异源精子在银鲫雌核发育子代中的生物学效应*

蒋一珪 梁绍昌 陈本德 俞豪祥
单仕新 杨德龙 林绥恩 沈根泉
（中国科学院水生生物研究所）

提 要

黑龙江省方正县双凤水库的两性型银鲫群体是三倍体雌核发育种群。异源精子不仅能刺激银鲫卵雌核发育，而且还能影响雌核发育子代的某些性状，如对于子代的生长、性比、体色和肝脏 LDH 同工酶等都产生了影响。为区别于原有术语“雌核发育 gynogenesis”，我们把这种表现了异源精子生物学效应的雌核发育称之为“异精雌核发育 allogynogenesis”，发育的子代称之为“异育银鲫”。异育银鲫已以其明显的生长优势在生产上显示了优良的经济性状。

在我国已知鲫鱼有二个种和一个亚种[1]，其中以鲫(*Carassius auratus auratus*)及其亚种银鲫 (*Carassius auratus gibelio*) 的经济意义较大，在某些天然水体一般可占鱼产量的 20—28%[2,3]，甚至达到 40%[4]。按已有资料，银鲫经济性状优于鲫，银鲫的群体性状又以黑龙江省方正县双凤水库银鲫群体 (以下简称方正银鲫)的性状为好[8]。自然界银鲫最大个体可达 6 市斤左右，鲫的最大个体仅 2.5 市斤[1]。六十年代末，有人把我国东北银鲫南移至长江和珠江流域养殖，当年可长到 3—5 两1)[6,7]。在长江流域人工养殖的当年鲫生长仅及 2 两左右，2 龄鲫也只 4—6 两[5]。

银鲫的雌核发育现象最早是由苏联 Кузема (1937) 和 Вильсон (1940) 发现的2)，以后 Головинская 等 (1954, 1960, 1965)[32-34] 和 Черфас (1966)[43,44] 报道苏联白俄罗斯和黑龙江水系有两类繁殖方式不同的银鲫，一类是雌核发育繁殖的单性型种群，另一类是正常有性繁殖的两性型种群，它们同地共居，无形态区别。Никольский (1956)[40] 和余志堂等 (1959)[2] 也报道黑龙江银鲫是两性型种群 (雄鱼占 7—57%)，没有发现全雌性的单性型种群。基于这些资料，我们当初设想利用我国黑龙江水系的两性型银鲫为母本，通过种内杂交，获得银鲫的杂种优势，并于 1976 年选择两性型方正银鲫种群3) 为研究对象，探索

* 参加工作的还有张新树和周方棋同志。部分照片由何楚华和李万洲同志协助拍摄。

1) 东北鲫的引进和养殖。广东省顺德县水产畜牧局。1976。

2) 引自“Отдаленная Гибридизация Рыб (Осетровых и Костистых), Николюкин, Н. И., 1972, Москва.”

3) 按黑龙江省水科所资料，方正县双凤水库银鲫群体性比雄鱼约占 5% 以上，由它们人工繁殖的当年银鲫 (体长 10 厘米左右)的性比雄鱼约占 40%。

编辑部收到稿件日期：1982 年 2 月 8 日。

C00390

改善其经济性状的途径。

试验结果超越所望，出现了新的现象。一方面，经实验证实方正银鲫是天然雌核发育三倍体，另方面以它为母本进行的种内"杂交"又产生了杂种优势，这两个事实启示异源精子不仅只是激发银鲫卵雌核发育，而且对雌核发育的子代具有生物学效应，加快了子代的生长速度。为了进一步验证这个现象，1978—1980 年改为以方正银鲫为母本的属间"杂交"，结果发现异源精子对于雌核发育子代有更明显的生物学效应，子代生长更快。这是鱼类雌核发育研究范畴中一个值得重视和利用的现象。我们把这种用异源精子受精并对子代具有生物学效应的雌核发育称为异精雌核发育 (Allogynogenesis)，发育的子代简称为异育银鲫。经过几年生产推广试养，异育银鲫显示了优良的经济性状。

材 料 与 方 法

试验鱼来源

方正银鲫 (*Carassius auratus gibelio*) 是 1976 和 1977 两年的 9 月从黑龙江省方正县双凤水库捕获的，共 149 尾雌鱼和 6 尾雄鱼(占 3.9%)，规格为 0.3—1.5 市斤/尾；同年还从黑龙江省水科所引进 318 尾方正银鲫鱼种 (1.5—2 寸/尾)，自 1978 年以后也作为亲鱼使用。另 5 尾亲鱼是内蒙古海拉尔地区银鲫的后代 (1975 年从江苏省苏州地区水科所引进)，在 1976—1977 年也作为银鲫亲鱼使用过。

兴国红鲤 (*Cyprinus carpio* red variety) 和红鲫 (*Carassius auratus* red variety) 来源于本所关桥试验场和武汉市东西湖水科所，鲫 (*Carassius auratus auratus*) 来源于武汉东湖。

婚配组合

兴国红鲤♂×方正银鲫♀(子代以"鲤方"表示)，

兴国红鲤♂×海拉尔银鲫♀(子代以"鲤海"表示)，

红鲫♂×方正银鲫♀(子代以"红方"表示)，

红鲫♂×海拉尔银鲫♀(子代以"红海"表示)。

另外以方正银鲫、红鲫和鲫各自的自繁子代作为试验对照。繁殖方法均采用人工催产，干法授精，泥浆脱粘和流水孵化。

精液的照射处理

在检验银鲫卵能否雌核发育的实验中，精液在授精前按 Stanley 方法进行紫外线照射[27]，照射时间延长至 2 小时[16]。

细胞学观察

切片观察受精卵发育的材料用 Bouin 液固定，Delafield's hematoxylin 染色，eosin 复染[25]，部分切片用番红，亮绿染色[9]。囊胚细胞染色体采用压片法观察[10]。肝脏切片材料用 Bouin 液固定，切片用 H.E. 染色。血涂片用甲醇固定 10—30 分钟，Giemsa 染色。细胞培养采用全血培养法，培养基组成是 8 毫升 TC-199，2 毫升小牛血清，0.4 毫升 PHA-M (上海生化所制) 和 0.1 毫升三抗(每毫升含 100I.U. 青霉素，100mg 链霉素和 50I.U. 卡那霉素)，最后调至 pH7.2；细胞用 Giemsa 染色。

乳酸脱氢酶 (LDH) 同工酶测定。参照张树政等 (1973)[11] 和水生所鱼类育种组

(1975)[1]的聚丙烯酰胺盘状电泳方法进行。①样品制备。取出活鱼肝脏，用冷藏蒸馏水漂洗表面血污，取 1 克肝组织加 2 毫升蒸馏水或电极缓冲液 (pH8.3)[2]，在冰浴中进行匀浆，然后在－ 5℃ 把匀浆离心 30 分钟，转速 12,000rpm，取上清液进行电泳；②电泳。凝胶浓度为 5.6%，每管加样品液 15 微升，在低温(0—4℃)电泳 45 分钟，电压 580V，电流 4mA/管，缓冲液用电极缓冲液 (pH8.3)；③染色。按朱蓝菲 (1982)[13] 方法进行。

