

人体胚胎学

刘斌 高英茂 主编

人 民 卫 生 出 版 社

人 体 胚 胎 学

刘 斌 高英茂 主编

编委 (按姓氏笔画为序)

- | | |
|-----|----------------------------|
| 王文青 | 青岛医学院组织学与胚胎学教研室 (266012) |
| 叶百宽 | 北京中医药大学组织学与胚胎学教研室 (100029) |
| 刘 斌 | 北京医科大学组织学与胚胎学系 (100083) |
| 刘 凯 | 山东医科大学组织学与胚胎学教研室 (250012) |
| 谷华运 | 上海医科大学组织学与胚胎学教研室 (200032) |
| 李 英 | 北京医科大学组织学与胚胎学系 (100083) |
| 何泽涌 | 山西医学院组织学与胚胎学教研室 (030001) |
| 何素云 | 贵阳医学院组织学与胚胎学教研室 (550004) |
| 孟 文 | 泰山医学院组织学与胚胎学教研室 (271000) |
| 杨美琳 | 山西医学院组织学与胚胎学教研室 (030001) |
| 高英茂 | 山东医科大学组织学与胚胎学教研室 (250012) |
| 高摄渊 | 江西医学院组织学与胚胎学教研室 (330006) |
| 聂毓秀 | 白求恩医科大学组织学与胚胎学教研室 (130012) |
| 侯家骥 | 兰州医学院组织学与胚胎学教研室 (730000) |
| 翟叔原 | 山东医科大学组织学与胚胎学教研室 (250012) |

人 民 卫 生 出 版 社

图书在版编目(CIP)数据

人体胚胎学/刘斌,高英茂主编. —北京:人民卫生出版社,1995

ISBN 7-117-02227-2

I. 人… I. ①刘…②高… II. 人体胚胎学 IV. R321

中国版本图书馆 CIP 数据核字(95)第 00994 号

人 体 胚 胎 学

刘 斌 高英茂 主编

人 民 卫 生 出 版 社 出 版
(北京市崇文区天坛西里10号)

人 民 卫 生 出 版 社 印 刷 厂 印 刷

新 华 书 店 北 京 发 行 所 发 行

787×1092毫米16开本 44印张 978千字
1996年1月第1版 1996年1月第1版第1次印刷
印数:00 001—3 000

ISBN 7-117-02227-2/R·2228 定价:67.30 元

〔科技新书目 369—152〕

人体胚胎学是一门研究个体发生发育
规律、生殖与发育调控和衰老病死
密切相关的学科。近有由于生殖工程
学的兴起而日益受到重视。本书由国
内胚胎学专家精心选题执笔，内容丰
富，系统新颖，重点突出，介绍生殖程
序及发育机理新进展，图文并茂，是一本
值得推荐的高校教材和供有关专业
同仁参考的科技书。

科学出版社

张军

追溯前人成就
廣括近代偉績
探索人生奧秘
闡述機體演變

李肇特題

前 言

“人体胚胎学”是迄今为止我国出版的一部最大型的胚胎学专著。在人民卫生出版社指导下,于1992年春由11所医学院校的15位专家、教授汇集北京医科大学召开了第一次编委会,确定了本书编写内容、编写要求和各章节编写提纲。1993年9月在济南山东医科大学召开了第二次编委会,交流讨论各章初稿。初稿又经作者修改后,于1993年底交主编,由主编总审和统一全书内容。人民卫生出版社、北京医科大学和山东医科大学为编委会的召开提供了经费资助。谨向关心和支持本书编写的有关单位领导、组织胚胎学老前辈薛社普教授、李肇特教授致以衷心的感谢。感谢张之生编审的热心关注和支持。

本书在编写过程中力求体现以下特点:

1. 既介绍人体胚胎学的基本理论、知识和技术,又力求反映80年代后期和90年代初期的研究成果。
2. 注意形态发生联系功能,正常发生与先天畸形的出现。
3. 既引证国外的资料,又力求反映当前我国胚胎工作者所取得的成果,使这本书更具中国特色。

全书共设23章,插图450余幅,总计约100万字。在保持人体胚胎学总论和各论基本内容的系统性基础之上,增加了“胚胎的免疫性”、“胚胎发育机制”、“试管婴儿的培育”、“低温生物学技术的应用”、“人工受精”和“转基因技术”等。另外,还增设了“常用实验动物胚胎的早期发生”一章,介绍了鸡胚、小鼠胚和家兔胚等发育并附有精美的插图。这些将是人体胚胎学的教学与有关学科的科研工作所必需的,这也是本书的另一特色。

