

# 缢蛏卵母细胞卵黄发生过程的 超微结构研究\*

上官步敏 刘正琮

(厦门大学海洋系, 厦门 361005)

**提要** 于1985年9—10月,从厦门沿海滩涂采回缢蛏雌性亲贝,利用透射电镜观察卵母细胞卵黄发生过程的超微结构变化。结果表明,多数卵黄球首先是通过聚集方式形成的。游离于胞质中的絮状物质和小泡先聚集而成致密无膜的小团,随后逐渐增大,并与不同来源的颗粒或小泡融合,最终形成具膜的、圆形的卵黄球。线粒体、高尔基体、内质网及微吞噬作用形成的颗粒等均以不同的程度参于卵黄发生。来源于内质网和环孔瓣状体的光面小泡可转化形成脂滴。

**关键词** 缢蛏 卵黄发生 超微结构

有关双壳类卵母细胞卵黄发生过程的研究已有一些报道(方永强等,1987;林加涵等,1983; Pipe, 1887),但对各种细胞器在卵黄形成过程中的作用及卵黄球和脂滴等的形成的主要方式等问题的结论不尽相同。本文在缢蛏卵子发生的超微结构研究(上官步敏等,1992)的基础上,详细地观察了各种亚显微结构在缢蛏卵黄发生过程中的演变,据此阐述该种动物卵黄形成的规律,以期对卵子发生过程许多重要问题的深入研究以及缢蛏人工养殖业的发展提供科学依据。

## 1 材料和方法

缢蛏(*Sinonovacula constricta*)亲贝于1985年9—10月(即繁殖期间,上官步敏等,1989),采自厦门沿海滩涂。从鲜活的雌性亲贝取下小块内脏团,按常规的透射电镜样品的制备法进行处理。超薄切片在JEM-100CX II型透射电镜下观察拍照。

## 2 结果与讨论

对缢蛏卵母细胞超微结构的观察表明,多种细胞器以不同的方式不同程度地参于卵黄等的形成;其中聚集式的卵黄形成是主要的形成方式之一。

**2.1 聚集式的卵黄形成** 在卵黄发生初期和旺盛期,观察到胞质中一些细小的嗜钨物质和小泡(如高尔基小泡)相互聚拢,形成无定形的小团(图版 I:1 PY<sub>1</sub>)。随着聚集的物质增多,在胞质中形成了许多大小不一,电子密度有些差别的团状结构。这种结构形状不规则,不具被膜,故边缘电子密度较低,没有明显的轮廓线(图版 I:1 PY<sub>2</sub>—PY<sub>3</sub>)。它们随着

\* 厦门大学校科研基金资助项目,561号。上官步敏,男,出生于1955年11月,讲师,硕士。

收稿日期:1991年11月1日,接受日期:1994年5月3日。

聚集逐渐增大,也可相互融合或与其它胞器演变的小泡或颗粒融合(图版 I:1 PY<sub>2</sub>)。为了有别于成熟的卵黄球和其它途径形成的卵黄粒(卵黄粒系指正在形成中的卵黄颗粒),这种结构被称之为“聚集型卵黄粒”。当卵黄粒增大到一定程度时,其表面形成一层限制性膜,最终形成成熟的卵黄球(图版 I:1Y)。在卵黄发生期,这种类型的卵黄粒很多,表明这种聚集方式是该种动物卵黄形成的一种主要方式。类似的过程曾在帽贝 (*Patella* sp.) 和一种 *Priapul* 中观察到 (Giese, et al., 1987)。而在多种双壳类和许多其它动物中却很少见(方永强等,1987;林加涵等,1983; Pipe, 1987; Adiyodi et al., 1983)。这种颗粒的特征明显不同于其它来源的卵黄粒和成熟的卵黄球,成熟的卵黄球通常都有明显的被膜;也不同于先前报道的“核质外排小体”(上官步敏,1992)。以这种方式聚集的物质可能包括游离多核糖体上合成的蛋白。一些作者则认为,这种聚集过程是糖元、半乳糖等碳水化合物结合到卵黄中的主要方式 (Giese et al., 1987)。由于这种过程最初很不明显,后期又不易同其它胞质颗粒区别,因此容易为观察者所忽视。通过仔细地观察比较,也许可在更多的动物中发现类似的卵黄形成方式。

