

高等学校试用教材

动物胚胎学

曲漱惠 李嘉泳 编
黄 浙 张天荫

人民教育出版社

内 容 提 要

本书共分五篇：第一篇绪论，阐述动物胚胎学研究的范围、目的和学习的方法等；第二篇早期发生概论，叙述生殖细胞、受精和胚胎早期发生的概念；第三篇无脊椎动物胚胎发生，介绍红螺、贻贝、虾、昆虫和海胆的发生；第四篇脊椎动物的发生，介绍文昌鱼、鱼类、鸟类和哺乳类的早期发生，并以两栖类为代表，介绍脊椎动物器官形成的过程；第五篇总结，简述动物胚胎学历史以及动态和发展。本书为综合大学和师范院校学习动物胚胎学的试用教材，亦可供医学院、农学院及有关工作人员的参考。

高等学校试用教材

动 物 胚 胎 学

曲淑惠 李嘉泳 编
黄 浙 张天荫

*

人民教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

北京印刷一厂印装

*

开本 $787 \times 1092 \frac{1}{16}$ 印张 20.75 字数 476,000

1980年3月第1版 1980年10月第1次印刷

印数 1—6,700

书号 13012·0499 定价 1.55 元

序 言

解放后的头几年,各高等院校生物系的动物胚胎学课程多数是用自编讲义。1961年教育部在上海召集山东大学和厦门大学的有关人员共同编写了一本《胚胎学讲义》,作为高等院校的教材,但由于时间仓促,不足之处在所难免。1966年又由南京大学、武汉大学、兰州大学和山东大学的有关人员重新修订编写了《胚胎学简明教程》,但未付印。

1977年10月教育部在成都召集生物学教材会议,决定动物胚胎学教材由山东大学编写,关于无脊椎动物胚胎学部分经与山东海洋学院商榷,由李嘉泳教授负责编写。

本书尽量以 Balinsky 著《An Introduction to Vertebrate Embryology》第四版为蓝本,并吸收近代期刊中有关资料。但对于再生、生长等内容,因限于教学时数,故暂不编入。

本书是一本比较基础的《动物胚胎学》,可作为高等院校某些专业的试用教材,也可作有关专业的教学参考书。内容共分五部分:① 绪论,说明研究动物胚胎学的目的、范围以及学习方法。② 早期发育概论,叙述了动物生殖细胞的发生、成熟和受精过程,以及卵裂、囊胚和原肠胚的形成。③ 无脊椎动物胚胎发生,择要地介绍了几种与人类有密切关系的动物,如贻贝、虾、昆虫等的发生,这部分适用于以无脊椎动物为学习重点的专业(如海洋动物、昆虫学等)。④ 脊椎动物胚胎发生,依次介绍了文昌鱼、硬骨鱼、两栖类(以蛙为主)、鸟类(以鸡为主)和哺乳类的胚胎发生,重点在两栖类,因为它是水生动物和陆生动物的中间类型,有承上启下的作用。器官发生也以两栖类为主,而其他动物的器官发生,除有特点者外,仅作简单的对比。此外,还择要简介了实验胚胎学的成果,以便对胚胎发生的原因有简单的认识。⑤ 最后是总结,介绍了胚胎学发展简史、核质关系和今后的发展。

本书初稿完成后,于1979年3月在济南召集胚胎学审稿会议,参加的学校有兰州大学、北京大学、南开大学、山东海洋学院、中国科技大学、武汉大学、中山大学、上海师范大学、上海师范学院、山东大学和人民教育出版社的同志。参加会议的代表对初稿进行了认真的阅读和充分的讨论,认为尽管还有不足之处,但经修改后,可作为目前生物系动物胚胎学课程的试用教材。但有些名词,如 gastrulation,有人认为译成“原肠形成”较好,有人认为应译成“原肠作用”,我们采用两者并存,视所用的地方、情况、而用法不一。由于不是一个人的手笔,有些名词虽然经过纠正和统一,仍不免有疏漏之处。凡此种种,请读者批评指正。

本书的字数超过了教学时数的规定,我们建议作如下处理:绪论、概论和总结三篇为共同学习内容,以无脊椎动物为学习重点的专业,可学习第三篇,以脊椎动物为学习重点的专业,可学习第四篇,用小号字排印的部分可作为学生学习时的参考,其余内容在教学时也可自由删节和调整。

本书的前几章,得到中国科学院细胞研究所庄孝德、曾弥白、王幽兰,动物研究所张致一和海洋研究所吴尚勳诸同志,及部分校友的热情帮助,披阅修正,在此表示谢忱。在编写过程中

还承上海细胞研究所、上海师大、南京大学、北京图书馆、人民教育出版社、北京动物研究所、北京大学、南开大学等单位支援借阅图书,一并致谢。

本书系由山东海洋学院李嘉泳、山东大学生物系黄浙、张天荫、曲漱惠等四人共同编写。每一章后面都附有编者的名字。在绘图方面得到校内外诸同志的协助,同时致以感谢。

山东大学 曲漱惠

1979年10月

目 录

第一篇 绪 论

第一节 动物胚胎学研究的范围、目的和任务	1	第三节 动物胚胎学的分科及与其他学科的关系	4
第二节 学习动物胚胎学的观点和方法	2		

第二篇 早期发育概论

第一章 生殖细胞	7	第五节 人工授精的原理及对生产实践的意义	43
第一节 生殖细胞的一般发生过程	7	第六节 单性生殖	43
第二节 精子发生	8	第三章 卵裂、囊胚的类型和原肠胚的形成	46
第三节 卵子发生	20	第一节 卵裂	46
第二章 受精	28	第二节 囊胚	50
第一节 卵子的排放及其机制	28	第三节 原肠胚的形成	53
第二节 受精过程	30		
第三节 受精的条件和因素	38		
第四节 单精受精和多精受精	41		

