

大學用書選譯

細胞學及細胞遺傳學

Carl P. Swanson 著

汪 呈 因 譯

港台 k35

教 育 部 出 版
世 界 書 局 發 行

大學用書選譯

細胞學及細胞遺傳學

Carl P. Swanson 著

汪 呈 因 譯

中華民國六十三年十一月再版

大學用
書選譯
細胞學及細胞遺傳學

(全一冊) 平裝本 基本定價 叁圓肆角陸分

著者 Carl P. Swanson

譯者 汪 呈 因

出版者 教育部

發行人 吳 開 先

內政部登記證內版臺業字第〇一八八號

印刷者 世界書局

發行所 世界書局

臺北市重慶南路一段九十九號

版權
所有
禁止
翻印

汪呈因主譯

細胞學及細胞遺傳學

目 次

	頁數
第一章 緒論.....	1
第二章 細胞概論.....	16
第三章 細胞分裂與配合.....	39
第四章 染色體之機能.....	78
第五章 染色體之構造.....	108
第六章 染色體構造及數目之變異.....	156
第七章 染色體之運動.....	201
第八章 交換及交叉之生成.....	247
第九章 染色體行為之變異.....	268
第十章 天然及人為之染色體變異.....	285
第十一章 細胞核與染色體之化學.....	326
第十二章 染色體與基因.....	351
第十三章 核型進化.....	375
第十四章 性決定機構之進化.....	390
第十五章 變異在物種進化上之效用.....	404
第十六章 多元體與進化.....	431
第十七章 結 論.....	450
中英名詞對照及索引.....	453—484

第一章 緒 論 (Introduction)

任何科學都可比之爲一條河流，它的起源，遙遠難測，在不知不覺間迅速的發展，有時會遭逢乾旱枯窘（意指發展受挫），有時則江河充沛，壯麗可觀。它藉許多調查研究者之成果爲動力，匯合其他的思想潮流，因觀念及概念之發展，而逐漸擴大深入其範疇。在它發展的過程中，可能爲其他學科所汲收，而其兩水則灌溉着廣大範圍的試驗及實用，最後，水勢緩漸下來，形成一狹窄的支流，而其內含物則變爲更大的更多的人類思想體之一部份。——以本例而言，如生物學是。

細胞學 (Cytology)，研究細胞的學問，始於1665年，英人 Robert Hooke，他最先看到了木栓 (cork) 的細胞，把它們描述爲“空管” (empty vessels)，廣續其後一連串的研究，得到“細胞爲生物體的組織最小單位”的結論，這一結論得自十九世紀初期形成的細胞學說 (Cell Theory)。“細胞僅能自原始細胞 (pre-existing cells) 長成，爲 Virchow 1858年發表之細胞衍生學說 (The Theory of Cell Lineage)。其後研究的趨勢，逐漸涉及胚胎學 (Embryology)，至二十世紀，又和遺傳學發生關係〔(譯者按：遺傳學此時正當 de Vries (Holland) · Correns (Germany), Von Tschermack (Austria) 重新發現 Mendel 之著作之重要性，並將之公之於世的時期)〕。近年來，由於生物化學之進展，化學的及物理的顯微鏡技術之進步，得使對細胞化學 (Cytochemistry) 及細胞微細構造 (ultra-fine Structure) 之研究，進入極饒興趣之境地，至此，細胞學與細胞生理學 (Cellular Physiology) 乃被視爲二而一的，不可分立的學問了。此一加寬的生物學支流，灌溉了其他的生物科學——例如分類學 (Systematics)，進化學以及動植物育種學——同時也刺激到與此遠不相

涉的社會學 (Sociology) 及哲學概念的修改。

自歷史的觀點來討論細胞學，習慣只是將奠定細胞學基礎的十九世紀年代古典時期與因 de Vries, Tschermack and Corren 1900年重新發現孟德爾原理後所引進的摩登時期分開討論的，顯然從1880年開始發軔以來，經過一段很長的描述時期 (descriptive period) 才到現代化的實驗時期 (experimental period) 的。

描述時期 (The Descriptive period)

