

GAOXIAOZHONGHUODESHENGCHUAN

高效猪的生产

中册

猪的细胞遗传学

刘文忠 郭传甲 张绍增 尹朝阳 王振刚 编著



中国农业科技出版社

GAOXIAOZHU DE SHENGGUAN

责任编辑：黄 卫
封面设计：张瑞山

ISBN 7-80119-999-5



9 787801 199997 >

ISBN 7-80119-999-5

定价：31.5 元

高效猪的生产

中 册

猪的细胞遗传学

刘文忠 郭传甲 张绍增 尹朝明 王振刚 编著

中国农业科技出版社

(京)新登字 061 号

图书在版编目(CIP)数据

高效猪的生产.中/刘文忠、郭传甲等编著. - 北京:中国农业科技出版社,2002.2

ISBN 7-80119-999-5

I.高... II.刘、郭... III.养猪学 IV.S828

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2000)第 37651 号

高效猪的生产(中)

猪的细胞遗传学

| | |
|------|----------------------------------------------------------------------------------|
| 责任编辑 | 黄 卫 |
| 出版发行 | 中国农业科技出版社 邮编:100081 电话:(010)68919711;62173607;传真:62189014 (北京海淀区白石桥路 30 号) |
| 经 销 | 新华书店北京发行所 |
| 印 刷 | 太谷县报社印刷厂 |
| 开 本 | 787 × 1092 毫米 · 1/16 印张:18.125 |
| 印 数 | 1—1000 册 字数:429 千字 |
| 版 次 | 2002 年 5 月第 1 版 2002 年 5 月第一次印刷 |
| 定 价 | 31.50 元 |

编著人员：刘文忠 郭传甲 张绍增
尹朝明 王振刚

绘 图：乔利英 薛艳芳 关学敏
王改芳 周 倩

内容简介

中册《猪的细胞遗传学》在对猪的细胞遗传研究状况及染色体的结构、行为、功能和周期性变化加以阐述的基础上，对家猪染色体的核型、家猪染色体的带型、家猪的银染核仁组织区、家猪染色体的高分辨显带、家猪的染色体畸变、猪的基因定位、野猪的染色体及猪的核外遗传等研究做了系统介绍。从结构上来说，各章自成体系，是一个独立的专题。从编写思路上来说，既注重了理论知识和基本原理，更注重了实验方法和实践技能。在编写过程中，尽可能引用猪细胞遗传研究的最新成果和进展，以提高全书的科学性。

本书可作为动物遗传育种专业研究生和大学学生的教材或参考教材，亦可供细胞遗传教学和科研工作者参考。

前 言

农业是国民经济的基础，畜牧业在国民经济发展中发挥着越来越重要的作用。十五届三中全会提出“把畜牧业放到更加重要的位置”，将畜牧业的作用提到更新的高度。养猪在农业中占有重要地位，已成为国民经济中一项重要的支柱产业，方兴未艾，处于有利的发展时期。猪肉是养猪生产的终端产品，是人类生存不可缺少的营养食品；猪的粪尿是优质的有机肥料，对农业的增产和有机农业的发展将起到更大的作用；猪的综合利用有待于深入开发，国际市场尚须进一步开拓。养猪业的发展前景极为广阔，确实是万年青的产业。

我国养猪历史悠久，品种资源、饲养经验、生产资源非常丰富，对世界猪种的改良和养猪业的发展起到重要作用。20年来，养猪业在改革中前进，在发展中壮大，科技含量不断增加，生产水平明显提高，正在由分散型向集约型、由传统型向现代科技型、由数量型向质量效益型转变。供给能力明显增强，整体素质显著提高，支撑体系逐步完善，带动了相关产业的发展。我国生猪存栏总数稳居世界第一，猪肉总产量也跃居世界首位，成为当之无愧的世界养猪和产肉大国。

