

鲫鱼的性别组成与雌核发育

解 玉 浩

(辽宁省淡水水产研究所)

鲫 [*Carassius auratus auratus* (L.)] 和银鲫 [*C. auratus gibelio* (Bloch)] 是经济鱼类。近年来许多省区将东北的银鲫作为养殖对象和杂交育种的亲本。鲫鱼的食性广,繁殖力高,适应性强,变异性大。近半世纪来,发现鲫鱼的雄性比例低,性比有季节变化和体长变异,存在着雌雄同体和性逆转现象;银鲫则有单性和两性类型,单性类型以雌核发育繁殖后代。这些发现对引种驯化、控制性别、提高繁殖力、选育品种和探讨遗传变异规律都有重要意义。

一、性比变化

不同水域的鲫和银鲫雄性比例普遍偏低,一般为 11.0—39.0%。如我国梁子湖 1,877 尾鲫中,雄性为 34.84%,北京西郊小河 1,353 尾鲫,雄性为 39.03%,日本仙台 1,733 尾鲫,雄性为 11.42%,丰桥 1,094 尾鲫,雄性为 11.6%。银鲫的性比有两种情况,我国辽河、黑龙江水系和苏联引自黑龙江水系的银鲫,雄性为 16—40%,苏联欧洲部分水域中另一些银鲫群体中,雄性则为 0—3.5%。

鲫和银鲫性比的季节性差别,一般冬季雄性比例较高,如兴凯湖银鲫,冬季雄鱼占 57.1%,夏秋季仅为 20.7%。春季产卵群体中雄性比例增高,如梁子湖产卵鲫鱼雄鱼为 51.3%,而非产卵群体仅为 20.4%。苏联哈萨克的银鲫,产卵期雄鱼平均为 10—15%,非产卵期仅为 1%。随着体长的增长,雄性比显著下降,鲫鱼和银鲫的变化一致,如日本仙台的鲫,体长 30—40 毫米的雄性为 46.6%,至 110—120 毫米体长以上则全为雌体。我国辽宁大伙房水库的银鲫,16—20 毫米体长雄性为 42.11%,至 260 毫米以上几无雄性。

鲫性比的变化有两种解释。一种是选择性死亡的论点,即成鱼的雌体过剩,雄体排精过度疲劳而死亡率高;另一种论点认为,并非雄性排精过度,而是与雌鱼的新陈代谢差别有关。因为雄鱼代谢远比雌鱼高,对不良生态条件忍受力低,生长较慢,故死亡较多。在日本冈崎市乙川下游曾见到很多鱼死亡上浮,将体衰而还未死的鲫采来进行统计,体长 60—220 毫米的 500 尾鲫中,雄鱼占 39%,不同体长组都表现了较高的雄性比例,而且随着体长的增长雄性比例也增大。这一事实也说明了在不利环境条件下,雄鱼先死。

另外有人提出性逆转的论点。认为鲫睾丸卵的存在,是由雄向雌的性逆转。苏联湖泊的银鲫有的存在着雌性向雄性转化。但也有人认为睾丸卵的存在并不是性逆转,而是当精原细胞分裂后,由于偶然原因聚积了营养物质形成的,并不能说明是性逆转的现象,只能说明性分化不稳定,容易受生理因素的影响而变化。如鲫鱼精巢内很多孤立的卵母细胞或卵巢内包含的精巢组织,最后都遭退化。

大伙房水库银鲫的性比变化,可能由几种因素共同作用的结果。在幼鱼阶段雄性比降低是因在漫长的越冬期代谢水平较高而造成了死亡率高。在成鱼阶段,主要原因是产卵期雄鱼相对集中而被捕捞,以及雄鱼排精过度消耗的选择性死亡和由雄向雌的性逆转。

