

鱼类生殖生理学

——内分泌组织与激素

〔加拿大〕 W.S.霍尔 D.J.兰德爾 E.M.唐納森 主编

林浩然 黃遠平 叶學敏 梁堅勇 彭 純 周溪涓 译

林浩然 校

内 容 简 介

本书为美国科学出版社出版的《鱼类生理学》的第9卷，它全面收集和总结了七十年代和八十年代初期在鱼类生殖生理方面发表的科学著作和研究成果，对从低等的圆口类到高等的硬骨鱼类生殖生理活动及其调控机理做了详尽而精辟的述评。内容丰富，概念新颖，条理清晰，是一本学术水平很高的专著。

可供大专院校生物系、水产养殖系、渔业资源系师生以及从事生物这方面工作的科学研究工作者和技术人员学习参考。

鱼类生殖生理学

——内分泌组织与激素

[加] W.S.霍尔 D.J.兰德尔
E.M.唐纳森 主编

林浩然 黄远平
叶学敏 梁坚勇 译
彭 纯 周溪涓
林浩然 校

中山大学出版社出版发行
广东韶关新华印刷厂印刷
广东省新华书店经销

787×1092毫米 16开本 22.25印张 511千字
1987年12月第1版 1987年12月第1次印刷
印数：1—2000册

ISBN7-306-00030-6/Q·1

统一书号：13339·24 定价：3.70元



本书作者一览表

- R. Billard (R. 比拉德), 法国农业部, 国家农学研究所, 鱼类生理实验室。
- B. Breton (B. 布雷顿), 法国农业部国家农学研究所, 鱼类生理实验室。
- J. M. Dodd (J. M. 多德), 英国北威尔士大学, 动物生物学院。
- A. Fostier (A. 福斯塔埃), 法国农业部, 国家农学研究所, 鱼类生理实验室。
- A. Gorbman (A. 哥伯曼), 美国华盛顿大学动物系。
- D. R. Idler (D. R. 伊德勒), 加拿大纽芬兰纪念大学, 海洋科学研究室。
- B. Jalabert (B. 贾拉伯特), 法国农业部, 国家农学研究所, 鱼类生理实验室。
- Yoshitaka Nagahama (吉高长滨), 日本, 冈崎市, 国立基础生物学研究所。
- T. Bun Ng (T. B. 吴), 加拿大纽芬兰纪念大学, 海洋科学研究室。
- R. E. Peter (R. E. 彼得), 加拿大阿尔伯塔大学, 动物系。
- J. Peute (J. 普特), 荷兰乌得勒支大学, 动物系, 比较内分泌研究组。
- Glen V. D. Kraak (G. V. D. 克拉克), 加拿大不列颠哥伦比亚大学, 动物系。
- P. G. W. J. Van Oordt (P. G. W. J. Van 奥德特), 荷兰, 乌得勒支大学动物系比较内分泌研究组。
- Y. Zohar (Y. 佐哈尔), 法国农业部, 国家农学研究所, 鱼类生理实验室。

前 言

在“鱼类生理学”第一卷的前言中，我们提到出版这套六卷专著的目的是综述鱼类生理学一些重要领域的最新进展以及有关的文献资料，并提出今后值得深入研究的重大课题。我们当时的希望是把这套专著献给七十年代的生物学者，因为在它之前的另一套专著——M. E. 布朗编著的“鱼类生理学”已经满足整个六十年代读者们的要求。我们总的目的仍然如此，但第七卷(运动)和第八卷(生物能力学和生长)的重点有所改变，这两卷的内容是对鱼类生理学的重要领域——主要是在近十年来研究进展特别迅速的领域的当前研究成果做深入的综述和评价。从这个思想出发，我们很高兴在这套专著中增加第九卷A和第九卷B——鱼类生殖。

当第三卷在1969年发表时，鱼类生殖生理学是分为三章进行综述。现在，我们把鱼类生殖分为第九卷的A和B两个部分，这说明，这个领域的发展非常迅速。此外，第九卷还只是涉及生殖生理学一些重大课题，特别是和内分泌学、行为、环境因素相互作用、生殖力有关的课题。有些包括在第三卷的课题(如胎生)没有再在本卷里进行述评，而有些现在需要分出专门的一章来进行综述与讨论的课题，在第三卷出版时还没有充分发展，亦就没有做任何评论(如下丘脑激素和激素受体)。除A部份的第一章论述圆口类和第二章论述软骨鱼类之外，本书各章都是研究硬骨鱼类的。

第九卷还反映鱼类生殖生理学的研究在生产实际应用中的重要性。对于有价值的渔业资源的开发利用，生殖力的调节控制是当前一个具有重大经济意义的课题。许多有关硬骨鱼类生殖力研究的重大进展和今后动向，都在第九卷B部分的几章里进行述评。

最后，编者乐意对花费宝贵时间为本书写作的作者们表示感谢。这些作者都是很活跃的从事研究工作的科学家，他们大多数在百忙中挤出时间来写作。我们很荣幸能够和在鱼类生理学迅速发展的领域里领先的学者们进行愉快的合作。

W·S·霍尔

D·J·兰德尔

E·M·唐纳森

1983年

目 录

第1章 圆口类的生殖及其调节	(1)
一、引 言	(1)
二、七鳃鳗的生殖模式	(1)
三、盲鳗的生殖模式	(2)
四、性分化	(4)
五、配子发生	(6)
六、性腺的内分泌机能	(8)
七、圆口类性激素的生物学作用	(11)
八、脑垂体的促性腺活性	(12)
九、脑对生殖活动的调节	(14)
十、归纳、推测和思索	(15)
参考文献	(17)
第2章 软骨鱼类的生殖	(22)
一、引 言	(22)
二、和生殖有关的构造与功能	(23)
三、生殖的方式和周期性	(49)
四、总结与讨论	(54)
参考文献	(56)
第3章 脑和神经激素在硬骨鱼类生殖中的作用	(68)
一、引 言	(68)
二、促性腺激素释放激素	(68)
三、促性腺激素释放的抑制因素	(77)
四、环境因素的作用	(79)
五、生理因素的作用	(82)
六、机能的神经内分泌学	(84)
七、结 论	(85)
参考文献	(86)
第4章 硬骨鱼类脑垂体促性腺激素的细胞来源	(98)
一、引 言	(98)
二、脑垂体的构造	(98)
三、性腺和脑垂体嗜碱性细胞	(101)
四、促性腺激素细胞的免疫细胞化学鉴别	(103)
五、一种或两种类型促性腺激素细胞	(106)
六、分泌颗粒和分泌小球的功能	(115)
七、促性腺激素细胞的神经支配	(119)

