)。

## (二) 生殖细胞发育阶段的划分和生殖腺的分期

对于硬骨鱼类生殖细胞和生殖腺发育阶段的分期,苏联、日本和美国都提出过分期的方法和标准<sup>[8,9]</sup>,比较起来并不是完全统一的。我国的水产和生物科学工作者,过去大都习惯于沿用 Мейен 的分期方法,我们认为应当根据我国四大家鱼生殖细胞发育的特点提出自己的主张和分期原则。

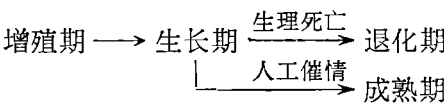
根据青鱼生殖细胞生长发育过程的特点,提出对这种鱼生殖细胞和生殖腺发育阶段的分期意见。

### 1. 根据细胞形态学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

在自然情况下,池养青鱼卵细胞在生长发育过程中可以明显地分为三个时期:(1)卵原细胞的增殖期;(2)初级卵母细胞的生长期;(3)初级卵母细胞的退化期。

由于当初级卵母细胞经过卵黄形成和充塞达到生长成熟后就停滞不前,必须人工催情,才能进行染色体的减数分裂,达到生理成熟,因此池养青鱼卵细胞的生长发育可按下列程式表示:



为了便于生产和科学研究的应用,可以根据上述各期的细胞形态学特征,把青鱼卵细胞生长发育的整个过程划分为 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。

表 2 青鱼卵细胞生长发育过程的形态学特征和时相的划分

时 相  特 征	卵原细胞	初 级 卵 母 细 胞			成熟卵母细胞	退化卵母细胞
	增 殖 期	生 长 期			成 熟 期	退 化 期
	细胞分裂	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 径 (微 米)	5—12	12—270	270—400	400—950	950	逐渐缩小
核 径 (微 米)	3—6	6—130	130—152	152—200	第二次成熟分裂中期	溃 散
正中切面核仁平均数	1—2	5—30	30—60	60—200	消 失	消 失
滤 泡 层 数	分化过程	1	2	2	消 失	肥 大
卵 黄 粒	无	无	出 现	充 塞	存 在	液 化

**I 时相** 从卵巢膜生殖上皮分化而来的卵原细胞最初是以卵索的结构进行频繁的细胞分裂(图版 I: 2), 增加未来卵母细胞的数量。大的位于中央的卵原细胞将发育为卵母细胞,小的位于四周的卵原细胞将分化为滤泡细胞,因此卵母细胞和滤泡细胞是同源的。

**II 时相** 这是初级卵母细胞生长期的的小生长阶段。当卵原细胞停止分裂脱离卵索以后,即过渡到胞质和胞核的增长。在早期 II 时相卵母细胞的细胞质中出现卵黄核(图版 I: 4), 国外的资料认为卵黄核与卵黄的形成有关<sup>[9]</sup>。II 时相卵母细胞最显著的特点是细胞质呈强的嗜碱性反应;细胞膜外包被一层滤泡细胞。

**III 时相** 此时相是初级卵母细胞由小生长阶段转入到大生长阶段卵黄粒形成的过渡时期,经历的时间较短。III 时相卵母细胞的特点是: 1)开始出现卵黄粒; 2)滤泡细胞由 II 时相卵母细胞的一层发展到二层(图版 I: 5); 3)由于滤泡细胞的分泌,在卵细胞膜和滤泡细胞之间形成一薄层的膜(放射膜); 4)在卵细胞膜的内缘出现液泡; 5)在受精孔处形成精孔细胞。精孔细胞的前身,可能是滤泡细胞,也可能它与滤泡细胞是姐妹细胞,都来自卵原细胞。

**IV 时相** 是初级卵母细胞卵黄粒充塞的时期。根据我们的观察,青鱼 IV 时相卵母细胞卵黄的形成有两种类型(图版 II: 10): 一种是泡内卵黄; 另一种是泡外卵黄。前者是在泡内积累卵黄物质,随着泡囊的扩展,卵黄颗粒继续增大,直到 IV 时相末,卵黄粒才能充满整个泡囊,最大直径 15—18 微米,这是 IV 时相卵母细胞达到生长成熟指标之一。泡外卵黄没有泡囊,扩散于泡内卵黄之间,最大直径 2.5—3.5 微米。IV 时相卵母细胞达到生长成熟的另一个指标是核偏位,卵核移向动物性极精孔细胞所在位置(图版 II: 7)的下方。泡内卵黄的充实和卵核偏位是生产上作为可以进行人工催情的标志。

**V 时相** 当 IV 时相卵母细胞达到了生长成熟的准标时,人工催情由于外源激素的作用,使之完成成熟、排卵两个过程。这里所谓的成熟是指卵核进行染色体的减数分

裂,排出第一极体,处于第二次成熟分裂中期;所谓排卵,是指卵母细胞由滤泡膜内排出,精孔细胞消失,受精孔敞开,卵子成为游离状态,等待精子进入。V 时相的卵质已趋向集中于动物性极形成胚基(图版 II: 10),受精后,未来的胚胎就在这个胚基的基础上形成。

**VI 时相** 当 IV 时相卵母细胞达到生长成熟经历一定时间(约 20 天)后,如不进行人工催情,就会趋向生理死亡或称自然退化。退化过程的 VI 时相卵母细胞易与 IV 时相卵母细胞相区别,前者卵核溃散不存在,卵黄液化,放射膜增厚,滤泡细胞活跃(图版 II: 11)。

## (2) 精细胞生长发育过程的分期

青鱼和其他家鱼一样,精细胞的发生,无需人工催情,可以完成由精原细胞到精子的全部发育过程。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。精细胞生长发育的各个阶段,除细胞的大小和染色反应的深浅不同外,不具有像卵母细胞那样复杂的附属结构,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以反映出发育阶段。

## 2. 根据组织成分对生殖腺的分期

根据生殖腺外表的特征,如形状、颜色、透明度、血管分布、卵粒大小等,用肉眼大致地可以看出卵巢和精巢的发育阶段<sup>[1,2]</sup>,如要求判断准确,必须进行组织学切片检查。生殖腺按组织学成分分期,是依据卵细胞的时相和精细胞的发生程序作出决定的。由于卵巢在发育过程中卵细胞各个时相的体积相差悬殊,因此对卵巢的分期应当按照较晚时相的数量和体积进行综合分析。

