



全国高等农业院校教材

全国高等农业院校教材指导委员会审定

细胞遗传学

解生勇 编著

遗传及畜牧专业用

北京农业大学出版社



全国高等农业院校教材

全国高等农业院校教材指导委员会审定

细胞遗传学

解 生 勇 编著

遗传及畜牧专业用

北京农业大学出版社

全国高等农业院校教材

细胞遗传学

解生勇 编著

•

责任编辑 孟梅

北京农业大学出版社出版发行

(北京市海淀区圆明园西路二号)

北京外文印刷厂印刷

新华书店经销

•

850×1168毫米 32开本 12.375印张 305千字

1990年10月第1版

1990年10月第1次印刷

印数: 1-3000

ISBN 7-81002-127-3/Q·128

定 价: 2.50元

编 著 解生勇 (北京农业大学)

主 审 杨关福 (华南农业大学)

吴常信 (北京农业大学)

前 言

本教材是根据教学需要，为遗传与育种专业本科生撰写的教科书。也可作为有关专业研究生、本科生以及科研人员的教学与科研的参考书。

该书系统地阐述细胞遗传学的基本原理和研究方法及其在生产实践中的应用。全书共分10章，其取材突破局限于真核生物染色体的传统，既侧重于真核生物又涉及原核生物，以真核体与原核体对比的方式，从个体水平、细胞水平以及细胞分子水平，选取动物、植物、微生物和人类的有关材料，详细地介绍了染色体的形态、结构、行为和畸变，基因的本质、作用、结构、功能、重组、基因与蛋白质合成和基因工程，以及基因调控、性状表达与基因突变，体细胞遗传及核外遗传等。

然而，作为遗传学一门分支学科的细胞遗传学，经典内容丰富、研究发展迅速、涉及学科众多。限于编者的业务水平，教材内容难免存在错漏之处，诚恳希望读者批评指正。

本书在编审过程中，师守堃副教授、宁国杰副教授以及张劳老师曾给予过支持与帮助，特此一并谨致衷心谢意。

编 著 者

1989年9月于北京

目 录

第1章	绪论	1
1.1	研究对象与任务.....	1
1.2	遗传与变异.....	3
1.3	遗传与环境.....	4
1.4	细胞遗传学的发展史.....	5
第2章	真核体的染色体	11
2.1	染色体.....	11
2.1.1	细胞结构.....	11
2.1.2	染色体结构.....	13
2.1.3	染色体数目.....	37
2.2	染色体行为.....	38
2.2.1	有丝分裂时的染色体.....	38
2.2.2	减数分裂时的染色体.....	48
2.2.3	有性生殖时的染色体.....	59
第3章	原核体的染色体	69
3.1	染色体的存在状态.....	69
3.2	染色体的复制.....	72
3.3	染色体的末端重复与环状排列.....	77
第4章	真核体的遗传分析	80
4.1	高等生物的遗传分析.....	80
4.1.1	独立分离.....	80
4.1.2	自由组合.....	84
4.1.3	连锁与交换.....	90
4.1.4	伴性遗传.....	104

4.2	链孢霉的遗传分析	119
4.2.1	四分体分析	120
4.2.2	连锁遗传	123
第5章	原核体的遗传分析	129
5.1	转化作用	129
5.1.1	转化效率	129
5.1.2	转化与重组	132
5.2	转导作用	134
5.2.1	噬菌体	134
5.2.2	普遍性转导	135
5.2.3	局限性转导	138
5.3	接合作用	139
5.3.1	接合分析	140
5.3.2	连锁分析	146
5.4	可转座的遗传因子	150
5.4.1	插入序列 (IS)	151
5.4.2	转座子 (Tn)	153
第6章	基因	156
6.1	基因本质	156
6.1.1	遗传物质是DNA (或RNA)	156
6.1.2	DNA 和基因	161
6.2	基因作用	163
6.2.1	等位基因作用	163
6.2.2	非等位基因作用	169
6.2.3	基因作用的多效性	177
6.3	基因结构	179
6.3.1	化学结构	179
6.3.2	精细结构	196