一般鱼类代谢水平都是雄鱼比雌鱼高,雄鱼的红血球和血红蛋白的含量都高于雌鱼。红血球和血红蛋白含量越高,新陈代谢强度也就越大。墨西哥鳊雄鱼比雌鱼的需氧量多一倍,在高温、氰化钾的影响下,雄鱼死亡而雌鱼仍能忍受一倍长的时间。新陈代谢水平的高低又受神经系统和性激素的制约,以牛的睾丸物质投喂金鱼,其代谢可提高 40%。最近一些试验表明,不同的生态条件可以诱发鱼类生殖腺发育出异性生殖细胞,类固醇激素可以改变鱼类的副性征和促发性逆转。在不同光照、温度条件下饲养青鳉 (*Oryzias latipes*) 雌鱼,生殖腺经常发生原始生殖细胞的增生,发育出异性生殖细胞。用雄性类固醇激素饵料(每克饵料中有甲基睾丸素 4.3 微克,雄甾酮 250 微克等)喂青鳉雌鱼,15 天后臀鳍上即出现乳突(追星)。用甲基睾丸素饵料(每克食物中含 30 微克)喂青鳉雌鱼,体长达 6 毫米时卵巢中的卵母细胞逐渐蜕化,体长 9 毫米时,剩余的卵原细胞形成滤泡细胞包围的孢囊,体长 11 毫米时,生殖腺最终由卵巢转变为精巢。用雌二醇 17-B (estradiol-17-B) 处理青鳉雌鱼,精巢可转变为卵巢,完成由雄向雌的转化。

二、单性类型和两性类型

用不同剂量的伦琴射线照射野鲤和家鲤精液授精鲫的卵,观察其发育和孵化结果,进行遗传学分析,证明存在着形态上没有差别,但繁殖方式有本质不同的单性和两性类型的银鲫。单性类型银鲫在苏联分布

广,罗马尼亚、德国等也有分布。

单性类型银鲫的雄鱼,通常只有0—3.5%,一般都不繁殖力,精液量很少,精子浓度很低。如苏联一个湖泊的单性类型银鲫雄鱼精子浓度为10万个/毫升,而金鲫雄鱼则为1,900万个/毫升,无论自然产卵或人工授精,利用这种雄鱼与同群雌鱼产生后代的尝试均未成功。1956年采自黑龙江的60尾单性群体银鲫,仅一尾雄鱼(精子浓度1,400万个/毫升),与同群雌鱼交配,获得了发育正常的单一雌性的后代。用这尾雄鱼的精子授精家鲤鱼卵,未得正常后代。单性类型银鲫的卵用泥鳅、金鲫、银鲫和遭受射线破坏的鲤鱼精液授精,只能孵出正常的单一的雌性后代。说明单性类型银鲫雌体具有天然雌核发育的能力。

两性类型银鲫的雄性为16—32%,以其精液给家鲤卵受精,其后代是典型的鲤鲫杂种。两性类型银鲫的鱼卵,用泥鳅精液和遭受射线破坏的鲤鱼精液授精,不能孵出正常的仔鱼。如用银鲫、金鲫和未经射线破坏的鲤鱼精液授精,则孵出由两性组成的杂种后代。这说明两性类型银鲫的雌体不具天然雌核发育能力。

单性类型和两性类型银鲫的亲本及其后代,形态特征没有差别,当年鱼的成活率和成长速度相同。两龄鱼则单性类型生长的快,平均尾重达150克,但成活率仅达50%;两性类型则生长较慢,平均尾重82—105克,成活率却高达90%。两种类型的后代虽都能正常发育成熟,但性成熟的时间有差别。两性类型通常在出生的第二年达性成熟并能生殖。单性类型要在出生的第三年才达性成熟。这说明,两性类型的银鲫,性成熟较早,但成长速度较慢。

在长期而稳定的一定生态条件下,单性类型和两性类型有可能相互转化。

三、雌雄同体与性逆转

有人研究银鲫的繁殖时发现在12,858尾中有50尾是雌雄同体,其分类特征与雄体没有什么差别。从外观看精巢没有退化的痕迹,但卵巢却处于从鱼卵颜色的改变、体积缩小到完全萎缩由卵巢转变为精巢附属体的不同退化阶段。雌雄同体个体处于不同退化阶段的卵巢大多数位于身体的左侧,正常的精巢,或含有退化卵巢组织的精巢一般位于身体的右侧,由此推测生殖腺的退化是从右侧开始的。某些正常雌体,排卵和排卵在两侧卵巢内是非同步性的,右侧卵巢最先把卵排完。曾观察到若干尾标本,右侧卵巢完全没有卵,下一步的发育可能是由空的卵巢转变为半透明的索状物。经常遇见腹腔两侧具有细索状生殖腺的中性鲫鱼,在某些情况下,这样的空索带就是精巢形成的开始。通过组织学检查,证明雌雄同体个体的精巢没有退化征象,但在卵巢内却明显地见到了被吸收的卵细胞。精巢进一步发达导致卵巢的完全退化,完成由雌

