

中国科学院遗传研究所編輯

遺 傳 學 集 刊

GENETICA SINICA

2

科 学 出 版 社

1963年6月

遺传学集刊 第2集 (总第8集)

Genetica Sinica, No. 2

編輯者 中国科学院遗传研究所

出版者 科 学 出 版 社

北京朝阳門大街117号

北京市书刊出版业营业許可証出字第061号

印刷者 中国科学院印刷厂

总經售 新 华 书 店

(京) 1—1,850

1963年6月出版

定价: 1.90元

遺传学集刊 第2集(总第8集)

(1963年6月)

目 录

- 細胞内去氧核糖核酸(DNA)恆定論問題的討論 郑国鋈 (1)
- 小麦与黑麦杂交时之结实率与性状遗传 刘大鈞、裴广錚 (21)
- 小、黑麦远緣杂交研究初报 許运天、馬緣生 (35)
- 小麦与黑麦远緣杂交时雌蕊年龄的作用 胡 含、姚 珍 (56)
- 大气温度与湿度对小麦与黑麦杂交时的影响 胡 含、姚 珍 (67)
- 小麦与黑麦属間杂交的研究 I. 小麦与黑麦的交配力 米景九 (77)
- 小麦与黑麦远緣杂交的研究 I. 对于远緣杂交不孕現象的初步探討
..... 周之杭、陈瑞阳、安祝平 (92)
- 小麦多父本杂交試驗 李 璠 (102)
- 性器官不同成熟程度对控制豌豆杂交后代性状表现的作用
..... 梁正兰、张大达、黄娇香 (117)
- 論小麦杂种子一代生育期长短的遗传規律 王爵渊 (131)
- 授粉条件与植物杂种的分离(續) Я. С. 爱因施塔特 (138)

GENETICA SINICA, No. 2 (Serial No. 8)

(June, 1963)

CONTENTS

- A Controversy on the Concept of the Constancy of DNA Content per Nucleus
..... K. C. Cheng (20)
- Завязываемость и наследование некоторых признаков при скрещивании
пшеницы с рожью Лю Да-цзюнь, Пэй Гуан-чжэн (33)
- Предварительное сообщение о работе по отдаленной гибридизации пше-
ницы с рожью Сюй Юнь-тянь, Ма Юань-шэн (54)
- Влияние возраста пестика на результаты отдаленной гибридизации пше-
ницы с рожью Ху Хань, Яо Чжэнъ (65)
- Влияние температуры и влажности воздуха на скрещиваемость пшеницы
с рожью Ху Хань, Яо Чжэнъ (76)
- Studies on the Intergeneric Crosses between Wheat and Rye. I. The Combining
Ability between Wheat and Rye C. C. Mi (90)
- Studies on the Distant Hybridization between Wheat and Rye. I. Preliminary
Studies on the Sterility Phenomena Resulting from Distant Hybridization
..... C. H. Chou, R. Y. Chen and C. P. An (97)
- A Preliminary Report on the Effects of Polyfertilization in Wheat F. Li (114)
- Роль различной зрелости половых элементов в управлении появлением
признаков у потомства гибридного гороха Лян Чжэн-лань, Чжан Да-да и Хуан Цзю-сян (127)
- О наследственном законе длины вегетационного периода у первого гиб-
ридного поколения пшеницы Ван Чжюе-юань (137)
- Условия опыления и расщепление растительных гибридов Я. С. Айзенштадт (138)

細胞內去氧核糖核酸 (DNA) 恆定論問題的討論*

鄭 國 鎔

(蘭州大學生物系)

目 次

一、引言	(二) DNA 与有絲分裂
二、DNA 恆定論的創立及其發展	(三) DNA 与染色体数目
三、与 DNA 恆定論相矛盾的一些資料	(四) DNA 与多綫染色体
(一) 在不同生理状态下核內 DNA 含量的变化	(五) DNA 与染色质的被排出
(二) 在个体发育过程中 DNA 的变化	(六) DNA 与代謝作用
四、对 DNA 非恆定資料的分析	五、結論
(一) 技术上的誤差	参考文献
	外文摘要

去氧核糖核酸 (DNA) 恆定論系指每个物种的細胞內所含有的 DNA 是恆定的。DNA 与各該物种的染色体組成一定的比例关系, 生殖細胞 (n) 內 DNA 的含量約为体細胞 ($2n$) 內的一半。这个理論自 1948 年提出以后, 曾为許多学者所証实, 同时又成为 DNA 是遗传物质这一論点的主要支柱之一。但在另一方面, 也有許多学者提出異議, 例如比利时的許多学者认为 DNA 的含量是可以改变的, 它与細胞內的代謝作用有密切关系。目前虽然有大部分生物科学工作者倾向于接受恆定論, 但根据最近的一些实验資料来看, 仍然不断地出現与恆定論相矛盾的一些事实, 特別是在一些正在生长发育的組織中, 以及用理化因素处理后所引起的 DNA 含量的改变, 很难完全以恆定論者所主张的各种原因 (如技术上的誤差、細胞的有絲分裂、染色体数目的改变、多綫染色体、染色质被排出核外失去了一部分 DNA 所引起的等等) 来解释。这些結果只有与生理活动的改变联系起来, 才有可能得到圓滿的解答。由此我們认为比利时学派所提出的意見是可以接受的。也就是說, 在生物有机体的生长发育过程中, DNA 并非完全恆定, 它是随着有机体的生理活动而改变的。

一、引 言

近年来, 由于生物化学和組織与細胞化学的技术发展很快, 結果也促使核酸方面的知識有了巨大的进展。虽然这样, 但有关核酸的生物学作用, 以及与蛋白質的关系等問題的研究, 仍然沒有完全得到澄清。特別是 DNA, 它联系到遗传信息的传递問題, 爭論更多。正如早期的核酸研究者 Brachet (1957) 和 Caspersson (1950) 所指出: 核糖核酸 (RNA)

