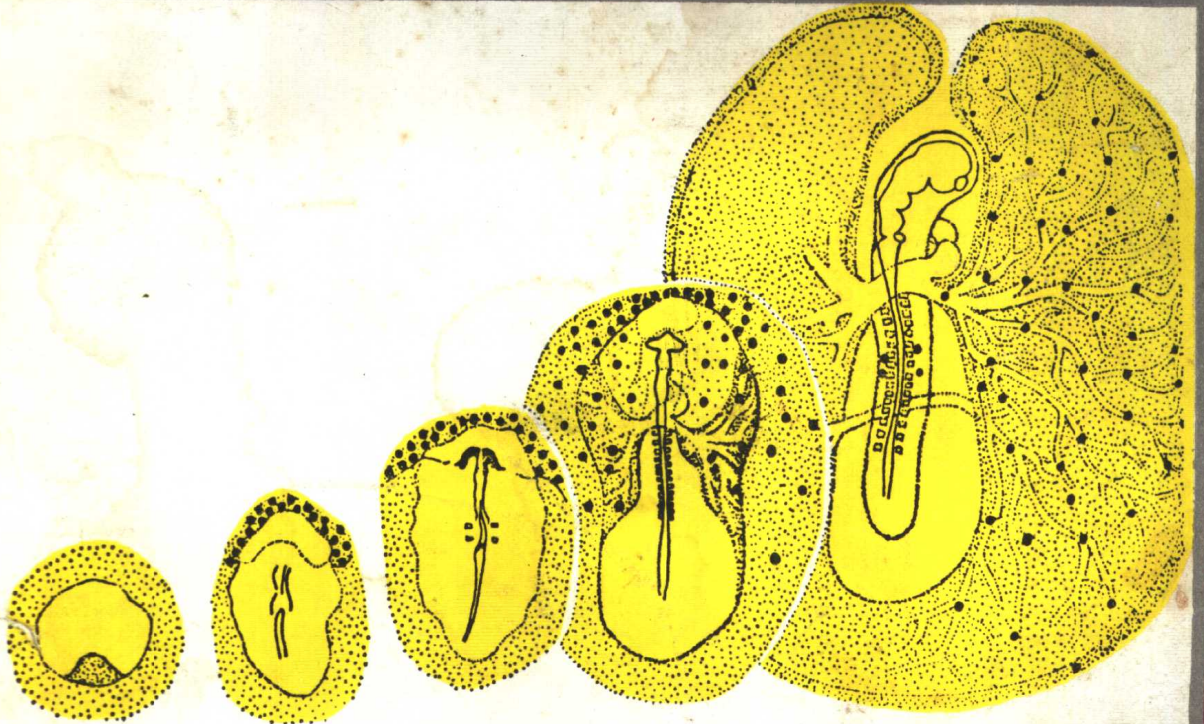


● 高等学校试用教材

# 发育生物学

● 丁汉波 全允栩 黄 浙 主编

● 高等教育出版社



高等学校试用教材

# 发育生物学

主 编

丁汉波 全允栩 黄 浙

编写人 (按姓氏笔划排列)

丁汉波 于豪建 王国恩

全允栩 李嘉泳 林光华

张 健 张天荫 徐 信

黄 浙

高等教育出版社

## 内 容 提 要

本书内容主要为动物发育生物学,共分8篇,它们是发育生物学简介、生殖细胞的发生、早期胚胎发育及基因表达、胚胎细胞分化、胚胎形态发生的细胞基础、器官发育分析、变态、发育异常、癌和衰老等方面。

可作为高等院校生物学系“发育生物学”课程的教材,也可作为细胞生物学、遗传学、生物化学、生物物理学以及畜牧兽医、水产、医学、生物工程等科研人员的参考用书。

高等学校试用教材

### 发育生物学

丁汉波 全允翔 黄 浙 主编

\*

高等教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

北京印刷一厂印装

\*

开本787×1092 1/16 印张33.5 字数760 000

1987年10月第1版 1987年10月第1次印刷

印数00 001—3 140

ISBN 7-04-000077-6/Q.9

书号13 010·01454 定价 5.70 元

## 前 言

本教材是根据教育部1980年6月在武汉召开的高等学校理科生物学教材编审委员会扩大会议上制定的《1981—1985年教材编写五年规划》项目之一。由丁汉波等教授负责组织编写,作为大专院校生物学系“发育生物学”课程的教材。邀请参加编写的有(按姓氏笔划排列):丁汉波(福建师范大学)、于豪建(北京大学)、王国恩(大连水产学院)、仝允栩(兰州大学)、李嘉泳(山东海洋学院)、林光华(江西大学)、张健(福建师范大学)、张天荫(山东大学)、徐信(华东师范大学)、黄浙(山东大学)。由丁汉波、仝允栩、黄浙三位教授担任主编。

发育生物学是一门新兴的生物学科,它主要探讨发育的机理。为了内容的衔接性和便于学习者的使用,也适当地增加胚胎发育的基本形态内容。本教材主要写的是动物发育生物学,植物发育生物学方面的内容则未涉及。

1984年参加编写人员于福州讨论了编写提纲、内容等并进行分工。初稿完成后,由各编写人员互相审阅。1985年又在福州进行集体讨论修改,统一名词等工作。最后由三位主编进行审阅定稿,共用了将近两年的时间,同心协力完成任务。

本书各章所参考的文献列在每章之后,全书共同参考用书如下:

- Balinsky, B. I., 1980. An introduction to embryology. 5th ed., W. B. Saunders Co.
- Brachet, J., 1974. Introduction to molecular embryology. Springer-Verlag, New York.
- Browder, I. W., 1984. Developmental biology. 2nd ed., Saunders College Publishing.
- Davidson, E. H., 1976. Gene activity in early development. 2nd ed. Academic Press, Inc., New York.
- Ede, D. A., 1978. An introduction to developmental biology. Blackie and Sons Ltd.
- Ham, R. G. and J. Veomett, 1980. Mechanisms of development. The C. V. Mosby Co.
- Karp, G. and N. F. Berrill, 1981. Development. 2nd ed., McGraw-Hill, Inc.
- Monroy, A. and A. A. Moscona, 1979. Introductory concepts in developmental biology. The University of Chicago Press.
- Oppenheimer, S. B., 1980. Introduction to embryonic development. Allyn and Bacon, Inc., Boston.
- Saunders, Jr., J. W., 1982. Developmental biology. Macmillan Publishing

Co.

