

童第周百年诞辰纪念集

——纪念童第周老师诞生 100 周年、
叶毓芬老师诞生 96 周年

王 秋 编

青岛海洋大学出版社

· 青 岛 ·

童第周百年诞辰纪念集

王 秋 编

*

青岛海洋大学出版社出版发行

青岛市鱼山路 5 号

邮政编码:266003

出版人:李学伦

新华书店经销

日照日报社印刷厂印刷

*

2002 年 4 月第 1 版 2002 年 4 月第 1 次印刷

开本:(787×1 092 毫米)1/16 印张:12.5 千字:289

印数:1~1 000

ISBN 7-81026-948-8/Q·28

定价:22.60 元

编者寄语

童第周,字蔚荪,生于1902年5月28日,卒于1979年3月30日,浙江鄞县塘溪镇董村人。生物学家、教育家、我国实验胚胎学主要创始人。1927年毕业于复旦大学哲学心理学系,同年任南京中央大学生物学系助教。1930年赴比利时布鲁塞尔大学师承 A. Brachet 教授,获哲学博士。1935年回国任山东大学生物学系教授,1948年当选中央研究院院士。解放后曾任山东大学动物学系教授、系主任,副校长,并兼任中国科学院海洋研究所科学研究及行政领导职务。1956年调任中国科学院生物学部主任,副院长^{①②③}。五届中国人民政治协商会议副主席、全国人民代表大会五届常务委员会委员。

先生在科学研究中勤于动态观察,善于推类,明于求道,重于应用。先生以东方人特有的睿智和娴巧的双手在微小的动物胚胎上进行显微手术,对实验研究结果以中国传统的辩证逻辑,分析胚胎发育中的许多重大问题。在留学期间修正了 Roux-Brachet 关于动物对称的理论,在海鞘、文昌鱼卵子性质的实验研究中也纠正了由于方法的缺陷而导致结论上的误差。在胚胎的轴性和极性学说上也做出了有创见的研究。对鱼类胚胎的研究不仅在理论上卓有成就,而且用克隆技术培育新的鱼类品种和遗传方面都走在世界的前列,得到老师和同行的认可、赞许,确立了我国胚胎学的国际地位。为21世纪我国生物工程的发展做了不可或缺的理论准备。先生一生先后发表论文70余篇,并有《发育的分析》、《无脊椎动物胚胎学》等专著问世。这些论文篇篇都有精意、创见和突破,文章具有深沉、博大的内涵和纯朴的民族风格。显示了先生对生命现象的思考,表达了他谙熟所景仰的生物科学启蒙时期的一切优秀成果,殚精竭虑地思索着个体生命的起源和变化,以不知疲倦的求索精神和研究方法的不断改进,开拓新的研究领域,将胚胎发育的视野拓宽和深入。与此同时更着重于哲理观念的升华,着眼于知识之间的联系和规律。为了把胚胎发育问题的研究思路传授于学生,先生在山东大学组建了胚胎学专门组,亲自讲授比较解剖学、生物学史、发育生物学引论(胚胎生理学)等课程。除本科生外还招收研究生、进修生,为我国高校培养师资,也为这门学科的发展培育了一批新生力量。

20世纪60年代以后,先生对细胞核与细胞质的相互关系产生了浓厚的兴趣。1965年即完成了金鱼和鲫鱼不同亚科之间的远缘“克隆”研究,在理论上处于领先的地位。晚年与植物生理学家罗宗洛先生合作,以植物细胞核移植到动物卵子中进行研究,两位成熟的

① 中国大百科全书(简明版),1998年,4855页

② 辞海(普及本),1999年,5071页

③ 青岛百科全书1999年,中国大百科全书出版社,765页

生物学家的设想令我们向往、赞叹和兴奋,他们深邃地思考着生命的奥秘,可惜工作开始不久即先后离我们而去。当今克隆(无性繁殖)技术已经发展到人类的时候,先生在20世纪70年代末已思考由动物体的克隆转向动物和植物的克隆技术。这项技术的意义是在新千年的某一天,人的身体某部分具有植物体的性能,例如光合作用。而就其技术难度而言也要10年或更长的时间才能实现。先生已近80高龄,有这样的青春思维活力实令我们后学者钦佩和汗颜。科学来自于好奇心,好奇者不是功利主义,不是沽名钓誉,更不是哗众取宠,不是一本“万利”,而是一种无穷尽的追求,对生命未来的追求,从而形成的理论勇气和使命感。无论何种条件下都跻身于无限的创新事业中去。

在那毁誉荣辱难以预料的时代,学术上大搞一言堂,使百家争鸣、百花齐放的方针难以落实。在这种情况下,先生仍提倡学术自由讨论的学风,表现在1956年中国科学院和高等教育部联合组织召开的遗传学座谈会上,先生主持了会议,实现了生物科学的不同学术观点的自由讨论,成为“百家争鸣”推动科学进步的典范,被誉为我国生物科学发展的里程碑。1959年召开的全国胚胎学学术会议(上海)和1963年召开的中国动物学会实验动物学学术讨论会(上海),是很成功的两次大会,会议中不同学术观点自由讨论的活跃场面至今仍历历在目,言犹在耳,学术问题贵在争辩。这些会议对我国胚胎学乃至生物学的发展都有推动和表率作用,影响我们一代人的治学、研究和做人。辩证唯物观点与逻辑分析法相结合是先生对生物及其个体发生的认识论和方法论。这在《胚胎学和辩证唯物论》(山东大学学报1953年总3期)及其遗作《简论生物学上的理论学说及其发展史》两文中得到了完美的体现,文章完整地表达了先生对生物科学和发育生物学的科学哲学观。

众所周知,人类起源于240万年前,人类社会起源于4万年前,而人类对自然的认识只有几千年。人类对生命体的结构和多样性的认识产生了进化论,而对生命的连续性认识产生了遗传学,对个体生命的起源和变化产生了胚胎学。达尔文说:“发育和胚胎学在整个自然史中是一个最重要的问题”。人们始终时时地在思考这个问题,从而展现了绚丽多彩的种种思维。个体发育是从遗传开始,而发育生物学的目的是认识遗传。科学来自人类的好奇心,特别是生命发生现象的认识经历了恐惧或得意、迷惑或清晰的变化过程,也就是说,随着社会的发展,人类在认识上也在一步步地前进。由于历史条件的局限,社会环境的影响和科学技术发展的制约,因此,我们在科学研究上需要依据社会现实加以审视、分析、接受和理解,但这是永无止境的。生物科学的发展史,生命科学的哲学观和社会发展的科学,不仅仅是对自然界的认识和物质力量,而且也是一种文化,融入我们民族文化之中。

先生在发生学理论研究的同时也重视应用,先生是我国第一位研究海洋生物附着的学者,早在20世纪30年代,先生就明确指出,海鞘幼虫的感觉细胞和附着行为的发生依赖于外部环境因素。在先先生的组织和指导下完成了“对虾生活史的研究”等,为养殖业打下了基础;“藤壶生活史的研究”等,更为有害生物的防治提供了依据,与此同时还研究出对有害生物的防除方法。先生亲自动手研究了肿瘤细胞核的移植及其免疫性。20世纪70年代初先生对海洋生物附着的微生物生态学现象曾高瞻远瞩地指出,生态群落也有发生、发育过程,是发育生物学的重要内容之一,应该研究。

当此一代生物学宗师百年诞辰到来之际,我们选编了先生有关胚胎学的哲理文章以及我们在先生指导、教育之下进行的主要研究成果,包括:半索动物柱头虫是先生所希望而未能进行的课题,柱头虫与尾索类海鞘、头索类文昌鱼是同等重要的动物,至今国际上

对它非常重视,但对它的发育研究仍然寥寥无几,在我国只有青岛地区能采集到完整的个体。是青岛的珍稀动物之一。我们在 20 世纪 60 年代和 80 年代做了一些研究。关于附着生物的微生态现象做了实地考察,并有所发现。此外我们还对生物科学中新技术新方法做了一些探索。我们这些探索和研究成果,附在文选后面,做为对先生的殷切怀念,并借以重温先生的教诲,弘扬这位生物学大师的不朽业绩。传统与创新是科学发展永恒的内涵。先生在我们心中永远是一位有着坚强脊梁骨的科学家,他是我们民族的,也是属于世界的。让我们以达尔文《物种起源》一书中的最后一句话作为寄语:“认为生命及其若干能力原来是由‘造物主’吹入到少数类型或一个类型中去的,并且认为在这个行星按照引力的既定法则继续运行的时候,最美丽和最奇异的无限类型从如此简单的开始,过去曾经发生了而且现今还在发生着,这种观点是极其壮丽的。”

本书得以出版,得到有关单位和个人的大力支持和赞助,谨表衷心的感谢!

原山东大学理学院动物学系留在青岛的师生:

李嘉泳 黄世玫 闫虹 沈景尧 刘淑芳

王永良 刘毓文 申均 李风鲁 王秋

编撰责任人——山东大学首届(1954 年)研究生: 王秋

2002 年 2 月

目 录

童第周文选

发生学上三种不同之卵子.....	童第周(3)
发育生物学引论.....	童第周(5)
胚胎学和辩证唯物论	童第周(51)
遗传学座谈会发言记录	童第周(64)
胚胎学的现状和我们努力的方向	童第周(71)
谈谈生物的发展	童第周(75)
浅论生物学上的理论学说及其发展史	童第周(82)
哺乳动物早期胚胎之培养	叶毓芬(95)
从文昌鱼的胚胎发育中提供辩证唯物论的资料	叶毓芬(99)

童第周自述

童第周自述.....	(106)
童第周诗四首.....	(125)

纪念童第周

三崎柱头虫(<i>Balanoglossus misakiensis</i> Kuwano, 1902)的生殖生态和 早期胚胎发育的初步研究.....	李嘉泳等(130)
肠鳃类三崎柱头虫和黄岛长吻虫再生的研究.....	李嘉泳等(134)
缅怀童第周教授——关于柱头虫标本的采集和处理*	王统岗等(139)
继承恩师志 自有后来人——试论胞质在发育中的作用.....	秦鹏春(144)
鲟鱼卵子发育能力的研究.....	王 秋(151)
激光诱导泥鳅卵细胞融合——一种新的细胞融合方法.....	张闻迪等(158)
不同属泥鳅受精卵的激光融合及鱼类嵌合体.....	张闻迪等(163)
海洋微型污损性附着生物的初步研究.....	王秋等(169)
涂料表面的生物黏膜现象.....	王 秋(175)
固定化营养剂与人工生态灶.....	王 秋(180)
用 DiL 标记和原位杂交方法研究文昌鱼 <i>Brachyury</i> 基因在文昌鱼胚胎的 新生中胚层和早期中胚层的拓扑变化.....	张士瑾等(184)

童第周文选



发生学上三种不同之卵子

童第周

所谓三种不同之卵子,是站在发生的观点上而言,并不是根据形态的不同,以卵黄之多寡来分类。

我们知道个体是由卵子发长而成的,卵子受精后(指两性生殖的动物),由一个母细胞,分裂为二子细胞,再由二而四,由四而八,如此愈分愈多,结果成为一无量数的细胞的集团,由这细胞的集团中,再分化为头为尾为四肢,换一句话说,即成为一完整的个体。

在这种演化的过程中,我们将很自然的发生一个问题,就是个体即为一单纯的细胞——卵子所演成,那末在这单纯的细胞未分裂以前,是否头尾各部,早已预定?这个简单的问题,曾引起古往今来不少的理论和主义,最初有所谓先成论(Preformation)与后成论(Epigenesis)之对峙。19世纪之初,则有拼镶论(Mosaic)及等能论(Equipotential)之论战。最近更有自身分化(Selfdifferentiation)及被动分化(Dependent differentiation)之争辩。这都是极有兴味的问题,但在本文范围之外,只得暂时把他撇开,现在且从实际方面来谈我们所谓三种不同的卵子,为便于叙述及易于了解起见,我们还是按类举例,依次说来为妥:

第一种卵子,我们以海鞘(Ascidian)的卵子为代表,法国实验胚胎学家 Chabry 氏曾在 1887 年,将二细胞时期的一个细胞杀死,发现另一细胞长成后,仅为全胎的一半;同样,倘在四个细胞时期,损坏一个细胞,所发生的胎,则为全胎之四分之三。这个实验,曾一度被杜里舒(Driesch 1895, 1897, 1903, 1906)及 Crampton(1897)等所否认。直到 1905 年,Conklin 氏用更精细的观察,证明 Chabry 氏实验的正确。Conklin 氏叙述卵子受精后,细胞质即发生一种变动,经过这次变动,卵子的表面,便发生各种不同颜色之部分,此不同之部分,即为构成胚胎的各主要器官的区域。Conklin 氏还以同样实验方法,在二细胞、四细胞及八细胞时期,损坏卵子的一部分,所得结果与 Chabry 氏相同,即被损坏的部分,将来不能再生,故氏谓 Ascidian 的卵子,类似一拼镶而成的个体,他的发长,即按他已定的部分而演化。最近 Dalcq 氏更将 Conklin 氏的实验,作更进一步地研究,发现这种拼镶式的现象,在卵子未受精以前,早已固定,且地位的分配,亦与 Conklin 氏所述受精后的卵子相吻合。

以上所述,是指 Ascidian 的卵子。此外还有栉水母、马蛔虫及几种昆虫和软体动物的卵子,亦有同样的现象。虽然各主要器官界限的划分,没有像 Ascidian 卵子的明显及正确,但大体亦已固定。可是限于篇幅,不一分述。

第二种卵子的性质,与第一种完全相反。杜里舒曾于 1891 年,将海胆的卵子,在二细胞时期,放在试管内,用力摇之,卵子经此摇动后,细胞彼此分离,各自发长成一完全的个体,其形状的大小,等于正常胚胎的一半。此外杜里舒还研究四细胞、八细胞及十六细胞时期的卵子,发现四细胞时期之每个细胞,亦具有此种组成完全个体的能力。自八细胞以后,此种能力逐渐减退。由此结果,杜里舒曾推论谓二分之一及四分之一的卵子,具有组

成个体之同等能力。换一句话说,即卵子的细胞质,在此时期尚未分化。杜氏的实验,经多数学者的研究,虽不免微有出入,但大体上则完全一致。

与海胆卵子同性质的,还有 *Cerebratulus* (Wilson, Zeleny, Yotsu), *Lombria* (Korschelt), *Hydromedusa* (Bunting, Zoja, Wilson) 及数种鱼类等的卵子。读者倘有兴味,可参看专门书籍。

第三种卵子,以青蛙卵子为代表。青蛙卵子受精后约 40 分钟左右,在精虫穿入处之对面,有一灰色之半月形体发生,这半月形体的发生,证明卵子的细胞质在该时期已有一种分化的现象。假定我们经过动物性极及植物性极并半月形体之中心,作一平面,我们便将卵子分为左右两半球,这左右两半球,却合于胚胎的左右两半身,所以我们可以称这个平面为对称平面。第一次卵子分裂的平面,多半与对称平面相吻合,但亦可成直角或种种不同之角度。Roux, Morgan, Brachet 等,曾将二细胞时期的一个细胞刺死,另一个细胞仍能自由发长。但其所产生的结果,则视第一次的分裂平面而异,倘第一次分裂平面,与对称平面相吻合,而所刺死者为左面细胞,则右面细胞所发生的为胎之右半部,倘二平面互成直角,而所刺死者为不含半月形体的细胞,则含半月形体的细胞将发长成胎之前部。由此看来,青蛙卵子的发长,颇似 *Ascidian* 的卵子,但 1910 年,Mac Clenden 将二细胞之一刺死后,将刺死细胞的细胞质用吸管吸去,如此,在包裹卵子的膜内仅有一未刺死之细胞,此细胞发长,则成为一全完的胚胎。这样看来,青蛙的卵子,类似海胆的卵子,即二分之一的卵子,有组成一个完整个体的能力。至于 Roux, Brachet 等所得的半胎,我们可以推想,皆因所刺死的卵子未曾吸出,而妨害另一细胞发长所致。但在这里,我们应当加一种解释,即如 MacClenden 氏所得的结果,当在一种条件之下,即产生此全胎的细胞,须含一半以上的半月形体才行,否则便不能发长成胎,这一点证明半月形体,在胚胎发长的过程中所占的重要性。此即 Spemann 氏所称为个体之“组织者”(Organiser),有此“组织者”便能产生个体,否则个体便不能发生。关于“组织者”的现象,本当在此论及,因事实太复杂,似当另写专文讨论,故从略。

上述三种卵子,我们可以总括起来说:第一种是“拼镶”式的,在未受精以前,或受精以后,或在分裂之初期,卵子细胞质已经分化,即某部分的细胞质,仅能发长为某种器官。第二种系“等能”式,卵子的各部分,均有组织个体的可能性,个体上的任何器官,均可由卵子上的任何部分细胞质组成。第三种可称为“中间”式,因他介乎第一与第二之间,在受精的卵子中,他们的细胞质,似亦开始分化,但不似第一种卵子那样固定,且必须有所谓“组织者”,执行组织个体的工作。

但是,我们虽然把卵子这样的分为三类,他们中间,实在没有明显的界限,所以不同者,不过是量的方面与时间方面的区别罢了。譬如上述的 *Ascidian* 卵子,据最近实验结果 (Tung, 1934),绝对固定的细胞质,仅脊索 (Notochord) 及中胚层 (Mesoderm) 两种,内胚层 (Endoderm) 及外胚层 (Ectoderm),直至八细胞时期,仍有再生的可能。至于 *Ascidian* 以外,所有动物的卵子据各方实验的报告,他们的细胞,最迟在八细胞时期,也将开始分化,所以与 *Ascidian* 卵子相较,不过在时间上略有迟早而已。

[原载《励学》1935 年第三期]

发育生物学引论

童第周

编者按 本文是先生在山东大学任教时 1956 年所写 ,是保留下来的惟一讲稿 ,它伴随着我们渡过了 50 个春秋 ,使我们在 学习、工作、生活中终身受益 ,现印于此 ,以怀念和重温先生的教导。编选时作了文字整理 ,并补录参考文献。

绪 论

发育生物学是由胚胎生理学(也称实验胚胎学) ,以现代细胞生物学、分子生物学、分子遗传学的研究成果发展而形成的 ,它是研究动物发育原因的。它和叙述胚胎学不同 ,后者说明个体是怎样发育的 ,而发育生物学则说明为什么这样发育 ? 所以它注意发育过程中卵子上各部位或各器官间相互的关系 ,以及环境对发育的作用 ,从这些事实 ,再得出卵子发育的规律。

1880 年 Roux 创导这一门科学。他开始定名为“发生机械” 。这个名称很不恰当 ,容易使人误会 ,认为是根据机械原理来阐明发生现象。因此以后更名为“发生生理学”或胚胎生理学。这里所指生理是广义的 ,不是一般生理的概念。所有多细胞动物的发生是有它共同的规律的。卵子的受精是发育的起点 ,受精后最先发育的过程为卵裂 ,卵裂结果形成一群分裂球 ,它们多少是相似的。在分裂球中央产生一囊胚腔 ,细胞愈分愈多 ,腔也愈大 ,卵子便成囊胚 ,这个时期以后 ,卵子要经过重要的变化 ,各部分成群的细胞进行一系列的移动 ,达到一定的地位 ,这就是原肠形成的过程。然后这些细胞团渐渐显出其不同的特性 ,这种作用称为地区发生(topogenesis) ,它是把细胞分成许多器官原基(organ primordia) ,每一原基包含建立器官的物质 ,开始时这些原基是由相同的细胞组成 ,几乎没有什么分化 ,以后从这些原基上的细胞向特殊的方向分化时 ,就进入发育的另一个阶段。由这种方式就形成了身体的各种组织。这种组织分化的阶段就称为组织发生(histogenesis)。待组织逐渐分化后 ,器官与组织也开始具有一定的机能。在往后的发生中器官的机能对器官的继续发生将起一定的作用 ,这个就称为发生的机能时期(functional stage)。器官与组织经过机能作用后发育更为完善。以后达到性成熟期 ,再经衰老而死亡。

卵子与精子的结合开始了一系列发生过程 ,受精卵是比较简单的 ,细胞质的各种成分或多或少平均分布着 ,因而卵子所有部分也多少有些相等。但是卵子都有它的主要轴性 ,而且有极化现象 ,并常见两侧对称。这种轴性与对称可能局部显现于卵子皮部。使卵细胞质某些成分(已决定的物质)开始局部集合 ,导致部分地区开始有不同的化学成分 ,这就是化学分化(chemo-differentiation)。这种分化的细胞质还能影响其他部分的细胞质 ,使

细胞分化逐渐复杂化。以后经过细胞的移动,细胞与细胞之间也产生诱导作用。所以由细胞质的化学分化再经过诱导作用,而逐渐发育成个体。

(一) 关于发育生物学中常用名词的含义

(1) 能(*potency*)——为什么有能?能多大?卵子中的能是否相等?一个卵子分成二细胞时,这二细胞的能是否相等?如把一个细胞分出来,看它有无变成整体的能力?也就是有无调整的能力?又如某些细胞有无能力变成其他器官的细胞?

(2) 决定作用(*determination*)——如卵子某部细胞在某一时期以前可以变为其他的组织,但到某一时期后这一部分只能发生为相应的组织或器官,这就是说这部分已经有了决定。决定是渐渐进行的,不是一下就决定,在决定的时期,外胚层可变为内胚层,到了某一时期就完全决定不能再改变(是指环境不变的情况下)。

(3) 分化与实现(*differentiation & realization*)——某部分细胞虽然经过决定为某器官或某组织在外形上还不明显,必须经分化或实现后才能见到。分化可以按照原先决定的一样发生,也可因环境的改变而得不到实现,因此决定与分化两个阶段,不一定常常联系在一起。

(4) 相互关系——发生时胚胎各部是彼此互相关联的,不是孤立的,也不是偶然地堆积而成的。因此某部组织的发生,会影响其他组织的发生与存在。

(5) 遗传——在胚胎学中遗传的作用可分两部分来讲:①内在的基因是各种动物所固有的。②外在的因子可以影响胚胎的发育。遗传性的变异在胚胎时更容易发生。

(二) 胚胎学实验方法

1. 普通方法

在正常环境下我们看不出发生的因素,如用增减法改变环境便可改变发生的情形。如减少海水中钙的成分,或把海水盐度增加来培养动物胚胎,观察其结果,进而分析某种物质对胚胎发生起了什么作用?此外增减胚胎本身物质来观察其发生,如二细胞时期取去一个或两个卵子合并成一个,观察其结果并分析其原因。

2. 特殊方法

(1) 再生的方法 把某部器官除去,看其对发生的影响。

(2) 移植方法(*transplantation*) 把胚胎某部组织取下移植其他地方,观察其结果。移植方法又可分为:①同一个体不同边的移植(*Autoplastic transplantation*);②同种不同个体间的移植(*Homoioplastic transplantation*);③同边移植(*Homoiotopic transplantation*);④同属不同种间移植(*Heteroplastic transplantation*);⑤不同属间的交换移植(*Xenoplastic transplantation*);⑥内植法(*Interplantation*)是甲胚胎的组织取下移植到乙胚胎的体腔、眼球腔、尿囊、大网膜中去观察它的发育;⑦外植法(*Explantation*)把胚胎组织培养于体外的基液(*medium*)中,观察它脱离整体后的发育情况。

(3) 化学方法 用各种化合物来研究它们对胚胎发育的影响。

(4) 物理学方法 用各种机械或射线来刺激卵子或胚胎,观察它发育的结果。

(三) 有关发育生物学的一些问题

1. 以受精过程为中心的问题

(1) 什么因素决定一个细胞变成卵或精子?

- (2) 控制排卵的机制是什么？
- (3) 在什么条件下卵子可以受精？
- (4) 精子的寿命多长？
- (5) 卵子从卵巢排出能活多久？

2. 受精的化学情形

- (1) 关于卵子和精子所释放的配子素(gamones)的研究。
- (2) 精子能刺激卵子使其分裂, 这种刺激的性质是什么？
- (3) 卵子没有精子是否也能分裂？
- (4) 我们能不能从精子中抽取出一种物质来刺激其他静止细胞而引起分裂？
- (5) 什么因素制止未受精卵分裂？

3. 轴与对称的问题

- (1) 轴是什么因素促成的？它在发育中的重要性如何？
- (2) 对称现象什么时候决定的？

4. 发育早期的问题

- (1) 胚层的成因是什么？
- (2) 有人认为生殖细胞核负有遗传的重任, 有人反对此说, 认为细胞质有更重要的任务, 那么究竟在发育中能影响变异的生殖细胞核与细胞质孰重孰轻？它们的相互关系如何？

5. 器官形成的问题

- (1) 卵子分裂后的细胞, 是什么因素决定它们分化的方向？
- (2) 是否成体各部构造已有小形体存在于卵内？在形态上已肯定是没有的, 但在化学的基础上是否可能有某些显微镜看不见的化学变化？
- (3) 各器官的形成是独自分化的还是有相互关系存在？它的关系是怎样的？
- (4) 我们能不能使一个卵子发生为两个胚胎, 或两个卵子合为一个胚胎？如果可能, 它们的机制是什么？

6. 环境对发育的问题

- (1) 环境对发育所起的作用怎样？
- (2) 是不是个体发育都要受环境影响？在什么条件下环境才起作用？

7. 生长问题

- (1) 生长已被认为是新原生质的合成, 生长是随发育而进展的, 什么因素调节生长？
- (2) 食物、年龄、遗传……在生长过程中起什么相应的作用？
- (3) 从组织培养中显出有些细胞只要给以营养可以无限的分裂。开始时生长较慢, 接着加快, 最后速度又降低。这使我们联想到一个问题, 就是细胞到了相当年龄后能否返老还童？

8. 再生问题

- (1) 涡虫的头、螯螈和鸟类的四肢以及半索动物——柱头虫的再生是什么刺激使成体的细胞发生新的结构？
- (2) 为什么有些动物特别是人类不能再生这些器官？

以上扼要提出的问题,现在有些已能解答,有些正在研究中,有些还待进一步探讨,在以后讲述中将提出讨论,并且从这些讨论中得出一些原则性的结论来引导我们对发育问题的深入思考。

生殖细胞的起源排卵和卵子的“组织”

(一) 生殖细胞的起源

关于生殖细胞的起源问题,我们知道 Wismann(1883 ,1893)曾做过实验,他的种质连续说是众所周知的,以后 Berrill 和 Liu(1948)也做了一些工作。

在许多种类的动物,原始生殖细胞可以在发育早期辨认出来,特别是在无脊椎动物,例如马蛔虫卵分裂时发生染色质减少现象。凡是染色质减少的细胞将发育为身体细胞,而包含完整染色质的细胞将发育为生殖细胞。当二细胞时期,动物极的一个细胞里两个染色体(这种马蛔虫祇有两个染色体)中的部分散成许多小碎片,留下末端大部分,小碎片重新组成一个细胞核,且能继续有规则分裂,但末端大的部分留在细胞质中,不参加新核的形成,最后渐渐消失不见了。

染色质减少现象,如果在四细胞时期才出现,往往三个细胞同时发生减少现象,仅有一个细胞的染色质是完整的。以后继续分裂时,这个完整的细胞还是分为一个完整,一个减少,最后这个具有完整染色体的细胞分化为生殖细胞。

Boveri 推测卵子不同部位细胞质对染色质的减少与否有关。这个观点由离心卵研究结果予以证实(Boveri, 1910a ;Hogue, 1910)。马蛔虫卵经离心后,改变了分裂的方向,第一次分裂平面是经过动物极到植物极,因此这两个细胞同样含有染色质减少和不减少的因素。在第二次与第三次分裂,染色质减少见于动物极的两个细胞,但植物极的两个细胞却未见减少。这说明植物极的细胞质能保持染色质不减少。

生殖细胞的起源在脊椎动物中曾是争论的焦点,现在大家承认关于原始生殖细胞从胚胎的某部分由胚外区域迁移到生殖嵴。如 Allen (1907)在蛙中,Swift(1914)在鸟类。Witsch(1948)在人胚中,都见到原始生殖细胞的迁移现象。

Reagan (1916) ,Willier(1933 ,1937)曾割除早期鸡胚的 Swift 氏生发半月体(germinal crescent)虽有性腺却无生殖细胞。这个实验证明,成熟性细胞是由原始生殖细胞演变而来,不是从次级生殖细胞发生的。另一实验更明确支持这个观点,把小鸡左边的卵巢割除,然后右边的卵巢原基发生为睾丸,正常情况下,右边卵巢的原始生殖细胞在排卵第三星期后开始退化,若在这个时期以前,移除左边卵巢,右边的形成睾丸且具有精子,如较此为晚则在睾丸中没有精子(Domm, 1929)。但是有不少的学者认为原始生殖细胞不是产生成熟生殖细胞的惟一来源,而且还可能完全退化掉,新的生殖细胞可以从卵巢发生。

此外还有无尾和有尾两栖类的很多实验。

(二) 排 卵

卵子的成熟和排出受激素的控制,这在脊椎动物胚胎学和生理学中都曾讲到过,垂体是控制卵子成熟和排卵的中心,如把蛙的垂体切除,就没有排卵现象,周期完全停止,既不产生成熟卵子,也不排出。这在很多脊椎动物都有同样的情形。如果把垂体再植入或注

射垂体提取液于割除垂体的动物,又能使该动物排卵,由此可知垂体对排卵是必需的。

平常蛙卵于春季排出后,卵巢内的卵母细胞又开始生长,到10月间又达成熟期,准备排卵。如果在10月后注射垂体提取液,一二天后就可促其排卵。如取出一部分卵巢悬垂于垂体浸液中,同样也能完成成熟分裂,并脱离卵巢下落。

这些促使排卵的垂体物质在哺乳类有三种,总称为促性腺激素(Gonadotropic hormone),它们是蛋白质,由垂体细胞分泌出来并释放到血流里去,跟着血流达到卵巢而起作用。

排卵也可通过外界环境的改变来促成它,如以浣熊(Raccoon)的实验为例,它正常在11月作短时冬眠,次年2月进行交配,4月胎生。如果从10月份起,每晚给以光照,开始每晚一小时,渐渐增加到八小时,它可改变在12月交配,所以每天光明与黑暗时间比例的增加可以提早交配期两个月,这种现象称为性的光周期(Sexnal photo periodicity)。这种现象,一般解释是由于春天产卵的动物,从冬至到正常交配期间,日照渐长,每天增加光照的时间。在秋季,当光量向相反的方向改变的时候,每天黑暗多而光照较短,但人工增加光照来模仿春季,可使交配提前在落叶季节发生,从而提早排卵和生育的季节。由此可见增加光量能控制浣熊的排卵时间。

某些鸟类也有同样情况,但是光对排卵是不是有直接的影响呢?第一:如果先把垂体切除,光的增加不能促其排卵;其次,不增加光亮而注射垂体物质,也可以使动物排卵。因此上述光的作用一定是通过促性腺激素的释放而见效的。我们再追究光量究竟通过什么和垂体物质发生关系呢?如果把动物的头蒙蔽,不使其两眼见光,身体虽同样吸收光线也不发生影响,可见光线必须通过眼睛,但如把视神经切断,即使有光线通过眼睛,也还是无效。可见光对排卵的影响是由于光线落在视网膜上,转变为神经冲动,通过视神经到脑,再从脑到垂体,刺激促性腺激素的释放,从而引起排卵。

这里应该指出,光的处理不是对所有动物都有效,但已成功地应用于多种有季节周期的毛皮兽类及多种鸟类,在另一方面如豚鼠、大鼠及人有与光无关的内在管制及某种限度的其他环境条件,不再一一赘述。

(三) 卵子的“组织”

现在我们要讨论胚胎学上最难的问题之一,即未受精卵的“组织”对于它所发育的成体构造的关系如何,这也就是历来争论的要点。卵子在外貌上和身体其他细胞没有很大区别,它和神经细胞比较还显得太简单。我们在卵中看不到一点成体构造的预兆。但是当我们观察到卵各部分发育成各种构造的能力时,又看到卵子不同部位有显著的区别。

我们先来看看海胆的组织,有一种海胆(Arbacia)卵有很多红的小颗粒组成的色素带,显出明确的极性,卵的一端为动物性极,另一端为植物性极,连接这两极的直线称动植轴。上述色素带在赤道下面,标志出卵的一个特殊区域,我们观察时注意此带,就可知道它将发生什么器官。可以清晰看出当卵子分成二细胞时,色素带平均分布在两个分裂球中,到八细胞时期,此带位于植物极四个细胞中,而动物极没有这个色素带。一直到囊胚,这个色素带的地位还是和受精前卵子中的地位一样,即在囊胚赤道下面,有一些细胞从囊胚的植物极向里迁移,然后剩下的植物极细胞和含色素的细胞内陷成原肠胚。原肠胚的外层细胞即为外胚层,它的内层细胞主要是由色素带细胞所构成,即内胚层,所以卵的色

素带地区在正常发育中演发为幼虫的消化道。

同样的可以追究植物极最末端细胞的发育,它在色素带下面是无色的细胞,自卵裂到囊胚一直保持在同一的部位上,当原肠形成开始时,这些无色的细胞向囊胚腔移入,并位于原肠腔两侧,将来发生为中胚层,建立幼虫的骨骼。

在色素带上方,占卵的一半以上的部位,在原肠形成的过程中,因植物极半球细胞内陷,而铺展于原肠胚的外表,这就是外胚层。因此我们已经可以利用海胆的红色素作为标志,来识别卵的一般构造,这给我们指出海胆卵的组织有发生外、中、内胚层的部位。

现在我们进一步用显微解剖法来追究海胆卵的组织,有人用玻璃针把海胆未受精卵在赤道处横分为二,然后再予以受精,结果动物半球发育成不变的或永久囊胚(dauerblastula),一层细胞围成中空的球,外有纤毛,以后就不再进展,游动数日而死;相反的植物性半球,能形成不正常的虫,具有内胚层组成的消化道,外胚层和中胚层形成的骨骼与间叶细胞,它的外胚层也有纤毛,所以能游动,但进一步的发展被阻止。

这两种幼虫都不能生存下去,都缺少了某些物质,尤以动物半球缺得更多,在这种情形下,卵核的位置与所得的结果无关,在动物半球或植物半球都是一样。

以上实验说明海胆卵发育时对色素带行动的观察,显示动物性半球形成外胚层,不能产生中胚层或内胚层,植物性半球主要形成中胚层和内胚层,但也可以形成一些外胚层。

现在我们要问,卵如何建立三胚层的组织?卵的哪一部分负组织的责任?如将某些海胆未受精卵经高速离心作用后,我们可在卵上见到不同的层次,色素较重,在离心最远一端,相反的一端是最轻的脂肪小点,在这两端中间(由色素到脂肪小点之间)排列着各种大小的颗粒(约占卵的一半)和透明原生质层,卵核位于卵质较轻的一边,在这里我们能见到这只有用显微镜才能见到的油点,色素和无色颗粒已改变了它们原来的地位。如果这些是卵的组织部分,那么经离心后的卵子一定将发生不正常,而事实上这样的卵子经受精后还是能发育为正常形态的幼虫,而且色素可能密集于幼虫的一端或一侧,另一端却完全没有色素颗粒。

有人更进一步用超速离心机来处理这种卵子,卵子经离心力后,破裂分散,它的各种成分互相分离,好似乳酪和乳汁分离一样,这样,能得到几乎完全没有颗粒的卵片,而这一部分却能发育为完整的幼虫。所以显微镜下能见到的内质成分,不可能和它的组织有关。因此结论是,组织是依赖于一切离心机所不能扰乱而比较细致的原生质。

现在要问:卵的组织在未受精的哪一部分?看样子它不可能在内质里,因为这一区域充满了可以转移的颗粒,正如上面的实验所示的,它可以用离心力予以扰乱,而卵子仍可正常发育。组织存在的可能地点是在外面皮质里,因为那里有很高黏度的物质,在分离过程中只有这薄薄的外层未被扰乱,所以它可能包含着卵的组织,从而产生三种胚层。

因此,我们可以想像海胆卵动物半球的外层含有外胚层因素,外胚层因素伸展稍过赤道,其下是一薄层的原生质壳,含有形成内胚层的因素,最后植物性极本身在外质里有一薄层形成中胚层的原生质。

看来是单纯的卵,为何能发育成各部分不同的胚胎?卵子的组织存在什么不同的力量?关于这些问题,学者根据实验和推测,也是争论很多,大致说来有两种不同的意见:一是卵的量差说,包括某些物质或许多物质的量的不同,导致不同构造的产生;另一是卵的

质差说,假定不同的化合物,发育成不同的构造。

有人主张代谢上简单的量差,可能是卵子各部分发育不同的原因。也称为等级学说(Gradient theory),这是 Child 首创的,也有很多学者同意这种看法。这意思是卵子各部分是依照它的代谢等级而发育的,代谢最高的部分支配或控制卵的其他部分因而产生统一的有秩序的发育过程,所以被认为卵的纯粹量差是发育上不同的首要原因。

如果卵的甲、乙两部分不同是由于某些量的因素,甲部含量较多时,它对于发育所需的某些物质的吸取也会较多,并可能用去连乙在内的所存量,乙将因此不能发育成和甲相同的构造。所以争取发育所需物质的量的多少,便是产生不同构造的原因。

另一学说是假定卵各部分有质的不同,也就是说它们在化学组成上是不同的。所以,卵发育成内胚层区域的化学成分,不同于其他区域。

这多种学说各有利弊,比较合理的推测是卵各部分开始可能有量的差别,但后来变成质的不同。也就是说在发育的过程中必然产生不同的物质来保证卵的各部分的分化。以海胆卵子为例,卵的动物性半球和植物性半球有不同的物质,负责两半边不同的发育。但动物性半球含有植物性半球的少许物质,反之,植物性半球也有动物性半球的物质,这样就可把卵子定出两种等级,一是动物性物质,以动物性极为最多,沿着动植轴而逐渐减少;二是植物性物质,以植物极为最多,由植物极到动物极,有逐渐减少的趋势。随着这两种等级的相互平衡而有正常的发育,如其中之一被化学处理所抑制,则另一等级占优势。例如用硫氰酸钾(KSCN)来处理卵子时,植物性物质中毒,其发展被阻,而动物性物质得占优势,以致整个卵子发育为永久囊胚,相反的,如以氯化锂(LiCl)来处理,对动物性半球不利,让植物性物质发展,结果内胚层过分。

无论卵的基本组织如何,它需要一种刺激来激发这组织发展成为成体的构造。所以卵子不受精,数小时后就会死亡,除非有精子穿入或应用其他刺激才能引起它的发育。

个体发育的开端

前面已经讲过未受精卵的组织,但这些组织要想得到进展,必须经过受精的阶段。精子能刺激卵子,使这些组织表现出来,因此受精对于卵质有激发作用。受精的另一作用是加进另一亲体的原生质,但是染色体的补充对于早期发育不是必需的,这在后面会讨论到,现在只讨论受精的激发作用。

精子对于激发作用并不是完全需要的,在很多种类可以用化合物、机械、放射线等的刺激来代替精子,这种人工方法的激发称为人工单性生殖。单倍体(haploid)的胚胎既然大致是正常的,说明精子核的加入只是恢复卵的染色体成为双倍体(diploid)。同时受精也建立染色体的平衡,决定受精卵的性别。然而也应注意其他因素,如发育中胚胎的温度、食物、成体的年令等也能决定性别。下面讲受精和人工单性生殖。

(一) 受精

1. 卵子成熟与受精关系

卵子和精子的结合是多细胞动物个体发育的开端,卵子的成熟和受精在各种动物是

不一致的。有些动物卵的二次成熟分裂在卵巢内或母体的生殖导管内进行 ;另外一些动物 ,成熟分裂开始于卵巢中 ,但在某一时期就停止进行 ,要等受精后才完成。此外也有些雌性动物产出不成熟的卵母细胞 ,整个成熟分裂在母体外进行。有的卵子精子不进去就不进行成熟分裂 ,有的卵当进入到海水中时成熟分裂才进行。后者曾有人发现存在于海水中的钙离子(Calcium ions)对此有作用 ,钙离子对生发泡(germinal vesicle)的破裂似乎有相当关系 ,由于生发泡的破裂卵子便开始成熟。

在正常发生中极体常在卵子的一端形成 ,这端就成为动物极。在成熟分裂开始时 ,生发泡或纺锤体向此极移动 ,纺锤体的长轴与卵的表面成直角 ,似乎动物极的表面地区有吸引纺锤体的能力。有些实验可证明这点 ,如在海水中增加钙离子来培养海星或某些软体动物 ,或对海胆提高温度 ,就能减少卵子皮部的吸引力 ,结果成熟纺锤体不能与卵子表面密接 ,形成特大的极体 ,这种现象 Dalcq 称为去极化作用(depolarization) ,更厉害的去极化即成熟纺锤体的方向不与表面垂直 ,则不能形成极体。

卵子的成熟尚有其他情形 ,核膜消失后 ,核质与细胞质相混合 ,这样就改变了卵子某些物理与生理的性状(如密度和渗透力等) ,卵细胞如不起这种变化 ,许多卵子就不能受精。精子不能进入未成熟的卵母细胞 ,即使有些卵子未成熟 ,可以让精子进去 ,它也只以留在卵质中呈不活动状态 ,直到成熟到来时才开始活动起来。Costells (1940)把沙蚕卵母细胞分成两部分 ,证明只有包含生发泡部分的卵母细胞可以受精。Delage (1899)在海星与海胆的实验中如果生发泡还未破裂将卵子分成两部 ,无核卵片受精是不可能的 ,但如果在生发泡破裂以后再分割两部 ,则无核部分同样也可受精 ,而且还能发育(这称为 merogony) ,以上实验表明核质与细胞质在成熟开始时的混合 ,对受精是很重要的。

2. 精子游向卵子的原因

动物的卵子和精子相遇是容易的 ,因精子是游动的细胞 ,其次大量的精子也有利于和卵子的接触 ,例如 Farris(1949)报告 ,能生育的男子供给精液的标准是含有 8 300 万(83 million)个或更多的活动精子 ,总数少的是不能生育的。

在很多动物里 ,我们可以看到精子游近卵子 ,然后穿入卵中 ,发生一系列的受精现象。卵子通常形体较大 ,富于营养质不能自由活动 ,以前许多学者(Godlewski ,1925 ,1926)都认为在受精过程中 ,精子是处于主动的地位 ,另一方面在有些动物中也有人注意到在卵子散发物质的影响下 ,精子的活力增加了(Lillie F. R. 1914 ,Gray ,1928)。这说明精子是受卵的影响而活动的。

20 世纪初期有些学者(Loeb J. ,1913 ,Buller 和 Godlewski 等)认为精子进入卵子是陷井作用 ,是偶然发生的 ,精子一进去就无法离开。另一些学者(Pfeffer ,Demayer ,Dakin 和 Fordham 等)不同意此说 ,他们认为许多动植物精子的行动 ,显然受卵的分泌物所吸引 ,它是一种向化性作用。Demayer(1911)曾做过实验 ,把精子放入海水中 ,用卵子抽精滴入其中 ,可见很多精子聚集在一起 ,用同样方法滴入海水 ,就没有这种现象。F. R. Lillie(1914)也用各种方法试验过 ,他根据沙蚕和海胆的研究 ,显示卵子分泌物对于精子确有激活(Activation)、正的向化性(positive chemotaxis)和凝集(Agglutination)三种作用 ,负责发动这三种作用的是卵的受精素(Fertilizin)。这种受精素原先存在于卵的生发泡中 ,待卵子成熟时生发泡破裂 ,从生发泡到细胞质里 ,尤其是在皮质里(前面所讲 Delage 和 Costells

的工作已证明)。为了更进一步证实受精素进入皮质里, Lillie 曾将海胆未受精卵激烈摇动, 使其分离成许多卵片, 然后再予受精, 结果证明, 只要含有皮质的卵片都能受精, 没有皮质的卵片就不能受精, 可见受精素存在于皮质中。

德国学者 Hartmann, Schartau 和 Wallenfels(1940)的工作认为海胆里两种配子分泌四种配子激素(gamone): 卵子分泌的为雌性 I 和 II, 雌性 I(gynogamone)能使精子行动得快些, 同时也可能有吸引能力, 因而精子就很快达到卵子。等到精子遇到卵子后, 又受雌性 II 的作用, 使其黏着不能凝集(Agglutination)。精子能产生雄性 I 和 II, 雄性 I(androgamone)能使精子在输精管中移动缓慢, 不大活动, 这是为了避免过早消耗精力。精子所产生的雄性 II 能溶解卵的包膜并能消除雌性 II 的黏着作用, 使精子很快就穿入卵子。这些激素是保证受精过程的因素, 有些学者把两种雌性合称为受精素(Fertilizin), 把两种雄性合称为抗受精素(Antifertilizin)。

值得特别一提的是在哺乳动物中的情形, 当卵子还在卵巢中卵子被卵丘细胞所围, 这些细胞起源于卵泡。它们被胶质连在一起, 这里可能主要包含透明质酸(Hyaluronic acid)。精子能产生透明质酸酶(Hyaluronidase), 它能溶解透明质酸, 使得卵丘崩解, 精子便有机会接近卵子表面了。据这个原理, 我们似可用透明质酸酶来消除某种不育现象。在兔子注射某种低浓度的精液来进行人工授精, 卵子不能受精, 但如果把含有透明质酸酶的精子提取液加在同样低浓度的精液里, 受精就有可能了。

3. 胶膜与精子入卵的关系

在 Lillie 发表受精素学说后, Loeb(1914)第一个起来反对受精素的理论, 他认为刺激精子的物质是发生于卵外的胶膜中(指海胆与环节动物), 后来这物质溶散到海水中, 才能吸引精子进入卵中。他的主要实验是, 如果用摇动或洗涤, 或稀盐酸等, 除去海胆卵外的胶膜, 精子即无群集卵外的现象。Tyler(1940, 1942)觉得卵水中所含的受精素的分量, 反比卵本身所有的大得多, 因此他认为大量的受精素应该藏于卵外膜中, 而卵子本身所含的可能是一种对受精素有反抗性的物质。Bataillon 把落入体腔中的蛙卵取出来, 因这些卵由卵巢排出后落入体腔, 尚未进入输卵管, 没有胶膜包在卵外, 给这种卵精液, 不能受精, 所以他认为没有胶膜的卵子, 虽已成熟也不能受精, 但是这种卵如用人工单性生殖法却能发育。朱洗(1956)在蛙类里也做过相仿的实验, 他也发现在体腔里尚未排出的成熟卵子不能受精, 因这些卵外无胶膜, 但如把这些裸卵注入输卵管中或涂以输卵管所分泌的胶质后, 同样还是能受精。另外他把青蛙或蟾蜍子宫中的卵子分成甲乙两组, 甲组保存在潮湿状态, 勿使其干燥, 准备过一定时间受精。乙组放入氰化钾 KCN(8/1000)溶液中, 溶去卵外面的胶膜, 将来在甲乙两组中同时加上精液, 使其受精, 结果甲组的卵都受精和发育, 而乙组的却不能受精, 即无胶膜卵不能受精, 所以朱洗的实验更证明胶膜为受精所必需的条件。

4. 卵子的反应

精子穿过卵膜进入卵内, 有些种类卵子在精子穿入处形成受精锥(海胆), 它把精子吸入卵内(Fal 1876)。所以卵子在与精子结合时并不是完全被动的。根据 Chambers(1930)观察海星卵子能放出很细的原生质线, 此线一碰到精子就很快收缩把精子拉到卵中, 卵子皮质的活动, 也是和受精相适应的。如上述未受精卵的碎片只要包含皮质就有受

精可能, 皮质能使精子头起变化, 精子头不经皮质不能受精。

精子的穿入好似促使卵子醒来似的, 在几分钟内它立刻起反应, 通常最早出现的如受精膜的形成, 未受精的卵子外面有一很薄的卵黄膜, 受精时此膜高举形成受精膜。也有人认为卵黄膜原先不存在, 如把卵子切成两部, 本来被切面没有此膜, 但这种膜仍能包围全卵, 因此他们认为这是卵子细胞质与环境接触处所形成的表面薄膜而不是另外有膜。

受精时受精膜的举起是同时并进, 还是局部先起来。在正常情形下, 因膜举起太快一时不易观察, 我们可把卵子放在冷处, 使其膜举起来缓慢一些, 这样我们可见到此膜在精虫进入点先举起, 以后再向两侧和对方伸展。Moser(1939 ~ 1940)曾见到卵子皮质有一行粒状小点, 精虫进入后, 该处小点即分解, 然后就连成膜, 但是这种反应必须有钙离子的存在。

生理上单精受精的卵一定有阻止更多精子进入的机械作用, 现在看来第一个精子进入后, 卵子皮部起反应, 使卵子表面起了变化, 阻止其他精子进入。Just 曾谓海胆卵子从精子穿入点很快引起波纹状的表面膜化, 使别的精子在任何点上不可进入。如果卵子在不良情况下这种过程缓慢其情形就不同了。如蛙卵施以氯化钠溶液(Bataillon 1919)使卵子皮质反应变慢, 更多精子易于穿入, 成为多精受精。

精子穿入后尾部脱离, 头部转 180° , 中段向内, 精子头部膨大, 重现正常的核, 成为精原核(Male pronucleus)。精子中段发生为星光。Chambers 切片观察, 星光产生是因细胞质局部凝胶的结果, 这种凝胶作用如波浪状向各方扩展。在同一时期精子星光的中央重又液化形成一个液状原生质区域围绕精原核, 同时精原核和卵原核互相接近, 在精子星光中央区域相遇, 它们可暂时并排或立刻混合, 在原核两端形成两个星光, 称双星光(amphister), 然后两个原核膜消失, 放出它们的染色体, 在双星光之间发生纺缢丝, 染色体即排列于其间, 因此完成两核结合的步骤, 下一阶段就是分裂的开始。

5. 原核结合

精核与卵核的结合过程 Fankhauser(1925 ~ 1941)在有尾两栖类中曾做过实验。有尾两栖类是多精受精, 受精后用一发丝完全或局部缚起来, 把卵子分成两部分, 一半包含一个卵核, 具有精核或没有精核, 而另一半则仅有精核。

Fankhauser 观察到如缚扎很紧, 则在无卵核的一半许多精子同时形成大的星光, 如缚扎不完全, 则半边发展要看另一半边卵核是否已与精核结合而定, 若已结合则无卵核的一半, 精核很快移向外周, 离开缚扎处远的能发展(即发生星光等); 若卵核未结合(即无精核时)则最接近于缚扎处的精子能发展, 卵核与精核互相移近且相遇, 然后原核结合。Fankhauser 从这些观察中得出结论: ① 在雄性原核与雌性原核之间有吸引力; ② 卵核促进邻近的精核发展; ③ 卵核与精核的结合能产生一种物质扩散到细胞质里, 压制了其他精子。

受精作用有几个条件: ① 生发泡必须破裂, 使核液分散在细胞质中才能受精; ② 精子如要进入卵子, 且能在卵中发展的话, 一定要穿过卵子的皮质。Kite 曾把精子用吸管注射进去, 精核不会起变化。Chambers 把卵的皮质破坏后让精子进去, 精核也不发展。

(二) 人工单性生殖

用其他的方法来代替精子使卵子发育, 称为人工单性生殖。其方法有用机械刺激的

(针刺)有用物理处理的(如光线作用、温度或渗透压力的增减等)有用化学物质处理的(各种酸、盐、碱等)这些方法都表明没有种的关系,所起反应都一样,现在有些实验指出离子对此有特殊作用。有些种类的卵子,引起单性生殖需要足够数量的钙离子(Maser 1939)。

Leob 曾将海胆未受精卵子放入含有丁酸(butyric acid)的海水中 15~20 分钟,以后再放入高渗海水中(Hypertonic sea water)30~60 分钟,最后再移入正常的海水中,仍可使其发育。

Bataillon(1910~1913)用针黏上血液后刺入蛙卵,卵子排出卵黄间隙的液体且产生一层受精膜,但是所黏的血液必须有一个红血球带进卵子,才能引起分裂,用这种方法,很多卵子可以引起分裂,且有一定百分比的卵,能继续进行正常发育,有不少单性生殖的幼虫经过无变态而长大。

此外用镭或紫外线照射精子,精子本身已被破坏,但仍能进入卵子,引起卵子发育,卵子用此法照射而让精子受精,也得同样结果。

不同种精子进入卵子,精核不发展而卵子发展,这种情形,卵核与精核不能正常结合,因此也就等于单性生殖。

人工单性生殖的实验对打开发育大门能给予更深入分析的机会。这种现象的两个组成部分可由实验分开来,这在正常受精里是交织在一起的,很难分辨,如 Loeb 所做方法的第一步把海胆卵放入含有丁酸的海水中然后放在普通海水中,当这样的卵子放回到普通海水中,卵子便引起皮部的反应,立即举起受精膜,但是没有分裂和进一步的发育。过些时候,卵核膨大,它的核膜消失且出现一个星光在四细胞质中。每个染色体分裂为两半,两半位于一起,最后两半染色体又重新连合在一个核里,这个核在很大星光的中央。这种作用可重复好几次,但不久就显出反常现象,最后所谓单星光周期(monaster cycle)终止于死的卵子中。

在蛙卵中,如针刺没有输送血球进去,我们也可看到皮部反应且举起受精膜,跟着就是单星光周期,最后周期停止卵子死亡。这是明显的在卵子中某些刺激,解除了反应的链称为卵的激发,最明显的与此相连的是受精膜的举起与单星光周期,但这种作用引导到死胡同里最后卵子死亡。为正常发育的需要卵子细胞质必须有双星光来代替单星光,有了双星光才可以导向正常卵裂,Bataillon 叫这种作用为“调整作用(regulation)”。在 Loeb 方法中所用的高渗海水是调整因素,在 Bataillon 方法中带入血球也是如此。

这两种作用表示很不相同的方法,可以作为各种动物卵子的激发用。物理的刺激(针刺)照射、温度、渗透压的增减等)都可引起单性生殖。化学的处理范围更广泛(各种酸、盐与碱等)都可以引起单性生殖。现在有些实验指出钙离子在激发中担负特殊的任务。有些种类卵子只能在钙离子存在时方可激发。Pasteels(1938),Moser(1939),Heibrun(1937)认为卵子皮质为蛋白钙化合物所组成,它被各种刺激所破坏,然后卵子内部细胞释放钙出来,这种作用被认为是激发的真正原因。

受精膜的举起与单星光周期是被激发卵子的两种特殊性质,它们并不是一定连在一起而不可分割的,在海星中,用某些氯的混合物处理卵子,可以形成单星光而不举起受精膜(Dalcq)。另一方面在某些例子中也可以举起受精膜而不发生单星光周期。

在正常受精中,卵子被精子的穿入所激发,这可从皮质的反应而见之。显然精子带入调整因素,阻止单星光的出现,且在双星光形成下,让卵子核与精子核结合,于是引向卵裂。

受精卵的构造与发育能力

(一) 卵子发育的能力

多细胞动物都是从受精卵发育的,因此受精卵的构造是胚胎学家所急欲知道的。在十七八世纪有许多预成论者认为成体复杂的构造早已存在于卵子中,渐生论者主张胚胎不是预先存在于卵中而是发育时新生的。19世纪因显微切片术的进展,彻底研究发生现象成为可能,因此预成论与渐生论的孰是孰非也易于分辨。但19世纪末Roux提出另一种看法,他认为卵子包含的不是有形的整体,而是看不见的各种不同的物质,这种不同物质是独立的,仅能产生胚胎的某些部分,而不能产生其他部分,这暗示了胚胎的每部分预先形成在卵子的一定部位上(germinal localization)。换句话说,就是每一部分在卵子中有固定的地位,各种器官独自发育,它们凑在一起如钳合状(嵌合学说),因此发育不是增加复杂构造,只是看不见的,预成的物质在发育过程中逐渐显示出来吧了。这就是新预成论(newpreformation)。他的学说是他有实验根据的,他把蛙卵二细胞时期用灼热的针刺死一个细胞,未死的一个细胞长成左半或右半,前半或后半的胚胎,他认为这证明卵子各部分的构造是不相同的,去了一部分,将来成体就少了一部分。

Driesch(1891)的实验却与上述相反,他把二细胞时期的海胆卵放入盛海水的试管中,用力摇动,使两个分裂球分离,每个分裂球都长成一个正常的幼虫但较正常的小一半,他发现即使在四细胞时期也得同样结果,即每一细胞都能成为一正常的 $1/4$ 大小的胚胎,另外Driesch(1900)和Hann(1913)都曾把两个海胆卵子合并,将来发育成一个胚胎,但较正常的大一倍。在其他动物中也有同样的现象。Spemann(1903)在蝾螈二细胞时期用发丝沿分裂沟缚扎开来,也得到两个小一半的正常胚胎。Mangold和Scide(1927)将两栖类卵子二细胞时期合并在一起,也能形成比正常大一倍的胚胎。

童第周等在金鱼实验中结果也相同,二细胞时期将卵子分成两半,每半能成为一个比正常小的胚胎,将两个并起来也能成为比正常大的胚胎。

有人把软体动物、环节动物的卵子,经过离心作用观察它们的发育,结果仍为正常。

从这些实验中证明卵子中并不存在固定不变的物质,卵子的各部分不代表各种器官,因此分离或合并会产生一个完整的个体。

结论应当是卵子细胞质没有复杂的构造而是包含或多或少相同的性质,它即可分开,亦可合并,而使它不失去原来的性质,这种现象称为调整作用。具有此种能力的卵子为调整型卵,即卵子正常构造被扰乱后仍能恢复正常发生。杜里舒在他自己实验的结果中得出的结论,认为这种调整能力是存在于卵子中的生命力(entelechy)的作用。

与调整型卵相反的为嵌合型卵(Mosaic egg),其发育能力和前者有所区别,如角贝(Dentalium)就是个好例子,角贝卵子在未分裂前出现一个极叶,分裂后这个极叶附在一个分裂球上,不久流入这个分裂球,成大小不同的两个分裂球(AB)和(CD),到下一次分

裂前,这部分细胞质又下流,极叶重新出现,等分裂成四细胞时,极叶仍附在一个细胞上,不久又流入该细胞,成为三个(A、B、C)相等和一个特大的细胞(D)。如果把角贝二细胞时期AB与CD分离,则AB所长的幼虫无头无尾,而CD幼虫是完整的,但头尾稍大。如在四细胞时期把A、B、C、D分离开来,将来D细胞发生如CD头尾更大,而A、B、C发生与AB的相同,无头无尾,所以角贝D细胞中含有头部与尾部物质。

如把海鞘卵二细胞时期分离开来,则两个分裂球成左右两半的胚胎,但不能成完整的。如在四细胞时期按照第二次分裂平面分割开来,则前后两个细胞各成身体的前后两半部;八细胞时期把动植物极细胞分离开来,则动物极的四细胞长成外胚层、植物极四细胞成内胚层、脊索与中胚层。如把卵子经离心机转过后,发生也不正常。

以上角贝和海鞘卵都说明与海胆不同,调整型和嵌合型是两种相对类型的卵子,在这两种卵子之间有许多中间类型,如蛙卵与鱼卵,在二细胞时期分离开来,有时能成两个完整的胚胎,有时只能有一个胚胎,另一个不能发育成胚胎,这些情形说明一个最主要的问题,就是卵子中细胞质分化的迟早问题。细胞质分化得愈早愈近嵌合型,分化得愈晚愈近调整型,也就是可塑性大些。嵌合型与调整型只是相对的区别,在事实上没有绝对的嵌合型或调整型卵,例如海鞘卵二细胞时期分离,长出两个半边胚胎,但实际并不是真正半边,有的器官也调整了一部分,角贝的CD细胞同样也有调整的能力,因其没有AB细胞的物质,还是能成完整的个体。

(二) 卵子细胞质的构造

最近几年,应用现代的研究方法使我们能够深入地观察细胞构造,有些卵子细胞质具液体性质,如海胆卵的原生质密度较水大数倍,另有许多卵子可见到原生质流动现象,在线虫类(Nematode worms)卵子中有小粒的布朗运动。但另一方面观察,细胞质不是一种纯粹液体,而是具有弹性的,如把铁屑放入卵中用磁石在外曳引,铁屑便趋向磁石一端,磁石移开后,铁屑如具弹性状返回原地。

Frey Wyssling认为原生质包含一种长的分子链,并有横链连接起来,它们的接触处可中断又可重新连接,它们网眼之间充满盐、拟脂、磷等水溶液,这些溶解的物质有不同的排列方式,围绕着自由的蛋白分子横链,Wyssling的这种观点被一般人所承认。

Monne(1946)研究海胆卵,他观察到细胞质包含粗元纤维的网架 $50 \sim 100 \mu\text{m}$ 粗,网状的间隙充满细胞液,内含线粒体、卵黄粒、油点等,网状质元纤维不是同样粗细的,隔一距离有一粗的颗粒,对某些染料具有强大的亲和力,这种颗粒称为微粒体(Chromidia or microsomes),微粒体有丰富的核糖核酸(ribonucleic acid)。J. Brachet认为微粒体为代谢作用与蛋白综合的重要中心,它似乎是可以分裂的,可用高速离心机把它分离出来。

(三) 卵子细胞核对发育的作用

卵子除去细胞质外另有细胞核,这是卵核与精核结合的核,当分裂时这个核也分裂成许多核,它们分别进入分裂球中,细胞核的构造是怎样的呢?Weismann(1893)认为受精卵的核含有id(idioplasm)。id由决定子组成,决定子是决定卵子发育时身体的各部分构造的,当分裂时,卵子决定子将分配到各个细胞的核中,每一细胞的核含有不同的决定子,将来各细胞分化为各种器官和组织是各细胞核中所含的决定子作用的结果。

魏斯曼有两个推理须由实验来证明 ① 在分裂期细胞核之间必须是质的不同;② 在

正常分裂被扰乱后必然造成决定子不正常地分配到子细胞中,因此引起不正常发育。下列几个实验证明魏期曼的推理尚不够完整。

上述两细胞时期的蝾螈或四细胞时期的海胆卵经分离后仍产生完整的胚胎,这就证明这些细胞的核是全能的,如受精卵原先的核一样。杜里舒(1883)曾把正在发育的海胆卵放在两片玻片之间,它们稍被压扁,这样使分裂方向改变,分裂的细胞位于不正常地位,但是卵子发育还是正常的。

Spemann(1928)用发丝缚蝾螈未分裂卵成为哑铃状,细胞核位于哑铃的一端,有核的一端能分裂,其他一端不能分裂,经过若干次分裂后,细胞核成为8或16,靠近未分裂部分的一个细胞核将经过缚扎处进入未分裂部分,这部分也将开始分裂,如在此时将两半部卵子完全分离,将发生两个完整的胚胎,经过缚扎处到未分部分中去的核只代表原先受精卵的 $1/8$ 或 $1/16$ 是能够达到正常的发育。

将蜻蜓卵在二细胞核时,取其中一个用紫外光线杀死,留下的核发育后成正常胚胎,蜻蜓卵细胞分到第五次有32个细胞,其中一个跑到后端,这时如阻止这个 $1/32$ 核进入后端,等256细胞核时才放入一个到后端,这样发育的胚胎仍是正常,即 $1/256$ 与 $1/32$ 的核的质量还是一样。

这些实验证明细胞核的构造并不像魏斯曼所假定那样,分裂后的各细胞核,在发育上的作用是相同的。

(四)卵裂的成因

卵子受精后跟着就要进入分裂,分裂是细胞胶体起变化的结果,细胞质本身是胶体,就胶体性质来讲,一种胶体能使另一种胶体凝固,如以浓盐水处理卵子,引起表面涨力的变化,从而使胶体凝固,再如损毁卵子表面,同样也导致胶体凝固,胶体凝固产生了星光,便可开始分裂。

Hertwig认为纺锤体的地位在细胞质中央,但是现在我们知道细胞质能决定纺锤体的方向,如螺旋分裂,一般说来第一次分裂面是经过动物极到植物极,第二次分裂也如此,如把Lylechinus与patiria的未受精卵分成二部然后再受精,第一次分裂经过切割面,第二次也经切割面,这可以说分裂方向由切割面来决定。

把海胆卵在第一次分裂平面分开来,分开后的分裂球仍按照原来半边的规律来进行,没有改变分裂方式,正和上述切割的方式不同,海胆卵分裂的决定与受精时间有关,受精后15分钟将卵沿动植物极分割,则每一部分都和整个卵子一样进行分裂,如在受精后45分钟做同样实验(上述二细胞期分离即在此时),则按一半的卵子分裂法则进行,这说明15分钟时纺锤方向未决定而45分钟后已决定了。

海胆卵有一部分特殊细胞质能决定纺锤体的方向,如用低浓度的海水,放入海胆受精卵而徐徐摇动,会使纺锤体推迟形成,按时期说正常自受精开始假定为3小时(16细胞)产生4个小细胞,现在纺锤体形成推迟,如时间已到,而卵子尚未达到16细胞时,即使是8细胞时期则同样也能产生4个小细胞。

轴与对称现象

在讲到本题以前,让我们先把极性、卵轴和对称现象加以区分。经过动物极到植物极中央的直线称为卵轴,卵轴可以由物质的分布与色素的分布显示出来。就一般来讲动物极细胞质多,密度低,由此向植物极密度逐渐增高,卵黄逐渐增多。青蛙卵的色素则由动物极逐渐向植物极减少。发育中的对称面往往是经过卵轴而成的,但是发育中有机体对称面和轴所特有的关系,不应与极性的关系相混淆,极性的关系表示胚胎中暂时的关系,而对已形成有机体的对称面和轴没有直接关系。极性可能与地心吸力有关,因为卵黄重被地心吸力引导到一边。如果强把蛙卵颠倒,则卵黄会因地心吸力而下流,与卵轴没有一定的关系。蛙卵在很早发育阶段就表现出成年动物的轴和对称面的关系,受精后不久在卵原生质内便可辨别出特殊的灰色半月体,这就是对称平面的标志。因为经过灰色半月体的中央,把卵分为左右两半,相当于未来动物的对称面。

(1) 卵轴的形成:卵轴的形成早在受精之前,在磷沙蚕等(*Chaetopterus*, *Sternaspes*, *Cerelratulus*, *Cyclus* 等)无脊椎动物中,卵子一端连接在卵巢壁,一端向卵巢腔,向腔一端成为动物性极,连卵巢壁一端成植物性极。这大概是向腔一端容易得到氧气与养料的原因。在脊椎动物卵子连接卵巢的一端成为动物性极,大概由于血管从此处进入,氧气较多的原因。

轴的形成可由其他环境条件影响之。比如 *Fucus* 卵子,光线能决定它的轴,向光的一端成为前端,如将 *Fucus* 卵子通以电流,向阳极的一端成为前端,如将许多卵子集中在一起,前端都向外,原因可能是中心 CO_2 浓,四周 O_2 多。

如将藪枝虫的茎切成小段,能在前端再生出水螅体,如果把小段排成行列,前后轴不一致,然后通以电流,将来再生时前端均在阳极。

Corymorpha 的茎的片段,同藪枝虫一样能再生。如将这一段茎放在有毒的液体中,茎即成为香蕉形,如再移于普通水中,能在它的中间向上长出前端来,大概是中间部分所得的氧比四周多些所致。

如将海绵体或水螅体在纱布中用力挤过去,细胞凝集后仍能产生个体,细胞的轴在挤时已被扰乱,以后个体轴的产生,显然是外界因子决定的。

以上几例说明轴的产生是由外界因子决定的。

轴定了以后,一般是不容易改变的,尤其是卵黄少的卵子,如海胆(*Arbacia*)卵子含有脂肪、红色素、透明细胞质。经离心作用后,它的内部物质分为四层,第一层脂肪、以后是透明细胞质、卵黄和色素。这种分层与原来的轴没有关系,它不影响原来的轴,将来四个小细胞的产生还是在原来的植物性极产生,个体的发育也是按原来的轴,不是按新的层次。

但在另外两种海胆(*Lytechinus* 和 *Patiria*)的卵子在受精前分割为二部再受精,第一二次分裂平面是与切割面成直角,将来原肠形成也在切割面中心开始,所以卵轴与幼虫轴都受切割面的影响,由切割面来决定。

在多卵黄的卵子里,轴是比较容易受影响的,如将蛙卵倒置后产生双胞胎,这说明了卵

轴与胚倒转时,由于物质流动的影响而变更了方向。

(2) 对称现象 除少数卵以外,多数卵子有明显的左右对称现象。蛙卵受精后有一个灰色半月体出现,经过半月体的中心与卵轴,便是对称平面。用感受性的实验来研究,如用 KCN, NH_4OH , HgCl_2 或者其他有毒溶液,或低温处理,细胞的分解或死亡往往是从背面中线开始,逐渐延伸到腹面去。Bellamy 将蛙卵二细胞时期放在 KCN 溶液中,卵的感受性最强,也就是死亡最快部分是在动物性极和将来背唇的地方。这都表示有一个对称现象的存在。

在海胆卵子,左右对称平面还是一个问题,但我们也可以用感觉实验来证明它的存在。如将卵子放在缺氧条件中,卵子的某区域就会产生一个陷窝,如果用活体染色法把陷窝染上颜色,可以证明这陷窝的地方是将来幼虫的腹面,这样也就可以探知它的左右对称平面了。

在海鞘和文昌鱼的卵子,对称平面很早就可以辨明,尤其是海鞘,因为细胞质颜色的不同,中胚层与神经脊索半月体的形成,对称平面是非常清楚的,这种物质的对称分布,在文昌鱼的切片中也可以看得清楚。

有几种棘皮动物如 *Psolus* 卵子未受精前,因卵黄分布的情况就可以看出背腹轴。*Asteria* 卵子是椭圆形的,背腹也易辨认。

有几种昆虫和头足类软体动物,卵子也是长圆形,不仅卵轴已定,而且左右对称平面在卵巢中也已决定。

对称现象在海鞘卵子中早已决定,所以在未受精的卵子分割或经离心作用后再受精,不能重新建立很好的左右对称,精虫入卵之点和移动途径似乎是受卵质决定,而不是卵质的分布决定于精虫。上述几种棘皮动物、昆虫、软体动物也如此。左右对称在卵巢中已经决定。

青蛙灰色半月体的出现是对称平面决定的,至于对称平面如何产生则意见纷纷。Roux 的定位受精认为灰色半月体是决定于精虫的穿入点,Brachet 在针刺的单性发育实验中发现针刺点与灰色半月体无关,他认为卵子本身就有一个不稳定的左右对称组织,受精后受精虫的影响,再按精虫入卵点产生新的平面。童第周的实验认为左右对称平面早就存在,精虫的穿入大多数是顺着预定的平面进去的,并不是精虫的穿入来决定左右对称。

有尾两栖类是多精入卵的,精虫的穿入点与左右对称平面无关。但是用实验方法变更卵内物质的部位,也可以变更卵子的左右对称平面。如海胆(*Psammechinus miliaris*)的成熟卵子在表层下有一层脂肪点,经离心作用后,它可集中在一起,经过集中的中分线就是左右对称平面,因为集中处将是幼虫的腹面。另一种海胆 *Arbacia* 有一种有色的小点,离心后集中到某处,该处就成为腹面。

总的说来,有的生物如 *Fucus* 受精前没有轴也没有对称现象,受精以后才决定的;有的卵轴是受精前决定,对称平面是受精后决定;有的头足类卵轴与对称平面都是受精前在卵巢中决定的。

(3) 不对称现象 所有脊椎动物外形虽然对称,而内部实际上都不对称。胃偏左面,肠子旋转偏向一面,心在左侧。如果在神经板时期将头部后面取一方块神经板,包括其下

的原肠顶部一起旋转 180° ,再放回原处 ,将来产生的胚胎胃偏向右面 ,肠偏向另一面 ,与正常的胚胎刚相反。如果仅转神经板 ,不包括原肠顶部 ,这样它们的位置都是正常的。如果我们仅去掉方块神经板与下面的原肠顶部 ,不再放回去 ,将来肠、胃、心等的方向还是正常的。这表明原肠顶部有控制内脏的不对称现象的能力。

在囊胚期如以婴儿头发将卵子在左右对称平面处缚为两部 ,将来产生一个双头胚胎 ,前端分离 ,后端合并为一 ,左面一个胚胎的内脏都和正常的一样 ,右面的却和正常的相反。

在鱼类(Frount)两胎相连处如在腹腔以后则两个胚胎都是正常的 ,如相连的地方在腹腔以前 ,则右面一个胚胎的内脏与正常的相反了。

在尾芽期如将蛙类胚胎的心脏原基纵分为两半 ,将来成为两个心脏 ,右面一个方向正常 ,左面一个相反。

如果我们把两栖类囊胚用头发完全分缚开来 ,左面一个胚胎内脏正常 ,右面一个内脏则为 $1/2$,并和正常的 $1/2$ 相反。

如在二细胞时期(分裂沟都在左右对称平面上)分离开来 ,则左边的发育正常 ,右边的 $2\% \sim 3\%$ 相反 ,其余也正常。左右不对称的决定在二细胞时期尚不稳定 ,到囊胚期就比较稳定了。