1962 年 12 月收到。

英文系作者 1962 年 6 月在中国科学院遗传研究所和吉林师范大学生物系所作的报告經修改补充写成。

可能在蛋白質的代謝作用方面擔負着一定的任務，而對 DNA 在生物學作用方面的意見，則仍然沒有取得一致。就以我們現在所提出的 DNA 恆定概念來說，也是這樣。

DNA 恆定論是 DNA 為遺傳物質這一論點的主要支柱之一 (Goldschmidt, 1955)，也是現代生物學中一個基本的教義 (Davidson, 1957)。它首先由 Boivin, Vendrely 和 Vendrely (1948) 所提出，他們認為 DNA 是基因的物质基礎，每一套染色體組內 DNA 的含量是恆定的。約當同時，Mirsky 和 Ris (1949) 也提出了相同的論點。他們這個論點，是在用生物化學分析方法的基础上形成的，因此，它的結果是億萬個核的平均數，其缺點是看不出核與核之間的差異。為了避免這個缺點，不久，就利用細胞光度法 (Cytophotometry) 來測定每個核中 DNA 的含量。這樣研究的結果，由於所得的資料不同，因而解釋也不一樣，其中明顯地分為二派 (Vendrely 和 Vendrely, 1956)：一派是支持 Boivin 等所提出的 DNA 恆定論，以美國的一批科學工作者為主 (例如 Ris 和 Mirsky, 1949; Swift, 1950、1953; Leuchtenberger 和 Schrader, 1951; Alfert, 1954; Alfert 和 Swift, 1953; Patau 和 Swift, 1953 等)。另一派為非恆定論者，以比利時的一批科學工作者為主 (例如 Pasteels 和 Lison, 1950a、b, 1951; Lison 和 Pasteels, 1951; Roels, 1954、1956; Fautrez, Pisi 和 Cavalli, 1955 等)。他們也承認 DNA 有遺傳作用，但與細胞的代謝作用保持着一定的聯繫。因此，認為在有機體的生長發育過程中，DNA 並不是恆定不變的。目前，雖有大部分生物科學工作者傾向於接受 DNA 恆定論，但根據最近的一些實驗來看，仍然不斷出現與恆定論相矛盾的一些事實。特別是在精子中，過去一向認為是很恆定的 (Leuchtenberger, 1958)，但最近 Birge 等 (1960)，Salisbury 等 (1960、1961) 的研究指出：公牛精子經低溫處理後，DNA 的含量也會降低。由此可見，目前，DNA 在同一有機體的各种組織的細胞中是否恆定不變，仍然是個爭論問題，沒有得到解決。但是問題的本身，却是最使人感興趣的；因為從這個問題上，也許可以得到 DNA 在染色體上功能的重要消息 (Walker 和 Richards, 1960)。

二、DNA 恆定論的創立及其發展

關於 DNA 恆定論這個觀點，首先是由 Boivin, Vendrely 和 Vendrely (1948) 以及 Mirsky 和 Ris (1949) 提出的。他們用生物化學的方法分析了牛的肝和精子，雞、蟾蜍、鮒和鯉魚等的紅血球、肝和精子等核內 DNA 的平均含量 (表 1)，發現同一物種內各种不同組織的細胞，其中 DNA 的含量是一定的；同一物種體細胞核內 DNA 的含量為精子的 2 倍。於是，他們就根據這些資料，作出如下的假說：在一個物種內，每個染色體組所含有的 DNA 的量是恆定的。其後，其他一些學者 (Davidson 等, 1950; Thomson 等, 1953; Vendrely, 1952) 仍用同樣方法分析了其他一些不同材料，其結果也符合於上述的假說 (表 2)。不過，這個方法有其缺點，因所分析的材料，系從大量分離核中所求得的 DNA 的平均值，由於方法比較粗放，因此，所得結果不很精確，也看不出核與核之間的差別，不能代表真實情況。同時，在億萬個核中，不可能沒有差異，例如胚和正在生長的組織，多倍體細胞的核，分化的組織以及正在進行有絲分裂的細胞等都可以引起誤差的產生 (Vendrely 和 Vendrely, 1956)。為了避免上述缺點，細胞光度法遂被應用，這樣可以直接測量每個細胞核內 DNA 的含量。

表 1 在几个不同物种中体細胞 (2n) 与精子 (n) 內 DNA 的含量(微微克/核)*

物 种	紅 血 球	肝	精 子	参 考 文 献
牛		6.4	3.3	Boivin 等(1948); Vendrely (1952)
鸡	2.34	2.39	1.26	Mirsky 和 Ris (1949)
蟾 蜍	7.33		3.70	同 上
鮪 魚	1.97	2.01	0.90	同 上
鯉 魚	3.49	3.33	1.64	同 上
	3.30	3.00	1.60	Vendrely 和 Venderly (1952)
棕 鱈 魚	5.79		2.67	Mirsky 和 Ris (1949)
虹 鱈 魚	4.90		2.45	Vendrely 和 Vendrely (1952)
梭 魚	1.70		0.85	同 上
鯉 屬 魚	1.70		0.85	同 上

* 录自 Vendrely 和 Vendrely, 1956。

表 2 在牛、鼠和雞的各种不同組織的細胞核內 DNA 的含量(微微克/核)*

器 官	牛†	鼠‡	雞‡‡
肝	6.4	9.40	2.44—2.68
胸 腺	6.4		
腎	6.4	6.72	2.31—2.48
胰	6.6		2.43—2.73
脾	6.8	6.52	2.52—2.66
紅 血 球			2.55—2.61
白 血 球		6.60	
肺		6.71	
腸		7.60	
唾 液 腺		7.55	
心		6.46	
骨 髓		6.90	2.57—2.65

* 录自 Vendrely 和 Vendrely, 1956。

† Vendrely (1952)。

‡ Thomson 等 (1953)。

‡‡ Davidson 等 (1950)。

应用細胞光度法測量的結果，产生了两种相反的意见，已如上述。現先将支持 DNA 恆定論的資料，分述在下面。

Ris 和 Mirsky (1949) 繼他們用生化方法分析之后，又应用孚尔根显微分光光度法 (Feulgen microspectrophotometry) 来測量，他們发现鼠肝的核有大、中、小三类，相当于 $2n$ 、 $4n$ 、 $8n$ ，而測量孚尔根反应強度的結果，也近似 1:2:4 (表 3)。因此，他們认为 DNA 的含量是与染色体数目成比例的。

Swift (1950a) 也研究了幼年与成年鼠体内 10 种不同的体細胞組織和性細胞的核。他发现腎小管、小腸上皮細胞、脾、脊髓內的神經原和精巢間細胞等的核，其中 DNA 的含量近似 $2n$ ；而肝、胰的核分为三类 (2:4:8)；胸腺、淋巴球和支持細胞为二类 (2:4)；精子

Ref 74/03

表 3 鼠肝細胞核的大小(多倍性)和孚尔模反应的强度*

核 的 大 小	吸光值 (E) \times 面积 [†]	比 例
最 小 的 核	5.5 \pm 0.1	1.0
中 等 的 核	10.4 \pm 0.1	1.9
最 大 的 核	19.9 \pm 0.2	3.6

* 录自 Ris 和 Mirsky (1949)。

† 測量核数为 10 个。

表 4 幼年及成年小鼠体細胞組織中每個核內 DNA 的平均含量*

細 胞 类 型	DNA (任意单位)	标 准 誤 差	量 的 核 数	
肝	I 級	3.34	0.05	21
	II 級	6.77	0.07	52
	III 級	13.20	0.25	12
胰	I 級	3.10	0.06	20
	II 級	6.36	0.09	15
	III 級	12.40	—	5
胸腺	I 級	3.28	0.06	33
	II 級	6.17	0.18	21
淋巴球	I 級	3.20	0.08	19
	II 級	6.40	0.22	9
支持細胞	I 級	3.00	0.12	18
	II 級	6.40	0.26	7
腎小管		3.14	0.04	30
小腸上皮		2.97	0.04	20
脾		3.12	0.04	33
神經原(脊髓)		3.14	0.07	20
精巢間細胞		3.05	0.08	20
精子細胞		1.68	0.02	28

* 录自 Swift, 1950a。

細胞核則为普通 $2n$ 值的一半 (1) (表 4)。除动物材料外,他 (Swift, 1950b, 1953) 又以玉米为材料,測量胚乳和盾片核內的 DNA。

