

脊椎动物

比较胚胎学



黑龙江教育出版社

谭景和 著

脊椎动物 比较胚胎学

黑龙江教育出版社
一九九五年·哈尔滨

(黑)新登字第 5 号

脊椎动物比较胚胎学

JIZHUI DONGWU BIJIAO PEITAIXUE

谭景和 著

责任编辑:丁一平

封面设计:孙少江

责任校对:平 林

黑龙江教育出版社出版(哈尔滨市南岗区花园街 158 号)

黑龙江新华印刷二厂印刷·新华书店北京发行所发行

开本 850×1168 毫米 1/32·印张 11.625·字数 260 千

1996 年 3 月第 1 版·1996 年 3 月第 1 次印刷

印数:1—1 000

ISBN 7-5316-2827-9/Q·3 定价:14.50 元

内 容 提 要

本书为我国自己编写的第一本《脊椎动物比较胚胎学》，是作者在多年从事《动物胚胎学》和《发育生物学》教学和科研工作基础上，参考国内外有关资料编写而成的。全书约 15 万字，分两部分，共十章。第一部分为总论，包括六章。由浅入深地叙述和比较了均黄卵、中等端黄卵、极端黄卵和次生均黄卵动物的配子发生、受精、卵裂，原肠形成和神经胚形成等过程和规律。第二部分为各论，包括四章。在第一部分内容的基础上，分别系统介绍了文昌鱼、蛙、鸡和哺乳动物胚胎发育的基本过程 and 特点。主要内容包括：早期胚胎发育进程、未来器官物质的定位，胚胎外形变化和器官发生等。

书中结合内容配置了大量插图。全书力求言简意赅，图文并茂。可作为综合大学、师范院校和医学院校以及农业院校有关专业的学生教材和教学参考书；也可供从事胚胎学和胚胎工程、发育生物学、细胞生物学、遗传学及畜牧兽医、水产和医学等专业的科研人员参考。

目 录

第一部分 总 论

第一章 引言	(1)
第一节 胚胎学的概念	(1)
一、什么叫胚胎学	(1)
二、胚胎学的分类	(3)
第二节 研究的动物	(5)
第三节 胚胎发育的分期	(6)
第二章 配子发生	(11)
第一节 体细胞和生殖细胞的细胞分裂	(11)
一、细胞的生命周期	(11)
二、有丝分裂	(12)
三、减数分裂	(14)
第二节 原生殖细胞	(16)
一、原生殖细胞的起源	(17)
二、原生殖细胞的形态特征	(19)
三、原生殖细胞的迁移	(19)
第三节 生殖细胞发生的一般规律	(19)
第四节 精子发生	(23)
一、生精小管的基本构造.....	(23)
二、精子发生的基本步骤和形态变化	(24)
第五节 卵子发生	(30)
一、卵子发生的基本过程和形态变化	(30)

二、排卵·····	(35)
三、成熟卵母细胞的结构·····	(36)
四、卵子的分类·····	(37)
第三章 受精 ·····	(39)
第一节 引言·····	(39)
一、受精的基本概念·····	(39)
二、单精受精和多精受精·····	(40)
三、受精发生的地点·····	(40)
第二节 受精前的配子准备·····	(41)
一、如何保证两性配子相遇·····	(41)
二、到达受精地点时两性配子的一般状态·····	(43)
第三节 受精的过程·····	(46)
一、顶体反应·····	(46)
二、精子附着和穿过透明带·····	(48)
三、精卵融合·····	(50)
四、卵子的活化和皮质反应·····	(52)
五、原核形成和融合·····	(53)
第四节 孤雌生殖·····	(56)
第四章 卵裂及囊胚 ·····	(57)
第一节 卵裂的概念和基本过程·····	(57)
一、卵裂的概念及特点·····	(57)
二、卵裂的基本过程·····	(58)
三、卵黄与卵裂方式·····	(59)
第二节 各种类型的卵裂和囊胚·····	(61)
一、等分全裂·····	(61)
二、不等全裂·····	(64)

