

鱼类的性别分化

[苏] Г.М. 彼尔索夫著

农业出版社



9.4

Дифференцировка пола у рыб
Г. М. Персов
Издательство ленинградского университета
Ленинград 1975

鱼类的性别分化

〔苏〕Г.М.彼尔索夫著
卢浩泉 张天荫译
李善勋校

农业出版社出版（北京朝内大街130号）
新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 32 开本 4.375 印张 90 千字
1982 年 9 月第 1 版 1982 年 9 月北京第 1 次印刷
印数 1—4,500 册

统一书号 16144·2474 定价 0.47 元

译 者 的 话

Г.М.Персов 所著《鱼类的性别分化》一书着重阐明某些鱼类生殖腺早期发育和性别分化的过程和机制，对研究鱼类生育力问题及发展水产养殖等有一定参考价值。

本书专门描述了鱼类生殖腺的功能及早期发育的各个方面。完整地记录了原始性细胞迁移和集中的过程、生殖腺原基的解剖学与细胞学上的分化。有许多显微照相便于了解这些方面的情况。在试验分析配子发生时运用了小剂量照射，使作者得以解释调节有丝分裂周期进入成熟分裂周期的过程和讨论有关补充已定型性细胞贮存量的来源等问题。

本书在翻译过程中曾得到山东大学胚胎学研究室曲叔惠教授的多方指导和帮助，谨此表示感谢。

本书可供从事胚胎学、细胞学、鱼类学工作者及大专院校有关专业师生参考。

由于我们水平所限，错误在所难免，恳请读者指正。

一九八一年七月十五日

作 者 的 话

生物科学的最终目的是要控制动物和植物的数量——抑制一些物种，保护和逐渐扩大另一些物种的数量。这两件事情的关键就是要调节生物的生产力，同时也需要有很好的有关生殖系统发育的知识。

鱼类往往是很多研究工作的对象，在其繁殖方面已积累了大量的实际材料。大批的资料是研究配子和生殖腺发生已告完成阶段的。

本书目的为填补某些空白和描述性腺发育的早期阶段，即从原始性细胞到性别分化的完成。以单周期鱼类为实例，找到早期个体发育中性腺发育的特点与个体生育力形成过程的一些关系。与此相关的中心问题是性细胞的贮备量——贮备的形式、消耗和补充的问题。有了这种贮备，鱼类生殖系统的功能就有了可靠的保证。

本书主要是在实验材料的基础上写的，因此在讨论某些具体问题，有些地方叙述的方式几乎在描写具体的实验材料。经过多次修改后仍发现有些地方依然如故，因此我决定让它保留。这种格式对读者来说，可以更好地检查实验的逻辑性，并积极地和我们一起研究……。

目 录

译者的话

作者的话

前言 1

第一章 生殖腺发育的未分化时期 6

迁移期的原始性细胞 7

原始性细胞的集中与生殖腺形成的初期 17

原始性细胞进入有丝分裂 19

个体发生早期性细胞数量的变化 22

输卵管的形成 34

生殖腺中脂肪组织的出现 35

第二章 生殖腺的分化时期 37

解剖学上的分化特点 37

细胞学上的分化 41

分化的日期 54

性别的自然反转和雌雄同体 59

生殖腺分化的两种主要类型 69

第三章 生殖腺分化后第一阶段的发育 73

幼鱼过渡到海中生活的时期及其生殖腺发育的速度 73

降河洄游时幼鱼卵巢发育的程度 77

幼鱼的性比 84

第四章 配子发生早期个体生育力的形成 89

第五章 照射条件下配子的早期发生 97

性细胞数量 97

未分化期持续的时间	102
从有丝分裂周期进入成熟分裂周期	104
配子发生时内分泌调节的破坏	106
生殖腺结构与功能的恢复	111
结论	117
参考文献 (略)	
图版	120

