

高等水产院校教学用书

水产动物胚胎学

山东海洋学院
上海水产学院 合編

水产养殖专业用

农业出版社

高等水产院校教学用

水产动物胚胎学

山东海洋学院 合編
上海水产学院

水产养殖专业用

农业出版社

編 者 山东海洋学院 高 浩
上海水产学院 王瑞霞
审查单位 水产部高等学校教材工作组

高等水产院校教学用书
水产动物胚胎学

山东海洋学院 合編
上海水产学院

农 业 出 版 社 出 版
北京老鐘局一号

(北京市书刊出版业营业許可証出 第 106 号)

新华书店上海发行所发行 各地新华书店經售
上海新华印刷厂印刷装订

統一书号 13144 112

1961年9月上海制型	开本 787×1092 毫米
1961年10月初版	十六分之一
1961年10月上海第一次印刷	字数 202 千字
印数 1-1,490 册	印张 十四又八分之一
	定价 (9) 一元三角五分

目 录

第一章 緒論	1
第一节 胚胎学的研究对象及范围	1
第二节 胚胎学的分科和現代胚胎学的研究趋向	2
第三节 胚胎学与其他生物学科的关系	3
第四节 胚胎学在生产上的意义	4
第五节 胚胎学在我国的研究	5
第六节 胚胎学的发展簡史	6
第七节 胚胎学的研究方法	9
第二章 生殖細胞	10
第一节 生殖細胞的来源	10
第二节 雄性生殖細胞及其发育	11
第三节 雌性生殖細胞及其发育	20
第四节 貝类的性腺发育与性变	33
第三章 受精	38
第一节 受精作用的意义	38
第二节 受精作用的过程	38
第三节 受精作用的生理和生态	41
第四节 多精入卵与单精入卵	45
第五节 孤雌生殖(发育)	46
第六节 未受精卵的动态	48
第七节 人工授精、杂交和誘发	49
第四章 早期发育	53
第一节 卵割	53
第二节 囊胚	60
第三节 原腸作用	61
第四节 胚孔的演变	64
第五节 胚层的分布与分化	64
第六节 中胚层的发生和体腔的分化	65
第七节 发生类型	67
第五章 个体发育与环境条件的一般关系	70
第一节 与物理因素的关系	70

第二节 与化学因素的关系·····	79
第三节 与生物因素的关系·····	82
第六章 螺的发生·····	84
第一节 螺或帽贝的发生·····	84
第二节 强棘红螺的发生·····	87
第三节 鲍鱼的发生·····	94
第七章 双壳贝的发生·····	100
第一节 多形饰贝的发生·····	100
第二节 长牡蛎的发生·····	104
第八章 虾的发生·····	110
第一节 螯虾的发生·····	110
第二节 对虾的发生·····	114
第三节 甲壳纲动物的幼虫·····	118
第九章 海参的发生·····	120
第一节 锚海参的发生·····	120
第二节 刺参的发生·····	123
第十章 真骨鱼的发生·····	125
第一节 生殖细胞和生殖生态·····	125
第二节 排卵、产卵和受精·····	127
第三节 发育期和发育阶段的划分·····	129
第四节 卵割和囊胚·····	132
第五节 原肠胚·····	134
第六节 早期胚体的形成·····	135
第七节 组织分化与器官形成·····	137
参考用书·····	152
附图·····	153

第一章 緒 論

第一节 胚胎学的研究对象及範圍

胚胎学又称为发生学，是一門研究个体发育規律的生物科学。它的研究範圍包括发育过程中对于生活条件的关系、变异和遺傳，以及个体发生与系統发生的法則。通常都认为个体发育只包括胚胎发育的阶段，也就是指动物自受精起到离开卵膜或母体这一发育过程。这样的概念是很不完滿的。个体发育的内容比胚胎发育的内容要丰富的多，因为它不仅研究动物在胚胎期的发育过程，也包括研究胚前期和胚后期的全部形态形成或形态变化过程的規律。

胚前期是指生殖細胞在亲体内的发育到能受精的阶段。胚胎期是指自卵割开始到胚胎脱离卵膜或母体为止，这个时期的发育是依靠在卵中所貯藏的卵黄或直接从母体輸送来的养料而在卵膜或母体内进行的，动物的部分成体器官和某些幼虫特有的器官都在这时期里开始发生和基本形成。胚后期一般是指幼体（或幼虫）自脱离卵膜或母体起到性的成熟为止，但广义的胚后期也包括成年期和衰老期。許多动物在孵出后即能自由生活，并能逐渐自周圍环境里获得食物，此后即迅速生长并达到一生中的最大尺度，同时，所有的成体器官也在此时期内逐渐发育完成。成年发育期是指有些动物在性成熟后，体力继续发展并达到頂峰状态的时期。老年期是指动物在各方面的发育已达到最高水平之后，而开始衰退至死亡的阶段，在这时期里，动物由于外界或內在的因素而引起器官組織的逐渐衰亡。

