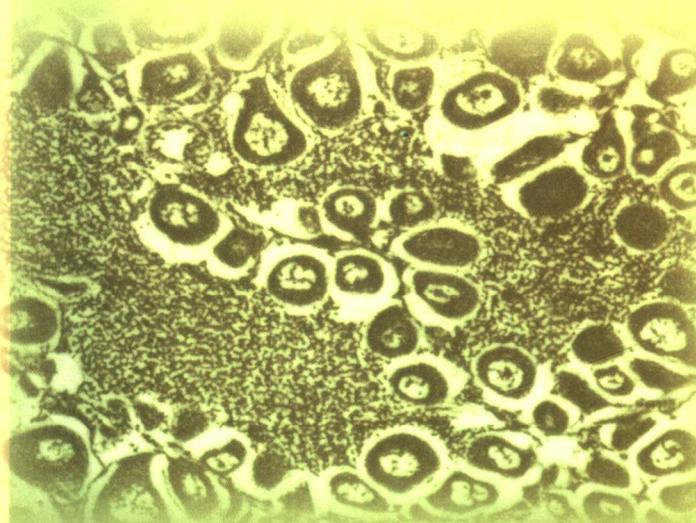


全国高等农业院校教材
全国高等农业院校教学指导委员会审定

水产动物 组织胚胎学

李 霞 主编

水产养殖学专业用



中国农业出版社

全国高等农业院校教材
全国高等农业院校教学指导委员会审定

水产动物组织胚胎学

李 霞 主编

水产养殖学专业用

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

水产动物组织胚胎学 / 李霞主编. —北京：中国农业出版社，2005.12

全国高等农业院校教材

ISBN 7 - 109 - 09815 - X

I. 水... II. 李... III. 水产动物-组织学 (生物):
胚胎学-高等学校-教材 IV. S917. 4 - 33

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2005) 第 147889 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人：傅玉祥

责任编辑 曾丹霞

北京通州皇家印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2006 年 1 月第 1 版 2006 年 1 月北京第 1 次印刷

开本：787mm×960mm 1/16 印张：23

字数：412 千字

定价：29.60 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

主 编 李 霞 (大连水产学院)

参 编 (按姓氏笔画排序)

王梅芳 (广东海洋大学)

任素莲 (中国海洋大学)

钟 蕾 (湖南农业大学)

赫晓燕 (山西农业大学)

审 稿 廖承义 (中国海洋大学)

杨佩满 (大连医科大学)

前　　言

本书是全国高等农业院校“十五”规划教材，编写主要体现以下特点：

(1) 最新的理论和方法在相关章节得到体现，尤其用小字体排印的内容反映了目前前沿研究动态和研究成果。

(2) 充分体现水产动物的组织学和胚胎学特点，组织学部分每章节的内容编排都反映了从高等哺乳动物到低等动物的比较关系。

(3) 注重内容的系统性和全面性，尤其是胚胎学部分介绍的门类和内容比较全，以供各教学单位选用。

(4) 每章前的教学要求是编者根据多年教学经验及水产养殖学专业学生基本培养目标而提出的，供各任课教师参考。

本书的编写分工如下：李霞编写绪论及第十一、十二、十三、十五章；任素莲编写第一章第二节，第十章第三、四节，第九章和第十四章；王梅芳编写第一章第一节，第十章第一、二节及第二章；赫晓燕编写第一章第三、四节，第三章和第八章；钟蕾编写第四、七、十六章。第五、六章由赫晓燕、李霞和王梅芳共同编写。

中国海洋大学廖承义教授、大连医科大学杨佩满教授在百忙中对书稿进行认真、仔细的审阅，提出了许多宝贵修改意见，在此向两位教授表示由衷的感谢。

在书稿撰写过程中，得到各参编学校的大力支持。在统稿过程中大连水产学院邬玉净同志、山西农业大学刘福兴同志绘制部分插图。大连水产学院研究生檀永凯同学参与全书的编辑和校对。对领导和同志们关心、支持和帮助在此表示衷心感谢。