前 言

性别的分化可以同时看作是遗传学、胚胎学和内分泌学的问题，但目前从这个角度还研究得不够，一般只是在实验胚胎学领域占有重要的位置。加强在这一方面的研究，就会引起研究性腺发育——生殖腺发生的早期（生殖嵴的形成、生殖腺的组成和分化）和配子发生（原始性细胞的特化以及它向生殖腺原基的迁移、性细胞的有丝分裂和随后的发育）发生新的兴趣。

查阅有关研究性别分化和分化以前时期的文献和有关这方面比较完整的资料，很清楚只限少数几种鱼类。现有的材料也只是研究分化过程中某些基本情况的一般特征。许多问题研究得较少，如原始性细胞的集中时期，有丝分裂开始时的状况，形成不同世代性原细胞的特点和雌鱼性原细胞向卵母细胞期的转化。然而，应该看到鱼类的种类很多，所属类群不同，生活条件范围宽广，生育力高，成熟卵粒大，在体外受精等特点，在研究配子发生早期和全面探讨性别分化过程方面，鱼类应是非常有意义和很方便的材料。

探讨性别的分化问题，继而探讨有关生育力形成，可以加深我们对有机体个体发育规律的认识。鱼类学中研究各种鱼的经济种群时总是特别注意研究性周期的季节性、产卵类型、生育力、产卵期和繁殖过程中其它一些方面的问题。而探索掌握这些过程的方法，则是关系到完整地研究鱼类繁殖

的内分泌学和性细胞成熟过程的问题*。

积累的大量实际资料，对分析鱼类种群的产卵特点具有重要意义。相反，作为形成和补充产卵群来源的群体中，其未成熟部分个体生殖腺发育方面的知识，我们知道得很有限。关于性成熟速度、性比的变化和生育力波动的这些情况是建立在研究个体发生的最后阶段，主要是在性成熟个体性腺功能方面的。

本书主要是研究鱼类，特别是软骨硬鳞鱼（Chondrostei）和硬骨鱼（Teleostei）的性别分化。主要对象是渔业上有重要意义的两个代表——鳇科（Acipenseridae）和鲑科（Salmonidae）。在选择这些研究对象时，同时注意到对研究对象的生活史的特点。

洄游鲑鱼类的生活史可以分为三个阶段：河流生活期、海洋生活期，再进入河流生活期。受精卵在第一阶段中发育，孵出仔鱼，形成鱼苗（生活到入海阶段）并开始降河洄游。对海洋生活阶段研究得不多，但确知鲑鱼在这一个体发生阶段生长迅速并达到鱼体定型。同样，正是在海洋中鲑类达到性成熟的配子发生各阶段。这一阶段一直到溯河洄游时结束，在这期间，冬季与春季性腺有不同的成熟度。到第三阶

* 原来的渔业总局渔业基础实验室，后改为生物发育动态教研室，最后为列宁格勒大学鱼类及水生生物学教研室的同事们在发展这两个方向上起着很大的作用。这些研究机构在三十年的时间内（1937—1967）都是由Н. Л. 格尔别利斯基（Н. Л. Гербильский）教授领导的。这些研究工作的基本成果刊载在下列刊物中：Метод гипофизарных инъекций и его роль в воспроизводстве рыбных запасов изд-во Ленингр. ун-та, 1941. 114с; Труды лаборатории основ рыбоводства. Л., «Главрыбвод». Т. I, 1947. 260с.; Т. II, 1949, 275с.; Учен. зап. Ленингр. ун-та, 1957, №228, сер. биол. наук, вып. 44. 191с.; Учен. зап. Ленингр. ун-та, 1962, №311, сер. Биол. наук, вып. 48. 228с.

段洄游，鲑类就完成了配子发生而进入繁殖阶段。

有些单周期品种，在产卵后就死去，这些鱼类在上述三个阶段中的每一阶段都只经历一次。另一些多周期种的个体（Дрягин, 1949 а, 1967）则能多次产卵，对它们来说第一阶段只有一次。因此，洄游鲑鱼幼鱼在河流生活期性腺发育过程只供一次产卵，而另一类则要供多次产卵。此外，单周期产卵的鱼（如太平洋鲑）一次产卵的性周期很长，而另一些种类的性周期是短暂的，因为其性成熟早和多次产卵最终结果是物种数量大（Бирман, 1953）。