第三篇 无脊椎动物胚胎发生

第四章 强棘红螺的发生	57	第二节 受精和早期胚胎发育	86
第一节 生殖习性和胚前发育	57	第三节 外部形态发生	94
第二节 早期胚胎发育	59	第四节 幼虫发育	98
第三节 幼虫期的外形发生和变化	63	第五节 成体器官发生	106
第四节 内部器官发生	66	第六节 十足类动物的蜕皮和生长	111
第五节 螺类发生特点	68	第七章 昆虫的发生	115
第五章 贻贝的发生	72	第一节 生殖腺及其发育	115
第一节 性腺发育和生殖周期	72	第二节 卵子的成熟和受精	118
第二节 精卵的排出和受精	73	第三节 卵裂、囊胚层和胚基	121
第三节 早期胚胎发育	73	第四节 早期胚胎发育	127
第四节 担轮幼虫期	75	第五节 器官发生	133
第五节 面盘幼虫期	76	第六节 昆虫变态概述	142
第六节 变态	78	第七节 激素在昆虫个体发生中所起的作用	146
第七节 成体器官的发生	79	第八章 海胆的发生	151
第八节 幼体生长	81	第一节 生殖细胞和受精	151
第六章 虾的发生	84	第二节 早期胚胎发育过程	155
第一节 性成熟和生殖	84		

第三节 幼虫期的形态发生	158	第五节 幼海胆	170
第四节 幼虫变态和成体器官的发生	164	第六节 理化因子对海胆发育的影响	174

第四篇 脊椎动物胚胎发生

第九章 文昌鱼的发生	179	第五节 家鱼的人工繁殖及影响发育的因素	269
第一节 生殖习性和生殖细胞	179	第十二章 鸡胚的早期发生	272
第二节 受精、卵裂、囊胚和原肠胚作用及未来器官物质的分布	181	第一节 卵子的特征及其对陆地的适应	272
第三节 神经胚及其意义	185	第二节 受精的特点	273
第十章 两栖类的发生	189	第三节 卵裂、囊胚及原肠胚的形成，活体染色法和未来器官物质的分布	276
第一节 生殖细胞和受精	189	第四节 神经胚胚体及轴器官的形成	283
第二节 卵裂及囊胚	193	第五节 胎膜的形成及其作用	288
第三节 原肠胚	195	第六节 影响产卵及发育的因素	292
第四节 神经胚	203	第十三章 哺乳类胚胎的早期发生	294
第五节 器官发生	206	第一节 卵子的特征和排卵	294
一、消化系统和呼吸系统的发生	207	第二节 受精的特点	296
二、循环系统的发生	213	第三节 卵裂、囊胚及原肠胚的形成	297
三、神经系统的发生	220	第四节 神经胚胚体及轴器官的形成	299
四、感官的发生	229	第五节 胚泡着床的过程及意义	301
五、泄殖系统的发生	234	第六节 胎膜及胎盘种类、形成过程和功能	302
六、骨骼、肌肉和皮肤的发生	242	第七节 人工授精及受精卵和胚泡移植在理论上及畜牧业上的应用和展望	306
第十一章 硬骨鱼类的早期发生	250		
第一节 性腺发育的分期及生殖细胞的特点	250		
第二节 受精的特点	256		
第三节 卵裂、囊胚及原肠胚的形成	260		
第四节 神经胚	263		

第五篇 总 结

第一节 动物胚胎学的发展简史	308	第三节 胚胎学发展的动态与展望	322
第二节 核质关系问题	314		

第一篇 绪 论

“胚胎”这个名词代表生物有机体的发生阶段。动物胚胎一般指动物在卵内或在母体内未孵化或出生前的个体。胚胎学是研究胚胎发育过程,包括胚胎的形态变化、发生原理以及影响胚胎发育的因素,从而认识胚胎发生规律的一门科学。简言之,胚胎学是研究个体发生过程和规律的科学。

第一节 动物胚胎学研究的范围、目的和任务

动物胚胎学研究的范围,由于学科的发展,研究内容的深入和扩大,已不仅限于胚胎本身,而逐渐涉及到胚胎发育前、后的不同时期。动物的整个生活史,包括从配子的发生、形成和受精到成体的衰老、死亡,人为地分为胚前、胚胎和胚后三个时期。胚前期:也就是胚胎发育前的准备时期,主要是配子的发生和形成阶段。胚胎期:广义地来看,有的动物是从受精到变态,大致又可分为六个阶段,简述如下。

1. 受精(fertilization) 包括精子和卵子的排出,精子趋向卵子和进入卵,引起卵质的变化等现象。精子和卵子的核融合,形成合子。精子和卵子与一般的体细胞不同,仅有半数的染色体,它们把亲代的遗传性传到子代。

2. 卵裂(cleavage) 受精的卵子进行分裂,形成体积比卵子小的分裂球(blastomere)。许多分裂球集聚在一起,形成一个圆球状的细胞团,称为囊胚(blastula)。一般的囊胚中均有囊胚腔(blastocoele)。

3. 原肠形成(gastrulation) 囊胚的细胞通过增殖、分化各种方式先形成内、外两个胚层,然后在内、外胚层之间形成中胚层,于是形成一个由三个胚层组成的原肠胚(gastrula),中间并有由内胚层包围的原肠腔(gastrocoele)。分裂球经过细胞的增殖和分化而形成原肠胚的过程,称为原肠形成。

4. 器官原基形成 从三个胚层形成各种不同的器官原基。

5. 生长和组织分化 各个器官原基的细胞分化成各种组织,进一步形成器官。不同的器官在进行相同或相关的生理作用之下,联系起来构成各种系统。此时胚胎雏型已完全奠定。随着细胞增多和各种组织继续分化,胚胎便生长增大。