上述个体发育时期的划分只是比較典型的現象，不可能每一种动物的个体发育过程都恰好按照这个規律完成，它們之間可能出現很大的差別：例如生殖細胞发育的快慢，它們的构造、产卵的方式，胚胎在卵膜内或母体内停留時間的长短，幼虫期的有无及长短，孵育护理的程度等等往往都因动物的种类而不同。如果卵子中所貯备的养分少，胚胎期通常很短，胚胎或幼虫很快就离开卵膜孵出而营自由生活，如多种无脊椎动物和某些脊椎动物，特别是貽貝、牡蠣、各种棘皮动物、海鞘和文昌魚等。反之，如果卵子中所含的营养物质特別丰富或是在发育过程中能够直接从母体获得养分的，則胚胎期就相对加长，并且往往不出現幼虫阶段而直接发育成与成体形态相似的幼体，如头足类和某些扁虫类、紐虫类、甲壳类等，以及大多数的脊椎动物，所以它們孵化以后的发育主要是表現在生长方面，以及某些器官特别是生殖器官的继续形成，并达到成熟状况。在一些胚胎期很短的动物中，通常在孵化以后还要經過一个或数个幼虫阶段，有的（如昆虫类）还要进入休眠的蛹期，然后才过渡到和成体形态相似的幼体阶段。各种动物的幼虫和成体在形态构造上都存在着差异。动物幼虫一方面具有它們

所特有的器官,例如纖毛輪、面盘、特殊感觉器官、幼虫排泄器官、幼虫縮肌和幼虫骨骼等;另一方面又往往缺乏成体的某些极其显著而重要的器官构造,例如成体的运动器官,排泄器官和呼吸器官等。因此,幼虫必須經過不同程度的变态和发育,才能具备成体动物的外部形态和内部构造。幼虫阶段和成体阶段在時間上的长短比例也因动物的种类而不同,虽然在一般动物种类中总是前者远較后者为短,但是也有一些例外的,如某些昆虫类的幼虫发育要經過几个月或几年,而成虫阶段却只有几天或者只有几小时,并且成虫阶段沒有摄取食物的能力,在履行了性的行为之后不久即死亡。

胚后期的結束,一般也就是指动物达到性成熟阶段,这时一般动物的发育也就达到或接近頂点了。但是某些动物則还包括經過一个成年发育期以繼續发育和完善;而另一些动物則在性成熟之前就发生在形态构造上的衰退現象,这种情况在寄生动物中特別明显,它們在寄主的保护和养育之下,在性成熟以前就发生消化系統的强烈的退化現象,把它們从以前較完善的結構退降到形态构造較簡單的状况。

胚胎学不但要研究个体发育的有性繁殖和无性繁殖;还要研究整个发育过程中器官的发展和机能的变化,以及研究器官的退化和适应性的再次发展。此外,器官的再生、畸形胚胎等問題和养殖业上具有重大意义的受精生理、人工育苗、繁殖习性等也都是胚胎学的研究对象。近年来,由于养殖事业的日益发展,在生产实践中对胚胎学的要求愈加迫切。其中尤以掌握个体发育与环境因素关系的規律,成为当前最重要的研究項目之一。

第二节 胚胎学的分科和現代胚胎学的研究趋向

胚胎学依照研究目的和方法的不同可分为叙述胚胎学、实验胚胎学(胚胎生理学)与生态胚胎学。叙述胚胎学是描述动物两性生殖細胞的来源、成熟、受精、分割,和发育成为动物体各部分的形态形成过程。在叙述胚胎学里,有的只叙述一种动物的发育过程,有的則采用比較胚胎学的方法,叙述并比較各种动物在相似发育阶段中,各种器官系統的形态发生和相互关系,从而明确动物演化的綫索,所以比較胚胎学又称为进化胚胎学。

实验胚胎学(或称胚胎生理学)的目的是在于寻求并分析引起个体发育的原因,器官分化的动力和器官发生时彼此之間的相互作用(如誘导作用),利用巧妙的机械或化学、物理的实验方法(如胚胎組織的移植方法、胚胎化学成分变化的分析、放射性元素在胚胎发育研究的应用等。)以求說明在普通形态观察时所不能发现的发育規律,或是探求当器官原基出現前后胚胎各部分之間的相互影响。通过实验胚胎学的方法发现在許多器官发育过程中,有些現象是可以显微鏡观察到的,有的則属于看不見的过程。并且在器官发生时往往是某一器官原基先对另一器官原基产生影响,由于这种影响才导致后者发育分化为應該形成的器官,同时,这种影响也是相互作用的,以推动彼此进一步的发育。例如,实验胚胎学探求:是什么因素决定早期胚胎的某些細胞将分化为消化道,而另一些細胞将形成心脏?为什么在胚胎一定位置的一块外胚层会发育成眼的晶状体,而別处的外胚层就不能呢?总之叙述胚胎

学是研究或比較各种动物如何发育(形态形成过程),而实验胚胎学是研究为什么如此发育。

生态胚胎学是研究胚胎发育在各阶段中与其生活条件之间的关系,从而掌握环境条件对个体发育,特别是对于早期胚胎发育中的影响规律,这是胚胎学的新发展部分。但是这三种胚胎学是相互关联的,胚胎学的发展方向之一就是应用上述三种基本的研究方法:叙述及比較的方法、实验方法与生态学方法为基础,运用辩证唯物主义的观点去发展胚胎学。

