

鱼类的生殖及子代的

发育、生长与变态

朱洗著



科学出版社

鱼类的生殖及子代的

发育、生长与变态

——



鱼类的生殖及子代的 发育、生长与变态

朱 洗 著

科 学 出 版 社

2000

内容简介

本书是朱洗教授在完成家鱼人工繁殖研究任务后,在华东医院病榻上撰写的遗著。它是以法国出版的《动物学专论》有关鱼类方面的丰富资料为基础,并结合两栖类和家鱼人工生殖研究的有关研究成果,从比较进化的观点和生理与生态相结合的观点出发,探讨鱼类生殖的主要机制——垂体的功能、鱼类雌雄两性的来源及其变化、雌雄异形和性激素的作用、生殖的本能行为、鱼类的生殖系统以及胚胎发育等问题。

本书是鱼类学基础理论研究著作,可供鱼类组织胚胎学、生理学、生殖生物学、水产科学等方面的科研工作者参考,也可作为大专院校生物系和水产院校师生的教学参考书。

鱼类的生殖及子代的 发育、生长与变态

朱 洗 著

责任编辑 程 犁

科 学 出 版 社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

江苏省句容市排印厂印刷

*

2000年10月第一版 开本:850×1168 1/32

2000年10月第一次印刷 印张:8 1/2

印数:1—1 500 字数:220 000

ISBN 7-03-001208-9:Q·182

定价:20.00 元

纪念朱洗先生 诞辰 100 周年

序

朱洗院士是我国一位杰出的生物学家。他是一位具有高度的爱国热忱、坚韧不拔的顽强毅力和真诚谦逊品德的科学家。他把自己的一生全部献给了祖国的科学事业,在基础理论和为工农业生产服务的应用研究上,都作出了卓越的成就和重大的贡献。

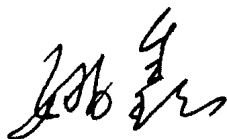
朱洗 1900 年出生于浙江临海,1920 年去法国勤工俭学,后师承巴德荣教授,从事两栖类卵球人工单性发育的细胞学实验研究。1932 年回国后,他继续坚持在这个领域不断耕耘和创新。建立了激素诱发蟾蜍和黑斑蛙卵球体外排卵和成熟的实验体系;发现了低温休眠是蟾蜍卵球成熟的决定因素;培育成功世界上第一批“没有外祖父的癞蛤蟆”;反复验证输卵管分泌物是两栖类卵球受精必不可少的物质条件,提出了受精的“三元论”;还系统分析了鲤科鱼类和两栖类不同成熟程度卵球受精与胚胎发育的关系,证明唯有适当成熟的卵球受精后方能有胚胎的正常发育。这样,他在两栖类的卵球成熟、受精和早期发育方面就形成了一套独特的观点和理论。

在这些理论成就的基础上,当他在 50 年代中期接受了国家要求解决家鱼人工繁殖的课题后,进行了大量的调研,形成了生理与生态相结合的思路,设计了现场实验,并亲临现场带领大家一起工作,终于完成了任务,解决了我国“四大家鱼”的人工繁殖问题。在整个过程中,通过与水产研究部门同志的接触和工作,他深深地体会到在国内有必要撰写一本鱼类生殖生物学的参考书,以供青年科技人员学习。不幸的是,他在 1961 年就因患癌症住院,但出于他的爱国家、爱事业和关心青年人成长的崇高精神的驱使,他竟在病榻上坚持写作,完成了这本书的初稿,实在令人感动和敬佩。遗作在 80 年代中期由他的学生林志春同志作了整

理,并由庄孝僊院士审阅和修改,但因故未能早日出版。今年是朱洗院士诞辰 100 周年,我们现在出版这本书来纪念他对我国科学事业作出的杰出成就以及对我国经济建设作出的重要贡献。与此同时,本书的出版也是完成了他生前的一个遗愿。

