

文章编号: 1000 - 0615(2001)02 - 0097 - 07

色林错裸鲤性腺发育的组织学研究

何德奎¹, 陈毅峰¹, 陈自明^{1,2}, 蔡 斌³

(1. 中国科学院水生生物研究所, 湖北 武汉 430072; 2. 中国科学院昆明动物研究所, 云南 昆明 650233;
3. 西藏自治区水产局, 西藏 拉萨 850000)

摘要:采用组织切片法,对西藏特有鱼类色林错裸鲤的性腺发育、产卵时间和产卵类型等进行了研究。其性腺的发育可分为六个时期,卵母细胞的发育分为 5 个时相。在第 2 时相晚期到第 3 时相早期,卵母细胞中具有卵黄核和核仁物质外排现象,核仁排出物可能与核周的颗粒卵黄形成有关。第 2 时相到第 4 时相早期,核膜外侧具有一透明层。产卵后未排出的成熟卵粒通过颗粒细胞吸收和利用。已达性成熟年龄的个体并不是每年都参与繁殖活动,具有繁殖间隔现象。产卵时间始于 4 月上旬,持续到 8 月上旬。色林错裸鲤属于分次同步产卵类型。

关键词:色林错裸鲤;性腺发育;组织学;产卵类型及时间;西藏

中图分类号: S65.116 **文献标识码:** A

Histological studies on the gonadal development of *Gymnocypris selincuoensis*

HE De-kui¹, CHEN Yi-feng¹, CHEN Zi-ming^{1,2}, CAI Bin³

(1. Institute of Hydrobiology, CAS, Wuhan 430072, China; 2. Kunming Institute of Zoology, CAS, Kunming 650233, China;
3. The Bureau of Aquatic Products, Xizang Autonomous Region, Lasa 850000, China)

Abstract: The histology of the gonadal development of *Gymnocypris selincuoensis*, an endemic fish in Selincuo Lake, Northern Tibet, was studied. The development of ovary and testis was composed of six stages. The oogenesis was composed of 5 phases: 1. oogonia; 2. oocyte with follicular epithelium consisting of single layer of follicle cells; 3. oocyte with vesicles; 4. oocyte filled with yolk; 5. mature oocyte. In the later phase 2 of development of oocytes, the yolk nucleus, which was probably related to the formation of yolk, broke up and formed a ring in the outer cortex. From the later phase 2 to the middle phase 3 of development of oocytes, the nucleolar bodies extruded into cytoplasm nucleolar bodies with cytoplasm would be helpful to the process of yolk formation. From the phase 2 to the early phase 4 of oocytes, there was a transparent layer in the outboard of nuclear membrane. From the early phase 3 of oocyte, between oocyte membrane and follicular layer presented zona radiata which is mostly formed by oocyte. After spawning, a few mature oocytes became atrophied and were re-absorbed subsequently in ovary. The spawning season which was evidenced by histology of oocytes and investigation of field work, extends from early April to early August. In a reproductive season, the ovary of

收稿日期: 2000-10-16

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G1998040803); 中国科学院“九五”重点项目(KZ952-31-101); 国家自然科学基金资助项目(39970096); 农业部“九五”重点项目(渔 95-B-96-10-01-05)

第一作者: 何德奎(1970-), 男, 甘肃临夏人, 硕士, 助理研究员, 主要从事鱼类学研究。Tel: 027-87647725

通讯作者: 陈毅峰(1963-), 男, 福建明溪人, 博士, 研究员, 主要从事鱼类学和生物地理学研究。E-mail: chenyf@ihb.ac.cn

selincuo naked carp matured only once in a year.

Key words: *Gymnocypris selincuoensis*; gonadal development; histology; spawning pattern and period; Tibet

色林错是西藏第二大湖泊,湖水面积 1 640km²,位于平均海拔 5 000 多米的藏北羌唐高原的东南部。湖内仅有一种鱼类,即色林错裸鲤(*Gymnocypris selincuoensis*)。1999 年冬季对该湖的捕捞产量为 972t,占西藏自治区全年渔业产量的 50%以上。为此,曾于 1997 - 1998 年首次对色林错裸鲤进行了系统的生物学研究。本文就色林错裸鲤的性腺发育组织学和产卵类型等繁殖生物学问题进行了探讨,以期对色林错湖泊渔业资源的合理利用提供理论依据,同时也为进一步开展高原鱼类的人工繁殖提供基础资料。

