

分子遗传学

[美] G. S. 斯坦特 著

科学出版社

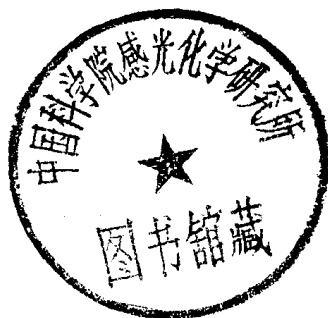
DFIP/04
-DF19/29

分子遗传学

[美] G. S. 斯坦特 著

中国科学院遗传研究所《分子遗传学》翻译小组 译

杨纪柯 杜若甫 莫鑫泉 校



科学出版社

1978

内 容 简 介

分子遗传学是一门年轻而发展很快的学科，它的发展使遗传学的研究进入一个新的阶段，并对现代生物学的发展起了相当的推动作用。

本书共分二十一章，比较系统地介绍了分子遗传学的发展历史和各方面的重要研究内容和成就。可供遗传学、生物学、基础医学等教学和科学研究工作者参考。

G. S. Stent

MOLECULAR GENETICS

W. H. Freeman and Company, 1971

分 子 遗 传 学

[美] G. S. 斯坦特 著

中国科学院遗传研究所《分子遗传学》翻译小组 译

杨纪柯 杜若甫 莫鑫泉 校

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1978年12月第一版 开本：787×1092 1/16

1978年12月第一次印刷 印张：25 1/2

印数：0001—28,130 字数：591,000

统一书号：13031·832

本社书号：1189·13—10

定价：3.10 元

35.1481
2

译 者 的 话

分子遗传学是一门年轻而发展很快的学科，它的发展不仅使遗传学的研究进入一个新的阶段，而且对现代生物学的发展也起了相当的推动作用。

本书共分二十一章，比较系统地介绍了经典遗传学和分子遗传学的继承、发展关系；分子遗传学的发展历史；分子遗传学的各方面重要内容：如转化，转导，DNA 结构、复制、转录和翻译，遗传密码以及调节控制与基因功能等，比较详尽地介绍了 1970 年以前取得的重要成就并附有文献索引。本书是近年来介绍分子遗传学比较系统和通俗易懂的一本书。对于从事遗传学、生物学的教学和科学研究工作者，有一定参考价值。为此，我们结合工作需要，组织翻译了本书，以供参阅。

本书只能反映 1970 年以前分子遗传学发展的概貌。至于各个方面深入研究的内容，特别是七十年代以来新的研究进展，诸如补充和丰富了 DNA→RNA 转录中心法则的反向转录酶的发现；癌的发生；人工合成具有生物活性的基因；遗传工程由理想而初步导向实用以及应用微生物研究的成就开始在真核细胞方面开展了一系列分子生物学的研究等，只有通过查阅有关的专门文献以资补充了。

我们对书中一些与科学研究无关的图片等在翻译时作了删节。由于我们水平所限，本书在译校等方面一定存在许多谬误和不足，请予批评指正。

译 者

1977 年 3 月

1103605

• i •

目 录

第一章 遗传	1
格里高·孟德尔 (1) 染色体 (3) 孟德尔定律被重新发现 (7) 果蝇 (10) 经典遗传学 (14) 分子遗传学的诞生 (15)	
第二章 细胞	19
细胞化学 (19) 细菌 (26) 基本问题的重述 (35)	
第三章 代谢	37
发酵 (37) 葡萄糖以外其它糖类的代谢 (43) 基体的合成 (44) 关于代谢作用的总结 (51)	
第四章 酶	53
酶的结构 (54) 酶的作用 (70) 酶活性的控制 (74)	
第五章 基因	77
“酶不能制造酶”悖论 (77) “一个基因一个酶”学说 (78) 细菌突变型 (81) 温度-敏感突变型 (84) 途径分析 (85) 基因-蛋白质关系 (88)	
第六章 突变	91
多态性、单态性和离异性 (91) 抗噬菌体的变异体的原始 (93) 抗药物的突变型 (104) 正向突变、回复突变和抑制因子突变 (107)	
第七章 转化作用	111
转化因子 (111) 转化的效率 (117) 基因连锁 (120)	
第八章 DNA 结构	122
当量规律 (122) Watson-Crick 结构 (124) 双螺旋的变性 (128) 双螺旋的复性 (130) 遗传密码的试拼 (133)	
第九章 DNA 复制	137
基本问题的第二种说法 (137) Watson-Crick 复制机制 (137) Meselson-Stahl 实验 (139) 密度测定 (142) 复制次序 (144) DNA 分离 (150) 酶促 DNA 合成 (152)	
第十章 接合作用	157
经典的杂交实验 (157) 单向转移与 F 性因子 (160) 高频率给体品系 Hfr (163) 定向传递 (163) $F^+ \times F^-$ 杂交的本质 (166) 圆圈形染色体 (168) 作为一种游离基因的性因子 (170) 接合管与催动作用 (173) 在部分合子中的遗传重组 (177)	
第十一章 噬菌体的增生	186
病毒 (186) 效价测定法 (188) 结构与成分 (189) 一级增生实验 (191) 晦暗期 (193) Hershey-Chase 实验 (195) 噬菌体前体的合成 (197) 噬菌体诱生的酶 (202) 微型噬菌体 (203)	
第十二章 重组	208
噬菌体突变体 (208) 遗传图 (216) 交配池 (220) 杂合子 (221) 重组的机	

理 (225)	
第十三章 遗传的细微结构	230
把遗传图绘制得更细些 (230) 顺反子 (234) 突变的分子机制 (238) 诱变因素 (240) 回复突变 (244) 突变的杂合体 (246) 遗传密码的一般特性 (248)	
第十四章 溶源性和转导	254
溶源菌 (253) 原噬菌体的本质 (256) 接合子诱导和抑制基因 (260) 溶源化的遗传控制 (260) 原噬菌体的染色体的整合 (261) 限制转导 (263) 一般性转导 (267) 一般性转导片断的来源 (269) 绘制细微结构图 (272) 基因和蛋白质的同一线性关系 (276)	
第十五章 DNA 交易作用	279
寄主控制的限制和修饰作用 (279) DNA 转甲基作用 (281) DNA 的修复 (283) 修复和重组 (287) 紫外线诱变过程 (289)	
第十六章 DNA 转录	292
核糖核酸,即 RNA (292) 核糖体 (293) 信使 RNA (295) RNA-DNA 杂交 (299) RNA 多聚酶 (302) RNA 链的生长速度 (304) 转录的起动 (305)	
第十七章 RNA 的翻译	307
多肽链生长的方向 (307) 多元核糖体 (309) 转接器 (313) 转移 RNA 的结构 (318) 氨基酸装配 (321) 肽链的开始和核糖体循环 (322) 错误意义的抑制基因 (326)	
第十八章 遗传密码	328
氨基酸的取代 (328) 人工合成的信使 RNA (330) 密码表 (334) 密码的方向 (336) 反密码子与 tRNA (339) 无字义密码子 (342) 无字义抑制 (346) 密码的进化 (348)	
第十九章 遗传的 RNA	350
烟草花叶病毒 (350) 感染性的 RNA (353) 两种雄性特有的噬菌体 (354) RNA 复制 (357) 噬菌体蛋白质的合成 (359) RNA-噬菌体遗传学 (360)	
第二十章 基因作用的调节	362
酶的诱导 (362) 酶形成的遗传控制 (365) 抑制物 (366) 操纵基因和操纵子 (367) 酶的抑制 (370) RNA-DNA 的杂交 (371) 启动子 (373) 原噬菌体的免疫和诱导 (374) 核糖体合成的控制 (376)	
第二十一章 几个派生的问题	379
染色体结构 (379) 染色体复制和重组 (381) 染色体的冗余性 (383) 核与细胞质的关系 (386) 线粒体 (388) 细胞分化 (390) 免疫反应 (395) 大脑 (398)	

