

文章编号: 1000 - 5463(2002)02 - 0025 - 07

鲇卵膜形成和卵黄发生的超微结构观察

方展强, 郑文彪, 马广智, 卫焕荣

(华南师范大学生物学系, 广东广州 510631)

摘要: 对鲇(*Silurus asotus* Linnaeus) 卵母细胞发育过程的超微结构变化进行观察. 鲇成熟卵卵膜明显区分为内放射带、外放射带和透明带等3层结构, 透明带为颗粒细胞分泌形成, 内、外放射带则由卵母细胞本身分泌形成. 鲇卵母细胞内卵黄颗粒的形成经历几个阶段: 卵黄蛋白原、卵黄前体颗粒、卵黄中间颗粒, 最后形成卵黄颗粒, 其合成或加工分别在肝脏、颗粒细胞和卵母细胞内进行. 结果还讨论了卵黄核、合成泡及环状片层等细胞器的超微结构与功能的关系等.

关键词: 鲇; 卵膜形成; 卵黄发生; 超微结构

中图分类号: Q959.499

文献标识码: A

ULTRASTRUCTURAL OBSERVATIONS ON THE CHORION FORMATION AND YOLK GENERATION OF SILURUS ASOTUS

FANG Zhan - qiang, ZHENG Wen - biao, MA Guang - zhi, WEI Huan - rong

(Department of Biology, South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

Abstract: The temporal and spatial pathways of chorion formation and yolk accumulation during oogenesis in the catfish (*Silurus asotus* Linnaeus) have been observed by transmission electron microscope (TEM). The mature egg is surrounded by an acellular coat conventionally called the chorion, and the three main layers, named zone pellucida, zone radiata externa and zone radiata interna starting from the outer side to the inner side close to the egg plasma membrane, can be recognized at the TEM levels. Zone pellucida is secreted by the granulose cells, and the two layers of zone radiata are secreted and assemble by the developing oocyte in discrete steps, both temporally and spatially detectable, as shown by TEM observations. According to the yolk granules formation and accumulation three main developmental stages, named previtellogenic stage, vitellogenic stage and late vitellogenic stage, can be detected during oogenesis, and some of these stages can also be related to choriogenesis and follicle differentiation. The formation of yolk granule undergoes yolk protein, yolk pregranular body, yolk intermediate granules and yolk granule stages, which are synthesized and processed in liver, granulose cells and oocytes respectively. The relationship between ultrastructure and function of some organelle, such as yolk nucleus, synthetic vesicle and annulate lamella are also discussed in this paper.

Key words: catfish; chorion formation; yolk generation; ultrastructure

收稿日期: 2001 - 09 - 06

基金项目: 广东省科委科技攻关项目(河鲶驯化及人工繁殖技术研究)

作者简介: 方展强(1953 -), 男(汉族), 广东普宁人, 华南师范大学副教授, 硕士.

有关硬骨鱼类卵母细胞发育过程的组织学和超微结构研究已有不少学者做了许多工作,但有关卵母细胞中卵黄发生的过程和机制则一直存在一些不同看法^[1-2];此外,在卵母细胞的发育过程中,卵膜(chorion)的形成与滤泡细胞的分化和作用,也是一个十分引人注目的研究课题,至今尚有一些争论;硬骨鱼类卵母细胞卵膜的形成是否起源于卵母细胞或滤泡细胞,或两者兼有,也一直有不同论述^[3-5],因此,作者近年以鲇卵巢和成熟卵为研究材料,其研究焦点瞄准卵母细胞发育过程卵黄发生的形成过程以及卵膜形成与滤泡细胞分化、作用机制等问题,其观察结果如下。

1 材料与方法

1.1 实验动物

鲇(*Silurus asotus* Linnaeus)取自华南师范大学生物系鱼类研究室实验鱼塘。幼鱼为孵化后30日龄、45日龄和90日龄,其体长3.5-12.5 cm,体质量0.5-50 g共4尾;性成熟雌鱼,其体长30-35 cm,体质量300-350 g,共10尾,在产卵前、后期间取材。

