



實驗胚胎學

陸新球譯



中華書局印行

原 序

本小冊之問世，誠不敢自視爲對於實驗胚胎學之精密探究，蓋未能獲得豐富之材料，俾作一完善之結論，實余最感困難之點，僅就他人已發表之研究中，選取若干實驗，使之聯繫，故對於動物發育之諸種主要問題，僅可謂顯露一線曙光而已。總之：此項工作，前人之成功已甚多，在此短時期內，此種實驗方法，已被普遍的應用於動物學研究室，且已遍用於各種場合，故不免略有出入之處，如欲兼顧教學兩方面，頗多困難。此種缺陷，關係吾人之研究甚大。時至今日，此種缺陷，似已可以彌補，此不得不歸功於施悲門 (Spemann) 與哈麗生 (Harrison) 及其門下諸弟子，對於兩棲類動物發育上之重要事項，至少已經確定有一致之形象。

予所採取各種不同之實驗工作近百種，但對於諸種不同之實驗，假定由受精始，至長成形式之經過，頗可列成一有規律之次序，此可視爲建立未來光明之一基柱。

讀者可知實驗工作之進步，以及如何獲得此項結果之說明，亦似已明確指示，故由此缺乏而困難之事實中，獲得該實驗結果，如何給以最後之結論，亦屬顯而易見。同時吾人對原實驗者所示複雜之途徑，無須其他助力，當知有所適從，斷亦無疑義。

至於比較胚胎學上之瑣碎小節，以何種假定爲根據，就

包孕在內，一併談及，乃屬不可能之事。實驗胚胎學不能超越比較胚胎學之位置而上之。學者諸君或欲從物質上建一苦心孤詣之理論，若兩方面均不甚明瞭，則最好之方法，莫如在研究比較方法之後，繼續致力此實驗之方法，信如此兩科，彼此有相聯之關係然。此種比較胚胎學，幾已成爲在發生之特殊時期，器官存在或消失之經典，故實驗胚胎學之混雜時期，當在不久之後，即可處置成一完整之系統。比較與實驗兩方面之工作，不能顯然分立，彼等非科學上之兩個不同之分歧，而實互爲輔助，知其一當可推知其他。

本書終了，附有一表（譯者略而未列入，）列舉參考文獻之作者，及其出版日期。

自顏更生氏對於本題曾用英文寫成一小冊後，(Jenkinson: Lectures on Experimental Embryology, Oxford 1917) 黎立 (Lillie) 在受精方面之重要工作，吉爾特 (Child) 在中軸之分泌等級差方面，施悲門 在分化方面，均已有顯著之成績，並且內分泌之足以控制兩棲類之變態，體素之培養與移植等實驗之結果，如不欲更求探究其他事項，則本書對於上列諸方面，均有所述及而堪資注意。

性之發展與決定，在此暫略，此類精密之報告，在英文本中涉及者甚多 (Goldschmidt, The Mechanism and Physiology of Sexdetermination, Methuen 1923; Crew, Animal Genetics, Oliver & Boyd 1925)。

對於下列各雜誌之投稿諸君,編輯諸君,以及承印諸君
允予給以複製圖版之便利,足資感謝: Proceedings and Philo-
sophical Transactions of the Royal Society (Harrison and Sons)
for figs. 3 and 4; British Journal of Experimental Biology (Oliv-
er & Boyd) for fig. 34; Quarterly Journal of Microscopical Sci-
ence for figs. 49. and 50; Journal of General Physiology (Rocke-
feller Institute)for fig. 1; University of Chicago Press for figs.
26, 27, and 28. from Individuality in Organism; the Wistar Insti-
tute for fig. 35. from American Anatomical Memoirs, fig. 37.
from American Journal of Anatomy, figs 17, 19, 22, 24, 32, 40,
43, 44, and 46. from Journal of Experimental Zoology; Archives
de Biologie (Masson) for figs. 6. and 12; Archives de Zoologie
(Le Saudier)for fig. 20; Archives de Morphologie (Doin) for fig.
45; Archiv für Entwicklungsmechanik and Gesammelte Abhandl-
ungen (Engelmann, and Springer) for figs. 2, 7, 16, 25, 31, 33,
and 36; Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie (Engelmann)
for fig. 39; Anatomischer Anzeiger, Vol. xiii (Fischer), for fig. 47;
fig. 30. from 'Mikrochirurgische Operationstechnik' in Aberdhal-
dens Handbuch der Biologiscen Arbeitsmethoden (Urban and Sch-
warzenberg), Figs. 41. and 42. are reproduced by permisson from
the British Journal of Experimental Pathology, 1923, vol. Iv,
No. 2; figs. 8, 29, and 39. are from Archiv für mikroskopische

Anatomie (Cohen).

承牛津大學出版處精印,至深感謝。

最後赫胥黎(J. S. Huxley)教授對本書所採之證據,均詳
為檢審,並賜予許多有資裨益之批評,更為感激!

G. R. de B.

再版原序

本書擬行再版之際，讀者對余所貢獻之意見頗多，乃深信彼等對此複雜之實驗胚胎學之標題，需得一綜合之概念。自初版問世以來，瞬經八載，本題之各方面，均顯有長足之進步，實由於努力窮究之結果，此種新進展，凡吾讀者均應習知之。余更當介紹赫胥黎教授 (Prof. Julian Huxley) 與余所著之實驗胚胎學綱要 (The Elements of Experimental Embryology) 作為參考。但此種所建樹之基礎，頗足為當前新工作途徑之阻障，余認為寫敘綱要之書籍，當以簡單扼要為原則，余持此目標決無猶豫。此間酌加數章，想亦為讀者所歡迎；其中有幾節余已重加修正，惟與原定計劃，則並無多大更變之處。

1934 G. R. de B.

童 序

五十年以前，凡研究胚胎學者，均從事於形態方面的敘述。自 Roux 氏以實驗的方法，觀察個體的發長以來，所謂實驗胚胎學，即開端於此。繼 Roux 氏而起者為 Driesch, Boveri, Wilson, Morgan, Brachet 諸氏。實驗胚胎學的基礎，經此數氏的努力，始漸固定。最近 Spemann, Harrison 氏等，復將前人的工作整理而擴大之，於是實驗胚胎學遂成為生物學中獨立的一科。

由歷史而言，此新進的科學，為時僅數十年，然其發展的迅速，則頗驚人。二十世紀生物學的進步，實驗胚胎學的貢獻，實為其中重要的一部。

我國生物科學發達較遲，對此新進的科學不特研究乏人，即書籍亦付缺如。de Beer 氏此書，雖為實驗胚胎學簡略的綱要，然於問題各方，則均包羅無遺，而材料的新穎，立論的精確，尤為該書獨到之處。數年間發售再版，其風行已可想見。陸君新球於胚胎學素具興趣，今譯此書，不但有助於國內初習實驗胚胎學者，即大學普通胚胎學課程中，用作參考，亦甚適宜。蓋讀此書，不僅能明瞭個體發生的因果，即晚近胚胎學上的思潮，以及研究的趨向，亦可略知梗概。

de Beer 氏近復與 Huxley 氏合著較為詳細之實驗胚胎學 (The Elements of Experimental Embryology) 一冊，讀此書後，

再讀合著之書,必將便利不少。

童第周 一九三七,五於青島。

譯者序言

實驗胚胎學爲一新興之學科，亦名實驗動物學，係根據實驗之結果，以闡明個體演發上之各種事實，同時又可爲進化理論之借鏡，此類方法已普遍應用於實驗室，爲治生物學者不可或缺之智識，未來開展，誠未可限量也。

吾國治胚胎學者日衆，然此種書冊，殊不多見。譯者數年前蒙童第周教授指示，深覺本書內容充實扼要，對於胚胎學上各問題，記述頗詳，且其結果均爲新近之偉作。因就研究之暇，開始試譯，年後告成。更承童師在研究工作緊張中，詳加校訂，多方斧正，得能問世，實童師之力爲多。惟謬誤之處，在所不免，當望海內同好，有以正之。

初稿既成，因就商於知友謝兄冶英，蒙校閱一過，實深感謝。再者本書各專名與術語均以教部二十四年度公布之發生學名詞爲根據。

陸新球 一九三九，一。於上海中國科學社

實驗胚胎學

目次

	頁數
譯者序言.....	1
童序.....	1—2
原序.....	1—4
再版原序.....	1
第一章 緒論 實驗的方法.....	1—4
第二章 受精作用.....	5—18
第三章 孤雌生殖與活動能力.....	14—20
第四章 幼蟲的雜種.....	21—23
第五章 細胞核之大小與細胞質之關係.....	24—29
第六章 不同染色體的價值.....	30—32
第七章 卵之分裂.....	33—36
第八章 兩極與對稱.....	37—41
第九章 分裂期細胞核的分裂.....	42—44
第十章 卵子分裂時細胞質的分裂.....	45—51
第十一章 演發的因子.....	52—54
第十二章 外部因子與其在演發上所生之效應	55—66

458335

第十三章	軸的差度	67—76
第十四章	可塑性與化學分化	77—81
第十五章	早期的分化	82—94
第十六章	調節作用	95—103
第十七章	機能(後期)的分化	104—107
第十八章	再生作用	108—113
第十九章	組織培養	114—120
第二十章	內分泌與發展 兩棲類的變態	121—129
第二十一章	發展期間神經與肌肉的相關	130—133
第二十二章	胚孔(原口)與原線	134—136
第二十三章	分化的消滅與減退	137—142
第二十四章	演發之概論	143—148

實驗胚胎學

第一章 緒論

實驗的方法

凡是科學在起始時，必得有純粹的描述，以正確的概念，而使現象呈現於自然界中，因此將所得的智識加以分配，盡量以各種類似的事實，歸納於普通的論題之下，因成爲假設 (Hypothese) 與定理 (Theories)。

例如在多數動物的發生中，細胞層的排列往往有三種，便把各種胚胎循此部位正常而合於規則的發展起來。這種稱爲“種胚層論” (Germ-layer theory) 者，是由於純粹觀察所演出的結論，確是一種適當的引證。至於觀察的要義上，在此也可以顯示出實驗確是具有更大的價值。

在特種器官的演發中，往往是起於一個或是相同的胚層，但是何以能解釋這種器官不能由其他胚層所形成呢？比較胚胎學 (Comparative embryology) 便不能回答此類反問，可是實驗胚胎學 (Experimental embryology) 則可以解釋之。

敘述解剖學 (Descriptive anatomy)，是用來啓示錯雜的構異的配置，以及相互的依持，與他們對於機能奇遇之適應。胚胎學則闡明結構上的特種順序，一期接續着他期，直到



進於被解剖學者所描述的成熟結構(Adult structure)為止。某種器官的發生與其他事實間彼此的關係,迄今尚屬疑問。是否一種事物,一人見之在任何時期卻是如此,而豈知其先前時期並非如此呢?即或如此,那此類事物必需來源又怎樣呢?

動物學的敘述支派,同時給以不相矛盾的生物分離構造的描摩,當它被以為相互關係而非隔離的時候,這些問題,只有實驗方法可以着手。

青蛙的卵子為圓球形而含有某種定量的卵黃(Yolk),卵黃是較重於其他構成卵子的原素,所以並不位於上端的一極,卻在下極,現在卵子上極(Upper pole)可以視為卵之前端(Anterior end)與動物的頭部,反之不含卵黃者,則為後端(Posterior end),卵黃因為受地心吸力(Gravity)的影響,所以缺少卵黃之處,便變為將來個體的頭部,由此很容易設想到地球吸力是可以決定動物頭部發生的地位。

這種設想,可以利用實驗方法試驗。倘若地球吸力卻是使卵黃至於一極而決定卵子的軸(Axis),那麼一旦地球吸力完全減除的話,則卵子便無軸的存在,亦無部位之定為前後,並且卵子亦不能發達,這便是一種假設工作。(威廉魯Roux1895)

地心吸力的作用,可以將卵子置於轉動器(Clinostat)使它減去,在地平軸上慢慢轉動,因此卵子便在恆定的各種方向轉動,而不停留在地球中心同一的區域上任何久長的時間,此種處置,便形成除去吸力的實驗。

用這種方法處理卵子，其結果卵子是正常地演發起來，解釋此種結果，只可說卵子本來是具有軸，頭部應在特別的一極發生，相對的一極，便是尾部。可是在此可知軸並非由地心吸力所“決定”，因為在這個經過轉動的卵子上，地球吸力並無作用加上，所以卵軸的決定卻由其他原因所致，可是卵子是具有較重的卵黃，在常態中，地心吸力是能够使卵軸垂直的。

此項例證，可以表明單由觀察而去推知卵軸的如何決定，卻是一件倉猝而膚淺的事實。

分析實驗的本身，視其內容如何，這是很有價值的，在實驗的假設上，利用觀察而加以顯示，使成為兩種簡單的事實，就是分做地心吸力與卵黃的位置對於將來動物尾端的發生。實驗是用來試驗兩者的關係，並發現卵黃的地位並非依恃地心吸力所定。

再者以小塊的甲狀腺(Thyroid gland)物質去飼養蝌蚪，此蝌蚪往往立刻進行變態(Metamorphosis)而發育為小青蛙。在此情狀中，有兩件相關的事實可以利用試驗去發現，一種現象往往依靠於其他事實而生。(甲狀腺物質與變態的過程)在此更可以觀察下面的兩大要點。

第一個要點，是一種單純甲狀腺質能產生變態的事實，這種結果，並非以其變態是由於靈魂(Sole)所致，即如同電光並非由其開關(Switch)本身活動所發生，光的發生是由於無

數條件所致,例如電動機(Dynamos)、電瓶(Battery)、鉛、電鈕等,所有這些東西,都是在發光之先所必得具備的。

在相似的方法上,一種生物的發生,是可以表示兩種現象之間相關作用的存在,一種現象往往僅能在他種事實存在時發生,因之可知這種現象是不能單獨的產生,所有這類事實,吾人可說是一個特種現象,只是某種事實中的一個必須條件而已。

第二個要點,是關於證明某特種條件對某事確有真實的關係,如何能使吾人決定此種甲狀腺質對於變態為必要的條件,而不是其他如食物或是溫度,光,壓力等的作用呢?只有利用實驗結果與其他的比較,對於其間的一種是相同的,而這一種現象可以用實驗來證明。

所以用甲狀腺質飼養蝌蚪的結果與其他取自同一杯中的蝌蚪來比較,(保持其同樣遺傳的情狀),處於相同的時期,溫度,與壓力,在相同的光與水中,飼以同樣的食料,可是這種食物是不含有甲狀腺質的。在這種方法上,其結果僅能注意在實驗上甲狀腺質的分配。這第二個實驗,往往普遍採用,並且是絕對精細的可以闡明任何結果。這種節制的實驗,通常是使卵子正常的發展,例如在卵子離去地心吸力的情狀是。生態學者(Ecologist)作成生物與環境的關係,往往是依靠自然的實驗(Natural experiment)與自然的節制(Natural controls)兩者,可是有時這種節制是紛亂的。

第二章 受精作用

受精作用 (fertilization), 是一個精子 (Sperm) 與一個卵子 (Egg) 的結合, 亦可視為生物生命史上第一件事蹟, 在受精一字之下, 實含有多數步驟, 其進行結果, 至少有三種情況, 必須認清, 茲簡述如下:

- (1) 引起卵子活動的刺激 (stimulation), 分裂 (cleavage) 與演發。
- (2) 傳遞父母兩者的遺傳特性 (heredity characteristics)。
- (3) 有些動物的受精, 可以決定卵子之左右對稱面 (plane of bilateral symmetry)。

精子穿入卵子的時期, 頗多差異, 可以分做下列數種: (1) 有些動物如輪蟲 (Dinophilus) 在卵原細胞時期 (Oogonium stage)。(2) 剛在成熟之前如沙蠶 (Neries)。(3) 在第一次成熟分裂的初期 (prophase) 之後 (如環形動物之毛翼蟲 Chaetopterus)。(4) 在第一次成熟分裂完成與第一極體 (First polar body) 產生之後, 如脊椎動物 (Vertebrates)。更有 (5) 在第二極體 (second polar body) 產生之後, 如海胆類動物 (Echinoidea)。

所有以上各種情狀, 精核與卵核的聯結, 僅能在卵子完全成熟以後, 在受精作用中, 精子可視為一種活動的配偶者, 利用其活動力 (普通均以鞭毛 (flagellum)) 逐漸趨近而穿入那被動的無活動力的卵子行使活動, 但在線蟲類 (Nematodes)

與昆蟲類 (Arthropods) 因缺乏鞭毛,精子便採取變形蟲的活動 (Amoeboid movement), 很顯然的,這並非是一貫不變的情狀。圍繞成熟而未受精海胆卵子的四周,具有一種類似膠質的質體,在這種質體的外緣,便有羣集的精子,卵子在此時便放射一種原生質線 (Protoplasmic filament) 向着第一個精子,使他前來與膠質相接觸,此線係由膠質物所分泌,可以直接到達精子。在這種情狀之下,卵子便將精子曳引使它陷入於本體。但有時精子往往擺動其尾,力求脫去卵子的束縛而自由逃逸。(莊勃斯 Chambers 1923)。

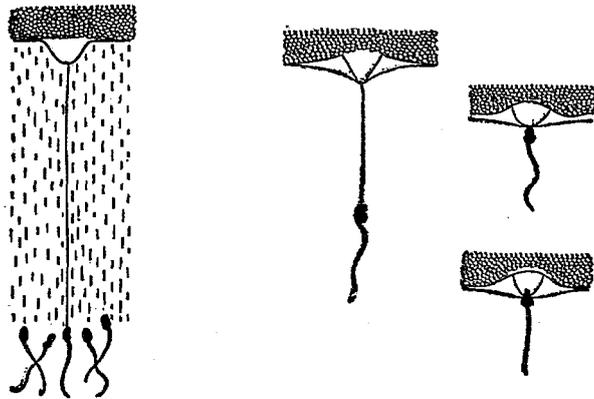


圖1. 海胆卵受精時期,卵子分泌線體與精子之陷入 (From Chamber)。

未受精的海胆卵子,外面是有一層很纖薄的膜,待精子入內以後,便在卵子的表面立刻膨脹起來,中間含有液汁,因此與卵子分隔,這層膜謂之受精膜 (Fertilization membrane), 爲

卵子表面物質的產生卻是受精後的一種普通的效果,有些動物如沙蠶、蛔蟲(*Ascaris*)等,則分泌一種膠質物體(jelly-like substance)。

精子一穿入卵子以後,他的星射線(sperm aster)即與精核連帶產生,但有時如沙蠶,只有精核穿入卵子,其中段(middle piece)往往遺留在卵外,所以精子星射線可與精核連帶另行產生,並不如其他動物的需要精子的中段入內。

當卵子成熟後,核膜消失,兩核便結合起來。

通常受精作用,往往只有一個精子進入卵子,但有些動物則有多精入卵(Polyspermy)的現象發生,如脊椎動物,昆蟲,蘚苔蟲類(Polyzoa),雖有多數精子入內,可是亦僅有一個精子能夠和卵核相聯結,其他精子則被卵黃吸收或竟退化而消滅。

除了下面的一種可能情狀之外,精子只能進入卵原細胞(Oogonia), 卵母細胞(Oocytes)或是卵子,而不能入於其他細胞,通常在不同種的動物之間,是很難發生受精作用的,同時卵子經過一次受精以後,便不能重行回歸未受精的情狀,總之,受精作用可以說是一種不可反逆的(Irreversible), 特種組織的(tissue-specific), 及有種別性的(Species-specific)作用。下面所述例外的情狀,是關於一種海綿(*Grantia*)的精子進入一個襟細胞(Collar cell)以後,襟細胞因之失去襟與鞭毛,變為變形蟲活動,同時向內遷移,經過各種組織而至於卵,再與卵

子相合而形成原生質的聯接,精子於是退出襟細胞而進入卵子。(嘉吞拔 Gatenby 1920)。

受精的實驗研究,必當考察在何等情狀之下,此種作用得以發生。

通常涉及精子,都覺得它是必定能夠活動的,但是在睪丸 (testis) 中它並不能活動,由睪丸出來以後,便獲得一種活動的能力,現在曾被人發現,精子所放散 CO_2 的總量,與它生存時期的長短,以及活動的遲速是相關的。 CO_2 可以使精子停止活動,因之成羣的精子往往被它本身所放散濃度 CO_2 的限制而變為不活動,所以它的生存,便延長了時間,在另一方面,當精子處於稀的媒介物中時,便不能產生適足濃度的 CO_2 來抑制它的活動,結果它便竭盡它儲着的潛能 (Stock of energy),仍舊保持着活動的性狀。

雖然,受精能力的消失卻是早於活動力 (mobility) 的退化,那是可以意想到,精子所攜帶的物質擴散入於水中,因此就把這種能力消失。(黎立 Lillie, 吉士特 Just 1925)。

卵子在能被受精之前,則必得達到完全的成熟,同時核膜也得破裂,卵子的受精並不須要它的全部,就是很小的一部,即使不具備卵核者也能進行,受精所必需存在的卻是卵子的幾部外皮 (rind) 或是外層 (Cortex)。倘若從棘皮動物 (Echinoderm) 卵子的中央分離出一部分原生質來,便形成一個不具外層的球狀體,精子入內仍保持靜蟄狀態,無論如何

不能活動,可是祇要有一小部分的外層存在,亦能使精子發生作用。(莊勃斯 1921)。

每種卵子能分泌一種物質,而這種物質是具有特種性能的黎立 Lillie與吉士特 Just 1925)浸過卵子的水(如某種海胆 Sea urchins, 海星 Starfish, 蠕蟲 Worms, 軟體動物 Molluscs)即卵水 (Egg water), 對於精子也有特殊的作用,使精子互相聚合或是粘着,但是卵水在某種動物,對自己的精子只能產生一種可以反逆的作用,使精子復行分散,在不同種的動物精子上,其作用便是不能反逆的,作用於同種精子的物質(同粘質 Iso-agglutinin) 與粘異種精子的物質(異粘質 hetero-agglutinin)是不相同的,這些物質若將一種多數的精子放在卵水內,可以被精子用去,卵水所遺留的別種物質對別種精子,便可自由作用,它可以維持不同久長的時間,所以同種精子的粘合,僅由一個卵子所分泌的物質,其他精子可以由他種如血清等物質使它互相粘結。

使同一種精子發生作用的物質,在此是一種饒有興味的現象,這種特質,在卵子成熟與核膜消滅以前,並沒有產生,亦不是在卵子已經受精以後才發生的,實際上,它是只能在可能受精的卵子上產生出來,卵子不能生粘質者,便不能受精,反言之不能受精之卵子亦無黏質,倘若用重複洗滌的方法,將卵子的粘質除去,結果這個卵子便失卻受精的能力。

在此頗可深信這種同粘質是一種假設的“受精素”

(fertilizin) 相同的東西,而是受精作用所必需的,精子的相互粘合,對於受精作用,或許並不重要,但這是可以表示精子進行幾種化學性的改變,同時那種作用是種別性的,在實驗上,同粘性的作用,可以當做“受精素”產生的標記,精細的實驗,似乎表明那種黏性物質與盾狀腺精(Thyroxine)相關,因為盾狀腺精曾被發現能使他種精子發生粘合現象,而增加卵子的受精能力,同時能延長洗滌過的卵子的受精的時期,此類效能,與異粘質或同粘質相似,這些物質或許均與化學有關。(卡實 Carter 1932)。

受精作用所發生的事實,其假設如下:

核膜的破壞,在卵子裏面是解放一種物質位於外層之上,同時能擴散到卵子的外面,這種質體——受精素——受精子所攜帶的質體的作用,結果它的活動力便減退,同時精子方面必得有受精質的作用,否則就不能產生精子星射線(Sperm aster)。受精質的減退活動作用,可以受其他精子以外因子的影響而改變,在這種情狀之下,便有自然的與人工的孤雌生殖(Artificial parthenogenesis)的結果。

關於這種假設,依照實驗的事實,對幾種問題的回答,可以意想如下:

(1) 一個精子對一個尚未成熟的或是已成熟而缺少外層的卵子並不起什麼反應,在未成熟的卵子中,核膜可視為阻止受精質的東西,同時缺少外層也同樣地含有缺少受精

素的意義。

(2)受精作用是特種組織的作用亦是卵子的重要事實,只有卵子才能產生受精素。

(3)受精作用如同公律一般,是有種別特殊的作用,這種作用是由於受精素的特性的關係,而是顯然的同粘性作用的結果。

(4)受精過的卵子是不能再行受精的,這種作用是完全的而非反逆的,所有受精素是有定量而不能無限增加的產生。同時利用人工的孤雌生殖,它可以發生一種“部分的活動”(Partial activation),在這種情狀中,則有一部份的受精素存在,它可以再行受精,人工孤雌生殖的活動,如果包括全部,便無再受精的可能。

(5)星射線是與精子核連帶產生的。在另一方面,倘若一個精子進入那缺乏外層的卵子之內以後,便無星射線發生。因此可知精子與受精素的作用是相互的,同時精子在它的機能完全形成之前,它的本身是具有被受精的能力。

通常受精只有一個精子進入卵子之中,因受精而新起的受精膜(Fertilization membrane),它可以幫助阻止其他精子的進入,可是在下列實驗中所表明的那並不是唯一的原因。倘若將一個已經有精子入內的卵子的膜除去,其餘精子仍不能入內,或者除去卵子的任何一片,此卵子亦不能使其他精子入內。

因此必有幾種變化在卵子的外層(Cortex)發生,在它的表面有一種電的定極作用(Electrical polarization),由精子的穿入點波動以及四周,在一個多黃的大卵子上,對於這種作用的改變,便需要較長的時間,通常在這些卵子上往往遭過多精入卵的現象。

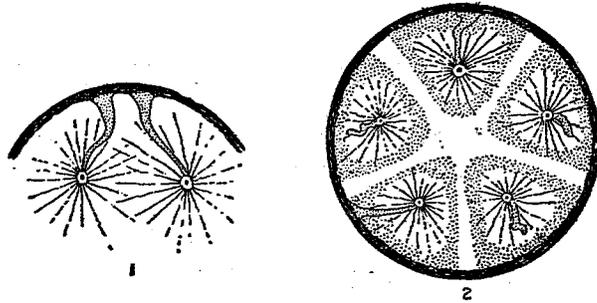


圖2. 1. 青蛙卵中兩個精子星射線的產生。
2. 多個精子進入青蛙卵中,細胞質如精子之數裂為各部(From Brachet)。

更可言者,孤精入卵(Monospermy)似受星射線作用的結果,若用多量的精子,在同一時間之內,可有一個以上的精子進入青蛙的卵子,每個精子產生一個星射線,並且彼此相對着(白萊赫德 Brachet)。細胞質依照星射線的數目裂為數部,每部只含有一個星射線,在通常單精入卵的情況中,倘若精子的濃度並不很高時,則已經入內的一個精子可以發成一個星射線,同時接受全卵的使命,來阻止其他精子的進入,在此很值得注意,就是受精作用的必要條件,以及精卵核的聯

結,當精核向中央移動時,卵子中便無任何星射線的存在。

以上所述受精作用的概要,黎立學說並不能視為一種完全的立論,特別是沒有顧及到其他的物理作用(電性與表面張力 surface tension),但是可以當作一種有用的假設。

第三章 孤雌生殖與活動能力

孤雌生殖即卵子的演發並不經過精子的受精作用的刺激,是動物界一部分動物中之自然的現象。下面的幾類動物,雖然不是完全具有這種現象,可是在它生殖的遭遇上,可以給予預料的想像。

甲殼動物(Crustaceae).....Apus(葉腳類之一屬),Artemia,
水蚤(Daphnia),介蚤(Cypris)。

昆 蟲 (Insecta).....Aphidae, Coccidae, 少數的鱗
翅目(Lepidoptera),毛翅目(Tri-
choptera),鞘翅目(Coleoptera)
少數雙翅目(Diptera),幾達全
數的膜翅目(Hymenoptera)。

蜘蛛類(Arachnida).....壁蝨類(Syngobia, Acarina)。

環蟲動物(Annelida).....Dinophilus。

軟體動物(Mollusca):.....Palustrina。

輪蟲類(Rotifera)。

在有些情況中,如蜜蜂(honey-bee), 卵子成熟後,可以經過受精,或不經受精,在任何一種情況之下,都能發成雌的或是雄的後代。這就是說明精子所給與卵子的活動性,亦可以由其他因子供給的。

