

高等学校教学用书

动物胚胎学

下卷

Г. А. 詩密特著

高等教育出版社

高等学校教学用书



动物胚胎学

下卷

Г. А. 詩密特著，
李維恩 史少頤 管致和譯

高等教育出版社

本書系根据“苏维埃科学”出版社(Государственное издательство “Советская наука”)出版的詩密特(Г. А. Шмидт)所著“动物胚胎学”(Эмбриология животных)下卷1953年版譯出。原書經苏联高等教育部審定為國立大學的教學參考書。

原書分上下兩卷。下卷系胚胎學各論部分，討論各門動物的胚胎發生問題。担任本書下卷翻譯工作的是北京農業大學動物組織胚胎學教研組李維恩、史少頤，以及昆蟲學教研組管致和三位同志。並由李維恩同志校訂。

动物胚胎学

下卷

Г. А. 詩密特著

李維恩 史少頤 管致和譯

高等教育出版社出版

北京琉璃廠一七〇號

(北京市書刊出版業營業許可證出字第〇五四號)

商務印書館上海廠印刷 新華書店總經售

書號 13010-187 開本 850×1168 1/18 印張 16 7/9 字數 428,000

一九五六年十二月上海第一版

一九五六年十二月上海第一次印刷

印數 1-6,000

定價(8) 每 1.80

下 卷 目 次

原序

第一章 原生动物的个体發育	9
原生动物有机結構的类型	9
原生动物的生殖、个体發育和生命週史	10
羣体的形成与鞭毛囊胚的意义	11
第二章 海綿动物的發育	17
生殖	17
胚胎發育的过程	19
第三章 腔腸动物的發育	25
水螅綱	26
水螅形目	27
世代交替的水螅类	28
發育不全的水螅水母类	32
水螅珊瑚目	33
管水母綱	33
钵水母綱	34
珊瑚綱	36
八放珊瑚亞綱	37
六放珊瑚亞綱	37
柳水母綱	38

原口动物的發育

第四章 扁形动物的發育	41
渦虫綱	42
多腸目	42
無腸目	44
三腸目	45
單腸目	45
吸虫綱	46
條虫綱	49
第五章 低等蠕虫(在系統發育关系上与單腸目有联系的动物)的發育	52
腹毛綱	52
动吻綱	53
棘头虫綱	54
圓虫綱	56
線形綱	58
輪虫綱	60
第六章 紐形动物的發育	62

生殖与发育特点	62
胚胎发育	63
再生能力	65
原始幼虫型发育	66
異紐目的帽狀幼虫型发育	67
非幼虫型发育	68
被囊幼虫型发育	69
第七章 环节动物的发育及其与后成体腔蠕虫的亲缘关系	71
多毛綱	71
寡毛綱	76
原始寡毛类	76
高等寡毛类	78
蛭綱	80
生殖与发育特点	80
原始的吻蛭	80
魚蛭	82
顎蛭和咽蛭	85
蠅綱	86
星虫綱	88
好轉虫綱	89
吸口虫綱	90
鰓虫虫綱	91
第八章 软体动物的发育	93
生殖与发育特点	94
软体动物的胚胎发育	94
双神經綱	95
摺足綱	96
瓣鳃綱	97
腹足綱	99
头足綱	101
第九章 節肢动物的发育	105
甲殼綱	105
海蜘蛛綱	112
劍尾綱	113
蛛形綱	115
緩步綱	118
舌形綱	119
原气管綱	120
胎生原气管綱的胚胎发育	120
卵生原气管綱的胚胎发育	121
器官发生	121
原气管綱发育类型的相互关系	121
多足綱	122
唇足目	122
倍足目	124
昆虫綱	126
第十章 固着动物(起源於寡節蠕虫並与后口动物祖先相近的动物)的发育	147

帚虫动物	147
苔蘚动物	148
裸唇目	150
被唇目	152
內肛动物	153

后口动物的發育

第十一章 毛顎动物、腕足动物和棘皮动物的發育	156
毛顎动物	156
腕足动物	157
有鉸目	158
無鉸目	160
棘皮动物	160
海参綱	162
海胆綱	164
蛇尾綱	166
海星綱	167
海百合綱	169
第十二章 低等脊索动物的發育	173
半索亞門	173
羽鰓綱	173
尾索亞門或被囊亞門	174
腸鰓綱	176
尾海鞘綱	176
海鞘綱	177
火体虫綱(杯海鞘綱)	180
沙尔帕綱	182
樽海鞘	182
眞沙尔帕	184
無头亞門	186
第十三章 低等脊椎动物(無羊膜动物)的發育	194
圓口綱	194
八目鰓	194
盲鰓	198
魚綱	199
板鰓亞綱	199
軟骨硬鱗亞綱	206
棘鱗亞綱	210
硬骨硬鱗目	210
硬骨目	211
肺魚亞綱	222
兩棲綱	223
第十四章 高等脊椎动物(羊膜动物)的發育	234
爬行綱	234
器官發生	240
鳥綱	242

