

# 温度对鲫鱼性腺分化的影响

岳敏娟 尤永隆 林丹军\*

(福建师范大学生命科学学院 福州 350108)

**摘要:** 鱼类的性腺分化受各种环境因素的影响,而温度的影响是重要因素之一。本文通过组织学方法观察了鲫鱼 (*Carassius auratus*) 原生殖细胞的迁移、生殖嵴形成和性腺分化,并探讨温度对性腺分化的影响。孵化后 12~40 d 是鲫鱼性腺分化的敏感期。从第 12 d 起,仔鱼分成 7 组,每组分别用下列 7 种水温中的一种培育 28 d: (16 ± 1)、(20 ± 1)、23~25、(27 ± 1)、(30 ± 1)、(32 ± 1)、(34 ± 1)。其中 23~25 组是对照组。结果显示,对照组幼鱼的雌雄比例大致是 1:1 (1:1.07)。(20 ± 1) 组的幼鱼雌雄比例也接近 1:1 (1:0.91)。在 (27 ± 1) 组,雌性率上升,为 55.3% ( $P < 0.05$ )。在低温组 (16 ± 1),雌雄比例是 1:1.45,雌性率达 40.8%。然而,在高温组 (30 ± 1)、(32 ± 1)、(34 ± 1) 中,雌雄比例分别是 6.14:1、2.51:1 和 2.14:1。其中 (30 ± 1) 实验组的雌性率最高,达到 86.0% ( $P < 0.01$ ),性腺分化趋向雌性化。研究提示,鲫鱼的性别分化属于温度依赖型。当前全球性气候变暖,以及各种环境因素所产生的温室效应,有可能对鲫鱼的性别平衡产生影响。

**关键词:** 鲫鱼;性腺分化;温度;性比

**中图分类号:** Q955, Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2009)01-09-08

## The Influence of Temperature on Sex Differentiation of *Carassius auratus*

YUE Min-Juan YOU Yong-Long LIN Dan-Jun\*

(College of Life Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China)

**Abstract:** The gonadal differentiation in fishes is affected by many environmental factors, among which temperature is one of the most important factors. In this paper, migration of primordial germ cells (PGCs), formation of genital ridge and gonadal differentiation were investigated using histological methods in *Carassius auratus*. Effects of different culturing water temperatures on the gonadal differentiation were also studied. Day 12 to day 40 was a sensitive period for the gonadal differentiation. From day 12 on, larvae were divided into 7 groups. Every group was cultured under one of seven temperatures for 28 days: 16 ± 1, 20 ± 1, 23 - 25, 27 ± 1, 30 ± 1, 32 ± 1 and 34 ± 1. The control group was cultured at 23 - 25. The results showed that larval sex ratio in the control group was approximately 1:1 (female to male was 1:1.07). In the 20 ± 1 group, the larval sex ratio was also close to 1:1 (1:0.91). In the 27 ± 1 group, female ratio increased and the female ratio could be as high as 55.3% ( $P < 0.05$ ). In lower temperature group 16 ± 1, female to male was 1:1.45, and the female ratio reached 40.8%. However, in the higher temperature groups, the female to male ratios were 6.14:1, 2.51:1 and 2.14:1 when temperature was increased to 30 ± 1, 32 ± 1 and 34 ± 1, respectively. The female ratio in 30 ± 1 group was

基金项目 福建省自然科学基金项目 (No. B0310006);

\*通讯作者, E-mail: djlin@fjnu.edu.cn;

第一作者介绍 岳敏娟,女,硕士,研究方向:鱼类生殖生物学;E-mail: ymj0991.bio@163.com.

收稿日期:2008-07-30,修回日期:2008-11-20

the highest, reaching as high as 86.0%. The temperature of  $30 \pm 1$  obviously induced feminization. These results suggest that sex determination in *C. auratus* is temperature-dependent sex determination (TSD). Nowadays, the global temperature become warmer, and the changing environmental factors lead to greenhouse effect, which might skew the sex ratio of *C. auratus*.

**Key words:** *Carassius auratus*; Gonad differentiation; Temperature; Sex ratio

在探讨动物的性别决定 (sex determination) 和性分化 (sex differentiation) 机制中发现, 尽管鱼类性别决定的基因型在受精时就已经形成了, 但是鱼类作为一种低等脊椎动物, 其生活环境千差万别, 这决定了其性别决定方式的多样化和可塑性<sup>[1-3]</sup>。鱼类的性别是由遗传因素和环境因素相互作用共同决定的。在诸多的环境因素中, 研究较多的是温度对性腺分化的影响。不同的温度可诱导不同种鱼类的性腺向雄性或雌性分化。如在高温 (36 ) 下, 奥利亚罗非鱼 (*Oreochromis aureus*) 雄性率可达 98%<sup>[4]</sup>; 在 (32  $\pm$  1) 下, 泥鳅 (*Misgurnus anguillicaudatus*) 雄性率可达 90%<sup>[5]</sup>; 银汉鱼 (*Menidia peninsulae*) 在低温 (15 ) 下, 雌性率达 85%<sup>[6]</sup>。而一些鱼类则相反, 如南美洲的另一种银汉鱼 (*Odontesthes bonariensis*) 在低温 (17 ) 下, 雌性率达 100%, 在高温 (29 ) 下则为 0%<sup>[7]</sup>。在斑点叉尾鲷 (*Ictalurus punctatus*) 中发现, 34 高温诱导雌性化 (雌雄比例为 1.68 : 1), 如果发育的温度降低, 雄性率上升<sup>[8]</sup>。因此, 越来越多的鱼类被证实属于温度依赖型性决定 (temperature-dependent sex determination, TSD)<sup>[1]</sup>。

