

红鲫(♀)×湘江野鲤(♂)杂交一代 生殖腺的细胞学研究*

刘筠 周工健

(湖南师范大学生物系,长沙)

提 要

研究了以红色鲫鱼作母本和湘江野鲤作父本所得杂交一代(F_1)生殖细胞的生长发育。实验证明:(1) F_1 雌性个体的生殖腺存在两种情况,一是完全能育型,占总数的44.3%;另一是发育不正常的类型,属两性嵌合体,占总数的55.7%。外观为雌性个体的两性嵌合体卵巢,既有卵细胞,也有精细胞。(2) F_1 雄性个体的生殖腺出现三种不同的状况,一是完全能育型,只占总数的4.67%,可以完成由精原细胞到精子形成的全部发育过程;二是不完全能育型,占总数的61.7%,有少数精子细胞可以通过变态形成精子;三是完全不育型,这种类型包括有两性嵌合体(20.63%)和非两性嵌合体(13%),都不能产生成熟的精子。根据我们的实验结果证实,鲫(♀)、鲤(♂)杂交所得的杂交一代(F_1)雄性个体,有部分是能育的,并成功地获得了第二代(F_2)和第三代(F_3)。

用鲫鱼(*Carassius auratus* L.)和鲤鱼(*Cyprinus carpio* L.)作亲本彼此互交的研究早有报道^[3-6]。日本学者松井佳一认为鲫、鲤杂交一代的雄性是完全不育的^[3]。苏联学者最近报道也持同样的看法^[5],因此在国内已经流行一种鲫鲤杂种雄性不育的传统理论。国内水产科技界对鲫、鲤杂种能否在生产上获得经济效益也是持怀疑态度的,甚至过早地提出鲫、鲤杂交不能显示杂种优势的结论。鲫、鲤杂交的后代(F_1)雄性个体果真是完全不育?果真不能获得杂种优势?我们经过五年(1979—1984)的实验证明:应用红鲫(*Carassius auratus*)作母本和湘江野鲤(*Cyprinus carpio*)作父本进行杂交所得的杂交一代(F_1),雄性是可育的,而且已获得杂交第二代(F_2)和第三代(F_3);通过生产实践,杂交一代和二代都有明显的杂种优势(三代正在饲养试验过程)。本文主要是对杂交一代及其母本红鲫的生殖腺进行了细胞学的研究。

材 料 和 方 法

实验材料全部是1978—1984年从湘阴县鱼类良种繁殖场取得的。每年按月定期取

* 本文是湖南省鲫、鲤杂交研究协作组基础理论研究的专项课题,得到湘阴县鱼类良种繁殖场、熊吉祥、蔡君放、蔡兆贵等同志的协助和支持,刘必谦(研究生)参加制片和摄影工作,谨此致谢!

1985年11月6日收到。

材,共取 211 号标本。作为父本的湘江野鲤已在其他课题作过研究,这里不再重复。211 号标本中,有作为母本的红鲫、本地鲫、白鲫 (*Carassius cuvier*)。主要实验材料是红鲫 (♀)×湘江野鲤 (♂) 杂交一代 (F_1)。还有通过 F_1 自交的杂交二代 (F_2)。所有这些标本的年龄都是 1—3 龄 (表 1)。

表 1 1978—1984 年解剖的杂交鲫鱼及其母本的性腺标本
Tab. 1 Gonads of *Crucian carp* F_1 hybrids and their maternal fish examined in 1978—1984.

性 别 鱼 名	♀		♂		♀			合计
	数量	年龄	数量	年龄	外 观		年龄	
					♀	♂		
					数量	数量		
红 鲫	16	2—3						16
本 地 鲫	4	2—3						4
白 鲫	9	2—3						9
红鲫♀×湘江野鲤♂ F ₁	31	1—3	71	1—3	39	36	1—3	177
F ₁ ♀×F ₁ ♂ F ₂	2	2	2	2	1		2	5
合 计	62		73		76			211

样品的精巢和卵巢均用 Bouin's solution 固定, H. E. 染色, 石腊切片 5—8 μm 。为了证实红鲫 (♀)×湘江野鲤 (♂) 杂交一代雄性能育, 对 F_1 雄性精子的活动性能作了暗视野摄影。部分具有代表性的组织学和细胞学材料作了显微摄影。

结 果

(一) 红鲫的性成熟年龄和产卵类型

由于实验材料都是人工繁殖,而且放在专池中进行饲养,年龄档案有据可查,无需作鳍条和鳞片的年轮鉴定。性成熟年龄一般是二周年。在稀放精养的情况下,一周年的雄性个体,体重达 100 g 以上,也可发育成熟。