6. 变态(metamorphosis) 有些动物的胚胎在达到成体之前,要经过一个幼虫(larva)阶段。幼虫时期的器官系统是适应幼虫时期的生活,与成体的器官系统不同,因之经过变态使幼虫变成成体。如昆虫和两栖类等动物均要经过变态时期。

不少动物的胚胎经孵化或出生后,幼体的构造和成体基本相同,不需要经过变态阶段。胚后期包括动物性成熟前期、性成熟期和衰老期三个阶段。

近代胚胎学的内容范围已经扩大。从胚前期配子发生和形成,到胚胎期的各个阶段,整个个体发生过程中的形态、生理和生化的变化,都在研究的范围之内。此外还包括再生现象、低等动物无性繁殖时的发育过程以及研究环境对胚胎发育的影响,包括胎生动物母体通过胎盘对胚胎(胎儿)的影响。由于学科的发展,胚胎学涉及的范围更广泛。关于生殖细胞的形态构造,形成过程以及形成过程中的生理生化变化,均已有专门书刊进行研究讨论,形成一门生殖生物学(reproductive biology)。而胚胎发生过程中又涉及到细胞分化、细胞和组织间的相互诱导和影响以及基因控制等等问题。因之过去胚胎学的范围,已不能探讨更广泛的问题,现在已扩大成为发生生物学(developmental biology)。

胚胎学除研究有机体发生过程中的形态、生理等一系列的变化现象外,还进一步探讨这些现象的机理,从理论上认识个体发生的规律。

研究胚胎学的目的,一方面是认识个体发生的规律,另一方面是熟习发生的现象,并掌握某些发生的规律,为生产实践服务。在社会主义建设过程中,无论是农业、工业和医药卫生等方面,都可以利用胚胎学来为生产服务。

在农业方面,如畜牧业用人工繁殖来传播优良品种,用受精卵或胚泡移植来保存和改进良种。此外,畜牧业的多胎高产,养禽业的人工孵化和卵、肉增产等,都需要掌握胚胎学知识。在植保方面对于害虫的防治和益虫的繁殖,也是从掌握昆虫胚胎发育和生活史的各个环节,来进行控制或提高繁殖量。对于水、陆动物区系中动物数量的变动和分布,除需要生态学的知识外,还需要胚胎学知识才能控制。水产业中鱼类及经济无脊椎动物如虾、贝等,在提高受精率,幼苗的培育等方面都离不开胚胎学。

在工业中,很多流水管道被堵塞,主要是因为水中的固着动物附着在管道中的壁上。过去以为用细孔网封住管口,就可以防止固着动物进入管道,但事实并不然,用网封口的管道中仍有固着动物将管道堵塞,以后才知道细孔网并不能防止这类动物的受精卵或幼胚进入管道,因之必须从防治早期胚胎着手才有效。又如船只或舰艇在海洋航行,由于许多无脊椎动物(如藤壶类)附着在船的吃水部分,使航速减慢,防止附着也应该在胚胎期进行。

在医药卫生方面关系更为密切,如妇产科学必需有胚胎学的基础,某些畸形和病理缺欠是由于胚胎时期发育畸形或受影响所致。因之在外科、妇产科,甚至于皮肤科和五官科等的疾病,追溯病因,有些是在胚胎期造成的。肿瘤细胞和胚胎细胞有某些相似之点,如甲胎蛋白和癌胚抗原等胚性抗原,不仅肿瘤细胞上有,胚胎细胞上也有。以上种种都说明胚胎学对于医学的重要性。因之,现在医务工作者对于人体胚胎学已引起注意。

第二节 学习动物胚胎学的观点和方法

动物发生是一个连续变化的过程。不同的动物个体在不同的时间和不同的空间,它的形态构造、生理机能以及活动都有所不同。因之研究胚胎学必须要具有辩证唯物主义的观点,不能机械地、主观唯心地来对待胚胎学问题。从过去研究动物发生的经验来看,就可以说明正确的观点是很重要的。如有人曾将两栖类两细胞时期的两个分裂球分开,可以形成两个完整的

胚胎,但是如用海鞘或角贝,在同样的两细胞时期,将两个分裂球分开,每个分裂球只能形成半个胚胎,而不能形成完整的个体。因为两栖类的卵是调整型卵(regulation egg)。所谓调整型卵,就是卵内将来形成各种器官的预定物质,并不是预先分布在卵的某个部分。也就是说器官物质并不是预先决定的,如果将早期的分裂球分离后,因为物质可以调整,所以每个分裂球都能发育成一个完整的胚胎。而海鞘和角贝是镶嵌型卵(mosaic egg),这种卵的预定物质,分配在卵内的区域已决定。卵系由各种物质嵌合而成,所以称为镶嵌型卵。分离后的分裂球,在一般的情况下,形成半个胚胎(两个分裂球分离后)或胚胎的一部分(超过两个分裂球时)。所以对不同类型的卵,就应该分别看待。甚至同一种胚胎在不同的时期,由于细胞核和细胞质中物质的存在或分布不同,实验的结果就不同。至于细胞核和细胞质之间的相互关系,胚层或组织间的诱导作用(induction)在胚胎发育中的关系,更是错综复杂,在以后有关的章节中再详细地介绍。总之动物发生是连续地,不断变化的过程。所以对于胚胎的发育,要考虑到有连续性、顺序性和阶段性的变化。而且外界和内在的环境,对于发育都有直接或间接的影响,因之要注意动物个体发生和时间及空间的关系。由于结构的改变,机能也随着改变,所以还要注意结构与功能,部分和整体的关系。对待这些关系都要辩证地看。

动物个体发生还反映了动物的系统发生。也就是从动物个体发生过程中,可以看出动物进化过程大体的线索。所以不但要用辩证唯物主义的观点,也要用历史唯物主义的观点来指导我们学习和研究胚胎学。

