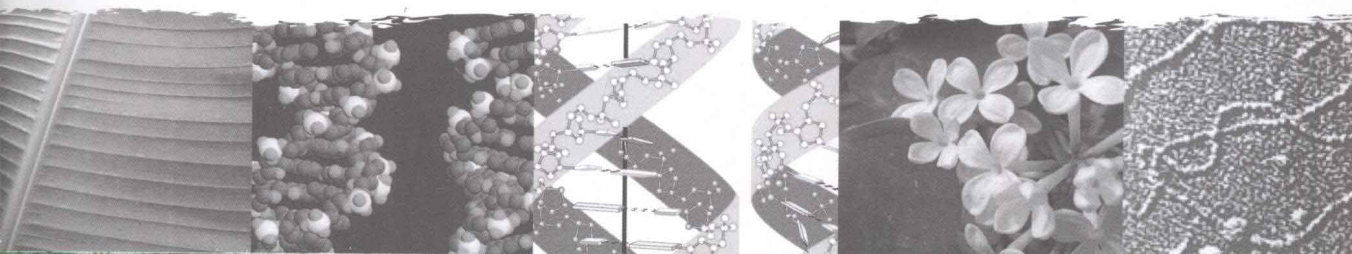


普通高等教育“十二五”规划教材

风景园林
系列

园林植物 遗传学

祝朋芳 主编



化学工业出版社

普通高等教育“十二五”规划教材·风景园林系列

园林植物 遗传学

祝朋芳 主编 吴月亮 副主编



化学工业出版社

· 北 京 ·

本书共分七章,分别详细介绍了遗传的细胞学基础、遗传物质的分子基础、遗传学基本定律、细胞质遗传、遗传物质的变异、数量遗传与群体遗传、园林植物主要观赏性状的遗传等内容,理论结合实际,并配有详细的公式解答和实例介绍。书中每章附有思考题,文后附有参考书目。

本书适合作为高等院校园林、观赏园艺、林学、农学等相关专业师生的教学参考用书,也可作为园林科研、生产及培训的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

园林植物遗传学/祝朋芳主编. —北京:化学工业出版社, 2011.5
普通高等教育“十二五”规划教材. 风景园林系列
ISBN 978-7-122-10655-1

I. 园… II. 祝… III. 园林植物-植物遗传学-高等学校-教材 IV. Q943

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 033445 号

责任编辑:尤彩霞
责任校对:洪雅姝

装帧设计:关 飞

出版发行:化学工业出版社(北京市东城区青年湖南街13号 邮政编码100011)

印 装:化学工业出版社印刷厂

787mm×1092mm 1/16 印张7½ 字数192千字 2011年6月北京第1版第1次印刷

购书咨询:010-64518888(传真:010-64519686) 售后服务:010-64518899

网 址: <http://www.cip.com.cn>

凡购买本书,如有缺损质量问题,本社销售中心负责调换。

定 价:23.00元

版权所有 违者必究

主 编 祝朋芳

副 主 编 吴月亮

编写人员 (按姓氏拼音排序)

吴月亮 张利欣

赵 颖 祝朋芳

前 言

园林植物 (landscape plants) 是园林的四大要素之一, 是园林建设的重要组成部分, 园林植物的应用在城市建设、生态环境等领域已发挥出了前所未有的潜能。

园林植物遗传学以园林植物为研究对象, 以园林植物重要经济性状遗传为研究内容, 以培养具有坚实理论基础的园林植物遗传育种工作者为主要目标。本教材课程性质为专业基础课, 先修课程有植物学、园林植物学或观赏园艺学、植物生理学、基础生物化学等。

本书在编写过程中, 总结和吸纳了植物遗传学基础理论, 以及园林植物遗传育种前辈和同行的相关研究成果, 力求做到语言简洁精炼、深入浅出, 并且能够较全面地反映园林植物遗传新理论和新成果, 以便能够科学系统地服务于园林植物遗传本科教学。

本书共七章, 主要内容及编写分工如下: 其中, 绪论由祝朋芳编写; 第一章由吴月亮编写; 第二章由吴月亮、祝朋芳编写; 第三章由吴月亮编写; 第四章由赵颖、祝朋芳编写; 第五章由祝朋芳编写; 第六章由吴月亮编写; 第七章由张利欣、祝朋芳编写。

书中每章附有思考题, 文后附有参考书目。

本书适于作为园林、观赏园艺、林学、农学及其相关专业师生的教学参考用书, 也可作为园林科研、生产及培训的参考用书。

由于编者知识和经验有限, 疏漏和不足之处在所难免, 希望读者在学习和参考过程中提出宝贵意见。

编者
2010 年 5 月

目 录

绪论	1
思考题	3
第一章 遗传的细胞学基础	4
第一节 细胞结构	4
第二节 染色体	6
第三节 细胞分裂	9
第四节 高等植物的有性生殖和生活周期	15
思考题	17
第二章 遗传物质的分子基础	18
第一节 核酸	18
第二节 DNA 的复制	24
第三节 RNA 的转录与加工	29
第四节 遗传密码与蛋白质生物合成	34
思考题	41
第三章 遗传学基本定律	42
第一节 分离定律	42
第二节 独立分配定律	46
第三节 孟德尔定律的扩展	51
第四节 连锁与交换定律	56
思考题	64
第四章 细胞质遗传	65
第一节 细胞质遗传的概念与特点	65
第二节 细胞质遗传的物质基础	67
第三节 母性影响	72
第四节 细胞质遗传与植物雄性不育性	74
思考题	76
第五章 遗传物质的变异	77
第一节 染色体变异	77
第二节 基因突变	86
思考题	88
第六章 数量与群体遗传	89
第一节 数量性状遗传	89
第二节 群体遗传	95

