

怀头鲇胚胎发育过程卵膜形态 结构变化及对孵化影响

刘伟 战培荣* 陈军

中国水产科学研究院黑龙江水产研究所 哈尔滨 150070

摘要: 采用扫描电镜和光学解剖镜,对黑龙江水域怀头鲇(*Silurus soldatovi*)成熟卵膜层次构造和受精卵胚胎发育过程中卵膜形态结构变化进行观察,并比较未脱黏和人工脱黏卵受精卵膜的表面超微结构变化。结果显示,受精卵膜的胶膜表面由一层薄而致密的物质组成,上有微孔构造。未脱黏受精卵膜表面胶膜光滑致密,多孔隙,内有小梁相连,随胚胎发育逐渐膨胀、展开、变薄,破膜期自然脱落。人工脱黏几乎全部脱去鱼卵的胶膜层,从而使卵失去黏性。脱去胶膜层的受精卵膜表面由不规则的颗粒状结构紧密嵌合而成,表面粗糙,胚胎发育过程中颗粒形状变化不大,但颗粒层逐渐变薄而且疏松,直至胚胎破膜而出;胚胎发育后期颗粒层有过早脱落和破洞出现。同时对活体鱼卵进行连续比较观察,讨论了卵膜结构及动态变化与孵化效果的关系。

关键词: 受精卵;胚胎;卵膜;发育;变化

中图分类号: Q492 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2013)02-241-08

The Change of Fertilization Egg Envelope and Its Effect on Embryo Hatching in Northern Sheatfish

LIU Wei ZHAN Pei-Rong* CHEN Jun

Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin 150070, China

Abstract: The membrane morphological change during embryonic development of Northern Sheatfish (*Silurus soldatovi*) in Heilongjiang river was observed by scanning electron microscopy and optical dissecting microscopy. The egg surface structure of the demersal and adhesive eggs before and after artificial debonding was also observed. The results showed that the surface of fertilized egg envelope was composed of a layer of thin and dense material with porous structures. The jelly coat on viscous fertilized egg envelope surface was smooth and dense, with many holes connected by trabecular connection (desmosome). With embryonic development jelly coat gradually expanded, unfolded, thinned and, finally naturally shed at the rupture envelope period. Artificial debonding almost took off all jelly coat and the egg lost its adhesivity. The egg envelope surface without jelly coat was coarse and composed of irregular particles and the chain structure around the particles. The structure showed little change during the embryonic development until the embryo hatching out of the envelope. However, the particles gradually lost and ruptured in late embryonic development. The fertilized egg

基金项目 科技部农业科技基金项目(No. 02EFN216900727),哈尔滨市科技局优秀学科带头人项目“松花江哈尔滨段大顶子山水利工程合拢初期鱼类资源现状调查”(No. 2010RFXYN047)和农业部财政专项渔业种质资源保护项目(No. 2010-2012)

* 通讯作者, E-mail: zhanpr@yahoo.com.cn;

第一作者介绍 刘伟,女,研究员;研究方向:渔业资源保护与鱼类生态生理;E-mail: liuwei_1020@yahoo.com.cn。

收稿日期:2012-09-15,修回日期:2012-12-26

vivisection was also conducted and the relationship between the structure and change of egg envelope and its function was discussed.

Key words: Fertilized egg; Embryonic; Fertilization envelope; Development; Change

怀头鲇 (*Silurus soldatovi*) 自然分布于我国黑龙江和辽河中下游水域。其个体大, 生长速度快, 肉质营养丰富, 目前已成为我国北方池塘新的养殖对象。怀头鲇雌鱼 4~5 龄性成熟, 初产后繁殖周期为 1~2 年。成熟卵呈黄绿色, 为沉黏性卵, 自然繁殖受精卵固着在河流浅滩处的水草上孵化 (刘蝉馨等 1987, 张觉民等 1995), 水温 20℃ 以上孵化时间为 2~3 d。人工繁殖采用鱼巢静水孵化或将受精卵脱黏后流水孵化, 后者孵化效率较高, 但孵出率不稳定, 初孵仔鱼体质较弱, 甚至发生胚胎因过早“破膜”而大批死亡的现象, 且导致“破膜”的原因和破膜过程尚不清楚。了解发育中卵膜本身的结构变化特点, 可以帮助揭示卵膜早破问题的内在原因。对鱼类卵膜在胚胎发育中结构和功能作用的研究, 无论在资源保护, 还是在鱼苗繁育生产中都具有重要意义。

