

1

动物细胞工程的基础

生殖细胞、受精卵及早期胚胎发育细胞是动物细胞工程操作的主要对象，诸如转基因动物、染色体工程和胚胎工程等都是以这些细胞为实验材料进行的。考虑到以后几章内容的需要，现将有关知识在前面统一作介绍。

1.1 生殖细胞的发生

生殖细胞是动物机体内一种特殊分化的细胞，是个体发生的基础。动物有性生殖（sexual reproduction）的最早阶段是配子发生（gametogenesis）。配子发生包括雄配子（精子）的发生和雌配子（卵子）的发生，其最终结果是形成成熟的精子和卵子，精子和卵子经过受精作用（fertilization）形成受精卵（fertilized egg），受精卵是新个体发育的起点。由受精卵经过卵裂（cleavage）形成囊胚（blastula），囊胚进一步发育进入原肠胚（gastrula）阶段，此时细胞已开始分化，形成不同的胚层，而不同胚层的细胞继续分化，形成各种器官原基。有的细胞层局部加厚，如神经板；有的细胞集聚成团，分排列，如体节；有的细胞层折叠、卷曲成管；还有些细胞分散成为单独移动的间充质细胞。通过这些变化，胚胎的各器官才逐步分化定型。

生殖细胞一般的发生过程都要经过增殖期、生长期和成熟期。增殖期是指精原或卵原细胞经过多次有丝分裂而数量不断增多的时期；而生长期是指部分精原或卵原细胞开始生长，体积增

大而成为初级精母（卵母）细胞时期，在此阶段，初级卵母细胞开始积累大量营养物质，合成和储存胚胎发育的各种信息；成熟期则是指初级精母（卵母）细胞经过两次成熟分裂形成成熟的单倍体的精子（卵子）。一个初级精母细胞经过两次成熟分裂形成4个精子细胞，而精子细胞必须经过分化才能成为能运动的精子；而一个初级卵母细胞只能产生一个成熟的卵子和2个或3个极体。

1.1.1 精子的发生

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），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，就称为克隆（clones）。减数分裂时，细胞分裂也是不完全的，所以扩大的细胞群——克隆由无数单倍体的精子细胞组成。细胞之间的原生质联系——细胞间桥在精子形成的最后阶段丢失。

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（图 1-1）。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。

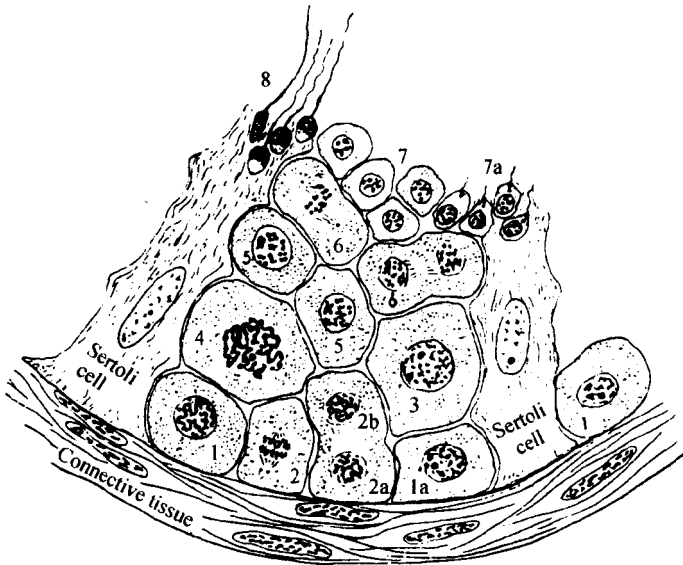


图 1-1 生精细管断面图解，数字示精子发生顺序

1. 精原细胞；2. 精原细胞进行有丝分裂，2a 和 2b 是精原细胞产生的两个子细胞，2a 仍位于管壁的边周，2b 生长成为初级精母细胞；3. 初级精母细胞进行减数分裂；4. 产生两个次级精母细胞；5. 次级精母细胞再进行分裂；6. 形的精子细胞；7. 精子细胞变态（7a）而形成精子；8. 7a 和 8 皆埋于支持细胞中。（自 Browder 1984）

