

細胞學講義

聯專家 П. В. Макаров 教授講

北京大學

1958年2月

序 言

亲爱的同志們和朋友們！我能到中国这个最古老和最大的学校光荣的北京大学来講学感到十分荣幸。杰出的活动家，象毛澤东主席，李大釗，魯迅等人，都曾經在这个以革命傳統聞名的学校中工作过。北京大学的学者們对科学的发展作出了巨大的貢獻。

我高兴地向你們——热爱劳动的，天才的和偉大的中国人民的知識分子代表致敬，并預祝你們在社会主义建設中获得巨大成就。

· 我的講演主要是关系細胞学的，一共分15講。

我的演講不是为大学生，而是为教师和专家們講的，他們对細胞学的基本理論已很熟悉。因此我只提一下那些大家都知道的材料，而重点地报导近几年所得的較新的資料，特別注意苏联学者的研究。在这方面我也許会离开上面提出的原則而允許自己退入历史的深渊，因为在这方面国外知道很少。

細胞学中有許多极重要的問題还没有統一的意見。我尽可能客觀地叙述各种不同的觀點。但是，請我的听众們原諒我，对于那些我認為是比較正確的观点和理論，我就允許自己較詳細地說明理由，热情地捍卫他們。在这儿回忆一下偉大的列宁的話是适宜的，‘沒有辯論，沒有討論’沒有“人的感情”，也就不可能，并且也不会有人类对真理的寻求。同时必需注意“沒有巩固的哲学基础，則任何自然科学，任何唯物主义都不能战胜資产階級思想

的侵略和资产阶级世界观的复兴”。（列宁文选，36卷，207頁）

我很可惜，由于需要翻譯的协助，所以降低了和听众的接触。我相信听众会原谅我这点。幸而用国际语言表达的切片示例会减弱这个缺陷。关于我所提到的作者姓名我会用拼音文字写在黑板上。

对听众有一点请求：如果某一种想法或演讲的原理不明瞭，就请在叙述的过程中打断我的话。我将力求明确我所叙述的内容也请大家以书面形式提出自己的愿望和问题，我将在下次讲课或课堂讨论时给以回答。

目 录

第一講	細胞學說及其現狀·····	1
第二講	現代細胞學的研究方法·····	13
第三講	細胞器的構造和功能·····	30
第四講	細胞核結構及其特性的一般資料·····	45
第五講	核的構造及染色體的連續性問題·····	56
第六講	分裂間期核的構造和染色體連續性問題(續)·····	68
第七講	類坏死·····	81
第八講	有絲分裂的一般特征及核的前期變化·····	95
第九講	分裂中期及其一般特征(續)·····	109
第十講	染色體的細微構造·····	122
第十一講	分裂后期及末期的特征, 有絲分裂的一些問題·····	135
✓第十二講	遺傳物質基礎問題(續)·····	150
✓第十三講	遺傳物質基礎問題(續)·····	163
第十四講	減數分裂(續)·····	178
第十五講	受精問題·····	189

第一講

細胞學說及其現狀

关于細胞的學說——細胞學，這是一門多方面的科學。和植物學，動物學，形態學及生理學連系着。這一科學也與其他科學如化學及物理學有密切關係。在細胞中，在這一小小的實驗室中研究着那些構成有機體的最基本的現象。

不能忘記，在自然界中生物世代之間的繼承性的保證主要是通過特殊的性細胞，在高等動物胚胎發育中許多迄今尚未清楚的問題都與細胞的結構和活動等問題緊密相關。可見細胞學在解決極重要的生命問題中有很重大的意義。並且細胞學在認識生命發展規律上也有很大的意義。現在細胞學在進行着重新審定過去已經認為是肯定的原理的工作。這不僅是由于新的理論概念，也是由于用新方法（電子顯微鏡，同位素，細胞化學等）積累了新的事實所致。細胞學這門科學是“關於主要的有機的構造形式，關於細胞”（恩格斯），關於細胞的構造和生命活動。

1665年，Hooke（英國人，數學家，光學家）用顯微鏡觀察到植物各種不同器官是由單獨的小格所組成的結構，稱之為細胞。這一工作引起當時生物學家的注意，開始研究生物的微小結構。但當時並未產生有關細胞的理論，因此當時並沒有作出應有的結論。

