

长江、珠江水系鲢、鳙的性成熟 速度及其遗传分析*

李思发 王瑞霞

(上海水产大学)

提 要 在上海与广东两地的池塘中,对4种不同繁育群体鲢、鳙,即长江天然繁殖鲢、鳙,长江流域人工繁殖鲢、鳙,珠江天然繁殖鲢、鳙,以及珠江流域人工繁殖鲢、鳙,从二龄(1⁺)起至四龄,逐年观察不同群体在各龄期的性腺发育状况及催产结果,发现在广东培育的比在上海培育的早一年成熟,这与天然环境里珠江鲢、鳙比长江鲢、鳙早成熟一年一致;而在同一饲养环境里,长江天然繁殖鲢、鳙与珠江天然繁殖鲢、鳙同时成熟,长江人工繁殖鲢、鳙与珠江人工繁殖鲢、鳙同时成熟,表明环境因子在不同繁育群体的性腺发育速度上起决定作用。人工繁殖鲢、鳙同天然繁殖鲢、鳙同时成熟则表明在无近交情况下,人工繁殖不会导致早熟。据推算,鲢发育成熟约需20000度日的总热量,鳙发育成熟约需28000度日的总热量。

关键词 长江,珠江,鲢,鳙,性成熟,遗传

业已查明,在天然环境里,长江鲢、鳙的生长速度稍快于珠江的鲢、鳙⁽¹⁾;在同一饲养环境里,长江的鲢、鳙比珠江的鲢、鳙生长快5—10%,这种显著差异在相当程度上是遗传因子决定的^[3,4,6]。

至于鲢、鳙的性成熟年龄,众所周知,在长江、珠江的天然环境里,鲢的性成熟年龄分别为3(性成熟最低龄,下同)~4年(性成熟一般年龄,下同)和2~3年;鳙分别为4~5年和3~4年,亦即鲢、鳙在珠江比在长江一般要早熟一年。造成这种差异的原因是环境因子,还是遗传因子呢?或许还是环境-遗传互作?同时,我们也想知道人工繁殖鲢、鳙同天然繁殖鲢、鳙在性成熟年龄上存在哪些差异。

为此,把4种不同繁育群体的鲢、鳙,即长江天然繁殖的(以下简称长江野),长江流域人工繁殖的(以下简称长江家),珠江天然繁殖的(以下简称珠江野),以及珠江流域人工繁殖(以下简称珠江家)的鲢、鳙,从鱼苗阶段起,在上海与广东两地的池塘中一道培育,从二龄(1⁺)起,逐年观察不同群体在各龄期的性腺发育状况。对鲢一直观察至催产孵化。现将结果报道如下。

* 本研究是国际科学基金会(International Foundation for Science)部分资助项目 A/507 的部分成果。研究中,得到了上海市南汇县水产养殖场、川沙县孙桥水产大队、嘉定县望新鱼苗场及广东省淡水良种二场的大力支持。赵品如、彭昌迪及叶猗龙等同志参加了部分工作;并有林长红、史建平、过贤平、尹海富及肖国华等同学参加部分工作,特此致谢。

收稿年月:1989年8月;1990年4月修改。

(1) 见周碧云等,长江、珠江、黑龙江鲢、鳙、草鱼种群的生长特性与年龄结构。见李思发等,长江、珠江、黑龙江鲢、鳙、草鱼种质资源研究。上海科学技术出版社(出版中)。

材料与方 法

1. 试验鱼来源 试验鱼的来源,其鱼苗的采集地点及时间如表1所示。

表1 试验鱼来源、鱼苗采集地点及时间

Table 1 Source of experimental fish, location and date of fry collection

鱼 别	种 群	长 江	珠 江
鲢	天然繁殖种群	长江汉阳江段 (1982年5月)	珠江肇庆江段 (1982年5月)
	人工繁殖种群	上海望新鱼苗场 (1982年5月)	浙江菱湖浙江省淡水水产研究所 (1982年5月)
鳊	天然繁殖种群	长江汉阳江段 (1984年5月)	珠江肇庆江段 (1984年5月)
	人工繁殖种群	上海望新鱼苗场 (1984年5月)	广东顺德淡水良种二场 (1984年4月)