### (1) 卵巢的组织学分期

由于卵细胞在生长发育过程中划为 6 个时相,因此卵巢的组织学分期也相应地分为 6 个时期。为了简明起见,现用表 3 加以说明。

表 3 青 鱼 卵 巢 的 组 织 学 分 期

分 期 组 织 成 分			组 织 成 分						周 期 运 转 情 况	
			时 相						第 一 次 性 周 期 内	达 到 性 成 熟 年 龄 后
			I	II	III	IV	V	VI		
第 I 期			I						终生出现一次	
第 II 期			I	II					由第 I 期发展而来	由第 VI 期自然退化或由第 V 期产卵后回复
第 III 期			I	II	III				由第 II 期发展而来	由第 II 期发展而来
第 IV 期	初		I	II	III	IV			由第 III 期发展而来	由第 III 期发展而来
	中		I	II		IV				
	末		I	II		IV				
第 V 期	催效	全反应	I	II			V		由第 IV 期经人工催情发展而来	由第 IV 期经人工催情发展而来
	情果	部分反应	I	II		IV	V			
第 VI 期			I	II				VI	第 IV 期自然退化或第 V 期部分产卵后形成	第 IV 期自然退化或第 V 期部分产卵后形成



1—2 龄的卵巢处于第 I 期(图版 I: 3)。5—10 个月龄的卵巢,卵原细胞集成卵索,卵索中卵原细胞的细胞核显得非常活跃,可以看到染色体的各种分裂图象。2 龄左右的卵巢,其中部分卵原细胞脱离卵索,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。

3—5 龄的卵巢处于第 II 期(图版 I: 4)。比较表 5 中的第 148 号, 152 号, 116 号及 178 号,可以明显地看出两个问题: 1) 3—5 龄的卵巢都是第 II 期; 2) 第 148 号的体长是 55 厘米,体重 2,000 克,第 152 号的体长是 83 厘米,体重 6,000 克,年龄都是 3<sup>+</sup>, 后者的体重是前者的三倍,虽然如此,二者的卵巢都是第 II 期,说明卵巢的发育并不因生长速度的加快而跨越年龄的制约。

卵巢在第一次性周期内的第 6 个冬季进入第 III 期(图版 I: 5), 在第 7 个夏季达到性成熟,发育到第 IV 期(图版 I: 6)。

为了概括表 5 的资料,进一步说明青鱼卵巢的发育与年龄的关系,现用图 1 表示出来。

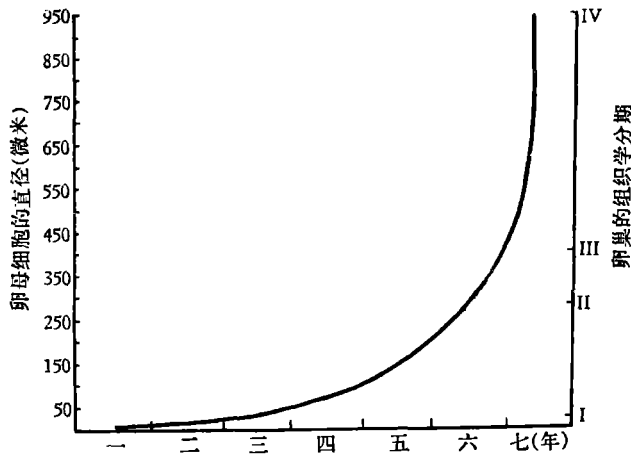


图 1 青鱼卵巢发育与年龄的关系

## 2. 精巢的发育程序

从 5 个月龄到 5 周岁的雄性标本中选用了 15 号列在表 6, 用来分析精巢发育与年龄之间的关系。

1—2 龄的精巢处于第 I 期(图版 III: 16)。5 至 10 个月龄的精巢,精原细胞和精囊细胞还不易分别出来,随着年龄的增长,在精原细胞的四周包被着明显分化的精囊细胞。

3 龄或 3—4 龄之间的精巢处于第 II 期(图版 III: 17)。4 龄是第 III 期(图版 III: 18), 到第 5 个冬季进入第 IV 期(图版 IV: 19), 在次年的春季或第 6 个夏季达到性成熟,发育到第 V 期。

为了概括表 6 的资料,说明青鱼精巢的发育与年龄的关系,现用图 2 表示出来。

## (四) 性腺的季节周期变化

雌性和雄性青鱼达到性成熟年龄以后,随着季节的运转,性腺循着一定的规律发生变化。

表 6 青鱼第一次性周期内精巢发育情况

编号	时 间	水 域	体 长 (厘米)	体 重 (克)	年 龄	组 织 学 切 片 检 查					备 注
						I	II	III	IV	V	
140	1973.10.24.	池 塘	40	633	5 个月	I					人工繁殖的后代 人工繁殖的后代 人工繁殖的后代
168	1974. 2.22.	池 塘	40	625	2-	I					
98	1972. 9.29.	池 塘	43	795	2+	I					
112	1972.12.10.	内 湖	84	5750	3+						
109	1972.11.28	内 湖	84	6500	3+		II				
175	1974. 2.27.	池 塘	53	1550	4-		II				
176	1974. 3. 2.	池 塘	77	4950	4-		II				
103	1972. 9.29.	池 塘	61	2950	4+		II				
104	1972. 9.29.	池 塘	67	3350	4+			III			
111	1972.12. 4.	内 湖	90	7750	4+			III			
85	1971.12.12.	内 湖	91	10500	4+				IV		
88	1971.12.17.	内 湖	91	10750	4+				IV		
121	1973. 2.16.	内 湖	101	11500	5-				IV		
181	1974. 5.14.	池 塘	105	12000	5					V	
186	1974. 3.28.	池 塘	108	14000	5-					V	

1. 卵巢的季节周期变化

从已经达到性成熟年龄和超过性成熟年龄的雌性标本中选用了 16 号列在表 7，用来分析卵巢季节周期变化的规律。

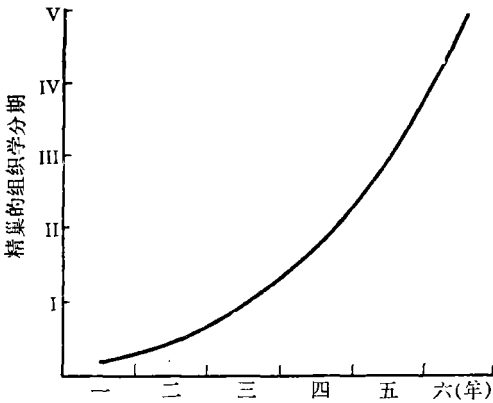


图 2 青鱼精巢发育与年龄的关系

根据表 7 的资料，证明已达性成熟年龄雌性青鱼的卵巢是第 III 期越冬的。3 月中旬到 4 月上旬进入第 IV 期，一般在 5 月中下旬或 6 月上旬达到生长成熟，是人工繁殖的盛期。但是青鱼卵巢的成熟季节是不整齐的，有的在 4 月底就达到了可以催情的水平，有的在 4 月底甚至 5 月初才进入第 IV 期，离达到催情的水平相差很远，这种成熟时间先后不一致的现象，在草、鲢、鳙鱼中并不如此突出<sup>[1,2,4]</sup>。

成熟季节较早的在 5 月下旬就出现自然退化，成熟季节较晚的约在 6 月上旬出现自然退化。卵巢中的 IV 时相卵母细胞趋向生理死亡，最初是局部的，而后才普及全部。凡是已经处于退化状况的卵巢，纵使其中还只出现少量的 VI 时相退化卵子，催情产卵多是失败的。第 VI 时相的退化卵子，一般在 10 月底或 11 月上中旬被肥大的滤泡细胞所吞噬(图版 III: 15)，卵巢又回复到第 II 期。

