

高等学校交流讲义

胚胎学讲义

PEITAI XUE JIANGYI

叶毓芬及山东大学胚胎学教研组 編
汪 德 耀



人民教育出版社

高等学校交流讲义



胚 胎 学 讲 义

PEITAIXUE JIANGYI

叶毓芬及山东大学胚胎学教研组
汪 德 耀 编

人民教育出版社

本讲义是在厦門大学汪德耀、山东大学叶毓芬及胚胎学教研組編写的普通胚胎学讲义的基础上进行选編而成的。本讲义介绍了动物胚胎学的基本理論知識和在生产实践上的成就,以进化的观点扼要地讲述了动物胚胎发育的共同特点,并有重点地叙述了几种动物的发生过程。

本讲义主要适用于綜合性大学、师范院校生物系各专业基础課程教材,亦可供高等农业院校教学参考。教学时数为 90 学时左右。本讲义在編写过程中,并有复旦大学和南京大学等校代表参加选編和討論。

胚 胎 学 讲 义

叶毓芬及山东大学胚胎学教研組編
汪 德 耀

北京市书刊出版业营业許可証出字第 2 号
人民教育出版社出版(北京景山东街)

上海大东集成联合印刷厂印装
新华书店上海发行所发行
各地新华书店經售

統一书号 K13010-994 开本 787×1092 1/16 印張 8 5/8
字數 179,000 印數 8,301—10,800 定价 (6) 零 0.70
1961 年 8 月第 1 版 1963 年 4 月上海第 5 次印刷

目 录

第一章 緒論	1
第一节 胚胎学的范围、目的与任务	1
第二节 胚胎学的分科及与其他学科的关系	2
第三节 个体发育与系统发育的统一	3
第四节 胚胎学研究的观点及方法	4
第二章 胚胎学历史簡述	6
第一节 达尔文以前的胚胎学	6
第二节 进化胚胎学的发展	8
第三节 实验胚胎学的兴起	10
第四节 苏联胚胎学的研究方向	12
第五节 我国胚胎学研究工作簡述	13
第三章 生殖細胞	14
第一节 精子的形成	14
第二节 精子的构造	16
第三节 卵子的形成	18
第四节 生殖細胞形成的規律及其对于畜牧业的重要意义	22
第五节 精子的生物化学和生理学簡述	23
第四章 受精	25
第一节 緒論	25
第二节 受精的形态現象和受精的生理簡述	28
第三节 受精的意义	32
第四节 精子的数量及受精	33
第五节 受精的选择性——混合受精的重要性	34
第六节 米丘林李森科关于受精学說对于农业实践的重大贡献	34
第七节 人工授精的重要性	35
第五章 卵裂与囊胚	36
第一节 卵裂	36
第二节 囊胚	40
第六章 原腸胚的形成	41
第一节 概論	41
第二节 原腸形成起源的学說	43
第三节 中胚层发展的意义	44
第四节 形态发生法則	44
第五节 三胚层的分化	45
第七章 发生的类型	47
第一节 自由幼虫发生类型	47
第二节 非自由幼虫发生类型	48
第八章 无脊椎动物的发生概要	51
第一节 柳水母的发生	51
第二节 瓣鳃类的发生——以牡蛎为代表	53
第三节 昆虫的发生	57

第四节 从进化的角度来看无脊椎动物的发生.....	85
第九章 文昌鱼的发生	67
第一节 精子与卵子.....	67
第二节 受精、卵裂和囊胚.....	67
第三节 原肠胚.....	69
第四节 神经胚.....	69
第十章 两栖类的发生	72
第一节 生殖.....	72
第二节 早期发生.....	73
第三节 外形的变化.....	76
第四节 器官系统的发生.....	79
第十一章 硬骨鱼的发生.....	92
第一节 受精和卵裂.....	92
第二节 囊胚期和原肠期	92
第三节 中胚层、脊索和胚层的分化.....	94
第四节 早期胚胎的形成.....	95
第五节 器官的形成.....	95
第六节 孵化.....	96
第十二章 鸟类的发生	97
第一节 卵子、受精、卵裂与囊胚.....	97
第二节 原肠的形成及胚层的分化.....	98
第三节 主要器官发生概述.....	105
第四节 胎膜的发生.....	110
第十三章 哺乳类的发生	114
第一节 哺乳类发生概述.....	114
第二节 猪胚的发生——器官系统发生概述.....	120

第一章 緒 論

第一节 胚胎学的范围、目的与任务

胚胎学是研究有机体个体发育过程及因素的一門生物学。更确切的說，乃是研究个体发育的規律的科学。

希腊語，胚胎“embryo”——在里面生长或增殖——的涵意表明了胚胎学这个術語狹窄的专门意义。

这个狭义的術語，現在已不能精确地反映出这个学科領域的全部內容，今天的胚胎学还應該包括再生現象和无性生殖下的个体发育等內容。

动物有机体的个体发育包括胚前期、胚胎期和胚后期。胚前期是指生殖細胞(精子和卵子)在亲体内的形成、成熟与完成受精的过程。胚胎期是从受精卵到胚胎孵化(出卵膜或离开母体)为止的阶段。胚胎在这一时期内的发育或依靠卵中所貯藏的营养物质或依靠由母体輸送的养料，并且在卵膜内或母体内进行发育。在这一时期中进行器官的形成，奠定了动物結構形态形成的基础。