2. 培育方法 1982年,4个种群鲢鱼苗先分别在上 海市南汇县养殖场苗种池中培育至12cm左右,每个种群的鱼各剪去一只偶鳍作为标志,再把4个种群鱼一起在精养成鱼池中培育。二龄起,分别在上 海市川沙县孙桥水产大队、嘉定县望新鱼苗场及广东省淡水良种二场亲鱼池中对这4个种群鱼进行同池多重 的培育。1984年,4个种群鳊鱼苗在上 海市南汇县养殖场、广东省淡水良种二场的苗种池中分 别培育,在12cm时剪鳍标志后,把它们混养于精养池中培育。三龄起,上海的转至川沙县孙桥水产大 队和上 海水产大学试验场亲鱼池,广东的则留原场亲鱼池培育。

3. 性腺采样与标本处理 自13月龄起,逐龄在上 海与广东两地对4个种群鲢、鳊取材,先测量鱼 的体长与体重,再从性腺全长的1/3处(近肛门端)切取性腺组织块,固定于 Bouin 氏液中,石蜡常规连 续切片,厚度5~6 μ m。苏木精与伊红染色。显微镜下观察并用光学测微尺测量性细胞大小。万能显微

表2 鲢、鳊4种群性腺样本(单位:尾)

Table 2 Samples of sexual gland for four populations of silver carp and bighead (unit: tail)

采样时间 (年、月)	采样地点	鱼别	年龄 (月)	长江野		珠江野		长江家		珠江家		小 计	
				♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
1983.8	上 海	鲢	18	16	10	23	7	22	5	14	16	75	98
1984.11	上 海		28	11	10	11	8	10	7	5	15	37	40
1984.12	广 东		29	5	6	6	5	6	5	6	5	23	21
1985.12	广 东		41	1	1	1		1	1	1		4	2
1986.3	上 海		44	2			1		2	1	2	1	6
小 计				86	28	42	21	42	20	29	39	149	108
1985.11	上 海	鳊	17	6	12	5	14	12	9	10	9	33	44
1985.12	广 东		18	6	6	6	6			6	6	18	16
1987.4	上 海		36	6	1	5	1	2	4	2	3	15	9
1987.4	广 东		36				2	1	2		3	1	7
小 计					18	19	16	21	15	5	18	21	67

镜下摄影。样本大小如表 2 所示。鲢共 257 尾，鳙共 143 尾。由于众所周知的原因，越趋高龄，解剖鱼越少。卵细胞的大小是在连续切片上，于一个视野中，找 10 个最大卵母细胞分别测量直径，取其均值。

4. 精、卵细胞的时相和精、卵巢的分期

(1) 卵细胞和卵巢分期 根据我国家鱼卵子各发育期(增殖期、生长期与成熟期)的细胞形态学特点,把鲢、鳙卵细胞的发生和成熟过程划分为 5 个时相。随着年龄的增长,卵巢中各时相卵母细胞的数量与体积不断变化。我们根据 Mehen^[7] 和我国学者的分期方法,以卵巢各发育阶段中最晚时相卵母细胞的数量和体积(在切片中的面积超过 50%,或居最高比例的卵母细胞的时相)为判据,把卵巢划分为 6 个时期。

(2) 精细胞与精巢分期 鲢、鳙的精子发生与成熟程序同其它硬骨鱼类相似。根据各发育阶段的性细胞随年龄增长而发生的数量上的、细胞形态学上的变化,以及精巢的组织学结构,可把精巢划分为 5 个时相。

结 果

1. 同龄 4 个种群鲢、鳙性腺发育速度的比较

(1) 鲢 分别饲养于上海与广东。同一环境里的 4 个种群鲢的性腺发育情况如图 1 和图 2 所示。4 个种群鲢的性腺发育基本上是同步的。到繁殖时期,它们的性腺均发育到 V 期,皆能进行人工繁殖。

