

目 录

序.....	1
作者的话.....	1
第一章 绪论.....	1
第一节 研究植物体细胞遗传学的意义及其任务.....	1
1. 植物体细胞遗传学是细胞无性繁殖的遗传学	1
2. 植物体细胞遗传学与基因工程	1
3. 植物体细胞遗传学与细胞工程	2
4. 植物体细胞遗传学与其他生物学学科	3
5. 植物体细胞遗传学与农业	4
第二节 植物体细胞遗传学的历史.....	5
第三节 植物的有性生殖与无性生殖.....	7
1. 有丝分裂	8
2. 减数分裂	10
3. 减数分裂与有丝分裂比较	14
4. 植物的生活周期	16
第二章 植物的遗传与变异.....	19
第一节 植物遗传性的相对稳定性.....	19
第二节 植物遗传性的变异.....	25
1. 染色体数的变异	25
2. 染色体结构变异	26
3. 突变	34

第三节	植物细胞组织离体培养下的遗传变异.....	35
1.	花粉植株的遗传变异	35
2.	原生质体再生植株的遗传变异	40
3.	细胞组织培养物的遗传变异	40
第四节	植物细胞组织离体培养的遗传变异机理.....	44
1.	细胞内 DNA 重复的复制	44
2.	三极或多极纺锤体与非整倍体的产生	48
3.	染色体断裂与重组	51
第三章	植物组织培养及其应用	56
第一节	植物组织培养概念.....	56
第二节	植物组织培养技术.....	58
1.	材料准备	58
2.	培养基制备	59
3.	培养技术	62
第三节	器官培养建立无性系培养物与植物快速无性繁殖.....	64
1.	愈伤组织诱导	64
2.	器官形成	66
3.	胚状体形成	67
4.	无性系的建立与植物快速繁殖	69
第四节	茎尖培养去病毒.....	73
第五节	植物种质保存.....	76
第四章	花粉培养与单倍体育种	82
第一节	研究简史.....	82
第二节	小孢子发生.....	83
第三节	花粉培养获得单倍体植株.....	87
1.	小孢子母细胞培养	87
2.	花粉培养	90
3.	花药培养	95
第四节	植物单倍体育种.....	104

1. 花粉植株的染色体检查与染色体加倍	104
2. 植物单倍体育种	107
第五章 胚珠和胚培养	114
第一节 雌配子体的发育	114
1. 胚珠大孢子囊的构造	114
2. 雌配子体的发育过程	116
3. 胚囊的结构	121
4. 胚的发育	122
5. 多胚现象	126
第二节 胚珠培养	128
第三节 胚培养	133
1. 胚培养克服远缘杂交不孕性	133
2. 大麦种间杂种胚培养染色体丢失获得单倍体	137
3. 试管受精	143
第六章 胚乳培养与多倍体育种	148
第一节 多倍体在育种上的意义	148
1. 自然界的多倍体	148
2. 多倍体植物的特征	149
3. 多倍体类型	150
第二节 植物的双受精与胚乳发育	156
1. 双受精	156
2. 胚乳发育	158
第三节 胚乳培养与多倍体育种	160
1. 胚乳培养	160
2. 胚乳培养的形态发生	162
3. 胚乳培养与植物育种	165
第七章 细胞培养与细胞育种	169
第一节 单细胞培养与植物育种	169
第二节 单细胞培养	170

1. 悬浮细胞的培养技术·····	170
2. 悬浮细胞的生长与增殖·····	172
第三节 细胞育种 ·····	173
1. 细胞诱变·····	173
2. 突变体选择·····	176
3. 突变体的遗传学鉴定·····	179
4. 突变体与植物育种·····	181
第八章 植物原生质体 ·····	184
第一节 原生质体的分离 ·····	184
1. 叶肉组织原生质体分离·····	188
2. 禾本科植物叶原生质体分离·····	189
3. 甜橙愈伤组织原生质体分离·····	189
4. 胡萝卜悬浮细胞原生质体分离·····	190
5. 矮牵牛成熟花粉原生质体分离·····	190
6. 蕃茄果皮组织原生质体分离·····	191
第二节 原生质体培养 ·····	191
1. 原生质体的培养基和培养方法·····	193
2. 悬滴培养和微室培养·····	196
第三节 原生质体再生植株 ·····	197
1. 细胞壁再生·····	197
2. 细胞分裂和生长·····	198
3. 植株再生·····	199
第九章 植物体细胞杂交 ·····	203
第一节 原生质体融合 ·····	203
1. 自发融合·····	203
2. 诱导融合·····	205
第二节 体细胞杂种选择系统 ·····	207
1. 无生长素培养基选择·····	209
2. 突变系互补选择·····	210

