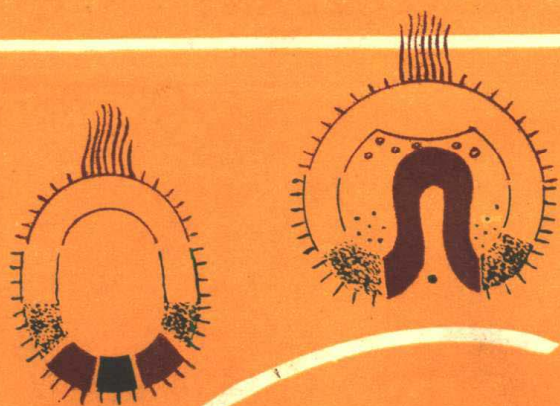


徐 信 编

发育生物学

Q132
XX

华东师范大学出版社

发育生物学

徐 信 编

华东师范大学出版社

发 育 生 物 学

徐 信 编

华东师范大学出版社出版

(上海中山北路 3663 号)

新华书店上海发行所发行 华东师大印刷厂印刷

开本: 787×1092 1/16 印张: 8 字数: 185 千字

1986 年 1 月第一版 1986 年 1 月第一次印刷

印数: 1—3,000 本

统一书号: 13135·020 定价: 1.55 元

前 言

发育生物学是一门新兴的学科。本书介绍了发育生物学的最新成就和研究动态。内容既包含了胚胎发育的基础知识又阐明了胚胎发育和细胞分化的理论，并简要地介绍了分子胚胎学的研究进展。

全书共分十章。生殖细胞发生重点介绍了卵子和精子发生的超微结构、基因的表达和调节。多细胞期和原肠胚期阐明了卵裂和原肠形成的理论，卵裂期以母系基因活动占优势而到原肠胚期父系基因开始发挥作用。对胚胎诱导、细胞之间相互作用的机理进行了分析。介绍了胚胎形态发生的细胞学基础，微管和微丝的作用。在“变态”一章中以两栖类和昆虫为例叙述了激素对变态期基因活动的调节。第十章“分化”中介绍了分子杂交技术，胚胎发育各阶段核酸、核糖体、RNA 和蛋白质的分化以及同工酶的模式等。

此书可作为高等学校生物学和组织胚胎学专业的学生、研究生的教材，也可供遗传学、细胞生物学专业的学生参考。

编者 1985 年 2 月

目 录

第一章 绪 论

- 一、发育生物学的简史..... (1)
 - (一)生殖细胞是世代交替的桥梁..... (1)
 - (二)Roux-weismann 理论..... (2)
 - (三)孟德尔时代..... (2)
 - (四)现代发育生物学..... (2)
- 二、发育生物学的研究内容..... (3)
 - (一)发育的模式..... (3)
 - (二)分化..... (3)

第二章 生殖细胞发生

- 一、精子发生..... (4)
 - (一)精子发生的内分泌调节..... (4)
 - (二)精子结构..... (5)
 - (三)精子成形..... (7)
 - (四)精子发生的基因功能..... (9)
 - (五)基因表达的调节..... (10)
- 二、卵子发生..... (11)
 - (一)卵细胞发生的激素控制..... (11)
 - (二)卵细胞发育过程中,卵母细胞和辅助细胞间的相互作用..... (12)
 - (三)卵子的结构..... (15)
 - (四)卵黄合成..... (17)
 - (五)卵子成熟和排卵..... (18)
 - (六)成熟和排卵的调节..... (18)
 - (七)卵膜..... (19)
 - (八)两栖类卵子发生的基因表达..... (20)

第三章 受 精

- 一、精子和卵子相遇..... (24)
 - (一)海胆纲..... (24)
 - (二)哺乳类..... (25)
- 二、受精反应—卵子激活..... (27)
 - (一)阻碍多精受精..... (27)
 - (二)皮层反应的控制..... (29)

- (三)代谢活动..... (30)
- (四)卵细胞质的重新安排..... (32)
- 三、形成双倍体细胞核..... (34)
- 四、孤雌生殖..... (34)

第四章 多细胞期

- 一、合子的卵裂..... (36)
 - (一)卵裂开始..... (36)
 - (二)细胞质分裂的机制..... (37)
- 二、卵裂类型..... (38)
- 三、卵黄对卵裂的影响..... (41)
- 四、桑椹胚和囊胚..... (44)

第五章 卵裂的发育

- 一、细胞质分布的定域调节细胞分化..... (48)
 - (一)海鞘类动物的细胞质定域..... (48)
 - (二)螺旋卵裂合子的定域..... (51)
 - (三)栉水母的定域..... (53)
 - (四)生殖细胞决定因子的定域..... (53)
 - (五)调整型胚胎的定域..... (59)
- 二、决定卵裂球发育潜力的外部因子..... (60)

第六章 原肠胚和器官原基的发育

- 一、文昌鱼的原肠胚和胚体形成..... (64)
- 二、海胆的原肠胚和胚体形成..... (64)
- 三、脊椎动物的原肠形成..... (68)
 - (一)两栖类胚胎的原肠形成..... (68)
 - (二)鸟类胚胎的原肠形成..... (73)
 - (三)哺乳类胚胎的原肠形成..... (75)
 - (四)硬骨鱼类胚胎的原肠形成..... (75)
- 四、脊椎动物体轴的形成..... (77)
 - (一)两栖类体轴的形成..... (77)
 - (二)鸡胚体轴的形成..... (79)

第七章 原肠胚胚层分化的调节

和诱导

- 一、原肠胚胚层分化的调节..... (82)
 - (一)原肠胚的代谢..... (82)
 - (二)原肠胚形成的基因活动..... (83)
 - (三)原肠胚发育父系基因的控制..... (84)
- 二、胚胎诱导..... (85)
 - (一)灰色新月区..... (86)
 - (二)器官原基的决定..... (86)
 - (三)施贝门初级组织中心..... (88)
 - (四)诱导特性的分析..... (88)
 - (五)诱导者的作用机制..... (90)
 - (六)胚胎诱导的细胞接触..... (91)
 - (七)胚胎诱导的梯度..... (91)