成熟卵膜具有参与受精过程、进行物质和气体交换、保护胚体发育等功能, 在鱼类受精过程和胚胎发育中起着重要生物学作用。依据鱼类卵膜的性质, 选择适当的授精、孵化方式和孵化条件, 是鱼类繁殖生产中需考虑的关键技术参数 (Kudo 1982)。研究发现, 鱼卵表面构造及黏性与其生殖方式密切相关 (Rizzo et al. 2002), 其在生殖进化和发育生物学上的意义已引起很多学者的关注。卵膜的表面结构不仅决定卵的生物特异性和成熟质量, 可能还直接关系到胚胎发育中受精卵内环境的稳定性。了解鱼类卵膜的结构组成和胚胎发育进程中的变化, 可以获得鱼类早期发育生理生态方面的生物学信息, 进一步探讨卵膜生物学结构与功能关系。有关怀头鲇卵膜结构研究已证实, 其成熟卵膜由胶膜 (jelly coat) 和放射带 (zone radiata 或称卵黄膜) 构成, 而在形成受精膜过程中其物质结构发生很大修饰性变化 (尹洪滨等 2000, 刘伟等 2005, Liu et al. 2010)。迄今,

有关怀头鲇卵膜结构与黏性关系及胚胎孵化过程卵膜变化方面研究尚未见报道。

本研究采用扫描电镜和光学解剖镜, 通过对怀头鲇成熟卵膜表面结构及其受精卵发育过程中卵膜变化观察, 描述了脱黏和未脱黏受精卵表面结构的差别, 揭示了胚胎发育过程卵膜形态结构的变化, 探讨了卵膜结构与对胚胎保护功能的关系, 同时对近年出现的由于卵膜早破使怀头鲇孵化率和胚后存活率下降问题进行分析解释。旨在为鱼类早期发育生物学研究积累科学资料, 为鱼类人工繁殖选择适当的授精、孵化方式和孵化条件提供科学依据和实验参考。

1 材料与方法

1.1 亲鱼和受精卵来源 实验亲鱼来源分 2 批。第一批亲鱼均为繁殖季节捕自黑龙江中游抚远江段的野生成熟个体, 用活鱼车运至哈尔滨黑龙江水产研究所松浦试验场。第二批亲鱼来自该试验场池塘经人工驯养一年的野生亲鱼。繁殖时, 将亲鱼雌雄分开, 放入工厂化繁育车间水泥池中暂养。依雌鱼成熟度, 适时采取药物催产, 人工挤压方式采卵, 干法授精。实验用 6 尾雌怀头鲇产卵量按体重计平均为 3 万粒/kg, 共产卵 300 万粒, 随机采集部分成熟卵和受精卵用于实验。

1.2 受精卵孵化 采用脱黏卵流水孵化和未脱黏卵静止孵化 2 种孵化方式同时进行。孵化用水源为地下水, 经曝气增氧, 并经活性炭处理、离子交换树脂净化后进入孵化系统。孵化水温 22~24℃, 溶解氧 8~9 mg/L。

脱黏方法: 将受精卵缓慢倒入盛有不断搅动的 20% 黄泥水 (100 目筛绢滤过) 的容器中, 继续翻动 2~3 min, 滤掉黄泥水, 加清水漂洗即可获得脱黏受精卵。

流水孵化: 将脱黏后受精卵立即装入已给

水的立式锥型孵化罐,根据放卵量调节底部进水量,使卵始终漂浮在水中孵化。第 1 批实验鱼中,有 1 尾雌鱼卵受精后孵化至 20 ~ 30 h 期间相继出现大批破膜现象,胚胎在破膜 5 h 后全部死亡。2 批受精卵平均孵化率为 60%。

静止孵化:将容器中未脱黏受精卵加水搅动,黏附在棕榈皮或尼龙纱网制的鱼巢上,放入水槽或水泥池中,保持水位,采取喷淋式给水调节孵化水体交换量,并用曝气方式增氧,保持充足溶氧量,孵化率达到 85% 以上。

1.3 样品采集、固定、制作方法 随机采集亲鱼排卵中段产出的成熟卵;受精卵取样自受精时刻起,每隔 2 h 在孵化器和鱼巢中随机取样一次。每次取 30 粒,立即固定;另取部分活卵同时做胚胎活体观察。将采集的样品装在塑料瓶或玻璃瓶中,滤掉水分,立即用 pH 7.4 的 2.5% 戊二醛固定液冲洗一次,再用 5 ~ 10 倍于样品体积的固定液浸没样品固定,于 4℃ 中冷藏保存。另取数枚鱼卵,用 1% 胰蛋白酶处理,待表层卵膜溶解同上法固定。