二十世纪以来,许多学者利用生物化学的方法,研究个体发育过程中各种组织的化学成份的变化,从而创立了化学胚胎学,使胚胎学与生物化学密切结合起来,成为胚胎学的一个新的发展方向。最近二十年来,化学胚胎学的工作发展很快,目的在了解分化过程中的化学变化现象。主要的研究问题是:核糖核蛋白(Ribonucleo protein)在细胞质内的分布(Gradient)和它对形态形成的作用;细胞核的化学成份(Chemical constituents)如何由初期的相同变为后期的不同,细胞质对这种变化起什么作用;核糖核蛋白颗粒对于蛋白质合成的关系;细胞核对这种合成作用的关系。同时在各种化学变化时能量的释放、能量的转移和能量的利用等的精确测定。所有这些问题不仅联系到生物化学,也联系到细胞学和遗传学。此外,对个体发育中免疫性(个体发育中对微生物侵袭的一种保护性反应)的研究,也开辟了免疫胚胎学的道路,使胚胎学能够进一步为生产服务。

再生现象虽然是器官形成以后的问题,但它的基本性质如生长、分化等与胚胎发育过程相类似。因此,再生现象也是近代胚胎学工作者所重视的问题,特别是分化的可逆性。研究中的主要问题是再生细胞的来源和性能(Potentiality),轴和区域(Field)的作用等。

受精作用,单性发育,变异和遗传等问题也一向被许多胚胎学工作者所重视。他们曾经致力于精子入卵的机制,卵子的反应和这些过程中物理化学现象的研究。其中最重要的问题是细胞核与细胞质对分化的作用。通过变换细胞核与细胞质的正常地位,和移植细胞核等实验,证明在分裂时期细胞核没有本质上的变化,而细胞质在这一时期已有不同程度的分化。但在发育过程中,细胞核对细胞质的作用和它们间的相互关系,还没有了解。杂交、单性发育、遗传和变异,也是现代胚胎学研究中的一些重要问题。

总之,现代胚胎学的研究,主要的趋向是利用物理和化学上的新成就,来分析胚胎发育过程中的物理化学现象,以探讨个体发育的本质问题。当然,这项工作是必须与形态形成的研究密切配合进行的。而研究的中心问题是:在发育过程中,细胞质如何由简单变为复杂;受精前或分裂前卵子的构造,和这种构造的成因;细胞核的作用和作用的机制;代谢作用和有关的酶的系統(Enzyme system)等。这些问题的研究可以间接或直接地用来指导生产实践。

第三节 胚胎学与其他生物学科的关系

科学好象一串锁链,总是互相衔接联系着的,胚胎学也就是这锁链中的一个链环,和其他生物科学有着密切的关系。胚胎学研究的对象不仅是个体发生的过程,亦是系统发育的

綫索,由于生殖有亲子的关系,所以它关系着遺傳,同时发展能产生变异,所以它联系着进化,因此胚胎学上的記載对遺傳学和进化論提供了不少資料。这方面的例子是很多的,例如魚类終生有鰓,而两栖类以上的脊椎动物在成体时期都沒有鰓,但在胚胎时期曾經一度有鰓和鰓裂的发生,到进一步的发育阶段,鰓便退化了,由其他相应器官来代替,这表明高等动物是从有鰓的水生动物演化而来的。所以胚胎学的知識有助于寻找从低等动物到高等动物的演化綫索(系統发育)及其彼此間的亲緣关系。

胚胎学与解剖学、組織学、生理学、病理学等也有密切的关系它可以帮助我們对于器官的构造及其生理机能有着深刻的認識。成体是从胚胎发育而来的,因此若能了解器官組織的来源与形成,对研究成体的构造与生理就可以得到很大的帮助。例如肾上腺是一种内分泌器官,但是它的髓部所产生的肾上腺素,其功能和交感神經大致相似,能使血管收縮,血压增高,这是因为肾上腺的髓部在发生中和交感神經节是同一来源的。有些病理現象也必須借助于胚胎学的知識才能得到圓滿的解释。

在分类学方面,胚胎学的資料也往往成为确定动物在分类系統上位置的最可靠根据。因为成体的构造往往因环境的影响經過相当长的年代后而有很大的变异,但在其胚胎时期則一般还能或多或少保存其种族的特点,这使我們能够辨别它在分类学上的位置,例如海鞘在相当长的時間里一直被认为是一种軟体动物,以后經過俄国胚胎学家科瓦列夫斯基研究了海鞘的发育过程以后,才肯定它是属于低等脊索动物。

第四节 胚胎学在生产上的意义

胚胎学在农业、畜牧业、水产养殖业和医疗事业上起着重要的作用。米丘林首先指出有机体与其生活条件的統一,并証明了个体发育随生活条件的改变而产生变异的規律。胚胎也和成体一样,如果不能适应周圍的环境就要遭到死亡。由于生物在早期发育阶段时特別富于可塑性,因而环境对早期发育阶段的影响也就特別显著。米丘林曾經說过:任何植物都有改变其构造以适应新环境条件的能力,但是这种能力只有在幼齡的时候,只有在自种子萌发出来后的头几天起,表現較强,随着時間的推移,这种能力逐漸减弱。米丘林掌握这个規律使植物固有的遺傳性发生动摇,从而培育出新的品种来。