研究动物的发生,胚胎的方位是十分重要的。方位是建立立体概念的基础。一般说每个胚胎都有头端和尾端,也就是通常称为前端和后端。从头到尾的轴(axis),称为头尾轴。胚胎还有左、右侧和背腹面。从左侧到右侧的轴称为左右轴。从背面到腹面的轴称为背腹轴。

研究胚胎的形态、构造,如器官系统的发生,一般取不同时期的胚胎作连续切片。切片的切面有三种:沿头尾轴做与轴垂直的切面,是横切面切片;沿左右轴做的垂直切面,是纵切面切片;沿背腹轴做的垂直切面,是额切面切片。研究三种切面的组合,即塑造成立体概念(图绪-1)。

为了探索胚胎内在因素的影响,一般采用实验的方法,如割除或移植一部分胚层或组织后再观察组织和器官形成的变化。也可以改变外界环境,如将海产动物的胚胎在缺少某些离子的海水中培养,观察发育的情况。随着科学技术的发展,实验方法也进一步地提高。在形态结构方面已广泛地应用电子显微镜,将胚胎细胞的微细结构显示出来。此外,还应用生物物理或生物化学方法,如用放射自显影、核磁共振、色谱分析、电泳以及电影录像等来处理胚胎或测定

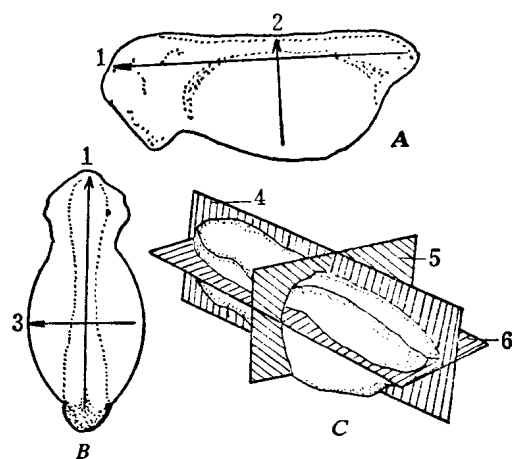


图 绪-1 胚胎的轴和切面

A. 胚胎的侧面观; B. 胚胎的背面观; C. 立体胚胎斜侧面观
1. 头尾轴; 2. 背腹轴; 3. 左右轴; 4. 纵切面(矢状切面); 5. 横切面; 6. 额切面

胚胎细胞内的物质和能量的变化,甚至研究分子结构的变化。

总之,学习和研究胚胎学的方法是随着学科的发展,从形态描述到实验,进而到分子胚胎学的水平。

第三节 动物胚胎学的分科及与其他学科的关系

动物胚胎学的分科是随着学科发展的历史演进的。关于胚胎学的发展史,另有专章介绍。现仅就学科的建立,重点地结合胚胎学的分科,作简单的叙述。

对动物胚胎发育的观察,已有悠久的历史。我国关于鸡的孵化,古代已有记载,特别是人工孵化技术,不仅比欧美各国使用得早,而且方法较多,累积了不少经验。如《大戴礼记夏小正》中记有“正月鸡桴”,《埤雅》中有“鸡二十日而化,鹜三十日而化”。说明早在两千多年前,我国已把鸡、鸭出雏的时间,作了记录。此外关于孵化生态方面,也有叙述,如晋代的《禽经》中所写的“鸟伏卵将成,子鸣于壳,母应之”。描述了雏将出壳时的情况。关于畸形胎,在《宋史天文志》中记了“鸡双黄者生两头及三足鸡”。说明早在九百多年前已注意到鸡的畸形怪胎^[1]。对于其他动物的胚胎发生,也都有一定的描述。

西方早在希腊、罗马时代,对于动物的发生,特别是鸡的发生,也有记载。中世纪以来根据研究胚胎的方法,最早仅是观察和记载胚胎的外部或内部的形态变化,称之为叙述胚胎学。以后将相近似的多种动物胚胎加以比较,而建立了比较胚胎学。从十九世纪以来至今又逐渐发展了实验胚胎学、化学胚胎学及分子胚胎学等分科。

1. 叙述胚胎学(descriptive embryology) 描述各种动物胚胎发生过程的外部或内部的形态变化。从配子起经过受精、卵裂到器官形成各个阶段,加以记录和描述。从形态、构造的变化情况,了解动物发生的过程。

2. 比较胚胎学(comparative embryology) 当对多种动物的发生过程,有了较详细的描述和记载,发现有些动物发生的过程基本相同,有相似之点,也有相异之点。通过研究多种动物的发生,发现有些器官在几类动物中,来源相同但功能不同,称之为同源器官,如鱼的胸鳍、鸟的翅和哺乳动物的前肢,从发生来看都是同一个来源。另外有的器官功能虽然相同,但发生的来源却不同。这种器官称为同功器官,如鱼的鳃和蛙的肺。这对于生物的进化和亲缘关系提供了很重要的证据。

3. 实验胚胎学(experimental embryology) 为了探讨胚胎形成的机制和解释形成的原因,在十九世纪末到二十世纪初有些学者如 Driesch、Roux 和 Spemann 等用分离、刺伤或结扎分裂球的方法,在海胆和两栖类早期胚胎中进行实验,观察在发生过程中,分裂球、胚层间的相互关系,自此以后展开了各种实验,于是建立了实验胚胎学这一分科。

在人工繁殖水产动物,培育幼苗等工作中,发现生物群落对动物胚胎的发育和幼虫的生存,有错综复杂的关系。胚胎适应环境的生态学问题,已引起学者们的注意,因而有的学者还提出了生态胚胎学(ecological embryology)。

