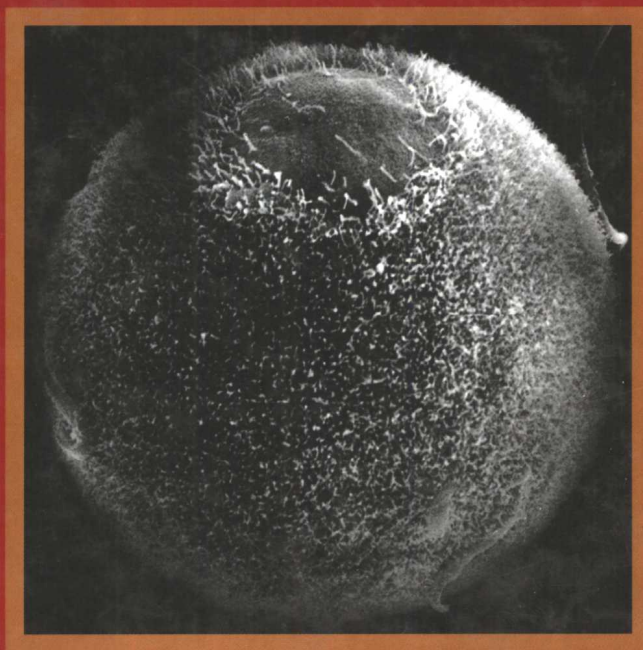


受精生物学

受精机制与生殖工程

陈大元 主编



科学出版社
SCIENCE PRESS

受精生物学

——受精机制与生殖工程

陈大元 主编

科学出版社

2000

内 容 简 介

受精生物学作为研究生命启动的一门学科,成为生命科学研究的核心之一。《受精生物学——受精机制与生殖工程》全书共 15 章,内容包括受精概述、精子发生的调控、精子附睾成熟及获能、精子顶体反应及穿过透明带、卵母细胞的成熟及调节、精卵质膜相互作用、受精过程中精卵相互激活及其机制、卵子的皮质反应与阻止多精受精、受精前后雄性配子核蛋白的重组及再重组、卵子的孤雌激活、细胞骨架在卵母细胞成熟和受精中的作用、蛋白激酶/蛋白磷酸酶在配子发生成熟及受精中的作用、体外受精、显微受精以及动物克隆等,是一本内容丰富、集受精生物学理论和生殖工程技术的系统专著。对从事试管婴儿、显微受精、克隆动物等胚胎工程领域的研究者具有指导作用和参考价值。特别适合于医学、农业和综合性院校从事生殖生物学、发育生物学、动物胚胎学、细胞生物学、繁殖学、生理学、生物化学、遗传学、妇科学、产科学、兽医学等相关专业的师生和科研人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

受精生物学——受精机制与生殖工程/陈大元主编. —北京:科学出版社, 2000.8

ISBN 7-03-008504-3

I. 受… II. 陈… III. 受精-生物学 IV. Q132.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2000)第 08579 号

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经销

*

2000 年 8 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2000 年 8 月第一次印刷 印张: 29

印数: 1—2 000 字数: 662 000

定价: 60.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈科印〉)



主编简介：

陈大元：江苏吴县甬直镇人，生于1933年4月14日。1957年毕业于山东大学生物系胚胎学专业，师从童第周教授和张致一教授，现为中国科学院动物研究所生殖生物学国家重点实验室研究员、博士生导师和受精生物学学科带头人。1984年从美国IOWA大学医学院回国后，长期从事受精机制研究，并开展显微受精和动物克隆研究。现为国家科技部“克隆大熊猫研究”攀登项目的首席科学家、国家自然科学基金委“家畜体细胞无性繁殖研究”重点项目的首席科学家及中国科学院“异种克隆大熊猫研究”创新工程重大项目的课题主持人。在世界上最早克隆出了一批大熊猫早期重构胚胎。证明大熊猫体细胞能在异种卵胞质中去分化、重获全能性、核质具有亲和性，论文发表在1999年《中国科学》C辑29卷(3)上，其科研成果被两院院士评为1999年中国十大科技进展之一。曾获国家、中国科学院和省部委级一、二等奖共11项。国内外发表科学论文130余篇。至今已培养硕士、博士及博士后31名。现兼任中国科学技术协会全委会委员，中国动物学会理事长及《Developmental & Reproductive Biology》、《动物学报》、《生殖与避孕》等刊物的编委会委员等职。

