

CHƯƠNG VII. SINH LÝ SINH SẢN

1. Giới Thiệu

Sinh sản là chức năng quan trọng để bảo tồn nòi giống, là đặc điểm chung của cơ thể sống. Sinh sản là quá trình sinh lý - sinh hóa vô cùng phức tạp diễn ra trong cơ thể động vật, được bắt đầu từ quá trình tạo ra tế bào sinh dục, quá trình thụ tinh, quá trình hình thành và phát triển cơ thể mới.

Cá, giống như tất cả các động vật có xương sống khác, sinh sản hữu tính: trứng và tinh trùng được thành lập trong những cá thể riêng biệt và các giao tử được phóng thích vào trong nước, sự thụ tinh xảy ra tức thời và tiếp theo sau là sự phát triển của một thể hệ mới.

Mỗi loài cá trong quá trình tiến hóa đã hình thành những đặc tính sinh vật học về sinh sản nhất định, tức là yêu cầu một số yếu tố môi trường nào đó cho quá trình sinh sản. Do đó quá trình sinh sản chỉ diễn ra trong những điều kiện sinh thái nhất định.

2. Sự Thành Thục về Sinh Dục và Thể Vóc – Chu Kỳ Sinh Sản

2.1 Sự thành thục sinh dục và thể vóc

Trong quá trình phát triển cá thể, nhờ sự trao đổi chất làm cho sinh vật tăng trưởng và phát triển. Đến một giai đoạn nhất định sinh vật bắt đầu có khả năng sinh sản (tạo ra các sản phẩm sinh dục), thời kỳ này sinh vật bắt đầu thành thục về sinh dục.

Ở cá, thời gian thành thục về sinh dục sớm hay muộn tùy thuộc vào giống loài, được cái, điều kiện dinh dưỡng, các yếu tố của môi trường sống của chúng. Cá là động vật biến nhiệt nên sự thành thục về sinh dục phụ thuộc rất lớn vào nhiệt độ môi trường, cùng loài cá nhưng ở vùng nhiệt đới thì thành thục sớm hơn ở vùng ôn đới.

Bảng 1: Tuổi thành thục (năm) của cá chép Trung Quốc ở các vùng địa lý khác nhau

Loài cá	Hoa Nam	Hoa Trung	Đông bắc
Mè trắng	2 – 3	3 – 4	5 – 6
Mè hoa	3 – 4	5	6 – 7
Trắm cỏ	4 – 5	5 – 6	6 – 7

Thường cá thể được thành thục sinh dục sớm hơn cá thể cái, trung bình là 1–2 năm.

Ở cá, sự thành thục về sinh dục sớm hơn sự thành thục về thể vóc; có nghĩa là sau khi thành thục về sinh dục cá vẫn tiếp tục sinh trưởng trong một thời gian nữa mới đạt đến sự thành thục về thể vóc, lúc này cá mới có khả năng sinh sản được. Đặc biệt *khi cá thành thục về sinh dục thì tốc độ sinh trưởng bị chậm lại.*

2.2 Chu kỳ sinh sản

Trước khi tuyển sinh dục của cá thành thực, không có hiện tượng về chu kỳ sinh sản. Khi tuyển sinh dục của cá thành thực và cá đẻ lần đầu, từ đó tuyển sinh dục biến đổi có chu kỳ, tuần hoàn không thay đổi gọi là chu kỳ sinh sản hay là chu kỳ tuyển sinh dục.

Tùy từng giống loài khác nhau mà chu kỳ sinh sản và thời gian của mỗi chu kỳ ở mỗi loài cá có sự khác nhau. *Có một số loài cá trong một năm chỉ xuất hiện một chu kỳ sinh sản (cá đẻ một lần); ngược lại, một số loài cá khác trong một năm xuất hiện nhiều chu kỳ sinh sản (cá đẻ nhiều lần). Tuy nhiên, sự biến đổi của tuyển sinh dục trong một chu kỳ sinh sản là căn bản giống nhau.* Trong chu kỳ sinh sản, cùng một lúc toàn bộ cơ thể, nhất là các cơ quan liên quan với tuyển sinh dục cùng phát sinh một loạt biến đổi về hình thái và sinh lý song song với sự biến đổi của tuyển sinh dục.

Ví dụ: trước khi vào mùa sinh sản, cá tăng cường bắt mồi, tích lũy năng lượng; do đó các cơ quan tiêu hóa, hô hấp, nội tiết... cũng tăng cường hoạt động.

Việc nghiên cứu chu kỳ sinh sản của cá có ý nghĩa rất lớn về mặt lý luận cũng như thực tiễn. Trên cơ sở hiểu biết về chu kỳ sinh sản giúp xác định được nguồn lợi đàn cá, qui định về thời gian đánh bắt và kích thước khai thác; căn cứ vào mối quan hệ giữa sinh trưởng và sự thành thực của tuyển sinh dục giúp việc thuần hóa cá, cũng như việc tìm hiểu tình hình biến đổi của tuyển sinh dục và hoạt động sinh sản trong chu kỳ sinh sản của cá sẽ giúp cho việc sinh sản nhân tạo có hiệu quả hơn.

3. Sự Biến Đổi Tế Bào Sinh Dục và Cơ Thể trong Quá Trình Thành Thực Sinh Dục

3.1 Đặc tính sinh lý của tinh trùng

Tinh trùng của cá, giống như các động vật khác, là có khả năng vận động nhờ sự co rút của đuôi. Quá trình vận động khi ra môi trường nước chia ra 2 giai đoạn: *giai đoạn đầu là chuyển động xoay theo hướng tiến thẳng về phía trước; giai đoạn tiếp theo là chuyển động lắc, lực vận động giảm dần cho đến khi chết.* Chỉ có các tinh trùng ở giai đoạn vận động mạnh mới có khả năng thụ tinh. Thời gian vận động mạnh của tinh trùng ở các loài cá khác nhau thì khác nhau.

Tinh trùng các loài cá khác nhau thì có tuổi thọ khác nhau. Tinh trùng của các loài cá sống ở nước chảy có tuổi thọ ngắn hơn cá sống ở nước tĩnh.

