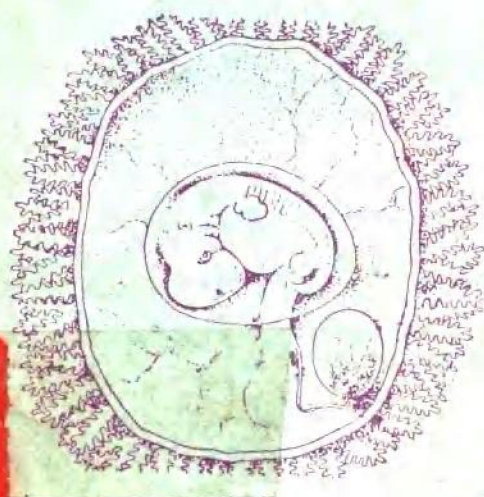


动物的生长与发育

[英] D.R. 纽思 著



科学出版社

59.112
501

55108

动物的生长与发育

[英] D. R. 纽思 著

王云方 龚学雷 译

郎 所 校



科 学 出 版 社

1 9 8 3

13713

内 容 简 介

本书是英国《生物学研究丛书》之一 (no.24), 专题讲述动物(包括人) 胚胎发育与生长的基础知识。全书分发育概况、细胞世系、细胞的相互作用、生长及其控制、胚胎化学、哺乳动物与人类等等八个方面, 并涉及研究方法。可供高等院校生物系作教学参考, 对生物学及医学工作者也有一定参考价值。

David R. Newth
ANIMAL GROWTH AND
DEVELOPMENT
Edward Arnold, 1970

动物的生长与发育

[英] D. R. 纽思 著

王云方 龚学南 译

郎 所 校

责任编辑 朱博平

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院开封印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1983年3月第一版 开本: 787×1092 1/32

1983年3月第一次印刷 印张: 2 5/8

印数: 0001—6,000 字数: 48,000

统一书号: 13031·2190

本社书号: 2996·13—10

定价: 0.45元

总 序

在编写单一教科书时，由于缺乏足够的最新材料，以致不再可能包括整个生物学领域。为此，生物研究所主持编辑了这套小丛书，以便教师和学生能够学习本学科有关重要进展。本丛书受到的热情欢迎，表明了这套书在生物学课题的很多论点上是具有权威性的。

本丛书的特点是注意了研究方法，并精选了书目，以便读者深入探讨和尽可能为实际工作提出建议。

本研究所主管教育负责人欢迎读者的批评意见。

生物研究所 伦敦

前 言

现在的一个成熟多细胞有机体具有双重的历史，它既是进化过程的产物，又是个体发育的产物。其形态、结构、化学组成、机能和行为在进化和发育过程上都有所反映。尽管我们在生物通过自然选择而逐步进化这方面已有了比较完善的总体理论，可是在关于由卵子或种子、芽体或胚芽发育成具有繁殖能力的成体方面我们所遇到的问题，现在还刚刚接近原则性的解决。二千多年来，这些问题一直为人们所关注。限于篇幅，本书只能对这些问题中的一部分进行介绍。由于有近百年来生物学研究的成果所提供的依据，因而我们有可能对这些问题进行比较清楚的阐述。可以预料，到本世纪末，我们现在所面临的问题大多数都将得到答案，同时，分子遗传学、发育生物学、细胞生物学的发展也将会解决此后出现的一系列问题。

如果设想本书所写的内容中没有不正确或片面或易使人误解的地方，那是不现实的。即使对于最精练的部分也请稍持怀疑态度来阅读。对于过分自信写下的笼统的断言更请特别不要轻信。你如果怀疑有错，就应该乐于验证，即便只是查阅有关文献也好。欢迎来信对我进行批评或提出质询。