八、结 论.....	(121)
参考文献.....	(122)
第5章 硬骨鱼类的促性腺激素的分离、生物化学和功能.....	(137)
一、引 言.....	(137)
二、分 离.....	(137)
三、生物学作用.....	(142)
四、化学特征.....	(147)
五、节律和调节.....	(150)
六、结束语.....	(152)
参考文献.....	(153)
第6章 硬骨鱼类性腺的功能形态学.....	(166)
一、引 言.....	(166)
二、生殖系统的形态学.....	(166)
三、配子的发生.....	(171)
四、生成类固醇的组织.....	(180)
五、卵膜的形态学——卵膜和卵孔.....	(188)
六、结束语.....	(190)
参考文献.....	(191)
第7章 性腺类固醇.....	(205)
一、引 言.....	(205)
二、生成类固醇的组织 and 类固醇的鉴别.....	(205)
三、类固醇生成和类固醇活性的调节.....	(242)
四、性腺类固醇在生殖中的生理作用.....	(248)
五、结束语.....	(258)
参考文献.....	(259)
第8章 硬骨鱼类的卵黄形成和分化.....	(295)
一、引 言.....	(295)
二、卵黄蛋白质.....	(295)
三、卵黄蛋白原.....	(298)
参考文献.....	(310)
第9章 鱼类促性腺激素受体研究的概况.....	(321)
一、引 言.....	(321)
二、受体结合的基本原理.....	(322)
三、受体的标准.....	(327)
四、采用的技术.....	(330)
五、受体结合研究的应用.....	(338)
六、结束语.....	(339)
参考文献.....	(340)

第 1 章

圆口类的生殖及其调节

A·哥伯曼

一、引言

在物种的繁殖和进化中,有性生殖既是最保守的,又是最具适应性功能的。圆口类明显地体现了这一点。此外,圆口类如何调节其生殖的知识为从整体上认识脊椎动物的生殖调控机理提供了很好的基础。但是在讨论前必须强调的是,在两大类圆口动物之间,其生殖调控机制的差别并不小于或甚至大于其余脊椎动物类群之间的差别。这些差别中有多少是原始特征,有多少是特化的或适应性的特征尚有待于进一步的研究。

圆口类两大类群在生殖模式之间的基本差别,加上解剖学上的和古生物学方面的证据,表明七鳃鳗类与盲鳗类之间的分化开始于远古时代。虽然现代的七鳃鳗和盲鳗类无疑具有亲缘关系,但是,它们各自的论据推测的远古祖先、化石种类的头甲类和异甲类,在六亿多年的前寒武纪就已经分离了。因而,可供七鳃鳗和盲鳗类演化出各自不同的适应性的时间,就和其它脊椎动物各纲演化成千变万化的现代种群的时间一样长。

二、七鳃鳗的生殖模式

所有的七鳃鳗种类至少在其生活史中有一段是在淡水里渡过的。与直接发育的盲鳗类不同,七鳃鳗首先发育成无视力的微粒食性的幼体,即沙隐虫幼体。沙隐虫幼体通常在小溪流渡过几年底潜式的缓慢生长阶段。在沙隐虫幼体的末期,经过了迅速而重要的形态构造的变化,主要是头部的变化,包括眼睛和口部结构的发育,完成了变态。正是在变态的阶段,两大类群的七鳃鳗朝不同方向分化。其中的一大类(非寄生性种类)的性腺发育与变态同时发生。变态期结束后不多久就产卵,然后这些七鳃鳗就死了。而在寄生性的七鳃鳗种类,变态产生了有眼的性腺未成熟的个体,它们降河回游到通常是海洋的大型水体。在那里,它们新发育出来的吸盘和角质的齿盘使它们能攻击大型鱼类,并吸附其上而吸食其血液和其它组织。在这个食大粒食性的阶段,寄生性七鳃鳗生长很快,经过1~2年后,它们溯河回游到淡水溪流。在那里,它们停止摄食并完成性腺的最后成熟。通常是在春天,经过数天的停食之后,这些七鳃鳗完成产卵,然后死亡(Larsen, 1980)。

很明显,在归纳寄生性和非寄生性两大类七鳃鳗的生活史之后可以看到,这两个类群之间的根本区别在于生殖器官的成熟相对于身体组织成熟的时间性。在不同类群的七

鳃鳗，这两类不同组织发育的时间差异或异步性现象称为异时性。

Hardisty(1979)曾对七鳃鳗的发育异时性作了很有说服力的分析。若把发育异时性与七鳃鳗的另一个特点，即“相称种”的现象联系起来考虑，将会给予我们许多启发。Hubbs和Trautman (1937)最先注意到，并经随后的研究者进一步证实(Zanandrea, 1954; Hardisty 和 Potter, 1971; Potter, 1980)。有些寄生性的七鳃鳗种类可能和一个或几个隔离于溪流的非寄生性种类在形态与地理分布方面有密切联系。这反过来可以说明这些非寄生性的溪流七鳃鳗是由各自的寄生性祖先在相对受限制的溪流环境中演化而成的。

以成对的七鳃鳗种类为对比时，Hardisty(1979)强调指出，两者的整个寿命常常一样长。如果非寄生种类演化自寄生种类，则它们之间的主要差别在于溪流七鳃鳗没有寄生阶段，因此，Hardisty认为，性腺是按时成熟的，但非寄生种类的幼体期延长并取代了寄生阶段(图1-1)。非寄生性种类在变态时期较早的性腺成熟，可以看作是一种幼体期性成熟的现象。溪流七鳃鳗延长幼体期的适应意义在于依赖其有限的、但却可靠的微粒性食物供应，可提高对其生命的保护程度和存活率。这种模式的缺点是生长缓慢，变态时个体小，因而个体怀卵量少，卵也小。