Stewart, A. D. and D. M. Hunt, 1982. The genetic basis of development. Blackie and Son Ltd.

Sussman, M., 1973. Developmental biology. Prentice Hall.

Wilson, E. B., 1925. The cell in development and heredity. 3rd ed. Macmillan Co.

由于编写时间有限, 不可能参阅全部有关参考文献, 而发育生物学又是一门发展较快的学科, 难免有不妥, 甚至错误之处, 希读者批评指正。

主 编

1986年5月

# 目 录

|                      |    |                      |     |
|----------------------|----|----------------------|-----|
| 第一篇 绪论 .....         | 1  | 第三节 精子形成 .....       | 55  |
| 第一节 发育生物学的发展与其他      |    | 一、核的变化 .....         | 55  |
| 学科的关系 .....          | 1  | 二、精子细胞器的形成 .....     | 56  |
| 一、胚胎学与发育生物学 .....    | 1  | 第四节 精子发生的基因表达及其      |     |
| 二、遗传学与发育生物学 .....    | 6  | 调节 .....             |     |
| 三、分子生物学与发育生物学 .....  | 8  | 一、精子发生中的基因表达 .....   | 59  |
| 第二节 发育生物学新技术 .....   | 9  | 二、基因表达的调节 .....      | 61  |
| 第三节 发育生物学在生产实践中      |    | 第三章 卵子发生 .....       | 66  |
| 的应用 .....            | 10 | 第一节 卵子发生的特点 .....    | 66  |
| 一、发育生物学在医学上的应用 ..... | 10 | 第二节 卵的结构 .....       | 67  |
| 二、发育生物学在畜牧养殖业上       |    | 一、卵黄的含量及分布 .....     | 68  |
| 的应用 .....            | 10 | 二、卵质的结构 .....        | 69  |
| 三、卵母细胞核 .....        | 77 | 三、卵母细胞核 .....        | 77  |
| 第二篇 生殖细胞的发生 .....    | 12 | 第三节 卵子发生的简要过程 .....  | 78  |
| 第一章 原生殖细胞 .....      | 13 | 一、增殖期 .....          | 78  |
| 第一节 原生殖细胞的起源 .....   | 13 | 二、生长期 .....          | 79  |
| 一、无脊椎动物原生殖细胞的起       |    | 三、成熟期 .....          | 80  |
| 源 .....              | 13 | 第四节 卵母细胞与附属细胞的关      |     |
| 二、脊椎动物原生殖细胞的起源       |    | 系 .....              | 81  |
| .....                | 19 | 第五节 卵子发生的激素调节 .....  | 87  |
| 第二节 原生殖细胞的迁移 .....   | 27 | 第六节 卵黄发生 .....       | 90  |
| 一、无脊椎动物原生殖细胞的迁       |    | 一、自体合成型的卵黄发生 .....   | 91  |
| 移 .....              | 27 | 二、异体合成型的卵黄发生 .....   | 92  |
| 二、脊椎动物原生殖细胞的迁移       |    | 第七节 卵子发生中的基因表        |     |
| .....                | 27 | 达 .....              | 94  |
| 第二章 精子发生 .....       | 39 | 一、刷状染色体 .....        | 94  |
| 第一节 精子发生的规律及其过程      |    | 二、mRNA的合成和累积 .....   | 95  |
| 的分析 .....            | 39 | 三、核糖体成分的合成 .....     | 97  |
| 一、精子发生的规律 .....      | 39 | 四、两栖类以外动物的基因表达 ..... | 99  |
| 二、生精细管中的细胞组成和生       |    | 五、结语：卵子发生中基因组信       |     |
| 殖上皮周期 .....          | 43 | 息的利用 .....           | 100 |
| 三、精子发生中的激素调节 .....   | 45 | 第八节 卵子成熟与排卵的调节机      |     |
| 第二节 精子的亚显微结构 .....   | 47 | 制 .....              | 101 |
| 一、哺乳动物的精子 .....      | 47 | 一、卵子成熟、排卵和激素的关       |     |
| 二、其他动物的精子 .....      | 54 |                      |     |