D.R. 纽思 格拉斯哥

目 录

1	引言	(1)
1.1	动物发育的原因	(1)
1.2	有性生殖的代价	(2)
1.3	发育的程序	(2)
1.4	发育生物学	(3)
1.5	发育史概述	(8)
2	细胞的世系问题	(17)
2.1	研究方法	(17)
2.2	天然自我标记——原生殖细胞	(23)
2.3	变通的胚胎组织——神经脊	(25)
3	细胞核与细胞质	(29)
3.1	精子的非染色体作用	(30)
3.2	卵的细胞质	(31)
3.3	细胞核的移植	(35)
4	细胞之间的相互作用问题	(40)
4.1	调节与决定	(40)
4.2	胚胎的诱导	(43)
4.3	内分泌控制分化	(46)
5	生长与生长的控制	(50)
5.1	大小与生长	(50)
5.2	对生长的控制	(53)
5.3	细胞数量的变化	(54)
6	胚胎化学	(58)
6.1	胚胎的新陈代谢活动	(58)

6.2	化学差异的由来	(59)
6.3	发育分子生物学	(61)
7	胚后期的发育过程	(63)
7.1	组织的修复和更新	(63)
7.2	再生	(65)
8	哺乳动物与人类	(69)
8.1	应用发育生物学	(69)
8.2	哺乳动物发育的特点	(70)
8.3	卵的移植、孪生子和嵌合体	(72)
8.4	胎儿是享有排斥豁免权的同种移植物	(74)
8.5	哺乳动物胚胎的试管培养	(76)

1 引言

1.1 动物发育的原因

现代的生物都有一定的生命期限，所有个体最后总将归于死亡。确实，不同种类的动物有不同的死亡率，并且所有动物在不同年龄阶段的死亡率也各有差别。以我们人类本身为例，出生后一个月比出生后十个月更易死亡。但是，死亡率并非一直趋于下降，人类到了生命后期，处于种种不利条件并且逐渐衰老起来，死亡率便又逐渐上升。退一步说，即使死亡的危险会随着年岁的增长而不断减小，但死亡的威胁始终是存在的，正象《玛土撒拉* 时代》一书中所说的古人那样，人们最后还会因“偶然”的原因而死亡。因此，可以认为，只有那些祖先已成功地解决了生殖问题的动物才能与人类一起生存下来。

从理论上讲，生殖本身可以说是现存的亲代以自身为样板复制后代，但又不给予后代形体的过程。然而，实际上，我们将讨论的多细胞生物是给后代形体的。如果是无性生殖，复制形式乃是由母体一方提供一个或几个细胞；若是有性生殖，复制形式则是由父母双方各提供一个细胞。但是无论哪种情况，每个新个体开始时必定在许多方面与母体或父体不相同。如果生殖的目的即是其英语词面上所含的意义——“复制”，那末新个体在某些方面变得近似于亲代形体

* 玛土撒拉 (Methuselah) 是《圣经》中提到的年纪最大的人，他死时是969岁。见《创世纪》第五章第二十七节。——译者注

之前必须经历种种变化，其中尤以有性生殖产生的受精卵上发生的一系列变化更为引人注目。这些变化虽然不是发育生物学的唯一研究课题，但却是该学科的主要研究对象。

1.2 有性生殖的代价

几乎所有高等动物都显示性别征状，尽管其中有许多种类需要经常或偶然地借助于无性生殖作为辅助的生殖手段。一般认为有性生殖已极好地解决了下列问题：在远系繁殖种群中保持遗传变异性；使通过自然选择而确立的遗传基因组合得以迅速繁衍，并从而使群体对自然选择的压力具有敏锐的反应。

动物为了维持上述这些有性生殖的优点，需要付出双重的代价。首先，动物必须产生配子，并确保精子能使卵子成功地受精。为了得到这样的结果，动物在组织、生理和行为方面都会不同程度地消耗掉相当的能量。另外，多细胞生物有性生殖的一个基本特点是新生个体以单细胞形式开始其生命；从一个细胞发育到成体通常是一个艰巨而漫长的过程，而且往往还存在着风险。

