

細胞遺傳學

第一卷

木原均主編

科學出版社

細胞遺傳學

第一卷

木原均主編

松本賢三 山下孝介 著

松村清二 平吉功

杜竹銘譯

訂正 第二版

科學出版社

1959

細胞遺傳學

第一卷

(日) 木原均主編

杜竹銘譯

*

科學出版社出版 (北京朝陽門大街117號)

北京市書刊出版業營業登記出字第061號

中國科學院印刷廠印刷 新華書店總經售

*

1959年2月第一版

書號: 1570 字數: 257,000

1959年2月第一次印刷

開本: 350×1168 1/32

(京) 0001—2,000

印張: 9 1/2 插頁: 1

統一書號: 13031·954

定 價: 1.60 元

原著序言

本書的初稿，是我从 1933 年到 1935 年間为“植物及动物”杂志編写的“細胞遺传学”講座的連載稿。可是，从今天看当时，这門科学已經有了很大的变化。其中有若干部分需要重新改写，也有不少的重要地方，是在当时的講座当中沒有涉及到的。为此，特征求并得到了当时共同参加研究工作的各位先生們的帮助，进行了增补和改編工作。这样一来，本書虽然由我編輯，但我个人却写得很少，参加編写工作的各位先生們写得最多。为了明确这一点，就在書內各章节之后，分別标明編写人的姓名。

原来計劃本書全部內容，只有一卷，后来因为材料有所增加，才分作三卷。預定第一卷是基础篇，第二卷是杂种的細胞学篇，第三卷則是專門研討細胞遺传学各种学說的理論篇。其中，第一卷基础篇到第四章为止，已經作为第一卷基础篇(上)先行出版，第五章以下，是后来作为基础篇(下)出版的。現在这个版本，就是基础篇(上)(下)的合訂本。第二卷，也作好了准备，即将陸續出版，至第三卷，究竟何时出版，目前还不能預定。

本書出版时，多承养賢堂負責人及川伍三治先生的帮助，在此謹表深厚謝意。此外，对京大遺传学研究室和本原生物研究所的各位同事們共同帮助校对原稿，制定索引，特别是对平吉功和松村清二两位在各方面的辛勤关怀，致以深切的敬礼。

木 原 均

1951 年 3 月 31 日

緒 言

細胞遺傳學的演變

細胞學是 19 世紀前半期由施列登 (M. G. SCHLEIDEN) 和施溫 (T. SCHWANN) 兩氏的細胞學說開始建立起來的科學，遺傳學則是從 1900 年孟德爾 (G. J. MENDEL) 遺傳定律再發見的時候開始發展起來的科學。當初這兩門科學是各自獨立發展的，從 1900 年開始，才逐漸相互接觸有了密切的關係，因而就开辟了這一新的科學部門。說起來對這門科學的開辟功勞最大的應推美國的摩爾根 (T. H. MORGAN)。這一新興科學，是以遺傳的染色體理論為基礎的科學，它的发展過程是，一方面從 1903 年羅森柏 (O. ROSENBERG) 的毛氈苔 (*Drosera rotundifolia*) 雜種細胞學的研究開始了的雜種細胞學，並由於這方面在染色體組分析和核型分析的發展，又形成了核遺傳學 (或稱核系統學)，另一方面，從占森氏 (F. A. JANSSENS, 1903) 研究染色體交叉機制開始，關聯着又發展了染色體構造學 (篠遠 1946)。與此同時，另一門學問也迅速發展起來，這門學問是細胞遺傳學的另一分科，是決定遺傳基因究竟是否在染色體上呈直線排列學說的關鍵性的學問，即唾腺遺傳學。因此我們可以說：細胞遺傳學是包括了細胞學和遺傳學相互發生關係各部門的總的科學。據此，當然也就可以把細胞質遺傳學，以及根據正反交配產生出來的雜種第一代在表型上出現的各種差別現象等等都劃歸細胞遺傳學的范围。雖然這方面的研究，目前還沒有顯著的進步。