第一章 遗 传

格里高·孟德尔

1965年一个夏天的傍晚,在捷克布尔诺的莫勒温镇的一座教堂里挤满了人,他们是来参加为已故的过去是基督教修道院院长格里高·孟德尔(Gregor Mendel)而开的纪念会的。这次集会在这座教堂600年历史中最热闹的一次。使那样一群大部分是非教徒的人聚集在一起,并不是因为他们对那位已去世的主教有多大的虔诚,而是出于对遗传学奠基人的由衷的景仰。他们是应捷克斯洛伐克科学院的邀请从世界各地来到布尔诺的各国遗传学家,在曾是孟德尔自己的教堂中庆祝孟德尔于1865年对布尔诺的自然科学学会报告的《植物杂交实验》论文发表100周年纪念。这次纪念会还可能具有另外一种象征性的意义,即相当于一次遗传学者的毕业演习。这些学者的工作其实并不仅仅在一个世纪以前才开始,而是早在一万年前的新石器时代就有了,时至今日,大家对于生物怎样遗传的知识的探求,已快要达到它的目的了。

由于生物有机体将其本身特性传给后代的能力是如此明显,因此无疑它是人类最早的科学观察对象之一。事实上,石器时代近东的居民能从野生的原型生物培育出某些我们家养的动物和谷类作物,这正是对遗传和选择育种可能性的认识。在生物技术科学中这样的第一个成就引起了文明的开端——使富沃的土耳其国在大约公元前8,000年时从渔猎的寻食社会转变到定居的农业部落社会。在无数次的育种经验中收集到的实际知识是作为魔术或教规传下来了。例如圣经有“毋令汝牝,配以异牡;毋令汝亩,植以异种”的诫条,表明了古代的希伯来人知道保持动植物纯系的重要性。在古时候,育种的规律也有应用于人种的,例如在古希腊各国就有杀死有缺陷的初生儿的风俗。直到十九世纪以前,这些古代为物种的选择和育种而设的规则和教条还没有显著的改进。

古希腊哲学家对遗传过程作了某些设想,在公元前五世纪希波克拉底提出了第一个为人所知的遗传学理论,他至少把这个理论在他的医学学校中讲授过。他认为子代具有其亲代的特性,那是因为在精液或胚种里集中了来自亲体内所有部分(不论是健康的和不健康的)的微小的代表性元素。子代胚胎的相应部分于是被认为是精液或胚种提供的亲代元素所构成。按照这个观点希波克拉底相信获得性状的遗传。例如,他认为长头特性是由古代对新生儿的正常圆形软头骨进行人为的矫形手术的风俗所造成的。此后不到一个世纪,亚里斯多德提出希波克拉底观点的不恰当。他认为子女的胚胎不能是从亲体汇集的代表性元素所重新组成的,因为:(1)亲代(也包括植物)产生有其特性的后代(如灰色的头发)只是到生命生殖的后阶段才呈现出来。(2)身体仅仅是胚胎的外套,因此希波克拉底理论导致了荒谬的推论,即亲代的大衣和靴子也送它们的代表到精液或胚种中去了。(3)残废了的和有残缺的亲代的下代不总是显出他们上代的缺陷。

因此,亚里斯多德就提出了以下的学说:父亲的精液不是提供胚胎的组成元素,而是

供给把母亲未成形的血液形成其后裔的“蓝图”。这样,亚里斯多德认为生物遗传不是通过身体部分样本生殖的传递,而是归因于为个体胚胎发育所需的信息的传递。这项由亚里斯多德提出的涉及遗传本质的深刻见解,在随后的二十三个世纪中已被人们所遗忘。而在他的生殖生物学中不被人们所遗忘的部分,主要地却是些关于在差异很大的动物物种间的各种离奇的杂交配种的描述而已。例如他迷信在骆驼和豹之间的杂交会生出长颈鹿,鳗鱼会到陆地上来与蛇交配等等。在对物理科学兴趣开始觉醒,而对教条式的迷信予以抛弃的文艺复兴时代中,产生了少数有关遗传的新观点。当时确实出现了一种甚至比希波克拉底主义还要近情的见解即先成论,这种见解认为个体发育的过程只不过是存在于父亲的精液或母亲的血液的一个预先形成了的小人的扩展而已。因此,这个观点必然导使大家迷信人类的全部后代都是在亚当或夏娃的身上就象一套无限的中国式魔箱那样按照指定给男性和女性的相对作用一个套一个地已经做好了。一直到了孟德尔提出了他的崭新的见解以后,才开始了一个新时代,在这个时代里控制人类和其他生物的自身生殖的机制才终于被揭示出来了。

孟德尔为了他的“植物杂交实验”在他的布尔诺教堂的园圃中培育了普通豌豆 *Pisum sativum* (图 1-1)。孟德尔所以选用豌豆作育种实验,是因为豌豆花有如此的构造,使它

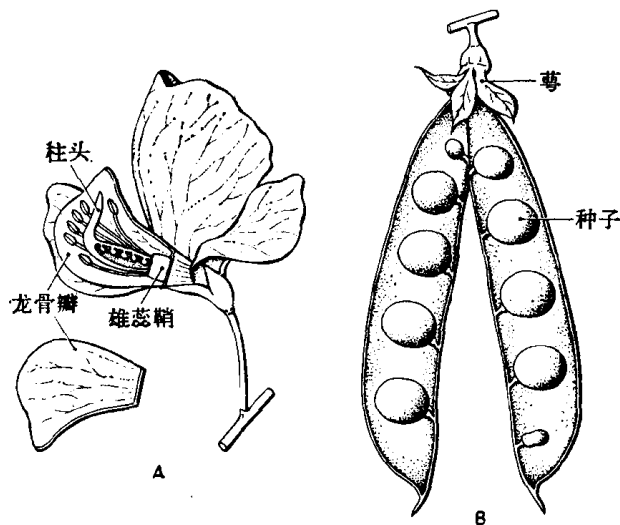


图 1-1 A. 在自花授粉中的豌豆花。为能看到那些产生雄性生殖细胞即花粉的雄蕊以及那接受来自雄蕊的花粉的柱头,把围绕生殖器官的龙骨瓣的一部分切去了。花粉颗粒于是沿着花粉管穿过柱头进入子房,在那里使胚珠即雌性生殖细胞受精。B. 从受精的豌豆花发育而成的含有种子的成熟果荚。