试　验　结　果

1. 方正银鲫分类性状的鉴定

26 尾方正银鲫形态性状的测量结果(表 1)均符合银鲫的分类特征[1]。除雄鱼的相对体高(占标准长的百分数)略低于雌鱼的以外，在雌、雄个体间没有明显的形态差别。

表 1　方正银鲫的形态性状

Table 1　Morphological characters of crucian carp

	方正银鲫				银鲫	
	♀ (22 尾)		♂(4 尾)		50 尾	
	范围	平均	范围	平均	范围	平均
全长(毫米)	178—250	212	179—207	197	90—350	
标准长(毫米)	137—200	166	135—163	154	71—280	
体重(克)	110—307	188.2	100—170	134.8		
背鳍条	IV,17—18	IV, 17.07	IV, 17—18	IV, 17.5	III, 16—19	III, 16.9
臀鳍条	III, 5—6	III, 5.14	III, 5	III, 5	III, 5	III, 5
侧线鳞	$30—33\frac{6—7}{6—7}$	$31.11\frac{6.51}{6.24}$	$30—32\frac{6—6.5}{6}$	$31.12\ \frac{6.12}{6}$	$29—32\frac{6—7}{5.5—6.5}$	30.4
鳃耙	43—53	48.95	47—52	49	43—53	48.2
头长/标准长(%)	23.57—29.41	27.67	24.69—28.2	26.65	25—30.76	27.93
体高/标准长(%)	40.82—51.4	45.31	38.12—48.1	42.85	40.81—52.63	46.29
尾柄长/标准长(%)	10.61—14.79	13.24	11.11—15.19	13.11	10.86—14.7	12.56
尾柄高/标准长(%)	15.67—18.24	16.98	15.62—17.77	16.41	16.26—19.6	17.27
背鳍基长/标准长(%)	36.95—41.34	38.34	37.03—40.49	38.92		
臀鳍基长/标准长(%)	6.09—10.05	8.98	8.58—10.37	9.39		

分类上区分银鲫和鲫的主要性状依据是银鲫的体型较高和侧线鳞数较多[1]。我们着重比较了这两个性状的分类意义 (表 2)。按群体性状值来看，银鲫的相对体高确高于鲫的相对体高，前者均值范围为 44.93—46.29%，后者为 40.36—43.29%。但是相对体高受遗传和环境影响较大[30,40]，变异范围很宽，如银鲫相对体高的范围从 38.1% 到 52.63%，鲫的范围从 35.21% 到 50%，两者几乎是重叠的，因此根据相对体高很难在个体上作出银鲫与鲫的区分。

比较来说，侧线鳞性状较为稳定，它的变异系数比相对体高的变异系数小得多 (约小 3—4 倍)。另外从侧线鳞变异范围来看，鲫是 27—30，银鲫是 29—33，两者重叠程度也较

1) 湖北省水生生物研究所鱼类育种组，1975。淡水生物学科技参考，(3)：1—8。

2) 电极缓冲液配方：Tris 6 克，氨基醋酸 28.8 克，加蒸馏水至 1000ml。使用时稀释 10 倍。

表 2 方正银鲫与鲫的性状比较

Table 2 Comparison of morphological characters between crucian carp and goldfish

	方正银鲫 (♀ 22 尾, ♂ 4 尾)			银鲫 (50 尾)		武昌东湖鲫 (♀ 25 尾, ♂ 5 尾)			鲫 (82 尾)	
	范围	平均数±标准差	变异系数(%)	范围	平均数	范围	平均数±标准差	变异系数(%)	范围	平均数
标准长(毫米)	135—200	164		71—280		203—320	259		86—330	
体重(克)	100—307	180				350—1275	775			
侧线鳞	30—33	31.11±0.65	2.09	29—32	30.4	28—30	29.22±0.47	1.6	27—30	28.65
体高/标准长(%)	38.1—51.4	44.93±3.56	7.92	40.81—52.63	46.29	40.78—50.0	43.29±1.96	4.52	35.21—47.16	40.36
肝重/体重(%)	5.3—9.0	6.97±0.93				1.0—3.7	2.39±0.62			

相对体高的重叠小。因此我们根据两者侧线鳞数均值的不同，如鲫是 28.65—29.22，银鲫是 30.4—31.11，把侧线鳞值 30 作为初步区分银鲫和鲫的依据，把左右侧线鳞数的均值大于 30 者归为银鲫，小于 30 者归为鲫，然后再作其他性状（包括繁殖特性）的进一步鉴别。

方正银鲫和鲫在红血球和肝脏等组织上的差别也可作为分类鉴别依据。测量了 6 尾方正银鲫(雌)和 10 尾鲫(6 雌 4 雄)的红血球及其核的长径和短径，每尾鱼各测量 50 个红血球，数据列在表 3。从表 3 和图版 I:1，2 可以看出，两者红血球均呈椭圆形，但方正银鲫的红血球较大，尤以红血球长径及其核长径的差别更为显著，方正银鲫红血球及其核的长径分别较鲫的红血球及其核的长径平均长 37.1% 和 51.1%。

表 3 方正银鲫与鲫的红血球大小比较

Table 3 Comparison of the size of red blood cells between crucian carp and goldfish

		方正银鲫(6 尾)	鲫 (10 尾)
		平均数±标准差(变动范围)	平均数±标准差(变动范围)
红血球	长径(微米)	18.93±1.26(13.76—20.64)	13.81±0.93(9.46—16.34)
	短径(微米)	11.49±0.93(9.41—13.76)	10.42±0.60(8.94—12.90)
红血球核	长径(微米)	7.07±0.62(5.16—9.46)	4.68±0.65(3.09—6.19)
	短径(微米)	3.84±0.64(2.58—6.02)	3.15±0.41(2.58—5.16)

从肝脏外形上看(表 2,图版 II:8，9)，鲫的肝脏小而较结实，褐红色，重量平均占体重的 2.39%；方正银鲫的肝脏肥大而柔软，褐红色（颜色较鲫的淡），几乎覆盖整个肠部，重量平均占体重的 6.97%。显然，方正银鲫肝脏大得多，其相对重量约大二倍。在组织学上两者也有明显差别，鲫的肝细胞小(图版 I:3)，细胞长轴最大为 27.52 微米，紫红色的细胞质分布匀均，内含有许多颗粒状物，核近圆形；方正银鲫肝细胞大而形不规则（图版 I:4），细胞长轴最大可达 46.44 微米，淡红色的胞质分布不均，呈网状结构，核的形状也与鲫的

不同，近于椭圆形。

2. 方正银鲫行雌核发育繁殖的试验

为了验证方正银鲫是否行雌核发育繁殖，我们进行了方正银鲫人工繁殖和辐射人工繁殖试验，以及受精卵的细胞学观察[12,16]。这些试验证实方正银鲫是实行雌核发育的三倍体鱼；方正银鲫群体的两性型表型并不表示它们行正常有性繁殖。

