

普通遺傳學

# 普通遺傳學

(細胞遺傳學)

方宗熙著

科學出版社

1959

## 內容簡介

本書有系統地、簡明地介紹了現代細胞遺傳學的基本原理，如基因的分離規律、自由組合規律、環連和互換、遺傳基礎的變化（包括染色體畸變和基因突變）、基因學說等。本書又討論了數量性狀的遺傳、遺傳和環境的關係、性別的決定和發育、細胞質遺傳、遺傳和個體發育的關係、遺傳和進化的關係。所引用的例證，包括微生物、植物、動物和人類。

本書在適當地方對上述的遺傳原理作了一些評價，又分析了米丘林學派（主要是李森科）對它們的批評意見，同時也肯定了米丘林學說的若干基本論點。

本書可以作為高等學校生物系或有關專業的教材或參考書。

## 普通遺傳學

（細胞遺傳學）

著者 方宗熙

出版者 科學出版社  
北京朝陽門大街 117 號

北京市書刊出版業營業許可證出字第 061 號

印刷者 中國科學院印刷廠

總經售 新華書店

1959年2月第一版 書號：1540 字數：282,000

1959年2月第一次印刷 開本：850×1168 1/32

(京)0001-3,500 印張：11 1/2

定價：(9) 1.60 元

## 序

遺傳學是 20 世紀的科學，在生物科學中它是一門比較年輕的科學。在發展中，它表現了若干值得注意的特徵。首先是：遺傳學是一門實驗科學，研究的方法很精密，它廣泛地應用了各種研究工具和研究方法。比方說，在發展中，除了應用雜交培育的一套基本方法以外，(1)它還廣泛地應用了細胞學方法，並跟細胞學方法密切合作，由此發展了細胞遺傳學，建立了孟德爾-摩爾根主義，闡明了多倍體的性質及其在育種和進化中的意義。(2)它廣泛地應用了統計學方法，使遺傳學成為一門極其準確的生物科學，使研究者在工作中有一定程度的預見性。由於統計學的幫助，生統遺傳學建立起來了，這對於種羣的研究和人類遺傳的研究提供了相當精密的科學方法。(3)它廣泛地應用了生物化學的方法，特別是在微生物的遺傳變異的研究中，闡明了基因的性質和作用，由此發展了生化遺傳學。(4)它廣泛地應用了放射線，人工地引起突變，由此進一步地闡明了突變的性質及其應用價值，由此發展了放射遺傳學和選種學。此外，遺傳學還應用了胚胎學和生態學方法進行研究，也獲得了一些成績。

其次，遺傳學的發展異常迅速。從 1900 年重新發現孟德爾的遺傳規律到現在，在短短的 50—60 年中，遺傳學的發展達到驚人的程度，不僅許多基本的遺傳原理已經大體上闡明了，而且它的研究成果影響到生物科學的各部門，例如，細胞學、進化論、分類學、生態學、胚胎學等，同時也提高了選種學的水平，發展了農業生產力。應該指出，遺傳學的迅速發展，是跟遺傳學在研究中廣泛應用現代科學各方面的成就分不開的。

遺傳學在發展中還表現出另一個重要的特徵：不同學派的論

戰。例如，孟德爾學派與統計學派的論戰，孟德爾學派與新拉馬克學派的論戰，孟德爾摩爾根學派與米丘林學派的論戰等。遺傳學的發展史指出了，自由的科學討論就是我們黨所指示的‘百家爭鳴’，可以推動研究、糾正錯誤、指明發展的方向。現在米丘林學派與孟德爾摩爾根學派的論戰還在進行中。應該指出，就在這兩個大學派之中，也各自存在着意見分歧。這主要因為遺傳和變異的問題非常複雜，許多問題不是一下子都能研究清楚，並達到一致的意見的。

本書的首要任務在於介紹遺傳學特別是細胞遺傳學的基本原理，這主要是孟德爾-摩爾根主義的基本原理，因為作者認為這些原理是有根據的，是進一步發展的基礎。此外，本書還討論了遺傳和個體發育的關係，遺傳和系統發育的關係，遺傳和農業實踐的關係等。作者相信定向培育是遺傳學為人類、為祖國社會主義建設服務的正確方向。

