

鱼类发育生态形态和 生态生理学研究

[苏] B. B. 科舍列夫 编



9.4

科学出版社

内 容 简 介

本书分析了各种自然和实验条件下一些经济鱼类繁殖和发育形态学和生态生理学特征。研究了配子发生、性周期性、繁殖节奏和产卵生态学的一些规律性。论述了鲤鱼和黑口新鰻虎鱼的一些发育阶段,以及鲈科和鲟科鱼类侧线系统器官的发育。指出了孵化温度和氧气状况及“新产品”去垢剂的各种浓度对发育的影响。这些资料对深入研究渔业上所必需的控制鱼类发育的方法是必不可少的。

本书可供生态学、鱼类学、胚胎学、鱼类养殖科技工作者和高等院校有关专业的师生参考。

Б. В. Кошелев

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РАЗВИТИЯ РЫБ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» Москва 1978

鱼类发育生态形态和 生态生理学研究

[苏] Б. В. 科舍列夫 编

张亢西 译

何大仁 校

责任编辑 高 锋

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1985年11月第 一 版 开本:787×1092 1/16

1985年11月第一次印刷 印张:9 插页:7

印数:0001—1,850 字数:200,000

统一书号:13031·3032

本社书号:4080·13—10

定价:2.70 元

译者序

科学在渔业上的作用是很大的。在自然界，动物死亡率最大的时期，是个体发育早期阶段，因此研究繁殖和发育的适应性，对提高种或种群的数量至关重要，也就是说，对物种的进化有着巨大意义。鱼类繁殖和发育阶段的适应性是以一定的外界条件为前提的，维持鱼类的正常发育需要一定幅度的生存条件，如其生存条件超越了某一幅度范围，其生命就会受到影响。胚胎、仔鱼等发育好坏，不仅对自己以后生长、发育和生命受到影响，而且对其下一代还会起作用，这样一来，对其种或种群结构也就会直接发生影响。在我国，对鱼类发育生态形态学和生态生理学的研究，还未引起足够重视。鉴于各种人为因素对鱼类发育加强了影响，加强这一方面的研究，可以探讨和实现控制鱼类的发育，使鱼类增、养殖获得最大的经济效益。

译者衷心希望这本书对发展我国渔业科学有所帮助。

一九八五年四月

目 录

鱼类随环境变化而发育的生态形态生理学特征的研究	Б. В. Кошелев (1)
鱼类配子发生、性周期性和繁殖的生态形态学研究	Б. В. Кошелев (6)
勒拿河西伯利亚鲟 (<i>Acipenser baeri brandt</i>) 的配子发生和性腺机能以及它们与 新陈代谢的关系	Н. В. Акимова (33)
胚胎期培育鲤鱼的发育	Е. Н. Смирнова (44)
亚速海黑口新鰕虎鱼 [<i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas)] 的发育和在个体与系统 发育中其生存条件特点的关系	К. И. Москалькова (56)
鲈科鱼类的侧线系统感觉器官和其在行为中的作用	Н. Н. Дислер, С. А. Смирнов (73)
鲟科 (<i>Acipenseridae</i>) 鱼类仔鱼“神经囊”系统的发育的属间差异和特点	М. П. Никольская (89)
鳊鱼 [<i>Abramis brama</i> (L.)] 胚胎成活率与孵化温度的关系	П. Н. Резниченко, М. В. Гулидов (97)
关于伏尔加河俄国鲟 (<i>Acipenser güldenstädti</i> Brandt) 鱼卵发育的温度条件的评 述	П. Н. Резниченко (102)
梭鲈胚胎体长对孵化温度的依从性	С. П. Мунтян, П. Н. Резниченко (108)
某些鲤科鱼类胚胎的形态学特点和氧浓度提高对出膜过程的影响	М. В. Гулидов, К. С. Попова (117)
文鳊胚胎在“新产品”去垢剂作用下发育的形态生理学特征	С. С. Кузьмина (128)
参考文献	(135)

鱼类随环境变化而发育的生态形态生理学特征的研究

Б. В. Кошелев

因科学和社会发展的现有水平,人类对进化过程规律性的认识和经济动物包括鱼类在内的适应机制的阐明是相互联系的,由于人类活动的结果,这些生物必须在细胞、组织、有机体、种群和生物群落的水平上适应这些已经变化了的栖息条件,因此必须全面估计人为的和自然环境因子的作用,从而找出控制进化过程的方法。

近来,由于人类经济活动的结果,河流径流的大规模调节、各种类型水库的建设、火电站和原子能发电站冷却池的建造、驯化措施的广泛采用和内陆水域渔业资源人工增殖工作的推广等各种人为因素,加强了对鱼类的影响。但是为了使国家内陆水域渔业资源增殖获得最多的鱼产品,必须很好地了解养殖对象的生物学:它们对个体发育所有阶段的环境条件的需求,包括在不同生存条件下一些个体某些生命周期的通过和每一个种的适应的可能性范围,即在一个种的幅度范围内鱼类发育生态形态生理学特点变异性的幅度。

为了了解进化过程的规律性和查明控制这些规律性的方法,为了实现已查清楚的种内诸个体个体发育有利于渔业方向的潜在的变化,重要的是必须了解具有经济价值的广生种和狭生种鱼类有机体同环境关系的所有多样性和纬度。在同一水体中对鱼类个体发育各个方面进行研究,通常不能对整个种个体发育期间生态形态生理适应的可能性范围,包括各生命周期,其中也包括生殖过程各个环节的通过,获得全面的概念。

为了完成上述任务,不仅有必要对整个分布区范围内每一种经济鱼类的发育加强比较生态形态学和生态生理学的研究,而且也必须自然环境实验条件下进行这些研究,在实验室条件下模拟个体发育的潜在特点来检查这些研究资料,是十分必要的。但是只有通过自然界中的实验,才能最全面地了解有机体与环境关系的所有多样性和整个一个种一些个体的发育生态形态生理学特征。只有在此实验中才可以看到整个个体发育期间各发育特征同环境的自然的相互关系;各个生态因子不仅对该个体个体发育的各个阶段和时期,而且还对很多世代的个体发育长期起作用。很遗憾,暂时我们还不能在实验室条件下创造计划在数年、甚至数十年期间的发育条件。但是,这些资料对渔业提供某一个种来说是很必要的。

为了控制发育过程,首先对控制方法应有一个概念,也就是说,要最全面地了解每一个种一些种群诸个体的个体发育特征,必须知道整个个体发育期间变异性的范围和幅度,包括在自然的和已调整的水域中一些种群的不同生存条件下每一个种一些个体的不同生命周期的通过;其次必须知道不同生态群和个体发育具有种本身所特有的特征的一些种类各个个体的发育趋向哪一个方向?应该创造什么样的发育条件才能取得最大产量。