**2.2 线粒体的演变及与卵黄形成的关系** 在整个卵黄发生过程,线粒体始终是数量较多的胞器之一。有 I,II 型两种特征的线粒体,其中仅 II 型线粒体与卵黄形成有明显的关系。

I 型线粒体(图版 I:2 M<sub>1</sub>)外形较不规则,嵴发达,外腔和嵴内空间的密度明显低于 II 型(图版 I:3 M<sub>2</sub>),但内腔基质的密度很高。这种线粒体在卵黄发生初期和旺盛期大量出现,并且集中分布于卵母细胞基部;其中一些则有伸长,中段缢束,进而分裂为二的现象(图版 I:2, 箭头示分裂的线粒体)。II 型线粒体外形充盈,一般呈卵圆或胶囊状,其嵴排列无序,较不或很不发达,但外腔及嵴内空间密度较高,与内腔基质的密度相似。这种线粒体数量较少,分布分散。在一些 II 型线粒体中,观察到嵴退化或消失,同时一些絮状嗜钨物质在其腔内积累,致使其内部的电子密度逐渐增大,甚至常见到一至多个高密度小斑在其内部形成(图版 I:3, 箭头示小斑)。这些线粒体的嵴和内膜其后均消失,转变成具膜的、致密的球形或卵圆形颗粒,其中往往仍可见残留的嵴或双层膜的痕迹。这种颗粒可称为“线粒体型卵黄粒”(图版 I:1,4 MY)。这种颗粒最终可融合到其它的卵黄粒中。

线粒体直接参与双壳类卵黄形成已有一些报道(方永强等,1987;林加涵等,1983),本文的观察支持这种观点,进一步区别出两种特征的线粒体。I 型线粒体的分裂现象和结构特点表明其处在增殖状态,属于新生的线粒体,其呼吸代谢旺盛,主要起细胞呼吸作用。II 型线粒的结构特点表明其呼吸机能正在变得低下,但其腔内的致密度高和具有较大的充盈程度表明其内贮存的物质较多。这种变化有利于其后向卵黄粒的转化。

**2.3 内质网与卵黄和脂滴形成的关系** 内质网可以不同的方式参与卵黄和脂滴的形成。在卵黄发生期间,内质网(主要是粗面内质网)通常很发达。有直或弯曲分枝的管状内质网和复层重迭的囊状内质网。管状内质网腔内常可见大量致密的絮状物质(图版 I:6 RER)。这些内质网经断裂形成致密的小泡;小泡融合增大,并可直接与形成中的卵黄粒结合(图版 I:5,7DV)。另一些粗面内质网囊腔电子密度较低,它们常与环孔瓣状体相邻或相连(图版 I:10 AL)。在这些内质网及相邻的环孔瓣状体瓣层的末端,也可通过膨大、断裂、脱落的方式形成众多的低密度内质网泡。这些小泡仍附有核糖体,直径较大

(100—125nm)。它们脱落后继续扩张,同时失去核糖体转变为光面内质网泡。光面内质网泡内腔逐渐变为浅灰、灰色,并相互融合,最后形成没有限制性膜的脂滴(图版 I: 9L)。

此外,粗面内质网还呈环状层层包绕着线粒体,所包的腔内除线粒体外还有大量致密的颗粒物质。外围的内质网逐渐失去膜的特征,最终和逐渐退化的线粒体等物质一起融合成致密的卵黄粒(图版 I:7M)。内质网也直接包绕在卵黄粒周围(图版 I:8, RER),从而直接参与卵黄粒的形成。

由内质网小泡、线粒体和内质网演变成卵黄的现象在其它双壳类中也有报道(林加涵等, 1983; 方永强等, 1987)。此外,一般认为光面内质网与脂类或脂蛋白合成有关(汪德耀, 1988; 钟慈声等, 1984; 特纳等, 1976), 而光面内质网与粗面内质网之间可以相互转化(汪德耀, 1988)。本文的观察也表明粗面内质网可以转变为光面内质网,进而形成脂滴。此外,在缢蛏卵母细胞中还见到粗面内质网环绕脂滴周围(图版 I:11 L)。也许这与脂蛋白或混合性卵黄的合成有关。