随着国民经济的迅速发展和人民生活水平的不断提高，对猪肉的需求量日益增长，推动了养猪业的快速发展。据联合国粮农组织的统计，1997年我国猪存栏数4.68亿头，出栏率125.32%，头均胴体重76 kg，存栏猪平均产肉量96 kg，不仅显示了养猪数量的增长，而且说明了生产水平的提高和养猪生产的科技进步。从肉类的结构来看，1997年我国肉类总量为5 152.1万 t，其中猪肉3 464.3万 t，占肉类总产量67.24%，牛肉415万 t，占8.05%，羊肉210.2万 t，占4.08%，其他肉类1 062.6万 t，占20.7%，人均占有肉类51.44 kg，其中猪肉34.79 kg。猪肉是我国人民的传统肉食和主要肉食来源，这种消费习惯很难在短期内有太大改变，养猪在我国畜牧业中确居特殊地位。

我国养猪生产虽取得重大成就，但与养猪先进国家相比还存在一定的差距。科技贡献率低，发达国家科技进步在畜牧业增产或增长中的贡献率普遍在60%~80%，我国距此尚远；发达国家母猪年产仔2.5窝，我国母猪的饲养量多，如在大范围内真实的统计，年均产仔两窝已属不易；肥猪出栏率低，我国猪的出栏率虽达世界平均水平，与英国（205.08%）、澳大利亚（183.69%）、丹麦（183.45%）、法国（172.23%）、韩国（167.53%）、日本（167.17%）、德国（165.79%）、美国（156.61%）相比，存在较大差距；存栏猪平均产肉量低，我国存栏猪平均产肉量虽达世界平均水平，与意大利（175 kg）、法国（153 kg）、德国（146 kg）、英国（145 kg）、丹麦（140 kg）相比，存在一定差距；猪的胴体重低，我国猪的胴体重虽达世界平均水平，与意大利（118 kg）、法国（89 kg）、荷兰（88 kg）、德国（88 kg）、美国（85 kg）相比，存在差距；劳动生产率、饲料转化率、良种覆盖率等方面也低于发达国家；猪的死亡率高，尤以哺乳仔猪为严重，猪的死亡率约占存栏数的10%，发达国家仅为5%。

发达国家养猪业的发展目标：母猪年产仔 30~36 头，分娩指数 2.4~2.5 窝，1 头母猪年提供商品猪 30 头以上，商品猪 124~140 日龄体重达 100 kg，饲料转化率（体重 25~100 kg 阶段）2.0 以下，瘦肉率 65% 以上，肉质优良。

我国养猪业的发展面临着一些矛盾和问题。人口增长，耕地减少，饲料粮短缺；产销不平衡，市场波动大，宏观调控机制不健全；集约养猪排泄物对环境污染日趋严重；猪的疫病特别是一些新的疫病尚不能有效控制；随着买方市场的出现，对高质肉的要求极为迫切，国内市场已由短缺走向相对过剩，虽然在国际市场上有较大的发展空间，但仍有很多工作要做。

根据我国实际，吸取国外的先进经验，充分发挥资源优势，以市场为导向，以效益为中心，加强基础建设，积极开展以现代生物技术为主的高新科技的应用与研究。克服重国内轻国外、重养殖轻加工、重数量轻质量的倾向，依靠科技进步，增加猪肉产量，提高猪肉品质，持续、稳定、有效地发展我国的养猪业。

第一，依靠科技进步，增加效益，提高质量。根据国民经济发展和人民生活水平提高的需要，充分考虑人口增长、耕地减少、饲料粮有限的国情，应在基本稳定存栏量的前提下，最大限度地提高繁殖母猪年育成商品猪的头数，提高胴体重，改善肉脂品质，以满足人们对猪肉消费的需要，不断提高养猪生产的经济效益。人们对肉质的要求愈来愈高，不仅要求瘦肉多，脂肪适度，猪只健康，无 PSE 肉和 DFD 肉，而且要求猪肉中没有抗菌素、激素、重金属、有机磷等的残留。人们正面临一场“食品革命”，保健食品具备安全、无污染、无残留、有预防疾病的成分等特点。

