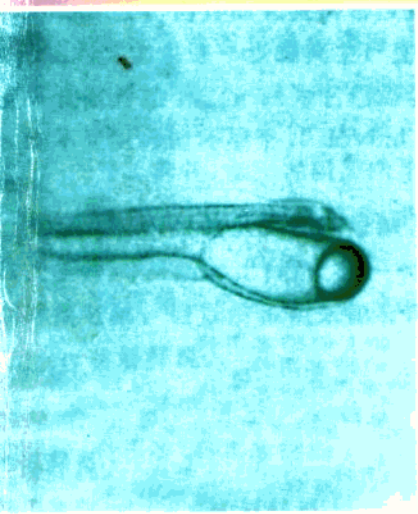


Quanguo Zhongdeng
Shuichan Xuexiao
Jiaocai

全国中等水产学校教材

海产动物 胚胎学



集美水产学校 主编

海水养殖专业用

中国农业出版社

主 编 集美水产学校 杨懿娟
协 编 山东省水产学校 阎愚
审 稿 厦门大学 江素菲
厦门水产学院 江福来
大连水产学校 雷喜兰

前 言

本书根据 1987 年 8 月在哈尔滨召开的全国中等水产学校教学大纲审定会上通过的海水养殖专业《海产动物胚胎学》进行编写的,可作为中等水产学校海水养殖专业的教学用书。

全书内容分绪论、胚胎学概论、软体动物发生、甲壳动物发生、刺参发生和鱼类发生等部分。在编写过程中,力求保持本学科的系统性,突出针对性和实用性,着重阐述基本知识,强调理论联系实际,努力做到深入浅出、文图并茂、通俗易懂,便于学生学习和理解掌握。

本书由集美水产学校杨懿娟主编,山东省水产学校阎愚参加编写。具体分工是:绪论、第一章、第三章和第五章为杨懿娟编写,第二章和第四章为阎愚编写。审稿后全书由杨懿娟修改和定稿。

本书初稿承蒙厦门大学海洋系江素菲副教授、厦门水产学院养殖系江福来副教授和大连水产学校雷喜兰讲师审阅,并提出宝贵意见和建议,在此表示衷心感谢。

由于编者水平有限,书中难免错误和不妥之处,恳请广大师生和读者批评指正。

编 者

1993 年 1 月

目 录

绪论	1
第一章 胚胎学概论	4
第一节 生殖细胞	4
第二节 受精	11
第三节 卵裂	19
第四节 囊胚	22
第五节 原肠胚	24
第六节 发生类型	27
第二章 软体动物的发生	29
第一节 软体动物发生概述	29
第二节 贻贝的发生	36
第三节 鲍的发生	44
第三章 甲壳动物的发生	51
第一节 甲壳动物发生概述	51
第二节 对虾的发生	57
第四章 刺参的发生	74
第一节 刺参的生殖	74
第二节 刺参的发育	76
第五章 鱼类的发生	81
第一节 生殖细胞	81
第二节 性腺和性腺发育	84
第三节 受精	91
第四节 卵裂、囊胚和原肠胚	93
第五节 发育时期的划分	98
第六节 鲷鱼类的发生	99
第七节 罗非鱼的发生	110

绪 论

一、胚胎学研究范围、目的和任务 胚胎学是研究有机体个体发生过程和规律的一门科学,包括胚胎的形态变化、发生原理,以及影响胚胎发育的因素。

动物胚胎学研究的内容,不仅限于胚胎本身,而且涉及到胚胎发育前后的不同时期。动物有机体的个体发育,人为地划分为胚前期、胚胎期和胚后期三个时期。胚前期是指生殖细胞(精子和卵子)在亲体内的形成和成熟过程。胚胎期是从受精卵到胚胎孵化(出卵膜或离开母体)为止的阶段。胚胎在这一时期内的发育或依靠卵中所贮藏的营养物质,或依靠由母体输送的养料,并且在卵膜内或母体内进行发育。胚后期是幼虫或幼体的继续发育,有些动物在胚胎达到成体之前,要经过一个幼虫阶段,需要经过变态使幼虫变成成体。有些动物的胚胎孵出后,幼体的构造与成体基本相同,不需要经过变态阶段。胚后期又可分为性成熟前期、性成熟期和衰老期三个阶段。

由于学科不断发展,近代胚胎学的研究内容涉及的范围更加广泛。例如,生殖细胞的形态构造、形成过程以及形成过程中的生理、生化变化,已形成一门生殖生物学。胚胎发生过程中涉及到细胞分化、细胞与组织间的相互诱导和影响,以及基因控制等,因此,过去胚胎学的研究范围已不能探讨更广泛的问题,现在已扩大成为发生生物学。

胚胎学研究的目的是,一方面是认识个体发生的规律,另一方面是熟悉发生的现象,在认识有机体发育规律的基础上,创造一定的外界发育条件,以促进有机体的发育,为生产实践服务。例如,在进行鱼类或经济无脊椎动物虾类、贝类等的人工繁殖时,要提高其受精率、孵化率以及幼苗的培育等,都需要有胚胎学的知识。

二、胚胎学的分科 胚胎学与其他生物科学一样,是随着学科的发展而演进的。由于研究方法的不同和要求的逐步提高,最早仅是观察和记载胚胎的外部或内部的形态变化,称之为叙述胚胎学;以后将相近似的多种动物加以比较而建立了比较胚胎学;19世纪以来,又逐渐发展了实验胚胎学、生态胚胎学、分子胚胎学及免疫胚胎学等。

(一) 叙述胚胎学 以叙述的方法来描述有机体发育的各个过程,包括生殖细胞的起源、成熟、受精、受精卵分裂、胚层分化和器官形成所经过的一系列发育过程。它是胚胎学中最基本而又非常重要的一个分科。