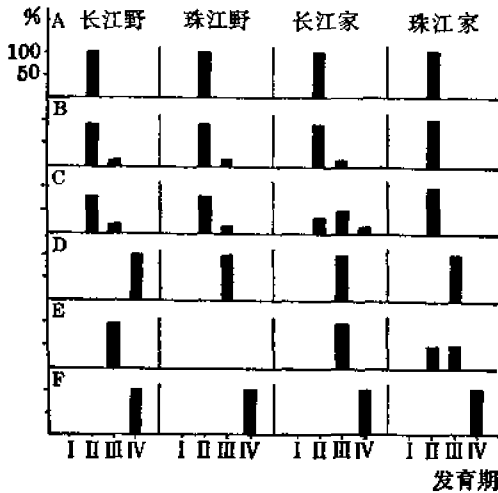


图 1 4 个种群鲢的卵巢发育

Fig. 1 Development of ovary of silver carp from four populations

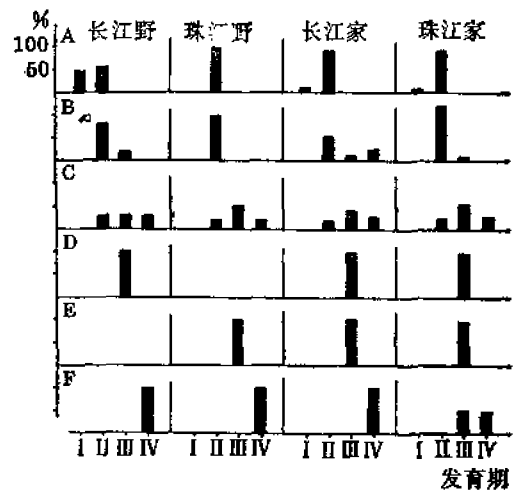


图 2 4 个种群鲢的精巢发育

Fig. 2 Development of testes of silver carp from four populations

A. 上海, 18 月龄
C. 广东, 29 月龄
E. 上海, 44 月龄

B. 上海, 28 月龄
D. 广东, 41 月龄
F. 上海, 47 月龄

(2) 鳙 分别饲养于上海与广东同一培育环境里的 4 个种群鳙的性腺发育情况如图 3 和图 4 所示。在上海,无论在二龄,还是三龄,4 个种群的性腺均处于 I 期;而同龄的长江野、珠江野及珠江家鳙(长江家鳙缺)在广东均发育至 I—II 期,也基本一致。在广东, 3

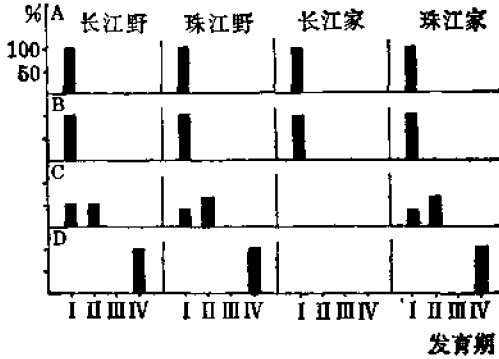


图3 4个种群鲢的卵巢发育
Fig. 3 Development of ovary of bighead from four populations

A. 上海,17月龄 B. 上海,29月龄
C. 广东,18月龄 D. 广东,36月龄

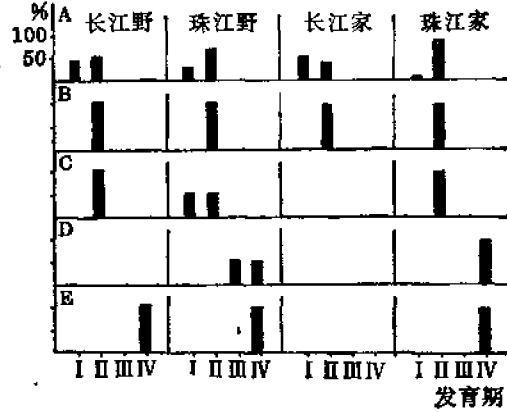


图4 4个种群鲢的精巢发育
Fig. 4 Development of testes of bighead from four populations

A. 上海,17月龄 B. 上海,36月龄 C. 广东,18月龄
D. 广东,24月龄 E. 广东,86月龄

个种群鲢于1985年底分成两批分别在亲鱼池和商品鱼池中培育。凡在亲鱼池中培育的,至1987年4月,虽仅36月龄,性腺都已发育至IV期,并用于人工繁殖生产;而在商品鱼池里培育的,性腺仅发育至III期。