鲑类按著名的马纳斯德 尔斯基（Монастырский）分类系统（1953）应属于第三种产卵种群，即剩余未成熟群的数量远远超过新补充的数量。换言之，鲑类种群的性未成熟群在数量上占多数，而性成熟的数量不一定很大，但性成熟的时间可以拉得很长。

详细研究卵母细胞和精子发育阶段的工作用借助激素作用的方法获得了成熟的性细胞（Houssay, 1931; Cardosa, 1934; Гербильский и Кашенко, 1937; Гербильский, 1938 б, в）。这种方法对鲑类特别有效（Гербильский, 1938 а, г, д, 1941, 1947 а, б, 1949, 1951, 1957а, б, 1967; Вотиннов, 1939, 1947, 1948, 1963; Казанский, 1939, 1952, 1954а, б, 1956а, б, 1960, 1962; Персов, 1939, 1947а, б, 1949, 1950, 1957, 1963в, Кичко, 1940, 1941; Труссов В.З., 1941, 1958, 1961, 1963, 1964, 1967а, б; Баранников, 1949а, б, 1950, 1954, 1955, 1957; Труссов К.З., 1949; Чернышев 1949, 1954; Вернидуб, 1951а, 1957; Фалеева, 1953, 1965, 1966а, б, 1967; Детлаф и Гинзбург, 1954; Буцкая и Сакун, 1955; Manea, Mi-

hai, 1957; Свирский, 1967а, б, в, г; Мапеа, 1969, Гинзбург и Детлаф, 1969)。

从下面的例子可以看出：有关鲟类和其它鱼类性腺和性细胞发育的最早阶段方面的材料还非常有限。在一篇有价值的论文《鄂毕鲟人工繁殖的生物学基础》(Вошинов, 1963) 一文的 41—42 页中，作者描述了 4—7 龄的雌鲟生殖腺的发育，并指出：“在切片中常常能观察到直接和上皮细胞相近的不大而圆形密集的核，有时这些核（胞体一般难以区分）可直接在上皮细胞中见到。这些细胞据我们的看法，就是原始性细胞……”。鲟类在四龄前就开始了解剖学与细胞学上的性别分化，在此之前，生殖腺形成的持续期已完成（生殖腺的发生）。本书将说明鲟类原始性细胞在这一时期之前就出现，只存在几个月。

在另一篇专门论述小体鲟（Стерлядь）生殖腺成熟期的文章中，作者（Лукин, 1941）从“卵巢和精巢形成狭长透明带”时，即从“0”期开始描述（原文 374 页）。现今其他一些资料中在分析鱼类性周期时，并未研究性别的分化。配子发生这一阶段的许多现象，如未分化期的长短、性原细胞进入到性母细胞状态的时间和性化作用的条件，对了解性周期的特点是具有很大的意义。在文献中指出的延缓北半球鲤鱼（Кузьмин, 1957）生殖腺向性原细胞（卵原细胞与精原细胞）期发育的可能性，可以期望对性成熟晚的鲟鱼实现改变这一阶段的时间的可能性是很大的。

细鳞大麻哈鱼（Горгуша）与泥鳅所出现的性别分化的特点可以作为自然的与实验性的性反转问题加以讨论，生殖腺分化的各种类型是与鱼类雌雄同体的分类原则有关的问题。

对讨论生殖腺发育和早期配子发生规律有重要补充的材料是在分析电离辐射影响这些过程时得到的。其中特别是关于性原细胞发育的性化作用方向的问题。大家知道，苏联最早研究用电离辐射来影响鱼类的生殖系统已有 40 年的历史（Самохвалова，1935, 1938）。近些年来，由于需要的增长，对各种动物使用类似的实际研究已经相当广泛。当然，在分析放射治疗和性腺功能代偿时研究配子发生早期小剂量放射作用还没有放在应有的位置上。更少注意比较研究脊椎动物由于照射后生殖腺的代偿作用与照射时生殖腺的原始状况有关，并与性细胞发生的来源问题有联系，即性细胞的贮存量及其补充的问题。

