

脊椎动物比较胚胎学基础

A. F. 赫特纳尔著

崔之兰译

42

人民教育出版社

脊椎动物比较胚胎学基础

A. F. 赫特納尔著

崔之兰译

38056

人民教育出版社

本书系根据赫特纳(A. F. Huettnner)所著“脊椎动物比较胚胎学基础”(Fundamentals of Comparative Embryology of the Vertebrates)1949年版本译出。

本书的特点是叙述简明扼要,所作插图切面与整体相结合,容易使读者对胚胎的发育过程有一个立体概念。内容包括:胚胎学的历史与学说;原生质与细胞;性的发育;染色体与发育;配子、受精及单性生殖。此外,大部分的篇幅是叙述文昌鱼、蛙、鸡及哺乳类的发育。

担任本书翻译工作的是北京大学生物系崔之兰教授;译者请该系王平、吴鹤龄、潘玉芝、于华英、曹焯、姚湘琴等参加译稿的校阅。

本书可供综合大学、高等师范院校、高等农业院校及高等医学院校师生参考。

脊椎动物比较胚胎学基础

A. F. 赫特纳 著

崔之兰 译

北京市书刊出版业营业许可证出字第2号

人民教育出版社出版(北京景山东街)

人民教育印刷厂印装

新华书店北京发行所发行

各地新华书店经售

统一书号K13010·1105 开本787×1092 1/16 印张16 3/4

字数190,000 印数1,001—2,500 定价(6)¥1.30

1963年9月第1版 1964年1月北京第2次印刷

第二版序言

本书第一版付印时，作者怀着激动而忐忑的心情。写作该书的当时，恰是胚胎学领域中重大的基本问题正在实验室中重新受到考验的紧要关头。当这本书受到胚胎学教师们的欢迎时，作者感到欣慰。本书的成就，并不是作者作了什么突出的贡献，而应归功于这样一件事实，就是在形态胚胎学中，有许多地方要求学生具有想象立体图形的能力，而作者所绘制的图正能帮助学生做到这一点。

有些同事对于作者没有在实验胚胎学方面给予更多的篇幅感到遗憾，他们认为在近代胚胎学的著作中，应该着重实验而不是描述。对这个责难的回答，主要是看各人的观点。作者仍然坚持一个简单的事实，即要想知道发育中细胞或细胞群的移位及基本运动的情况，就必须彻底地了解这些细胞或细胞群在进行移位及基本运动之前的形状。例如初学胚胎学的学生对于了解蛙的原肠胚立体形象已经感到许多困难，作者觉得在学生还没有掌握形态结构时不应该要求他体会那些场、次级组织者以及影响的区域。换一句话说，人们在试验机器的性能之前，必须知道机器的构造。正如一个初学脊椎动物生理学的人事前没有学过脊椎动物解剖学所遇到的困难一样。作者并不坚持一定不能这样做，但是如果先学解剖学，再学生理学，就会更容易更顺利一些。这样一个健全的想法为许多胚胎学教师所接受，在本书受到欢迎这一事实上得到了证实。但是实验胚胎学的某些方面对于了解描述过程是需要的，读者在全书中好些地方可以看到这些补充材料。

作者认为胚胎学已发展到这样阶段，在教学中可以分为两个部分。一门课专教形态学，另一门专介绍本学科的实验工作。许多院校已经这样做了，作者相信将来会普遍推行。在近十年内已经出版好几本很好的教科书，专门用实验的观点论述胚胎学。这些书不仅限于脊椎动物，它们的优点是在讨论发育的问题时，脊椎动物与无脊椎动物同样受到重视。

在本书修订的准备工作中，承许多胚胎学教师就文字与插图的材料方面提出一些意见与建议，作者向他们表示感谢。他们的意见，在本书中要修订的地方已加以采纳。许多读者要求有一章讲授猪胚的发育，作者照这样做了，并且选择了7毫米的猪胚作为对象来讲授，以便与前面所讲的孵化72小时的鸡胚的材料相衔接。作者坚信所有用这一章的人会觉得它和里面的图是合乎要求的，虽然在它的许多方面还缺乏详细的描述。在这一修订本中把引论删去改为第一章。原打算写胚胎学简史，但因为不涉及各家的学说又很难写历史，于是标题就扩大成“胚胎学的历史与学说”。可是，写到近代时，许多胚胎学家在他们所选择的领域中做过了并且现在仍然在做很突出的工作，决定它们的取舍是有困难的。在第一章的这一方面只得请求未曾提到的学者们原谅，挂一漏万之处，在所难免，这方面的例子是很多的。虽然有这些缺点，但初学者对于胚胎学的进展及趋势可以得到一个比较全面的概念。

第一章不必在课程开始时学习。其中所讨论的一些发育的学说对于初学者可能不熟悉。因

此建議把这一章插到在讲授有关内容的任何阶段中去学习。这里由教师根据学生具体的条件来决定。

作者很幸运地得到两位学生倍尔 (P. Bell) 小姐与格尔門 (J. Guilmain) 先生的帮助。倍尔小姐画了头几幅猪胚的图,但在她从本学院毕业后,她就不能繼續搞这项工作。于是由格尔門先生接替并完成这一工作。他正确地描繪 7 毫米的猪胚及 3 毫米的蛙胚以及細心地临摹“对于胚胎学的供献”(卷 24、29、31)(华盛顿康乃基研究所)上的图,并且改进一些原图,对于作者的帮助很大。他去年从本学院毕业,在他所专攻的繪图工作中必然会有成就。

从前的学生郎特洛克 (A. Landrock) 与萊文 (J. Levin) 在作者的指导下完成了早期及晚期神經胚的模型。根据这些模型,作者繪制了图 60—67。3 毫米蛙胚模型是作者自己做的,图是格尔門先生画的。