自然地是自花授粉的。这种构造使来自其它花朵的花粉不可能得到与这朵花的柱头相遇的机会,因此花的胚珠只能由自己的花粉授粉。虽然如此,仍然有可能做豌豆的杂交授粉实验,只消打开未成熟的花,去掉它的能产生花粉的花囊,然后用另一植株上的花粉去接触柱头就行。这样,孟德尔就实现了豌豆育种严格控制家系的可能性。在他支配下的有几种彼此间具有少数显著不同特性,如种子的颜色、种子的形态或茎的大小的 *P. sativum*

的品系。每一个品系都是纯系,就是由自交产生的每个后代都表显出亲代的性状。在他的论文中作为“实验 1”孟德尔报告了在两个这样的品系间如下的杂交。对产生普通圆形种子的一个品系的胚珠用产生异常的皱形种子的另一个品系的花粉来杂交授粉,并对产生皱形种子的胚珠用产生圆形种子的花粉来杂交授粉。

从这项杂交中得到几百颗杂交子一代的种子全是圆形的。第二年孟德尔种植了 253 个这种圆形的杂交种子,让它们自交,结果得到了 7324 颗子二代种子。他发现这些种子中有 5474 颗是圆的,1850 颗是皱的,得到圆:皱 = 2.96:1 的比值(图 1-2)。他又做了六个类似的具有其他单一性状差异的植物之间的单因子杂交。全部得到同样的一般性的结果:(1)在子一代中,两个不相容而对立的亲代性状只出现一个。(2)在子一代中所消失的性状在子二代的数目中出现四分之一。

孟德尔从这些观察得出了一项辉煌的推论，这项推论应列为在人类必须对于自然界的了解中最为杰出的智慧贡献之一。他推论说豌豆的遗传性状是作为离散的单位被携带并传递到后代中去的。每一颗豌豆必须获有这种单位的同源对子，其中一个得自花粉，另一个则得自胚珠，花粉和胚珠的结合产生了种子。产生这样对立性状的如圆的和皱的种子的两个同源单位，一个是显性的，而另一个是隐性的。因此，在杂交子一代中显然隐性单位在每一植株中也是存在的，但只有显性单位(圆的)的性状表现了出来。可是，子一代的花朵在自花授粉的情况下，就产生频率相等的四种种子(图 1-2)，其中只有一种取得一对隐性单位。这就使得在 F_2 代中呈现隐性单位(皱的)的性状的数目是呈现显性单位性状(圆的)数目的三分之一。

孟德尔的论文还报道了有两种彼此不同的对立性状的一对豌豆品系间的双因子杂交的结果。一个品系的种子是黄色的且是圆形的，另一个品系的种子是绿色的且是皱形的。这样杂交出的子一代种子全是黄色一圆形的。这结果与他以前用只在一种性状上有差异的种子间的杂交为基础的推论相一致，即对它们的隐性的绿色而皱形的对立性状而言，黄色和圆形是显性的遗传单位。从这种杂交种子长出的子一代杂交的花，令其自交时，在子二代的 556 颗豌豆中不仅出现了两个亲代的类型而且也出现了两个新的重组类型：其中 315 颗黄色-圆形，101 颗黄色-皱形，108 颗绿色-圆形和 32 颗绿色-皱形，四种类型的比例约为 9:3:3:1 (图 1-3)，孟德尔解释这种结果是说明由亲代的花粉和亲代的胚珠所供给子一代决定种子颜色和种子形态的两组遗传单位并不一定合在一起传到子二代，而是，他推断那里发生了亲代单位的随机分离。

可是，孟德尔的革命性的见解对于他的时代来说，仍然是太先进了，使得他在布尔诺自然科学学会的杂志上所发表他的结果和结论在以后过了 35 年还没有引起生物学界同事的注意。特别是因进化论而立刻获得声誉的和孟德尔同时代的最著名的生物学家达尔文，就从来不知道孟德尔发现了遗传单位，而实际上达尔文提出的自然选择以孟德尔的发现为依据才能运用得当，而达尔文自己的“泛生论”的遗传学机制即认为成熟器官的每一部分都产生出“小芽”并为传到子代而汇集在“种子”中的概念或多或少地与早在大约二十三世纪前希波克拉底所提出的概念一样。

染 色 体

在这同时，当孟德尔的发现还沉睡在现在知道的约 120 个接到了这本发表了的结果

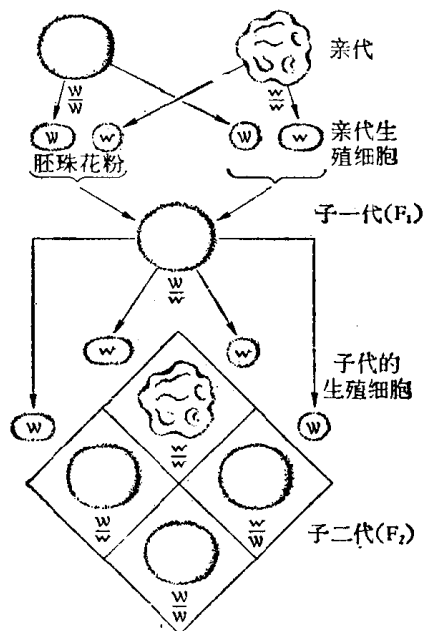


图 1-2. 孟德尔的单因子杂交。产生普通圆形种子的一个纯豌豆品系花的花粉用产生异常的皱形种子的一个纯品系花的花粉杂交授粉。圆种子植株的性状归因于一对记号为 W/W 的显性的遗传单位，皱种子植株则归因于一对记号为 w/w 的隐性遗传单位。子一代的植株全是杂合型 W/w ，因此显出显性的圆形性状。从子一代杂交种子长出植株的花让它们自交，由于每一朵这样的花产生两种类型的胚珠和两种类型的花粉，在子二代中就产生了四种类型的种子： w/w ， W/w ， w/W 和 W/W 。其中只有 w/w 种子显出隐性皱形的性状，而其他三种类型显出显性圆形的性状。

