



综述

## 我国鱼类生殖生理学研究概况\*

施 璩 芳

(中国科学院武汉文献情报中心, 武汉 430071)

**提要** 我国从50年代开始,根据渔业生产的需要,成功地进行了几种家鱼的人工繁殖试验。同时,也开展了鱼类生殖生理学的基础研究,使工作不断深入和提高。本文综述了我国40年来一系列有关鱼类生殖生理学的研究概况。

**关键词** 鱼类 生殖生理学

我国鱼类生殖生理学研究是根据渔业生产的需要发展起来的。50年代初期,由于我国淡水养鱼业迅速地发展,江河所供给的4种家鱼鱼苗已远远地不能满足需要,为此开展了家鱼人工繁殖技术的研究,终于在1958—1960年间取得了成绩,使4种家鱼能在池塘中产卵孵化成苗<sup>[1,4,16]</sup>。1961年以后,人工繁殖的鱼苗已在各地大批量地生产。目前,鱼类人工繁殖技术已成为渔业生产中一项不可缺少的部分。

在开展鱼类人工繁殖工作中,深感只有逐步弄清鱼类生殖生理的机理,才能取得更好的效果。因此,60年代以后,许多学者在繁殖基础理论上,也进行了性腺发育规律、生殖系统的内分泌控制,以及生殖内分泌系统的结构变化和生理机制等方面的研究。因此,我国的鱼类生殖生理学研究是在理论和实践相互结合中发展的。

### 一、诱导鱼类产卵技术研究的进展

鱼类性腺发育、成熟、排卵的机理,是通过下丘脑—脑垂体—性腺这个轴互相调节进行的。应用这种机理,可以从轴的不同水平来诱导成熟排卵。

#### 1. 用脑垂体促性腺激素(GtH)诱导产卵

我国在50—60年代,主要用新鲜或经丙酮干燥制成粉末的同类或异类鱼的脑垂体及垂体的抽提物作为催产剂<sup>[1,4,16]</sup>。这是第一代的催产技术,方法简便,效果很好,可用生物测定法测其效能,如保存妥善可在10年内有效。这方法至今还在沿用。

当大量生产性试验开展后,由于鱼类脑垂体的数量远远不能满足需要,于是人们提出用哺乳类的GtH,特别是从孕妇尿中提取的人的胚盘绒毛膜促性腺激素(HCG)来代替

\* 本文曾在中国鱼类学会1989年年会上宣读。

接受日期:1991年3月2日。

1) 中国科学院水生生物研究所,1960,青、草、鲢、鳙繁殖问题的研究。第一集,下卷:1—81。

鱼类脑垂体<sup>[4]</sup>。HCG 对鲢、鳙鱼催产效果显著,可单独使用,但在草、青鱼中则仍需与少量鱼类脑垂体相配合才能生效。HCG 用起来也很方便,可以储藏相当时间,效能比较易于标准化,不用杀大批鱼,成本低廉,因此已广泛地应用。

GtH 是脑垂体或胚盘来源的糖蛋白激素,它的机能是刺激性腺的性细胞发育和产生性激素。鱼类有两种 GtH:一种含糖的 GtH 可促使卵的成熟排卵;另一种含低糖可加速卵母细胞摄入卵黄,并促进卵黄形成。因此,GtH 是一种有效的催产剂。但是,由于 GtH 的分子结构比较复杂,合成 GtH 的试验尚不能取得效果。

## 2. 用下丘脑的调节作用诱导成熟排卵

下丘脑分泌物分子结构较小,可以用人工合成方法生产。它不受种的特异性限制,可更广泛地应用。这是 70 年代所用的第二代催产技术。

(1) 用促黄体激素释放激素 (LHRH) 及其类似物 (LHRH-A) 诱导产卵 我国从 1973—1974 年就开始用 LHRH 于鱼类催产试验<sup>[5]</sup>。结果使 5 种主要养殖鱼产卵。同时,也进行了粗和纯 LHRH 对比、单独应用 LHRH 和与鱼类脑垂体提取物或 HCG 相结合使用对比、一次和多次注射对比、体腔和肌肉以及颅腔注射对比等一系列试验。

