

# 胚胎發生的誘導作用

王希成

(南京大學生物學系)

## 一、認識發生過程與掌握發生規律

誘導作用正是今天發生學上的一個中心問題，它佔據了最近三十多年來各國有關胚胎學或實驗動物學文獻的重要內容，它對動物胚胎的發生究竟起了什麼作用呢？有必要來談一談。

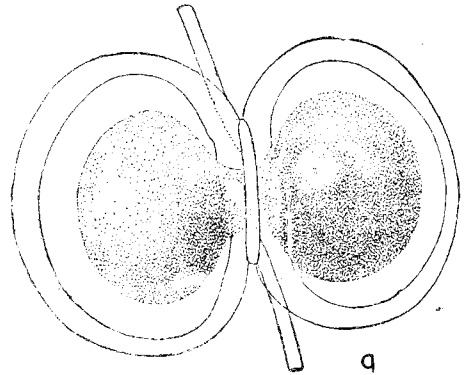
在胚胎學還沒有發展成為一門科學以前，人們從勞動生產的經驗中已經獲得了一些有關胚胎發生的知識，例如小雞是從雞蛋孵出，蟻蛭是從蟻子孵出，總之，知道這些動物的胚都是由卵所發生。但是認為一切動物都來自卵而作出這樣一個科學論斷的，還是十七世紀英人哈維(William Harvey 1578—1657)氏所提出。至於對胎生的哺乳動物究竟是不是由卵而來，人們還是懷疑的，直到十九世紀之初，俄國貝爾(К. Е. Бар, 1792—1876)真正把多種哺乳動物的卵找出來，人們對動物胚胎的統一起源，才有了真正的認識。

長期以來，經過無數胚胎學家研究的結果，已經使發生學累積了很豐富的材料。到了今天人們對於各種動物的正常發生經過，一般來說，大體上已經明了。所以今天人們所要求的已不是如何認識發生過程的問題，而是如何能掌握發生規律的問題。其間最重要的一環，首先是如何能找出發生的因果關係，這正是本世紀以來尤其近三十多年來胚胎學家努力追求的目標。

談到胚胎發生的因素，總的說來，不外三個，就是遺傳因素，胚胎內部因素和外部因素，本文所談的誘導作用就是討論胚胎內部的成胚因素問題。

## 二、從調節發生談起

把一個蟻蛭卵當卵裂到兩細胞時期用頭髮



第一圖 卵裂到二細胞期的蟻蛭胚，用頭髮在二細胞間將它扎緊

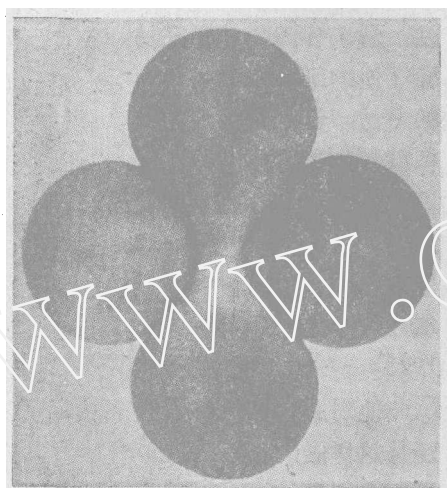
在兩細胞之間扎緊(第一圖)(Spemann, 1903)，或是把一個青蛙卵當卵裂到兩細胞時期把它夾



第二圖 從扎緊二細胞期的蟻蛭胚所發生的雙胎

紧在两片载玻片之间，然后把它颠倒放置 (Penners and Schleip, 1928; Pasteels, 1938)，它们每个都会发生成双胎 (第二图)。或是把一个海胆卵当卵裂到四细胞时期，机械的把四细胞彼此分离开来，它们将会发生出四个较小

的正常海胆幼虫 (多臂幼虫) (Driesch, 1900) 还有把两个卵裂到二细胞时期的螺旋卵，用十字交叉的方式彼此互相叠放，让他们互相融合 (第三图) 将会发生出一个加倍大而正常的螺旋单个体 (Mangold und Seidel, 1927)。



(甲)



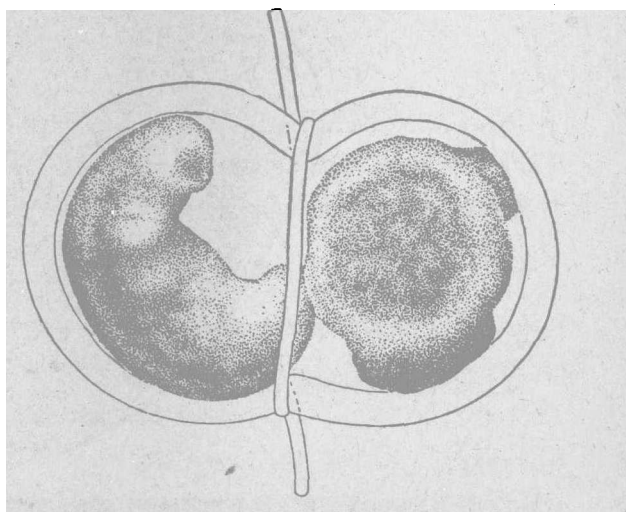
(乙)