三、不全卵裂	(65)
第五章 原肠形成	(70)
第一节 文昌鱼(均黄卵)原肠形成	(70)
第二节 蛙(中度端黄卵)原肠形成	(72)
第三节 鸟类(极端黄卵)原肠形成	(75)
第四节 哺乳动物原肠形成	(78)
第六章 神经胚形成	(81)
第一节 文昌鱼的神经胚形成	(81)
一、脊索和中胚层形成	(81)
二、神经管形成	(83)
第二节 蛙的神经胚形成	(87)
一、脊索和中胚层形成	(81)
二、神经管形成	(88)
第三节 鸟类和哺乳动物的神经胚形成	(92)
一、脊索和中胚层形成	(92)
二、神经管形成	(93)

第二部分 各 论

第七章 文昌鱼的胚胎发育	(94)
第一节 生殖细胞与受精	(94)
第二节 受精卵、卵裂期胚胎和囊胚的未来 器官物质分布	(96)
第三节 未来器官物质在原肠形成中的迁移	(99)
第四节 三胚层的发育和分化	(100)
第八章 蛙的胚胎发育	(107)
第一节 生殖细胞与受精	(107)

第二节	蛙囊胚的未来器官物质分布及其在原肠形成中的运动.....	(110)
第三节	蛙的胚胎发育进程.....	(111)
第四节	48 小时前蛙胚的发育	(112)
一、	外形变化	(112)
二、	内部结构变化	(117)
第五节	蛙胚后期发育的外形变化.....	(126)
一、	孵化前蛙胚的外形变化	(126)
二、	孵出后蛙的外形变化	(128)
三、	变态时的外形变化	(129)
第六节	蛙胚后期发育的内部结构变化.....	(131)
一、	外胚层	(131)
二、	内胚层	(143)
三、	中胚层	(145)
第九章	鸡的胚胎发育.....	(164)
第一节	生殖细胞与受精.....	(164)
第二节	鸡的胚胎发育进程.....	(166)
第三节	鸡囊胚未来器官物质的分布及其在原肠形成中的运动.....	(174)
第四节	孵化 21~24 小时鸡胚	(176)
第五节	孵化 24~33 小时鸡胚	(180)
一、	神经管闭合	(180)
二、	脑区的分化	(180)
三、	前神经孔和菱形窝	(182)
四、	体节的增加和前肠延长	(183)
五、	心血管系统	(183)

第六节 孵化 33~38 小时鸡胚	(187)
一、脑的分化及神经原节	(187)
二、听窝	(188)
三、心血管系统	(189)
第七节 孵化 38~50 小时鸡胚	(193)
一、胚体的弯曲和扭转	(193)
二、卵黄囊循环血管的建成	(195)
三、血液循环的开始	(195)
第八节 胚外膜.....	(198)
一、体褶的形成	(198)
二、卵黄囊的形成	(199)
三、羊膜和浆膜的形成	(202)
四、尿囊形成	(206)
第九节 孵化 50~55 小时鸡胚	(207)
一、外形变化	(207)
二、神经系统	(208)
三、视泡和晶状体	(211)
四、消化管	(212)
五、鳃裂和鳃弓	(214)
六、循环系统	(214)
七、体节的分化	(218)
八、泌尿器官	(218)
第十节 孵化 3~4 天及晚些时候的鸡胚胎发育	(219)
一、外形变化	(219)
二、神经系统	(222)
三、感觉器官	(231)

四、消化管及其衍生物	(234)
五、循环系统	(241)
六、泌尿系统	(252)
七、生殖系统	(256)
八、体腔和系膜	(258)
第十章 哺乳动物胚胎发育	(261)
第一节 哺乳动物分类及各类的胚胎发育特征	(261)
第二节 哺乳动物的胚胎发育进程	(263)
第三节 着床	(266)
第四节 胎膜	(269)
第五节 胎盘	(270)
第六节 7mm 猪胚及哺乳动物某些器官的发育	(276)
一、外部形态	(277)
二、神经系统	(277)
三、感官	(279)
四、消化管及其衍生物	(280)
五、血管系统	(284)
六、淋巴系统	(289)
七、体腔分隔	(289)
八、泌尿生殖系统	(291)
九、颜面、腭、舌及牙齿的发生	(295)
十、皮肤及其衍生物的发生	(300)
参考书目	(304)
汉英名词索引	(306)
英汉名词索引	(339)