1.2 卵巢和卵子的组织切片和透射电镜样品制备

捞取活鱼,迅速处死,剖开腹部,取出卵巢组织和卵子材料。部分卵巢组织和卵子材料用玻恩氏液固定,石蜡包埋,切片厚度7-8 μm ,H-E染色,用以观察卵巢组织的一般结构。电镜制片材料用4%戊二醛作前固定,卵子用解剖针穿刺若干小孔,缓冲液冲洗,再用1%锇酸固定,按常规系列乙醇脱水,Epon 812包埋,超薄切片,醋酸铀和柠檬酸铅染色,Philips EM 400型电镜观察拍照。

2 结果

2.1 卵母细胞发育与卵黄发生

鲇孵化出膜后约30 d,性腺已经分化,卵巢小叶内紧密排列众多卵原细胞和开始进入生长期的初级卵母细胞。处于小生长期的初级卵母细胞其体积迅速增大,其胞径在31-36 μm ,核内染色体分散成嗜碱性颗粒物均匀分布,在切面上可见数个核仁。此期卵母细胞的核径11-16 μm ;胞质内分布众多呈囊泡状的线粒体和卵黄核(yolk nucleus),但未明显观察到粗面内质网、高尔基体和多核糖体的存在,仅见一些呈囊泡状的滑面内质网和小液泡结构(图版 I-1)。孵化出膜后45 d的鲇卵母细胞外围的滤泡细胞开始进行双层分化,内层发育为颗粒细胞层,外层为鞘膜细胞层(图版 I-2)。当卵母细胞包被双层滤泡细胞时期,卵母细胞的微绒毛(microvilli)业已形成(图版 I-3),并伸向滤泡细胞,卵母细胞由小生长期转入大生长期发育阶段。

雌鱼经3个月的发育,卵巢内卵母细胞进入大生长期即为卵子的营养物质积累阶段,也即为卵黄颗粒大量的形成和积累时期(图版 I-4),为卵母细胞的卵黄发生中期,在孵化出膜后8-9个月,其卵巢发育到III-IV期。此期大多数卵母细胞的卵膜已完全形成(图版 I-4),卵母细胞最外为一层皮层区(cortex),具有许多致密核小泡和微胞饮小泡(箭头);向内紧接着是一层由众多线粒体密集形成“屏障”的外周区,可观察到许多线粒体囊泡化并膨大,内含有一类称

卵黄中间颗粒(yolk intermediate granules)物质.在卵黄发生中期,卵母细胞中间区域内,业已形成许多卵黄颗粒(yolk granules)(图版 II - 5),电镜图显示,中间颗粒被卵母细胞胞质内的一些膜结构(囊泡化的线粒体或粗面内质网)包装而形成卵黄颗粒.发育到大生长期末可见到卵母细胞的核移向动物极,业已极化的细胞核中仍可见到核仁,并可观察到由核膜所分化形成的环孔片层(annulate lamellae)结构(图版 II - 6).环孔片层由 4 - 5 个片层呈弧形平行排列的双层膜结构所组成,排列很规则,每一条双膜结构呈波浪弯曲,中间腔宽为 34.8 nm 左右,每个片层显示出众多环孔结构,呈念珠状,其缢形处约 14.5 nm 左右.环孔片层上布满颗粒状物质.

鲇经过 12 - 14 个月生长后,卵巢已发育成熟,发育到 V 期,卵巢内出现众多接近成熟的卵,卵子内充满众多卵黄颗粒,卵膜形成(图版 II - 7).

2.2 滤泡层发生

当卵原细胞过渡到早期初级卵母细胞时期,开始出现单个滤泡细胞(图版 I - 1),其细胞核呈扁长状结构,胞质内具丰富的粗面内质网结构,这时,卵母细胞的质膜与滤泡细胞的质膜连接十分紧密,两者之间并不存在非细胞结构物质.尔后,滤泡细胞开始分裂增殖(图版 I - 2),可见之间以桥粒(desmosome)形成的连接,滤泡细胞逐步包围卵母细胞,并分化为内、外两细胞层(图版 I - 3),外层为鞘膜细胞层(the cal cell layer),内层为颗粒细胞层(granulosa cell layer),两层滤泡细胞之间为一层富含胶原纤维的基膜(basement membrane)相隔.在此时期,卵母细胞不断增大,已伸出微绒毛状突起,并从卵母细胞的质膜不断分泌一些电子密度高的物质,形成内、外放射带;而颗粒细胞也开始形成微绒毛状突起,并也从质膜分泌一些物质,形成透明带结构,由此颗粒细胞参与卵母细胞形成了卵膜结构(图版 I - 4).

