

上式中所有未加说明的符号都是标准符号(例如见参考[12])。

上式中并不包含相互作用里面宇称守恒部分和宇称不守恒部分之间的任何干扰项。事实上这个公式可以直接由普通公式中的 $|C_S|^2$ 换成 $|C_S|^2 + |C'_S|^2$, $C_S C_V^*$ 换成 $C_S C_V^* + C'_S C'_V^*$ ……而得到。前文曾说过,除非遇到所测量的物理量可以组成赝标量的场合,这个规则一般都成立。

如果可以组成一个赝标量,例如在有一定取向的原子核发生 β 蜕变的场合,那末干扰项就会像在公式(2)中那样出现。对应于一个平常的容许跃迁 $J \rightarrow J-1$ (宇称不变), α 的值是

$$\alpha = \beta \langle J_z \rangle / J, \\ \beta = R_e [C_T C_T^* - C_A C_A^* + i \frac{Z e^2}{\hbar c p} (C_A C_T^* + C'_A C_T^*)] \\ \times |M_{G.T.}|^2 \frac{v_e}{c} \frac{2}{\xi + (\xi b/W)}, \quad (A.6)$$

其中 $M_{G.T.}$, ξ , b 的定义见(A.3)–(A.5), v_e 是电子的速度, $\langle J_z \rangle$ 是初态原子核的自旋分量的平均值。

对应于容许跃迁 $J \rightarrow J+1$ (宇称不变), α 是

$$\alpha = -\beta \langle J_z \rangle / (J+1). \quad (A.7)$$

在上面的计算中已包括了库伦场的效应。

[吴之译自美国物理学评论 (Physical Review, 104, 254, 1956)]

- [1] Whitehead, Stork, Perkins, Peterson, Birge, Bull. Am. Phys. Soc. Ser. II, 1, 184 (1956); Barkas, Heckman, Smith, Bull. Am. Phys. Soc. Ser. II, 1, 184 (1956).
- [2] Harris, Orear, Taylor, Phys. Rev., 100, 932 (1955); V. Fltch, K. Motley, Phys. Rev., 101, 496 (1956); Alvarez, Crawford, Good, Stevenson, Phys. Rev., 101, 503 (1956).
- [3] R. Dalitz, Phil. Mag., 44, 1068 (1953); E. Fabri, Nuovo cimento 11, 479 (1954); Orear, Harris, Taylor, Phys. Rev., 102, 1676 (1956).
- [4] Report of the Sixth Annual Rochester Conference on High Energy Physics (Interscience Publishers, Inc., New York).
- [5] Chamberlain, Segrè, Tripp, Ypsilantis, Phys. Rev., 93, 1430 (1954).
- [6] E. M. Purcell, N. F. Ramsey, Phys. Rev., 78, 807 (1950).
- [7] N. F. Ramsey, Molecular Beams (Oxford University Press, London, 1956).
- [8] C. N. Yang (杨振宁), J. Tiomno, Phys. Rev., 79, 495 (1950).
- [9] T. D. Lee (李政道), C. N. Yang (杨振宁), Phys. Rev., 102, 290 (1956).
- [10] R. K. Adair, Phys. Rev., 100, 1540 (1955).
- [11] S. B. Treiman, Phys. Rev., 101, 1216 (1956).
- [12] M. E. Rose, Beta- and Gamma-Ray Spectroscopy (Interscience Publishers, Inc., New York, 1955), 271-291 页.

細胞質遺傳

赵保国

(武汉大学)

建立細胞質遺傳事实的方法

自从1909年 Correns 和 Baur 对叶绿体遗传的研究以来,在很长的时间中,染色体遗传与细胞质遗传的研究之间是没有联系的,并且细胞质遗传的研究显然处于不重要的地位。这主要是由于遗传学家们对细胞质决定遗传性的普遍性,以及细胞质与核在决定遗传性中相互依赖的关系,缺乏正确的认识。后来的研究证明,细胞质具有自主的遗传性质;除高等植物以外,在许多种类的生物中都发现了细胞质遗传现象,并且在许多研究得深入的实例中,显示出在决定遗传性中细胞质与核的相互依赖的关系。细胞质不但可以影响生物遗传性的表现,并且可以改良核的遗传性。因为有了这些重要的发现,所以细胞质遗传的研究受到广泛的重视。兹将作者认为重要的有关细胞质决定遗传性的事实作简单的介绍,以说明细胞质在决定遗传性中的作用。