第一部分 总 论

第一章 引 言

第一节 胚胎学的概念

一、什么叫胚胎学？

大家都知道，多细胞动物是由单细胞动物进化来的。也就是说，高级而复杂的生物是由低级而简单的生物发展而来的。例如，团藻目 (*Volvocales*) 动物的进化过程 (图 1-1) 是由单细胞的鞭毛虫衣藻 (*Chlamydomonas*) 产生胶样基质相互粘合形成少数 (4~16) 细胞平排组成的盘藻 (*Gonium*)。细胞数目再增加和重排就形成一个球形体——实球藻 (*Pandorina*)。在实球藻的基础上，细胞数目继续增多，并向外周排列，中间出现腔，这时形成空球藻 (*Eudorina*)。空球藻细胞再分裂和分化就形成了杂球藻 (*Pleodorina*) 和团藻 (*Volvox*)。杂球藻和团藻细胞开始发生分化，出现了生殖细胞和体细胞。杂球藻位于前部的细胞，仅能执行体细胞机能，只有位于后部的细胞，才能繁殖，产生新个体。而在空球藻以前的藻类，其每个细胞都能产生出新的个体。在此基础上，又

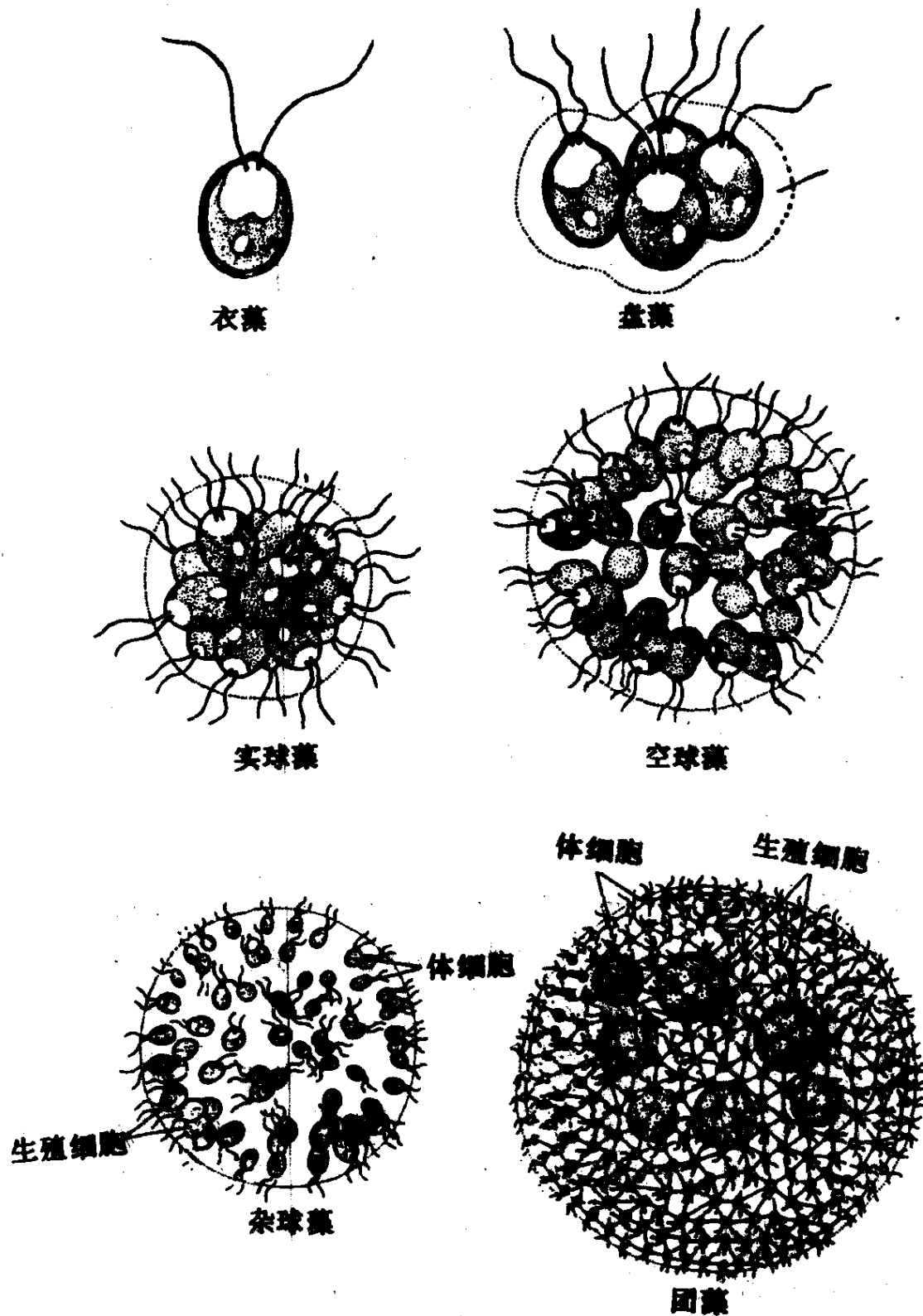


图 1-1 团藻目各代表动物间的进化关系 (引自 [10])。

发生了两胚层动物〔如腔肠动物 (Coelenterates) (代表动物是水螅)〕和三胚层动物〔如扁虫 (Flatworms) (代表动物为肝片吸虫)〕以及更复杂的脊椎动物。上述这一系列的进化过程,是在讲某种动物的发展史,叫做动物的系统发生 (phylogeny)。而每一动物个体由单细胞受精卵 (合子) 发育成新的个体的过程,叫作个体发育 (ontogeny)。严格说来,个体发育也应该包括受精前的配子发生过程和动物出生后发育到性成熟的生长发育过程。这样,个体发育可分为: 胚前发育 (pre-embryonic development) —— 配子发生, 胚胎发育 (embryonic development) —— 受精到胎儿出生和胚后发育 (post-embryonic development) —— 出生到性成熟。胚胎学 (embryology), 顾名思义, 是研究胚胎发育的科学, 但通常也包括胚前发育和胚后发育的研究。从这个意义上说, 胚胎学这个名词就显得不完全合适, 应该叫做动物个体发育学。

二、胚胎学的分类