19世紀初葉，由于很多優秀科學家的工作，形成了細胞學理論。其中有K.F. Wolf, K. Baer, П.Ф. Горяинов, Dujardin

Y. Purkinje, Schleiden 等人。在創造細胞學說中起主要作用的是德國生物學家——Schwann博士。1839年他發表了名著“顯微研究”，Schwann的許多觀察和想法現在已陳舊了，有許多看來是不正確的，但是他所建立的細胞學說至今仍然是有意義的，按照這一理論，動物和植物有機體的結構單位——細胞都是類似的，這就說明了有機界的統一。細胞學說是達爾文的生物界進化學說的基石之一。我經常引用這樣的譬喻來說明細胞學說的這一方面：一個美好的春天的晚上，在一個有樹影的公園里，有月亮，有玫瑰花的灌木叢，夜鶯在歌唱。此時有一位姑娘在聞玫瑰花香和听夜鶯歌唱。而姑娘的腸中有蛔蟲在活动。在玫瑰花，夜鶯、姑娘和蠕動的蛔蟲之間有何共同之處呢？那就在于他們都是由結構單位——細胞所構成的。

但是，細胞理論不僅是關於細胞的結構，而也是關於有機體的發展的。照例，所有多細胞生物都是由受精的雌性細胞——合子發展而來的。

細胞學理論的創立已有120年，在這些年中它經歷了複雜的，有時是相反的發展道路，這裡我們看到許多成就，但也有不少錯誤。

德國學者威爾和（Virchow）在細胞學史和用細胞學理論來解釋病理過程中起了明顯的作用。由於他的工作病理學才能打破甚至在19世紀還普遍公認的關於疾病性質的概念，如“善”與“惡”的勢力之間的鬥爭的看法，如關於可塑性物可引起腫脹及許多其他現象的概念。威爾和在細胞學說的發展和在科學的醫學基礎的建立中的這些無可懷疑的功績在過去幾年來沒有得到某些蘇聯學者（其中包括我）應有的重視。因此破壞了歷史的情況。而同時

把威尔和理論观点上的錯誤和严厉批判却放在第一位。談到这位学者的錯誤时，首先应提到他的細胞王国學說。威尔和認為有机体——‘是許多独立生存的細胞的集合，是一个組織得很好的小小王国，它有齐全的成員，有高級和低級的官吏，有奴仆，大的，小的有老爷，从細胞王国的理論中得出一系列帶有原則性的結論，如医学上的局部性原則，有机体看作是相似的細胞的总和，而忽視了整体性等。

很明白地，先进的自然科学家和19世紀后半叶的医生，如謝巧諾夫 (И. М. Сеченов)，包特金 (С. П. Боткин) 等对与威尔和論点相联的細胞王国學說进行了批判，与威尔和的局部概念相对立的是神經論原則。长期斗争的結果是先进的唯物主义思想战胜了。这里我們要归功于巴甫洛夫 (И. П. Павлов)。同样地，威尔和的認為細胞是基本的生命单位，即細胞外无生命存在的看法也是錯誤的。把这一公式人工地不仅运用到有細胞的生物，而且也用之于其他沒有細胞結構的有机体的构造（合胞体，共質体，生物的低等类型）。目前我們知道有不少机体是沒有細胞結構的，例如：許多細菌，某些藻类及霉菌。

威尔和的“一切細胞来自細胞”的論題引起了特別尖銳的討論。Schleiden 在上世紀的30年代便已確証，新的細胞可在老的細胞中发生。Schwann 为了解釋細胞的形成提出了有名的細胞形成質理論。后来，在发现細胞分裂以及这一过程广泛存在的現象后，細胞‘自由形成’的思想便被大部分人所屏棄。但是甚至在19世紀末到20世紀初某些研究者如Hiss, M. D. Лавдовский 等还描述了从非細胞物質形成細胞以及其他出現新細胞的特殊形式。

近来从1933年起，許多人把对威尔和“一切細胞来自細胞”的

論題的批判和О.Б. Лепешинская (勒柏辛斯卡婭) 的名字联系起来，她进行了一系列大家所熟知的观察和实验。在这些工作中她企图证明细胞从非细胞形态的生活物质形成的可能性。请允许我简短地提一下这些工作的内容。按照勒柏辛斯卡婭的概念认为鸟类卵中的卵黄球是活体的前细胞形态，其中没有成形的核，而染色质弥散分布着。然后这种物质逐渐开始聚集于卵黄球的中心区域，在这里形成核。以这种方式形成的细胞以后可出现分裂。必需说明，Hiss 和 Лавдовский 还在上世紀末已经描述过在同一对象——卵黄中细胞形成的类似过程。