3. 异源精子对于方正银鲫雌核发育子代的生物学效应

(1) 生长效应

在饲养条件下，鲫、红鲫、方正银鲫和异育银鲫等从夏花开始，在当年生长期内都具有稳定的生长速率，如图 1 所示，鲫、红鲫和异育银鲫（红海）的体重增长和饲养天数之间存在显著的线性关系；如果饲养条件中途发生变化，它们的生长速度也有改变，以与新环境相适应的生长速率继续保持线性生长（图 2）。

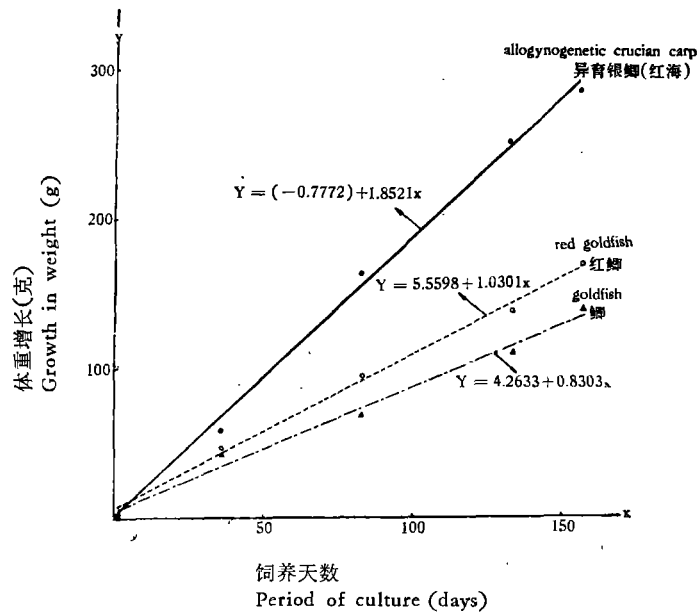


图 1　当年鲫鱼体重的线性增长

Fig. 1　The linear growth in weight of goldfish, red goldfish and allogynogenetic crucian carp during the first year.

异源精子对于雌核发育子代的生长效应最初是在雌银鲫和雄红鲫婚配的子代中发现的。在相同饲养条件[1]下比较了各种鲫鱼的生长情况，从表 4 1976—1977 两年的试验结果可以看出，“杂交”的银鲫子代生长最快，它比鲫快 84.1—103.6%，比红鲫快 52.5—68.6%，比方正银鲫快 15.8—22.5%。当时我们注意到何以银鲫“杂交”子代的生长较对照银鲫自繁子代快。因为用于婚配的银鲫亲本是经繁殖细胞学验证为雌核发育三倍体，按照对于雌核发育现象的已有解说，精子（包括异源精子）只起刺激卵子发育的作用，对于雌核发育的子代是不具遗传影响的。银鲫“杂交”子代的生长加快是否意味着异源精子起了某种遗传的影响呢？为了验证这一现象的真实性，我们设计了新的实验，从 1978 年起

1) 选取面积和深度相同的并列鱼池，放养同样规格和密度的夏花鱼种，用同样饵料饲养。

改用兴国红鲤雄鱼与雌银鲫婚配，以期增强异源精子的生长效应，为了消除母本(银鲫)个体间的遗传差异，每组试验只用一尾银鲫为母本，把它产出的卵分为 2 份，分别和不同父本的精液受精；又为了进一步减少环境差异的影响，改分池饲养为同池饲养(剪去鱼的一侧腹鳍为标记)。经过三年 (1978—1980) 重复试验，证实异源精子对于银鲫雌核发育子代确具生长效应。在 11 组重复试验中，除 1 组异育银鲫较方正银鲫生长快 3%，差别不显著外，其他 10 组生长差别显著 (表 4)。以兴国红鲤为父本的异育银鲫 (鲤方)，生长速度较对照组方正银鲫平均快 34.7% (12.9—64.4%)，以红鲫为父本的异育银鲫 (红方或红海)，生长速度较方正银鲫平均快 19.3% (15.8—22.5%)，而鲤方的生长又较红方的快 9.7% (7.58—12.1%)。可见不同种的异源精子，对于银鲫雌核发育子代具有不同的生长效应。

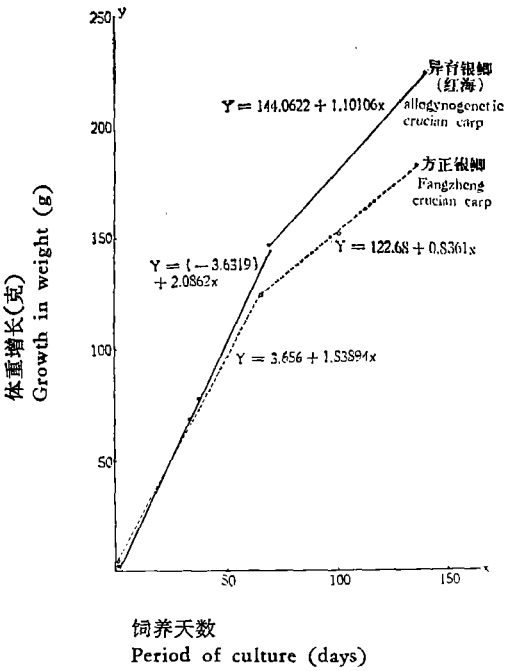


图 2 当年银鲫体重的线性增长

Fig. 2 The linear growth in weight of Fangzheng crucian carp and allogynogenetic crucian carp during the first year.

表 4 还列示了异育银鲫体重增长的变异系数平均为 7.7%(4.1—12.4%)，这意味着异育银鲫最大生长表型可以超出其平均生长表型的 23% (按样本均值＋ 3σ 计算)。如果再把当年鲫鱼体重线性增长的特性考虑在内，那末在饵料丰富的饲养条件下，可以期望异育银鲫有更快的生长个体。实践结果确是如此。在湖北地区，异育银鲫 (鲤方) 夏花经 164 天饲养，最大个体重达 9.2 两，在草鱼春片塘混养 193 天，最大个体重达 1.4 及 1.6 市斤；在广东地区，异育银鲫夏花在养鳗池中混养 8 个月，最大个体重达 1.95 市斤。

(2) 性比、体色和鳞被的变异

银鲫与其婚配雄鱼的亲缘关系可以影响它们子代的性比。如表 5 所示，方正银鲫自繁子代的雄鱼平均占 18.2%；银鲫与雄鲫婚配的子代，雄鱼平均占 15.6%，与雄红鲫婚配的子代，雄鱼平均占 2.5%(0—3%)；而同一方正银鲫与雄兴国红鲤婚配的子代，解剖了 316 尾，未见雄性个体。这些资料表明异源精子能影响银鲫子代的性比，雄鱼的亲缘关系近(如鲫)，它与银鲫婚配的子代雄性比例较大，雄鱼的亲缘关系较远，则子代雄性比例显著减小，甚至不出现雄性个体。

