

Q132
3

蘇聯大百科全書選譯

胚 胎 發 育



科 學 出 版 社

蘇聯大百科全書選譯

胚 胎 發 育

B. B. 坡坡夫等 著

周 三 譯

科 學 出 版 社

1955年11月

В. В. Попов и др.

«Зародышевое развитие» и др.

Государственное Научное Издательство

«Большая Советская Энциклопедия»

譯自“蘇聯大百科全書”第2版第10、15、16卷

“蘇聯大百科全書”國家科學出版社出版

內 容 提 要

本書是從“蘇聯大百科全書”上選譯出來的六個名詞——胚胎發育、卵裂、原腸胚形成、胚葉、胎膜和胎生。書中對這幾條名詞作了簡明的詮釋。本書可供生物、醫學科學研究工作者、大中學校教學工作者、高等學校學生參考之用。

胚 胎 發 育

[蘇] В. В. 坡坡夫等 著

周 三 譯

科學出版社出版 (北京東皇城根甲42號)

北京市書刊出版業營業許可證出字第061號

北京新華印刷廠印刷 新華書店總經售

書號: 0342 (譯) 207 字數: 14,000

開本: 787×1092 1/32 印張: 3/4

1955年11月第一版 1955年11月北京第一次印刷

(京)0001—2,251 定價: (?) 0.11元

目 錄

胚胎發育.....	B. B. 坡坡夫	1
卵裂.....		5
原腸胚形成.....		10
胚葉.....		12
胎膜.....		13
胎生.....		16

胚胎發育

B. B. 坡坡夫

胚胎發育乃是多細胞動物有機體個體發育的一個時期，多半是在卵膜和胎膜的遮掩之下進行的。動物有機體的個體發育通常可以區分為幾個時期：胚前期、胚胎期、胚後期和成年有機體的發育期。在胚前期中，母體和父體內形成生殖細胞。這一時期完成受精的過程，或在卵中發生準備雌發育的顯著變化。胚胎期是在受精後隨着卵裂（參閱卵裂）的開始而到來的，它以胚胎自卵膜和胎膜中孵出而告終了，對於胎生種類則以動物的生出告終。由於卵的分裂而形成多細胞的胚（桑椹胚和囊胚階段）。卵裂後接着就是原腸胚形成的過程（參閱原腸胚形成），其結果形成胚葉（參閱胚葉），而胚體從單層的轉變成雙層的，然後再轉變成三層的（原腸胚階段）。在原腸胚階段，腸的胚基奠定下來，而在所有脊索動物胚胎，以後很快就出現脊索和中樞神經系統——神經管——的胚芽（神經胚階段）。在脊椎動物，是把某一特別顯著器官的形成或發育程度作為基礎，標誌以後的胚胎發育階段（例如，在兩棲類可分出神經軸胚階段、早尾芽階段、中尾芽、晚尾芽階段等）。這樣看來，整個胚胎的成形——即擬定胚胎的一般結構圖景，確定胚體形態並使之複雜化的胚胎形成（эмбриогенез）是發生於胚胎發育的過程之中。在胚胎形成時期內進行器官的奠基和發

育(器官發生),同時也形成組織(組織發生)。與形態構造的複雜化相一致,發育胚與外界環境之間以及胚胎各部分之間的生理的(代謝的、機能的)相互關係變得越來越多樣化。胚胎和外界環境以及它的各個部分之間的一定的相互關係乃是胚胎發育所必需的條件。在胚後期中,發育有機體在器官發生方面、組織發生方面以及機能方面繼續着進一步的複雜化,但是特別可作為這一時期特徵的乃是加緊的生長和身體最後比例的確定。通常認為,性成熟的到來,——在許多動物,停止長大,表明胚後期的完成和到達成年狀態。胚胎發育的界限通常表現很明顯。開始的界限——受精——乃是發育中一個質的飛躍,因為“配子的相互同化”(Т. Д. 李森科)的結果而形成新的有機體——合子。但是在某些場合下,胎前期不經顯著的飛躍就過渡到胚胎期。這樣的例子可舉出性裂現象(гомомерия)和多胚現象(полиэмбриония)。性裂現象通常發現於某些低等甲殼動物;它歸結是,在受精的時候,精子已穿入卵而它的原生質與卵原生質相融合,卵核和與卵核並列在一起的精子的核,儘管卵裂已經開始,在長時間內並不彼此融合,而從分裂卵細胞——分裂球——的一些世代轉移到它們的後代。在這種場合下,核的融合,即受精過程的終結,只發生在晚期桑椹胚階段,因而,也就是在胚胎發育期內。發現於動物有機體不同類羣,其中也包括哺乳動物的多胚現象,乃是在發育早期階段的胚胎的部分,在某一時刻彼此分開,同時每一個這樣游離出的部分演發成一個完整的、正常形成的胚胎。在這種場合下,受精的完成和卵裂的開始並不表明胚胎發育的開始。胚胎的生長和後來各部分的游離出來使胚胎的數目增多——這是無性繁殖的特種方式;真正的胚胎發育