思考题.....	100
第七章 园林植物主要观赏性状的遗传.....	101
第一节 花色.....	101
第二节 彩斑.....	105
第三节 花径.....	107
第四节 重瓣性.....	108
思考题.....	110
参考文献.....	111

绪 论

一、遗传学的基本概念及研究内容

遗传学 (genetics) 是研究生物遗传和变异的科学。遗传 (heredity) 是指亲代与子代相似的现象, 变异 (variation) 是指亲代与子代之间、子代个体之间表现出具有一定差异的现象。遗传与变异作为生物的两个基本属性, 是生命运动过程中的一对矛盾统一体, 遗传可以使亲代与子代之间保持种的稳定性, 而变异可以使生物进化和产生新的物种, 这使二者相互对立; 变异所出现的新特性只有通过遗传才能保持, 这又使二者相互依存。

遗传学又是研究遗传物质的结构、功能、传递及表达规律的科学, 由此可见, 遗传学的研究内容有三个主要方面: 第一, 遗传物质的本质, 包括遗传物质的理化本质、所包含的遗传信息、结构、组织和变化等; 第二, 遗传物质的传递, 包括遗传物质的自我复制、染色体的行为、染色体及基因在个体和群体中的数量变迁等; 第三, 遗传信息的表达, 包括基因的原始功能、基因间的相互作用、调控以及个体发育的作用机制等, 遗传信息的表达使得遗传物质的功能得以实现。

遗传学的基本研究方法有群体调查统计分析法、环境因子作用分析法、杂交分析法、显微结构分析法、超速离心法、电泳分析法、信息分析示踪法、基因剪辑重组分析法及 DNA 序列分析法等。遗传学与其他学科相互渗透, 形成了许多交叉学科及分支, 如根据研究层次、研究对象、研究范畴等的不同而衍生的群体遗传学、数量遗传学、细胞遗传学、分子遗传学、人类遗传学、微生物遗传学、植物遗传学、动物遗传学、发育遗传学、免疫遗传学、辐射遗传学等。

园林植物遗传学还研究园林植物主要经济性状的遗传规律, 如花色、彩斑、花径、重瓣性等性状的遗传。

二、遗传学的发展历程

遗传学的发展可以分为五个历史时期。

第一时期为遗传学诞生期或个体遗传学向细胞遗传学过渡期 (~1900 年)。1858 年, 英国生物学家达尔文 (Charles Darwin, 1809 ~ 1882 年) 和博物学家华莱士 (Wallace, 1823 ~ 1913 年) 联合发表自然选择学说, 指出那些能更好地适应环境的性状更有可能被遗传下去; 1859 年, 达尔文发表《物种起源》(《On the Origin of the Species》), 生物科学由此诞生。后来 Weisman 提出种质论 (germplasm theory), 认为种质是细胞核内的染色物质, 具有稳定性和连续性; 被誉为“现代遗传学之父”的奥地利遗传学家格里高·孟德尔 (Gregor J. Mendel, 1822 ~ 1884 年) 1856 ~ 1864 年进行了 8 年的豌豆杂交试验, 于 1865 年完成了“植物杂交试验”(《Experiments on plant hybrids》) 论文; 1869 年, 米歇尔 (Miescher) 发现“核素”; 1900 年, 弗里斯 (H Vires) 在月见草、柴马克 (E Tschermak) 在豌豆、柯伦斯 (Carl Correns) 在玉米上重复了孟德尔的杂交试验, 重新发现了孟德尔规律, 提出了分离定律和独立分配定律。1900 年被认为是遗传学诞生年。

第二时期为细胞遗传学时期 (1906 ~ 1927 年)。1901 年, 蒙哥马利 (Montgomery) 发

现性染色体, Sutton 与 Boveri 等提出染色体是遗传因子的载体假说, 弗里斯发现了突变现象, 并发明了“突变”一词; 1904 年, 贝特森 (W. Bateson, 1861~1926 年) 发现了连锁现象, 并于 1906 年提出了遗传学 genetics 的概念; 1909 年, 约翰逊 (Johannsen) 提出“基因 (gene)”, 表达了孟德尔所说的遗传因子, 并给出了基因型 (genotype) 与表型 (phenotype) 的概念; 1910 年, 摩尔根 (T. H. Morgan, 1866~1945 年) 及其弟子斯特蒂文特 (Sturtevant) 等用果蝇为材料进行了大量的遗传试验, 提出了连锁交换的遗传机理 (the law of linkage and crossover), 确立、形成、发展和丰富了染色体遗传学说, 并提出了著名的连锁交换定律, 创立了基因学说, 认为基因在染色体上呈直线排列 (genes were physically in the chromosomes); 1927 年, 摩尔根的学生米勒 (Hermann J Muller, 1890~1967 年) 采用 X-射线诱发果蝇突变, 发现 X 射线可导致染色体断裂、重排和基因突变。