Н. Л. Герби́льский 十多年前在全苏养鱼理论问题会议上曾说过,分析种的适应,这是生物学过程控制和养鱼强化的基础。Герби́льский (1965, 82 页)写道:“认识到作为种

在自然界中成功基础的适应系统，乃是制定数量和分布区控制生物学技术的一个重要前提”。由于现在对内陆水域渔业问题特别关注，根据对每一种经济鱼类一些个体发育的整个纬度变化的利用，养鱼强化任务在目前具有更大的意义。

对于发育生态形态学研究来说，鱼是很方便的动物，原因有几个：第一，鱼属于变温动物，查明它们与环境的相互关系和关系的多样性，比温血动物较容易一些，因为一个生物是一个系统，它们的周围环境在很大程度上比温血动物更“无掩护”；第二，由于它们在分类和生态方面具有多样性；第三，由于在鱼类的发育所有阶段和时期用目力可以观察到；第四，为了研究目的有获得大量材料的可能性；第五，对广泛的比较材料有分析的可能性，在实验条件下检查所得结果；最后第六个原因，大多数被研究鱼类的种类具有较大的经济意义。

正因为鱼类是比较方便的研究对象，В. В. Васнецов 才根据各生态形态分类群诸个体发育的详细分析来研究鱼类的发育阶段性理论（1946、1948、1953），而 С. Г. Крыжановский 研究了一些生态群的理论（1948、1949）。现在，我们很简要地叙述一下这些理论的实质性。

С. Г. Крыжановский 及其学生 Н. Н. Дислер 和 С. Г. Соин 等人指出，鱼类个体发育的各种适应特征与个体发育各阶段期间种的固有生存条件密切联系。Крыжановский 认为，在鱼类胚胎生命期中起着主导作用的有两个环境因子，即敌害和氧气状况。据 Крыжановский 观察，鱼对繁殖和发育条件的适应，反映了不仅胚胎期间，而且还有所有其他生命期间一些主要的生态因子。Крыжановский 按照产卵地点和鱼卵以后发育的生态形态学特征把鱼类分成几个生态群。所以大多数生态群名称（草上产卵鱼类、石砾产卵鱼类等）表明着产卵的地点和鱼卵的以后发育。近来，常常有关于鱼类产卵地点发生变化的一些报道，例如，草上产卵鱼类在石块上产卵。但是其发育仍旧留下草上产卵生态群的特征。Крыжановский 研究了五个生态群（草上产卵鱼类、石砾产卵鱼类、砂底产卵鱼类、敞水产卵鱼类和喜石产卵鱼类）的发育生态形态学特征。这些生态群可概括许多淡水鱼种类的发育特征。后来又对两个生态群的代表作了阐明和研究：一个是胎生鱼种类（显然，这一生态群属于另一种类型，但是这要求进一步研究），一个是喜旱群代表（Гулидов，1968；Авин，Соин，1974），它们把鱼卵产在暂时干涸的水域中，在缺水情况下，鱼卵孵化可长期进行（例如鲮形目溪鲮科中的背鳃鱼）。背鳃鱼的发育适应特征：胚胎能长期休眠，并且能形成特殊的羊膜型胚胎膜，在胚胎膜内能长时间地停留，此胚胎在活动的仔鱼状态中孵出（Авин，Соин，1974）。

各有机体的个体发育具有阶段性质，这一情况首先由 Васнецов 查明，以后 Крыжановский 又加以发展。一个阶段是个体发育的一个片段，在形态机能和生态学方面有一定的特殊性。在每一阶段期间产生着量的和质的、缓慢的和飞跃的变化，但是在一定程度范围内不会改变这一阶段所特有的主要性质。一个新的发育阶段具有新的形态机能和生态学特征。

自然，在个体发育期间会产生复杂的机能（呼吸、消化等）交替。通常，从一个发育阶段向另一个发育阶段过渡时会产生这种交替过程。Резниченко（1976）在继承了 Крыжановский 开创的鱼类发育的生态形态学研究时指出，在个体发育中一些形态机能过程会发生传统的改造和交替。从一个阶段到另一个阶段的形态机能的改造，可以有三种方

法:

1. 一些新的关系立刻替代着前一发育阶段的一些关系。
2. 一些新的关系逐渐替代着一些老的关系,同时增长着自己的能力,而一些老的关系逐渐被削弱,直到自己的活动完全停止。
3. 前一阶段的各种形态机能关系在以后发育中被保留下来,并且加以改变,同时也参加一些新的较复杂的机能关系。

所以把鱼类发育阶段性理论解释为仅胚胎期和胚胎后期发育所特有的各个调整期的一种外部的交替现象是不正确的(Казанский, 1975)。

拟着重指出,为了对鱼类繁殖和发育的许多多样性进行有根据的生物学分类、查明鱼类发育的形态机能特征的一般特点和了解不同种类一些个体的发育的生态形态学特征,1930—1940年进行的这类研究是必要的。В. В. Васнецов 和 С. Г. Крыжановский 以自己的鱼类发育的生态形态学研究成功地建立了一个特殊的鱼类发育研究流派,他们把有关发育特征的形态机能资料与被研究种类的生态学特性紧密地相结合,分析各有机体整个个体发育期间从合子开始到老年期结束以后个体死亡为止种所特有的环境。

目前成立的生态形态学流派专门研究鱼的发育特征,为了阐明经济鱼类个体发生的某些适应变化,必须使比较形态机能研究与各种群有机体的具体生存条件的分析紧密地结合。正是由于在种群水平上对一些个体的发育特征进行比较生态形态学的研究,才有可能判断在某一种群生存条件下每一种鱼一些个体的发育的适应特征的纬度(范围和幅度)。如果早先科研人员的研究,把主要注意力放在一些个体的发育同特定环境条件的关系上,阐明其发育形态生态学特征,并且根据它们的生态与整个发育过程的类似性来查明鱼的某些生态群,那么现在的主要精力就应该放在一个种的不同种群方面对一些个体的发育生态形态学特征进行研究,进而阐明整个一个种一些个体在个体发育过程中适应可能性的纬度。过去的研究顺序是按照个体-种这一条线,而目前的研究顺序是按照个体-种群-种这一条线。在个体-种的排列上,分布区范围内一些个体的生存条件已失去明显差异;在个体-种群-种的排列上,各个种群一些个体的生存条件已经具体化,这样可以弄清楚整个一个种一些个体适应发育的纬度,包括它们的一些生命过程。

