

多刺裸腹蚤孤雌蚤的卵子发生

曾 皓¹, 赵云龙¹, 张明凤², 王 群¹, 安传光¹, 段晓伟¹

(1. 华东师范大学 生命科学学院, 上海 200062; 2. 福建师范大学 生物工程学院, 福建 福州 350007)

摘要:采用光镜和透射电镜技术观察多刺裸腹蚤(*Moina macrocopa*)孤雌蚤卵子的发生过程。根据卵母细胞细胞核的形态、卵黄的合成、积累情况及核物质的形态变化等观察结果,将卵子发生分为3个时期:卵原细胞期、卵母细胞期和成熟卵母细胞期。卵原细胞核大,胞质层薄,有少量线粒体分布,核物质浓缩为一团;卵母细胞发育的早期和中期细胞体积增大,胞质层增厚,线粒体迅速增多,细胞核变圆,核物质分散成多块;后期卵母细胞胞质中开始出现大量卵黄颗粒和少量脂滴,细胞核边缘波状化,线粒体空泡化,其中卵黄合成初期,核物质重新聚集在细胞核中央,在卵黄合成中期又分散开来;成熟卵母细胞胞质中充满卵黄颗粒,呈强嗜酸性,细胞核的形态呈不规则状,核物质分散。多刺裸腹蚤生殖腺的外部形态随着生殖周期的变化而不同。在孤雌蚤的整个生活史中生殖腺内卵子的发育经历了“同步-不同步-局部同步”的发育模式。发现1龄幼蚤生殖腺中不存在卵原细胞,成熟龄的生殖腺有多个发育时期的生殖细胞并存。同时在亚显微水平上发现卵黄主要由线粒体演变而来,也通过吞饮作用吸收成熟的卵黄颗粒,内源与外源性共同作用形成卵黄。[中国水产科学, 2006, 13(4): 547-554]

关键词:多刺裸腹蚤;孤雌蚤;卵子发生

中图分类号:Q959.223 **文献标识码:**A **文章编号:**1005-8737-(2006)04-0547-08

多刺裸腹蚤(*Moina macrocopa*)隶属甲壳纲(Crustacea)、鳃足亚纲(Branchiopoda)、枝角亚目(Cladocera)、裸腹蚤科(Moinidae)、裸腹蚤属(*Moina*),是中国常见的淡水浮游甲壳动物。枝角类不仅营养成分丰富、易于大量人工采集培养,是鱼类及虾蟹幼体理想的天然活体饵料^[1-2],而且其生殖方式特殊,具有孤雌生殖和两性生殖2种生殖方式,一直受到国内外学者的关注。如生态因子的波动对多刺裸腹蚤雌体发生的影响^[3],不同盐度对多刺裸腹蚤内禀增长率的影响^[4],不同培养条件下多刺裸腹蚤的生殖和种群增长参数^[5]等。有关不同生殖方式下枝角类卵子发生的研究报道较少,仅见隆线蚤[*Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *carinata*]孤雌蚤生殖系统的组织学^[6],隆线蚤卵黄的超微结构^[7],若干种枝角类卵黄表面亚显微结构的比较研究^[8],多刺裸腹蚤冬卵的发生及其生态学方面的研究^[9]等,至于多刺裸腹蚤孤雌蚤卵子发生的研究尚未见报道。因此,笔者在研究多刺裸腹蚤孤雌蚤生殖腺组织学的基础上,对其卵子发生的超微结构进行了

较为详细地研究,以期进一步了解多刺裸腹蚤生殖腺的发育规律,为该蚤的大规模人工培养提供理论依据,也为甲壳动物发育生物学的研究积累基础资料。

1 材料与方法

1.1 材料

多刺裸腹蚤于2004年8-9月购自上海市大渡河路花鸟市场,经种类鉴定后,在室温条件下(20-25℃)培养。培养液为煮沸的河水加酵母液,酵母液的浓度约为 2.5×10^{-6} /mL。

1.2 方法

取即将产幼蚤的健康母蚤置于新鲜的酵母培养液中。待幼蚤产出后在解剖镜下鉴定是否有雄体出现,以保证所有实验用蚤均处于孤雌生殖世代。将刚出生的雌蚤分离培养,以后每隔12小时取数只雌蚤,一部分以Bouin's液固定,直至蚤体非臃大即将产卵。固定好的蚤体经系列酒精脱水,常规石蜡包埋、切片,HE染色,日产Olympus BH-2光学显

收稿日期:2005-12-19; 修订日期:2006-02-27。

基金项目:高等学校博士点基金(20010269102)。

作者简介:曾 皓(1981-),女,硕士,从事水生动物发育生物学的研究。E-mail:sergao@163.com

通讯作者:赵云龙,男,教授。Tel:021-62232153; E-mail:ylzhao@bio.ecnu.edu.cn

显微镜观察、拍照。另外,以同样的方法培养多刺裸腹蚤,取第一、第二幼龄雌蚤及即将排卵的孤雌蚤进行透射电镜制样,用2.5%戊二醛和1%锇酸双重固定,梯度乙醇、丙酮脱水,Epon 812包埋,瑞典LKB2088超薄切片机切片,醋酸铀和柠檬酸铅双重染色,J-100CX透射电镜观察、拍照。计算核质比的公式: $NP(\text{核质比}) = V_n(\text{核的体积})/V_c(\text{细胞的体积})$, $V = 0.523\omega^2 L$ (ω 为最大宽度, L 为最大长度)。