用 LHRH 诱导鱼类排卵获得成功以后,接着便合成了 LHRH 和它的一种 9 肽类似物,即把第 6 位的甘氨酸改为 D 型丙氨酸,去掉第 10 位的甘氨酸加上乙酰胺 (LHRH-A-DAIa<sup>6</sup>)。首次用这种类似物诱导 4 种家鱼产卵<sup>[22]</sup>。用 LHRH-A-DAIa<sup>6</sup> 注射的促进作用,相当于 LHRH 的 50 倍<sup>[7]</sup>。

曾用对比试验分析 LHRH-A 产生高效的原因:给银大麻哈鱼注射 1.0 或 0.2mg/kg LHRH,血浆 GtH 水平高峰在 1.5—3h,到 24h 就很快下降到注射前最低水平;但如注射 200 或 20 $\mu$ g/kg LHRH-A,血浆 GtH 的增加可坚持 96h<sup>[7]</sup>。这时,卵母细胞进入成熟分裂,与排卵相关的血浆 17 $\alpha$ 20 $\beta$ -双羟孕酮的浓度也明显地增加。

目前,在硬骨鱼中用 LHRH-A 诱导排卵,已在渔业生产上广泛应用。但是,这项工作需要进一步改进和提高,有许多问题值得注意,如在注射药物时,它本身的生理状况、性腺发育状况以及环境的影响等等。更重要的是,要进一步研究找出最有效的类似物。如果合成的类似物是建立在与我国养殖鱼类接近的硬骨鱼(如鲤科鱼)的 LHRH 结构基础上,其效应一定比现在所用的基于哺乳类 LHRH 结构的更好。

(2) 抑制促性腺释放-抑制因子 (GRIF) 诱导产卵 鱼类下丘脑中有 GRIF。这是鱼类催产机制的另一方面。多巴胺可减少血浆 GtH 浓度的增加;因此,认为 GRIF 可能就是多巴胺。如注射多巴胺给经 LHRH-A 处理的鱼,可阻止因注射 LHRH-A 而引起血浆中 GtH 的增加;但如注射 pimozide、儿茶酚胺排除剂 reserpine (RES) 等,可减弱或消除 GRIF 对 GtH 分泌的抑制作用,从而增强 LHRH-A 促进 GtH 的分泌效能,以达到引起卵的成熟分裂和排卵的目的。因此,单独注射抗 GRIF 剂或将之与 LHRH-A 相结合注射,可以更有效地诱导鱼类成熟排卵。现已研制成高效鱼类催产合剂 (RES + LHRH-A),将之应用于青、草、鲢、鳙及鳊、鲤、鲮、胡子鲶、泥鳅、金鱼等鱼类的人工繁殖,均有效,并认为“合剂”优于 LHRH-A 和 HCG 等催产剂,具有鱼垂体的同等功效<sup>[8]</sup>。

## 3. 抑制垂体促乳素诱导半咸水鱼产卵

脑垂体促乳素 (PRL) 是支配淡水鱼类调节渗透压的重要激素。半咸水养殖鱼类(如鲢、鳊鱼)在淡水中其 PRL 具有高水平, 它抑制 GnRH 的释放, 从而抑制 GtH 的释放, 使鱼在淡水中不育。现通过外源神经介质儿茶酚乙胺抑制 PRL 分泌, 从而释放 GtH, 促使性腺发育成熟排卵<sup>[9]</sup>。这是诱导半咸水鱼类性腺发育成熟的新途径<sup>[6,9]</sup>。

#### 4. 应用性类固醇激素诱导产卵

曾进行过孕酮对单尾金鱼性腺发育成熟及排卵影响的试验, 表明孕酮与鲤垂体一样, 能促使成熟的亲鱼产卵, 但效果不如垂体; 特别必须在内源垂体激素存在的情况下, 孕酮才能起诱导产卵作用(王祖熊等, 1965)。近年来赵维信等(1985)也曾发现大西洋鲑卵巢中剥落下来的完整成熟卵泡, 在 GtH 刺激下, 可连续地释放  $17\alpha20\beta$ -双羟孕酮, 此时胚泡破裂达到最后成熟, 从而证明  $17\alpha20\beta$ -双羟孕酮是一种高效催熟剂, 特别在离体培育中有效。这为鱼类卵巢离体排卵提供了新的方法。