細胞遺傳學，既然有這麼多的分科，那麼要給它下個定義，是很困難的。但是，如果考慮到它的主要研究對象就是染色體的話，也可以下這樣的定義。

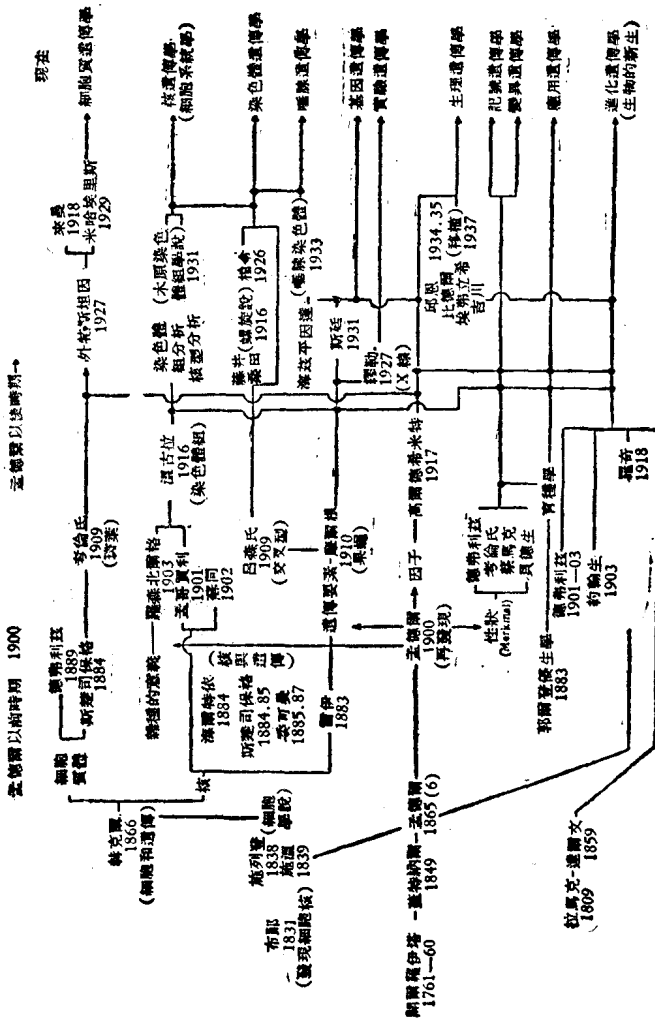
細胞遺傳學的定義

細胞遺傳學是根據生物的純種和雜種細胞，來分析研究作為遺傳基因的傳遞者即染色體的行動、形態、構造、數目和組合，並根據這

些研究所得出来的知識,进一步闡明生物遗传現象的科学。

根据薩远氏(1946)的研究,下表可以表示出細胞遗传学以及和它关系的遗传学的各个分科发展途径。表中交叉的黑点,是表示这两門科学在发展过程中彼此保持着相互的关系。

遗传学发展表 (薩遠 1946)



木 原 均 主 編
細 胞 遺 傳 學
第 一 卷

養賢堂，日本，訂正第二版 1954

內 容 簡 介

本書是根据日本前京都大学教授、京大遺傳學研究室、木原生物研究所創辦人、現日本國立遺傳學研究所所長理學博士木原均主編的細胞遺傳學第一卷基礎篇1954年訂正第二版譯出的。本書是現代細胞遺傳學的系統著作。全書共分三卷；第一卷：基礎篇，第二卷：雜種的細胞遺傳學；第三卷：有關細胞遺傳學各家學說理論的探討篇。第一卷又分上下兩篇；上篇包括了緒論，細胞遺傳學的發展歷史，遺傳定律和染色體，染色體圖，地理的變異——遺傳基因轉位的種類、轉位的原因、染色體環和它在遺傳學上的意義等；下篇包括了染色體的生活史，染色體的內部構造，染色體基因交換的細胞學上的根據等3章。本書可供高等學校的農、林、園、畜、蠶桑、生物等專業從事遺傳、選種的師生、研究生以及遺傳選種等試驗研究機構的試驗研究人員的學習和參考之用。