孤雌生殖的活動與受精卵的事實,頗為相似,都有相同

的機械工作在上面。這種活動作用，無論精子的存在與否，都能同樣地生出來。精子不能直接行使其作用於卵子之上，往往經過一種中間物質的關係，這種中間質，卵子上是原來具有的，如若沒有精子，亦可由他種刺激使之產生。循此機械性的道理，便可想像而預料孤雌生殖與精子活動的情況。同時可以回想到前章所述“受精素”，這是很可以解答卵子上的活動過程與精子間的中間物質。

由實驗的方法，曾發現許多因子，對於未受精的卵上，能够發生一種作用。起初，倘然使一個精子，與一個沙蠶(Nereis)卵子的表面相接觸，然後用強烈的離心力(Centrifuging)使精子與卵子分離，這個卵子便有好像受精過的各種性能。雖然並沒有精子的進入，也能發長成熟，可是卵子的核還是預備和精子的核相聯結的，迨後並無分裂，過了相當的時期，即行死亡(黎立 Lillie 與吉士德 Just)。這個實驗是表示精子僅與卵子的外層相接觸，亦能產生重要的效應。因此得知卵子的外層實為生殖上最重要的部分。

再以海胆(Sea urchin)的卵子試驗，使入於高度的海水，(hypertonic sea-water)(此海水中鹽的濃度較高於普通的海水)其結果便形成星射線，雖有分裂的傾向，可是並不很成功。(魯佩 Loeb 1913)。

在最後的一種情狀中，並無受精膜的形成，倘使卵子先試以類似乳酸(Butyric Acid)的液體，便產生與通常受精膜

相同的結果,可是這種卵子,以後便發生分解與衰弱的現象,除非再試以高濃度的海水,才可免除。這種先以乳酸再用濃海水兩次的試驗,能使海胆的卵子完全演發,更可達到長成的程度。

這些實驗可以引人想像,精子帶入卵子是有一種分解的物質,在產生受精膜以後,此分解能力仍可進行。除非精子同樣的帶入卵子第二種改正分解作用之物質 (corrective substance),分解作用始能停止。可是這個觀點,是否正確,還是個疑問,這是和乳酸對於卵子外層的作用與用精子接觸所產生的結果很相似(見前),以及用高濃度海水致使星射線的形成相仿,故知卵子卻具有演發上各種必要的條件(葛留 Gray 1922)。

另一種對於產生人工孤雌生殖成功的方法,是基於一種理想,而卵子的膠質物(Colloid substance),當進行活動時則有凝結(coagulation)與液化(liquefaction)的更迭作用。受精膜,星射線,梭線(Spindle)等的形成,可視為凝結的結果,同時核膜的消失與染色體(Chromosome)的分裂,便是液化的結果。現在已知酸有凝結膠質的特性,鹼則有液化的特性。那是很可以用實驗來證明,利用鞣酸(Tannic acid)與亞母尼亞(Ammonia)試驗,可以發生很完善的孤雌生殖(戴臘客 Delage 1908)。

根據觀察的結果,即活動作用之發端是起於精子進入卵子之表面。有人(白答隆 Bataillon 1910)曾發現針刺青蛙的

卵子能使卵子產生如活動作用開始時之許多變化的特性，卵子周圍之液體(Perivitelline fluid)即產生，星射線亦出現，但並不分裂，同時卵子亦無分裂之進展。在另一方面，如刺卵之針帶有其他質體，如血液或是淋巴細胞(Lymph cell)入於卵子體內，接着就有完全的演發，且能產生成長的青蛙。

在所有這些人工孤雌生殖的情況中，活動作用與演發不僅是依靠卵細胞質中星射線的出現，並且還依據它自己分裂為雙星射線(Amphiasier)的力量，然後才開始間接分裂(Mitosis)。單用乳酸試海胆的卵子，或者用純潔的針刺青蛙的卵子，則能發生一個不分裂的單星射線(Monaster)。核內含質雖有通常間接分裂各種特性上的變化，(核膜的消失，染色體的出現)，但是因為只有一個星射線而無梭線，結果此種卵子仍舊回歸靜止時期(resting stage)的狀態。迨後，單星射線重行開始，雖然到達第二間接分裂的時期，但仍無分裂現象發生(威爾遜 Wilson 1901)。

單星射線的轉變為雙星射線，似乎是因為將海胆卵子置入第二試液(高濃度海水)的關係(弗留 Fry 1925)，以及用針將淋巴或是血細胞帶入青蛙卵中的結果(培塔隆 Bataillon 1925)。

這種實驗確是很有意味的，可是仍有相當的懷疑，就是那一種結果可以委之於所用某種特種性質的關係。在反的方面，更可疑者，他的工作是減少卵子的機械性(mechanism)。

其意義即並非以人工方法誘起孤雌生殖,而是使卵子變為自動的孤雌生殖 (Auto-parthenogenesis)。所以這種方法是一種自然刺激的聯合,在活動作用的內部過程上,實際並無多大研討的價值。

在受精作用的實驗上,對於星射線的分裂以及雙射線形成的能力有相當的研究,而星射線的發生與精核有關者,往往成為雙星射線。倘若一個海胆的卵子剛在精子穿入以後,將它分割,如此則一部分含有精核 (Sperm nucleus), 他部則為卵核 (egg nucleus), 前者便形成雙星射線(引起卵分裂), 後者則僅含有單星射線。(齊格盧 Ziegler 1898)。

現在所發生的問題,就是精核的那一部是負有形成雙星射線的作用,究竟是染色質(Chromatin)還是核汁 (Nuclear sap)。青蛙卵子多精入卵實驗,用 Trypaflavine 所試的結果,對於這個問題的解答,是贊同核汁的一說。(達爾克 Dalcq 1982)。Trypaflavine 有阻止精核分裂變為染色體(Chromosome)的特性,但於星射線之產生是沒有作用。卵子如此受精,便含有數個星射線,若分裂成為雙星射線,卵核的染色體便在這些雙星射線中的一個裏發生,且依常態的方法分裂,可是其餘的雙星射線除了那經過 Trypaflavine 作用成為一片而不可分的精核以外,別無他物,此精核便移至一極 (pole), 對極則並無半點染色質。以後的分裂,雖然沒有染色質,但仍是雙星射線。

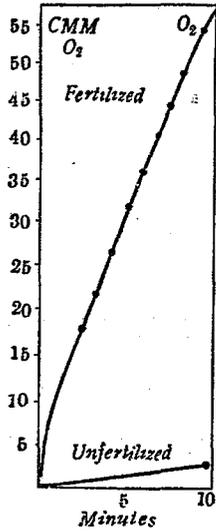


圖3. 海膽 *Echinus microtuberculetus* 卵子受精與未受精養氣消耗之差異

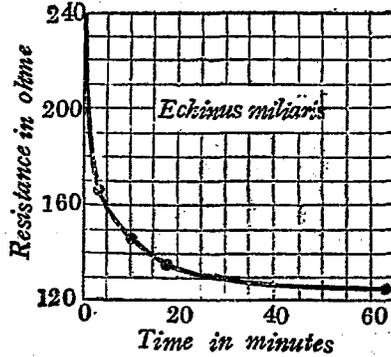


圖4. 圖示海胆卵子受精後阻力之減小與電導力之增加

所以從雙星射線的形成是需要精核的存在,並不需要染色質的存在那點看來,這種機能似乎必得依靠核汁才能演發,更要者核汁之獲有此種能力,或許是當核經過卵外層時所得,以前已經提及到當卵子除去外層時,便失去被精子刺激的作用。

無論活動作用與孤雌生殖的過程如何,由上述實驗看來,這是很清楚,卵子的外層是重要變化的場所,無用深究,只要在活動作用以後,便可以證實,無論是由於受精作用或是

孤雌生殖,卵子的電傳導力 (Electrical conductivity) 是較前增加,反之阻力 (Resistance) 便減小。(葛留 Gray 1916) 其意義即在卵面所發生的變化係增加對於電解物 (Electrolytes) 的滲透力 (Permeability), 同樣的事實, 可以在卵子活動作用幾秒鐘以後表明, 卵子對於某種液體的感受便更靈敏。(赫楞脫 Hertant 1918)。

卵子受精立刻就增加養氣 (Oxygen) 的消耗, 十五分鐘以後, 受精卵往往消耗大於未受精卵約有三十七倍之多的養氣, 這可以想像到, 養氣消耗的增加是與卵子的分裂以及細胞分裂的活動力相關, 但這並非是一定的情況, 因為卵子的分裂可以加 Phenylurethane 使其停止, 可是養氣仍然消耗, 如同細胞繼續分裂的時期一樣 (Warburg 1910)。

總之, 滲透性的改變似乎不能視為活動作用的原因, 只可以作為它的幾種作用的影響, 任何人對於現代不完全的知識要來總結活動作用, 便發生一種意想, 無論是受精作用或是孤雌生殖, 這些活動作用, 實為“卵子的特種反應”, 被受精質所引起, 且能用各種不同的刺激方法使它開始。

第四章 幼蟲的雜種

以一種動物的精子，加於另一個不同種的卵子上，使它受精，其結果則給予實驗胚胎學上兩種不同的觀點：一方面這種事實是負有活動作用上的問題；在他方則給以核與細胞質上的相關智識，可以視為發成形式的決定，此種發展，並且是可以預料的。

如果親代的種類，相去並不很遠，（例如海胆中的水胆 *Sphaerechinus* 與紫海胆 *Strongylocentrotus*）則其子代雜種多少是二者之中間性（勃爾崔 *Baltzer* 1910），人工方法，亦會用以助成受精作用，例如用麻醉劑可以減低卵子的抵抗力，或是利用多量的精子，如此交配，所得幼蟲（*Plutei*）顯示各種構造上的特性，例如骨骼（*skeleton*），有些是像母性的，亦有些像父性的，這表示活動作用能如常態發生，同時在發生的過程中，精蟲的核與卵子的核有同等的價值。這種情狀，實與同種間關係很遠的個體交配相同。

在兩個遠種動物間的交配，其演發完全是屬於母性方面的，精子對於卵子雖然有過相當的作用，可是並不給與任何遺傳上的特性（*Hereditary characters*），這是很有趣味，去留意那種假的孤雌生殖（*Pseudo-Parthenogenesis*）在 *Rhabditis aberraus* 中成爲一種定律，它的演發上，精核始終未有過任何作用。

卵子的一片,即使不具有卵核,亦能進行受精。有一片不含核的 *Sphaerechinus* 卵子,能够被 *Echinus* 的精子受精,同時產生的幼蟲係純粹屬於父性的形式,至少它的骨骼是如此(蒲復力 Boveri 1903),所以精核是能够影響新生的後代,但是和細胞質卻是密切相關的。同樣情狀,一個無核 *Paracentrotus* 的卵子,與 *Echinus* 的精子交配,所生的幼蟲是含有 *Echinus* 的性質。倘然以精卵相反的交配,則其幼蟲亦為相反的結構。這是表明這些因子必為精子所攜入卵子細胞質者。(赫斯坦提伍 Hörstadius 1932)。

在另一方面,倘若一塊無核的 *Echinus* 的卵子被屬於另一目的海羊齒 (*Antedon*) 的精子受精,這個胚胎便永遠發成純粹的母性形式(高特拉斯克 Goldlewski 1906)。這個受精卵的分裂 (Cleavage) 與原腸形成 (Gastrulation) 是典型的海胆類式,而非海百合類 (*Crinoids*) 的情狀。因此可見,精核是很重要,他能使卵細胞質的發長與他同目中的演發不同。

幼蟲雜種形成的實驗,曾給以一個很有趣味的結果,可以回答何時父性因子開始有他的統治作用。海胆中的一屬 *Lytechinus* 填充中胚層之形成在原腸期以前 (Mesenchyme); 同時頭帕海胆 (*Cidaris*) 的一屬,原腸之形成,則在填充中胚層以前,後者是由褶入之原腸之內端產生。 *Cidaris* 的卵子與 *Lytechinus* 的精子交配,所生之幼蟲,直到囊胚時期 (Blastula stage), 均為母性式,然此後填充中胚層之發生,則為父性式。

這似乎父性因子是在囊胚時期才開始行使它的統治,這是很意味的現象,以後當詳為論及,因為在囊胚期核與細胞質量的比例,又回到了常態程度的緣故(吞內脫 Tennent 1914)。

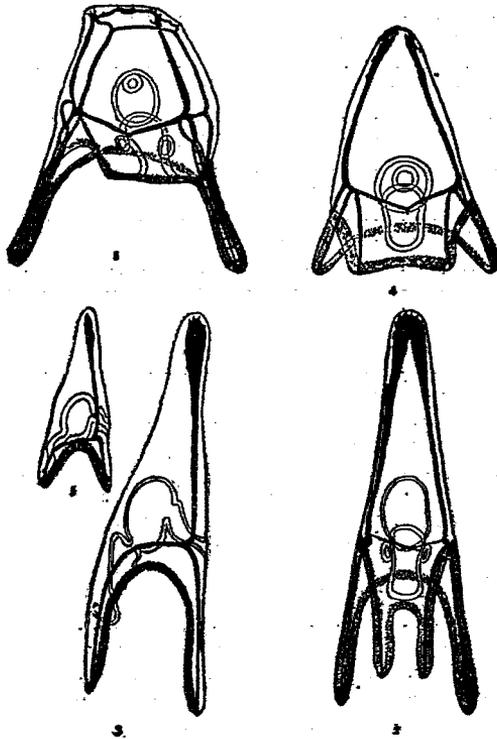


圖5. 1. *Sphaerechinus granularis* 的常態幼蟲。
 2. 與 3. *Echinus microtuberculatus* 的常態幼蟲。
 4. *Sphaerechinus* 卵子由 *Echinus* 精子受精發成之雜種幼蟲。
 5. *Sphaerechinus* 的無核卵子與 *Echinus* 精子受精發成之細小幼蟲同時表示父性特性(From Boveri)。

章五第 細胞核之大小與細胞 質之關係

如前章所述,一個青蛙的卵子,同時有數個精子進入其內,每個精核與星射線在卵子中便佔領一個區域,但是只有一個精核能與卵核相聯結,所有星射線便進行分裂,同時核亦分列在所形成的梭線上,其中有一個梭線是負有卵子與精子的兩核,其餘的梭線則僅有精核,在此便可以發現梭線長度與位於其上之核兩者間的關係。(赫楞脫 Herlant 1911),帶有精核的梭線,它的長度往往只有含有精卵兩核者的五分之一。

在另一方面,亦曾明示卵子分裂期間梭線的長度,不僅是依着核的體積而定,同時亦與細胞質的量相關。(康克令 Conklin 1912)。更有發現者,即細胞分裂的速度,係與梭線的長度成正比,且與梭線至細胞表面的距離爲反比。(太希曼 Teichmann 1903)。

從這些事實上看來,便可以知道核的大小,梭線的長度,細胞的體積,以及細胞分裂之能力,他們均有相連的關係。

利用其他實驗,便能很顯然的闡明細胞與核兩者間體積的關係。

倘若用兩個海胆 (Sea urchin) 的卵子,一個是進行常態的受精,一個是將卵核去了以後受精,這兩個卵子都能發成

幼蟲,在此可以注意,前面一個卵子的核質較多(Nuclear material),它的染色體(Chromosome)便成為後面一個卵子的兩倍,但是在這些幼蟲等體積之中,可以發現到後面一個幼蟲的核數等於前面一個幼蟲的兩倍,(蒲復力 Boveri 1905),如以一個核相當於一個細胞,則後面一種幼蟲的細胞體積只有前面一種的一半大小,在常態受精的幼蟲與孤雌受精的幼蟲中,亦可以得到同樣的結果。當然孤雌受精的幼蟲,它的核質只有常態時的一半大小。

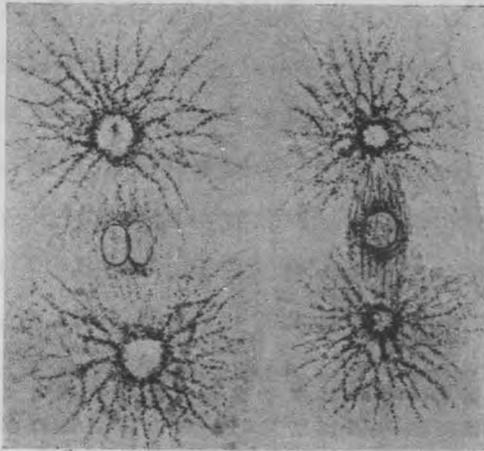


圖6. 具有數個精子進入青蛙卵子的梭線。

1. 一個梭線係與精卵聯合之卵基(Pronucleus)相關。
2. 另一個梭線僅與一個精核相關,後者梭線之長度只有前者的五分之四。(From Herlant)

假使把一種紫海胆(Strongylocentrotus)的卵子用人工

孤雌生殖 (Artificial parthenogenesis) 刺激,同時再用精子受精,精核將與兩胚囊細胞 (Blastomere) 中的一個核連合,結果則所成幼蟲的一半,便有其他一半一倍的核質,同時那邊的核數,便成爲他半的二分之一。(Herbst 1907)

等量體積之相似組織中,細胞的數量,係與其間之核質及染色體 (Chromosome) 成爲反比。

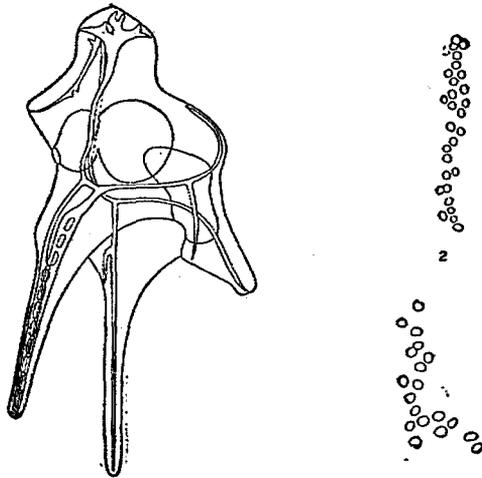


圖7. 1. 海膽 *Sphaerechinus* 卵子由人工孤雌生殖所產生的部分雜種幼蟲,兩細胞期的一個囊胚細胞,更多增加一個 *Strongylocentrotus* 的精子,此雜種幼蟲的一邊,往往兩倍大於他邊,細胞數目亦少一半。
2. 幼蟲母式(單數 Hyploid)的一邊與雜種(雙數 Diploid)一邊,細胞核的相關大小 (From Herbst)

精子的核質得以曝露於鐳 (Radium) 中而被破壞,但並未損傷對於卵子的作用能力。倘若一個蟾蜍 (toad) 的卵子,被

這種已經為鏽所破壞過的精子受精，則可以見到細胞核的表面積(Surface area)只有常態時幼蟲的一半大(赫德惠 Hertwig 1913)。在海胆卵子無核部份受精後，核的表面積，亦同樣祇有通常的一半大小。

已知染色體的數目係與存在的核質成正比，由此可見核的面積是和它所含有的染色體的數目成爲比例，以前實驗的結果，知道細胞的大小是憑着染色體的數目而定的，可是在等量組織之內，細胞的數量卻與染色體數目成爲反比。

以下可以討論到關於細胞的體積，核的面積以及核中含有染色體數量等相互間的關係。

在苔類中(moss)可以得到細胞核質照往常多兩倍、三倍、或四倍。在這種情狀之下，細胞的體積的增加，並不完全與核質量成爲正比。對於每個核質的相加量(Additional quantity)往往超過於常態量，細胞體積的增加具有一定的恆數，這種恆數是各種生物所不同的。換言之，細胞體積係採取幾何式的增加而非數學式的增加。(威脫斯坦 Wettstein 1924)。

在卵分裂的時期中，核質是有增加(因聯合作用 Synthesis)，可是細胞質卻裂爲愈變愈小的囊胚細胞，核與細胞質的比例，因此便發生變化。在同一時期裏，其他相異的卵子，相當的囊胚細胞上，往往有相同的核與細胞質的比例。(康克令 Conklin 1912)。有些情形中，這種現象可以在同一的組織中見到，例如老鼠的胰臟(pancreas)細胞，神經細胞(Nerve Cell)以及

心臟纖維,便有這種事實而成爲明顯的例證(杜雷 Dolley 1925)。

在演發時期中,此類比例便發生改變,這可以意想得到,當卵子分裂時,核對於細胞質的比例,就有增加直到核中的遺傳因子能行使其效力於細胞質上爲止,從此對於將來胚胎的塑模與分化(differentiation)便開始,這與以前所提及的幼蟲雜種現象的實驗結果,頗相契合。

細胞核與質的比例,是負有停止卵子分裂時期的責任,這很可能,在分裂的時期中,定量的細胞質裂爲愈小的細胞,但是到了一個時期(往往在囊胚期),形成了新的原生質,同時細胞分裂的產物,便發爲與親代細胞相同的大小。如此則各種不同部分細胞的體積,保持着很完善的常態。

當分裂的過程中,核質的總量,好像是因爲聯合的結果而增加,由於原始卵細胞質中存在的一定量的核酸(Nucleic

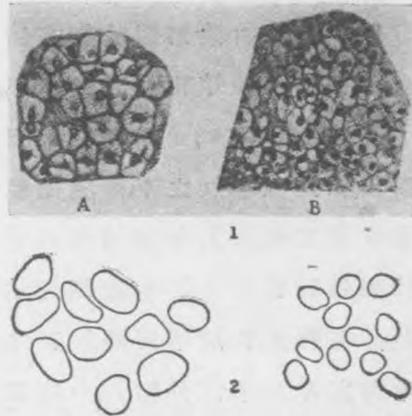


圖5. 1. 蟾蜍常態時(雙數A)與孤雌生殖時(單數B)的鞭骨細胞,具有不同的體積。 2. 圖示此類細胞核,雙數核之表面積兩倍於單數者。

acid) 的關係,這種核酸能引起核對於細胞質的比例的增加。等到儲藏的核酸用盡時,分裂即停止,同時以後的細胞分裂,核質的增加,便與細胞質成爲相互調和的狀態。(高特拉斯克 Goldlewski 1925)。

第六章 不同染色體的價值

離開繁殖的實驗，可從一塊無核卵子受精的實驗上知道核對於傳遞內部因子是非常重要的部分，那種因子可以調整生物的演發。

在遺傳上的實驗 (Genetical experiments) 曾經明示染色體確是遺傳因子 (Hereditary factors) 的負荷者，每組中的一個染色體，是由於精核或是卵核所攜進，均能在特別的以及重要的部分發生作用。這是很有意味去注意這種假設的事實，可以由實驗胚胎學中推演而得。

當兩個精子同時進入海胆的卵子，每個精子攜帶一個星射線，分裂的結果，則成爲四個，在這四個星射線之間就形成一個四極的梭線 (Quadripolar spindle)。(蒲弗力 Boveri 1903)。在這種卵中含有三個核，倘若每個核中所含的染色體數用 N 來代表，則得有 $3N$ 個染色體分佈在四個梭線之中，每個染色體再分裂爲二，結果總數便成爲 $6N$ ，卵子立刻分裂成爲四個囊胚細胞 (Blastomere)。所以每個細胞中染色體的平均數，就成爲 $\frac{6N}{4}$ 或是 $\frac{3N}{2}$ 個。

在孤雌生殖中，只要有 N 個染色體時，就足以進行適當的演發，倘若所有染色體都是等量能力 (equivalent) 的話，則任何細胞它至少能夠得到 N 個染色體，就可以正常的發達起來。

可是在事實上，這種卵子並不能正常的演發，倘然意想着 N 個中的每個染色體（由每個核所攝入者）是機能上的不同，則缺少某個染色體時，便不能以同組中另一個染色體來代替它的地位，雖然有些 N 組中特別的一個，可以由另一組中相當的一個來替換。因此可知，每個核中染色體的數量，是可以計算四個囊胚細胞中任何一個，至少含有一個完全 N 組的機會。囊胚細胞可以分離，在常態卵中，其演發亦正常，在這種情狀中，分離囊胚細胞的比例，便能合於可能律上的計算。

更有一種事實，在 N 組中的不同染色體，並不完全是等

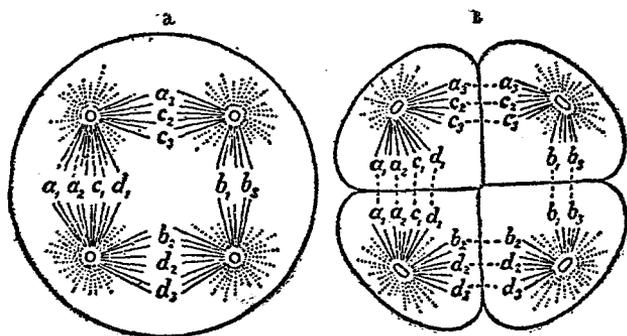


圖9. 上圖係代表具有四極核的兩個精子的卵子，a. b. c. d. 四個染色體代表單數組 (Haploid set)。雖然每個染色體的六個代表在四個細胞中分裂，但是機會很少，每個細胞至少含有每類中的一個代表，只有這種細胞才能發達。a. 分裂前，每個染色體的三個代表。b. 分裂後，每個染色體有六個代表，(From Boveri)。

量的,可是每一類中,至少有一種模式是必得演發完成的。

這種情況是用事實所確立,在有些卵子中,倘形成了三種的梭線 (tripolar spindle), 卵子即分裂為三個囊胚細胞,這種發達正常的囊胚細胞的比例,亦與數學計算的可能率相符合(Mathematical probability)。

第七章 卵之分裂

卵子的分裂(Cleavage)是細胞分裂(Cell division)的一種步驟,因此卵子便可以分裂為許多小的囊胚細胞。這種現象,簡單的可視為卵子的“分為各部”(Fractionating);或是細胞的“組成作用”(Cellularization)。有些卵子中,分裂的過程,可以完全改變而不涉及它的發達;更有些像毛翼蟲(Chaetopterus 環形動物)的卵子,它的分裂可以完全使其停止,但有幾種構造仍能照舊發生,並不以卵子的不分裂而有所更變,例如纖毛(cilia)的發生,內部物質的重行排列等是(黎立 Lillie 1906)。

卵核是佔有細胞的活動中心,在常態之下,大致可以說:核是位於細胞質的中央,但是當卵子含有多量的卵黃(Yolk)時,則卵子所含有的原生質便起變化,核的位置亦因之而有更改。

將卵子緊壓於兩塊玻璃片之間,便能發現梭線在原生質的長軸(long axis)線上伸長,同時與此軸成直角的裂溝(furrow)便將卵子分裂為二。(赫德惠 Hertwig 1893)。這很容易想起梭線(Spindle)對於裂溝的形成,卻有重大的作用。細胞的分裂,似乎是因為卵子上沿着從梭線的兩極最遠的一條線上,表面張力(Surface tension)改變的關係,環繞卵子的四周,同時與梭線的赤道板面(Plane of the equatorial plate)相符合。

分裂是以卵黃的存在與否而有不同，卵黃是顯明地有阻止細胞分離的作用。具有很少卵黃的卵子（棘皮動物卵），它的分裂便是全裂（Holoblastic），並且所有囊胚細胞都是同等大小。青蛙的卵子，含有相當量的卵黃，雖然含有卵黃的囊胚細胞的分裂來得慢，同時亦較他種卵子的囊胚細胞來得大，可是它的分裂卻依舊很完全。至於像鳥類的卵子，含有過量的卵黃，分裂便受到表面的限制，結果形成一堆盤形細胞，稱為胚盤（Blastoderm），位於沒有分裂的卵黃上面。（稱為部分分裂或不全分裂 Meroblastic）。

這些變化均因卵黃的密度（Density）而異，得以事實示之。倘若有一個青蛙卵子，用強烈的離心力試驗，則卵中所有卵黃便密集一處，分裂結果亦形成胚盤（赫德惠 Hertwig 1897）。

在前已經提及過卵子之分裂期，繼下即為細胞相等的分裂與生長，關於此種分裂期的停止，係與細胞核細胞質一定比例值的重行建立，以及核酸（Nucleic acid）供給殆盡的兩種情狀相關。