在卵母细胞的卵黄发生期间,电镜图显示颗粒细胞参与了卵黄颗粒的制造和运输过程的一些证据.发现在颗粒细胞内细胞核排出的一些物质,称为核排出物(exudation of nucleus),这些排出物被细胞质内一些囊泡化的线粒体或内质网包被,而形成“合成泡(synthetic vesicle)”结构.由肝脏合成的卵黄蛋白经血液循环系统进入在鞘膜细胞层表面形成的毛细血管腔内(图版 II - 8;图版 II - 11),再进入颗粒细胞内.卵黄蛋白将在合成泡内,由“致密核(dense - cord)”物质指导,合成一种“卵黄前体颗粒(yolk pregranular body)”(图版 I - 4),然后通过微绒毛输入卵母细胞内进一步合成卵黄中间颗粒(图版 II - 9).颗粒细胞具有的这种功能由其所观察到的超微结构证据所证明.当卵接近成熟时,卵子内充满卵黄颗粒结构,但颗粒细胞内的合成泡已经呈排空状态(图版 II - 7).

2.3 卵膜形成

卵膜的形成是一渐进的过程,发育完全成熟的鲇卵子被一层大致 69 μm 厚的卵膜包围(图版 II - 7).在电镜水平上观察到卵膜从外近滤泡细胞至内卵质膜排列,可以区别为 3 层结构,即透明带(zone pellucida)、外放射带(zone radiata externa)和内放射带(zone radiata interna)(图版 I - 4).透明带(宽为 1.33 μm)紧挨内层滤泡细胞,内放射带(宽为 7.12 μm)则与卵母细胞的卵质膜紧贴,外放射带(宽为 0.44 μm)为一层极薄但电子密度十分高的结构,由滤泡细胞和卵母细胞本身发出的微绒毛穿过卵膜交叉形成紧密连接(图版 II - 10),因而使卵膜 3 层结构都形成众多微绒毛通道(直径为 0.29 - 0.33 μm),其排列形成“蜂巢状”结构(图版 I - 4;图版 II - 7),每个孔道紧密排列 2 根分别由卵母细胞发出的微绒毛(microvilli)(直径为 0.11 - 0.17 μm)

和由内层滤泡层的颗粒细胞发出的粗绒毛(macrovillus)(直径为 0.17 - 0.28 μm),是颗粒细胞向卵母细胞运送卵黄颗粒前体物质的唯一通道.

3 讨论与小结

3.1 硬骨鱼类卵膜的形成方式与结构特点

硬骨鱼类的卵膜(egg envelope)又叫卵壳膜,或称绒毛膜(chorion),并非仅仅由一层质膜构成,为多层结构.目前,学者们对其命名各异,但完全形成后的卵膜在形态上可明显区分为“透明带”和有许多孔道的“放射带”(幅射带)的结构则为许多观察结果所证实.由于放射带又可明显区分为内、外放射带,故硬骨鱼类的卵膜划分为3层结构,尽管命名不同,但一般与滤泡的颗粒细胞层相邻的为透明带,而与卵母细胞相邻的为内放射带.本研究对鲇卵膜结构的命名采用以上的分法.

卵膜的这些结构究竟是卵母细胞本身分泌形成,或是由滤泡的颗粒细胞层分泌所形成的,尚有一些争议^[1,4,6].长期以来,硬骨鱼类的卵膜一直被认为是属于次级卵膜,则由滤泡分泌形成,其作用仅起到保护作用.但实际上,硬骨鱼类的卵膜不仅仅起到保护作用,严格上其卵膜应该属于初级卵膜,因为它参与了受精过程,起到特异性识别作用因而防止了多精受精的功能.一些学者的研究结果也表明,卵膜是卵母细胞分泌形成的,因而属于初级卵膜.对鲇卵膜发生过程的超微结构观察结果表明,鲇卵膜明显区分为3层结构,包括透明带、外放射带和内放射带.透明带为颗粒细胞分泌形成,内、外放射带则由卵母细胞本身分泌形成,卵母细胞内一种致密核小泡参与内、外放射带的形成,特别参与内放射带的迅速形成.因此,鲇卵膜为初级卵膜和次级卵膜混合组成,其功能则两者兼之.