6.4	基因功能.....	201
6.4.1	基因和酶.....	202
6.4.2	基因和蛋白质.....	207
6.4.3	基因内互补.....	209
6.5	基因重组.....	210
6.5.1	基因间重组.....	211
6.5.2	基因内重组.....	213
6.5.3	专一位点重组.....	218
6.5.4	重组机制.....	220
6.6	基因与蛋白质合成.....	226
6.6.1	几种 RNA.....	226
6.6.2	遗传密码.....	231
6.6.3	遗传信息的转录和翻译.....	235
6.6.4	中心法则.....	244
6.7	基因工程.....	245
6.7.1	基因工程技术.....	247
6.7.2	应用前景.....	258
第7章	基因调控	262
7.1	原核体的基因调控.....	262
7.1.1	大肠杆菌乳糖分解代谢.....	262
7.1.2	噬菌体的基因调控.....	272
7.2	真核体的基因调控.....	277
7.2.1	差别基因活性.....	278
7.2.2	差别基因活性的控制.....	282
第8章	变异	289
8.1	自发突变与诱发突变.....	290
8.2	染色体畸变.....	291
8.2.1	结构变异.....	291

8.2.2	数量变异	311
8.2.3	功能和行为变异	321
8.3	基因突变	328
8.3.1	突变基础	329
8.3.2	突变特点	332
8.3.3	诱变因素及诱变机理	335
第9章	体细胞遗传	344
9.1	细胞融合	344
9.1.1	动物细胞融合	344
9.1.2	植物细胞融合	349
9.2	基因定位	350
9.2.1	细胞杂交定位	351
9.2.2	HAT 选择定位	353
9.2.3	染色体异常定位	353
9.2.4	转染定位	356
9.2.5	原位杂交定位	357
9.3	信息转移	358
9.3.1	细胞重建	358
9.3.2	基因转移	360
第10章	核外遗传	363
10.1	线粒体	363
10.1.1	线粒体 DNA 及其复制	364
10.1.2	线粒体基因的表型效应	366
10.1.3	线粒体基因的重组分析	368
10.2	叶绿体	369
10.2.1	叶绿体DNA、RNA和蛋白质合成	370
10.2.2	叶绿体的遗传分析	371
10.3	质粒	372

10.3.1	质粒复制.....	373
10.3.2	质粒转移.....	374
10.3.3	质粒重组.....	375
10.4	核外共生体.....	376
10.4.1	草履虫的共生体.....	377
10.4.2	库蚊中的不亲和性.....	378
10.4.3	果蝇的 σ 病毒.....	379
10.4.4	植物的细胞质雄性不育.....	380

第1章 绪 论

遗传学 (Genetics) 是一门新兴的突飞猛进的学科。现实表明, 它已成为当代生物科学的核心, 成了与生命有关的所有学科的一门基础理论。因此, 在其理论研究与生产实践上都具有十分重要的意义。

1.1 研究对象与任务

古往今来, 人们一直在探索着生物的遗传关系, 同种与不同种生物的遗传关系、亲代与子代的遗传关系、子一代与子二代的遗传关系等。然而, 作为遗传学, 而真正成为一门独立的、系统的学科还不到一百年的历史。时间虽然不到一百年, 可是它的分支如雨后春笋迅猛异常, 几乎扩展到生物学的各个领域。

从研究对象与任务的分类上, 有:

动物遗传学 (Animal genetics);

植物遗传学 (Plant genetics);

微生物遗传学 (Microbial genetics);