由於分裂而引起細胞機械性分裂的確切情況，這些問題都是非常重要，可是在實驗胚胎學上仍然不甚明瞭。

利用各種技術上的研究，（用顯微解剖器施行手術，用紫外光（Ultra violet light）觀察原生質的物理性），曾經發現到環繞中心體（Centrosome）的星射線，卻是一種自然性的膠質，較之其他圍繞着的液體細胞質，是具有一種較高的彈性。

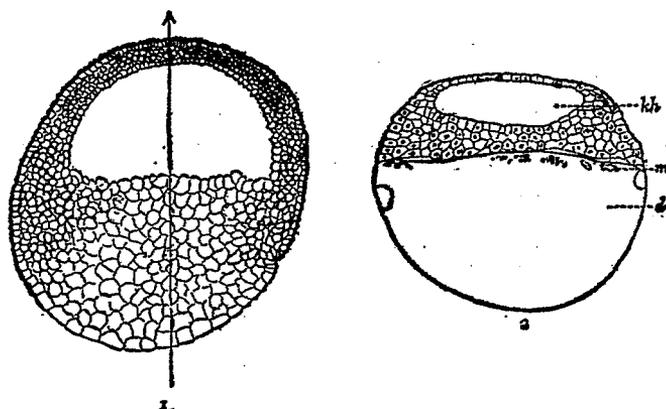


圖10. 1. 青蛙卵子的常態分裂。

2. 青蛙卵子經離心作用後之分裂卵黃緊壓則行部分分裂,結果在未分裂的卵黃上形成一個胚盤(Blastoderm) d. 卵黃 k. h 原腔 m. 卵黃核。

程度,星射線因吸收水分而生長,最後則佔有細胞體積的大部,在赤道面(Equatorial plane)上彼此接觸每端向外推移而與細胞膜(Cell-membrane)相對,這種過程可以在海胆的卵子上見到,此類細胞沿着間接分裂核線的軸漸漸拉長,同時液體細胞質亦由每極向着赤道部移動。(葛雷 Gray 1931)

細胞表面分裂溝的呈現,在赤道面上成爲環狀同時更向內凹而形成子代細胞的機械的分裂,這種現象是與星射線的存在相關,當星射線能移達於細胞的邊緣時,則其間往往發生裂溝,倘若有一個星射線因別種原因而較大於另外

一個時,因此便有不等分裂的結果,如極體(Polar bodies)的構成,即以此故。用適當濃度的醚(Ether)試驗海胆的受精卵,它的星射線便保持着較小的體積,雖然這種星射線可以使卵核分裂但不足以引起細胞的分裂,這種未分裂的卵子,因此便含有幾個核,同時伴着它的星射線向着卵子的表面遷移,當星射線與卵核達於距表面一定的極限範圍之內,則有表面的以及不完全的分裂發生,這種分裂與含有多量卵黃的節足動物卵子常態分裂的情狀卻很相似。

卵子分裂過程的一部,能够引起分裂溝的形成,大抵是由於表面張力效能的自然作用,這種張力在赤道面上較高於任何區域,因此可信赤道面有更多液體細胞質存在的理由。同時,星射線的生長,又是這個問題的另一個例證,星射線在膠質化學上(Colloid chemistry),直接負有生物學上的現象(Biological phenomena),膠質組織的能力,如星射線的吸收水分和生長,完全受中間物(Medium)中的離子性狀(Ionic state)所統治,例如有一種鹽(如氯化鈣 CaCl_2)能够抑制吸收作用,其他如 LiBr 則有促進吸收的能力。這是很有趣味可以發現氯化鈣(CaCl_2)的一族藥品,能够阻礙原生動物(Protozoa)細胞的分裂,反之 LiBr 便能使它的分裂加速(施悲克 Spek 1929)。

第八章 兩極與對稱

大部分的卵子,即使是屬於圓球形,都具有一根軸(Axis),軸更有兩極(Poles)。一極是靠近卵核,往往缺少卵黃,將來的極體(Polar body)即由此點所產生,稱之爲動物性極(Animal-pole),個體發成後,便成爲生物的前端(Anterior end)與頭部;另外一極稱爲植物性極(Vegetative pole),在具有卵黃的卵子上,此極僅含有卵黃(Yolk),至少在海胆的卵子上,這根軸是由於在卵巢(Ovary)內卵母細胞(Oocyte)對於濾胞壁(Follicle wall)的定位關係時即行決定。(顏更生 Jenkinson 1911)

有些如昆蟲或是槍魷(Squids)的卵子,是一種顯然的左右對稱(Bilaterally symmetrical),其他圓球形或是柱狀的卵子,往往是一種不可見的左右對稱,或是始終沒有左右對稱的決定,更有幾種如黑角菜屬(Fucus)海草的卵子,當產下時並不含有兩極的軸,但是以後受到環境條件的影響,這種卵子也就獲得兩極與軸的結果。(勞特 Lund 1923)。

在青蛙的卵子上,精子入口點的對面,形成一個“灰色新月”(Grey crescent),往往是將來原口(Blastopore)背唇(Dorsal lip)形成的場所,同時標明胚胎的背面(Dorsal side)。(威廉魯 Roux 1903)。卵子在這時期,也就成爲左右對稱,精子由這個入口點(point of entrance)因而把未來的胚胎定爲背面與腹面(Ventral surface)以及左右兩邊。

灰色新月的出現,是由於水分的減退與色質(Pigment)的進入卵子內層所致,牠的地位往往是因爲一種衝動作用所定,這種衝動巡行於卵子之中,沿着精子入口子午線(Meridian)同時作用於對面的子午線上(Antipodal meridian)。倘若有兩個相距很遠或是靠得很近的精子同時進入卵子時,則灰色新月帶便在反對面平分此二精子入口點間角度的線上形成,現在還沒有證據可以表示青蛙卵子的左右對稱的決定比精子的入口點更爲明確的事實。

可是在此必得記起,在一定的環境之下,卵子的對稱亦得受其他如光(Light),重心(Gravity)等條件的影響。(顏更生 Jenkinson 1909)。

進一步的觀察,這些精子定奪卵極的實驗,卻並不能推翻當精子入卵之前的那些很遊移與微弱的定極的可能性,在青蛙的卵子上,用一根針加以刺激,亦能引起卵子的演發,同時左右對稱面也同樣地呈現出來,雖然這種對稱面與針的刺點並無任何關係,在這些卵子上它並不能有純粹的機會使子午線變爲左右對稱面,可是必定有一個預先定奪的趨勢。關於這種自然的傾向,當於敘述軸差度(Axial gradients)時詳論之。這種朝開暮落的定奪現象,完全是被精子所給與的有力的刺激所鎮壓而消滅。

更有一要點值得商榷,就是卵子的左右對稱與分裂的第一裂溝間的相關,分裂的第一裂溝(First furrow of cleavage)

往往與左右對稱面(Plane of bilaterality)相契合,但是亦有成爲角度的,這種意義即指在現在的觀點下,關於第一裂溝之將胚胎分爲左右各半,前後部,或是斜的兩半(Oblique halves),往往視爲甚重要,但是深求其致果之因,卻是很有意味與價值的事。

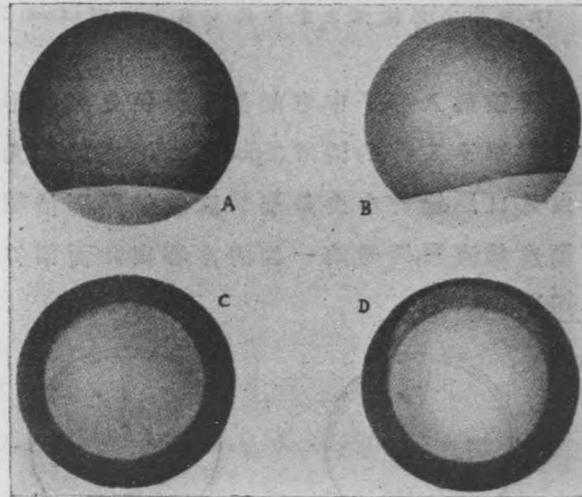


圖11. A. C. 受精前的青蛙 (*Rana temporaria*) 卵子, B. D. 受精後的卵子, 深色部分爲動物性極, 淺色部分爲植物性極, 受精後灰色新月出現於原口背唇的一邊, 而爲將來胚胎的背面。A. B. 側面。C. D. 植物極。(From Jenkinson).

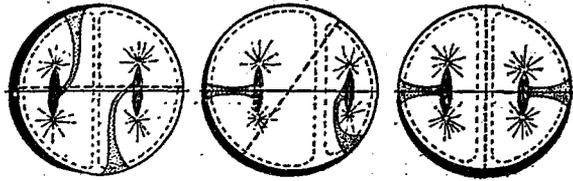


圖12. 青蛙卵子的圖示,有兩個精子入內,突出於赤道板上,深色粗黑線表示灰色新月帶,平分兩個精子入口點間之角度,深色虛線為左右對稱面 (From Hertant).

當精子核進入卵子中,它的星射線便分裂而形成梭線 (Spindle) 與精子入內的精道 (Sperm path) 成爲直角,倘然這條精道由入口點達於中央是屬於直線的話,則梭線便與左右對稱面成爲直角,同時第一裂溝亦將與此面相符合。(康克令 Conklin 1909)。

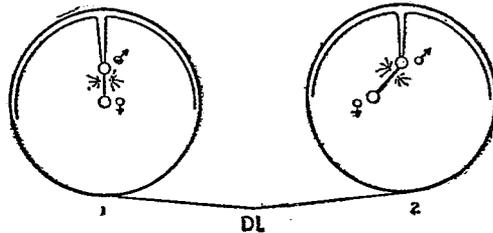


圖13. 圖示青蛙卵子左右對稱面,第一裂溝與精道等的相關, DL 原口背唇與精子入口點(♂)標明對稱面。精子星射線位於精子交配道與裂溝面的直角上。精子入口道成爲直線(1)時,則裂溝與對稱面相符合。當卵核(♀)不在中心,交配道與穿入道成爲角度(2)時,則裂溝與對稱面便不相符合。(From Jenkinson)。

在另一方面,往往遇到這條精道並非為直線者,在這種情形之下,第一裂溝將與精道的後段稱為交配道 (Copulation path) 者成為直角,這樣便能與精道前部或穿入道(Penetration Path) 作成任何角度,因此很容易發現第一裂溝面 (Plane of the first furrow) 與左右對稱面之間確是可以形成任何的角度.

第九章 分裂期細胞核的分裂

卵子分裂的結果，便是把卵子裂開為多數的囊胚細胞（分裂球 Blastomere），這些球體到了相當時期，就產生胚胎不同分化的各部，要得知在這種分化上的第一步是否不同的分裂球含有不等量的核，同時這種核質在分裂中而是不等的分配，這卻是一個重大的要點。倘若在這方面能有了事實的證明，然後才可以解釋各部分分化的原始。

前面已經提到過，梭線的方向，能為細胞中發生的原生質長軸（Long axis of protoplasm）所支配。（赫德惠 Hertwig 1893），倘若有一個青蛙的受精卵，壓在兩塊平置的玻片間進行分裂，起初的兩個裂溝，便如常態的卵子在垂直面（Vertical plane）上彼此成為直角；第三個裂溝便是直的而非橫的，同時第四個裂溝，更以橫的方向代替着常態時垂直的地位，結果分裂到十六個細胞的桑椹期（Morula），則有四個在常態時屬於動物極的核，便走到植物極的細胞中去，反之四個原來是植物極的核也就在動物極發現。雖然生了變化，可是這些卵子仍能發為正常的胚胎，這樣倘若細胞核是一種不等質的分裂，那就很難解釋以上的現象了，因此核之屬於任何細胞似乎是無關緊要的事。

用海胆的卵子作相似的實驗，使它處於玻片的壓力之下，完全在一個平面上，產生十六個細胞，因此核的常態分配

便全部顛倒,可是結果卻並不影響到常態的演發。(杜立舒 Driesch 1893)。

其他用水蜥 (newts 蝾螈之一屬)的卵子實驗,亦曾顯示在十六個細胞時期的任何一個,每個細胞的核都能管理一個胚胎的正常演發,只要是卵子含有這種核的細胞質的一部,這個胚胎就能演發起來。(施慈門 Spemann 1928)。

由此可以確切的證明,當卵子分裂時,囊胚細胞的核是一種質的相等,同時分化的致因,並不能在核的分裂中發現。

在下等動物再生作用(Regeneration)的實驗上推知,亦能得到同樣的結論,這種現象上,身體的任何部分,都含有使失

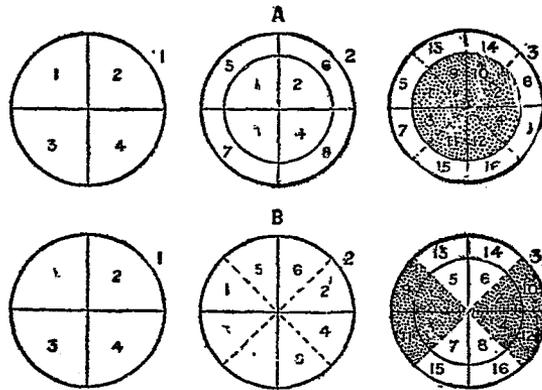


圖14. (A)青蛙卵子在常態環境下之分裂。(B)在壓力下之分裂。常態時形成動物極之細胞用虛點表示,屬於 9. 10. 11. 12. 細胞之核則在動物性極半球, 5. 6. 7. 8. 在植物性極,在壓力之下,其位置則相反。(from Hertwig)。

去部分復發的能力,且與所失者之性質無關,在此更可以得到簡單的結論,就是所有身體上的細胞都是具有全部核的素質的。

第十章 卵子分裂時細胞質的分裂

假使卵子的分化 (Differentiation) 並不以核分裂之結果所致,這是很可能推知牠的原因是由於細胞質不等的分裂 (Unequal division), 此類事實,能用各種不同的方法試驗。

若以海胆 (Sea urchin) 卵子,在兩細胞時期,將囊胚細胞 (Blastomere) 分開,則每個細胞便發成如常態時二分之一大小的完全幼蟲 (杜立舒 Driesch 1900)。一個四細胞期的分裂球,亦將成爲常態時四分之一大小的長腕幼蟲 (Pluteus)。

在這些幼蟲中,很值得注意的是牠的體積與常態時相比,常是分離出來的囊胚細胞與該時期囊胚細胞總數的比,而細胞的數目亦是這個比例 (胚種價 Germinal value),且細胞的大小,與在常態幼蟲中者相同,同時所含有的核與染色體 (Chromosomes) 數目,亦是一樣。

所以海胆卵子的囊胚細胞,至少在四細胞時期 (Four-cell stage) 是具有如卵子 (Ovum) 同樣的功能,牠是相等能力的 (totipotent), 並沒有特種不等量的細胞質分配在最初兩次分裂的細胞中,同時更可注意到,在這些胚胎與幼蟲部分的比例是很正確的,任何一個細胞,牠可以佔有一個地位或是處於一個器官中,都各不相同,要是這些囊胚細胞不相分離的話,它都可以繼續形成原來卵子的部分,這種胚胎是屬於“相等能力系”者 (Equipotential system), 其間任何核或

是囊胚細胞,在分裂中以及分離之前,都是獨立的,只是在發育的胚胎中,它才被確切佔有的地位所定奪。

腔腸動物 (Coelenterates)

即在四細胞期亦可以包有等能量的囊胚細胞, (楚俠 Zoja 1896)。在有些情狀中,進行演發期間,將囊胚細胞很正常的分離,然後重行聯合,可是牠的組織便不能相同了。

在 Nemertines 中,四分之一期的囊胚細胞,各個細胞並不完全等能,所形成之幼蟲 (Pili-dinm larvae) 而缺乏如頂器官 (Apical organ), 裙邊 (lappets) 等幾種構造,同時“總食道” (Gut) 亦變為實心,而非中空 (齊楞內 Zeleny 1904)。

兩細胞期文昌魚 (Amphioxus) 的囊胚細胞能產生一個常態的胚胎,所以那些胚種價 (Germinal value) 較低的動物並不能像較高動物者一般的進行。(威爾遜 Wilson 1893, 康克林 Conklin 1933)。

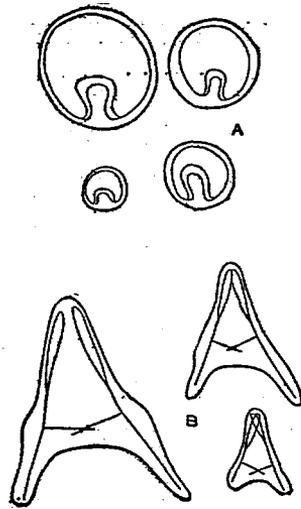


圖15. 海膽(Echinus) 卵子與分離的兩囊胚細胞或四細胞期所成之原腸胚(A)與幼蟲(B)。(From Driech)

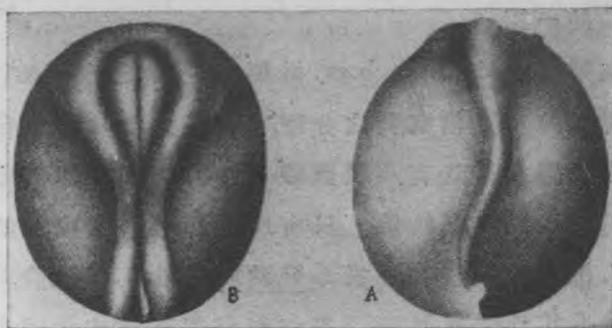


圖16. A. 兩囊胚細胞期殺死一個分裂球所得之青蛙半胚。
B. 常態的胚胎(From Roux)。

在兩棲類(Amphibia)中,二分之一的囊胚細胞亦是等能的,如果它含有某種部位(灰色新月 Grey Crescent)從這種部位能够發生原口(Blastopore)的背唇(Dorsal lip),倘使第一裂溝並不在左右對稱的平面上,則有一個囊胚細胞便不具有背唇部位,同時這個細胞就不能演發起來,倘若在另一方面,將兩個細胞期的一個囊胚細胞殺死,同時並不取去其他一個細胞,它便發為半胚(魯 Roux 1895b; 施悲門 Spemann 1903, 白萊赫德 Brachet 1905),那是很可怪的,原口的背唇這一個區域是囊胚細胞演發上所必需的,因此可見兩棲類的囊胚細胞並非是完全的相等能力(totipotent)。依照一個囊胚細胞的分離或是與其他一個相接觸着,可以得到不同結果的事實,似乎是機械作用的結果(Mechanical factor),要是將囊胚細胞分離的話,它便變做球形,內部重行組織,更如同重

新開始的一樣。

在帶櫛水母 (Ctenophora) 這類中,它的囊胚細胞並不是相等能力的,重要細胞質之分配,在卵子分裂的進程中發生,正常的帶櫛水母具有八根櫛帶 (Comb),但是由二細胞期分離的囊胚細胞發成的幼蟲,只有四根櫛帶,四細胞期的只有兩根,八細胞期的只有一根 (費歇爾 Fischel 1898)。倘若在卵子上移去植物性極,牠的幼蟲即無櫛帶亦無感覺器官 (Sense organ)。由此可見,帶櫛水母的卵子,是含有一種特質,在卵子分裂期間,便分配到囊胚細胞的細胞質中的。在海鞘 (Ascidian) 上更有另一種實驗,可以表示特種物質在分裂期間不等量分配的情形,而此種特質是特種器官的發成上所必需的,因此一個在兩細胞期分離的囊胚細胞,只能演發成爲一個半胚 (康克林 Conklin 1905)。

在軟體動物 (Mollusca) 貝角類 (Dentalium) 中,受精以後,卵子一部分的細胞質便伸出成爲一個極體,這“極體” (Polar body) 被二細胞期的一個囊胚細胞所吸收。倘若把這個“極體”除去,則其幼蟲便不完全,並且缺少頂器官 (Apical organ) 以及纖毛環以後的各種部分 (後旋轉部 post-trochal region), 這是表示極體的細胞質是含有一種質體,這種質體,對於上述缺少部分的形成是很重要的 (威爾遜 Wilson 1904)。極體可以第二次的發生,而被四細胞期的一個囊胚細胞所吸入,倘若將這個第二次的極體除去,則其幼蟲便具有頂器官,

只是缺少“後旋轉部”，所以在第一極體及第二極體產生的中間時期，這種形成頂器官的特質便發生遷移(Migration)而走出極體的本體。

在其他動物中亦能找到相似特性的極體，有一種鞭體動物 *Ilyanassa* 的卵子，倘然除去極體，便能使牠發成缺少中胚層(Mesoderm)的幼蟲。(喀萊姆登登 Crampton 1896)，在 *Myzostoma* 一屬中，亦有同樣的情狀發生(杜立舒 1897)。

在線蟲類動物中(Nematodes)，一個分離的囊胚細胞只能發生在常態卵子上一部分的結構(Steven 1909)。在這動物中特別有興味的是他的卵子第一次裂溝是橫的與卵軸成爲直角，可是通常在他種動物，起初的兩次分裂係子午線的分裂，顯然的與卵軸相平行(Parallel)，這亦是重要的事實。

從這些實驗的結果上，似乎有些動物的囊胚細胞是有調節的能力使牠將來所產生的幼蟲成

爲正常，同時在另一羣動物中，這種調節能力(power of regulation)可並沒有如此強大，所以結果，其幼蟲便多少是不很完

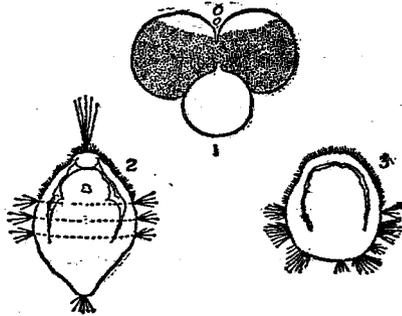


圖17. 1. 貝角類(Dentalium)卵子的早期分裂，表示兩個囊胚細胞與“極體”，
2. 貝角類常態幼蟲。
3. 移去極體後缺少頂器官與後部減退的幼蟲(From Wilson)。

全,前面一羣動物的卵子,因名之爲“調整卵子”(Regulation-egg);後面一種稱爲“鑲嵌卵子”(Mosaic egg);倘然卵子的發達是鑲嵌樣的,則彼此不同的各部,便獨立的發育,在這種卵子上只要失去一小片,整個的個體模型(Pattern)因就發生破壞。

卵子的細胞質體(Cytoplasmic materials)往往是不等量的分配到鑲嵌卵子的囊胚細胞中去,這種已知的“器官形成特質”(Organ forming substance),牠的存在對於特種器官的形成是非常精要的,有時這種質體是可以看到,但亦有不能見到的。例如在海鞘 *Ascidian Styela* 的卵子中,便有一定的質體,而爲形成肌肉纖維(Muscle fibers)所必需者。(康克令 Conklin 1935)在另一方面,卵子並不缺少這種可見的特質,可是在常態的發演中,往往是分配到一定的細胞中去,倘若將這種卵子經過離心力的作用,同時那些所說可見的特質,便完全紛擾,因之常態的幼蟲,便不能產生,(茅紺 Morgan 1910),離心力作用的實驗,所以表明這些物質並不是已經定位的組成器官的特質,有時在 *Styela* 中,因爲離心力的關係,往往可以擾亂卵子的演發,(康克令 Conklin 1931)。

因此從囊胚細胞(Blastomere)分離的實驗上,有些卵子的器官形成細胞特質,在不同的囊胚細胞間是一種質的安置,同時另一種卵子,牠的囊胚細胞,便獲得等量的細胞質。

“調整卵子”與“鑲嵌卵子”的區分,卻不是絕對的現象,所以

在調節的海胆卵子 (Seaurchins Egg) 與鑲嵌的海鞘 (Ascidian) 卵子之間, 是一種可以變化的形式。這兩種形式的差異, 第一步是在於相關的速度上, 而使器官形成特質在細胞質中發長起來, 同時卵子進行分裂, 例如在前面一種, 牠的過程發生得較遲, 卵子分裂便將細胞質的等量部位分離到囊胚細胞中, 就成為調整卵子; 在另一方面, 器官形成特質發生得很快, 牠可以在卵子分裂以前進行, 便將質的不同細胞質分配到囊胚細胞之間, 就成為鑲嵌卵子的情狀。

在此可以注意, 即如海胆的調整卵子, 最晚到四細胞時期是能有調節作用, 因為到了八細胞時期, 已經是橫的分裂, 而與卵軸成為直角。由於這種事實, 只是因為海胆起初兩次分裂是垂直的, 所以二細胞四細胞期的囊胚細胞是具有調節作用。倘有實驗將一個未分裂的卵子, 橫切為二, 則含有動物極與植物極的各半, 它的發展勢能 (Developmental potency), 便有極大的差異。只有前面的一半, 可能發成頂器官 (Apical organ) 與口, 同時亦只有後面的一半, 可以內褶而形成原腸 (Hörstadius 1928), 換言之: 即沿着卵軸有一種不等量分配的細胞質勢能, 這並不引起由於垂直分裂的最初四個囊胚細胞的不等現象, 倘若在海胆的卵子第一次分裂遇到和線蟲類相同的垂直分裂的話, 則必得將海胆的卵子歸入鑲嵌卵子的一類。

第十一章 演發的因子

雜種幼蟲的實驗曾經顯示過卵子與精子是共同含有遺傳上的因子 (hereditary factors), 這種因子能夠統治以後延續的演發, 由此便發生了問題, 就是這些內在的遺傳因子, 他的本身是否足以致使產生演發的各種變化。

在此只能用一個“否”字來回答這個問題, 我們可以參考脊椎動物 (Vertebrates) 成對的雙眼來表明這種事實, 在化石 (Fossils) 上可以發現直到地質上志留利亞紀 (Silurian Period), 雙眼現象在脊椎動物也是存在的。由此可見, 內部的因子確能管理個體的演發, 從一代遺傳到下一代, 更延續到未來的無窮時期。可是在今日, 倘若在培養魚胚的水中, 當那個魚胚尚未產生雙眼時, 倘然加以氯化鎂 (Magnesium chloride), 則此胚便無雙眼發現, 只產生一個中央的獨眼 (Cyclopic eye), 從這點上看來, 又證明內部的遺傳因子, 並不足以保持正常的演發。

實際上環境條件 (Environmental conditions) 對於個體的演發, 它的重要性並不亞於遺傳因子, 演發的本身, 確是可以視為胚胎對於環境刺激 (stimuli) 的一組延續的反應 (Responses), 反應的自然現象, 是依持着內外兩方面的因子而生, 倘若這種因子是“正常”的話, 則必定可以保證定有常態的演發產生。

關於外部因子 (External factors) 的重要性,卻包括到胚胎如何開始分化的問題,現在已知的事實上,胚胎原始的分化是先形成卵軸,接着便是決定動物極而成爲將來胚的前端;同時相反的植物極就變爲個體的後端,這種事實可並不涉及核的遺傳因子是可以用來決定這些部位。第一點如前章所述,原始的分化可以在細胞質部分的不等分配中發現;第二點倘若細胞核是等量的分裂,則身體不同部分的細胞核,便相同而無差異。在此當另行述及外界因子也是很有關係的,例如海胆卵子的卵軸,它的決定是與卵母細胞 (Oocyte) 的定位對於卵巢 (Ovary) 壁是相關的,這種事實,將與以後軸差度 (Axial gradients) 一章相合參照而明之。

更有一點堪以注意,倘若在青蛙卵子二細胞時期的一個囊胚細胞用火熱的針將牠刺死,則另一個細胞便發達成爲鑲嵌的半胚(魯 Roux 1895 b)。另一方面,如果把刺死的囊胚細胞設法取去,留存的一個便調整起來,變做一個完全的胚胎 (Mcclendon 1910), 因之這是常態演發中的一個因子,只要是有另一個囊胚細胞的存在,便使二細胞期的一個細胞發成半胚。可是另一個囊胚細胞的存在,卻並非是這種卵子內在的因子。