发展有机农业是农业可持续发展的重要课题，发展有机养猪业是新世纪养猪生产发展的中心内容。

第二，合理规划布局，发挥区域优势。实行区域化布局、专业化生产，实现资源的优化配置和生产要素的密切结合。在经济发达的地区，应以瘦肉型猪为主，以规模化、工厂化经营为主体；在经济一般发达的地区，进行品种或品系的优化配套，亦应以瘦肉型猪为主，发展规模化养猪；在经济欠发达的地区，积极扶持养猪专业大户，推广两元或三元杂交。

第三，加强体系建设，为养猪业持续发展提供支撑条件。建立健全良种繁育体系，加强对种猪重要性的认识，保证种猪质量，严把遗传基础大关，没有优良的种猪，不可能得到优良的后代，忽视遗传基础，只重视生后培育，很难达到最佳效果；强化饲料生产和饲料工业体系建设，开辟饲料来源，挖掘饲料的潜力，加强监督与检测，创特色饲料名牌，饲料质量关系猪的生产水平和产品质量，劣质饲料不仅有害于猪的生产，其产品更有损于人体健康；强化疫病防治及兽药、疫苗生产体系建设，加强兽药和生物药品的管理，研制高新技术产品，有效地贯彻动物防疫法规，严格控制疫病的发生和流行；建立环境保护和粪污处理工程体系，开发高效节能的养猪配套设备，加强粪污处理的研究，进行合理的再生利用，减少对环境的污染；加强畜牧科技、教育与推广体系建设，提高生产者的素质，加速科研成果转化，把科学技术是第一生产力的论断落在实处。

第四，确立以市场为导向，以国际市场为重要目标的战略发展方向。市场需求是养猪生产发展的强大动力，市场制约已成为最突出的问题。加入世贸组织，对我国养猪业

来说，既是机遇，更是挑战。确立国际市场需求战略是市场经济全球一体化的需要，也是保护和发展我国养猪业、促进国民经济发展和增加生产者经济收入的需要。当前，我国猪肉的出口量占世界出口总量的比例尚低，据联合国粮农组织的统计，1980年占5.4%，1990年占9.1%，1997年占3.6%。

第五，确立以产业化经营，以骨干龙头企业为主体的经济技术发展战略。养猪业是生产猪肉产品的基础产业，也是前联种植业、后联加工业的中轴产业。养猪产业化是将猪的产品转变为商品的过程，过程越短，产业链越长，产品增值越多，效益越高。养猪产业化要以市场为导向，以科技为依托，以效益为中心，以增收为目的，积极探索与建立产业化不同参与与主体之间的运行机制，把产前、产中、产后结合于一体。企业是市场的主体，上联国内外市场，下联千家万户，企业是资本、技术、知识经济的综合载体，具有开拓市场、引导生产、深化加工、配套服务、技术创新等方面的功能，有效地促进科技与经济和市场的结合。

为适应形势的需要和推动高产、优质、高效养猪生产的发展，撰著了《高效猪的生产》丛书。共分三册，上册《猪肉生产与加工》、中册《猪的细胞遗传学》、下册《猪的繁殖与障碍》。

编写中参阅了众多学者的论文和著作，引用了与作者多年合作科研同志们的研究成果，特致谢意。每章后附参考文献，难免有遗漏之处，恳请原谅。由于水平有限，书中错误和不足之处，敬请指正。