第八章 动物形态形成的细胞学基础

- 一、细胞质纤维系统..... (93)
- 二、外胚层细胞的形态变化..... (95)
- 三、中胚层间叶形态变化和细胞活动..... (95)
- 四、细胞间粘合性..... (97)
- 五、细胞表面分子和形态发生..... (99)

第九章 变态

- 一、两栖类变态期形态的变化..... (102)
 - (一)小蝌蚪变态时发生的退化过程..... (102)
 - (二)小蝌蚪变态时发生的形态形成过程..... (102)
- 二、两栖类变态的原因..... (103)
- 三、两栖类变态期组织的反应..... (104)
- 四、两栖类变态的诱导过程..... (105)
- 五、昆虫的变态和蜕皮的联系..... (105)
- 六、昆虫变态和蜕皮的原因..... (106)
- 七、昆虫内分泌激素的作用机理... (108)
- 八、变态的最后评论..... (110)

第十章 分化

- 一、生物化学研究技术..... (111)
- 二、组织的 RNA 特殊分化..... (112)
- 三、不同发育阶段内特异 RNA 的分化..... (113)
- 四、核酸分化的研究..... (113)
- 五、两栖类胚胎的核糖体 RNA ... (114)
- 六、早期胚胎发育的蛋白质合成... (115)
- 七、血红蛋白的分化..... (116)
- 八、组织和不同发育阶段的特异同工酶模式..... (118)

第一章 绪 论

在生物界,新的世代是从受精卵——合子开始的,合子由卵子和精子相结合而成。“合子”一词是从希腊文而来,其含义是“含卵黄的”或是“结合在一起”,使父、母本的性状遗传给后代。性状包括体积、形态、生理特性、行为等,总称为基因型(Phenotype)。有机体发育的广泛含义包括胚胎发育、胚后发育、生长、成年期和衰老等。

当有机体发育的早期还不能独立生活前,称为胚胎期。胚胎形态形成的过程称为形态发生(morphogenesis)。形态发生可以用叙述性的方法描述,也可用实验胚胎学的方法研究形态发生变化的因果关系。

发育生物学阐述了个体发生的规律。各类动物有固定的发育模式,从动物的发育模式我们可以了解动物的演化。同时它还介绍了形态发生的机理。研究形态发生的机理已从形态学的描述进入到细胞学和分子生物学的水平,甚至深入到发育基因活动的调控。

一、发育生物学的简史

在一个世纪前,胚胎学的发展是和细胞学密切相结合的。早在十八世纪后期,细胞学家研究胚胎发育是从单个细胞——受精卵所发生的变化开始的。他们认为细胞的特性和发育的基本原理必须首先在细胞学水平上加以研究才可能深入了解发育的机理。当时的细胞学家就从追踪配子的形成和器官发育的细胞行为作为研究的起点。

(一)生殖细胞是世代交替的桥梁

最早由亚历斯多特提出胚胎是逐渐形成的。二千年后,到十七世纪和十八世纪,许多胚胎学家反对这种概念。他们提出卵子是胚胎成形的缩影,发育好似和花蕾的开放相同。1745年 Bonnet 提出“胚胎包装”(emboitement)的理论,在卵子内已包装了完整的胚胎和形成后代的卵子。有的学者坚信在精子内已有预成的胚胎,在精子的头部可以看到小的个体卷曲在内,这是预成论(preformation)的观点。

1759年 乌尔夫提出了后成论的理论,他认为个体是由无结构的卵子逐渐发育而来。乌尔夫仔细观察了鸡的发育,并提出鸡的胚胎发育完全和成体不相同,发育是渐进的,逐渐形成新的部分。乌尔夫的观点遭到当代许多学者的反对,直到十九世纪的早期,后成论的观点才被接受。

当后成论被承认后,在一个世纪内对于生殖细胞的特性和重要意义尚不了解。直到1839年 Schwann 认为卵子就是一个细胞。1865年 Schweigger-Seidal 和 St. George 介绍了精子的细胞特性。1875年 Oscar Hertwig 提出了精子和卵子相结合的理论。精子和卵子相比较,卵子提供大量的细胞质,Hertwig 认为生殖细胞核是主要的遗传物质。

Hertwig 的发现标志着新世纪的开始。在当时细胞学家极其重视细胞核物质——染

色体的作用。1883年 Van Beneden 首先介绍了马蛔虫受精过程中染色体的行为,马蛔虫的精子 and 卵子各有二条染色体,二者相结合的合子具有四条染色体。Van Beneden 发表了马蛔虫的工作,并报导了其他种动物和植物的受精过程,证实雄性和雌性配子各提供半数的染色体,染色体是传递遗传信息的物质。

(二) Roux-Weismann 理论

Roux 认为配子内的遗传物质代表有机体的不同特性。他假设受精卵接受了遗传物质,当卵裂开始,遗传物质呈线形排列在染色体上,遗传物质不均等地被分配到子细胞内,从而决定了子代细胞的命运。

后来 August Weismann 修饰了 Roux 的理论,他提出了生殖质的理论,他认为最原始的遗传单位是生源体(biophores),生源体聚集形成决定因子。他还认为卵裂有二种情况,一种是决定因子随卵裂分割进入子细胞,被分割的决定因子影响子细胞的分化和细胞的特性;而另一种情况是生殖细胞接受了完整的遗传信息,生殖质被保留下来并遗传到后代。但 Roux-Weismann 的理论很快就被否定了。