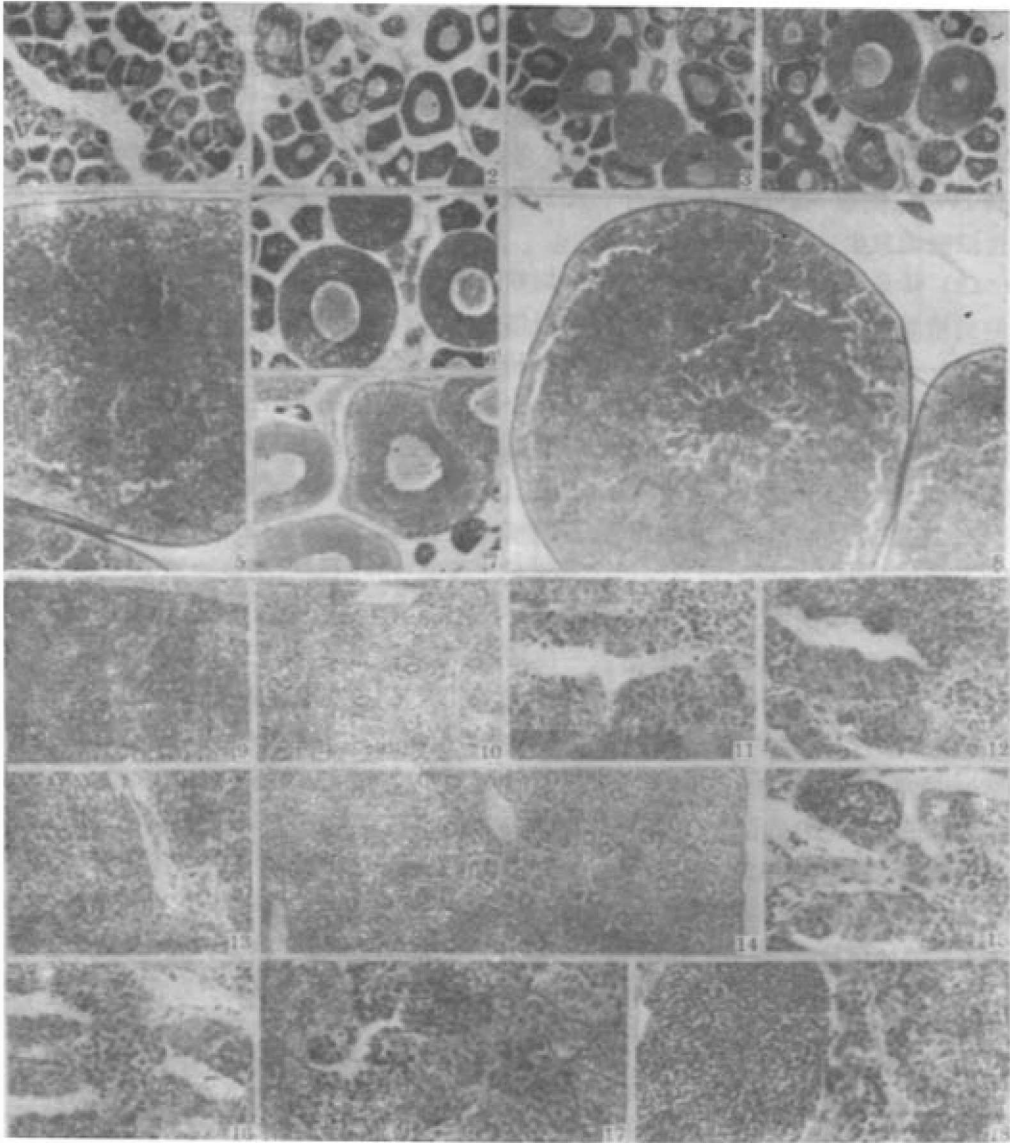
以上结果证明,在同一环境中培育的不同种群的鲢、鳙的性腺发育速度是基本一致的,并于同一龄期成熟,而在不同环境里培育的性腺发育则不一致。