第三时期为细胞向分子水平过渡期或称微生物与生化遗传学时期 (1928~1952 年)。1928 年, 格里菲斯 (Frederick Griffith) 在肺炎双球菌转化试验中, 发现了遗传物质是 DNA (the transforming phenomenon of bacteria and genetic materials-DNA); 1938 年, Muller 处理果蝇诱变, 发现了染色体末端含有利于染色体稳定性的端粒 telomere; 1941 年, 比德尔 (Beadle) 与塔特姆 (Tatum) 用红色面包霉做材料, 提出了“一个基因一个酶”学说 (one-gene-one enzyme hypothesis); 1944 年, 阿委瑞 (Avery) 纯化了 Griffith 所说的转化因子, 证明了 DNA 是遗传物质; 1947 年, 麦克林托克 (Barbara McClintock) 证明了玉米中存在能移动的遗传单位 (转座现象); 1952 年, 赫尔 (Hershey) 等利用 *E. coli* 噬菌体重建实验, 证明了噬菌体遗传物质为 DNA。

第四时期为分子遗传学诞生与发展期 (1953~1985 年)。1953 年, 沃森 (James D. Watson) 和克里克 (Francis Crick) 在威尔金斯 (Maurice Wilkins) 和弗兰克林 (Rosalind Franklin) 研究数据的基础上, 提出了 DNA 双螺旋 (double helix-DNA) 模型, 这标志着分子生物学的诞生。1956 年, 孔伯格 (Arthur Kornberg) 发现了催化 DNA 复制的 DNA 聚合酶; 1957 年, 克里克提出了“中心法则” (central principle), 阐明了遗传信息的流向; 同年, Singer 等证实了烟草花叶病毒的遗传物质是 RNA; 1961 年, Jacob 和 Monod 建立了乳糖操纵子 operon 模型; 1962 年, 阿伯 (Werner Arber) 等发现了限制性核酸内切酶 (restriction endonuclease enzyme); 1964~1965 年, 尼伦伯格 (Marshall M Nirenberg) 和马特哈伊 (JH Matthaei) 破解了第一个遗传密码子 (genetic codon) UUU (编码苯丙氨酸); 1972 年, 伯格 (Berg) 建立了重组 DNA 技术; 1975 Temin 发现了反转录酶; 1977 年, 夏普 (Sharp) 和罗伯茨 (Roberts) 发现了内含子 intron 与外显子 exon, 提出了断裂基因 (split gene); 同年, Sanger 与 Gilbert 建立了测序方法; 1978 年, Sanger 发现了重叠基因 (overlapping gene); 1983 年, McClintock 发现了跳跃基因 (jumping gene); 1985 年, Mullis 等建立了 PCR 体外扩增-聚合酶链式反应 (polymerase chain reaction, PCR) 技术。

第五时期为分子遗传学鼎盛期或基因组与蛋白质组时期 (1986 年~)。1986 年, 杜贝科 (Dulbecco) 首次提出“人类基因组工程”; 1990 年, 人类基因组计划 (Human Genome Project, HGP) 启动; 1991 年, Stepken Fodor 把基因芯片设想变成现实; 1992 年, Vollrath D. 等完成人类 Y 染色体的物理图谱; 1994, 美国推出新的转基因西红柿罐头, 其保质期比普通西红柿更长, 成为人类历史上第一种转基因食品; 1995 年, 第一种原核生物 (流感嗜血杆菌) 的全部基因组序列发表; 1996 年, 测定了第一种真核生物 (酵母杆菌) 的全部基因组序列; 同年, 美、法公布了 15000 个标记的人类基因组物理图谱; 1996 年, Dietrich W. F 等绘制了小鼠基因组完整遗传图谱; 同年, 完成了人类基因组标记密度为 0.6cM 的人类基因组遗传图谱及 100kb 物理图谱; 1997 年, 威尔穆特 (Wilmut) 宣布第一只用体细胞克隆的哺乳动物 (绵羊多莉) 诞生; 1998 年, 第一种动物 (线虫) 基因组序列

在《Science》上发表；1999年，人类基因组计划宣布全部测定了首条人类染色体的DNA序列（第22条染色体）；同年，第五次人类基因组测序战略会议，我国成为第六个参与国，参与测序第3号染色体；2000年，完成了果蝇和拟南芥基因组序列测定；2001年，人类基因组序列草图公布；2003年，人类基因组全序列宣告完成（98%，精确度99.99%），历经13年后完成了人类24条染色体中22条的测序工作。2006年，发现一类新的小RNA(mi-cro-RNAs)分子，能够关闭基因的表达，被命名为“Piwi-干扰RNA”。现在，重要的非模式动、植物的基因组测序也已经全面启动，目前已完成水稻、白菜、大豆等主要农作物的基因组测序，结构基因组学、功能基因组学、后基因组学、蛋白质组学等的相关深入研究成果正如雨后春笋般地刷新着人类遗传学研究的记录。