个体发生是按照一定的程序或阶段进行的,这些程序和阶段是它的祖先长时期在一定的环境条件下所获得的特性,也就是說:个体发育受遺傳性的制約,遺傳性决定了受精卵的发育类型,决定了受精卵要发育成甚么样的生物。遺傳性是历史发展的产物,它是生物在发育过程中需要一定的外界条件,并用一定的方式反应外界条件的特性。所以受精卵中所含的遺傳性也决定了个体在发育中需要甚么样的条件,跟外界环境发生什么样的关系,如果在发育的过程中,环境条件改变,就可能引起生物遺傳性的改变,从而产生变异。总之,个体的发育主要是决定于生物固有的遺傳性,也就是生物种族的发展史(系統发育),另一方面也受当时环境条件的制約和影响。而有机体和生活环境的統一,主要是通过新陈代謝的作用,所

以要动摇生物的遺傳性,首先要掌握生物在个体发育过程中,特别是早期发育阶段的新陈代谢的規律,从而寻求影响这种規律的积极方法。

苏联生物科学工作者在苏联共产党的领导下开始研究控制家畜品种形成的方法,創造了家畜品种胚胎学。另外一些科学家,在和人类、家畜及魚类的寄生虫作斗争过程中,創造了寄生虫胚胎学并找出防止的办法。在魚类的养殖和移殖中,苏联科学家又提出了餌料生物胚胎学,其目的在于获取作为魚类餌料的某些动物的生产。在医疗实践中,苏联科学家长期以来积极地研究医用蛭的胚胎学,并且首先解决了在实验室内飼养和繁殖医用蛭的問題。这些都說明了胚胎学是生产实际中的重要学科之一。

第五节 胚胎学在我国的研究

胚胎学在我国的研究不过几十年的历史,因此基础是比较薄弱的。解放前,在反动政权的統治下,胚胎学的研究工作得不到重視,但是我国一些著名的胚胎学家在当时极其困难的条件下,在胚胎学的研究方面,例如关于蛙卵定位受精的研究;两栖类胚胎的軸性研究,并創立“軸为化学等級”的学說;对于受精现象和单性发育方面等都取得很大的成就。但是这些研究多偏向于理論和形态形成方面,这与当时的条件很有关系。

解放后,我国整个科学事业在党的正确领导和三面紅旗的照耀下,获得了全面的发展。胚胎学和其他生物学科一样,也迅速的成長起来。

在解放后的十年多来,胚胎学在我国的研究大致可分为直接联系生产和基本理論建設两方面。直接联系生产方面的工作,主要是了解各种經濟养殖动物、敌害动物、餌料动物、寄生动物的个体发育过程和控制发育的方法。这些工作都是配合經濟动物的养殖和对有害动物的防治而进行的。其中水产方面例如:在家魚的人工催青;各种經濟海产动物幼苗的培育;海产有害动物及人体和家畜体内寄生动物的繁殖,生长規律和生态特点等等的研究,都取得一定的成績,一部分成果并直接应用于生产实践上了。

在基本理論方面的研究也可分为两方面:一方面对几种有代表性的,或有經濟价值以及可作为养殖对象的魚类、两栖类、原索、軟體、甲壳、棘皮、昆虫等动物的个体发育,作了不同程度的形态、生态和生理的觀察,对发育分期的研究,提供了教学和指导生产的宝贵資料。另一方面是探索性的研究,主要为性細胞的成熟,受精作用和分化,再生现象等問題,其中以对魚类、原索动物和两栖类的研究比較突出。化学胚胎学的研究方面近年来也逐渐开展,其中以核酸和磷酸酶等的工作較多,大部分是結合組織化学进行的。

总的說来,解放后在党的领导和鼓舞下,我国胚胎学的研究工作有了很大的发展,研究的范围也扩大了,水平也有显著的提高,研究的問題也愈来愈多地結合实际。但是由于全国各方面建設的飞跃发展和胚胎学过去基础比較薄弱,因此在实际应用方面,还不能充分滿足农业、畜牧业、水产养殖业和医疗事业上的需要。在化学胚胎学,生态胚胎学,免疫胚胎学和进化胚胎学等方面的研究都还很不够。为了使胚胎学更好地为社会主义經濟建設服务,应

該继续加强有关实际问题的研究,建立空白学科,加速薄弱学科的发展,使我国胚胎学的研究取得更大的成绩。

第六节 胚胎学的发展简史

远在纪元以前,人们就已经注意到有机体是如何发生的问题。在显微镜发明以前,人们只能以神奇的态度和缺乏科学根据的观点去臆测,譬如在这时期里有人认为人类和宇宙万物都是神创造的。

到了十九世纪,当显微镜的构造已获得相当发展以后,胚胎学才开始进入比较科学的研究领域。

精子和卵子被发现以后,不久受精现象也被赫尔特维(Hertwig)氏所发现,于是胚胎开始于受精卵的谜被揭开了。精子和卵子的本质以及它的神秘性,就成为当时生物学家的注意中心。由于对动物个体发生的现象有两种不同的观点,形成了预成论和渐生论两个学派。