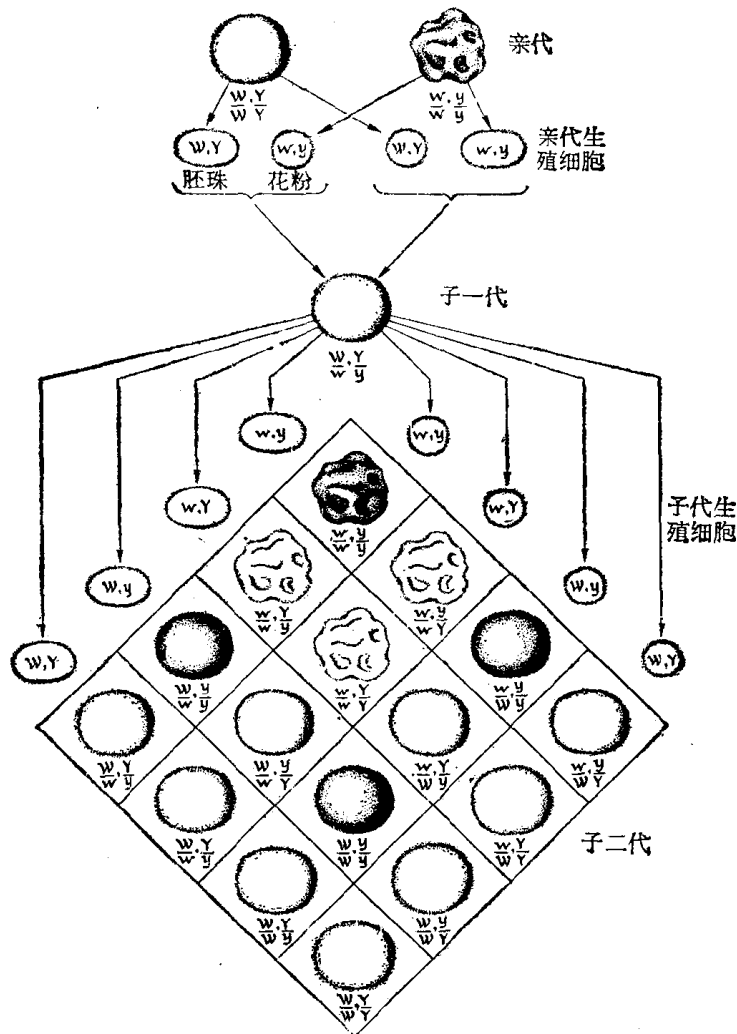


图 1-3 孟德尔的双因子杂交。产生普通圆形和黄色种子的豌豆的一个纯品系花的胚珠用产生异常的皱形绿色种子的豌豆的一个纯品系花的花粉杂交授粉。产生圆形-黄色种子的性状归因于其拥有两对记为 W/W 和 Y/Y 的显性遗传单位；产生皱形-绿色种子的性状则归因于具有两对记为 w/w 和 y/y 的隐性单位。子一代杂交的种子长出的花进行自交。由于每一朵花产生四种类型的胚珠和四种类型的花粉，因此在子二代它们就产生了十六种类型的种子。其中只有一种类型即 $w/w, y/y$ 型显现出双隐性皱形和绿色的性状。三种显出隐性皱形和显性黄色性状，三种显出显性圆形和隐性绿色的性状，还有几种显出双显性圆形和黄色的性状。

的不大有名的杂志的图书馆内满布灰尘的书架上时，对遗传机制问题却从另一个角度进行了研究。在孟德尔论文发表的时候，细胞作为生物基本生活单位的概念已确立了约三十年。然而，组成细胞的结构元素则由于显微镜设计的改进以及使各种亚细胞特征能得到特征性颜色的染色技术的应用，才刚被大家所承认。细胞结构和功能的研究即细胞学的研究所带来的第一个见解乃是细胞含有两个不同的区域，中心的核和四周的细胞质，核膜形成了核和细胞质之间的边界。其次又发现核的本身由两个在形态上不不同的部分所组成：一个是用某种染料处理后可以染上深色的颗粒状的染色质部分，另一个是不染色的核仁部分。细胞质的组成则看到是包藏着不同特性的细胞器如中心粒和液泡等。因此，到十九世纪末期如图 1-4 所示的一般性细胞图就已经出现了。

关于细胞的起源曾经有过一些争论。例如在十九世纪中叶曾有一种理论主张新细胞是由各种亚细胞组成聚集而从新产生的。但是对动植物胚胎的研究终于揭示出组成成体生物组织的细胞是从受精卵开始的一系列的细胞分裂而生成的。这一见解是在十九世纪五十年代由 R. Virchow 归纳为一个细胞起源于另一个细胞。由于认识到受精卵是作为组成多细胞生物的细胞群体的母细胞，因此也就推测到精子和卵子大小虽然不同对于从它们的结合而发育出来的个体都提供相等的遗传供量。从卵子和精子的细胞学研究表明虽然大的卵含有大量的细胞质，很小的精子差不多不含什么细胞质，但是发现卵核与精核的大小正好大致相等。由于假定卵和精子的遗传供量是相等的而它们的细胞质却很不相等，因而推论出细胞遗传的中心必定是核而不是细胞质。到 1884 年孟德尔去世时，发现了核的染色质是由许多可以数得清的丝串状即染色体组成（图 1-5），并且卵核和精核提供相等数目的染色体于受精卵之中。在受精卵和它的全部子细胞分裂时可以看到这两组染色体的每一个都纵向地分裂，

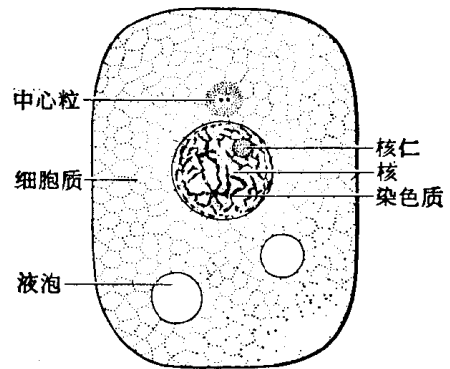


图 1-4 十九世纪末用可见光显微镜所看到的“典型细胞”的结构草图。

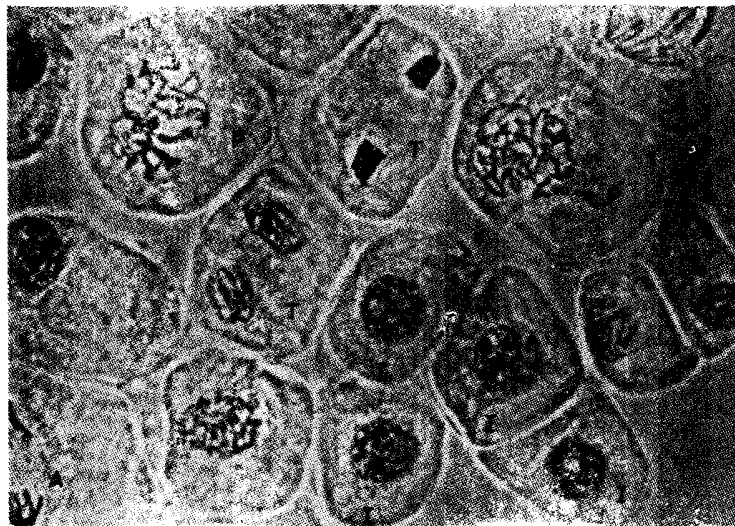


图 1-5 蚕豆 *Vicia faba* 根中正在分裂的细胞核。在标记着 P 和 A 细胞核中所看到的丝串状的颗粒是染色体，这些细胞分别处于有丝分裂的前期和后期。在标记着 I 和 T 细胞核中的染色体看不到丝串状的染色丝，这些细胞分别处于有丝分裂的间期和末期。见图 1-6。