分析性细胞贮存量状况和它们补充机制与研究性原细胞从有丝分裂周期过渡到成熟分裂周期有密切联系。出现第一批卵母细胞就标志着生殖腺细胞学分化过程已经完成。在很多种鱼类的雌鱼个体发生中这种性原细胞过渡到卵母细胞正是个体生育力的基础奠定之时，也是激素因子在配子发生过程中更起到一定作用的时候。

因此，下列各点是研究配子发生早期的基础：

1. 详细地描述性细胞在未分化阶段的状况和向有丝分裂周期过渡的时间；
2. 例如鱼类单周期种雌性个体生育力形成过程的探讨；
3. 研究电离辐射的影响，这种手段已成为了解性腺和性细胞发育规律的补充途径。

第一章 生殖腺发育的未分化时期

在阐明实际材料之前，应该先讲一下一些术语的定义。在胚胎中所见到的原始性细胞（Первые половые клетки），有一些学者称之为“胚胎的性细胞”（Де Робертис等 1962, 1967）；而另一些学者并没有给它以专门的术语，简单称之为“性细胞”（Nussbaum, 1880; Moore, 1937）。但是，许多学者，其中包括那些研究鲑鱼配子发生早期阶段的人都不把它们称之为胚胎的性细胞，而称为“原始性细胞”（Аникиев, 1923; Robertson, 1953; Mahon 和 Hoar, 1956; Ashby, 1957），强调这样的名称以区别于发育较晚阶段的性细胞，同时也不预定性细胞的以后世代就是来源于胚胎的性细胞。

较少采纳 Де Робертис等（1962, 1967）学者给来自胚胎的一些细胞而起名“配子母细胞”（гоноциты）这个术语。同样，这几位学者对起源于配子母细胞的精原细胞和卵原细胞命名为“原始生殖细胞”（Первичные гониальные клетки）这个术语也很少被接受。

本文使用“原始性细胞”的术语是指在胚胎和仔鱼时，直到生殖腺奠定过程以及在性细胞开始有丝分裂时所出现的性细胞。由于原始性细胞有丝分裂形成较小的细胞，本书称为“性原细胞”（гония）。几次有丝分裂之后形成了不同阶段的性原细胞（初级、次级……等），直接地发生为性母细胞（мейоцит）之前的最后阶段的性原细胞就是卵原细胞或精

原细胞。

在生殖腺未分化期间，生殖腺的奠定和形成都与器官的结构和性细胞本身的变化有关。但是，在难以估计性原细胞将来发育是卵原细胞还是精原细胞之前，我们要利用已知的形态学指标。在这期间，同样没有发现卵巢或是精巢方面解剖学上分化的特征 (Jungersen, 1889; Stromsten, 1931; Натали и Натали, 1947; Кузьмин, 1957; Персов, 1962)。在所谓未分化时期在生殖腺原基中发生原始性细胞的特化、迁移和集中，这点往后还要说明。随后，鲟鱼和鲑鱼的原始性细胞的细胞核形态发生了一系列变化，这种变化表明有丝分裂还没有进行。

迁移期的原始性细胞

在鱼类胚胎发育的早期，原始性细胞在前肾管（吴尔夫氏管）附近很易找到。当吴尔夫氏管已经形成，或还仅仅是一个轮廓时，原始性细胞正是在该范围内逐渐集中。鲑鱼的原始性细胞应在胚胎的后端先找到。根据我们的资料，最早发现波罗的海鲑鱼*的原始性细胞是在受精后第二十六天（118度日），而在大西洋鲑鱼（семга）为受精后第六十一天（70度日）**。

根据文献资料，鲑鱼胚胎的原始性细胞是在受精后31天首先发现，于侧板的脏壁中胚层和体壁中胚层中曾找到一些

* 关于鱼类原始性细胞的起源和迁移的报道见 А. Ф. Турдаков (1969) 的文章。

** 大西洋鲑鱼卵在较晚时期获得，所以在乌勃斯基养殖场（穆尔曼斯克州）比波罗的海鲑鱼在纳尔夫斯基养殖场（列宁格勒州）孵化温度为低。

带有透明细胞质的大细胞,其大小从 10.4—10.8 微米 (Böhi, 1903—1904)。可惜 Böhi 没有指出是在什么温度下进行孵化,所以难以将这些资料与以后的资料相对照。但是,根据其引证的插图(横切面)能判断胚胎已经形成了前肾管和肠。这些情况与我们工作中所证明的相似。