人类遗传学 (Human genetics)。

动物遗传学主要研究自然界中的各种动物, 特别是家畜、家禽、鱼类等的遗传规律及其在生产实践中的应用。植物遗传学是研究各种农作物、粮、棉、油、麻、牧草、果树、蔬菜等的遗传规律, 从而达到培育新品种的目的。微生物遗传学则主要研究细菌、病毒的遗传变异问题。由于微生物遗传学的发展, 从而使医药工业、食品工业、石油工业以及遗传工程等都得到突飞猛进的发展。而人类遗传学则主要探讨人类遗传疾病以及导致这些疾病

的原因，从而达到优生优育的目的。

从研究的水平上，有从群体水平加以研究的群体遗传学 (Population genetics)。群体遗传学所研究的是在群体水平上，有利基因或有害基因在整个群体中的分布，其频率改变速度以及达到新的平衡的情况。还有在群体水平上对生物的数量性状加以研究的数量遗传学 (Quantitative genetics) 以及对数量性状加以研究，用统计学方法加以估测的统计遗传学 (Statistical genetics)。

有从细胞水平加以研究的细胞遗传学 (Cytogenetics)，这是本书所要阐述的遗传学的一个分支。细胞遗传学是在细胞学与遗传学基础上发展起来的一新兴学科。从它诞生之日起就显现出旺盛的生命力和坚实的理论基础。特别是随着生物技术的发展与输入，使它更展现出明显的优势和广阔的前景，而成为当今生物科学领域中一门十分重要的基础学科。细胞遗传学是以染色体为基础，所探讨的是，当两个不同品种的个体杂交时亲代和子代的遗传行为和染色体之间的关系、子一代和子二代之间的关系，以及我们所研究的某一性状，携带这一性状基因的染色体，在亲代和子代、子一代和子二代的分布情况，基因的连锁、交换、重组情况，以及当两个不同品种的离体细胞杂交时，其亲代和子代的遗传行为，遗传信息的转移以及基因表达的调节等。所以，细胞遗传学所研究的，无论从个体角度还是离体细胞角度都是以染色体为核心，研究染色体的结构、功能、行为，染色体的结构变异、数量变异、功能和行为变异，染色体外遗传，基因的表达调节以及与生产实践的关系。

此外，还有从分子水平加以研究的分子遗传学 (Molecular genetics)。分子遗传学是以 DNA 和 RNA 为基础，研究 DNA 和 RNA 的结构、功能、DNA 的复制、转录、翻译、蛋白质的合成及其性状表达与基因调控等的遗传变异过程。也就是说，DNA、RNA 都是由四种不同的核苷酸所组成，由于这四种不同核苷酸

的不同排列组合,从而使该生物体表现出不同性状,并使该性状能从亲代遗传给子代。所以,分子遗传学是从分子水平探讨从 DNA 到蛋白质的遗传信息的传递过程。

除此而外,还有从不同角度加以研究的生理遗传学 (Physiological genetics)、生化遗传学 (Biochemical genetics)、免疫遗传学 (Immunogenetics)、辐射遗传学 (Radiation genetics)、进化遗传学 (Evolutionary genetics) 等。由此可见,遗传学对人类认识自然、改造自然具有重要的理论与实践意义。

1.2 遗传与变异

按照传统的看法认为,遗传学就是研究生物的遗传与变异的科学。

那么,什么是遗传呢?什么是变异呢?所说的遗传就是有血缘关系的生物个体之间的相对相像性。俗话说,种豆得豆、种瓜得瓜、种上什么收什么,这就是遗传。也就是说,上一代的生物个体与下一代生物个体以及同一代有血缘关系的生物个体之间总会有一定的相像性,人们把这普遍存在于生物界中的事实称之为遗传。然而,这种相像性是相对的,不是绝对的,在相像的基础上,个体与个体之间总会有一定程度的差别,即有不相像的地方。所说的一母生九子,九子各不同,就说明了在相像基础上的差别。在生物界中,最相像的个体莫过于人类的同卵双生。他比异卵双生,比一般的兄弟姐妹要相像得多。尽管如此,个体与个体之间总能发现或大或小的差别,遗传学上把这种差别称之为变异。

