

黄鳝性逆转时生殖腺的组织学与超微结构的变化

刘修业 崔同昌 王良臣 陈建春*

(南开大学生物系,天津)

提 要

黄鳝由雌转雄性时,其生殖腺滤泡细胞变得肥大和充满分泌物,卵母细胞的微绒毛、线粒体与放射带退化,卵黄液化。滤泡细胞吞噬卵黄颗粒并消化吸收后,最后形成类胡萝卜素瘤。随着卵巢的退化,精细胞与精巢逐渐形成。

关键词 黄鳝,性逆转,超微结构

黄鳝 (*Monopterus albus*) 的自然性逆转现象,刘建康在 1944 年就报道过^[1],随后 1953 年又对黄鳝性逆转作了生殖腺的组织学观察^[2],Leim 1963 年作了黄鳝性逆转的生态学研究^[12],Chan 1972 年和 1976 年先后作了黄鳝自然性逆转中的活组织及生殖腺的组织结构观察^[9,10]。但上述作者均在光镜下进行,细微结构变化没有涉及。本研究在光镜的基础上作了电镜观察,为黄鳝性逆转提供亚微观的形态结构资料。

材 料 与 方 法

研究材料是 1980—1986 年由专人采集于天津地区,共获得标本 757 尾,体长 122—798 cm,经生物学测定后,按研究的要求,挑选各体长组进行活体解剖,取其性腺,切成 0.5—0.7cm 的小段, Bouin's 液固定,制成石蜡切片, H. E. 染色,光镜观察;另切成 1 × 1 × 1mm 的小块,磷酸戊二醛和锇酸双固定,环氧树脂包埋,切成超薄切片,用醋酸铅对染,透射电镜 (Philips EM-400 ST 型) 观察。

结 果

黄鳝的生殖腺开始均为雌性,然后逆转为雄性,其间要经历一个雌雄同体时期。

雌性时期

黄鳝 2⁺ 龄,平均体长 358mm (303—400mm) 前皆为雌性^[3]。黄鳝的性腺都是右侧

* 原南开大学生物系 82 级学生,现在云南教育学院工作。
1988 年 1 月 11 日收到。

发达,左侧退化。卵巢外面有一层结缔组织所形成的被膜,膜内为卵巢腔,充满形态不一、大小悬殊、不同发育阶段的卵母细胞,卵径 $4.8-2\,500.0\,\mu\text{m}$, 核径 $3.2-410.0\,\mu\text{m}$ (图版 I:1)。它们反映了不同的生长时期。

1. 稚龄时相 卵母细胞不规则,梨形、椭圆形等。核大,胞质少。卵径 $4.8-11.6\,\mu\text{m}$, 核径 $3.2-8.0\,\mu\text{m}$, 核仁颗粒状,分布于核中,直径 $0.2-0.8\,\mu\text{m}$, 染色体细丝状,长约 $1.6\,\mu\text{m}$, 卵膜不完全地被一层滤泡细胞包围(图版 I:1)。

2. 一层滤泡时相 卵母细胞圆形或不规则圆形,细胞质嗜碱性,成颗粒状分布,染成蓝紫色,细胞质中常见一个着色很深的卵黄核(图版 I:2, YN)。卵径 $29.8-480.0\,\mu\text{m}$, 核透亮,直径 $72.0-150.0\,\mu\text{m}$, 染色体成颗粒状,核仁大小不一,分散核中。卵膜外有一层扁平滤泡细胞包围。电镜下的卵母细胞质中有许多线粒体(图版 I:3, Mi),呈球状与杆状,直径 $0.0956-0.1552\,\mu\text{m}$, 其上嵴的轮廓清晰。卵周缘有电子密度高低不同的条纹组成的放射带^[1](图版 I:3)。卵母细胞与滤泡细胞通过它们间的突起互相连接,并有 $0.1142-0.2142\,\mu\text{m}$ 不连续的胞间隙。

3. 卵黄沉积时相 卵母细胞圆形或不规则圆形,卵径 $500-700\,\mu\text{m}$, 核径 $201-357\,\mu\text{m}$, 细胞质呈碱性,颗粒状,染成深蓝色,核仁沿核缘分布(图版 I:4)。电镜下,明显特点是胞质内沉积大小不等的卵黄颗粒,分布不均,成团块分布(图版 I:5, YG),图 5 中还可看到线粒体 (Mi)、高尔基复合体 (Go)、溶酶体 (Ly) 及液泡 (V) 等。

