

# 鱼类的性别及人工控制

钱国英

(浙江农村技术师范专科学校 宁波 315101)

关键词 性逆转 性激素 人工诱导

中图分类号 S961.6 文献标识码 A 文章编号 0250-3263(2000)01-47-06

鱼类性别控制对于提高鱼类的养殖效益具有十分明显的应用价值。因为许多鱼类雌雄个体之间的经济性状存在着明显的差异(如增长率、个体大小等),大多数鱼类性成熟后生长速度会减慢,自然生殖活动还带来生长的停滞,体组织可食部分减少。因而选择具有最佳生长性能的性别进行单性养殖,对于提高养殖对象的生长量和经济价值,培育性腺不发育的中性鱼,对于消除性成熟所带来的不利影响,都将大大提高鱼类的养殖效益。另外,鱼类性别控制的研究,对阐明鱼类性别分化和性别决定机制等理论问题,也是非常有用的。鉴于这些原因,国内外鱼类性别的研究虽然起步较晚,但进展较快,有些研究已进入应用阶段。本文拟就鱼类性别及人工控制在水产养殖中的应用作一概述。

## 1 鱼类的性别及性逆转

鱼类性别的表达方式是多种多样的,其中主要是由染色体所决定的遗传性别(Genetic sex)和由遗传性别控制下通过个体发育而形成

的生理性别(Physiological sex)所构成。

鱼类的遗传性别取决于受精时来自精卵的染色体。但据对约1600多种真骨鱼类所进行的染色体组型的研究,被证明具有性染色体机制的种类很少,只有72种,其中能加以细胞学鉴别的不超过30种,说明绝大多数的鱼类性染色体异形的分化及性染色体机制尚处于低等的阶段,因而鱼类遗传性别的染色体决定机制就比较复杂。10种具有异形的性染色体的鱼类,分布于4个目,并且染色体数目差异很大,其中鲤形目的鲫鱼(*Carassius auratus auratus*)、鲶形目的胡鲶鱼(*C. balrachus*)、斑胡子鲶(*C. macrocephalus*)、白缘(*Leichagrus marginalus*)、黑尾(*L. minigriscauda*)、拟缘(*L. marginatcides*)以及鲈形目的刺鲈(*Maslasemlielus aculeatus*)具有XX/XY型染色体,鲱形目的短颌鲚(*Coila brachygnathus*)

---

第一作者介绍 钱国英,女,38岁,副教授,学士;

收稿日期:1998-04-20,修回日期:1998-10-05

具有 ZZ/ZO 性染色体<sup>[1]</sup>。大鳞副泥鳅 (*Paramisgurnus dabryanus*) 为 ZZ/ZW 型<sup>[2]</sup>。

生理性别的基础取决于原始性器官的类型。大多数鱼类体内仅存精巢或卵巢,属雌雄异体(Gonochorism)。这些鱼类往往在外形上很难辨别雌雄,但某些鱼类也存在雌雄异形现象。这种异形现象不仅表现为那些参与繁殖活动的体型特征的区别(如鲮鱼 *R. sinensis* 雌性特有的产卵管、鳃鳃鱼 *Ctenogobius giurinus* 雄鱼的臀突等),有时还表现为不参与生殖活动而与生殖活动直接关系的性征(如追星、婚烟装、雌雄个体大小等)。另外,发现约有 300 多种雌雄同体的鱼类,个体内同时含有可辩认的卵巢和精巢,可分别产生卵子和精子,并分别排出实行异体受精。雌雄同体的种类主要存在于鲈形目(Perciformes)、鲷科(Serranidae)与鲷科(Xenocyprinae)。

有些鱼类还存在着由种质特性所决定的自然的性别转化现象——性逆转(Sex reversal)。如黄鳍(*Monopterus albus*)从胚胎期到性成熟期,其性腺都是卵巢,能产生成熟的卵粒,但首次产卵后的卵巢便逐渐转变为精巢,开始产生精子。这种性逆转不仅表现在性腺产生配子性别的差异,而且在鱼类外部形态特征和生殖行为也发生变化。如雌性的剑尾鱼(*X. davidi*)转变为雄鱼时,其臀鳍的部分鳍条也随之变成交配器官——生殖足。裂尻鱼(*Schizopygbius younghusbandi younghusbandi*)体长 < 25cm 时,全部是雄性个体,体色为银白色;而当体长 > 30cm 时,则转变为雌体,体色呈暗黄色。