第一卷（基礎篇）各章的執筆者

序 緒 言	木 原 均
第一章 細胞遺傳學簡史	松本賢三
第二章 遺傳定律和染色體	松本賢三
第三章 染色體圖	松本賢三
第四章 地理的變異	
一 轉位的種類	松本賢三
二 引起轉位的原因	松村清二
三 染色體環和它的遺傳學的意義	山下孝介
第五章 染色體的生活史	松本賢三 平吉 功
第六章 染色體的內部構造	同 上
第七章 交換在細胞學上的根據	同 上

基 础 篇 (上)

目 录

原著序言	iv
緒言	v
細胞遗传学的演变	ii
細胞遗传学的定义	ij
第一章 細胞遗传学簡史	1
一. 1900年以前的細胞学	1
二. 孟德尔定律的再发 現和遗传学的发达	4
三. 細胞遗传学的发展	6
細胞遗传学的起源	6
果蝇的細胞遗传学	7
杂种細胞学	9
关于性的細胞遗传学	11
参考文献 I	12
第二章 遗传定律和染色体	15
一. 分离定律	15
二. 独立遗传定律	17
三. 連鎖定律	21
伴性遗传	24
性染色体	25
参考文献 II	27
第三章 染色体图	29
一. 遗传基因分析	29
二. 連鎖分析	30
三. 連鎖图	30

三点实验	30
图距离和交換值	33
双交換和干扰	34
并发交換	35
制作連鎖图的实例	35
重組值	40
性和交換	41
雄果蝇的交換	44
交換值的变化	45
四. 細胞学图	50
研究細胞学图的先驅者	50
紡錘着区在連鎖图上的 位置	51
果蝇的細胞学图	53
果蝇的細胞学图的特征	67
果蝇以外的細胞学图	69
五. 唾腺图	71
唾腺染色体图	72
常染色質和异染色質	80
六. 細綫期图	83
参考文献 III	85
第四章 地理的变异	87
一. 轉位的种类	87
单轉位	87
轉位的发现	87
轉位在核学上的証明	88

果蝇染色体的轉位.....	89
变位.....	90
玉米的变位.....	90
缺失.....	91
植物方面的缺失.....	91
果蝇方面的缺失.....	92
染色体缺失.....	93
重复.....	93
逆位.....	94
相互轉位.....	97
二. 引起轉位的原因	103
切断說.....	103
接触說.....	103
切断频率和放射量的关系...	105
切断的地点及其分布.....	109
切断和切断的关系.....	112

切断和染色体縱裂的时 期.....	113
切断和愈合.....	115
三. 染色体环和它的遺 传学的意义	119
节段互換說.....	119
月見草 (<i>Oenothera</i>) 屬的 染色体环.....	120
单粒系小麦的相互轉位的 分析.....	123
相互轉位分析在連鎖研究 中的应用.....	127
染色体环和稔性.....	129
具有高次染色体环植物的 进化机构.....	137
参考文献 IV	139

基 础 篇 (下)

第五章 染色体的生活史 ... 143

一. 有絲分裂	143
靜止核.....	143
核和細胞質的比率.....	146
仁.....	148
染色体的分裂行动.....	150
单纯有絲分裂.....	150
a. 前 期	150
b. 中 期	152
c. 后 期	157
d. 末 期	158
核分裂所需要的時間及 其周期性.....	158
染色体的构造.....	160

二. 二倍体的成熟

分裂	172
成熟分裂的各期.....	172
1. 第一成熟分裂前期 ...	174
2. 第一分裂中期	176
3. 第一分裂后期	176
4. 第一分裂末期	176
5. 第二分裂前期	177
6. 第二分裂中期	177
7. 第二分裂后期	177
8. 第二分裂末期	177
9. 染色体的排列	178
动原体.....	179
达令頓关于交叉的解	