胚后期是幼虫或幼体的繼續发育，器官系統和机能在胚胎奠定的基础上繼續复杂化，幼虫或幼体进行变态，达到性成熟为止。

上面所讲的个体发育各个时期的划分，只是属于較典型的情况，在动物界中还是有不少差别的。

达尔文主义这门科学，由于在И. B. 米丘林、И. И. 巴甫洛夫等学者的继承下，得到了进一步的发展。有机体和生活条件的統一，受外界影响而产生变异的基本原理，同样給胚胎学树立了最基本的理論概念，使人类能够对生物本性加以影响，为定向改造，控制有机体的发育，提供了实践的途徑。所以近代胚胎学的任务就是在認識有机体个体发育規律的基础上創造一定的外界发育条件，去控制有机体的发育，达到为人类服务的目的；因而个体发育与环境影响的关系、与生活条件的統一性，个体发育的适应和变异，以及个体发育和系統发育的(制約)关系等，都是研究个体发育規律的重要准则。

过去欧美各国的胚胎学者，一般只描写許多动物的发育过程，很少联系到怎样去解决在医学方面的和农业生产方面的实践問題；而苏联胚胎学者运用米丘林生物学的原理，曾获得了对于实践有意义的成就。

現代胚胎学的重要任务，不仅是研究胚胎发育的理論問題，而且还要为人类生活和生产实践服务，因此它已成为与国民經济和卫生保健相联系的一个学科了。

恩格斯說过，科学的发生和发展，归根到底是由生产决定的。認識的来源主要是生产实践，同时認識又必須經受实践的考驗，并为生产服务。而研究胚胎学的目的，就是去掌握个体发育的

規律,并且用来服务于生产实践。例如,就我国沿海的海产养殖来说,尤其貝类方面,如蛏、牡蠣、蛤、蚶等的养殖是一项重要的水产事业,自从1958年以来,也有很大发展。但是目前由于貝苗来源不足,使增产受到一定的限制;对于推广大面积的港灣养殖,也同样遇到了魚苗、虾苗等来源不足的問題。因此,怎样运用胚胎发育規律,进行人工孵化、繁殖大量幼苗,就成为当前胚胎学的迫切任务之一了。在耕畜繁殖方面,如何使家畜高产多胎,产后迅速再孕及培养农畜优良新品种等;其他如怎样提高家禽的孵化率,如何控制水生生物的数量以及如何与农业害虫和寄生的无脊椎动物进行斗争的措施,如何繁殖有益昆虫等,都和受精作用、胚胎发生有密切关系。对医学,不論是病理,特别是对于畸形学的研究,或是对产科学、外科学等的学习,都必须具有人体胚胎学的知識。很多重要的激素的发现和分离,如辜固酮、雌素酮、孕酮和某些垂体激素如促卵泡成熟素,都曾借助于胚胎学的研究。所以胚胎学的研究,必須配合任务的要求,明确方向,使这一学科能很好的为我国的社会主义建設服务。

第二节 胚胎学的分科及与其他学科的关系

一、胚胎学的分科

胚胎学按其历史发展过程,由研究方法的不同和要求的逐步提高,可区分为叙述胚胎学、实验胚胎学和进化胚胎学。

1. 叙述胚胎学 这是以叙述的方法来說明动物从两性細胞的成熟、受精、受精卵的分裂分化和器官形成所經過的一系列的发育过程。显然,胚胎发育各阶段的形态形成过程問題是胚胎发育最基本的知識。在叙述胚胎学中,有的只叙述一种动物的发育过程,如人体胚胎学;有的就几种动物的发育予以比較而加以論述,就是比較胚胎学。

2. 实验胚胎学 也称胚胎生理学,是用各种实验的方法,来寻求和分析引起个体发育的因素,器官形成的动力和器官发生时各部分彼此間的相互作用,以进一步了解个体发育中形态形成的規律。

实验胚胎学的研究主要是从生理方面探求发育的原理。近来发展到用生物化学方法来寻求发育生理,如研究关于发育时的代謝、酶的活动、核酸、激素和維生素在形态形成中的作用等,于是有所謂化学胚胎学的建立。近年来,更有把免疫学的理論从胚胎学进行研究的事实。这是胚胎学中較新的一个方面。

3. 进化胚胎学 这是从历史发展观点出发,就是应用进化观点来研究个体发育过程中的一般規律,闡明个体发育和系統发育的关系,主要应用比較叙述的方法,这不仅有助于解决胚胎学上的問題,而且对解决进化問題有重大意义。

近来苏联学者更有应用生态学的方法来研究胚胎学,就是生态胚胎学。它是研究个体发育各阶段上,器官或器官原基和一定的生存条件之間的关系,說明胚胎形成过程和生存条件之間的依存关系。