编著者

2002年2月18日

•

目 录

| | |
|---------------------------------|-------|
| 第一章 绪论 | (1) |
| 第一节 细胞遗传研究的主要内容与简史 | (1) |
| 一、细胞遗传研究的对象和范围 | (1) |
| 二、细胞遗传学发展简史 | (2) |
| 第二节 猪细胞遗传研究的意义与进展 | (5) |
| 一、猪细胞遗传研究的优点 | (6) |
| 二、细胞遗传研究在猪遗传改良中的应用 | (6) |
| 三、猪细胞遗传研究的主要进展 | (9) |
| 第二章 染色体的主要特征 | (12) |
| 第一节 染色体的形态结构 | (12) |
| 一、光镜下的形态结构 | (12) |
| 二、电镜下的形态结构 | (15) |
| 第二节 染色体的行为和数目 | (19) |
| 一、细胞周期 | (19) |
| 二、有丝分裂期染色体的行为 | (22) |
| 三、减数分裂期染色体的行为 | (25) |
| 四、染色体周史 | (29) |
| 五、染色体数目 | (30) |
| 第三章 家猪染色体的核型 | (32) |
| 第一节 核型的概念与简史 | (32) |
| 一、核型的概念 | (32) |
| 二、核型研究简史 | (32) |
| 第二节 核型分析方法及标准化 | (33) |
| 一、外周血淋巴细胞培养 | (33) |
| 二、染色体标本的制备 | (35) |
| 三、染色体核型分析 | (38) |
| 四、猪染色体核型的标准化 | (40) |
| 第三节 核型的猪种间差异 | (43) |
| 一、家猪的染色体数目 | (43) |
| 二、家猪染色体的核型 | (47) |
| 第四节 染色体核型的量化处理 | (47) |
| 一、染色体核型的数学分析 | (47) |
| 二、核型似近系数的分类 | (59) |
| 第四章 家猪染色体的带型 | (65) |

| | |
|------------------------------|--------------|
| 第一节 染色体的带型及其发展简史 | (65) |
| 一、染色体显带技术发展简史 | (65) |
| 二、主要带型的编码 | (66) |
| 第二节 染色体显带原理与方法 | (67) |
| 一、染色体显带原理 | (67) |
| 二、染色体显带方法 | (69) |
| 第三节 家猪显带核型间的差异 | (79) |
| 一、G 带型 | (79) |
| 二、C 带型 | (86) |
| 三、Q 带型 | (95) |
| 四、R 带型 | (98) |
| 第五章 家猪的核仁组织区 | (101) |
| 第一节 核仁与核仁组织区 | (101) |
| 二、核仁的结构成分和类型 | (101) |
| 三、核仁的性质 | (101) |
| 三、核仁的功能 | (103) |
| 四、核仁组织区的定位 | (103) |
| 五、核仁组织区的银染本质 | (104) |
| 六、Ag - NORs 的数目与强度 | (105) |
| 第二节 核仁组织区的银染技术 | (106) |
| 一、Ag - NORs 技术简介 | (106) |
| 二、银染试剂 | (106) |
| 三、银染方法 | (107) |
| 四、银染注意事项 | (108) |
| 第三节 银染核仁组织区的分布与多态性 | (108) |
| 一、银染核仁组织区的分布 | (108) |
| 二、Ag - NORs 与核仁和次缢痕的关系 | (110) |
| 三、银染核仁组织区的遗传方式及其频率 | (112) |
| 四、银染核仁组织区的多态性及其应用 | (114) |
| 五、Ag - NORs 染色体联合及其应用 | (121) |
| 第六章 家猪染色体的高分辨显带 | (126) |
| 第一节 染色体高分辨显带的原理 | (126) |
| 一、影响染色体分辨率的因素 | (126) |
| 二、细胞分裂的同步化和早期染色体的获得 | (129) |
| 第二节 高分辨染色体标本的制备与显带 | (132) |
| 一、Yunis 的方法 | (132) |
| 二、Yuan 等的方法 | (133) |
| 三、其它的改进方法 | (133) |