我们两位主编在总审和统一全书过程中,由于学识浅薄和缺乏经验而处理不当,难免出现错误和不妥,恳请读者批评指正。

刘 斌

高英茂

1994年7月

总 目 录

第1章 绪论	(刘斌) (1)
一、人体胚胎学的研究范围及其在医学中的应用	(1)
二、胚胎学发展简史	(3)
三、胚胎学的研究方法	(8)
四、近年来我国胚胎学所取得的成就	(12)
第2章 精子、卵子发生与受精	(刘斌) (15)
一、卵子的发生、成熟与排卵	(16)
二、精子的发生、细胞学及精液的组成	(32)
三、受精的过程与机制	(51)
第3章 胚泡形成与植入	(刘斌) (64)
一、卵裂与胚泡形成	(65)
二、胚胎信号	(71)
三、植入	(77)
第4章 三胚层的形成与分化	(高英茂) (85)
一、内、外胚层的形成和滋养层的演变	(86)
二、中胚层的发生和绒毛膜的形成	(89)
三、三胚层的分化	(91)
四、胚体外形的演变和各器官系统的建立	(99)
第5章 胎膜与胎盘	(李英) (104)
一、胎膜	(105)
二、胎盘	(113)
第6章 各期胎儿发育特征和影响胚胎发育的因素	(王文青) (143)
一、胚胎龄的推算	(144)
二、胚胎长度测量	(144)
三、胎儿体重、外形、行为和主要脏器重量的变化	(146)
四、影响胎儿生长的因素和胎儿宫内发育迟缓	(152)
第7章 胚胎发育分期和国人胚胎发育状态的测定	(高摄渊) (161)
一、胚胎发育分期	(162)
二、国人胚胎发育状态的测定	(171)
三、中国人胚胎发育调查与国外资料的比较	(181)
第8章 孪生、多胎与联体双胎	(孟文) (187)
一、孪生	(188)
二、多胎	(193)
三、联体双胎	(195)

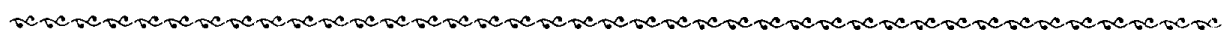
第9章 畸形学概论	(高英茂)	(202)
一、畸形学的发展		(203)
二、先天畸形的发生状况和分类		(204)
三、先天畸形的发生原因		(209)
四、胚胎发育与畸形发生		(214)
五、先天畸形的预防和宫内诊断、治疗		(217)
六、先天畸形的实验研究		(222)
第10章 鳃弓、咽囊的分化和头颈部的发生	(曹叔原)	(227)
一、鳃弓的形成和分化		(228)
二、咽和咽囊的演变		(231)
三、颜面的发生和口鼻腔的分隔		(233)
四、颈部的形成		(239)
五、颜面和颈部的先天畸形		(239)
第11章 消化和呼吸系统的发生	(何素云)	(247)
一、消化系统的发生		(249)
二、消化系统的先天畸形		(263)
三、呼吸系统的发生		(270)
四、呼吸系统的先天畸形		(275)
第12章 体腔与系膜的发生	(孟文)	(280)
一、体腔的发生和分隔		(281)
二、系膜的发生和演变		(286)
三、体腔和系膜的先天性畸形		(290)
第13章 泌尿系统和生殖系统的发生	(何泽涌 杨美林)	(297)
一、泌尿系统的发生		(299)
二、生殖系统的发生		(311)
第14章 内分泌腺的发生	(叶百宽)	(338)
一、脑垂体		(339)
二、甲状腺		(342)
三、甲状旁腺		(345)
四、肾上腺		(347)
五、松果体		(352)
六、胰岛		(355)
第15章 骨骼、肌肉和四肢的发生	(叶百宽)	(360)
一、骨骼系统的发生		(361)
二、肌肉系统的发生		(372)
三、四肢的发生		(382)
第16章 皮肤及其附属器的发生	(侯家骥)	(389)
一、表皮的发生		(390)
二、真皮与皮下脂肪的发生		(394)