本书除可作为高等院校水产养殖学专业的教材外，还可供水产养殖、遗传育种等与生物相关的专业人员学习参考。

本书在撰写过程中虽经多次修改，但由于编者水平所限，缺点错误在所难免，请广大读者批评指正。

编　者
2005年9月

目 录

前言

绪 论.....	1
一、组织胚胎学的定义	1
二、组织胚胎学的分科	2
三、组织胚胎学的研究方法	3
四、组织胚胎学与水产养殖业的关系	6
五、学习组织胚胎学应注意的问题	7

第一篇 组 织 学

第一章 基本组织学.....	8
第一节 上皮组织.....	8
一、被覆上皮	8
二、腺上皮	21
三、感觉上皮	25
第二节 结缔组织	26
一、疏松结缔组织	28
二、致密结缔组织	37
三、网状组织	38
四、脂肪组织	38
五、支持组织	40
六、血液.....	50
第三节 肌组织	60
一、肌组织的一般特征和分类	60
二、骨骼肌	61
三、心肌.....	65
四、平滑肌	66

五、无脊椎动物肌肉组织的特点	67
六、肌纤维的再生和组织工程	68
第四节 神经组织	69
一、神经元	69
二、神经纤维和神经	74
三、神经末梢	76
四、神经胶质细胞	79
五、鱼类和无脊椎动物神经组织	81
第二章 生殖器官	83
第一节 哺乳动物精巢和卵巢	83
一、睾丸（精巢）	83
二、卵巢	86
第二节 鱼类性腺	88
一、精巢	88
二、卵巢	93
第三节 无脊椎动物性腺	96
一、软体动物的性腺	96
二、甲壳动物的性腺	98
三、棘皮动物的性腺	100
第四节 雌雄同体和性转换	101
一、雌雄同体	101
二、性转换	102
第三章 循环器官	105
第一节 哺乳动物循环系统	105
一、毛细血管	105
二、动脉	107
三、静脉	109
四、心脏的结构特点	110
五、淋巴管的结构和功能	111
第二节 鱼类循环系统	112
第三节 两栖类和爬行类循环系统	113
第四节 无脊椎动物开放式循环系统	113
第四章 呼吸器官	115
第一节 陆生哺乳动物的呼吸器官	115

第二节 鱼类的呼吸	118
一、鳃	118
二、辅助呼吸器官	121
三、鳔	123
第三节 两栖类及无脊椎动物的呼吸	124
一、两栖类的呼吸	124
二、无脊椎动物的呼吸	125
第五章 排泄器官	127
第一节 哺乳动物肾脏	127
一、肾脏的一般结构	127
二、肾脏的组织结构	128
第二节 鱼类肾脏	133
一、中肾的组织结构	133
二、中肾的功能	134
第六章 内分泌器官	136
第一节 哺乳动物主要内分泌腺器官	136
一、脑垂体	136
二、肾上腺	138
三、甲状腺	140
第二节 鱼类主要内分泌器官	140
一、脑垂体	141
二、甲状腺	144
三、肾上腺	146
第三节 无脊椎动物的内分泌器官	148
第七章 免疫器官	149
第一节 哺乳动物的免疫器官	149
一、中枢免疫器官	150
二、外周免疫器官	152
第二节 鱼类及无脊椎动物的免疫	155
一、鱼类的免疫	155
二、无脊椎动物的免疫	159
第八章 感觉器官	160
第一节 皮肤感觉器官	161
第二节 视觉器官——眼	162

一、眼球	162
二、眼的辅助器官	168
第三节 听觉和平衡器官——内耳	168
一、鱼类内耳的一般构造	168
二、内耳膜迷路的组织结构	169
第四节 嗅觉器官——鼻	170
第五节 味觉器官——味蕾	171
第九章 消化器官	172
第一节 消化管	172
一、消化管的基本模式结构	172
二、哺乳动物消化管	175
三、鱼类消化管	181
四、无脊椎动物消化管	186
第二节 消化腺	191
一、哺乳动物消化腺	191
二、鱼类消化腺	197
三、无脊椎动物消化腺	199

第二篇 胚胎学

第十章 普通胚胎学	203
第一节 生殖细胞	203
一、原始生殖细胞	203
二、精子	205
三、卵子	210
四、精子发生与卵子发生的比较	214
第二节 受精	216
一、受精作用和受精方式	216
二、受精过程	217
三、受精的条件和影响因素	224
四、单精受精与多精受精	226
五、人工授精及其对生产实践的意义	227
六、单性生殖	227
第三节 早期胚胎发育	229