## 二、鱼类生殖生理学基础研究进展

在开展鱼类人工繁殖技术试验的过程中, 进行了一系列的生殖生理学基础的研究。有以下几方面。

### 1. 鱼类性腺发育的研究

50 年代以来, 我国学者对各种鱼类的性腺发育及其周年变化进行了组织生理学研究, 并作细胞学、细胞化学的描述<sup>[3-5,15,21]</sup>; 又开展了亚微结构的研究<sup>[1]</sup>。

卵巢的发育一般按 Meÿen 的意见(1939)分为 6 期, 而卵母细胞则分为 6 个时相。

第 1 时相 这是第一次成熟分裂前期, 在此时期未产生 DNA 复制, 成熟分裂停于此期。

第 2 时相 这是原生质的生长时期。核内染色体逐渐解散成零碎的丝状条<sup>[1]</sup>。卵母细胞含有蛋白质、核酸及少量糖类, 并见有明显的嗜银颗粒互相联结成线状或网状, 其中还有分散的线粒体小颗粒<sup>[15]</sup>; 随着卵核增大, 核仁不断增加, 形成胚泡。核仁的亚微结构为均质的细致颗粒组成<sup>[1]</sup>, 含核糖核蛋白; 并在核仁内可见少量 DNA 丝状物质<sup>[15]</sup>。在许多鱼类如香鱼<sup>[21]</sup>、革胡子鲶<sup>[1]</sup>及泥鳅(余先觉等, 1964)中, 可看到核仁物质 RNA 通过核膜排到细胞质中<sup>[21]</sup>。这种 RNA 在进入细胞质途中被加工形成含多(聚)腺苷酸的 RNA, 即所谓的“母体信息”(mRNA)。以电镜观察, 核仁排出物在细胞核外立即聚集成团, 其中一些与若干个线粒体结合后, 向卵母细胞边缘移动<sup>[1]</sup>。

在这时相, 细胞核旁的卵黄核是核糖核蛋白的复合体<sup>[15]</sup>。超微研究表明, 卵黄核的核糖核蛋白粒子, 伴有线粒体、高尔基体、内质网及多泡体等细胞器<sup>[1]</sup>。因此, 它与细胞器的产生和分布有密切关系。

第 2 时相之末, 卵黄核解散, 碎散成许多小团, 分布于卵母细胞周边。这标志着卵内营养物质积累的开始<sup>[15]</sup>。此时正值滤泡膜由一层增为两层, 卵母细胞膜向外伸出许多突起, 指向滤泡细胞。膜内侧可见许多微胞饮小泡, 这是放射膜形成的开始<sup>[1]</sup>。

1) 赵志勇, 1985, 革胡子鲶 (*Clarias leather*) 卵泡发育的细胞学研究, 华南师范大学硕士研究生毕业论文。

大多数硬骨鱼的初级卵母细胞从第 1 时相到第 2 时相生长中,增长 4—5 倍<sup>[5,15,21]</sup>。这种增长主要由于细胞质中细胞器的产生和 RNA 与蛋白质的积累。如与大生长期营养质增长相比,其增长速度是较小的。

**第 3 时相** 液泡出现在卵母细胞周边,逐渐向内增加,其层数和大小随鱼而异,含有粘蛋白及酸性和中性粘多糖类<sup>[15]</sup>。此时细胞质由蛋白质、中性粘多糖及较多量的 RNA 组成。线粒体颗粒开始分散在细胞质皮质部分,成为一个环,逐步形成小的圆形卵黄粒<sup>[15]</sup>。在革胡子鲶的卵母细胞进入生长期后,线粒体结构变为松弛,活动旺盛,在外周区密集形成“屏障”。以后,大量的线粒体呈现囊泡化现象,并含有较大的颗粒“中间颗粒”,它们互相融合形成卵黄颗粒。因此认为,线粒体具有将外源物质加工成中间颗粒的功能<sup>1)</sup>。

**第 4 时相** 卵母细胞不但体积增大,重量也有增长。在 GtH 作用下,不断积累卵黄,使细胞质中充满含蛋白质和脂肪的卵黄粒。此时期的卵黄物质主要由肝脏合成其前身卵黄蛋白原,通过血液供给卵母细胞,为外源卵黄。

革胡子鲶的第 4 时相卵母细胞,膜外的微绒毛与滤泡细胞膜的突起互相穿插<sup>1)</sup>,加强了两者之间的物质和信息交换。同时,电镜观察表明,外源的营养(卵黄)物质在运送到卵母细胞之前,首先在内层滤泡细胞中合成卵黄的半成品,然后通过卵母细胞的微胞饮作用吸收到卵母细胞中,加工成卵黄粒<sup>1)</sup>。