三、皮肤附属器的发生	(395)
四、皮肤发育过程中表皮与真皮的相互关系	(399)
五、皮肤及其附属器的发育异常	(401)
第 17 章 神经系统的发生	(侯家骥) (407)
一、神经管的形成和早期分化	(409)
二、脊髓的发育	(414)
三、脑的发育	(419)
四、神经嵴的分化	(443)
五、周围神经的发生	(446)
六、神经元相互联系的建立与控制	(453)
七、神经发育中的性分化	(457)
八、神经系统的先天畸形	(459)
第 18 章 眼与耳的发生	(谷华运 周国民) (469)
一、眼的发生	(471)
二、耳的发生	(485)
第 19 章 循环系统的发生	(谷华运 王光辉) (494)
一、原始心、血管系统的建立	(497)
二、造血器官	(501)
三、心脏	(502)
四、动脉	(512)
五、静脉	(517)
六、心、血管的组织发生	(523)
七、胎儿血循环途径与出生后的改变	(526)
八、淋巴管	(528)
九、先天畸形	(529)
第 20 章 免疫器官的发生和胚胎的免疫性	(高摄渊) (536)
一、免疫细胞的发生	(538)
二、免疫器官的发生	(543)
三、胚胎的免疫性	(553)
四、免疫缺陷疾病和淋巴器官畸形	(555)
第 21 章 胚胎发育机制	(高英茂 叶百宽) (558)
一、细胞生长	(560)
二、细胞分化的决定和细胞分化	(567)
三、胚胎诱导	(578)
四、形态发生及细胞行为	(582)
第 22 章 生殖工程	(刘斌) (595)
一、“试管婴儿”的由来及其培育技术	(597)
二、培育“试管婴儿”的新方法	(611)
三、人工授精	(617)

四、低温生物学技术的应用.....	(620)
五、转基因技术.....	(626)
第 23 章 常用实验动物胚胎的早期发生..... (聂毓秀)	(631)
一、鸡胚的早期发生.....	(633)
二、小白鼠胚的早期发生.....	(643)
三、大白鼠胚的早期发生.....	(659)
四、兔胚的早期发生.....	(660)
五、猪胚的早期发生.....	(663)
索引.....	(669)

第1章 绪 论

北京医科大学 刘斌



一、人体胚胎学的研究范围及其在医学中的应用	(1)
二、胚胎学发展简史	(3)
(一) 叙述性胚胎学和比较胚胎学	(3)
(二) 实验胚胎学和化学胚胎学	(6)
(三) 现代胚胎学的发展状况	(7)
三、胚胎学的研究方法	(8)
(一) 活体标本的直接观察	(8)
(二) 制片标本的观察	(9)
(三) 组织化学与免疫组织化学技术	(9)
(四) 放射自显影术	(10)
(五) 示踪法	(10)
(六) 显微外科技术	(11)
(七) 培养技术	(11)
(八) 产前诊断与着床前诊断技术	(11)
(九) 生殖工程	(12)
(十) 转基因技术	(12)
四、近年来我国胚胎学所取得的成就	(12)
参考文献	(13)

人体发育是从精子与卵结合的受精卵开始一直到个体死亡的连续不断的过程。这是一个由单细胞、受精卵（即合子）演变成一个多细胞人体的生长和分化的过程。机体发育中的绝大多数变化发生在胚胎期及胎儿期，研究这些变化过程和规律的学科就是人体胚胎学（human embryology）。它所论及的时期，可以说始自受精，而终止于出生。胎儿的诞生只不过是人体发生环境的明显变化，人体发育本身并不因诞生而停止，出生后，不只是身体长大，而且还有重要的变化，如恒牙的发生，女性乳房的发育等，在儿童期、青春期乃至成年期才出现与完成。故从广义的角度讲，研究人体发生、发育的学科应称为人体发生学。

一、人体胚胎学的研究范围及其在医学中的应用

胚胎学研究的范围，不仅限于胚胎本身，还包括胚胎发育前后不同时期。胚前期：是

指胚胎发育前的准备时期，主要是配子，即精子与卵的发生和阶段。胚胎期：是从受精到胚胎发育的各阶段，包括整个个体发生过程中的形态、生理和生化的变化。胚后期：指从新生儿继续发育到性成熟。胚胎学研究的范围还包括再生现象，以及研究环境因素对胚胎发育的影响。现代胚胎学研究胚胎发生过程中所涉及到的细胞分化，细胞和组织间的相互诱导和相互影响及基因调控等问题，因而胚胎学已扩展成为发育生物学 (developmental biology)。