在太平洋鲑类中最早是在细鳞大麻哈鱼中发现原始性细胞,如同大西洋鲑鱼一样,这些细胞位于形成前肾管的区域内。如果根据 Г.И.Фроленко(1959) 的资料,在第九天的胚胎已经找到原始性细胞,此时胚胎通常已包到卵黄囊的 3/4,胚胎的头部和躯干正在形成。大麻哈鱼在胚孔闭合时期可明显地看到一些巨大的细胞,根据 Mahon 和 Hoar (1956) 的推测,它们可能是原始性细胞。

这样,根据文献资料和本文的资料,在开始形成前肾管之前找出原始性细胞,显然需要特殊的方法,利用普通的组织学研究方法是难以发现原始性细胞的。所找到的原始性细胞的同一性方面常常有不同的意见。在 *micrometrus aggregatus* 的胚胎发生相当早的时期已找到原始性细胞。但 Eigenmann (1891) 还不能确信,因此他仅假定地认为原始性细胞在卵裂时期,即在第五次分裂时,胚层开始形成之前出现。近年来,曾报道原始性细胞特殊地含有肝糖的资料 (Clawson 和 Domm, 1963; Фалин 1968; Семенова-Тян-Шанская, 1969)。已证明原始性细胞碱性磷酸酶呈阳性反应 (Mintz, 1959; Chiquoine, 1954; Chiquoine 和 Retenber, 1957); 根据另一些材料原始性细胞的碱性磷酸酶反应 (Asayama, 1965) 如同肝糖反应 (Asayama, 1963) 一样系非特异性的。

原始性细胞首先以其巨大的体积被识别,例如大口黑鲈

(*micropterus salmoides salmoides*) 的原始性细胞超过成血细胞 (гемацитобласт) 2.6 倍 (Johnston, 1951)。原始性细胞的体积变幅很大: 赤鳍 (*Fundulus heteroclitus*) 为 9—12.8 微米 (Richards 和 Thompson, 1921), 网纹虹鱼 (*Lebistes reticulatus*) 为 13—19 微米 (Dildine, 1936), 大西洋鲑鱼为 10.4—20.8 微米 (Böhi, 1903—1904)。根据 Johnston (1951) 的资料, 不同动物的原始性细胞变化从 10—22 微米, 除了它的大小以外, 原始性细胞具有核与细胞质界限分明的特点: 着色良好的核以及相反着色很淡的大量的细胞质。由于这点, 与体细胞来比较, 原始性细胞的核质比例可从细胞质就明显地反映出来。大多数学者都赞同这一观点 (Böhi 1903—1904; Dildine, 1936; Johnston, 1951; Grire, 1965; Димчева-Грозданова, 1968)。除此以外, 鱼类原始性细胞还有某些特征, 例如, 细胞中含有卵黄小块。

本文的重要意义是提供比较性腺发育速度的方法。在文献中 (Деглаф 和 Гинзбург, 1954; Детлаф Т. А. 和 Деглаф А. А., 1960; Деглаф 和 Зубова, 1962; Деглаф 等 1965) 根据胚胎发生过程中利用不同大小个体, 提出发育速度的比较方法。在恒温条件下, 采用“在卵裂同步时期胚胎一次卵裂的时间”作为单位 (Детлаф 等, 1965)。但是, 对于许多鱼类保证恒温并非象鲟鱼那样简单。在这方面鲑鱼类是一个不方便的材料, 因为它们的胚胎发育可延长到 5—6 个月 (大西洋鲑鱼), 并在相当低温的水平中开始其发育 (太平洋鲑鱼)。因此, 研究采用另一些方案。这种鲑鱼的胚胎发生 (孵化条件是一般的, 即在适宜的范围内) 是以所经历的时间的实际数为单位, 当生殖腺发育自某个阶段开始之时 (例