表 7 中第 133 号，是经人工催情全产（产空）后的卵巢，回复到第 II 期（图版 III: 13）；第 189 号是湘江产卵场获得的标本，经切片检查，卵巢中只有极少数产出的 VI 时相退化卵子，这些退化卵子被肥大的滤泡细胞吸收后，卵巢也是回复到第 II 期（图版 III: 14）。



表 7 青 鱼 卵 巢 季 节 周 期 变 化 情 况

编号	时 间	水域	体长 (厘米)	体重 (克)	年龄	成熟 系数 (%)	组 织 学 切 片 检 查					备 注
							I	II	III	IV	VI	
84	1971.12.11.	内湖	112	16500	5+	1.52	I	II	III			
86	1971.12.12.	内湖	102	14000	5+	1.62	I	II	III			
127	1973. 3.13.	内湖	114	16750	9-	3.80	I	II	III	IV		
128	1973. 3.17.	内湖	116	19500	8-	3.61	I	II	III	IV		
95	1972. 5. 9.	池塘	108	14000	6	4.14	I	II		IV		
185	1974. 3.28.	池塘	112	15000	8-	5.50	I	II		IV		
184	1974. 5.23.	池塘	115	17500	6	8.28	I	II		IV		
180	1974. 5.14.	池塘	115	16500	7	8.40	I	II		IV		
96	1972. 6. 5.	池塘	109	14750	8	10.00	I	II		IV		
154	1973.11.16.	江河	103	13000	6+	3.39	I	II		IV	VI	哑 河
133	1973. 7. 5.	池塘	117	18500	9	1.45	I	II				催情产卵后
138	1973.10.16.	池塘	103	10500	8+	1.43	I	II			VI	自然退化
134	1973. 5.25.	外湖	113	15750	7	2.23	I	II			VI	洞庭湖
189	1974. 4.26.	湘江	87	8750	6	3.20	I	II			VI	湘江产卵场
92	1972. 5. 9.	池塘	113	15000	6	4.00	I	II		IV <sup>0</sup>		败 育
182	1974. 5.14.	池塘	85	7750	8	0.90	I	II				未成熟

IV<sup>0</sup> 表示卵黄粒未能正常形成

表 7 中第 133 号, 138 号和 189 号等鱼的第 IV 期卵巢都由 I、II 及 IV 时相卵母细胞所组成, 证明青鱼卵母细胞由 III 时相发育到 IV 时相是同步性的 (127, 128 号鱼例外)。

表 7 中第 182 号, 8 周岁的雌性青鱼卵巢在夏季仍是第 II 期, 卵巢中既无 VI 时相退化卵子的痕迹, 也未发现 III 时相的卵母细胞, 说明此鱼虽已到达性成熟年龄, 但没有发育成熟。这是唯一例外的一个标本, 它的体重比一般性成熟雌性青鱼显著地低, 故长期的营养不良和环境条件不适合可能是导致这结果的重要原因。

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)也相应地出现规律性变动, 现用图 3 加以说明。

从图 3 可以知道, 已经达到性成熟年龄的雌性青鱼, 在繁殖季节(5—6 月), 卵巢的成熟系数达到高峰——8—10%, 就我们所获得的标本, 还未见到超过 10% 以上的, 这个数字比草鱼(11—15%)低, 比鲢、鳙鱼(15—25%)更低。

人工催情产卵后的成熟系数显著下降, 如表 7 中的第 133 号产空后的成熟系数是 1.45%。表 7 中的第 138 号是自然退化后卵巢回复到第 II 期的, 成熟系数是 1.43%, 可见由高峰下降到最低限额是 1.4—1.5%。最低限额出现的时间, 或在夏季(催情产卵后), 或在秋末冬初(自然退化)。入冬以后, 卵巢的成熟系数逐渐上升, 一到春季急剧增长, 夏季达到高峰。青鱼卵巢成熟系数的季节周期变化和草

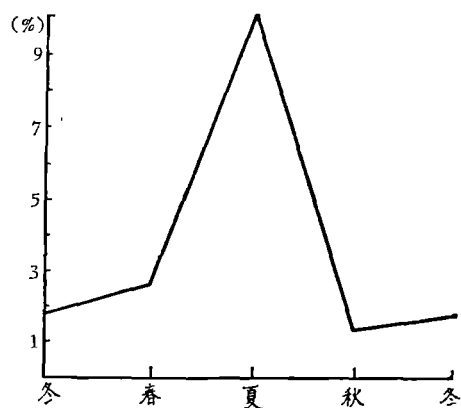


图 3 青鱼卵巢成熟系数与季节周期变化的关系

鱼相似<sup>[2]</sup>,每年只能出现一次高峰。

根据青鱼卵巢卵母细胞的发育由 III 时相到 IV 时相是同步性的特点和卵巢成熟系数每年只出现一次高峰,证明青鱼属一次产卵类型。

2. 精巢的季节周期变化

从已达到性成熟年龄和超过性成熟年龄的雄性标本中选用 10 号列入表 8, 作为分析精巢季节周期变化的规律。

表 8 青鱼精巢季节周期变化情况

编号	时 间	水 域	体 长 (厘米)	体 重 (克)	年 龄	成 熟 系 数 (%)	组 织 学 切 片 检 查						备 注
							I	II	III	IV	V	VI	
89	1971.12.20.	内 湖	94	8400	4+	0.14				IV			湘江产卵场获得
90	1971.12.20.	内 湖	89	7400	4+	0.15				IV			
120	1973.12.16.	池 塘	110	11250	8-	0.13				IV			
94	1972. 5. 9.	池 塘	111	13500	6	0.34					V		
97	1972. 6.23.	池 塘	113	8900	7	0.50					V		
131	1973. 4.27.	湘 江	91	8900	5	0.50					V		
187	1974. 6.14.	池 塘	108	15000	8	0.10			III <sup>0</sup>			VI	
158	1973.11.25.	内 湖	115	16200	6+	0.27			III <sup>0</sup>			VI	
137	1973.10.13.	池 塘	108	12250	6+	0.073			III <sup>0</sup>			VI	
132	1973. 5. 3.	湘 江	85	5750	5	0.26			III <sup>0</sup>			VI	

III<sup>0</sup> 表示排精后精细管回复到第 III 期。

从表 8 可以知道,已经达到性成熟年龄的雄性青鱼,精巢是第 IV 期越冬的(图版 IV: 19), 4—6 月达到第 V 期(图版 IV: 20—21), 经人工催情排精或自然退化后又回复到第 III 期(图版 IV: 22), 秋末或冬初进入第 III—IV 期, 12 月和 1—3 月处于第 IV 期。