勒柏辛斯卡婭较独特的实验是用水媳进行的。将这些机体研碎后，使成粥状，加以离心处理。在离心管底有小块组织和细胞的沉淀，而在上端一向心层聚集了从细胞分出来的无结构的活物质。从后者就发生了新细胞的形成，并且这一过程进行的情况和在卵黄中的一样。新形成的细胞进行有丝分裂，形成细胞团。

勒柏辛斯卡婭在伤口愈合时也描述过细胞的“自由形成”。

勒柏辛斯卡婭根据这些材料提出“新的细胞学说”。起初这些资料遭遇到许多生物学家的怀疑，并且以这些资料为根据的观点也没有得到推广。勒柏辛斯卡婭的工作遭到了批判，但谁都没有进行重复检查。有些批评带有无证据的性质。

1950年春天苏联科学院生物学部召开会议后，情况改变了。在会上勒柏辛斯卡婭的理论得到赞同。

此后出现了证实勒柏辛斯卡婭理论的一系列工作，其中有一些是不符合于科学要求的。譬如，把禾本科植物的种子放在动物腹腔中可形成新细胞，如在福尔马林溶液中棘球绦虫 (*Echinococcus granulosus*) 的幼虫可长出骨头。在我看来，这些都是

不夠客觀的，由此並不有助於發現真理。同時在蘇聯的許多科學機構中也進行了研究，目的在於檢查作為“新細胞學說”的根據的基本資料。必需承認，這些工作在大多數情況下都沒有証實勒柏辛斯卡婭的描述，它們反而揭露了她所犯的錯誤根源。讓我們更詳細地談一下其中的某些研究。

根據勒柏辛斯卡婭的意見鳥類的卵黃——是相當於Haeckel單蟲期 (Monera) 的活物質，它們發展而成細胞。可見，這就是活的結構。眾所周知，一切生物的特性是和外周環境進行不斷的物質交換和代謝的。卵黃是否具有這些活體所特有的特性？為了闡明這一問題，В. Н. Орехович及其同事們(1954) 利用了示踪原子的方法。他們將含有示踪性 S^{35} 和 C^{14} 的氨基酸注入孵化的雞蛋殼內，研究這些氨基酸是否進入蛋黃。根據這一實驗來判斷在蛋黃中是否進行新蛋白質的合成。他們對發育的胚胎和周圍的卵黃進行了研究，結果發現標志的氨基酸在代謝過程很強的胚胎組織中很多。而在蛋黃組成中沒有這種氨基酸，也就是說蛋黃是惰性的物質。下面的情況令人注意，如果將標志的氨基酸注入雞體內，在其卵巢中形成卵細胞時也強烈地形成蛋黃，此時這種氨基酸就可參與蛋黃的組成。В. Н. Орехович 的具有足夠根據的實驗使我們對勒柏辛斯卡婭根據用蛋黃進行觀察所得出的廣泛結論發生了懷疑。但是，對В. Н. Орехович及其同事們的工作也有兩點批評。第一，他們是用孵化第四天的卵進行研究的，而勒柏辛斯卡婭用的是孵化最初幾小時的材料。換言之，研究的對象並不一致。其次，由於技術上的原因В. Н. Орехович 用來進行分析的不僅是胚胎本身，而且也用靠近胚胎的卵黃部分。根據勒柏辛斯卡婭的資料，在胚胎下的區域正是卵黃強烈地轉化為細胞的地方。所以在作出最後

結論前这两种情况尙有待明確。

Г. И. Роскин (1955) 对卵黄进行了仔細的和多方面的研究，并且他特別注意酶的作用。根据这位作者的材料卵黄中沒有去氧核醣核酸，去氧核醣核酸是大部分核所特有的化合物。不能不指出这一点，勒柏辛斯卡婭是以М. Я. Темлякова的資料为根据的，而这位学者的資料是可疑的。問題在于在Schiff 試剂处理后在沒有进行酸水解的材料上卵黄也得到染色了，这正象去氧核醣核酸所特有的反应。Г. И. Роскин 同样也沒有发现对生活系統說来是最典型的大部分酶。Г. И. Роскин 在卵黄中所找到的为数不多的那些酶并不能消除对这些結構的生命活性的怀疑。А. Г. Кнорре