鲫鱼 (*Carassius auratus*) 是江河湖泊中常见具有较高经济价值的淡水鱼类。本文采用不同温度培育性未分化的鲫鱼仔鱼, 观察在所设定的温度条件下, 性腺的形成和分化规律, 探讨不同温度对性腺分化及子代性比的影响。研究结果将为鲫鱼的繁殖生物学提供基础资料。

## 1 材料与方法

**1.1 实验材料** 鲫鱼亲鱼从闽江捕获。2007 ~ 2008 年连续两年在鲫鱼繁殖季节 (3 ~ 8 月), 挑选性成熟雌雄鱼共 68 尾, 体长范围 9.5 ~ 19.0 cm, 分批进行人工催产, 自然产卵受精。

催产激素为 LRHA2 和 DOM (宁波第二激素制品厂), 混合注射。将附着受精卵的棕榈片置于大盆 (直径 100 cm) 中充气孵化, 培育用水为曝气过的自来水。培育温度为自然水温 (23 ~ 25) 。待仔鱼孵出后将棕榈片取出, 仔鱼留在盆中继续发育。在仔鱼卵黄囊将要消失时开始投喂水蚤等浮游动物, 12 日龄起过渡到投喂配合饲料 (福州大昌盛饲料有限公司生产)。每 2 d 换一次水, 每天吸出粪便和多余的饲料以保持水质良好, 光线为自然光。

**1.2 不同水温的培育方法** 将同一批次孵化后的仔鱼随机分成 7 组, 每组 200 尾, 分别置于 (16  $\pm$  1) 、 (20  $\pm$  1) 、 23 ~ 25 、 (27  $\pm$  1) 、 (30  $\pm$  1) 、 (32  $\pm$  1) 、 (34  $\pm$  1) 水温中培育, 其中 23 ~ 25 为对照组, 其余为实验组。水温调控方法: 高于自然水温的实验组采用可控温加热棒调控; 低于自然水温的实验组用制冷装置 3HP 冷水机 [BT-3A, 博世泰制冷 (深圳) 分公司] 进行控温。升温和降温均缓慢进行, 以使仔鱼逐渐适应。

以生殖嵴出现直至精巢、卵巢形成定为性腺分化的敏感期。根据预实验结果, 确定生殖嵴出现的日龄和精巢、卵巢形成的日龄。温度处理从仔鱼 12 日龄开始, 直至 40 日龄止。然后将各组恢复到自然水温, 继续培育。到 6 月龄幼鱼, 统计成活率, 并通过检测性腺, 辨别精巢或卵巢, 确定幼鱼性别, 计算性比。以上实验每年各重复 3 批次。

**1.3 取材及组织学制片** 每一批次各温度组另外按上述方法各培育一组仔鱼用来取材进行组织学制片, 以观察仔鱼性腺的形成和分化。1 ~ 15 日龄的仔鱼, 每 2 ~ 3 d 取样 6 尾; 15 日龄后, 每 5 d 取样 6 尾。仔鱼或性腺采用 Bouin 氏液固定, 常规脱水, 透明, 石蜡包埋, 连续切片,

H. E 染色。切片置 OLYMPUS BX51 显微镜(配冷光源数码相机 OLYMPUS DP70)下观察,拍照。显微测量各期的生殖细胞,每期细胞测量 10 个以上。

**1.4 数据分析** 对于测量数据以平均值  $\pm$  标准差 (Mean  $\pm$  SD) 表示。其余实验数据采用 SPSS 13.0 统计学软件进行  $\chi^2$  检测 ( $\chi^2$ -Test), 主要比较各实验组幼鱼的成活率和雌性率与对照组的差异性 ( $P < 0.05$  为差异显著)。

## 2 结果

**2.1 性腺的发生和分化** 鲫鱼的性腺分化以对照组 23 ~ 25 的为准。从孵化后 1 日龄至 50 日龄,观察其原始生殖细胞 (primordial germ cells, PGCs) 的迁移、原始性腺的形成和分化过程,并为温度处理实验确定性腺分化的敏感时期 (sensitive period)。

**2.1.1 原始性腺的形成** 1 日龄仔鱼,全长为 (4.6  $\pm$  0.1) mm。鱼体透明,在头部和腹部有零星黑色素分布。眼已变黑。卵黄囊淡黄色,呈椭圆形,占据鱼体大部分体积。仔鱼头部紧贴在卵黄囊的前方。仔鱼连续横切片观察,前肾和消化道已经形成。在消化道中肠的脏壁中胚层上,可见 PGCs 单个或几个细胞聚集分布。PGCs 与周围的体细胞在形态上有明显的区别: PGCs 呈圆形或椭圆形,胞体较其周围的体细胞大,胞径平均值(长径  $\times$  短径,下同)为 14.15  $\mu\text{m}$   $\times$  5.80  $\mu\text{m}$ ,核径为 9.5  $\mu\text{m}$   $\times$  5.4  $\mu\text{m}$ 。细胞核大且着色浅,核膜清晰可见,核仁 1 ~ 2 个(图版 :1)。