制样时,用 pH 7.4 缓冲液冲洗样品 2 次,经叔丁醇脱水,100% 叔丁醇中低温真空干燥后,将样品固定在样台上,真空碳金仪喷金,用日本 JEOL 型和日立扫描电镜观察。

1.4 受精卵发育观察测定 采集活卵,用光学解剖镜和显微镜成像系统进行胚胎发育活体观察,定时拍照。用电子天平和精密卡尺测量卵粒的重量和大小。

2 结 果

2.1 卵膜生物学特性 实验怀头鲂所产卵粒平均重(3.65 ± 0.52) mg,卵直径平均为(1.24 ± 0.23) mm ($n = 30$)。卵膜柔软,厚度约为卵直径的 1/10 至 1/8。怀头鲂受精卵卵膜可分三层,即表层(胶膜)、中间层(透明带、颗粒层)和内层(放射带),前二者可统称为外层(图版 I:1 ~ 3)。受精卵遇水后卵膜产生很强的黏性,表层和中间层逐渐吸水膨胀,光镜下中间层显现为有边缘结构的透明带,卵膜变硬,有弹性。胚胎发育进入破膜期胚体开始剧烈转动,

卵膜外层再次膨胀,卵径增幅较大,卵膜表层逐渐变薄,但仍然保持球体形状(图版 I:4 ~ 6)。出膜前,卵膜膨胀速度加快,正常胚体要不断用头部撞击厚而致密的内层,并在孵化酶的作用下,使卵膜内层解体,仔鱼破膜而出(图版 I:7)。水温 22 ~ 24℃ 条件下,静止孵化时间为 32 ~ 42 h。脱黏受精卵流水孵化比静止孵化时间约提前 3 ~ 4 h 左右。

2.2 脱黏与未脱黏受精卵卵膜表面结构 成熟卵受精过程中卵膜表面结构会发生修饰变化,卵膜中间层明显增厚。脱黏与未脱黏的受精卵卵膜表面超微结构明显不同。

未脱黏受精卵膜吸水膨胀后,卵膜表面致密光滑(图版 I:8),高倍下胶膜主要由网状纤维构成,多微孔,似覆瓦状(图版 I:9),有浮雕式纹路或脊状突起(图版 I:10 ~ 12)。孵化早期机械外力作用可使胶膜纤维变形,被拉直呈薄片状或长带状覆于卵表面(图版 I:13)。卵膜表面孔洞密集,孔洞大者其直径 0.25 ~ 0.30 μm,小者其直径在 0.05 μm 以下,大的孔隙中有小梁联接,孔隙相隔约 1 μm,小梁将孔隙分隔成小室,有加固作用(图版 I:14 ~ 16)。胶膜遇水后可产生很强黏性,只需小部分粘于丝状等附着物上即可稳固受精卵(图版 II:1)。

而脱黏卵在吸水膨胀后,胶膜层已不见或有少许残留物,卵膜表面变得粗糙,基本由颗粒状结构覆盖(图版 II:2),即卵膜表层呈现出厚度约 5 ~ 8 μm 的颗粒层,在光镜下为透明状(图版 I:6)。

2.3 胚胎发育过程中受精卵卵膜表面变化

未脱黏受精卵卵膜表面致密光滑,在吸水膨胀后逐渐变薄(图版 I:3)。受精后 20 min 卵膜仍具有黏性,受精卵胶膜黏贴在附着物上的部位在整个孵化期间都可保持黏着力(图版 II:1),以完成固着孵化;未附着部位黏性逐渐减弱消失。胶膜具有很强伸缩性,在卵膜吸水膨胀和胚胎发育过程中,随卵径增大胶膜逐渐展开变薄,孔隙逐渐增大、增多,胶膜纤维逐渐被拉直、拉长,但表明始终呈较光滑形态。如在水温 22 ~ 24℃ 孵化 8 h 后受精卵卵膜表面仍较致