(1955) 对发育的鷄卵中卵黄的研究賦予注意。这位作者根据对大量材料的分析，利用荧光分析，超显微，細胞化学的分析沒有发现任何有利于說明卵黄能轉变为細胞的情况。相反地，А. Г. Кнорре 所得到的一系列材料能用来说明，实际上这种轉变的过程是不存在的。

因此，用各种不同的細胞学和生物化学方法所进行的檢驗工作沒有証实勒柏辛斯卡婭关于卵黄轉变为細胞可能性的結論。大概这一結論是由于运用了不夠精確的方法而造成的。

现在来对勒柏辛斯卡婭用水媳所做的实验进行评价。首先必需指出，这些实验的方法本身就引起一系列的怀疑。第一，大家都知道，微小的机械作用已經能在細胞中引起深刻的变化，从而导致細胞的死亡。对这一問題我們将在以后的几講中較詳細地說到。勒柏辛斯卡婭将研究材料粗糙地研碎，看来已經不是活的，而是死物質了。第二，大家都知道，原生質的比重是大于1的，而勒柏辛斯卡婭是在水溶液中进行离心处理的，也就是說，

它應該沉淀下來，而絕不能往向心方向移動，這是與離心規律相矛盾的。而勒柏辛斯卡婭作實驗所用材料則是自上層取得的上層所含物質是細胞中比重小於1的物質即擬脂類物質。就這兩點意見，可見開始從方法上已說明勒柏辛斯卡婭所描述的結果是不太正確的。

從研碎水螅分離出來的物質所爆發的過程，勒柏辛斯卡婭把它看作是細胞的新形成，我和B. E. Козлов (1904)) 共同對這種過程的性質進行了研究，我們完全精確地做效O. B. 勒柏辛斯卡婭方法即磨碎加水，離心處理，然後用白金耳取液，作懸滴觀察我們看到了她所描述過的同樣景象，即細胞的形成。我們見到團粒，似乎隨着桑椹期形狀的發展團粒分成個別部分。但是在利用一系列現代研究方法（相差顯微鏡，Feulgen 反應紫外光顯微鏡等等）時沒有得以闡明任何特征能證明細胞或前細胞期的存在。我們對勒柏辛斯卡婭結論的真實性發生了懷疑，這是很顯然的。當時進行了決定性的實驗。不用活的而是用顯然是死的水螅加以研碎和一切以後的操作。用不引起蛋白質凝固的固定劑（福爾馬林，鐵酸）來殺死水螅。在這種實驗條件下得到了和在用活水螅實驗中同樣的景象。在兩種場合下都用——顯微電影來記錄所發生的過程。

我們的實驗結果非常清楚地說明，不能把勒柏辛斯卡婭在研碎的水螅材料上所看到的景象看成為生物過程的結果，而更不是細胞的新形成過程。它們只是在無生命系統中所發生的物理化學現象如團聚，膨脹，形成空泡等。我確信，勒柏辛斯卡婭用的不是活體，而是活體的模型，她採用了生命的某些次要現象（運動生長）作為生物過程。也就是說，她重複了十九世紀後半某些生物學

家为Bütschi, Traube 等在創設活体模型时所犯的同样的錯誤。

高兴的是我們在自己工作中作出的結論，后来得到莫斯科的生物化学家 A. A. Heñfax (1956) 的証实。很有意思的是这位学者完全和我們无关地，同样也用杀死的水螅进行了实验，并且得到的結果和我們的一样。捷克科学家也得到类似的結果。

为了挽救情况，勒柏辛斯卡娅 (1957 哲学論壇) 在这一切事实的压力下对自己的旧观念作了修改。她現在認為，在研磨时游离出来的不是原生質团粒，而是不知从何处出現的具有特殊性質的前細胞阶段的活物質。就是說对有损伤性因素的抵抗力特別强，并且奇怪的是牠們不进行代謝。換言之，按照新的修改，活物質沒有生物的基本特性——新陳代謝。这些修改未見得能改善勒柏辛斯卡娅的理論，它們无济于事，而只是恶化情况。