1.3 发育的程序

将卵子与成体加以比较后可以列出由前者到后者的必然的变化过程。从中我们可以看到以下几点：首先，卵子是单细胞，而后生动物的成体为多细胞，其细胞数少者为 10^3 个（如某些轮虫），多者达 10^{12} 个（如大型哺乳动物）。由此可以推断，通过变化后，最低限度的细胞群数目少者为 10 （ $10^3 \div 2^{10}$ ）个，多者为 38 （ $10^{12} \div 2^{38}$ ）个。其次，卵一

定比生它的母体小，例如新西兰几维鸟（无翼鸟）的卵比母体小1个数量级，而人卵则比成人小10个数量级。如果发育指的是在量和质上进行亲体的复制，那末也必定包括后代个体成长的过程。第三，卵的几何图形通常很简单，实际上它们的形状常接近球体，而成熟个体则很少如此。因此，发育过程中必然有形态上的变化，即卵子的成分在空间位置上的再分配。最后一点，虽然卵子也由不同成分组成，但成熟个体所含各种成分间的差别要比卵的大，至少就我们能达到的观察水平来说是这样。以后我们将会看到通过实验而获得的证据，并将进一步证实这样的想法：发育过程也包括机体各部分之间的复杂差异的产生；我们把这称之为分化。

以上仅仅是发育过程中最基本的程序。实际上受精卵的细胞分裂、成长、形态发生，以及异化过程比我们最初所知的更为广泛和复杂。以上程序是我们将要讨论的重要内容。对任何生物个体来说，这些程序在整个发育史中的重要性因阶段不同而有所区别。

1.4 发育生物学

卵子和胚胎的发育程序很复杂，它们和别的细胞一样，有基本的代谢需要，如必须摄食、呼吸和排泄。不过，在结构和生理上它们不象成体那样有执行这些功能的器官。在为适应需要而形成的临时性结构中，用于吸取营养的部分对卵子本身的外形影响最大。

实际上，目前所知的只有很少几种动物（如某些海绵）的卵细胞或早期胚胎是用主动摄取方式来吞食微粒食物的。在通常情况下，卵外包着膜和壳。膜和壳虽然可以让水和溶于水中的物质通过，但对于吸取营养的常规方式来说却是个