关于鸡的原腸胚形成叙述由于当前情况不肯定,作者无法决定以那种过程为标准,只提到巴斯提尔斯 (Pasteels) 的多內陷与巴特生 (Patterson) 及赫斯 (His) 的早年叙述,使二者并列。作者在这一領域中未做工作,因此,只得依据专做这方面工作的学者們的說法,因为目前有許多不同的意見,做决定似嫌太早。

在准备这一修訂版时,承許多胚胎学教师和学生提出了建議与意見来帮助作者,特此致謝。华盛顿康乃基研究所允許作者利用該所的出版物上的图,对此表示感謝。图 1 及图 121 是从倫敦麦克米倫公司的书上复制下来的。

最后,对哈棧貝克 (C. T. Hallenbeck) 同事校閱第一章和第二十章以及本书一些小的增补表示感謝。

A. F. 赫特納尔(生物学教授) 1949 年于紐約, 弗拉辛, 琼斯学院。

第一版序言

本书是从形态学的观点来叙述基础比較胚胎学。作者认为应当指出某些观点，这些观点作者一向认为对于胚胎学的教学来说是不可缺的，并且将它们包括在本书中作为陈述的理由。

作者讲授生物学的这一分科已经有二十多年的历史，根据学生们的反映，作者对于教科书、实验材料以及直观教材发表了一些意见。一般人的意见认为，教科书应该写得文字流畅，不要讲述没有定论的学说，图表要多要好，并要求图表与正文的叙述密切配合。此外，学生认为直观教材（例如模型）与立体画比胚胎片断切面的一般画图或铜版图为好。

在讲课时，能把彼此衔接的各阶段用连续的立体重建来显示胚胎分化，全班的兴趣总是会增加的。确实，教师通常是用这类直观教材作引导来讲解他的课题的。作者认为，同样的道理也可以应用于编写教科书，因此，最后作出决定，首先制出一套图，把要向读者介绍的内容描绘出来，然后依此编写正文。

在寻觅图材时，作者参考原始资料，尽可能用自己的材料来验证已有的图。作者很早就发现，一些错误，多少年来从一代教科书作者传递到另一代。例如，作者在本地区所采得不同种蛙类的胚胎中，从来没有看到神经管腔与原肠腔相连成为神经肠管，当神经管在胚胎后部完全形成时，也没见到前部神经褶延迟愈合和有神经孔存在。也许这种或那种差异是由于在某些蛙类胚胎细部中有变异的事实而作者未曾看到。可是，引起了作者的怀疑，因此，作者尽可能根据自己的标本来制图。

在鸡的发育方面虽毋须这样谨慎，但作者仍然按照原计划慎重进行。对于鸡的发育有许多具有精确美丽插图的科学论文、书籍及专著，其中有一些对作者自己材料的制图有用。所引用的这些插图，都注明原著者的姓名。只有几幅图是从别处直接引来的，在书中相应的地方都表示了谢意。就此机会在这里向亨利·贺尔特(Henry Holt)等图书公司致谢，感谢他们的照顾，并帮助征求作者的许可直接或间接地引用某些插图。

对于哺乳类的胚胎发育作者做的工作很少，对于人类的发育一点工作也未做过。在这样情况下就迫使作者直接引用各家的插图。在查阅原始资料时又发现某些插图由于第二手的抄袭遭受极其严重的涂改，例如常被引用彼得早期人胚的精美插图变成了很少与原图相像甚至简直与原图不像的图解。

也可以认为本书的图过于图解式，例如蛙、鸡及哺乳类胚胎的原肠胚形成过程。如果需要辩护的话，作者就要以教学经验作为根据。作者认为用这种方式显示发育过程比用固定材料切片的绘图更有利，因为后者常显现收缩、扭曲、受伤及其他的人工效应。作者所绘蛙胚原肠胚形成的连续图，除去它们似乎太为理想而外，比在其他书上所看到的一般插图更与活体蛙胚相像些。

所有的图都是用同样的技术完成的，即是黑白点线画法。这是一种昂贵费时的程序，例如59, 60及61一套连续图就用了几乎三个月的时间。这一工作是在1937年夏季进行的，包括胚胎

的切片,用粘土重建模型,最后画出二十一个图来显示这个幼体的各种切面与整体。

繪制鸡胚各种連續图的一般步骤要比卵裂或原腸胚形成的全套图更复杂些。如做整装胚胎制片一样,首先要將胚胎染色、透明并封盖。用显微投影器放大并画在繪图紙上。这样,对整体胚胎的背面观与腹面观做了最詳細的記錄。取下载玻片上的胚胎,包埋在石蜡里,切成10微米厚的連續切片。孵化72小时鸡胚的連續切片总数是682片。据此,用相距半厘米的橫綫把两个整体图分成数目相同的橫段,每一橫段含連續切片50片。任何要画图表示的切片就可以在整体胚胎的图上来决定位置。对于带关键性的橫切面照以前整体胚胎放大的倍数画图。于是这些橫切片就与整体胚胎的其余部分結合在一起又显示在不同的图上。这里要感謝那些用立体重建模型及立体图观点显示鸡胚的专家们給予作者制图的启发,例如齐格萊尔(Ziegler)、寶瓦尔(Duval)、李黎厄(Lillie)及巴登(Patten)。可是,在这方面更要感謝从前教作者脊椎动物比較胚胎学的老师——哥倫比亞大学的格里哥(J. H. McGregor)。作为用鋼笔、鉛笔及粘土作图的大师,他教給作者显示发育关系“三度空間”的价值及重要性。

綫条画之所以重要,不仅在于它們的清楚与准确,而且在于它們比銅板图更易于着色。建議讀者用削尖的彩色笔將某些图着色,用紅色描中胚层、藍色描外胚层、橙色或黃色描內胚层。用这种方法描繪出来的鸡胚胚膜图(图106及107)及哺乳类胚膜图特別醒目。在这种情形下,最好用淺紅色描体壁中胚层,深紅色描臟壁中胚层。