| | |
|-----------------------------|-------|
| 四、高分辨染色体制备和显带中的有关问题 | (135) |
| 第三节 家猪染色体高分辨显带的命名及模式图 | (138) |
| 一、高分辨显带的命名 | (138) |
| 二、高分辨显带模式图 | (142) |
| 三、高分辨显带技术的应用 | (147) |
| 第七章 家猪的染色体畸变 | (152) |
| 第一节 染色体数目畸变 | (152) |
| 一、整倍体变异 | (152) |
| 二、非整倍体变异 | (156) |
| 第二节 染色体结构畸变 | (161) |
| 一、缺失 | (161) |
| 二、重复 | (162) |
| 三、倒位 | (164) |
| 四、易位 | (166) |
| 五、其它染色体结构畸变 | (174) |
| 六、染色体结构畸变的机理 | (175) |
| 第三节 性异常与染色体 | (176) |
| 一、性别决定与性器管的发育 | (177) |
| 二、性异常与染色体畸变 | (178) |
| 第四节 环境诱发的染色体畸变及其检测 | (183) |
| 一、诱发染色体畸变的环境因素 | (183) |
| 二、猪的姐妹染色单体交换 | (185) |
| 第五节 染色体畸变的命名与记录 | (189) |
| 一、命名符号与术语 | (189) |
| 二、染色体数目畸变的记录 | (192) |
| 三、染色体结构畸变的记录 | (193) |
| 第八章 猪的基因定位 | (197) |
| 第一节 猪基因定位的方法 | (197) |
| 一、家系分析法 | (197) |
| 二、体细胞杂种定位法 | (201) |
| 三、原位杂交法 | (205) |
| 四、各种定位方法的比较 | (208) |
| 第二节 猪的基因图谱 | (208) |
| 一、遗传图谱 | (208) |
| 二、物理图谱 | (211) |
| 三、基因图谱 | (214) |
| 第三节 猪基因定位的意义 | (215) |
| 一、基因定位与标记辅助选择 | (215) |

| | |
|---------------------------------|--------------|
| 二、基因定位与主基因的检测与利用 | (217) |
| 三、基因定位与群体遗传变异的检测 | (217) |
| 四、基因定位与遗传疾病的鉴别 | (217) |
| 第九章 野猪的染色体 | (220) |
| 第一节 野猪染色体的数目 | (220) |
| 一、野猪的分类学地位 | (220) |
| 二、野猪染色体的数目 | (220) |
| 第二节 野猪染色体的显带 | (224) |
| 一、野猪染色体的带型 | (225) |
| 二、野猪染色体的核仁组织区 | (227) |
| 三、野猪染色体的结构异染色质 | (228) |
| 第三节 猪属染色体核型的进化 | (228) |
| 一、核型进化的概念 | (228) |
| 二、核型进化的机制 | (229) |
| 三、猪属动物核型进化的可能机制 | (232) |
| 第十章 猪的核外遗传 | (236) |
| 第一节 核外遗传的概念与特点 | (236) |
| 一、核外遗传的概念 | (236) |
| 二、线粒体的结构特性与功能 | (236) |
| 三、线粒体的半自主性 | (239) |
| 四、线粒体的行为 | (239) |
| 第二节 线粒体基因组 | (241) |
| 一、线粒体 DNA 的形态结构 | (242) |
| 二、线粒体 DNA 的歧异性 | (245) |
| 三、线粒体 DNA 的复制、转录与加工 | (246) |
| 四、线粒体 DNA 的遗传方式 | (248) |
| 五、线粒体 DNA 与核 DNA 之间的关系 | (250) |
| 第三节 猪 mtDNA 的研究方法 | (251) |
| 一、线粒体 DNA 的制备 | (251) |
| 二、线粒体 DNA 多态性研究方法 | (254) |
| 第四节 猪线粒体 DNA 的研究进展 | (257) |
| 一、线粒体 DNA 的多态性 | (257) |
| 二、线粒体呼吸链酶活性与线粒体 DNA 的关系 | (263) |
| 中英文术语对照 | (266) |

第一章 绪 论

第一节 细胞遗传研究的主要内容与简史

细胞遗传学 (cytogenetics) 是遗传学的一个重要的分支学科。正如其名称而言, 它是一门交叉学科, 是由细胞学 (cytology) 和遗传学 (genetics) 的主要素材和一些方法所融合而成的。它涉及所探讨遗传体系的遗传学与细胞学 (尤其是染色体) 特征之间的相关问题。