体向雄体的性转换。雌雄同体是性转换的过渡阶段。象正常雄鱼一样,雌雄同体个体出现在产卵场,而且在产卵末期数量增加。用雌雄同体个体的精液授精正常雌体的卵,发育正常,孵出有生命力的后代。大伙房水库的银鲫,有由雄向雌的性逆转现象。精巢完全退化的20尾标本,生殖腺一般呈扁索状。生殖腺切片,有的精巢壶腹已成中空的腔并互相融合,使生殖腺出现管腔,中间还有为结缔组织和滤泡细胞包围着处于最后退化阶段的精子。有的已退化呈空的索状,处于中性阶段,卵巢即由这种中性生殖腺发育而成。仅在一尾退化的生殖腺切片上,见到精原细胞中间发育着卵母细胞群。4尾雌雄同体的标本,通常左侧退化呈索状的精巢,右侧是发育正常的卵巢。这种雌雄同体是性逆转的一个过渡阶段。生殖腺退化或雌雄同体现象都出现在性成熟并至少参与过1—2次生殖周期生殖的个体。排精过渡疲劳可能是生殖腺退化和性逆转的起因。

四、雌核发育的发现

雌核发育是指卵必须经过受精,但精核不参与发育,合子核只含有双倍染色体的雌核。实质和孤雌生殖一样,即由卵子发育成新个体。不同的是需要受精,以诱发卵子开始发育。1932年美国曾有人发现美洲帆鳍(*Mollienisia formosa*)通常为单一雌体,与同一水域的另两种帆鳍(*M. sphenops*或*M. latipinna*)的雄体杂交,获得了由*M. formosa*雌体组成的后代,从而发现鱼类存在雌核发育现象。此后,相继发现银鲫、大胎鲮(*Comephorus baicalensis*)等的天然雌核发育。近来也发现花鲢、白鲢、草鱼的母本与鲤鱼杂交的后代,出现母本性状单独发育的个体,并推想是雌核发育的现象。

五、天然雌核发育和人工雌核发育

自然条件下,单性类型银鲫的雌鱼是在个别同种雄鱼和金鲫、鲤等雄鱼参与下进行雌核发育生殖的。这种雌核发育具有以下特征:

1. 后代由单一的银鲫雌体组成,表现为绝对的母本遗传。

2. 进入卵细胞内的精子核没有被融合,一直到第一次卵裂前仍呈密实的染色体形成物的状态。虽逐渐与雌核接近,但与雌核不发生直接联系,精子仅起激动卵子开始发育、调节卵裂正常进行的作用。

3. 用一定剂量射线照射过的精子,使鱼卵发育过程遭到根本改变,但对具有雌核发育能力的银鲫鱼卵仍有正常效用。

两性生殖鱼类的卵和精子在发生过程中,要经过一次减数分裂,形成单倍染色体,受精后雌雄原核结合,而形成双倍体的合子。单性银鲫鱼卵在第一次卵裂时

(下转第4页)

(上接第 44 页)

是双倍体,其染色体数目经定位计算结果与西欧、日本的银鲫一致,染色体数为 94。单性银鲫卵核的双倍染色体组合究竟怎样实现?现在尚无确切的结论。有人推测在第一次卵裂之前,通过卵核的单倍染色体的数目加倍恢复为双倍体。有人设想,最大可能是单性银鲫卵细胞成熟时舍弃了减数分裂。有时,单性类型银鲫减数分裂被严重破坏,成熟卵的染色体是三倍体。

天然雌核发育具有重要的适应意义,在单个或单一雌体存在的条件下,群体可得到恢复和发展。

近年来有人用人工雌核发育的方法在家鲤、泥鳅等鱼类上成功地获得了后代。这种方法是用一定剂量的射线照射精子,使精子失去遗传活性,鱼卵完全在雌核控制下发育。放射雌核发育第一次减数分裂正常,雌核双倍化是与第二次分裂的破坏相联系的。

放射雌核发育的研究成果,对遗传育种工作有重要的作用。