玉米体細胞为 $2n$, 胚乳細胞为 $3n$, 測量結果也有二組不同的含量。前者为 2:4:8:16, 而后者为 3:6:12:24 (图 1)。在百合胚乳 ($5n$) 測量的結果,其比例为 5:10。以紫鴨跖草为材料时,其結果也是符合于多倍体的比例 (表 5)。但 Schrader 和 Leuchtenberger (1949) 同样以紫鴨跖草为材料,发现在根尖的間期核中 DNA 的含量为 5.5(任意单位),叶为 9.0,花芽为 12.0。

其后,尚有許多学者 (Leuchtenberger 等, 1952; Leuchtenberger, Vendrely 和 Vendrely, 1951; Frazer 和 Davidson, 1953; Alfert 和

表 5 紫鴨跖草細胞核中 DNA 的含量*

器 官	DNA (任意单位)	
叶	8.5	
花瓣	I 級	8.5
	II 級	16.4
雄蕊	I 級	8.5
	II 級	16.9
	III 級	33.5
小孢子	4.4	

* 录自 Swift, 1950b。

·Swift, 1953; Thomson 和 Frazer, 1954; England 和 Mayer, 1957; Patau 等, 1959) 用各种不同材料测得的结果,也是符合于 DNA 恒定论的。不过在这些结果中,核内 DNA 的量是若干细胞核的平均值,在核与核之间还可以看到很明显的差别。Leuchtenberger (1958) 指出,用孚尔根显微分光光度法测量体细胞核时,可以看出核与核之间的差别是很大的。她以人的表皮细胞核与精子作比较,从两者 DNA 的平均值来看,表皮细胞核为 2.66 ± 0.05 , 而精子为 1.23 ± 0.005 , 其比例约为 2:1。但从单个核来看,相差很大,自 1:1—4:1 (图 2)。最近 Edström 和 Kawisk (1961) 用微量化学分析方法测定单个核内 DNA 的含量发现类似的结果,即在美西螈的上皮细胞核内 DNA 的含量相差也很大。许多学者对这一现象的解释,认为每一个物种的各种组织中 DNA 的平均含量是恒定的,但并不需要每个核都有相同的含量。其间的差异可能是在于孚尔根显微分光光度法的测量过程中所引起的;也可能真正是由于生物材料本身不同所产生的差异,如:在不同的细胞分裂周期,不同的细胞 DNA 合成的周期不同或染色体的数目有改变等 (Leuchtenberger 等, 1951,

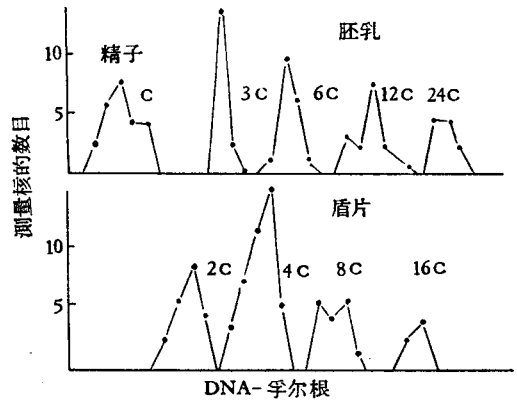


图 1 玉米种子内盾片 (2n) 和胚乳 (3n) 以及成熟花粉粒 (n) 核内的 DNA 相对含量 (Swift, 1950b)

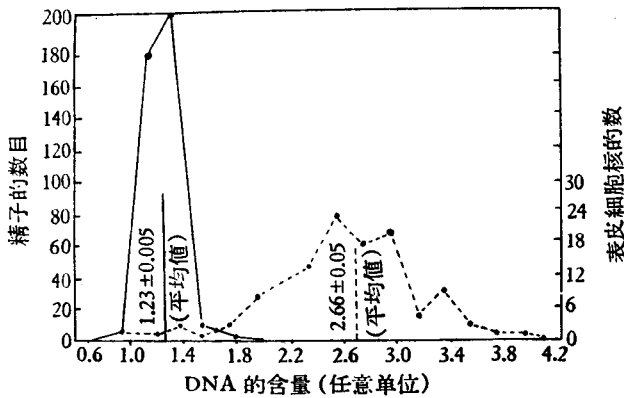


图 2 正常人的表皮细胞核与精子核的 DNA 的含量比较 (录自 Leuchtenberger, 1958)

1953; Leuchtenberger, 1958; Edström 和 Kawisk, 1961)。例如许多哺乳动物的体细胞内染色体数目也不是恒定的, 变异很大 (Timonen 和 Therman, 1950b; Beatty, 1954, 1957; Tanaka 和 Kano, 1957; Manna, 1955; Hsu, 1959; Awano 和 Tsuda, 1960)。但如果染色体的数目不变, 那么细胞核内 DNA 也呈现着相对的稳定性 (Alfert, 1957) 而且不因细胞的生理活动状态而有所改变 (Leuchtenberger, 1958)。不过某些分泌细胞是例外 (Leuchtenberger 和 Schrader, 1952)。因此, 恒定论者认为 DNA 与细胞内其他化学组成比较起来, 对新陈代谢作用, 也有相对的稳定性。由于这个事实也就支持了一般所认为的精子是通过 DNA 来传递遗传信息的。在遗传信息的传递过程中, 假定 DNA 是完全不活动的, 它并不参与能量交换的机制 (Salisbury 等, 1961)。

三、与 DNA 恆定論相矛盾的一些資料

上面已經提过,用細胞光度計測量的結果,除支持恆定論的观点外,另外尚有一批学者持有相反的看法。例如比利时的 Pasteels 和 Lison 等(1950a),他們发现鼠体各器官內 DNA 的含量并不恆定,肝与胰最低一級的細胞內, DNA 的含量仅为精子的 1.3 到 1.5 倍,而其他二級細胞又为最低一級的倍数。其他器官如腎和腎上腺等,又为精子的两倍。由于这些結果, Pasteels 和 Lison 认为各个器官之間 DNA 的含量是有差别的。其后, Lison 和 Valeri (1958) 又得到相同的結論。最近 Barnard (1960a, b) 也証实了这一点。他用小鼠的精子、肝、腎为材料,以同样的方法測得各种类型細胞中 DNA 的含量是不同的。肝与腎的最低一級細胞內 DNA 的含量为精子的 3.3 和 5.5 倍,而肝的其他各級又为低級的倍数。

从上面列举的几个表(1—5)中 DNA 的平均值来看,似乎 DNA 对新陈代谢具有相对的稳定性,但也有許多实例說明 DNA 的含量,也受生理活动的影响。在不同生长发育过程中, DNA 的含量也有显著的差别,这些事实,都与 DNA 恆定論相矛盾。現将这些資料分別介紹于后。

(一) 在不同生理状态下核內 DNA 含量的变化 从一系列研究工作証明,核內 DNA 的含量是随生理状态的改变而有差异。Ely 和 Ross (1951a, b) 用无蛋白質的飼料喂养幼鼠(体重 130—150 克)后,在肝、胰和小腸的核內 DNA 的平均含量要比用全价的飼料要高。Lecomte 和 De Smul (1952) 用低蛋白質飼养体重为 60—65 克的幼鼠时,也得到类似的結果。他們发现肝核之間多倍体的不同分級次数須重新划分。在同級的每个核內 DNA 的含量,用低蛋白質飼养的比正常的飼料为高。Fautrez 和 Moerman (1954) 发现一种魚(*Lebistels reticulatus*)的肝細胞核中,当它的生理活动改变时,随着 DNA 的含量也改变。其后, Fautrez (1960) 又在其他几种器官中发现同一現象。Govaert (1953) 在肝蛭的卵母細胞核中发现 DNA 的变异,在新陈代谢旺盛时比休止期来得大。用 ethionine 麻醉后,也可使鼠肝細胞核中 DNA 的含量改变(Holzner 等, 1959)。

