

犬首鮠卵子发生过程及成熟卵膜 形态结构观察

李培伦^{①②} 刘伟^{①*} 王继隆^①

① 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所 哈尔滨 150070; ② 上海海洋大学水产与生命学院
上海 201306

摘要: 通过组织切片和扫描电镜技术对犬首鮠(*Siberian gudgeon*) 卵子发生过程及成熟卵膜表面结构进行观察。结果显示, 犬首鮠卵子发生过程可以分为 I ~ VI 时相, 第 I 时相卵母细胞为卵原细胞发育阶段; 第 II 时相卵母细胞外层出现滤泡细胞; 皮质液泡和卵黄颗粒分别发生在第 III、IV 时相; 第 V 时相卵母细胞为成熟的卵子, 含丰富的卵黄和少量皮质液泡; 第 VI 时相卵母细胞退化, 进而被卵巢吸收。犬首鮠成熟卵表面卵膜孔呈漏斗状, 卵孔区域类型属于降旋混合系统, 其成熟卵膜表层具有特殊的柱状体结构, 高度为 18.3 ~ 30.6 μm , 平均分布密度为 0.15 个/ μm^2 , 分析可能为该物种或生态类型的卵膜结构特征, 推测对产沉黏性卵鱼类受精卵孵化、胚胎发育起重要作用。

关键词: 犬首鮠; 卵母细胞; 卵膜孔; 柱状体

中图分类号: Q492 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2014)05-707-09

The Histological Studies on the Oogenesis and the Morphological Structure of the Mature Egg Envelope in Siberian Gudgeon *Gobio cynocephalus*

LI Pei-Lun^{①②} LIU Wei^{①*} WANG Ji-Long^①

① *Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Harbin 150070, China*; ② *College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306*

Abstract: Using conventional histological method and scanning electron microscopy, the developing process of oocytes and the morphological structure of mature eggs of *Siberian gudgeon* were observed. The results showed that *S. gudgeon* egg development process was divided into six phases. During the process of oogenesis, the diameter of the oocytes increased from 25.5 μm to 1 080.5 μm . In phase I the oocytes were primarily composed of undifferentiated oogonia, and in phase II the oocytes were surrounded by a layer of follicular cells. Phase III and IV oocytes differentiated significantly, with accumulated vitelline vacuoles from plasmalemma to karyolemma and yolk from karyolemma to plasmalemma. Phase V oocytes reached maturation, with rich yolk and less vitelline vacuoles in the cytoplasm, and the phase VI oocytes, if not released, underwent degradation, with damaged membranes and yolk reabsorption. The micropyle shaped like a funnel, the outer edge diameter of

基金项目 农业部财政专项物种资源保护项目(No. 2010-2014), 哈尔滨市科技局优秀学科带头人项目(No. 2010RFXYN047), 公益性行业(农业)科研专项(No. 201303056-5);

* 通讯作者, E-mail: liuwei_1020@aliyun.com;

第一作者介绍 李培伦, 男, 硕士研究生; 研究方向: 鱼类繁殖生物学与生物技术应用; E-mail: lpl19890925@163.com。

收稿日期: 2013-12-28, 修回日期: 2014-03-25

the micropylar vestibule was 44.36 – 51.88 μm and the inner edge diameter was 22.77 – 25.15 μm . The type of the micropyle area belonged to down spin hybrid system. The special structure named cylinder distributed on the mature egg surface, the height of cylinder was 18.3 – 30.6 μm , and the average density was about 0.15/ μm^2 . The diameter of the inner surface pore was $0.35 \pm 0.06 \mu\text{m}$, and its average density was about 0.552/ μm^2 . According to the average density of the cylinder and the inner surface pore, each cylinder roughly matches to 3.68 inner surface pores, and the fishes with the similar ecological type like *S. gudgeon* may have this egg envelope structure characteristics, which may a significant role in the demersal, adhesive fertilized eggs hatching and embryonic development.

Key words: *Siberian gudgeon*; Oocytes; Micropyle; Cylinder

硬骨鱼类卵子发生过程和成熟卵膜形态结构存在着物种的特点,许多鱼类研究结果证实卵膜结构可以作为区分鱼类科或属的性状(Lönning 1972, Li et al. 2000)。从微观角度来描述卵子内部营养物质发生及卵膜结构的形成促进了发育生物学、物种分类进化等方面研究。产沉黏性卵的鱼类一般将卵固着在水体底部的砂砾或水生植物及其他物体上,如红鳍东方鲀(*Fugu rubripes*) (张筱兰等 1999)、黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*) (尹洪滨等 2007)、怀头鲶(*Silurus soldatovi*) (刘伟等 2005)等。江河湖泊或流动水体的底部环境及沉积物较复杂,砂砾上产卵的鱼类,一般其受精卵孵化过程对卵膜的黏性和坚韧性要求高,可以认为产沉黏性卵这一生态类型是长期生活在水体底层鱼类适应外界环境条件的一种生殖进化策略。因此,系统地了解鱼类卵子发生及卵膜形态结构特征,有利于获得鱼类生殖和物种特异性等方面的生物学信息,对于丰富鱼类繁殖生物学及早期生活史基础资料具有重要的意义。

