

电离辐射与遗传

复旦大学遗传学研究所 译

上海科学技术出版社

电离辐射与遗传

[苏联] H. П. 杜比宁 主編

复旦大学遗传学研究所 譯

上海科学技术出版社

內 容 提 要

近年来原子能科学飞跃发展, 电离辐射对生物体特别是对人类遗传影响的问题, 愈来愈受到人们的重视, 科学研究方面也积累了不少宝贵资料。本书译自苏联科学院出版的“科学总结”生物学部分第三集, 共收集了十篇论文, 从理论到实践, 比较系统地全面地介绍了各国有关电离辐射与遗传的最新研究资料, 可供有关研究人员参考或采用为大专学校的教材。

电 离 辐 射 与 遗 传

ИОНИЗИРУЮЩИЕ ИЗЛУЧЕНИЯ И НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

原主編者 (苏联) Н. П. Дубинин

原出版者 Издательство Академии
Наук СССР Москва 1960

譯 者 复旦大学遗传学研究所

*

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

上海市书刊出版业营业许可证出093号

新华书店上海发行所发行 各地新华书店经售

中华书局上海印刷厂印刷

*

开本 856×1168 1/32 印张 8 插页 9 字数 223,000

1961年12月第1版 1961年12月第1次印刷

印数 1—4,500

统一书号: 13119·435

定 价: (十四) 1.30 元

前 言

在这一卷“科学总结”中所收集的是关于电离辐射对遗传结构影响问题的资料，这是一个正在迅速发展着的生物学领域。

电离辐射对生物体的影响问题在今天特别受到关心。目前还存在核战争的威胁，这种战争将以电离辐射来损害人类及其遗传。因此，正确估计辐射对人类遗传的危害，具有非常重要的意义。根据对现有资料所作的科学分析，证明继续进行核武器试验是不能容许的。

苏联科学界在征服宇宙方面已取得巨大的成就。为了保证人类宇宙飞行的安全，更需要知道宇宙射线对人类身体和遗传的影响。

机体的性质在世世代代中的继承现象（遗传现象）决定于细胞核和细胞质的结构单位。这些单位借代谢过程而相互联系，这就是说，这些单位决定着代谢过程，而反过来又被代谢过程所制约。虽然目前关于辐射对核结构（染色体）的作用规律已有大量资料，但关于细胞质结构单位受辐射影响而产生的变化在遗传现象中的作用，还没有足够的研究。本卷内各文都是阐明电离辐射对细胞核的作用问题。但在本书中要讨论这一科学部门中目前所有的问题显然是不可能的。

以前，不论在国外或在苏联，都有这么一种看法，即在辐射作用下，遗传结构发生变化的过程是不可避免的，不可能有化学防护或生物学防护的方法，因为辐射的遗传效应似乎是不依赖于环境条件的。现在则相反，对辐射诱变过程的影响因素已有广泛的研究，证明染色体的辐射诱变取决于细胞和整个机体的生化和生理，也取决于环境条件（温度， O_2 ，水分等）。

在研究辐射遗传学上的重要问题；如性细胞发育阶段的辐射

敏感性,有絲分裂和減數分裂各時期的輻射敏感性等時,目前廣泛利用模式機體:紫鴨跖草、小家鼠、果蠅等。

輻射遺傳學工作在農業上和醫學上的實踐意義主要在於微生物和植物的輻射選種,這方面已經取得了很大的生產成就。

我們的時代是廣泛利用原子能的時代。在這時代中,人類輻射遺傳學問題具有特殊的地位。在資本主義國家,人類遺傳學問題往往是脫離了社會條件來討論的。事實證明,許多遺傳疾病是可以治療的,並且可以採取措施來預防這些疾病的發生。

本卷內各文主要是闡明輻射對動植物、微生物和人類遺傳結構的一些原發效應。各文作者都是在輻射遺傳學相應部門親身參加研究工作的,因此能對蘇聯文獻和世界文獻作批判性的評述。可以預期,本書將促進輻射遺傳學的研究,這種研究對蘇聯科學的進一步發展,對在生物學、農業和醫學上和平利用原子能方面取得進一步的成就,都是非常必需的。