3.2 硬骨鱼类卵母细胞卵黄发生过程的一般模式

对硬骨鱼类卵子发生过程通常有几种分期标准,其中也根据卵黄颗粒的发生进行简单分期,将卵母细胞发育划分为卵黄发生前期(previtellogenic stage)、卵黄发生中期(vitellogenic stage)和卵黄发生后期(late vitellogenic stage)进行描述,本观察采用这种划分.卵黄发生期的卵母细胞正处于卵膜结构迅速形成阶段^[6],观察这一时期有助于认识其卵膜的发生,了解卵母细胞内卵黄颗粒的形成和积累过程,同时也探讨滤泡层的发生与功能等问题.

3.2.1 卵黄发生前期

电镜观察表明:处卵黄发生前期的卵母细胞内,可观察到线粒体增多,聚集成团,许多线粒体的形状发生变化,首先从其内部某一部分的线粒体膜松弛开始,基质密度降低,形成“空囊”;随后,这部分线粒体膜向外突,形成突出泡,通常由数层膜构成;继而,突出泡与线粒体脱离,成为同心多层膜结构,这些囊泡化的线粒体吸收了由其细胞核排出的核仁颗粒物质后形成了球状体的卵黄核.卵黄核的作用仍不十分清楚,但长期以来都认为它的功能是卵母细胞形成细胞器的中心^[7].本观察证明卵黄核在卵黄形成前扩散,并随后消失在细胞中,因此尚无证据说明与卵黄发生的直接关系.

3.2.2 卵黄发生中期

超微结构的观察显示,卵母细胞本身并没有合成卵黄蛋白的功能,卵黄颗粒的合成为外源

性的,则卵母细胞仅具有加工能力.卵黄蛋白在肝脏合成,应用外源激素诱导鲇亲鱼产卵的个体,肝细胞内的糖原颗粒在 36 h 后几乎完全消失,表明肝细胞动员储存的糖原参与卵母细胞卵黄物质的形成^[8].卵黄蛋白原到达滤泡外层鞘膜细胞的毛细血管腔内,将通过膜孔进入内层滤泡层的颗粒细胞内.超微结构的观察结果显示,相邻的滤泡细胞存在桥粒连接,一些研究^[3]则已经证明滤泡细胞之间也存在紧密连接,它们之间可以通过体液的流通而进行物质交流.因此,由血液转运来的卵黄蛋白原可以直接通过滤泡细胞的细胞质而进入卵母细胞.

推断卵黄蛋白原先在内滤泡层的颗粒细胞中被合成为卵黄前体颗粒.超微结构显示,由颗粒细胞的核排出一类致密物质将指导诱发细胞内形成合成泡结构,由这些致密物质进入囊泡化的线粒体内形成一个原始的合成泡,核排出物在其内占据了一角,并形成了致密核.合成泡不断积累从肝脏运送来的卵黄蛋白原,并加工成为卵黄前体颗粒,因此,体积迅速增大,自后期充塞整个颗粒细胞,其它细胞器则退化.卵黄前体颗粒将经过深入放射带孔道内颗粒细胞和卵母细胞互相发出的微绒毛连接处而进入卵母细胞内.