只是隨着游離部分的開始發育而開始的。胚胎發育的最後界線通常表現得足夠明顯，因為胚胎從膜系中解脫出來就表明它的發育的一個新質的階段；但是有的時候，這一界線也竟不是經常確定的。例如從一種兩棲類或魚類的同窩卵發育成的胚，是在不同的時期即在不同的發育狀態下離開包覆着它們的膜。因此，在這一場合，各個體胚後發育的起點不是嚴格一定的。

以上所作胚胎發育簡短的特徵描述，只是屬於最典型的情況。在一些種類，胚胎發育可能比較完全，而在另一些種類則可能比較不完全。在這方面有時出現很大的差別；差別的原因首先是決定於卵細胞中營養物質的含量。如果卵細胞在卵巢內時獲得的營養物質的量不多，胚胎發育期通常很短——胚胎很快地離開它的膜，而幼小的幼體開始獨立的營養（例如在文昌魚）。反之，從富有營養物質的卵細胞發育成的有機體，胚後發育通常開始於比較成形的狀態（例如在鳥類）。但是卵中營養物質的量很少，而實際上甚至沒有，並不影響到胎生種類胚胎發育的長久性和完善性；胎生動物胚胎在整個發育過程中的新陳代謝，是依靠母體來實現的（參看胎生）。胚胎發育期的長短和有機體離開胎膜時發育的程度在動物界是差別極大的。除了許多哺乳動物初生的幼子和離巢性鳥類的雛鳥外，還存在有某些水母的類囊胚的幼蟲，這種幼蟲的發達程度相當於其他動物的囊胚階段。在這種自由游泳的，被覆着纖毛的幼蟲體內實現原腸胚形成。胚胎發育的內容在分類學上相近的類羣的範圍內也可能有所不同。例如，在大多數無尾兩棲類，胚後發育伴隨着發生複雜的變態，在變態期內，自由生活的幼體（蝌蚪）經歷一系列深刻的變化，改造成幼小的、但最終形

成了的動物。可是在某些兩蛙和蟾蜍，所有上述這些變化都是在卵膜之內進行的，也就是在胚胎發育期內進行的。

大家知道，胚胎發育有很大的變異性(изменчивость)，就是所謂胚胎變異(эмбриональные вариации)。К.М. 貝爾(1828)最先以家雞的胚胎發育為例描述過這種變異性。研究極大量的材料之後，貝爾指出幼小的胚體具有特別顯著的變異性。在發育的進程中這種變異的範圍逐漸縮小，而啄殼出的雛雞則彼此很相似。胚胎變異在其他動物可以看到；它在某些無脊椎動物特別來得大。例如，А. О. 科瓦列夫斯基就曾描述過一種蚯蚓原腸胚形成的不同類型。它們的原腸胚形成或者是以胚壁陷入的方法(內陷)進行，或者藉小分裂球包覆其下方的大分裂球的方法(外包)進行，或者同時兼用兩種方法。水母 *Aequorea victoria* 的卵裂通常是完全而或多或少是均等的；間常也可以看到這一種動物具有完全、但不等裂的卵。在水母 (*Aurelia flavidula*)，發現差不多所有的原腸形成方法(內陷、移入、層分)和這些方法之間一切可能的過渡。毫無疑義，胚胎發育這樣大的變異性主要是以胚體周圍的外部環境的某些變化為轉移的。外部環境中的變化影響到胚胎的新陳代謝，影響到胚胎各部分之間的所謂內部形態形成聯系(формообразовательная связь)的性質，因而使它的發育中出現上述的變化。

胚胎發育，也和整個有機體的全部發育一樣，都具有適應的性質。例如，某些魚的需要增強呼吸的卵內，常含有小脂肪滴，這就使得它們有可能保持在特別富有氧氣的水的上層。在莫斯科省的草蛙是四月的下半月產卵，並且卵塊沉入很深的冷水內。胚胎發育進行得十分正常；這大概是由於每個卵動物半球的黑褐色部分朝上，使可能吸收最多

