

中国大百科全书条目选：胚胎学

胚胎学

研究动物个体发育过程中形态结构的变化，叙述怎样从一个受精卵发育成胚胎，从而了解各种动物发育的特点和规律的生物学分支学科。也可广义地理解为研究精子、卵子的发生、成熟和受精，以及受精卵怎样发育到成体的过程。

动物，尤其是高等动物(包括人类)是怎样产生的，自古以来就令人困惑不解。由于动物的卵子或早期胚胎都比较小，即使鸡的卵那样大，在其中发育的胚胎也相当微小，不是肉眼能够精确观察的。因此，古代关于胚胎发育的论述，或是仅凭肉眼观察或是掺杂着臆想，大多是相当粗糙或错误的。显微镜和显微制片术的发明、使用和改进，对于胚胎学的发展起了决定性的作用。在显微镜下不仅可以观察活的胚胎的演变，还可以研究经过固定剂固定后染过颜色的胚胎；既可以研究外形的变化，也可以通过切片研究其内部的结构，并把不同发育阶段的胚胎进行对比，从而了解发育过程的内部变化。还可利用连续切片和重组技术，将胚胎的某一部分或某一器官进行重组，更具体地了解其形态变化过程。

此外，思想方法的正确与否，对于胚胎学的发展也很重要。

对象和范围

胚胎学的范围广泛，内容丰富。这有两种含义：(1) 胚胎发育是一个连续的过程，必须研究不同时期的材料，才能对胚胎结构在发育中的变化有比较全面的了解。而且，胚胎是个整体，由各种组织和器官组成，它们的变化构成胚胎发育的总体演变。胚胎某一部分——某一器官或系统——的变化固然可以作为研究对象，但是既不能用部分代替整体，也不能忽略各个部分，必须对各部分的变化有确切的了解，

才能正确认识胚胎整体是怎样逐渐发育起来的。(2) 动物界种类繁多，各门动物的胚胎都是研究的对象。同一门中各纲的动物，发育的细节可能颇有差别，也都应分别研究。例如脊索动物的各纲——原索、圆口、鱼、两栖、爬虫、鸟、哺乳——早期的发育过程也有差别。因此除去细致地研究一些代表性动物的胚胎而外，对其它种类亦不能偏废，才能了解发育的一般规律。

主要分支学科和研究意义

胚胎学的起源 17世纪M·马尔皮基从没有孵育过的卵起始研究鸡胚的发育，观察了心脏和血管等器官的形成过程；格拉夫(R. de Graaf)和斯瓦默达姆(Jan. Swammerdam)详细地叙述了哺乳动物卵巢的滤泡——现在称为格拉夫氏泡(Graafian follicle)；18世纪C. F. 沃尔夫仔细研究了鸡胚的发育，正确地理解了肠管的形成。19世纪K. E. 冯·贝尔精密地观察了鱼、两栖、鸡、哺乳类的胚胎，并且做了正确的概括。他研究了各类动物的早期发育，证实了C. H. 潘德尔于1817年提出的胚层学说，并根据观察到的事实提出了贝尔法则：认为各种脊椎动物的早期胚胎都很相似，随着发育的进展才逐渐出现不同种类所独有的特征。例如脊椎动物共有的构造脊索和神经管在各类胚胎中均最先出现彼此相似。由于他的贡献，一般认为冯·贝尔是胚胎学的奠基人。

胚胎学在19世纪蓬勃发展的内因在于众多的门类动物，变化多端的胚胎发育历程吸引着人们去探索。外因是进化论问世后，促使人们从研究各类动物的胚胎发育中寻找进化学说的证据。到19世纪末，对所有常见类群的胚胎发育都作了详尽的叙述，还研究了一些稀少的、分类学上位置不太明确的动物——例如星虫(Sipunculoidea)、帚虫(Phoronida)、缓行类