雌雄同体一般被认为是性逆转的一个过渡时期,当雌性向雄性转化时,卵巢内可看到明显的被吸收的卵母细胞,而精巢尚处于发育阶段。精巢进一步发达的结果,导致卵巢完全退化,而变成功能性的雄鱼。反之亦然。刘修业等<sup>[3]</sup>对黄鳍性逆转时生殖腺的组织学与超微结构的变化进行的观察表明,雌性时期黄鳍的性腺中充满着不同发育期的卵母细胞;当进入雌雄间期时,滤泡细胞吞噬卵黄颗粒,卵母细胞退化吸收而产生空泡,这些空泡被新形成的生殖褶填

充,褶上分布着精细胞;然后进入雄性时期,卵巢完全退化消失,曲线精管逐渐形成扩大,最终占领了整个生殖腔。

赤点石斑鱼(*Epinephelus striatus*)虽然是雌雄同体鱼,但卵巢先成熟。2~3 龄的雌鱼其卵巢可占性腺总面积的 95%,3~6 龄时仍以卵巢为主,卵母细胞处于生长期,精巢居狭小部分,在生精上皮上可见少量的精原细胞。六龄成熟的雌鱼才逐渐向雄性转变<sup>[4]</sup>。有人研究银鲫的繁殖时,在 12 858 尾个体中有 0.4% 的个体为雌雄同体,外形类同雄性。切片观察,精巢没有退化,卵巢中卵母细胞被吸收,精巢进一步发育,导致卵巢完全退化,从而完成从雌性向雄性的性逆转。我国辽宁省大伙房水库的银鲫,有雄性向雌性的逆转现象,有的个体精巢完全退化,有的左侧精巢退化呈索状,右侧是发育正常的卵巢。这种性逆转现象,由雌转变为雄的较为常见,而由雄的转变雌的则很少见。

关于性别转化的机制,有人曾提出是否与营养及性内分泌有关。许多学者在研究硬骨鱼类卵母细胞最后成熟的调控机理时,发现鱼类卵母细胞的最后成熟是由促性腺激素(GTH)、成熟诱导激素(MIT)和成熟启动因子(MPF)等多种因子连续作用下完成的<sup>[5,6]</sup>。宋平等<sup>[7]</sup>在对黄鳍性逆转时性腺蛋白的变化研究时,发现雌性黄鳍随着性腺的成熟性腺蛋白组分有所增多,相反雄性黄鳍随着性腺的成熟性腺蛋白组分有所减少。Kagawa<sup>[8]</sup>发现 RNA 合成抑制剂放线菌素 D 和蛋白质合成抑制剂环己烯酮均能阻抑 GTH 诱导的卵母细胞的成熟能力,表明卵巢与精巢的成熟和组建都与 GTH、RNA 和蛋白质的调节有关。

## 2 鱼类性别的人工控制

鱼类性别的人工控制就是根据生产要求,通过人工手段,将遗传型的雌性或雄性,转变为表现的雄性或雌性,或诱导中性不育。其控制途径主要有以下几条:

### 2.1 性激素处理

鱼类的性腺分化,配子发生、排出,产卵或求偶行为,副性征等都受控于

性激素的种类与水平。用性激素处理使鱼类性别从遗传型雌性向表现型雄性逆转中,使用最广、效果稳定而有效的药物是 17- $\alpha$ -甲基睾甾酮(17- $\alpha$ -methyltestosterone)。从遗传型雄性向表现型雌性逆转中有效可行的雌激素为 17- $\beta$ -雌二醇(17- $\beta$ -estradiol)。

据报道,不同浓度的甲基睾酮对鱼类具有不同的生物学效应。低剂量(1~5mg/kg 饲料)可促进鲤鱼和金鱼的生长<sup>[9,10]</sup>。中剂量(10~500mg/kg 饲料)会导致金鱼或罗非鱼等由雌性向雄性的完全性逆转<sup>[11,12]</sup>。高剂量(1000mg/kg 饲料)则对遗传型雄性罗非鱼产生雌性化效应<sup>[13]</sup>,以及对两种性别的青鳉产生雄激素阉割,并可抑制性腺发育,诱导产生虹鳟、草鱼、鲤鱼和异育银鲫中性不育<sup>[14~16]</sup>。研究还表明,应用激素处理诱导的不育性是稳定且长久的。

刘少军等分别用 30 $\mu$ g/g、50 $\mu$ g/g、100 $\mu$ g/g 甲基酮饲料饲养仔革胡子鲶,后者发生 100% 的性逆转,而前者性逆转不完全,雌鱼占 26.7% 雄鱼仅占 33.3%,还有 40% 的能自体受精的雌雄同体鱼,且具有特殊的体征<sup>[17,18]</sup>。这一发现不但对检测鱼类性别遗传方式提供了一种可行的方法,而且为纯合体的选育提供了一条途径。