所以在演發中,不僅是存在於卵子之內的因子,其他更有自然的相互作用,地位,以及部分的相關,這些因子並不出現於卵子之內,但是它能間接影響於卵子的,在後期的發展

上,都是非常重要。由此可見卵子除了內部因子的關係以外,往往更受到其他外界環境的影響。

第十二章 外部因子與其在演發上所生之效應

當吾人意想生物演發上的內部因子 (Internal factors) 時,它的環境往往被取爲常態或是恆定不變,這種內部因子,實際只是在聯合外部因子上行使它的效能而已,可是在個體的演發上,外部因子確負有更重大的責任,有些因子必得用下列的例證來討論。

1. 重力 (Gravity)

在緒論中已述及重力是如何的不能定奪青蛙卵子的軸,這種軸的預先決定,或許是卵巢 (Ovary) 中因子的關係,例如卵母細胞的定位對於四圍血管密接的情狀 (倍拉美 Bellamy 1919)。可是經過一次的定奪以後,卵黃便受約束而沉於植物極的一端,因爲卵黃是較重於卵子的其他含質,由此重力作用的結果,始可使 *Rana fusca* (一種青蛙) 的卵軸處於垂直的地位上。

第一分裂溝對於卵子的左右對稱面,卻很可以注意,因爲這個裂溝往往經過垂直的軸,由此得知,重力似乎對於第一次分裂施有某種作用似的。

一個卵子可以任意放置,並保持於某種位置,使卵軸與其垂直線作成任何角度,倘若水用得很少的時候,圍繞卵子四周的膠質 (jelly), 可以把卵子粘着,同時阻止牠的旋轉(弗

路葛 Pflüger 1883)。在這些倒置的卵子上，他的第一次分裂是垂直的，可以發現它對於原來的卵軸並未發生關係。同時這個原始的軸在外邊也可以見到，植物極的卵黃細胞是白色，動物極的細胞便是黑色的。倒置以後，雖然卵子的表面可以保持一種顛倒的位置，可是卵子內部的液汁，卻並不發生同樣情形的變換，大部分的液汁仍舊回轉，伴着較重的卵黃沉到卵子的底部（龐 Born 1885）。這種內部的液流活動，普通在外面大都不能見到。在常態的卵子上，卵黃和原生質係水平的層疊，梭線也是橫着的，必得使裂溝在垂直的平面上發生。

裂溝 (Cleavage furrow) 的面，對於重力的關係，因此可以知道是間接的。

在這種強制或是倒置的卵子上，左右對稱面，往往包有原始的卵軸與新的垂直軸兩者，這就所謂“液流子午線” (Streaming meridian) (顏更生 Jenkinson 1909)，沿着這條線，卵子原始極上的質體，便在重力影響之下移動。

2. 溫度 (Temperature)

溫度是演發中的一個重大因子，在一定範圍的過程中，似乎成一種定律樣的，溫度增高可以使演發加速，反之溫度降低，則發展遲緩。更有其他各種活動，往往是隨着溫度條件的關係而異，因為溫度不同，便有進程上的差異，那是很容易發現的。在一種溫度之下，可以預計它的進行很順利，反之則

不然用溫度升降的方法試驗,倘若不受其他原因的阻礙,很可以得到顯然不同的結果。假使用一個雞卵的胚盤(Blasto-derm)保持在較低於常態溫度之下,它可以繼續生長以及細胞分裂,可是並沒有原線(Primitive streak)發生。換言之,這個胚盤的生長是可能的,可是分化卻被阻於溫度。(歐特瓦特 Edward 1902)。

利用相似的方法,將海胆的卵子放在高升的溫度之中,使它進行演發,核的分裂依然發生,可是細胞質的分裂卻因

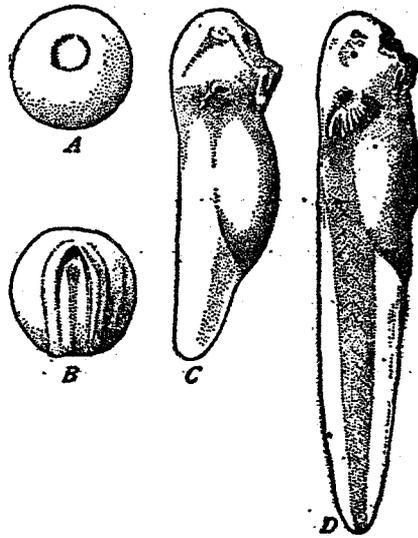


圖18. 溫度對於青蛙卵子演發率的效力,在攝氏
14.5°—15°。A. 二日 B 三日後的胚胎。

在攝氏 20° C. 三日 D. 四日後的胚胎 (From Hertwig)。

爲溫度太高而停止,結果僅成爲一個多細胞核的質體。(杜立舒 Driesch 1893)。

任何動物的演發進程中,牠的生長情狀,可以由計算牠在一定時間之內所增加的體積與重量而得。這個生長率的大小,往往溫度是佔有大部分的效力。此類事實曾經在一種蝗蟲(Grasshoppers)中發現過,生長率的增加是直接與溫度的升高成爲正比。(蒲定 Bodine 1925)。

不同器官間的發展,都有相異的溫度係數(Temperature coefficients)。因此在各種不同的器官中,便可以得到正確的比例,這是非常重要的事實,尤其是在兩棲類動物變態的實驗上,更爲顯著。

3. 電流 (Electricity)

電流在某種情況之下,往往具有一種對於動物定極的效能,這卻是無足驚異,根本動物未來的兩極是依着長軸上電勢的差異而定的(海門 Hyman, Bellamy 1922)。倘若取下蘂枝蟲(Obelia)的幾節,置於不同的電流之下,則發現電流可以影響它芽體(Hydranth)的再生,這種再生是發生於近陽極(Anode)的一端,由此便生成匍枝(Stolon),其他一端則有退化或停止生長的現象發生(朗特 Lund 1921)。倘若不通電流的話,芽體往往在原來本枝頂端發生再生作用,所以這個實驗確是可以表示電流對於定極效能,而與以上所述者相同。

Fucus 的卵子,起初是完全沒有軸的形成,可是它的軸卻能

被電流所引導而產生(朗特 Lund 1923)。

電流在決定人工體外培養(In vitro)中,細胞神經纖維向外生長的方向是具有一種顯著的效應,這種實驗與其結果,將於以後述之。

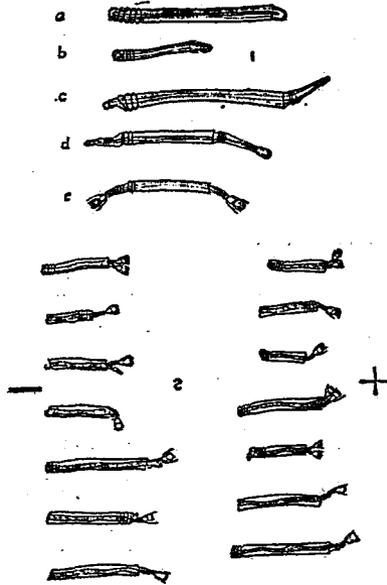


圖19. 1. 莖枝蟲水螅狀體常態的再生。基部標以虛線。水螅狀體在頂部,首先再生。a-e再生作用的進行時期,最後水螅狀體亦在基部形成。
 2. 電流中莖枝蟲的再生,水螅狀體在陽極發生,與原來之定極無關。(From Lund)。

4. 滲透壓力(Osmotic pressure)

將生物置於各種不同鹽分濃度的液體(Medium)中進行

演發,確有一種重要的結果,因為細胞膜本來是一種半滲透(Semi-permeable)的性質,水分由一方面或是另一方面的進出,可以發生膨脹或是收縮的現象,在胚胎發生的後期,便得吸收大量的水分,這類滲透的現象,可以將卵子置於高度鹽分液(Hypertonic)或是低濃鹽分液(Hypotonic)中顯示出來。(在這些情狀中,卻難於計算不同鹽分濃度的效力,因為卵子細胞膜的本身,是可能改變它滲透力的程度。)

滲透壓力對於由海綿(Sponge)分離的襟細胞(Collar cell)行爲之作用,給我們一個簡單的例子。用各種不同的方法,可以使海綿的襟細胞和其他細胞分離開來。可是當這些分散的細胞集合到一起的時候,便立刻排列成圓球形,鞭毛與領部向着外邊,在外形上這個人工的球體,常態時並無生成,卻很像團藻(Volvox)的羣體(Colony)。現在這些細胞既然是完全分離的,可是當聚集成爲球體時,便立刻形成一個緊密的半滲透膜(Semi-permeable membrane)圍繞在球體的四周(第比爾 de Beer 1922)。

倘若這球體中的一個分子,置入低濃液體的環境中,那就膨脹起來,用不到詳細敘述這種滲透壓力的致因,解釋此種膨脹的事實,可以簡略的用下面幾句來說明:一個物體,放到較該物體內部更低濃度的水中,如此膜的內面壓力,及擊撞膜的內面分子均較大於外界的分子時,結果它的膜便向外膨脹,繼續擴大它內部的面積,外部的水經過膜而把內部

擴大部分完全填滿,而達到內外濃度相等的程度,同時相反的進程亦能發生,當球體置入高濃液體時,便有收縮的現象發生。

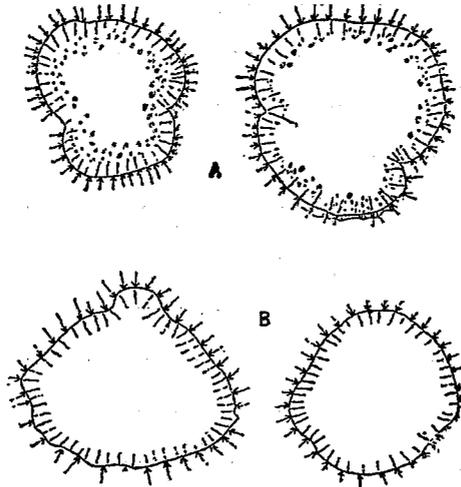


圖20. 滲透壓力在海綿 Sycon 樣細胞球形體上的效應。
A. 在低濃鹽分海水中膨脹。 B. 在高濃海水中收縮 (From de Beer)。

5. 媒介物的化學組分, (Chemical composition of the median)

作用於個體發展上的外部因子,他的化學效應亦可由某種化學質的存在所生不同結果明顯地表現出來,例如青蛙的脊索 (Notochord) 是從原腸 (Primitive gut) 頂蓋最高層的細胞所發成的,倘若處於蔗糖 (Cane sugar) 的溶液中,則脊索便由整個腸管的頂蓋變成,這種現象頗有注意的價值,同

時亦是鰻魚(Lampreys)和水蜥(Newts)等形成脊索的普通方法。(顏更生 Jenkinson 1906)。

通常脊索細胞,往往有變為空胞的過程,因此便給以一種與其組織絕然不同的特性,可是在尿素(Urea)的溶液中,這種變為空胞的作用,也可以觸動神經索(Nerve cord)細胞與腸管細胞,使它和脊索細胞一般地進行而發為空胞。

青蛙的神經索發生時,先成一個低下的凹溝(Groove),迨後左右密合,便做成一個空的管子(Hollow tube)。可是在氯化鉀(Potassium chloride)的溶液中,便成為一個堅實的內長組織(硬骨魚通常發達的方法)。鎂鹽(Magnesium salts)溶液可以使青蛙的神經褶(Neural fold)如同蛤蜊魚(文昌魚)(Amphioxus)一樣的蓋合起來,同時氯化鋰(Lithium chloride)可以阻止神經褶的密合(顏更生 Jenkinson 1906)。

氯化鎂(Magnesium chloride)在一種魚叫做Fundulus 胚胎的發生上,產生一個顯然的效應,在這種溶液中,胚胎便生成一個中央的巨大獨眼(Cyclopic eye)代替着常態時分列在左右的一對雙眼,這種效應其實並不是氯化鎂單獨具有,其他如酒精(Alcohol),迷蒙劑(Chloroform)以及醚(Ether)等,都能使這種魚發生同樣的現象(斯督卡特 Stockard 1910)。

以鉀鹽(Potassium salts)加到海水中,便能阻止海胆幼蟲的發生骨骼(Skeleton)與觸肢(Arms)而成為模式的長腕幼蟲(Pluteus)。在鋰鹽的溶液中,內臟(Enteron)便不能繼續完

全內摺結果即變為滴漏式 (Hour-glass shaped) 的幼蟲,叫做“外轉原腸”(Exogastrulae)(赫白斯脫 Herbst 1897,1900),幼蟲原始的外壁 (Outer wall), 可以較小於內褶腸管,這種差異,可以依着鏗液的濃度而增加,直到幼蟲全體為腸管所佔為止,只有一小團帶着纖毛的細胞代表着原腸胚 (Gastrula) 的外

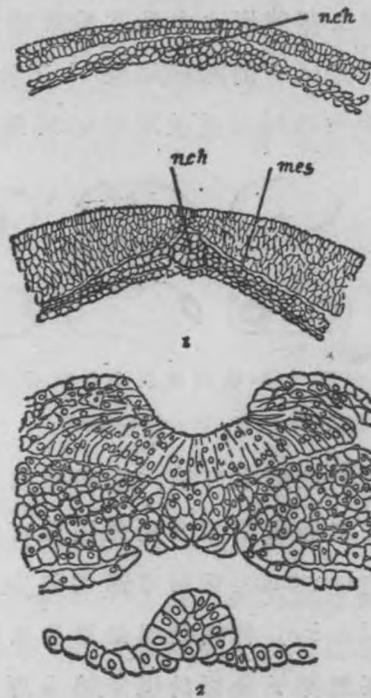


圖21. 1. 青蛙脊索由腸管上層形成的常態方法。
nch 脊索 mes 中層。
2. 在蔗糖液中,青蛙由全部腸管上層所形成之脊索。(From Jenkinson)

壁。這是很可以注意，那些鹽液對於外層和內層質體所生的作用，掩蔽着內層使外層消耗。

這些不同物質的效能，當以人工的方法引入環境中時，便可以得到一個結論，就是“常態的發展”(Normal development) 並不能在非“常態環境”(Normal environment) 中產生。這個結論是完全藉着海水中的實驗來確立的。在海水中各種不同的原質是逐一的隱滅。這種“人工海水”(Artificial sea-water) 的效應，往往用以試驗海胆的演發。

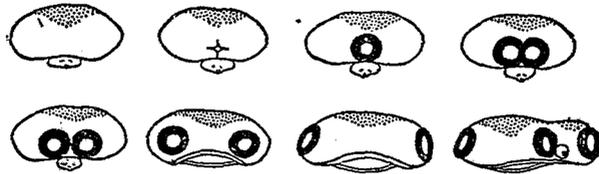


圖22. 氯化鎂在 Fundulus 眼的演發上的效力。胚胎兩眼會合的各種不同程度。(From Stockard)

在缺少要質的液體中，可以試驗其他濃度比例的升高，所以這種液體是與海水相等滲壓的，因此可以排去對於滲透現象(Osmotic phenomena)任何可能的效力。

硫離子(Sulph-ion)曾被發現是腸管發展的必需品，氯更為重要，否則便無卵子分裂的現象。缺少鉀的時候，極易引起劇烈的擾動，同時發生早死的結果，或許所有這些化學原質之間尤以鈣(Ca)為最不可缺少者，倘若沒有鈣的時候，則囊胚細胞便不能互相粘着，結果便成為各個分離的現象。

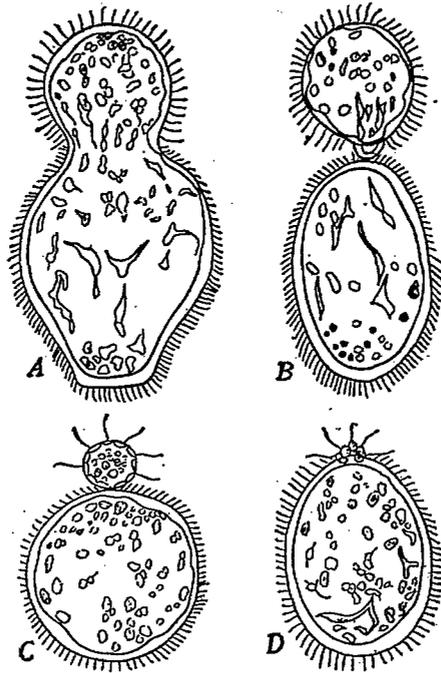


圖23. 海胆幼蟲在含鈣質液中的演發。內臟並不內攢而發生一個外轉原腸。原腸外壁以鈣質濃度的增加而減縮。(A-D)。(From Herbst)

這些實驗，不僅表示常態演發的進行是與某種化學物質的存在與否有關，同時這些物質必須要達到一定的濃度，才可以使演發如常態一般地達到自然的結果。

由此可知外部的因子，是非常重要的，在此將審察由反常有機環境所產生的效應作為結束。

假使一個青蛙的受精卵從水中取出，在這種水中，卵子

是進行發展,同時栽培在另一個青蛙的體腔(Body cavity)之內,便可以得到一個奇異的結果,這個結果便與種植的地位以及卵子的年齡而發生變異 (Belogolowy 1918)。設有一個是能經常態發長的,他可以盡力形成一個極不完全的胚胎,甚至那些囊胚細胞彼此分開,變為許多分離的各羣,仍舊保持着不分化。確切的說:真如同腫瘤(Tumour)侵入寄主(Host)的組織一樣,因為環境的改變,卻把卵子調整的能力完全顛覆,它的生活型(Mode of life)可以稱做是寄生的,使它的狀態和有些寄生蟲的特徵,幾乎完全相似,尤其是有些寄生的膜翅類昆蟲(Hymenoptera),產卵在螟蛉(Caterpillars)的體內,而產生多胚的現象。卵子分裂的產物而不互相粘着,卻分離成為多數單獨的細胞,每一個細胞發成一個胚胎。

第十三章 軸的差度

在演發生物中的初步分化,便是組成卵軸 (Egg-axis) 或是兩極的軸 (Axis of polarity), 這種過程可以認為定極作用 (Axiation), 就是因子從外界投射到卵子的結果, 例如養氣的供給等是, 所謂卵軸便是保持生物前後的軸 (Antero-posterior axis)。

將調整卵子囊胚細胞分離的實驗, 或是某種蟲類橫切後的再生作用 (Regeneration), 都能表示分化中的初期 (Initial stage) 是不能安息在任何化學性的差異上, 倘若在這樣的早期中, 而有化學的物質使這種或是那種結構分化則此種物質便可以使軸在一定的地位上決定位置, 可是實驗的結果, 卻指明這兩方的構造均非獨立者, 並不依靠在一定的方向上, 而是依賴任何部分於全體相關的地位上, 換言之: 而是位於沿着軸的各種不同部分的水平面上。

在演發的後期中, 如下節將述者, 化學的質體以特種發展勢能而定位於不同的地位, 但是在起初必得想起, 分化是由於沿着生物的軸各種不同演發勢能的非化學性分配所表示的, 假使這些“軸差度” (Axial gradients) 並非視為化學性的話, 它必將關係到物理的或是量的差異, 關於這些現象, 現在只能稱為原生質活動力的比例, 所以構造最後質量的差異, 在開始時, 實在是由於活動比例中地位上的量的差異而

生。

關於這方面所渴求的一種實驗基礎的供給,生理的差度,曾經在不同的生物上顯示出來,這些都是利用各種不同的方法而且試驗成功的(吉爾特 Child 1915, 1921, 1924)。

高錳酸鉀(KMnO_4 , Potassium permanganate)能够使原生質氧化力還原,而產生二氧化錳(MnO_2)的沉澱,並且形成褐色的反應,當一種有機體入高錳酸鉀的稀液中時,便可以發現沿着這有機體的軸上,發現一種褐色的等級,這種顏色的差異,卻可以表示在不同部位上氧化進行的狀況。

氧化作用(Oxidation)的比率,可以由氧化所放散出來的二氧化碳(CO_2)的量來計算,這種 CO_2 的計量,用Tashiro計量,就能得到很精確的結果,它的原理是觀察在一滴氫氧化鋇(BaOH)的溶液中所形成的沉澱。(Tashiro 1917)。十

萬分之一克的二氧化碳,就可以利用這種方法試驗出來,同時更可顯示出在有機體上所生的“活動作用”(Activity)的軸差度。

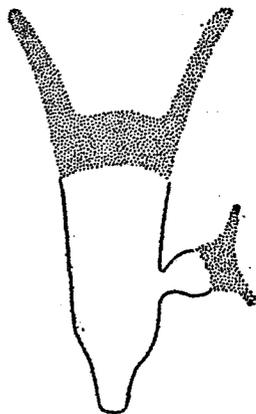


圖24. 利用紫外光所顯示的水蝨的軸差度,頂部(原口與觸手)首先感受效應。(From Hinrichs)

原生質的活動力 (Protoplasmic activity) 亦包含着電的現象 (Electric phenomena), 這種電勢的差度, 可以依着有機體的軸顯示出來。(海門 Hyman, Bellamy 1922)。高率活動的部位, 在外路的線圈上, 對於其他一端是具有負的電流 (Electro negative)。

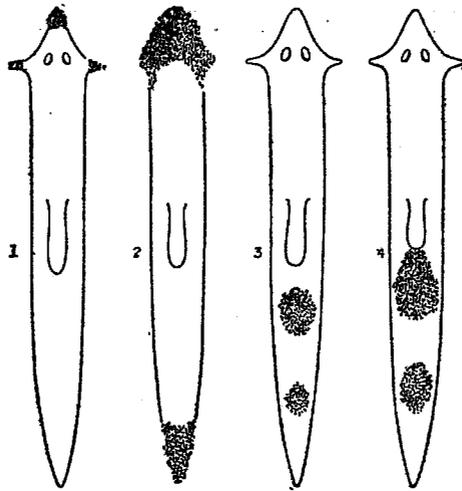
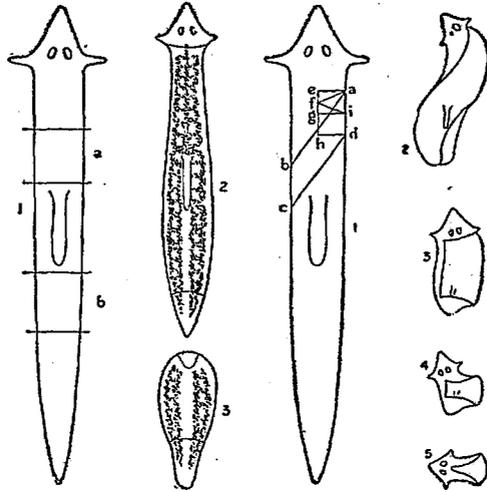


圖25. 片蛭(Planaria)軸差度的實驗。此種動物頭部與後部具有較高的比率, 而能發成其他部分。1. 2. 首先受到直接感受法影響的部位。3. 與 4. 最後受到間接感受法效力的部位。(From Child)。

各種不同部位對於毒汁的感受性 (Susceptibility), 也可以顯示軸差度的存在, 這種感受性的程度是依照在不同部位原生質活動力的強度 (Intensity) 而定。(吉爾特 Child 1915)

1921,1924)。在高濃度的毒液汁中（各種不同的藥品如氰化物 (Cyanides) 酸精,酸類等都可應用。這並不是對它有特種的效應,最好是用紫外光 (Ultra-violet light) 亦能發生同樣的效力), 活動率最高的部分,是首先死亡,然後依着差度向下發生變化,所以卵子的動物極,藪枝蟲的芽體 (Hydranth), 片蛭 (Planaria) 的頭部,以及一種魚叫做 Fundulus 的二眼間的部



- 圖26. 片蛭頭部的再生。圖27. 片蛭切片的再生情況。
1. 蟲類 a. b 的部位。
 2. 由 a 片再生之頭部與咽喉。
 3. 由 b 片再生者並無頭部與咽喉,
 - (From Child)
 4. Abcd 片的再生。
 5. Aehd 片的再生。
 4. Aegi 片的再生。
 5. Afi 片的再生。
 - (From Child)

分,這些部位都是首先感到毒質的作用。

動物入於極稀的毒液中,牠的本身便有一種馴服的能力,可是在這種情況之下,比率最高的部位,便具有最大的順服力 (Acclimatization), 用這種方法所得的結果,卻完全和前面的方法相反,比率最高的部分而是最後感到環境中的毒性。

次一步就得證明在一個生物的軸度與其各種不同結構之排列和位置間的關係,蟲類(Worm)圓錐形的幼蟲它的頭部是比率最高的部位,倘若在這個時期,使它受到毒液刺激,則其結果便發生一個反常的很小的頭;迨後活動細胞進行分裂的原口 (Blastopore) 區域,又變為很高的比率,倘若在這時期將它放入毒液中,則此幼蟲便產生一個反常的大頭,所以這些關於差度的實驗證據,都是能够改變生物結構的, (吉爾特 Child, 1925)。巨大獨眼 (Cyclopia) 的結果亦是另外一個例證, (見前)。

在其他實驗上,更可以表示器官的地位與大小,不僅是依持差度的前端或是頂部 (Apical Region), 即所謂組織的“強力” (Strength) 同時以頂部的存在而形成器官,例如從片蛭本身咽喉水平線以後切下一片來,它因為能够預先再生頭部,所以能再生一個咽喉,同時咽喉的部位却與頭部的縮小發生種種變異。(吉爾特 Child 1915)。

個體的長軸 (Major axis) 是沿着中線 (Middle line) 從頭

部直伸到尾端,同時短軸 (Minor axes) 則由中線向兩旁分張。倘若從片蛭 (Planaria) 的身體上切下一小塊,這小塊且包有長軸的相當長度,則此長軸將變為由此小塊所再生而成的個體的長軸。在另一方面,假使這小片是楔形的話,尖劈的頂部與長軸相觸,在此小塊上便將有較其他任何部分更高的代謝作用率 (Metabolic rate), 將來這個高率部位便再生為頭部。

從片蛭的後部 (Posterior portion) 切下幾塊分離的小片,倘若這些片塊的前邊,與其餘的部分相比,具有足夠的能力,結果便能再生頭部,否則只能再生為尾,頭部的形成往往可以因這些片塊受毒液作用所生原生質活動力的變換所統治,頭部的演發,在切塊的前邊必得有適足的“勢差” (Potential difference) 率方能實現,割切的刺激可以產生原生質的活動力 (Protoplasmic activity)。從一種蟲類叫做 Lumbriculus 的後部切下小塊,往往能夠很好的再生出頭部來,倘然這小塊切下得很小而且是在本體的末端的話,則其再生的頭部便變得很低,這是因為小塊上的差度並不適足,同時切片的前邊對於存留本體的比率也不足以形成頭部(海門 Hyman, 1916)。再生構造的量是由於此再生組織的代謝作用率所決定的,因此我們得以注意,活動強度量的差異,是可以用來解釋一種生物在發展中質的不同部分的分化現象。

在卵子上(以青蛙為例),軸差度的發生,可以歸之於以前

卵巢內外部刺激的結果所生,如血管的密接是。

因有差度的結果,卵黃(Yolk)是最容易養化,所以被限制到比率最低的場所而顯出植物極來,當然,反對方面便成爲動物性極。

除出動物性極將產生個體的頭部外,在這時器官形成質體(Organ-forming Substance)尙未有決定與分化,蓋胚胎的形成,它的腹面可以對着任何方向的。

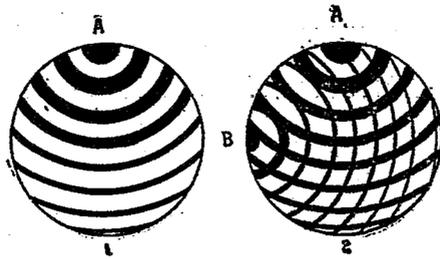


圖28. 球形卵子軸差度的圖解。

1. 一個簡單的差度在 A 上具有最高的比率,與一個輻射對稱的青蛙卵子相比,這個卵子含有頂底軸。
2. 在 A 與 B 上有兩軸差度,均有最高的比率,與一個含有動物極 A 及原口背唇 B 的青蛙卵子相比。(From Child)。

通常精子的到達,並固定卵子的標準子午線 (Greenwich meridian) 而變做它的左右對稱面 (Plane of bilateral symmetry), 同時在該處橫有“灰色新月帶”(Grey crescent) 而標明未來原口背唇 (Dorsal lip) 的位置,這是另一個高率的差度,其

