

胚胎學綱要

徐 琨 編

書局出版

9116/

394

238

本書內容提要

胚胎學是研究生物個體發生經過的學問，也是生物學的一個重要分科。現代的胚胎學內容都要根據實驗的結果，即所謂實驗胚胎學，這種近代的胚胎學，內容繁複而富趣味。本書著者，用淺顯的文字，記述胚胎學的要點，使讀者不費多大時間，即能略知胚胎學的大要，得到學習胚胎學的基礎，本書作為高中以上學生參考用，最屬適合。

胚胎學綱要

緒論	1
----	---

第一章 生物學與胚胎學的變遷史

第一節 文藝復興前的生物學與胚胎學	3
第二節 文藝復興後的自然發生說	6
第三節 顯微鏡的發明和應用	9
第四節 後成說與前成說	10
第五節 胚葉說	12
第六節 細胞說	13
第七節 生物進化說與發生反復的法則	15
第八節 生殖質繼續說	17
第九節 細胞學的發達	19
第十節 實驗遺傳學及染色體說	20
第十一節 實驗胚胎學	21

第二章 生殖細胞的形成

第一節 生殖細胞形成的一般經過	24
第二節 精子的形成	27
第三節 卵子形成	37
第四節 成熟的精子	46

第五節 成熟的卵子	51
第三章 受精	57
第一節 生殖細胞的結合	57
第二節 精子與卵子結合的機構	63
第三節 精子侵入卵子的經過	69
第四節 卵子皮質的變化	73
第五節 受精的特種性	77
第六節 兩生殖核的行動	85
第七節 受精之後的其他變化	95
第四章 孤雌生殖	99
第一節 自然界的孤雌生殖	99
第二節 人工的孤雌生殖	105
第五章 卵的分割	120
第一節 分割型的種類	121
第二節 決定分割球的排列要素	132
第三節 不隨伴細胞分裂的核分裂	141
第四節 分割面與胚軸的關係	142
第六章 器官形成物質的配置	145

第一節	由卵的缺損而發生的不完全胚·····	146
第二節	由破壞卵而發生的完全胚·····	148
第三節	嵌合卵與調整卵的差異·····	152
第四節	分割球相互位置的影響·····	154
第五節	不相稱的反轉·····	156
第七章 胚葉·····		157
第一節	胞胚·····	157
第二節	腸胚外胚葉及內胚葉·····	159
第三節	腔腸動物與體腔動物·····	162
第四節	間充組織·····	163
第五節	中胚葉·····	164

胚胎學綱要

緒 論

今日吾人所見的任何一個生物，在它的背面，都有兩種歷史存在着。其一，是個體從生殖細胞出發而發育成長的歷史，即個體演發史，或稱個體發生史 (Ontogeny)。其二，是個體所屬的種，由往古地球上所棲息的祖先形態進化變遷而來的歷史，即系統演發史，或稱系統發生史 (Phylogeny)。對於系統發生的歷史，學者間有種種相異的學說，但是都屬於悠久的太古事實，把現今所蒐集到的證據物件，作為基礎而加推理、論斷，所以各人各有不同的解釋；並且現代與古代的環境大有差異，根據現代的環境情形，去推測古代的生物或欲加以實驗的證明，畢竟很難十分確切，於是各學者的所見自然也不易一致了。

反之，個體發生可在短時間內，完畢它的過程，所以吾人能就目前去反覆觀察。用最容易得到的材料，由研究者的種種處置，能隨心所欲地詳細檢驗它發育上的變化。甚至用人為方法改變它的環境，觀察它對此變化所起的異常發育，和討論它的發生機能。雖屬稀有的種類，或產於深海、極地、高山，不易取得而予以飼育培養者，如就少數的證據與和它類似種類的已知的事實相比較，亦可多少推知它演發的經過，又隨了研究

與技術的不斷進步，對於這些個體演發的情形，當亦可漸次明瞭。

系統發生史的問題，已由關於進化論的多數書籍，多少把它介紹與世人。但是要瞭解個體的發生，那就必須具有關於各種類的形態、構造方面較為進步的知識，故還未能十分為世人所知道。

本書所述各種動物個體的發生，是自最初至比較早期的發生時期為限，主要從形態方面作一概說；至於更進而到以後的時期，因為各種動物的經過各各不同，無法作概括的記述。在脊椎動物方面，共通之點較多，所以把它作綜合記述的書亦多，但是這些屬於胚胎學各論的方面，不在本書範圍之內。