起初, 为了了解动物发育的奥秘, 人们开始观察胚胎发育的基本过程。例如, 观察和记录脑、臂和腿及其它器官何时出现, 在哪出现等等。观察的方法有两种: 一是观察活胚胎, 二是把胚胎做成切片进行详细观察。用这样观察描述的方法研究胚胎发育过程, 就构成了叙述胚胎学 (descriptive embryology)。在叙述胚胎学的基础上, 人们开始探索胚胎发育的机理: 其主要目的不在于研究肢发生和发育的时间和位置, 而在于研究什么引起肢发生, 为什么肢能生长等机理性问题。其主要方法是去掉或破坏发育不同阶段的一部分胚胎, 或者进行某部分的移植, 来研究胚胎各部之间的相互作用; 还可用某些化学物质作用于胚胎, 来研究胚胎发育的化学机理。这种用实验的方法着重研究胚胎发育机理的学科

叫做实验胚胎学 (experimental embryology)。近年来, 随着科学技术的发展, 人们又把生物化学和分子生物学等先进技术, 应用于胚胎学和胚后发育的研究。于是, 产生了胚胎学的最新分枝——发育生物学 (developmental biology)。

实践证明, 了解和掌握胚胎发育基本过程的最好方法, 是从了解简单的胚胎发育形式入手, 由浅入深, 最后了解较复杂动物的胚胎发育过程, 也就是比较研究不同动物的胚胎发育过程。胚胎学的这一分枝称为比较胚胎学 (comparative embryology)。比较胚胎学诞生的另一个原因, 是人们注意到在各种动物的胚胎发育过程中, 都出现某些基本的相类似结构, 于是开始用比较的方法, 研究其胚胎发育, 以求找出各种动物之间的系统发生关系。某些动物凭其成体结构难以确定其在系统进化中的位置, 因其为适应特定环境而使结构发生了明显的变化。这样, 比较胚胎学的知识便往往可以揭示出真实的进化关系。成体海鞘是固着动物, 没有位移器官, 神经系统也相当原始。于是, 历史上海鞘曾长时间被分类为软体动物的近亲, 直到有人发现海鞘幼虫具有发达的背侧脑和脊髓、脊索和肌肉侧板 (即, 具有典型的脊椎动物器官) 时, 才把它归类于脊索动物门。再如, 人类、蝾螈和乌龟胚胎发育, 都有出现类似于硬骨鱼腮裂的阶段。动脉弓、心脏和呼吸系统以及许多其它器官的发生, 对所有脊椎动物都是基本相似的。对于这种相似性, 唯一合乎逻辑的解释是: 高等动物在其发育过程中都带有其系统发生祖先动物的胚胎学痕迹。遗传学的研究也帮助说明这种发育的相似性。基因的点状突变可导致动物发育方式的改变。如果突变发生在胚胎发育早期, 则多半导致动物的死亡。一般说来, 最成功且最容易整合到永久基因型中的突变多发生在胚胎发育的后期。因此, 随着动物的进化, 胚胎发育进程是越来越