本書對於米丘林學說並沒有作系統的介紹，這方面的書我國已有一些，請讀者選閱。

在若干根本的遺傳問題上，作者也討論了米丘林學派主要是李森科院士對於孟德爾-摩爾根主義的批評意見。在討論中，作者儘量地提出個人的見解，這些見解有時與孟德爾-摩爾根主義和米丘林學說都有所不同。作者雖然認為孟德爾-摩爾根主義是有根據的科學理論，但也指出它的某些局限性和片面性。當然，作者也肯定了米丘林學說的若干基本論點。作者對孟德爾-摩爾根主義和米丘林學說的意見不一定正確，有些意見很可能是錯誤的，但提出個人的意見可以供讀者參考，同時對作者也有好處，因為通過討論，容易發現個人的偏見。希望讀者要把遺傳學的基本原理和作者個人的意見分開，自己作出判斷。

本書在編寫中曾參考作者所能拿到的許多參考材料。每一章末都列出一些參考書，這是作者編寫時所參閱的，並不是要求初學者參考的。

本書爲了幫助初學者，每一章都附有複習題。這些複習題有應用遺傳原理來解釋的，有單純的複習作用的（例如術語解釋），又有討論性質的。

本書的插圖和表的說明，都採用以章爲單位。例如圖 1-1，就是第一章第一圖；圖 2-4，就是第二章第四圖。表 3-2，就是第三章第二表；表 7-3，就是第七章第三表。餘類推。

本書初稿曾得到若干有關的專家看過。董第周先生看過第十二章遺傳和個體發育，談家楨、劉祖洞、盛祖嘉諸先生看過全稿。方同光先生看過第一和第二兩章。他們提出了許多寶貴的意見。作者謹在這裏表示謝意。但是應該指出，他們看過作者的初稿，並不意味着他們都同意作者的意見。書中的任何缺點和錯誤，都應該由作者自己負責。

書裏的插圖是從許多書裏繪出的。這些圖都是陳倬先生繪的。作者也謹在這裏表示謝意。

編寫時有許多參考書是從中國科學院海洋生物研究所的圖書室借閱的，作者也謹在這裏表示謝意。

在敘述遺傳學基本原理時，作者曾力求準確，但限於業務水平，缺點和錯誤在所難免，歡迎讀者批評指正。

作 者

1957 年 11 月 20 日

## 目 次

序.....	i
第一 章 生命、遺傳和變異.....	1
第二 章 遺傳的基本規律(一): 分離規律.....	22
第三 章 遺傳的基本規律(二): 自由組合規律.....	58
第四 章 遺傳的基本規律(三): 環連和互換.....	88
第五 章 遺傳基礎的變化(一): 染色體畸變.....	113
第六 章 遺傳基礎的變化(二): 基因突變.....	142
第七 章 基因和基因學說.....	175
第八 章 數量性狀的遺傳——多基因假說.....	202
第九 章 遺傳和環境.....	218
第十 章 性的決定和發育.....	240
第十一章 細胞質遺傳.....	253
第十二章 遺傳和個體發育.....	269
第十三章 遺傳和系統發育.....	295
第十四章 遺傳和定向培育.....	316
結束語.....	347
索引.....	352

# 第一章 生命、遺傳和變異

一、生命的連續性——二、細胞分裂——三、個體發育、遺傳和變異——四、遺傳學及其發展史略——提要——參考文獻——複習題

## 一、生命的連續性

**生活物質和新陳代謝** 現代生物學的研究肯定了任何生物體都含有生活物質；這是生命的物質基礎。在細胞裏的生活物質普通叫做原生質 (protoplasm)。原生質一般又都分化成細胞質 (cytoplasm) 和細胞核 (nucleus)。細胞質里常常含有線粒體 (mitochondria)，中心球 (centriole)，高爾基體 (golgi bodies)，質體 (plastids) 等。細胞核裏含有染色體 (chromosomes) 和仁 (nucleolus) 等。