“相称种”现象出现的频率表明，七鳃鳗种类在整体上的高度适应可塑性。因为每个非寄生性溪流七鳃鳗的演化成功，都会出现性腺成熟和身体成熟的异时性分离，这种特点的演化，似乎是一种很容易实现的现象。从遗传学观点看，在相称的寄生性和非寄生性的七鳃鳗种之间的高度相似性能，使实验条件下得到新的杂交后代成活下来(Hardisty, 1979)。

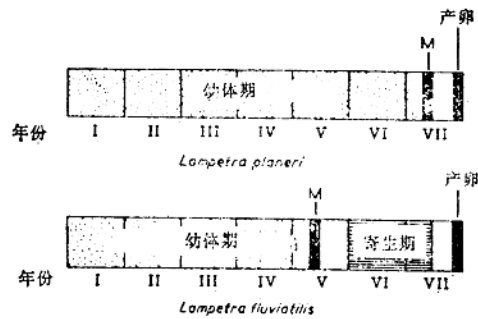


图1-1. 对成对的七鳃鳗种*Lampetra planeri*(非寄生性)和*Lampetra fluviatilis*(寄生性)的生命周期中，幼体期(沙隐虫幼体)变态后，成体期和性成熟成体期所占时间的概括性图解。注明为“产卵期”的是完成性成熟和配子生成所占的时间。空白的区域代表其禁食的时期。正如Hardisty所强调的，“相称种”的整个寿命是相似的。在淡水种*L. planeri*(非寄生性)，它没有寄生阶段，而通过推迟变态继续以幼体的形式渡过相应的时期，一直到产卵前为止(Hardisty 1979)。

三、盲鳗的生殖模式

盲鳗类是海洋生物，大部分栖息于深水(50~800米或更深处)，那里通常没有温度的年周期变化。从收集到相当标本的一些种类来看，它们没有依季节而变化的生殖周

期。也就是说,在一年中的任何一个时期都能找到处于不同的配子发生阶段的雌雄个体。*Eptatretus*属的两个种是例外,一个是日本产的*E. burgeri*,另一个是新西兰产的*E. cirrhatus*,它们至少在每年中的某一个时期回游到4~10米深的海水中。事实上,*Eptatretus burgeri*在天气冷的月份有规律的回游到浅水(约10米深)中,而在夏季(7~10月)则回游到50米或更深的冷水中。所以,*E. burgeri*的产卵具有年周期性,同步性和季节性,同一时候捕到的个体全都处于生殖周期中的同一个阶段(Kobayashi等,1972)。因此,我们必须了解到,虽然部分盲鳗种类的生殖周期可能与季节性环境现象(光照,温度)相脱节,至少有一些种类可能存在季节性的同步生殖周期。

虽然有关盲鳗发育的资料很少,但盲鳗显然是直接发育的,不象七鳃鳗那样有一个幼体阶段(Price, 1896)。

因为对100米以上深度的观察有困难,所以没法知道盲鳗的生殖模式,只能作些推测。甚至连潜水者能在10米深处观察到的浅水种类*E. burgeri*,6~10月份产卵时也要回游到50米以上的深水中去。虽然在这个深度有时也还能拍照,但通过深入的研究来确定排卵、产卵和受精的准确时间,仍然不易做到。长期以来,这些问题所引起的浓厚兴趣也无助于问题的解决。对此感兴趣的实例可见当年所设的奖,即于1864至1865年丹麦科学院为解决当时提出的若干问题所设置的金质奖章。这些问题涉及*Myxine glutinosa*的生活史、生殖和发育(无名氏,1862,1863)。唯一弄清楚的问题,是证实这个种是否有雄性个体,但由于解决得太晚而得不到该奖。其他的问题至今未解决。盲鳗没有把精液移入雌体的外生殖器。由于在大型卵黄卵的动物极,穿过卵壳的卵孔最窄处的直径只有精子直径的两倍,显然,要通过这唯一的狭窄通道使授精得以成功,卵子要和很高浓度的精子相遇才行。盲鳗如何在卵孔附近形成很高浓度的精子尚未为人所知,而仍是一个探索中的问题。

对任何一种盲鳗都很少见到含有发育胚胎的受精卵。有人曾描述*M. glutinosa*三个正在发育的胚胎(Fernholm, 1969)。这三个胚胎是由渔民在拖网中发现的,都处于胚胎发育的晚期。对于盲鳗早期胚胎发育的描述,完全依靠Bashford Dean教授1896年在加利福尼亚的Monterey采集到的约150个*Eptatretus stouti*的胚胎(Dean等,1897)。这些胚胎先由Dean本人(1899)和von Kuptfer(1900)作为研究材料,后来又为Conel(1931)用来研究盲鳗脑的发育。更早一些,G. C. Price(1896)在同一地区采集到三个*E. stouti*的晚期胚胎,并做了一些粗略的研究和简短的描述。尽管对盲鳗的发育始终存在着浓厚的兴趣,但继续搜集胚胎的努力毫无效果,而象Dean这样采集到大批胚胎的成功例子,再也没有出现过。

关于盲鳗生殖的另一个令人迷惑不解的问题是,显然极为有限的可供受精的精子。雄性性腺是位于体腔末端的一个很小的构造。它由含有处于精子发生不同时期细胞的囊泡组成,而含有成熟精子的囊泡很少。(Jespersen, 1975, Hardisty, 1979)。由于没有贮存和输送精子到泄殖器的管道,生精小囊成熟时可能会裂开,并把精子释放入体腔,精子必须由通过泄殖腔壁上的开口从体腔内排出体外。因此,看来没有解剖上的结构可让大量的精子在产卵时同时释放出来。对有壳的卵,通过很小的卵孔进行受精需要很高浓度的精液,而盲鳗是如何实现这一点,则还不清楚。Jespersen(1975)还说,“由于卵的数目很少,精子产生得不多,再考虑到精子的形态,所有这些事实都表明在产卵