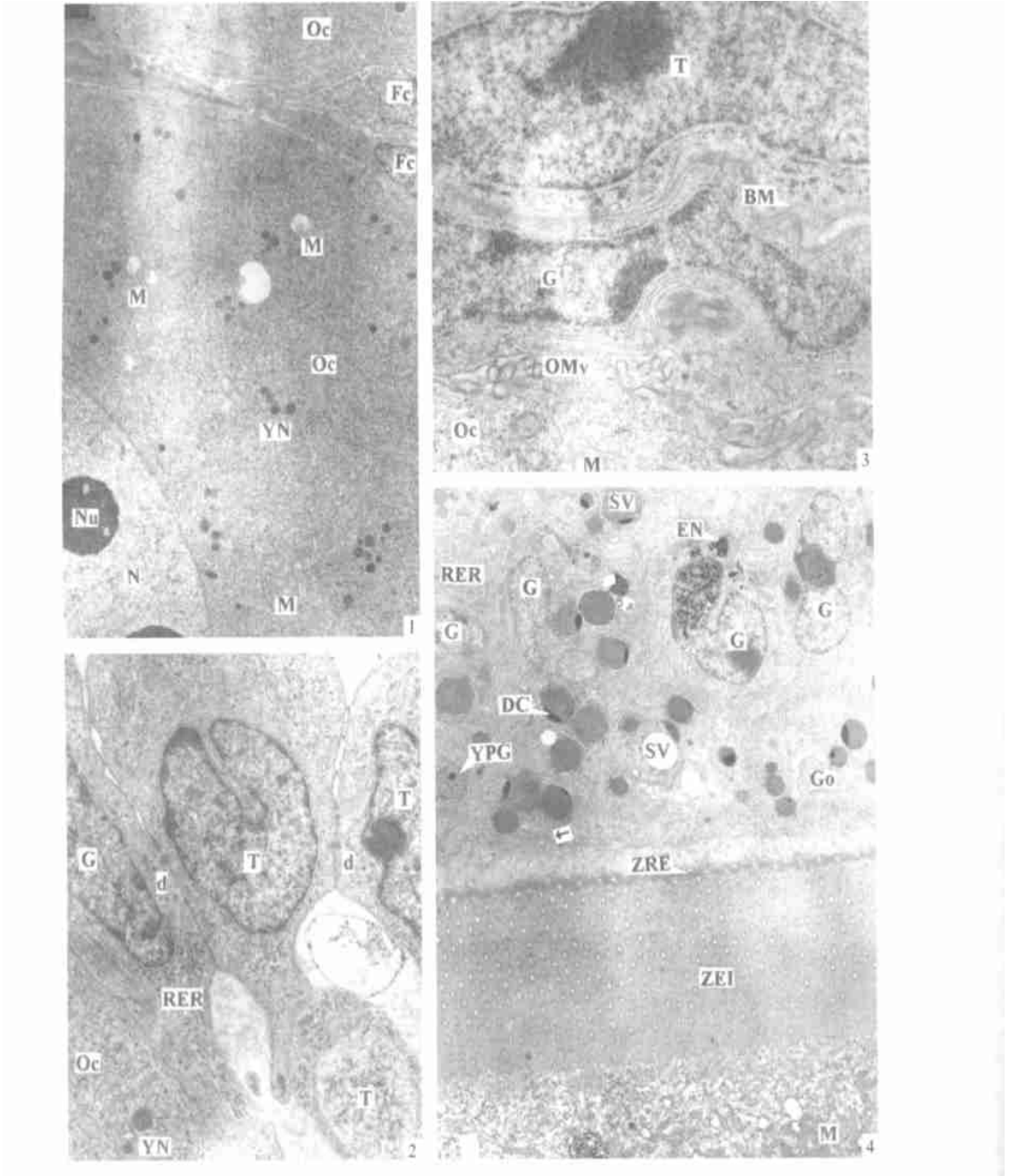
颗粒细胞与卵母细胞之间形成了透明带和放射带,卵母细胞膜向外突,形成了大量的微绒毛,直径较小;而由颗粒细胞向内延伸的微绒毛,直径较大,也穿过放射带通向卵母细胞,它们交叉连接插入放射带部分.孔道是卵母细胞和颗粒细胞之间进行物质交换的通道,微绒毛作为物质的输送者,推测颗粒细胞内的卵黄前体颗粒由于胞饮作用进入微绒毛,通过透明带、外放射带和内放射带而转运到卵母细胞内.对 *Heterandria formosa* 卵的细胞生化研究表明,具 Na^+ 、 K^+ 活性的 ATP 酶位于卵母细胞和滤泡细胞微绒毛的部位上^[6],证实微绒毛是滤泡细胞和卵母细胞的物质交换部位.