前四章包括胚胎学的一般內容,細胞学、遺傳学与发育的关系,性別遺傳与遺傳学及內分泌学的关系。接下去就是蛙的发育作为两栖类的代表,鸡的发育作为蜥形类的代表。最后几章是哺乳类的发育,重点放在人类的发育上。学生总是对于人类的发育比对猪或羊的发育更为好奇,更感兴趣;作者看不出来为什么人們不应滿足这种好奇心与兴趣感。

本书內容对于实验胚胎学的一般原理写得很少。七年多以前作者計劃編写时,准备写一章实验胚胎学,在初稿中已写了实验胚胎学的某些方面。可是,作者在本书写作工作的进程中发现已經出版了一些优良的教本,經過考虑就改变了原来的計劃,把內容几乎仅限于胚胎学的形态方面。此外,作者得出結論,认为学习基础胚胎学的学生在他們还没有在发育、生长及分化的正常形态学方面打好基础时就理解实验的論据,准备是不够的。因此,作者感到添上額外的材料,增加教材的分量,而目的只是为使本书披上一件单薄的“实验的”外衣,这样做是不恰当的。如果本书达到一本有用的形态学教本的目的,那么,它的存在就是合理的。

学习脊椎动物胚胎学应该具备普通生物学的基础知識。作者相信讀者已經熟悉一般生物学的術語。可是,作者为了要引起讀者对于高深的与特殊的術語的注意,因此用斜体字来表示。当引入一个新的術語时,作者就这样做以便使讀者注意,当作者觉得有益而且必須強調这种術語时,同一个術語則多次用斜体表示。

在画图与写稿的工作中得到一些助手的帮忙。从前的学生巴齐勞斯加(V. Bazilauskas),他是医学院本年应届毕业生,画了相当多的图,例如大部分的48小时鸡胚連續图,图54, 59, 64, 94, 130, 140, 141以及其他。在去年一月及二月, E. 加那特(Canadé)先生帮助作者完成33小时鸡胚图及兩幅72小时鸡胚图。图150, 157及其他一些图也是他画的。七年来在准备图材的工作中

不时地有作者的一些感兴趣的及有点艺术才能的学生帮助完成某些繪图。在这些青年中，琼斯学院的福格尔(S. Fogel)与郎特洛克(A. Landrock)两位同学比其他人做得更多一些。所有的图都是在作者的指导下并且是根据作者自己的投影图稿繪制的。书中一半以上的图是作者自己画的。其中一些具有代表性的图是 72 小时鸡胚連續图(除去加那特先生画的两幅)、全部 60 小时鸡胚連續图，图 21, 76, 92, 146—148, 149, 150 以及其他。

密西根大学动物系的斯托卡(A. F. Stockard)博士校閱了书稿。作者对他細致而辛勤的校閱，宝貴的批評及有益的建議表示感謝。各方面的研究者及著者热情地允許复制及仿制他們的图，在本书的相应地方已致謝意。对琼斯学院图书馆成員特别是对盖尔芳特(M. A. Gelfand)先生表示謝意，他大力协助作者从外埠图书馆借得一些稀有的参考书籍。在这里也要感謝哥倫比亚大学动物系的同事們和图书馆館員海勃恩(A. Hepburn)小姐給予作者在謝梅尔洪(Schermerhorn)院的图书馆中画图及閱讀的方便。对麦克米倫公司特别是对麦克寇狄(H. B. McCurdy)先生，在作者 1937—1938 年长期患病及休养期間給予充分的关怀、耐心与鼓励，表示感謝。

最后，本书獻給作者的朋友普洛克特尔(W. Procter)，他的科学兴趣及个人友誼經常鼓舞并促进本书的完成。

A. F. 赫特納尔 1941 年 4 月于紐約，弗拉辛，琼斯学院。

目 录

第一章	胚胎学的历史与学說	1
第二章	原生质与細胞	11
第三章	性的发育	23
第四章	染色体与发育	30
第五章	配子、受精及单性生殖	35
第六章	文昌魚的发育	47
第七章	蛙的发育(从受精到原条期)	59
第八章	蛙的发育(从原条期到孵出)	76
第九章	蛙的发育(蝌蚪期)	103
第十章	鸡的发育(卵裂以前的卵)	120
第十一章	鸡的发育(从卵裂到胚胎的奠基)	125
第十二章	鸡的发育(孵化 24 小时)	135
第十三章	鸡的发育(孵化 33 小时)	138
第十四章	鸡的发育(孵化 48 小时)	145
第十五章	鸡的发育(胚膜)	158
第十六章	鸡的发育(孵化 72 小时与某些更晚的时期)	164
第十七章	哺乳类的发育(配子的产生与性周期)	197
第十八章	哺乳类的发育(卵裂与胚层的分化)	209
第十九章	哺乳类的发育(胎盘)	216
第二十章	哺乳类的发育(7 毫米猪胚的发育)	222
第二十一章	哺乳类的发育(人的发育)	238

第一章 胚胎学的历史与学說

从最早有文字記載时起直到現在，有关动物的发育总是人类首先感到兴趣的問題之一。这种兴趣是人对其周围环境，对生物界与无生物界的关系加以探索的自然結果，前者产生自然科学，而后者产生物理科学。动物通过亲代动物的繁殖而产生是容易观察到的事实，很自然，动物发育过程就引起人們的兴趣。复杂的成年有机体起源于一个小的卵对于自然科学界最精明的科学家來說也經常是一个难题。发育的形态学問題和較小范围内发育的生理学問題只是在較近的时期內才被适当地了解与分析。发育現象的正确解釋是基于許萊登 (M. J. Schleiden 1804—1881) 和許旺 (T. Schwann 1810—1882) 在 1839 年所提出的細胞学說之上。因此毫不足怪，在这一时期以前的許多胚胎学的記載中，观察常是錯誤的甚至是离奇古怪的；例如，相信生命能从无机物质或有机物质自然发生，自行組織成为或多或少复杂的有机体的看法，从远古一直保持到巴斯德 (L. Pasteur 1822—1895) 的时代。