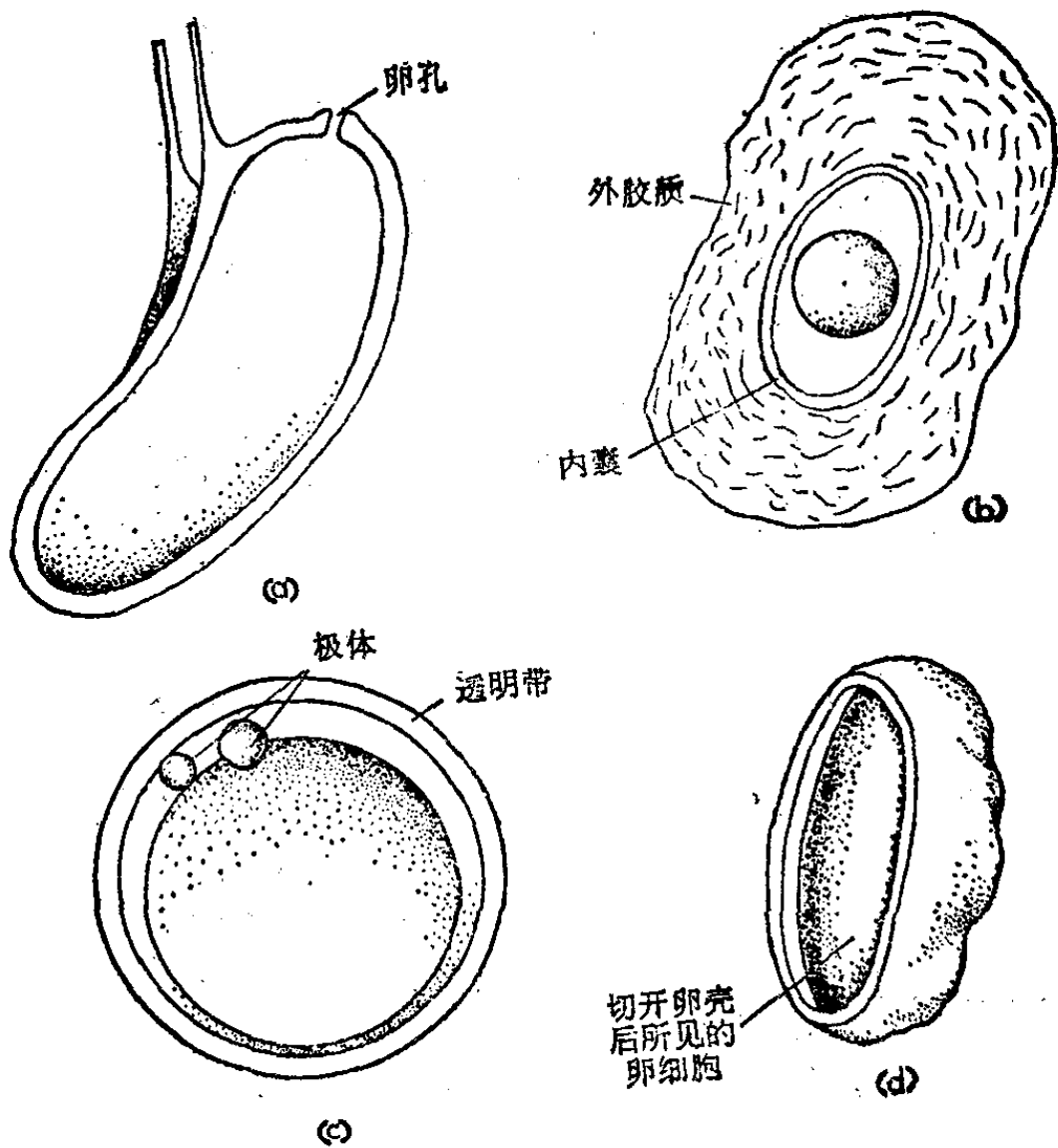


图1-1 几种动物的卵细胞及其外被。(a)果蝇的卵。大多数昆虫生产带卵黄的卵。卵被卵巢中卵泡细胞分泌的卵壳所包围。卵壳上有几个大的和许多小的穿通的卵孔。精子通过较大的卵孔进入卵壳，卵与周围环境进行气体交换则通过较小的卵孔。(b)蝶螈的卵。有尾目动物的卵漂浮在坚韧的内胶质囊中，内胶质囊则包裹在柔软的外胶质囊中。(c)鼠的卵子。卵子从卵巢排出时包着一层透明的鞘膜，称为透明带。附着在透明带外面的是卵泡细胞，卵泡细胞不久即消失，透明带在雏胚到达子宫前也就消失。高等哺乳动物的卵没有或只有少量卵黄。(d)蛇的卵。卵很大，带有卵黄。卵外面包着蛋白，最外层是坚韧的卵壳。在孵化过程中，幼体能独立维持生命。

实际障碍。因此，卵壳内必须具有供应卵在孵化之前一段时间需要的营养贮备。这方面最常见的形式是卵细胞本身带有卵黄。对一个单细胞来说卵黄有时大得出奇（如头足纲动物 大多数节肢动物、鲨鱼、爬行动物和鸟类）；或是卵细胞周围有别的细胞，在卵细胞发育期间这些细胞释放出内涵物，供卵细胞消耗（如三肠目动物）。