1 材料和方法

色林错裸鲤分别于 1997 年 6 月 - 8 月、12 月和 1998 年 5 月 - 8 月用撒网和三层刺网采自色林错及其入湖支流中,标本在新鲜状态下进行体长、体重等常规生物学测量。性腺样品称重后(精确度为 0.1g)用 Bouin 氏液固定,经脱水、包埋、常规石蜡切片(切片厚度 5~7μm)、苏木精 - 伊红(H-E)染色后封片保存。组织切片在 Olympus-BH2 显微镜下观察,Leica-DC100 数码相机拍照。性腺分期主要参照文献[1]的方法。性体指数(GSI)为性腺重(g)与去除内脏重(g)的百分比。

2 结果

在所解剖的 1 679 尾标本中,雄性年龄在 1~26 龄之间,最小性成熟(期精巢)个体的体长为 172.0mm;雌性年龄在 1~29 龄之间,最小性成熟(期卵巢)个体的体长为 194.0mm。湖泊群体性比为 1 0.99()。体长小于 125.0mm,体重在 30.0g 以下,相应性腺重量不足 0.1g 的个体都处于 期精巢(卵巢),这种个体在采样的各个月份均存在。各月份标本的平均体长、体重以及性体指数等见表 1 (不含性腺发育处于 I 期的个体)。

表 1 色林错裸鲤体长、体重及性体指数的变化

Tab. 1 Variation of body length, weight and gonadosomatic indices of *G. selincuoensis*

月份	性别	样本量	平均体长(mm)	平均体重(g)	性腺发育时期	性体指数(GSI)
5		53	304.46 ±13.45	434.09 ±35.02	-	1.50 ±0.17
		41	294.98 ±10.79	414.86 ±29.10	-	1.24 ±0.17
6		59	298.67 ±11.62	414.96 ±37.44	-	2.42 ±0.49
		52	287.23 ±9.57	387.20 ±28.67	-	1.28 ±0.14
7		152	328.36 ±10.53	435.71 ±19.15	-	2.40 ±0.25
		116	291.56 ±10.14	385.09 ±18.54	-	2.22 ±0.27
8		25	302.75 ±9.79	419.71 ±19.15	-	3.65 ±0.43
		36	294.98 ±10.79	377.25 ±17.68	-	2.49 ±0.38
12		56	330.05 ±6.65	596.53 ±35.14	-	4.02 ±0.94
		52	306.31 ±4.75	454.99 ±19.35	-	2.59 ±0.37

2.1 雄性生殖周期中性腺的变化

期 为透明的细线状,呈白色或淡灰色,紧贴于体腔背部黑色腹膜的两侧,直径小于 1.0mm。从内脏取出时,性腺往往包以黑色的腹膜。肉眼难分辨雌雄。切片观察,生殖细胞主要由处于增殖期的精原细胞组成;精原细胞呈圆形或椭圆形,直径 6.0~9.0μm,核径 4.0~5.0μm,细胞核占据了精原细胞的大部分,核仁 1~4 个;核质在核中以核仁为中心,呈丝状分布;核外为一层薄的嗜酸性细胞质。精原细胞分散在精巢基质中,少数精原细胞聚集在一起,形成圆形的壶腹雏形。

期 已繁殖过后的个体或初次进入生殖周期的个体均可处于该期。精巢细带状,灰白色;前端稍

窄,血管不发达,半透明,直径 $1.0\sim 1.4\text{mm}$ 。切片观察,精巢开始具有较明显的壶腹,呈圆形或椭圆形。精原细胞有所增多,直径 $10.0\sim 14.0\ \mu\text{m}$,胞核很大,直径 $7.0\sim 9.0\ \mu\text{m}$ 。与 期精巢相比,精原细胞的形态无明显的变化。精巢中央的壶腹腔较大,壶腹被结缔组织包围(图版 - 1),壶腹之间具有明显的血管。

期 前端钝圆,后端稍细,呈棒状;其长度接近成熟时期,厚度稍小;表面富有弹性,因血管发达而呈淡红色。切片观察,生殖细胞主要是由精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞以及少量的精子细胞组成。在生精囊中,初级精母细胞排列稀疏,细胞质不明显;胞核染色很深,直径 $4.0\sim 5.0\ \mu\text{m}$ 。壶腹与壶腹之间排列松散(图版 - 2)。

