

# 罗非鱼全雄种苗大量生产的综述

吴 融

(浙江省海洋水产研究所温州分所)

罗非鱼单性养殖不仅涉及鱼类的性决定及其分化等问题，也可解决罗非鱼在水域内因繁殖过剩带来的鱼体过小问题，且罗非鱼雄鱼生长较快，因此对罗非鱼单性养殖的研究无论在理论上和生产实践上都有重要的意义。近十年来世界各国，尤其是美国、以色列、巴西、日本、菲律宾和我国台湾对罗非鱼单性养殖的研究有所进展 (Mires, 1977; Shelton 等, 1978; Guerrero, 1982; Lovshin, 1982; 铃木敬二,

1983)。

从现有的文献看来，生产罗非鱼全雄种苗的方法有：(1) 性反转法；(2) 杂交法；(3) 超雄法；(4) 假雌鱼制种法，在杂交上又要通过电泳分析对原种的鉴定。现将与罗非鱼全雄种苗生产有关的理论问题及其方法分述如下：

## 一、性的决定和分化

鱼类的性决定是有它的遗传基础的，除少

数几种鱼类上,见有异型的性染色体外,大多数鱼类也可以通过杂交试验,从遗传学上证明有与性决定有关的同型染色体。

已知罗非鱼的性决定分为 XY 型和 ZW 型两种。前者如莫桑比克罗非鱼 (*Tilapia mossambica*) 和霍诺鲁姆罗非鱼 (*Tilapia hornorum*) (Chen, 1969; Jalabert 等, 1971)。但从某些罗非鱼种间杂交结果看来,罗非鱼的性决定也与常染色体有关 (Avtalion 等, 1978; Hammerman, 1979)。Moav (引自 Wohlfarth 和 Hulata, 1982) 认为罗非鱼的性决定是由于位于染色体上的一系列复等位基因决定的。这样看来,鱼类的性决定是属于一种原始的类型,鱼类的性决定机制不是一种而是多样的。

从鱼类的胚胎发育来看,原始的生殖腺同时具有向雄性发育的皮质和向雌性发育的髓质。在雄性激素的作用下,髓质分化为精巢而皮质退化;在雌性激素的作用下,皮质分化为卵巢而髓质退化。一般认为,在雌雄异体的鱼类上,性基因的作用只限于生殖腺未分化的一段

短的时间内,到生殖腺分化后性基因的作用就停止了,用外源性激素来处理罗非鱼早期鱼苗也可发生性的反转,但改变的是表现型,并不改变原来的性染色体组型。根据这个原理可以有目的地进行交配或杂交,按生产的需要获得全雄(或全雌)的个体。

## 二、性反转法

基于罗非鱼在仔鱼阶段存在着性分化的可塑性,1968 年克莱门斯 (Clemens) 和英斯利 (Inslee), 1974 年杰拉伯特 (Jalabert) 等,1975 年戈里罗 (Guerrero), 1978 年谢尔顿 (Shelton) 等, 1978 年塔耶曼 (Tayamen) 等, 1982 年中村将等用雄性激素诱导罗非鱼的雄性化,取得实验上的成功。一般有甲基睾丸酮处理 8—12 毫米长的稚鱼,以含有 30—60 微克/克剂量的饵料处理 30 天左右是完全有效的,雄化率可达 96—100%。

现将甲基睾丸酮诱导罗非鱼性反转的有效剂量,处理所需日数和雄化率,见表 1。

表 1 用甲基睾丸酮诱发罗非鱼性反转的结果

物 种	微克/克饵料	处理日数	雄化率(%)	研究者
莫桑比克罗非鱼	30	69	100	克莱门斯和英斯利,1968 戈里罗,1975
奥利亚罗非鱼 ( <i>Tilapia aurea</i> )	15	21	85	
尼罗罗非鱼 ( <i>Tilapia nilotica</i> )	30	21	98	戈里罗,1975
	60	21	100	戈里罗,1975
	40	60	100	杰拉伯特等,1974
	30	59	100	塔耶曼等,1978

从上表看来,用甲基睾丸酮诱发罗非鱼性反转是有效的,但作为养殖用的每一批鱼苗都要用药饵处理就显得麻烦,而且有人提出食用经激素处理后的鱼是否对人的健康有影响的问题。最近据 1983 年约翰斯顿 (Johnstone) 的试验,表明莫桑比克罗非鱼摄食甲基睾丸酮后 50 小时,肌肉内就测不到甲基睾丸酮的残留量,因此可以认为食经激素处理后的鱼对人没有什么害处的。