并通过一个定名为有丝分裂的复杂过程把它们平分于两个子细胞之中（图 1-6）。通过有丝分裂发育成胚胎的每一个体细胞都得到了存在于受精卵中的双组的染色体。然而，用显微镜观察在成年动物卵巢和睾丸中的正在分裂的细胞，很快就揭示出发生在卵细胞和精细胞形成过程中染色体分裂的另一种过程，称为减数分裂（图 1-7）。在减数分裂中每一个体细胞的染色体数目减半了，其结果是作为由这动物产生的卵子和精子的核，再一次含有母亲和父亲的卵子和精子所具有的单组染色体。Wilhelm-Roux 于十九世纪八十年代在当时占优势的达尔文精神下，推论这些复杂分裂染色体的有丝分裂和减数分裂的过程不大可能是毫无道理地发展出来的，因而认为这些过程的存在是由于染色体组成了遗传

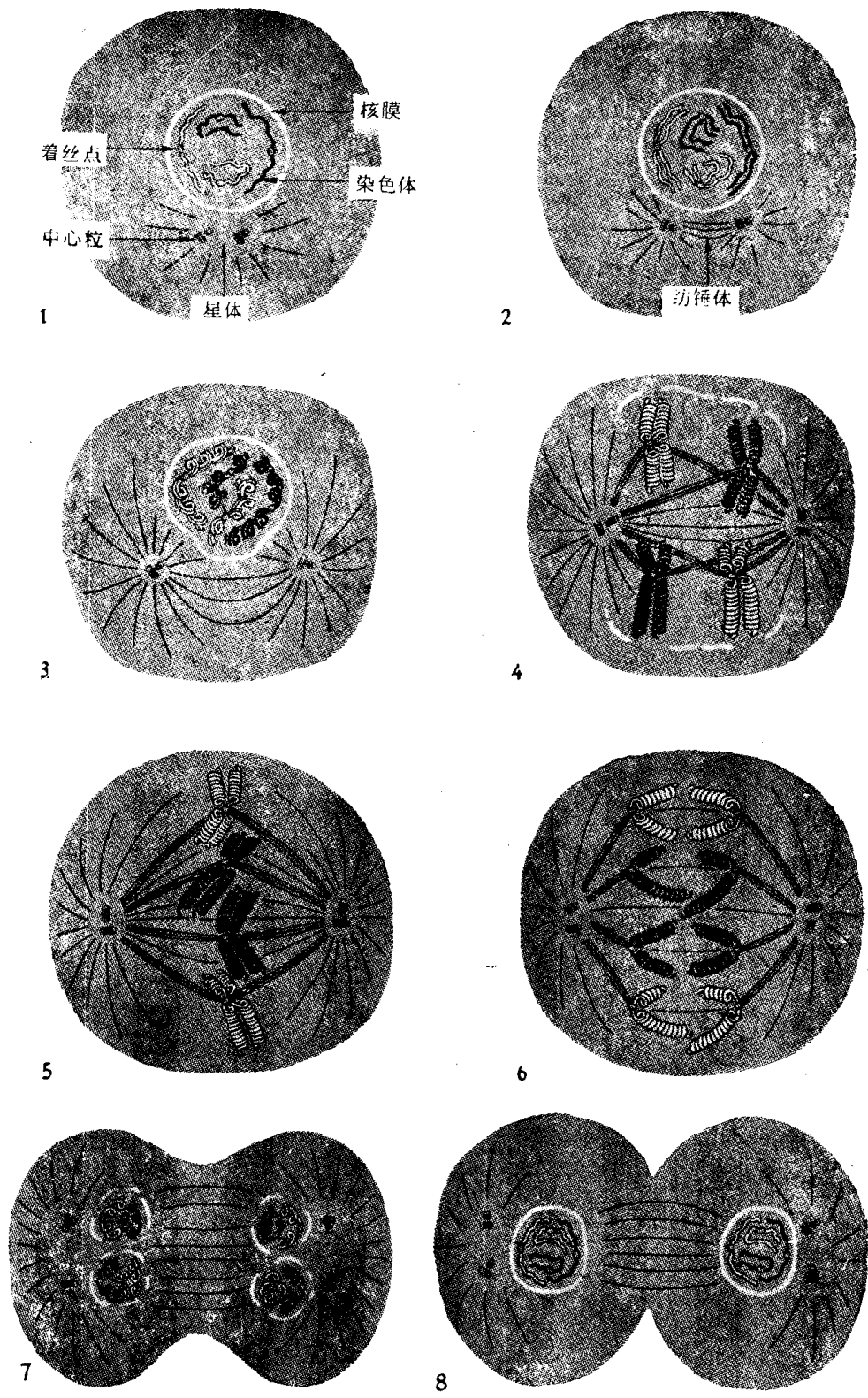


图 1-6 普通细胞分裂或有丝分裂的染色体分布机制。

间期(1).核膜把核和细胞质隔开,染色体——从父方得来的两条(黑的)和从母方得来的两条(白的)——是舒展形的,在普通显微镜下看不见。

在间期染色体进行复制。为即将开始的细胞分裂作准备。在细胞质中靠近核膜处有两个“星体”中心粒,每一个中心粒与一个较小的中心粒配对。

前期(2, 3 和 4). 分裂过程的初阶段迹象逐渐显露出来了。染色体收缩成为致密可见的结构。在以上的间

物质之故。此外,他还假定了遗传单位沿着染色体丝作直线排列,虽然他并不知道孟德尔已经证实了这种遗传单位的存在。Roux 的概念很快地被魏斯曼采用了,并发展成为一个遗传和发育的完整理论。魏斯曼假设在有性生殖的多细胞生物里遗传单位的数目在精子和卵子或花粉,也就是在生殖细胞的形成中是减半的。然后遗传单位原有的数目得以在受精过程中通过雄和雌生殖细胞核的结合而恢复,于是产生了新的个体,这个个体的遗传物质一半来自父亲,一半来自母亲。遗憾的是魏斯曼误认为存在于细胞核中的许多染色体的每一条都带有为产生此个体所必需的全部遗传因子。在豌豆 *P. sativum* 核中有 14 条染色体,这个理论与孟德尔推论(那时大家对此还不知道)有明显的矛盾,即豌豆的每一个遗传单位只具有复制成两个、而不是 14 个的能力。因此魏斯曼的理论到十九世纪末年已成为众所周知被广泛讨论的理论了。事实上它激起了一场激烈的论战,这场论战刺激了大家,都纷纷地去进行孟德尔早在 35 年以前就已经做过的那种数量育种实验。