1892年 Hans Driesch 用机械震动使二细胞期的海胆胚胎分离,每个卵裂球都发育成正常的胚胎。接着他又改进了技术,在无钙海水内分离卵裂球,当分离四细胞期的卵裂球后,发育也能正常进行。Driesch 认为每个卵裂球都保留完整的发育潜能。在其他动物如蛙的胚胎中,当二细胞期被结扎后,每个细胞都能发育成正常的胚胎。

(三) 孟德尔时代

Hans Driesch 的实验提出了卵裂期遗传的信息被平均分配到胚胎细胞内,1900年有三位学者的研究工作同时证实了孟德尔的遗传定律,发现细胞核的重要性以及染色体在遗传中的重要作用。

在孟德尔工作发表的同时, Theodor Boveri 于 1902 年再次证实了染色体在发育中的作用。他在海胆胚胎受精时,加入过量的精子后引起海胆双精受精的比率增高。双精受精将引起不正常的卵裂和异常的胚胎发育。由此他提出正常的发育是和染色体的正常结合相联系的。

早在十九世纪 Wilson 就提出了细胞、染色体基因和胚胎发育之间的联系。基因功能决定了细胞的特性,此过程称为细胞的分化(cell differentiation)。十九世纪是生物学发展的转折年代,在遗传学和胚胎学中建立了一些新的理论。

(四) 现代发育生物学

从十九世纪五十年代开始,已对胚胎发育中的基因调控和细胞分化的机理进行了研究。细胞的基因功能已被确定。生物化学家研究基因和蛋白质之间的联系、细胞代谢过程中酶的作用。细胞生物学运用电镜技术研究细胞组分的结构和功能。分子生物学家研究了基因物质的结构和特性。分子生物学领域中提出的重大基本理论已被广泛运用于发育生物学的研究,使发育生物学起了飞跃的发展,进入了分子生物学的水平。

新的实验方法如电镜、同位素和分子杂交等技术的广泛应用,使发育生物学从叙述性

胚胎学进入了分子胚胎学的领域。

二、发育生物学的研究内容

(一)发育的模式

各类动物具有一定的形态,称为模式(pattern)。模式有更广泛的含意,如某些动物的形态是对称型的或另一些是不对称型的。各类动物具有不同类型的卵子,卵子的细胞质组分的分布形成不同的模式,相应的胚胎发育也有不同的发育模式。不同器官系统的发育也有各自的形态发生的模式。我们可以从发育模式分析个体发育和系统发育的规律,从而阐明动物的进化。

各个发育阶段的形态发生有准确的时间、空间结构的排列和发育间期。形态发生的空间结构、所需的时间和间期在各类动物也有特殊的模式。

(二)分化

有机体的生命周期从受精卵开始,每个受精卵所包含整组的染色体,一半来自母系而另一半来自父系。当受精卵开始卵裂时,染色体进行复制,卵裂结果,每个子细胞通常接受等量的染色体。染色体含有基因——DNA 单位,这些 DNA 单位编码合成信使 RNA。然后,信使 RNA 编码合成特异性蛋白质。胚胎发育早期阶段,所有子细胞接受了相等量的染色体,同时也接受了相同的基因组。具有相同基因组的细胞如何分化为不同类型的细胞呢?如肌细胞、神经细胞、脂肪、血液、骨骼及其他类型的细胞。发育生物学家面临着极有兴趣的课题——分化的原理是什么?

有关细胞分化的问题我们了解的甚少,许多难题有待于进一步解决,这里我们首先介绍不同系统的分化,以及具有相同基因的细胞如何在某些因素的影响下形成不同类的组织,在有生命的机体内执行完整的功能。

细胞进行分化是由于在一些细胞内某些基因被激活了。例如,所有细胞都含有编码形成血红蛋白的基因,但仅仅是红细胞含有血红蛋白。在红细胞内血红蛋白基因被激活,红细胞才有可能产生编码血红蛋白的信使 RNA,然后再合成血红蛋白。在神经细胞或肌肉细胞中虽然它们也具有血红蛋白基因,但在这些细胞内,血红蛋白基因未被激活,所以无法合成血红蛋白。

在不同的细胞内,不同的基因是由何种因素所激活呢?这些因素或因子如何起作用呢?当前,我们只能作部分解答。

激活特殊基因的因子包括:(1)基因和特殊细胞质定域内的分子的相互作用,(2)邻近细胞分子间的相互作用,(3)发育和环境因素的相互作用。

我们将介绍各个发育阶段基因对发育的调控及分化的细胞学基础。

第二章 生殖细胞发生

一、精子发生

雄性配子的形成是一延续过程,从减数分裂开始,染色体数量减半,经过形态的变化,使单倍体的精子变成成熟的精子(精子发生)。精原细胞是生殖的干细胞(stem cells)。细胞经过有丝分裂增加数量。精原细胞的有丝分裂可以是不完全的,子细胞通过细胞质间桥而彼此相连。单个精原细胞分裂成许多细胞质相连的细胞群,被称为克隆(clones)。减数分裂时,细胞分裂也同样是不完全的,所以扩大的细胞群——克隆,由无数单倍体的精子细胞组成。细胞之间的原生质连系——细胞间桥在精子形成的最后阶段丢失。