的日光能量。池蛙卵的顏色是最淺的，因此它們呈薄層狀保持在水的表層，就是說，處在吸收光和熱最良好的條件之下；此外，這種蛙卵與前一種蛙卵不同，它們不是在四月裏而是在五月末被產在溫暖得多的水裏面。蛇卵中沒有含水很多的蛋白質，需要經常從外面吸入水分；這種卵通常產在潮濕腐敗的植物葉或濕潤的泥土內；龜的含有蛋白質而被覆着堅硬卵殼的卵則是在溫暖乾燥的地方進行發育的。某些哺乳動物胚胎發育中的滯育現象也可以作為適應的例證。例如，黑貂的交配在秋季進行，此時動物達到最肥的程度，但是胚胎發育開始以後在早期階段上停頓下來，過了一些時候才陸續進行。由於這種停頓，使得幼子只在春天對它們最有利的時候生出來。人胚在胚胎發育時期內極早就形成了胚外部分，藉助於這些部分實現胚胎和母體的聯系，保證了胚胎的正常代謝。

動物機體遺傳性特徵的獲得主要是在胚胎發育期內，因為發育着的有機體特別容易隨着其生存條件的變化而起改變。這種變化也影響到有機體全部後來的發育，影響到有機體成年狀態時特徵的性質。〔註〕

卵 裂

卵裂是卵的一系列連續的分裂。其結果卵分成愈來愈小的細胞——分裂球。卵裂過程乃是所有多細胞動物有機體胚胎發育的最初時期：它通常是直接在受精之後開始的。

〔註〕請參閱 Г. К. 赫魯曉夫的“對於 А. Н. 謝維爾緝夫進化形態學的估價及動物形態學當前的任務”一文；該文的譯文見 1955 年 9 月科學出版社出版的“蘇聯動物形態學問題”一書。——譯者——

分裂球的數目逐漸增多，它們的體積却不斷的縮小，這是因為卵裂通常不同時發生生長，而胚胎在這些階段保持着原來的卵的大小。卵裂的結果形成具有上皮壁的多細胞的囊胚（囊胚階段），而卵裂期也就終結了。有時在囊胚階段之前還可以區分一個桑椹胚階段，此時胚胎乃是許多細胞的堆聚物，而內部沒有明顯分出的腔隙。

在不同的動物有機體，卵裂是以不同的方式進行的；這是隨着發育的條件、卵的構造，而特別是隨着卵中卵黃的含量和分配情況為轉移的。卵裂有**完全卵裂**（或多或少是均等的）和**局部卵裂**（盤狀卵裂和表面卵裂）。卵黃比較少而均勻分配在原生質中的卵，發生完全、均等的卵裂。但是通常卵黃在卵的原生質中的分配是不均等的；含卵黃比較多的部分分裂得較含卵黃少的部分慢——完全、不等的卵裂，或者完全不分裂——局部卵裂。發生完全卵裂的卵叫**全裂卵**，發生局部分裂的卵叫做**不全裂卵**。屬於全裂卵的有卵黃少而分配比較均勻的卵，即**均黃卵**（例如，文昌魚，有些腔腸動物、管海參的卵），也有一部分**端黃卵**，即卵黃從動物極向植物極集中的卵（例如，大多數兩棲動物的卵）；這種端黃卵發生完全，但是不均等的卵裂；在這種卵的動物性部分，卵裂進行較快而形成數目較在植物性部分的多、而體積較小的分裂球（小的分裂球叫做**小分裂球**，中等大小的——**中分裂球**，大的——**大分裂球**）。

屬於不全裂卵的是一部分含大量卵黃的**端黃卵**和**中央黃卵**。這種端黃卵只卵黃很少的動物性部分進行分裂，這一部分連續地分成兩個、4個和數目更多的分裂球，在不分裂的卵黃的表面形成一個細胞盤——**盤狀卵裂**。這種卵裂可以作為鯊魚和硬骨魚類、鳥類、爬行類和卵生哺乳動物的