Н. П. 杜比寧

目 录

前言

染色体的结构	1
电离辐射对遗传结构的作用机制	48
电离辐射所引起的染色体重建	79
动物性细胞不同发育阶段的染色体辐射敏感性	95
有丝分裂和减数分裂各期对电离辐射的敏感性	118
影响电离辐射遗传效应的因素	134
人类的辐射遗传	174
微生物的辐射选种	196
电离辐射与植物选种	223
鱼类放射生物学和放射遗传学	248

染色体的結構

A. A. Прокофьева-Бельговская

我們关于染色体結構方面的知識，随着研究染色体的物理学和化学方法的发展而增长。

作为生物学結構之一的染色体，由于其在发育过程和遺傳現象中的显著作用，因此沒有一种生物学結構的研究，有象研究染色体結構时所采用的那么多方法。

一般的可見光显微鏡、紫外光显微鏡、紅外光显微鏡、荧光显微鏡、相差显微鏡和电子显微鏡，差示染色法，差示消化法，X光衍射，显微解剖，显微灰檢，紫外綫和各种类型电离輻射的作用，活体研究，化学药剂固定和冰冻干燥，采用現代化学和物理学設備的許多方法，以及通过遺傳学的分析进行研究——所有这些方法都是相互制約和相互补充而作为現代研究染色体的基础，并为建立关于染色体結構的概念提供了可能性。

現代研究染色体的最重要的任务，是使遺傳学、細胞学、化学和物理学的資料整体化，并建立作为細胞核功能体系的染色体的統一的概念^[22, 46, 77, 134]。

染色綫

在細胞分裂、发育、分化和行使功能的各个阶段里，染色体在細胞核內始終存在，并参与代謝过程，而經受着复杂的变化。在每一个时期，染色体的結構决定于細胞周期的阶段、代謝的状况和細胞的分化^[22, 61, 62, 117, 121]以及有机体的发育阶段^[46, 120]，最后也取决于环境条件^[35, 47, 69, 79, 84]。染色体在全部变化中，其显微結構的基础是两条或更多的核蛋白絲——染色綫，也就是說染色体具有多綫的結構^[46]。

在 1930~1945 年間，對於一條染色體究竟由多少染色綫組成的問題，曾經作過仔細的研究，但所得結果很不一致。目前這一問題已少爭論。因為以後的工作證明，實驗結果的不同，在很大的程度上是由于處理標本時所用的技術不同和研究的對象不同所致。

按照可見光顯微鏡研究所得的最為普遍的概念是，在休止核中的染色體至少是由兩條染色綫組成的。在分裂間期的末了，染色綫就加倍，於是染色體的兩條染色單體中的每一條在有絲分裂中期便包含着兩條染色綫（半染色單體）。

Nebel^[118] 為了闡明染色體的結構，曾經採用電離輻射的方法進行研究，他確定了紫鴨跖草的小孢子和花粉管在有絲分裂前期的染色體是由 4 條染色綫組成的。稍後，La Cour 和 Rütishauser^[88]，Crouse^[43]，Sax 和 King^[141]，得到了類似的資料。

由此可知，從可見光顯微鏡水平所得的結果即已表明，在有絲分裂周期的所有階段里，染色體是由幾條絲、染色綫、染色體的亞單位所形成的小束。這一概念不僅從直接的顯微鏡研究所得的資料中得到證實，而且也從與這些亞單位有關的一系列實驗資料中得到證實。在電離輻射和化學藥物的作用下所產生的染色體斷裂和重建，並不損及整個染色體，而只是使形成染色體的一部分絲受損傷。某些化學藥物的作用出現得較慢，顯然是因為染色體的亞單位是在連續的各次有絲分裂時分配到各子細胞中的，而隱性突變原來只發生於一個亞單位上，在它尚未因複製而得以存在於一個染色體上所有絲體之前，它就暫時不能表現出來^[26]。

在把 P^{32} 引入染色體之後，以後世代的 *Amoeba proteus* 出現致死現象，這可用下列假設來解釋：在染色體上有 16 條絲，其中每一條絲可以獨立地受到 P^{32} 的作用，而與別的絲體無關^[36]。