細胞學家實質上也是形態學家，如同組織學家 (histologist) 即解剖學家一樣，是努力於明瞭某一東西的結構 (structure)，細胞的構造用普通的方法是不能得知的，因此細胞學的誕生及成長均與高度放大性光學器材的發展有關，1665年Hooke 能發見木栓細胞 (cork cell)，便是得力於顯微鏡之力。

雖然由於顯微鏡的改良，與實驗技術的進步在下一世紀可得到更為精詳的觀察，細胞學之成為形態學之一特殊分枝，是公認在某些細胞學概念成立之後的事。第一個便是“細胞學說 (Cell Theory)”這個學說的建立，Schleiden 和 Schwann 二學者的功勞最大，是由 Schleiden 於 1838 年在他的名著 “Beiträge zur Phylogenesis” 中發表。

Mirhel, Turpin, Meyen 及 Von Mohl 已注意到細胞中心部位 (指核) 的重要性，並已獲得了粗線的細胞分裂知識，認為細胞乃產生自一分裂的過程 (Conklin 1939 a, b) Schleiden 對此說加以正式之支持，於是“細胞學說”乃被廣泛的接受。次一大躍進為1858年 Virchow 的細胞生成學說 (“Theory of cell Lineage”) 由 Virchow 的觀察，使“細胞學說”與遺傳學，發育學 (development) 及進化學的關係更為密切，因為現有細胞，來自原始細胞 (pre-existing cell) 故所有的細胞均為遵循其祖先之法則而來，自第一個祖先細胞形成一連續不斷的世系。

此等學說對細胞分裂的研究鼓勵至大，Bütschli 的研究，尤其是關於卵的成熟與受精方面，影響其後十數年的重要研究進展，厥功甚偉，從這一時候起（1876），細胞分裂的意義以及其許多的含義，均得以明瞭。O. Hertwig 報告海膽（sea urchin）的受精，包含卵核與精核的結合，Strasburger 在植物方面，有同樣的報告，Flemming 於 1882 年對於有絲分裂圖（mitotic figure）作詳盡的描述，並用染色質（chromatin）一字以名細胞核中可以着色的部份，並發現細胞分裂時，染色體縱向對裂的事實。Waldeyer 於 1888 年介紹染色體（chromosome）一名詞；1884 年 Van Beneden 及 Heuser 報告謂縱裂的半染色體在細胞分裂進行時傳入子細胞，同年 Van Beneden 指出在受精時，卵和精子所提供的染色體數相等，Roux 和 Weismann 基於理論平準解釋謂此等發現就其遺傳的及進化的含義以及逐漸發展的觀念言，可說明遺傳乃是細胞藉分裂而行的連續傳遞，生殖細胞則為連接世代間之橋樑。

這許多的學者，應該被尊為早期核細胞學之父。正如 Johann Gregor Mendel 之為遺傳學鼻祖一樣。（Wilson 1925, Sharp 1934）

實驗時期（The Experimental period）

實驗細胞學導源於 1887 年 O. and R. Hertwig 對於授精的精密研究，亦即是 Boveri 之第一部細胞學（Zellstudien）問世的一年（Goldschmidt 1916）。描述細胞學（Descriptive cytology）的研究，仍佔着重要的位置，不過這些著作的問世，使得細胞學與胚胎學，遺傳學及進化學相配合連繫，更趨完美罷了。

實驗時期的早期在 1887—1900 年代細胞學和實驗胚胎學連繫極為密切，當時最理想的材料是海膽類及蛔蟲類（*Ascaris*）之卵，最先是 Hertwig 研究海膽之斷片及無核卵的發育情形，Wilson Conklin 在美國，Boveri, Roux, Driesch 及其他學者在歐州研

究細胞宗系 (cell lineage), 分割方式 (cleavage patterns), 胚體交易 (blastomere-organ correspondence) 以及早期部份胚芽司掌卵中細胞質之分化功能。此等研究顯示所有早期胚胎之核 (包括 *Nereis* 和 *Cerebratulus* 等), 有着同等的遺傳能力 (hereditary potency) 而在後期則由於細胞間的相互作用 (cell interaction) 致部分有所改變, 爲了解釋此等現象, Weismann 等假定某些遺傳物質最初是存在於受精卵中 (而毫不減損的經由生殖途徑傳遞至後代), 其後則奇妙的分佈至身體的某些部份, 在這些部份控制着某些特殊細胞及器官的發育。Driesch 曾發表其重要的形而上學 (entelechy) 觀念——爲一種可使生命過程很調和的繼續進行的非機械的神秘力量, 然這些假說現已見棄不予置信了。