用异源精子受精发育的银鲫子代 (异育银鲫)，有少数个体的局部体色和鳞被显示了父本性状。例如雌银鲫和雄红鲫婚配的子代的个别个体，出现个别鳞片的表皮颜色是红的；又如异育银鲫(鲤方)和雄兴国红鲤回交的子代中，出现一尾鱼在胸部 7—8 个鳞片大小的一块表皮颜色是红的。此外，在这些回交子代中，约有 4‰—2% $\left(\frac{1}{236}-\frac{2}{98}\right)$ 个体局

表 4　异育银鲫同银鲫及鲫的生长比较

Table 4　Comparison of growth rate among allogynogenetic crucian carp, crucian carp and goldfish

年份	亲本婚配组合 (♀×♂)	子代放养规格	子代出池规格平均重±标准差 (克/尾)	变异系数 (%)	生长比较 (快%)	生长平均重差异的显著性	饲养方式
1976	海拉尔银鲫×红鲫	1.1 克	285±13	4.6	比鲫快 103.6	++	① 密度 30 尾/0.3 亩
	海拉尔银鲫×鲫	1.6 克	257.8±21.8	8.5	比鲫快 84.1	++	
	红　鲫	1.2 克	169±18	10.7			
	鲫	0.7 克	140±12.5	8.9			
1977	海拉尔银鲫×红鲫	2.0 克	223.5±15	6.7	22.5	+	① 密度 30 尾/0.3 亩
	方正银鲫	4.5 克	182.5±7.8	4.3			
1977	海拉尔银鲫×红鲫	1.2 克	91.5±9	9.8	15.8	++	③ 密度 83 尾/亩
	方正银鲫	1.6 克	79±16	20.3			
1978	方正银鲫×红鲫	20.0 克	202±25	12.4	19.8	++	③ 密度 60 尾/亩
	方正银鲫	25.6 克	168.6±27	16.0			
1978	方正银鲫×兴国红鲤	8.1 克	394±44.5	11.3	37.3	++	① 密度 20 尾/0.2 亩
	方正银鲫	7.1 克	287±21.5	7.5			
1980	方正银鲫×兴国红鲤/方正银鲫	6.1 厘米	170.8±14.6	8.5	24.1	++	② 密度 40 尾/0.3 亩
		5.9 厘米	137.7±15.8	11.5			
1980	方正银鲫×国兴红鲤/方正银鲫	7.5 厘米	204.3±17.6	8.6	12.9	++	② 密度 35 尾/0.3 亩
		7.5 厘米	181.0±19.1	10.6			
1980	方正银鲫×兴国红鲤/方正银鲫	10.0 厘米	251.7±20.3	8.1	64.4	++	② 密度 21 尾/0.3 亩
		10.6 厘米	153.1±23.0	15.0			
1979	方正银鲫×兴国红鲤/红鲫	2.05 厘米	37±1.5	4.1	12.1	+	① 密度 35 尾/0.3 亩
		2.25 厘米	33.0±1.6	4.8			
1979	方正银鲫×兴国红鲤/红鲫	11.8 厘米	227±10.5	4.6	7.58	+	② 密度 31 尾/0.3 亩
		11.6 厘米	211±12.5	5.9			
1979	方正银鲫×兴国红鲤/红鲫	11.8 厘米	253±14	5.5	9.52	+	② 密度 33 尾/0.3 亩
		11.6 厘米	231±23	10.0			

＋ 为显著，$p<0.05$；＋＋为极显著，$p<0.005$。

① 为分池单养；②为同池混养；③在同一个家鱼鱼种池混养。

部鳞式发生不同程度的混乱(图版 I:5; II:7)，分析其原因，可能是用于婚配的雄兴国红鲤不纯(含有镜鲤的遗传因子)所致。

(3) LDH 同工酶染色反应的差异

按聚丙烯酰胺盘状电泳测定，鲫、方正银鲫和异育银鲫的肝脏 LDH 同工酶有相似的

表 5 异种精子对于银鲫子代性比的影响

Table 5 The effect of heterologous sperm on male ratio in allogynogenetic crucian carp

亲本的婚配组合 (♂×♀)	子代解剖鱼数 (尾)	子代雄鱼比率 (%)
方正银鲫	137	18.2(5.4—31)
鲫×海拉尔银鲫	211	15.6(10.6—20)
红鲫×海拉尔银鲫	276	2.5(0—3)
兴国红鲤×方正银鲫	316	0
兴国红鲤×海拉尔银鲫	20	0

谱型(图版II:6),各有15条酶带,可自然地分为IV个区段: 第I区段有5条酶带,第II区段有4条酶带,第III和第IV区段各有3条酶带。第III和第IV区段酶带是肝脏特有的。兴国红鲤的肝脏LDH同工酶谱型不同于鲫鱼的谱型,显有17条酶带,相互以近于匀等的间距排列(图版II:6-F)。方正银鲫和鲫有相似的谱型,表明它们有共同的起源,也为银鲫作为鲫的特化类型提供了佐证;异育银鲫和方正银鲫有相似的谱型,证实方正银鲫是以雌核发育繁殖,因而异育银鲫(鲤方)仍保持了方正银鲫(母本)的谱型。但是如果从酶带的显色情况进行比较,那末可以看出,异源精子(兴国红鲤精子)对于银鲫雌核发育的子代并非全无影响。例如图版II:6-F是方正银鲫,异育银鲫和兴国红鲤的肝脏LDH同工酶图谱(采用同样的制备过程和样品量,在同一电泳槽内同时电泳)。当染色温度为26℃时,兴国红鲤的酶带只需15分钟即可全部显现清楚,方正银鲫的酶带需45分钟才全部显现清楚,兴国红鲤酶带的染色反应显然大大快于方正银鲫的染色反应。值得注意的是兴国红鲤的这个特性,可以加快以它为父本的异育银鲫(鲤方)肝脏LDH同工酶的染色反应,异育银鲫显现全部酶带的时间较方正银鲫缩短了3分钟,只需要42分钟。经过多次测试,都获得异育银鲫(鲤方)肝脏LDH同工酶染色反应快于方正银鲫的结果。另外,还可以看到异育银鲫(鲤方)的第II和第III区段的酶带色度较方正银鲫相应的酶带深,其中尤以第III区段更为明显。为了进一步比较方正银鲫和异育银鲫(鲤方)肝脏LDH同工酶的染色反应过程,我们在染色过程中的不同时间分别进行了比较,如图版II:6所示,异育银鲫(鲤方)第II、III区段的酶带,在整个染色反应过程中,无论其染色速度或色度都超过方正银鲫的相应酶带,表明兴国红鲤的精子确有增强异育银鲫肝脏LDH同工酶染色反应的作用。

上述各种生物学效应,表明异源精子在非染色体整体水平上影响了方正银鲫子代的遗传性状,其效应主要表现在子代的生理和代谢方面,而对于子代形态性状没有明显影响。

讨 论

1. 银鲫与其婚配雄鱼的亲缘关系可以影响子代性比的现象,也许能解说造成银鲫地理分布上性比差异的原因。从已有的银鲫性比资料(图3)可以看出,银鲫性比从东向西有一明显梯度变化,东面分布在黑龙江流域的是两性型群体(雌鱼占43—96%),它们和