人体胚胎学与有关的医学基础学科和临床各学科均有着密切的关系。随着胚胎学研究方法和技术水平的不断改进和提高，为胚胎学在医学和社会实践中的应用创造了有利条件。

胚胎学原是解剖学的一部分。解剖学是研究机体的形态结构的，若就肉眼可资辨别的结构予以描述，则称为大体解剖学，若需借助显微镜无论光镜或电镜以至 X 线衍射等技术方可阐明其结构，包括分子水平的结构，则称为显微解剖学亦即组织学；然而机体的结构，并非一成不变，自受精至死亡，都是处于一个动态的演变过程之中，因而研究机体发生发展的解剖结构，便称为发生解剖学简称发生学，亦即广义的胚胎学。故解剖学实由大体解剖学、组织学以及胚胎学三部分组成，所以这三门学科虽各自成独立的学科，但有着不可分割的联系，只是在叙述时侧重点各自不同而已。

胚胎学与病理学也有着密切关系。胚胎发生过程中细胞分裂与分化可用来说明病理变化的转归现象。如创伤愈合，是通过胚胎阶段性的分化过程，组织恢复正常。胚胎发生的早期，内、中、外三个胚层的形成和进一步分化成各类组织和器官，由此就可以理解畸胎瘤的发生。细胞迁移是胚胎发生过程中常见的现象。通过动物实验，采用示踪法，对胚胎发育过程进行不断的观察，可追溯到身体各个部位细胞成分的来源。病理学家对肿瘤进行分类时，常需要应用胚胎学这方面的知识。

围生医学是近十几年来新兴的一门科学，目的是保证孕妇在围生期的健康、胎儿正常发育和安全分娩，提高新生儿的成活率。所以围生医学实属妇产科学和儿科学的范畴，但涉及其它很多学科，其中包括胚胎学。围生期一般指孕期满 28 周(或 20 周)到出生后 7 天(或 28 天)。为了保证胎儿健康成长，妇产科和儿科医务人员必需掌握胚胎正常发育过程的一系列变化，即从受精卵开始一直到胎儿娩出，此外还需了解辅助胎儿生长发育的胎膜和胎盘的结构和生理功能，以便采取措施，排除一切影响胎儿正常发育的因素。

临床医生掌握了胚胎正常发育和异常发育的知识后，当遇见先天性畸形的患儿时，可作出科学的解释，确定治疗措施。临床各科尤其是小儿外科对于先天畸形的治疗工作已作出了巨大的贡献，有的在胎儿时期已接受手术治疗。

近来对于怀孕和避孕问题的研究进展亦较快，并且建立了一门专科，通常称为“生殖生物学”。这一学科除讨论一些有关受精与避孕的技术问题以外，也把重点放在正常的配子形成、生殖的内分泌学、配子的输送与受精、早期胚胎发育以及哺乳类胚胎的植入等问题。

“畸胎学”是胚胎学的一个分支，专门讨论异常与先天畸形的原因。40 年代以前，人们对先天畸形的原因的认识很片面，只知道是遗传造成的，但目前对于先天性畸形的病因已有较丰富的知识。已知胎儿发育可受到遗传因素的影响，如遗传基因的缺损，染色体数目和结构的异常。另一方面也可受到环境因素的影响。胎儿发育的头 3 个月，特别

是第 15~60 天左右,正是器官形成和组织分化时期,对射线、病毒和某些药物等最为敏感,这些外因也可导致胎儿畸形的产生。产科医生如了解到胎儿父母有先天性遗传病的家族史,孕妇曾患有病毒感染、服用过某些药物或受到过射线的照射,疑有胎儿畸形时,应及时作出诊断,中止妊娠,以减少畸形胎儿的出生率。采取的诊断手段与了解胎儿发育的规律有着密切的关系。如作羊膜穿刺取羊水,进行细胞培养作染色体检查,最好在 16 周左右,因此时羊水增长快,羊水中细胞较多,细胞培养易于生长,而且不易损伤胎儿。又如疑有骨骼系统畸形,则应了解胎儿骨骼的骨化时期。四肢骨在妊娠第 17~19 周时已骨化,当有畸形时,此时作 X 线检查才可能发现问题作出诊断。围生期间因先天性畸形而死亡的达 20%,而新生儿中约有 2.7% 有先天性畸形,及至婴儿期,还可能另有 3% 的先天性畸形病例可以发现。因此优生优育已成为当前世界人口控制中一项极为重要的课题,它不但涉及遗传问题,并且涉及一些引起畸形物质(致畸原)的研究。