在一些极端的例子中，卵子的个体很大，以致在一个产卵期内母体只产一枚或几枚卵。一个刚生下的几维鸟卵的重量大约为母体的三分之一，其中包括不属于卵细胞组成的蛋白和卵壳的重量。无怪人们发现动物产卵数往往与卵的大小成反比。陆生动物面临的一个特殊问题是必须防止卵内失水，因而卵的外面通常包着蛋白和卵壳。孵化中的卵必须能在大气中独立维持生命，这就要求卵壳具有一定的机械强度和刚性。这一点对于产在水中的卵来说则没有必要。由于上述原因，陆生动物倾向于产卵数量少而个体大。

正因为大型的卵带有卵黄贮备，所以它们成了食肉动物的理想食物。因此，产卵少而大的动物需要保护好自己的卵。保护方法之一是象许多爬行动物（如欧洲蝾螈）那样把卵保留在母体内直至幼体孵出（卵胎生）。用这种方法，发育中的胚胎实际上能从母体循环系统中吸取代谢物质（养料和氧气），并将包括二氧化碳在内的排泄物送回该系统。如果这种物质交换从胚胎发育的早期起就能有效地进行的话，那末动物就无须生产大型的卵子了。所以，现在的真兽亚纲动物——无疑是从大卵型爬行类进化而来——所产卵子的直径仅为100—150微米，且卵内很少或没有卵黄贮备。

营固着生活或移动缓慢的海洋动物（海绵、瓣鳃纲软体动物、藤壶、海胆）的成体通常生产大量很小的卵。由这些卵孵出的幼体是具有独立生命的微小机体，它们能随海洋中

的水流分散到远离出生处的许多地方。刚孵出的个体并不比卵大。由于它们可能被带到不完全适合于发育为成体所需要的生活环境中去，故而产生了幼体生命这一中间阶段。这些幼体的外表与其亲体迥然不同。在它们发育到可供鉴定的成体之前被视为是浮游生物，并以此命名。

幼体可能拥有并运用成体所没有的器官（如摄食和运动器官）；实际上由卵细胞所衍生的结构一般都只有部分保留在成体身上。幼体身上的许多生命物质在变态过程中会自行分解和脱落。鸟类和爬行类在孵出后会在身后留下业已变质的重要组织的残留物。这些重要组织却是它们在卵壳中生活时必不可少的。婴儿出生后接着离开母体的是胎盘。胎盘中有许多组织由卵衍生而来，只是这些组织的作用至婴儿出生时已经结束。

追溯动物的发育史，我们发现卵不是直接变为成体的。动物作为一个整体会对当时自己所处的环境表现出明显的适应性。在生活方式起变化时，它可能根据新的需要改变相关结构以求得暂时的适应，也可能完全屏弃那些原有组织。

我们还可发现，胚胎几乎总带有进化过程残留的痕迹。如在哺乳动物血管系统的发育中，我们既可看到为适应临时需要而产生的连接胎盘的良好血管联系，也可发现该血管系统演化的迹象，即由原先适合鱼类呼吸器官需要而后转变成所有脊椎动物解剖学上共同的基本结构。因而，人们常常发现，有血缘关系的动物，其胚胎比它们的成体相互之间更为近似。这种相似性不仅表现在解剖结构上，而且出现在发育过程中。解剖结构是发育过程中的可见结果。