哺乳綱	261
原獸亞綱	263
有袋亞綱	263
有胎盤亞綱(真獸亞綱)	264
早期發育	264
胎膜和胎盤	265
兔的發育	271
牛犢的發育	279
哺乳動物的子宮內發育時期	283
發育的階段性	285
結論	287
參考書目	292

原 序

本書下卷的內容可以說是簡明的系統胚胎學。

內容的敘述是根據本書上卷——普通胚胎學課程——所討論過的進化比較胚胎學一般原理指導下進行的。自然，在本書下卷里就不重述一般的知識和規律，而立即開始描述每一動物類羣的發育特點。僅應該提醒的是這個敘述的基礎是建立在比較胚胎學的歷史進化方法上，並以生態學方法和實驗方法作為補充。在這門課程下列的任何一章中，這些方法的應用都是顯而易見的。

個體發育和種的發育的相互關係問題仍然是胚胎學的基本問題。

種的祖先個體發育的任何一個階段都可以在現代動物的個體發育中表現出來，在分析幼虫類型的系統發育的意義時就可以完全了解這一點。在下面的敘述中，討論到不同類羣的代表發育時，我們有可能以事實來論證這個原理。

適應性的變異是個體發育變異的根源，而也是任何胚胎形成類型發生的根源。這些變異又出現於發育的不同時期和不同階段，在個體發育過程中任何器官系統和任何發育階段都隨伴以直接的或間接的變化。

現代進化胚胎學最重要的一個問題就是個體發育中形態與機能的相互關係問題。同時必須強調指出這個事實，即在許多器官發生中複雜結構的發生必然經過很長的途徑才能實現，比之該器官的機能開始作用時還早一些。我舉哺乳動物的肺或鳥類的肺和氣囊作為一個例子來說一下，前者在子宮內發育和後者在卵殼內發育的情況下，肺和氣囊達到最後的形成僅是在開始發生機能作用以後。在這一點上應該聯系到本書上卷中我們所發揮的關於間接適應和外界因素的代替的原理，以及外界因素對發育有機體器官系統的影響。

驟然一看似乎是自相矛盾的，任何相似的事實，而當注意到有機體與環境統一時，注意到整個的個體發育的統一時，以及從此追溯有機體發育早的階段與晚的階段之間以及任何階段之間的关系與意義時才會找到真正的解釋。

進化胚胎學的方法逐漸被推廣到科學和實踐各個領域中是前所未有的。梅契尼科夫 (И. И. Мечников) 和科伐列夫斯基 (А. О. Ковалевский) 是比較進化胚胎學的創始者。進化胚胎學的方法是作為解決一般生物學問題的工具。確定了所有動物類羣具有胚層普遍性的，因此他們證明動物界的統一性。同時在他們的著作中說明了進化胚胎學方法對於認識某種動物的系統位置以及不同動物類羣之間的親緣關係的意義。然而梅契尼科夫不把他的研究純粹局限於理論問題上，而把他的關於多細胞動物起源的理論與高等動物的游走細胞的保護作用問題聯繫起來。因此產生吞噬作用的理論，這個理論是醫學上最重要的貢獻之一，對於認識病原發生的過程有着重大的意義。

建立在米丘林和巴甫洛夫学說基礎上的蘇維埃生物科學在動物胚胎學者的面前提出一個任務，這就是把這個生物學領域與解決實際工作聯繫起來。在這門課程的總論部分中我們已經指出，胚胎學者在提高漁業生產方面已獲得具體的成就。一定的任務擺在家畜胚胎學者的面前，這些任務的解決對於蘇維埃畜牧業正確的組織和生產的提高起着很大的作用。特別明顯的是養禽業中在家禽孵卵的具體問題上得到解決。

許多寄生動物的胚胎發育還沒有很深入研究過，而最近數年來在家畜和人的寄生動物胚胎學的研究工作已經得到應有的調整。除此之外，對於人類有益的動物的實際應用，例如，醫用蛭、蜜蜂、桑蠶和柞蠶，也需要相應的胚胎學研究。

任何上述的任務都需要許多科學家有計劃的工作來研究那些不僅有直接實用目的對象，而是研究一系列的附屬東西，舍此之外，對於相應問題的認識是不會深入的。

現在進化胚胎學面臨舊的脫離實際的和新时代的交叉點。新时代的進化胚胎學成為研究實際的根本問題不可分割的部分，例如，研究大小規模的畜牧業、漁業、動植物害虫和寄生蟲的防治以及研究醫學上最重要的問題。

著者希望利用這本小書把每一個動物類羣及其相應的重要性無保留地給學生逐一加以介紹。注意到大多數動物門中系統發育的某些特點，即所研究的動物類羣的特點之後，他也認為必須把胚胎學的問題與其他動物科學密切地聯繫起來。

我在寫作這本書的過程中得到許多工作同志很多批評性的意見。對國立莫斯科羅蒙諾索夫大學胚胎學教研組波波夫(В. В. Попов)教授和他領導下的全體工作同志的寶貴指示，以及任金(Л. Н. Жинкин)教授和布拉赫爾(Л. Я. Бляхр)教授對作者在編寫文獻時利用蘇聯胚胎學圖書卡片和索引予以便利特此致謝。

