

魚類生殖生理学綱要

魚類
生殖
生理

魚類生殖生理
PDG

目 录

第一章 內分泌学通論——引言

第一节 內分泌学簡史

第二节 研究的方法

第三节 腺体的种类及其功能

(1) 脑下垂体

(2) 甲状腺

(3) 付甲状腺

(4) 胰 島

(5) 腎上腺

(6) 生殖腺

(7) 胎 盘

(8) 下丘脑

(9) 几种主要类固醇荷尔蒙的化学构造

第二章 魚类內分泌学

第一节 垂体的形态及其功能

第二节 甲状腺的形态及其功能

第三节 腎上腺(或腎間組織)的形态及其功能

第四节 生殖腺的形态及其功能

第三章 魚类的生殖生理

第一节 生殖习性及其生殖系統

第二节 垂体与生殖的關系

第三节 神經系統与生殖的關系

第四节 环境因素与生殖的關系

第五节 生殖腺发育的分期

第四章 人工催青育苗——国外情况的介绍

第一节 苏联的工作介绍

第二节 巴西的工作介绍

第三节 其他国家的工作

本文是作者1959年4月在山东大学生物系鱼类与胚胎专业教研组的讲稿。

引 言

內分泌学是生物学中一門比較后起的学科，它是生理范圍內的一部分，研究的对象是个体內一些內分泌腺的形态和功能，以及它們的发生和彼此之間的相互关系。在进化的过程中，生物的器官结构和生理現象，一般都是由簡單到复杂，由直接地受着环境因素的控制，进化到某种程度上的自立性和高度的完整性，这个发展过程是和神經系統与內分泌系統的出现分不开的。神經系統的作用是迅速的，是通过神經纖維由一个局部傳遞到另外一个局部；內分泌系統的作用是比较迟緩的，是由血液循环的媒介傳遞的，內分泌腺本身产生刺激或抑制作用的物质叫做激素或荷尔蒙（Hormone的譯音）。我們如簡單地下一个定义，激素应该是一种化学物质，产生于有机体的一定区域的細胞，經過渗透和循环系統，傳遞到同一个体中的其他部分，对另外一个器官或組織产生亲合性的刺激，或者在不同的情况下也对該器官产生与刺激相反的抑制作用，以协调和控制个体內部的生理机能。

內分泌腺的演化过程也是沿着进化的規律发展的，是生物向大自然斗争过程中建立起来的。个体为了适应环境，并减少因不利的外界因素所引起的損害，更好地生存和保护自己，于是才产生了一系列的內部器官的协调作用，內分泌腺的出现就是其中主要的一环。就生殖現象为例，低等动物以及低等脊椎动物都是受着温度光照等外界因子的影响而出现有季节的規律性，但在高等热血动物中，这种季节性却逐渐地由体内的內分泌腺的调节而代替，不再直接受着环境因子的支配（一些獸类中仍有一定的季节性，人类則最为进步）。

广义的內分泌現象，不仅存在于高等动物，而且也普遍地存在于无脊椎动物，甚至植物界的生长繁殖也直接地或间接地受着內在激素

的控制，Auxin（植物生长素）的作用，也可以說是属于內分泌系統的范疇。甲壳类和昆虫类的內分泌学近年来已有很大的发展，有关生长、变态和生殖都已經由实验証明是与內分泌腺系統有着密切的关系。甚至在动物器官尚未形成的早期胚胎的发育过程中，我們也可以观察到有內分泌的現象和作用，如胚胎发育期的誘导物質，就是一个明显的例子。虽然在不同类型的生物界表現着不同的內分泌結構和功能，但基本上是属于內分泌的性質，有着共同的作用和目的。事实証明，愈是进步和复杂的有机体，愈具备有高度机能和高度协调的內分泌系統。

研究内分泌学的目的有二：(1)在理論上要探討腺体的結構和功能，掌握刺激和抑制的机制，及激素物質和感受器之间的亲和和抗衡作用，进而了解在時間上和空时上內分泌腺体之间的相互关系，以促进人类对生命現象之基本規律的認識；(2)在实践上要根据人类的需要，通过內分泌的研究，能在人为的控制条件下促进或抑制腺体的功能，在医学上和生产上为人类服务。