第三图 两个二细胞期的螺旋胚用十字形交叉式互相重迭使它们彼此相融合  
(甲)开始重迭 (乙)已互相融合

这里所引述的同是一个卵在不同条件下可以或则发生为两个到几个正常的个体，或则发生为只有正常个体的一半，胚胎学上把这些现象解释为调节发生，因为这几种卵在发生刚开始的时候，是一种调合等能系统，所以经过分出一半或一部分或加入一倍，都能在发生进行中调整为一个完整的整体。

不过事情还不这样简单，上面所举的例，并不全是每种试验唯一的結果，融合两细胞期的螺旋胚除发生出一个加倍大的单个体外，还有双个体，三个体等。扎切二细胞期的螺旋胚除发生两个个体外还有另一結果，是两个细胞中只有一个成胚，另一个只成一团活细胞 (第四图)。所以在这些情形下单纯用调节发生仍是解释不通，必须作进一步分析。这里只把用头发扎切二细胞期的螺旋胚这一个试验特别提出来谈一谈，因为同下文是有关的。这个试验是德国胚胎学大师 Spemann (1901, 1902,

1903) 在有尾类胚上首先做的，后来苏联胚胎学家 Schmidt (1933) 又在无尾类较晚期的胚重做了这个试验，获得同样的两种结果。就是一



第四图 从扎紧二细胞期的螺旋胚所发生的另一结果：其一成胚，另一不成胚，只是一团细胞。

个是扎切的每一边各成一胚，另一个是只一边成胚，一边成一团活細胞。用調节发生不能解释这个事实，在后一結果为什么一边能調节成整胚，一边不能調节呢？Spemann 对这个事实作了这样的解释：在前一种情形是第一次卵裂面（也就是扎切面）和將來胚的正中面相合，就是从正中綫分开；在后一种情形是第一次卵裂分开將来的腹面和背面，只有背面能發生成正常的胚，腹面只能成腹細胞团。前一种兩半都能成

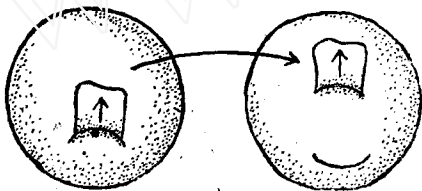
面，如果不含有胚的背面便不能成胚，如果含有背面不問是含有全部或只有半部都能成胚。胚背面对于成胚的重要性 Spemann 又从移植試驗得到确切証明。为了胚体移植試驗他还設計出一套用童髮和玻針做成的工具和一套技巧的方法，后来各国胚胎学家仿制了他的工具，运用了他的方法，使得种种胚胎移植試驗都能有方法进行，因此实验胚胎学也就大大發展了。Spemann 为介紹他的經驗，曾写过一篇“显微外科手术”（Spemann, 1923）。



第六圖 被移植原口背唇后，从本胚的腹面被誘导产生出第二胚。

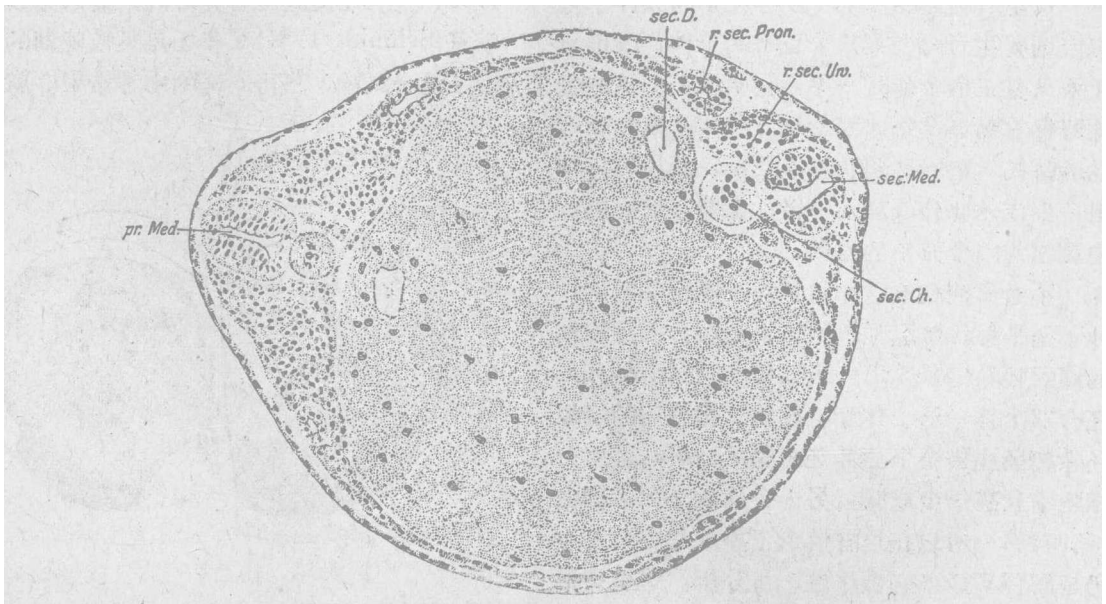
### 三、誘导作用

根据上面的解释，成胚不成胚，关系在背



第五圖 原口背唇的移植  
(左圖示从原口背唇切下一塊 右圖示切下的一塊背唇已移植于另一胚的原口腹面)