鉴于受精卵的发育与分化是受遗传物质控制的,又由于先天性畸形的产生是遗传与环境双重因子影响的结果,或者纯为遗传因子或者纯为环境因子所致,故“医学遗传学”已成为当前人体胚胎学中一个不可分割的部分。我国高分辨显带技术已达先进水平,对医学遗传学作出很多贡献。

胚胎学在临床应用的另一个重要方面关系到计划生育。当前全球人口猛增,已超过 50 亿,给社会发展造成严重影响,这已引起人们对控制人口增长的普遍重视。尤其是我国目前人口已超过 11 亿,占世界人口的 1/4。在集中精力加快发展经济的同时,必须做好计划生育工作,严格控制人口增长,努力提高人口素质,为社会主义现代化建设创造一个有利的人口环境。据统计,1992 年全国人口出生率为 18.24‰,比 5 年前下降 5 个千分点。1992 年全国有已婚育龄夫妇 23961 万对,避孕率为 83.4%,比 1988 年提高了 12.3 个百分点。多孩生育大大减少,1992 年出生多孩仅为 202 万,比 1987 年减少 54.7%。这些成绩的取得是在大力宣传计划生育的基础上并采取了一系列措施。从中充分体现了基础理论与临床实践的密切关系。只有在掌握了胚胎发育过程及有关生殖生理方面的知识,才可能采取先进技术和方法,对处于妊娠不同阶段的孕妇采取不同措施干扰胚胎发育,以达到节制生育的目的。

辩证唯物主义认为,世界上的事物是复杂的,充满着各种矛盾。对于有生育能力的人要提倡计划生育,而对于那些不育症患者就应想方设法满足他们生男育女的愿望。从 1978 年 7 月 25 日第一例试管婴儿诞生至今,已有几万个试管婴儿出世。这就是胚胎学家与临床工作者配合,反复探索而取得的硕果。

二、胚胎学发展简史

如同其他学科一样,随着研究方法的改进与技术进步,胚胎学本身也在不断地发展和充实。胚胎学是一门很古老的学科,从古希腊就有胚胎的记载。中世纪以来根据研究胚胎的方法,最早仅是观察和记载胚胎的外部或内部的形态变化,称之为叙述性胚胎学。以后将相似的多种动物胚胎加以比较,而建立了比较胚胎学。从 19 世纪以来至今又逐渐发展了实验胚胎学、化学胚胎学及分子胚胎学。

(一) 叙述性胚胎学和比较胚胎学

古希腊对胚胎学作出了重大贡献。最早记录有关胚胎研究的书籍推至公元前 5 世纪

古希腊 Hippocrates。他曾取 20 个鸡蛋，用 2~3 只母鸡来孵它们。从孵后第二天起，他每天取出一个蛋，打开来观察……。他说：“你将看到正如我所说的那样的现象，因为在鸡所见的自然现象是可以和人相比拟的。”通过观察，他提出一个有机体发生的学说。他认为有机体的各部分都能产生各种精液，幼体就是由各部分的精液凝合而成。所以子代的每个部分和亲代的各部分相同。

公元前 4 世纪，Aristotle 写了有关胚胎学的论著，描述了鸡及其它胚胎的发生，故一致公认他为胚胎学的奠基者，尽管他错误地认为胚胎是由精液与月经混合的一团无形物质发育来的。然而他对胚胎的研究对于后来者说是十分重要的，倒不是因为他所获得的一些知识有一部分相当精确，而是他的工作使人们由迷信与猜测逐渐转向实际观察。公元 2 世纪 Galen 著有《关于胎儿的形成》一书，描述了胎儿发育与营养及我们目前称之为尿囊、羊膜和胎盘的结构。

中世纪的科学发展是缓慢的，以致于在胚胎学的研究中无任何显著的工作可资记述。及至文艺复兴时期，即在公元 15 世纪，Leonardo da Vinci 较为精确地描绘了妊娠子宫、胎儿及胎膜的解剖图，并应用定量的方法测量了胚胎生长过程的长度，但是直到 17 世纪末即显微镜发明之前，早期胚胎的研究是无法有效地进行的。例如 Harvey (1651 年) 用放大镜观察鸡胚及血液循环情况，也研究了鹿的胚胎，正因为他无法观察早期胚胎，以致错误地认为胚胎是由子宫分泌出来的。