一、卵裂	229
二、囊胚	235
三、原肠胚	236
四、胚层的分化	240
五、形态发生决定子	240
第四节 发生类型	242
一、幼虫发生类型	242
二、非幼虫发生类型	243
第五节 影响胚胎发育的因素	243
第十一章 腔肠动物的发生	249
第一节 简螅的发生	249
一、水螅体的发育	249
二、水母体的发育	252
第二节 海蜇的发生	252
一、水螅体发育	253
二、水母体发育	253
第十二章 环节动物的发生	255
第一节 发生概述	255
一、多毛类的生殖方式	255
二、多毛类的卵裂	256
三、担轮幼虫	256
第二节 内刺盘管虫的发生	257
一、生殖习性	257
二、早期胚胎发育	258
三、幼虫阶段	259
第三节 幼虫的变态附着	261
第十三章 软体动物的发生	262
第一节 软体动物发生概述	262
一、生殖习性	262
二、生殖细胞	264
三、受精	265
四、卵裂	265
五、囊胚	267
六、原肠胚	267

七、幼虫发育	267
第二节 扇贝的发生	269
一、生殖习性	269
二、胚胎发育和幼虫	269
第三节 鲍的发生	271
一、生殖习性	271
二、早期胚胎发育	272
三、幼虫发育	273
四、稚鲍	274
第十四章 甲壳动物的发生	275
第一节 甲壳动物发生概述	275
一、繁殖习性	275
二、生殖细胞	276
三、受精及早期胚胎发育	278
四、胚后发育	281
五、幼虫的蜕皮	282
第二节 对虾的发生	283
一、生殖习性	283
二、生殖细胞	285
三、受精	286
四、早期胚胎发育	287
五、幼虫发育	291
第三节 蟹类的发生	291
一、生殖习性	292
二、生殖细胞	294
三、受精与早期胚胎发育	295
四、胚后发育	297
第十五章 棘皮动物的发生	299
第一节 海参的发生	299
一、性腺发育	299
二、生殖习性	300
三、刺参的发育	301
第二节 海胆的发生	305
一、生殖习性	305

二、生殖细胞	306
三、受精和早期胚胎发育	306
四、幼虫发育	306
五、幼虫变态和成体器官的发生	310
六、幼海胆	315
第十六章 硬骨鱼的发生	316
第一节 生殖习性	316
第二节 生殖细胞	317
一、精子	317
二、卵子	320
第三节 早期胚胎发育	324
一、卵裂	324
二、囊胚	326
三、原肠作用	327
四、神经胚	329
第四节 主要器官的发生过程	330
一、消化器官和呼吸器官的发生	330
二、排泄器官和生殖器官的发生	334
三、循环器官的发生	337
四、神经系统的发生	339
五、皮肤及其衍生物的发生	342
第五节 鱼类个体发育	342
一、胚胎期	350
二、仔鱼期	350
三、幼鱼期	350
四、性未成熟期	350
五、成熟期	350
主要参考文献	351

第1章 绪论

绪论

教学基本要求

掌握：组织胚胎学的定义、相关研究方法的基本内容。

初步掌握：组织胚胎学的分科。

了解：该课程相关研究动态和成果；在水产养殖业中的应用。

一、组织胚胎学的定义

组织胚胎学是组织学与胚胎学的简称。它是两门独立的学科，但彼此之间的关系极为密切，所以在水产类专业中将它们合并为一门课讲授。而在畜牧、医学等相关专业中，往往独立授课。

组织学 (histology) 是研究有机体的微细结构及其机能的科学。微细结构是个较模糊的概念，细分起来应包括细胞、组织和器官结构。所以从组织学又演化出以下 3 门学科即研究细胞的结构、生理功能及其起源等问题的学科，称为细胞生物学 (cell biology)；研究各种组织的起源、分化、形态结构、机能以及组织再生等问题的学科叫普通组织学；研究各种器官的构造、机能及组织间关系等问题的学科为器官组织学。细胞是构成有机体的基本结构单位，所以细胞生物学是一切生物科学的基础。普通组织学是器官组织学研究的基础。