释	183
染色体的接合	183
染色体再分离和交叉的	
起源	188
接合的位置	189
浓缩期	190
中期 二价染色体的	
形态	192
交叉的位置和数目	195
分裂后期染色单体的	
分离方式	197
交叉的意义	202
貝令 (Belling)	
所主张的交叉频率	205
松浦氏的新二面学說对	
交叉的解释	208
交叉的起源	208
动原体的接合状态	211
交叉频率计算法	212
交叉频率	213
仁的行动和染色体	215
納瓦兴 (Nawaschin)	
的研究	216
狄莫尔 (De Mol)	
的研究	216
海茲 (Heitz)的研究	218
牟克林陶克 (McClintock)	
的研究	219
松浦的研究	220
其它的研究	223
仁和性染色体	224
参考文献 V	225
第六章 染色体的内部	

构造	230
一. 螺旋构造	230
二. 螺旋的类型	231
三. 桑田的螺旋构造說	234
有絲分裂	234
后期及末期	238
分裂間期或靜止期	240
前期和中期	241
后期	243
成熟分裂	243
前期	244
中期以后	246
四. 达令頓的螺旋构造	
学說	247
分子螺旋	247
极小螺旋, 小螺旋, 大螺旋, 超螺旋, 残留螺旋	248
关系螺旋	250
有絲分裂、成熟分裂及其	
相互关系	251
参考文献 VI	255
第七章 交換在細胞学上	
的根据	257
一. 占森氏 (Janssens) 的	
交叉型說	260
二. 貝令的半扭学說	262
三. 达令頓的新交叉型	
說	265
四. 松浦的新双面学說	267
参考文献 VII	272
人名对照表	273
名詞索引	279

第一章 細胞遗传学简史

一. 1900 年以前的細胞学

第一个发现細胞的荣誉，应归之于胡克 (R. Hooke, 1665)¹⁾。他用自制的复凸片显微鏡，观察了木炭、軟木等組織，发现了若干象小匣子(boxes)一样的区划清楚的类似蜂窝状的构造(图 1)。他就把这些小匣子叫作細胞(cell)。这就是細胞学的最初开端。

胡克之后，格留(N. GREW, 1682) 和馬尔匹其(M. MALPIGHI, 1675) 等相繼証明了植物体的任何部分都是由細胞构成的(图 2)。不过，把以上各位学者的基本研究，綜合起来，成为学术界一般公認的科学理論，是进入 19 世紀以后的事。

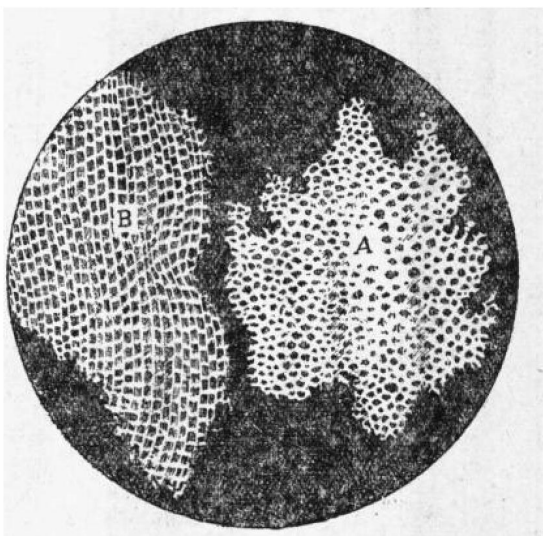


图 1 胡克的細胞图(改写)

胡克氏当初发现并命名的細胞，在今日看起来，仅仅是細胞的外部輪廓，就細胞的内容說，当时的知識是不完全的。因为一般細胞內，普通还有一种球形、或橢圓形的折光的物体。这是細胞里面最重要的器官。这一器官是 1831 年布朗 (ROBERT BROWN) 最初发现的。他并且命名为 Areola 的(TISCHLER, 1934)。Areola 这个字，在今天說