他從表面以至內部(Interior)亦有相同的差度,因此現在卵子上便有三個差度同時存在,所以在任何一點都能給以各差度的相互關係,卵子到了這個程度,便成爲“安置”的狀態,任何特別場所的活動率都能發成它的結構,倘若卵子以針刺而生活動,則任何部位較之其他預定的左右對稱面都有一個較高的比率。

在軸差度的影響之下,胚胎便成爲“差度地域系”(Gradient field system)的狀態,這後更分裂爲多數區域,每個區域更預擬發生特種的器官,所以在兩棲類(Amphibian)中,便有

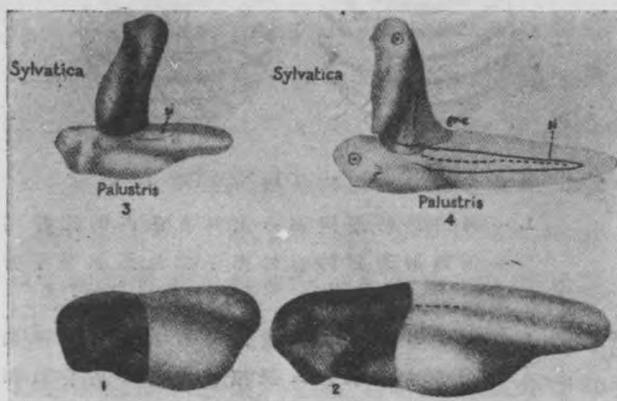


圖29. 1. *Rana sylvatica* (黑色青蛙)胚胎前端,種植到 *Rana palustris* (淡色)胚胎的後端。
2. 側線由黑色青蛙的前部向後生長。3. 4. 黑色青蛙前半胚胎種植到淡色胚胎的背面。側線向下生長而入於後半胚胎的水平上。Si 側線; gr-c *R. sylvatica* 組織的邊緣。(From Harrison)

發成神經管(Neural tube),眼,水晶體(Lens),鼻,耳,腦下垂體(Hypophysis),鰓(Gill),前肢與後肢 (Fore hind limbs) 等的區域(Field),這些區域彼此都有化學上的相差,往後便進行化學分化(Chemo-differentiation),此理將於下章述之。在“差度區域系”或是各區域之內,各部未來的決定,完全依靠在各區域相關的地位上。

因此,差度是保持在區域(Field)之中,即使整個有機體亦是如此,大部的區域都有一個極軸,牠可以決定形成結構前部的地位。(例如肢的軸前邊緣。)生物保持差度的例子,可以在側線(Lateral line)演發情狀中見到,這種側線在魚類和兩棲類上是一種感覺器官(Sense organ),由頸的左右部向後生長下至軀幹而達尾端。現在可以將兩個不同的胚胎橫切下來,把黑色青蛙 *Rana sylvatica* 的頭段與淺色青蛙 *Rana palustris* 的尾段相接,另一個便用相反情狀接好,結果黑色青蛙頭段的側線在一定的水平上可以沿着淺色青蛙的軀幹向後生長(哈麗生 Harrison 1904)。

關於側線必得佔有特種水平的事實,再沒有比用上列實驗稍加改變而顯著的了。倘若以黑色胚的前半段,移植到淺色胚的背中部,使前者與後者的軸成爲直角,結果則前者的側線將由割切的邊緣向另一個胚胎上生長,繼續向下,而達於另一胚胎一定的水平上,然後轉一個直角沿着這個水平面向後生長。

在調節作用 (Regulation) 的一章,將論及差度與水平面的特性,同時在該處可以發生各種不同的器官。同時在此更可注意到軸差度的存在是可以解釋常態發展中一定的現象,譬如某種器官較其他器官先行出現的情狀。例如脊椎動物中的雞 (Chick), 牠的分化過程是沿着背中線 (Mid dorsal line) 由前端向後進行,結果便形成神經索 (Nerve cord), 體節 (Somite), 脊索 (Notochord), 同時由中線向外生長,換言之,活動比率差度的長軸與短軸是反射在發展與分化中的差度。

相似的在無脊椎動物 (Invertebrates) 中,如片蛭 (Planaria) 的前後軸 (Antero-posterior axis) 在發展中是顯然的呈現,就是背腹軸也是如此,大部比較高等的無脊椎動物,長軸是沿着腹中線 (Mid ventral line) 生長,脊椎動物則沿着背中線生長,這兩類中神經索的地位都很適合此種事實。

部分的或是完全的雙胚,有二個軸代替着通常的一根軸,這似乎是差度前部鎮壓作用的結果,彼此緊鄰的區域,便變做頂部,每一個胚就組織成爲一個胚胎的軸。(Embryonic axis 留門 Newman 1923)。

關於沿着差度活動力的如何減少,同時如何產生其效力,這些都是很難討論的問題,而可以視爲在最高比率區域刺激的傳導結果,或者可以和神經衝動的傳遞作用相比擬。

軸差度精細的探討,在此必得移於調節作用 (Regulation) 的一章中再行分述。

第十四章 可塑性與化學分化

在各種動物中,有些胚囊細胞 (Blastomere) 是顯示一種“相等勢力”(Totipotent)的特性,這種特性可以保持到胚胎的後期(例如胚囊期與原胚早期)。它的本身具有一種能力,對於任何組織上的一部分都可以發成常態過程中從未形成的一種結構,這種未經定奪的性狀,便稱為可塑性(Plasticity)。

兩棲類動物 (Amphibian)

的胚胎,在原腸形成 (Gastrulation) 之前,通常一小塊表皮 (Epidermis), 便可以摺入成爲神經索 (Nerve-cord), 倘若用另一種皮層來替換,則其結果,原

來預定的神經索便變爲通常的皮層,同時預定的皮層反將成爲神經索 (施悲門 Spemann)。換言之,這些地位的定奪在移植 (Transplantation) 時,並不是不能改變的,它們仍舊含有可塑的特性。用一種有花紋的黑色類蝶螈 (Triton taeniatus) 的組織,和另一種灰色類蝶螈 (Triton cristatus) 的組織互相交換,便可以得到很好的實驗而指明上列的事實。用這種方法,可以使移植部分經過很長的時間,仍然可以認識出來。

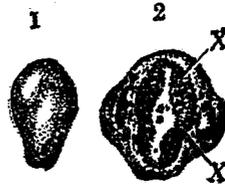


圖30. 1. 移植 Triton Cristatus 小塊表皮於 Triton taeniatus 上的一個黑色胚胎。
2. 移植部分便依照所在地位而分化。
X 形成神經管的一部分 (From Spemann)。

可是這種用組織來交換的工作,倘若行之於原腸形成以後,結果這塊組織便不能再變為另一種組織。雖然這時尚未有分化的作用可以見到,可是這些組織的未來命運卻早已定奪好了。可塑性的消失,完全是依持在組織化學性的更迭上,所以“化學分化”(Chemo-differentiation)這術語,便可以應用到這種不可見的定奪作用上來(赫胥黎 Huxley 1924)。

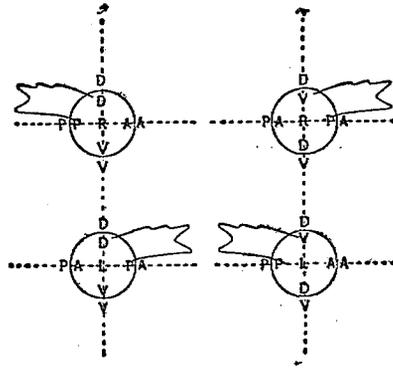
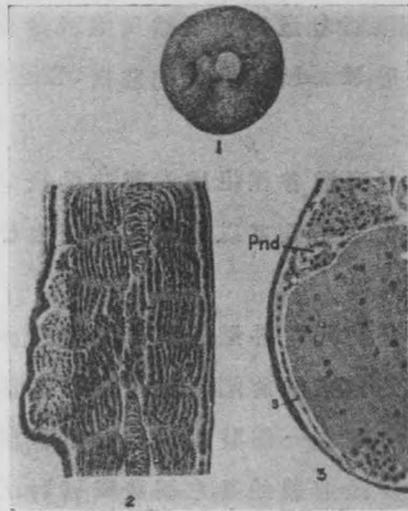


圖31. 水螭枝芽的定極,胚胎的前後軸在圖圈外用A、P表示,D、V表示背腹軸。圖圈內的字母代表枝芽的定極。倘若枝芽的前後軸,反逆過來,如以左方的枝芽移植到右方,則枝芽向前生長而並不向後,另一方面,枝芽的背腹軸,經過反換,卻無影響於常態情狀。(From Harrison)。

在神經索(Nerve cord)被形成為一定部位以前,便可以顯示眼球(Eye-ball)也已經預先定奪而產生,不但如此,就是眼球中的各部如球柄(Stalk)、網膜(Retina)以及色點層(Pigment

layer), 也同樣的有了初步的決定。(施悲門 Spemann 1912)。這種決定,卻並不僅是空間的佔有,就是預定器官的確切形式也就規劃好了。它所規劃的部位,如同一種區域樣的定奪作用便隨着這個區域向外擴張,愈變愈大,直到部位的邊緣為止。



- 圖32. 1. 淡色蟾蜍預定的表皮組織種植到發展胚胎原口背層的下面。
 2. 接枝分配而形成中層節(由淡色顯出)。
 3. 接枝分配而形成原腎管與中層側板(From Mangold)。

可塑性時期 (Plastic stage) 的各種組織 (Tissue) 都可以進行掉換,即使在常態時屬於不同種胚層 (Germ layer) 者亦然,預定外胚層 (Ectoderm) 常態時變為外胚層的組織中的一

小塊，它可以移植到貼近原口背唇的底下，經原腸形成的過程而被攜帶內褶(Invagination)進去。迨後這塊組織便可以形成各部的結構如神經脊椎體 (Centrum of vertebra)、腎小管 (Pronephric tubule)、肌節 (Myotome)、肌肉側板(lateral plate musculature)、內臟管(Gut)、內臟管壁 (Gut wall) 或是體壁 (Body wall)，這些都可以隨着這塊小組織所處的地位而定。同樣一塊預定的中胚層(Mesoderm)或是內胚層 (Endoderm) 都可以發成表皮。

這些實驗是表明各種組織常態時的決定，對於不同的胚層在化學分化之先，是可以變換的，這種化學分化只能在以後產生出來。

在某時期倘將身體外壁圓盤形的肢芽，移植他處，便可以發現這個肢芽原來的前端，往往產生肢的前軸部分(Pre-axial part)。所以左方的一個肢芽，倘若向右移植到胚胎的右方，要是這個肢芽是前肢的話，它便發成臂肘(Elbow)，結果便向前伸出而非後伸。另一方面，倘若把這個圓盤旋轉一下，將原來肢芽的背面一邊變為腹面，然後再依上法進行移植，結果原來的前邊仍為前邊而發成一個正常的肢。因此可知背腹軸 (Dorso-ventral axis) 是可以顛倒而不發生紛亂的現象，可是前後軸(Antero posterior axis)卻不如此。(哈麗生 Harrison 1921)。中側軸 (Medio-lateral axis) 亦能變換而無影響於它的結果(哈麗生 Harrison 1926)。這就是表示背腹與中側兩

軸仍舊是具有可塑性的,同時前後軸確早就定奪好的。這種現象與軸差度頗有相關,重大的前後差度 (Antero-posterior axis) 較之其他差度更為強烈,因此可以預料得到,肢前後軸之定極,確早於其他背腹中側軸之定奪。

在此可以提及,以前所述如貝角 (Dentalium) 及白海鞘 (Styela) 中所遭遇的器官形成物質 (Organ-forming substance), 它只是一種早成的化學分化現象,卻並無任何空間的先行定位作用 (Pre-localization)。

第十五章 早期的分化

當原口 (Blastopore)、背唇 (Dorsal lip) 向後移動由囊胚 (Blastulas) 的赤道 (Equator) 而至植物極時,生物背部的軸上構造 (Axial structures) 如神經索 (Nerve cord)、脊索 (Notochord) 以及體節 (Somite) 等,便與原口背唇在同一的子午線 (Meridian) 上發現。倘若在這些軸上構造發生之前,將囊胚的上半球 (upper-hemisphere) 切下,旋轉九十度,再和下半球 (Lower hemisphere) 相粘合,則軸上構造便在原口背唇子午線上形成 (此原口在下半球上),而不在旋轉半球原來的位置上。換言之,背唇是能够定奪軸上構造的地位的 (施悲門 Spemann 1918)。

除此更有顯著者,倘若把一個胚胎的原口背唇取下,移植於另一個胚胎的側面,這背唇便能在此移植處引起此胚胎從未發生過的各種軸上器官 (Axial Organ) (施悲門 Spemann 孟軻特 Mangold 1923)。這些器官可以包有神經索、腦、耳囊 (Ear vesicle)、脊索、體節、原腎管,有時更具有眼睛等結構,這些器官,大部都是由該胚胎的本體組織所形成的,所以軸上構造是依靠着原口背唇之分化而起,這背唇是代表胚胎的主要部分,牠可以組織胚胎,因此便特稱之謂“組織者” (Organiser) (施悲門 1925)。

原口上的“組織者”或稱為背唇,是一種預定的脊索與

軸的中胚層 (Axial mesoderm), 在原腸形成的過程中, 便向內褶合而位於表皮 (Epidermis) 之下, 同時被引而形成神經管 (Neural tube) 及其他各種結構。在此可見“組織者”的效應而是存在於其相接觸的組織上。



圖33. 1. 組織者的移植在蠑螈常態胚胎側面所形成的第二胚胎。
2. 第一圖的橫切面。pr. Med 第一胚胎的神經管。
sec. Med. 第二胚胎的神經管。L. sec. Lab. 第二胚胎的左聽囊； pc. 圍心腔。(From Mangold & Spemann)。

更有顯著的事實, 一個未發成原始的胚胎如蠑螈 *Triton* 可以用另外一種的 *Amblystoma* 及 *Bombinator* 胚的“組織者”使牠形成, 這些都是屬於另一屬 (Genera), 另一科 (Family) 或是另一亞綱 (Subclass) 的, 卻都具有可能的效應。所以在原口背唇的區域中, 確是含有一種特質, 對於牠鄰近的組織能夠行使特種的感應力, 這種感應力, 並不是組成背唇物質的一種特性, 因為其他不同的組織若移植到背唇的地位

中,也可以有和原來“組織者”一樣的效應,因此便稱之謂“感化的”(Infected)(施悲門,1927)。“組織者”的定奪與定位(Localization)其功效可視為形成生物的全體,與整個卵子、卵軸(Egg axis)以及精子的進入點都有相關,可是對於各部確切的物質卻並無影響。在軸差度不同水平上,處理青蛙的卵子組織的物質,已知有分化的作用,以原口背唇的出現而改變其地位(拔蘭茂 Bellamy 1910)。

在此可以想起片蛭的再生作用以及咽喉的地位,是依附着頭部的存在與其大小而定,它的頭部在這種情況中便行施“組織者”的工作。同時可以用一個更確切的實驗將一個片蛭的頭部切接到另一個片蛭的身體上,在此便能引導而形成咽喉。(Santos 1929),“組織者”曾經在海胆類(Echinoids)(赫史胆提伍 Hörstadius 1929),水螅(Hydra)(Mutz 1930)與Corymorpha(吉爾特 Child 1929)等動物上發現過,同時在鳥類上,原線(Primitive streak)的前端,亦具有與兩棲類胚孔背唇相同的組織特性,(華廷敦 Waddington 1932)。這些“組織者”都是很有功效的。

含有這種組織特性的組織亦與軸差度高度的一端相連接,在兩棲類的“組織者”已經發現它引起神經管的因子是一種化學物質(Chemical substance),這種物質可以由細胞的抽精(Cell-free Extract)配製(華廷敦 Waddington 與 Needham 1933, 1934)。這種預定的物質可以從“組織者”擴散

到表皮,因為後者在原腸形成以後便可與前者接觸。

關於“組織者”特種的效應,其實頗不足奇,在兩棲類的卵子上,兩細胞期中的一個分離囊胚細胞,必得有“灰色新月”(Grey crescent)的幾個部分存在,始能發成胚胎。囊胚期的水蜥亦可用毛髮環繞緊拉為二,可是只有帶有“組織者”的一半,才能發達起來,其他一半則成為與囊胚相似的一團細胞而已(Rund 與施悲門 Spemann 1923)。

經過一次定奪以後,將來軸上結構的化學與組織的分化,仍舊依然進行,對於它四周的環境並無相關。假使把水蜥胚胎背中部的一塊切下,旋轉 180 度,再插植好,它仍然在相反的方向繼續分化,所形成的各部便與存在者成為相反。結果眼巢(Eye cup)不在前端而在後部發生,腦與眼巢的性態,在這種情狀中可說是一種“自行分化”(Self-differentiation),其意義即為對於未來分化的必要因子是完全包括在組織的內部。現在這塊組織經過了旋轉,並不包有腸管(Gut)與心臟的腹部;可是那些常態時不對稱(Asymmetry)的構造,因此便發為相反方向的不對稱。右方的肝臟(Liver)便變至左方,胃(Stomach)變至右方,十二指腸(Duodenum)亦位於左方代替着通常時的右方,心的方向亦相反。心與內臟是常態器官的鏡像,這個胚胎便顯示着“內臟器官的相反”現象。(Situs inversus viscerum et cordis),因此這些器官是表示軸上結構的依持分化(Dependent differentiation)而與以後胚胎上的“組

織者”相關。這些事實的意義即在不獨立的分化中，各種因子並不完全存在，有些因子往往在鄰近的結構中，因之內臟 (Viscera) 軸上結構可認為是第二級的“組織者”(施悲門 1906)。

眼巢在兩棲類中是一個“自行分化”的結構，由於移植的事實，最為顯著，牠可以移植到一個極不適宜的境遇中，如在腹部的體壁，仍能分化而成為典型的眼巢。(施悲門 1912)。

眼中的水晶體 (Lens) 是不相同的，在常態的發展上，牠是從蓋於眼巢的外層所生，牠的原始是和眼巢分離的，大部兩棲類眼中水晶體的分化是依持着眼巢的存在與否而定。所以有一種情形，倘若

將眼巢從常態的地位取下，移植到一個普通無水晶體發生的軀幹的體壁上，因之在這個軀幹的地位上，便有一個從外層蓋着眼巢的水晶體發現 (勞維史 Lewis 1904)。另一方面，倘若一塊“預定的”(Presumptive) 水晶體的表皮與另外一

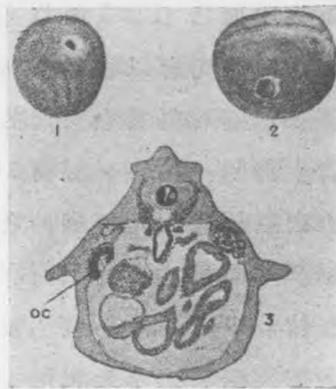


圖34 1. 由胚胎上取下的眼球的原始體。
2. 種植到另一胚胎的側面。
3. 在胚胎側面自行分化形成之眼球(oc.)(From Spemann).

塊通常的表皮相交換,這塊新的表皮在眼巢的對方便形成一個水晶體,同時那個移於他處的表皮便無水晶體發生,這種實驗可以在下面幾種兩棲類動物上得到相同的結論:如

Rana Fusca, *Temporaria*, *Palustris*, 以及 *Sylvatica*, 雨蛙 (*Hyla arborea*) (歐克曼 Ekmann 1914), 蟾蜍 (*Bufo vulgaris*) (弗拉都 Filatow 1924), 斑蟊 (*Amblystoma*) (Lecron 1906), 這些兩棲動物的水晶體,都是由不獨立的分化所發生。

眼巢存在的影響對於水晶體的分化為必須的,並且相距亦不能過遠,假使蝌蚪在某種液體 (NaCl , NaBr , 或 NaCO_3) 中進行演發,要是眼巢位於表皮的深下層時,因此便無水晶體產生 (顏更生 Jenkinson 1906)。

在另一方面,有一種青蛙叫做 *Rana esculenta*, 它的水晶體是屬於“自行分化”,無論眼巢存在與否,水晶體均能發成,雖然它也可以從一種蟾蜍 *Bufo vulgaris* 新異的表皮形成它的水晶體,可是它並沒有能力使同種動物新奇的表皮去引導做成水晶體 (弗拉都 Filatow 1925 施悲門 1907)。*Bomminator* (警蛙) 是一種中間的形式,將眼巢移去,便有一個小的水晶體由自行分化發成,同時這種水晶體亦能由頭部任何一塊表皮所形成,可是軀幹上的表皮並無此種作用 (施悲門 1912)。這卻是第一次所見到的複雜情況,在這樣密切相關的兩種青蛙 *Rana fusca* 與 *Rana esculenta* 之間,它的水晶體要用兩種不同的方法發成,可見其他在自行分化與依持

分化之間,定有更重要的情形。現在分析的方法仍是不能顯然,所以對於自行分化實驗的證據,可以說一個確定的器官,

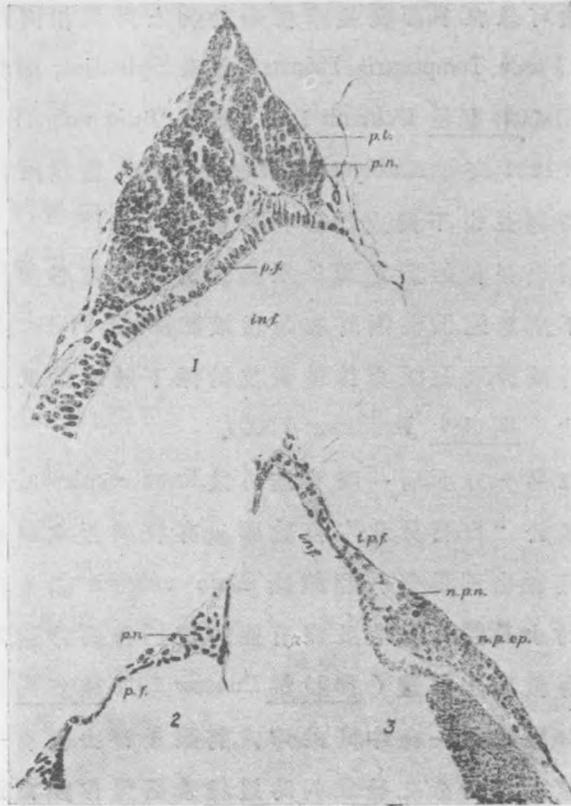


圖35. 1. 青蛙蝌蚪常態腦下腺的縱切。
 2. 腦下腺移去後漏斗地位未發成的情狀。
 3. 反常腦下腺,在其附近依持分化的漏斗組織。p. g. 前神經部, p. f. 漏斗底層, p. i. 中神經部, p. n. 神經部, n. p. n. 新神經球, t. p. f. 漏斗底層的密部, n. p. e. p. 反常地位中的腦下腺部位。(From Smith)。

在已知的時期中(At a given stage)與其他器官間,並不能發現其相關,同時分化的必要因子,又是包藏在他的本體之內。這裏可以有一個時間的因子是較為顯明,在早期 *Rana esculenta* 的水晶體上,它的分化是依恃着其他東西,卻如軸上結構在起初是依恃着原口背唇而發展,迨後才變為自行分化的情形一樣。

上面所說的移植與接種的方法(Method of transplantation and grafting),對於各種不同器官的發達,確是可以供給實驗上的重要證據,更有些情形,在圖示上尤為完善。

角膜(Cornea)的分化是藉着眼巢而生,倘若沒有眼巢的存在,角膜便不能變為透明。(勞維史 Lewis 1905)。

兩棲類耳的分化更是有趣,通常耳的發生是從腦旁皮層下的空胞(Vesicle)所成,這個空胞便生成內耳(Membranous labyrinth),它是被軟骨聽囊(Cartilaginous auditory capsule)所包圍與保護着的。

倘若把這個液胞除去,便不能發生新的液胞,要是由向上的方向移為向下,則發達後的淋巴聽道管(Ductus endolymphaticus),將不成為向上而變為下伸者。(施悲門 1910)倘若把左邊的液胞接種到右邊去,耳壺(Lagena)便由向後的方向變為向前。(Streeter 1914)。這些實驗,都是表示內耳係由自行分化所成。

現在把這個液胞除去,因之便不能有軟骨聽囊發成,所

以聽囊卻是一種“依持的分化”，這是可以有事實的證明，一個液胞把它接種到常態時耳與眼中間的地位上，便可以發生圍繞着的脛骨囊（朗食 Luther 1924）。用相同的實驗方法，可以試驗在一種蟾蜍叫做 *Bombinator* 上，它原始的肝，胰（Pancreas），腸管壁以及心臟都是一種自行的分化（赫爾特費拉食 Hohtfreter 1925）。

兩棲類青蛙的肢芽（Limb-buds）亦是一種自行的分化，同時可以接種到身體不同的各部（哈麗生 Harrison 1918），即使移到很不合宜的環境中如頭部的旁邊，它亦可以進行常態的分化，由於三叉神經（Trigeminus zerve）的分支而使該處完全具備神經。（寶瑟 Dürken 1913）。

通常在青蛙蝌蚪上，當右前肢（Right fore limb）的發展時期，往往將蓋於鰓縫（Gill Slit）的鰓蓋（Operculum），穿做一個小孔，倘若把肢芽除去，鰓蓋上仍舊有和以前相同的小孔形成（伯勞 Braus 1906）。這種小孔的發成是由於位於其下的鰓所分泌一種物質的作用，而把鰓蓋的組織溶解，可是在這常期的鰓已經退化了。（赫爾夫 Helff 1924）。

在蝌蚪中那是很容易破壞整個的或是部分的腦下腺（Hypophysis）的原始體，當它仍舊在表面，同時在與漏斗（Infundibulum）相接觸之前。（斯密斯 Smith 1920），在該處將腦下腺完全除去，因之發成的神經部（Pars nervosa）只有常態時的一半大小，漏斗囊（Infundibular sac）壁亦留存得非常纖薄

而不能發爲高的柱狀或是其他的層次。倘若腦下腺的原始體消除得不很完全的話，則此遺留的部分將進而佔有反常的地位，同時接觸到漏斗囊的基部。在這種情狀之下，漏斗組織在腦下腺的區域便分化得很豐碩，所以腦下腺的漏斗分子的完全分化是依持着腦下腺的存在而定。

迄今所討論的各種情況，都是關於兩棲類的材料，現在必須提及鳥類上的實驗，利用一種新的特種方法，當鳥類胚胎在殼內發展時，其四周被一層胞衣尿膜 (Chorio-allantoic membranes) 所圍着，這個膜中是含有血管，以卵黃的關係得能運輸入於胚胎。如果用一部分的胚胎接種到這個膜上，在該處它可以得到血管的營養，同時觀察它的分化，在這種環境中，它也能發長起來，這是除去了常態時各種結構的影響。

如果它能相當的長大，這部胚盤將有很好的發展 (Dau-chakoff 1922)。

在這些胞衣尿膜上，部分胚盤分化的程度，是與所取該胚盤的時期的長短相增加。就眼的情形而論，在孵化 (Incubation) 四小時的胚盤上切下一塊 (供給正確的一部) 可以發成一個僅有色素細胞 (Pigment cell) 的眼睛，孵化六小時以後的一塊，將發生色素與網膜 (Retinal cells) 兩種細胞，在八小時以後的，將有層疊的網膜發現，同時達到體節 (Somite) 分化的一塊胚盤，它便可以得到一個完全自行分化的眼 (郝特黎 Hoadley 1926)。

胚盤的前部將分化而成爲具有腦、眼、以及腦下腺的頭部。(繆留 Murray, 赫胥黎 Huxley 1925)。

雞胚的眼、耳、鼻等分離的原始體,在胞衣尿膜上可以進行獨立的分化,(郝特黎 Hoadley 1924)。原腎 (Pronephros), 中腎 (Mesonephros), 神經脊 (Neural Crest), 肝、胰、腸等的原始體,亦有與上面相同正確的結果。同時肌節 (Myotomes) 在這單獨的尿膜上也進行初步的分化而不從脊髓上得到任何的神經。(郝特黎 1925)

原始的後腎 (Metanephros) 亦是同樣情形的進行分化 (Atterbury 1923)。

雞胚肢芽 (Limb-bud) 的一部,代表左邊大腿 (Thigh) 的部位,將分化而成爲典型的大腿骨 (Femur)。(繆留 Murray, 赫胥黎 1925) 這個大腿亦表示通常左腿的不對稱,牠的脛骨軸被硬骨所包圍着,近端有一個模式的腿骨頭部與後肢轉節 (Trochanter), 同時遠端亦開始形成顆狀突起 (Condyles)。

肢芽上的實驗可以呈現另外與“地域”(Field)相連合的更重要的事實,肢芽是一個整個的,由於自行分化而被定義發成一個肢,如以前所提及的,它也可以接種。可是在“肢域”(Limb field)之內,仍舊未有一定的地位的決定,就是一個分裂的地域,牠也可以產生兩個完全的肢。(哈麗生 Harrison 1918)。

到了後期,這種能力便不能久持,同時“肢域”亦分成

許多“次地域”(Sub-regions), 每個“次地域”便預定發生肢的一部分, 如大腿 (Thigh), 小腿 (Shank), 踝, (Ankle), 足 (Foot) 等是。(繆留 1926), 但是在這些“次地域”之內, 此時仍然未有“地位”的決定 (Local determination), 既然如此, 爲何以

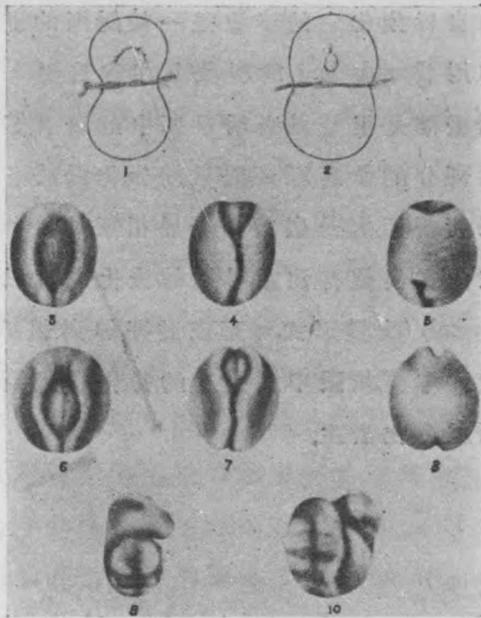


圖36. 利用頭髮將線蟲胚胎緊拉爲二; 1. 原腸早期(原口成新月形); 2. 原腸後期(原口密合作圓形)。由 1. 之上半胚胎(3)前視(4)上視(5)下視, 調節作用已發生, 體褶亦如常態大小, 可與常態胚胎 6. 7. 8. 相比較。9. 10. 由 2. 之下半所發成之胚胎, 無調節作用, 體褶過大而不合爲管狀, 1. 2. 之腹面半胚不能演發。(From Rund and Spemann).