核內 DNA 的含量受激素的影响很大。Roels (1954, 1956) 发现用硫脲陆圍碱刺激鼠的甲状腺細胞,它的活动加强后,則甲状腺細胞核內 DNA 的量也增加。如果以甲状腺素抑制細胞活动时, DNA 也就降低。Bergerard 等(1953)在去除脑下腺的鼠肝細胞 $4n$ 核中,发现 DNA 稍为下降,但若注射生长素后, DNA 的含量又恢复正常。其后, Di Stefano 等(1955)也将鼠的脑下腺去掉,最初肝細胞核中 DNA 沒有变化,但在割除脑下腺的动物体中注入生长素, DNA 的含量就会显著增加。用腎上腺皮質激素处理后,鼠肝核中 DNA 降低了 20% (Lowe, 1955, 1959)。用精巢間細胞刺激激素作用于成年鼠后,精巢間細胞核內 DNA 的平均含量增加 8.7% (Liu, 1960)。DNA 含量的改变,也与性周期有关。雌鼠阴道上皮細胞(Thiery, 1960)和卵巢顆粒层細胞(Van de Kerckhove, 1960)以及腎上腺皮質細胞(Branetz 和 Roels, 1961)核內 DNA 的平均含量均有所改变。Van de Kerckhove 发现大白鼠在去掉垂体后,会引起卵巢顆粒层細胞核內 DNA 平均含量降低。其后,又注射了促性腺激素,則可提高 DNA 的含量。最近, Branoz 和 Roels 又用細胞光度法測定了雌性小白鼠在发情期間腎上腺皮質核內 DNA 含量的变化。明显地看出,在間

情期, 皮質內各层核內 DNA 含量与雄鼠相似。但在前情期則降低, 到发情期又很快地上升, 超出了間情期的含量。其中以腎球层核的 DNA 增加最多, 比前情期增高 29%。因此他們認為, 这一結果又一次証明与 DNA 恆定論相矛盾。Vokaer 等 (1953) 指出, 在人的月經周期間, 子宮內膜和阴道涂片上所測得核內 DNA 的含量有变化。子宮內膜細胞核 DNA 的含量在增殖期为最高, 在月經末期为最低。而阴道細胞內 DNA 的变化是与动情素的分泌平行的。

核內 DNA 的含量, 也受腺体分泌的影响。Leuchtenberger 和 Schrader (1952) 在蝸牛的唾液腺中發現核与核之間 DNA 的含量差別很大, 达 30:1; 当細胞沒有分泌时, DNA 含量增加, 但在細胞的分泌逐漸增加时, DNA 也就逐漸降低。Schrader 和 Leuchtenberger (1952) 又在臭虫的卵巢中發現有些营养細胞核內部分 DNA 轉变为营养物质, 供給正在生长着的卵細胞。

核內 DNA 的含量也受温度的影响。Evans (1956) 发现用低温处理某些动植物都会使 DNA 含量降低。La Cour 等 (1956) 也指出, 植物經低温 (0°C) 处理后, DNA 含量降低了 10—23%。但若温度恢复正常, DNA 也恢复到正常。Rodkiewicz (1960) 測量风信子 ($2n$ 与 $2n + 1$) 根尖細胞核的 DNA, 发现这二个品种經不同温度 (15°, 4° 和 -2°C) 处理后, DNA 的含量有所改变, 植株生长于 15°C 温度下, DNA 的含量最低, 在 4°C 温度下, 含量最高。在动物中也有同样的情况。在双翅目搖蚊科的 *Glyptotendipes* 四齡幼虫的唾液腺染色体上的 2 个相邻的膨大部分, 在低温 (8°C) 处理下, 二者呈很弱的孚尔根正反应。但若回到室温 (18°C) 条件下, 2—3 天后, 其中的一个膨大部分 DNA 含量增加了 8 倍 (Stich 和 Naylor, 1958)。也有人将鼠放在 4°C 温度下, 就能使它的腎上腺髓質細胞核內 DNA 增加 13% (Leeman, 1959; Verwoerd-Verhoff 和 Verwoerd, 1962)。甚至最近有人发现, 过去一向認為 DNA 含量比較恆定的精子 (Leuchtenberger 等, 1952), 也因低温处理后发生了改变。Salisbury 等 (1961) 用 5 头公牛的精子貯藏在

表 6 公牛精子經冷藏 (5°C) 后其头部 DNA 的变化

冷藏時間	DNA (任意单位) [†]
新 鮮	9.90 ± 1.23
2 天	7.54 ± 0.89
3 天	8.13 ± 0.77
5 天	6.83 ± 0.70
10 天	6.40 ± 0.85

* 录自 Salisbury, 1961。

† 5 条公牛的平均值 (每条公牛量 24 个精子)。

5°C 条件下 2、3、5 和 10 天, 用孚尔根分光光度法測量的結果, 在冷藏 5 天后, 精子中的 DNA 失去了 30% (表 6), 与新鮮的精子比較起来, 有高度的显著性 ($P \leq 0.001$)。

(二) 在个体发育过程中 DNA 的变化 在个体发育过程中 DNA 的变化也很大。在早期的一些学者如 Brachet (1933) 用孚尔根反应研究两栖类卵子发生时, 发现在胚泡中反应完全消失。Кольцов (1938) 也发现两栖类和魚类的胚泡均无孚尔根正反应。最近十多年来, 許多研究工作者用各种不同材料, 也都証实了在卵子发生过程中 DNA 的消失 (Макаров, 1956、1959)。例如, Marshak 和 Fager (1950) 发现海星未受精的卵核呈孚尔根負反应。其后, Marshak 和 Marshak (1953、1954a、1955a、b、1956) 又在海胆中看到未受精的卵完全不含 DNA。这个結果又被 Immers (1957) 所証实。其他如蜘蛛 (Fautrez, 1950)、甲虫 (Briuyan, 1954)、水螅、劍水蚤 (Кикнадзе, 1955) 和魚 (Буцкая,

1951; Петрова, 1955) 的卵母細胞中的胚泡均为孚尔根負反应。除用孚尔根反应外, Durand (1958) 又应用氘标记的胸腺核苷来标记昆虫垣螺 (*Gryllus*) 的卵母細胞, 发现它大量地与細胞質結合, 而不与灯刷状染色体結合。在整个卵子发生过程中沒有或者有很少的 DNA 合成。