犬首鮡(*Gobio cynocephalus*)隶属于鲤形目(Cypriniformes)鲤科(Cyprinidae)鮡亚科(Gobioninae)鮡属,为底栖小型鱼类,其分布范围为黑龙江水系、辽河水系,喜栖于江河湖库等有流水的底层水环境中(解玉浩 2007)。有关犬首鮡种质资源、鮡亚科鱼类进化及动物地理学等方面研究已受到关注(祁得林等 2009, 霍堂斌等 2012)。犬首鮡雌鱼 2~3 龄性成熟,繁殖季节为 5~7 月,产沉黏性卵,受精卵粘附在水体底部的砂砾上发育。该种鱼以底

栖无脊椎动物为食,在小型鱼类中占有一定种群数量优势,是底层鱼类葛氏鲈塘鳢(*Perccottus glenii*)、鲇(*S. asotus*)等凶猛肉食鱼类的天然饵料。犬首鮡作为自然水域生态系统中物种多样性和食物链的组成部分,对维持水体鱼类群落结构和渔业资源稳定起到重要作用。迄今有关其繁殖基础生物学的研究还未见报道,我们对犬首鮡卵子发生过程及成熟卵膜外部形态进行了系统的描述,以期丰富其繁殖生物学内容,为资源保护利用和鱼类分类进化提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料 犬首鮡样本采自松花江支流汤旺河下游,活体解剖,雌鱼性腺(分别截取前、中、后三部分)在 Bouin's 液中固定 24 h 后,保存于 70% 酒精中。成熟鱼卵用磷酸缓冲液配制的 2.5% 的戊二醛(pH 6.8)固定液立即固定。固定时,先用少量固定液浸泡样品稍许,弃掉废液,再将样品置于其 20 倍体积的固定液中固定,于 4℃ 冰箱中冷藏保存。

1.2 组织学观察 雌鱼性腺组织样本处理:从 80% 的酒精开始,梯度酒精脱水,二甲苯透明,常规石蜡包埋与切片,切片厚度 6 μm ,苏木精-伊红(H. E)染色,中性树胶封片。Carl Zeiss 显微镜观察, Motic Images plus 2.0 系统拍照。

成熟鱼卵电镜观察样本处理:先用 pH 6.8 磷酸缓冲液冲洗样品两次,再用乙醇按常规系列梯度脱水,体积比为 1:1 的无水乙醇与叔丁

醇体、纯叔丁醇各置换一次, -20°C 冷冻、ES-2030(HITACHI)型冷冻干燥仪干燥, 取干燥样品在光镜下定位后用双面胶固定在样台上, E-1010(HITACHI)型离子溅射镀膜仪镀膜, 最后用 S-3400N 型扫描电子显微镜观察拍照。卵膜内表面样品制作方法为取干燥后的鱼卵在光学显微镜下, 先用刀片切开鱼卵, 再用镊子取下卵膜, 最后将卵膜内表面朝上固定在样台上, 接下来操作方法同上。

2 结 果

2.1 犬首鮠卵子发生过程 犬首鮠卵母细胞发育时相的划分采用苏联学者 Мейен 的分期法(Мейен 1939), 以原生质的生长和营养物质的积累为标准将其卵子发生过程划分为 I ~ VI 时相。

2.1.1 第 I 时相卵母细胞 该时相卵母细胞由卵原细胞构成, 细胞排列紧密, 呈卵圆形, 一般位于生殖上皮及附近的基质中(图版 I: 1)。卵原细胞胞径 $25.5 \sim 30.6 \mu\text{m}$, 核径 $13.8 \sim 17.5 \mu\text{m}$, 细胞质含量少且均匀, 嗜碱性弱, 被染成浅蓝色, 细胞核(nucleus, Nu)比较大, 约占细胞体积的 $1/2 \sim 2/3$ 。

2.1.2 第 II 时相卵母细胞 该时相卵母细胞由早期初级卵母细胞构成, 细胞形态不规则, 呈卵圆形、椭圆形及多角形。细胞体积不断增大, 此时胞径为 $41.9 \sim 160.5 \mu\text{m}$, 核径为 $30.5 \sim 86.0 \mu\text{m}$, 胞质所占比重有所增加, 细胞核呈圆形, 核仁(nucleolus, N)清晰可见, 分布比较均匀(图版 I:1)。此时卵母细胞外层包围着一层滤泡细胞(follicle cells, Fc), 该层滤泡细胞排列疏松, 呈长梭型(图版 I:2), 同时滤泡细胞层的出现也是卵母细胞进入第 II 时相的标志(温茹淑等 2012)。

2.1.3 第 III 时相卵母细胞 该时相卵母细胞由处于大生长期早期的初级卵母细胞构成, 根据皮质液泡(含碳水化合物, 又称卵黄泡、液泡, cortical vacuole, Cv)出现的位置, 可以将这一时相卵母细胞划分为早、中、晚三个时期。第 III 时相早期卵母细胞呈圆形、多角椭圆形,