前實驗所提及雞胚肢芽的一部不成爲片塊而是發成一個完全的大腿骨呢?那是不能想像,因爲分離肢芽部位的割切,往往在同樣的地位上,不同的實驗亦可以正確的。

這種意義就是說從可塑性狀態(State of plasticity)進到完全地位的自行分化,它的步驟是一種逐漸的進行,這種情狀在調節作用(Regulation)的現象上非常重要。

此類例證確是很足以表明早期中的發展,等到化學分化決定不同部分的命運以後,則早期分化對於各種部分的形成,便無任何機能,這是與後期發展相反的。

同時在此亦很值得注意,早期的分化它可以有形態上的(Morphological) (改變形式,如形成肢芽等)與組織上的(Histological) (改變本質,如眼中網膜層的特化或是原腎中的腎小管變化)兩種分化發生。

第十六章 調節作用

在上已經有幾次的機會可以觀察到動物的發長漸漸趨近於他所屬種類的模式 (Type), 即使有其他動力阻止着, 總是盡其可能回向這種模式狀態。

由分離的囊胚細胞所產生的完全的胚胎, 與由兩個卵子連合而成的單獨的胚胎, 這是表示調節作用 (Regulation) 在特種形式發成上的工作(杜立舒 Driesch 1900)。

假使在海胆 (Sea urchin), 囊胚 (Blastula) 腸管內褶 (Gut invagination) 以前, 從它的頂極(動物極)移去薄片的細胞, 則此創口密合, 整個胚胎便較小於施行手術以前者。當腸管內褶形成以後, 各部的體積均行修整, 且與減小的囊胚相關, 同樣比例上的修整, 亦能分配到三次的分裂上, 由此入內腸管亦變為分離者。在這種情形中, 雖然只有外層細胞(外胚層 Ectoderm) 除去, 可是腸管(內胚層)亦因此而減小了。(杜立舒 1896)。相似的, 倘若將胚胎的動物半球 (Animal hemisphere) 的細胞, 利用實驗的方法使它增加(用接種法 Grafting), 結果所成的胚胎, 也很合比例的修整(赫史胆提伍 Hörstadius 1928)。這是顯示囊胚細胞此時仍是具有可塑性的 (Plastic), 無論它是可能或是不可能分配到腸管中去, 在各部相當的比例間, 總有一種調和的相關 (Harmonic relation)。因此這種囊胚可以說是一種完全的“差度區域系統” (Gradient field system)。

在這個系統上,不同地位的決定尚未出現,同時亦無化學定奪的得失,所以只有唯一的調節作用存在。各種不同部分對於區域系統上最後的決定,使未定的地位變為確切不變的原始體,同時阻止調節作用的進行。

倘若在海胆胚胎原腸早期 (Early gastrula stage) 時,移去上極的薄片細胞,但是原始的腸管早已決定,故其結果便發為外層 (Ectoderm) 過大,因此時外層細胞能以被移取而減退,但內層 (Endoderm) 並未受到影響。腸管的本身,仍舊有調節作用存在,倘若移去腸管的一部,其餘部分便分裂為三,而且相互間的比例亦很適當。由此可知,腸管是“地域系”上的一部分,係由全體所決定,可是在它本身之內,仍舊具有調節作用的可能。(杜立舒 1902)。

在兩棲類中亦能得到如上述相似的情況,用一根纖細的頭髮,繫着水蜥 (Newt) 的原腸胚 (Gastrula), 加以緊拉,此胚即分裂為二。具有組織者或是原口背唇的一半,便能繼續發展,要是這種手術行之於原腸胚的早期,它所形成的神經褶 (Neural fold) 對於這個減退的有機體,便具有相關的大小,而且很合比例,換言之,那是確定神經褶調節的大小是與全體相關。在另一方面,這個分裂工作行之於原腸胚的後期時,則其神經褶早已決定,結果對於這個減退的有機體便發成得過大,所以在這時期裏,此有機體已經不能成爲一個完全的“地域差度系”了。(勞特與施悲門 Rund and Spemann)

1923)。

水蜥前肢(Fore limb)未來的部位是屬於一種器官的地域(哈麗生 1918)。一部分的肢芽,可以發成整個的肢,連合兩個原始的肢,亦可以發成一個單獨的完全的肢,甚至連接兩個不同種或是不同顏色的原始肢,亦有相同的結果,在這種情況中將劍鯊屬(Chimaeras)的動物,行種種接種的試驗,便可以得到如雜色植物(Variegated plants)相似的現象。(施悲門 Spemann 1921; 沙克賽 Schaxel 1922)。

同樣的方法在早期兩棲類的胚胎上,它的半個原始的心,亦可因調節作用而發展為常態樣的完全的心臟(斯食爾 Stöhr 1926, 歐克曼 Ekmann 1926)。

在雞的肢芽中(孵化四天)接種到“胞衣尿膜”上(Chorio-allantoic membrane),可以見到一塊原始的大腿將調整而形成一條完全的大腿骨(Femur),可是在腿的其他部分並無骨骼。(繆留 Murray, 赫胥黎 Huxley 1925)。所以在這個時期中,雞的肢芽是含有多數“地域”與“部分的系統”(Partial system),每個系統在它本體之內是可以進行調節。

這些實驗是表明整個生物在發展時期中,是有一種調節的能力,迨後完全的“地域差度系”便破裂而變為多數的“部分系”,這是發生於獨立的(Independent)可見的(Visible)以及不同部分自行分化的時期以前,此時完全的調節作用已不能再行維持。

關於調節作用為何有這種步驟,其解釋可以觀察軸差度而知之,在“差度地域系”上,不同部分的活動比率,其組織由量的差異而進為質的差異。

現在所說差度(Gradient)是包括整個的胚胎,因此可以想像到不同部分的定奪係與全體相關,沿着“軸差度”量的變異的觀念,便可以明白部位的決定,是如何依持着差度上不同部分間某種“勢差”(Potential difference)的比例而生,

在化學分化(Chemo-differentiation)以前,這種差度便先發生“差度地域系”。可是在化學分化以後,不同地域間便有質的差異,這種“相等勢力”(Equipotentiality)成為愈變愈小的“部分系統”。這種系統往往缺乏調節能力,直到相關作用(Co-ordination)以及“機能分化”(Functional differentiation)的時期,便產生再生作用(Regeneration)。

調節作用在發展中,其時期是隨着可塑性的存在而定,所以未分化過的組織,這種作用仍舊是有效的,在這一點上便顯然與再生作用不同,因為再生作用只能在脈管相關的形成與進行生長的後期中才能發生,所以在這種後期的發展中,頭部之下,往往含有調節的能力,因為在重行分化以後,往往可以進行生物的重塑,例如使胚胎回返到可塑(Plastic)的情狀。

調節再生作用(Regulative regeneration)在分離的海綿上,是一個簡單而奇異的現象,例如用海綿把牠撕成無數的

片塊,或者使它經過篩子,所有分化的組織,因此便分離而破碎,散佈於實驗器皿的底上。這些細胞仍舊分散着,可是並不死亡。在相反的一方面,它的本身便進行互相組織而成爲羣體,結果便使這個海綿進行再度分化。(赫胥黎 Huxley 1911)。

倘若把一種扁蟲(Flat worm)叫做斧蛭(Bipalium)切成短片,每一薄片便消滅分化 (Dedifferentiation) 而再行組織 (Reorganization) 它的形式亦改變,在它本體表面上的色帶 (Coloured bands) 亦可以見到變化,直到消化道 (Alimentary canal) 重新形成以後,但並不能吸收食物。當其時,這些片塊只能藉着本體的資力維持生活,同時利用本體的部分作爲食料,到了最後每一塊片便成爲一個完全而細小的斧蛭,這種重塑的方法可以稱之謂重組成 (Morphallaxis) (茅紺 Morgan 1900)。在片蛭及其他動物中,這種情形是很普通的。

有一種小的扁蟲(Worm)叫做 Stylaria, 頭部佔有本體最前的五節,嗉囊(Crop)與食道(Oesophagus)位於第六至第八節,如今倘若在它的頭部施行割切的手術,移去頭部各節,即能發生再生作用,使頭部仍然包有五節。但是在 Stylaria 自行分裂 (Self-division) 或是在頭部後方任何地位切斷,則近頭部的三節立刻以腸的退化與調節及改變而成爲嗉囊與食道。(哈潘 Harper 1904)。同時亦有一個軸差度由頭部通至尾端,這種調節作用,可以在本體上隨處發生,唯一的解釋,可以說嗉囊與食道是由新生的頭部差度的特種“水平”(Level)面

上所定奪的。

在蠕蟲 *Sabella* 的實驗上,可以遇到一種相似的現象 *Sabella* 的身體在形態上通常分做胸腹二部 (Thoracic and abdominal regions) 倘若切下腹部的一片,再生頭部以後,則一定的腹節,便變為胸部的結構。(Berrill 1931)。

片蛭 (*Planaria*) 的實驗,亦能呈現同樣的結果,特別是在咽喉 (Pharynx) 以後再生的身體片節上,尤為顯著。在這些片塊上便無咽喉再生,除非開始就將頭部完全再生,於是咽喉可以在頭下一定的水平面上形成(吉爾特 Child 1915, 19-21, 1924)。相似的在水螅筒蟲類 (*Tubularia*) 上,不同結構間的相關距離,可以表示它是位於軸差度的統治之下。筒蟲類具有兩行的觸手 (Tentacles) 環繞着它的芽體 (Hydranth), 要是把芽體切去,緊接其下的莖 (Stem), 便進行重新組織而成為一個並無其他新組織生長的芽體。在這個芽體上,可以辨明出四個區域 (Zones): (a) 頂點與遠端觸手之間者; (b) 遠端觸手地帶; (c) 遠端與基部觸手之間者; (d) 近端觸手地帶。通常這些區域的闊度,相互間往往具有一定的比例,但有時亦以實驗環境與頂端活動比率的變換而有增減。(吉爾特 Child 1907)。

特種器官移下到一定的水平面上,或者移到生物頂端某種距離之下,結果便有高度活動率統治的影響,所有各個水平面上,高率的部位往往抑制低率 (Lower rate) 部位。這種情形特別是在植物“交互作用” (Correlation) 的現象上最

爲明顯。(Mogk 1914)。植物的主宰區域係由近於生長點 (Growing point) 的嫩幼葉所代表 (Snow 1929), 它可以抑制在同一莖上相當距離之下芽的發展。在這個主宰水平之下, 所有的芽便脫離頂部 (Apical region) 的統制, 而進行滋長與發達。主宰範圍 (Range of dominance) 亦能用其他方法使之減小, 如以莖的一部入於低溫或是麻醉的環境中, 因此便降低原生質的生長活動力, 倘若把頂部的幼葉毀壞, 位於其下的芽, 便可以立刻發長起來。沿着一種植物 *Mimosa* 莖部刺激的傳導是表明由於化學物質 (Chemical substance) 或是分泌物 (Hormones) 的作用 (吉爾特 Child 1915, 1921, 1924, Snow 1924, 1925), 相似情形亦有發現幼葉的抑制作用 (Inhibiting action) 亦能經過含水的裂口 (Watery gap) (斯諾 Snow 1925 b), 可是這種事實, 往往以其他多數的因子變爲非常複雜, 同時自然抑制的動因 (Inhibiting agent), 迄今仍爲不明 (斯諾 Snow 1931, 1932)。

在水蛻的肢芽上, 顯示一種類似的情狀, 倘若把一個肢芽切下, 然後種植到個體的另一邊, 與原來地位稍有相距, 遺留在原來地位上的細胞, 便形成一個“地域”, 並且調整而產生一個較小的肢的原始體 (Limb-rudiment), 這個小的原始體, 倘與該移植的大肢芽相距甚近, 它便不能發生, 要是與犬芽相隔很遠, 便能增加它的發展能力 (岱德維累 Detwiler 1920), 所以大肢芽在它統治等級之內, 是具有一種抑制其他肢芽的能力。

在低等動物中,它的統治等級(Range of dominance)似乎與個體的範圍相符合。片蛭往往進行橫的分裂(Transverse fission)。活動高度率的第二個區域,向下發生,直至本體的一半(可以用實驗指示。)因之身體的後半部是一種生理的分離(Physiological isolated),同時有分離個體的一定的程度,可以使個體很急促的與其前半或幹部分離而且組織得很完全(吉爾特 1910),這種分離,亦可以利用刺激其本體頭部使發生活動力阻止它的進行。它的統治範圍因此便分佈到第二個個體(Secondary Individual),使它仍然保持着順從的原狀。另一方面,如果要減小它的統治範圍,只要移去它的頭部,它的後部便立刻發生分離現象。

高等動物的統治範圍,往往較大於生物的本身,個體的分界,係由其他原因所致。

當頂部(Apical region)活動率不足時,便發生錯誤的調節作用(異態 Hetermorphoses),因之差度便不能固定地確立,這種情形在蠕蟲中,往往再生出一個尾來代替着頭部,或者分化所依藉的結構缺少,例如神經在再生的水蜥肢上,或是在沼蝦(Palaemon)再生柄眼的視神經結(Optic ganglion),便是這種情狀。

以上所述,都是在外部常態環境中的情狀,倘然環境反常,則調節作用便受到影響,這是很明顯的可以由各種化學特質(Chemical substance)在海胆幼蟲發展上的效力或是在

Perophora 單體 (Zooid) 與匍枝 (Stolon) 的分化吸入的事實上表示出來。

總言之,一種具有生命的物質 (Living matter) 在種 (Species) 的特種形式之下,只能與它的常態環境 (Normal environment) 相平衡 (Equilibrium)。倘若環境變亂,則其平衡便得重行貯存。因之,這種調節作用的程序,似乎是受到在“差度地域系”上所作用的“軸差度” (Axial gradient) 的影響,它的發生只是在組織是可塑的,或是能夠退化的,或是廢棄以前的定奪分化成特種形式等情形中,才有可能。所以調節作用能够在化學分化之前與機能分化 (Functional differentiation) 之後發生。但是當胚胎是屬於一個獨立自行分化原始體鑲嵌胚 (Mosaic) 的中間時期時,便不能產生調節作用。

第十七章 機能(後期)的分化

初期分化以後,則進至形成各種器官與結構的時期,此時由機能作用而產生刺激 (Stimuli), 必須有其他更精細的分化。此種情況在血管 (Blood vessels) 中可以找到一個很好的例證。血管幹部的最初,並不含有何種機能 (Oppel and Roux 1910), 迨後則以機能的條件便使這些血管密切相連, 同時增加它的橫切面積, 以及管壁的厚度, 這種機能可以使血液傳遞到它鄰近的組織與器官中去。一個靜脈的斷片, 可以移植到動脈的道路上, 在該處它便能進行動脈的特種結構, 因此結締組織 (Connective tissue) 增加, 環狀肌肉 (Circular muscles) 亦變得較厚, 約有以前的兩倍, 同時因為收縮的關係, 腔孔 (Lumen) 亦漸次減小 (費許 Fischer 與 Schmieden 1909)。

關於機能的效應而發生構造上的變化, 下面的實驗非常明顯, 狗的膀胱 (Bladder) 通常在二十四小時之內, 約排洩 250 cc. 的液體, 牠的膀胱壁係由平滑肌肉細胞 (Smooth muscle cells) 所組織, 厚度約為 0.5 mm. 倘若另外用一根管子與膀胱相接, 使中性的液體流入, 在 24 小時內便增加到 50,000 cc. (卡留 Carey 1921, 1924), 這種增加機能的結果, 不但是牠的膀胱變厚到 5 mm, 同時牠的組織亦發成橫紋且具有心臟肌肉 (Heart-muscle) 相似的特性, 最後這種膀胱亦變化而有每分鐘二百次節奏的振動。

動物的骨骼並不是完全堅硬的,係由多數的針骨(Spicules)與骨片(Splinters)所組合而成,這些針骨的位置(Orientation)和方向(Direction),可以發現它與該骨所支持重量的壓力產生的張力線(Lines of stress)相符合,假使因為骨的折斷,張力線便生變化,針骨也就隨之改變而與其相合。(Thompson 1917)實際上針骨是依持着壓力形式的機能所形成。

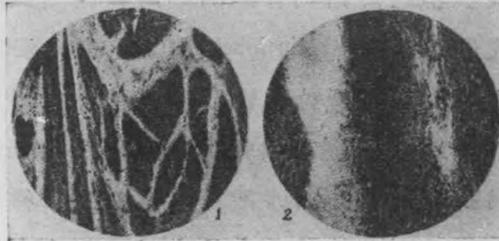


圖37. 1. 犬膀胱的常態平滑肌。
2. 膀胱肌肉因壓力關係而發生橫紋。(From Carey)

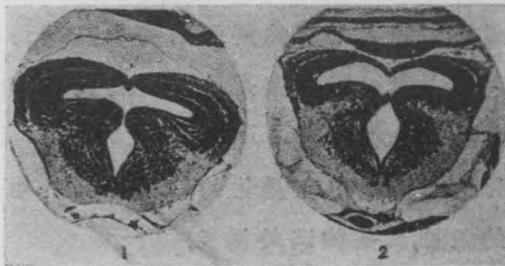


圖38. 1. 經過常態青蛙腳部的切面。
2. 經過腳部相當的切面,但無後部,以示其在演發下之情形。(From Vürken)

神經系統 (Nervous System) 的機能是傳遞腦與脊髓間來去的衝動 (Impulse), 倘若移去常態分佈時的某部, 則其神經便失去機能, 同時腦中的相關區域的分化, 亦變為衰落, 例如將青蛙後腿的肢芽除去, 結果牠的後腦 (Hind-brain) 便有發育不足的現象。(竇懇 Dürken 1912)。整個的中央部分亦不能發成, 同時在外形上與常態時相較, 亦有顯著的差異。

倘若在很早的時期把青蛙的眼睛移去, 則其腦的中央, 便不能發成視神經球 (Optic lobe), 因為缺少由視神經 (Optic nerve) 所生的機能與衝動所致, 這種視神經尙未脫離腦的狀態。(Steinitz 1906)。同時在頭骨 (Skull) 上, 雖然有眼孔 (Optic foramen) 與眼肌 (Eye-muscle) 的出現, 但是生長得非常纖細, 這種現象是表示那些結構是由於自行分化 (Self-differentiation) 所發生的。

機能適應 (Functional adaptation) 的一個很好的例證, 可以用不同食料所飼養的青蛙蝌蚪的腸上試驗出來, 用植物質所餵的蝌蚪, 它的腸可以較長於食動物質者, 同時前者的吸收面積亦兩倍於後者 (Babak 1903)。

上例所述的情況中, 在變化的結構上關於用 (use) 與不用 (disuse) 的效應, 只是約略的提及。

由此可見, 繼早期分化以下, 便是機能的分化時期, 當各部自行分化次第規定以後, 便不需要機能的分化, 在第一期分化之中, 先決定其機能而形成任何特種組織; 第二期分化,

便把以前的機能反應到組織上,同時使牠變為完全。

因此一個動物的精細結構,並不單是“遺傳”(Inherited)上的關係,同時機能的分化亦能使它重新建造起來。

第十八章 再生作用

再生作用是對於本體割切或是所失部分復置原狀的一種能力。此類研究，頗饒興趣，亦為生命物質 (Living matter) 重要特性的一種，但在此得以其在發達與分化上的問題作為觀點。

這似乎可以當做一種規律，在進化階段 (Evolutionary scale) 上較低等或是幼小的動物，牠的再生能力往往較大。同時更值得注意的，就是在發展的時期中，生物的各部決定以後，或者那是一種自己分化器官的鑲嵌胚胎，因此便沒有再生的可能。在這種時期中，如果把雞 (Chick) 的肢芽設法取去，則此雞便不能再生出它的肢來 (Spurling 1923)。只有當那生物已經趨過了鑲嵌的自行分化時期，藉了神經與微管組織的變成平等而調和地進行生長，這樣才有再生作用發生。

再生作用在組織上的步驟是很有趣味的，創傷處治愈的復原，一個尚未分化的胚胎組織的芽，生長在殘幹的頂端，這殘幹上的肌肉，外部纖維的核，便首先進行直接分裂。在青蛙的胚胎上，再生尾部的肌肉是從胚胎期原生質肌肉的退化作用而興起的。(Neville 1922)。

有些蜥蜴是具有再生尾巴的能力，它的尾往往由多數關節 (joint) 所成，而且關節處最易斷下，倘若在尾部的任何處加以損害，結果均無差異，因為所有的再生現象都是相同

的。(吳萊特 Wooland 1921)。在創傷處,血管開口的一端收縮,便能阻止繼續的流血 (Haemorrhage), 同時創口便由新鮮的皮膚所包蓋,從結締組織 (Connective tissue) 推演而來的未分化的細胞,在此便形成一個新芽,這樣的進行生長與分化,最後就成爲一個新生的尾巴。另外在尾巴的結構上,更生長軟骨,脂肪,肌肉,血管,以及脊髓 (Spinal cord)、鞘 (Sheath) 等特種組織。可是在再生的脊髓上並未生長新的神經出來,所有這個新尾上的神經,都是從原來的殘幹上延長而來的,同時神經結 (Ganglion) 也較爲膨大。再生的尾與原來者相較,無論在形態與結構上,都有很大的差異。

所以在再生作用上並不需要如通常發展時相同的程序,再生所成的組織,並不永久是由相似的組織中得來,它可以從屬於另一種種胚層 (Germ layer) 的細胞中產生。

關於再生作用與發展現象兩者間的差異,在鱗螈 (Triton) 眼中的水晶體 (Lens) 上,可以有一個很好的例證,這個新生的水晶體並非由外層的表皮 (Epithelium) 重行組成,卻是由虹彩 (Iris) 的邊緣結構所形成 (費歇爾 Fischel 1903)。同時更發生一個小泡囊 (Vesicle), 這個空腔 (Cavity) 是聯合眼巢 (eye-cups) 內外兩層間的空隙。這種情狀很顯然地表明並不單是含有再生的方法,同時更蘊藏着眼睛視覺機能的自然作用。

倘若將一種蠕蟲 (worm) 叫做 *Allolobophora* 的頭神經

結(Head ganglion)除去,便有新的神經結再生出來。這種新生的質體從存留的神經系(Nervous system)可以向外推演而達到一個較小的範圍,但是咽喉背壁的表皮亦進行退化(Dedifferentiation)而發生一塊胚胎細胞(Embryonic cell),這種細胞,便與原始的新神經結相聯合。(鈕倉與萊特 Nuzum and Rand 1924),因之在內胚層(Endoderm)的細胞,亦可以分配到蠕蟲神經系再生的組織上去。

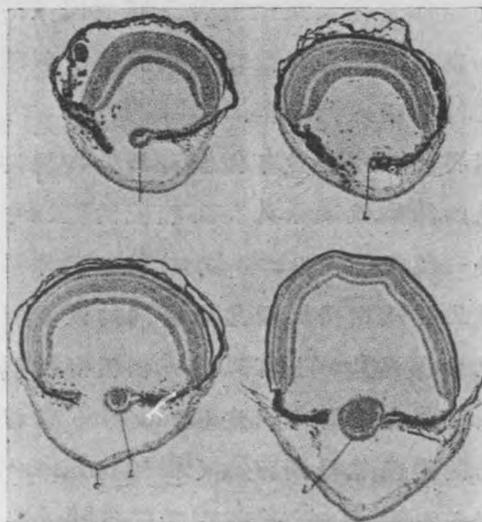


圖39. 由蝶類眼巢邊緣形成水晶體的再生時期。

L. 水晶體, C. 角膜。(From Müller)

有些再生作用的情況,更有助於表示依持分化的現象。將水蛭的一肢施行割切以後,同時把分佈於其上的神

經設法分離，則其結果便無再生作用發生，直到肢上的神經重行生長，同時肢亦神經化了，然後才能進行再生。這樣可知新肢的形成，完全是依持在神經上的。更精細的證實，尤以交感神經(Sympathetic nervous)的產生與肢的再生更為密切。

有一種蝸牛 *Tachea*，眼的再生則以相關的大腦神經結(Cerebral ganglion)的有無而定。倘若把伸至再生區域的神經切斷，則其再生作用便進行得很遲緩，由此可知神經系對於再生的效應是一種量的(Qualitative)而非質的(Quantitative)相關。

鯰魚(Catfish)口部的四周環繞着多數的觸鬚(Barbels)，上面負有味芽(Taste buds)，由顏面神經(Facial nerve)分出許多神經到達味芽的裏面。倘若將顏面神經切斷，則味芽便迅速地退化。經過三星期以後，神經才再生起來，同時向下伸入觸鬚，其生長率約每天一耗(mm.)(Olmsted 1920)，味芽亦以神經的生長協同而再生。在此可知，神經確是在再生與持續生長上非常必要。

相似的情狀，在蠕蟲切面再生作用的發生上，神經索的存在亦是必要的。(茅紺 Morgan 1902)，倘若將蠕蟲的頭端移去，同時把切面後部的神經亦除去，則其頭部將在神經索的末端再生出來，而不在原來的割切面上發生。

青蛙施行割切後所形成的新尾，其中的脊索必定向前伸張，直到切面為止，倘若脊索亦被切去一小塊，則此脊索便

不能達到切面,同時亦無尾部的再生現象,直到脊索本身再生好了,並且達於切面,然後才能如前的再生出尾部來。(茅維 Morgan, Davis 1903)。

依持的再生作用 (Dependent regeneration) 要算甲殼類長臂蝦 (Palaemon) 眼的再生最爲顯著,倘若把長臂蝦的柄眼 (Stalked eye) 除去,同時使遺留的視神經結 (Optic nerve ganglion) 與殘幹的基部相接觸,結果便能再生出一個眼來。另一方面,如果把神經結也同時除去,便不能再生爲一個完全的眼,而變做一個觸覺器 (Feeler) 或是觸角 (Antenna), 所以 Palaemon 眼的再生是和神經結相依而生的 (Herbst 1806)。

