

受 精

L. 罗思柴尔德 著

科 学 出 版 社

精 受

L. 罗思柴尔德 著

李汝祺 江先羣 译

LORD ROTHSCHILD

FERTILIZATION

Methuen & Co. Ltd.

John Wiley & Sons, Inc. 1956

內 容 簡 介

本书是作者結合自己研究的成果，討論从受精精子附着时起直到雄原核和雌原核融合为止的卵子生命的专著，涉及受精的形态学、精卵相互作用的物质、卵子的代謝、多精入卵、卵的生物电特性、受精种別性等問題，并在結論中提出今后研究受精問題的一些方向。

本书可供遗传学、細胞学、生物化学以及其他有关生物、农业工作者参考。

受 精

L. 罗思柴尔德 著

李汝祺 江先羣 譯

*

科学出版社出版 (北京朝阳門大街 117 号)

北京市书刊出版业营业許可證出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

*

1963 年 8 月第 一 版

书号: 2800 字数: 126,000

1964 年 5 月第二次印刷

开本: 850×1168 1/32

(京) 2,801—5,100

印张: 4 5/8 插頁: 5

定价: [科七] 0.95 元

前 言

这本书是为那些已经阅读或正在阅读下列各教科书的读者们准备的: Gray 的“实验细胞学”(Experimental Cytology), Heilbrunn 的“普通生理学纲要”(Outline of General Physiology), Fruton 和 Simond 的“普通生物化学”(General Biochemistry), Höber 的“细胞和组织物理化学”(Physical Chemistry of Cells and Tissues) 以及其他类似的教科书。这里的课题是研究从受精精子附着时起直到雄原核和雌原核融合为止的卵子的生命。除掉哺乳动物卵子外,这个过程一般只需要不到一小时之久。即使是这样,还有几个重要的课题不得不舍去,其中有:(1) 十脚类甲壳动物和海綿的受精。这两种动物的受精与“正常”受精情况相距甚远,不便包括在这本比较短的书内;但是 Block (1935) 和 Tuzet (1950) 关于它们的受精曾发表过卓越的报导。(2) 星体和第一次卵裂双星体的起源。除掉上述教科书中的有关部分之外,最近还有许多关于此题的文献。(3) 雄核发育和雌核发育。(4) 卵片发育。(5) 孤雌生殖。Tyler (1941 b) 关于孤雌生殖曾发表了一篇全面的评论。(6) 植物界的受精。虽然本书有两章涉及到这一课题,它的处理还是远不够系统的。

此书的范围未能包括卵裂的探讨是可惜的,不仅因为细胞分裂本身是一个优先的重要问题,也因为象 Brachet 的“两栖类胚胎核的不正常的组成和代谢”这样重要的文章不能予以考虑。

文献 近代的书评有时主要只包括一文献单,很少或甚至不作任何评价的试尝。如果这种做法对某种目的是有用处的话而在一本较短的书里是不适宜的。本书引证的文献代表近百年来关于受精作用所发表的巨大数量文章中有限的选择,一般说来下列各项没有包括在内:(1) 在较近代条件下近年来得到重复的工作的

原始报导。但是有时也提醒大家注意那些关于后来又引起兴趣的某些問題的早年文献,例如皮質顆粒和鈣对硬化受精膜的效应,这些是40多年前曾經第一次描述过被人忘掉或忽視的課題。(2)簡單而后来又未繼續下去的不完整的文献。但也有例外,如第七章中所引証的受精时期代謝和其他变化的文献。(3)我个人認為不甚好的文献。至于曾經是錯誤地或有可能是錯誤地被別人認為是正确的文献,我总是指出其中錯誤的所在。但是一般說来类似这样的文献都未被包括在內。

这一課題的众多文献所带来的巨大劳动,使每个关于受精作用的著书者,都会对他的遺漏的罪过和写书的重大責任感到不安。本著者也不例外并在此致以歉意。(下略)

目 录

前言.....	iii
第一章 受精的形态学.....	1
第二章 精、卵相互作用着的物质, I	19
第三章 精、卵相互作用着的物质, II.....	38
第四章 精、卵相互作用着的物质, III	50
第五章 卵子的代谢, I	56
第六章 卵子的代谢, II	68
第七章 受精时期的代谢及其他变化.....	78
第八章 受精时期结构的变化.....	89
第九章 多精入卵.....	100
第十章 生物电的测量.....	119
第十一章 种别性.....	130
第十二章 結論.....	135
文献和著者索引.....	137