看一下这些古代的記載，我們发现人們是以渴望和热情来研究发育問題的。当然，人們犯了一些严重的錯誤，某些科学結果在今天看来是粗放的，不成熟的，而且是幻想的，但是考虑到当时显微技术的缺乏，不适用的工具及光学装备，缺乏近代物理学和化学的知識，同样也缺乏书籍和科学研究的記錄，在科学家之間由于交通不便所造成的隔閡，而且几乎所有这些早期的研究者在他們的学术領域中都是开路的先鋒，这一点也不能算作是一件小事，我們应当承认他們做出了很出色的工作。因此人們不應該忘記从中世紀起到文艺复兴的初期，时代的不健康風气相信权威甚于相信自己亲眼所見的观察与亲手所做的实验，这种風气即使在科学中，特别是在医学与生物学中也能觉察得到。在思想家中仅以臆測来对待发育和分化的过程也大有人在。这些就是哲学家，特别是所謂的“自然哲学家”，他們试图推論出来自然的規律性甚于用观察与实验来确定这种規律。这些不同影响的結果在人們的心目中就造成两个不同的发育学說：一个是先成說，另一个是漸成說。

先成說 先成說最朴素的形式是认为卵在它的物质里含有一个多少是成体动物的完全雛形，发育即是这个雛形的生长与展开成为成体动物。就人來說，这种雛形就称为“小人”，每一个卵在母体的卵巢中就包含这样的小人，它受到精液的适当刺激就发育成为成体。在这一点上，一些先成說者在他們的臆測中涉及到人类时，就走入了困境，因为如果在卵中有小人存在，那么小人自身必然也含有卵巢，卵巢中的卵含有次級小人，小人又含有卵，卵再含更小的、三級的小人，依此类推，一直到小人变得如此之小，以至必然要消灭到沒有。一些好意的自然哲学家把这一爭論推向如何荒謬的地步，由于他們的一些臆測指出夏娃在她的卵巢中携带了多少小人。它們的数目估計約为两亿，并且有些人相信当这些小人用完，就不会再有人生出来，因为供应告罄，世界的末日就会降临。在这样的基础上甚至說这一事件要在那年发生，都可以預告。

如此天真的臆測在現代也可以出現在我們面前，这些臆測为有才华的，善于做敏銳观察的人

士所提出。这些学者怎能得出这些离奇的結論，可以从他們对于植物种子萌发的研究中找到解釋，虽然在当时并未理解种子与动物的卵根本不相同。导致这些結論的另一因素是少数的研究者用鸡蛋做观察，因为鸡蛋容易得到，便于操作及孵化。鸡蛋在产出时常是已經开始了它們的早期胚胎发育，如果再放在与孵卵的母鸡体温相同的温度下，它們就繼續发育。因此有名的解剖学家兼动物学家馬尔辟基(M. Malpighi 1628—1694)在未孵化的鸡蛋中看到了小的鸡胚就毫不足怪，因为他住在麦新納(Messina)与波隆納(Bologna)，那里夏天的温度可以达到100°F以上。

除了鸡有上述現象以外，斯旺美尔当姆(J. Swammerdam 1637—1680)和本納(C. Bonnet 1720—1793)对于昆虫也观察到了类似的現象。斯旺美尔当姆是一位細心的研究者，在他对昆虫的研究中，为生物学提供了大量的事实。他与哈維一样，认为蛹(蝶蛹)是昆虫的卵。斯旺美尔当姆能够看到在发育中进行完全的变态那些种类，例如蒼蠅和蝴蝶，成虫在幼蛹的皮下亦已形成。本納用蚜虫卵无須受精在母体内发育为例，以增补并且加强了这一证据，由此发现了单性生殖的过程，同时，主观地证明，蚜虫的卵符合于先成說最准确的要求。

对于本納的信念在此必須补充一下，即他并不相信先成說的粗淺看法。虽然他支持在卵中有成体的雛型存在，但他认为这一雛型不一定是成体的縮小了的复制品。以本納那样的才智岂能看不出这样假設的不可能性及荒謬性。他假定預先形成可能是建立一些中心的定位，器官及器官系統圍繞这些中心而形成。这样的假設很接近我們对于物质或称器官形成区域在卵中預先定位的近代观点，即所謂的鑲嵌卵，以后在鑲嵌學說的論述中将要討論。在大批先成說的出色維護者之中，必須加入大哲学家萊布尼茲(G. W. Leibnitz 1666—1716)和有声望的生理学家哈勒(A. von Haller 1708—1777)的名字。我們还有机会提到后者。

在先成說里又加上了另一个混乱，当雷文虎克(A. van Leeuwenhoek 1632—1723)发现人的精子时，他誤认为像原生动物一样是一个独立的有机体，因此，把它命名为精虫。事实上，他想像这是在精液中的寄生虫。当精子在受精中的意义最后被确定时，就发生了在人中究竟是精虫含有小人还是卵含有小人的問題。这一問題并不是人們所設想的那样的不适合。自从亚里斯多德(Aristotle 384—322 B. C.)以后，甚至在那以前，許多自然科学家相信雌性对于胚胎的組成无貢獻或者貢獻极少，对于后代的产生雄性独立負責。一些人认为卵，另一些人又认为子宫只是一个发育的附屬器官，它們含有适当物质的环境，在其中雄性的“种子”(精子)获得发育的适当場所，正如植物的种子必須在适当的土壤种类中找到它的适宜环境以利于萌发一样。实际上，精液的原字义是种子，在聖經及別的古书中有許多启示都提男人的种子，从不提女人的种子。

在先成說的这一新的方面，生物学家們用新发明的显微镜勤勉地研究了精子，一直到一位显微镜学者哈特索克尔(Hartsoeker)确实描述了人的精子里含有小人(图1)为止。这样先成說者就分成两派：精源論者及卵源論者。