在脊椎动物的系統发育中，魚类的內分泌腺是剛在建立的过程中，有的腺体尚在分散的細胞組織时期，而没有一个完整器官，因此它的功能也就表現得不夠明显。同时魚类本身又包括各种不同的类型和进化程度，再加上缺乏有系統的研究，所以我們目前对魚类的內分泌系統就不能获得一个統一的認識，也更不易与其他高等脊椎动物中的研究成果联系起来。正因为如此，也就指出了今后我們在这方面应该多加注意和研究。

为了目前要了解 and 掌握一些魚类生殖上的問題，为水产事业服务，所以才在百忙中收集一点材料，写成本文为初学者作为参考，內容既不充实又多遺漏，尚希讀者諒。

第一节 内分泌学简史

虽然内分泌作为一门独立的学科是比较晚近的事，但内分泌的现象以及其应用，历史上早已有些记载，知道人体阉割后直接可影响到生殖的机能，改变付性器官，在我国已有很悠久的历史，西漢时代的历史学家司馬迁就是一个有名的例子，在动物方面，古人对鸡的变性现象，曾有过若干的记载，在漢朝时代有一只已经产过蛋的母鸡，后来变成一只公鸡，不仅形态上起了变化，而且在行为上也表现了雄鸡的特征。至于农村中行之有效的催肥和驯化动物的一些方法，如阉割鸡和猪，以及雄狗等，都是劳动人民把内分泌应用到生产上去的一些有重大经济意义的工作。可惜前人没有能够进一步的经过分析和研究的方法，提高这些宝贵的经验和知识。

在国外关于阉割人和动物很早以前也有记载，1455年Gesner在他的动物学一书中，曾用木刻的一幅图画，清楚地表现了阉割过的雄鸡的变化。但真正利用有系统的方法来研究内分泌现象还是晚近的事。Berthold(1849)的工作虽然简单，但却明确地指出内分泌的现象，并得到正确的推论，他曾移植睾丸到已经阉割过的雄鸡中，发现阉鸡的雌性特征又重新表现出来，根据这个现象，他认为睾丸产生一种物质，经血液循环系统带到身体其他部分，与它的目标器官发生作用。在这不久之后Addison(1855)医生在人体中观察到肾上腺的退化与它所引起的严重病症，为近代临床内分泌学奠定了一个基础，这种病症现在仍叫它做艾迪生病。1889年Brown-Sequard首次应用了一个新的观察方法，在方法上为内分泌的研究开了一条新的道路，他将其他动物的睾丸磨碎抽精后注射到他自己身体中，虽然他的结论是不正确的，但这个抽精注射的方法都被以后的工作者广泛地应用到内分泌学上去。由于割除狗的胰島，Mering

和Minkowski 在1889年发现胰島和血糖和尿糖的关系；沒有胰島的动物，血糖和尿糖都迅速增加，虽則他們当时并没有发现胰島素，但这项工作都对糖尿病的研究起了很大的作用。在差不多同時間內，Minkowski(1886)已經証明了肢端巨大症与垂体功能不健全有着密切的关系。这也是一个很重要的发现，因为它首先指出垂体的功能。上面所述的一些进展，已經給内分泌学奠定了一个初步的基础概念，而内分泌学的正式展开，却是在1927年以后的事。这是与近代化学和其他有关知識的发展分不开的。McGee(1927)曾用酒精和乙醚提取牛的辜丸，这种溶于酒精和乙醚的物质，注射到阉割的鸡中去，可以恢复雄性的付性特征，这一項工作刺激了内分泌化学的开展，到了1934年生物化学家Butenandt 才正式确定了两种性激素——辜酮和雌酮的——化学构造式。从此以后，内分泌学就在生物学、生物化学和医学各方面的大力研究下，很快地发展起来。

第二节 研究的方法

(1) 外科手术的割除及代替治疗法——在內分泌学的研究上，割除內分泌腺以观察在动物上所发生的影响是最广泛应用的方法之一。它是一个有效的办法去观察腺体之間，或腺体与个人之間的关系。割除垂体、甲状腺、生殖腺或肾上腺等是經常应用的实验手术。割除后再施行代替治疗，更可进一步的提供有力的証明。例如在割除肾上腺的实验中，发现动物去掉肾上腺是一定要死亡的，但由于注射肾上腺的荷尔蒙，就可使实验的动物正常的生活下去，这就有力地說明了肾上腺对生命的重要性。治疗的方法也很多，通常用的有：①注射抽清物质；②器官或組織的移植；③偶尔也用喂食的方法。