他对胚背面的移植試驗是这样做的(第五圖)：用两个同期的早原腸胚(但是两个色澤有区别的不同种)，从一胚的原口背唇处切下一小塊，把它移植到另一胚的离原口頗远的腹面，(腹面



第七圖 第七圖胚的橫切面，表示双蛋完整器官 Pr. med. 本胚的神經板 Sec. med. 第二胎的神經板 Sec. ch. 第二胎的脊索 r. Sec. Uw. 右边第二胎的肌节 r. Sec. Pron. 右边第二胎的前腎 Sec. D. 第二胎的腸腔 在第二胎里浅色部分是由移植片的細胞所發生 深色部分是由寄主所發生。

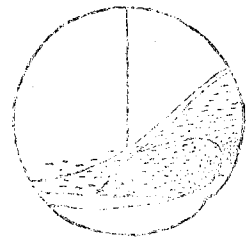
先挖除同样大小的一块，然后把这从背唇来的小块填补进去。)这个被移植的从背面来的小块果然显出成胚作用，结果使这个被移植的胚除他本身形成一个正常的个体外，还在被移植的地方发生出第二个个体，就是说这个胚已经成了双胎(第六图)。把这个胚切成切片来看，一点也不错，完全是两副完整的器官(第七图)。从色泽的区别，在切片上明显的看出被移植的小块浅色原口背唇已发生脊索和部分体节等并融合寄主的材料组成第二胎全部主要器官，从这个试验的结果的确证实了Spemann的相当于将来蝶螈胚的背面的地方有成胚作用的理想。Spemann把这个第二胎的形成认为是一种诱导作用，他认为蝶螈胚的原口背唇有诱导胚的未分化部分成胚的能力，他在1924年和他的学生Mangold共同发表了这种理想的学说。

#### 四、诱导作用的分析

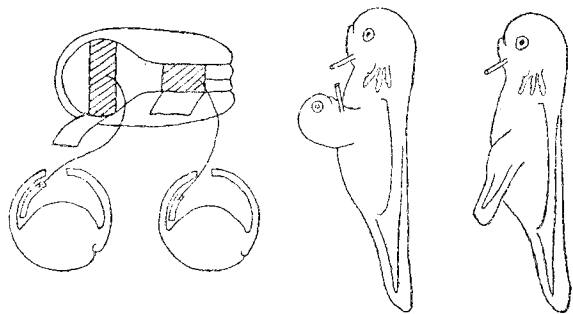
(1)被诱导出的第二胎构造的分析 首先必须要作出分析的是形成第二胎的材料在被移植的寄主和诱导作用物之间究竟是怎样分配的？从切片上看出了两种情形(第八图)：一种是彼此互相参加形成的，象一部分的脊索(脊索大部分由移植片所发生)，一部分的肌节、前肾和神经管(神经管主要由寄主材料所形成)等，人们叫这种为同化诱导，就是寄主材料受移植片的组成影响而与之同化；另一种是单纯由寄主材料所形成，以补足完成一部分的部分，如单纯由寄主材料所形成的部分肌节，和神经管等，人们称此种为补充诱导。总之，由移植片所发生的主要是脊索、肌节等中胚层器官，经过反反复复的试验，已经确实断定这种成胚的诱导作用物在原肠早期是原口背唇，等到这部分摺进原口以内，就是到了原肠晚期，诱导作用物就是原肠顶(Marx, 1925)。

(2)头诱导源和体诱导源 Spemann曾把诱导作用物区分为头诱导源和体诱导源两种(Spemann 1931)，后来他的学生根据实验的结果把这两种诱导源在早原肠胚所在的位置作

了准确的图(第八图)(Holtfreter 1938b)。等到这部分背唇从原口摺进成原肠顶后，还是可以从实验上区分出这两种不同诱导源在原肠顶的不同位置。大致是这样：原肠顶前部和形成头部中胚层的物质是头诱导源，如果把这部分原肠顶挖出移植到另一胚的腹部，或是用另一种试验方法，把这块移植片塞入一个囊胚的囊胚腔内(第九图甲)，都将在各该胚体上诱导出一个头具有脑、眼、耳、鼻、口以及脏弧软骨等(第九图甲')；原肠顶的后部是体诱导源，如果从这部分原肠顶切取一片，作投入囊胚腔的试验，就能诱导出躯干来(第九图乙和乙')。



第八图 头诱导源和体诱导源在原口背唇的位置(密点表示头诱导源所在，横划表示体诱导源所在)



(甲) (乙) (甲') (乙')

