Vol. 26, No. 6 Dec., 2002

文章编号: 1000- 0615(2002) 06- 0503- 07

方格星虫繁殖生物学研究

兰国宝。 阎 冰

(广西海洋研究所,广西 北海 536000)

摘要:通过观察体腔生殖细胞发育的季节变化,研究广西海区方格星虫繁殖周期。研究样本采自北海市大冠沙至白虎头海区 3 个站点,1999 年 1 月至 2000 年 2 月每月定期采集。观察结果表明,方格星虫雌雄异体;体腔内的生殖细胞最初成团附着在具有运动能力的滋养细胞上,卵原细胞经过细胞增殖期 $(1\sim 2^{l_m})$ 、细胞质生长期 $(3\sim 30^{l_m})$ 、滤泡膜形成期 $(30\sim 70^{l_m})$ 、胶质膜形成期 $(70\sim 160^{l_m})$ 和成熟期 $(\ge 160^{l_m})$ 5 个发育时期;精原细胞的发育经过细胞增殖期、细胞生长期、细胞分化期和成熟期 4 个发育时期。方格星虫体腔内全年都有生殖细胞存在,卵细胞分期成熟,分批产卵。广西海区方格星虫繁殖期于每年 4-9 月,繁殖盛期为 5-8 月。

关键词: 方格星虫: 生殖细胞发育: 产卵: 繁殖周期

中图分类号: 0954. 43 文献标识码: A

The reproductive biology of peanut worm, Sipunculus nudus

LAN Guo-bao, YAN Bing

(Guangxi Institute of Oceanology, Beihai 536000, China)

Abstract: The development of germ cells of peanut worms, Sipunculus nudus, proceeding with seasonal alternating was observed by optical microscope to study reproductive cycle of the population in the sea of Guangxi. Samples were collected monthly from January 1999 to February 2000 at three sites along the coastal sea from Daguansha to Baihutou in southern Beihai. Observations in this study have bring to light as follow: All individuals observed were dioecious. The earliest germ cells of both males and females were small in size and appeared in clumps attached to nurse cells of motive activity. The oocytes underwent five stages of development: cell multiplication (1− 2½m in diameter), plasmic growth (3− 30½m), follicle formation (30− 70½m), jelly coat formation (70− 160½m) and mature egg with germinal vescle disappeared (≥160½m). The spermatocytes underwent 4 stages: cell multiplication, plasmic growth, cell differentiation and maturity. The germ cells were found in the coelom all the time of a year. The spawning of this population in Guangxi's sea area took place several times from April to September each year and peaked from May to August.

Key words: Sipunculus nudus; development of germ cells; spawning; reproductive cycle

方格星虫($Sipunculus\ nudus$) 亦称光裸星虫,俗称"沙虫",为暖水性世界广布种,我国沿海均有分布 $^{[1-4]}$,其中以广西海区资源较为丰富 $^{[5]}$ 。方格星虫是海洋渔业资源中具有重要经济意义的种类,近年来由于酷捕滥采,自然资源已遭受破坏而迅速衰退。为了经济发展的需要,广西已开始进行方格星虫人

收稿日期: 2002-06-03

资助项目: 广西科学院科技基金(9806) 和广西自然科学基金(0009015)

作者简介: 兰国宝(1957-),男,广西大化人,副研究员,主要从事海洋生物基础生物学及其养殖技术的研究。 Tel: 0779- 2055064,

工养殖,但由于目前对方格星虫生物学,尤其是繁殖生物学了解甚少,人工育苗技术尚未得到解决,移植天然苗的养殖方式无法形成规模。因此,研究方格星虫繁殖生物学对保护资源和发展增养殖具有极为重要的意义。

星虫(Sipuncula) 种类较多,据有关资料报道,目前全世界已发现有 350 余种,全部是海洋性种类^[6]。关于星虫类繁殖生物学研究,国内外报道都很少。国外已见研究报道的种类有 Phascolopsis gouldi, Phascolosoma agassizii, P. granulatum, Golfingia vulgaris, G. ikedai, G. pugettensis, G. minuta 和 G. misakiana 等^[7]; 方格星虫只见有分类^[8]、生理^[9]和生态^[10]方面的研究报道,至于繁殖生物学方面,仅见那不勒斯种群^[11]和坦帕湾种群产卵时间的报道^[12]。国内李凤鲁在星虫分类方面作了较多的研究^[1-3,13],此外,郭学武等对方格星虫的生殖周期^[4]、吴斌对方格星虫生殖细胞及胚胎发育^[5]进行过一些研究。本文主要报告这几年来野外和室内实验观察研究方格星虫繁殖生物学结果,以丰富方格星虫繁殖生物学内容。

