

中国大百科全书·生物学

# 发育生物学

中国大百科全书出版社

北京·上海

1988·12

中国大百科全书·生物学

**发育生物学**

中国大百科全书总编辑委员会《生物学》编辑委员会发育生物学编写组

中国大百科全书出版社编辑部编

中国大百科全书出版社出版

(总社:北京阜成门北大街 17 号 分社:上海古北路 650 号)

新华书店上海发行所发行 常熟周行联营印刷厂印刷

开本 850×1156 毫米 1/32 印张 13.25 插页 5 字数 496,000

1989 年 3 月第 1 版 1989 年 3 月第 1 次印刷

印数: 1-6,000

ISBN7-5000-0077-4/Q·3 定价: 4.25 元

中国大百科全书·生物学

发育生物学编写组

主 编 庄孝德

副 主 编 曲漱蕙 王伏雄 王亚辉

编写组组员 李嘉泳 黄 浙 曾弥白

周 郑 陈祖铿 胡适宜

# 发育生物学

庄 孝 德

用分子生物学、细胞生物学的方法研究个体发育机制的学科,是实验胚胎学发展的新阶段。如果说,实验胚胎学是研究发育中的胚胎各部分间的相互关系及其性质,如何相互影响,那么发育生物学则是追究这种相互关系的实质是什么,是什么物质(或哪些物质)在起作用,起作用的物质怎样使胚胎细胞向一定方向分化,分化中的细胞如何构成组织或器官,以保证组织和器官的发育,正常发育的胚胎怎样生长、成熟、成为成长的个体,后者在发育到一定阶段后为什么逐步走向衰老,如何在规定的的时间和空间的顺序下完成个体的全部发育。

从学科范围讲,发育生物学比实验胚胎学大,后者基本上研究卵子的受精和受精后的发育,虽然也包括再生及变态等问题,但主要是胚胎期的发育。发育生物学研究的则是有机体的全部生命过程。从雌雄性生殖细胞的发生、形成、直到个体的衰老。

从研究对象看,实验胚胎学一般专指动物实验胚胎学。由于历史的原因,尤其是材料的不同,象动物实验胚胎学那样的植物实验胚胎学未曾发展起来。但动植物的发育原理,尤其是从分子生物学的角度考虑,有许多共同之处,所以发育生物学既研究动物的也研究植物的个体发育。

## 沿 革

发育生物学从学术思想上可追溯到19世纪末期。W.鲁创立的所谓发育机制学的学科,就提出要研究有机体建成的原因和因子以及

这些因子的作用方式。而且这学科是要追究形态建成功能的产生、维持和衰退的原因。可见他已经注意到个体发育中相互关系的实质,而且他所理解的个体发育也不限于胚胎时期。

由于当时的科学水平, W.鲁所赋予这个学科的使命是无法实现的。W.鲁之后的实验胚胎学在条件许可之下, 主要致力于胚胎各部分的发育潜能、器官原基的决定, 在决定过程中邻近组织的影响, 或者说主要集中在胚胎的组织与细胞之间的相互影响和它们如何组排, 从这方面分析和了解胚胎发育, 但却忽略了对发育机理的追索。

直到 40 年代, 由于组织化学、生物化学的渗透, 发展起化学胚胎学, 希望由发育中的化学变化了解发育。这在实质上是从另一个侧面叙述胚胎发育。这一个发展阶段为以后的发育生物学创造了条件, 使得胚胎学家较容易地接受来自分子生物学和分子遗传学的影响。

尽管在实验胚胎学的早期着重探讨了细胞核在发育中的作用, 如 T.H.博韦里曾经指出染色体在发育中的重要作用, 并且不断有涉及遗传与发育的工作, 但是由于证实了核的全能性以及关于镶嵌型卵子的研究, 细胞质在发育中的重要性更受到重视。占相当比重的关于器官发育的研究, 始终未考虑细胞核的作用。直到分子遗传学和分子生物学确定了遗传物质的性质和构造, 发现了遗传密码, 揭露出蛋白质合成的机制, 才使人们认真考虑基因在发育中的作用, 以及细胞分化的机制——在产生出构成有机体的各种细胞类型的过程中, 基因是怎样地被控制的。在这基础上逐渐形成了发育生物学。

