

细鳞鱼卵子发生过程中细胞器的形态变化与作用

徐革锋^① 李永发^① 范兆廷^② 刘洋^① 杜佳^② 张玉勇^① 牟振波^{①*}

(① 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所 哈尔滨 150070; ② 东北农业大学水产养殖系 哈尔滨 150030)

摘要: 通过组织学方法和透射电镜技术对细鳞鱼 (*Brachymystax lenok*) 卵子发生过程中细胞器的变化与作用进行了研究。结果表明, 从刚分化的卵原细胞至成熟卵母细胞时期 (I ~ V 时相) 胞质内均能观察到线粒体, 其形态最初为圆形, 随着其大量增殖, 形态变为棒状、弯曲状或长形 (II 时相), 并导致线粒体簇形成, 其嵴也由单个变为多个, 电子密度呈由低到高的规律变化; 但到 III 时相末期线粒体又退化为圆形, 个别线粒体还通过对分或芽分进行裂变, 线粒体嵴被不断释放, 形成空泡, 其基质电子密度呈降低的规律变化; 在此过程中线粒体主要参与各种囊泡的形成, 为后期卵黄前体物质进入、积累创造条件。在 II 时相卵母细胞早期的细胞核附近开始出现内质网和高尔基体, 但数量少, 结构简单, 随着它们的大量增殖 (III~IV 时相), 这两种细胞器将对卵黄物质的合成与加工起到关键作用。内质网主要呈弓形, 少数呈圆形或杯形, 早期与高尔基体相伴出现, 但随着内质网大量增殖, 其合成功能也随之增强。早期高尔基体也呈弓形, 但随着其高度发育, 几个分散的高尔基体聚集形成高度发育的高尔基体复合体, 其加工与修饰功能也不断增强, 同时其周围伴有大量潴泡或电子密度不同的囊泡体 (多层结构) 出现, 且这些多泡体常常与环形片层 (annulate lamellae, AL) 一同出现。AL 与核膜结构相似, 早期呈弧形排列, 本研究推测环形片层起源于核膜, 其主要作用可能是膜的储藏地。

关键词: 细鳞鱼; 卵子发生; 线粒体; 高尔基体; 内质网; 环形片层; 超微结构

中图分类号: Q954 文献标识码: A 文章编号: 0250 3263(2009)06 81 08

Morphological Changes of Organelle during Oogenesis in *Brachymystax lenok*

XU GeFeng^① LI Yong Fa^① FAN ZhaoTing^② LIU Yang^① DU Jia^②
ZHANG Yu Yong^① MOU Zherr Bo^{①*}

(① Heilongjiang River Fishery Research Institute, Chinese Academy of Fishery Science, Harbin 150070;

② Department of Aquaculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: Experiments were conducted to study the morphological changes and functions of organelle during oogenesis in *Brachymystax lenok* by histological method and transmission electron microscopy. The mitochondria were found from oogonium stage to mature oocyte stage. They were round in the first phase, and became rod shaped, curved or elongated with their proliferation at phase II. The cristae and matrix were well formed and their number increased progressively, leading to the formation of mitochondria clusters. At the end of phase III, mitochondria turned into round shape and divided by bipartition or gemmation, and some mitochondria lost their cristae and became vesicles, and their

基金项目 黑龙江水产研究基本科研专项 (No. 2007HSYZX YY-21), 黑龙江省科技攻关项目 (No. GC03B511; GA06B2034), 科技部农转资金项目 (No. 2007GB23260395), 国家十一五支撑计划项目 (No. 2006BAD03B08);

* 通讯作者, E-mail: hfismzb@hotmail.com;

第一作者介绍 徐革锋, 男, 实习研究员; 研究方向: 鱼类育种; E-mail: xgfish@yahoo.com.cn.

收稿日期: 2009-04-30, 修回日期: 2009-08-22

electro-density also decreased. During this stage, mitochondria might play a relevant role in the formation of vesicles, preparing for accumulation of pre vitelline elements. A small number of Golgi body and endoplasmic reticulum appeared near the nucleus in the early stage of phase II, and their structure was simple. In the latter phases, with their development, Golgi body and endoplasmic reticulum played a great role in synthesis and processing of vitelline materials. Most endoplasmic reticulum were arched in shape, and some were round or calathiform in shape. With their proliferation, endoplasmic reticulum performed their synthesis function. At the early stage, Golgi bodies were also arched in shape, and with the development of oocytes, a few scattered Golgi bodies gathered to form developed Golgi complex accompanied by numerous vesicles and annulate lamellae (AL). AL were curve in shape and their structure was similar to nuclear envelope. It is presumed that the annulate lamellae are derived from nuclear envelope, and its main function may be the storage for the membrane.