在雙翅目昆蟲已分化組織的不分裂的細胞中，由於進行着沒有細胞分裂的多次複製（核內有絲分裂），故染色體內含有染色綫 1000 條以上（圖 1）。這些染色綫有時能在顯微鏡下見到（多綫染色體）^[62]。

近年来,在植物 *Allium nutans* 的助細胞和反足細胞等的核中也发现了多綫染色体^[65,65a]。

在有絲分裂中的染色体周期,是由形成染色体的染色綫的螺旋化和去螺旋化組成,并与它們的复制有关。

依照現代的概念^[22,45,46],这种周期伴随着染色体絲活性的变化:当染色体在去螺旋化时,它們最大限度地、专性地参与細胞的代謝过程。染色体周期的这一阶段决定着細胞核的休止状态(代謝状态),此时核仁和細胞质中的 RNA (核糖核酸) 含量最高。染色体向复制阶段轉移时产生两条相同的染色体,組成染色体的染色綫也同时进行螺旋化作用(图 2)。在有絲分裂和减数分裂的中期,染色綫达到最大限度的螺旋化而具有最小的专化活性^[152a]。染色綫的螺旋化周期,同螺旋化本身的性质一样,是由螺旋圈的大小及其数目等决定的,是受遺傳因素控制的,是以环境条件为轉移的,并在有机体的发育过程中有規律地变化着^[45,46,64]。在减数分裂中,染色綫形成两个显著不同的螺旋:大螺旋和小螺旋。紫鴨跖草的大螺旋有 10~30 个螺旋圈,小螺旋与大螺旋相垂直,并由許多小的

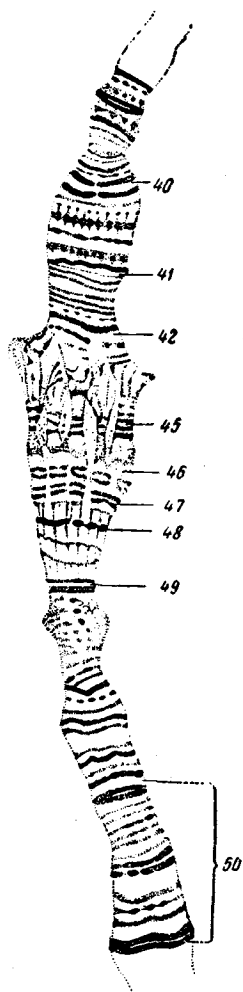


图 1 在 *Acricotopus lucidus* 的唾液腺內的多綫染色体 (Metchelke, 1953)。在染色体上 42~49 区域被分离为各别的染色綫小束;在 42~45 区域可見到由染色綫較纤细小束构成的这些小束的结构

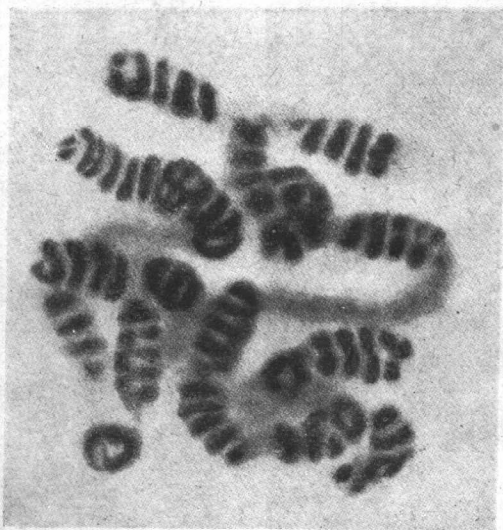


图 2 在紫鴨跖草的減数分裂中染色体的螺旋化 (Darlington 和 La Cour, 1942)