2. 4个种群鲢、鳙在两地水域中性腺发育的细胞学与组织学的观察比较及与年龄的关系

(1) 卵巢发育 逐龄观察在上海和广东两地同一水域中饲养的4个种群鲢的卵巢切片,可以看到,在13个月龄的卵巢中,以卵原细胞和从卵原细胞向初级卵母细胞过渡的时相性细胞为主体,仅有少量的具单层滤泡的II时相初级卵母细胞,故卵巢均处于I期末或II期初(图版—1)。

在上海饲养的28月龄鲢的卵巢切片中,4个种群鱼的卵巢发育速度稍有差异。长江野鲢和长江家鲢的卵巢产卵板中诸性细胞以原生质生长、单层滤泡的II时相初级卵母细胞为主,卵巢发育到II期的中期(图版—2);而珠江家鲢和珠江野鲢的卵巢中诸卵母细胞的大多数已发育至II时相末的卵黄发生前期,故卵巢已发育至II期末(图版—3)。44个月龄的卵巢切片显示,4个种群的卵巢发育速度基本上是同步的,卵巢中诸初级卵母细胞已进入生长迅速的卵黄发生期,皮层中出现少量皮层颗粒(皮质泡)和卵黄颗粒,卵巢已达III期初(图版—4)。到繁殖季节,4龄的4个种群鲢卵巢中的初级卵母细胞的核外空间充满了卵黄颗粒,卵巢均达IV期(图版—5),并顺利地进行了人工繁殖。由此可知,鲢的紧张的卵巢发生过程是在春天繁殖期前不久进行的。

在广东同一水域中饲养的4个种群鲢的卵巢的逐年切片揭示,在29月龄的卵巢中,诸性细胞的发育速度基本上是同步的,大都进入了卵黄发生前期—II时相末,并有少量的



图版说明

The plate illustration

1. 上海。4个种群鲢13个月龄的卵巢切片, 示卵巢均发育至I期末($\times 67$) 2. 上海。28个月龄长江野与长江家鲢的卵巢切片, 示卵巢均发育至II期中($\times 67$) 3. 上海。28个月龄珠江家与珠江野鲢的卵巢切片, 示卵巢发育至II期末($\times 67$) 4. 上海。4种群鲢44个月龄的卵巢切片, 示卵巢均发育至III期初($\times 67$) 5. 上海。4种群鲢47个月龄的卵巢切片, 示卵巢均发育至IV期($\times 67$) 6. 广东。4种群鲢29个月龄的卵巢切片, 示卵巢发育均达III期初($\times 67$) 7. 广东。4种群鲢41个月龄的卵巢切片, 示卵巢发育均达III期中($\times 67$) 8. 广东。4种群鲢4周龄的卵巢切片, 示卵巢发育均达IV期($\times 67$) 9. 上海。4种群鲢13个月龄的精巢切片, 示精巢发育均达II期初($\times 335$) 10. 上海。4种群鲢28—29个月龄的精巢切片, 示精巢发育均达III期初($\times 335$) 11. 上海。长江家鲢28—29个月龄的精巢切片, 示精巢发育已达IV期初($\times 335$) 12. 上海。3种群(缺长江野)鲢44个月龄的精巢切片, 示精巢发育均达III期末($\times 335$) 13. 上海。4种群鲢47个月龄时的精巢切片, 示精巢发育均达V期($\times 335$) 14. 广东。4种群鲢29个月龄时的精巢切片, 示精巢发育达III期初($\times 335$) 15. 广东。29个月龄的长江家鲢和珠江野鲢的精巢切片, 示精巢发育已达IV期初($\times 335$) 16. 广东。长江野鲢41个月龄的精巢切片, 示精巢发育已达IV期初($\times 335$) 17. 广东。4种群鲢41个月龄的精巢切片, 示精巢发育均达III期末($\times 335$) 18. 广东。44种群鲢47个月龄的精巢切片, 示精巢发育均达V期($\times 335$)