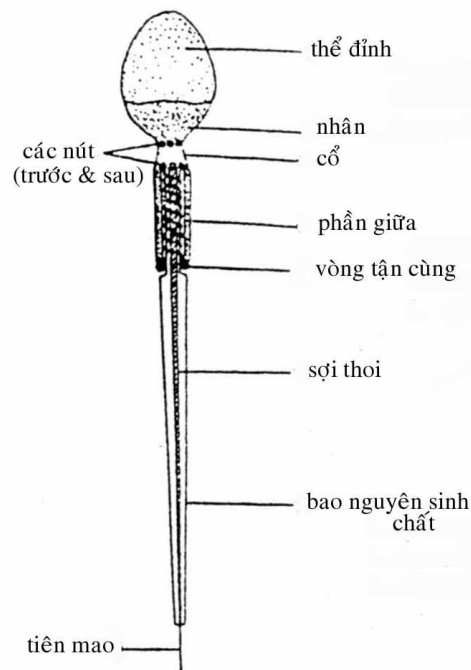
Bảng 2: Tuổi thọ của tinh trùng của các loài cá khác nhau

Loài cá	T°C	Tình trạng và thời gian vận động của tinh trùng				
		Vận động mạnh	Chậm	Lắc	Chết	Tuổi thọ
Chép	16 – 17	40''	90''	80''	118''	5'28''
Trắm cỏ	25	41''		35''	116''	3'12''
Mè hoa	25 – 26	37''		37''	112''	3'6''
Mè trắng	25	36''		35''	108''	2'58''

(Theo Nguyễn Khoa Diệu Thu, Lê Thị Hợi và Trần Khánh Dư, 1973)

Tinh trùng sống trong tinh sào (buồng tinh) thì không vận động nhưng khi ra môi trường nước thì bắt đầu vận động. Sự vận động của tinh trùng phụ thuộc vào nhiều yếu tố: *hiệt độ* cao thì tinh trùng vận động mạnh và chóng chết, *tác động của tia tử ngoại* làm cho tinh trùng vận động mạnh hơn. Tinh trùng *chưa thành thực hay quá thành thực* thì vận động yếu hơn tinh trùng vừa đạt độ thành thực. Tinh trùng ở trong điều kiện *môi trường áp suất thẩm thấu* không thích hợp thì sự vận động cũng kém.

Do đặc tính sinh lý nên tinh trùng cá muốn sống lâu, còn khả năng thụ tinh thì phải được bảo quản trong *môi trường nghiêm khắc: nhiệt độ thấp, đẳng trương và có phản ứng acid yếu*. Nhiệt độ cực thuận đối với tinh trùng phải thấp hơn nhiệt độ cơ thể cá; như bảo quản tinh trùng cá hồi tốt nhất ở nhiệt độ hơi cao hơn 0°C một ít; tinh trùng cá chép giữ ở 0–2°C thì sau 8 ngày vẫn có khả năng thụ tinh; với môi trường khô ráo, nhiệt độ 1–4°C tinh trùng cá tầm có thể sống được 19 ngày. Nếu giữ tinh trùng ở trong tinh sào với nhiệt độ thấp thì tinh trùng sống càng lâu, như tinh trùng cá chạch sống được 24 ngày. Giữ tinh trùng trong sữa bò, bịt kín, ở nhiệt độ thấp cũng đạt hiệu quả đáng kể.



H.30 Cấu trúc của tinh trùng cá

Ngoài ra để kéo dài tuổi thọ của tinh trùng và tăng khả năng thụ tinh trong sinh sản nhân tạo người ta thường dùng nước muối 5‰.

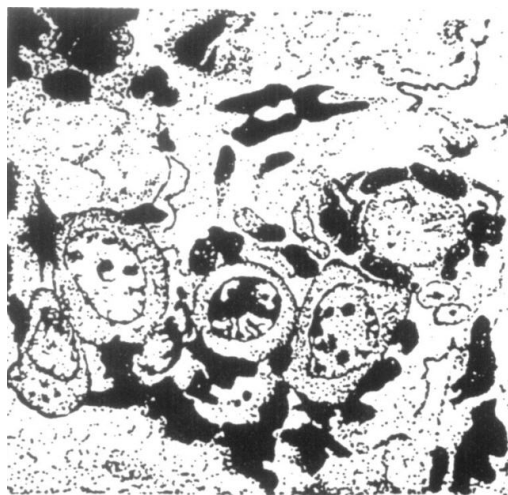
3.2 Sự thành thực của noãn bào (tế bào trứng)

Sự phát dục của noãn bào cá xương nói chung giống nhau, đều phải trải qua 3 thời kỳ:

- Thời kỳ sinh sản noãn nguyên bào
- Thời kỳ sinh trưởng
- Thời kỳ thành thực

3.2.1 Thời kỳ sinh sản noãn nguyên bào

Các noãn nguyên bào là những tế bào sinh dục khởi nguồn của tất cả tế bào trứng được cá đẻ ra sau này. Đó là những tế bào tròn có kích thước không lớn lắm, không thể nhận thấy các tế bào này bằng mắt thường, mà chỉ có thể nhìn thấy chúng trên các tiêu bản tế bào dưới độ



H.31 Mô noãn sào cá mè trắng giai đoạn I

phóng đại lớn của kính hiển vi.

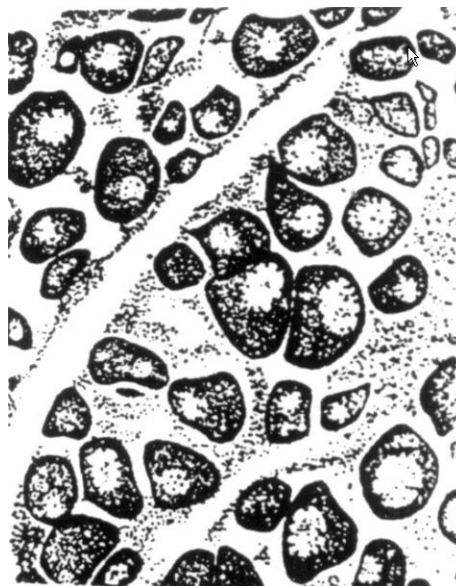
Các noãn nguyên bào sinh sản bằng kiểu phân chia nguyên nhiễm sẽ tạo ra phần dự trữ các tế bào sinh dục. Nhờ đó việc bù đắp các tế bào sinh dục sau khi đẻ luôn luôn được tiếp diễn. Các noãn nguyên bào trong suốt quá trình phát triển của mình chịu hàng loạt những thay đổi đặc trưng và bắt đầu tăng kích thước biến thành những noãn bào. Đặc điểm của noãn sào (buồng trứng) thuộc giai đoạn I.

3.2.2 Thời kỳ sinh trưởng

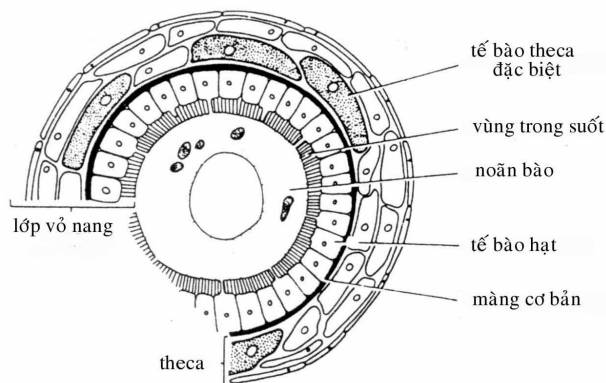
- Đầu tiên, sinh trưởng của noãn bào xảy ra nhờ sự gia tăng khối lượng nguyên sinh chất, do đó thời kỳ này trong sự phát triển của noãn bào cũng được gọi là *thời kỳ sinh trưởng nguyên sinh chất*. Các tế bào đã kết thúc thời kỳ sinh trưởng chất nguyên sinh có kích thước khá lớn nên đã có thể phân biệt chúng bằng mắt thường hoặc bằng kính lúp. Đặc điểm noãn sào (buồng trứng) thuộc giai đoạn II.