螺旋圈构成。在有絲分裂的染色体中，大螺旋非常明显，从前期到中期逐步地发展，并使染色体的长度縮短为前期的 $1/12$ ^[46]。当染色单体在有絲分裂的終了借吸收水分而进行子核的再組成时，螺旋圈便散了开来。但它們的运动在空間上是有局限性的：螺旋圈不能完全舒展开，它們部分地保留在分裂間期的核內，直到下一次有絲分裂时以残余的螺旋形态出現。因此，前期的残余螺旋是一个有絲分裂周期进入另一个有絲分裂周期的結果，它有力地說明了在分裂間期的核中存在着染色体的这一事实。染色体的螺旋化周期曾不止一次地在活体的情况下观察到。近几年来，Taylor^[157]曾研究这一現象。他用百合属植物在栽培中发育着的花药为材料，并以能使螺旋松散的作用物（KCN，氨，热水）处理細胞。除了在早中期的染色体上发现大螺旋和小螺旋外，他还清楚地看到具有直徑 $0.3 \sim 0.5 \mu$ 螺旋圈的最小螺旋。这类螺旋出現在減数分裂的早前期和染色体接合期間的染色綫里面；可見，在細綫期的染

色体并没有去螺旋化,这正如以前所设想的一样。

染色体螺旋化的实质尚未清楚。在外力作用下游离端的旋转并不能作为螺旋化的基础,因为有许多环形染色体并不具有游离端,但仍通过正常的复制和螺旋化周期^[93,43,115]。可见螺旋化乃是染色体固有的特性,与它的基本化学组分——DNA(脱氧核糖核酸)和蛋白质——的物理-化学特性有关。对DNA分子进行X射线结构分析所得的资料^[171]确定,核酸的结构是由以共同轴线相互缠绕的两条多核苷酸链组成的。由此可见,正如细胞学家很早所设想的,螺旋化作用是染色体在分子水平上所固有的^[44]。染色体核蛋白物质的亚显微和分子水平上的螺旋化是显微水平上所显示的螺旋化的基础。这些概念已为大量电子显微镜术的资料所证实^[76,77,131,132,178,180]。

分子水平上染色体的螺旋化与显微水平上染色线的螺旋化的关系问题,乃是许多理论分析的主题^[34,44,46]。

为了解释螺旋化染色线的行为,Taylor^[158]提出这样的见解:染色线是个带状结构,沿中央纵区有不同浓度的DNA。根据这一见解,染色线的螺旋化和去螺旋化是由这个中央纵区和染色线带边缘有差别地收缩所引起。

电子显微镜具有高度的分辨力,使研究工作从微米的水平转到 $\text{\AA}$ 的水平上,这就有可能精确地确定:在可见光显微镜下的“染色线”是由许多大分子的丝状物构成的。目前在这方面已发表很多有关著作。

要对染色体进行电子显微镜的研究也有很大困难,这就是染色体过于致密,电子穿不过去。为了克服这一困难,某些研究者曾利用由脊椎动物各种组织所分离出的染色体的悬浮体^[175,180]。但这一方法不可能完全消除非染色体结构物质的污染,因而无法肯定,观察到的结构确是染色体而不是异物。正如 Denues 和 Senseney^[60] 所指出,某些日本的研究者显然也犯了类似的错误,虽然他们以为这种错误是不可能发生的^[183]。因此,借助可见光显微镜不断地检查材料,便成为此种研究不可缺少的条件。

用染色体的涂片,特别是用染色体的超薄切片($250\text{\AA}$)方法对不同对象进行研究所得的資料,彼此相当一致。超薄切片技术的創造使这方面的工作有所进展^[14]。在鱼类和两栖类的紅血球,白鼠的单核細胞和淋巴細胞的間期核內,均发现了直径为 $100\text{\AA}$ 的螺旋化亚显微絲状体^[21,176]。依照 Yasuzumi 的資料,在所謂代謝核期中的染色綫,在魚类的紅血球里不少于 8 条絲,在蝾螈 (*Triton*) 的紅血球里达到 32 条絲。Ris 在各种动植物細胞的間期核內,发现直径 $200\sim 300\text{\AA}$ 的絲。Pappas^[123] 在变形虫的間期核中,見到非常明显地螺旋化的亚显微絲($70\sim 250\text{\AA}$)。

Amano^[21] 根据間期核的电子显微鏡研究,提出了作为核蛋白絲小束的染色体的結構如下:

	直径 $\text{m}\mu$	
染色体	500	
染色綫	$100\sim 120$	螺旋化
染色綫	$30\sim 35$	部分地去螺旋化
亚染色綫	$26\sim 30$	螺旋化
亚染色綫	13	去螺旋化
原染色綫	$2\sim 3$	