1.1.1.1 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, LH）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。

1.1.1.2 精子结构

哺乳类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。颈部细并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），在一些动物顶体尖段非常显著，有特殊的特殊形态；而在人类，顶体尖端小而不显著（图 1-2）。

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。

精子质膜外表面存在有多种凝集素受体（lectin receptor）。

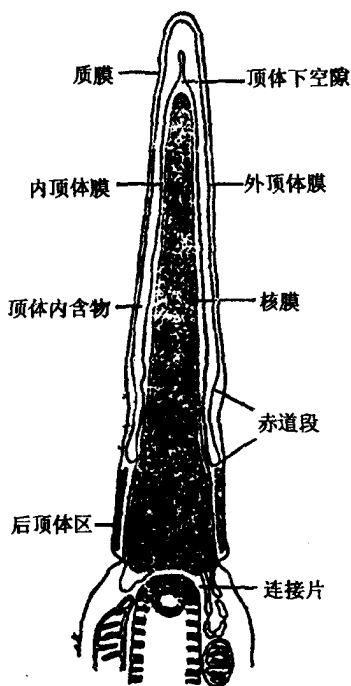


图 1-2 哺乳类精子头部纵切面模式图，细胞核黑色

所谓凝集素受体是指分布于细胞表面的糖蛋白 (glycoprotein)、糖脂 (glycolipid) 或糖复合物 (glycoconjugates)。受体中的糖分子主要由一些单糖或寡糖组成，如半乳糖、氨基半乳糖、甘露糖、岩藻糖、N-乙酰氨基半乳糖、N-乙酰氨基葡萄糖、N-乙酰氨基甘露糖，N-乙酰神经氨酸 (唾液酸) 等。这些糖分子以糖苷键同膜蛋白分子中的丝氨酸 (Ser) 或苏氨酸 (Thr) 残基相连或同糖鞘脂相连接。这些呈分支状的糖分子可与凝集素 (lectin) 发生专一性的结合。如伴刀豆素 A (concanavalin A) 与 D-甘露糖和 D-葡萄糖结合；麦芽凝集素 (wheat germ agglutinin,

WGA)则与 N-乙酰氨基葡萄糖结合；大豆凝集素 (soybean agglutinin, SBA)与 N-乙酰氨基半乳糖结合；蓖麻凝集素 (ricinum communisagglutinin, RCA)与 D-半乳糖结合；荆豆凝集素 (ulex europaeus agglutinin, VEL)与 L-岩藻糖结合；而马蹄蟹凝集素 (limulus polyphemus agglutinin, LPA)则与 N-乙酰神经氨酸结合等等。各类凝集素对和它们结合的糖分子中各个碳原子上的羟基具有专一性，此外，对糖苷键以及对所结合的糖分子在糖链中的部位都具有专一性。

迄今为止，人们已在多种动物精子表面发现了十几种凝集素受体，其中较为常见的约有 10 种（表 1-1）。在精子的发生、发育和成熟过程中，膜表面凝集素受体的种类也在发生着变化。比

表 1-1 精子表面凝集素受体

凝集素	专一结合的糖	受体名称	动物
伴刀豆素 A (Con A)	α -D-甘露糖, α -D-葡萄糖 Con A	Con A	羊、小鼠、兔
大豆凝集素 (SBA)	N-乙酰-D-氨基半乳糖	SBA 受体	羊、小鼠、豚鼠
蓖麻凝集素 I (RCA-I)	β -D-半乳糖	RCA 受体	羊、小鼠、兔
花生凝集素 (PNA)	β -D-半乳糖-D-乙酰氨基半乳糖	PNA 受体	羊、小鼠、大鼠
麦芽凝集素 (WGA)	N-乙酰-D-氨基葡萄糖	WGA 受体	羊、小鼠、大鼠
扁豆凝集素 (LCA)	α -D-甘露糖	LCA 受体	大鼠、小鼠
豌豆凝集素 (PSA)	α -D-甘露糖	PSA 受体	大鼠
荆豆凝集素 I (UEA-1)	α -L-岩藻糖	UEA 受体	大鼠、小鼠
双花扁豆凝集素 (DBA)	N-乙酰-D-氨基半乳糖	DBA 受体	小鼠、豚鼠
羊蹄甲凝集素 (BPA)	N-乙酰-D-氨基半乳糖	BPA 受体	小鼠