图 版

- I. 小家鼠的一个受精活卵,細胞質內含有一完整精子 卷首插图
- II. *Urechis caupo* 卵的受精17
- III. *Megathura crenulata* 的 2% 精悬液在同源卵水存在的情况下的凝集作用.....21
- IV. 1% 同源精子悬液提取物对 *Megathura crenulata* 卵膜的分解作用.....36
- V. *Forsythia* × *intermedia* 产生两种不同的花.....52

第一章

受精的形态学

受精是卵子受精子的激发而发育，也是把雄性的遗传物质传递到卵子里去的过程。在受精时精子提供：a, 对个体发育的刺激作用；b, 父本给予合子的遗传组成部分的一套染色体；c, 一个引起细胞分裂或与细胞分裂机制有关的中心体。有些情况精子入卵的地点也决定胚胎两侧对称。受精有它的种别性，而不同种类动物间的杂交几乎是不可能的。除掉以后要交待的有限几个特殊情况外，受精是不可逆的。一旦卵子业已受精，它便不能再次受精，一旦卵子已被激发而开始孤雌发育，它也不能再行受精。

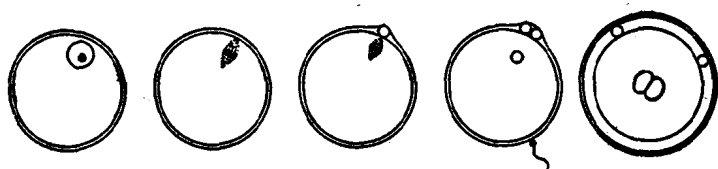
受精可分为两个阶段，第一阶段是同源精子遇到卵子并附着于卵的表面。这个过程足以引起卵子一系列的反应，这些反应可能导致发育。因此第一阶段被称为激发阶段 (activation)，而人们常谈到的精子激发卵子或卵子为孤雌生殖因素所激发即指此。一种蠕虫 *Rhabditis monohystera* Bütschli 的精子可以激发它同种的卵子，使之进行不含有任何雄性遗传物质的“孤雌发育” (Peacock, 1944)。这种现象称为假受精 (pseudogamous fertilization)，并且在实验条件下可以用同源卵子和精子混在一起，经过一个短的时期再把它們分开也能获得这种现象 (F. R. Lillie, 1912b; Rothschild, 1953)，或者用异源精子授精亦可。例如 Bataillon 在 1909 年发觉孺螭 *Triturus alpestris* 的精子可以给 *Pelodytes punctatus* 的卵子假受精的刺激，这个观察启发了他进行有名的实验，用玻璃针刺刺激蛙卵使其进行孤雌发育。Loeb (1913) 和 Godlewski (1912) 用异精授精也观察到同样的现象。

受精的第二阶段关系到精子入卵之后发生的事件，最后导致精子的头部和卵子细胞核的消失，不再成为互相分开的物体。所以

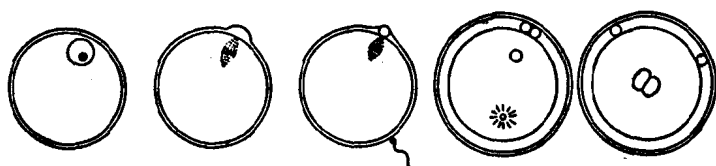
严格地说,受精开始于精卵遇合,終結于精子失去其个体特征,两性生殖細胞核的融合。这一系列的反应所需要的时间可能少于一小时;但是研究受精的学者們总会提問配子学家領域之內的有关精子和卵子在未受精前的行为,以及胚胎学家領域之內的有关原核融合后卵子的活动等問題。对受精前配子行为的調查必須伴随着受精的研究,但是这样一来可能把学者的注意力誘开他已經难以处理的問題。我們已經提到精卵的遇合;但是我們还要問它們为什么还会处于彼此距离不太远的地方?自然界对这个問題的回答是令人惊讶和奇异的:植物的雌性器官产生化学物质,用以吸引精子;鯊魚和人类依賴交配来保证精卵相遇。在无月光的情况下,雄性的 *Platynereis megalops* (Verrill) 把精子放置到雌性的口腔里,后者在大約 6 秒鐘內胀破,并释放大量受精卵于海水中 (Just, 1914)。这个問題的其他方面,如在适宜的空間和时间释放精子和卵子等,将在以后的章节中进行探討。