(二) 比较胚胎学 在叙述胚胎学中,有的只叙述一种动物的发育过程,如人体胚胎学;有的就几种动物的发育过程给予比较,从而阐明动物进化的线索,这就是比较胚胎学,或称为进化胚胎学。比较胚胎学应用比较叙述的方法,不仅有助于解决胚胎学上的问题,而且对解决进化问题也有重要意义。例如,通过研究多种动物的发生,发现有些器官在几类动物中来源相同,但功能不同,称之为同源器官,如鱼的胸鳍、鸟的翅膀和哺乳动物的前肢。从发生来看,都是同一个来源;另外,有的器官功能虽然相同,但发生来源却不同,这种器官称为同功器官,如鱼的鳃和蛙的肺,这为生物的进化和亲缘关系提供了重要的证据。

(三) 实验胚胎学 也称发育生理学,它是用各种实验的方法来寻求和分析引起个体发

育的原因、器官形成的动力和器官发生时各部分彼此间的相互作用,以进一步了解个体发育中形态形成的规律。实验胚胎学的研究主要是用机械的方法,如分离、刺伤或结扎分裂球,观察在发生过程中分裂球间和胚层间的相互关系,来寻找发育的原理。

(四) 生态胚胎学 应用生态学的方法来研究胚胎学,根据有机体与环境统一的规律,研究个体发育所需要的生态条件,来说明个体发育各阶段和生存条件之间的依存关系。

(五) 化学胚胎学 它是用生物化学方法来寻找发育的原理,如研究关于发育时的代谢、酶的活动、核酸、激素和维生素在形态形成中的作用。

(六) 分子胚胎学 研究胚胎发育过程中蛋白质和核酸分子的作用,从组成各种类型细胞的大分子(核酸和蛋白质)的化学和物理特征的功能来说明胚胎分化。胚胎分化是胚胎发育过程中特异蛋白质的合成问题。分子胚胎学就是了解这些特异蛋白质是如何在胚胎的特定区域和胚胎发育各过程的特别精确的时期合成的。

(七) 免疫胚胎学 用现代免疫学的方法来研究个体发育过程中免疫反应的起源及其对形态发生的意义等问题。例如,吞噬反应在胚胎发育中何时出现,有何意义;卵膜具有什么免疫学的形态和发生的意义;胚胎发育过程中发生和变化着的各种液体,即囊胚、原肠胚、羊膜和尿囊等的液体有何意义等。

三、学习胚胎学的观点和方法 现代胚胎学不仅是一门形态的科学,而且是一门生理及生态的科学。在研究方法上,必须利用形态学、生态学、生理学以及生物化学、生物物理学和外科学等方法进行综合性的胚胎学研究。

在过去,由于某些思想观点和方法上的错误,胚胎学的研究发展受到了一定的限制,在一定程度上脱离了生产实践。因此,胚胎学的研究应该与其他科学一样,也必须应用辩证唯物主义的观点和方法。

动物发生是一个连续变化的过程。不同动物个体在不同的时间和不同的空间,其形态构造、生理机能以及活动都有所不同,而用正确的观点、方法研究动物的发生是很重要的。例如,有人曾将两栖类二细胞时期的两个分裂球分开,可以形成两个完整的个体,但是如用海鞘,在同样二个细胞时期,将两个分裂球分开,每个分裂球不能形成完整的个体,只能形成半个胚胎。这是由于两栖类的卵是调整型卵,其卵内将来形成各种器官的预定物质,并不是预先分布在卵某个区域,形成器官的物质不是预先决定的。如果将早期分裂球分离后,卵内物质可以调整,所以分离后的每个分裂球都能发育成一个完整的个体。而海鞘的卵是镶嵌型卵,卵内形成器官的预定物质在卵内的某个区域分配已决定,分离后的分裂球一般只形成半个胚胎(两个分裂球分离后)或胚胎的一部分(超过两个分裂球)。所以对不同类型的卵应该分别看待。

动物个体发生还反映了动物的系统发生。从动物的个体发生过程中,可以看出动物进化过程大体的线索。因此,不但要用辩证唯物主义的观点去研究个体发生的规律,研究个体发生不同阶段的有机体同环境相互关系的问题,还要用历史唯物主义的观点来指导学习和研究胚胎学,以期掌握动物的个体发育和经过个体发育的变异来影响它的遗传性,使胚胎学成为服务于人类的一门科学。

四、胚胎学在水产养殖上的作用 胚胎学在水产养殖业上有广阔的前途。例如,在鱼类养殖方面,要开发利用某种经济鱼类,首先应对它的繁殖习性、性腺成熟度以及胚胎和仔鱼发育等要有所了解,然后才能提出合理的养殖或增殖措施。又如,在贝类养殖方面,缢

蛭、牡蛎、蛤子、泥蚶、贻贝和珍珠贝等是我国沿海重要的水产养殖品种，但由于贝苗来源不足，大幅度的增养殖受到一定的限制。进行大面积港湾养殖，也同样存在着鱼、虾苗种的繁殖和幼苗的成活率等问题。因此，怎样利用胚胎发育规律来进行人工育苗，已成为当前迫切需要研究的课题。目前人工育苗的进展不快，关键问题是亲体性腺成熟度以及胚胎和幼虫的培育，特别是如何用人体的方法促使性腺成熟以及弄清楚幼虫的发育与环境条件的关系，掌握发育的环境条件进行人工育苗大量繁殖幼体。另外，进行人工杂交改良品种，也需要胚胎学知识。总之，学习胚胎学对于水产养殖是非常必要的。

第一章 胚胎学概论

第一节 生殖细胞

一、雄性生殖细胞——精子

(一) 精子的构造 不同动物的精子, 形状、大小和内部结构有所不同, 但基本的结构是相似的。例如哺乳类的精子, 由头部、颈部和尾部三部分构成。

1. 头部 精子的头部由细胞核、顶体和少量的细胞质组成。由于核和顶体的形状不同而使头部的形状不一。例如, 鱼类的精子头部为圆球形或螺旋形; 两栖类则为长柱状。精子的核内主要为染色体, 由DNA和核蛋白组成。核的前端为顶体, 形状不一, 从小的颗粒到圆形、圆锥形等。有些动物在顶体后面和核膜之间还有一个锥状或线状的构造, 称为顶体锥或顶体丝, 受精时可延伸很长, 可将卵膜顶穿入, 因此与受精有关。人的精子没有顶体丝。顶体又称为穿孔器。在顶体内含有多酶类, 如透明质酸酶、蛋白酶、酸性磷酸酶、 β -葡萄糖醛酸酶、芳基硫酸酶、 β -葡萄糖胺酶及磷脂酶等。透明质酸酶在受精时排出, 可溶解卵膜, 有助于精子入卵, 所以精子的顶体被认为是一种特殊的溶酶体。

