

# 黑龙江银鲫

沈俊宝 刘明华 范兆廷 著



黑龙江科学技术出版社

# 黑龙江银鲫

沈俊宝 刘明华 范兆廷 著

黑龙江科学技术出版社

中国·哈尔滨

责任编辑 刘公允  
封面设计 赵元音  
版式设计 吴佳友

### 黑龙江银鲫

HEILONGJIANG YINJI

沈俊宝 刘明华 范兆廷 著

---

出版 黑龙江科学技术出版社

(150001 哈尔滨市南岗区建设街 41 号)

电话(0451) 3642106 电传 3642143(发行部)

印刷 黑龙江省文联印刷厂

发行 黑龙江科学技术出版社

开本 850×1168 1/32

印张 7.25

字数 200 000

版次 1997 年 12 月第 1 版·1997 年 12 月第 1 次印刷

印数 1—500

书号 ISBN 7—5388—3242—4/S·386

定价 28.00 元

## 前 言

从 20 世纪 40 年代末,前苏联学者发现银鲫的雌核发育特性以来,银鲫的生殖方式一直是世界遗传学研究的重点课题之一。我们发现,黑龙江银鲫也具有雌核发育的特性,但它与前苏联和日本学者报道的单性型银鲫不同,它具有雌、雄两性,群体组成比较复杂,为两性型天然雌核发育种群。银鲫的生殖方式及其进化等问题是遗传学研究的极好材料,因此受到国内外学者的瞩目。同时,该鱼又是池塘养殖和大水面增殖的重要对象,经济价值和效益都很高,因此也受到生产者的重视。

关于银鲫的遗传学问题,国内外学者运用组织学、细胞生物学、细胞遗传学、生化遗传学和分子生物学等方法,研究了精、卵细胞的发育、受精,卵子的雌核发育特征,同种或异种精子进入卵子后的浓缩或解凝及对后代生长、发育和性别的影响,染色体组型,同工酶,地理分布和选育种等,取得了不少研究成果。这些研究成果,对揭示银鲫的遗传学特性,发育生物学原理,细胞遗传学基础,生殖生物学和进化机制等起到了积极的作用。但关于银鲫的生殖机制和进化机制,尚有许多不解之谜等待揭开,如精子进入银鲫卵子之后使其浓缩的物质(或缺少的物质)是什么?天然雌核发育两性型鲫鱼是怎样产生的?银鲫的性别是如何控制的?银鲫的进化机制,银鲫的生殖方式真是由两性细胞结合到孤雌生殖的过渡类型吗?等等。

自从 70 年代以来,我们在原国家水产总局、中国水产科学研究院等单位的支持下,对银鲫的生化遗传学、细胞生物学、细胞遗传

学、形态特异性和选育种等内容进行了系统研究,一些研究成果整理成论文后,在动物学报、遗传学报、水产学报等刊物上发表。研究成果获得了国家科技进步三等奖、农业部科技进步二等奖。

这些研究成果揭示了一些银鲫的遗传特性、生殖机制,但仍有许多问题需要进行深入细致的研究。为了今后研究方便,我们将近几年的研究成果(多为已发表的论文)辑成此书,目的在于系统地介绍我们近几年来关于银鲫研究的结果,另一个目的也是抛砖引玉,希望更多的研究者能投入到该项研究中来,尽早全面揭示银鲫的遗传、生殖和进化之谜。

在黑龙江银鲫遗传特性及生产应用的研究工作中,黑龙江水产研究所的王国端、刘青华、刘海金、刘刚、周嘉申、陆顺来、李建兴、王强、张铁齐,北京师范大学的李素文、成汝渲、薛沼白和呼兰县水产局赵士英、孟凡彬等参加了部分研究工作,对他们付出的辛苦和贡献表示感谢。