2—3 龄雌性个体,体重 150—400 g,在生殖季节,卵巢系数为 16—21.3%。根据产卵前和产卵后的卵巢组织学和细胞学研究证实: (1) 红鲫是属于典型的多次产卵类型; (2) 每年 3 月下旬至 4 月下旬,在大约 35—45 天内,红鲫可以连续产卵 2—3 次,每次产卵间隔的时间约为 12—15 天。达到满熟的雌性个体,产卵前的卵巢组织学结构包含有 I、II、III、IV (IV^+ , IV^{++} , IV^{+++}) 时相的卵母细胞 (图版 I), 说明红鲫卵巢中的 III 时相卵母细胞到 IV 时相卵母细胞不是同步的。产卵后的卵巢组织学结构为第 IV 期, 卵巢组织中可明显地看到排卵后遗留下来的滤泡组织 (图版 II)。1984 年 4 月 15 日第一次产卵的第 188 号标本,又于 4 月 30 日第二次产卵,产卵后的卵巢仍为第 IV 期,并能区别出第一、二次

产卵后各自留下的滤泡组织(图版 II, III)。

凡是已达到性成熟的雌性红鲫,在生殖季节卵巢系数达到高峰(16—21.3%),第一次产卵后下降到8—10%,经过饲养15天左右,卵巢系数又可上升到16—18%,第二次产卵后下降到6—7%。生殖季节过后,无论在秋季或冬季,卵巢的组织学结构都处于第IV期,这与罗非鱼的卵巢季节周期变化规律基本相似^[2]。

(二) 红鲫(♀)×湘江野鲤(♂)杂交一代生殖腺发育的情况

1. 雌性卵巢发育情况

(1) 正常发育 根据解剖后用肉眼判断为卵巢的70号标本,经过细胞学研究结果,能按母本红鲫卵巢发育规律进行的正常卵巢只有31个(表1),占总数的44.3%。一冬龄雌性个体,在生殖季节,正常发育的卵巢系数是10—12%,2—3冬龄雌性个体,正常发育的卵巢系数是12—14%,都有I、II、III、IV时相的卵母细胞(图版 I:4)。产卵后的卵巢组织学结构仍为第IV期。从以上这两方面的事实说明,雌性杂交一代正常发育的卵母细胞由III时相到IV时相不是同步的。因此雌性杂交一代与其母本红鲫相同,也是属于多次产卵类型。

(2) 两性嵌合体 70号卵巢标本,有39个是两性嵌合体(Hermaphroditic mosaic),占总数的55.7%。外观是卵巢,经细胞学研究后证实为两性嵌合体的特征是:有正常发育的I、II、III、IV时相的卵母细胞(图版 I:5);在各个发育时相卵母细胞的间隙中填充有精原细胞和败育的初级精母细胞(图版 II:7, 8)。精原细胞可以进行有丝分裂,但精原细胞停止有丝分裂后进入生长期的初级精母细胞,明显地出现细胞核固缩,不能按生殖细胞减数分裂(成熟分裂)前期呈现的细线期→偶线期→粗线期等一系列核的动力学规律显示出来的核行为,也就是说没有减数分裂前期的节奏。由于不能进行减数分裂,当然不能形成精子细胞,更不可能形成精子。这种两性嵌合体中的第IV时相卵母细胞,当池塘的生态条件适合,可以完成成熟、排卵,也可以通过人工催产排卵。在人工杂交授精的实验中看到,如果两性嵌合体卵巢中的精细胞成分过多,挤出来的卵子夹带有败育的初级精母细胞,致使卵子的粘稠度大,第V时相卵子的游离度相对减少。即使卵子和异源精子都是正常的,但由于过多的精细胞成分构成的粘稠物质,妨碍受精,导致卵子受精率低,或者完全不能受精。如果两性嵌合体卵巢中的精细胞成分不多,挤出来的卵子游离自如,异源精子的浓度正常,人工杂交授精就有成功的希望。

2. 雄性精巢的发育情况

根据解剖后肉眼观察,外观定为精巢的107号标本,经细胞学研究,发现F₁雄性个体生殖细胞的发育非常复杂(表2)。

能育型 能育型包括两种情况,即正常发育和不完全正常发育:

(1) 正常发育 根据107号标本的细胞学研究结果,只有5个标本的精巢是循着一般有性生殖雄性鲫鱼的精细胞生长发育规律演变的,能够正常地完成精原细胞→初级精母细胞→次级精母细胞→精子细胞→精子的全部发育程序(图版 II:11)。达到这种发育水平的雄性个体,只占总数的4.67%。

(2) 不完全正常发育 71个能育型的标本中,有66个是属于不完全正常发育的

表 2 杂交一代雄性个体生殖细胞的发育情况
Tab. 2 The state of development of the reproductive cell of male F_1