遺傳与发育 虽然先成說的这种古老概念在今天已經全部失去信用而且变得沒有声望，但是另一个更精細形式的先成說却为近代遺傳胚胎学家們所提出。因为染色体是基因携带者已經毫无問題地成立了，基因控制个体所有的性状——形态的和生理的——这样，就創立了受精卵含有发育成为特定个体的基本图案。这一图案是預先决定的，而且是預先勾划的。蛙卵之所以发育

成为两栖类中的蛙是因为它具有发育成蛙的基因，人卵发育成为人种的一員，也正是由于同样的理由。可是，基因除非作用于特种的环境之中，从来不能表现这种能力。实际上，二者是不可分割的，共同控制个体的发育。以后还要更詳細地討論这一問題。

漸成說 我們轉向另一个重要的发育学说：漸成說。这一学说认为胚胎的发育与分化起源于均一的生活物质团，在其中沒有預先形成的物质，也无組織及器官。这一学说很古老。它为亚里斯多德以較简单及原始的形式提出来，流行于中世紀直到哈維(W. Harvey)的时代，哈維是遵循亚里斯多德的路綫，是漸成說的热烈的拥护者。他和他同时代的以及后继的学者們对于这一古老的学说供給了一些附加的概念，一直等到烏尔夫在1759年才把这一学说建立在稳固而可以接受的基础之上。哈維在他对生物学有名的，重要的生理学貢獻之外，在哺乳类鳥类及其他种类的胚胎学上做了很多的工作。他写了一本优秀的比較胚胎学，比較如脊椎动物与无脊椎动物这样相差很远的种类的胚胎。由于他，我們才有了这样通常的格言“一切生命由卵而来”，在他的时代，这是革命的生物学的概括。在沒有显微鏡可利用的情况下，他正确地推測到鸡卵的生活均质部分是集中在胚盘，它是在卵黄頂上的一个小白点。这簡直难于理解，約在60年后

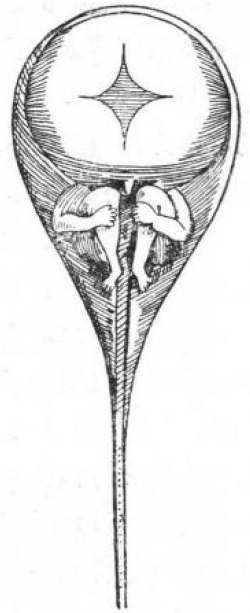


图1. 哈特索克尔的想像图——含有一个小孩的人类精子。

杰出的解剖学家如馬尔辟基还能在他的观察中犯錯誤，认为在胚盘里能认出有預先形成的胚胎。

虽然漸成說在亚里斯多德时代多少已被知道，可是一般是把它归功于烏尔夫(C. F. Wolff 1733—1794)，他在1759年对于这一問題发表了他的观察結果，一本包罗广博的論文，题为发生学说。他在鸡卵中看到器官从均一的生活物质一个接着一个地形成。在那种物质中沒有預先形成小鸡的形态，在描述組織的形态时，他提到小囊、小泡、小壶腹，非常接近于80年之后才宣布发现的細胞学说。自然，公正地对待別的研究者，例如馬尔辟基、雷文虎克、葛魯(Grew)、布朗(Brown)、杜特罗舍(Dutrochet)及其他人，我們必須注意他們也很接近于承认細胞。

烏尔夫受到哈勒与本納强烈的反对，二者都是著名的自然科学家和哲学家，他們的反对受到他們的同時代人細心的考虑。一直等到1821年，当有名的解剖学家麦克尔(J. F. Meckel 1781—1833)指出烏尔夫的观察以及他的合乎邏輯結論的正确时，漸成說才被接受并且获得了贊許。这一学说被接受后又由杜嘉丁(F. Dujardin 1801—1860)1835年在动物中，摩爾(H. von Mohl 1805—1872)1846年在植物中发现原生质之后很快就傳播开来。

今天我們虽然承认漸成說，但是我們并不承认烏尔夫所提出的方式。我們知道一个有机体的发生成分是强烈地为遺傳所固定，我們也知道有机体奠基于它所发育的受精卵。在有机体遺傳成分的基础上——它的基因——它循着特定的图案发育，时刻存在的外界环境以它变化着的影响作用于这种图案。只要环境对于一个特殊种的发育卵或胚胎是正常的，結果就发育成为一个正常的个体。可是即使所謂“正常”的胚胎在它更細致的微細部分仍然是高度可变的，因为在环境中具有用粗放方法观察不出来的无数的細微变化，这些变化对于基因的表现有不断改变的

作用。此外,当环境被实验者有意识地改变之后,就可能对于有机体的结构有深远的影响。我們在本章末将再来談到这个問題。

貝尔(K. E. von Baer 1792—1876)給予胚胎学观察一个很大的动力。他的工作接触到科学的許多方面,在这里不可能詳細列举及評价。其中突出的貢獻而且必須加以提到的是他的胚层学說,哺乳类卵的发现,生物发生律的預示,当代胚胎学的記錄集成一个整体的叙述。

在細胞学說成立之后,胚胎学的研究走上了嶄新的道路。发现了卵也是一个单細胞,受精包括卵与精子的結合,形成合子。胚胎发育現在被认为是細胞分裂和細胞逐漸分化的連續过程。