成熟 当企图了解受精过程时,应该永远考虑到卵子在未受精前的情况,尤其有关它所到达的成熟阶段。用海胆作的許多实验在这个問題上注意得不够,海胆卵子在受精时期,从成熟程度观点来看都处于特殊状态。由 Dalcq (1952) 引用的图 1 正說明这一点。海藻,腔腸动物和棘皮动物 (不包括全部棘皮动物) 的卵子受精是在成熟以后(受精属于第 4 类)。所有脊椎动物和文昌魚的受精发生在第二次成熟分裂的中期(受精属于第三类),然而也有些事实証明,狐、狗和馬的卵子受精可能是在胚泡阶段 (Pearson 和 Enders, 1943; van der Stricht, 1923; Hamilton 和 Day, 1945)。玻璃海鞘 (*Ciona*)、毛翼虫 (*Chaetopterus*)、貝类动物、蛤 (*Cumingia*) 和貽貝动物 (*Mytilus*) 的卵子受精发生在第一次成熟分裂的中期(第二类受精);而海綿、沙蚕 (*Nereis*)、海滨蛤 (*Spisula*)、刺螵 (*Urechis caupo*) (图版 II)、蛔虫 (*Ascaris*) 和箭虫 (*Sagitta*) 等的卵子受精都是在卵母細胞的胚泡尚未破裂之前,也就是在两次成熟分裂以前发生的(受精属于第一类)¹⁾。当我们研究受精过程

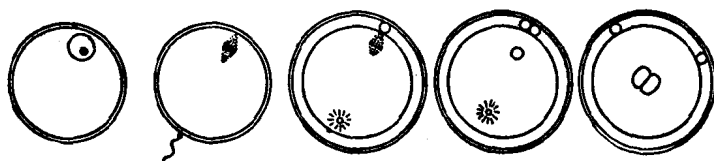
1) 不言而喻,这个分类具有許多例外,例如海星的卵子的受精在四类中都能发现。



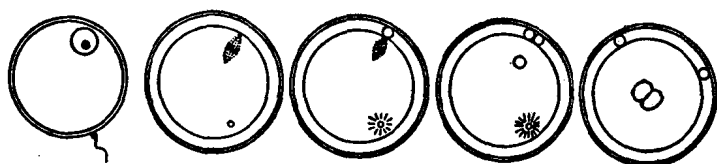
第 四 类



第 三 类



第 二 类



第 一 类

卵母細胞 第一次成熟 第二次成熟 卵 細 胞 原核結合
分裂中期 分裂中期

图 1. 在动物界中,受精发生在卵的成熟过程中的 4 个不同阶段。

时,我們必須記住这四种类型,否則我們会很容易根据一类卵子的行为作出概括性的叙述,而属于其他类型的卵子的行为实际并不如此。尽管可以承認精子入卵之后直到第二极体形成时,精子具有一段趋向于比較平靜不变的时期;但是这并不能認為是足够的理由来忽略下面的事实,即在大多数門間 (phyla) 动物之中,受精

并不是在未受精卵的生命历史中象在海胆那样的同一个时期发生。当我们研究受精卵和未受精卵代谢的时候，还要回到这个问题上来。

胶质和卵膜 在某些卵子和精子之间出现了似乎起障碍作用的物质。例如在棘皮动物和青蛙中，这种障碍以一种胶质的壳在未受精卵的周围的形式出现，精子必须穿过它才能到达卵表面。鲑鱼的卵被一种强韧的卵壳包围着，而精子只能在一定的地点即卵孔穿过它；卵孔实际是卵壳里面的一个狭小的通路，精子必须通过它才能到达卵。当一个未受精的鲑鱼卵被放入淡水时，卵壳硬化，卵孔关闭，卵子便变成不能受精的了。这就是为什么鳟鱼和鲑鱼的生产者把它们精子和卵子在“干”的情况下混合起来然后增加淡水的原因之一，虽然他们不一定完全都懂得“干”授精的成功是由于卵子在精浆里面卵孔不关闭而在淡水里面则不然的道理。为什么要在“干”条件下进行混合鲑鱼或鳟鱼各自的精子和卵子的另外一个原因，是因为这两种鱼的精子在淡水稀释的基质中只能存活几分钟。