2 结果

2.1 多刺裸腹蚤雌性生殖系统的结构

多刺裸腹蚤的雌性生殖系统由1对卵巢、1对输卵管和1对雌性生殖孔组成。卵巢呈长条形,起始于心脏中下部,位于躯干部,肠管的左右两侧,结构对称,并由结缔组织以及肌束将其与肠管联结起来。卵巢由卵巢壁和内部各发育时期的生殖细胞构成。卵巢壁很薄,为一层结缔组织层,有较强的伸缩性,可以随着卵巢内卵子的发育而增大、变薄,排卵后又收缩。沿着躯干从头端到尾端,卵子个体逐渐变小,发育成熟的卵子位于远离输卵管的一端,生殖细胞的生发区则位于靠近输卵管的一端。输卵管是连接卵巢与孵育囊之间一短小、退化的管道,管壁纤薄,且伸缩性不强,其末端的开孔即雌性生殖孔,排卵时清晰可见。发育成熟的卵子经输卵管排入孵育囊,在孵育囊内进行胚胎发育至幼蚤离开母体。

2.2 不同龄期卵巢的结构及卵子的发生时期

对不同龄期多刺裸腹蚤孤雌蚤的卵巢进行组织学研究,发现在不同的发育时期,卵巢的形态结构、卵子的发生时期和分布特点均不同。

幼蚤自孵育囊孵出后进入第一幼龄期,此期体长约0.520 mm,体宽约0.243 mm。光镜下观察活体难见其生殖系统。组织学观察显示,卵巢呈细长条状,卵子排成一列,发育时期一致,横切面显示有1~3个发育一致的前期卵母细胞,未发现卵原细胞。幼蚤离开母体孵育囊后12~24 h,蚤体蜕皮进入第二幼龄期,此期体长约0.624 mm,体宽约0.291 mm。光镜下生殖腺略有膨大,但仍不十分明显。此期卵巢长条形,体积变大,横切面可见2~5个卵母细胞,数量较第一幼龄期多,多为中期的卵母细胞,部分进入卵黄合成初期。幼蚤出生2 d后,经历2次蜕皮进入第一成龄期,此期体长约0.709 mm,体宽约0.366 mm。光镜下可见膨大的卵巢,生殖孔和输

卵管则难以观察到。组织学显示,此期卵巢内可同时存在3个时期的卵母细胞;卵巢前部主要为卵黄合成中后期的卵母细胞;卵巢中下部多为卵黄合成早期卵母细胞,其内侧边缘还有一列早期或中期的卵母细胞;卵巢后部为卵子的生发区,此区集中大量的卵原细胞(图版I-8)。

2.3 成熟卵子发生过程的显微和超微结构变化

根据卵母细胞的大小形态、核物质的形态分布、核质以及卵黄发生的积累状况,多刺裸腹蚤孤雌蚤的卵子发生可分为卵原细胞期、卵母细胞期和成熟卵母细胞期。

2.3.1 卵原细胞期 卵原细胞位于卵巢的生发区内,数量多、个体小,细胞呈球形或椭圆形,长4.0~8.5 μm ,宽2.0~7.0 μm (图版I-1)。细胞质层较薄,嗜碱性,内有数个线粒体,分布在近细胞膜和核膜附近(图版II-1)。在细胞中央有一卵圆形的细胞核,核物质浓缩成团,集中在细胞核的中央,但仍有少数分散在核质中;电镜观察到中央区核物质电子密度较浅,边缘区核物质电子密度稍高;显微测定核长2.0~7.0 μm ,宽1.5~5.5 μm ,NP约为0.359。

根据卵母细胞发生过程的形态变化,可将卵母细胞的发生分为早期、中期和后期。

(1)卵母细胞早期:卵原细胞经过有丝分裂数量增多、个体增大,细胞呈椭圆形,长9.0~14.0 μm ,宽6.5~10.0 μm (图版I-2)。细胞质层开始加厚,染色均匀,嗜碱性,内有少数椭圆形具嵴的线粒体,未观察到内质网、高尔基体等细胞器,也无卵黄颗粒形成(图版II-2)。细胞核呈椭圆形,显微观察核物质仍呈浓缩状位于核中央,染色较深,但电镜观察发现已呈现分裂状,此时核物质电子密度仍然较高。显微测定核长6.0~10.0 μm ,宽6.0~17.0 μm ,NP约为0.324。