1 材料与方法

研究用样本采自北海市大冠沙至白虎头海区 3 个站点,由 1999 年 1 月至 2000 年 2 月,每月采集 1~2 次,每次取样 40~60 条。

由于星虫类生殖细胞在早期即脱离生殖腺,游离于体腔液中完成发育过程,因此,雌雄生殖细胞发育期检查,采用注射器抽取体腔液涂片,在光学显微镜下观察。

繁殖力的测定,由于方格星虫体肌伸缩性较大,很难准确测量其体长,因此以体重衡量个体大小,用解剖法收集所测个体体腔液中的全部卵细胞进行统计确定。

2 结果

2.1 性比及雌雄区别

1999年 5- 9月至 2000年 5- 9月,在两年的繁殖期中,随机取样检查 1653条,雌性个体 751条,雄性个体 727条,无法确定性别 175条,雌雄比例近似于 1: 1。

方格星虫为雌雄异体,体外受精。雌雄个体外部形态相似,但在繁殖季节,成熟的个体当肾管已收集到大量的精卵细胞时,可以通过半透明的体壁观察肾管的颜色而加以区别。雄性个体肾管呈乳白色条状,当肾管收集到的精子越多,乳白色条带就越长;雌性个体肾管呈暗红色条状。

2.2 生殖细胞发育

2.2.1 卵细胞的发育

方格星虫体腔液中的生殖细胞全年都可以观察到,生殖细胞的发育随季节而有明显地变化。根据方格星虫卵细胞发育过程的形态特点和存在形式,将卵细胞发育划分为卵原细胞增殖期、细胞质生长期、滤泡膜形成期、胶质膜形成期和成熟期5个发育时期。

- (1) 细胞增殖期 方格星虫体腔液中最初出现的卵原细胞为团块状细胞群,细胞呈圆形,直径 $1\sim 21 \, \mathrm{lm}$, 附着于具有运动能力的滋养细胞基部。滋养细胞一般 $15\times(15\sim30)\,\mathrm{lm}$, 半圆或帽状,透明,基部边缘着生许多纤毛,细胞的运动完全靠纤毛的不停摆动来实现,其腹部有许多纤维丝与卵原细胞团相连接(图版-1)。当卵原细胞生长到直径为 $4\sim51 \, \mathrm{lm}$ 时,细胞进行分裂增殖。经过多次细胞分裂增殖后,每个卵原细胞形成桑椹状细胞团(图版-2)。桑椹细胞随着体积的增大而逐渐脱离滋养细胞,呈游离状态(图版-3),但较小的桑椹细胞仍然依附在滋养细胞上,形成大小镶嵌的细胞团(图版-2,图 $15\sim30\,\mathrm{lm}$ 时,卵囊破裂,释放出卵细胞,呈游离状态(图版-4)。刚从细胞团中释放出来的卵细胞卵径只有 $3\sim51 \, \mathrm{lm}$ 。
 - (2)细胞质生长期 卵囊破裂后、游离的卵细胞卵径从3~54m至304m的生长过程、主要是细胞质