预成论者认为胚胎可能早已存在于生殖细胞中(有人认为是存在于卵子中,有人则认为存在于精子之中),而个体发育不过是将这些蕴藏的构造展开和增大而已。代表这一学派的人开始于希波克拉特(Hippocratis, 纪元前 460—359 年),以后有马尔比基(Malpighi 1628—1694),彭纳特(Bonnet 1720—1793),赫塞克(Hartsoeker)等。希波克拉特主张动物个体上的各部份能产生各种精液,幼体是由上述的各部分精液凝合而形成的,所以子代身体的构造,每一部分都与亲代身体的各相当部分相同。马尔比基认为胚胎的各部分预先就包含在卵子中,当它们因发育而扩大体积时,胚体的各部分就次第显露出来,也就是说在卵子中早已存在着小胎体,只是由于其体积微小而不能用肉眼看到。在马尔比基之后的贺勒(Haller)和彭纳特(Bonnet)等反对前人的预成论而认为在卵子的胚质中,所蕴藏的不是小个体,而是身体各部器官的有机小点。小点由营养而增大,逐渐构成胚体。所以他们的说法实际上是和希波克拉特的精液学说相似。

渐生论者认为在生殖细胞内根本没有甚么“小人”或“小动物”,胚胎是由卵子或精子内的无机物质逐步形成的,而不是预先就形成的。形成的过程是由简单而复杂,由普通而特殊地逐渐演生而成为一个动物体。主张这一学说的人最初有亚里士多德(Aristotle, 纪元前 384—322 年),以后有哈维(Harvey 1578—1657),吴尔夫(Nolff 1733—1794)和贝尔(Von Baer 1792—1876)等。

达尔文(Darwin 1809—1882)首先对生物发育的规律性给予比较正确的解释。他很重视贝尔法则中所提出的各种动物在胚胎早期时的相似性。在他所著的“物种起源”一书中,他认为各种动物在胚胎早期时的相似现象,表示种与种间的亲缘关系和物种起源的共同性。另一方面,表示个体发生过程中的可变性和演化的遗传变异性。他还指出在多种动物胚胎的形态和构造上,表现低等动物各种特征的规律,是动物在个体发育上反映其种族发展历史

的現象。生物變異性和自然選擇法則也影響着胚胎的發育。所以他認為胚胎發育的過程并非必定要重演種族的发展史。總之，達爾文指出了必須用歷史的和發展的观点去研究動物胚胎發育的各種現象。

赫克爾(1839—1919)是胚胎學領域中達爾文主義的繼承者。生物發生律的概念基本上是達爾文確定的，繆勒的研究使它又獲得進一步的發展，而赫克爾的主要成就是使它更明確化。生物發生律的主要內容是：動物的個體發育重演其種族發展的历史(系統發育)。生物發生律基本上符合于生物起源的規律。事實上任何一個胚胎階段或是一個器官原基的重演，都不是完全與低等動物或其種族發生上的動物相同的。有機體的發育絕對不只限于祖先的傳遞形式，而是與其生活條件相適應而可以經常發生變化的。因此個體發生本身又能影響和豐富了系統發育的內容。也就是說個體發育重演了系統發育的历史，同時也改變和豐富了系統發育的历史，它們彼此互相制約着。

達爾文的進化論，由於比較胚胎學的建立和發展而更加充實。比較胚胎學的創立是與俄羅斯胚胎學家科瓦列夫斯基(А. О. Ковалевский, 1840—1901)和梅契尼柯夫(И. И. Мечников, 1845—1916)的功績分不開的。

科瓦列夫斯基研究了海鞘和文昌魚等動物的胚胎發生；梅契尼柯夫研究了頭足類軟體動物、棘皮動物、海綿動物、水螅、管水母、渦蟲、紐蟲、蠟蟲、苔蘚動物、昆蟲類和多足類動物等的胚胎發生。他們分別論證了無脊椎動物和脊椎動物在胚胎發育上的共同特點：都要先經過胚層形成的階段，然後再按照共同的規律由一定的胚層發育為一定的器官和組織。梅契尼柯夫和科瓦列夫斯基將胚層學說推廣到整個動物界。根據以上研究，他們指出脊椎動物和無脊椎動物之間的親緣關係，認為多細胞生物起源于單細胞生物。他們將胚胎的發育階段和生活條件聯繫起來，認為生活條件可以引起胚胎發育的變異，可以影響動物的系統發育。梅契尼柯夫研究了多種無脊椎動物的吞噬細胞，認為這是生物發育時對於生活條件(微生物的侵襲)的一種保護性反應，這個論點以後發展成為免疫胚胎學的理論依據。梅契尼柯夫反對赫克爾的原腸蟲學說而提出了吞噬學說，認為多細胞動物最早的祖先應該是更原始的、實心的、吞噬蟲式的動物，而不是象赫克爾所提出的原腸蟲狀的祖先。

十九世紀末葉，胚胎學的研究由形態的描述，進而為原因的探討，實驗胚胎學就在這個時期興起。同時，關於發育的本質問題又重新被提出來。

希斯(His 1831—1904)是實驗胚胎學的創始人之一。他是機械的理論來解釋發生的現象，認為整個胚胎發育就象開足了鐘錶，一經發動之後它就能自動地一直走下去。他反對重演說而主張器官的形成是依賴於該器官的功用，決不是僅僅沿着系統發育的路綫。

與希斯同時代或在他以後的重要實驗胚胎學家有盧克斯(Roux 1850—1924)、杜里舒(Driesch)、斯伯曼(Spemann)等人。

斯伯曼對實驗胚胎學有卓著的貢獻，他首先用髮絲將受精的蝶鰾卵子縛成為有細胞核的與無細胞核的兩部分。發現沒有細胞核的部分不分裂，而當有細胞核的部分分裂到4—16細胞時，把髮絲放鬆，讓一個細胞核進入不分裂的無核部分中，然後再縛緊，結果這部分也能