(Tardigrada)等的胚胎发育。这些丰富的成果,使人们对整个动物界的胚胎发育有了比较全面的了解,对其它有关学科的发展产生了深刻的影响。

脊椎动物胚胎学 在原索动物中,发现海鞘胚胎期存在脊索,从而断定了它和文昌鱼的亲缘关系,确定了它们都是界于脊椎动物和无脊椎动物之间的原索动物。

在脊椎动物中,对于鱼类、两栖类、爬虫类、鸟类的早期发育过程,以及比较哺乳类晚期的胚胎,都进行了详尽的叙述。这个领域就是脊椎动物胚胎学。这些动物的成体形状各异,早期发育——例如卵子和卵裂等,分别属于不同类型,但是发育的历程却基本上相似。从内部器官的发育可推测出脊椎动物是怎样从低级向高级发展的。例如排泄器官肾脏:在鱼类和两栖类只在胚胎时期出现前肾(pronephros),成体是中肾(mesonephros);在鸟类和哺乳类,中肾又成了胚胎器官,在成体中行使功能的是后肾(metanephros)。从前肾到后肾构造逐渐复杂,而且还按顺序在个体发育中依次出现。这不仅反映了脊椎动物的系统发育,并且为比较解剖学提供了资料。

由于哺乳动物(包括人类)的发育在母体中进行,19世纪时又缺乏有关的学科知识(如内分泌和排卵的关系)以及某些必要的技术(如体外培养技术),所以无法研究早期胚胎。直到20世纪中期才开展了这方面的工作。哺乳类卵子很小,含卵黄较少,在早期卵裂以及着床过程中有特殊的附属构造等,使它的早期发育表面上和其它脊椎动物有所不同,但是胚胎本身的发育过程和后者却基本上一致。胚胎发育的知识,对于经济动物的品种改良、良种繁育都有重要意义。人类胚胎发育的研究对了解人类自己,了解畸胎的形成、药物及环境因素致畸的机理、人口控制,都是必不可少的。

无脊椎动物胚胎学 无脊椎动物种类繁多,其形态结构的差异远远超过脊椎动物。以无脊椎动物为研究对象的胚胎学分支学科称

为无脊椎动物胚胎学。不仅腔肠、环节、节肢、软体、棘皮等主要门类的代表性动物的胚胎发育得到研究,在同一门动物中,各个纲的代表,甚至各个目的代表,都曾研究的对象。当然有的细致深入,有的比较肤浅——尤其是那些种类比较稀少、材料难得的类群。无脊椎动物胚胎学研究的内容同样包括卵子的成熟、受精、卵裂、早期发育、幼虫类型以至某些种类的变态过程。20世纪以来,无脊椎动物胚胎发育的知识,在人类日常生活中逐渐占有重要位置。一些有经济价值的无脊椎动物,例如虾、蟹、竹蛭和牡蛎等的人工养殖需要了解其胚胎发育,甚至了解其幼虫期的饵料,才能顺利进行繁殖;对于一些有害的,例如船蛆或藤壶等附着生物,也需要了解其生活史,才能有效地防治。

比较胚胎学 在对各种动物胚胎发育积累了大量叙述性资料之后,再把不同类群的发育历程加以比较,这就是比较胚胎学。从比较的角度可以找出不同类群动物胚胎发育的相同或相似之处,从而判断成体形态各异的两个类群的亲缘关系。

比较可以是横向的,涉及较多类群和环节动物门中各种类都有担轮幼虫(Trochophora larva),虽然其形态不尽相同;而类似担轮幼虫的发育时期也可以在其它较大的类群例如软体动物的腹足纲中出现。因此,尽管这两门动物成体的体形毫无相似之处,仍可以判断其间存在着亲缘关系。再如,根据棘皮动物的早期幼虫与肠鳃类的柱头幼虫(Tornaria Larva)的相似性,棘皮动物又可与这些动物联系起来。此外,还曾根据幼虫的相似性推断分类位置难以确定的帚虫类和星虫类与环节动物有遥远的亲缘关系。

在同一类群之内,有些物种会因为生活方式的缘故——例如桡足类的锚头鱼蚤(Lernaea)由于寄生以及蔓足类(Cirripedia)的藤壶由于附着生活——体形改变得和相近的物种毫无共同之处,比较它们的发育过程,发现幼虫时期