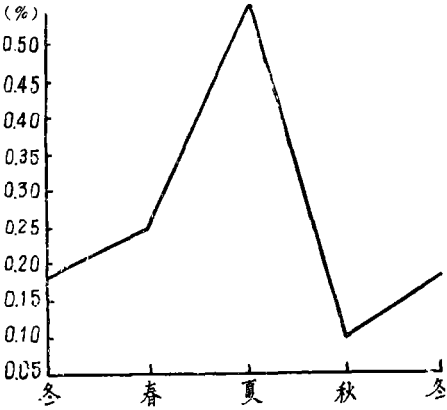


图 4 青鱼精巢成熟系数与季节周期变化的关系

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,现用图 4 表示出来。

从图 4 可以看出,在繁殖季节的 5—6 月,精巢的成熟系数达到高峰——0.35—0.5%;催情排精或自然退化后回复到第 III 期的成熟系数下降到最低——0.05%, 其出现时间,或在夏季(催情排精后),或在秋季(自然退化后);入冬后,略有回升;一到春季,成熟系数便急剧上升,夏季又达到高峰。精巢的成熟系数在一年之内,

也只能出现一次高峰。

三、讨 论

1. 性成熟年龄

四大家鱼都有其各自的性成熟年龄<sup>[1,2,4]</sup>, 这是种的属性。根据 107 号标本的鳞片、鳍

条上年轮的鉴定,湖南地区生长于池塘环境的青鱼性成熟年龄是5—6年,雄性比雌性早熟一年。由于地理环境的不同,同一种鱼的性成熟年龄也是有差别的,例如草鱼的性成熟年龄,在湖南是4—5年<sup>[2]</sup>,广东是4年,黑龙江是6—7年。青鱼的性成熟年龄是否也因地理环境不同而存在差异?由于尚未见到南方和北方有关这方面的资料,不能任意猜测,但是生长在长江水域这个范围内的青鱼性成熟年龄,应该不会有太大的差别。武汉大学生物系和湖北省水生生物研究所合作报道的资料<sup>[5]</sup>,认为长江内的青鱼,有的5年成熟,有的不成熟。南大生物系和长江水产研究所在一篇文章中提到生长在太湖地区及洪泽湖地区的青鱼,5—7夏龄发育成熟<sup>[6]</sup>。他们提出的这些资料虽未能把青鱼雌雄的性成熟年龄分别肯定下来,但总的来说与我们鉴定的结果基本上是接近的。

## 2. 卵细胞的分期

硬骨鱼类生殖细胞的发生,总的来说是按照一定的模式和程序进行的,但是由于种类和生活环境的不同,也存在着不同的特点和差异。四大家鱼是我国劳动人民经过千多年长期的实践经验养殖成功的优良品种,对这几种鱼的生殖细胞和生殖腺的分期,过去大都习惯于沿用 Мейен 提出的方法。根据我们在草鱼<sup>[2]</sup>和青鱼性腺发育研究的资料,感到全盘搬用 Мейен 的方法,不能全面反映四大家鱼生殖细胞发育的特点。

我们认为 I 时相是针对卵原细胞而言的,它具有细胞分裂的能力,是属于卵细胞发育的增殖期。II 时相卵母细胞没有分生能力,是胞质和胞核的增长,属于卵细胞发育的小生长阶段。池养青鱼和其他三种家鱼的卵母细胞只能发育到初级卵母细胞阶段(IV 时相),已经达到生长成熟的初级卵母细胞,必须经过人工催情,在外源激素的作用下(注射释放素使亲鱼本身的垂体产生激素促进初级卵母细胞完成成熟、排卵的试验正在进行)完成成熟、排卵,处于第 II 次成熟分裂中期<sup>[2]</sup>,等待受精。已经达到生长成熟的卵母细胞,经历一定的时间(约 20 天)<sup>[2]</sup>,如不人工催情,就会趋向生理死亡,走向退化。根据这些特点,把处于大生长期卵黄粒充塞阶段的初级卵母细胞定为 IV 时相;把经过人工催情完成成熟、排卵处于第 II 次成熟分裂中期的卵子定为 V 时相;把趋向生理死亡——核溃散、卵黄液化的退化卵子定为 VI 时相。这种划分不仅具有明显的细胞形态学依据,而且能够反映出池养家鱼卵细胞发育的特点。

## 3. 性腺发育与年龄和体重之间的关系

在一定的条件下,性腺发育与年龄的增长保持一个比较恒定的关系(图 1)。从受精卵开始到个体达到性成熟的第一次性周期内,鱼的生长和发育是随年龄的增长同时并进的,但由于水域不同(饵料、生态条件不同),个体的生长速度却很不一致。生长在湖泊里的青鱼比生长在池塘里的青鱼生长速度要快,但性腺发育的进度却并无显著的差别;例如生长在池塘里的青鱼,3—4 龄,体重 5—15 市斤,卵巢发育处于第 II 期;生长在湖泊里的青鱼,3—4 龄,体重 10—25 市斤,卵巢发育同样处于第 II 期。相同年龄的鱼,体重虽有显著的差别,但不仅性腺发育期一样,成熟系数也相近。

根据以上这些事实,说明青鱼和其他家鱼一样,性腺发育是受年龄制约的,且不因躯体生长速度的加速而提早成熟。但是也应当看到,在生活环境基本一致的情况下,例如对同一水域的鱼,用体长和体重作为衡量性腺发育的标尺也是可靠的。

## 4. 性周期变化与相关问题的讨论

青鱼在第一次性周期内,雄性精巢在第5个冬季进入第Ⅳ期,雌性卵巢在第6个冬季进入第Ⅲ期;从此以后,每到冬季都回复到上述相同的阶段。这种较为稳定的运转规律,对生产单位就冬季捕捞的机会选留亲鱼是很有帮助的。入春以后,卵巢和精巢都发生急剧的变化,前者由Ⅲ时相的卵母细胞进入到Ⅳ时相,后者由第Ⅳ期进入到第Ⅴ期。能不能按照这种既定的方向顺利地发展?与饲养条件也就是亲鱼培育的措施密切相关。在合理的饲养条件下,5—6月是青鱼发育成熟的顶峰,也就是人工繁殖的盛期。经催情产卵、排精或自然退化后,雌性卵巢又回复到第Ⅱ期,到冬季进入第Ⅲ期,雄性精巢回复到第Ⅲ期,冬季进入第Ⅳ期……,这种因人工因素(催情)或季节转变的影响导致的性周期变化,在一定年限内始终是有规律地运转的。为了把这种规律更有效地应用到鱼苗生产和育种工作上去,对几个具体问题提出看法和意见:

