

染色体遗传学

Q343
WCT

〔英〕H. 锐氏 R. N. 琼斯
王成俊 徐廷文 徐铁冰 杨俊森
徐廷文 韩静淑 吴尧夫 王成俊

著
译
校

四川科学技术出版社

染色体遗传学

〔英〕H. 锐氏 R.N. 琼斯 著

王成俊 徐廷文 徐铁冰 杨俊森 译

徐廷文 韩静淑 吴尧夫 王成俊 校

四川科学技术出版社

一九八六年·成都

责任编辑：杨 旭

封面设计：陈晓红

版面设计：杨丽娜

染色体遗传学

【英】H. 锐氏 R.N. 琼斯 著

王成俊 徐廷文 徐铁冰 杨俊森 译

徐廷文 韩静淑 吴尧夫 王成俊 校

出版：四川科学技术出版社

印刷：绵阳新华印刷厂

发行：四川省新华书店

开本：787×1092毫米 1/32

印张：5.75 插页1

字数：123千

印数：1—5,100

版次：1986年4月第一版

印次：1986年4月第一次印刷

书号：14298·66

定价：1.35元

译者序

为了提供现代遗传学的新的资料和参考书,有助于用分子水平来解释细胞遗传学领域里的基础理论,我们翻译了H·Rees, R·N·Jones (1977) 所著《Chromosome Genetics》一书。内容包括染色体的组织和结构,在细胞分裂时的行为,种内变异和种间变异,以及在生长和繁殖时,染色体机制如何调节遗传信息的分布等。

书中还着重讨论了一般遗传学教科书很少涉及的问题。例如,B—染色体的发现和起源,结构和组织及其遗传效应等。因此,这是一本对细胞遗传学进行深入研究专著。

本书在四川大学生物系主持下,于1981年以油印本形式与大专院校和有关科研单位进行交流,深受欢迎。为满足广大读者需要,现由四川科学技术出版社正式出版发行。

本书可作综合大学、农、林、牧、医学院校和师范学院等的教材,也可供从事遗传学、细胞学和生物学等专业教师、学生和科研人员学习参考。

本书1、3、5章系由王成俊、徐铁冰译,韩静淑校;2、4两章系由徐廷文译,吴尧夫校;6、7、8章由杨俊森译,韩静淑校。全文由徐廷文和王成俊审校。由于水平有限,谬误之处在所难免,欢迎读者批评指正。

王成俊 于四川大学

1982年12月

序 言

本书的目的在于扼要而全面地说明染色体的组织和结构，在细胞分裂时的行为，种内变异和种间变异，以及在生长和繁殖时，染色体机制如何调节遗传信息的分布。近年来，有关染色体的分子组成和细微结构的许多新的事例已经揭晓，但在遗传学和遗传系统上正确的了解这些事例的含义，我们还需要进一步探索。我们的目的是要把新的认识和分子水平的发现，同已经建立起来的染色体概念，形成一个整体。

本书限于篇幅，只能有选择性的讨论一些一般教科书里很少涉及的问题，比如，B—染色体，我们就相当详细地加以论述。

本书是为具有遗传学基本知识的学生而写的。我们希望书中所举的事例和原理，不但对细胞学家、遗传学家，而且对一般生物学家，也有一定的参考价值。

目 录

第一章 遗传的物质基础	(1)
1.1 信息.....	(1)
1.2 真核生物染色体.....	(12)
1.3 原核生物染色体.....	(19)
第二章 细微结构和组织	(21)
2.1 结构.....	(21)
2.2 重复序列.....	(28)
2.3 复制和分裂.....	(35)
第三章 减数分裂和重组	(43)
3.1 减数分裂周期.....	(43)
3.2 减数分裂过程.....	(46)
3.3 染色体配对.....	(49)
3.4 交叉.....	(52)
3.5 重组的机制.....	(63)
第四章 遗传物质的数量变异	(73)
4.1 基本结构.....	(73)
4.2 DNA的数量和表现型.....	(124)

第五章 质量变化	(126)
5.1 倒位.....	(126)
5.2 互换.....	(133)
第六章 重组的调节	(147)
6.1 遗传系统和变异性的状态.....	(147)
6.2 变异性的流动.....	(149)
6.3 染色体结构和数量的改变对重组的调节.....	(149)
6.4 基因型的控制.....	(151)
6.5 重组和变异性.....	(155)
6.6 自然群体中的交叉和变异性.....	(155)
第七章 有丝分裂的重组	(161)
7.1 果蝇.....	(161)
7.2 曲霉中的准性现象.....	(163)
7.3 小鼠×人的杂种.....	(166)
第八章 结语	(172)

第一章

遗传的物质基础

1.1 信 息

遗传学是研究控制生物体发育的遗传信息的性质和利用，及其在生长和繁殖时这些信息如何分布的科学。在大多数生物体中，信息主要位于细胞核内的染色体内。染色体内遗传信息的位置可用两种实验直接确定：相互嫁接和相互杂交。