期 精巢已很发达,约占腹腔的 $1/2$;前端或整个精巢分叶,前端较细小,呈乳白色,局部具黄色斑块,后端肥大饱满,充血,呈粉红色。横断面略呈椭圆形,表面血管发达,生精囊壶腹达到最大体积。若轻挤压腹部可见有白色的精液流出。切片观察,大部分生殖细胞发育为初级精母细胞、精子细胞和精子;次级精母细胞较少,呈圆形或椭圆形,直径 $2.0\sim 3.0\ \mu\text{m}$;精子细胞呈点状,直径约 $1.0\ \mu\text{m}$ (图版 - 3)。

期 精巢呈膨胀的软体状,乳白色,亲鱼离水时便能从泄殖孔中流出乳白色的精液。切片观察,精细管的壶腹中都充满了精子。精巢不同部位生殖细胞的发育情况存在差异,靠近精巢末端的生殖细胞发育快于精巢前端;往往精巢末端的精子已排出,而其前端的生殖细胞还处于初级精母细胞和精子细胞阶段(图版 - 4,5)。

期 刚排完精后的状态,此时精巢呈松弛的细带状,体积大为缩小。前端钝圆,乳白色,后端较细,由于充血微带血红色。多个缺刻将精巢分为若干不规则小叶。前端横切面呈三角形,后端成圆柱形。切片观察,精巢处于不规则的中空状,精巢内生精囊萎缩,壶腹壁很厚,成为精巢的主要组织(图版 - 6);生殖细胞主要是精子细胞和进入增殖期的精原细胞。

2.2 雌性生殖周期中性腺和生殖细胞的变化

期 外形上与 期精巢相似,为白色透明的细线状。切片观察,由上皮细胞分生而来的卵原细胞附着在生殖上皮上,细胞核明显,直径 $1.0\sim 2.0\ \mu\text{m}$;第1时相(稚龄时相)的初级卵母细胞由这些卵原细胞发育而来,离开生殖上皮分布于卵巢基质中,呈椭圆形,大小不一,直径 $4.0\sim 7.0\ \mu\text{m}$ 。细胞核明显,直径 $3.0\sim 5.5\ \mu\text{m}$,核仁 $1\sim 3$ 个。胞质和核仁嗜碱性,核质嗜酸性。

期 半透明,淡黄色或略带淡红色,前端钝圆呈圆棒形,后端略成带状。初次进入 期的卵巢,血管不明显,肉眼无法分辨卵粒。从 期进入 期的卵巢,卵巢松软,具有明显的血管,卵巢中常常具有处于退化中的未排出卵,这种卵呈黄褐色,相对于其他卵巢组织更为硬实。切片观察, 期卵巢中主要由处于第2时相(一层滤泡时相)的初级卵母细胞组成。第2时相早期的卵母细胞主要借助细胞质的增加而增大,细胞呈椭圆形、多角形或圆形,直径 $30.0\sim 135.0\ \mu\text{m}$,胞质嗜碱性;核位于中央,直径 $20.0\sim 65.0\ \mu\text{m}$;具 $8\sim 35$ 个大小不等的核仁,直径可达 $5.0\ \mu\text{m}$,较大的核仁通常位于核膜内缘,小核仁位于核质中,胞质中有染色不均匀的颗粒分布。整个卵母细胞外周为单层的滤泡膜。第2时相中期的卵母细胞呈圆形或椭圆形,卵径 $115.0\sim 190.0\ \mu\text{m}$ 。核径 $32.0\sim 41.0\ \mu\text{m}$,核仁达 $43\sim 82$ 个,直径可达 $7.5\ \mu\text{m}$,核仁主要分布于核膜内缘,粗大、圆形、被碱性染料染成紫色。核外出现呈透明状的透明层(图版 - 7)。第2时相晚期,卵母细胞进一步增大,呈卵圆形,直径达 $175.0\sim 255.0\ \mu\text{m}$;卵母细胞膜外的滤泡膜更加明显。细胞质嗜强碱性,均匀分布着嗜碱性的细微颗粒,细胞膜内缘有一卷染色很深的卵黄核,厚度约 $2.0\sim 5.0\ \mu\text{m}$ (图版 - 8)。细胞质中常常具有多角形的卵黄核,直径 $10.0\sim 20.0\ \mu\text{m}$ (图版 - 8)。胞核增大,直径 $85.0\sim 135.0\ \mu\text{m}$,核仁数 $43\sim 82$,大小不等,最大直径可达 $7.5\ \mu\text{m}$,核膜局部解体,核仁物质进入细胞质(图版 - 8)。