Key words: *Brachymystax lenok*; Oogenesis; Mitochondria; Golgi body; Endoplasmic reticulum; Annulate lamellae; Ultrastructure

一般国内外学者在研究硬骨鱼类卵子发生过程中主要描述卵母细胞的发育与成熟情况,以及胞质内各种特征内含物(主要为卵黄成分和皮质泡)的形成与变化过程,尤其是对初级卵母细胞发育过程中的卵膜、卵黄发生和滤泡细胞及卵泡闭锁的结构与变化等做了大量研究,主要探讨了卵母细胞在卵黄发生过程中的功能和作用机制、滤泡细胞分化对卵膜形成的作用以及该时期闭锁卵泡的变化特征和基本功能等^[1-12]。尽管对大多数鱼类而言,卵子发生的开始阶段基本相同,但在卵细胞的不同发育期,胞质内线粒体、高尔基体和内质网等细胞器的形态变化及作用、环形片层的起源,以及卵黄物质的运输途径等还是存在很大不同,而且这方面的研究也相对较少。徐革锋等^[11]曾对细鳞鱼(*Brachymystax lenok*)卵黄发生进行了报道。本研究进一步对细鳞鱼在卵子发生时期卵细胞内线粒体、内质网和高尔基复合体等细胞器的形态变化进行了超微结构观察,并深入探讨细胞质中诸多细胞器与卵子发生的联系,尤其是与卵黄发生的密切关系。

1 材料与方法

1.1 实验鱼 2001年10月至2003年11月期间,在牡丹江支流海浪河段采捕到细鳞鱼,雌性体长32.10~68.91 cm,体重480.00~3500.20 g;雄性体长35.11~50.12 cm,体重500.10~2500.40 g。2004年5月中旬对这批野生细鳞鱼

进行人工繁殖,在自繁F1群体中随机选择1000尾单独饲养,作为实验用鱼。

1.2 样品采集与处理 实验鱼性腺样品每0.5~3个月采集一次,在镜检(解剖镜)性腺组织未能区分雌雄时期,对全鱼进行组织学固定、切片;在显微操作条件下对单侧性腺 $> 1 \text{ mm}^3$ 的性腺进行电镜样品固定。当实验鱼性腺发育至可以用肉眼区分雌雄时期,进行活体解剖,取出卵巢组织,用PBS冲洗,然后将其分为两部分进行固定。一部分用于组织学分期观察,切取 $< 0.5 \text{ cm}^3$ 的组织块,用Bouin's液固定,常规组织切片处理;另一部分用于电镜(JEM-2000EX,产地日本)超微结构观察,取约 $0.5 \sim 1.0 \text{ mm}^3$ 的组织块,立即用2.5%戊二醛固定,四氧化锇后固定,环氧树脂包埋,用醋酸双氧铀、柠檬酸铅分别对超薄切片组织染色。

1.3 时期划分 参照徐革锋等^[11]和牟振波等^[12]的方法对细鳞鱼卵巢进行组织学分期,并主要针对卵细胞的I~V时相进行观察。

2 结果

细鳞鱼受精卵经过约 $213.00 \text{ }^\circ\text{C}\cdot\text{d}$ 完成胚胎期发育,当胚后仔鱼继续发育至 $377.00 \text{ }^\circ\text{C}\cdot\text{d}$ 左右开始上浮成为稚鱼。上浮后0~30 d大的稚鱼原始性腺处于未分化状态。上浮后约45 d部分稚鱼性腺开始分化,先分化的为雌性,形成单侧的卵巢(图版I:1A),通过观察组织切片可见清晰的卵原细胞,即I时相卵细胞(图版I:

1a)。4~18 月龄鱼的卵巢以 II、III 时相卵母细胞为主(图版 I: 2A)。18~30 月龄鱼的卵巢卵母细胞为 III、IV 时相, 且 II 时相可以明确区分 2 个特征: 皮质泡(图版 I: 2a), 巴尔比亚尼体(Balbiani body, 又称卵黄核)(图版 I: 3)。成鱼达到 3⁺ 龄即性成熟, 每年 5、6 月份卵巢内的卵母细胞将发育为成熟卵子(直径大于 3 mm)。

2.1 I 时相卵母细胞时期(卵原细胞时期) 刚分化的卵巢中均为卵原细胞, 早期细胞直径 8

~10 μm, 核中央具有一个大而圆的核仁, 胞质中只能见到线粒体(图版 I: 4)。该时相末期线粒体呈圆形, 嵴不明显, 基质电子密度低(图版 I: 5, 6)。随着卵原细胞不断发育、增殖, 其体积不断增大(表 1), 胞质中出现特征内含物“Nuage”——类核周体(图版 I: 4), 且在卵原细胞与 II 时相卵母细胞的过渡时期高尔基体和内质网开始出现, 分布在细胞核周围。