副主编简介：



孙青原：1964年12月生于山东省招远市。1985年毕业于山东农业大学动物科技学院兽医学专业。分别于1988年和1994年在东北农业大学生物工程系获动物解剖组织胚胎学理学硕士和博士学位。1994年至1996年8月在中国科学院动物研究所生殖生物学国家重点实验室做博士后研究。1996年至2000年先后在日本农林水产省畜产试验场繁殖部、以色列巴伊兰大学生命科学院和美国密苏里大学（哥伦比亚）兽医学院进行了三年的合作研究。十几年来一直从事哺乳动物受精生物学研究，在国内外重要的学术刊物上发表论文60余篇，其中在SCI杂志上发表21篇。分别于1996年和1998年被破格晋升为副研究员和研究员。现为中国科学院动物研究所研究员、博士生导师、受精生物学学术带头人。于1999年获中国科学院青年科学家奖。兼任中国动物学会副秘书长、中国动物学会生殖生物学分会理事、中国科学院动物研究所学术委员会委员、《动物学报》和《动物学杂志》编委会委员等职。

副主编简介：



李光鹏：1963年12月生于山东省胶州市，1985年毕业于山东大学生物系动物学专业。分别于1990年和1998年在东北农业大学获动物解剖组织胚胎学理学硕士和博士学位。1996年6月任东北农业大学生物工程系副教授。1998年12月至2000年9月在中国科学院动物研究所生殖生物学国家重点实验室做博士后研究。十几年里，一直从事动物胚胎学、胚胎工程学领域的教学和科研工作，擅长于哺乳动物体外受精、胚胎培养、显微受精、动物克隆等。先后在国内外重要学术期刊上发表论文40余篇。主编《发育生物学原理与胚胎工程》（黑龙江科学技术出版社，1997年）。

《受精生物学——受精机制与生殖工程》作者名单

主 编 陈大元

副主编 孙青原 李光鹏

编著者 (以姓氏笔画为序)

王敏康 (中国科学院动物研究所 博士 副教授)

石其贤 (浙江医学科学院药物所 研究员)

卢 青 (中国科学院动物研究所 博士)

庄大中 (中国医学科学院基础所 博士)

刘 辉 (中国科学院动物研究所 副研究员)

刘冀琬 (中国科学院动物研究所 博士)

孙青原 (中国科学院动物研究所 博士 研究员)

李光鹏 (中国科学院动物研究所 博士 副教授)

张天荫 (山东大学生命科学学院 教授)

陈大元 (中国科学院动物研究所 研究员)

段崇文 (中国科学院动物研究所 副研究员)

费仁仁 (中国医学科学院药物所 研究员)

袁玉英 (浙江医学科学院药物所 副研究员)

高绍荣 (中国科学院动物研究所 博士)

序

受精是动物个体发育的开始,单倍体雌雄配子相结合,双亲遗传物质重新组合,恢复二倍体,并决定个体性别。一百多年前就有人开始进行了哺乳动物人工授精和体外受精的尝试,但一直进展不大。直到20世纪50年代,张明觉和Austin才首次在兔卵体外受精中获得成功,从而奠定了体外受精、显微受精和胚胎移植等人类生殖技术的临床应用基础。但是,由于哺乳动物受精过程发生在输卵管内,给研究带来一定的困难,故有关的受精机制仍有待进一步探讨。

随着科学技术的进步和研究方法的发展,应用电子显微镜技术可清晰地呈现出受精瞬间的超微结构,借此人们逐渐了解了受精相关事件的发生过程。令人兴奋的是,体外成熟、体外受精、体外培养技术的出现使得人们可在体外环境中模拟体内的生理过程,并据此获得了许多哺乳动物的受精资料。最近十几年中,由于精卵显微操作技术的应用,特别是生物化学和分子生物学手段的日新月异,有关精子激活、精卵融合、卵子激活和原核形成的深层机制正逐渐被人们所认识。

对受精机制的深入探讨使人们认识到受精绝不单单是精子穿入卵子的简单过程。受精是精子与卵子之间相互作用的多步骤的复杂过程,它包括卵母细胞成熟、精子获能、精子发生顶体反应并穿过透明带、精子与卵子质膜融合、卵皮质反应、恢复减数分裂、形成雌雄原核并最终启动卵裂。受精研究的深入开展,一方面加深了人们对受精机制的认识,另一方面也为加速动物育种、治疗人类不孕症提供有力手段。