演化学說对于胚胎学的影响 承认了这些主要概念的結果,在上一世紀中期及晚期胚胎学就成为多数生物学家普遍的研究領域。可是生物科学中的最聪明才智之士并未被吸引到这方面来,一直到达尔文(C. Darwin 1809—1882)在1859年宣布他的演化学說为止。胚胎学研究的这一个黄金时代揭开了說不清的宝藏,它們起了刺激的作用以吸引更多的人到这一領域中来,在胚胎发育中增加了更多知識的积累,改进了研究这些有趣味的引人注意的問題的方法。这样一来,显微鏡的完善几乎达到了它解象力的限度;为精密保存和固定胚胎所制出的化学药品,例如盐类、酸类以及其他的試剂;为染色及分化組織与器官的目的而发现和发展的染料。在染色的整个領域中,最显明的也是最有用的染料苏木精就是在1863年为瓦达尔(Waldeyer)所发现的。但是显微技术的頂峰成就是赫斯(W. His 1831—1904)所完成的,他在1870年发明了精确的切片机。赫斯的发明代替了用刀片切薄片的累贅而粗糙的方法,使不可想象薄度的切片很容易准确地切出来。整个胚胎現在可以切成薄片,排成系列,貼在玻片上,染色,然后很方便地在显微鏡下观察。这确是一个革命的时期,只經過十年的短暫時間。到这里停下来想一下这些近代的改革与发明,今天的一般生物学者常认为这些都是早已具备不足为奇。事实上,这些都是很近的事。好多的改革与发明是在現在仍然活着的人一生的時間内发展而成的。

所有这些因素,和許多其他的,在这一短章限度內多得无法討論的因素都引起了很大的兴趣而被采納到胚胎学的研究与思辨之中。这一时期的一位杰出的代表人物是赫克尔(E. Haeckel 1834—1919)。虽然他对胚胎学的貢獻是在哲学及臆測方面多于經驗方面,但他在生物学上毕竟是一个領導人物。他不仅是一位不倦的工作者,并且善于启发他的学生与同事敢于大胆設想,鼓励他們在寻求真理上作更大的努力。他的无数学生来自全世界各国,其中許多人发展成为有国际声望的杰出的生物学家。

重演学說 重演学說一般归功于赫克尔,謂任何种的胚胎在它的发育中經歷它的种族演化历史,說得簡洁一点,即是“个体发育重演系統发生”。这样一种学說已經为繆勒(F. Müller 1821—1897)所拥护。繆勒用他在甲壳类的工作中所发现的证据作为重演学說的基础,追溯好几种胚胎都有无节幼虫,它是所有甲壳类的共同幼虫。这一证据被赫克尔热烈地支持并且竭力加以扩張,于是重演学說主要就和他的名字联系在一起。这一学說大大地刺激了胚胎学的研究。它被許多生物学者认为是赫克尔对于这一課題最輝煌的供献,例如赫特維希就有这样的意見。从1868年宣布时起,一直到本世紀初,它成为主导思想,它的影响人們可以从胚胎学文献中看得出来。在它最盛的时期,它积累的“例外”和缺欠都有意識地被忽視掉,而它正面的证据就大加强調,于是

健康的反应很快就出现,以新的姿态对待发育问题。重演学说将要在另一章里讨论,这里应该指出,它在上世纪末期在启发思想、讨论及研究上无疑是有很大好处。赫克尔的两个学生赫特维希弟兄 (O. Hertwig 1849—1922 及 R. Hertwig 1850—1937) 做了出色的大量工作。在胚胎学研究上他们更重要的贡献是对中胚层与体腔起源的研究,人工单性生殖的尝试,在受精中精子与卵核融合的叙述以及他们许多其他胚胎学及细胞学的研究。其他的人被赫克尔的天才及人格所鼓舞成为他的学说、思辨及观点的热烈维护者。其中必须提到波耳弗尔 (F. M. Balfour 1851—1882), 他在他的短促一生中不仅做出了巨大的创造性的工作,并且把比较胚胎学的散篇报告汇集成了完整的科学。

发育机制的开始 到上一世纪末,在胚胎学研究中另一倾向出现。它产生两种独立的学科,即是细胞学与实验胚胎学。后者,德国人给起了一个很好的名字,叫做“发育机制。”

这一新的转变对于胚胎学者的系统发生结论,即把胚胎发育看成是演化的历史说明,加以猛烈的攻击,换一句话说,就是对赫克尔生物发生律的一个进攻。领导进攻的是赫斯,就是多才多艺的切片机发明者。他指出,无论如何也不能把细胞、组织及器官发育与分化的动因放在只是循着系统发生路线的臆测上。他与其他人的意见是,器官的形成与发育依赖于要求这些器官需要去完成什么样的机能,而不是依赖于它们的系统发生历史。他提出一个大胆的看法,认为卵裂、囊胚形成、原肠胚形成以及在胚胎发育中所有继续的各阶段都可以在纯粹的机械论的基础上来解释,在发育中的任何一个阶段就是下一阶段的直接原因,这一新形成的阶段又是更下一阶段的原因等等。这一锁链既无开始也无终了,因为它随着受精卵或单性生殖卵的激活而开始,由于卵与精子的结合,或者由于单性生殖而必然生存下去,这些卵与精子又必然从生殖腺而来,生殖腺是在亲代有机体中很早分化出来的。

魏斯曼的种质学说 赫斯的争论在路线上和魏斯曼 (A. Weismann 1834—1914) 的学说与想法是符合的,后者的工作是循着遗传与演化路线犹甚于新成立的实验胚胎科学。魏斯曼通过他的席卷无遗的概括,赢得了全世界生物学家的注意与尊敬,这里提到他的种质学说是恰当的,虽然在现代它已失去了一些在上一世纪末的威力。

在他对于昆虫及其他无脊椎动物卵的研究中,魏斯曼发现,注定产生有机体生殖腺的原生殖细胞在卵裂中很早就分离出来,这些细胞含有下一代个体发育所必须的一切遗传“决定子”。在某些种类中,例如蛔虫,单的原生殖细胞在第二次卵裂中即分开在一边,当这一细胞继续分裂时,它以延缓的速度进行。其他的细胞保持它们的正常速度继续进行卵裂,最后形成动物体,而延缓的生殖细胞被包在体内,发育成为生殖腺。体细胞没有所有的“决定子”;它们的差别是每一个细胞在身体的器官及器官系统的发育中具有特定的任务(体质)。这些体细胞的机能就是携带种质,营养它并且保护它。体质在一定的时间内总要死亡,返回到无机界。可是,种质为体质所保护而且寄生于体质,它是不会死亡的,只要个体的生命存在时,从性腺放出一个或者许多的细胞带着全数的决定子为受精或单性生殖所激活,在下一代中又发育成体质与种质,如此连绵不断,以至无穷。生命是没有尽头的。今天生存的任何动物都携带着从第一个原生动物或者非细胞的生活物质所遗传下来的生命火花,不管那个原生动物或者非细胞的生活物质的形式如何。