孟德尔定律被重新发现

对魏斯曼的理论进行激烈的争辩的主角之一是 H. de Vries。他抛弃了这个理论的某些方面,但添入了几个重要的设想,那就是在所假设的遗传单位中,每一个单位都控制一个性状,而且这些单位在子代中得以各种方式重新组合。为了检验他的这种设想,他以有一两个性状彼此不同的开花植物为材料,在各品系间进行了子一代和子二代的杂交实验。结果他重新发现了在子二代中显性和隐性性状以 3:1 的比例而分布。他把这些结果发表于 1900 年 3 月,并且顺带提到孟德尔在 1865 年也曾报道过相同的实验结果和理论性的结论。可是在两个月之前,在 1900 年 1 月中, C. Correns 却已经发表了一篇论文,其中报道了相似的在玉米品系间的杂交实验;他也引述了孟德尔的工作。到 1900 年 5 月,在他见到了 de Vries 的报道后,他又发表了另一篇论文,报道说他已经证实了孟德尔用豌豆所作的实验的结果。

在 1900 年中孟德尔论文的被重新发现引起了很大的轰动,因为从此以后他的遗传定律就可以在有丝分裂和减数分裂中的染色体为依据来了解了。很明显,每个染色体只能携带为产生整个个体生物所需的全部遗传单位中的一部分,因此存在于生殖细胞中的整组染色体所含的这种单位的复制品每种只有一个。一个带有单组染色体的细胞被称为处于单倍体的状态中。因此从一个受精卵发育成的个体,由于从雌雄生殖细胞接受了两组

期中从一个亲代染色体复制而产生的一对姐妹染色体在一个形态上明确的部分称作着丝点的地方连接起来按姐妹染色体成对的形式出现。核膜消失了。两对中心粒各自移到将要成为子细胞极的位置上。在这移动的期间,中心粒向各方向放射连丝的星体。在两对中心粒之间搭桥的连丝,形成了一个叫做纺锤体的结构。配对的姐妹染色体的着丝点就附着在纺锤体的连丝上。

中期(5).成对的染色体移动到纺锤体的赤道板上,此时连接的着丝点分裂了。

后期(6).纺锤丝拉着每一对姐妹染色体中的一个到纺锤体的两对立的极上,到这一阶段细胞的裂缝开始了,它在动物细胞中是由细胞外周内陷所形成的槽构成,在植物细胞中则是由一个新的从内向外生长的细胞壁构成的。

末期(7 和 8).姐妹染色体迁移达于对立的两极,现在出现了前期过程的倒转现象。两个核膜形成了,各为一个子核包藏着一组染色体。纺锤丝消失了,染色体舒展了并变得看不见了。在细胞质中,每一个中心粒都经复制,因此现在它们是八个而不是四个。细胞分裂过程于是行将完成,产生在间期时那样的两个子细胞。

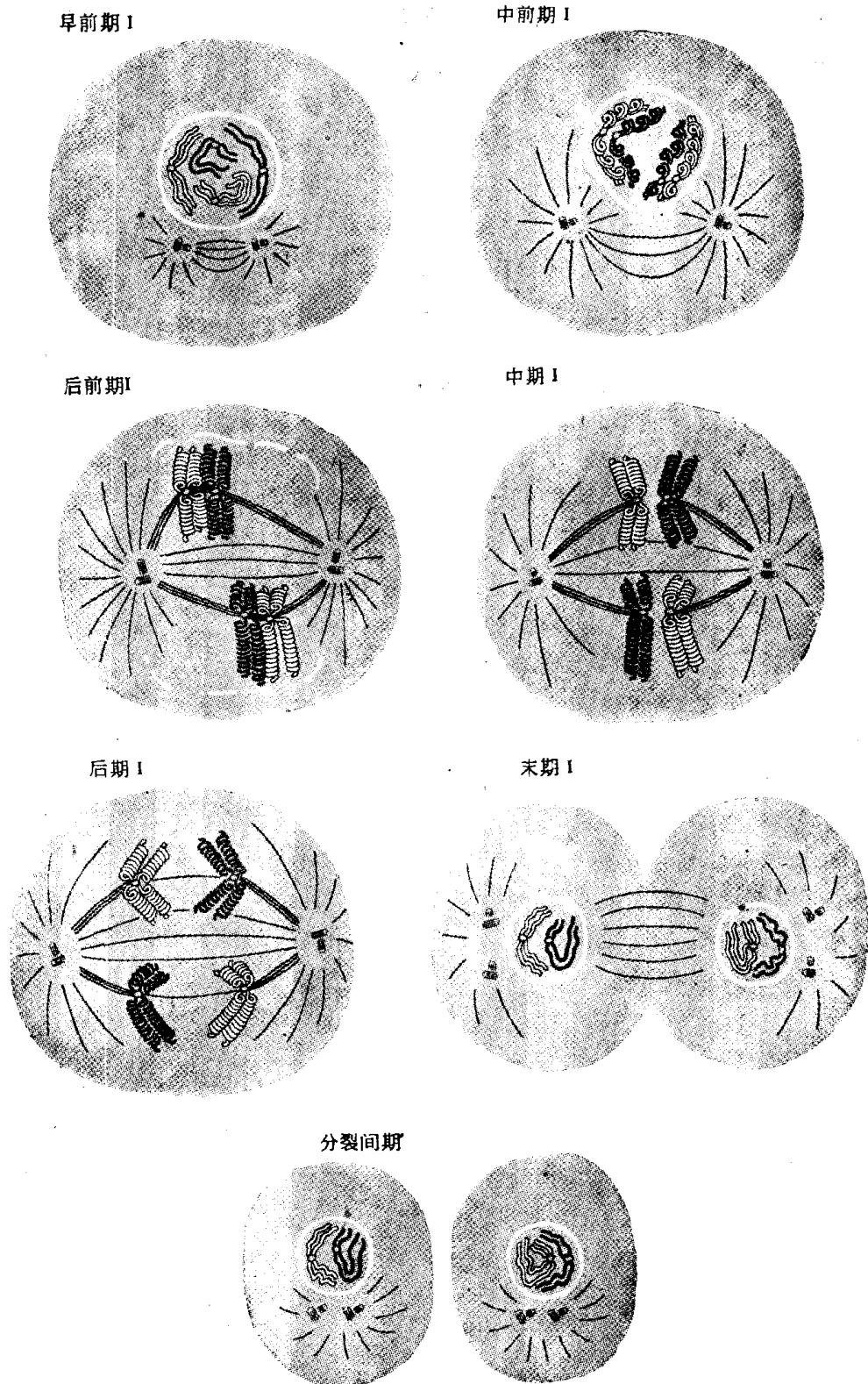


图 1-7 在产生生殖细胞的特殊细胞

前期 I. 和有丝分裂前期一样。来自在以上的分裂间期中亲本染色体的复制而产生的两条姐妹染色体浓缩成可见个同源姐妹染色体对(一对是父产,另一对是母产)是点对点地排齐,即形成联会。