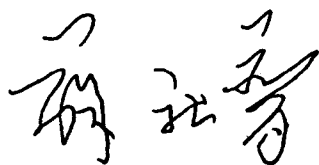
近50年来,生殖生物学领域有两大突破性进展,震撼了生物学界和整个社会。一是精子体外获能的发现而建立起来的试管动物技术,它标志着人们对生殖生理和生殖控制的完善;二是以卵子为受体的克隆动物的诞生,使体细胞克隆哺乳动物成为可能,标志着人类对生殖和发育机制的发挥和创新,但目前尚有许多基础理论问题仍未搞清。因此,受精生物学作为研究生命启动奥秘的一门学科,成为生命科学的核心之一。

当今,受精生物学的研究进展很快,积累的资料相当多,但令人遗憾的是,受精生物学所研究的内容很少作为整体被编写成书。国际上以受精为主题的书籍仅有几本,而且大多以论文集或大会报告集的形式,内容仅限于某个专题。国内关于受精生物学的资料则散在于胚胎学、发育生物学和生理学等学科的教材中,限于篇幅,内容难免简单。

陈大元教授主编的《受精生物学——受精机制与生殖工程》是国内第一部系统阐述受精机制和生殖工程的著作。陈大元先生数十年来长期从事受精生物学的科研和教学工作,在该领域有很深的造诣。孙青原和李光鹏先生是两位优秀的青年科学家,他们在生殖和受精生物学领域科研第一线成绩斐然。该书的编写组阵容强大,参与编写的人员均为在受精生物学领域中有一定建树的、从事和熟悉该方面研究的教授或年轻博士。书中很大一部分内容是作者自己的研究成果,再结合国内外该方面的最新研究进展,准确反映了受精生物学的基本原理和发展趋势。

《受精生物学——受精机制与生殖工程》全书共 15 章，内容涉及精子发生、卵子发生、卵子成熟、精子获能、精子顶体反应、精卵识别、精卵融合、卵子激活、体外受精、显微受精以及动物克隆等。该书从受精的起始写起，一直到体外受精和显微受精，既有最新理论，又有前沿技术，是一本内容丰富、集受精生物学理论和生殖工程技术的系统专著。它的问世是我国生殖生物学界的福音，对从事试管婴儿、显微受精、克隆动物等胚胎工程领域的研究者极具参考和指导意义，特别适合于医学、农业和综合性院校从事生殖生物学、发育生物学、动物胚胎学、细胞生物学、生理学、繁殖学、生物化学、遗传学、妇科学、产科学、兽医学等相关专业的师生和科研人员。

在生物学世纪大幕刚刚开启的时候，我很高兴读到这本关于受精机制和生殖工程的受精生物学专著，愿它能在我国生殖生物学的教学和科研工作中发挥重要作用。



中国科学院院士

1999 年 8 月 3 日

前 言

受精是单倍体精子与卵子相互结合而启动新生命发育的过程。由于哺乳动物受精通常发生在输卵管中，所以很难了解这一重要的生命过程。古希腊人相信，男人的精液和女人的月经血结合形成胎儿和胎膜。Aristotle 认为，胚胎完全来自雌性，而雄性的精液对胚胎形成的贡献是非物质性的。然而，反对这一观点的人认为，父母双方对胚胎的形成均有物质贡献。17 世纪，英国医生 William Harvey 预言，所有的动物都来自卵子，尽管他当时还没有见到哺乳动物的卵子是什么样子。1673 年，Malpighi 声称观察到胚胎从未受精的卵子中发育而来，提出了错误的“先成说”。6 年之后，Leeuwenhoek 发现了哺乳动物精子，提出精子而不是卵子参与个体形成。至此，形成了“精源说”和“卵源说”两个学派。直到 1759 年，德国的 Wolff 才提出了“后成说”，他提出一切器官都是由简单到复杂逐步形成的。在这期间，人们已经知道鱼、两栖类、爬行类和鸟类的卵子是很大的，但错误地认为哺乳类的卵子一定也很大，并把卵泡错认为卵子。这一错误于 1827 年才被 von Baer 纠正，他发现人卵泡中的黄白色小点才是卵子。直到 19 世纪初，人们首次观察到哺乳动物精子穿入卵子的现象，才开始对两性在生命个体发生中的作用有所了解。然而，哺乳动物的卵子体积非常小，肉眼很难分辨，并且受精是在体内发生的，限制了人们的研究。