许多昆虫的卵似乎是被不能穿透的硬壳包围着，但是这种壳包含几个所谓的卵孔。昆虫的精子不一定都利用这种卵孔结构，因为它们太小不允许精子的通行，在许多昆虫的种中受精发生在卵壳形成之前。有些昆虫精子据说含有能以溶化卵壳或使其软化的酶。精子还可能穿过卵周围一层薄腊 (Beament, 1946)；但是经过细读 Cragg (1920) 发表的关于 *Cimex lectularius* Linn. 交配的一篇有趣文章后，证明那种认为臭虫的精子甚至能够钻过角质的说法是不够确切的。E. B. Wilson (1928) 发现了纽形动物 *Cerebratulus* (*Lacteus* Verrill?) 的精子对存在于卵周围膜里面的所谓卵孔一点也不注意，它们能在卵表面的任何一点进入卵并与卵受精。Megathura crenulata (Sowerby) 的未受精卵被一层与卵表面有区别的强韧膜包围着，人的卵也是这样，这层包围卵子的膜被称为透明带。精子借助于精子头里面的酶来通过这些障碍物。最后，大多数哺乳动物的卵子周围具有两层滤泡细胞；内层是密集

的,輻射排列的細胞,称为放射冠。外面是一层疏松分布的細胞,称为卵丘。大多数的哺乳动物精子内部或表面所含有的透明尿酸酶,都有助于分解粘在未受精卵表面的細胞之間的粘合剂,透明尿酸。

皮质的变化 通过了这些“障碍物”之后,精子便粘在未受精卵的表面。附着之后,精子的尾部可能繼續进行強烈的运动,但有些例子与此不同,精子尾部从卵的表面翘起并維持不动的状态。在受精精子(fertilizing spermatozoon)附着之后(經常有些精子在附着后不能受精),卵子的第一个能够看見的反应是皮质結構的变化,这种变化从精子接触卵子的地点开始逐漸延伸到整个卵的表面。这个反应的时间关系将在关于多精入卵的第九章进行討論。据 J. C. Dan (1950a, 第 402 頁)的觀察,皮质結構的这种变化是“一种可以看見的波浪,在各个物种中以不同的速度在卵的周围运行着……”“在比較接近液体状态的 *Mespilia (globulus)* Linn.) 卵子里,此波浪的运行特別引人注意;它使卵表层呈現輕微的畸形,給人們一个印象好象它是正在逐漸被放出来的一种张力或者說一个圍繞着卵正移动的局部地带收縮和伸张。”这个所謂收縮的波浪是許多研究受精作用的学者們都觀察到的現象,但是“收縮”这个术语是否这种运动的同位語,它的应用是否适当是值得怀疑的,因为除了特別的实例象河水中的八目鰻 *Entosphenus lamottenii* (Lesueur) 或哺乳动物卵子,在受精后确实有收縮情况外,其他情况未必就是收縮。德文 Schrumpfung (生皺),英文 roughening (崎嶇不平), granulation (顆粒化) 或簡單地說皮质变化等似乎更接近事实的真相。Moser (1939) 研究了 *Arbacia punctulata* 卵的这种反应。他发现直接在細胞質膜底下的直径为 0.8μ 的一层皮质顆粒在受精时消失了,消失的起点是在受精精子附着的地方,从这里开始逐漸向四周卵表面发展,在 26°C 条件下,10 秒鐘左右即消失完毕。Novikoff (1939) 在同一年度描述了 *Sabellaria vulgaris* Verrill 卵子的皮质顆粒在受精后 5—10 分鐘的瓦解。Endo(1952) 繼續了 Moser 的研究,在具有 $0.6/\mu^2$ 皮质顆粒的 *Clypeaster japo-*