3. 药物选择.....	210
4. 酶解毒素作为一种选择因子.....	211
5. 温度选择.....	212
6. 机械法选择.....	212
7. 钝化选择.....	213
8. 形态和染色体鉴别.....	213
9. 同工酶鉴别.....	214
第三节 体细胞杂种的遗传特征	215
1. 细胞分裂与染色体丢失.....	215
2. 体细胞杂种的遗传特征.....	218
3. 基因转移和基因表达.....	222
●参考文献	225

第一章

绪论

第一节 研究植物体细胞遗传学的意义及其任务

1. 植物体细胞遗传学是细胞无性繁殖的遗传学

遗传学是研究生物遗传变异规律的科学。高等动植物的遗传学，是在研究动植物通过有性繁殖产生后代，并比较后代个体与亲代之间的特性特征关系的基础上建立起来的，因此可以说高等动植物的遗传学是有性繁殖的遗传学。六十年代以来，在高等动植物和人类医学遗传学研究中，开始发展一门遗传学分支——体细胞遗传学(Somatic cell genetics)，主要研究高等动物和人类体细胞离体培养情况下的遗传变异规律。植物体细胞遗传学则是在植物细胞组织培养技术发展与动物体细胞遗传学发展的基础上形成中的一门遗传学新的分支学科。我们暂且把植物体细胞遗传学理解为“研究植物细胞组织离体培养无性繁殖下遗传变异规律的科学”，也可简称为植物细胞无性繁殖的遗传学。

2. 植物体细胞遗传学与基因工程

现代分子遗传学的发展，已经达到了从分子水平来研究遗传重组。由于基因的切割、拼接、重组、增殖和表达等研究方法与技术的发展，使现代遗传学进入了一个基因工程应用的新阶段。基因工程的显著特点

之一是在 DNA 分子水平上的操作,细胞水平上的表达。目前基因工程的研究对象主要偏重于微生物方面,应用遗传工程新技术对人类遗传性疾病施行基因治疗也出现了一些希望,但基因工程技术应用于植物育种还困难较大。因为植物细胞不同于动物细胞,它具有一层特殊的细胞壁,对植物细胞进行遗传操作必须克服细胞壁的障碍。然而,植物细胞又具有动物细胞所没有的全能性,即一个体细胞具有能再生其完整植株的可能性。重组 DNA 一旦能在植物细胞水平上得到表达,通过植物单细胞培养再生植株技术,使高等植物的基因工程目标有可能实现。

3. 植物体细胞遗传学与细胞工程

基因工程是改变生物的遗传性、进行动植物和微生物育种的一项最精细、最有效的技术。基因工程技术目前主要应用于微生物,高等植物的遗传工程要达到基因工程的分子操作水平,还有一个发展的过程,而植物细胞工程的研究则是另一个非常重要技术。

近年植物组织培养技术的发展,从一个单细胞或原生质体离体培养再生完整植株已获成功,而且通过原生质体融合技术能获得植物体细胞杂种。原生质体的融合可以在种间、属间、甚至科间进行,因此在生物学中有不少人认为可以通过原生质体融合使禾本科粮食作物获得豆科植物的固氮特性。假若真的如愿以偿,全世界每年就可以节约成百亿美元花在氮肥生产上的资金,同时还可节约大量能源,又可减轻环境污染。经过十多年的研究表明,禾本科植物的原生质体与豆科植物原生质体能够被诱导融合形成杂种细胞,但由于杂种细胞的细胞分裂不同步,在细胞分裂繁殖过程中一个亲本的染色体容易被丢失;有时获得种间或属间体细胞杂种像有性杂交得到的远缘杂种一样,出现远缘杂种不育现象。有关植物体细胞杂交的研究结果还表明,降解了细胞壁的原生质体容易引入外源物质,包括细菌、蓝绿藻、固氮菌、病毒、细胞核、染色体、细胞器、叶绿体、核糖体和 DNA 等,因此原生质体是研究植物