表 1 卵子发生过程中不同时期卵细胞的发育情况

Table 1 The development of egg at different period of oogenesis

时期 Period	卵细胞直径 The diameter of egg (μm)	核质比例 Nucleo- cytoplasmic ratio	主要内含物 Main contents	主要细胞器 Main cell organelle
卵原细胞 Oogonium	8~35	0.85~0.9	早期无内含物, 后期出现类核周体(Nuage)	早期出现线粒体, 末期(或 II 时相卵母细胞早期)出现高尔基体和内质网
II~III 时相卵母细胞 II~III oocyte	75~400	0.6~0.7	核仁样体(NLB), 皮质泡(CA), 卵黄外膜和巴尔比亚尼体(BB)	线粒体、高尔基体、内质网和环形片层
IV 时相卵母细胞 IV oocyte	400~2000	0.1~0.4	多泡体, 卵黄颗粒和油球	线粒体、高尔基复合体、内质网、微管和同心膜等
V 时相卵母细胞 V oocyte	2000~3500	>0.05	卵黄小板(VP)和油球	少量线粒体、高尔基体和内质网

2.2 II~III 时相卵母细胞时期 该时期卵母细胞呈圆形, 胞内有大量细胞质, 细胞直径为 75~400 μm, 细胞核直径 50~285 μm; 具染色深的双层核膜, 细胞核占据整个细胞的大部分, 核周围间隙明显, 有 5~10 个大小不一的核仁。早期, 胞质中内质网少, 高尔基体仍不发达, 在细胞核附近的非晶体物质大量增殖, 其形态发生变化, 类似于“核仁”, 所以又称为核仁样体(NLB)或 Nuage(图版 I: 7), 后期随着初级卵母细胞的不断发育, 线粒体发育良好(长轴 0.2~1.0 μm), 形状呈棒状、弯曲状或长形(图版 I: 8A), 嵴和基质明显。由于线粒体大量增殖, 导致线粒体簇形成(图版 I: 8A), 后期线粒体通过对分或芽分(图版 I: 8a)进行裂变。这个时期末, 若干线粒体释放嵴形成空泡(图版 II 1A), 至卵黄积累初期这些空泡被一些前卵黄物质入侵(图版 II 1a), 并不断形成小的卵黄颗粒。

在卵母细胞之间的质膜中可以观察到细胞

间紧密连接(图版 II 2), 在这些连接周围有很多前卵黄物质。高尔基复合体高度发育, 由几个分散的高尔基体形成, 并伴有大量层状排列的潴泡(cisternae)出现(图版 II 3), 这些不同电子密度的小囊泡和多泡体与环形片层(annulate lamella, AL)常常一同出现, AL 与核膜结构相似(图版 II 4A), 早期呈弧形排列(图版 II 4a)。

高尔基复合体附近有时还伴有内质网出现(图版 II 5)。在该时期的细胞质中, 随处都能观察到高度发育的糙面内质网, 但主要集中分布在细胞核周围, 且随着卵母细胞的不断发育, 内质网的形状也变化各异, 早期主要呈弓形(图版 II 5), 后期多为圆形或杯形(图版 II 6, 7)。

2.3 IV 时相卵母细胞时期 卵黄积累时期的卵母细胞核趋于退化, 核小孔的数量不断减少, 且形状开始变得不规则。另一方面, 细胞质体积迅速增大, 绝大部分线粒体都将嵴释放掉, 形成空泡, 卵黄颗粒开始在空泡中进行累积(图版

II 8A)。在卵黄颗粒逐渐积累的过程中,内质网和高尔基体高度发育(图版 II 8a),脂质小囊泡和一些未知囊泡在质膜边缘大量分布(图版 II 9)。成熟的卵黄小板(vitellin platelets, VP)(图版 II 10)被澄清的外膜包围在中央,形成电子密度极高的核心。这个核心不断被多层膜缠绕,由透明膜变成黑膜,且不断与卵黄物质合拢,后期卵黄小板的外膜也由膜质构成。