如牛精子在睾丸内发生过程中，其表面的凝集素受体是随着精子顶体发生而变化。当前顶体颗粒逐渐融合形成顶体时，PNA、RCA-I、SBA、ConA、WGA 等受体逐渐消失，相反，SBA、

UEA-I、DBA 受体逐渐出现。这种凝集素受体的存在与精子成熟、获能、精卵结合等各种生理机能均有密切关系。

精子头部虽然形状各异，但受精时，头部的形状没有明显的作用。因为在精卵结合之前，能影响精子形状形成的顶段在顶体反应时已消失。

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；而另一个是不完整筒状呈 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 1-3）。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 9 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

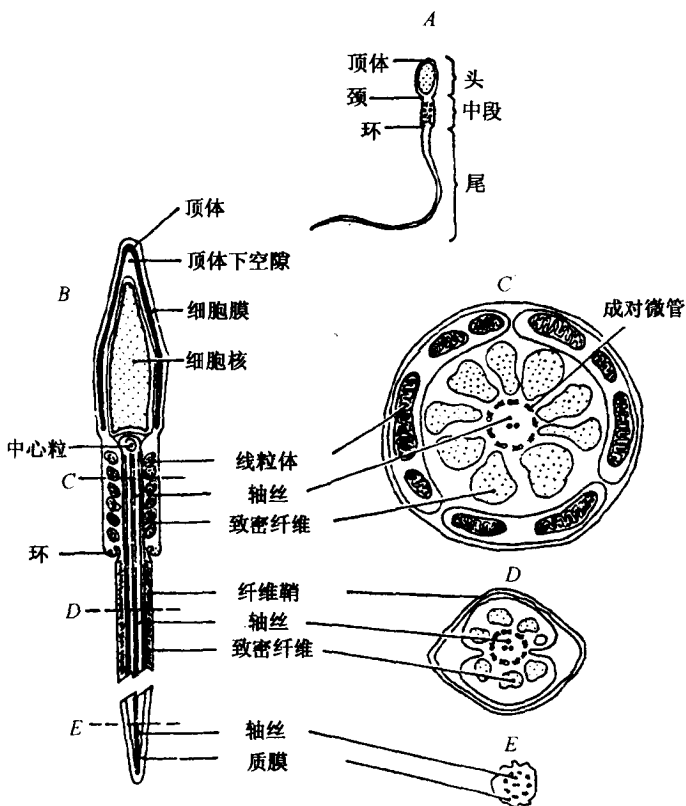


图 1-3

A. 哺乳类精子的模式， B. 示内部结构，
C.D.E. 为中段、主段和末段的模切面

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

鞘由两条柱和两条外致密纤维相接。两条外致密纤维终结后，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。

1.1.1.3 精子发生的基因表达及调节

和任何分化过程一样，精子发生是由特定的基因组来控制。由于某些物种有突变体，那么根据突变体基因所引起的精子缺陷，就能很好地说明精子发生中基因调控的机理。人的精子发生中有一种突变，由这个突变所产生的精子不能运动，当然也是不育的精子。这种综合症状很明显，能和常染色体的隐性突变体，一样遗传。当电镜检查这种基因突变所产生的精子时，发现尾部的轴丝发育不全，组成轴丝的外周二联体微管上缺乏动力蛋白臂。此基因的正常等位基因能编码动力蛋白的合成。这说明动力蛋白在这种运动中的重要性。

在小鼠中，也发现控制精子形态发生的一种基因位点——P位点(P locus)。P位点上具突变体等位基因的纯合子小白鼠精子的电镜检查指出，它们形成不正常的头部，所以其正常精子头部的形成必须依靠野生型等位基因(wild type allele)的表达。