与相近物种的完全相同，才断定了它们在分类上的隶属。

还可以纵向地比较不同类群的发育历程，这样可以理解类群的演变，为进化学说提供证据。例如高等甲壳类(虾、蟹等)的发育历程要比低等甲壳类(剑水蚤等)复杂得多，除包括后者经历的幼虫时期而外，还要经历一系列结构更复杂的幼虫阶段。由此可以判断甲壳类内部物种的进化关系。脊椎动物没有幼虫时期，但可以对器官发生进行比较。鱼类用鳃呼吸，胚胎和成体都具有鳃裂。陆生的高等脊椎动物(鸟、哺乳类等)用肺呼吸，但是在胚胎发育的一定时期仍出现鳃裂，这说明高等脊椎动物在系统发育中，曾经经历过用鳃呼吸的阶段。这是所有脊椎动物有共同起源的一个著名例证。

实验胚胎学 20世纪初期，胚胎学基本上已成为一个体系完备的、成熟的学科。但研究胚胎发育还要了解胚胎为什么是这样发育起来的。根据各自的遗传性，青蛙和鸡的受精卵怎样各自发育为青蛙的和鸡的胚胎？外界的或内在的因素在胚胎发育中起什么作用？这样一些问题在19世纪末就提出来了。为回答这样一些问题而采用实验的方法影响胚胎，从而观察其发育、进行分析，这样就发展起实验胚胎学。

先成论和渐成论的论争 与胚胎学的发展

在胚胎学的发展过程中先成论(Preformation)和渐成论(Epigensis)两种发育观交替统治着人们的思想，使这门学科经历了少见的曲折道路，这是因为，胚胎学史上对个体发育的研究是首先形成有关的概念，然后才发展出证实或否定那个概念的技术，而概念的形成又脱离不了时代的背景，总是受到当时比较流行的思潮的影响。因此，了解过去的历史对了解胚胎学是十分重要的。

根据记载，亚里士多德对于发育曾设想：

“整个动物是以尚不清楚的方式存在于精子之中，在精子中仅是可能性的，在成体中才变成现实性”，后人以为这意味着从比较简单的构造产生出复杂的构造，认为他是主张渐成论的。但亚里士多德又说过：“卵子也许被误认为是简单的；一切在成体动物能够辨别的部分，在卵子这个最小的空间里已经相当紧密地折叠起来，是可以想象的。新个体的形成丝毫不意味着新结构的产生，而仅是由于已经存在的部分的展现。”这个设想又被后人称为先成论。由于亚里士多德自己放弃了后一设想，所以先成论在古代并没有得到支持。

早期的先成论 亚里士多德之后的一千多年间，对胚胎发育的认识没有什么进步。至17世纪，英国人W·哈维用简陋的工具辛勤地观察了鸡蛋，认为在鸡的发育中首先形成的是血斑(血岛)，一切其它构造以此为出发点。他接受了亚里士多德关于高等动物和低等动物的对立性[前者是由亲体产生的，后者是自然发生(Spontaneous generation)的]。认为对立性也表现为两种不同类型的发育：高等动物是渐成式发生的，其余的都是从有形的团块经过变态发生的。由于低等动物是自然发生的，因而必须在最早的胚中安排下一种结构，只要通过变态就能由这些结构形成完整的动物。虽然W·哈维的见解中有渐成论成份，但他的变态学说是相当接近先成论的。

在17、18世纪，尽管有许多事实支持渐成论，但是这个学说几乎被遗忘了，先成论的影响越来越大，几乎占据了所有著名人物的头脑。这也许有W·哈维变态学说的影响，但也有人认为原因是渐成论逐渐形成新结构的见解和宗教的创世史不相容。还有人认为原因是17世纪的机械论哲学是反对渐成论的，因为渐成论具有清楚的生机论色彩。但哲学家对渐成论评价并不一致。如机械论的创始人笛卡儿完全同意有机体是通过渐成的方式产生的，而18世纪的哲学家又认为渐成论太机械而抛弃了它。