本书共分八章,分别论述了脑垂体的形态结构、来源和发育及其生理功能,特别是与性腺发育和生殖的关系;雌雄两性鱼类形态差别与性激素和性转变问题;鱼类生殖活动(产卵、受精、营巢)中的两性行为;鱼类生殖器官和生殖腺的发育以及部分鱼类的胚胎发育。在写作中作者在很多地方用进化和生态的观点进行叙述和讨论是本书的一个特色。全书内容丰富翔实,在许多章节均附有图解说明,文字生动,通俗易懂,概括了鱼类生殖生物学各方面的问题,其中大部分属于形态结构的经典性研究资料(不少来源于国外学者的报道),至今仍有参考价值。尤其值得一提的是在本书的第一章中作者叙述了他对动物(两栖类和鱼类)卵球成熟问题的见解,并结合家鱼人工繁殖工作,辩证地分析了既要考虑生理条件又要考虑生态条件的成功经验,写得很生动,是一个理论联系实际并解决了实际问题的范例,很有学习和参考价值。因此,我认为正如作者当年所设想的那样,本书对于从事鱼类和水产养殖事业的青年科技工作者将是一本很好的专业参考读物。

中国科学院院士



2000 年 5 月

前 言

中国科学院院士朱洗教授(1900—1962年)是我国著名的细胞学家和胚胎学家,他在卵球成熟、受精和人工单性生殖的生物学基础研究方面以及对我国国民经济发展都作出了重大贡献。1959年至1962年朱洗教授担任中国科学院实验生物研究所(1978年更名为中国科学院上海细胞生物研究所)所长。

《鱼类的生殖及子代的发育、生长与变态》是朱洗教授在病榻上留下的20余万字的未完成的遗作。50年代末期,他在完成家鱼人工繁殖研究任务之后,深感我国水产科研工作者和大学师生对鱼类生殖的基本知识渴望了解,而国内又缺乏有关适合的参考书籍,尽管他在1961年已身患癌症,但是强烈的事业心和责任感促使朱洗先生在住院期间仍然抱病坚持写作本书。朱洗先生原先希望稍后继续完成本书的另外三个章节,即鱼类卵母细胞的成熟、鱼类的受精以及硬骨鱼类胚胎的发育。然而,病魔过早地吞噬了朱先生的生命,使其再也无法续完这三个章节。80年代中期,他的学生林志春同志开始整理遗稿。由于林志春同志的努力,才使这本遗作得以面世。

从本书开始写作到整理出版,已经过去了30多年,鱼类生殖生物学虽有了很大进展。但作者所引用的大部形态结构的典型性研究资料,至今仍有参考价值。本书所强调的从生理和生态相结合的观点来研讨鱼类生殖问题,特别是亲鱼生殖腺发育和不同成熟程度卵球受精与胚胎发育的关系,产卵要求生理和生态条件的配合等观点,在今天对鱼类生殖的研究和实践仍然是很有指导意义的。

2000年是朱洗先生诞辰100周年,又恰逢中国科学院上海细胞生物研究所成立50周年。为缅怀老所长朱洗教授,弘扬他

的科学精神,我们研究所尽力帮助和支持朱洗教授这本遗著的出版,我所姚鑫院士还专门为本书写了序。本书的出版,实现了朱洗先生生前的遗愿,也是对他很好的纪念。

中国科学院上海细胞生物研究所

李逸平

2000 年 5 月

目 录

第一章	鱼类生殖的主要机制——垂体的功能	(1)
第二章	鱼类雌雄两性的来源及其变化	(31)
第三章	鱼类雌雄异形和性激素的作用	(45)
第四章	鱼类生殖的本能行为	(74)
第五章	营巢孵卵的鱼类	(112)
第六章	鱼类的生殖系统	(146)
第七章	圆口类的胚胎发育	(183)
第八章	软骨鱼类胚胎的发育	(218)

第一章 鱼类生殖的

主要机制——垂体的功能

在生物进化的阶梯上,鱼类是一切高等脊椎动物的奠基石。凡是在高等脊椎动物上发现的内分泌腺都能在鱼类上找到同等的器官,但细微的形态和结构的差异是难免的。甲状腺、胰腺和垂体在任何鱼类上都已见到;至于肾上腺,不论是属于皮质的或髓质的,在鱼类上都是分散状态,没有像高等动物上那样集中于肾上腺顶部;鱼类的松果腺照样存在,据说与变色有关。副甲状腺还没有在鱼类上发现。总之,鱼类与其他较高等的脊椎动物一样,内分泌腺的产物对于调剂有机体内部各类生理机能非常重要,对于生殖后代也十分重要。至于某些细小的差异——形态的差异和结构的差异——很可能与进化的程度相关。这是完全可以理解的。