二、胚胎学和各学科的关系

胚胎学是生物科学的一門,所以和其他的生物学科都有內在的联系,尤其是和遺傳学和进化

論更有密切的关系。生物的发育,从个体来说,是生命的开端;从种族来说,是物种的延續。因此,胚胎学的研究,一面联系着遺傳,同时也联系着进化。胚胎学上的記錄,如親子間发育的相似与变异,对遺傳与进化提供了不少的資料。如蛙以上的脊椎动物在成体时期沒有鰓部,但在胚胎时期曾有鰓或鰓裂出現(人也如此)。到了某一发育时期,鰓便退化,演变为其他器官,这表明了蛙以上的脊椎动物是从有鰓的动物进化来的,从这一点就很可以說明胚胎学和进化論的关系。一系列的事实証明,有机体的早期发育阶段較后期能够发生較大程度的改变,而这些改变有可能使遺傳性发生改变。如何通过个体发育的变异来改造有机体的遺傳性的問題,正是胚胎学上的一个重要任务。

胚胎学对解剖学与生理学的关系也很密切,它可以帮助我們对器官构造和其生理作用有更深刻的認識。成体是由胚胎发育而成的。因此如能了解器官的来源与建成經過,对研究成体的构造与机能,就可以得到很大的帮助。如迷走神經有左右两条,胚胎时期原来分布在胃的左边和右边。在发育的过程內,胃向左轉,原来的右边成为背面,原来的左边成为腹面,因此右边的迷走神經便分布在胃的背面,左边的迷走神經在胃的腹面。我們知道了发育过程,便容易了解形体的构造。又如腎上腺为内分泌器官,分泌一种腎上腺素,它进入血液循环中能引起和交感神經相似的生理效应。这种关系,我們从胚胎学得到更明确的認識,因为腎上腺分泌腎上腺素的部分,和交感神經节細胞是同一来源的。在研究各种动物器官同功同源的时候,許多問題只有在胚胎学的資料中才能得到圓滿的解决,原因是从发生的来源來說明它們的关系比其他資料更确切得多。

在分类学方面,胚胎学的資料也往往成为分类学上最好的依据。在分类学上常常遇到一种情形,依据成体的构造往往无法判別它的隶属,但一經研究它的胚胎发生过程就使我們能够認識到它在分类上的位置。例如海鞘很早被认为是軟體动物的一种,但經柯瓦列夫斯基研究它的胚胎发育以后,人們才認識到它是和文昌魚同属于原索动物的。

胚胎学对組織学和細胞学更是紧密相关的,因为个体在发育阶段中,逐漸分化成为各种組織,組織正是胚胎发育的产物;而生殖細胞与受精卵是具有复杂結構的細胞。卵裂时期的細胞宗系,又和細胞分裂的复杂过程相联系,所以发育过程又和細胞学密切相关。

第三节 个体发育与系统发育的统一

胚胎学理論概念的基础就是把个体发育看作是反映遺傳性和环境綜合影响下的历史制約过程,而发育着的有机体遺傳性的改变是由于环境条件的改变而实现的。

有机体与它的必須的生活条件統一的原則是米丘林学說的基本原理。米丘林說明了个体发育随生活条件的改变而产生变异的規律。胚胎与成体一样,它也必须能适应周圍的环境,否則就要灭亡。胚胎的可塑性普通較成体来得大,特别是在胚胎的早期阶段,因而环境对发育的影响也大。

个体发育是按照一系列的程序或阶段进行的。这些程序或阶段是它的祖先在某一环境条件下所获得的特性。如果个体在它发育的过程中环境条件保持不变,那么它的遺傳性也保持不变,

发生成为类似祖先特性的个体；如果在发育的过程中，环境条件改变了，就可能引起生物遺傳性的改变，生物的发育或多或少的产生变异。所以个体的发育，一方面决定于它的以往的历史（系統发育），同时还要受当时具体环境的影响，反过来它也能影响和丰富系統发育。这說明个体发育虽然受系統发育的制約，而系統发育又受个体发育的制約。系統发育通过遺傳的作用影响了个体发育；个体的变异也通过遺傳的作用，影响和丰富了系統发育，所以系統发育与个体发育是互为因果的。

但是我們应当注意：个体发育反映了系統发育，这并不是說几千万年来进化的历史过程都能一一反映于短短的个体发育时期。許多因环境不同而改变了的旧性状，都在生物历史过程中逐渐消失了。目前保存的某些性状，再过几千万年以后也会慢慢消失的。这当然要看以后环境的变迁才能显示出来。同样，在个体发育中器官发生程序的先后，也不一定能与系統发育的程序相符合。例如，在个体发育中牙的发生，較自由活动的舌为晚；但是在系統发育中，动物牙的出現，远在舌的出現之先。

米丘林生物学說的特点就是在于掌握了有机体与环境的統一，以及个体发育与系統发育的統一的規律，而去有目的地影响个体发育，来改变有机体的遺傳性，使它向有利于人类的方面发展。