nicus Döderlein 卵中又观察到在受精时期这些颗粒的直径增加一倍,然后破裂。根据 Monné 和 Hårde (1951) 的看法,海胆卵的皮質颗粒含有被硫酸酯化的多糖,这些颗粒在消失之前表现布朗运动,说明在这时期皮質变得更为液体化 (Allen, 1954)。魚卵和一种沙蚕 *Nereis succinea* (Leuckart) 的卵受精时也发生类似现象,虽然在这些动物中它形成皮質中的小泡,受精后逐渐瓦解 (Yamamoto, 1944; Kusa, 1953; F. R. Lillie, 1919)。Kusa (1954) 进一步指出狗鲑 (*Oncorhynchus keta* Walbaum) 卵的皮質小泡含有经过硫酸酯化的粘多糖类。因此,关于受精后的皮質反应,魚和棘皮动物卵之間,在化学和形态方面都具有高度相似之处。但是,正如我們以后会看到的,如果目前在受精过程中我們把过分重要或占优势的作用归因于皮質颗粒或皮質小泡的爆裂将是一种危险的作法。

关于在受精时期皮質颗粒的消失以及在暗視野照明条件下卵表皮散光特性的改变等問題,过去曾經发生过可能属于詞句性質的一些誤解 (Allen, 1954)。皮質颗粒的消失是无疑的,但是同时皮質也变为更加颗粒状 (granular),或說崎岖不平的状态。对这种与散光的增加有关的颗粒化状态, Rothschild 和 Swann (1949) 曾提出建議,說它可能是由于显微或亚显微粒子在卵表皮的形成所致。颗粒化状态的出現自然不意味皮質颗粒在受精后仍然保持不变。这两种現象都发生,并且彼此間具有密切关系。正在消失的皮質颗粒是与某一結構,也就是受精膜的形成有关的,此結構在受精后的某些卵的周围出現。

受精錐 精子附着之后在卵的表皮出現一个透明的錐形突起即受精錐,图 2。 *Psammechinus miliaris* (P. L. S. Müller) 卵子的受精錐在 18℃ 条件下,20 秒鐘以內消失,但是在其他卵子中受精錐可能維持較长的時間。例如图 2 所显示的受精錐一直到精子尾进入卵細胞質时还可看到,此后它多少要被卵吸收回去。

精-卵絲 Fol 在 1877 年报导海星精子以一长而极細微的絲連結于卵的表皮,他認為此絲是受精錐的繼續。这一观察在 1923

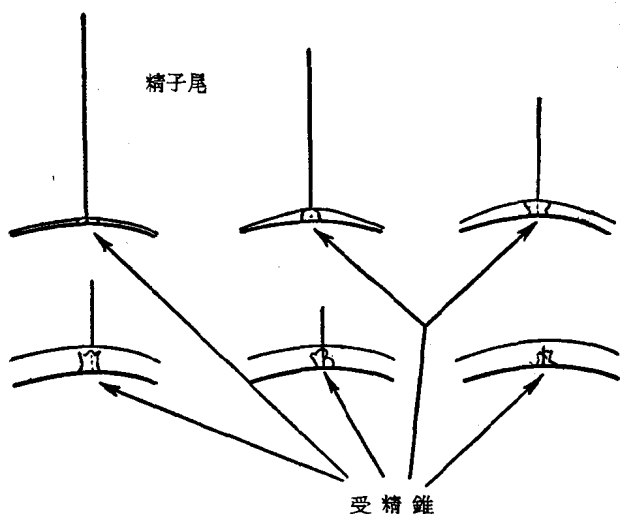


图2. 精子进入 *Patiria pectinifer* (J. Müller and Troschel) 卵。
(仿 J. C. Dan, 1950a)。

年被 R. Chambers 所証实,随即在 1929 年被 Just 所否定,后又在 1939 年被 Hörstadius 所証实。别处也曾經有类似的报导,即微絲是由于卵的引力将精子向卵表皮引去而产生的;例如, Colwin 和 Colwin (1949) 报导在 *Saccoglossus kowalewskyi* 的卵中出現一絲状結構把受精精子同受精錐連結起来, Monroy (1948) 报导 *Pomatoceros triquetter* (Linn.) 的受精精子通过一絲綫連結到卵的表皮。关于海星精子, J. C. Dan (1954) 指出在某种情况下可以看到长达 25μ 、直径为 0.13μ 的細絲从精子头部前端突出。虽然未成熟的卵子对授精可以起反应通过放出絲状結構由此得到精卵相遇的机会 (E. B. Harvey, 1938), 但是 Dan 的工作无疑地証明 Fol, R. Chambers 和 Hörstadius 三人对海星卵子的看法是不正确的,这些作者认为海星卵子对与其相近的精子起反应,通过放出微絲的方法使卵和精子連結起来并把精子引向卵表皮。精子头部前端出現細长的微絲可能是比目前所承認的更为广泛的事实。例如 Rothschild 和 Tyler (1955) 在下列各动物精子中报导了微絲的出