## 三、杂交法

1960 年希克林 (Hickling) 首先在莫桑比

克罗非鱼 ♀ × 霍诺鲁姆罗非鱼 ♂ 上发现子一代几乎是全雄的,1967 年又在马来西亚雌性莫桑比克罗非鱼与桑给巴尔的雄性莫桑比克罗非鱼杂交上也获得 100% 全雄杂种鱼。1960 年菲谢尔逊 (Fishelson) 在尼罗罗非鱼 ♀ × 奥利亚罗非鱼 ♂ 上也获得 100% 全雄杂种鱼。1967 年普鲁吉宁 (Pruginin) 发现在黑罗非鱼 (*Tilapia nigra*) ♀ × 霍诺鲁姆罗非鱼 ♂, 尼罗罗非鱼 ♀ × 易变罗非鱼 (*Tilapia variabilis*) ♂, 尼罗罗非鱼 ♀ × 霍诺鲁姆罗非鱼 ♂ 上可获得全雄杂种鱼。1971 年杰拉伯特在尼罗罗非鱼 ♀ × 巨鳍罗非鱼 (*Tilapia macrochir*) ♂ 上发现产生的杂种

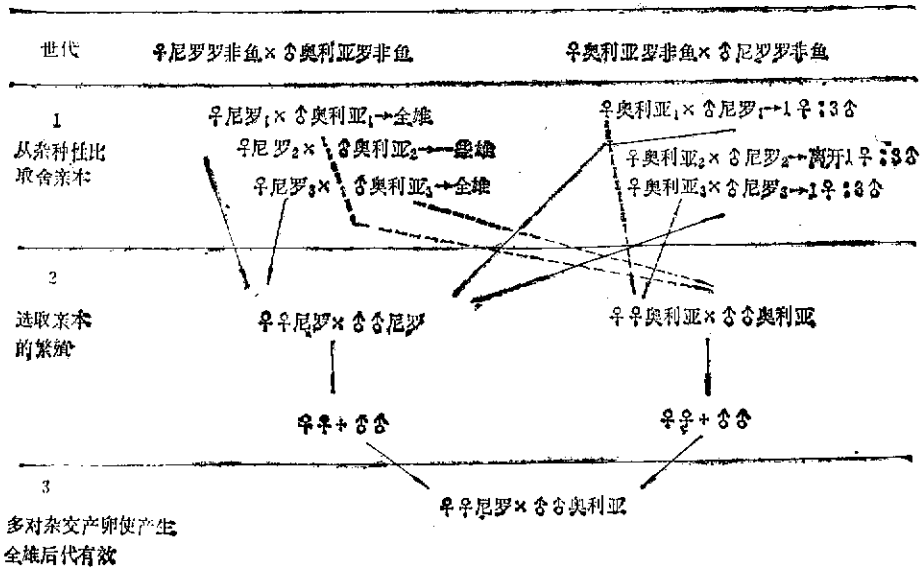


图1 生产全雄种间杂种检测罗非鱼原种的程序

100%是雄鱼。

我国台湾自1974年从以色列引进奥利亚罗非鱼后,也成功地与1976年从日本引进的尼罗罗非鱼杂交,据1984年余廷基等的报道,在尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂上,杂种雄性率为84.7%,但在尼罗罗非鱼♀×霍诺鲁姆罗非鱼上,杂种雄性率只有70.4%,认为这可能与引入的尼罗罗非鱼种质已不纯有关。据1983年铃木敬二报道,日本北里大学于1981年进行尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂的杂交,得到94—100%全雄杂种鱼。

从已有资料看来,在利用杂交法大量生产全雄种苗上,以色列和我国台湾是采用尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂的杂交组合。但这一组合尚存在几个问题,一是雄性率不高,一般只有85%左右,在以色列1983年哈莱塔(Hulata)是采用对亲鱼先进行选择,就是通过每对尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂或反交间的杂交。在前一组合中,如子一代为全雄的则选取其亲鱼,在后一组合中,如子一代的雌雄比为3:1,也选取其亲鱼,再用同种内交配后可获得大量比较纯的原种,以尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗

非鱼♂的组合将多数亲鱼放入产卵池内,则可提高所产杂种鱼的雄性率(图1)。据报道,在台湾是把这一杂交种在鱼苗时再用雄性激素处理以提高其雄性率。二是在生产尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂杂种苗中,发现繁殖率很低。据云尼罗罗非鱼自交,一尾雌鱼一年可产苗3000尾,而在此种间杂交上每尾雌鱼只产苗500—1000尾。日本北里大学也观察到尼罗罗非鱼孵化率达94.7%,而杂交种只有64.2%,而且全雄杂交种还有不少因畸形而中途夭折,因此在这一杂交组合上,放入产卵池的雌雄亲鱼要用10:1的比率。要注意的是因杂交法产生全雄种苗时,在产卵池内每隔2个月一定要捕起亲鱼,再把全部鱼苗进行分池,因为杂种鱼苗经2—3个月后就具有繁殖能力,如果留在池内就有与其亲代发生回交产生后代的可能,这样会降低鱼苗的雄性率。

据报道,在尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂上,雄鱼经常咬死雌鱼,使实验无法进行下去,1979年李(Lee)用剪刀切除雄鱼上颌的方法解决了这一问题,又采用了人工孵化使雌鱼的产卵周期从原来的30—60天减少为13—18

天,这样就增加了雌鱼的产卵总数。李是在直径3米,体积3500立方米的塑料水池内放入3尾奥利亚罗非鱼雄鱼和9尾尼罗罗非鱼雌鱼;1980年哈莱塔是在700立方米塑料水槽内放入1尾雄鱼和5—10尾雌鱼。

在巴西是以尼罗罗非鱼♀×霍诺鲁姆罗非鱼♂的杂交组合来生产全雄种苗。1982年洛夫钦(Lovshin)曾在80米的水族箱或1000米<sup>2</sup>的水泥-石棉水槽内进行上述种间杂交试验,但未能得到杂种,但1979年李在1000米<sup>2</sup>水族箱内放入3尾雌尼罗罗非鱼和1尾雄霍诺鲁姆罗非鱼得到全雄后代,看来在孵化场能否以水族箱或水槽大量生产罗非鱼种间杂种全雄苗还没有得到肯定的结论。

1977年洛夫钦,1975年洛夫钦和德西尔瓦(Da Silva)介绍了在巴西用土池生产尼罗罗非鱼♀×霍诺鲁姆罗非鱼♂全雄杂种的经验。在3500米<sup>2</sup>土地内,6年共进行142次杂交。同样为了保证能得到100%全雄种苗,首先要防止原种的混杂。

1967年普鲁吉宁描述了在乌干达生产尼罗罗非鱼♀×霍诺鲁姆罗非鱼♂全雄杂种苗的方法,为了减轻排干产卵池内水所化的劳力和减少鱼苗移入育苗池时所造成的25—30%死亡,在一0.2公顷的土池内,于浅水处用一网眼为2.5—3.6厘米的栅栏隔开,在大小为8.8×6.0米<sup>2</sup>的一方放入8尾尼罗罗非鱼和6尾霍诺鲁姆罗非鱼,这样可以防止性成熟的杂种鱼与亲鱼的回交。1975年洛夫钦和德西尔瓦在一350米<sup>2</sup>的产卵池内,在浅水一端用一栅栏隔开,

在大小为100米<sup>2</sup>的一处放亲鱼,当产卵结束时可移去亲鱼。

在大量生产罗非鱼全雄种苗上,最大的问题是每次所产的鱼苗数量甚少。在巴西—350米<sup>2</sup>的池内放入50尾雌尼罗罗非鱼和50尾雄霍诺鲁姆罗非鱼,在2.5—3.0个月内只产有2763尾全雄杂种鱼。已知在正常情况下每尾雌鱼一次可产卵400颗,如果从卵到鱼苗的存活率是100%的话,则产卵的雌鱼只有7条,占雌鱼总数的14%;如果从卵到鱼苗的存活率不是100%,产卵的雌鱼数也不会超过总数的20%。1980年洛夫钦通过实验证明放入产卵池内的雌鱼密度与每尾雌鱼平均产的鱼苗数有关。当放入密度在1♀/7米<sup>2</sup>以下时,随着密度的增加,鱼苗数也增加;当密度增加到1♀/4.7米<sup>2</sup>和1♀/3.7米<sup>2</sup>时,鱼苗数则不再增加(表2)。从以上试验结果看来,当雌鱼密度增加时,在雌尼罗罗非鱼和雄霍诺鲁姆罗非鱼间有某些行为或化学上的不协调因子导致能产卵的雌鱼所占的比例减少。1978年塔尔(Tal)和乔夫(Ziv)在尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂上,1968年莱森脱(Lessent)在尼罗罗非鱼♀×巨鳍罗非鱼♂上也见有同样的情况,但希克林在莫桑比克罗非鱼♀×霍诺鲁姆罗非鱼♂上未见有这情况。