2.4 V时相卵母细胞时期 这个时期最重要的特征即卵母细胞中充满了卵黄小板。随着卵黄小板大量出现,且与油球不断融合,从而形成一个溶融态的整体,并不断迁移构成植物极,即表明该时期卵母细胞已成熟,当排出第一极体后即成为卵子。在卵母细胞成熟的早期,前卵黄物质进入空泡累积,形成核心,它的周围是大量的膜(图版 II 11),它们自身扭转环绕形成弯曲形的(图版 II 10)或类似髓磷脂结构(myelin-like bodies, MLB)(图版 II 12)。这种环绕增加了膜之间的接触,膜融合增加直到膜相结构消失(融合),同质的外膜出现在核心周围(图版 II 11)。卵黄小板不断与油球融合,以及细胞器的形态固定,构成了卵母细胞成熟的特征。由于卵黄小板不断充满细胞质,遮挡了绝大部分细胞器,在光镜下很难观察到细胞核,在细胞质中也只能观察到极少量的线粒体、高尔基体和内质网。

3 讨论

3.1 线粒体对于卵细胞发育的重要作用 在硬骨鱼类卵细胞的不同发育时期,胞质中的一些细胞器的种类、数量和变化是不同的,同时伴随着复杂的形态变化^[8]。从细鳞鱼卵子发生开始到卵黄积累完毕的过程中,线粒体起到了重要作用。本研究发现在刚分化的卵原细胞时期最早出现的细胞器是线粒体,与文艺等^[13]报道有所不同,他们在大鳍(*Mystus macropterus*)的卵原细胞时期还观察到了高尔基体。本研究最早在 II 时相卵母细胞时期才观察到内质网和高尔基体,与徐荣锋等^[11]的研究结果一致。随着卵原细胞发育成初级卵母细胞,线粒体大量增

殖,且发育良好,嵴明显,线粒体的这些变化将对卵黄发生起到重要作用。由于线粒体的大量增殖、聚集成簇,使得胞质内含物也开始不断分化出现。早期由于线粒体大量增殖才形成了卵原细胞时期的类核周体,以及初级卵母时期的特征内含物——卵黄核物质,这与张贤芳*的研究一致。在卵黄积累期也是由于线粒体簇释放出大量嵴,使其空泡化,致使卵黄前体物质进入,形成卵黄颗粒,但与后期的卵黄小板形成关系不大,因为在卵黄形成晚期,没有观察到更多线粒体变化的迹象。因此,本研究认为在细鳞鱼卵子发生早期至卵黄积累期,线粒体对于卵细胞的发育起到重要内源性扩张作用。

3.2 内质网、高尔基体以及其他细胞器的形态变化和作用 在细鳞鱼卵原细胞中缺乏内质网和高尔基体。而在卵母细胞发育到 II 时相早期,内质网和高尔基体便开始出现,不断增殖,形态也随着卵细胞的发育而逐渐变化,它们不但形态相似,而且常常相伴出现,并主要集中在细胞核附近。当卵母细胞发育至 III-IV 时相期间,这两种细胞器高度发育,数量剧增。内质网是由以双层分子层为基础的囊状、泡状或管状结构组成。其形态多为弓形,少数圆形和杯状,且内质网多包围一个脂类小囊泡。Amor 等^[8]认为,内质网更大的作用可能与核糖体的起源有关,但本研究未发现相关迹象。细鳞鱼初级卵母细胞(II~IV 时相)时期的内质网是连续的小管、小囊系统,在卵黄积累晚期呈不连续的膜结构,内质网这种结构的复杂变化源于对卵细胞生理变化的敏感性反应。在卵黄积累晚期(IV 时相末期)内质网与核膜、高尔基体和溶酶体等在发生及功能上相互联系,构成了胞质的内膜系统。在细鳞鱼卵黄积累时期(III-IV 时相卵母细胞)的高尔基体是一些聚集的扁的小囊和小泡,早期形态为弓形,它是内质网合产物与细胞分泌物的加工和修饰的场所,后期多被潴泡所包围,随着不断的发育,在其附近会

* 张贤芳. 圆口铜鱼卵巢发育及卵子发生的初步研究. 重庆: 西南师范大学硕士论文, 2002, 14-70.

形成大囊泡和成增多泡体, 最后形成分泌泡将分泌物排出细胞外。在观察中还发现高尔基体具有不断向细胞膜方向产生并派送分泌泡或转运泡的功能。而在卵黄积累后期, 内质网和高尔基体数量相对减少, 形态都为弓形。在卵黄积累过程中(III~ IV 时相卵母细胞) 这两种细胞器不断变化, 它们有可能在卵黄发生中起到了合成和修饰卵黄蛋白的作用, 这与卵母细胞发育是相适应的。本研究赞同 Amor 等^[8]的推断, 即在卵黄发生后期, 线粒体增殖不活跃或退化, 细胞内的卵黄物质只能由内质网和高尔基体这两种细胞器参与合成和修饰等活动。