本书在编写和出版过程中,得到了中国水产科学研究院各级领导和黑龙江水产研究所领导的关心和大力支持,谨表衷心的感谢。

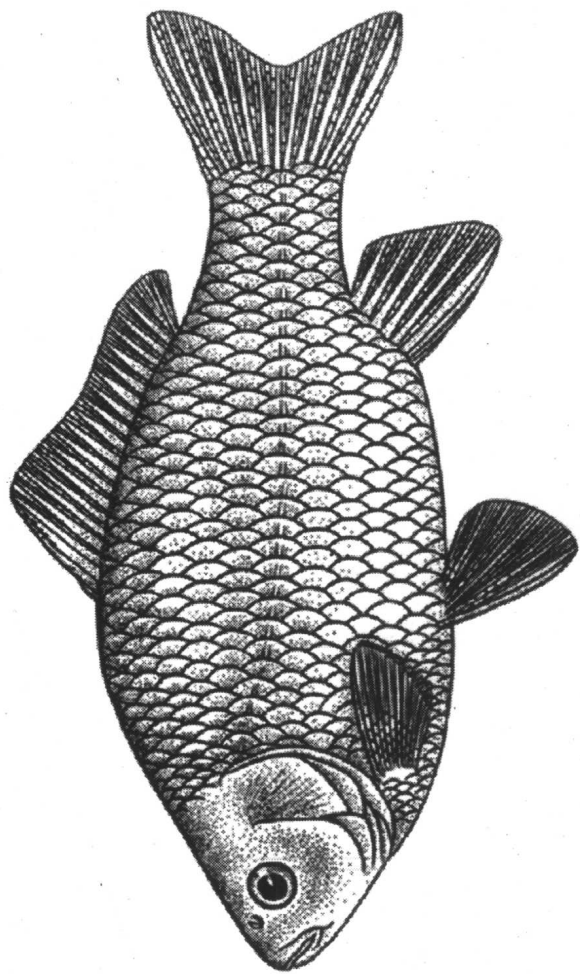
著者

1997年6月

# 目 录

世界银鲫的研究概况·····	( 3 )
双凤水库和它的银鲫·····	( 11 )
黑龙江鲫鱼的繁殖特性及其子代的生长·····	( 24 )
方正银鲫的年龄与生长研究·····	( 34 )
黑龙江方正银鲫雌核发育的细胞学初步探讨·····	( 49 )
黑龙江一种银鲫(方正银鲫)群体三倍体雄鱼的 核型研究·····	( 59 )
方正银鲫与扎龙湖鲫体细胞、精子的 DNA 含量 及倍性的比较研究·····	( 67 )
黑龙江银鲫和鲫酯酶同工酶的比较研究·····	( 75 )
方正银鲫的等位基因变异和群体遗传多态性·····	( 82 )
黑龙江银鲫和鲫鱼精子的某些生物学特性·····	( 92 )
黑龙江银鲫和鲫鱼精子发生的电镜观察·····	( 100 )
黑龙江银鲫雌雄同体的组织学研究·····	( 109 )
关于黑龙江银鲫生殖方式的讨论·····	( 119 )
Studies on the Evolution of Bisexual Reproduction in Crucian Carp ( <i>Carassius auratus gibelio</i> Bloch) ···	( 125 )
黑龙江主要水域鲫鱼倍性及其地理分布—— I ·····	( 139 )

黑龙江主要水域鲫鱼倍性及其地理分布——Ⅱ .....	(151)
黑龙江银鲫的性别控制和无性生殖系的研究 .....	(162)
黑龙江银鲫新品系——松浦鲫的培育 .....	(177)
松浦银鲫形态学特征及主要经济性状 .....	(185)
附:方正银鲫原种种质标准参数 .....	(197)
参考文献 .....	(207)



黑龙江银鲫, *Carassius auratus gibelio* (Bloch)





## 世界银鲫的研究概况

**银**鲫以其特殊的繁殖方式——雌核发育,成为世界遗传学、发育生物学和分子生物学领域研究的热点鱼类之一。至今,该鱼在遗传、发育、起源和进化等许多方面仍是个谜。银鲫生长速度快,肉质鲜美,一直受到世人的瞩目。

### 银鲫的分类地位

银鲫主要分布在欧亚大陆的淡水水域中,在分类上属鲤科

(Cyprinidae)、鲤亚科(Cyprininae)、鲫属(*Carassius*)。鲫属在欧亚大陆有二个种,二个亚种。

二个种:黑鲫 *Carassius carassius* (L.), 主要分布在中欧、东欧,在亚洲西伯利亚则分布在勒拿河和我国新疆;鲫 *Carassius auratus* (L.), 主要分布在中国、日本、朝鲜半岛,后移殖驯化于印度、北美和世界各地。