在有性繁殖的生物中,雌雄配子结合产生合子。用同样的材料,正交与反交所得合子的核的遗传组成是相同的,但细胞质可能不同。由正交与反交所得后代的遗传性相同时,这个遗传性被认为是由染色体决定的。如果正交与反交所得到的后代的遗传不相同,这遗传性上的差异被认为是由于合子细胞质的不同产生的。这现象名为细胞质遗传。以相同的核与不同的细胞质的组合产生不同的遗传性是察觉细胞质影响遗传性的方法。但是应该指明,正交与反交所产生的后代的遗传性相同时,不足以证明细胞质不参加遗传性的决定。这种结果可能是由于相同的核与相同的细胞质的组合产生的,也可能是由于相同的核与反应规范(reaction norm)有重叠现象的不同细胞质的组合产生的。相反的,有许多实例指出生物的遗传性决定于

細胞質與核的交互作用。

細胞質具有自主性的証据

Michaelis 在他几十年关于柳叶菜屬 (*Epilobium*)植物的研究中,用杂交和連續反交的方法将一种植物的核放入另外一种植物的細胞質中。他一共有100个这种細胞質與核的組合。他的第一个这类实验是将 *E. hirsutum* 的核放入 *E. luteum* 的細胞質內。最久的經過了25代。虽然在 *E. luteum* 的細胞質中长期有 *E. hirsutum* 的核。但这 *E. luteum* 的細胞質的反应规范仍然保持着它原来的特性。换言之, *E. luteum* 細胞質的性質没有因为它所包含的核的改变而改变。Michaelis 认为这是細胞質具有自主性的肯定的証据^[1,2]。

細胞質與核在决定遺傳性上的关系

前段及下面所举出的許多事实,指出細胞質是具有自主性的細胞成分。孟德尔遺傳学說几乎全部是說明核的自主性的。但是細胞質與核不是一个細胞中两个独立互不相关的部分。它們是相互影响彼此依賴的細胞成分。它們虽都具有自主性,但它們的自主性都是有限度的。下面我們可以看到,核可以决定細胞質內有自主性的顆粒的持續功能及变异,还可以决定細胞質的性質。同样的,細胞質可以决定核的功能、遺傳性、性質及生存。但細胞質與核的关系不是单方面的;在許多实例中都發現遺傳性决定于細胞質與核之間的交互作用。下面我們从这三方面,即核对細胞質的影响,細胞質对核的影响以及細胞質與核的交互影响决定遺傳性,来看細胞質與核的关系。

1. 核对細胞質的影响: Sonneborn^[3]發現有些同祖培养(stock)*的草履虫(*Paramecium aurelia*)在它生活的培养液中产生一种毒質,叫做草履虫素。草履虫素可以杀死其他同祖培养的草履虫。前者名为放毒草履虫,后者名为敏感草履虫。决定草履虫的放毒性的因子有两个:細胞質因子 Kappa 与核內基因 K。Kappa 是放毒草履虫細胞質內直徑約为 0.2—0.8 微米的、含去氧核糖核酸的、具有遺傳性与变异性的顆粒^[4,5,6]。Kappa 在細胞質內的持續需要核內基因 K 的存在。如果以其隱性的相对基因 *k* 替换 K,这些草履虫在标准培养条件下 8—15 次分裂以后就全部因失去 Kappa 而变为敏感草履虫^[7]。基因 K 不能制造 Kappa,所以当草履虫的核中有基因 K 而細胞質中無 Kappa 时,这草履虫是敏感草履虫^[3]。細胞質中 Kappa 的持續不但依賴核中基因 K 的存在,并且其数量与核中基因 K 的剂量成正比例^[7]。