当精子形成出现染色质浓缩时，密集的染色质缺乏转录活性，因而对精子形成时所必需的转录合成活动必须在精子形成开始之前完成。对一些动物进行精子细胞染色质丧失转录活性的研究指出，在染色体上转录RNA是在精原细胞和初级精母细胞中完成的。不同动物RNA合成能力丧失的确切时间是不同的。如果蝇在初级精母细胞时期，RNA合成就会终止。而小鼠的转录活性可持续到两次减数分裂以后一个很短的时期。遗传学的证据表明，在小鼠精子发生减数分裂前和单倍体细胞期都出现基因的转录活性。如果小鼠是一个由突变基因影响精子形成和功能发育所形成的杂合体，其基因转录活动在减数分裂之前就已完成，则

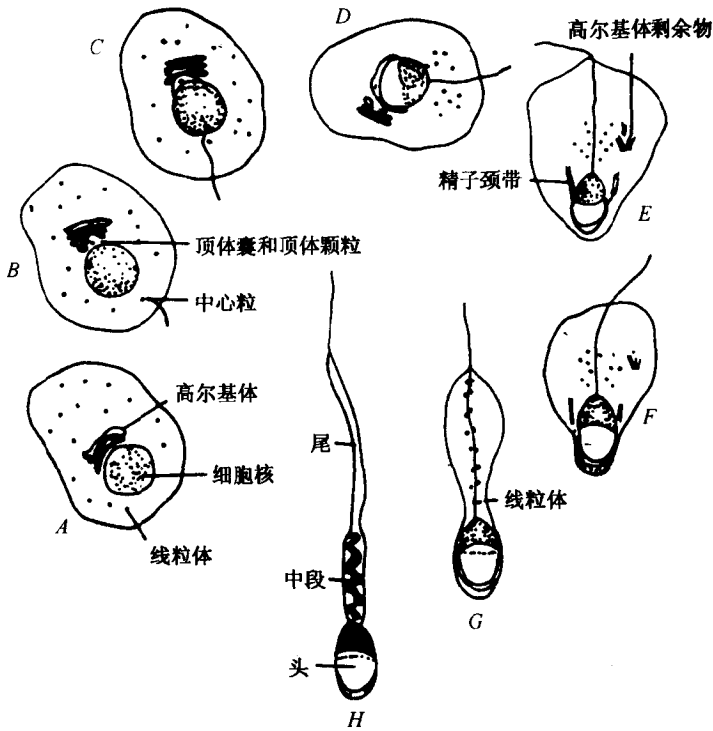


图 1-4 从精子细胞转化为精子的各期

A—C. 高尔基体变化期；D、E. 顶体帽形成期；

F、G 顶体期；H. 成熟期。

(自 Saunders, 1982, 仿 Clermont 和 Leblond, 1955)

会产生单一类型的配子。因为转录时，其突变基因和其相对的野生型等位基因都可呈现出转录活性。事实上，绝大多数影响精子发生的基因位点，当其杂合时，都可产生一种单一类型的精子，但也有例外，如“七位点”上的等位基因能在减数分裂后的单倍体细胞中显现出转录活性。分子生物学和放射自显影术表明：rRNA 和 tRNA 的合成均能在精子细胞中测出。但上述合成活动在精子形成中细胞核开始浓缩伸长时则完全停止。在 RNA 停止