我们在生态学方面可以看到科研人员把注意力从某些个体转移到种群上来。С. С. Швард(1970, 92页)即根据这一理由作了论述。

“生物学史的重要任务之一在于:指明生态学研究的注意中心,从一个个体转向一个种群,但这不是某些动物学家的主观意图……,而是科学发展客观过程的结果,忽视这一点是不可以的。没有现代科学发展途径和由此所产生的影响就有可能忽视。

在形态学和生理学发展初期,当时主要的研究都曾趋向于查明形态学和生理学的某些准则,生态学作为一门学科而存在,其任务之一是研究某些个体适应栖息环境的形态学和生理学途径,这是正确的。而目前在所有生物学科中进化原则已成为一个主要问题,生态学任务应予具体化。生态学的主要研究任务,不是研究某一有机体与环境的相互关系,而是研究一些种群的适应反应与其生存条件的相互关系。

同时,某些动物的形态生理反应的研究,仍然是生态学家注意的范畴。但是,与生理学家不同,生态学家认为这些研究不是最终目的,而只是作为理解适应反应的一种手段”。

在苏联科学院 A. H. Северцов 动物进化形态学和生态学研究所低等脊椎动物形态实验室里所完成的鱼类发育的研究结果已表明,有机体的生态形态机能特性,从合子开始到个体死亡,都是种所特有的。

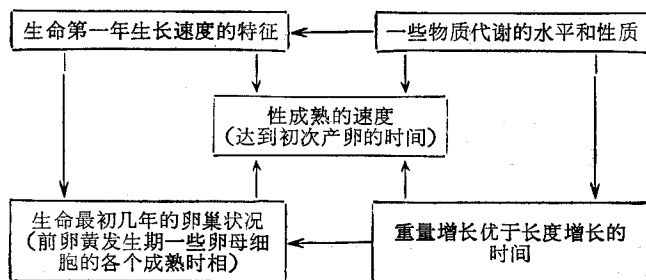
已经明确,有机体的形态机能特征与其发育所经历的环境相符合。一个种的一些个体在形态机能和生态上所表现的多质性,与种的发育环境多样性相符合。同质的一些种是不存在的,但是一个种内一些种群各个个体的多质性程度,由于与种的发育环境因子的相对多样性或相对同一性相符合可能不相同。根据这一点,可以有理由把一些种分成广生境种类和狭生境种类。研究各个种群一些个体的发育特征,可以弄清楚各个种的多质性程度。

应该为发展 B. B. Васнецов 的阶段理论进行工作,这样可以解决一个重要任务,即解决从一个阶段向性成熟阶段转移的问题。关于这一转移现象,我们暂时还知道得很少。在鱼的发育中,当生存条件十分不利时,性成熟来得早一些,即处在较早阶段上。在另一些类似条件下,性成熟会推迟。有利的发育条件有时同样会加速性成熟 (Еремеева, Смирнов, 1965, 135 页)。根据我们的资料 (Кошелев, 1971, 1973, 1974, 1977),鱼类性成熟来临年龄的变化,与性腺发育不同速度,即与前卵黄发生期(第 I 和第 II 性腺成熟期)的延长或缩短紧密相关。

一些个体的发育、长度增长和重量的特征、雌鱼生命最初几年性腺的状况和物质代谢特征之间的相互关系,具有非常复杂的性质:无论是生命第一年一些个体的生长速度的特点;无论是在初次产卵日期到达期间的重量和长度的增长速度;无论是一些个体在生命最初几年的卵巢情况;无论是发育成熟的雌鱼的物质代谢的水平和性质,都可直接和间接地影响鱼类性成熟来临速度的变化。性成熟来临速度的变化与成熟性细胞产出开始有联系。但是,在一些个体的发育特点与性成熟来临速度(即生殖系统机能开始)之间上述一些关系中,显然,还是物质代谢的性质起主导作用。只有在一些个体达到某种能量水平的时候,正在发育的性细胞,才开始出现营养物质的积极的积累过程,产生着成熟性细胞的产出过程。

在产出富有营养物质的成熟鱼卵以后,雌鱼平均丧失本身重量的 $1/4-1/5$ 。因此,在正在发育的卵母细胞中,营养物质积极积累的过程使雌鱼作出较大的能量消耗,没有这种能量消耗,雌鱼的积极的卵黄发生是不能实现的。

在(长度和重量)增长、物质代谢的水平和性质与性成熟速度之间所显示的各种关系,我们可用一个简单概括的图式来表示:



我们认为 П. А. Дрягин 的观点是正确的。他曾写道,为了渔业目的,对鱼类个体发育进行控制,显然,多半在于为每一发育阶段创造适宜的条件以及改变各生命周期的节

奏,使之加快或变慢,增加或缩小某一阶段延续时间,从而改变鱼类整个个体发育和整个生命的类型和性质(Дрягин, 1952)。

鉴于各种人为因素对鱼类发育加强了影响,当前应该对发育阶段性理论的进一步研究引起足够的注意。发展阶段性理论,必须解答一系列问题,查明控制经济鱼类发育的可能性,并且按照我们的需要来实现这种可能性。目前必须做到:

1. 查明鱼类不同生态群一些种群的发育阶段性出现的规律性。研究不同生态群各分布区广生境种类和狭生境种类整个个体发育期间各个发育阶段的性质和延续时间。

2. 研究各有机体在所有发育阶段和各生命周期不同期间对该种群一些个体所处环境条件的需求,以及查明在各个种群不同生存条件下各个体整个生命期间种的适应可能性范围。弄清楚不同环境条件对 1) 个体发育不同阶段一些有机体发育的影响, 2) 系统发育的影响, 3) 从一个阶段向另一个阶段过渡的影响。

3. 揭示目前尚不太清楚的由一个发育阶段向另一个发育阶段过渡的一些特点[其中包括从一个阶段向一个性成熟阶段(例如,一些个体开始繁殖、从卵膜孵出时刻和老年期来临)转移的一些问题]。

4. 查明迄今仍旧很少认真研究的发育阶段各个组织(消化、生殖和感受)系统的一些形态机能特征,换言之,查明所有组织和组织系统的机能及其发育从生到死的各种变化。

在已调整的水域中,其中包括在火电站和原子能发电站冷却池中,水温状况的变化会影响鱼类的发育,为了获得较大价值的和更多的鱼产品,必须查明在不同温度状况的水域中鱼类发育的最适宜的条件,主要问题如下:

1) 查明一些个体的生存条件(不同种群、各种生态型、在自然情况下的实验、各种已调整的水域等)对性成熟来临速度、繁殖节奏和生殖系统机能延续时间的影响;

2) 研究获取各种繁殖生态鱼类的高价卵和精液所必须的条件;

3) 查明各经济鱼类鱼卵孵化在水中某种氧含量下最适宜的温度范围;

4) 研究由于在不同温度状况的水域中一些种群的不同生存条件使一些重要经济鱼类个体发育所有阶段和时期通过的特征和延续时间所发生的某些变化。

综上所述,拟着重指出,干涉自然界,自然界起变化,但是我们往往不能清楚地预见由于我们的干涉所引起的一切后果,而这些后果可能是不好的。我们应该清楚地知道,在改变生物链某一环节时,其结果会产生什么?因此,预料这些变化和使之符合人类需要的方向发展是很重要的。在提高内陆水域(自然的、特别是已调整的水域)鱼产量方面,其成绩取决于综合研究的目的方向,彻底查明有机体与环境关系的所有多样性和纬度,根据渔业所需要的方向实现已查明的种的适应可能性。

为了揭示整个一个种一些个体所有发育的潜在可能性和回答从渔业实践提供的一些问题,必须做到: 1) 对在不同生存条件下各个种群一些个体的发育加强比较生态形态生理学的广泛研究; 2) 配合所有组织水平(细胞、组织、有机体、种群和生物群落)的研究; 3) 按照各种统一的方法进行研究; 4) 为了彻底查明正在发育的有机体与环境的生态、形态生理学的多样性,必须分析个体发育的变化特征,按照个体-种群-种这一列式进行研究。

鱼类配子发生、性周期性和繁殖的生态形态学研究

Б. В. Копелев

动物界，鱼类也在其内，正在经受着人类经济活动日益增长的影响。各种人为因素正在破坏历史上已经形成的有机体与其栖息环境之间各种关系的性质。这些变化对鱼类生殖过程中的许多环节起着很大的作用，使一些种类和种群的增殖速度引起变化，与鱼的生物学其他变化同时，种的成分、渔获量的价值和稳定性也引起变化（Гуревич, Лопатин, 1962; Расс, 1965; Бердичевский, Лебедев, 1968; 等）。因此，鱼的生殖过程各个环节[性细胞(卵和精子)发育、性成熟速度(个体早熟性和生殖能力)、不同生物学的种类一些性周期的通过、产卵生态学、在不同生存条件下的繁殖节奏、一些生态型和种群的增殖速度]的研究，已成为今日不仅是理论而且也是实践方面的任务。为了控制增殖，必须了解配子发生、性成熟、一些性周期通过与变化的某些规律性和各种鱼类的一些繁殖节奏特点，必须了解在我国内陆水域中广泛分布的有益于人类的鱼的一些种类某些种群的产卵生态学的特征和(年龄与性)结构。在许多淡水鱼种类，其配子发生，包括性细胞发育季节过程的研究早在二十年代就已经开始：例如，В. А. Мейеном (1927) 和 Д. П. Филатов (1925、1926) 研究了卵子发生，С. И. Кулаев (1927, 1928) 研究了精子发生。战后，П. А. Дрягин (1934, 1949, 1952)、А. В. Лукин (1947, 1948, 1949)、В. И. Владимиров (1953、1959、1963)、А. Ф. Коблицкая (1957, 1958, 1959, 1961) 等人，对自然的和已调整的水域中鱼类的繁殖进行了生态观察。同时，在 Н. Л. Гербильский 领导下，配子发生组织生理学研究流派得到了顺利发展(参阅下列研究人员的论文：Трусов, 1947、1949、1967; Чернышев, 1947、1958、1960; Казанский, 1949、1956、1962; Лапицкий, 1949、1960; Буцкая, 1955、1957、1959; Персов, 1957、1958、1963; Сакун, 1957、1965、1966; Баранникова, 1962、1968; Фалеева, 1965)。国外研究人员的论文(如 Arndt, 1956、1960; Hoar, 1955、1957; Sterba, 1957、1958; Beach, 1959; Yamamoto, 1955、1956)，专门讨论了鱼类卵母细胞发育的某些因素。目前在我国，对性腺发育的开始时期，从鱼的性腺埋置和性分化开始，到首次产卵时间来临为止，正在进行卓有成效的研究(Салехова, 1961、1963、1966; Персов, 1963、1966、1968、1969、1972、1975)。并且对性细胞发育的各个正在完成的时相，即对卵母细胞的成熟期和卵细胞的受精过程，引起特别的注意(Детлаф, Гинзбург, 1954; Канзанский, 1956、1962; Гинзбург, 1968)。对某些重要经济鱼类性细胞的发育特征正在继续查明(Вотинов, 1960、1963; Кузьмин, 1957、1967; Зеленин, 1958、1960; Чепурнова, 1958、1964、1972、1975; Овен, 1961、1962、1976; Шилов, 1962、1964, Негоновская, 1964、1966、1967; Статова, 1968、1973、1975; Черфас, 1968; Синявичене, 1969; Шихшабеков, 1968、1969; Широкова, 1971; Астраускас, Малдудите, 1972; Турдаков, 1972; Халатян, 1974)。然而，在许多场合下，配子发生、性周期和产卵生态学的研究，都是孤立地进行的。本工作特点是：对一

些近亲的种、种群、生态型的增殖过程许多环节通过的特征进行形态生态学分析,对配子发生、性周期和产卵生态进行比较研究。同时对性细胞(细胞级)、性腺(组织级)和整个有机体(有机体级)的发育特征以及某些种群(种群级)同时进行研究。查明性细胞发育的规律性与了解性腺发育和机能的特征,这两者有着密切的联系,而阐明性腺发生的规律性必须与分析各个个体的发育和它们的生存条件结合起来。已经显示的一些规律性与对各生态型和种群的(年龄和性)结构特征和增殖速度的解释非常一致。

鱼类胚胎形态生态学流派已在我国出现,并且正在顺利发展,这一流派把比较形态学研究,与胚胎期和胚胎期后期间一些发育条件的分析结合了起来。创立这一流派的伟大功绩,归于 A. H. Северцов 院士的一些学生和拥护者——С. Г. Крыжановский, В. В. Васнецов, Б. С. Матвеев, Н. Н. Дислер, С. В. Емельянов, С. Г. Соин, Т. С. Расс 等。这些研究着重胚胎适应,但是对胚胎期前的很少适应的特点——性细胞发育和鱼的生殖过程各环节通过的规律性很少注意。