由于认识到, 外表相去甚远的植物和动物在发育上有很多共同点, 有些简单的有机体(如藻类和粘菌)是研究细胞分化的非常有利的模式系统, 发育的过程不仅仅出现在一个有机体的胚胎发生期间, 而且出现在整个生命期间的各个阶段, 这就使发育生物学的研究对象和范围远比实验胚胎学扩大了。

## 主要研究方法及常用实验材料

发育生物学是一个多学科的研究领域, 它利用一切有关学科的技术

术方法,也利用它们的研究成果,来研究和解释发育中的问题。例如要了解早期发育时的基因活动,就需要用分子生物学的技术研究受精之前和受精之后以至卵裂时期的RNA,以判断哪些是受精前已有的,哪些是受精后转录的,它们是哪些类型,何时开始、在哪些细胞中转录的;要研究某一结构基因的调节控制,分子遗传学关于原核基因的研究就是不可缺少的基础。

但是关于发育机制的探索,不能仅限于某一水平,既可以是分子水平的研究,也可以是亚显微或细胞水平的,如果涉及某些细胞器在细胞分化中的变化和作用;或者如果涉及到不同胚层的细胞在形成某一特定结构中的相互作用,就是更高水平的事。或者如果涉及个体的极性或对称等的形成,那就是个体水平的了。不论哪个水平的发育,追究到底都可以从有关基因的调节、激活去探索。有关基因在何时被激活,它的产物在何时、如何在不同的水平上起作用,导致出现各个水平的形态发生过程,则是发育生物学的重点所在。

研究基因的结构,转录的时刻,转译产物的性质等自然要用分子生物学的方法;研究某种超微结构在发育中的变化,就要应用电子显微镜技术;研究某种蛋白的出现,细胞膜受体等可能需要免疫学技术,如果要离体地研究某种细胞的终末分化,或者不同组织在形成某种构造中的相互作用,就离不开细胞培养或组织培养的技术,显然,在哪个水平上工作,或者研究什么问题,决定了采用什么技术。

一些过去在实验胚胎学中较少使用的,但是对研究某些发育生物学问题有利的材料已受到重视。如果蝇,经过遗传学家几十年的努力,对它的性状遗传已经充分了解,而且培育出大量的突变型。果蝇的有些突变型正是了解某一基因在何时起影响,起什么样的影响理想材料,这是用野生型做材料无法做到的。虽然果蝇体积较小,难以得到足够的量供生化分析,但有可能通过大量培养和发展微量检测方法来克服这一困难。

小鼠是另一种常用的材料。因为已经培养出一些突变型,而且它的胚胎在体内发育与人类比较接近。另一种使用范围有扩大趋势的材料是一种自由生活的线虫 (*Caenorabditis elegans*)。已经用实验

方法得到许多突变型。它们繁殖迅速,可以在短期内培养出大量材料供生化分析和提取之用。

实验胚胎学的传统材料——棘皮动物、两栖类、鸟类等,仍然是重要的,只是用来研究的问题不同。例如关于早期发育中基因的活动,用海胆作材料的研究曾经提供大量资料。关于器官发生的分析,细胞分化的分子基础,两栖类和鸟类仍然是重要的材料。

## 主要研究内容

从胚胎学的角度,个体发育从受精开始,因为卵子受精之后才能发育,但发育生物学,则把个体发育追溯到卵子的形成。因为卵子在长大中不仅被动地积累营养物质,而且要通过细胞核中的基因活动,合成下一代发育中、尤其是早期发育中所需要的物质。一方面,成熟的卵子中含有大量的核酸,除 rRNA 主要是通过基因扩增产生的,其他的如 mRNA、5sRNA、tRNA 的相当大的部分是在卵子发生过程中从染色体转录下来的。这时的染色体呈灯刷状,显示活跃的转录功能。另一方面已经知道一些基因,它们的产物显示所谓母体效应,决定下一代某些性状的发育,而受精之后父方的细胞核不能改变这种情况。例如美西螈的 O 突变型,纯合雌体产出卵子,即使由正常雄体的精子受精,也不能进行原肠形成。也发现了果蝇的一些影响卵子的结构和空间格局的突变型,例如双腹端(bicaudal, bic)和背方(dorsal, dl)。纯合的双腹端突变型(bic/bic)雌体所产的卵子,受精后只能发育出腹部后端的结构,所形成的胚胎由两个对称排列的腹部后端组成,缺乏头部、胸部和前腹部。这方面的研究使人们对以前难以理解的体形的基本格局——极性、对称——的建立的问题,有了一些认识。