還有在入正文前，記述胚胎學的沿革，可使讀者明瞭自古對於胚胎學的研究順序，在研究上亦可得到不少的幫助。

在生物學饒有興趣的各分科中，尤以討論個體發生的胚胎學 (Embryology) 最有興趣。一個看來極簡單的微細之卵，依一定的時間，一定的型式，及一絲不亂的順序而演發，長成為其種屬方面所特有的形態，這是極可稱奇的。吾人目睹此變化，不禁想起成千古之謎的「生命是什麼」一語。專門學者雖作任何詳細的研究，欲更進一步去追求生命之源，然而結果仍只是不可知的世界。

本書雖祇記述動物方面的個體發生，但是或許對於研究胚胎學者，亦有多少的幫助。

第一章 生物學與胚胎學的變遷史

第一節 文藝復興前的生物學與胚胎學

一、古代的埃及

古代埃及的人們關於動物的發生生長，有如何的思想，當然不能知其詳，但是號稱紀元前 1550 年左右的紙草書所遺下的記事中，有蜣螂 (*Scarabaeus sacer*) (第一圖) 自卵產生，青蠅自蛆生成，蛙自蝌蚪變成等語。



第一圖 蜣螂

(*Scarabaeus sacer*) (Joubin 原圖)

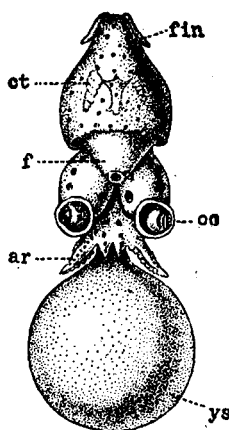
次於埃及，有古文明的印度、中國、波斯、巴比倫、以色列等，於哲學的和宗教的生物觀、自然觀以外，關於吾人今日所需要的動物之發生的觀察記錄，無有遺留。

二、古代的希臘

生物學最初為醫學的附屬物，故隨着醫學的進步而發達。最古的胚胎學上的記錄有希波克拉第 (*Hippokrates*, 460—377 B. C.) 所遺下的生物體的實驗觀察。他逐日觀察雞的胚體，記述他的研究法，且說明人體、動物及植物的發生與此類似。

亞里斯多德 (*Aristoteles*, 384—322 B. C.)，他幾乎是一切學問的始祖，在博物學方面，他也是創始者。在動物的演發方

面，他知道雄的蜜蜂是從未受精的卵產生的(孤雌生殖)；烏賊(*Sepia*)的胚在其口的前方有卵黃囊(第二圖)；鮫類中，有在母體的輸卵管內發育者，又其中有類似哺乳類的胎盤，自母體攝養料者，例如星鮫(*Musteleus levis*)。



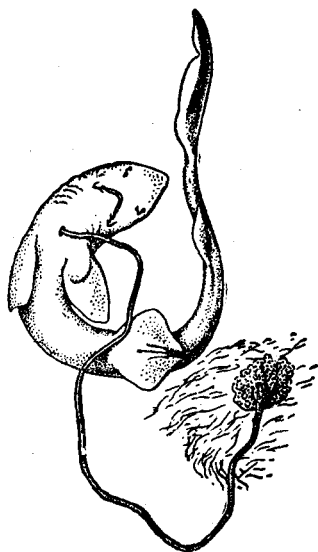
第二圖 槍烏賊 (*Loligo*) 的胚

ar 腕，ct. 鰓，f. 漏斗，fin. 鰭，oc. 眼，ys. 卵黃囊
(Korchelt u. Heider 原圖，從 Parkes & Haswell.)

他又逐日觀察雞卵內部的胚的變化，研究心臟的發達和血管的出現等；又比較其他動物的發生經過。據他的研究，最初發生的是心臟，其他許多器官漸次附生，創所謂後成說 (Epigenesis)。在這些觀察中，至十九世紀始被確認者亦屬不少。他不僅把事實羅列起來，又進而對於這些現象創立自己獨特的學說。此種後成說至十八世紀，遭猛烈的反對；但是到現今經多少的修正後，已作為真理而為學術界所認可了。