|                        |     |                           |     |
|------------------------|-----|---------------------------|-----|
| 系.....                 | 101 | 一、具有形态特征的定域.....          | 181 |
| 二、卵子成熟与蛋白质合成.....      | 104 | 二、细胞质定域的重新排列.....         | 181 |
| 三、生发泡破裂的后果.....        | 104 | 三、生殖细胞因素的定域.....          | 183 |
| 四、排卵.....              | 104 | 四、调整型胚胎发育的定域.....         | 183 |
| 第九节 卵膜.....            | 105 | 五、非固有的卵裂球决定因素.....        | 184 |
| 一、初级卵膜.....            | 105 | 第四节 哺乳动物卵裂球命运的决           |     |
| 二、次级卵膜.....            | 105 | 定.....                    | 184 |
| 三、三级卵膜.....            | 105 | 一、卵裂球发育方向的决定.....         | 184 |
| <b>第三篇 早期胚胎发育及基因表达</b> |     | 二、非胚胎细胞的发育潜能.....         | 185 |
| .....                  | 113 | 第五节 胚泡移植.....             | 187 |
| 第四章 受精.....            | 114 | 一、发展概况.....               | 187 |
| 第一节 腔吻在受精中的作用.....     | 114 | 二、胚胎移植的意义.....            | 188 |
| 一、海胆腔吻在受精中的作用.....     | 114 | 三、胚胎移植要点.....             | 188 |
| 二、两栖类腔吻在受精中的作用         |     | 四、试管婴儿.....               | 190 |
| .....                  | 116 | <b>第六章 原肠胚.....</b>       | 194 |
| 第二节 无脊椎动物的受精.....      | 119 | 第一节 无脊椎动物原肠形成——           |     |
| 一、海胆精子的顶体反应.....       | 119 | 以海胆为例.....                | 194 |
| 二、卵子的反应.....           | 123 | 第二节 脊椎动物原肠形成.....         | 197 |
| 三、一般的代谢变化.....         | 132 | 一、文昌鱼.....                | 197 |
| 四、原核形成和原核结合.....       | 133 | 二、两栖类.....                | 199 |
| 第三节 哺乳动物的受精.....       | 136 | 三、鱼类.....                 | 205 |
| 一、精子在附睾的成熟和获能.....     | 136 | 四、鸟类.....                 | 208 |
| 二、顶体和顶体反应.....         | 137 | 五、哺乳动物.....               | 213 |
| 三、精子与透明带的相互作用.....     | 140 | <b>第七章 早期发育的基因表达.....</b> | 219 |
| 四、精卵质膜融合.....          | 143 | 第一节 母体基因的调节.....          | 220 |
| 五、皮层反应.....            | 146 | 一、椎实螺螺旋壳旋转基因的表达.....      | 220 |
| 六、原核变化.....            | 147 | 二、果蝇眼颜色的伴性遗传.....         | 221 |
| 第四节 单性生殖(孤雌生殖)         |     | 三、两栖类卵细胞的缺陷型.....         | 223 |
| .....                  | 147 | 第二节 早期胚胎发育的蛋白质            |     |
| 第五章 卵裂与囊胚.....         | 162 | 合成.....                   | 223 |
| 第一节 卵裂类型及卵裂机制.....     | 162 | 一、蛋白质合成.....              | 223 |
| 一、卵裂类型.....            | 162 | 二、蛋白质合成的抑制.....           | 226 |
| 二、卵裂机制.....            | 173 | 三、贮存mRNA的激活.....          | 227 |
| 第二节 囊胚类型.....          | 178 | 第三节 合子基因组转录的开始和           |     |
| 一、腔囊胚.....             | 178 | 控制.....                   | 232 |
| 二、表面囊胚.....            | 179 | 一、海胆胚胎细胞核调控的开始.....       | 232 |
| 三、盘状囊胚.....            | 179 | 二、两栖类早期胚胎基因表达和            |     |
| 第三节 细胞质定域与调节分化的        |     | 控制.....                   | 236 |
| 关系.....                | 181 | 第四节 哺乳动物早期发育的基因           |     |

|                        |            |                        |     |
|------------------------|------------|------------------------|-----|
| 表达.....                | 238        | 二、细胞质对组织分化的调           |     |
| 一、胚胎基因表达的启动时间.....     | 238        | 节.....                 | 284 |
| 二、基因表达的种类.....         | 238        | 第二节 胚胎细胞分化的镶嵌型和        |     |
| 三、转录本的转变.....          | 239        | 调整型.....               | 287 |
| 四、X染色体基因表达.....        | 240        | 一、无脊椎动物镶嵌型和调整型的        |     |
| <b>第四篇 胚胎细胞分化.....</b> | <b>250</b> | 发育.....                | 287 |
| <b>第八章 胚胎诱导.....</b>   | <b>251</b> | 二、两栖类动物镶嵌型和调整型的        |     |
| 第一节 胚胎诱导的发现及定义         |            | 发育.....                | 290 |
| .....                  | 251        | 三、哺乳动物胚胎发育的调整能力        |     |
| 第二节 研究胚胎诱导的方法.....     | 252        | .....                  | 291 |
| 一、移植法.....             | 252        | 四、哺乳动物早期胚胎的细胞决定        |     |
| 二、植入法.....             | 252        | .....                  | 291 |
| 三、“夹心面包”法.....         | 252        | 第三节 细胞分化的基因表达和调        |     |
| 四、悬滴培养法.....           | 252        | 控.....                 | 292 |
| 五、超滤膜试验法.....          | 252        | 一、生物化学研究技术.....        | 292 |
| 六、离散细胞培养法.....         | 252        | 二、不同发育阶段的特异 RNA 的      |     |
| 第三节 初级胚胎诱导.....        | 254        | 分化.....                | 294 |
| 一、初级组织者的发现及在初级胚胎       |            | 三、两栖类胚胎的核糖体 RNA 的      |     |
| 诱导中的作用.....            | 254        | 分化.....                | 295 |
| 二、初级胚胎诱导各阶段胚层间相        |            | 四、早期胚胎发育的蛋白质合成.....    | 295 |
| 互作用的分析.....            | 256        | 五、血红蛋白的分化.....         | 296 |
| 三、反应组织.....            | 259        | 六、不同发育阶段的特异同工酶         |     |
| 四、异源诱导者.....           | 261        | 模式.....                | 297 |
| 五、诱导物质的化学研究.....       | 264        | 第四节 细胞分化的激素调节.....     | 299 |
| 六、初级胚胎诱导的机制.....       | 267        | 一、激素作用的原理.....         | 299 |
| 第四节 次级诱导和三级诱导.....     | 269        | 二、乳腺的发育和功能.....        | 300 |
| 第五节 各类动物的胚胎诱导.....     | 270        | 三、鸡输卵管的发育.....         | 301 |
| 一、文昌鱼.....             | 270        | <b>第五篇 胚胎形态发生的细胞基础</b> |     |
| 二、圆口类.....             | 270        | .....                  | 305 |
| 三、硬骨鱼类.....            | 270        | 第十章 细胞运动和细胞形态的变化       |     |
| 四、鸟类.....              | 272        | .....                  | 306 |
| 五、哺乳类.....             | 272        | 第一节 细胞骨架.....          | 306 |
| 第六节 诱导组织的相互作用和分        |            | 一、微管的结构.....           | 306 |
| 化.....                 | 272        | 二、微丝的结构与功能.....        | 308 |
| 一、诱导组织相互作用的类型.....     | 272        | 第二节 神经管形成的机制.....      | 309 |
| 二、上皮和间充质的相互作用.....     | 273        | 第三节 腺体的形态发生.....       | 312 |
| <b>第九章 细胞分化.....</b>   | <b>283</b> | 第四节 成神经细胞发育中轴突         |     |
| 第一节 核质关系.....          | 283        | 的形成.....               | 315 |
| 一、细胞核基因组的同源性.....      | 283        | 第五节 间充质细胞形态变化和细胞       |     |