行为方面必有特化之处。”因为盲鳗没有交配器官，而且必须是体外受精，很难想象，行为的特化怎样能够克服这个看来很困难的问题。按照Jespersen的看法，这个问题的解决要靠行为的变化，我们必须注意到，捕捉盲鳗唯一可行的方法是依靠它们对食物的反应。假如，处于生殖期的雄盲鳗不进食因而难以捕到，那么，有关盲鳗生殖活动的谜，就可以因此得到解释，包括常常报道的雌体对雄体的高比例(Walvig, 1963)。生殖时的雄体减少或停止进食可以避免残食新产的卵。值得一提的是，生殖时七鳃鳗的雌雄体都不进食。Jespersen (1975)报道在1971年的不同时间从挪威 Oslofjord 采集到的 1,000个 *Myxine glutinosa* 标本中，只有200个是雄性成体。在这200个雄性成体中，只有活动的精子。显然，尽管生殖生物学家们仍感到疑惑不解，盲鳗已用某种方式解决了这些问题。

四、性分化

典型脊椎动物胚胎的性腺是两侧的和两性潜能的。迁入性腺的原始性细胞通常起源于内胚层或卵黄囊。如果这些细胞停留在性腺的皮质，则性腺分化成为雌性；如果它们由生殖索进入性腺的髓质，则性腺分化为雄性。用实验手段引起的性腺性逆转中（例如用硬骨鱼类性类固醇激素处理），不管其原来的基因型如何，原始性细胞都依处理方法不同而留在皮质或进入髓质。遗传上是雄性的原始性细胞被原始生殖素带进髓部，则分化成为精子。七鳃鳗和盲鳗都不符合上述的模式，而且它们各有不同的性分化模式。不管是七鳃鳗还是盲鳗，性腺都是单个的（在背肠系膜的一侧）长形结构。它们都没有决定雄性或雌性潜能的皮质或髓质的区域化。

（一）七鳃鳗的性分化

七鳃鳗性分化的研究比盲鳗多，并且表现出先雌后雄的性分化模式。按照 Hardisty (1979)的说法，在*Lampetra planeri*的沙隐虫幼体早期，所有个体在生殖细胞的增殖之后，都进入初级卵母细胞的生长期。它们之所以被 Hardisty确认为卵母细胞，是由于它们的形状以及核减数分裂的变化。在这个阶段很难或简直不可能看出性别的分化。在沙隐虫幼体中期，卵母细胞因退化而数目减少，但在假定的精巢里，这种卵母细胞的退化相当彻底。变态前的*L. planeri*沙隐虫幼体最后期，性腺已经完全分化。未成熟的卵巢只含卵母细胞，而在精巢，所有卵母细胞都消失掉，只剩下少量聚集成堆的假定产精细胞。变态前精巢的这些生精细胞，可能来源于一些遗留下来的干细胞，而并非由卵母细胞转化而来(Hardisty, 1979)。

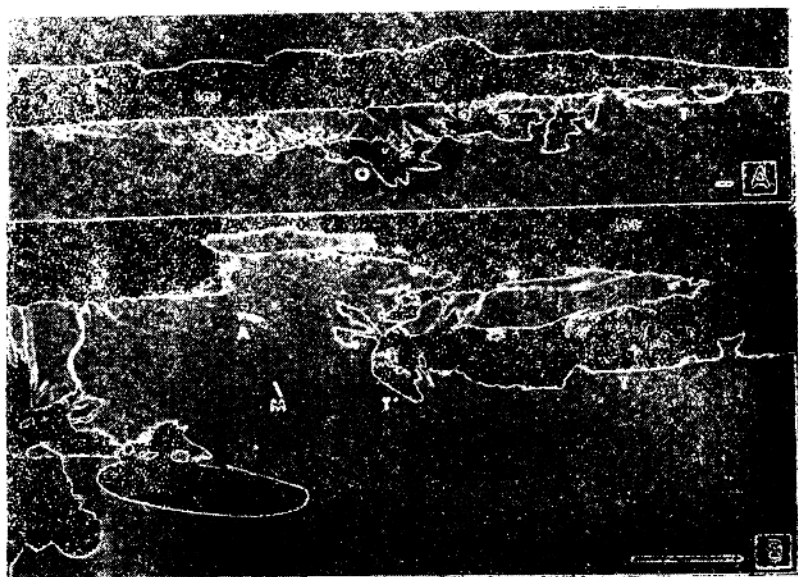
对上述*L. planeri*性分化所观察到的现象的解释，并未得到普遍接受。Busson-Ma-billot(1965, 1967a, b)研究*L. planeri*和*Petromyzon marinus*的类似现象，认为Hardisty所称的幼体期卵母细胞应为“卵形细胞”。在没有得到进一步的证据之前，对于雌雄沙隐虫幼体的性腺是否都要经过一个短暂的雌性阶段所持的不同意见，基本上是属于理解方面的分歧。在用实验手段影响七鳃鳗性分化的尝试中，Hardisty和Taylor (1965)用性类固醇处理性分化之前的沙隐虫早期幼体，结果没发现任何影响。虽然该实验表明，性类固醇在七鳃鳗的性腺分化中不起作用，但究竟是什么东西调节性分化，仍

未弄清楚。应该注意到的是,虽然性类固醇可使一些硬骨鱼类起性逆转,它们在许多高等脊椎动物胚胎的性腺分化中没有或只有很小的影响。

(二) 盲鳗的性分化

对于脊椎动物性腺的组织 and 分化的普遍模式而言,盲鳗表现出直接而重要的差别。它们是前后轴而不是表现潜在的雄性与雌性结构的皮质髓质位置。在性腺的整个长度,从心区直到体腔末端的泄殖前腔约15个肌节的地方,都有卵巢构造。性腺较短的后段通常是精巢。在文献中,尚未有在同一部位发现雄性的与雌性的生殖结构混杂的报道。在*Eptatretus stouti*雌雄同体的性腺,功能性的雄性和雌性成分同时存在于同一个性腺内,性腺按从卵巢到精巢的顺序排列,并在正常精巢开始的部位由卵巢迅速地过渡到精巢(图1-2A, B)。在*Myxine*, Schreiner(1955, 参看Walvig, 1963)报道,其性腺的雌雄同体或不育现象的发生率相当高(占4,000标本中的13%)。在*Eptatretus*, 这种情况少于10%(Walvig, 1963)。