胞径 $142.3 \sim 290.9 \mu\text{m}$, 核径 $78.2 \sim 115.9 \mu\text{m}$ 。最明显的特征是细胞质内靠近质膜边缘出现 1 ~ 2 层皮质液泡(图版 I:3)。细胞质膜与滤泡细胞层之间出现放射带(zona radiate, Zr), 放射带被伊红染成淡红色(图版 I:4)。中期卵母细胞体积不断增大, 细胞之间相互挤压变形, 呈多角形, 卵母细胞胞径为 $265.0 \sim 499.2 \mu\text{m}$, 核径 $90.5 \sim 139.4 \mu\text{m}$, 核仁增多, 分布于核周边缘。此时皮质液泡向细胞核一侧扩展到 6 ~ 7 层, 大小不均一但排列紧密(图版 I:5)。放射带的厚度为 $2.6 \sim 4.5 \mu\text{m}$, 放射带与外层滤泡细胞层之间出现薄薄一层柱状体(暂称柱状体, cylinder, C)(图版 I:6)。晚期卵母细胞胞径为 $439.5 \sim 547.6 \mu\text{m}$, 核径 $73.9 \sim 145.9 \mu\text{m}$, 此时皮质液泡已经充满整个卵母细胞(图版 I:7), 放射带厚度达到 $5.8 \sim 9.5 \mu\text{m}$, 柱状体高度为 $2.0 \sim 5.4 \mu\text{m}$ 。滤泡细胞分化为两层, 外层为扁平的长梭形细胞, 排列疏松, 内层排列稍紧密, 呈圆形或立方形(图版 I:8)。

2.1.4 第 IV 时相卵母细胞 该时相卵母细胞由处于大生长期后期的初级卵母细胞构成, 依据卵黄颗粒(yolk granules, Yg)的积累量, 可以把该时相划分为三个时期。早期: 卵母细胞呈不规则的多角形, 细胞体积不断增大, 胞径 $524.7 \sim 646.3 \mu\text{m}$, 核径 $107.3 \sim 150.2 \mu\text{m}$, 在靠近细胞核的皮质液泡之间出现小的卵黄颗粒, 卵黄颗粒数量不断增多, 并向质膜处扩展(图版 I:9)。此时放射带与柱状体高度不断增加, 分别为 $7.5 \sim 11.3 \mu\text{m}$ 、 $4.2 \sim 13.4 \mu\text{m}$ 。中期: 卵母细胞胞径 $610.3 \sim 720.5 \mu\text{m}$, 核径 $75.9 \sim 100.6 \mu\text{m}$, 卵黄颗粒不断积累, 并且相互积聚成板块状(图版 I:10)。在这一时期柱状体的高度超过了放射带厚度, 其中柱状体高度为 $10.8 \sim 17.5 \mu\text{m}$, 放射带厚度为 $10.9 \sim 12.6 \mu\text{m}$ (图版 I:11)。晚期: 卵母细胞体积继续增大, 呈不规则的圆形, 胞径 $661.6 \sim 855.1 \mu\text{m}$, 核径 $88.5 \sim 120.7 \mu\text{m}$ 。卵母细胞内卵黄颗粒体积增大, 相互聚集呈大颗粒或块状, 充满卵母细胞, 随之皮质液泡逐渐减少,

被挤压至细胞质膜边缘(图版 I:12)。放射带与柱状体也不断增厚,分别为 11.3 ~ 13.9 μm 、14.4 ~ 22.6 μm 。此时卵母细胞外层结构由外向内依次为双层滤泡细胞、柱状体、放射带(图版 I:13)。

2.1.5 第 V 时相卵母细胞 该时相卵母细胞由成熟待排的卵子构成,卵母细胞体积增至最大,呈圆形,胞径 819.8 ~ 1080.5 μm 。此时核膜溶解,核仁消失,放射带与柱状体高度达到最大值,分别为 11.2 ~ 15.2 μm 和 18.3 ~ 30.6 μm (图版 I:14)。若外界环境条件适合,成熟卵母细胞则脱去外周滤泡细胞排至体外。

2.1.6 第 VI 时相卵母细胞 该时相卵母细胞由退化的卵母细胞构成。其放射带增厚,变得疏松并出现空隙,卵膜模糊不清,卵黄逐渐减少,直至整个卵母细胞逐渐被周围细胞完全吸收(图版 I:15)。

2.2 犬首鲟成熟卵膜形态结构 成熟卵(mature eggs, Me)动物极表面只有一个卵膜孔(micropyle, Mp)结构,呈漏斗状(图版 II:1),前庭上口缘直径为 44.36 ~ 51.88 μm ,下口为 22.77 ~ 25.15 μm ,其底部中央为精孔管,精孔管底部在未受精情况下处于闭合状态(图版 II:2)。卵膜表层形成特殊的柱状体结构,分布均匀且密集,顶端呈外凸的圆弧,柱状体直径为 $(2.02 \pm 0.24) \mu\text{m}$ ($n = 54$),在卵表面平均分布密度为 0.15 个/ μm^2 。柱状体之间存在空隙,通过可拉伸的丝状物(filament, F)相连(图版 II:3),自然状况下丝状物平均拉伸长度为 $(1.47 \pm 0.32) \mu\text{m}$ ($n = 35$);此外,在每个柱状体顶端均匀地分布着约 50 ~ 60 个含有微小绒毛的微孔(outside surface pore, Osp),电子显微镜下为白色的斑点,平均直径 $(0.134 \pm 0.013) \mu\text{m}$ ($n = 38$);柱体侧面隐约可以观察到排列较规则的凹陷(sunken, S)(图版 II:4)。