2. 颈部 精子的颈部很短, 不易识别, 它介于头部与尾部之间。有的动物缺乏。通常为圆柱形, 从近端中心粒(前结)到远端中心粒(后结)为止。

3. 尾部 精子的尾部细长, 又可分为中段、主段和末段三部分。

中段又称间节, 短而粗, 始于远端中心粒, 止于端环, 由轴丝和围绕着轴丝外部的线粒体鞘构成。

轴丝是由远端中心粒延伸形成的, 远端中心粒也称基粒, 是轴丝起点。精子轴丝的结构与动物细胞的鞭毛相似, 由9+2型的纤维组成, 位于中央的是2条单根纤维, 其四周为9条成双的纤维组成一个同心环, 都成纵行排列, 中央的一对纤维能起传导作用, 外围的纤维可行收缩作用。电镜观察哺乳类精子发现, 轴丝的外面还有9条粗纤维组成的纤维带。线粒体螺旋地包在基粒和轴丝及粗纤维的外面, 称为线粒体鞘。线粒体是精子活动能量的供

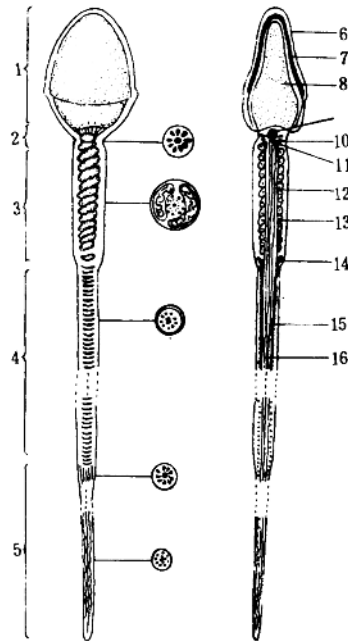


图1 精子的超微结构

1. 头部 2. 颈部 3. 中段 4. 主段 5. 末段
6. 表面膜 7. 顶体 8. 核 9. 中心粒 10. 中央微管 11. 轴丝 12. 外周致密纤维 13. 线粒体鞘 14. 终环 15. 纤维鞘 16. 轴丝

应者。

主段是尾部最长部分，具有精子运动的功能。主段和中段连接处为终环，主要由轴丝和原生质鞘构成。主段内无线粒体排列的结构，原生质鞘内的粗纤维成为7条，随着主段进入末段，7条粗纤维也逐渐变细最后消失。

末段是尾部最后的一段，短而细，由轴丝及其外面极薄的一层原生质膜构成。这层原生质膜从精子头部一直延续到精子的末段。

(二) 精子的类型 动物精子主要分为鞭毛型和非鞭毛型两大类。鞭毛型精子具有一条鞭毛，或偶有二条鞭毛，广泛见于各类动物；非鞭毛型精子缺乏鞭毛，主要存在于甲壳纲

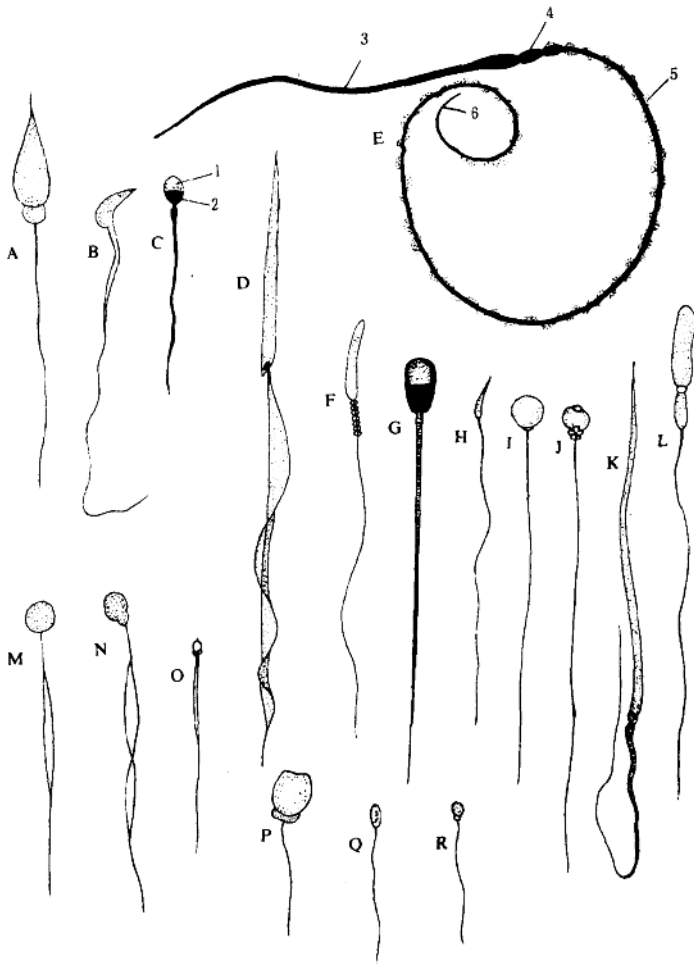


图2 各种鞭毛型精子

- A. 肺鱼 B. 家鼠 C. 人 D. 蟾蜍 E. 蝶螈 F. 画眉 G. 牛 H. 鸡 I. 鲑鱼 J. 文昌鱼
K. 蛙 L. 七鳃鳗 M. 狗鱼 N. 鲈鱼 O. 牡蛎 P. 绵鳚 Q. 水母 R. 梭鱼
1. 顶体 2. 核 3. 头部 4. 中段 5. 波动膜 6. 尾丝