的生长、细胞呈椭圆形或近圆形、胞质透明、无卵黄物质(图版-4、图 1-e1)。

- (3) 滤泡膜形成期: 卵径为 30~70 1 时, 滤泡细胞形成, 即卵细胞外包被一层薄而透明的滤泡膜, 其表面常凹突不平。此期的卵细胞卵黄仍然很少, 细胞透明, 但细胞中央已出现一个较透亮的胚泡(图版 5, 图 1 上 1)。
- (4) 胶质膜形成期 卵径 70~ 160½m。当卵细胞生长到 70½m 以上时, 胶质膜开始形成。胶质膜实际上为一层梳芽状结构的胶质衣, 即胶质膜突起形成一微纤毛层(图版-6,图 ½g1)。胶质膜的形成与卵黄的积累和卵细胞的发育有关。胶质膜出现时, 卵黄迅速增加, 卵细胞生长加快, 卵色变深暗。随着卵细胞体积的增大, 胶质膜逐渐加厚。正常发育的卵接近成熟时, 胶质膜厚度为 10~ 20½m, 卵圆形或近圆形, 卵黄丰富而呈暗黄或褐色。发育不正常的卵, 胶质膜厚度达 30~ 50½m, 卵黄少, 卵质透明, 卵呈椭圆形或多角形。
- (5) 成熟期 卵径 160~1804m, 卵色深暗, 滤泡膜已破裂, 胚泡已消失, 胶质膜很容易破裂。被肾管收集的成熟卵没有胶质膜(图版 -7, 图 16 h)。体腔内成熟期的卵, 即使人工去掉胶质膜, 仍没有受精能力。

2.2.2 体腔卵细胞组成的周年变化

表 1 为方格星虫体腔卵细胞发育周年观察结果。由于 204m 以下的细胞质生长期细胞较小,与体腔血细胞差别不大,较难辨别,因此只统计 204m 以上的细胞。另外,增殖期细胞大多数呈团块状,无法准确统计,只能作多少的相对比较。

周年观察结果表明, 方格星虫体腔液中全年都有卵细胞的存在。1月, 体腔卵细胞大部分为滤泡膜形成期, 少部分为胶质膜形成期。2-4月, 卵细胞生长加快, 50% 以上细胞处于胶质膜形成期, 少部分细胞在4月进入成熟期。5-8月为成熟期细胞含量最高的月份。9月份已经没有胶质膜形成期细胞, 但仍有少量成熟期细胞, 此时细胞已处于退化状态, 胞质灰暗, 卵黄模糊。10-12月基本上没有胶质膜期细胞, 除了仍有少量的滤泡期细胞外, 50% 以上细胞处于细胞生长期。另外, 从当年的8月以后至翌年1月, 处于细胞增殖期的细胞团大量出现。调查结果表明, 方格星虫于4月中下旬进入繁殖期, 并持续到9月, 5-8月为繁殖盛期。

表 1 1999 年 1 月至 2000 年 2 月方格星虫体腔卵细胞组成的周年变化

各期卵细胞相对含量(%) percentage composition of oocytes in different developmental stage 月份 细胞增殖期 细胞质生长期 滤泡膜形成期 胶质膜形成期 成熟期 month (细胞团) (20~ 30µm) $(30~70\mu m)$ (70~ 150µm) (≥150µm) cells in follicle cells in multiplicaton cells in plasmic growth cells in jelly coat mature ova 1 较少 77.8 0 少 2 0 9.8 39.6 50.6 少 3 5.6 25.1 69.3 0 少 4 6.3 12.9 75.6 5.2 5 少 49 2 42. 8 3.6 3 4 少 6 8.8 7.4 45.3 38.5 7 较多 31.2 5.8 34 3 28 7 8 较多 65.2 8.6 8 7 17.5 q 多 82.4 13.3 0 4.3 大量 0 10 81.6 18.4 0 大量 32.8 0 0 11 67. 2. 12 大量 53.7 46.3 0 0

Tab. 1 Annual variation of the composition of coelomic oocytes in S. mudus (1999. 1 – 2002. 2)

