

生物学研究概说

植物细胞遗传学

〔英〕 D. M. 穆 尔 著



科学出版社

• 生物学研究概说 •

植物细胞遗传学

〔英〕 D. M. 穆尔 著

莫慧英 译

刘祖洞 校

科 学 出 版 社

1984

内 容 简 介

本书是 J. M. 阿什沃思主编的《生物学研究概说》丛书之一, 内容包括细胞遗传学的兴起、染色体结构、染色体分裂和行为、染色体结构和数目的改变、染色体与植物进化的关系等。

可供生物学、遗传学、育种学、农学科研工作者及有关大专院校师生参考。

D. M. Moore

Outline Studies in Biology

PLANT CYTOGENETICS

Chapman and Hall, 1976

· 生物学研究概说

植物细胞遗传学

[英] D. M. 穆 尔 著

莫慧英 译

刘祖洞 校

责任编辑 蒋伯宁

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院开封印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1982年6月第一版 开本: 787×1092 1/32

1984年6月第二次印刷 印张: 3 5/8

印数: 8,501—14,700 字数: 79,000

统一书号: 13031·1903

本社书号: 2580·13-10

定价: 0.60 元

序 言

在过去 70 年左右的时间里,生物学中重大的统一论题之一,是由细胞学和遗传学提供的。这两学科结合在一起,为所有生物的变异和进化所依赖的物质和过程的理解,奠定了牢固的基础。一点也不错,很多近代课本都强调大多数真核类生物所共通的那些细胞遗传学原则。因此,为什么要在这套丛书里把动物和植物分开来讨论,很可能感到迷惑不解。这有两个主要理由: 第一,现在植物和动物的细胞遗传学资料浩如烟海,所以想在了一本小册子里把这主题概括一下,也将成为不受欢迎的泛泛之谈;第二,认识到所有生物都有共通的细胞遗传学基础,这部分地是由于实质上独特的遗传物质——DNA,可是与此同时,有时却忘记了植物和动物是不同的,有着不同的进化机遇,而且在很多情况下,利用它们共通的遗传和染色体天赋,采用不同的进化策略,反映在它们的变异方式上自然不同。从而,某些细胞遗传学过程适于在动物中观察,而另一些适于在植物中研究。在这本书里,我想先把仍然是细胞遗传学的中心课题的染色体结构和行为的某些特点先勾划出来,然后接下去讨论植物中发现的各种染色体机制,和它们在产生和导向变异中的作用,我是一个分类学和进化论的研究者,这些项目是使我对细胞遗传学感兴趣的真正理由。这样的纲要必然是选定的,甚而像本书那样,几乎完全是环绕着显花植物来讨论的,但是我仍然希望所附的文献能鼓励读者,去查阅原始资料,这些资料包括了细胞遗传学的发展历史,而最重要的是,使读者能鉴赏已经完成的大量工作,并能认识到艰巨的任务在等待着我们。 D. M. 穆 尔

目 录

序言	iii
第一章 细胞遗传学的兴起	1
1.1 染色体的发现	1
1.2 遗传学的出现	4
1.3 遗传的染色体学说	5
1.4 连锁、交换和染色体图	8
第二章 染色体结构	11
2.1 染色丝和染色单体	11
2.2 着丝点、端粒和染色体的形状	14
2.3 常染色质和异染色质	17
第三章 染色体分裂和行为	23
3.1 染色体活动和细胞周期	23
3.2 染色体复制	27
3.3 染色体配对和交叉	29
3.4 染色体的分离和减数分裂驱动	32
3.5 植株内的变化	35
第四章 染色体改变：结构	40
4.1 缺失	41
4.2 重复	42
4.3 倒位	44
4.4 易位	49
第五章 染色体改变：数目	55
5.1 多倍性	55
5.2 单倍性	61
5.3 非整倍性	64

5.4 超数染色体	71
5.5 性染色体	74
第六章 染色体和植物进化	80
6.1 染色体和繁育体系	80
6.2 染色体和分布	85
6.3 染色体和物种形成	90
6.4 染色体和主要的进化趋向	96
进一步阅读推荐的书	102
英汉名词对照和索引	104