用植物材料研究的結果也是一样。Rowlands (1954) 发现植物胚囊中未受精的卵核缺少 DNA。豌豆的卵細胞和极核 (Козлов, 1954)、紫苜蓿的卵核 (Крупнова, 1954) 都不发生孚尔根正反应。在百合雌配子体发生时, 也可以观察到在一定时期內, 核中 DNA 含量的周期性变化。在分裂間期內缺少或沒有 DNA, 有絲分裂开始前, DNA 又表現出来。在 8 核胚囊中, 靠近珠孔端的核所含的 DNA 比合点端的 4 个大核少。在卵細胞、助細胞和极核內, DNA 几乎完全消失, 仅一个反足細胞核保持有充足的 DNA (Wassilewa-Drenowska, 1959)。其后, 她又用細胞化学方法研究了許多植物, 証明 DNA 在細胞核內是不恆定的 (Wassilewa-Drenowska, 1961)。在大麦、小麦、黑麦的受精作用过程中, 卵核內 DNA 也是有变化的。在受精以前不現孚尔根正反应, 但在精子进入以后又呈正反应 (Kluychareva, 1960)。最近, 胡含 (1962) 在小麦受精过程細胞化学的研究中, 也得到了相似的結果。

虽然, 关于某些生物有机体如海胆及小麦等卵核內是否完全沒有 DNA 的存在, 目前还有爭論。例如 Burgos (1955), Brachet 和 Ficq (1956) 和 Agrell (1958a, b) 等都指出, 海胆卵未受精原核的核膜下, 經常出現一薄层孚尔根正反应的顆粒。最近, Hinegardner (1961) 也得出同样的結果, 并指出卵核內 DNA 的含量仍然为单倍体。胡适宜 (1962) 也在小麦雌性核的发育过程中, 发现随着核的体积加大, 孚尔根反应也越来越弱, 不过 DNA 始終是存在着的。可是从这些染色反应和应用标记原子实验的結果来看, 即使卵核內不是完全沒有 DNA 的存在, 也可以看出, 它和正常的情况不一样。很明显, 在这些生物体中, 受精前后, 卵核內 DNA 的含量是不稳定的。

根据 DNA 恆定学說, DNA 仅存在于染色体上, 那么, 精子和卵細胞中应该含有等量的 DNA。但是, 許多資料証明, 它們并不相等。例如, 动物的卵和植物的花粉母細胞和花粉粒等細胞中含有的 DNA, 就超过了核中所应含有的量 (Darlington, 1955)。举例如下: 在棘皮动物中, 卵內的 DNA 比精子多。海星的卵中含有 $7-10 \times 10^{-7}$ 毫克的 DNA, 而精子中为 $21-30 \times 10^{-9}$ 毫克, 比卵少十几倍 (Schmidt 等, 1948)。有的海星卵为 8.1×10^{-3} 毫克, 精子为 7.9×10^{-5} , 大約少 100 倍 (Marshak 和 Marshak, 1953)。海胆卵为 28×10^{-9} 毫克, 精子为 1×10^{-9} 毫克 (Elson 和 Chargaff, 1952)。甚至有的报告指出, 海胆卵核內不含 DNA, 而完全存在于細胞質中 (Павлова, 1952)。在两栖类中, 也很显著。蛙和蟾蜍的卵中 DNA 的含量比精子大 5,000 倍 (Hoff-Jørgensen 和 Zeuthen, 1952; Hoff-Jørgensen, 1954; Chen, 1960) 也有的报告指出, 蛙卵比 $2n$ 核多出 2,000 倍 (Grant, 1958a, 1960) 或 3,900—25,000 倍 (Bieber 等, 1959)。在昆虫中, 果蝇 (Nigon 和 Daillie, 1958) 与垣螺 (Durand, 1955, 1958) 的卵細胞中也有大量的 DNA, 垣螺卵中的 DNA 比精子多 1,600 倍。

由上述这些結果可以看出, 卵子和精子中 DNA 的含量相差达十几倍到几百倍, 最高达几万倍。为什么会有这样显著的差异呢? 其主要原因是在于 DNA 大量贮存于細胞質

中的緣故 (Brachet, 1954; Elson 等, 1954; Agrell 和 Persson, 1956; Finamore 等, 1958; Finamore, 1960; Nigon 和 Bovet, 1955; Mazia, 1949; Solomon, 1957; Vendrely 等, 1949)。

由于 DNA 在遺傳上占有極重要的位置, 目前關於卵的細胞質內是否存在 DNA 的問題, 仍然有人懷疑 (Brachet, 1960), 認為應該採取審慎的態度對待。但從上面許多事實來看, 我們至少可以這樣說, 在這些動物中, 卵子和精子內 DNA 的含量是有差別的。這種差別不僅是由于細胞質中貯有 DNA 所致, 而且在卵核與精核之間也很顯著, 有時增加 (Finamore 等, 1960), 有時減少, 甚至無孚爾根正反應, 很不穩定 (Moore, 1952、1957)。從最近發展的情況來看, 也是這樣。Chevremont (1959) 應用放射自顯影技術, 以氫標記的胸腺核苷來標記 DNA, 發現細胞質中 DNA 的合成是結合在綫粒體系上。汪德耀 (1961) 在河蚌的細胞質中也發現有 DNA, Bensch 和 King (1961) 在組織培養的哺乳類細胞中, 發現含有 DNA 的顆粒, 同時存在於細胞核與細胞質中。兩栖類卵母細胞的細胞質內存有 DNA 的事實, 最近又為 Brachet (1962) 用新的方法所証實。而且發現傘藻中沒有核的情況下, 也能在細胞質中合成低分子形式的 DNA。同時, 不僅在動物卵細胞質中出現 DNA 顆粒, 在植物分生細胞組織中, 也有類似的現象 (Chayen 和 Norris, 1953; Chayen, 1954; Chayen 和 Denby, 1960; Martin 和 Morton, 1956)。Chayen (1960) 發現未經任何處理的蠶豆和洋蔥的分生組織間期核中 DNA 的含量僅及 $2n$ 核的 15%, 而其餘的 DNA 則散處於細胞質中, 與其中的顆粒集合在一起。

在許多動物的原核中, 都不發生孚爾根正反應。例如在海星的原核中, 不論精原核或卵原核都不發生孚爾根反應 (Marshak 和 Fager, 1950)。海胆的卵原核也是這樣 (Павлова, 1952)。在水螅、蠕蟲、水蚤、劍水蚤和某些甲殼類的卵細胞中所看到的原核都不含 DNA (Кикнадзе, 1955)。在兔的卵原核中有很少或完全沒有 DNA, 在精原核中稍多一點 (Зыбина, 1953)。Immers (1957) 不僅看到四種海胆雌核呈孚爾根負反應, 同時還看到受精後雌雄原核的染色情況的變化。在受精後 15 和 25 分鐘 (如圖 3b、c) 雌原核呈負反應, 雄原核呈正反應。30 分鐘後, 雄原核、雌原核結合後, 雌原核仍為負反應。40 分鐘後, 雄原核在雌原核中分散成孚爾根正反應的顆粒, 但不久 (45—70 分鐘) 又呈負反應。

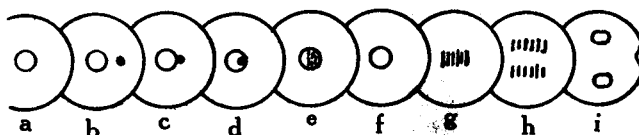


圖 3 海胆卵受精作用和第一次有絲分裂期間核內孚爾根反應圖解 (錄自 Immers, 1957)