卵的特點。盤狀卵裂的結果形成盤狀囊胚，囊胚的一層壁是由細胞層（胚盤）所構成，另一層壁（下壁）則是由未分裂的卵黃所組成。局部卵裂也可作為許多節足動物的中央黃卵的特點。在這種卵中，核位置在卵的中部，周圍有極薄的一層不含卵黃的原生質，這部分原生質藉通過卵黃中的間橋與原生質的表面層相連。在受精之後，還處於卵中部的核，開始進行分裂；當分裂開始的時候，原生質却不同時發生分裂。經過幾次連續的分裂之後各個核和它們周圍的原生質沿着原生質間橋進到表面層，此後表面層分割成許多細胞，同時也圍繞着每一個核出現個別的細胞。結果就形成了胚胎，胚胎壁是由一層細胞（胚盤）所構成的，整個胚胎的中部則被未分裂的卵黃所佔據；這樣的胚胎叫做表裂囊胚，而這種卵裂叫做表面卵裂或多核體式卵裂。還有一些場合（吸蛭和蠍蟲），卵黃分配在卵外，在卵膜的下方。在這種場合，發生不規律的紛亂狀態的卵裂，在這種場合下分裂球以不同的方式分配在卵黃的周圍。

決定分裂紡錘體位置，因而也就決定分裂球彼此位置的卵中原生質的特性也對卵裂的性質發生影響，因為卵裂面總是垂直於紡錘體的軸。根據分裂球相對位置的特徵在完全卵裂的情況下可以區分出輻狀卵裂、旋式卵裂、對稱卵裂和雙對稱卵裂。在輻狀卵裂的場合下，分裂球總是或者彼此並列的，或者一列配置在另一列之上，因此通過卵的動物極到植物極的軸的任一平面都是對稱面。第一和第二道裂溝通常是子午向（經向）地通過，而第三道——赤道向（緯向）；以後一些時候發生子午向和赤道向分裂的相互交錯。水平向的分裂球行列叫做四集體（квартет），垂直向的——四分體（квдрант）。許多腔腸動物、棘皮動物具有輻狀卵

裂；在胚胎發育初期階段具有輻狀卵裂情況的是兩棲類、鱈魚等。輻狀卵裂的結果形成有腔的囊胚——有腔囊胚。

在旋裂的場合中，分裂球不是像在輻狀卵裂的場合中那樣一列位於另一列之上，而是上行列中的分裂球是在下面行列的分裂球之間間隙裏。在卵裂的循序漸進的各階段上，上層的分裂與下層的分裂球發生時左、時右的混錯交替，由此得名為“旋裂”。這種卵裂可作為大多數軟體動物、環節動物、紐蟲動物等的特點。在旋裂的場合中，囊胚階段中的胚胎不具內腔，所以叫做實囊胚。

在對稱卵裂的場合中，分裂是這樣進行的；只有一個平面可以把分裂球對稱地分配在它的兩側。這種卵裂是圓蟲、海鞘所特有的。雙對稱卵裂極其少見，其特點是有兩個對稱平面（櫛水母類）。

儘管這一種或那一種型式的卵裂通常為某一綱大多數代表動物所具有，但是在這個綱的範圍內還是少看到不同的卵裂的方式。例如，大多數軟體動物的卵是發生完全的旋裂，但頭足類的卵則是作盤狀分裂的；兩棲動物中大多數具有完全、不等的卵裂，而裸蛇類（無足類）則具有盤狀卵裂等。

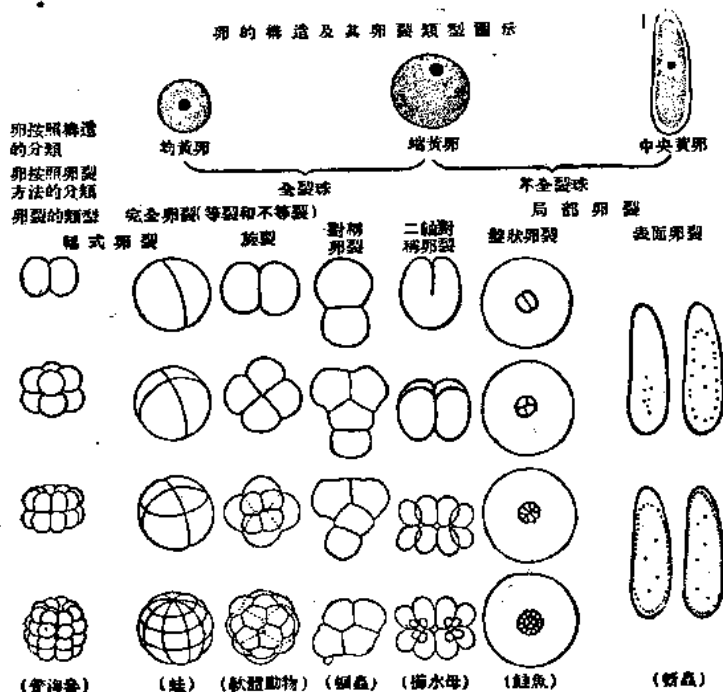
在哺乳動物，既發生盤狀卵裂（單孔類），也發生一切高等哺乳動物所特有的完全卵裂。但是它們的完全卵裂在許多特徵上和盤狀卵裂相近，而系統發生上前者是從後者起源的；甚至就是在盤狀卵裂的場合中也特化出了胚盤部分和胚外部分。在高等哺乳動物，完全卵裂的結果形成胚泡；胚泡壁的一部分是密集的細胞堆聚，——它形成胚盤，其餘的部分則轉變為胎膜（參看胎膜）。在人，由於完全卵裂而形成兩個彼此接近的部分（羊膜和卵黃囊）。它們接觸的區