亞里斯多德所遺下的動物學上的著述，大約分為四部分，他的第三部是討論生殖發生，還有雜交異形等問題亦述及。於動物的生成方面，在胎生、卵生外，又相信自然發生 (Gène-

rats Spontanea)。他以為有溫熱與水濕的動物即哺乳動物，是胎生；有溫熱而水濕不足的即鳥類或爬蟲類，產生完全的卵。反之，無溫熱的所產的卵，是不完全的，例如蛙、硬骨魚類、烏賊等等。此等動物，雖是從兩性的親體產生，但是下等者即所謂無血動物，乃至有無色血液者，是自然發生。即從腐植土、植物、雪、動物的糞中自然產生的。例如蛙在池泥或河泥中，受日光的作用而產生，鼠生於尼羅河，昆蟲是從結在草葉上的露水產生的。



第三圖 星鮫一種 (Musteleus) 的胚
(Flower 原圖，從 Shull; 略改變)

三、黑暗時代

可以繼亞里斯多德之後的，在希臘是沒有。而在經過一千數百年間的黑暗時代，祇有羅馬的普列尼烏史賽肯特史 (Gajus Plinius Seccundus, 23—79 A. D.) 和伽倫 (Claudius Galenus, 131—210) 二人，略有發表。基督教的勢力，束縛了自然科學的研究，當時的學者不顧事實而重古典，若是與古典的

記事不一致時，寧可捨去事實。

普列尼烏史遺留有博物史(*Naturalis Historia*)三十七卷的巨著，但是並未根據何等自己的觀察，不過和百科辭典那樣，完全是蒐集古典編纂而成。

伽侖原來是希臘人，後為羅馬人，他習醫學，但於哲學、數學、法學等亦造詣甚深。他的 256 部著作內，有 131 部是關於醫學的。他的解剖學是彙集先進的記述，再附加魚、蛇、鳥、鼠、鼯、猿等的自己觀察。於人體的解剖方面，不適合的地方很多，並且有好些誤謬。但是仍為後世醫學者的金科玉律，而為世人所寶重。在他的著作中，有胚之形成的記載。依據此記載，發生可分為四期。第一，是和精液那樣的時期，任何器官的形狀尚未現出，此時期他稱為 *Genitura*。第二，是血液開始流動的時期，稱為 *Foetus*。在第三時期，肝臟和腦雖發生，但是身體的輪廓還未明顯。以後身體的諸部分形成而四肢開始活動，這是第四期，稱為 *Puer*。

第二節 文藝復興後的自然發生說

人體解剖是始於亞歷山大的醫家海羅斐洛斯(*Herophilos*, 300 B. C. 左右)和愛拉雪斯脫拉托斯(*Erasistratos*, 325 B. C. 誕生)，海氏曾解剖六百個人類的身體。

其後有長久時期由於宗教上的束縛，未能行人體的解剖，到十三世紀，普羅尼亞大學首先勇敢的開始行人體解剖。這是

蒙迪諾達路齊(Mondino da Luzzi)和菩侖伽列烏(Berengario)等的功績，後者曾解剖一百以上的屍體。一方面在 1240 年德皇腓力特烈克(Friedrich)二世，想要規定一種法律，限令凡欲作醫師者必須修習人體解剖，但是為教皇僧侶等竭力反對，未能實行。萊奧那杜達文西(Leonardo da Vinci, 1452—1519)和其他美術家也努力於多數的人體解剖。而維蘇列烏史(Andreas Vesalius, 1514—1564)發表人體構造論(De Fabrica Humani Corporis, 1543)後，那長時期佔得勢力的伽侖的解剖學至此作一劃時代的進步，並且維氏的研究是完全根據自己獨特的觀察，在解剖學史上成一真的革命時期。

由此等人促進解剖學，不久即使胚胎學發達。主要者，如法羅坡屋(Gabriele Fallopio, 1523—1562)於骨骼和齒，歐斯塔豈屋(Bartolomeo Eustachio, 1509—1579)於胎兒的血液循環、齒的發生等；又如法布列雪屋(Girolamo Fabricio, 1537—1619)說明鮫、爬蟲類、雞、牛、羊、豚等多種動物的發生經過情形。

亞氏的自然發生說，直至哈維(William Harvey, 1578—1657)時代仍深受其限制。哈維是血液循環之原理的發見者，稱為“近世生理學之父”，同時研究雞和鹿等的發生，著有動物發生的實驗(1651)(Exercitationes de Generationibus Animalium)一書，討論多種動物的比較發生，最後得到不問卵生與胎生，人類也是“從卵產生”(“Omne vivium ex ovo”)的結論。在尙