细胞工程的一种理想材料。如果将一种植物细胞的具有控制某优良性状基因的染色体或细胞器(如叶绿体)引入另一种植物原生质体内,由于原生质体只引入另一植物的部分遗传物质,不会影响这种细胞的正常分裂。因此,发展原生质体培养与融合技术,进行细胞水平的遗传操作,这是目前一种有效和可行的新技术(见第九章)。

4. 植物体细胞遗传学与其他生物学学科

德国著名植物学家 Haberlandt 于 1902 年根据细胞学理论而提出细胞全能性(totipotency)的预见。虽然他本人从事多年植物离体细胞培养的研究未能观察到培养细胞的分裂,但细胞全能性的论点一直影响着植物学和整个生物学。植物组织培养技术,一直是发展植物学和植物生理学某些理论与应用研究的有效手段之一。

在三十、四十年代植物组织培养研究发展的早期阶段,主要工作集中在研究培养器官和组织的营养需要,以及激素与器官分化的关系。到了五十年代,悬浮培养与单细胞培养成功,组织培养技术进一步改善在研究植物组织培养中各学科的配合开始加强。从六十年代至今,酶法分离原生质体、原生质体培养再生植物、原生质体融合获得体细胞杂种、花粉培养获得单倍体植株、胚培养与试管受精等许多新技术不断出现并日趋完善,植物组织培养技术和材料已是生物学中许多学科所共同关心的问题。例如细胞学家可以利用原生质体研究质膜的结构与功能。植物病理学家可以利用原生质体研究病毒的侵染细胞和繁殖,植物学家利用组织培养材料研究器官分化形态建成,植物生化生理学家用以研究植物代谢、光合作用等功能,特别是植物遗传学工作者十分关心植物组织培养技术。植物体细胞遗传学就是概括了整个植物组织培养研究成果中有关遗传学理论问题而形成的一门新学科,植物体细胞遗传学是生物学中许多学科在组织培养领域中互相渗透、互相合作的结晶。今后加强植物组织培养技术研究中各有关学科的合作,将是促进此项技术快速发展的最重要条件之一。

5. 植物体细胞遗传学与农业

人口压力始终是农业上一个头痛的问题。特别是目前世界某些地区的“人口爆炸”将是现代文明的一大隐患。有什么办法可以摆脱这个困境呢？我们的祖先几千年以前就开始了野生动植物的驯化，发展了畜牧业与种植业，特别是注意了动植物的育种工作。传统的植物育种方法主要是系统选择与杂交育种，诱变育种虽然也育成不少品种，但植物育种在旧的轨道上进行，始终没有大的突破。为了克服目前植物育种工作中存在的困难和改变育种面貌，植物体细胞遗传学正在为发展现代农业探索一条新的途径。

与高等动植物育种比较，微生物育种取得的成果是遥遥领先的。例如青霉素育种产量已提高了数百倍，而粮食作物要提高蛋白质含量5%，甚至1%也是非常困难的，原因在于微生物具有高等动植物所没有的一些优越条件。在进行突变育种工作中，因化学和物理因素诱发突变的频率较低。被选择对象的群体中个体数应较大，否则选择效果不佳，粮食作物小麦和水稻每亩只有数万到十几万株，而微生物群体中的个体数可达 $10^8/\text{ml}$ ，故选择效果显著。同时，因为过去的植物诱变育种多在种子或植株个体水平上的处理，部分细胞或组织的变异容易在个体中消失。近年植物组织培养中悬浮培养和单细胞培养技术的发展，已经出现了一种仿效微生物育种的新育种方法，用于实验的植物细胞群体中个体数可达 $10^6\sim 10^8/\text{ml}$ 。这种形态和遗传上比较纯一的细胞经过诱变选择和培养，从中可以获得符合育种目标的新个体。这种新育种方法就是植物细胞育种（见第七章）。