依 Amano 的看法,染色体絲的直径取决于螺旋化的程度。因此,在間期的核內所看到的最細的亚显微絲便与提取出的核蛋白的大小相一致^[71]。

对有絲分裂时期染色体的亚显微結構的研究,确定了直径 500 , 250 和 $100\text{\AA}$ 的螺旋化絲的复杂小束的結構^[87,132,133,134,146]。然而, de Robertis^[137] 确定,在蝗虫的减数分裂中的染色体里,有直径 $28\sim 84\text{\AA}$ (在早前期)、 $70\text{\AA}$ (在后前期) 和 $100\text{\AA}$ (在中期) 的絲存在。跟 Amano 一样, de Robertis 提出一个假設,即最細的絲是去氧核蛋白的单个分子。

关于唾液腺多綫染色体的亚显微結構,曾进行过很多研究^[135,166,162,76,77,92]。由所得的資料看来,这些染色体乃是螺旋化較弱的直径为 $250\sim 500\text{\AA}$ 的絲的巨大小束。

以电子显微镜研究两栖类卵子发生中的“灯刷”染色体,得到了同样的结果^[58,87a,131,134]:这些染色体的侧环和染色粒都是由直径为 $250\text{ \AA}$ 的一对丝所形成。

比较不同研究者所得的资料后,我们认为直径 $100\sim 250\text{ \AA}$ 大小的亚显微丝是染色体的基本的形态学上的单位。这些亚显微丝称为最基本的染色体丝^[134]。

有人指出,染色体内的这些丝在其全部长度上都是成双的,而且这些丝本身又逐级成对^[72,146]。这些丝的精确数目尚未肯定。就百合属植物而言,细线期的染色体中这些丝的数目大约是 8,在 *Necturus* 的“灯刷”染色体中则为 16。不同的观察表明,在染色体里最基本的染色体丝的数目,不仅在不同的细胞中由于核内有丝分裂引起多线染色体而有所变动,即在不同种的相同细胞中也会有所不同^[132,135]。

最基本的染色体丝的数目的变异性,是决定染色体直径大小和不同种的核内 DNA 含量高低的因素之一。

近年来,对在精子发生的不同阶段中的核的亚显微结构给予很大的注意^[48,53,63,128,177,189]。业已确定,在早期的精细胞的核内含有粗约 $100\sim 250\text{ \AA}$ 的染色体丝。在精细胞的核变为精子的核的过程中,这些丝便被直径 $30\sim 40\text{ \AA}$ 的丝所代替。这一过程恰好跟核内非组蛋白的蛋白质消失的时期相一致。Nebel^[119]假定,在介壳虫的晚期精细胞里,每一条这样的丝是中央基本丝,由 DNA 组成。此种最基本的染色体丝(粗 $100\sim 250\text{ \AA}$)的外围一层是由蛋白质组成的。在精子的亚显微结构的染色体丝里,蛋白质合成大为降低,以致它们的直径仅约 $6\text{ \AA}$ 。Dass 和 Ris 两人在研究蝗虫精子发育过程中染色体的形成时,也作了相似的观察和结论^[48,134a]。

由此可见,基本染色体丝($25\sim 250\text{ \AA}$)在细胞发育和行使功能的不同阶段里,其直径大小决定于包在 DNA 所组成的中轴周围的蛋白质外层的厚度。染色体内的核蛋白丝数以百计。它们所形成的束达到可见大小时,就叫做染色线。

正如 Swanson^[154] 所指出,目前重要的問題并不在于染色体內基本染色絲或染色綫究竟有多少,而在于为什么多綫染色体仿佛只是由两条絲所組成,因为在可見光显微镜下所观察到的細胞分裂、交換和螺旋化过程,都只以染色单体为机能单位,而不是以更小的亚单位为机能单位。