1) 胡克以前的历史，詳見伍德洛夫(L. L. WOODRUFF, 1919)的著作。

起来,就是核(nucleus)的意思。

19 世紀前期,施列登(M. J. SCHLEIDEN, 1838) 和施温(T. SCH-

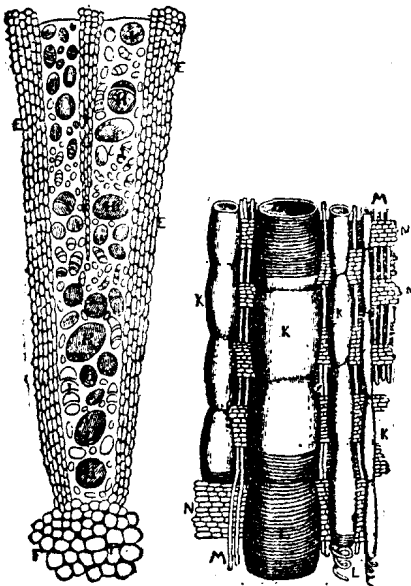


图2 馬尔匹其 (Malpighi) 在 1675年和1679年間出版的“植物解剖学”(Die Anatomie der Pflanzen)一書中所記載的葡萄(Vitis)茎部的橫断面和縱断面(根据 OSTWALD 著的古典丛書)。

WANN, 1839) 两氏¹⁾发表了細胞学說。共同倡議生物体是由細胞构成,細胞是生活的单位,它是決定生物的繁殖、生长及分化等最重要的东西。直到今天,这一理論仍然是細胞学的基本概念。

关于細胞核和細胞内容物質的研究,以莫尔(von MOHL, 1846)之功最大。他在 1846 年把細胞內部的粘稠物質命名为原生質(Protoplasma),他以为这些物質是构成細胞核和細胞質的原料。因而他沒有把細胞核包括在原生質內。其后的認識逐漸改变,一般把細胞內的生活物質(Lebende Materie) (LEPESCHKIN, 1924) 都用原生質这一名称概括之。

現在已經明确了:細胞是由原生質、即由細胞質、細胞核、質体、(Plastiden) 載色体 (Chromatophoren) 等形成的生活物質和由細胞膜、細胞液、淀粉、脂肪等形成的后成質(Metaplasma) (HANSTEIN, 1868, HEIDENHAIN, 1907)²⁾所构成的(山羽, 1933)。

从 1830 到 1850 年,这 20 年間,关于細胞增加和繁殖的情况及其原因,已經由莫尔、霍夫敏士特(W. HOFMEISTER)、梅英(F. J. F. ME-

1) 在施列登和施温的細胞学說之前,已有人作过先进的研究。例如梅英 (MEYEN, 1828, 1830), 莫尔 (VON MOHL, 1835), 拉司派尔 (RASPAIL, 1831), 道楚茄特 (DUTROCHET, 1837) 等的研究皆是(參照 WILSON, 1925)。

2) METAPLASMA 一字,几乎和可非尔 (KUPFFER, 1875) 用的 Paraplasma, 宾乃丁 (VAN BENEDEN 1870) 用的 Deutoplasma 等字的意义相同。

YEN)、翁吉(F. UNGER)及納吉利(C. VON NÄGELI)等作了研究。而关于細胞分裂的研究,最初恐怕是从蒲来浮士德(PREVOST)、杜馬士(DUMAS, 1824),发现动物卵分割現象(segmentation)时才开始的(参照 WILSON 著“細胞”一書,1925)。但当时关于細胞分裂的意义,直到細胞学說出現以前,恐怕一直是模糊不清的。只是由于施列登、施温、莫尔、納吉利等的研究,才确定了細胞的增加是由于細胞分裂。这一时期,微耳和(R. VIRCHOW, 1855)¹⁾又发表了“一切細胞产自細胞”(Omnis cellula e cellula)的說法。其后,相繼証明了核的增加也是由于核的分裂,因此又产生了夫来明(FLEMMING, 1882)²⁾“一切核都由核产生”(Omnis nucleus e nucleo)的主张。