图 3　分布在中国、苏联和欧洲的银鲫群体性比

●——两性种群，示地点和雌鱼数量%：

1.大伙房，83.4%；2.松花江，69.5%；3.乌苏里江，78%；4.博朗，67.5%；5、6.黑龙江 95—50%，69.5%；7.兴凯湖，79.3—42.9%；8.额尔古纳河，69.5%；9.维柳伊河，提尤恩格河盆地，50%；10.鄂毕河的纳雷姆地区，96—80%；11.乌内奇河水库，94%；12.韦谢洛夫水库；13.白俄罗斯北方，70—66—60%；14.罗马尼亚，85—75%；15.西德；16.多瑙河地区的支流和湖泊，95—71%。

○——单性种群，示地点和雌鱼数量%

1.德国；2.匈牙利；3.波兰；4.保加利亚；5.多瑙河的一些湖泊，100%；6.白俄罗斯南方，100%；7.德湟伯河，100%；8.莫斯科附近，100%；9.萨拉托夫的托波尔斯克湖，98%；10.沃耳斯克附近湖泊，98%；11.诺沃乌晋斯附近湖泊，99.9—100%；12.美舒腊，100%；13.14.中乌拉尔一些湖泊，100%；15.库斯塔乃，99%；16.额尔齐斯河一些湖泊 100%；17.鄂毕河地区的一些湖泊，100%；18.北高加索的一些湖泊，100%；19.99.8%；20.99.6—100%。

资料引自：Кожевников, Г. П.(1954)[37]; Никольский, Г. В.(1956)[40]; Lieder, U.(1959)[24]; Горюнова, А. И. (1960)[39]; Ромашов, Д. Д. 等 (1960)[42]; Леоненко, Е. (1959)[38]; Жуков, П. И. (1965)[36]; Ровнин, А. А. 等 (1977)[41]; Головинская, К. А. (1954)[32]; Микулич, Л. В. (1939)[39]; Головинская, К. А. 等(1960)[33]；余志堂等(1959)[2]；解玉诰等(1973)（内部资料）。

Fig. 3　The sex ratio in population of crucian carp in China, the Soviet Union and Europe.

●— Bisexual population, geographic distribution and female ratio.

○— Unisexual population, geographic distribution and female ratio.

鲫的分布区重叠，生殖季节雌性银鲫可以和雄性银鲫或雄鲫婚配繁殖，用我们实验结果解说，因婚配的亲缘关系近，子代有一定比例雄鱼，因而能世代保持两性型种群；而在西面，从苏联鄂毕河以西至中欧，为单性型银鲫种群（雌鱼占 98—100%）[1]，生殖季节它们和同地种黑鲫的雄鱼，或和鲤鱼、丁鲔的雄鱼婚配，由于婚配的亲缘关系较远，子代不能产生雄鱼，从而形成了单性型银鲫群体。

2. 雌核发育是动物界一种少有的繁殖方式。在鱼类中确知是雌核发育的还只有美洲帆鳉（*Poecilia formosa*），银鲫（*Carassius auratus gibelio*）或日本关东系银鲫（*Carassius auratus langsdorfii*）和 *Poeciliopsis* 属的某些种型。

关于鱼类雌核发育的机制至今一直认为精核在卵质中是不活动的，胚胎只由卵子（母

1) 白俄罗斯北方一带的两性型银鲫种群被认为是由黑龙江流域银鲫引殖过去的；多瑙河的两性型银鲫群体被认为来源于早期迁入欧洲的银鲫种群。

本遗传)进行发育。这一认识的根据有几个著称的实验，例如，首先 Hubbs 等 (1932，1946)[19,20]发现了美洲帆鳉的雌核发育，他们把美洲帆鳉与该属的50个类型(包括种、亚种、族和杂种)的雄鱼、以及这类鱼其他属的5个种的雄鱼交配，子代没有出现父性遗传，他们还连续 14 年观察美洲帆鳉 20 个世代的 8000 尾子代全为雌性。第二个实验是 Головинская 等 (1947，1954)[31,32] 对银鲫进行的繁殖细胞学研究，他们看到入卵的精子核在第一次卵裂前一直呈密质状态，没有发育成原核，也不与雌性原核融合；把雌性银鲫和黑鲫 (*Carassius carassius*)，家鲤和丁鲹 (*Tinca tinca*) 等的雄鱼“杂交”，子代形态和银鲫相同，全为雌性。以后还有 Kallman (1962，1964)[21-23]应用组织移植技术从免疫原理证实美洲帆鳉是雌核发育的实验。基于上述精、卵染色体组的整体观察，以及“杂交”子代的形态性状等实验依据，确立了鱼类雌核发育是母性遗传，精子不参与遗传，只起激动卵子发育的作用的概念。但是这一概念未能概括他们实验中出现的一些例外，更难以解说本文的实验结果。事实上那些“例外”都是反映了精子的遗传影响。我们不妨按年序列举如下：Hubbs 等 (1946)[20] 讲到，美洲帆鳉与其他类型雄鱼进行属内或属间杂交时表现的繁殖力 (fecundity)与双亲间的亲缘关系成比例；Головинская (1954)[32]在银鲫与家鲤雄鱼的杂交二代(即回交一代)中发现有 2 尾鱼(父为家鲤)有一对芽突状须；Haskins 等(1960)[18]用经过 1050 伦琴 X 射线照射的黑化短体帆鳍鳉(*Poecilia latipinna*)雄鱼与美洲帆鳉“杂交”，在一窝 45 尾子代中有 2 尾鱼具有浓重黑斑，作者认为这是一种少见的由父本染色体起了影响的现象；Анисимова (1963)[29] 把银鲫与黑鲫、家鲤或丁鲹等雄鱼“杂交”，子代形态相似，但在繁殖效果、生长速度和性腺结构等方面却有不同，以银鲫与黑鲫雄鱼“杂交”，繁殖最顺利，废卵最少，而与家鲤或丁鲹雄鱼“杂交”，繁殖效果甚差，尤以和丁鲹“杂交”废卵最多，银鲫与家鲤“杂交”的子代生长最快；小林 弘(1969)[17]用关东地区银鲫与金鱼或鲤鱼雄鱼“杂交”，受精率 70%，孵化率 60%左右，与泥鳅雄鱼“杂交”效果甚差，而与 *Sarcocheilichthys variegatus* (鲤科的一种鳈鱼)雄鱼“杂交”效果最差，孵化率只 10%。显然这些例外以及本文试验结果都表明鱼类的雌核发育，虽然在光镜下看不到精核参与卵子发育的染色体上的证据，但是不能完全排除精核在微观(分子水平)上的影响。