域就是胚盾，胚胎本身正是從胚盾形成的。由此可見在每一種類型的卵裂的範圍內有重大的差異，同時也有使不同類型的卵裂彼此接近的中間類型。

卵裂與卵在其中發育的條件有密切的關係。在不同的溫度條件下卵裂是以不同速率進行的。在某些動物，一定的外界條件可激起受精卵的分裂（例如許多昆蟲的過冬的卵），甚或使未受精的卵發生卵裂——單雌生殖。

在卵裂的過程中核和原生質都進行分裂；卵裂時原生質的各個部分不均勻的分配於各個分裂球，並且在卵的發育的不同階段上，各種動物的原生質中發生質的差異。原

卵的構造及其卵裂類型圖示



生質的分化開始愈早，最初的分裂球的特性中所顯示的差異就愈顯著。用人工方法把最初的兩個分裂球分離開來，其中的每一個在一些動物可以形成一個完整的胚胎，而在另一些動物它們只能形成胚胎的一部分。有人根據這一點就區分出所謂“拼湊卵”和“正規卵”。但是這種區分是不正確的，因為在不同類型的卵之間存在有中間形式，它們既不屬於這一種也不屬於那一種類型，而且同一種卵在不同的實驗條件下，而特別是在不同方向的刺激下，本身可能產生差異。但是，無疑的是，在各種動物的卵中，原生質在卵裂開始時已可能達到不同的分化程度。分化最早是旋裂、對稱卵裂，而特別是表裂的特點。一切種類的卵在卵裂開始以前都有了某種程度的分化和原生質各部分質的特殊性。（參看胚胎發育）

參 考 文 獻

伊萬諾夫(П. П. Иванков), 普通和比較胚胎學指南, 1945年列寧格勒。

原腸胚形成

原腸胚形成乃是多細胞動物體早期發育的一個過程，它導致具兩層體壁的胚胎的形成，而在大多數動物體，以後還導致具三層體壁的胚胎的形成。原腸形成時發生細胞材料的複雜的轉移，結果其一部分進入原先的單層的胚胎內，而鋪陳於其壁上，胚胎因此變為雙層的了。這樣說來，首先是分離出兩種原始的胚葉——外胚葉和內胚葉，然後分出第三種胚葉——中胚葉。

原腸胚形成有四種基本的方法：(1)內陷，即單層胚胎

體壁的一部逐漸朝內而形成內胚葉。(2)外包，即比較大而富含卵黃的細胞被比較小的細胞包圍住而形成內胚葉。(3)移入，即個別的細胞遷入胚胎內部而配置在表層的下方，移入可能是單極的（從一個地方遷入），也可能是多極的（從不同的地方遷入）。(4)層分，即平行於胚體表面的細胞（切線方向）分裂，單層的胚胎由此而轉變成雙層的胚胎。腔腸動物主要是以層分或移入方法實現原腸胚形成。在大多數動物，發生各方法——主要是內陷、外包以及移入——的組合。卵中含卵黃愈多，則外包的過程具有比較重大的意義。

在脊索動物和低等脊椎動物，原腸形成具有如下的共同特徵：在原腸胚形成過程中積極朝內褶入的材料，形成原腸的頂部，或內胚葉的背部，後來與其餘的部分脫離而形成中胚葉。比較不活潑的植物極的材料形成原腸的底部。這一部分的細胞在原腸頂部材料的下方逐漸生長，同時互相連接而閉合成固定的腸腔。因此，胚胎從兩層轉變而成三層的了（這種中胚葉的形成方法叫做腸體腔法）。棘皮動物的中胚葉也是以分離出一部摺入材料的方法發生的。在高等脊椎動物（爬行動物、鳥類和哺乳動物），內胚葉形成較早而不包括未來中胚葉的材料。中胚葉是從外胚葉（在原腔