4. 化学胚胎学(chamical embryology) 二十世纪三十年代,实验胚胎学不仅研究

胚胎形态构造的变化,进而用化学分析的方法测定胚胎发育时细胞中物质的化学变化与胚胎发育的关系。Needham 和 Brachet 等是这个分支学科的创始人。另外还注意到胚胎发育在各个时期中生理变化也有不同,如呼吸和能量的变化以及胚胎营养的来源,从而提出了生理胚胎学(physiological embryology),用生理学方法研究胚胎发生时的生理现象。

5. 分子胚胎学(molecular embryology) 六十年代以后, Jacob 和 Monod 研究细菌,提出了操纵子学说(operon theory), Nirenburg(1961)用人工信使 RNA 来分析遗传密码, Khorana(1970)合成了完整的基因,使遗传学进入分子水平。胚胎细胞和组织的诱导、分化以及器官的成因,过去从实验胚胎学和化学胚胎学研究的结果,有的已得到初步了解。现已从细菌 DNA 的活动,比较明确地认识到决定组织分化、器官形成和胚胎定形的主要因素是基因。通过 mRNA 的转录和翻译而合成专一性蛋白质的结果。如果基因有了改变,蛋白质的合成也就发生变化,于是胚胎发生也随之变异。受精卵储存了亲代的信息。这些累积的信息和在胚胎发育过程中,连续地或选择性地激发某些基因而得到新的信息,决定了细胞分化和组织器官的结构。细胞质也可以影响细胞核的基因表现,从而改变胚胎性状的发育。总之,深入了解胚胎发育的因果关系,必须依靠分子胚胎学。

胚胎学还可以按研究某个类群或某一种动物来分。如无脊椎动物胚胎学、脊椎动物胚胎学、昆虫胚胎学、鱼类胚胎学、鸟类胚胎学和人体胚胎学等。

动物胚胎学与其他学科有广泛的联系。有的学科可以利用胚胎学以加深了解,如组织学和解剖学,有了胚胎学的知识,可以了解组织和器官的来源和生成过程,对了解成体结构有所帮助。相反地,胚胎学可以利用生理学、生物化学和生物物理学等的理论和方法来提高对胚胎发生的认识,如生殖细胞的形成和排放,就需用生殖生理方面,特别是内分泌生理的知识。

在农业方面,胚胎学对畜牧业、水产养殖和虫害防治等都有一定的帮助。在水产养殖、虫害防治和处理附着动物等工作中,都涉及到种群关系和数量变动等问题,因之和生态学有密切的联系。至于医学方面,妇科、产科、外科、病理等学科,都需要胚胎学基础。现在研究对人类危害严重的癌症,有的方面也从胚胎学的观点和方法着手。在防治医疗方面用免疫方法已引起医务工作者的注意。我国从古至今中医药所采用的“扶正”方法,基本上也是应用免疫的原理。目前关于淋巴细胞的分化和免疫系统的发生,已被重视。胚胎免疫方面的问题,逐渐形成一个新的方向,现正在进一步地深入研究。

从现代学科发展的趋势来看,胚胎学、细胞学和遗传学关系最密切。配子本身就是一个细胞,决定胚胎发生主要是 DNA。基因控制和调节胚胎发育,已有报导,特别是无脊椎动物方面,如昆虫就已有不少资料。从分子生物学的水平来研究,胚胎、细胞和遗传这三门学科,往往是相互渗透、错综复杂,有时很难截然分开。

胚胎学和进化的关系,已经不是仅从形态学来看,个体发生反映种族发生的概念。进化的最新观点,认为进化同样也有其物质基础。在自然选择的过程中,新种的出现是由于变异,变异的物质基础,也就是进化的物质基础,现在认为是和遗传的物质基础一致。基因平衡就没有个体的变异,于是也没有进化现象,染色体的变异,基因组合的不同,是导致变异的原因。

遗传物质决定动物发生不同编码的 DNA,决定合成不同的特殊蛋白质。但是并不是细胞

核中的遗传物质决定一切。细胞质也能影响细胞核。早期胚胎的可塑性大，主要是易受内外环境的影响而改变了遗传性状的表现。因之新的进化概念，要用分子生物学的观点，进化的动力，不仅用遗传学，还要用胚胎学来分析。

(黄 浙)

参 考 资 料

[1] 古今图书集成

第 515 册，禽虫典，第三卷，羽禽总部，16 页；

第 517 册，禽虫典，第三十二卷，鸭部，44 页，第三十四卷，鸡部，48—49 页，中华书局。

第二篇 早期发育概论

第一章 生殖细胞

生殖细胞是动物机体内一种特殊分化的细胞,它是个体发生的基础。

动物有性繁殖的最早阶段乃是配子发生(gametogenesis)。配子可分为精子和卵子,它们都在生殖腺中产生。精子是在精巢中产生,卵子则在卵巢中产生。它们的生长和发育与内外环境有密切的关系。

第一节 生殖细胞的一般发生过程

生殖细胞的发生在后生动物大致相似,但也各有特点,雌雄生殖细胞的发生都经过增殖期、生长期和成熟期。但精子必须经过精子形成阶段才能完成它的整个发生过程,成为一种高度特化的细胞。

一、增殖期 精原细胞或卵原细胞经过多次有丝分裂而数量不断增多。

二、生长期 部分精原细胞或卵原细胞开始生长,体积增大而成为初级精(卵)母细胞。在初级卵母细胞内开始大量积累卵黄颗粒等营养物质,合成和储存各种类型的核糖核酸(RNA)、核糖体(ribosome)、蛋白质和准备胚胎发育的信息。这时期对卵的发育起着十分重要的作用,同时也是相当复杂的过程。