本工作主要任务:分析不同生态的一些鱼的种类性细胞发育的规律性,揭示各种不同配子发生和产卵类型的各种鱼类性周期通过的规律性,查明有机体与环境关系的多样性和纬度的情况,例如在苏联欧洲部分不同水文状况的(自然的——各种纬度的和已调整的)水域中各种鱼类繁殖生态变化的特征。

研究目的是查明和论证控制鱼的生殖过程许多环节的方法。为了解决这一具有重要实践和理论意义的任务,必须弄清楚以下几点:

1. 确定苏联欧洲部分内陆水域不同生物学的许多种鱼类配子发生的特征。
2. 查明不同生态的各种鱼类的性细胞的发育和排出以及性周期通过所必需的一些条件,着重注意某些种类的反应的特殊性、某些生态因子和生殖过程某些环节适应变化的类型。
3. 分析性腺的配子发生、发育和机能和基本上整个有机体的发育与不同生态型和种群增殖速度之间的相互关系。
4. 了解某些种类因改变生存条件而可能适应的纬度,必须阐明某些种鱼类一些种群的配子发生、性周期性、繁殖节奏、产卵生态和增殖速度的变异范围和幅度。
5. 必须查明一些种群的配子发生、一些性周期、繁殖节奏、产卵生态和增殖速度适应变化的主要类型和方法,因为在水文状况、不同纬度的(自然的和已调整的)水域中栖息的一些种群的各个个体具有不同的生存条件,即是说表征着整个一个种的广生境或狭生境的一些种群的各个个体具有不同的生存条件。

研究材料和方法

为了查明配子发生和性周期通过的规律性,为了研究生殖过程某些环节(性细胞发育的性质、性成熟来临的速度、一个性周期的季节过程、繁殖节奏、产卵生态学)的一些适应变化,曾选择了我国内陆水域鱼类区系的各种代表。选择前提是,在一些内陆水域中具有不同生态和繁殖类型的某些种类(各动物群复合体的一些代表);具有辽阔分布区的、在不

同水文条件下栖息的一些群体的某些种类, 以及北纬、中纬和南纬的一些代表; 具有不同的生态型和种群的一些种类, 最后, 在自然的和已调整的一些水域中, 即是说, 在自然界实验条件下, 具有在全年时间取得各种大量材料的可能性。以后, 鱼类繁殖的生态学观察、鱼类学材料的定期采集和 1951 年我们在雷宾水库所开始的性腺组织学的研究 (Кошелев, 19606), 在苏联欧洲部分各种纬度的许多(自然的和已调整的)内陆水域中, 曾继续进行 (图 1)。为了对性周期的通过和变化的规律性、繁殖节奏、排卵和排精过程进行比较形态

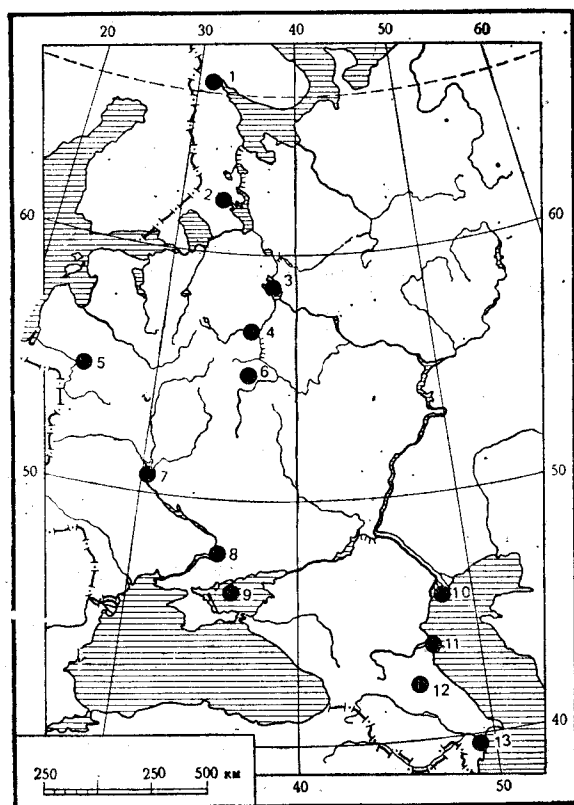


图 1 为了查明配子发生和性周期性特征进行过材料收集的和对不同种类鱼类繁殖生态学进行过研究的苏联欧洲部分的一些水域。

1——楚诺杰罗湖、琴格尔斯-雅夫尔湖、奥克托杰罗湖 (1963, 1964, 1965); 2——夏莫杰罗湖 (1962, 1963); 3——雷宾水库 (1951, 1962); 4——伊万科夫水库 (1958, 1959, 1961); 5——埃列克特列奈水库和蒙涅斯湖 (1968, 1969, 1970); 6——格鲁波科耶湖 (1958, 1959, 1966); 7——德聂伯河 (1959); 8——卡霍夫水库 (1960); 9——亚速海 (1963, 1965, 1966); 10——伏尔加河三角洲 (1954, 1955, 1963, 1964); 11——捷列克下流阿拉库姆水域 (1966, 1967); 12——埃捷纳姆湖 (1966); 13——库拉河下游 (1958, 1966)。

生态学的研究, 对一些个体整个生命期间性细胞的发育进行了详细的组织学分析, 曾收集了隶属于 10 个科 21 个属的 27 种鱼。主要研究有鲤科鱼类的代表 (Cyprinidae——9 个属、11 个种), 被研究的个体约 2,500 多尾; 鲈科鱼类的代表 (Percidae——3 个属、5 个种), 被采集和被研究的个体有 500 多尾; 鲑科鱼类的代表 (Salmonidae——2 个属、2 个种), 只分析了 800 多尾白鲑的雌、雄鱼; 鰕虎鱼科的近亲种类 (Gobiidae——1 个属、4 个种), 被研究的个体近 1500 尾。其他 6 个科, 每一个科中以一种鱼作代表, 并且只作比较

材料用,而且其采集只限于10尾或少量的亲鱼。研究时,对不同属的近亲种类(梅花鲈、鰕虎鱼、鳊鱼等)和不同生态型(远洋鲈和沿岸鲈、少鳃耙白鲢和多鳃耙白鲢、生长较快的和生长较慢的拟鲤、金鲫各种类型)以及不同水文状况的水域同一种鱼的一些种群的分析,曾给予很大的注意。