2.2.3 精细胞的发育

方格星虫精细胞的发育划分为细胞增殖期、细胞生长期、细胞分化期和成熟期4个发育时期。

- (1) 细胞增殖期 精细胞增殖期与卵细胞的发育基本相同(图版 1, 2), 但当桑椹状精细胞团生长到 $15\sim20$ ⁴m 时, 细胞没有散开, 仍以桑椹球存在于体腔中(图 $15\sim20$ ⁴m 时, 细胞没有散开, 如此对称, 如此对称,
- (2) 细胞生长期 桑椹状精细胞团由 $15\sim20$ ⁴ 生长到 $100\sim150$ ⁴ 十二,主要是细胞质生长,细胞为圆形,形态没有变化。细胞团聚集紧密,边缘光滑(图版-8,图 1c, 1c, 1c)。
- (3) 细胞分化期 细胞团增大到 150~2004m 时, 细胞排列松散, 包被在外面的精囊很容易破裂而释放出精子(图版 -9)。细胞开始分化, 由圆形逐渐变成椭圆形, 并形成精子的尾巴, 在高倍显微镜下可见到精子的尾巴相互交织(图 $1~e^2$, $1/e^2$)。
- (4) 成熟期 当精子充分成熟时,精囊破裂,精子分散入体腔液中,最后被肾管收集(图 $1-g_2$)。精子头部呈椭圆形,大小约 $3 \times 3 \sim 51$ -lm,尾长 $30 \sim 351$ -lm。被肾管收集的精子才具有受精能力,分散于体腔液中的精子不具备受精能力,但在浓度为 0.5×10^{-3} -氨溶液中,精子具有微弱的运动能力,运动可持续的时间也很短,一般为 $2 \sim 3$ -min。

精细胞的发生时间与卵细胞同步。在4-9月产卵季节,雄性个体体腔液中同时存在精原细胞团、精子团和游离的精子。精子分批成熟,多次产出。进入10月以后,雄性个体体腔液中只剩下微小的精原细胞团。与卵细胞发生的情形一样,1-7月虽然也有少量精原细胞脱离生殖腺进入体腔液中,但精原细胞团在体腔液中大量出现的时间是8-12月。

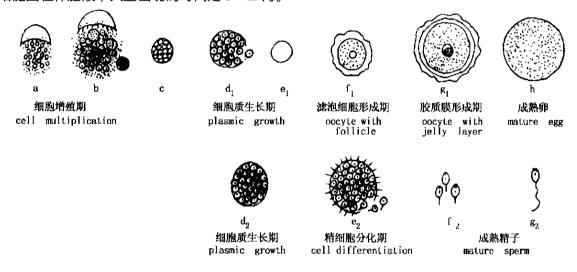


图 1 方格星虫体腔性细胞发育过程示意图

Fig. 1 Schematic summary of developing process of coelomic germ cells in Sipunculus nudus

2.4 产卵

方格星虫具 1 对细长的圆筒状肾管,每个肾管的两端均有开孔,开口与体腔相通的为内肾孔,开口通往体外的为外肾孔,外肾孔位于肛门下方两侧。肾管具有收集体腔内精卵的作用。产卵前,体腔内先成熟的精卵通过内肾孔的作用,被收集入肾管内。产卵时,精卵通过外肾孔被排放到体外。肾管的伸缩性很大,通常直径为 0. 1~ 0. 2cm,长 2~ 3cm,但在繁殖季节,当成熟的个体肾管内收集到大量精卵时,通过解剖观察发现,肾管直径可增大到 0. 2~ 0. 4cm,长度 5~ 10cm。

方格星虫体腔中的精卵细胞分批成熟,在繁殖季节中,产卵分批进行。先成熟的精卵被肾管收集,并通过外肾孔将精卵排放到体外的海水中。观察结果发现,方格星虫一般是在大潮期间排放精卵。

室内实验结果表明,对体腔中有成熟期精卵细胞的星虫个体进行阴干刺激,人工催产容易取得成功。方格星虫产卵前,常将身体扭曲成"S"形游到水面集群。人工催产情况下,产卵时间一般在夜间3~5h,即在暗光条件下容易产卵,但偶尔也有在上午7~8h产卵。

2.5 繁殖力

在所收集到的样本中, 性成熟最小个体体重 4.5g。 根据方格星虫一般生长速度推算, 方格星虫从幼体生长到第一次性成熟的时间大约为 $1\sim1.5$ 龄。统计所检测的样本表明, 在繁殖盛期, 体重为 $15\sim25g$ 的方格星虫雌性个体, 体腔中卵径 304 加 以上的卵细胞含量为每条($20\sim30$) × 10^4 粒, 体重 30g 以上的个体, 含卵量可高达每条 50×10^4 粒。人工催产试验结果表明, 体重 $18\sim25g$ 的亲虫, 最低产卵量为($2\sim3$) × 10^4 粒, 最高为($7\sim10$) × 10^4 粒, 平均产卵量为($4\sim5$) × 10^4 粒。