这种不对称现象 我们从实验中可以观察到 :有几种器官左面生长与分化比较快 ,如形成心脏肌的中胚层 我们把它左右两边分离出来培养在体外 ,则左边的能跳动 ,右边的不能 ,左边的组织分化完全 ,右边的要差些。

在囊胚期如果将左边物质取出一部分 ,将来胚胎的不对称与正常的相反。这说明左右的不同仅是量的不同 ,不是质的关系。

鸡胚孵化时 ,如果左面靠近孵化箱壁 ,温度太高对生理不利 ,将来鸡胚内脏也与正常的相反。

文昌鱼四细胞时期 ,如果一端分离开来 ,成为前端与后端合并的双胚 ,这两个胚胎都是正常的 ,右面一个不相反。这可能左右对称平面与不对称现象在文昌鱼比蛙类来的巩固。

棘皮动物(Asterina)和两栖类一样 ,也表明左面的力量大。它的水孔开口于左侧 ,如在原肠期左右两边切开 ,左面的一半成完整的正常的胚胎 ,右面一半水孔发育有三种不同情形 :① 与正常一样 ;② 水孔向右开 ;③ 左右两边都有水孔(在正常胚胎偶然也有③情形)。

以上两栖类与棘皮动物中的情形 ,我们可以解释左右两侧的能力有一个等级现象 ,左面高右面低。当卵子被分割后 ,分割平面的能力是容易被减少的 ,这样在左面的一个 ,它的左右等级只会加强 ,不会削弱。而右面的一个 ,它的左面因为经过分割的损害 ,能力减少 ,因此 ,右边的能力可以超过左边 ,等级便转了方向 ,所以内脏器官也转了方向。

(4) 轴的性质 轴是化学的等级现象 ,这种等级是量的不同 ,不是质的不同。

Child 认为轴是代谢作用的等级现象 ,前端代谢作用高 ,即氧化能力大 ,后端代谢作用低 ,所以也称生理等级。

童第周等的实验证明 ,轴的等级不是生理现象而是化学等级。他们在纤毛运动实验中首先证明外胚层上的纤毛运动的方向是由其下中胚层决定的 ,因为把胚胎腹侧面外胚

层取去一片 将其下中胚层撕下旋转 180° 放置原处 再用另一原肠胚的外胚层移植于其上 将来这片移植外胚层的纤毛运动方向与正常的相反 这就表明中胚层能感应其上外胚层 使其产生与它自己相同的轴。如果把下面中胚层用 95% 酒精杀死后再放上 其结果也一样。这说明感应作用是化学影响不是代谢影响 如果是代谢影响则杀死的组织应该不能起作用了。同样他们的另一个实验也证明这种感应力量是由前向后递减 形成一个化学等级现象。

Dalcq 认为蛙类卵子有两个等级 一是卵子皮层等级 以灰色半月体为中心 向对面递减 一是卵黄等级以植物极为中心 向动物极递减 两轴相互的作用 在各点上都相同 但是产生不同的物质。

在海胆卵子中也有两个不同等级 一是从动物极到植物极 另一是从植物极到动物极。动物极半球在正常的发育中为外胚层与纤毛 植物极半球成为肠与骨骼等。如果上下二部分开来 它们都不能成为完整的胚胎。如果在水中加锂 对植物极半球等级有利 对动物极半球等级有害 则植物极半球长大 动物极半球缩小。如果以氰化钠处理 则对动物极半球有利 对植物极半球有害 于是动物极半球长大、植物极半球缩小。

发育过程中物质的移动现象

在胚胎发育过程中物质的运动现象是很普遍的事实 受精时皮部的变化、分裂时分裂球的移动、原肠形成时外层细胞向内卷入、以后神经胚的形成、各种器官的外凸内陷等等 都是细胞运动的结果。

(一) 细胞质的流动

(1) 鱼类卵子 鱼类卵子刚排出时极性不明显 外周有一层透明细胞质 受精后透明细胞质向上流 形成帽状的胚盘 原因何在尚不得而知 如果推想它可能流向细胞核处 但将卵子分成两段 下段无核部分一样也能形成透明帽状物 如系受精关系可是不受精卵也如此。

(2) 海鞘卵子 海鞘卵子表面有黄色素 精子由植物性极穿入 黄色细胞质集中于精子穿入处 以后黄色素随精子而移动 等精核与卵核结合时就可以看到卵的一边有黄色半月体 而相对的一边则成灰色半月体 前者将来形成中胚层 后者形成神经板与脊索。

(3) 角贝卵子 角贝卵未分裂前卵子出现一极叶 分裂后极叶属于一个分裂球 然后又流到细胞里去 待第二次分裂前它又流出来 分成四细胞后它流入 D 细胞中。在这里极叶的流动性更大。

(4) 蛙的卵子 蛙卵受精后有一部分卵质的色素进入内部因而外面显出灰色 形成灰色半月体。

(二) 细胞的移动

卵细胞分裂到适当时期后 细胞必须从外层移入内部 因此形成胚层。所以胚层是靠细胞移动而形成的。

(1) Vogt 的活体染色法 :Vogt 在原肠初期背唇刚出现时用活体染色法在背唇上方染成红蓝色 待原肠形成时 着色的细胞向背唇处内移 并可知道这些部分将来长成什么器

官。用 Vogt 方法可得出结论 ,即原肠形成期细胞流动很厉害。

(2) 原肠形成期细胞移动现象 :内陷、内卷、外包、集中、分散和展长都是细胞移动现象。动物极的外胚层和假定神经物质都有外包作用。Spemann 曾把两个胚胎的动物极切下拼在一起 ,则两边都外包 ,因而在两半相接处细胞伸展不开都成皱缩现象。

(3) Holtfreter 的观察 :上述细胞移动现象 ,Holtfreter 曾用高倍解剖镜做过实地观察 ,他发现卵子外面有一个表面薄膜 ,黑色而有弹性 ,它把表面细胞都连成一片 ,当原肠作用将要开始以前 ,内胚层细胞渐渐流入 ,动物性半球的细胞渐渐向下伸展并可见到黑色素聚在一起的地方有内陷现象。在这种黑色素多而凹陷的地方 ,细胞伸长 ,向内卷入。这种内陷细胞还与表面薄膜变成的黑色丝状物相连 ,呈树叶状。当原肠形成期 ,由背唇进入内部的细胞更明显了 ,它们的细胞展得很长 ,以后才脱离再恢复圆形。这种细胞的脱离一端往往带来了一个黑点 ,这就是表面薄膜形成的长颈。

His (1874) 认为所有内褶、内陷与外包伸展都是生长现象 ,是该地区细胞特别增殖的结果。这种观点现在为许多书籍所采用。但实际上他是错误的 ,在两栖类卵中到神经胚为止 ,卵子的物质并没增加过 ,所增加的仅仅是细胞的数目 ,它的体积的增大是囊胚腔与原肠腔发生与增大的原因。

由于细胞分裂所得的结果 ,也证明了 His 观点的不正确。Glaser (1914) 观察当神经板形成神经管的过程中 ,细胞核并没有增加。Boerema (1929) 所得的结果也是一样。在鱼类 Richarchs Porter (1935) 曾证明原肠形成期细胞的分裂率普遍降低 ,同时凡是形态有变更的地方 ,细胞分裂并没有特别的增加。在海胆卵子中 Schmid (1904) 也曾报告 ,在原肠期各区细胞的分裂率并没有什么不同 ,在蛤蟆中 Brogg (1938) 也得到同样结果 ,只有在动物性极的地方细胞分裂比较快一些 ,但这种快并不是细胞向下伸展的动力。

上面所讲的是在原肠时期的情形 ,在未受精的卵子中间(两栖类) ,细胞质的流动现象也正与原肠期细胞的移动情形一样。这种流动现象的发现 ,对于原肠期细胞流动的说明有很大的帮助。

青蛙卵子自体腔内取出后放在普通水里或等渗溶液(Isotonic solution)中能发生与受精卵相似的流动现象 ,动物性半球的色素向没有色素的植物性半球移动 ,两三天以后整个卵子完全被色素所包围。但色素的分布在各区域有些不同 ,在许多卵子中也产生类似灰色半月体的情形 ,同时细胞质发生一条条的不规则的集中到此区背面去的条纹 ,这是类似细胞流动和集合的现象。在有的标本里 ,色素分裂成块状 ,好像边缘细胞似的。如把这卵子放到生理盐水中两三天则能见到像胚孔一样的形态。切片观察 ,色素向内移入很像内卷 ,呈现出背唇和腹唇似的形态。

(三) 胚层的演变

原肠形成是胚层形成阶段 ,以后胚层将分化成器官。器官是由细胞破裂、伸出、内陷等而成 ,这些也是运动现象。例如 :

(1) 内胚层 :消化道的展长 ,前端两侧成咽囊、甲状腺与肺的形成 ,这一切都是细胞移动的结果。

(2) 中胚层 :脊索的展长 ,侧板的向下伸展 ,前肾管向后伸展 ,间叶细胞的移动 ,也都

是细胞运动现象。

(3) 外胚层 :神经嵴的形成与闭合 ,感觉器官的形成 ,神经脊细胞的迁移 ,脑下腺的内伸入等等。

总之各种器官的形成 ,也是经过细胞的迁移 ,或胚层某部分的突出或陷入而成。它们都是经过运动的程序达到或形成它们形态上的地位。

细胞核与细胞质的作用

(一) 细胞核的一般作用

前面已经讲过,魏斯曼强调细胞核的作用,他是新预成论者。无核细胞虽然能够维持短时,但是不能长久的活下去,这说明核在细胞的生活中或发育过程中的重要性。有许多学者告诉我们,他们曾证明有某种物质或小点由细胞核产生,穿过核膜跑到细胞质中去,或者当核膜破裂时,与细胞质混合起来。在许多卵子中它的生发泡有很丰富的硫氢化合物(Sulphydic compounds),当核膜破裂时流入细胞质。也有人报告过许多细胞核所产生核糖核酸经过核膜到细胞质中,被用做组成微粒和线粒体,微粒可能主要是与蛋白质的综合作用有关,而线粒体主要是与细胞的代谢作用有关。所以细胞核作用是控制细胞的代谢作用与性质。

(二) 细胞与分裂

一般来讲细胞分裂与细胞核是有关系的(在单核细胞中),无核细胞不会分裂,当然也有例外,如Harvey(1938)将没有核的海胆卵片,经孤雌生殖方法后,使卵片分裂,到了似囊胚的阶段。同样的情形也在两栖类中得到,这种特殊情形或者可作如下解释:当卵母细胞的生长期及生发泡破裂的时候有大量核的产物积聚在卵的细胞质内,细胞的分裂可以继续下去,直到这种物质消耗完为止,而实际上这种无核卵片是没有任何一个能再发育分裂的。

在软体动物的卵子中,我们也能观察到在分裂时期,细胞质有自主性(Autonomous activity)的现象,如果在第一次分裂时,我们将它的极叶割下来,这个无核的极叶能与卵子分裂的同时,显示一种有节奏的收缩和变形。

以上所讲的只就细胞核本身来看问题,当然没有细胞质,细胞核本身就不能存在,应该说是细胞核与细胞质是相互作用的,二者缺一就不能生活下去,自然也影响了发育,没有核的细胞质虽能暂时分裂(其所以能分裂还是受核中物质影响),但不能继续发育下去,反过来没有细胞质的核,当然更谈不到有分裂了。

(三) 细胞核与细胞质的相互作用

卵子在分裂的过程中,卵子的细胞质,都分配到各细胞中去了。各细胞的细胞质以后渐渐分化,而细胞核则彼此没有什么差别。但由于细胞质的不同,核与细胞质的相互作用,便产生了不同的结果。这样,就使不同的细胞向不同的方向发展。例如马蛔虫卵,细胞核的染色体在某些种类只有两个,所以很易观察其分裂情况,第一次分裂是横的,在动物性半球的细胞内,染色体的物质减少了,当第二次分裂时,动物极细胞是纵分的,而植物极的细胞仍是横分的,上面一个细胞的染色体也减少了,仅在植物性极的那个细胞保持染色体的原来形状与大小,以后继续分裂下去,只有一个细胞有两个原来形状的染色体,这个细胞含有靠近植物性极的细胞质,染色体在这种细胞质中不会减少。这可以说细胞核受了细胞质的影响(Boveri),如果马蛔虫的卵子经离心作用后,第一次分裂变为纵裂,将植物性极的物质平分二部,这样两个细胞的染色体都不减少,将来便产生两个性细胞。

蜻蜓(Seidel)卵后端的细胞质有特殊的作用,当许多核中有一个核进入这个区域时,

核与细胞质发生作用,产生出一种物质,扩散到前端,使前端产生正常的胚胎,如事先将后端缚起来,不让细胞质进入该区,就不能产生这种物质,因而前面的胚胎也不能形成。

(四) 染色体与发育的关系

Boveri 以高浓度的精虫使海胆受精(病理多精受精),能得到两个精子受精的卵子,一般来讲两个精子都与卵核合并,成为三价染色体,细胞分裂不正常,第一次一下就分成三个细胞或四个细胞,原因是两个中心体造成三个或四个极的分裂状态(Three or Fourpolar mitosis)。Boveri 一面观察这种卵子的发育,一面将这种卵子用无钙的海水处理,使其分裂球分离。总的说来分离分裂球长得不好,但其中有个体的不同,有些分离的分裂球有的死亡很早,有的能变成近乎正常的幼虫。就整个卵子的实验来说,分裂照常但发育将在卵子某部分上先停止以至死亡。它的情形和分裂球分离的情形一样,第一次分裂为三个细胞的发育形态比分成四个细胞的好。Boveri 观察结果,不管在整体上或分离的分裂球上,细胞的大小与染色体数目多少成正比例,他认为发育的好坏,不在于核中染色体数目的多少,有时细胞大染色体多,反而不如细胞小,染色体少的细胞发育的好,他认为染色体有质的不同,要发育好至少须有一套完整的染色体。

以后的研究者也发现,如果少了一个染色体,发育到某一时期即会停止。Poulson (1940 - 1945) 发现在果蝇少了 X-染色体,分裂后的核移到边上上去的时候,就发生不正常的现象,如果少了 X-染色体的特殊部分,不正常现象也会同样的发生,但没有比全部缺少 X-染色体那样严重。如另一部分缺乏,则表层发生正常,但也不能形成胚胎。如果少了染色体上的一小部分,将来在神经上或肠子上会有缺陷。

(五) 杂交的研究

杂交是研究细胞核与细胞质作用的最好办法,可是这个工作的障碍很多,因种类的亲缘关系过远,不会受精或不发育,如种类的亲缘关系过近,它们的不同特性不到胚后期就表现不清楚。但无论如何这是一种很好的方法,在有些例子也可能看得比较清楚。如以海胆为例,Horstadius (1936) 将两种不同的海胆交配,发现钙质骨针(calcareous rods)表现是双亲之间的构造,他将 *Sphaerechinus granularis* 的卵子与 *Psammechinus microtuberculatus* 精子交配,幼虫显很不同的形态。*Sphaerechinus* 是肥胖的形状,臂的长短不同,骨针的构造更复杂,有一条肝门骨针有二三行,中间还有连络的短支,顶部骨针有分枝。*Psammechinus* 肝门骨针是单行的,顶部骨针是没有分枝的,结果它们所产生的后代杂种的形状和骨针是介于双亲之间,肛门骨针有二到三条但无连络支,顶骨针如杆状,可是有分枝。

上述的例子表明雄性的精子对个体的发生是有相当影响的,但在相反的杂交即 *Psammechinus* 是 ♀,而 *Sphaerechinus* 是 ♂,结果就不同了,雄性的 20 个染色体中在第一二次分裂时,有 16 个被排出到细胞质中,因此幼虫的发育完全类似母体。

Tinnen (1922) 把两种不同属的海胆杂交,一种是 *Cidaris*,原肠形成作用是在受精后 20 小时开始,间叶细胞 23 小时后由原肠的壁产生。一种是 *Lytechinus*,原肠期开始于受精后几小时,间叶细胞是 8 小时产生,所以在原肠作用以前,地点是在原肠将要陷入处。由 *Cidaris* ♀ × *Lytechinus* ♂ 所产生的杂种直到囊胚期末,完全类似母体,但是间叶细胞在原肠开始内陷时产生,和父体一样,这表明雄性核的作用到原肠期才开始。

Moore(1941)曾研究了很多杂交的两栖类胚胎 ,有许多例子发育到原肠早期即停止。同时发育的速度与母体的情形一样。在能够继续发育的杂种中(即原肠期以后仍能继续发育的胚胎)发育的速度最初是与母本相同 ,但原肠期结束 ,器官的原基开始出现时 ,父本的影响才逐渐显示出来。

杂种胚胎到了原肠期停止发育的例子中 ,呼吸和碳水化合物的代谢作用也在原肠期起了变化 ,核糖核酸的综合作用 ,经常是在这个时期没有开始(Brachet 1952) ,这很清楚异种的染色体阻止了在正常发育中核对细胞代谢作用的影响。很奇怪的是这种不能继续发育的将死胚胎的一部分 ,如果把它移植到正常的胚胎里是可以继续发育 ,并在移植的组织中产生核糖核酸的综合作用。这种将死组织的复活 ,可能是有关代谢作用的某种物质 ,在杂种胚胎组织中不能产生 ,但它周围正常胚胎的组织能够产生并供给它。

Hamburger(1936)曾将 *Triton taeniatus* ♀ × *T. cristatus* ♂ 杂种胚胎的大小起初与母体一样 ,以后发生变化。*T. cristatus* 的发育生长比 *T. taeniatus* 来得快 ,杂种发育的快慢介于二者之间。但 *T. cristatus* ♀ × *T. taeniatus* ♂ 的杂种胚胎要比前一类杂种长得快 ,这两类杂种的细胞核完全一样 ,所有的区别很显然是由于细胞质的作用。

Hörstadius(1936 ,1939)把海胆卵子用针去掉核 ,再与另一种精子受精(heterospermic or hybrid merogony) ,他所用海胆是 *Psammechinus microtuberculatus* 和 *Paracentrotus lividus* ,前者顶骨针分枝比后者复杂 ,他证明这样受精的杂种之骨针是受精子核的影响。

Ubisch(1937)观察到骨针是由原肠期间叶细胞造成的 ,这种细胞合起来成为溶合体(syncytium) ,骨针是由溶合体分泌出来的 ,而细胞质密度的大小与骨针的形状有直接的关系。密度低的(有几种海胆如此 ,或者增加温度 ,可以减低密度)能使产生的骨针复杂且多枝。所以上述的例子可以说是细胞核影响了细胞质的理化特性。

在两栖类蝾螈之间的 *Heterospermic merogones* ,胚胎发育到亲本特性分化以前即停止。Hadorn(1932)发现在 *T. polmatus*(细胞质) × *T. cristatus*(核) ,虽然胚胎在早期即死亡 ,但并不是胚胎的所有组织都同时死亡。如头部的间叶细胞死了 ,肌肉和神经细胞不能分化 ,但皮肤、心、肠、脊索、前肾都没有损坏。这表明并不是胚胎的所有组织都不能分化 ,都同样要死亡 ,而是说明了细胞质的作用在不同时期与不同的区域有不同的性质 ,Hadorn 曾将没有受害的组织移植到正常的胚胎上去 ,它们能正常的分化与发育生长。在有几个例子里 ,皮肤的移植能在正常的胚胎上生长一直发育到变态 ,而皮肤所示的特性是与供给细胞质种类一致 ,不是与供给精子的种类一致。

Dalton(1946)*Triturus torosus*(在背鳍基部两侧有黑色带) ,*T. similais* 和 *T. viou*(整个身体两侧都有)进行 hybrid merogone ,他也发现胚胎在色素类型显示出来以前就死亡 ,但他把色素细胞的原基移植到正常胚胎里 ,他发现色素细胞主要是决定于细胞核 ,细胞质虽然也有影响 ,但是很少。

Baltzev(1947)曾用黑色与白色的美西螈(*Axolotl*)进行 hybrid merogone ,黑色是显性 ,白色是隐性。黑色美西螈(*Axolotl*)能分泌一种物质 ,可能是氧化酶 ,它是产生黑色素的必要条件。白色的 *Axolotl* ,氧化酶被减少了。Baltzev 所得到的杂种是黑色的细胞质 ,白色的核 ,结果色素的产生与白色种一样。如果把这种组织移植到黑色个体上去 ,它还是同白色

种一样,这表示色素的形成决定于核的因子。

以上各种特性的显现有时是细胞质的作用,有时是细胞核的作用,有时是两者联合作用。细胞质的早期化学分化,可能给细胞核某种刺激,使细胞产生反应,由这种刺激和反应的结果产生出一种物质,影响发育。这种产生物有的仅仅限于这种细胞内影响这种细胞的理化、形态、生理的特性,有的能扩散到其他细胞或身体的其他部分,等于激素的作用。

个体发育过程中各器官相互的关系

我们研究动物器官的原基和发育,一般有两种不同的方法:① 仔细研究原基逐渐演变成各种构造的过程;② 进行各种实验以确定一种器官原基对另一种的依存关系。后一种研究方法就是实验胚胎学所采取的。

(一) 神经系统的产生

它是由感应现象(induction)而产生,从前 Roux 强调自身分化,他认为一个卵子是嵌合体,嵌合体的每一部分有独立自我分化不需依赖其他部分的能力,这就是机械论的主张。后来 Spemann 在进行神经褶自我分化实验时,他发现在背唇附近处细胞分化来得早,离开背唇远的地方分化迟,似乎有物质自背唇处流出来决定神经系统的命运。因此他怀疑背唇处有物质能影响神经系统的发生,于是他把一个胚胎的背唇物质移到另一胚胎的腹面,此胚胎具有两个背唇,都能进行原肠形成作用,并发育成两个胚胎。寄主的称初级胚胎,而由移来背唇感应发生的称次级胚胎。由此他认为背唇处物质有组织个体的能力,就称背唇为组织者或组织中心,中心其实就是脊索中胚层物质,它能使外胚层成为神经系统,这就是感应现象。

1. 组织中心的作用

它的作用有两种:① 上下相接触,如组织中心与其上的外胚层接触后,就使外胚层形成神经管,Spemann 和 Mangold(1924)把背唇移到原肠期的囊胚腔中和上述的 Spemann 的实验,都能产生第二胚胎;② 这种感应物质可以渐渐扩散,影响临近组织。如 Goertner 把背唇割去也能发生神经组织,但不完整。Vogt 用低温处理后,卵子的脊索中胚层物质不能内卷,但仍有不完整的神经组织。

组织中心的感应现象,没有种的特性(Nonspecies-specific)。T. cristatus 和 T. taeniatus 的背唇互相移植也能因感应而产生第二胚胎。不同种的无尾两栖类也如此。

组织中心的作用开始于受精后灰色半月体出现之时。以后就脊索来讲,感应能力保持很久,到尾芽期尚有。而中胚层在神经管形成后就没了。

组织中心能感应外胚层产生神经组织,而这种神经组织也能感应外胚层产生另一神经组织。

关于组织中心的感应区域,Bautzmann(1926~1933)曾做过实验,他认为背唇处力量最大,而四周渐渐减小。因为区域性不同,又可分为头部、躯干的感应物质,其感应现象有下列各种:① 把头部的组织中心移到另一胚胎的前端,则将来产生头部,有眼耳但无躯

干 ② 把头部的组织中心移到尾部 ,则有眼耳和躯干 ③ 把躯干组织中心移到头部 ,则第二胚胎有头、有躯干 ④ 把躯干组织中心移到躯干 ,则第二胚胎无头而有躯干。

以上四种现象表明组织中心有作用 ,但这种作用也受整个身体的影响 ,组织中心物质本身是头部的移到头部、躯干的移到躯干 ,较为合适。其次 ,初级胚胎也能影响次级胚胎 ,如躯干部组织中心移到头部 ,在初期胚胎的影响下使次级胚胎产生出一个头来。

各部组织中心所诱导的神经管也有前、中、后的不同 ,前端感应为头 ,后端感应为躯干和尾。Holtfreter(1933 ~ 1951)用高浓度盐水使蛙胚背唇物质不向内卷而伸展在外 ,形成一半为神经与外胚层物质 ,另一半为脊索中胚层和内胚层物质。未与脊索中胚层接触的神经物质不能分化为神经组织 ,否定了自我分化的作用 ,同时外伸展部分仍按它们原来的轴有前后之别。如把原肠早期的假定外胚层物质按段放在外伸部分的前或后 ,则前部感应而成头部 ,有眼、耳等 ,后部仅能产生躯干或尾。

把头部组织中心用一片外胚层包起来 ,也能感应产生头部 ,把尾部组织中心用同样方法包起来 ,能产生尾部或躯干部。这也表明头部与尾部的组织中心的物质有所不同。

E. K. Hal(1937)把一个原肠胚的头部组织中心 ,以尾代替 ,再拿另一头部组织中心放于它的上方 ,这样便形成了两个尾没有头的怪胎 ,这表明头部的组织中心到尾部去 ,不能成头 ,而尾部的仍为尾。如果用死的同样组织来试验 ,其结果也相同。形成二尾无头的怪物 ,它的实验无次级胚胎。

第二胚胎的轴性可由各种实验证明之。

① 移植背唇转 180° ,则胚轴将相反 ② 移植背唇转 90° ,则次级胚胎的胚轴要偏于初级胚胎 ,初级胚胎要影响次级胚胎 ③ 移植的背唇与原来一样的则胚轴不变。

把假定外胚层放在背唇区域中 ,经内卷后再拿出来移到另一胚胎上 ,也能有感应力。

2. 组织中心的理化现象

外胚层通过组织中心的接触后能形成神经管 ,组织中心中似乎有一种化学物质的作用。Marx 把组织中心用氯化盐麻醉 ,仍具有感应能力。Spemann(1931)把背唇搞碎后移植也仍有感应能力。Holtfreter 把组织中心放在 $60 \sim 140^\circ\text{C}$ 温度杀死 ,或晒干 ,或浸在盐水中 ,或冰冻 ,或用 Acetone 浸四天、醋酸 1.5 小时、醚 4.5 小时 ,感应能力均存在。另外在酒精中泡 60 天 ,再经二甲苯、埋藏、溶蜡等切片程序 ,仍有感应力。

感应能力可用人工法逐渐消灭之。如在 60°C 时处理 ,有感应性 , 100°C 时感应能力减少 ,到 140°C 以上则感应能力消失。这符合化学原理 ,因经高温处理后 ,有机物被破坏。

这种感应物质的溶解性如何 ,也是一种有趣的问题。因为它经过沸水、酒精、丙酮、醋酸或醚等作用后 ,仍有感应能力 ,这似乎它在这些溶液中是不会溶解的。实际上它也能溶解 ,而只是溶解性不大罢了 ,因为我们以抽取的方法来试验 ,不但剩余的渣滓有感应能力 ,抽取物也有同样的作用。这证明一部分的物质已溶解 ,一部分仍存在于细胞中。例如我们将这种细胞 ,在水中捣碎后 ,用离心机将它分为三层 ,近心者为脂肪、中间为水溶液、远心者为渣滓。若取中层的水溶液使其冰冻 ,移植于其他处 ,也发生感应作用(Needham , Waddington , C. H. 和 Needham 1934)。同样醚的抽取物 ,也有类似的作用。这表明它在醚中也能溶解。另外可用做抽取物的溶液很多 ,不再多述了。

我们可以断定 ,感应现象是一种化学作用 ,不论细胞是死的还是活的 ,它都可以存留

在里面,它可被高温破坏,也能在各种液体中溶解。现在的问题是这种化学物品,到底是什么性质呢?于是化学上的分析便成为学者注意的焦点了。关于这一点有两个学派的不同意见。

德国学者 Fischer, Wehmeyer, Hultsch 等(1935)曾分析这种感应的物质成分,他们觉得它不是某一种简单的元素,因为经过抽取物后,如醚的抽取,不仅抽取物有感应作用,剩余的渣滓也有同等能力。所以他们想大概有一种物质能在醚中溶解,另一种不能在醚中溶解。他们分析醚的抽取物结果所含的酸性,是感应最有力的要素。如脂酸都有感应外胚层产生神经板的能力。不能被醚溶解留在那渣滓中的部分,经分析结果,它的能力,似乎是核酸的作用。因为由胸腺和肝脏所制成核酸都有感应外胚层产生神经组织的能力。

英国学者 Needham, Waddington 等的意见,则略有不同,他们认为这种感应作用,不论在死的细胞或活的细胞中,都是某种固定的物质。它的性质很像一种固醇(Sterol),这个理论的依据就是他们能用一种致癌的碳氢化合物及两种动情碳氢化合物(carcinogenic and oestrogenic hydrocarbons)来感应外胚层,使其产生神经板。

这些学者的意见虽有出入,但无论如何,他们的实验告诉我们,各种纯粹的酸性及类似固醇之非酸性物质,能发生组织中心同样的作用,也就是表明组织中心的感应现象,不过是一种化学的作用吧了。

感应物质是否仅存在于背唇的细胞中?身体的其他组织内,是否也有同样的物质存在?这个问题也引起许多学者的研究。结果发现蜗牛脚上肌肉,蛹的神经节,蜻蜓脂肪体,鱼的心、肝、肌肉、脾、卵巢内卵子,两栖类的心、肝、肌肉、软骨、脑、网膜、卵巢内卵子,爬虫类的睾丸,鸟类的肝、肾、甲状腺,鸡胎抽取物、原线,哺乳动物的心、肝、肾上腺、脑、水晶体,人的舌、甲状腺、脑等都有感应作用,但淀粉、小麦、地瓜、香蕉、酵母等却都没有感应作用。

当原肠早期头部组织中心将转入内部的时候,如以锂处理之,则对头部的感应物质起作用,使脑及感觉器官受到损害。如在原肠后期,当躯干的组织中心转入内部时,锂对躯干和尾的形成也起作用(H. E. Lehmann, 1950),不过 Pasteels 证明原肠后期经锂处理后,在蝶螈已进入内部的头部脊索中胚层可以不受影响,但在青蛙还是要受影响的。

庄孝^⑫将腹部外胚层放在蝶螈肝及鼠肾上,肝脏差不多都感应外胚层产生躯干的组织,即肌节、脊索和后部的神经系统。肾脏却感应外胚层产生头部的组织,有脑与感觉器官,没有脊索与肌节。所以它们两者的感应作用不同,感应作用的本质似乎有别。将肾脏移入囊胚腔内,它也能感应产生中胚层的组织。如把鼠肾短时间煮一下,能使感应能力增加,感应中胚层的能力也加强。如果加热到 100℃ 5 分钟,则感应中胚层的能力消失了,但对神经的感应没有减少,如果在同样温度煮 15 分钟,则感应脑的能力减少了,而感应感觉器官的能力增加了。如在 100℃ 中煮 1 小时,脑的感应能完全消失,仅有感觉器官,煮 2 小时就都消失了。

根据以上实验,由于对温度反应的不同,感应中胚层的、脑的、感觉器官的,似乎是三种不同性质的东西。

关于组织中心的作用我们已讲了许多,结论是:在个体发生初期,有一部分的细胞分

化最早,它能感应附近的其他细胞造成如神经系统等的主要器官。这种感应作用,似为一种化学现象。因为用纯化学药品,也能得到同样的结果。所以我们称这种特殊细胞的分化为化学分化。

3. 孪胎的形成和组织中心的关系

孪胎的形成也是和感应物质有关连的,下面几个实验是说明孪胎的最好例子:

(1) 原肠初期按对称平面分缚(Spemmann, 1903; Heg, 1911)则成两头一尾的胚胎,头部分为二,尾部不分。因头部的感应物质先进入,已被分为二,尾部的未分。

(2) 两个原肠早期卵子合并,因合并的方法不同,可有各种不同胚胎(Spemmann 1927, Wessel 1926)。

(3) 二细胞时期,两个卵子合并,产生一个大的胚胎,或相连的双胎,要视灰色半月体的地位而定。

(4) 受精后强使卵子倒置,蛙卵因卵黄多偏于植物性极,因此受精后的卵子在地心吸力的作用下正常是植物性极在下,动物性极在上。我们如把卵子倒置,它会在膜内转回去。但如果我们把受精卵或二细胞时期的卵子强使其倒置,则卵黄因地心吸力的关系将循着卵子各部流下来,把原来的灰色半月体分隔成二部或三部,将来长成两胎或三胎。

(5) 过分成熟的卵子:卵子过分成熟再受精也能发生双胎。因过分成熟的受精卵,细胞活动能力减少,使原肠胚孔不易闭合,内卷的假定器官物质不能很好协调,就造成几个胚胎。

(二) 眼的发生

眼的原基在两栖类中,位于神经板时期的前端两侧。最早 Spemann(1901) 烧灼或割除 *R. temporaria* 眼的原基,便不产生水晶体,他认为水晶体的发育是依赖于视杯的诱导作用。在尾芽期将眼睛处的外胚层摺起,取去其下的视杯,再把原来外胚层盖上,结果也不发生水晶体。如果把取出的视杯放在胚胎腹部侧面外胚层之下,能诱导其上的外胚层产生水晶体,或把视杯外的外胚层取去从身体其他地区取一块外胚层补上,一样也能产生水晶体。*Bufo* 和 *Triton* 都和 *R. temporaria* 一样。在另一方面, *R. esculenta* 情形就有所不同,即使在很早神经板时期,如把一边的视杯原基割除,到成长时视杯没有发生,而水晶体仍存在,似乎这种蛙类水晶体很早已决定,并非由视杯诱导而产生。

Bombinator 似乎介于前两种之间,在神经板时期取去视杯原基,视杯和水晶体都不发生。但到尾芽期(视杯和外胚层已接触)取去视杯,仍能产生水晶体。

在感应能力的时间上各种类也有所不同,在 *R. temporaria* 即在尾芽后期,身体任何地区的外胚层放在视杯上,都能被诱导产生水晶体,就是说在这个种类上到了尾芽后期外胚层的可塑性还很大。而在 *Bombinator* 里同一时期这种能力只限于头部外胚层尚具有,其他区域都没有这种能力了,至于 *R. esculenta* 则仅限于视杯外原定发生水晶体部分的外胚层,其他各处的外胚层都不能被诱导产生水晶体。

R. esculenta 的水晶体似乎可不依赖视杯而发育,是不是水晶体有独立分化的能力呢? Perri(1934) 把它的假定水晶体区域的外胚层隔离培养时却不能成为水晶体。同样有人在尾芽期把它的视杯外形成水晶体的外胚层取去,代以身体其他部分的外胚层,那么一样也能因诱导作用而产生水晶体。从所有种类的共同特点看来,似乎水晶体的发育是依赖

于同样的力量,即使我们认为不受视杯诱导作用而产生的水晶体,为了更进一步的分化和生长也是需要视杯来促其完成。所以视杯不仅为某些种类产生水晶体的必需条件,而且在另一些种类又为水晶体进一步分化和生长所不可缺少的基础(Lecron, Woerdeman, 1939, 1950)。

水晶体依赖视杯的诱导而发育,也在鸡胚中见到,如把鸡胚眼的原基移除,不能发生水晶体,移植视杯到其他区域皮下,也能诱导产生水晶体(Alexander, 1937; Van Deth, 1940; Meek, 1951)。

水晶体形成后,它的本身也能诱导其外的外胚层成角膜,如把水晶体移到身体侧面外胚层下,也能感应体侧外胚层产生角膜。

(三) 耳泡和耳囊的发生

耳的假定区域在两栖类已由活体染色检查出来。在鸟类由于外植法而知道的。

耳原基的分化,蝾螈是在晚期原肠胚(Yntema, 1939)。蛙类在早期神经胚(Zwilling, 1941)。

软骨耳囊的形成是依附于听泡的存在,如把听泡在早期切除,软骨耳囊完全不能形成。相反的,一个移植的听泡,可以诱导间叶细胞在它四周形成耳囊。在两栖类和鸟类都是一样。这里似乎有一种化学刺激从听泡出来,去影响邻近间叶细胞,使其形成软骨,这种诱导作用也和眼睛一样没有种间的差别。蛙的听泡移到蝾螈头部能诱导蝾螈组织产生耳囊。

在鲑鱼,听泡与耳囊的关系稍有出入,移出听泡后无耳囊产生,在此处却发生明显的软骨化。此例说明软骨的形成与听泡无关,但是软骨进一步分化为耳囊仍需要听泡诱导。

Dalcq (1933), Holtfeter (1933), Harrison (1935, 1938, 1945)曾把 *Amblystoma* 腹部外胚层移植到神经板和神经褶的后脑地区外胚层之下,结果形成两个听泡。靠外侧一个发生于原先假定耳朵区域的外胚层,而中央一个由移植过来的外胚层诱导而产生的。这里前端的脊索中胚层是它的诱导者。感应内耳的能力在整个原肠顶部都有,但是脊索前端最大,脊索的细胞当其尚为背唇的一部分时就能诱导产生内耳,这个诱导能力可为热所毁坏。

如将 *Amblystoma* 各时期假定鳃区域的外胚层来代替假定听泡区域的外胚层,都能因诱导而产生听泡。

有人将神经板前端组织割下来,其外包以从腹侧取来的外胚层,把它们培养在特别盐类溶液中,神经板发育成脑,且有一个或两个听泡,这些听泡是移植的外胚层形成的。这证明脑能感应外胚层形成听泡。

将原肠胚的外胚层一小块移植到不同年龄的胚胎延脑部分都得到听泡。反过来把一小段神经管移植到胚胎的外胚层下面也得到同样作用。

这里应当指出,由一小块延脑诱导所发生的听泡,在量与质方面都不如正常听泡,它始终很小,仿佛停留在早期。这可能与缺乏耳囊过程中各原基的互相影响所致。

(四) 其他物质的感应现象

用火棉胶放到蛙胚的体侧四肢附近,则产生一个新的腿。

把蛙的神经节细胞放到有尾两栖类头侧平衡器的位置,能产生第二个平衡器。在前

肢或平衡器区域,除长出前肢或平衡器外,其四周的细胞均有产生该器官的能力。只要有物质给予刺激就能产生出新的来。

将脑下腺(外胚层)割除,则漏斗体不能伸展,脑下垂体就不能生长。

将口突的内胚层取掉,则外胚层不能形成口,所以前消化道的内胚层能感应其外的外胚层形成口。如把身体别处的外胚层来代替口突处外胚层,以后也能受内胚层影响而产生口。更有一有趣的事实,如把无尾两栖类外胚层移到有尾两栖类的口部,代替原来的外胚层则长出的口是无尾的类型,因为有角质齿和吸盘,这是有尾两栖类的内胚层可以感应无尾类的外胚层产生一口,但这个口却是无尾类自己的特性。

前肾管能感应中胚层物质产生中肾,如在中肾发生前把前肾和前肾管取掉,则将来中肾不能产生。在鸟类取掉前肾管则中肾与后肾均不能发生。所以中肾与后肾的产生是需前肾感应的。

纤毛运动的轴性也存在这种现象,在两栖类中到了神经管闭合后身上长纤毛,使蝌蚪向前移动。在神经板开始时,身体侧面外胚层(或包含中内胚层)转 180° 后再放回原位,将来胚胎的这个地区纤毛运动方向和身体其他区域相反,如在神经板时期外胚层取去,中胚层不动,补上另外一个胚胎原肠早期的假定外胚层,则发生正常。如把其下中胚层取下转 180° 后再盖上外胚层,则此处纤毛运动就相反。由此可见外胚层的轴是由中胚层决定的。同样把外胚层连同中胚层一起取去,把下面内胚层转 180° 再盖上可塑性的外胚层,结果纤毛运动也相反,可见内胚层也有轴。如已被感应过的外胚层,代替中胚层,上覆可塑性的外胚层,则也能感应其上外胚层的轴,所以外胚层的轴是由中胚层与内胚层感应而产生的。

(五) 鸡胚的感应现象

鸡胚的原线等于两栖类胚孔,前端等于背唇,中段等于侧唇,原线分前、中、后三段,前段将来成为神经、脊索、体节,中段发生为体节或一部分神经管,后段不能成神经管。Waddington(1932~1952)把前段与中段取下放到另一胚盘外层下,能产生第二胚胎,而后段则不成。如将两个胚盘的上层合起来,把两个原线地位放在稍偏一些,结果互相感应产生了四个胚胎。

Waddington又把鸡胚内外两层撕开,然后将二者垂直安置,将来胚胎的头斜向而生,这表明内层虽然不能影响产生第二胚胎,但能影响胚胎的方向。如将鸡的原线移到鸭的胚盘上也能感应产生神经管。死的原线也能影响上层产生第二胚胎。

(六) 鱼胚中的感应现象

Oppenheimer(1934~1947),Luther(1935~1937)把鱼卵背唇割下放到另一胚胎,也能感应产生第二胚胎。

童第周等把受精以后的金鱼卵,在赤道线处分割为二,上半部有核的长到囊胚期即停止发育。如在二细胞时期赤道线处分割也得同样结果,但在四细胞时期则能长成胚胎。这说明卵的下部有一种物质向上流动,这种物质可能在四细胞时期流到上赤道以上了,所以能发生胚胎,这似乎说明金鱼卵有一种物质在赤道线以下,受精后才往上流,所以要到了相当时期才达到赤道线以上。这个假设还可由另外实验证明,我们把刚受精的卵放在离心机上转,轻的细胞质很快就流向顶上,然后再在赤道线处分割,结果则能产生胚胎,这

说明这些物质经离心后很快就流上去了。但这物质究竟在赤道线下如何分配,是否均匀分布还是集中在一边?他们又用另外实验证明,受精后金鱼卵在中央纵的分割或二细胞时期按分裂面分割或二细胞时期用发缚扎,结果有时产生两个完整胚胎,有时一个成胚胎,另一个不成胚胎。这说明了对于胚胎形成有关的物质是偏在一边,当卵子分成二部时,如二部都有这物质,二部都成胚胎,如一部有一部没有,有的部分成胚胎,没有的部分不成胚胎。这和两栖类的灰色半月体相仿,不过鱼类的物质要向上流动吧了。在另一方面鱼胚也和蛙胚相仿,两个卵子合并也可成为双胎或一个大的鱼胚,对于这种现象的解释,也可与蛙类同。但鱼类有一点和蛙类不同,即胚胎往往具有很好神经管而其下却没有脊索,鸡胚也如此,神经管不必脊索去感应就能产生。

(七) 昆虫胚胎中的感应现象

蜻蜓卵子是长形的,它的后半部有一种物质对胚胎形成有关系,如将蜻蜓卵纵束为二或三部分,可成为两个或三个胚胎,如将后端横束,以后就不会发育。但这后端细胞质的作用必须有细胞核进入该处以后方有发生能力,因此如在核未进入该区以前,将这部分束起来,前端不能长胚胎。似乎在细胞核进入该区域以后,从这里能发生一种物质,向前发散,促使胚胎的发育。如在细胞核进入该区域以后,它的物质已向前扩散时,把后端部分去掉,胚胎是可以照常发生的。

后端的作用与核进入的时间无多大关系,如二细胞核时期,去掉一个核,推进了细胞核进入后端的时间,或在核未进入后端前,将后端束起来,不让核进去,经过相当时间再放开,后端还是一样有作用。

用热针烧毁,如在早期前端不能产生胚胎,如在核到了该处以后,前端仍可以发生胚胎。

从后端往前发散的物质是可以看得清楚的。我们观察卵黄的构造,细的卵黄粒由后向前逐渐消失,后端卵黄变硬而透明。

蜻蜓卵子上还有一个中心在中段,称为分化中心,后端的一个可称为激动中心(activation center)。分化中心必须先有激动中心产生一种物质刺激它,才能引起作用。而激动中心必须有一个核进来才能促使它产生物质,扩散到分化中心,这样才能发生胚胎。等分化中心得到这种物质后,从分化中心开始有收缩波扩散到前端和后端,胚胎才能很好发生。

(八) 无脊椎动物中的感应现象

把水螅口四周的组织割下,移到另一水螅的体腔中,将来可再生一个水螅,但移植的地区愈靠近前端感应能力愈大,愈在基部愈小。这说明寄主本身对移植物也有影响。

又如把 *Corymorpha* 茎的一部分移到另一个体上,也能产生一个体,所产生的个体与移植地位和水螅相同。

海胆卵子也有感应现象,海胆卵子的正常发育。在囊胚以前时期,如将动物性半球与植物性半球分开的话,则动物性半球不能发育,原因是它缺少了植物性半球的小细胞。而植物性半球可成胚胎。在十六细胞时期从中央纵分裂面把卵子分成左右两半,把一半转 180° 再放在一起,使每端都有两个小细胞,则长成两个原肠,即为双胚。只要包含两个小细胞,怎样拼合都能成胚胎,但仅有上面的八个细胞则无法生长。海胆原肠胚内外层之

间,有间叶细胞,如以离心机转使这些细胞跑到他处,但不久它们又回到原地。如把海胆卵放在锂的盐类中,将来外胚层面积要缩小。内胚层增大以致不能内陷,则间叶细胞仍位于内外胚层交界处,这说明间叶细胞的位置是受内外胚层影响的。这间叶细胞将来形成骨针,有了骨针才能生长臂,所以骨针能感应外胚层产生臂,而骨针本身同样也受外胚层的影响。如外胚层受锂的盐类影响,能使骨针发生不正常。这也表明发生中的相互关系是很明显的。

海鞘卵子也有感应作用。海鞘八细胞时期,将上面四个小细胞和下面四个大细胞分开转 180° 再放上去,照例前端上面两个小细胞是头部外胚层,将来成吸盘。现在被转到后端,按照嵌合式说法吸盘应在后端,但结果仍在前端。因头的前端内胚层可感应在其上的外胚层产生吸盘,海鞘脊索可能会感应产生眼点。

(九) 压制及矛盾现象

1. 性的决定

在正常情况下,性腺有皮层与髓部之别,如果皮部发展,髓部不发达则成雌性,如髓部发展,皮部不发达,则成雄性。

Witschi 用青蛙、蟾蜍和有尾两栖类来做实验,他把两个早期胚胎取去一块腹侧表皮,将两个胚胎粘在一起,两边加压,或用蜡盘在它的底上做一个窝,把一对胚胎放入窝中,不使其有移动余地。用同样方法,可使一个胚胎的头与另一个胚胎的尾相连接,把这些并合的胚胎养到变态,再观察它们性腺的变化。在成对的有尾两栖类不论是左右侧面联合或前后连合,♀的性腺受♂的影响,逐渐变为睾丸。在青蛙左右联合则♀的与♂的接近一边的性腺变为睾丸,而对边则不受影响,在前后联合的例子雌的不受雄的影响。在蟾蜍不论是前后左右联合都不受影响。其原因是:在有尾两栖类的性腺能分泌一种物质,该物质有扩散作用,所以能影响另一个体。青蛙这种物质扩散性不大,距离近的有影响,远的影响小或不受影响。在蟾蜍无此物质,所以没有影响。这表明在发育过程中皮层与髓部的矛盾。

如将蛙卵培养在高温之下,能压制皮层的发展,使髓部发达,因而成为雄性,如培养在冷处对髓部不利,便长成雌性。过分成熟卵子在四天以上再受精成雄性。放在水分少的地方长成果性的多。

总之,髓部与皮部在发生过程中有一种矛盾,谁得胜就成为那种性别。母鸡变公鸡也属此种原因,如将雌鸡卵巢割除就能变成雄鸡。

2. 肢的矛盾压制现象

把肢芽割除,它的四周细胞愈合则能产生新肢,如把割除的肢芽放在原来地方的后面,则原地方不能再生肢,原因是受了它旁边的肢芽阻抑作用;但如果移植肢芽到远的地方则原来地方能再生肢,因为它影响不到原地方,所以原地方可再生肢。

3. 海胆外胚层与内胚层的矛盾现象

海胆的外胚层与内胚层在正常情形下是平衡的,如将卵子放在锂的溶液中对外胚层不利,则外胚层缩小,内胚层便扩大成外原胚肠;如放在氯化钠溶液中,对内胚层不利,则外胚层扩大,它们中间亦有互相压制与消长作用。

以上所讲的是个体发育过程中各器官的相互关系,我们可以认识到在发育过程中各

器官并不是孤立独自分化的,不但有其内在联系,也有外在联系。马施科甫采夫(A. A. Мамко́вцев)曾在水槽内饲养美西螈幼虫,水面张着网使它不能呼吸空气,他证明,已经长大了的幼虫的肺,仍继续停留在早期发育阶段,呈狭袋形,袋壁平滑未分成小区。如起初在不加盖的水槽内饲养并且已达到肺分阶段的幼虫,再移入张网的水槽中,则肺也停止进一步的发育。在这种情况下,可见肺器官的正常发育,必须有空气中氧的参与。

马施可甫采夫在对无尾两栖类所进行的实验中发现氧对肺的正常发育似乎没有什么影响。在网下生长的蝌蚪肺的发育还是正常的。

虽然有尾目不是无尾目的祖先,但可以认为有尾目在许多方面保留着原始的关系。马施科甫采夫根据实验得出结论,认为美西螈幼虫肺的发生,对无尾类肺的发生来说是原始状态。

必须注意到,各外部因素之被内部因素代替,绝不意味着发育过程对外部环境的独立。在所有情况下,当有机体内某些器官的相互作用确定时,关于发育的实际动力的问题还不能认为已被解决。只有用肯定发育过程对一定外界因素的依存关系的生态学方法,才能解决此问题。

环境对发育的影响

生物在环境中生长,不能不和环境发生关系。环境条件通过代谢作用可以改变生物的内在因素,胚胎时期可塑性很大,如果生活条件改变能被同化,就能影响个体的发育。否则也许因不能适应而死亡。

1. 生活条件对性的作用

Bonellia 的幼虫放在母体的喉上成雄体,如用雌性咽部抽取物培养,结果也相同,这种提取液的性质为碳酸,因而把幼虫培养于淡碳酸或硝酸溶液中也是相同,肠的提取液也可影响它发育成雄性。这说明外界因素能促使性的决定。

2. 外界因子对轴的影响

前面已经讲过光线和电流对 Fucus 卵轴的影响。蕈枝虫的茎前后倒置,排列成行,通过电流,再生的前端均向阳极。

3. 各种环境因子对发育的影响

(1) 地心吸力:卵子未产出前,似乎地心吸力对卵子没有影响,但产出后就明显起作用。上述蛙卵倒置,卵黄下流,就证明地心吸力对卵子有影响。

(2) 电与磁:地球是个大磁体,任何卵子都在它上面生长,它对于形态的形成,自然免不了有相当的作用。Windle 曾将鸡蛋放在马蹄磁铁二极之间,50% 以上的卵子发生怪胎,以同样方法试验鱼类卵子,其卵子的死亡率增加到相当的高度。

电对形态的影响更为明显,很多学者将正在发育成长的卵子通以电流,结果产生大量的怪胎。

(3) 光与色:光波的长短,对于个体发生的早期影响似乎较小,但对于发生后期则甚明显。Yang 曾将青蛙的卵子置于红、黄、蓝、绿、紫、白各种光色之下,一日以后,在红绿两种光线下的蝌蚪,无论长度和宽度发育生长都比较小,两个月以后,在绿光下则都死亡,在

红光下者不久也不能生活,白光与黄光下者大多数能发育成蛙。紫光下者,蝌蚪虽较大,但发育不完全,后肢未能长成,且具有特别敏锐的作用。在海胆的发育中,Vernon 的结论是绿蓝及暗黑的光线,能减少胚胎口部及四肢的长度,红、黄的影响不显著。

紫外光、镭及 X 光对于形态的影响更大,只要极轻微的光,便能使胚胎产生畸形。

昆虫方面,光线对其色素的作用相当大,如蝶具有黑白花纹的,把它的蛹放在各种不同颜色的背景中,颜色就会改变。放在黑的背景中,黑色素增加但底色还是白的,如放在绿与橙的背景中,则底色成为绿色了。

在脊椎动物中也如此,Prolens 是一种穴居动物,具有很不发达的眼,外为厚的表皮所覆,如把早期胚胎培养在有光线的地方,几年后眼的各部都能发育很好。

如将 Axolotl 的幼虫养在完全没有光的地方,网膜便不能很好的分化。

(4) 温度 温度对于形态最显著的现象为“温度等级”,如取蛙卵置于温度不同之环境中,一面温度高,一面温度低,则高温一面的器官生长快而大,低温方面的生长慢而小。如温度高处为前端,则头大尾小。温度高处为左面,则左边大,右边小,胚胎便向右弯曲成半月形,鸡胚也如此。如将鸡蛋放于温箱壁边,则靠边的鸡胚器官必将特别发达,因该处温度较高,由于温度与新陈代谢有关,自然要牵连到生长。

在高温(33℃)下蛙的幼虫外鳃特别大,分枝特多。在冷或热的环境下肾较在正常环境中为大。原因是肾小管在热的环境中可以发达,如在冷的环境中前肾小管不发达,但淋巴组织长的很多,所以也能使整个肾脏长大。肝在冷环境中长大是小叶间结缔组织的生长。白鼠如培养在人工环境中长大,尾巴对身体的比例来说要短,如在高温中,尾巴对身体的比例则增加。

海胆卵受精十分钟后,放到 30℃~31℃ 水中,各细胞就会互相分离。如在两细胞时期则发生为双胞胎。温度不正常也可形成外原肠胚,成为没有消化道的幼虫。

温度对于色素的产生有很大影响。这在昆虫中很明显,如蝶的颜色往往受温度的影响而变更,如把蛹放在温的地方,产生出温带地区的花纹,如放在冷的地方则产生另一种颜色。

(5) 化学因素 化学因素对个体发育的关系很大,尤其是水生动物,钾、镁为受精作用的基本条件。钠对细胞分裂是必需的。钙是分裂细胞黏合的条件。钾、钠与氢氧的离子是维持渗透压的必需物。硫离子与铁是消化器官与骨骼形成的主要因素。

如蝶蛹卵子养在盐水中过久,则神经管不能闭合,钙少则使其细胞分散成混乱状态,但加入钙则又恢复黏着。锂或锰能使两眼有合并的趋向。

(6) 新陈代谢与营养 有一种蝶(Losiocampa)原是吃橡树叶,若以 Sanifain 树叶喂之,花纹颜色就与正常不同,黑色特别多。如以甲状腺喂两栖类,生长停止,发育仍继续。如以胸腺喂之则生长能继续而发育受影响。蛙的蝌蚪原以植物为食,如喂肉类,肠的发育较正常短些,虽然吃肉类的肠子横切面积较大,但以整个面积来计算,食肉肠子的吸收面积较食植物的要少一半。

个体的后期发育

前几章所讲的是胚胎早期的发育,在该时期,因为各部分的分化还没有很好开始,所以有调整能力,而且彼此都有相互作用。但到了后期,情形就不同了,经过逐渐的分化作用,器官的原基也慢慢奠定下来,胚胎的发育便进入组织的形成了,在此时期各器官的物质,大致都定了,虽然不能说是绝对,但一般讲起来都不能有很大的变化,如将两栖类胚胎的尾芽切除,将来的幼体就没有尾巴了,而且以后也不会再生。但如在前些时切除,其他的物质补充上来,仍然发生成尾。如在后期尾部已形成时,切除尾部,也能再生。这说明前一个时期有调整作用,后一个时期有再生能力,中间一个时期既不能调整又不能再生,有人称此期为嵌合时期(Mosaic stage)。所谓嵌合时期是发育中的一个阶段,在此阶段调整作用不再存在,而再生尚无能力。

许多器官都有这样一个阶段,如完全切除四肢、眼、鳃等原基也得相同结果。移去无尾两栖类胚胎的血细胞原基,则发育的幼虫将无血球(Gredicci)。

把原基切除后,器官不能再生,如果把此原基移植到另一胚胎的侧面,它能照常发育。鸡胚器官的原基也可在另一胚胎的胎膜上发生。鱼的器官原基可在另一鱼胚的卵黄囊上发育。兔子和鼠的器官原基可在兔子的大网膜上发育,也可在鸡胚的胎膜上发育。

鸡的中肾在正常的发育中于孵卵第十天开始退化,它的功用由后肾来代替,如果我们将中肾的原基移植在一个较大胚胎的胎膜上,它能分化为正常的中肾,但是也同它在原来胚胎上一样,到了相同时期也开始退化(Danchkoff, 1924)。

如用体外培养的方法来培养器官的原基,也可得到同样的结果,在适当的培养基内,它能很好发育。如两栖类的心脏能在体外培养到跳动,心脏各部的发育都很正常(Stohr 1924)。

但在组织培养的工作中,尤其是培养基内含有食料和生长素(growth promoting substances),它们刺激了组织并使其生长,可能压制了器官的分化,使器官不能很好发育,甚至已分化的部分,也改变了。不过在某种条件下组织培养也可以得到较好的分化,例如Gaillard(1931)曾经按胚胎年龄的增长,制造提取液来培养造骨组织,结果得到了分化很好的骨。

所谓嵌合时期便是组织的分化时期,组织分化以后便是生长,胚胎在这个时期以前可能也会增大,但这时增大主要是由于吸收水分。生长应当是在组织分化以后,胚胎能吸取外界营养或者在循环系统建立后能从卵黄或母体吸收养料。

胚胎生长虽然是靠外界因子,如温度和养料的供给等,但每一种类的胚胎有它自己的生长率,这在不同种间的器官移植实验中可以表现出来。如刺螈的肢小,虎螈的肢大,我们如果在早期将前肢的原基互相交换一下,15天以后,它们肢的长大不是按照寄主的大小,而是按照原来本身的大小生长(Harrison, 1924)。

但是反过来某种器官的生长,也可影响其他器官的生长,这可在不同种的移植中得到很好的例子。如刺螈水晶体移到虎螈的视杯中去,则虎螈视杯很快生长,刺激生长较慢的刺螈水晶体使其生长得快些,以便适合于大型的视杯。又如前面讲过的虎螈水晶体与小

型刺螈视杯相合,则表现二者大小的相互适应和生长率(Harrison, 1929; Twitty 和 Schmmd, 1931)的关系。

这种相互作用在神经系统中也可以找到,神经节的大小是和它所联系的面面积大小成比例的。如果移植一个额外的肢上去,增加了面积,这样使神经节中的感觉神经细胞数目增加,结果增加了它的大小(Detwiler, 1920);相反的如用两个胚胎在腹侧连起来,减少了皮肤的面积,使连接一面的神经节变小(Detwiler, 1926)。脊髓腹面一半的细胞将来分化为运动神经原,它们的数量也与外周穿入面积大小成正比例。如果增加了它们所分布的面积,也使它们的数量增加(Hamberger and Keefe, 1944)。神经纤维的伸长,对神经的传导作用没有关系,如将两栖类养在有麻醉剂的环境中,其发育正常,整个神经系统也是如此。

脑的生长过程,一部分也是受头部感觉器官向脑伸入的神经所控制,如果这种感觉器官在早期割除以后,它们所联系的脑中区(brain centers)不能达到正常的大小。相反的,如果我们增加了一个眼或鼻,便能与感觉器官相联系的脑子部分过分发育。

正常成长的器官对外周神经是有吸引力的,外周神经分布到这个器官,是由这种吸引力控制的。一个肢移植到腹部侧面,它能与所在区域的神经相连,虽然这种神经在正常的发育生长中不是分布到肢上去的,神经入肢以后,能与肢上的肌肉相连,所以它的机能或多或少接近于正常。眼或鼻子移植到腹部侧面以后,也能与该区神经相连,只是没有机能罢了。

只要神经与器官相联系,便能影响器官的生长。正常的肢如切去该处的神经管,虽没有神经也能发育,但这样的肢,始终比正常的小(Hamburger, 1929)。从另一方面来看,有的器官必须与神经联系,如肌肉必须与运动神经联系,如果运动神经切断了,肌肉就会退化,如将鱼类的向心神经切断,侧线、皮肤与味蕾就会退化。这种影响大概是神经分泌物的作用。

食料对于胚胎后期的发育也有很大关系,如有大量食料供给的动物,它的身体的比例较饥饿的动物为大,甚至在缺乏食料的情形下,身体的某部分可以完全减缩。在发育的后期,器官的功能对器官的发育也有很大作用,因功能能影响器官的构造,改变它的生长及组织分化,改变细胞或组织的排列,这时期就是前面讲过的发育的功能时期。最好的例子是常常锻炼某器官的作用,能使该器官特别发达,如在脊椎动物去掉一个肾脏,另一肾脏因负担过重就变得更大。此外横纹肌的增大可由锻炼肌肉而得。

功能对血管的形成是有重要作用的,发育中除去最早的几条血管分化后,其他的血管是由先成的血管芽生出来的。它们成为网状,具有差不多大小的口径,这种网状血管将来形成固定的循环系统是经过下列作用的:一部分留作微血管,一部分口径变大,管壁加厚成为动脉或静脉。Clark (1931)和他的合作者,在观察蝌蚪的尾巴时,发现血管的发生是由血流的情形而定,也就是因血流的压力有所不同,在血流停滞的地方血管网由退化而消失,血流强的地方就成为血管。由于这种情况,血管组成了它们的循环系统。

有尾两栖类的鳃,如在缺氧的水中生活,鳃能长得很大,并有很多分枝,身上的皮肤变薄且有很多血管。如在氧充足的水中,全身的的皮肤可以很容易的吸收氧,鳃就发生不太好。这也说明在功能影响下,构造适应于功能的需要。

再 生

再生这个名词是用来表达一种现象的过程,即身体上已经长成了的部分,经切除后能完全的或部分的补偿起来,恢复它原来的形状。

再生过程表现出胚胎发育的许多现象。在有些例子中这二者的最终产物是相同的,但形态的改变却很不相同。例如一个海鞘可由受精卵发育经过变态而成,或由成长海鞘的一部分再生而成,但是它们二者有某些不同点。从整体来讲,再生较发育的细胞分裂少,在有些种类,很少或没有细胞分裂。其次,再生是相对量上的生长,当胚胎发育时卵黄转变为原生质,卵子长大很多,而在再生中,原生质是已综合好了的,生长现象相对的小。筒螈的水螅头再生,很少或没有生长,因为再生是直接从茎的细胞分化来的。

(一) 整体再生

对蜗虫的再生工作做得很多。如果把它切成前后二部,在两部分的切面上都会长出芽来,称为再生芽。它生长很快,不久就把失去的部分补偿起来。原来前段的部分长出后端来,原来后段的部分长出前端来。切面在前也好,在后也好,再生总是按原来的轴来补偿它失去的部分。这说明再生物质没有完全决定,身体前半部并不存在形成尾的物质,同样后部也不存在形成头的物质。

这样看来,再生物质和它形成的部分没有多大关系,同一切面上相同的物质,将来再生头或尾,完全是根据个体原来的轴来定的,而前后轴又是很坚定的,即使把身体切成好几段,各段的前端或后端,还是照原轴保存的。

在蚯蚓中再生的情形比较复杂,根据 Gates(1950)的实验,各区域的再生能力不一样,最前面6节前端能再生头,后端无再生现象。在以后的11节,前后端均能形成头,自21到24节前后端都能生成头或尾,从34节到54节前后两端仅能生尾,不能再生头,54节以后前端没有再生现象,后端能再生尾。

1. 再生芽的形成

我们已提到切割处首先长出再生芽来,此芽为没有分化的细胞所组成,这种细胞的来源,在许多动物中还不很清楚,有几种低等动物未分化的细胞存储在身体的各部,经切除的手术后,这种细胞迁移到受伤的区域,在这里积聚起来。Dubais(1949)对这个问题有一个报告,她证明蜗虫再生现象可以用X光阻止它,经过X光照射以后,蜗虫不会再生,几星期后即死亡。但如果仅为身体前端 $\frac{2}{5}$ 的区域照X光,然后把头切除,还是可以再生,虽然在时间上比没有照过的推迟了一个月。她证明这种新细胞是从后端没有经过X光照过区域迁移到伤处来的,在迁移的过程中,它们经X光照区,如X光照区域愈大,再生的时间愈推迟,这种推迟并不是任意无目标的,它在身体伤了以后才开始,而且往往向伤处迁移。产生移动的刺激,传至全身,而在创伤补偿后四五天即消失,细胞的迁移一直继续到再生芽基在伤区生成以后。新细胞除形成再生芽以外,它们还能修补身体的其他创伤,所以它们有形成任何组织的能力。

其他的例子里,再生细胞有从已分化细胞反分化产生的可能,所以它们重新得到胚胎细胞的特性,同时增加了它们分裂的能力。

2. 再生芽的分化

再生芽发育到相当大小后,外形的分化便渐渐显示出来,我们可辨别它将发生的器官。在环节动物再生芽的产生如在前端往往分化成为头部的一定数目的头节,这种节的再生与切割的地区无关。如在多毛类,无论切在哪里,即使在尾端也可以,它的最前端一定产生头部的三节。蜗虫也是一样,在前端不论什么地位,终是再生头,而后端的再生为失去部分的补偿。筒螈截切以后,先生出来的是顶端,不过它不是再生,而是将原来的组织重新改造,所以先要将原组织经过反分化作用,以后再重新分化成失去部分的形态。如果所割离下来的量太小,物质分量不充裕,那也先产生头,然后改造头后部的组织,一直等到把这些物质用完为止。

再生顶端的大小与原周围环境多少有关系。蜗虫在低温下仅能产生一个小的头,在麻醉情形下也如此。高温则相反,能使再生的头特别大。筒螈新生出的水螈头大小是与氧气有关,麻醉对它也有影响,但如果增加氧,头还是可以增大的(Barth, 1938~1950)。

有几种例子,用局部刺激,不切除组织也会产生新的头。如水螈能产生新的水螈头(Goldowitz, 1940)。在蜗虫的头上切一刀,或用热的东西烫一下,在受刺激的地方生出一个新的头来。在蚯蚓如将前端侧面把它弄伤,再将腹神经索切断,将神经的切割端连到伤处,在伤处就会生出一个头来。该例仅仅是伤,是不能产生头的,显然神经对它刺激作用而产生头(Arel, 1947)。

3. 形态的改造作用

由再生所产生的头部,最初是不会和它的后面原来的组织相配合的,还须经过后部的改造过程,使其能适合于新生的头。如蜗虫的后端被分离出来后,前端再生新的头,但新的头后面没有咽,新生的头有能力改组它后面的组织成为咽头,使它后端部分成为一个与头相配合的完整的个体。

在前面所讲的 *Sabella* 再生的例子非常清楚,它的第5节到第11节称为胸部,胸部后端为腹部。Berrill 曾将此种动物腹部横切为两段,在后段的前端,再生出来3节头部,但头部之后就是腹部,中间没有胸部,新生的头能将其后面的一部分腹部改组为胸部,以适合它整个的构造。

上面的例子很清楚,再生头能引起改造组织的作用。Sanotex(1929)曾移植蜗虫的一部分头到另一个蜗虫的后端,这部分头先由再生作用完成了它的头,以后再感应它的寄主的组织成为咽头,有时还能产生出一个尾部。

水螈类也如此,如将水螈口周围的组织移植到另一个体的侧面,移过去的组织能感应它周围的组织产生触手。

4. 组织作用与等级现象

上面所讲再生头或顶部的组织作用与感应现象相仿,同时也可见到组织的区域从再生部分扩展到邻近地区。该地区内的物质受了影响,将会变更它们的特性。

在某些例子中,当改造之际,整个区域内的物质能经过适当的安排,如海鞘(*clavellina*)的一片分离物质,它能完全反分化成为一群细胞团,然后再以新分化成为各部适合比例的一个小个体,但这个情形与上述很少量的水螈茎改组头的情况是不同的,水螈头的再生不按身体的比例来进行。由此可见组织有两种不同的趋向,究竟它们为什么采取不同

的趋向,到现在为止还不知道其原因。

蜗虫也是如此,在冷或麻醉的影响下,再生的头很小,因而也影响改组的咽头,改组的咽头也是很小的,而且它们两者之间的距离也与大小成正比例。

我们更进一步了解到,组织的能力不仅限于头部与顶端,实际上每一部分都具有影响它后面组织的改造能力。分离蜗虫的中部一段组织,如其前端不产生头部,它能在它的后端再生尾部,如果取的是咽的前面部分,它还可以生出咽来(咽的后部不能)。Okacle 与 Sugins(1934)证明不仅头部有感应能力,就是头部后面的物质,当它被移植到尾部去的时候,也有感应能力。Corymorpha 的茎段移植到另一个体茎的侧面以后,也能在该区域感应产生新的水螅头。如移植的茎取之于顶端,则能感应完全的头,如取之茎的后端则感应成小的头或不正常的凸起。

由此看来,感应能力不是某种组织的特性,而是某种作用由前到后的程度等级,某一部分或区域可以影响它以后的部分,而它本身则受它前面部分的影响。

关于等级的物理现象,我们知道得很少,它可能与电生理现象有关。Moment(1946~1949)的实验是值得注意的,前面已讲过后端的再生会修补它所失掉的部分。Moment 在蚯蚓后端的再生工作中曾发现新节的再生,达到节的正常数目时即停止再生。在正常的蚯蚓中,身体的前端与后端有电位的差度,当分割时电位被破坏了,但再生时电位差又渐渐恢复它正常差值了。当恢复到正常差值时,也正是新节停止再生的时候,所以 Moment 的结论是:新节的停止再生是电位某一强度压制作用的结果。

在两个等级区域中的两个不同平面的部分,如果移植在一起,在它们连接处,细胞会增殖得很快,距离愈远,也就是等级相差愈多,细胞的增殖也更明显。最有兴趣的是苏联 Schewtischenko(1937)在蜗虫的实验,他把蜗虫头移植到另一个蜗虫的身上,如移植区域在尾部则长得很壮大,在头部生长得很弱小,相反的如果把尾部移植到头部,便会长得很壮大,移到尾部则很弱小。

5. 主点的压制现象

主点(dominant area)对于从点(subordinate parts)的另一作用是压制现象。Miller(1938)移植一个头到另一蜗虫的躯干上,再将寄主的头切去,则在切去头的地区,受移植头的压制作用,便不会再生。

所以顶点的组织作用有两点:①阻止新顶点的发生;②改造在它区域内的其他细胞成为它的配合部分。

因此当一个新的顶端部分形成的时候,必须脱离原来顶端部分的压制作用,当然,我们可以切去原来的顶端部分来完成这一工作,但在自然情形下,这种工作是由生长来完成的,这种现象称为生理上的分离,这是群体生物中新芽产生的规律,如 Hydroid polypoid,当环境条件如食料、温度等好的时候,个体的活力大,芽与芽的距离便大;反之,条件不好活力小,芽与芽的距离接近。横裂的无性生殖的蜗虫,新头将在离开旧头的某一距离的尾部产生,这个区域是旧头压制能力所不能很好地达到的。如果在坏的环境条件下,头的大小缩小,它的影响距离也缩短,当它的身体还没有达到很大时就开始分裂。

Child 报告,主点顶端对于毒性的危害往往特别敏感,这种敏感性是向后递减的,他认为这是组织的生理活力或代谢作用能力的区别,顶端活力强或代谢作用高,从这点起而后

减低,这就是他的生理等级的本质。Child 用这种生理活力的不同来解释顶端的作用,但这里我们当然区别原因与效用。我们可以说顶端形态主点的作用是原因,生理活力或代谢作用是它作用的结果,不是基本问题。我们纤毛运动的实验证明轴的等级是化学等级,不是生理等级。

(二) 局部再生

以上讲的都是切除后的全部再生,但身体的附属部分如肢或尾的再生,对于组织区域的研究给了我们很多的资料,局部的再生也就是器官的再生。

1. 再生芽的形成

如果蝌蚪或蝶螈的肢或尾切除后,在伤口就发生一个或多或少不很分化的细胞,组成再生芽。这种细胞的来源与再生芽的产生是最近几年中研究者所追求的目标。有人发现肢切除后,伤口附近的组织马上很明显地产生反分化的现象,肌肉与骨骼发生局部崩解现象。经过这种作用,供给了不甚分化的自由细胞,几天以后再生芽基便产生了。

可以确定,芽基中的细胞并不像在蜗虫中,储藏在身体各部,保存着胚胎的特性,等受伤的时候,流到伤处去的,它是在受伤的区域将附近的组织反分化而成,这有试验可以证明。肢的末端切除后,将另一个体不同颜色或单元(haploidy)肢的末端移植在上面,以后再把移植的肢切除,仅留着末端的一小部分,在此情况下,再生的肢完全与移植的肢相同,虽然寄主肢的组织离伤口的距离很短,但再生肢的细胞不是来自寄主的组织。同时试验中还表明芽基的形成是在细胞大量增殖以前,这也说明芽基不是由于细胞增殖而成,但我们还不能证明细胞主要的来源是肌肉和骨骼组织的反分化,或是来自结缔组织或表皮细胞的增殖(Rose, 1948)。

再生芽基是从老组织反分化而成,但芽基形成后,它能使反分化停止。Butler(1933)曾以 X 光来研究再生现象,经过强的 X 光照射以后的前肢再把它切除,伤口细胞反分化就继续不停,一直到全部前肢被消灭为止。但没有再生芽基的产生,如把肢的神经切除然后再切去肢,也得到同样结果(Butler and Schotte, 1941),即肢不能再生。这显然是神经的存在对反分化和芽基的形成是有作用的。只要有很少数的神经纤维存在就可促进再生作用。Butler 和 Schotte 证明神经对再生作用的第一阶段即芽基的形成与决定有作用。而下一阶段即形成形态,分化与生长则可以没有神经而独立进行了。

