

比較胚胎學

上 卷

考爾舍爾特著

科學出版社

比 較 胚 胎 學

上 卷

E. 考爾舍爾特著

莊 孝 德 譯

科 學 出 版 社

1957年3月

前 言

自從我們的無脊椎動物比較胚胎學教科書出版之後(1890—93)已經經過了一段長遠的時間。在“通論部分”(1902—10)的序言裏預先宣佈過的、“專論部分”的修訂,儘管出版家當時屢次催促,由於外界的原因停頓在開始的階段。當多年以前終於又着手修訂的時候,把有一般性內容的幾章放在關於個別動物類羣的發育的各章之前,在我看來是正確的。在這部書裏為什麼原生動物沒有被照顧到,並且只敘述了多細胞動物的發育,這方面很可以不須要特殊的說明。前者的許多發育過程是在一個細胞裏進行的,並且在原生動物學的教本裏有了敘述(DOFLEIN-REICHENOW, 第5版, Jena 1929)。

由於許多當時已經陳述過的原因,我們曾經把自己主要地限制在無脊椎動物方面的修纂,不過,尤其在討論一般性問題的時候,脊椎動物不能不加以考慮,這是理所當然的。在這部書裏將要對後者進行較多的了解,並且另外為它們開闢了特別的、結尾的一章。這一章只是企圖對於這個已經成為範圍最為廣大的領域作出概論,絕對不願意提出和已經存在的、脊椎動物發育的教本進行競爭的要求;為了使這部書補充完備,這一章的增添仍然是值得做的。

在這部書第一版的時候,我們曾經認為有必要,在通論部分特別的一章裏論述實驗胚胎學。現在由於 MORGAN、DÜRKEN、SCHLEIP 等人在這個重要領域的廣博的、優越的編纂工作,在這部書裏不再照顧這方面。但是幾乎用不到再提出,如果需要的話,這些對於比較胚胎學意義極為重大的、並且不少是有決定性作用的結果將要予以引用。

在這部書的第一版之後的悠長的年代裏,胚胎學的文獻增加得這樣的劇烈,以致從開頭就比較緊湊的敘述,也許只有在犧牲完整性的條件下能夠部分地達到。此外在那時就已經企圖,某些敘述上的不均勻在已經規劃的、專論部分的修訂的時候儘可能的予以調整。現在全部書完全重新撰寫過,如果前一版的插圖儘可能地重新加以利用的做法沒有證實是值得考慮的,那麼插圖也許會有更大的更動。

還要提醒的是,為了使得文獻索引不要過於龐大,比較早期的著作,如果作者在正文裏被提到過,在文獻索引裏都一再省略。和其他許多早期的研究工作一樣,

它們在第一版裏的通論和專論部分的索引裏被引證過。這一版引用的文獻，部分的是極為分散的，它們的搜羅曾經有很大的困難，爲了在搜集文獻的時候得到的、寶貴的支援，我不願意錯過，多多的感謝馬爾堡大學圖書館的先生們，對於在哥本哈根的 MORTENSEN 教授和在波恩的 REICHENSBERGER 教授也同樣感謝，我感謝他們友誼的讓給我否則不能夠得到的、關於棘皮動物的著作。

在各章的排列上，採取了一些和我們現在的認識水準相符的改變。棘皮動物所以保持它們的以前的位置，純粹是由於外界的原因。最初曾經企圖將這部書分爲兩卷出版；不把節肢動物斷開，這樣做就難以行得通。後來，當修訂工作已經有了更多進展的時候，就放棄了這個計劃。地位的變動可能會引起許多正文的和插圖的更動，這些都是應當避免的。因此就把棘皮動物和腸鰓類以及羽鰓類串連起來，它們又籍毛顎類以及腕足動物和排列在前面的類羣得到聯絡。這肯定不是非自然的連繫，尤其是從胚胎學的立場上。雖然如此，這些類羣將要因此和脊索動物距離太遠，沒有這種情形當然比較好些，不過由於那些外界的原因別無好的辦法。

爲了在長時期的合作中向我們表現的從不弛退的忍耐，以及在出版前一部書和這一部書的時候始終如一的、在任何方面都慷慨的、善意的遷就，和在我們這部教本的通論部分出版的時候一樣，並且比那時更加應當地向出版家 GUSTAV FISCHER 博士致以懇摯的感謝。我的老朋友 KARL HEIDER 可惜不能再參加這部書的修訂，並且現在在全部結束的時候，我得到了關於他逝世的悲痛的消息。我只能夠以深切悲痛的心情來懷念他以及我們共同工作的悠長歲月。