第一章 细胞遗传学的兴起

1.1 染色体的发现

细胞学是研究细胞的科学，在十七世纪就开始了，那时 Hooke (1635—1703)、Grew (1641—1712) 和 Malpighi (1628—1694) 使用原始的显微镜，进行最初的观察，最后导致 Schleiden 和 Schwann (1838—1839) 的学说，认为细胞是所有生物的结构和功能的基本单位。大约在那个时候，普遍地采用了复式显微镜，使细胞学得以迅速地发展，从而到 1858 年 Remak 和 Virchow 能够提出所有细胞都是从已有的细胞分裂而来的看法。Hertwig^[1] (1875) 在海胆卵上的观察，对细胞核的重要性有了深入的了解，因此认识到核在受精和细胞分裂中的作用。

以后几年，对染色体在细胞周期中的作用有了了解，并有一些描述。Flemming, van Beneden 和 Strasburger 三人观察和描述了某些动物和植物的有丝分裂(图 1.1)，以及减数分裂的主要特征^[6,7]，而 von Winiwarter^[2] 更详细地描述了减数分裂(图 1.2)，同时 Balbiani^[3] 和 Carnoy^[4] 发现和观察了双翅目昆虫 (Diptera) 的唾腺染色体。Van Beneden 证明，在有丝分裂时，染色体的两个单体分别移到相对的两极，并证明已受精的蛔虫 (*Ascaris*) 卵，从每一亲体得到等数的染色体，配子形成前，在减数分裂期间染色体数目减半，因此从一个世代到另一个世代染色体的数目保持恒定不变。虽然在这时期细胞学仍是组织学或胚胎学的一个分支，但是大部分由于 Roux^[5] 和

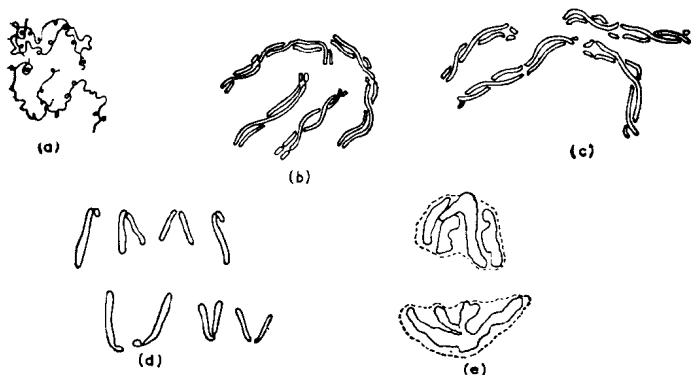


图 1.1 有两对染色体植物的有丝分裂图解

一对是亚端部着丝点，另一对是中间着丝点。有丝分裂是一个连续的过程，但通常分为 4 个时期——前期、中期、后期和末期。有丝分裂开始时，在核中可以看到长的、丝状的染色体，每一染色体由两个染色单体组成。在整个前期，每一染色单体发展着内螺旋，这样不断缩短变厚，由于继续的螺旋化，更容易看到，只有有着丝点的地方，有时还有其它染色体区段（次级缢痕）是例外。在前期（a），染色体通常显示松驰的残留螺旋，这是由上一次分裂期间的螺旋遗留下来的。快到中前期（b），染色体愈加清楚，可以看到染色单体互相缠绕，形成相关螺旋。在前期之末，染色体的收缩达到最大限度，核膜崩解，由蛋白质构成的纺锤体在细胞两极间发展着。到中期（c），着丝点与纺锤体相连，并移动到细胞两极的中间赤道板上。在后期（d），每一染色体的姊妹着丝点分开，顺纺锤体向两极移动，而染色单体（现在是子染色体）拖在它们的后面。当子染色体靠近两极时，它们愈加集合在一起，核膜重新在极方每一群染色体的周围形成，内螺旋放松，所以末期染色体不断变长、变细，更加看不清楚。当核进入间期时，每一子细胞具有相等的基因和染色体组

魏斯曼 (Weismann)^[6] 的影响，染色体是遗传的物质基础这个概念已逐渐地被接受了。在这种学术背景下，Wilson^[7] 写了他的杰作《发育和遗传中的细胞》的第二版，这书出版的那一年，正好是孟德尔 (Mendel) 的遗传学论文被重新发掘出来，并为科学界所知道。