但實驗胚胎學的進展並未影響及對細胞核之研究, 1885 年 Weismann, Strasburger, Kölliker 及 O. Hertwig 各別提出新近發現的染色質乃是遺傳的物質基礎之報告, Boveri 繼 Bohl 之後, 於 1888 年介紹其染色體的個體觀念於世, 此項問題爲他研究雙核卵之多極有絲分裂所得, 他和 Wilson 及 Van Beneden 引出 Flemming 的重要發現, 中心體之連續 (the continuity of the centrosome) 同時決定此等物體之起源及其在受精作用中所任之角色, 由於研究一種海膽之卵與另一種海膽之精子可以受精, 亦指出核在遺傳及發育方面的影響力, 此等試驗研究開始供給一些片段的資料, 支持 Roux (1883) 的假說, 不僅整個染色體, 而且每一染色體的每個部份 (遺傳因子直線排列?) 在決定個體的發育、生理、形態上都極爲重要。

E. B. Wilson 有卓越的歸納思想, 也有驚人的試驗研究, 在 1896 年發表他的名著“細胞之生成與遺傳” [The Cell in Development and Inheritance (Muller 1949)] 曾詳盡介紹當時有關細胞學及胚胎學的知識, 斯時, 孟德爾之遺傳法則尚未被重新發現, 但 Wilson 已在報告中提出了細胞遺傳學及染色體爲遺傳物質

學說之開端，因染色體上可見的染色體粒大部份是較“最終分裂單位”大得多，而“此「最終」單位必能同化，生長和分裂而不喪失其原有之特性。”如今我們所要加於此一報告或者僅爲此「單位」必須也能起突變(mutation)而不減損其加倍而已。至Dreisch的關於「此種同化作用的單位(吾人今日稱之爲基因“gene”)藉產生或控制一些特別的酵素，而加其影響力於細胞」的見解，則尤屬進步。

依據此種概念，de Vries, Tschermak 和 Correns 在19世紀末，20世紀初重新發現孟德爾遺傳法則(Mendelism)，開實驗細胞學的另一紀元，是不足爲奇的。此一時期的姊妹學問乃遺傳學。從此一聯合細胞遺傳學(cytogenetics)即孕育其中，是乃一新合性的科學，一面自遺傳學獲得量的，生理的觀念，另一面則自細胞學獲得質的，物理的和可描寫實景。

當1925年，Wilson之細胞之生成與遺傳(The Cell in Development and Heredity)一書第三版問世後，遺傳學與細胞學已互爲紡織成經久不變的美麗錦綢，即所謂染色體遺傳理論(The Chromosome Theory of Inheritance)，其後Morgan派學者以果蠅材料，作了更進一層的研究，1933年細胞遺傳學界對果蠅唾腺細胞(salivary gland cells)的巨型染色體之發現真是無價之寶，因巨型染色體之發現異數性(heteroploidy)及多元性(polyploidy)，在細胞遺傳學上之爲研究利器，世所公認，以及玉米之用於細胞遺傳學之研究，開始提供瞭解細胞分裂和遺傳上染色體之更多大道(Schrader 1948)，即是這些，乃促成了染色體遺傳學說(此等發現將於後章討論之)。

實驗細胞學之第三紀元，即爲當前衆所研討的，是一早期研究的延續。與日俱增的證據可將細胞遺傳學的主要問題歸結如下：

- (1)基因性質
- (2)基因自行增殖方式和

(8) 基因決定性狀表現模式

這些問題答案，至今尚未澈底明瞭，看起來似乎是須賴於染色體之機構，化學及生理方面更詳盡的知識，因此細胞遺傳學者乃轉而向物理學和化學方面尋求新工具，新方法，冀其能完成普通方法所不能達成的進展。新的工具，如電子顯微鏡 (electron microscope) 位相對比顯微鏡 (phase-contrast microscope) 等，已經獲得，但更重要的乃是如何設計新的操作技術。