任何生活物質都含有由蛋白質和核酸所組成的核蛋白 (nucleoproteins)。由核蛋白所構成的生活物質，是一個極其複雜的生化系統，它裏面連續不斷地發生着一系列的化學變化，把原生質的某些成分分解，釋放出能，這是異化作用；把另一些物質合成爲原生質，這是同化作用。同時，它又不斷地跟外界環境進行物質交換。這一

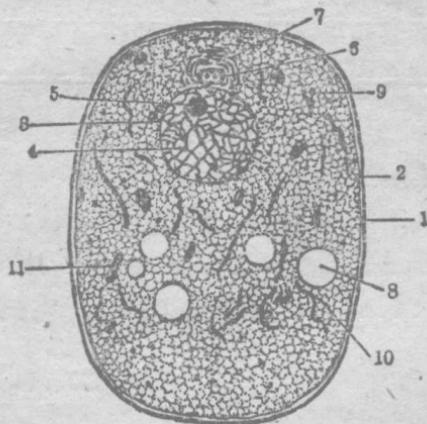


圖 1-1<sup>1)</sup> 細胞的結構

- 1.細胞壁 2.細胞膜 3.細胞核
- 4.染色質 5.仁 6.中心體
- 7.高爾基體 8.液胞 9.線粒體
- 10.細胞質 11.質體

1) 本書第幾圖的寫法以章爲單位，例如第一章第一圖寫作：圖 1-1；第一章第二圖寫作：圖 1-2；第二章第一圖寫作：圖 2-1；餘類推。

系列關於原生質分解和合成的複雜的生活過程就叫做新陳代謝。

新陳代謝的過程一停止，一般就意味着生命的結束。

所以恩格斯指出，“生命是蛋白體的存在方式，這個存在方式的重要因素是在於與其周圍的外部自然界不斷地新陳代謝，而且這新陳代謝如果停止，生命也就隨之停止，結果便是蛋白體的解體。”<sup>1)</sup> 不錯，恩格斯沒有提到核酸，這因為當時還不知道它在生活物質中的重要作用。

**生活物質的自我生殖** 生命的存在不僅依靠生活物質及其新陳代謝，而且依靠在新陳代謝的基礎上所進行的生活物質的自我生殖 (self-reproduction)。從病毒到人類，一切生物體內的生活物質，都具有自我生殖的能力。缺乏這種能力的生物，由於沒有後代，它就不能存在了。所以生命的存在還在於它的連續性。

所謂自我生殖，對於病毒講，就是病毒的核蛋白分子利用外界物質複製跟自己相似的核蛋白分子。對於有細胞結構的生物講，那是在核蛋白複製的基礎上所進行的細胞分裂。

現在知道，複製過程是具有特殊性 (specificity) 的，即一定的核蛋白所複製的是跟自己一樣的核蛋白。‘類生類’的基礎就在這裏。

現在知道，核蛋白的複製過程是跟核酸分不開的。生物化學家已經初步探悉了核酸複製的機制。核酸一般分為去氧核糖核酸 (DNA) 和核糖核酸 (RNA)。它們總是跟蛋白質結合在一起的。

## 二、細胞分裂

**細胞分裂的類型** 細胞學說的主要論點之一是：細胞來自細胞。這個過程叫做細胞分裂 (cell division)。

科學界在 17 世紀就知道細胞的存在。英國學者虎克 (Hooke) 於 1665 年就給細胞命了名。但是到了 19 世紀 30 年代，由於德國

1) 恩格斯：自然辯證法。人民出版社，1955 年，第 256 頁。

學者許萊登 (Schleiden)、許往 (Schwaun) 和俄國學者郭良尼諾夫等的研究，科學界才相信細胞是生物體的結構單位。到了 19 世紀中葉，科學界才相信細胞來自細胞。