鲢、草鱼的第 4 时相卵母细胞中卵黄粒为长斜方形小板<sup>[15]</sup>;在革胡子鲶卵母细胞中,含有被膜和无被膜结构的两种卵黄颗粒;根据电镜观察认为卵黄的被膜并非生物膜结构,而是更细致的卵黄成分在卵黄颗粒外围排列而成<sup>1)</sup>。在这时,皮质小泡随着卵黄的增多而被挤到卵膜内边缘<sup>[5,15]</sup>。

**第 5 时相** 此时成熟卵逐渐形成。在开始时,细胞核移向动物极的一端,以后核膜破裂,其核物质分散在细胞质内,卵母细胞继续进行成熟分裂(减数分裂)。细胞质中卵黄球由斜方形变为圆球形,球内已形成胶状物,互相融合(施琼芳等,1965),并因水合作用而增大透明。鲢鱼第 5 时相成熟卵中 DNA 和磷蛋白磷以及总磷量,均明显减少(郑斯涌等,1963),这可能由于在排卵中的能量消耗所致。

此时精孔处的滤泡膜上辐射出许多皱纹。嵌塞在精孔上的精孔细胞一般只有一个<sup>1)</sup>,<sup>[15]</sup>,而香鱼的精孔细胞是 10,20 个不等的卵圆形细胞,组成一圆锥形合胞体<sup>[21]</sup>。革胡子鲶的精孔细胞中发现有极丰富的微丝和粗糙内质网,并有绒状物质小泡分布在粗糙内质网周围。这些结构可能与分泌“受精素”类物质有关<sup>1)</sup>。因为精孔细胞在排卵时随滤泡细胞一起离开卵子。假如精孔细胞在精孔漏斗处解体,有可能释出“受精素”类物质,将精子汇聚到精孔周围,并刺激精子增强活动性,当受精时精子聚集在精孔处,并且明显地较远离精孔的活跃(王瑞霞,1982)。

当卵子成熟而排出时,滤泡膜和卵母细胞膜互相穿插的微绒毛和突起从卵膜上缩回,以便于卵子脱落。革胡子鲶的滤泡中有发达的微丝和粗糙内质网<sup>1)</sup>。这种结构有助于滤泡在排卵时进行收缩。

1) 同本文 327 页脚注“1)”。

被挤到卵母细胞皮质处的皮质小泡在卵子成熟后受精时破裂, 其中的胶质物将被排到质膜与卵膜之间, 使卵膜举起(余先觉等, 1963)。

**第 6 时相** 当成熟卵巢排出成熟卵后, 未排出的第 4, 5 时相卵母细胞要逐步退化吸收, 进入第 6 时相。其实, 退化卵在全年每个季度的卵巢中都会出现, 但其高潮是在产卵后的秋冬季<sup>[13]</sup>。在退化过程中, 滤泡上皮异常发达和活跃, 表现为滤泡细胞层数增多而且肥大; 然后卵母细胞破坏, 出现桔红色物质, 形成一堆不规则的结构。在普通鲢鱼中, 曾被详细描述为三个阶段(何大仁等, 1981): 滤泡上皮细胞活性提高, 细胞和细胞核体积增大, 细胞质内出现液泡并增强分泌作用; 分泌物可促使卵母细胞的分解; 滤泡细胞直接吞噬卵黄颗粒。

在研究性腺发育的基础上, 对家鱼产卵类型进行探讨, 并提出不同意见。有人认为, 草、鲢、鳙鱼为一次产卵类型; 而其他人则认为, 是多次产卵类型。这可能与它的饲养条件和环境因素有关(刘筠等, 1978; 黄文浩等, 1978; 中山大学生物系动物教研室等, 1978)。

## 2. 与性腺相关的内分泌器官变化的研究

1958 年, 1959 年间, 已开展了对几种养殖鱼类的生殖内分泌器官的组织生理学研究<sup>[5, 14]</sup>, 特别是下丘脑—脑垂体—性腺轴间的相互调节。