卵母细胞进入营养质生长期—III时相初期,在其皮层中出现少量皮质泡和卵黄颗粒,故卵巢均发育到III期初(图版—6)。在长江家鲢、长江野鲢、珠江家鲢及珠江野鲢的41月龄的卵巢切片中可以看到,诸性细胞的发育也是同步的,均以III时相中期的初级卵母细胞占优势,卵巢处于III期中(图版—7)。到繁殖季节,4周龄时,4个种群鲢的卵巢均发育到IV期(图版—8),顺利地进行了人工繁殖。由此可知,广东水域中4个种群鲢的各种性细胞的发生也是同步的。

(2) 精巢发育 在上海同一水域中饲养的4个种群雄鲢的精巢逐年切片显示,在13月龄的精巢中,精细管腔尚未形成,但精原细胞开始成束排列,精巢发育到II期(图版—9)。在28—29月龄的精巢中,可见4个种群精巢发育虽稍有差异,但大多数是同步的;精细管的管腔出现,管内仅有精原细胞,仍处于增殖期,精巢处于III期初(图版—10);仅个别鱼,如长江家鲢精巢的精细管中出现由初级精母细胞、次级精母细胞及精子细胞组成的精小囊,并在极少的精细管中可见到精子,故此精巢已发育到III期末IV期初(图版—11)。在44月龄的精巢切片中可见三个种群(缺长江野鲢标本)的精巢发育是同步的,在精巢的精细管中均看到由精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞及精子细胞组成的小囊,但精细管腔中尚未出现精子,故精巢处于III期末(图版—12)。至5月份4周龄时,4个种群的精巢均发育到V期(图版—13),并顺利地进行了人工繁殖。

在广东同一水域中饲养的雄鲢的逐龄精巢切片显示,29月龄的精巢已发育到III期初(图版—14)。同时,在长江家鲢与珠江野鲢中有少数精巢已达IV期初(图版—15)。41月龄的精巢切片中,除长江野鲢少数个体的精巢中可见到少量成熟精子、精巢已发育到IV期初(图版—16)外,4个种群的大多数个体的精巢均未出现成熟精子,且是同步地发育到III期末(图版—17)。但至4月份繁殖季节,精巢均发育到V期(图版—18),并顺利地进行了人工繁殖。

3. 同龄卵巢中,最老一代的卵母细胞直径的比较

4个种群鲢的各龄期卵巢中最老一代的初级卵母细胞的直径大小如表3所示。

表3 4个种群鲢各龄期卵巢中最老一代卵母细胞的平均直径(μm)
Table 3 Diameter of oldest oocytes in ovaries of silver carp from four populations during different ages (μm)

月龄	地点	长江野鲢	珠江野鲢	长江家鲢	珠江家鲢	差异显著性
15	上海	109.83	111.94	117.41	124.07	<0.05
28	上海	142.38	149.91	154.90	129.40	<0.05
29	广东	209.80	236.60	230.50	206.50	<0.05
41	广东	348.00	410.40	339.20	333.60	} 数据不足 作F'测验
44	上海	369.60	/	258.40	290.40	

结果表明,在同一环境中饲养的鲢,不同年龄鱼的卵径大小与其所属种群之间并无显著关系。

4个种群鲢的结果如表4。同鲢的情况相似,无论是在上海还是广东,不同种群鲢的卵母细胞的大小未见有显著差异。

表4 4种群鳙各龄期卵巢中最老一代卵母细胞的平均直径(μm)
 Table 4 Diameter of oldest oocytes in ovaries of bighead
 from four populations during different ages (μm)