近代粮食作物远缘杂交研究成果揭示在非异源精卵结合下，真实存在部分遗传物质的远缘杂交。如玉米稻的培育成功即是一例，玉米稻在外观上没有玉米的性状，在光镜下观察，它的染色体也和水稻相同，但和母本长丰水稻相比，玉米稻已具明显的性状变异。对此周光宇等提出了常规远缘杂交中存在着 DNA 片段杂交的假说，并在高粱稻的酯酶同工酶分析中取得了证据[14]，接着又从 DNA 分子杂交证实高粱的 DNA 序列确实重组入水稻[15]。在鱼类也有一些实验，如 Vielkind 等 (1973)[28] 把从大肠杆菌 15 菌株胸腺嘧啶缺陷型(*Escherichia coli strain* 15T)分离出的氚标记的 H^3-DNA 注射入新月鱼 (*Platypoecilus maculatus*) 胚胎的卵黄囊内，证实 H^3-DNA 的降解产物可以被新月鱼胚胎用于 DNA 合成。这些例子说明在整体 DNA 分子间互不亲和的情况下可能发生片段 DNA 杂交。鱼类雌核发育，在精核整体 DNA 分子因受精卵雌核发育而被排斥的情况下，也许能发生片段 DNA 杂交。在鱼类有性杂交中，已知鲫为母本的鲤×鲫杂种，生长远比鲫快，表明在生长的调控系统中，鲫和鲤之间存在着某些功能互补的基因。银鲫和鲫具相同的 LDH 同工酶谱型表明它们分化不大，因而在银鲫和鲤鱼之间也会存在功能互补的基因。由此推论，

同兴国红鲤雄鱼"杂交"的银鲫雌核发育子代生长加快，也许就是鲤鱼精核的那些互补基因在起着作用。

所以我们认为，鱼类雌核发育作为一种特化的繁殖适应机制，它的进化地位处在从有性繁殖向孤雌生殖特化的过渡阶段，它既没有和有性繁殖彻底分化，又没有完全到达孤雌生殖，而是以其独特的过渡型机制——即须经受精激动的卵子雌核发育，在两个方向上与有性繁殖和孤雌生殖保持着联系。这种特定进化地位决定了鱼类雌核发育机制只具有相对的稳定性，也就是说，只有在一定的条件下才能实行完全母性遗传的雌核发育。这个一定的条件即是需要具备与雌核发育进化阶段相适应的婚配条件，具体地说，就是实行雌核发育的鱼须要有一个近缘的两性种和它婚配。例如在自然界，雌核发育的美洲帆鳉是和同属的两性种 *Poecilia latipinna* 和 *Poecilia sphenops* 同地共居的[19]，它们的亲缘关系是已知美洲帆鳉是由 *P. latipinna* 和 *P. sphenops* 杂交起源的（Abramoff 等，1968；Balsano, 1969；Prehn 等，1969）[1]；又如雌核发育的银鲫，在自然界是和黑鲫或鲫同地共居的，它们的亲缘关系是银鲫和黑鲫都被认为是由鲫分化来的。在这样的近缘婚配下，由于双亲间的进化源由，在母本的遗传性中已包含有父本的遗传信息，所以在实行雌核发育时，不存在精子的遗传影响问题。可是，如果不能满足上述近缘繁殖条件，如像许多人工杂交试验那样，人为地用较远缘的雄鱼与之婚配，那末就会在雌核发育的子代中出现异源精子不同程度的遗传影响，直至精核整套染色体组会像有性繁殖那样和卵核的染色体组结合，成为多倍体鱼（Kallman, 1964；Rasch 等，1965）[23,26]，或者（在多数情况）子代外观虽然仍如母本，但从微观水平检验，已不再是完全的母性遗传了。因此我们认为，那些与雌核发育进化机制相适应的婚配，如像自然界天然存在的婚配关系那样，它们的雌核发育子代可以是母性遗传的，其机制仍以 Gynogenesis（雌核发育）术语表示，对于另一些人为远缘婚配并表现了异源精子生物学效应的雌核发育可用 Allogynogenesis（异精雌核发育）术语表示，取其既含有与异源精子受精之意，又含有不完全是母性遗传的另一种雌核发育之意。这类人为远缘婚配的雌核发育，既能保持母本的遗传，又可表现父本的有利性状，为鱼类远缘杂交提供了新途径。如能掌握鱼类雌核发育的遗传机制，应用近代分子生物学和分子遗传学理论和技术，将能把鱼类远缘杂交推向新的阶段。

参　考　文　献

[1] 伍献文等，1977。中国鲤科鱼类志，下卷。第 430 页。上海人民出版社。
[2] 余志堂、何麟善、肖理仁、王精豹，1959。水生生物学集刊，(2)：200—209。
[3] 湖北省水生生物研究所鱼类研究室，1976。长江鱼类。科学出版社。
[4] 代定远，1964。动物学杂志，6(1)：22—24。
[5] 虞稔舜，1959。生物学通报，(4)：158—160。
[6] 江苏省吴县水产养殖场，1974。淡水渔业，(5)：21—23。
[7] 丁瑞华，1977。水生生物学集刊 6(2)：163—176。
[8] 黑龙江省水科所品种室，1975。淡水渔业，(8)：15—16。
[9] 朱洗、王幽兰，1958。实验生物学报，6(2)：129—180。
[10] 湖北省水生生物研究所第二室育种组家鱼研究小组，1976。水生生物学集刊，6(1)：111—112。
[11] 张树政、王杨声，1973。化学通报，(1)：30—38。
[12] 俞豪祥，1982。水生生物学集刊，7(4)：481—487。

1) 引自 "Генетические Основы Селекция Рыб", Кирпичников, В. С., 1979, стр. 246.