发育类型	能 育 型		不 育 型	
	正常发育	不完全 正常发育	两性嵌合体	非两性嵌合体
			败 育	完全不育
F_1	5	66	22	14
%	4.67	61.70	20.63	13.00
	66.37		33.63	

类型，占总数的 61.7%。不完全正常发育的特点是：1) 在曲细精管的管腔中有精子的存在(图版 III:14)；2) 由精原细胞→初级精母细胞→次级精母细胞→精子细胞的发育程序是正常的，但多数精子细胞→精子的变态不正常，不能产生大量的精子(图版 II:12; III:13)；3) 在同一低倍视野中，可以看到由初级精母细胞到次级精母细胞第一次减数分裂中期的图象(图版 II:9)，也可看到由精子细胞到精子变态过程中细胞质离开精子细胞体的形态特征(图版 II:10)，还可看到由精子细胞到精子变态过程畸形变态的细胞形态学特征。所谓畸形变态是精子细胞的细胞核不能在一端形成精子的头部，细胞质不能在另一端延伸最后脱离精子体。根据我们观察到的事实，这些所谓不完全正常发育的 F_1 雄性个体，在生殖季节挤出的精液不呈乳白颜色，镜检发现，有精子存在，但数量很少，只相当于正常发育精液的十分之一。经过注射 HCG 或 LRH-A 后，精子的浓度可以显著增大。我们对注射 HCG 后采用的精液放在暗视野显微境下观察，可看到精子有正常活动的行为(图版 III:15、16)。用对 F_1 雄性个体注射 HCG 后得到的精液和 F_1 雌性卵子进行人工授精，可以获得杂交二代 (F_2)。值得特别注意的是，我们已发现 F_2 雄性个体的能育性比 F_1 雄性个体强，并已获得第三代 (F_3)。

不育类型 不育类型包括两种情况，一是以精细胞为主，间有少数卵母细胞的两性嵌合体，另一是根本不分化的原始精原细胞类型。这两种类型都不能产生精子，故总称为不育型。

(1) 两性嵌合体 在 107 个精巢标本中，有 22 个外观是精巢，经细胞学研究证明是两性嵌合体，占总数的 20.63%。这种类型的特点是：有明显的曲细精管结构，管壁由精原细胞和败育的初级精母细胞组成；在曲细精管间隙中填充有各个不同发育阶段的卵母细胞，与精细胞相比，它们所占的面积不大，稀疏地分散在曲细精管的间隙之中(图版 II:7)。在曲细精管的管壁上只看到具有有丝分裂能力的精原细胞和败育的初级精母细胞。这里的初级精母细胞不象正常的初级精母细胞那样能有减数分裂前期的核型演变，它们的核都成固缩状态而坏死(图版 II:8)，都不能完成生长期进入减数分裂，所以称为败育细胞。然而在曲细精管间隙中的卵母细胞却能正常发育。由 I 时相到 IV 时相的卵母细胞虽能按常规节奏进行，当完成生长成熟达到 IV 时相后，就会由于生理死亡而退化，终被周围的吞噬细胞所吞食，转为精原细胞的营养。在非生殖季节的两性嵌合体精巢切片中，可以看到由 IV→VI 时相的解体细胞。

(2) 完全不育型 完全不育型的特点是：有精巢结构，从外观就可看出发育不正

常,精巢系数只有 2—4%; 没有曲细精管的典型结构,精原细胞成堆地构成一个细胞团,虽有有丝分裂,但不分化,始终处于原始精原细胞状态。这种类型占总数的 13%(表 1)。

讨 论

1. 红鲫卵巢发育的产卵类型

我国现行的养殖鱼类可以分为两种产卵类型: 草鱼、鲢鱼、鳙鱼……是属于一次产卵类型^[1],一年产卵一次; 尼罗罗非鱼 (*Tilapia nilotica*) 是属于多次产卵类型^[2]。根据我们的实验结果,红鲫的卵母细胞在生长发育过程中可以明显地看到: (1) 初级卵母细胞由 III 时相到 IV 时相是非同步性的; (2) 产卵后的卵巢组织学结构仍为第 IV 期; (3) 在历年的杂交实践中证实,第一次产卵后的雌性红鲫,放入专池饲养,15 天左右后,又可进行第 2 次产卵; (4) 已经达到性成熟的雌性个体,其卵巢是以第 IV 期越冬的,与一次产卵类型的草鱼、青鱼的卵巢是以第 III 期越冬的情况截然不同^[1]。以上这些事实,足以说明红鲫是属于多次产卵类型。