列馬克 (Remak) 於 1841 年發現了無絲分裂 (amitosis)；這又名直接分裂。以後許乃特 (Schneider) 和契斯佳可夫 (Чистяков) 等發現了有絲分裂 (mitosis)，即有染色體分裂的細胞分裂；這又名間接分裂。弗列姆敏 (Flemming) 於 1879 年描述了染色體的縱分裂及其分成兩半到子細胞的過程。他的研究闡明了無絲分裂和有絲分裂之間的區別。

現在知道，個體發育一般是以有絲分裂為基礎的，無絲分裂是比較不普通的現象。

無絲分裂的實質是：細胞分裂不經過染色體有規律的、準確的分裂過程，而是細胞核拉長，在中部縮小而分成兩部分，隨後細胞質也分成兩部分。

**有絲分裂** 有絲分裂是一個複雜的過程。在那裏，細胞的狀態跟細胞進行分裂以前（即細胞營養期）的狀態有很大的區別。細胞分裂以前，一般在細胞核裏看不到染色體，只看到分散的、呈網狀的染色質 (chromatin)。許多細胞學家認為在這個時期的染色體伸長到最大的長度，很細，又不容易着色，因此它不容易被看到。到了細胞分裂時期，染色體縮短加粗，又容易着色，因此它就容易被看到了。

這就是說，染色體是連續存在的。

還有，每一物種一般都有一定數目、一定形狀的染色體，並且累代不變。這也表示染色體的連續性。

有絲分裂的主要內容就是染色體的分裂。染色體以核蛋白為主要成分，所含的核酸主要是去氧核糖核酸 (DNA)。

染色體以染色絲 (chromonema) 為主要的結構基礎。染色絲貫穿在整個染色體的長度。每一個染色體有兩根平行的染色絲。這

染色絲是盤曲着和相互纏繞着的。染色絲上往往含有許多容易着色的顆粒，這叫做染色粒(chromomere)，這是集中的染色質。染色絲上有一個不着色的小顆粒，這叫做着絲點(centromere)<sup>1)</sup>。即將

講到，着絲點在染色體分裂中佔重要的位置。染色絲周圍是一些透明的物質，叫做染色體基質(matrix)。基質外面大概是一層薄膜。

知道了染色體的基本結構以後，我們可以來討論有絲分裂。

有絲分裂普通分做4個時期：前期(prophase)，中期(metaphase)，後期(anaphase)，末期(telophase)。

**前期** 這是細胞準備分裂的時期。這個時期的開始是：染色體出現並逐漸縮短加粗。這由於染色體的盤曲和染色體基質的出現。

前期結束以前，染色體已具有雙性：每一染色體含有兩個染色單體(chromatid)<sup>2)</sup>。每個染色單體一般又含有兩根染色絲，這表明染色絲已經發生過分裂(即複製了自己)。但染色體上的着絲點還是成單存在的，它還沒有分裂。

圖 1-2 染色體的內部結構圖解

- 1.染色絲，可以看到它的螺旋。
- 2.染色體基質。
- 3.膜。
- 4.着絲點。

在前期的發展中，核仁逐漸消失，核膜也逐漸消失，於是染色體跟細胞質混合在一起。如果細胞本來有中心體(centrosome)的，現在它所含有的兩粒中心球就彼此分開，並在中間形成了紡錘絲(spindle fiber)。有人經過顯微解剖的研究認為，紡錘絲並不是真