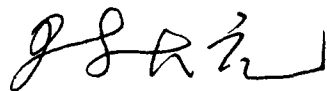
自 1959 年美籍华人张明觉 (Min Chuch Zhang) 先生首次获得哺乳动物体外受精的后代以来，发现了精子获能现象。科学家们便借此方法在体外对受精这一重营的生命过程进行了研究，在近 40 年来很快就形成了一个生命科学研究的热门领域，使这一方面的知识出现了“爆炸性”增长。由此而产生的技术已造福于人类社会。例如，Yanagimachi 于 1964 年采用体外获能精子获得试管仓鼠。14 年后，英国 Edwards 和 Steptone 首次通过体外受精技术获得试管婴儿。目前，这一技术已广泛地应用于国内外医学临床，为成千上万的不育夫妇带来了福音。最近兴起的“第二代”试管婴儿技术，使无精症、少精症和不动精症病人拥有自己的后代成为现实。最近引起社会轰动的克隆技术，就是建立在卵子基础研究和体外受精技术之上的。

受精生物学作为生命科学中一个活跃的研究领域，随着近年来从分子和基因水平上的深入研究，这方面的知识日益积累。虽然国外出版了几本有关书籍，但其中大多数所写的内容比较局限或是以论文集或专题的形式出版，而国内还没有一本有关的书籍。本书是在总结了受精生物学领域的最新研究成果，并结合作者的研究成果和经验积累写成的，其中相当一部分内容都是引自作者们近 20 年来发表的论文。本书另一特点是由浅入深，由经典描述到最新进展，由基础理论到应用技术，比较全面地介绍了该领域的知识及应用。

在此，我首先要对中国医学科学院薛社普院士为本书作序表示衷心致谢。对参加本

书编写的各位教授和博士为本书所作的辛勤劳动和提供的丰富资料表示衷心的感谢。对受精生物学研究室宋祥芬高级实验师为本书照片处理，韩之明、李劲松、于海泉等博士生为本书索引所作努力，一并表示衷心的感谢。

由于编写时间仓促，作者的知识面有限，而该领域又发展迅速，尽管我们作了很大努力，但书中仍不可避免地会存在不妥甚至是错误之处，希望读者批评指正。



中国科学院动物研究所
生殖生物学国家重点实验室
2000年5月

目 录

序

前言

第一章 受精概述	(1)
第一节 生殖细胞的来源	(1)
第二节 精子的发生和结构	(2)
第三节 卵子的发生和结构	(13)
第四节 排卵	(19)
第五节 受精	(22)
第六节 单精受精和多精受精	(44)
第二章 精子发生的调控	(52)
第一节 精子发生的激素调节	(52)
第二节 精子发生过程中的旁分泌调控	(58)
第三节 精子发生的基因调控	(60)
第三章 精子附睾成熟及获能	(69)
第一节 附睾精子成熟	(69)
第二节 精子获能	(72)
第三节 精子超激活运动	(89)
第四节 精子获能的评价	(95)
第四章 精子顶体反应及穿过透明带	(105)
第一节 顶体及顶体酶类	(105)
第二节 顶体反应的生理意义	(107)
第三节 顶体反应的形态学	(107)
第四节 顶体反应的动力学	(109)
第五节 评价精子顶体状态的方法	(110)
第六节 精子与卵丘细胞及其胞外基质的作用	(113)
第七节 精子与透明带相互识别、结合及其穿入	(115)
第八节 顶体反应的机制	(130)
第九节 促进和抑制精子顶体反应因子的研究	(138)
第五章 卵母细胞的成熟及调节	(146)
第一节 哺乳动物卵母细胞发育及成熟	(146)
第二节 MPF 调节卵母细胞成熟分裂的作用机制	(155)
第三节 影响卵母细胞恢复减数分裂的其他因素	(163)
第六章 精卵质膜相互作用	(170)
第一节 精卵质膜相互作用的基本过程	(170)