半个世纪以来，由于农业先进国家农业机械化发展的要求和杂种优势的利用，以及第三世界出现的“绿色革命”，致使作物品种日趋单一化。如印度在半个世纪以前有三万个水稻地方品种，而目前只剩下数十个大面积种植品种。作物品种资源的遗传基础越来越狭窄，基因库日趋贫乏，这是现代作物品种容易遭受病虫毁灭性危害的一个致命弱

点。许多生物学家和遗传学家呼吁迅速采取措施，将作物野生资源和远缘物种的基因引入现有品种，以丰富它们的基因资源。在植物育种中能达到这个要求并且效果显著的是远缘杂交，栽培植物品种与野生种和其他物种进行远缘有性杂交时，往往会遇到杂交不孕和杂种不育等困难。采用试管授精和杂种胚离体培养克服这个困难已收到较好效果(见第五章)。

应用原生质体融合技术获得种间、属间体细胞杂种，以达到培养新品种和新类型的目的，近年已取得某些进展，这是植物远缘杂交育种的一个新途径(见第九章)。

传统的植物杂交育种的一个问题是周期过长，一、二年生作物的育种周期至少7~8年。花粉培养技术用于杂交育种，对于缩短育种周期已发挥了积极的作用(见第四章)。

第二节 植物体细胞遗传学的历史

我们的祖先很早以前就已掌握驯化和培育动植物的方法，在新石器时代的遗址中就发现有粟、小麦和高粱的种子，以及猪、羊和犬等骨化石，这是动植物育种的原始阶段。但是，人们对于遗传现象本质的解释则是长期受着宗教和唯心论的先成论说的统治，直到十九世纪中叶达尔文进化论的出现，1865年孟德尔遗传学说的问世，遗传学才成为一门真正的生物科学。孟德尔研究了豌豆不同类型杂交后代的遗传规律，从而奠定了遗传学的理论基础；到了本世纪初，以美国遗传学家摩尔根为首的遗传学派创立了遗传的染色体说，其主要特点是通过有性杂交，观察有性繁殖后代，总结出他们的遗传变异规律。可以说，这是有性繁殖的遗传学。

在三十年代遗传学中出现了微生物遗传学这个分支学科，但初期还是较多的局限于进行有性生殖，特别是用产生有性孢子的微生物作为研究材料。到了四十年代，对于不进行有性生殖的微生物的遗传学研究手段终于被发现了，微生物具有优于高等动植物的一系列便于遗

传学研究的特点。这些特点包括：微生物为单倍体，而高等植物为二倍体；微生物培养物是均一的，而植物组织是分化的细胞构成的；微生物培养物群体中个体数大（ $1 \times 10^9/\text{ml}$ ），而作物每 km^2 仅有 $2 \times 10^4 \sim 2 \times 10^5$ 个植株；微生物突变体的生化背景较易了解、选择系统较易建立；大多数用于研究的微生物对象进行无性繁殖。由于上述特点，只有半个世纪的时间，微生物遗传学就发展成为现代分子遗传学的高级阶段，已经由细胞无性繁殖发展到控制基因无性繁殖的阶段。现代的遗传学不同于经典的形式遗传学的主要区别之一是通过控制分子、细胞和个体三个不同水平的无性繁殖来研究遗传变异的规律，使遗传学更好地为人类的生活幸福和健康长寿服务。