一般说来,关于产卵生态和配子发生的特征、性周期、繁殖节奏和一些种群增殖速度的结论,是根据2—3个夏季的考察工作在我们所选择的每一个水域中得出的。我们研究了鱼的产卵场,查明了产卵洄游的日期,确定了产卵的时间和期限,解释了整个产卵期间亲鱼行为的特征,查清了繁殖与各生态因子和该种群一些个体的一些具体生存条件的关系。定期(在整个一个性周期期间,按每日或每周产卵期,但是在某些水域中在一年中按月或按季节)从规定的渔获量中对一些个体进行了全面的生物学分析(测量鱼的体长、体重、空壳重和性腺重、收集鳞片测定年龄和计算生长速度,对性腺进行目视分析,确定性别和性腺成熟期,以后还计算出一些个体整个性周期期间的成熟系数和肥满度)。为了取得材料,曾使用了各种网目的鱼网、大曳网、张网,以及业余爱好者所使用的捕鱼工具。按照有关论文(Дрягин, 1952; Чугунова, 1959; Коблицкая, 1963; Правдин, 1966)所叙述的方法,进行了鱼类材料的收集和研究。为了进行组织学分析,用波恩(Бун)混合液、中性甲醛水固定性腺,在某些情况下,则用岑凯尔(Ценкер)溶液和96%酒精固定性腺。将所分析的材料通过石炭酸二甲苯,用石蜡浇注,而某些活体制片,则被包埋在明胶中。按照马洛里(Маллорь)方法,用吉氏(Гейденгайн)和爱氏(Эрлих)铁苏木精和费氏(Фельген)、沙氏(Шабдаш)苏丹 III 将厚度6—7微米的切片染色(Ромейс, 1953; Роскин, Левинсон, 1957; Пирс, 1962)。用МБИ-1、МБИ-3和МБИ-6型显微镜进行显微照相(Шиллабер, 1951)。在性细胞发育分析同时,为了查明某些种鱼类的脂肪动态曾取了肌肉、肠道和性腺(约5克)试样样品;材料的进一步分析,用普通方法进行。在查明鱼类配子发生和性周期规律性的时候,对生态形态研究的某些特点在1974年我们已作了叙述(Кошелев, 1974b)。

由于我们参加了综合考察,得到其他机关科研人员的协助,获得了大量不同种的材料,使我们便于开展广泛的全面的生态形态学研究,来查明国家内陆水域许多种鱼类的生殖过程各个环节通过的规律性。

我们借此机会,向所有为本工作收集材料的机关和某些人员表示深切谢意。

鱼的性成熟来临和生长的规律性

我们在不同纬度水域对不同种群(鳊鱼、红眼鱼、野鲤、梅花鲈、斜齿鳊等)和不同生态型(远洋鲈和沿岸鲈,生长较快和生长较慢的拟鲤、鳊鱼、狗鱼、金鲫和淡水鲢的不同类型、少鳃耙白鲢和多鳃耙白鲢)所进行的比较形态生态学研究表明,鱼的同一个种不同种群和生态型一些个体的性成熟,在不同年龄、长度、重量和外部形态状况下来临(Кошелев 1971a, б, 1974a, б)。

虽然在鱼类学研究中生长的规律性(Васнецов, 1934, 1947, 1950, 1953; Зама-

хаев, 1959, 1964; Чугунова, 1959; Бердичевский, 1963, 1964; 等) 和鱼的性成熟来临时间 (С. Северцов, 1941; Лукин, 1949; Монастырский, 1949, 1952; Наумов, 1955; Никольский, 1961, 1965; Спановская 和其他人, 1963) 非常注意, 但是对这些过程的相互关系未能很好地加以分析。在鱼类学专题论文中曾作分析, 生长速度和性成熟来临速度之间基本上成正相关, 这是我们个别取样的某些种群在不超出平均多年变化范围的生存条件时所固有的 (Дементьева, 1947, 1952; Чугунова, 1951; Монастырский, 1952; Земская, 1958; Лапин, Юровицкий, 1959; Никольский, 1965; 等)。遗憾的是, 在术语中性成熟有各种概念 (Васнецов, 1953; Дрягин, 1949а, б, 1952а, б; Еремеева, Смирнов, 1965; Никольский, 1965; Чепракова, 1965, 1970)。

鱼类会产出大量富有营养物质的卵。雌鱼产卵后平均丧失体重的 20%。性细胞的发育与其营养质生长期的通过有关, 并且应该保证亲鱼作出较大的能量消耗。在具备鱼类物质代谢的许多实际资料的同时 (Шульман, 1969; Чепракова, 1962, 1970, 1971; Белянина, 1965; Кривобок, 1965; Кирсипуу, Лагасте, 1975), 我们还有许多间接资料可以说明这一点。我们在分析鱼的生长规律性的时候已经证明, 有许多种鱼类的性成熟来临, 处在重量增长大于长度增长的时期。在第一次产卵以后, 许多雌鱼的性周期是不大稳定的, 并且与高年龄组鱼相比较, 它们常常遇到不良生存条件, 以至错过产卵期。所有这些情况表明, 年龄小的雌鱼在适应能力方面还不大稳定。某些研究表明, 整个有机体发育所必须的条件与生殖系统的条件不相适应 (Чернышев, 1947; Кузьмин, 1957, 1967; Строганов, 1962; Еремеева, Смирнов, 1965)。我们的研究表明, 在许多场合下, 对有机体的发育、包括长度和重量增长属有利条件, 但是对性腺的发育是不利的, 反之亦然。随 А. Н. Северцов (1949 年) 以后, 我们认为, 在个体发育期间, 性成熟来临日期的变化, 从低等脊椎动物幼体生殖的典型例子起一直到哺乳动物生殖系统的晚期发育和机能生成, 是动物适应生存条件的方法之一。我们曾把不同纬度、不同水文状况的水域中同一种鱼 [鳊鱼、红眼鱼、斜齿鳊、野鲤(鲤鱼)、白鲢、西伯利亚鲟和某些其他种类] 的初次产卵到达期间性腺各成熟期通过的速度与性细胞发育的期限作了比较, 结果表明, 在个体初次繁殖时出现外形差异的同时, 发现性腺起初成熟期(I 和 II)通过的期限会发生很大变化。这种变化主要取决于不同生存条件和新陈代谢的水平, 并且与前卵黄发生期间卵母细胞各发育时相的缩短或延长有关系。以不同纬度水域的鳊鱼为例, 在初次产卵到达期间, 性腺各成熟期通过的期限、每年的重复性周期的性质所表现的差异以及体形上的变化, 表现得特别清楚 (Кошелев, 1971а, б, 1975)。我们的资料和参考文献的分析表明, 鱼的性成熟可转移到个体发育的各个阶段和时期。因此, (重量和长度的) 增长速度、整个有机体的发育与生殖系统发育速度之间的关系, 具有复杂的性质。