第二节	精卵质膜融合的限制因素	(170)
第三节	哺乳动物精卵质膜相互作用分子	(174)
第七章	受精过程中精卵相互激活及其机制	(199)
第一节	精子激活卵子	(199)
第二节	卵子激活精子	(215)
第八章	哺乳动物卵子的皮质反应与阻止多精受精	(223)
第一节	皮质颗粒	(223)
第二节	皮质反应与阻止多精受精	(228)
第三节	皮质反应的机制	(231)
第四节	其他阻止多精受精的机制	(233)
第九章	受精前、后雄性配子核蛋白的重组及再重组	(236)
第一节	精子细胞核蛋白重组及精子特异染色质的形成	(236)
第二节	受精过程中精子核蛋白再重组及体细胞型染色质的形成	(243)
第十章	卵子的孤雌激活	(252)
第一节	卵母细胞的孤雌激活	(252)
第二节	孤雌胚的发育	(258)
第三节	哺乳动物卵母细胞孤雌激活机制	(259)
第十一章	细胞骨架在卵母细胞成熟和受精中的作用	(265)
第一节	微管在卵母细胞成熟和受精中的作用	(265)
第二节	微丝在卵母细胞成熟及受精中的作用	(269)
第三节	哺乳动物的中心体遗传方式	(273)
第十二章	蛋白激酶/蛋白磷酸酶在配子发生、成熟及受精中的作用	(276)
第一节	MAPK 在卵母细胞成熟和受精过程中的作用	(276)
第二节	cAMP/PKA 在卵母细胞成熟过程中的作用	(294)
第三节	PKC 在卵母细胞成熟和激活过程中的作用	(296)
第四节	蛋白磷酸酶在卵母细胞成熟和激活过程中的作用	(298)
第五节	卵母细胞成熟和受精过程中 MAPK 与其他信号分子间的作用关系	(301)
第六节	MAPK 在精子发生和成熟过程中的作用	(302)
第十三章	哺乳动物体外受精	(316)
第一节	体外受精研究简史	(316)
第二节	卵母细胞的体外成熟	(317)
第三节	精子的体外获能	(329)
第四节	体外受精	(335)
第五节	早期胚胎培养系统	(347)
第六节	精子、卵子和胚胎的冷冻保存	(357)
第十四章	显微受精	(384)
第一节	哺乳动物显微受精的研究历史	(384)
第二节	显微受精的方法学	(387)

第三节	影响显微受精的因素	(389)
第四节	小鼠卵母细胞的显微受精方法	(396)
第五节	小鼠生精细胞的显微注射与电融合	(400)
第六节	人卵子的显微受精和男性不育症治疗	(405)
第七节	显微受精的有效性和安全性	(405)
附：第十五章	动物克隆（细胞核移植）概述	(410)
第一节	细胞核移植的研究历史	(410)
第二节	哺乳动物细胞核移植（克隆）操作方法	(413)
第三节	影响动物克隆的因素	(425)
第四节	动物克隆的意义	(427)
中文索引		(433)
英文索引		(442)

第一章 受精概述

第一节 生殖细胞的来源

除单细胞动物外，动物个体由两部分细胞组成：不同类型的体细胞和生殖细胞。两者都是从受精卵发育而成。那么，生殖细胞在胚胎发育中是从哪些卵裂球分化来的呢？大体上有两种情况：①生殖细胞在胚胎发育后期从体细胞分化而来，普遍见于海绵、腔肠、扁虫和苔藓等动物；②生殖细胞从受精卵第一次卵裂或胚胎发育早期分出，其卵裂球中含有一种特殊的称为生殖质（germ plasm）的细胞质的卵裂球，或由具有其特殊的细胞形态的卵裂球（如细胞较大、变形虫状，内含丰富的糖原或有类似生殖质的电子致密小体等）分化出来的。这些卵裂球被称为原生殖细胞（primordial germ cells, PGCs），如许多昆虫和棘皮动物以及大部分脊椎动物。