3 日龄仔鱼,全长 (5.2  $\pm$  0.1) mm。鱼体头部及背部黑色素明显,卵黄囊体积变小,形如扁豆状。胸鳍出现且摆动灵活。连续横切片观察,PGCs 已迁移至中肠上方的背肠系膜处。其胞径均值为 15.25  $\mu\text{m}$   $\times$  6.10  $\mu\text{m}$ ,核径均值为 10.04  $\mu\text{m}$   $\times$  4.36  $\mu\text{m}$ (图版 :2)。

5 日龄仔鱼,全长 (5.4  $\pm$  0.6) mm。鱼体全身布满色素,卵黄囊还未吸收完全,口已开启,开始捕食小的水蚤。此时的 PGCs 迁移到靠近背方的腹膜上皮(图版 :3)。PGCs 的胞径均值

为 16.32  $\mu\text{m}$   $\times$  7.12  $\mu\text{m}$ ,核径均值为 10.02  $\mu\text{m}$   $\times$  4.98  $\mu\text{m}$ 。在 8 日龄的仔鱼纵切片中,可观察到 PGCs 沿着腹膜上皮分散分布,其分布的起点在鳔管末端的下方,直至后肠的背方(图版 :4)。

12 日龄仔鱼,全长 (8.1  $\pm$  1.2) mm,个体生长快慢差异明显。仔鱼背鳍、尾鳍均有明显硬骨状棱,尾鳍已分叉完全。连续切片观察,位于两侧肾管下方的腹膜上皮上,各出现一细胞团向腹腔突出,此即生殖嵴 (genital ridges)。刚形成的生殖嵴仅由一些体积较小的体细胞构成,没有结缔组织被膜,也没有 PGCs。PGCs 仍位于腹膜上皮上,数量有所增加,有时在 1 尾仔鱼的不同部位可见到 8 ~ 15 个 PGCs。PGCs 的胞径均值为 19.60  $\mu\text{m}$   $\times$  7.87  $\mu\text{m}$ ,核径均值为 17.08  $\mu\text{m}$   $\times$  7.88  $\mu\text{m}$ (图版 :5)。

16 日龄稚鱼,全长为 (11.7  $\pm$  0.8) mm。仔鱼各鳍发育完全。连续切片观察,生殖嵴体积增大,向腹腔伸出更明显。生殖嵴外有由体细胞组成的被膜,在生殖嵴中有时可见 1 ~ 2 个 PGCs(图版 :6,7)。表明 PGCs 已迁移至生殖嵴内,原始性腺 (primordial gonads) 形成。PGCs 的胞径均值为 19.60  $\mu\text{m}$   $\times$  7.87  $\mu\text{m}$ ,核径均值为 17.08  $\mu\text{m}$   $\times$  7.88  $\mu\text{m}$ 。在 20 ~ 25 日龄稚鱼的原始性腺中,PGCs 数量仍然很少,但是其体积略有增大,在 PGCs 外可见体细胞包绕(图版 :8)。PGCs 的胞径均值为 25.2  $\mu\text{m}$   $\times$  11.2  $\mu\text{m}$ ,核径均值为 19.6  $\mu\text{m}$   $\times$  8.4  $\mu\text{m}$ 。

**2.1.2 性腺的分化** 30 日龄幼鱼,全长为 (19.75  $\pm$  0.80) mm。仔鱼的侧线和各鳍鳍条形成,鳃盖和腹部有细鳞,内部器官进一步发育完善。观察性腺组织的横切片,有二种形态各异的性腺结构:一种性腺较小,呈梨形,通过系膜垂直悬挂在背方的腹膜之下,在性腺中没有较大的腔隙,但有一些毛细血管。在性腺中的 PGCs 体积略小,其胞径均值为 18.6  $\mu\text{m}$   $\times$  7.3  $\mu\text{m}$ ,核径均值为 9.2  $\mu\text{m}$   $\times$  4.6  $\mu\text{m}$ (图版 :9);另一种性腺较大,背方紧贴腹膜上皮。其背侧可见一较大的腔隙,此即为初生性腔 (primary cavity)。PGCs 集中于腔的下方,其胞径均值为 33.6  $\mu\text{m}$   $\times$  25.2  $\mu\text{m}$ ,核径均值为 20.4  $\mu\text{m}$   $\times$  42.0