在有尾两栖类,切除肢,不论在蝌蚪或成体都能完全再生,在无尾两栖类变态以后,即不能再生。有人发现,在无尾两栖类肢切除后,皮肤就会很快地把伤口遮盖起来,这种疮疤由很粗的结缔组织组成,芽基就不能再生了,这是很有趣的问题。反分化可以机械地或化学地刺激使它发生,在无尾两栖类用这种方法,可得到某种程度的再生。

2. 再生部分与残余部分的关系

我们现在进一步研究再生芽的后期发生。在前面所讲整个再生中,前端切面的再生部分对后端组织的影响,从整个的现象来讲,真正再生的部分实在不多,大部分则是由于改造而成。局部再生如肢或尾割去后的再生,失去部分的补偿是完全由于再生而成,而且这个再生部分,能很好地适合于器官的残存部分,我们没有见到再生部分对残存部分的影响或改造,所以没有经过改造作用。现在来看看残存部分是否对再生部分有影响呢?第一我们已知再生部分的分化是受残存部分的控制,不是受整个身体的控制,前肢移到后肢

的地方去,再把它切除,将来由残存部分再生的还是前肢,如果移过去的时候,前肢是被转了 180° ,使它的轴与正常的相反,然后割去,则由残存部分再生的肢的轴也是与正常的相反(Weiss 1924)。如果肢或尾全部切去,一点也不残留,这样便没有再生现象。Guyénet (1927)因此得出他的再生区域的理论,就是身体上的某一区域能再生它自己的部分,如果完全割除便不能再生。在这区域里面,可以用局部刺激再产生一个新的同性质的部分。例如将两栖类的后肢神经分布到前肢附近去,一个额外的前肢就在该处产生。将它分布到尾上,便使这个地方产生额外的尾巴。

从再生部分的器官与残存部分的器官相连接,并且与后者十分适合成为失去部分的补偿者的事实来看,再生部分似乎仅仅是残存的生出物,但事实并不这样简单,再生的部分不是残存部分简单的生出物。Weiss (1925)曾将蝾螈的前肢上肱骨去掉,且在稍晚时,切除下臂与爪,这样便没有骨骼存在于残存部分,但下臂和爪的骨骼还是再生,可是上肢的肱骨却不能再生,这表明再生部分不是残存部分的简单生出物。

Umanski (1938)的实验也得到同样的结果,他以X光照射黑的Axolotl的肢,破坏了它的再生能力,然后把这肢的皮肤去掉,以正常的白色的Axolotl皮肤来代替它,以后再把肢切去,仍能再生,再生部分没有色素,这证明它是从移植的白色的皮肤所产生的。Trampusch (1951)以正常的骨骼与肌肉代替皮肤移植到X光照过的肢上去,将这肢切去后也能再生,这种再生物质是从移植的部分来的。

3. 再生物质的分化

至于再生部分的决定,下面的实验可以供给我们一些资料,再生的幼芽刚成半月形的时候,移植到另一胚胎的腹部侧面,会被寄主吸收。如果移植老芽,则能按照它原来的性质继续发育成长。前肢的幼芽移到切去的后肢残留部分上去,能再生为后肢。尾的幼芽移到尾的基部生长为尾。以上种种实验证明幼芽的细胞还没有分化,它没有决定发生的线路,移植后受环境的影响,成为这个环境中的器官。Schotte 和 Hummel (1939)曾证明,幼芽具有胚胎时期的性质,完全没有分化,如果把它移植到眼球的内腔中,它受视网膜的影响成为水晶体。

老芽与幼芽不同,无论移植到那里,它都能照原来的性质发生。这种再生部分的决定随环境而不同。一般讲肢的再生芽在两星期后即可分化。

也有作者的观察与解释和上述有所出入,他们指出移植的芽往往被压制,而残存部分的器官也能长出它自己的芽来代替移植的芽,新的再生器官往往与残存部分的性质相同。实际上幼芽并不是完全不分化的,它已有某种程度的决定,他们把尾的早期再生芽,移到切除后的肢上去,长出来的是一个像尾一样的附着物,它并不一定依照残存部分长出肢来。

在再生作用中,同胚胎发生的情形一样,决定是逐渐进行的,虽然就整个来讲它已决定为前肢或后肢,但内部的细胞还是不分化的。Schaxel 曾证明,已决定的芽的一部分可长出一只完整的肢。如一个肢的再生芽分为二部,每部都能成为完整的肢(Swett, 1928)。相反的,如将两个决定了肢的再生芽合并起来成为一个单一的肢。但到了较老的时期,同样实验就会得到不同的结果,即去除了一部分物质,肢就会产生部分缺陷。

至于再生部分如何决定它的性质,这是一个问题,从上面的实验结果看来,似乎再生

部分的组织不是残存部分的同样组织来决定它的。再生部分分化为器官各部分的过程与胚胎发育时器官区域各部分的分化过程相类似,它的分化似乎是由器官区域内所在地位而定。

再生部分的性质,须视切的平面有所不同,要完成它损失的部分,所以切的平面或前或后,再生物质跟着平面变化,不会完全一样。有人以区域学说来解释,认为肢虽然切去了一部分,但残存部分还是保存它的原来肢的区域性,这种区域伸展到它的未分化的再生芽内,决定芽内物质的分化,所以说再生物质内的区域性是残存物质中的原区域的继续,因此再生的器官往往与残存部分相配合,成为一个完整的器官。

有些实验结果是与上述解释相冲突,在前肢的再生芽移植到后肢上面去,它会产生后肢,如果移植芽带了一小片前肢的老的组织,它将来的发生不是后肢而是前肢(Milojevic, 1924)。老组织是阻止后肢的残存部分对移植芽的影响,而将前肢的区域性伸展到芽里去了。Weiss(1927)将前肢的爪切去,把下臂纵分为两半并切去一半,再将侧面伤处盖上皮肤,使切去的一半不会再生,但前肢的顶端(即切去爪的地方)仍可再生。在这种情形下,一个完整的爪在一半的臂上再生了。这也表明爪的产生并不是臂的简单的继续。相反的如将两个肢沿着他们的长轴合并(不改变方向),以后再切除,生长出来的不是两个而是一个(Sweet, 1924)。更进一步研究肢的再生,他将割除肢的残存部分内的组织切碎,还是能生一个多少不甚完整的肢。如果我们以尾巴的切碎物充满残存肢的内部,再生的器官则类似尾巴。这说明再生物质的区域性是新性的,并不是残存部分原有的,不是残存部分原区域性的继续。至于区域的性质是决定于切的平面,不是决定于残存部分的构造,另有实验可以证明,如把前肢在肘及腕处切断,把这部分分离的下臂前后轴倒置,接在肘的切割面上,使原来腕的切割面与上臂相连接,使原来切下来的肘的切面上再生出来的,还是肘以下的下臂和爪部分,这样这个前肢就有两个下臂了,一个是原有倒置的,另一个是新的,这说明再生部分是按照切面上肘的性质来再生的。

Liosner 和 Woronzowa(1937)用种种方法来研究决定再生物质的因子,他们移植前肢的肌肉或骨骼到后肢,将上臂的移植到下臂,将尾部移到肢,以及与上述相反的移植,以后把有关部分切除,他们发现将来再生部分的性质是受移植的肌肉或骨骼影响的。所以他们的结论是:再生物质的性质是受所有切割器官合作的影响。

Trampusch 从他的实验得到结论是:骨骼对再生肢的长度有特殊作用,肌肉对宽度(周围)有特殊作用,皮肤对形态有特殊作用。

总结上述情况来看,再生现象与胚胎发育有相似之处,但有几种情形是具有新的现象,这对组成区域的理论提供了新的问题,我们希望能进一步地来发现发生中的规律。

参考文献

1. Alexander, L. E. An experimental study of the role of optic cup and overlying ectoderm in lens formation in the chick embryo. *J. Exp. Zool.*, 1937, 75: 41 ~ 68
2. Allen, B. M. An important period in the history of the sex-cells of *Rana pipiens*. *Anat. Anz.*, 1907, 31: 339 ~ 347
3. Baltzer, F. The behaviour of nuclei and cytoplasm in amphibian interspecific crosses. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 1952, 6: 230 ~ 242
4. Barth, L. G. The process of regeneration in hydroids. *Biol. Rev.*, 1940, 15: 405 ~ 420

5. Barth , L. G. and Barth , Lucena J. The control of differentiation by external factors. *Anat. Rec.* , 1950 , 108 ~ 587
6. Bautzmann , H. Experimentelle Untersuchungen zur Abgrenzung des Organisationszentrums bei Triton taeniatus. *RouxArch. Entw.-mech.* , 1926 , 108 283 ~ 321
7. Bautzmann , H. Experimentelle Untersuchungen über die Induktionsfähigkeit von Chorda und mesoderm bei Triton. *Roux Arch. Entw.-mech.* , 1928 , 114 177 ~ 225
8. Bautzmann , H. Über Induktion durch vordere und hintere Chorda der Neurula. *Roux Arch. Entw.-mech.* , 1929 , 119 1 ~ 46
9. Bautzmann , H. Über Determinationsgrad und Wirkungsbeziehungen der Randzonenteilanlagen (Chorda Ursegmente , Seitenplatten und Kopfdarmanlage) bei Urodelen und Anuren. *RouxArch. Entw.-mech.* , 1933 , 128 666 ~ 765
10. Bellamy , A. W. Differential susceptibility as a basis for modification and control of early development in the frog. *Biol. Bull.* , 1919 , 37 312 ~ 361
11. Berrill , N. J. and Liu , C. K. (刘建康). Germplasm weismann and hydrozoa. *Quart. Rev. Biol.* , 1948 , 23 124 ~ 132
12. Berrill , N. J. Regeneration and budding in tunicates. *Biol. Rev.* , 1951 , 26 456 ~ 475
13. Boveri , T. Ueber die Teilung centrifugierter Eier von Ascaris megalcephala. *RouxArch Entw.-mech.* , 1910a , 30 101 ~ 125
14. Brachet , J. La localization des acides pentosenucléiques dans les tissus animaux et les oeufs d'amphibiens en voie de développement. *Arch. de Biol.* , 1942 , 53 207 ~ 257
15. Brachet , J. Embryologie chimique. Masson et Cie. , Paris. 1947
16. Brachet , J. The role of the nucleus and the cytoplasm in synthesis and morphogenesis. *Symp. Soc. Exp. Biol.* , 1952 , 6 : 173 ~ 200
17. Butler , E. G. The effects of x-radiation on the regeneration of the forelimb of Amblystoma larvae. *J. Exp. Zool.* , 1933 , 65 271 ~ 315
18. Butler , E. G. Studies on limb regeneration in x-rayed Amblystoma larvae. *Anat. Rec.* , 1935 , 62 295 ~ 307
19. Chambers , R. The manner of sperm entry in the starfish egg. *Biol. Bull.* , 1930 , 58 344 ~ 369
20. Chambers , R. The manner of sperm entry in various marine ova. *J. Exp. Biol.* , 1933 , 10 130 ~ 141
21. Child , C. M. Lithium and echinoderm exogastrulation : with a review of the physiological-gradient concept. *Physiol. Zool.* , 1940 , 13 4 ~ 42
22. Child , C. M. Patterns and problems of development. Chicago : University of Chicago Press , 1942
23. Child , C. M. Organizers in development and the organizer concept. *Physiol. Zool.* , 1946 , 19 89 ~ 148
24. Costello , D. P. The fertilizability of nucleated and non-nucleated fragments of centrifuged nereis eggs. *J. Morph.* , 1940 , 66 99 ~ 114
25. Dalcq , A. Les bases physiologiques de la fécondation et de la parthénogenèse. Paris : Presses Universitaires , 1928
26. Dalcq , A. La détermination de la vésicule auditive chez le discalosse. *Arch. Anat. Micro.* , 1933 , 29 389 ~ 420
27. Dalcq , A. and Pasteels , J. Une conception nouvelle des bases physiologiques de la morphogénèse. *Arch. De Biol.* , 1937 , 48 669 ~ 710
28. Dalcq , A. and Pasteels , J. Potentiel morphogénétique , régulation et " axial gradients " de child. *Bull. Acad. Roy. Méd. de Belgique* , Ser. VI. 1938 , 3 261 ~ 308
29. Dalcq , A. L'oeuf et son Dynamisme Organisateur. A. Michel , Paris. 1941
30. Dalton , H. C. The role of nucleus and cytoplasm in development of pigment patterns in Triturus. *J. Exp. Zool.* , 1946 , 103 169 ~ 199
31. Dantschakoff , V. Wachstum transplantierter embryonaler Gewebe in der Allantois. *Zeit. Anat. Entw.* , 1924 , 74 401 ~ 431
32. Delage , Y. Etudes sur la mérogonie. *Arch. Zool. sér.* , 1899 , 3. VII
33. Detwiler , S. R. On the hyperplasia of nerve centers resulting from excessive peripheral loading. *Proc. Nat. Acad. Sci.* ,

(USA) , 1920 , 6 96 ~ 101

34. Detwiler , S. R. The effects of extensive muscle loss upon the development of spinal ganglia in Amblystoma. J. E. Zool. , 1927 , 48 1 ~ 26
35. Domm , L. V. Spermatogenesis following early ovariectomy in the brown leghorn fowl. Roux Arch. Entw.-mech. , 1929 , 119 171 ~ 189
36. Driesch , H. Entwicklungsmechanische Studien. I . Der werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinoderm-Entwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil und Doppelbildungen. II . Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der thierischen Formbildung. Zeit. f. wiss. Zool. , 1891 , 53 160 ~ 184
37. Driesch , H. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen , IV. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Arch. Entw.-mech. X. 1900
38. Fankhauser , G. Analyse der physiologischen Polyspermie des Triton-Eies auf Grund von Schnürexperimenten. Roux Arch. Entw.-mech. , 1925 , 105 501 ~ 580
39. Fankhauser , G. Ueber die Beteiligung kernloser Strahlungen (cyaster) an der Furchung geschnürter Triton-Eier. Revue Suisse Zool. , 1928 , 36 179 ~ 187
40. Fankhauser , G. Zytologische Untersuchungen an geschnürten Triton-Eiern. I . Die verzögerte Kernversorgung nach hantelförmiger Einschnürung des Eies. Roux Arch. Entw.-mech. , 1930 , 122 117 ~ 139
41. Fankhauser , G. Cytological studies on the egg fragments of the Salamander Triton. III . The early development of the sperm nuclei in egg fragments without the egg nucleus. J. Exp. Zool. , 1934 , 67 159 ~ 215
42. Fankhauser , G. Cytological studies on egg fragments of the Salamander Triton. IV . The cleavage of egg fragments without the egg nucleus. J. Exp. Zool. , 1934 , 67 349 ~ 393
43. Farris , E. J. The number of motile spermatozoa as an index of fertility in man a study of 406 semen specimens. J. Urology. 1949. 61 1099 ~ 1104
44. Fischer , F. G. , Wehmeyer , E. , Lehmann , L. , Jühling , L. , and Hultsch , K. Zur Kenntnis der Induktionsmittel in der Embryonal-Entwicklung. Ber. Dtsch. Chem. Ges. , 1935 , 68 1196 ~ 1199
45. Fol , H. Sur le premier développement d'une étoile de mer. Compt. Rend. acad. Sci. , 1877 , 84 357 ~ 360
46. Glaser , O. C. On the mechanism of the morphological differentiation in the nervous system. Anat. Rec. , 1914 , 8 525 ~ 551
47. Gray , J. The effect of egg secretions on spermatozoa. Brit. J. Exp. Biol. , 1928 , 5 362 ~ 265
48. Guyénot , E. La perte du pouvoir régénérateur des Anoures , étudiée par la méthode des hétérogreffes , la notion de territoires. Rev. Suisse Zool. , 1927 , 34 1 ~ 53
49. Gray , J. The effect of egg secretions on spermatozoa. Brit. J. Exp. Biol. , 1928 , 5 362 ~ 365
50. Hadorn , E. Ueber Organentwicklung und histologische Differenzierung in transplantierten merogonischen Bastardgeweben. Roux Arch. Entw.-mech. , 1932 , 125 495 ~ 565
51. Hall , E. K. Regional differences in the action of the organization centre. Roux Arch. Entw.-mech. , 1937 , 135 671 ~ 688
52. Hamburger , V. Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsphysiologie der Nervenbahnen in der Froschextremität. Roux Arch. Entw.-mech. 1929 , 119 47 ~ 99
53. Hamburger , V. The larval development of reciprocal hybrids of Triton taeniatus , Leyd. . (and T. Palmatus , Duges) x Triton cristatus , Laur. J. Exp. Zool. , 1936 , 73 319 ~ 373
54. Hamburger , V. and Keefe , E. L. , The effects of peripheral factors on the proliferation and differentiation in the spinal cord of chick embryos. J. Exp. Zool. , 1944 , 96 223 ~ 242
55. Harrison , R. G. Some unexpected results of the heteroplastic transplantation of limbs. Proc. Nat. Acad. Sci. , 1924 , 10 : 69 ~ 74
56. Harrison , R. G. Correlation in the development and growth of the eye studies by means of heteroplastic transplantation. Roux Arch. Entw.-mech. , 1929 , 120 1 ~ 155

57. Harison , R. G. Heteroplastic grafting in embrology. Harvey Lecture for 1933 ~ 1934. 1935 , pp. 116 ~ 157
58. Harrison , R. G. Die Neuralleisete. Anat. Anz , 85 Erg. 1938 , Heft 3 ~ 30
59. Harrison , R. G. Relations of symmetry in the developing embryo. Trans. Connecticut Acad. Arts Sci. , 1945 , 36 277 ~ 330
60. Hartmann , M. Schartau , O. , and Wallenfels , K. Untersuchungen Über die Befruchtungsstoffe der Seeigel , II . Biol. Zentr. , 1940 , 60 398 ~ 423
61. Harvey , E. B. Parthenogenetic merogony or cleavage without nuclei in the Arbacia punctulata. Biol. Bull. , 1936 , 76 : 101 ~ 121
62. Harvey , E. B. Parthenogenetic merogony or development without nuclei of the eggs of sea urchins from Naples. Biol. Bull. , 1938. 75 170 ~ 188
63. Harvey , E. B. Development of half-eggs of Chaetopteras pergamentaceus with special reference to parthenogenetic merogony. Biol. Bull. , 1939 , 76 383 ~ 404
64. His , W. Unsere Körperform und das physiologische problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten naturforscher , F. C. W. Vogel , Leipzig. 1874
65. Hogue , M. J. Über die wirkung der zentrifugalkraft auf die eier von Ascaris megalocephala. Roux Arch. Entw.-mech. , 1910 , 29 109 ~ 145
66. H ørstadus , S. , Studien ueber heterosperme Seeigelmerogone nebst Bemerkungen ueber einige keimblattchimaeren. Mem. Musée Royal d'Hist Nat. Belgique ,(2nd series) 1936. 3 801 ~ 880
67. Holtfreter , J. Der Einfluss von Wirtsalter und Verschiedenen Organbezirken auf die Differenzierung von anlagertem Gastrulaektoderm. Roux Arch. Entw.-mech. , 1933. 127 619 ~ 775
68. Holtfreter , J. Stucture , motility and locomotion in isolated embryonic amphibian cells. J. Morph. , 1946a , 79 27 ~ 62
69. Holtfreter , J. Experiments on the formed inclusions of the amphibian egg. I . J. Exp. Zool. , 1946b , 101 355 ~ 406
70. Holtfreter , J. Changes of structure and the kinetics of differentiating embryonic cells. J. Morph. , 1947a , 80 57 ~ 92
71. Holtfreter , J. Neural induction in explants which have passed through a sublethal cytotoxicity. J. Exp. Zool. , 1947b , 106 : 197 ~ 222
72. Holtfreter , J. Some aspects of embryonic induction. Growth (suppl.) 1951 , 10 117 ~ 152
73. Hørstadus , S. Über die Entwicklung von Astropecten araneiacus L. Pubbl. Staz. Zool. Napoli. , 1939 , 17 221 ~ 312
74. Huxley , J. S. and DeBeer , G. B. The Elements of Experimental Embryology. Cambridge University Press , Cambridge , England. 1934
75. Jaeger , Lucena , and Barth , L. G. The relation of activity to differentiation in an ascidian. Jour. Cell. & Comp. Physiol. , 1948. 32 319 ~ 330
76. Lehman , H. E. The suppression of melanophore differentiation in salamander larvae following orthotopic exchanges of neural folds between species of Amblystoma and Triturus. J. Exp. Zool. , 1950. 114 435 ~ 464
77. Lillie , F. R. Studies of fertilization. VI. The mechanism of fertilization in Arbacia. J. Exp. Zool. , 1914. 16 523 ~ 590
78. Loeb , J. Artificial parthenogenesis and fertilization. University of Chicago Press , Chicago. 1913
79. Luther , W. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Forellenkeim : Die Rolle des Organisationszentrums bei der Entstehung der Embryonalanlage. Biol. Zbl. , 1935. 55 114 ~ 137
80. Luther , W. Potenzprüfungen an isolierten Teilstücken der Forellenkeimscheibe. RouxArch. Entw.-mech. , 1936a. 135 : 359 ~ 383
81. Luther , W. Austausch von präsumptiver Epidermis und Medullarplatte beim Forellenkeim. Roux Arch. Entw.-mech. , 1936b. 135 384 ~ 388
82. Luther , W. Transplantations und Defektversuche am Organisationszentrum der Forellenkeimscheibe. Roux Arch. Entw.-mech. , 1937. 137 404 ~ 424
83. Mangold , O. And Seidel. F. Homoplastische und heteroplastische verschmelzung ganzer Triton-Keime. Roux Arch. Entw.-mech. , 1927. 111 594 ~ 665

84. McKeehan ,M. S. Cytological aspects of embryonic lens induction in the Chick. J. Exp. Zool. ,1951. 117 31 ~64
85. Hertwig. O. ,and Hertwig. R. Über den Befruchtungs und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss unserer Agentien. Jena. Z. Naturw. ,1887 ,20 :120 ~241 ,477 ~510
86. Miller ,J. A. Studies on heteroplastic transplantation in triclads. Physiol. Zool. ,1938 ,11 214 ~247
87. Milojevic ,B. D. Beiträge zur Frage Über die Determination der Regenerate. RouxArch. Entom.-mech. ,1924 ,103 80 ~94
88. Moment ,G. A study of growth limitation in earthworms. J. Expl. Zool. ,1946 ,103 487 ~506
89. Moore ,J. A. Developmental rate of hybrid frogs. J. Exp. Zool. 1941 ,86 405 ~422
90. Moore ,C. R. On the role of sex hormones in sex differentiation in the opossum(*Didelphys virginiana*). Physiol. Zool. , 1941. 14 1 ~45
91. Needham ,J. A history of embryology. Cambridge University Press ,Cambridge ,England. 1934
92. Needham. J. Waddington ,C. H. ,and Needham ,D. M. ,Physico-chemical experiments on the amphibian organizer. Proc. Roy. Soc. London Ser. B. ,1934 ,114 393 ~422
93. Oppenheimer ,J. M. Experiments on early developing stages of *Fundulus*. Proc. Nat. Acad. Sci. ,1934 ,20 536 ~538
94. Oppenheimer ,J. M. Processes of localization in developing *Fundulus*. Proc. Nat. Acad. Sci. ,1935 ,21 551 ~553
95. Oppenheimer. J. M. Transplantation experiments on developing teleosts(*Fundulus* and *Perca*). J. Exp. Zool. ,1936a. 72 409 ~437
96. Oppenheimer ,J. M. Processes of localization in developing *Fundulus*. J. Exp. Zool. ,1936b ,73 405 ~444
97. Oppenheimer ,J. M. The development of isolated blastoderms of *Fundulus heteroclitus*. J. Exp. Zool. ,1936c ,72 247 ~269
98. Oppenheimer. J. M. The normal stages of *Fundulus heteroclitus*. Anat. Rec. ,1937 ,68 1 ~8
99. Oppenheimer. J. M. Potencies for differentiation in the teleostean germ ring. J. Exp. Zool. ,1938 ,79 185 ~212
100. Oppenheimer ,J. M. Organization of the Teleost blastoderm. Quart. Rev. Biol. ,1947 ,22 105 ~118
101. Pasteels ,J. Le rôle du calcium dans l'activation de l'oeuf de *Pholade*. Trav. Stat. Zool. Wimereux. ,1938a ,13 515 ~530
102. Pasteels ,J. Sensibilisateurs et réalisateurs dans l'activation de *Barnea candida*. Bull. Acad. Bel. Cl. Sci. ,1938b , 24 721 ~731
103. Perri ,T. Ricerche sul comportamento dell'abbozzo oculare di condizioni di espianto. RouxArch. Entw. mech. ,1934 , 131 113 ~134
104. Poulson ,D. F. The effects of certain x-chromosome deficiencies on the embryonic development of *Drosophila melanogaster*. J. Exp. Zool. ,1940 ,83 271 ~325
105. Poulson ,D. F. Chromosomal control of embryogenesis in *Drosophila*. Amer. Nat. ,1945 ,79 340 ~363
106. Reagan ,F. P. Some results and possibilities of early embryonic castration. Anat. Rec. ,1916 ,11 489 ~491
107. Rose. S. M. and Rose. F. C. The role of a cut surface in *Tubularia* regeneration. Physiol. Zool. ,1941 ,14 328 ~343
108. Rose. S. M. Methods of initiating limb regeneration in adult *Anura*. J. Exp. Zool. ,1944 ,95 149 ~170
109. Rose ,S. M. Epidermal dedifferentiation during blastema formation in regenerating limbs of *Triturus viridescens*. J. Exp. Zool. ,1948 ,108 337 ~361
110. Santos ,F. Studies on transplantation in *Planaria*. Physiol. Zool. ,1931 ,4 111 ~164
111. Schotté ,O. E. and Hummel ,K. P. , Lens induction at the expense of regenerating tissues of amphibians. J. Exp. Zool. 1939 ,80 131 ~165
112. Spemann ,H. Entwicklungsphysiologische studien am triton-Ei. II. Roux Arch. Entw.-mech. ,1901 ,12 224 ~264
113. Spemann ,H. Entwicklungsphysiologische studien am Triton-Ei. III. Roux Arch. Entw.-mech. ,1903 ,16 551 ~631
114. Spemann ,H. and Manglod ,H. Induktion von Ueber Embryonalanlagen durch Inplantation artfremder Organisatoren. Arch. Mikr. Anat. C. 1924
115. Spemann ,H. Die Entwicklung Seitlicher und dorso-ventraler Keimhaelften bei Verzoegerter Kernversorgung , Zeitschr. Wiss. Zool. ,1928. 132 105 ~134

116. Spemann, H. Über den Anteil von Implantat und Wirtskeim an der Orientierung und Beschaffenheit der induzierten Embryonalanlage. Roux Arch. Entw.-mech. ,1931 ,123 390 ~ 516
117. Spemann, H. Embryonic development and induction. Yale University Press , New York , Connecticut. 1938
118. Schröder, Ph. Jr. Experimentelle Studien an embryonalen Amphibienherzen. I . Über Explantation Amphibienherzen. Roux Arch. Entw.-mech. ,1924a ,102 246 ~ 451
119. Schröder, Ph. Jr. Experimentelle Studien an embryonalen Amphibienherzen. II . Künstlicher Transplantation embryonaler Amphibienherzen. Roux Arch. Entw.-mech. ,1924b. 103 555 ~ 592
120. Swett, F. H. Regeneration after amputation of the tail in Amblystoma. Anat. Rec. ,1924 ,27 273 ~ 288
121. Swift, C. H. Origin and early history of the primordial germ cells in the chick. Am. J. Anat. ,1914 ,15 483 ~ 516
122. Tung, T. C. and Tung. Y. F. Y. The development of egg-fragment , isolated blastomeres and fused eggs in the goldfish. Proc. Zool. Soc. London. ,1944 ,114 46 ~ 64
123. Tung, T. C. Chang, C. Y. and Tung, Y. F. Y. Experiments on the developmental potencies of blastoderms and fragment of teleostean eggs separated latitudinally. Proc. Zool. Soc. London. 1945. 115 175 ~ 188
124. Twitty, V. C. and Schwind, J. L. The growth of eyes and limbs transplanted heteroplastically between two species of Amblystoma. J. Exp. Zool. 1931 59 61 ~ 86
125. Tyler, A. Experimental production of double embryos in annelids and molluscs. J. Exp. Zool. ,1930 ,57 347 ~ 407
126. Tyler, A. Agglutination of sea urchin eggs by means of a substance extracted from the eggs. Proc. Nat. Acad. Sci. , 1940b ,26 249 ~ 256
127. Tyler, A. Specific interacting substances of eggs and sperm. Western J. Surg. ,Obstet. & Gynecol. ,1942 ,50 126 ~ 138
128. Waddington, C. H. Experiments on the development of chick and duck embryos cultivated in vitro. Phil. Trans. Roy. Soc , London ,1932 ,B221 179 ~ 230
129. Waddington, C. H. Induction by the endoderm in birds. Roux Arch. Entw.-mech. ,1933 ,128 502 ~ 521
130. Waddington, C. H. The development of isolated parts the chick blastoderm. J. Exp. Zool. ,1935 ,71 273 ~ 288
131. Waddington, C. H. The determination of the auditory placode in the chick. J. Exp. Zool. ,1937 ,14 232 ~ 239
132. Waddington, C. H. The Epigenetics of Birds. University Press , Cambridge , England. 1952
133. Weiss, P. Die Transplantation von entwickelten Extremitäten bei Amphibien , I . Morphologie der Einheilung. Roux Arch. Entw.-mech. ,1923 99 150 ~ 167
134. Weismann, A. Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Gustav Fischer , Jena. 1883
135. Weismann, A. The germ Plasm. English translation by W. N. Park and H. Rood. C. Scribner's Sons. New York. 1893
136. Weiss, P. Die funktion transplantierte Amphibienextremitäten. Aufstellung einer Resonanztheorie der motorischen Nerventätigkeit auf Grund abgestimmter Endorgane. Roux Arch. Entw.-mech. ,1924 ,102 635 ~ 672
137. Weiss, P. Die seitliche Regeneration der Urodeln-Extremitäten. Roux Arch. Entw.-mech. ,1925b ,104 395 ~ 408
138. Weiss, P. Die Herkunft der Haut im Extremitätenregenerat. Roux Arch. Entw.-mech. ,1927 ,109 584 ~ 610
139. Wessel, E. Experimentell erzeugte Duplicitas cruciata bei Triton , Arch , Entw.-mech. C. VII. 1926
140. Willier, B. H. Potencies of the gonad-forming area in the chick as tested in chorio-allantoic grafts. Roux Arch. Entw.-mech. 1933 ,130 616 ~ 648
141. Willier, B. H. Experimentally produced sterile gonads and the problem of the origin of the germ cells in the chick embryo. Anat. Rec. ,1937 ,70 89 ~ 112
142. Witschi, E. Migration of the germ cells of human embryos from the yolk sac to the primitive gonadal folds. Carnegie Inst. Washington Pub. , No. 575 , Contributions to embryology ,1948 ,32 67 ~ 80
143. Woerdeman, M. W. On lens-induction. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. ,Amst. ,1939 ,42 290 ~ 292
144. Woerdeman, M. W. L'induction du cristallin chez les amphibiens. Ann. Biol. ,1950 ,26 699 ~ 709

145. Yntema ,C. L. Experiments on the determination of the ear ectoderm in the embryo of *Amblystoma punctatum*. J. Exp. Zool. ,1933 ,65 317 ~ 357
146. Yntema ,C. L. Self-differentiation of heterotopic ear ectoderm in the embryo of *Amblystoma punctatum*. J. Exp. Zool. , 1939 ,80 1 ~ 17
147. Yntema ,C. L. Self-differentiation of heterotopic ear ectoderm in the facial nerve in the chick. J. Comp. Neurol. , 1939 ,81 147 ~ 167
148. Zwilling ,E. The determination of the optic vesicle in *Rana pipiens*. J. Exp. Zool. ,1941 ,86 333 ~ 342

胚胎学和辩证唯物论

童第周

个体发生是生物学中重要问题之一。它不仅是生命的开端,也是种族的延续。因为生殖有亲子的关系,所以它联系着遗传;同时发长能产生变异所以也关连着进化。几千年来科学家与哲学家对这个问题,都发生了很大的兴趣。但因问题的复杂,研讨的不易,及各人立场观点的不同,所以在研究的方法上和问题的解释上,有着很大的距离,直到现在还在热烈的争论着,得不到统一的意见。

对个体发生的研究,有两种基本不同的观念:一种认为机体是整体的,发生的过程,是机体整个的活动,不能分割,也不能片面的来看问题;另一种认为机体是部分的集合,分析机体的构成,即可了解机体的全部。这两种整体与部分的观念,虽然不能代表胚胎学上全部的思想,但大致说来,构成了胚胎学中主要的思想体系。

究竟整体是部分简单的凑合呢?还是部分在整体中是有机地联系?整体是不是可以部分来解释呢?还是部分只能在整体上来说明?机体发生的过程是机体整个的活动呢?还是机体各部分独立发展的结果?机体是不是能离环境独立发长呢?还是机体的发展与环境是有机的统一?以上几个问题,是几千年来,研究机体发长中思想上与方法上所存在的主要焦点。

远在纪元以前,Hippocratis和他的学院构成了一个机体发生的学说。他们认为个体身上的各部分能产生各种精液,幼体是各部分精液凝合而成的。所以子代身体的构造,每一部分都与亲代身体的各部分相同,也就是说部分对部分是有相对来源的。达尔文的质点学说与Hippocratis的学说相同,他以质点代替Hippocratis的精液。他说身体的各部分能产生微小的质点,小质点集合在生殖细胞中,生殖细胞发长的时候,各质点在细胞中起着决定性的作用,它们引导细胞向着它们原来的方向分化,这就是子代身体的构造与亲代相似的原因,这两种学说,一面说明遗传,一面说明发生,它们想一下子把遗传与发生的问题同时解决了。

亚里士多德曾严格地批判了Hippocratis的学说。他说身体上没有生命的部分,如何能产生精液呢?一个没有胡须的父亲,如何能生有胡须的儿子呢?女性的母亲,如何能生男性的孩子呢?个体的姿态、身体整个的结构,如何用精液来解释呢?他认为胚胎是一个整体,不能以部分解释。亲子的相似,是机体整个活动机能的相似。活动机能是遗传下来的,同样的活动机能,形成同样的发育。机体整个的结构,是整体活动的结果,精液仅能从各部分而来,结构(身体各部的安排)是不能产生精液的。他以为精液接触胚胎后,胚胎即开始发长,经过这一发动以后,不必再用精液了。但他主张机体中有灵魂的存在,灵魂控制机体,机体的机械作用都受灵魂的支配。

上述部分与整体的观念,在 17 世纪和 18 世纪以后,则表现在预成论与渐生论的争辩。前者认胚体为亲体的缩影,胚体的构造,在卵子(卵子派)或精子(精子派)中都是预先形成的,发生不过是将预成的构造开展与长大罢了。预成论的最极端者,认为预成的胚体,犹如一套大小不同的个体套在一起,大胚体内有小胚体,小胚体内还有更小的胚体,生殖不过是一套胚体从一个成体中脱离出来罢了。预成的一套小胚体的数目是有限的,一代一代的生产,等数目完了以后,种也就绝了。预成论观念的发展,往往是与部分观念分不开的,预成论者多认为胚质的组成与成体的构造,是可以一一相对的;所以他们对胚胎发长的观点是静止的,不是发展的,是机械的,不是生理的。

渐生论的观点与预成论不同,认为胚体的各器官是逐渐发生、逐渐形成的。胚胎学的目的就是要了解如何发生与如何形成;所以渐生论的观点是发展的,是生理的。

亚里士多德虽然没有用渐生论的名词来说明个体的发长,但他的观念是渐生的。他说在个体发长的过程中,有的器官很早就可以看清楚了,有的不能,这并不是因为小,看不清楚,而是没有发生的原因。比如肺比心大,而发长的时候,心出现比肺早。

亚里士多德的整体与渐生的观念,在 17 世纪受到了挫折,原因是机械论的发展,如 Kepler, Galileo, Newton 等在物理学上,Descartes 等在哲学上的机械宇宙观,在生物学上引起了极大影响。因此,对于个体发生的解释,渐生论的观点,显然与机械论的观点发生矛盾了。

Harvey 与 Wolff 是渐生论有力的倡导者,尤其是后者,对先成论给以无情的批判,他的工作与著作,奠定了渐生论的基础。到 19 世纪初期,先成论已为多数胚胎学者所抛弃。Von Baer 的工作更进一步说明了胚胎的发长是渐生的、整体的。他认为生长的特性是机体增加它的自动性与独立性,发长的过程,是机体从普通到特殊的分化。但渐生论者,包括 Wolff, Von Baer 在内,多半是生机主义者。Wolff 认为形体是机能的从属者,个体的发长是有一种能力在背后推动它。Von Baer 则认为在发长的过程中,虽然前一阶段的发长,是促使后一阶段发长的原因,但整个过程是受机体的本性控制的。由这一些来看,他们的观念基本上与亚里士多德没有多大的差别。

以机械的理论来解释发生现象的,如 His 认为前一阶段的发生,足够为后一阶段发生的原因,后一阶段只要机械地按着前一阶段的成果向前发展,不必再需要其他的力量了,所以他说胚胎学家的责任是在找出各时期相连的原因。更有人认为,个体的发长犹如开足了的钟表,一发动以后,它能自动的走下去。这样的想法,是把胚胎的发长,与外界因子完全隔离起来了。

Roux 是实验胚胎学创始人的重要人物之一。他机械的分析发展过程中复杂的机能,也认为形体的形成,主要是机体内在的原因而不是外在的因子。

Delage 是以理化的体系来解释个体发长的。他认为原生质是某种结构的复杂化学物,卵子内没有很固定的特性,分化现象主要是依靠各部位间相互的关系,及其与外界环境的条件。发长是完全以代谢作用为基础的,在发长的过程中,逐步产生了新的物质。他认为组织的分化,是化学分化的结果。所以,他的中心思想,可说是化学渐生论(chemical epigenesis)。

在 19 世纪,虽然过去先成论的观点,在胚胎学的领域上是被排除出去了。但它却被

引入到遗传的领域中去,而且占据了重要的地位,使遗传学与胚胎学对机体发生的解释,发生极大的矛盾。

上面已经说过,Hippocratis 是以精液来解释遗传与发生的现象。他说身体各部分能产生不同的精液,各部分精液的集合凝结成为胚种。18 世纪著名先成论者 Bonnet,他反对庸俗的先成论,如精子派与卵子派所想像的有完整的小个体存在于精子或卵子中。他认为在胚种中所存在的不是小个体,而是产生身体中各器官的有机小点,小点由营养而增加体质,组成胚体。

Bonnet 的小点理论,在先成论中,是最完整的学说。但他的观点基本上与 Hippocratis 的精液观点是相仿的。在另一方面,他的学说可以说是魏斯曼学说的先驱者。魏斯曼将身体上的细胞分为两种:生殖细胞与体细胞。体细胞是生殖细胞的产物,它随着个体死亡而灭亡。至于生殖质(生殖细胞),它将经过生殖作用,代代相传,所以永存不断,同时也不受外界的影响。生殖质内含有大量的不同的有生命的小点,称为决定子(determinants)。在个体发长过程中,每一决定子与一部分特殊的细胞联系,使它发长为身体中的某一部。魏斯曼的学说显然是受达尔文, Galton, Nägeli 及 H. de Vries 等的质点学说(pangenesis)的影响的。同 Bonnet 的观点一样,它是先成论进一步的发展,对事物的看法,是机械的、部分的。摩尔根继魏斯曼之后,以基因说,代替决定子,虽然在解释方面有所不同,而思想体系与魏斯曼是完全一致的。

上面已经说过,自 19 世纪以来,胚胎学上大量的资料,已经很明确的证明胚胎的发长是渐生的,不是预成的。在发长的过程中,不但机体内部各部分间有密切的联系,机体与环境也同样的有不可分割的关系。因此遗传上与胚胎上的观点,就发生严重的矛盾。摩尔根是研究遗传学的,同时也是研究胚胎学的,他曾努力解决这一矛盾,但因基本观念的错误,这一问题是不能被他解决的。

前面曾经提及,渐生论者多半是生机主义者,因此他们对机体发长的解释,虽然比先成论者前进了一步,但还是唯心的或形而上学的。实际上,机体的发生,是辩证唯物论的一个最好的实例,只有以辩证唯物的观点去解释去研究,才能正确地认识机体发生的基本情况与基本规律。如果我们把机体发长的过程仔细地深入分析一下,我们可以认识到细胞或细胞质,不是静止的、不变的,而是在不断的流动、不断的变化、不断的发展的;发长的生理现象,不是孤立的、隔离的,而是互相依赖、互相联系的,不仅机体内部各器官,在发长时彼此有密切的关系,而且机体与环境之间,也是统一的,不能分离的;器官的形成,不是简单的增长,或是数量的积累,而是由量变到质变、由简单到复杂的过程;但在这过程中,发长不是和协的开展,而是有矛盾对立及互相制约的作用。以上的种种现象是发长中最基本的情况。它是唯物的、辩证的,不能用机械论来说明,也不必如生机主义者以安脱利西等的神秘的假定来解释。为了明了起见,我们想举一些具体的实例,来说明上述的现象。

发长过程中物质的运动现象

个体的发长,由简单的卵子到复杂的成体,其中最显著的过程,是可用普通的方法观

察得到的,即器官的产生、形体的形成与体质的增大。但在这过程中,不仅是细胞单纯的分化与增多,并包含着物质与细胞的流动,尤其在发长的初期,当胚层、器官或形体形成的时候,细胞的流动更为显著。这种流动,是胚胎发生中的重要条件,没有了它,胚胎的发育马上就会停止。

先从卵子说起,当卵子成熟排出体外的时候,在有的卵子中,我们就可以用肉眼见到卵子内细胞质的流动现象。以鱼类为例,卵子下水几分钟后,周围的细胞质都向动物性极流动,集中成帽形物。在卵子发长的初期,这种流动可以持续很久的时间,如果摄成影片放映,可以看得很清楚。流动的原因与受精没有关系,未受精的卵子,也同样有这种流动现象的产生。有人更证明细胞质不仅向动物性极流动,同时也向植物性极流动,不过数量较少,不容易观察罢了。

细胞质的集中对胚胎的发生,是有很大的关系的。如果当细胞质还没有完全集中以前,把卵子的植物性半球切去,胚胎就不能发生(在金鱼卵子四细胞时期还是如此)了。这表明某部细胞质是个体发生中所不可缺少的,不经过这样的流动与集中,胚胎将无法形成。

受精作用对卵子来讲,是一个很大的激动。在有的卵子中,会引起细胞质很大的流动,例如海鞘的卵子,表面原有一层黄的色素,精子在植物性极穿入后,黄色素即由卵子的表面流向植物性极,围绕在精子核的四周,当精子核向上移动的时候,黄色素也跟了上去,最后它固定在卵子后端,成为一黄色的新月形区。整个卵子经过细胞质这样的流动以后,因颜色的不同,我们可以区别出为很多的地区:如神经区、脊索区、外胚层区、中胚层区、内胚层区。在正常的发育中,各区的细胞质就分别成为神经、脊索、外胚层、中胚层、内胚层等的细胞,形成它们应产生的器官。

在青蛙卵子中,我们也可以见到细胞质的流动现象。受精后 30~40 分钟,在卵子的表面上出现了一个灰色的新月形区,这是细胞质的流动、色素变更的结果。新月形区所在地,为卵子的背面,也就是将来背唇发生的地区。在有几种卵子中,虽然没有很好的新月区的形成,但色素的流动也可以辨认得出的。

不仅受精后的卵子有细胞质的流动现象,受精前的卵子细胞质同样地在流动着。如将卵子由青蛙腹内取出后,放在普通水里或某种液体中,可以见到动物性半球的黑色素,向没有色素的植物性半球移动,2~3 天以后,整个的卵子,完全被色素包围了,但色素的暗淡,各地区略有不同。在许多卵子中,也与受精后的卵子一样,产生灰色新月形区,以后并可见到细胞质上发生一条条不规则的花纹,向灰色新月体集中,类似细胞质流向灰色新月体的现象。这表明未受精的卵子,它的细胞质是在不断的运动着。Holtfreter 曾把未受精的卵子放在林格溶液中,2~3 天后,发现有一种内陷现象,并造成了原口。切片观察,色素向内流入,形成类似原肠期的背唇与腹唇,这种流动现象是与受精后细胞的流动情形完全相仿的。

以上几个例子,是说明卵子受精前后细胞质的运动现象,至卵子分裂期,随着理化性质的变化,细胞质也产生一系列的流动。细胞的分裂,就是这种变化与流动的结果。在有几种卵子中,更有一种特殊现象,显示分裂时,细胞质分配的情形。如角贝的卵子在第一次分裂开始以前,在极的一端,细胞质突出成一球状体。分裂后,球状体附于一个细胞上,

不久即并入该细胞内,因此造成一个细胞大,一个细胞小,小者称为甲乙细胞,大者称为丙丁细胞。当第二次分裂以前,从丙丁细胞又伸出一个球状体来,分裂后的卵子,为甲、乙、丙、丁四细胞所组成,球状体连于丁细胞上,不久又并入丁细胞内,结果,丁细胞的形状,大于其他三个细胞。这种流动方式,使某种细胞质分配给某一细胞,造成某种器官,方法的巧妙是意想不到的。

以上所说的是细胞质的流动现象,它在个体发长的开端,是有它的重大作用的,至分裂后的细胞,它们也不是静止的,和细胞质一样,也在不断地运动着。它们连接一起,造成一种细胞流,向一定的方向流动。个体发生的过程,如原肠的形成、器官的产生、形体的发长等,主要是细胞的流动与分化的结果。

His 在他的著作中,认为摺襞、内陷、外包、伸展等作用,都是生长的现象,是那个地区细胞数量特别增多的结果。这种错误观念现仍为一部分人所采用。以两栖类来讲到神经时期为止,虽然细胞的数量增多了,而卵子的物质,实际上并没有增加。体质的增大,不是胚胎的生长,而是囊胚腔、原肠腔产生的结果。研究细胞的分裂,也证明 His 观点的不正确。在两栖类当胚胎的神经板造成神经褶和神经管的时候,细胞核并没有增加。蟾蜍卵子在原肠作用的时候,各地区的细胞分裂率没有显著的不同,虽然在动物性极,细胞的分裂比较快一些,但这不是细胞往下伸展的原因。同样,海胆卵子的原肠期细胞的分裂率,各地区也都一样。在鱼类,当原肠作用时期,细胞的分裂率普遍降低,同时凡是形态变更的地方,细胞的分裂,也没有比别处加多。以上种种的事实,说明原肠作用等的动力,不是细胞分裂,也不是胚胎生长,而另有其他的因素,这便是细胞的流动。

自 Vogt 以活体染色法应用到胚胎学上以来,各种动物原肠期细胞的流动现象,不仅得到了证实并能因此了解流动的方向,到达的区域及将来形成的器官。流动的主要现象,不外外包、内陷、集中、分散与伸展等几种作用。经过这样作用以后,一部分的表面细胞进入内部,形成了胚层。我们如果解剖卵子,用高倍解剖镜来观察,在内陷处可以见到细胞挤入内部的情形。

原肠作用以后,胚层细胞还是继续着它们的运动作用。各器官的形成,是经过胚层细胞的迁移、伸展、摺襞、突出或陷入等的运动,来到达它们的地位,完成它们的形态。如神经系统的形成是要经过神经褶的隆起与闭合作用,前肾管的形成,不是各肌节就地产生与连接,而是由前端向后伸展的结果,肺与胰脏是消化道的突出部分,耳与鼻由外胚层陷入而成。总之,整个形态的形成不是细胞静止的分化,而是经过运动的发展。

发长过程中各部分相互的关系

身体各部分或各器官,虽然各有各的特性,但在发长的过程中,是互相联系、互相作用的。在正常的发长中,神经系统是由外胚层形成的,但它不能独自产生,必须经过别的物质,对外胚层进行一种刺激作用或感应作用,才能分化为神经系统。在两栖类,蛙或蝾螈,头部的内胚层与中胚层是脑的感应者,脊索与肌节是神经管的感应者,如果把它们移去,便没有神经系统的产生。脊神经、脊神经节的数目,是按肌节的数目产生的,减少肌节(及脊椎软骨),减少脊神经节及脊神经,增加肌节,增加脊神经节及脊神经。脑神经的进

入脑子往往是受脑壁神经细胞的影响。脑壁神经细胞增殖最多的区域,也就是感觉神经进入的地方。同时,进入脑壁的感觉神经也影响该区域神经细胞数量的增加。比如我们在两栖类的胚胎中,在正常眼睛的旁边,加一额外的眼睛,两条眼神经联合进入脑壁,该区神经细胞的数量也因之增加了。

眼泡是从脑壁伸展出来的,它是由中脑与头部中胚层感应而成。眼泡成眼杯后感应与它接触的外胚层,成为水晶体,水晶体又产生一种能力感应与它接触的外胚层成为角膜。眼的形成,是经过这样一系列的感应作用的。

同样,耳朵的形成,也要经过复杂的感应作用。首先是耳泡,它的形成是依靠后脑与头部中胚层的刺激作用的。软骨听囊(cartilaginous auditory capsule)的形成,则依靠耳泡的刺激。鼓膜是鼓膜软骨环感应与它接触的外胚层产生的。

上面是两栖类胚胎发长的,器官形成的几个例子,其他如鳃、口、齿、平衡器、脑下垂腺、心脏、血液、侧线、四肢等器官的发长,也都需要其他的组织或器官的感应。这说明器官的发长不是孤立的,各自为政的,它们与周围的环境,尤其与它们附近或相接触的物质有着不可分割的关系。

在眼睛与耳朵的发长过程中,我们可以见到随着形态的发展和器官的生成,发生了一系列的感应作用。由这几个例子,我们可以了解,个体的发长是这样有系统有规律的作用。这种作用不仅是单方面的刺激,而是有相互的关系。脑神经与脑的联系,就是一个很好的例子。

在两栖类中,我们如果用两个不同种的两栖类胚胎,一种眼睛大,生长快,一种眼睛小,生长慢,将后者的眼睛割去,用前者的眼睛(包含眼球与水晶体)移补上去,这个移植的眼睛还是照它原来的情形生长的。如果移植过去的只是眼球,水晶体是寄主本身的,结果水晶体受移植眼球的影响,比原来的长得大,而移植的眼球也受水晶体的影响,比原来的小。如移植过去的是水晶体,眼球是寄主本身的,则移植的水晶体受小的眼球的影响,比正常的小了,而寄主的眼球,受水晶体的影响,比原来的长得大了。这也是器官发长时互相作用的一个最好的例子。凡器官中如果在发长时间,缺少了某一部分的结构,结果会使其他部分也不能正常的发长,例如把眼睛切除以后,脑壳虽然能照常形成,但眼孔部分的骨骼,却变得特别小了,如把鼻囊取消,鼻腔也消失了。

此外,再有一点值得我们注意的是在感应作用中被感应者,对于刺激的反应,并不是没有条件的。以神经系统来讲,中胚层物质感应外胚层,产生神经板,仅在原肠时期,能够发生作用,过早或过迟都没有效果。这表明感应不是单面的作用,刺激与反应必须在双方能发生作用的情况下才能进行的。

前肾是低等脊椎动物的排泄器官,中等脊椎动物的排泄器官为中肾,高等脊椎动物为后肾。但在发生的过程中,不论高等动物或中等动物,也不论有没有功能,都出现了前肾,等到中肾发生以后,前肾就逐渐退化。过去学者认为在高等及中等脊椎动物中前肾的发生是祖先器官单纯的重现,并没有其他的意义,所以它成为重现定律中最好证据之一。现在我们证明,前肾的存在,是中肾后肾发长的必要条件,它(前肾管)能感应中胚层产生中肾与后肾,如果把它割除,中肾就不能发生了。因此我们可以了解,凡是在机体中存在的东西,不会与其他部分毫无关系而独立地存在着,正如辩证法所指出不应把发展过程理解

为循环式的运动 ,把它当作过去事物的简单重复 ,而应把它理解为前进的、发展的运动。

以上所说的都是两栖类胚胎发长时期的情况 ,至于其他的脊椎动物如鸟类、鱼类等 ,大致也都一样 ,为节省篇幅起见 ,我们不多谈了。

在无脊椎动物中 ,虽然种类多、情形复杂 ,但发长的规律还是与脊椎动物一样的 ,我们也可举几个例子来说明基本情况。

海胆的卵子是无脊椎动物中被研究最广最深入的材料。在十六细胞时期 ,从动物性极到植物性极 ,一共分为三层 :第一层八个中细胞 ,第二层四个大细胞 ,第三层四个小细胞。小细胞是将来幼虫时期成为针骨的材料 ,它们对个体的发长有极大的重要性。在正常的发长中 ,原肠的形成是它们感应作用的结果。如果我们用实验的方法 ,将不同层的细胞作种种的配合 ,只要有小细胞存在 ,就能有原肠作用的形成与正常幼虫的产生。

海胆幼虫的臂 ,是由针骨决定的 ,没有针骨 ,外胚层就不能形成臂。但针骨也受外胚层的影响 ,如果外胚层经化学药品处理后 ,缩小了它的量 ,针骨也不能很好地发长 ,所以正常的臂是针骨与外胚层互相作用的结果。

在昆虫 ,例如蜻蜓 ,卵子发长的初期有两个中心 :一个称为刺激中心 ,在卵子的后端 ;一个为分化中心 ,在卵子中段。刺激中心能发出一种物质刺激卵子发长 ,如果把刺激中心毁坏 ,就没有胚胎发生。但刺激中心的细胞质必须有细胞核到达该处的时候始能发生作用 ,否则它没有刺激卵子发长的能力 ,这种能力很明显的是细胞核与该处的细胞质相互作用的结果。至于分化中心 ,它的能力只能在它受刺激中心产生的物质刺激以后 ,才能发挥出来。如果刺激中心 ,没有产生刺激物质 ,分化中心也不能产生分化能力。它们中间的关系是非常密切的。

在动物的卵子中 ,尤以无脊椎动物为多 ,有被称为嵌合式的类型的。它们的细胞质分化很早 ,在发长的初期 ,部分的细胞质已决定成为个体的某部或某器官 ,因为可塑性不大 ,所以它的性质不容易改变。这类卵子中最典型的一般推海鞘卵子为代表。但据最近各方面的研究 ,海鞘的发长 ,并不像过去所想像的那样的机械 ,如神经系统的形成 ,可能受其他部分的影响 ,感官的产生与脊索有密切的关系 ,吸盘的发长是内胚层感应的结果 ,甚至内外胚层也有互相变换的可能。这说明身体各部分的形成 ,也是互相依连互相作用 ,不是彼此独立毫无关系的。它们与别种卵子的差别是在于分化的迟早 ,不是规律的不同。

个体发长与环境的关系

生物生长在一定的环境中 ,它与环境的因子是分不开的 ,尤其是在个体的发长期间 ,胚胎的可塑性大 ,对外来的刺激 ,不仅敏感 ,而且容易受它的影响。在正常的环境中 ,个体的发长也是正常的 ,环境因子对于个体的作用 ,往往不容易观察出来 ,所以我们要知道环境因子与个体发长的关系 ,非用实验的方法不可。

在发长过程中环境的因子主要是理化因子。卵子本身是一种有机物 ,虽然它有它的特性 ,但不能脱离外界理化因子对它的作用。理化因子大致有下列几种 :光、电、化学、物理(包括渗透压、凝度、酸度等)、温度、机械(包括地心吸力、流力、压力等)等。我们不能详细叙述 ,仅能举几个简单的例子来说明它们的作用。

卵子在未产生以前,地心吸力对它似乎没有什么作用,但产生以后,情形就不同了,它对卵子的发长是有相当的影响。比如青蛙卵子,一端为动物性极,卵黄少,比较轻,一端为植物性极,卵黄多,比较重。卵子受精后,因地心吸力的关系,动物性极转向上方,植物性极转向下方,卵子在这样的情形下,发长皆为正常。如果我们将它倒转过来,使它在倒置的情形下发长,结果会产生怪胎或孪胎的。原因是卵子倒置后,内部轻重不同的物质,经地心吸力作用发生流动与变更,以致形态上也受了重大影响。由此可知,个体在正常的发长中,地心吸力在不知不觉中给予它极大的作用。

在孵鸡的过程中,地心吸力对鸡发长的影响是非常明显的。我们如果不把所孵的卵子隔一定时间去转动一次,小鸡是孵不出来的。原因是卵子受地心吸力的作用,如不随时转动,卵黄囊将与尿囊相黏,不能吸入体内,以致影响胚胎正常的发育。

地球是一个大磁体,个体在它上面生长发育,自然是免不了受它的影响,但在正常的情况下,我们觉察不出它的作用。如将鸡卵放在大马蹄磁铁二极之间,50%以上的鸡卵,发生怪胎。若以同样的方法,试验鱼类的卵子,卵子的死亡率增加到相当的高度。电与磁相同,如将正在发长的卵子,通以电流,结果产生大量的怪胎。

光与色对个体的发生有相当的影响。红绿光线对蛙的成长不利,如在红绿光线下生长,不久都会死亡;在紫色光线下,能长大,但发育不全;在黄白光线下,则能正常发长。鱼类对光的反应,大致也与蛙类一样。

在昆虫,光线对色素的产生有很大的作用。某种蝶的颜色是白底黑纹的,如果将它的蛹放在不同颜色的背景中,将来产生的颜色就会不同。放在黑色背景中的,黑色素增多,但底色还是白的;放在绿色与橙色的背景中,则底色成为绿色。

如将蝶螈的幼虫,养在没有光线的地方,网膜不能很好地分化。

某种穴居脊椎动物,眼睛非常不发达,有一层厚的表皮,遮盖在眼睛上面。如从胚胎时期开始,把它养在有光线的地方,几年后眼的各部,都能很好的发长。

一般来讲,个体发长的时候,对于短的光波如紫外线光、X光等特别敏感。

温度对发生的关系是显而易见的。无论何种生物,只能在一定的温度生活,虽限度可有不同,但过此限度非死即畸形。例如某种青蛙的发长,最适宜的温度为15~16,到了22以上,发长便成畸形,30即死,15以下,发长随温度的降低而迟缓,若到0细胞便停止分裂。鸡卵的发长最适宜的温度为35~39之间,最高不能过43,最低不能过28。如将蛙卵或鸡卵先放入高温或低温中,再移置于适宜的环境下,卵子便不能很好地发长,最普通的现象是原口未能闭合,神经板与脊索都分为两部。

温度对于发长的影响最显著的为“温度等级”的实验,如取蛙卵置于不同温度的环境中,一面温度高,一面温度低,温度高方面器官发长快而大,温度低方面器官发长慢而小。如高温在前端,则头大尾小,高温在左面,则左面身体大,右面身体小。这不仅蛙类如此,鸡胚也如此。

蛙类蝌蚪如在高温中发长,外鳃可以长得特别大,而且分枝也多。在冷的或热的环境中,前肾发长要比普通的大,原因是在热环境中肾小管比较发达,在冷环境中,淋巴组织长得多。肝脏在冷的环境中比在热的环境中长得大,以内部血管来讲,冷环境不如热环境长得好,但结缔组织在冷的环境中要多得多。

小白鼠如培养在冷的环境中,尾巴对身体的比例,要比正常的短,如在热的环境中,尾巴的比例就会增长。

温度对于色素的产生也有很大的影响,这在昆虫中非常明显。如蝶的颜色很容易受温度的影响而改变。我们如果把蛹放在温暖的地方,产生出温带地方的花纹,如在冷的地方产生出另一种颜色。

总之,温度对新陈代谢是有密切关系的,所以它对生长,有很大的作用。

在水中发长的动物,化学因素对它们有很大的影响。只要水中成分略有变化,就会影响它们的发长。例如海水中如果没有钙,海胆卵子就会失去凝性,使细胞彼此分离,如果我们在海水中加上小量 3.7% 氯化锂的溶液,原肠不是内陷,而是成外展了。

海水中各种因子,对海胆的作用,自然是不一样的,有的对发长的某方面有关,对其他方面则没有作用,有的作用于发长的前期,有的仅有效于后期。例如钾与镁及某浓度的碱性,为受精作用的基本因子,氯与钠为细胞分裂的必需品,钾、钙与氢氧离子为维持渗透压的基本物质。此外,消化器官与骨骼的产生,如无硫离子与镁,便无法形成,色素的分泌无硫酸盐与碱性,则失其作用。

蛙类卵子对化学因子的敏感性也是一样。如水中加上一些盐分,能使原肠作用迟缓,或不能完成,甚至造成原肠外展的情形,在神经时期,会使神经管不能闭合。如果在水中加上一些氯化镁,能使胚胎二眼合并,成为独眼的怪胎。在鱼类也可以得到同样的结果。

营养与新陈代谢也是个体发长中重要条件之一。如以某种树叶来替代橡树叶喂一种蝶的幼虫,将来蝶的颜色就要与正常的不同。雌蝶翅膀上的颜色会变得很黑,而在雄蝶翅膀边缘的颜色则变得很淡。

在两栖类,有很多实验证明食物能影响蝌蚪的发长。如以甲状腺喂蝌蚪,能使蝌蚪的生长停止,但发育仍能继续进行。相反的,如以胸腺喂蝌蚪,蝌蚪的发育停止,而生长则不受影响。

蝌蚪普通是吃植物的,它的肠子很长,如喂以肉类,肠子的发长能减短很多。虽然在吃肉的肠子,横切面的面积大,但以整个面积计算,食肉肠子吸收养分的面积较食植物的要少一半。这种食物对肠子的影响,我们如果留心一些,到处都可以遇到的。

在鸟类,苏联胚胎学家最近以蛋白等养料饲鸡胎,能使小鸡发生变化,使它的发育,比平常的优良。这也说明了在鸟类食料对于发长的影响。

以上所讲的是各种环境因子,对个体发长的关系。我们现在再举几个例子,来说明在个体正常的发生中,外界因子对它所起决定性的作用。

在个体整个发长的过程中,我们第一能见到的是卵子的轴。卵子普通有动物性极与植物性极,动物性极细胞质多,它向植物性极递减,植物性极卵黄多,它向动物性极递减。经过动物性极与植物性极的直线,便是卵子的轴。因为卵内物质是沿着轴分配的,所以个体的发长,与卵子的轴有极大的关系。卵子的轴是怎样产生的呢?它是由外界因子决定的。在许多无脊椎动物中,卵子在卵巢内成长的时候,一端连在卵巢壁上,一端露在卵巢腔内,凡是露在腔内的一端成为动物性极,在有的动物中,卵子一端连在卵巢,一端则面向海水,向海水一端,也同样成为动物性极,原因大概是向腔内或向海水的一端有氧气的机会多。

脊椎动物的情形 ,与无脊椎动物不同 ,卵子附在卵巢的一端 ,成为动物性极。氧气的氧气是从血中得来的 ,卵巢的动脉管往往是在卵子附着处穿入 ,静脉管则从对面离开 ,所以附着端所得氧气比对面为多。

在海藻中 ,有一种褐藻叫做墨角藻(*Fucus*) ,在正常的发长中 ,卵子的极是由光线决定的 ,向光的一端 ,发长为尖形 ,成为个体的前端。我们如将卵子培养在盆内 ,通以电流 ,将来发长后前端都面向阳极。如将卵子堆在一起 ,前端的发长则均向外缘 ,原因是中部氧气少 ,四周氧气多 ,在这种情形下 ,轴是由氧气来决定了。这几个例子说明了不论在动物或植物中、在卵巢内或卵巢外 ,卵轴的形成 ,是决定于外在的因子的。

由以上所举各种的例子 ,我们可以得出了一个结论 ,即个体的发长由卵轴的产生以至器官的形成 ,都与个体周围的因子有密切的关系。在正常的环境中 ,由于因子正常的作用 ,个体也顺着正常的途径发长 ,如环境变更 ,个体的发长也随着变更 ,这说明个体的发长是不能离开环境独立进行的。这种个体与环境的统一现象在胚胎发育时期要比成体时期明显得多了。

发长过程中的整体性与矛盾现象

在上面几节中我们已将个体发长过程中细胞质与细胞的运动现象 ,各器官彼此间和相互作用和环境与个体间的关系 ,都具体的举例说明了。但我们应当更进一步了解 ,发长的全部过程是一个整体的作用。由单一的卵子起到各种器官的形成 ,是一系列不能分割的、由简单到复杂的过程。虽然各器官的发长有它自己一套的作用 ,但它是整个发长中的一部分 ,必须在整体的协调的条件下进行的。

在全部发长过程中 ,我们最先见到的是轴的形成 ,比如卵轴 ,在巢中已经产生了 ,卵子内的物质是按卵轴分布的 ,以后个体的发长 ,便要依照卵轴来逐步发展。在有的卵子中除卵轴外 ,又产生了一个新轴 ,成为将来胚胎的前后主轴 ,但这新生的胚轴 ,是必须以卵轴为依据的。

轴的产生是胚胎整体性的表现 ,因为随着发长的进展 ,一系列的器官形成区域将沿着轴的等级而产生 ,因此在整体内发生了区域的分化。但区域仍为整体的一部分 ,区域间的界限不是绝对的 ,而是相对的。区域的范围往往超过器官所需要的地区 ,所以某一区域的地区与另一区域的地区都有一部分的重复 ,因而器官的发长 ,也有它的调节性和伸缩性。

器官的发长是要受轴的调剂的 ,比如在鸡胚我们将外胚叶与内胚叶分开后 ,再将外胚叶转 90° 放上去 ,使外胚叶与内胚叶 ,成为 90° 的直角 ,将来神经管的发生 ,因受内胚叶前后轴的影响 ,神经管的前端弯曲偏向到内胚叶的前端去。又如把两栖类躯干的感应物质移植到另一胚胎的前端(即头部)去 ,将来产生的器官由主胎前端的影响 ,形成头部的构造。

在原肠末期与神经板初期之间 ,蛙类各胚层的前后轴都已决定了 ,如将轴性未定的胚层移植到它们上面去 ,它们能感应这轴性未定的组织 ,产生与它们同样的轴性(可用纤毛运动的方法来证明)。

器官的产生不仅要受前后主轴的影响 ,同时也要受左右轴与背腹轴的影响。脊椎动

物的内脏都不是对称的,胃偏向左面,肠子是回绕着的,心脏也偏于一面。如果在原肠期我们将原肠顶切下一方片,转 180° 放上去,将来蝌蚪内脏的位置如胃、肠与心等都要与正常的相反,偏到另一方面去了。又如在囊胚期,将胚胎的左面,切去一部分物质,这样削弱了左面发长的能力,将来内脏的位置也都和正常的相反。这都说明内脏之不左右对称,不是偶然发生的现象,而是个体整体的作用,与轴的方向是分不开的。

个体发生的整体性,不仅表现在轴的作用中,同时也表现在器官间相互的作用。神经系统是假定外胚层受中胚层物质的感应(或刺激)而产生的。但我们不能说,这是单方面的作用,刺激与反应是必须双方的协调。如果假定的外胚层,不能对中胚层的刺激发生反应时,神经管便不能发生,而事实上确是这样。假定外胚层对中胚层的反应,仅在原肠作用时间,过此便没有效用了。这说明,在发长的过程中,整体的协调是一个非常重要的步骤。我们可再举一个例子来证明:在昆虫中有脱皮刺激素的器官,能产生脱皮刺激素,使幼虫脱皮;有成蛹刺激素的器官,产生成蛹刺激素,使幼虫成蛹。昆虫之所以能按时脱皮,按时成蛹,是这两种刺激素的作用。如果这两种刺激素失去调剂,造成不平衡的现象,就产生了不正常的昆虫。

但在整体统一的情况下,各部分或器官间是存在着矛盾的现象。在海胆卵子中,外胚层物质与内胚层物质就存在着这种对立的情况。外胚层物质大部分在动物性半球,一小部分在植物性半球,内胚层物质全在植物性半球,所以它们所在的地区也是相对的。在正常的发长中,它们是在整体统一的情况下,协调发展的。如果我们将卵子放在锂溶液中,这对外胚层物质不利,使外胚层缩小,而同时内胚层便乘机扩张起来。相反的,如将卵子放在氯化钠溶液中,这对内胚层物质不利,使内胚层缩小,而外胚层也乘机扩张起来,在这种情况下,个体是不能正常发长的。

上面已经说过,随着发长的进展,沿着胚胎的主轴产生了各种器官的区域。我们现在以前肢区域为例,说明器官发长时的矛盾统一现象。前肢的区域,较前肢所需要的地区大得多,在这区域内,除正常产生前肢的部分外,其他地区也都能产生前肢。但这个地区是整体统一的,在正常的情况下,只有某一处能产生肢,其他部分都受压制不能自由产肢。如果我们将产肢的部分切去,其他部分经调整后即可产生前肢,或者我们移植一些其他的组织或物质到前肢的区域里去,破坏了它的整体性,这样,除原来产肢的地方,照常产生前肢外,在移植的物质的旁边,也产生出前肢来。原因是整体性一旦被破坏,被压迫的物质得以自由发展了。

如将发生前肢的肢芽取去,将来在取去的地方,经物质的调整后仍能发生新肢。如将取出的肢芽植于原来地区的邻近,原来地区受了肢芽的压制,不能产生新肢了。如肢芽植在离原地区较远的地方,新肢能在原地区产生,但新肢的完整与否,与肢芽移植地区的远近成正比例。这种现象,都表明了在肢的发长过程中,存在着矛盾压制的作用。

两栖类雌雄性的发长,是矛盾现象中最好的例子。当发长的开始,性腺的组织分为皮部与髓部两部。如皮部发长,髓部被压制(停止发长),成为雌性;如髓部发长,皮部被压制,成为雄性。这种对立的矛盾,谁胜谁败,是可以外界因子来决定的。低温度能妨碍髓部的发长,如将卵子培养在低温度中,将来成为雌性。高温度能妨碍皮部的发长,如将卵子培养在高温度中,将来成为雄性。

我们还可以用其他方法来研究两性的矛盾现象。如将蛙类胚胎在腹部侧面经过手术,使它们连在一起。两个胚胎中性决定最早的一个,能影响性决定较迟的一个,使它成为与它同样的性别。比如决定较早的一个是雄性,雄性腺能产生一种物质,刺激邻胎性腺的髓部,使它发生增快,同时压制皮部,使性腺成为睾丸。这种矛盾压制的现象,如果胜利不彻底,被压制者在有利的环境下,还能再发长起来,压制对方,这样就造成了雌雄性的变换。在鸟类或其他动物中,我们可以常常见到。

量与质的问题

现在我们来谈一谈最后的一个问题,也就是最不容易解决的问题。一个简单的卵子,形成一个复杂的机体,这种由简单到复杂的过程,像我们上面所讲的,是机体内在的与外在的各种物质或因子相互作用的结果。但由某种细胞质或细胞转变为某种物质或器官,是经过怎么样的过程的呢?生物学者对这问题的看法是有很大不同的。

Child 认为沿着胚胎的轴有一种生理的等级,前端的能力大,后端的能力小,这种大小是由前到后逐渐递减的,所以成为一个等级,它们中间的区别,是量的不同,不是质的不同。以后因量的不同,变成为质的不同,这样造成了分化的现象。

Huxley 与 De Beer 是赞成 Child 学说的,他们把它再发展成为“区域等级”学说(gradientfield)。但 Child 的“生理等级”学说以前端的能力大,代谢作用强,氧化能力高,来解释发长的情形,在胚胎学上没有得到很好的证据。相反的,在死的组织中也有轴的存在,因它能感应活的组织产生与它同样的轴,这很明显的表示轴不是生理等级了。

Dalcq 与 Pasteels 认为卵子上(两栖类)有两个等级,一个是卵黄等级,以植物性极为最高点,向动物性极递减,另一个是表面物质的等级,以背面为最高向腹面递减。这两个等级在各接触点产生一种浓度不同的物质,形成卵子上不同的地区。他们认为物质的质量是相同的,不同的作用与不同的结果是数量的不同。

研究头、躯干、感官的感应作用,有人认为感应物质有多种,头有头的感应物质,躯干有躯干的感应物质,感官有感官的感应物质,它们是质的不同,不是量的不同。

在纤毛运动的感应工作中,我们发现胚层对纤毛运动轴性的感应,仅是量的不同,不是质的不同。因为胚层各部分都有感应纤毛运动轴性的能力,但这种能力,前端大,后端小,除此以外,没有其他的区别。由这种情形看来,轴本性似乎是一种量的不同,不是质的不同。如果认为轴对个体的形成有很大的关系,而轴本身仅是物质上的量的不同,那么我们可以说,以后质的变化,是由量的不同产生的。当然,这种变化与产生应当考虑到环境因子的作用。

在某一区域内,比如前肢的区域,各处都有产生前肢的能力,但在正常的情形下,只有一处产生前肢,其他各处都不可能,而实验证明产肢处的能力较他处为强。能力的强弱我们只能说是量的不同,不能说是质的不同,所以它之所以能形成前肢,是它量不同的结果,也就是说由量的不同,将来产生肢变成质的不同了。