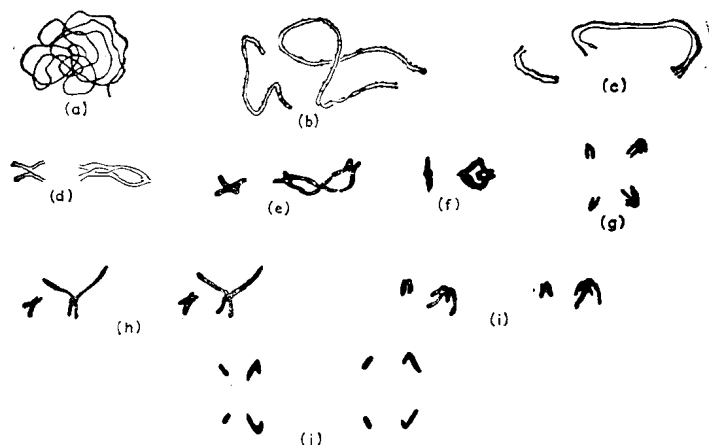


图 1.2 有两对染色体的植物的减数分裂图解

相继的两次分裂，每次分裂有 4 个时期；第一次前期又分为 5 个时期。减数分裂开始细线期 (a) 时，染色体似乎是单条的（在某些电镜照相中，可以看到染色体是双重的）；染色体上紧密地螺旋着的染色粒使它们呈现念珠状。在偶线期 (b) 时，同源染色体正确地配对，形成二价体。在粗线期 (c)，染色粒看不到，同源染色体互相缠绕，内部也形成螺旋，染色体不断缩短变粗。在螺旋松弛的地方，可以看到每一染色体有两个染色单体，但是在双线期 (d)，两个单体看得很清楚，这时同源染色体分开，显示出交叉。交叉显然是由非姊妹染色单体的断裂和重新愈合后形成的，交叉可能向端部移动（端化）。在浓缩期 (e)，染色体几乎充分收缩，姊妹染色单体逐渐看不清楚，着丝点可能看到。稍后，核仁消失，核膜崩解，纺锤体形成，第一次前期结束。到第一次中期 (f)，二价体的着丝点位于纺锤体赤道面的等距离处。在第一次后期 (g)，着丝点移向极方，拖曳着染色体的两臂，由于姊妹染色单体间的引力消失，两单体分得很开。在第一次末期之后，在第二次减数分裂开始之前，可能有一间期，也可能没有。到第二次前期 (h) 时，染色体可能已经没有大螺旋，染色体比较长、比较细，也可能仍旧收缩着；姊妹染色单体分得很开，只有在双重着丝点的地方联系在一起。在第二次中期 (i)，配对着的着丝点移向纺锤体赤道面，在第二次后期 (j)，着丝点分开，染色体移向两极，在第二次末期时，形成 4 群染色体，每群染色体数只有亲本的一半

1.2 遗传学的出现

遗传学的历史常常被追溯到亚里士多德 (Aristotle), 甚至追溯到 Hippocrates。亚里士多德认识到, 个体可能像它的远祖, 倒不像他们的双亲, 而且肢体残缺的结果是不传给后裔的; 但是保持到现今的这个学科的基础是在十八世纪时奠定的。从而, Kölreuter 在 1761 年和 1766 年之间, 发表了他在植物上广泛杂交的结果, 他认为杂种常常介于双亲之间, 差异很大的类型间进行杂交, 常常是不育的; 他也着重指出, 正反交的杂种是一样的, 甚至更早些时候 Robert Fairchild (1719) 在石竹属 (*Dianthus*) 的杂交后代中, 观察到重瓣花对单瓣花是显性^[8]。在以后的百年间, 从园丁、农民和猎人那里得到的动物和植物方面的资料不断积聚, 由达尔文 (Darwin) 汇集在《动物和植物在家养下的变异》(1868) 一书中。这是一本很有意义的参考书。在这本书中, 达尔文像 Gaertner (1772—1850) 一样, 强调了杂交第二代和以后几代的变异性比第一代大得多。然而, 多数可供利用的观察没有考虑到各别的性状, 而是叙述了每一个体的总的特征。