(2)卵母细胞中期:为卵黄合成的准备期。此期细胞增大、拉长,细胞间相互拥挤,呈长椭圆形或多角形,长16.0~40.0 μm ,宽10.0~27.0 μm (图版I-3)。细胞质层增厚,具较强的嗜碱性,近细胞膜内缘的细胞质颗粒较均匀细密;线粒体增大增多,内嵴清晰,主要分布在核膜附近。细胞核位于细胞中央,个体增大,核物质增多且开始分散,存在多个圆球形的核仁。细胞核变圆,细胞核边缘比较光滑。核膜内侧有成团的絮状物质,电子密度比其他块状核内物质低。核物质分裂成许多大小不一的团块(图版

Ⅱ-3)。显微测定核长 11.5~22.0 μm , 宽 6.0~17.0 μm , NP 约为 0.225。

(3) 卵母细胞后期: 根据卵黄合成的情况又分为 2 个时期。

卵黄合成初期: 细胞长椭圆形或多角形, 长 50.0~87.5 μm , 宽 30.0~50.0 μm (图版 I-4)。细胞质层继续增厚, 胞质不均匀, 开始出现少数细小的卵黄颗粒, 微呈嗜酸性; 细胞质中线粒体数量迅速增加, 有球形、椭圆形或长形。一部分线粒体的内膜尚残留少量的内嵴, 其空泡处已沉淀了少量电子密度高的物质; 大多数线粒体的嵴已自溶消失, 空泡化显著; 还有个别线粒体中开始聚集电子密度较高的物质, 开始形成早期的卵黄颗粒 (图版 II-4)。细胞核椭圆形, 核膜指状突出, 核物质又重新聚集成较大的块状, 集中在胞核中央, 核物质密度减小, 核仁分散为多个大小不一的圆球状。显微测定核长 25.0~35.0 μm , 宽 17.5~32.5 μm , NP 约为 0.167。

卵黄合成中期: 细胞形状不规则, 长 75.0~90.0 μm , 宽 40.0~65.0 μm (图版 I-5)。细胞质内增加了很多细小的卵黄颗粒, 嗜酸性增强; 胞质内线粒体空泡化, 球形、椭圆形或长形, 卵黄颗粒多分布在空泡化的线粒体内 (图版 II-5)。细胞核一侧稍有凹陷, 核膜呈波浪状, 核物质裂成小块分散在细胞核中, 电子密度相对较低。显微测定核长 32.5~45.0 μm , 宽 22.5~40.0 μm , NP 约为 0.163。

2.3.2 成熟期卵母细胞 即卵黄合成末期。细胞很不规则, 呈变形虫状, 长 90.0~125.0 μm , 宽 75.0~87.5 μm (图版 I-6)。细胞质层明显增厚, 内充满较大的卵黄颗粒, 强嗜酸性。卵黄颗粒球形, 大小不一, 不断聚集, 卵黄蛋白渗入卵黄体合成卵黄小体, 最终形成椭圆形的卵黄小板。卵黄小板的中央有 1 或 2 小块电子密度高的区域称为卵黄核 (图版 II-6)。成熟期有些“卵子”在卵巢内会自然分解体, 将卵黄颗粒分解为很多小圆球。在多次生殖后蚤体的卵巢中, 这种脂质小球数量较多, 大小一致 (图版 I-7)。细胞核边缘波浪弯曲, 由椭圆形变成弯月形, 核物质再度浓缩位于核中央, 多个核仁愈合 1 个较大的圆球形核仁。显微测定核长 34.5~70 μm , 宽 27.5~42.5 μm , NP 约为 0.108。

幼蚤出生后第 3 天, 蚤体经过第三次蜕皮进入第二成龄, 此期蚤体已经性成熟, 生殖腺发育至最大, 即将产卵, 可清楚观察到卵巢内单个成熟的卵子。排卵后, 卵巢收缩呈细长条状, 卵巢中后部多为

早、中期的卵母细胞, 末端为卵原细胞。随着卵子的发育, 成熟卵子逐渐向卵巢前部移动。另外, 卵巢横切显示, 在卵巢壁内侧, 有 2 个细胞核较大的细胞—保卫细胞, 将卵母细胞包围在内部 (图版 II-7)。这种细胞细胞核大, 核染色质颗粒状, 集中分布在核膜内侧, 部分颗粒状, 分散在细胞核中。其细胞质内存在粗面内质网和高尔基体 (图版 II-8)。