未使用顯微鏡的當時，已能理論的預斷哺乳類卵子可存在的卓見，這是值得驚嘆的。

以上所記的“從卵產生”一名言，雖並非哈維所首創的，但首先爲彼所採用，故能廣傳於世間。然而當時也還沒有澈底瞭解此語，且未全然否定動、植物的自然發生。例如在動物的屍體生蛆，在毛織物生蛾，下等動物能自然生出等思想，還很能支配人們的頭腦，不過對於高等動物方面，以爲是不能自然發生的。

但是這種思想，不久爲雷迪(Francesco Redi, 1626—1698)所反證。雷迪 (1674) 把新鮮的肉塊放在瓶中，用布片密封，經數日，肉雖腐敗，但不生蛆。不過爲肉的臭氣引來的許多蠅類產卵布片上，自卵生出蛆來，這是雷迪實驗的結果。此實驗雖大可解除從來的誤信，但是還有條蟲、線蟲那樣的寄生蟲發生於內臟，以及沒食子蜂生於蟲癭的內部時，也不得不認爲自然發生。此層至後來1840—1860年左右，由齊卜爾特(Siebold)、魯以卡脫(Leuckart)、范本奈特(Van Beneden)等學者證明是由外部侵入的卵所發生的。

一方面如下節所述，由顯微鏡的使用，雷文霍克(Leeuwenhoek) 在1675年發見草履蟲以來，得觀察從來所未知的多數微生物，因此於草履蟲、細菌等的自然發生，不得不置信，如尼登(Needham)把植物的浸液煮沸，密封，還在此液中見到微生物的發生，而支持自然發生說。但是斯巴蘭查尼(Lazaro

Spallanzani, 1729—1799), 把相同的實驗更嚴密的反覆施行, 却得到全然反對的結果。有名的巴斯德 (Louis Pasteur, 1822—1895) 的實驗(1862), 完全把生物自然發生說推翻。

巴斯德為防微生物的發生, 遮斷塵埃與在大氣中浮游的孢子的混入。此種實驗法應用於防腐和防疫上, 真是一劃時代的大成功。李史德 (Joseph Lister, 1827—1912) 把此理應用到外科手術的消毒方面。

這樣, 吾人到達任何生物非由無生物發生的結論 (“Omne Vivum e vivo”)。不過此等生物的祖先, 最初如何出現於地球的表面, 却成一未解決的問題。關於此問題, 有阿倫尼斯 (Arrhenius, 1908) 的極有興味的研究。

第三節 顯微鏡的發明和應用

單式顯微鏡, 即由凸透鏡製成的廓大鏡, 可說是在1300年由義國的阿瑪蒂 (Salvano d' Amarto deli Amarti) 及斯賓那 (Alessandro de Spina) 兩人所創製的。我國在那時或更在以前亦已知道。然而用這種廓大鏡來研究動植物的却還不多。所謂複式顯微鏡 (Compound microscope) 即把兩個以上的透鏡重疊而造成高度廓大的裝置, 是荷蘭的眼鏡製造家漢斯 (Hans) 及楊遜 (Zacharias Janssen) 父子於 1590—1600 年左右發明的, 當初約得到十倍的廓大度。一方面普塔 (Giambattista della Parta) 有同樣創製。有名的伽利略 (Galiles Galilei, 1564

—1642) 始藉此觀察種種的東西，在 1610 年前，已知道昆蟲的複眼。同樣在十七世紀的初葉，荷蘭人特雷培爾 (Cornelius Drebbel) 把它大加改良，於是顯微鏡纔在生物學上普遍採用。法布 (Johannes Faber) 始定名為顯微鏡 (Microscope)。此種顯微鏡當時主要用於觀察昆蟲，故一名蚤鏡 (Vitrea pulicaria) 或蠅鏡 (Vitrea muscaria)。