Muller 和 Stadler 分別在1927, 1928年宣稱 X-ray 可使生物的突變率增加許多倍，且立即獲得證實 X-ray 處理實為一可能產生幾乎無限多的因子和染色體突變的方法，這些因子和染色體的突變則可更廣泛研究細胞遺傳學上各種問題。繼此一發現之後，Caspersson 於 1936 開始注意到用紫外分光器 (ultraviolet spectroscopy) 方法可觀察活動細胞的各項質量性狀，如同固定之細胞然，某些分子能吸收特殊波長之光波，且發現染色體核蛋白在紫外線短光區域內大量吸收光波。再補助以特殊的着色法，染色體之酵素消化作用和較新的利用細胞離心沉澱 (centrifugation) 分析法等技術，即使不能算是澈底的答案，至少已提醒大家應注意染色體行為與遺傳因子作用相關的細胞化學上的複雜性。

按此將實驗細胞學分為首先發生連繫的胚胎學，次為遺傳學，再次為物理學及化學三階段，顯然僅是為了加強研究細胞學之主要方向，此一追求如何瞭解組織之物理的，化學的及生物的單位——細胞的科學，其本身則堅定的在進步着，吾人之知識在其他新的有關科學的輔助之下，得以更為加強，更為廣泛。

細胞學之新工具 (Newer Tools of Cytology)

早期學者利用各種固定染色方法和普通光源照明的光學儀器 (圖1—1) 以研究細胞學。對此，本書不加詳述，因一般書籍對此已有詳盡的敘述。但必需一提者為：因消差聚光器 (aplanatic condensers) 消色物鏡 (apochromatic objectives) 和補助目鏡

(compensating oculars) 之發展，光學顯微鏡自本世紀初起，已臻極境，所用光波之波長為其顯微能力之一限制因素，只有改用其他更有效的光源才能有所改進。

今天的細胞學家握有更犀利的武器，新的工具可歸之為三類：1. 具有較高顯微能力的工具，2. 藉細胞對特殊波長光波之不同吸收能力以詳察細胞組織之工具，3. 藉強烈光線觀察照射各種構造特徵及其對比之工具，此類不同之特點，在普通光學工具下看來是無差別的。

電子顯微鏡 (Electron microscope)：電子顯微鏡之發展已使顯微之能力大為改進，(cf. Wyckoff 1949)，吾人已知顯微鏡照明用之光波之波長所能達到的顯微程度是有限的，對於直徑小於光波波長之 $\frac{1}{2}$ 的標本即無能為力，即不能互相區別，此一結論有其理論上及事實上的根據，由於藍色光波之波長約近 $4000 \text{ \AA}$ (Angstroms) 或 (0.4μ) 或 $(400m\mu)$ ，最優良的顯微鏡，亦不能區別物體距離小於 0.2μ 之物像，波長較短的紫外線雖可稍提高此一極限，但仍為有限。

電子顯微鏡之一種為利用電子使通過研究的標本以達於一感光板上，物體不同的透明部份，被電子穿過後就會反照成不同的物像。在今天電子顯微鏡通常所用的電子波長小於 $0.05 \text{ \AA}$ 。由於電子帶有電荷，能用電場或磁場聚集（如圖1—1），因此有一分析的系統能夠探查分子之內部構造。電子的波長是由推進它所用的電壓而定，所以放大率為電壓的函數。輸送型之電子顯微鏡 (transmission-type electron microscope) 在理想情形下能分析距離為 $8 \text{ \AA}$ 之兩結構，已比最好光學顯微鏡放大率增加200倍以上。電子顯微鏡應用極好的針狀陰極在其極端可鋪上一單層欲觀察的原子或分子 (Müller 1953)。單一的原子能被決定則其分子中之空間排列亦能決定。