我国于 70 年代开始对莫桑比克罗非鱼进行性别控制及单性养殖的研究,用性逆转与杂交结合的方法,得到了性染色体为 YY 型的“超雄鱼”,并与尼罗罗非鱼杂交,得到具有“杂种”和“全雄”双重优势的全雄鱼,其生长速度与群体产量比两性群体分别增加 38.5% 和 43.4%<sup>[19]</sup>。

超雄鱼的研究成功,在理论上和生产上都具有重要意义。但由于超雄鱼只占雄鱼比例的 25%,在外形上与一般雄鱼无异,故筛选工作繁琐费时,影响这一成果的推广。

对于在商品鱼中使用激素是否对人体有不利影响的问题,不少学者对性激素在鱼体内的残留量、残留时间以及可能产生的影响和对策等作了研究。表明在鱼苗阶段短时间低剂量的

激素处理,商品鱼中未检测到残留的激素,故用此种方法,对人体并无影响。

2.2 种间杂交 通过种间杂交以获得单一性别的群体进行单性养殖,这种方法主要集中在罗非鱼属(*Tilapia*)内,是目前国内外产生雄性或大部分雌性罗非鱼的最广泛采用的一种方法。在能得到全雄或大部分雄性的 10 多个杂交组合中,只有尼罗罗非鱼(*T. nilotica*)♀ × 奥利亚罗非鱼(*T. aurea*)♂ 和莫桑比克罗非鱼(*T. mossambica*)♀ × 霍诺鲁姆罗非鱼(*T. hornorum*)♂ 两个组合有实践意义,许多国家已应用于生产。

关于罗非鱼的种间杂交产生全雄鱼的机制,Chen(1969)提出罗非鱼中存在 ZW♀-ZZ♂ 和 XX♀-XY♂ 的性别遗传机制,罗非鱼种间杂交获得全雄鱼,实际上是性别遗传两大类型之间杂交的结果。Dan 于 1972 年也提出同样的理论:如果两种罗非鱼杂交亲本,雌雄鱼都是同型配子(ZZ♂-XX♀)就能产生 100% 的雄性后代。这种理论所推测的后代应 100% 是雄性,但实际上雄性一般只有 95% 左右。一种解释认为罗非鱼的性别决定除性染色体外,也与常染色体有关;另一种解释认为是引进的罗非鱼不纯而产生的。

我国于 1983 年从美国引种奥利亚罗非鱼,试验生产杂交的全雄性罗非鱼——奥尼罗非鱼,其雄性占 94.63%~97.87%,群体产量比母本高 18.72%~37.05%,比父本高 41.54%~85.89%;抗寒能力比母本提高 2.5~3.0℃<sup>[20]</sup>。

另外,种间杂交也可能产生中性不育鱼,尤其是属间杂交,这方面的试验主要集中在鲑鳟鱼类。Suzuki 等<sup>[21]</sup>从鲑鳟鱼类的 62 个杂交组合中筛选出 9 个具有杂种优势的组合,其中属间杂种多数是不育的。通过远缘杂交生产具有生长优势而又不育的杂种,也是当前鱼类杂种优势利用的一个重要方面。我国许多学者在鲤科鱼类的属间做过不少工作,发现双亲间核型愈相近,杂交愈能成功,且杂交的亲性和还与亲本物种间的基因组大小密切相关。母本的基因

组较大,雌核和卵质能够协调外来的雄核参与发育,保持细胞的整倍性;反之,则难以协调外来的较大的雄核进行正常的卵裂,而出现染色体不平衡排除等畸变状态<sup>[22,23]</sup>。

**2.3 人工诱导雌核发育** 雌核发育是由同种或异种精子进入卵内,起诱发作用,不参与发育,卵子完全在雌核控制下发育成子代的一种生殖方式。有些地区银鲫及花鲢科的某些种类以雌核发育的方式繁殖后代。

人工诱导雌核发育,就是用经 $\gamma$ 射线或紫外线照射的遗传上失活的精子进入未受精的卵内,从而激活卵子在雌核控制下进行发育。对于XX-XY型性染色体的鱼类来说,产生全部雌性的后代。这些后代的性状纯属母系遗传,基因型是高度纯合的。

雌核发育产生单一雌性后代,可以用来控制自然生境中的鱼类繁殖。如Stanley及其合作者用雌核发育的方法培育出全雌性草鱼,以防止草鱼过度繁殖,而造成对环境的破坏。另外,对于雌雄鱼生长速度不同的种类,可通过单性养殖提高产量。