[13] 朱蓝菲，1982。水生生物学集刊，7(4)：539—545。
[14] 周光宇、龚蓁蓁、王自芬，1979。遗传学报，6(4)：405—413。
[15] 周光宇、曾以申、杨晚霞，1980。遗传学报，7(2)：119—122。
[16] 蒋一珪等，1982。水生生物学集刊，7(4)：471—477。
[17] 小林 弘，1967。动物学杂志，76：375。
[18] Haskins, C. P., Haskins, E. F. and R. E. Hewitt, 1960. *Evolution* **14**: 473—483.
[19] Hubbs, C. L. and Hubbs , L. C., 1932. *Science N. Y.*, **76**: 628—630.
[20] Hubbs, C. L. and Hubbs, L. C., 1946. *Genetics*, **31**: 218.
[21] Kallman, K. D., 1962. *J. Genet.*, **58**(1): 7—21.
[22] Kallman, K. D., 1962. *Evolution*, **16**: 497—504.
[23] Kallman, K. D., 1964. *Genetics*, **50**: 260—261.
[24] Lieder, U., 1959. *Biol. Zentralbl.* **78**(2): 284—291.
[25] McManus, J. F. et al., 1960. Staining methods: Histologic and Histochemical. p. 21, N. V. Paul B. Hoeder. Inc.
[26] Rasch, E. M. et al., 1965. *J. Exp. Zool.*, **160**(2): 155—170.
[27] Stanley, J. G. et al., 1975. *Progressive Fish-Culturist*, **37**(1): 25—26.
[28] Vielkind, J. M. et al., 1973. Fate of bacterial DNA injected into embryos of Poeciliid fish. In: "Genetics and Mutagenesis of Fish," Schröder, J. H. 1973, pp. 123—137.
[29] Анисимова, И. М., 1963. *Реф. Жур. Биол.*, №. 20, И58.
[30] Астанин, Л., 1959. *Рыбов. и Рыбол.*, (2): 28—29.
[31] Головинская, К. А. и Ромашов, Д. Д., 1947. Тр. Всерос. н.—и. ин—та пруд. рыбн. х—ва, Т. IV: 73—113.
[32] Головинская, К. А., 1954. Тр. Всерос. н.—и. ин—та пруд. рыбн. х—ва, Т. VII: 37—57.
[33] Головинская, К. А., Ромашов, Д. Д., и Н. Б. Черфас, 1960. *Рыбов. и Рыбол.*, (6):16—17.
[34] Головинская, К. А., Ромашов, Д. Д. и Черфас, Н. Б., 1965. *Вопр. Ихтиологии* Т. 5, **4**(37): 614—629.
[35] Горюнова, А. И., 1960. *Вопр. ихтиол. вып.*, **15**: 106—120.
[36] Жуков, П. И., 1965. Рыбы Белоруссии. Минск, «Наука и Техника», 315—316.
[37] Кжевников, Г. П., 1954. *Вопр. ихтиол.*, **2**: 156—159.
[38] Леоненко, Е., 1959. *Рыбов. и Рыбол.*, (2):29.
[39] Микулич, Л. В., 1939. сб. Дмитриева, Е. Н., 1957. Морфо-Экологический анализ двух видов карася, Тр. *ин—та Морфологии Животных*, **16**:152—154.
[40] Никольский, Г.В., 1956. Рыбы Бассейна Амура. АН СССР Москва.
[41] Ровнин, А. А., Кукурадзе, А. М., и Стахорская, Н. И., 1977. *Рыбное Хозяйство*, (2):9—11.
[42] Ромашов, Д. Д. и Головинская, К. А., 1960. Гиногенез и отдаленная гибридизачия у рыб. сб «Отдаленная гибридизачия растений и животных». Изд-во АН СССР, 496—510.
[43] Черфас, Н. Б., 1966. Тр. Всерос. н.—и. ин—та пруд. рыбн. х—ва, **14**:63—82.
[44] Черфас, Н. Б., 1966. *Генетика*, **5**: 16—24.

BIOLOGICAL EFFECT OF HETEROLOGOUS SPERM ON GYNOGENETIC OFFSPRING IN *CARASSIUS AURATUS GIBELIO*

Jiang Yigui, Liang Shaochang, Chen Bende, Yu Haoxiang, Shan Shixing, Yang Delong
Lin Suien and Shen Genquan

(*Institute of Hydrobiology, Academia Sinica*)

Abstract

On the basis of cytological observations on chromosomes of leucocytes, fertilized eggs

and early embryonic cells, both male and female crucian carp, *Carassius auratus gibelio*, caught from Shuangfeng reservoir in Fangzheng County, Heilongjiang Province, were disclosed to be triploid in karyotype and they did reproduce by natural gynogenesis, and so the bisexual phenotype of crucian carp's population in Shuangfeng reservior does not indicate that they would reproduce by amphimixis.

Intraspecific and intergeneric crosses with the crucian carp all revealed that heterologous sperm not only gave a gynogenetic stimulus to the ova of crucian carp, but also could produce some effects on characters of the gynogenetic offspring. This gynogenetic phenomenon with biological effects of heterologous sperm is termed "allogynogenesis" in order to distinguish it from the term "gynogenesis". The progeny of crucian carp developed through allogynogenesis is called allogynogenetic crucian carp.

The biological effects of the heterologous sperm expressed in allogynogenetic crucian carp are as follows:

1, Effect on growth. Heterologous sperm could provide allogynogenetic crucian carp with enhanced growth rates. Compared with gynogenetic crucian carp, the average growth rate of allogynogenetic crucian carp with red carp sperm was 34.7%(12.9—64.4%) faster, and that of another allogynogenetic crucian carp, with red goldfish sperm was 19.3%(15.8—22.5%) faster on the average.

2, Affecting sex ratio. Heterologous sperm caused allogynogenetic crucian carp to be consisted of different percentage of male progeny. For example, the percentage of males in progeny of crucian carp (♀ × ♂) was 18.2%, the percentages of males in progeny of crucian carp (♀) mated with goldfish (*Carassius auratus auratus* ♂) and red goldfish (*C. auratus auratus red variety* ♂) were 15.6% and 2.5% (0—3%), respectively, but no male has yet been found in the progeny of crucian carp (♀) mated with red carp (♂).

3, Effect on the liver LDH isoenzyme pattern. Compared with crucian carp, the liver LDH isoenzyme pattern of allogynogenetic crucian carp (progeny of crucian carp ♀ × red carp ♂) had a quicker staining reaction and higher relative activity of the second and third groups of the isoenzyme pattern.

4, Variation in body colour. In allogynogenetic crucian carp and their backcross generation there were a few individuals with a small piece of red-color epidermis covering about 1—8 scales.