20 世紀之初,在細胞学前进的道路上,以孟德尔的光輝事业作为开端的遗传学也就应运而生了。这门科学,由于 1910 年以后摩尔根(T. H. MORGAN)氏的伟大的研究,就为細胞遗传学的发展創立了基础。相繼 1848 年霍夫敏士特发表了关于紫鴨跖草(*Tradescantia*)花粉的論文中,最初記載了染色体,这在細胞遗传学上起了重要作用。他发现了成熟第一和第二分裂的中期以前,在細胞中央部分出現了一些凝聚的物質,以后又分离趋往两极(图 3)。他把这种現象解释为仅仅是在分裂过程中凝固出現的一种类蛋白質样的物質(硬蛋白 Albuminöide)而已。

其实,这就是細胞遗传学上最重要的染色体。其后瓦尔代尔(WALDEYER, 1888)才正式命

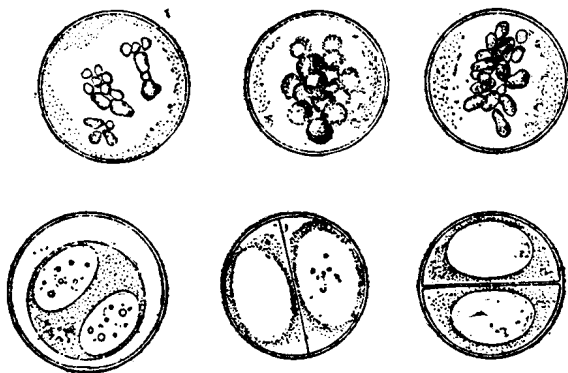


图 3 霍夫敏士特(1848)发现的染色体

名这种物質为染色体,并經夫来明(1879),斯楚司保格尔(STRASBUR-

1) 在此以前,雷馬克(REMAK, 1841)同样也強調了这一点(見 SHARP 1934)。

2) STRASBURGER(1879)也記述了同样的意見。

GER, 1888)、宾乃丁(VAN BENEDEN, 1883)、拉布尔(RABL, 1885)及卜伐利(T. BOVERI, 1883)等学者确实承認, 这才逐漸闡明了染色体的行动、形态、和数目等。

由于染色体研究的开始, 很快地就完成了精子、卵子等生殖細胞的形成以及受精等的研究工作(G. B. AMICI, 1830; W. H. HOFMEISTER, 1849; N. PRINGSHEIM, 1855; F. SCHMITZ, 1879; S. NAWASCHIN, 1898, 1899; L. GUIGNARD, 1899; O. HERTWIG, 1875; H. FOL, 1879等)。这一时期, 对作为現代遗传学基础知識的細胞学說来, 已經有了长足的进步。

二. 孟德尔定律的再发现和遗传学的发达

1900年是遗传学上值得大書特書的一年。这一年世界上有三位遗传学者——德·弗利茲(H. DE VRIES)、考仑士(C. F. CORRENS)和蔡馬克(E. TSCHERMAK)。他們三人各自独立研究, 但不約而同地同时再一次发现了孟德尔已經发现过的遗传定律。本来孟德尔1865年就已經发表了他以豌豆作为实验材料的“植物杂交的試驗”(Versuche über Pflanzen-Hybriden)的論文。这一試驗, 在他作出的許多供献中有两个对后世遗传学者說来是最宝贵的东西。可惜的是, 这一重要研究的价值, 当时并没有被学者們所重視而等閑置之。其后, 經過了33年之久, 这一伟大发现才再度問世。从1900这一年起, 才正式奠定了現代遗传学的基础, 这也就是说, 以这一时期为起点, 开始了遗传学的新建設工作。

孟德尔定律再发现以后, 沒有好久, 德·弗利茲(H. DE VRIES, 1901—1903)就发表了他根据月見草的研究而創立的突然变异学說(Mutationstheorie)。1906年約翰生(W. JOHANNSEN)根据菜豆(*Phaseolus vulgaris*)的統計学的研究, 又創立了純系学說(Reineli-nientheorie), 为創立精密遗传学开辟了新的道路。1905年貝德生(W. BATESON)、桑代氏(E. R. SAUNDERS)和彭乃特(R. C. PUNNETT)研究香豌豆(*Lathyr usodoratus*)又发现了遗传的連鎖現象(linkage: Koppe-lung), 以前发现的孟德尔两个定律中, 又增加了一个定律。同年法