由此可见，现代遗传学的发展是全世界生物界前辈与同行集体智慧的结晶，其发展是无止境的，人类对于遗传学发展的要求也是无止境的。现代遗传学的发展给我们提供了前所未有的机遇和挑战，抓住机遇，迎接挑战，对于我们这一代人责无旁贷。

三、园林植物遗传学的学习目标

园林植物遗传学是一门本科生基础理论课程，通过本课程的学习，学生应全面了解和掌握遗传学的基本概念、基本理论和基本研究方法，深刻理解遗传和变异的基本规律，为进一步学习细胞遗传学、数量遗传学、分子遗传学、园林植物育种学等后续课程奠定基础；了解观赏植物的花色、花形、花径、彩斑、重瓣性等主要观赏性状遗传和变异的基本规律和分子机理，能够运用所学的基本理论，说明和解决园林植物育种实践中有关遗传学的一般问题。

思考题

1. 遗传学主要成果及实践意义。
2. 科学技术的发展与遗传学研究的关系。

第一章

遗传的细胞学基础

细胞 (cell) 是生物体结构和生命活动的基本单位。生物界除了病毒和噬菌体等最简单的生物外,所有的植物和动物,不论低等的还是高等的,都是由细胞构成的。生物生长与发育、繁殖、遗传与变异、适应与进化等重要的生命活动也均是以细胞为基础的。因此为了深入研究生物遗传与变异的规律及其内在机理,有必要对细胞的结构和功能、细胞的分裂方式以及生物繁殖方式与遗传表现的关系进行介绍。

第一节 细胞结构

所有生物都具有一定的细胞结构,但在细胞结构的组成上,各种生物是不同的。根据细胞结构的差异可把细胞分为两大类:一类是结构较简单的原核细胞 (prokaryotic cell),只有拟核而没有细胞核和细胞器;另一类是结构复杂的真核细胞 (eukaryotic cell),细胞内具有细胞核和细胞器。但从总体上说,真核细胞的结构从外向内其结构都可分为三部分:细胞膜、细胞质和细胞核。另外,植物细胞外层有细胞壁,原核细胞基本上没有以上结构的区别。本节主要介绍植物真核细胞的结构 (图 1-1)。

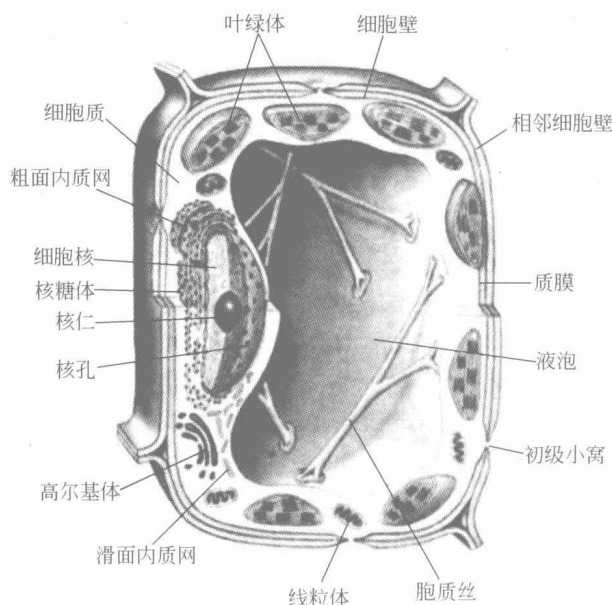


图 1-1 植物细胞结构图

一、细胞膜

细胞膜是一切生活细胞不可缺少的表面结构,是包被细胞内原生质的一层薄膜,

简称质膜 (plasma membrane)。电子显微镜下可知细胞膜主要由蛋白质分子和脂类分子构成, 其中还含有少量的糖类、固醇类物质和核酸等。大量实验表明, 细胞膜是流动性的嵌有蛋白质的脂类双分子层的液相结构, 它的组成常随着细胞生命活动变化而变化。

细胞膜可使细胞成为具有一定形态结构的单位。其主要功能如下: 虽然细胞膜是流动镶嵌结构, 但脂质双分子层具有一定的弹性, 能在一定范围内抵御外来的压力和损伤, 保持细胞的各种形状。细胞膜能主动而有选择性地通透某些物质, 使胞外营养物质和水分等进入细胞而将细胞内的废物或分泌物排出。此外, 细胞膜对于信息传递、能量转换、代谢调控、细胞识别和癌变等, 都具有重要的作用。