三、成熟期 初级精(卵)母细胞均必须经过两次成熟分裂才能形成成熟的精子和卵子。第一次成熟分裂形成两个次级精母细胞或一个大的次级卵母细胞和一个小的第一极体。这次分裂通常为减数分裂,即其子细胞染色体数目减少了一半,如人类体细胞内的染色体为46个,减数分裂后形成的次级精(卵)母细胞染色体为23个。紧接次级精母细胞进行第二次成熟分裂(这次分裂与普通的有丝分裂一样不是减数分裂,而是均等分裂),形成较小的精子细胞。但卵的情况不同,有的紧接第二次分裂形成一个大的成熟卵和很小的第二极体,有的则停留在第二次成熟分裂中期,不继续分裂,这与各类动物受精时卵子处于不同的成熟状态密切相关。这点将在下一章受精中阐明。

因此,一个初级精母细胞经过两次成熟分裂形成四个精子细胞,而精子细胞必须经过分化才能成为能运动的精子;而一个初级卵母细胞只能产生一个成熟的卵子和两个或三个极体(图1-1)。

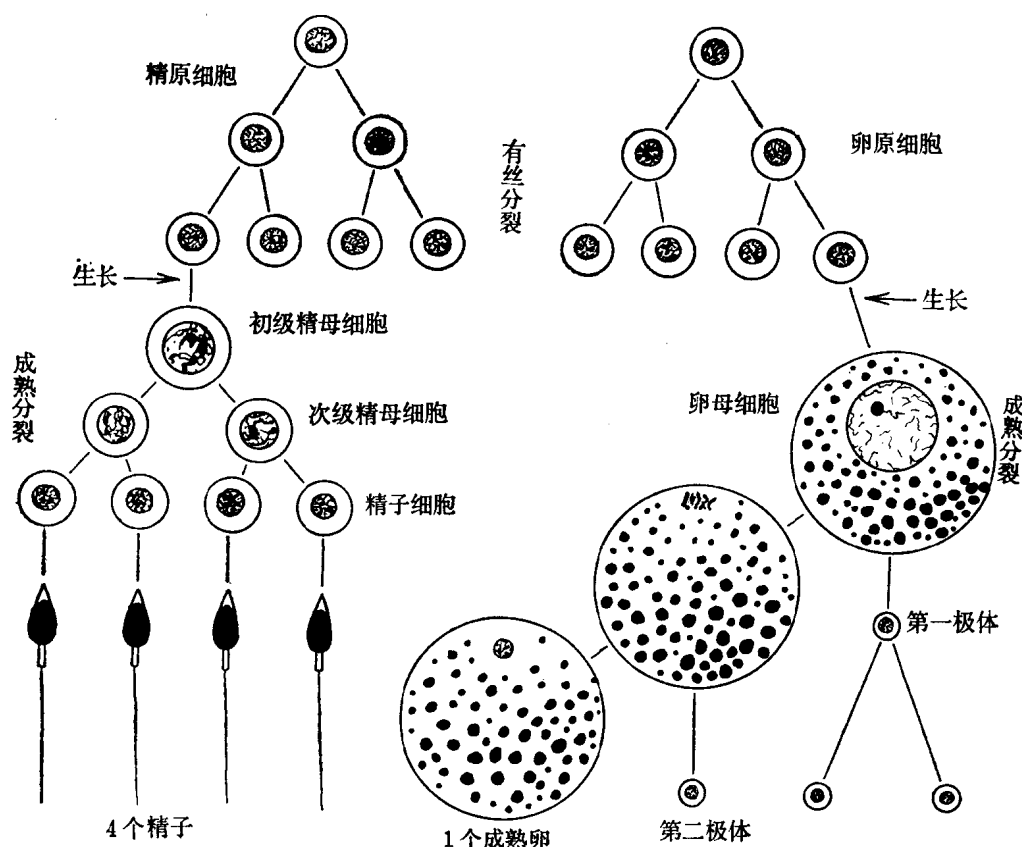


图 1-1 精子和卵子的发生图解

第二节 精子发生

精子发生(spermatogenesis)和形成过程在后生动物大致相似。它们都是在雄性生殖腺(精巢)内产生和进行的。精巢是一结构复杂的器官,在脊椎动物主要由许多曲细精管和小的导管所构成,而曲细精管是由各个时期的生殖细胞和支持细胞所组成的。

在高等的雄性动物性成熟时,由精原细胞开始产生精子,但是同一精巢内的精原细胞并不是在同一时间突然都发育成为精子,而是每隔一段时间有周期性地由一部分精原细胞发育成为成熟的精子。因此,在同一时间内,可以见到处于不同发育时期的生精细胞,它们有次序、有规律地排列于曲细精管的不同部位。在没有固定的生殖季节的脊椎动物中,在曲细精管的同一切面上,可看到从精原细胞到成熟精子各个发育阶段。在有些脊椎动物中,如鱼和蜥蜴等,只有在生殖季节才有成熟的精子,非生殖季节则为不同发育时期的生精细胞。它们的曲细精管排列成室,每一室中的每一小叶的生精细胞发育为同一时期。