长，而各种动物胚胎发育的早期变化仍很相似。也就是说，较高等动物在其个体发育过程中必然重演其系统发生祖先——较低等动物的胚胎发育变化。此即所谓的生物发生律 (biogenetic law) 也叫重演论 (recaptulation theory) 的内容之一。生物发生律的内容之二是，个体发育重演系统发生。

第二节 研究的动物

脊椎动物比较胚胎学，显然是比较研究脊椎动物胚胎发育的。本书所讨论的脊椎动物都是按其系统发生关系选出来的。其进化关系参见图 1—2。从图中可看出，文昌鱼这种头索动物是所有高等脊椎动物的祖先。接下来便是软骨鱼和硬骨鱼，它们代表着水生脊椎动物。两栖类，我们选择蛙作为代表。两栖类的一部分生命，是在水中度过的，属水生脊椎动物；后来经过变态，变为水陆两栖动物。最原始的真正陆生动物是爬行动物，乌龟为代表动物。爬行动物卵子的发育较其祖先有了新的突破，其卵子完全脱离了水生环境。卵子之所以能在陆地上发育是因为出现了一系列的胎膜。这样的卵子称为孤生卵 (cleidoic egg)，即能在陆地上独立孵化的卵。爬行类进化产生两种动物：一是鸟类，二是哺乳类。鸟类的卵子，很类似于爬行动物卵，其发育过程也有很多共同点。但鸟类有两点不同于爬行类：一是鸟类被覆羽毛，而爬行类被覆鳞片；二是鸟类为真正的恒温动物，而爬行类不是。我们将选择猪作为哺乳动物的主要代表，当然也将比较讨论其它重要家畜和人的胚胎发育特点。