目 錄

(上 卷)

緒言	1
一. 發育的本質和階段	1
二. 胚胎學的歷史	5
參考文獻	11
第一章 生殖細胞	13
一. 生殖細胞的來源 胚質線索	13
參考文獻	17
二. 卵和卵的形成	17
(一) 卵的形態學	17
1. 卵的形狀、大小和數量	17
2. 卵的構造	19
(1) 細胞核和核仁	19
(2) 卵質	22
(3) 卵黃核, 粒線體, 球狀體	23
(4) 卵黃的分佈和卵的極性	25
(5) 卵質裏有關胚質線索的內含物	27
3. 卵膜	27
(二) 卵子發生	31
1. 卵子發生的方式	31
2. 獨立性的卵子形成	34
3. 滋養性的卵子形成	34
三. 精子和精子的發生	42
(一) 精子的形態學	42
1. 典型的精子	42
2. 非典型的精子	46
(1) 節肢動物	46
(2) 線蟲綱	48
(3) 精子的變態	49
(二) 精子的形成	52
1. 獨立性的和滋養性的精子形成	52
2. 精子變態	56

參考文獻	59
第二章 卵子成熟, 精子成熟, 受精	61
一. 精子的成熟	61
二. 卵子的成熟	64
三. 受精	69
四. 成熟和受精的意義	72
參考文獻	74
第三章 卵裂	75
一. 卵裂的規律和類型	75
二. 輻射型	77
三. 螺旋型	79
四. 對稱型	83
五. 盤狀卵裂	85
(一) 盤狀卵裂的分佈以及和其他卵裂類型的關係	85
(二) 頭足類	87
(三) 脊椎動物	91
(四) 火體蟲	95
(五) 蠍類	96
六. 表面卵裂	96
(一) 表裂卵子的構造和形狀以及它們的分佈	96
(二) 表面卵裂的典型歷程	97
(三) 表面卵裂的非典型歷程	99
七. 與卵的結構以及晚期體形的關係	101
參考文獻	104
第四章 胚層和原始原基	105
一. 胚層的概念以及它的意義的領會	105
二. 卵裂的結果	109
(一) 有腔囊胚	109
(二) 實囊胚	111
(三) 盤形囊胚	113
(四) 表面的或者表裂囊胚	113
三. 初級胚層(外胚層和內胚層)	113
(一) 內陷原腸胚	113
(二) 外包的或包圍生長的原腸胚	116
(三) 單極的和多極的內遷以及分層	117

(四)盤形原腸胚	123
(五)原始原基, 初級胚層以及原腸胚	129
四. 中胚層	133
I. 外中胚層	133
II. 內中胚層	135
(一)原始中胚層細胞和中胚層條	136
(二)非典型的中胚層條形成	138
(三)內間質	140
(四)腸體腔	142
1. 棘皮動物	142
2. 腸鰓類	144
3. 毛顎類	145
4. 腕足動物	146
5. 被囊類	146
6. 無頭類	149
7. 脊椎動物	150
五. 中胚層和體腔	157
參考文獻	159
第五章 多孔動物門(海綿動物門)	161
一. 生殖	161
二. 進展到纖毛幼蟲的胚胎發育	165
三. 幼蟲的固着以及形成爲海綿	172
(一)異腔石灰質海綿(雙溝型)	172
(二)同腔石灰質海綿(單溝型)	175
(三)四軸海綿(矽質海綿)	176
(四)矽角質海綿	178
四. 骨骼的發育	179
五. 海綿發育的通論	181
參考文獻	183
第六章 腔腸動物門(有刺胞動物門)	185
一. 水螅綱	186
(一)螞形目	186
1. 進展到實囊幼蟲的發育	187
2. 從實囊幼蟲到水螅體的發育	191
3. 胚胎發育的延長以及纖毛蟲幼蟲的缺乏	193
4. 芽體的形成以及有性個體的發育	196