(2) 提取方法——我們已知道腺体产生激素或荷尔蒙。但怎样才

能更好的进行研究，我們首先需要提取腺体所产生的物质，用物理或化学的方法，来分离和提取单纯的荷尔蒙，并进一步的研究它的化学结构，从而能使我们综合制造，更经济的为人类服务。应用的方法是不固定的，随着我们的物理和化学知识的进步，随时都在改进和提高。我们知道垂体产生多种的蛋白质激素，目前在某种激素中已经分析到它的多可具同样的效力和作用。同时也已找出明显的证据，说明一种激素在不同类型的动物中也发现着不同的化学结构（李卓浩52、56）。因此激素的提取、提纯和结构的分析已变成一门专科的知識，它的进展给内分泌学以有力的推动。

(3) 物理疗法——在某种病态之下，腺体过分的发达，除掉用割除方法以外，还可以用射线来治疗，射线可以局部的破坏腺体，以减少它的过分工作。同样地我們也可以用同位素来治疗，因为某器官或腺体对某种化学物质有亲合作用，就可利用该物质的同位素来处理，因为同位素和射线一样能破坏局部的組織，所以有时不必用射线，而且直接用简单的同位素来代替处理。例如甲状腺产生了某种病症，就可利用 I^{131} 来处理。过量的同位素有时也可利用来代替外科手术的割除，用同位素磷来破坏卵巢就是一个例子。

(4) 自然缺陷研究法——利用不正常的缺陷，来观察由它而引起的一系列的变化，也提供我们一些必需的知识。这些缺陷常常是在发育时期由不正常的环境或其他因子造成的这类工作在医学上应用得很广，常常提供一些资料是我们无法在人体中用实验方法重复的。

(5) 生物测定——内分泌物质主要有两大类，一类是蛋白质，另一类是类固醇，化学的方法在目前尚不能很精确地用在定量的工作方面。最灵敏的同时也是最迅速而经济的方法是用生物来测定。某种动物的器官对某种激素产生显著的作用，而这种作用常常是有一定

的选择性，因此生物测定是区别结构类似但性质不同的激素的最有效方法。关于激素的生物测定方法见下表（测定方法甚多，每种仅举数例）：

第1表 激素生物测定方法表

激素名称	主要测定方法	方法创造者
胰 岛 素	(1)利用兔子低血糖昏迷症来测定胰岛素的单位（兔血糖到达45 mg/100ml时即产生昏迷症） (2)白老鼠在高温（29—37°C）下显示低血糖昏迷症	Banting和其他 1923 Hemmingsen和 Kroggh (1926)
甲状状腺素	(1)升高血清钙质法 (2)升高血清钙质抗镁的麻醉法 (3)血清磷质降低法 (4)尿中钙质增高法	Collip和Clark (1925) Simon (1935) Tepperman和其他 (1947) Dyer (1932)
肾上腺素	方法甚多，兹仅举两个： (1)福氏化学法 (2)灌注青蛙血管法	Shaw (1938) West (1947)
肾上腺皮质激素	(1)生存——生长方法（白老鼠） (2)钠离子代谢法（白老鼠） (3)肝糖代谢法（小老鼠）	Dorfman (1949) Dorfman (1947) Vennings (1946)
雌性荷尔蒙	(1)尿中17-酮类固醇法 (2)滤纸分析法	Gallow (1938) Zaffaroni (1949)

第1表 激素生物鑑定方法表

激素名称	主要鑑定方法	方法創造者
	(3)雄鸡鸡冠生长法 (4)雌鸡鸡冠生长法	Gallagher和Kook (1935) Ruzicka(1935)
雌性荷尔蒙	(1)阴道细胞角质化法 (2)子宫重量法(4日法) (3)比色法	Allen Doisy (1923) Lausonetal (1939) Venningetal (1937)
黄体荷尔蒙	子宫内膜基质细胞核肥大法	Hooker(1940)
垂体色素细胞激素	蛙类皮肤色素反应法	Landgrebe Waring(1944)
绒毛膜生殖激素	(1)雌大白鼠(3-4周幼鼠)法 (2)南非有爪蟾排卵法 (3)雄青蛙排卵法 (4)雌兔排卵法	Aschheim - Zondek (1927) Bellerby(1933) Galli Mainini (1947) Friedman(1932)
孕馬血清生殖激素	大白鼠或小老鼠卵巢增重法	Cole Hart (1930)
垂体细胞激素与黄体激素	(1)21天大白老鼠卵巢增重法 (2)21天大白老鼠儲精囊增重法 (3)删除垂体后之幼鼠法	Fevold(1937) Fevold(1937) Evansetal(1939)