精原细胞紧靠曲细精管的基膜,由基膜向管腔排列依次为不同发育时期的生精细胞:初级

精母细胞、次级精母细胞、精子细胞和分化中的精子。

现以哺乳动物为例来说明精子的发生过程。

一、精子的发生过程

(一) 精原细胞(spermatogonium) 哺乳动物的精原细胞可分为几种类型, 不同动物的类

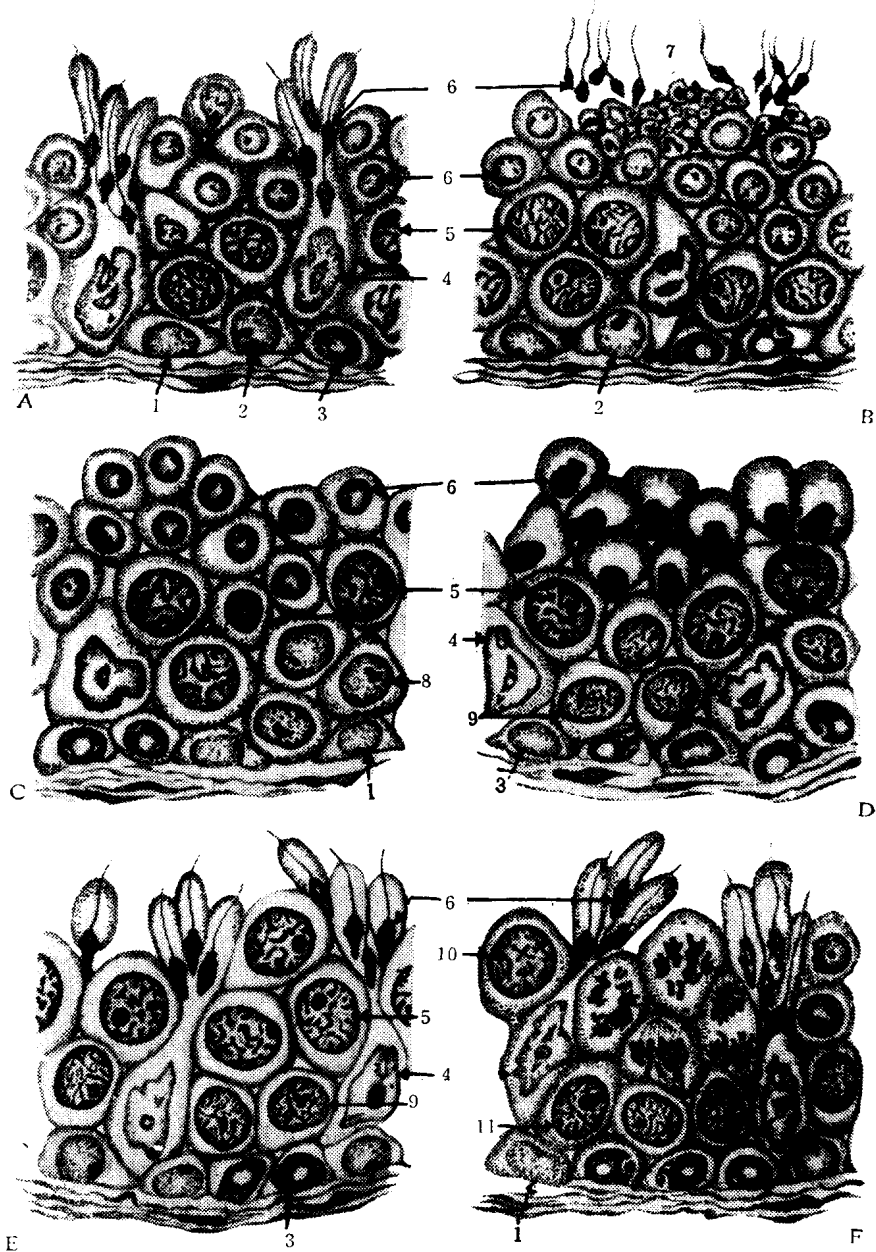


图 1-2 人的曲细精管切面, 示各种生精细胞

1. Ap 型精原细胞; 2. B 型精原细胞; 3. Ad 型精原细胞; 4. 支持细胞; 5. 粗线期精母细胞; 6. 精子形成的各期精子细胞; 7. 精子形成时的剩余物质; 8. 休止期的初级精母细胞; 9. 细线期的精母细胞; 10. 双线期的精母细胞; 11. 合线期的精母细胞

型有所不同。在人类,精原细胞一般可分为深色的A型(dark type A),称Ad型,浅色的A型(pale type A),称Ap型精原细胞和B型精原细胞^{[1][2]}。而大鼠分为A型、中间型和B型精原细胞。

人类的Ad型精原细胞有一圆形或椭圆形的核(图1-2)。核内有许多相当细的染色质颗粒,可被铁苏木精染成深色。核的中央有一大的不被染色的地区。核膜内表面有一或二个大小不一的半球状的核仁,后者可被曙红(伊红)染成深色。细胞质内常有空泡,着色很淡,并有许多糖元颗粒,可被PAS染成深色。在一般情况下不分裂,或只分裂为相同的Ad型细胞。在需要产生精子或在有害因素影响下,其它类型精原细胞被破坏时,就进行有丝分裂,产生Ad型和Ap型细胞;前者不参与精子发生周期,在下一个周期以前一直处于静止状态;而后者参与精子发生周期,最终发育成为精子。依此重复,不断形成新一代的细胞(称为干细胞)和新的精子发生周期^[3],因此,许多学者把Ad型精原细胞作为“贮存的干细胞”(reserve stem cell),把Ap型精原细胞称为“更新的干细胞”(renewing stem cell)^{[3][4]}。

Ap型精原细胞的核呈卵圆形,内有较大一点的染色质颗粒,但不易被铁苏木精着色。此外,核内还可见到许多球状的染色质颗粒团,着色较深。在核膜处有1—3个嗜曙红核仁。细胞质内很少有或缺糖元。其核较Ad型略大些(图1-2)。

B型精原细胞,有一较大的圆形核,核内有着色甚淡的染色质颗粒以及一些易染的小片状或为颗粒状的染色质,它们中有一部分常附着于核膜上,有些则附着于核仁。细胞质内缺乏糖元。当B型精原细胞要进行有丝分裂接近前期时,易染的染色质常集中于核质中。

