

水螅触手的诱导作用*

季英明

(中国科学院上海生理研究所, 上海 200031)

摘要 从3个不同的面切割水螅, 观察愈合时及愈合后各触手的变化情况。第1组中有少数原位于触手环上的触手外移出触手环, 移至茎区诱导成头, 但如果切去已移出触手环外的触手, 则无头形成。第2组中多数基部带有组织块的触手环外的触手移至茎区诱导成头, 但如果切去触手环外的触手, 则只有还保留有由组织块形成的圆锥状基部的可形成头; 而切去圆锥状基部的则无头形成。第3组中再生性的位于触手环外的触手可在原水螅头的对应末端诱导成头; 以上3个方面的观察结果都说明了水螅触手在一定条件下具有诱导成头的能力。

关于水螅触手在形态发生中的作用尚无深入的研究, 有人把触手数目作为形态生成素(morphogen)作用的指标^[5], 但也有人否认这一点, 还有人认为水螅再生时再生的触手环外触手无意义。根据我们的观察, 在一定条件下触手可以诱导水螅头的发生, 从而导致非正常出芽生殖的水螅产生。

材料与方法

本实验所用全部水螅(*Pelmatohydra pseudoligactis* 拟寡水螅)来自由一个受精卵孵化成的水螅的无性繁殖后代, 选取具2个芽体的雌性成年水螅, 培养于曝气6-7天后的自来水中, 喂以多刺裸腹溇(*Moira macrocopa*), 先是1日1次, 后来考虑到水螅的生长与营养有关^[1-6], 5天后改为1日2次。吃食后即除去多余水蚤。排遗后即刻除去脏物。

端, 垂唇和触手合称为头。从3个不同的面切割水螅, 使之在创伤愈合时有部分触手外移出正常的触手环外, 形成所谓的触手环外触手(以下简称“环外触手”)。

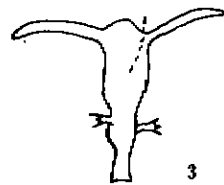


图3 不均匀切割示意图

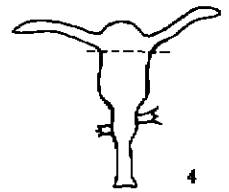


图4 横切示意图

(一)纵切 从水螅的垂唇区沿体轴纵向切至胃区中部, 如图2虚线所示, 在 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 恒温培养1-2天后, 切开的两瓣体壁愈合后, 少数个体的1-2个触手已置于触手环外, 成为用纵切方位制备的环外触手。

(二)不均匀切割 解剖针紧贴触手根部沿体轴纵向切至胃区中部, 如图3虚线所示。尽量使触手根部少带垂唇区组织细胞, 但要带有一定数量的胃区组织细胞, 一般切离1或2个触手, 偶尔3个触手, 在 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 恒温培养2-3天, 当观察到切离的每个触手根部已独立

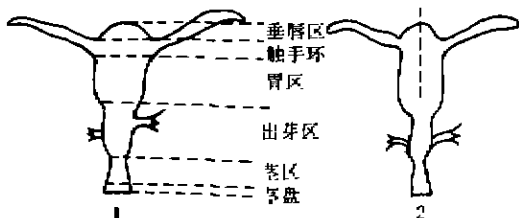


图1 水螅分区示意图

图2 纵切示意图

水螅的分区示意图如图1。靠近垂唇区的一端称为口端, 相对的基盘的一端则为反口

* 本工作是在安徽大学生物系赵汉民老师指导下进行的, 深致谢意。谢惠安老师在实验中曾给予多方面的帮助。李王祥同学协助部分工作。在此, 一并致谢。

形成圆锥状且置于触手环外,则可认为已制成从不均匀切割方位制备的环外触手。

(三)横切 切面紧贴触手环之下,将全部垂唇区及全部触手切下,如图 4 虚线所示,在 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 恒温培养,喂以小些的水,这时整个垂唇和触手好象盖子一样覆盖在蚤上,进行消化吸收营养,培养近一星期,即可成为 1 个再生个体,且有再生性环外触手(因为后来的触手数多于原来的触手数,故认为是再生性的触手),继续培养,且改喂以大水蚤。