第1表 激素生物鑑定方法表

激素名称	主要鑑定方法	方法創造者
	(4)雄鸡鑑別法: LH—鸡冠和睪丸增大 FSH—睪丸增大, 鸡冠 不受影响 (5)小老鼠子宮增重法	Nalbandow et al (1946) Levin (1937)
垂体腎上腺 皮質激素	(1)腎上腺增长法 (2)剷除白鼠垂体, 腎上腺修 补法 (3)維生素C消耗法	Moon (1937) Simpson et al (1943) Sayers et al (1948)
垂体甲状腺 激素	(1)豚鼠甲状腺重量分析法 (2)甲状腺显微組織法 (3)雌鸡甲状腺重量分析法 (4)甲状腺含碘量法 (5)青蛙 (5)青蛙蝌蚪法 (6)剷除垂体蝌蚪法	Loeb Friedman (1931) Starr et al (193) Smelser (1937) Fraenkel - Conrat et al (1940) D Angelo et al (1941) 張致一(尚未发表資 料)
促乳激素	鼠 素法	Riddle et al (1933) Lyons et al (1933) Lyons Pagl (1935)

第1表 激素生物鑑定方法表

激素名称	主要鑑定方法	方法創造者
垂体生长激素	(1)大白鼠增重法 (2)割除垂体白鼠增重法 (3)胫骨增长法	Evans Simpson (1931) Van Dyke et al (1930) Evans et al (1943)
甲状腺素	(1)增高代謝法: 大白鼠 小老鼠 (2)体重減底法(豚鼠) (3)蝌蚪变态法 (4)兩非有爪清除蝌蚪法 (5)碘定量法 (6)极譜分析法	Gaddum (1929) Mroch (1929) Kreitman (1928) Gaddum (1927) Deanesly Parker (1945) Kendall (1914) Simpson et al (1946)

第三节 腺体的种类及其功能

(1) 脑下垂体——脑下垂体是内分泌系统中最重要控制腺体，通常分为三叶，即前叶、中叶和后叶，前叶和中叶来自外胚层，后叶来自神經組織，事实上来自前脑的底部。中叶虽然是自外胚层，但它的分化和发育却一定要受到神經系統，特别是下丘脑部分的誘导作用。垂体所产生的激素大都是蛋白質类物质，激素的种类和功能見第2表。

(2) 甲状腺——甲状腺在发育期中来自内胚层，从口腔的底部向外凸出，然后逐漸脱离口腔皮肤向后移动，在移动的过程中分为二枝。甲状腺的发育是有賴于垂体甲状腺激素(簡写 TSH)的刺微，在割

除垂体后的动物，甲状腺即萎缩，失掉集聚碘的能力，在早期删除垂体后，甲状腺即停止在不发育的状态下，而且它的向后移动也受到了阻碍（未发表资料）。注射 TSH 可恢复发育。除在鱼类中甲状腺的功用不太明确外，在其他高等动物中，它的主要机能是控制新陈代谢，动物体内蛋白质、碳水化合物和脂肪，蛙类蝌蚪的变态完全是受着甲状腺的控制，删除垂体或删除蝌蚪的甲状腺，可使它们永远停留在蝌蚪状态，久不变态。甲状腺过分的分泌，可产生突眼性甲状腺肿大症；体内缺乏甲状腺素，即甲状腺分泌不足，常引起代谢作用降低和愚笨病。对前者的治疗方法包括删除、射线或同位素的处理；对后者的治疗需要注射甲状腺素。由于应用同位素的方法，有人证明在甲状腺腺泡主要含甲状腺蛋白（thyroglobulin），在血液循环中含甲状腺素（thyroxin），在组织内则为三碘甲状腺氨酸（Triiodothyronine），这种学说是否正确，尚待更多的证明。甲状腺素在血液中消失很快，肝破坏甲状腺素比肾脏要快八倍多，在南非有爪哇蜆中，甲状腺可使黑色色素细胞收缩，这种作用证明是经过一个很复杂的系统，即下丘脑—垂体—甲状腺—色素等步骤，在正常情况下这一系列的关系可能是与视觉有直接的联系。