雖然電子顯微鏡已揭發了許多生物的構造（如圖二），但在染色體研究上之用途仍有二個困難，第一、電子必須通過一個真

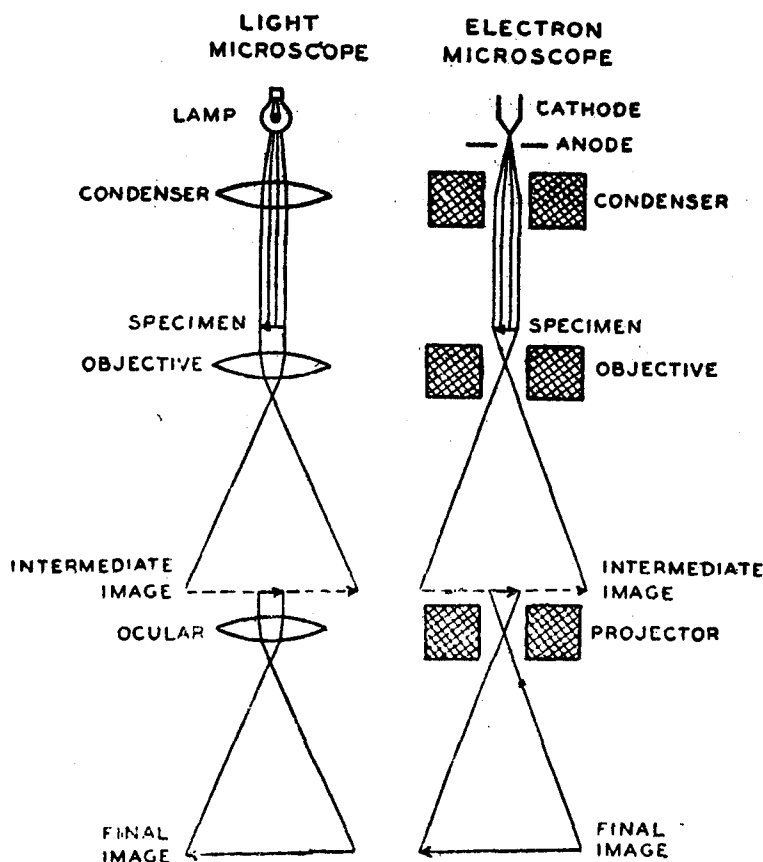


圖1—1 普通顯微鏡與電子顯微鏡（輸送式電磁）之光照比較。

空的系統，所以須完全的乾燥，第二、由於電子之穿透力極弱需要特別薄的材料（約0.1微米或更薄），最近切製（cutting）與包埋（embedding）技術的進步，已可產生特別薄的切片，但對染色體的研究，並沒有什麼特別的發現。

X射線顯微鏡：在今天用此種顯微鏡來做研究工具尚屬萌芽時期，但有用的地方很多，因X射線的穿透力能允許對繞有水蒸氣或其他氣體的較厚生物製片的觀察，其技術上的重要性一俟完

「細胞與病菌的結構的電子顯微鏡所顯露者。」



圖1—2 「上為葉蘭植物 (*Aspidistra*) 之葉綠粒，在這些特別葉綠粒之薄片上，有着250埃 (Å) 之週刺紋，異色的物體是嗜鉍微粒 (osmiophilic granules)；中者為老鼠之纖維細胞的細胞核，示纖維細胞核仁的性質，偶爾有示核膜的雙重性質，下圖為傳染大腸桿菌 (*Escherichia coli*) 噬菌體 (bacteriophage) (細菌的病毒) 其頭部呈六角形。

備即可察出，因為X射線沒有電荷，所以必須用反射鏡予以聚集，因此分析的能力較電子顯微鏡為小，距離為 $70 \text{ \AA}$ 之點，在理論上能够用聚光鏡系統予以分析，放大率約比光學顯微鏡增大25倍以上（參看Kirkpatrick 1949）。

最最近發展的一種X射線顯微鏡是用X射線能被一些規則的繞射光柵作不同角度的偏斜，如在一個結晶體中成像帶有原結晶體的特性，一些操作可得原子影像——硫與鐵的原子即已被成像——放大了3000,000倍（Anonymous 1951），但在生物的研究上，此工具之應用尚限於晶體構造物成分。

位相對比顯微鏡(The phase-contrast microscope)。異成分的系統(heterogeneous systems)——例如一個活着的細胞，因為部分光的輸送在分量上是相等的，可能呈現出光學的一致性，構造的詳細情形就不能被認出，光的路線有差別——構造體折射係數乘以光行徑物體內的距離——有時亦不能使觀察者有足够的尺寸以分離異成分組織，但在轉送與位相（光路線）之差異可變換為強度的大小（1—3圖）。