和线虫纲的动物，具有各种各样的形态结构，如水蚤的为圆球状，米虾和对虾的为图钉状，

线虫的为变形虫状等。甲壳纲十足目的虾蟹类，精子往往具有各种形式的原生质刺状突起。

(三) 精子的大小和数量 动物精子的大小因种类不同而异，与动物本身的大小没有关系。精子的大小虽然在各种动物中有差异，但总的来说都是极微小的，要在显微镜下才能见到。例如，人的精子长度为 $52\sim 72\mu\text{m}$ ，两栖类的青蛙为 $57\sim 73\mu\text{m}$ ，硬骨鱼为 $30\sim 35\mu\text{m}$ ，脊索动物的文昌鱼为 $20\mu\text{m}$ ，无脊椎动物的长牡蛎为 $73\mu\text{m}$ ，翡翠贻贝为 $37\mu\text{m}$ ，马氏珠母贝为 $60\mu\text{m}$ 。

精子的数量很大，在每次排精中所排出的精子数量是极其惊人的。例如，人每次射出的精子约为 2.5 亿，马可达 40 亿 $\sim$ 200 亿，无脊椎动物和鱼类排出的精子数量也相当可观，牡蛎每排精一次就有 1 亿多，狗鱼在每立方厘米的精液中含有精子 203 亿 $\sim$ 218 亿。

(四) 精子的运动和寿命 精子的主要特征之一是具有运动能力，而成熟的精子在精巢内是不活动的。高等陆生动物的成熟精子到输精管中时，由于接触到副性腺的分泌物而活动。鱼类和水生无脊椎动物的成熟精子落于水中之后即开始运动，只有活动的精子才能使卵子受精。精子的运动并非由于水的机械作用，而是由溶入水中能造成氧化过程的氧气所激起的。在稠密的精液中，由于受氧化作用所产生的二氧化碳的影响，精子的运动是迟缓的，甚至处于静止状态。挤入无水器皿中的精液，不可能有氧化过程，精子也就不可能活动。如果保存于器皿中的精液没有干燥，并处于较低温度下，便可在相当长的时间内保持精子的受精力。鲱鱼的精子与某些鲤科鱼类的精子一样，在精巢组织或离体的原精液中是不活动的，当用海水以 1:1 的比例稀释后，鲱鱼精子在 8s 内就能活动了。在 10°C 下保存 36h 的鲱鱼精液，当加入海水后而能将它激活。

精子排出亲体后，究竟能活多长时间，这和各种动物的遗传性、亲体的生活力、环境条件等都有密切关系。

营体内受精的哺乳动物，精子在雌性生殖道中可以生活数天到数 10 天之久。例如，牛约 $25\sim 30\text{h}$ ，兔约 $8\sim 12\text{h}$ ，而人的精子在女性生殖道中约可存活 1 星期。相反，营体外受精的动物精子，一般只能在水中生活很短的时间，海水鱼类的精子比淡水鱼类的精子寿命较长。例如，鲱鱼精子在 19°C 的海水中可存活 4h，太平洋鲱鱼精子在 $3\sim 5^{\circ}\text{C}$ 的海水中可存活 25h；而淡水鱼类的精子在水中一般只能存活 45s 到 5min，如鲤鱼精子寿命约为 5min。但是，精子的寿命也存在着特殊的现象。例如，甲壳纲十足目动物的精子在雌性受精囊中可以存活几十天到几个月，中国对虾在秋季交配，精子在雌性个体内要到翌年春季产卵才受精，某些胎生的真骨鱼类精子进入雌鱼生殖道能维持 5 个月的活动潜力才开始使卵受精。

从上面可以看到，精子排出体外以后的寿命都不很长，尤其是大多数水生动物的精子，排出体外即开始活泼运动，其运动所需要的能量来源于原生质中的营养物质。从精子结构看，成熟精子本身只有极少量的原生质，能源有限，精子排出后很快消耗完本身的能量，失去运动能力而死亡。因此，用人为方法延长它们的寿命，在生产实践中就具有重要意义。利用降低代谢率的方法，减少能量的消耗，可以达到延长精子寿命。延长精子寿命的方法很多，主要有低温、常温和冷冻三种。在低温和冷冻方法中，常用的致冷剂有干冰（液态二氧化碳， -79°C ）和液氮（ -196°C ）等。目前在畜牧方面，国内外广泛采用冷冻技术保存家畜精液，解决了长期保存和长途运输的问题，促进了国际间精液的交流，部分地代替了良种公畜的引进和交换。关于鱼类精液的冷冻保存技术，在鱼类的人工繁殖中已进行了不

少的试验。曹乃兴等(1975)在超低温(-196°C)下保藏鲮鱼精液长达1年零4天,仍具有2.7%的受精能力;台湾省东港海洋分所在 5°C 下保存鲮鱼精液26天仍具活力。梭鱼在人工繁殖中为了使离体的精液保存较长的活力,把精液放在 5°C 低温无菌的环境中,可保藏精子的活力达22天,这不仅增加了精子的寿命,而且也增加了精子强烈运动时间,从而提高受精能力。

但是精子寿命的延长,并不完全等于精子生活潜力的相应增长,如海胆的精子可以生活好几天,可是受精能力一般只有12h左右。

(五) 精子的发生 雌雄生殖细胞的发生,除了少数低等动物(海绵、水螅类等)是以散漫而不规则的方式在体内发生外,绝大多数的后生动物是在体内的一定器官(生殖腺)内发生的。后生动物生殖细胞的发生过程基本相同,雌雄生殖细胞的发生都要经过增殖、生长和成熟三个时期,但精子还需要经过变态,才能成为成熟的精子。

精子的发生是在精巢中进行的。雄性动物在性成熟时,精巢中的精原细胞逐渐发育成精子,但是同一精巢内的精原细胞并非在同一时期都发育成为精子,而是每隔一段时间有周期性地由一部分精原细胞发育成精子,因此精巢内有处于不同发育时期的生殖细胞。在没有固定生殖季节的脊椎动物的精巢中,可见到从精原细胞到成熟精子各个发育阶段的精细胞。对有固定生殖季节的脊椎动物,只有在生殖季节精巢中才有成熟精子,在非生殖季节则为未成熟的处于相同或不同发育阶段的生精细胞。动物的精子发生可分为以下四个时期:

1. 增殖期 精巢中的原始生殖细胞,经过有丝分裂产生数量很多的精原细胞,此时的精原细胞和一般体细胞所不同的只是它的体积较大,呈圆形,核大而圆,核内染色质均匀分布,染色较深。精原细胞不断分裂,数量增多。

2. 生长期 精原细胞经过若干次分裂后,停止分裂而进入生长期。此期内精原细胞将吸收外来的营养物质同化为细胞的原生质,细胞体积增大,成为初级精母细胞,核中原先均匀分布的染色质集聚成团,染色变深。经过一段时期后,初级精母细胞开始进入成熟分裂的前期,细胞中的DNA经过复制而加倍,染色质变成细线状或粗线状的染色体。

3. 成熟期 这一期的主要特征是连续进行两次成熟分裂。第一次为减数分裂,一个初级精母细胞经过第一次成熟分裂后,形成两个次级精母细胞。次级精母细胞体积比初级精母细胞略小,核也较小,核内染色体的数目只有初级精母细胞的一半,成为单倍体。次级精母细胞存在的时间短暂,紧接着进行第二次成熟分裂,由一个次级精母细胞形成两个更小的精子细胞。这次是普通的有丝分裂,核内染色体数目不变,仍为单倍体。经过两次成熟分裂之后,每一个初级精母细胞分裂形成四个精子细胞。

4. 变态期 变态是精子发生过程中所特有的阶段。通过变态使精子细胞成为具有受精功能的精子。精子细胞的变态过程很复杂。变态开始时,两个中心粒离开高尔基体而逐渐移到与细胞核排列在同一直线上的位置,近核的一个称为近端中心粒或前结,远核的一个中心粒则分成两个部分:一部分形成远端中心粒或后结,另一部分渐渐变成环形,称为环状中心粒或端环。由前者产生一细鞭毛,远端中心粒就变成了鞭毛的基粒。鞭毛突出于细胞之外,细胞核伸长,从圆形变成椭圆形,成为精子头部的特殊形态。核内染色质深缩,主要由DNA组成。高尔基体移向核的前端,其中的一部分形成头部的顶体。线粒体移到核的后方,形成精子中段的螺旋丝。当精子变态快结束时,整个细胞质向后包裹,一部分包裹

着颈部和尾部，形成原生质鞘，而大部分细胞质则与残留的高尔基体、线粒体一起脱离精子细胞。精子细胞经过变态成为具有复杂结构的精子。

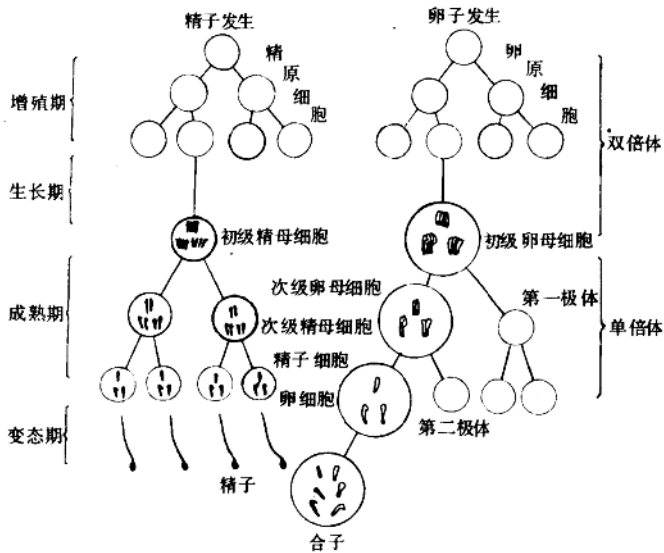


图3 精子发生与卵子发生比较

二、雌性生殖细胞——卵子

(一) 卵子的构造 卵子是一种高度特化的细胞。在形态上与其他体细胞的区别是：通常较大，具保护作用的卵膜和营养作用的卵黄，除少数动物如腔肠动物和海绵动物的卵子能作变形运动外，一般卵子不能运动。至于卵子的构造，仍然具有一般体细胞的结构，即由细胞质（卵质）、细胞核（卵核）和细胞膜（卵膜）构成。

1. 卵质 卵细胞质分布在固定的两个区域。质膜下的细胞质称为皮层。皮层细胞质的物理特性和其他的胞质不同，它是高度粘滞、半硬的凝胶状，内含皮层颗粒和色素颗粒。大部分卵细胞质——内质是液态状，内含线粒体和生殖质。

皮层颗粒是球状结构，外有一层膜包围，内含酸性粘多糖和蛋白质。受精时，皮层颗粒的功能是排出其内含物进入卵子的卵周隙。

皮层内的色素颗粒分布不均匀，如两栖类的动物半球含有许多色素颗粒，是深黑色的；在植物极没有色素颗粒，所以是白色的。

在卵原细胞或早期卵母细胞阶段，它们的细胞质基本上与一般细胞质没有什么不同，只是在以后继续发育阶段，才逐渐积累卵黄物质。

卵黄是一种异质性混合物。卵黄化学组成主要是蛋白质、磷脂和少量的中性脂肪。卵黄大致可分为两类：一是蛋白质卵黄（除蛋白质外，还含有不同量的脂肪）；另一是脂肪卵黄（除磷脂和脂肪外，可能还混杂一些蛋白质）。这两类卵黄在许多动物的卵子中是混在一起的。许多无脊椎动物的卵黄量较少，如海胆卵黄颗粒约占卵子总体积的27%。

卵黄形状多样，在有些动物卵黄是一般贮藏物质，没有固定的显微结构。有的卵黄体呈颗粒状，为圆形、椭圆形或短棒状。

卵黄的形成方式有两种：卵黄可在母体内形成，称为自体合成；也可在卵母细胞外合

成，然后当卵黄形成时渗入到卵母细胞内，称为异体合成。有机体可同时进行自体合成和异体合成两种方式合成卵黄。

卵黄是胚胎发育的营养物质，是卵质中非常重要的组成部分。此外，卵子的许多特性都与卵黄有关。

2. 卵核 尚未完成成熟过程的卵细胞核，由于膨大成泡状，又称为胚泡。卵核与其他细胞核一样，也由核膜、核仁、染色质和核质等组成。

卵核的大小与卵体成正比例。如鱼类的卵体大，所以核也大，但是在一定程度上卵核的体积与卵子的营养方式有关。有些动物的卵子外围有营养细胞或滤泡细胞，这种卵子的卵核往往比较小。由于卵子周围的这些细胞能为卵子制造营养，因此缺乏这种营养细胞的卵子，卵核通常较大。