第一章 原生动物的个体發育

認識原生动物的个体發育，對於明确多細胞动物比較胚胎学的極其重要的問題有着重大的意义。很早以前偉大的俄國胚胎学家梅契尼科夫發表了關於多細胞动物起源於羣体鞭毛虫的概念(1886)。我們應該从現代的科学水平來談談關於多細胞动物原始物种的起源与形成的途徑，以及關於低等多細胞动物个体發育起源的途徑和方式。

長期以來在动物胚胎学課程中就缺乏这样重要的一章——原生动物的个体發育。这个空白点首先已由查赫伐特金(A. A. Захваткин, 1949)所著的教科書補上了，他指出了研究原生动物的有机結構、生殖和發育，在正确估計低等多細胞动物胚胎学某些重要方面所起的作用。查赫伐特金發展了梅契尼科夫關於多細胞动物羣体起源的观点。几乎在同一个时候沙瓦尔辛(A. A. Заварзин)表示反对梅契尼科夫和查赫伐特金的观点，而贊同多細胞动物起源於非羣体动物的論說。遺憾的是在这本書里，因为限於組織学与細胞学的資料，而胚胎学的資料又沒有得到，不可能闡明沙瓦尔辛的假說。他对这门科学的态度是与勒柏辛斯卡婭(O. B. Лепешинская)的观点完全相反。勒柏辛斯卡婭在她的專論中寫道：“現在胚胎学有完整的基礎，在医学和畜牧業中不論是在理論可能性上与實踐意义上佔着生物科学中的首要地位”^①。

原生动物有机結構的类型

原生动物的有机結構可分为三个主要类型：变形虫型、太陽虫型和鞭毛虫型。第一个类型的特点是沒有任何对称——这是無軸型。無軸型的特点是沒有任何穩定分化的結構：空泡、伪足，並且这些結構是随时随地可以產生的；它們很容易而且很快就消失。第三个类型是具有多軸型对称的变形虫型的变相。同时原生动物的太陽虫型具有恆定的呈各种支持骨骼結構形式的分化。

鞭毛虫型的結構有極重要的意义，因为它有很特殊的鞭毛器。鞭毛器是由下列成分組成：(1)鞭毛，它的数目不超过四根；(2)一个或兩個基粒；(3)中心体，它是核內側小体(внутриядерное тельце)或核外側小体(внеядерное тельце)；(4)根質，它將基粒互相联系起來，同时也与細胞核或中心体联系起來；(5)副基体(parabasal)和軸桿(axostyle)的附屬結構。

在研究变形虫型和鞭毛虫型的單細胞有机結構的互相关系时，曾經發現每个类型在一个类羣的有机体中可以变成無性个体結構的优势类型。这些有机結構类型的互相逆轉現象是很普遍的。从一时期轉变为另一个时期的容易与否，在各个原生动物类羣中是不同的，並且是与鞭毛虫状态有机結構的复雜性有关系的。分化可以区分为三种：(1)可逆性分化，其中从一个时期过渡

^① O. B. 勒柏辛斯卡婭：“細胞起源於生活物質以及生活物質在有机体内的作用”，1950，128頁。

到另一个时期是没有失去移动性和没有变成囊胞而实现的；(2)不稳定性分化,这里必须形成囊胞；(3)稳定性分化,这是终生被保留着。

原生动物的生殖、个体发育和生命周史

· **原生动物的生殖方式** 原生动物的生殖,除以简单分裂为二或一次分裂(монотомия)方式之外,还有以重复分裂或多次分裂(палинтомия)方式进行。重复分裂是一连串的很快的一次跟着一一次的简单分裂,在分裂期间子体没有经过活动状态,也没有增长达到母体的体积。重复分裂期间的产物是孢母细胞,而最后的产物是游动孢子。后者可以达到成百成千的数量。因此重复分裂是借游动孢子来繁殖的许多方式之一。

重复分裂有以下的特点:(1)母体借肥大生长以致原细胞团不断增大;(2)在一系列时间上相接的有丝分裂时,结果母体分裂为2,4,8个等等的后代,而体积逐渐变小。母体的体积增大和一次跟着一次很快分裂的次数之间存在着依存的关系。

重复分裂是某些鞭毛动物类群所特有的,尤其是所有的羣体植滴虫(Phytomonad)和二鞭毛虫(Dinoflagellata),特别是寄生的类羣。在球虫类、太阳虫类和根足虫类中曾经记载过有重复分裂。

原生动物的重复分裂有三个类型:(1)线状重复分裂,这是横分裂的重复;(2)单列重复分裂,这是在同一平面上一次纵分裂的重复;(3)表格式重复分裂,这是在两个互相垂直平面互相交替的纵分裂。线状重复分裂的产物排列成链状。单列重复分裂的产物排列成横列,其中细胞的排列与其主轴平行。