第一个坚决支持先成论的是动、植物解剖

学家 M·马尔皮基。他在植物种子中找到了可以与成体植物等同起来的结构,就相信动物卵子中大概也可以这样假定。

Jan·斯瓦默达姆因为看到快要化蛹的毛虫中含有触角、翅膀、腿等,就认为毛虫转变为蝴蝶没有新结构的形成,而只是已经存在的结构的发展,并且把这一发现转用到一般的发育。他相信,在自然界中没有自然发生,生物体的产生只是已经存在的胚芽的发展。

先成论思想在18世纪发展到了极端,如 Ch·博内设想的套装理论,认为生物体中缺乏形成任何新构造的能力,所以第一个被创造出来的个体中必须含有以后一切世代的胚芽并推算夏娃——第一个被创出来的妇女——应当含有20亿胚芽。这样的推论在当时却被看成人类思维造詣的顶峰。

渐成论的兴起 在这样的背景下 C·F·沃尔夫的《发生论》(Theoria generationis)没有受到重视。他在书中叙述了一系列精确、重要的观察,例如鸡胚的肠管是通过折拢的过程形成的。他勇敢的摒弃了先成论,用渐成论来代替它。但是他对发育本身的理解,是生机主义的,因为他把“要素力”(vis essentialis)看做是发育的原因。

C·F·沃尔夫通过他的研究指出胚胎发育这个领域还有很多要观察、要发现的。这对后人有很大启发。因为先成论认为一切都已存在,就没有值得进一步研究和发现的了。尽管 C·F·沃尔夫轻视显微镜,但在他倡导的渐成论影响之下,不久就开始了—一个在显微镜下辛勤观察的时代。打开研究局面的是 K·E·von 贝尔。贝尔的贡献首先在于他的无成见而又清楚地观察影响了后人,他扭转了重视臆想、甚至把各式各样的臆想强加到所研究的对象的局面。他曾致力于不同动物胚胎的研究,从自己以及 C·F·沃尔夫和 C·H·潘德尔的观察出发,写了“关于动物的发育——观察与反思”(Über die Entwicklungsgeschichte der Tiere——Beobachtung und Reflexion)这部不朽的

著作,书中精确地叙述了鸡的胚胎发育,总结了胚胎学的知识。他认为:发育本质上在于原先连在一起的许多部分在后来不断分开。他说:“由于三重分化形成身体的不均—性,每一个器官或每一较大的器官总体,都显示越来越多的独立性……我们越是往前追溯,越可看到,不仅单个器官,就是组织学成分也是相互连在一起的。一切个别的东西以前都是包含在一个共同的东西之内”。当时先成论的影响还未消除,从贝尔的言论可以看出对于发育的实质还在论战。其次 K·E·von 贝尔第一个正确地描述了蛙卵的卵裂过程。以前虽然有人看到分裂沟,但是叙述不够正确,贝尔指出这过程是真的把“卵黄”切开,他甚至已经看到这一现象的规律性。在他的工作之后,开展了大量的、涉及各种动物的卵裂过程的研究,直到1833年 T·比朔夫发现了哺乳类卵子的卵裂,这方面的研究才告一段落。

继贝尔的开创性工作之后,叙述胚胎学领域中各纲动物的专著相继出现。有人说,贝尔的后继者就象进入了未开发的原野,可以毫无拘束地发挥他们的才能:(1)从先成论中解放出来,思想十分活跃;(2)由于动物胚胎的多样性,研究材料俯拾皆是,所以景况十分兴旺。如果沿贝尔开辟的途径走下去,胚胎学的发展历程可能完全不同。

进化论和种质学说的影响 进化论的问世,使人们意识到胚胎学对于认识动物类群间的亲属关系具有巨大的价值,从而对动物胚胎开展了广泛的研究,收集了许多精确的观察资料。

黑克尔对进化学说的普及立下了不可磨灭的功勋,但他在 F·缪勒的著作(1864)的启发下,提出的生物发生律和贝尔的正确见解是有区别的。贝尔认为:“一个较大动物类群的共同特点在胚胎发育中的出现,早于其各个类群的特有特点”。也就是由最一般性的特点产生出较少一般性的;如此继续下去,直到出现最特殊的。他说:“根本上没有一种高等动物的胚