通过观察犬首鲟成熟卵膜断面,可以清晰地看到卵膜可分为二层,即内层的放射带和外层的柱状体,放射带断面内部有笔直的孔道(zona radiata pore, Zrp)(图版 II:5),这些孔道是实现卵膜内外交流的渠道。成熟卵膜内表

面比较光滑,在卵膜内表面均匀地分布着许多与放射带孔道相通的微孔(图版 II:6),这些微孔的平均分布密度为 0.552 个/ μm^2 ,微孔口缘直径约 $(0.35 \pm 0.06) \mu\text{m}$ ($n = 25$)。依据卵膜表层柱状体和内表面微孔(internal surface pore, Isp)的分布密度可以推算出,每个柱状体下方约对应 3.68 个内表面微孔。成熟卵的卵膜内外表面微孔、放射带孔道之间是相通的,柱状体的形成可以扩大细胞内表面与外界交流孔道面积。

3 讨论

3.1 犬首鲟卵母细胞发生的特点 犬首鲟卵母细胞发生过程经历了原生质的生长、营养物质的积累及最后的成熟,其在滤泡细胞发生、皮质液泡出现及卵黄积累等方面与一般硬骨鱼类相似,但是在不同的鱼类当中也存在不同之处,显示出了硬骨鱼类卵子存在物种的特点。

3.1.1 营养物质出现的时间和位置 鱼类卵母细胞在成熟过程中会出现 3 种不同类型的营养物质,即皮质液泡、蛋白卵黄颗粒和脂质卵黄滴(油滴)(Mayer et al. 1988),其在不同鱼类卵母细胞发生过程中出现的时间和顺序存在差别。本研究结果表明,犬首鲟皮质液泡最早出现在第 III 时相,首先出现在质膜边缘,随后数量不断增多,最后充满整个核膜外周空间。进入第 IV 时相后,卵黄颗粒先出现在核膜外侧,随后向胞质边缘扩散,皮质液泡逐渐被挤压至质膜处,成熟卵细胞内充满卵黄颗粒,且有少许皮质液泡分布于质膜边缘。犬首鲟卵黄颗粒最早出现的时间和位置与圆斑星鲈(*Verasper variegates*)(徐永江等 2011)、半滑舌鲷(*Cynoglossus semilaevis*)(柳学周等 2009)、东海银鲳(*Stromateoides argenteus*)(龚启祥等 1989)等大多数硬骨鱼类相似,不同的是剑尾鱼(*Xiphophorus helleri*)(温茹淑等 2012)、食蚊鱼(*Gambusia affinis*)(王志坚等 2008)、乌鳢(*Channa argus*)(陈文银等 2003)的卵黄颗粒最早出现在质膜边缘,随后向胞内生长。犬首

鮠卵母细胞成熟过程中只出现蛋白卵黄颗粒和皮质液泡,未发现脂质卵黄滴,推测在其早期胚胎发育过程中,蛋白卵黄颗粒和皮质液泡为其提供营养物质,这一结果与乌鳢(陈文银等 2003)相似。

3.1.2 滤泡细胞发生的特点 滤泡细胞是包围在卵母细胞外周的非生殖细胞,在卵母细胞发育成熟之前,具有分生增殖作用,若卵细胞退化,则能分生出大量的吞噬细胞,具有退化吸收功能(张贤芳等 2006,王志坚等 2008)。对于硬骨鱼类来说,滤泡细胞一般进行双层分化,外层为鞘膜细胞层,内层为颗粒细胞层,如鲇(方展强等 2002)、金钱鱼(*Scatophagus argus*) (崔丹等 2013)、大弹涂鱼(*Boleophthalmus pectinirostris*) (曹伏君等 2010)等。本实验观察在第Ⅱ时相晚期,可以看到卵母细胞外周出现长梭形的滤泡细胞,排列疏松。滤泡细胞经过第Ⅲ、Ⅳ时相的发育,数量不断增多,逐渐分裂增殖为双层,外层滤泡细胞细长、呈梭形、排列疏松,内层排列比较紧密、呈圆形或立方形,内层颗粒细胞的出现可能与第Ⅲ时相中期所观察到的柱状体的发生形成有关。卵母细胞进入第Ⅴ时相后,部分颗粒细胞形态又转变为长梭形,滤泡细胞分裂增殖为双层以及其形态发生的一系列变化可能是其功能发生转变的一种表现。第Ⅵ时相卵母细胞逐渐退化被吸收,也是其周围的滤泡细胞分生出的吞噬细胞所致。

3.2 犬首鮠卵膜结构

3.2.1 卵膜孔结构 卵膜孔是许多鱼类壳膜上主要形态之一,也是在卵母细胞发育过程中形成的。硬骨鱼类卵膜孔四周壳膜的形状彼此差异较大,研究表明(Amanze et al. 1990)这些奇特的结构对精子的云集和引导其进入卵膜孔具有一定作用,有助于受精过程的顺利完成。硬骨鱼类卵膜孔结构归纳为三种类型(吴坤明等 1999):涡旋卷吸系统,指以受精孔孔口为中心,整个凹陷区表面呈现一个有规则的涡旋状结构,如泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*) (吴坤明等 1991);沟脊沉降系统,指卵孔区形