以上 3 组水媳分别进行单个培养,每日定时观察、绘图,并对典型发育阶段进行放大摄影。

表 1 纵切制备的环外触手诱导成头的水媳数

编号	作手术的水媳数	形成环外触手的水媳数	环外触手诱导成头的水媳数
1	50	6	2
2	40	5	2

观察与结果

(一)纵切制备的触手环外触手的诱导作用

本组实验共做 2 次,结果见表 1。本实验从做手术到诱导成头一般需时 21—23 天。

据观察,靠触手环较近的环外触手移向口端,挤入触手环后,或使触手环上触手数目增加,或与环上触手合并使触手数目不变(合并是指两个触手从基部开始逐渐融为一体)。而离触手环较远的环外触手移向反口端,有的在移动过程中完全消失,有的移至基区诱导成头,最后形成子水媳从基盘脱落下来,综合多个水媳环外触手诱导成头的过程,描述如表 2。为研究方便,将水媳从头至基盘方向,把胃区和茎区划分为几个等分小区,分别标之为胃区 1、胃区 2、胃区 3、胃区 4、茎区 1、茎区 2(见图 5)。水媳的再生能力依此序呈梯度下降,头的抑制作用亦呈梯度下降(见图 9)。

表 2 纵切制备的环外触手的诱导过程

环外触手移至的区段	环外触手的变化过程	从手术到环外触手刚移至某区段的时间(天)
胃区 1	基本上与环上触手等长,粗细相近,基部没有膨大。	
胃区 2	触手开始缩短,长为环上触手的一半,粗细变化明显,变细,基部开始膨大。(图 9A)	9
胃区 3	触手继续缩短,长为环上触手的 $1/2-1/5$,且继续变细,基部继续膨大。	11
胃区 4	触手缩为环上触手的 $1/3-1/10$,粗细变化不明显,基部仍继续膨大,但近出芽区时,有减小的趋势。(图 9B)	14
出芽区	触手有变短趋势,几乎成点状,有的甚至无触手,基部膨大明显变小。	15
茎区 1	触手极短,有的无触手,只有点状突起,且突起也有变小的趋势,有的在此处完全消失。	17
茎区 2	有的触手在此处消失;有的触手的基部突起开始膨大,触手从点状或无开始有所增大或增生,一般增大至环上触手的 $1/5$ 长,偏向一边,同时长出垂唇和 1—3 个小触手芽。这样,不到 1 天,可形成完整的头,并可吞食水蚤(图 9C)	20