六十年代初，法国 Barski 的研究小组首先发现两种动物混合细胞培养物中出现自发的细胞融合。几乎在同一时期日本冈田善雄意外地发现灭活的仙台病毒可以诱发体内艾氏腹水瘤细胞彼此发生融合，从而奠定了人工诱发体细胞杂交的基本技术。以后在许多国家的一批实验室都相继开展体细胞杂交研究，成为细胞生物学中一个十分活跃的研究领域，研究报告与日俱增。目前诱导融合已转向多样化与化学化，细胞融合种类包括种内、种间细胞杂交，甚至突破了植物界与动物界的疆域，植物原生质体与人宫颈癌 HeLa 细胞杂交亦获成功。体细胞杂交在遗传学上突破了传统的有性杂交方法，为遗传学的研究提供了新的手段，使遗传学有了新的发展，特别是推动人类医学遗传学中绘制人类染色体基因图的研究。新近建立的细胞拆合技术，能将完整的细胞核与胞质在生活状态下拆开，然后重装形成新的完整细胞，甚至制成只有一个或几个染色体的微细胞，或者用一种人造膜囊——脂质体或红血球外壳进行染色体、DNA 包装，然后实行显微注射操作。这些新技术的发展，绕过了传统遗传学中的有性杂交基因重组，实行细胞水平的细胞重新装配，它的研究成果对于阐明真核细胞内基因表达及其调控、基因定位、核质互作和促进细胞工程与基因工程的发展，以及探索人类先天性遗传疾病的基因治疗产生了深远的影响。为了使真核类细胞杂交和细胞工程有关研究区别于传统的细胞遗传学，目前将有关上述内

容的研究称为体细胞遗传学。

在动物细胞杂交研究获得巨大进展的五十年代末和六十年代初，在植物组织培养技术研究中也出现了几个重要事件，例如胚珠和胚培养成功，试管授粉取得突破性进展，花粉培养和单细胞培养再生植株成功等，特别是采用酶法分离原生质体成功，致使1972年首次通过原生质体融合获得烟草种间体细胞杂种。近年应用原生质体系统，借鉴动物体细胞遗传学的某些先进技术，实行植物细胞的染色体，DNA包装与转移操作已取得明显进展。特别是由于植物细胞的全能性，基因工程在细胞水平上得到表达一旦成功，就可以扩大到植株水平的表达，这是基因工程植物育种的一个有利条件。

“植物体细胞遗传学”(Plant Somatic Cell Genetics)起源于六十年代，初实为借用动物体细胞遗传学一词。到目前为止，植物体细胞遗传学可以说已经有了自己完全独立的科学体系与独特的内容。

第三节 植物的有性生殖与无性生殖

多细胞的高等动植物，它们的生命都是从单细胞开始的，比如一个结构与功能十分复杂的人的生命也是从受精卵的单细胞合子开始的。合子发育生长，经过无数次的细胞分裂与组织分化，成为具有约 10^{14} 个细胞和具有多种器官组织的个体。一个合子细胞通过有丝分裂，生长发育成具有千千万万个细胞的个体，但每个体细胞内的遗传信息(或DNA)却是相同的(除少数例外)。正是由于细胞准确的有丝分裂保持了染色体和遗传物质的恒定。体细胞通过有丝分裂由一个母细胞形成两个染色体完全与母细胞相同的子细胞。在配子形成时，进行细胞减数分裂，配子细胞具有母细胞一半的染色体，在受精时雌雄配子融合，又恢复到原来的染色体数。以后的合子分裂又是遵循有丝分裂的规律进行。

高等动植物体细胞的有丝分裂，配子形成的减数分裂和合子形成时恢复二倍体染色体数，它保证了细胞染色体与DNA的恒定，从而保

持了物种的稳定性。对于细胞遗传学来说，掌握减数分裂的全过程比较重要，但对于研究植物体细胞遗传学来说，了解有丝分裂更为重要，因为一切用于培养的细胞与组织，包括花粉、胚乳、胚珠与胚培养，其细胞增殖都不发生减数分裂，而只进行有丝分裂或无丝分裂。为了比较有性生殖与无性生殖过程的遗传变异规律，我们必须同时了解细胞的有丝分裂与减数分裂两种基本的细胞分裂方式。

1. 有丝分裂 (mitosis)