二个亚种:普通鲫 *C. auratus auratus* (L.), 其分布区同鲫;银鲫 *C. auratus gibelio* (Bloch), 主要分布在欧洲、咸海水系、亚洲的西伯利亚、黑龙江水系、朝鲜半岛和日本。在伍献文(1964)、尼科尔斯基等(1985)的分类著作中,我国的银鲫主要分布在东北和黑龙江流域,后来的一些研究证实在我国的其他水域也有银鲫存在。黑龙江水系除银鲫外还存在另一个亚种——鲫。中村(1969)把日本的鲫属鱼类分为5个亚种,即金鲫 *Carassius auratus* subsp., 主要分布在关东以北的水域;银鲫 *C. auratus langsdorfii*, 分布在全国的各水域;长鲫 *C. auratus buergeri*, 分布在諏访湖一带;二五郎鲫 *C. auratus grandoculis* 分布在琵琶湖的南部水域;源五郎鲫 *C. auratus cuvieri*, 分布在琵琶湖及其流水域。

### 银鲫雌核发育的细胞学特征

银鲫是一个天然雌核发育种群,具有特殊的受精方式,它可以与同种或异种精子受精,精子进入卵细胞内刺激卵细胞发育,但精子的头部进一步并不形成有功能的雄性原核,结果只是在一个雌性原核的参与下卵子进一步发育。进入卵内的精子是卵细胞发育的必需条件。最早发现银鲫雌核发育特性的是前苏联的哥洛温斯卡娅和洛马索夫(1947)。他们用黑龙江银鲫及其后代,与鲫、银鲫、野鲤、家鲤、拟鲤等雄鱼杂交,其后代完全重复银鲫的特征。以后 Черпац (1966) 和日本的小林弘(1978)详细观察了银鲫雌核发育的细胞学特征,发现同源或异源精子进入银鲫卵中后均受到抑制,浓缩成致密

状态的精核,雄性原核不能活化,也不和雌性原核融合,但它随雌核移动,位于纺缢板的一侧,卵裂后精核进入一分裂球中,并以原来的状态存在于子核的旁边。Черпац 曾观察到 8 次分裂时,雄性原核位于其中一个分裂球中。周嘉申等 (1983) 研究发现黑龙江水系的银鲫 (方正银鲫) ♀ × 鳞鲤 ♂, 方正银鲫 ♀ × 方正银鲫 ♂ 受精后 20 min 在雌性原核形成期,未见精核膨大、液化并形成雄性原核;约 50 min 后,精核稍稍离开雌性原核,由雌性原核单独进行第一次分裂。此时精核位于纺缢体染色体板的一侧或一星光体旁,这就证明方正银鲫的精核未参与卵的分裂,为雌核发育。关于银鲫卵子抑制精核发育的机制,葛伟等 (1985) 做了大量的实验,提出了双重控制机制,即初级控制和次级控制。初级控制是在精子入卵通道 (包括受精孔区域的卵膜和卵质) 上存在某种特殊的抑制物质,导致异源精核不能解凝;次级控制可能是银鲫卵质中缺乏某种促进精核核化物质从而阻碍和延续了解凝精核进一步原核化。虽然二级控制提出了雌核发育银鲫卵子抑制精核原核化的假设,但这种抑制或缺少的物质是什么至今尚不清楚。银鲫的这种独特的受精方式,是和银鲫卵子的发生及其倍性的保持有密切关系。雌核发育卵子的发生及其倍性的保持或恢复,有人认为有二种途径,一是卵子发生过程中抑制减数分裂,或者极体再入卵与卵核融合;二是前减数分裂染色体 (Premeiotic chromosomes) 复制而核并不分裂,即所谓核内有丝分裂或核内复制 (Endomitosis or endoreduplication)。根据银鲫卵母细胞成熟过程的组织学观察,银鲫卵母细胞发生过程中,第一次减数分裂受到抑制而只完成一次同型核分裂,即卵核染色体不减数的方式来保持染色体的恒定 (第一种途径)。Черпац (1966) 和俞豪祥 (1982) 观察到银鲫卵子发生过程中产生三极纺缢体 (Tripolar spindle), 在每极集中一组染色体,这种三极纺缢体随后退化,三组染色体又集中在同一卵母细胞核中。但小林弘 (1970) 和周嘉申等 (1983) 研究未观察到这一现象。因此,这种三极纺缢体的存在值得探讨 (葛伟等, 1985)。