成凹沟,凹沟上具有规则的放射脊,如大银鱼(*Protosalanx hyalocaranius*) (宋慧春等 1999)、金鱼(*Carassius auratus*) (张天荫等 1993)等;降旋混合系统,指卵孔区既没有涡旋纹路,又无放射沟脊,只呈现为一个漏斗状凹陷,如鲂鱼(*Megalobrama terminalis*) (王瑞霞等 1982)。通过扫描电镜观察显示,犬首鮠卵膜孔区域由柱状体顶端排列而成,并没有形成向左或向右的涡旋及沟脊,推测卵膜孔由卵膜向内凹陷而成,属于降旋混合系统。

3.2.2 柱状体 犬首鮠成熟卵整个膜表层形成了柱状体特殊结构,介于滤泡细胞和放射带之间,这一结构尚未在其他硬骨鱼类中有相关报道。硬骨鱼类成熟卵膜表面结构多样性丰富,如赤眼鲮(*Squaliobarbus curriculus*) (孙际佳等 2006)卵膜表面光滑,均匀分布着许多孔小管;暗纹东方鲀(*F. obscurus*) (卢敏德等 1999)卵膜表面形成许多沟和脊,还有许多微孔;牙鲆(*Paralichthys olivaceus*)、大菱鲆(*Scophthalmus maximus*) (张世奎等 2010)卵膜表面光洁,有比较浅的网纹纵横交错;条斑星鲽(*Verasper moseri*) (张世奎等 2010)卵子表面粗糙,有点状和斑块儿状凸起且网纹较深;怀头鲈(刘伟等 2005)成熟卵膜表面为网状纤维薄片组成的覆瓦状结构。从几何学角度来看,一般硬骨鱼类卵膜表层整体为致密的薄皮状平面结构,而犬首鮠成熟卵膜表层呈现出排列规则的独立柱状体组成的立体结构。柱状体间具有空隙,外端部分通过可拉伸的黏性丝状物紧密相连,整体形成具有一定厚度的柱状体卵膜层,类似某些单细胞动物体表可摆动的“有触觉”的鞭毛状构造,分析可能与底层鱼类体外受精或受精卵发育所处环境有关,是进化适应的结果。这种柱状体结构可增加卵膜与外界环境接触距离,使卵膜具有一定弹性、韧性和抗冲击强度,在底层水体环境中可以有效地减少砂砾磨损对受精卵带来的伤害,以及减缓水体流动对受精卵产生的强大冲击力,最大程度地保护受精卵免受外界不良环境的干扰,以保证子代胚胎发育与成活。同时,柱状体顶端形成

了许多微孔, 这些结构又保证了受精卵内外物质、信息交流的进行。

对于柱状体的发生, 光学组织切片显示柱状体雏形最早见于第Ⅲ时相中期, 快速生长于第Ⅳ时相, 发生过程与滤泡细胞的颗粒细胞关系密切, 推测其可能为次级卵膜的一种特化形式, 具体需进行更深层次研究。