(1) 脑垂体 50—60 年代, 初步观察了草、鲢鱼脑垂体的结构<sup>[5, 14]</sup>, 表明脑垂体是由垂体神经部及腺体部组成的。腺体部包括前叶、间叶及过渡叶。腺体间叶嗜碱性细胞与性腺发育密切相关, 即成熟鱼嗜碱性细胞在间叶的比例由未成熟时的 20—30% 增大到 60—70%。具有大型和小型两种细胞, 积存较多分泌物, 含嗜碱和嗜酸性两种分泌颗粒。产卵时有明显的分泌活动, 形成大小空泡。在鲢鱼中, 当分泌物排出后, 细胞解体, 形成大空腔, 核消失, 无细胞间界限<sup>[14]</sup>。

此外, 曾探讨了鲤鱼脑垂体周年变化与性腺发育的关系(俞豪祥等, 1965)。同时, 还应用蟾蜍离体卵巢排卵方法研究了鲤鱼脑垂体 GtH 含量年周期变化, 认为 2, 3 月鲤脑垂体中 GtH 含量最高, 10 月最低<sup>[20]</sup>。这结果与以后用放射免疫法测鲤垂体中 GtH 周年变化的结果相符合<sup>[11]</sup>。

以后, 为使海水或半咸水中产卵的鱼能在淡水中繁殖, 曾研究河鳗、梭鱼的脑垂体结构。河鳗垂体间叶嗜碱性细胞随催熟过程而变化, 并产生分泌 GtH 的活动; 而未经催熟的河鳗则变化不大。这是外源 GtH 起到调动其自身垂体发生的作用(厦门水产学院等, 1974)。梭鱼在淡水或低盐度(小于 0.2%)水中, 垂体前叶(占腺体部 44.5%)比在海水中(占腺体 27.62%)增大 61.3%; 催乳素分泌细胞活动增强, 细胞饱满肥大, 近似圆形, 规则整齐, 颗粒电子密度高而稠密; 垂体间叶体积却较海水梭鱼缩小 45.8%, GtH 分泌受抑制。而海水梭鱼垂体前叶催乳素分泌细胞则明显萎缩、解体, 内质网断裂、分泌颗粒减少, 与用药物抑制催乳素所出现的情况相似<sup>[6, 9]</sup>。曾用组织化学方法看到梭鱼间叶具有两种类型的 GtH 分泌细胞(王良臣等, 1982)。但在电镜观察只见一种, 而细胞质内却有大小不同的分泌颗粒; 粗糙内质网呈囊状或空腔状, 边缘有电子密度高的核糖体<sup>[1]</sup>。

对黄鲢垂体间叶嗜碱性细胞的研究表明, GtH 分泌细胞只有一种, 但有大小两种分泌颗粒, 在产卵时小颗粒消失<sup>[2]</sup>。

(2) 下丘脑 在 50—60 年代, 也曾对与鱼类生殖相关的下丘脑, 进行过一些研

究<sup>[5]</sup>。在鲢、草、青、鳊、鲫等鱼的丘脑下部的腹面,区分出下叶、乳头体、灰白结节、血管窦和垂体柄断面等部分,特别是对下丘脑侧核、视前核神经分泌细胞的形态和周年变化进行了初步研究。其变化可分为恢复期、充满期、排空期及衰退期。这种变化与垂体间叶嗜碱性细胞分泌周期及性腺发育周期是相吻合的(陈厦山等,1965)。

(3) 甲状腺 与鱼类人工繁殖研究的同时,开展了对鱼类甲状腺的研究<sup>[5]</sup>。认为,甲状腺分泌机能的变化是以甲状腺滤泡上皮细胞的厚度、滤泡腔中的胶质及边缘空泡状况来判断的。甲状腺滤泡在冬季呈沉积状态,产卵期间动用大量甲状腺素,有强烈变化。以后,通过对降河洄游的松江鲈甲状腺周年变化的观察,发现它与一般淡水鱼明显不同。它经历着机能低下、旺盛、亢进和减退4个阶段。特别在它降河洄游中,鱼体和性腺迅速增长,代谢显著增高,导致甲状腺机能亢进,因为它需要从水体中获得更多无机碘作为制作甲状腺素的原料,以适应鱼体生理活动的需要。这就阐明了降河洄游鱼类繁殖必需要经历海水阶段的特点(邵炳绪,1978)。