卵黄前体颗粒经过放射带孔道内颗粒细胞和卵母细胞互相发出的微绒毛连接处而进入卵母细胞内,将被加工为卵黄中间颗粒,这一过程推测由卵母细胞核核膜分化出环状片层体参与完成.电镜观察证明,处卵黄发生阶段的鲇卵母细胞中可发现环状片层结构,环状片层是由卵母细胞核核膜直接发育而成的,这与 Verhey 等^[9]对海胆卵母细胞的观察一致,但与黄国屏等^[10]对金鱼卵母细胞中环状片层来源的报道不同.在金鱼卵母细胞中环状片层的分布是远离细胞核的,故认为环状片层的来源似乎与核膜没有直接的关系.一些研究证明,环状片层中环孔的重要作用与多核蛋白体的形成有关,并且推测环状片层对卵母细胞的卵黄颗粒形成也有一定作用^[10].本观察的结果支持以上的看法,推测鲇卵母细胞中环状片层的功能可能与将从颗粒细胞运送来的卵黄前体颗粒加工为卵黄中间颗粒的作用有关.当然,这一推测还有待于进一步证实.

3.2.3 卵黄发生后期

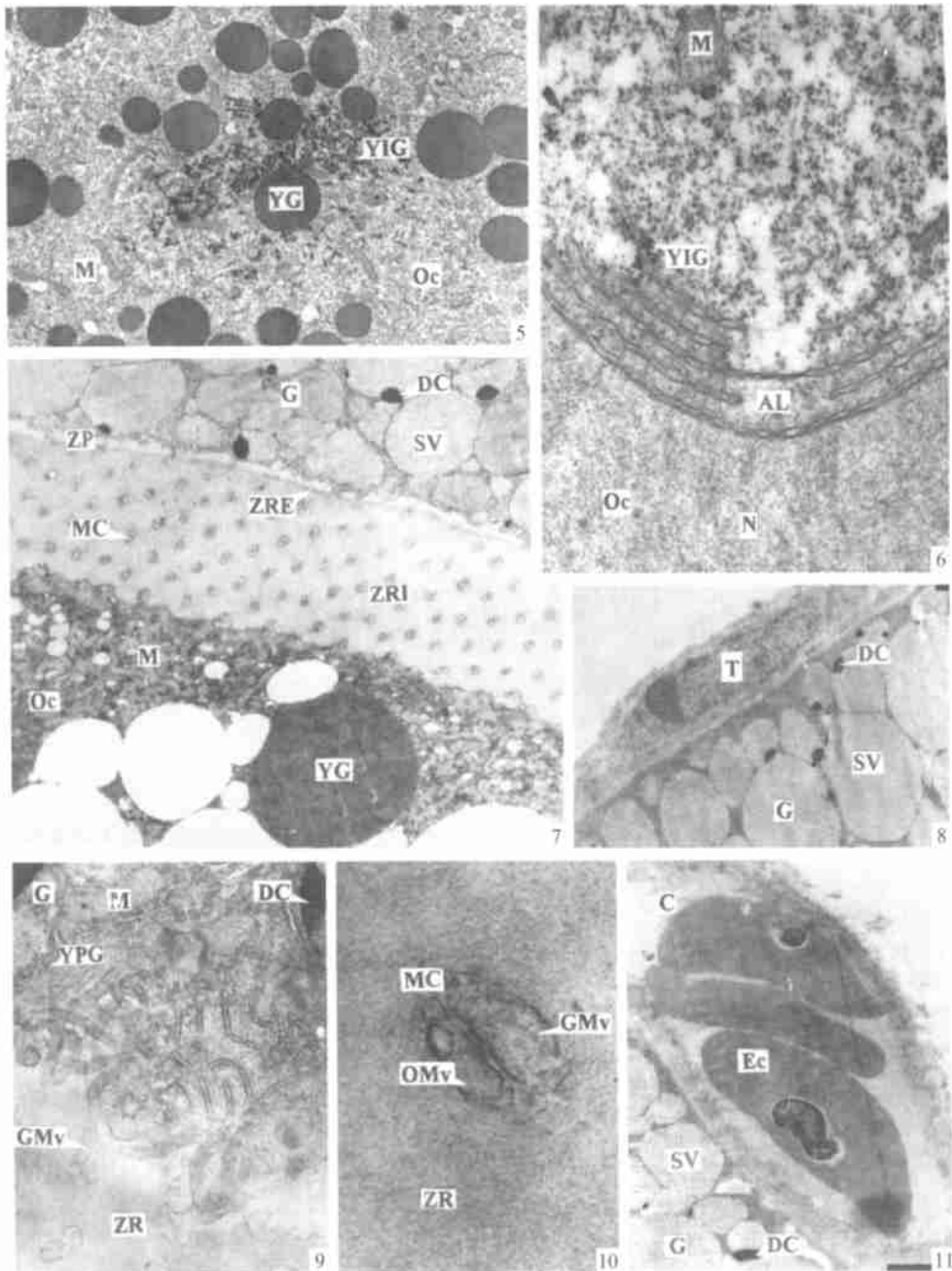
颗粒细胞合成泡内的卵黄前体颗粒被运送到卵母细胞内,通过环状片层体加工形成卵黄中间颗粒,并由胞质内囊泡化的线粒体进一步积累、粘合,最后形成卵黄颗粒.鲇卵黄颗粒为无被膜结构,由卵黄颗粒互相融合而成.随着卵黄颗粒的形成和积累,颗粒细胞内的卵黄前体颗粒最终将被完全排空,卵子成熟时,透明带完全脱离颗粒细胞.