當在普通的光學顯微鏡應用直接的光，而在輸送方面差異又大，則對比將不能顯出；若輸送無差異，但光能的路線差異極大，斜及黑場照明均為有效，當兩者之差皆很小，適合的位相或吸收光的分佈能被導入光學系統中，變換為強度的差異而將對比放大，位相對比顯微鏡即利用一個光學系統去抑制不須要的資料，而加強所需要的一切（Richard 1946, Bennett et al, 1951），它的價值對於研究一些生活或不著色素的單層細胞是明顯的，而且它的用途還不止此狹窄的範圍，某些固定而淡色的切片於位相顯微鏡中，能產生較平常光學顯微鏡中更清楚的影像，特別是着色較淺的切片。

分光光度計：(Spectrophotometers)：當生活細胞的成分及活動確實被我們知道時，即可供給吾人有價值的線索以闡明細胞的結構與行性，在構造與機能上的資料對於一種知識的集合

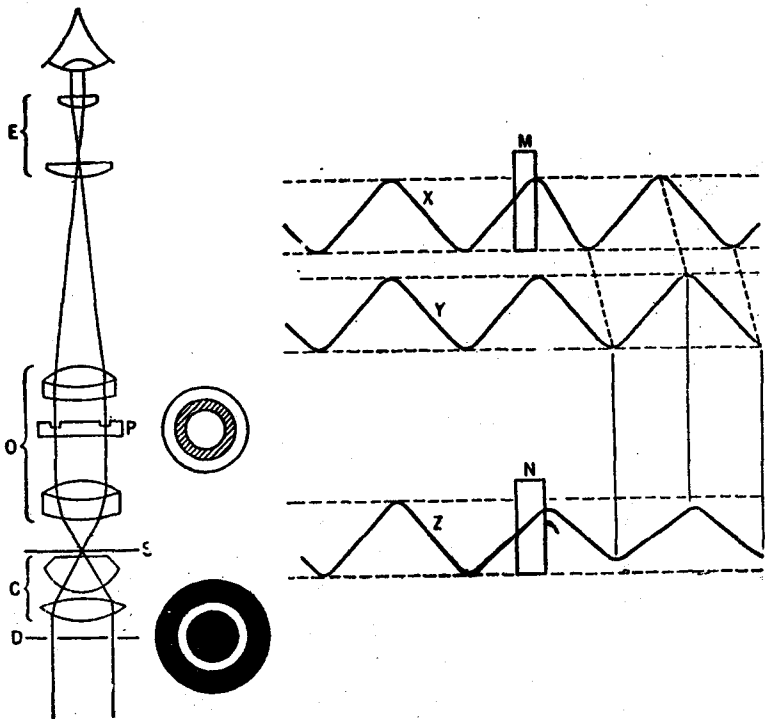


圖1—3 左方為一位相對比顯微鏡之光學系統，D為一圓形隔板在聚光鏡焦點面之前，C, P接物鏡內之圓形位相盤。O, D之影像使其在P上之圓形套管一致，右上方(X)光射線穿過一個較大的光程(M)被減慢下來，其波形之峯及谷皆在未受阻礙Y射線之峯及谷之後並異像，右下方一個同樣的(Z)射線穿過一個較大吸收的區域(N)其大小雖被減少但仍與Y同相，位相顯微鏡交換這些差別為可見強度差。

必須得自相同的材料，因此須先獲得細胞化學上的資料，在把此細胞用於得到它結構上詳細情形前，由於在光的照射期不引致細胞的損壞，因之最好的方法就是利用光能，其準確程度決定於構成細胞成份的吸收光譜。