|                   |     |                     |     |
|-------------------|-----|---------------------|-----|
| 运动.....           | 316 | 调.....              | 379 |
| 第六节 原肠形成中的细胞运动    | 320 | 第四节 神经轴索的生长、辨向力     | 380 |
| 一、海胆.....         | 320 | 和神经生长因子.....        | 380 |
| 二、两栖类.....        | 322 | 一、神经轴索的生长与其供应的边     | 381 |
| 三、哺乳类.....        | 323 | 周器官的关系.....         | 380 |
| 第十一章 细胞的粘合性.....  | 330 | 二、神经纤维生长的辨向力.....   | 381 |
| 第一节 海绵分离细胞的组织重    | 330 | 三、神经与其供应的边周器官发生     | 382 |
| 建.....            | 330 | 供应联系的性质.....        | 382 |
| 第二节 两栖类胚胎分离细胞的    | 333 | 四、神经生长因子.....       | 383 |
| 再聚集.....          | 333 | 第十四章 眼的发育.....      | 388 |
| 第三节 鸟类和哺乳类胚胎分离    | 336 | 第一节 视泡发育机制.....     | 389 |
| 细胞的组织重建.....      | 336 | 一、控制视泡和视杯形成的因素..... | 389 |
| 一、细胞的聚合.....      | 336 | 二、视泡的分化和自我调节.....   | 390 |
| 二、神经视网膜细胞的聚集..... | 336 | 第二节 晶状体发育机制.....    | 391 |
| 三、组织特异性的细胞识别..... | 339 | 一、晶状体的决定和诱导.....    | 391 |
| 第四节 胚胎细胞识别.....   | 342 | 二、晶状体的形态发生及其有关因     | 394 |
| 一、糖基转移酶模型.....    | 343 | 素.....              | 394 |
| 二、细胞的差异粘合性假说..... | 343 | 三、晶状体的细胞分化.....     | 396 |
| 三、特异的细胞配位体假说..... | 344 | 第三节 晶状体再生和转分化.....  | 399 |
| 第十二章 细胞的死亡和无用组织   | 352 | 一、晶状体再生.....        | 399 |
| 的消失.....          | 352 | 二、转分化.....          | 399 |
| 第一节 肢体形态发生中的细胞死   | 352 | 三、晶状体再生和转分化的有关条     | 399 |
| 亡.....            | 352 | 件.....              | 399 |
| 第二节 腭形态发生中的细胞死亡   | 355 | 第十五章 肢的发育和再生.....   | 406 |
| .....             | 355 | 第一节 肢的发育.....       | 406 |
| 第三节 无用组织的消失.....  | 357 | 一、肢的起源.....         | 406 |
| 第六篇 器官发育分析.....   | 365 | 二、预定肢区和肢场.....      | 410 |
| 第十三章 神经系统的发育..... | 366 | 三、肢轴.....           | 414 |
| 第一节 神经管的区域化.....  | 368 | 四、肢芽发育的机制.....      | 415 |
| 第二节 神经嵴的发育.....   | 371 | 第二节 肢的再生.....       | 421 |
| 第三节 小脑的形态发生与神经元   | 375 | 一、肢的再生过程.....       | 421 |
| 的分化.....          | 375 | 二、芽基细胞的起源和作用.....   | 422 |
| 一、小脑的形态发生.....    | 375 | 三、细胞分化模式的复原.....    | 425 |
| 二、小脑神经元和神经胶质细胞的   | 375 | 四、肢再生的调节.....       | 425 |
| 发育分析.....         | 375 | 第十六章 免疫器官的发育.....   | 435 |
| 三、视网膜-顶盖联系和神经元的   | 377 | 第一节 淋巴器官的发生.....    | 435 |
| 特性化.....          | 377 | 一、中央淋巴器官的发生.....    | 435 |
| 四、神经元的相互作用和系统协    |     | 二、外周淋巴器官的发生.....    | 440 |
|                   |     | 第二节 免疫活性细胞及其功能      |     |

|                              |     |                          |     |
|------------------------------|-----|--------------------------|-----|
| .....                        | 440 | 三、基因活动的激素调节.....         | 465 |
| 一、免疫活性细胞表面标志.....            | 440 | 第十八章 两栖类动物的变态.....       | 470 |
| 二、特异性免疫活性细胞.....             | 441 | 第一节 变态变化.....            | 470 |
| 三、非特异性免疫细胞和第三类活<br>性细胞.....  | 444 | 第二节 变态中的生化变化.....        | 472 |
| 第三节 各类免疫细胞的相互关系<br>及其作用..... | 444 | 第三节 变态的激素控制.....         | 474 |
| 第七篇 变态.....                  | 448 | 一、下丘脑-垂体-甲状腺素体系.....     | 474 |
| 第十七章 昆虫的变态.....              | 449 | 二、组织在分化期间的敏感性.....       | 476 |
| 第一节 变态变化.....                | 449 | 三、激素刺激下的肝变化.....         | 477 |
| 一、简单变态.....                  | 449 | 四、尾的吸收.....              | 481 |
| 二、完全变态.....                  | 450 | 五、甲状腺素的受体.....           | 482 |
| 三、器官芽的发育.....                | 451 | 第八篇 发育异常、癌和衰老.....       | 486 |
| 四、组织学变化与组织分解.....            | 452 | 第一节 发育异常.....            | 486 |
| 第二节 变态的激素调控.....             | 454 | 第二节 癌.....               | 493 |
| 一、与变态有关的激素及其作用.....          | 454 | 一、癌的概念.....              | 493 |
| 二、蜕皮的激素控制.....               | 455 | 二、癌的起因.....              | 494 |
| 三、皮肤变态的激素控制.....             | 457 | 三、癌细胞与胚胎细胞.....          | 497 |
| 四、器官变态的激素控制.....             | 460 | 四、基本原理和遗传学.....          | 499 |
| 第三节 变态的基因表达.....             | 461 | 第三节 衰老.....              | 502 |
| 一、基因转录位点.....                | 461 | 一、衰老概述.....              | 502 |
| 二、基因作用模式的变换.....             | 463 | 二、衰老的基本学说及其实验证<br>据..... | 511 |

# 第一编 绪论

发育生物学是研究生物体从精子和卵的发生、受精、发育、生长至衰老死亡的生命过程中的变化机理的科学，也就是研究生物体整个生命周期发展的科学。因为生命是处于动态的发育中，生命活动停止，就是死亡。