植物生长发育时，植株不断长大，都是由于体细胞的不断分裂增殖的结果，如茎尖、根尖和叶尖细胞的分裂增殖。有丝分裂通常是不同步的，在制作分裂细胞的显微镜观察材料时，同一组织的不同细胞处于细胞分裂周期的不同时期，其中大多数的细胞处于间期，只有少数细胞处于不同分裂时期。由于间期核的染色体是解旋的，染色体呈细丝状，故不能观察到染色体形态，但间期核非常活跃，此时进行 DNA 和特殊蛋白质的合成，进行染色体复制。间期是细胞分裂的准备阶段。在细胞分裂周期中，间期时间较长，约占 $2/3$ 。具有分裂能力的细胞限于茎尖、根尖的顶端部分细胞，如根尖延长区的细胞即失去了分裂能力，具有分裂能力的细胞与无分裂能力的细胞比较，前者具有较大的间期核。根据细胞有丝分裂染色体的形态与行为，有丝分裂可分为前期、前中期、中期、后期与末期。虽然各个时期都有其特征，但有时实际观察并非总是界线分明，因为有时正好是两个不同时期的过渡。

1. 前期 (prophase)

染色体可见，标志着有丝分裂前期开始。最初出现的是染色体丝，细胞核像一个线球，染色体由两条通过着丝粒连接的染色单体组成，其长度在整个分裂时期为最长。核仁开始逐步变小并最终消失，核膜也逐步消失，染色体分散在细胞质中。

2. 前中期 (prometaphase)

核膜消失是进入前中期的标志，染色体继续变粗、变短，并开始向

中心移动。

3. 中期(metaphase)

染色体变得很短,像一根卷缩的弹簧。细长的染色体螺旋化,并逐步增加螺旋的直径减少螺旋的圈数,最后染色单体变成棒状。中期纺锤体出现,纺锤丝沿两极纵向排列形状如同纺锤,染色体移向赤道板居于细胞中心,染色体上的着丝粒与纺锤丝相连,染色体臂舒展而呈 V、J、I 形状,每条染色体均独立移动,同源染色体也不反映相互关系。秋水仙碱可以破坏纺锤丝的形成,因而造成染色体中期的不规律排列与分裂。中期染色体大小形状稳定,是研究染色体形态和计数的最好时期。

4. 后期(anaphase)

进入早后期每一条染色单体都有自己的着丝粒,着丝粒排列在赤道板上并逐步分向两极移动,纺锤丝可见,细胞体积增大。没有着丝粒的染色体或染色体片段一般停留在细胞中心,或随机分向任何一极。抑制纺锤丝的形成则导致染色单体的不规则排列与不分裂,这说明纺锤丝和着丝粒与后期染色单体的分裂关系重大,只有具着丝粒的染色体与纺锤丝相连,才能继续移向两极。后期末为观察染色体畸变的适合时期。

5. 末期(telophase)

染色体达到两极即为末期标志。在末期分处两极的子染色体逐渐模糊,形态消失,核仁再现,核膜再形成。

有丝分裂的最后结果是从一个核经分裂形成两个均等的子核。这个过程是通过染色体的复制,着丝粒与纺锤丝的协调活动,姐妹染色单体的分开等一系列程序完成的。

有丝分裂的前期、中期、后期和末期四个时期,经历的时间不同,以前期最长,而且不同生物不同(表 1-1)。

表 1-1 几种生物完成有丝分裂各时期经历的时间(分钟)

	前 期	中 期	后 期	末 期
鼠	21	13	5	4
蝗 虫	102	13	9	57
海 胆	19	17	12	18
洋 葱	71	6.5	2.4	3.8
豌 豆	78	14.4	4.2	13.2

2. 减数分裂(meiosis)

一般说来,有丝分裂导致细胞数目的不断增多而使个体生长发育,而减数分裂导致配子形成以增加个体数量。无性生殖的个体,通过有丝分裂从亲本直接传给后代以和自己相同的遗传物质;而有性生殖的个体则通过减数分裂形成配子,雌雄配子融合成合子,新的生命重新开始。与无性生殖不同,有性生殖结合两个亲本的遗传性状。形成配子的减数分裂发生时,只发生一次 DNA 和染色体的复制,但细胞连续分裂两次。发生减数分裂的两次分裂(第一次分裂与第二次分裂)后,染色体数与 DNA 的含量均变为体细胞的一半。例如豌豆的体细胞具 14 个染色体,配子含有 7 个染色体,配子所含 DNA 是体细胞所含 DNA 的一半。雌雄配子融合的合子含有分别来自雌配子和雄配子的 7 对同源染色体。这个过程经历着 $2n$ 体细胞 $\rightarrow n$ 性细胞 $\rightarrow 2n$ 合子的染色体变化周期。