二、细胞质

细胞质是在质膜内环绕细胞核外围的原生质胶体溶液, 内含许多蛋白质分子、脂肪、氨基酸分子、电解质及其他小分子物质。在细胞质中分布着蛋白纤丝组成的细胞骨架及各种细胞器。细胞骨架的主要功能是维持细胞的形状和运动, 并使细胞器在细胞内保持在适当的位置。细胞器是指细胞质内除核以外的一些具有一定形态、结构和功能的物体, 主要包括: 叶绿体 (chloroplast)、线粒体 (mitochondria)、内质网 (endoplasmic reticulum)、核糖体 (ribosome)、高尔基体 (Golgi body)、中心体 (central body)、溶酶体 (lysosome) 和液泡 (vacuole) 等。其中某些细胞器只是某些生物细胞所特有的。例如, 中心体只是动物和一些蕨类及裸子植物有, 叶绿体只是绿色植物有。现已肯定叶绿体、线粒体、内质网和核糖体等具有重要的遗传功能。

细胞质基质为各种细胞器维持其正常结构提供所需要的离子环境, 为各类细胞器完成其功能活动供给所需的一切底物, 同时也是进行某些生化活动的场所。

1. 叶绿体

叶绿体是植物细胞中所特有的能量转换细胞器, 其主要功能是进行光合作用, 即利用光能和 CO_2 合成碳水化合物。叶绿体形状一般为扁平的椭圆形或卵圆形。在电子显微镜下, 可以看到叶绿体为双层膜结构, 由叶绿体膜、内囊体和基质三部分构成。叶绿体也含有 DNA、RNA 和核糖体等, 能够合成自身的蛋白质, 并且能分裂增殖, 还可发生白化突变。这些特征都表明叶绿体具有特定的遗传功能, 是遗传物质的载体之一, 呈现细胞质遗传。

2. 线粒体

线粒体是动植物细胞质中普遍存在的细胞器, 含有多种氧化酶, 能进行氧化磷酸化反应, 可传递和贮存所产生的能量, 因而成为细胞内氧化和呼吸的中心, 是细胞的动力工厂。线粒体由外膜 (无基粒)、内膜 (有基粒) 和基质三部分组成, 并含有 DNA、RNA 和核糖体等, 具有独立合成蛋白质的能力, 即有它自己的遗传体系; 其 DNA 不与组蛋白结合, 而是像细菌那样形成环状 DNA 分子。线粒体具有分裂增殖的能力, 因而表现特定的遗传性状, 呈现细胞质遗传。

3. 内质网

内质网是在真核细胞中广泛分布的膜相结构。从切面上看, 它们好像布满在细胞质中的管道, 把质膜和核膜连成一个完整的膜体系, 为细胞空间提供了支架。内质网是单层膜结构, 它在形态上是多型的, 不仅有管状, 也有一些呈囊腔状和小泡状。在内质网外面附有核糖体的, 称为粗糙内质网, 是蛋白质合成的主要场所, 并通过内质网将合成的蛋白质运送到细胞的其他部位。不附着核糖体的, 称为光滑内质网。

4. 核糖体

核糖体是直径为 20nm 的微小细胞器，其外面没有膜包被，在细胞质中数量很多。它是细胞质中极为重要的成分，在整个细胞质量上占有很大的比例。核糖体由蛋白质和 rRNA 所组成。它可游离在细胞质中或细胞核内，也可附着在内质网上。核糖体是合成蛋白质的主要场所。

三、细胞核

细胞核一般为圆球形，但在不同的生物和不同组织的细胞中差异很大；细胞核的大小也不同，如植物细胞核的直径在 $1\sim 600\mu\text{m}$ 之间，一般为 $5\sim 25\mu\text{m}$ 。核是由核膜、核液、核仁和染色质 4 部分组成。细胞核是遗传物质集聚的主要场所，它对控制细胞发育和性状遗传都起主导作用。

核膜是核的表面膜，也为双层的磷脂膜，膜上分布着直径为 $40\sim 70\text{nm}$ 的核孔，它们在很多地方是通过内质网膜与质膜相通，参与细胞核与细胞质的物质交流。在细胞分裂的前期，核膜开始解体，成为小泡状物，散步在细胞质中。在细胞分裂末期，核膜重新形成，并把染色质包被起来。

核液充满于核内，里面分布着大量的直径为 $10\sim 200\text{nm}$ 的小颗粒和微细纤维。由于这种小颗粒与细胞质内核糖体的大小类似，它可能是核内蛋白质合成的场所。在核液中分布着核仁和染色质。

核仁形态为圆形，外围不具有薄膜，核内一般有一个或几个折光率很高的核仁。核仁主要是蛋白质和 RNA 聚集而成的，还可能存在类脂和少量的 DNA。在细胞分裂过程中，核仁有短时间的消失，实际上只是暂时的分散，以后又重新聚集起来。一般认为核仁与核糖体的合成有关，它主要产生核糖体的大亚基，当这种大亚基到达细胞质内后，与小亚基结合成完整的核糖体，构成了蛋白质合成的主要场所。

染色质和染色体实际上是同一物质在细胞分裂过程中所表现的不同形态。在细胞尚未进行分裂的核中，可以看到许多由于碱性染料而染色较深的、纤细的网状物，这就是染色质。当细胞分裂时，核内的染色质便卷缩而呈现为一定数目和形态的染色体。当细胞分裂结束进入间期时，染色体又逐渐松散而回复为染色质。

染色体是核中最重要而稳定的成分，它具有特定的形态结构和一定的数目，是遗传物质的主要载体。染色体具有自我复制的能力，并且积极参与细胞的代谢活动，在细胞分裂过程中能出现连续而有规律性的变化。