1) 又叫做中心結。

2) 又叫做染色子。

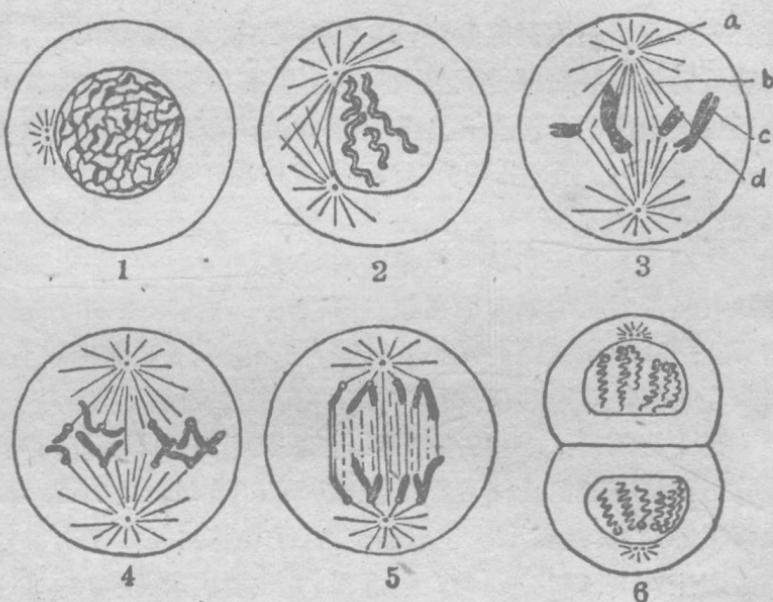


圖 1-3 有絲分裂圖解

1. 分裂以前的細胞。
2. 前期：染色體出現，中心體分開，核膜將要破裂。
3. 中期：染色體在赤道板上。 a. 中心體，b. 紡錘絲，c. 染色體，d. 着絲點。
4. 後期：染色體分兩半向兩極移動。
5. 末期：染色體到達極部。
6. 末期：染色體逐漸消失，細胞核出現，細胞分為兩部。

的纖維，而是代表細胞內部某些力發生作用的狀態。

**中期** 這是染色體分佈在細胞的赤道板上進行分離的時期。開始時，染色體到達紡錘體 (spindle) 的中部。這時可以看到紡錘絲附着在染色體的着絲點上。一條紡錘絲連着一個着絲點。接着，着絲點分裂，結果每一根染色單體各具有一個着絲點。於是，紡錘絲似乎在拉著着絲點，兩個着絲點就被拉開，分別向兩極移動。這樣，染色單體就被拉動了，每個染色體的兩根染色單體就彼此分開了。這樣就完成了染色體的分裂。現在每一根染色單體已不再是半個染色體，而是一個完整的染色體了。

**後期** 這是染色體向兩極移動的時期。開始時，所有染色體

已經分開並形成兩個部分。由於着絲點拉着染色體移動，各個染色體就隨着着絲點的位置呈現出各自特有的形狀。如果着絲點在染色體的中部，染色體就呈現 V 形；如果着絲點偏在染色體中部的左方或右方，它就呈現 J 形；如果着絲點在染色體的一端，它就呈現桿狀。

末期 這是細胞核重新組成的時期。開始時，染色體到達紡錘體的極部而呈現聚合的現象。在許多方面，末期剛好是前期的相反。這時期染色體變得長些細些，它們解除了盤曲的狀態，並且失去了基質。紡錘體消失了，核仁和核膜重新出現了。

在上述的變化中，在植物方面，在細胞中部就形成了隔膜，在動物方面則在細胞上出現了分裂凹(cleavage furrow)，把細胞質分成兩個部分，於是就出現了兩個細胞(子細胞)，完成了有絲分裂。

以上就是有絲分裂的大概過程。其主要內容是：(1)每一個染色體都準確地分裂了，即每一個染色體都複製了自己，(2)分裂了的染色體彼此分開，各自向細胞的兩極移去，(3)染色體平均地分給兩個子細胞，結果子細胞之間以及子細胞和母細胞之間的染色體內容大體上一致。比方說，普通果蠅(*Drosophila melanogaster*)的受精卵有 8 個染色體，通過細胞分裂所產生的許許多身體細胞也大都具有 8 個染色體。人的受精卵裏有 48 個染色體，通過細胞分裂所產生的許許多身體細胞也大都具有 48 個染色體。