鱼的生长与性腺发育的速度和整个有机体的发育速度的相互关系, 有许多种鱼, 在某物质代谢水平上, 可表现为三种主要类型: 第一种类型——生长速度等于生殖系统发育速度(有机体生长与性腺发育的速度是相等的和类似的); 第二种类型——生长速度落后于性腺发育的速度; 第三种类型——一些个体的生长速度超过生殖系统的发育速度。第二、三种类型——性系统和整个有机体的发育不均等: 第二种类型的特征是, 生殖系统加速发育, 第三种类型的特征是, 对一些个体的个体发育速度(各个阶段和时期)说来, 性成熟有所延迟。性细胞发育和性腺成熟初期通过的速度决定性成熟的来临, 即繁殖的开

始。如我们的观察表明,鱼的生殖系统机能的起点,可以从一个时期转移到另一个时期,这是整个一个种和一些种群对首先与其增殖的条件和速度有关的不同生态条件的一种适应方法。

由于鱼的性成熟来临速度发生变化,一些个体的生命期限,其繁殖能力、一些种群的年龄和性结构也会发生变化,而这一切,对一些种群的增殖速度也产生影响。我们根据 C. A. Северцов (1941) 公式计算,鳊鱼某些种群的增殖速度指标,在伏尔加河上游等于 3.3; 在伏尔加河中游等于 7.5, 在伏尔加河下游等于 11.0; 在伏尔加河三角洲等于 21.6。一些种群个体由于延长或缩短前卵黄发生期(性腺第 I、II 成熟期)而表现的各种早熟情况,会从根本上改变种群的大小、年龄结构和性结构,以及种群的增殖速度,在渔业强化时这一点不得不加以考虑。

所以,我们的资料指出,对多数种鱼类说来,当个体的重量增长大于长度增长的时候,也就是说,当亲鱼能保证卵母细胞进一步生长的时候(正在发育的性细胞出现营养物质的迅速积累过程和性细胞排出),性成熟即产卵开始可以到来。鱼的性成熟来临时间的变化,与前卵黄发生期(性腺第 I、II 成熟期)的延长或缩短有着密切的联系。对鱼的某些种类说来,生殖系统机能的开始,即繁殖的开始,可以在个体发育不同时期出现。所以,生长、发育和性成熟来临速度之间的关系具有很复杂的性质。不同种群的不同的性成熟来临速度,可从根本上影响一些种群的年龄和性结构以及其增殖速度(Кошелев, 1962, 1968, 1976)。

不同生态的鱼类配子发生的一般规律性

我们对鱼类性细胞发育规律性的研究,是以分析不同材料为依据的。我们具有早熟种类(鳊虎鱼、梅花鲈等)和晚熟种类(白鲑属、鲟科等鱼类);各种形态生态群种类(喜草性鱼类、喜石性鱼类、喜沙栖鱼类、产浮性卵鱼类和随遇性种类);不同产卵日期(春、夏、秋、冬)、不同产卵类型(一次产卵、分批产卵和连续产卵类型)以及不同繁殖节奏(一年、二年、三年或四年一个性周期)的种类。上述各种鱼类的生态学特征与性细胞发育的不同规律性有着密切的联系。例如,不同产卵类型取决于诸卵母细胞发育非同步性的不同程度:同步生长,属一次产卵类型;在卵黄发生期,诸卵母细胞生长的断续和连续的非同步性,属分批产卵类型。长期产卵时性细胞不断发育,属连续产卵类型。不同产卵类型(一次产卵、分批产卵和连续产卵)鱼类诸卵母细胞发育的特殊性,如图 2 所示。产卵时间,同样取决于性细胞发育的特征,即取决于配子发生的季节特性,其中包括诸卵母细胞营养质生长期的通过时间和期限,取决于排卵和排精的日期。如我们的观察表明,一些个体的繁殖节奏和这种节奏的可能变化,与一些性细胞的一些发育特点(诸卵母细胞和精子某些发育时相的非同步性和季节适应性的不同程度)紧密地相联系。在上述研究中,我们查明了性细胞发育的一些适应特征,分析了具有不同生态的许多种鱼类的配子发生的一些适应变化。因此,我们把已经查明的配子发生的一些特点,与性周期期间性腺各成熟期通过的一些规律性的研究、一些个体的个体发育和生理状况紧密地联系起来,并且所有这一切,都结合

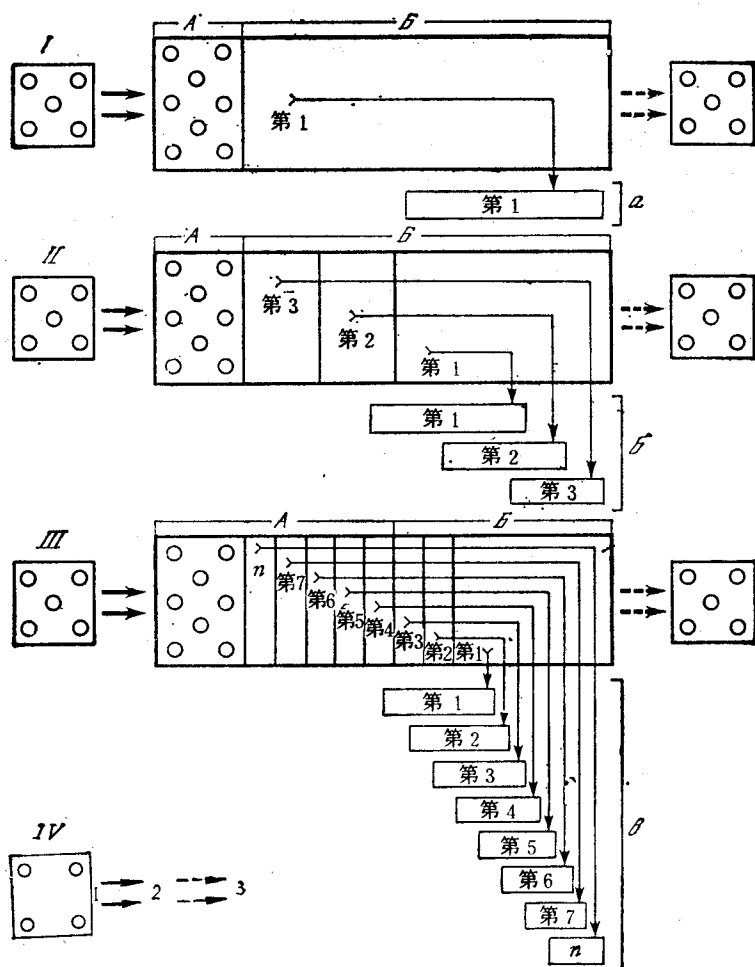


图2 一次(I)、分批(II)和连续(III)产卵类型鱼类诸卵母细胞发育的不同特征。
 1——原生质期诸卵母细胞(下一年的一个世代); 2——卵黄发生期诸卵母细胞的生长; 3——产卵后一些吸收过程; A——诸卵母细胞原生质生长期; B——诸卵母细胞营养质生长期; a——短时间产卵期——同步发育的卵母细胞的一次排卵; b——卵黄发生期诸卵母细胞非同步发育和断续排卵的长时间产卵期; B——诸性细胞连续产出的十分长久的产卵期; 某些批卵发育和产出的第1, 2, 3, ..., n特征。