受精之后,合子基因组发挥作用的时期一般地都比较晚。小鼠和海胆的情况比较特殊,各种 RNA 的转录相当早,在爪蟾则在囊胚中期才进行 mRNA 前体的转录, rRNA (28s 和 18s) 的转录还要晚些。用实验方法去除爪蟾早期原肠胚 ♀ ♂ 性原核,去除可以用于转录的 DNA,这样的胚胎只能停留在囊胚期,根本没有进行原肠形成的迹象,这说

明,依靠受精前转录的RNA可以进行一定的发育,但进一步发育则依赖于合子基因组的转录物。

母方基因组的转录物既然能维持一段时间的发育,必然行使应有的功能,根据组蛋白的合成已经判断出,母方 mRNA 可以转译出所有 5 种组蛋白(H1, H2B, H2A, H3, H4), 大约占卵裂期组蛋白的 60%, 到囊胚期, 合子基因组转录的 mRNA 转译出的组蛋白大约占 2/3。两种海胆(*Dendraster* 和 *Strongylocentrotus*) 组蛋白 H1 在电泳时显示不同组分。利用二种海胆的杂交, 判断出囊胚期组蛋白中已有父方组蛋白基因的产物。

原肠形成是动物发育中形态建成的关键, 通过囊胚各部分细胞的一系列运动形成原肠胚, 才能产生三个胚层, 才有进一步的细胞分化和器官发生。虽然目前还不知道引发细胞运动的根本原因, 但是从小鼠 T 基因复合体的研究得知, 它所包括的一系列隐性致死或半致死突变型(t)中, t<sup>o</sup>大致就是在这时起作用, 这一突变基因在原条期产生影响, 阻碍中胚层细胞不能从原条上迁出, 干扰了原肠形成的正常进行, 使中轴器官不能正常发育。这一基因可能影响了胚盘中下胚层细胞的表面抗原和位于其下的微丝, 从而影响了细胞的运动。

绝大多数昆虫的卵子是中黄卵, 它们的卵裂属于表面卵裂, 以后的发育模式也和其它动物迥然不同, 但是在果蝇已经发现 ftz<sup>+</sup> 只在早期囊胚和原肠胚表达; 与胚胎的分节过程有关。同配(ftz<sup>-</sup>/ftz<sup>-</sup>) 突变型胚胎的体节不正常, 在孵化前死亡。ftz<sup>+</sup> 基因的产物, 在囊胚早期, 在围绕每个细胞核的细胞膜还未完全形成之前, 就以带状的形式出现了。因此被认为, 基因的表达与分节的决定可能与卵子的皮层细胞质与细胞核的相互作用有关, 细胞核按照它们在皮层中的位置调节 ftz<sup>+</sup> 基因。

了解基因起作用的时间还可以利用温度敏感突变型。这是只能在较低温度(17°C)下饲养, 在较高温度(29°C)则出现变化——致死, 缺乏某一结构或出现不同形态——的突变型, 其所以如此是因为基因突变导致蛋白质的氨基酸顺序有了改变, 在高温下不能维持其三维构象, 影响其功能。不同的温度敏感基因有的只需短暂的温度处理即出



现突变性状，有的则需较长时间的处理。它们发生作用的时期不同，有的在早期，有的在晚期，有的基因作用是一次性的，有的是二次或多次的，有的则是连续性的。由这些突变型可以推断在发育或性状发育的某一时期需要某些专一的基因。

对细胞分化的分子机制，在各种细胞，例如晶体、红细胞、软骨、肌肉等，已经有相当深入的研究，这些细胞的共同特点是结构蛋白比较单一，因而为研究提供了方便。可以以水晶体和红细胞为例。

①水晶体的分化 水晶体是经过眼杯的诱导产生的。关于水晶体原基的决定和分化，实验胚胎学的大量工作为研究分化的分子基础准备了条件。鸡的水晶体中含有 $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\delta$ 三种晶体蛋白，前二种在胚胎发育中出现较晚， $\delta$ 晶体蛋白是出现最早的，主要的蛋白质，约占水晶体所合成的蛋白质总量的60%~80%。因此了解晶体的早期分化应弄清 $\delta$ 晶体蛋白的出现与细胞形态分化的关系。