密光滑,仅见微孔略有增大,胶膜层完整覆盖在卵表面(图版 I:14~16)。孵化至 22.0~37.5 h,这种结构仍保持完好(图版 II:3~5)。

人工脱黏可在短时间内消除整个卵表面的黏性。受精卵脱黏后卵膜表面形态结构亦发生改变。在光镜下脱黏卵外层显现为已无表层边缘线结构的透明层(图版 I:6)。电镜下,脱黏卵表面呈现出粗糙的颗粒状结构,颗粒大小约为(10 μm × 20 μm) ~ (35 μm × 35 μm),并可见环绕颗粒的宽约 5 μm 索链状结构,二者粘结嵌合构成颗粒层,颗粒形状与分布似乎不规则,结构较疏松,但不同受精卵颗粒层厚度、表面颗粒大小与数量组成相近(图版 II:6~8)。如脱黏卵孵化 4 h 时,卵膜颗粒层表面见有 40 μm × 40 μm 的单元结构,内有一个较大颗粒体(图版 II:6);孵化 12~22 h 时,颗粒层结构无明显变化(图版 II:7,8);孵化 33 h 时颗粒层因颗粒脱落已变薄(图版 II:9);孵化至 37.5 h,卵膜表面露出放射带,此形态结构可保持到正常胚体破膜而出(图版 II:10)。胚胎发育过程卵膜表面变化观察发现,胶膜层与颗粒层连接相对疏松(图版 II:11),而颗粒层与放射带连接较为紧密,可一直持续至破膜期(图版 II:12)。固着孵化或静水孵化中脱黏受精卵颗粒层结构变化基本无个体间差异。在第一批实验亲鱼的胚胎“破膜”后大批死亡样品中,脱黏受精卵孵化后期至出膜前期卵膜颗粒层局部有较早脱落和破裂现象,露出颗粒层与放射带连接部分或已至放射带(图版 II:13~15)。

3 讨论

卵膜为非细胞结构物质,在卵母细胞近成熟时由滤泡细胞分泌形成,受遗传基因调控,其结构和物质带有种的特异性。一般认为,沉性和黏性卵卵膜一般有二层,即放射带(卵黄膜)和胶膜(壳膜),而飘浮性卵只有一层放射带。卵膜表面形态结构既有种的分类特性,又关系种类的生态生理特征。Li 等(2000)对 4 种海水鱼卵膜放射带微孔的研究发现,微孔大小与分布密度可作为区分种类依据。Rizzo 等

(2002)对 29 种热带鱼类卵膜表面结构观察发现,鱼卵动物极表面的胶膜层与其黏性有一定关系,卵表面构造及黏性与其生殖方式和系统发生之间密切相关。黏性卵一般有一层较厚的胶膜覆盖于放射带表面,在很多种类的放射带外层发现了羰基化和巯基化的黏性物质;无黏性卵则具有一层较薄的胶膜或无胶膜(Breining et al. 2000)。鲑类卵膜表面多具有微孔结构的胶膜,且多为黏性卵或微黏性卵(魏刚等 1995,张耀光等 1995,方展强等 2002,刘伟等 2005,Liu et al. 2010)。本实验观察到,怀头鲈受精卵卵膜有三层,胶膜层薄而致密有弹性,颗粒层较厚但结构不规则较疏松,放射带结构规则、致密而坚固。胶膜层与颗粒层连接相对疏松,而颗粒层与放射带连接较为紧密。胶膜下颗粒状物可能是卵巢滤泡细胞分泌的颗粒物,或是卵在受精或遇水后卵膜经大幅度分子修饰的产物,也可能是受精卵膜在脱黏后发生物质构象变化所致(黄树庆等 1997)。卵膜的主要功能之一是保护鱼卵并维持鱼卵发育孵化的适宜环境。大多数定居型种类鱼卵遇水则呈一定的黏性,这是它们的生殖策略。受精早期卵膜变化后的最终结构,反映了卵的物种属性和对外部环境条件的适应性。

本实验发现,在胚胎发育孵化过程中胶膜和颗粒层结构变化较大,而放射带结构变化不大,微绒毛孔道的孔径也基本保持原始大小。静水孵化中随孵化进程和胚胎发育生长胶膜逐渐变薄而展开,孔隙渐大,或被拉直呈条带状结构,说明胶膜具有弹性和伸缩性。同时颗粒层逐渐变薄而疏松,最终在胚体头部不断顶撞及孵化酶作用下,卵膜各层同时破裂,或至露出放射带后破膜而出。胚胎发育至破膜期前后是胚胎孵化过程中的关键环节,如果不能适时破膜,出现提早破膜或迟破情况,胚胎的发育成活就会受到影响。如首批怀头鲈亲鱼受精卵脱黏后孵化时出现了卵膜早破(孵化约 22 h)的非正常破膜现象,因胚胎尚未发育完全不能继续生存而致大批死亡。该样品观察表明,非正常破膜多为胚胎卵膜颗粒层出现多处破损所致。分