为进一步证实环外触手的诱导作用,选取2个在胃区具有环外触手的水螅,从其基部切下环外触手,2天后观察到水螅的伤口愈合,无环外触手,体壁变平滑。

(二)不均匀切割制备的触手环外触手的诱导作用

本组实验共做2次,结果见表3。实验从手术到诱导成头的时间一般为11—12天。

手术后,有1—2个触手(甚至3个)置于一较大的部分切离胃区的组织块的顶端,有时位于组织块端部的少量垂唇组织可能会很快

组织这一区域的细胞形成一个再生头,不管组织块顶端具几个触手,这当然不会是触手的诱导作用。而不均匀切割形成的环外触手诱导成头的过程描述如表4。

表3 不均匀切割制备的环外触手诱导成头的水螅数

编号	作手术的水螅数	形成环外触手的水螅数	环外触手诱导成头的水螅数
1	50	8	8
2	40	5	5

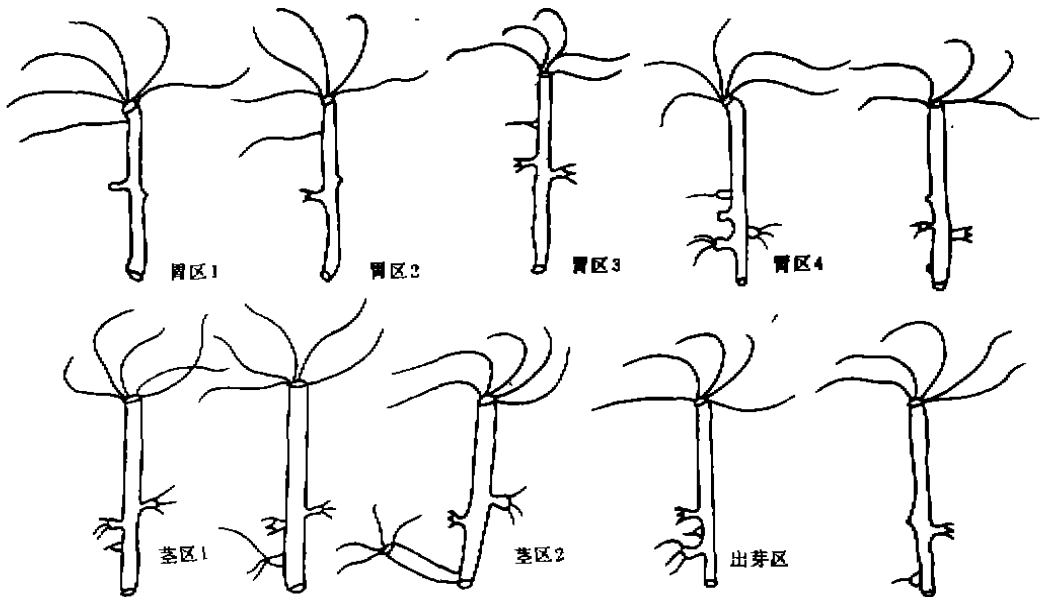


图5 纵切制备环外触手移至的区段。

不均匀切割制备的1个和3个环外触手移动速度基本上与2个的相似,3个环外触手中一般其中1个比其他2个小得多,特别是移至茎区变得更小,有时则消失了,有的一旦形成垂唇和小触手,就会很快形成与其它两个等大的小水螅。环外触手诱导成头的部位如表5。

为进一步证实触手的诱导作用,切去处于不同区段的不均匀切割制备的环外触手,结果见表6。

(三)横切制备的触手环外触手的诱导作用

被切下的垂唇和全部触手,随着生长、愈

合,触手环附近又再生出新A的小触手,最多可再生4个触手,着生在胃区的位置不规则,反口端伤口已愈合,这样使水螅外形如刺猬。作过手术的有22个水螅,除去丢失的15个,剩下7个中有3个其环外触手在原水螅的反口端形成头,过程如表7如述。其中的环外触手是新生的(见图8)

讨 论

本实验证明了水螅的触手在一定条件下具有诱导成头的作用。第1组环外触手大多是触手环上触手通过纵切愈合后外移出来的。第2组被部分切离的顶端具触手的组织块并不

很快再生出一个头,而是不断移向反口端每个触手基部膨大成圆锥状,最后以各个触手为中心,诱导出与触手数相同的头。第3组环外触手是再生的。

在水螅的移植和嫁接研究中^[1-3],已经证明受体水螅的头对再生头有抑制作用,且抑制

强度按口端至反口端方向呈梯度减小。在胃区,由于头的抑制作用强,自然不能形成头,在出芽区又可能受到芽体头的抑制,也未能形成头,只有移至茎区,头的抑制作用显著降低,触手才能诱导成头。

表4 不均匀切割制备的环外触手的诱导过程

环外触手移至的区段	环外触手的变化过程	从手术到环外触手刚移至某区段的时间(天)
胃区	手术后,二个环外触手同位于一个组织块上,移至胃区末端后,全部的触手基部组织已分开,且各自膨大成圆锥状,触手长短变化不大,一般不少于环上触手的1/2,变得稍细一点(图9D)	
出芽区	触手有变短趋势,为环上触手的1/3-1/5,同时变细,两锥状体基部继续分开,半数水螅锥状体上长出芽体。	8-9
茎区1	触手继续变短,为环上触手的1/5,变细,有的触手已诱导成头,其过程:触手由位于锥状体顶端中央偏向一边,同时长出垂唇和1-3个小触手芽,1天之内形成完整的头,可吞食液。(图9G)	10-11
茎区2	在茎区1已诱导成一个头后,另一触手一般不再缩短且有不明显的增长,有的另一个触手紧接着形成另一个头,有的则随先形成头的水螅从基盘脱落下来,再形成另一水螅,还有有的2个触手同时诱导成头。(图9G,H)	

表5 不均匀切割制备的环外触手诱导成头的部位

环外触手数目	水螅数	在茎区1形成头的水螅数		在茎区2形成头的水螅数			备注
		形成1个头	形成2个头	形成1个头	形成2个头	形成3个头	
1	4	2		2			具二个触手的水螅,其中有3个其触手是在诱导成头的脱落下来的水螅上再诱导成头的。
2	7	3	1	2	1		
3	2				1	1	

不均匀切割制成的环外触手同样也受到头的抑制,只有移至茎区才能形成头,但形成的可能性远远超过第1组,且诱导时间也较短,这可能是由于组织块存在的原因,在切去触手的实验中(表6的结果)切去组织块与否似乎与能否诱导成头有关,这部分地暗示了组

织块的作用。触手数目与诱导头的数目一一对应,更充分地证明了触手具有诱导头的作用。

横切形成环外触手的可能性最大,环外触手的变化与胃区再生同时进行,诱导成头的触手在未形成头前无明显缩短,这可能是由于随着胃区生长伸长,出芽区在诱导成头的触手的

口端形成,即出芽区形成于触手移至原水螅对应末端之后,这样,诱导成头的触手可能受到出芽区的影响甚小或没有。加上再生胃区的营养状况有利于诱导头的产生⁽²⁾,从而诱导成头的可能性较大。