$\mu\text{m}$ , 体积略大些(图版 :10)。这二种形态性腺中的 PGCs 除了体积大小略有差异外没有明显的区别。

40 日龄幼鱼, 全长(24.03  $\pm$  1.60) mm。体被细小的鳞片, 各器官发育完全。从性腺的组织结构已能明显区分精巢和卵巢, 以及精原细胞和卵原细胞。在卵巢中, 除了卵原细胞外, 还有一些早期初级卵母细胞(primary oocyte), 其胞径均值为 49.50  $\mu\text{m}$   $\times$  30.41  $\mu\text{m}$ , 核径均值为 43.30  $\mu\text{m}$   $\times$  30.28  $\mu\text{m}$ 。在一侧出现卵巢腔(图版 :11)。在精巢中, 仅有精原细胞, 其胞径均值为 19.23  $\mu\text{m}$   $\times$  10.80  $\mu\text{m}$ , 核径均值为 11.49  $\mu\text{m}$   $\times$  8.86  $\mu\text{m}$ 。在精原细胞外可以明显地观察到支持细胞(Sertoli cell)和输出管(efferent duct)(图版 :12)。

50 日龄幼鱼的卵巢中充满卵原细胞和卵母细胞, 在几个生殖细胞外有一层薄的结缔组织隔膜, 这种结构称为产卵板(oostegite)(图版 :13)。在精巢中, 精原细胞增殖, 形成精小囊

(spermatogenic cysts)(图版 :14)。

生殖嵴出现在 12 日龄, 精巢和卵巢在 40 日龄形成。因此, 鲫鱼的性腺分化敏感期是 12 日龄至 40 日龄。

## 2.2 温度对性腺分化的影响

### 2.2.1 温度对生长发育及性腺分化的影响

在不同水温中培育的幼鱼都能正常发育, 各实验组和对照组的成活率都在 95% 以上, 无明显差异( $P > 0.05$ ), 但各组的生长发育有很大的差异。在较低的温度(16  $\pm$  1) 下培育仔、稚、幼鱼, 其生长速度要比在较高温度(30  $\pm$  1) 培育的慢得多( $P < 0.05$ )(表 1、2)。温度的影响也表现在性腺的形成和分化的速率上。性腺分化的速度随着温度的升高而加快。在低温组(16  $\pm$  1), 原始性腺的形成比在常温组 23 ~ 25 慢(5  $\pm$  1) d, 高温组(30  $\pm$  1) 的原始性腺形成比常温组快(2  $\pm$  1) d。低温组(16  $\pm$  1) 性腺的分化比常温组的慢(9  $\pm$  1) d, 而高温组(30  $\pm$  1) 的性腺分化比常温组的快(4  $\pm$  1) d(表 1)。

表 1 温度对鲫鱼生长发育和性腺分化进程的影响

Table 1 The Influence of different temperatures on growth and gonadal differentiation advance of *Carassius auratus*

组别 Groups	原始性腺形成阶段 The stage of primordial gonad formation		性腺分化阶段 The stage of gonadal differentiation	
	鱼全长(mm) Length of larvae	仔鱼孵化后天数(d) Days after larvae hatching	鱼全长(mm) Length of larvae	仔鱼孵化后天数(d) Days after larvae hatching
	低温组(16 $\pm$ 1) Lower temperature	9.03	21 ~ 23	21.57
常温组(23 ~ 25) Control	11.68	16 ~ 19	25.58	36 ~ 39
高温组(30 $\pm$ 1) Higher temperature	15.92	14 ~ 16	31.09	32 ~ 35

### 2.2.2 温度对群体性比的影响

幼鱼发育至 6 月龄后, 对各实验组和对照组幼鱼的性腺进行切片或压片观察, 以统计群体雌、雄性性别比例。统计结果(表 2)显示, 对照组(23 ~ 25) 与实验组(20  $\pm$  1) 的雌、雄比例接近 1 : 1 ( $P > 0.05$ )。在(16  $\pm$  1) 组中, 幼鱼的雌、雄比例为 1 : 1.45, 雌性率为 40.8%, 与对照组比较, 有显著性差异( $P < 0.01$ )。在(27  $\pm$  1) 组中, 幼鱼

的雌、雄比例为 1 : 2.4, 雌性率上升为 55.3% ( $P < 0.05$ )。水温升至(30  $\pm$  1), 幼鱼的雌、雄比例为 6.14 : 1, 雌性率最高, 达到 86.0%。与对照组比较, 差异极显著( $P < 0.01$ )。而在(32  $\pm$  1) 和(34  $\pm$  1) 实验组中, 雌性率反而有所下降, 分别为 71.5% 和 68.2% ( $P < 0.01$ ), 但仍具有雌性化趋势。

表 2 不同温度对鲫鱼幼鱼性比的影响

Table 2 The influence of different temperatures on the sex ratio of *Carassius auratus*

组别 Groups	尾数 Number	成活率 Mortality rate			性比		雌性率 Female rate		
		%	$\chi^2$	<i>P</i>	Female	Male	%	$\chi^2$	<i>P</i>
(16 ±1)	500	98.0	0.041	0.840	1	1.45	40.0	6.83	0.009
(20 ±1)	500	97.4	0.318	0.573	1.09	1	52.2	1.763	0.184
(27 ±1)	500	97.8	0.000	0.578	1.24	1	55.3	5.610	0.018
(30 ±1)	500	96.8	1.156	0.282	6.14	1	86.0	193.004	0.000 5
(32 ±1)	500	97.0	0.828	0.363	2.51	1	71.5	67.040	0.001
(34 ±1)	500	96.7	1.527	0.217	2.14	1	68.2	48.524	0.001 2
23 ~ 25	500	97.8	4.072	0.667	1	1.07	48.4	66.577	0.001 5