在这里,当然不可能细述各类内分泌腺,只能把垂体提出来作为讨论的目标。因为这一腺体不但是全数内分泌腺中最重要的一种,即所谓“百腺之皇”,而且它对于生殖后代特别重要,缺乏这一腺体的内分泌物,一切脊椎动物即失去生殖的可能性,鱼类也不能例外。

一、垂体的形态和结构

从整个脊椎动物门来说,垂体的来源与结构是基本相同的,由两个部分联合而成。一个所谓神经性的,名:神经垂体(neurohypophysis),它起源于脑,并和第Ⅲ脑腔的底面相连;另一部分是真正的腺组织,原由外胚层的一部分,在胚胎发育过程中,向口腔陷入,而停留于前一部分的下方,故名:腺垂体(adenohypophysis)。后者在发育过程中,又能自己分化成若干小叶或区域。我们要特

别注意,鱼类中这种分区的方式非常不一致,不但因目而异,有时因种而异,造成各方学者对各区认识的混乱,各区的界限和名称,在外国文献上屡屡出现矛盾和争论。如不查清底蕴,则同一部位可能会有许多异名同义,或同名异义的专门名词,使人莫知所从。

现根据各类鱼的垂体的形态和结构的特点分述如下:

1. 板鳃类的垂体

这类软骨鱼的垂体的形态虽与软骨硬鳞和硬骨硬鳞类的有所不同,但与兽类上所见的大致相若。这里属于神经部分的很幼稚,作片瓣状,直接贴于第Ⅲ脑腔的底面,中间没有突出的漏斗窝。但有两属,六鳃鲨属(*Hexanchus*)和七鳃鲨属(*Hepttranchias*)应是例外,有一管形的腺柄使管腔与腺性的部分相通。

这里真正属于腺组织的垂体本体大概可以分为:前叶(lobus anterior)、腹叶(lobus ventral)和中间叶(lobus indermedius)(图1)。这里特别引人注意的是前叶为狭石形,它的前端伸到血管囊(Sv)①

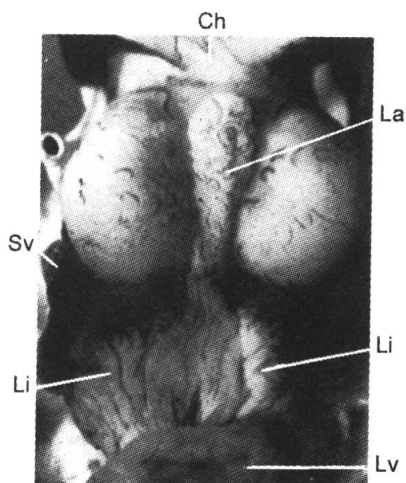


图1 猫鲨(*Scyliorhinus caniculus*)的垂体
Ch,神经交叉;La,前叶;Li,中间叶;
Lv,腹叶;Sv,血管囊。

①血管囊 血管囊为鱼类所特有,不存在于其他脊椎动物中。板鳃类上最发达;硬鳞类和硬骨类上不很发达;圆口类没有这一器官。在速游和久游的海栖鱼类,比较发达;在淡水鱼类,很少引人注意,或者没有这一器官。就形态和结构来说,它应与漏斗窝相连。生理作用至今未明。圆口类没有这样的器官。

的前方(La),而其后方接连腹叶(Lv)。至于中间叶(Li),作卵形,向两侧伸展^①。

腹叶为凹凸的囊状结构,这里大都是嗜碱性较弱的细胞和若干嫌碱性的细胞(如在猫鲨上)。有人(Howes)以为板鳃类的腹叶可与高等脊椎动物的管叶(lobe tuberales)相比较。

至于中间叶,因与其邻接的神经性垂体部分相连,故又称神经间叶(neuro-intermedius),由许多成条的组织构成,都有圆形的核,但着色没有前叶的那样容易,细胞质中多液腔和粒状物。这些条状组织中间,还有众多曲折的血管和神经通过其间(图2)。