有机体与环境的統一，主要是通过新陳代謝的作用，所以要創造新品种，就必须掌握住影响生物体的新陳代謝，特别是在发育过程或幼体时代。因为从两个分裂球时期开始以后，胚胎的細胞和器官就是彼此互相影响着。由于胚胎的代謝作用，就保證了各部分的相互联系，也保證了胚胎和成体一样的統一。如果我們能在这个时期控制代謝作用，性状的改变是比成体容易得多了。这是胚胎学发展的新方向，是我們应当特別注意的。

个体发育一面与环境統一，一面与系統发育統一，而个体内部的各部分在发育过程中也是統一的。部分与部分，器官与器官之間都互相联系，互相影响，不是彼此孤立各自独立发生的，这种相互作用与整体性是通过各种物质的刺激（感应）作用，新陳代謝作用以及血液神經等作用，把个体的各部不可分割地联系起来，这就証明了米丘林学說和巴甫洛夫学說在胚胎学上的重要性。

第四节 胚胎学研究的观点及方法

胚胎学的研究，在过去由于思想观点和方法上的錯誤，使它的发展受到了一定的限制，在一定程度上是脱离生产实践的。自从达尔文学說的进化概念，特别是米丘林学說的定向改造影响到胚胎学之后，使胚胎学研究出現了新的途徑和方法，因而現代胚胎学的基本原則就是不应只应用描述的方法，去研究发育形态学的問題和結構；而是应该应用历史观点、进化观点，在个体发育的不同阶段上，去研究与形态学互相联系的机能的发生、发展和更替。因而現代胚胎学按其本身的内容及其研究方法，不仅是一門形态的科学，而且是一門生理及生态的科学，是需要同細胞学家、生理学家、免疫学家、生态学家、生物化学家和生物物理学家共同进行綜合性的胚胎学研究，所以在方法上必須利用生态学的、生理学的、形态学的、生物化学、生物物理学和外科学等的方

法。同时，以辩证唯物主义作指导，去研究个体发生的规律，研究个体发生的不同阶段有机体同环境相互关系的问题，以期掌握动物的个体发育和经过个体发育的变异来影响它的遗传性，使胚胎学成为服务于社会主义建设中的一门科学。

第二章 胚胎学历史简述

几千年来，科学家和哲学家对于个体发生的问题，都发生很大兴趣，因为个体发育不仅是生命的开端，同时也是种族的绵延。但是因“发生”这个问题比较复杂，研究不易，再加上各人的立场、观点和思想方法的不同，所以在研究方法上和问题的解释上就有很大的距离。一直到現在还在热烈地争论着，得不到统一的意見。

历年来对个体发生的研究，有两种基本不同的观念：一个认为有机体是整体的，发生的过程是有机体整个的活动，不能分割，也不能片面地来看问题；另一种认为有机体是部分的集合，分析有机体的构成，就可了解有机体的全部。

究竟整体是部分简单的凑合呢；还是部分在整体中是有机的联系？整体是不是可以部分来解释呢；还是部分只能在整体上来说明？有机体发生的过程，是有机体整个的活动呢；还是有有机体各部分独立发展的结果？有机体是不是能脱离环境独立发育生长呢；还是有机体的发展和环境是有机的统一？

以上几个问题是几千年来研究动物发生中，在思想上和方法上所存在的主要焦点。

第一节 达尔文以前的胚胎学

一、先成论的产生

远古希腊时代希波克拉第 (Hippocrates, 公元前四世纪) 就有了一个有机体发生的学说。他认为个体身上的各部分能产生各种精液，幼体是各部分精液凝合而成的，所以子代身体构造，每一部分都和亲代各部分相同。也就是说：部分对部分是有相对来源的。希氏的论点，可以说是先成论的萌芽。

亚里士多德曾严格地批判希氏的学说，他说：“一个没有胡子的父亲如何能生有胡须的儿子呢？女性母亲，如何能生男孩子呢？”

他认为胚胎是一个整体，不能以部分来解释；亲子的相似是有机体整个活动机能的相似；活动机能是遗传下来的；同样的机能形成同样的发育。所以他是后生论者。但他主张有机体内有“灵魂”存在，灵魂控制有机体，这是唯心主义的观念。以上这两种部分和整体的观念，到了十七和十八世纪，就表现在先成论和后生论的争论中。

先成论者，否认真正的发育。他把发育看作简单的生长，就是认为胚体是亲体的缩影，胚体的构造在卵子或精子内都是预先形成的，发生不过是将预先形成的构造扩展长大罢了，看作早就形成了的胚胎的扩展。

这派的极端者，甚至认为预先的胚体，就如一套大小不同的个体套在一起，大胚体内有小胚体，小胚体内有更小的胚体。生殖不过是一套胚体从一个成体中脱离出来罢了。

先成论观念的发展往往是和部分观念分不开的。先成论者多认为胚质的组成和成体的构造，

是可以一一相对的,所以他们对胚胎发育的观点是静止的,不是发展的;是机械的,不是生理的。这派的重要代表如马尔毕基(Malpighi)和施发梅尔登(Swammerdam)。马氏在鸡卵中发现小的胚,施氏在蛹中观察到已包藏着蝴蝶的身体。