成活率:采用  $\chi^2$ -test 将各实验组与 23 ~ 25 对照组进行比较,  $P > 0.05$ , 无显著差异;雌性率:采用  $\chi^2$ -test 将实验组与对照组进行比较,  $P < 0.05$  为差异显著,  $P < 0.01$  为差异极显著。

Mortality rate: comparing each experimental group with control group 23 - 25 using  $\chi^2$ -test,  $P > 0.05$ , no significant difference; Female rate: comparing each experimental group with control group 23 - 25 using  $\chi^2$ -test,  $P < 0.05$ , significantly different and  $P < 0.01$ , high significantly different.

### 3 讨论

**3.1 鲫鱼性腺分化的特点** 在鱼类胚胎发育时期,最早出现的生殖细胞称为原始生殖细胞(PGCs),它是生殖细胞的前体。由于 PGCs 具有细胞体积比周围的其他体细胞大、染色浅、细胞核也比较大的特点,易于在胚胎和仔、稚鱼的不同发育阶段进行观察辨认<sup>[9]</sup>。PGCs 形成后,沿着一定的路线,通过细胞运动迁移至将来生殖嵴形成的部位。在大多数鱼类中普遍存在这种迁移方式<sup>[10~12]</sup>。鲫鱼的 PGCs 在孵化后 1 日龄的仔鱼中就能观察到。PGCs 的形态、细胞迁移和生殖嵴的生成与一般鱼类相似。1 日龄仔鱼 PGCs 位于鱼体消化道外脏壁中胚层上;3 日龄仔鱼 PGCs 迁移至中肠上方的背肠系膜;5 日龄仔鱼 PGCs 已迁移到靠近背方的腹膜上皮;12 日龄时,生殖嵴形成,PGCs 迁入生殖嵴,形成原始性腺;30 日龄,幼鱼性腺开始分化。

可以从原始性腺的组织结构判断其分化途径。趋向分化成为卵巢的原始性腺从其横切面判断,体积较大,呈扁带状,紧贴于腹膜上皮。在性腺中有明显的初生性腔,该腔将来发育成卵巢腔。卵巢腔的形成是辨别卵巢的重要标志<sup>[13~15]</sup>。趋向分化成为精巢的原始性腺从其横切面观察,体积相对较小,呈梨形,在性腺中仅有细小的毛细血管腔和输出管,没有初生性

腔。在初形成的卵巢和精巢中难以在形态上区分卵原细胞或精原细胞。但是,在 40 日龄的幼鱼性腺中已能根据细胞体积的大小及其在性腺中的分布位置辨别卵原细胞和精原细胞。卵原细胞体积较大,大多分布在卵巢腔的周围。而且一些发育较快的卵巢中已形成早期初级卵母细胞。精原细胞体积小,在精巢中均匀分布。鲫鱼早期性腺分化的特点也见于其他一些鱼类的报道<sup>[5,7,12,13]</sup>。

**3.2 温度影响鲫鱼的性腺分化** 早在 20 世纪 30 年代,就已报道外源类固醇激素处理可以诱导鱼类性腺向雌性或雄性分化。但是近年在越来越多的鱼类中发现,性别的分化还受到外界环境因素(温度、盐度、光照、密度、水质等),尤其是温度的影响<sup>[11]</sup>。本实验表明,鲫鱼的性腺分化属于温度依赖的类型。性腺分化的关键时期,即温度影响性腺分化的敏感时期在 12 ~ 40 日龄之间。在此期间对仔、稚鱼进行温度处理对性腺的分化有明显影响。在低温(16 ±1)下,幼鱼有雄性化趋势;而在高温(27 以上)可诱导幼鱼性腺趋向雌性化。在(30 ±1)这一高温组中,雌性率最高,达到 86.0%,而在更高的温度(32 ±1)和(34 ±1)下培育,幼鱼雌性率有所下降(表 2),表明雌性率并不是随着温度持续上升而继续升高的。温度对于不同鱼类性腺分化的影响不尽相同。例如江黄颡鱼

(*Pseudobagrus vachelli*) 在高温 (30 ) 中培育的雄性率可达 83.3%, 性腺分化是趋向雄性化。但是在更高的温度, 如 34 , 雄性率也不是更高, 而是降低至 26.4%, 性腺明显有向雌性分化的趋势<sup>[16]</sup>。

此外, 我们从闽江采集野生鲫鱼时意外地发现, 雌鱼明显比雄鱼多。例如, 在 2008 年 4~6 月收集的 96 尾成鱼中, 雌鱼占 59 尾, 雄鱼 37 尾, 雌雄比例 1.59 : 1。因此, 本地人也往往将鲫鱼俗称为“鲫母”。造成自然界鲫鱼群体中雌性较多的环境因素可能很多, 但是在福建, 鲫鱼的生殖期从 3~8 月, 其间跨越了炎热的夏季。本实验提示高温的影响可能是鲫鱼雌性增多的重要原因。在实验中也发现在温度、生长和性腺分化之间存在相互关联。培育的温度低, 仔、幼鱼生长缓慢, 性腺的分化所需的时间也相应延长 (表 1); 相反, 培育的温度高, 仔、幼鱼生长迅速, 性腺的分化所需的时间也相应缩短 (表 1)。在鲫鱼的早期发育中, 性腺的分化似乎与生长更相关。Piferrer 等认为性分化与生长的关系比年龄更密切<sup>[17]</sup>。