雌核发育应用于养殖生产的最大困难是二倍体出现频率低,仔幼鱼阶段成活率差,个体差异大,能达到性成熟的并不多。为此,小野里坦<sup>[24]</sup>和吴清江等<sup>[25]</sup>设计在得到雌核发育二倍体鱼苗后,投喂雄激素,让其转变为功能上的雄鱼,再把这种性转化的雄鱼精子与普通的成熟卵受精,从而获得大量雌仔鱼。

相异于人工雌核发育,利用有些鱼类的天然雌核发育能力,进行“杂交”。蒋一硅等<sup>[26]</sup>用兴国红鲤为“父本”,方正银鲫为“母本”进行属间“杂交”,产生子一代异育银鲫,结果发现异源精子不仅能激活银鲫的雌核发育,而且还能影响子代的某些性状,但精核却并没有与卵核真正结合。进一步研究发现雌核发育的异育银鲫及其人工杂合种产生过程中,父本的DNA片的确可随机地掺入到母本细胞的DNA中,影响子一代的性状<sup>[27]</sup>。异育银鲫具有比母系明显的生长优势,已在全国许多地方推广,并取得较高的经济效益。王平林(1984)用银鲫(♀)与

元江鲤(♂)杂交所产生的全雌的异育银鲫,生长速度比亲本快三倍以上。异常银鲫的育成及其在许多地方的推广,可视为我国雌核发育进入实用阶段的开始。

**2.4 人工诱导三倍体** 人工诱导的三倍体具有正常的生活力,但功能上是不育的。因为奇数染色体组将导致减数分裂的瓦解及性腺发育的衰退,或非整倍数配子的产生。

诱导三倍体的方法很多,一般有种间杂交、物理、化学第三大类,其中最常用有效而方便的方法是温度休克和静水压处理。

中性不育的三倍体鱼类,同样也具有生长快,肉质好的特点。如三倍体雌性鲮与川鲮杂种和天然三倍体雌性虹鳟在二倍体鱼的产卵生长停止期,体重也会继续增加。中科院水生所等(1979)曾报道草鱼三倍体在鱼种阶段比二倍体增重70.4%;吴清江等(1979)报道丰鲤三倍体的生长优势更为突出。但三倍体鱼类实际应用中还存在着三倍体出现频率低,仔幼鱼存活率低和结果不稳定等问题,有待进一步深入研究。

**2.5 自身免疫阉割** 用某种鱼的精卵巢组织液作抗原物质,注射到同种异体幼鱼体内,使幼体内产生抗体,抑制其性腺发育,产生自身免疫阉割现象,从而产生中性不育鱼。这一技术已在鲑鳟鱼类获得初步成功。楼允东<sup>[28]</sup>在鲤鱼的试验中也获得同样的结果。

**2.6 外科手术阉割** 用外科手术摘除性腺,可产生中性不育鱼,并诱导产生性逆转。有人将150尾雌性博鱼(*Bettasplendens*)的卵巢割去,三个月后,有7尾已从残留的输卵管壁完全形成了能发挥功能的精巢。这种性逆转的雄鱼也是生理型雄鱼。由于这种方法操作不便,因而很难在生产上实际使用。

**2.7 其它** 除了上述方法外,还可用电离辐射和化学绝育等方法产生中性不育鱼。分子遗传技术的发展,为SRY基因的研究和鱼类的基因定位、基因谱系的建立,提供了新的有效的方法。转基因技术用于鱼类性别控制的研究也已开始起步,但离应用于生产尚有一定的距离。

### 3 结束语

综上所述,鱼类遗传性别的染色体机制比较复杂,而用于鱼类人工性别控制的方法也很多。这些方法大多仍处于摸索和试验阶段,在大规模生产上的应用尚属起步阶段,在理论上也还有许多机理仍未摸清。值得注意的是,不同的控制方法具有不同的效果,应注意选择得当。表1列出了不同处理方法的效果,供参考。

表1 鱼类性别控制方法及效果

方法	效 果			备 注
	全雄	全雌	中性不育	
激素处理	√	√	√	取决于激素种类与剂量
种间杂交	√		√	有三种可能结果 取决于父母本的 性染色体类型
	√		√	
	√	√	√	
诱导雌核发育		√		雌性配子同型有效
诱导三倍体			√	
自身免疫阉割			√	
人工手术阉割			√	
电离辐射			√	
化学绝育			√	