第二节 染色体

一、染色体的形态和类型

1. 染色体的形态

在细胞分裂过程中的不同时期，染色体的形态是不同的，会表现出一系列规律性的变化。在细胞分裂的中期，由于染色体收缩到最粗最短的程度，因而表现最为明显和典型。从细胞的极面上观察，可以看到它们分散地排列在赤道板平面上，所以通常都在中期进行染色体形态的认识和研究。

根据细胞学观察，在形态上染色体一般由着丝粒、染色体臂、次缢痕、随体和端粒几部分组成（图 1-2）。

着丝粒是在细胞分裂时纺锤丝附着的区域，即通常所称的着丝点的部分。每个染色体都有一个着丝粒，主要由蛋白质构成，并且其位置是恒定的，因为着丝粒的位置直接关系到染色体的形态特征。着丝粒所在的区域是染色体的缢缩部分，称为主缢痕。

在细胞分裂时，着丝粒对染色体向两极牵引具有决定性作用。如果某一染色体发生断裂而形成染色体断片，这种无着丝粒的断片不能正常地随细胞分裂而分向两极，常导致丢失。

染色体臂是指由着丝点将每条染色体分成两个臂，通常称为长臂（q）和短臂（p），长短臂之比，称为臂比（q/p）。各物种的染色体臂比均不相同，即使在同种生物中，每条染色体的臂比也不相同，根据染色体臂的大小和形态可识别各种染色体。

次缢痕是指在某些染色体的一个或两个臂上常有的另一个缢缩部位，染色较淡。次缢痕的位置和范围，也与着丝粒一样，都是相对恒定的，通常在短臂的一端。染色体的次缢痕与核仁的形成有关，因而称为核仁组织区。在细胞分裂时可以看到，具有核仁组织区的染色体常与核仁联系在一起。例如，玉米第6对染色体的次缢痕就明显地联系着一个核仁，人的第13、14、15、21和22对染色体也都具有组织核仁的功能。

随体是指染色体的次缢痕末端的圆形或略呈长形的染色体节段。随体的有无、大小、形态等也是某些染色体所特有的识别特征。

端粒是染色体臂末端的特化部分，对碱性染料着色较深。它是一条完整染色体所不能缺少的，它能把染色体末端封闭起来，使得染色体之间不能彼此相连接。当端粒缺失时，染色体就不能正常发挥作用。分析研究表明，其功能可能有：①防止染色体末端被DNA酶酶切；②防止染色体末端与其他DNA分子结合；③使染色体末端在复制中保持完整。对其结构研究发现，所有染色体末端DNA都存在着串联重复序列，其通式为： $5'-T_{1-4}-A_{0-1}-G_{1-8}-3'$ 。例如人的为TTAGGG，原生动物的四膜虫的为TTGGGG，拟南芥的为TTTAGGG。

2. 染色体的类型

根据染色体的形态特征和臂比，可将染色体分成以下几种类型（图1-3）。



图1-3 后期染色体的形态类型

1—V型染色体；2—L型染色体；3—棒状染色体；4—粒状染色体

① 中间着丝粒染色体（metacentric chromosome, M）着丝粒基本上在染色体的中部，两臂大致等长，臂比为1.00~1.67。在细胞分裂后期，由于纺锤丝的牵引常呈“V”型，故又称“V”型染色体。

② 近中着丝粒染色体（submetacentric chromosome, SM）着丝粒略偏中央，两臂长度不等，臂比为1.68~3.00。在细胞分裂后期，由于纺锤丝的牵引常呈“L”型，故又称“L”型染色体。

③ 近端着丝粒染色体（subtelocentric chromosome, ST）着丝粒远离染色体中部，两臂长短差异较大，臂比为3.01~7.00。在细胞分裂后期，由于纺锤丝的牵引近似“I”型，故又称棒状染色体。

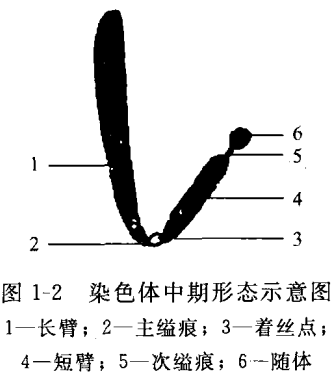


图1-2 染色体中期形态示意图

1—长臂；2—主缢痕；3—着丝点；4—短臂；5—次缢痕；6—随体

④ 端着丝粒染色体 (telocentric chromosome, T) 着丝粒在染色体的一端, 臂比在 7.00 以上。由于只有一条臂, 也称为棒状染色体。

⑤ 粒状染色体 两臂都非常粗短, 染色体呈颗粒状。

二、染色体的化学组成和结构

在真核生物中, 染色质是由脱氧核糖核酸 (DNA) 和蛋白质及少量核糖核酸 (RNA) 组成的复合物, 其中 DNA 的含量约占染色质重量的 30%。蛋白质包括组蛋白和非组蛋白两类, 组蛋白 (histone) 是与 DNA 结合的碱性蛋白, 有 H_1 、 H_2A 、 H_2B 、 H_3 和 H_4 五种, 其在细胞中的比例大致为 1:2:2:2:2, 对染色质 (体) 结构具有非常重要的稳定作用。非组蛋白是另一类主要含有带负电荷的酸性氨基酸如天冬氨酸、谷氨酸组成的蛋白质, 是一类不均一的蛋白质, 种类繁多。它与组蛋白不同, 具有组织的特异性, 可能与基因的表达调控有关。