先成论的说法直接是和当时流行的神造论相吻合的。他们主张一切都是上帝预先安排或创造的,自然界的一切活动,仅仅是发展了上帝预定的计划而已。

二、后生论的兴起

1. 乌尔夫奠定了后生论 早在十七世纪,哈维就主张后生论:一切动物皆是从卵发生的。到了十八世纪胚胎学创始人乌尔夫(1713—1794)建立了新的关于有机体个体发展的学说。这个学说反对先成论。他认为有机体是渐渐由性细胞发展的,它的器官是渐渐形成的,而不是以现成的形态产生的,所以名后生论。乌氏在它的杰作“生物发生论”(1759年)里阐述了后生论,并且反对了先成论。他利用显微镜直接观察了鸡胚的发育,并且证明不论动物或植物的发育过程,都是从没有分裂的组织开始的。他证明了发育就是一系列相连的变化。

“有机体的各部分是有一定发育顺序的。因此,每一部分是它以前部分产生的结果,同时它又是产生后部分的原因”(论肠的形成),这个意见就说明后生论。他并以鸡胚的消化器官形成为例:初期肠的形成是一个椭圆形的膜,后来变成斜槽形,再变成筒形,最后再变成食道、胃肠、肝和其他消化器官。由此可见,胃肠并不是预先就存在的,鸡胚发育时,它的各部分是渐渐形成的。

后生论的观点和先成论完全不同,认为胚体的各器官是逐渐发生,逐渐形成的。胚胎学的目的就是要了解如何发生和如何形成,所以后生论的观点是发展的。

本来亚里士多德的观点也是后生论的。他说:有机体发育的过程中,有的器官很早就可以看清楚了,有的不能,因为还没有发生。比如肺比心大,而发展的时候,心出现比肺早。

但乌尔夫的胚胎发生学说,奠定了后生论的基础。他主张从简单到复杂的发展观点,推翻了先成论所主张的形而上学的观念。他的著作,对进化观点的发展,有很大的意义。但乌尔夫自己并没有摆脱时代影响。譬如他承认有一种特殊的内在力量的存在,这种力量推动发展过程和类型的形成。因此,他是一位“生机论”者。所以他还存在着唯心主义的观点。不过,他的著作推进了胚胎学的发展。

2. 贝尔的胚层学说 到了十九世纪前半叶,俄国学者贝尔(有胚胎学之父之称)比较研究脊椎动物各纲的胚胎发育。他证明:不仅在早期阶段,而且也在以后的阶段——器官发生的阶段相似。并且阐明了胚胎发育的共同规律性:各种动物在发育的过程中,必须经过“胚层”时期,为后来身体的器官基础。他确立了著名的“胚层学说”。他更进一步地证明胚胎的发展是渐生的,是整体的。他认为发育生长的过程,是有机体从普通分化到特殊分化。同一纲动物的胚体发育,不仅在早期阶段,而且也在以后的阶段——器官发生的阶段相似。

他发现所有脊椎动物的胚胎在结构上都是非常相似的。它们在分类学的地位上越是接近,那么这种相似点也就越大,特别是在器官发生早期阶段上,有着更大的相似点。例如在这一阶段上就不可能把鱼类、鸟类或哺乳类胚胎分辨出来,只有在进一步的发育情形下,才能形成某一群脊椎动物所特有的性状。

归纳起来,就成为著名的贝尔定律:(1)在胚胎中一般东西比专门东西出现早一些,所以胚胎方面,首先形成“門”的特征(所有脊椎动物皆是如此的);(2)而后形成“綱”的特征,再形成“目”、“科”、“属”、“种”的特征;(3)所有不同“綱”的胚胎最初是相似的,后来在发育上才彼此分离;(4)高等动物类型的胚胎,永远不会与另一种动物的类型相似,而仅仅与那个类型的胚胎相似。

贝尔定律显然地指出脊椎动物的胚胎上发育的共同性,就是好象都发源于一个共同的組織典型,然后向着不同方向发展。

贝尔学說影响了分类学的发展:为了确立某一个类型在系統中的地位,最重要的是知道这个类型胚胎的早期阶段,这在以后进化理論的奠基上起了很大的作用。

在十九世紀初叶,为了明确“亲属”关系和建立“自然体系”,就开始应用胚胎学的材料。

贝尔的著作証明:在胚胎发育过程中最初出现的性状,是最重要的性状,因而就成为这一类群的特征。例如脊椎动物胚胎很早形成神經管和脊索,这些性状是整个这个类群——从原索动物到哺乳类所特有的。因此,脊索和神經管是脊索动物(包括脊椎动物)的最重要的性状。

由于贝尔的研究,后生論更受到了普遍的重視,先成論已为多数人所抛弃。但是和烏尔夫一样,贝尔也是一位生机論者,因为他认为在发育生长的过程中,虽然前一阶段的发育生长是后一阶段发育生长的原因,但整个过程是受有机体的“本性”控制的,这样一来,他的观念仍有唯心主义的成分。

第二节 进化胚胎学的发展

1. 达尔文(1809—1882)对生物发育的規律性給予唯物主义的解釋。他說明在胚胎构造上,低等动物各个特征的重演的規律是动物在个体发育上反映其祖先发展历史的现象。达尔文指出:各种动物发育阶段的相似是証明起源的共同性。他并且指出了变异性和自然选择法則也影响着胚胎发育,所以他认为胚胎发育并非經常是祖先发展历史的副本。达尔文指出了研究胚胎发展的途徑——就是用历史的观点去研究胚胎的发育。