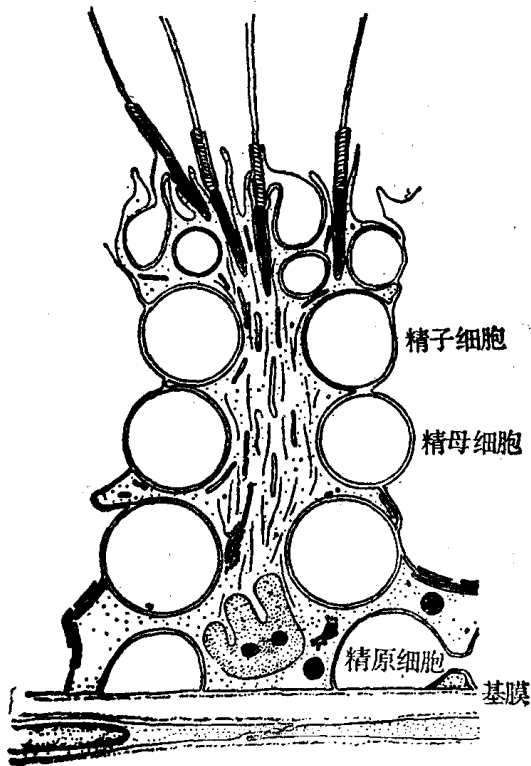


图 2—1 生殖细胞和支持细胞的联系
精原细胞位于基部,在支持细胞和基膜之间;精母细胞;精子细胞位于中部;成熟精子从支持细胞顶部释放

在许多动物内,精子发生时,生殖细胞与特殊体细胞紧密相联系。在哺乳类,睾丸由无数曲精细管组成,在曲精细管内支持细胞(sertoli cell)着生于基膜呈辐射状分布。在整个精子发生过程中,生殖细胞与支持细胞保持联系。支持细胞形状柱形,底部宽而顶部狭,狭部伸向管腔。精原细胞位于支持细胞和基膜之间,生殖细胞减数分裂和精子的成形是埋在支持细胞的膜状凹陷处或在两邻近支持细胞之间的凹陷处进行的。生殖细胞排列有一定的顺序,精原细胞位于支持细胞的基部,而减数分裂期的细胞和精子细胞位于较高的部位。成熟的精子位于支持细胞顶部由此处释放进入曲精细管的腔内(图 2-1)。

(一)精子发生的内分泌调节

脊椎动物生殖细胞分化是受类固醇激素——睾丸激素(testosterone)的控制,睾丸激素由特殊体细胞——睾丸间质细胞(Leydig)合成,睾丸间质细胞分布在曲精细管之间的间隙内,睾丸激素通过扩散进入曲精细管而刺激精子发生。睾丸间质细胞产生睾丸激素是受脑下垂体释放的促性腺激素所调节;此激素称为促黄体(生成)激素(luteinizing hormone),有时也称为间质细胞

刺激素(interstitial cell-stimulating hormone ICSH)。

另一种脑垂体促性腺激素是卵泡刺激素(follicle-stimulating hormone, FSH)。它对精子发生也起调节作用。卵泡刺激素首先作用于支持细胞,在哺乳类,FSH对支持细胞的作用是刺激释放雄激素结合蛋白质(androgen binding protein ABP)。此蛋白质对睾丸激素有很大的亲和力,它的功能是保留类固醇在曲精细管内对精子发生作用。

(二)精子结构

1. 哺乳类精子

精子的二个主要部分是头部和尾部。头部主要由细胞核组成,头部前端是顶体(acrosome),顶体包围核的前端形成帽状,顶体的后缘部分是后顶体区(postacrosomal region)。尾部分成颈、中段、主段和末段四部分。颈部细並形成头部和尾部的连接,中段的特征是围绕尾部有一线粒体鞘。

精子的电镜结构:头部主要由核组成,含致密的染色体。从头部的纵切面可观察到顶体是夹在外质膜和核膜之间,顶体由内外顶体膜包围。在细胞核的前端顶体向前凸出形成顶体尖段(apical segment),在一些动物种内顶体尖段非常显著,有特殊的形态;而在人类,顶体尖端小而不显著(图 2-2)。

顶体内的无定形物质含有很强的水解酶,当精子到达卵的附近,就产生顶体反应(acrosome reaction),引起质膜和外顶体膜呈囊泡状而脱落,顶体内的酶就释放。这些酶协助精子穿入卵子周围的卵膜。

顶体的后部较狭,称为赤道段(equatorial segment)。在受精时只有赤道段完整保留,而其余部分在顶体反应时消失。赤道段的功能很重要,因为在受精时首先是精子的赤道段和卵子相接触。在后顶体区部分,质膜下面有一厚层物质,其组分尚不了解。

顶体和细胞核决定了精子头部的形态,在不同的动物中,形态也不一样,其在功能上的重要意义尚未知。

精子的尾部结构复杂,产生鞭毛运动使精子游向卵子。精子尾部的运动装置是由位于中央的两个中央微管和外周围有九个成对的微管所组成,这个结构称为轴丝(axoneme)。应用高倍电镜观察,发现成对微管的小微管的外形不同。一个是完整的管状呈圆筒状;而另一个是不完整管状呈C状,开口于圆筒形管状的壁上。成对微管有臂状附属物向外突出(图 2-3)。