细胞质中首先要有晶体蛋白 mRNA 的积累，才能专一地合成晶体蛋白。从鸡的水晶体提取 mRNA，用体外转译的技术测试，所合成的蛋白质中70~80%是 $\delta$ 晶体蛋白，说明从 mRNA 的积累，可以反映细胞合成蛋白的情况。用提纯的 $\delta$ 晶体蛋白 mRNA 制备互补 DNA (cDNA)，再用 cDNA 与不同发育时期的水晶体中提取到的 $\delta$ 晶体蛋白 mRNA 进行分子杂交，可以判断这一蛋白在晶体发育中何时出现，以及出现后的量的变化。杂交的实验指出，在孵化大约 43~44 小时的时候，也就是在晶体受到眼杯诱导之后 8~9 小时，或者在晶体纤维细胞开始伸长前 1~2 小时， $\delta$ 晶体蛋白 mRNA 就开始积累了。可以看出，表皮受到眼杯的诱导，首先积累 $\delta$ 晶体蛋白 mRNA，随着 mRNA 的转译细胞逐渐改变形态。但还存在一系列问题，例如纤维细胞为什么会积累 $\delta$ 晶体蛋白 mRNA，其调控是否发生在转录水平，仅由于基因专一地被激活？或者，积累是由于这种 mRNA 优先地被稳定下来，降解速度放慢了？或者，mRNA 是否唯一地能说明专一地合成 $\delta$ 晶体蛋白的机制？

②红细胞的分化 一方面在形态上从造血干细胞经过原红细胞——它的形成和分化在红细胞形成素的控制之下——再经过早幼、

中幼、晚幼红细胞,网织红细胞形成红细胞,在各个阶段所合成的血红蛋白不同。另一方面它们的起源地点不同,最初由胚胎的血岛中的中胚层细胞产生,然后由肝脏、骨髓产生。已经知道各种血红蛋白包含着哪些珠蛋白多肽,它们的氨基酸顺序以及有关基因的位点,例如 $\alpha$ 珠蛋白在染色体 16,  $\beta$ 、 $\delta$  珠蛋白在染色体 11。最早在人胚胎血管中流动的细胞含有混合的胚胎血红蛋白 (Hb Gower 1, Hb Gower 2), 后来,肝脏中开始产生红细胞,细胞中出现胎儿血红蛋白(HbF)。这一转换不是由于出现了新的细胞,因为用荧光抗体测试,一个细胞里可以结合二种血红蛋白的抗体。到妊娠第三个月胎儿红细胞中出现成人型血红蛋白(HbA)、和第一次转换一样,这次转换也与红细胞的形成地点无关,在第三个月末HbA只占微量,出现在一部分细胞里,细胞中还含有大量的HbF,到出生后一个星期HbA就占显著优势了。

为什么会发生转换还不知道,现在只能讲,血红蛋白的产生大概是转录控制的。因为如果把网织红细胞的珠蛋白基因的染色质与从未表达过的卵白蛋白基因染色质相比前者对 DNaseI 或小球菌核酸酶的作用敏感,可降解成较小的核苷酸片段。已知珠蛋白基因的染色质的构型在转录前发生了变化,推测是由于构型的变化使得这一区域得以进行转录(转录处易被核酸酶水解)。此外在转译水平也有调节机制,与网织细胞中血红素的水平有关。在血红素存在下蛋白激酶失活,不能进行磷酸化,从而不能使起始因子eIF-2在进行多肽合成的第一步中充分发挥作用。

在个体发育中细胞分化和组织发生、器官发生——不同来源的细胞构成器官——是并行的。组织的排列是怎样控制的,也是发育生物学的中心问题。这里包括细胞识别、细胞迁移、细胞的选择性亲和和不同胚层细胞间的相互作用等一系列尚不甚了解的现象。

例如腺体,如同甲状腺、胸腺、肺、唾液腺、乳腺和胰脏等,各自分泌特有的产物。在发育中都是首先出现被间质细胞包围着的由腺体上皮形成的圆的芽状体。然后腺体上皮逐渐产生出分枝的管状构造。用离体培养的方法把上皮、间质细胞分别培养和混合培养,表明在发育中间质细胞对腺体上皮产生的管状分枝起决定性作用。但各种腺