卵核的形状，一般为球形，但常呈不规则分叶状，特别是在卵子的生长期。例如，在某些鱼类中可以看到卵核把伪足状或乳头状的突起伸入到细胞质内，说明核内物质和细胞质可能有交换的现象。

卵核在细胞内的位置常随卵黄含量的多少而不同。在卵黄含量较少的卵中，卵核的位置接近于细胞的中央；在卵黄多的卵子，卵核的位置往往偏于细胞的一极。

核仁是卵核的主要成分，是生长和成熟的卵母细胞中代谢非常活跃的地方，它与核内蛋白质合成有着密切的关系。核仁一般呈圆球形，其数量因种而异。大多数无脊椎动物的核内只有一个核仁，而脊椎动物的核内有较多的核仁。核仁常位于卵核的中央。鱼类早期的卵细胞中，核仁数较少。随着卵子的生长，核内核仁数增多，它们多位于近核膜处。核仁数量和位置的变化，说明在卵子发生过程中，核仁和细胞质之间进行着强烈的交互作用，即核仁的物质很容易进入细胞质中。

在卵母细胞处于生长期时，核内的染色质可形成一种比染色体大的刷状染色体。绝大多数动物的卵母细胞内均有刷状染色体。

3. 卵膜 卵子与其他细胞一样，外面是一层质膜或细胞膜。质膜外周有特殊的卵膜（海绵动物和腔肠动物除外）。根据其来源，可将卵膜分为三种类型：

(1) 初级卵膜 又名卵黄膜，由卵细胞本身分泌的物质在卵巢中形成。许多水生动物的卵黄膜在受精以后即从卵子表面举起，形成所谓的受精膜，如贻贝和某些硬骨鱼类。

(2) 次级卵膜 由卵巢内滤泡细胞分泌的物质形成。有的次级卵膜薄而柔软，有的坚韧而厚。有时其构造很复杂，常具一小孔，叫卵膜孔，为精子穿入之处，如硬骨鱼类和昆虫。

(3) 三级卵膜 由输卵管或生殖器官附属部分的分泌物所形成，具有保护和营养作用，如蛙卵的胶质膜、鸟卵的蛋白、纤维膜和蛋壳。

上述三种卵膜，并非每种动物都具有，有的仅有初级卵膜，有的有初级卵膜和次级卵膜，还有的三种卵膜均有。

(二) 卵子的类型 根据卵内细胞质和卵黄的分布和多少，可将动物的卵子分为以下两种类型：

1. 少黄卵或均黄卵 这类卵子所含的卵黄较少，且分布相对来说也较均匀，如文昌鱼、海胆和哺乳类的卵子。

2. 多黄卵 这类卵子含有丰富的卵黄，分布不均匀。可分为三种：有些动物的卵黄呈

极性分布，卵黄集中在植物极，这种卵称为端黄卵，如软体动物的头足类、鱼类、鸟类、爬行类等；有的动物的卵子卵黄比较集中在植物极，原生质则比较集中在动物极，两极之间无明显界限，这种卵称为间黄卵，如软体动物的腹足类、两栖类等；还有的动物卵黄位于卵子的中央，细胞质围在它的四周，这种卵称为中黄卵，如大多数昆虫和甲壳类的卵。

(三) 卵子的极性 卵黄分布的不均匀使卵子产生了极性。通常把卵黄多的一端称为植物极；卵黄少而原生质多的另一端称为动物极。核常位于卵细胞质较多、营养物质较少的一极。端黄卵的极性很明显，而均黄卵和中黄卵的极性不明显。

通过卵子动物极到植物极的假想轴称为卵轴，连接未来胚体头部和尾部的假想轴称为胚轴。在无脊椎动物中有的是卵轴和胚轴相重合，有的则是卵轴位于胚轴的背面；而在脊椎动物中则往往是卵轴位于胚轴的腹面。

(四) 卵子的发生 动物卵子的发生，与精子一样要经过增殖期、生长期和成熟期，但没有变态期。卵子的发生过程，特别是成熟期，不一定在卵巢内进行。由于动物种类的不同，它们可以在生殖管内、体腔内、亲体以外完成，甚至有些卵子的成熟分裂是在精子入卵以后才完成的。

1. 增殖期 在这一时期卵原细胞和精原细胞一样，不断进行有丝分裂，细胞数目大量增加。卵原细胞分裂的次数决定于动物的遗传性。经过若干次分裂以后，细胞停止分裂，进入生长期。卵原细胞体积不大，内有一个比较大的核和薄层的细胞质，外有一薄层的卵黄膜。

2. 生长期 卵原细胞停止分裂后，开始生长而变成初级卵母细胞。生长期又可分为小生长期和大生长期两个阶段。当卵原细胞刚进入生长期时，营养物质积累不多，细胞体积增大不明显，即为小生长期；以后由于初级卵母细胞不能将不断进入卵内的蛋白质全部同化为卵子的原生质，在原生质中便逐渐形成卵黄颗粒，这就是大生长期。经过大生长期后，在卵内积累大量的卵黄物质，因此卵子体积有显著的增大。在一些动物中，卵子卵黄含量很少，虽然经过了大生长期，但是卵子的体积增大不多。鱼类卵母细胞在生长期中的另一变化，是在初级卵母细胞的外面出现两层滤泡细胞组成的滤泡膜，第一层是在小生长期形成的，第二层则是在大生长期中形成的。