在这背景下孟德尔从 1856 年开始做了一系列实验, 在 1865 年他向 Brno 博物学会做了报告, 并发表在下一年的学会会报中, 孟德尔所以能够系统地阐明他的著名理论, 那是因为他不是考虑他所研究的机体的多数特性, 而只注意少数界限分明的特性。他计算他做的每个杂交得来的有着不同性状的个体数目, 并且一代代这样计算, 而更重要的是, 他相信单个花粉粒使单个卵细胞受精, 他不厌其烦地用紫茉莉 (*Mirabilis*) 试验这个事实, 而这个事实在他那个时代以前不久才被知道, 且不为像达尔文那样同时代的人所普遍认识。由此得出的孟

德尔遗传定律是由于遗传因子的存在,这因子后来被约翰逊(Johannsen)^[9]称之为基因,对基因的性质并不清楚,只在配子中以单个存在,在合子中以双倍存在,而且可以有不同的状态,或不同的等位基因^[10]。

众所周知,孟德尔的工作被忽视了35年。这段时间里,达尔文的进化理论有了进一步发展,像 de Vries、Bateson、Galton 和 Haacke 这些工作者,从专心于连续变异,转而对不连续变异发生更大的兴趣,同时魏斯曼观点被更广泛地接受,认为带有个体的遗传素质的染色体,在每个配子中减半。虽然在遗传机制方面没有一致的看法,染色体的性质还有许多地方需要弄清楚,但是当孟德尔的工作被重新发现,并且被 Correns、de Vries 和 von Tschermak^[11] 在1900年所证实的时候,孟德尔的工作得到应有的承认。

1.3 遗传的染色

虽然,在孟德尔工作被重新发现时,已经臆测到染色体和基因间的关系,但是还花了3年多的时间建立了坚持到现在的说明。那个时期里, Montgomery (1901) 和 Sutton (1902) 在蚱蜢的工作上指出,染色体清楚地成对,常常有一定的形状和大小,并表明联会是母本和父本染色体的结合,同时 Winiwarter (1901) 根据他在兔子卵巢减数分裂的研究得出结论说,在第一次减数分裂中的二价体,是由于染色体并排配对的结果,而不是像魏斯曼和其他人^[12]所相信的那样尾连尾所形成的。Boveri (1902) 进行海胆卵的多精受精的研究,根据他的研究,认为每个个体的染色体在相互间是不相同的,并指出全套染色体是细胞的正常发育所需要的。在1902年 Correns 和 Cannon 两人指出,孟德尔的分离和染色体的减数是紧紧平行

的,因此得出结论说,基因在染色体上;但是他们像 de Vries 在一年以后一样,在许多假设上是不正确的。例如像这样的观点,在减数分裂时母本染色体和父本染色体分到相对的两极去^[11],那是不正确的。在同一年, Guyer 的两篇文章表明一种意想,认为不同对的染色体间的随机分配,这会得出基因的独立分配,这正是孟德尔所需要的,虽然细胞学的证明直到 1913 年才得到(Carothers^[12], 图 1.3)。然而在 1903 年, Sutton 把细胞学和遗传学的资料集合起来,明确地证明了染色体在遗传中的作用,因而牢固地建立了细胞遗传学的领域。Boveri

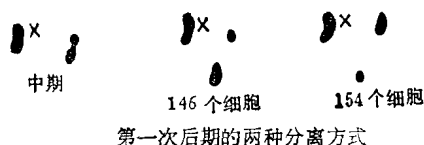


图 1.3 Carothers^[12] 在苯蝗 (*Brachystola*) 的减数分裂后期时观察到, 未配对的 X 染色体与大小异形的一对染色体的分离是相互独立的

在同年发表的文章中提出了许多相同的概念, 因此把基因和染色体传递联系起来的假说称为 Sutton-Boveri 假说。这个假说概括如下:

1. 在体细胞中有两组相同的染色体; 一组来源于母亲, 一组来源于父亲。同源成对的染色体的存在和基因成对的存在是平行的。

2. 染色体在各个细胞分裂期间, 保持形态的特征; 基因显示同样的连续性。

3. 在减数分裂时, 同源染色体配对, 然后每对的两个成员分离, 进入不同的生殖细胞, 每对的分离和其他各对的分离是独立的; 在配子形成前的某个时候孟德尔基因独立地分离。

4. 每个染色体, 或每对染色体, 在生活中和在个体发育

中有一定的作用。

Sutton 除了建立基因和染色体之间的相互关系以外，他还认为某些基因必须不独立分配(连锁)，否则，像他所注意到那样，“明显不同的性状数目……就不能超过染色体的数目”。