## 第一节 发育生物学的发展与其他学科的关系

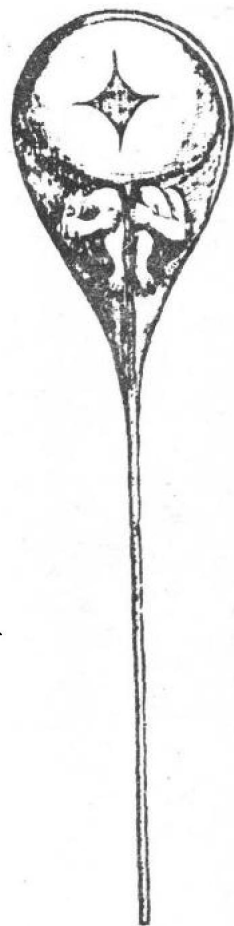
生物体发育的研究虽已有很长的历史，但形成发育生物学这门学科却是从本世纪50年代开始的，是在胚胎学、细胞生物学、遗传学、生物化学和分子生物学等学科发展的基础上建立起来的一门新兴学科，是各学科相互渗透的结果。可以认为，它的产生标志着生命科学发展的新阶段。发育生物学的整个发展过程是由形态的描述深入到机理的探讨，从器官、组织和细胞水平提高到分子水平。

### 一、胚胎学与发育生物学

胚胎学既然是发育生物学发展的基础学科之一，因此有必要对胚胎学的发展简史作扼要的叙述。

(一)描述胚胎学 最早观察鸡胚发育的是希腊的Hippocrates (公元前460—377)，他逐日观察鸡的胚胎发育，并认为人体、动物及植物的发育与鸡的相似。后来Aristotle(公元前384—322)不但观察鸡胚的发育，还观察星鲛和一些无脊椎动物(如乌贼、蜜蜂)的胚胎发育，他首先提出胚胎是逐渐形成的，这个概念后来称为后成论(epigenesis)。但是他又相信自然发生(spontaneous generation)的谬论。经过2000年以后，在17和18世纪，许多胚胎学家反对Aristotle的胚胎是渐成的看法。如精源说(animalculists)者Datenpatius认为，胚胎早已存在于精子中。Hartsoeker(1694)还在精子中绘了一个微小的胚胎(图绪-1)。

卵源说(ovulists)者认为，微小的胚胎存在于卵子中，如意大利的Malpighi(1628—1694)，观察鸡胚发育，著有《孵育的卵》(De Ovo Incubato)描述鸡胚各种器官的形成。他认为在未经孵育的卵中已有胚胎雏形(其实是因气候炎热，观察前卵已孵育多时)，以后不过是增大而已。又如出生于瑞士的法籍人



图绪-1 Hartsoeker绘  
人精子里的小人  
(自Moore, 1963, 仿Hartsoeker, 1694)

Bonnet于1745年提出套装(emboliment或encasement)的概念,认为动物的卵子包含由它所生出的所有后代,一个世代包含着下一个世代,就象大盒装小盒,以至于无穷。上述几种主张都是荒诞怪论,否认有发育,这就是先成论(preformation theory)。德国的Wolff(1733—1794)对鸡胚发育进行详细观察研究,著《发生学说》(Theoria Generationis,1759)和《肠的形成》(Formacione Intestinorum,1768—1769),他认为一切器官是由简单到复杂而形成的,主张后成论(epigenesis)。正如前面提到的,这种朴素的唯物主义概念古希腊学者也早就有了。后成论者在胚胎发育的动力上还未能摆脱唯心主义的影响,主张一切生物的生理代谢,包括胚胎发育在内,都是在“内在力量”(vis esstialis)的支配下进行的。

(二) 比较胚胎学 俄罗斯胚胎学家Ernst von Baer(1772—1876)于1827年证明哺乳动物的囊状卵泡不是真正的卵子。卵子比囊状卵泡小得多,埋在囊状卵泡里。他在比较脊椎动物各纲的胚胎发育之后,提出了“胚层学说”(germ layer theory)和“贝尔定律”(Baer's law)。

当时胚层[也称胚叶(germ leaves)]的概念与现在不同。Pander(1817)在观察鸡胚发育时,发现早期鸡胚可分为明显的两层:外浆液层(serous layer)、内粘液层(mucous layer)。在两层之间发育为血管层(vascular layer)。后来,Baer进一步研究鸡胚的发育,把胚层分为上、下两层:上层称动物层(animal layer),下层称营养层(vegetative layer)。上、下两层又各分为二薄层:动物层分为皮肤层(skin layer)或皮层(dermal layer)以及肉质层(flesh layer)或肌层(muscular layer)。皮肤层产生神经系统和感觉器官。肉质层产生骨骼。营养层也分为二层,①血管层,产生心脏、血管、脾及所谓血管腺,即肾和性腺;②浆液层产生消化管内膜、肝、肺和唾液腺。Baer还研究了龟、蛙和鱼的胚胎。在这些动物中都找到胚层,他在胚胎学方面首先应用比较方法,并于1828和1837年先后出版两册巨著《动物演化的发育史》(The history of the evolution of animals)(根据Haeckel,1896的叙述)。

Baer指出各种动物在其发育中有其共同性,说明它们发源于一个共同的祖先,他可作为近代胚胎学的创始人。

1866年Haeckel(1839—1919)发表了“发生重演学说”(Recapitulation theory)或称有机界演化基本定律(The fundamental law of organic evolution)。这个定律最初由Fritz Müller于1863年所创,但是Haeckel提倡最力。根据这一定律,“个体发生是系统发生的重演”(Ontogeny is a recapitulation of phylogeny),也就是说,从个体发生可以看到演化的过程。这一说法大体上是事实,可以作为演化的一种证据。但由于胚胎发育期是很短的,不可能重演全部祖先的进化过程。如在哺乳动物的胚胎中可见到象鱼的鳃裂,但没有见到鱼的鳃,在爬行类或鸟类的胚胎中也未见到。此外,胚胎发育与其环境条件有密切关系。如哺乳动物的卵(除鸭嘴兽外)卵黄很少,要依靠胎盘吸收营养。其他各类动物没有胎盘,这是哺乳动物的胚胎为了能够正常发育所必需的一种特殊构造。在哺乳动物祖先的胚胎中是找不到这一种构造的。