胎和其它动物的成体相象，而只是和后者“的胚胎相象”。这些话现在看来也无懈可击。黑克尔却漠视了贝尔的见解，把发育和进化的关系用简单化的生物发生律：“个体发育是系统发育的缩影和不完全的重演”来概括，显然是绝对化了。但当时这种口号式的概括，却具有动人的力量。黑克尔还错误地用自然哲学代替胚胎学，臆造出一个原肠祖(Gastraea)，声称这是动物的共同祖先。由于他在宣传进化论中所得到的声誉，有些胚胎学家就生吞活咽了黑克尔学说，致力于从生物发生律研究胚胎发育。有的人甚至到处寻找原肠祖——例如在昆虫卵中寻找根本不存在的原肠口，枉费了精力。进化学说曾促进了胚胎学的发展，但黑克尔“生物发生律”的教条，却干扰了胚胎学向新的方向发展。

19世纪后半叶，达尔文的进化学说把研究遗传的兴趣推向高峰。许多学者设想出各种详尽的理论来解释遗传。这些理论大多是或多或少地——以新的姿态出现的先成论：设想卵里含有所有一切原基。这些原基代表着可以在成体动物上观察到的性状。这就是说卵子具有镶嵌式的结构，其复杂性并不低于成体。成体有多少特点，卵子就具备多少原基。由此设想了各种发育的假说，达尔文的泛生论(pangenesis)就是其中之一。

A·魏斯曼对遗传的见解比达尔文进了一步，他的假设立足于当时的一些重大的细胞学发现：受精是雌雄两细胞核的融合；受精之前雌雄性细胞核各自含有正常染色体数目的一半；通过受精，子代从父母双方得到数量上相同的染色体等。据此他坚决相信，染色体是遗传的载体。他把生殖细胞中的染色体的总和称为种质(Keimplasma)。他设想种质由许多决定子(Determinant)组成，每个决定子决定一个性状，可以单独地遗传下去，也可以单独地发生变异(见种质学说)。他认为，众多的决定子是核物质的成分，身体的某一部分的出现和进一

步发育，都决定于相应决定子在核中的存在。如果能够从种质中去掉肢体的决定子，就形成不了肢体。在成体中——包括所有的发育阶段——有多少独立的、在遗传上能够变异的区域，在种质中就必定含有多少决定子。

为了解释怎样由卵产生出成体，A·魏斯曼又假定种质不是由决定子任意堆集起来的，决定子彼此之间有一定的位置关系，是有构型的。其次假定个体发育中的细胞分裂，就种质的分配而言是不均等的，把某些决定子分配到某些细胞，把另外的分配到另一些细胞。这样就可使某一决定子最终进入到去起作用的细胞。例如肌肉细胞最终只含肌肉的决定子。这样，各种分化细胞中所含的核物质势必越来越少。A·魏斯曼便又假定，随着种类的减少，决定子的数量增多，最终每个细胞中含有一堆同样的决定子。

魏斯曼的理论既涉及到遗传又涉及到发育。作为遗传学理论，它和泛生论有完全不同的意义；但是关于胚胎发育方面和后者又十分近似，因为同样是先成论的。魏斯曼自己说过：“我终于达到一种见解，就是根本不可能有渐成式的发育”。魏斯曼关于发育的理论是和当时的思潮背道而驰的。在进化学说的影响之下，人们已经在日常思维中吸收了进化学说，进化的过程就包含着渐成论，因其本质是变化、是一步一步地渐进的过程。

由于A·魏斯曼的假说设想十分周密，在当时仍然产生了巨大的影响。但也有人认为他提出的种质本身就建立在一层又一层的假说的基础上，就象一个倒置的金字塔。魏斯曼的贡献在于提出了一个轮廓分明而又周密的工作假说，正是企图验证这个假说的实验——不论是支持的，如鲁(Ruox)；或反对的，如杜里舒(Driesch)——开始了在新的水平上研究胚胎，开创了实验胚胎学。

庄孝德 黄浙