通常在卵子发生过程中线粒体、粗面内质网和高尔基体的活性最大。但在卵原细胞时期, 细胞之间开放性紧密连接对于细胞增殖、发育和完善卵母细胞结构起到了重要作用。一些外源性物质常积累于卵原细胞以及滤泡细胞的膜间空隙内, 需要紧密连接进行介导, Amor 等^[8]对这个现象也有相关描述。

在卵母细胞 II 时相中期, 环形片层也被观察到, 从其形态与出现位置而论, 它可能有 4 个来源, 第一是内质网, 第二是高尔基体, 第三是质膜, 第四是核膜; Kessel 等^[14]也有过相关报道, 但他猜想环形片层的起源是质膜。本研究认为环形片层起源于内质网和高尔基体都不太可能, 因为它们均不具备孔样结构和层分布特征; 而起源于质膜的可能性也不大, 因为质膜附近并没有发现如 Amor 等^[8]所报道的图像证据; 因此, 从环形片层的孔样结构来看, 以及其出现的位置判断, 其来源的最大可能是核膜。本研究支持 Amor 等^[8]的观点, 即环形片层的作用可能表现为一个储存地, 它存储卵细胞用来给前卵黄物质包膜所需要的膜物质。如 Dufort* 所描述, 一个中心电子浓缩核被一个透明的膜所包形成了卵黄小板, 这是成熟卵母细胞时期(V 时相卵母细胞) 的显著特征。核心由被膜包围的卵黄物质组成, 其核心膜的来源被认为有 3 种, 第一个由 Ribes** 提出, 认为是线粒体退化形成; 第二个是直接由高尔基体演化而来, Hill 等^[15]描述了这个事实; 最新的一个猜想为核心

膜来自环形片层^[8]。本研究赞同第三个观点, 即环形片层的作用是膜的储存地。

当前卵黄生成物质进入空泡中时有显色为呈阳性标记的膜包围了这些物质^[8], 这些膜无规律地缠绕于卵黄物质表面, 因此, 变成了拱形。缠绕不断增加时, 膜之间的空隙缩小并开始结合, 在某种程度上这与雄性精子发生作用相类似^[16]。本研究得到了与徐革锋等^[11]相同的研究结果, 即来自于胞外的卵黄前体物质进入囊泡化的线粒体后, 会积累成致密颗粒, 这些颗粒将被聚集到由同心多层膜形成的泡体内, 经过融合形成卵黄颗粒, 之后被加工、修饰成大的卵黄颗粒、卵黄小板, 随机分布于外周的卵母细胞质中, 并不断充满细胞质。

参 考 文 献

- [1] Nagahama Y. The functional morphology of teleost gonads. In: Hoar W, Randall D, Doraklson E eds. Fish Physiology, vol IX part A. New York: Academic Press, 1983, 223~ 275.
- [2] Cruz Höfling M, Cruz-Landim C. The ultrastructure of the developmental stages of the oocytes of *Astyanax bimaculatus* (Teleostei: Characidae). *Zool Jb Anat*, 1990, **120**: 163~ 181.
- [3] Miranda A C, Bazoli N, Rizzo E, et al. Ovarian follicular atresia in two teleost species: a histological and ultrastructural study. *Tissue and Cell*, 1999, **31**(5): 480~ 488.
- [4] Grier H. The ovarian geminal epithelium and folliculogenesis in the common snook *Centropomus undecimdis* (Teleostei: Centropomidae). *J Morphol*, 2000, **243**: 265~ 281.
- [5] 杨桂枝, 张耀光. 南方鲂卵黄发生的研究. 四川解剖学杂志, 2000, **8**(3): 136~ 144.
- [6] Ravaglia M A, Maggese M C. Oogenesis in the swamp eel *Synbranchius marmoratus* (Bloch, 1795) (Teleostei: synbranchidae). Ovarian anatomy, stages of oocyte development and microcyte structure. *Biozell*, 2002, **26**(3): 325~ 337.
- [7] 魏刚, 戴大临, 黄林等. 大鳍 初级卵母细胞的超微结构. 西南农业大学学报, 2003, **25**(4): 339~ 341.
- [8] Amor M J, Ramó M, Dufort M. Ultrastructural studies of oogenesis in *Bolinus brandaris* (Gastropoda: Muricidae). *Scientia Marina*, 2004, **68**(3): 343~ 353.

* Dufort M. Ultraestructura de la gonada femenina de algunos moluscos. PhD thesis, Univ. Barcelona. 1973.

** Ribes E. La gametogeneses de *Hemidipteronus rabau*, Richard, 1888. (Copepoda, Calanoida). Estudio ultraestructural. PhD thesis, Univ. Barcelona, 1986.