正常分裂而发育为一个完整的幼体。斯伯曼最主要的成就是創立“組織中心(或称組織者)”的学說。他指出青蛙胚胎的背唇区域是整个胚胎的組織中心。只要将这个区域的物质移植到胚胎各部位的外胚层之下,就能感应(誘导)該处的外胚层产生神經管。所以他認為背唇是組織胚体的重要地区。但是有机体的各种組織的分化和器官的发生,是彼此相互关联的,如果过分強調背唇的感应作用而忽視了被感应者的反应作用,那么感应也就失去作用了。斯伯曼沒有从有机体和环境的关系中去研究胚胎各部分的相互影响,只片面強調組織中心的感应作用。

魏斯曼(Weismann, 1883)继承了彭納特等預成論的观点,提出了种质(或种决定子)学說,是十九世紀后期新預成論的开始。魏斯曼認為在卵子的胚质內含有大量性质不同的小体,称为决定子。在个体发育中,胚胎物质的分化完全决定于这些决定子,每一决定子与某些細胞发生联系,使它发育为有机体的一定部分。这些决定子能一成不变地由一代傳到另一代,并且不受任何外界环境的影响。他认为生殖細胞可以决定体細胞的分化,而体細胞則对生殖細胞毫无影响。

摩尔根(Morgan)继承魏斯曼的論点,以基因学說代替了决定子学說。虽然摩尔根在解釋方面与魏斯曼的有所不同,而其思想体系是完全一致的,他們都代表流行于十九世紀末叶的新預成論学派。

胚胎学的发展在达尔文的著作发表以前,胚层的形成可說是当时研究的中心。达尔文著作发表以后,生物的进化观念成为研究胚胎学的主导思想,胚胎发育过程中的重演現象,成为当时研究的主要对象,使胚胎学不只是大量資料的积累,而能有比較科学的分析和总结。

大約从十九世紀八十年代起,胚胎学的研究产生了两个新的方向,这便是近代胚胎学的开端。一为細胞宗系(Cell lineage)的研究。从卵子的分裂时期起,随着发育的进展,追踪各細胞在幼体中所形成的部分或器官,研究在多种卵子中,不同細胞质在分裂时期的分配或分离的情形并与器官发生的关系。第二为实验胚胎学的兴起,在胚胎学的研究中开始采用各种实验的方法。从十九世紀后期起,实验胚胎学便成为胚胎学中的主流。近代的胚胎学研究,即以更精細的实验方法与正常发育的研究相結合。

在十九世紀末叶和二十世紀初期,胚胎学研究的主要問題是卵子的发育能力,对发育的鑲嵌性(嵌合性)和調节性(調整性)的問題上,曾經发生激烈的爭論。但是当时的爭論对发育的基本規律,沒能起到作用。

各种环境因子(物理的和化学的)对个体发育的影响,是十九世紀末叶以来胚胎学者所注意的問題。温度、光、吸引力、渗透压、酸度和各种化学成分对发育的作用,是研究的主要对象。特别是变更海水中各种盐分和使用离心力等的方法,对研究工作的开展起着显著的作用。前者对受精作用和单性发育等問題,有进一步的闡明;后者对卵軸对称現象和各种細胞质分布等問題,提供了具体的資料。

最近几十年来,化学胚胎学成为胚胎学中新发展的主要方面,其目的在了解胚胎发育和

分化过程中的化学变化现象。

总之,正确的发育理论,应该是在有机体本身各部分的相互作用和系统发生,以及与生活环

境紧密联系的基础上建立起来的。过分强调胚胎本身的内在因素或外在因素,都容易产生片面的观点。

第七节 胚胎学的研究方法

胚胎学也和其他自然科学一样,应该在辩证唯物主义的思想和方法的指导下,进行科学研究。米丘林生物学和巴甫洛夫生理学,就是在生物科学中正确运用辩证唯物主义思想方法所获得的科学成果。

在正确的思想方法指导之下,胚胎学研究的具体方法又由于所要达到的目的和仪器设备而有所不同。兹概括介绍如下:

- 一、通过人工受精和采集,培养的方法,对胚胎发育进行活体观察。
- 二、改变各种发育环境的理化因素,以观察对各期发育的影响。
- 三、借助于活体染色和组织培养的方法,对发育过程进行追踪研究。
- 四、用显微解剖方法和其他技术,对胚胎或幼体进行局部的割除、移植接种、与注射以研究器官的分化,和器官彼此之间的相互作用。
- 五、借助于各种固定、切片、染色、透明的方法进行研究。
- 六、利用显微照相技术及电影术辅助研究。
- 七、利用各种生物化学与组织化学的方法,研究在发育过程中细胞内的复杂化学变化现象。
- 八、利用近代物理化学上精细的方法和精密的仪器进行研究。如电子显微镜的应用;放射性同位素对于渗透性和代谢现象的研究;精密的细微呼吸计对氧化的测量。其他如光度计和细微分化仪等等按研究的目的,也被普遍采用。这些新技术的建立和应用,将使胚胎学产生一个新的面貌。

复 习 提 綱

1. 胚胎学应该包括哪些主要内容?它的发展趋向如何?
2. 胚胎学应该如何为各种生产事业服务?
3. 胚胎学在发展过程中有哪些主要的学派和代表人物?他们主要的论点是什么?