第九图 头诱导源和体诱导源在原肠顶的位置

(甲)示从原肠顶前段(头诱导源)割取一块，投入囊胚腔的试验。

(乙)示从原肠顶后段(体诱导源)切下一块，投入囊胚腔的试验。

(甲')示从甲试验的结果，经头诱导源的作用，从胚腹面产生出头。

(乙')示从乙试验的结果，经体诱导源的作用，从胚腹面产生出躯干。

(3)诱导作用物的感染 令人感到惊奇的是诱导作用物可以感染非诱导作用物使它也变成有诱导作用。外胚层本来是没有诱导作用的，现在从原肠胚的腹面切下一片外胚层，把

它移植到另一个原腸胚的原口背唇处 (就是先从原口背唇处挖掉一塊, 然后把一塊大小相同的外胚層填補上去讓它生合。) 讓它从原口內摺进去, 形成原腸頂; 然后再把这塊本来是外胚層的原腸頂切取下来, 移植到另一胚的原口腹面, 就同样能誘导出第二胎 (Mangold 1925), 証明这片外胚層也变成了誘导作用物。

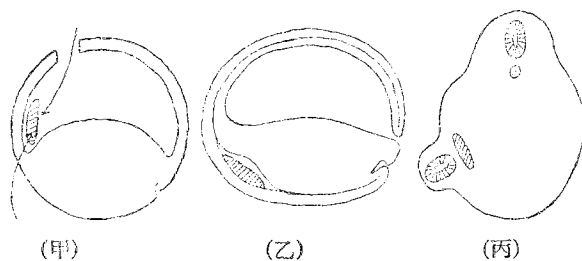
(4) 誘導源和非誘導源被投傷后的誘導作用 尤其使人不解的是喪失了生命的誘導源組織仍就能發揮它的誘導作用。从原腸胚的原口背唇或是从原腸頂切下一小塊, 經過各种处理讓它变成沒有生命, 如放在沸水內煮一个时期或放在高度酒精內浸漬一些時間, 然后把它投入一个蝶蠟胚的囊胚腔內 (第十圖甲), 这片喪失生命的誘導源組織和寄主腹部表皮接触后, 便能誘导后者發生出神經板 (第十圖乙、丙) (Bautzmann, Holtfreter, Spemann and Mangold, 1932)。还有更令人不解的, 是本来絕无誘導能力的原腸胚的內胚層和外胚層, 經過煮沸或浸于醇的杀傷处理后, 也变成有誘導能力, 把它投入蝶蠟胚的囊胚腔內, 也照样能誘

Okada and Takaya, 1942; Holtfreter, 1948a)。

(5) 誘導作用物的廣泛存在于動物界 自从人們能把沒有誘導能力的外胚層經過处理也变成誘導作用物以后, 不能不引起一个問題, 是不是其他動物的成体組織經過同样处理后也会有誘導作用? 这个問題果真从實驗上得到正面的答复。据現在所知道, 無論是兩棲类、爬行类、鳥类或哺乳类, 連人在內, 任何一种器官或任何一种組織都有誘導能力 (Woerdeman, 1933b; Holtfreter, 1934b), 只有洋菜、蔗糖和木炭等才沒有誘導作用; 而且不仅是經過处理的就連新鮮的和干燥的成体組織也都一样有誘導作用, 甚至只須要蛙胚或雞胚里的凝聚物質并不需要有細胞在內, 或者單純从牛肝里提取的东西, 也都有誘導作用; 最后甚至把一个卵局部加温也都可以發生出第二个神經板 (Gilchrist, 1935)。但是这些組織的誘導作用并不是全無区别的, 根据某些人的試驗往往腎常誘导出菱腦、耳囊和脊髓, 而肝和胸腺常誘导出前腦、眼和鼻等 (Toivonen, 1940), 前者似有体誘導源而后者似有头誘導源的性質。

(6) 組織抽提物和化学物質的誘導作用

从以上所談的这些事实看来, 誘導作用是一种化学物質的作用已无可怀疑, 至于究竟是那一种化学物質, 可以說还不能作結論。自从 1933 年 Spemann, Fischer 和 Wehmeier 等开始把誘導物質結合化学方法的分析研究以来, 各国学者紛紛繼起向着这方向努力, 尤其英国劍橋方面做了很多工作, 希望能把誘導的化学物質分析出来, 作出鑒定。研究的方法大致是这样: 由于組織抽提物不能用移植的方法来試驗, 因为它不是組織, 不能与活組織生長愈合, 所以只有把抽提物被裹进在洋菜或蛋清內, 而把后者投入囊胚的分割腔內 (第十一圖甲), 以观察該囊胚以后有无起被誘導的反应。另一方面也干脆直接試探某些化学物的有无誘導能力, 就是用同样方法把化学物或溶液裹入洋菜或蛋清內, 同样投入囊胚腔內作有无誘導反应的試探。关于这些試驗 Needham



第十圖 死組織(或組織抽提物裹入洋菜內)投入囊胚腔的試驗。

甲、死組織(或裹有組織抽提物的洋菜片)投入囊胚腔內。

乙、死組織(或抽提物)与表皮接觸。

丙、示从腹面表皮被死組織誘導产生的神經管。

导出神經板(Holtfreter, 1933e, 1934a)。經過处理后的誘導源会变更性質, 例如活的后段原腸頂本来是体誘導源, 只能誘导出軀干, 經過醇或酸或冰冻处理后, 却变了能誘导出头連带头部的各感覺器官 (Barth and Graff, 1938;