- Các noãn bào tiếp tục lớn lên không những chỉ do sự gia tăng về thể tích chất nguyên sinh, mà còn do hậu quả của việc *tích lũy các chất dinh dưỡng*. Bởi vậy thời kỳ này trong sự phát triển của các noãn bào có thể được gọi là *thời kỳ sinh trưởng nguyên sinh-dinh dưỡng*. Các chất dinh dưỡng trong các noãn bào cá xương được tạo ra dưới dạng *các giọt mỡ và các hạt noãn hoàng*. Những giọt mỡ và các chất mỡ có trong thành phần các hạt noãn hoàng có màu từ vàng đến da cam với những mức độ khác nhau. Ngoài các chất dinh dưỡng, trong thời kỳ sinh trưởng chất dinh dưỡng, ở các noãn bào còn xuất hiện các không bào, trong đó chứa những chất đặc biệt có nguồn gốc đường. Ở cá tầm những chất này được tích lũy dưới dạng các hạt nhỏ, không bào ở chúng không được tạo ra. Khi trứng được đẻ vào trong nước và được thụ tinh, các chất này được chuyển ra dưới lớp vỏ và bề mặt của trứng làm xuất hiện khoảng không gian quanh noãn hoàng và trứng trương lên (hiện tượng trương nước).

Song song với quá trình tích lũy các chất dinh dưỡng, vỏ noãn bào cũng được hình thành. Cuối thời kỳ lớn nguyên sinh-dinh dưỡng noãn bào đã có *vùng phóng xạ* (zona radiata, là lớp vỏ trong các tiêu bản có cấu tạo hình quạt), hay còn được gọi là lớp trong suốt (zona pellucida), được thông với bên ngoài bằng những kẽ rất nhỏ; theo các kẽ đó chất



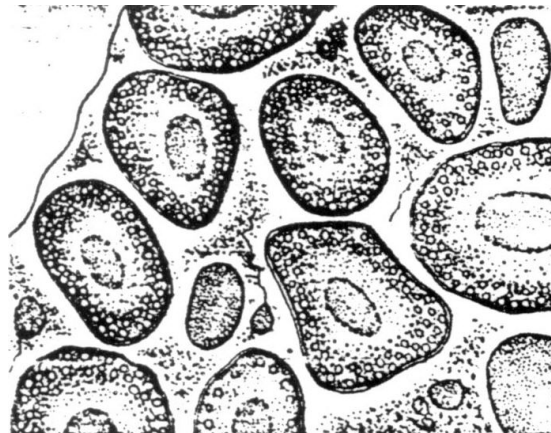
H.32 Mô noãn sào cá mè trắng giai đoạn II



H.33 Cấu trúc vỏ noãn bào

dinh dưỡng được chuyển vào tế bào.

Các noãn bào được bao quanh bởi vỏ nang (follicular envelope) bao gồm những lớp tế bào, thực hiện chức năng vận chuyển chất dinh dưỡng vào trứng. Từ trong ra ngoài có lớp tế bào hạt (granulosa cells) hay còn được gọi là lớp biểu mô nang (follicular epithelium) và lớp theca có các tế bào theca đặc biệt (special theca cells) có chức năng nội tiết. Giữa hai lớp tế bào này là màng cơ bản (basement membrane). Ở cá hồi vân (*S. gairdneri*), bên dưới lớp theca còn các sợi collagen (collagen fibers) (Papadopoulou và ctv., 1996). Phía ngoài của vỏ nang có mô liên kết bao bọc. Đặc điểm của *noãn sào (buồng trứng) thuộc giai đoạn III*.

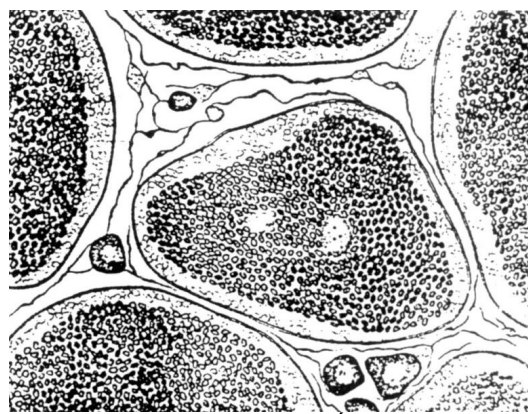


H.34 Mô noãn sào cá mè trắng giai đoạn III

3.2.3 Thời kỳ thành thực

Các noãn bào đã kết thúc thời kỳ sinh trưởng chất dinh dưỡng, đạt kích thước tối đa đặc trưng cho từng loài, bắt đầu chuyển vào thời kỳ chín, là thời kỳ hoàn thành sự phát triển của tế bào trứng. Trong thời kỳ này *nhân của noãn bào được dịch chuyển tới gần vị trí lỗ noãn (micropyle)*, là một ống thông qua vỏ trứng mà tinh trùng sẽ đi từ ngoài vào tế bào trứng trong lúc thụ tinh. Ở các loài cá xương trứng chỉ có một lỗ noãn; còn ở cá tầm thì có một số lỗ noãn.

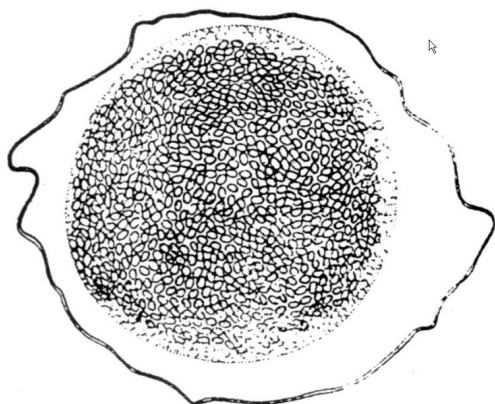
Trong quá trình dịch chuyển nhân, noãn bào có hiện tượng phân cực. Trên *một cực là phân bố của nhân và phần chủ yếu của nguyên sinh chất (cực động vật)* còn ở *cực khác là noãn hoàng (cực thực vật)*. Sau đó thì xảy ra hiện tượng trộn lẫn từng phần hay toàn bộ noãn hoàng và mỡ và do đó noãn hoàng trở nên trong suốt. Đặc điểm *noãn sào (buồng trứng) thuộc giai đoạn IV*.