在有氧条件下培养的酵母 (*Saccharomyces cerevisiae*)培养中, Ephrussi 發現經常有約 1—2% 的小菌落变异产生。小菌落的大小約为大菌落直徑

的 1/3—1/2。大菌落經常产生小菌落变异,但未發現小菌落培养产生大菌落酵母。在無氧的培养条件下,这两种培养的生长情形相同。Ephrussi 和他的同事們証明了,大菌落与小菌落酵母的区别是后者不能制造細胞色素系統的两个酶:琥珀酸脫氫酶与細胞色素氧化酶。产生小菌落变异的物質基础有两个:細胞質因子与核內基因。在大菌落酵母中有合成上述两酶所必需的細胞質顆粒,当酵母失去这种細胞質顆粒时,它們就失去利用葡萄糖产生能量最有效的途徑——呼吸,因而酵母的生长比較慢,它們的菌落由大变小。这些合成呼吸酶的細胞質顆粒的功能受核內基因 R 的控制。当基因 R 变为 *r* 时,細胞質顆粒的持續虽不受影响,但其功能受到影响,不能合成琥珀酸脫氫酶与細胞色素氧化酶。所以酵母的菌落也由大变小^[8]。这是与前段所述的基因 K 和 Kappa 的关系不相同的,基因 K 只影响 Kappa 在細胞質內的持續,不能影响 Kappa 产生草履虫素的能力。

有数以百計的例証說明叶綠体受核內基因的影响。在玉蜀黍中即有一百余基因可以产生变异范围很广的体型,如白,黄,花条等。玉蜀黍的第七染色体上有一隱性基因 *ij*。基因 *ij* 可以誘导細胞質中叶綠体發生不可逆的变异——使叶綠体失去产生叶綠素的能力。将其显性基因 *Ij* 重新放入具有变异的叶綠体的細胞中,不能使它們恢复产生叶綠素的能力^[9]。

核对細胞質的影响不限于細胞質的顆粒狀內含物。核对細胞質本身的性質也有决定的作用。草履虫 (*P. aurelia*)的細胞質有一种具遺傳性的性質——抗原型。每一同祖培养的草履虫可以表現数种抗原型**。但在某一時間只能表現其中的一种。表現一种抗原型的可能性是受核控制的。当二等位基因不同时,草履虫可以同时表現两种抗原型,例如,同祖培养 29 的抗原型 A(29A),与同祖培养 51 抗原型 A(51A)的草履虫对血清反应不相同。这两种抗原型受二等位基因 *a*²⁹ 与 *a*⁵¹ 的控制,抗原型 29A 与 51A 的草履虫杂交产生的 F₁ 代可以同时表現这两种抗原型^[10,11]。

2. 細胞質对核的影响: 同祖培养 60 和 90*的草履虫 (*P. aurelia*)在不同的培养条件下各可表現三种不同的抗原型。它們在 18°C 的培养条件下,表現的抗原型为 S。在 25°C 表現 D,在 29°C 表現 G。60 S 与 90 S 对血清反应是相同的,所以 60S 与 90S 被認為是相同的。60 与 90 的抗原型 D 和 G 对血清反应不相同,所以它們是不相同的。将草履虫由一种培养温度移至

* 同祖培养是由采集来的单一草履虫繁殖得来的培养。

** 一草履虫培养可以表現的各种抗原型系由其对血清的反应的不同决定的。51 至少可以表現 8 种不同的抗原型: A, B, C, D, E, G, H 和 J。

另一种培养温度,其抗原型也随之改变。但改变培养温度与抗原型的改变之間有約 50 次分裂的时间。Beale 利用这些知識进行了下面的研究。他用培养 90 抗原型 G 的草履虫与培养 60 抗原型 D 的草履虫杂交。前者的遺傳型为 $d^{90}g^{90}$; 后者的遺傳型为 $d^{60}g^{60}$ 。由杂交产生的 F_1 代草履虫的遺傳型是 $d^{60}d^{90}; g^{60}g^{90}$ 。Beale 所要解答的問題是 F_1 代两个植物性繁殖系的抗原型表現是什么。Beale 發現当一个核从一种細胞質环境轉移到另外一种細胞質环境时,原来活动的基因被抑制了,同时其他的基因表現出来。来自原来抗原型 60 D 細胞的 F_1 代核的表現为 $d^{60}d^{90}$; 来自原来抗原型为 90 G 細胞的 F_1 代核的表現为 $g^{60}g^{90}$ 。这个結果指出,核的行为是受細胞質环境的性質控制的^[12]。