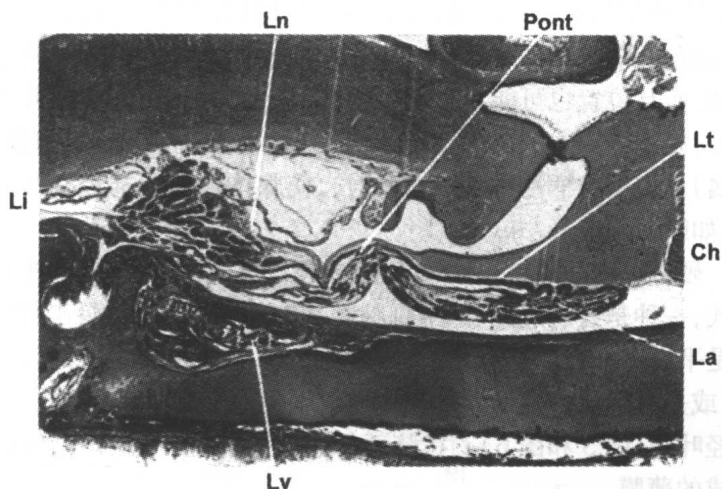


图2 猫鲨的间脑基部及垂体的正中剖面

Ch, 视神经交叉, La, 前叶; Li, 神经间叶; Lt, 管叶; Ln, 神经叶; Lv, 腹叶; Pont, 视神经后片。

①分泌性细胞的化学性质 垂体内部各区细胞的化学反应有极堪注意之点,亦多争论之点。前叶中的细胞为正方形,核圆形;许多细胞连成柱形的细胞团。有人(Tilney)认为这些细胞全是嗜碱性的,另有人(Baumgartner)则在细胞柱的边周找到嗜酸性的;另有人(Berr)则在前叶内,血管的边周找到嗜酸性的;另有人(Howes)认为前叶全由嗜酸性的腺细胞构成,但其着色程度则彼此不能完全相同;中部多为嗜碱性的,后部含有嗜碱性较弱的分子;至于完全嗜酸性的分子则渗入嗜碱性者之间。有人(Spéciale)在 *Pristiurus* 的前叶上,找到各类细胞,可以完全和兽类前叶上所见的相比,这是很有意义的。总之,这一问题相当复杂,我们不想多说(详情可参考 Vivien, 1958)。

2. 其他鱼类的垂体

除板鳃类之外,其他所有鱼类的垂体结构都很特别,与高等脊椎动物上所见的不同,但是神经性部分同样由间脑底面发出,分为三叶,相当清楚:前叶、中叶(lobus medius)或过渡叶(lobe transitoire)和后叶(lobus posterior)或中间叶^①。

有些比较低等的硬骨鱼〔如长颌鱼属(*Mormyrus*)、刺鱼属(*Gastosteus*)、鳗鲡属(*Anguilla*)……〕的垂体是块状的,在视神经交叉的后方,与第Ⅲ脑腔底面相密接。在比较进化的物种上〔如(狗鱼属(*Esox*))、鲤属(*Cyprinus*)、底鳉属(*Fundulus*)、鳕属(*Gadus*)、鲑属(*Salmo*)……〕,垂体与漏斗窝—下丘脑中间连有一柄,而且位置也可能稍移动:前叶的位置移向前背,中间叶移向前方,使整个腺体成为一个结实的,按腹背作扁卵形(如狗鱼属,鲤属)。但亦有柄部特别发达、伸长,使腺体移到视神经交叉点前方〔如鲈属(*Lophius*)〕。

硬骨鱼的神经性垂体和脑腔之间的联系有两种值得注意的方式,一种是开放式的,即第Ⅲ脑腔与腺体中腔相通,漏斗窝的底脚是平的,并伸入到神经叶内部(图3和图4);另一种是闭塞式的,或是具柄的,垂体由柄与脑部相接,第Ⅲ脑腔不伸入或少伸入神经叶中(图5和图6)。在脑部与柄之间,隔有一层由结缔组织构成的薄膜。