在成体盲鳗中,经常观察到雌体多于雄体的比率长期以来引起许多不同的解释,但支持这些解释的现象却很少。早期的一种解释是盲鳗(特别是*Myxine*)属于雄性先熟的雌雄同体(Nansen, 1888)。后来的研究推翻了这种看法(Schreiner, 1955; Gorbman 和 Dickhoff, 1978),因为通常雄体的个体和雌体几乎一样大,并且个体数目有时也和雌体一样多。另一种可能性较大的解释是,雄体尤其是在性成熟时会产生行为上的改变,包括停止摄食。正如前面所提到的,捕捉盲鳗几乎都靠使用带饵的钩或陷网。然而,值得注意的是Gorbman和Dickhoff(1978)在加拿大温哥华岛Barkley Sound一个未成熟的*Eptatretus stouti*群体中也曾发现雌体比雄体多很多的比例。如果禁食真的是盲鳗性成熟雄体的特征,那么,这种行为是否受到诸如雄性类固醇激素的内分泌调控,就是一个很有趣的问题。



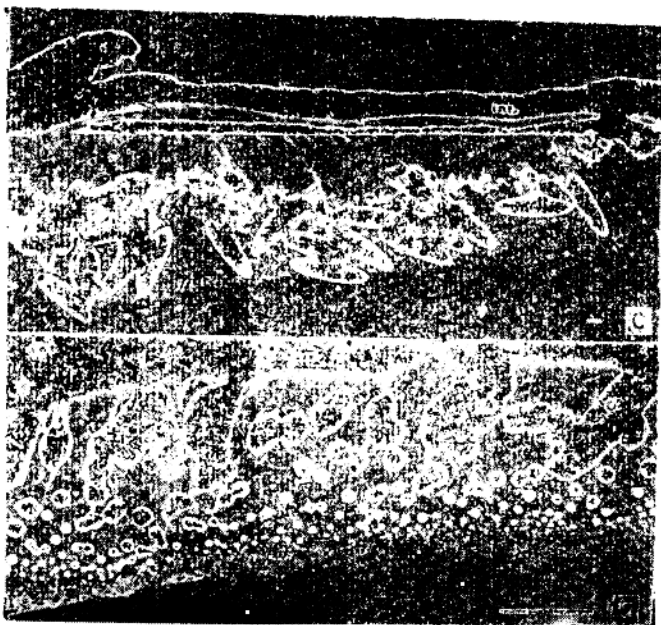


图1-2. *Eptatretus stouti*的性腺，每个图示肠道于上方，并示性腺的系膜联在背方的肠系膜上。(A和B)一个54厘米长的雌雄两性个体，两图用不同的放大倍数。每个图有下角的比例尺代表5毫米的实际长度。(C)雌性成体(58厘米长)及其接近完全成熟的卵，卵的长径为22~24毫米。(D)正在形成第一窝卵的小型雌体(43厘米长)，其中最大的卵为9毫米。图D中的A：萎缩的卵泡；int：肠；M：卵巢系膜；O：含卵黄的卵；T：精巢。(A，B)在这个两性个体中，精巢T位于正常的性腺后部，而卵巢则形成性腺的其余部分。在高倍图上，精巢内可见生精小束。在精巢和卵巢之间生发层部分有明显的间断，而性腺系膜M仍联着前后两部分。正在成熟的大型卵数目异常的少(长14~18毫米)共9个，分成两组。萎缩的卵泡数目异常多。(C)在这个成熟雌体有20个卵正在完成其发育。每个大型卵通过卵巢系膜的管状突起联在更为背方的位置上，即其起初开始发育的地方。在卵巢系膜游离的腹侧有许多正在发育的小型卵，长径小于4毫米。在4毫米的小型卵和大型成熟卵之间没有中型卵。在比未成熟卵更靠近卵巢系膜背侧的是萎缩的卵泡结构。(D)在这些较幼龄的雌体中最大的卵为9毫米长，其中之一位于右端，用字母O标明。最小的卵因细胞位于膜状卵巢腹方游离侧，而越大型的则越靠背方。A，长约4毫米的萎缩卵泡，已经看见其卵巢系膜的管状突起，左方几个稍小的卵也有同样的结构。在这批卵和9毫米的卵之间不存在中等大小的卵。

五、配子发生

(一) 七鳃鳗

七鳃鳗和只产卵一次就死亡的太平洋鲑鳟鱼类一样，一生中只经历一次配子生成。在这种情况下，所有的性细胞都同时同步成熟。所有的性原细胞一齐开始成熟，没有任何卵细胞或精原细胞被保留下来以供下一轮的成熟发育。因此，配子发生的过程完全符合上面所描述的性腺发育过程。

在非寄生性的溪流七鳃鳗，性原细胞的增殖紧接着变态。和变态时期一样，在性原细胞增殖时期，摄食的行为受到抑制。在寄生性的种类，处于海水中一到两年的食大粒食性时期，性腺停留在未成熟阶段。当这些种类回到淡水并开始性腺发育和配子生成时(图1-1)也经历停止摄食的阶段。不管是溪流七鳃鳗或溯河性寄生种类，性腺的最后成熟非常迅速，并且充满整个腹腔。这时，卵巢进行最大限度的卵黄生成。例如，在 *Petromyzon marinus*，发育完全的卵巢占体重的20~25%(York和McMillan, 1980)。在具有复杂行为特征的产卵活动之前是营造鱼巢，即尽力把石头和砂砾移走而形成浅坑。Hardisty(1971，并参看Lanzing, 1959)详尽地描述这些过程。