到目前为止,细胞学上未曾发现银鲫第一次成熟分裂的纺缍体或第一极体,受精后放出的极体一直存在于固定的位置,因此,小林弘(1970)认为天然雌核发育银鲫的倍性是靠第一次减数分裂的抑制来保持的可能性较大。

### 银鲫的倍性与天然雌核发育两性型三倍体种群的发现

天然雌核发育银鲫的染色体倍性,有染色体数为 156 条(或 162)的三倍体和染色体数为 200 条的四倍体 2 种。三倍体银鲫主要分布在欧洲、亚洲北部、黑龙江水系(或中国的其他水系)和日本,四倍体银鲫则主要分布在日本。欧洲(包括前苏联)和日本的三倍体和四倍体银鲫为只有雌性的单性型银鲫种群,在某些湖泊和河流中发现的少量三倍体银鲫雄鱼,其精液中的精子含量极少,是不育的。这些地区的银鲫种群与黑鲫(欧洲)或二倍体鲫栖息在一起,依靠它们的雄鱼繁衍后代。沈俊宝等(1983)研究发现栖息在黑龙江水系镜泊湖、兴凯湖、达赖湖、双凤水库和龙凤山水库等大型湖泊和水库的银鲫具有雌、雄两种性别的个体。雄鱼的体细胞染色体数也为 156 条。范兆廷、沈俊宝(1983)对精子的生物学和精子发生的电镜观察,发现这些雄鱼的精子发生与二倍体鲫鱼是完全相似的,并未见到因染色体的三倍性而不能配对,造成精子发育障碍现象,只是测定这种精子的 DNA 含量较二倍体鲫鱼的 DNA 含量多了约  $1/3$ ,这种精子是可育的,因此,我们把这种银鲫称为二倍化了的银鲫。黑龙江湖泊、水库的这种雌、雄两性,且染色体都为三倍体,雄性可育,而又行雌核发育的银鲫,我们称它们为两性型雌核发育银鲫种群,这种类型的银鲫在银鲫中乃至在所有鱼类中都是首次发现。而栖息在松花江、嫩江、黑龙江、乌苏里江和牡丹江等黑龙江水系江河中的,有三倍体银鲫和染色体数为 100 的二倍体鲫两个种群,没有发现染色体数为 200 的四倍体种群。二倍体鲫具雌、雄两性,行两性融合繁殖;三倍体银鲫只有雌性,没有雄性,与前苏联、日本的银鲫相似,属