### (1) 发育与败育

脊椎动物的生殖细胞在生长发育过程中出现中途夭折的现象是普遍存在的,例如哺乳类的卵巢有所谓闭锁卵泡的产生,鲤、鲫杂交的后代雄性不育。前者是卵泡中的卵母细胞在生长过程中中途死亡,后者是精巢中的初级精母细胞不能进行染色体的减数分裂,因而不能形成精子。鱼类也有败育现象,日本学者 Honma 曾报道过香鱼(*Plecoglossus altivelis*) 卵子在发育过程中的败育情况<sup>[8]</sup>。青鱼的卵巢,当其循着由第Ⅰ→Ⅱ→Ⅲ期或者由第Ⅱ→Ⅲ期的发育程序发展,在冬季进入第Ⅲ期以后,由第Ⅲ期过渡到第Ⅳ期之间,也出现有败育的情况,在卵黄形成期,细胞萎缩,泡内卵黄形成的颗粒不能继续增大,犹之稻谷中的瘪谷。在卵黄粒充塞时期出现败育的卵巢,在外形上乍看起来似乎已经到了第Ⅳ期,其实成熟系数很低(4—5%),卵母细胞不能达到生长成熟的标准。如果选用了这样的青鱼催情,当然是要失败的。青鱼为什么会在由第Ⅲ→Ⅳ时相出现败育现象?有无办法可以避免?究其原因,主要是由于秋冬营养不良,第Ⅱ时相卵母细胞的生长受到阻碍,导致由第Ⅲ→Ⅳ时相的物质基础不足。根据青鱼的食性特点,在产后和秋季必须投喂足够的螺蛳、河蚌及其他贝类软体动物。青鱼卵母细胞的败育现象与其说是个生物学问题,不如说是个饲养问题(当然也不能排除生物学因素)。防止败育的办法,应该特别强调在培育亲鱼过程中的饵料和生态条件两个基本因素。

### (2) 成熟季节与繁殖效果

根据青鱼性腺发育的资料和近几年来人工繁殖的实践,雌性青鱼的成熟季节是很不整齐的。有的在3月底或4月初就已经进入到第Ⅳ期(表7中第127号、185号),这样的鱼在5月上旬或中旬就可以用于催情产卵。但是另一些青鱼的卵巢,到5月上旬仍然是处于Ⅲ—Ⅳ期的过渡阶段(表5中第93号),到11月中旬还找到刚开始退化处于第Ⅵ期卵巢的青鱼(表7中第154号)。再联系江河家鱼的繁殖情况,湘江的青鱼苗既是最早出现的,也是最迟出现的。1973年和1974年连续二年的4月下旬都在湘江产卵场获得排过精和产过卵的青鱼。青鱼成熟季节不整齐的现象,是造成青鱼人工繁殖较为困难的一个因素。在长江和湘江是否存在季节性的早熟和晚熟的群体,还没有依据作出结论。在未找出真象之前,应该对亲鱼培育和繁殖季节采取必要的措施。前面已经提到,研究饵料和生态因素对青鱼性腺发育的影响,这是当务之急;应该改变过去认为青鱼的成熟季节一定是在四种家鱼之末的传统看法,针对青鱼的成熟季节有早有迟的特点,把握繁殖季

节,及时进行催情处理,提高人工繁殖的效果。

### (3) 成熟与受精

过去一些从事鱼类生殖生理研究的科学工作者,有一种传统的偏见,那就是注视于卵细胞远超过于精细胞。其实受精效果的好坏,决不是卵子单方面的因素,精子的质量应该起着同等重要的作用。在繁殖季节,青鱼精巢保持有效催情的时间短,成熟精子消逝的速度比其他三种家鱼都快,经常遇到当第一次检查时,轻压腹部可以挤出乳白色精液的雄性青鱼,一周或十天之后再检查已不能挤出精液,在不得已的情况下,采用这样的雄性青鱼进行人工催情,在人工授精时,虽也能挤出一些清淡的精液,但由于精子的浓度低而且处于衰老状态,受精效果自然不会很好。青鱼精巢中的成熟精子易于趋向衰老消逝,这是青鱼人工繁殖中的又一困难。特别是自然产卵受精未能过关,是否和青鱼的成熟精子易于衰老消逝及与此相关联的性行为有关系,值得注意。我们研究青鱼自然产卵受精已是连续三年了,很少发现雌雄互相追逐的发情现象,要解决青鱼的自然产卵受精,注意精细胞的发生规律及与此相关的性行为是非常必要的。

### (4) 产卵类型

青鱼是一年产卵一次,还是一年产卵多次?根据它的卵巢季节周期变化的规律:由Ⅲ时相到Ⅳ时相是同步性的;卵巢的成熟系数每年只在夏季出现一次高峰。从这两个方面的事实,可以证实是属于一次产卵类型。1973年5月27日经过催情产空后的一尾37市斤的雌性青鱼,于同年7月5日解剖,卵巢是第Ⅱ期,其中并无次发性的第Ⅲ、Ⅳ时相卵母细胞,这也可以说明青鱼在当年夏季不会重复由第Ⅱ→Ⅲ→Ⅳ期这个发育程序。

## 参 考 资 料

- [1] 中国科学院实验生物研究所, 1960. 浙江不同水域中白鲢生殖腺发育的研究。家鱼人工繁殖的研究, 科学出版社, 1—56。
- [2] 刘 筠等, 1962. 草鱼性腺发育的研究。湖南师范学院自然科学学报, 1—23。
- [3] 湖南师范学院生物系, 1960. 湖南池塘家鱼生殖腺发育的研究。中华人民共和国科技委员会水产组青、草、鲢、鳙繁殖研究资料汇编, 41—43。
- [4] 施璟芳等, 1964. 鲢鱼性腺周年变化的研究。水生生物学集刊, 5 (1): 77—94。
- [5] 武大生物系等, 1960. 青、草、鲢、鳙性腺及其相关器官在晚秋季的组织学研究。武大自然科学学报(生物专刊) (3): 31—36。
- [6] 南大生物系等, 1960. 太湖区及洪泽湖区青、草、鲢、鳙鱼冬季卵巢发育情况的研究。中华人民共和国科技委员会水产组青、草、鲢、鳙繁殖研究资料汇编, 22—27。
- [7] K. K. Hisaoka and C. F. Firlit, 1962. The localization of nucleic acid during Oogenesis in the zebrafish. *The American journal of anatomy*, 110 (3): 203—215.
- [8] Yoshitaru Honma, 1961. Studies on the endocrine glands of the salmonid fish, Ayu, *Plecoglossus altivelis* Temminck et Schlegel-IV. The fate of the unspawned eggs and the new crops of oocytes in the spent ovary. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 27 (10): 873—879.
- [9] T. E. Malone and K. K. Hisaoka, 1963. A histochemical study of the formation of deuteroplasmic components in developing oocytes of the zebrafish, *Brachydanio rerio*. *Journal of morphology*, 112 (1): 61—75.