有关温度影响鱼类性分化的机制还在探讨中。鱼类生殖细胞的发生、性别分化及性腺发育都需要类固醇激素的参与。在类固醇激素的代谢过程中, 需要多种酶参与催化, 芳香化酶 (P450 aromatase) 就是其中一种关键的酶, 它可以催化睾酮转化为雌二醇。目前较认同温度对性分化的影响与芳香化酶的活性或芳香化酶的基因表达有关<sup>[18]</sup>, 从而使得类固醇激素分泌产生差异, 导致雌性化或雄性化<sup>[19]</sup>。温度的升高或降低会促进芳香化酶的基因表达或被抑制, 是一个很复杂的问题, 在不同的鱼可能作用不同。但是至少已经知道, 在卵巢中芳香化酶的表达较强, 而在精巢中表达微弱或缺如<sup>[19,20]</sup>。在虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*)<sup>[19]</sup> 和尼罗罗非鱼 (*Oreochromis niloticus*)<sup>[13]</sup> 的性腺分化期, 在所有性染色体为 XX 的个体性腺中, 芳香化酶呈高水平表达, 而在性染色体为 XY 的个体性腺中表达却很低。

正因为温度对性腺分化的影响与芳香化酶

基因的表达及类固醇激素的合成密切相关, 现已有直接利用芳香化酶控制多种鱼类的性别分化及性逆转的实验。如赤点石斑鱼 (*Epinephelus akaara*) 用芳香化酶抑制剂处理, 可以使其发生性逆转<sup>[21]</sup>。对于那些因性别差异导致雌性或雄性生长快的鱼类, 甚至可以直接通过控制温度来培育雄性化苗或雌性化苗, 以达到最大的经济效益。如江黄颡鱼雄鱼生长快, 可以用高温培育雄性化苗<sup>[16]</sup>。从生态环境对鱼类生存的影响来看, 当前全球气候不断变暖, 会导致这些温度依赖型性决定的鱼类性别比例失衡, 从而对其繁衍后代可能存在着潜在的威胁。

## 参 考 文 献

- [ 1 ] Baroiller J F, D Cotta H. Environment and sex determination in farmed fish. *Comp Biochem Physiol C*, 2001, **130**(4) :399~409.
- [ 2 ] Kobayashi T, Kajiwara Kobayashi H, Nagahama Y. Induction of XY sex reversal by estrogen involves altered gene expression in a teleost, tilapia. *Cytogenet Genome Res*, 2003, **101**(3-4) : 289~294.
- [ 3 ] Iwata E, Nagai Y, Hyoudou M, et al. Environment and sex differentiation in the false clown anemonefish, *Amphiprion ocellaris*. *Zoolog Sci*, 2008, **25**(2) :123~128.
- [ 4 ] Desprez D, Meland C. Effect of ambient water temperature on sex determinism in the blue tilapia, *Oreochromis aureus*. *Aquaculture*, 1998, **162**:79~84.
- [ 5 ] 陈玉红, 林丹军, 尤永隆. 泥鳅的性腺分化及温度对性腺分化的影响. *中国水产科学*, 2007, **14**(1) :74~80.
- [ 6 ] Conover D O, Kynard B E. Environmental sex determination: Interaction of temperature and genotype in a fish. *Science*, 1982, **213**:577~579.
- [ 7 ] Ito L S, Yamashita M, Takashima F et al. Dynamics and histological characteristics of gonadal sex differentiation in pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) at feminizing and masculinizing temperatures. *J Exp Zool A Comp Exp Biol*, 2005, **303**(6) :504~514.
- [ 8 ] Patino R, Davis K B, Schoore J E, et al. Sex differentiation of channel catfish gonads: normal development and effects of temperature. *J Exp Zool*, 1996, **276**:209~218.
- [ 9 ] Hardisty M W. The number of vertebrate primordial germ cells. *Bio Rev*, 1987, **42**:265~287.
- [ 10 ] Nagahama Y. The functional morphology of teleost gonad. In: Hoar W S ed. *Fish Physiology*, Vol. A. New York: Academic Press, 1983, 223~275.
- [ 11 ] 刘少军. 革胡子鲶原始生殖细胞的起源、迁移及性腺分化. *水生生物学报*, 1991, **15**(1) :1~7.