一、细胞遗传研究的对象和范围

细胞学是研究细胞的形态 (morphology)、内部结构、细胞膜 (cell membrane)、代谢功能以及其它细胞物质的一门学科。遗传学是研究生物有机体的遗传和变异的一门学科, 即研究遗传信息是如何由上一代传递给下一代的以及遗传信息在有机体内是如何表达的。现在我们知道, 生物体的遗传现象大多是由位于染色体上的基因所控制的, 因此, 细胞遗传学研究主要是集中在染色体上。然而, 不是所有的遗传现象均由染色体控制, 一些遗传现象是由细胞内的不位于染色体上的物质所控制, 即所谓的染色体外遗传。

细胞遗传学的研究对象主要是真核生物 (eukaryotic organisms), 特别是包括人类在内的高等动植物。早期的细胞遗传学着重研究分离、重组、连锁、交换等遗传现象的染色体基础以及染色体畸变和倍性 (ploidy) 变化等染色体行为的遗传学效应, 并涉及各种生殖方式如孤雌生殖、无融合生殖、单性生殖以及减数分裂驱动等方面的遗传学和细胞学基础。

从细胞遗传学研究主要集中在染色体方面来讲, 它包括以下主要内容:

1. 研究染色体的化学组成和遗传组成情况, 以及染色体的这种组成情况如何通过一些过程来决定性状的遗传。
2. 研究正在分裂的细胞以及未分裂细胞中的染色体行为。
3. 研究染色体的各个部分与生物的整体生活周期、代谢作用及其发生时期之间的关系。
4. 在细胞水平上、器官水平上和生物体水平上, 研究染色体所确定的分化类型。

从遗传学本身来讲, 细胞遗传学是研究与遗传保存方面有关的一些结构和过程, 即研究类群的保存; 同时也研究能将变异引入这些遗传系统的那些结构和过程。前者使作为一个分类学上的单位的物种而永久存在, 后者则赋予每一个个体以特异性而为自然选

择发生作用提供物质基础。

由此可见，细胞遗传学的研究内容涉及染色体的形态、结构、功能和行为上的一些特点，以及这些特点与遗传单位的传递、重组和表达之间的关系，也就是说研究染色体的这些特性与生物的遗传变异和进化之间的关系。

随着细胞遗传学本身及其相关学科的发展，细胞遗传学又衍生出一些分支学科，研究内容也进一步扩大。其主要分支学科如下：

1. 体细胞遗传学 (somatic cell genetics)：主要研究体细胞，特别是离体培养 (*in vitro* culture) 的高等生物体细胞的遗传规律。它是以高等生物的体细胞为实验材料，采用细胞离体培养、细胞融合 (cell fusion) 和遗传物质在细胞间转移等方法，研究真核细胞的基因结构和功能及其表达规律等的细胞遗传学分支学科。应用体细胞遗传学的方法已经建立了许多种基因定位方法，使多种生物基因定位的研究取得了快速进展；其基本原理已在植物育种中取得重大成功；此外，体细胞遗传学的方法还可应用于人类肿瘤发生机理的研究以及遗传性疾病的预防。

2. 进化细胞遗传学 (evolutionary cytogenetics)：主要研究染色体结构和倍性改变与物种形成之间的关系。不同的物种其遗传物质的结构或数量存在差异。既然生物的性状是受它们所含遗传物质的控制，则作为遗传物质主要携带者的染色体，当其结构和数量发生改变时，必然会对生物的遗传、变异和进化产生影响，因此，正如 White (1968) 所认为的“进化本质上是一个细胞遗传学过程”，换句话说，进化的机制是染色体的变异。进化细胞遗传学的研究成果有助于揭示现有物种的起源与分化过程。

3. 分子细胞遗传学 (molecular cytogenetics)：主要研究染色体的亚显微结构和基因活动的关系。它实际上是由遗传学的两个分支学科分子遗传学 (molecular genetics) 和细胞遗传学结合而形成的一门学科。分子遗传学主要研究基因的本质 (包括基因的化学性质、结构和组织)、基因的功能以及基因的变化等问题。DNA 双螺旋链的解开或者变性分开成为多核苷酸链，然后在一定条件下逐渐复性，这就使 DNA 分子杂交成为可能，这种情况与在显微镜下观察到的染色体行为是十分相似的。另外，使用基因工程技术，将一种生物的一小段 DNA 转移到另一种生物的一个完整染色体上，也能产生新的遗传变异。这样，细胞遗传学就已发展成为分子细胞遗传学。