目前，人们对昆虫（特别是果蝇）、无尾两栖类、鸟类和哺乳类 PGCs 的产生、迁移机制和分化过程都取得了十分可喜的成果。

无尾两栖类的 PGCs 来自内胚层，鸟类和哺乳类的则来自上胚层。一般在原肠胚之后或胚胎发育后期，它们以变形运动的方式自主地迁移到肠背系膜。然后，通过肠背系膜进入位于中肾内侧和肠背系膜之间的、由脏壁中胚层形成的生殖嵴（生殖腺原基）中。PGCs 的定向迁移是与生殖嵴的吸引能力以及其迁移途径周围的细胞的细胞外基质如纤连蛋白（fibronectin, FN）和一些细胞生长因子（如 Steel 因子、 $TGF\beta_1$ 等）的合成在时、空上均有密切关系。在迁移过程中，它们不断分裂增殖。如果 PGCs 在迁移过程中“误入歧途”，最终没有到达生殖嵴的，则可分化为最终到达的那个胚层的细胞，或者退化消失（张天荫，1987，1993；李光鹏和谭景和，1998）。

生殖嵴向体腔中不断突起，其背部产生一腔，即初级生殖腔。它被来自生肾组织未分化的间叶细胞或由体腔上皮向内迁移的细胞所充满，这些细胞积聚形成许多细胞团，又彼此相互连成许多细胞索，这就是网索（reticords）或原始性索（primitive sex cord），此即髓部。周围的上皮细胞和未分化的间叶细胞构成皮层。在此期间，有间充质基质侵入，把生殖腺的皮层和髓部分开。PGCs 进入生殖嵴的皮层后，由皮层和髓部共同组成胚胎的原始生殖腺。

在生殖嵴皮层中有三类细胞，一类为来自脏壁中胚层的体腔上皮；一类是生肾组织进入的间叶细胞；另一类是较这些中胚层细胞大，呈圆形，内有一个呈圆形的核，细胞质内有较多的卵黄颗粒，这就是原生殖细胞。将来由原生殖细胞形成生殖细胞（精子和卵子），而来自生肾组织或体腔上皮的细胞则形成生殖腺内的体细胞，雄性为支持细胞（sertoli cell）和间质细胞，雌性为卵泡细胞。

雄性：原始生殖腺分化为雄性时，位于皮层中的原生殖细胞离开皮层进入网索，以后网索中空而成为曲细精管。有部分没有原始生殖细胞的网索集中于睾丸（精巢）背部成为睾丸网，并与中肾小管相连，最后与中肾管相通。所以，中肾管的前段为输精用，

后段为输尿用。

雌性：留在皮层的原生殖细胞大量增殖，开始分化为卵原细胞；同时皮层细胞也增殖，导致皮层明显增厚。髓部网索退化并逐渐被吸收，产生许多空腔，它们彼此相连成为一个大腔，称为次级生殖腔或卵巢腔。此时位于皮层的卵原细胞进入成熟分裂，并形成许多细胞团，其外被一层来自生肾组织的细胞包围。以后，这些细胞团分散，每个或几个卵原细胞外被由中肾组织的细胞或皮层的上皮细胞分化而成的单层扁平卵泡细胞包围，这就是原始卵泡。动物性成熟后的每个生殖周期，卵泡成批进入生长期，形成初级卵泡。随着卵泡生长，腔前卵泡的卵泡细胞间产生空隙，后者逐渐扩大成为卵泡腔，卵母细胞也随之成熟。

第二节 精子的发生和结构

一、精子发生 (spermatogenesis)

雄性哺乳动物在性成熟时，睾丸内的精原细胞并不是在同一时间内突然都发育为精子，而是每隔一段时间周期性地由一部分精原细胞发育成为精子。精子的发生包括精原干细胞的增殖和更新，精母细胞经一次复制和两次连续的成熟分裂，形成单倍体的精子细胞，再经变态形成精子。在这过程中有着严格的同源群现象和周期性变化规律。因此，在同一时间内可以见到各个发育时期的生精细胞有秩序、有规律地排列在曲细精管的不同部位。精原细胞紧靠曲细精管的基膜，由基膜向管腔依次排列为不同发育时期的生精细胞：初级精母细胞、次级精母细胞、精子细胞和分化中的精子（图 1-1）。