2. 贝尔的工作奠定了关于胚层和胚胎发育一般过程的学說的基础。这个学說在十九世紀俄国先进生物学家科瓦列夫斯基(А. О. Ковалевский, 1840—1901)和梅奇尼科夫(И. Н. Мечников, 1845—1916)的工作中,得到进一步的发展,他們为进化胚胎学的发展打下了基础。

科瓦列夫斯基从事于无脊椎动物胚胎发育的研究工作。他在形形色色的无脊椎动物中,发现在胚胎的发育时期中,特别是在早期,有很多的相似点:在囊胚期,原腸期,甚至在某些情形下,在器官形成的过程中,都有相同的特点。从科瓦列夫斯基的工作中,可以得出一个对于进化有重要意义的結論:动物界在原則上都有着共同一致的发育方式。这就証明了进化論的基本原則——有机界起源的一致性——的正确性。

同时,科瓦列夫斯基研究文昌魚和海鞘的发育过程后,肯定地指出文昌魚和海鞘是一种过渡的类型,它們是脊椎动物和无脊椎动物之間联系的环节。科瓦列夫斯基的工作,在闡明动物界的

亲緣关系上具有巨大的意义。他的工作在分类学上进行了全面性的改革，从此分类学家划分出了一种新的动物类型，就是脊索动物。

科瓦列夫斯基是进化胚胎学的先驅，他的工作，使生物学和胚胎学有了进一步的发展。

梅奇尼科夫早年曾著有“論头足类軟體动物的发展史”和“論蜎类的发育”。在这两书中，他确定了无脊椎动物的发育与鳥类、哺乳类的发育有共同之处。它們在胚胎早期发育中，同样形成胚层，以后按照和脊椎动物相同的原則，由胚层发生出器官来。

梅奇尼科夫对海綿和水母方面的研究工作是特別重要的。他在这些动物的研究中发现了吞噬母細胞，并和高等动物組織里的吞噬細胞相比拟。这对闡明无脊椎动物和脊椎动物間的亲緣关系上有着重大的意义。

梅奇尼科夫不仅在胚胎学方面具有重大的貢獻，同时在医学中的許多問題：如发炎、免疫、衰老等方面也作出了卓越的成就。

科瓦列夫斯基和梅奇尼科夫都是达尔文主义的积极工作者和宣傳者，由于它們在胚胎学上的成就，使达尔文的进化学說得到更充分的論据。

3. 德国的胚胎学家繆勒(Müller, 1867—1897)和赫克尔(Haeckel, 1834—1919)是生物发生法則的創始人。繆勒研究了甲壳类的胚胎，发现虽然在甲壳綱有着很大的多样性，但許多甲壳类在发育上都有一个相似的幼体类型。他的理論为赫克尔所支持，并且赫克尔更扩大成“重演定律”。赫克尔利用了当时胚胎学的成就对有机界历史发展和个体发育(即胚胎发育)相互关系的法則，給予明确的意义：就是有机体发展的历史分为两个相近的、相互紧密联系的部分，即个体发育和系統发育，个体发育是系統发育的簡短而迅速的重演。

赫克尔认为受精卵相当于原始单細胞有机体，原始单細胞有机体是动物界整个系統的基础，囊胚相当于原始多細胞有机体的阶段。这种原始多細胞有机体，他称为“囊胚祖体”。至于个体发育过程中的原腸胚是中空囊胚經內陷而形成，这种原腸胚也就相当于“原腸虫”特性重演。他的原腸虫学說，为梅奇尼科夫的觀察所否认。梅奇尼科夫在某些低等动物发生中发现原腸胚不是由內陷形成，而是由外层細胞游走到内部形成的。所以他认为多細胞动物的祖体可能是实心的，不是中空的物体；至于内部形成腸腔和破裂成胚孔，那是次級的过程。

赫克尔把生物发育的性状分为两种：一为古代祖先的性状，称为“原发性状”，并把它們在动物个体发育过程中的重复現象，称为重演現象；另一为“新生性状”，这些性状是胚胎在其生活过程中获得的，它們并不影响有机体的进化，也不能引起該物种系統发育过程的改变。例如青蛙的吸盘，鳥类和哺乳类的胎膜等。

赫克尔对于达尔文的生物发生規律的概念，也认为胚胎的发育仅能重复成长类型的性状，胚胎状态中的变异，并不能改变个体的历史发育，也不能影响今后的系統发育。赫克尔的理論是忽略了环境对生物发育影响的重要性。同时他也把原性发育和新性发育对立起来，这是不正确的地方。

4. 魏斯曼(A. Weismann, 1834—1914)将身体上的細胞分为两种：体細胞和生殖細胞。体細胞是生殖細胞的产物，它随着个体的死亡而灭亡。至于生殖质(生殖細胞)它經過生殖作用，代