体的间质细胞的作用并不相同。唾液腺间质可以使唾液腺上皮产生分枝，另一方面唾液腺上皮在大量的肺间质的影响下也可产生分枝，可以说凡是分枝腺体中的间质都具有使上皮产生分枝的作用，只是其强弱不同。

管状的腺体上皮之所以产生分枝，一般认为和上皮细胞分泌的基底膜中的葡糖胺聚糖(GAG)以及间质细胞都有关系。如果在体外培养时用透明质酸酶把GAG去掉，即使在间质细胞存在下，管状上皮也不能分枝，除非等上皮重新分泌出GAG之后。用同位素标记的GAG前身物进行的实验指出，管状上皮顶端GAG的转换特别快，标记会很快失去，所以这里的GAG特别薄，这为间质细胞的作用提供条件。在胰脏已经证明间质细胞分泌间质因子(MF)，它与上皮细胞的表面相互作用，刺激DNA合成，促进细胞分裂。

唾液腺间质不仅可以使乳腺上皮形成分枝，而且形成唾液上皮那样的分枝，这样的乳腺上皮会分泌什么样的产物？把这样的构造移到怀孕并且生育的小鼠，证明它们仍然产生乳汁，胰腺上皮与唾腺间质混合得到一致的结果，这都说明，细胞分化并不因上皮形态结构改变了而发生改变，而是仍然按照已决定的方向进行。

## 意 义

发育生物学的研究使人们了解到，脊椎动物中，不论是低等的卵生的或高等的胎生的，发育的原则是一致的，即使存在着一些乍看起来颇为悬殊的差别，例如两栖类、鸟类、哺乳类早期胚胎体形的不同等等，实际上这仍然是一些末节，因为形成这些胚胎的基本机制，例如形成各个胚层时的细胞运动、各种器官原基的发育中的细胞间相互关系等，都是大同小异。随着研究的深入，求同存异可以找到适用于各类动物的基本原则；存同求异则可了解到不同之处是如何产生的，为何会产生出来，从而了解物种进化中发育机制的演变，从个体发育了解系统发育。

如研究果蝇的同源异型突变时发现，有些同源异型基因可能具有某些共同的顺序，在触角足(Antp)、ftz和超双胸(Ubx)的外显子3'

端确实也找到称之为H重复顺序的片段,它们DNA顺序的同源性约为75%~79%,它们编码的多肽,有75%~87%的同源性,含有大量碱性氨基酸,其中30%是精氨酸或赖氨酸,称之为同源异型蛋白。因为同源性限于一段短而高度重复的DNA片段[大约180碱基对(bp)],也称之为同源异型框(homeo box),以此为探针还钓出了其它一些含同源异型框的基因,而且还在其他节肢动物和节肢动物的祖先——环节动物——中找到;也在脊索动物,如海鞘、文昌鱼,在脊椎动物,如爪蟾、小鼠和人类的基因库中找到了,尽管这些动物的体节与无脊椎动物有不同的解剖学结构。这个例子说明了同源异型框在进化中的高度保守性,如果脊椎动物与无脊椎动物是在5亿年前分道扬镳的,它必然出现在这之前,而且在进化中变化不大;说明了生物界发育的基本机制的共同性。

凡是与发育有关的生产实践中的技术问题都是随着发育生物学工作的深入而得到解决的。最浅显的例子是关于经济动物的繁育,用低温可以长期保存精子,利于长途运输;早期胚胎也可贮存,进行异体移植,而且被移植的胚胎不受寄母的遗传条件的影响,这些在家畜已见实效的措施在人类也逐渐成为可行的(例如试管婴儿)。

此外,由于发育的基本原则也适用于人类,研究人类自身的发育机制谋求人类的康泰,这本身就具有很大的实际意义。①控制人口和优生 只有对于生殖细胞的形成、排卵、受精等一系列过程有更深入的了解才能采取更安全更有效的避孕措施。人类的畸形可能来自遗传的、药物的影响等种种原因,但都是在发育过程中出现的,都要从发育的角度了解才能预防。②癌症实际上是异常的细胞分化,对癌的控制需要对正常的生长和分化过程有深入的了解。③衰老实际上是发育的一个方面或一个阶段,对衰老过程的理解,依赖于对全部生命过程中细胞、组织以至机体生长的认识,在这基础上才能控制衰老。