- [9] 张耀光, 杨桂枝, 金丽. 南方鲇卵巢细胞和卵膜生成的超微结构研究. 西南师范大学学报, 2004, 29(6): 1 009~ 1 015
- [10] 张贤芳, 张耀光, 王志坚. 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), 2006, 19(1): 70~ 78
- [11] 徐革锋, 陈松波, 牟振波. 细鳞鱼的卵黄发生. 中国水产科学, 2007, 14(3): 377~ 381.
- [12] 牟振波, 徐革锋, 杨双英. 细鳞鱼卵巢滤泡细胞的发育及功能. 中国水产科学, 2008, 15(1): 167~ 170
- [13] 文艺, 魏刚, 许禾声等. 大鳍 卵发生中溶酶体超微结构变化与卵膜发生. 电子显微镜学报, 2004, 23(5): 548 ~ 552.
- [14] Kessel R G, Tung H N, Beams H W, *et al.* Is the nuclear envelope a generator of membrane? Developmental sequences in cytomembrane elaboration on the sea anemone. *Cell Tissue Res*, 1986, 245: 61~ 68.
- [15] Hill R S, Bowen I D. Studies on the ovotestis of the slug *Agriolimax reticulatus*. 1. The oocyte. *Cell Tiss Res*, 1976, 173: 465~ 482.
- [16] Amor M J, Dufour M. Changes in nuclear structure during eupyrene spermatogenesis in *Murex brandaris*. *Mol Reprod Develop*, 1990, 25: 348~ 356

图版 I 说明

1. A: 上浮后 45 d 稚鱼的单侧卵巢, a: 卵原细胞(400×, 标尺= 50 μm); 2. A: 8 月龄幼鱼卵巢, a: 初级卵母细胞(400×, 标尺= 50 μm); 3. 卵黄生成初期卵母细胞内含特征物(箭头: 皮质泡); 4. 卵原细胞内的类核周体(箭头); 5, 6 卵原细胞时期的线粒体(M 或箭头); 7. 初级卵母细胞内的核仁样体(NLB); 8. A: 初级卵母细胞末期线粒体形态(★: 圆形, 箭头: 线粒体簇, ▲: 长形或棒形), a: 牙分裂形线粒体(15 000×)。

Explanation of Plate I

1. A: Half ovary of the fry after swimming up for 40~ 45 d, a: Oogonium(400×, bar= 50 μm); 2. A: Ovaries of young fish at 8 months old, a: Primary oocyte (400×, bar= 50 μm); 3. Characteristic contents in oocyte at early stage of vitellogenesis (arrow: cortical alveoli); 4. Similar pericaryon in oogonium (arrow); 5, 6. Mitochondria of oogonium phase (arrow); 7. Nucleolus like bodies (NLB) in primary oocyte; 8. A: Mitochondria in late primary oocyte phase (★: round, arrow: mitochondria clump, ▲: long shape or club shape), a: Odontoschisis like mitochondria (15 000×).

图版 II 说明

1. A 卵黄积累初期空泡化线粒体(▲), a: 卵黄前体物质不断入侵线粒体空泡(箭头, ★)(20 000×, 标尺= 200 nm); 2. 卵母细胞之间的紧密连接; 3 并伴有大量潴泡的高尔基体; 4. A: 早期平行排列的环形片层, a: 成熟时期的环形片层(20 000×); 5 高尔基体和内质网; 6, 7. 呈圆形和杯形的内质网; 8. A: 卵黄积累中期不断进入空泡的卵黄物质(箭头), a: 高度发育的高尔基体和内质网(15 000×); 9. 在质膜边缘大量分布的脂质小囊泡和一些未知囊泡; 10. 卵黄小板; 11. 卵黄生成晚期, 前卵黄物质在空泡中形成核心, 它的周围是大量的膜(★); 12. 类似髓磷脂结构。

Explanation of Plate II

1. A vacuolized mitochondria at early stage of vitelline accumulation (▲), a: pre yolk elements continuously invaded into mitochondria vacuole (arrow, ★)(20 000×, bar= 200 nm); 2. Tight junction between oocytes; 3. Golgi body with large cistemas; 4. A: Parallel disposed annulate lamella in early phase, a: Annulate lamella in mature phase; 5. Golgi body and endoplasmic reticulum; 6, 7. Round or calathiform endoplasmic reticulum; 8. A: Yolk materials continuously moved into vacuoles in metaphase vitelline accumulation (arrow), a: Highly developed Golgi body and endoplasmic reticulum (15 000×); 9. Large lipid vesicles and several unknown vesicles distributed in edge of plasma membrane; 10. Vitelline platelets; 11. In advanced stage of vitellogenesis, pre yolk materials concentrated in vacuoles at late phase of vitellogenesis, surrounded by large amount of membranes (★); 12. Myelin like bodies.