期 卵巢呈淡黄色,前端钝圆,呈棒状,具有粗大的血管。 期早期卵巢前后粗细基本一致,卵粒白色;后期卵巢明显增大,前端略粗,卵粒淡黄色,不容易分离。卵粒大小不均匀。切片观察生殖细胞主要由处于第3时相(卵黄开始沉积时相)的初级卵母细胞组成。在第3时相早期,卵母细胞呈卵圆形,直

径 225.0 ~ 300.0 μm 。胞核多为圆形,核径 115.0 ~ 150.0 μm ,在核膜的外侧具有透明层,细胞质中仍具有卵黄核(图版 - 9),核仁物质继续外排(图版 - 10),这个过程一直持续到 3 时相中期为止。第 3 时相中期的卵母细胞呈卵圆形,卵径 285.0 ~ 450.0 μm ,核径 120.0 ~ 165.0 μm ,核仁 12 ~ 44 个,大小较为均一,直径 6.0 μm 左右。第 3 时相晚期的卵母细胞呈圆形、多角形,卵径 410.0 ~ 650.0 μm 。胞核呈原形,核径 135.0 ~ 180.0 μm ,核仁 9 ~ 34 个。从第 3 时相开始卵母细胞开始积累卵黄,首先是在卵母细胞膜内缘,出现一层排列松散,大小不一的液泡,直径 5.0 ~ 25.0 μm 。随后,液泡数目增多,层数也由一层到数层,液泡位置也由卵周皮质向细胞内部延伸(图版 - 11)。在液泡之间,可见一些被苏木精染成紫红色的卵黄颗粒。第 3 时相早期,在细胞膜与单层的滤泡膜之间出现一层嗜酸性的放射带,直径 2.0 ~ 4.0 μm ,第 3 时相中、晚期,放射带迅速增厚,直径达 5.0 ~ 8.0 μm (图版 - 12)。

期 卵巢粗大,前端钝圆,前部较粗,后端较细。不透明,金黄色或淡黄色,血管粗大。卵粒饱满,不易同卵巢分离,此时挤压鱼体腹部,尚不能从泄殖孔流出,卵细胞由于挤压呈不规则的多角形。切片观察,期卵巢主要由处于第 4 时相(卵黄充满时相)的初级卵母细胞组成。第 4 时相的卵母细胞,根据其形态大小以及卵黄颗粒出现的多少分为早、中、晚 3 期。早期卵径 625.0 ~ 750.0 μm ,核径 130.0 ~ 185.0 μm ,放射带进一步增厚,直径 7.0 ~ 10.0 μm ,细胞核嗜碱性;核仁数变化很大,22 ~ 100 个不等,核膜呈波曲形,核膜外侧仍具有透明层。中期卵径 850.0 ~ 1 320.0 μm ,核径 140.0 ~ 195.0 μm ,放射带直径 10.0 ~ 12.0 μm 。胞核形态不规则,嗜碱性,核仁数减少至 15 ~ 28 个。在中期,沿核膜的外侧和细胞膜内侧出现两层嗜碱性的卵黄细小颗粒。在两层卵黄颗粒之间,充满染色浅的网格状液泡,液泡之间分布嗜碱性的卵黄小颗粒。晚期卵径和核径无明显的变化,卵径 1 120.0 ~ 1 350.0 μm ;胞核呈椭圆形,偏向细胞动物极,直径 130.0 ~ 180.0 μm ,嗜碱性,核仁明显增多,达 138 ~ 144 个。在细胞核周围充满被苏木精染成紫红色的板块状卵黄颗粒。随着卵母细胞进一步发育,胞核进一步极化,在动物极的细胞膜与胞核之间有紫红色的卵黄相联系,在卵黄之间的细胞质充满液泡,以细胞核和卵黄层为中心,呈放射状排列,液泡变的更加细密,进而液泡彼此融合成片。滤泡细胞松散地围着卵母细胞,局部开始断裂。期卵巢主要由处于第 4 时相的初级卵母细胞组成,但是也有相当数量的第 3 时相卵母细胞(图版 - 13),从数量上看约占卵母细胞数量(已沉积卵黄的卵母细胞)的 28.31%,占卵巢截面积的 13.26%。