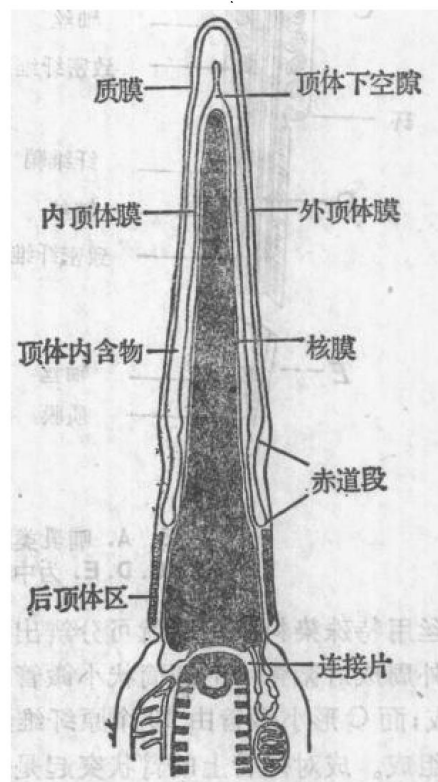


图 2-2 哺乳类精子头部纵切面模式图, 细胞核黑色

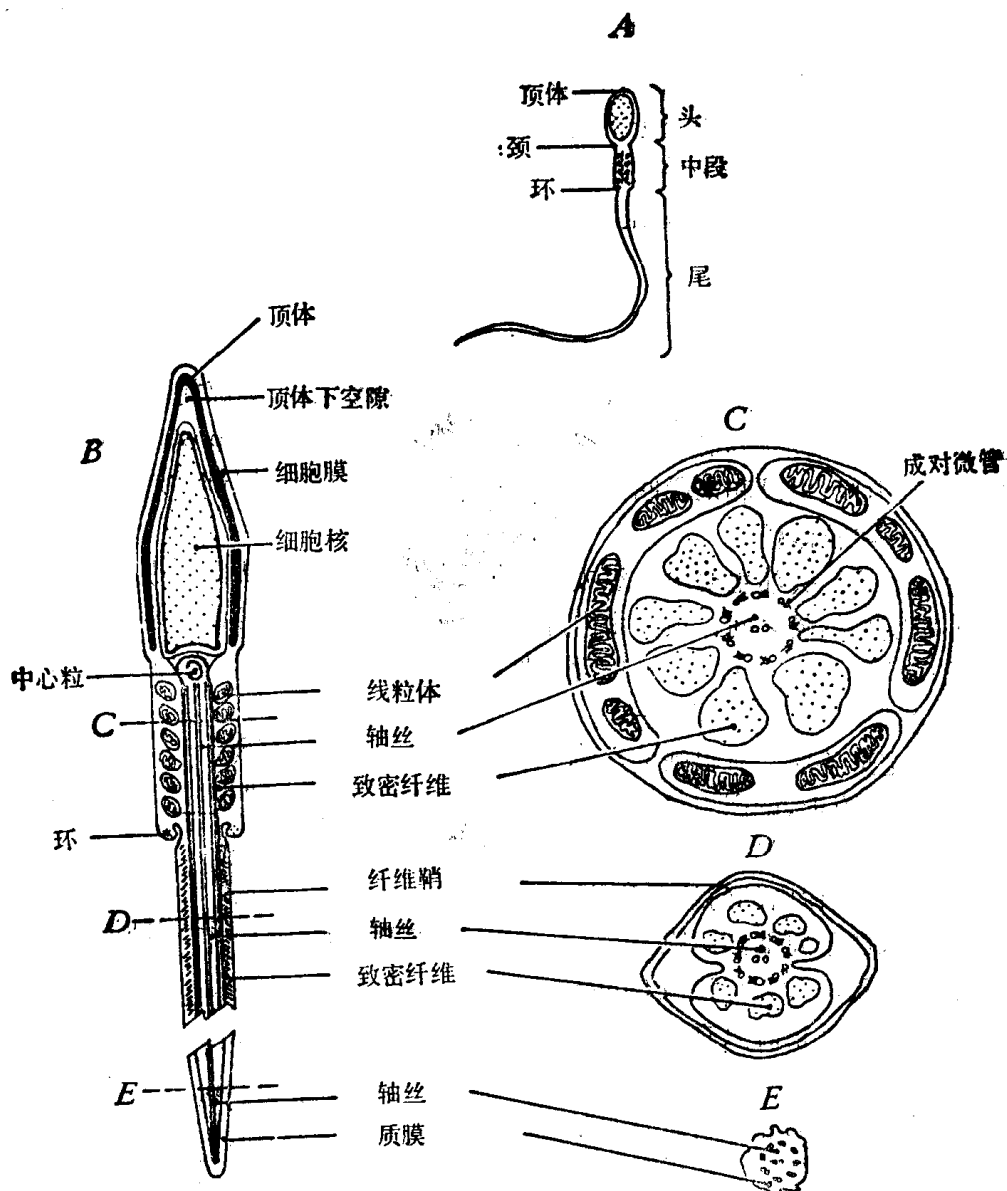


图 2—3 A. 哺乳类精子的模式, B. 示内部结构,
C. D. E. 为中段、主段和末段的横切面

轴丝用特殊染料染色后就可分辨出微管的结构, 它们由细小原纤维组成。中央一对微管和外周成对微管中的圆筒状小微管相同, 每个小微管由 13 个原纤维 (protofilaments) 组成; 而 C 形小微管由 10 个原纤维组成。这些原纤维主要由蛋白质微管蛋白 (tubulin) 所组成。成对微管上的臂状突起是由另一种蛋白质组成, 此类蛋白质称为力蛋白 (dynein), 具有 ATP 酶活力, 负责转变化学能为机械运动。

轴丝外周围有九条外致密纤维 (outer dense fibers), 每条外致密纤维与一个成对微管相平行。纤维在尾部的前半段较粗, 而在后半段逐渐变细。纤维的粗细和长度在不同的哺乳类动物是不一样的。有的纤维很粗并和整个尾部一样长, 而另一些纤维很细, 长度只到精子尾部的主段处就结束。这些致密纤维使精子尾部坚硬, 但它们的功能和组成未

知。

精子的颈部是尾部着生的基础,此区的主要结构是外凸的连接片(connecting piece)和精子头部的凹陷处相连接,在连接片和精子头部之间的空隙有细的纤维使尾部和头部相连接。在连接区后,连接片由九根节柱(segmented-columns)组成,九根节柱和尾部的九根外致密纤维的前端相连接。在连接片的凹陷处有一中心粒——近侧中心粒(proximal centriole);当精子尾部发育时,远侧中心粒(distal centriole)也出现,但当连接片发育时,则远侧中心粒已退化。

精子中段(middle piece)的特征是围有长的线粒体鞘;线粒体鞘包在轴丝外呈螺旋状。线粒体为精子的推进运动提供所需能量。中段的末端有一称为环(annulus)的结构,在环后面轴丝被纤维鞘(fibrous sheath)包围。此部分就是尾部的主段。纤维鞘由两条长纵行柱组成,而两条长纵行柱由许多半圆形肋骨状纤维鞘连接。纤维鞘前端,两条纵行柱和两条外致密纤维相接。两条外致密纤维终断后,在主段的其余部分纵行柱直接和两个成对微管相接;两个成对微管位于致密纤维之内侧。在精子尾部的尖端,纵行柱和肋骨状纤维鞘消失中断。纵行柱和肋骨状纤维鞘的终点就是精子主段和末段的连接处。