前面指出玉蜀黍核內基因可以誘导細胞質內叶綠体的不可逆的变异,我們也有証据說明通过細胞質也可以誘导核的遺傳性的定向变异。由杂合 kk 同祖培养 51 的放毒草履虫 (*P. aurelia*) 經自配产生的遺傳型 $kk+Kappa$ 草履虫,在标准培养条件下 8—15 次分裂的时间內,全部变为敏感草履虫^[7]。但如在受精后第一次分裂之后,以低温处理这些遺傳型 $kk+Kappa$ 的草履虫可以使它們常久的保持其放毒性。这种放毒草履虫經过自配或交配以后,虽以同样方法处理,也不能使其保持放毒性。这結果說明基因 K 的存在,是使 $kk+Kkappa$ 变为放毒草履虫的必要的条件。比較同一植物性繁殖系內正常核改組及大核再生的草履虫的放毒性,証明变异放毒草履虫的产生是由于大核內的变异,因为大核再生的草履虫可以保持其放毒性,而正常核改組的草履虫無例外的失去其放毒性。这种放毒草履虫与核內含 K 的草履虫的放毒性不同,变异放毒草履虫易受营养条件的影响而失去其放毒性^[13]。

在一种霉菌 *Podospora anserina*^[14] 和酵母中^[15] 發現有类似的现象。

草履虫 (*P. aurelia*) 有三个核,一个大核,两个小核。这两种核来自同一受精核。但大核与小核的形态构造与功能很不相同。什么因素决定在同一細胞內有这两种核的分化呢? 草履虫的受精核經两次分裂产生四个核。在第二次分裂的末期,連接两个未完全分开的核的中段与細胞的長軸平行排列着,所以有两个核在細胞的前端,两个核在細胞的后端。在細胞后端的两个核分化为大核,前端的两个核分化为小核,所以草履虫核的分化决定于在細胞中的部位^[16]。

草履虫 (*P. aurelia*) 变种間杂交不能产生可活的后代的原因之一是: 杂交的两个变种的核与細胞質不能相适应,由一方移至另一方的核常被对方的細胞質所毀坏^[17]。在 *Paramecium bursaria*^[18] 中仅交配时的接触即可摧毀对方的核。

3. 細胞質与核共同决定遺傳性: 上面所說草履虫抗原型的决定就是細胞質与核共同决定遺傳性的一例。

变种 4 同祖培养 51 的草履虫 (*P. aurelia*) 的两相对匹配式 **VII 与 VIII 的 Kappa 含量是 2 与 1 之比^[7]。在探求这种匹配式与 Kappa 数量間的关系的基础时,作者曾比較变种 4 各种含細胞質顆粒的同祖培养的細胞質顆粒性質、遺傳組成以及細胞質性質与其細胞質顆粒含量的关系。結果証明改变任何上述三因子之一,均可改变該培养的匹配式与細胞質顆粒含量間的关系。换言之,一草履虫的細胞質顆粒含量决定于其細胞質顆粒的性質、遺傳組成和細胞質的性質。如将 Kappa 放入一遺傳型为 KK, 匹配式 VII 的敏感草履虫中。在相当长久的时间內其 Kappa 数仍保持在匹配式 VIII 所特有的含量,然后增至匹配式 VII 所特有的含量。这結果說明,匹配式 VII 的 Kappa 含量不仅决定于其細胞質顆粒的性質、遺傳組成及細胞質性質,并且还需要时间使上述因子彼此作用产生一种新的細胞状态,然后由这細胞状态决定其 Kappa 的含量^[19]。