线状重复分裂是腰鞭毛虫所特有的。单列重复分裂可以在绿色的藻类看到。最普遍的是表格式的重复分裂,由于分裂面是一个跟着一个互相交替的,因此细胞互相平行排列成为板状或表格状。换句话说,表格式重复分裂的产物具有上皮的构造,因而这种分裂可以称作上皮发生的重复分裂。表格式的重复分裂是植滴虫目(Phytomonadina)、多甲藻属(Peridinium)和金滴虫目(Chryomonadina)所特有的。

第四种重复分裂,或立方重复分裂,仅是多细胞动物所特有的。同时分裂不是二度而是三度空间的交替。

重复分裂的次级变化就是所谓次级联合分裂(синтомия),它的特点是母体不经过中间的分裂而成为孢母细胞,而是一下子分裂成为游动孢子。

原生动物的三个主要分裂类型的确定——一次分裂、重复分裂和次级联合分裂——可以帮助我们分析和阐明多细胞动物个体发育某些困难问题。

原生动物的个体发育 我们常常认为原生动物没有个体发育。然而,事实上,个体发育是每个生物的特点。不论发育有机体的结构水平是怎样,它的个体发育包括活跃的生长过程,身体活细胞团的生长,以及这一种或那一种形态形成过程。同时在承认单细胞动物有真正的个体发育时,必须着重指出,单细胞动物的个体发育与超细胞(надклеточные)动物和多细胞动物在有机结

構的程度上有質的區別。

單細胞動物個體發育的特点是，個體發育是在單細胞有機結構水平的範圍內實現的，超過這個水平是會發生的。單細胞有機體生長着和發育着，仍然是個單細胞動物。其他的特点是單細胞動物含有一個完整的核周期。單細胞有機體的個體發育可分為兩個時期：(1)個體發生時期，這是從母體分裂時開始；(2)子體的個體發育時期，這是從它與母體分離過渡到以分裂方式的生殖時期。

應該將原生动物的簡單分裂和後動物的分裂區別開來。後動物的分裂可以劃分為四個明顯的時期：(1)胚胎時期，這是幼體還在未分化狀況下和生長緩慢的時期；(2)分化時期，這是子體產生特殊結構並且是子體本身從被動狀態轉入主動狀態的時期；(3)胚後生長時期，這是從幼體自母體膜出生起以至它們在分裂前解除分化為止（有機體的营养與生長是在這個活躍時期過程中完成的）；(4)成年時期，在這個時期营养和生長停止，進入解除分化的時期，並且也是個體轉入不活動狀態的時期。查赫伐特金寫道“可以說成年狀態到來特點是身體的細胞團獲得穩定性較早”^①。

可以將重復分裂單細胞動物的個體發育特點敘述如下。幼體以未分化的孢母細胞形式開始它的生活。在這個胚胎時期，孢母細胞分化為鞭毛游動孢子。後來游動孢子轉變為無性個體，或滋養體(trophoplasm)。滋養體開始強烈生長。最後在發育的末期，有機體轉入生殖的階段。

原生动物的生命周史 僅在單調式的產生與自己相同的個體的生殖被產生與自己不同的個體的這樣的生殖相互交替所代替的時候，即在某種意義上產生與其餘個體價值不相等的一代的時候，才是原動物生命周史的開始。李森科指出，多細胞有機體發育最重要的特點是“產生與自己相同的個體不是直接的，而是經過很長一連串與自己不相似的個體的轉變，以至獲得與最初相同的個體”^②。

從這個觀點來評定單細胞原動物的非周期無性生殖的時候，可以認為它僅相當於多細胞有機體的生長過程。僅在世代的周期性分化出現之後，才在原動物中建立質上新的發育形式，這相當於多細胞有機體的個體發育。

單細胞動物的生命周史與多細胞動物個體發育在這一方面也是相似的，即有性生殖過程在兩者的生命周史中是個重要的環節，發育過程從此開始，也從此終結。

羣体的形成与鞭毛囊胚的意义

原動物羣體的起源，作為一個階段過渡到高級形式個體的起源，有着重大的意義。原動物羣體的分類應該根據它們的形成方式來決定，因此可以分成兩個主要類羣：(1)一次分裂的羣體，這是借簡單分裂經過多次繁殖的結果所形成的；(2)重復分裂的羣體，這是借重復分裂方式所獲得的七個游動孢子的聯合而產生的。

① A. A. 查赫伐特金：“低等無脊椎動物比較胚胎學”，1949，102頁。

② T. Д. 李森科：“農業生物學”，第四版，1948，348頁。

一次分裂的群体有数种，它们有纵分裂的特点。由于这样不断的分裂产生大量在形态和生理方面有同等价值的个体。在 *Uroglenopsis americana*, *Synocrypta volvox*, *Chryso-sphaerella longispina* 等形成球状的一次分裂的鞭毛虫群体；这里没有看到多形变态的个体。

重复分裂的群体在植滴虫方面可以看到，它通常是球状的，这是团藻科与其某些邻近科的特点。这些群体的形成过程是通过七个鞭毛游动孢子的联合而成为一个整体。群体具有恒定的细胞数目。