镶嵌学说 是赫斯的观点，特别是他对发育机制的解释，又为赫克尔的学生鲁(W. Roux 1850—1924)大大地推进了一步。鲁大胆地断言，我们必须通过实验的方法来寻求生长与分化的原因。在他对于蛙卵工作的基础上他作出结论，认为复杂的分化归纳成为较简单的分化，后者在最后的分析中又可以归纳成为一般的物理化学过程。鲁对胚胎学的杰出贡献是对解决发育问题的着手方法。正如他的老师赫克尔以其博学多才启发他的学生一样，鲁也以他的特殊的、无与伦比的研究方法鼓舞他的学生与后进。在他对于蛙卵的研究中，他确信卵的一定区域在卵巢中亦已注定要发育成为特殊的分区。这样，未受精卵动物极的暗区主要是发育成为动物的头区，植物极成为后区。在受精之前，整个的卵是辐射对称，而在受精之后通过两极和精子进入点的垂直(子午线)面，决定胚胎的左右面并为胚胎准备两侧对称。当卵裂继续进行分裂球逐渐变小时，在囊胚上为形成特定的组织与器官就有更多的区域被划分出来，因此到最后，对于分裂球的潜力来说，胚胎变得很像一个镶嵌体。

当镶嵌学说在各种类型的卵上被审核时，证实不是所有的卵都以同样方式发育。例如在两栖类，文昌鱼或棘皮动物的第一次卵裂中，把两个分裂球，有时把四个分裂球分开，则产生两个或者四个(很少情形)完整的幼体。在物质的形态中不论卵含有什么东西，在分开的分裂球中总是产生这一形态的两个完整的幼体。因此，这种成形的物质必然也存在于每一个分裂球中，并且存在于卵中。在环节动物、软体动物及大多数的节足动物的卵中，情形就不是这样。如把这种卵的两个分裂球分开，它们发育成怪胎，在这些怪胎的晚期发育中，作为正常幼体的前部或后部还可以被鉴定出来。康克林(Conklin)名前一组的卵有“不定型的”卵裂，后一组的卵有“定型的”卵裂。

这些都是很神秘的，但是如果用适当的卵做观察，对于问题的解决还是很简单的。很幸运，每一组的卵都有色素、清明或者浓厚的原生质、卵黄或者其他可见的分化部分所标记成为区域。棘皮动物及两栖类卵用这样一种形式分裂，即两个或四个分裂球获得所有区域的相等量，因此分裂球装备了每一种成形的物质能以形成完整的幼体。另一方面，在环节动物和软体动物的卵中，第一次卵裂没有分布等量的卵物质到两个或四个分裂球中去，如果把它们分开，发育因此就败坏(图4)。

鲁被O. 赫特维希、杜里舒(H. Driesch)及其他的人所竭力反对，因为鲁认为生命就是建立在这样的简单物质和机械论的基础之上，但是许多别的研究者在其他种类的卵中观察相同的过程，证实了鲁的基本概念。这一概念是鲁的发育镶嵌学说的基础，我们以后会看到鲁的学说含有大量的真实性，成为今天发育学说的支柱。鲁及别人的观察使他坚信发育是细胞的分化，它们从多少是不分化而均一的卵，但在其中具有简单的、粗糙的物质预先定位，在发育进行时成为高度分化与特化的细胞。

细胞谱系 这一方向的研究直接引入细胞谱系的问题。有理由认为，在囊胚中含有各种分裂球的区域，它们产生特定的组织与器官，人们可以向更早期的卵裂追踪这类区域，而且可能追踪到卵的本身。细胞谱系是细胞胚胎学的一项诱惑性的研究，也是一个挑战性的问题，它把研究细胞结构更细致更详尽的细胞科学加入到新科学的行列之中，这一新科学之所以成立，正是由于它是直接依赖于胚胎学。这些观察的成果丰富，大大地增加了我们的胚胎学知识。欧美两洲的

著名的細胞学家及实验胚胎学家——在美洲有康克林、哈瑞逊(Harrison)、罗帕(Loeb)、摩尔根(Morgan)、惠特曼(Whitman)、威尔逊(Wilson)及其他的人,在欧洲有波弗里(Boveri)、布拉舍(Brachet)、德拉杰(Delage)、杜里舒、弗来明(Flemming)、赫伯斯特(Herbst)、赫特維希弟兄、金肯逊(Jenkinson)、魏斯曼以及大批别的工作者——得出結論,指出魯基本上是正确的。在許多年研究了几几乎无脊椎动物所有的各門中所有各类型卵之后(也研究了一些脊索动物),大多数学者坚信这样一个必不可少的真实性,即是在卵內有比較简单的物质預先定位,这一預先定位以后更为趋异,并且在囊胚与原腸胚中进一步勾划清楚,成为各种特殊預先定位的区域。那是一场持久的論战,繼續了差不多30年,但到最后魯的观点为現代实验胚胎学及細胞学的新成就所支持,一般地取得了人們的接受。

在这里必須再一次指出,魏斯曼是如何的明智,他已經料想到胚胎分化与組織的机制,这就令人回想到他的工作与孟德尔的遺傳学(1892)近似,并且是如何与发育的卵鑲嵌組織的新概念和諧一致。当他維護达尔文的自然选择原則时,他应用了他学說中的“生命原”,这些生命原組成了細胞的“决定子”。卵含有为組成成体的一切决定子。他解釋发育以及继此之后的分化是由有規律的、分化的、而且調整得很好的卵裂机制所产生,借助于这种机制特定的决定子,通过有选择性的、质量不同的有絲分裂,产生特殊的分裂球。魏斯曼料想到囊胚含有不同类型的分裂球,所有这些分裂球都装备了不同的决定子与潜力。这些决定子全数存在于卵內,随着以后每一次的有絲分裂,按照质的不同,分布到总在减小、更专化、更特定数量的分裂球里,一直到晚期的囊胚,它是一个大量特定潜力的鑲嵌体,这些潜力在胚胎中或者在幼体中是形成特定器官与組織的动因。看来,魏斯曼的先見之明在这里預示了随着本世紀开始进展的基因概念的来临。