不同种的月見草屬植物不但各有其特殊的遺傳型,并且有它特有的叶綠体系統。只有在一定的遺傳型与叶綠体系統的组合条件下,叶綠体才能正常發育。因此叶綠体体型的表現,是植物遺傳型与叶綠体系統交互作用的結果。以 *Oe. muricata* 与 *Oe. Hookeri* 杂交 (*Oe. Hookeri* 只产生一种配子, Hookeri; 而 *Oe. muricata* 产生两种配子, rigens 和 curvans), Hookeri 雌配子与 Curvans 雄配子的組合产生的植物是黃色的, Curvans 雌配子与 Hookeri 雄配子的組合产生綠色植物。这两种組合的核是相同的,但体型的表現很不同。Rennet 的解釋是 Hookeri 的叶綠体不能与杂种核相适应,因此叶綠体不能得到正常的發育,所以产生的后代植物是黃色的。但是来自 Curvans 的叶綠体可以和同样的杂种核相适应,可以發育,所以产生的后代植物是綠色的。杂交时花粉有时可以帶入叶綠体,如有这情形發生, Curvans 雌配子与 Hookeri 雄配子的組合产生帶黃斑的植物。这种得不到正常發育的叶綠体在不适宜的核的环境中,經十四代的时间再回到适宜的核的环境中,可以完

* 不同的同祖培养以不同的数目字命名,如同祖培养 60 和 90。

** 每一同祖培养包含二不相同、可以彼此交配的匹配式,叫做相对匹配式、所有已有的 *P. aurelia* 同祖培养可以归納入 9 个不同的变种,变种之間不能交配。每变种只含二相对匹配式,匹配式以羅馬数字命名,为变种 1 的两相对匹配式为 I 与 II, 本实验所用的变种 4 的草履虫,其匹配式为 VII 与 VIII。

全恢复其正常的發育^[10]。

Michaelis 将倫敦丘园的 *E. hirsutum* 的核放入三个不同品系的德国产 *E. hirsutum* 的細胞質中, 产生花的畸形和花粉粒不孕性等。不同的核与細胞質的組合, 可以产生各种体型的变异。除上述的变异外还有其他的变异, 如植物的高矮、叶形、叶色的变化以及致死組合等。由 *Epilobium* 屬植物各种不同的核与細胞質的組合产生的結果, 証明所有明确的細胞質遺傳現象全是核与細胞質交互作用产生的^[1,2]。

討 論

上面所举出的事实指出細胞質的自主性, 細胞質在决定遺傳性中的重要作用, 和細胞質与核在决定遺傳性中的統一的关系。但是已發現的細胞質影响生物遺傳性的事实, 根据 1948 年 Caspari^[21] 的統計, 約有廿余例, 和数以千計的孟德尔遺傳現象相比較, 在数目上显然是很不重要的。要肯定細胞質遺傳的一般重要性, 首先需要肯定細胞質遺傳現象的普遍性。当然我們沒有理由說上面所說的細胞質遺傳現象是“例外”。但是我們必須回答一个問題: 为什么只發現这样少数的細胞質影响遺傳性的事实。Sonneborn^[22] 和 Ephrussi^[8] 曾很精确地討論过这个問題。这里不拟重述他們的意見, 仅指出細胞質与核本身的遺傳性可能是得到上述結果的原因, 从而得出核决定一切遺傳性的片面的結論。核是細胞中最稳定、行为最有規律的成分, 細胞質是細胞中变化比較多样的成分。这是生物学上熟知的事实, 也是历来遺傳学家們認為染色体是遺傳的物質基础的重要根据之一。上述的細胞質与核的遺傳特性可能反映在核与細胞質的反应規範中。核的反应規範狹窄, 不同核組成的反应規範重疊的机会少。所以核的組成有改变时, 細胞內反应也有显著的改变, 很容易被察知。細胞質的反应規範寬, 重疊的机会多, 两个不同但反应規範有重疊現象的細胞質与同一种核的組合, 可能产生相同的遺傳性。另一方面因細胞質的反应規範寬, 一种細胞可以适应多种核的变异。所以只有在細胞質的反应規範無重疊現象的情形下, 才能察知細胞質在决定遺傳性上的作用。但在这种情形下細胞質与核大都不能彼此适应而形成致死組合, 因而大大地减少了我們察知細胞質遺傳現象的机会。广泛的研究不同核与不同的細胞質組合对遺傳性的影响, 可以帮助我們了解核与細胞質的反应規範, 以及細胞質对遺傳性的影响。