着内陆水域许多种鱼类的不同生态类型和种群的栖息条件的分析。

观察表明,诸卵母细胞发育非同步性程度是变化的。在诸性细胞同步生长的某些种类那里(梭鲈、白鲑和其他种类),诸卵母细胞的生长出现某些不均等情况,但是这不会引起分批产卵,许多实际材料已证明,看来,这种不均等性与对诸卵母细胞生长的性质产生很大影响的亲鱼的不同生存条件有关(Беккер, 1957, 1958, 1959)。只有在不同水域中某些种鱼类(鳊、文鳊)那里才可以看到诸卵母细胞的生长具有不同的特性(均等的或不均等的生长)和不同的产卵类型(一次产卵类型或分批产卵类型)。在诸卵母细胞非同步生长的某些种鱼类(野鲤、梅花鲈和许多其他种类)那里,在不同水域中和具有不同水文状况的年分里,鱼卵分好几批发育和产出(Кошелев, 1957)。在近亲种类(鰕虎鱼科、鲈科、鲤科),可发现诸卵母细胞发育非同步性的不同程度和一种产卵类型,这表明某些种鱼类的

生物学和它们的繁殖与一些具体的生态条件有联系：在平水期，各生态因子有特定的复合体(通常，出现分批的或连续的产卵类型，产卵时间在春季或秋季)，为一次产卵类型。诸卵母细胞发育的各种不均等的程度，会使性腺某些成熟期的性质受到深刻的影响。在诸卵母细胞非同步和不断生长的多数种鱼类，根据卵巢中诸卵母细胞的综合取样，在卵巢中有混合期出现，而不象诸性细胞同步生长的种类那样，出现一个期。诸卵母细胞发育非同步性不同程度，会使鱼的繁殖节奏发生变化；与诸性细胞非同步发育的一些种类相比较，诸卵母细胞同步生长的种类的繁殖节奏变化，具有更加缓慢的性质。雄鱼的性细胞经常分某些批数产出，但是产卵期本身可能是短期的或是长期的。

我们的观察表明，虽然根据诸性细胞发育的非同步性程度把配子发生明显地分成与产卵特征、首先是与产卵期的持续时间有关的几个类型(对一次产卵类型说来，产卵期的持续时间通常比分批产卵的种类更短些)，但是这些种类为了实现同一适应，例如改变产卵期的期限，存在各种各样的方法。诸卵母细胞同步和非同步生长的各种雌鱼和有着长时间生殖期的雄鱼延长生殖期的各种可能方法，如图 3-A、B 所示。对同一种鱼，例如土

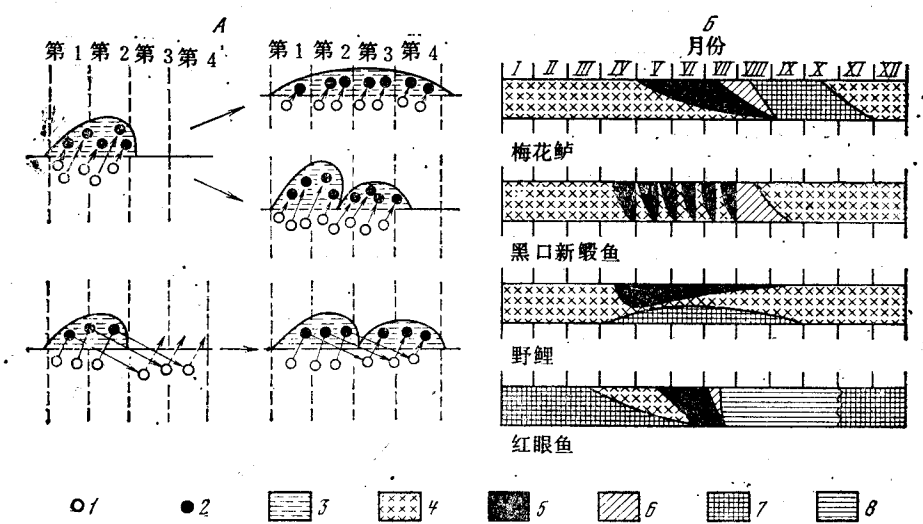


图 3 诸卵母细胞不同发育和不同产卵类型的雌鱼(A)和参加长时间产卵期的雄鱼(B)延长生殖期的各种方法。

1——具有第 IV 成熟期卵巢的雌鱼；2——具有第 V 成熟期卵巢的雌鱼；箭头——卵巢从第 IV 向第 V 成熟期过渡；3——产卵期的特征和持续时间(第 1, 2, 3, 4 星期)；4——精巢中存在成熟精子(第 IV 成熟期)；5——性产物呈流动状态(第 V 成熟期)；6——处于狩猎状态(第 VI 成熟期)；7——诸性细胞的所有发育，从精原细胞繁殖开始到精子形成开始，都属精子发生(第 II、III 成熟期)；8——精子发生第 I 期诸性细胞的存在，即精原细胞处在繁殖状态(精巢第 II 成熟期)中。

尔克斯坦鲃鱼说来，长时间的生殖期可以通过各种方法表现出来：大、小年龄组雌鱼非同时产卵，或它们的产卵批数不相同。

在每年一次性周期期间，性细胞发育的长期性和日历期限，同样存在着很大差异。譬如说，在春夏之交繁殖的许多种鱼类，卵母细胞中营养物质的积累过程快到冬季时就结束了，越冬时雌鱼性细胞的卵黄发生，处在最后几个时相上(狗鱼科、鲈科、鲤科等)。某些种类(红眼鱼、鲃、波罗的海鲱)紧张的卵黄发生过程，在春天，即繁殖期前不久进行。在秋冬之交产卵的鱼类(白鲑属和其他种类)，在诸卵母细胞中，营养物质的紧张积累过程是短时