2. 杂交一代 (F_1) 雌性卵巢发育的特点

在对 F_1 雌性卵巢未作细胞学观察之前,外观认为是卵巢,但经细胞学研究之后,发现雌性卵巢竟有 55.7% 的两性嵌合体,能按常规发育的只有 44.3%。日本学者松井佳一研究鲫、鲤杂交一代的生殖细胞提出两性嵌合体的比例是 32.4%,而且认为两性嵌合体多为雄性精巢^[3]。根据我们的实验结果,外观是卵巢实为两性嵌合体 (211 号标本中有 39 个) 要比外观是精巢实为两性嵌合体 (211 号标本中有 36 个) 多。外观是卵巢的两性嵌合体,卵母细胞所占卵巢空间比例始终是优势。卵母细胞占绝对优势的两性嵌合体,可以自动产出生理成熟第 V 时相具有受精能力的卵子。卵母细胞虽然占优势,由于伴随卵子同时排出的雄性败育细胞(初级精母细胞),在进行人工授精前可见到挤出的 V 时相卵子粘稠度大,这种粘稠物质实际就是拌和在卵子四周的雄性败育细胞,它们是受精的障碍,使异源精子和卵子不能充分接触,导致受精失败。在连续三年 (1982—1984) F_1 自交实验过程中看到,凡是正常发育卵巢(非两性嵌合体)排出的卵子,不带粘稠物质,卵子游离自如,受精的可能性大;若是两性嵌合体卵巢排出的卵子,粘稠物质多,游离不自如,受精的可能性小。因此进行 F_1 自交未能受精的原因,不完全是由于精子稀薄的原因,卵子四周粘附有雄性败育细胞导致精卵不能充分接触也是造成受精失败的因素,我们在生产实践中经常遇到这种情况。

3. 雄性能育和雄性不育

日本学者松井佳一和小岛吉雄等早在五十年代就提出鲫、鲤杂种雄性不育的结论^[3,4],最近小岛吉雄先生来武汉大学讲学,他又重申这种结论,苏联学者也持同样的看法^[5]。由于外来因素的影响,鲫、鲤杂交雄性不育已在我国流行成为一种传统的理论。根据我们的实验结果证实: 以红鲫为母本和以湘江野鲤为父本进行杂交所得杂交一代的雄性个体,在 107 个标本中,有 66.37% 是能育的,只有 33.63% 是完全不育的。在 66.37% 能育的个体中,真正循着由精原细胞到精子的全部发育程序产生受精水平精子的个体只占 4.67%,其他 61.7% 的个体,虽然也能产生少量的精子,但是绝大多数的精子细胞不能完成变态阶段

而形成精子,最终趋向败育。对这样的雄性个体,用 HCG 或 LRH-A 进行人工催产,可以提高精子的数量,如果卵子的质量可靠,可以获得受精,但受精率很低,我们现在的杂交二代 (F_2),就是在这样艰难的条件下得到的。根据以上事实,国内外流行的鲫、鲤杂交后代雄性不育的理论,既不能反映客观事实,对鱼类杂交育种工作曾有消极的影响。我们认为既有不育的情况,也有能育的事实。前几年,波兰学者 Stanislaw Skora (1981)^[6],从杂交一代 (F_1) 选用雌性和能育的雄性自交,得到了成活的杂交二代 (F_2) 鱼苗。这就更加说明对鲫鲤杂交后代雄性不育的理论有必要进行修正。

4. 初级精母细胞和精子细胞败育机制的探讨

松井佳一等提出鲫、鲤杂种一代雄性不育的原因是初级精母细胞在减数分裂前期染色体不能配对因而不能完成减数分裂,致使中途败育。这种初级精母细胞出现败育的情况在我们的实验中也是存在的。然而他们却没有观察到占 60% 以上雄性个体的精巢曲细精管中的大量初级精母细胞,可以通过减数分裂形成精子细胞。这些精子细胞有少数能够完成变态阶段形成精子,大量的精子细胞不能够成精子的头部和细胞质离体,在最后一个环节败育死亡。更值得提出的是我们还发现有 4.67% 的完全能育型的雄性个体,这些雄性个体能够完成由精原细胞到精子形成的全部发育程序,不仅在精母细胞阶段能够完成减数分裂产生正常的精子细胞,而且精子细胞都可经过变态形成具有受精能力的精子,这是鲫(♀)、鲤(♂)杂交过去国内外从未有过的报道。