上面所说在感应的实验中,发现不同感应的物质,我们是不是可以推想,这种不同感应的物质是以后分化造成的。在最初的时候,产生各种感应物质的细胞,应当是同一来

源的,在发展过程中,因量的不同以及它的作用,才产生了这种不同的现象。否则,如果说在卵子最早形成的时候,就有这样不同的物质了,那不就是先成论么?所以我们可以说当发长最初的时候,个体应当是量的不同,以后再进到质的不同。这种量与质的变化,自然,各种卵子有各种不同的时期,同时也要看外界的条件如何来决定的。

结 论

根据以上的讨论与实际的例子,我们可以很清楚地认识到个体的发生不是预成的、机械的,而是渐生的、整体的,所以它不能以部分的观念来解释,也不能以单纯分析的方法来研究。但我们也不可把发长的过程,看作一种不可思议的现象,以为有一种特殊的能力或神秘的东西,在主宰着、推动着,这样便陷入了唯心的观点,对于胚胎学的研究没有帮助,反而阻碍了它的发展。所以我们可以说,过去的先成论、机械论、生机论、渐生论等学说对于发长的解释,都是不全面、不正确的。

各种卵子都有它特殊的本质,比如蛋白质结构的不同,这是遗传下来的,也就是将来产生个体特性的条件。但条件是不完全的,必须有卵子以外的条件来完成它,这便是外界因子的作用。外界因子能引导个体向着某一定的方向发展。这种引导或作用,在整个发长的过程中是没有任何一刻终止的。在正常的环境下,个体的发长也是正常的。如环境有了变化,发长也随着变化,这便产生了不正常的现象。如果个体的发长不能适合环境的变化,这样,发长会马上停止,个体也随着灭亡了。

但个体的发长,不是个体对环境一种简单的反应,而是一系列由简单到复杂的发展过程,其中包括细胞质与细胞的运动,环境与个体的统一,整体作用中的矛盾现象,器官与器官或部分与部分间的相互作用,以及分化过程中的量变与质变现象。以上特性是完全符合辩证法中所指出的特征的,这说明了,个体的发长,只能以辩证唯物的观点去解释,才能正确的了解发长的规律。

胚胎学是研究个体起源和个体发长的科学,在理论上,它是生物科学的基础;在应用上,它是生物改造的起点。过去因为方法与观点的错误,使胚胎学的发展受了限制。在以后的工作中,我们如果能肃清唯心的、形而上学的观念,以辩证唯物论的观点与方法去研究胚胎学,我想在胚胎学中一定能创造一个新的纪元。

[原载《山东大学学报》1953年第3期]

遗传学座谈会发言记录

中国科学院和高等教育部联合主办
1956 年 8 月 10 ~ 25 日于青岛

前 言

中国科学院和高等教育部于 1956 年 8 月 10 日至 25 日联合在青岛召开了遗传学座谈会。参加座谈会的有中国科学院、高等教育部、农业部、教育部、林业部系统的遗传学、育种学、细胞学、胚胎学、生理学、生物化学、生态学和分类学等各个领域的科学家。出席 43 人,列席 73 人。

座谈会按下列六个专题依次进行:① 遗传的物质基础;② 遗传变异与环境的关系;③ 遗传与个体发育;④ 遗传与系统发育;⑤ 遗传学研究工作;⑥ 遗传学教学工作。座谈时,第一和第二两个专题,第五和第六两个专题有时结合在一起讨论。座谈会在每天上午举行,因讨论热烈,又增加三次。

这次座谈会是在自然科学中贯彻党中央所提“百家争鸣”方针的第一次全国性学术讨论会。座谈会始终在和谐团结的气氛下进行,大家发言很踊跃,争辩很热烈,由于遗传学还是一门相当年青的学科,座谈会就争论的不少问题没有做结论。

在开会期间和会后,许多单位纷纷来信索取座谈会的资料,对座谈会表示了深切的关怀。我们决定把全部发言记录整理出来作为内部刊物刊印,供大家参考。全部发言均系座谈会上的实际记录,并经过原发言人校阅,而按座谈会实际进程和发言先后编排的。

遗传学座谈会会务小组

童第周在开幕式上的讲话

(1956 年 8 月 10 日上午)

各位先生:

遗传学座谈会,现在正式开幕了。座谈会的召开是今年三月间已提出的,当时因制订十二年科学发展远景规划,大部分科学家集中在西郊宾馆草拟规划纲要,没有时间讨论遗传学问题,所以直到现在才能召开。但从那时起,有许多专家开始查阅文献,收集有关资料,已为这次会议作了许多准备工作。

会议是由中国科学院和高等教育部联合召开的。被邀请的人员有高教部、科学院、林业部、农业部、教育部等系统的专家 53 位。今天到会的 31 位。这样的会议应当多邀请各

方专家参加但因限于会场和宿舍,未能增加人数,这是一桩非常遗憾的事情,也是这次会议中的美中不足。

为什么要召开这次座谈会呢?原因很简单:是要在遗传学上发扬百家争鸣的精神,打破片面狭隘的见解,使遗传学在中国能健康的发展,在十二年内,达到国际水平。不能否认,解放以后科学家的思想有了很大的提高,同时学习苏联先进科学也有很大的收获。但另一方面,在学习苏联的先进科学中还不能很好地领会苏联的科学精神,同时忽视了其他国家中科学发展的情况,这样的偏差在遗传学上特别明显。几年来我们虽然学习了米丘林学说,因为体会不深,在研究上和教育上主要根据李森科学说来进行工作和教导学生。对摩尔根学说只有批判没有研究,因此使一部分的科学工作者,不但不敢根据摩尔根学说进行研究工作,就是摩尔根学说的内容和目前的进展,也不敢向任何人介绍。这样的情形,是不合百家争鸣精神的。这种情况的造成主要原因可能有二:第一是没有深入研究各学派的学说和成就,就作出结论,肯定是非;第二没有开展学术讨论,各学派之间因此没有相互了解和相互学习的机会。由于以上的原因及其他的矛盾问题,使我国的生物学界在遗传问题上,形成一种思想上的隔阂,最近李森科学说受到批判以后,思想上更起了一种新的波动。因此目前在遗传学问题上,需要有一个共同的明确的概念,否则对遗传学的发展,是会发生很大影响的。

这次会议的目的是要把遗传学上存在的问题,大家畅怀的谈一谈,清除过去存在的隔阂,互相了解,互相学习,使遗传学在中国得到健康的发展。

有人说一个会议开得好,要有两个主要条件:第一、会议中提出讨论的问题必须是主要的,关键性的问题。关于这一点我们将在后面另行讨论。第二、参加会议的人,必须踊跃发言,在讨论问题时,做到知无不言,言无不尽的要求。因此为了要开好这次会议,我们希望,对问题的讨论时,大家不要客气,不要抱着来旁听,来学习的态度,也不要以为没有准备,没有长篇报告,就不发言,更不要有所顾虑,怕说得不恰当,别人会扣帽子。我们必须本着百家争鸣的精神,把自己的见解,尽情的发表出来,不怕争论,要争论得愈热烈愈好。只有这样,才能开好我们的会议。

这次会议是座谈性质,参加的人虽然不多,但一般是有代表性的,而且包括的面很广,是不是我们对这次座谈会可以作这样的要求:

第一:关于学术方面的问题,希望对国际上遗传学近年来的发展情况作一综合的分析,按照提出的问题,不论摩尔根学说也好,李森科学说也好,根据具体事实和最近的成就,进行分析讨论,提出各人的意见,使问题的内容有一个明确的概念,但不作肯定的结论。

第二:目前在大学中对遗传学的教学大家感觉非常困难,过去摩尔根学说被批判了,不敢介绍,现在李森科学说也被批判了,更觉得无所适从。究竟遗传学的教学应当采取什么方式,希望大家座谈一下,有个统一意见,可以建议高教部和教育部考虑采纳。

第三:研究方面,过去大多数工作是遵照李森科学说进行的,对摩尔根学说的研究,几乎全部停止,为要使中国的遗传学,在十二年赶上国际水平,今后的研究工作,应当采取什么态度,也希望有一个统一的意见,可以向有关的研究机构建议考虑进行。

以上几点意见是遗传学上目前存在的几个重要问题,需要我们座谈讨论,至于其他有

关问题,也可随时提出讨论。

总之这次会议是中央提出百家争鸣后自然科学中第一次的学术讨论会,而遗传学问题又是自然科学中争论最多的学科,所以这次会议受到了各方的重视。我们希望,经过这次座谈,不仅中国遗传的发展能够得到一个正确的方向,并能为中国的自然科学界创造一个百家争鸣的良好开端。

童第周在第十次座谈会上的发言

(1956年8月20日)

前两个阶段讨论了遗传的物质基础问题和遗传与环境的关系问题,我因事离开此地未能听到,可惜得很。今天这个单元讨论动物个体发育与遗传的关系问题,我想作一简短的发言,但我自己也没有什么新的见解,也没有时间看一些新书,所以所谈的不过是一些老生常谈的问题。在讨论问题之前,我觉得我们首先要端正我们的态度,对存在的事实,必须承认,不能无端的加以否定,或加以歪曲,科学的态度应当实事求是,否则便不公平了。

摩尔根是一个大遗传学家,也是一个实验胚胎学家,他所做的工作很多,并且也很细致。他曾经企图把遗传学和胚胎学搭桥联系起来,并且也写了书,但据我看来他是没有很好的完成这一工作。原因我们下面再谈。对摩尔根的基因学说我有几点意见:第一,按基因学说,基因是直线的排列在染色体上的,根据染色体的交换,以百分数计算它们在染色体上的地位,细胞学方面等研究证明,染色体上某一段物质对个体某一特性的发育确有作用,这些事实,说明了摩尔根的基因学说是具有它的物质基础的。但是从另一方面来看身体上某些细小特性须有很多对基因对它发生作用,比如果蝇眼睛的颜色,有人统计就有几十对基因对它有关,那末,这样复杂的有机体需要多少对基因呢?这就很难想像了。虽然某一个因子可与许多特性有关,而某一特性又与不少因子有关。但这样庞大的数目,在细小的染色体上如何能排得下呢?而且有的物种染色体数目很少,有的很多,是不是有的需要很多的基因,有的不需要很多呢?以上几个问题,基因学说没有给我们很好的解释。第二是体形(form)问题,身体的整个形状究竟是那一种基因来决定的呢?我们知道像头的位置总是长在前面的,这也是遗传的特性,但究竟是什么因子来决定它的呢?关于这些大的构造的布置问题,基因学说并没有回答我们。所以就体形(form)的形成以及器官地位的确定来说,基因学说并没有为我们胚胎学家解决问题,所以基因学说对个体发育来讲并没有帮助。生物体都有它的轴(Axis),各种器官都沿轴而生,这种轴性又是如何产生的呢?譬如说卵子有动植物二极的轴性,这是基因决定的吗?那几对基因,什么时候它们起着作用?总的来说摩尔根学派太强调细胞核的作用,忽视了细胞质,他们认为基因是遗传的主要物质基础,但没有很好的考虑细胞质的作用。我们应该说基因对遗传是有作用的,但同时对细胞质的作用亦不容忽视,如轴性(Axis)的决定,各种器官的产生等与细胞质的分化有密切关系。文昌鱼的卵可以分为动植物两半球,以后这两半球的发展不一样,这种不一样是基因的作用么?我认为不一定。另一方面有人研究基因在个体发生时期的作用,发现基因一般在原肠时期才开始作用,那末在原肠时期以前是不是没有基因的作用?可是

很多细胞质 在原肠期以前早就分化了。由此可以说基因是有作用的 ,但早期的发育主要的还在于细胞质。我认为细胞质早就有了分化 ,细胞质本身有其特性 随着时间或空间的不同细胞质的这一部分可以接受基因的影响 ,也可以不接受基因的影响 ,这是细胞质本身的特性 ,是遗传的。

现在再来谈谈李森科的学说方面 :李森科重视细胞质的作用 ,重视环境条件的作用 ,这些大前提我觉得很对 ,但是不能说细胞核没有作用 ,我觉得环境及细胞质的重要性很早就有人提出了 ,李森科并没有提供什么特别的资料 ,所以并不突出 ,但有两点意见我想提出来谈一谈 第一点就是所谓阶段发育的问题 ,我也曾企图在动物发育过程中找一下阶段发育 ,可是没有得到满意的结果。也许有人认为个体发育中的分裂期、囊胚期、原肠期等时期 就是阶段发育 ,如果这样的话 ,胚胎学家很早以前就了解这些事了 ,现在用阶段发育的名词来代替过去时期二字 ,换汤不换药有什么意义呢 ?

记得有人曾做鱼鳍的研究温度对于增加发育的影响 ,在芽基和骨骼与肌肉组织的分化时期 ,特别显著 ,这种现象或许也可以叫它阶段发育 ,不过这样的例子是很少的 ;第二点 李森科说从量变到质变是一个爆发式的飞跃 ,我总觉得在胚胎发育中是存在着量变到质变的过渡 ,譬如说先有不分化的细胞 ,以后发展到某一时期就分化成为不同的细胞质 ,但这种过渡并不是突然的 ,一般说来突然过渡的情况很少很少 ,这种分化和决定的现象是渐渐变成的 ,原来并没有决定 ,以后渐渐分化达到决定。在逐渐分化到决定的过程中 ,即没有达到完全决定之前 ,我们可以改变其性质 ,例如纤毛运动的实验中 ,在其完全决定以前我们可以用人工方法使其方向改变 ,这是可逆的 ,换句话说 ,我们感到从量变到质变一般来讲并不是一个爆发式飞跃而是渐渐的改变 ,因此在这点上我不同意李森科的意见。

我个人的意见认为 :遗传中的物质 ,细胞质与细胞核都有关系 ,细胞质的作用很大。古语有云 :“龙生龙 ,凤生凤 ,贼生儿子掘壁洞 ” ,其中贼生儿子掘壁洞 ,这是社会环境影响这里不谈 ,但是龙为什么一定生龙 ,凤为什么一定生凤呢 ?这是遗传的特性 ,这种特性是怎样决定的呢 ?基因学说对这种大问题没有很好的回答 ,所以我认为细胞核与细胞质应该联系起来看 ,尤其是在发育初期其中主要的可能还是细胞质。

为了研究细胞核与细胞质的关系 ,为了进一步研究细胞核对于细胞质的作用 ,最好在细胞核对细胞质作用最少的时期来进行研究 ,也就是在未受精的卵或卵巢中未成熟的卵中进行研究 ,这样或许可以得到更明确的结果。但无论如何 ,细胞质与细胞核应该互相联系起来看 ,二者本来是统一的 ,如果强调细胞核一面的作用 ,而又企图在细胞核与细胞质之间搭桥 ,当然就搭不成了。

从历史上来看研究生物学有两种不同的观点 ,一种是用整体方法来研究生物 ,另一种是用部分的、分析的方法来研究生物 ,基因学说是属于第二种的 ,基本上与微粒论相类似 ,这种部分的、分析的方法 ,研究生物学是有它的方便和有利的地方 ,但容易失却整体性 ,失却机体内部 ,机体与环境间相互的作用 ,基因学说的缺点 ,也在于这一点。

童第周在第十一次座谈会上的发言

(1956年8月21日)

昨天我所说的是理论多事实少,今天举出自己实验的结果来说明细胞质对遗传的重要作用。

(1) 金鱼:将受精的金鱼卵分割为动物性半球和植物性半球,动物性部分含核,植物性部无核,不含核的部分不能分裂,含核的部分能够分裂。如果细胞质没有作用,细胞核能够完全控制细胞质的话,那么被割后的含核部分一定能发育成完整的胚胎,但事实上并不如此。如果在分割前,将卵放在离心机中将植物性半球的细胞质驱至动物性半球,再分割为动植物两半球,动物性半球就能发育为完整的胚胎。由此可见植物性半球有一种特殊的细胞质存在,它与金鱼发育有关。细胞核若没有这部分的细胞质便没有作用。

(2) 文昌鱼:把未受精的文昌鱼卵切成动物性半球和植物性半球,动物性半球含核,植物性半球无核,再使之受精,结果动物性半球有两个核——卵核和精核,植物性半球有一个核——精虫核,若细胞核有重大作用,应该两部分都能发育成完整的胚胎,但事实上两部分都不可能。原因在那里呢,很明显的是在细胞质。

有许多种卵子在很早的时候细胞质已有分化,卵子一排出来,前后轴或左、右对称平面已很清楚,此时尚未受精,那么轴等的分化是谁来决定的呢?这种分化是否是受精前的母核来决定?如果真是这样的话,那么精子有什么作用呢?而事实说明精子能带来父亲的性状。主要的原因我认为是细胞质的分化来得早,以海鞘卵子为例,在受精前脊索和中胚层物质已分化了,如果我们用离心作用将内部的细胞质搞乱,再使受精。母核与精核可以正常的结合,但母细胞质已乱,不能发育成胚胎。这说明了细胞核对细胞质是没有显著的控制能力的。

今天的讨论是比较深入的,既要争鸣,就不要分资格老,资格浅,有什么谈什么,不要客气。我觉得细胞质和细胞核的作用我们不能说那个重要,那个次要,应该从整体来看,根据事实说明在那一阶段中什么东西起了作用,以前遗传学者忽视了细胞质,今天我们以事实说明在早期发育中,细胞质的重要性。

我们应当注意科学上的方法论很重要,朱冼先生提到是否把构成桌子的物质分析一下就是桌子么?这话很对,分析方法有它的好处,但完全根据分析是不能说明事物的。工作可从各方面做,但看问题却要全面。

童第周在闭幕式上的讲话

(1956年8月25日上午)

各位先生:

半个月的座谈会,今天结束了,这次会议是座谈性质,因此我们对学术问题,不作结论,实际上也不能作结论。因为最近几年来遗传学是生物中争论最多的学科,而这次会议又是在中央提出百家争鸣的方针以后自然科学中的第一次的学术讨论会,因此这次会议

受到了各方面的重视。

会议究竟开得怎么样呢？这是各方所关心的问题。根据这次出席专家在会外的谈话和反映，对这次会议，一般感到满意，并认为这次会议是必要的，同时也开得成功，原因可能有下列几点。

第一：我们所提出讨论的问题，如遗传的物质基础，遗传与环境，遗传与个体发育，遗传与系统发育等问题，是目前遗传学上争论的焦点，大家对这些问题，都有不同的见解，希望能有机会，痛快的一谈，虽然不可能得到解决，但对各方意见可以有一个明确的、统一的概念，因此这些问题的提出是恰当的，也是各方所乐于讨论的。

第二：过去对遗传学问题的讨论有顾虑，尤其是关于基因学说，怕说了戴上反动的帽子，在这次座谈会上，做到畅所欲言的要求，无保留、无顾虑地把过去要说而不敢说的话，都痛快地说出来了，所以发言很热烈，没有冷场，时间不够甚至加班。

第三：参加这次座谈会的专家，在会议以前，对资料的搜集曾化了相当时间，尤其是对遗传学最近几年来的发展情况，重新查阅文献，做了一次摸底工作，因此除提供了书面资料以外，发言内容一般相当充实，而且有分析、有辩论、有批判，收到了交流知识，取长补短，互相提高的效果。

第四：参加这次座谈的人，包括的方面比较广，除研究遗传学的以外，有研究生理学的、生物化学的、细胞学的、胚胎学的，因此各人从各角度来讨论问题，扩大了遗传学的范围，使遗传学与上述各学科有了进一步的明确，这对今后遗传学的研究，提供了不少的启发资料。

第五：遗传学各派之间，过去因为存在不健康的关系，各方很少接触，在工作上 and 见解上，也没有互相交流，造成了隔阂和不团结的状态，这次会议，在畅所欲言互相了解的基础上，经过会场中的热烈争辩，会外的个别接触，消除了隔阂，加强了团结，这对于今后我国遗传学的发展，有极重大的作用。

第六：遗传学是一个年青的科学，它牵连的范围广，因此存在的问题也多，这次座谈会，不扣帽子，不作空洞发言，大家根据具体事实和自己研究的成果，提出不同的意见，初步贯彻了百家争鸣的方针，科学精神应当是坚信自己的学术观点，同时也尊重别人的研究成果，希望今后大家继续发扬百家争鸣的精神，在不同的角度上和领域内，积极开展研究工作，加强争鸣的物质基础。不仅在国内的学术会议上争鸣，要进一步在国际学术舞台上争鸣，这样才能完成我们十二年内把我国的遗传学提高到国际水平的任务。以上所谈的几点可以说是这次座谈会的收获，但会议也存在着许多缺点。如对某些问题的讨论，发言不够集中，对问题本质的分析或批判，还不够深入。主要原因是会务小组在座谈的时候，没有很好的掌握会场，同时在某些问题上，大家准备也不够充分，再加上近几年来研究工作没有全面展开。所以对某些问题的讨论，在质量上不够深入。另一方面，各位专家的书面资料，一部分因为收到迟，分发给各位也晚，大家没有充分时间阅读，这也使讨论时，不能尽量对问题发言。这次座谈会除讨论遗传学上的学术问题以外，还对于今后遗传学研究和教学工作，也得到了一个共同的见解。在研究工作方面，过去几年内有关摩尔根学说的研究，基本上都停止了，在这次座谈会中一致认为这是不合百家争鸣的方针的。研究的问题，研究上所用的材料可因各单位性质的不同，有所分别，但摩尔根学说的研究和米丘

林学说的研究,都应当发展,都应当扩大他们的领域,本着提高我国科学技术水平,十二年内达到国际标准的共同目标,各学派之间,互相学习,互相批评,对遗传学的发展,不但没有妨碍,相反的将会起很大的作用。为使全国的遗传学研究工作,能健康的开展,座谈会建议中国科学院生物地学部设立遗传学学术委员会,来规划全国遗传学的研究工作,并建议在有条件的地区,建立遗传研究的基点,使各地区遗传学研究工作在现有的基础上蓬勃发展起来。在教学方面,解放以后遗传学的教育大纲,都按照米丘林学说编制,对摩尔根学说不作介绍。座谈会一致认为在高等学校的遗传课程中,摩尔根学说和米丘林学说的内容,都应该适当的介绍,在其他生物学课程中有关遗传问题的片面观点也须纠正。至于遗传学教学大纲如何拟订,最近一二年内遗传学的教学工作如何进行,建议高教部进一步研究后作出决定。

以上是这次会议一个简略的说明,是否全面或正确,请各位修正补充,鉴于这次座谈会的成就,我觉得这样的座谈会以后还应当定时举行,并希望能在会议中,提出各人的研究论文,开展讨论和争辩,真正做到百家争鸣的要求。

胚胎学的现状和我们努力的方向

1959 年 12 月在全国胚胎学学术会议(上海)上的发言

童第周

动物胚胎学的研究和生物学中其他学科一样,已有很久的历史,但这门学科的发展,到 19 世纪才达到成熟,这与俄国胚胎学家如 Von Baer, Kowalewski, Metchnikoff 等的努力分不开的。他们比较各类动物的发育、分析和综合动物发育的规律,使胚胎学成为一门完整的有系统的学科。在达尔文的著作发表以前,胚层的形成,可说是当时研究的中心,达尔文著作发表以后,生物的进化观念成为研究胚胎学的主导思想,胚胎发育过程中的重演现象,为当时研究的主要对象。

在这以后,约从 19 世纪 80 年代起,胚胎学的研究产生了两个新的方向,这便是近代胚胎学的开端。第一为细胞谱系(Cell-lineage)的研究,从卵子的分裂时期起,随着发育的过程,追踪各细胞在幼体中所形成的部分或器官。这项工作,就发展的范围来说,虽然不十分广,但工作的精细,不是一般形态工作所可比拟。经过这样的观察,使我们了解多种卵子中不同细胞质在分裂时期的分配或分离的情形并与器官发育的关系。

第二为实验胚胎学的兴起,过去在胚胎学的研究中,偶然也有采用实验的方法,但没有得到一般的重视,也没有普遍的应用,蓬勃的发展是在 19 世纪后期,从这一时期起实验胚胎学便成为胚胎学中的主流。发展到现在,实验的方法比过去更为精细了,范围也更为扩大了,并与正常发育的研究密切的结合起来,所以实验胚胎学这个名词在现在来说倒反而不合用了。

在 19 世纪末和 20 世纪初期,胚胎学工作者所研究的问题主要是卵子的发育能力,他们用分割卵子、分离分裂球或毁坏胚胎某一部分细胞的方法研究卵子的发育。对发育的镶嵌性和调整性的问题上,曾发生一场剧烈的争论,这是机械论与唯心论的斗争,对于发育的基本规律,没有解决什么问题。

环境因子,物理的或化学的,对个体发育的影响是 19 世纪末以来胚胎学者所注意的问题,温度、光、吸引力、渗透压、酸度和各种化学成分对发育的作用,是研究的主要对象。其中须特别指出的是变更海水中各种盐分和使用离心力等的方法,对研究工作的开展起着显著的作用,前者对受精作用和单性发育等问题,有进一步的阐明,后者对卵轴对称现象和各种细胞质分布等问题,提供了具体的资料,至于轴的性质和梯度,是一个根本性的问题。现在正是物理、化学和生理多方面研究的对象。

受精作用、单性发育等问题和细胞、遗传等方面的工作有密切联系。胚胎学者曾致力于精虫入卵的机制,卵子的反应和这些过程中物理、化学现象的研究。其中最重要的问题是细胞核与细胞质对分化的作用。经过变换细胞核与细胞质的正常地位和移植细胞核等

实验,清楚的证明,在分裂时期细胞核没有性质上的不同,而细胞质在这一时期已有不同程度的分化,但在发育过程中,细胞核对细胞质的作用和它们间的相互关系,还没有了解。杂交、单性繁育、受精前卵子的分割、细胞核的移植等实验,仍为现在研究这一问题的最普遍的方法。

由于显微技术的改进,细胞或组织的移植,成为实验胚胎学中重要的方法之一,应用这一方法研究器官的分化、决定和器官与器官的相互作用为本世纪实验胚胎学中数量最大的工作,积累了极其丰富的资料,尤其对两栖类器官的发育研究更为详尽。

活体染色法的发现和胚胎学上的应用,对研究发育过程中细胞的流动现象开辟了一个新的道路,利用染色的标记,确定各种动物卵子上假定器官形成物质的地位和在原肠形成时期它们的流动现象。

特别要指出的是“组织者”的发现,这是20世纪胚胎学中的一个突出的成就。说明个体发育中各部分的相互作用。在一个相当长的时期内,各种卵子的组织中心是胚胎学研究中的中心问题。从两栖类的研究扩展到其他各门动物,从背唇的细胞至其他各种不同组织,从活的组织到死的组织,更进一步从组织的提取物至生物化学的研究,这样开辟化学胚胎学的道路,使胚胎学与生物化学密切地结合起来。

最近二十年来,化学胚胎学的工作发展很快,目的在了解分化过程中的化学变化现象,主要的问题是,核糖核蛋白(ribonucleo protein)在细胞质内的梯度(gradient)和它对形态形成的作用,细胞核的化学成分(chemical constituents)如何由初期的相同变为后期的不同,细胞质对这种变化起什么作用,核糖核蛋白颗粒(ribonucleoprotein granules)对蛋白合成(protein synthesis)的关系,细胞核对这种合成作用的关系。同时在各种化学变化时能量的释放、能量的转移和能量的利用等的精确测定。所有这些问题不仅联系到生物化学,也联系到细胞学和遗传学。

再生现象虽然是器官形成以后的问题。但它的基本性质如生长、分化等与胚胎发育过程相类似,因此再生现象也是胚胎学工作者所重视的问题。其中特别有兴趣的是分化的可逆性。研究中的主要问题是再生细胞的来源和潜能(Potentiality)、轴和区域(Field)的作用等。

新技术的建立和应用,将更能导致科学的发展,向前跨进一步,近代物理、化学上精细的方法和精密的仪器,有很多已被应用到胚胎学的研究上来,如电子显微镜对亚微结构的观察。放射性同位素对于渗透性和代谢现象的研究。精密的细微呼吸计(Micro-respirometers)对氧化的测量,其他如细微频谱仪(Micro-spectrograph)、光度计(photometer)等等按问题的需要,也被普遍采用。虽然一部分工作,现在还在开始阶段,但将来的发展,一定能使胚胎学产生一个新的面貌。

以上是19世纪以来胚胎发展的概况和本世纪内胚胎学研究的方向,这是一个极简要的概况。虽然挂一漏万有很多遗漏和错误的地方。总的来说,现代胚胎学的研究,主要的趋向是利用物理、化学上的新成就来分析胚胎发育过程中的物理、化学现象。当然,这项工作必须与形态形成的研究密切配合进行的。当前的的问题还是分化现象,即在发育过程中细胞质如何由单纯变为复杂,这里包含着以下各种问题:①受精前或分裂前卵子的构造(包括轴、对称现象、区域系统等)和这种结构的成因;②细胞核的作用和作用的机制

时间 ;③ 代谢作用和有关的酶系统(Enzyme system)。

上面所谈的问题都是有关胚胎学科或基础理论方面的情形 ,胚胎学研究的范围包括性细胞的成熟到个体的长成 ,即成熟为止 ,也有认为应当包括衰老在内。在个体发育的历程中来研究生物的生命现象和生物的各种规律 ,是要比成体时期方便和彻底得多。同时对生物的改造控制和利用也较为有效。所以胚胎学不仅是生物科学中研究生物基本现象的重要部门 ,也应当是生物科学中最结合实际的学科之一。但事实恰恰相反 ,胚胎学的研究都是从理论方面出发 ,很少结合生产实践。苏联科学家 1955 年在列宁格勒举行的全苏胚胎学会议中曾强调指出胚胎学的研究应密切联系农业、工业和医学方面的实践。这是一个非常正确的意见 ,是今后胚胎学发展的重要方向。

胚胎学在中国和其他学科一样 ,过去基础是非常薄弱的 ,解放前仅几个大学中有胚胎学课程 ,研究工作也仅有少数人由个人兴趣出发的 ,不结合实际的工作。解放后中国整个科学事业在党的领导和鼓舞下 ,获得了全面的发展 ,胚胎学科和其他生物学科一样 ,也迅速的成长起来 ,1956 年科学技术远景规划的制订 ,提出了个体发育的问题 ,并指出胚胎学在经济建设中的任务 ,给胚胎学工作者一个极大地鼓舞 ,大大推动了胚胎学研究工作的进展。

在过去十年中胚胎学的工作大致可分为有关生产和有关基本学科两方面。有关生产方面的工作 ,主要是了解个体发育的历史和控制发育的过程 ,这些工作都是配合经济动物的养殖和有害动物的防治进行的。其中以家鱼的人工催青 ,经济海产动物幼苗的培育 ,蓖麻蚕的个体发育生态和规律 ,海产有害动物繁殖生长的习性 ,飞蝗的发育阶段的适应能力等等的研究较为有成绩。除提供有实际意义的资料外 ,一部分成果并已推广应用。

基本学科方面的研究 ,一方面对几种有代表性的或有经济价值的鱼类、两栖类、原索、软体、甲壳、棘皮、昆虫等动物的胚胎发育 ,做了不同程度的观察和描述 ,提供了教学和生产上的资料。另一方面则是探索性的研究 ,主要为性细胞的成熟、受精作用和分化现象等问题 ,化学方面工作近年来也逐渐开展 ,其中以核酸和磷酸酶等工作较多 ,大部分是结合组织化学进行的。

总的来说 ,解放以来 ,在党的领导和鼓舞下 ,胚胎学的工作有了很大的发展 ,研究的范围扩大了 ,工作质量也有显著提高 ,研究问题也逐渐与实践结合起来 ,但是因为过去基础的薄弱和全国生产建设和文化建设事业等空前跃进相比 ,胚胎学的发展 ,还是远远落后于需要。在实际应用方面 ,对有关农业、畜牧、医卫方面的工作还没有展开。基础学科方面 ,化学胚胎工作还是做得很少 ,此外如免疫胚胎学、生态胚胎学、进化胚胎学等方面还都是空白 ,为了使胚胎学更好地为社会主义经济建设服务 ,为了更快地在质量方面赶上和超过国际水平 ,我们胚胎学工作者还应更加鼓足干劲 ,在过去的跃进基础上作出更大的跃进 ,以后的工作 ,我觉得从下面几个方面进行 :

(1)加强有关经济建设中关键性问题的研究。解放以来 ,胚胎学工作者在党的教育和指导下 ,逐渐认识了科学为社会主义建设服务的原则 ,几年来对水产养殖事业曾做了不少工作 ,尤其关于家鱼鱼苗问题 ,做了极大的努力 ,希望能于最短期间得到解决 ,但对于人民生活关系更密切的畜牧事业 ,还没有很好的开展 ,这里有很多问题急待我们解决的如兽类受精率的提高、繁殖力的加强。胎儿萎缩或流产现象的消除等等问题 ,都需要胚胎学方

面的研究。肉、乳、毛皮等产量和质量的提高也需要育种学家和胚胎学家合作进行。我们希望胚胎学工作者重视有关畜牧事业的问题,作为今后的主要任务。这样对畜牧事业的发展,一定能起更大的作用。此外农业方面的害虫、益虫,医学卫生方面的寄生虫和其他有害动物的防治或繁殖。都需要胚胎发育的资料作为制定各种措施的根据。关于这方面的工作也应为我们今后努力的方向。

(2)薄弱学科的加强和空白学科的建立,深入理论研究。个体发育是生物学中主要问题之一,因生命的开端和发展是个体发育经过的历程。阐明个体发育的基本现象,不仅能了解生命的本质,也是解决实际问题的主要环节。

我们过去的工作多半是形态形成方面的研究,除提高质量,继续进行这方面的工作外,我们应当特别注意薄弱学科的加强和空白学科的建立。化学胚胎学是现代胚胎学中一个新兴的方面,我们在这方面的工作还是做得很少,以后应当积极培养干部大力开展。作为我们研究工作方面的重点,免疫胚胎学和生态胚胎学是我国的空白学科,前者 and 医学有直接关系,后者是解决问题时的基本资料,所以这三门学科应当尽快的建立起来。

(3)开展比较胚胎学的研究。充实有关教学和经济建设上的资料。经济鱼类我们资源丰富,经济动物有害动物的种类都相当多,但对这些动物的生殖、发育、繁殖的习性,都没有做过全面的系统地了解,因此也没有可靠的资料供教学和生产上的参考。以鱼为例,我们有百种以上的经济鱼类,但到现在为止我们对极少数几种鱼类胚胎发育做过初步观察,而且资料也不完整,其他绝大部分鱼类,根本还没有接触过,鱼类是我们研究中做得比较多的材料,情形尚且如此,对其他动物可想而知了,这是一项范围比较广,工作量比较大的任务,是需要我们积极开展的。

以上是我个人对于胚胎学工作的一些不成熟的意见,总的来说,我们今后工作应以结合生产实践为我们的今后任务(……此处字迹不清!)水产、农业、医卫方面的胚胎学问题,并在胚胎学中(……此处字迹不清!);另一方面深入理论研究,提高学科水平,积累资料充实胚胎学基础的工作进程中,应尽量采用物理、化学上的新技术新成就,使我们胚胎学研究,尽快走上现代化的道路。以上意见是极不完全的,请各位批评指正。

谈谈生物的发展

童第周

毛泽东同志在《矛盾论》中指出：在人类的认识史中，从来就有关于宇宙发展法则的两种见解，一种是形而上学的见解，一种是辩证法的见解，形成了互相对立的两种宇宙观。^①在生物学中，关于生物发展的见解，也正如毛泽东同志所说的那样。

形而上学的宇宙观认为，生物是不变的，各种生物从它们一开始存在的时候就是这样。它们一代一代地产生同它们一样的生物，永久不曾变化，变化只是数量上的增减，不是质量上的变异。所以各种生物各有各的祖先，彼此没有亲缘的关系。特创论对生物的见解就是这样。它在生物学的历史中，占了很长时间的统治地位。辩证法的宇宙观认为，生物是在不断变化（变异）的，不断发展（进化）的。各种生物都来自简单的原始生物，有它们的共同祖先和谱系，所以有远近不同的亲缘关系。这便是生物学中的进化论。自1859年达尔文的《物种起源》出版以后，这种见解已为大多数人所接受。

现在，我们来谈谈生物发展的具体情况、一般规律和促使发展的动力。因为这个问题牵涉面广、资料多、见解复杂，所以我们只能简单地谈一个大概情况。

生物界的基本情况——多样性和统一性

生物的种类是多种多样的。生物学家估计，在地球上我们已经知道的大约有40多万种植物、100多万种动物，此外还有许多种微生物。至于个体的数量，单就微生物来说，恐怕用天文数字也算不清。

这些不能数计的生物，分布于地球上的每一角落。它们有不同的形态结构和不同的生活习性，它们的大小十分悬殊。一个“病毒”直径的长度大约是几十个到几百个毫微米（一个毫微米等于百万分之一毫米），细菌的大小一般是数个微米，大的动物如鲸鱼的体长可以达到35米，乔木的高度还可以超过这一数字。

病毒不能独立生活，必须寄生在细菌体内或其他生物的细胞内，离开寄主就没有生命现象。微生物的营养物质是靠膜选择吸收的，并能分泌各种酶，将大的营养物质加以分解，再吸入体内。植物利用阳光、空气和水，自己制造养料。动物依靠植物为生，自己不制造食物，劫夺植物制成的养料，经消化、吸收，成为自己的成分。

繁殖方法，以动物为例，有的是分裂，把身体一分为二，所以繁殖很快，如大肠杆菌18~20分钟，可以分裂一次。有的卵生，按季节产卵，如鲤鱼产卵量可达四五十万，鳕鱼可

^① 《毛泽东选集》第1卷，人民出版社1952年第2版，第288页

达 1000 万。有的胎生 如高等动物的哺乳类 ,一胎一个或数个 ,所以生产量很低 ,但成活率高。

生物虽然是多种多样 ,但它们也有相同的地方。构成生物的结构基础是细胞 ,细胞既是结构单位 ,同时也是机能单位。各种生物 ,细胞本身的结构基本相同 ,有细胞核、细胞质和细胞膜。细胞通过分裂 ,产生新细胞。

在机能方面 ,生物都有感应性 ,能接受外来的刺激 ,进行反应。都有新陈代谢作用 ,能改造外来的物质 ,成为自身的物质 ,并能分解这些物质 ,释放能量 ,做各种活动。

一切生物都有繁殖能力 ,产生它们的后代 ,使它们的种类能继续存在下去。在世代繁殖的过程中 ,它们一方面保持自己的特性 ,同时也产生各种变化 ,这是它们的遗传性和变异性。

总的来说 ,地球上数不清的生物 ,虽然在生命的表现上 ,有千差万别的多样性 ,但是它们的基本性质是相同的 ,这是它们的统一性。

从结构看生物的发展——由简单到复杂 ,由低等到高等

结构是生物形态的基础。了解了结构 ,就可以知道各种生物的基本性质。

上面已经说过 ,细胞是生物结构的基本单位。我们现在所知道的最小的也是最简单的生物是病毒(当然将来也可能发现比它更小的生物) ,它们都没有细胞结构。主要的成分是核蛋白质。蛋白质一般包在外部 ,内部是“核酸”。结晶的病毒和普通的化学药品一样 ,看不出生物特性 ,进入寄主后 ,显出繁殖、反应等生命现象来。所以病毒似乎是介于生物与非生物之间的物质 ,也是我们现在所知道的最简单的生物。

细菌比病毒大几十倍到几百倍 ,除少数寄生的外 ,绝大部分都能独立生活。它们的结构比病毒复杂得多 ,已有细胞的雏形 ,但与典型的细胞相比 ,没有那么完整 ,特别是细胞核和细胞质的分化 ,不像典型细胞那样清楚。

比细菌形体更大、细胞结构更完整的有单细胞生物。它们不仅有明确的细胞核和细胞质 ,内部结构并有不同程度的分工。例如 ,单细胞藻类叶绿素 ,和高等植物相似 ,能进行光合作用 ,制造养料。在单细胞动物中 ,例如纤毛虫 ,有细胞质形成口和肛门等结构 ,并有成纤维、类似神经的感应系统。

绝大多数的生物种类是多细胞生物 ,它们的身体由多数细胞构成。细胞多了 ,体型也增大了。最主要的是各细胞之间有所分工。不同细胞组成不同功能的集团或器官。分工愈细 ,器官的结构也更完整。这样便形成各类生物在结构上有简单与复杂程度的不同。例如在植物中 ,藻类的身体是一片叶状体 ;苔藓植物略有茎、叶之分 ;蕨类植物有根、茎、叶 ,并有传导的管系 ;种子植物更复杂了 ,除有上述的结构之外 ,还有产生种子的复杂结构。

多细胞动物分为无脊椎动物和脊椎动物两大部分。前者的结构比后者简单。但无脊椎动物之间也有结构上的差异。低等无脊椎动物 ,例如海绵、水螅等 ,身体由两层细胞构成 ,外层为起保护和感觉作用的体壁 ,内层为消化腔。其他各类无脊椎动物 ,除内外两层外 ,还有中层 ,造成复杂程度不同的各种心血管、排泄、生殖等器官系统。

脊椎动物的器官系统比无脊椎动物发达多了。例如,无脊椎动物支持和保护内脏的是体外的壳或膜,由一层死的物质构成,称为外骨骼。脊椎动物的骨骼生在体内,称为内骨骼,是活的,能生长。无脊椎动物的神经系统由神经节和神经索构成,比较简单和分散。脊椎动物的神经系统已高度“特化”,集中在背部,形成脑和脊髓,并有骨骼保护。无脊椎动物的血液循环一般是敞开的,除血管外还有血腔。脊椎动物的血液循环是封闭的,整个在血管内进行。而且血色素也不像一般的无脊椎动物分散在血浆内,它集中在血球中,形成红血球。

在脊椎动物中,各种器官系统的结构,从简单到复杂,也有系统性的变化。以心脏为例,鱼类有两个心腔,两栖类有三个心腔(两个心耳,一个心室),爬行类和两栖类一样,但腔的分隔比较完整,心室已分成不完全的两部分。这三类动物的血液,在循环过程中,清的和浊的都有不同程度的混合。鸟类和兽类的心脏,都有四个完整的心腔(两个心耳,两个心室),进来和出去的清、浊血液完全分开,这是一个很大的进步。

总之,生物的结构是多种多样的。分类学家根据这些差别,把它们分成不同种类。如果我们按结构异同的程度,把各个种类排列起来,可以看到一个由简单到复杂、由低等到高等的系统。这说明,它们是来自同一系统,但有不同程度的变化。如果我们将脊椎动物的四肢作一比较,更可以证明这一点。脊椎动物的四肢形态和功能各有不同。有的适于爬行(两栖类和爬行类),有的适于飞翔(鸟类和蝙蝠),有的适于行走和奔跑(狗和马等)。但它们的骨骼结构基本上属于同一类型。上膊是一条长骨,下膊是两条长骨,掌内是许多小骨,末端五指有各节指骨。它们的变化主要是掌骨和指骨。或合并,或消失,或展长,或缩短,造成现有各种类型,在解剖上都可以清楚地辨认出来。有的在胚胎发育时期,还可以见到它们的出现和变化过程。所有这些现象,都是特创论所无法解释的。

从以上简单的叙述我们可以知道,生物来自同一谱系。它们的形态结构的差别,是不断变化的结果。由变化得到发展,使生物从简单进到复杂,从低等进到高等。现在世界上存在的各类生物,是它们经过悠久的演变、到目前为止的一幕。

从地层中的遗骸看生物的发展——旧的灭亡,新的产生

生物生活在地球上,地层中应当留有它们的遗骸。事实确是这样,在不同地层中,埋藏着不同时期的古生物的化石。所以,标志着地球发展历史的不同时代的各个地层和其中埋藏着的各种古生物化石,是生物发展的最忠实的记录。

地球的年龄,一般估计至少有 40 ~ 50 亿年。前半段有些人称为地球的“前地质时期”或“天文时期”,后半段在地质学里一般称为“地质时期”。地质学家把“地质时期”进一步划分为以下五个大时代:

- 新生代 大约七千万年以前开始
- 中生代 大约二亿三千万年以前开始
- 古生代 大约五亿七千万年以前开始
- 元古代 大约十八亿年以前开始
- 太古代 大约二十八亿年以前开始

比较一下我们所发现的各时代的生物化石,可以见到两种有意义的基本现象:①各种生物并不是同一时期出现的,有的早,有的迟,早的简单,迟的复杂。②各种生物出现后,往往在一个时期繁盛,以后逐渐衰退或灭亡。我们可用动物为例来说明这种现象。在太古代末期,海水中出现了地球上最早的单细胞生物。到了元古代(约在十亿年以前),动物从单细胞类型发展为多细胞类型,海洋成了低等无脊椎动物的世界。最主要的门类是原生动物、海绵动物和腔肠动物。但因体型小,年代久,保存不易,所以化石不多。

在古生代地层中,出现了大量的动物化石。在古生代的初期,已有很多的无脊椎动物;“三叶虫”是当时海洋里的主人。再后一时期,离现在约四亿年以前,出现了“甲胄鱼类”,它是最早的脊椎动物。三叶虫在这时期已经衰退了。古生代的中期是鱼类的极盛时期,它们是当时的优势动物。在同一时期,距现在约三亿年以前,脊椎动物开始登陆,出现了原始的两栖动物。古生代晚期是两栖类的极盛时期,同时出现了“爬行类”。

中生代的地球是爬行类的恐龙世界。从距现在一亿五千万年到七千万年的一段时间内,它们称霸世界。中生代中期,离现在约一亿五千万年前,出现鸟类和哺乳类,它们都是从爬行类进化来的。

新生代是出现现代类型生物的时期。恐龙已随中生代的过去而绝迹,哺乳类和鸟类起而代之。离现在约一百万年前,古代猿类中的一支向人类方向发展,出现了人猿,从这时代起,地球的历史逐渐进入到人类时代。

植物的演化也具有上面所说的两种基本现象。

低等植物可能是地球上最初出的生物。到元古代时,特别是元古代晚期,藻类植物分布广泛,在地层中保存有很好的化石。

古生代中期,大约离现在四亿年以前,最原始的陆生植物——裸蕨植物开始出现。再后,出现原始的真蕨类和原始的石松类。离现在三亿年以前,蕨类植物大量繁殖,世界上不少煤矿都是古生代晚期形成的。与此同时,最早的裸子植物也开始发育。

中生代时,以前的种子蕨类演化为两类,即“铁苏类”和“拟苏类”。这时,铁苏类异常繁茂,所以有“铁苏时代”之称。其他的裸子植物,例如银杏类和松柏类等也是中生代植物群的重要成员。

从“白垩纪”晚期开始,在新生代时期,过去一度昌盛的蕨类退居次要的地位,最高等的被子植物跃升到主要地位,它能适存于不同的环境中,蓬勃发展,数目很多,占全球现生植物一半以上。

以上是动物和植物在地球上发展的概况。各时期所出现的动植物并不是突然发生的。它们都有它们的先祖和演变的过程。总之,地球的历史告诉我们,生物有它们共同的祖先,代代相传,经变化逐渐发展,发展的趋向是从小到大,从简单到复杂,从低等到高等。在发展的过程中,旧的灭亡,新的产生,经过亿万年漫长的历史,形成现在地球上生物界形形色色的景象。

发展的进程——继承性和不可逆性

生物既然有共同的祖先,经变化由低等发展到高等,何以经过漫长的亿万年历史以

后 现代的生物还有和多少亿年以前的低等生物相似的种类呢?原因很多。可能是各种生物变化的频率有所不同,有的高,有的低。变化的幅度也有区别,有的大,有的小。变化的性质也有不同,有的重要,有的不重要。因此发展的进度有快有慢。但无论如何,都向着对生存有利的方向发展,一般是向着复杂的方向发展。所以现代低等生物的种类要比过去同类型的为复杂,也就是比过去同类型的为高等。

变化要有物质基础。新的是在旧的基础上产生的。发展的过程要经过积累,新性状的积累愈多,与旧性状的区别也愈大。旧性状的消灭是逐渐消失的,不是一下子就完全绝迹。所以在新的种类内,往往可以有旧种类特性的遗迹。人的祖先是吃植物的,盲肠长,对消化有利。在进化过程中,人类逐渐改变他的生活习性,植物不是他们的主要食物了,盲肠也失去它的消化作用,但我们身上,盲肠虽然缩小了,还是留有它的遗迹。在胚胎发育过程中,也有类似的现象。脊椎动物的祖先是在水中生活的,用鳃呼吸。登陆后它们改用肺呼吸,没有鳃。但在它们的胚胎发育过程中,都出现了鳃裂,人类也不例外。所以有一种学说认为,进化的过程要在胚胎发育中重演。

这些现象说明先祖的特性,可以残留在后裔的身上。在它未完全消灭以前,我们还可以找到它的痕迹。但是发展的历史是不会重演的。一切变化都要有物质基础,在新的物质基础上所产生的东西与在旧的物质基础上所产生的东西是不会一样的。所以在漫长的历史进程中,我们没有见到生物回到原始类型的事迹。虽然生物因生活关系,可以回到它祖先所生活的环境中去。如哺乳动物的鲸鱼,祖先是生活在海里的鱼类,它重新回到海里去。但是它不是鱼,还是哺乳动物,因它的结构虽然有所改变,并没有因此变为和它祖先鱼类同一的类型。所以我们可以推想,已衰退的爬行动物,如果能重新发展,且能变为庞然大物,决不会和中生代的恐龙相同,而是新的类型。从这些事实,我们可以得一结论,生物的发展有继承性和不可逆性。历史的事迹可以残留,历史的进程不会重演。

发展的动力——内部矛盾是主因,外界因素是条件

生物的不断变化和发展,因有大量的具体事实,所以是没有什么可以争论的了。但对变化和发展的机制和动力,还有基本不同的看法。

拉马克的学说认为,生物的变化或发展是由于器官的用与不用,常用则继续发展,不用则逐渐退化。如长颈鹿的长颈,是它们在森林中代代伸颈吃树叶的结果。这就是“用进废退”学说。

达尔文学说认为,生物繁殖很快,而且在不断地变异,为了争取食物和空间,须进行斗争。由于有利变异能在斗争中发生积极作用,结果是不适合的被淘汰而遭到灭亡,适合的被保留而得到了发展。这是达尔文进化学说中“生存斗争”和“自然选择”的基本概念。

遗传学家的观点对拉马克和达尔文的学说有所修正和补充。许多遗传学家将达尔文学说中的“自然选择”和“基因”学说结合起来,来解释生物的进化现象。他们认为遗传有它的物质基础。生物细胞核内的“染色体”是有关遗传的主要物质。组成染色体的基因是遗传作用的单位。基因可以按照物理化学规律,由各种条件的影响引起突变。基因也可以经过杂交重新组合。由基因的突变或重新组合所引起的生物变异,可以传给下代,再

经自然选择,决定生物进化或发展的方向。不由基因突变或重新组合所引起的变异,不能遗传给下代,这种变异随着个体的死亡而消失。

另有遗传学者认为,新陈代谢是遗传的基础。新陈代谢类型如果因外界条件发生变化,就会改变遗传性。他们强调生物体和生活条件的统一,生活条件引起生物的定向变异,因此导致生物的发展。

上述各种学说中存在着一个基本性的问题,即“获得性”能不能遗传。获得性是指生物个体在它的生命过程中受到的变异,也就是一般所谓“后天的变化”。拉马克学说、达尔文学说、生物体和生活条件统一学说,都认为获得性能遗传。当然在拉马克和达尔文时代遗传学还没有建立,他们这方面的论证,在科学上的依据是不够充足的。主张基因学说的人,认为获得性不能遗传。因为身体某部分的变化,不能直接影响生物生殖细胞内的遗传物质,所以只能随着个体的死亡而消失。

遗传性状的产生,应当是物质作用的结果。如果没有一定的物质基础,性状是无法实现的。所以物质基础的提出是唯物的、科学的。但遗传的物质基础究竟是什么呢?主张基因学说的人,如上面所说的,认为主要是生殖细胞内的染色体和基因。染色体和基因对遗传的具体作用,有很多证据,这是无可置疑的。但是遗传的物质是不是仅仅限于细胞核内,核周围的细胞质是不是只能受核的控制,还是也有它的作用?这是一个值得提出的问题。我觉得物质的存在,都会有相互的作用,有主动的一面,也有被动的一面;虽然细胞质对遗传的作用,现在还没有很多证据,究竟如何,还要看将来科学实验的结果。

我们现在暂且不讨论获得性能不能遗传和遗传物质基础是什么。虽然它们牵连到遗传变异的机制,是一个基本问题,但对生物的发展来说,最重要的问题是导致变异的动力,也就是变异发生的原因。

毛泽东同志在《矛盾论》中指出:“按照唯物辩证法的观点,自然界的变化,主要地是由于自然界内部矛盾的发展。”^①生物的变化正是这样。生物体内的矛盾,便是生物变化的动力。有很多事实告诉我们,生物体内的物质,不是彼此孤立、各不相关,而是互有作用、互相联系、互有影响的。从细胞来说,细胞核内的染色体能影响个体的发育。染色体有缺陷时,发育就会停止,或不正常。染色体上的基因能促使细胞质产生各种特性,也可以说是细胞核对细胞质产生各种特性,也可以说是细胞核对细胞质的作用。在细胞核内,物质之间也同样有相互的关系。以基因来说,有调节基因、结构基因和操纵基因等分别,它们也不是彼此孤立,而是有相互的作用和联系。核周围的细胞质对核也有显著的影响,它能消减染色体的物质,促进或抑制基因的活动,影响细胞核的变化。

以上所说的是细胞内物质相互的关系。细胞与细胞之间,器官与器官之间,系统与系统之间,也存在相互的作用。如一种细胞可以受另一种细胞的影响,变更它的性质。一种器官或一个系统可以抑制或促进另一种器官或系统的功能。

生物体内各物质体系之间的相互促进、抑制或调节等现象实质上就是矛盾的表现,如果矛盾的发展过于尖锐或达到了某一高度,就有可能影响物质的基本结构,例如分子结构等,使它产生不同程度的变化,导致个体的变异。特别是有关遗传的物质结构,它的变化

^① 《毛泽东选集》第1卷,第290页。

是直接影响下一代的变异的。这就是说 遗传物质可以由于各种原因发生突变。

以上所谈的是生物个体内部的矛盾 这是基本的。但生物不能离开它们的环境而生存 所以它们与周围环境条件 也有不可分割的关系。不过这些外界条件所起的作用 要通过内因才能表现出来。如促进或抑制某种作用 使矛盾发生变化 有利于某一方面的发展。两性的变化是一个很好的例子。个体雌雄性的分化是一个矛盾。雌性方面胜利时 便发育为雌性。雄性方面胜利时 便发育为雄性。外界的条件可以影响这一矛盾的发展。例如蛙类 当两性的分化还没有决定的时候 提高温度能加强雄的一面 抑制雌的一面 使个体成为雄性 反之 如降低温度 则加强雌的一面 抑制雄的一面 成为雌性。这说明外因是变化的条件 内因是变化的根据。所以在同一环境条件下的生物 例如同一片土地上的植物 同一滴水中的微生物 由于内因的不同 它们的生长和它们的变化也不一样。有人重视外因的作用 忽视内因的重要性 这是不辩证的。

总之 生物的发展首先由于生物的变异 变异的动力主要是生物内部的矛盾 旧矛盾解决 新矛盾产生 生物就是在这样不断地运动着和不断地发展着。

结 语

从地球上有生物的时期起到现在 已有亿万多年的历史了。比较从地层中发掘出来的生物遗骸和现在地球上存在的类型 我们清楚地认识到 生物是在不断地变化和不断地发展。这有力地证明了 唯物辩证法的宇宙观关于自然界是在不断地发展、永远不会停止在一个水平上的观点 是完全正确的。

一部生物学史 是意识形态斗争过程的历史。以形而上学的宇宙观为指导 生物学工作的进展就受到阻碍 以唯物辩证法的宇宙观为指导 生物学工作就会得到迅速进展。为了加速生物学的发展 使生物学更好地为社会主义服务 就必须运用唯物辩证法、运用毛泽东思想来指导我们的工作。

[原载《红旗》1965 年 13 期]

浅论生物学上的理论学说及其发展史

童第周

人类对自然现象的解释,是按人类对自然现象的认识和科学资料的积累而逐渐改变和发展的。研究一门学科,了解这门学科发展的历史和理论思想的概况,是很重要的。因为这样可以接受前人的经验和知识,扩大我们的眼光,在工作上可以少走一些弯路。本文的内容是谈谈生物学上的理论学说及其发展的历史,作为我们学习自然科学史、哲学史的开端。

“存在决定意识”,人们的世界观是和人们的社会历史条件、阶级立场分不开的。几千年来,人类对生物现象的认识,所有各种理论学说的解释和争论,主要是在于宇宙观的不同。所以我们在学习、研究生物学的理论学说时,必须运用辩证唯物主义的观点、方法,才能正确的理解各种理论学说的实质。

本文的内容分为 ① 生物学上的基本问题和有关理论学说的观念;② 生物学理论思想发展的历史。

生物学上的基本问题和有关理论学说的观念

生物学上的基本问题,主要包括在系统发育和个体发育中,大体说来有这几方面:生物和非生物的区别,生命和细胞的起源,物种的形成,遗传与变异,个体的发生等等。这些项目中都包含着很多特殊问题,涉及范围很广,为了缩小范围起见,我们在这里仅讨论后面三项:发育,遗传和进化。

对生命现象的解释,在各个不同时期各有不同的见解。但从他们的思想体系来说,自古希腊时代起到近代为止,可以总括为几个理论学说。这些理论学说常形成为相反的双方,互相争执,有时这一理论学说占优势,有时那一理论学说占优势,常随时代的不同而有变化。如机械论(Mechanism)和生机论(Vitalism)、预成论(Preformatism)和新生论(Epigenesis),是多世纪来争执最尖锐的相反的学派。此外如机体论(Organismic theory)和记忆论(Mnemic theory)则又以其他不同观点解释生命的基本现象。当然各种理论学说不是成一成不变的,它们随着生物学的发展和新材料的积累,不断地得到修正和补充,成为新的理论学说,但是基本观念还是一样的。

从思想方法来说,上述的各种理论学说又可分为两个基本不同的观念:一个为整体观念,一个为部分观念。前者认为生物是一个完整的个体,生命现象只能从完整的情况下表现出来。后者把个体看作部分或特性的集合体,以分析部分或特殊性来说明个体。这两

种观念虽然不是绝对的,但从希腊时代起到现在,有它深远的根源。

一般说来,预成论者往往是部分学说者,新生论者往往是整体学说者,机械论者和记忆论者有的是部分学说者,有的是整体学说者,机体论者坚持整体观念,强烈反对部分学说。从另一方面来看,预成论者对生命现象的观念常是机械的,新生论者则常是生机的。

机械论对生命现象的解释是从物理化学的观点出发,它认为生物中的复杂现象,无非是物理和化学作用或活动的过程,因此也像物理学者、化学者研究物理和化学现象一样来研究生物,所以这样有可能会把生物学弄成物理学或化学的一部分。

吴奇(Woodger, 1929)曾把机械论分为四种:①用狭义的机械意义即牛顿(Newton)或赫兹(Hertz)的机械学或力学的意义,来解释生命现象。②用物理学-化学现象来解释生命。③以生命比作机器即有机机器,这便是机器论。④用目的论解释生物,认为一个机器或一个物体的构造都是有一定的目的,它的各部分的相互关系和动作是完全可以意识到的,有机体也是这样,它的构造也是有它的目的的。

生机论者认为机体内有一种特殊因素,它能引导或组织机体进行活的过程,这些过程不能仅仅用物理化学的能力所能解决的,这一因素,杜里舒(Driesch)称之为活力(Entelechy,是杜里舒给的新字,意思是建成完整形态的潜在活力),凌克(Reinke)称之为中心活力(Diaphysical force),柏克森(Bergson)称之为生命的冲动(élan vital),而在心理的生机论者简单地称之为灵魂(Soul)。

预成论同新生论是相对的两个学说,预成论的观点是静止的、固定的、形态的。新生论的观点是动的、生机的、生理的。前者的重点是在空间和顷刻间的情形,后者的重点是在时间和进程,前者的重点在形态,后者的重点在功能。

预成论者认为生物是不变的,不论是特创的(上帝特创的即特创论)或自然发生的,它们一次形成以后,就永远这样,因环境的变化不能适应的就淘汰。所谓生殖,是预先存在于生殖细胞中的,我们看不见的东西,展开成为我们所能见到的东西,遗传则是预成东西的继续。

新生论否认个体的发生是预成的,他们认为生殖基本上是一个新个体的形成,是一个新的整体,经过分化的过程逐渐增加它的独立性和自动性。新生论者相信发育的后面有一种推动力(driving force)或构成力(formative force),或有一种目的性,来促进发育。

机体论的观点主要是在于整体性,认为机体是一个个体,不能分割地来看。他们认为没有活的物质,除非是一个活的机体,所谓活的性质是产生于它的系统性,即物质和作用有系统性的安排或组织,如果这种有系统的组织破坏了,生命也就消灭了。人们所分析的活的机体的构成物与死的物质的构成物,没有什么分别,因为生命性质的表现不是在于构成物质的特殊,而是在于构成或接合的不同。所以他们说:没有活的东西,因为生命的特性是在于物质的组织。

记忆学说是把发育和遗传看做一种习惯的动作或活动。这种作用或活动是它们的先祖千千万万代经历过的,所以成为习惯性,新的活动也可以经过多少代而成为习惯,旧的习惯也可以因多少代不起作用而消失,这就产生了生物的变异和进化。

以上所列举的是生物学中几个基本理论学说的基本观念,这些基本观念也同样发生在其他各问题、各理论学说中,我们不详细叙述了。

生物学理论思想发展的历史

生物学上的思想学说粗看起来似很复杂烦琐,但经仔细分析是不难找出它们的根源体系的。上面所说的部分观念和整体观念、机械论和生机论、预成论和新生论等相对的思想线索,可以从现代一直追溯到古希腊时期。虽然在这长期过程中,有修改、有补充、有盛有衰,但基本的主导思想是跳不出几个体系的范围的。我们现在分发育、遗传、进化三方面来讨论。

(一) 关于个体发育的观念

预成论、新生论、机械论等学说。

希腊人的哲学思想很早就分为两类:认为事物是在变动的,这是赫拉克利特(Herakleitos)派的哲学;认为事物是静止的、固定的,这是巴门尼德(Parmenides)派的哲学。这两种思想重现在亚里士多德(Aristoteles)和柏拉图(Plato)之间,亚里士多德认为东西是在变动,是在发展的,在思想上他是新生论者。柏拉图接受巴门尼德的静止哲学,对种类和形态抱有特创论的观念,所以是预成论者。

亚里士多德是整体论的鼻祖,关于遗传和发育,他的观念与希波革拉第(Hippocrates)相反,希波革拉第推想产生个体的精液是来自身体的各部分,这是早期的泛生论(Pangenesis),是两千年以后达尔文泛生论的前身。亚里士多德认为后代与前代的相似,是他们之间潜在功能的相似,这些功能的全部实现,就会使后代像前代,所以遗传是个体功能完整表现的结果,细小性状的相似是衍生物或是偶然的現象。他没有把遗传作为一个独立的问题来看,认为遗传功能的相似,等于发育功能的相似。所以解释遗传往往结合发育,发育也就是功能的表现。这种功能将组织和器官作有系统的安排,产生一个整体,这便是发育和功能相等的原因。他把功能放在结构之上,认为整体比部分来得重要,他还把发育比作自动机器,认为雄性精液推动发育以后,一系列的运动就一个接着一个地产生了。亚里士多德的生物学的主导观念是:自然界的一切都在争取能达到更完善的情况,但成功的程度不一。他把自然界分为从低级到高级的各种等级,这可说是他的一种进化观念。

亚里士多德的贡献是在逻辑学、物理学、生物学和人文学几方面,当然他的思想很多也是形而上学的,而且观察上也有很多错误。虽然如此,亚里士多德的许多观念直到17世纪是一个主流,占有重要地位。

15~16世纪,随着工商业的发展和资产阶级的兴起,以及17世纪资产阶级在英国和荷兰取得政治上的胜利,打破了封建制度和宗教偏见,科学和哲学也和传统破裂,诞生了新的科学和哲学。文艺复兴后通过新的实验方法,数学、物理学迅速发展。哥白尼(Copernicus)、刻卜勒(Keppler)、伽利略(Galilei)推翻亚里士多德的以地球为中心的宇宙观,代之以太阳为中心的宇宙说。最后牛顿的万有引力定律和对天文、数学上的贡献,彻底改变了中古时代的宇宙观。机械论的观念,代替了目的论的观念。

17世纪在哲学思想上被称为大统一的时期,由文艺复兴以来所产生的各种知识和思想得到了总结和分类。培根(Bacon)和笛卡儿(Descartes)是这方面最有影响的人。不过他们对科学方法的观念很不相同。培根的观念,本质上是归纳法;笛卡儿的观念,本质上

是演绎法。

笛卡儿的思想对生物学的影响很大,他认为物质是可分的,东西是在动的,空间是无限的。他把宇宙分为两部分,物质部分和道德部分。他说动物是机器。同样,人也是机器,四肢的运动是按照物理的原理,这是人的纯粹机械方面;另一方面,存在于人体内有理性的精神和意志,这就是道德部分。这两者之间一定有某种联系,他提出这种关系可能是通过脑顶上的松果腺。他这样划分,可能是逃避宗教的压迫,从那时起,他的这种说法就使科学工作者能进行他们的工作,只要不侵犯宗教的范围,就不会受到宗教的干涉。

哈维(Harvey)是文艺复兴后最早的一个杰出的生物学工作者,他的理论观点没有离开亚里士多德的学说,他同亚里士多德一样是新生论者,认为卵子是在继续不断地分化。他也同亚里士多德一样相信生物是自然发生的,他的动物都是从卵子发生的学说,并不是以后人们所认为的所有活的生物都是从卵子来的意思。在哈维看来,卵子的意义是指没有分化的胚胎,包括幼虫和蛹。哈维是血液循环的发现者,他说人体可以看成为一具水力机,这表明他有机械的观点。他受了宇宙机械论的影响,把人体比作宇宙,认为心脏是生命之始,它在人体内是小宇宙的太阳,是生命的基础,是一切的创造者。

与哈维学说相反的预成论,是比哈维略后提出来的。首先倡导这种学说的是马尔比基(Malpighi)。这一新学说的出现很难说明是由于那一种原因,但无论如何可以肯定,主要是由于刻卜勒、伽利略和牛顿在天文学和数学物理上研究的成果,和笛卡儿在哲学上的影响。这种新的宇宙机械观导致生物机械观的产生,视生物如同机器,没有灵魂,它的动作是它的结构的机械作用。同时由于显微镜在生物学上的应用,见到低等动物复杂的结构,便想像显微镜的不够完善。对于显微镜不能看到的更小的东西,便假定在卵子内有一个像成体一样复杂的机械结构存在着。

自然发生的观念,当时在意大利逐渐被推翻,雷迪(Redi)的实验表明昆虫不是在腐烂的东西里产生,而是同高等动物一样,是两性生殖的。所以生物连续说,动物是卵子产生的观念占了上风,这也有利于预成论的建立。

预成论得以建立的另一原因是接受圣经上的创造原则,上帝创造世界,毕功于一次,以后就让创造的机器自己继续活动,世界上所有的生物就在这样严格的命令下存在着,我们所见到的东西都是这样造成的,不再有新的东西的创造。活的东西也没有新的形成。生物基本结构和原来一样,没有改变,发育和遗传是原始东西的展开和继续。如上面已经说过,预成论的哲学思想是静止的,形态的和固定不变的。

预成论的具体建立是在17世纪和18世纪早期,这早期的预成论对现代的发育和遗传的观念没有重要的意义。

鲍奈(Bonnet)是18世纪中晚期的预成论者,他的观点是值得特别提出来的。他认为成体所有的部分存在于卵子内,并不是这些部分已经具有为成体同样的形状,或一个同样的小个体,而是将来形成具体各部分的微粒和同它们相连的营养颗粒组成的小网。它们决定器官的生长和个体的发育、遗传的特性。也就是这样代代遗传下去的。鲍奈的这个学说是和希腊时代希波克拉底的泛生论,即胚体是成于来自身体各部分的种子或微粒的学说相同,也与以后耐格里(Nägeli)的种质(idioplasm),魏斯曼(Weismann)的决定子(determinants)的观点相似,所以鲍奈的学说可以说是早期预成论到近代预成论的过渡。

鲍奈认为从机械的立场来说,新生论是不能解释个体发育的,像脑子、心脏这样复杂的东西,没有机械能够制造它们,只有预先创造的,所以能代代相同。

预成论到了鲍奈达到了最成熟的时期。当鲍奈还在世的时候,伏尔夫(Wolff)就提出不同的意见,他研究鸡胚的发育,又回复亚里士多德的新生观念,认为个体的发育是新生的,不是预成的。他同亚里士多德一样,是生机主义者,认为发育后面有一种推动的力量,形态是附属于功能的。歌德(Goethe)也有同样的观点,他的植物变态的理论,也以为有一种组成力量的存在。

到了19世纪初,预成论的观念已经有些消沉了。冯·拜尔(Von Bear)是倾向伏尔夫的,他认为生殖基本上是一个新个体的形成,发育是一个分化的过程,从一般到特殊,增加机体的自动性和独立性。冯·拜尔不是一个唯物主义者,他反对唯物论的观点,不同意前一阶段的发育是后一阶段的条件,他认为这不能完全解释原因,因在早期发育的生活中可以有很大的变化,这种变化能在发育的过程中得到调整。他主张发育的真正原因不是由于物质的安排,而是有生殖能力的机体的一种基本性质。这种观念与亚里士多德的观念相似。亚里士多德认为发育不能用物质的性质如“热”或“冷”来解释,应当把它看做是生殖的物质的某种发育的方向或趋势。冯·拜尔的哲学思想,也受到康德(Kant)的目的论的影响。他说,发育的真正原因是最终的形态,完成生命的过程是本能。他批评用物理化学来解释生命现象的生理学家,说他们仅仅接触生命的一方面,而没有看到生物全部的本质。他的生机论的观念,也表现得很明确,他说创造过程的规律是精神逐渐胜过物质,生命过程是一种节奏,是一个美好的曲调,根据这节奏有机体建立它自己。

19世纪以前对生命现象的解释,在发育与遗传问题上常没有明确的分界,一般重点放在发育上,遗传包含在发育中。预成论者把发育看成是预成构造的展示,所以不存在什么遗传问题。新生论者否认有遗传的特殊物质的存在,发育的动力,发育的方向,就是遗传的性能。在19世纪下半期遗传现象受到注意和重视,人们把它与发育分别开来,并认为发育是受遗传控制的。

(二)关于遗传变异的观念

关于遗传现象的研究主要有两方面:①遗传的物质基础。由泛生论发展到生殖质连续说。②遗传性状的传递,从单独的遗传性状,探索遗传的一般规律。前者的发展是由达尔文起到魏斯曼,达到了高峰,后者则以孟德尔(Mendel)高尔敦(Galton)为代表,以实验统计的方法进行遗传规律的探索。当然这些思想和理论的产生与当时细胞学说的建立和细胞学研究发展分不开的。

达尔文复活了希波革拉第的观念,接受了鲍奈的意见,提出泛生论来解释遗传现象,他推想所有组成身体的细胞都能产生微粒,他称为生殖微粒(gemmules),如肌肉系统、神经系统、骨骼系统以及其他组织的细胞,都能产生自己的微粒,这种微粒释放出来,由循环系统带至生殖细胞,集合在一起,所以生殖细胞是由来自身体的各种器官所产生的形成各种组织的物质组成的。这一学说说明遗传有它的物质基础,这些物质来自身体各部分。他没有把生殖细胞和体细胞严格的区别开来。

耐格里是第一个以怀疑的态度将遗传物质和营养物质区别开来,他推想细胞内有关于遗传的物质,他称为种质(idioplasm)。因当时还不知道染色体,所以他认为种质存在于

细胞质内。

德·甫里斯(De Vries)研究达尔文的泛生论以后,提出他自己的生命实质的学说,这就是泛子(或胚芽)学说(Pangens theory)。他说机体中能独立变化的性状,都有它们的实际物质,这物质他称为泛子(或胚芽),泛子是由物质构成的极小粒子,生物的不同或各种各样的变化是根据泛子的组成。泛子的组成的多样性是无限的。泛子存在于细胞核中,包括生殖细胞和体细胞。它在生殖细胞时传给卵子,在个体发育时传给每个细胞。在发育过程中泛子从细胞核散布在细胞质,给予细胞以特殊的性质。细胞的分化,便是细胞质按着泛子所给予的特性的发育过程。