(1942)和Brachet(1945)曾作了很广泛的论述。

根据试验的结果,知道有不少化学物有诱导作用,例如含巯基团(-SH)的(Brachet and Rapkine, 1939)和含硫氰基团(-SCN)的(Ranzi and Tamini, 1939)化合物及甲烷蓝(Waddington, Needham and Brachet, 1936; Beatty, de Jong and Zielinski, 1939)等等都能引起神经系统的发生,还有些致氰作用物也有同样效果。最令人不能信服的是有些无机物象陶土和氧化砷(Okada, 1938)也有同样的作用,这样一来,可把人弄糊涂了。最后还是要弄个明白,究竟胚胎组织里所存在的起诱导作用的化学物是什么东西呢?现在主要有两派不同的主张:一派是英国剑桥派以Needham和Waddington为代表,他们主张诱导神经系统发生的是固醇类化合物(Waddington, 1940; Needham, 1942),理由是胚组织的醚抽提物不起皂化,可知它不含有脂肪酸。另一派是德国学派以Fischer和Lehmann等为代表,他们主张诱导神经系统发生的是酸类(Fischer, 1935; Lehmann, 1938),因为他们从含有脂肪酸的起皂化物得到很强的诱导效果,他们并对死组织的有诱导作用,认为亦是一种酸的刺激。比利时学者Brachet也主张是酸类,不过前者认为不问是脂肪酸或水溶性酸也包括核酸都一样有效,而后者则主张是核酸(Brachet, 1945)。他认为细胞质的微粒内含有核糖核酸(RNA),起诱导作用的正是核酸的作用。他用高度离心力把这些微粒从胚或成体组织里分离出来,用它来做诱导反应的试验:在未用核糖核酸酶处理以前,他试出这些集中的微粒有诱导反应;而用核糖核酸酶处理后就丧失诱导能力(Brachet 1940, 1942, 1944)。因为现在正是集中研究核酸作用的时候,所以这个问题很引起许多学者的关心。究竟能不能肯定的说诱导物质的是核酸,现在距作结论时期还早,同时还有人得到反面的结果。有人把核糖核酸酶处理过的组织来做诱导反应试验,结果诱导能力丝毫没有损失。还有经过高度离心力分离出微粒

后的剩余组织不仅仍有诱导能力,而且诱导的能力并不比集中的微粒为差(Kuusi 1951)。还有Brachet的制备纯度有没有问题也值得注意,因为从细胞质分离出的微粒中包含得非常复杂,象巯基团的蛋白质,磷酸化合物,以及许多种不同作用的酶等等,总之诱导是不是核酸起的作用,还须进一步的研究。

(7)激发和区域性 有些学者认为在诱导作用上正常诱导源兼有“激发”和“区域性”两种作用,因此牠不仅能诱导一种器官,而且还能决定这些构造的区域性,所以头诱导源能诱导头部构造,体诱导源能诱导体部构造;但非典型的非正常诱导源只有激发作用,只能激发出一般性的构造如神经组织等,至于要组成一个有区域性的特殊构造如脑和感官等这个区域性的作用那是寄主的事(Needham, Waddington and Needham 1934; Woerdman 1936)。照这样说,把正常的头诱导源和体诱导源分别移植到各一个离体的外胚层囊里,将各会诱导出头的构造和体的构造;但如果把一个不正常的诱导源移入一个离体的外胚层囊里,应该只有激发没有区域性了。前者确属如此,已经有实验上的证明(Holtfreter 1936; Okada and Hama 1943, 1945),后者却并不这样。庄孝德(1938, 1939)把鼠肾放进离体的外胚层囊里,结果诱导出脑和感官,而把蝶螈的肝放进同样的外胚层囊里,却诱导出除头部构造外还有躯干和尾。这个事实说明了不正常的诱导源也是有区域性的,而对于不正常的诱导源只有激发而区域性须来自寄主的理论恰恰得到相反的事实。

但脊椎动物的成体器官在诱导作用上的区域性并不一致,根据Toivonen('40)的试验,天竺鼠的肾倒是后体的诱导源,而天竺鼠的肝却是体前部的诱导源。他后来找出前脑的诱导源有抗温性,而脊髓的诱导源能为90°C破坏。这和原肠顶经100°C处理仍能诱导脑而已失诱导中胚层能力的事相近(Barth and Graff '35)。

(8) 伤害作用引起神經組織化 現在發現这样一种事实, 根本不需要诱导作用物, 也可以引起神經組織的發生。同是一塊脱离胚体的外胚層組織分化为表皮或分化为神經組織, 可以用不同的培养溶液来决定。Holtfreter 認為神經組織的被分化出来, 和細胞的崩解有关 (Holtfreter, 1944)。他認為把一塊离体的蝶螈外胚層如培养在較少伤害性的媒溶液內, 將分化为表皮; 但如培养在伤害性較強的媒溶液內, 細胞起崩解作用, 將會神經化, 他果然用試驗証实了他的假定 (Holtfreter, 1945b, 1947b)。总之一片离体的兩棲类胚的外胚層要看媒溶液的 pH 和适当量的鈣离子在等滲鹽溶液的情形来决定它的分化方向, 如 pH 低到 4.5, 或在媒溶液內加入些組蛋白或葡萄糖, 它將分化为表皮, 因細胞膜得到保护的緣故; 如把同一組織放在无机酸, 或鹼或醇內或放在除去鈣的标准溶液內, 細胞的穿透性就增加而發生膨脹, 最后細胞質崩解, 而神經組織就發生。对于死組織的有诱导能力, 也可以看作是由对活細胞的伤害作用所引起, 死組織接觸了活細胞, 使活細胞在接觸部分受到伤害, 因而起細胞質分解, 而在細胞質分解时释放出诱导作用物, 所謂“驛遞”作用。