关于在初级精母细胞阶段败育的机制,松井佳一和我国一些学者解释为是由于鲫、鲤杂交一代双亲的染色体数目和组型的差异导致了减数分裂前期联合期的不协调^[3]。这种传统的看法,把杂种能育与否是取决于亲本双方染色体的形态结构及性质相似的程度。松井佳一提出鲤鱼的染色体数 $2n = 104$, 鲫鱼的染色体数 $2n = 94$, 他以此为依据来说明鲫、鲤杂种雄性生殖细胞在减数分裂前期联会期失去协调,导致不能进行减数分裂。然而根据我们实验室的实验研究,证实鲤鱼和鲫鱼的染色体都是 $2n = 100$, 这就从根本上否定了松井佳一提出的雄性不育的理论基础。并且有 60% 以上鲫、鲤杂交一代雄性个体精巢中的初级精母细胞可以完成减数分裂这一事实,对部分雄性不育机制的解释,有必要重新论证。小岛吉雄曾对鲫、鲤杂交一代雄性个体精巢中的精原细胞和初级精母细胞的 DNA 含量进行过测定^[3],提出初级精母细胞 DNA 的含量未能按精原细胞 DNA 的含量加倍增长,认为这就是雄性不育的原因。在生长期的初级精母细胞阶段进行 DNA 的复制,在鱼类和其他脊椎动物都已得到证实。有人把减数分裂前加倍形成的 DNA 称为 Meiotic DNA。初级精母细胞的 Meiotic DNA 不能正常增长,不一定是初级精母细胞败育的原因,也许是初级精母细胞败育的结果。作者认为 Meiotic DNA 的表达与促性腺激素和雄性激素(睾酮)有直接的关系,也就是说促性腺激素和雄性激素对精子的发生起着控制的作用。鲫、鲤杂交一代的雄性个体,为什么有些能够顺利地由精原细胞到精子形成的全部发育程序? 有些在初级精母细胞阶段就败育死亡? 有些则可以完成减数分裂直到精子细胞败育下去? 这些问题,仅在细胞学水平是难以解释清楚的,有待今后通过分子水平的研究得以澄清。作者曾研究过尼罗罗非鱼的性腺发育,发现雄性精巢的曲细精管间隙中有卵母细胞的存在^[2]。这种现象如用染色体形态结构和性质的差异来解释,那是不合情理的,因为我们使用的尼罗罗非鱼是人工繁殖的自交系,亲本都是同出一源。

我们实验室的同行在青(♀)鲂(♂)杂交研究过程中,证实杂交一代的染色体数及组型和母本青鱼的染色体数及组型完全相同,然而都是不育的类型。从以上这些事实,对照鲫、鲤杂交一代雄性的能育和不育的复杂情况,单从细胞遗传学染色体的形态结构来解释,至少可以说是不完全的,必须考虑生理学和生态学的因素。因为性细胞的分化不只是一个遗传学问题,与环境生态因素也是密切相关的,如有些海龟的性别就是由温度来决定的。

5. 展望

根据我们的实验证明,过去国内外有关学者提出的鲫、鲤杂交后代雄性完全不育的理论,显然是不能继续存在的,作者认为,除了细胞学的实验结果得到证实,更有说服力的是我们已经获得了鲫、鲤杂交的第二代(F_2)和第三代(F_3)。根据细胞学的研究结果和实践中反映出来的事实,发现杂交二代(F_2)的雄性能育程度比杂交一代(F_1)雄性能育程度有明显的提高,今年(1985)已获得杂交第三代(F_3)。从形态特征和养殖效果来看, F_2 在遗传学上没有象鲤鱼和其他动植物表现出来的性状分离,体形和体色都比较整齐一致,生长速度超过 F_1 代。如果 F_3 代仍能如此,有可能在第三代或第四代产生性状稳定,有生长优势、有正常繁殖能力的自然种群。

参 考 文 献

- [1] 刘筠, 1975. 青鱼性腺发育的研究. 水生生物学集刊, 5(4): 63—85.
- [2] 刘筠, 1983. 尼罗罗非鱼性腺发育的研究. 水生生物学集刊, 8(1): 18—32.
- [3] 松井佳一, 1956. コイトフの雑種不妊に関する細胞学的研究. 魚類学雑誌, 5(2—3): 52—57.
- [4] 小岛吉雄, 1959. コイトフの雑種にわける DNA 量. 魚類学雑誌, 68(6): 227—230.
- [5] 汤惠明, 1985. 苏联鱼类育种. 水产科技情报, (2): 30.
- [6] Stanislaw Skora, 1981. Investigation on crucian carp F_2 hybrids obtained from F_1 males and females. *Acta Hydrobiol.*, 24(1):73—86.