在研究胚胎学时,人們不应忘記受精卵在生理方面是像一个成体的,它的固定的发生成分从双亲的遺傳所获得,在它的发育方式中对于环境变化发生反应。那么,卵的环境是什么呢?我們认为,在細胞核以外的任何东西都是环境,更专门一点說,即基因以外的任何东西。此外,我們分別两种环境,第一是紧靠近基因的环境,这是細胞质同有机体自身的內部結構;其次是有机体以外的环境,換一句話說,即有机体生活的介质。两种环境都影响基因的表现。例如,細胞质由于代謝的活动总是在改变它的化学成分,因此,一个細胞內的細胞质在任何頃刻的时间从来不会与另一个細胞的細胞质完全相同;这种差別对于基因的机能有影响。邻近細胞的压力作用于一个細胞或者一群細胞,可能使这一細胞的基因受到影响,发生特殊形式的作用;神經管某一部分的突起可能使基因影响邻近的細胞发生特殊方式的反应。在以上两种情形之下,如果把第一种情形中的压力除去,或者使第二种情形中的突起受抑制,則基因对于这些特殊細胞的影响就可能不同。这些就是紧靠近基因环境作用的例子。

所謂外环境这一名詞,我們的意思指的是有机体外的主要生理影响,它在生理方面影响有机体,例如冷、热、光綫、湿度、压力、食物与氧的缺乏等等。这些因素影响細胞的原生质,从而也波及到染色体的基因。例如,从海水中移去氯化鈉,則海胆正在卵裂中的分裂球就分散开来,变成球形。实质上,有千百种这一类变化着的环境因素,发育的卵必須对之作不断的調整。代表有机体遺傳成分的基因是严格地固定的而且是預先决定的。除非通过环境,它們在机能上是不能被干

扰和受影响的。在另一方面，环境又常常在变化，正是在这一领域之内，我们在发育上做了大多数近代的实验工作。实验工作者可以任意改变环境，改变到对于他的实验和他的目的合适的程度，这样就能与他的对照相比较，得出他提出问题所要求的答案。

关于基因在发育中如何施展它们的影响，我们知道得很少。可是，我们知道在有机体中每一个核的染色体是从卵的原始融合核经过有丝分裂衍生而来，根据这个理由，除了在退化的细胞中以外，在有机体整个身体的每一个细胞核中的基因必定都是一样的。因此，当细胞在形态与机能上变得不同时，这些变化不可能是由于基因，而一定是由于环境。前面已经提过外界环境影响有机体的内部环境。一个可信的学说说明内部环境改变的事实，以及解释这种改变的原因为查耳德(C. M. Child)所提出，他是一位深思熟虑及细心的研究者。这一学说是关于在胚胎发育中极度的问题。

查耳德的代谢轴级度学说 曾经为查耳德及许多近代的研究者一再指出，在卵或在发育的胚胎中，能以认识出来在预先定位中的主要区别是由于在卵巢中卵的位置与定向这类环境因素所引起，或者由于卵与养料和氧的供应相距的远近以及无数其他的环境因素所引起。解释这一点的显明例子是果蝇的卵，或者任何昆虫的卵(图 22)。这种卵在它的生长后期，成熟分裂进行之前显示突出的极性。果蝇卵有一前端具备一个卵孔，一个后端含有生殖细胞颗粒。它也有左右及背腹面。所有这些区域与未来幼虫的相应区域一致。甚至在卵巢中，这些卵都是恰当地为着它们以后的生长期定向，它们在卵串中按照与它们的对称有关排列成为极化的、有顺序的形式。没有疑问，有极其多的因素，可能主要是化学的性质，在受精之前卵在它的原生质排列上对这些因素发生反应。

同样，精子进入卵内纯粹是环境的和偶然的事件，影响在卵中的预先定位。鲁发现蛙卵的第一次分裂是经过两极与精子进入点；这一点在建立胚胎的两侧对称中起作用；进入的点注定位于未来幼体的后腹面。这一发现在后来不得不加以改变，当了解到第一次卵裂面并不总是与精子进入点一致。两栖类卵，当精子接触它时，似乎在它的组成中已经有轻度的两侧。第一次卵裂面的呈现可能是由于那里的细胞质粘滞性小一些的原因。精子只是进入最小的阻力线，而这里正是预先定位的第一次卵裂面。

环境的因素在卵的一定部分产生多卵黄或少卵黄区域，这样就决定了核的位置，核又决定卵的极性及其体的位置，同样也决定许多其他部位的分化。此外，卵黄的存在或缺乏决定细胞分裂的速度。在两栖类的早期卵裂中，动物极区域的细胞比植物极方面的细胞分裂快。因为所有继此之后的、更特化的预先定位，都是通过一个分化或一组分化的影响，从这些初级的预先定位发展出来的，这样，在上面讨论过的遗传效果之外，这里我们还有一个真正的渐成效果。

查耳德解释这种在卵质活动中的初级差异是一般代谢活动的差异，从动物极到植物极递减，他把这种情形说成是代谢轴的级度。快速的细胞分裂是显示高的代谢速度；在两栖类的卵中和在多数别的卵中，这种情形近动物极占优势，近植物极则逐渐变小。因此，从一个极端到另一个极端即是经过一极到另一极就有一代谢轴的级度。可是，其他部分可能有它们局部的生理级度或称特殊的器官级度来影响发育，起次级级度的作用。总的来说，这样的级度和胚胎发育过程的