胚胎学 (embryology) 是研究有机体的发生及其发展规律的科学。它所包括的内容有：胚前发育、胚胎发育和胚后发育。胚前发育是指生殖细胞 (精子和卵子) 在亲体内的发育、成熟过程，由于生殖细胞质量对个体以后的发育起着非常重要的作用，所以这一阶段越来越受到重视。胚胎发育指从受精卵开始直到幼虫或幼体破膜孵化或者从母体产出。胚后发育指产出的幼虫或幼体进一步发育直到性成熟或死亡为止的整个过程。

综上所述，要想系统掌握组织学的结构和机能，必须了解这些结构的发生

和发展。因此组织学和胚胎学紧密相关。

二、组织胚胎学的分科

(一) 按研究对象分

按研究生物种类的不同，组织学有植物组织学、动物组织学、人体组织学之分；胚胎学也可分为植物胚胎学、动物胚胎学与人体胚胎学。动物胚胎学又分为无脊椎动物胚胎学与脊椎动物胚胎学。再细分下去，脊椎动物胚胎学又分为家畜胚胎学、家禽胚胎学及鱼类胚胎学等。

(二) 按研究方法分

按研究方法分类，组织胚胎学可分为许多专门的学科。组织学可分为比较组织学、实验组织学、叙述组织学、病理组织学。胚胎学的门类更加繁多，如叙述胚胎学、比较胚胎学、生态胚胎学、实验胚胎学、化学胚胎学、分子胚胎学、免疫胚胎学等，现就目前研究较多的学科做一介绍。

1. 叙述组织学 用描述的方法，记述有机体内细胞及其形成的细胞间质怎样有机结合成组织，不同组织以何种形式构成器官。该学科的发展进程与观察手段的进步密切相关，随着显微镜分辨率的提高，尤其是电子显微镜的发展，所观察的细胞或组织结构也越来越精细。目前组织学研究中大部分工作集中在这一学科，可以说叙述组织学是组织学其他学科研究的基础。

2. 病理组织学 研究疾病发病机制、组织病理变化结局和转归。活体组织病理检查是迄今诊断疾病的最可靠的方法，是水产动物疾病诊断和研究的主要方法。目前该研究扩展至分子病理学、超微结构病理学和组织病理学（细胞病理学）等，使得对疾病的研究从器官、组织、细胞和亚细胞水平，深入到分子水平。

3. 叙述胚胎学 用描述的方法，记述有机体个体发育的各个过程，包括生殖细胞的起源、成熟、受精、卵裂、胚层分化和器官形成等一系列发育过程。伴随观察技术的发展，叙述胚胎学的研究越加深入。虽然叙述胚胎学有两千多年的历史，但至今仍是胚胎学研究中最基本而又非常重要的一个分科。

4. 比较胚胎学 在描述了各种动物的胚胎发育过程的基础上，进行比较，从而阐明动物进化的线索，所以又称为进化胚胎学，它解决了许多进化上的问题。例如俄罗斯学者柯瓦列夫斯基（1840—1901）研究了海鞘和文昌鱼的发育。海鞘为植形动物，固着在岩石上，外貌酷似腔肠动物，以前分类位置不明。柯瓦列夫斯基研究其发生及变态之后，发现有一蝌蚪状幼虫（有尾幼虫），并在尾部神经管下方出现脊索，胚胎发育具有脊索动物的特点，从而将它们确定为脊索动物门尾索亚门。通过文昌鱼的研究，确定了无脊椎动物和脊椎动物

之间的直接联系。

5. 生态胚胎学 研究个体发育所需要的生态条件，即研究个体发育各阶段对环境条件的依赖关系。对水产动物来说，生态条件主要指温度、光照、盐度、水体中饵料生物、pH、溶氧、无机与有机物含量等指标。生态胚胎学的研究成果可直接用来指导水产动物的人工育苗和养殖。

6. 实验胚胎学 用实验方法探索和分析个体发育的机制、器官形成的动力和器官发生时彼此之间的相互作用，以进一步了解个体发育中形态形成的规律。童第周先生等学者从1961年开始以金鱼和鳑鲏为材料，进行鱼类不同亚科间的细胞核移植获得成功，1978年又将黑斑蛙(*Rana nigromaculata*)成体红细胞核移入去核的未受精卵内，卵子最后发育成正常的蝌蚪，这些研究为今天的体细胞克隆打下良好的实验基础。