直到 17 世纪有了显微镜的发明，打开了新的观察领域。看到了细胞，有人看到精子、也有人看到了卵子，提出“先成论”的观点。“先成论”认为胚胎是在性细胞（即精子或卵子）预先存在的，发育只不过是继续长大。1672 年 de Graaf 观察到了兔子宫内的小室，并认为这些不可能是由子宫分泌的，也许是由另一种器官卵巢输送来的。无疑这些小室就是现今我们知道的胚泡。他曾观察到了卵巢卵泡，这些，我们至今仍然为纪念他的发现而称之为 Graaf 卵泡。

1675 年 Malpighi 研究了他认为系未受精的鸡蛋，而且认为鸡蛋中早已含有一个微型小鸡在内；1677 年 Hamm 及 Leauwenhoek 应用改进了的显微镜观察到了人的精子，但是他们并不了解精子在受精过程中的作用，而认为精子中已含有一个微型小人在内。这两派先成论学说，一派卵源论，另一派精源论曾各持己见，争论不休，然而他们却忽视了这样一个观点，即一个微小成体必定又要含有下一代另一个微小成体，只要种族不灭，它们必然要如此代代相传，这有可能吗？这种观点又发展为套袋学说（encasement theory）认为在预成的胚胎中还存在更微小的胚胎。一代一代的套在里面。生殖不过是这一套胚胎从成体中脱离出来。先成论的说法是和当时流行的神造论相吻合。他们主张一切都是上帝预先安排或创造的。

1759 年 Wolff 奠定了“渐成论”的基础，他认为有机体是由性细胞生长与分化逐渐发展而成的。他用显微镜直接观察鸡胚的发育。认为卵是一团均一的生活物质。其中没有预先形成的物质，也没有组织和器官。他描述了鸡胚消化器官形成过程。说明胃、肠不是预先存在的。而是在发育过程中逐渐形成的。他对有机体的发生有了新的概念，即“胚层的概念”，认为合子分裂产生胚层，进而形成胚胎。

渐成论观点与先成论完全不同。认为胚胎的各器官是逐渐发生，逐渐形成的。认为研究胚胎学的目的就是要了解各种器官、系统是如何发生、如何形成的，所以渐成论的

观点是发展的，但他认为发育的原因是不可知的内在力量。

Lazzaro Spallanzani (1775) 证明无论是卵细胞还是精子对于发育成为一个新个体都是必要的，从而终止了先成论的争论。即使如此，有关胚胎早期发育的知识仍然进展不快，因为它多半基于理论的基础上。

大约在发现精子后的 150 年，Karl Ernst Van Baer (1827) 描述了狗卵巢滤泡中的卵细胞，并观察了输卵管中的合子以及子宫中的胚泡，而且对于从胚层衍化为组织器官作出了很多贡献，故后人公认他为‘近代胚胎学之父’。1928 年他提出胚胎发育有共同的规律性。各种动物在发育的过程中，必须经过胚层时期，即胚层学说 (germ layer theory)。贝尔定律 (Baer law) 认为动物胚胎发育中有共同性，说明它们是发源于一个共同的祖先。此学说对进化理论及动物分类学都起了很大作用。总的说来，定律的内容就是在胚胎发育过程中最早出现的是门的特征。例如：脊椎动物胚胎很早形成神经管和脊索。这是从原索动物到哺乳动物都有的特征。因此脊索和神经管是脊索动物门的最重要的特征。包括原索动物、尾索动物和脊椎动物。

不过只有在 Schleiden 及 Schwann (1839) 的细胞学说建立之后，即机体皆由细胞及其细胞产物组成，胚胎学的研究工作才获得了迅速的进展。细胞学说的概念使人们认识到胚胎系由一个单一的细胞——合子发育而来。

胚胎早期的研究主要致力于胚体基本结构的形式。当然随着新技术的进展，连续切片后还可以蜡板法重建立体模型。研究的兴趣也逐渐由一般躯体构型转向微小内脏器官的排列与结构，这些工作多半是在 1880~1890 年间进行的。

Darwin (1859) 对胚胎学的发展也有一定的贡献。他的进化论把胚胎学与进化理论联系起来。他认为胚胎早期的相似是表示物种起源的共同性。对生物发育的规律性给予了唯物主义的解释。他指出在胚胎发育过程中出现了一些低等动物的特征是动物在个体发育上反映其祖先发展历史的现象。他指出各种动物发育阶段的相似是证明起源的共同性。后期的相异，说明不同环境中，个体发育可有变异。