期 卵子已游离在卵巢中,淡黄色,半透明,呈卵圆形;鱼体离水时,卵粒便能自动从泄殖孔中流出。卵子直径为 1.8 ~ 2.5mm,卵微具粘性。期卵巢中主要由第 5 时相(成熟卵母细胞时相)的卵母细胞组成,但仍具有少量 3 时相和 4 时相卵细胞(图版 - 14),分别占卵母细胞数量的 5.74% 和 15.46%,占卵巢截面积的 2.11% 和 12.35%。

期 卵巢呈囊状,体积缩小,松弛,由于充血而呈红色。切片观察,卵巢中主要由大量的处于 2、3 时相卵细胞、空滤泡和少量正在退化的卵母细胞组成(图版 - 15、16)。从形态上看处于第 3 时相的卵母细胞的卵膜和胞核都发生不规则变形。色林错裸鲤的未产出的卵中被吸收重新利用(图版 - 17)。卵黄的吸收既可以发生在成熟的卵细胞中,也可以出现在未成熟的卵细胞中。未排出卵的吸收过程主要是由颗粒细胞来完成的(图版 - 18)。

2.3 冬季卵巢性腺的发育

对 1997 年 12 月渔获标本的解剖分析表明(表 2),在已达性成熟的 108 尾标本中,仅有 39.3% 的雌性个体和 44.2% 的雄性个体处于期卵巢或精巢,而处于期的雌雄个体分别占 44.6% 和 40.4%。处于期的个体的性腺多处于期的中、晚期。从性体指数的季节变化来看,这一时期是一年中成熟系数最高的季节,雌雄分别为 4.02% 和 2.59%。色林错地处藏北羌唐高原,在 10 月中、下旬开始至次年 3 月底或 4 月初的水体冰封期期间,鱼类基本上处于蛰伏状态,没有摄食;而期性腺向、期性腺发育是一个相对较长的时期,尤其需要大量营养物质的积累。因此,这些性腺发育处于期的个体不可能在河流解冻后全部都参加繁殖活动,即色林错裸鲤已达性成熟的个体并不是每年都参与繁殖活动,具有繁殖间断性。

表 2 色林错裸鲤冬季性腺发育状况

Tab. 2 Gonadal development of *G. selincuoensis* in winter

性腺发育时期						
雌性(尾数/百分比%)	0/0	25/44.6	9/16.1	22/39.3	0/0	0/0
雄性(尾数/百分比%)	0/0	21/40.4	8/15.4	23/44.2	0/0	0/0

3 讨论

3.1 卵黄核和核仁排出物

色林错裸鲤早期卵母细胞细胞核的旁边或在细胞质中有一个能被碱性染料染色的卵黄核(yolk nuclei)。Hubbard 在 1894 年首次描述了其结构^[2]。关于卵黄核的作用和成分,Voss 认为卵黄核含有氧化酶^[3],Konopacka 认为这个区域含有脂肪^[4],Brachet 还进一步认为卵黄核消失后它在细胞质内破裂形成一个环状物,卵黄核区域是脂肪形成中心^[3],并推测卵黄核能为卵黄的合成提供所需能量。在鳊鲮中卵黄核与脂肪卵黄-脂肪泡的出现密切相关^[5]。色林错裸鲤与分布于纳木错中的纳木错裸鲤相似^[6],即卵黄核的出现时间从第 2 时相晚期开始,一直持续到第 3 时相液泡出现以后为止;卵黄核并不在细胞质中直接破碎和消失,而是迁移到卵周皮质中才开始破碎,分解颗粒在皮质层向两侧扩散,最终在皮质层形成一个嗜碱性,染成紫红色的颗粒环。在颗粒环的位置并未观察到与脂质卵黄有关的脂滴的存在,而是以皮质液泡(碳水化合物卵黄)形式出现,因此在色林错裸鲤中卵黄核是否也与脂质卵黄形成有关,有待进一步的研究。