在 1901 和 1906 年，McClung、Stevens、Wilson 和其他的人，把一个特定的遗传性状和一个特定的染色体联系起来，他们指出，在半翅目和直翅目昆虫中，雌的染色体比雄的多一个^[3]。这个所谓 X 染色体出现在所有卵中，但只出现在 50% 的精子中，所以形成的合子一半是 XX，是雌的；而一半是 XO，是雄的。在甲虫、昆虫、哺乳类和其他类群中，有一个跟 X 染色体部分同源的一个小 Y 染色体，证明性决定属于同一模式——雄配子的性染色体决定子代的性别——然而，发现鸟类和鳞翅目昆虫有一相反情况，雌性是杂合的，证明了染色体对性决定的重要性。

摩尔根证明某一特定基因与某一特定染色体有关，他指出在果蝇中隐性白眼基因 (w) 的遗传和 X 染色体是平行的 (图 1.4)。白眼基因位于 X 染色体上的确切证据是 Bridges^[15]

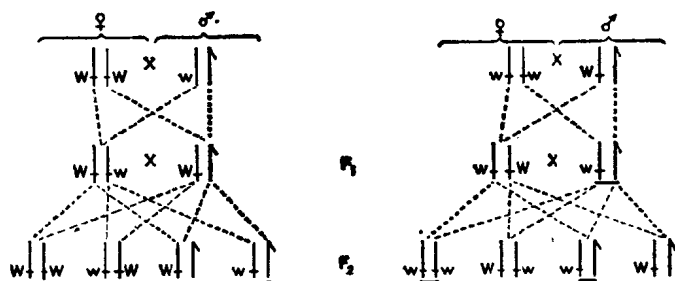


图 1.4 果蝇 (*Drosophila*) 的白眼基因 (w) 和红眼基因 (W) 的遗传

正反杂交表示 W 基因和 X 染色体 (↓) 的平行传递, Y 染色体用

↑ 表示。白眼表型下加横线

提供的,他发现有时白眼雌蝇和红眼雄蝇杂交,在 F_1 子裔中得到例外的白眼雌蝇或红眼雄蝇。发现这是由于雌蝇在减数分裂时X染色体没有分开,因此例外地产生了带有两个X染色体或没有X染色体的卵,这结果表明在图 1.5,白眼雌蝇的XXY组成已由细胞学证实了。Bridges 发现,如白眼基因和

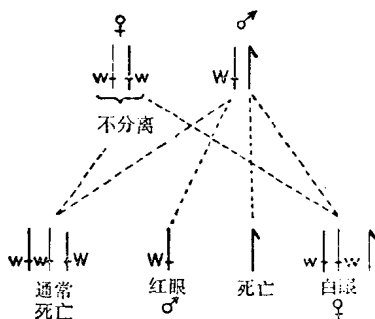


图 1.5 白眼雌蝇 (ww) 与红眼雄蝇间的杂交结果, 注意 X 染色体的不分离

其他基因位于 X 染色体上时, 基因遗传和染色体传递的相互关系是确切无误的, 因而提供了基因是在染色体上的第一个关键性的证据。

1.4 连锁、交换和染色体图

上面已注意到, Sutton 曾经指出, 如果基因的座位 (loci) 比染色体多, 这个事实以后在广泛研究过的所有动物和植物中都得到充分的证明, 那么他的学说就不允许孟德尔的独立分配定律运用到同一染色体上的那些基因了。Bateson 和 Punnett^[16] 在甜豌豆上的资料提供了这种连锁的遗传学证据, 而 Sturtevant^[17] 证明了基因在染色体上直线排列, 并开始应用三点测交来进行基因作图, 不久 Painter^[18] 的唾腺染色体技术和

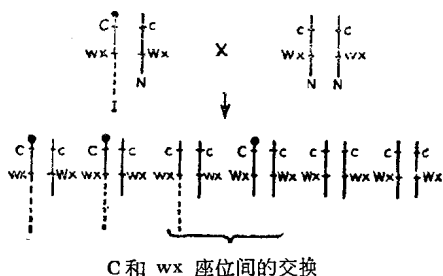


图 1.6 玉米杂交证实重组和交换间的相关
一株玉米,对有一端部结节和一段额外长区段(——)的染色体(I)和正常染色体(N)是杂合体,同时对决定蜡质胚乳(wx)或淀粉质胚乳(Wx)基因与决定有色胚乳(C)或无色胚乳(c)基因是杂合体