在這種研究上，可以高倍顯微鏡與分光器聯合應用。以量度

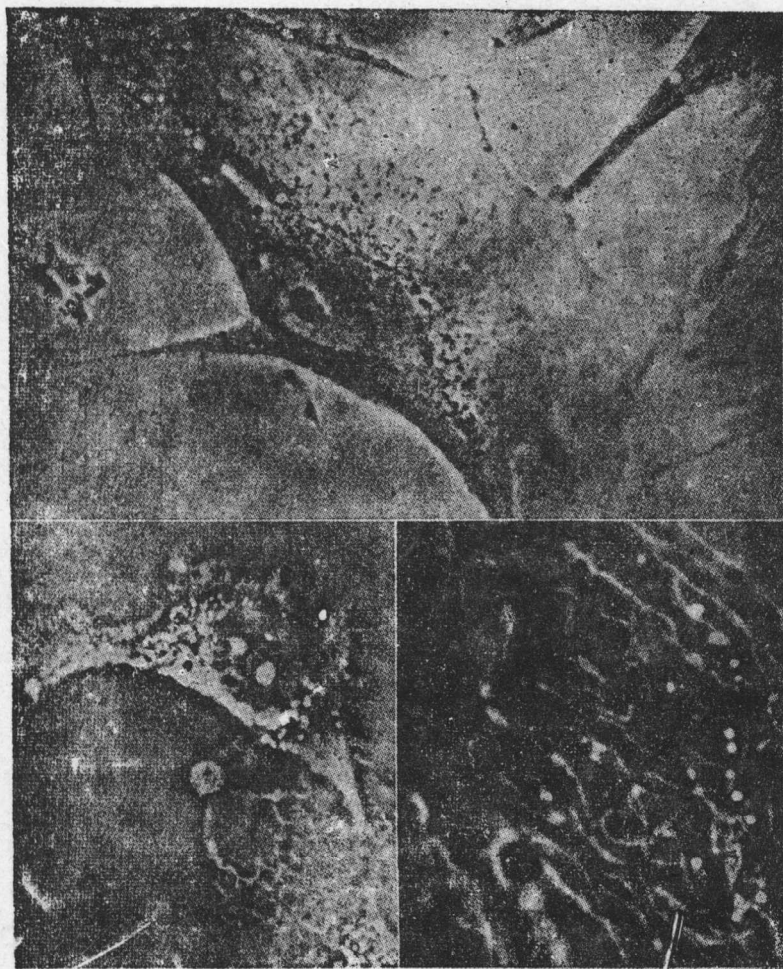


圖1—4 活細胞從位相對比顯微鏡所照出，上方為正常人類頸部的表皮細胞（高度乾燥之物鏡）；下左方為有病的人類頸部表皮細胞（Hela色素），（低度乾燥物鏡），下右方 Hela色素細胞之一部，顯出針狀的粒線體（mitochondria）（油浸之物鏡）。

單細胞吸收光譜之情形，由於構成染色體及細胞質中粒子結構的核酸（nucleic acid）與蛋白質，吸收紫外光（在 2000 與 $3000\text{\AA}$ ）

之間)是最具特性與選擇形式,因此紫外光顯微鏡配以石英透鏡是極有用處的。對於分子構造的調查,有吸收可見光譜者平常之光學顯微鏡亦可同樣被應用,像一個顯微分光照像器(1—5圖),用此種技術於細胞成分之定量及定性的測定上是極完滿的。

新近反射物鏡的發展對顯微分光器的研究供給了一個更可變通如意的系統,多半用平面鏡來代替通常用的透鏡,此種系統對任何波長之光皆為一致的,亦即是說從短的紫外光一直到紅外光都能用以通過標本而不改變或調換其焦點或透鏡。

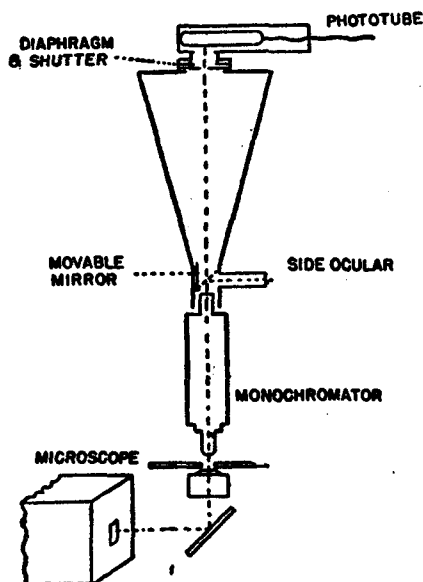


圖1—5 顯微分光照像器,光學系統的簡圖,照像管可代之以照像版若某種程度的黑色乳劑被用以作輸光的指示。

Diaphragm: 隔膜
Phototube: 照像管
Side ocular: 側目鏡
Microscope: 顯微鏡

A Shutter: 開關
Movable Mirror: 可動平面鏡
Monochromator: (單色光器)