有关硬骨鱼类的卵母细胞中核仁排出物已有若干报道^[7-9]。色林错裸鲤也是在第 2 时相后期开始,核膜局部破裂溶解,核仁进入细胞质中,这个过程也持续到第 3 时相皮质液泡出现以后为止。关于卵母细胞中的核仁在营养物质积累过程中的作用,Narain^[10]认为核仁的释放标志着卵黄的产生,Chaudhry 通过苏丹 染色未发现脂肪存在,因此认为核仁排出物在卵子发生中起到一种无法观察到的作用^[11],Chopra 认为卵黄核中具有线粒体并控制卵黄的形成^[12],Malhotra 等认为核仁进入细胞质后与卵周的细胞质一起帮助卵黄的形成^[7,13]。Nath 等^[14]认为核仁排出物与蛋白卵黄形成有关。而 Mehrotra 和 Prasad 在研究舌鳎虎鱼(*Glossogobius giuris*)发现核仁物质进入细胞质后在向细胞外周迁移过程中逐渐溶解成不规则的碎片进而溶解于细胞质中,并认为在卵黄形成过程中没有任何作用^[15]。有人认为核仁排出物进入细胞质后,便失去染色性而溶解到细胞质中,它们在卵黄形成中起作用,可以直接转变成转铁蛋白^[16]。龚启祥等则认为进入细胞质中的核仁排出物可能就是核周的第二套卵黄的前身物质,或者与第二套卵黄形成有关^[8]。从色林错裸鲤的核仁物质进入细胞质的时间和位置来看,核仁排出物可能与核周的颗粒卵黄即蛋白卵黄形成有关。

3.2 产卵时间和产卵类型

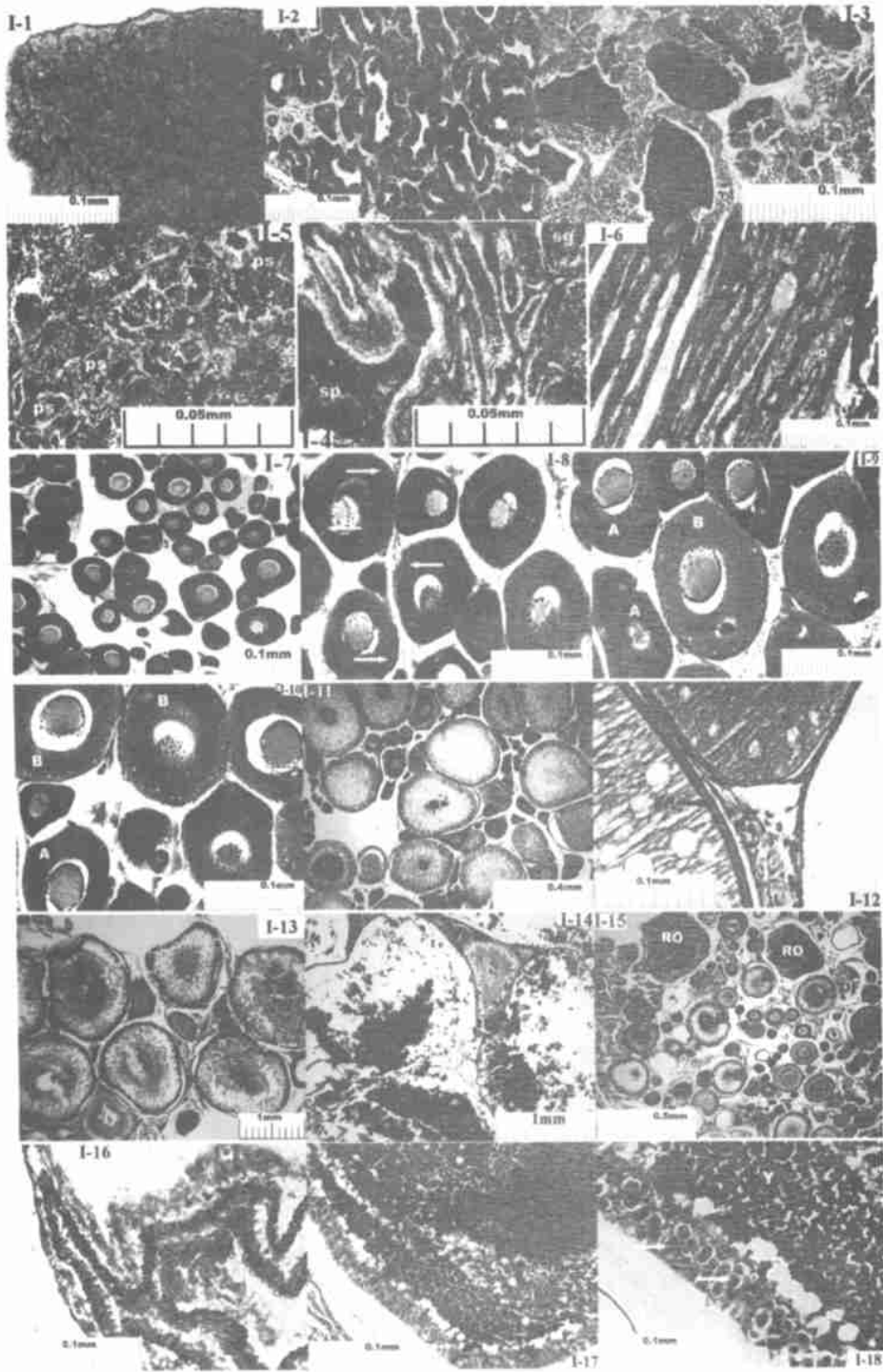
从 1997 和 1998 年的野外考察来看,每年的 5 月 - 8 月上旬,在河口产卵场均可以发现处于产卵时期的个体。对渔获物的解剖表明,5 月在已达性成熟年龄的个体中有 31.8% 雌性和 27.6% 雄性性腺处于产卵后的 期。从 12 月渔获个体的性腺发育来看,有 41.7% 的个体的性腺已有相当的发育,均处于产卵前期的 期中、晚期,而且性体指数也是在这几个月中最高的。这充分说明色林错裸鲤是在河水冰冻刚开始融化时就可以进入产卵活动的(约在 4 月上旬),其产卵繁殖季节可以持续到 8 月上旬气温下降为止。