第二章 生殖細胞

大多数动物的个体发育都是以受精的卵細胞开始，这是有性繁殖的基本規律。与有性繁殖相对的是无性繁殖，由于在多細胞动物无性繁殖的主要特点是只有一个动物参加繁殖并且不是以任何一种的生殖細胞为基础，而是以动物个体上的某些細胞集团作为发育的出发点；所以这种繁殖过程不在此处討論。在本章里只討論多細胞动物有性繁殖的最初过程。

第一节 生殖細胞的来源

生殖細胞和动物的各种器官一样，在个体发生中也是由一定的胚层演变而成的，在多細胞动物中生殖細胞的起源，并不完全相同，例如海綿动物和水螅类的生殖細胞是由外胚层形成，水母类和珊瑚类的生殖細胞則自內胚层产生，其他如环节动物、軟體动物、脊索动物等的生殖細胞有的来自中胚层，有的来自內胚层，而以来自中胚层者普遍。

所謂胚层是指早期胚胎发育阶段的細胞层，从形态来看通常它們象成体动物的上皮組織一般排列着，但是也有排列得不很規則的。在最低等的多細胞动物（海綿动物和腔腸动物）中，只包含有两种的上述細胞层，就是排列在外面的外胚层和排列在内面的內胚层，因此这类动物又称为双胚层动物。从扁虫动物起的其他所有多細胞动物中，在其外胚层和內胚层之間还有一层中胚层的存在，它們也可能是作上皮状的排列，也可能是作散漫的而不規則的分布着，所以这一类动物統称为三胚层动物。从生理上来看各个胚层都具有相当的独立性，随着个体的发育，每个胚层都将先后演变成为一定的器官和組織。

生殖細胞最初在胚胎里出現的时候一般是形态較大的、单独的或是集聚成群的，它們有的能够象变形虫般的活动而且有明显的迁移現象。在低等脊椎动物（鳥类、两栖类）的胚胎里都曾經发现过它們从胚胎的一处循一定的路綫迁移到胚胎的另一处，以后在这里定居下来和其他組織一起形成将来成体的生殖腺。但是在海綿动物中，生殖細胞永远是散漫而不規則的分布着，这些細胞能作变形运动和吞噬食物，在水螅类中也有相似的现象，而且可以自外胚层迁移到其他胚层里去。由此看来：生殖細胞从散漫而不規則的分布现象演变为最終定居在个体的一定位置，并且和其他組織一起形成有明显界限和复杂結構的生殖腺，也应该視為生物进化上的一种现象。

新預成論的魏斯曼，摩尔根学派认为：子代的生殖細胞是直接来自双亲的生殖細胞，它們經過生殖作用代代相傳，所以永存不断并且不受外界的影响。体細胞只是生殖細胞的产物，作为生殖細胞的容器，它既不能产生生殖細胞，也不可能影响生殖細胞，它将随个体的

死亡而告終。这样把生殖細胞和体細胞絕對对立起来看待。实验証明，切去蚯蚓身体的前半段(包括生殖腺在內)不久即能恢复所失去的部分并形成新的生殖腺；切去海鞘含有生殖腺的身体部分，以后又可再产生生殖腺，有关这方面实验苏联学者做的很多。另有一些人认为将来成体生殖細胞的数目，在胚胎早期阶段里就已决定，以后也不会增加。但从許多实验証明：在繁殖期中，新的生殖細胞不断从个体生殖腺的組織中产生，此外，如上面所述，当生殖腺被割除之后，还可以再生，所以在成体时期还可以产生新的生殖細胞。

第二节 雄性生殖細胞及其发育

雄性生殖細胞和雌性生殖細胞由于它們的使命不同所以在生理上，特别是在形态构造上有极显著的差别。雄性生殖細胞所以被取名为精虫(或称为精子)就是因为它能够在其亲体以外的环境里或是在雌性生殖导管里自由游动着。又由于它的外形一般都很象鞭毛虫，所以在从前曾經被誤认为是动物精液中的寄生虫，直到研究了它的发育过程以后才予以肯定。所謂精液是指在雄性生殖腺和生殖导管里的液体，在脊椎动物中，精虫只是其中的主要成份，此外还包含有脱落的組織細胞、淋巴球和由生殖导管的附属腺体所分泌的脂肪小顆粒、磷脂体和精液晶体等。精液对于精虫可能有营养和有利于排出活动的作用，在无脊椎动物的精液中除精虫外其他物质极少。在不同种类动物中甚至是在亲緣关系很近的种类中，精虫的形状可以有很大的差别(图1)特别是甲壳綱和綫虫綱动物的精虫具有非常奇怪的形态。典型的精虫象个細綫状的鞭毛虫，与此相异的还有許多种非典型的精虫。