拉比(W. C. FARABEE)根据人类短趾症(brachydactylia)的研究,明确了孟德尔定律也适用于人类。

1910年也和1900年一样,是在遗传学上有深远意义的一年。这一年的5月美国的摩尔根(T. H. MORGAN)在饲养果蝇(*Drosophila melanogaster*)的过程中,经过2代的时间,就发现3—4个白眼变异体(White eyed mutant)。这种突然变异体,直到现在为止,还是继续不断地发现的多数果蝇突然变异体中最初的例子,这种白眼突然变异体的遗传学的研究,就是今日果蝇遗传学的开端。

以后,由于摩尔根、司徒特芬特(A. H. STURTEVANT)、卜立奇氏(C. B. BRIDGES)等的努力,果蝇遗传学的研究,就有了显著的进步。最初,即1913年,司徒特芬特,就6个遗传基因¹⁾试作了遗传学上第一个连锁图(Linkage map),之后,于1927年穆勒(H. J. MÜLLER)发表了他用X射线进行的人工诱发的突然变异的伟大研究。前一事例对于结合遗传学和细胞学方面值得特别重视,而后一事例对细胞遗传学研究法,也是一个值得纪念的、划时代的创举。这样一来,就使得遗传学好象是有成为果蝇遗传学的趋势。但是,在这一时期,对于其它动植物的遗传学的研究,也有了显著的进步,一方面由遗传基因的分析,进到了连锁分析(linkage analysis)的程度,并且进一步发展到可以制作出精密的染色体图的地步;另一方面,由于高德希米特(GOLDSCHMIDT, 1927)根据舞蛾(*Lymantria dispar*)的研究,又开辟了遗传学的一个新分科——生理遗传学(Physiologische Theorie der Vererbung),因而就进入了探究基因的活动(作用),基因的构造和基因本质的阶段。

在东洋,试回顾一下遗传学发展的过程,也可以看出有长足的进步,在动物方面,几乎和摩尔根同时,即从1910年起,外山龟太郎氏开始了蚕的遗传学的研究,继之,田中义麿(1913年以后)在这方面

1) 6个遗传基因是指的B, C, O, P, R和M。这6个遗传基因表现的性状如下: B 体色黑, b 体色黄, C 是基本眼色基因, 石竹色眼, CO 红眼, co 白眼, Co 石竹色眼, cO 不明, P 正常, P 硃红眼, R 和 M 是关于翅形的基因, RM 正常翅, rM 小形翅, Rm 退化翅, rm 退化小形翅。这些都是研究初期用的符号, 现在已有所改变。

的研究也更有显著的进步。在鱼类方面，会田龙雄 (1921 年以后)¹⁾ 特别对青鳉鱼 (*Aplocheilichthys*) 作了很好的研究，千野光茂 (1925 年以后) 对黑果蝇的研究也有不少的贡献。

在植物方面，也有不少可贵的研究，如关于稻的研究，有星野 (1902)、明峰 (1910)、寺尾 (1917)、竹崎 (1921)、山口 (1918)、及其他等等。关于牵牛花方面的研究，有安田篤 (1897)、田中长 (1915)、外山 (1915)、竹崎 (1916)、宫泽 (1918)、今井 (1919 以后)、萩原 (1919 以后) 等等。