当然,在我们的观察中,还有许多问题值得研究。外移环外触手为何会缩短;触手基部

膨大究竟起何作用;诱导成头的不均匀切割制备的环外触手在其未诱导成头前,为何会在组织块上先生出芽体,等等。这些都有待进一步研究。

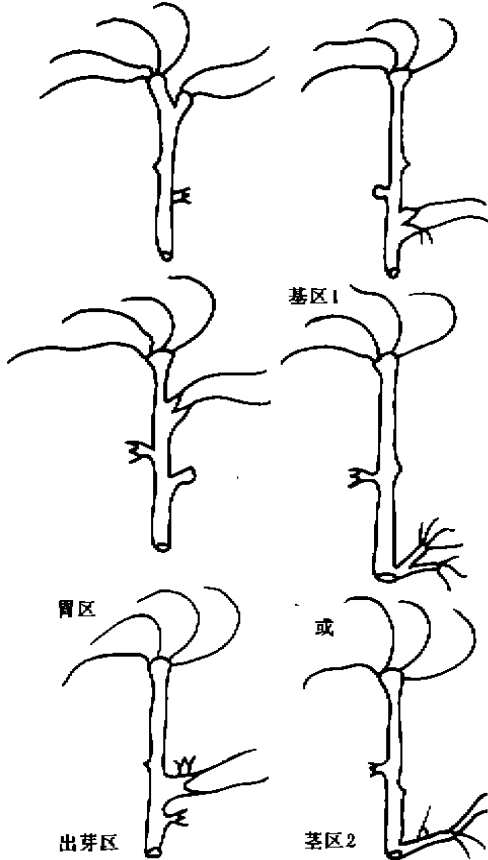


图6 不均匀切割制备的环外触手移至的区段

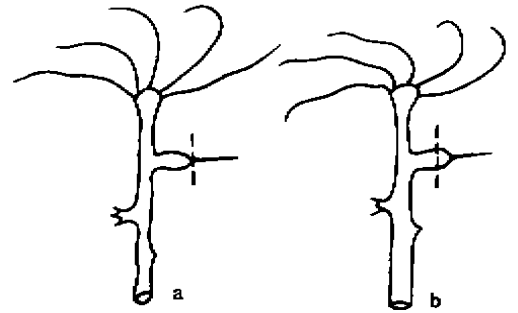


图7 a. 触手基部切割 b. 触手圆锥体基部切割

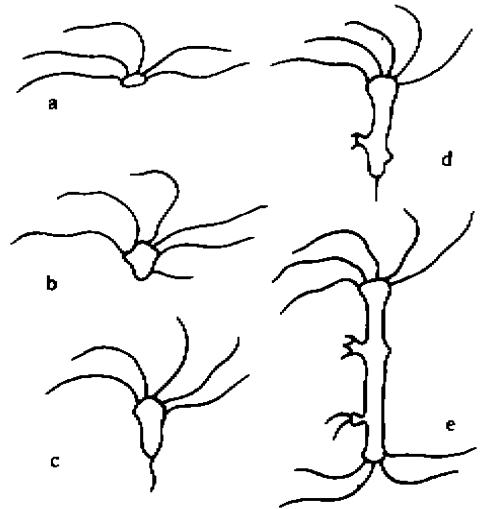
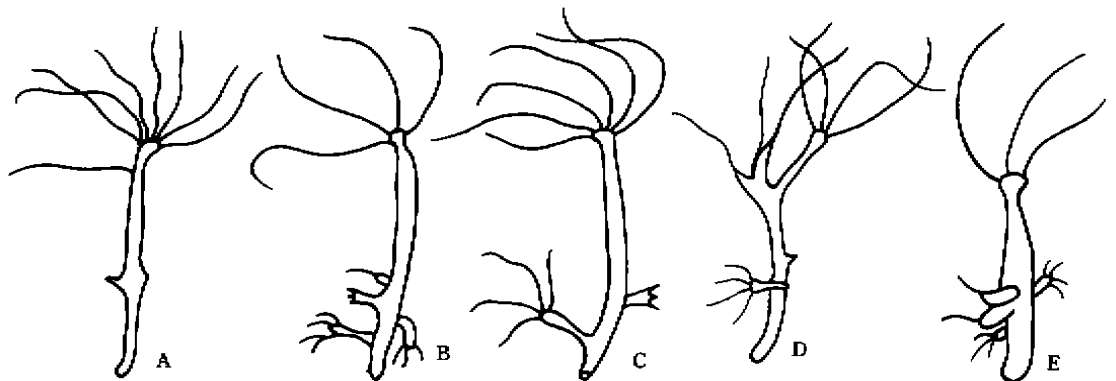