从进化观点来讲，不同种的动物，血缘关系越近，用作比较的时间越早，其胚胎彼此就越相似。因此当难以确定不同物种或类群的动物是否具有同一祖源时，胚胎的相似性可

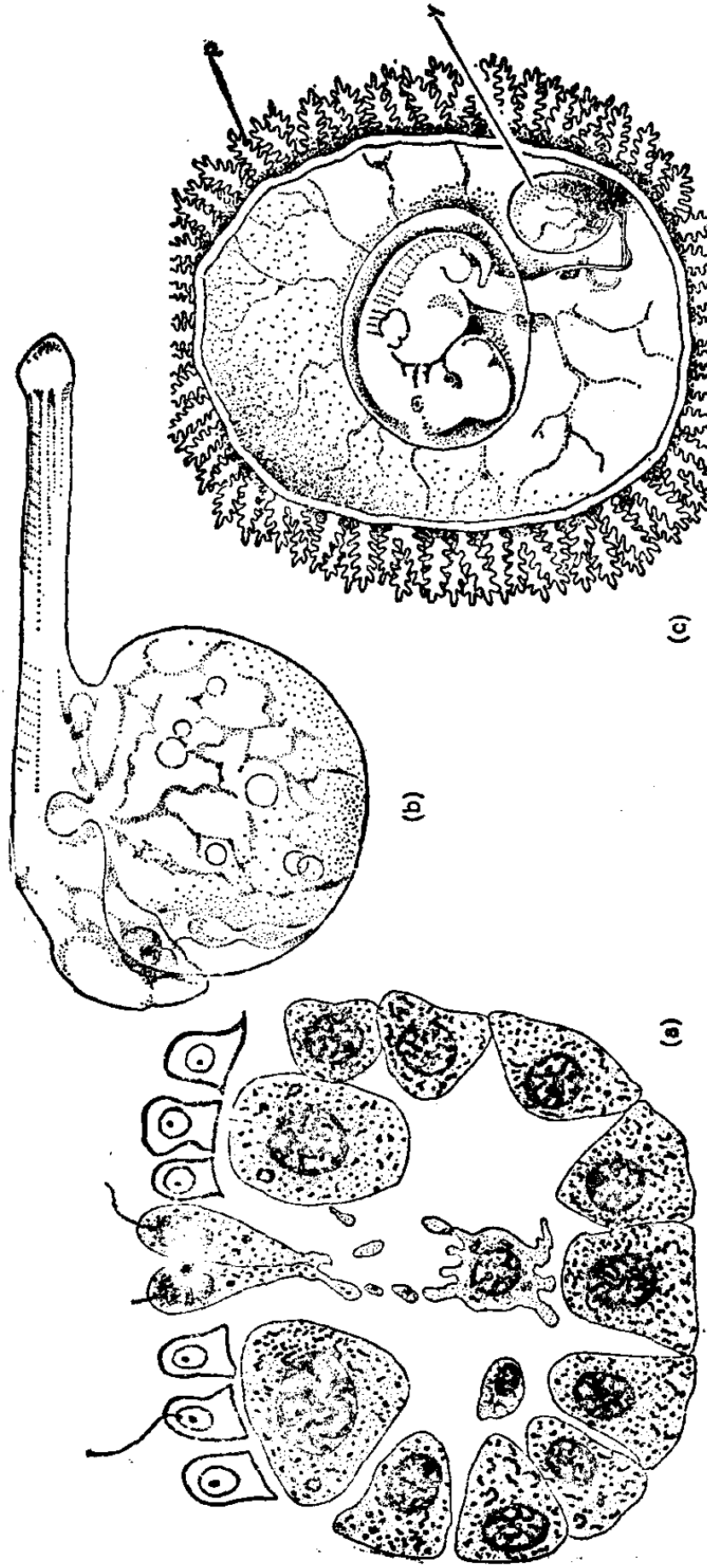


图1-2 胚胎的营养。(a) 钙质海绵(毛壶属*Graptia*)的胚胎从周围的母体组织摄取营养物质。(b) 硬骨鱼类的胚胎依靠卵黄生存; 卵黄包裹在布有血管的薄膜(卵黄囊)内。(c) 人类的胚胎通过胎盘“p”, 从母体循环中摄取营养。胚胎的卵黄囊“y”是一个痕迹器官。