CYTOLOGICAL STUDY ON THE GONADAL DEVELOPMENT OF F₁ HYBRID PRODUCED BY CROSSING *CARASSIUS* *AURATUS* L.(♀) WITH *CYPRINUS CARPIO*(♂)

Liu Yun and Zhou Gongjian

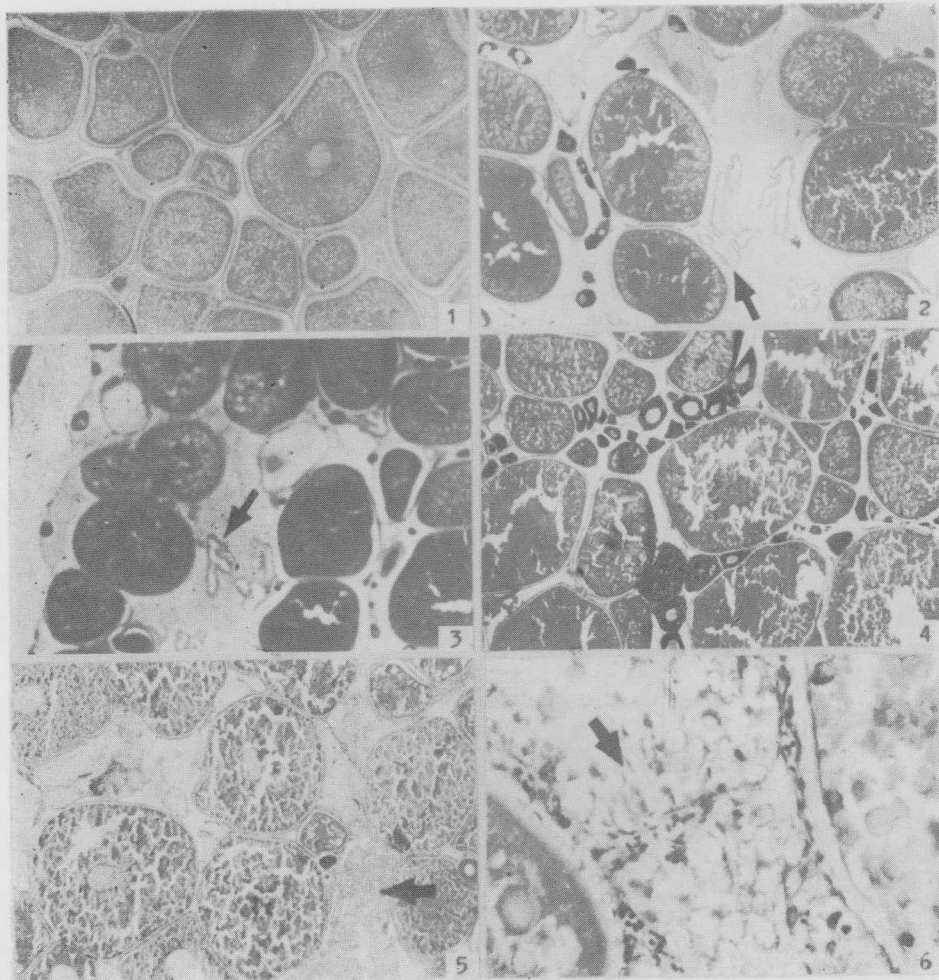
(Department of Biology, Hunan Normal University)

Abstract

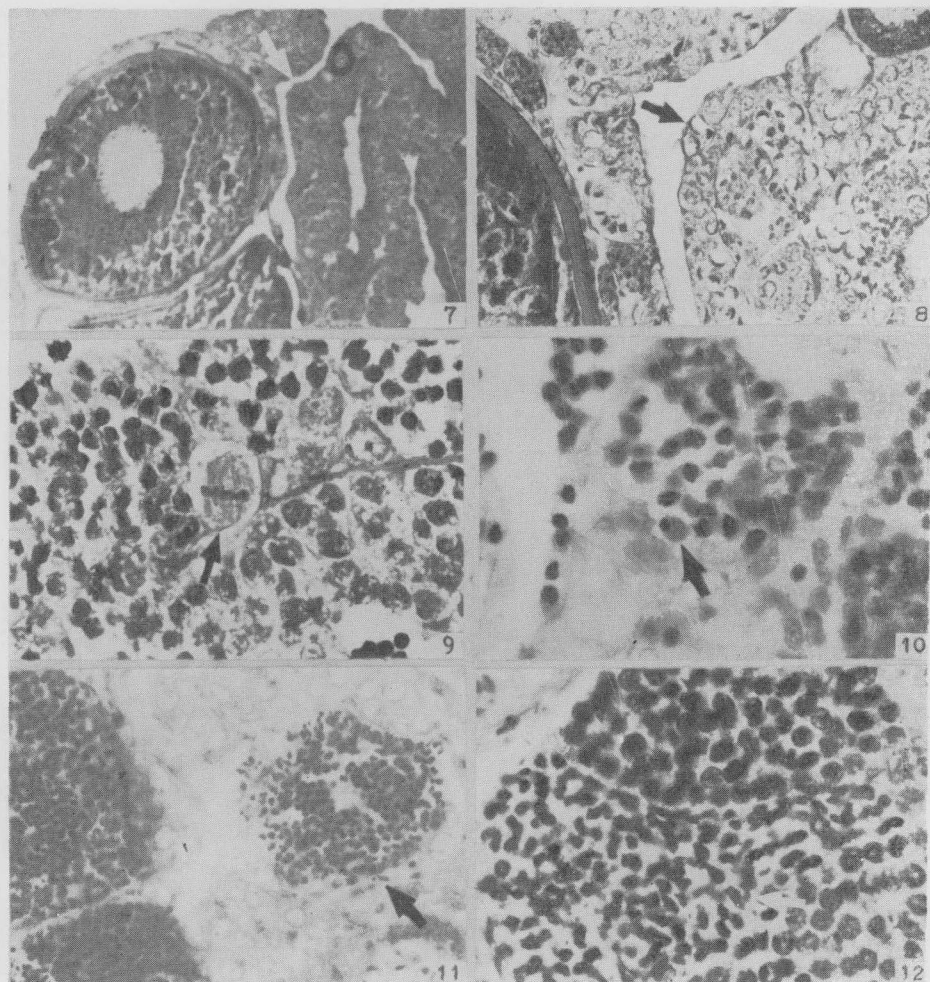
Results of the present study are summarized as: 1). The gonad of the F₁ female individuals occurred in two forms: one is completely fertile (44.3% of the stock), the other is abnormally developed (55.7% of the stock). In the latter condition, the ovaries are hermaphroditic, being composed of oocyte and spermacyte; 2). The gonad of F₁ male individuals appeared in three states: the first is completely fertile (4.67% of the total), and the entire course of development (from spermatogonia to spermatozoa) can be completed endogenously under pond environment. The second (about 61.7%) is partially developed, with some of the spermatoblasts forming spermatozoa. The third, which consists of hermaphrodite (20.63%) and non-hermaphrodite (13.0%), cannot produce mature spermatozoa and is completely sterile.