参 考 文 献

- Amanze D, Iyengar A. 1990. The micropyle: a sperm guidance system in teleost fertilization. *Development*, 109 (2): 495 - 500.
- Lönning S. 1972. Comparative electron microscopic studies of teleostean eggs with special reference to the chorion. *Sarsia*, 49(1): 41 - 48.
- Li Y H, Wu C C, Yang J S. 2000. Comparative ultrastructural studies of the zona radiata of marine fish eggs in three genera in Perciformes. *Journal of Fish Biology*, 56(3): 615 - 621.
- Mayer I, Shackley S E, Ryland J S. 1988. Aspects of the reproductive biology of the bass, *Dicentrarchus labrax* L. I. an histological and histochemical study of oocyte development. *Journal of Fish Biology*, 33(4): 609 - 622.
- Мейен В А. 1939. К вопросу о гоповом никде измепилл яичНкоВ костистъ I рВ6, изВ. АНСССР Сер 6 II он, 3: 389.
- 曹伏君, 罗杰, 刘楚吾. 2010. 大弹涂鱼性腺发育的组织学观察. *水生生物学报*, 34(2): 418 - 425.
- 陈文银, 张克俭. 2003. 乌鳢卵巢发育的组织学. *水产学报*, 27(2): 183 - 187.
- 崔丹, 刘志伟, 刘南希, 等. 2013. 金钱鱼性腺发育及其组织结构观察. *水产学报*, 37(5): 696 - 704.
- 方展强, 郑文彪, 马广智, 等. 2002. 鲇卵膜形成和卵黄发生的超微结构观察. *华南师范大学学报: 自然科学版*, (2): 25 - 31, 119.
- 龚启祥, 倪海儿, 李伦平, 等. 1989. 东海银鲳卵巢周年变化的组织学观察. *水产学报*, 13(4): 316 - 325.
- 霍堂斌, 姜作发, 马波, 等. 2012. 黑龙江中游底层鱼类群落结构及多样性. *生态学杂志*, 31(10): 2591 - 2598.
- 刘伟, 陈军, 潘伟志, 等. 2005. 怀头鲂成熟卵膜表面扫描电镜观察. *动物学报*, 51(5): 940 - 946.
- 柳学周, 徐永江, 刘乃真, 等. 2009. 半滑舌鳎卵巢发育的组织学和形态数量特征研究. *渔业科学进展*, 30(6): 25 - 35.
- 卢敏德, 葛志亮, 倪建国, 等. 1999. 暗纹东方鲀精、卵超微结构及精子入卵早期电镜观察. *中国水产科学*, 6(2): 5 - 8.
- 祁得林, 杨成. 2009. 黄河鲇 *Cyt b* 基因克隆及其在鲇属中的系统发育. *青海大学学报: 自然科学版*, 27(3): 38 - 42.
- 宋慧春, 吴坤明, 沈其璋, 等. 1999. 大银鱼卵膜孔结构的电镜观察. *动物学报*, 45(1): 8 - 14.
- 孙际佳, 郭云贵, 李桂峰, 等. 2006. 赤眼鲮精子入卵的扫描电镜观察. *中国水产科学*, 13(5): 740 - 744.
- 王瑞霞, 张毓人, 傅仓生, 等. 1982. 鲂鱼受精早期精子入卵的扫描电子显微镜观察. *水产学报*, 6(4): 313 - 320.
- 王志坚, 罗虹, 张耀光. 2008. 食蚊鱼卵子发生的组织学观察. *重庆师范大学学报: 自然科学版*, 25(3): 8 - 12.
- 温茹淑, 曾德莉, 方展强. 2012. 剑尾鱼卵子发生的组织学观察. *动物学杂志*, 47(6): 85 - 91.
- 吴坤明, 沈其璋, 刘根洪. 1991. 泥鳅成熟卵受精孔洞旋状结构的研究. *科学通报*, 36(15): 1175 - 1175.
- 吴坤明, 宋慧春, 沈其璋, 等. 1999. 真骨鱼类卵膜孔精子引导系统的数学模型. *应用科学学报*, 17(1): 83 - 91.
- 解玉浩. 2007. 东北地区淡水鱼类. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 178 - 180.
- 徐永江, 柳学周, 刘君刚, 等. 2011. 圆斑星鲽卵巢发育的组织学和数量形态特征研究. *渔业科学进展*, 32(3): 7 - 15.
- 尹洪滨, 孙中武, 姚道霞, 等. 2007. 黄颡鱼受精早期精子入卵扫描电镜观察. *动物学杂志*, 42(4): 95 - 100.
- 张世奎, 刘海金, 李忠红, 等. 2010. 3种鲢鱼精子和卵子表面形态结构的比较研究. *水产科学*, 29(2): 63 - 68.
- 张天荫, 封树芒, 潘忠宗. 1993. 金鱼精子入卵过程的扫描电镜观察. *动物学研究*, 14(2): 166 - 170.
- 张贤芳, 张耀光, 王志坚. 2006. 硬骨鱼类的卵巢发育和卵子发生研究综述. *海南师范学院学报: 自然科学版*, 19(1): 70 - 74, 78.
- 张筱兰, 郭恩棉, 王昭萍, 等. 1999. 3种海产经济鱼类成熟卵膜形态的比较研究. *海洋科学*, (6): 48 - 51.

图版 I 说明

犬首鮡卵子发生过程

1. 示第 I、II 时相卵母细胞 $\times 100$;
2. 示第 II 时相外层滤泡细胞 $\times 400$;
3. 示第 III 时相早期卵母细胞 $\times 100$;
4. 示第 III 时相早期卵母细胞放射带 $\times 400$;
5. 示第 III 时相中期卵母细胞 $\times 100$;
6. 示第 III 时相中期卵母细胞出现柱状体 $\times 400$;
7. 示第 III 时相晚期卵母细胞 $\times 100$;
8. 示 III 时相晚期卵母细胞外层膜结构 $\times 400$;
9. 示第 IV 时相早期卵母细胞 $\times 100$;
10. 示第 IV 时相中期卵母细胞 $\times 100$;
11. 示第 IV 时相中期卵母细胞卵黄颗粒 $\times 400$;
12. 示第 IV 时相晚期卵母细胞 $\times 100$;
13. 示第 IV 时相晚期卵母细胞外层膜结构 $\times 400$;
14. 示第 V 时相卵母细胞外层膜结构 $\times 400$;
15. 示第 VI 时相卵母细胞 $\times 100$ 。

Explanation of Plate I

The developing process of oocytes in Siberian Gudgeon *Gobio cynocephalus*

1. Showing the oocyte at the phase I and phase II $\times 100$;
2. Showing the follicle cells circumvolution of the oocyte at the phase II $\times 400$;
3. Showing the oocyte at the early phase III $\times 100$;
4. Showing the zona radiate at the early phase III $\times 400$;
5. Showing the oocyte at the middle phase III $\times 100$;
6. Showing the cylinder at the middle phase III $\times 400$;
7. Showing the oocyte at the late phase III $\times 100$;
8. Showing the structure of egg envelope at the late phase III $\times 400$;
9. Showing the oocyte at the early phase IV $\times 100$;
10. Showing the oocyte at the middle phase IV $\times 100$;
11. Showing the yolk granules at the middle phase IV $\times 400$;
12. Showing the oocyte at the late phase IV $\times 100$;
13. Showing the structure of egg envelope at the late phase IV $\times 400$;
14. Showing the structure of egg envelope at the phase V $\times 400$;
15. Showing the oocyte at the phase VI $\times 100$.