在八细胞群体的 *Chlamydo-botrys stellata* 方面(图 1)，游动孢子排列成四层，每层有两个

个体：上层的个体借上端互相联系成钝角，在其下面是第二对个体排列成十字状。其余两层的个体有相同的排列。在其他的情况下，如 *Chlamydo-botrys gracilis* 和 *Spondylomor-um quaternarium*，每层排列着四个游动孢子。

在空球藻科(*Eudorinidae*)和团藻科(*Volvocidae*)的代表中，可以看到重复分裂群体的游动孢子的第二种联合方式，这种联合方式是由于重复分裂的产物没有分离开。由于它们没有分离而联合起来，因而这个联合含有许多个游动孢子，通常叫做复联合游动孢子，或联合游动孢子。这里产生细胞成分的特殊稳定性，这种稳定性在其他单细胞有机体类群中是不存在的。团藻目的成年滋养体几乎与鞭毛游动孢子相等。

但是这些个体仅在发育的早期，在它们的个体还是游动孢子的时候，才是真正的联合游动孢子。

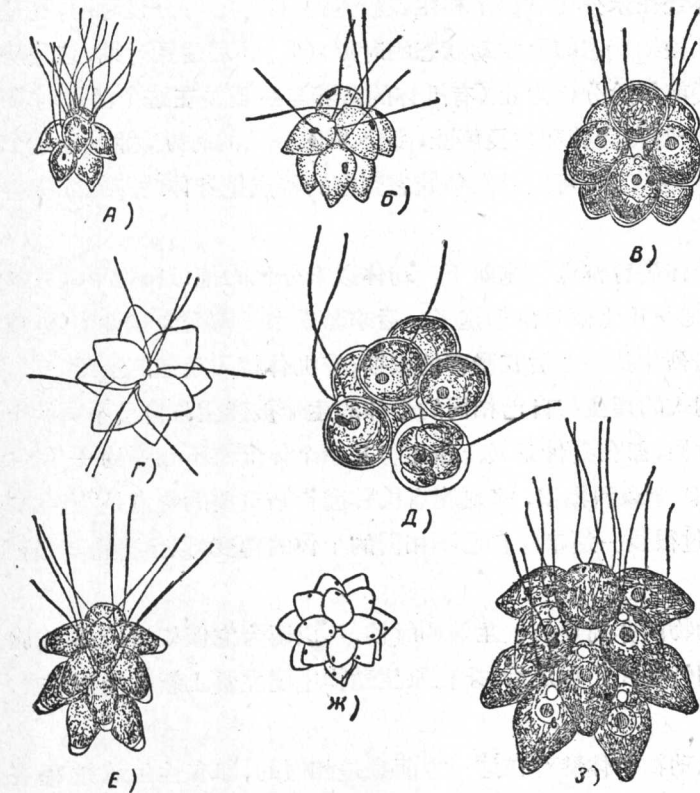


图 1. Spondylomeridae 的重复分裂群体：

A-D—*Chlamydo-botrys stellata* (A—幼年群体的全貌；B—中年群体，具有开始变圆的细胞；B—成年群体，具有卵状细胞；Г—从前极观的细胞排列；Д—群体开始繁殖)；E—Г—*Chlamydo-botrys gracilis* (E—16个细胞的幼年群体；Ж—从前极观的细胞排列图式；З—成年群体(录自柯尔西克夫)。

在比较晚的阶段，游动孢子变成无性个体(滋养体)，它们的联合不成为联合游动孢子而变为有完全价值的无性群体。

团藻目重复分裂群体的种类繁多，它代表一系列前进上升的复杂与结合个体。它的最高形式是不同属的代表，首先是联合成为一般的团藻属的代表：*Volvox*, *Janetosphaera*, *Merillo-sphaera*。在大的团藻种方面，个体一般的数目是在 4000 到 16000 之间。

在許多羣体的团藻目中可以明顯地看到原生动物的逐漸轉变过程成为比較复雜的形式,再变为高度分化的多細胞形式。

查赫伐特金所作的低等后生动物歷史發展的分析是很重要的,他主要以比較方式作为基礎來分析多細胞动物和單細胞的以及超細胞的原生动物。他指出,沒有一个多細胞动物的代表在它的整个生命周史中仍然保留多細胞状态:生命周史的多細胞阶段与單細胞阶段相互交替。同时,多細胞的結構不是多細胞动物所独有,这种結構在原生动物中也可以看到,它是“作为活动上皮囊胚的特殊‘后生动物’的形式存在着”^①。高等羣体的团藻目就有这种結構,它們的重复分裂羣体,与动植物有机体比較起來,則与动物有机体相似的地方較多。

極其重要的是原生动物的重复分裂与多細胞动物的卵裂在原則上是相等的过程。卵裂之前通常有肥大生長,随后是卵的多次分裂,这在許多方面与單細胞动物的重复分裂相似。某些动物的卵裂,特别是表面卵裂,在开始的阶段有共質体的特征,然而这並不表示原始的状态。