如性别的分化),这就可使估计时间作为相对指标成为可能。很清楚,这种共同测量方法,比文献中所介绍的方法完善性差。因为,这样不允许依靠温度来预测该种动物胚胎发生的速度,但此法能够反映出在具体的情况下性腺发育的速度,因此不同的动物也可予以比较。

确定在生殖腺不同发育阶段所含性细胞的数量是估计生殖腺状况的一种重要因素。计算可通过组织切片来进行。巨大的性细胞能重复的出现,因为它们的体积超过了切片厚度的好几倍,所以在计算性细胞核的绝对数时应以充分估计,即性细胞核直径平均数大于切片的厚度,所以性细胞数应缩减好几倍。例如,卵母细胞核直径的平均数为70微米,而切片厚度平均7微米,因此,在观察切片时,每一卵母细胞的核在视野中不少于十次。所以计算性细胞核数目缩小10倍,即在这种情况下性细胞实际数仅为计算数目的0.1。根据测量约100个核来确定直径的平均数。这种测量的精确度是由测量大批性细胞核切片来决定的。这种计算方法是接近于文献中所记载的(Pfuhl, 1930; Marrable, 1962)。

不同学者所看到的鱼类原始性细胞的数目差距很大(表1),这可用在形成原始性细胞的特点时,正是原始性细胞开始有丝分裂的时期论点来解释。因之,无论哪位学者所发现的性细胞数均取决于其观察的时刻。有趣的是在鱼类、两栖类和陆栖动物之间原始性细胞数目大致是相同的。两栖类原始性细胞数为5—23个(Blackler, 1958);爬行类为40—50, 28, 60—100(相应是Pastels, 1953; Kotani, 1957; Dufaur 和 Huberte, 1965);鸟类原始性细胞在一些资料中记载为73—109(Kohno, 1925),而另一些资料为20—75(Fargeix, 1966);曾发现人胚原始性细胞为109(Witschi,

表 1 无颌类和鱼类原始性细胞在有絲分裂前和有絲分裂开始时的数目

种	类	研究 个数	原 始 性 细 胞 数	资 料 来 源
圆口纲 Cyclostomata				
普氏七鳃鳗	Lampetra planeri	3	32	Beard(1902)
普氏七鳃鳗	Lampetra planeri	48	10—94	Hardisty 和 Cosh (1966)
魏氏里海七鳃鳗	Entosphenus welderi	1	36	Okkelberg(1921)
河七鳃鳗	Lampetra fluviatilis	12	7—49	Hardisty 和 Cosh(1966)
海七鳃鳗	Petromyzon marinus	6	27—69	Hardisty 和 Cosh(1966)
板鳃纲 Elasmobranchii				
猫鲨	Scyllium canicula	8	95—127	Beald(1902)
黑口锯尾鲨	Pristiurus melanostomus	13	100—153	Beald(1902)
普通刺鲨	Acanthias vulgaris		64	Beald(1902)
软骨硬鳞总目 Chondrostei				
小体鲟	Acipenser ruthenus		30—74	Башмаков(1917)
小体鲟	Acipenser ruthenus		30—45	Ostroumoff(1908)
小体鲟	Acipenser ruthenus	3	25—74	Перцов(1959)
俄罗斯鲟	A. güldenstädti	6	32—80	Перцов(未发表)
库林斯克鲟	A. güldenstädti persicus Borodin	8	13—45	Перцов(未发表)
西伯利亚鲟	A. baeri Brand (勒拿河)	3	7—33	Перцов(未发表)
西伯利亚鲟	A. baeri Brand (鄂毕河)	2	2—24	Перцов(未发表)
西伯利亚鲟	A. baeri Brand (贝加尔湖)	9	5—50	Перцов(未发表)
闪光鲟	A. Stellatus	3	23—27	Maschkowzeff(1934)
全骨总目 Holostei				
弓鳍鱼	Amia calva	20	33—107	Allen(1911)