析认为,怀头鲇受精卵脱黏即脱去了胶膜,使受精卵失去了一层重要的天然屏障,仅依靠颗粒层替代胶膜作为卵膜的外层,在流水孵化中水流冲击或受精卵相互摩擦使颗粒层逐渐发生脱落破损,致使内层的放射带过早与外界环境直接接触,破坏了胚胎发育的内环境。若暴露时间过长,就会使放射带这个保护胚胎发育的最后一道防线出现变形、破裂,使胚胎不能正常发育,或过早出膜或死于膜内,可见胶膜对卵的发育成活起相当重要作用。从受精卵孵化率和鱼苗成活率看,静水孵化明显高于脱黏后流水孵化。因此,建议模拟自然水域产卵孵化环境,在怀头鲇苗种生产中,采用不脱黏的受精卵静水或微流水孵化方式,将受精卵附着在人工鱼巢上置于水池中孵化,尽可能降低水流或外力对卵膜的摩擦冲击。此外,卵膜保护胚胎发育的能力及抗外力强度可能与其物质组成亦相关,同种不同个体之间卵的质量亦或存在一定差异,故还应关注亲鱼在性腺发育和成熟过程中的特殊营养需要,保证卵的成熟质量。

生态环境对鱼类发育成熟及其受精卵孵化亦会产生直接影响。卵膜多孔结构是卵与外界联系的通道,具有选择通透性,以保证胚胎发育的适宜内环境,认识卵膜结构在养殖苗种生产和资源保护中至关重要。虽然很多种类的生殖系统都能适应多变的外界环境。但对于体外受精鱼类,卵膜本身形态结构发育缺陷或后天破损极易导致受精卵在胚胎阶段发生夭折。鱼类在自然环境中成熟繁殖,由于环境的突变或有毒有害因子的存在,也可致卵膜发生化学结构上的改变,使鱼卵不能正常发育,进而引起鱼类种群数量的波动,甚至成为致危因素。因此,生

态环境对鱼类胚胎发育及生存的影响还有待深入研究。

参 考 文 献

- Breining T, Britz R. 2000. Egg surface structure of three clingfish species, using scanning electron microscopy. *Journal of Fish Biology*, 56(5):1129-1137.
- Kudo S. 1982. Ultrastructure and ultracytochemistry of fertilization envelope formation in the carp egg. *Development, Growth and Differentiation*, 24(4):327-339.
- 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.
- Liu W, Zhang X M, Zhan P R. 2010. Ultrastructure of egg envelope in the Sheatfish (*Silurus soldatovi*). Chengdu, China: International Conference on Bioinformatics and Biomedical Engineering.
- Rizzo E, Sato Y, Barreto B P, et al. 2002. Adhesiveness and surface patterns of eggs in neotropical freshwater teleosts. *Journal of Fish Biology*, 61(3):615-632.
- 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.
- 黄树庆. 1997. 黄海太平洋鲱受精前后卵膜的动态变化. *青岛海洋大学学报*, 27(29):197-202.
- 刘蝉馨,秦克静. 1987. *辽宁动物志:鱼类*. 沈阳:辽宁科学技术出版社,203.
- 刘伟,陈军,潘伟志,等. 2005. 怀头鲇成熟卵膜表面扫描电镜观察. *动物学报*, 51(5):940-946.
- 魏刚,戴大临,陈怀辉. 1995. 鲇卵子发生中卵膜的形成. *水生生物学报*, 19(4):377-378.
- 尹洪滨,孙中武,潘伟志. 2000. 索氏六须鲶受精早期精子入卵的扫描电镜观察. *中国水产科学*, 7(2):1-4.
- 张觉民,李怀明,董崇智,等. 1995. *黑龙江鱼类志*. 哈尔滨:黑龙江科学技术出版社,196-198.
- 张耀光,谢小军. 1995. 南方鲶卵巢滤泡细胞和卵膜生成的组织学研究. *动物学研究*, 16(2):166-172.