## STUDIES ON THE GONADAL DEVELOPMENT OF THE SNAIL CARP, *MYLOPHARYNGODON PICEUS*

Fishery Research Group, Department of Biology,  
Hunan Teachers' College

### Abstract

In Hunan, the age of sex maturity of *Mylopharyngodon piceus* which grows in the environment of a pond is 5—6 years; the male spawners ripen one year earlier than the female ones generally. Oocytes and follicular cells are of the same origin, both derived from the oogonia. The oocytes of the pond-cultured *Mylopharyngodon piceus* can only develop to the period of primary oocytes (phase IV), hence it is very necessary to induce maturation division artificially so that meiosis can take place and the oocytes can develop from phase IV to phase V. The entire course of spermatogenesis, from spermatogonium to spermatozoon, can be completed endogenously in the pond environment. The testes develop to stage IV in the fifth winter of the first sex cycle; the ovaries develop to stage III in the sixth winter of the first sex cycle. After this, the testes remain in stage IV and the ovaries remain in stage III throughout the winter of every year. The law governing such seasonal changes in the gonads provides a theoretical basis for the selection of the spawners in fish-culture. The oocytes develop from phase III to phase IV synchronously. The histological structure of the ovaries returns to stage II after induced spawning or after natural degeneration, which testifies that female *Mylopharyngodon piceus* is the type of fish that spawns only once a year.

According to our research, two different types of yolk are formed in the oocytes of this fish at the age of sex maturity. One type of yolk is intravesicular, while another type is extravesicular. If pond management, such as feeding and water-quality regulation, is not appropriate and yolk formation becomes aberrant, then the phenomenon of abortive eggs is bound to occur. This is an important problem in fish-culture, the solution of which depends on further researches.

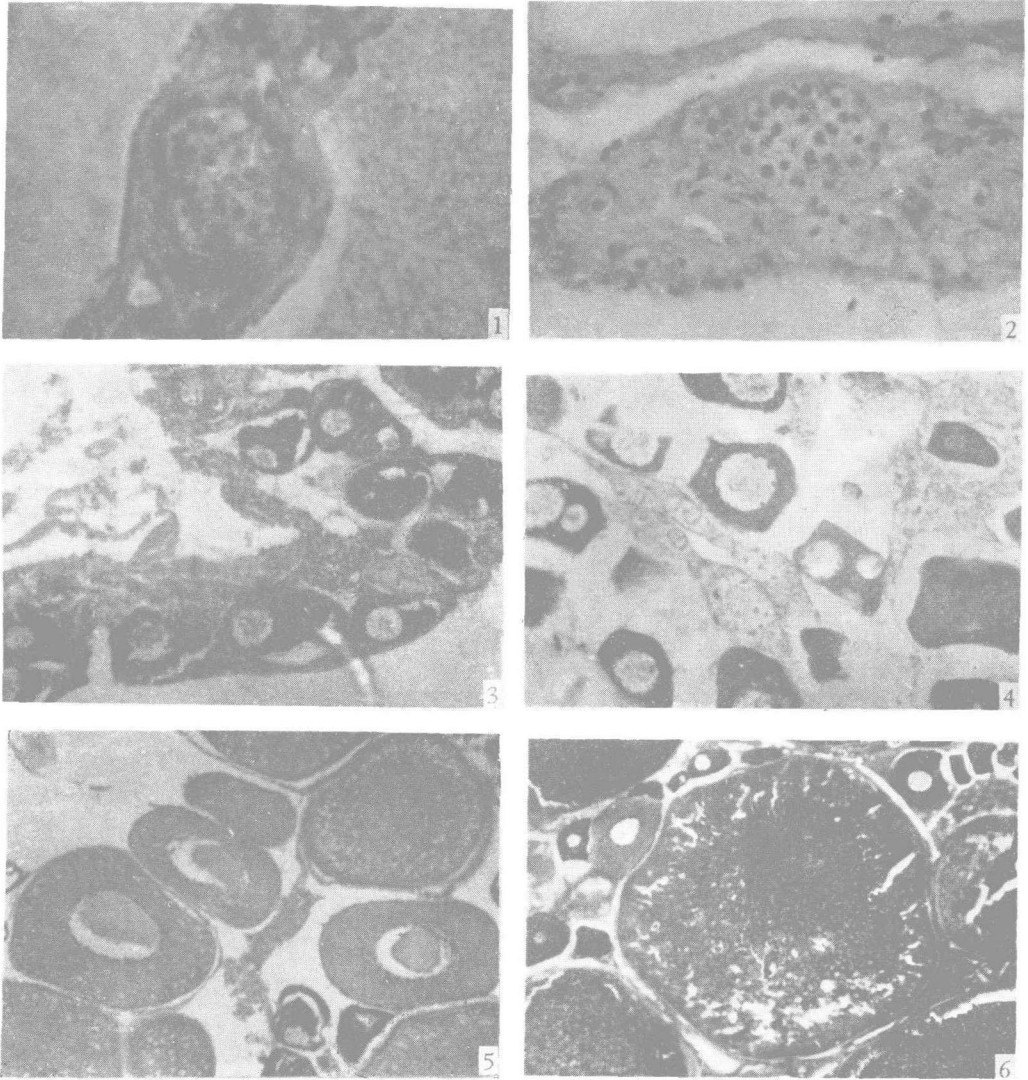


图 1 ♀, 5 个月龄, 体重 150 克, 1973 年 10 月 24 日取自长沙市岳麓渔场池塘。卵巢第 I 期, 示卵索中的卵原细胞进行细胞分裂 ( $\times 810$ )

图 2 ♀, 1+ 龄, 体重 650 克, 1973 年 10 月 22 日取自沅江县琼湖渔场养殖湖。卵巢第 I 期, 示卵索中的卵原细胞进行细胞分裂 ( $\times 810$ )

图 3 ♀, 2- 龄, 体重 625 克, 1974 年 2 月 22 日取自平江县农科所渔场池塘。卵巢第 I 期, 示卵原细胞已停止细胞分裂, 即将过渡到第 II 时相 ( $\times 259$ )

图 4 ♀, 3+ 龄, 体重 4 市斤, 1973 年 10 月 11 日取自长沙市红色渔场池塘。卵巢第 II 期, 示第 II 时相卵母细胞, 在卵核的一端出现卵黄核 ( $\times 259$ )

图 5 ♀, 6- 龄, 体重 30.5 市斤, 1973 年 3 月 24 日取自沅江县琼湖渔场养殖湖。卵巢第 III 期 ( $\times 108$ )

图 6 ♀, 6 龄, 体重 36 市斤, 1974 年 5 月 23 日取自长沙市岳麓渔场池塘。卵巢第 IV 期, 注意卵巢中只有 I、II 及 IV 时相卵细胞 ( $\times 65$ )