3 讨论

3.1 卵子发生的分期

对含有大量卵黄的卵子而言, 其卵子发生过程主要根据卵黄的累积情况分为卵黄形成前期、卵黄形成期和卵黄形成后期^[10]。在甲壳动物中, 多数高等甲壳动物如中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*)^[11-13]、罗氏沼虾 (*Macrobrachium rosenbergii*)^[14]、日本沼虾 (*Macrobrachium nipponense*)^[15] 等均多黄卵, 其卵子发生过程主要根据卵黄的合成情况来划分。而枝角类作为一类低等甲壳动物, 其卵子卵黄含量相对较少, 以卵黄为主要依据来划分发育时期, 难以体现各个发育时期的特点。枝角类夏卵 (即孤雌生殖卵) 的发育从卵原细胞开始。卵原细胞长大以后, 在卵巢内排列成群, 每群 4 个, 其中第 3 个为初级卵母细胞, 其余 3 个都是营养细胞。初级卵母细胞最后排入孵育囊中, 经过一次成熟分裂, 形成夏卵^[16]。因此, 夏卵的发育过程主要分为 3 个时期, 卵原细胞、初级卵母细胞和成熟的夏卵。其中卵原细胞和初级卵母细胞是在卵巢中发育完成的。张明凤^[6] 等在对雌线蚤夏卵发生过程中将卵子发生分为卵原细胞、卵母细胞和成熟卵子 3 个时期, 其中卵母细胞的发生又可细分为 3 个时期, 前期、中期和后期。本研究在以上分期方法的基础上, 结合多刺裸腹蚤卵子发生的特点, 将卵子发生细分为 3 个大时期: 卵原细胞期、卵母细胞期和成熟卵母细胞期, 即将后期卵母细胞与成熟卵子合并为一个时期, 这样分期, 更为清晰合理, 充分体现多刺裸腹蚤的卵子发育的特点。

3.2 卵子的发生过程

高等甲壳动物如虾、蟹的生殖系统较复杂, 除具有卵巢和输卵管之外, 还具有生殖上皮, 某些种类的卵巢内存在血管和血窦的结构^[11-12, 14]。低等的甲壳动物, 如无甲类卤虫、桡足类、枝角类以及软甲亚纲的片脚类动物和等足类动物, 其卵巢的结构比较简单, 属较为原始的生殖系统, 但却有完善的生殖机

能,卵子产生、发育成熟均在卵巢腔中完成^[17]。与隆线蚤相似,多刺裸腹蚤卵巢后半段外壁的一个小区域内产生大量卵原细胞,可能为生发区,生发区内有大量的卵原细胞,它们不断有丝分裂发育成卵母细胞。与隆线蚤卵子发生^[6]不同的是,刚出生的多刺裸腹蚤幼蚤卵巢未观察到明显的生发区,直至成龄后在其卵巢内才观察到生发区的结构。这可能是在多刺裸腹蚤胚胎发育的后期,生殖腺已基本发育成形,其内可能已分化出许多的卵原细胞,并充满了整个卵巢,因此在刚孵化的幼蚤卵巢内无法区分出明显的生发区,直至发育至一龄幼体,随着生殖腺的膨大、伸长及结构的完整化,加之卵原细胞的旺盛分裂,卵巢内出现了各时期的卵母细胞,这时卵原细胞就被逐渐挤到卵巢后半段的一定区域形成生发区的结构。在哺乳动物中,原始生殖细胞在胚胎期的卵巢内就已分化成卵母细胞,然后停止发育,直至动物性成熟交配后卵母细胞才经过多次分裂逐步发育成可受精的卵子。因此卵母细胞的发生机制在不同动物间的差异很大,这与各种动物生殖方式的差异有关^[18]。

张明凤等^[6]在对隆线蚤卵子发生的研究中发现,卵母细胞在卵巢中按一定线路边移动、边完成分裂成熟,并在移动的过程中逐渐吸收营养,最终成熟的卵子从卵巢后部通过短的输卵管排入孵育囊内。这种边移动、边吸收营养物质的方式,提高了生殖效率,同时使排卵过程有序进行。本研究发现多刺裸腹蚤的排卵方式与隆线蚤的基本一致,孤雌蚤的卵子能如此有序排入孵育囊内,并能保证未成熟的卵子不会一起排入孵育囊中,可能有以下2个原因:(1)卵巢壁对未成熟的卵子可能有黏附作用,同时未成熟的卵子之间也可能存在相互的黏附力,使位于卵巢尾端的未成熟的卵母细胞没有随着成熟卵子一起排出;(2)多刺裸腹蚤长管状的卵巢可能存在简单的隔膜,或者卵巢的管状结构折叠后将成熟的卵子与发育中的卵母细胞分隔开,从而保证了卵巢内卵子的运动以及排卵沿固定的路线有序进行。

本研究发现,多刺裸腹蚤卵子的发生经历了“同步性-不同步性-局部同步”的这样一种发育模式。幼龄期卵巢内的卵细胞大小形态上基本一致,具有同步性;卵黄积累开始后,有些细胞继续发育,有些细胞则作为营养物质被其他细胞吸收,导致发育的不同步性;到成熟期,成熟卵子在很短的时间内全部排到孵育囊中继续发育,这批成熟卵子的发育又有