### 3. GtH 和性类固醇激素变化的研究

近年来,由于应用了放射免疫法,可以准确地测出激素水平微量的变化,因此而开展了一系列生殖内分泌问题的研究,正在逐步弄清各种与生殖有关的激素变化规律,特别是下丘脑—脑垂体—性腺轴的调节机制。

曾测出鲤、鲢、草鱼产卵季节 GtH 在脑垂体中含量和血清中浓度的日周期变化。其结果是,鲤鱼血清中 GtH 的浓度始终保持高水平(峰值在 20—40ng/ml, 峰谷在 5—15 ng/ml); 草、鲢鱼每只垂体 GtH 的含量约为鲤的 2.5 倍,但血清中 GtH 浓度的峰值仅 2—8ng/ml, 峰谷为 0.1—1ng/ml。说明草、鲢鱼垂体释放 GtH 比鲤鱼少。这种差别反映了在池塘中鲤能自产,而草、鲢不能自产的原因<sup>[23]</sup>。但如用 LHRH-A 催产后,草、鲢鱼血液中 GtH 的含量比产卵前增加 30—40 倍<sup>[17]</sup>。同样,对团头鲂催产后,血清中 GtH 的含量增高到产卵前的 17 倍,而未产卵鱼血清中 GtH 的含量仅为产卵鱼产前的 3,5 倍<sup>[18]</sup>。这证明只有促使垂体将大量贮积的 GtH 释放使血液中 GtH 浓度达到“排卵阈值”,才能促使鱼类排卵<sup>[11,18]</sup>。

同时,对血清中类固醇激素,特别是对  $17\beta$ -雌二醇 ( $17\beta$ -E<sub>2</sub>)和  $17\alpha$ 20 $\beta$ -双羟孕酮( $17\alpha$ 20 $\beta$ P)与性腺发育的关系,也进行了测定和研究。在团头鲂的卵巢发育中,血清中  $17\beta$ -E<sub>2</sub> 的含量和成熟系数同步逐步上升至第 IV 期;血清中  $17\beta$ -E<sub>2</sub> 含量形成一个高峰 ( $2\ 004.11 \pm 1\ 136.31$  Pg/ml), 此时卵母细胞中卵黄迅速积累。第 IV 期以后,血清中的  $17\beta$ -E<sub>2</sub> 含量下降,产前为 ( $1\ 219.29 \pm 420.51$ )—( $1\ 392.17 \pm 399.09$ ) Pg/ml; 产后迅速降到 ( $324.28 \pm 228.00$ )—( $346.71 \pm 129.51$ ) Pg/ml。因此,  $17\beta$ -E<sub>2</sub> 的周期性变化与卵母细胞的卵黄形成和积累密切相关<sup>[18]</sup>。鲤鱼血清中  $17\beta$ -E<sub>2</sub> 的含量的变化在 2,4 月较高,这也正值卵黄迅速形成时期,但 GtH 却处于低限水平; 5—8 月在产卵季节,  $17\beta$ -E<sub>2</sub> 含量下降到低水平,而 GtH 上升。这说明高水平的雌激素对垂体分泌 GtH 有负反馈作用<sup>[19]</sup>。

曾对虹鳟排卵前后血清中  $17\beta$ -E<sub>2</sub>、睾酮和  $17\alpha$ 20 $\beta$ P 的含量进行测定,结果为,  $17\beta$ -E<sub>2</sub> 含量从排卵前 15 天的 18.1ng/ml 急剧下降到排卵前 3—6 天的 2ng/ml, 至排卵时仅为 0.9ng/ml。睾酮在雌虹鳟血清中从排卵前 9 天的峰值 143.9ng/ml 缓慢下降,到排卵时为 24.3ng/ml。  $17\alpha$ 20 $\beta$ P 含量在排卵前 15 天低得无法检测, 至排卵前 9—3 天上升

达到峰值 350ng/ml<sup>[10]</sup>。同样,在诱导鲢鱼排卵时,17 $\alpha$ 20 $\beta$ P 浓度也达到峰值<sup>[12]</sup>。因此,证实了 17 $\alpha$ 20 $\beta$ P 是一种诱发卵母细胞成熟的类固醇激素。