2. 原始精子

海水和淡水无脊椎动物的原始精子的形状和哺乳类精子相比较一般是钝形。精子头部含有圆形或锥体形细胞核,头部末端有小的顶体。精子外形变化最大的是顶体,它代表种的特征,不同种的顶体在体积和结构上有变化。顶体反应和哺乳类不同,当海水无脊椎动物精子游到卵子附近,顶体向外伸出长而细的突起,协助精子穿入卵内。顶体突起表面有粘合素(bindin)覆盖,使精子粘在卵黄膜上。顶体反应是受精的重要组成部分。原始精子的中段很短,仅由少数圆形线粒体围绕尾的基部而组成。尾部的结构由轴突和典型的9+2微管模式所组成。

(三)精子成形

减数分裂完成时,精子细胞分化成精子。分化过程最主要的是(1)细胞核的变化;(2)形成特殊的器官。

1. 细胞核的变化

细胞核的变化包括染色质的高度浓缩和形成各种特有的细胞核形态。染色质浓缩使细胞核体积大大缩小,使细胞呈流线形和便于运动;DNA的紧密装配可使精子避免物理损伤和突变。染色质浓缩造成的结果是除去与染色质相联系的蛋白质,或者形成特殊的DNA-蛋白质复合物。精子染色质高度浓缩的蛋白质包括下列三种类型:(1)鱼精蛋白(protamines),如鲑鱼、真鲷、蜗牛、鱿鱼和公鸡。(2)组蛋白,如鲤鱼、海胆和蛙。(3)特殊碱性蛋白,如哺乳类、棘皮动物、软体动物、两栖类和鱼类。

染色质内形成特殊蛋白质从而替代原来已存在的体细胞组蛋白,在鲑鱼和真鲷鱼内曾深入研究了以上的生化过程。组蛋白是通过酶促过程而改变,这种改变使DNA-组蛋白复合物不稳定,而使鱼精蛋白代替组蛋白。新形成的DNA-鱼精蛋白复合物的结构和体细胞染色质的结构不同。DNA-鱼精蛋白复合物不仅紧密装配,使染色质发生浓缩,而且在遗传上不表现出活动。这种浓缩的染色质缺乏转录作用,但对蛋白质合成,完成精子

成形是非常重要的。可见蛋白质合成时使用的是早已贮存的信使 RNA 分子。

随着染色质的浓缩,细胞核的形态也发生了变化,曾有学者提出细胞核的特殊形态是与浓缩时 DNA-蛋白质相互作用的模版(模式)有关系。同时也提出细胞核的形状是与核外微管所造成的压力有关,如在果蝇中,细胞核的形态变化是核的微管所引起的。

2. 精子器官的发生

精子顶体内含有水解酶,曾提出顶体的水解酶结构是从溶酶体(lysosome)演变而来。如溶酶体一样,顶体是高尔基复合体的衍生物。在豚鼠睾丸内,观察了形成顶体的连续过程。顶体形成时首先在高尔基氏体内出现无数膜状包围的囊泡,称为顶体前颗粒(proacrosomal granules)。许多小顶体前颗粒集合形成单个大的顶体囊泡(acrosomal vesicle),其内含有一个致密顶体颗粒(acrosomal granule)。顶体囊泡附着在核膜上,附着点就代表精子核的前顶部。高尔基氏体继续形成顶体前颗粒,并促使顶体囊泡增大,顶体前颗粒融合并增大。当顶体囊泡增长到应有的体积,高尔基氏体移到细胞核后端的细胞质内,顶体囊泡就变成成熟顶体的最后形状(图 2-4)。

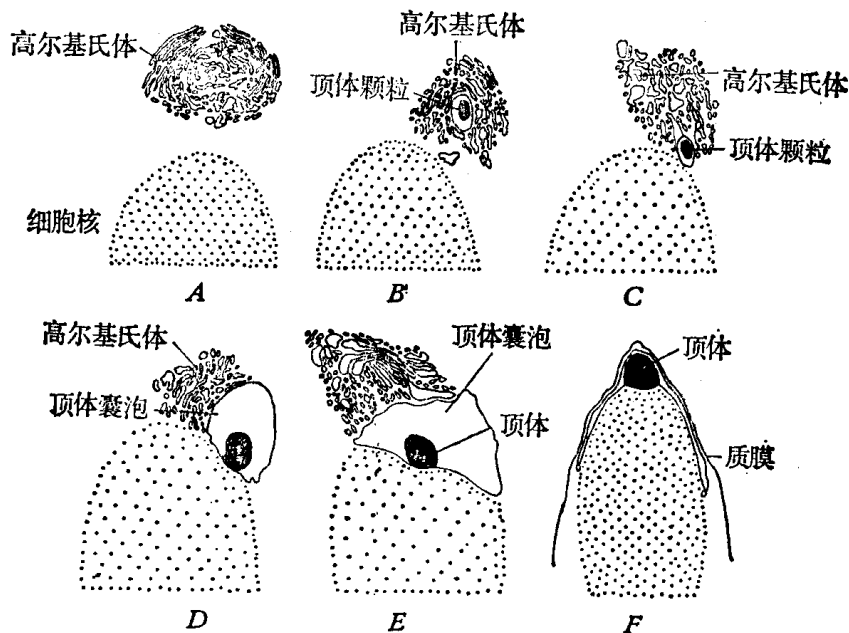


图 2—4 精子成形的模式

A. B. C. D. E. 显示高尔基氏体及正在发育的顶体,
F. 精子头部包括质膜

中段的形成变化很大。原始精子有简单的中段和少数膨大的线粒体群。当精子成形时线粒体数量逐渐减少,而余下的线粒体体积增大。线粒体增大可能由于线粒体融合的结果。在哺乳类,线粒体移到鞭毛的基部,延长长度、减小体积,包在轴丝外形成螺旋状。