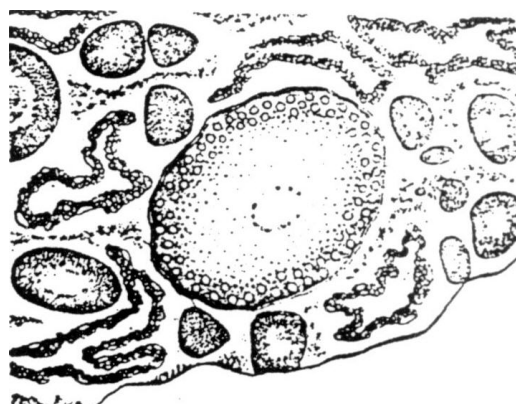
H.35 Mô noãn sào cá mè trắng giai đoạn IV

Trong mùa sinh sản, các noãn bào đã chín sẽ được giải phóng khỏi vỏ nang và mô liên kết khi mà các vỏ nang bị nứt ra. Hiện tượng này gọi là sự rụng trứng. Trứng đã rụng sẽ rơi vào xoang buồng trứng hay xoang thân ở những cá có buồng trứng hở như cá tầm và cá hồi. Những vỏ nang đã vỡ nằm lại trong buồng trứng. *Noãn sào (buồng trứng) ở vào giai đoạn V*. Giai đoạn này rất ngắn thường từ 20–40 giờ ở cá đẻ tự nhiên và 8–10 giờ ở cá đẻ nhân tạo.

Sau khi cá đẻ, buồng trứng chỉ còn các noãn bào ở thời kỳ sinh trưởng nguyên sinh hay các thời kỳ sau tùy theo cá đẻ một lần hay nhiều lần, cùng với sự hiện diện của các nang trứng vỡ. *Noãn sào (buồng trứng) ở vào giai đoạn VI*.



H.36 Mô noãn sào cá mè trắng giai đoạn V



H.37 Mô noãn sào cá mè trắng giai đoạn VI

3.3 Sự phát triển của tuyến sinh dục

Việc xác định mức độ thành thực của tuyến sinh dục ở một số loài cá thì khác nhau. Hiện có nhiều sơ đồ xác định mức độ thành thực tuyến sinh dục. Ở đây mô tả bậc thang của G.V. Nikolxki (1944, 1963), là bậc thang tổng hợp có thể sử dụng được trong những điều kiện thực địa.

- *Giai đoạn I*: cá thể non (ấu niên, juvenile) chưa chín muồi sinh dục. Tuyến sinh dục chưa phát triển, nằm sát vào phía trong của vách cơ thể và là những dải dài hẹp, mắt thường không thể xác định được cái.

- *Giai đoạn II*: tuyến sinh dục có kích thước rất nhỏ, trong suốt và gần như không màu; có thể phân biệt được noãn sào (buồng trứng) hay tinh sào (buồng tinh) vì noãn sào có mạch máu tương đối lớn chạy dọc và có những tia nhỏ chạy về các lườn bên. Ở cá cái, trong noãn sào có các hạt trứng nhỏ, mắt thường không nhìn thấy được. Khi quan sát noãn sào dưới kính lúp thì có thể phân biệt được từng trứng một. Chúng trong và hầu như không màu.

- *Giai đoạn III*: giai đoạn chín, khối lượng tuyến sinh dục tăng lên rất nhanh. Ở cá cái, mắt thường có thể trông thấy những hạt trứng nhỏ, đục hơi xám. Nếu cắt ngang buồng trứng và nạo nó bằng đầu kéo để lấy ra những hạt trứng riêng rẽ thì trứng khó tách ra khỏi những vách ngăn bên trong của noãn sào và luôn luôn kết thành từng chùm gồm một vài hạt.

Ở cá đực, khi ấn vào tinh sào không thấy sẹ lỏng chảy ra. Khi cắt ngang tinh sào, các mép của nó không tròn mà lại sắc cạnh và thấy có sẹ màu trắng trong.

- *Giai đoạn IV*: giai đoạn chín muồi, trứng và sẹ đang chín, tuyến sinh dục có khối lượng lớn nhất. Ở cá cái, hạt trứng lớn, trong suốt. Khi cắt buồng trứng và nạo bằng kéo, trứng rời ra từng cái một.

Ở cá đực, tinh sào màu trắng, chứa đầy sẹ. Khi ấn mạnh vào bụng cá có sẹ chảy ra màu trắng sữa. Nếu cắt ngang tinh sào, các mép của nó tròn lại ngay và chỗ cắt có dịch nhờn chảy ra.

- *Giai đoạn V*: giai đoạn đẻ, trứng và sẹ chín đến nổi khi ấn nhẹ lên bụng cá, nó liền chảy ra ngay, không phải từng giọt mà từng tia. Nếu cầm ngược cá lên và lắc nhẹ thì trứng và sẹ chảy ra tự do. Khối lượng tuyến sinh dục từ đầu đến cuối giai đoạn đẻ giảm đi rất nhanh.

- *Giai đoạn VI*: giai đoạn đẻ xong, các sản phẩm sinh dục hết sạch và lỗ sinh dục phồng lên, tuyến sinh dục trong dạng túi mềm nhão. Ở cá cái, trong buồng trứng thường có những trứng nhỏ sót lại; còn ở cá đực, trong buồng tinh có những tinh tử sót lại.

Hệ số thành thực

Khối lượng tuyến sinh dục là một trong những chỉ tiêu thiết yếu để giải thích mức độ chín muồi của các sản phẩm sinh dục và *hệ số thành thực* (Gonado-somatic index, GSI) thường được sử dụng nhiều trong các công trình nghiên cứu hiện nay. Hệ số này là tỉ lệ phần trăm của tuyến sinh dục trên khối lượng thân cá.

Công thức để tính hệ số thành thực sinh dục như sau:

$$\text{GSI (\%)} = \frac{W_g * 100}{BW}$$

GSI: hệ số thành thực

W_g: khối lượng tuyến sinh dục

BW: khối lượng cá

Hệ số thành thực cho phép ta theo dõi quá trình chín của các sản phẩm sinh dục. Tuy nhiên, nó không phản ánh đầy đủ trạng thái thực của các sản phẩm sinh dục.

Mặc dầu đại lượng của hệ số này là đại lượng biến thiên theo cá thể, nhưng dù sao nó cũng có thể là đặc trưng cho quá trình phát triển của các sản phẩm sinh dục, mà quá trình này lại là thuộc tính của từng loài cá riêng biệt.

Việc xác định hệ số thành thực tối đa của buồng trứng có một ý nghĩa lý luận và thực tiễn. Ví dụ: để xác định mức độ chuẩn bị đẻ trứng của buồng trứng, để tính số lượng trứng đẻ ra, để tính khả năng sinh sản và đánh giá so sánh nó ở những loài cá khác nhau.