①鱼类垂体分叶的争论 鱼类垂体分叶的意见很多,很混乱。有人认为应该分为:前叶、中叶和后叶。另有人常用管叶、前叶和后叶(=中间叶)这类名称。Vivien(1958)认为这里的中叶应等于硬骨鱼上的主叶(lobe principal,即前叶+中间叶)之后部。大家都知道硬骨鱼的后叶决不能和兽类的后叶或神经叶(lobus nervosus)同等看待。

此外,还有人(Olivereau, 1954)用囊泡部(partie folliculaire)一名词,名垂体的前部。另有许多人(如Bell, Bretschneider和de Vit, Charpper, Haller, Muller, Pot)却认为鱼的垂体前部适合兽类的管叶。另有人(如Bernardi, Dawson和Friedgood, Kerr, Romeis, Scrugg, Ancona和Metuzals)否认这种见解。总之,按照比较多数学者的意见,鱼类的中间叶似乎应该和兽类的前叶相比较。

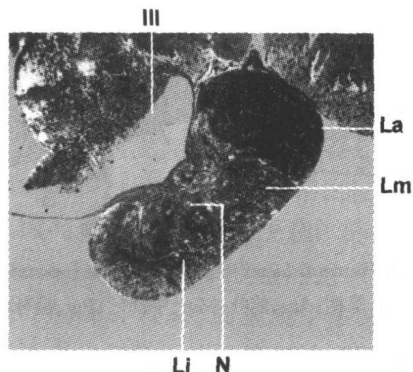


图3 剑尾鱼(*Xiphophorus helleri*)的垂体

Ⅲ,第Ⅲ脑腔及漏斗窝的底面与腺相接;La,前叶;Lm,中叶;Li,中间叶;N,神经叶上的分支。

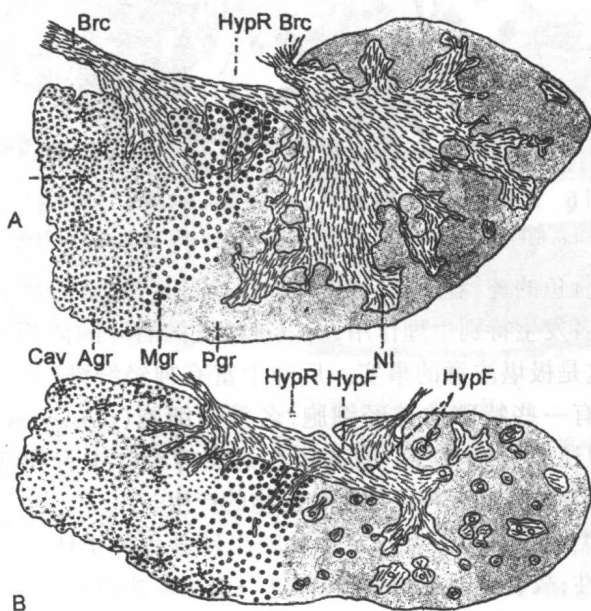


图4 开放式的模式图(硬骨鱼类垂体的结构)

A, 鲑(*Salmo salar*); B, 鳗鲡(*Anguilla anguilla*); Agr, 前叶; Brc, 联络柄; Cav, 前叶中心小腔; HypR, 漏斗隐窝及其深入腺体的分支; HypF, 深入后叶的漏斗窝的支腔; Mgr, 中间叶; ○, 代表嗜酸性细胞; ■, 代表嗜碱性细胞; NI, 神经叶; Pgr, 后叶。