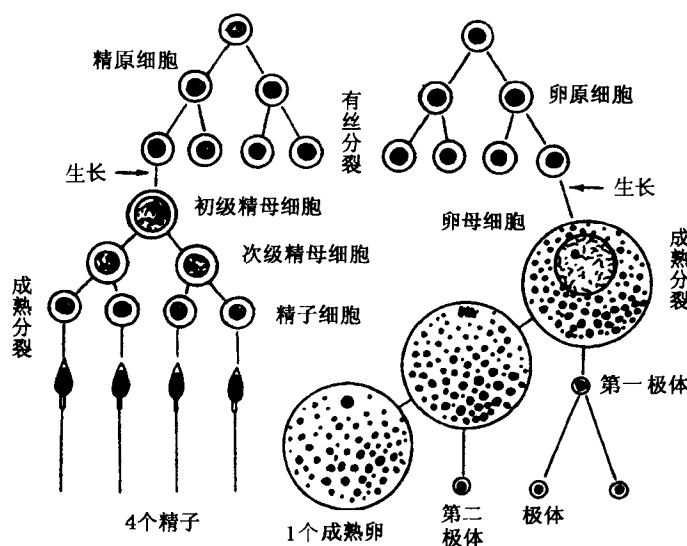


图 1-1 精子和卵子的发生图解 (引自 Balinsky, 1975)

(一) 生精细胞

1. 精原细胞 (spermatogonia)

哺乳动物的精原细胞可分为几种类型,不同动物的类型有所不同。以人类为例,精原细胞可分为三种类型:深色的 A 型(Ad 型)、浅色的 A 型(Ap 型)和 B 型精原细胞。而小鼠和大鼠分为 A 型、中间型和 B 型精原细胞。

图 1-2 显示的是人类各级生精细胞的形态特征。Ad 型精原细胞有一圆形或椭圆形的核。核内有许多相当细的染色质颗粒,可被苏木精染成深蓝色。核的中央有一个不被染色的区域,核膜内表面有一或二个大小不一的半球状的核仁,后者可被曙红(eosin)染成红色。细胞质内常有空泡,着色很浅,并有许多糖原颗粒,呈 PAS 阳性反应。在一般情况下它不分裂,或只分裂为相同的 Ad 型细胞。如需要产生精子时,或在有害的因素影响下其他类型精原细胞被破坏时,则进行有丝分裂,产生 Ad 型和 Ap 型细胞。前者不参与精子发生周期,在下一个周期以前一直处于静止状态;后者发育为 B 型精原细胞,参与精子发生周期。依此重复,不断形成新一代的细胞(称为干细胞)和新的精子发生周期。因此,许多学者把 Ad 型精原细胞作为“储存的干细胞”(reserve stem cell),把 Ap 型精原细胞称为“更新的干细胞”(renewing stem cell)(Clermont 1962, 1963)。

Ap 型精原细胞的核呈卵圆型,内有较粗的染色质颗粒,但不易被苏木精着色。此外,核内还可见到许多圆的染色质颗粒团,着色较深。在核膜处有 1~3 个嗜曙红核仁。细胞质内很少有糖原或缺乏糖原。其核较 Ad 型略大些。

B 型精原细胞有一较大的圆形核,核内有着色甚淡的染色质颗粒以及一些易染的小片状或颗粒状的染色质,它们中有一部分常附着于核膜上,有些则附着于核仁。细胞质内缺乏糖原。

在人类和哺乳动物中可以清楚地看到上述几种类型的精原细胞,当然在分裂次数及形态上还有种的差异。

2. 初级精母细胞 (primary spermatocyte)

刚形成的初级精母细胞经过一段静止期,其核颇似 B 型精原细胞,染色质的颗粒染色很深,此时称为休止期,为成熟分裂做好准备。然后进入生长期,直径逐渐增大,初级精母细胞开始进入成熟分裂的前期,DNA 立刻加倍,这是精子发生中 DNA 最后的复制。成熟分裂的前期时间很长,在这期间内染色体的形态发生一系列的变化,来自父、母配对的同源染色体相互分离,所以染色体数目减半,从二倍体减为单倍体,结果分为两个次级精母细胞。

3. 次级精母细胞 (secondary spermatocyte)

核呈圆形,内有染色很深的染色质颗粒或若干个大的染色质团,有的甚至保留染色体的简略形态。它们与核内网状细丝相连接,细胞和细胞核均较初级精母细胞为小。由于次级精母细胞的间期很短,它们很快就进行第二次成熟分裂(染色体数目不减少的一次均等分裂)而形成两个精子细胞。

4. 精子细胞 (spermatid)