Müller (1897) 研究了多种甲壳类动物的胚胎发育，发现它们有相似的幼虫。Haeckel (1919) 支持 Müller 的意见，他们二人提出生物发生律 (biogenetic law) 又称重演学说 (recapitulation theory)。认为有机体发展的历史可分为相互密切联系的系统发育和个体发育两部分。而个体发育是系统发育的简短而迅速的重演。

Haeckel 认为受精卵相当于原始单细胞有机体，囊胚相当于原始多细胞有机体的阶段。他还提出“原肠祖”学说，认为它是一切多细胞动物的祖先。这种原肠祖实际上并不存在。

胚胎学家根据贝尔定律和重演定律研究了大量动物的个体发育，找出了动物界分为各门各纲的依据，这是促使胚胎学从单纯的叙述发展为“比较胚胎学”的主要根源。

Weismann (1914) 在昆虫及其它无脊椎动物胚胎的研究中发现，原始生殖细胞在卵裂中很早就分离出来，将来产生为生殖腺，这些细胞含有下一代个体发育所必须的一切遗传“决定子” (determinant)。他把动物细胞分为体细胞和生殖细胞，说体细胞是由生殖细胞发育来的，随着个体的死亡而死亡。而生殖细胞是代代相传的，不受体细胞和环境的影响。他提出种质学说 (the theory of the continuity of the germ plasm)，认为在有

机体代代相传的过程中，生殖细胞的决定子孙代代相传，种细胞可控制体细胞，体细胞对种细胞不起作用。

Morgan(1912)进一步发展了“决定子”学说，提出基因是遗传性状表现的物质基础。他认为动物的一切特征都在遗传基因中预先存在，发育不过是这些性状逐渐表现出来。

(二) 实验胚胎学和化学胚胎学

19 世纪末与 20 世纪初，胚胎学由形态结构的描述，进而对机体发育的原因进行探讨，于是发展出“实验胚胎学”。实验胚胎学的目的是为了要了解激发或调节发育过程的因子。描述性胚胎学和比较胚胎学告诉我们发育过程是何时和如何进行的及其规律性，而实验胚胎学则将寻求为什么这一发育过程会发生在那个特定时间及为什么是在那种特定的形式下进行的。换句话说，实验胚胎学为明确控制与调节发育的机制。德国人 Roux, W (1850~1924) 创立了 *Entwicklungs mechanics* 一词，译意为发育机制。Waddington (1956) 觉得发育机制多半含有物理及机械作用在内，故他宁愿使用 *Epigenetics* 一词，它表达了这样一个概念，即“发育是由各个不同部分间诱使一系列相互作用的过程，并且告诉我们遗传是决定发育的最为重要的因素”。

His (1831~1904) 和 Roux (1850~1924) 都是实验胚胎学的创始人，持机械论的发育观点，试图用实验来否定先成论。他用蛙受精卵进行实验，将两个分裂球时期的蛙受精卵刺死一个（未吸去卵质）。以后发育为半个身体的胚胎。他认为各部分的发育物质早就决定于卵中，各部分物质将发育成什么器官是不能改变的。他称这种卵为“镶嵌型”。从以后的实验证明这是错误的。His 曾与他人合作制作了胚胎连续切片和创立了“蜡片模型重建法”，故有人认为 His 是人体胚胎学奠基者。

Driesch (1892) 用海胆卵进行实验，结果与 Roux 的相反。他将海胆卵在两个细胞或四个细胞时期分离开，每个分裂球都发育成完整的但较小的幼虫，他称这种卵为“调整型”，他认为卵内有一种不可知的“活力”(entelechy) 能控制卵的调整和发育，他所谓的这种“活力”；实际上是“神或上帝”的代称。胚胎学上称这一派为生机论者(vitalism)。

Spemann 和 Mangoid (1924) 在胚胎学方面作了很多工作，他的一个著名实验，就是将蛙的受精卵用头发结扎，分割为有核与无核两部分，无核部分不分裂，有核部分分裂到 4、8、16 个细胞时，把发丝放松，放过去任意一个核进入无核部分，于是原来的无核部分就可以分裂和发育为一个较小的胚胎。这个实验结果完全否定了 Weismann 的决定子和 Roux 的镶嵌学说。

Spemann 最突出的工作是创立了“诱导”学说。他将蝾螈胚胎的背唇（将来的脊索中胚层物质）移植到另一早期原肠胚的囊胚腔中，结果诱导产生了第二个胚胎，证明背唇（脊索中胚层）具有使外胚层发育形成神经系统的能力，他将能影响邻近细胞的形态发生的这种作用，称为诱导作用(induction)，将能产生这种影响的背唇部分，称为诱导者(inductor)。