1974 年, R. D. Kornberg 通过大量的研究工作提出了染色质结构的念珠模型, 并得到了 D. E. Olins 等人用电镜观察鸡红细胞核染色质结果的支持。

该模型认为, 核小体是染色质结构的基本单位; 染色质是由一系列核小体通过连接丝相互连接而成的念珠状物质。核小体的核心是由 4 种组蛋白 (H_2A 、 H_2B 、 H_3 和 H_4) 各两个分子构成的扁球状八聚体 (图 1-4)。

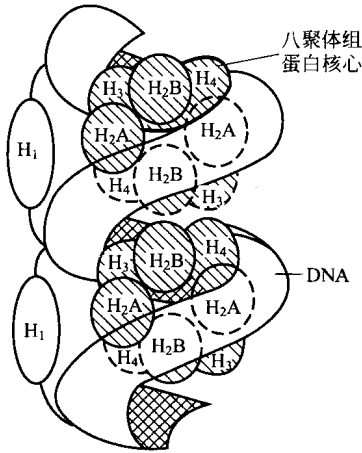


图 1-4 核小体结构模型

现在知道, DNA 分子具有典型的双螺旋结构, 一个 DNA 分子就像是一条长长的双螺旋的飘带。一条染色体有一个 DNA 分子, DNA 双螺旋依次在每个组蛋白八聚体分子的表面盘绕约 1.75 圈, 其长度相当于 146 个碱基对, 组蛋白八聚体与其表面上盘绕的 DNA 分子共同构成核小体。在相邻的两个核小体之间, 有长约 50~60 个碱基对的 DNA 连接丝。在相邻的连接丝之间结合着一个第 5 种组蛋白 (H_1) 的分子。而多个球体连接起来就形成了一个完整的结构, 即念珠状结构, 这就是染色体的“一级结构”。在这一结构中 DNA 分子大约被压缩了 7 倍。

染色体的一级结构经螺旋化形成中空的线状体, 称为螺线体, 这是染色体的“二级结构”, 其外径约 30nm, 内径 10nm, 相邻螺旋间距为 11nm。螺线体的每一周螺旋包括 6 个核小体, 因此 DNA 的长度在这个等级上又被再压缩了 6 倍。

染色体的二级结构再进一步螺旋化, 形成直径为 400nm 的筒状体, 称为超螺线体, 这就是染色体的“三级结构”。在这一等级上, DNA 又被再压缩了 40 倍。

超螺线体进一步折叠盘绕后，形成染色单体-染色体的“四级结构”。两条染色单体组成一条染色体。在这一等级上，DNA 的长度又被再压缩了 5 倍。从染色体的一级结构到四级结构，DNA 分子一共被压缩了 $7 \times 6 \times 40 \times 5 = 8400$ 倍。

染色体的四级结构模型较好地解释了长长的染色质细丝是如何被包装到一个细胞核中的。例如，人的染色体中 DNA 分子伸展后的长度平均约为几个厘米，而染色体被压缩到只有几个微米长（图 1-5）。