4. 充满卵黄时相 卵母细胞圆形或椭圆形,卵径 $1\,500-2\,000\,\mu\text{m}$, 胞质中充满卵黄球(图版 I:6),电镜下清楚地看到放射带加厚,带中电子密度低的放射带条纹向外延长,形成长短不一的突出物称为微绒毛(图版 I:7, MV)^[7,11],与滤泡细胞的突起连接(图版 I:7)。由于微绒毛的延长,使胞间隙加大,在 $0.4117-0.9170\,\mu\text{m}$ 间。

5. 成熟卵母细胞时相 卵母细胞圆形或接近圆形,卵径 $2\,100-2\,500\,\mu\text{m}$, 滤泡细胞增多,两层排列(图版 II:8)。电镜下看到卵母细胞微绒毛进一步延长,最长达 $1.7826\,\mu\text{m}$ (图版 II:9, MV),由放射带横切观察,为圆柱形,均匀分布,直径约 $0.3913\,\mu\text{m}$, 间距约 $0.6304\,\mu\text{m}$ (图版 II:10),滤泡细胞伸出不规则的突起与微绒毛相接(图版 II:9)。由于微绒毛的加长以及细胞间空腔的加大,使胞间距进一步加大。窄处 $0.8695\,\mu\text{m}$, 宽处 $2.2608\,\mu\text{m}$ 。

雌雄间体时期

黄鳝 3+ 龄,平均体长 453mm ($350-490\text{mm}$) 时开始转入这一时期^[3]。性腺被膜加厚,卵巢逐渐退化,精巢开始形成。性腺中除卵巢外,还兼有精巢存在(图版 II:11, Te)。电镜下可见正在退化的大的卵母细胞,其滤泡细胞变得肥大,核不规则,胞质内充满分泌颗粒(图版 II:12),图 12 中还可见到卵母细胞的微绒毛萎缩、放射带条纹模糊、线粒体退化、卵黄球液化。随着退化,卵母细胞的微绒毛、放射带与条纹和线粒体完全消失,并出现形状不同、大小不等的空泡(图版 II:13)。卵母细胞与滤泡细胞的胞间隙消失。具分泌颗粒的滤泡细胞具有吞噬卵黄颗粒与形成黄体的功能^[2]。受黄体的影响,卵母细胞膜变得很不规则,出现崩溃的缺口(图版 II:13),卵母细胞逐渐萎缩。滤泡细胞吞噬卵黄颗粒后所形成的黄体细胞,最后分解成一堆不规则的桔黄色物质,称类胡萝卜素瘤^[2](图版 II:11)。这种残留物质散在雌雄间体性腺中,直至完全逆转为雄性时才消失。

幼小的卵母细胞退化方式与大的卵母细胞有所不同。它们通过被侵入的细胞的吞噬,分解吸收,最后变为精巢的组成成分,而不形成黄体细胞和桔黄色物质,在组织学切片上显示的不是桔黄色而是蓝色。另外,退化完成的时间比大的卵母细胞要晚。

大、小卵母细胞退化后留下的空间被新形成的生殖褶填充。褶上分布一些核大而圆、细胞质较少、略嗜酸性的精细胞。电镜下精细胞伸出许多突起(图版 II:14, SC)与支持细胞(图版 II:14, S)相连接,以获得支持与代谢物质的交换。支持细胞间存在中间连接(图版 II:14)。

雄性时期

黄鳍 6⁺ 龄,平均体长 705mm (685—750mm),全部逆转雄性^[3]。随卵巢的退化消失,曲细精管逐渐形成扩大,最终占领了整个生殖腔,并形成完整的管腔系统,在曲细精管上分布发育不同阶段的精细胞(图版 II:15)。

讨论与结论

1. 黄鳍由雌性转化为雄性是卵巢的逐渐退化、精巢的渐进形成过程。大、小卵母细胞退化后所腾出的空间,由新生的精细胞与曲细精管填充。最后生殖腺腔全部为盘曲的曲细精管及发育不同阶段的精细胞所填满,这时卵巢也就被精巢取代。黄鳍个体间度过雌雄间体时期的年龄和体长区别甚大。天津地区最早的在 3⁺ 龄,平均体长 453mm;最晚的 6⁺ 龄,平均体长 705mm^[3],同一地区出现这一现象,在鱼类中少见。