其他亦有異態的 (Heteromorphosis) 情狀在帶刺的昆蟲上發現,倘若把牠的觸角從關節的基部切去,便再生出一個肢代替着先前的觸角,可是割切手術如果行施在距基部較遠的地方,結果便再生而成爲觸角。

在此可以憶起,當獨立部位鑲嵌的自行分化時期 (Period of mosaic self-differentiation), 並不能發生再生作用,所有再生現象都是發生於機能分化分離部分的協調與相互關聯的時期以後,那是並不足奇,大部的再生情況,往往是依持着其他結構與機能而生,同時再生的物質,對於整個生物,卻負有一定的相關。在有些事實上,是可以表示胚胎期的地域,對於構造最後形式的決定,好像負有一種責任似的,這種結構,係由再生組織的芽所生而得,在成長的水蜥上,幼小的再生

芽是在前臂,腿,以及尾巴的殘幹上形成,開始時,牠的可塑性仍舊可以更迭,再生所成的結構與形式是由殘幹所決定。

在常態中,再生部分與其所失者往往如同規律的成爲平衡狀態,只要涉及生物全體的增損,便可以估計出來,一定器官的再生與該器官由卵子發成的步驟是不相同的,這是由於內部境况的差異所致。

再生作用並非是一種適應現象 (Adaptation), 因爲再生能力,亦不是成爲一種對於損傷負有責任的定律,這種作用是生物本體修補力的表現,因此,在有些情況中,如同蜥蜴的尾部,牠是保持着這種修補特性,同時這種特性或許對於動物的本身是有益而無害的。

第十九章 組織培養

從動物的身體上取下組織,可以保護着不受細菌的侵害,用血清 (Serum) 血漿 (Plasma) 或是其他適合的物質將這塊組織培養在小小的玻璃皿中,同時使它無限期的活着,這種培養的方法,使組織在本體之外進行生長,因稱為體外培養 (In vitro) 或為外植 (Explantation), 這種方法在試驗分離組織的分化能力與細胞分裂或是生長等問題上,卻有很大的價值,這亦是一種移植方法 (Transplantation), 其要義即在排除影響於此組織的各種外界因子。

脫離生物全體的各種影響,有些組織卻具有驚奇的殘存能力,從雞的心臟上取下肌肉纖維 (Fibroblast), 加以培養,可以使牠活着保存到十天以上的時間。(伊倍林 Ebeling 1922), 培養的一塊小組織在兩天之內便增大一倍,於是再移入新鮮的媒介質 (Medium) 中,這種手術,稱為次培養 (Sub-culturing)。在這些肌肉纖維的情況上,十年之內幾乎有二千代的次培養,組織繼續長大並且永遠很強健,所以組織在體外培養,牠活着的時期,可以較長於其在本體上所組成之部分。

有些組織如雞的心臟,能够保持無限的分化,一塊心臟組織在體外培養,確能很有規律的跳動(德勞 Drew 1922)。蛾 (Moth) 的舉丸在本體之外,對於精子的形成,亦能進行得很久。(Goldschmidt 1917)。

在神經細胞上更有特別的興趣，倘在體外培養，它可以發生軸狀突起 (Axon)，向着四周的媒介質中生長，(哈麗生 Harrison 1907, 1910)。生長的最大速率一小時可長 56 μ ，在 53 小時之內，可以長成一個最大的軸狀突起約有 1.15 mm. (耗) 大小，軸狀突起向外生長的方向，可以受電流的支配，用一個很弱的電流 (2/1,000,000,000 安培) 通到體外培養的組織上，便可以發現它的纖維是依着電場力線向外生長，假使有一個導體 (Conductor) 經過這個培養體，並且通以電流，則所有纖維均向外生長而與此導體相垂直。

此類實驗，關於神經細胞體外培養之各種性狀，將於第二十一章中再行商討。

其他組織如腎臟 (Kidney) 或是軟骨 (Cartilage)，在體外培養時，往往失去其特性而成為未分化之薄片。(章倍 Champy 1913, 1920)。可是有些組織在體外培養時反而發生生長與細胞分裂等現象，例如神經細胞與平滑肌 (Smooth Muscle) 在動物的本體上並無生長，但在培養時則不然。

表膜與結締組織在單純的培養中，其本身即漸入不分化狀態，同時回返到胚胎期的情況。當這兩種組織互相合在一起培養時，則彼此均能維持分化。(章倍 1914)。這是表明兩種組織有互相維持分化的效應，如同實驗所示，倘若結締組織在共同的培養中發生死亡，則表膜即不能再行維持它的分化作用。

老鼠的腎臟組織與乳腺 (Mammary gland) 腫瘤 (Tumour) 的培養,則成爲未分化的薄片,如果加上幾許結締組織細胞到這種培養劑中,於是腎臟細胞便發生小管,同時腫瘤細胞亦發爲與常態乳腺很相似的結構。(德勞 Drew 1923)。

一個組織在組織培養中不能分化的真義,並非表示該組織的不能自行分化或是失卻分化的能力,因爲在常態時,動物所存在的各種因子 (Factors), 於組織培養時往往缺少,即使一種組織在體內 (In vivo) 是能够自行分化的,可是在體外培養時並不必須如此。

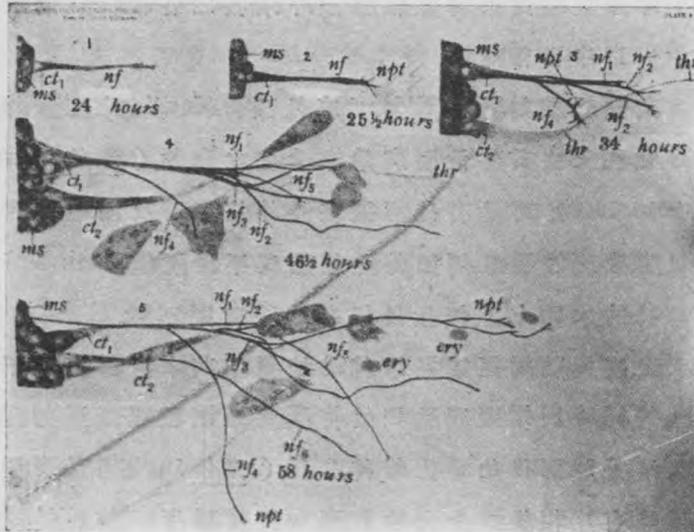


圖40. 青蛙 (*Rana palustris*) 神經細胞組織培養,神經細胞向外生長的各種時期。(From Harrison)

通常軟骨 (Cartilage) 在體外是能夠減退分化,倘若把此類組織很當心的進行次培養 (Sub-cultured), 則其分化,將為細胞分裂所阻。在這種情狀中,軟骨的確能在體外進行分化,同時這種實驗亦可以表明活躍的細胞分裂是能夠阻止組織的分化。(Strangeways 1924)。

雞胚 (Chick embryo) 的腎臟組織,要是很當心的在體外培養,則不僅能發生腎小管,並且亦能產生腎球 (Glomeruli) 與微血管 (Capillaries),這是一個顯然的自行分化的例子。(Rienhoff 1922)。

分化作用的消失,其意義並非是指分化勢力的減滅,雞胚關節軟骨 (Articular cartilage) 的一部,經過二十三次的次培養,使牠確切的沒有原始組織的存在,而成為完全的未分化,但是把它移植到雞翼的皮層下面,這塊未分化的培養組織,便重行分化而成為典型的軟骨 (Strangeways 1924)。一塊在體外培養減退分化的老鼠的表膜組織 (Epithelial tissue), 倘若把它接種到老鼠的身體上,雖然發為角質層 (Horny layer), 但是仍舊具有表膜組織的特性。用腸的培養,也可以得到相似的結果,雖則沒有可見的分化,可是這些組織一定已經有了化學的分化,這種分化的效應,因為在體內時所存在的各種因子而為體外培養所缺少,所以未能呈現出來。

關於某種組織在體外顯示它細胞分裂的能力,只要從動物體上取下,便能很充足的使細胞分裂 (如神經細胞)。

雖然通常在本體上到了成熟的時期便無分裂,在這種聯接的情狀上,很可以注意一部分無毒的腫瘤(Non-malignant tumour),在體外培養便很容易決定為惡性組織而且生長得很快。(章倍 1919)。

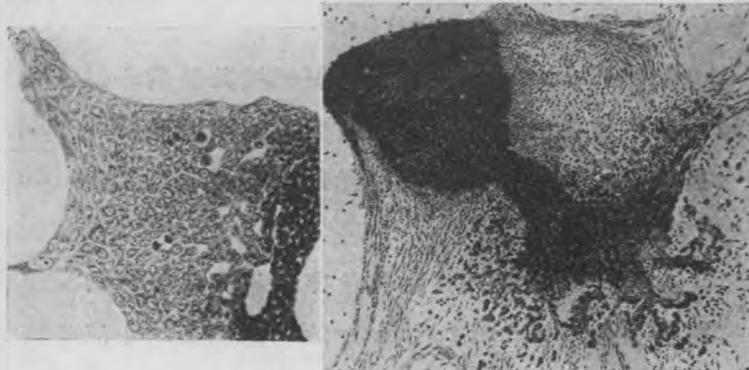


圖41. 1. 鼠胸部癌腫的組織培養,發成未分化細胞的薄片。
2. 加以不同組織在(1)培養中,即分化而發成粒狀的乳腺。(From Drew)。

某種物質具有刺激細胞分裂的特性,在這類物質中有一種是可以從胚胎的精汁中得來,所以叫做“胚胎抽精”(Embryo extract) (卡利爾 Carrel 1913)。要是把這種抽精加到培養組織的媒介物中時,便能增加細胞的分裂。

由通常已經成長之組織所製成的抽精,其中並不含有促進生長的物質,在另一方面,已成長之組織經過損害,同時孵化在體溫之下(腐體),產生一種很有力量的生長刺激劑(Growth stimulant)。(德勞 Drew 1923)。這種物質,倘使加到

體外培養的組織上,便顯著的與惡性腫瘤所產生的抽精具有相同的功效,惡性腫瘤的抽精,在加速細胞分裂的功能上,是與腫瘤所含有的毒性成爲比例。所以腐體抽精 (Autolysed extract) 與胚胎抽精彼此是不相同的。

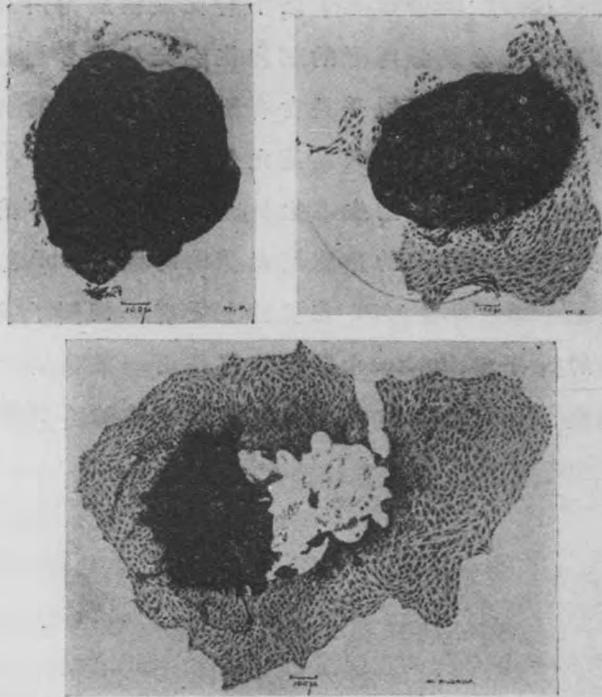


圖42. 1. 用胚胎抽精所培養的成熟的鼠腎,在11天後漸漸發長。
2. 用腐體抽精所培養同樣的組織,48小時後的生長。
3. 用毒性腫瘤抽精培養同樣的組織,48小時後的生長。(From Drew)

組織中加了腐體抽精,便可以得到很快的生長,但是兩天以後,這種生長便停止,同時刺激的效能也全部消失。在通常動物修補損害組織的作用上,這些細胞便能立刻補償(生理的再生)。這是因為在腐體抽精上分散一種物質,這種物質是在體溫 (Body temperature) 之下,孵化毀損細胞所產生的,它的功效,是能夠刺激鄰近的細胞,使它充分的分裂而補償那些損害的細胞,腫瘤似乎是含有繼續形成這種物質的能力,或許是因為缺乏循環與過速之生長所致。

由於細胞損傷所產生之生長,亦可以在植物中發生,例如刺傷雌蕊(Pistil)外部的細胞,因此植物的胚(Ovum)即發為孤雌生殖 (Haberlandt 1922)。在植物上更有一個例子,就是促進生長的內分泌(Hormone),這種物質是由一種稱為“新生組織刺激”(Cambial stimulus)的質體所供給的。(斯諾 Snow 1933)。

第二十章 內分泌與發展 兩棲類的變態:

在機能分化的時期中,生物便是一個各部相關的系統,使不同部分進而相等 (Coordination), 往往在相當距離之內,彼此間發生一種作用,並且在這種距離中,含有一種可以攜帶刺激的機械性,這類機械作用之中,有一種是能夠感受刺激而傳遞經過通常的原生質,或是越過特種分化的導體。

可是在此更有一種能夠由生物之一部至另一部搬運質體的機械作用,這些質體(Substances)或為內分泌(Hormones),在某種部分上能夠發生一定的效能,而且具有一定的化學組成,這種作用已知為化學的相關(Chemical correlation)。由現今目光察之,此類質體的重要性,不僅有助於處理與保持結構上已經長成之形式,同時在結構之演發上亦頗精要,在實驗胚胎學上,這種化學特質,頗有研究的價值。

演發上內分泌的效應,在此可以用變態的情況來表明,此種變態係兩棲類在幼蟲與長成期間所發生的。

當卵子孵化後,青蛙與水蜥是相似的在水中生活,迨後發成幼蟲,便適應環境而成為一種水中生活的形式,此意即指其具有鰓、尾、尾鰭 (Tail-fins) 等適於水中生活的結構。青蛙蝌蚪在變為青蛙之前,必先吸收尾部,發成四肢,產生肺與舌、腸等部,然後進行改變,同時閉合鰓縫 (Gill slit), 骨骼(Skeleton),

肝、胰(Pancreas)等部亦生變化。水蜥之改變,不甚顯著,但仍有變態可見,在變態中,發生肺部,同時減退鰓與尾鰭,最後仍具有尾部,到幼蟲時期四肢依然存在。

最近曾發現用一種甲狀腺質體(Thyroid gland substance)的食料來餵養青蛙蝌蚪,結果便發生一種使蝌蚪增加變態速度的特性,且其進行較早於自然形成之時期(Gudernatsch 1912)。結果便成爲一個極小而內部構造完全的青蛙,且其長度僅爲通常變態青蛙的十分之一。(如山蛤 *Rana temperaria*)。

其次得以明示蝌蚪本身的甲狀腺,亦負有促進變態的作用,這種現象可以在早期割除原始體的甲狀腺加以實驗而知(歐倫1918)。施行的結果,雖然這個蝌蚪仍能繼續發長到相當的體積,但始終未有變態現象(Metamorphose)發生,倘若用含有甲狀腺質體的食料來餵養這個除去甲狀腺的蝌蚪(Thyroidectomized tadpoles),這樣就依然能夠進行變態。(斯溫格爾 Swingle 1918)。此類實驗,很可以證明蝌蚪甲狀腺,確



圖43. 具有甲狀腺與不具甲狀腺的青蛙。左面一個除去甲狀腺的蝌蚪,雖能發長但無變態;右面一個變態的青蛙,具有常態的甲狀腺。左右二者年齡相同。(From Allen)。

是蝌蚪本身變態的一個大動力。這種現象，不僅在實驗上如此（以甲狀腺質體飼常態的蝌蚪），同時更可推想到突麥答里林 (Digitalin $C_{27}H_{44}O_{12}$) 對於心臟的發長，亦有特種的效應，所以在突麥答里斯一屬的植物中 (foxglove)，必定具有促進相似的生理作用。

有一種產於北美的大蛙 (Bull frog) 直到秋天，才有變態，倘若把大蛙的甲狀腺 (Thyroid gland) 取下，接種到另一種小種青蛙的蝌蚪上，便能引起此小蛙早成的變態（斯溫格爾 Swingle 1922）。這是表示大青蛙的甲狀腺在它本身變態的很早之前，就有了活動的能力，在此便發生一個何以有這種現象的問題了。

從除去甲狀腺的大蝌蚪的結果看來，可見變態現象並非是爲了本體達於一定的大小而生，亦不是只有甲狀腺的存在便能進行的，好像上述大青蛙（與有些水蜥）的情形然，所以變態的發生，實在是本體與甲狀腺兩者達到相關大小之後而生的。

對於任何一種已知的溫度之下，胚胎便有一定的大小，變態亦依了常態進行，同時這種大小，亦以溫度的不同而發生差異（烏倫赫支 Uhlenhuth 1919），在低溫中，體積往往較大，分佈於不同地帶同一種的青蛙，亦曾發現它的甲狀腺的發展具有不同的速度，在相同的溫度之下，進行發長，處於寒冷氣候下的一種蛙，它的甲狀腺則較大於生於溫暖氣候中者。

(歐特爾 Adler 1916)。在實驗上亦能顯示蝌蚪在進行變態之前,倘若處於低溫的環境中,結果則發成較大於常態時的體積與甲狀腺。

這些實驗,合在一起,便可以證明在不同溫度之下,甲狀腺與體積的大小是有各種不同的比例,二者之間似乎存着一種平衡現象,當這種平衡達於一定的比例時,接着就發生變態。

從上面的實驗中,更可意想到其他的情狀,因此可以把甲狀腺當做試劑 (Reagent), 身體組織當做物質 (Material), 兩者相合而生作用,倘若試劑發生變異,便自然地影響到作用上去,物質有變化,結果亦然,由這一點着眼,所以必得省察身體組織對於甲狀腺質體的感受性

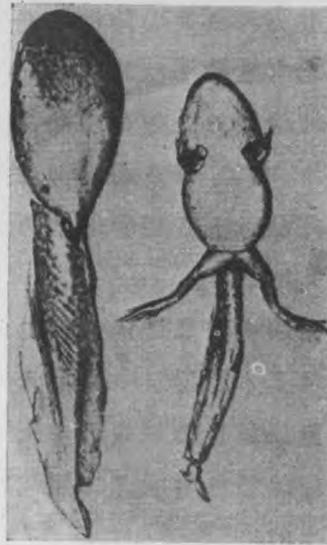


圖44. 左面為常態的青蛙蝌蚪;右面為同種的蝌蚪,飼以甲狀腺物質而引起早成的變態。(From Swingle)。

(Susceptibility) 是怎樣的,然後才可以加以論斷。

有一種甲狀腺的食料可以引起美西鰻 Axolotl, Triton, 與一種蝶鰻 Salamandra 的變態,可是在泥狗 Necturus 或是

Proteus 中(赫胥黎 Huxley 郝本 Hogben 1922), 要是缺少了甲狀腺質的食料,雖然能夠達到幼蟲狀態(Larval condition),可是性的成熟,卻始終沒有變態的結果。Necturus 的甲狀腺是具有促進變態的機能,要是把它接種到青蛙的蝌蚪上,便能使這個蝌蚪發生變態(斯溫格爾 Swingle 1922)。Necturus, Proteus 與其他兩棲類的差異,是在於此二者的身體組織對於它的甲狀腺內分泌(Thyroid hormone)往往比較不甚靈敏。

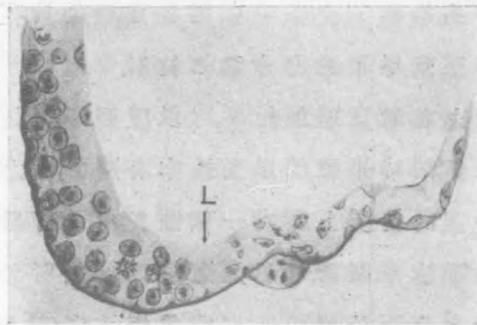


圖46. 經過青蛙蝌蚪皮部的切面,此蝌蚪曾以甲狀腺抽精飼養而有早成的變態。L.肢原始體區域以活動的細胞分裂而移動,同時鰓部退化。(From Champy)

有尾兩棲類(Tailed amphibian)與無尾兩棲類(Tailless)間關於感受性(Susceptibility)的差異,在水蜥中可以觀察到它的甲狀腺對於尾與四肢,均無作用,但在青蛙中則有顯然的效應。

用甲狀腺質飼育青蛙的蝌蚪,結果在它的組織上便有

一定部位增加細胞分裂比率的現象,這些部分是含有四肢、舌與肺等原始體並且與鄰近各部有顯著的分別(章倍 Champy 1922),同時細胞分裂比例的增加,直到變態為止,其他部位如尾、鰓等處便停止分裂而開始退化。

迨後,那些一定的組織(四肢、肺)便需要一種高濃度的甲狀腺內分泌,其他部分(尾、鰓)除非在低溫時便不適用於此種狀態,體積大小與甲狀腺比例上的相關差異,便影響到此種濃度,結果就產生結構上的改變,在這種實驗的情況中,可知變態現象確是受到甲狀腺內分泌的統制。

由於以上各種實驗的結果,可以證明不但是甲狀腺濃度變異的關係,同時組織的感受性亦有關係,因之可以在大部兩棲類變態的情況上製成一個圖表,由此可以察知甲狀腺發展的相關速率,同時可以知道達到變態所必需的相關濃度的時期,在此關於感受性可視為恆等者(赫胥黎 Huxley 1923)。

速度(Rate)	時間(Time)	例(Example)
極快(Very rapid)	早夏(Early summer)	Bufo lentiginosus
適度(Moderate)	仲夏(Late summer)	Rana temporaria(山蛤)
緩(Slow)	夏季(Second season)	Rana clamitans
極慢(Very slow)	秋季(Third season)	Rana catesbeiana(暗蛙)
無(Nil)		除去甲狀腺之蝌蚪 (Thyroidectomized tadpoles)。

在上列表中,最大體積的蝌蚪,其進行速度亦較大。

在此亦可以商討組織感應力的差異,而以甲狀腺的濃度視為恆等。

感應力 Susceptibility	變態(Metamorphosis)	例
極高(Very high)	發生,極完全。	Anura(無尾類)
高	發生	Salamandra(蠃螈類)
低	不發生	Necturus, proteus

在此更有其他方法,關於兩棲類變態問題的實驗,加上一種無機的碘質到青蛙蝌蚪生長的水中,便能促進這個蝌蚪的變態(斯溫格爾 Swingle 1920),換言之:碘亦能發生如甲狀腺相似情形的效應,同時更可以確認碘也是內分泌必要成分的一種。

碘(Iodine)在除去甲狀腺的青蛙蝌蚪上,亦能使它發生變態,不過比常態的蝌蚪進行得稍慢些罷了。(斯溫格爾 Swingle 1919)。從碘及其他質體產生甲狀腺內分泌(Thyroid hormone)的能力着想,因此不單是甲狀腺的存在,同時身體的其他組織亦有關係,不過此類作用決沒有像專為促進變態的腺體來得那樣迅速,可是碘並不能使一種兩棲類動物美西螈(Axolotl)發生變態(赫胥黎 Huxley 赫本 Hogben 1922)。

以上所述僅討論到甲狀腺內分泌對於變態的關係,在此將另述腦下垂體的效能。

以垂體前球的抽精注射到青蛙蝌蚪上,便能引起此蝌

蚪的變態(斯溫格爾 Swingle 1922)。另一方面:倘若把青蛙蝌蚪之腦下腺(Hypophysis)除去,因此便不能形成垂體,結果也沒有變態發生(斯密斯 Smith 1920),在這種情況上,垂體似乎是受甲狀腺(Thyroid)的統制而產生它的效能,同時甲狀腺亦是一個很小的腺體,在除去腦下腺(Hypophysectomized)的蝌蚪上,它便不能發成,要是把一個垂體切接到這個蝌蚪上,便可以使它從新回復到常態的情狀。

可是在美西鰻 Axolot 上獲得試驗的結果,用垂體前球的軸精,即使注射到一個除去甲狀腺的蝌蚪上,亦能使它發生變態。(赫本 Hogben 1923),由此可以推知,垂體必定能够直接引起變態,同時和甲狀腺是互相獨立的。

本章所述,僅以簡要的解釋,藉以闡明已知關於甲狀腺與垂體的內分泌在形態構成和機能(Morphogenetic function)上作用而已,在此更可指出其他內分泌如生殖器官(Reproductive organ)亦曾有過實驗的證明,在某種器官的發展上,卻具有顯著的效應,這些都很足以說明內分泌在形態構成上的重要性。

在此更有一點,值得我們注意的,上面所述各種作用都是關於自然質的問題,在有些動物中如眼巢(Eye-cup)對於水晶體(Lens)分化的決定上,往往產生一種效應,現在關於必須刺激自然的量,尚無由而知,在兩棲類中因此必得審察發展的相關比率以及化學質的濃度,其意義即表示在實驗胚

胎學中,是盡量採用物理與化學的方法 (Physical chemical method)。換言之:就是極力把這種結果變做定量的分析 (Quantitative analysis) 使它成爲一種“真實”的科學。

第二十一章 發展期間神經與肌肉的相關

特種神經往往通入一定的特種肌肉,這是一種顯明的事實,雖然在它的發展上是互相分離各有原始,這類情況,便引起無數關於神經與肌肉原始連接上的許多定理,那是可以想像得到,例如在早期神經索與肌節之間產生一種原始的原生質道 (Protoplasmic path), 神經即依着這個道路進行發達,另一方面更可以觀察到由脊髓 (Spinal cord) 發展的神經,完全是一種自由的向外生長,並無任何方法使它預先形成。

在此可以有實驗的方法解釋這個問題,倘若把水蜥胚胎期的神經索除去,因此任何神經與肌節之間可能的連接,完全破壞,如果把這種水蜥的肢芽 (無神經的) 移植到另一個常態水蜥生肢的特種地位上,結果可以使生成的肢,完全具備通常的神經(哈麗生 Harrison 1907 b)。由此可見,在任何比率之下,神經索與肌節之間,並不需要預先的連接,使它進行發展以及特種肌肉的獲得。

另外亦有發現,倘若把肢芽插接到另一個不十分相當的地位上,由於特種神經的供給,只要較常態位置相距得不是過遠,它仍然能夠變為具有神經的結果。(岱德維累 Detwiler 1920)。倘若移植的地位完全與常態時相異的話,例如

以肢移植到頭部，則此肢將被新奇的神經所發生，在這種情況中，便有三叉神經 (Trigeminus) 通入。

用水蜥 *Amblystoma* 一屬動物原始的眼，移植到耳的地位上，便發成視神經 (Optic nerve) 可以和顏面神經 (Facial) 舌咽神經 (Glosso-pharyngeal) 或是迷走神經 (Vagus nerves) 等相連，完全成爲反常的連合，相似方法，如以原始的鼻作同樣的移植，亦能和腦成爲神經的連接，可是這並不能存在於預先定奪的道路上 (梅與岱德維累 May and Detwiler 1926)。

這些實驗，完全是反對所謂先行定奪然後神經依着發展的定律，在此便有一種相反意念，就是神經的進行是一種自由的向外生長。

在移植原神經片 (Placodes) 的實驗上，亦有同樣的結論，原神經片是外胚層上的一種地面，細胞由此分裂而形成某種神經的神經結，水蜥 *Amblystoma* 的原始神經片，牠能生出 Ophthalmic 神經結，亦能移植到一個新的地位，同時切接到另一動物常態原神經片的上部，這個接枝由於主體神經的供給，可以發成一個神經結，由此更分出神經纖維，同時使皮

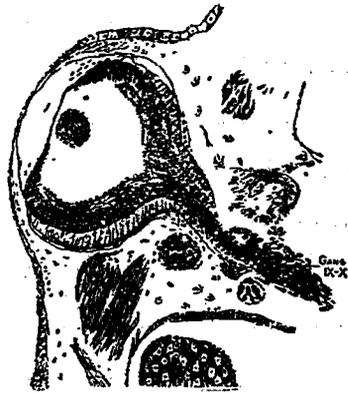


圖46. 一個移植的水蜥的眼，視神經與舌咽神經結相連。
(From May and Detwiler).