4. Sự Điều Khiển Bằng Hormone Quá Trình Tạo Noãn Hoàng và Thành Thực ở Cá

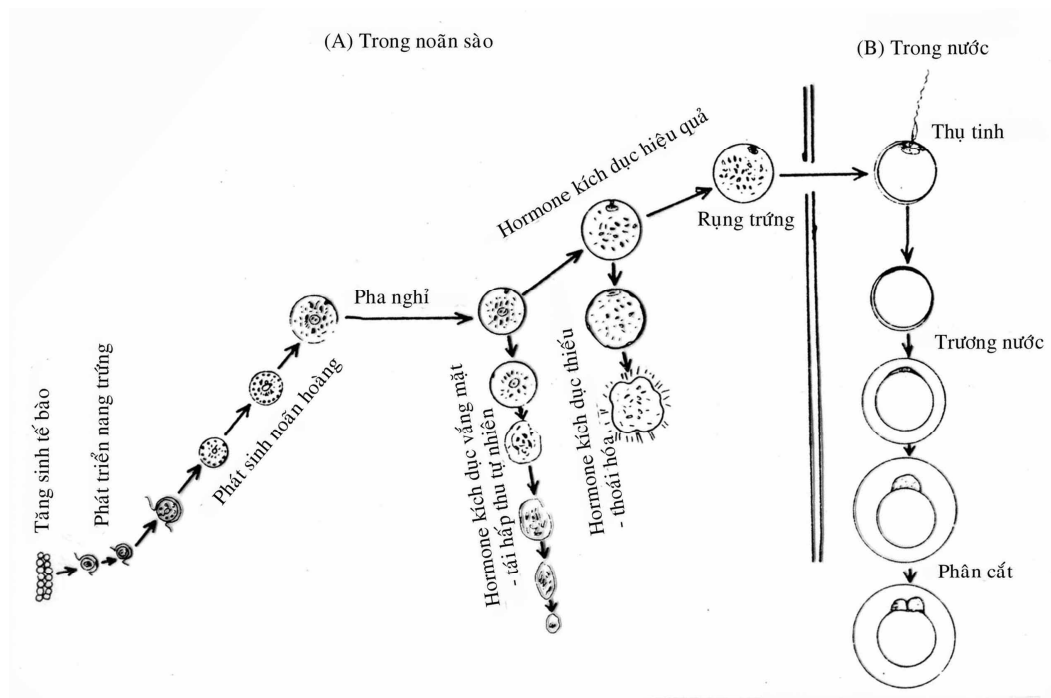
4.1 Cơ chế tác động của hormone kích dục

Trong quá trình phát triển tuyến sinh dục của cá cái, có 2 thời kỳ chịu sự kiểm soát của các hormone: thời kỳ tạo noãn hoàng và thời kỳ sự thành thực.

4.1.1 Thời kỳ tạo noãn hoàng

Bằng thực nghiệm, các nhà nghiên cứu đã có thể kích thích quá trình tổng hợp chất noãn hoàng, là chất tham gia vào sự hình thành noãn hoàng trong noãn bào, trong gan của lưỡng cư và cá bởi các kích dục tố (gonadotropic hormones, gonadotropins) từ bên ngoài đưa vào. Cũng có thể kích thích quá trình này bằng các estrogen. Tác dụng của estrogen

đối với sự tổng hợp chất noãn hoàng trong gan là *đặc hiệu* và không thể lặp lại bằng những hormone steroid khác như cortisol, progesterone và testosterone. Trong các estrogen thì chất kích thích mạnh nhất là estradiol-17 β (Redshaw và ctv., 1969).



H.38 Sơ đồ phát triển của noãn bào trong quá trình thành thực và đẻ của cá cái

Các *kích dục tố* có thể gây nên sự tổng hợp chất noãn hoàng *chỉ khi tiêm cho những con cá còn nguyên vẹn* trong khi đó các *estrogen* có tác dụng như vậy *trên cả những con cá đã bị cắt não thùy và thậm chí cả những con đực* mà bình thường trong gan không bao giờ có sự tổng hợp chất protein này.

Từ những dẫn liệu này, tất cả các nhà nghiên cứu đã kết luận theo một hướng: *các kích dục tố của não thùy kích thích sự tổng hợp estrogen trong buồng trứng và các estrogen lại kích thích sự tổng hợp hoặc tăng cường sự tổng hợp chất noãn hoàng trong gan*. Chất noãn hoàng được tổng hợp trong gan xong thì đi vào máu và sau đó *được hấp phụ một cách đặc hiệu bởi các noãn bào*.

Sự hấp phụ một cách đặc hiệu chất noãn hoàng cũng như sự tổng hợp nó *chịu sự kiểm soát của kích dục tố* nhưng khác với quá trình tổng hợp nên nó, *không thể kích thích sự hấp phụ này bằng các estrogen*. *Kích dục tố nhau thai (human chorionic gonadotropin, HCG) vừa kích thích sự tổng hợp chất noãn hoàng trong gan vừa kích thích sự hấp phụ nó một cách đặc hiệu bởi các noãn bào*.

4.1.2 Trong thời kỳ thành thực (chín) của noãn bào

Trong giai đoạn kết thúc của quá trình tạo trứng, các *kích dục tố* kích thích 2 quá trình: thành thực (chín) và rụng trứng.

Song song với việc nghiên cứu tác dụng của các hormone não thùy, trên sách báo ngày càng có nhiều số liệu rằng sự chín trứng và rụng trứng ở lưỡng cư và cá *in vivo* và

invitro là có thể được kích thích không những bằng các kích dục tố của não thùy mà còn bằng những hormone steroid khác: progesterone và các chất tương tự với nó, các androgen và các corticosteroid.

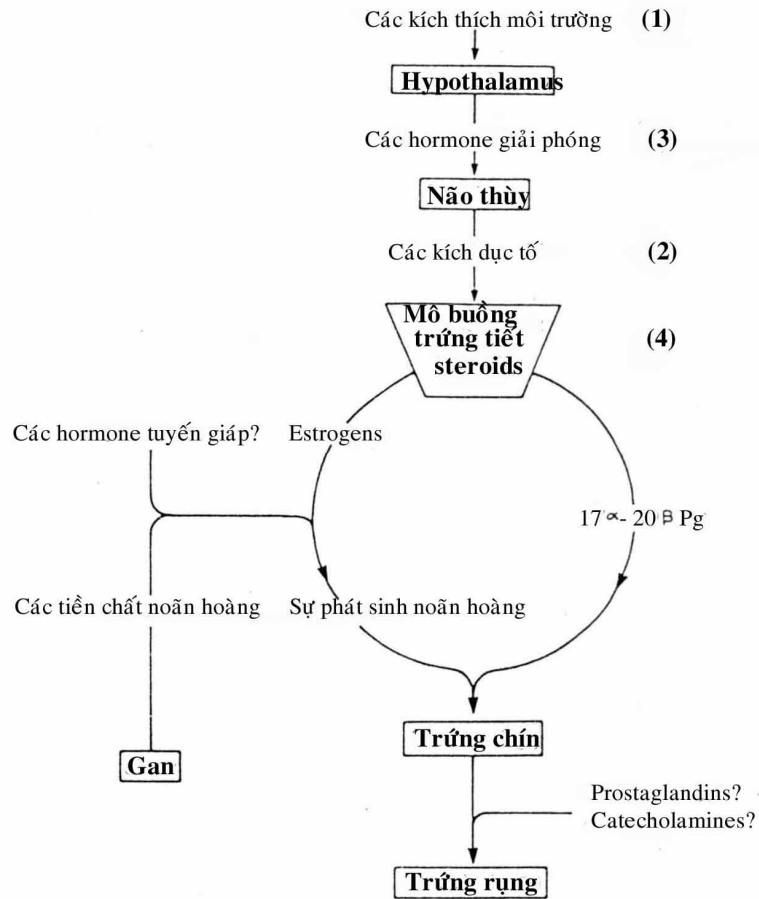
Trong khi đó thì estrogen ức chế sự chín và rụng trứng gây ra bởi kích dục tố não thùy nhưng không ức chế sự chín và rụng trứng được kích thích bởi progesterone và hỗn hợp huyền dịch não thùy, progesterone và estrogen cho tỉ lệ noãn bào rụng cao nhất.