由此可见,生物的遗传与变异是一种现象的两种表现,没有遗传就没有变异,没有相像性就不会有差别性。而且相像的程度越大差别越小,反之,相像的程度越小差别越大。假如生物界中

只有遗传而没有变异，那么这种遗传只能是简单的重复，不可能形成新物种，生物界也就不可能发展进化。反之，如果生物界只有变异而无遗传，则生物界就会出现已经形成的物种不能保存，变异了的性状不能积累固定，生物界也不会发展进化。由此可见，由于遗传使物种的特性得以保存并一代代延续下去，而变异正是对这种遗传保守性的动摇和突破，使变异了的性状积累固定从而产生新物种，使生物由低级到高级，由简单到复杂，不断地发展和完善，而构成当今品种繁多的生物界。

既然遗传与变异是对立的统一互相依存缺一不可，那么亲代和子代相像性的物质基础是什么？差异性的物质基础又是什么呢？

如果从现代的细胞遗传学角度阐述什么是遗传学，那就是在细胞水平上研究染色体及其基因的结构、功能和传递的科学。可见，亲代和子代相像性的物质基础就是染色体及其基因。差异性的物质基础也是染色体及其基因，只不过是畸变了的染色体或突变了的基因所致。如果从分子遗传学角度阐述，遗传学就是研究DNA（或RNA）的结构、功能、复制和信息传递的科学。可见，从分子遗传学角度阐述亲代与子代相像性的物质基础，就是决定性状的DNA的碱基组成及其排列顺序。其差异性的物质基础也是决定该性状的碱基组成及其排列顺序，只不过决定该性状的DNA的某些碱基发生了突变的结果。显而易见，随着科学的发展从而使遗传学的涵意更加广泛深入。

1.3 遗传与环境

一个生物体的性状表现与环境有着密切的关系。因为任何生物都不能脱离环境而生存，决定性状的遗传物质也不能离开它所存在的环境而单独地、孤立地起作用。我们这里所阐述的环境可

分为两类,一类为外环境,如:温度变化、水分供应、光照时间、营养条件、饲养管理等。另一类为内环境,如:体内激素、酶的活动、核外细胞质以及核质关系等。可见,一个生物体的性状表现是遗传与环境共同作用的结果。例如:高产蛋鸡、高产奶牛,要充分发挥其生产性能,不但需要有良好的遗传素质,而且还需要良好的饲养管理条件才能表现出令人满意的生产性能。显然,遗传因素只是一种潜在的能力,这种能力是否能充分发挥,还要看具体对它起作用的环境条件。所以一个个体所表现出来的性状,我们称之为表型。它是该个体的基因型和环境效应共同作用的结果,即表型(P) = 基因型(G) + 环境效应(E)。基因型是可遗传的,因为是遗传物质的变化或遗传物质的重组。而由环境效应所获得的性状表现,这种获得性状由于没有引起基因的相应改变,不是遗传物质的变化,一般认为是不遗传的。这种获得性状只对当代起作用,对后代不起作用。人们把这种由环境引起的变化称为饰变。这种变异往往因果关系比较明显,例如,南方动物在北方寒冷条件下毛长的较密;两粒来自同一亲代的种子,一粒种在水分充足的肥沃土地上,则结籽又大又多,而另一粒种在瘠薄的土地上,则结籽又小又少。由此表明,一个个体具有良好的遗传素质,但若没有适宜的环境条件其生产性能不能充分表现出来。反之,一个个体不具备良好的遗传素质,即使有再好的环境条件也不能超过其原有的遗传基础而表现出一个良好的个体,更不能产生优良的后代。由此可见,遗传与环境是内因与外因的关系,遗传是生物性状表现的内在依据,而环境是其必要的条件,从而表现出遗传与环境的辩证关系。