上述假定的細胞寬質廣的反应規範, 也可能是决定它在細胞分化中的重要作用的基础。Ephrussi^[8], Waddington^[23] 和 Sonneborn 在 1948 年以后的許多文章中均詳細地討論过細胞質在細胞分化过程中与核的关系。

生物种的形成最重要的机制之一是隔离。細胞質与核的致死組合是一种有效的隔离方法。更广泛的研究細胞質与核的致死組合, 可能对物种形成的机制有更深刻的了解。

尽管我們对产生 *kk* 放毒草履虫的机制尚不清楚, 但其重要性是無可怀疑的。細胞質对核影响的知識, 提供了一个研究改变生物遺傳性的新的方面与途徑。在 *P. aurelia* 中細胞質决定大核遺傳性的現象是很普遍的。除了上述的 *kk* 放毒草履虫的例子, 还有 B 群草履虫的匹配式决定的例子。草履虫的匹配式是受大核控制的, 大核的遺傳性又受細胞質的控制^[24]。 *P. aurelia* 的小核是很稳定的, 到現在为止, 还未發現細胞質影响小核遺傳性的証据。由上述的事实提出下列的問題: 小核与大核对环境条件感受性的差异的基础是什么? 如何能改变核的条件使其易于感受环境条件的变动? 这些問題的了解将使我們在改变生物遺傳性的方法上有重大的改进。

- [1] P. Michaelis, Cold Spr. Harb. Sym. Quant. Biol., **16**, 121-129 (1951).
- [2] P. Michaelis, Adv. in Gen., **6**, 287-401 (1954).
- [3] T. M. Sonneborn, Proc. Natl. Acad. Sci. Wash., **29**, 329-343 (1943).
- [4] J. R. Preer, Genetics, **33**, 349-404 (1948).
- [5] J. R. Preer, Genetics, **35**, 344-362 (1950).
- [6] R. V. Dippell, Heredity, **4**, 165-188 (1950).
- [7] P. K. Chao, (赵保国) Proc. Natl. Acad. Sci. Wash., **39**, 103-112 (1953).
- [8] B. Ephrussi, Nucleo-Cytoplasmic Relations in Microorganisms, Oxford (1953).
- [9] M. M. Rhoades, Cold Spr. Harb. Sym. Quant. Biol., **11**, 202-207 (1946).
- [10] T. M. Sonneborn, Proc. Natl. Acad. Sci. Wash., **34**, 413-418 (1948).
- [11] R. V. Dippell, Microbial Genetic Bulletin, **7**, 12 (1953).
- [12] G. H. Beale, The Genetics of *Paramecium aurelia*, Cambridge (1954).
- [13] P. K. Chao, (赵保国) Microbial Genetic Bulletin **11**, 11 (1954).
- [14] G. Rizet, 見 [8].
- [15] S. Spiegelman, C. C., Lindegren, and G. Lindgren, Proc. Natl. Acad. Sci. Wash., **31**, 95-102 (1945).
- [16] 赵保国, 未發表.
- [17] M. Levine, Evolution, **7**, 366-385 (1953).
- [18] T. T. Chen, (陈則滯) J. Morph., **79**, 125-202 (1946).
- [19] 赵保国, 印第安納大学博士論文.
- [20] O. Renner, 見 [9].
- [21] E. Caspari, Adv. in Gen., **2**, 2-66 (1948).
- [22] T. M. Sonneborn, Science in Progress, Yale (1951).
- [23] C. H. Waddington, Principles of Embryology, Allen and Unwin (1956).
- [24] D. L. Nanney, Proc. Natl. Acad. Sci. Wash., **39**, 113-118 (1953).