7. 化学胚胎学 化学胚胎学(chemical embryology)研究胚胎发育过程中生物化学变化即酶的代谢活动及核酸、激素和维生素的形成和作用。

8. 分子胚胎学 分子胚胎学(molecular embryology)是由化学胚胎学延伸出的新学科。主要研究核酸、蛋白质在胚胎发育过程中的特异性表达，从而阐明其作用。

9. 免疫胚胎学 免疫胚胎学(immunoembryology)研究个体发育过程中免疫器官和免疫功能的形成。

总之，随着各学科的发展和研究手段的进步，组织学和胚胎学的研究范围不断扩大，一些交叉学科和研究将产生。

三、组织胚胎学的研究方法

1. 活体观察 主要是观察胚胎发育过程和体外经短期或长期培养的组织和细胞。前者包括受精过程、胚胎发育的各个阶段，有时可辅助活体染料染色，以跟踪细胞的迁移或器官的形成。活体染料是一些无毒、无菌的染色剂，机体内组织或细胞可选择性地摄取这些染料，借此观察研究细胞的分布和功能。如台盼蓝(trypan blue)注入动物体内，可被吞噬细胞系统的细胞吞噬，由此可观察该细胞系的分布、吞噬活性和细胞类型。有些细胞对某些染料具有拒染性。如用一定浓度的台盼蓝生理盐水溶液与细胞悬液混合，活细胞不着色，而死细胞由于膜通透性的改变，染料进入细胞内，细胞呈现蓝色。对活体组织和细胞的观察需用倒置显微镜，可直观地看到细胞形态、生长以及活动情况。

2. 组织切片制作与观察 本学科使用较多的研究方法之一，即使用光学或电子显微镜观察已制作好的切片，所以制作切片是本方法的基础。由于研究

目的不同，切片制作过程有所不同，但基本步骤分为：材料固定、脱水、渗透、包埋、切片和染色。

常规光镜切片的制作是将材料固定于 Bouin's 固定液（也可选其他固定液），经各级酒精脱水后，用甲苯（或二甲苯）渗透，再用石蜡包埋，制成蜡块。用切片机将其切成几微米的薄片，薄片贴在载玻片上，干燥后用苏木精和伊红染色（简称 H. E 染色），再盖上盖玻片，就可观察并能较长时间保存。还可用冷冻切片技术制片。

用于电镜观察的切片制作原理同光镜切片，但过程有所不同。选用的固定剂是戊二醛和四氧化锇，然后经过脱水过程，用环氧树脂作包埋剂，切片是用特制的超薄切片机和玻璃刀进行，切片很薄，不超过 $0.1\text{ }\mu\text{m}$ ，并放置在小铜网上。干燥后用醋酸铀和柠檬酸铅染色。

观察用的显微镜分为光学显微镜和电子显微镜。光镜有普通光镜、倒置显微镜、相差显微镜、暗视野显微镜、荧光显微镜等。电镜又分为透射电镜和扫描电镜。这些显微镜均有不同的工作原理和用途，所观察的对象也有所不同。如透射电镜用来观察细胞内和细胞间的微细结构，如细胞器、细胞膜等。扫描电镜可观察细胞的表面，如突起、褶皱、凹陷等。

3. 组织培养技术 把生物体某些细胞、组织、器官取出体外，放置在模拟机体生理条件的培养液中，在无菌条件下，体外进行培养，使之生存和生长的一种技术方法。组织培养包括细胞培养、组织培养和器官培养。组织培养的目的之一是收获细胞本身。例如胚胎干细胞技术是将囊胚内层细胞团取出，在特定的培养基中培养，细胞得以增殖，成为胚胎干细胞系，然后根据实验要求，定向诱导，使其分化为需要的细胞。这些细胞移植到动物体内，可修复损伤或大量死亡的细胞。还有研究较成熟的肿瘤细胞体外培养技术，为肿瘤治疗方法的筛选奠定了基础。此外还可利用组织培养技术研究和获得细胞产物、体外观察细胞代谢变化等。