- [12] Meijide F J, Lo Nostro F L, Guerrero G A. Gonadal development and sex differentiation in the cichlid fish *Cichlasoma dimerus* (Teleostei, Perciformes): a light- and electron-microscopic study. *J Morphol*, 2005, **264**(2):191 ~ 210.
- [13] D'Cotta H, Fostier A, Guiguen Y, et al. Aromatase plays a key role during normal and temperature-induced sex differentiation of tilapia *Oreochromis niloticus*. *Mol Reprod Dev*, 2001, **59**:265 ~ 276.
- [14] Rasmussen T H, Jespersen A, Korsgaard B. Gonadal morphogenesis and sex differentiation in intraovarian embryos of the viviparous fish *Zoarces viviparus* (Teleostei, Perciformes, Zoarcidae): a histological and ultrastructural study. *J Morphol*, 2006, **267**(9):1 032 ~ 1 047.
- [15] 王文君,王开顺,邵明渝等. 石蝶仔、幼鱼性腺发育的组织学观察. *中国水产科学*, 2007, **14**(5):843 ~ 848.
- [16] 程晓春,林丹军,尤永隆. 温度对江黄颡鱼性分化的影响. *动物学研究*, 2007, **28**(1):73 ~ 80.
- [17] Pferrer F, Blázquez M, Navaro L, et al. Genetic, endocrine, and environmental components of sex determination and differentiation in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Gen Comp Endocrinol*, 2005, **142**(1 - 2):102 ~ 110.
- [18] Anderson E, Borg B, Lambert J G D. Aromatase activity in brain and pituitary of immature and mature Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Gen Comp Endocrinol*, 1988, **72**:394 ~ 401.
- [19] Sakata N, Tamori Y, Wakahara M. P450 aromatase expression in the temperature-sensitive sexual differentiation of salamander (*Hynobius retardatus*) gonads. *Int J Dev Biol*, 2005, **49**:417 ~ 425.
- [20] Kitano T, Takamune K, Kobayashi T, et al. Suppression of P450 aromatase gene expression in sex-reversed males produced by rearing genetically female larvae at a high water temperature during a period of sex differentiation in the Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *J Mol Endocrinol*, 1999, **23**:167 ~ 176.
- [21] 李广丽,刘晓春,林浩然. 芳香化酶抑制剂 letrozole 对赤点石斑鱼 (*Epinephelus akaara*) 性逆转的作用. *生理学报*, 2005, **57**(4):473 ~ 479.

## 图版说明

1. 1 日龄仔鱼过中肠横切面,示 1 个 PGC( )位于肠上方的脏壁中胚层(Sm); 2. 3 日龄仔鱼过中肠横切面,示 1 个 PGC( )位于背肠系膜(\*) ; 3. 5 日龄仔鱼过中肠横切面,示 1 个 PGC 迁移至腹膜上皮( )处; 4. 8 日龄仔鱼纵切面,示 PGCs 位于鳔下的腹膜上皮( )上; 5. 12 日龄仔鱼过中肠横切面,1 对生殖嵴(Gr)形成,箭头示腹膜上皮; 6. 16 日龄稚鱼过中肠横切面,示生殖嵴中已经有 PGCs,箭头示腹膜上皮; 7. 16 日龄稚鱼过中肠横切面,示生殖嵴中的 PGC( )周围包被多个体细胞; 8. 23 日龄稚鱼原始性腺横切面,示原始性腺位中分布着多个 PGCs; 9. 30 日龄幼鱼过原始性腺横切面,示梨形性腺,此性腺将分化成精巢,箭头示背侧腹膜; 10. 30 日龄幼鱼过原始性腺横切面,示性腺中出现初生性腔( ),此性腺将分化成卵巢; 11. 40 日龄幼鱼过卵巢横切面,示卵原细胞(Oo)和早期初级卵母细胞(Pb)位于卵巢腔(Oc)的一侧; 12. 40 日龄幼鱼过精巢横切面,示精原细胞(S)和输出管( )。13. 50 日龄幼鱼过卵巢横切面,示产卵板( ); 14. 50 日龄幼鱼过精巢横切面,示精小囊(Sc)。

Ab:鳔; Ac:腹腔; Bc:血细胞; G:肠; Gr:生殖嵴; K:肾; L:肝; M:肌肉; Oc:卵巢腔; Oo:卵原细胞; PGCs:原生殖细胞; Pb:初级卵母细胞; Sc:精小囊; S:精原细胞; Sm:脏壁中胚层; Y:卵黄。

## Explanation of Plate

1. Transverse section of mid-gut of a larva at day 1, showing one PGC ( ) at the splanchnic mesoderm (Sm) above the gut; 2. Transverse section of mid-gut of a larva at day 3, showing one PGC ( ) at the dorsal mesentery ( \* ); 3. Transverse section of mid-gut of a larva at day 5, showing one PGC migrated to the peritoneal epithelium( ); 4. Longitudinal section of a larva at day 8, showing PGCs at the peritoneal epithelium ( ) under the air bladder; 5. Transverse section of mid-gut of a larva at day 12, a pair of genital ridges (Gr) have formed. Arrow indicated the peritoneal epithelium; 6. Transverse section of mid-gut of a larva at day 16, showing PGCs in the genital ridges. Arrow indicated the peritoneal epithelium; 7. Transverse section of mid-gut of a larva at day 16, showing PGC ( ) in the genital ridges were surrounded by many somatic cells; 8. Transverse section of the primordial gonad of a larva at day 23, showing many PGCs in it; 9. Transverse section of the primordial gonad of a larva at day 30, showing pear-shape gonad, which would differentiate into a testis. Arrow indicated the dorsal peritoneum; 10. Transverse section of the primordial gonad of a larva at day 30, showing the primary cavity ( ) in the gonad. The gonad would differentiate into an ovary; 11. Transverse section of ovary at day 40, showing oogonia (Oo) and primary oocytes (Pb) at one side of the ovarian cavity; 12. Transverse section of testis of a larva at day 40, showing spermatogonia (S) and efferent duct ( ); 13. Transverse section of ovary at day 50, showing oostegite ( ); 14. Transverse section of testis at day 50, showing spermatogenic cysts (Sc).