相对同步性。正是由于雌蚤的卵巢中同时存在多个发育时期的卵母细胞,使母蚤排出幼体后24 h内又可再次排卵,进行第二轮生殖,缩短了母蚤生殖的周期,保证了生殖的连续性与高效性,使种群规模在短期内大量提高,这在一定程度上也体现了枝角类这类低等甲壳动物对环境的一种适应性。此外,有研究者这样描述过卵原细胞的发生:卵原细胞长大以后,每4个为1群,其中只有1个发育成初级卵母细胞,其余为营养细胞^[16,19]。在对多刺裸腹蚤卵子发生过程的研究中,无法从形态上区分出营养细胞与初级卵母细胞,有待于借助生化分析方法进一步研究,但在不同发育时期的卵巢内可观察到大量卵母细胞,而最终排到孵育囊中的卵子却不超过20个,由此初步推测,早期卵巢内有一部分卵母细胞分化为营养细胞,并在卵母细胞发生过程中被作为营养物质吸收掉了。至于枝角类孤雌蚤卵子成熟的过程至今仍有争议。Bacci^[20]认为孤雌蚤卵的第一次成熟分裂为核内减数分裂,染色体分开但细胞不分裂,也没有释放出第一极体,故孤雌卵仍是二倍体;而蒋婵志^[16]认为枝角类的初级卵母细胞在排入孵育囊后,要经过一次成熟分裂,但卵子仅是均等分裂,而非减数分裂,染色体数目未减半,仍是二倍体。对多刺裸腹蚤的研究发现,细胞核内的染色质由聚集状态逐渐分裂成数块,最后分散在细胞核中,并未发现有核膜分裂的现象,也没有发现有极体排出。故本研究初步认为多刺裸腹蚤孤雌卵成熟的过程中,在卵巢中进行了简单的有丝分裂,成熟分裂是否在排到孵育囊之后才进行?这还有待于进一步对排入孵育囊内的卵子及其发育进行深入的研究。

3.3 卵子发生过程中卵母细胞内部超微结构的变化

细胞核是细胞的遗传与代谢的调控中心,核膜控制着核质之间的物质及信息交流^[21]。本研究发现,随着卵黄合成,细胞膜内外物质代谢活动增强,多刺裸腹蚤卵子发生过程中细胞核的形态和核膜均有很大的变化。在发育早期细胞核呈长形,接着其长径缩短,呈圆形,之后出现“伪足”,呈变形虫状。核膜也由平滑变成波浪形,最后出现指状突起,甚至伸出长长的“伪足”。这种变化可能扩大了细胞核与细胞质的接触范围,以利细胞代谢与核内物质的运输。尤其是在卵黄合成中期,核内染色质分散,核外线粒体数量剧增,细胞核电子密度较低,可能与卵黄合成旺盛、细胞核与细胞质之间的物质交换活动增强有关。

在许多甲壳动物中证实了许多细胞器,如线粒体、内质网、溶酶体、高尔基体以及核糖体和滤泡细胞等参与卵黄物质的形成^[22-25],且卵黄物质是内源性^[22]与外源性共同作用的结果^[13]。而高等甲壳动物卵黄磷蛋白最初均由卵母细胞自身合成,到了卵黄发生晚期才具有两种来源^[26]。本研究的电镜结果显示,多刺裸腹蚤发育早期的卵子含有较少的线粒体,进入卵黄合成阶段后,线粒体大量出现,空泡化现象显著,并且这些部分空泡化线粒体中逐渐积累卵黄蛋白类物质,最终形成卵黄小板。根据这一形态变化过程推测线粒体可能为卵黄合成细胞的代谢生长提供了大量的能量,同时大部分的空泡为卵黄颗粒的形成发育提供了成长的空间。因此,卵内线粒体可能是参与卵黄形成的主要细胞器,但细胞核以及各种细胞器是否参与卵黄蛋白的合成,还没有明显的形态学证据。此外,研究发现多刺裸腹蚤卵巢中没有血管以及血管的结构,仅具有体腔液,卵黄物质的胞外来源主要靠吸收体腔液中的物质和直接吞饮吸收其他卵母细胞的营养物质。正如昆虫中卵黄前身物质集中在滤泡细胞之间的间隙内,主要通过微吞饮作用进入到卵母细胞内^[10]。此外,卵巢中还存在卵母细胞的分解作用,这些可能都是多刺裸腹蚤卵黄外源性来源的表现。

本研究还发现在卵母细胞外侧存在细胞核较大的细胞,可能对卵巢的形态起到一定的固定作用,对内部的卵子可能也起到保护和营养的作用。这种细胞是否类似于虾蟹类等其他甲壳动物卵子外的滤泡细胞和营养细胞尚有待于进一步研究。

致谢:本文经赖伟教授审阅,并提出宝贵意见,特表谢意!

参考文献:

- [1] 董圣英,林成辉,王雪坤. 蒙古裸腹蚤营养成分分析与评价[J]. 大连水产学院学报. 1998, (3,4): 29-33.
- [2] 楼 宝, 姜学军, 吴祖杰. 蒙古裸腹蚤在鲢鱼仔稚鱼培育中的应用试验[J]. 渔业现代化. 2004, 4: 12-13.
- [3] 王金秋, 张佳忆, 黄 博. 生态因子的波动对多刺裸腹蚤雌体发生的影响[J]. 应用生态学报. 2000, 11(1): 135-137.
- [4] 王丹丽, 徐善良, 王家琪. 不同盐度对多次裸腹蚤内禀增长率的影响[J]. 湖泊科学. 1999, 11(1): 57-62.
- [5] 王金秋, 姜月辉, 堵南山, 等. 不同培养条件下多次裸腹蚤的生殖和种群增长参数[J]. 湖泊科学. 1999, 11(2): 141-144.
- [6] 张明凤, 赵云龙, 杨志彪, 等. 雌线蚤孤雌生殖系统组织学研究[J]. 动物学杂志. 2004, 39 (4): 68-72.
- [7] 堵南山, 李逸平. 雌线蚤卵黄的超微结构[J]. 动物学报. 1990, 36(4): 341-344.
- [8] 堵南山, 李逸平. 若干种枝角类卵囊表面亚显微结构的比较研究[J]. 水生生物学报. 1992, 16(4): 331-334.
- [9] Murakami Y. Studies on the winter eggs of water flea, *Mesocyclops Serrus*. [J]. Fac Fish and Anim Hub Hiroshima Univ, 1961, 3: 323-346.
- [10] 徐 信. 发育生物学[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 1986. 11.
- [11] 郭鲁征, 堵南山, 赖 伟. 中华绒螯蟹雌性生殖系统组织学研究[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 1987, 3: 88-97.
- [12] 顾志敏, 何林岗. 中华绒螯蟹卵巢发育周期的组织学和细胞学观察[J]. 海洋与湖沼. 1997, 28(2): 138-145.
- [13] 邱高峰, 陶树静. 中华绒螯蟹卵黄发生的超微结构研究[J]. 上海水产大学学报. 1996, 5 (1): 8-14.
- [14] 赵云龙, 彭欣夏, 李 祥. 罗氏沼虾雌性生殖系统组织学研究[J]. 华东师范大学学报(自然科学版). 1998, 3: 81-85.
- [15] 赵云龙, 堵南山, 赖 伟. 日本沼虾雌性生殖系统超微结构的研究[A]. 中国动物学会成立 60 周年纪念论文集[M]. 北京: 中国科学技术出版社. 1994. 5-11.
- [16] 蒋秉治, 堵南山. 中国动物志: 节肢动物门甲壳纲淡水枝角类[M]. 北京: 科学出版社, 1979. 1-297.
- [17] Hitoshi Ando, Toshiki Makikoka. Structure of the ovary and mode of oogenesis in fresh water crab *Potamon dehaeni* [J]. Journal of morphology, 1999, 239: 107-114.
- [18] 张红卫, 王子仁, 张士曜. 发育生物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001. 21-31.
- [19] 堵南山. 甲壳动物学(上册)[M]. 北京: 科学出版社, 1987.
- [20] Bocsi G, Cognetti G, Vaccari A. Endoreplication and sex determination in *Daphnia pulex*. [J]. Experientia, 1961, 17: 505-506.
- [21] 翟中和. 细胞生物学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1995. 173.
- [22] 李怀海, 张乃禹. 中国对虾卵母细胞发育的初步研究[J]. 海洋与湖沼. 1994, 25(3): 243-246.
- [23] 曾志南, 李复雪. 青蛤卵母细胞发育过程中卵黄发生的超微结构研究[J]. 海洋学报. 1991, 13(15): 679-683.
- [24] 刘德顺, 洪永根. 栉孔扇贝卵母细胞卵黄发生的研究[J]. 厦门大学学报(自然科学版). 1996, 35(3): 412-416.
- [25] 应雪萍, 杨万基. 微囊藻玉螺卵黄发生过程中细胞器的变化[J]. 浙江大学学报(理学版). 2003, 30(2): 204-209.
- [26] 孙海峰, 王 兰, 曲运波. 甲壳动物卵黄磷蛋白研究进展[J]. 山西大学学报(自然科学版). 2000, 23(4): 369-372.

Oogenesis in parthenogonidium of *Moina macrocopa* Straus (Crustacea, Diplostraca)

ZENG Cuo¹, ZHAO Yun-long¹, ZHANG Ming-feng², WANG Qun¹, AN Chuan-guang¹, DUAN Xiao-wei¹

(1. School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; 2. Bioengineering College, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China)