在早期胚胎發育過程中, DNA 的變化也很大。Hoff-Jørgensen 等 (1952) 發現在蛙發育的前 18 小時內, 不進行 DNA 的合成, 在晚囊胚期 DNA 的合成突然增加, 一直到原腸期仍然升高, 但上升速度較慢。到神經胚期, DNA 合成速度又很快地升高。在進一步的發育中, DNA 合成變弱, 但不間斷。施履吉 (1953) 在研究青蛙的發育過程中, 發現在晚期胚中, 核內 DNA 的含量是符合於恆定論的。但在早期胚的每個核內 DNA 的含量超出 $2n$ 核所應有的量很多, 不過其含量是隨發育的程度而逐漸減少的, 如表 7 所示。在青蛙肝細胞中含有的 DNA 為 10.4×10^{-9} , 它與受精卵 (9.6×10^{-4}) 相比, 兩者相差達 95,000 倍之多。因此, 施履吉認為超出這樣多的量, 不能以多綫染色體來解釋, 而只能是存在於

細胞質中。这个結論与 Hoff-Jørgensen 等 (1952) 的看法是一致的。正因为大量的 DNA

表 7 青蛙胚胎發育过程中細胞核內 DNA 含量的变化*

时 期	DNA (毫克) [†]
受精卵	9.6×10^{-4}
二个卵裂球期	5.1×10^{-4}
四个卵裂球期	2.5×10^{-4}
囊胚期 (3,100 个細胞)	4.2×10^{-7}
原腸期 (32,000 个細胞)	4.2×10^{-8}
受精后 118 小时 (172,000 个細胞)	1.7×10^{-8}

* 录自施履吉, 1953。

[†] 将原作的单位(微克)改变, 以資比較。

存在于細胞質中, 因此在蛙胚发育的前 18 个小时內, 虽然没有新的 DNA 合成, 也足够供給新生的数千个細胞之需。这样, 从受精卵到早原腸期, 每个細胞內的 DNA 就自然地只会逐渐減少, 一直到新的 DNA 合成为止。最近, Brachet (1962) 用新的方法, 测量了两栖类卵母細胞和胚內 DNA 的含量, 又一次証实在晚囊胚期以前, 很少或者根本没有 DNA 的合成, 这样, 就很明显地說明了早先貯存在細胞質內的 DNA, 系供給到卵裂时所新增的核中去了。除两栖类外, 在鸡的胚細胞中, 发现 DNA 的含量

介于 $2n$ 与 $4n$ 之間 (Frazer 和 Davison, 1953)。在兔的神經細胞早期发育阶段, DNA 的含量高, 到成熟后就降低很多 (Красильникова, 1960)。

上面所列举的, 都是在早期胚胎发育的过程中 DNA 变化的情况。下面再叙述一些胚后发育各个时期中 DNA 的变化。Naora (1957) 发现鼠的胚后生长时期中, 即使同一类型的細胞, 其中 DNA 含量的变化也很大, 并不符合于恆定論。他用孚尔根分光光度計测量鼠的各种組織, 发现最

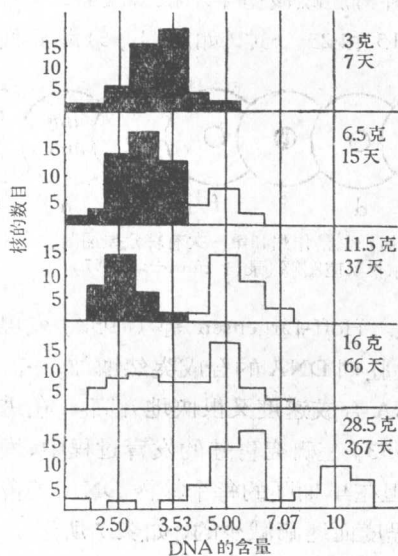


图 4 鼠的胚后生长的各个时期中肝核內 DNA 的含量 (录自 Naora, 1957)

间于 $2n$ 与 $4n$ 之間 (Frazer 和 Davison, 1953)。在兔的神經細胞早期发育阶段, DNA 的含量高, 到成熟后就降低很多 (Красильникова, 1960)。

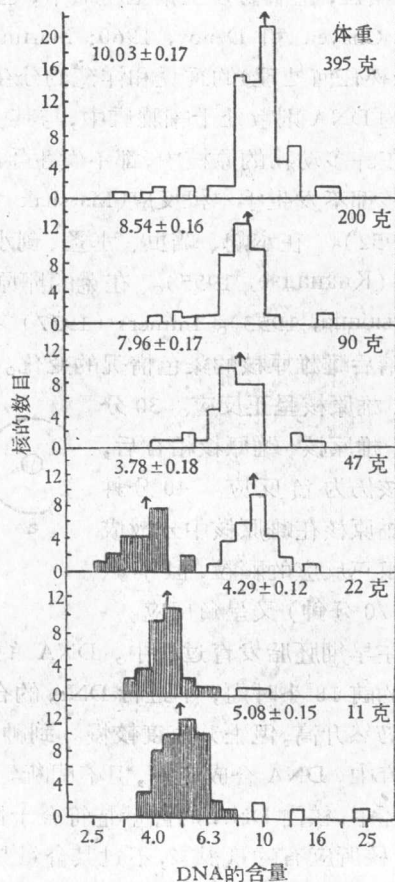


图 5 鼠的胚后生长的各个时期中肝細胞核內 DNA 的含量 (录自 Pogo 等, 1960)

幼小的肝核內 DNA 的含量最高，其后逐漸下降一直到体重增加到約为 50 克为止。鼠的体重在 50 克以上的各个生长时期內，DNA 的量又复逐漸上升，如图 4 所示。測量其他各种組織的結果，也有相似的趋势。因此，他認為上述結果，也可能符合于比利时学派的理論。Pogo 等 (1960) 以小鼠肝为材料，分析了出生后各个不同生长时期內 DNA 含量的变化。他們所得的結果，如图 5 所示。从图上可以看出，在小鼠出生后 37 天，体重为 11.5 克时，肝核內 DNA 的含量很明显地可以分为兩羣。第一羣中央的值为 2.5，第二羣却为第一羣的加倍 (5.0)。因此，可認為前者为 II 級，后者为 IV 級，恰与 Swift (1950a) 所分的 $2n$ 与 $4n$ 相当。但是，如果我們再从图的上下看一看，情况就不同了。当小鼠的体重为 6.5 克 (15 天) 和 16 克 (66 天) 时，核內 DNA 的分布并不明显地分为兩羣。相反地，II 級的数值，改变了位置向右边移动。而在鼠出生后 7 天，体重为 3 克时，DNA 的含量却介于 $2n$ 与 $4n$ 之間，接近于 3.5。这种分布的情况，也在其他各組試驗中重复出現。

四、对 DNA 非恆定資料的分析

从上面所举的資料来看，DNA 在核內的含量并不都很恆定。但对这些事实，DNA 恆定論者与非恆定論者，有着不同的解释。恆定論者 (Alfert 和 Swift, 1953; Patau 和 Swift, 1953; Swift, 1953, Vendrely, 1955; Vendrely 和 Vendrely, 1956) 对上述資料的可靠性发生怀疑，強烈地加以反对。并認為所以产生不恆定的原因，可能是由于下列因素所引起：(1) 由于孚尔根分光光度法技术上的誤差；(2) 細胞的有絲分裂；(3) 染色体数目的改变；(4) 染色体为多綫体；和 (5) 染色质排出核外，失去了一部分 DNA 所致。但非恆定論者 (Pasteels 和 Lison, 1951; Roels, 1954; Fautrez 等, 1955) 則認為 DNA 的变异是与細胞的生理活动有密切的关系。茲根据这些論点逐一加以分析。