### 五、诱导現象的广泛

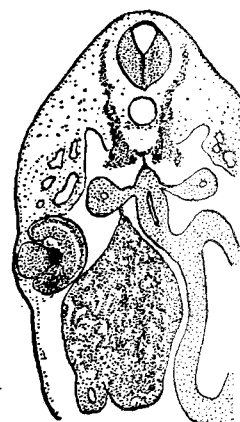
上面所談的只是神經板被原口背唇或原腸頂所诱导的情形, 其实诱导現象在胚胎各器官的發生中存在得相当广泛, 下面再举些其他方面的例来談談。

(1) 诱导鏈 从某些器官的發生, 可以看出一連串的诱导作用, 甲诱导乙發生, 乙又诱导丙發生, 丙又诱导丁發生。举例來說, 神經板本受原腸頂的诱导而發生, 但从神經板發生的眼泡又诱导它接觸的表皮發生水晶体, 水晶体又诱导它接觸的表皮成透明角膜。这样說来, 原腸頂可視為初級诱导源, 眼泡可視為次級诱导源, 而水晶体則成为三級诱导源。

(2) 眼泡诱导水晶体的產生 这个本来也

是分析胚胎诱导作用很典型的材料, 庄孝德曾作过扼要的介紹 (“学艺” 第 21 卷第 1 期 1951, 和第 21 卷第 2 期 1951) 本节可以談得很長, 这里只能举一二例談談。假如人們把一种欧洲的草蛙叫 *Rana temporaria* 胚的眼泡切除, 那本来應該發生水晶体的外胚層就不再發生出水晶体。所以人們說, 水晶体的發生是受了眼泡的诱导所致, 这是在 *R. temporaria* 的情形。人們如果把欧洲的另一種蛙叫 *R. esculenta* 胚的眼泡切除, 結果就不一样, 那應該發生出水晶体的外胚層仍然發生出水晶体, 不过要小些。是不是这种蛙的水晶体的發生是自己分化呢? 不是的, 因为假如把这應該發生水晶体的外胚層分离出来, 培养在玻璃器里, 就沒有水晶体發生 (Perri, 1934), 可見使水晶体能分化出来还靠头部別的因素 (主要是靠头部中胚層)。是不是 *R. esculenta* 的眼泡并无诱导水晶体产生的能力呢? 也不是, 因为假如把它的眼泡移植到 *Bufo vulgaris* 胚的腹部表皮下, 它可以诱导后者發生出水晶体 (第十一圖)。有些种类象点斑美西螈 (*A. punctatum*) 的胚如除去它的眼泡, 水晶体也不發生, 但如把應該發生水晶体的外胚層移植到

头部另一个地方, 水晶体又生了出来。这是什么道理呢? 这就是前面已提到过的头部中胚層也能诱导水晶体的产生。其实能诱导水晶体發生的东西还多, 例如新鮮的蝶螈肝或是煮过的蝶螈心都能诱导出一个孤立的水晶体 (Holtfreter, 1934)。据試驗, 美国的兩棲类如 (*R. sylvatica*, *R. palustris* (Lewis, 1904, 1907), *R. catesbeiana* (Pasquini, 1932) 和 *A. maculatum* (Harrison, 1920) 等对水晶体的發生都是属于



第十一圖 移植腹部表皮下的眼杯诱导腹部表皮产生了水晶体。

*R. temporaria* 类型，就是必須依賴眼泡的誘導，才能產生出水晶体。南京常見的三種無尾類 *R. nigromaculata*, *R. limnocharis*, 和 *Kaloula borealis*。根據去年我系余啓祥同志的試驗(尚未發表)也是屬於這個類型。

(3) 內胚層誘導心臟的發生 對心臟的發生有一點矛盾的地方，一方面從原口馬蹄形期的美西螈胚的預定成心材料作離體培養，就能分化出典型的心臟部分 (Bacon, 1945)，表示它在這樣早期已經決定，就能自己分化。另一方面把蠓蠓的早神經胚完全除去內胚層，便沒有心臟發生 (Nieuwkoop, 1946)。這樣又表示直到神經期心臟的發生材料還沒有最後決定，還必須依賴內胚層的誘導作用。現在大概一般都相信心臟的發生是靠內胚層的誘導的，根據我系去年苏炳仁同志的試驗(尚未發表)，得到這樣的情形，凡是咽頭發生得較完整的，心臟亦發生得較好，假如只存在少數內胚層細胞沒有組成咽頭，心臟就發生得很壞，如管很細或根本沒有空腔，這裡又很明顯的表示出內胚層對心臟發生確起誘導作用。至於對早原腸期的成心材料能分化出心臟一事，一般都認為這個原口側面的原腸胚壁，在這樣早期，不單純是中胚層細胞，可能含有鄰近的內胚層細胞在內，所以還是有內胚層的影響存在。