典型的精子(例如哺乳动物和人的)大体可分为头部、中段(間节)和尾部。头部基本上为細胞核所組成，在其前端尚有頂器(或称穿孔器)，核的四周为一层很薄的原生质所包围着。核的形状虽然一般是圓形的或橢圓形的，但也可由于精虫头部的形状而不同。頂器的作用与精子钻入卵子可能有关系，其形状和有无也因动物种类而异，例如鱒魚类和肺魚类的精子具有頂器，而硬骨魚类的精虫就沒有頂器，但是其头部的原生质濃縮变厚，因此仍有利于受精作用。总之精虫头部的形状是根据其所应具的功能(寻找卵子和通过卵模钻进卵质里去)的不同而有很大差别，一般多作圓球状的、橢圓形的、扁平的、鏟形的或矛头状的；但在鳥类、鯊魚类、田螺、某些两栖类的精虫头部(包括頂器)都作不同程度的螺旋钻头形状，这一切都为了更有利于通过卵膜或卵孔钻进卵质里去。如横口魚类的卵子在卵模上没有卵模孔，因此其精子头部是螺旋状的，使能在卵子的任何部位钻进卵內。近来的研究知道哺乳动物精虫头部的顶体内含有透明质酸酶(Hyaluronidase)，它能溶解这种动物卵模內的胶状物质(也是酶的一种)，使卵模松弛以利于精虫的穿过卵膜而达到受精的目的。

紧接在头部后端的是稍狭而不太明显的頸部，然后是間节(中段)以及包括主段和末端的尾部。頸部很短，有由中心粒組成的前結和后結，后結为尾部軸絲的起始点。間节內有盘旋的螺旋絲，其后端終于端环。間节在哺乳动物的精子比較明显，无脊椎动物的精子无此构造。主段最长，軸絲貫穿其中。末段仅有赤裸軸絲而且很短。在頸部和間节，主段的外面都

有原生质鞘圍繞着。以上只是哺乳动物典型精子构造的描述,这些构造在其他动物中是不完全一致的,但是在螺螄的精子尾部尚有原生质的波状膜般的构造(图1),而横口鱼类由于在体内受精,所以其精子的尾部較不发达,无波状膜,运动力量也較弱。

典型精子的尾部总是远远长于它的头部,这样,精子可以借尾部的运动而作不同方式的前进。又由于头部形状的作用,所以精子前进时或作直綫的或作螺旋曲綫的运动。

不典型精子的形态,往往是非常奇怪而有趣的,它們突出的存在于甲壳綱和綫虫綱的动物中。在甲壳綱中甚至包括較高等的十足目动物(虾、蟹类),它們的精子往往都帶有各种形式的原生质的刺状突起,而不具有鞭毛状的尾部(图1),例如蟹虾的精子就具有很多的这样突起,而龙虾、寄居蟹和鎧甲虾的只有三个突起。無論如何,这些构造說明了上述动物的精子被排出后似乎不很活动,利用这些刺,作为固着在雌性个体的貯精囊或孵化腔中,或是直接在水中固着在卵子的表面,有了这些刺就可以避免被流动的水冲掉。此外,在十足类动物精子的尾部,往往帶有一个不同形状的几丁质囊(图1,虾的精虫),这似乎和推进精子含有細胞核和細胞质的头部进入卵里去有一定的关系。所以不典型精子的一些特殊构造也絕不是偶然的,而是有利于种族的延續。

在同一个动物的生殖腺中可以經常存在着两种不同形状的精子,一种是典型的,另一种是异型的。这种异型的精虫是有規律的出現,在多种动物和人体中都常常見到,特別突出的是存在于田螺以及其他淡水产和海水产的前鳃类軟体动物中,例如骨螺、宝贝、凤螺等。田螺的典型精子头部呈螺旋状卷曲,两其异型精子則比較长而粗笨,末端具有許多尾絲(图1,田螺的精虫)。异型精子的基本特点是細胞核中的染色质特別少或完全没有染色质的存在。这种精子的形状、大小和典型精子可以相差很大,虽然它也可以基本上还具备有头部、中段和軸絲等构造。异型精子的变异是在它发育的极早期阶段里即已开始的,所以一般学者不认为它是病态的生殖細胞,而认为是向特殊方向进行的分化(如有人主張是在雄性生殖腺中产生雌性生殖細胞的趋向)。异型精子是不能使卵受精而形成胚胎的。

此外尚有所謂畸形的精子,例如无头精子、单头多尾精子或单尾多头的精子等,据說是在某种疾病和中毒时这种畸形精子的出現率即可增加。畸形精子也被认为沒有使卵受精而发育的能力。

精子的长度虽然在各种动物中也有差异,可是都要在显微镜下才能見到的,例如:人的精子长度为52—70微米,牛的为65微米,豚鼠的为100微米,一般說哺乳类的精子多在100微米以下。鳥类的精子就比較长些,如鸡的精子为90—100微米,麻雀的为200微米。爬行类的鰐魚的精子只有20微米。两栖类的螺螄的精子为500微米,青蛙为57—73微米。硬骨魚类的鱸魚的精子为20微米,比目魚的为58微米,鱸的为70微米,而鱈魚类的約为47—58微米,横口魚类的精子长度为215微米。脊索动物的文昌魚的精子为20微米。无脊椎动物的长牡蠣(*Ostrea gigas*)的精子为73微米,另一种牡蠣(*O. Virglnica*)的精子为37—53微米,翡翠貽貝的为37微米。根据以上数字可見任何动物的精子都是非常微小的,而且它們之間的大小、长短与动物个体的大小是沒有什么关系的。