以后学者们不断证实，鱼、鸡、文昌鱼的胚胎都有这种诱导现象，说明诱导作用是动物胚胎发育过程中的一个普通现象，而且在各器官形成时，同样也存在诱导现象。例如，脊索中胚层诱导神经管的形成，头部中胚层诱导嗅窝形成，眼泡诱导晶状体，晶状体诱导角膜形成，头部内胚层诱导心脏形成，前肾诱导中肾形成，输尿管等诱导尿管

形成，胰、肝的分化也由中胚层所诱导。

关于诱导作用的化学物质，Bautzmann 等首先证明脊索中胚层经过冷、热或酒精杀死后仍具有诱导能力。许多学者在研究分析诱导物质的化学性质中，认为诱导中胚层分化的物质是蛋白质，诱导神经分化的物质是核蛋白。还发现成体器官也有很强的诱导作用。成年小鼠的肾主要能诱导头部结构，将肾和肝分别移到正常的蝶螈原肠早期的囊胚腔中，可诱导出头和躯干结构。如将肾和肝组织在沸水中煮几秒，诱导中胚层分化的作用即告破坏，煮 1 小时诱导神经的能力仍存在，证明诱导物质有质的不同。

诱导物质作用的机制一般认为有二种方式：①诱导物质远距离的扩散。②通过细胞之间的直接接触。诱导物质远距离的扩散，指从诱导者细胞释放出一种物质，经细胞外间隙传递到反应细胞（包括分子扩散），用同位素标记实验证明，诱导物质是从诱导组织扩散到作用对象即反应细胞，说明两者的细胞界面可进行物质交换，对于两者的细胞是否必须有接触的问题，过去曾有人进行研究，他们将带有 $0.1\sim 1\mu\text{m}$ 直径小孔的薄膜，放在诱导者和反应细胞之间，以排除物质的交换是细胞直接接触的可能，证明物质可通过薄膜。结果诱导作用不被抑制，表明诱导物质可通过小孔扩散；但细胞是否有突起通过小孔，后来有人用超薄切片方法检查小孔，有人在两栖类背唇和外胚层之间放一孔径为 $0.8\mu\text{m}$ 的薄膜，并用超薄切片方法检查小孔，未见小孔内有细胞突起，认为诱导物质是通过扩散作用到达反应细胞的。1975 年有人在研究肾小管的诱导作用中发现小孔中有细胞突起，因而认为诱导作用必须有细胞突起的直接接触。

近年的研究看到，诱导物质还必须通过细胞核 DNA 的作用。许多资料表明外胚层被诱导成为神经组织时，在外胚层细胞中产生了新的 mRNA 和蛋白质，它是由于诱导作用使反应细胞从 DNA 转录而产生，如果在这个过程中以放线菌素 D (actinomycin D) 处理，反应细胞不能合成 mRNA，也就不能诱导成为神经组织，因此在诱导作用的影响下，没有反应细胞核的积极参与形成新的 mRNA，即使在反应细胞中有诱导物质的存在，也不会产生诱导作用，所以在反应细胞中合成具有模板功能的新的 mRNA，对胚胎的分化十分重要。

20 世纪 30 年代时，实验胚胎学不仅研究胚胎形态结构的变化，而且用化学分析的方法，测定胚胎发育时细胞中化学物质的变化、能量的变化与胚胎发育的关系，即称为化学胚胎学。

30 年代初期李约瑟 (Needham) 首先创立化学胚胎学并有专著。他在研究胚胎发育过程中，对组织或细胞内部化学物质的变化，能量的消长等作了大量的分析，从而了解了胚胎的生理活动对形态发育和分化的关系。还细致地分析了许多器官、细胞中各种元素和分子重要性及不可缺少的原因。对胚胎或细胞、组织等发生畸变的原因也有了许多重要的发现。

从 40 年代起，Brachet 从化学染色方法的改进中发现了核酸和它的重要性，这促进了生物化学家们研究核酸的性质和结构，从而使胚胎学与生物化学紧密地结合起来研究胚胎发育，并扩展到对生命活动的更深入的认识，这可说是开创了现代分子胚胎学的先河，从而使 RNA 和 DNA 以及大分子的蛋白质和酶占据了胚胎发育研究的中心位置。

（三）现代胚胎学的发展状况

Watson 和 Grick (1953) 继摩尔根染色体学说之后，提出染色体中的 DNA 是非常长