Ab: Air bladder; Ac: Abdominal cavity; Bc: Blood cell; G: Gut; Gr: Genital ridge; K: Kidney; L: Liver; M: Muscle; Oc: Ovarian cavity; Oo: Oogonia; PGCs: Primordial germ cells; Pb: Primary oocyte; Sc: Spermatogenic cyst; S: Spermatogonia; Sm: Splanchnic mesoderm; Y: Yolk.

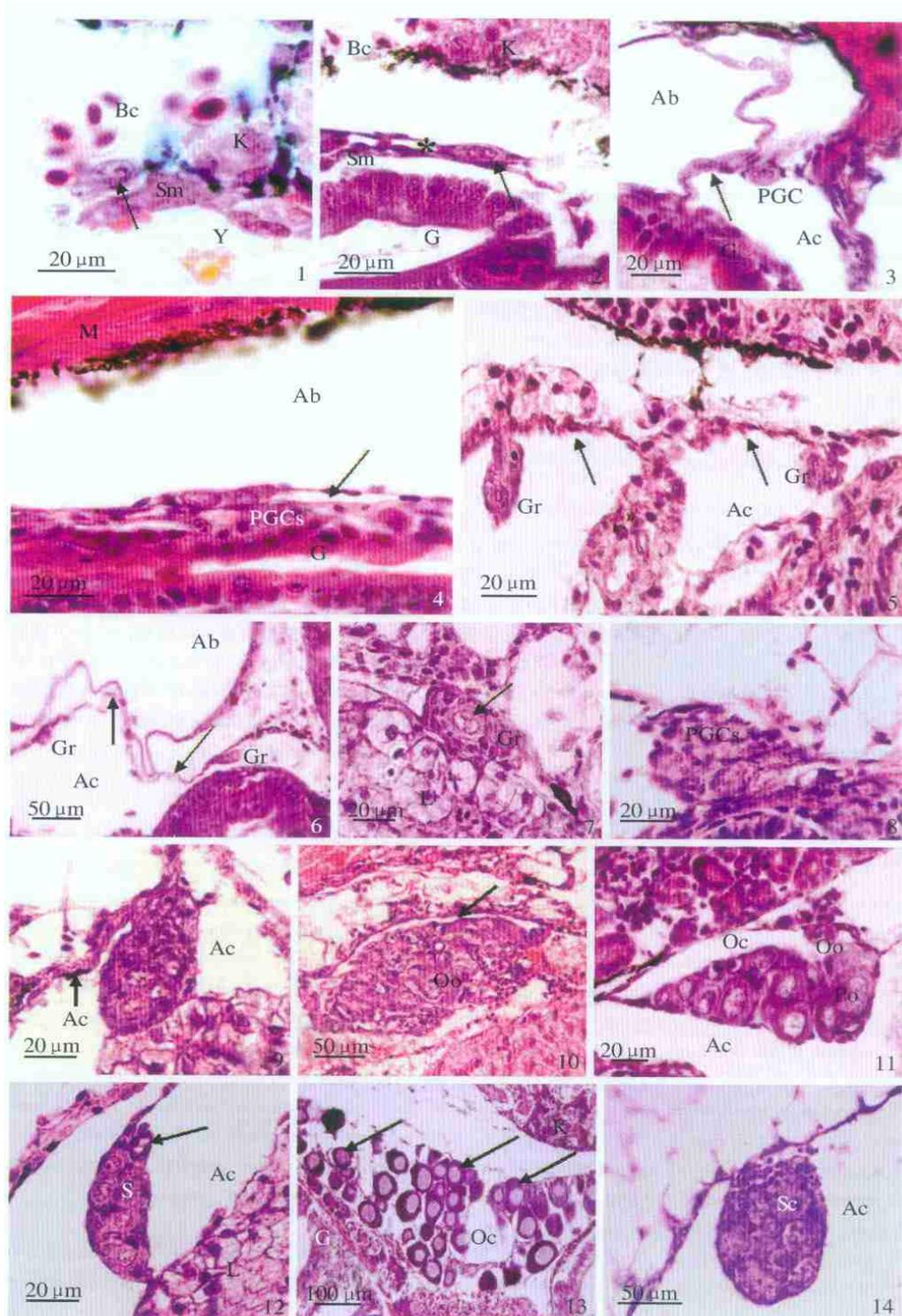
岳敏娟等:温度对鲫鱼性腺分化的影响

图版

YUE Min-Juan *et al.*: The Influence of Temperature on Sex Differentiation of

*Carassius auratus*

Plate



图版说明见文后