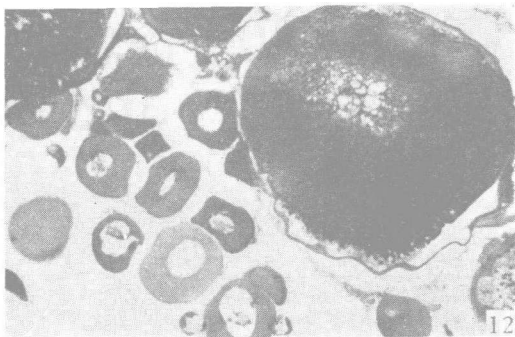
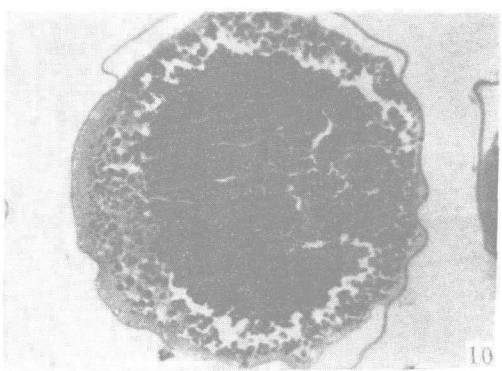
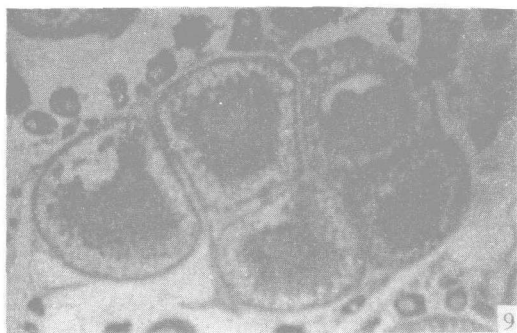
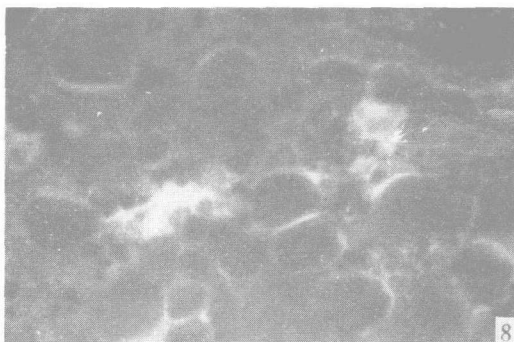
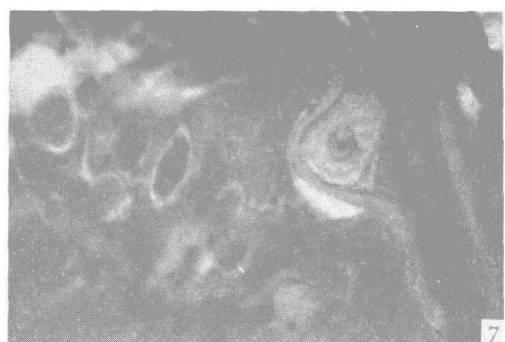


图 7 ♀, 材料同 6, 示第 IV 时相卵母细胞的受精孔内嵌合一个精孔细胞 ( $\times 810$ )

图 8 ♀, 材料同 6, 示第 IV 时相卵母细胞中的卵黄充塞: 大颗粒是泡内卵黄; 小颗粒是泡外卵黄 ( $\times 810$ )

图 9 ♀, 6 龄, 体重 30 市斤, 1972 年 5 月 9 日取自长沙市岳麓渔场池塘。卵巢第 IV 期, 示未能形成正常的卵黄颗粒, 出现败育现象 ( $\times 65$ )

图 10 ♀, 9 龄, 体重 37 市斤, 1973 年 5 月 26 日取自长沙市岳麓渔场。示经人工催情后的第 V 时相卵母细胞, 注意卵母细胞的细胞质已向动物性极集中形成胚基 ( $\times 65$ )

图 11 ♀, 7 龄, 体重 31.5 市斤, 1973 年 5 月 25 日取自洞庭湖。在江河自然产卵后, 卵巢回复到第 II 期, 但尚有极少数未产出的第 VI 时相退化卵子。注意 VI 时相退化卵子外周的滤泡细胞形成肥大细胞, 吞噬卵黄 ( $\times 810$ )

图 12 ♀, 8+ 龄, 体重 21 市斤, 1973 年 10 月 16 日取自湖南师范农基基地池塘。卵巢第 VI 期, 注意卵巢中只有 I、II 及 VI 时相的卵母细胞 ( $\times 65$ )



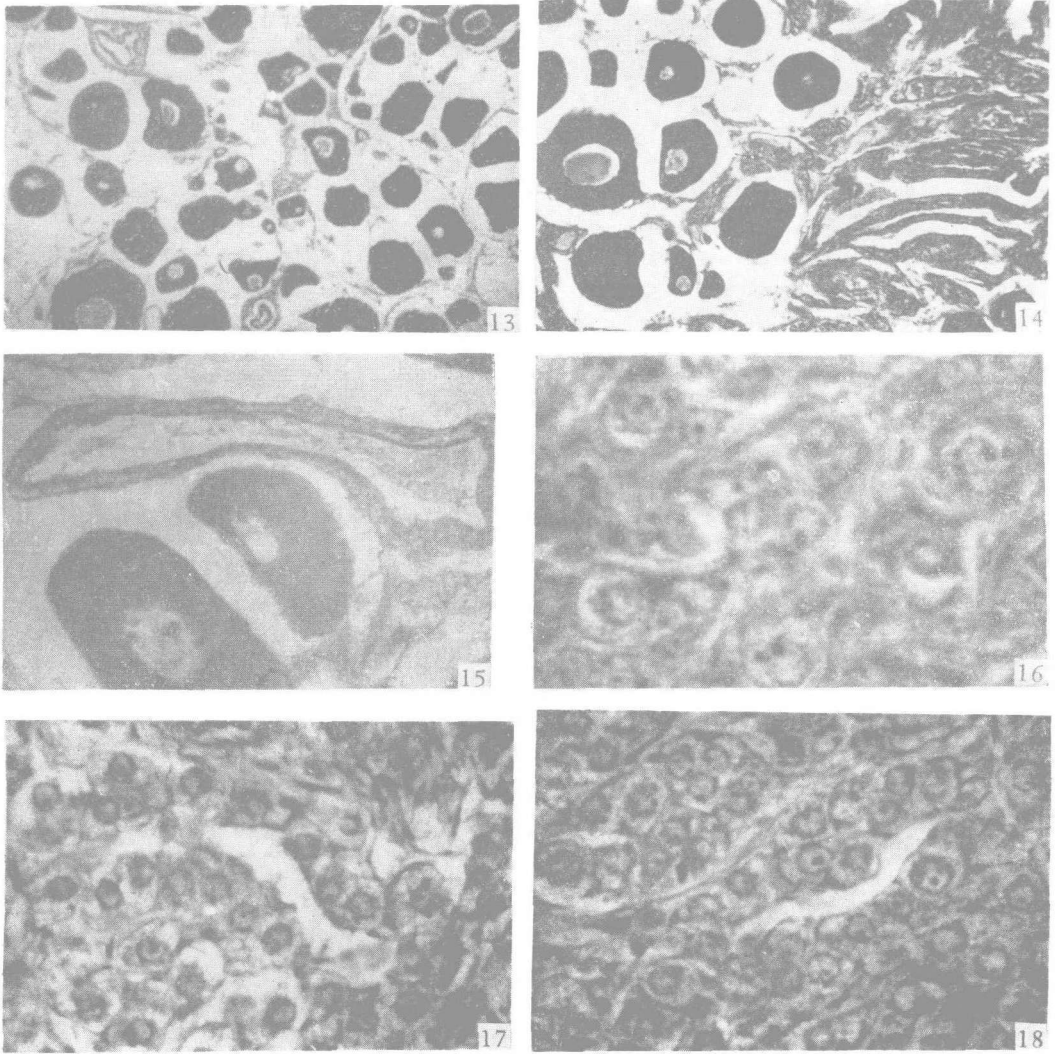


图 13 ♀, 9 龄, 体重 37 市斤, 1973 年 5 月 26 日取自长沙市岳麓渔场。经人工催情产空后, 卵巢回复到第 II 期。示 I、II 时相卵母细胞之间分布有空的滤泡组织 ( $\times 65$ )