3. 成熟期 初级卵母细胞达到生长期的后期阶段时，已完成了卵质的变化，合成并贮备了胚胎发育所需的一切信息，接着就进行两次成熟分裂，即减数分裂和均等分裂。卵母细胞的第一次成熟分裂，产生了一个大的次级卵母细胞（只含单倍体的染色体数），及一个含极微量原生质的小细胞，称为第一极体（只含单倍体的染色体数）。接着进行第二次成熟分裂，一个次级卵母细胞形成了一个成熟的卵细胞（单倍体）和一个与第一极体一样大小的第二极体，同时第一极体也分裂出第三极体（有的动物不出现第三极体）。由一个初级卵母细胞经过两次成熟分裂的结果，产生了一个体积大的成熟卵细胞和二至三个体积小的极体。极体为不能受精的退化卵细胞，本身不起任何作用。由于雌性生殖细胞形成过程比较长，成熟期比较特殊，相对于迅速繁殖的精原细胞来说，卵原细胞的数量远远比精子少，而体积比精子大。

两次成熟分裂发生的地方，各种动物是不一样的。例如，海胆卵母细胞两次成熟分裂都是在生殖腺内进行；牡蛎、贻贝、栉孔扇贝等的两次成熟分裂都是产出体外，当精子进入卵母细胞以后先后完成的；硬骨鱼类的第一次成熟分裂和第二次成熟分裂的初期都在体

内进行，卵母细胞产出到受精以前是处在第二次成熟分裂中期，要在精子入卵以后才排出第二极体，完成第二次成熟分裂。

第二节 受 精

一、受精作用和生物学意义 受精作用是指雌性生殖细胞（卵子）和雄性生殖细胞（精子）相遇，两者质膜互相融合或联合，随着两个原核融合（或联合）而成为一个新的细胞称为受精卵——合子，这种两性生殖细胞结合的现象称为受精作用。由受精作用而产生的合子，并不是两性生殖细胞的简单合并，而是一个极为重要的生物学过程，也就是说发生了同化和异化作用。合子应该看作是一个新个体发育的开端。

受精作用对于个体发展和种族发展，都具有重要意义，因为受精后所产生的新个体是由精子和卵子结合而成，具有父体和母体的双重遗传性，这比任何单性生殖所产生的新个体具有更强的生活力和对于变化着的环境具有更好的适应能力。

生殖细胞是有遗传性的，但它们不具有生活力。生活力表现在两个不同生殖细胞的矛盾上。当两种遗传性质不同的生殖细胞，即两种性质相反的细胞结合时，获得矛盾产生了生活力，就是发育变异及在进一步的生活过程中变化的能力。

生殖细胞的遗传性越是不同，有机体的生活力就越强。假如生殖细胞是由一个有机体形成的，并且在遗传性质上彼此之间区别很少，这两种细胞结合时得到的后代生活力是不会很大的。在近亲繁殖时，就明显看到这种现象，原因是很相近的两种细胞结合，没有给后代建立矛盾性，即没有建立需要的刺激、需要的生活力，没有建立发育的刺激和动力。

二、受精的方式和卵的排放

（一）受精的方式 受精方式可分体外受精和体内受精两种。

1. 体外受精 两性生殖细胞都排在体外（大多是水中），并在水中完成受精作用，即为体外受精。绝大多数无脊椎动物如海产贝类、甲壳类，脊椎动物如鱼类和两栖类均为体外受精。

2. 体内受精 两性生殖细胞在雌体内完成受精作用，即为体内受精。行体内受精的动物，大多数通过交配行为将雄性精子排放到雌性生殖器官里，然后与卵子结合完成受精作用，如软体动物的头足类、腹足类、脊椎动物的软骨鱼类、爬行类、鸟类和哺乳类等；有的则不需交配，雄体的精子先排出体外，精子随水流进入雌体的受精部位与卵相遇而受精，如河蚌等。

（二）卵的排放和排卵机制 卵在卵巢内经过生长、发育、成熟，然后从卵巢中排出（有些动物的卵是在排出后才成熟），达到受精的目的。排卵时间和动物的排卵周期有一定的关系，掌握它们的规律，对于生产实践具有重大意义。因此了解和研究控制卵的排放机制及排卵时间就显得十分重要。

1. 卵的排放 卵子在卵巢内生长发育成熟后，离开卵巢即称为排卵。各种动物的排卵都有一定规律。排卵大致有两种情况：一种是自发性排卵，即许多动物一年一度的排卵与季节有密切关系，如两栖类、鱼类及少数海产无脊椎动物等，它们的排卵时间因种而异，与季节的关系较大，大多在春末夏初水温升高以后；另一种为刺激性排卵，必须经交配刺激后才会排卵，如兔子和水貂。动物在生殖季节时，受到内在激素的刺激和外界环境因素如

光和温度的影响,成熟卵子从卵巢的滤泡中释放出来落入体腔。

2. 排卵的机制 排卵是极为复杂的生理活动,体内外诸因素如神经和激素的调节、季节环境条件的变化、酶的作用以及其他理化因子等,都先后参与排卵的过程。对此过程现在了解得还很不够。已经知道垂体直接控制动物的排卵,如果切除垂体,就不产生排卵,生殖周期也就完全停止。

垂体能分泌多种激素,其中的促性腺激素包含促滤泡激素(FSH)和黄体生成素(LH)两类。它们控制着卵子的生长、成熟和排放。

促滤泡激素的作用除促使滤泡的生长、发育和成熟外,还能促使卵巢产生雌性激素和诱发卵对其他激素的敏感性。

黄体生成素主要是促使成熟的生殖细胞从生殖腺中释放,但必须在促滤泡激素的激发作用之后和其他激素辅助下才能发挥作用。黄体生成素增加卵巢滤泡细胞的渗透性,促使它们从血液中吸取代谢所需的物质,并激发孕激素的合成和各种酶的活动,最后通过水解酶的释放引起滤泡的破裂而造成排卵。草鱼和哺乳类的情况大致如此。因此,目前认为孕激素对排卵起着直接的主导作用。

垂体促性腺激素的释放,又受到丘脑下部分泌的黄体生成素释放激素(LH-RH)控制。当黄体生成素释放激素释放之后,触发垂体分泌促滤泡激素和黄体生成素。我国已合成了LH-RH及其类似物(LH-RH九肽),应用于鱼类人工繁殖进行人工催情产卵已获成功。

三、受精过程 为了达到受精的目的,成熟的精子必须与成熟的卵子及时相遇,两者相互作用后,精子穿入卵内发生一系列的变化,最后导致两者原核融合或联合,完成受精的整个过程。