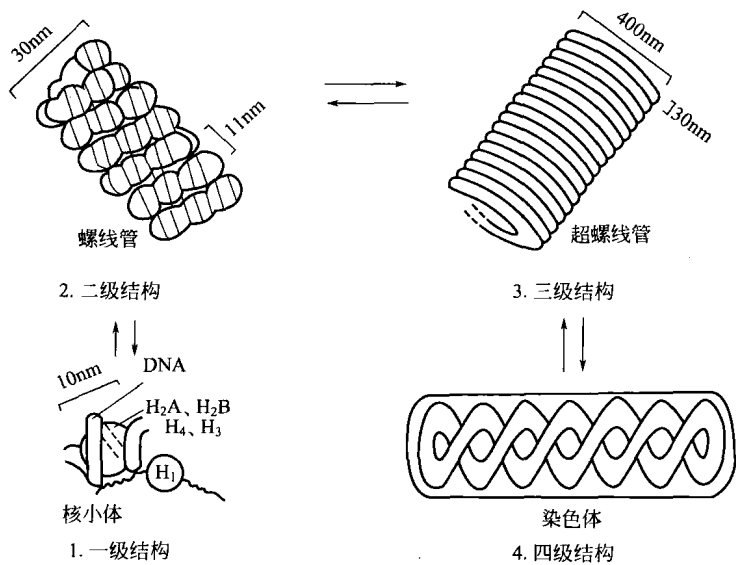


图 1-5 染色体的四级结构示意图

三、染色体的数目

各种生物的染色体不仅形态结构是相对稳定的，而且数目也是恒定的。通常用 $2n$ 代表生物的体细胞染色体数目， n 代表性细胞染色体数目，例如：水稻 $2n=24$ ， $n=12$ ；小麦 $2n=42$ ， $n=21$ ；人类 $2n=46$ ， $n=23$ 。体细胞中成对的染色体形态、结构和遗传功能相似，一个来自于母本，一个来自于父本，称为同源染色体。对于同一物种，每个个体的染色体数目是相同的，不同物种之间染色体的数目差异很大。例如，一种马蛔虫 (*Ascaris spo*) 的变种只有 1 对染色体，而一种蝴蝶 (*Lysandra sp.*) 的染色体数目为 191 对。在被子植物中，有一种菊科植物 (*Haplopappus gracillis*) 只有 2 对染色体，瓶尔小草属 (*Ophioglossum*) 的一些物种却含有 400~600 对以上的染色体。通常情况下，被子植物比裸子植物的染色体数目多。但染色体数目的多少与该物种的进化程度一般并无关系，某些低等生物可比高等生物具有更多的染色体。

染色体的数目和形态特征对于鉴定系统发育过程中物种的亲缘关系，特别是对于近缘物种的分类，具有重要的意义。

第三节 细胞分裂

细胞分裂是实现生物体的生长、繁殖以及世代之间物质与机能连续性的一种必要途径，遗传学上许多基本理论和规律都是建立在细胞分裂的基础上的。细胞分裂包括无丝分裂 (amitosis) 和有丝分裂 (mitosis)；减数分裂 (meiosis) 是一种特殊的有丝分裂。

一、细胞周期

不论是无丝分裂、有丝分裂，还是减数分裂，细胞都要经历一系列变化，而这些变化总是有周期性的。细胞从前一次分裂结束到下一次分裂终了所经历的时间称为细胞周期 (cell cycle)。一个完整的细胞周期包括两个阶段，即分裂间期 (interphase) 和分裂期。

1. 分裂间期

细胞从一次分裂结束到下次细胞分裂开始前的一段时期称为分裂间期。在间期，光学显微镜下的活体细胞核是均匀一致的，碱性染料着色的染色体伸展到最大程度呈染色质状态。已知间期的细胞核处于新陈代谢高度活跃的时期，包括遗传物质的复制，组蛋白、RNA 及有关酶的合成等，从而为细胞分裂进行物质和能量储备。

根据间期 DNA 合成时间的不同，又把间期分为合成前期 G_1 (pre-DNA synthesis, Gap₁)、合成期 S (period of DNA synthesis) 和合成后期 G_2 (post-DNA synthesis, Gap₂) (图 1-6)。

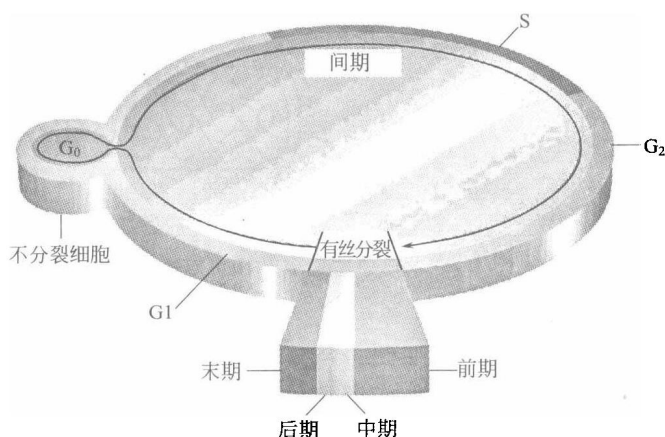


图 1-6 细胞有丝分裂周期 (引自 Klug and Cummings, 2002)

G_1 期是上一次分裂结束到 DNA 分子合成之前的时期。这个时期的主要特点是细胞体积的增大，各种大分子物质如 mRNA、tRNA、rRNA 和多种蛋白质的合成，其中一些专一性的蛋白质为触发蛋白，它有助于细胞通过该期的限制点进入 S 期。不分裂细胞则停留在 G_1 期，也称为 G_0 期。S 期为细胞核 DNA 的复制期，此期间 DNA 含量增加了一倍，染色质进行了复制。组蛋白在细胞质中合成后转运进入细胞核，与 DNA 链装配成核小体。 G_2 期是指 S 期结束到细胞分裂前的时期，细胞在此期间为即将到来的分裂期进行物质和能量准备。与细胞分裂有关的结构成分如微管蛋白、纺锤丝等在此期合成。 G_2 期结束后，细胞进入分裂期。

2. 分裂期

细胞分裂期 (M 期) 由核分裂和胞质分裂两个阶段构成，核分裂就是细胞核一分为二，产生两个在形态和遗传上相同子核的过程；胞质分裂则是指两个新的子核之间形成新细胞壁，把一个母细胞分隔成两个子细胞的过程。

3. 细胞周期的时间分布、转换点及其调控

在整个细胞周期中， G_1 、S、 G_2 和 M 四个时期的时间长短依物种种类、细胞类型和生理状态的不同而不同。一般规律是 S 期所用的时间较长，且较稳定；M 期的时间最短； G_1