4. 显微操作技术 是在特制的显微操作器下进行操作的一种精细技术。用来拆合和重组细胞的微细结构，以研究它们的作用和相互关系。如核移植技术，通过互换两种动物卵子的细胞核来改变后代的遗传性状，了解细胞核的遗传作用，从而可能创造生物无性杂交新品种。1961年童第周等以金鱼和鳑鲏为实验材料，进行鱼类不同亚科间的细胞核移植获得成功，用以研究杂交细胞核和纯种细胞核在发育功能上的差异，以及细胞质对细胞核的影响。细胞核移植技术的建立，为今天的哺乳动物体细胞克隆打下良好的实验基础。进一步演化出胚胎干细胞核移植、胎儿成纤维细胞核移植及体细胞核移植等。

显微操作技术还包括胚胎切割技术。该技术是将未着床的早期胚胎经显微

手术后，分割为 2、4、6 等份，并将每一等份送到一个受体中发育，这样由一个胚胎可以克隆出多个遗传性能完全一样的个体。

5. 细胞融合技术 细胞融合 (cell fusion) 技术是两个或两个以上细胞合并形成一个细胞的过程，是研究细胞遗传学、免疫学和肿瘤学的重要手段。细胞在融合过程中首先是两种细胞质融合，然后通过有丝分裂细胞核相互融合，形成新的杂种细胞。细胞融合需要特殊的诱导物的作用，如仙台病毒 (Sendai virus)、聚乙二醇 (polyethylene glycol, PEG)，利用选择性培养液筛选杂交细胞是该技术的关键步骤之一。单克隆抗体的制备是基于该技术的一项重大突破性发明，曾获得 1984 年生理学和医学诺贝尔奖。

6. 放射自显术 把含有放射性同位素的化合物或药物注入动物体内，或加入细胞培养液中，然后将被测组织制成切片或细胞涂片，经过一定时间，当细胞摄取放射性核素标记物后，标记物能够有选择地置换细胞内核酸、蛋白质和碳水化合物等代谢物上的原子和分子，使代谢物成为“被标记物”。再把切片放在照相底片上，由于切片中同位素放射出来的射线能还原底片上的银盐而摄出放射部分的影像。用此法可以了解某些物质在细胞内的代谢途径和细胞寿命。例如碘¹³¹的化合物注入动物体内，1 h 杀死动物，取出甲状腺制成切片，用放射自显术将可以看到甲状腺的滤泡上皮有银粒沉淀反应，但滤泡腔中的胶状物无反应。24 h 后，则滤泡上皮无反应，而胶状物反应强烈。由此证明 24 h 后，碘已被滤泡壁的细胞合成胶状物，并被分泌入腔中。该技术灵敏度高，精确性强，操作比较简单，使用也很广泛。较多地用于研究一些标记化学物质在组织和细胞中的分布、积蓄和更新。

7. 组织化学和细胞化学染色技术 组织化学 (histochemistry) 和细胞化学 (cytochemistry) 染色技术是使化学试剂与组织和细胞微细结构的化学成分直接或间接发生功能反应，在局部形成有色沉淀物，在显微镜下对组织或细胞内的化学成分及酶活性进行定性、定位和定量分析的研究方法。常用的细胞和组织化学染色方法有以下数种：①福尔根反应 (Feulgen reaction) 显示脱氧核糖核酸；②过碘酸—滞夫反应 (periodic acid-Schiff reaction, PAS) 显示组织内的多糖和黏多糖成分；③脂溶性染料如苏丹Ⅲ、苏丹Ⅱ、苏丹黑 B、油红等显示脂类；④酶细胞化学染色法，利用细胞中多种酶可催化一定的化学反应的特点，显示细胞中酶活性。

8. 免疫细胞化学技术 免疫细胞化学 (immunocytochemistry) 或称免疫组织化学 (immunohistochemistry) 技术是根据免疫学原理，用标记的特异性抗体 (或抗原) 对组织内抗原 (或抗体) 的分布进行定位研究的方法。可在组织原位显示抗原 (或抗体)，如各种蛋白质、多肽、磷脂和糖蛋白等成分。抗