Due to the fact that some of the F₁ male hybrids are completely fertile, F₂ as well as F₃ generation was also obtained.

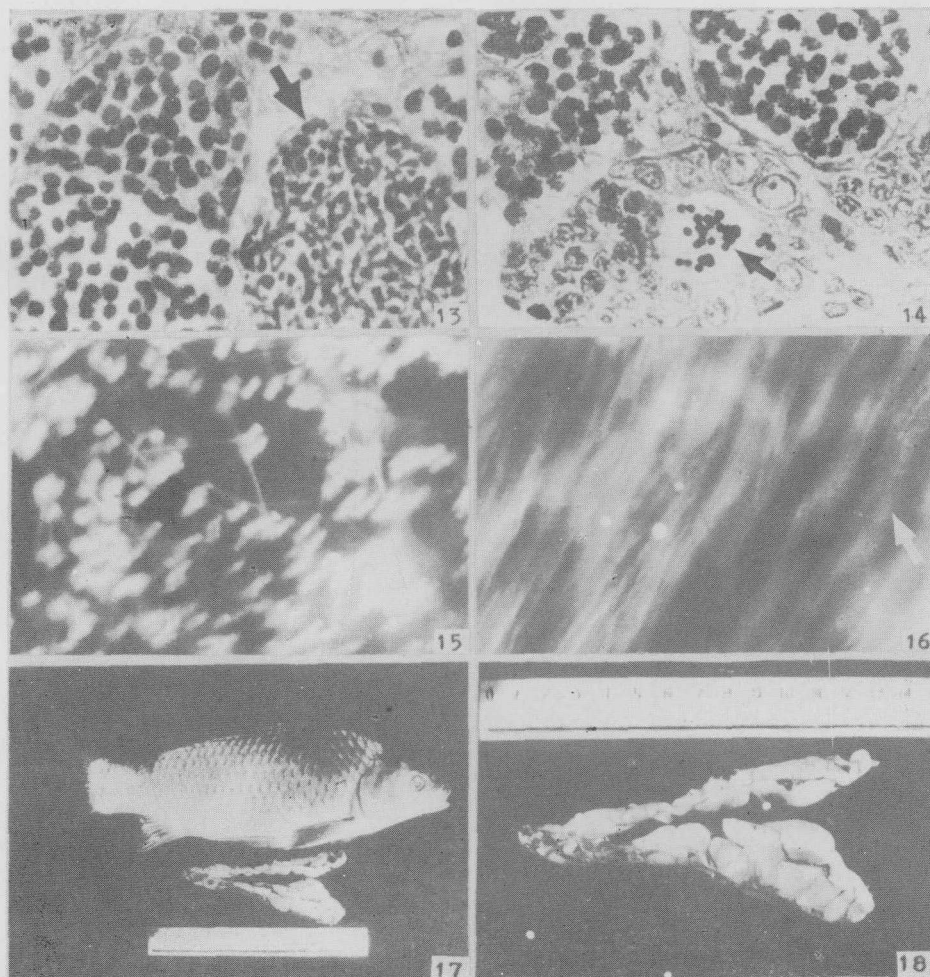
Key words *Carassius auratus* L. red variety, Gonadal development, Hermaphrodite, Hybrid