5. 水母體的生芽	199
6. 水螅綱以及其他腔腸動物在無性繁殖中的發育	199
(二)硬水母目(硬水母和剛水母)	202
1. 硬水母	202
2. 剛水母	203
(三)管水母目	207
1. 載杯亞目	208
2. 載囊亞目	209
3. 對於管水母羣體的看法	213
二. 鉢水母綱	215
1. 進展到螅狀幼體的發育	215
2. 碟狀橫裂	220
3. 碟狀幼體的發育和變態	221
4. 發育過程的總結	223
5. 缺乏自由水母體的發育	223
6. 缺乏固着水螅體的發育	225
三. 珊瑚綱	227
(一)八放珊瑚亞綱	227
1. 水螅體的發育	227
2. 羣體的形成	229
(二)六放珊瑚亞綱	231
1. 水螅體的發育	231
2. 六放海葵的幼蟲	236
3. 骨骼的發育	238
4. 羣體的形成	240
四. 腔腸動物發育的通論	242
參考文獻	244
第七章 櫛水母門	248
一. 與有刺胞動物的關係及差別,形態學	248
二. 生殖	249
三. 胚胎發育	250
四. 變態	254
五. 通論	257
參考文獻	259
第八章 中生動物	260
一. 關於中生動物的看法	260

二. 雙胚動物(菱形動物)	261
1. 分裂體	261
2. 有性個體	263
三. 直泳動物	264
1. 分裂體	264
2. 有性個體	265
四. 中生動物的生殖輪環	266
參考文獻	268
第九章 扁形動物門	269
I. 渦蟲綱	269
一. 繁殖	269
二. 多腸目和無腸目的直接發育	270
三. 多腸目的間接發育	274
四. 單腸目和異腸目的發育	275
五. 三腸目的發育	277
六. 切頭蟲的發育	280
II. 吸蟲綱	282
一. 生殖	282
二. 單殖亞綱的發育	283
1. 多盤吸蟲	283
2. 鱗蟲	286
3. 環指蟲	287
三. 複殖亞綱的胚胎發育和發育過程	288
1. 卵裂以及胚膜的形成	288
2. 從卵裂到幼蟲	289
3. 以後的發育過程	291
(1) 肝片吸蟲的發育過程和生活歷程	291
(2) 雷氏幼蟲和搖尾幼蟲在胚囊裏的發育	294
(3) 搖尾幼蟲以及發育過程的終結	298
四. 對於吸蟲綱的發育過程的看法	304
III. 條蟲綱	307
一. 卵子的性質及其產出	307
二. 胚胎期的發育	308
1. 假葉目	308
2. 圓葉目	309

三. 胚胎期以後的發育	311
1. 總覽	311
2. 單節條蟲亞綱	312
3. 假葉目	213
4. 圓葉目	316
四. 繼續變態以及轉變為性成熟的條蟲	320
五. 幼蟲狀態下的無性生殖	321
六. 對於發育過程的看法	323
參考文獻	325
第十章 紐蟲動物門	330
一. 產卵	330
二. 卵裂和胚層的形成	331
三. 進展到盔狀幼蟲的發育	335
四. 形狀不典型的盔狀幼蟲	338
五. 紐蟲在盔狀幼蟲裏的發育	339
六. 從戴叟氏型幼蟲發育為紐蟲	343
七. 直接的發育	347
八. 通論	350
參考文獻	352
第十一章 線蟲綱和線形綱	354
I. 線蟲綱	354
一. 產卵	354
二. 卵裂和胚層的形成	355
三. 器官的形成和外部體形的建立	361
四. 胚期後的發育	365
II. 線形綱	369
一. 胚胎期的發育	369
二. 胚期後的發育	371
三. 通論	373
參考文獻	374
第十二章 棘頭綱	376
一. 胚胎期的發育	376
二. 胚期後的發育	379
三. 通論	384

參考文獻	384
第十三章 輪蟲	385
一. 生殖和產卵	385
二. 卵裂和胚質線索	386
三. 器官形成和細胞恆數	389
四. 通論	392
參考文獻	393
第十四章 腹毛類和動吻類	394
一. 腹毛類	394
二. 動吻類	396
參考文獻	396
第十五章 環節動物門	397
I. 原環蟲綱和多毛綱	398
一. 生殖和產卵	398
二. 卵裂以及卵裂細胞的任務	403
三. 囊胚和原腸形成	407
四. 担輪幼蟲的形成	409
五. 多毛類幼蟲的多樣性	412
六. 原始中胚層細胞和中胚層條	419
七. 從幼蟲轉變到成體	419
1. 多毛類幼蟲的變態	419
2. 角蝸蟲屬的担輪幼蟲的變態	420
3. 其他的轉變現象, 管棲多毛類(隱居目)	423
II. 寡毛綱	424
一. 發育的方式和產卵	424
二. 卵裂	425
三. 原腸形成	428
四. 胚條的發育	430
五. 關於胚胎的定向和它的發育的決定	431
六. 發育到成體	433
III. 環節動物的器官形成	435
一. 體節的新建和改建	435
二. 剛毛、剛毛囊和疣足	436
三. 感覺器官和神經系統	436