单性型雌核发育种群,它们的繁殖靠二倍体种群的雄鱼。栖息在嫩江泛滥区草型湖泊——扎龙湖的主要是二倍体鲫,仅有极少量的三倍体银鲫,且都是雌性。

### 银鲫的性比

雌核发育银鲫的性比,一直是人们百思不解的问题。前已提到,欧洲和日本的三倍体( $2n=150$  土)、四倍体( $2n=200$  土)银鲫是单性的,只有雌性。洛马索夫等提出,在前苏联,银鲫种群的性比存在某种递降现象,从东部(指黑龙江流域一带)雌鱼占显著优势的双性种群开始到西部地区雄性极稀少的单性种群结束。他的这个推论可能是不全面的,他没有说清东部的双性种群是栖息在湖泊,还是在江河。据实验证实,江河型单性银鲫在与二倍体鲫鱼交配的后代中,雄性比例仅占 2% 左右。蒋一圭认为,银鲫与不同亲缘关系的雄鱼婚配,后代具有不同比例的雄鱼。亲缘关系越远,后代中雄性越少或没有。我们的实验结果也与此相似,在与雄鲤交配的银鲫后代群体中雄鱼占 0~2%;与红鲫交配的银鲫后代雄鱼为 2%~3%。现在的问题是调查生存在黑龙江水系湖泊、水库中的银鲫群体,雄鱼很少,约在 5% 左右。这种不存在二倍体( $2n=100$ )鲫鱼的水体,它们群体中如此低的雄性比例,显然对其种族的延续是不利的,其原因何在? 对于这个问题,过去曾有过三种假设,一是选择性死亡。就是在银鲫生存的水域,当环境发生恶化时,死亡的鱼中雄鱼最多;二是性疲劳。由于群体中雄鱼少,为延续种族,雄鱼与过多的雌鱼交配繁殖,造成死亡;三是性反转。有人在研究水库高龄鱼时发现某些雄鱼精巢退化,认为正在转化为雌性。为探讨这些假设的可能性,我们曾连续 3 年观察了方正银鲫自交后代当年鱼的雌、雄比例,每年饲养 3 个塘,每塘解剖 1 000 尾,3 年的实验结果是雄性比例仅占群体的 15% 左右,由于当年鱼尚未繁殖,不可能出现性疲劳、性反转,而且每个塘放养数量、养殖条件基本一致,成活率都在 80% 以上,这说

明,不存在选择性死亡。因此,上述三种假设应该是不成立的。丁军等(1991)在卵子抑制精核发育的控制模式的研究中认为,银鲫卵子对同源精子,初级控制呈负抑制作用,精核在银鲫卵质中可不同程度发育(从解凝,高度解凝到原核化),正是这种解凝或原核化,使雌、雄核间可能发生有限的遗传物质交流,与此细胞学行为相对应的生物学现象是银鲫种群中出现了少量的雄鱼。我们认为,这仅是一种推测,因为我们在观察栖息在扎龙湖的二倍体鲫自交后代的当年鱼的雄性比例也仅有35%左右。同时,我们在解剖方正银鲫当年鱼的性腺时发现其中的雌、雄同体鱼约占2%,其性腺十分奇特,一侧性腺可以是一段精巢,一段卵巢交替排列,或在卵巢旁生出精巢。这就是说这种性腺发育是在雌性激素或雄性激素交替控制下完成的。我们曾用人工控制方法诱导当年鱼的性逆转,采用95%酒精配在饲料中可诱导80%以上的雌性转化为雄性。由此,我们推测三倍体银鲫性分化仍是在自身基因调控和性激素控制下进行,而这种决定性别的遗传信息应该贮存在卵质中,同时也受环境、饲料和药物等因素的影响。总之,银鲫性别控制机制和导致雄性比例少的原因至今仍是个谜。

关于银鲫的生殖机制和群体的性比,范兆廷、沈俊宝(1986, 1990)认为,黑龙江银鲫除具有雌核发育的能力外,还和其他两性型鱼类一样具有正常精卵结合两性生殖的能力。在一般情况下,雌性银鲫产生两种卵,一种卵不具有精卵结合两性生殖的能力,与同种或异种精子受精都只能进行雌核发育。这种卵称为A型卵,由于雌核发育形成的新个体没有接受雄性遗传物质,性染色体的组成不过是母本XX染色体或决定雌性的遗传物质的重复,因此A型卵全部发育为雌性个体。第二种卵(即B型卵)与第一种卵的区别是具有与同种精子结合正常发育的能力,由于精卵的结合,精子带入了染色体或雄性决定基因染色体,因此这种卵就能发育出雄性个体。根据雄性产生等比例的X型(或含雌性决定基因)和Y型(或含雄性决定