細胞質一般沒有上述平均分裂的情況。在細胞質裏看不到有什麼機制可以保證細胞質的成分平均分配，雖然細胞質也在細胞分裂中分成兩個部分。

有絲分裂是生物界的普遍現象。植物、動物和人體一般都由它來增加細胞的數目。但是要增加生物個體的數目一般却還必須依賴於其他過程：減數分裂和隨後發生的受精作用。

減數分裂 減數分裂(meiosis)是有絲分裂的一種。這普遍見於生殖細胞的產生過程中。動物體到成熟時期，生殖腺裏的某些

細胞(原始生殖細胞),首先經過有絲分裂,以後經過減數分裂,才產生出精子或卵子。

減數分裂指的是染色體數目減半的細胞分裂。所以通過減數

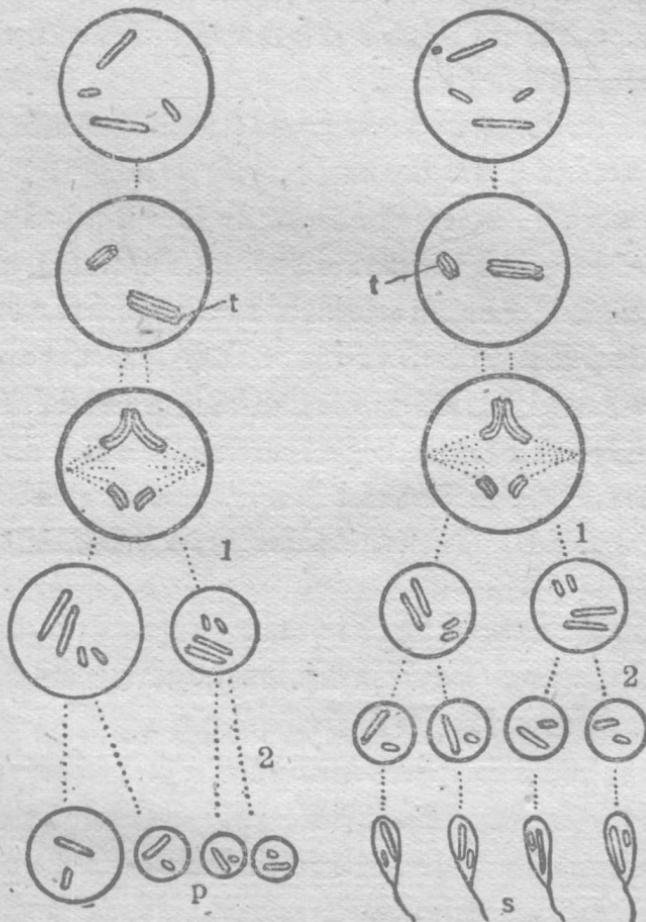


圖 1-4 減數分裂：配子的形成過程。

左圖：卵子的形成過程。

1.第一次減數分裂。

p.第一和第二極體。

t.四合體。

右圖：精子的形成過程。

2.第二次減數分裂。

s.精子。

分裂產生出來的配子，染色體數目只有一般身體細胞的染色體數目的一半。例如，普通果蠅身體細胞的染色體數目是 8，精子和卵子的染色體數目是 4。人身體細胞的染色體數目是 48，精子和卵子的染色體數目是 24。

通過受精過程，精子和卵子結合成受精卵（合子），又恢復到身體細胞的染色體的正常數目。

這就是說，受精卵的染色體一半來自精子，這是從父方來的；一半來自卵子，這是從母方來的。

我們知道，在一般的有絲分裂的前期，每一個染色體複製了自己，使每一個染色體含有兩根染色單體。到了中期，所有染色體排列在赤道板上，以後分成兩組（即每兩根染色單體分開），向兩極移動。在減數分裂裏，情形有所不同。在前期，同源的（homologous）染色體<sup>1)</sup>有配合成對的現象。所謂同源的染色體就是內容一致的染色體，它們在大小和形狀上一般都彼此相似。實際上這成對的染色體的成員，一個來自父方，原來是精子帶進來的；一個來自母方，原來是在卵子裏的。這染色體的配對現象，叫做聯會（synapsis）。這是減數分裂的重要特徵。

減數分裂的前期可以分做 4 個階段：

細線期（leptotene stage）：這是前期的開始，染色體一般以細長的線出現。染色體可能已複製了自己。

粗線期（pachytene stage）：同源染色體配成對，成為一個單位，這就是聯會。現在染色體變得粗些，短些。

雙線期（diplotene stage）：每一個單位裏的染色體都清楚地複製了自己，所以每一個單位含有 4 根染色單體，這叫做四合體（tetrad）<sup>2)</sup>。染色體又顯得粗些，短些。這個時期常有染色單體相互