勒柏辛斯卡娅用來說明細胞新形成的第三个例子是伤口的癒合。必須指出，起初她只是假設地談到細胞从流出的血液和破坏的細胞中重新形成。后来，沒有任何补充实验，而可能的东西轉变成无可怀疑的东西了。許多学者 (H. H. Aкичков, A. A. Манин等) 的研究再一次表明，损伤組織的恢复是靠細胞的运动和增殖，也就是說这种过程是早就知道的。

由此可見，勒柏辛斯卡娅用來說明細胞重新形成的例子中沒有一个例子能在檢查中得到証实。因此細胞新形成的問題又回到勒柏辛斯卡娅工作出現前所处的那种情况。

勒柏辛斯卡娅关于有机体的发育，即从前細胞期开始的个体发育的材料同样也沒有得到証实。当时許多科学家，以及后来的勒柏辛斯卡娅都認為，某些魚以及鳥类的卵在其发育中經過这样的阶段，其时卵中沒有成形的細胞核，也就是說經過前細胞的，

或按照勒柏辛斯卡婭的術語，經過單蟲階段。

列寧格勒大學И.Л.Гербыльский的同事們——Т.И.Фалеева, Б.И.казанский, Г.М.Персов所進行的仔細的研究確定，在這一儼如“單蟲”階段中卵的確處於有絲分裂的一個時期，普通處於中期。和富有卵黃的大卵相比，有絲分裂的形象如此之小，因此在看片子時很不易看到。為了發現紡錘絲和染色體，必需十分注意地一張接一張地研究幾百張連續切片。甚至象В.В.Зелинский這樣很有經驗的科學家也沒有在自己的片子中看到有絲分裂的情況，而因此作出了錯誤的結論。

必需指出，不久前В.Г.Бахтина在雞的發育卵細胞的“無核”期看到了典型的中期染色體。

不能把卵細胞中的有絲分裂期看作為具有細胞核的時期，這是另一件事，是細胞的分裂時期，按照我的意見，核是在每次分裂的前期破裂，而在分裂終了時，在後期恢復。關於這一點還要詳細地談到。如果提出這樣的觀點，則每個分裂細胞過渡到前細胞狀態，並且從此每個子細胞開始其發育。在我看來，這一問題的提法不是沒有根據的。而且很明顯，這不僅僅是卵細胞的特權。現在有一些生物學家在指出勒柏辛斯卡婭的實驗材料沒有得到証實的同时，談到細胞重新形成這一問題提出的本身是不合理的和不科學的。這些學者把勒柏辛斯卡婭的探求方向只看到否定的一面。我認為這樣提出問題也是不公正和不完全正確的。

首先 勒柏辛斯卡婭吸引了廣大生物學家來注意研究得很少，而且幾乎沒有研究過的關於細胞進化（個體發育）的問題。在這一方面，當時曾經有К.С.Мережковский, Minchin等人作過理論上的研究。Б.П.Токин及其同事們對這問題用原生動物做了

實驗性研究，他們提供了不少寶貴的和有事實材料。無疑地，該問題是值得注意的，而應該進一步加以研究。

第二，關於從某些較簡單的，前細胞形式可能形成細胞這一問題，以及關於新細胞的出現不僅依靠老細胞的分裂這一問題提出的本身，我確信是完全正確的，在這裡可以提到 А. И. Студитский 關於肌肉從研碎組織的再生的有意思的工作，以及在某些植物胚乳中從非細胞物質形成細胞方面的觀察。一位保加利亞細胞學家 Румен-Цанев 重複和証實了 M. Schleiden 的舊材料，以及兩位美國學者的很說明問題的工作都給了我令人信服的印象。一位在這方面工作的中國學者的工作應該得到好的評價。可惜沒有帶來這些文章的摘要，因此不能說出這位學者的名字。如果他在這兒的話，我將十分高興和他相識。

必需要強調，關於細胞重新形成的問題以及它們繁殖的特殊能力的研究都應該提到高的技術水平，要嚴格地檢查所得的結果。誰現在想解決這一問題，特別是在 О. Б. 勒柏辛斯卡婭的失敗以後，應該只利用可靠的而不是激起懷疑的事實。我認為，用比較簡單的生物，如藍綠藻 (Cyanophyta)，細菌等做研究最易得到這種材料。這兒根據文獻。已有材料談到分散的核物質（前細胞期）有轉變為新的具有形狀的核（細胞期）的可能性。我指的是 А. А. Имшенецкий 的工作。在這方面可以看一下細菌濾過性形式的材料（Тимаков等）。按我的意見，在這方面也首先應該繼續研究，同時仔細地檢查和全面地分析所得的結果。其次，也不能忽視這一點，即勒柏辛斯卡婭的工作引起大家注意，由於分裂而形成細胞的兩個子細胞的異質性。誠然，這一問題並不是新的，那也可以引用來了解有區別的有絲分裂，但是最近對這一問題沒有