現, *Echinocardium cordatum* (Pennant), *Mytilus edulis* (Linn.), *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) 和 *Lepidochitona cinera* (Linn.)。但是有些精子, 例如牛和羊的精子又沒有微絲的存在。关于頂体絲以及其在受精中的作用問題目前尚处于研究的初期, J. C. Dan (1955) 在最近的文章中提出令人信服的証据, 証实日

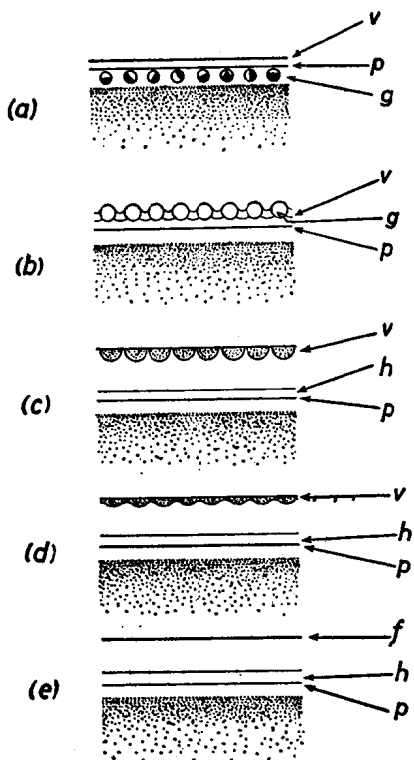


图3. 海胆卵受精膜的形成(仿 Endo, 1952)。

(a) 未受精卵; (b) 皮质颗粒的排出; (c) 皮质颗粒粘在卵黄膜上; (d) 受精膜的进一步改变; (e) 完全形成的受精膜。

v, 卵黄膜; p, 细胞质膜; g, 皮质颗粒; h, 透明带; f, 受精膜。

注: 由于在较大卵表面上的光折射的效应, 用光学方法来区分紧密連在一起, 厚度少于 $1-2\mu$ 的不同层是非常困难的。

本海胆精子在曾經有过同种卵子的海水中发射頂体絲的事实, 但如果基質中鈣的含量降低的話, 此反应便不能发生。某些精子是否在它們的头部永远携带着頂体絲而其他精子則只能在对某种刺激起反应之后才出現頂体絲呢? 为了解决主要通过 J. C. Dan 的工作而获得突出地位的这一有趣和重要的問題, 进一步的实验是必須的。

受精膜 棘皮动物的未受精卵在細胞质膜的外面被卵黄膜包围着, 图3。在受精时期及皮质改变之后, 很快地卵黄膜从卵表皮分开, 分开点从精子附着处开始逐漸向周围卵表皮其他地方发展 (Kacser, 1955)。此后卵黄膜便变为我們所知道的厚达 $500 \text{ \AA}$ 的受精膜 (Mitchison,