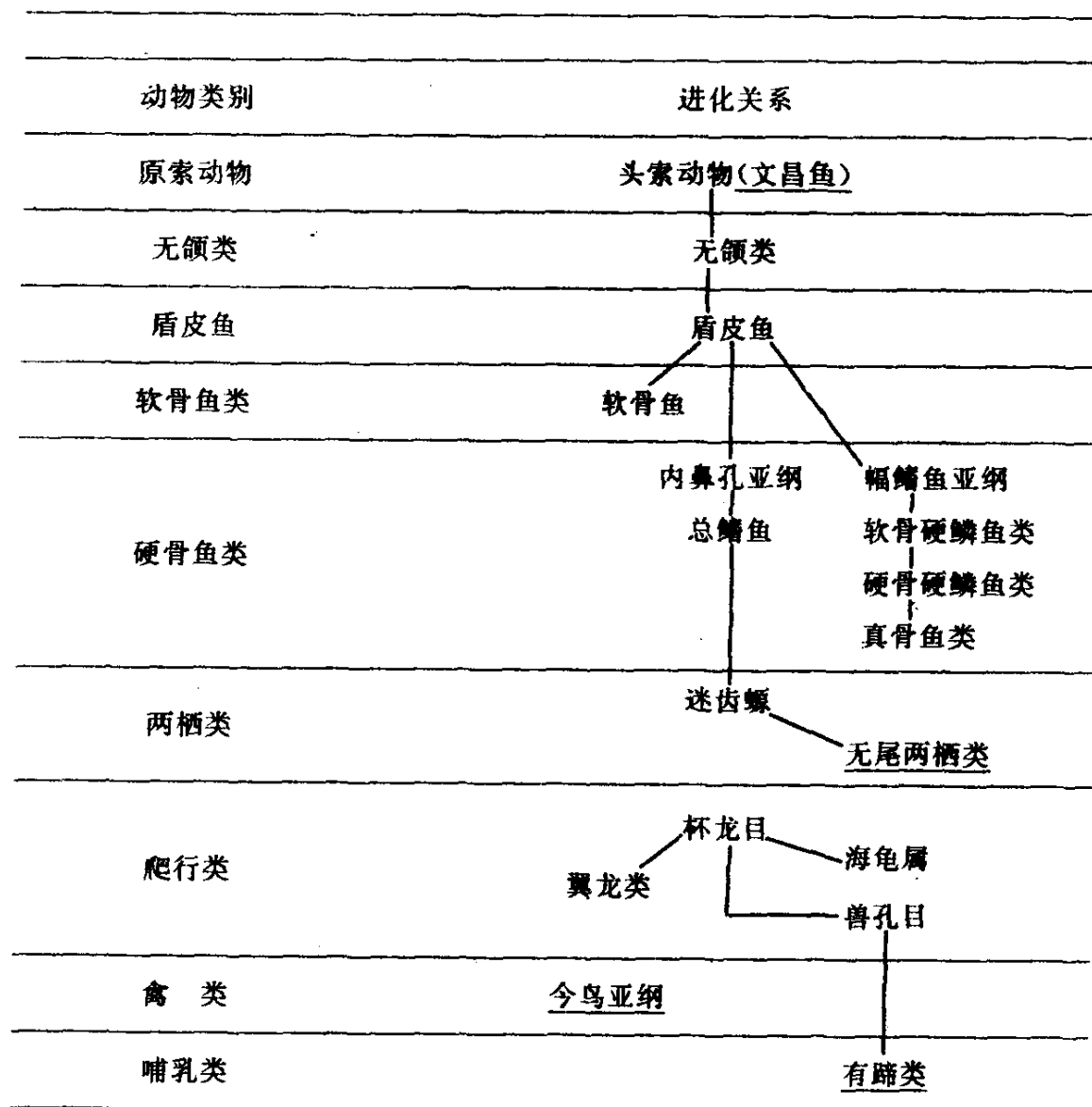


图 1—2 脊椎动物的系统发生关系 (引自 [1])。下面划线者为本书将要讨论的动物。(以下同)

第三节 胚胎发育的分期

胚胎发育是一个连续不断的过程，伴随着细胞和组织渐进性的结构和机能变化。为便于研究和描述这些变化，一般把胚胎发育分成若干阶段。每一个发育阶段代表着一段具有特征性发育变化的时间。例如，囊胚期的主要特征，是囊胚腔的出现。这一特

定阶段发生在特定时候，并持续一定的时间。上一阶段的变化往往是下一阶段变化的基础。也就是说胚胎发育是一个动态变化过程，各阶段的存在，并非是孤立的。下面将概述动物胚胎发育的各主要阶段。

一、配子发生 (gametogenesis)

配子发生是胚前发育过程，产生出两性配子：精子和卵子。配子发生过程分别在睾丸生精小管和卵巢内进行。生殖细胞最早的祖先——原生殖细胞起源于卵黄囊内胚层，后来迁移到性腺前身——生殖嵴内，并分化为卵（精）原细胞。卵（精）原细胞有丝分裂增殖并长大为初级卵（精）母细胞，后者经过第一次减数分裂，成为次级卵（精）母细胞。其中，次级卵（精）母细胞再完成第二次减数分裂变为具有单倍染色体的卵（精）细胞。精细胞又经过一系列形态变化而成为成熟精子。

二、受精 (fertilization)

精子和卵子相融合形成双倍体合子的过程叫受精，是胚胎发育的起点。受精过程不仅使动物染色体数目恢复正常，并且还刺激卵子使之活化而继续发育。精子和卵子都是特化的生殖细胞，若不受精很快都会死亡。受精一词本身的意思就是使卵子继续发育。

三、卵裂 (cleavage)

受精卵仍然是一个细胞，尽管其体积较大。可想而知，这样一个单细胞要想变为复杂的多细胞动物个体，就必须发生一系列的细胞分裂，这种细胞分裂过程叫做卵裂。卵裂是相当快速的有丝分裂。在卵裂期间，胚胎大小不变，故卵裂球越分越小；同时、