鱼类繁殖的周期性活动,可以根据卵母细胞在卵巢中的发育情况分为三种类型:完全同步型、分次同步型(或称分批同步型)和分批非同步型。在色林错裸鲤已进入性成熟的个体的 、 、 期卵巢中,均有第 2 时相的卵母细胞, 期早期的卵巢中也有相当数量的第 3 时相卵母细胞(占卵母细胞数量 28.31%,占卵巢截面积的 13.26%),但是在 期卵巢中后期和 期的卵巢中,卵母细胞发育已基本同

步,只有少量处于3时相的卵母细胞外(仅占卵母细胞数量的5.74%,占卵巢截面积的2.11%),大部分卵细胞大小均一。虽然在产卵后的早期卵巢中也可以清楚地观察到空滤泡、第3时相卵母细胞和第4时相卵母细胞同时存在的情况,但是这些第3时相的卵母细胞形态和卵膜均已不正常,部分卵细胞通过颗粒细胞参与吸收,说明这些第3时相卵母细胞不可能在当年再次发育至产出,因为第3时相向4、5时相卵母细胞过渡不仅需要一个较长的时间,同时也需要大量营养物质的积累,这对生长季节短促、食物相对贫乏的高原湖泊中生活的鱼类来说是很困难的。因此,色林错裸鲤的卵巢一年只成熟一次,这与另外两种裂腹鱼类相似^[17-19];然而色林错裸鲤并不是一次产完所有的成熟卵,而是断续进行几次产卵,这也为野外解剖的结果所证实。通过解剖,我们发现有些雌性个体性腺末端的卵子已经排出,但卵巢前端或中段的卵子仍然存在;而每次产卵的间隔节律,实际上是受环境因素的制约。连续2年的野外调查都发现波曲藏布的入湖口存在着被沙砾堵塞的情况,但每天傍晚在太阳落山至完全天黑(约在19时至21时)的两个小时内,在邻近波曲藏布入湖口一侧的色林错湖内都有大量的色林错裸鲤在进行产卵前的跳跃活动;然而限于河湖之间的阻隔,不能进入河流淡水中产卵繁殖。因而色林错裸鲤的分次同步型产卵类型是对高原多变气候环境的一种适应。

参考文献:

- [1] 林 鼎,林浩然. 鳊鲴繁殖生物学研究. 鳊鲴性腺发育组织学和细胞学研究[J]. 水生生物学集刊, 1984, 8(2): 157 - 164.
- [2] Hubbard J W. The yolk nucleus in *Cymatogaster aggregatus* Gibbons [J]. Proc Am Phil Soc, 1894, 33: 74 - 83.
- [3] Brachet J. The biochemistry of development [M]. London: Pergamon. 1960. 1 - 44.
- [4] Konopacka B. Recherches histochimiques sur le developement des poissons. 1, La vitellogenese chez le goujon et le carpe [J]. Bull Acad Polonaise Sci et Let, 1935, B: 163 - 182.
- [5] 林 鼎,林浩然. 鳊鲴繁殖生物学研究. 鳊鲴性腺发育组织学和细胞学研究[J]. 水生生物学集刊, 1984, 8(2): 157 - 164.
- [6] 何德奎,陈毅峰,蔡 斌. 纳木错裸鲤性腺发育的组织学研究[J]. 水生生物学报, 2001, 25(1): 1 - 13.
- [7] Malhotra Y R. On the nucleolar extrusions in the developing oocytes of a Kashmir fish, *Schizothorax niger* (Heckel) [J]. Ichthyologica, 1963 (Issued Oct. 1964), 2(1 - 2): 57 - 60.
- [8] 龚启祥,曹克驹,曾 贇. 香鱼卵巢发育的组织学研究[J]. 水产学报, 1982, 6(3): 221 - 234.
- [9] Van Der Merwe W, Van Vuren J H J, Vermaak J F. Cyclic histomorphological changes in the ovary of mudfish, *Labeo capensis* [J]. Aquac, 1988, 72: 349 - 358.
- [10] Narain D. Cytoplasmic inclusions in the oogenesis of *Scacchobranchnus fossilis*, *Clarias batrachus*, and *Anabas scandens* [J]. Z Zellforsch, 1937, 26: 25 - 40.
- [11] Chaudhry H S. Nucleolar activity in the oocytes of some marine teleostean fishes [J]. J Roy Micro Soc, 1951, 71: 87 - 93.
- [12] Chopra H C. Morphological and histochemical study of oocytes of fish *Barbus ticto* (Puntius), with particular reference to Lipids [J]. Res Bull Punjab Univ, 1958, 152: 211 - 221.
- [13] Hisaoka K K, Firlit C F. The localizations of nucleic acids during oogenesis in the Zebrafish [J]. Am J Anat, 1962, 110: 203 - 216.
- [14] Nath V, Nangia M D. A demonstration of the vacuome and the golgi apparatus as independent cytoplasmic component in the fresh egg of teleostean fishes [J]. J Morph, 1931, 52: 290.
- [15] Mehrotra P N, Prasad R. Nucleolar extrusions in the oocytes of *Glossogobius giurius* Ham. (Perciformes, Gobiidae) [J]. Ichthyologica, 1966 (Issued Aug. 1966), 3(1 - 2): 1 - 4.
- [16] 李汝祺,张宗炳. 卵子发生[M]. 北京:科学出版社, 1965. 41 - 70.
- [17] 胡 安,唐诗声,龚生兴. 青海湖裸鲤的繁殖生物学研究[A]. 青海省生物研究所编:青海湖地区的鱼类区系和青海湖裸鲤的生物学[C]. 北京:科学出版社. 1975. 49 - 62.
- [18] Malhotra Y R. Seasonal variations in the morphology of the ovaries of a Kashmir fish *Schizothorax niger* Heckel [J]. Kashmir Science, 1965, 2: 27 - 39.
- [19] Malhotra Y R. Studies on the seasonal changes in the ovary of *Schizothorax niger* Heckel from Dal Lake in Kashmir [J]. Jap J Ichthyology, 1970, 17(3): 110 - 116.



1. II期精巢 2. III期精巢 3. IV期精巢 4. V期精巢,示精巢前端 5. V期精巢,示精巢末端 6. VI期精巢 7. II期卵巢,示核外透明层 8. 第2时相晚期卵母细胞:示卵母细胞皮质中的环状卵黄核 9. 第3时相早期卵母细胞:示卵黄核 10. 第3时相早期卵母细胞:示核仁物质外排 11. III期卵巢 12. 第3时相卵母细胞,示放射带 13. IV期卵巢 14. V期卵巢 15. VI期卵巢,卵巢中具有大量的2,3时相卵母细胞和空滤泡,3时相的卵母细胞膜已不正常 16. 空滤泡 17. 示正在吸收的卵母细胞 18. 示正在吞噬卵黄的颗粒细胞

A: 第2时相卵母细胞 B: 第3时相卵母细胞 DF: 空滤泡 G: 颗粒细胞 ps: 初级精母细胞 RO: 吸收的卵母细胞 sp: 精子 st: 精子细胞 TL: 透明层 ZR: 放射带