(3) 甲状旁腺——在解剖上甲状旁腺是直接和甲状腺接合在一起的，它的功能是调节血液中的钙和磷质，去掉这个腺体常发生手足抽搐和死亡。甲状旁腺的分泌似乎不受垂体的控制。

(4) 胰岛——胰岛产生一个多肽，叫做胰岛素（Insulin），管理着碳水化合物代谢作用，在它的影响下，血糖（葡萄糖）转变为肝糖储备在肝中和肌肉中，胰岛素在体内不足时血糖即增加，因此在饭后的血糖就不能尽量利用，而在体内与胰岛素抗衡的其他两种物质不受影响（一种是垂体的糖血病素，它是与胰岛素有相反的作用的）。

另外一种是由胰岛产生的一种物质，它在正常情况下是协助和调节胰岛素的作用的，因此造成糖尿病。胰岛素产生于 α 细胞，胰岛另外一种物质者产生于B细胞。 α 细胞不易破坏，而B细胞则否，因此经四氧嘧啶(Alloxin)处理后，B细胞完全破坏，而 α 细胞不受损失。血糖超出一定量时，就经过尿中排出体外，这种病症叫做糖尿病，过去是没有办法治疗的，现在可注射胰岛素而得到效果。

(5) 肾上腺——肾上腺分皮质和髓质两部分，皮质来自中胚层，髓质来自交感神经系统。皮质在目前已知可产生约廿五非类固醇荷尔蒙，但重要的也不过两三种；一种是与碳水化合物代谢有关(如可的松等)促使蛋白质变成葡萄糖和肝糖，这种荷尔蒙有减轻关节炎的功效。另外一种与无机盐类的代谢有关(如脱氢皮质固酮等)，调节体内电子和水份的平衡。当皮质在病态的萎缩时(Addison病)，或者用外科的割除时，尿中就排出大量的盐分。病人即需用大量的水和盐来维持。目前这种病症已可以因注射荷尔蒙而得到医治。肾上腺皮质的发育和功能是直接由垂体控制的，垂体前叶产生一种肾上腺皮质激素(简称ACTH)，它负责肾上腺的生长和功能，割除垂体后，肾上腺即进行退化，受影响最利害的是葡萄糖皮质激素，无机盐皮质激素似乎是直接受着血液中钠、钾和氯等的浓度的影响，而不直接受垂体的控制。

(6) 生殖腺——睾丸和卵巢除产生精虫和卵子外，它本身也是腺体，产生雌雄性荷尔蒙，控制着付性器官的发育。生殖腺除生殖细胞外，腺体本身系来自中胚层。它们的发生是与肾有很密切的关系，实验证明蛙类幼体中肾的细胞在某种环境下(人工实验下)可转变为肾上腺组织，同时也是与生殖腺的髓部有直接的联系。这种联系在雌雄转变的实验中表现得很清楚。睾丸的精细管中的间细胞产生睾酮，

卵巢的卵泡細胞是認為雌二醇的產生細胞，排卵之後產生黃體組織，黃體又產生一種類固醇荷爾蒙——孕酮，負責維持妊娠。

(7) 胎盤——當一個受精卵移入子宮壁，是依靠母體的雌性荷爾蒙和孕酮的作用促使子宮壁做好準備工作，當胚胎植入子宮壁後，即立刻吸收母體的营养物質，一周以後，到了月經的周期，為了防止子宮壁的脫裂，和代替母體黃體激素的不足，胎盤乃開始分泌絨毛膜激素，繼續刺激黃體產生大量孕酮，維持胚胎在子宮里的正常發育，發精後二周左右這種激素產量上增，將已經可以用方法在尿中測驗出來絨毛膜激素一樣，是含糖的蛋白質，但在化學和生理上都與垂體激素有些不同。胎盤不僅產生絨毛膜激素，而且也產生雌性荷爾蒙，孕酮甚至 ACTH (Assali 和 Hamerme 乙' 55)。