合成以后，精子形成所必需的物质则依靠贮存于精子细胞中的 mRNA 继续转译特异性蛋白质来完成。在精子发生早期产生的稳定 RNA 和精子发生时用于转译和贮备的 RNA 均可延缓基因的最终表达，延缓到贮备转录的 mRNA 进行转译时为止。此种转录和转译相隔较长时间的追踪技术，在研究真鳟（trout）的鱼精蛋白的基因表达上，取得较好效果。真鳟的精子发生是有季节性，当每次生殖周期开始时，能同时产生大量的生殖细胞。它们能同步进行精子发生中各个时期的发育。如果用外源激素——垂体抽提物进行诱发，便可获得大批已知发育时期的生殖细胞，这种技术，已能根据生殖细胞的不同发育时期，分离出同期发育的大量生殖细胞。真鳟精子发生中最清楚的事件是由鱼精蛋白替代组蛋白。鱼精蛋白是在精子细胞的细胞质中合成的，然后输送到核中，此时，核中原有的组蛋白已经失去，由鱼精蛋白所替代。指导鱼精蛋白合成的 mRNA 已被分离，且将其作为合成鱼精蛋白 cDNA 的模板。cDNA 又是检测鱼精蛋白 mRNA 的分子探针。用这种实验方法，已能重组鱼精蛋白的 mRNA。以鱼精蛋白 cDNA 与 RNA 进行杂交，发现早在初级精母细胞阶段就能检测出鱼精蛋白 mRNA，这意味着：在初期精母细胞时期，为鱼精蛋白合成编码的基因组便开始出现转录活性，但此时尚无鱼精蛋白的同期合成。在精母细胞的核中，现已发现有三种不同大小的缺少腺苷酸 [poly (A)] 的鱼精蛋白 RNA (即 16S、11S、和 7.5S 三种)。第四种核鱼精蛋白 RNA 与细胞质中的 mRNA 大小相同，为 6~6.5S，且已多腺苷酸化。细胞质中含有多腺苷酸化的 mRNA 可与蛋白质结合而形成 16~18S 的信使 RNP 复合物 (messenger RNP complexes)。在此时期，没有出现鱼精蛋白 mRNA 与多核糖体相联的现象，因此直到精子细胞期，没有发现鱼精蛋白的合成。核鱼精蛋白 RNA 变小被认为是开始转录时的合成产物，在转录后被加工的结果。随着核鱼精蛋白分子连续地变小，此种多腺苷酸化的 RNA 被输送到细胞质内以形成 16~18S 的 RNP 颗粒。这种颗粒聚集在精母细胞中直到精子细胞期。

在精子细胞期，鱼精蛋白 mRNA 始与多核糖体结合，即进行转译，在动物界，绝大多数物种的精子发生时，都利用这种贮备的、长寿命的 mRNA（即鱼精蛋白 mRNA）进行转译活动。总之，在精子发生过程中，虽然转录后水平上控制基因表达的因子尚不清楚，但对真鲢鱼精蛋白合成上进行系统研究的成果，为发现这种因子提供了有效的方法。

1.1.2 卵子的发生

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和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 ①卵黄形成前期（previtellogenesis），此期卵黄尚未沉积；②卵黄形成期（vitellogenesis）卵黄已沉积；③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。在雄性成熟个性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。

1.1.2.1 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。这些激素也刺激滤泡细胞在卵巢内合成类固醇激素。

两栖类卵细胞形成周期性的季节变化，说明了卵生动物体内激素对卵细胞发育的影响。季节性卵子生长是由环境因子刺激所激发，促使下丘脑刺激脑垂体分泌促性腺激素。促性腺激素由血液循环进入卵巢再引起滤泡细胞合成雌性激素。雌性激素随血液循环到肝脏，促使肝脏合成卵黄蛋白质。然后卵黄蛋白质由血液转送到卵巢。促性腺激素促使卵母细胞摄取卵黄蛋白质。卵黄蛋白质掺入合成卵黄小体后，被称为卵黄小板（*yolk platelets*）。当卵细胞发育完成时，促性腺激素也促进成熟分裂和排卵。成熟分裂和排卵同时也由另一种类固醇激素调节。这类激素称为孕酮（*progesterone*）。它是在促性腺激素影响下由滤泡细胞合成。

卵细胞发育的调节机制在哺乳类中最复杂，因成熟卵子是周期性发育和排卵。哺乳类卵子和它周围的滤泡细胞一起发育，形成功能单位，称为滤泡（*follicle*）。哺乳类有两种促性腺激素共

同协助调节卵细胞发育即促卵泡激素（FSH）和促黄体激素（LH），它们促使滤泡生长，卵巢排卵和刺激滤泡细胞产生雌性激素（estrogen）。

月经期是性周期的开始。此时，从脑垂体产生两类促性腺激素。FSH 量显著升高，它促进卵母细胞生长和发育，FSH 和 LH 共同促使滤泡细胞释放雌性激素，雌性激素量增加，由此促使滤泡生长。进入血液的雌性激素促使下丘脑“指挥”脑垂体减少 FSH 的分泌量并增高 LH 的分泌量。大约在性周期的中期 LH 量增高就激发排卵。在此时，虽然 FSH 量也增进，但 FSH 增高的意义不很明确。卵子排出后，余留下的滤泡就转变成黄体（corpus luteum）。黄体是内分泌腺体，分泌孕酮和小量雌性激素。由于类固醇激素的反馈作用于脑，下丘脑“指挥”脑垂体抑制分泌 FSH 和 LH。