3 讨论

3.1 方格星虫生殖细胞的起源

关于星虫类生殖细胞起源,目前知之甚少,自 Andrews 首次提出生殖细胞起源于腹膜^[14]后,一般都认为星虫类生殖细胞起源于收缩肌基部的腹膜细胞。方格星虫生殖细胞是否也由腹膜细胞分化而成,目前尚不清楚,也未见过研究报道。近年来我们对方格星虫收缩肌基部附近的腹膜细胞作过一些观察研究,但没有观察到支持 Andrews 观点的细胞学证据。

3.2 方格星虫卵原细胞增殖期

关于星虫类的繁殖生物学, Rice 的综述基本上较全面地概括了以往的研究成果^[7], 但很少涉及方格星虫。另外, 在 Rice 的综述中只讨论了卵细胞的发生, 未述及精细胞的发生。最近, 郭学武等^[4]对方格星虫的生殖周期进行了研究, 并注意到了精原细胞的有丝分裂和减数分裂过程; 吴斌^[5]研究了方格星虫生殖细胞的发育, 但未提及细胞分裂问题。因此, 从以往所有的研究资料来看, 一般都认为, 方格星虫卵原细胞脱离卵巢后, 直接发育成卵, 但实际上卵原细胞和精原细胞一样, 还要经过一个细胞分裂增殖阶段后, 才发育成卵子, 对于卵原细胞的这一分裂增殖过程是否伴随减数分裂, 尚需要进一步研究。

3.3 方格星虫性细胞发育时期的划分

Gonse 在研究 Golfingia vulgaris 卵细胞发育时^[15-18],将体腔卵细胞划分为 6 个阶段,即 0, 1, T, 2, 3, M。其中, 0 期为刚从卵巢上脱落下来的块状细胞, 卵径为 20~304m; 1 期为块状物分散成单个细胞,细胞周围带有滤泡细胞,卵径为 30~604m; T 期为过渡期,滤泡细胞消失, 卵径为 60~704m; 2, 3 期为生长期, 卵径分别为 70~1404m 和 140~1704m; M 期为成熟期, 胚泡消失。郭学武等^[4]在研究方格星虫中采用了这一划分法。吴斌^[5]在研究方格星虫时,将卵细胞的发育划分为 5 个发育时期,即无卵黄期(20~304m)、卵黄形成期(30~704m)、胶膜形成期(70~1404m)、生长期(120~1654m)和成熟期(165~1754m),并认为卵黄形成期滤泡细胞消失。但事实上方格星虫卵细胞在胶质膜形成阶段滤泡细胞并未消失(图版-5,6),这可能与取样观察的方法不当有关,因为在胶质膜出现期的卵滤泡细胞很容易破裂,尤其是碰到海水或淡水时,更容易破裂。本研究所采用的细胞发育时期划分方法,是基于细胞增殖期的新发现以及鉴于 Golfingia vulgaris 与方格星虫细胞发育有所不同,并以细胞形态为依据加以划分。

3.4 方格星虫的滤泡细胞和胶质膜的作用

关于方格星虫的滤泡细胞和胶质膜的作用问题, 吴斌^[5]的研究认为, 滤泡细胞主要作为一层营养膜, 胶质膜作为一层保护膜。由 Rice^[19]和 Sawada^[20]的研究结果表明, 滤泡细胞不含细胞质, 因此, Rice^[7]认为: 滤泡细胞不可能有什么分泌活性; 在 *Phascolosoma ag as sizii* 这一种类中没有滤泡细胞; 另外, 目前还没有资料证明滤泡细胞具有将体腔液中的营养转运到早期体腔卵母细胞的可能性。关于方格星虫胶质膜的确切作用, 目前还缺乏资料证明。一般认为, 动物的滤泡细胞为营养膜, 胶质膜为保护膜。但根据 Rice 以上的观点和我们观察到的结果, 我们认为, 方格星虫滤泡细胞应为保护膜, 胶质膜应为营养膜。理由之一是, 胶质膜具有明显的结构, 滤泡膜没有结构; 理由之二是, 胶质膜厚度的变化和形态的变化与卵细胞的发育正常与否存在着直接的对应或者说连锁关系。因此可以说, 胶质膜至少与卵黄的积累和卵细胞的生长有关。另外, 根据结构与机能相统一的原理, 方格星虫的滤泡细胞不太可能具有营