在人类和其它哺乳类中可以清楚地看到上述几种类型的精原细胞,当然在分裂次数及形态上还是有种的差异。

(二) 初级精母细胞(primary spermatocyte) 刚形成的幼初级精母细胞经过一段静止期,其核颇似B型精原细胞,染色质的颗粒染色很深,此时称为休止期,为成熟分裂做好准备。然后进入生长期,直径逐渐增大,初级精母细胞开始进入成熟分裂的前期,DNA立刻加倍,这是精子发生中DNA最后的复制。成熟分裂的前期时间很长,在这期间内染色体的形状发生一系列的变化,来自父、母配对的同源染色体互相分离,所以染色体数目减半,从双倍数减为单倍数,结果分为两个次级精母细胞。

成熟分裂 只发生在生殖细胞。它同有丝分裂一样,也分为前、中、后和末期,但其主要特点是两次连续分裂,中间的间期特别短,而细胞核的染色体只分裂一次,所以成熟分裂后其数目减少了一半,结果所形成的四个子细胞每个细胞核中所含的染色体为单倍体。受精后,染色体数目再恢复为双倍体,以保证物种染色体数目的相对恒定。

生殖细胞的减数分裂是在两次成熟分裂中完成的。在第一次成熟分裂之前已完成了DNA的复制,然后进入第一次成熟分裂的前期,此期时间很长,过程也较复杂,可分为细线期(leptotene)、合线期(偶线期)(zygotene)、粗线期(pachytene)、双线期(diplotene)和终变期(diakinesis)。

细线期:染色质形成长条细丝,代表一个染色体。

合线期:染色体开始纵向配对,即来自不同亲代相似的染色体双双配对,这种成对的染色体称为同源染色体。配对过程过去曾称为联会。它是减数分裂过程中一个重要阶段,此时染色体为双价体(bivalent)。

粗线期:配对的染色体开始纵向收缩,染色体变粗变短,同源染色体紧密排成对,每个染色体开始出现纵裂,裂面与配对面相垂直。这样一个双价体由两条同源染色体组成,而每一同源染色体都可分成两个染色单体。所以粗线期的双价体实际上是四个染色单体。

双线期:紧密成对的同源染色体开始分离,但每个染色体的着丝点并不破裂。相邻的两个染色单体(不同染色体的)之间将发生部分交换,其交叉点仍保持接触,这种现象称为交叉。其意义是两个不同源染色单体进行基因交换。

终变期:最后同源染色体进一步收缩,形成分裂期染色体形状,同时完成了遗传物质的交换。

总之,第一次成熟分裂的前期的重要意义是进行遗传物质的交换。然后进入分裂的中期、后期

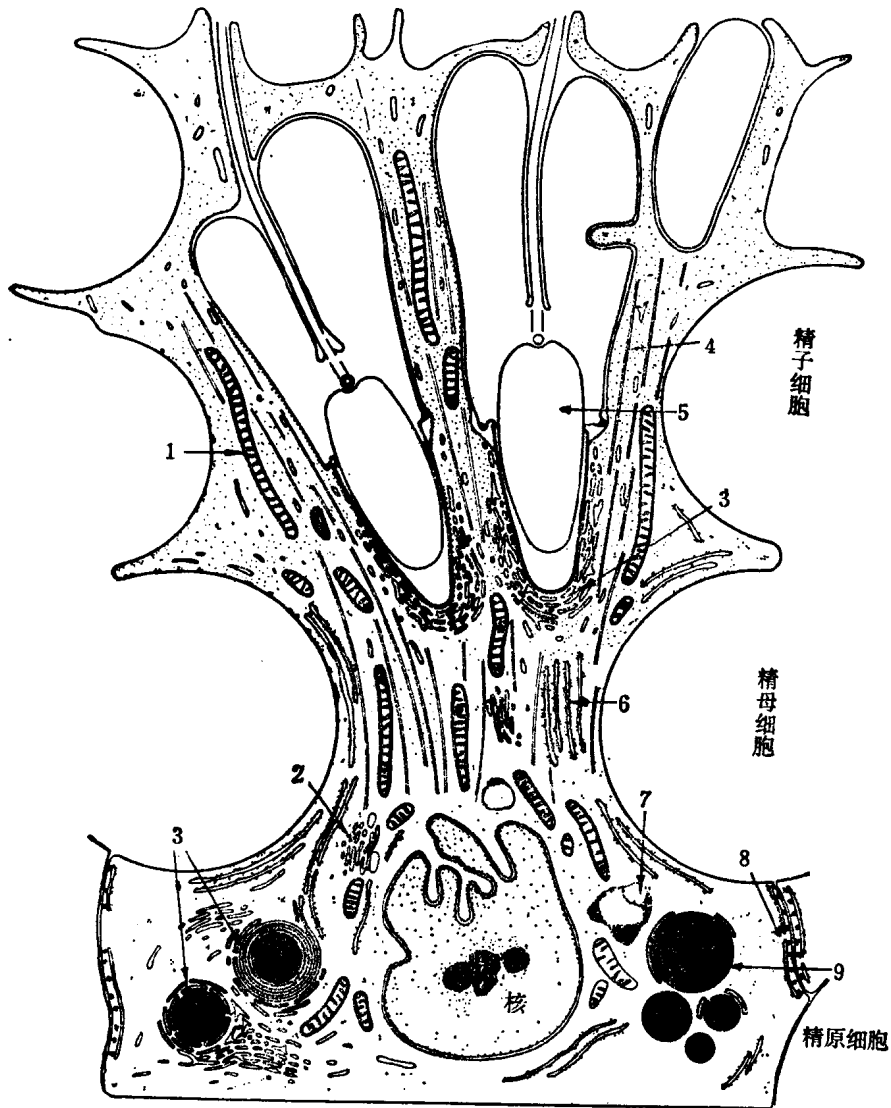


图 1-3 支持细胞与生精细胞相互关系的图解
1. 线粒体; 2. 高尔基复合体; 3. 滑面内质网; 4. 微管; 5. 晚期精子细胞; 6. 粗面内质网; 7. 色素; 8. 连接复合体(junctional complex); 9. 脂肪