Đối với sự kích thích sự chín của trứng, người ta đã chứng minh được rằng các kích dục tố và progesterone kích thích sự thành thực của trứng nhưng trong sự thành thực, các tế bào nang trứng có vai trò quan trọng. Chẳng hạn Schuetz (1967a,c) cho biết

sự chín của noãn bào dưới ảnh hưởng của các kích dục tố không xảy ra nếu trước đó các nang trứng được xử lý bằng Actinomycin D nhưng lại chín dưới ảnh hưởng của progesterone. Ngoài ra, sau khi loại bỏ hoàn toàn những tế bào nang trứng thì các noãn bào “trần trụi” còn giữ được khả năng chín trong dung dịch progesterone, nhưng hoàn toàn không phản ứng với các hormone não thùy. Người ta còn cho biết rằng sự chín của noãn bào “trần trụi” trong huyền dịch của não thùy có thể xảy ra nếu như thêm vào môi trường một khối lượng lớn vỏ nang trứng (Masui, 1967).

Xuất phát từ những số liệu thu được cả hai nhà nghiên cứu trên đã đi đến kết luận rằng: các kích dục tố gây ra sự chín bằng cách tác động lên các tế bào nang trứng, các tế bào này tiết ra progesterone hoặc chất tương tự progesterone, là chất tác dụng trực tiếp lên noãn bào gây nên sự chín trứng (biểu hiện bởi sự tan màng nhân hay túi mầm).

Khả năng phản ứng của các tế bào nang trứng đối với các kích dục tố của não thùy và của các noãn bào đối với progesterone phát sinh trong tuyến sinh dục không đồng thời và khả năng phản ứng bằng sự chín hoàn toàn của noãn bào đã phát sinh trước khi có khả



H.39 Các liên kết nội tiết từ sự tiếp nhận các kích thích môi trường đến sự rụng trứng ở cá cái

năng của biểu bì nang trứng phản ứng với kích dục tố bằng cách tổng hợp những chất tương tự progesterone.

Jalabert (1975) đã đưa ra một giả thiết lý thú về sự tham gia của những hormone steroid khác nhau vào việc kích thích chín. Jalabert cho rằng có thể có 2 cơ chế hormone kích thích sự chín: một là – *thông qua sự tăng nồng độ kích dục tố trong máu và tăng cường tổng hợp progesterone trong mô buồng trứng*, và hai là - *thông qua sự tăng cường quá trình tổng hợp và tiết corticosteroid (trong điều kiện stress) các chất này có thể gây chín bằng cách tác dụng hợp lực cùng với những liều dưới ngưỡng kích dục tố.* Cơ chế thứ hai theo ý Jalabert là cơ chế dự phòng và bảo đảm cho sự sinh sản trong những điều kiện cực đoan khi có sự rối loạn quá trình phóng thích kích dục tố.

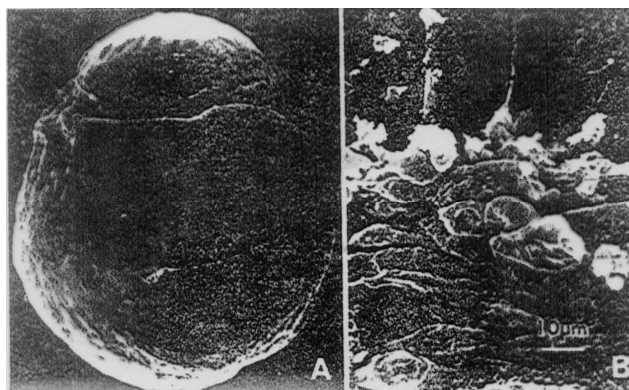
Trong tự nhiên, trứng chín sẽ rụng và cá cái có thể thực hiện việc đẻ trứng.

4.2 Cơ chế rụng trứng và thoái hóa buồng trứng

4.2.1 Cơ chế rụng trứng

Sự chuẩn bị cho quá trình rụng trứng gồm những thay đổi của vỏ trứng, sự tiêu dần những sợi sinh keo, sự thay đổi cấu tạo biểu bì nang trứng và sự tích lũy một chất dịch nào đó.... Những noãn bào có độ căng phù bình thường thì rụng nhiều hơn những noãn bào có độ căng phù thấp.

Khi tiếp xúc với noãn bào thì kích dục tố một mặt hoạt hóa enzyme hyalurodinase làm dung giải acid hyaluronic trên bề mặt noãn bào làm noãn bào bị bào mòn; mặt khác, ngoài tác dụng gây chín, nó gián tiếp thông qua sự kích thích tạo steroid làm tăng độ tiết dịch trong noãn bào. Dịch tiết nhiều làm tăng áp lực, trong lúc này vỏ nang quá mỏng khiến nang trứng vỡ, trứng rụng (Lê Xuân Thọ và Lê Xuân Cương, 1979).



H.40 Trứng đang rụng (A) và các nang trứng còn sót lại trong buồng trứng sau khi cá đẻ (B)

4.2.2 Cơ chế thoái hóa buồng trứng

Khi cá ở vào những điều kiện không thuận lợi, trứng có thể bị thoái hóa. Sự thoái hóa có thể xảy ra ở nhiều mức độ của sự phát triển noãn bào, từ những noãn bào thuộc các pha đầu của quá trình tạo noãn hoàng tới những noãn bào đã kết thúc sự lớn lên của mình (lớn tối đa). Sự rối loạn quá trình phát dục trong điều kiện bất lợi đối với sinh sản *thường xảy ra khi buồng trứng chuyển từ giai đoạn III sang giai đoạn IV và giai đoạn IV sang giai đoạn V.*

Sự rối loạn quá trình thành thực sẽ dẫn đến hủy diệt các tế bào sinh dục dành cho vụ đẻ ấy. Quá trình chết và phân hủy các noãn bào có thể xảy ra theo nhiều kiểu. Thường thường trong các noãn bào thoái hóa, lúc đầu nhân phân hủy sau đó màng phóng xạ bị phá

vỡ và dần dần bản thân các noãn bào sẽ bị các tế bào nang hấp thu. Noãn hoàng và các giọt mỡ bị hấp thu trong các tế bào nang chịu sự thay đổi hoàn toàn và tạo nên những chất có màu da cam sáng. Bởi vậy những noãn bào đang bị thoái hóa dường như có màu sáng, hình dạng những noãn bào này không ổn định do bị mất một phần khối lượng của tế bào và các vỏ nang bắt đầu co ép vào. Thịnh thịnh trong lúc thoái hóa của các noãn bào thấy có hiện tượng hút nước và thậm chí xảy ra sự pha lẫn noãn hoàng thành một khối hỗn hợp (trong trường hợp này các noãn bào bị chết lúc đầu thường trong suốt).