魏斯曼接受了并综合了鲍奈、达尔文、耐格里和德·甫里斯等的遗传物质基础的观点,他批判了达尔文的泛生论,而代之以生殖质连续说。他把体细胞和生殖细胞区别开来,认为体细胞是生殖细胞产生的。生殖细胞的基本物质不是从体细胞来,而是直接从亲代生殖细胞传递下来的,所以它代代相续不断。他的学说有两个基本点:①遗传是由一种特殊物质的传递,这是一种复杂分子结构的物质,经过代谢,不会改变。②这种物质的直接影响,是决定发育的。发育之所以能一代代经过同样的过程,原因是它们的起点,即生殖质是相同的。魏斯曼采用了耐格里的种质作为他所想像的遗传基本物质,但是把它更抽象、更复杂化了。把种质当作一个复杂的、有秩序的建筑结构,存在于细胞核内,它是由许多决定子构成的。决定子是能够自己繁殖的单位,它是形成机体某一部分或某一群细胞的物质,每一个或每一群决定子,有它们自己的性质和一定空间的地位。这样就建立起种质。决定子本身成自生源体(biophore),每一个生源体都显示着它们的生命特性。在发育过程中,随着卵子的分裂,种质的决定子在适当的期间分散到适当的地区。这就是说,所谓分化,是种质有次序的,以预先决定的状态,把决定子分散到各地区或细胞群后,所显示出来的不同的特性。魏斯曼自己说,决定子的活动与德·甫里斯的泛子一样,但决定子最后还必须破裂为微粒,微粒经过核膜到细胞质中,与细胞质的物质合作产生各种物质,如肌肉、叶绿体等等。所以决定子的结构要比泛子更复杂。

魏斯曼的学说,对于个体的发育完全是预成论,个体是按照种质的复杂的建筑结构,点对点发育的,所以发育的过程可说在内部是把复杂的东西简单化,即复杂的种质分散为决定子,最后为微粒,而它的复杂性只有最后在机体的外形上显示出来。他的学说与旧的预成论相比,仅仅是以决定子或微粒代替具体的结构罢了,所以一般称之为新预成论。

魏斯曼学说是形态学的理论,他讲的是部分和结构,不注意功能和环境,他没有提到过决定子与决定子之间的相互关系,所以是抽象的形态观念。

魏斯曼的学说我们在这里说得多了,因为它是关于遗传的物质基础学说当时最完整的一个,它在生物学界的影响也特别大。

以上所说的是关于遗传的物质基础的问题,至于对遗传性状的传递,19世纪下半期的工作可说是20世纪遗传学的重要基础。这方面的成就主要是孟德尔在碗豆上的实验。他的工作方法也就是现代遗传学研究上所采用的基本方法,主要有三点:①分别各种性状,进行单独研究,如碗豆花的颜色,茎的高矮,豆的形状等等;②采用杂交方法,观察不同性状的出现;③以数量统计,研究性状出现率的比例。

过去对遗传现象的观察比较笼统,注意整体,但仅是一般的或平均的现象,所以不明

确也不精密。孟德尔的工作 科学性比较强 因此能得出比较精确的定律。但仅偏于个别或局部的性状 没有接触到个体的基本性质和整体性。

高尔敦研究人类的遗传 他也和孟德尔一样(虽然他们是同年出生的 但各自独立工作 彼此不了解对方情况) 以数学统计的方法 研究单独的性状遗传。他曾对英国具有所谓特殊才能的人进行研究 发现这些人很多是亲戚 而且都是属于极少数的所谓上层阶级谱系。他创立优生学 强调必须保护这些优种 不受其他人民生育的影响。这一学说产生极其恶劣的结果 即统治阶级利用这一学说来为阶级剥削和殖民剥削进行诡辩 甚至以人种的优劣为幌子 任意屠杀弱小民族的人民。

高尔敦曾用实验方法研究达尔文的泛生论 他以白兔的血注入灰兔 认为来自白兔身体各部分的微粒可以聚集在灰兔的生殖细胞内 使灰兔的子代有白色的斑点 但他没有得到他所理想的结果 因此他放弃达尔文的泛生论 提出他自己的遗传学说 : 有关遗传的有机单位 都存在于受精的卵内 他称这种单位为遗传单位(stirp) 绝大部分的遗传单位在建造机体的结构中用去 小部分形成新个体的生殖细胞 所以他反对获得性能遗传。但以后他放弃这学说 相信获得性能遗传了。他这一遗传学说的提出是在魏斯曼学说以前 魏斯曼遗传学说基本上与高尔敦的遗传学说相似 前者受到了后者的影响。

孟德尔学说和高尔敦学说从观念上来说都是机械论和部分观点 近代的摩尔根(Morgan) 学派 基本上是从孟德尔学说发展起来的。

记忆学说是从另一角度来看生物现象中的基本问题 如遗传、发育和进化。主要的代表人物是希林(Hering)、西孟(Seman) 和白脱勒(Butler)。他们都强调记忆或习惯在个体的生命中的重要性。

白脱勒的《生命和习惯》这本书是 1875 年出版的 那时受精现象发现还不久 达尔文的泛生论刚提出 魏斯曼的学说还没有成立 体细胞和生殖细胞还没有分。他同达尔文的祖父伊·达尔文一样 或许受了后者的影响 认为一个卵子等于植物的一个芽 个体的产生不是一个新的机体 是亲代的一枝或延长 并不是一个完全新的东西 所以它保存着亲代系统的习惯。他说复杂的动作在最初学习的时候是很化力的 经过有意识的长期的学习 逐渐变为容易 到了最后成为无意识的、自动的、完全习惯性的动作了。个体的发育与习惯性的动作完全一样。胚胎似乎已经知道关于它应当走的道路的全部知识 因为它以前的胚胎已经走过了不知道多少次这样的发育的道路 所以这一知识也已经成为习惯了。每一个受精的卵子或胚胎不仅有它最近一亲代的习惯 并且有它在卵子的长途继续下来的远祖的个性 但是更像它的近的亲代 因为在记忆上近代的比远代的更清楚。白脱勒是拉马克主义的热心拥护者 认为生物的进化是由于个体的努力 这种努力会在下一代形成一个类似记号的东西 从苦痛和竞争中得来的东西不容易忘记 也就容易在后代出现 最后应成为新的习惯。白脱勒的记忆学说 容易解释生物的遗传、发育、进化等现象 但他的观点是从心理出发的 是唯心的 但是整体的、全面的。

希林和西孟的记忆学说实质上与白脱勒没有多大的不同 但是他们的观点是唯物的。他们认为任何刺激 对有感受性的有机物并不仅仅在当时产生一种物质作用 它将遗留下一个持久的、物质的痕迹 他们相信这种遗留在体质上的痕迹 在某种方法或程度上对生殖细胞能产生物质的影响。他们相信获得性可以遗传 但他们没有说明体质由刺激得来

的痕迹怎样影响生殖细胞。不过他们认为体质对生殖细胞的诱导比之刺激同时作用于体质和生殖细胞的可能要大。生殖细胞似乎有一个时期对体质的感应特别敏感。

以上是记忆学说的概况,它们都是 19 世纪下半期的产物。

关于进化的观念:恩格斯曾经指出 19 世纪有三大发现,其中之一为细胞学说,另一为进化论。对细胞学说来讲,细胞的概念也存在着各种唯心的、唯物的、机械的、整体的、局部的等等观念,所以相当混杂。作为一个有机单位来说,萨奇斯(Sachs)曾经提出活质体(energid)这样一个名词,以一个细胞核和它周围的细胞质作为一个活质体,这样的整体是形态上和生理上的一个有机单位。所有的生物都是由一个活质体或一个以上活质体组成,虽然所有生物并非都由细胞组成。这一观念的重要点是放在核和它周围细胞质的合作上,将它作为一个生理的整体,而把分离的细胞看作次要的现象。因为这样就容易解释,像黏液菌(myxomycetes)那样一块多核的原生质的生物,其中每个核与它周围的细胞质的关系。有关细胞的观念,在上述的学说中,也附带的提着,在这里我们仅提出活质体的学说,不另外介绍别的了。

生物的进化,是生物学上重要问题之一,有很多专门书册,我们在这里仅仅谈一谈进化思想的发展,一般事实不说了。

进化思想的线索虽然一直可以追溯到古希腊时代,不过仅是思维中的细流。到中世纪这细流缩成为一条线,虽然没有完全断绝,但有时几乎看不到了。到了 18 世纪,进化思想突然发展起来了,给 19 世纪一个巨大的影响。

古代的进化思想是笼统的,含混不清的。文艺复兴以后,自然科学工作者所追求的是动植物全面的一般知识,以后注意到动植物的构造、发育和生理,对物种起源那是以后的事了。

拉马克(Lamarck, 1744 ~ 1829)是一个提出渊博的、明确的生物进化学说的人,我们可以他为中心来讨论他以前和以后进化思想的发展。

希腊哲学中的进化思想也伸入到纪元后的教会神父的心中,5 世纪圣·奥古斯丁(St. Augustinus, 354 ~ 430)受了亚里士多德的影响,认为事物的创造不是成自一时,他相信当地球上有了水和泥的时候,就赋予有产生动物和植物的能力。他警告读者不要把圣经当做科学的真理,圣经内创世(genesis)的一章所说明的日期,并不是现在的天文日期,以 24 小时为一天,一定是代表更长的期间。13 世纪神学家阿奎那(Thomas Aquinas, 1225 ~ 1274)是完全赞同圣·奥古斯丁的意见的,虽然他自己没有提出新的见解。

索雷(Suarez, 1548 ~ 1617)是西班牙的神学家,他反对圣·奥古斯丁的意见。坚持圣经内六天创造世界的教条,认为一天就是 24 小时,他将特创论引入到宗教思想中去,从 16 世纪中到 19 世纪中特创论(Special creation, 各种生物是上帝特别创造的)成为普遍的教义。

在拉马克以前不久的进化论者有布丰(Buffon, 1707 ~ 1788),伊拉兹马斯·达尔文(Erasmus Darwin, 1731 ~ 1802)和歌德(Goethe, 1749 ~ 1832)。

分类学工作起源于实际的需要,目的是要把各种各样的动物、植物按它们的异同,有规则的排列起来,以便利用。在这些工作中就会使人想起,各种动、植物之间的亲缘关系。但由于上帝创造生物的教条,就是像林奈这样的大分类学家,也认为生物是不变化的。布

丰是当时见到生物有亲缘关系的人中的一个杰出者。他在他的著作中推想生物不同的形状是渐渐产生的。但他很小心,因当时如果直接的说明物种都是来自共同的始祖,就会受到教会的打击。布丰所著的书册如《自然史》(History naturelle)等很受各方欢迎,据说在家庭妇女的私桌上也能找到,可见他的思想在社会上有相当的影响。

伊拉兹马斯·达尔文是查理·达尔文(Charles Darwin)的祖父,他是拉马克以前最大的进化论者,在他的著作《动物规律》(Zoonomia)中他提出十项原则,包括获得性的遗传、性的选择、保护色等问题,但比较含混,不很明确。当时佩力(Paley)写了本《宗教学》(natural theology),反对进化论,虽然他没有指伊·达尔文的名。布丰和伊·达尔文的进化论观点当时没有被重视,可能是受到这本书的影响。伊·达尔文书册的出版是在拉马克书出版以前。但拉马克并不熟悉伊·达尔文的著作,他们的思想是各自独立发展的。

歌德是德国的大诗人,他的进化思想可以说是附带的,不是主要的。1790年他出版植物变态的论文,提出花是叶变的理论,由于这种变态,他相信动物和植物品种的不同,是从若干亲代类型演化而来的。

拉马克的生物进化学说在他1809年出版的《动物哲学》中用肯定的和具体的形式提出来的。他认为物种受环境影响发生变化是生物进化的原因。器官在各种环境条件下因生活的需要,由于用与不用,发生用进废退现象,这种由环境影响所产生的变异,可以遗传给后代,但他的学说并没有被各方所采纳,原因很多,主要是受到居维叶(Cuvier)的反对。

居维叶是相信生物是创造主创造的,并认为生物产生以后,不再变化。他以灾变论(Catastrophism)解释已绝种的古代动物化石。他认为这些古代生物是地球上发生灾变时绝灭的,不是现代生物的先祖。1830年2月居维叶与圣希雷(Saint-Hilaire)之间发生一场著名的争辩,圣希雷对于物种起源的观点与布丰、拉马克相同,他的主要著作是《解剖哲学》(Philosophie Anatomique)。他与居维叶的冲突在于物种的类型是固定的,还是在变化的。这场辩论由于居维叶当时在科学界的权势以及他善于诡辩和巧于安排,圣希雷失败了。这一辩论大会震动了欧洲的知识界,歌德当时已是81的高龄,听到了大为震惊,认为这是件历史上的大事。

当居维叶在他与圣希雷的争辩大会中获得胜利后不久,在同一年内即1830年,英国赖尔(Lyell)的名著《地质学原理》(Principle of Geology)出版,赖尔推翻了居维叶的学说,把物种变化的理论重新放到十分巩固的基础上。他证明地球由于各种因素的作用,在缓慢地、逐渐地变化,过去如此,现在也如此。他说明含有生物化石的岩石的形成,需要一定时期的年龄。动物类型有规则的形成,是动物发展的过程。某种动物类型的消失,不是由于突然的灭亡,而是由于逐渐的变化。这一观念建立以后,居维叶的灾变论被推翻而代之以统一的自然定律。

达尔文与赖尔很熟识,他们常通信,达尔文的进化观念,一方面固然有他的家庭渊源,同时也受了赖尔的影响。达尔文从他的观察和实验中搜集丰富的生物进化的资料,他的学说中最主要部分是自然选择,即生物生存竞争中适者生存,劣者淘汰。这一观念是他读了马尔萨斯人口论以后构成的,但他没有很早发表。1858年他接到华莱士(Wallace)的信,内中提出与他同样的适者生存的意见,华莱士的意见也是受到马尔萨斯人口论的启发的。于是两人联合于1858年经过赖尔,在伦敦的林奈学会提出他们的论文。第二年,即

1859 年达尔文出版了他的名著《物种起源》。

达尔文是主张获得性能遗传给后代的,他的泛生论就说明这一点。

达尔文以后,关于生物进化的理论,最有影响的是魏斯曼和德·甫里斯的学说,魏斯曼学说上面已经大致说了,不重述。德·甫里斯的学说是根据他自己的实验结果提出来的,在他的实验中他发现生物的变异是突然产生的,这种变异可以遗传给后代,形成新品种,他称这种变异为突变,他认为突变是物种起源的普遍现象,他承认自然选择能巩固变异,促进进化。不过他的突变学说与达尔文的学说有基本不同的地方。达尔文认为微小变异可能是产生新品种的有效原因,自然选择则是作用于这些微小的、有益的变异的积累。德·甫里斯认为品种的产生不是经过渐渐的选择,持续百年千年,而是由于突然的跳跃。

拉马克、达尔文、魏斯曼和德·甫里斯四人的进化学说,陆西(Locys)曾总结如下:

1. 拉马克的进化学说

(1) 以用与不用为变异的原因。

(2) 遗传:变异可以直接遗传给后代,并改善后代。新品种的产生,需要一个长的时间和有利的条件。

2. 达尔文的进化学说

(1) 肯定生物的变异。

(2) 遗传:那些对生物有益的微小的变异,将经过遗传保留下来。

(3) 自然选择是学说中的卓越部分,由于生存竞争,经过自然选择,使适者生存下来。那些有益的微小的变异之被选择和逐渐的改善,导致新品种的产生。

3. 魏斯曼的生殖质连续说

(1) 生殖质是由有生命的开始连接不断的继续下来的。由于它的易感性,它有遗传下来的很复杂的结构。

(2) 遗传主要是由于构成子代的物质和构成亲代的物质相同的缘故。体细胞是不遗传的。

(3) 获得性不能遗传。

(4) 变异是由于不同生殖质的结合,这样便产生不同组合和交换生殖质的性质。两性生殖的目的是在于产生变异。单细胞生物的变异可由环境直接的影响产生。

(5) 接受并发展自然选择的理论。生殖质中也有生殖物质的竞争和选择。

4. 德·甫里斯的突变学说

(1) 物种的形成是由于突变,不是由于渐变。

(2) 自然选择管辖并改善由突变所产生的变异。

以上是四入学说的主要内容,此外,尚有直生论、隔离论、重演学说等等不详说了。从以上的学说来看,进化论中存在着两个主要问题:一是变异的原因,生物为什么要变异;二是变异的保存,获得性能不能遗传。上述的学说,对这两个问题都没有得到适当的解释。

(三) 20 世纪生物学的理论学说概况

以上是 20 世纪以前生物学中主要理论学说发展的概况,到了 20 世纪,由于实验生物学的兴起和物理化学在生物学研究工作中普遍的应用,生物学取得了迅速的进展。在这

个新的阶段里,生物学的应用在农业上和医学上作出了前所未有的贡献。生物学理论学说的众多也达到了空前的盛况。但仔细分析这些近代的学说,它们的实质并没有超出旧思想的范畴,即预成论、机械论、生机论等的思想体系。

20 世纪初(始于 19 世纪末)机械论或机器论者和生机论者就发生了一次很大的辩论。鲁(Roux)刺死两细胞时期蛙类卵子的一个细胞,发现留下来的活细胞只能发育成为一个不完整的胚胎,所以他把卵子看做机器,少了一部分就不能补充,这正是魏斯曼所想像的,存在于生殖细胞核中的发育机器,在细胞分裂时,也随着核的分裂分散了。所以只有部分的胚胎,这就是卢克斯和魏斯曼的发育机械论。

杜里舒(Driesch)在两细胞时期的海胆卵子中,把细胞分开来,每个细胞都能发育为完整的个体,因此他反对卢克斯的机械论。认为有机体不是机器,发育也不是机械的,机体有调整、再生的能力,因它本身内含有一种生机的因素,它的作用、目的在使个体达到并完成一个完整的東西。这种因素,杜里舒称为因脱力希(Entelechy),即活力论,是一种引导生物建成完整个体的活力,个体之所以有调整、再生等现象是因脱力希的作用,这是机器所没有的,也是有机体与机器不同的地方。不过这一争论并没有持续很久,因为卢克斯的实验结果产生于实验方法的缺点,不久就被改正。但杜里舒的活力论是完全属于幻想,没有科学实验的根据的。

20 世纪最有影响的学说是摩尔根的基因学说。摩尔根承袭了达尔文、高尔敦、耐格里、德·甫里斯、魏斯曼等的遗传物质基础的观念,也认为这种物质是微小的粒子,但他放弃生殖微粒、遗传单位、种质、泛子、决定子、生源体等等的名称而代之以基因(gene)。基因这个名词是约翰孙(W. Johannson)首先提出的。摩尔根以这个名词作为遗传的物质单位。遗传的物质单位基因,直线地排列在染色体上,在细胞分裂或减数分裂时,染色体分离或交换,基因也随着染色体分离或交换。摩尔根同时采用孟德尔的杂交和数量统计的方法研究性状的遗传,他发展了孟德尔的遗传定律。他的整个的遗传学说得到了各国生物学者广泛的拥护,因此就形成了摩尔根学派。摩尔根学派认为遗传的各种性状是由核内染色体上基因控制的。基因代代连续,不受细胞质的影响,变异是由于基因的突变。40 年代以来,由于核酸研究的发展,发现组成染色体的物质是脱氧核糖核酸和蛋白质,摩尔根学派认为基因就是脱氧核糖核酸组成的。它是遗传信息的携带者,能把遗传信息由核糖核酸传递至细胞质,这传递信息的核糖核酸称为信使核糖核酸,细胞质根据信使转来信息,实现遗传的性状。这是摩尔根基因学说的新发展,这一学说为一般生物学者所采纳,所以对核酸的研究,成为现代遗传学上和发生学上重要对象之一。

总之,摩尔根的基因学说是与魏斯曼等学说基本上相似的。这几种学说都认为有一种基本的物质粒子存在于细胞核内,控制遗传和发育,所以它们都属于预成论的体系,同时也属于机械论,与古代生物原子的假说基本相同。

过去,苏联的李森科等提出来的米丘林学派的遗传学说,反对摩尔根学派的遗传学说,反对基因论,他们认为机体内的任何活的物质包括有机体的每一个组成部分,细胞,细胞中的每一个微粒,只要它是活的,都具有遗传性,没有什么特殊的遗传物质。生物与环境是统一的。新陈代谢是一切生命过程的基础,通过新陈代谢,生物体和外界的生活条件构成统一体。遗传性决定于新陈代谢的特性,改变生活条件,改变新陈代谢类型,就改变

遗传性。新特性的获得和新遗传性在以后各代的加强和积累,永远是由于有机体生活条件所引起的。每一个体发育中所同化的新的外界条件,当其转化为内在的以后,就成为其后代个体发育的遗传基础。这一派的学说,重视生活条件,并将遗传和发育结合起来。

20 世纪也出现不少新的新生论,新生论者反对预成论。他们看问题一般从整体出发,所以反对以部分去解释整体,反对以某种特殊物质控制其他物质来解释遗传、发育等过程。

狄拉奇(Delage)是最有代表性的法国动物学者,他反对魏斯曼和德·甫里斯等的微粒学说,以预成的特殊微粒,去说明遗传和发育的过程。他的观点可以说是化学新生论(Theory of chemical epigenesis)。他认为活的物质都有它的性质,这些性质是由它们的物理化学性质产生的,生命则是这些性质的集合。狄拉奇认为卵子并没有包含发育的全部要素,这些要素是在它们环境中逐步形成的,所以发育确是新的东西产生的过程。组织的分化实质上是化学分化的结果,也就是化学上的新生。他认为卵子的理化结构是非常精密的,稍有改变,就会引起分化的大变化,卵子的理化结构和它双亲发育时的卵子一样,所谓“预成”,实际是它周围的环境,卵子只能在正确的、有限的环境下发育,这些环境条件正是它双亲发育时所碰到的,所以卵子也只能走它双亲发育时走过的道路,才能达到和它双亲一样的目的。否则就是灭亡。这便是狄拉奇遗传和发育的观点。

康克林(Conklin)也是新生论者,但他是有机关论、整体论者,不是机械论者。他认为发育并不隐存个体的开展,也并不是预存的特殊物质的功能显现。而是新的物质,新的性质,新的构造,新的功能的形成。它们的过程是经过生殖质内分子的相互作用和结合,正同新的东西或化学物质形成一样,是化学分子相互作用和结合的结果。但从化学分子本身,我们看不出有这些东西预先的存在。这种新东西或新物质不论是无机界或有机界,它们的形成都是新的创造性的合成(Creative synthesis)。他曾证明细胞质的重要性,认为遗传的功能在雌雄的生殖细胞不相等,如极性、对称、各器官的地区和比例,在卵子的细胞质内已有一些迹象,发育是它们以后的分化,但受到精虫的影响。总的说来,卵子的细胞质确定发育的总类型,精核和卵核供给某些细小的性质。染色体固然重要,但不能把细胞质看成仅仅供给养料的部分,或是染色体的环境。遗传和分化是整个细胞的核与质的作用。

洛布(Loeb)是以生物化学的观点来解释生命现象的。他是一个坚定的机械观的人,坚持活的物质的协调和合作。他不同意摩尔根学派的微粒观念,认为有机体的整体性一开始就存在于卵子的结构中,特别是它的细胞质中。卵子是一个粗的胚胎,细胞核只是氧化的中心,染色体内的孟德尔因子,仅增加一些未了的工作,可能产生一些激素或酶。生物品种的遗传决定于卵子的细胞质,实际上是依靠蛋白质的化学特异性。他把发育看成是一个生化的机械的问题,他以协调的理化系统的观念来代替粒论的观念。

柴尔德(Child)虽然也是一个机械论者,但他根据他的实验提出有机体的动的功能的观念,他认为一个有机体是一个活的整体,它有某种程度的生理的或代谢的统一性和梯度的现象,个体发育的起点是建立这生理的或代谢的梯度,它是一个生理的反应系统。分化的过程是这不同程度的代谢过程促成的。这一基本反应系统是遗传的,发育是实现这一反应系统的能量和可能,此外并没有什么特殊的遗传因素或物质的存在,所以它的观念是动的新生论(dynamic epigenesis),他的学说是生理梯度说。

近代另一个最有影响的学说是施佩曼(Spemann)的诱导学说,他认为细胞的分化并不像魏斯曼等所想像的受细胞核的控制,他证明分裂时期的细胞核是等能的,并没有不同,而细胞质早已有分化。个体发育的过程是细胞与细胞之间,或部分与部分之间的相互作用的过程。这种作用有一定的步骤和系统,有空间和时间的不同,它导致细胞向一定方向分化,施佩曼称这种作用为诱导。在诱导的过程中,因条件的变化,机体并可发生各种调节现象。施佩曼的诱导学说已成为现代个体发育中的主导思想。他的机体各部分间的相互作用的概念,对生命现象中的其他问题也产生深刻的影响。

本世纪以来,物理学、化学广泛渗入生物学科学的领域,生物学工作者多采用物理的、化学的方法和技术来研究生物学上的问题,使我们进一步了解生命物质中的物理化学现象。这便导致生物学走上精密科学的道路,造成生物学在本世纪的大跃进,这一新形势的发展,生物学上的工作方法和思想观念也随着发生变化。在工作方法上着重分析,不很注意综合,在思想观念上突出机械论,以理化的反应,解释生命现象。一部分的生物学者以赛克索尔、拜德伦非、吴奇、罗素等认为生物应当与非生物有别,仅从物理化学现象归纳为生命现象,是不能表达生物的本质的。因此,他们提出以机体论的观点作为研究生命现象的思想方法,他们批判机械论以纯粹物理化学现象来解释生命现象。他们认为在性质上说,生物的水平比非生物的水平来得高,要以低级的理化现象,来代替高级的生命现象是不可能的。他们批判生机论是二元论,不解决实际问题,他们特别强调生物的整体性,反对用部分观点解释整体。在方法上,他们反对单纯的分析法,如果从分析着手研究生物问题,必须继之以综合,否则就不能了解整体。他们提出“机体的系统理论”,以为生物所以区别于非生物是在于构成它的各部分有系统有秩序的组织,生命就是这样系统组织的表现,如果系统破坏了,虽然构成系统的物质的质和量没有变化,生命也就消失了。由这样组织系统所产生的系统,也是同一类型的系统。以上是机体论一般的观点,机体论对其他学说的批评还有许多正确的地方,但学说的本身没有具体内容,仅能作为一个建议,供科学工作者参考。

以上是两千多年来生物学上理论思想演变的概况,主要取材于 E. S. Russell 著的 *The interpretation of development and heredity* 和 L. Von Bertalanffy 著的(J. H. Woodger 翻译并选注) *Modern theories of development* 两书,并参考其他著作。由于内容复杂,包罗的面太广,知识有限,资料收集不足,不仅挂一漏万,肯定有不少错误,目的是在于学习自然科学史和哲学史,希望读者指正。

[原载《哲学研究》(月刊)1978 年第 9 期]

哺乳动物早期胚胎之培养

叶毓芬

自从 17 世纪显微镜发明以来 ,生物学之研究 ,由浅而入于精。经过百余年学者研究之结果 ,对于生物之如何发生 ,已有确切之认识 ,尤其因晚近数十年来 ,实验生物学之突飞猛进 ,更非前人所能意想。我们不但已知生物如何发生 ,且明了其发生之所以然 ,例如生物之某种器官 ,由卵子之何部发生而来 ,或各种器官 ,在他们发生时 ,彼此间相互之关系如何。此种问题 ,在最近数十年中 ,已得有相当的结果 ,且特别具有兴趣与重要性。同时研究的方法 ,也十分精细与复杂。因在本文范围之外 ,故不赘述。现在所欲讨论者 ,仅为该项工作中之一小部分 ,即哺乳动物胚胎之培养。

在近代生物学中 ,有所谓体素之培养。此为胚胎学家 Harrison 所证明。方法是将身体上之某种体素 ,分离出来 ,养在一种特别配成之液体中 ,观察其发长之情形。自此法问世以后 ,生物学界又放一异彩。起先以此法应用于鸡胚之培养 ,现则渐及于哺乳动物 ,至今犹在蓬勃发展中。

哺乳动物的发长 ,是在母体中进行的 ,经过相当的时期以后 ,始脱离母体 ,独立生长。如果我们能将胚胎由母体取出来 ,用人工方法 ,在体外培养 ,不是一件很有兴味而且很合实用的事情 ? 这便是哺乳动物胚胎培养的动机。培养哺乳动物胚胎之最早者为 Brachet (1912) 和 Murphy (1921) 。Brachet 培养的为兔子之胚泡 (blastocysts) ,他将胚泡自母体取出后 ,养于培养液中 ,视其生长的能力 ,他得到相当的结果 ;Murphy 氏则仅培养不正常之体素 ,作病理上之研究。其后研究者日众 ,除兔子外 ,尚有用老鼠为材料者。

这是一个普通的现象 ,动物愈高等 ,养育亦更困难 ,哺乳动物的胚胎 ,原较其他动物不易养育 ,若将它自子宫中取出 ,养于人造的环境中 ,则更为困难 ,因此现在研究胚胎之培养者 ,最讲究的是培养法 ,方法不良 ,则难得好的结果。我们现在先来看一看培养的方法 ,哺乳动物胚胎之培养 ,与鸡胎相似 ,通常所用而有成效的约有两种 :第一种 ,将欲培养之胚胎 ,由母体取出 ,放于 8 ~ 10 天鸡胎之绒毛膜与尿囊膜 (chorio-allantois) 上 ;第二种 ,将胚胎放于鸡、鼠或兔之血浆及胚胎抽精之混合液上 ;此外还有一种方法 ,仅用于培养哺乳动物的 ,即将胚胎培养于同种动物之网膜囊 (omental bursae) 中 ,让它自然发育。这几种方法 ,均有其便利及结果。

绒毛膜与尿囊膜之培养法如下 :先取出受孕 (7 ~ 11 天) 兔或鼠子宫内之蜕膜 (decidua) ,用林氏 (Ringers) 液体洗去血液 ,切开蜕膜 ,其内即为胚体及胎膜 ,将此胚胎 ,放于温热的林氏液中 ,另取一孵化 8 ~ 10 天的鸡蛋 ,将其侧面的蛋壳 ,开一小窗 ,于是将欲培养之胚体 ,移置于绒毛膜及尿囊膜上 ,再将所开小窗之卵壳盖上 ,并封以蜡 ,使细菌不能进入 ,于是置于孵卵器中 ,随时取出观察胚胎发长之程度 ,直至发长停止时为止。

培养于血浆及胚胎抽精中者,其作用与前者相同,而法较繁。先取鸡、兔或老鼠之血,加少许盐水,待其冷,用离心机旋转后,将血浆放入水箱中,再取8~9天之鸡胎,或受孕12~14天之兔或鼠胎,用剪绞碎,放于Pannett-Compton液体中,用离心机旋转,再将抽出之精,放入新鲜之此液体中,再旋转一次即可,用时取一玻璃碟,铺一圈潮湿之棉花,上置表面玻璃,加一半血浆,一半抽精于其中,待凝固后,将欲培养之胚囊,置于其上,上置一玻璃碟,以防水汽之蒸发,将此置于温箱中,经24或48小时后,血浆失其效用,往往使胚胎不能继续发长,故于2日后,当重换培养液,但胚胎常因转移培养之结果,死伤甚多,故此法尚待改进。

第三个方法,即将胚胎放入兔或老鼠之网膜囊即可,但其结果并未较前两者为佳。

用第二种方法培养哺乳动物胚胎者,有Waddington与Waterman(1933)。他们取兔子6~8天之胚胎,养于鸡之血浆及抽精中,约1~5天,未换培养液,结果胚胎有显著的发长,惟其分化程度,随胚胎年龄而有深浅,培养时胚胎年龄较大者,发长程度较高,例如在原线(primitive streak)未发生以前的胚胎(胚胎之最早期)培养3天之后,并无发长现象;当原线将开始,胚盘(embryonic disc)微微展长的时候,培养数天,可得1个或2个能收缩之心脏,若以原线业已发生,但尚未长成至最后长度之胚胎培养之,则能使原线及胚盘加长,并发生心脏、脑、神经管与体节,至原线长成后之胚胎,培养1天,即能发生6对体节,其发长情形,较前数种均为良好。由此可知胚胎离开母体,培养于其他人工环境中,仍有生长的能力。

Waterman因前项结果,未能甚满人意,于是再以其他改善之方法试之,其法是将6~7天兔胎,培养于血浆及抽精中,或将胚胎移植于成长兔子之网膜囊中,结果均较前稍有进步。例如在原线未发生之胚胎(即胚盘为圆形时期),能养至发生原线。但培养于网膜囊内者,则未见进步。同时Waterman更将胚胎培养于兔之子宫内另一较大胚胎之胎膜上或养于受孕及虚孕兔子之子宫内,但均无结果。

以上是关于兔子胚胎之培养,最近Nicholas(1938)又以8~9天鼠胎为培养的材料。他所用的培养液,为鼠之胚胎抽精之混合液,且每隔48小时后另换新鲜培养液一次,使胚胎之排泄物,不致堆积,以利其发长。他的结果是8天的鼠胎(有蜕膜或去蜕膜),在培养液中,死亡率甚高,但未死者均有相当程度之发长,其中大部分发长不甚正常,有胎膜发长过甚而无胚胎者;不过在若干胚胎中,其发长则颇完全,有神经板、原索、血管、心脏、食道及体节(5对)等等,若以较大之胚胎来培养,如用原线时期或头折时期(head fold),其生长之情形,则更为良好,能发生6~10对的体节及其他各种器官。在此实验中有大部分不正常之现象,这大概是人造环境尚未完善之结果。

上述各节,均系胚胎培养于血浆及胚胎抽精中者,至培养于鸡胎之胎膜(绒毛膜及尿囊膜)上,其结果亦正相似。Nicholas(1933)曾培养8~12天之鼠胎于鸡胎之胎膜上,他的培养方法有两种,第一种,将整个鼠胎移于鸡胎之胎膜上;第二种,将胚胎分割数段,分段培养于胎膜上。所得的结果,我们可分条略述如下:

(1) 8天半之整个胚胎,其外胚层发生为中枢神经体素;中胚层为结缔细胞(mesenchyme)与心脏,且有分化之血红球;内胚层为食管。

(2) 9天之整个胚胎,除前述各点外,更有原索、神经脊(neural crest)、体节与中肾管

(wolffian duct)之发生。

(3) 9 天半之完整胚胎 ,其外胚层成体壁、口腔与神经系统 ,后者之各部 ,亦有显著之分化 ;中胚层发生心脏、体节、中肾细管(mesonephric tubule)、平滑肌等 ;内胚层产生各级消化管。在此时期 ,分段胚胎培养之结果 ,其分化程度 ,较整个者更为进步。

(4) 10 天之胚胎 ,分化更为进步。

(5) 10 天半之胚胎 ,其情形与前相仿 ,但分段培养者 ,头部培养之结果 ,其眼睛有水晶体之发生 ,较正常同期之胚胎更进步。

(6) 11 天之胚胎 ,与前无异。到 12 天之胚胎 ,若整个培养 ,则不能发生 ,且往往现退化之象。

我们在此 ,可报告一个与培养哺乳动物胚胎之研究有关 ,而饶有兴味的实验 ,这便是个体发生中之感应作用。我们知道 ,在两栖类中 ,经 Spemann 的发现 ,有所谓“组织者”(organizer)之作用 ,即胚胎发生时 ,有一小部分之细胞 ,含有特殊的能力 ,个体的发生即此小部分之细胞产生物理的或化学的作用之结果。如将甲卵子上之此种细胞 ,移植于乙卵子上 ,乙卵子上便有两部此种细胞 ,结果便能产生两个胚胎 ,而在腹部或尾部彼此相连。此种由某部细胞之作用而产生新个体之现象 ,称之为感应。最近胚胎学之研究 ,对此感应问题 ,逐渐扩充至鱼类、鸟类之胚胎。至哺乳动物 ,最近经 Toro(1938)之研究 ,亦发现此种感应作用。Toro 取 9 天半鼠胎之神经体素 ,放入含有中性红之体液(Tyrode 溶液) ,将此体素染成红色 ,再切成小片 ,放入另一 7~8 天之胚胎(寄主)之羊膜腔(amniotic cavity 或放入 proamniotic cavity)中 ,或该胎后端之内胚层与外胚层之间 ,如此施行手术后 ,将整个之胚胎(内包含移植之体素)培养于普通之培养液 ,或鸡之胎膜上 ,结果在寄主之体上 ,能发生两个神经管 ,一为寄主所原有 ,一为移植体素所感应而产生。至移植体素之本身或退化 ,或形成硬块 ,但它的感应作用 ,仍能进行。此种现象 ,适与两栖类中发现者相仿 ,即哺乳动物胚胎之发生 ,亦由于“组织者”之作用。

现在我们再回到培养之本题上去。前面所讲的 ,均系受精后多天之胚胎 ,用隔离培养法来试验其发长之能力 ,结果已有相当的成就。至于胚胎期以前之生殖细胞 ,是否亦能以培养法培养呢 ? 这便是卵巢或睾丸培养的实验。关于此点之研究者 ,最早有 Champy(1920) ,他培养兔子之睾丸 ,能使原始种细胞 ,分化到某一种程度。最近 Martinovitch(1938) ,取老鼠胚胎或新生老鼠之卵巢 ,培养于鸡之培养液中 ,结果为 :

(1) 胚胎期或新生老鼠之卵巢 ,经隔离培养后 ,能继续发长 4 个星期。

(2) 百分之百的卵巢 ,能生长与分化。

(3) 培养 16 天胚胎之卵巢 ,其卵原细胞 ,能达到正常的分化与生长时期。新生鼠 2~5 天大 ,其卵巢培养后 ,能长到最大限度 ,并继续其正常之成熟分裂。

(4) 经过 4 星期之培养后 ,胚胎之卵巢 ,可较原来长大一倍。

这个实验 ,确有相当的成功。得知卵巢与睾丸 ,亦可以人工方法在体外培养 ,虽因环境不佳 ,有未发长而硬化或发长而中途死亡者 ,待将来培养方法改良后 ,如营养物质之继续供给与代谢所产生的废物之排除等问题有更好的方法时 ,成绩必将更有可观。

讲到这里 ,我们自然地要发生一种理想。如果我们的培养方法 ,能改良到胚胎在培养液中 ,如在天然环境中一样 ,即养料之供给与废物之排除 ,能办到像在母体中情形相仿 ,可

源源、继续不断地运输 ,同时其余的环境 ,如温度、湿度、压力等 ,亦能配置与天然的相同。这样 ,卵巢与睾丸以及胚胎 ,决能在体外人造环境中进行它正常的发育 ,而至成长。到了这个时期 ,我们当可选择优种的卵子与精子 ,在培养液中受精 ,并使其在培养液中发长 ,则一切生育与优生问题 ,均可迎刃而解了。此不仅可施用于动物 ,若应用于人类 ,其成就岂可想像 !

[原载《科学世界》1941 年第 10 卷第 2 期]

从文昌鱼的胚胎发育中提供辩证唯物论的资料

叶毓芬

好几年前我曾学习过辩证唯物论,当时我的理解是一知半解的,谈不上如何联系实际。但我有一种信念,认为辩证唯物论的观点,对自然界来说确实是发现真理的钥匙。因此我对辩证唯物论的学习是感兴趣的。几年来就我所学的胚胎学范围内,随时发现合乎辩证唯物论规律的事实。尤其对文昌鱼发育的研究,使我有更深入的领会。

我们采取文昌鱼来做胚胎发育的研究,就其材料本身说就有很大意义。我们知道文昌鱼在很早以前,人们一直把它当做无脊椎动物。经过科瓦列夫斯基(Kowalevsky)对文昌鱼胚胎发育的研究以后,才知道文昌鱼在胚胎和成体中有脊索,而脊椎动物胚胎中也有脊索。文昌鱼神经管在消化道背部,也和脊椎动物相仿。由于这个发现,使文昌鱼和脊椎动物联系在一起,组成一个脊索动物门,文昌鱼便成为系统发育上的重要动物,动物学和胚胎学书册中往往描述它的形态和发育过程。所以文昌鱼在经济上虽没有什么意义,而在教学上和发育规律上却有一定重大的价值。

1. 预成论或机械论和渐生论或生机主义

我们要谈到发育,不能不牵涉到发育上的一些重要理论。在胚胎发育上,自古以来就存在着两种唯心的和形而上学的观点,一二千年一直争论不休,到今天还是没有完全得到解决。这两种学说就是预成论和渐生论,到晚近又演变成机械论和生机主义。

预成论的初期,主张动物的卵子中早已具有和成体相仿的小个本,发育就是这些小个体逐渐扩大生长而已。也就是说发育过程是不变的,只有量的增加而没有质的变化。

显微镜的创造,攻破了卵子中小个体的迷信。到了魏斯曼,他提倡更巧妙的新预成论,认为卵子细胞核中有各种各样决定子,这些决定子是决定身体上各部分器官的,如眼的决定子决定眼的发育,耳的决定子决定耳的发育等等。决定子在细胞分裂中跟着细胞核被分配到各个分裂球里去。因此,如在二细胞时期,那就是两个分裂球各含有左半或右半的决定子。如把两个分裂球分离,只能产生左半或右半的个体。这就是预成论固定不变的本质。

到了实验胚胎学创造人 Roux,由预成论走向机械论道路。他的一个著名实验是把蝶螈卵二细胞时期刺死一个,而另一个便形成半边个体。从此,他得出一个结论,认为卵子里含有各种不同的物质,这种不同物质是独立的,能各自发育为相当的器官,它们仅能产生胚胎某些部分,而不能产生其他部分。这暗示了胚胎的每部分预先形成在卵子的一定部位上,在发育的过程中它们将逐渐出现。所以,Roux把实验胚胎学称为“发生机械”,他把发育看成和机械一样死板。

至于渐生论的发展可追溯到亚里士多德,以后经过 Harvey 到 Wolff 这个学说更具体

化了。Wolff 在观察鸡胚时曾见到肠子的发育是由一片薄板状的内胚层,逐渐形成管状的肠子。因此,他认为各种器官是由逐渐改变性状而形成。但是他在解释发育的动力时却认为有一种推动力在促进发育的进程。这在客观发育的规律上被蒙上唯心的污点。

其后与 Roux 同时的杜里舒(Driesch)从海胆卵子的研究中得出与 Roux 相反的看法。他把海胆卵在二细胞时期和四细胞时期一个个分离开来,能发育为二个或 4 个完整的个体。因此,他反对 Roux 的机械论,认为卵子发育是等能的(Equipotentail),但是他对这样的发育规律又以生命力学说(Entelechy)来加以解释,同样也掉到唯心的泥潭中去。这就是生机主义的本质。

以上两种胚胎学的理论都是主观的和片面的。尤其是晚近的如机械论和生机主义,是从更新的实验方法上发展起来的,更具体的事实来证实和发现胚胎发育的规律,使人们真正能清楚地认识到发育的规律究竟是什么?这是必然的,也是必要的。

2. 从文昌鱼卵子的发育来看预成论或机械论

文昌鱼的卵子与精子接触后立刻引起它的外部 and 内部的运动现象。首先,我们从外表上可以见到从精子接触点开始向四周波浪式地举起受精膜,不到一分钟就有明显的膜围在卵子外面。至于它内部的变化,我们虽不能从外形上鉴别,但是根据其他动物卵子的研究中知道受精后的卵子细胞质有流动现象,我们过去所做海鞘、金鱼的实验就显而易见。文昌鱼也不能例外。

受精仅是卵子较显著运动的起点,以后经过分裂到囊胚,再到原肠胚,细胞质的流动现象还可从外表上证实。原肠胚以后,卵子开始由量变进入质变,逐渐产生具有不同组织和器官的个体。所以由外形看来是简单的卵子,一步步发展到形态复杂的个体,这充分说明文昌鱼在发育过程中是不断运动和不断发展的,是由简单到复杂,由量变到质变的显著变化。并不像预成论者所想像,仅仅是原有的微小个体扩大而已。但仅就正常发育现象还难以有力地批驳更巧妙的新预成论和机械论观点,我们还可以用实验的结果来进一步予以揭示。

我们把文昌鱼卵二细胞时期分离开来,大多数可以获得两条不正常的幼体。这说明文昌鱼卵子的一半物质,有形成整体的可能性。也就是说,文昌鱼卵子具有调整能力。显然卵子的调整作用就说明它有可变性,不像预成论者和机械论者那样死板看法。至于这种作用的动力,我们也反对杜里舒生机主义的解释,我们认为是卵子内部物质在外界环境影响下起了相互联系和相互制约的作用,后面还有更恰当的例子来加以说明。

我们将文昌鱼卵八细胞时期的动物极四个细胞从植物极四个细胞分离开来,转 180°放于原位,这样一来,把原来属于前端有明显的脑和口,既然形成脑和口的物质转到后方,是不是它们长到身体后端去呢?事实却并不如此,脑和口仍在前端,所产生的胚胎仍是正常的。

这样的事实,拿预成论或机械论来解释是大大矛盾的。拿渐生论或生机主义来解释,问题仍得不到解决。我们根据一系列的实验,证明植物极的细胞对动物极细胞起了影响作用(即诱导作用),使其改变了前后轴。同样也说明动物极的细胞具有接受植物极影响的条件,二者相互作用,便产生了完整的个体,不然,也是不可能的。

根据 Conklin 和我们试验的结果,我们对文昌鱼卵 8 细胞和 32 细胞时期作出形成器

官物质基础。当然这里所指的是在正常发育情形下这些物质经过增殖和移动 ,到达它们应占的地位后 ,能发生相应的改变。这和机械论物质不变的看法有根本的区别。根据这个图谱表明卵子的一边是神经和脊索区域 ,相对一边是中胚层区域 ,在上方是外胚层区域 ,下方是内胚层区域。现在我就 32 细胞时期所作的图谱来加以说明 :文昌鱼 32 细胞时期可分 4 层 ,每层 8 个细胞。第一层(从动物极到植物极)仅含有外胚层物质 ,主要将发育为表皮 ;第二层有神经和一部分外胚层 ,发育为神经系统和一部分表皮 ;第三层有脊索、中胚层和一小部分神经和内胚层物质 ;第四层大部为内胚层可能有少量中胚层和脊索。主要产生消化道。

我们把 32 细胞时期卵子的 4 层分离开来培养二三天 ,我们得到的结果如表 1。

表 1

层 次	发育的器官
第一层	外胚层球体 ,可以有尾
第二层	外胚层球体 ,可以有尾
第三层	主要是中胚层和脊索 ,可以有神经和消化道
第四层	主要是消化道(但没有主要器官) ,偶然有少量肌原纤维。

这 4 层隔离培养的组织正和上述的图谱所区分的物质基础相符合。如果从这里得出结论 ,一定会觉得文昌鱼卵的组成是很机械的 ,似乎物质早已分化而不能改变了。但事实并不如此。我们把 4 层细胞每层分离开 ,把第一层与第四层 ,或第二层与第三层或一与三或二与四配合起来 ,或四层中去掉任何一层都有发育成正常幼体的可能。这是很奇怪的 ,尤其是第一层与第四层配合能产生正常幼体 ,如果不从它们之间相互联系和相互制约的作用去加以说明 ,就难以理解。如上述第一层仅能发育外胚层球体和尾 ,第四层主要是消化道 ,可以有少量肌原纤维 ,那末两层相加 ,何以能有头有尾 ,有神经、脊索和肌节呢 ? 这里没有神经的物质基础 ,而脊索的物质也大大缺少 ,怎能发育成整体呢 ? 这除了内外胚层相互作用外 ,难能有圆满的解释。我们的看法是第四层物质影响第一层产生神经管、肌节和内胚层的主要器官。因有着上下细胞层的相互作用才能从残缺的物质基础上产生完整的个体 ,这更是文昌鱼卵子具备很大调整能力的明证。

以上实验可以说明文昌鱼各器官的发育是有一定的物质基础的。但是这些物质在卵子上的分布区域 ,并不意味着是机械的和不可改变的 ,当环境改变时 ,它们同样也能作适当的调整。这种调整能力的产生 ,和各器官间的相互作用是分不开的。这正和机械论者背道而驰。

3. 从文昌鱼卵子的发育来看渐生论或生机主义

上节所谈文昌鱼的发育有很大的调整能力 ,但是这样的调整能力是浩大无边呢 ,还是有一定的限度 ? 我们可以从下面的例子中得出结论。

我们把文昌鱼卵 32 细胞时期去掉第四层 ,留下其他 3 层 ,用各种方法配合成 3 层一组 ,或是两层配合如第一层与第三层 ,或第二层与第三层 ,这样所得的结果有时幼体可以

完全没有消化道,或者消化道短小,内胚层的主要器官残缺不全。这说明第四层细胞是消化的主要来源,也就是说第四层细胞是组成消化道的主要物质基础。这些实验里却显得文昌鱼发育的调整能力,在一定的物质基础上有其局限性。这和杜里舒对海胆卵的发育的解释是有区别的。而且我们认为片面强调整调整能力而不从物质基础上去考虑问题,那难免对发育的动力,引起神秘的观点,就难免走入唯心或形而上学的歧途。实际上后人对海胆卵做了许多工作,也说明了海胆卵的调整能力有局限性。我们文昌鱼的实验更确切地证明了这一点。

在分裂球层配合中如果缺少第三层细胞,脊索和肌原纤维较小,而外胚层和内胚层却特别多了。

我们上面所说二细胞时期分离的实验中,可以成为两个完整的小幼体。但是从它内部仔细观察,也不是完完全全和正常相一致的。例如,正常胚胎左右两侧的肌节大小是一样的,可是在分离后的个体,往往是一个幼体左边肌节大,另一右边大,与此相应的还显出神经管壁的厚薄不等。这也表明调整的局限性。

同样在二细胞时期分离,除上述成为两个完整个体外,有时却是一个幼体完整,另一个仅有表皮、消化道和尾。这说明这种卵子的第一次分裂面不是按照卵子器官形成物质平分左右而发育,而是把它分为前后两段,前段有神经、脊索、内外胚层和少量的中胚层物质,便能调整成为整体,而后段仅有中胚层和内外胚层,没有神经和脊索物质,便难能调整为整体。在这里还可看出,后段虽有大部的中胚层,但在缺少脊索的条件下,它也不能发展,虽可有,也不如正常多。这从其他例子中也常常见到。

从这个例子看来,发育的物质基础虽早在二细胞时期已表现得很清楚,有了这个物质基础,还需要有相互联系和相互制约的作用,两者缺一,就不可发育成正常胚胎。有了这个物质基础,对不能发育整体的原因,可解释得一清二楚,不致被唯心观点所迷惑了。

4. 结 论

从以上这些,我们可以看出文昌鱼卵子的发育具有很大的调整能力,这种能力表现出发育过程中的运动发展,量变到质变,相互联系,以及矛盾统一的规律性。

但是调整的能力是有一定的局限性。在发育过程中调整作用和物质基础是互为因果,不能分离的两方面,也是矛盾统一的两方面。文昌鱼卵子在早期分裂期,甚至在受精以前(未发表的报告)早已有某些细胞质分化的现象,这些分化的细胞质在外表上是难以分辨的,但通过我们的实验确实证明其存在的。但这并不是说和机械论者一样看法,认为它是各个孤立的和一成不变的。我们已证明它在环境改变下,可以因各细胞间的相互作用,有一定限度的改变。也即在一定的物质基础上发生一定的改变。

我们和渐生论者或生机主义者的看法有根本的区别。他们把卵子看做是单纯的结构,而后从无到有发育为复杂的个体,对于这样的发育动力,就没有方法予以解答,只能归因于无从捉摸“生命力”。而我们认为卵子外形看来是简单的,实际却是复杂的。有许多卵子某些细胞质分化得早一些,因而改变稍有困难,但也不是绝对不能改变,例如海鞘的卵子分化得早,调整能力很小,称为嵌合型卵。也有一些卵子调整能力很大,例如海胆卵子称为调整型卵。但已如上述,海胆卵也不是处处都能调整。文昌鱼卵也是属于调整型,但较海胆卵稍有逊色。所谓嵌合型或调整型,不过是卵子细胞分化迟早的关系,它们的区

分是相对的 ,并不是绝对的。由于这些分化不同的细胞质作为物质基础 ,再由于各个细胞间的相互联系和相互制约的作用 ,发生由量变到质变的各种不同器官 ,这才是发育的规律 ,而且是客观存在的。我认为用辩证唯物主义的观点来作合理的分析 ,自然可以得出正确的结论。从胚胎发育中我深深体会到我们科学工作者对辩证唯物论的学习是非常必要的 ,掌握了它才不致迷失方向。当然我个人对辩证唯物论的了解是很肤浅的 ,以上所写的仅仅是微小的心得 ,错误是难免的。希望大家给予批评和指导。

[原载《自然辩证法研究通讯》1960 年第 1 期]

童第周自述



童第周及夫人叶毓芬(摄于 1961 年)

童第周自述

《神剑》编者按：本文是童第周先生逝世前一年（1978年春），向来访者讲述他一生经历的梗概，由其子童孚中依照当时笔记整理。时隔多年，有些事情已无法做更详尽的考证。现对此记录加以编选，并首次予以发表。

求 学

我的家在浙江鄞县东乡，四周是四明山的支脉叫赤堇山，家乡有两条小溪横贯其中，村名叫童家岙（现在是塘溪乡童村），进村处叠有城墙，很有点世外桃源的味道。清朝（明末清初）全谢三（大文学家）的父亲，当时是反清者之一，他们都逃往乡下，就住在我们这个村里。

传说我的曾祖父很聪明，用纽扣可以算很复杂的题目，曾祖母很会持家，会养猪，以后逐渐买几亩田，家境也开始富起来。

我祖父是最小的一个男孩，分家后得到50亩田。他眼睛不好，不能下田劳动，雇了一个长工。祖父生有一个男孩，两个女孩，男孩就是我的父亲，于是就让我父亲念书，念得不错，但身体较弱，后来中了秀才。因为祖父年纪大，父亲便没有去考举人，以后就在村内办了一个私塾。

父亲不爱讲话，但品行很端正，四周农民都很尊敬他，对我们影响很大。母亲也很实在，父母关系很好，结婚后从来未吵过架。

我们兄弟姐妹共八人，其中兄弟五人，姐妹三人，我是排行第七个。老大务农，他在父亲办的私塾念书，二哥小时脚跌断过，有些瘸腿，务农不行了就念书，他记忆力很好，三四岁时就会念诗词了，而且文章写得很好，后来到宁波城里念中学。中学毕业后，考北京大学，当时北京大学有预科，但他直接考入正科读文科，为了二哥上北京大学，家中将田地卖了一部分供他上学。北京大学毕业后，二哥回到宁波市，原来的中学老师感到他很不错，请他到宁波一所中学当教师。当时中学教师地位很高，第一年教课，工资一月30元，以后就每月一百元钱。三哥和我都受到他经济上的帮助上了学。但当时只能考不要交学费的学校，我三哥就考进了师范学校（师范学校管穿、管吃，毕业后当小学教师）。后来他感到读师范没有意思，又转到杭州念法律高等学校（不是大学）。

我也考进师范学校，先念预科，第二年进入一年级。宁波有个私立学校——效实中学，这是个比较有名的学校，重视理科，用外语多，一、二年级英文读得多，三年级开始除了中文、中国历史外，全部用英文课本和英语讲课，而师范学校不用英文。我当时心比天高，感到去效实中学读书毕业后前途大一些。但师范学校有一规定，若半途退学，必须拿出吃

穿费用。我当时找校长谈,结果校长支持我,因为我成绩好,退学时同意不补交吃穿的费用。从师范学校退学后,就去考效实中学,我二哥也在效实中学教书,因为我考的是插班生,当时考试时间已过,我只好补考了语文、英文、数学。考完后,我哥哥问校长,校长说:“你弟弟英文不行,中文也不怎么样,但数学不错(当时考10题,我考对9题)请他来上学吧!”转学后第一年,是我最困难的一年,也是最努力的一年。因为我考的是插班生,一进校就上三年级,一个班里只有十个人,全部是英文课本,而且用英语讲课,代数已快讲完,我拖了一大段课,老师讲课,老师讲课,我什么也听不懂。教英语的老师,只让我们从第几页到第几页回家自习,第二天就课堂提问,每天问我,总回答不出来。白天没有时间,只好晚上开夜车,由于住校,在教室内学习到晚上九点半就熄灯了,我只好偷偷在走廊的路灯下读书,晚上学监来查房,看见我在路灯下看书也就睁只眼闭只眼不管了。早上天不亮就起床看书,第一学期总平均分数是45分。校长十分担心地对我说:“下学期如果总平均分再不及格只好留级了。”我说一定努力赶上去。

第二学期,从代数转到几何学,第一次考了100分。老师非常高兴,并对全班同学说:“当我看到童第周插班考试的几何成绩时,曾经向校长建议:这样的同学,如果跟班有困难可以考虑留级。现在我要推翻原来的建议,提出另一个方案,像童第周这样的同学,即使期末考试仍然不好,也不要让他留级。因为,他在学习过程中,付出了比一般人几乎多一倍的劳动,总有一天,他会取得相应的进步,赶到前面去!”在老师的鼓励下,第二学期英文也能听听写写了,物理也过关了,以后一直都不错。全年总平均分数近70分(全班第一名也只有70几分)校长很满意。还对我哥哥说:“我当了十几年校长,第一次碰到进步这么快的学生”。

初懂实验的重要

我17岁上中学,21岁中学毕业。本来宁波效实中学毕业生可直接升入上海圣约翰大学。可是毕业那一年,我在老家的大哥病了,我只好放弃上大学,回老家去管家,管了一年。

一年后,当时22岁,就去考大学,先考南京的东南大学和北京大学,都没有考上。后来就在上海复旦大学做特别旁听生,该校校长是郭任远,他是心理学家。第二年再考一次被录取,在复旦大学读心理系。

我的老师郭任远这个人在政治上很落后,但业务上很强,他是美国留学生。他在心理学上有一个突出的贡献,就是打破了曾经风行一时的“动物本能说”。比如,猫吃老鼠是什么原因呢?当时世界流行的看法认为猫吃老鼠是本能。郭任远对此提出异议,他用一系列试验,推翻了唯心主义的“本能”说,证明了猫吃老鼠不是先天的,而是后来的。试验方法是把猫和老鼠从小关在一起,它们并不相犯,等猫稍大些,有时想触犯老鼠时,便在其间安一个小“电网”,猫一伸爪,便触电,猫爪就立即缩回来了。过一段时间后,再把“电网”去掉,猫再也不去动老鼠,而是相安无事了。这个试验证明,猫不是从娘肚子里生下来就想吃老鼠的,而是后来“学会”的。通过这个试验,使我联想到,一切都要通过实验,通过实验打破前人的学说。这是我从郭任远老师那里得到的终生难忘的教益。

郭任远老师的教学方法是提倡自己看书,然后大家讨论谈体会,另一方面要大家看杂志,这都是启发式教学。从那时起我就养成了看杂志的习惯。当时叶慧伦、邵力子、陈望道都在复旦大学教书,他们都是我的老师。当时共产党尚未公开,我就在这时加入了国民党,以后国共分裂(在我毕业后),我就再没有参加过国民党的活动,脱离了国民党。

从复旦大学毕业,我已经26岁了,当时找不到工作,我的三哥认识陈布雷(当时浙江省民政厅长)的朋友,请他与陈布雷说说,给我介绍工作。陈布雷有个脾气,一般不介绍人工作,因为效实中学是陈布雷这些人办的,他也认识我。后经人家一说,陈布雷写封信,介绍我到国民党总司令部下属政治部的宣传处任中尉,一个月60元。当时正值宁汉分裂,国共分裂之时,又加上孙传芳攻打南京,我在宣传处,宣传处内乌烟瘴气,工作一个多月,我就离开了。

后来我二哥介绍我到浙江桐庐县,该县是个二级县,县长是个老官僚。下面有三个科,第一科是总务科,第二科是财务科,我是第三科建设科科长。别的科长都是老资格,看像我小孩似的。县长就欺负我,对我说“我们县是二等县,工资不太高,每月工资只有30元”,其实给我的工资仅相当于一个科员的工资,别的科长都是80~90元,我也无法,只好暂时在此等了。



浙江鄞县塘溪镇童村童第周旧居

北伐战争胜利后,县政府里党的活动很多,我当时曾写过一篇文章,送到省党报,文章的内容是不要看不起年轻人,县长看到文章后,把有关与县党部有联系的事都统统来找我

了,开始重视我了。工作不到五个月,我写信给大学老师蔡堡先生,他原是复旦大学教授,以后到中央大学任生物系主任。蔡收到我信,立即回信让我去中央大学做他的助教。1926年底,我辞去桐庐县科长职务,于1927年1月正式到南京中央大学教书。我的一生决定性的一步是从做蔡堡先生助教开始的。从此进入了教育和科研领域。

当了两年半助教,就想出国,我总感到赶不上外国人,回国的人有些也是马马虎虎,不做工作,经常打牌,我非常讨厌。我把想法告诉我三哥,他很同意我的想法,他当时在农民银行工作,为我借了1500元钱,作为我出国费用,后来他又有别的用处,从中抽回了500元,只剩下1000元了,1930年我乘火车从满洲里经苏联到比利时留学。

我和夫人的相识与同舟共济

1926年我由中学老师介绍,认识了叶毓芬,她当时在宁波女子师范学校念书,我们开始通信,我有时到宁波时就见见面,等她师范学校毕业后,我设法让她转到复旦大学读生物系。两年后转至南京中央大学。

1930年1月出国前半年,我们在一个旅馆里结婚,仪式很简单。她当时还在复旦大学生物系念书,结婚后她才去中央大学做学生,毕业后在中央大学做助教。

叶毓芬的家庭是个资本家家庭,商人,在上海开了不少钱庄。她是父亲第二个妻子所生,第一个妻子生有两个女孩,两个男孩,姐姐和哥哥都欺侮这个小妹妹。父亲早亡,母亲也很早过世。父亲死后,钱庄都被别人抢去了,家庭就破产了,还剩下几亩田。他哥哥就在店内做营业员,叶毓芬一人很孤独。他母亲的姐姐徐家是知识分子家庭,姨妈帮助她上中学(宁波女子师范学校),并寄居在姨妈家。毕业后,做了一年小学老师。在复旦大学念书时,由我供给她,我三哥也帮助过她。

由于家庭对她压迫很厉害,一点也不帮助她,因此,从小就形成了反封建思想,要脱离这个封建的家庭。她斗争性很强,工作很积极。我们结婚时什么都没有,生活很艰苦的。

她大学毕业后,在中央大学当助教,每月60元工资,以后就帮助我了。大女儿出生时,我在国外,我从国外回来时,她还在中央大学当助教。本来回国还应该回到中央大学任教,但当时蔡堡教授已离开中央大学,到浙江大学去了,他不让我回中央大学,并介绍我到山东大学(在青岛)当教授。等我回来后,叶毓芬就辞去中央大学的工作,一同到山东大学。在山东大学刚开始没有当助教,在家帮我搞点研究工作。

叶毓芬的家庭也是个封建家庭,对妇女很轻视,不让她念书,她母亲只生了她一个,两个姐姐也欺侮她。有个姐姐和裁缝相爱,家里不同意,她们私自逃走了,以后家里不让她进门,只有叶毓芬经常过去看她姐姐,她很不同意家里的这种做法。

她爱国思想也很浓,我们这个时代,反日本侵略最积极,她是女子师范学生,经常参加学生运动,是女子学生代表,学校要开除她,后来托人说情,才没有被开除。

在宁波我有个同学搞了个刊物,叶毓芬也参加投稿。我们当时对国民党、共产党分不清。叶毓芬原想搞政治,想考党务学校,以此救国,以后考取国民党党务学校,读了两个月,感到不行,就私自跑掉了,去复旦大学念书。

她这个人群众关系很好,对人很热情。在中央大学时如此,后来到了青岛山东大学,

又到北京 群众关系都很好 能平等待人 没有特别高傲的思想。



1946 ~ 1956 年童第周在山东大学时的旧居(鱼山路 26 号宿舍)

我们家用保姆 ,用一个一直用下去 不用再换。因为她把保姆看做自己家里人。从青岛到北京来工作 ,带来一个保姆 ,一直到文化大革命 ,有一段时间不准用保姆时 ,才让她走的 ,保姆还掉眼泪不想走。临走时我们还给了她一年的工资。她认为只有分工不同 ,没有什么高低贵贱之分。周围邻居总问我们 ,为什么你们一个保姆能用这么长时间。这主要是从思想上如何平等对待的问题。

她工作非常突出 ,观察仔细 ,甲是甲、乙是乙 ,反复观察。统计也非常仔细 ,她总是反复计算 ,以求绝对准确。

文化大革命中 ,我们被打击得很厉害 ,我被关进牛棚时 ,她是什么事就是什么事 ,从不歪曲事实 ,不屈不挠 ,坚持真理。人家说她保我 ,她也不怕。

1969 年下半年 ,我刚从牛棚出来 ,就我们俩人做研究工作。当时还很少人做工作。我们主要做细胞融合 ,以肿瘤为研究内容。要用小白鼠 ,我们俩自己饲养 ,还要为小白鼠配饲料 ,一整套工作无人帮忙 ,试验也无人帮助。当时我仅在资料中看到国外搞过细胞融合 ,只好根据资料边干边摸索这样干出来了。

在搞细胞核的移植工作时 ,她移植技术很熟练 ,后来其他人看到很好 ,才参加进来。

青岛市刚解放时 ,成立民主党派 ,当时民盟领导人一定要我参加民盟 ,我不愿参加 ,并说“要参加就参加共产党” ,后来民盟领导等人到我家里来做工作 ,叶毓芬就先参加了 ,在民盟她很活跃。后来华岗校长要我参加 ,帮助党做知识分子工作 ,我也参加了民盟 ,后为青青岛市民盟主任。而山东大学的民盟小组由她来负责 ,由于她工作积极 ,离开青岛市时 ,

青岛市统战部把她的情况反映给北京市。来北京后她兼任北京市民盟宣传部副部长工作,并为海淀区人大代表,第三届全国政协委员。叶毓芬一生追求入党,未能如愿,主要是因为年轻时进过一段国民党党务学校,两个证明人找不着了。一直拖下去,直到去世。这是她终生最大的遗憾。



童第周在实验室

对我影响最大的几位老师

学生时代主要是爱国主义思想,看了一些共产主义小册子,希望中国能强大起来。我最恨日本侵略中国,在宁波读中学时,我是宁波中学学生联合会主要负责人之一。当时搞抵制日货,抄出日货就烧,奸商就要处分,上街游行也都搞过,总觉得日本人欺我们太厉害。

在山东大学任教时,生了大儿子,想买小孩车,日本货尽管很便宜,但从不买日本货,宁愿到国货商店买东西。叶毓芬和我一样,当时每日吃的菜,可以让菜店送来,有时送来是日本货,我们坚决不要。后来菜店也知道我们家的特点,总是送中国货来。有个教授说“日本货便宜,总要买便宜货”,我听了后,当时就说他有卖国思想,两个人就吵了起来。

老师对我影响最大的有以下几位:

郭任远先生:此人政治上不好,但在业务上对我影响很大。他告诉我应如何学习,最重要是看杂志。

蔡翘先生:现在仍接触很多,我在北京常去看望他。他现在是中国人民解放军军事医学科学院副院长。早年从美国回来就到复旦大学教书,今年已81岁,他治学很严。

蔡堡先生:现在在浙江杭州大学当教授。他对我在业务上影响也很大,搞科学研究很认真,治学严谨,一丝不苟。他写的书很多,教课很严,人很厚道。他让我走上科学的道路。叶毓芬当助教时,就住在他家中,叶毓芬去世时,他还做了一首哀悼诗。我们与蔡堡

先生经常有书信来往。他与蔡翘两位老师,我们都很尊敬他们,一直都有来往。

同学来往较多的有以下几位:

徐丰彦 现在是上海第一医学院教务长,是我在复旦大学的同班同学。

冯德培 现在是上海动物生理研究所所长。中国科学院上海分院副院长,上海市政协副主席。在复旦大学读书时比我高一班。

朱鹤年:上海第二军医大学教授,在复旦大学是同班同学。

陈世骧 现在在北京中国科学院动物研究所任所长。他在复旦大学读书时比我低一班。

在比利时求学与第一场官司

1930年,大约是9月份出国,为了节省费用,我从上海—大连—满洲里经过莫斯科到比利时。

上火车前买了一大堆面包、香肠,到餐车上吃饭太贵。同行的有个中国资本家与比利时资本家合作,搞矿产贸易,他的儿子在比利时留学。到比利时一下火车,那个比利时资本家到车站就把我们接进了一个高级旅馆,住了一夜我就搬出来了,在外国受欺侮,找房子都很困难。后来经朋友介绍,找到一个房东老太太,我就住在三层阁楼上。这房东老太太人挺好,是个寡妇,而且是第二国际的成员,对我很客气。比利时有一个规矩,租给你房子,过一段时间后房子就算你的了。

来比利时后,我先补习了一个月法语,房东老太太也帮我练口语。一个月后,我到北京大学去,找前校长布拉舍教授(著名生物学家,也是医生),主动要求做他的学生。布拉舍教授是第二国际成员,思想比较开朗。因朱洗(原中国科学院上海实验生物研究所所长)在法国的老师和布拉舍教授很熟,向他介绍过中国人,他感到中国人很好。布拉舍教授当即答应了。让我和一个助教一起工作。

第二年春天,我们用青蛙卵做实验,青蛙卵的卵膜比较难剥去,当时在实验室内有两位美国人,一个得了博士学位,另一个是教授,他们的印象是中国人手艺高。布拉舍教授已生病(他第二年便去世),由达克教授接替实验室负责人。他让我试试,结果我把青蛙卵膜顺利地剥去了,达克教授让美国人来看,大家都高兴,并祝贺我,他们要我当场再表演。美国人说你是怎么搞的,我说卵内有压力,先刺一个洞,压力降低了即可剥去。等美国人走后达克教授说“这项技术要保密”,并说“我们搞了多年都没有成功,童来后成功了”。以后什么工作都叫我做,如染色、实验画图等。

1931年暑假,达克教授带我们到法国的海滨实验室去做海鞘的实验工作,海鞘的卵膜更难剥去,他让我把海鞘的卵膜去掉,我也顺利地去掉了,在那里做试验的技术工作都是我的事。

一年后,我自己设计了一个实验工作,试验结果非常好。每年到海滨实验室做研究工作的人很多,其中也有英国的李约瑟博士。每年实验结束,都要将试验结果开个展览会,我的实验结果也被展示,给李约瑟博士很深刻的印象。从海滨实验室回来后,我的痔疮发作,同年,达克教授派了医生,把我送进医院住院治疗。

从医院出来后,在报上看到国内发生“九·一八”事件,东北三省沦陷,比利时人骂中

国人无能 ,报上刊登漫画 ,丑化中国人。我回来后很生气 ,同我住在一起的有个东北人 ,我告诉他东北沦陷之事 ,并说我们应该有所表示 ,他同意。

我连夜起草了一封信 ,通知第二天下午在一个咖啡馆地下室集合 ,当晚将信分送到中国人住处的信箱内 ,第二天大家集中 ,同意组织起来 ,我作为代表和其他几人分赴五个大城市 ,联络中国学生 ,组织了“中国学生总会” ,印发了传单 ,我是总负责人。游行前我们也请教了法律系老师 ,他说 :“你们发传单喊口号均可 ,但你们在口号中不能喊打倒之类的口号。”他从法律上帮助了我们 ,并愿当我们的法律顾问。当游行经过日本大使馆时 ,比利时警察抓去我们几个人 ,我们又回到咖啡馆去讨论。这时警察又把我们包围了 ,他们以扰乱社会治安为名 ,把我们五人抓进拘留所。

在拘留所 ,一个穿着西装的胖子走到我前面 ,审视了一会儿说 :“啊 ,是你 ,我们好像见过面。”又问传单是你写的吗 ?我说不用问了 ,我全告诉你吧。学生会是我串联的 ,传单是我写的 ,口号是我拟的 ,是我领着北京大学的中国留学生上街到日本使馆门前举行抗议示威。不过 ,我认为这根本没有任何错误 ,根本不是什么扰乱社会治安 ,而完全是正义的行动 !请问 ,按照你们的治安法则 ,难道向侵略者下跪 ,才是维护治安吗 ?说得那个胖子无话可说 ,他只好说你等着起诉吧。

在法院进行审讯时 ,法律顾问又帮我们找了义务律师(前任司法部长) ,他又带了一个小律师。小律师从法律上为我们辩护 ,而前任司法部长从人情上辩护。他说 :“他们国家被日本人侵略 ,有些东北人 ,连家乡都没有了 ,他们游行有什么罪 ?如果法国人侵略比利时 ,比利时人在别国游行 ,难道还不行吗 ?”有些东北学生都流泪了。结果比利时政府因怕日本人 ,还是将我们五个代表判刑两年。后因社会舆论压力很大 ,又改为缓期执行。但警察每周一次都要到我住地去询问 ,有时又把我叫到警察局问我 :“你是干什么的 ?”我说念书 ,他说 :“你要注意 ,若再闹事 ,你就要被驱逐出境。”

我想若要驱逐我 ,可考虑去法国。于是就到法国使馆办签证 ,但在法国使馆又遇到阻挠 ,门卫怪我没给钱 ,根本不理我。达克教授亲自打了电话 ,我又给门卫几个法郎 ,领事亲自见了面 ,我又给领事一些办签证的钱 ,领事给我签了一年。我把签证护照和 50 法郎带在身上 ,以备驱逐出境用。