## 展 望

发育生物学的成就,在某些方面把实验胚胎学提出的问题推进了一大步,但是对某些问题,例如胚层的形成,如何在胚层的基础上产生

出组织和器官,进展并不大。对于某些分化过程的分子基础虽然已经了解得比较清楚,例如水晶体或红细胞,但归根到底仍是叙述性的,即在分子水平叙述某一过程,对于胚胎细胞怎样才能进行分化,或者说关于基因的开动机制,知道得不多,而基因的开动,或者说基因表达的时空顺序——某种细胞的结构基因如何必须在某时某地表达,这正是发育生物学的中心问题。

利用分子生物学技术的分析,对某些基因的结构,以至所包括的调节片段,已经有所了解,但是关于起调节作用的蛋白质,在真核生物还很少了解,研究发育中基因的时间、空间调节,这应是重要的方向,调节蛋白本是基因的产物,基因产物反转过来又调节基因的表达,显然在分子水平上也存在着这样的对立统一。

在分子水平上进行深入分析对于了解基本机制固然重要,另一方面应当承认,经过几代人的努力,虽然对于一些动物的发育已经有所了解,但是了解的广度和深度仍然参差不齐。因此,进一步发掘研究对象和充分利用已有的材料,在各个水平上进一步分析过去尚不甚了解的现象,才有利于发育生物学的发展。

## 目 录

发育生物学 .....	1
条目分类目录 .....	11
正文 .....	1
内容索引 .....	385
外文索引(INDEX) .....	396
附：外国人名译名对照表 .....	407

## 条目分类目录

发育生物学 .....	1	孢子(植物) .....	76
胚胎学 .....	1	卵子成熟 .....	80
比较胚胎学 .....	7	受精(动物) .....	84
实验胚胎学 .....	9	受精(植物) .....	89
化学胚胎学 .....	13	传粉 .....	97
分子胚胎学 .....	14	双受精 .....	100
植物胚胎学 .....	19	卵轴 .....	107
植物比较胚胎学 .....	21	生殖质 .....	108
植物实验胚胎学 .....	23	卵裂 .....	109
生殖 .....	25	潜能 .....	115
有性生殖 .....	26	细胞谱系 .....	116
无性生殖 .....	31	细胞(核)定数 .....	121
植物营养繁殖 .....	36	胚层 .....	124
传播 .....	40	胚胎预定命运图 .....	129
单性生殖 .....	42	形态发生运动 .....	133
无融合生殖 .....	45	神经嵴 .....	140
性别(动物) .....	48	细胞分化 .....	145
性决定和性分化 .....	50	细胞的亲和性 .....	156
性反转 .....	53	胚胎诱导作用 .....	159
性别(植物) .....	54	器官发生 .....	165
生殖细胞 .....	56	着床 .....	170
精子(动物) .....	57	胚膜 .....	177
精子(植物) .....	65	胎盘 .....	180
卵(动物) .....	68	卵和胚胎的移植 .....	187
卵(植物) .....	75	胚胎发育(无脊椎动物) .....	192

胚胎发育(昆虫).....	214
滞育.....	223
化性.....	224
胚胎发育(脊椎动物).....	225
幼虫.....	229
昆虫幼虫.....	251
海洋幼虫.....	254
变态.....	265
胚胎发育(植物).....	272
植物形态发生.....	281
胚囊.....	285
胚乳.....	290
花粉.....	294
胚状体.....	304
多胚现象.....	306
生长.....	308

发育.....	318
发育(植物).....	319
再生(动物).....	321
再生(植物).....	331
畸胎学.....	332
畸胎发生.....	333
畸胎瘤.....	336
植物肿瘤.....	338
衰老.....	341
死亡.....	351
老年学.....	355
生活环(动物).....	357
生活史(植物).....	364
世代交替(动物).....	373
世代交替(植物).....	381



pelta:xue

## 胚胎学 (embryology)

---

对象和范围.....	1
主要分支学科和研究意义.....	2
胚胎学的起源.....	2
脊椎动物胚胎学.....	2
无脊椎动物胚胎学.....	3
比较胚胎学.....	3
实验胚胎学.....	4
先成论和渐成论的论争与胚胎学的发展.....	4
早期的先成论.....	4
渐成论的兴起.....	5
进化论和种质学说的影响.....	6

---

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。这有两种含意,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,