由此可见,硬骨鱼类卵母细胞卵黄颗粒的形成和积累过程的模式如下:首先由肝脏合成卵黄蛋白原,经毛细血管进入颗粒细胞内并被加工为卵黄前体颗粒,再通过微绒毛运送到卵母细胞内,由环体片层参与加工为卵黄中间颗粒,然后被囊泡状线粒体包装最终形成卵黄颗粒.



图版 I 说明

1. 30 d 龄幼鲈卵巢, 处卵黄发生早期的卵母细胞具单层滤泡细胞, $\times 4\ 500$. The ovary of young catfish in 30 days, showing the previtellogenic oocyte with a single layer of follicular cells, $\times 4\ 500$.
2. 45 d 幼鲈卵巢, 示双层滤泡细胞正在分化, $\times 9\ 675$. The ovary of young catfish in 45 days, showing the formation of two layers of follicular cells, $\times 9\ 675$.
3. 3 个月幼鲈卵巢, 示双层的滤泡细胞层, $\times 16\ 500$. The ovary of young catfish in three months, showing two layers of follicular cells, $\times 16\ 500$.
4. 1 龄雌鲈, 处卵黄发生中期的卵母细胞, 示卵膜形成和卵黄发生过程, $\times 4\ 500$. Vitellogenic oocyte in ovary of catfish in one year, showing the formation of yolk and chorion, $\times 4\ 500$.



图版 II 说明

5. 处卵黄发生中期的卵母细胞, 示卵黄中间颗粒的形成, $\times 4\ 500$. Vitellogenic oocyte, showing the formation of yolk intermediate granules, $\times 4\ 500$.
6. 处卵黄发生中期的卵母细胞, 示环孔片层结构, $\times 34\ 500$. Vitellogenic oocyte, showing the structure of annulate lamella, $\times 34\ 500$.
7. 处卵黄发生后期的卵母细胞, 示卵膜结构, $\times 4\ 500$. Late vitellogenic oocyte, showing the chorion, $\times 4\ 500$.
8. 处卵黄发生后期的卵母细胞, 示外层滤泡层的鞘膜细胞, $\times 5\ 000$. Late vitellogenic oocyte, showing the thecal cells in outer layer, $\times 5\ 000$.

(下转第 119 页)

Chem,1986,261:7123-7126.

- [14] Dixon T C, Meselson M, Guillemin J, et al. Medical progress: anthrax[J]. N Engl J Med, 1999, 341:815-862.
- [15] Bradley K A, Mogridge J, Murez M, et al. Identification of the cellular receptor for anthrax toxin[J]. Nature, 2001, 414(6860):225-229.
- [16] Smith O. Nota bene: know thine enemy[J]. Science, 2001, 294(5545):1298.
- [17] Sellman B R, Murez M, Collier R J. Dominant - negative mutants of a toxin subunit: an approach to therapy of anthrax[J]. Science, 2001, 292(5517):695-697.
- [18] Milne J C, Blanke S R, Hanna P C, et al. Protective antigen - binding domain of anthrax lethal factor mediates translocation of a heterologous protein fused to its amino - or carboxy - terminus[J]. Mol Microbiol, 1995, 15:661-666.
- [19] Dickeson S K, Santaro S A. Ligand recognition by the I domain - containing integrins[J]. Cell Mol Life Sci, 1998, 54:556-566.