有一次 ,我到理发馆去理发 ,有几个比利时人骂中国人无用、贫穷。又说了许多中国怎么不好 !我听了很生气 ,当场和他们吵起来。我说你们又没有到过中国 ,怎么知道中国不好 ?有一位说报上登的 ,我说报纸像条狗一样 ,谁喂它东西 ,它就帮谁讲话。日本人给了他们钱 ,他们就替日本人讲话。我来比利时前 ,在中国听说欧洲女人很坏 ,一个女人有好几个男朋友。你的老婆有几个男朋友 ?你的妈妈有几个男朋友 ?没有亲眼看见 ,就不要相信。大家都哈哈大笑。我又说 ,我来比利时前有人说 ,比利时连面包都没有 ,只吃土豆 ,人家还劝我带点面包去吃。实际看了 ,并不是如此呀 !他们也就不响了。

我的博士学位论文答辩

在我的房东家 ,住着一个俄国人 ,他是白俄 ,学经济的 ,到比利时已经三年了 ,一篇论文也没有写出来。有一天他也在骂中国 ,说什么中国人无能 ,我听了很生气。我说你是苏

联人,我是中国人,你学经济学,我学生物科学。从明天起,我也学经济学,你已经学了三年,看看谁先得到博士学位。他听了后,再也不敢说话了。后来房东老太也说,你不能和童先生比,你来了三年,连个便条都写不好,而童先生都能写文章。那位白俄人只好耷拉着脑袋走开了。

旧社会,在蒋介石统治中国的时代,作为一个中国人,在世界上是被轻视的。特别是九·一八事变后,在比利时,中国人更是时常遭到非难和攻击。

滑铁卢是比利时著名名胜,有很多壁画,星期天常有很多人坐小火车玩。有一次,我们同学三个去玩,回来时坐小电车,我们三人先上车找座位坐下来,车子很挤,后来有几个比利时人上来,没有地方坐,这时有人走过来,要我们让座,我发了脾气说,我们是客人,为什么要让座?你应该让我们坐。我回来告诉房东,她说你吵得好,其实你还可以按铃,让车停下来就好了。

在比利时不到半年,带来的钱已用完了。叶毓芬又变卖了一些首饰,发表了几篇文章,得了些钱寄我,又维持了一年。后来达克教授帮我申请了公费补助。我去比利时后,布拉舍教授曾写信给中国文化基金会,请求公费,但反动政府设有答理。因为那笔钱控制在少数人手中。回国时是用庚子赔款的钱回来的。

布拉舍教授死后,由达克教授接任,达克开始不知道我是否是博士。我曾带了一篇论文,他们误认为我是博士,当时法文不好,也没有说清楚,达克教授知道后说那你也得拿一个博士学位。并提出美国人搞的“定位受精法”方法不太好,我说让我搞这个课题吧,他同意了。同时我又另外写了一篇论文,达克先生看后说你随便哪一篇出来均可成为博士论文。

因为我是在比京大学医学院学习,若要通过博士论文,必须通过另外一个教授。那位教授脾气大得很,当时把论文交给这位教授时,他说我不认识你,并说你到比京大学也不走访走访各位教授。我当时很生气说学校没有这个规定,你不接受,我把论文拿走算了。第二天答辩时,他不出席,其他教授都很客气。达克先生说他们不会问你什么问题的,这个问题只有你我才了解。答辩完,他们讨论结果,给我论文打了个甲等。后来达克先生告诉我,让我再等一年,写一篇论文,可再得一个特别博士。我心想:要搞工作,回祖国去搞!有成绩为什么要给别的国家。我回答达克先生特别博士不要了,我想回国,就这样1934年我回到中国。

战乱中当教书先生

回国之前,听说十九路军在上海打得不错。陈铭枢在福建成立了反蒋政府,召集国外留学生,加入福建政府的反蒋运动,我也决定参加。当我回到香港时,遇到陈铭枢,他说:“我们被打垮了,你们去教书吧!”我只好回来,原打算再回到中央大学,可是中央大学派系斗争厉害,后来中央大学生物学系主任介绍我去山东大学。我和叶毓芬便一同去青岛山东大学。

到山东大学才二三个月,学生闹风潮,课就无法上了。学生提出要驱逐生物系主任,系主任也很紧张,我不同意校长的做法,当时就想辞职。实际上学生驱逐系主任是取得校

长同意的。校长见我辞职,赶忙到我家进行解释,说并不是针对你的,系主任还是继续干下去。于是他挽留了系主任,学生有几个头头也记了过。半年后,那个系主任就自动辞职,留了面子,体面下台。我就留下来,学生们对我很好。

后来发生全校闹风潮,反对校长,其中有几个头头是地下党员被开除。临走时他们还到我家来辞行。以后在重庆开书店,也到我家去过。解放后也见过他们。

1937年七七事变爆发,正好放暑假,我就回宁波老家住了几个月。

9月份,山东大学搬到安徽安庆复课。通知我去安庆,我自己带着箱子和行李只身先去安庆。从宁波到安庆,一半步行,有车才坐车,路上很乱。有时有小旅馆,有时连旅馆都没有,天黑了就闯进人家中间问是否有地方住,非常有意思。

有一次等不到汽车,直等到晚上才找个地方歇下来,但很乱,给我挑行李的人和我一起住,保护我。后来到了一个汽车站,见旁边有一个小房间,我说要租这间小房间,站长以为我很有钱,找我谈,他要十几元钱。我说:“只有三元钱”,最后讲定了给七元钱,第二天汽车站站长把我送上车。

刚到安庆,日本人又快打到安庆了,我们又跑到武汉。校长林济青想解散学校,说是没有钱了。我们到银行一查,山东大学还有九万元。校长开大会,刚讲完,我就在会上和校长进行了尖锐的斗争。我们又连续跑到沙市,刚到沙市武汉被炸,到沙市也被轰炸。

我们跑到四川万县,在山上找了点房子,开始上课,不久蒋介石召集各大学校长开会,林济青又提出解散山东大学,蒋介石批准了。

后来我被分配到国立编译馆,我请求了文化基金,每月200元做研究工作。当时中央大学生物学系找我去教书,校长罗家伦把聘书发到理学院,理学院把聘书扣住了,要把我安插到医学院,当时医学院在成都市,我的老师蔡翘先生在那里,我便去了成都。

医学院院长戚寿南,觉得我不是学医的,轻视我,收了我一月200元的基金,没有再补助我。以后,他又以我的名义申请了研究费,他聘到的教授都加了钱,就是不给我和另一位教生物化学的教授加钱。我再次提出辞职,他迫不得已加了我50元,并请我爱人叶毓芬做讲师。我对校长说:“我们不是做生意,不想同你这样的人在一起搞工作。”在成都呆了两年多,后来离开中央大学。实际上那时也没有工作可找,我本想去中山大学,我哥哥说中山大学在湖南,很快就搬家,我只好作罢。正好同济大学要我去,就从成都去宜宾李庄镇同济大学教书。同济大学生物系的主任也很不好接触。一年后他要到西康去考察,叫我代理半年系主任,我答应他的要求。在这半年中,我把生物系搞得井井有条,实际也做得很漂亮,校长还特别表扬了生物系。当时谣传理学院院长要我承担,有人写信告诉了那个系主任。等他从西康回来,我和爱人带着孩子去接他,他反而不怎么理我,只寒暄了几句话,我当时弄不清是什么原因。系主任到后第二天,我把系印子交给他,还把每月办公费(20元)都交给他,他接交后,也不理睬我,我发现在这里恐怕呆不下去了。

在同济大学条件艰苦,点菜油灯,没有仪器,只能利用下雪天的光线或太阳光在显微镜下做点实验,有什么条件就做什么研究工作。学校连一架像样的双筒解剖显微镜都没有,工作实在无法开展。有一天我从学校回家,路过镇上一个旧货商店,无意中发现一架双筒显微镜,心中十分高兴,心想:有了这架镜子就可以开展好多研究工作。当问老板这架德国镜子多少钱,老板开口六万元,这把我震住了,虽说不算贵,但六万元当时相当于我

们两人两年的工资。我和叶毓芬商量,无论如何也要把这架镜子买下来。经过东拼西凑,向热心科学的几位亲友借了一些,终于买下了这架双筒显微镜。我们利用它,开展了大量的实验研究工作,这架显微镜至今还保留在我身边。

李约瑟来访

我在同济大学时,有一天,我和叶毓芬正在日光下做试验,突然接到重庆的长途电话,是李约瑟先生打来的,他正在中国进行科学考察,要到李庄这个小镇上来看我。我非常高兴。李约瑟来后参观了我那简陋的实验室,他感到十分惊讶,说:“难道你就是在一片空地上完成那样难度的试验吗?真是奇迹!在这样艰苦的条件下,写出那样高水平的科学论文,简直不可思议。”当我送李约瑟走时,他对我说在布鲁塞尔有那样好的实验室,你为什么一定要到这样的荒地里进行试验呢?我说我是中国人嘛,李约瑟说对对,中国人,有志气。

李约瑟来中国,亲自到宜宾李庄这个小镇上来看我,当时在小镇上引起了一场轰动,也引起了国民党政府的注意,更惹得那个系主任的忌妒。这也是在同济大学呆不下去的原因之一。

离开同济大学接着就去复旦大学。当时复旦大学在重庆北碚,李约瑟那时也在重庆,他知道我到重庆,便在一家饭店里请我吃饭,我告诉他要到复旦大学去工作。李约瑟问你知不知道郭任远是什么样的人吗?我说我知道,但他是我的老师,我答应在复旦大学心理生理研究所帮他三年,李约瑟当时就不说什么了。

我们来到心理生理研究所做研究工作的就只有我、叶毓芬和张致一(童第周学生,后为中国科学院院士,已故)三个人,郭任远从来不来研究所。研究所不大,但孙科及李约瑟都来参观过。孙科是复旦大学校长章益陪着来的。孙科参观实验室时,在柜子上正好有个酱油碗未拿掉,所里的秘书(郭任远的亲戚)就把碗当场摔掉。我很生气,他们参观完后,我把那位秘书种的花盆全部打烂,他到郭任远处告了我一状。而我把整个过程告诉了复旦大学校长章益,郭任远让其夫人来威胁我说:“实在不行,把研究所解散算了。”我说那正好。章益在我们之间做了一些调解工作,并请我兼任复旦大学的课,还让我办理学院,给我七万元经费,我当时没有同意,给推掉了。

洪琛也是我的老师。他也在复旦大学教课,和我住在一起。靳以、周谷城也都住在我们的隔壁。当时住在复旦新村,都是一排排平房。有一天晚上,我从实验室工作完后回家,住在隔壁的教授告诉我发生事了,三青团要打洪琛。因为三青团的人罚一个学生跪在面江的复旦大学门前。洪琛见到后问这是干什么?学生回答是三青团罚的,洪琛要学生起来,并说真是岂有此理!洪琛进食堂,事务员把门关上,正遇上吃晚饭,三青团的人走了,说等吃完晚饭来打洪琛。

我约了几个教授一齐到洪琛家里,准备保护洪琛,等了一个晚上,那些三青团学生知道后不敢来了。我又提议出一个联名罢教通知,并打电报给在重庆开会的校长章益。通知由我起草,但不能带头签名,因为我是兼课老师。后来由外文系主任全增嘏带头签了名,并将罢教通知贴出去。章益校长(CC派十大金刚之一)听到消息,第二天立即赶回学

校,找了三青团负责人(学校教务长林一民)召集大会,宣布那几个三青团学生记大过两次,小过两次,再闹就开除。并向洪琛及教授们赔礼道歉。校长和林一民又到我家来道歉。谈话中我说“三民主义是民死主义,民权主义是民穷主义”;“五权宪法即蒋政权,孔财权,何军权,陈党权,朱教权!”林一民听后连声噓噓不止。他们也不好把我怎样。

在复旦大学时,朱家骅很想拉我,他要我做高教部视察员,另一位是章长功(中央研究院化学研究所所长),还有一位是当过湖南大学校长。郭任远也给我说了此事,我当时不想去,说我不是搞教育的人,郭说你不去了不好,我们学校经费不好办,你去了,我们经费好办些。我只好同意,并同湖南大学校长坐飞机同往昆明。下飞机后,先到西南联大,我感觉气氛不对,在场的都是国民党的人,梅贻琦招待我们,在招待会上交谈时发现昆明一些人认为我们是朱家骅派来的人。后来工作没完,我们就走了(其实教育部另外已派有人,我们去只是做做样子)。其他地方我们再也没去。

在复旦大学两年多,抗战胜利后,山东大学恢复了,赵太侗又任山东大学校长,希望我还回到山东大学任教,我们全家就去了青岛。

1947年6月,山东大学学生举行反饥饿、反内战运动。学生要游行示威,校长赵太侗劝学生不要游行,并说警备司令部已准备好了,学生不听,走出校门,我跟着学生一道走。警备司令部用铁丝网封锁路口,学生在路口坐下,校长去司令部联系还没有回来,伪军警就冲进封锁圈来打学生。打学生的地点正好在我住家的窗下。曾呈奎(中科院青岛海洋研究所前任所长,中科院院士)住在我隔壁,我们在楼上偷拍了军警打人的场面。当时抓走了不少人,我和总务长周针岐一起去保学生出来。见到刘安祺(现为台湾警备司令)我们提出:“释放学生,打伤的学生送医院治疗。”通过几次交涉,才获得解决。

青岛有一家英文日报登了学生游行被镇压的消息,国民党市党部知道后不让发行此报。我们知道后,从内部买了100份,剪下来,由曾呈奎、叶毓芬、郑柏林和我连夜装在信封里,信封上写成各种字体,分头送到各信箱,寄往全国各大学。

入选中央研究院院士

1947年,正值国共打打谈谈之时,社会上谣言四起,物价飞涨,连教师工资也发不出来了,生活艰苦,货币贬值。我当时是山东大学教员会主席(原来是教授会,我提出改成教员会),提出罢教,许多人赞成。教育部不理,我们整整罢教一个月,后来伪教育部无法,只得发工资。这期间斗争很激烈,有人曾嘲笑我们:“看你们怎么下台!”但最后还是取得了胜利。

1948年2月,我过完阴历年,就去美国考察,这是山东大学推荐的。走前我曾去过南京中央大学与吴有训联系,将抗战时期山东大学解散时,生物系有些仪器存放在中央大学,现办理手续,将其运回青岛。吴有训很客气,谈话中他听说美国洛氏基金有我一名。

回来后,收到美国洛克菲勒基金会的通知和邀请。曾呈奎(当时是山东大学植物系主任)劝我去美国,并说:“国内解放总还有一段时间,回来迎接解放也不迟。”我经过考虑,还是去了。去美国后,一切都由洛氏基金会负责。我在耶鲁大学时间最长,约8~9个月,后来又到一个海洋研究所做实验。在那里有个教授同我说到宋美龄,我说宋美龄很

坏，宋庆龄很好，孙中山很伟大。他们说我是反蒋的，是共产党。接着又有些教授、讲师来找我谈，我又谈了看法，于是他们认为我是共产党人，原来要请我吃饭的教授也不请了，相反，两位进步教授倒请我吃饭。在此期间，我已被选为国民党中央研究院院士。

在美国耶鲁大学有个教员会，有一次邀请我参加，在会上谈了一些国内内乱的情况，并批评了国民党。有两个讲师会后赶快来找我说：“你现在讲不太好，这儿特务很多，你讲什么，马上都会传到国内，对你很不利，今后说话要小心。”

华盛顿大学有位进步教授被解聘，他找到我问你是不是共产党。我说我不是，我只是不满意蒋介石的统治。这一年中，我的反蒋倾向，国内不少人都知道了。吴尚歆（童第周的学生）也来过信说国内谣言很多，你回到上海可能会被捕，要想法。

听说国内快解放，我立即设法回来，买船票时，换了一个假名。回到青岛，曾呈奎先生到码头去接我，正巧青岛警备司令部也去接一个人，那人问曾呈奎接谁，曾说接童第周，警备司令部那人说他是左派。很多人为我担心，要我躲起来，或要送我去大连，我未去。从美国回来仅三个月，1949年6月青岛市解放。

我当山东大学副校长

解放后，我仍留在山东大学。由于去美国一年，这一年中山东大学里面已很复杂。国民党当时把我们一些教授划成四大金刚、五虎将。五虎将有：丁西林、我、杨肇廉（教务长）、曾呈奎等。这时刚解放，四大金刚要打倒我们。他们同向明（青岛市军管会主任）连在一起，说我们几个人（五虎将）很坏。

接管山东大学的军代表是罗竹风，他同向明一起来学校，对我们几个人特别不客气。当时山东大学有动物系和植物系，我是动物系主任，他们召集各系主任开会，要推选代表去济南开会，向明等人不通过大家就直接宣布郭宣林（注册科长，党员）为代表，立即有72名教授联名贴出一张大字报，说我们没有选过郭宣林。他们要我签字，因我从美国回来，有些情况还不了解，所以没有签名，他们还对我有意见。后来让大家讨论代表问题，大家提出郭宣林和我两人，我当时就表示不接受，最后向明非要郭宣林当代表，大家只好选他为代表。

向明要整顿学校，想把动物系和植物系合并。第二天要汇报前，不知谁打电报给当时山东省主席康生（直到今天也不知谁打的电报），康生说不能动。结果开会时向明就说你们到济南去告我，心中十分恼火。

向明和山东大学军代表罗竹风一直想整我们，有一次开会，郭宣林他们讲完后，我就站起来对罗竹风说：“你们应该听听两边的话，了解两方面的情况后，才能作出决断。你们来到山东大学后，没有来访问过我们，你们应该了解了解情况。”当时罗竹风说：“好！我们应该听听两边的意见。”这时郭宣林他们才无话可说。以后罗竹风被调走，但向明对我一直有意见。

中央后来决定由华岗当山东大学校长，华岗来之前，有个学校维持委员会，其中有彭康、张勃川等人，也有我。后来宣布华岗当校长后，他要求我当第一副校长，陆侃如为第二副校长，我坚决不同意，坚持了一段时间，高教部杨秀峰部长派了一个司长到青岛来解决

此问题。这位司长是宁波人。华岗请吃饭时,司长说你们学校办得很好,应该继续搞下去。我说我没有行政能力,后来华岗说你不干,我也不干,请高教部另派人吧!司长又说先不谈此事。第二天司长到我们家吃饭时说让你当副校长是党的决定,我也感到要听党的话,不好再推辞了。他马上打长途电话给北京,北京回电说:“即日视事”。以后这几年工作比较顺利。

莫斯科之行

解放后不久,国家成立了中国科学院,由毛主席亲自抓。我写信给郭老(郭沫若)和竺老(竺可桢),建议在青岛成立海洋研究室,他们同意,并让我和曾呈奎筹备。

1956年中国科学院成立了四个学部,我来北京开会,有一天范长江坐在旁边,问我你到底喜欢搞科研,还是在大学教书。我说我喜欢搞科研,范长江说那好!你就到科学院来吧。

从青岛来北京之前,我已是学部委员,每月有100元办公费,我不要给退了,因为我有工资。开始科学院说不能退,我坚持要退,院里也就接受了。其实我的经济状况并不好,每个月底都要向人借钱,学校给我300多元钱,说是车马费,我也退回去了。后来科学院又寄来300多元,正准备退,有人告诉我这是中央给的,中央知道你负债,不能退,我后来一算正好与负债钱相符。当时我很激动,中央对我如此了解和关心,我一定要加倍努力工作。

1956年五六月份我调到北京中科院,让我兼任生物地学部副主任,第二年生物学部和地学部分开,我就当生物学部主任,这一段工作也比较顺利,直到文化大革命。

调北京做生物学部主任时,中国、苏联、朝鲜、越南组成四国渔业会议。我未到北京前,四国渔业会议已开始,中国科学院秘书长陈康白已在组织会议,陈起草的会议条约有些问题,要请示周总理,总理不满意。中国科学院副院长张劲夫打电话,要我去总理办公室,我去后张劲夫、陈康白已在总理办公室,我进去后,周总理正在批评陈康白。总理说:“我知道你不行,给你机会,你还是不行。”这时总理秘书说:“专家来了,听听他的见地。”我说:“我没有参加四国渔业会议计划,不了解情况。听说苏联‘勇士号’要调查中国沿海线。我不了解苏联的关系如何,但日本人调查了许多,只有渤海湾不太清楚,是否应该让苏联人调查,我不了解。”周总理当时就没有回答。

第二年(1957年)按计划应到苏联去开会,要我做渔业会议秘书长,许德珩是会长。由我组织去苏联开会,要订一个条例(根据1956年的协定),在会议上通过。裴丽生给我介绍一个党员同志(石英)做我的秘书,让他起草条例,写好后,我一看他改了协定。我说协定是周总理定的,条件是根据协定的,我要他改,他不改,抄了一份条例给许德珩,当时去苏联团长是许德珩,我是副团长兼秘书长。我早去一个月,到苏联各地参观。后来石英来了,我看条例还是没有改,只好当场我们马上改,让在莫斯科开会的周培源带回去,交给许德珩。

许德珩的秘书又另写一个条例,再请总理批,总理当时没有看协定,只看了这条例没有多大问题,就批了。许德珩一到莫斯科,我看条例还是如故,对此提出意见,结果那位司

长说：“这是总理定的，难道你要改吗？”我说：“难道我是在反总理吗？”

当我们出国前，周总理接见时曾关照过，若遇到问题，可与驻苏联大使商量。大使说先把条例拿出来看看，先给苏联看，他们不同意。因为这已是将协定修改了。结果给退回来了，最后又请示总理才解决。

回国后，我没有向科学院汇报，是石英汇报的，他把我说得很坏。第二年又到朝鲜去开会，却没有叫我去。后来石英有问题，又向我来调查，才发现这个人是什么样的人。

毛泽东保中国科学院

1957年反右派斗争时，有一个章罗联盟。过去高教部和科学院有矛盾，我到北京后，这个矛盾已经尖锐化。中国科学院成立后，很多人想到科学院来工作。高教系统提出取消科学院，科学院应分散到各个大学去。当时民盟提出：成立一个科学体制委员会，民盟科学体制委员会有我、钱伟长等人。沈钧儒召开过一次会议，在会上我发言的中心思想是科学院不能取消。我的发言当时已刊登在《争鸣》杂志上。曾昭伦想取消科学院，钱伟长也是这个观点，他们经常开会。

后来毛主席召开了一个高教部（杨秀峰等人）和科学院（张劲夫、郭沫若、吴有训、严济慈、我、范长江、于光远、胡乔木等）的联系会议。会议是在毛主席办公室召开的，大家都发表了意见。我当时的意见是“两者都要存在，要互相合作”。每人发言后，毛主席说：“我给你们划条三八线，都要存在，不要再拉绳子。”

由于我清楚这个情况，所以没有去参加民盟的“体制问题”会议。有一次进城开会回来，路过民盟中央，进去一看，华罗庚、曾昭伦、千家驹等正在讨论“体制”问题，并订了几条。我去了大约一小时，没有参加讨论就走了。后来这几条成为“反动科学纲领”登在《光明日报》上，下面却登了我们五人的名字。叶毓芬要我赶紧声明，当时我已去青岛，后来华罗庚打电话给我要发表声明，我们就联合发表了声明。

以后参加四国渔业会议前，周总理召见我，总理说：“反动科学纲领，你参加了一小时，你签字了没有？”我说：“大家就谈一谈，没有签字。”接着总理谈出国的要求，总理又到隔壁与助理部长谈了几句。出国回来后，助理部长与我说，周总理要我与刘晓大使说，“反动科学纲领与童第周没有关系。”

浪费生命与珍惜生命

中国科学院动物研究所，在文化大革命中是北京地区科学院运动搞得最激烈的。在这里就算批评一下动物研究所。科学院成立时，动物研究所成立得最迟。原因是这一批人在旧社会就很麻烦，派别厉害，各派斗争也厉害。这些人过去在大学中也使人很讨厌。

解放后成立科学院及成立各研究所时，植物研究所很快就成立了。因动物有些标本，找些人先成立一个标本管理委员会。这批人不满意，天天到科学院去闹，提出为什么有植物所，没有动物所。最后成立了，把一批老人统统都统在一起，自立门户。

文化大革命中，生物物理所几乎没有动一些老科学家。而动物所有一次点了40多人

的名 统统让跪下。当时还没有点我的名 若点我的名 我是坚决不跪下的。

开始对我还没有什么 突然在 1968 年 ,山东大学来了两男一女的造反派 ,住在动物所 ,专门搞我。在山东大学他们专门搞物理系系主任郭贻成教授。郭在抗日战争期间 在东北日本伪政府工作过 ,后来校长找他来教书 ,他也是民盟成员 ,所以大家认识了。

在文化大革命中 ,他被整得很厉害 ,写了很多假材料。这些假材料主要写我 ,说什么在解放前我镇压学生运动 ,什么警备司令部在我家开过会 ,什么我提了一个四十多人的黑名单 ,并把其中有的人扔进海里等等。开始罚我扫地 ,说我是大地主 ,画了我的漫画 ,并叫我到田里劳动 ,到怀柔县劳动叫我跟在马后面看石碾子压麦子 ,拖了两天 ,马走得快 ,人很吃力。

1968 年 9 月被隔离 科学院秘书长秦力生也被隔离在动物研究所。外调的人很多 ,有一次来一个外调人问我些情况 ,我说都不了解 ,他一生气 ,就罚我出去淋雨。怕我自杀 ,连裤带都收去了。天天叫我写材料 ,我实在没有材料好写。还调查我到苏联去开四国渔业会议时 ,有无卖国情况 ,刘西尧当时是周总理的联络员 ,坚决顶住了。每月给我们 15 元伙食费 ,每顿五分钱菜 ,后来有一段犯了胃病。

后来军宣队进所 ,看了我的材料 ,发现很多材料不对头。譬如 ,说我“ 1948 年和朱家骅合谋想把学校迁到南方 ” ,可那时我根本不在国内。1969 年 3 月 ,解除了隔离 ,我出来后仍坚持扫地 ,一直到邓小平说话后才停止。1969 年 3 月份后第一次出来参加了越南胡志明主席逝世的悼念活动。

隔离出来后 ,最严重的是工作不能搞了 ,什么工作都是“ 洋奴思想 ” ,跟在别人后面爬行。我提出要工作 ,他们让我搞生命、生物起源。我当时答应 ,但材料要求自己选。后来也没有进行下去。说我搞细胞是三脱离 ,告到科学院 ,被刘西尧顶回去 ,要我继续搞。

科学研究不应过多干扰

文化大革命后期与牛满江合作 ,这是毛主席和周总理的外交政策之一。

牛满江称我老师 ,实际上我没有教过他。1949 年回国前 ,曾经去看过牛满江所在的学校 ,牛满江看我是中国人 ,曾请我到他家去吃饭 ,就这样认识的。

1972 年牛满江回来探亲 ,顺便来看看我们的实验室 ,他觉得很好。当年 12 月底在华盛顿召开一个核酸国际会议 ,牛满江是主持会议者(第一负责人) ,开会完 ,1973 年 1 月 1 日他写信给我说 ,在参观实验室后 ,就想合作 ,但不好意思提出 ,现在正式提出 ,要求与我合作。

我把信交给了中科院动物研究所 ,由所转中科院院部再转中央。最后中央批下来 ,要由我个人名义邀请 ,路费均由他自理 ,到中国后 ,由中国招待。试验结果由两人名字发表 ,我的名字在前 ,文章仅在中国发表。

第一年(1973 年)工作有些结果 ,第二年(1974 年)批林批孔开始 ,不让牛满江来 ,他坚持要来 ,用探亲方法来的。1975 年又要求来北京 ,研究所又不同意 ,科学院外事局说不行 ,这是中央的外交政策。所内和院内反对派联合起来打报告 ,报告说牛满江不学无术等 ,请外籍人来是洋奴哲学。

当时中国科学院负责人是周荣鑫，外交部副部长马文波，两人联合写报告给中央，经调查牛满江不错，要工作3~5年。后来中央下文件要好好招待他，到各地参观要热情招待。但院里一部分人还不请他，我就不管这事。直接到武汉中国科学院水生生物研究所去工作。隔了几天，通知我，要求打电报去，限牛满江他们几天之内到北京，我说我不打，院内打电报，牛满江按时来到北京。1976年又不请了，每年都要闹一次，到去年（1977年）工作完后，又说不请了。后来邓小平接见我们时说你每年来都可以，一年来两次也欢迎，这才没有人说话。

邓小平接见时，我们汇报了工作，提出设想，要提高农作物的产量和质量。邓小平说：“我们现在想吃饱啊！”我们说希望提高水稻的蛋白质含量，用大豆的核酸注射到水稻中，今年在植物所搞试验。邓副主席说：“欢迎你来，随时来随时欢迎。”

我们都在工作，为什么总有人要告我们，这个问题很复杂。人家搞科研，我们也没有去告他们，各人搞各人的，这有什么不好呢！

我说为科学工作就是科学工作，若有科学成果，你把它说得再坏也不行，因为这是事实。若没有成果，宣传得再好也没有用。

我现在迫切希望不要把我宣传得太多，越宣传压力越大，反而做不好工作。

我喜欢想像

我喜欢想像，喜欢理论。年轻读书时，想搞哲学，后感到哲学太空；又搞心理学，又感到太空，又学行为心理学，但总感到有不够彻底。

我想到神经、眼睛、脑究竟有什么联系……里面有许多哲学思想，也有许多科学实验。我就开始搞胚胎学，眼睛为什么长在头上，手臂为什么长在两边，这些都可以用实验胚胎学加以解释。

细胞有核、质、膜三部分构成。摩尔根遗传学派认为细胞核非常重要，个体发育、进化、遗传均是细胞核的作用。在实验胚胎学研究过程中，发现细胞质的作用很大。在这一点上遗传学和胚胎学两家是有矛盾的。如何说明细胞质作用很大，需要做实验，找出证据，才能有说服力。

在从事实验胚胎学的研究过程中，发现摩尔根学说无法解释一些科学现象，也无法说明生物发展的规律。为什么我们所做的研究工作与摩尔根学说联系不起来？有问题但解释不了。

解放后，我在山东大学当副校长时，同华岗校长接触较多。他在很多报告中都贯穿了辩证的观点。有一次我问他这方面的问题，他让我看看辩证唯物主义这本书。通过学习辩证法，发现过去我用于思考问题的出发点都是机械唯物论的观点，无法解释很多现象，因为它是孤立地看问题。而摩尔根学说是机械唯物论。辩证法讲相互关系，事物是不断运动的，运动就是相互关系，彼此有影响，有矛盾，有时间和空间性，而不是静止的。这样与摩尔根学说就对立起来。

根据辩证观点，我们做了核质关系的研究，经试验，不仅证明核、质都有作用，而且也证明细胞质对细胞核也有控制作用，这些研究英国人也有做成的。

人的红血球没有细胞核,而鸡、青蛙、鱼的红血球均有细胞核和细胞质。人的血在循环时,细胞质在起作用,人血球核既不会分裂,也没有功能。现在将青蛙红血球细胞核放在青蛙去核的卵子内,细胞核又起作用了,开始分裂了。这说明细胞质控制了细胞核。这个实验,我们是在文化大革命前(1964年左右)做的,国际上当时没有人做,当时文章没有发表,在文革中英国人把这个实验结果发表了。

现在是细胞质控制细胞核的活动,究竟是怎样一个过程。摩尔根学说认为核内有基因,基因控制一切遗传形状。但细胞质控制细胞核的活动,应该也可以控制基因活动。

现在的问题,是细胞质控制基因的活动呢,还是能改变基因的性质?英国人认为:可以控制基因活动,但不能改变基因的性质。英国人到日本去开会后,写信与我交流就是上述观点。

我们用鳊鱼做实验,将这种鱼卵细胞核去掉,加进金鱼的细胞核,长出来的鱼,像金鱼,又不像金鱼。按摩尔根的学说,应该像鳊鱼(可能是金鱼之误。编者注)。这说明细胞质在起作用,这当然不能说细胞核不起作用。

用鲤鱼同鲫鱼做试验,如果把鲤鱼的卵核放到鲫鱼去核卵内,将来长出的鱼也有像鲤鱼,也有像鲫鱼,说明细胞核和细胞质均有作用,这里还有显性和隐性的关系。

经过试验证明,细胞质对细胞核有控制作用,细胞质本身也有遗传作用。我们做出很多工作后,美籍华人科学家牛满江来中国,他是搞核酸的。看了我们的工作后,认为可能是核酸的作用。

以后我们合作,做了核酸工作。把鲫鱼提取细胞质核酸,注射到金鱼的卵子内,长出的鱼,有三分之一尾巴像鲫鱼,然后把三分之一的剪刀形鲫鱼再自己交配,下一代内有40%的鱼是剪刀形鲫鱼。第二代出现这种情况,就很有意思了。

英国人认为,第一代可以,因为基因活动可以变,他也承认,但他不承认能改变性质。而第三代也遗传,说明基因性质已变了。若基因性质不能变,第二代应该是四个尾巴,因为基因是不变的,很稳定的。

我问英国人,若基因不变,生物如何变化呢?他说“在多少万年内可以变,在实验室内不能变”。而实际上在实验室内是可以变的。

我认为,既可以变,又可以稳定。他们认为:基因突变才能促使生物进化。性状变后能适应环境,就能生存下去。不能适应环境,就无法生存,灭亡了。

我们认为基因突变是外界环境变化的结果。外界环境可以改变,如注射提取的核酸,可以促使其变,但究竟怎么变的还要进一步研究。

过去有个中心法则:脱氧核糖核酸——合成信息核糖核酸——带了信息到细胞质内——再合成蛋白质,构成各种器官。我们认为:信息核糖核酸也能合成脱氧核糖核酸。问题是要在一定的条件之下。

英国 Temin 等三人已做成这项实验,获得了诺贝尔奖金。但他是在病毒方面实验成功的。病毒没有细胞质,而高等动物均有细胞质。Temin 去年三月份来我这里,他要我的工作,他不要玩,与我谈了一整天。他认为我们的工作很有意思,他也认为是否能找出酶,若存在一种酶,又能找出来,则工作就更有意义。

事实上,酶已存在,问题是究竟以怎样一个过程进行,也许是一种酶,也许还有其他什

么东西,要找出原因。也可能我们注射进核酸本身在细胞质内就合成了。这更是大家不能承认的了。

若用同位素做标记,证明核酸已进入细胞核,则能证明分子已交换,说明基因性质已变。现在工作已有苗头。若从鲤鱼肝脏细胞提取的信息核糖核酸,注射到鲫鱼或金鱼的卵子内,其后代肝脏有变化,其他不变,则更进一步证明基因性质已变。

现在遗传工程只在微生物内研究。高级动物还不行。若理论问题解决了,很有希望解决人们所需要的品种。现在我们正在试验把大豆的信息核糖核酸处理水稻(现在都是探索,有80%~90%,不一定成功),处理的水稻今年已在云南收获,现正在分析。若蛋白质含量没有提高,还要找原因,继续探索下去。

达尔文解决了各种生物进化的问题。我们要解决如何进化和加速进化的问题。

[原载《神剑》2001年第二期]

童第周诗四首

诗稿手迹二首

在结核病院看针刺
镇痛切肺
1965年11月

手术台旁看切肺，
针刺镇痛何神奇，
病妇言谈浑无事，
不知血流满雪衣。
生命休道多奥秘，
探索且看新武器，
冲破旧有思想框，
另辟蹊径创天地。

在结核病院看针刺镇痛切肺

1965年11月

手术台旁看切肺，针刺镇痛何神奇，
病妇言谈浑无事，不知血流满雪衣。
生命休道多奥秘，探索且看新武器，
冲破旧有思想框，另辟蹊径^②创天地。

寄毓芬

放逐囚禁不须哀
人生自古多变幻
四十年来共欢居
也应自是慰心怀
且忆年年实验节
长夜工作共达旦
独居不堪寂寞时
重整旧作以自解

寄毓芬

放逐囚禁不须哀	人生自古多变幻
四十年来共欢居	也应自是慰心怀
且忆年年实验节	长夜工作共达旦
独居不堪寂寞时	重整旧作以自解

1969 年写于隔离室

诗 二 首

有感之一

周兮周兮	愿效老牛
年逾古稀	为国捐躯
残躯幸存	寄语诸子
脑力尚济	莫轻老耄
能作科研	视作废物
能挥文笔	弃若放屣
虽少佳品	八亿神州
偶有奇意	同心戮力
虽非上驷	坚无不摧
堪充下驥	胜利可期

1973 年

有感之二

一

年华似水向东流，
转眼已过七十秋。
壮志未随白发衰，
事业岂因“臭九休”。

二

我亦枯木遇春风，
意气飞扬与众同。
誓将余生献祖国，
共为科学攀高峰。

三

高峰仰之不见顶，
披荆斩棘敢辞辛？
愿与同侪共努力，
频向中央报喜讯。

1978 年 1 月

原载《诗刊》1978 年第 2 期]节选

纪念董第周



1951 年山东大学动物学系欢送参干、毕业同学留念
第二排左起第六位为童第周教授

三崎柱头虫(*Balanoglossus misakiensis* Kuwano , 1902) 的生殖生态和早期胚胎发育的初步研究

李嘉泳 郑家声 王 秋

(青岛海洋大学海洋生命科学院)

三崎柱头虫(*B. misakiensis*)属半索动物门 Hemichordata ,肠鳃纲 Enteropneusta ,是海洋中的一个特殊的背神经动物(Notoneuron)。迄今 ,我国报道过 6 种肠鳃类柱头虫。三崎柱头虫分布于日本、我国黄海(青岛的辛岛、安子、山里、汇泉湾和栈桥)和东海。它与其他几类脊索动物一样在动物界演化上有重要地位 ,其胚胎学研究理应受到重视。我国实验胚胎学家童第周教授对文昌鱼和海鞘卵子发育能力的研究都作出了杰出贡献。惟在以柱头虫为代表的半索类方面 ,由于尚未能做到像对文昌鱼和海鞘生殖生态的那样掌握 ,故难以在室内顺利取得正常成熟和受精卵子标本 ,这是迄今在国际范围内有关实验研究难以开展的主要原因 ,这个问题亦可以说是本文提出的最初依据。

三崎柱头虫体长 200 ~ 580 mm ,雌雄异体 ,非生殖季节从外部不易区分。栖息于中潮带沙滩或泥沙滩。柱头虫有积累海水中碘 ,并以有机的三碘甲烷放出体外的特性 ,虫体的含碘量约为 3×10^{-3} 。

1. 三崎柱头虫的生殖生态观察

1.1 洞穴的外部形态和内部构造

三崎柱头虫的洞穴有一个明显的漏斗状的前洞口(外径约 5 cm ,内径约 5 ~ 8 mm) ,另有一极不明显的浅漏斗状或有沙粪堆的后洞 ,洞口形态随着风浪和雨水常常发生改变 ,变小或不易与其他动物的洞口相区分。穴道呈不规则的 U 字形 ,内壁由虫体分泌的黏液与沙组成很脆弱 ,此管无法取出。生殖季节穴深为 10 ~ 13 cm ,非生殖季节洞穴较深。

1.2 生殖季节活动情况

1) 生殖季节活动频繁 ,我们曾于 1963 年 8 月 8 日插杆标记了 19 个柱头虫穴洞 ,次日发现 19 个柱头虫中有 18 个已离开原穴洞 ,并在其原穴洞周围 1m 半径内未发现新穴洞。这说明柱头虫在生殖季节活动频繁 ,且活动范围较大。

2) 据观察在生殖季节雌、雄柱头虫穴洞非常接近 ,有集中现象 ,但未发现雌雄虫在同一穴洞内存在 ,雌雄虫穴洞经常交叉 ,但不相交于同一平面 ,因而在采集时 ,经常挖一个洞带出数个洞。接近繁殖盛期在 380 m^2 的滩面上共采到 22 条柱头虫(9 条雌 ,13 条雄) ,繁殖盛期在 38 m^2 滩面上就可采到 13 条柱头虫(7 条雌 ,6 条雄)。

1.3 环境因子对生殖的影响

1.3.1 温度对三崎柱头虫性腺发育和繁殖的影响

三崎柱头虫性腺发育和繁殖受气温、水温和穴洞温度影响 ,我们在野外观察了薛家岛码头、辛岛和山里三个点 ,由于这三个点地理位置不同 ,其平均水温和穴温不同 ,自 8 月 5

日~8月12日码头平均水温为26℃,辛岛为24.5℃,山里为22.5℃。8月5日夜潮在码头采集到的个体表现性腺接近成熟,其中雌体生殖翼宽,颜色深灰紫色,卵粒饱满。雄体生殖翼亦宽大,颜色鲜黄。8月6日从山里采到个体来看无论雌雄性腺尚未成熟,辛岛所采个体性腺发育介于码头和山里之间,大部分已接近成熟,少部分还未成熟。8月12日从码头采到的13条标本看,都已排精排卵,虫体瘦小,雌体生殖翼褐黄色,宽仅1.8 cm,雄体生殖翼暗黄色。因此,可以推测只要条件合适,三崎柱头虫生殖过程在5~6天内即可完成。从12日起在辛岛采到的大部分个体亦已完成性排放,山里8月18日采到的个体仍有部分未排放。

总之观察记录分析,三崎柱头虫雌雄性细胞的排放对温度条件的要求有严格的范围,生殖时喜欢较低温,一般水温在25℃以下,推测其生殖活动在夏季午夜水温降到25℃以下可能达到高峰。

1.3.2 潮汐对虫体生殖的影响

三崎柱头虫生殖期是7月中旬至8月下旬,生殖盛期是7月下旬至8月中旬,而且其高潮主要集中在大潮夜间。

1.3.3 同一涂滩不同潮带生殖时间不同

由于从夏季开始,近高潮线平均水温和穴温较高导致虫体成熟较快,而中潮带次之,低潮线最晚,以辛岛为例,8月13日早晨采集高、中和低潮线虫体标本各5条,发现高潮线柱头虫4条已排卵排精,中潮线仅1条排放,低潮线接近成熟,无一个体排放。

2. 三崎柱头虫的人工授精和早期胚胎发育

2.1 卵子和精子的形态及大小

1) 卵子:卵子圆形,外有一折光率较强的胶膜,卵径255 μm,成熟卵子生发泡已破裂,卵子遇水即激动,发生变形运动,并以变形运动脱去次级卵膜(图1)。卵子脱去次级卵膜所需时间不同,适当成熟卵子约5分钟即完成,成熟度不足卵所需时间较长,最长需5~6小时。卵子出膜后立刻在周围形成一折光率较低的新胶膜,此胶膜厚约为130 μm,分内外两层,成熟卵此膜有吸引精子的作用,不成熟的卵膜外很少有精子吸附,看来此膜含有吸引精子物质。

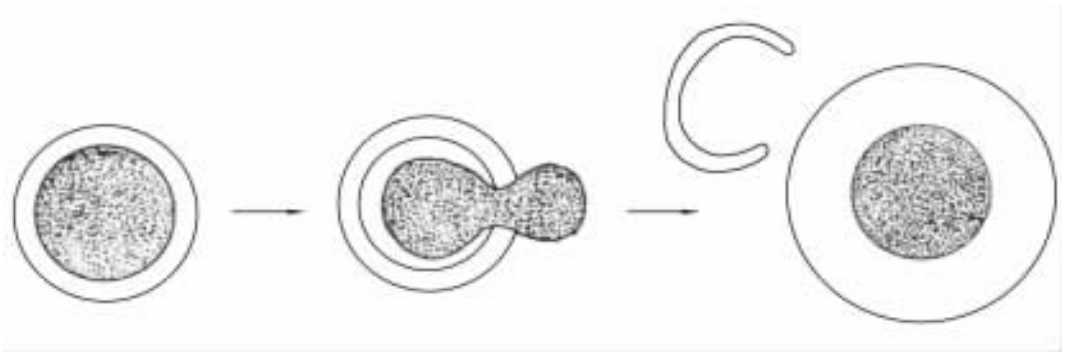


图1 卵子遇水后发生变形运动脱去次级卵膜

2) 精子 精子头部椭圆形, 头后有 4 个线粒体及一细长尾部, 刚从生殖翼取出的精子活动力较弱, 不能立刻作受精用, 第一段时间, 精子活跃后才可受精, 多次实验证明精子有效受精时间较长, 可持续几个小时。

2.2 人工促使雌雄虫体成熟

促成熟的方法是采用“凉”的方法, 即将接近成熟的个体放入盘中不与海水接触, 但又保持湿润, 经过一段时间就能促熟, 此法对雄性较有效, 一般生殖翼肥大雄虫经过 6 小时左右“凉”的过程, 生殖翼由鲜黄变为淡褐黄色时, 此时如切开生殖翼, 黄色黏稠的精液即很快流出, 镜检精子非常活跃。雌虫采用同样方法多次试验也有一定效果但不显著。

2.3 人工授精

切开雄虫生殖翼, 将流出精液吸入盛有过滤海水培养皿中, 用吸管吹打均匀, 用同样方法将卵吸入盛有精子的海水中, 卵子入水后约 5 分钟大部分卵都脱去卵膜形成新膜并受精(图 2), 水温 24.5 大约在 35 分钟后出现第一极体, 再过 5 分钟出现第二极体(图 3)。

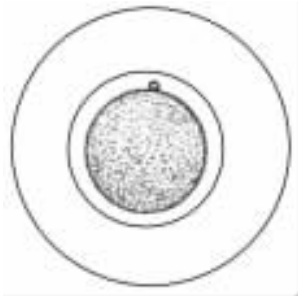


图 2 排出第一极体

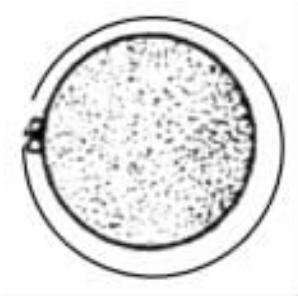


图 3 排出第二极体

2.4 卵裂

受精后约 1 小时 15 分钟开始第一次卵裂, 为经裂, 等分, 全裂(图 4), 约 30 分钟后进行第二次卵裂也是经裂, 全裂, 分为 4 个相等的分裂球(图 5)。受精后约 2 小时开始第三

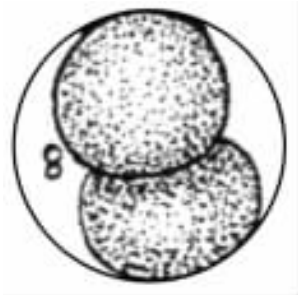


图 4.2 细胞期(77X)

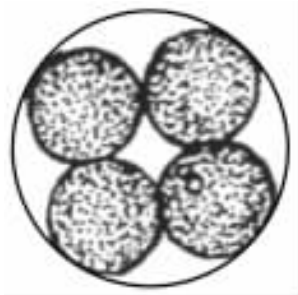


图 5.4 细胞期(77X)

次卵裂, 纬裂, 全裂不等分, 形成 8 个细胞, 动物极 4 个细胞较小, 植物极 4 个细胞较大(图 6)。0.5 小时后动物极 4 个小分裂球再分裂一次形成 8 个细胞, 而植物极 4 个大分裂球仍未分裂形成 12 细胞期(图 7), 再经过约 10 分钟, 植物极 4 个大分裂球纬裂一次形成 3 层细胞的 16 细胞期。受精后约 3 小时出现 32 细胞, 受精后约 4 小时达到囊胚期, 受精后

15 小时达到原肠期 ,原肠形成过程与海胆相似 植物极变扁平 ,然后内陷形成原肠。受精后 24 小时胚胎开始转动 ,开始转动较慢 ,随着时间推移 ,逐渐加快 ,胚体亦沿前后轴长大 ,出膜前胚体后部可见明显纤毛轮。

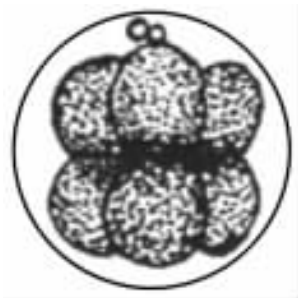


图 6 细胞期(77X)

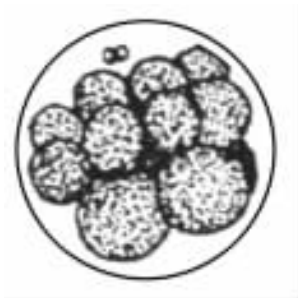


图 7 细胞期(77X)

2.5 幼虫的形成

胚体出膜后即为旋轮幼虫(*Tornaria*)的 Heider 期 ,开始摄食。图 7 8 9 有口前纤毛轮和顶纤毛束以及两个眼点 ,消化道分为 3 段(图 8 9)。受精 3 天后到达 Metshnikoff 期 ,纤毛轮发生弯曲并沿纤毛轮和消化道出现红色色素斑点 ,幼虫体积亦增大 1 倍(图 10 , 11)。旋轮幼虫早培养至 19 天后 ,后纤毛轮退化 ,保留端纤毛轮 ,身体变长 ,消化道分段不明显并伸直。活动迟缓沉于底部(图 10)。

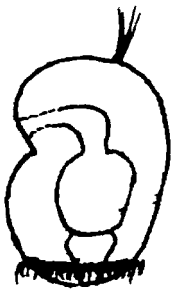


图 8 出膜后 2 小时旋轮幼虫(77X)



图 9 出膜后 16 小时旋轮幼虫

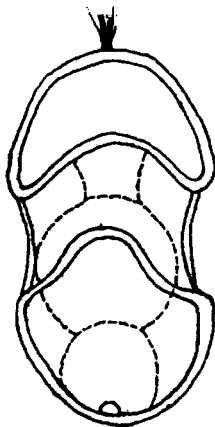
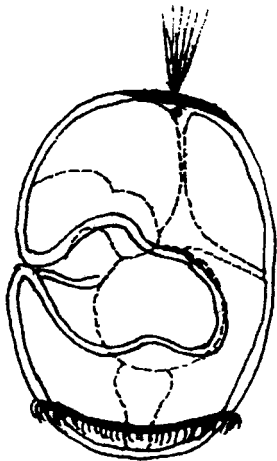


图 10 出膜后 40 小时旋轮幼虫(77X. Metshnikoff 期)

肠鳃类三崎柱头虫和黄岛长吻虫再生的研究

在 1999 年纪念童第周教授逝世 20 周年叶毓芬教授逝世
23 周年发育生物学学术讨论会上宣读

李嘉泳 王 秋

(青岛海洋大学海洋生命科学院)

文昌鱼和海鞘在胚胎学研究中的地位为众所周知,而作为另一类脊索动物的肠鳃类,却在这方面差得很远。50 年代中科院海洋研究所实验动物研究室经过多年努力,全面掌握了文昌鱼生殖过程,为进行实验胚胎学研究提供了前提条件,也正是在此启发下,柱头虫生殖生物学研究的重要性受到察觉。童、叶两位老师在山东大学任教时屡屡授意作者进行研究。鉴于肠鳃类通常采取先自切后要通过再生过程以完成其无性生殖,作者自 1959 年至 1983 年在山东海洋学院对青岛产两种柱头虫的再生做了一系列直接的和实验性观察。为怀念两位老师的教诲,仅以此文志念。

半索动物肠鳃类广布于南、北两半球的大洋沿岸以及深海中。迄今发现有 60 ~ 70 种,我国张玺等(1963, 1965)记录 3 种。它们大多数为底内动物,营穴居生活,少数种类为底上动物栖息于海藻或石块之间。由于其形态构造、胚胎发育及繁殖方法的特点,在分类和进化的研究中占有突出的重要位置,历来受到动物学界的注意。Gilchrist(1923)曾研究翼柱头虫(*Ptychodera*)的双态性(*dimorphism*)和无性生殖。Morton(1950)发现在柱头虫(*Balanoglossus australiensis*)中也存在无性生殖现象。Petersen(1971)进一步指出:翼柱头虫(*Ptychodera*)、柱头虫(*Balanoglossus*)、舌形虫(*Glossobalanus*)是以同一模式进行无性生殖。

与无性生殖有密切关系的再生现象是 Spengel(1893)最先在描述肠鳃类一般形态时首先提出肠鳃类有再生能力。Kuwano(1902)发现三崎柱头虫(*Balanoglossus misakiensis*)有再生能力。Dawydoff(1909)以实验的方法比较全面地研究了微小舌形虫(*Glossobalanus minutus*)的再生。他将虫体由头部到尾部横切为 4 段。第一段为吻和颌部。第二段为鳃、生殖翼部。第三段为肝囊和部分肠子。第四段为肠和肛门。结果是二、三、四段,每一段的前端均再生出吻、颌、鳃等器官。而第一段没有再生出身体的后部器官。他认为肠鳃类是一种再生能力极强的动物。又 Tweedell(1961)以玉钩虫科(*Harrimanidae*)的科氏长吻虫(*Saccoglossus kowalevskii*)为材料,将虫体横切为两段,观察它们的再生。结果是随着断面自吻部逐步后移,后段再生身体前部的能力减弱。当断面设在鳃区后部时,断片的再生有极性变化,后段会失去再生前端的能力,而前段的后端却有较强的再生出身体后部的能力。他认为再生极性与切割面的部位有关。

上述实验表明肠鳃类的再生与有些低等无脊椎动物很相似,即它们都可以由部分身体恢复成完整的个体。因此研究肠鳃类的再生,增加对这类动物的认识,对了解无脊椎动

物如何与脊椎动物之间的生理累同是有助的。总之,由于过去世界范围内获得完整的肠鳃类个体不容易及难于饲养等原因,有关再生和生殖的研究仍然是寥寥无几。

自切后的再生

在三崎柱头虫(*Balanoglossus misakiensis*)和黄岛长吻虫(*Saccoglossus hwangtauensis*)的饲养过程中多次发现的虫体自切后再生均被列为观察和实验个例。

1980年6月28日在山东省青岛市辛岛湾潮间带采得一条完整无损的三崎柱头虫,雌性,体长约40 cm。身体细长柔软,体内消化道中充满沙粒和碎屑,体表面裹以黏液和沙子。洞穴呈U字型,深度为15 cm。生殖翼不够丰满。采集时气温为25℃,洞穴温度为24℃。打开洞穴时可以嗅到强烈的碘味,可能是三碘甲烷气。采回实验室置于直径25 cm,高12 cm的圆形水槽中,并以采集地区的沙子铺满水槽底部,在20℃恒温条件下饲养。它们以底栖硅藻和碎屑为主要饵料,并投以人工培养的三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)。柱头虫摄食是由吻和领部的纤毛运动及身体蠕动产生水流使沙和碎屑进入口内。对那些具有轻微运动能力的硅藻,则以黏液捕捉并随着水流和沙一起进入口内。虫体夜间出洞活动,见光后开始钻洞进入底内。在饲养过程中生殖翼逐渐丰满达到产卵前的状态。饲养到8月底,这时自然环境中,潮间带的柱头虫生殖期已过。在室内饲养的具有丰满生殖翼的虫体仍未排卵。9月2日室温升高5℃,达25℃。由于升温的刺激,生殖翼迅速排放卵子。在数小时内生殖翼中的卵子几乎全部排出。排放卵子后的虫体由于温度失控,9月3日虫体沿着生殖翼的中后部自切为前、后两段。前段包括吻、领、鳃区和生殖翼的一部分。后段包括生殖翼、肝囊和肠。仔细饲养1~2天,前段开始摄食和钻洞。恢复夜间出洞活动,清晨钻洞进入底内的生活。后段不能钻洞作正常活动,也不见其摄食,但没有立即死亡。至10月初后段因前端无再生的迹象,不能摄食获得营养终于死亡而解体,历时近月。9月底前段的生殖翼后端有明显的退化,并进行重建(*remodeling*)活动。10月底前段生长良好,再生出完整的肝囊和肠。生活正常,夜出昼伏,积极摄食。但身体的长度只有原来长度的一半约20 cm。室温继续下降,虫体活动能力逐渐减弱,表现为钻洞时间的延长。在正常情况下约半小时既完全钻入底内。12月初室温下降到7℃,虫体完全失去钻洞能力。在沙表面自切为数段,不久死亡解体。

自6月28日至12月3日三崎柱头虫在室内饲养和自切后再生为完整个体共计156天。

1981年7月2日在同一地区采得完整无损的雄性个体一条,体长约35 cm。7月4日虫体沿肝囊区的后部自切为两段。7月5日再次沿着生殖翼区后部自切。7月8日后段死亡,前段钻洞生活。7月底再生了后面的肝囊和肠,生活正常。饲养到10月15日死亡。再生个体长约15 cm。

10月6日、16日在上述地区采得数量较多的虫体,在室内饲养中,又分别观察到两条虫体沿着肝囊前部自切为两段。前段再生,后段死亡。

1982年5月继续观察到两条自切为两段的虫体,再生情况如前所述。但春季夜出昼伏的活动没有秋季明显而规律。

与此同时 4 月底有一条长约 15 cm 的黄岛长吻虫沿生殖翼后部自切为两段。后段生存约 20 天死亡。前段再生与三崎柱头虫类似 6 月中旬恢复为完整个体 ,长约 10 cm。

肠鳃类三崎柱头虫和黄岛长吻虫自切后的再生 ,先后共观察到 7 条虫体实例。自切的部位稍有差别 ,但再生恢复的结果基本上类似。既前段再生身体的后部 ,而后段的前端缺乏再生前部器官的能力。

再生的实验

(一) 三崎柱头虫(*Balanoglossus misakiensis*)

1981 年秋至 1982 年对三崎柱头虫的再生能力进行了初步的实验观察分析。将虫体用剃刀分别横断虫体为二、三、四段。切割后的断片饲养如上述。水温在 17 ~ 20 ,最高不超过 24 。

手术共分为 3 种类型：

A 类型 在虫体的生殖翼和肝区之间将虫体横切为两段 ,手术保证后段肝囊完整为准。

B 类型 将虫体横切为 3 段。第一段包括吻、颌、鳃区及生殖翼 ,第二段为肝区部分 ,第三段为肝囊以后的肠和肛门。

C 类型 将虫体横切为 4 段 ,第一段包括吻、颌和鳃区。第二段是鳃区后面的生殖翼部分。第三段为肝囊 ,第四段是肠和肛门。

手术共计 113 例 4 例对照。实验结果见表 1。

表 1 三崎柱头虫(*B. misakiensis*)横切断片成活活动与再生的统计

手术类型	数量	段号	生存情况			再生	未再生
			3 ~ 10 天	11 ~ 30 天	30 天以上		
A	32	一	3	10	19	14	5
		二	6	14	12	0	12
B	27	一	0	7	20	16	4
		二	7	14	6	0	6
		三	0	16	11	0	11
C	25 (29)*	一	0(1)	8(10)	17(18)	13(5)	4(13)
		二	2(17)	9(10)	14(2)	0(0)	14(2)
		三	2(14)	20(14)	3(1)	0(0)	3(1)
		四	3(12)	11(16)	12(1)	0(0)	12(1)

* 括号内数字为 1982 年 4 月份手术

手术后虫体断片有较高的生存率 ,断片存活 20 天以上的占 70% ,存活 30 天以上的占 46%。春季手术后存活率较低。一般恢复完整个体的时间是 30 天左右 ,与自切后恢复的时间略同。二段、三段和四段的活动行为与自切后的后段相近似。都不能摄食和钻洞 ,也有少数自切和手术的断片有钻洞和摄食活动(体内有沙)。即使如此也没有再生的迹象。此外二、三、四段都有不同程度的翻转现象。

在 113 例横断切割实验的结果 ,可以发现三崎柱头虫不论将虫体切为两段、3 段或 4 段 ,没有吻、颌的二、三和四段没有一例再生恢复完整个体或失去的器官。而第一段尽管

切割部位稍有前后 ,但都能再生出失去的身体后端部分。再生的主要形态标志是肝囊的形成。

(二) 黄岛长吻虫(*Saccoglossus hwangtauensis*)

黄岛长吻虫的采集地点 ,饲养方法均与三崎柱头虫相同。虫体细长最长者为 43 cm ,短者为 15 cm。一般在 20 cm 左右 ,体宽为 4 ~5 mm。共采得 25 条完整无损的虫体 ,雌雄此时不易辨认。采集时间是 4 月 24、25 日。

将 22 条虫体横切为四段。手术方法与部位与三崎柱头虫手术的 C 类型相同。结果见表 2。

表 2 黄岛长吻虫(*S. hwantauensis*)横切断片成活与再生的统计

手术类型	数量	段号	生存情况			再 生	未 再 生
			3 ~9 天	10 ~19 天	20 天以上		
C	22	一	0	1	21	16	6
		二	1	12	9	0	9
		三	5	18	1	0	1
		四	3	18	3	0	3

再生的结果也类似于三崎柱头虫。第一段再生体长度为 10 cm 左右。二、三和四段无论前端或后端均无再生能力。

讨 论

再生是生物所特有的一种形态发生模式 ,通常动物体的结构愈高等 ,其再生能力愈弱。再生和个体形态发生颇具一致性 ,在一定程度上反映出其物种进化的历程。再生是二次器官发生过程。因之 ,不同物种的再生特点 ,正如达尔文所说 :再生与有性生殖和无性生殖是同一个大法则的三个组成部分。因此二次发育是对胚胎发生和遗传现象本质认识不可缺少的部分。

半索动物是动物进化中脊椎和无脊椎动物之间两大类群的重要中介转变类型。所以除其具有特有体制和形态外 ,其再生生理现象也表现独有形式。总之 ,肠鳃类以自切方式进行无性生殖已得到证实。再生能力的实验已在两科三属四种中进行了研究。证明肠鳃类与其他脊索动物比较 ,具有极强的再生能力 ,近似于低等无脊椎动物 ,身体的一部分可以恢复为完整的个体。并具有器官恢复和重建速度较快的特点。但肠鳃类内部不同种的再生能力不完全一致 ,这也可以是它们进化历程的一种反映。

根据观察和实验结果可以证实三崎柱头虫、黄岛长吻虫与微小舌形虫之间再生能力差异是显著的。微小舌形虫横分为 4 段 ,后三段都能恢复为完整个体。三崎柱头虫和黄岛长吻虫横分为四段 ,却只有具有吻、颌和鳃区的头段能恢复为完整个体 ,而其余各段尽管能生活很长时间 ,在 76 例中无一例有再生的迹象。显示了它们之间再生能力性质上的区别。

总之 ,肠鳃类三崎柱头虫与黄岛吻虫在适宜条件下 ,并不是难于饲养成活。它们身体脆弱易断和自切 ,在微小舌形虫更近于繁殖机能 ,而在三崎柱头虫和黄岛长吻虫近于保护机能。说明在这一类群中严格区分再生和无性繁殖是比较困难的。

结 论

1. 三崎柱头虫、黄岛长吻虫具有较强的再生能力。
 2. 经自切或以人工切割的虫体断片具有吻、颌和鳃区者 ,皆有再生恢复完整个体的能力。其他各断片无一例有再生能力。
 3. 三崎柱头虫与黄岛吻虫再生能力近似 ,而它们与微小舌形虫相比较 ,再生能力上有显著的性质区别。
- 再生体标本保存于青岛海洋大学生命科学学院。

缅怀童第周教授 ——关于柱头虫标本的采集和处理

王统岗

(青岛海洋大学标本供应站)

2002年5月28日是一代生物科学家童第周教授百年诞辰纪念日。先生归国后,选择了依山傍海、气候宜人、景色秀丽的青岛。

先生治学态度严谨,实干精神则更可贵。他和叶毓芬教授密切配合下,为生物学教学和科研,做出重大成果和贡献。在动物学系任教、工作和求学者,无不敬佩并视之为楷模。

先生从事尾索(海鞘)、头索(文昌鱼)和半索(柱头虫)的研究工作。因为我们青岛海域有在世界上都较珍贵的生物资源文昌鱼、柱头虫。有关文昌鱼和柱头虫,在汇泉湾和太平角海域底内,采过几次但量很少。后来发现东姜哥庄海湾底内有文昌鱼且量较大。多少年来都是从这里取得材料。而柱头虫在青岛的多处海滩都有分布,我们曾在前海湾和汇泉湾采到过,但数量很少。以薛家岛的安子码头、辛岛湾和山里湾数量最多。由于建筑用沙,以至于造成安子码头和辛岛海滩遭到严重破坏,柱头虫和其他多种动物绝迹。

先生对实验用材料尤为重视。为了解决材料亲自授意于1952年组建了“山东大学生物标本供应站”。

与标本站成立的同时,童先生已将柱头虫的研究工作提上了议事日程。解决材料成为标本站的主要任务。下面我着重谈的就是有关柱头虫材料的采集和标本制作保存的技术性问题。

(1)前言 柱头虫是介乎脊椎动物和无脊椎动物之间的一种动物,对于教学和科学研究都具有很重要的价值。它的种类不多,分布不广,产量亦较少;目前我国只有青岛、烟台、大连、广东北海、合浦及海南岛等地发现过,但数量均不多。

柱头虫身体非常软弱且易于发生自切现象,采集和制作都很困难,不易获得完整的标本。我们对于柱头虫的生活习性和各项特征已经有了一些了解,并且学习和摸到了采集、处理和保存它的一些经验。

(2)用具和药品:平头锹、采集筒、铁水壶、镊子、面盆、解剖盘、瓷坛(或广口瓶)、滴管、牛角匙、玻璃板(略大于解剖盘)、硫酸镁、薄荷脑、福尔马林、酒精、甘油。

(3)柱头虫的生活情况 柱头虫穴居于松细的黄色沙滩或较黏硬的黑褐色泥沙滩中,穴口呈漏斗状(图1)。穴道是与地面平行的曲线型而不是垂直的,距沙滩表面约8~40 cm。洞口常有一层稀泥或积水。穴口漏斗的最大直径为1~15 cm,穴口的直径则仅为

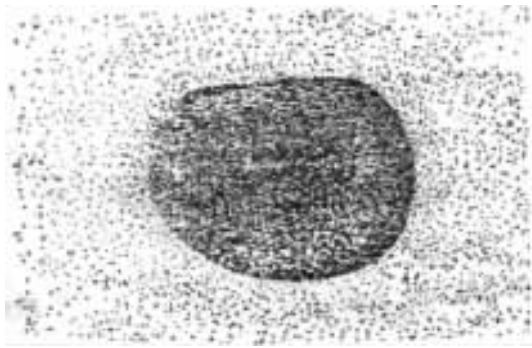


图1 柱头虫在沙面的漏斗状穴口

0.2~0.5 cm。穴口的形状与星虫、棘锚海参、海蚯蚓及竹蛭等的穴口的形状,均有些相似,不仔细观察很难辨别。柱头虫需要不同的生活环境,就青岛胶州湾来说有的生活在松细的黄色沙滩地区(薛家岛之辛岛),有的生活在黑褐色泥沙和海韭菜丛生的地区(薛家岛之烟台山前海滩,个体较细小),其穴口往往被海韭菜盖没不易发现。有的则生活在黏性很强的黑褐色泥沙层里(如长舌柱头虫在阴岛观涛前海滩)。落潮后,柱头虫的身体和穴道在滩内并不与滩面成垂直,而是弯曲无定形的,穴道横切面为圆形。柱头虫能分泌很多白色透明并带黏性的液体,使身体滑润以利运动。其身体并时时散放一种刺鼻的碘仿气味。柱头虫的生殖期在6~9月,而去年5月12~17日我站李福新同志在薛家岛的辛岛海滩采集时,曾在一个穴口采获雌雄两条虫体(这样情况共有3次),估计可能是交配前居住在一起的。

(4) 柱头虫的穴口和星虫、竹蛭等穴口的比较:竹蛭的穴口从沙滩表面看也呈漏斗状,但直径为2.5 cm,且内垂穴孔不明显,铲去表面沙层即露出椭圆形的洞穴是倾斜下去的,掘至7~8 cm深后,穴道即向一侧倾斜,深约30~45 cm。

星虫的穴口亦呈漏斗状,直径0.5~1 cm,中央无穴孔亦无积水,铲去表面沙层就可看到粗若食指的洞穴,也是向下重直的,深约35~40 cm。

竹节虫的穴口直径约为2 cm,且穴口附近有一堆丘状积沙是其尾部,铲去表面沙层则露出椭圆形的洞穴,直径为0.8~1 cm,并垂直下去约深25 cm。

棘锚海参的穴洞距沙滩面较浅(深约15~30 cm),其洞穴是圆形穴口直径1.5~2 cm。

海蚯蚓的穴口亦呈漏斗状,但夏季在穴口附近相对方向约7~10 cm(为其尾部)有一小堆圆柱条状砂粒排泄物(似蚯蚓粪便),到秋季生殖期在尾部所在的滩面,常有一透明状无色的卵袋露出沙面上,故易于识别。它的穴道在沙内呈“U”字形,深约8~15 cm。

(5) 采集方法 柱头虫的生活方式既如上述,所以采集时要特别注意,不能像采集一般管栖和穴居动物那样草率。首先要注意洞穴的方向,以免无意中把它铲断,挖掘时最好是四人合作,才有把握采取完整的个体。在挖沙时速度要快而又须细心,具体工作步骤如下:1)找到它在沙面的穴口后,即平着铲去黄沙,露出黑褐色沙层或泥沙层,这时常发生冒水现象,使穴道不明显,故须再平着铲去20 cm深的沙层,按其穴道的方向随着挖掘,至虫体的吻部(或尾部)显露出来时,即停止勿再挖掘。未发现吻(或尾)部之前,欲断定是否柱头虫的穴道,可把小拇指插入穴道中试探一下,若是其穴道,则有黏滑液体排出的感

觉,另外穴孔不断向外流水及黄色细沙。

2) 这时须在虫体吻(或尾)部的对面约 20 cm 处挖一深坑,用以储水并再将虫体上面的沙层铲除约 25 cm。

3) 与此同时须有一人用铁水壶沿虫体的穴道徐徐冲浇(图 2),另一人须蹲至对面坑中,用双手托住被水冲出部分的虫体(图 3),第三人要将流入坑内的积水和被水冲下来的淤沙随时清除出去。以免混乱目标、看不见冲浇方向和冲断虫体,或使虫体周围的泥沙塌陷。第四人要用采集筒及时提取海水供应冲浇。以上工作必须密切配合,才能取出完整的虫体来。泥沙被壶水冲散,虫体即逐渐显露,最后整个落入第二人手中。我们也曾试用过其他方法采取,但把握较少。

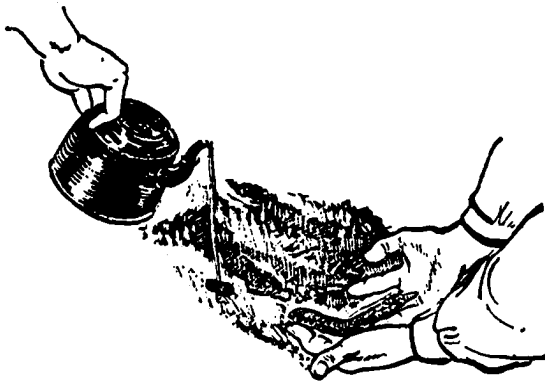


图 2 发现柱头虫的吻和襟部
后用水冲浇的情况

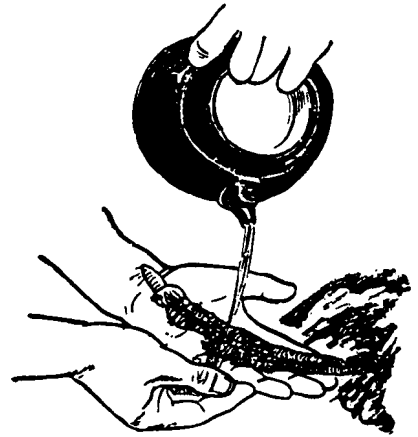


图 3 另一人蹲在坑中用手托住被水冲
出来的部分虫体

4) 将取出来的虫体放在洁净的有新鲜海水的搪瓷盘或搪瓷盆内,用镊子及时清除虫体上的黏液和泥沙(黏液多在其襟及肝盲囊处)(图 4 及图 5),以防止它因黏液附有泥沙而自行缠断或自切。这时虫体由于环境改变不断蠕动,并且从肛门排出泥沙。多次除去黏液后,须更换几次新鲜海水。并注意不要放阳光下曝晒,以免因水温变高引起虫体腐烂。然后移入另一盘内(仍须加换新鲜海水)进行处理。