#### 四、假雌鱼制种法

已知奥利亚罗非鱼的性决定为ZW型,如果把由雌性激素诱发的假雌鱼(ZZ)与正常的雄鱼(ZZ)交配,则产生的后代应全部都是雄

表2 在350米<sup>2</sup>产卵池内放养雌尼罗罗非鱼密度对全雄杂种鱼苗产量的影响(Lovshin, 1980)

项 目	在350米 <sup>2</sup> 产卵池内雌尼罗罗非鱼数						
	6	10	15	25	50	75	100
重复次数	5	9	6	27	61	17	9
雌霍诺鲁姆罗非鱼数	3	5	10	5—50	10	15	20
所产鱼苗平均数	2117	2350	1643	1475	2763	2167	1502
鱼苗数的变动幅度	580—3619	93—3639	81—2439	0—7149	0—8443	43—5295	607—2526
每尾雌鱼所产的平均鱼苗数	353	235	110	59	55	29	15
估计的产卵雌鱼数	5	6	4	4	7	5	4
估计的产卵雌鱼所占%	83	60	27	16	14	7	4

鱼(ZZ)。1979年詹森(Jenson)和谢尔顿用雌三醇,雌酮和 $17\beta$ -雌二醇处理奥利亚罗非鱼鱼苗,但由于剂量不足和处理时间已在鱼苗性腺分化期,因此试验失败。霍普金斯、谢尔顿和恩格尔用苯甲酸雌二醇,乙炔雌二醇乙烯雌酚,按不同比例投喂奥利亚罗非鱼鱼苗,试验结果表明处理4—6周可引起性反转。但据最近1984年余廷基等的试验结果表明,用0—12‰雌激素投饲体长1厘米左右奥利亚罗非鱼仔鱼21天后,可达变性效果,但部分鱼尚呈中性(生殖腺前半段为精巢,后半段为卵巢)。又经雌性激素处理变性后的尼罗罗非鱼雌性种鱼,虽可排卵、口孵,但未必能孵化育苗,另生殖孔变异者,体内虽含有成熟卵,惟未发现排卵,却被雄鱼咬伤导致体色变黑、肿胀、脱鳞而死。现将利用假雌鱼制种法产生罗非鱼全雄种苗的理论推断程序图解如下(图2):

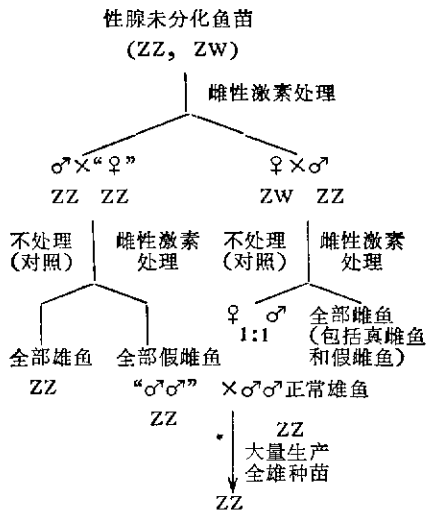


图2 假雌鱼制种法的理论推断程序

从以上图解,按理凡经雌性激素处理的雌鱼有两种,一种是真雌鱼(ZW),一种是假雌鱼(ZZ),现在我们要的是假雌鱼,如何鉴别呢?就是把经激素处理后的每条雌鱼分别与正常雄鱼交配,再将所产的鱼苗取 $\frac{1}{4}$ 约100条左右不用雌性激素处理作为对照,留下的 $\frac{1}{4}$ 约300条左右再用雌性激素处理。如果对照组的鱼长大后全部为雄鱼(图2左所示),则知其亲

鱼为假雌鱼(ZZ),再经雌性激素处理后的300条全部为假雌鱼,可作为大量生产全雄种时的雌亲鱼用;如果对照组的鱼长大后雌雄比为1:1(图2右所示),则知其亲鱼为真雌鱼(ZW),再经雌性激素处理后的全部雌鱼因包括有真雌鱼和假雌鱼两种,所以弃而不用。另外,从已有的资料看来,奥利亚罗非鱼的性决定也与常染色体有关(Avtalion, 1978; Hammerman, 1979),这样从雌鱼和正常雄鱼的交配,也很难保证后代有100%的全雄鱼。