(三) 细胞胚胎学 虽然后成论被认为是决定生物体发育中外表结构产生的机理,但在将

近一世纪的时间对于生殖细胞的意义还不了解。1839年Schwann(“细胞学说”创始人之一)认为,卵子也是一个细胞。1865年Schweigger-Seidal和St George认为,精子也具有细胞的性质。再过10年,即1876年Hertwig建立受精是由精卵的结合,两性各从身体中贡献出一个细胞结合成为合子,进行卵裂,然后形成胚胎。由于卵细胞质是从卵子来的,这使Hertwig得到一个结论,遗传信息的携带者不是细胞的胞质,而是细胞核。Hertwig的发现认识到细胞核在受精和发育的作用,导致了对其主要成分,即染色体的研究。

1883年Beneden第一个进行染色体的描述及其行为的研究。他观察马蛔虫(*Ascaris megalocephala*)的染色体,发现只有4条(两对)很大的染色体。两条是从卵子核来的,两条是从精子核来的。在第一次卵裂时,这些染色体在赤道板上,每条纵裂为二。结果,每一卵裂球各得从父本来的二条染色体和从母本来的二条染色体。这使以后的许多科学家,如Kolliker和Weismann认为染色体是遗传信息的携带者。

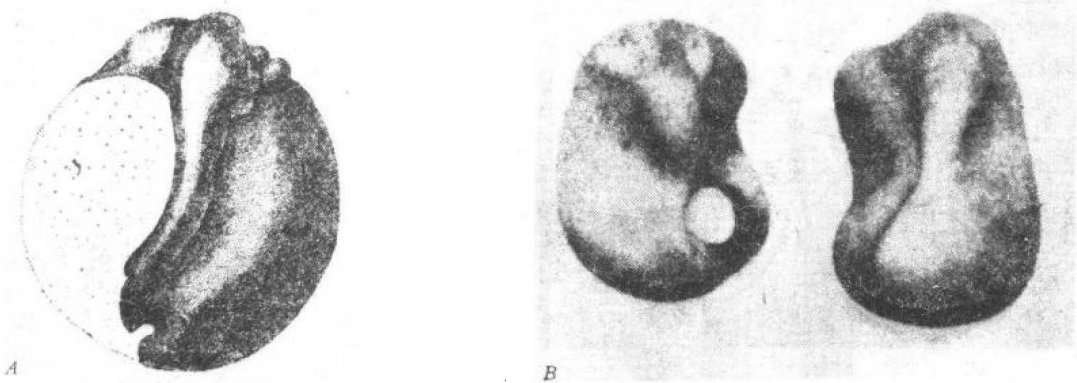
关于减数分裂,Weismann早就预言,在配子形成前一定要发生一种减数分裂,不然染色体数会一代一代成倍地增加。Hertwig发现动物细胞的减数分裂,确实发生在配子形成前的性细胞中。Boveri在18世纪后期,对马蛔虫染色体的研究中,再一次加以证实。

关于细胞质方面,1886年Altmann描述细胞质内的颗粒成分,并认为这些成分和细胞的氧化及产生能量有关,在1888年Benda命名为线粒体(mitochondria)。Golgi用硝酸盐浸渍方法在神经细胞中见到一种清晰的细胞质结构,于1898年命名为高尔基体(Golgi bodies)。1873年Fol描述了正在进行细胞分裂中的纺锤体。Boveri于1898年描述了中心粒。在电镜下观察,才知道这些纺锤体和中心粒都是微管结构。

1878年Whitman首先对扁蛭(*Clepsine*)卵裂球命运的追踪,建立了细胞谱系(cell lineage)的研究。以后Wilson和Conklin也进行了这方面的工作。

Wilson对胚胎细胞遗传学有较大的贡献,著有《在发育及遗传中的细胞》(The cell in development and heredity)(1900、1925)。他提出一个重要概念,即基因、细胞以及发育中的胚胎相互关系的性质。基因功能决定细胞特性的过程称为细胞分化(cell differentiation)。他认为遗传学和细胞学者应该合作来解决发育过程中“怎样”和“为什么”的问题。

(四) 实验胚胎学 自19世纪末至20世纪中期,胚胎学的研究从形态变化的描述转入用实验手段研究发育问题。Roux(1850—1924)于1888年做了一个实验,他在蛙受精卵卵裂为2个细胞时期,用热针烫死一个细胞,剩下一个活的细胞能够发育成半个胚胎(图绪-2A)。他认为遗传物质不是平均分布于两个子细胞中。后来胚胎学家Hertwig重复Roux的实验,但不同的是把被热针烫死的那一个细胞移去,即可得到一个完整的胚胎。Schmidt(1933)也进行类似的实验,他是用细线结扎第一次卵裂沟,即获得双胞胎,但较对照的小一半(图绪-2B)。Spemann用蝾螈(*Triton*)受精卵做实验,也得到同样的结果。Roux的实验虽然得出错误的结论,但在许多动物的卵子细胞质中确实有不平均分布的物质而影响以后的发育。Weismann(1834—1913)把Roux的思想扩大到遗传物质,即种质(germplasm),于1885年创“种质继续学说”(Theory of germplasm)。根据这一学说认为,生物体有两种细胞,一