图版 II 说明

犬首鮡成熟卵膜形态结构

1. 成熟卵 $\times 90$;
2. 成熟卵的卵膜孔 $\times 3\ 000$;
3. 成熟卵膜表面 $\times 3\ 000$;
4. 成熟卵膜断面 $\times 3\ 000$;
5. 成熟卵膜表面柱状体顶端微孔及丝状物 $\times 10\ 000$;
6. 成熟卵膜内表面微孔 $\times 10\ 000$ 。

Explanation of Plate II

The morphological structure of the mature eggs envelope in Siberian Gudgeon *Gobio cynocephalus*

1. Mature eggs $\times 90$;
2. The micropyle of mature eggs $\times 3\ 000$;
3. The outside surface of mature eggs $\times 3\ 000$;
4. The fracture surface of mature eggs $\times 3\ 000$;
5. The outside surface pore and filament in the cylinder of mature eggs $\times 10\ 000$;
6. Showing the internal surface of mature eggs $\times 10\ 000$.

I. 第 I 时相卵母细胞; II. 第 II 时相卵母细胞; III. 第 III 时相卵母细胞; IV. 第 IV 时相卵母细胞; V. 第 V 时相卵母细胞; VI. 第 VI 时相卵母细胞; Fc. 滤泡细胞; C. 柱状体; Cv. 皮质液泡; Zr. 放射带; N. 核仁; Nu. 细胞核; Yg. 卵黄颗粒; Me. 成熟卵; Mp. 卵膜孔; Zrp. 放射带孔道; F. 丝状物; Osp. 外表面微孔; Isp. 内表面微孔; S. 凹陷

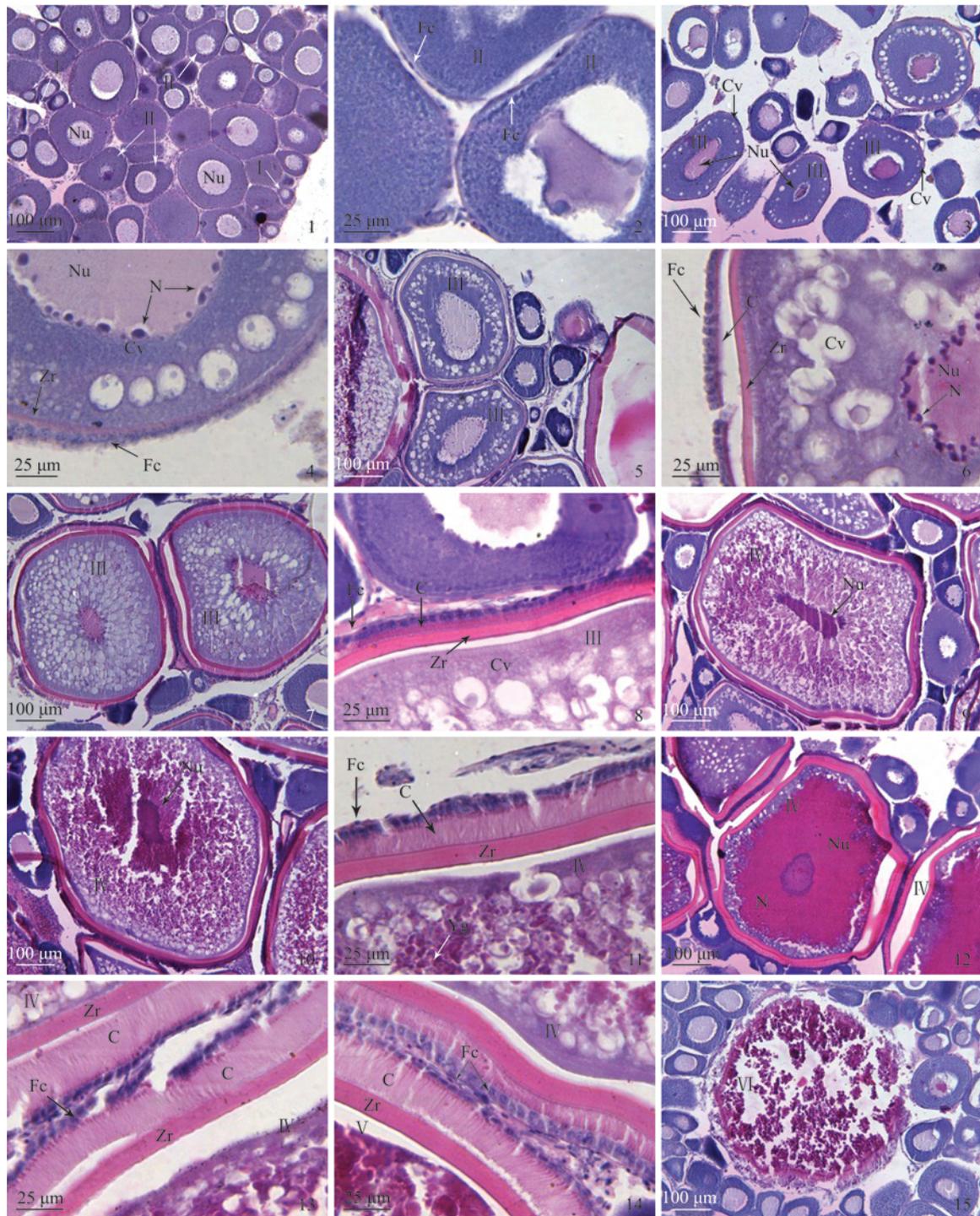
I. The oocyte in phase I; II. The oocyte in phase II; III. The oocyte in phase III; IV. The oocyte in phase IV; V. The oocyte in phase V; VI. The oocyte in phase VI; Fc. Follicle cells; C. Cylinder; Cv. Cortical vacuole; Zr. Zona radiate; N. Nucleolus; Nu. Nucleus; Yg. Yolk granules; Me. Mature eggs; Mp. Micropyle; Zrp. Zona radiata pore; F. Filament; Osp. Outside surface pore; Isp. Internal surface pore; S. Sunken