Trong buồng trứng cá, khi có sự thoái hóa toàn bộ bao giờ cũng còn lại những noãn bào thuộc thời kỳ lớn nhất; đôi khi có những noãn bào ở phase không bào hóa. Khi có sự thoái hóa cục bộ, buồng trứng còn có những noãn bào chưa bị chấn thương vỏ và những noãn bào thuộc phase cuối của quá trình tạo noãn hoàng.

Sự thoái hóa bao giờ cũng bắt đầu một cách không đồng thời đối với tất cả noãn bào. Sự có mặt trong buồng trứng những noãn bào đang thoái hóa không loại trừ khả năng chín của những noãn bào còn nguyên không bị chấn thương vỏ nhờ tính độc lập tương đối. Nhờ đó mà những cá bố mẹ mới bắt đầu thoái hóa vẫn có thể tham gia sinh sản.

Sự thoái hóa của lứa trứng sắp chín xảy ra không ngăn cản sự phát triển của lứa noãn bào mới tiếp theo.

5. Cơ Chế Thụ Tinh và Nở

5.1 Sự thụ tinh

Ở cá *Lampetra* (cá không hàm) và ở nhiều cá xương, trứng cá tiết ra các gamone có tác dụng hoạt hóa tinh trùng và phục vụ như chất hướng dẫn hóa học làm cho tinh trùng tiến về phía trứng. Trong khi đó có những gamone có tác dụng làm bất động hay ngưng kết tinh trùng sau khi trứng thụ tinh. Ngoài ra tinh trùng cũng tiết ra các androgamone có tác dụng giảm bớt hoạt động của tinh trùng để đỡ tốn phí năng lượng và làm tan lớp nhày của vỏ trứng (eggshell) để xâm nhập vào trứng. Ở các loài cá bitterlings, *Acheilognathus* và *Rhodeus*, sự tập trung và hoạt động của tinh trùng đã được ghi nhận ở miền vi không của vỏ trứng.

Vỏ trứng, còn được gọi vỏ noãn hoàng (vitelline envelope) hay vỏ trong (zona pellucida) hay vỏ phóng xạ (zona radiata) hay vỏ đệm (chorion), tương đối dai với một vi không (micropyle) dạng phễu ở cực động vật. Trong vỏ trứng có một màng nguyên sinh chất bao quanh tế bào chất (ovoplasm). Ở cá đẻ trứng dính, trên lớp vỏ phóng xạ thường có một lớp vỏ khác được hình thành phục vụ cho việc dính trứng với vật bám (giá thể – nền) ở một số cá thường là lớp thạch (jelly layer), còn ở các loài khác là các lông tơ (filaments).

Trong sự thụ tinh cần có sự hiện diện của những nồng độ nhỏ của các ion Ca^{2+} và Mg^{2+} . Ở cá xương, thường là đơn thụ tinh: lỗ vi không rất nhỏ chỉ cho phép một tinh trùng đi qua. Vỏ đệm tách ra khi trứng được hoạt hóa bởi tinh trùng và một nút hình thành trong vi không, tinh trùng sau đó bị ngăn chặn. Trong trường hợp đa thụ tinh (polyspermy), xảy ra ở vài cá sụn, có nhiều tinh trùng cùng xâm nhập vào trứng nhưng chỉ có một tinh trùng có sự hòa lẫn với nhân của trứng, trong khi các tinh trùng khác có lẽ được hấp thụ và sử dụng như chất dinh dưỡng.

Việc tách vỏ đệm khỏi màng nguyên sinh chất dẫn tới sự xuất hiện của khoảng không quanh noãn hoàng. Vỏ đệm có thể thấm đối với nước và các phân tử nhỏ, nhưng các phân tử lớn hơn có bản chất keo bị giữ lại trong khoảng không quanh noãn hoàng.

Sau khi sự thụ tinh xảy ra, vỏ đệm trở nên cứng và có tác dụng bảo vệ phôi ở những giai đoạn phát triển ban đầu. Việc làm cứng vỏ đệm có liên quan đến chất glucoprotein, các ion Ca^{2+} và các phospholipid dưới tác dụng của các enzyme làm cứng.

Trứng và tinh trùng có thể kéo dài khả năng thụ tinh sau khi rời cá bố mẹ. Theo Yamamoto (1961), trứng cá mất khả năng thụ tinh sau một thời gian rất ngắn, nhưng có thể kéo dài khả năng thụ tinh nếu chúng được giữ trong dung dịch Ringer đẳng trương đối với cá nước ngọt. Nikolsky (1963) đánh giá rằng sự vận động của tinh trùng là rất ngắn đối với những cá đẻ ở nước chảy nhanh, 10-15 giây ở cá *Oncorhynchus*. Ở nước chảy chậm hơn, tinh trùng cá vược vận động 230–290 giây và tinh trùng cá trích biển có thể vận động nhiều giờ đến nhiều ngày.

5.2 Sự nở

Sau khi phôi phát triển đến một giai đoạn nhất định, ấu trùng sẽ thoát khỏi vỏ trứng đi vào môi trường nước. Sự nở ấu trùng cá bị ảnh hưởng của nhiều yếu tố môi trường, trong đó nhiệt độ và việc cung cấp oxygen có một ảnh hưởng đáng kể. Sự nở là kết quả của những tác động lý sinh. Việc nở là kết quả từ *sự làm mềm màng đệm bởi những vật chất enzyme hay hóa học khác* từ các tuyến ngoại bì (ectoderm) trên bề mặt hay từ các tuyến nội bì (endoderm) trong hầu. Quá trình phát triển của phôi *chủ yếu là quá trình dị hóa* tạo ra các chất thải làm tăng nồng độ thẩm thấu dẫn đến sự gia tăng hấp thu nước và tăng áp lực trên màng đệm. Ngoài ra khi phôi bắt đầu nở thì *có sự vận động rất nhiều*. Hoạt động của ấu trùng thường được tăng cường bởi sự gia tăng nhiệt độ hay cường độ chiếu sáng hay bởi sự giảm áp lực oxygen góp phần phá vỡ màng đệm.

6. Các Yếu Tố Bên Ngoài Ảnh Hưởng đến Quá Trình Sinh Sản Của Cá

6.1 Dinh dưỡng

Dinh dưỡng là nguồn cung cấp năng lượng cho cơ thể hoạt động đồng thời còn là nguồn nguyên liệu cho sự phát triển tuyến sinh dục, nên sự dinh dưỡng ảnh hưởng rất lớn đến quá trình thành thực của cá.