年龄(月)	地点	长江野鳙	珠江野鳙	长江家鳙	珠江家鳙	差异显著性
17	上海	59.00	57.15	73.13	68.50	<0.05
47	上海	119.70	134.00	125.75	119.10	<0.05
18	广东	100.25	92.50	/	103.13	<0.05
47	广东	/	/	127.14	/	/

讨 论

1. 在自然环境里, 鲢的性成熟年龄, 在长江一般为4龄, 最小为3龄^[1], 在珠江一般为3龄, 最小为2龄^[5]; 鳙的性成熟年龄, 在长江一般为5龄, 最小为4龄^[4], 在珠江一般为4龄, 最小为3龄^[6]。总之, 珠江水系的鲢、鳙要比长江水系的鲢、鳙早熟一年, 要比黑龙江水系的鲢^[2]早熟二年。

本研究结果表明, 当把来自不同水系的鲢、鳙种群鱼一道放在同一池塘环境里培育时, 上述种群在不同天然水域里性成熟年龄上的显著差异不复存在, 它们都在同年同月成熟, 都能顺利地进行人工繁殖; 而在不同池塘环境里培育时, 即使属于同一种群, 池塘间生长和性腺发育上的差别就很大。如在广东, 同是1984年5月出生的4个种群鳙, 1985年12月体重达1—1.5公斤, 性腺为Ⅱ期。此后, 部分鱼移入亲鱼池“吃小灶”, 至1987年4月体重达4.5公斤, 性腺发育成熟, 并参加了人工繁殖; 而继续留在成鱼池“吃大灶”的鳙, 至1987年4月体重仅1.5公斤左右, 性腺仍停留在Ⅱ期。饲养在上海的鱼亦发生过类似现象。至于同一种群的鱼分别在南、北两地培育时, 在生长速度相似情况下, 在广东的鱼的性腺发育则快于在上海培育的。

以上结果充分证明, 决定鲢、鳙这两个物种性成熟年龄的决定性因子既有物种自身的遗传因素, 又有环境因素。遗传因素表现为鲢、鳙之间性成熟年龄的差异, 更表现为这两种鱼同鲤、鲫等其它鱼的差异。环境因素表现为鲢、鳙在长江流域要比在珠江流域晚一年, 但当把长江种群鱼放在珠江流域培育时, 则又与珠江种群一齐早熟; 而把珠江种群鱼放在长江流域培育时, 则又与长江种群一起晚熟。由此可以认为, 在性成熟年龄上, 鲢、鳙的不同种群间并无明显的遗传性差异, 起决定性作用的是环境因子。

2. 钟麟等^[5]曾正确地指出, “家鱼的成熟年龄与水温(总热量)的关系非常密切”, 并估算不同地区的鲢的性成熟大致需要18000—20000度日。

我们进一步测算的结果(见表5)表明, 在正常生长情况下, 在上海和广东两地鲢、鳙达到性成熟所需要的热量基本上是一致的。鲢约需20000度日, 鳙约需26000度日。上海生长期的总热量要比广东将近少2000度日, 这就是鲢、鳙在上海比在广东晚熟一年的主要原因。但当在同地区同池塘里培育时, 鲢、鳙鱼的不同种群都同时成熟。这说明, 不同种群在性成熟的热量需求上并无明显的遗传差异。

3. 本试验未检出人工繁殖鲢、鳙和天然繁殖鲢、鳙在性成熟速度和年龄上有何显著

差异。应当指出,本试验所用人工繁殖鲢是两水系野生鲢家养后的第一代(长江人工繁殖鲢)或第二代(珠江人工繁殖鲢),人工繁殖鳙鱼则都是野生鳙家养后的第一代。可以认为,这些人工繁殖鱼并无近亲交配问题。因此,虽为人工繁殖鱼,但它们的性成熟年龄同天然繁殖鱼并无显著差异是可以成立的,至于在有近亲交配的情况下,结果可能就不一样了。目前生产上反映的人工繁殖后代的“早熟”现象,一般是指亲鱼的个体过小而言,并不在意其年龄。这种现象可能是少数地方在人工繁殖中逆向选择(即下意识地选择易于捕捉的、便于上手操作的小型个体)所致。此外,还应当指出的是,即使在鲢、鳙的天然种群中,也有少数性成熟较早的个体。所以,对于生产中人工繁殖的后代有无“早熟”问题尚待专门研究。