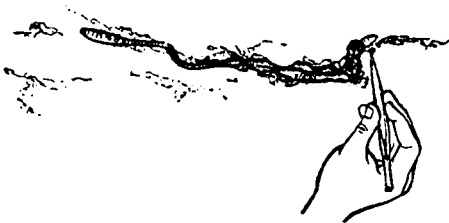


图 4 柱头虫分泌之黏液在襟部及肝盲囊处较多

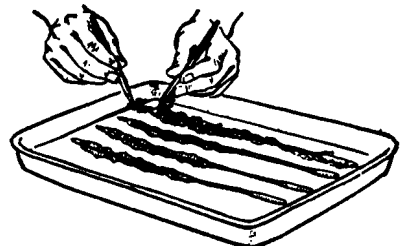


图 5 用镊子清除黏液

(6) 制作方法:由于虫体软弱易断,制作过程中须时时小心,动作力求敏捷灵活,以及

造成无意的损坏。制作的具体过程是：

1) 处理 ① 将搪瓷盘用肥皂水和清水洗净,再用新鲜海水洗两遍,而后倒入新鲜海水(约为盘子容积 $2/3$)。② 将盛柱头虫的面盆(或盘)一端倾斜,与海水盘的边缘接触,使虫体一一滑入盘内(图6)注意每盘内不要放置条数过多(如 $30\text{ cm} \times 45\text{ cm}$ 盘内以 12 条~15 条为限)过多会彼此缠绕折成一团容易绕断。移入盘内后仍须继续清除黏液。③ 把虫体逐条理直,静置片刻,使之恢复自然。(这时虫体仍可排出泥沙)。然后用牛角匙将少量的固体硫酸镁徐徐加于每条虫体的吻部和襟部(图7)。每条每次加 $2 \sim 4\text{ g}$,刺激它将体内剩余的沙排净为止(有的因采来的时间过长,体内泥沙已排出,就不用加了)。④ 待虫体排净沙后换一次新鲜海水,将虫体理直,约停 15 分钟,加薄荷脑于盘内水的表面上,再停约 20 分钟,将玻璃板盖在盘上,以增强麻醉效果及缩短麻醉的时间。⑤ 停 $3 \sim 6$ 小时(春冬时间稍长点无甚关系,然夏秋两季则须严格掌握时间,过久容易腐坏)。拿去玻璃板,用镊子触动虫体,视其无显著收缩即可进行杀死。⑥ 用吸管吸 40% 工业福尔马林从虫体吻部周围到尾部徐徐滴入杀死之(最好在虫体还没完全死去的情况下进行杀死,这样能保持自然状态),这样每条加 $1 \sim 3$ 遍后(视虫体大小而定),在原来盘内停放 $2 \sim 4$ 小时,然后加入相当盘内水的 $1/10 \sim 1/15$ 量的福尔马林-酒精混合液(10% 福尔马林与 70% 酒精各半配成)固定 12 小时以上,注意须将玻璃板再盖在盘上。

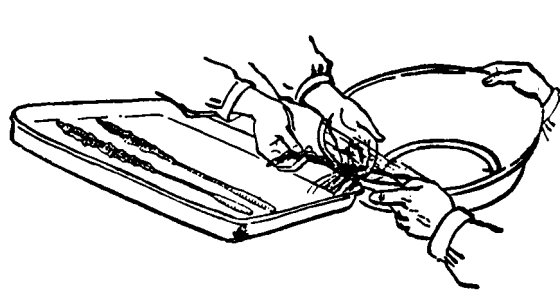


图6 将柱头虫移入海水盘中进行处理

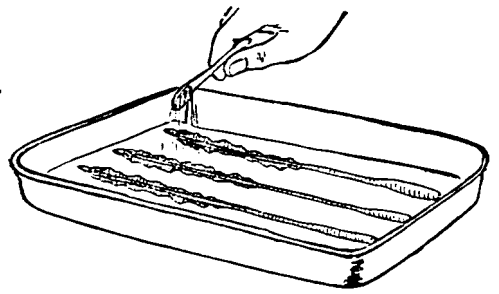


图7 加硫酸镁使虫体排除体内细沙

2) 保存:保存的方法有两种:一种是普通保存法,将固定 12 小时以上的标本移入瓷坛或广口瓶中,加新的福尔马林——酒精混合液保存之。另一种是陈列瓶装保存法,将固定好的标本从盘内取出,把虫体上的液体用吸水纸吸干或晾干,再用明胶水黏贴在玻片上,放入盛有福尔马林-酒精混合液的标本瓶中保存。瓶口可用白凡士林和蜡封起来,并用猪膀胱皮或透明纸捆扎(长期保存时液体中可加少量甘油)。

柱头虫在我国范围内产量不多,分布亦不算广,又是教学和研究中的一项重要材料,就青岛来说由于地理环境较好,适于生产实习,解放后前来进行生产实习的各院校师生人数日益增多,在工作过程中由于对柱头虫的特性以及采集、处理方面的知识掌握不够全面,造成很多损失。目前对保护稀有动物种源,虽已引起动物学界专家们的重视,我们认为标本制作工作者也是有责任的,因此我们把实际工作中摸索到的对柱头虫采集和处理的一点经验写出来供大家参考,请有关的同志们多赐指正。同时我们建议有关部门应采取适当措施,以保护青岛附近所产柱头虫的种源,禁止滥采,避免绝迹并能供科学研究和



教学上的长期利用。

为了纪念童先生,也为了此项研究工作能继续开展,必须再去采集活体柱头虫,然而自1980年初至今已有近二十年,没再做这项工作了。这么多年来滩涂环境有无变化?柱头虫还有没有?我于2001年3月9日去了薛家岛,先向当地群众询问了解了一些情况,可庆幸地是,而今已年近七十的几位当地人且又是老技术的还健在老太太2001年3月25日我们和从山东大学来的(研究生)再次赴薛家岛,特邀请了那几位老技术人员搭车同往辛岛海滩现场,经过数小时的搜寻试挖,最终也没有发现虫体。

2001年5月22日分赴辛岛和远处山里海滩采挖。在山里海滩终于挖到了柱头虫2雌1雄共3条(3条虫中发现有两条在同一洞穴中,从时间上看与数十年前的现象吻合)。我们十分惊喜,终于知道现在仍能采到活体柱头虫。材料可以解决了,研究工作可以继续下去了,我们于当晚乘火车去济南,翌日晨将柱头虫放到山大生物科学学院事先准备好的培养缸中,饲养观察。

采得的3条柱头虫在山大发育生物研究所实验室里可以成活。

我们为这项工作的承上启下做了如上点滴具体而实际的奉献,作为缅怀童先生诞辰百年纪念的一点心意。并衷心地祝愿这项工作能继续开展下去,并取得可喜成果。

继承恩师志 自有后来人 ——试论胞质在发育中的作用

秦鹏春

(东北农业大学生命科学学院)

童第周和叶毓芬两位老师 ,离开我们已经 20 余年了 ,但是 ,两位老师的道德品质、学术思想和科学成就 ,却时刻在我的脑海中浮现。我觉得 ,作为一个科学家的不易和理念追求的艰苦 ,些微的成就 ,都是在孜孜不倦的努力中取得的。我 1949 年在北京大学毕业后 ,工作了几年 ,于 1954 年到山东大学进修胚胎学 ,有幸聆教了两位老师的知识深度和学术思想 ,受益匪浅。

童先生的终生功绩 ,是多方面的。从研究卵子的发育和受精机制 ,到器官形成物质的定位 ;从研究文昌鱼受精卵的调整能力 ,到纠正前人关于文昌鱼早期胚胎发育的命运图谱。在文昌鱼胚胎发育领域 ,取得世界领先的成就 ;从研究胚孔唇的诱导作用 ,到胚层的分化机制 ,使先生成为世界级的实验胚胎学家。

在过去取得一系列世界领先成就的基础上 ,先生晚年 ,又在十分艰苦的条件下 ,致力于核质关系的研究 ,并将其理论 ,应用于生产实践。先生认为 ,细胞核在细胞分化中 ,虽然可以决定细胞质的发展方向 ,但细胞质也能决定细胞核的命运。他指出 ,很多人认为 ,细胞质是受细胞核控制的 ,实际上 ,有许多例子 ,如马蛔虫染色体的消减、蚊类体细胞染色体的消失等 ,都说明是细胞核受细胞质的控制。童先生指出“ 生殖细胞的形成 ,是由细胞质决定的……细胞质在很早时期 ,已从其他部分的细胞质分化出来……有一种特殊的细胞质 ,存在于卵子中 ,有这种细胞质的细胞 ,将来成为生殖细胞 ,没有这种细胞质的 ,将来形成体细胞……生殖细胞核 ,并不是一种特殊物质……它与体细胞核一样 ,没有功能上的区别 ,并可由体细胞核 ,形成生殖细胞核 ”。这些科学的论断 ,几十年来已经被实验结果所证实。实验证明 ,不仅蛙类和爪蟾有这种生殖质 ,鸟类和哺乳类的雌性生殖细胞 ,均含有这种生殖质。

关于细胞核和细胞质的相互作用 ,童先生最后认为“ 细胞是一个整体 ,细胞核与细胞质之间 ,不是彼此完全独立 ,而是有非常密切的关系。在构造上 ,它们可以互相沟通 ,在功能上 ,它们可以互相激发和抑制 ”。在这些理论的指引下 ,童先生首创并领导了鱼类的细胞核移植 ,即克隆鱼的研究 ,获得了迄今为止 ,在任何其他远缘动物中 ,还从未获得过的杂种克隆鱼。他们发现 ,鲤鱼胚胎的细胞核 ,移植到鲫鱼的去核卵胞质内 ,孵育出的核质杂种鱼的性状 ,有的类似于供核鲤鱼(口须) ,有的类似于受体胞质鱼鲫鱼(椎骨数) ,有的性状处于中间状态(侧线鳞片数) ,也就是说 ,细胞质是可以遗传的。70 年代 ,童先生又

与牛满江合作,用 DNA 和 mRNA 移植,研究细胞质对遗传的作用,证明卵巢的 mRNA 和睾丸的 DNA,能改变金鱼的双尾鳍为单尾鳍。在高等脊椎动物中,用这两种大分子,改变遗传性状,当时,在世界上也还是第一次,自然也引起了许多人极大的兴趣和争议,这当然是正常的现象。核移植的实验说明,到胚胎发育的一定时期,核的发育能力,没有变化,可以使卵正常发育,但是,关于胚胎的对称、背腹等的结构,仍然决定于受体胞质。董先生与叶先生,在 1963 年就认为“在个体发育过程中,细胞质和细胞核,都在继续不断的变化。细胞核能影响细胞质,细胞质也能影响细胞核,这种相互的作用,不仅是个体发育重要环节,也可能与遗传变异有密切关系。所以,细胞核移植工作,对生物的发育和遗传,以及二者间的关系,将来一定会作出更大的贡献”。38 年过去了,细胞核移植工作,不仅在哺乳动物的胚胎细胞上成功,也已在体细胞上成功。而且逐渐在向生产和生物医学领域应用发展,为人类的生活和健康服务。

哺乳动物胚胎细胞核移植,几乎在所有家养哺乳动物上均已成功。沿着两栖类体细胞核移植的路线,人们又进一步研究了哺乳动物体细胞核,可否在去核卵胞质中发育的问题。自从 1997 年 Wilmut 等以成体母羊乳腺上皮细胞,获得首例体细胞克隆绵羊“多莉”后,仅仅 4 年时间,以成纤维细胞核、颗粒细胞核与皮肤细胞核,相继克隆成功了绵羊、山羊、猪成纤维细胞,小鼠、猪颗粒细胞以及牛成纤维细胞、颗粒细胞和皮肤细胞的克隆动物,但成功率均很低,而且克隆成功的幼仔,往往在分娩后或不久即死亡。但是,有的不仅可以长大,而且可以配种、怀孕产仔或再克隆(第二代体细胞克隆牛,已经于 2000 年 1 月 23 日出生)产犊。然而,到目前为止,为什么有的克隆哺乳动物可以生存、产仔,而另一些则流产、分娩后不久死亡。是否有些体细胞核,更适于移核,还是所有的体细胞核都是等能的?是否所有卵、合子或早期卵裂球的胞质,都具有使移入的体细胞核质体,被诱导出染色体发育程序重排的能力?所有这些问题,直到今天,仍得不到正确的回答。但是,胞质体肯定具有不可替代的作用。是在核移于胞质后,核、质间可以发生蛋白质交换,从胞质中获取某些蛋白质,才导致核体积膨大的。细胞周期不同,MPF(成熟促进因子)活性也不一样,而高度活性的 MPF,可以引起染色体发生早熟性浓缩(PCC),接下来,核膨大。而且,受体胞质还可以调控许多基因的活性,例如,当将小鼠胚胎 8-细胞期的核,移入 2-细胞期的去核胞质中后,重组胚虽然可拥有蛋氨酸摄入水平,但是,多肽合成,一部分按供体核所固有的发育程序重排编码,另一部分则呈胞质所处发育时期的特征。同时,MPF 的活性,是依靠 CSF 来维持的,CSF 也是胞质的组成成分,是 C-MOS 原癌基因的产物。有人认为,胞质可产生一种诱导 DNA 发生复制的因子,称其为放行因子(licensing factor),在间期胞质中,这种因子不进入核内,只有在核膜破裂后,才与 DNA 结合,进行 DNA 复制,这种 DNA 复制,除由核因子控制外,还受胞质成分的控制。这就更充分地反映了,胚胎细胞的发育,是核、质相互作用的结果。但是,目前尚无有核质相互作用,导致移核胚的核发育程序逆转性重排的更深入的分子水平的报告。

我们的科研组,一直对哺乳动物的卵成熟、受精及早期胚胎发育研究感兴趣,并从 1980 年开始,首先研究了猪的卵子成熟、受精、合子和卵裂球胞质成分(Mt,Go,CGS,ER,LD,Al 等)的不同发育时期的形态学分布,其后,又研究了牛、羊、水貂、貉、小鼠、兔等这方面的超微结构,同时,也研究了小鼠、兔的胚胎细胞和羊、猪的胚胎细胞和体细胞的克隆。

这或许可以从超微结构水平,阐明胞质在发育中的重要性。各种胞质成分中,线粒体(Mt)在胞质遗传上,或许是最重要成分,故首先对其进行叙述。

线粒体是1857年由Kollicker在昆虫横纹肌细胞中首先发现的一种颗粒状结构,但是,直到1897年,才被定名为线粒体(mitochondria)。20世纪中期,Palade G.等,才应用电子显微镜,观察了Mt的复杂结构。其后,人们又将这些结构和三羧酸循环、氧化磷酸化反应联系起来,通过这些反应,将质子物质浓度转化为ATP,以供应细胞活动所需的能量,因此,Mt结构在不同发育时期的变化,无疑将反映细胞的机能活动水平。

Mt在哺乳动物卵母细胞和以后的胚胎细胞中,形状为圆或椭圆形,内部结构电子致密度,不同时期有所差异。数量可达到数十万个(一般细胞),而且在不同的生理状态下,形状、数量都会有明显的变化。我们的研究证明^[12],山羊卵母细胞,可以依卵泡细胞的层数和卵泡有腔与否,将其分为8个时期:1期为单层卵泡细胞;2期为2~4层卵泡细胞;3期为3层以上卵泡细胞并出现卵泡腔隙;4期为0.5~1 mm直径卵泡内的卵母细胞;5期为1.5~3 mm的卵泡内的卵母细胞;6期为3.5~5 mm卵泡内的卵母细胞;7期为5 mm以上直径卵泡中的卵母细胞;8期为排出的成熟卵母细胞。1期的Mt,多呈弥散分布于胞质中,圆形,嵴少,多呈圆环状。少数为椭圆形具横嵴。2期,Mt数目增加,基质电子致密度增大。3期,Mt形态变化不大,但电子致密度,中心低,周围高,多与RER相靠。4期时,Mt多聚集分布,有的横嵴不清,电子致密度增加,膜浓染,与SER也有联系。在卵母细胞皮质区,Mt与皮质颗粒(CGS)聚集成团,有部分Mt,开始向反当动物所特有的带帽线粒体(hooded mitochondria)过渡,并与胞质中的空泡相靠。这种Mt,经钨酸处理后,胞质皆呈深黑色,在相对较细的一端,有透明的帽状空腔。第5期的卵母细胞,Mt大部分移居于皮质区,且几乎都变为带帽Mt,其大小和形态各异。第6期的卵母细胞,Mt与高尔基复合体(Go)和SER及大、小、电电子致密度不一的CGs聚集在一起,形成皮质细胞器带。7期,Mt等细胞器,由皮质区向中央区扩散。8期,Mt以3~5个成群地散在于细胞质中。我们在对牛卵母细胞超微结构的观察中^[3],将在卵泡发育中的卵母细胞,也分为5个发育阶段,在发育早期,Mt呈圆形,嵴很少,呈横板状,主要分布在核周区,有的则无嵴。第1阶段卵泡直径在25~50 μm 时,Mt呈圆形,与RER紧密联系,并向胞质周区移动。到第5阶段,卵泡为2~6 mm直径时,几乎所有的Mt在皮质区,均转变为带帽线粒体,其表面积与体积之比,显著增大($P < 0.01$)。体外成熟24 h的牛卵母细胞,Mt向胞质中区迁移,可以看到少数Mt变为幼稚形,即圆形、电子致密度低,具少量横嵴。在我们对猪卵巢内卵母细胞的发育,进行超微结构观察时^[4],也将猪卵母细胞发育阶段分为5个,第1阶段卵母细胞直径为 $26.57 \mu\text{m} \pm 0.24 \mu\text{m}$,第2阶段为 $34.39 \mu\text{m} \pm 0.98 \mu\text{m}$,第3阶段为 $46.06 \mu\text{m} \pm 1.60 \mu\text{m} \sim 64.65 \mu\text{m} \pm 2.27 \mu\text{m}$,第4阶段直径为 $80.1 \mu\text{m} \pm 2.86 \mu\text{m}$,第5阶段为成熟卵泡内的卵母细胞,平均直径为 $110.46 \mu\text{m} \pm 2.38 \mu\text{m}$ 。第1~2阶段Mt为圆形或椭圆形,成群分布于核的一侧,少数位于周区,嵴不清,电子致密度并与RER相靠。第3阶段,Mt在胞质中三五成群分布,皮质区多。Mt总数增多,体积增大,具有环行、纵行和横行的嵴,基质中出现了高电子致密度的颗粒。Mt间夹有RER,有的则被RER包围。在皮质区,见有Mt,Go,CGs与ER构成的类似核旁复合体的结构,Mt和ER在复合体周围。在环层板(Al)一侧,也可见到多个Mt。第4阶段Mt,完全迁到了皮质周区,到第5阶段,

Mt 变小, 嵴和颗粒消失, 基质电子致密度增大。我们在研究猪排卵后, 卵母细胞不同老化阶段(排卵后 18、24、36 和 48 小时)超微结构时发现^[5], 18、24 小时时期, Mt 呈圆形, 横嵴不规则, 基质电子致密度逐渐加大。36 小时时, Mt 排列成行, 致密度更大。48 小时, Mt 经钨酸处理几呈黑色。我们还对野生动物貉的卵母细胞体内发育, 进行了研究^[6], 也将其分为 8 个时期, 其各期直径依次为: 1 期 $30.12 \mu\text{m} \pm 1.03 \mu\text{m}$, 2 期为 $61.58 \mu\text{m} \pm 1.56 \mu\text{m}$, 3 期为 $105.10 \mu\text{m} \pm 1.21 \mu\text{m}$, 4 期为 $111.38 \mu\text{m} \pm 6.46 \mu\text{m}$, 5 期为 $113.24 \mu\text{m} \pm 2.49 \mu\text{m}$, 6 期为 $114.24 \mu\text{m} \pm 5.82 \mu\text{m}$, 7 期为 $126.14 \mu\text{m} \pm 4.2 \mu\text{m}$, 8 期达到 $129.38 \mu\text{m} \pm 10.02 \mu\text{m}$ 。1~4 期的 Mt, 密集成群存在, 或散在于整个胞质内, Mt 呈圆形, 大小不等, 电子致密度高。多与 RER 相靠。5~6 期 Mt 数量增加, 有的 Mt 呈亚铃形或棒状, 纵嵴、横嵴清楚。并开始向皮质迁移, 基质开始去致密, 出现颗粒状物质, Mt 形态多为圆形, 有的与脂滴相伴, 有的则与 RER 接触密切。7~8 期, Mt 内嵴的数量增加, 多分布于皮质区。后期, 电子致密度减小, 嵴的数量也减少。卵母细胞成熟受精以后, 在山羊^[1], 带帽 Mt, 电子致密度降低, 出现数条横嵴, 但帽腔有的存在, 有的消失, 消失者嵴也增加。貉卵母细胞受精后^[6], 原核胚的胞质区, 仍有许多密集存在的 Mt, 嵴不清, 基质周围电子致密度高, 中心低。卵裂后 2-细胞期, 在卵裂球连接处, Mt 基质密度高, 胞质内密度低, 嵴不多。Mt 多与 Go 和 LD 相靠。4-细胞期, Mt 数量增加, 形态多样化, 但是, 均具较多横嵴, 大部分集中在核周区, 一部分分布于胞质周区。我们在山羊受精后早期胚胎发育的研究中^[7,8], 也发现 2-细胞期, 大部为带帽 Mt, 嵴少、基质密度高, 帽腔很大, 有的向外开口, 有的有两个腔。4-细胞时, 有的 Mt 呈圆形, 有的为椭圆形, 电子致密度均低, 横嵴清楚。在猪受精后合子胞质成分的研究中^[9], 原核期, Mt 在质膜下仍与未胞吐的皮质颗粒(CGs)相伴, 电子致密度中等, 基质中具颗粒状物质, 嵴不清, 有的中央致密度低, 周围高, 并与 SER 和板状或环状层板(Al)相靠。有的 Mt, 参与多泡小体的形成。猪体内多精受精时(In Vivo)^[10], 3~4 细胞胚, Mt 形状呈圆或椭圆形, 基质电子致密度高, 有少量横嵴, 但不清。猪体外受精时(In Vitro)^[11],

在卵母细胞体外培养前, 可以见到数个 Mt 联起呈环形, 基质密度高, 有数条纵嵴, 有的 Mt 也呈圆形, 基质电子致密度低, 有颗粒状物质。培养 36 h 后, Mt 多呈圆形, 位于皮质周区, 基质密度高, 嵴不清, Mt 仍与残存的 CGs 混在一起。在牛卵母细胞低温冷冻保存后^[12,13], 进行了 Mt 受损害情况的观察。我们应用三步平衡法和玻璃化法, 在 -196℃ 的液氮中保存后发现, GV 期卵母细胞, 冷冻复苏后的卵母细胞, Mt 虽仍成团存在, 但帽已消失, 嵴也不清, 基质电子致密度高, 有的 Mt, 却变性成为空泡状。解冻后, 经过体外培养, Mt 出现了形状不规则的嵴, 有的恢复了带帽 Mt 状, 具高密度基质。可见, 冷冻后, Mt 受到了损伤, 但经过培养后, 仍具有一定的恢复能力。

综上所述, 各种动物卵母细胞, 在成熟、受精后的不同时期, 不同状态下, Mt 的动态形态学变化, 所得的简要规律如下。在卵母细胞发育时, Mt 的形状由圆形变为长椭圆形。基质在不同时期, 由浅变深又变浅并出现颗粒。嵴由少变多, 在不同动物, 形状由横嵴、圆形嵴或纵行嵴组成。反刍动物, 则由圆形的 Mt, 变为基质密度甚高的带帽线粒体, 受精后, 早期, 仍具这种 Mt, 但帽腔有的开口。大部分哺乳动物, 受精发育到 4-细胞后, 恢复到正常 Mt 的形状, 即电子致密度低, 嵴较多, 清晰。Mt 经损伤后, 在一定的条件下, 具有一

定的恢复能力。Mt 在不同时期这些明显的形态学变化,当然与这些时期的细胞机能状态密切相关的。

除 Mt 以外,我们在上述动物中,还研究了其他一些细胞器。在卵母细胞不同成熟时期,在受精以后,这些细胞器,在形态和数量上均有明显的变化。这些细胞器包括高尔基复合体(Go)、内质网(ER)、环层板(Al)、皮质颗粒(CGs)、溶酶体(Ly)、核糖体(Ri)以及作为包含物的脂滴(LD)、糖原颗粒(GG)。它们虽有不可取代的作用,但与 Mt 相比,还是次要的,故不详述,只作些简要的规律性的说明。其总的规律是,Go 最初在核一侧,囊泡层数较少,随着卵母细胞发育的进展,Go 移向皮质区,层数由少变多,并产生 CGs 与形成透明带(ZP)。卵成熟时,Go 数量变少,并移向内部。CGs 外包以单位膜,在猪,其内含物致密度由低到高,后期完全像初级溶酶体状,但直径较小,电镜下呈深黑色,呈线状排于卵质膜下。CGs 中含有丰富的酶类,当精子穿卵后,大部分胞吐,将内容物倾于卵周隙(PVS)中,使多余精子无法入卵,故在阻止多精受精中,起重要作用。卵老化时,CGs 也可整体外排或内移。直到卵裂后 CGs 才逐渐消失。ER 在卵母细胞早期,数量比晚期多,特别是 RER。这些 ER,多与 Mt,Go 或 LD 相伴。SER 可以形成 Al,后者有 10 余层更多的囊泡层,有的 Al 在近核膜处,与核膜相连,这可能和核与胞质间的物质传递有关。当卵母细胞发育增大时,Al 减少或消失,但在猪,卵裂胚的胞质中,仍然可以见到 Al 在核周区存在。LD 在各种动物卵母细胞的不同发育时期,大小、成分都有差别。总地说来,家畜的卵母细胞中,LD 均较多,尤以猪为甚,LD 不仅大,而且数量也多,故在光镜下,胞质不透明,也见不到核,这给猪的移核,造成一定的困难。LD 在卵母细胞发育早期,内容物电子致密度低,其后,逐渐增大,并出现絮状物,后期和受精后,则形成大的脂肪泡。牛、羊的 LD 较小,前后期的内容物,电子致密度无显著变化。但是,在牛、羊卵母细胞发育过程中,胞质内均见到了类晶体。在对貉的卵母细胞发育过程的研究中^[6]。4~8 期时,大的 LD 内容物,均质,致密度低。其后,除均质的 LD 外,也可见到内容物呈絮状、基质密度高的 LD。体外培养 48 h,LD 也呈增多的趋势,内容物为中等电子致密度,老化过程中,也可以见到内含物均质、低密度和絮状的 LD。

现在,再回过头来谈谈 Mt 的一些功能问题^[14]。Mt 内膜上有 F_1 -ATP 酶,膜间隙中,也有许多种酶类。在 Mt 基质中,具有蛋白质、脂类、环状 DNA 与 RNA。Nass M. 在 1963 年,在 Mt 中发现了 DNA,这种 DNA,也可以复制。在细胞周期的 G_2 期到胞质分裂,核 DNA 可以编码 mtDNA,复制时所需的酶类,可以在胞质中合成。在哺乳动物,mtDNA 中含有 16300~19200 个碱基对,除编码 mtrRNA 和 22 种氨基酸所需的 tRNA 外,仅仅可以编码 13 种多肽链,所以,由 Mt 编码合成的蛋白质,只有 20 种左右。而 Mt 中的大多数蛋白质,是由核基因编码的,在胞质中合成,再进入 Mt 中。在小鼠和仓鼠的细胞杂交中,仓鼠的一些染色体可丢失,但两种动物的 mtDNA 却保留了下来,但带 Poly-A 的仓鼠 mtrRNA 及其相应的蛋白质,却大量地减少了,只有 mtrRNA,在这些细胞中,是有效转录的。因此,当仓鼠 mtDNA 表达时,需要由核 DNA 编码的酶时,表达水平就相应地降低了。

最后,我们再来简要地谈谈克隆动物的核、质相互作用问题^[15~17]。首先,当供体核移到受体胞质后,核首先发生膨大,其后,核仁消失。这可能是由于胞质中的蛋白质进入核内所致,从而引起染色质发生变化。在哺乳动物胚胎细胞核移植时,核的直径在受体胞质

中,至少膨大小 2 倍。进入的蛋白质,包括非组蛋白、拓扑异构酶和精氨类物质等。但是,核膨大需要活化的胞质,在兔、绵羊、牛等核移植中发现, G_1 或 S 期的供体核与 S 期的胞质融合后,有利于移核胚的发育。而供体核与受体胞质的不同步,则可以引起核早熟染色质凝集,而这种凝集,主要是由胞质内 MPF 水平过高所致,表现为核膜破裂及间期染色质凝集,造成染色体损伤,引起移核胚的染色体丢失,使染色体成为非正倍性,影响正常发育。将牛卵母细胞去核后活化 24 h 的胞质(S 期)作为受体胞质,将牛 S 期的供体核移入,得到了较高的囊胚发育率(22%),而以 MII 期的卵母细胞作为胞质受体,则只有 5% 的囊胚发育率。但是,在小鼠,染色质凝集,却是供体核发育程序重排所必需的。我们在体细胞和转新霉素基因体细胞克隆山羊的研究中^[18],也认为供核细胞所处的细胞周期,是影响克隆羊胚发育的重要因素之一。处于 G_0 、 G_1 、M 或 G_2 期的(转新霉素基因的成纤维细胞为 M/ G_2 期,颗粒细胞为 G_1 期,胎儿成纤维细胞为 G_0 期)供核细胞,都可以用于克隆实验,并获得正常的克隆山羊(胎儿成纤维细胞作为核供体,出生率为 2.94%,颗粒细胞作为核供体,出生率为 1.3%;用转新霉素基因成纤维细胞为供核体的出生率为 5.5%)。但是,处在 S 期的细胞,不能用于克隆,因为正处在 DNA 合成中,移入去核胞质后, DNA 合成将被终止,形成染色体数量和结构异常,使克隆失败。

虽然我们对卵母细胞胞质中的细胞器,在不同发育时期的结构和移动,有了一定的了解,但是,这些细胞质成分,在核的不同发育时期,如何合成蛋白质和酶类,并影响细胞核的 DNA 合成和转录,最后影响胚胎或移核重构胚的发育,还缺少系统的工作,或者说有些机制,特别是分子机制,还不甚了解,从而影响移核胚的正常发育,并导致克隆胎儿的流产、死亡。但是,有一点是可以肯定的,就是细胞质是可以遗传的,这在童先生科研组移核鱼工作中,早已肯定了。另外,在 1999 年 9 月,科学家已经证明,多莉羊的 mtDNA,不是来自其核供体,而是来自胞质受体中的 mtDNA,至于这种 mtDNA 如何遗传给下一代,仍有待于从分子水平上进行研究、阐明,以便于采取措施,使克隆动物的成功率不断提高,并应用实践,为人类造福。

童老师和师母离开我们已经 20 多年了,但他们的学术思想,却极大地影响着他们的一些后代,并将继续不断地将其发扬光大。

参考文献

- [1] 谭景和. 山羊卵子的研究 [博士学位论文]. 哈尔滨: 东北农学院, 1998
- [2] 谭景和, 孙青原, 杨增明, 秦鹏春. 山羊卵母细胞发育的超微结构研究. 解剖学报, 1992, 23(1): 105 ~ 110
- [3] 孙青原, 秦鹏春. 牛卵母细胞发育的超微结构研究. 山东农业大学学报, 1989(1): 9 ~ 16
- [4] 李云龙. 猪卵巢卵母细胞发育的超微结构研究. 畜牧兽医学报, 1985, 16(2): 73 ~ 82
- [5] 谭景和. 猪排卵后卵母细胞老化过程的超微结构研究. 畜牧兽医学报, 1985, 16(1): 1 ~ 10
- [6] 冯怀亮. 猪配子发育和早期胚胎细胞分化的研究. [博士学位论文]. 哈尔滨: 东北农业大学, 1992
- [7] 杨增明. 山羊早期胚胎发育的超微结构和细胞化学研究. [博士学位论文]. 哈尔滨: 东北农学院, 1989
- [8] 杨增明, 谭景和, 秦鹏春. 山羊早期胚胎发育的超微结构研究. 动物学报, 1992, 38(1): 11 ~ 16
- [9] 秦鹏春, 李云龙, 杨庆章. 猪受精及合子胞质成分的超微结构研究. 中国农业科学, 1983, 4: 83 ~ 88
- [10] Ping Xia, Zhouji Wang, Zengming Yang, et al. Ultrastructural study of polyspermy during early embryo development in pigs, observed by scanning electron microscope and transmission electron microscope. Cell Tissue Res, 2001, 303: 271 ~ 275

[11] 秦鹏春 ,吴光明 ,谭景和等. 猪卵母细胞体外成熟与体外受精的超微结构研究. 解剖学报 ,1994 25(3) 281 ~ 285

[12] 孙青原. 牛卵母细胞体外成熟、冷冻及受精的研究.[博士学位论文]. 哈尔滨 :东北农业大学 ,1994

[13] 孙青原 ,秦鹏春 ,刘国艺 ,等. 牛卵母细胞冷冻损伤的研究. 中国兽医学报 ,1994 ,14(1): 41 ~ 47

[14] 王钢峰. 淡水鱼类线粒体基因的克隆和核苷酸序列结构分析.[博士学位论文]. 哈尔滨 :东北农业大学 ,1989

[15] 李光鹏. 猪胚胎细胞核移植及相关问题的研究.[博士学位论文]. 哈尔滨 :东北农业大学 ,1998

[16] 孟励. 鼠类早期胚胎发育核质相互作用的研究.[博士学位论文]. 哈尔滨 :东北农业大学 ,1994

[17] 周琪 .哺乳动物核质相互作用及受精过程中信号传递的研究.[博士后研究报告]. 哈尔滨 :东北农业大学 , 1999

[18] 邹贤刚. 山羊体细胞和转基因体细胞克隆的研究.[博士学位论文]. 哈尔滨 :东北农业大学 2001

鳊鱼卵子发育能力的研究^{*}

王 秋

(青岛海洋大学海洋生命科学院)

硬骨鱼卵子的发育 ,胚胎学家有两种不同的意见。在 *Fundulus* ,Morgan(1893)、Lewis(1912)、Hoadley(1928)与 Nicholas 和 Oppenheimer(1942)在 2 到 4 分裂球时期 ,去掉一部分分裂球 ,得到正常的幼鱼 ,所以他们认为分裂早期分裂球的发育能力是等能的。Oppenheimer(1936)在同种鱼卵 ,将分裂球与卵黄分离 ,她发现在 32 细胞时期以前分离的胚盘 ,发育到囊胚为止 ,32 细胞以后时期分离的胚盘 ,能进行原肠形成 ,并形成胚胎的某些器官和组织。128 细胞时期分离的胚盘可发育为近乎正常的胚胎。所以她推想在这种鱼有一种有关形成原肠的物质 ,在 32 细胞时期以后流入胚盘 ,使卵子有进行原肠形成的可能。

在金鱼 ,童第周等用切割(Tung and Tung ,1944 ;Tung ,Chang and Tung ,1945)或缚扎(童第周、李嘉泳、叶毓芬 ,1955)或离心后切割(童第周、吴尚勤和叶毓芳 ,1955)或分离胚盘等实验 ,研究卵子的发育能力 ,他们认为在金鱼卵有一种形成胚胎的物质 ,存在于卵子赤道线下面的一面。在卵子分裂过程中 ,逐渐流入胚盘 ,所以他们认为分裂球发育的能力要看胚胎形成物质流入与否而定 ,并不是等能的。

本实验是以鳊鱼为材料 ,研究卵子的发育能力 ,目的是了解在这类卵子中 ,是否和在金鱼卵子一样 ,也有胚胎形成物质的存在。

材料和方法

本实验材料是鳊鱼(*Rhodeus sp.*)卵子。此鱼身体较小 ,在每年二三月到六七月间产卵于河蚌的外鳃腔中。为了实验的便利起见 ,我们一般都是采用人工授精的方法。将雄鱼放在盛水少许的玻璃皿中 ,轻轻的挤压其腹部即有白色精液排入水中 ,然后以同样方法挤压雌鱼 ,卵子即可由排卵管顺序排出 ,在水中受精。卵子为长圆形 ,动物极较钝 ,植物极较尖 ,两极可以清楚的辨别。受精后将卵子移置于 Holtfreter 溶液内 ,用钟表镊子去掉卵膜 ,然后用玻璃针切割。手术后再将卵子移置于无菌水中培养。胚胎固定于 10% 冰醋酸饱和^①汞中。切片厚 8 μm ,以戴氏苏木精和曙红进行双重染色。

^{*} 本文为研究生毕业论文之一部分。由叶毓芬教授指导 ,童第周教授仔细审改初稿 ,谨此致谢。

本文结果曾在 1963 年全国实验动物专业学术讨论会上宣读过。

实验和结果

实验分 3 组进行 ,在不同的分裂时期 ,① 将卵子在不同部位横切割为两部 ;② 将分裂球和卵黄的分离 ;③ 将卵子按第一次分裂平面纵分为长形两部。

在手术过程中 ,有时损失卵黄一部分 ,如果操作良好 ,卵黄可以损失极少 ,甚至可以完全避免损失。手术后的卵子 95% 以上可以分裂发育 ,死亡多半产生在囊胚期以后。鲮鳂鱼卵发育较缓慢 ,受精后(在室温条件下) ,第一次分裂往往需要 1.5 小时到 2.5 小时 ,以后每次分裂也需要 0.5 小时到 1 小时。快慢须视温度而定。中轴器官的发生完全 ,一般要在 3 天以上。现将各组实验和结果分述如下 :

1. 横切割

横切割的实验是将受精卵的 1 2 4 8 ,16 或 32 细胞时期 ,在 1/2 2/3 5/6 处进行横切割(图 1)。手术后动物半球部分都能发育。兹将切割及发育情况列于表 1。

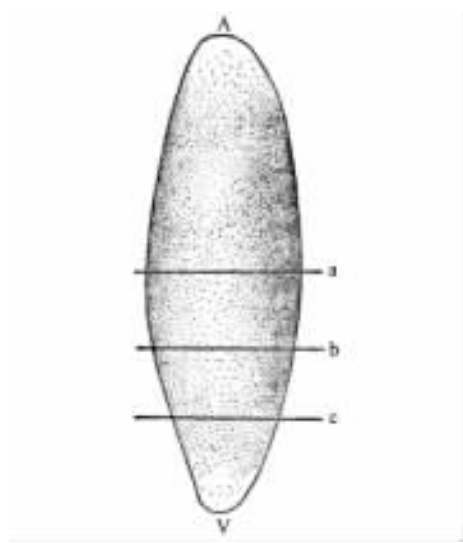


图 1 卵切割部位的图解
a. 1/2 , b. 2/3 , c. 5/6
A. 动物极 B. 植物极

表 1 不同时期横切割的结果

切割位置	手 术 时 期	手术 数目	结 果		
			胚胎	胚盾	囊胚或 超囊胚
$\frac{1}{2}$ (赤道线)	受精卵	5			5
	2 细胞	3			3
	4 细胞	7			7
	8 细胞	6			6
	16 细胞	35	7	10	18
	32 细胞	17	13	4	
$\frac{2}{3}$	受精卵	6			6
	2 细胞	5			5
	4 细胞	16	7	6	3
	8 细胞	13	13		
$\frac{5}{6}$	受精卵	76			76
	2 细胞	23	15		8
	4 细胞	10	10		

根据表 1 中的结果在 1/2 处切割 16 细胞以前都没有胚胎出现 ,16 细胞和 32 细胞才有可能形成胚盾或胚胎 ,所形成的胚胎 ,从外形上看都很完整 ,有眼、听囊、肌节等构造。在切片上中轴器官发育均甚完善 ,前肾清楚可见。在 2/3 处切割 4 细胞时期的卵块有可能发育为胚胎 ,胚胎外形也很正常 ,形体较 1/2 处切割所得的胚胎略大。在这些胚胎中 ,

有一例,眼、听囊正常,脑的分化不清楚。另一例,耳囊中无耳石。在5/6处切割2细胞时期的卵块就能发育成较为完整的胚胎,胚体较前者更大(图3),但1细胞时期,有同一平面切割仅能发育为超囊胚(图2)。

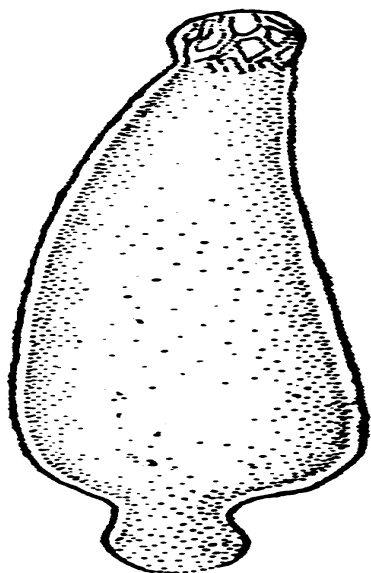


图2 受精卵5/6处切割后培养到3天的超囊胚外形

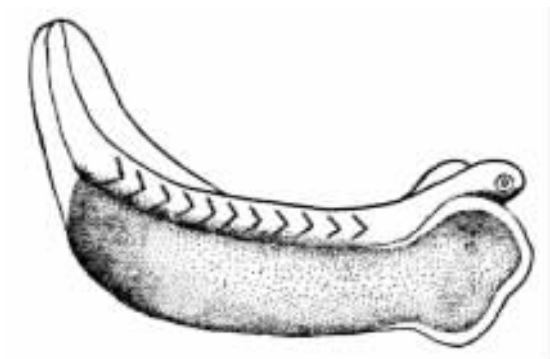


图3 2细胞时期在卵的5/6处切割后,动物性半球所形成的胚胎

从以上实验可以看出,卵子在不同时期各部位的发育能力有所不同。时期愈后,成胚胎的可能性跟着切割的地位而升高。这与童第周、张致一、叶毓芬(Tung, Chang, Tung, 1945)在金鱼实验中所获得的结果相似,说明在鳊鱼卵子也象金鱼卵子一样,有一种胚胎形成物质的存在。它随着卵子的发育,由植物性半球流向动物性半球。这种物质在2细胞时期,由植物性极流入5/6的地区,在4和8细胞时期,流入2/3的地区,在16和32细胞时期,流经赤道线,进入动物性半球。

2. 分裂球与卵黄分离

在这一组实验中,也可见到形成胚胎物质的存在和流动。我们把受精卵培养在 20 ± 0.5 的水箱中,经过5小时,在第6次分裂的时候(约64细胞)取出卵子进行分裂球和卵黄的分离手术。共做7例,皆发育为较小的超囊胚,结构与一般的超囊胚一样。内有少许卵黄,系切割时附在胚盘底没有去净的部分。在5.5小时(约第七次分裂,128细胞)取出卵子做同样的实验,共6例,内有4例发育为胚胎(图4),2例发育为超囊胚。胚胎,有些外形是不正常的,躯干弯曲,卵黄囊突起不规则,但其内部构造正常,有肌节、神经管、眼、听囊等。有的外形正常,仅身体较小。在6小时(约第七次分裂以后,128细胞时期结束)分离的9例,均发育为胚胎。胚胎内部都很正常。



图4 分离下的胚盘所形成的胚胎

表 2 是这组实验结果的统计。

以上的结果指出 ,在 64 细胞时期分离的胚盘不能发育为胚胎 ,而在 128 细胞时期分离的可以成为胚胎。这说明鳉鱼卵子的胚胎组成物质是在 64 细胞时期以后流入胚盘的。

表 2 分裂球与卵黄分离后 ,发育的结果

手 术 时 期	手术数目	结 果	
		胚 胎	超囊胚
受精后五小时(约 64 细胞)	7		7
受精后五小时半(约 128 细胞)	6	4	3
受精后六小时(128 细胞以后)	9	9	

3. 纵切割

在 2 细胞 4 细胞 8 细胞时期沿第一次分裂平面切割。切割时如手术良好则卵黄可以不损失 ,如果操作不好则损失一部分卵黄。因卵子为长形 纵切困难 ,所以死亡率很高。切割后的第一次分裂平面有时等于原来的第二次分裂平面 ,有时与第一次分裂平面平行。它们的原因尚不能肯定 ,似乎与切割的时间早晚有关。也就是说可能服从 Hertwig 和 Saches 分裂法则。实验结果如表 3 所示 ,共 40 例 ,两半都发育为完整胚胎的有 5 例(图 5) ,其中一个胚胎不完整 ,两半发育为囊胚的 20 例 ;一半发育为囊胚 ,一半为胚胎者 15 例。根据以上的结果 ,我们可以说卵子纵分为两部后 ,每部都可有发育为胚胎的能力 ,如两半部都是胚胎的例子 ;也可以半部有发育为胚胎的能力 ,半部没有 ,如一半成胚胎 ,一半成超囊胚的例子 ;至于两半部都发育为超囊胚的例子 ,可能是切割时损害胚胎的形成物质 ,正如童第周等(Tung and Tung ,1944 ;童、李、叶 ,1955)在金鱼中所证明那样。

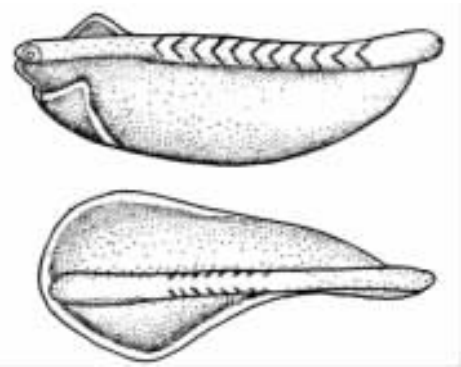


图 5 在 4 细胞时期经第一次分裂平面纵切割后 ,两半所形成的两个胚胎

表 3 按第一次分裂平面纵切割的结果

手术时期	手 术 数 目	结 果		
		2 个 胚胎	1 个胚胎 1 个囊胚	2 个 囊胚
2 或 4 细胞	40	5	15	20

讨 论

从上面 3 组的实验结果来看,我们认为鳊鱼卵子的结构基本上与金鱼和 *Fundulus* 的卵子相似。第一,它也有与胚胎形成有关物质的存在。有这种物质时,卵子能发育为胚胎。没有时,只能成为超囊胚。第二,这种物质存在于植物性极附近,受精后逐渐流向动物性半球,进入胚盘。这在我们第一组横割实验和第二组分离胚盘的实验中已证明。第三,这种物质存在的地位是在植物性极附近的一边。所以在纵分割时,有一半成胚胎,一半成超囊胚的现象。至两半都成胚胎的例子,原因可能是分割平面经过胚胎形成物质的中心,所以每半都有这种物质的一半,仍能使卵子进行正常的发育,正似两栖类中我们所熟知的情况。根据以上这些事实,所以我们认为鱼类卵子的分裂球是等能的意见,在鳊鱼是不适用的。

但有关胚胎形成物质存在的地位,各种鱼类并不一致。在鲟鱼(Гинзбург, 1953)所见到的产生背唇的明区是在赤道线以上。在 *Fundulus*, 童第周(1955)认为是在赤道线上或赤道线地区,因他将卵子在赤道线分割为二部后,得到构造完整,但身体较短的幼鱼。在金鱼卵子中,童第周、叶毓芬和张致一(Tung, Tung and Chang, 1949)的横分割实验证明这种有关胚胎形成物质是在植物性半球。而鳊鱼,从我们的实验来看则在植物性极附近。这种现象,即物质存在地位的高低,是不是与卵子含卵黄的多少有关系,如 Гинзбург 所提出的那样。看来也并不如此。虽然鲟鱼和 *Fundulus* 卵含卵黄多,胚胎形成物质的地位高。金鱼卵含卵黄比较少,地位也低。但鳊鱼卵含卵黄也很多,而这种物质存在的地位却很低。所以在鳊鱼来说,地位的高低似不是卵黄多少的关系。

结 论

1. 本实验以鳊鱼(*Rhodeus sp.*)为材料,用横分割和纵切割以及分离胚盘的方法研究有关胚胎组成物质的存在情况。

2. 受精卵在植物性极附近切去 $1/6$,仅能发育为超囊胚,不能发育为胚胎,而在 2 细胞时期同一部位的切除,可以发育为胚胎。

3. 卵子在植物性半球切去 $1/3$,在 4 细胞时期以前发育为囊胚,4 细胞或以后的时期,能发育为胚胎。经过赤道线切去卵子的植物性半球,在 16 细胞以前动物性半球发育为囊胚,16 细胞或以后的时期,能发育为胚胎。

4. 在 128 细胞时期以前,由卵黄分离的胚盘不能发育为胚胎,在 128 细胞时期以后,分离的胚盘可以发育为胚胎。

5. 在 2 细胞时期,经第一次分裂平面将卵子纵分为两半,小部分例子,每半部都能发育为正常或近乎正常的胚胎,较多的例子,一半发育为完整的胚胎,一半发育到囊胚;一半的例子两部都发育为囊胚。

6. 根据实验结果,认为鳊鱼卵子的结构与 *Fundulus* 和金鱼卵子的结构相类似。在卵质中有一种有关胚胎形成的物质,在植物性极附近的一边。受精或激动后,逐渐流向

动物性半球 进入胚盘。

参考文献

1 童第周 李嘉泳 叶毓芬. 鱼类卵子发育能力的进一步研究. 实验生物学报. 1955 4 107 ~ 125
2 童第周. Fundulus 卵子的发育能力的研究. 实验生物学报. 1955 4 129 ~ 145
3 童第周 吴尚勤 叶毓芬. 经离心作用后鱼类卵子分割的研究. 实验生物学报. 1955 ,4 365 ~ 383
4 Hoadley , L. . On the localization of developmental potencies in the embryo of Fundulus heteroclitus. J. exp. Zool. 1928 , 52 7 ~ 54
5 Lewis , W. H. , Experiments on the localization in the eggs of a Teleost fish (Fundulus heteroclitus). Anat. Rec. 1912 ,6 1 ~ 6
6 Morgan , T. H. . Experimental studies on the Teleost eggs. Preliminary communication. Anat. Anz. 1893 ,8 803 ~ 814.
7 Nicholas , J. S. and Oppenheimer , J. M. Regulation and reconstitution in Fundulus . J. Exp Zool. 1942 ,8 803 ~ 814
8 Oppenheimer , J. M. . The development of isolated blastoderms of Fundulus heteroclitus. J. Exp. Zool. 1936a ,72 247 ~ 269
9 Tung , T. C. (童第周)and Y. F. Y. Tung(叶毓芬). The development of egg-fragments isolated blastomers and fused eggs in the goldfish. Proc. Zool. Soc. Lond. 1944 ,114 46 ~ 64
10 Tung , T. C. (童第周) ,C. Y. Chang(张致一) and Y. F. Y. Tung(叶毓芬). Experiments on the developmental potencies of blastoderms and fragments of teleostean eggs separated latitudinally. Proc. Zool. Soc. Lond. 1945 ,115 175 ~ 188
11 Гинзбург А. С. , Возникновение билатеральной симметрии в яйцах осетровых рыб. ДАН СССР ,1953 ,90 477

AN EXPERIMENTAL STUDY ON THE DEVELOPMENTAL POTENCY OF THE EGG OF CHINESE BITTERLING , RHODEUS SP.

Wang Qiu

(Department of Marine Biology , College of Oceanology , Tsingtao)

Abstract

Experimental studies on the developmental potency of the teleost egg has long been confined within few species of fishes. In the present paper , the Chinese bitterling , *Rhodeus sinensis* , is taken as a material for this subject. Owing to the occuring of blastokinesis in the egg , the pattern of its embryonic development differs to a considerable extent from that of those species ever studied. This suggested a question , whether the developmental potency of the bitterlings egg follows the general rule or not. The technique of operations is similar to that described by Tung and his collaborators in their cutting experiments on *Carassius* and *Fundulus* (1944 , 1945 , 1955). The experiments were carried out in three groups :(1) with egg fragments latitudinally separated ;(2) with egg fragments meridionally separated ;(3) with blastomere isolated from yolk mass. The results of these experiment will suffice to make evident the fact that not only bitterling exits some organ-forming substance , within its egg , but also it plays an important role in the formation of a normal embryo. Experimental results also showed that at and after fertilization , this substance is distributed on one side of 5/6 to the vegetal pole of the egg. Compared with the results of the experiments performed in *Carassius* , *Fundulus* and *Salmo* , the present paper has come to the conclusion that , though both revolution of embryonic shield and rotation of yolk sac occured. It is found there is a fundamental similarity in the organization , but also fragments of the nucleated egg are not totipotent.

[原载《实验生物学报》1965 年 10 卷 2 期]

激光诱导泥鳅卵细胞融合 ——一种新的细胞融合方法

张闻迪 赵 白 王 秋 葛国昌 李忠平 邹建华

(青岛海洋大学)

本文提出了一种新的细胞融合方法——激光诱导细胞融合,并以泥鳅受精卵为材料进行了细胞融合实验,获得成功。激光融合的优点是无毒,无损伤,融合后成活率高。实验中融合的泥鳅卵大都能继续卵裂发育,有的经卵裂、囊胚、原肠到器官形成,直至幼体。

关键词 细胞融合 激光 卵细胞

人工诱导细胞融合的研究是 60 年代初首先由日本冈田善雄发现灭活的仙台病毒能使细胞融合开始的^[1]。70 年代 Kao 等使用聚乙二醇(PEG)、钙离子等化学诱导因子也能导致细胞融合,从而提出了化学融合方法^[2]。病毒的和化学的融合方法近年来取得了一些进展,融合率由 10% 提高到 30%^[3,4]。主要的缺点是病毒引起感染和化学药品的毒性以及它们在融合过程中不可控的作用方式^[5]。80 年代初,联邦德国的 Zimmermann 发展了以高压脉冲电场诱导细胞融合的电融合技术,在相当大程度上克服了上述方法的缺点,使融合率提高到 60% 以上^[6]。但用于动物生殖细胞时卵裂不能正常进行^[7]。这可能是由于电融合时贯穿整个细胞的高压电脉冲造成细胞内含物损伤的缘故。

激光微束技术的发展,特别是对单个活细胞进行亚细胞水平上的显微外科手术的成功^[8],预示了微束激光作为细胞工程有力手段的优势。正是由于充分利用了微束激光的单色性、高功率密度、短脉宽和极小的作用范围等特点,使得活细胞在进行亚细胞水平手术后仍可存活。微束激光的这种显著特点使其有可能发展成为一种“无毒”的细胞融合方法。我们仔细地研究了这种可能性,并对泥鳅受精卵进行了融合试验,获得了成功。这种利用微束激光对两个离体细胞进行融合的方法,还未有过报道。我们的实验结果说明,激光可以诱导细胞融合,融合后的细胞可以存活发育,经卵裂期、囊胚期、原肠期、孵化期,直至幼鱼。

实验装置

基本设备是激光微束系统。高峰值功率密度、短脉冲 YAG 激光器作为激光系统的基本光源。通过二倍频产生的 $0.53\text{ }\mu\text{m}$ 激光以及由它泵浦染料产生的 $0.59\text{ }\mu\text{m}$ 激光是我们用作融合的工作激光。另置一 He-Ne 激光作光学系统的调准和激光照射瞄准用。激光经显微镜聚焦对样品进行照射,样品上产生光致效应的范围由显微镜物镜和激光能量

来控制。实验样品既可通过显微镜观察,又可同时由电视摄像监视器观察和进行照相记录。

材料与方法

选用成熟泥鳅鱼,经人工催情处理后挤出成熟鱼卵,放入 1/10 Holtfreter 培养液中,并进行人工授精。融合前除去卵膜,方法是:受精后约 1~2 分钟,待卵膜举起时,将卵放入浓度为 2 mg/mL 的胰蛋白酶溶液中,约 5 分钟后,卵膜脱落成为裸卵。用 Holtfreter 液清洗 3 次,待用。然后挑选大小基本相同的圆形卵,将卵细心地排在特制的有机玻璃槽中,槽的宽度和深度略大于卵的直径,以使卵能单层紧密地在槽中排成一行。槽中盛有 Holtfreter 液。有机玻璃槽的厚度应使它置于载物台上时,激光能方便地聚焦于其中的受精卵上。

将排好的卵置于显微镜下,用 He-Ne 激光仔细瞄准两个紧贴在—起的裸卵接触处。开启工作激光,在与卵排列相垂直的方向上进行照射。调整物镜和激光能量,使照射到细胞质膜上的能量密度控制在仅能使质膜产生可恢复性微孔范围内,以便使两个细胞的内含物通过激光照射部位进行混合从而达到融合的目的,但又不致外溢。过大的能量密度将使质膜产生永久性微孔,造成细胞内含物外溢而死亡。对泥鳅受精卵实测结果,能量密度以 $10 \mu\text{J}/\mu\text{m}^2$ 为宜。激光照射后在显微镜下仔细检查融合情况,将融合的细胞置于 Holtfreter 液中培养,观察记录其发育情况。

结 果

(一) 融合率

“两个以上的细胞合并成为一个细胞或一个多核细胞称为融合细胞”(童第周, 1973)^[9]。细胞融合的最基本特征是细胞相互之间质膜消失,细胞的内含物包括细胞核、细胞质及卵黄颗粒等相互混合。泥鳅鱼卵为端黄卵,两个紧贴的卵经激光辐照处理后呈哑铃状。随着两个卵细胞胚盘的出现和分别在各自胚盘处卵裂,哑铃状逐渐变化,约经 5 小时(24)后变为椭球或圆球形。两个卵之间的质膜消失,卵体积约为正常卵细胞的两倍,两个卵明显地融合为一体(图 1)。我们初步进行的三次实验中共照射 120 对卵,发生融合的有 37 对。考虑到对照组卵裂率约为 90%,故融合率约为 40%。如果进一步优选激光辐照参数,严格控制实验材料的生理条件,改进排卵、取卵条件,融合率还可进一步提高。

第二类:两个胚盘并列在一起,相距较近(图 2a)。这类细胞开始时各自分别进行卵裂,但随着分裂球逐渐增多,分裂球相遇连成一体形成一个大的单一胚胎,它们能发育为一个大的囊胚、原肠;有的可发育至幼体。图 2 所示的一例,清楚地表明了由融合经卵裂、囊胚、原肠至幼体的全过程。

在幼体期可见肌节的收缩运动,心脏跳动,听囊,耳石,色素细胞等。

以上两类情况中,融合卵达到不同发育期的胚胎数如表 1 所示。

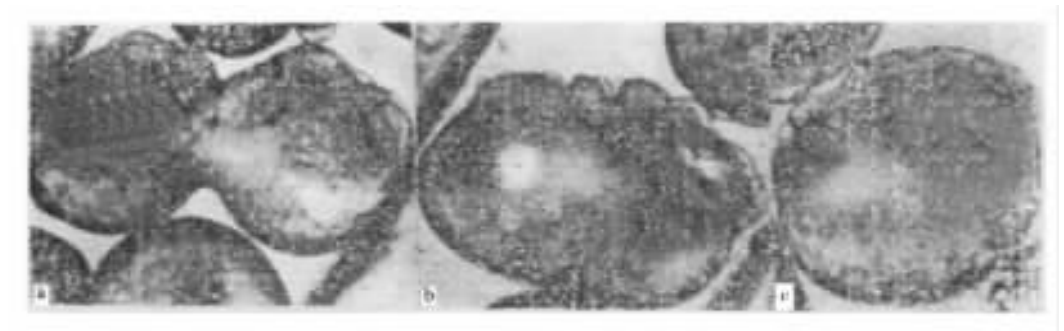


图 1 融合过程

Fig. 1 Fusing process(×40)

a - c 激光照射后由哑铃状变为球状(5 小时过程)

我们在探索辐照条件时 ,曾对融合槽中排成一串的泥鳅受精卵的每一接触处都进行激光照射 ,结果还得到两例 4 个受精卵融合为一个球形胚胎 ,其体积为正常卵的 4 倍 ,但未能继续发育下去。

表 1 泥鳅受精卵融合后胚胎发育的统计

类别	各发育阶段的胚数					
	卵裂	囊胚		原肠		幼体
		单	双	单	双	
第一类	27	9		5		1
		1		4	1	3
第二类	8	5		3		2

讨 论

与已有的方法相比 ,激光细胞融合法具有毒性小、成活率高的优点。这对于融合方法本身的研究及新品种培育 ,特别是动物新品种的培育都有十分重大的意义。另外 ,激光微束具有波长可变 ,脉冲宽度窄 ,照射区域微小等特点。激光细胞融合可望发展为实用和有效的细胞工程的新技术 ,和定向融合技术。

我们初步实验即获得成活的幼体 ,首先展现出卵融合的可能性。过去虽在动物体细胞融合方面做出不少成绩 ,但卵细胞与体细胞的融合或鱼类囊胚细胞的融合研究却一直未能得到融合后的个体。我们的实验表明 ,激光细胞融合可能发展为创造动物新品种的一种方法。本实验虽只有几例发育为幼体 ,这除了与实验技术不够熟练 ,培养条件掌握欠

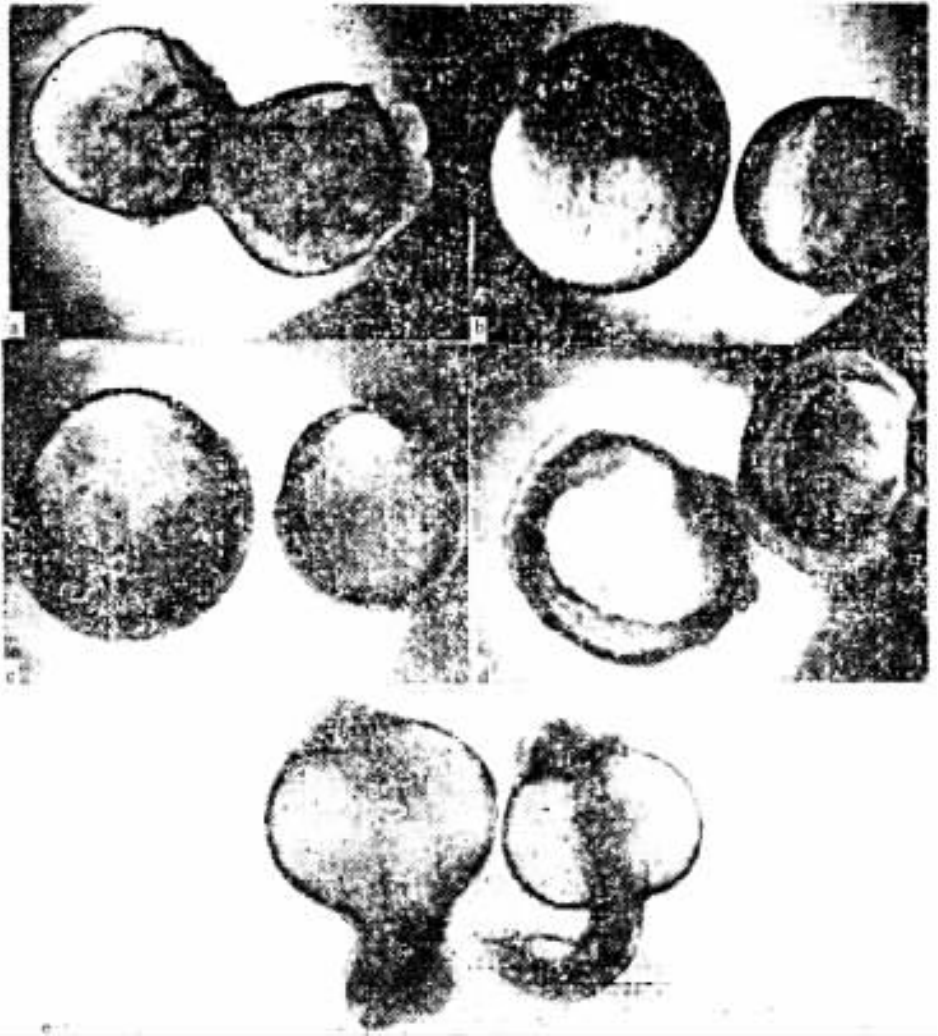


图2 融合后形成一个大胚胎的发育过程

- a. 哑铃状融合卵
- b. 发育为一个大囊胚(左)对照(右)
- c. 原肠期(左)对照(右)
- d. 肌节期(左)对照(右)
- e. 幼体(左)对照(右)

佳有关外,更重要的原因估计与本实验进行激光辐照时,细胞方位是随机排列的有关,只有那些胚盘比较靠近(这样的几率较小)的融合卵才能发育为单个个体,因此,在激光融合前若能使卵定向排列,融合后发育为单个个体的比例即可进一步提高。

我们在实验中得到了泥鳅受精卵融合后的多种多样的卵裂和发育。这些形态的发展过程是用经典发育生物学方法研究发育时未曾报道过的。利用激光融合方法,仔细研究发育的形态与胚盘、卵黄的相对位置及发育时序的关系,无疑会给核质关系的研究提供大量新的事例和实验资料,为发育生物学、细胞生物学的研究开辟新的研究途径。

参考文献

[1] Okada , Y. Exp. Cell Res. 1962 26: 98 ~ 107.

[2] Kao , K. N. et al. Planta , 115: 355 ~ 367 , 1974.

[3] 阎康等. 遗传 5(6): 19 ~ 21 , 1980.

[4] 郑瑞珍等. 遗传 3(3): 28 ~ 30 , 1986.

[5] Honda , K. et al. Polym. Preprints , 29: 1385 , 1980.

[6] Zimmermann , U. et al. Bioelectrochem. Bioenerg , 7: 553 ~ 574 , 1980.

[7] Richer , H. P. et al. : Develop. Growth Differ. 23: 479 ~ 486 , 1981.

[8] Bern , M. W. Science , 213: 505 ~ 513 , 1981.

[9] 童第周. 动物学报 , 19(1): 76 ~ 91 , 1973.