## 五、超雄法

1975年山本用雌性激素处理金鱼获得的雌鱼与正常雄鱼(XY)交配,其中一部分后代的雌雄性比是1:3,再把其中的雄鱼分别与正常的雌鱼交配,有的产生的全部是雄鱼,因此可推定这雄亲鱼的性染色体为YY或称之为超雄鱼。

已知莫桑比克罗非鱼的性决定也是XY型(Chen, 1969)。1980年杨永铨等根据同样原理获得莫桑比克罗非鱼超雄鱼。

1983年小野<sup>1)</sup>曾提出利用雄核发育在罗非鱼获得超雄鱼的设想,就是先用射线处理未受精卵,杀伤卵内的雌性原核;再与含有X或Y染色体的两类精子受精,再经高压处理使染色体加倍,可得到一部分具有YY染色体的超雄鱼,但到目前为止,还未见有在罗非鱼上进行雌核发育研究的资料,更无雄核发育的研究。据最近报道,1983年小野<sup>2)</sup>在鲑鱒上利用雌核发育,高压处理和雄性激素处理获得全雌鱼试验的成功,看来利用雄核发育在罗非鱼上获得超雄鱼有待进一步的研究。

## 六、讨论

比较上述4种生产罗非鱼全雄种苗的方法,作者认为:

1. 种间杂交法是目前世界上使用最广的

1) 见《水产の研究》(日), 1983年2卷3期 p28。

2) 见《养殖》(日), 1983年12期 p126。

一种方法,技术简单。我国自引进奥利亚罗非鱼后,最近据江山等(1984)的试验,知在尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂上,杂种雄性率可达92%以上,而且表现有明显的杂种优势,生长速度和产量都比福寿鱼(莫桑比克罗非鱼×尼罗罗非鱼杂种第一代)上高,因此作者认为利用杂交法也是我国当前大量生产罗非鱼全雄种苗可以采用的一种方法,但在应用这一方法时应注意以下几个问题:

第一,原种要保纯,防止种间杂交,以保证生产的种苗有较高的雄性率。

第二,在选用尼罗罗非鱼♀×奥利亚罗非鱼♂杂交组合时,应注意雌雄亲鱼间的合理比例和雌鱼密度。

2. 性反转法效果好,技术简单,缺点是作为单性养殖用的每一批鱼苗,都要用雄性激素处理,与杂交法比较显得麻烦。作者认为在我国未普及应用杂交法大量生产单性鱼苗前,各地可以因地制宜,用改进产卵池设计着手,以期获得大批同步鱼苗,再用雄性激素处理,使这一技术为当前提高罗非鱼单位面积产量服务。

3. 看来通过性反转法和测交的方法来大量选择超雄鱼(YY)还有困难,主要是到目前为止还不能用核型分析、电泳或其他方法来鉴别真雌鱼(XX)和假雌鱼(XY),正常雄鱼(XY)和超雄鱼(YY)的区别。在罗非鱼上利用雄核发育获得超雄鱼还有待进一步的研究。

4. 假雌鱼制种法还是一种推论,有待于实践上的进一步证明。

### 参 考 文 献

杨永铨 1980 应用三系配套生产遗传上全雄莫桑比克罗非鱼。遗传学报 7(3): 241—246。  
余廷基等 1984 吴郭鱼纯种培育及单性鱼苗之大量繁殖,养鱼世界,6月号,45—50。(台湾)  
—— 1984 吴郭鱼苗增产技术改进试验,养鱼世界,9月号,88—94(台湾)。  
铃木敬二 1983 テイラピアの单性种苗について,养殖(日), (2): 93—100。  
—— 1983 交杂による单性种苗の生产,养殖(日), (9): 50—53。  
中村将、岩桥正雄 1982 テイラピア *Tilapia nilotica* の雄ホルモン处理による雄化の实用化试验、日本水产学会志、48(6): 763—769。