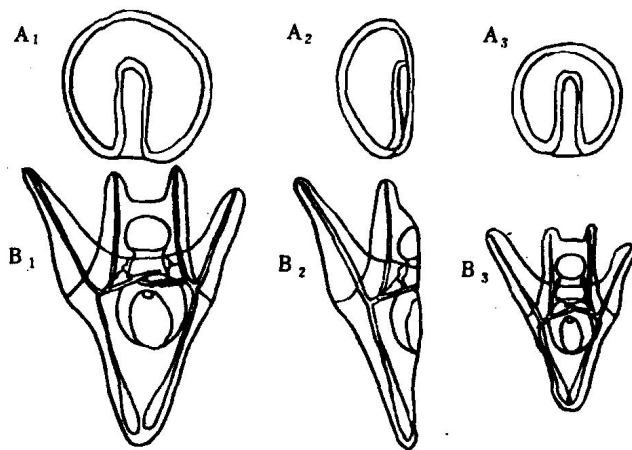


图绪-2 Roux及Schmidt的实验

A. Roux的实验。用热针烫死蛙卵2细胞期中的一个细胞，只能发育成半个胚胎；B. Schmidt用细线结扎第一次卵裂沟，获得双胞胎，但较没有结扎的小了一半。(A自Morgan, 1927; B自Browder, 1984)

种是生殖细胞，一种是体细胞。生殖细胞含有种质，并非各代新生的，而是从祖代传到后代的。体细胞所含的物质称为体细胞物质 (somatoplasm)，是以后各代新形成的。所以体细胞容易受环境的影响而起变化，而生殖细胞则不易变化 (因当时不知有突变)。前者所产生的变化不会影响后者，否定了Lamarck (1744—1829)于1801年所创的“获得性遗传的学说”。

Driesch 1891年用海胆卵做实验，在卵裂到2细胞或4细胞期，用机械震荡方法使各细胞分开，每一细胞都能发育成正常但个体较小的幼体 (图绪-3)。可惜Driesch相信有一种不可知的“活力”(entelechy)在细胞内起作用，这是唯心主义的。



图绪-3 Driesch的海胆 (*Echinus*) 卵实验图解

A<sub>1</sub>和B<sub>1</sub>，正常原肠胚和正常长腕幼虫；A<sub>2</sub>和B<sub>2</sub>，根据展开 (evolutio) 理论，从2个卵裂球中的一个应该形成“半个”原肠胚和“半个”长腕幼虫；A<sub>3</sub>和B<sub>3</sub>，实际上形成了完整的原肠胚和长腕幼虫，只是较正常的小。(自Driesch, 1929)

在实验胚胎学方面还应提出几位比较突出的科学家，如Harrison于1907年通过观察神经纤维在组织培养下的生长，说明神经元是一个细胞，它是神经系统在发育、构造和功能上的

单位,可作为研究神经系统的基础。Lillie于1913年研究了毛翼虫(*Chaetopterus*,一种水生环节动物)卵细胞质内含物在卵子成熟及受精过程中的堆积及其在卵裂和卵裂后各期的分布情况。又和他的学生于1910—1921年间用海胆卵为材料,研究受精机理,于1919年在《受精问题》一书里提出“受精素理论”(Fertilizin theory)。他认为卵子和精子结合不是一个机械的步骤,即精子机械地钻入卵子中,而主要的作用是属于一种特别地密切和特殊的生化反应。Child于1914年把胚胎学发展成为一种生理的科学,研究了筒螅(*Tubularia*)、毛翼虫、沙蚕(*Nereis*)和海胆的胚胎。根据胚轴各段新陈代谢不同,他认为有一个梯度,前者较后者占优势,于1914年创立“在动物体的感受梯度”(susceptibility gradients)的理论。Loeb于1899年创造使未受精的卵子能够发育的方法,即孤雌生殖(parthenogenesis),导致以后许多学者研究受精的实质。1918年Spemann实验,把一小块蛙卵原肠期的背唇(供体)移植到另一个胚胎(受体)上,能够形成另外一个胚胎。他和他的学生Mangold于1924年发表了“诱导者”的学说,指出背唇是组织胚体中轴构造的中心,称为“组织者”(organizer),具诱导的作用,但他忽视了被诱导者具有“反应”的能力。Holtfreter(1939)把两栖类原肠胚和神经胚各个部位组织的细胞经过分离后放在体外组织培养液(即Holtfreter液)中培养。他发现各种组织的细胞能够按照其原来的组织来源重新集聚在一起,说明组织亲和性是胚胎形态发生的一种方式。

实验胚胎学研究的手段愈来愈精密细致,Briggs和King于1952年创造了细胞核移植技术,把两栖类囊胚的细胞核移植到去核的卵中,一般都能发育成正常的蝌蚪。如果把子代囊胚的细胞再移植,也能发育成蝌蚪,说明植入的囊胚细胞核具有全部发育的潜能。他们也移植了原肠胚的细胞核,但发育成正常胚胎的百分率降低了。如把尾芽期或蝌蚪期的消化管的细胞核移植,发育成为正常胚胎的百分率则更低。Gurdon(1968)曾把爪蟾(*Xenopus*)蝌蚪肠上皮细胞移植到同种去核的卵中,只有1%能发育成小蟾。说明愈到晚期,核产生了某种变化,影响其发育功能,但可证明核在发育中的重要性。后来,一些学者把一种蛙卵的核移植到异种去核蛙卵中,以研究核质(细胞核与细胞质)关系问题。

(五) 化学胚胎学 Brachet 1944年在《生化胚胎学》前言中说:“实验胚胎学是广泛的,更准确地说它缺乏充足的胚胎物理及化学知识。用近代语言,也就是在胚区定位(germinal localization)、诱导、场(fields)和梯度(gradients)这些问题上应该寻找它们的化学信息。”

继实验胚胎学之后,20世纪初期开始,化学家和生物学家,如Warburg、Needham、Barth、Brachet等应用化学方法研究在胚胎发育过程中,细胞或组织内部化学物质的变化、能量的消长等,借以了解胚胎的生理活动对形态发生和分化的关系,诱导物质的化学分析,激素对于发育过程的作用等。Warburg结合前人所创造的鉴定细胞氧的消耗和氮的测定,采用一种比较简单的技术研究细胞呼吸行为。1908年他选用海胆卵为材料,测定其氧化过程。发现海胆卵在受精时产生迅速明显的气体交换,并发现是通过一种呼吸酶的作用,现在称为细胞色素氧化酶(cytochrome oxidase)。Needham和Waddington于1935年研究胚胎“组织区”的化学性质,认为“组织区”能够产生一种特殊的唤起物(evocator)。这种唤起物为



固醇类化合物和其他化合物。Needham于1931年著有《化学胚胎学》一书，总结前人工作，把未受精的鸡蛋作为一个物理化学系统，分析其各种化学成分及各种胚胎的糖、蛋白质、脂肪、无机盐等的代谢。此外，还研究酶、激素和维生素对于胚胎的作用。1942年又著《生化与形态发生》(Biochemistry and morphogenesis)，他从动物形态发生的物质基础开始，进而讨论形态发生的刺激，关于组织者和基因的作用；最后讨论形态发生的机理，包括胚胎发育期的代谢等。