【责任编辑 黄玉萍】

(上接第 31 页)

9. 处卵黄发生中期的卵母细胞,示颗粒细胞内的卵黄颗粒前体, $\times 18\ 000$. Vitellogenic oocyte, showing the yolk pregranular body in granulose cell, $\times 18\ 000$.
10. 示微绒毛通道, $\times 64\ 500$. Showing the microvillar channels, $\times 64\ 500$.
11. 分布在滤泡细胞上的微血管, $\times 5\ 000$. Showing the capillary distribution on the follicular cell, $\times 5\ 000$.

图版说明

AL:环孔片层 annulate lamella;BM:基膜 basement membrane;C:毛细血管 capillary;CA:皮质泡 cortical alveoli;d:桥粒 desmosome;DC:致密核 dense - cord;Ec:红血球 erythrocyte;EN:核排出物 exudation of nucleus;F:成纤维细胞 fibroblast;Fc:滤泡细胞 follicular cell;G:颗粒细胞 granulose cell;Gmv:颗粒细胞粗绒毛 granulos macrovillus;Gb:高尔基复合体 Golgi complex;M:线粒体 mitochondria;Mc:微绒毛通道 microvillar channels;Mv:微绒毛 microvilli;N:核 nucleus;Oc:卵母细胞 oocyte;OMv:卵母细胞微绒毛 oocyte microvilli;RER:粗面内质网 rough endoplasmic reticulum;YN:卵黄核 yolk nucleus;PC:孔道 pore canals;SV:合成泡 synthetic vesicle;T:鞘膜细胞 thecal cell;YG:卵黄颗粒 yolk granules;YIG:卵黄中间颗粒 yolk intermediate granules;YPG:卵黄颗粒前体 yolk pregranular body;ZP:透明带 zone pellucida;ZR:放射带 zone radiata;ZRE:外放射带 zone radiata externa;ZRI:内放射带 zone radiata interna

参考文献:

- [1] Yamamoto K, Oota I. An electron microscope study of the formation of yolk globule in the oocyte of zebrafish, *Brachydanio rerio*[J]. Bull Fac Fish Hokkaido Univ, 1967, 17: 165-174.
- [2] 王爱民. 莫桑比克非鲫卵黄形成的电镜观察[J]. 水生生物学报, 1994, 18(1):26-31.
- [3] Toshimori K, Yasuzumi F. Tight junctions between ovarian follicle cells in the teleost (*Plecoglossus altivelis*) [J]. Journal of Ultrastructure Research, 1979, 67: 73-78.
- [4] 王爱民. 莫桑比克非鲫卵壳膜形成的电镜观察[J]. 海洋与湖沼, 1994, 25(4):385-389.
- [5] 魏刚, 戴大临, 陈怀辉. 鲇卵子发生中卵膜的形成功[J]. 水生生物学报, 1995, 19(4):377-378.
- [6] Cotelli F, Andrnico F, Brivio M, et al. Structure and composition of the fish egg chorion (*Carassius auratus*) [J]. Journal of Ultrastructure and Molecular Structure Research, 1988, 99:70-78.
- [7] Guraya S S. Recent advances in the morphology, cytochemistry, and function of Balbiani's vitelline body in animal oocytes[J]. Int Rev Cytol, 1979, 59: 249-321.
- [8] 方展强, 郑文彪. 鲟肝脏超微结构研究[A]. 见: 中国动物学会编. 中国动物学会成 60 周年纪念论文集 [C]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 38-46.
- [9] Verhey C A, Moyer F H. Fine structural changes during sea urchin oogenesis[J]. J Exp Zool, 1967, 164: 195.
- [10] 黄国屏, 严绍颀. 金鱼卵母细胞发育过程中环孔片层的电镜观察[J]. 动物学研究, 1988, 9(3):209.

【责任编辑 黄玉萍】