图 14 ♀, 6 龄, 体重 17.5 市斤, 1974 年 4 月 26 日取自湘江产卵场。自然产卵后卵巢回复到第 II 期。示 I、II 时相卵母细胞之间分布有大量的滤泡组织 ( $\times 65$ )

图 15 ♀, 8 龄, 体重 21 市斤, 1973 年 10 月 16 日取自湖南师范农基基地池塘。自然退化后 VI 时相退化卵子的卵黄被肥大细胞吞噬后遗留的空心滤泡 ( $\times 259$ )

图 16 ♂, 5 个月龄, 体重 97 克, 1973 年 10 月 24 日取自长沙市岳麓渔场池塘。精巢第 I 期 ( $\times 1530$ )

图 17 ♂, 3+ 龄, 体重 11.5 市斤, 1972 年 12 月 10 日取自华容县西湖渔场养殖湖。精巢第 II 期 ( $\times 810$ )

图 18 ♂, 4- 龄, 体重 11.5 市斤, 1973 年 1 月 31 日取自湘阴县鼻湖渔场养殖湖。精巢第 III 期 ( $\times 810$ )

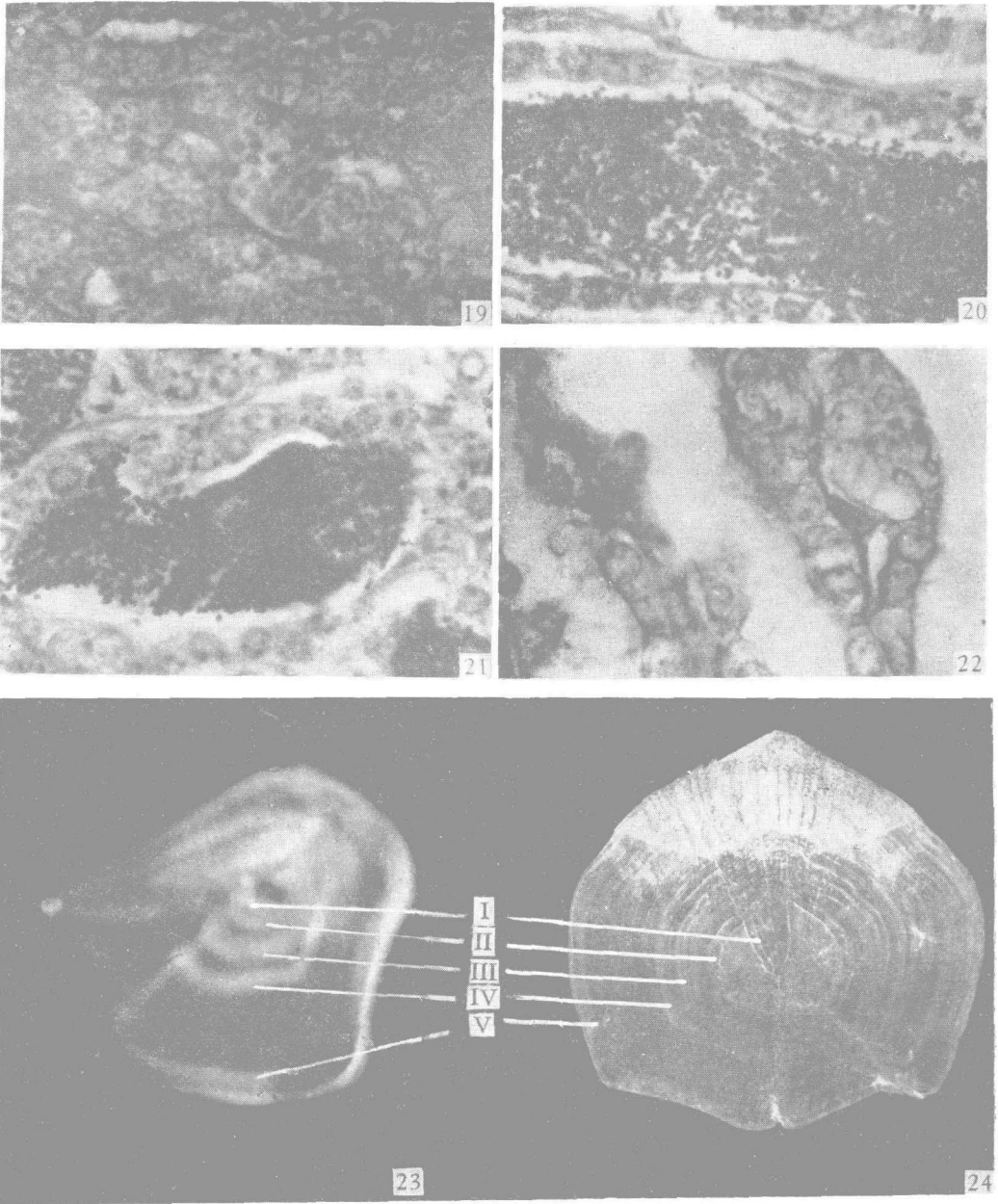


图 19 ♂, 7-龄, 体重 27.5 市斤, 1973 年 2 月 16 日取自岳阳县东风湖渔场养殖湖。精巢第 IV 期 (×810)

图 20 ♂, 6 龄, 体重 27 市斤, 1972 年 5 月 9 日取自长沙市岳麓渔场池塘。精巢第 V 期 (×810)

图 21 ♂, 7 龄, 体重 31 市斤, 1972 年 6 月 23 日取自长沙市岳麓渔场池塘。精巢第 V 期 (×810)

图 22 ♂, 5 龄, 体重 11.5 市斤, 1973 年 5 月 3 日取自湘江产卵场。精巢排精后回复到第 III 期。示精细管腔中的精子已经排空 (×810)

图 23 ♀, 5 龄, 体重 8 市斤, 1972 年 9 月 29 日取自长沙市红色渔场池塘。示鳍条上显示的 5 个年轮 (×22)

图 24 ♀, 5 龄, 材料同 23。示鳞片上显示 5 个年轮与鳍条上显示的年轮一致 (×2.25)