图版 I 说明

1. 成熟卵; 2. 成熟卵, 箭头示卵膜; 3. 脱黏受精卵, 受精膜(箭头示胶膜、放射带); 4. 不同时期受精卵; 5. 同期卵, 示胶膜黏性; 6. 胚胎, 箭头示表层胶膜脱落; 7. 破膜期卵膜; 8. 受精后未脱黏卵, 示卵膜表面; 9. 未脱黏卵受精后 4 h, 示胶膜; 10. 未脱黏卵受精后 4 h, 示胶膜; 11. 未脱黏卵受精后 4 h, 示胶膜纹饰; 12. 未脱黏卵受精后 4 h, 箭头示微孔和脊; 13. 未脱黏卵受精后 4 h, 箭头示胶膜展开时带状结构; 14. 未脱黏卵受精后 8 h, 示胶膜; 15. 未脱黏卵受精后 8 h, 箭头示覆瓦状结构; 16. 未脱黏卵受精后 8 h, 箭头示胶膜微孔内小梁结构。

Explanation of Plate I

1. Mature eggs; 2. Mature eggs, the arrow indicates egg envelope; 3. Fertilized envelope (The arrow indicates jelly coat and zone radiata) on fertilized egg in adhesiveness; 4. Fertilized eggs at different periods; 5. The viscosity of egg envelope; 6. Embryo, the arrow indicates the thinner surface of egg; 7. The rupture of egg envelope; 8. Surface patterns of fertilized egg envelope in adhesiveness; 9. Jelly coat of fertilized egg envelope in adhesiveness at 4 hours; 10. Jelly coat of fertilized egg envelope in adhesiveness at 4 hours; 11. Jelly coat ornamentation of fertilized egg in adhesiveness at 4 hours; 12. Fertilized egg in adhesiveness at 4 hours, the arrow indicates pore-canals and ridges; 13. Surface patterns of expanded jelly coat of fertilized egg in adhesiveness at 4 hours, the arrow indicates band structure of jelly coat; 14. Jelly coat of fertilized egg in adhesiveness at 8 hours; 15. Surface patterns of fertilized egg in adhesiveness at 8 hours, the arrow indicates imbricate structure; 16. Surface patterns of jelly coat pore-canals of fertilized egg in adhesiveness at 8 hours, the arrow indicates trabecular structure of jelly coat pore-canals

图版 II 说明

1. 未脱黏卵受精后 22 h, 示卵膜表面; 2. 脱黏卵受精后 4h, 示卵膜表面; 3. 未脱黏卵受精后 22 h, 示伸展变薄的胶膜; 4. 未脱黏卵受精后 33 h, 示伸展变薄的胶膜; 5. 未脱黏卵受精后 37.5 h, 示胶膜微孔; 6. 脱黏卵受精后 4h, 箭头示卵膜表面结构; 7. 脱黏卵受精后 12h, 示卵膜表面颗粒状结构; 8. 脱黏卵受精后 22 h, 示颗粒状结构; 9. 脱黏卵受精后 33 h, 箭头示卵膜颗粒层; 10. 脱黏卵受精后 37.5 h, 箭头示露出的放射带; 11. 受精后 37.5 h, 箭头示破裂的放射带; 12. 脱黏卵膜纵面观, 箭头示颗粒层和放射带; 13. 脱黏卵受精后 8 h, 箭头示颗粒层出现破口, b 为 a 局部放大; 14. 脱黏卵受精后 16 h, 箭头示破口处的放射带, b 为 a 局部放大; 15. 脱黏卵受精后 20 h, 箭头示逐层破损的颗粒层。

Explanation of Plate II

1. Surface patterns of fertilized egg envelope in adhesiveness at 22 hours; 2. Surface patterns of fertilized egg envelope in anadhesiveness at 4 hours; 3. Stretched thinning surface patterns of fertilized egg envelope in adhesiveness at 22 hours; 4. Stretched thinning surface patterns of fertilized egg envelope in adhesiveness at 33 hours; 5. Jelly coat and pore-canals of fertilized egg in adhesiveness at 22 hours; 6. Surface structure of fertilized egg envelope in anadhesiveness at 4 hours, the arrow indicates surface structure of fertilized egg envelope; 7. Granules structure on egg surface in anadhesiveness at 12 hours; 8. Granules structure on egg surface in anadhesiveness at 22 hours; 9. Egg surface in anadhesiveness at 33 hours, the arrow indicates granules coat; 10. Egg surface in anadhesiveness at 37.5 hours, the arrow indicates appearing zone radiata; 11. Egg surface in anadhesiveness at 37.5 hours, the arrow indicates broken zone radiata; 12. Radiata pores and granules coat on egg envelope in anadhesiveness from vertical view, the arrow indicates granules coat and zone radiata; 13. Crevasse appearance of granules coat on egg surface in anadhesiveness at 8 hours, the arrow indicates burst place of granules coat; 14. Radiata pores of crevasse on egg surface in anadhesiveness at 16 hours, the arrow indicates zone radiata at burst place; 15. Egg surface in anadhesiveness at 20 hours, the arrow indicates granules coat by a case-by-layer damage.