关于性别转化,刘建康(1944)提出是否与营养及性内分泌有关^[2]。Leim (1963)饲养黄鳍观察其性别情况证明饵料不足,长期饥饿可促进性转化^[4],与刘建康所提问题的前者一致,是否与内分泌有关,有待进一步研究。

2. 黄鳍卵母细胞摄取营养的方式属营养型中的卵泡型,营养物质通过滤泡细胞而输入卵母细胞^[4]。正在生长发育中的卵母细胞伸出许多微绒毛突起与滤泡的突起紧密连接,以增大互相间的接触面积,为滤泡细胞输送物质提供途径,而卵母细胞质中丰富的线粒体又为其新陈代谢与生长提供了能量来源。因为细胞生命活动所需总能量中,约 90% 来自线粒体^[6]。卵母细胞走向衰退过程中,由于功能的衰减,生长停止,卵母细胞发生了系列变化。开始时是线粒体的数量减少,嗜不清楚,最后完全退化。与此同时,微绒毛与放射带相继消失。

3. 刘建康(1952)在光镜下观察黄鳍卵母细胞退化的过程中发现,卵泡表皮细胞吞噬卵黄球颗粒并形成黄体细胞,最后形成许多桔黄色小瘤^[2]。作者在组织学研究中的结果与其一致。同时,这些现象也与其它某些硬骨鱼卵母细胞退化的情形相同。如 Wallace (1903) 在绵鳚的研究提出,卵母细胞退化分解时,滤泡细胞变得肥大^[13]; Breschnicher 和 de wit 等 (1947) 系统地描述了鲑鱼的退化过程,认为:“滤泡细胞中的颗粒细胞侵入卵中吞噬与吸收卵黄颗粒,形成黄体细胞,同时分泌激素;黄体细胞出现浓的桔黄色素;黄体细胞最后退化分解成一堆不整齐的结构”^[18]。

但值得提出的是,黄鳍卵母细胞的退化意味着性别的改变,而其它一些硬骨鱼只是性腺本身的调节及季节变化,不存在质的改变。

参 考 文 献

- [1] 刘建康, 1944. 鳝鱼始原雌雄同体现象之研究. 国立中央研究院动植物研究所丛刊, **15**(1—6): 1—8.
- [2] 刘建康、顾国彦, 1951. 鳝鱼性逆转时生殖腺组织的改变. 中国水生生物学汇报, **2**(1—2): 85—109.
- [3] 刘修业、王良臣、阎家本, 1985. 黄鳝年龄与生物学特性关系的研究. 南开大学学报 (自然科学版), **1**: 86—92.
- [4] 吴佩秋, 1980. 小黄鱼卵母细胞发育的形态特征和季节变化. 动物学报, **26**(4): 337—345.
- [5] 施琰芳、尹伊伟、胡传林、张水元, 1964. 鳝鱼性腺周年变化的研究. 水生生物学集刊, **5**(1): 77—94.
- [6] 钟慈声主编, 1984. 细胞和组织的超微结构. 人民卫生出版社.
- [7] Anderson, E., 1967. The formation of the primary envelope during oocyte differentiation in teleosts. *J. Cell Biol.*, **35**: 193—212.
- [8] Breschnicher, L. H. and Dayvene, de Wit, J. J., 1947. *Sexual Endocrinology of Non-mammalian Vertebrates*. Elsevier New York.
- [9] Chan, S. T. Q., Wai-sum, Tang, F. and Lofts, B., 1972. Biopsy studies on the natural sex reversal in *Monopterus albus* (Pisces: Teleostei). *J. Zool. London*, **167**: 415—421.
- [10] Chan, S. T. and Phillip(s), 1976a. The structure of the gonad during sex reversal in *Monopterus albus* (Pisces: Teleostei). *J. Zool. London*, **151**: 129—141.
- [11] Flegler, C., 1977. Electron microscopic studies on the development of the chorion of the viviparous teleost *Dermogenys pusillus* (Hemirhamphidae). *Cell and Tissue Research*, **179**: 255—270.
- [12] Leim, K. F., 1963. Sex Reversal as a natural process in the Symbranchiform fish *Monopterus albus*. *Copeia*, **2**: 303—312.
- [13] Wallace, W., 1903. Observations on ovation ova and follicles in certain teleostean and elasmobranch fishes. *Quart. Journ. Micr. Soc.*, **47**: 161—214.