1) 又叫做同型的染色體。

2) 又叫做四股體，四分體等。

交叉的現象。着絲點還沒有分裂。

濃縮期 (diakinesis): 染色體又顯得更加粗些，短些。這個時期在細胞研究中很重要，因為這時染色體的數目比較容易計算。

因為四合體在我們理解減數分裂中很重要。這裏舉例說明一下。

我們知道，普通果蠅有 8 個染色體，經過配對，就成為 4 對染色體，每一對染色體的成員緊密地並排着，在活動上彷彿就是一個單位，裏面各有 4 根染色單體：

8 個 → 4 對

4 對 → 4 個四合體

發生在人體內的減數分裂也這樣。比方說，人體的 48 個染色體，在減數分裂的前期，經過配對，就成為 24 ~~個~~<sup>對</sup> 染色體，每一對染色體也彷彿就是一個單位——四合體，裏面含有 4 根染色單體。

但是每個四合體雖然有 4 根染色單體，却只有兩個着絲點。

到了中期，這些四合體就排列在赤道板上，可是在這裏並沒有發生過像一般有絲分裂所發生的着絲點分裂的現象，於是在後期，即染色體向兩極移動的時期，那成對的染色體，由於兩個着絲點的作用，就分開形成兩組染色體。這樣，每個子細胞只接受一半的染色體。例如，果蠅經過這樣分裂過程的每個子細胞只含有 4 個染色體。

到這裏，減數分裂還沒有完成，因為每個染色體是個二合體 (dyad)<sup>1)</sup>，裏面含有兩根染色單體。接着就來了另一個前期。這時期，染色單體也沒有複製自己。於是到了中期，染色體排列在赤道板上，情況跟一般有絲分裂相似。接着是着絲點分裂，於是每個染色體的兩根染色單體就彼此分開，形成了真正只具有一半染色體的兩個子細胞。

1) 又叫做二股體，二分體等。

這樣，在減數分裂過程中，細胞經過二次的分裂，但染色體只經過一次的分裂，結果染色體數目就減半了。

以後從這些子細胞形成了配子：精子或卵子。

精子和卵子的形成過程基本上是一樣的，但是也有一些區別。主要的區別是：第一次減數分裂的時候，在雄性方面產生了兩個大小一樣的子細胞，在雌性方面產生了兩個大小很不一致的子細胞，那個小的細胞叫做第一極體（first polar body）。第二次減數分裂的時候，在雄性方面每個子細胞又再分成兩個大小一樣的子細胞，在雌性方面，那個大的細胞又產生出兩個大小很不一致的子細胞，那個大的子細胞以後就發育成卵子，那個小的子細胞就叫做第二極體（second polar body）。原來的第一極體又可以在第二次減數分裂時產生出兩個大小一致的小的子細胞，這也叫做第二極體。這些極體以後都退化消失。

減數分裂過程的上述差異是跟精子和卵子的機能相聯系的。精子必須游泳去尋找卵子，數目大，很有好處。卵子是不動的，經過細胞質的不平均分裂，使卵裏面含有大量的養料，這有利於將來胚胎的發育。如果養料平均分配，對受精卵將來的發育是不利的。

### 三、個體發育、遺傳和變異

**個體發育的一般特徵** 生物，不論是單細胞的或者多細胞的，不論是在穩定的環境中的或者在變化的環境中的，在它們的一生裏，都經歷一系列的變化，這整個過程就是個體發育（individual development）。對於多細胞生物來講，個體發育一般從受精卵開始到個體死亡為止。

個體發育是在新陳代謝和細胞分裂的基礎上進行的。在那裏，生物體的內部發生了一系列的生化變化和轉化，形態構造也發生了一系列的變化。比方說，一個細胞——受精卵，經過不斷的細胞分裂，經過細胞生化過程的不斷的進行，分化成種種性質各不相同的細胞。