(一) **技术上的誤差** 不錯，在孚尔根分光光度法过程的使用中，即使一切条件都相同，还可能产生 10—15% 的誤差。这些誤差可能是由仪器和生物材料以及研究者本身所引起的。首先談一下仪器問題。在最初，恆定論者所应用的細胞光度計是 Pollister 和 Ris (1947) 所設計的，而非恆定論者所用的仪器是 Lison (1950) 設計的，因此認為所得的結果不同，可能是由于两者所用的仪器有差別。但是，根据最近一些美国学者的报告，也支持了 Pasteels、Lison 和 Fautrez 等的观点。在上面所举的一些例子中，如 Lowe (1955)，Di Stefano 等 (1955) 和 Salisbury 等 (1961) 工作，都是用 Pollister 型的仪器測量的結果。由此可以看出，核內 DNA 含量的改变，并非由于两者仪器性能不同所致。

其次，再检查一下材料本身及制片过程中是否会引起誤差。根据孚尔根显微分光光度法的一些操作技术，如果工作条件不标准化，或沒有对照作比較，确能引起很大誤差。但根据上述研究資料来看，大都能注意到这方面的問題。以最近 Salisbury (1960、1961) 的工作为例，在制片过程中，举凡固定、水解、染色以及測量等手續，都力求标准化。除新鮮的和冷藏处理的精子制片外，同时在每一組片子中，还用三种不同处理的材料作对照。其一，以鼠肝为标准材料来作比較；其二，以不經水解同样处理的精子来观察它是否发生孚尔根正反应；其三，用 5% 三氯乙酸在 90°C 的温度下处理 10 分鐘，以消除 DNA 作另一个对照。結果发现未經水解的精子涂片沒有显示孚尔根正反应。同样，經 5% 三氯乙酸处理 10 分鐘 (90°C) 的也沒有染色反应。以鼠肝为对照的片子，水解与染色手續与精子

涂片完全相同,經過光度計測量的結果,鼠肝核內孚尔根-DNA 化合物的平均含量沒有改变,并不显示有下降的趨勢。但經過冷藏 2、3、5 和 10 天的精子核內孚尔根-DNA 化合物却明显地在下降(表 6)。这就是說明冷藏精子中 DNA 含量的下降,不是由于技术上的誤差所引起。

(二) **DNA 与有絲分裂** 恆定論者認為在生长旺盛的組織(胚胎組織、分生組織、再生組織和組織培养)中 DNA 含量发生改变,可能是由于这些組織的細胞正在进行有絲分裂的緣故。根据現在一般認為細胞有絲分裂,必需伴随着 DNA 的合成。DNA 究竟在什么时候合成? 目前尚有不同的看法(Caspersson, 1939; Ris, 1947; Swift, 1950a; Alfert, 1950; Walker 和 Yates, 1952; Pasteels 和 Lison, 1950)。但一般都傾向于接受 Swift 和 Alfert 的學說,即 DNA 在有絲分裂开始前,晚間期核就进行了合成。如果 DNA 在这个时期合成,那么,在一些正在进行有絲分裂的組織中,即使測量的是間期核,其中不可避免的會量到一些晚間期的核。这样的核, DNA 的含量实际上是 $4n$, 而不是 $2n$, 它的平均值就有可能发生改变。但事实上,在生长旺盛的各种組織中所发生的 DNA 的变化,不一定都能用細胞的有絲分裂活动来解释。因为有些事实証明:有絲分裂并不一定伴随着 DNA 的合成(Hoff-Jørgensen 和 Zeuthen, 1952; Hoff-Jørgensen, 1954; Sze, 1953; Solomon, 1957a; Brachet, 1962), 而 DNA 的合成也并不一定随着就进行有絲分裂(Naora, 1957; Pogo 等, 1960)。Moore (1952) 早就指出:在豹蛙(*Rana pipiens*) 胚的有絲分裂的計数中显示出,在核內 DNA 的含量与有絲分裂活动之間,沒有明显的相关。因为在两栖类和鸡的早期胚胎发育过程中,只有有絲分裂而沒有 DNA 的合成。另一方面,鼠的胚后生长却又相反。从图 5 上可以看出,如果在初生时期生长旺盛,有絲分裂的頻率高,那么應該如 11.5 克, 66 天的情况一样分为二組,第一組为 II 級(2.5),第二組为 IV 級(5.0),恰如 Swift (1950a) 所分的 $2n$ 与 $4n$ 一样。但事实上并不这样,有的集中于 $3n$ (3.53),有的在 $2n$ 偏右,看起来似与細胞的有絲分裂活动无多大关系。因为在所有測量过的間期核,不可能大都是量的正在进行 DNA 合成中的核。何况,在这个时期有絲分裂活性就很低(Hughes, 1952; Doljanski, 1960),当动物生长时有絲分裂却反而降低(Naora, 1957)。所以 Pogo 等(1960)認為 DNA 的合成并不一定伴随着有絲分裂的过程。幼鼠在这个时期 DNA 的改变,一定另有原因。

(三) **DNA 与染色体数目** 根据 Swift 等的意見,認為 DNA 的含量是与染色体組成正比关系。如果最低級为 2, 則其上的較高級将为 2、4、8、16 的比例增加。如果在某些組織內, DNA 的含量改变,那么,可能是由于染色体为非正倍性的緣故。但根据 Pogo 等(1960)的研究,发现幼鼠的胚后生长,核內 DNA 的含量介于 $2n$ 与 $4n$ 之間,因此,他們認為 DNA 的含量并不一定与染色体数目成正比关系。

另外,再以鼠肝为例。Tanaka 和 Kano (1957) 曾检查了鼠胚組織中染色体数目,发现肝組織中的染色体数目,可自 36—84 ($2n = 42$)。在成年再生的鼠肝中,染色体数目可自 36—89, 它出现了三个高峯,即 $2n$, $3n$ 和 $4n$ 。在这两批材料中,都沒有发现 $8n$ 染色体数。Marquardt 和 Glass (1957) 以及 Glass (1958) 同样检查了新生鼠的肝与成年鼠的再生肝,也得到类似的結果。他們发现新生 6 天的鼠肝中,染色体数目大部分为 $2n$, 只有少数为单倍体,多倍体和非正倍体。若以这些材料与 Swift (1950) 用鼠肝所測量的 DNA

含量来比較 (虽然不能直接相比,但也可看出一些情况) 的話,可以看出,鼠肝的染色体数目为非正倍性,但測得的 DNA 含量是依多倍性的比例增加的。为什么会出現这样的結果呢? 主要原因是 DNA 的量是若干細胞核的平均值,在这里看不出每个核之間的差別。若以細胞光度法最初測得的原始資料来看,差別是很大的。例如,Swift (1950a) 的資料 (表 8) 11 天鼠胚肝細胞核內所測得的 10 个核的含量,最大的为 4.72,最小的为 2.50,平均为 3.14。現在一般所用的核內 DNA 的含量都是平均值。以这个平均值来代表,是与实际情况有差別的。

表 8 11 天鼠胚肝中每個核中 DNA 含量的原始資料

核的大小 (μ) (量的范围为直径 4μ)	DNA (Feulgen) (任意单位)
8.2×7.6	4.12
8.4×6.6	3.42
9.4×6.6	4.72
7.0×6.6	3.72
7.8×6.2	3.38
8.2×5.4	3.05
7.6×5.2	3.00
11.2×6.8	2.50
6.8	2.77
8.4×7.0	4.44
M = 3.51	

* 录自 Swift, 1950a.