以作为重要的判断根据。棘皮动物、柱头虫属动物和脊索动物之间的关系要比其中任何一个与软体动物和节肢动物的关系来得更近，对这一点现代动物学家很少持怀疑态度。上述各类动物的体腔在初期发育上的相似性是人们作出这种推断的最重要依据之一。不过提出这一类论据时必须谨慎。胚胎或幼体阶段的相似性可能是由于它们各自对同一环境作出同样的适应变化所致。曾流行过这样的观点，即认为所有处在发育过程中的动物重演了它们成年祖先的进化历程。这种观点如果成立，就可以用来解释胚胎阶段的相似性，然而业已证明，这个观点不合实情。我们人类最多只在胚胎阶段同自己祖先的胚胎相似。以大多数哺乳动物的胚胎为例，在胚咽上可以看到不穿通咽壁的“鳃”囊。显然，它们的胚胎与现代鱼的胚胎一样，必然已经历了一个鳃囊不穿通的阶段。

1.5 发育史概述

使用一些有关的学术用语较易于阐明动物发育过程中的一系列问题，而这些学术用语最好是通过对其一动物种类发育史的简单描述来加以介绍。人们已对有尾目两栖类动物（如各种蝶螈）作过大量研究，这类动物的情况可当作我们叙述的例证。大多数有尾两栖类在春天短暂的繁殖季节里回到淡水。在那里它们相互追逐，雄的在雌的近旁产下一包精子（精原细胞），后者把精子存在输卵管内，以便卵排出时达到受精。每个卵的外面都包有一层由卵分泌的卵黄膜，并处在一个胶质囊里。卵在胶质囊内经过几天或几个星期发育变成微小的幼体或所谓蝌蚪。幼体在水中经过几个星期或几个月的觅食和成长，又经历一次变态便发育成具有成体形态的能陆栖的稚体。几年后达到性成熟。

卵子产出时是近似球形的细胞。卵的直径为1毫米~10毫米，具体大小因种类不同而有差别。大多数有尾两栖类的卵子明显地分成两半，即动物性半球和植物性半球。前者表面染有色素，而后者表面不具色素。两半球表面的中心分别称为动物性极和植物性极。因此，卵体的形状呈辐射对称，即通过连接两极的中央轴，可以有无限个切面将球体分成相等的两部分。不过，我们不能因此而假定在这种呈现明显辐射对称的卵内不具有隐伏着限制性几何图形的结构。卵子本身比任何组织的细胞都大得多，主要是因为卵子的细胞质内包含着许多卵黄。聚集在植物性极附近的卵黄比聚集在动物性极附近的卵黄量多而密度高。表层细胞质围着整个卵子形成一层没有卵黄、厚数百 \AA ($\text{\AA} = 10^{-8}$ 厘米)的外膜。卵母细胞在卵巢中成长的时间很长，卵母细胞核形成一个具有两倍体（即含有两组染色体）的大球体，此即胚泡。在排卵时，胚泡经过第一次减数分裂后不久即进入第二次分裂。在后一个期间，胚泡保持抑制状态，直到受精为止。

受精时有许多精子进入卵内，其中有一个精子后来形成雄性原核，与对应的雌性原核结合。其他精子即行解体，它们的存在对胚体以后的发育是否有影响尚不清楚。受精是引起许多变化的信号，没有受精一般就不会发生这些变化。卵子因挤压排出液体而略微缩小，因此它与至此一直紧紧包住它的卵黄膜脱离开来。卵子在完成第二次减数分裂后留下单倍体雌性原核加入合子核。卵子的表层存在运动，结果在动物性半球和植物性半球分界的中纬区的一侧形成灰新月区。此后，卵子明显地呈现两侧对称，即只通过一个切面就能将它分成相等的两半。两个单倍体原核结合并开始有丝分裂，产生两个两倍体的子核。这样，受精卵进入了胚胎发育的第一个阶段，这个阶段称为卵裂。