代相傳永远不断，同时不受外界环境的影响。遺傳物质是生殖质內含有大量的不同的有生命的小点，称为“决定子”。在个体发育过程中每一决定子与一部分特殊的細胞相联系，而发展为身体的某一部。

摩尔根(Morgan)进一步发展了“决定子”的学說，他认为是由染色体上的基因通过个体发育而表現出有机体的性状。他认为一切特征在遺傳上都預先存在的，不过逐漸地表現出来；从这一观点出发，胚胎学的任务就在于描述已經預先存在于卵內特征，如何逐漸显露出来。

米丘林学派对于个体发育和系統发育的統一性和其相互关系，都曾深入討論过，研究系統发育史开辟了克服遺傳性的途徑，应用和选择有机体发育的新条件的方法，可以改变有机体发育的道路，并且能获得具有新发展方向的新类型。在米丘林学說指导下的各种工作都証实了关于个体发育和系統发育統一性的观念。苏联的动物育种家依凡諾夫(Иванов, 1871—1935)就是应用这些規律培养出很多优良的新品种家畜。

在进化胚胎学范圍中，对个体发育形态形成过程的观察，具有各种不同的观点和不同的研究方法，尚需进一步探討。

第三节 实验胚胎学的兴起

在十九世紀末，关于胚胎学的研究由形态的描写，进为原因的探討，于是就产生了实验胚胎学，它是以实验的方法研究发育过程中的原因的。

1. 希斯(His, 1831—1904)为实验胚胎学創造人之一。他认为細胞、組織和器官的发生和分化的原因，决不仅仅沿着系統发育的路綫。他主張器官的形成和发育依赖于該器官的功用。并且认为卵子的分裂，囊胚、原腸和所有的发育时期，可以純粹的机械基础予以解释。在发育的任何一个时期都是促成下一时期的开始，而下一时期又为再下一时期发育的原因。所以他是反对重演定律的，同时又是“发生机械論”的倡导者。

希斯对原腸作用的外包和內陷的动力，认为是背唇处細胞的过分增殖所致，这是錯誤的。現在已有許多实验証明：原腸作用主要是細胞移动的结果。

2. 机械观念发展到最厉害的为卢氏(Roux, 1850—1924)。他的著名的“嵌合学說”，就是从研究蛙类卵子而得。他将两細胞时期的蛙卵刺死一个，留下一个細胞，发育为一个半身的个体。因而他认为发育各部分的物质早就决定于卵中。并且他认为在卵巢中卵子的某些部分是已經預定了发生为某种特別区域的：未受精卵的动物半球深色区域，主要的将发育为头部，而植物半球为尾部。受精以前整个卵子为輻射对称，受精以后經過两极和精虫穿入点决定胚胎的左右对称平面。当分裂繼續进行时，細胞繼續变小，在囊胚上显出更多的特殊組織与器官的区域。这些看法都是預成的，机械的。以后曾有許多实验証明它的錯誤。

3. 杜里舒(Driesch)曾把海胆卵子在两細胞或四細胞时期分离开来：每个都变成完整的个体。所以他的实验否定了卢氏的嵌合学說。他对卵子这种調整的現象，认为有某种能力的作用，称为不可知的“活力”(entelechy)，这就是生机主义的唯心主义的本质。杜里舒与卢氏两派的斗争造成了胚胎学上生机論和机械論的矛盾最尖銳的时期。

4. 施培門(Spemmann)对于胚胎方面作了很多工作,他的一个著名实验,就是将受精卵用发絲縛分为有核与无核两部。无核部分不分裂,有核部分分裂到四个、八个或十六細胞时,把发絲放松,让任一个核进入不分裂部分,然后再縛紧,結果此部也能分裂了,而且同样也成为完整的胚胎。这个实验严重打击了魏斯曼的决定子和卢氏的嵌合学說,但是他本人却没有作出正确的結論。

施培門的最突出的工作是創立“組織中心”的学說。他指出胚胎的背唇区的脊索中胚层物质为“組織中心”。这个区域的物质移植到外胚层之下,能感应外胚层产生神經管。所以他认为这个区域为組織胚体的重要部分。施培門的感应工作确有很大发现,对于实验胚胎学的发展又推进一大步。但是他对“組織中心”的看法是有片面性的,因为身体上各种組織和器官的分化是有相互关系的,不能重視一方面而忽視其他部分。背唇固然有誘导作用,但被誘导者如果不能起反应的話,誘导也就失去作用了。施培門沒有从誘导与被誘导的两面去研究胚胎各部的相互关系,只是強調組織中心作用,这是不全面的。

以上这些学者的工作,在頗大程度上反映着片面描述性的和片面的形态学的路綫,由于他們仅是胚胎学中实验方法的发展,而长期以来都沒有和历史方法发生联系,因而也沒有考虑到和生态学的联系。实际上仅是胚胎生理学中的实验胚胎学,它在胚胎学发展中曾起过相当大的作用和取得若干重大成就。但是由于沒有掌握进化胚胎学的研究方法的优点——历史方法,所以,也就不能不使研究对象的范围极端狹窄,几乎不研究发育条件的問題;因而在实验胚胎学中所取得的一些成就无非是获得了某些丰富的資料,尚須在历史方法和有意識地把胚胎学变为控制形态形成过程的武器的基础上,加以正确解釋。