HISTOLOGICAL AND ULTRASTRUCTURAL CHANGES IN THE GONAD DURING SEX REVERSAL IN *MONOPTERUS ALBUS*

Liu Xiuye, Cui Tongchang, Wang Liangchen and Chen Jianchun

(Department of Biology, Nankai University, Tianjin)

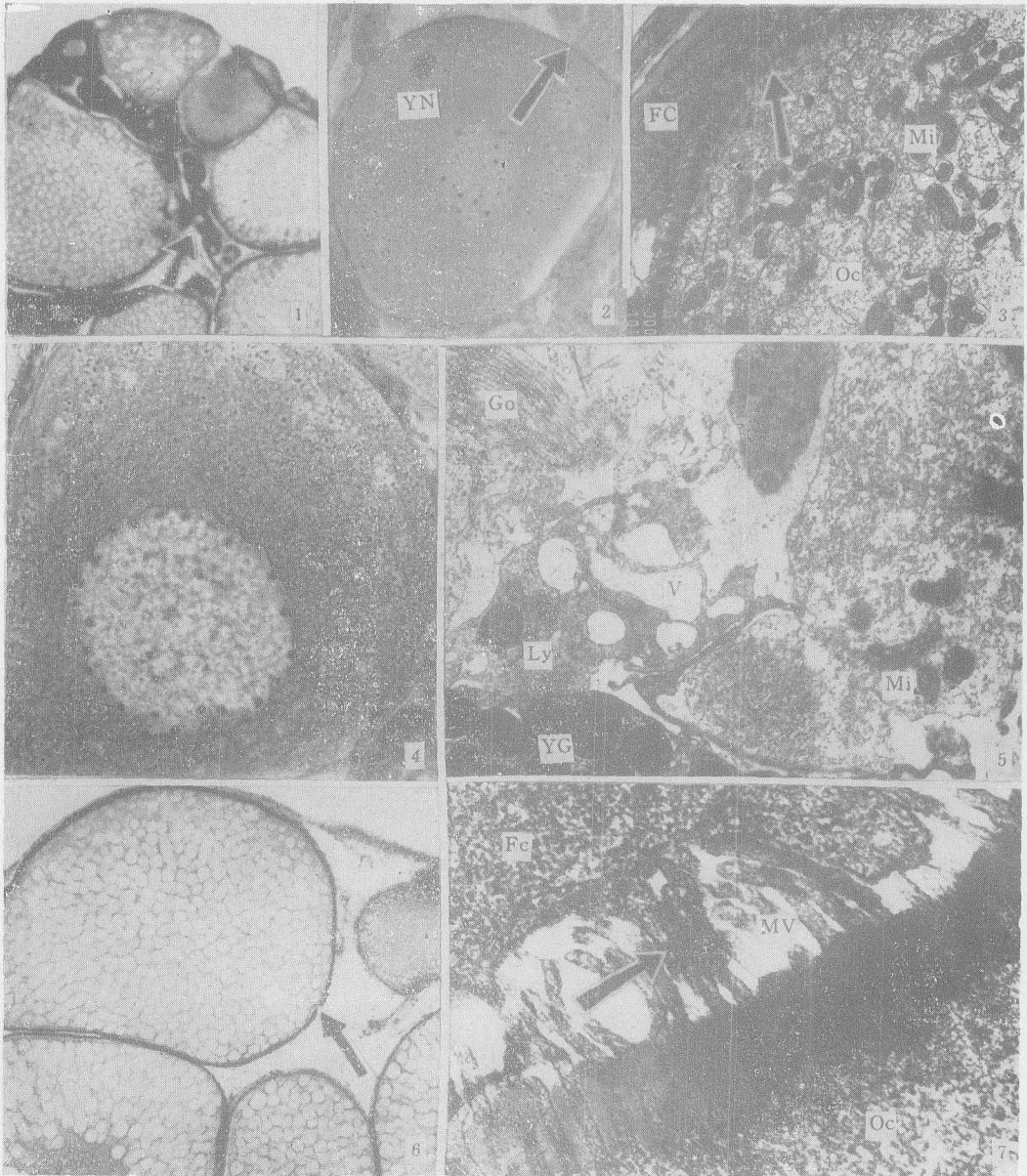
Abstract

This paper reports histological and ultrastructural changes in the gonad during sex reversal from female to male in *Monopterus albus*.