(一) 精卵的接近 无论是体内还是体外受精,首先都涉及到精子和卵子如何接近而导致融合的问题。动物精、卵的相遇主要是由于大多数动物的精子能自由活动,每次排出的精子数量都相当大,以及卵子体积较大的缘故。但也有一些动物似乎具有类似趋化性的现象。鱼类的精子在未和水接触时是不运动的,因为在精液中有一种分泌物,即雄配子素Ⅰ(简称A,Ⅰ)能够抑制精子的运动;精子还产生雄配子素Ⅱ(简称A,Ⅱ),它可中和雌配子素Ⅱ起黏着作用,并溶解卵膜。精子在接触水后立即活动起来,在触及卵膜孔区时更加活跃,游泳速度增加,并向卵膜孔集中。如太平洋鲱鱼的精子在接近卵子的卵膜孔时则加速活动,这种使精子活跃和聚集起来的现象,是由于卵膜孔区存在两种受精素,即雌配子素Ⅰ(简称G,Ⅰ),有加速精子活动,把精子吸引到卵的作用;雌配子素Ⅱ(简称G,Ⅱ)有聚集精子的作用,并破坏被吸到卵的表面而不能进入卵子的精子。在无脊椎动物如海胆卵外有一层胶质膜,当卵子成熟排入海水时,胶质膜溶于海水产生一种物质,它能使同种精子发生凝集作用,这种物质称为受精素。受精素可由卵不断释放出来,直接引起精卵相遇;而在精子的头部也含有一种或几种酸性物质,称为抗受精素。精卵的相遇是由于卵子的受精素和精子的抗受精素相互作用的结果,这种作用犹如血清中抗原和抗体的结合方式一样,这种结合必须是同种的,异种的不起反应,或反应很弱。行体内受精的动物,需由不同结构的生殖器官将精子输送到卵子的附近,如哺乳类的精子进入雌性生殖道后,精子主要依赖于子宫和输卵管壁肌肉的活动,以及输卵管的纤毛摆动而使精子达到输卵管上端,精子本身活动的作用很小。

(二) 精子入卵

1. 精子入卵机制 除少数动物的卵为裸卵外,绝大多数动物的卵均有卵膜,因此精子必须穿过卵膜方能进入卵内。据研究,某些海产动物的精子头部存在有一种物质——溶解素,其作用是将胶质膜溶解出一个小孔,使精子能顺利进入卵内,其化学成分为硫蛋白,含有SH基。有些动物的卵膜本身具有卵膜孔,受精时精子由此孔进入卵内。

综上所述,成熟的生殖细胞内存在有特殊的物质,精子入卵的过程可能是这样的:当成熟的精子与卵子混合时,卵子放出特殊化学物质(受精素)在水中微量扩散,使精子密集游向卵子,并激发精子的活动性,然后精子借助本身的力量(穿孔器)和溶解素的联合作用,进入卵的胶质膜而达到卵黄膜的表面。接着是精子的抗受精素与卵子的受精素相互作用,使精子停止活动并附着于胶质膜内。最后,卵子表层原生质突起形成受精锥,将一个与卵黄膜接触的精子吸入卵的原生质内。

2. 精子入卵时间 受精能否成功,关键是精卵的成熟度。精子只有在成熟分裂和变态过程全部完成以后,才具有受精能力。而卵子在完成了生长期之后即第一次成熟分裂开始之前至第二次成熟完成以后的这一段时间内,都可以接受精子,但各种动物排出卵子的成熟阶段并不一致,因而受精时精子入卵时间就有所不同。主要有以下四种类型:

(1) 精子入卵时间是在第一次成熟分裂之前,卵子仍处于卵母细胞阶段,精子入卵后才完成两次成熟分裂,如蛔虫、海绵、沙蚕等。

(2) 精子入卵时间,卵细胞正处于第一次成熟分裂的中期,受精后卵细胞即完成第一次成熟分裂,接着进行第二次成熟分裂,如蛤、贻贝等。

(3) 精子入卵时间,卵细胞处于第二次成熟分裂的中期,受精后即完成第二次成熟分裂,如海星、文昌鱼和大多数脊椎动物等。

(4) 精子入卵时间,是在卵子完成了两次成熟分裂之后,如海胆和腔肠动物等。

(三) 受精锥的形成 当精子穿过卵外面的胶质膜与卵子接触时,就在接触点上卵子表层的原生质形成一个锥状突起,叫做受精锥。受精锥的形成可视为受精作用选择性的表现,即卵子主动地从许多精子中选择一个最适应它要求的精子。精子一旦和卵子的受精锥接触,就立刻停止活动而被受精锥所夹持而吸入卵内。

受精锥并不一定都呈锥形,它只不过是精子入卵点,卵子原生质向外流动所形成的一个透明的隆起(其形成可能是由于该处的原生质由凝胶状态变为溶胶状态的原因)。受精锥的形状因动物种类而异,特殊的如海星卵的受精锥的顶端还伸出受精丝,受精丝收缩可把精子引入受精锥。受精锥保留的时间也因种类而异,有的在精子入卵后即刻缩回,有的则保持较长时间,如海胆卵的受精锥到雌雄原核融合时才缩回。

受精锥并不普遍出现于所有动物的受精卵上,它在棘皮动物中的海星、海胆,环节动物的刺螈、沙蚕,甲壳动物的长毛对虾、日本对虾和硬骨鱼类的金鱼、泥鳅等的受精卵中比较明显。

(四) 受精膜的形成和卵质的变化

1. 受精膜的形成 许多动物在卵子的皮层内部有一种皮层颗粒。精子入卵后,卵子受

* 受精过程的受精素-抗受精素的理论,曾盛行几个世纪,被广泛应用于研究精子和卵子的相互作用,但近年来该理论受到挑战。有人提出,受精时种的特殊凝集现象并不是必需的。精子的集群是由于在胶质膜诱导下精子活动力增加,精子快速游动而形成的。精子凝集在一起,没有生理上的意义,而仅仅是在集群内运动。根据此种说法,精子集群不是凝集现象。假如这种解释是正确的,那么有关受精的机制研究将开创新领域。