他們主要的缺点:(1)忽視詳細的認識典型的发育;(2)忽視任何形成过程都是以有机体与环境的相互作用为基础的这一基本原理;(3)沒有和历史方法相联系。

胚胎生理学应利用生理学、生物化学、生物物理学、細胞学、免疫学、生态学等的成就和方法来进行研究;这对于胚胎学來說的首要任务,就是借助創造一定的外界发育条件,按照发育的規律加以影响的方法来控制有机体的发育。

最近十余年,胚胎学研究的另一个新方向,就是“化学胚胎学”——这是由李約瑟(J. Needham)布拉舍(J. Brachet)等所建立的。他們研究胚胎发育过程中細胞内部化学物质和能量变化的規律,从而可以深入了解胚体发育的內在机制,这就更丰富和发展了生理胚胎学的研究內容。

第四节 苏联胚胎学的研究方向

苏联的胚胎学家是继承了科瓦列夫斯基、梅奇尼科夫的进化胚胎学的傳統,遵循着米丘林所指出“有机体和生活环境統一”的原則而工作的。他們非常重視胚胎学中的生态学的方向,出現了研究发育中的动物有机体和环境的关系,以及闡明这些关系的形成意义的一系列研究工作。

在实验胚胎学的各种不同学派中,應該特別指出的是費拉托夫(Д. П. Фелатов)的工作,他在发育学說方面具有很大的貢獻,他认为形态的研究本身只提供有限的意义,它不能够与整体发育規律的認識相联系,只有借助于历史观点的方法才能闡明发育的規律性。

馬特維亦夫(В. С. Матвеев)、克婁冉諾夫斯基(С. Г. Крыжановский)、伐斯涅錯夫(В. В. Васнецов)在魚类的胚胎的适应和发育阶段,生存条件对于鱼类、两栖类、哺乳类发育时形成过程中的作用,以及詩密特在哺乳动物发育阶段方面的研究,外界环境对幼虫和水蛭形成过程等工作中都有很大的成就。

此外,杰特拉夫(Т. А. Детлаф)、薩多夫(И. А. Садов)对鱈魚胚胎发育和孵化方面,也有独特的成就。

又在再生問題方面如那梭諾夫院士及其学派,托金、布利亚赫尔等人也提供了許多新的材料。

不少苏联学者根据米丘林学說的系統发育和个体发育統一的观点出发,揭露了系統发育与个体发育的相互关系。

他們証明:动物发育的过程,是一个质变的过程,并且不是“偶然的”,无缘无故出現的突变;物质质量变的积累是质变的基础。

事实上,研究証明,系統发育能够引起一定型式的个体发育。由于通过系統发育,在有机体内产生了一定的对于环境条件的要求,只有具备了这种环境条件方能实现发育过程。

許多苏联胚胎学者研究有机体发育过程时貫徹着历史观点。他們认为有机体的历史发展决定着有机体的胚胎发育的經過,也就是有机体的遺傳性。有机体遺傳性是該种有机体許多世紀历史演变的結果,这种有机体是和一定的生活环境密切联系着的。胚胎发育时,可以看到长期历史过程形成的内部遺傳因素和发育着的合子同外界条件間复杂的相互作用。

在胚胎发育的过程中也能看到有机体的各部間的相互联系,研究这些复杂的相互作用,才能闡明胚胎发育的規律性,找到控制动物个体的发育,特别是胚胎发育的方法。

第五节 我国胚胎学研究工作簡述

解放前,我国动物胚胎学的基础异常薄弱;而在解放后十三年来,胚胎学的发展就非常之快。無論在一般胚胎学、实验胚胎学以及实际应用的胚胎学等方面的研究工作,皆很好地开展起来,而以实验胚胎学和解决当前社会主义建設中生产上重大的、有价值的胚胎学研究工作,成績更大。例如朱洗对于胚胎的受精机制問題和人工单性发育的研究,以及受精原理的建立和家蚕的多精受精工作(証明受精的选择性和精子細胞质的遺傳作用),皆有很大的理論和实践的意义。此外,他还研究了蓖麻蚕的发育养殖的問題和鯪魚的人工授精和人工孵育問題,收到了很大的效果。他的家蚕混合授精的研究,印証了米丘林学說的某些原理,在苏联学术界得到很高的評价。另一位实验胚胎学家童第周对于胚体軸性的实验,批評了柴耳德(Child)生理等級的理論。他近来研究文昌魚(1959)卵子的发育規律,証明各胚层及各器官間的相互作用,批評了康克林(Conklin)嵌合定理的錯誤。庄孝惠对于分化問題和器官发育問題的研究工作,对于感应物质有詳細的分析,把胚体感应現象的研究,推进了一步。此外,在物理化学胚胎学方面,过去在我国是一个空白点,現在也开始一些重要的研究工作,例如施履吉等用离心力分析蛙卵受精前后的差別,和核酸对于蛙类胚胎发育的影响。張作干等关于胚胎的組織化学的研究,以及薛社普等利用放