许多昆虫和其他无脊椎动物的精子、有高度变态的线粒体衍生物,称为副核(nebenkern)。在果蝇精子成形时,首先是精子细胞内线粒体集聚,然后联合形成副核,它是一个很大的圆球结构,直径 6—7 μ m。在副核内线粒体嵴丧失,因此结构分裂成两个不均等的部分和正在发育的轴丝紧密联系。小的副核衍生物体积继续减小,而大的副核衍生物充满

致密的副晶体物质(paracrystalline material)。成熟的副核衍生物形成致密帽状结构包围在轴丝之外。

精子尾部的分化主要是轴丝的形成过程。精子尾部形成的细节是不同的,因在不同动物种内具有各种不同的小器官。哺乳类精子,可形成外致密纤维和纤维鞘。但无论如何,在所有精子鞭毛内,轴丝是最基本的器官。

轴丝是由一个中心粒发育而来。两个中心粒迁移到细胞核之一端和顶体方向相反,两个中心粒彼此成直角排列。靠近核之中心粒称为近侧中心粒,而另一个称为远侧中心粒。远侧中心粒和精子长轴平行排列以后发育为9+2轴丝(axoneme)。随着鞭毛延长,微管亚单位也增长,延伸到鞭毛之远端。

两个中心粒的最终安置是十分不同的。在哺乳类中,远端中心粒协助形成颈部的连接片,然后远端中心粒消失。此中心粒的消失说明它并不作为鞭毛的基粒(basal body)或毛基体(kinetosome)参与鞭毛运动。在某些哺乳类中,近端中心粒也有消失的现象。

Theodor Boveri 曾提出受精的精子提供中心粒给合子形成分裂纺锤体。此种说法仅对某些动物适用,例如在海胆,随精子两个中心粒进入卵内,中心粒参与组成卵裂纺锤体;但对哺乳动物就不适用。Phillips (1970)指出在昆虫精子成形时中心粒消失,而不参与卵裂纺锤体。

(四)精子发生的基因功能

和其他分化过程一样,精子发生由基因组调节,依赖于基因组各部分的协调表达。突变基因造成了精子发生不健全,可说明精子发生由遗传控制。突变基因和精子分化缺陷之间的互相关系可以说明发育的遗传过程。

畸变影响精子发生的最好例子是在人类中发现的,Afzelius (1976)介绍了个体产生不活动的精子,所以精子是不育的。从电镜观察发现精子尾部的轴丝是有缺陷的。在轴丝的外侧成对的微管上没有臂状突起。这个基因的正常等位基因是负责合成力蛋白,或者是负责力蛋白臂状突起附着于成对的微管上。

在果蝇中,精子分化的遗传控制已作了详细的研究。在常染色体(autosome)和性染色体中发现有数个基因影响精子的发生。果蝇的精子发育是研究精子发育过程中遗传分析的最好材料,因有许多变种影响精子分化。使用突变种可以解释发育中的因果关系。

如上所述,细胞核外形的形成是和围绕核周围的微管和染色质浓缩的模版有关。在果蝇中有一突变种的细胞核不能延长。以电镜观察此突变种的精子细胞时,发现在细胞核周围没有微管结构,所以细胞核不能延长。在精子细胞核内,染色质浓缩,但不是高度有规则的装配。偶尔在突变种睾丸内,精子细胞尚有一部分细胞核外周微管,在这些精子细胞的细胞核和完全没有微管的细胞核相比,它们的外形较为延长而染色质比较有规则。细胞核延长的范围和核外围微管层的完整程度之间的相互关系支持了“微管对细胞核的形态起直接作用”的假说(至少在果蝇内)。

在果蝇Y染色体上有很小数量的“致育因子”(fertility factors),在精子发生过程中要得到正常精子,“致育因子”必定有所表达。Y染色体是异源染色质,所以在体细胞中,在遗传上是不活动的,而在初级精母细胞时期的雄性生殖细胞是例外。在此时期,Y染色

体具有小量的“环状物”(loops),它可由细胞遗传技术显示“环状物”位于“致育因子”的地点。在多数果蝇种内,都具有 Y——“环状物”。在 *Drosophila hydei* 有特别大的“环状物”,而且许多研究资料是从这种果蝇中得到的。“环状物”包有核糖核苷蛋白质基质,同位素放射自显影研究显示出在这些“环状物”上 H^3 -尿(嘧啶核)苷掺入 RNA。这些事实提出了“环状物”是进行转录作用的地点。环状物和卵子发生时所形成的灯刷染色体环是相似的。环状物的形成对“致育因子”的转录是必需的(图 2-5)。