染色体在长度上的分化

1. 染色粒

遺傳学的分析資料确定:染色体按长度分化为影响細胞和有机体发育特性的各个特异区域,即基因。

染色体的結構分化在显微水平上反映于染色粒結構,这与染色体在长度上的功能分化是相一致的。染色粒結構在减数分裂的早前期最为明显,此时染色体是最細的絲状体,上有粗大的部分,即染色粒。各个染色粒在长度、外形、DNA 的含量,及其在染色体上的位置等方面,彼此不同。染色粒具有明显的个性,使染色体絲和染色体絲的各个区域具有恒定和特定的面貌,在遺傳上严格地固定起来(图 3)。

染色体的染色粒結構及其按长度分化的各个染色粒区的遺傳恒定性,在双翅目昆虫唾液腺染色体的巨大多綫染色体上表現得最为清楚。染色綫束上相应的染色粒形成在結構上完全特异的圓盘(见图 1, 图 9a, 图 96)。

虽然早在 1876 年, Balbiani 就已經发现了染色粒,但它們的本质迄今仍然是个爭論的課題;尤其是近几十年来,随着研究技术的改善,这問題的爭論益趋尖銳化。“染色粒”的假說把染色粒看作是染色綫的結構单位,在特征上有別于連接它們的染色綫。染色粒显著地具有合成大量 DNA 的能力,而染色粒之間的絲这种能力很弱,或者根本就没有这种能力。Caspersson 把染色粒解釋为是有 DNA 聚集在上面的蛋白质絲的部分^[37,38]。

現在, Pontecorvo^[128] 和 Kaufmann^[93] 证实了这一观点,但是这一观点起先是由 Belling^[31] 所发展起来的,他曾錯誤地把百

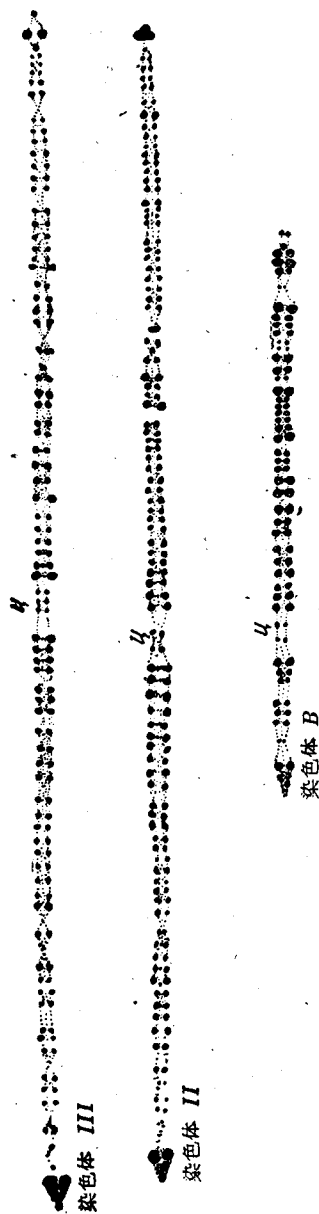


图 3 黑麦在减数分裂时的染色粒和中心粒 (Lima-de-Faria, 1952)
H—中心粒的部分

合属的基本染色粒描写为单个基因的部分。

相反的假說則把染色綫看作是在显微水平上均匀的絲状体,而染色粒則是該絲状体上紧密地螺旋化的部分。这一观点基于許多資料,这些資料证明,在染色体上有染色粒結構的許多植物和动物,在細致的显微鏡分析下,可以把染色粒“分辨”成螺旋,并看出均匀的染色綫来^[42;90;100;101;131;134]。

当用显微解剖法把染色綫拉直时,发现在結構上分化的絲变成均匀的了。

可是,此法并不能查明双翅目多綫染色体圓盘状区域染色粒的結構。在最后一齡搖紋幼虫的这种染色体的扩大部分(环圈)里,如 Bauer 和 Beermann 所闡述的,染色体纵向分为最細的絲,其中每一条絲保持染色粒的圓盘状結構。虽然 Ris^[135] 假定,双翅目唾液腺染色体中的多綫染色体的圓盘乃是紧密地螺旋化的染色綫,但拉直并不破坏該种染色体的染色粒結構。