4. 细胞质遗传学 (cytoplasmic genetics)：主要研究细胞器如线粒体、叶绿体等的遗传结构、遗传方式及其核外基因组与染色体基因组间的相互作用。

二、细胞遗传学发展简史

(一) 细胞学说的创立和细胞学的形成

细胞 (cell) 的发现是和显微镜的发明分不开的，这是由于绝大多数细胞的直径在 30 微米以下，远远超出了肉眼直接可见的范围 (100 微米)。细胞的发现要归功于 R. Hooke，他创制了第一架有科学研究价值的显微镜，其放大倍数为 40 ~ 140 倍。Hooke 用他自制的显微镜观察软木及其它植物组织，发现其中有许多小室，呈蜂窝状，就称它为

细胞 (“cell” 原意为小室)。实际上他所看到的是死细胞的细胞壁。当时, Hooke 也曾在另外一些材料中发现, 在所谓的“小室”内含有“汁液”(“juices”)。真正观察到活细胞的是与 Hooke 同时代的荷兰科学家 Antonie van Leeuwenhoek。他于 1677 年用自制的显微镜观察到了池塘水中的原生动物、人和哺乳动物的精子, 后又看到了鲑鱼红细胞的核。

在 17 世纪虽然对细胞的一些轮廓有了一些粗浅的了解, 但由于当时所使用的显微镜分辨率不高, 清晰度不够, 限制了人们对细胞的深入认识。直到 19 世纪 30 年代显微镜制做技术有了明显改进, 分辨率提高到 1 微米以内。同时还由于切片机的制做成功, 才使显微解剖学取得许多进展。1831 年, R. Brown 在兰科植物叶表皮细胞中发现了细胞核, 强调了细胞核的重要性。1835 年, E. Dujardin 将低等动物根足虫和多孔虫细胞内的粘稠物质称为“肉样质”(sarcod)。1839 年, Purkinje 将植物细胞中的物质称为“原生质”(protoplasm)。随后, Mohl (1839) 和 Nageli (1842) 发现, 动物细胞中的肉样质和植物细胞中的原生质在性质上一样的。至此, 人们便确立了动植物细胞具有最基本的共性成分——原生质。

德国植物学家 M. Schleidon (1838) 根据自己的观察, 论证了所有植物体都是由细胞组合成的。一年以后, 德国动物学家 T. Schwann (1839) 根据自己独立的工作, 认为动物体也是由细胞所组成。T. Schwann 总结了前人的工作, 正式提出了细胞学说 (cell theory, cell doctrine), 肯定了“一切生物体都是由细胞组成的”。细胞学说的建立, 明确了动物和植物之间的统一性。M. Schleidon 和 T. Schwann 正确地提出了细胞学说, 而对细胞的来源却认识不清, 认为细胞是通过所谓的“自由细胞形成”(free cell-formation) 过程重新产生的, 新细胞是由连续的、无定形的“细胞形成质”(cytoblastema) 结晶而成。后来, 德国病理学家 R. Virchow (1855) 明确指出: “细胞来自细胞”。由此, 细胞学说应包括以下三个内容:

1. 细胞是多细胞生物的最小结构单位。对单细胞生物来说, 一个细胞就是一个个体。
2. 多细胞生物的每一个细胞为一代谢活动单位, 执行特定的功能。
3. 细胞只能通过细胞分裂而来。

细胞学说的建立有力地推动了对细胞的研究, 对细胞质的形态观察更加深入细致, 相继发现了许多重要细胞器和结构, 同时对细胞核的行为也做了较为深入的研究。19 世纪下半叶是细胞学史上的黄金时代。1892 年, 德国胚胎学家和解剖学家 O. Hertwig 发表了“细胞与组织”的著名著作, 标志着细胞学作为一门独立的生物学科的建立。