(4) 脊索對肌肉分化的誘導 把原腸胚的預定肌節材料取出，經過離體培養，不但分化出肌節，也分化出脊索，甚致還有神經組織和外胚層 (Holtfreter, 1936, 1938b)。把蠓蠓早神經期胚的預定肌節材料取出，把它培養在純外胚層囊內，却並不分化為體肌而分化為前腎 (Yamada, 1937, 1939b)。可知直到早神經期，肌節的分化還沒有確實決定。但如果把預定肌節和脊索一起離體培養，就能分化出典型的肌肉 (Yamada 1939b; Muchmore, 1951)，可知肌肉的分化需要脊索的誘導。不過脊索不是肌

節發生的唯一誘導源，因為若是把預定肌節和鄰近的前腎一起離體培養 (Muchmore, 1951)，或是把預定肌節移植到較老的寄主體內 (Yamada, 1939a)，也同樣能分化出典型的體肌，又神經物質對肌節的分化也有誘導影響 (Yamada, 1939b)。

(5) 誘導與被誘導的關係與胚部分的相互作用 一個誘導作用的完成包括兩方面，一方面是誘導源的誘導能力，另一方面是被誘導者的反應能力，二者之中如果缺少了一方面，誘導作用便不能完成。舉例來說，眼泡本是誘導水晶体產生的誘導源，但水晶体能不能被誘導出來，要看被誘導的外胚層的反應能力如何。在 *R. sylvatica* 胚體的任何一部分表皮都有對眼泡起誘導反應的能力，就是說都能被誘導成水晶体；而在 *R. esculenta* 胚體的任何一部分表皮都沒有對眼泡起誘導反應的能力，就是說任何一部分表皮都不能被誘導成水晶体除出預定水晶体，這是反應能力視種別而有不同。還有反應能力同發生時期的遲早也有關係，例如原口背唇本是神經板的誘導源，但被誘導的原腸胚如遲到原腸晚期，形成神經板的能力就減低，如更遲到早神經期，那外胚層被誘導成神經板的反應能力就完全喪失，這是誘導與被誘導之間的關係。在胚胎發生上除出這種關係外，還可以看到胚的這一部分和那一部分彼此相互影響和相互作用的关系，例如神經板本來是受中胚層的誘導而產生，但神經板後來也可以影響中胚層器官的分化，如前面提到的神經管對肌節的分化有誘導影響，這表示中胚層與神經板之間的相互影響。又例如眼泡和水晶体的關係，水晶体本是受了眼泡的誘導而產生，但如果把一個胚的預定水晶体外胚層切除，這個胚的眼杯就生長得比較小，這表示眼杯和預定水晶体是相互影響的。

## 參 考 文 獻

- [1] 庄孝德: 1955, “用輕度的細胞解體研究兩栖類外胚層的反应能力”, 實驗生物學報, 4: 151—185。
- [2] 庄孝德, 曾弥白: 1956, “蝶螈神經胚时期各种中胚層構造的决定和分化以及它們的发育机制”, 實驗生物學報, 5: 289—371。
- [3] Brachet, J. 1940 Étude histochimique des proteines au cours du développement embryonnaire des poissons, des amphibiens et des oiseaux. *Arch. Biol.*, 51: 167—202.
- [4] Brachet, and Chantrenne, H. 1942 Nucleoproteides libres et combinés sous forme de granules chez l'oeuf d'Amphibiens. *Acta Biol. Belg.*, 4: 451—454.
- [5] Bantzman, H., Holtfreter, J., Spemann, H., and Mangold, O. 1932 Versuche zur Analyse der Induktionsmittel in der Embryonalentwicklung. *Naturwiss.*, 20: 972—974.
- [6] Bacon, R. L. 1945 Self-differentiation and induction in the heart of *Amblystoma*. *J. Exp. Zool.*, 98: 87—125.
- [7] Chuang, H. H. (庄孝德) 1938 Spezifische Induktionsleistungen von Leber und Niere im Explantationversuch. *Biol. Zentrbl.*, 58: 472—480.
- [8] Chuang, 1939 Induktionsleistung von frischen und gekochten organteilen (Niere, Leber) nach ihrer Verpflanzung in Explantate und verschiedene Wirtsregionen von Tritonkeimen. *Roux' Arch. Entw.-mech.*, 139: 556—638.
- [9] Fischer, F. G. 1935 Zur chemischen Kenntnis der Induktionsreize in der Embryonal-Entwicklung. *Verhandl. dtsch. Zool. Ges. (Zool. Anz. Suppl.)*, pp. 171—176.
- [10] Holtfreter, J. 1936 Regionale Induktionen in Xenoplastisch Zusammengesetzten Explantaten. *Roux' Arch. Entw.-mech.*, 134: 466—550.
- [11] Holtfreter, 1938.b Differenzierungspotenzen isolierter Teile der Urodelengastrula. *Roux' Arch. Entw.-mech.*, 138: 522—656.
- [12] Holtfreter, 1945.b Neurulation and epidermization of gastrula ectoderm. *J. Exp. Zool.* 98: 161—207.
- [13] Holtfreter, 1947.b Neural induction in explants which have passed through a sublethal cytotoxicity. *J. Exp. Zool.*, 106: 197—222.
- [14] Lehmann, F. E. 1938 Regionale Verschiedenheiten des Organizers von Triton. *Roux' Arch. Entw.-mech.*, 138: 106—158.
- [15] Needham, J., Waddington, C. H., and Needham, D. M. 1934 Physicochemical experiments on the amphibian organizer. *Proc. Roy. Soc. London Ser. B.*, 114: 393—422.
- [16] Spemann, H. 1901 Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei. I. *Roux' Arch. Entw.-mech.*, 12: 224—264.
- [17] Spemann, and Mangold, H. 1924 Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organizatoren. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-mech.*, 100: 599—638.
- [18] Toivonen, S. 1940 Über die Leistungsspezifität der abnormen Induktoren im Implantatversuch bei Triton. *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, Ser. A., 55: 1—145.
- [19] Waddington, C. H., Needham, J., and Brachet, J. 1936 The activation of the evocator. *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B.*, 120: 173—207.
- [20] Yamada, T. 1939.b Über bedeutungsfremde Selbstdifferenzierung der präsumptiven Rückenmuskulatur des Molchkeimes bei Isolation. *Okajimas Fol. Anat. Jap.*, 18: 565—568.