第一次分裂

1. 前期 I

减数分裂第一次分裂的前期(前期 I)时间特别长,短则几小时,长则数天。在此时期经历许多重要变化。前期 I 可分为细线期、偶线期、

粗线期、双线期和终变期五个时期。

(1) 细线期(leptotene):核内染色体可见,形如细线,长度最大,DNA和组蛋白已经加倍。染色体形为单个,实为双线。每个染色体上的染色粒的数目、形状、大小和位置一定,形成染色粒的染色质此时处于转录和代谢的不活动状态。此期同源染色体开始配对,核仁体积增大, RNA量增加。

(2) 偶线期(zygotene):同源染色体沿染色体的纵向进行配对,先从一点或多点开始,然后像拉拉练一样波及整条染色体。染色体配对是一个十分准确而复杂的过程,配对只限于同源染色体部分,非同源部分找不到配对部分而拱起形成一个环。经过配对, $2n$ 个染色体变成 n 个染色体,配对后的染色体称双价体。在电子显微镜下观察,配对的染色体出现联会复合体(synaptonemal complex,图1-1)。联会

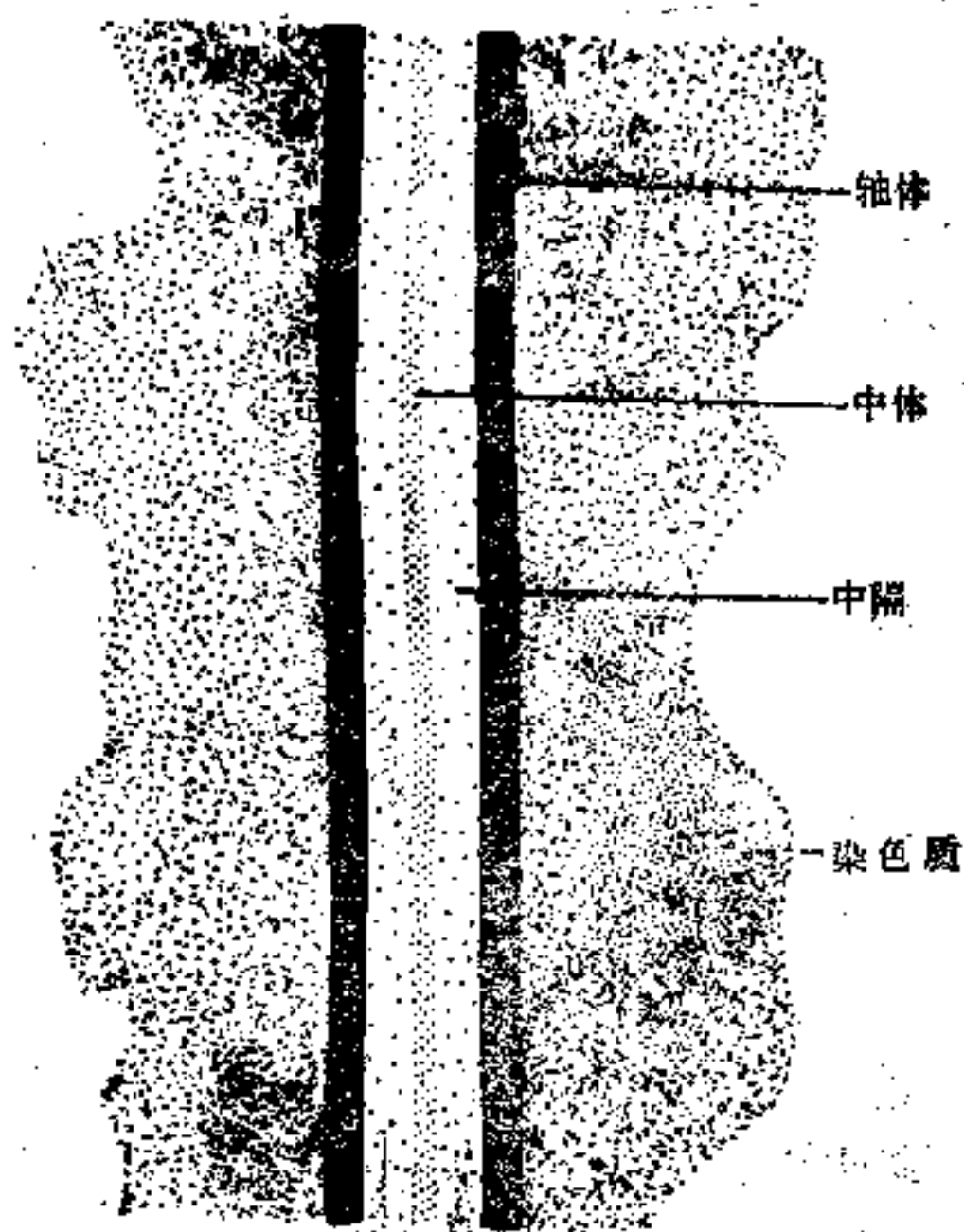


图1-1 联会复合体电子显微镜结构。

复合体为三层结构,中心部分是中体(central element),两边是轴体(axial element),中体和轴体之间是中隔(central space),最外面是染色质(chromatin)。