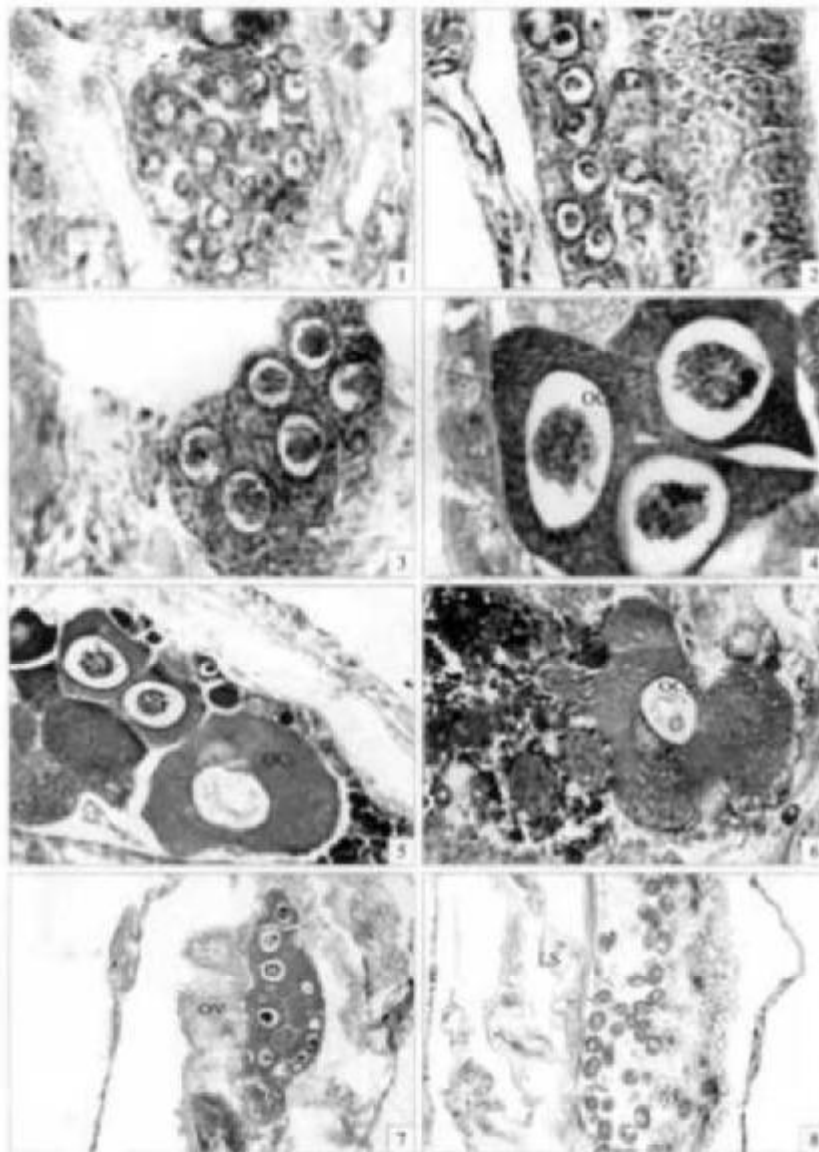
Abstract: The features of oogenesis in parthenogenetic *Moina macrocopa* were observed under light and electron microscope. According to the shape of nucleus and the vitelline accumulation, oogenesis might be divided into three stages: oogonia, oocyte and mature oocyte. Transmission electron microscopy (TEM) exhibited the ultrastructure of parthenogenetic eggs. The oogonia have big nuclear, thin cytoplasm and several mitochondria. Other organelles, such as golgi bodies and lysosomes were not observed in oogonia. The cytoplasm of oocyte in nonage and metaphase was incrassate, the nucleus became round, and the number of mitochondria increased quickly. In early developing stages, the nuclear membranes were relatively smooth. But they became wavy in terminal oocyte, like amoebas. At the same time, yolk granules appeared abundantly, and the number of cristae in mitochondria decreased. Finally, mitochondria only left a vacuole. Mature oocytes were full of yolk granules and lipids, strongly addicting to acidity. The shape of nuclear was abnormal. There were a great number of mitochondria vacuoles in cytoplasm. The external modality of gonad seasonally changed with periodical reproduction. Oogonium did not exist in the first juvenile instars. Instead, the ovary in first juvenile stage was full of nonage oocyte. In the second juvenile instars, there were several kinds of oocyte in different stages. But metaphase oocytes were in the highest amount. Yolk granules began to appear in some oocytes. When the ovary was mature, the oocyte was full of yolk granules. In all, the development of ovum experiences a mode like "synchronysynchro-partially synchro". Oocyte of several different stages may exist simultaneously in the mature gonads. Yolk granules may evolve from mitochondria. Oocyte also can absorb mature yolk granules. The synthesization of yolk has two different ways. [Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(4): 547–554]

Key words: *Moina macrocopa*; parthenogenetic female; oogenesis

Corresponding author: ZHAO Yun-long. E-mail: ylhao@bio.ecnu.edu.cn

曾 错等:多刺裸腹蚤孤雌生殖的卵子发生

ZENG Cuo et al: Oogenesis in parthenogonidium of *Moina macrocopa* Straus (Crustacea, Diplostraca)



图版 I

1: 卵原细胞; 2: 早期卵母细胞; 3: 中期卵母细胞; 4: 后期卵母细胞 I - 卵黄合成初期; 5: 后期卵母细胞 II - 卵黄合成中期; 6: 成熟期的卵母细胞和分解中的成熟卵母细胞; 7: 发育期的卵巢横切; 8: 卵巢中的脂质小球; 图 I - 1, 2, 3, 4 中标尺 10 μm , 图 I - 5, 6, 7, 8 标尺 20 μm 。

LS—脂质, OOd—分解的卵母细胞; OCe—早期卵母细胞; OCm—中期卵母细胞; OCp—卵黄合成初期卵母细胞; OCs—卵黄合成中期卵母细胞; OCy—成熟期卵母细胞; OG—卵原细胞; OV—卵巢。