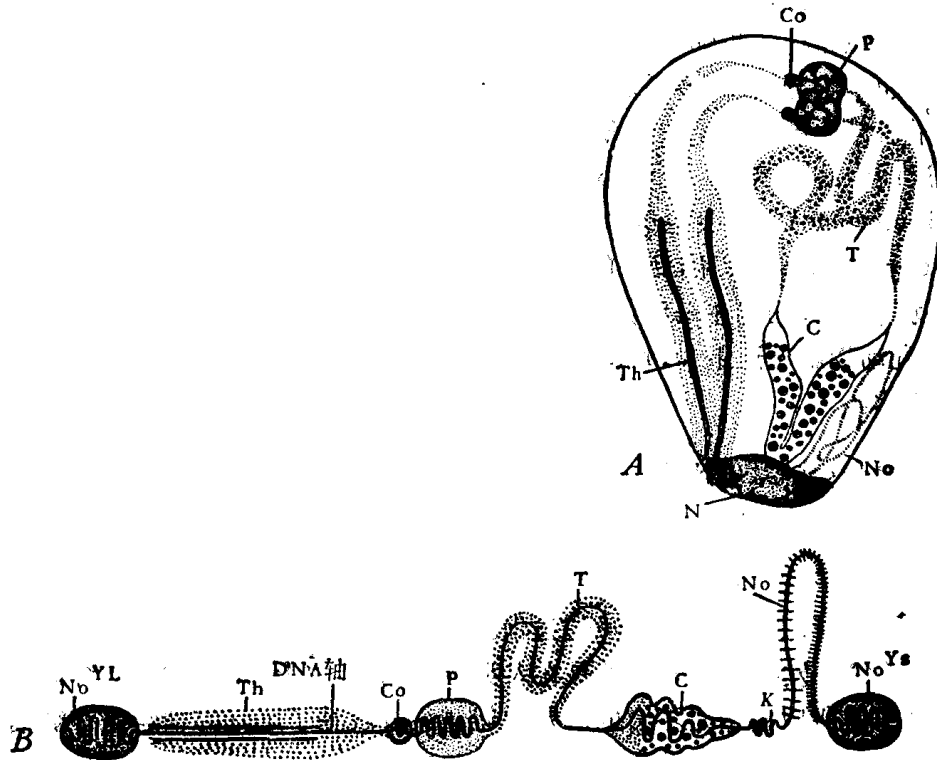


图 2-5 果蝇(*Drosophila Hydei*)的 Y 染色体

A. Y 染色体的模式, B. 单个 Y 染色单体, $No^{YL}.No^{YS}$
核仁组织者, P 假核仁, No 套索, Co 锥体, C 锤节,
Th 丝状体, T 管状带, K 运动带

(五) 基因表达的调节

精子成形时染色质的浓缩使染色质不可能进行转录作用。从精子成形一开始到精子没有完全成形前不能进行转录作用。所以,精子分化所必需的转录过程在分化前就已完成。

转录能力的丧失曾在一些种内研究过。研究结果指示在精原细胞和精母细胞内合成 RNA,但是在分化的最后时期不能测到转录过程。RNA 合成能力丧失的确切时期是有变化的,在某些种内,最显著的是果蝇,在初级精母细胞时期,RNA 合成就停止。

虽然 RNA 合成停止,完成精子成形仍依赖于继续不断的蛋白质合成。正因为 RNA 合成没有同时进行,蛋白质合成必须在精子发生早期产生稳定的 RNA 并被贮存起来,直

到精子成形时贮存的 RNA 被利用于翻译。这是细胞表现的后转录水平(post-transcriptional level)的一个例子。贮存的 RNA 延缓了基因的基本表达,直到发育后期,贮存的 RNA 才被翻译。

当一种特殊种类 RNA 从合成开始直到被翻译为止,能够有方法追踪,从而促进对基因表达的研究,这种方法特别有利于研究当翻译和转录发生在相隔较远的不同的时期内。在鲑鱼精子发生中,鱼精蛋白基因的表达就以这种方法加以追踪研究。

二、卵子发生

雌性配子的分化,标志着发育过程开始产生下一代的个体。雄性配子是特化的细胞,在受精过程中把浓缩的细胞核传递入卵内。卵细胞不仅含有单倍体的细胞核,而且还有大量营养物质提供胚胎发育所需的能量。

卵细胞发生过程中的减数分裂和精子发生相比较,有很大的不同。雄性配子的分化发生在减数分裂之后;而雌性配子的分化,则在减数分裂前已基本完成。雌性配子的分化是和减数分裂紧密联系。在多数动物种内,大量雌性配子的分化发生在减数分裂早期。含有大量卵黄的卵子,发育时期可区分为(一)卵黄形成前期(previtellogenesis),此期卵黄尚未沉积;(二)卵黄形成期(vitellogenesis),卵黄已沉积;(三)卵黄形成后期(postvitellogenesis)。多数卵母细胞在卵黄形成期发育生长。

在完成成熟分裂和排卵后就产生成熟的卵子(ovum)。

在动物生命周期中,卵细胞发育的时期相当长。蟾蜍卵细胞发育成熟需三年的时间。蝌蚪变态后,发育成小蟾蜍,卵原细胞进行分裂再形成新的卵母细胞。一般卵巢包含三个世代的卵母细胞,每年当一个世代的卵母细胞成熟后,就被新的世代所取代。在哺乳类,所有卵原细胞分裂后和卵原细胞转变成卵母细胞是在胎儿分娩前已完成。所以,卵母细胞形成阶段是从胎儿诞生开始一直到性成熟排卵为止。直到青春期卵母细胞才进行生长,以后在每一个性周期后有一批新的卵母细胞继续发育。多数生长的卵母细胞,在每一个周期的发育中未到达成熟就退化。与哺乳类卵子发生相比较,精子发生是一连续的过程。在雄性性成熟个体内精原细胞分裂产生无数精母细胞,然后进行减数分裂、精子成形。精子发生的全过程是不中断的。

(一)卵细胞发生的激素控制

卵细胞发育是由内分泌激素调节。在无脊椎动物,特别是昆虫,激素调节卵细胞发育已经过详细研究。昆虫有多种类型,由数种内分泌激素控制卵细胞发育。许多昆虫的促性腺激素功能与咽侧体(corpus allatum)有关,它产生返幼激素(juvenile hormone)。返幼激素在促进卵细胞发育具有双重的作用。首先是刺激卵母细胞分化,其次是促进卵黄蛋白质的合成。卵黄蛋白质由脂肪体合成后释放进入血淋巴,然后被卵母细胞摄取参与卵黄形成。

在脊椎动物中,从脑垂体释放促性腺激素调节性腺功能。脑垂体的分泌功能是由下丘脑释放的神经内分泌因子所调节。促性腺激素作用于卵巢引起卵子生长,然后排卵。这