1953)。細查图 3, 可以看到那些在受精时期消失的顆粒实际上是
与卵黄膜的內面融合的, 这个現象最初是被 Motomura (1936,
1941) 系統检查过, 但是 Just 早在 1919 年观察到顆粒从皮質逃出
并出現于卵黄周隙, 而且可能合并到受精膜里面去¹⁾。Endo(1952)
发表了一些出色的照片, 显示 *Clypeaster* 卵子的皮質顆粒分別地
附着于受精膜的內表面。受精膜和卵表皮之間的空隙叫作卵黄周
隙 (Perivitelline space), 这个名称是不幸的, 因为卵黄膜是在这个
空隙的外面而不是在它的里面。球状无軸性的皮質顆粒有时可在
卵黄周隙被看到, 在此处它們可能自发地变成双折射的棒形微粒。
如果未受精卵在受精前用胰蛋白酶进行处理, 这些棒形微粒便很
清楚地可以看到。变形的皮質顆粒同卵黄膜的融合是使其变硬而
后轉变成受精膜的原因, 这个过程发生在受精后头 10 分钟之內。
鈣离子和一种从卵子中可提炼出的第三因素, 也是与受精膜变硬
过程有关的 (Motomura, 1950, 1954; Runnström, 1951)。Runnström
和他的同事們在各种不同的环境条件下仔細地研究了受精膜的特
性。对这个問題的詳細評論可参考 Runnström (1952) 的“細胞表
面与受精作用的关系” (The cell surface in relation to fertilization)
一文。沒有获得足够重視的受精膜的一个有意义的特點曾被
Pasteels 在 1950 年詳細地描述过。他发现 *Chaetopterus variope-*
datus (Renier), *Nereis succinea* 以及 *Spisula solidissima* (Dillwyn)
三种动物的受精膜是能够收縮的。更精确的說, 在受精后一定的
时期受精膜“伸展”开来 (“expands”), 从而形成皺紋或迭折。这个
效应很快变为可逆的, 使受精膜重新变成一般的平滑(收縮的?)圓
形。 *Chaetopterus* 卵受精 20 分钟之后, 在受精膜上瞬息間开始发
生这种迭折和伸展現象, 其发生地点是在植物极, 也就是距离第一
极体被排出 180° 的地方。在受精后 30 分钟, 第二极体被排出之

1) 皮質顆粒以及它們在受精时的行为目前处于十分引人注意的地位, 因此有必要
提一下 45 年前 E. N. Harvey (1911, p. 523) 就曾說过“*Arbacia punctulata*
卵中存在着許多微小的染色的顆粒, 并且它們不受离心作用的影响。在受精时
它們即消失, 很明显它們將形成那穿过卵的物质并硬化成为受精膜”! 所用的染
料为中性紅。

后,发生同样情况,5 分钟之后受精膜再次变平滑和圆形。这个现象在第一次分裂之前再次被观察到。无疑间的是受精膜结构上的这些变化是被皮质的某种物质弥散到卵黄周隙所引起的。受精膜一旦被激发是否具有自我传播(self-propagation)的能力,或者此效应的传播是否由于皮质物质进行弥散作用,被释放出的物质简单地引起受精膜的局部伸展,这些都是尚未解决的问题。

引起受精膜高起(elevation)的机制有所区别于膜的形成,目前还不明确,虽然过去大家一向认为在卵黄膜和细胞质膜之间被释放的物质不能透过卵黄膜,这便导致水的输入,其结果是卵黄周隙的形成。皮质颗粒的逸出(和爆炸?)是这种渗透现象可以想象的原因。除了这些考虑之外,卵黄周隙的内含物,其中集中的固体约占 0.07% (Mitchison 和 Swann, 1953)还需要进一步研究,因为尽管根据 Gray (1927) 和 R. Chambers (1942) 的观察认为卵黄周隙液是液体而 Hiramoto (1954) 最近指出,正如 Fol 在 1877 年指出的一样,此液体有粘性-弹性的特点,并且可用无钙海水处理的办法取消它。

在其他种的卵子中,如文昌鱼,原始野生哺乳动物(prototherian mammals), 蛔虫, 蛙和鳟鱼的卵子等,都发现了与海胆卵的受精膜相似的结构。在蛙卵此膜被称为卵黄膜而在鳟鱼卵则被称为绒毛膜。两者的这个膜在受精后都可从卵的表面脱落;但是同样的情况可以在蛙的未受精卵发生,纵然其过程比较缓慢,只要未受精卵被保留在自来水的环境中。从这一事实可以得出结论,这些卵通过浸入鲜水中遭受到不成功的孤雌生殖的刺激。Bialaszewicz (1912) 提供了比较令人信服的证据,证明蛙卵卵黄周隙的生长是与来自卵的蛋白质在卵黄周隙中出现的渗透现象有关。

没有任何现象可以同哺乳动物的受精膜的高起相比拟的;无论如何,这些卵被一种称为透明带的膜所包围,受精后其结构开始起变化 (Smithberg, 1953; Braden 等人, 1954), 这些变化使人意味到受精膜的一种“硝皮”(“tanning”)过程。变化的结果是透明带的渗透性对精子来说降低了。Braden 等(1954)认为透明带对刺