假如卵子不受精，在排卵后 8~10 天内黄体就退化了，子宫膜就脱落，引起月经充血。若黄体退化，使血液中的类固醇激素量下降，这样就解除了脑垂体的抑制作用，垂体重新分泌促性腺激素，新的性周期再次重复。

假如卵子受精，继续产生 LH，在黄体发展时期，分泌更高量的类固醇激素。黄体继续产生大量类固醇直到第四个月为止，类固醇量才开始减少。妊娠的后半时期，胎盘产生大量类固醇激素。

1.1.2.2 卵细胞发育过程中，卵母细胞和辅助细胞间的相互作用

和雄性生殖细胞发育相类似，在卵巢内，卵母细胞和非生殖的辅助细胞（accessory cell）紧密联系。辅助细胞很重要，它能产生类固醇激素，运输重要的细胞质组分进入卵母细胞。辅助细胞分成两类；滤泡细胞（follicle cell）和营养细胞（nurse cell）。

滤泡细胞排列在卵母细胞周期形成的层被称为滤泡上皮（follicular epithelium）。滤泡细胞和营养细胞之间的主要差异是

前者从体细胞分化而来，而后者来源于生殖细胞，并有细胞质间桥和卵母细胞保持联系。

在哺乳类中，滤泡上皮围绕在卵细胞外周增生形成多层细胞的滤泡称为生长滤泡，成熟滤泡的滤泡上皮称为颗粒细胞层（granulosa cells）。滤泡成熟时，在颗粒细胞层内出现腔隙称为滤泡腔（antrum），腔内充满液体。卵巢雌性激素来源于成熟的滤泡细胞。假如滤泡的发育没有达到成熟，就会退化或萎缩。一旦滤泡成熟，卵子排出，它就转变成黄体。黄体是排卵后合成雌性激素和孕酮的内分泌腺体。假如卵子受精，在妊娠期开始的数月内，黄体继续合成雌性激素和孕酮。

用电镜观察，在透明带区从卵母细胞表面突出无数短的微绒毛而从滤泡细胞伸出长的细胞质突起和卵母细胞表面相接触。在细胞质突起和卵母细胞膜之间的接触点可看到桥粒和缝隙连接。缝隙连接促进了卵母细胞和滤泡细胞之间的联系，可能是运输营养物质的机构，这些物质对卵母细胞生长和分化是必需的能量来源。缝隙连接对传递调节卵母细胞成熟的因子也起作用。当卵细胞发育到后期时，在微绒毛和细胞质突起的间隙内充满了细胞外物质，细胞外物质可能由卵母细胞和滤泡细胞共同产生。排卵前细胞质突起和微绒毛通常从滤泡细胞和卵母细胞之间的间隙内退缩，空的间隙就充满细胞外物质，排卵后，在卵的周围形成透明带（zona pellucida）。紧靠卵细胞的一层滤泡细胞呈柱状，排列成放射状，称为放射冠（corona radiata）。

1.1.2.3 卵子的结构

卵细胞具有典型的细胞器官，在受精过程中担负着特殊的功能，并为胚胎发育提供了能源；在卵母细胞发育时形成一些特殊结构，而这些结构在体细胞内是没有的。卵子形态最显著的是细胞器官和细胞质内含物分布的空间结构是有规律的。

卵内物质空间结构排列具有极性（polarity）。卵内组分沿着卵的主轴分布不均匀，形成动物极和植物极。例如蛙或鱼的卵

子，卵细胞核分布在动物极，在此进行减数分裂，极体在动物极端形成。卵黄积聚在动物极相反的一端即植物极，它为胚胎发育提供营养来源。在卵子的植物半球卵黄丰富而细胞质量少，而动物半球含有细胞核，细胞质丰富而卵黄较少。