(二) 遗传的染色体学说的提出和确立

十九世纪末叶在生物学中下述两个方面的成就促进了遗传学的发展: ①是关于细胞分裂、染色体行为和受精过程等方面的研究。W. Flemming 在动物中, E. Strasburger 在植物中分别发现了有丝分裂、减数分裂、染色体的纵向分裂以及分裂后的趋向两极的行为。E. Van Beneden 还观察到马蛔虫的每一个体细胞中含有等数的染色体。O. Hertwig 在动物中、E. Strasburger 在植物中分别发现受精现象。这些都为遗传的染色体学说奠定

了基础。②是对于遗传物质的认识。早在1833年，W. Roux就主张，染色体是遗传物质的携带者。1884年，Hertwig和Strasburger认为，细胞核含有控制遗传性的因子。1885年，A. Weismann提出了种质(germ plasm)学说，主张种质完全不同于体细胞，它是遗传性的唯一携带者，可一代代连续传递下去。

1902~1903年，W. S. Sutton总结了细胞学和遗传学两方面的研究成果，明确指出染色体在遗传中的作用，结束了将遗传学和细胞学分开的历史，从而诞生了细胞遗传学。T. H. Boveri在同一年也发表了与Sutton具有许多类似观点的文章，因此，将他们的学说称为Sutton-Boveri学说或遗传的染色体学说(the chromosomal theory of inheritance)。按照Sutton，这一学说的主要论点如下：

1. 由一个受精卵而产生的体细胞内有两组相同的染色体，一组来自父本，一组来自母本。因此每个体细胞核内含有成对的相似染色体，即同源染色体；同源染色体的对数与一个配子内的单倍体组的染色体数目相同，所以，染色体也和孟德尔的遗传因子一样，在体细胞内成双存在，而在配子中则只有一份。

2. 染色体在生物整个生活周期内保持其结构上的个性和连续性。孟德尔的遗传因子即使在它们所控制的性状未能显现的情况下，也保持它们的个性和连续性。染色体的行为给遗传上的纯合性(homogeneity)和杂合性(heterogeneity)、显性(dominance)和隐性(recessiveness)提供了依据。

3. 在减数分裂过程中，同源染色体一对一对地配对，然后每一对的两个成员分离，进入不同的生殖细胞中，并且与其它对的成员的分离是彼此独立地进行的。孟德尔的遗传因子也是在配子形成前的某个时刻，成对的遗传因子发生分离，而不同的遗传因子是独立分配的。染色体的行为与遗传因子的行为之间存在着对应关系。

4. 每个染色体或者每一对染色体在个体的生长和发育过程中都具有其不可缺少的作用。

在1901~1911年间，C. E. McClung、W. L. Stevens和E. B. Wilson等先后发现在直翅目(*Orthoptera*)和半翅目(*Hemiptera*)昆虫中雌体比雄体多了一条染色体，即X染色体，从而揭示了性别和染色体之间的关系。1902~1910年，W. Bateson等将孟德尔定律扩充到鸡、兔等动物和香豌豆(*Lathyrus odoratus*)等植物中，并且创造了一系列遗传学名词：遗传学、同质结合、异质结合、等位基因(allele)、相引和相斥等，奠定了孟德尔遗传学(Mendelian genetics)的基础。从1910年到20年代中期，T. H. Morgan、C. B. Bridges和A. H. Sturtevant等用果蝇(*Drosophila*)作为研究材料，用更为明确的连锁(linkage)和交换(crossingover)的概念代替了相引和相斥，发展了以三点测验(three-point test)为基础的基因定位方法，证实了基因在染色体上作线性排列，从而使遗传的染色体学说得以确立。

(三) 细胞遗传学的发展

就整个细胞遗传学的发展来看，大致可分为三个阶段，即前期、经典期和现代期。

细胞遗传学发展的前期大致是从1666年R. Hooke发现细胞至1900年Tschermak、Devries和Correns重新发现孟德尔定律并认识其重要性为止，为时230余年。这一时期