图8 横切制备的环外触手

a→b→c→d→e



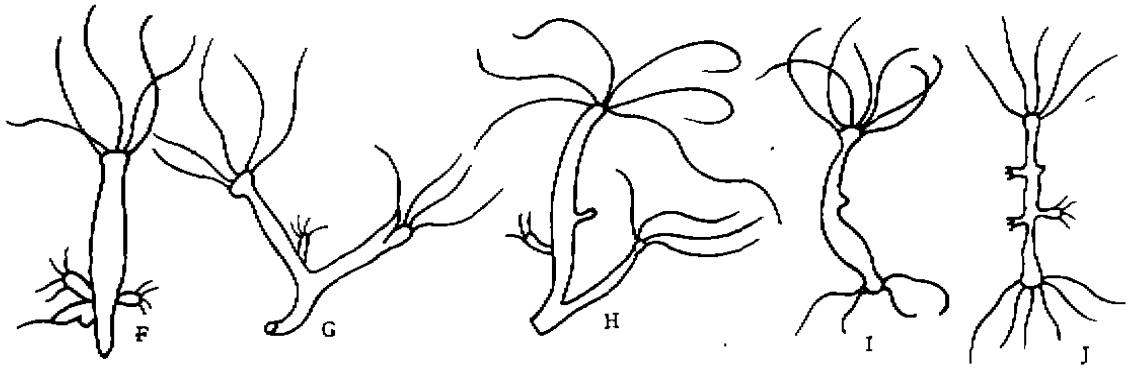


图9 A—C 纵切制备的环外触手的诱导过程 A 移至胃区 2 的环外触手 B 移至胃区 4 的环外触手及其基部膨大 C 已诱导成头; D—H 不均匀切割制备的环外触手的诱导过程 D 3 个环外触手已开始中分开 E 移至出芽区的 2 个环外触手 F 移至茎区的一个环外触手及其基部上的芽体突起 G 2 个环外触手中一个已形成头, 另一个还未形成 H 已诱导成头; I—J 横切制备的环外触手在原水螅头的反口端诱导成头

表 6 切去环外触手的结果

切割位置	触手位置	作手术的水螅数	触手数目	不形成头的水螅数	残余突起的变化	残余突起消失时间(天)	残余突起又形成头时间(天)
触手基部 (图 7a)	胃区 2	2	1	1	一个突起移至出芽区消失, 一个突起移至胃区 3 形成头	4	2
		1	2	1	突起移至出芽区消失	4	
	胃区 3	2	1	1	一个突起移至出芽区消失 一个突起移至出芽区形成头	6	5
		1	2	1	突起移至出芽区 1, 消失	5	
	胃区 4	1	2	0	突起移至茎区 1, 形成头		3
圆锥体基部 (图 7b)	胃区 2	1	1	1	突起移至胃区 4, 消失	4	
		1	2	1	突起移至胃区 3, 消失	4	
	胃区 3	2	2	2	突起移至出芽区 3, 消失	3	
	胃区 4	1	2	1	突起在原处消失	2	

表 7 横切制备的环外触手的诱导过程

手术后培养天数	手术过的水螅数	具环外触手的水螅数	形成头的水螅数	环外触手的变化过程
6	22	0	3	环外触手位于正在进行再生的胃区部, 胃区生长, 环外触手本身也不断生长, 但其基部无明显膨大, 环外触手 10 天左右移至反口端, 出芽区在环外触手已位于原水螅反口端位置 4 天后才再生出来。之后, 环外触手诱导出一个头, 成双头水螅, 以后在两头中间出现茎区, 茎盘, 最后分开。(图 91, J)
14	22	16		
24	7	3		

参 考 文 献

- 1 加罗特, D. R. 于建康译 1982 细脆发育 5—18
科学出版社。
- 2 Buret, A. L. 1962 The maintenance of form in Hydra.
Regeneration. Rudnick, D. (Ed) Ronald Press Co. N. Y. 27—
52.
- 3 MacWilliams, H. K. 1983 Hydra transplantation Phenomena and the mechanism of Hydra. I. Properties of the head
inhibition. *Dev. Biol.* 98, 217—238.
- 4 Shostak, S. , 1968, Growth in Hydra viridis. *J. Exp. Zool.* 109:
431—446.
- 5 Shostak, S. , 1978. Tentacle number in cultured Hydra viridis.
Biol. Bull., 155, 220—234.
- 6 Thomas, C. G. Bosch, 1984. Growth Regulation in Hydra,
Relation between epithelial cell cycle length and growth rate.
Dev. Biol. 104, 161—171.