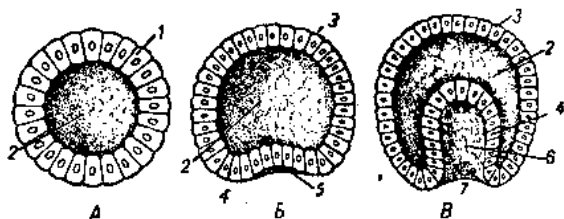


圖1. 內陷(模式圖): A. 囊胚階段; B. 中間階段; B. 原腸胚階段; 1. 胚壁; 2. 囊胚腔; 3. 外胚葉; 4. 內胚葉; 5. 內陷的開始; 6. 原腸腔; 7. 胚孔。

的部位) 分出來的並安置於外胚葉和內胚葉之間。在原口動物(蠕蟲、軟體動物、節足動物), 中胚葉是依靠幾個單獨的細胞, 即端細胞的繁殖而形成的(所謂端細胞形成中胚葉的方式); 端細胞的衍生細胞配置於內胚葉與外胚葉之間。原腸胚形成的方法, 特別是中胚葉形成的方法極多變化, 而通常也是很複雜的。關於什麼樣的方法應當看作是原始的方法的問題, 乃是長久爭辯的論題。

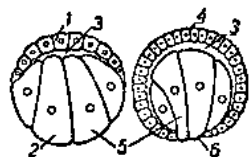


圖 2. 外包(模式圖): 1. 小分裂球; 2. 大分裂球;
3. 囊胚腔; 4. 外胚葉; 5. 內胚葉; 6. 胚孔。

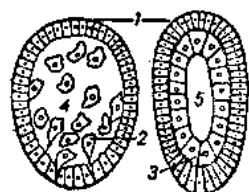


圖 3. 移入和層分(模式圖): 1. 外胚葉; 2. 內胚葉細胞;
3. 內胚葉; 4. 囊胚腔; 5. 原腸腔。

胚 葉

胚葉(或胚層)乃是多細胞動物和人的胚胎在原腸胚形成過程中形成的身體的分層。大多數動物有機體具有三種胚葉:**外胚葉**、**內胚葉**和**中胚葉**;海綿動物和腔腸動物則是例外, 它們只形成兩種胚葉。在胚胎發育的過程中從外胚

葉發生：神經系統，皮膚及其衍生物（皮膚腺、毛髮、羽、爪等），消化系統的前、後部的上皮，皮膚的結締組織基礎，色素細胞和咽骨。從內胚葉形成消化系統的黏膜，消化腺，呼吸器官。從中胚葉形成排泄器官，生殖器官，血管系統，鋪覆次級體腔的繃膜，肌肉；在脊椎動物，此外，從中胚層還形成骨骼和腸系膜。胚體的外胚葉同周圍環境交界，因而具有遮覆邊界的機能、感覺的和移動的機能；內胚葉鋪覆腸的內腔因而保證胚體的營養；中胚葉實現胚體各部分的聯系，因而具有支持和營養的機能。各種動物有機體的同種胚葉，除了具有許多相似的特徵外，同時由於胚胎對於不同發育條件的適應，在它們形成的方法上，在構造上有着重大的差異（參看胚胎發育）。

關於胚葉的學說乃是胚胎形成最重要的理論概括之一。這個學說具有很遠的歷史而在其各階段上都曾是和生物學中基本學說（例如漸成說、細胞學說、達爾文關於有機界發展的學說）有着聯系的。在不同時期內，觀點不同的研究者都對胚胎形成的階段發生過興趣。胚葉概念的具體內容、胚葉的名稱以及關於它們的數目的觀念都有過變遷。因此，在胚葉學說這一命題下所包括的原理是極具多樣性的。關於胚葉的學說主要是祖國的胚胎科學，為俄羅斯學者 К. Ф. 沃耳夫、X. И. 龐吉耳、К. М. 貝爾、А. О. 柯瓦列夫斯基和 И. И. 梅契尼科夫所創立和擬定的。

胎 膜

胎膜（胚膜）是動物和人的胚胎周圍的膜。胎膜保護胚胎避免外界環境的有害影響，同時是有機體與外界環境聯