四. 腸道	439
五. 肌肉、體腔、血管。 胚帶的改建	439
六. 腎管	441
七. 生殖器官	443
IV. 蛭綱	445
一. 和寡毛綱的關係	445
二. 產卵和孵育護理	445
三. 吻蛭目	446
1. 卵裂到胚條的形成	446
2. 進一步的發育直到孵出	448
四. 顎蛭目	450
1. 卵裂和胚條的形成	450
2. 幼蟲體形的形成和變態	452
五. 魚蛭目	454
V. 蟄綱	456
一. 產卵	456
二. 卵裂和胚層的形成	457
三. 綠蟄和蟄的幼蟲和變態	458
四. 后蟄的幼蟲和變態	461
1. 無區別的幼蟲	461
2. 發育為雌性個體	462
3. 雄性個體的發育	463
VI. 通論	464
參考文獻	468
第十六章 星蟲綱和陰莖蟲綱	473
分類上的地位	473
I. 星蟲綱	473
一. 卵裂、原始原基和胚層	473
二. 幼蟲和變態	475
II. 陰莖蟲綱	478
III. 通論	480
參考文獻	480
第十七章 箬蟲綱	481
一. 進展到幼蟲的發育過程	481

二. 輻輪幼蟲	482
三. 變態	484
四. 通論	487
參考文獻	487
第十八章 苔蘚蟲綱(外肛苔蘚動物)	489
一. 產卵和孵育護理	489
二. 胚胎期的發育	492
1. 裸唇目	493
2. 被唇目	496
三. 幼蟲	498
1. 具有腸道的裸唇目幼蟲	498
2. 缺乏腸道的裸唇目幼蟲	500
3. 被唇目的幼蟲	502
四. 變態	502
五. 類螭體的發育	505
六. 羣體的形成和多態現象	506
七. 休眠芽的發育	509
八. 通論	512
參考文獻	515
第十九章 曲體動物(內肛苔蘚動物)	517
一. 產卵和孵育護理	517
二. 胚胎期的發育	517
三. 幼蟲	519
四. 變態	520
五. 生芽和羣體的形成	522
六. 通論	523
參考文獻	524
第二十章 腕足綱	525
一. 產卵和孵育護理	525
二. 卵裂和胚層的形成	525
三. 幼蟲及其變態	527
1. 有鉸目	527
2. 無鉸目	530
3. 殼的形成	533
四. 通論	534

參考文獻	536
第二十一章 毛顎動物門	537
一. 產卵	537
二. 卵裂、胚質線索、胚層形成	537
三. 胚胎的進一步形成	539
四. 轉變為成體動物	540
五. 通論	541
參考文獻	541
第二十二章 腸鰓類	543
一. 關於腸鰓類的形態學	543
二. 產卵	546
三. 胚胎期的發育	546
1. 卵裂和原腸形成	546
2. 發育到幼期旋輪幼蟲的形成	547
3. 缺乏旋輪幼蟲的發育	548
4. 體腔的形成	549
四. 旋輪幼蟲	552
五. 變態	554
六. 內部器官的發育	555
七. 通論	557
參考文獻	558
第二十三章 羽鰓目	559
一. 頭盤蟲	559
二. 桿壁蟲	562
參考文獻	563
第二十四章 棘皮動物門	564
一. 產卵和孵育護理	565
二. 卵裂	567
三. 原腸形成, 間質和體腔的形成	570
四. 發育到對稱幼蟲	574
五. 幼蟲	576
1. 海百合綱	576
2. 海參綱	579
3. 海星綱	583
4. 蛇尾綱	586

5. 海胆綱	588
六. 變態	590
1. 海百合綱	590
2. 海參綱	596
3. 海星綱	599
4. 蛇尾綱	604
5. 海胆綱	607
6. 關於骨骼的發育	612
7. 變態的回顧	616
七. 關於棘皮動物的實驗胚胎學	618
八. 無性生殖和再生	619
九. 通論	620
參考文獻	624

緒 言

一. 發育的本質和階段

關於動物的發育史可以從兩種意義講,首先是關於個別動物的發育〔個體發育 (Ontogenie)],其次是整個動物界的發育〔種族發育,系統發育 (Stammesgeschichte, Phylogenie)].系統發育的考慮對於理解個體發育的過程是有價值的,因此難以置之不理,在這裏我們將要在這樣的限度內對系統發育加以注意。