三. 细胞遗传学的发展

细胞遗传学的起源

要研究细胞学和遗传学相互结合的开端，应追溯到 1902 年。这一年卜伐利 (T. BOVERI)¹⁾ 提出了关于遗传的分离现象的主张，他说：很可能、在成熟分裂时，遗传基因的行动，和染色体的行动，是相互关联而又是平行的。与此同时，苏同 (W. S. SUTTON, 1902, 1903) 曾以果蝇 (*Brachystola*) 染色体的行动为依据，作了正确的推论。考仑士 (1902) 也同时进行了引起分离的时期和分离机制的理论研究。他首先假定象图 4 那样，在第一分裂中期的二价染色体中各遗传基因对，例如：Aa, Bb, Cc, Dd 及 Ee 是相对并存。染色体就从图内 X 纵轴直线处向上下两方分离，就分成对立的遗传基因 abcde 及 ABCDE (图 4 a)。另一种形式，就是假定对立的遗传基因 Bb, Dd, 以中轴为中心，作 180° 的迴转，其结果就分成 aBcDe 及 AbCdE (图 4 b)。或者是 Aa Bb Ee 依上式迴转，其结果：相对的遗传基因就分成 ABcdE 及 abCDe

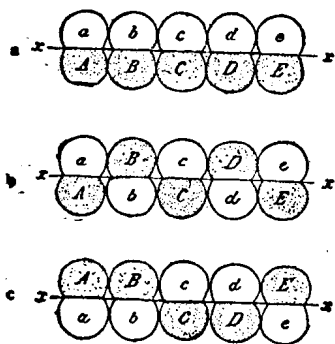


图 4 考仑士研究假定的遗传基因交换模型图 (CORRENS, 1902) 说明见正文。

1) 在此以前，外山龟太郎 (1916) 也有研究发表。

2) 以前 BOVERI (1896) 根据海胆之一种 (*Sphaerechinus granularis*) 的实验发生学的研究，叙述了只有核才和遗传物质有关系的概念。

(同图 c)。他說：假定遗传基因对，就是象这样自由迴轉的話，就会产生遗传基因对的独立分离。这就是考仑士的理論。这一理論对染色体和遗传基因的关系，認識得相当深刻，但对連鎖群以及遗传基因在染色体上作一定的排列問題，則未加考虑¹⁾。同年，牟克隆 (McCLUNG) 也研究了副染色体 (accessory chromosome) 在性的决定方面所起的作用，这已經对性状和染色体的关系作了暗示。到 1905 年司提芬氏 (N. M. STEVENS) 和韦尔生 (E. B. WILSON) 两人更进一步确定証明了副染色体和性的关系。

从 1910 年发现白眼果蝇的突然变异体起，摩尔根就开始了果蝇遗传学的研究，但开始后不久就碰到許多困难問題。以下即其一例：根据过去的說法，同一染色体上的一些遗传基因，一般應該是包含在同一配偶子里面。但事实上應該說是在性染色体上存在的足以引起伴性遗传的 2 个遗传基因之間，都起了重組合 (recombination) 現象。

为了說明这一問題，就假定了遗传基因在染色体上是按一定順序呈直綫状排列的。而且遗传基因的重組合現象，是发生在成熟分裂的綫綫期 (strepsinema) 相对的并行排列的染色体間 (一条是由父亲方面来的，另一条則由母亲方面来的染色体)。其原因 (机制) 按照占森 (1909) 的染色体交叉型学說 (chiasmatype theory) 是可以說明的。同样遗传基因呈直綫状排列的假說，按照后来摩尔根 (1919) 发表的“遗传之物質的基础” (The physical basis of heredity) 也找出了事实根据。随以后这方面研究的进步，“遗传之物質的基础”理論，越来越得到多数学者的支持。因而这一理論，在今天就成为細胞遗传学的基本定律之一。

果蝇的細胞遗传学

把果蝇当作遗传之細胞学的研究根据，是从司蒂芬氏 (1908) 发现果蝇精原細胞的不对等染色体 (图 5)，并經卜立奇氏 (1914a) 确定这种不对等染色体为 XY 染色体的时候，才开始的。

1) H. DE VRIES (1889) 在他著的游离細胞泛生論 (Intracellular Pangenesis) 一書中，已經假定遗传基因在染色体中呈一定排列，以及在两染色体中遗传基因相对的位置問題。