- 1 ♀, 红鲫第 IV 期卵巢, 见有 I, II, III, IV 时相卵母细胞 ×67.8
- 2 ♀, 红鲫第一次产卵后的卵巢组织学结构, 仍为 IV 期。黑箭头示产卵后遗留在卵巢内的滤泡 ×67.8
- 3 ♀, 红鲫第二次产卵后的卵巢组织学结构, 仍为 IV 期。黑箭头示二次产卵后遗留在卵巢内的滤泡细胞 ×67.8
- 4 ♀, F₁ 雌性正常发育的第 IV 期卵巢组织学结构, 见有 I, II, III, IV 时相卵母细胞。×67.8
- 5 ♀, 外观为卵巢的雌性 F₁ 两性嵌合体, 在卵母细胞间隙中填充雄性精原细胞和败育的初级精母细胞。×67.8
- 6 同 5, 放大, 黑箭头示卵母细胞间隙中填充的败育初级精母细胞。×67.8
- 1 ♀, stage IV ovary of *Carassius auratus* L. red variety, showing oocytes (phase II, III and IV) ×67.8
- 2 ♀, the first spent ovary of *C. auratus* L. red variety, black arrow showing follicular cells retained in the first spent ovaries, ×67.8
- 3 ♀, the second spent ovary of *C. auratus* L. red variety, black arrow showing follicular cells retained in the second spent ovaries, ×67.8
- 4 ♀, Developing ovary of normal hybrids showing oocytes (phase I, II, III and IV), ×67.8
- 5 ♀, Ovary of hermaphroditic female hybrid being consisting of oocytes and spermatocytes, ×67.8
- 6 ♀, Same as fig. 5, black arrow showing magnified oocytes and sterile primary spermatocytes, ×67.8



- 7 ♂, 外观为精巢的雄性 F_1 两性嵌合体, 在雄性初级精母细胞间分散有卵母细胞。×67.8
 8 同 7。黑色箭头示败育的初级精母细胞。×67.8
 9 ♂, F_1 雄性个体能育型精母细胞的发育情况。黑色箭头示初级精母细胞进入第一次减数分裂中期图象。×67.8
 10 ♂, F_1 雄性个体能育型的精子细胞变态为精子过程的情况。黑色箭头示精子细胞的细胞质即将离开精子体。×1710
 11 ♂, F_1 雄性个体能育型精细胞正常发育的情况。黑色箭头示大量成熟的精子。×67.8
 12 ♂, F_1 雄性个体不完全育的情况。白色箭头示精子细胞不能正常形成成熟精子的形态特征。×1710
 7 ♂, testis of hermaphrodit male hybrid, being consisting of sterile primary spermatocytes and oocytes, ×67.8
 8 ♂, Same as fig. 7, black arrow showing magnified sterile primary spermatocyte, ×67.8
 9 ♂, normally-developing spermatocytes of F_1 male hybrid, black arrow showing the metaphase of the first maturation division, ×67.8
 10 ♂, the course of metaphysis from spermatocytes to spermatozoon of the F_1 fertile male hybrid, Black arrow showing the cytoplasm about to separate from the sperm body, ×1710
 11 ♂, normally developed spermatocytes of the F_1 fertile male hybrid. White arrow shows a great mass of spermatozoa, ×67.8
 12 ♂, the incompletely fertile F_1 male hybrid. White arrow shows the feature of those spermatocytes that are unable to develop into mature spermatozoa, ×1710



13. ♂, F_1 雄性个体不完全正常发育的情况。黑色箭头示败育的精子细胞。×1710
14. ♂, 能育型不完全正常发育的精巢曲细精管中能产生少量的成熟精子。黑色箭头示正常的成熟精子。×1710
15. ♂, F_1 雄性个体能育型精巢中正常成熟的精子在暗视野聚光镜显示出来的活动情况。×1930
16. 同图 15, 白色箭头示正常成熟精子的运动方向。×1930
17. ♂, F_1 雄性个体能育型的精巢。
18. 同图 17, 精巢放大。
13. ♂, the incompletely fertile F_1 male hybrid. Black arrow shows the sterile spermatocytes, ×1710
14. ♂, the seminiferous tubules within the testis of the incompletely fertile male hybrid with ability to produce a few spermatozoa, ×1710
15. ♂, the moving condition of the normally mature spermatozoa of F_1 completely fertile hybrid; ×1930
16. ♂, Same as fig. 15 white arrow showing the moving ×1930 direction of the normally mature spermatozoa;
17. ♂, F_1 male hybrid and its normally-developed testis;
18. ♂, Same as fig. 17, showing magnified testis.