[原载《生物工程学报》1988 年第 4 卷第 4 期]

不同属泥鳅受精卵的激光融合及鱼类嵌合体^{*}

张闻迪 赵 白 王 秋 杨宝杰 邹建华

(青岛海洋大学)

激光诱导细胞融合是细胞工程中的新方法,无毒性和融合点的可选性是该方法的突出优点。Schierenberg (1984)曾在线虫卵裂期用激光微束融合分裂球以研究细胞的节律性^[1]。Wiegand (1987)报道了激光诱导离体的哺乳类动物细胞融合和植物原生质体融合的结果^[2]。我们在激光诱导同种泥鳅受精卵融合获得初步成功的基础上^[3],又进一步对同种的和不同属的泥鳅受精卵的融合进行了实验研究,以了解不同属受精卵细胞融合的可能性、融合后胚胎的发育能力以及不同属间不亲和性的表现,为进一步研究亲缘关系更远的鱼类细胞融合提供参考。

材料与方法

(一) 实验用鱼

大鳞副泥鳅 (*Paramisgurnus dabryanus* , Sauvage) 和鳗尾泥鳅 (*Misgurnus anguillicaudatus* , Cantor) , 它们属于同一鳅科不同属,均取自江苏金鸡湖养殖厂。两种鱼卵都呈圆球状,卵径分别为 0.60 ~ 0.65 mm 和 0.72 ~ 0.84 mm。卵色略有不同,分别为篾黄色和淡黄色,在显微镜下观察,前者偏暗偏深,可以与后者区分。

(二) 催青、人工授精、去卵膜、激光辐照等设备与操作

参照前报^[4]。

(三) 融合用激光能量

能量偏高或偏低都会严重影响细胞融合率。使用的能量以恰好能击穿两细胞接触处的质膜,使两细胞内含物互相融合为最佳。我们在实验中发现,此能量大约可有 10% 的偏差而不致明显影响细胞的融合与发育。对于泥鳅卵融合,我们取激光能量为 800 μ J 最合适。

实验结果

为了便于比较,实验共分两组:大鳞副泥鳅受精卵的同种卵融合及大鳞副泥鳅受精卵

^{*} 本研究由国家自然科学基金资助。

与鳗尾泥鳅受精卵融合。

1) 大鳞副泥鳅受精卵的同种卵融合

同种泥鳅受精卵融合及其后的胚胎发育类型与前报相同^[4]。本次实验的统计结果见表 1。激光辐照同种卵 71 对,融合 47 对,融合率为 66%,15 例发育至幼鱼,占 19%;其中 5 例融合时两胚盘相距较远,发育成两体相连幼鱼,10 例为两胚盘相距近,发育成一体幼鱼。融合幼鱼的发育有的正常,有的不正常。3 天后有 12 例成活,但第 4 天仅有 3 例成活。这 3 例幼鱼形态各异:发育为大个一体鱼的 1 例;双头、一心脏、一脊椎的 1 例;双头双体共尾鱼 1 例。鳃丝、色素都已出现。8 天后吻须萌出。这三例皆发育至仔鱼期,卵黄囊消失。其中,大个一体鱼可自由摄食,自由游动,但行动迟缓。13 天时双、单脊椎鱼停止发育,其余两例也于 21 天后死亡(图版 I-A)。

(二) 大鳞副泥鳅与鳗尾泥鳅受精卵融合

(1) 融合过程 这两种卵均为端黄卵,激光照射后两卵的胚盘都逐渐举起,并各自进行正常卵裂,约 3 小时(20)后两卵融合为哑铃状,卵间的质膜已明显消失,通过电视监视,观察到卵细胞接触处逐渐变粗,约 2 小时后变为一个大球形胚(图版 II),同时还可见到卵细胞内含物的流动。共辐照 179 对卵,融合 96 对,占辐照卵的 53%。

表 1 融合后胚胎发育的统计

组别	各发育阶段的胚胎数							存活记录	
	共计	融合	囊胚	原肠	幼鱼	3 天	4 天		
同种融合	71	47 (66%)	45	37	15	12	3	13 天	21 天
								1	2
不同属融合	179	96 (53%)	78	24	14	5	2	7 天	14 天
								1	1

(2) 融合卵发育情况 融合卵大都能存活发育,其发育的阶段统计结果见表 1。96 例融合卵中发育至囊胚期的 78 例,到达原肠期的 24 例。最后发育至幼鱼的 14 例,可见肌肉抽动,幼体抖动,占辐照卵的 9%。融合幼鱼的形态类型与同种卵融合类似,可分为两类。一类为胚盘相距较远,各自卵裂的,最后有 6 例发育至幼鱼,其中 5 例第 3 天死亡,仅存的 1 例为两幼鱼共有一个卵黄,其中之一停止发育,另一存活并可见明显的心脏跳动,第 4 天也停止发育。另一类为胚盘相距较近,发育为一个大囊胚直至幼鱼的有 8 例,其中 6 例在第 3、4 天死亡,2 例发育至仔鱼期,卵黄囊消失,可见到色素、鳃丝、吻须、尾部血液循环等,也见到如鳃丝不对称、尾部弯曲及血液循环在黑色素出现之后才迟迟出现等不正常现象。该 2 例仔鱼分别活至第 7 天和第 14 天(图版 I-B)。

(3) 融合卵发育特点

1) 发育速度 不同属融合卵的发展速度在细胞分裂期各融合卵相当整齐一致,也与非融合的正常大鳞副泥鳅卵及鳗尾泥鳅卵(以下简称大鳞卵、鳗尾卵)相同。但进入囊胚期,尤其原肠期后各融合卵逐渐表现出明显差别,并与大鳞卵、鳗尾卵不同。总的来说,从原肠期以后融合卵的发育一般都较大鳞卵、鳗尾卵迟缓。融合卵完成原肠的时间一般均迟于鳗尾卵(在 21~23 时鳗尾卵完成原肠的时间比大鳞卵晚 4 小时)。融合卵达到

“孵化期”也晚。这里要特别提出的是,在比较融合卵与非融合卵的发育速度时,当融合卵发育至肌肉效应期,胚体中段出现肌肉收缩而抽动,这时因为卵外并无卵膜存在,胚体即可伸展开来,从而达到孵化期。但从发育阶段来看,它实际上是对应于正常卵发育的肌肉效应期。所以在比较发育速度时应将融合卵(已去膜)的孵化期与正常卵(未去膜)的肌肉效应期比较。此说也适用于一般的去膜卵。

2) 卵黄吸收 实验观察到,融合卵多数是在卵黄接触处开始融合的。融合过程中当卵变为一个大球形或椭圆形时,卵黄已成为均匀透明的一体。但发育至肌节期形成胚体以后,有的融合胚体的卵黄出现不均匀现象:在整个卵黄范围内,颜色有些部分较深,有些部分较浅,期间没有明显界限。此后有的卵仍可继续发育,卵黄囊均匀地被吸收,未观察到深色、浅色卵黄在吸收上的差别,最后卵黄可完全被吸收;但也有不少融合卵在卵黄出现不均匀后胚体逐渐解体。还有1例,卵黄不均匀一直保持到幼鱼发育至黑色素出现之后,此时有一大块透明卵黄很完整地离开胚体游离出来(图版 I-C),幼鱼仍存活,仍可见心脏跳动,不久,幼鱼停止发育,游离出来的透明卵黄解体。

讨 论

实验结果表明,不同尾泥鳅受精卵利用激光诱导可以融合。在受精卵融合过程(图版 II)及融合卵发育全过程中并没有出现任何细胞物质游离或解体,并且由融合仔鱼与对照仔鱼外部形态、大小的对比(图版 I-C)可以清楚地看出,大鳞副泥鳅和鳗尾泥鳅受精卵确实是融合了,并且顺利通过了胚胎发育的各阶段直至生成仔鱼。这是激光诱导细胞融合方法又一成功例证。

实验观察到,原肠期以后,两胚盘相距较远时形成两个原肠的融合胚,在两个原肠下包相遇后易出现解体死亡。这是受精卵融合特有的一种发育障碍,仅在两胚盘相距较远,各自发育的情况下出现。两个胚盘的两个组织中心分别组织各自的发育,一旦两个原肠接触而两个组织中心的相对位置又不合适,两个胚胎发育相互矛盾、相互诱导,引起混乱,以至难以调整而使胚胎发育受阻。实验中两胚盘的相对位置是随机的,但晚胚中只观察到“两头一脊椎”或“两头两脊椎一尾”等形态的胚体,从未观察到头尾相连或其他更怪异的形态,这说明两个原肠胚相互矛盾、相互调整,但调整能力有限,在某些相对取位的情况下就无法调整。实验中还观察到胚体后期出现卵黄不均匀、吸收不均匀、卵黄游离、进而胚体死亡。这可能与肠管对异属卵黄吸收能力有关,是受精卵融合特有的另一发育障碍。

观察由一个大囊胚发育为大个一体融合鱼的融合发育过程,可以看出,两个受精卵在其各自胚盘上逐渐卵裂、扩展,边缘处细胞相遇后合为一个胚盘。这个由两个不同属胚盘组合而成的大胚盘又逐步发育为大囊胚、大原肠直至一个大的融合个体鱼。根据嵌合体的定义“由两个或两个以上不同遗传组成的胚胎发育成的个体,这种个体的组织器官是由基因型不同的细胞群组成,称之为嵌合体”^[5]。本实验所得的大个一体鱼是由两个不同属泥鳅胚胎共同组合发育而成,因此它很可能是一种嵌合体。但目前所获得的融合仔鱼还太小,无法从形态特征上进行判断,也缺少细胞学和生物化学方面的实验分析。尽管如此,我们认为,激光细胞融合很可能是一种极有前途的制造鱼类嵌合体的方法,值得进一步研究。

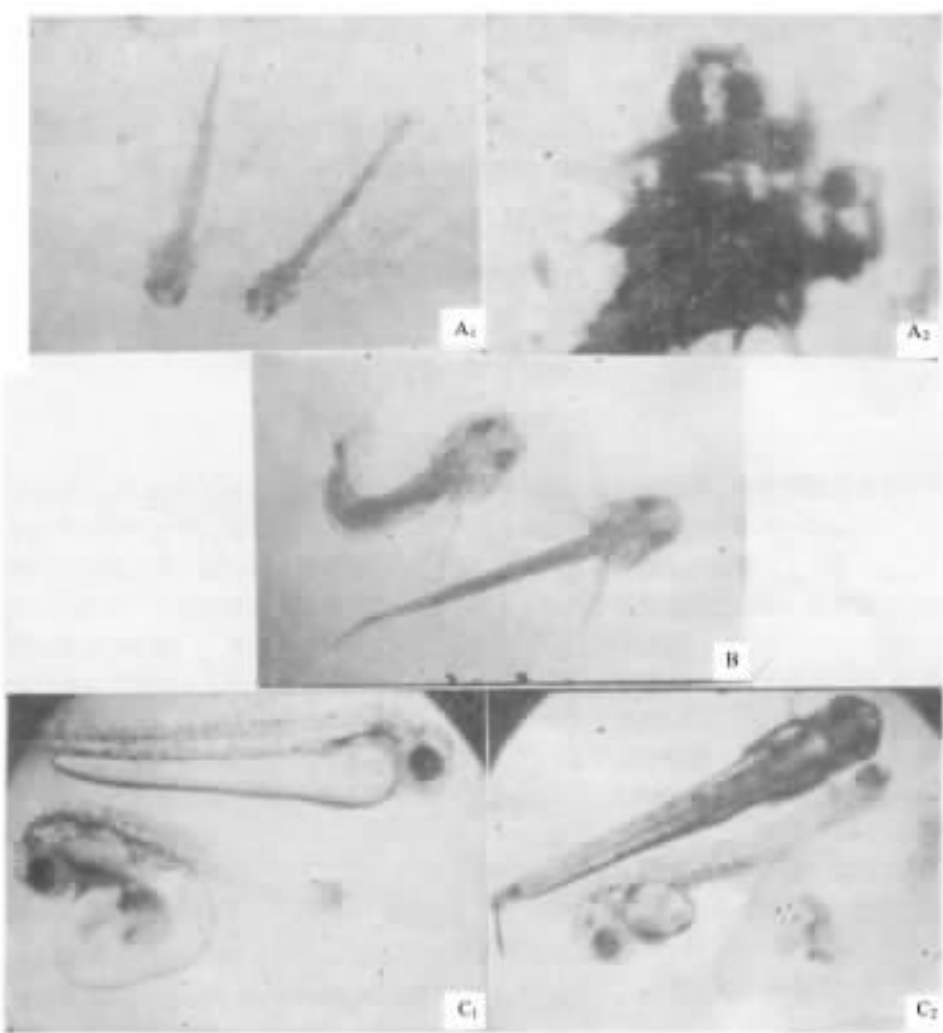


图 1 不同属泥鳅受精卵的激光融合及鱼类嵌合体

Plate 1 Laser-induced fusion of fertilized eggs of different genera loach and the fish chimera by fusion

- A. 同种卵融合发育的仔鱼、
 - 1. 大个一体鱼(左)对照(右)($\times 4$) 2. 双头鱼($\times 40$)
- B. 不同属卵融合发育的仔鱼(对照,下)($\times 4$)
- C. 一块卵黄由卵黄囊分离出来($\times 20$)
 - 1. 分离前 2. 分离后

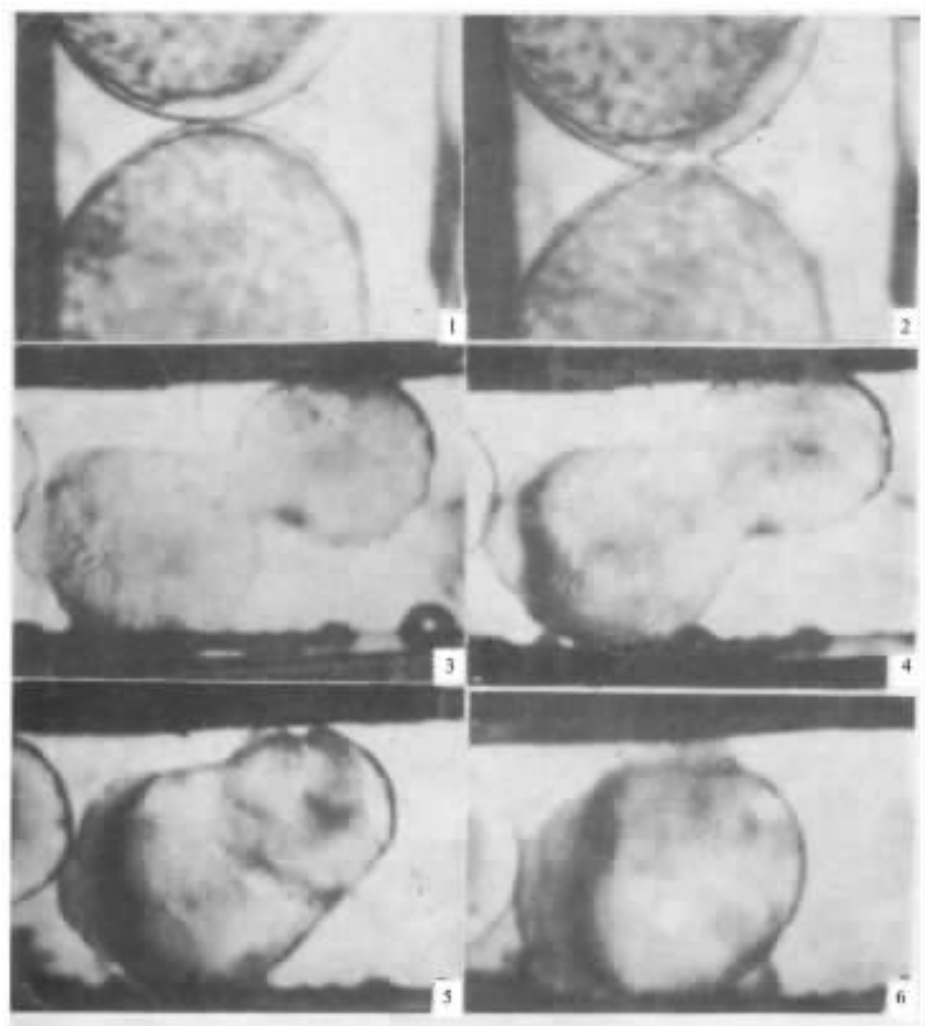


图2 不同属泥鳅受精卵的激光融合及鱼类嵌合体

Plate 2 Laser-induced fusion of fertilized eggs of different genera loach and the fish chimera by fusion

融合过程的录相照片

1. 辐射前 2. 辐射后($\times 40$)

3 - 6 :由哑铃状(3)发育至球状(6) ,约需2 小时($\times 20$)

参考文献

[1] Schierenberg , E. : Dev. Biol. ,1984. 101 240 ~ 245

[2] Wiegand , R. et al. . J. Cell Sci. 1987 ,88: 145 ~ 149

[3] 张闻迪等. 山东海洋学院学报. 1987 ,17(3): 60

[4] 张闻迪等. 生物工程学报 ,1988 ,4(4): 298 ~ 303

[5] 陆德裕. 细胞生物学. 1982 ,4(1): 7 ~ 13

[原载《生物工程学报》1991 年第 7 卷第 3 期]

海洋微型污损性附着生物的初步研究

王 秋 黄美君 芦澄清 廖承义

(青岛海洋大学海洋生命科学院)

海洋附着生物按其大小可分为两类 ,即大型附着生物(藤壶、海鞘、盘管虫、浒苔、水云等)和微型附着生物(附植性细菌、霉菌、放线菌、硅藻、原生动物以及微型线虫等)。附着微生物群落由于微生物之间以及微生物与被附着物体表面的相互作用 ,往往在表面形成膜状物 ,称为初级微生物黏膜(Primary microbial slime film)^[1~4]。它普遍存在于早期浸入海中的物体表面上 ,然后幼虫或孢子附着 ,从而局部或全部代替黏膜使大型附着生物成为优势种群。因此 ,在海洋中人为物体表面附着生物群落的演替中 ,微型生物群落先于大型生物附着 ,被认为是大型生物附着的前驱^[5~8]。

附着生物对海军舰艇的战斗力和船舶的经济效益 ,海洋工程及能源利用设备的性能、海水冷却系统的热交换能力 ,金属材料的腐蚀 ,以及合成材料的老化等都有密切的关系 ,能造成极大的危害。通常将这些附着生物称为污损性附着^[9]。正由于生物的附着会造成军事上和经济上的重大损失 ,因此 ,防除生物附着是海洋水下设施必须采取的重要措施。在不断改进和创造新防污系统的研究中 ,对附着生物的研究也日益迫切需要 ,成为海洋国家中必不可少的研究课题^[9]。

微型和大型附着生物之间有着复杂而密切的关系 ,它们构成一个完整的生态系统。在研究附着生物时必须注意微型生物在大型生物附着中的作用 ,以及被附着物体之间的关系 ,把它们结合在一起进行考察是完全必要的。大型生物附着的调查研究已有不少报告^[10,11,9]。微型附着生物在世界各大洋一些主要的港湾也已作过调查研究^[5,12,13,7,10]。为了改进我国的海洋防污系统 ,于 1972 年也开始进行此项工作^[14]。从 1977 至 1978 年我们先后对湛江、厦门、青岛三个港湾微型附着生物作了初步的调查研究。

实验方法

将玻璃载片用 70% 酒精浸泡一定时间后 ,垂直插在铜框架上 ,浸入水下约一米处 ,定时取载片在实验室内进行镜检。镜检前用无菌海水充分漂洗 ,以洗去泥沙和非附着性生物。细菌检查除直接用相差显微镜检查外 ,并作 1~2 片革氏反应。此外用酒精松香液 ,有机玻璃涂层和塑料板同时浸于海中作辅助性观察 ,记录常见种类和初级微生物黏膜的发生和发展概况 ,并进行显微照相。

线虫取样是将载玻片或其他物体上的初级微生物黏膜用刮刀取下 ,用 TAF 液固定 ,

用竹签将线虫分离出 然后以棉兰乳酸酚液染色 加拿大树胶封片保存。镜检时区分雌雄和幼体 并分别测量其体长。

观察结果

1. 青岛太平湾

1977 年 10、11 月以及 1978 年 4、5 月。海水温度为 17 ~ 22 ℃。

1 天挂片 大量短杆菌 能动 革氏阴性反应。楔形藻、舟形藻、菱形藻。

3 天挂片 大量短杆菌 能动 革氏阴性反应。楔形藻、舟形藻、菱形藻数量较 1 天的挂片相对增多 还有针杆藻。

5 天挂片 短杆菌 楔形藻、舟形藻、菱形藻 针杆藻数量增多 并出现原生动物全毛类。

7 天挂片 细菌和硅藻的数量增加。原生动物除全毛类外出现钟虫、小型线虫目测可见黏膜。

10 天挂片 细菌 硅藻种类增加卵形藻、直链藻、舟形藻群体 多管藻丝状体和水云丝状体 原生动物增加鞭毛虫类、变形虫类、尖毛类 有极少数轮虫。此时初级微生物黏膜目测清楚可见 但黏膜无明显分层现象。

14 天挂片 种类与 10 天同 只是数量增加 目测黏膜更加清楚可见。

2. 湛江港

1978 年 3 月 ~ 4 月。海水温度为 18 ~ 22 ℃。

1 天挂片 细菌为短杆菌和球菌 硅藻有楔形藻、舟形藻和菱形藻 但数量极少。原生动物有少量全毛类。

3 天挂片 细菌 硅藻数量增加并有群体出现 原生动物除全毛类外 钟虫数量增多 小型线虫数量少。

5 天挂片 细菌和硅藻数量增加 目测可见一层黄褐色薄膜 即初级微生物黏膜。原生动物有全毛类、钟虫和砂壳虫类数量都很多。

8 天挂片 目测可见厚的黄褐色黏膜。硅藻种类和数量显著增加。原生动物和小型线虫的数量略增。还出现藤壶的后期无节幼虫。

12 天挂片 初级微生物黏膜继续增厚 有金星幼虫和附着的小藤壶。

14 天挂片 藤壶的附着数量增加 出现眉藻、黄丝藻和丝藻。

3. 厦门港

1978 年 5 月上旬。海水温度为 19 ~ 21 ℃。

1 天挂片 细菌为短杆菌 舟形藻和菱形藻极少。

3 天挂片 细菌、舟形藻、菱形藻和楔形藻。原生动物为全毛类、变形类和钟虫。

5 天挂片 细菌 舟形藻、楔形藻、菱形藻和卵形藻。原生动物有全毛类、砂壳虫类、变形类和钟虫。目测可见初级微生物黏膜。

8 天挂片 细菌 硅藻有楔形藻、菱形藻、斑条藻、穹杆藻和卵形藻 还有黄丝藻。原生动物有全毛类、钟虫和砂壳虫类 小型线虫 藤壶。

12 天挂片 :目测清楚可见初级微生物黏膜 ,小型线虫数量增多 ,藤壶的数量也增加。

讨 论

我们以玻璃载片挂片方法在青岛、厦门、湛江三港湾调查研究了初级微生物黏膜的形成和微型附着生物的主要常见种类 ,对细菌的种类没有进行鉴定 ,在形态上以杆菌和球菌居多 ,革氏阴性反应为主 ,有时也可见到螺菌。

硅藻常见的种类有 :

- 舟形藻(*Navicula* spp.)
- 齐整舟形藻(*N. elegans*)
- 短纹楔形藻(*Licmophora abbreviata*)
- 短柄曲壳藻(*Achnanthes brevipes*)
- 串珠直链藻(*Melosira monoiliformis*)
- 双眉藻(*Amphora* spp.)
- 透明卵形藻(*Cocconeis pellucida*)
- 盾卵形藻(*C. scutellum*)
- 海生斑条藻(*Grammatophora marina*)
- 波状斑条藻(*G. undulata*)
- 肘状针杆藻(*Synedra ulna*)
- 海氏针杆藻(*S. hennedyana*)
- 洛伦菱形藻(*Nitzschia lorenziana*)
- 尖刺菱形藻(*N. pungens*)
- 奇异菱形藻(*N. paradoxa*)
- 长菱形藻(*N. longissima*)
- 新月菱形藻(*N. Closterium*)
- 脆杆藻(*Fragilaria* sp.)
- 中华盒形藻(*Biddulphia sinensis*)
- 美丽斜纹藻(*Pleurosigma formosum*)
- 波罗的海布纹藻(*Gyrosigma balticum*)
- 桥弯藻(*Cymbella* sp.)
- 蜂腰双壁藻(*Diploneis bombus*)

此外还有眉藻(*Calothrix* spp.) ,丝藻(*Ulothrix* spp.) ,黄丝藻(*Tribonema* spp.)。

常见的动物种类有 :

原生动物

全毛类(*Holotricha*)

钟虫(*Vorticella* sp.)

砂壳虫类(*Diffugiidae*)

尖毛类(*Oxytrichidae*)

鞭毛虫类(Mastigophora)

变形虫(Amoeba spp.)

小型线虫经常出现于黏膜中 ,数量极大。根据它们的生殖腺、阴门位置、交接刺等形态构造 ,区分雌雄性和幼体(图 1 2 3 4)。共计测量 352 条小线虫 ,其中雌性 125 ,雄性 151 条 ,幼体 76 条。成虫体长为 412 ~ 866 μm ,幼体体长为 165 ~ 550 μm 。它们的尾部有尾腺 ,籍以附着在其他物体上。小型线虫常年发现于黏膜中 ,普遍存在于我国黄渤海、东海和南海三个海区的港湾中。繁殖方式是直接发生 ,数量惊人。它们与细菌、硅藻和原生动物都有密切的依存关系。小型线虫是早期附着生物群落组成中不可忽视的部分 ,应给以应有的重视 ,有待于进一步研究。

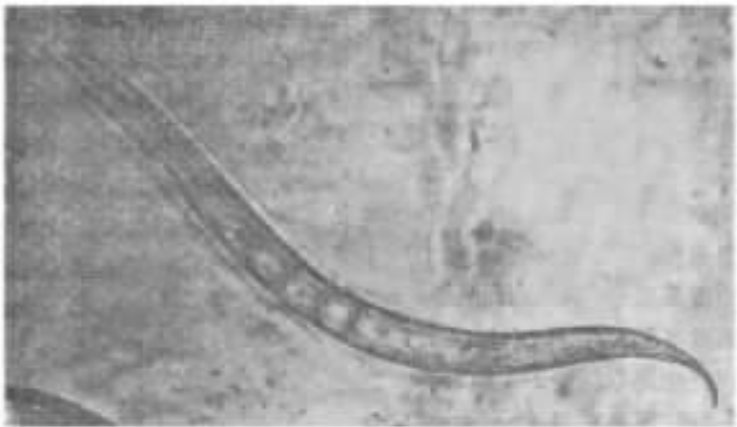


图 1 雌性 :体中部为两个圆形卵巢(10 × 20)

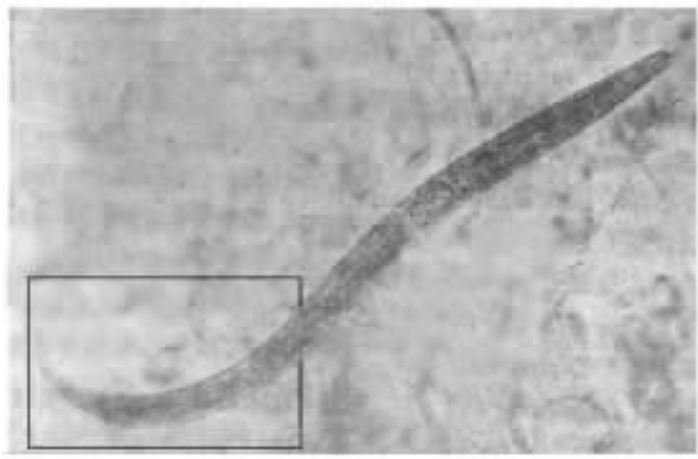


图 2 雄性 :体尾部具有生殖乳突和交接器(10 × 20)

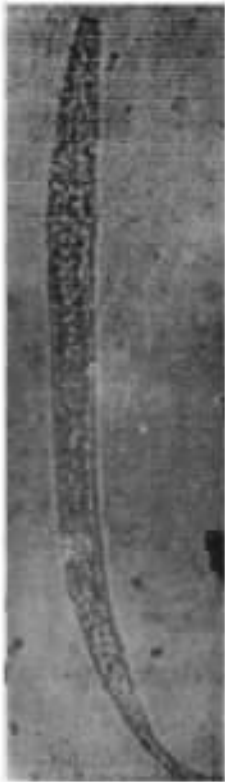


图3 幼体 无生殖腺(15 × 20)



图4 雄性尾部 :a. 生殖乳突 b. 交接器(10 × 40)

微生物组成的初级微生物黏膜发生于三个港湾早期浸水的固体表面上。我们工作时三港湾的水温基本上一致(17 ~ 22)。黏膜发育的时间也大体上相同,一般在10天左右即发育完整,肉眼可见,以后即开始为大型附着生物所演替。所以研究黏膜的发生和发展,最好在大型附着演替之前,同时玻璃载片上初级微生物黏膜无明显分层现象。

在黏膜内不同的微生物种群之间有共生或互为营养食物的关系。除了固着的种群外,也有不固着或不永久固着的可以在黏膜中移动的种群。这些种类在漂洗情况下或者在防污漆表面有毒的环境中仍然能够存在,证明它们是生活在比较稳定的小生镜(Niche)中^[12],应视为附着生物群落组群种。当幼虫或孢子加入群落时,逐渐破坏它的平衡而演替为大型生物群落,使得黏膜减少,或者完全消失。在我国海域玻璃载片上的黏膜是大型生物附着的先驱,这是与世界其他港湾的情况相一致的。

我国海域黏膜中种类的组成大体上与其他地区的港湾相似,主要是细菌、硅藻和原生动物,在文献中有关线虫的记载很少,而认为轮虫是常见的^[3]。可是在我国海域中轮虫的数量和出现频率是有限的,并不常见。因此,我们将线虫列为常见种类。

在形成黏膜的过程中,微生物的附着是有一定的顺序性,在南太平洋澳大利亚和新西兰的一些港湾是硅藻首先附着^[3,10],北美州的一些港湾是细菌首先附着^[9],上述我国三港

湾是细菌首先附着然后硅藻 ,或者同时出现于玻璃载片上。通常情况下细菌和硅藻附着后 ,即形成初级微生物黏膜。

微生物黏膜不仅存在于海洋中 ,在淡水湖泊、河流及工业冷却水系统中也普遍存在 ,因此有必要把微生物黏膜作为生态系的一环进行深入研究。

本文初稿经李冠国教授提出修改意见 ,谨志谢意。

参考文献

[1] ZoBell ,C. E. & E. C. Allen. The significance of marine bacteria in the fouling of submerged surface. J. Bacteriol. 1935. 29. 239.

[2] Sieburth ,J. McN. Microbial seascapes. University Park Press ,Baltimore. Part. 1975.

[3] Skerman ,T. M. The nature and development of primary films on surfaces submerged in the sea. N. Z. J. Sci. Technol. 1956. B 38. 44

[4] Bishop ,J. H. , et al. A study of microfouling on antifouling coatings using electron microscopy. Jour. Oil Col. Chem. Assoc. 1974. 57. 30.

[5] Corpe ,W. A. Attached of marine bacteria to solid surface. Adhesion in Biological Systems. Academic Press ,new 1970. York P. 73

[6] Crisp ,D. J. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. Chemoreception in marine organisms. Academic Press ,1974. New York P. 177

[7] Wood ,E. J. F. The role of bacteria in the early stages of fouling. 1950. Aust. J. Mar. Freshwater Res 1. 85

[8] ZoBell ,C. E. The biological approach to the preparation of antifouling paints. National paint varnish and lacquer association circular. 1939. 588. 149

[9] Woos Hole Oceanographic Institution. 1952. Marine fouling and its prevention. Chap. 9

[10] 李洁民 ,黄修明等 ,中国几个主要海港附着生物生态的研究 ,1964。海洋与湖沼 6(4): 371

[11] 黄宗国 ,蔡如星 ,1961。厦门港附着生物生态的研究。厦门大学学报 8. 220

[12] Gerchakov ,S. M. , et al. Succession of periphytic microorganisms on metal and glass surface in natural seawater. 1976. AD-AQ25592

[13] O'Niell ,T. & G. L. Wilcox. The formation of a " Primary film " materials submerged in the sea at port Hueneme ,California. Pacific Science 1971. 25. 1

[14] 陆青田 ,王秋等 ,防污漆表面微型附着生物的研究. 1979 ,海洋与湖沼 ,10(2) 152

[原载《 山东海洋学院学报》1981 年第 11 卷第 1 期]

涂料表面的生物黏膜现象

王 秋

(青岛海洋大学海洋生命科学学院)

摘要 本文通过对构成生物黏膜的细菌层和硅藻层的深入研究 ,从而找到改进和完善现有的防污涂料的有效方法。

涂料表面生物黏膜的形成

一般物体浸水以后 ,在几小时内就有细菌在其表面附着 ,并以很快的几何级数进行繁殖 ,48 小时内每平方厘米可达 70 多万个^[5]。有很多细菌能够产生黏液性的分泌物 ,这些分泌物为多醣类 ,具有一定的黏性。接着就有硅藻附着 ,也以细菌同样的方式繁殖 ,形成一层薄的黏膜。黏膜的颜色 ,可由半透明乳白色变成黄绿色。以后在黏膜内出现纤毛虫、鞭毛虫、钟形虫及小型线虫等。它们生活于黏膜内而与膜的形成无关。它们的出现是有顺序性的 ,而且受着环境条件的制约。并有生物演替现象。黏膜还有显著的季节变化。在一般情况下是与海水温度有关 ,黏膜的重量变化每平方厘米在冬季只有几百微克 ,而在夏季可达 4000 μg ,黏膜的干物质量约是总重量的 30%^[4]。很多作者认为这层黏膜对以后大型生物的附着有着密切的关系。

在涂料表面也和浸水物体表面一样 ,在浸水以后也会形成一层由生物组成的黏膜 ,这层膜的形成和生物组成与浸水物体表面的黏膜极为相似 ,也是由细菌和硅藻的附着、生长、繁殖所形成的。但是也有很多不同之处 ,有些区别是由涂料的性质所决定。因为涂料的成膜物是由各种高分子化合物所组成 ,大多数成分都对生物生长和繁殖有利。

防污涂料表面也会形成生物组成的黏膜 ,由于防污涂料都含有不同种类的毒料 ,并不断渗出 ,形成的这层膜在组成和作用上都比较复杂。黏膜不仅对大型生物附着有着密切的关系 ,同时对涂料中毒料的渗出也起着重要的作用。此外防污涂料中填料、颜料可作为生物营养 ,而毒料又是抑制细菌生长和繁殖的因素。在这层膜中有些细菌也是金属材料腐蚀的重要因素。

在研究中我们确认了这层黏膜是由微型附着生物组成的 ,所谓微型附着生物即必须用显微镜才能观察到的附着生物 ,它们估计有 300 余种 ,占整个附着生物种类的 15% 左右。因此我们认为称它为生物黏膜(Bioslime film)是恰当的。此外也有的称它为泥膜、黏液膜、皂化膜、细菌膜、微生物黏膜、初生膜等。

对防污涂料中生物黏膜的研究

为了便于观察,尽量减少可变因素,首先使用简单的涂料,松香酒精液,涂刷在 $12\text{ cm} \times 6\text{ cm}$ 的毛玻璃片上,面积为 $5.5\text{ cm} \times 5.1\text{ cm}$,下水以后在两三天内形成生物黏膜。其厚度较未涂刷的空白板的厚,有较大的韧性,可以整张的揭下来。膜的颜色为半透明乳白色,经过多次观察,在生物黏膜的初期是由各种类型的细菌所组成,其中包括杆菌、球菌、弧菌、螺菌、以杆菌为主,球菌次之。而在空白板上的生物黏膜不能成张的揭下来,这是它们的区别之一。

4月初将松香酒精液涂板浸在青岛中港平台实验室内的水族箱中,海水是循环的,水温为 $10 \sim 13$ 。4月13日出现生物黏膜,4月14日取膜观察,膜为半透明乳白色。其中杆菌($6.9\text{ }\mu\text{m} \times 2\text{ }\mu\text{m}$)最多,不运动。同时还有少量硅藻,4月23日检查仍以杆菌为主,出现少量菌链。5月8日生物黏膜继续增厚,球菌增多。杆菌变为短杆菌($2.3\text{ }\mu\text{m} \times 2\text{ }\mu\text{m}$)可以运动,纤毛虫增多,出现钟形虫。5月25日检查时除上述种类外又出现小型线虫。7月25日检查时硅藻数量增多,种类也增多,除舟形藻外还有盒形藻(*Biddulphia* sp.)。盒形藻是附着生活的硅藻,能分泌胶质,以胶质与附着基连接。这时膜仍然很厚,没有藤壶附着。而在空白板上已有藤壶附着。以后由于经常取膜观察,松香不断溶解挂板露底而淘汰,历时三个月。

在实海挂板中用钢板($25 \times 35\text{ cm}^2$)涂以 L-44-3 和 L-44-4 底漆,然后按表 1 所示配方进行涂装。

表 1 S-71 与 S-72 涂料配方

S-71		S-72	
硫 磺	40 份	桐 油	20 份
酮 油	20 份	松 香	20 份
氧化亚铜	20 份	硫 磺	40 份
松 节 油	10 份	松 节 油	10 份

5月17日下板,5月23日检查,S-72板上有较厚的生物黏膜,稍有韧性可以整张揭下来,有时由于膜过厚在取板观察时膜可以自动脱落。S-71板的生物黏膜较S-72板的膜薄一些,这可能是由于S-71中含有 Cu_2O 而不含松香的缘故。在空白板上没有显著的生物黏膜,6月6日检查板时S-72板有很浓的 H_2S 臭味。S-71板 H_2S 味较轻,并有藻类孢子附着。6月16日上午检查时两种板都有较浓的 H_2S 臭味,而下午 H_2S 臭味消失。6月26日检查,膜无显著变化。7月1日S-71、S-72及空白板均有藤壶幼虫,7月14日检查除藤壶外还有石灰虫、苔藓虫附着。在生物黏膜中以杆菌为主,能运动,也有不运动的,经初步鉴定其中有硫细菌。

我们对北海区多艘舰艇,53种防污涂料的实海挂板,21艘模拟船(动态板)共计53种防污涂料表面的生物黏膜进行了初步观察。

不同防污涂料表面黏膜的形成时间上有差别。例如:L-22防污涂料要在一个月以

上 71 ± 32 防污涂料在 20 d 左右 72-21 72-22 防污涂料在半年以上才能形成可见的生物黏膜。膜的发育情况也有些区别。

L-22 为两年期效的防污涂料,漆膜表面的生物黏膜已存在一年以上。10 月下水的动态板,一年后检查,在生物黏膜中以均匀颗粒及舟形藻为主。静态挂板与动态板相同。

71-32 为无效防污涂料 72 年 6 月 3 日下板并形成生物黏膜,膜的组成从形态上看,与 L-22 的生物黏膜没有显著的区别,但下水两个月后 8 月份即 100% 附着藤壶。显然生物黏膜的作用与 L-22 的生物膜的作用是不同的。

在生物黏膜的发展变化方面,各种涂料也有区别 8 月 13 日下水的 72-21 和 72-22 是含有机砷的防污涂料,一年后 5 月 18 日检查仍然没有形成可见的生物黏膜,挂板和刚下水的板一样,板上无浮泥,而同时下板 72-27 72-28 72-26 和空白板均附着 100%。9 月检查 72-21 72-22 才发现有可见的生物黏膜。

镜检 72-21 的生物黏膜以均匀颗粒为主,细菌是运动活泼的小球菌,杆菌极少,小硅藻也极少。

73-8 防污涂料(5 年的防污效果)挂板 6 个月后检查,有完整的生物黏膜颜色为黄绿色,膜上无浮泥,有光发亮。生物黏膜以大型舟形藻为主,无韧性,为硅藻层。其下尚有一层乳白色半透明层以均匀颗粒为主,还有小硅藻、杆菌、球菌,膜有韧性。

在动态板上航行以后大型硅藻层可以冲刷掉,但底层膜仍然完好或部分被冲刷掉。其组成仍以小型硅藻、细菌及均匀颗粒为主。

在以上生物黏膜的检查,是以相差显微镜作活体观察。

细菌对生物膜作用的影响

从以上我们的观察中,可以看到浸水物体表面的生物黏膜与涂料表面的生物黏膜是有区别的。很显然涂料表面的生物黏膜是与涂料中的成份有密切关系,在涂料表面生物黏膜中的均匀颗粒很可能是由于涂料中的颜料、毒料、填充料的粉化渗出所致。应当指出在松香酒精液涂层所形成的生物黏膜中是没有均匀颗粒存在的。这些均匀颗粒的性质及其在生物黏膜中的作用待进一步研究。在松香酒精液涂层上生物黏膜与毛玻璃上的生物黏膜相比较,显然与松香的皂化有关系。

在生物黏膜中硅藻的种类是以舟形藻(*Navicula* sp.)为主。有大型的长达(40~50) $\mu\text{m} \times 10 \mu\text{m}$ 左右,也有小型的 $10 \mu\text{m} \times 3 \mu\text{m}$ 左右。它们在生物黏膜内有的种类可以运动,是属于底栖性的硅藻。常见的种类还有弯杆藻(*Achnanthes* sp.)、菱形藻(*Nitzschia* sp.)、直链藻(*Melosira* sp.)等。应当指出的是这些硅藻中有很多种类是有分泌黏液的特性和附着习性。从 72~21 72~22 73~8 防污涂料生物黏膜的组成情况,可以看出硅藻在膜中是单独构成硅藻层,居于细菌层之上。这种分层现象是比较明显的,有时硅藻层之上还有浮泥在动态模拟船上可以得到进一步证明。73~8 防污涂料模拟船在航行前有大小两种舟形藻为主的生物黏膜。上面的硅藻层是以大型舟形藻为主,亦带有小型舟形藻,韧性较小,黄绿色。下层为细菌层是以小型舟形藻、细菌和均匀颗粒为主的细菌层,韧性较大,乳白色半透明状。在航行以后黄绿色硅藻层被冲刷掉,而在其下面的细菌层仍然完

好,或只冲刷掉一部分,表明生物黏膜有明显的分层现象。也有作者提出了将黏质膜(生物黏膜)分为细菌层和硅藻层,他们认为细菌的存在有助于硅藻的附着,并认为大型生物附着是优先选择带有硅藻层的^[3]。

在生物黏膜的研究中,应首先注意细菌的活动这是完全应该的,因为不同物质的表面上,生物黏膜中细菌的生态生理性质很可能是完全不同的,因而使得生物黏膜的作用也不相同。

我们认为组成生物黏膜的某些细菌会阻止大型生物的附着。并指出对生物黏膜中的细菌进行深入的研究可以改进和更加完善现有的防污涂料。有的细菌对漆膜的成份特别是其中高分子聚合物成份有降解作用。而漆膜中的某些高分子化合物又是细菌生长、繁殖所必须的物质。从而形成了互相依存的局面。在降解过程中能产生 CO_2 这也是硅藻进行光合作用时所必需的碳源。而且海洋细菌有附着于固体表面的习性。有作者曾检查过 96 种海洋细菌,发现其中有 29 种是有附着习性的。47 种有附着趋势,20 种自由漂浮生活的,有 30 种附着时较不附着时生长、繁殖迅速。有的可以在附着基上形成小菌落或者菌链。并指出在硫磺细菌中也有这种情况^[5]。

在海洋细菌中属于附着性细菌曾记录过 12 属 37 种^[3]。我们将 S-72 及松香酒精液涂层上的生物黏膜取下,进行分离和纯培养,初步鉴定在生物膜中存在有排硫杆菌(*Thiobacillus thioparus*),而不存在氧化硫杆菌(*Thiobacillus thiooxidans*)^[1]。硫杆菌属在其生命活动中产生硫酸。由于硫酸的产生可使其微环境的 pH 值降低到 1-2,甚至更低。不仅使其他生物不能生长,并且其他种类的细菌都不能生长繁殖。这种细菌特别是氧化硫杆菌在金属生物腐蚀中占据着重要的地位^[2]。氧化硫杆菌是迄今报导中最能抵抗强酸的细菌,在 pH 值为 0.6 或更低时仍然能够生活,显然在生物黏膜中大量存在这种细菌时,大型生物是不可能附着的。这只是在生物黏膜中细菌种类和特性的一切初步观察,可以想象在其他附着细菌中有耐毒性强的细菌种类也是可能的,也就是说生物黏膜中细菌和毒料的关系,这方面工作有待进一步研究。

防污涂料表面的生物黏膜一方面与大型的附着生物有关,另一方面对漆膜中毒料的稳态渗出也起着重要的作用。生物黏膜中的细菌对基料的侵蚀和降解作用影响到毒料的渗出。这方面的报导很多,含有铜、汞毒料防污涂料的渗出在有生物黏膜时渗出稍低,而去掉生物黏膜时渗出稍许增加,在用五氯酚钠杀菌剂处理防污涂层时,处理的挂板较未处理的板渗出要高一些。这些试验说明细菌对防污涂料中毒料的渗出是有影响的,这个问题在防污理论上是重要的^[4]。这里必须指出,在防污涂料生物黏膜中的细菌是生活在有毒的环境中。因此有必要对不同毒料防污涂料生物黏膜中细菌的种类和性质进行全面的研究。在防污涂料生物黏膜的形成时间上较非防污涂料生物黏膜的时间加长。这是否是由于毒料的存在而抑制了细菌的繁殖和生长这也是有可能的。例如 S-72 生物黏膜形成快一些,其原因可能是由于 S-71 防污涂料中含有 Cu_2O 。

结 论

(1) 浸水物体表面(包括涂料在内)都迟早能形成由细菌和硅藻均匀颗粒为主的生

物黏膜。在有的防污涂料表面这层膜有分层现象 ,即分为细菌层和硅藻层。

(2) 这些生物黏膜由于涂料的物理、化学性质的不同 ,膜的形成和生物组成上也有区别 ,即细菌和硅藻是有选择性的。是防污涂料研制的不可忽视基础条件。

(3) 生物黏膜的作用具有双重性。可以成为大型生物附着的有利条件 ,也可以成为附着的不利条件 ,要由生物黏膜的组成种类而定。应特别注意细菌的特性及其活动。

(4) 生物黏膜中的细菌是金属腐蚀的重要因素之一。

(5) 生物黏膜是一种复杂的微生态学现象 ,是一个完整而特殊的生态系统。对它的研究可以提供大型生物附着的过程 ,从而改进和完善现有的防污涂料 ,以及无毒料防污涂料的研究途径。

参考文献

- [1] 薛廷跃等. 海泥中硫杆菌的分离培养研究. 海洋与湖沼 ,1959 2(2) 75 ~ 81
- [2] 张英等. 两种硫氧化细菌诱导钢铁腐蚀的电化学评估. 中国腐蚀与防护学报. 1994 8(2) 167 ~ 174
- [3] Horbund H. M. & Freiburger A. Slime films and their role in marine fouling. A Review Ocean Engineer ,1970(2) 631 ~ 634
- [4] Woods Hole Oceanographic Institution. Marine Fouling and its Prevention. United States Naval Institute Annapolis Maryland ,1962 :119 ,174 ,259
- [5] ZoBell C. E. & Allen E. C. The significance of marine bacteria in the fouling of submerged surfaces. Jour. Bact. ,1935 (29) 239 ~ 251
- [6] ZoBell C. E. The effects of solid surfaces upon bacterial activity. Jour. Bact. ,1943 ,46 39 ~ 56

[原载《上海涂料》2000 年第 1 期]

固定化营养剂与人工生态灶

王 秋

(青岛海洋大学海洋生命科学院)

生态系统研究是现代生态学的主要内容之一 ,水产养殖实际上是一个人工生态系统。在养殖水域生物群个体数量最大限度地增加时 ,大尺度海流和岸流到达养殖区域的营养盐不能满足生物生活的需要。因此 ,能否控制住营养盐便成了养殖成败的关键。固定化营养剂是一种理想的肥料 ,它可以用于局部施肥 ,达到高效利用的目的 ,由固定化营养剂制成的人工生态灶可为植物提供营养 ,也可为动物提供饵料 ,且可根据使用目的的不同而调整营养成分。

关键词： 生物黏膜 生态灶 微生态系 固定化 缓释肥料

微生态学的兴起

生态学是一个庞大的学科群 ,是全方位研究生命系统与环境系统之间相互作用规律的科学。它是生命科学的重要基础 ,也是环境科学的核心问题之一 ,是年轻而富有生气的一门学科。由于现代技术的崛起 ,特别是电子显微镜技术、遗传工程、细胞工程、纳米科学技术的迅速发展 ,使人们逐步认识到宏观外环境的生态因子 ,在很大程度上都要经过微观内环境的规律起作用 ,即生物体或生态群与环境保持动态平衡与协调是通过生物体或生态群内部的微环境来实现的 ,从而在观念上接受并且注意研究生态因子在调控生态系统平衡过程中 ,从宏观到微观有多个层次。在微观方面形成了明显特征和自己规律的微生物学(Microecology)。微生物学基础与宏观生态学基础基本上是一致的 ,但由于层次的不同和生态空间上的差异 ,从而确定了它的特殊性。环境中物理、化学、生物等因素都或多或少 ,以直接或间接对生物体或生态群的微观生态平衡起着有利或不利的作用 ,从而影响生物体或生态群的自稳状态和完整性。20 世纪 70 年代以来 ,微生物学研究迅速发展 ,为医药学、抗生素、激素、农药和肥料学奠定了现代化基础。医学研究中有较好的基础 ,已研制出多种活菌制剂用于治疗 and 预防疾病 ,在畜牧业方面形成工业生产的就有二十几种制剂。农业肥料和病虫害生态防治方面也取得了长足的进步 ,例如 :各种增产菌、叶面肥、光合肥等已广泛用于大田作物、蔬菜、花卉、果树等方面 ,获得了显著的经济效益。以微生物学原理为依据 ,用于海洋水产资源开发的材料研究已见端倪^[1 2]。微生物学从开始起步即着眼于基础与应用研究密切结合同步进行 ,表现了现代科学的先进性与开拓性。不少学者认为遗传学和微生物学是 21 世纪生命科学中最富有强大生命力、最活跃的两大前沿学科 ,它是生命科学中开发高新技术的温床之一。

黏附微生态

现代科学认为在气体—固体、固体—液体、液体—气体的界面是物质交换、能量转化最活跃的三大区域。也是农业(包括渔业)生态系统中能量转化和物质交换的主要功能区域。因此附着微生态是微生物学的重要组成部分之一。小生境(microhabitat)也称生态灶(niche)是微生态空间的单位之一。

当物体浸于水中时,在液体和物体之间所发生的变化形成了微生态区。在这个区域中,生物是最初的要素之一,它基于表面物理和粉体粒子的形态及其化学性质而存在。特别是微型生物在界面之间最为活跃,生命活动在物体表面上形成一层生物黏膜(bioslime film)。这种黏膜是由物体表面的结构、化学性质与微型生物的代谢习性相互作用生成的。在天然海水中适宜的繁殖季节里,生物黏膜存在的时间较短,因此往往被人们所忽视。事实上,微型生物的附着行为及其变化是极其重要的,在这个小生境中生物的附着习性是其特征之一,也是自然界的普遍现象。生物的种群和数量在短时间内的变化是极其复杂的,它是种类丰富、相对稳定的生态群落,这是一个具有显著特征的微生态系(micro-ecosystem),它对物体表面以后的发展有至关重要的作用:一方面改变了物体表面原有的性质,另一方面生物体在这里获得了生存能量。在这种剧烈的能量转移中,生态群也迅速向顶极发展,从而失去原有的生态平衡,寻找新的平衡点。这个短暂的微生态群落与物体表面的诸多环境因素,特别是物理、化学性质,对群落中生物的作用,不是随机的,而是有极强的选择性。此外,生物与生物之间,生物种群之间还存在大量的化学信息,这些都是生态群平衡的基础。这种平衡主要是由于孢子和幼虫的进入而遭到破坏。从而在物体表面形成新的大型附着生物群落,代替原来的微生态群落,完全改变了物体表面原来的面貌。浸于淡水中的物体也存在这种现象,由于它们的危害不严重,而不被人们注意,更忽视了它的作用,所以研究得很少。然而在淡水中物体表面同样也存在着剧烈的物质、能量交换。

在我国港湾海洋微型附着生物初步调查研究中,证实也存在着一种典型的微生态系。我们将物体浸入海中,产生的生物黏膜是由细菌、硅藻、原生动物、小型自由生活线虫所组成的群落,存在时间也很短,大约15~20天即被大型附着生物群落所代替^[3]。据观察,在特定条件下,即含有毒料的防污涂料,在海中,表面的生物黏膜,可存留五年以上^[4]。依据微型生物附着的微生物学原理,即微型附着生物对物体表面的选择性及生物之间的相关性,从我国的海况出发,试图通过控制物体表面的化学性质来实现控制微生态系统的目的^[5]。文献^[6]曾研制出第一个专利产品,它的技术方案是将特定的细菌固定化,制成涂料,涂在物体表面。在水中形成的生物黏膜,由于细菌的代谢作用,使得表面微区在一定时间内保持酸性,从而达到防止其他生物附着的目的。

固定化营养剂

现代生态学的主要内容之一是生态系统研究。水产养殖实际上是一个人工生态系

统,即生命系统与环境系统的结合。在海水养殖中,制约初级生产力的是碳、氮、磷等所谓生源要素。特别是海洋养殖水域的营养(主要是氮、磷)总量是可以靠海流来满足生物生活的需要。在养殖水域生物群个体数量最大限度地增加时,大尺度海流和岸流到达养殖区域的营养盐不能满足需求,但这是食物链的初始情况,是养殖者必须考虑和解决的首要问题,是养殖的主要限制因素之一。可以说控制住营养盐就是抓住了养殖成败的关键。自20世纪50年代海带人工筏式养殖伊始,人们即意识到必须解决养殖的施肥问题。

已有调整海水养殖水体中营养盐的方法是:天然水域营养盐不足或因密植需要补充营养盐,施肥方式与淡水养殖施肥一样,将化肥溶于水中均匀拨撒。这种方法肥料的损失大,利用率不高,后改为瓦罐施肥,因瓦罐成本高和容易破碎等缺点而被淘汰。塑料普及以后,改用塑料袋装化肥,用针刺孔挂袋施肥。由于化肥的速溶和重力、吸附的原因,使化肥利用率很低,资源浪费大。化肥的发展是不断地追求多元、缓释。目前已有农田用脲醛系列肥料,包硫尿素等控制释放的氮肥,然而还没有解决水中施用的缓释肥料这个技术难题。人们期望能改善和控制养殖水环境中的营养盐,就要解决科学、合理、经济地施肥的问题,而稳态施肥是有力的保证。肥料发展的趋势和水产生产农牧化的源点也需要有多元、缓释肥料作为保证条件。由大面积施肥向局部(微区)施肥发展,才是解决合理利用资源,达到高效的途径。

在海洋动物方面,对虾养殖水体必要时用化肥作为早期肥水。而在贝类养殖中,完全依靠天然饵料,还没有施肥育饵的先例,当前养殖业中鱼、虾、贝、存在的众多问题,例如扇贝商品质量下降、笼养魁蚶死亡率高以及暴发性病害等,水中营养盐缺乏或饵料不足似乎是不容忽视的一个因素,其实质是环境不能满足其所要求的生态条件。其根本原因是生态系统失衡。

使用生物固定化技术与精细化工相结合进行研究,将固定化营养剂热塑在养殖器材上。在水中,器材表面的生物黏膜产生丰富的单细胞藻类作为饵料供给滤食性贝类^[7]。继续将含氮、磷、钾的化肥及其他微量元素、维生素、激素等混合,研磨成粉状,选用适宜的黏合剂和载体,在一定温度下加压,改变化肥及其他营养物的物理性能和状态,成为颗粒状肥料混合物——固定化营养剂^[8]。它含有植物生长必需的元素氮、磷、钾和次要元素钙、镁、硫以及微量元素硼、铜、锌等13种元素。其有效成分在70%以上。由于在水中缓慢释放,可以被植物充分利用,流失量最小,在水中保持的时间可以从几个月到一年以上,还可以间歇使用,肥料利用率达到90%以上,远远超过农田的肥效。

这种固定化营养剂是按面积计算溶出率,按体积计算溶出时间,按水体所要求的浓度决定使用量。它的营养物含量均匀,克服了肥料物料化学不相合性的缺点,而且其储存期达两年以上。

将制成的固定化营养剂加入合成树脂改性,以塑料加工设备制成具有一般塑料加工性能的养殖器材,含有各种营养物。在水中,这种养殖器材表面形成的生物黏膜不同于一般物体在天然水域中表面形成的生物黏膜,它的表面可连续不断地溶出各种营养物,营养物必须通过黏膜才能进入水中。由于黏膜中营养物的浓度高于水中,低于器材表面,由此形成一个连续的梯度,因而不会因重力而迅速下沉。同时,由于相应生物种类的选择性进入,在黏膜中生长繁殖形成相对稳定的微生态群。在膜中培养产生某种特定生物的优势

种群,这时,黏膜中的营养物和单细胞藻类不断向水中扩散,达到肥水(微区)和供给养殖对象作为饵料的目的。这就是人工生态灶(artificial niche),它是一种三维生态灶(spatial niche)^[8]。在水中,这种人工生态灶除了有支撑作用外,还具有缓释营养物和饵料培养两方面的作用。根据使用目的的不同,可以调整成分的种类和数量以满足不同的需求。也就是说:人工生态灶可为植物提供营养物,也可以为动物提供饵料。有时把它们分为营养型生态灶(trophic niche)和摄食型生态灶(feeding niche)。

展 望

固定化营养剂是现代制造技术、粉体工程、精细化工与微生态系统相结合的研究成果,是一种全额营养源型的无害化肥源,成为水产养殖业中的一种科学、合理、经济的施肥技术。由固定化营养剂用塑料改性的带有各种类型的生态灶器材,使得在海洋、湖泊、水库及池塘等水产生产这个人工生态系统中,营养盐调控的技术难题得到了解决,从而使海水养殖更加经济地得以实现。

在研制时,还要充分注意技术生态方面的问题,以防止水产养殖器材自身带来的污染。采取可再生循环使用措施。避免了由于技术进步带来的负效应。

开展有关微生态学基础研究,并与相应的生态生理学相结合,必将使水产养殖的发展再上一个新台阶。在21世纪为开发海洋、拓展人类生存空间的第六次产业革命作出积极努力,最终目的是完成可控生态养殖工程系统的整体设计。

固定化营养剂和人工生态灶生产工艺简便易行,鱼、虾、贝、藻的育苗和养殖以及海洋人工栖所的建造等,凡是需要施肥育饵的海、淡水域均匀可使用,经过调整也可用于农业及沙产业。

参考文献

1. 陆青田,王秋等. 养殖涂料的开发动向. 中国化工, 1998, 2: 75
2. 闫化启,王秋等. 海水养殖用营养塑料研制. 中国塑料, 1998, 5: 62
3. 王秋等. 海洋微型污损性附着生物的初步研究. 山东海洋学院学报, 1981, 1: 46
4. 陆青田,王秋等. 防污漆表面微型污损性附着生物的研究. 海洋与湖沼, 1979, 10(2): 152
5. 王 秋. 无毒料防污着途径. 海洋通报, 1985, 4: 65
6. 王秋等. 含有生物材料的防污涂料. 中国专利. (专利号: 88 1 05317.1) 1988
7. 王 秋. 具有固化营养剂的养殖盘的制备方法及其用途. 中国专利. (专利号: ZL92 1 06785.2) 1992
8. 王 秋. 多元缓释化肥及人工生态灶. 中国专利. (专利号: ZL95 1 10347.4) 1995.

[原载《自然杂志》2000年第22卷第6期]

TOPOGRAPHIC CHANGES IN NASCENT AND EARLY
MESODERM IN AMPHIOXUS EMBRYOS STUDIED
BY DiI LABELING AND BY IN SITU
HYBRIDIZATION FOR A BRACHYURY GENE

用 DiI 标记和原位杂交方法研究文昌鱼 Brachyury
基因在文昌鱼胚胎的新生中胚层和早期
中胚层的拓扑变化

张士璠

(青岛海洋大学海洋生命科学院)

N. D. Holland " L. Z. Holland

(美国 Scripps 海洋研究所)

Abstract In amphioxus embryos ,the nascent and early mesoderm (including chorda-mesoderm) was visualized by expression of a Brachyury gene (AmBra-2). A band of mesoderm is first detected encircling the earliest (vegetal plate stage) gastrula sub-equatorially. Soon thereafter ,the vegetal plate invaginates ,resulting in a cap-shaped gastrula with the mesoderm localized at the blastoporal lip and completely encircling the blastopore. As the gastrula stage progresses ,DiI(a Vital dye) labeling demonstrates that the entire mesoderm is internalized by a slight involution of the epiblast into the hypoblast all around the perimeter of the blastopore. Subsequently ,during the early neurula stage ,the internalized mesoderm undergoes anterior extension mid-dorsally(as notochord) and dorsolaterally (in paraxial regions where segments will later form). By the late neurula stage ,AmBra-2 is no longer transcribed throughout the mesoderm as a whole ;instead ,expression is detectable only in the posterior mesoderm and in the notochord ,but not in paraxial mesoderm where definitive somites have formed.

Key words Mesoderm · Notochord · Brachyury · Amphioxus

Introduction

Amphioxus(phylum Chordata : Subphylum Cephalochordata) is widely thought to be the closest living invertebrate relative of the vertebrates. Because of its exceptional phylogenetic importance ,amphioxus has been intensively studied by biologists in general and by embryologists in particular. The early embryology of amphioxus has often been described and may be summarized briefly as follows :The fertilized egg less than 150 μm in diameter and containing only a

modest amount of yolk) undergoes cleavage to form the blastula , which is a hollow ball of cells surrounding a central blastocoel. Subsequently , a flattening of one side of the blastula (the vegetal plate) signals the start of the gastrula stage . As gastrulation progresses , the vegetal plate invaginates , largely obliterating the blastocoel and creating a new space , the archenteron , which opens to the exterior via a blastopore. The lip of the blastopore is where the outer cell layer (epiblast) meets the inner cell layer (hypoblast). One side of the blastoporal lip is dorsal-as subsequent development demonstrates.

Although the general features of amphioxus gastrulation are not controversial , some of the details remain in dispute. For instance , claims that the dorsal lip can be distinguished from the rest of the blastoporal lip on the basis of cell size or overall shape of the blastopore (reviewed by Conklin 1932) have not been substantiated by more recent work (Hirakow and Kajita 1991). It is also not clear where the early boundaries separating the three primary germ layers should be drawn during the gastrula stage after the advent of the mesoderm. Although the whole hypoblast can be referred to as mesendoderm , it is preferable to divide this tissue into a region of endoderm and a region of mesoderm. For the present study , we took advantage of the recent finding that the expression domains of Brachyury genes reliably mark forming mesoderm in vertebrates (De Robertis et al. 1994) as well as in amphioxus (Holland et al. 1995 ; Terazawa and Satoh 1995). We gave special attention to the earliest gastrula stage (not included in previous studies of amphioxus Brachyury) and to the anterior expansion of the mesodermal zone during the early neurula stage.

Another controversy about amphioxus gastrulation concerns whether epiblast cells are involuted around the blastoporal lip to become hypoblast. Sobotta (1897) , MacBride (1898 , 1909) and Morgan and Hazen (1900) thought there was no involution at all. In contrast , Lwoff (1892) , Cerfontaine (1906) and Conklin (1932) believed involution takes place all around the blastoporal lip and is especially pronounced dorsally. Finally , Klaatsch (1897) proposed involution occurs all around the blastoporal lip except dorsally. Therefore , to determine which , if any , of these versions of amphioxus gastrulation is correct , we labeled epiblast cells with a vital dye (DiI) and followed their subsequent movements.

Materials and methods

Ripe males and females of the Florida amphioxus , *Branchiostoma floridae* , were collected in Tampa Bay , Florida. The animals were spawned in the laboratory and the embryos raised at 23.0 ± 0.5 . We used Brachyury expression as a marker for mesoderm. *Branchiostoma floridae* has two Brachyury genes , AmBra-1 and AmBra-2 (Holland et al. 1995). An antisense riboprobe comprising about 850 base pairs starting from the 3' end of AmBra-2 was synthesized and whole mount in situ hybridizations of *B. floridae* embryos were prepared according to the

methods in Holland et al. (1996). Our in situ patterns with AmBra-2 were indistinguishable from in situ patterns with AmBra-1 illustrated in Holland et al. (1995).

For DiI labeling fine forceps were used to remove the fertilization envelope from blastulae (4 h) ,which fortuitously adhered to the bottom of 3.5-cm plastic petri dishes while contiuning to develop normally. At 5.5 h ,cap-shaped gastrulae(Figs. 1A 2B) with the blastopore pointing approximately upward were selected for labeling. A glass capillary tube was filled with Fast DiI oil (D3899 ; Molecular Probes , Eugene , Ore.) and then immersed in seawater , causing the dye to crystallize on the tube tip. To make each spot ,the crystallized dye was applied with a micromanipulator by gently touching the surface of the gastrula for about 2 min. For each of ten embryos ,the epiblast was dyed with eight spots(each about 30 μm in diameter) arranged radially around the blastopore. An unstained zone of epiblast of about 20 μm remained between each spot and the blastoporal lip ;the position of a single spot is shown diagrammatically by the hatching in Fig. 1A. An additional 75 cap-shaped gastrulae were dyed with a single spot of DiI each at various positions on the epiblast or hypoblast ;10 of these embryos were stained with a single spot right on the blastoporal lip ;the position is shown diagrammatically by the stippling in Fig. 1A.

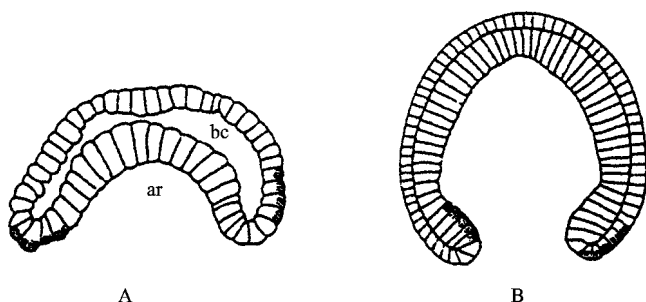


Fig. 1A B Diagrams of amphioxus gastrulae gastrulae oriented with the animal pole upward and the blastopore side downward. A Capshaped gastrula (6 h after fertilization) with invaginating archenteron (ar) and remnant of blastocoel (bc) ; stippling indicates the position of a DiI (a vital dye) spot directly on the blastoporal lip and hatching indicates the position of a DiI spot 20 μm outside of the blastoporal lip. B Very late gastrula (8.5 h after fertilization) ; the DiI spot originally on the blastoporal lip has been completely involuted (stippling) and the DiI spot originally 20 μm outside the blastoporal lip has moved right to the edge of the blastopore (hatching)

Dyed embryos were photographed alive under a fluorescence microscope fitted with a DAPI (4 β -diamidino-2-phenylindole)filter. Each embryo was photographed in the same orientation at about 6 ,7 and 8 h after fertilization. Soon after , the embryos , by then very late gastrulae , developed cilia ,detached from the bottom of the dish ,and began to swim. Between 8.5 and 36 h the swimming embryos were killed in 4% paraformaldehyde for a final observation by fluorescence microscopy.

Results and discussion

No AmBra-2 expression could be demonstrated by in situ hybridizations of cleavage stages and blastulae of *Branchiostoma floridae*. The first detectable transcripts (Fig. 2A) appeared at the earliest gastrula stage (4.5 h) in a zone of cells encircling the embryo between the animal hemisphere (ectoderm) and the flattened vegetal plate (endoderm). We assume that the cells expressing AmBra-2 comprise the mesoderm (a term that we will use to include both the mesoderm sensu stricto plus , on the dorsal side , the chorda-mesoderm). The slightly sub-equatorial location of the mesoderm in the early gastrula agrees closely with the position of the presumptive mesoderm revealed by the fate map constructed by Tung et al. (1962) for an earlier (32-cell) stage of amphioxus development.

By the stage of the cap-shaped gastrula (6 h) , the vegetal plate has invaginated and AmBra-2 is expressed strongly all around the lip of the blastopore , partly in epiblast cells and partly in hypoblast cells (Fig. 2B). Soon after , by the stage of the cup-shaped gastrula (7 h) , the strongly expressing cells , presumably representing the mesoderm , occur in a broad band located entirely within the lip of the blastopore (Fig. 2C). Thus , the hypoblast is divisible into an endodermal (animal) zone and a mesodermal (vegetal) zone , while the entire epiblast is ectodermal.

Conceivably , the movement of the entire mesodermal zone into the hypoblast might have resulted from initiation of AmBra-2 expression in additional cells at the hypoblastic edge of the zone accompanied by down-regulation of the same gene at the epiblastic edge of the zone. However , the DiI movements during gastrulation show that this is not a major cause of the internalization of the mesoderm. Instead , movement of the dye spots between 6 and 7 h demonstrates that some of the epiblast is involuted (Fig. 2I , J) , probably as a coherent sheet of cells , over the blastoporal lip to become hypoblast. The amount of involution , which is of approximately equal extent everywhere around the blastoporal lip , appears to be sufficient to account for the internalization of the mesoderm.

In comparison to gastrulation in lower vertebrates , gastrulation in amphioxus involves neither exaggerated involution in the region of the dorsal lip of the blastopore nor any marked tendency of epiblast cells to converge toward the dorsal midline. For amphioxus , nothing definite is known about the mechanical factors driving involution (e. g. , cell shape and motility in the region of the blastoporal lip). Changes in cell cycle lengths and mitotic patterns might also play a part in tissue level movements during gastrulation , but no cell kinetic data are yet available.

During the last part of gastrulation , there is little further involution (Figs. 1B , 2K). At later developmental stages , after the blastopore has closed , the dye spots remain in the ecto-

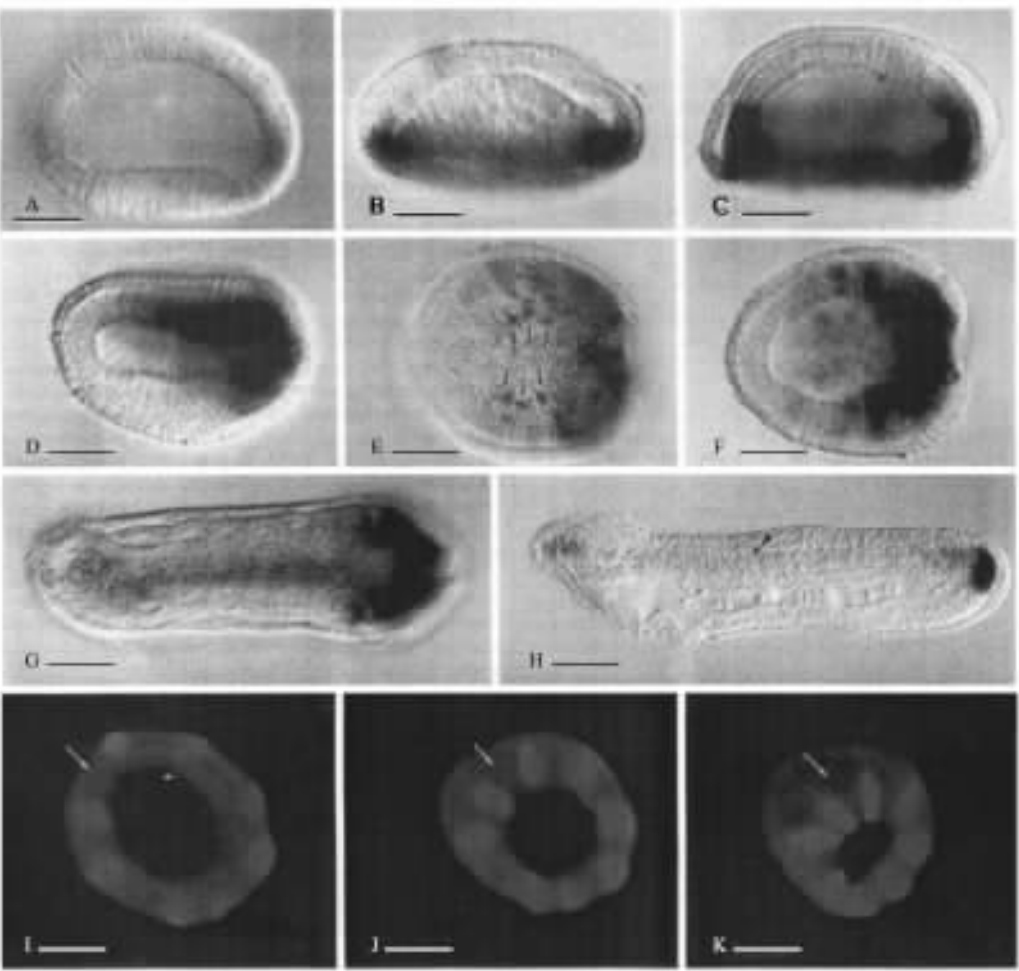


Fig. 2A-K Whole mounts of amphioxus embryos (all scale lines 50 μ m). A-H In situ preparations showing expression of AmBra-2 ; A-C are oriented with the animal pole upward ; D-H are oriented with posterior (approximately equivalent to vegetal) pole to-ward right. A Side view of early gastrula (4.5 h). B Side view of cap-shaped gastrula (6 h). C Side view of cup-shaped gastrula (7 h). D Side view of early neurula (9.5 h) ;dorsal surface is up. E Dorsal view of early neurula (9.5 h) ;dorsal wall of hypoblast in focus ;arrows indicate small clusters of cells expressing AmBra-2. F Dorsal view of early neurula (9.5 h) with focal plane deeper than in E. G Dorsal view of late neurula (16 h) ;AmBra-2 expressed strongly in posterior mesoderm and moderately along notochord ;no detectable expression in the definitive segments on either side of midline. H Side view of 24-h embryo ;dorsal surface is up ;AmBra-2 expressed strongly in posterior mesoderm but weakly in notochord except at anterior and posterior ends ;black pigment cell in dorsal nerve cord indicated by arrowhead. I-K Living gastrula ; the arrow indicates the dorsal side (as determined from bright field microscopy) ;approximately vegetal pole views of single specimen marked with eight spots of DiI and photographed by fluorescence microcopy at 6 h (I) , 7 h (J) and 8 h (K).

derm—on the outside of the embryos and larvae ,except dorsally where they occur in the ectodermally derived dorsal nerve cord. Our observations on the fate of single spots of DiI applied at various positions to the epiblast and hypoblast of gastrulae (data not shown) agreed well with the earlier results of Tung et al. (1962) ,who stained amphioxus blastomeres with Nile blue

sulfate and followed their fates. In 20 embryos, cells dyed with DiI right on the blastoporal lip at the stage of the cup-shaped gastrula were internalized during the next few hours (Fig. 1B, stippling), and at least some of them were subsequently recruited into mesodermal somites.

Changes in AmBra-2 expression domains after the end of gastrulation are shown in Fig. 2D-H; in these in situ diagrams, the blastopore (or approximate posterior end) — which is toward the bottom of Fig. 2A-C—is oriented toward the right. in the early neurula (9.5 h), the internalized mesoderm as marked by AmBra-2 expression, still occupies the most posterior (formerly animal) region of the hypoblast and has also begun to spread anteriorly along the dorsal and dorsolateral walls of the hypoblast (Fig. 2D). This spread could result from some combination of: (1) changes in individual cell shape or packing, (2) migration of expressing cells individually into non expressing areas, of (3) induction of new expression in previously non-expressing areas. One of the last two causes is probably responsible for the presence of isolated clusters (three to five cells each) of expressing cells (indicated by arrows in Fig. 2E) in the dorsal roof of the hypoblast. The banded expression in the dorso-lateral wall of the hypoblast (Fig. 2F) has previously been clearly described by Terazawa and Satoh (1995). Each band is presumably localized where a somite will later form.

By the later (16 h) neurula (Fig. 2G), AmBra-2 expression is no longer detectable throughout the mesoderm. Expression remains strong in the posterior hypoblast (which can now be referred to as posterior or peristomial mesoderm) and, just anterior to that, in a separate dorsolateral stripe where the newest somite will soon form. In contrast, there are no detectable transcripts of the gene in the paraxial mesoderm where the definitive somites have formed.

By the late neurula stage, there is also moderate expression of AmBra-2 in cells of the notochord (as previously demonstrated by Holland et al. 1995). The striking anterior extension of notochordal expression presumably results from migration and intercalary movements of cells already expressing the gene and/or the induction of transcription in previously non-expressing cells.

Following the neurula stage, amphioxus Brachyury expression has already been described by Holland et al. (1995), and we confirmed their findings. Briefly, in the 24-h embryo (Fig. 2H), the cells of the posterior mesoderm still contain abundant transcripts of AmBra-2, although there are no longer any strong expression bands just anterior to that zone; moreover, expression continues in the notochord, but is weakening, except near its anterior and posterior ends where new notochordal cells are presumably differentiating. By 60 h after fertilization, in situ hybridization no longer demonstrates AmBra-2 expression in any of the tissues of the amphioxus larva.

During gastrulation of both amphioxus and vertebrates, the expression patterns of Brachyury homologs are expressed first in internalizing mesoderm. Later, AmBra-2 in amphioxus is expressed throughout the newly internalized mesoderm and in the forming notochord; in vertebrates, by contrast, Brachyury expression is rapidly down-regulated in newly internalized meso-

derm except in the taiblud and notochord (De Robertis et al. 1994). It is more difficult to relate expression patterns of Brachyury homologs in amphioxus and other invertebrates. For instance , the Brachyury homolog in *Drosophila* embryos is expressed in the hindgut epithelium (Kispert et al. 1994) , but it would be premature to suggest an homology between the insect hindgut and chordate notochord. There is an obvious need for description of Brachyury genes and their developmental expression in a wide spectrum of animal phyla.

Acknowledgements We are extremely grateful to Ray Wilson for laboratory facilities at the St. Petersburg campus of the University of South Florida , to Peter W. H. Holland for providing us with his AmBra-2 clone , to Andrés Collazo for help with our biological imaging , and to John Shih and two anonymous reviewers for their constructive criticisms. This work was supported in part by NSF Research Grant IBN 96-309938 (to N. D. H. and L. Z. H.) and also by grants (to S. C. Z.) from the Natural Science Foundation of China and the K. C. Wong Education Foundation (Hong Kong).

References

- Cerfontaine P (1906) Recherches sur le développement de l'amphioxus. Arch Bios Liège 22 229 ~ 418
- Conklin EG (1932) The embryology of amphioxus. J Morphol 54 69 ~ 151
- De Robertis EM , Fainsod A , Gont LK , Steinbeisser H (1994) The evolution of vertebrate gastrulation. Development Suppl 1994 117 ~ 124
- Hirakow R , Kajita N (1991) Electron microscopic study of the development of amphioxus *Branchiostoma belcheri tsingtauense* : the gastrula. J Morphol 207 37 ~ 52
- Hirakow R , Kajita N (1991) Electron microscopic study of the development of amphioxus *Branchiostoma belcheri tsingtauense* : the gastrula. J Morphol 207 37 ~ 52
- Holland LZ , Holland PWH , Holland ND (1996) Revealing homologies between body parts of distantly related animals by in situ hybridization to developmental genes : amphioxus versus vertebrates. In : Ferraris JD , Palumbi SR (eds) Molecular zoology : advances , strategies , and protocols. Wiley , New York , pp267 ~ 282 473 ~ 483
- Holland PWH , Koschorz B , Holland LZ , Herrmann BG (1995) Conservation of Brachyury (T) genes in amphioxus and vertebrates : developmental and evolutionary implications. Development 121 4283 ~ 4291
- Kispert A , Herrmann BG , Leptin M , Reuter R (1994) Homologs of the mouse Brachyury gene are involved in the specification of posterior terminal structures in *Drosophila* , *Tribolium* , and *Locusta*. Genes Dev 8 2137 ~ 2150
- Klaatsch H (1897) Bemerkungen über die Gastrula des Amphioxus. Morphol Jahrb 25 224 ~ 243
- Lwoff B (1892) Ueber einige wichtige Punkte in der Entwicklung des Amphioxus , Biol Centralbl 12 729 ~ 744
- MacBride EW (1898) The early development of amphioxus. Q J Microsc Sci 40 589 ~ 612
- MacBride EW (1909) The formation of the layers in amphioxus and its bearing on the interpretation of the early ontogenetic processes in other vertebrates. Q J Microsc Sci 54 279 ~ 345
- Morgan TH , Hazen AP (1900) The gastrulation of amphioxus. J Morphol 16 569 ~ 600

- Sobotta J (1897) Beobachtungen Über den Gastrulationsvorgang beim Amphioxus. Verh Phys-med Ges Würzburg 31 101 ~ 121
- Terazawa K , Satoh N (1995) Spatial expression of the amphioxus homologue of Brachyury (T) gene during early embryogenesis of Branchiostoma belcheri. Dev Growth Differ 37 395 ~ 401
- Tung TC , Wu SC , Tung YYF (1962) The presumptive areas of the egg of amphioxus. Sci Sin 11 629 ~ 644
- [原载《Dev Genes Evol》1997 年 206 卷 532 页]