During the sex reversal the follicle cells became hypertrophic and were filled with secret. The microvilli, zona radiata, and mitochondria of the oocytes degenerated. The yolk spheres were liquefied. After the yolk granules were digested and absorbed by hypertrophic follicle cells, a round nodule with orange-coloured substance was finally formed.

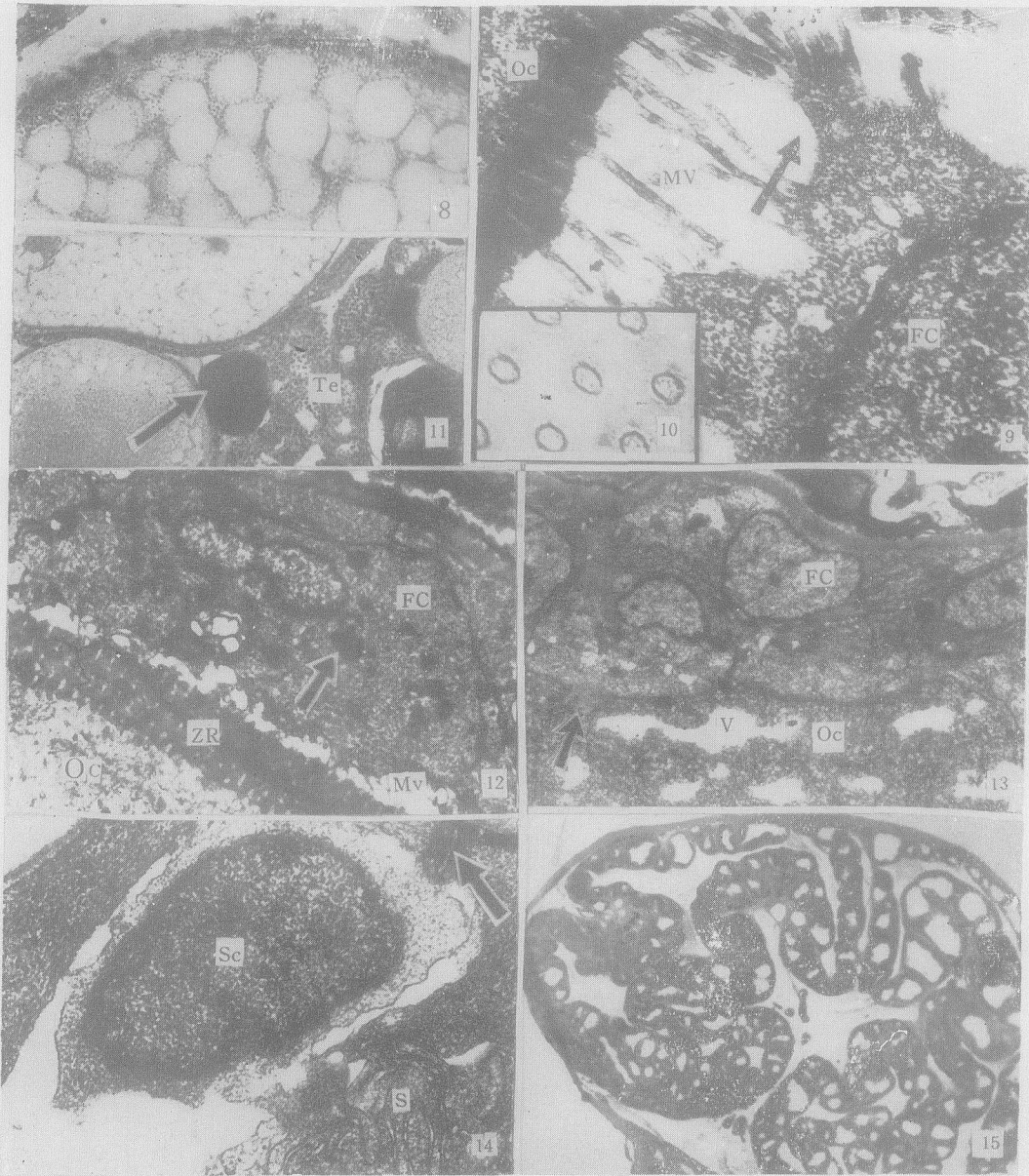
With the degeneration of the ovary, the spermatids and the testis were gradually formed.