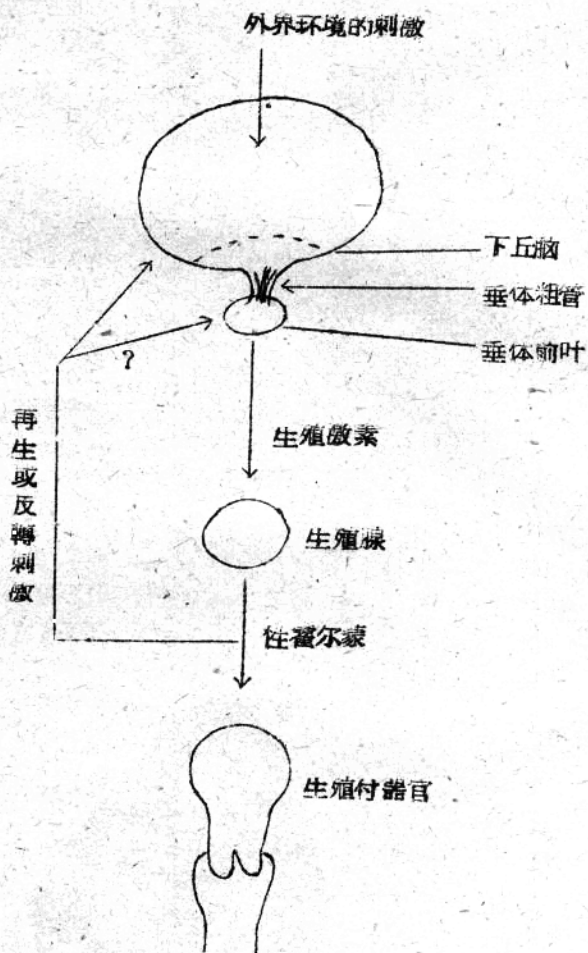
(8) 下丘腦——下丘腦和內分泌的關係，也愈來愈重要，下丘腦的細胞產生神經性腺體分泌物質，直接地影響垂體的分泌作用。我們知道光線有刺激垂體產生生殖激素的作用，這種關係已經證明在下丘腦的復神經區與下丘腦之間有一定的聯絡系統。在下丘腦中的細胞分泌物質，經過血液帶到垂體前葉，刺激具體性激素的產生，因而影響到生殖器官，一系列的作用，就形成了有些動物的季節性發情周期。

在兔和白老鼠的實驗中證明如用慢性的電刺激頭部可產生卵和偽妊娠現象。這個結果指出是神經受到刺激後可能又轉而刺激垂體。為了更明確地證明這個假定，於是乃進行了另外一類實驗，用電直接刺激下丘腦後部（即灰結節）和垂體，結果發現直接刺激垂體無效，直接刺激下丘腦即可排卵 (Haterius 和 Derbyshire, 37)。

這類實驗充分證明了神經對生殖的作用，神經與生殖系統的關係，我們可以由下面一個圖解說明。外界刺激經過中央神經系統下丘腦，然後刺激垂體產生生殖激素，生殖腺在生殖激素的影響下又產生大量性

激素为荷尔蒙，性荷尔蒙一方面刺激付性器官（如子宫和阴道等），一方面在过量的情况下又返回中央神经系统，抑制垂体的分泌作用（参看下面的图解）。虚线表示性荷尔蒙是否直接抑制垂体尚属疑问。

(9) 几种主要类固醇荷尔蒙的构造式 类固醇荷尔蒙是生物学上一个重要的化合物，它具有一个环戊烷多氢菲（Cyclopentenoperhydrophenanthrene）的核。生物体中一些重要的物质都属于这一类，如胆酸，胆固醇，雄性，雌性激素，孕酮和肾上腺皮质激素等。下面图解表明一些重要荷尔蒙的化学构造式。经常我们写这些构造式的时候，为节省和方便起见一般碳和氢的符号省去。六角形的环代表六个碳，五角形的环代表五个碳。环的次序以A B C D代表。碳的排列秩序以数目字代表。我们现在应知道整个核环是在纸的方向排列的，所有的核的代替基或基不显在纸面之上亦就是在纸面的下面，附在碳18上的甲基是在纸的上面，因此就用一条实线来代表，如在下面即用一条虚线来代表。换句话说凡是用实线代表的基，经常称为Cis或B型，虚线代表Trans或X型。



(图从Harris的垂体的神经控制书)