应用离体培育法,以大麻哈鱼的 GtH 诱发大西洋鲑卵黄发生期的离体卵巢滤泡产生性类固醇激素的研究结果表明, GtH 能刺激离体卵巢滤泡合成孕酮、17 $\alpha$ -羟孕酮、17 $\alpha$ 20 $\beta$ P、雄烯二酮、睾酮和雌二醇,并证实这些性类固醇激素起源于卵巢滤泡。低浓度的 GtH 可使卵巢中产生的雄激素被芳香化成雌二醇,雌二醇刺激肝脏合成卵黄蛋白原,从而促进卵黄发生。而高浓度的 GtH 有抑制雌二醇合成的作用,并转向形成大量 17 $\alpha$ 20 $\beta$ P 和雄激素,从而使卵母细胞向最终成熟的方向发展<sup>[13]</sup>。

此外,采用离体培育的方法,研究卵母细胞的滤泡组织、鞘膜细胞和颗粒细胞在合成性类固醇中的作用。在培育中用放射免疫法测培养液中各种性类固醇激素的含量。证明 GtH 明显刺激分离的鞘膜细胞产生孕酮、17 $\alpha$ -羟孕酮 (17 $\alpha$ P)、雄烯二酮和睾酮,但未能产生 17 $\beta$ -E<sub>2</sub> 和 17 $\alpha$ 20 $\beta$ P。它却不能刺激颗粒层细胞产生以上 6 种性类固醇激素。而 GtH 不但明显刺激完整滤泡产生孕酮、17 $\alpha$ P、雄烯二酮和睾酮,还能产生 17 $\beta$ -E<sub>2</sub> 和 17 $\alpha$ 20 $\beta$ P。这说明,滤泡膜的双层结构——鞘膜细胞层和颗粒细胞层是合成 17 $\beta$ -E<sub>2</sub> 和 17 $\alpha$ 20 $\beta$ P 的组织基础,缺一不可。合成 17 $\beta$ -E<sub>2</sub> 和 17 $\alpha$ 20 $\beta$ P 的前身物质(睾酮和 17 $\alpha$ P)的部位在鞘膜细胞,然后它们作为合成 17 $\beta$ -E<sub>2</sub> 和 17 $\alpha$ 20 $\beta$ P 的酶的作用底物,转运到颗粒细胞中。最后,在颗粒细胞中有关酶的作用下,形成 17 $\beta$ -E<sub>2</sub> 和 17 $\alpha$ 20 $\beta$ P (赵维信,1989)。

### 三、结 束 语

回顾 40 年来我国鱼类生殖生理学的发展,不但解决了我国渔业上重大问题,如鱼类池塘不产、半咸水鱼淡水不育等,而且逐步在弄清鱼类性腺发育的规律以及其内分泌调节的机理,为我国鱼类生殖生理学打下基础。

人工诱导鱼类性腺成熟排卵的技术已在生产中广泛地应用;我国鱼类生殖生理学的基础研究,也具有相当水平。但是,目前有一些问题,如鱼卵正常成熟排卵所需内在和外在因子,形成排卵障碍的各种原因以及各种鱼类性腺发育成熟及其内分泌变化等方面规律尚待深入研究。因此,这门学科还有必要继续深入提高。

我国地大物博,资源丰富,具有各种生殖类型的鱼类,这也将为鱼类生殖生理学的研究提供极有利的条件。这门学科在我国将有极广阔的发展远景。

### 参 考 文 献

- [1] 王良臣等,1985,梭鱼脑垂体超微结构,水生生物学报,9(2): 159—165。
- [2] 王良臣等,1986,黄鳍腺垂体嗜碱性细胞组织化学的研究,鱼类学文集,5: 29—39。
- [3] 中国科学院北京动物研究所内分泌研究室细胞组、湖北长江水产研究所养殖研究室生殖组,1977,丘脑下部促黄体释放激素(LHRH)对草鱼的催产作用——垂体及卵巢的组织化学研究,中国科学,6: 594—599。
- [4] 中国科学院实验生物研究所,1962,家鱼人工生殖的研究,科学出版社,89—100。
- [5] 武汉大学生物系实验鱼类学及养殖实验室、水生生物研究所,1959,青、草、鲢、鳊性腺及其相关器官组织生理学的研究,武汉大学自然科学学报,7: 43—76。
- [6] 河北省水产研究所、中国科学院水生生物研究所,1980,环境盐度对梭鱼脑下垂体及性腺发育的影响,水产学报,4(3): 229—240。