继Needham之后，Brachet也著了《化学胚胎学》(1944)，讨论了无脊椎动物(海胆、昆虫)和脊椎动物(蛙)各期发育的代谢过程的生化变化。Barth等于1954年著《发育的能学》，研究发育期中能量是怎样被转换以产生生长和细胞分化的，从化学反应来解释发育的各个方面。

应用细胞及组织化学方法研究卵子和胚胎的化学物质结构，如Feulgen和Rosenbeck于1924创Feulgen核染色反应方法，显示脱氧核糖核酸(DNA)。Brachet(1940)用Unna染色反应以显示核糖核酸(RNA)。Caspersson(1936、1940)用紫外光显微分光光度计测定DNA在细胞中的含量，还有应用同位素方法测定蛋白质的合成等。

(六) 分子胚胎学 由于化学胚胎学和分子生物学的发展，兴起一门分子胚胎学。近年来已经开始使用研究分子的手段来研究一切发育机理，即基因在发育各期如何表达，各发育阶段的基因调控，使新的组织和器官逐渐发生。例如DNA指导合成的血红蛋白、肌球蛋白或其他任何特殊蛋白的能力，为什么要在一定的时间和胚胎的特殊部位才能表达出来。Brachet(1973)在《分子胚胎学引论》中说：分子胚胎学不仅涉及胚胎分化，而且也涉及细胞生物学的所有基本现象，如细胞生长、细胞分裂、细胞运动、核质关系等。这说明分子胚胎学与细胞生物学的密切关系。Gurdon等在这些方面也做了很多工作。至于分子生物学的成就对于发育生物学的影响，将在下面详细叙述。

## 二、遗传学与发育生物学

遗传学与发育生物学有着密切的关系。遗传学的进展也促进发育生物学的研究。自遗传学家提出“遗传的染色体学说”(Chromosome theory of inheritance)，细胞核在胚胎发育过程中的重要性被人们所重视。当然，细胞质对于发育也是很重要的，但起着遗传主导作用的还在于核。

Morgan是一位遗传学家，也是一位胚胎学家。他和他的几位合作者，如Bridges、Sturtevant、Müller等研究果蝇(*Drosophila melanogaster*)的遗传规律，于1926年创立“基因理论”(The theory of the gene)，把基因作为遗传单位，愈显得基因对于性状形成的重要性。

Moore(1972)把Morgan的遗传概念归纳于下列12点：

1. 遗传是由基因从父代传递到子代。
2. 基因位于染色体上面。
3. 每个基因在染色体上占着一个特定的位置。
4. 在每个染色体上面有很多基因，它们是直线序列在染色体上。

5. 双倍体生物的体细胞中, 每一种染色体有两条(同源染色体), 因此每个基因位点(gene locus)为两个。

6. 在有丝分裂周期, 每一基因也被复制。

7. 基因能够以数种不同状态而存在(等位基因), 基因从一种状态变为另一种状态就是一个突变。

8. 基因在减数分裂时, 通过染色体交换能够从一条染色体转移到另一条同源染色体上。

9. 每个配子获得每对同源染色体中的一条, 每条染色体是随机分配到配子中的。

10. 每对同源染色体中的一条分配到配子中, 不影响其他各对染色体的分配。

11. 在受精时, 雌雄配子随机结合。合子接受从两亲本每一对同源染色体中的一条染色体。

12. 在一个有机体细胞中包含着两种不同等位基因时, 显性基因比隐性基因有较强的表现型(phenotype)。

基因与个体发育有复杂的关系, 到现在还不大清楚。根据近三四十年的生化和遗传学的研究, 基因不直接控制性状发育, 而是控制生化过程, 从而影响到个体发育和分化。

在本世纪30年代开始研究基因在代谢过程中的作用, 最初是用果蝇的突变种, 如棕眼果蝇。Beedle和Ephrussi找到了产生棕色色素的突变基因, 并证明这种色素的产生是通过某种酶的作用, 如果把这种酶的作用途径切断就不会产生棕色眼睛了。因此他们创造一种假设, 即“一个基因—一种酶”(one gene-one enzyme), 认为基因的基本功能就是产生特殊的酶。但是他们不能证明一个基因产生一种特殊的酶去催化某种生化反应, 因为不知道这种生化反应是什么? 包含了什么酶? 后来Beedle和Tatum合作从反面着手, 先认识生化反应然后去寻找基因。他们选用了红色链孢霉(*Neurospora crassa*), 因为这种霉在其生活史中主要是单倍体, 每一种突变基因都能表现出来, 而不受显性等位基因的掩盖。单倍体是以一个群体存在, 能够通过碎裂(fragmentation)进行无性繁殖或形成无性孢子。它也能进行有性繁殖成为双倍体, 通过减数分裂后, 产生4个单倍体的核, 再进行有丝分裂后产生8个单倍体的子囊孢子(ascospores)。每一个子囊孢子将形成一单独的群体。

应用红色链孢霉生活的规律, 找出它们所需要的“基本培养基”(minimal medium), 内含水、无机盐、蔗糖和生物素(biotin), 使它能够正常生长, 因为它是属于自养型的(autotrophic)。再用X线照射产生突变, 然后把突变种的子囊孢子分离, 放在各种指瓶含有全部20种氨基酸和重要有机化合物“完全培养基”(complete medium)培养, 等到形成群体后, 把其中一部分移到“基本培养基”中。如果在其中不能生长, 说明是由于照射不能制造所需要的某种物质, 这种营养突变种称为营养缺陷型(auxotrophs)。再在“基本培养基”中加入某种氨基酸, 以测定其是否能生长, 这样就可了解它的营养缺陷是属于哪一种类型。

通过上述实验, 遗传学家们又创造了“一个基因—一种蛋白质”(one gene-one protein), 蛋白质也包含酶。由于蛋白质系多肽, 又受不同基因的控制, 因此又改为“一个基因—一个多肽”(one gene-one polypeptide)。如血红蛋白分子为4个亚单位, 代表2个不同多肽所合成, 也可以说是由两个基因所控制。