1.4 细胞遗传学的发展史

细胞遗传学最早是由两个独立的学科——细胞学和遗传学发

展起来的。因此，细胞遗传学的历史包含着细胞学、遗传学以及细胞遗传学的历史。

1866年，奥地利的传教士孟德尔（Mendel）发表了题为“植物杂交试验”的著名论文，记述了他的豌豆杂交试验，从而奠定了遗传学的基础。在孟德尔之前近三百年的历史进程中，以及之后的一百多年发展过程中，人们从宏观到微观，从生命的起源到生命的延续，从个体发育到谱系分析都做了大量的细胞学、遗传学以及细胞遗传学方面的探索工作。在这里我们挑选了在这个历史进程中对这门学科作出了重要贡献，在细胞遗传学的发展上起过重要作用的一些科学工作者。其中有：

哈维（Harvey）于1651年提出，生命物质起源于卵，在繁殖过程中精子有赋予生命的任务。他的这一推论在后来得证实并发展成新生论学说。

斯韦梅尔达姆（Swammerdam）于1679年报道了他的昆虫发育的研究。他看到从一个预先形成的动物小体到成体的简单扩大的发育而提出预成论学说。根据这一学说，卵、精子或合子含有一包着的预先形成的雏形小体在发育期展开。这一学说是与哈维的新生论对立的。新生论认为，新的结构是在发育过程中产生。而预成论则把发育看成是预先形成的动物小体到成体的简单扩大，具有这种观点的人而被称为预成论者。

格雷夫（Graaf）于1672年在兔子、母羊以及人类的卵巢中发现了滤泡，从而认为卵中含有全部的生命物质和普遍的遗传原理，具有这一观点的人被称为卵原论者。

勒温霍克（Leeuwenhoek）于1674年观察到蛙及鱼的精卵结合，从而提出精子提供基本的生命物质，而卵提供胚胎的营养和发育的适宜环境的学说而被称为精原论者。

施莱登（Schleiden），他从事了细胞学说的最初研究。该学说认为，细胞是生物学组织的单位，因而对组织学的发展起到重

要作用。并于1846年，他在各种显花植物的胚囊中发现被称为核仁的形成。他充分认识到布朗（Brown）于1828年发现细胞核的重要意义。

施旺（Schwann）是第一个研究并采纳施莱登的理论——组织是由细胞发展而来的，并把该理论应用于动物界扩展为所有生命现象的起源和基础。所以一般认为，施莱登和施旺是1839年提出的细胞学说的创始人。以及萨查尔亚森（Sachariassen）和詹森（Janssen）于1591年制造了世界上第一台复合式显微镜；1665年胡克（Hooke）对细胞的发现都为细胞学、遗传学、细胞遗传学的发展奠定了必要的物质基础和实验条件。

由此可见，在孟德尔以前近三百年的历史进程中，在细胞遗传学领域有有神论与无神论的斗争，有精原论与卵原论的斗争，也有预成论与新生论的斗争，细胞遗传学在其斗争中存在和发展着。

孟德尔（Mendel）是一位奥地利修道院的传教士。他于1857年至1865年进行了8年的豌豆杂交实验并于1866年发表了他的著名论文“植物杂交试验”。孟德尔以豌豆为试验材料，他注意到，在一些品种之间的相似与差异，并确定几对稳定性状，例如：籽粒的不同形状、不同颜色，豆荚的不同颜色以及植株高矮等。然后他通过各种杂交后代研究这些性状。他不仅注意杂种中性状的表现，而且还测定各种杂交后代所显现的频率。他是首次以计数为基础估计遗传现象，从而揭示了新的原理而被称之为孟德尔规律。

继孟德尔之后，对遗传的物质基础问题存在两种对立的看法，一种是生物体内的各部分各器官都能产生自己性状和特点的颗粒并由外向里集中到生殖细胞，然后再由它传给后代，这就是达尔文（Darwin）所提出的泛生论。另一种看法是，生殖细胞由上一代带来了遗传性状的颗粒，在个体发育中这些颗粒由合子