### 参 考 文 献

- [1] 余先觉,周日敦,李渝诚等.中国淡水鱼类染色体.北京:科学出版社,1989,118~119.
- [2] 常重新,余光光.大鳞副泥鳅 ZZ/ZW 型性别决定的细胞遗传学证据.遗传,1997,19(3):17~19.
- [3] 刘修业,崔同昌,王良臣等.黄鳍性逆转时生殖腺的组织学与超微结构的变化.水生生物学报,1990,14(2):166~169.
- [4] 方永强,林秋明.17 $\alpha$ -甲基睾酮对赤点石斑鱼性逆转的影响.水产学报,1992,16(2):171~174.
- [5] Planas, J. V., J. Atho, P. Swanson. Regulation of ovarian steroidogenesis in vitro by gonadotropins during sexual maturation in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). In: "Goetz FW Tomas P, eds. Proceedings of the fifth international symposium on the reproductive physiology of fish, 2-8 July, 1995, 296~298."
- [6] 汪小东,林浩然.硬骨鱼类卵母细胞最后成熟的调控.水产学报,1998,22(1):72~77.
- [7] 宋平,李建宏,贾臣熙.黄鳍性逆转与性腺蛋白关系的分析.动物学杂志,1994,29(1):15~17.
- [8] Kagawa, H., H. Tanaka, K. Okuzawa. Development of maturational competence of oocytes of redseabream, *Parus major*, after human chorionic gonadotropin treatment in vitro requires RND and protein synthesis. *Gen Comp Endocrinol.*, 1994, 94:199~206.
- [9] Lone, K. P., A. J. Mattv. The effect of feeding methyltes tosterone on the growth and body composition of common carp (*Cyprinus carpio*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1980, 40:407~424.
- [10] Yamazaki, F. Application of hormones in fish culture. *J Fish res. Board. Can.*, 1976, 33:948~958.
- [11] 中山大学生物系.应用雄性激素诱导罗非鱼雌鱼雄性化的试验.动物学杂志,1987(1):1~3.
- [12] 郭国民,练慧英.应用甲基丸酮诱导莫桑比克非洲鲫鱼雄性化的研究.遗传,1979,1(1):34~39.
- [13] Nakamura, M. Dosagedependent changes in the effect of oral administration of methyltestosterone on gonadal sex differentiation in *Tilapia mossambica*. *Bull. Fac. Fish Hokkaido Univ.*, 1975, 26:99~108.
- [14] Boney, S. E., R. D. Guerrero. Sex reversal and breeding of grass carp. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1984, 113(3):348~353.
- [15] Manzoor, A. P., G. P. Rao. Growth improvement in carp, *Cyprinus carpio*, Sterilized with 17- $\alpha$  Methyltestosterone. *Aquaculture*, 1989, 76:157~167.
- [16] 楼允东,鄢梅初.异育银鲫性别控制研究.水产学报,1994,18(3):169~176.
- [17] 刘少军,刘可.人工诱导革胡子鲶性逆转的研究.中国水产科学,1997,14(2):7~12.
- [18] 刘少军,姚占州,刘筠.用性逆转方法研究革胡子鲶的性别遗传方式.水产学报,1997,21(1):75~79.
- [19] 杨永铨,张中英,林克宏等.雄莫桑比克罗非鱼生长对比试验.淡水渔业,1983(3):17~19.
- [20] 王楚松,夏德全,胡玫等.奥尼鱼(*Snilotica* ♀ × *S. aurea* ♂)杂种优势的研究.淡水渔业,1989(6):14~15.
- [21] Suzuki, R., Y. Fukuda. Growth and survival of F1 hybrids among same nid fishes. *Ibid.*, 1972, 21:117~138.
- [22] 李传武,吴维新,徐大义.鲤和草鱼杂交中雌核发育子代的研究.水产学报,1990,14(2):153~156.
- [23] 桂建芳,梁绍昌,朱蓝菲等.鱼类远缘杂交正反交杂种胚胎发育差异的细胞遗传学分析.动物学研究,1993,14(2):171~177.
- [24] 小野里坦.染色体工学的应用.遗传(日),1984,38(8):17~23.
- [25] 吴清江,陈荣德,叶玉珍等.鲤鱼人工雌核发育及其作为建立近交系新途径的研究.遗传学报,1981,8(1):50~55.
- [26] 蒋一硅,1983.异源精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应.水生生物学报,8(1):1~3.
- [27] 丁军,谢岳峰,蒋一硅等.异育银鲫及其人工杂种

外源遗传物质的检测分析. 水生生物学报, 1993, 17  
(1) 22~26.

[ 28 ] 楼允东. 应用自身免疫控制鲤鱼性腺发育. 中国农业生  
物技术, 1989, 183~186.