Trong mùa sinh sản, sự sinh trưởng của cá gần như ngừng lại. Năng lượng hấp thu được từ thức ăn chủ yếu để phát triển tuyến sinh dục và được dự trữ cho giai đoạn ngừng ăn môi. Ví dụ: cá mè, trắm cỏ ở miền bắc nước ta, khoảng đầu tháng 2 có hệ số thành thực của tuyến sinh dục vào khoảng 3-5%, đến tháng 4-5 hệ số thành thực của tuyến sinh dục tăng lên tới 17-22%. Như vậy chỉ trong một thời gian ngắn, một khối lượng vật chất dinh dưỡng tương đương với 14-17% khối lượng cơ thể cá được chuyển hóa thành sản phẩm tuyến sinh dục.

Trong sự phát triển ban đầu của tuyến sinh dục phụ thuộc rất lớn vào vật chất dinh dưỡng từ bên ngoài và sau đó có thể nhờ vào năng lượng đã được tích lũy bên trong cơ thể. *Nếu cá được nuôi vỗ tốt, tích lũy được nhiều chất dinh dưỡng sẽ có tỉ lệ thành thực cao hơn cá cùng lứa tuổi nhưng nuôi vỗ kém.*

Sự phát dục của tuyến sinh dục còn *phụ thuộc vào chất lượng thức ăn*. Theo Chung Lâm (1965), nếu nuôi vỗ cá trắm cỏ bố mẹ, ngoài thức ăn thực vật, nếu bổ sung thêm thức ăn có nhiều đạm, mỡ và vitamin E như nhộng tằm, đậu nành, mầm thóc, bánh khô dầu thì sức sinh sản tương đối của nó tăng lên gấp 2.

Ngoài ra chất lượng thức ăn còn ảnh hưởng đến chất lượng của sản phẩm sinh dục và cá con sau này. Ví dụ: nuôi vỗ cá dầy (*roach*) thiếu vitamin B₁₂ hay cobalt thì cá cái có thể cho ra trứng nhưng không có khả năng thụ tinh và nở.

6.2 Nhiệt độ

Cá là động vật biến nhiệt nên nhiệt độ là yếu tố môi trường ảnh hưởng mạnh mẽ nhất đến quá trình trao đổi chất, từ đó ảnh hưởng đến suốt quá trình sinh sản của cá.

Mỗi loài cá đòi hỏi *một tổng nhiệt thành thực nhất định*. Ví dụ: cá mè trắng cần khoảng 18.000–20.000 độ ngày nên tốc độ phát dục của cá tỉ lệ thuận với nhiệt độ nước. Cùng loài cá sống ở vùng nước có nhiệt độ thấp thường có tuổi thành thực và thời gian thành thực dài hơn cá cùng loài sống ở vùng nước có nhiệt độ ấm hơn.

Mỗi loài cá chỉ thực hiện việc *đẻ trứng ở một phạm vi nhiệt độ nhất định*. Ví dụ: cá chép (ôn đới) ở 17-18°C, cá diếc (ôn đới) ở 20-22°C, cá mè trắng ở 25–27°C là tốt nhất. Nếu nhiệt độ quá thấp cá không đẻ nhưng nhiệt độ quá cao thường ảnh hưởng đến chất lượng cá con.

Nhiệt độ cũng *ảnh hưởng rất lớn đến quá trình rụng trứng*. Trong mùa đẻ trứng, nếu nhiệt độ quá thấp thì mặc dầu tuyến sinh dục đã đạt đến thời kỳ cuối của giai đoạn IV và tuyến não thùy đã tích lũy đầy đủ kích dục tố trứng vẫn không rụng, phải đợi đến lúc nhiệt độ tăng đến một nhiệt độ thích hợp thì mới bắt đầu rụng trứng.

Trong sinh sản nhân tạo, *nhiệt độ thấp thường kéo dài thời gian hiệu ứng đẻ gây rụng trứng*.

Nhiệt độ không thích hợp còn *ảnh hưởng đến sự thụ tinh và phát triển phôi*. Nếu nhiệt độ quá cao thường làm giảm tỉ lệ thụ tinh, tỉ lệ nở và tăng tỉ lệ dị hình.

6.3 Dòng chảy

Một số cá thành thực tốt trong điều kiện có nước chảy; ví dụ: mè, trôi, tằm, hồi.

Các loài cá ưa nước chảy như mè, trôi, trắm ở nước ta có thể đẻ tự nhiên được ở trong sông. Mùa cá đẻ tự nhiên trùng với mùa mưa lũ. Lúc đó do mưa lũ nhiều nên dòng chảy mạnh và mức nước dâng cao kích thích cá đẻ tự nhiên ở sông. Đoàn Văn Đầu và Nguyễn Văn Hải nghiên cứu việc đẻ tự nhiên của cá mè trên sông Hồng viết rằng: “bãi đẻ là nơi có điều kiện phức tạp, dòng nước chảy xiết và chảy quẩn. Khi có nước lũ, dòng nước chảy quẩn với lưu tốc lớn, mức nước dâng cao là những yếu tố kích thích quá trình đẻ của cá mè”. Ngoài yếu tố dòng chảy các tác giả còn nhấn mạnh đến sự dâng cao của mức nước: “trong những lần đẻ, lần nào cũng trùng với sự dâng cao của mực nước; khi đang đợt đẻ nếu nước xuống hay đứng thì cá ngừng đẻ. Không lần nào mực nước xuống mà cá lại đẻ. Có lẽ nước dâng là yếu tố kích thích cho cá đẻ”.

6.4 Ánh sáng

Cường độ chiếu sáng của mặt trời thay đổi trong năm cho nên sự thay đổi này có thể xem là yếu tố hoạt hóa đối với sự chín và đẻ trứng. Bằng thực nghiệm người ta biết rằng một số cá có phản ứng với chu kỳ quang (thời gian chiếu sáng trong ngày), một số thì không phản ứng. Theo Kuronuma (1968) bằng cách giảm chu kỳ quang cho cá thơm (*Pluoglossus altivelis*) người ta đã kích thích cho nó đẻ sớm 2 tháng so với bình thường để tận dụng thời gian mà trong ao có nhiều thức ăn (lúc đó mùa thu); ngược lại, nếu tăng chu kỳ quang có thể làm cho nó đẻ vào tháng 2 và 4 năm sau thay vì đẻ vào mùa thu năm trước. Đối với cá *Brachyrhaphis episcopus* là cá đẻ vào mùa xuân thì ánh sáng thúc đẩy sự thành thực sinh dục. Turner (1938) kích thích sự thành thực bằng cách thêm ánh sáng đã làm loài cá này đẻ vào mùa đông.

Tuy nhiên không phải chu kỳ quang ảnh hưởng lên sự thành thực của cá một cách đơn độc mà quá trình này phụ thuộc nhiều vào nhiệt độ và các yếu tố khác. Đối với cá đẻ vào vụ thu đông có thể kích thích chúng bằng cách giảm chu kỳ quang. Còn đối với cá đẻ vụ xuân thì tăng chu kỳ quang là yếu tố kích thích.

Ngoài ra còn một số yếu tố như: giá thể, oxygen hòa tan, sự hiện diện của cá khác giới tính.