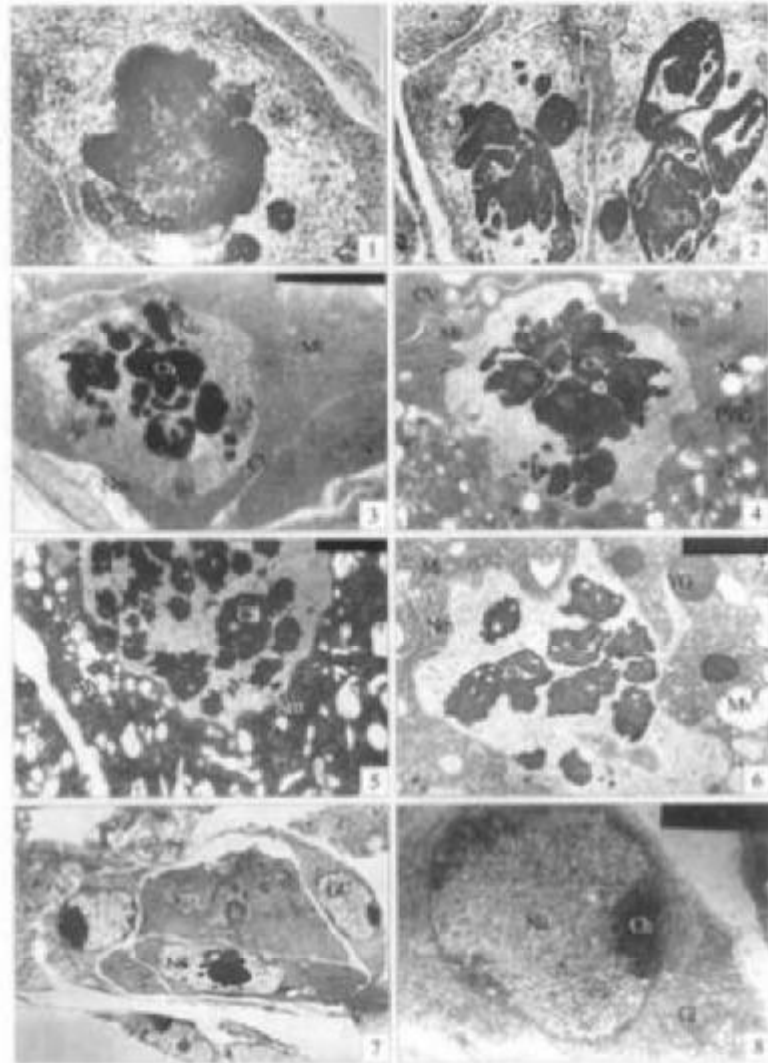
Plate I

1: Oogonium stage. 2: Oocytes in early stage. 3: Oocytes in medium stage. 4: Oocytes in final stage I - Primary vitellogenesis. 5: Oocytes in final stage I - Secondary vitellogenesis. 6: Mature oocytes and disaggregating oocytes. 7: Transverse section of budding ovary. 8: Lipid spherule in ovary. (Bars in Figs I - 1, 2, 3, 4: 10 μm , bars in Figs I - 5, 6, 7, 8: 20 μm).

LS—Lipid spherule; OOd—Disaggregating oocytes; OCe—Oocytes in early stage; OCm—Oocytes in medium stage; OCp—Oocytes in final stage I - Primary vitellogenesis; OCs—Oocytes in final stage I - Secondary vitellogenesis; OCy—Mature oocytes (ovum); OG—Oogonium; OV—Ovary.

曾 错等:多刺裸腹蚤孤雌蚤的卵子发生

ZENG Cuo et al: Oogenesis in parthenogonidium of *Moina macrocopa* Straus (Crustacea, Diplostraca)



图版 II

1: 卵原细胞; 2: 早期卵母细胞; 3: 中期卵母细胞; 4: 早期卵母细胞 I — 卵黄合成初期; 5: 后期卵母细胞 II — 卵黄合成中期; 6: 成熟期的卵母细胞; 7: 发育期的卵巢纵切; 8: 卵巢边缘的保卫细胞。

(图版 II 标尺均为 1 μm) Ch—染色质; CV—细胞边缘; GC—保卫细胞; Gi—高尔基体; Mi—线粒体; Mv—线粒体空泡; Nm—核膜; Nu—细胞核; PYP—卵黄前体; RER—粗面内质网; YG—卵黄颗粒。

Plate II

1: Oogonium stage. 2: Oocytes in early stage. 3: Oocytes in medium stage. 4: Oocytes in final stage I - Primary vitellogenesis. 5: Oocytes in final stage II - Secondary vitellogenesis. 6: Mature oocytes (ovum). 7: Budding ovary (straight-cut). 8: Guard cell in ovarian verge. (Bars in Figs II - 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8: 1 μm)

Ch—Chromatin; CV—Cell verge; GC—Guarding cell; Gi—Golgi body; Mi—Mitochondrion; Mv—Mitochondrion vacuole; Nm—Nuclear membrane; Nu—Nucleus; PYP—Precursor of yolk platelet; RER—Rough endoplasmic reticulum; YG—Yolk granules.