(3) 粗线期 (pachytene): 每条双价体因染色体收缩而可见,双价体的染色体数目与单倍体相等,每条染色体有两条染色单体,而一条双价体有四条染色单体,故称四分体。此期配对完成,联会复合体继续可见,有时同源染色体相互缠绕。因此期时间最长,染色体长度、大小、形态、配对行为等许多特征是核型分析的最适时期。染色体上基因交换于此期发生。

(4) 双线期(diplotene): 双价体进一步浓缩,同源染色体联会完成并开始分开,四分体的每条染色单体相互排斥,交叉发生,较长的染色体发生交叉的点一般较多。一条染色体的中间发生一次交叉呈“X”形,两点交叉呈“XX”形。双线期末核仁开始消失,染色体进一步缩短。

(5) 终变期 (diakinesis): 核仁变小至消失,核膜开始消失。由于染色体收缩,交叉点逐步移到染色体末端(图 1-2)。终变期染色体短、粗、浓,均匀分布核内,是染色体计数的最适时期。前期 I 此时结束。

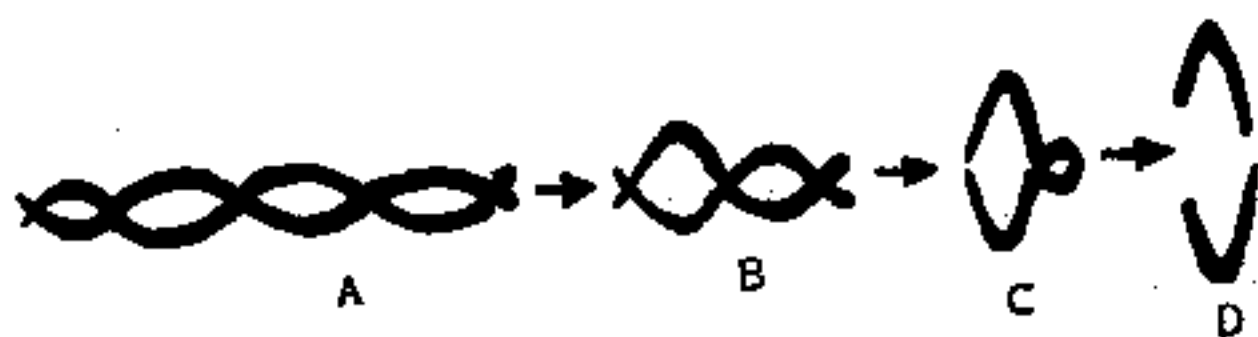


图 1-2 减数分裂中染色体交叉动态变化(引自 Sinha, 1980)。

(A, 双线期; B, 终变期; C, 中期; D, 后期。)

2. 中期 I

核膜和核仁消失,纺锤丝出现,纺锤体形成,结构与功能和有丝分裂相同,染色体排列在赤道板上,同源染色体的着丝粒相对而立,逐步分向两极,染色体交叉点留在赤道板上。

3. 后期 I