1. 卵黄

动物卵子内的卵黄量在种间有很大不同，根据卵黄量和分布的位置可将卵子分成几类。卵子卵黄少而均匀分布称为少黄卵 (oligolecithal) 或均黄卵。这些卵子在无脊椎动物中较多，如海胆和低等脊椎动物 (文昌鱼和被囊类动物)。在少黄卵或均黄卵内，从极体形成的部位可辨别卵子的极性。在另一些动物种内，由于卵黄集中在植物半球，使动物半球和植物半球之间有明显不同的结构。如爬行类、硬骨鱼类、卵类和一些软体动物，包括头足纲和腹足纲动物，它们的卵含大量卵黄，细胞质仅在卵黄外周形成一薄层。在动物极，细胞质层增厚形成细胞质帽 (cytoplasmic cap)，其内含有细胞核。这些卵子称为端黄卵 (telolecithal)。两栖类卵子，卵黄集中在植物半球而细胞质分布在动物半球，卵子类型属中黄卵 (mesolecithal)；但有的学者认为两栖类卵子属于端黄卵类型。

节肢动物，特别是昆虫卵子，卵黄分布在中央而外周围有一薄层细胞质。在细胞核周围有细胞质呈岛状，昆虫卵称为中央黄卵 (centrolecithal)。中央黄卵的动植物极的关系是不明显的。昆虫卵的形状反映了卵子的极性。在果蝇中，卵的一端略圆，圆端是胚胎的后端；而相反的一端是前端。昆虫卵有前后端极。昆虫胚胎有背、腹面之分，胚胎的腹面是凸面，而胚胎背面是凹面。

哺乳类卵子的卵黄量变化很大。原始哺乳类卵子有大量卵黄，而有胎盘类的哺乳类动物，卵黄量极少。

2. 卵细胞质的结构和形态特征

卵细胞质分布在两个固定区域。质膜下的细胞质称为皮层 (cortex)，皮层细胞质的物理特性和其余的胞质不同，它是高度粘滞、半硬的凝胶状，内含有皮层颗粒和色素颗粒。大部分卵细

胞质——内质(endoplasm) 是液体状态，内含线粒体和生殖质。卵子离心后可显示皮层和内质之间的差异。离心后内质的组分可被移动，但皮层的组分仍保留在原有的位置。

a. 皮层颗粒和色素颗粒

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外周区域——卵周隙。

皮层颗粒在卵母细胞的内质内形成，开始它们广泛分布在内质内。当卵母细胞接近成熟时，它们迁移到皮层。在有些有机体内，已对皮层颗粒的起源进行了研究。皮层颗粒由粗面内质网和高尔基氏复合体联合作用而产生，所以，它们产生的方式和卵黄的合成极为相似。合成皮层颗粒的前身物很明显是起源于粗面内质网上的核糖体；然后，前身物被输送到内质网内再到高尔基氏体。在高尔基氏体内聚集形成固定的皮层颗粒。

在海胆(*Arbacia*) 中，高尔基氏囊内含有与皮层颗粒相类似的致密物质，致密物质被挤出形成由膜状包围的小囊。这些皮层颗粒的前身物直径增长，小囊状物互相融合而成固定的形态。在金色仓鼠卵母细胞内，以类似的方式形成皮层颗粒。在小囊状物内，含有类似皮层颗粒的物质，小囊状物从高尔基氏复合体内挤出而彼此融合。这些融合的小囊状物再和起源于粗面内质网的囊状物联合形成成熟的皮层颗粒。

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。在植物半球没有色素颗粒，所以是白色的。在黑色和白色区域之间是中间区称为边缘区(*marginal zone*)，受精后皮层仍存在，在发育时起重要作用。

b. 线粒体

卵子发育早期含少量线粒体，随着卵子发育、线粒体逐渐增加。成熟的卵子就含有大量的线粒体。例如爪蛙卵子的线粒体量比体细胞大 10^5 倍。在受精后胚胎使用这些线粒体直到胚胎发育进入原肠胚期，再产生新的线粒体。