給以应有的注意。必需說明，这儿談的不是关于这种虛构的概念，例如子細胞在母細胞“內部”“形成”，而是关于，細胞分裂的結果能形成不同等的，彼此有差別的細胞。我認为最好不用这些術語，如“母的”和“子的”細胞，尤其不要認为“母細胞”有更大的生命活性，这是П.А.Генкель (1957) 指出的。

可以用許多例子表明两个子細胞的異質性。这种異質性在卵分裂时在卵裂球上表現得特別清楚，子細胞在大小上(О.В.Красовская)，在去氧核糖核酸的含量上(L. Lison)，在細胞分裂的速度(П.В.Макаров)等上都彼此不同。所看到的現象无疑地提供很大的兴趣，并值得进一步研究。

威尔和关于細胞，即生物的唯一形式的理論是不切合現實的。大量研究表明，非細胞結構，所謂細胞間的，或組織的支持物質(例如，結締組織)也都具有生命活性。誠然，这种活性表現得不如細胞的那么明显。无疑地應該进行最仔細的和全面的研究，例如結締組織的支持物質的机能，它們在不同的病理过程中不会是没有关系的。

應該知道，組織的支持物質的总量是很大的，而其中所發生的变化，如作为一整体看，不可能是与机体活动无关的。这是机体的組成部分，而不单是充填細胞之間的空隙。

在对細胞學理論現狀做總結時應該承認，对形形色色的研究說来这儿还有无涯的曠野。早就提出来的細胞進化的問題尙有待实验的研究。比較細胞學大概也会对这一問題的解决提供材料，而實質上也还是將来的事情。

如果威尔和关于細胞王国以及他关于細胞的概念，即生物的唯一形式的这种思想的錯誤性我們都很清楚的話，那么关于威尔

和“一切細胞来自細胞”的这一公式的权限，以及其对有机界发展的现代阶段的适宜性尚有待进一步的探寻和研究。应该認為这一问题还是存在着。无论如何，尽管他在高等的动物和植物上进行了屡次尝试，但没有得到可靠的解决。在构造简单的有机体上关于前細胞轉变为細胞的研究进行得較順利。大概在生命的起源問題上，这一问题可以首先解决。

第二講 現代細胞学的研究方法

在十七世紀中叶当 Hooke 作出他卓越的发现——发现細胞的时候，他所用的只是非常简单的显微鏡和小刀，这就是他的全部仪器。著名的 A. Leeuwenhoek 在自己的研究工作中使用的是具有划时代意义的，由他自己亲手制造的放大鏡。十八世紀末期俄国的力学家 Кулибин 制造第一台消色差显微鏡，随后就是 Amici, Гюгенс, Аббе 的发现，这些发现充实了我們显微的裝置，使人們能深入地了解細胞显微結構的秘密。

从十九世紀中叶起，当 Брюкке (Brücke, 1861) 发表了他自己关于細胞就是原始的有机体的論点以后，便开始对細胞內部的結構进行更深入的研究，在这个时期采用了各种杀死和固定細胞的方法和許多染色的方法。在很长的时期內显微切片成为細胞学中被崇拜的偶像。研究者们开始忘記一切最复杂的显微技术的应用都是为了要更深入地去了解活的細胞的构造和性質。

在这个时候，在十九世紀末期 A. Фишер (A. Fischer) 和 У. Гарди (Hardy) 的工作的发表好象是晴天的霹靂，这两位学者第一次指出由于那些广泛应用于显微技术的固定液和其他試剂的影响在天然蛋白和細胞內所发生的那些深刻的变化。从此在細胞学中就出現了一个人工效应的怪影，下面我們还可以看到，直到今天这仍然是一个急待解决的問題。

从这个时候开始，除了那些用来研究经过固定的永久性的片子的現代方法外，便开始大力地創造細胞活体研究方法，为以細胞生理学为名的那一部分細胞学打下了基础。