养膜的作用, 而作为保护膜的可能性更大。

3.5 方格星虫产卵与排卵的重叠

根据郭学武等^[4]的研究报告, 我们已经注意到, 方格星虫的确存在产卵与排卵重叠现象, 重叠时间为7~9月。同时我们还注意到, 在产卵季节, 排卵量并不如产卵过后的 10~12 月。这可能与方格星虫生殖期的能量流向有关, 即在繁殖季节, 能量主要流向产卵生理; 在非产卵季节, 能量主要流向排卵生理。

3.6 滋养细胞

关于方格星虫滋养细胞,以往的研究资料都未提到过,但提到过阿米巴细胞^[7],而本研究未观察到阿米巴细胞。在性腺未成熟的个体中,没有发现有滋养细胞,说明滋养细胞的形成与性细胞的发生有关,并对性细胞的发育有着重要的作用,因为滋养细胞能拖着生殖细胞运动,这极有利于生殖细胞从体腔液中摄取营养。滋养细胞究竟是由滤泡细胞形成,还是由某些营养细胞形成,目前尚不清楚。

3.7 肾管收集成熟精卵机制及产卵

实验证明,用解剖法获取方格星虫体腔中的精卵,人工授精很难取得成功,而取肾管中的精卵进行人工授精容易获得成功。被肾管收集的卵,胶质膜已不存在,证明肾管具有去掉胶质膜作用。另外,方格星虫体腔中的卵,即使人工去掉胶质膜,也不具有受精能力。说明肾管在方格星虫繁殖过程中起着重要的作用。至于成熟的精卵进入肾管和排出肾管的动力机制是什么,目前尚不清楚。

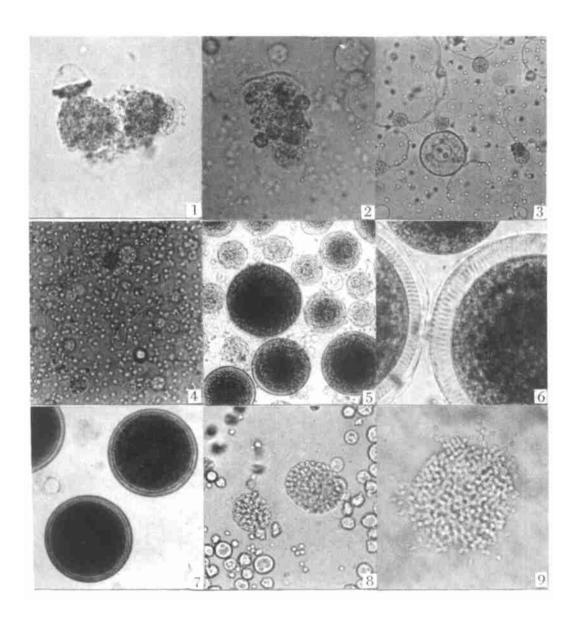
在室内水池进行人工催产时,已观察到方格星虫产卵前有集群现象,但方格星虫野外产卵是否有集群行为,目前还没有观察到。

参考文献:

- [1] Li F L, Kong Q L, Shi G T, et al. Studies on the genus Sipunculus (Sipuncula) off the China Coasts[J]. J Ocean Univ Qingdao, 1990, 20 (1): 93-99. [李凤鲁, 孔庆兰, 史贵田, 等. 中国沿海方格星虫属(星虫动物门)的研究[J]. 青岛海洋大学学报, 1990, 20(1): 93-99.]
- [2] Li F L. On the peanut worms (Sipunculida) of Xisha Islands, Guangdong Province, China I[J]. J Shandong College Ocean, 1982, 12(2): 57 71. [李凤鲁. 西沙群岛星虫类研究 IJ]. 山东海洋学院学报, 1982, 12(2): 57 71.]
- [3] Li F L. Studies on the peanut worms (Sipunculida) of Dapeng Bay, Guangdong Province [J]. J Shandong College Ocean, 1985, 15(3): 59-66. [李凤鲁.广东大鹏湾星虫类的初步研究[J], 山东海洋学院学报, 1985, 15(3): 59-66.]
- [4] Guo X W, Li F X. Studies on the reproductive cycle of *Sipunculus nudus* Linnaeus[J]. Tropic Oceanology, 1993, 12(2): 69-75. [郭学武, 李复雪. 光裸星虫生殖周期的研究[J]. 热带海洋, 1993, 12(2): 69-75.]
- [5] Wu B. Development of genital cells and embryo of *Sipunculus nudus* Linnaeus[J]. Guangxi Sci, 1999, 6(3): 222-226.[吴 斌. 光裸方格 星虫生殖细胞及胚胎发育[J]. 广西科学, 1999, 6(3): 222-226.]
- [6] Meglitsch PA, Schram FR. Invertebrate Zoology[M]. New York, Oxford, Oxford University Press. 1991. 283-288.
- [7] Rice M E. Sipuncula [A]. Adiyodi K G, Adiyodi R G. Reproductive biology of invertebrates [M], New York: John Wiley & Sons Ltd., 1983. 283-296.
- [8] Rice M E. Synopsis and Classification of Living Organism[M]. New York: McGraw-Hill Book Company, 1982. 67-69.
- [9] Edward E R, Mary E R. Invertebrate Biology [M]. American Microscopical Society, Inc. 1995, 114(1): 51-637,
- [10] Portner H O, Kreutzer U, Siegmund B, et al. Metablic adaptation of the intertidal worm Sipunculus nudus to functional and environmental hypoxia [C]. Marine Biology, 1984. 79: 237- 247.
- [11] Hyman L H. The Invertebrates [M]. New York: McGraw Hill Press, 1959. 611-696.
- [12] Rice M. E. Observation on the development of six species of Caribbean sipuncula with a review of development in the phylum[A]. M. E. Rice and M. Todorovic, eds, Proceedings of the international symposium on the biology of Sipuncula and Echium [C]. New York: McGraw Hill Press, 1975. 141 160.
- [13] Li F L. Studies on the genus Phascolosoma (Sipuncula) off the China Coasts[J]. J Ocean Univ Qingdao, 1989, 19(3): 78-90. [李凤鲁. 中国沿海革囊星虫属(星虫动物门)的研究[J]. 青岛海洋大学学报, 1989, 19(3): 78-90. [
- [14] Andrews E A. The reproductive organs of Phascolosoma gouldii [J]. Zool Anz, 1889, 12: 140-142
- [15] Gonse P. 'L' ovogenèse chez Phascolosoma vulgare I. Définition cytologique des stades de croissance des ovocytes' [J]. A cta Zool, 1956a, 37:

193- 224.

- [16] Gonse P. 'L' ovogenèse chez Phascolosoma vulgare II. Recherches biometriques sur les ovocytes' [J]. Acta Zool, 1956b, 37: 225-233.
- [17] Gonse P. 'L' ovogenèse chez *Phascolosoma vulgare* III. Respiration exogène et endogène de l'ovocyte. Effet de l'eau de mer' [J]. Biochim Biophs Acta, 1957a, 24: 267–278.
- [18] Gonse P. 'L' ovogenèse chez *Phascolosoma vulgare* IV. Etude chromatique des sucres du plasma, action de differents substrats et du malonate sur la respiration de l'ovocyté [J]. Biochim Biophs Acta, 1957b, 24: 520-531.



图版说明

1. 与滋养细胞一起从性腺上脱落下来的细胞群; 2. 细胞增殖形成桑椹球; 3. 完成细胞增殖后脱离滋养细胞的卵细胞团; 4. 脱离细胞团后最早的游离卵细胞; 5. 不同发育时期卵细胞; 6. 滤泡细胞和胶质膜的结构; 7. 自然排放的成熟卵; 8. 生长期精细胞团; 9. 分化期精细胞。

Explanation of Plate

1. Germocyte aggregation with nurse cell just detached from the gonads, 2. Cell division aggregated into morula shape; 3. The morula detached from nurse cell where cell division has just finished; 4. The earliest ova released from the morula clump; 5. Ova at different stages of development; 6. Structures of follicular membrane and jelly covering layer; 7. Mature eggs obtained from natural release; 8. Spermatozoa at growth stage; 9. Spermatozoa at differentiation stage.