Avtalion, R. R. and I. S. Hammerman 1978 Sex determination in *Sarotherodon (Tilapia)*. I. Introduction to a theory of autosomal influences. *Bamidgeh*, 30: 110—115.  
Chen, F. Y. 1969 Preliminary studies on the sex-determining mechanism of *Tilapia mossambica* Peters and *T. hornorum* Trewavas. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 17: 719—724.  
Clemens, H. P. and T. Inslee. 1968 The production of unisexual broods by *Tilapia mossambica* sex-reversed with methyltestosterone. *Trans. Amer. Fish. Soc.*; 97(1): 19—21.  
Fishelson, L. 1962 Hybrids of two species of fishes of the genus *Tilapia* (Cichlidae, Telcostei). *Fisherman's Bull.*: 4(2): 14—19.  
Guerrero, R. D. 1975 Use of androgens for the production of all-male *Tilapia aurea* (Steindachner). *Trans. Amer. Fish. Soc.*; 104: 342—348.  
Guerrero, R. D. 1982 Control of *Tilapia* reproduction. In R. S. V. Pullin and R. H. Lowe-McConnell (eds.) *The Biology and Culture of Tilapia. ICLARM.* 309—316.  
Hammerman, I. S. and R. R. Avtalion 1979 Sex determination in *Sarotherodon (Tilapia)*. Part 2. The sex ratio as a tool for the determination of genotype — a model of autosomal and gonosomal influence. *Theor. Appl. Genet.* 55: 117—187.  
Hickling, C. F. 1960 The Malacca *Tilapia* hybrids. *J. Genet.* 57: 1—10.  
Hopkins, K. D: W. L. Shelton and C. R. Engle 1979 Estrogen sexreversal of *Tilapia aurea*. *Aquaculture*, 18: 263—268.  
Hulata, G; G. Wohlfarth and S. Rothbard 1983 Progeny-testing selection of *Tilapia* broodstocks producing all-male hybrid progenies — preliminary results. *Aquaculture*, 33: 263—268.  
Jalabert, B; P. Kammacher and P. Lessent 1971 Determinism du sexe chez les hybrides entre *Tilapia macrochir* et *Tilapia nilotica*. Etude de la sex-ratio dans les croisements des hybrides de premiere generation par les especes parentes. *Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys.* 11: 155—165.  
Jalabert, B; J. Mereau, P. Planquette and R. Billard 1974 Determinism de sexe chez *Tilapia macrochir* et *Tilapia nilotica*. Action de la methyltestosterone dans l'alimentation des alevins sur la differentiation sexuelle: proportion des sexes dans la descendance des males "inverses". *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*; 14: 729—739.  
Jensen, G. L. and Shelton, W. L., 1979 Effect of estrogens on *Tilapia*: implications for production of monosex genetic male tilapia. *Aquaculture*, 16(3): 233—242.  
Lee, J. C. 1979 Reproduction and hybridization of three cichlid fishes, *Tilapia aurea* (Steindachner), *T. hornorum* (Trewavas) and *T. nilotica* (Linnaeus) in aquaria and plastic pool. Ph. D. dissertation, Auburn University, Alabama, U. S. A. 89p.  
Lessent, P. 1968 Hybridization of the genus *Tilapia* at the Fish Culture Research Station at Bouake, Ivory coast. *FAO. Fish. Rep.* 44(4): 148—159.  
Lovshin, L. L. and Da Silva 1975 Culture of monosex and

- hybrid *tilapia*. Paper presented at FAO/CIFA Symposium on Aquaculture in Africa, 30 September-6 October, 1975. Accra, Ghana CiFA/75 SR9, 16.
- Lovshin, L. L. 1982 *Tilapia* hybridization. In R. R. V. Pullin and R. H. Lowe-McConnell (eds.) The Biology and Culture of *Tilapia*. *ICLARM*. 279—308.
- Mires, D. 1977 Theoretical and practical aspects of the production of all-male *Tilapia* hybrids. *Bamidgeh*, 29: 94—101.
- Shelton, W. L.; K. D. Hopkins and G. L. Jensen. 1978 Use of hormones to produce monosex *Tilapia* for aquaculture. In R. O. Smitherman, W. L. Shelton and J. H. Grover (eds.) Culture of exotic fishes symposium proceedings Fish Culture Section, American Fisheries Society, Auburn, Alabama. 10—33.
- Tayamen, M. M. and W. L. Shelton. 1978 Inducement of sex reversal in *Sarotherodon nilotica* (Linnaeus). *Aquaculture*, 18: 349—354.
- Wohlfarth, C. and G. Hulata. 1983 Applied genetics of Tilapias. *ICLARM. Studies and Reviews* 6, 26 pp.
- Yamamoto, T. A. 1975 A YY male goldfish from mating estrone-induced XY female and normal male. *J. Hered.* 66(1): 2—4.