李培伦等:犬首鮠卵子发生过程及成熟卵膜形态结构观察

图版 I

Li Pei-Lun *et al.*: The Histological Studies on the Oogenesis and the Morphological Structure of the Mature Eggs Envelope in Siberian Gudgeon *Gobio cynocephalus*

Plate I



图版说明见文后

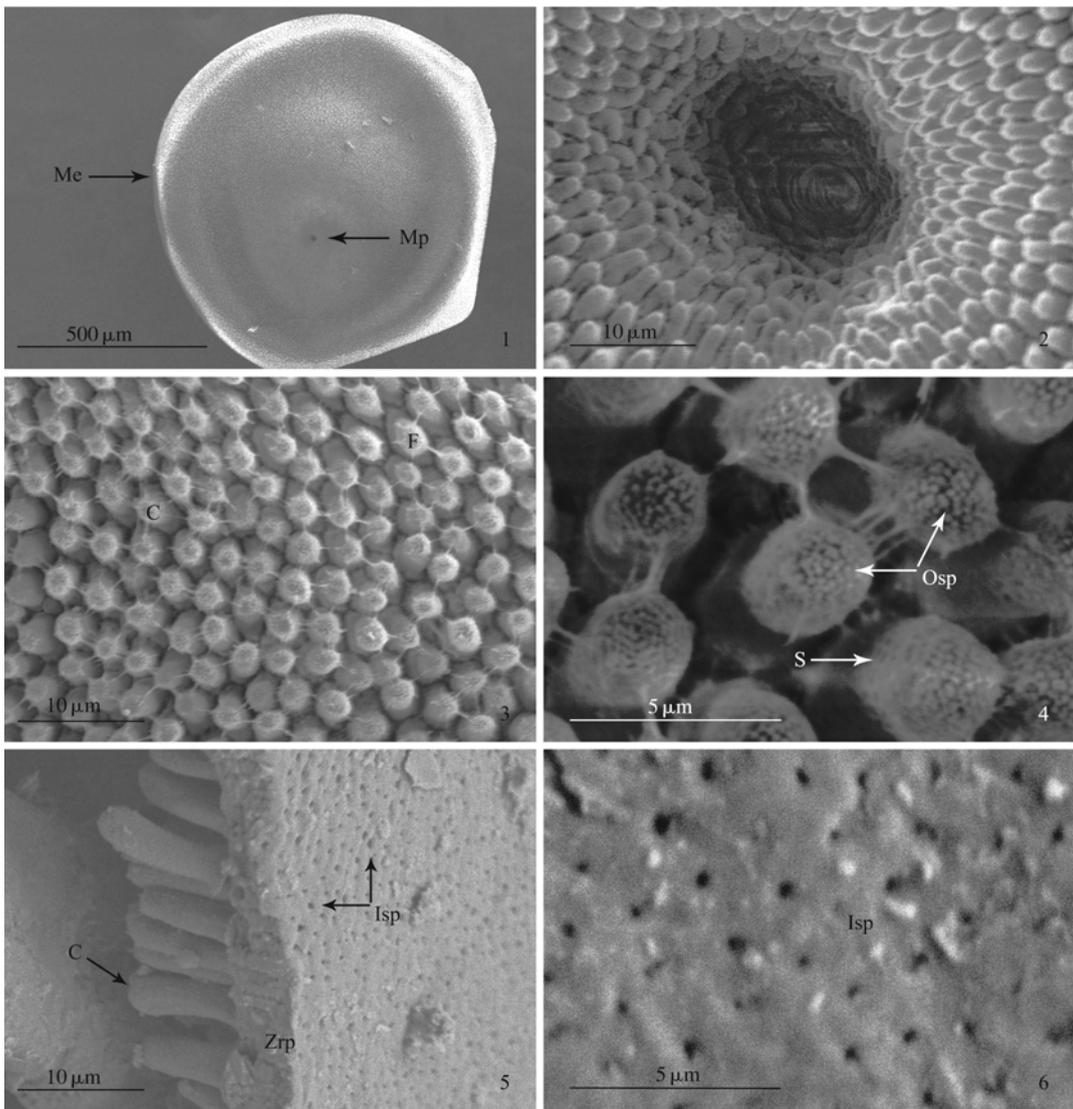
李培伦等:犬首鮡卵子发生过程及成熟卵膜形态结构观察

图版 II

Li Pei-Lun *et al.*: The Histological Studies on the Oogenesis and the Morphological Structure of the Mature Eggs Envelope in Siberian Gudgeon

Gobio cynocephalus

Plate II



图版说明见文后