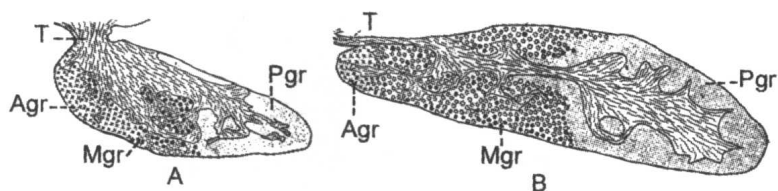


图 5 封闭式模式图

A, 鲌(*Phoxinus laevis*)的垂体;B, 鳅属(*Cobitis*)的垂体;
T, 腺柄;Agr, 前叶;Mgr, 中间叶;Pgr, 后叶。

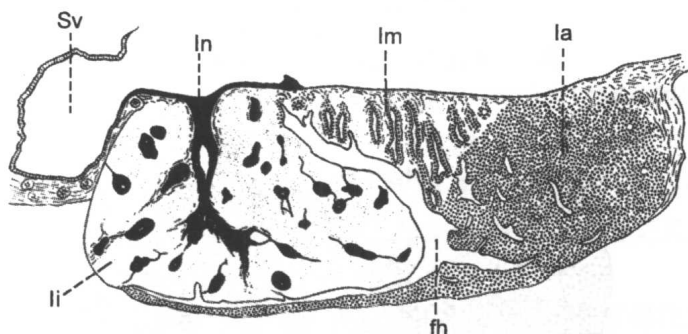


图 6 硬鳞鱼类——鲟鱼(*Acipenser sturio*)垂体结构的模式图

La, 前叶;Li, 中间叶;Lm, 中叶;Ln, 神经叶;fh, 腺缝;Sv, 血管囊。

硬骨鱼的神经性的区域常伸入腺性的区域,并分成许多细支而与后者发生特别生理作用,所以神经性的后叶的体积常常超过前叶,这是极堪注意的事实。后叶中富有神经纤维(胶质的神经索),并有一些特殊的神经细胞,名垂体细胞(pituicytes)混居其间,这里还有交感神经。有人还在这类神经叶中看到细胞的游离、胶体物的移动或神经细胞分泌物的产生。

这类组织学的特点一定会反映出硬骨鱼类垂体的生理机能的特殊性;故有就发现的事实,作进一步探索的必要。

第三脑腔的底面——下丘脑(hypothalamus)与垂体之间的联系在硬骨鱼类可以说是已经清楚了。有许多学者(如 Dammermann, Holmgren, Burr, Charlton, Boon)见到许多神经束由下丘脑通到垂体的组织中;另有人(如 Metuzals)认为在这腺体中间,有

特殊的神经细胞——主要的位于有关促性腺发育的叶中,这便是所谓“Bouvière 叶”。这类细胞具有神经节的相貌,似乎能使腺性与神经性的两区之间发生相互关联的生理作用。有了这种解剖学上的事实,有人(如 Schiebler)便认为下丘脑具有神经分泌(neurosecretion)的作用。这里所产的糖蛋白可以调剂垂体的生理机能,正如在兽类上所发现的神经分泌物有调剂腺体的作用一样。

属于腺体部分和属于神经部分之间,隔有一层结缔组织。这层组织伸到前叶,但与真正的分泌腺并不相连。因有这类隔层,便使各叶分开。在这隔层上,还有许多血管滋养腺的组织。总之,整个腺体为结缔组织所包围,并富有血管。

硬骨鱼类前叶的大小,因种属之不同,而有大异。有些属里,前叶非常细小(如鲤属),或甚至小到只留一层膜状组织,包于中叶的前方,或完全消失不见其痕迹(如底鲮属)。Kerr 认为鱼类的进化程度愈高,前叶亦愈发达。前叶倘使发达,则其内部含有三类细胞:嗜酸性的细胞和嗜碱性的细胞,后者中间混有一些着色性微弱的细胞。在相当多数的鱼上,这后一类细胞,在前叶中集合成区,与神经叶相邻接。Herring 认为这是前叶侵占中间叶的证据。Stendell 认为前叶中,血管囊富到一定程度,整个腺区一半为其所占。其中可能还有一些小腔,代表原始而已退化腺体初型的组织,这些小腔边缘,有许多幅凑成花形的,易着色的细胞。

中叶特别发达,几乎占了整个腺体的中央区,有时铺张到两侧,成为两块左右对称的腺区(如在鳗鱼上),但亦有伸到腹方去的(如在底鲮属上);有时前叶与中间叶简直被这一大叶所包围。有了这种大发展的事实,人们就特别重视它,并且给它一个特殊的名称:促性腺叶(lobe gonadotrope),或性叶(lobe sexual)。主要的理由是,在两性生殖细胞发育周期中,这一叶内的细胞结构亦有季节性的变化,在产卵季节亦有变化。Karsansky 和 Persov 认为只有由这一叶中,提出的物质有催促性腺发育和生殖行为的效验;别的叶上的抽提物没有这种效果。鱼在产卵季节,它们的中叶内部的腺细胞绝大多数是嗜酸性的;这些细胞质中含有许多微