



漫談胚誘導與胚發生之關係

—陳慶源—

在常態發生之下，一個成熟的卵經過受精以後，即起一連串的細胞分裂。初成囊胚，稍後，囊胚層細胞將隱約分化成神經板、表皮、脊索、中胚層及內胚層等主要的預定器官形成區。接着經過複雜的細胞遷移現象，諸如外包、內轉、聚合和開散等動作，加上胚體的伸長，轉入原腸期，於是不同的原始胚層得以漸次分化出現，而原來的各種預定器官形成區，也隨着細胞的遷移，重新佈置定位，且更分化為許多小的特殊區。跟隨背側外胚層之神經皺裂的出現，胚發生就進入神經軸胚形成期，各預定器官區遂逐漸分化，次第形成各種特定的器官和器官系統，同時胚胎也完成原始體形，終至造成新個體。

由此觀之，胚胎的生長發育，可視為一種漸進性的細胞分裂與分化之鏈鎖反應現象，而這種鏈鎖反應，在常態發生之下，都循一定程序，連續不斷地演化進行。然則，何以能導致如此規則的演化現象？其發生的原動力何在？此誠為一有趣且奧妙的問題。

自十九世紀中葉，Wilhelm His 倡導實驗胚胎學以來，各國胚胎學家曾經相繼地做了不少有關胚發生的實驗，反覆探索影響胚發生的各種因素，包括了卵裂後的細胞宗系 (Cell-lineage) 和胚胎體素移植等研究，所實驗的動物，以兩棲類的胚胎研究得最為徹底，其中比較有價值的實驗和結論，略述如下：

在一九一八年，有一位德國實驗胚胎學家施悲門 (Spemann)，首先以有尾兩棲類的早期原腸胚，作體素移植的實驗，結果以為移植背唇區的胚胎體素時，自身確能導引一新胚的機構化 (organization) 和形成。但是根據後來在一九二四年他和門哥杜 (Mangald) 的再次作類似的精確實驗時，這個觀念便加以修改了。這次，他們將水蜥 (newt) 的早期原腸胚之背唇區，移植到另一發育同期的胚之表皮區，則移植的體素經自主分化 (Self-differentiation) 成中胚層軸 (mesodermal axis)，同時也誘導其下的宿主外胚層形成第二神經軸 (Secondary neural axis)，並促其引起第二原胚形成的一連串變化，包括了由宿主體素引導生成的諸中胚層器官，和由內胚層誘導得來的一條附屬腸管，終而導致一新胚的發生和機構化現象。正由於背唇體素具有促使第二胚的發生和機構化的能力，於是，他倆便說晚期囊胚的背唇區，為促使原腸形成 (gastrulation) 的體素誘導體 (organizer)。至此，原胚形成期中，其正常部位的背唇區細胞羣，便正式被認定為兩棲類胚發生的機構化中心。同時，也從這個實驗的結果得知，第二胚的神經板體素，幾乎全由宿主得來，而非由移植的體素分化變成，況且由原不形成神經板的細胞羣，將其誘導分化成神經板體素。因此，更得了一個有價值的結論：即誘導體不僅具有機構化的能力，且能誘導宿主的體素起分化作用。

經過施悲門和門哥杜兩人的潛心研究，創立胚發生中的誘導體之誘導觀念後，遂激起了許多有關

誘導體本性的研究，尤其對於具有誘導成第二神經管能力的各種細胞、體素或其他物質之探索。經廣泛實驗的結果，指出有許多種動物的有些活的，有些死的各種體素或其浸出質，能誘導兩棲類胚發生中神經板和神經管的形成。不過，這一類僅能誘導神經管形成的物質，不可與早期原腸胚的背唇區的那些正常的活的背索中內胚層細胞羣 (Chordamesodermatoderm Cells) 之機構化作用混為一談。後者的活動是較為廣博的，因為背唇區的這些細胞，牽引着並機構化整個正常的原腸形成作用，以至於產生脊索、神經管、關節等等整個背軸系統。在這一連串的演化活動中，只有神經板之誘導和神經管之形成，僅為一般誘導物質的機構化作用之第二結果 (Secondary events)。因此，早期原腸胚的背唇區誘導體，或可稱為原始誘導體或機構化中心，實具有三種特性：①自主分化 (Self-differentiation) 的能力，亦即具有供給第二胚相當部份的脊索、脊索前板物質和軸中胚層的能力。②自主機構化 (Self-organization) 的能力。③誘導自身變化和周圍細胞機構化的能力，包括神經管之誘導及其早期的機構化作用。

由於機構化中心的廣泛複雜的作用能力，它，可被認為是決定脊椎動物胚軸化 (axiation)，和機構化的主要特徵之區域。易言之，它導引着晚期囊胚轉變為軸化的原腸胚條件——原始脊椎動物體由其形成的條件。而所謂誘導作用，實為此活動中心所利用以表現行爲的一種工具樣的作用，透過這個作用，使得周圍細胞發生變化，引起機構化和分化現象。而且，這些被誘導作用所改變的周圍細胞，可以繼續成為第二誘導中心，具有機構化特殊小區的能力。這種現象，可由一九三二年門哥杜所做尾兩棲類胚體素之移植實驗，得以證明。他割取 *Ambystoma mexicanum* 的神經軸胚之右半部預定腦區，置入 *Triton taeniatus* 的中期原腸胚之囊胚腔內，移植八天後，胚的第二前端，便由宿主胚體的前端腹面突出。經分析得知，移植的半部腦，從宿主的表皮誘導出一神經板的第二前端，發育成一個腦，此腦再誘導宿主的表皮形成晶狀體和耳泡。從這個實驗結果指出，晚期囊胚之變形成晚期原腸胚的機構化條件，顯然是依賴許多各別的誘導作用，而這些作用，都被位於早期原腸胚中內胚層細胞的脊索前板區，及其鄰近的脊索中胚層物質等原始誘導體的造形刺激 (Formative stimulus)，得以綜合而成一腦和的整體。

總之，動物的胚發生，尤指形態發生的過程中，有一個不容忽略的重要作用：即正當發生中的胚體上，可出現某些具有誘導能力的特殊部位，即所謂誘導體細胞區，不斷地在誘導着器官和器官系統的發生。換句話說，正在發生中的素體之機構形成。是靠著某些稱為誘導體的胚胎體素，在導引其發生一連串的變化，而這些體素誘導體，在胚發生期中，出現在適當的時期和部位的。它控制着一連串的生長成熟程序，不過其誘導能力，可受特殊環境因素的影響，促使胚發生的軌道起反常變化，導致胚體的發生的中止而死亡，或呈現畸形發展。