Muller^[19] 的 X 射线能同时引起基因突变和染色体结构改变的发现,使上述两点在细胞学上得到了证实。最后 Creighton 和 McClintock^[20] 证明玉米中基因重组和细胞学交换之间的关系(图 1.6),因此把一个细胞遗传学上的机制带到显著的地位,但这个机制经过 40 多年以后,仍未充分了解。

参 考 文 献

- [1] Hertwig, O. (1875), *Morph. Jahrb.*, 1, 347—434.
- [2] Whitehouse, H. L. K. (1965), *The Mechanism of Heredity*, Chap. 6, Arnold, London.
- [3] Balbiani, E. G. (1881), *Zool. Anz.*, 4, 637—641, 662—666
- [4] Carnoy, J. B. (1884), *La Biologie Cellulaire*,
- [5] Roux, W. (1883), *Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren*, Engelmann, Leipzig.
- [6] Weismann, A. (1889), *Essays upon Heredity*, Oxford University Press, Oxford.
- [7] Wilson, E. B. (1900), *The Cell in Development and Heredity*, edit. 2., Macmillan, New York.
- [8] Zirkle, C. (1951). In: *Genetics in the 20th Century*, Dunn, L. C. (ed), Macmillan, New York.
- [9] Johannsen, W. (1903), *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*, Fischer, Jena.
- [10] Bateson, W. and Saunders, E. R. (1902), *Rep. Evol. Cttee Roy.*

Soc., **2**, 1—55.

- [11] Sturtevant, A. H. (1965), *A History of Genetics*, Harper and Row, New York.
- [12] Carothers, E. E. (1913), *J. Morph.*, **24**, 487—511.
- [13] Sutton, W. S. (1903), *Biol. Bull.*, **4**, 231—251.
- [14] Morgan, T. H. (1910), *Science*, **32**, 120—122.
- [15] Bridges, C. B. (1916), *Genetics*, **1**, 1—52, 107—163.
- [16] Bateson, W. and Punnett, R. C. (1905—08), *Rep. Evol. Cttee Roy. Soc.*, **2—4**.
- [17] Sturtevant, A. H. (1916), *J. Expl. Zool.*, **14**, 41—59.
- [18] Painter, T. S. (1933), *Science*, **78**, 585—586.
- [19] Muller, H. J. (1927), *Science*, **66**, 84—87.
- [20] Creighton, H. B. and McClintock, B. (1931), *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **17**, 492—497.

第二章 染色体结构

虽然 Feulgen 和 Rossenbeck^[1] 用专一的染色技术已证明脱氧核糖核酸 (DNA) 主要是在染色体中 (也存在于线粒体和其他细胞器中), 但是 20 年后, Avery、Macleod 和 McCarty 才证明 DNA 是主要的遗传物质。在 1953 年, Watson 和 Crick 提出双螺旋学说, 双螺旋允许 DNA 的正确配对和复制, 也说明了变异可能是怎样产生的, 细胞遗传学中的中心问题似乎是已经解决了^[2]; 细菌和其他原核类的染色体 (基因带, genophore) 的研究^[3] 的确也证明了这一点。然而, 大多数动物和植物 (真核类) 的染色体都含有更多的 DNA, 排列成直线状, 而不是环状。跟基因带不一样, 染色体中的 DNA 是规则地和密切地同组蛋白分子结合在一起, 虽然它们排列的方式大部分仍未解决, 还是细胞遗传学的主要问题之一。有关染色体结构的知识, 来自 4 个方面 1) 光学显微镜, 用明视野, 或相差照明; 2) 电镜; 3) 细胞化学; 4) 遗传学行为。

2.1 染色丝和染色单体

2.1.1 大体结构

大多数都认为, 在间期细胞核中染色体结构的基本单位是很多细线, 只有用干涉显微镜才能看到。细胞开始分裂时, 这些染色丝形成螺旋, 染色丝缩短, 体积增大, 所以它们就可以用相差显微镜看到, 或者在固定以后用复红、洋红或奥辛 (orcein) 等染色, 可用普通光学显微镜看到。已经表明这些染