基因)精子的原理, B型卵有一半发育为雄性个体。B型卵是否具有雌核发育的能力?当B型卵与异种精子受精时,受到异种精子刺激而雌核发育也是可能的,然而也不能排除B型卵既不能与异种精子结合,也不能雌核发育而形成单倍体胚胎的可能性。A型卵和B型卵的比例不十分稳定,在一般情况下,前者约为60%~80%,后者为20%~40%,这样同种精子受精时,群体中产生10%~20%的雄性,而当用异种精子授精时,产生的几乎全为雌性后代。这两种卵的比例可能受环境、群体内部因素及母体的客观条件影响而变化。A型卵的比例最高可达90%以上,最低约为50%。B型卵则相应为10%~50%,这样群体中的雄性比例最高为25%,最低为15%。

### 银鲫的选育

银鲫是一个极有养殖前途的品种。一是由于其雌核发育特性,可以通过克隆繁殖,保持其纯种;另一个是其重要的经济价值,生长快,肉质鲜美。自从我们发现方正银鲫以来,已推广至全国19个省市,推广面积近3万 $\text{hm}^2$ 以上,经济效益达几亿元,对各省特别是长江以南省市的水产养殖业的发展起到无可估量的作用。

银鲫的遗传改良。40年代,前苏联曾用黑龙江流域银鲫(采自彼特罗巴甫洛夫斯克湖),与野鲤或家鲤雄鱼精子授精,其后代继承母系的各种特点,经10年的定向培育,育出了一种生长迅速的群体(品种),定名为“沙维文银鲫”,它比原来湖中鲫鱼性成熟早一年,生长快2倍~3倍(第2年平均180g,第3年达400g)。该鱼采用定向培育的方法:一是在幼龄期使其在最有利的发育条件下培育,并不断选择具有最好特征的个体作为种鱼;二是在家鲤稠密放养,同时少放该鱼条件下与家鲤混合饲养。由于家鲤吃尽了底栖生物,银鲫就不得不把浮游生物当作主要食物,育成了吃浮游生物的银鲫新品种。根据我们的观察,黑龙江银鲫本来就吃浮游生物(尤其是浮游植物)为食。与“沙维文银鲫”相似的是蒋一圭等用兴国红鲤精子与方



正银鲫卵子授精,培育出了异育银鲫,并提出异种精子对银鲫后代生长、发育表现出明显的生物学效应,即后代的生长要比原种方正银鲫快 30% 以上,异育银鲫具有父本的同功酶谱带,群体中个别个体鳞片出现红斑等。异育银鲫已推广全国,并产生了很大的经济效益。对于异种精子对银鲫后代的促生长效应我们曾作过多年的实验,我们用野鲤、镜鲤的雄鱼精子与方正银鲫卵子作了杂交、回交、再回交,各组合后代完全表现出母本的性状,并用相邻池塘与方正银鲫进行生长对照,统计结果各组合后代的生长优势几乎相似。朱兰菲等(1993),采用同功酶技术,从方正银鲫中筛选出表型为 D 系的高体型银鲫,然后以此母本繁育的高体型异育银鲫,比未经选育的异育银鲫产量提高 20%。桂建芳等(1990)在异育银鲫人工繁育群体中发现了既保持了银鲫的全部染色体,又融入了红鲤精子单倍体染色体组的复合四倍体个体,其染色体数为 212,出现率为 0.2% 左右,其卵子发育有两种方式,与异种精子授精时行雌核发育,与母本种银鲫精子授精时,类似于两性融合。

方正银鲫南移后的主要问题是养殖几年后发生性状退化,生长速度减慢,其原因尚不清楚。考虑到方正银鲫在外形上很难与南方鲫区别,为便于鉴别,我们用生物技术和定向培育,育成了一个生长速度与方正银鲫相似,但外形极易与方正银鲫、南方鲫区别的松浦银鲫。该鲫鱼头小,背高,体厚,侧线至背鳍前端、至腹鳍前端各有 7 个鳞片(方正银鲫各为 6 个),体色两侧为淡绿色,腹部姜黄色,鳞片柔软,性成熟晚,体细胞染色体数为  $156 \pm$  条,为三倍体,行雌核发育。目前该品种已推广至全国,取得一定的经济效益。