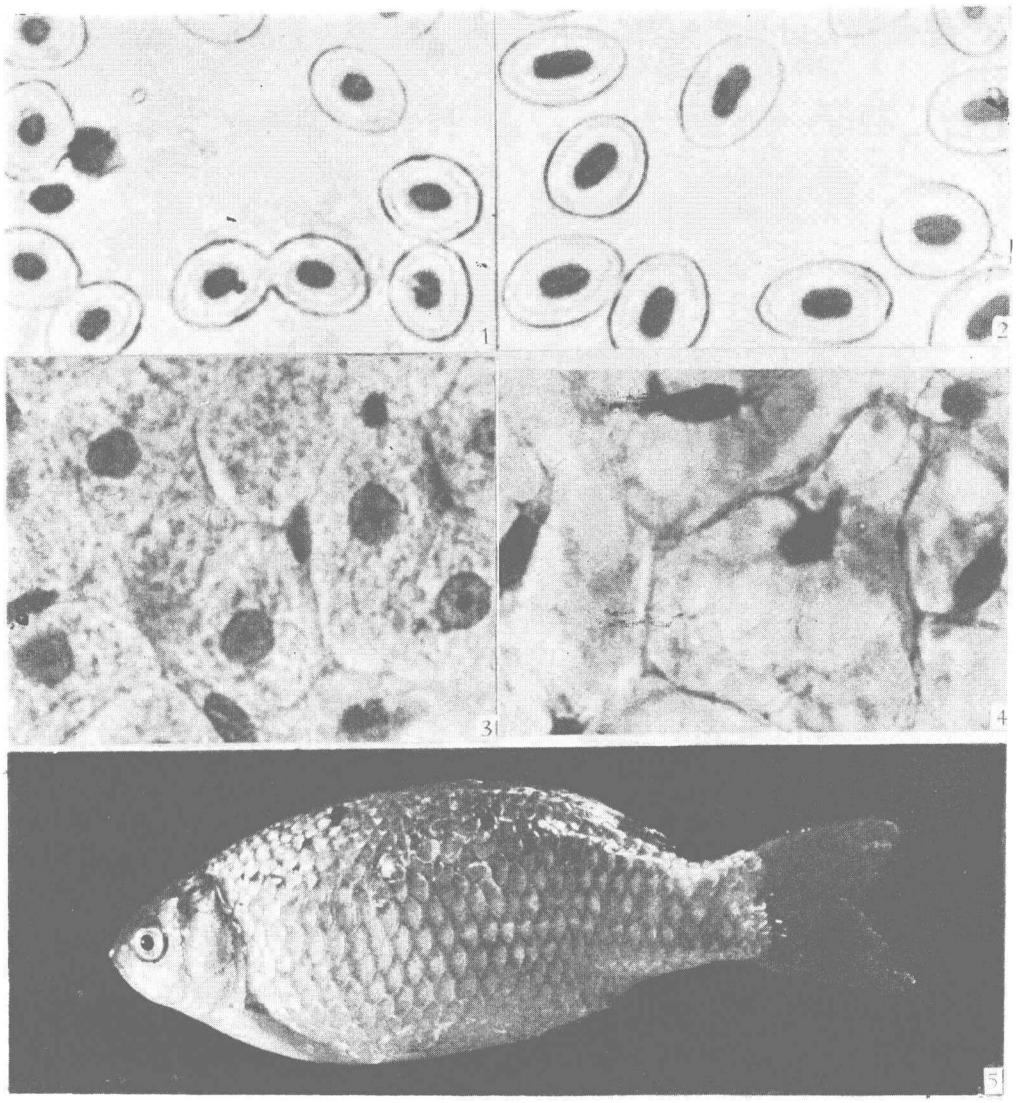


图 1　鲫的红血球(×640)
图 2　方正银鲫的红血球(×640)
图 3　鲫的肝细胞(×1008)
图 4　方正银鲫的肝细胞(×1008)
图 5　(兴国红鲤♂×方正银鲫♀)♀×兴国红鲤♂的回交子代，示局部鳞式混乱。

Plate 1

Fig. 1　Appearance of erythrocytes in goldfish. (×640)
Fig. 2　Appearance of erythrocytes in Fangzheng crucian carp. (×640)
Fig. 3　Hepatic cells of goldfish. (×1008)
Fig. 4　Hepatic cells of Fangzheng crucian carp. (×1008)
Fig. 5　In a few descendants of allogynogenetic female (red carp♂× Fangzheng crucian carp ♀) backcrossed with male red carp have a small area of disturbed scale sequence.

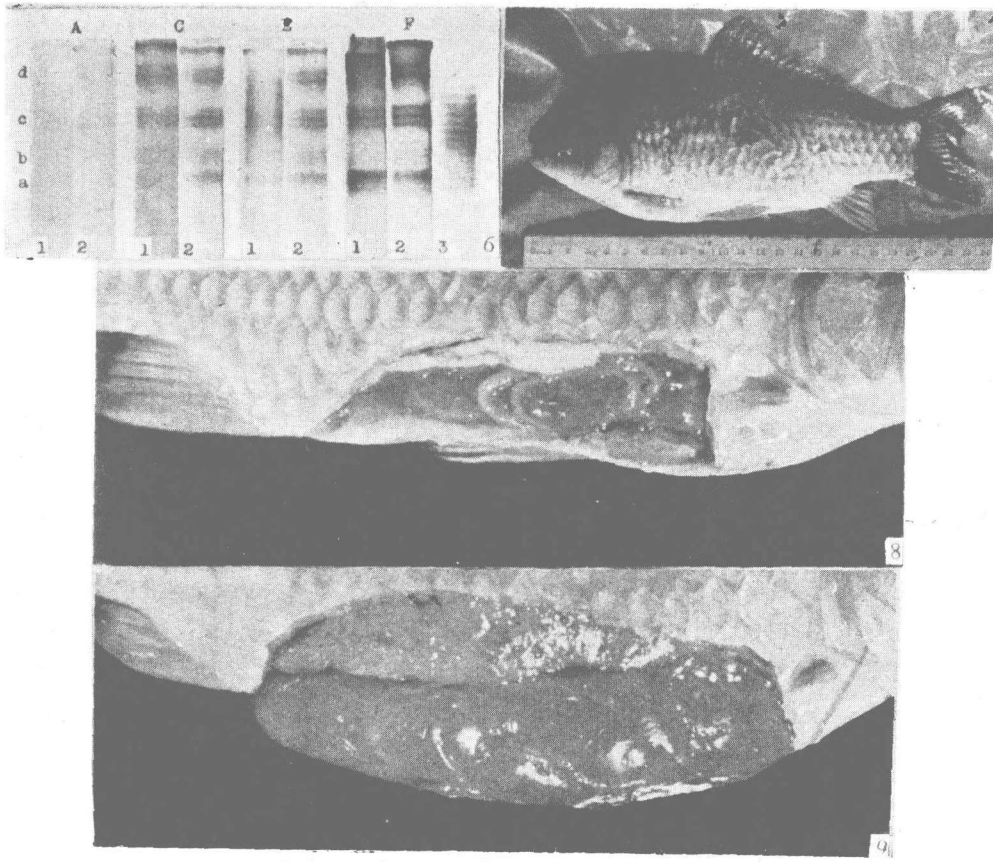


图 6　异育银鲫、方正银鲫和兴国红鲤的肝脏 LDH 同工酶染色反应的比较
1. 方正银鲫的酶谱；2. 异育银鲫的酶谱；3. 兴国红鲤的酶谱。
a. 第 I 区段；b. 第 II 区段；c. 第 III 区段；d. 第 IV 区段。
A. 染色 10 分钟(33℃)；C. 染色 15 分钟(32℃)；F. 染色 30 分钟(29℃)；
F_1. 染色 45 分钟(26℃)；F_2. 染色 42 分钟(26℃)；F_3. 染色 15 分钟(26℃)。

图 7　(兴国红鲤♂×方正银鲫♀)♀×兴国红鲤♂的回交子代，示局部鳞式混乱。
图 8　鲫的肝脏
图 9　方正银鲫的肝脏

Plate 2

Fig. 6　Comparison of the rate of staining reactions of liver LDH isoenzyme among crucian carp, allogynogenetic crucian carp and red carp.
1. The enzymatic pattern of crucian carp.
2. The enzymatic pattern of allogynogenetic crucian carp.
3. The enzymatic pattern of red carp.
a. The first group of isoenzymatic bands.
b. The second group of isoenzymatic bands.
c. The third group of isoenzymatic bands.
d. The fourth group of isoenzymatic bands.
A. Staining for 10 minutes (33℃).
C. Staining for 15 minutes (32℃).
E. Staining for 30 minutes (29℃).
F_1. Staining for 45 minutes (26℃).
F_2. Staining for 42 minutes (26℃).
F_3. Staining for 15 minutes (26℃).

Fig. 7　In a few progenies of allogynogenetic female (red carp♂ × Fangzhen crucian carp ♀) backcrossed with male red carp have a small area of disturbed scale sequence.

Fig. 8　The size of goldfish's liver.

Fig. 9　The size of crucian carp's liver.