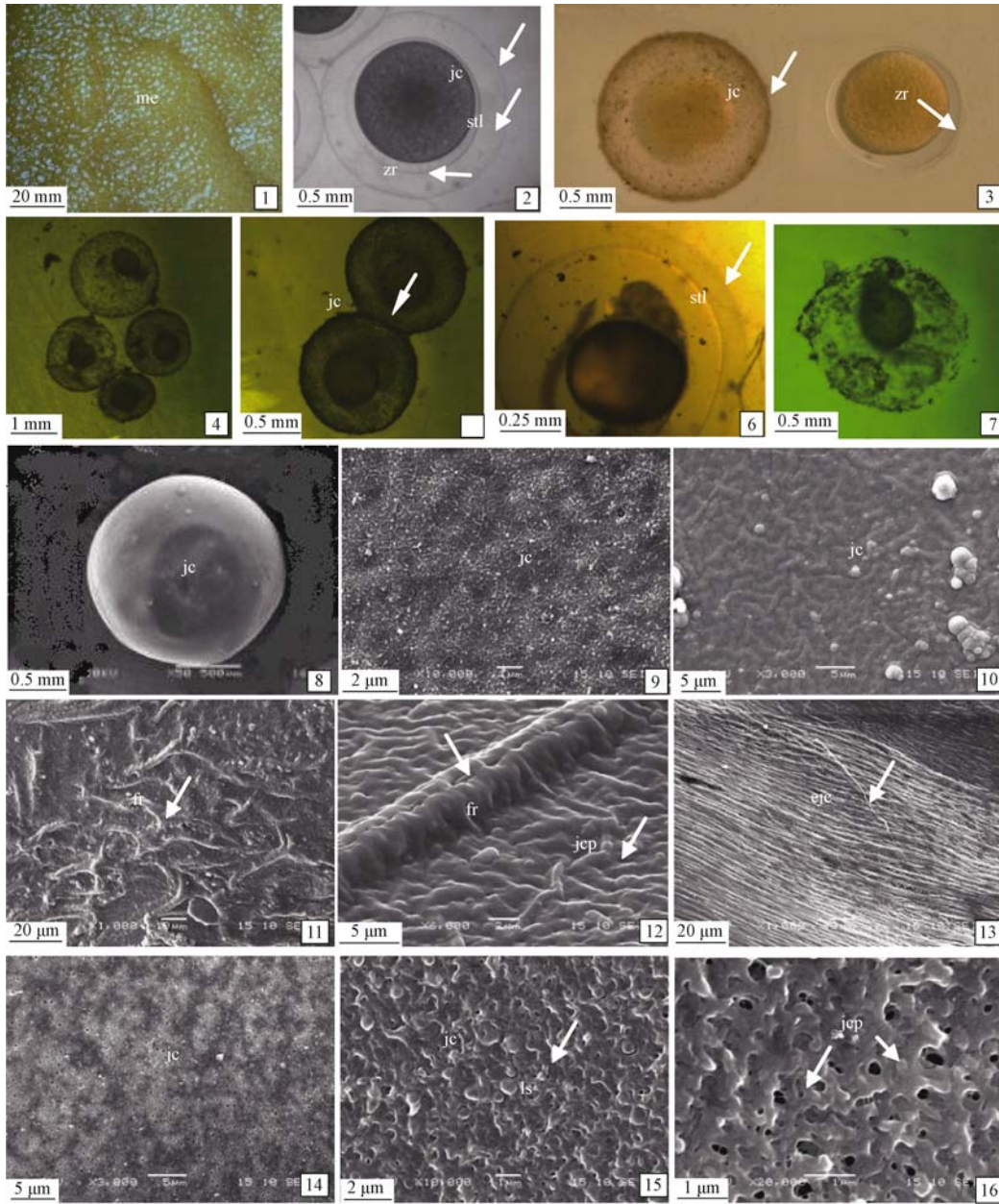
me. 成熟卵; fe. 受精卵; gc. 颗粒层; egc. 展开的颗粒层; tl. 透明层; stl. 海绵状透明层; jc. 胶膜; ejc. 展开的胶膜; jcp. 胶膜微孔; zr. 放射带; zris. 放射带内表面; ls. 覆瓦状结构; fr. 褶脊。

me. Mature egg; fe. Fertilized egg; gc. Granules coat; egc. Expanding granules coat; tl. Transparent layer; stl. Spongy transparent layer; jc. Jelly coat; ejc. Expanding jelly coat; jcp. Jelly coat pore-canals; zr. zone radiata; zris. Interna surface of zone radiata; ls. Imbricate structure; fr. Fold ruga.