**2.4 高尔基体与卵黄形成的关系** 在卵黄发生过程中,高尔基体产生众多的高尔基小泡,小泡直径约 60nm,电子密度中等。这种小泡除了参与聚集型卵黄粒的形成外,还观察到大量小泡聚集在聚集型卵黄粒周围;其中一些小泡成排地、规则地排列在卵黄粒表面,并进而相互融合成膜(图版 I:1, 箭号所示)。这暗示高尔基小泡对卵黄粒的成膜过程提供了物质。目前,已有一些证据支持高尔基体参与质膜的形成的看法(汪德耀, 1988)。与缢蛏卵母细胞中相似的成膜过程在被囊动物 (*Ciona in testinalis*) 的卵母细胞中也可见到 (Adiyodi et al., 1983)。

**2.5 质膜的交换活动与卵黄形成的关系** 在形态上,卵母细胞内外物质的交换活动是在卵黄膜形成后(即卵黄发生开始)才变得明显起来。在卵黄膜的微绒毛管腔内,常有絮状物(上官步敏等, 1992);靠近质膜的微绒毛管腔则常膨大成泡状,并进而转变为低密度胞饮小泡(V)转移到胞质中(图版 I:14)。质膜内侧还常见到微吞噬作用形成的致密小团块或颗粒;小团块或颗粒可与皮质区中原先存在的颗粒融合形成卵黄粒或皮质颗粒(图版 I:12, 14 PV)。质膜附近还有一些类似残体的液泡(图版 I:13 RB)。上述特征表明卵黄发生期细胞质膜上的交换活动很活跃,而且部分卵黄物质可通过这种交换从细胞外获得。

### 3 结论

**3.1 聚集方式是卵黄形成的主要方式** 由胞质中的游离物质和小泡逐步聚集成不具被膜的卵黄粒,随后再发育成具被膜的卵黄球,这是缢蛏卵母细胞卵黄形成的主要方式。

**3.2 线粒体来源的卵黄形成** 部分 II 型线粒体通过腔内物质的逐步积累,可转化为线粒体型卵黄粒。这种卵黄粒具膜,其中常可见残留的嵴或双层膜的痕迹。

**3.3 内质网参与卵黄和脂滴的形成** 内质网于几种不同的方式参与卵黄的形成:一些腔内含有致密物质的管状内质网断裂形成致密的小泡,小泡其后融合到其它形成中的卵黄粒中;一些内质网则通过包绕在线粒体周围或卵黄粒表面,直接参与卵黄粒的形成。一些内腔电子密度低的囊状内质网形成低密度的光面内质网小泡,这种小泡进而发育融合成脂滴。

**3.4 高尔基体参与卵黄的形成** 高尔基体产生的高尔基小泡,可以直接参与聚集型卵

黄的形成,同时也可能参与该种卵黄粒被膜的形成过程。

**3.5 细胞内吞作用与卵黄和皮质颗粒的形成** 在卵黄发生期卵母细胞质膜上活跃的内吞活动是卵黄物质另一来源。由微吞噬作用形成的致密颗粒通过与其它卵黄粒的结合形成卵黄。皮质颗粒也可通过微吞噬作用形成。

总之,缢蛏卵母细胞的卵黄形成有多种方式,与其它双壳类明显不同的是:其卵黄主要是通过聚集方式形成;聚集形成的卵黄粒再通过融合或与其它来源的小泡或颗粒融合增大,最后,在高尔基小泡协助下完成卵黄球被膜的形成,从而完成卵黄球的形成过程。