膚亦具備神經。更進一層，倘若把 Ophthalmic placodes 代替着 Placode 移植，由此則細胞分配到 Gasserian ganglion，這個移植所生的神經結，一部分便代替着 Gasserian 的構造與機能。

體外培養 (Cultured in vitro) 時，神經細胞的行爲以及軸狀突 (Axon) 的發達，可以供給這觀點上的確切理論。在這種情狀中，可以察知神經纖維是向外的自由生長，在其頂端是具有一種冠狀的原生質(哈麗生 Harrison 1907, 1910)。

用雞胚腦與軀幹的一部分移植到羊膜尿膜(Chorio-allantoic membrane) 上，便可以發現神經纖維進行發達而入於腎及肌肉等結構中，這些構造似乎對於它施有一種吸引作用似的，另一方面倘若只有填充中胚層 (Mesenchyme) 存在而不具有其他結構時，神經就不能精細的發長。

先前已經提到過，在組織培養中，電場(Electric field) 是可以決定神經纖維向外生長的方向。

所以神經的向外自由生長，那是無疑的，同時在它的發長上，往往受到一定刺激的指示，在此可以想起，纖維的外長是沿着電流場 (Galvanic field) 的力線 (Lines of force)，對於電流 (Current) 通過的導體 (Conductor) 成爲直角。關於生物代謝率 (Metabolic rate) 軸差度 (Axial gradient) 的各種情狀，可以發現是電勢能的差異，由未分化的脊髓 (Spinal cord) 以及由頭至尾的方向，便可以觀察到。(海門 Hyman 拔蘭茂 Bellamy 1922)。

那是一種可能的事實,在神經纖維形成脊髓白色質(White matter)的發展中,它是受到差度直接影響的生長,神經纖維的刺激與衝動(impulse)的傳導作用,其結果便有一種波流經過纖維,因之在前組織培養中已提及脊髓的神經原(Neuron),其作用如同導體一般,似有與脊髓成爲直角向外生長的傾向,因此便形成分節的頭神經與脊髓神經(Cranial spinal nerves)中央神經系(Central nervous system)等基本的結構,由於實驗的證明,完全是根據神經纖維對於軸差度的作用所定。

第二十二章 胚孔(原口)與原線

動物胚孔 (blastopore) 相關情況的比較,可以分做兩類:魚類 (Fish)兩棲類 (Amphibia) 爲一組;爬蟲類 (Reptiles) 鳥類 (Bird)哺乳類 (Mammals) 另成一組;此中異同,實在是比較胚胎學上的一個大論題。

前面一組中(無羊膜類 Amannia),它們的胚孔係在原腸形成期由於內褶(Invagination)或是圍包生長(Epiboly)形成的原腸(Archenteron) 孔隙所成,此孔的開口,往往需要相當久長的時間。在後面的一類上(羊腸類 Amniota),爬蟲類是有一個開口的胚孔,可是構造很小,其他動物更沒有這個胚孔,此類動物的特徵,是具有真線的自由生長細胞 (Proliferating cell) 成爲原線 (Primitive streak),所以能够產生各種結構,實在跟胚孔的邊緣相同。

原線的形成可以視爲與胚孔完全相同,係由左右唇 (Lateral lips) 相合所致,此種發長,即爲已知的合生 (Concrecence) 定理,胚孔的左右部分向着中線(Middle line)生長,最後會合而增加原線的長度,在這個定理上,更有“原口”(Prostoma) 一說,此以胚孔與腔腸動物(Coelenterates)的腔腸孔(Gastro-vascular cavity) 爲相同者,可將合生之左右唇切斷爲二所成。在這種方法上,可以設想到一種事實的解釋,有些動物的胚孔是佔有口的部位,更有些是佔有肛門(anus)的部位,應

用到脊椎動物上,這種原口定理 (Protostoma theory) 指示軸上結構, (Axial structure), (神經索, 脊索等) 是在它祖代腔腸動物口的左右脣相合的部位所發成的。

可是現在對於合生與原口定理, 由其原口閉合形成的實驗上得到一種完全相反的結合, 在此得提及此項定理的重要反證。

在沙魚 (Shark) 的胚胎上, 其胚孔閉合之前, 邊緣即向後生長而蓋於卵黃 (yolk), 所以這種閉合便發生於向後生長之先, 倘若在這種胚胎上遭遇合

生現象 (Concrescence), 將其邊緣損傷, 則其結果當在中線的構造上發生損壞, 因該處為左右邊緣會合之區, 但事實卻非如此 (格斯今可 Kastchenko 1888)。中線上的構造仍如常態, 且其損傷仍留於一邊, 所以在板鰓類魚 (Elasmobranchs) 中, 胚孔的閉合, 並無合生現象, 同時在鱒魚 (trout) 胚胎發展的實驗上, 亦有同樣的結果, 再者, 在合生定理上, 傷害它的中線, 應當

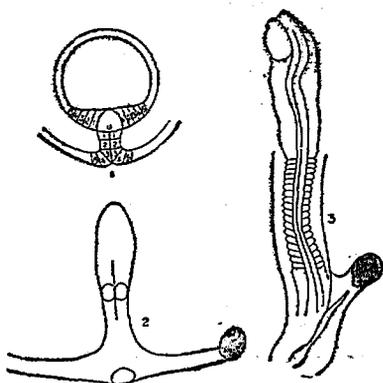


圖47. 1. 圖示依合生定理原口的相合, 1 至 5 係設想左右兩邊向中線合生的情狀。
2. 鱒魚胚胎囊胚的一邊有黑點者為受傷處。
3. 胚胎演發後, 此傷處仍在一邊, 此示胚胎中線並非由囊胚邊緣所合生而成。(From Kopock).

無阻於左右邊緣相合所成的軸結構,可是事實上卻發生了很大的阻礙(Kopoch 1896)。

最後在水蜥的發展上,可以利用生體 (Intra vitam) 注射而標明一定的染點,用這種方法便可以發現某部因發展而生之結果,由試驗所得知注射的染點,並不移向中線,卻在相反的方向沿着子午線 (Meridional line) 移動,與背中線 (Mid dorsal line) 相平行。(哥兌爾 Goodale 1911, 富克泰 Vogt 1923, 柯德樓 Goerttler 1926)。

由上列各種實驗的證明,可知胚孔的閉合,並非由合生現象所生,這種事實完全與原線由合生所生之假定相反,在此可知,或者另有其所基之定理在。

利用生體染色法,可以發生很大的效力,預定各種部位入內而規劃兩棲類的囊胚,同時顯示囊胚期各種部分“物質的活動”(Mass-movement)由擴張、伸展、摺合等分化而發生原腸,形成並構成神經褶 (Neural Fold) 與尾等構造。(富克泰 Vogt 1929)。兩棲類上的形成胚孔,是一種系統的形態統制,其結果便使囊胚變為胚胎。

第二十三章 分化的消滅與減退

生長與分化所完成的工作，得以減退和重行分化作用而成為相反的結果，這種現象可以在整個的生物上遇到，同時亦是很普通的發生於生物的各部，所以兩棲類與海鞘類 (Ascidian) 蝌蚪的尾巴，兩棲類的鰓，以及海胆 (Sea urchins)，長腕幼蟲 (Pluteus) 的肢，這些都發生減退 (reduction) 與吸入 (resorption) 等現象，同時成長期的原始體，便在另一個方向發長起來。

倘將片蛭不給以食料，使它飢餓，結果它的體積便由30耗的長度減退而成爲3耗，同時身體各部仍舊保持着大致相同的比例 (吉爾特 Child 1915)。有種水母 Aurelia，當飢餓時，也進行減退，由50耗的直徑變爲3耗，同時因爲各部的減退比例不同，故其形態上，便有顯著的改變。水母體 (Medusa) 的繖形體 (Umbrella)，它減退的速率往往較大於它的口腕 (Oral arms) 部分，結果便成爲奇異的形態，同時觸手囊 (Tentaculocysts) 與生殖腺 (Gonads) 也發生組織上的減退分化 (Histological dedifferentiation)。

棘皮動物 (Echinoderm) 的幼蟲，遭受飢餓或者入於稀的毒液 (Dilute poisonous solution) 中，因此便發生減退的變化，倘若海胆的長腕幼蟲 (Pluteus larva) 處於這種情況之下，它的臂 (Arms) 骨骼 (Skeleton) 與纖毛板 (Ciliated band) 等結構，便完

全消失,並且變態的速度亦增加。(赫胥黎 Huxley 1922, 19-28)。在這種過程中,各種不同器官間因為利用食物和空間的關係,便發生了一種競爭。(龍史德稜 Runström 1918)。

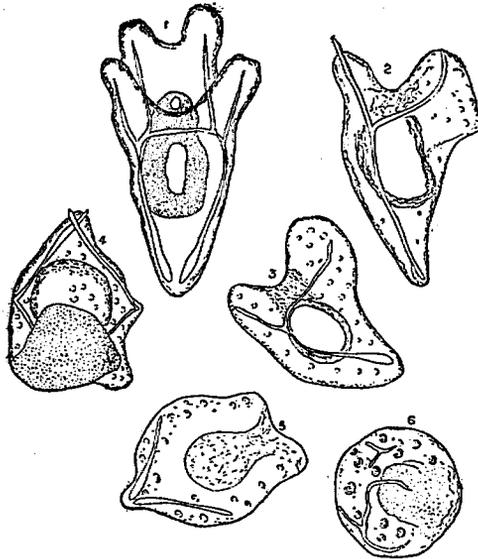


圖48. 海胆 *Strongylocentrotus* 幼蟲的消滅分化。1 常態幼蟲。2-6在 $\frac{1}{8}\%$ 昇汞(HgCl_2)中滅退的各種時期。2. 一天以後。3, 4—四天後, 5-6—六天後。口腔門的閉合, 肢與骨骼的退化, 最後變為球形。

有一種石勒卒 (sea-squirt) 叫做 *Clavellina*, 倘若處於不合宜的環境中, 它便完全收縮, 變成一種稍帶球形的質體。這種動物 (與脊椎動物關係甚近), 它的神經 (Nervous), 生殖 (Reproductive), 排洩 (Excretory) 等系統, 以及心臟 (Heart), 胃

(Stomach), 咽喉 (Pharynx)、鰓 (Gills) 等部,完全都能減退的。如果入於不適宜的環境,經過收縮以後,立刻再把它移入很適宜的環境,結果這個沒有一定形狀的球狀體,便立刻進行分化,而成為與以前相同的常態的個體,僅其體積稍小而已(杜立舒 Driesch 1902 赫胥黎 Huxley 1926)。

這種現象似乎是表明分化很高的部位與器官,它是頗難於保持在不適宜的環境之中,反之不甚分化的組織(less differentiated tissue)便無甚關係,一樣可以發成。這種現象,已經在利用對於毒液中組織的不同感應力的結果,試驗代謝比例的軸差度(Axial gradient)上商榷過,一種分化形式的保持,是用以限制能量(Energy)高度的消耗,因此便能發生較高比例的活動力(higher rate of activity),所以 *Clavellina* 它能收縮

其本體,成為減退分化的狀態而生存在那種惡劣的時期之中。

在此得以解釋叢枝蟲(*Gbelia*)與海椀類(*Campanularia*)處於惡劣環境中的結果,芽體(*Hydranth* or *polyp*)便進行相當

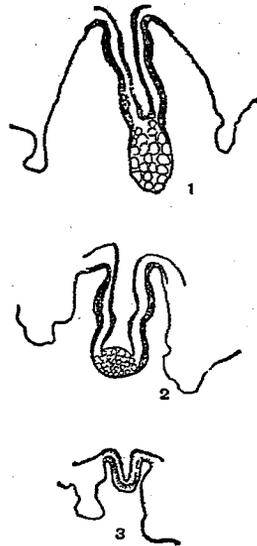


圖49. 水母 *Aurelia* 觸手囊以飢餓而減退的各時期。1. 常態 2. 飢餓 12 日後; 3. 飢餓 23 日後。(From de Beer dan Huxley)。

高度的分化,可是它的匍枝(Stolon)卻並不分化。不適宜的環境,可以發生減退分化作用將芽體完全吸入,同時匍枝仍舊繼續常態的生長(赫胥黎 Huxley 與特皮爾 de Beer 1923),所以一種分化的效力,是可以發生芽體系統 (Hydranth system) 與匍枝系統 (Stolon system) 的兩方面。

這兩系的中間情狀,可以用一種灰海鞘(Perophora)很完善地顯示出來,這種動物往往含有單體 (Individual or zooid),與匍枝兩部結構,在清淨的海水中它的單體 (Zooid) 能够支持本體以及匍枝的消耗而生長。在另一方面,倘若海水變為含有毒質者 (Toxic),因之單體便退化,同時匍枝就發長,單體亦被吸入匍枝之內(赫胥黎 Huxley 1921)。在這種情況中,可見單體與匍枝是相互均衡的,常態時,單體往往保持着它的分化,顯然地生長在匍枝之上。因為環境的變異,便可以顛覆這兩部間的平衡。

部分間的均衡,在灰海鞘上很容易證實,這種動物演發後期的機能分化間,當生物的各部成為互相調和系統時,都可以發生平衡現象。生物對於空間 (space) 與食物 (food) 的攫取,因稱之為“部分的競爭”(Struggle of the parts) (威廉魯 Roux 1881)。

一個生物的不同部分,無論是由於競爭或是一方對於他部的占勝,都可以有它的相關與平衡。在一方占勝的情形之下,因為食物與空間的不足,結果有些部分便成為優越的



圖50. 藪枝蟲吸入芽體的各種減退時期。1. 常態；2. 吸入作用的進行時期。(From Huxley and de Beer)。

形勢。這是很能在一個飢餓老鼠的睪丸上表現出來，在飢餓的時期裏，能夠使它減少全體百分之四十的重量。雖然這樣，可是很少影響到它的睪丸(薛潘斯坦 Siperstein 1921)。這就是說：其他組織首先失去效應，而睪丸確並不以此而有不完全

的現象發生。人類中往往相似的有一種惡性的腫瘤 (Malignant tumour), 在人體雖然有飢餓或是年老的消瘦, 可是這種腫瘤仍是繼續的生長, 事實上這種腫瘤在身體上便變做優越的部位。在另一方面, 當一個雌性哺乳動物懷妊的時期, 生有腫瘤, 可是發展中的胚胎確能占勝於腫瘤, 結果這個腫瘤便不能生長, 卻與母體其他組織相同的處於供應胚胎利益的形勢之下 (Slye 1920)。這種分化的減退與部分的抑制, 在此便可以追想到以前的調節作用以及各部間不同原生質活動率的相互關係了。

第二十四章 演發之概論

這些實驗與結果的簡要敘述,頗有利於探索其要點,而此類要點,更可循之以研究動物的發生。

有些卵子在產下時,往往尙未分化,更無軸的決定(例如 Fucus)。這種極軸 (Axis of polarity) 的型模,或許是由於外界因子 (External factors) 的關係,同時大部的卵子,當產生時就含有極軸,繞軸而成爲輻射對稱 (Radially symmetry), 在腔腸動物 (Coelenterates) 中,並沒有這種對稱的時期 (Stage of symmetry), 但是在高等動物的卵子上,往往更需要增加一個左右對稱面 (Plane of bilateral symmetry)。有些情狀中,精子至少是負有定奪胚胎左右對稱面的作用,其他受精作用的結果而是成爲雙親的遺傳 (Biparental inheritance), 以及促進卵子的活動作用 (Activation), 核 (Nucleus) 是各種因子的負荷者 (Bearer of factors), 在其他事物之間,它可以影響生物最小的特性,同時胚胎的外形,它是受制於卵子細胞質中因子的統治。

卵子分裂,是一種將卵質破裂爲小基體 (unit) 的過程,在這些小基體中,核質 (nuclear material) 對於細胞質 (Cytoplasm) 的比例,因此而有增加。

在兩棲類的卵子上,最先定奪的部分是原口(胚孔)背層的“組織者”,其他身體的不同部分,便由化學的分化而進

行早期的決定,因之在軸差度一定的水平面上,便產生一種鑲嵌的地域,同時在這個時期裏,調節作用只能發生在一定限度的區域之內。

接着就有一個並無機能的分化時期,至此生物便會合大部已經自行分化的地域成爲一體,同時其他部分亦依着自行分化的部分進行分化,在這個時期裏,調節作用已經完全停止。

這種分化,一部分是屬於組織上的(Histological),因爲化學性的預先定奪(Predetermination)而引起某種組織的產生,同時一部分是屬於形態上的(Morphological)而基於可以利用的食物與空間的關係上(繆留 Murray 與赫胥黎 Huxley 1925)。

最後便進至機能分化的時期,生物便成爲相等,而發生部分的競爭,利用神經與內分泌,機能的肥大(Hypertrophy)與消瘦(縮減)(Atrophy)以及部分的競爭而發生相關現象,由此時開始,便有生長與再生作用的可能。

用現在的知識去重溫先前關於演發中究竟是先成還是新生的論戰,卻是很有趣味的,先成論(Preformation)當然是說明預先存在那複雜體的展開,同時新生論(Epigenesis)的意義,便是主張一個複雜構造體的發生是由演發而進行的。

一個青蛙的卵子,它只是發爲青蛙,而不成爲另外一種動物,這是因爲有某種遺傳因子(Inherited factors)存在的關

係,這種因子是決定青蛙發生特性,而是常態路線上的第一步過程,倘若更進一層深究這些因子存在的定奪,則吾人必云此為先成的一種,但是這並非是空間的先成 (Spatial Pre-formation),而以卵子當做成熟體的縮小,只待顯示與展開。

在另一方面,現在已有結論可以表明所有發展的因子,並不完全存在於卵子之中,可是這些因子卻往往由於部分的相互作用 (Interaction of the parts), 預先因子的影響,以及生物對於環境 (Environment) 相關的結果而發生,這種發展的部分是更近於新生論的理論。青蛙的卵子除非這些發生的因子與那些卵子中固有的因子之相助,便不能發為青蛙,它往往和環境中的外界因子 (External factors) 相關。

已知早先遺傳性的定奪,所以演發是產生形式的一族分化的過程,每一個時期便如同不能更改的延續着前面的一個時期,同時又為後面的一個時期所連接着。

在卵子分裂期間,細胞核質相等分裂的事實,可以視為有阻止分化的可能,似乎是因為核中遺傳因子的不等分配所致,因此魯—魏斯曼 (Roux-Weismann) 的鑲嵌演發定律 (Theory of mosaic development), 在此便無從深信。在另一方面,卻可以遇到器官形成物質 (Organ-forming substance) 早成的化學分化的發生,所以有些動物在卵子分裂時,細胞質的分裂便可以視為質的不等。這種稱為“鑲嵌卵子”(Mosaic-egg) 的鑲嵌發展,卻是由於細胞質局部定位所致。

生物在各個分離器官自行分化的時期裏，便沒有調節的可能，這種現象很可以用軍隊上的情況作為比仿。軍隊裏的參謀本部，在出師之前，總是先行決定同時負有指揮各個部隊的責任，但是當這些部隊獨立形成他們的工作時，本部即失去統治的能力，要等到各部相關作用組成以後，才重新歸本部統制。在另一方面着眼，這種調整力量的缺乏，亦是很有意味的，海胆 *Sea urchin* 與 *Clavellina* 的囊胚細胞 (blastomere) 有一種驚奇的調節作用的結果，由此可以引起我們的深信，生命的過程是不能用物理與化學來解釋的，這種生機論

(Vitalism) 的學說，係由 杜立舒 (Driesch) 及其他學者提倡而成，所以去尋找生物不能永久調節的各種事實，卻是很有興趣的一回事。

關於物理與化學是否具有足以解釋生命物質行為的各種現象的性態，現在暫不列論，可是化學物質的特性與行為在該科中任何前提之先，是可以決定的，所以在生物學中，實驗的方法是啓示一種現象，那就是稱為生命物質的“生物的特性” (Biological properties)，例如胚孔背唇對於軸上結構的組成，或是眼巢活動力之於水晶體 (Lens) 的形成，但是這仍有待於未來去探知這些過程究否需要非物理的狀態 (Non-physical categories) 包括在內，同時演發的過程，卻可以分析為“複雜的要素” (Complex components)，這些都是有機的作用，而是基於生命物質 (Living matter) 的基本特性利用

在演發中延續而生的各種事件,可以揀選出來,成爲彼此相關的聯系。

那是無可隱蔽的事實,大部演發中的複雜要素,迄今仍是不甚明顯,可是利用實驗的方法,亦能把它漸漸地分析而啓示出來,青蛙卵子發展而成爲青蛙,現在已經發現到約有十二個複雜的要素,只有很少的幾個是本書所敘述的。

用實驗方法(Experimental method)作演發的分析,或如此法首倡者威廉魯(Wilhelm)所稱之發生機械學 (Entwicklungsmechanik),可以推知演發的要點,更能使分析較之比較方法(Comparative method)更進一步,這是假基於發展生物解剖上的知識,倘然缺乏這種知識便無從進行。因此分析與解剖是相互共存者,兩者卻是探究相同的問題,其差異只是一方是利用剃刀(Razor)顯微鏡(Microscope)和切片機(Microtome),同時他方更利用變異與統制的有機性,化學的,以及物理的條件而已。

關於“解釋”(Explanation)一辭,必得憶及事物之最終實無由而有真切的說明,至於實驗胚胎學的闡明生物的演發,這種意想或許是模糊甚至是背理的,但如何能表明其中的過程,無論是複雜或是相異,得能依照一定的法則,藉以闡明生命物質的活動力,以及各種的相關,使演發中千變萬化彼此相接的事實而能形成一個簡單的線索,這些生命物質的活動力是它機能的一部,以機能相合的知識與其他形態

上的知識去獲得一個極真確的結果,較之僅用單方面的知識更有可能且更為精確。

大學
用書

高等植物分類學

盧開運編 精裝一冊 實售二元二角

世間生物 (Organism) 種類，約數百萬，而屬於植物者約七十五萬。此數十萬種，雖構造不同，習性各異，然細考之，則不同之中，有相同之處；相同之處，有相異之點。於此同異之間，將若干植物，類別之，遂成爲植物分類學 (Plant-Taxonomy)。中國近年來植物分類學之研究進步甚速，惟對於植物分類學尙少佳良之教科與參考書，誠憾事也。本書著者盧開運先生治植物分類學有年，歷在華北各大學任講師，以其歷年研究之心得，講授之經驗，編成本書，其所以嘉惠學子者甚大。全書分二篇，首篇暢論植物分類之學理，並論植物分類之研究法；次篇詳論世界已經命名之各科高等植物，計松柏植物有科十二，有花植物有科二百八十有八，每科均詳細敘述，且各附精確解剖圖一二幅，凡我國所有之科，其圖說均取材於實物，罕見者，取材於世界各國之植物學名著，而經編者慎重選擇，以期無或乖謬，免貽學者模糊之感。科之排列，則完全依照恩格勒植物誌科 Die natürlichen Pflanzenfamilien 之第一版。恩氏系統，風行世界數十年，爲舉世所公認之標準高等植物分類法，尤爲學者所不可不知。本書除極合爲大學教本外，凡研究植物學者，手此一篇，既得窺世界植物之全豹，而於本國所特有者，亦可知其綱要矣。

中華書局出版

大學用書之一

史前人類

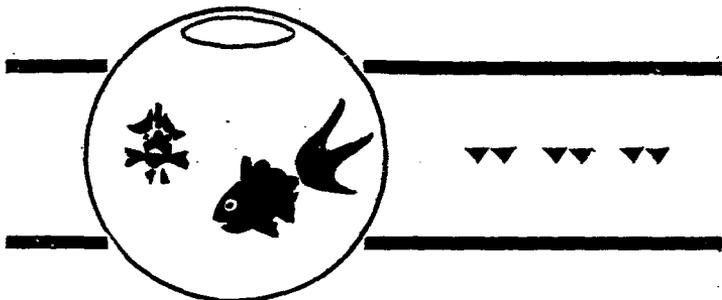
陳秉金著 精裝一冊 實售一元二角

史前人類這個題目，包括的範圍很廣，例如：原始社會的演進，原始藝術的發展，原始宗教的生活，以及史前人類體質上逐漸進化的諸種情形等。本書所講的是舊石器時代以前的人類，無論體質和文化各方面，都擇要敘述。著者寫本書的時候，在巴黎三大圖書館（法國國家圖書館、地理學會圖書館、博物館圖書館）整整的三個月，把三個圖書館中所有關於「史前人類學」的文獻，都找來參考；並且又到聖席曼林附近之「國立古物陳列館」及婆而教授所主持的「古生物陳列館」去實地考察。故本書材料之豐富，可以由此推想而知。書中所附插圖四十七幅，都是由原本上印描下來，極為精審。

· 本書目次 ·

- | | | |
|-----------|-----|--------|
| 緒論 | 第五章 | 北京人 |
| 第一章 直立猿人 | 第六章 | 尼安台塔爾人 |
| 第二章 海垵爾堡人 | 第七章 | 克林埋第人 |
| 第三章 披爾德唐人 | 第八章 | 克羅曼農人 |
| 第四章 羅台西亞人 | 第九章 | 襄舍拉德人 |
| | 總結 | |

中華書局出版



動物生態學綱要

費鴻年著 五角

動物生態學，為研究動物與各種外界環境關係的科學，是動物學中一種最新的分科。內容分十章：①動物生態學的範圍，②動物生態的環境，③海洋動物，④淡水動物，⑤陸地動物，⑥動物同種間的關係，⑦動物異種間的關係，⑧動物的變遷，⑨自然界的平衡，⑩動學生態學與人生。每章之末，各列問題若干則，便讀者閱後自行檢考；書末附列參考書多種，俾供讀者可作進一步之研究。本書實由著者在各大學動物學系用作講稿，並增訂多次，故內容豐富而選材新穎，為近頃不可多得之佳作。

動物標本製作法精義

九角

武田丑之助著·嵇聯晉譯

研究動物，就其生物體或棲息之場所，調查其形態或習性，或解剖而實驗其生活體，調查其發生，最為重要。同時此等製成標本，以便隨時觀察，或備作參互比較，亦屬必要。至於表示生活體觀察為難之點，或得就某種習性之標本，無論研究動物學或教授之際，均不可缺。本書專述動物標本之製作法，共分九編：①準備，②剝製標本，③骨骼標本，④乾製標本，⑤液浸標本，⑥解剖標本，⑦透明標本，⑧顯微鏡標本，⑨模體。內容完全注重實際作法，並各附插圖，正確精細，極為可貴。供標本製造者及生物學教師之參考。

中華書局發行

— 英 文 本 —

中國脊椎動物之研究

Manual of the Vertebrate Animals of Northeastern
and Central China (Exclusive of Birds)

By

Dr. Cora D. Reeves

精裝一冊 原售四元五角 改售四元

本書計分四章：第一章魚類，第二章兩棲類，第三章爬蟲類，第四章哺乳類：舉凡中國東北及中部之脊椎動物，已搜羅靡遺，應有盡有。本書為著者在金陵女子文理學院對於研究生物學第一次的偉大貢獻，集十數載之經驗，致力於中國東北及中部脊椎動物之研究，著為是書。本書非惟為我國脊椎動物之大觀，且對於構造形態之分析及比較，極盡細密之能事，文字簡明，易於研讀。全書凡八百餘頁，並附有插圖多幅，洵為研究中國動物學之最新要籍也。

中華書局出版

民國二十八年九月印刷
民國二十八年九月發行

大學
用書
實驗胚胎學 (全一冊)

實價 拾壹圓

(郵運匯費另加)

G. R. de Beer

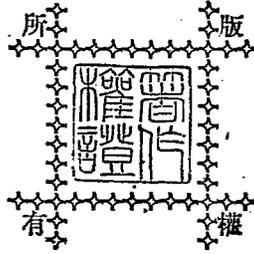
陸新球

中華書局有限公司
代表人 路錫三

上海
美商永寧有限公司

中華書局發行所

中華書局



總發行處 昆明
分發行處 各埠

(一三三五四)