可以這樣想像,動物界的發育是由簡單的升高到比較複雜的、也就是由比較低級的升高到比較高級的狀態。在高等動物的個體發育裏,個別時期時常可以和系統發育的個別時期相比,相反的,從個體發育可以得到關於系統發育過程的某些推論。各門動物的發育是和它們的個別個體的發育確實有關聯的,因此,在研究後者的時候把它置之不顧是不應當的。可是在這裏我們主要的是致力於個體的發育,而且是多細胞動物的個體發育。和多細胞動物相反,原生動物的發育是在一個細胞演進,因此這些過程是屬於細胞學和原生動物學的範圍。後生動物的發育雖然是由一個細胞、由受精的或未受精的卵細胞出發,但是它不久就分裂為兩個和更多的細胞,這些細胞繼續分裂,以致在大多數後生動物,細胞的數目迅速增加,並且在許多動物上升到不能計算。因此對於後生動物的發育,細胞分裂的機構是很重要的,沒有它前者不能想像,而且它是和前者的進展相結合的。隨着細胞數目的增加,在胚胎以及在它的個別部分完成有關的動物種類所特有的形態以及形狀的改變。

通常把發育了解為:以發生出一個多細胞有機體,直到達到成長的或性成熟的狀態為結果的一些形態改變的歷程。不論有機體的外部形態或它的內部、也就是器官的形狀和結構的構成,都和這有關。在這種定義之下,直到有機體隨着性成熟達到它的成長的頂點都可以算做是發育;但是可以使人看出,這樣的發育的理解不是對於一切動物都恰當的。因此有人把發育的意義領會得更廣些,並且把一切有機體在它的全部生命過程中所經歷的形狀改變都包括在內。事實上,在達到長成的和性成熟的狀態之後,也還可以在有機體上觀察到一些過程的發展,它們有或多或少肯定的規律性。即使它們有較多逆行的性質,也沒有正當的理由把它們排除

在發育之外。在性成熟之前，也就是在發育的真正頂點之前，在特殊的生活條件影響之下仍然可以出現某些改變，它們把有機體從事先已經達到的較高的階段重新復原到較低的狀態。就像這些退化的過程必須包括在發育的概念之內一樣，也可以為另外一些過程辯護，在大多數動物這些過程作為（退化的）衰老現象導向它們的自然死亡。因此 DRIESCH (1894) 把所有一切、直到有機體死亡的形態上的現象都包括在發育的概念之內。

即使不是對於一切動物都準確，但是相當自然的，在許多動物可以區分它們的發育和生命為四個時期：

(一) 胚胎發育的時期 從卵子的受精或者從卵裂的開始到脫離卵膜或到出生。因為某些動物在卵膜內或母體內渡過它們的發育的大部分，其他一些動物只渡過較少的部分，胚胎發育的期間是非常不同的。通常都以為“胚胎”是被有保護作用的卵膜或胚膜包圍着，然而不少動物的卵子（腔腸動物、棘皮動物、瓣鰓綱）也可以在沒有膜的狀態被母體排到周圍的水裏。於是，“胚胎發育”或者就在裸露的卵子上進行，或者像在棘皮動物，隨着精子的鑽進方才產生卵膜；胚胎也可以由於以前存在的卵膜的消失成為裸露的〔片螺 (*Lamellaria*)，貽貝 (*Mytilus*)〕。由胚胎發育到自由生活的轉變可以很快的發生，在上述的動物可以看到，隨着纖毛的出現，較晚的卵裂時期幾乎不知不覺的過渡為自由游泳的纖毛幼蟲。它們和在卵膜內旋轉着的、較為年輕的和較為年老的囊胚期之間或者其他較晚的發育狀態之間沒有顯著的差別。

(二) 幼年時期 是從孵出或出生到達到成長的狀態。在這期間內可以區別直接的和間接的發育。在前者，剛出世的胚胎基本上已經顯示長成的動物的結構；以後的發育主要的是在於生長以及器官、特別是生殖機構的繼續形成，在於把通常還沒有生殖能力的幼體過渡到性成熟的狀態。

間接發育的動物在孵出的時候和長成動物的結構還有或多或少的距離，並且常是和它們相差如此之多，以致如果對於它們的來源或是對於它們以後的發育沒有認識的話，就不能把它們計算到有關的動物種類，就像它們之中有不少在發現它們的發育過程之前，曾經被最初的觀察家給予特別的名稱。自由生活的、有別於成體動物的發育狀態稱之為幼蟲；它們經過幼蟲的發育 (*Larvenentwicklung*) 或變態 (*Metamorphose*) 進入到長成的狀態。根據不同的情況這可能是逐漸完成的，