用每个雌体产卵总数表示的生育力是随着个体的大小而变化(Hardisty, 1971)。最大的溯河性种类产卵约17万枚(*Petromyzon marinus*)，较小的溯河性淡水种类产卵1万5千至10万枚。成熟个体比溯河性种类稍小的陆封种类 *P. marinus*，每个雌体产卵约6万枚。非寄生性的溪流七鳃鳗体型最小，平均只产卵500至2,500枚左右。Hardisty(1973)把快速的生长、较大的体型、较高的生育力作为食大粒食性寄生生活的适应性优点。避免降河和溯河回游，从而减少被天敌捕食的机会，则是定居于溪流和潜伏于淤泥中而得到保护的适应性优点。

(二) 盲 鳗

虽然已经积累了一些有关盲鳗配子发生的资料，但有些重要的问题仍未解决。例如，一般都认为，盲鳗是不受季节性限制的多周期性繁殖的种类，因为它们所处的深海生境排除了季节性的影响。*Eptatretus burgeri*已经确定为季节性生殖的种类，因为它在寒冷的月份进入浅水(10米)，但在夏季回到深水(50米)，可能是在深水产卵(Kobayashi等, 1972; Pernholm, 1974; Patzner, 1974; 1978)。然而，没有一种盲鳗，即使是 *E. burgeri*已明确证实，其一生中存在着多于一次的繁殖周期。与七鳃鳗不同，可能作为配子生成多周期性的最好证据是，盲鳗的所有干细胞并不同时进入配子生成阶段。不论是在非季节性产卵种类，或 *E. burgeri*的卵巢(图1-2C, D)和精巢，都可以同时找到处于配子生成不同阶段的现象。

对于盲鳗成体卵的生成，已经有过详细的描述(Schreiner, 1955; Walvig, 1963; Gorbman和Dickhoff, 1978; Patzner, 1978)，在这里讨论这个问题的目的只是为了介绍这一章的后一部分，即讨论形态形成现象的调节。卵巢基本上是一个薄膜质的结构，很长的一段贴于消化道一侧的背系膜上。其游离的腹侧含有生发区，初级卵母细胞在此不断地增生。卵母细胞在不断增生的同时，也逐渐地向背方移动(图1-2)。然而，没有人提出能解释这种移动的机制，仅仅基于推理而认为，卵巢的生发区游离侧由于不断地生长而移向腹侧。当雌盲鳗的体长随着生长而增长时，卵巢确实在背腹轴的方向加宽，这个事实支持了以上的解释。

当卵母细胞生长到2~3毫米长时，呈圆形并被包在很薄的滤泡内。从3毫米长开始，它们逐渐长成卵圆形，到4~5毫米时，它们长成有点象充分成熟卵那样的长卵圆形。因为不可能在薄的膜质卵巢中继续生长，含有正在成熟卵泡的那一部分卵巢开始形成侧囊状外突(图1-2)。随着卵泡的继续生长，这个囊加深和加长而形成一管状的

柄，挂在卵巢的腹侧。该柄把血管带到其腹侧末端的卵上。

很明显，卵泡的萎缩是盲鳗成体卵巢重要特征之一。仅仅对图1-2作粗浅的研究，就可以知道随着卵巢卵泡的生长，每一个后继阶段所剩下的卵泡逐渐减少。这个现象可由下列两种理由中的一个来解释：（1）在卵母细胞生长的每一个阶段都有萎缩现象发生；或者，（2）随着一个周期的发展，越来越少的卵泡被选来继续发育，未选中的则保持静止状态并积累起来。至今这一点，在盲鳗类卵巢的研究中尚未完全肯定。一方面，对组织切片的仔细研究表明，萎缩的现象至少可以部分地解释为小形卵泡（5毫米以下）的数量与其大小的反比关系。而另一方面，Patzner（1978）倾向于另一种看法，即*Myxine*的卵母细胞在2毫米大小时停止生长而积累起来，他把这种现象称为“卵的期待”。在对*E. stouti*卵巢的研究中，Gorbman和Dickhoff（1978）并没有找到卵母细胞在1~2毫米阶段积累起来的证据。他们却发现，发育中的卵母细胞按从小到大的体积连续而均匀地分布直至长达4.5毫米。没有任何卵母细胞的体积是在4.5毫米和排出卵的体积之间的。由此可得出这样的结论：即达到4.5毫米时，约20~30个卵泡被选中而形成一“窝”。在含有最大形卵的个体，其卵巢膜中含有许多黄色或棕色的退化结构。Gorbman和Dickhoff（1978）由此得出结论，当被选中的大型卵泡继续生长时，其它的卵泡继续生长到4.5毫米的临界值，但随即就退化了。值得注意的是，小于4.5毫米的卵所含的物质不多。但是一超过这个临界值，对卵黄生成和卵黄积累所要求的代谢活动将大大增加，以致要求明显加速卵黄蛋白的合成过程。对此，在第六部分将做进一步讨论。

盲鳗类卵巢卵泡具有一种独特的功能是在卵黄生长期结束后还分泌一层卵壳。这层卵壳不仅是卵表面的一层均质的保护层，而且在形态构造上十分复杂。卵壳形成后必须具有一个供精子进入的卵孔，而且在卵壳的两端长着许多小钩。为了分泌形成这些小钩，卵的两极需形成很复杂的卵泡壁，但对这种结构尚未有较深入的描述（Lyngnes，1936）。

必须指出，盲鳗采取产少量的大型多卵黄卵的策略，和七鳃鳗采用的产大量的小型卵完全不同。

盲鳗精巢的基本组织结构与七鳃鳗的很相似。它们都由含有正在发育的精子小囊所组成。盲鳗精子发生的细胞学过程已做过详细的描述（Schreiner和Schreiner，1905；Schreiner，1955；Walvig，1963；Jespersen，1975；Alvestael-Graebner和Adam，1977）。对本章的讨论有重要意义的是：事实上，在任何特定时间，即使在季节性产卵种类*E. burgeri*（Patzner，1974），处于精子发生不同阶段的生精小囊都可能同时存在。本章前面已经指出，很少能找到精巢里含有发育成熟精子的*Eptatretus*或*Myxine*的性成熟雄体。