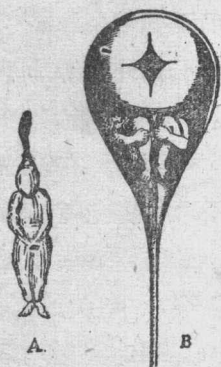
此後的研究家有虎克 (Robert Hooke, 1635—1703)、格魯 (Nehemiah Grew, 1628—1711)、馬爾壁希 (Marcello Malpighi 1628—1694)、希璜梅爾登 (Jan Swammerdam, 1637—1680)、雷文霍克 (Antony van Leeuwenhoek, 1632—1728) 等。虎克 是顯微鏡圖譜 (Micrographia, 1665) 的著者，細胞 (Cellula) 的發見命名者，聲名甚高。格魯 主要研究植物的構造，馬爾壁希 在 1672 年發表在卵中的雞胚的形成 (De Formatione pulli in ovo) 及記解卵 (De Ovo incubato) 二著作，稱為哈維以後的大胚胎學者。希璜梅爾登 是自然聖典 (Bijbel der Nature, 1737) 的著作者，是血球的發見者 (1658)，又為昆蟲發生學的研究者。雷文霍克 製造 270 倍的顯微鏡，是原蟲類所謂 “Animalcula” 的發見者 (1675)，又是血球及精子的研究者，很有名於世。

第四節 後成說與前成說

與遠自亞里士多德起，由哈維氏繼承的後成說相對立的前成說 (Theory of preformation)，在十七世紀開始出現。試將

柿的種子切開觀察，便見包藏著莖葉具備的幼植物；又冬天剪開櫻的芽，仔細檢查，便可看到有雌雄蕊、花瓣、萼等花的一切部分都已形成而密密重疊着。那麼，吾人眼不能見，而在卵中祇要發育增大，即可形成將來動物體的東西，已經包含着，這是誰都可想像到的。所謂前成說即屬於此種推想。馬爾壁希氏在雞卵中發見小的胚，堅持此說；希璜梅爾登氏以在蛹中已包藏着蝶的身體的事實，而得前成說更新的根據。當時用刀與針，在不充分的擴大度之下觀察，得到如此結果，也是出於不得已的。就實際說來，彼等在卵中得認到小的胚時，以現實的知識去做，重要的發生經過，差不多已到終結的時期了。

關於雷文霍克等的精子研究出世後，於是在前成說的主張者間產生兩種學派。其一是精蟲派 (Animalculists)，此派所說的，在精子中的動物體諸部完備，受卵的養分而生長，恰如



第四圖
精蟲派學者想像的精子

植物的種子在地中生育的那樣。其二是卵子派 (Ovists)，主張造成將來的胚體的是卵，精子單給與刺激罷了。雷文霍克氏、來布尼茲 (Leibnitz)、裴爾海夫 (Boerhaave) 等屬於前者，內中雷文霍克把黑色雌兔和灰色雄兔交配，所生的小兔似父，亦呈灰色，由此結果，他亦固守精蟲說。在卵子派，除前記的馬爾壁希、希璜梅爾登外，彭奈脫 (Bonnet)、

哈萊爾(Haller)、斯巴蘭查尼(Spallanzani)等都主張此說。彭奈脫以蚜蟲在暖的季節，單是雌的產卵，所生的子蟲亦不必交尾而再生子蟲的事實，作為卵子說的證據。

這樣在有數的學者都信仰前成說時，毅然提倡後成說的是胡爾夫(Kaspar Friedrich Wolff, 1735—1794)。他的名著胚胎論(Theoria Generationis, 1759)及腸的形成(De Formatione Intestinatorum, 1768—1769)，是哈維氏以來有力的後成說支持論，但是他的勢力遠不及當時的哈萊爾、彭奈脫等，他的業績及主張久為世人所忽視，直至1821年梅凱爾(Joh. Fr. Meckel)始認識他的真價值，把他介紹於生物學界。

第五節 胚葉說

在發育的初期，三層的細胞層現出；隨了細胞的增殖而此等的層經折疊、膨出、凹陷、癒合、分離而形成各種器官。此等細胞層稱為胚葉或胚層(Germ layers)，又分為外胚葉(Ectoderm)、中胚葉(Mesoderm)、內胚葉(Endoderm)。

派杜(Heinrich Christian Pander, 1794—1865)在關於雞胚的研究，開始發見此等三層的胚葉(1817)；但是把這種同樣的事實，在其他多數的動物羣方面來證明而創立胚葉說(Germ-layer)的是培爾(Karl Ernst von Baer, 1792—1876)。他所著的動物發育史、觀察及考察，造成近世胚胎學的基礎，所以培爾有近世胚胎學之父之稱。在沒有切片機(Microtome)的