中期 I. 两联会的染色体对移到纺锤体的赤道板上,在那里联合的染色体的着丝点附着在同一纺锤丝上。与有丝后期 I. 纺锤丝拉着两个联合的同源染色体对的每一对到纺锤体的对立极上。也就是说,这里的两个姐妹染色体

末期 I. 同源染色体迁移达于对立的两极。这时产生了两个细胞核。尽管单一染色体组的每个组成部分是用姐妹倒转的现象,完成了细胞分裂。

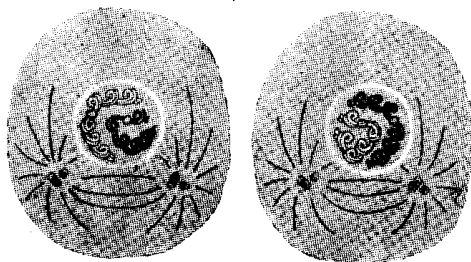
分裂间期. 两个子细胞现在短暂地保持着与有丝分裂间期相同的情况,只是染色体不再复制(不过,每一个染色

前期 II. 中期 II. 后期 II. 末期 II 和间期(见第 9 页)。

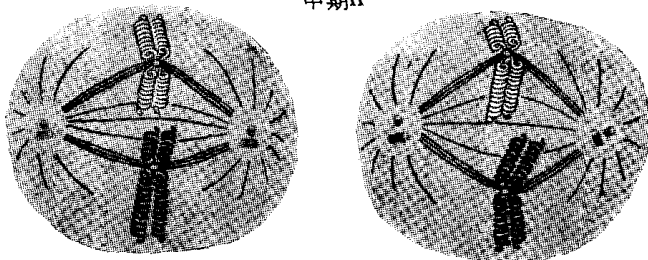
在分裂间期之后,两个子细胞经历了本质上是普通有丝分裂的细胞分裂的第二个周期。也就是说,在第一次的着丝点分裂了,并且每个姐妹染色体被拉到纺锤体的对立极上;在末期 II 产生了含有单一染色体组的四

或者成为雄性生殖细胞,或者成为雌性生殖细胞。

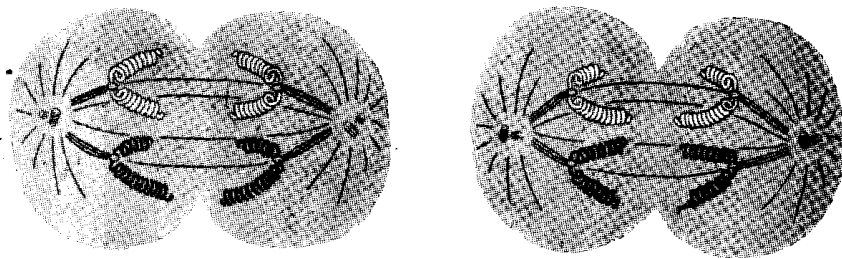
前期II



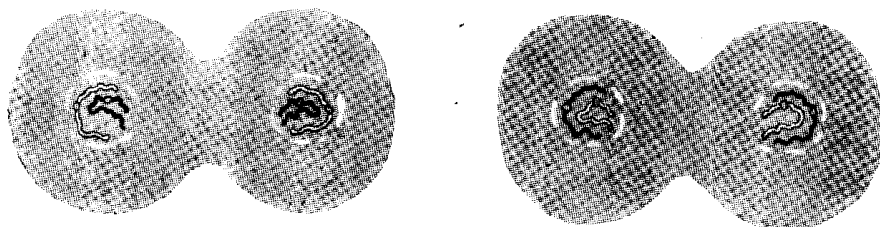
中期II



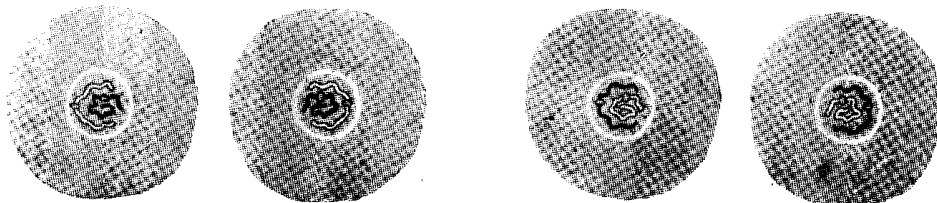
后期II



末期II



间期



分裂即减数分裂中染色体分布的机制。
 的结构,并形成联接在着丝点上的一染色体对。核膜消失。由中心粒组成纺锤体。但与有丝分裂前期相反,这里

分裂中期相反,这里的着丝点不分裂。
 体一起移到同一个极上,然后细胞分裂开始了。
 染色体对来表示,但每一个细胞核只有一个单一的染色体组而不是一个成双的染色体组。这时出现了前期过程
 体早已用一姐妹染色体对来表示了)。

减数分裂之前的间期中所形成的姐妹染色体对在前期II中浓缩并附着在纺锤体上;在后期II中连接姐妹染色
 个核,其中每组染色体中的每一个都只由一个染色体来表示。在末期II完成时所形成四个间期细胞最终达于成熟,

染色体,所以就具有一对同源遗传单位。一个带有两组染色体的细胞被称为处于二倍体的状态中。在减数分裂中二倍体的体细胞的两组染色体减半成为一单组,只把每单位的一个复制品归入到生殖细胞中借以生产它自己的子代。

从那时起遗传学的研究就风起云涌。第一批的成果是一批新名词的创立。首先把这门学科定名为遗传学,而把孟德尔的遗传单位定名为基因(gene)。两个同源的基因代表同一性状的两种对立的实现,诸如黄的和绿的种子颜色或者圆的和皱的种子形态等,被称为等位基因(alleles)。那个从受精卵发育成的个体称作合子(zygote);对某一特定的基因来说,它如带有一对同样的等位基因,称作纯合体(homozygote);如带有一对不同样的等位基因,则称作杂合体(heterozygote)。一个个体的全部基因的汇总,也就是它的全体染色体组,被称为该个体的基因组(genome)。

1901年 de Vries 提出同一基因的各个不同的等位基因发生于该基因的一次突发的不连续的变化看法,他把这个过程起名为突变(mutation)。他的这种想法的事实依据是他发现某些种植物的叶子表现出有浅绿和深绿的变异的模样。虽然后来对于这一现象的研究证实了根本不能归因于突变,然而基因突变作为遗传多样性的一种起因的想法却产生出来了。在本世纪的头十年中为研究一单个性状的差异在杂交后代中的传递情况而设计的遗传学实验被延伸到多种多样的有机体中。研究工作的结果表明孟德尔型的分析以及基因理论对动植物包括人类在内都一概适用。

果 蝇

在1910年中在遗传学研究工作中开辟了一个新的园地,那就是 T. H. 摩尔根以果蝇 *Drosophila* (图 1-8) 为材料进行了遗传学的研究。摩尔根已理解到用这种生物来做遗传学实验研究,要比以前所用的其它好些种动植物都来得优越。它是如此之小,使在实验室中饲养成千上万的果蝇轻而易举。不仅如此,它从出生到性成熟的成虫传一代的时间大约只消两星期,这样使研究人员在一个较短的时期内可以看到许多代后代的出现。另外一个优点非摩尔根开始所能料想的,乃是果蝇单倍体的基因组只含有四个染色体。因此体细胞二倍体各含 $2 \times 4 = 8$ 个染色体,这比起豌豆的 14 个染色体和人的 46 个染色体来要少得多。