表5 鲢、鳙性成熟年龄与总热量的关系

Table 5 Relationship between maturity age and total heat in silver carp and bighead

项 目	鱼 别	广 东	上 海
生长期(月数)		11(广州)	7.5
生长期平均水温(℃)		23(梧州)	26
		25(广州)	
年平均气温(℃)		21.8(广州)	15.5
生长期总热量(度日)		7650	5780
性成熟年龄(年)	鲢	2~3	3~4
	鳙	3~4	4~5
性成熟需热量(度日)	鲢	15300~22950	17840~23120
	鳙	22950~30600	23120~28900
性成熟平均需热量(度日)	鲢	19125	20230
	鳙	26775	23010

注:表中的生长期气温在10℃以上;生长期总热量的温度按水温计算。

4. 通过本研究及有关生长性能的研究,我们认识到,由于鲢、鳙不同种群的性成熟速度基本上决定于环境因子,其遗传选育的成功概率可能相当之小;而不同种群间生长速度上的差异受遗传因子的影响较大^[8,4],其遗传选育的成功概率可能大些。

参 考 文 献

- [1] 中国科学院水生生物研究所, 1976. 长江鱼类, 142—149. 科学出版社(京)。
- [2] 任慕莲, 1981. 黑龙江鱼类, 134—138. 黑龙江人民出版社(哈尔滨)。
- [3] 李思发等, 1984. 长江水系鲢鱼和珠江水系鲢鱼的生长差异. 水产学报, 8(3): 211—218.
- [4] ——, 1989. 不同种群鳙鱼的生长差异. 水生生物学报, 13(4): 319—325.
- [5] 钟麟等, 1965. 家鱼的生物学和人工繁殖, 17—30. 科学出版社(京)。
- [6] Li Sifa *et al.*, 1987. Growth performance of different populations of silver carp and bighead. In Klaus Tiews (ed.), *Selection, Hybridization, and Genetic Engineering in Aquaculture*, 1: 244—256. Schriften der Bundesforschungsanstalt für Fischerei
- [7] Мефен, В. А., 1939. К вопросу о годовом цикле размножения икры карповых рыб. Изв. АН. СССР, Сер. Биол., 3: 389—420.

MATURITY SPEED AND GENETIC ANALYSIS OF SILVER CARP AND BIGHEAD FROM CHANGJIANG AND ZHUJIANG RIVER SYSTEMS*

Li Sifa and Wang Ruixia

(*Shanghai Fisheries University*)

ABSTRACT The experiments were carried out in ponds of Shanghai and Guangdong province. The gonad development and inducing results of silver carp and bighead were observed annually from age 1⁺ to 4 on 4 populations, of which two of them were the natural populations from Changjiang and Zhujiang Rivers, the other two populations were from hatcheries of Changjiang and Zhujiang river systems. The fish raised in Guangdong matured one year earlier than those raised in Shanghai, it is coincident with the fish from the original rivers. In the same cultivated environment the two natural populations and two hatchery populations all matured in the same month and were successful in induced spawning. The results indicate that the environmental factors play an essential role in gonadal maturation of silver carp and bighead, while the artificial reproduction does not cause the earlier maturity under non-inbreeding condition. It is estimated that the demand of total heat for maturity of silver carp is about 20,000 degree-days and for bighead is about 26,000 degree-days.

KEYWORDS Changjiang River, Zhujiang River, silver carp, bighead, maturity, genetic

*This is one of the reports of research programme partly supported by the "International Foundation for Science" grant No. A/507.