六、性腺的内分泌机能

虽然在七鳃鳗和盲鳗都发现了性类固醇激素的生物学作用，值得注意的是，血浆中以及性腺组织中可测到的性类固醇水平却比其它脊椎动物低得多。相应地，在以下几方面曾进行旨在显示性腺确能产生性类固醇的研究：宏观形态学，和微观形态学对类固醇合成酶类的鉴定，性激素前体代谢物的生化分析，以及对高灵敏度定量技术如放射免疫测

定法和双同位素衍生物测定法的应用。

(一) 形态学

在宏观上,正在成熟的七鳃鳗性腺提供了迅速产生活性的最明显证据,因为产卵前几星期,寄生性和外寄生性的七鳃鳗都有一段性腺强化生长的时期(Lanzing, 1959; Larsen, 1974)。在这个时期,卵黄生成与第二性征(雌性臀鳍的变化,雄性泄殖乳突和背鳍的变化)的出现是相互联系的。在这些受性激素影响的外部性征出现之前,不可能用肉眼分辨雌雄个体。

在盲鳗,从外观特征上无法分辨性别,唯一可用于粗略分辨性别的标志是卵巢内大型卵引起的腹部凹凸不平的特点。

由于产卵阶段的雄体很少或根本没发现过,与性活动有关的精巢宏观变化的参考资料很少。在雌体,大形多卵黄卵的生长为雌激素激活的卵黄生成过程提供了充分的证据。

Larsen (1973) 在组织学研究观察到在第二性征发育前不久的一月和二月份, *Lampetra fluviatilis* 的精巢出现莱迪希氏细胞。Busson-Mabillot (1976a, b) 从电镜中观察到卵巢滤泡中的细胞具有分泌类固醇激素的细胞器特点:发达的滑面内质网和具有管状池的线粒体。

在体长未达到40厘米之前, *E. stouti* 的精巢显然没有能合成类固醇的细胞。在这期间,生精小囊当中出现具有莱迪希氏细胞一样的超显微结构特点(即滑面内质网,管状池)的细胞(Tsuneki和Gorbman, 1977a)。在研究 *E. stouti* 的成体卵巢时, Tsuneki 和 Gorbman (1977b) 发现,其中并没有通常认为是分泌类固醇激素的那些具有特定的超显微结构的细胞。他们检验的范围包括不同大小的卵及其卵泡结构,不同时期的萎缩卵泡以及间隙组织等。

(二) 性激素的生成

早在1963年, Botticelli等报道 *Petromyzon* 的卵巢中有雌二醇和孕酮,当时所采用的抽提技术尚不及目前的那么精确。Hardisty (1971) 引述 Symonds (1968) 在整个生殖周期的不同阶段对 *L. fluviatilis* 的卵巢进行抽提的工作。Symonds 只能在产卵前不久的三月份提取到雌激素。稍后, Wersbart 和 Youson (1977) 将放射性标记的孕酮注射到 *Petromyzon* 体内,接着对血液进行层析和重结晶之后也没找到任何标记的孕酮。然而, Wersbart 等 (1980) 在同一种七鳃鳗中用双同位素衍生物测定法(DIDA)从汇集起来的血样中测定到很低浓度的孕酮(0.1~0.4ug/dL)。由于技术上的困难,现在还不清楚这些测量结果之间的差别是源于技术原因,或是样本的性成熟程度的差异,或是由于采用大量汇集起来的血样所引起的。很明显,有必要对生殖周期中不同阶段的七鳃鳗个体进行血浆性类固醇水平的研究。此外,必须更准确地鉴别性类固醇来源的组织。

在最近的研究中, Callard 等 (1980) 用离体的办法把性成熟 *P. marinus* 的各种组织匀浆(即卵巢、精巢、肾、肝、肌肉或脑)与放射性标记的[^3H]-雄烯二酮一起孵育。在卵巢、精巢和肾的孵育液中发现有标记的雌酮;在肝、肌肉或脑的孵育液中就没有。在精巢孵育液中还有雌二醇。除了肌肉以外,在其它测定组织中都有5 α -还原酶活性。

性腺组织和肾组织有芳化酶的活性(即有雌激素的生成),脑组织则没有。

盲鳗在这方面的资料更多,但它们表明其性激素的合成水平并不比*Petromyzon*的高。Matty等(1976)用放射免疫测定法(RIA)测定*E. stouti*一系列个体的血清,他们只测到接近RIA灵敏度极限的低浓度的雌二醇、睾酮和孕酮,即每毫升以微微克计算。在所研究的相当大一部分个体中,雌雄体均测不到雌二醇和睾酮,而孕酮则是含量最多的类固醇。Matty等发现雌盲鳗的体重与其血浆睾酮浓度之间存在着有趣的相反关系,即随着性成熟,雌盲鳗孕酮的产生逐渐减少。为了确定性腺本身能否产生足以测得到的性激素,Gorbman和 Dickhoff(1978)对具有不同大小卵粒(处于卵黄生成之前,卵黄生成早期,接近完成成熟期)的*E. stouti* 卵巢滤泡进行提取,然后测量其含有的二氢睾酮、睾酮和孕酮(表1-1)。

表1-1 盲鳗卵的睾酮、二氢睾酮和孕酮含量

卵径 (长径mm)	卵数 (粒)	睾酮		二氢睾酮		孕酮	
		pg/粒	pg/gm	pg/粒	pg/gm	pg/粒	pg/gm
2 - 3	6	1 ± 4.0	245 ± 50	2 ± 0.3	420 ± 70	9 ± 2	1920 ± 365
9 - 10	4	5 ± 2.0	130 ± 48	3 ± 2.0	70 ± 60	80 ± 22	2000 ± 550
24 - 26	4	16 ± 4.0	12 ± 3	14 ± 5.0	10 ± 3	111 ± 25	80 ± 18

• 引自Gorbman和Dickhoff, 1978。

从绝对数字看,这些值很低。虽然每个卵粒的总含量逐渐增加,但其相对浓度却逐渐降低,可能是由于组成卵粒的主要物质是卵黄。孕酮和睾酮浓度的下降也可能反映由于这些前体合成了雌激素,可惜在此研究中没有同时测定雌激素。