(四) DNA 与多綫染色体 所謂多綫染色体 (Polyteny) 是指一个染色体內含有大量的染色綫。Huskins 和 Steinitz (1948) 在分析紫万年青的核內有絲分裂

(endmitosis) 后指出: 某些染色体可能比同組的其他染色体先行分裂,因此,在染色体內部就复制了很多染色綫,每个染色体內染色綫的数目也就不同。Schrader 和 Leuchtenberger (1949) 所測得的紫鴨跖草体細胞 (根、叶、花芽) 內 DNA 的含量有差异,就認為与多綫染色体有关。但 Swift (1950) 用同样材料測得的結果,却仍然符合于多倍体比例的观点,因此,他認為同組的每个染色体內染色綫的复制是同时进行的。分裂的結果,仍然按 $2n$ 的倍数增加。显然上述的这些結果与解释是有矛盾的。对 DNA 含量的改变,仍不能得到圓滿的答案。

唾液腺染色体亦为多綫染色体,但在每个单独的带或其中的一节,它所含有的 DNA 也經常有改变 (Breuer 和 Paven, 1955; Ficq 和 Pavan, 1957; Stich 和 Naylor, 1958)。这些結果也很难以多綫染色体来解释。因为在二个相邻的膨大部分,不可能一节的染色反应深,就認為是增加了染色綫,而另一节同样是膨大的,但染色很浅,就認為是沒有增加染色綫。

在原生动物中,如草履虫的大核与小核中均含有 DNA,但大核中 DNA 的含量比小核多 40 倍 (Moss, 1950),这可能是由于染色綫增多的关系。但根据最近 Jurand 等 (1962) 用細胞化学及电子显微鏡等方法的結果,发现在大核中有許多大小不同的球体。在小球体 (直径 0.1μ) 中不含有 DNA; 在大球体 (直径 0.5μ , 比小核小 4 倍) 的中心含 DNA, 它的四周被 RNA 包围着。在每个大核內,大球体的形状不完全一样,而在各个不同时期,它的形态和染色反应的变化也很大。例如,在飢餓时,这些球体中空,但在两次分裂的中間期則其中的空隙又不見了。由此可以看出,草履虫大核中 DNA 的增加,也很难以多綫染色体来解释。

(五) DNA 与染色質的被排出 自 1900 年以来,染色質的被排出到細胞質或相邻的細胞中去的現象,陸續有所发现,一直到最近仍然經常发表这方面的报告 (Sarvella,

1958; Bopp-Hassenkamp, 1959; Takats, 1959; Kamra, 1960)。这种現象,显然容易引起核內 DNA 含量的改变。因此,如恆定論拥护者(Swift, 1953)也不得不承認染色質从核中排出到細胞質中,可使核內 DNA 的含量发生变异。但他又認为这是某一时期細胞的不正常的退化現象。而 Vendrely 等(1956)也認为这是特殊的例子,这些現象从未在脊椎动物,特別在哺乳类中出現过,因此,也就不必过多的考虑这方面的問題了。实际上,并不是这样。染色質被排出于核外,可能是引起核內 DNA 含量改变的原因之一。

所謂染色質的被排出于核外,即我們所講的染色質的穿壁运动。根据我們多年观察的結果,这种現象是相当普通地存在于植物界(吳素萱, 1955、1958; 郑国鋈, 1955; 郑国鋈等, 1956、1957)。而且,在动物中也有若干报导(Schrader, 1951; Schrader 和 Leuchtenberger, 1952)。在体細胞与生殖細胞中均有出現。由于它的出現时间和位置,穿壁的順序和形态都有一定,同时穿过以后,仍能进行減数分裂和形成正常的花粉,因此,我們認为这种現象是一种正常的生理現象(郑国鋈等, 1956、1959)。我們这一意見,也与其后一些学者(Sarvella, 1958; Kamra, 1960)的看法是一致的。因此,染色質的穿壁运动所引起的一些核內 DNA 含量的改变,不能漠然置之。

(六) DNA 与代謝作用 关于 DNA 在各种組織內发生变异的原因,除上面所討論者外,另外尚有一个不同的意見,也就是非恆定論者所提出的。他們認为 DNA 的含量并不完全与染色体的基本結構有联系,而是依材料的年齡、生理状态和它的环境条件为轉移的。如果仅考虑与染色体的关系,那么,就很难解释紫鴨跖草各种組織中 DNA 所发生的变化。例如 Swift (1953) 所举的資料(表 9)来看,(1)、(4)、(5)的工作是在同一个實驗室,用同样的仪器和同一實驗材料来进行的。因此,紫鴨跖草所发生 DNA 含量的变异,由技术上的誤差所引起的可能性就很小。同时,他們(包括 Nelson, 1951 在內)所用的材料——紫鴨跖草(*T. paludosa*)系来自同一个實驗室(Huskins, C. L. 的實驗室),各个組織中染色体的数目相同,但根尖(5.5)、叶(9.0)、与花芽(12.0)中 DNA 的含量相差很大,因此他們(Schrader 和 Leuchtenberger, 1949)認为这种变异不可能是由于多倍体的关系,而是由多綫染色体所引起的。但从表 5 以及表 9 (1) Swift 的資料来看, DNA 又与染色体成比例关系。如果确是这样,那么,各个染色体內的染色綫也只有同时在同时分裂的情况下,才有可能得到这样的結果。在表 9 (4)、(5)以及 Ogur 等(1951)用生化方法所測得的百合晚期小孢子內所含的 DNA 量,都高于一般所預期的单倍体的数值。在形成花粉粒后,营养細胞核与生殖細胞核內 DNA 的变化,也不尽相同。而 Ogur 等在花粉粒中所測得的 DNA 高出于单倍体核有 8 倍之多,这就很难以染色体的数目或多綫体来作解释。但如果以材料的年齡不同,生理活动情况有变动等原因来解释,那就比較容易了。因为即使所用的仪器、材料、方法和染色体的数目都一致,若生理活动改变,就可能影响 DNA 含量的改变。

从其他的一些實驗資料来看,也是支持这个观点的。就以前面写过的鼠胚后期发育的情况來說,Naora (1957) 和 Pogo 等(1960)都发现出生后不久的鼠肝中, DNA 的含量介于 $2n$ 与 $4n$ 之間,如果从染色体数目改变的观点来解释就比較牵強。因为根据 Pogo 等的計算,鼠胚后期生长的結果,并不按照 2 的倍数增加,而是依照 $\sqrt{2}$ 的比例增加的。同时,前已提过,也不能用有絲分裂活动来解释,因为这个时期有絲分裂是很低的。因此,