Key words *Monopterus albus*, Sex reversal, Ultrastructure



1 黄鳝卵巢横切 $\times 20$ 箭头为稚龄卵母细胞；2 一层滤泡细胞的卵母细胞 $\times 80$ 箭头示卵黄核 (YN) 与一层滤泡细胞；3 图2局部放大 $\times 3\ 500$ 箭头示卵母细胞 (Oc) 中的线粒体 (Mi) 放射带的形成与滤泡细胞 (FC)；4 卵黄开始沉积的卵母细胞 $\times 70$ ；5 图4局部放大 $\times 7\ 000$ 示沉积的卵黄颗粒 (YG)、线粒体 (Mi)、高尔基复合体 (Go)、溶酶体 (LY) 及液泡 (V)；6 充满卵黄球的卵母细胞 $\times 20$ ；7 图6局部放大 $\times 34\ 000$ 示卵母细胞 (Oc) 的微绒毛 (MV) 与滤泡细胞 (FC) 的突起

1 The cross-section of the ovary of *Monopterus albus* showing various oocytes $\times 20$. Arrow shows young oocyte; 2 The oocytes surrounded by a layer of follicle cells showing yolk nucleus (YN) and a layer of follicle cells (arrow) $\times 80$; 3 Partial enlargement of Fig 2, showing mitochondria (Mi) of the follicle cell, formation of the zona radiata (arrow) and follicle cell (FC) $\times 3\ 500$; 4 The oocyte in which yolk granules begin to deposit $\times 70$; 5 Partial enlargement of Fig 4, showing the deposited yolk granules (YG), mitochondria (Mi), Golgi complex (Go), lysosome (Ly) and vacuoles (V) $\times 7\ 000$; 6 The oocyte filled with yolk spheres $\times 20$; 7 Partial enlargement of Fig 6, showing microvilli (MV) on the surface of oocyte (Oc) and cell protrusions (arrow) of the follicle cell (FC) $\times 34\ 000$



8 成熟的卵母细胞 $\times 60$; 9 图8局部放大 $\times 23\ 000$ 箭头示卵母细胞的微绒毛(MV)与滤泡细胞(FC)的突起延长; 10 图9放射带的横切 $\times 75\ 000$ 示微绒毛横切面及间距; 11 黄鳍雌雄间体性腺横切 $\times 250$ 示精巢的形成(Te), 箭头示退化后的卵母细胞残余; 12 退化中的卵泡局部横切 $\times 5\ 700$ 箭头示具分泌物的滤泡细胞及退化中的微绒毛(MV)与放射带(ZR); 13 退化中的卵泡局部横切 $\times 3\ 400$ 示微绒毛、放射带完全退化, 箭头示卵母细胞崩溃及产生大的空泡(V); 14 一精细胞 $\times 18\ 000$ 示精细胞(SC)与支持细胞(S)的连系, 箭头示支持细胞的中间连接; 15 黄鳍组建的精巢横切 $\times 10$

8 A mature oocyte $\times 60$; 9 Partial enlargement of Fig 8, showing the elongation of the microvilli (MV) on the surface of oocyte (Oc) and protrusions (arrow) of follicle cell (FC) $\times 23\ 000$; 10 The cross-section of zona radiata in figure 9 showing the section of microvilli and distance between them $\times 75\ 000$; 11 The cross-section of the gonad of the intersexual fish showing formation of the testis (Te) and the remains of degenerated oocyte (arrow) $\times 250$; 12 The section of the partially degenerating ovarian follicle showing the hypertrophic follicle cell with secretory granules (arrow), degenerating microvilli (MV) and zona radiata (ZR) $\times 5\ 700$; 13 The section of the partially degenerating ovarian follicle showing completely degenerated microvilli and zona radiata, and the crumbling oocyte (arrow) producing big vacuoles (V) $\times 3\ 400$; 14 A spermatid (SC) showing the contact with the supporting cells (S), and intermediate junction (arrow) between supporting cells $\times 18\ 000$; 15 The cross-section of the formed testis of *Monopterus albus* $\times 10$