AL: 环形片层; BB: 巴尔比亚尼体; CA: 皮质泡; Ci: 潴泡; Ec: 红细胞; G: 高尔基体; Gc: 高尔基复合体; L: 溶酶体; M(Mt): 线粒体; MLB: 类似髓磷脂结构; N: 细胞核; Nu: 核仁; OF: 产卵板; Oo: 卵原细胞; RER: 粗面内质网; SER: 滑面内质网; TJ: 紧密连接; V: 囊泡; VP: 卵黄小板; YG: 卵黄颗粒。

AL: Annulate lamellae; BB: Balbiani bodies; CA: Cortical alveoli; Ci: Cisterna; Ec: Erythrocyte; G: Golgi; Golgi's complex; L: Lysosome; M (Mt): Mitochondria; MLB: Myelin like bodies; N: Nucleus; Nu: Nucleoli; OF: Ovigerous fold; Oo: oogonium; RER: Rough endoplasmic reticulum; SER: Smooth endoplasmic reticulum; TJ: Tight junction; V: Vesicles; VP: Vitelline platelet; YG: Yolk granule.

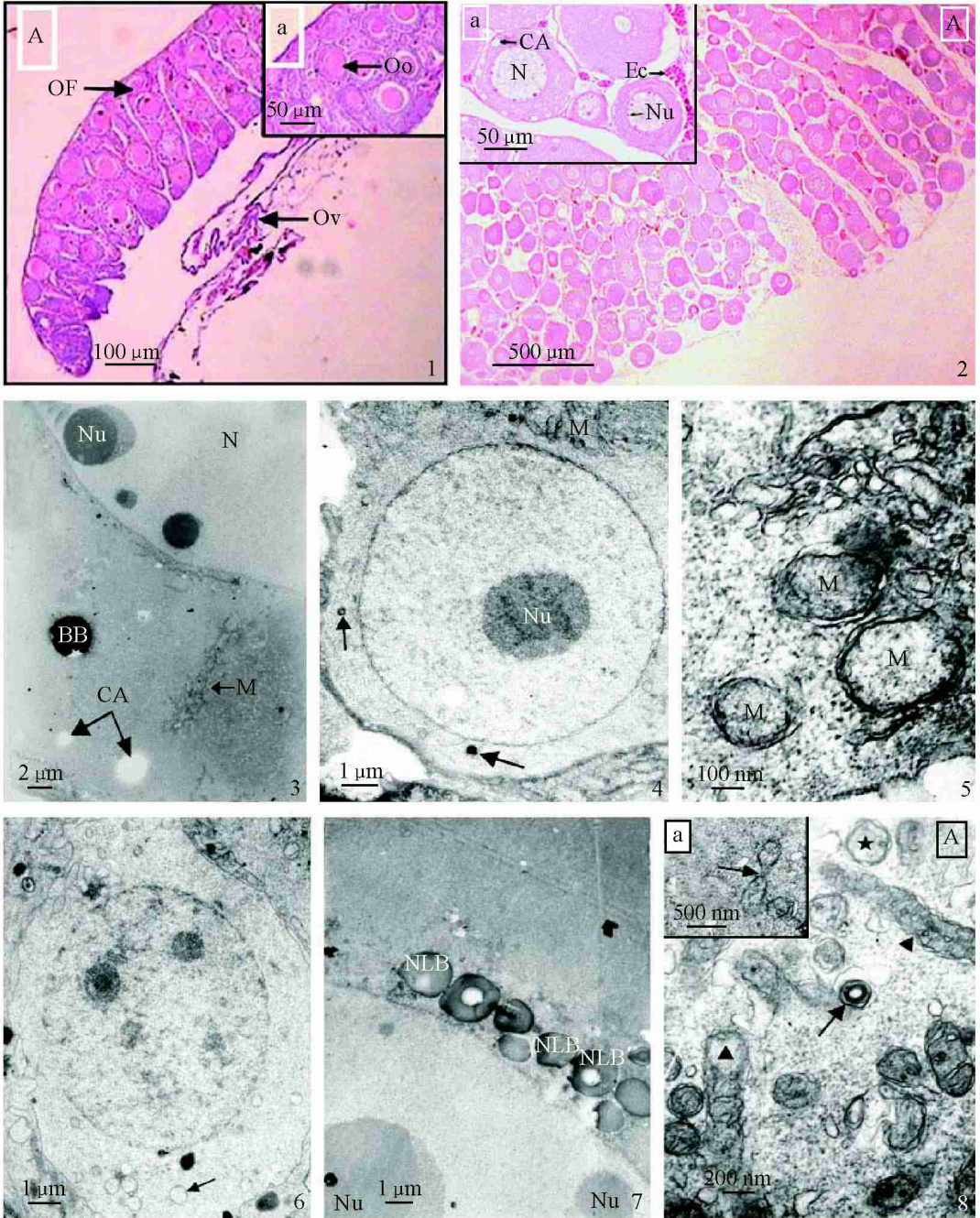
徐革锋等: 细鳞鱼卵子发生过程中细胞器的形态变化与作用

图版 I

XU GeFeng *et al.*: Morphological Changes of Organelle during Oogenesis in

Brachymystax lenok

Plate I



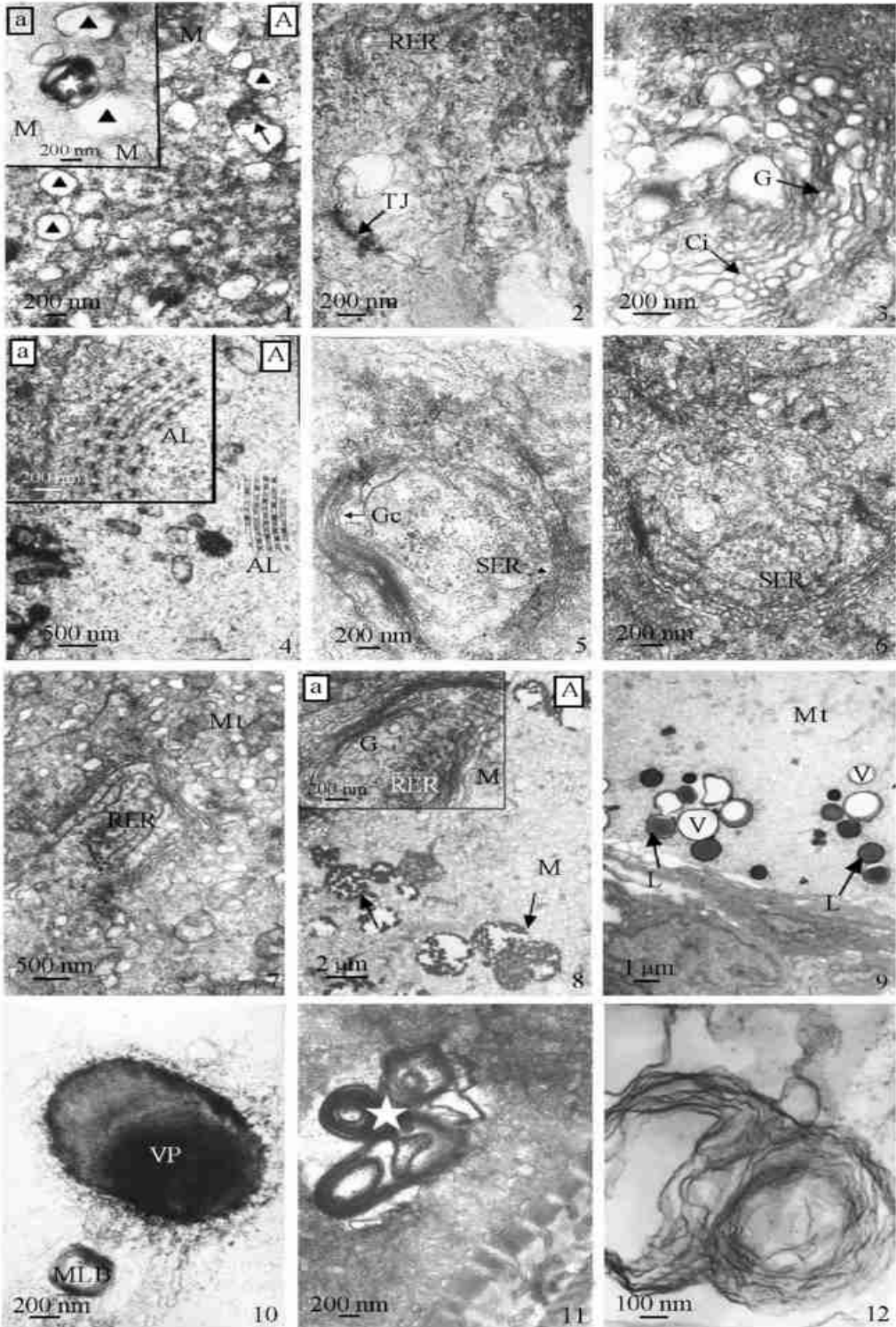
图版说明见文后

徐革锋等: 细鳞鱼卵子发生过程中细胞器的形态变化与作用

图版 II

XU GeFeng *et al.*: Morphological Changes of Organelle during Oogenesis in *Brachymystax lenok*

Plate II



图版说明见文后