## 国际发生生物学会议

1956年7月23日到26日,在美国普洛维登斯(Providence)城布朗大学(Brown University)举行了国际发生生物学会议(International Congress of Developmental Biology),共有22个国家的约350位科学家参加。

大会组织委员会主席是美国的P. Weiss教授。代表中有许多著名的生物学家: A. Giroud(巴黎), C. H. Waddington(爱丁堡), V. B. Wigglesworth(剑桥), A. Dalcq(布鲁塞尔), A. Stefanelli(罗马), S. Løstrup(丹麦), E. Hadorn, F. E. Lehmann(瑞士)等。苏联B. A. Асрапов和И. В. Макаров两位著名生物学家也参加了会议。

大会举行了11次会议,共听取了90篇论文的报告。两次会议专门讨论脊椎动物再生问题,包括神经系统和激素在再生过程中的作用。这方面共有八个报告,其中值得提到的有M. Singer(美)的“神经再生的影响”, O. E. Schotté(美)的“激素在再生中的作用”。两次会议讨论胚胎新陈代谢问题,其余会议讨论了发育生物学其他各方面的问题。关于胚胎代谢作用共有13篇报告: E. G. Boell(美)的“胚胎之代谢作用”; F. Moog(美)的“酶——发育和形成”等。关于细胞化学的有10篇: A. M. Dalcq(比利时)的“根据细胞化学材料研究啮齿类

卵发育最初数天内之分解和综合作用”; D. Mazia(美)等的“构成海胆卵有丝分裂器的蛋白质的分离(Degradation)及其特性。”关于器官组织分化共16篇: A. C. Da-Costa(葡萄牙)的“副神经节之细胞分化”; A. Stefanelli(意大利)的“泛论神经原之分化”; E. Hadorn(瑞士)的“蝶螺脊索组织分化之抑制”等。关于发育机制6篇: C. H. Waddington(爱丁堡)的“利用放射性幅射研究胚胎诱导作用”; M. K. Hay(美)的“胚胎诱导作用”等。关于肌肉的构造和发育5篇: W. B. Muchmore(美)的“*Amblystoma*肌肉分化之研究”等。7篇讨论性细胞的构造和性决定问题。会上还提出了许多篇论文,报导同位素和电子显微镜在胚胎学研究上应用的最新成果。

大会闭幕后,举行了历时五天的“细胞分化”专题讨论会,讨论了细胞分化的化学的和形态的指标,特别着重于蛋白质、核酸和酶。也举行了几次专门会议讨论内在环境在细胞分化中的作用,生长,癌肿生长等问题。

在这次大会上,苏联B. A. Асрапов教授提出的“蚕异型精子完全单雄生殖作为核质问题实验分析的方法”,及И. В. Макаров提出的“马蛔虫(*Parascaris equorum*)卵发育中的组织化学和细胞化学研究”两篇论文,引起了各国与会学者广泛的注意和兴趣。

(摘译自 *Апроб Ахат. Гусм. И Эмб.*, 1957, No. 3) (王亚辉)

### 编后记

1. 这一期本定于9月15日出版,因排印、校对等工作因故稽迟,以致脱期数日,应向读者致歉。
2. 本刊一期报导中国动物学会于8月1—7日在西安举行年会,已因故改期。
3. 近接各地会员及机关来函,说本刊出版以来,无法购得,现将此种情况先后向科学技术出版社及上海新华书店反映,正在力求改善,以便读者及图书馆订购。
4. 本刊各栏投稿均所欢迎,希望每篇不要超过八千字,研究简报,书刊评介,论文摘要和动物学界动态等短文,尤所欢迎。