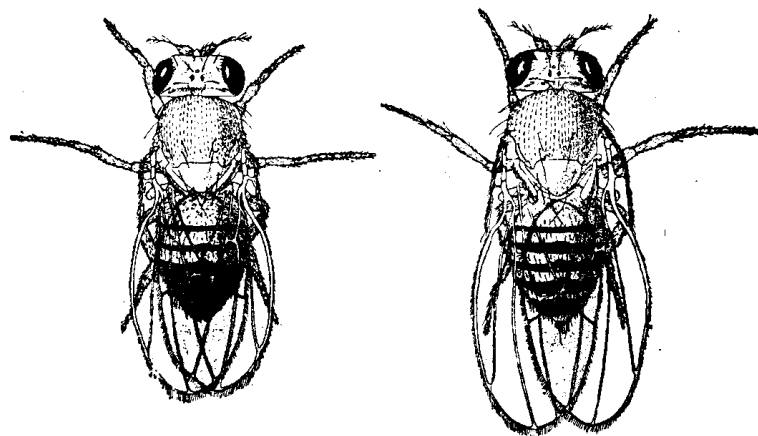


图 1-8 果蝇 *Drosophila*, 左边雄体,右边雌体。

摩尔根借果蝇的实验所能决定性地定下来的第一批基本问题中之一乃是在动物中决定性别的机制：决定一个受精卵是雄性合子还是雌性合子的究竟是什么？这个问题自古以来就一直使自然科学家迷惑不解。到了1900年，对染色体形态学的细致的显微镜研究发现了在雄性和雌性动物的细胞核的染色体组中存在着微小的然而却是显著的差异。例如，果蝇雌体的二倍体体细胞的八个染色体可以根据每一对的相似模样清楚地分成为四对（图1-9）。可是在果蝇雄体的二倍体体细胞中，只能看到三对同源染色体，剩下的两个染色体在形态上很不相象。这两个在雄体中发现的不相象的染色体被称为X和Y染色体。

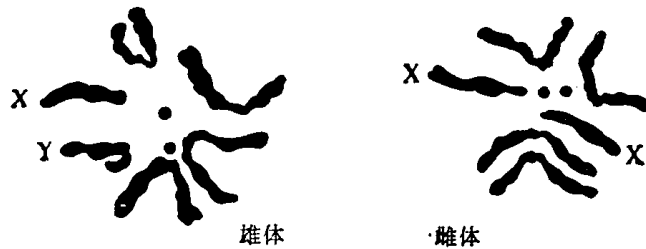


图1-9 果蝇的二倍体染色体组。雌体体细胞含有四对同源染色体，包括一对X染色体。雄体体细胞含有相同的染色体组，可是有个例外，它含有X-Y而不是一对X-X染色体。

把这对不相象的对子跟雌体的四对相象的对子作比，就显示出她含有两个X染色体，那个Y染色体在她的体细胞中并不存在。从这些显微镜的观察引出了这样的看法，即X和Y

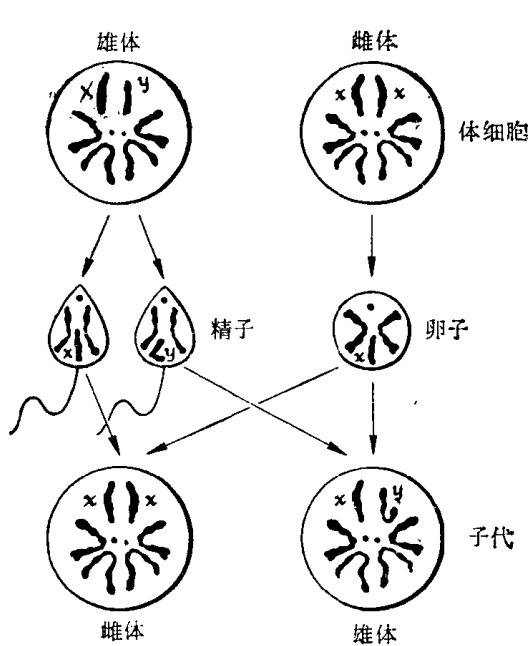


图1-10 在果蝇中性别的遗传图样。在雄体的二倍体X/Y体细胞的减数分裂中，产生两种单倍体生殖细胞或精子：一种带一个X染色体，另一种带一个Y染色体，外加三个常染色体。在雌体的二倍体X/X体细胞的减数分裂中，只产生一种单倍体生殖细胞或卵，即只带一个X染色体。因此子代的性别是由那个碰上使卵受精的精子的种类所决定。由于含有X和Y的精子是等量地生成的，因此雄性和雌性的子女以相等的概率而产生。

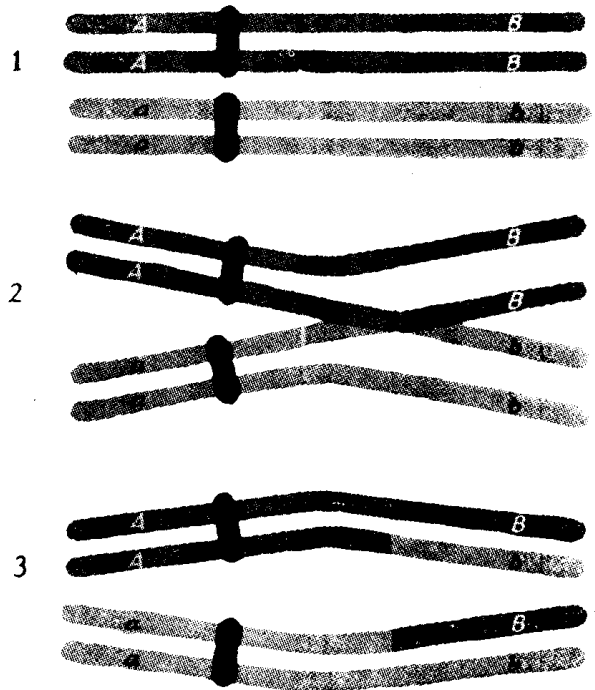


图1-11 染色体交换的示意图。(1)两对同源姊妹染色体在产生生殖细胞的减数分裂前期I中逐点对齐或联会。一对姊妹染色体带有两个不同基因的等位基因A和B，另一对姊妹染色体则带有这两个基因的等位基因a和b。(2)两染色体在两个含不同的等位基因的两基因之间的对应位置上断裂，并互换它们的节段。(3)如果交换是在属于不同的姊妹对子的染色体之间进行的，那么就会产生两个重组的染色体，即重组体，其中一个带有等位基因A和b，另一个则带有等位基因a和B。