精子细胞的核膜没有核孔,核较次级精母细胞小,呈各种颗粒或纤维状的染色质分

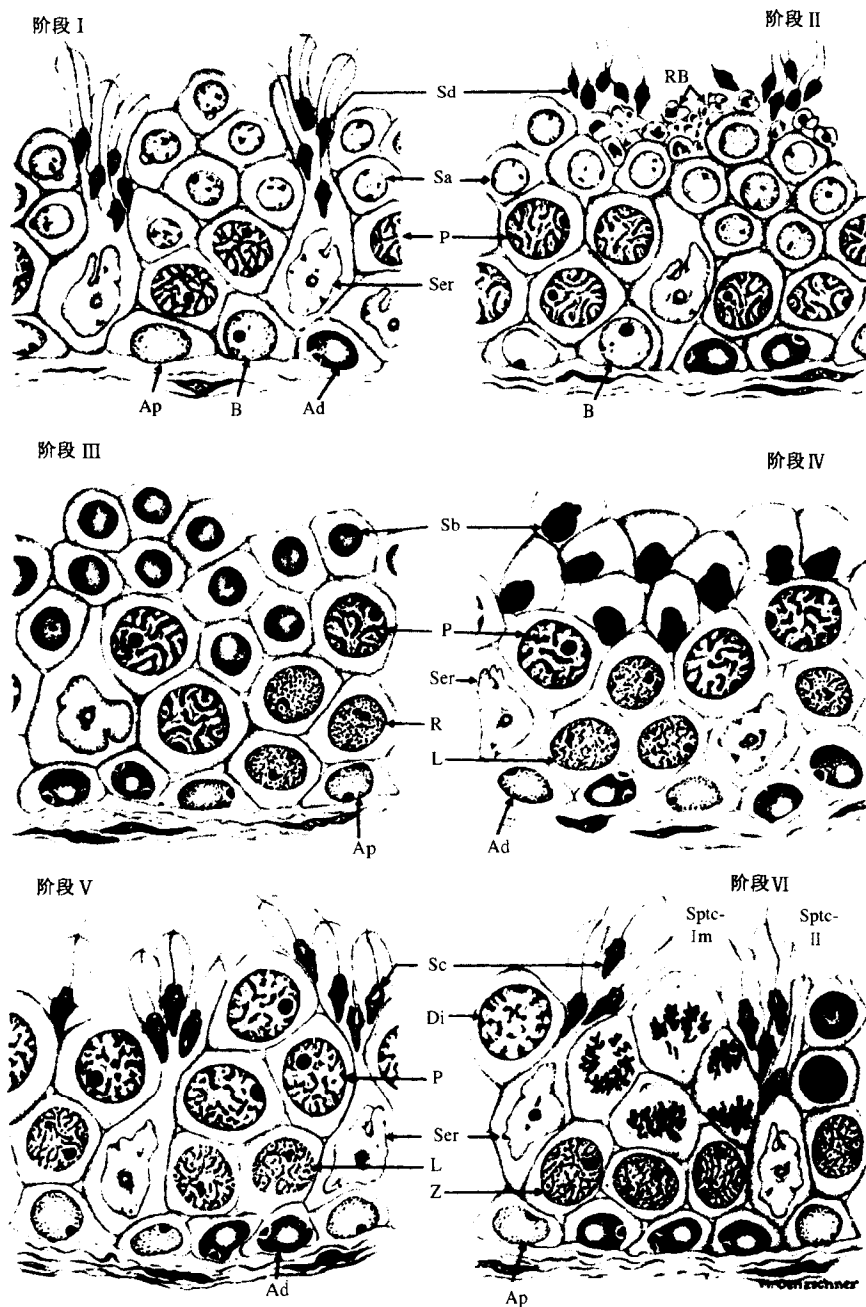


图 1-2 人生精上皮的 6 个阶段及各种生精细胞的特征

Ad、Ap. 分别指暗 A 型和明 A 型精原细胞；B、B 型精原细胞；R. 静止初级精母细胞；L. 细线期精母细胞；Z. 合线期精母细胞；P. 粗线期精母细胞；Di. 双线期精母细胞；Ser. 支持细胞 Sptc-I. 正在分裂的初级精母细胞；Sptc-II. 处于分裂间期的次级精母细胞；Sa、Sb、Sc、Sd. 不同分化阶段的精子细胞；RB. 残体

(引自 Clermont, 1963)