- [7] 林浩然,1985,促黄体释放激素及其高效类似物对银大麻哈鱼血浆促性腺激素和卵母细胞成熟的影响,鱼类学文集,4: 75—80。
- [8] 林浩然,1987,高效新型鱼类催产合剂介绍,淡水渔业,4: 47,49。
- [9] 陈惠彬,1989,淡水养殖梭鱼的人工繁殖机理,水产学报,13(2): 109—115。
- [10] 赵维信,1987,虹鳟排卵前后血清中性固醇激素浓度变化的研究,水产学报,11(3): 205—213。
- [11] 赵维信等,1983,鲤鱼脑垂体中促性腺激素含量的周年变化,水产学报,7(1): 69—75。
- [12] 赵维信等,1988,诱导鲢排卵时性类固醇激素含量的变化,水生生物学报,12(3): 212—218。
- [13] 赵维信、Wright R. S., 1986, 促性腺激素诱发大西洋鲑卵黄发生期卵巢滤泡释放性类固醇激素的离体研究,水产学报,10(4): 389—394。
- [14] 施琼芳、张水元,1964,草、鲢鱼脑垂体变化的组织学研究,水生生物学集刊,5(1): 63—76。
- [15] 施琼芳等,1964,鲢鱼性腺周年变化的研究,水生生物学集刊,5(1): 77—94。
- [16] 钟麟等,1961,饲养鱼类的繁殖,中国淡水鱼类养殖学,4: 72—142。
- [17] 姜仁良等,1980,草鱼、鲢鱼催产前后血液中促性腺激素含量的变动,水产学报,4(2): 29—33。
- [18] 姜仁良等,1986,促黄体生成素释放激素类似物对团头鲂血清中促性腺激素和 $17\beta$ -雌二醇含量变动的研究,水产学报,10(2): 185—193。
- [19] 黄世薰等,1987,鲤鱼血清中促性腺激素、 $17\beta$ -雌二醇含量的周年变化,水产学报,11(1): 75—80。
- [20] 曹杰超、欧阳玉梅,1975,鲤鱼脑垂体促性腺激素含量年周期变化的研究,水生生物学集刊,5(4): 535—540。
- [21] 龚启祥等,1982,香鱼卵巢发育的组织学研究,水产学报,6(3): 221—234。
- [22] 福建、江苏、浙江、上海淡水经济鱼类人工繁殖协作组,1976,合成丘脑下部促黄体生成素释放激素(LRH)的类似物对家鱼的催情产卵,生物化学与生物物理学报,8(2): 107—114。
- [23] 潘家秀等,1980,鲤、鲢、草鱼促性腺激素垂体含量及血清浓度日周期变化的关系,水产学报,4(2): 121—127。



**Review****AN OUTLINE OF ADVANCES ON REPRODUCTIVE  
PHYSIOLOGY OF FISH IN CHINA**

Shi Quanfang

*(Wuhan Documentation and Information Centre of the Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430071)*

## ABSTRACT

• Development of studies on reproductive physiology of fish in China is based on the needs of pisciculture which has advanced rapidly since the 1950s. In 1958, successful results were obtained on artificial propagation of cultivated fishes (such as silver carp, bighead carp, grass carp, and black carp) which do not ovulate and spawn naturally in culture ponds. Some basic studies on reproductive physiology of fish were reported in the 1960s.

Reproduction in fish is controlled by the hypothalamic-pituitary-gonad axis, so studies on fish reproduction are also focused on this axis.

This paper mainly reviews studies on development of reproductive physiology of fish in China (in the past forty years). Summarized under two subheadings: 1. Advances in studies on induced ovulation of cultured fish in China. 2. Fundamental researches on fish reproductive physiology, including: (1) Gonadal development of fish. (2) Changes of cells in the endocrinological organs closely related with the sexual system. (3) Changes of gonadotropin and steroid hormone levels during sexual development of fish.

Looking back and stepping forward with a strong will to progress ensures the development of studies on reproductive physiology of fish in China has a wide perspective in the future.

**Key words** Reproductive physiology, Fish.