刘 伟等:怀头鲈胚胎发育过程卵膜形态结构变化及对孵化影响
LIU Weiet al.:The Change of Fertilization Egg Envelope and Its Effect on Embryo
Hatching in Northern Sheatfish

图版 I

Plate I



图版说明见文后

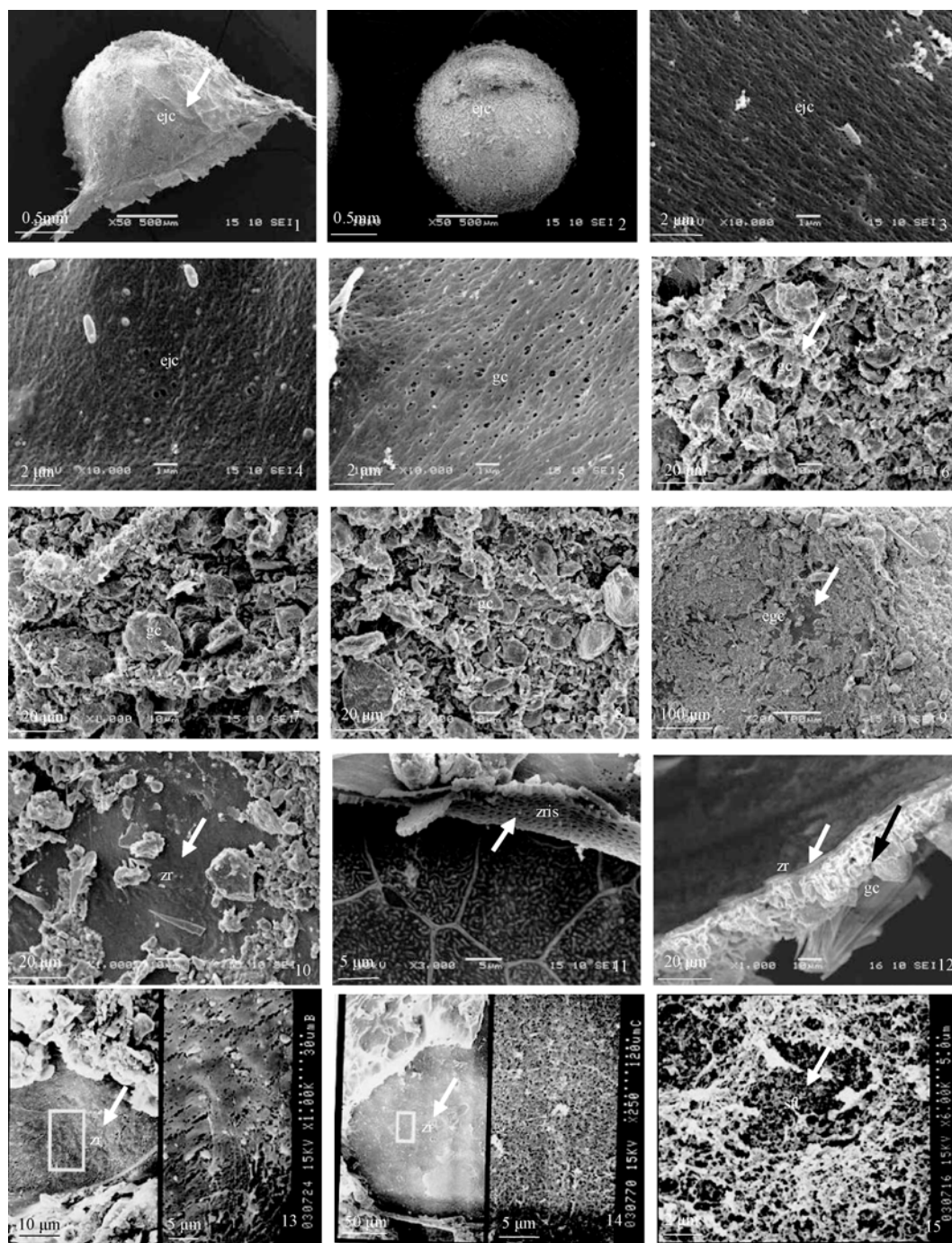
刘 伟等:怀头鲈胚胎发育过程卵膜形态结构变化及对孵化影响

图版 II

LIU Weiet al.:The Change of Fertilization Egg Envelope and Its Effecton Embryo

Plate II

Hatching in Northern Sheatfish



图版说明见文后