Ris^[134] 企图使这两种假說統一起来。他假定,最小的“染色粒”实际上确实存在,但在染色綫以相当大的螺旋圈(在圓盘中)螺旋化的时候,它們不易显现出来,而稍后,当染色綫伸直时,便成为可見的了。据 Duryee 运用显微操作技术所得的資料,在两栖类卵子发生中的“灯刷”染色体染色粒,并不是染色綫螺旋化的部分^[51]。Gale 在 1954 年^[57] 得出同样的結果。然而 Gale^[58] 稍后的資料认为 Ris 的解釋适用于这种染色粒,也适用于别的减数分裂期內的染色体的染色粒。

在观察和解釋染色粒本质时所发生的矛盾,是由于在以可見光显微鏡分析其結構时有許多困难。对染色粒超薄切片进行电子显微鏡研究,可能部分地解决这些問題,并提供有关染色粒本质的重要的补充知識。电子显微鏡技术的研究证明,在許多場合下,說細綫期染色体的染色粒是紧密地被扭轉的均匀染色綫部分,这一概念是正确的。Ris^[133;134] 曾得到細綫期染色体亚显微結構的清晰照片(图 4)。显然,它們是由 8 条絲形成,在染色粒間区并行排列,而在染色粒处則螺旋化。每一条絲都是分开的,粗約 500 Å。

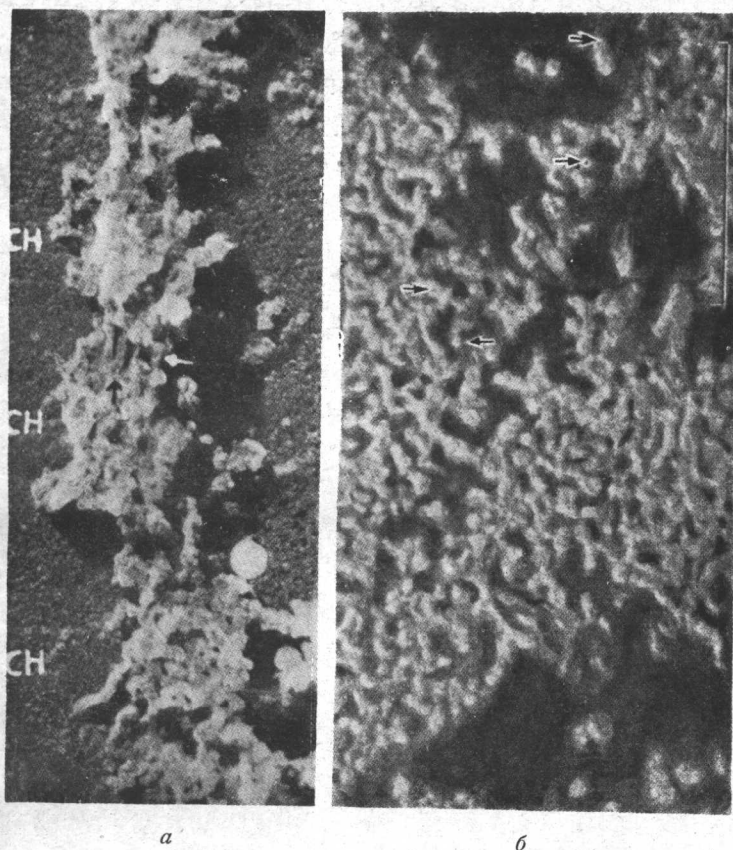


图 4 *Lilium longiflorum* 染色体的亚显微结构 (Ris, 1957)
 a—细线期染色体的一段: CH—染色粒。有紧密螺旋化的微细原纤维。箭头表示直径为 $500\text{\AA}$ 的原纤维分成为两条粗 $250\text{\AA}$ 的最基本的染色体丝。b—间期核(花药)的切片。在横切面上,直径为 $200\text{\AA}$ 的染色体丝有电子密度较小的中心

这与直径为 $250\text{\AA}$ 的最基本的染色体丝的资料相符合。

关于双翅目多线染色体圆盘区染色粒亚显微结构的许多资料是相互矛盾的。Ris^[134], Yasuzumi^[182,178], Gay^[60], Kaufmann^[77] 根据他们所发表电子显微镜照片,认为圆盘是由粗约