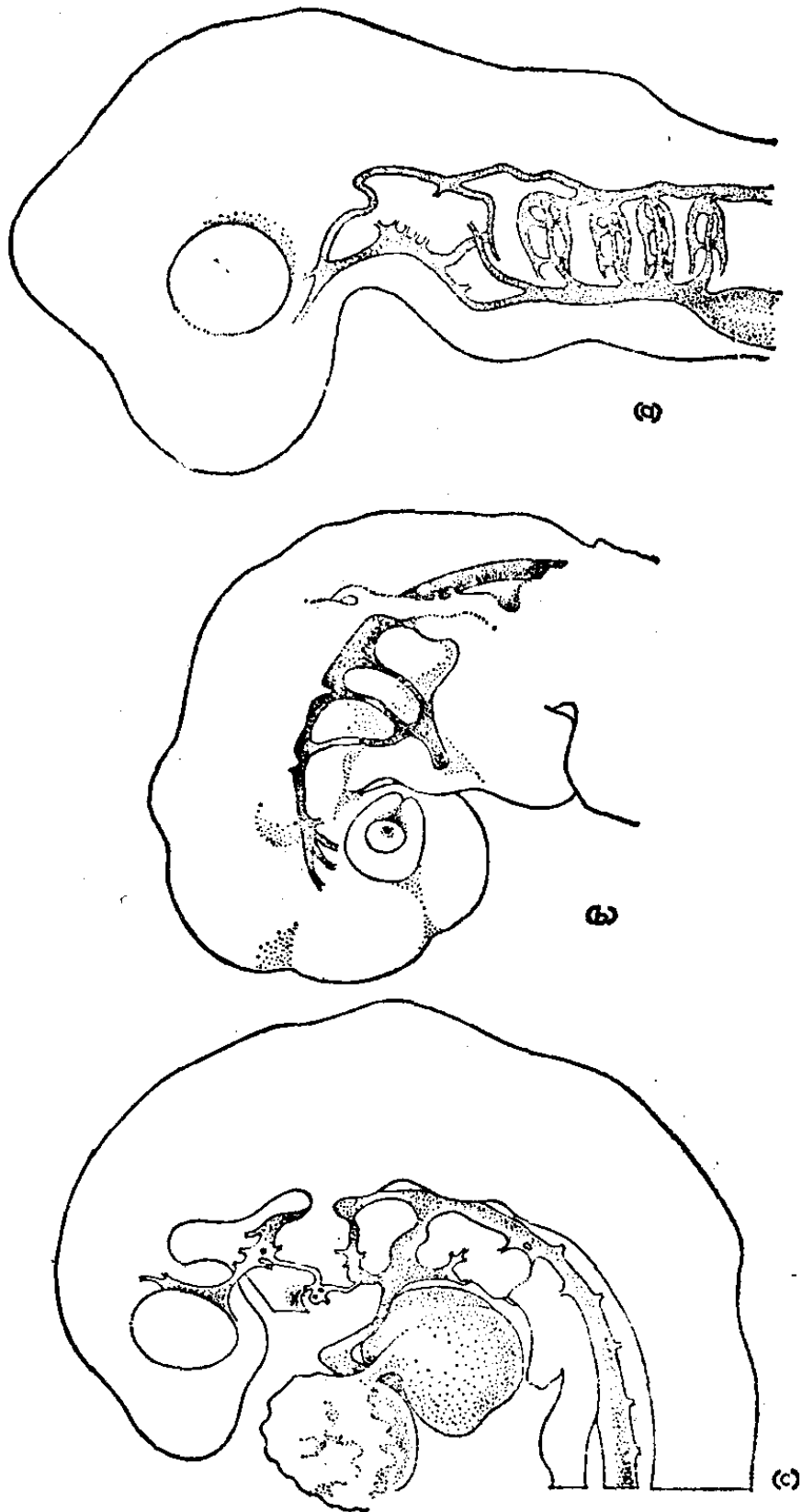


图 1-8 有关连动物的胚胎相似性。(a) 鲨鱼、(b) 鸟类和 (c) 人胚胎前部的切面图。图中用点画的是主要血管。在以后的发育过程中，鱼的胚胎结构基本不变——两边鳃通过腹主动脉从心脏得到血液，然后都通过背主动脉输出。鸟类和哺乳动物与胚胎对应的成体只保留向头部、肺部和身体供血的有关部分的血管。