从所有这些情况中可以得到非常重要的結論,就是多細胞动物的有机結構,生殖和發育特点應該是在研究原生动物的有机結構,生殖和發育特点时所獲得的那些情况和事实的基礎上來研究的。囊胚狀的幼虫,或者是低等多細胞动物的自由游泳鞭毛囊胚,是多細胞动物个体發育的低級阶段。囊胚狀幼虫是單層的多細胞动物。从進化的观点來看,团藻科的高等羣体,軟水母目(Leptolida)的世代交替水母,某些低等类型水母,同腔类鈣質海綿以及硅質海綿的有腔囊胚都是囊胚狀有机体。除上述一系列的例

子外,还可以加上营自由生活的紐虫鞭毛囊胚、包含在卵被膜內的某些軟体动物的鞭毛囊胚和棘皮动物的囊胚(參看圖9海胆囊胚鞭毛細胞的纖毛器結構)。

除鞭毛囊胚外还有無鞭毛囊胚,这表示單層空球体或橢圓体的多細胞动物的个体發育阶段是比較普遍存在的。貝尔(К. М. Бер)在1828年曾經这样寫过:我們能夠設想到这个簡單囊狀

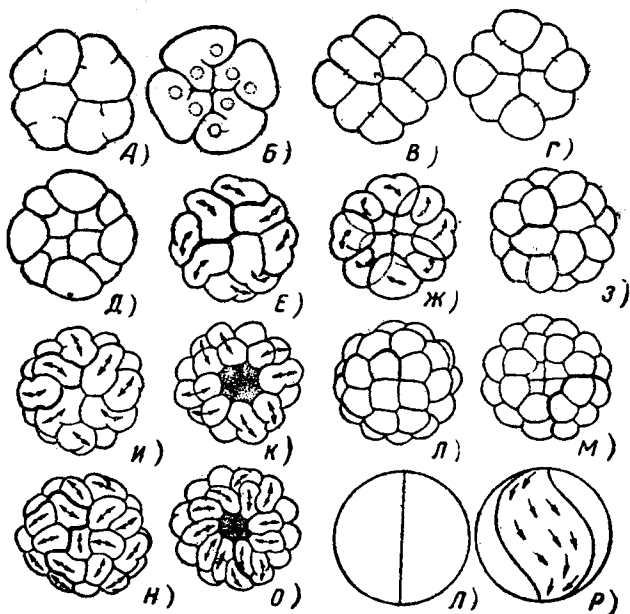


圖2. *Volvox globator* 的分裂:

A—E—第三次分裂的开始; B—8个分裂球,从动物極面观; Г—Д—8个分裂球,从植物極面观; E—Ж—从8个过渡到16个分裂球,从动物極面观(E)和从植物極面观(Ж); З—16个分裂球,从动物極面观; H—K—第五次分裂,从动物極面观(H)和植物極面观(K); Л—M—32个分裂球,从动物極面观(Л)和植物極面观(M); H—O—第六次分裂,从动物極面观(H)和植物極面观(O); П—P—团藻(П)分裂球四分体的弯曲和后生动物(P)标准旋裂的比較圖解(錄自查赫伐特金)。

① A. A. 查赫伐特金:“低等無脊椎动物比較胚胎学”, 1949, 205 頁。

个体是所有动物历史发展的共同的原始个体,并不是没有根据的。

所有动物类群的囊胚状幼虫具有下列的一般特点:(1)它们是多细胞动物有机结构水平的最低范围;(2)它们无吞噬作用:囊胚的营养仅能通过渗透作用而获得,在母体内发育着的钵水母类(Chrysaora)的囊胚就是这样进行营养的,鞭毛囊胚是迁徙的发育阶段;(3)这些幼虫的个体发育相当于卵裂期;(4)鞭毛囊胚的结构类型把动物界中不同的门联系起来;(5)鞭毛囊胚与团藻科的独立营养群体鞭毛虫具有无可置疑的相似点;(6)囊胚状幼虫与共质的绿色藻类无节藻(Vaucheria)的纤毛“幼虫”或“游走幼虫”相似。无节藻的“幼虫”是联合游动孢子。

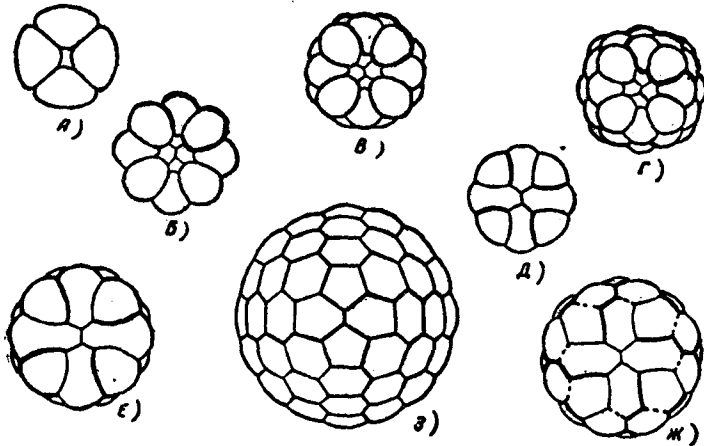


圖 3. *Janetosphaera aurea* 的分裂:

A—Г— 4个细胞(A), 8个细胞(B), 16个细胞(C), 32个细胞(Г)从植物极面观; Д—З— 8个细胞(Д), 16个细胞(Е), 32个细胞(Ж), 64个细胞(З), 从动物极面观(錄自查赫伐特金)。

从上述的情况认为囊胚就是联合游动孢子,应当得到一个结论,即卵裂就是重复分裂的生殖。查赫伐特金在这个方面发展了梅契尼科夫关于多细胞动物是起源于群体“后生鞭毛动物”的理论。查赫伐特金指出,通过几何方式的团藻目重复分裂群体的形成过程是与多细胞动物以旋裂的等四分体极为相似。主要的不同是在于右旋裂不完全等于左旋裂,因此产生明显的右旋弯曲的四分体(圖 2, 3)。

低等多细胞动物的分裂清楚地表示出孢子式分裂的根源。

从团藻科的群体形成过程与多细胞动物的等四分体旋裂的比较可以追溯到旋裂的系统发育根源是很原始的,在这些原始的阶段上不论是这种分裂或任何其他分裂类型都是如此产生的,这种分裂正是现代多细胞动物所特有的。特别是在低等多细胞动物中,分裂卵分解为个别的分裂球的现象是很普遍的,这种现象首先是梅契尼科夫在水母类 *Oceania armata* 叙述过的,后来梭亚(Зоня, 1895)、马亚梭(Маасо, 1905)、齐斯(Тессь, 1930)等在 *Clytia*, *Laodicea*, *Amphisbetia* 方面曾做过研究。这里牵涉到仍然存在的多胚现象问题,证明分裂卵的有机整体性的体系是不完善和不稳定的。在这个现象中不仅可以看到卵裂的不定性,而也可以看到卵的孢子生殖的重演,这与空球藻的非多元群体中已消逝了的孢子生殖相似。

低等多细胞动物类群的卵裂特点说明代替孢子形成的生殖方式是不完全的而且也是不稳定的,这种代替的生殖方式没有获得高等多细胞动物所特有的稳定性。

团藻的胚胎发育是典型的表格式重复分裂类型,介于孢子形成转变到重复分裂生殖之间。分裂最终的结果是产生由一层细胞构成的“内生孢子层”(гонимевая пластинка)。在空球藻方面,这层细胞并不是平铺的,而是首先向动物极凹入,后来凸出(圖 4)。这些过程称为内弯(ин-

内弯)。

团藻的胚胎发育是典型的表格式重复分裂类型,介于孢子形成转变到重复分裂生殖之间。分裂最终的结果是产生由一层细胞构成的“内生孢子层”(гонимевая пластинка)。在空球藻方面,这层细胞并不是平铺的,而是首先向动物极凹入,后来凸出(圖 4)。这些过程称为内弯(ин-

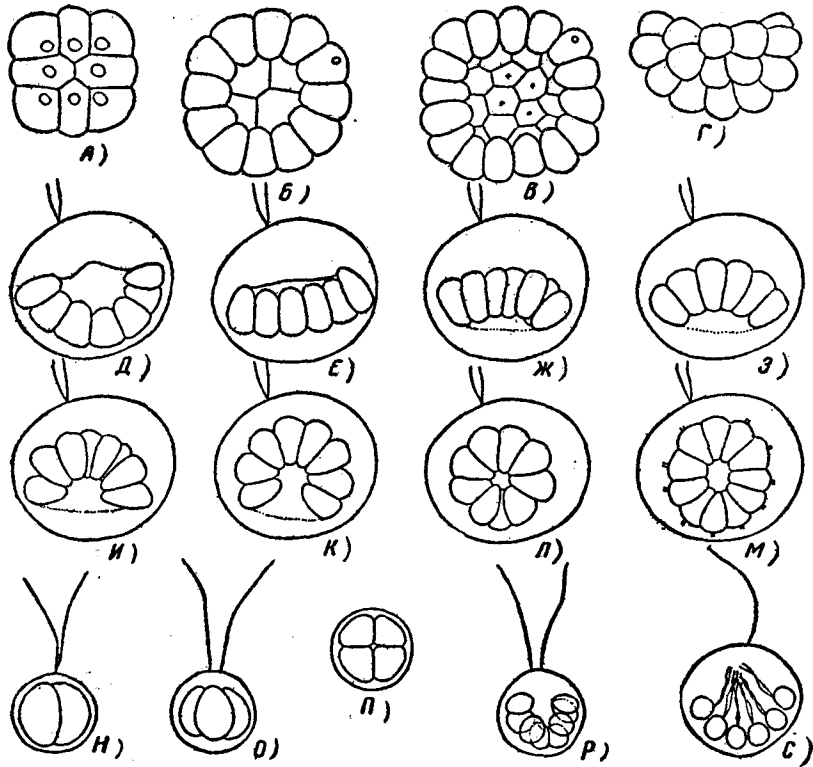


圖4. 各种空球藻的胚胎發育:

A—Г—*Eudorina illinoisensis* (A—表格式 8 細胞階段; B—16 細胞階段; B—杯形的 32 細胞階段的表面观; Г—同一階段的側面观); Д—М—*Eudorina elegans* (Д—內弯; E—I—外弯的循序階段; M—囊胚分化的开始); H—C—*Gonium pectorale*: 分裂与內弯(錄自查赫伐特金)。

курвация) 与外弯(экскурвация), 这恰好与多細胞动物在胚胎發育时上皮層的弯曲相似。在羣体或联合游动孢子从母体膜脫出时即有外弯發生, 因而形成半球狀的深杯, 这个与海綿方面相似的结构可以叫做口道囊胚(stomoblastula), 其寬孔叫做瓶口孔(фиалопор)。瓶口孔的边緣随着向外凸出互相接近而閉封起来, 这就形成外弯囊胚, 其中發生鞭毛器, 因而囊胚進入独立的生活方式。

在团藻方面有旋裂的發生, 最后形成具有小瓶口孔的口道囊胚。口道囊胚的單層細胞壁轉变为寬囊胚腔內的未來鞭毛帶, 这个寬囊胚腔不是由於分裂球的分离而產生的, 而是由於內弯的分裂过程中, 間隙的过度擴張而產生的。在外弯过程中口道囊胚壁的鞭毛帶成为囊胚的外面(圖 5)。这个过程首先是被庫沙克維奇(С. Е. Кушакевич, 1919)所發現的。

鈣質海綿發育中所發生的过程是与团藻的內弯和外弯很相近(看下文)。

低等多細胞动物胚胎發育的主要特点是在於它們有極其不同的卵裂类型。卵裂是各种各样的, 从無定形“不規則”的卵裂以至嚴格的輻式卵裂, 常常有旋裂的特征, 而有时候有近於对称卵裂的出現。同时, 卵裂的变異可以从軟水母目(Leptolidae)的不定裂以至異腔类(Heterocoela)的定裂。

由於这个緣故就不可能認為規則的輻式卵裂是最原始的卵裂形式。詳細研究世代交替水螅水母(Hydr medusa)的卵裂說明,卵裂不是以通常从卵的外圍至卵的中央的环狀溝而完成的,而是以一边切入的溝而完成的,这就重演了鞭毛虫类的分裂特点。这些早期卵裂的特点后来被补充以典型的八个細胞阶段螺旋排列的分裂球,以及某些其他現象,例如, Oceania 的分裂球的不規則状态,和已敘述过的 Clytia 的囊胚細胞的迁移,即从朝向囊胚腔面的極轉移至相反的

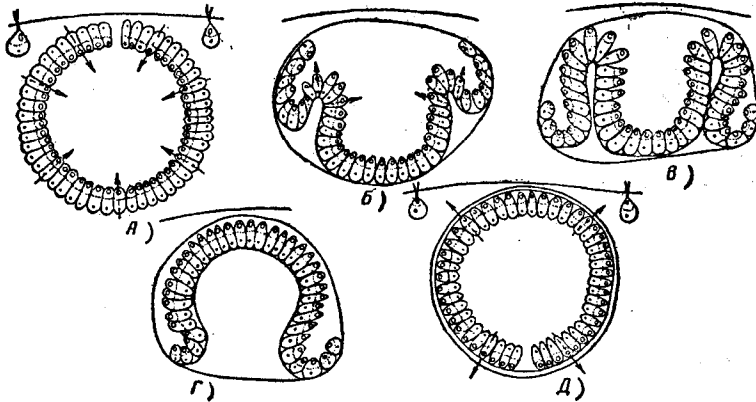


圖 5. Janetosphaera aurea 外弯的循序阶段(錄自查赫伐特金)。

向外的極。世代交替的水螅水母卵裂的不同特点,从形态上來說,是相當於团藻重复分裂的情况。問題不是在於立方式的卵裂,而是 在於表格式的卵裂:这里所看到卵裂面方向的交替是通过孢母細胞在分裂过程中的方位轉变而实现的。同时卵裂是按照典型的縱裂方式進行的。与其余的多細胞动物一样,这里沒有完整的几何式的連續分裂,而是每个分裂球進行独立分裂。

从上述的一切應該得到这一共同的結論,即多細胞动物的卵裂有这些原始类型,如均等旋裂、表格式分裂或不規則分裂,其中最完善的为表格式重复分裂,而輻式分裂是剧烈改变的表格式重复分裂的类型。低等多細胞动物的几何式分裂具有上皮發生的特征,而分裂最終的產物就是具有單層極化細胞壁的有腔囊胚。

是以一边切入的溝而完成的,这就重演了鞭毛虫类的分裂特点。这些早期卵裂的特点后来被补充以典型的八个細胞阶段螺旋排列的分裂球,以及某些其他現象,例如, Oceania 的分裂球的不規則状态,和已敘述过的 Clytia 的囊胚細胞的迁移,即从朝向囊胚腔面的極轉移至相反的