在盲鳗类固醇生成和类固醇代谢的另一类研究中,用性腺或其它组织与放射性标记的前体在离体条件下孵育,再由所得的放射性产物来确定组织中存在的酶系统。Hirose等(1975)用此法把*E. burgeri*成熟卵巢的匀浆与 $[^{14}\text{C}]$ -孕烯醇酮一起孵育。在得到的标记产物中有孕酮、 17α -羟孕酮、雄烯二酮以及一些其它 5α -还原产物。在标记的孕酮或标记的睾酮孵育系统中都能产生标记的雄烯二酮。因此,除了其它酶,Hirose等还证实 3β -羟固醇脱氢酶(3β -HSD)的存在,而Fernholm(1974)用细胞化学方法没能够在*Myxine*的卵巢证明 3β -羟固醇脱氢酶的存在。在类似的实验中,Lance和Callard(1978)用前体 $[^3\text{H}]$ -雄烯二酮与*Myxine*卵巢一起孵育,他们在放射性产物中发现标记的雌二醇和雌酮,但含量极少。然而,在另一个实验中,Callard等(1978)发现与标记的雄烯二酮一起孵育的卵巢没能产生能测定到的标记雌二醇和雌酮。Kime和Hews(1980)把*Myxine*的卵巢组织与 ^3H 标记的孕酮或睾酮一起孵育。和Hirose在*E. burgeri*所得的结果不同,他们从孕酮得到的唯一标记产物是 5α -孕烷二酮,而睾酮则被转化成(32%)二氢睾酮及相关的产物,表明 $3,5\alpha$ -还原酶的存在。用*Myxine*的精巢与 ^3H 标记的孕酮孵育产生少量的标记睾酮(Kime等,1980),以及其它一些表示睾酮进一步代谢产生的物质。Kime等认为,Weisbart和Youson(1977)之所以没能从成体七鳃鳗精巢中找到睾酮是因为睾酮可能被转化成“异常的羟化衍生物”。Kime等用*Myxine*精巢制剂与标记的睾酮孵育后,发现这类衍生物,这就支持了上述的看法。但是在标记的睾酮衍生物中还有雄烯二酮(23%), 6β -羟睾酮以及一些 5α -还原产物。

亦曾研究盲鳗肝脏制剂在离体条件下对类固醇代谢的能力。Inano等(1976)发现*E. burgeri*的肝脏(微体和胞浆混合的部分)有 5α -还原酶的活性,把标记的睾酮转化成二氢睾酮和若干其它产物。Hasson等(1979)将标记的雄烯二酮与*Myxine*肝脏的微体组分一起孵育,结果除其它还原的类固醇外,还发现标记的睾酮。

总的看来,七鳃鳗和盲鳗的性腺都有 3β -羟固醇脱氢酶的活性,它们的卵巢和精巢都产生极低浓度的性类固醇(尽管对盲鳗卵巢能否进行芳化并生成雌激素,仍有些怀疑)。即使有时候能测得到,血浆的雄激素和雌激素浓度都极低。实验结果之间的差异可部分地归因于在实验过程常常没有测定年龄及性成熟情况,而这些情况可能对于分析实验结果具有极重要的意义。非性腺组织对类固醇代谢活动的影响还很少研究,不足以进行概括。然而,有趣的是标记物代谢研究中发现盲鳗肝组织将雄烯二酮转化成睾酮(Handson等,1979)以及将睾酮还原成二氢睾酮(Inano等1976; Callard等,1980)。至于圆口类血浆中只有极低水平的性类固醇,也许是因为这类动物只有很少甚或没有性类固醇结合蛋白(Winfield, 1980),而得到部分的解释。

七、圆口类性激素的生物学作用

关于圆口类对性固醇激素作用的研究主要采用两种经典的方法,即性腺切除和将激素注入体内的方法。七鳃鳗和盲鳗都没有生殖管道将配子从性腺输送到泄殖腔,因此,没有生殖管道或与之有联系的腺体组织可作为对激素作用进行评价的对象。除了性腺本身外,盲鳗很少或没有明显的性别二态现象。七鳃鳗有一些所谓的“第二性征”,在雌体有变形的臀鳍和泄殖腔突起,在雄体有泄殖乳突和变形的背鳍结构。这些第二性征只出现于性腺发育的高峰期。此外,还有一些在两性都存在的现象和前产卵期或产卵期同时出现,因而可能是性激素作用的靶组织。如消化道的萎缩就是一个有关的现象;还有肝脏的变绿则是由于胆管和胆囊萎缩引起胆汁郁积的结果,以及肝脏的卵黄生成和在海水中渗透压调节能力的丧失等。已有实验表明(Yu等,1981),盲鳗雌雄两性肝脏的卵黄生成都受到性固醇激素(雌激素)的影响。

Hardisty和Taylor(1965)在其较早期的实验中发现,若把尚未性分化的沙隐虫(七鳃鳗幼体)置于雌二醇或睾酮溶液中达6个月,对性腺的分化仍几乎没有什么影响。显然,类固醇在性分化现象中不起重要作用。Evannelt和Dodd(1963)证实,在*Lamprologina fluviatilis*的第二性征出现之前切除性腺(或切除脑垂体)都能阻止第二性征的发育。于十月份在切除脑垂体的雄体腹腔埋入含25毫克睾酮的小丸可引起第二性征在次年5月发育。用同样方法处理切除垂体的雌体能引起雄性第二性征(泄殖乳突)的发育。上述实验不仅证实七鳃鳗的第二性征发育对性固醇的依赖作用,也表明其对性激素的特异性,即在第二性征器官的激素受体只对相应的性激素起反应。有趣的是Larsen(1974)发现,雌雄两性都对雌激素起反应而产生性分化臀鳍雌性特征。

在产卵前性成熟期间,非性器官发生的变化中,消化道的萎缩引起最多研究者的关注。性腺(卵巢或精巢)切除阻止产卵前溯河回游成体正常的小肠萎缩;如果在消化道部分萎缩后才切除性腺,则会引起其重新增大。这些事实已得到许多研究者的证实(Larsen, 1969, 1972, 1973, 1974; Dockray 和 Pickering, 1972; Pickering, 1976a,