## 参 考 文 献

- 上官步敏等,1989,缢蛏性腺成熟度的研究,厦门大学学报(自然科学版),28(1): 79—82。  
 上官步敏等,1992,缢蛏卵子发生的超微结构分析,台湾海峡,11(2): 174—179。  
 方永强、齐襄,1987,栉江瑶卵母细胞发育成熟过程超微结构研究,海洋学报,9(5): 612—619。  
 汪德耀主编,1988,普通细胞生物学,上海科技出版社(上海),133—208。  
 林加涵、汪德耀,1983,僧帽牡蛎卵母细胞卵黄发生的超微结构研究,厦门大学学报(自然科学版),22(3): 355—363。  
 钟慈声等,1984,细胞组织的超微结构,人民卫生出版社(北京),298。  
 特纳, C. D., 贝格纳尔, J. T. 著,1976,刘以训等译,1983,普通内分泌学,科学出版社(北京),267。  
 Adiyodi, K. G., Adiyoi, R. G. eds, 1983, Reproductive Biology of Invertebrates, Vol. 1, John Wiley & Son (Chichester), pp. 315—319, 691—707。  
 Giese, A. C. et al. eds, 1987, Reproduction of Marine Invertebrates, Vol.9, Blackwell Scientific Publication & Boxwood Press (California), pp.50—179。  
 Pipe, R. K., 1987, Oogenesis in the marine mussel *Mytilus edulis*: an ultrastructural study. *Mar. Biol.*, 95(3):405—414。

## 图 版 说 明

图版 I 缢蛏卵母细胞卵黄球的形成

Plate 1 The formation of yolk globule of the oocyte in *Sinonovacula constricta*

1. 聚集型卵黄粒形成过程, PY<sub>1</sub>—PY, 分别示卵黄粒聚集的不同阶段, ×57 000。2. I 型线粒体, 箭号示其裂殖特征, ×14 000。3. II 型线粒体, 箭号示致密小斑, ×29 000。4. 线粒体卵黄粒 (MY) 与大的卵黄粒融合, ×29 000。5. 退化的 II 型线粒体与聚集型卵黄粒融合, ×29 000。6. 粗面内质网 (RER), 内充满絮状物, ×29 000。7. 内质网包绕线粒体形成复合型卵黄粒, 并产生致密小泡 (DV), ×10 000。8. 内质网包绕卵黄粒, ×14 000。9, 10. 内质网和环孔瓣状体 (AL) 形成光面小泡 (VE) 和脂滴 (L), ×14 400 (9); ×4 800 (10)。11. 内质网包绕脂滴 (L), ×10 000。12—14. 内吞作用: 12. 微吞噬作用形成的颗粒 (PV) 与胞质颗粒融合, VM 为卵黄膜, CM 为质膜, ×19 000; 13. 质膜附近的残体泡 (RB) 和吞噬颗粒, ×19 000; 14. 质膜附近的吞噬颗粒 (PV)、皮质颗粒 (CG) 和胞饮小泡 (V), ×19 000。

## ULTRASTRUCTURAL STUDIES ON THE FORMATION OF YOLK GLOBULE OF THE OOCYTE IN *SINONOVACULA CONSTRICTA*

Shangguan Bumin, Liu Zhengcong

(*Department of Oceanography, Xiamen University, Xiamen 361005*)

### ABSTRACT

Mature females of *Sinonovacula constricta* were collected from the intertidal zone at Xiamen Island from September to October of 1985. Transmission electron microscope observation of the ultrastructural features of the oocyte of the clam were observed during vitellogenesis. At the early vitellogenic stage, there were a great number of small dense masses without membrane which obviously derive from the aggregation of flocculent material and vesicles in the cytoplasm. These masses grow in size (resembling amalgamating process) or by direct coalescence with other cytoplasmic granules and, at last, develop into mature yolk globules covered with membrane. The granules deriving from mitochondria, by combining with other developing yolk granules, transform into yolk globules, endoplasmic reticulum (ER) is also involved in vitellogenesis in varied ways: Some dense vesicles produced by ER incorporate into other yolk granules, while some sacs of ER which surround mitochondria and electron dense material, or surround developing yolk granules participate directly in the formation of yolk. The aggregation of Golgi vesicles, and the coalescence among them, on the surface of aggregating yolk granules imply the relationship between these vesicles and the formation of the limited membrane of the yolk globule. The fact that the granules produced by microphagocytosis combine with yolk granules indicates that a part of vitellin material originates extracellularly. Some clear vesicles formed by rough ER and annulate lamellae transform into smooth vesicles, and then form lipid droplets by amalgamation.

**Key words**    *Sinonovacula constricta*    Vitellogenesis    Ultrastructure