相互嫁接

伞藻属 (*Acetabularia*) 的藻类，是一个单细胞体，在其丝状细胞的假根中含有一个单核。丝状体尖端的帽的性状，因物种不同而异。*A. mediterranea* 的帽具圆而光滑的边缘；*A. crenulata* 的帽则呈皱褶的边缘。如把 *A. mediterranea* 的丝状体嫁接在 *A. crenulata* 具核的假根上，即变成 *A. crenulata* 型的新帽。反之亦然（图1.1）。关于帽发育的信息显然是在构成细胞核的染色体上，而不是在细胞质中。

更为复杂的嫁接是通过细胞核的移植来完成(Danielli, 1958) 的。通过显微解剖，有可能在变形虫 *Amoeba* 中使一个细胞的细胞核替代另一个变形虫细胞的细胞核。当从一个品系来的细胞核被另一个品系的细胞核所替换时，我们就

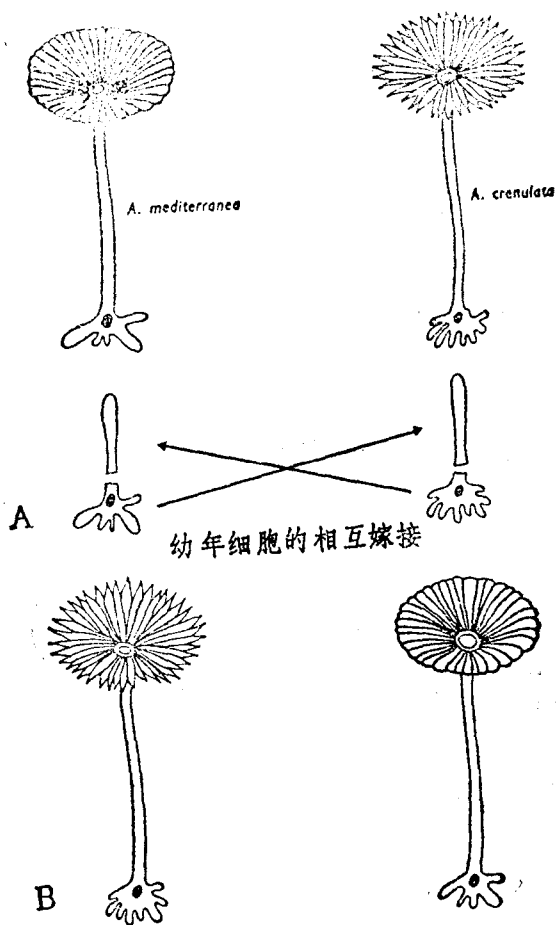


图 1·1 (A) 两个伞藻属物种的幼年细胞的相互嫁接，主要是伞藻的一个种的细胞质和另外一个种的细胞核相结合，(B) 成年个体帽的表现型是由核决定，而不是由细胞质决定的

能观察到细胞质/细胞核的“杂种”和它们的后代所表现的某些性状是由细胞核基因所控制，而另一些性状则由位于细胞质中的基因所控制。这个实验表明，细胞核和细胞质相互作用的决定因素是同样重要的。

相互杂交

在高等植物和动物中，雌配子对接合子提供的物质要比雄配子提供的大得多。人卵的直径为140微米，重约0.0015毫克。比较起来，精子头部的长度只有4微米，重约0.000,000,005毫克。精子的质量几乎全部是由染色体所构成。除了染色体外，卵还含有大量的核外细胞质物质。在与高等植物相比较，相互杂交结果的多数性状也是相同的。孟德尔(Mendel)用高豌豆和矮豌豆杂交， F_1 和 F_2 的结果，不管用高豌豆做父本或母本都是一样的。这就可以清楚地推断，遗传的决定因素不在细胞质中，而是在细胞核的染色体内。然而，在Danielli的变形虫嫁接试验中，相互杂交的结果有时却并不相同，某些表现型是由细胞质基因所控制的，但有些表现型则是由细胞核基因与细胞质基因相互作用的结果。

遗传信息主要位于染色体内的理论，是建立在本世纪二十年代和三十年代染色体遗传学说创立后，主要是在果蝇属(*Drosophila*)和玉米的细胞学与连锁分析的基础上的。已经确认，许多连锁群数目与染色体的基本数目是相对应的，如人们从染色体的丝状组织所猜测的那样，连锁图是直线的；染色体内部或染色体之间结构的重配置，是伴随着连锁关系而改变的。然而，这些信息并没有表明染色体是如何或者在哪里携带着信息。大家都知道，在高等植物和高等动物

中，染色体在化学和结构方面都是很复杂的细胞器。通过实验已经能把信息精确地定位在染色体的核酸成分上。

病毒的组分与重组

在微小的植物病毒中，象烟草花叶病毒 (TMV) 这样一些单个颗粒包含着两种组分，一个蛋白质外壳包被着一条核酸 (RNA) 单链。它们共同构成长300纤米和直径15纤米的圆柱体。植物被病毒传染后所表现的病征，就是这些病毒颗粒生理活动的直接结果。不同品系的病毒造成的病征，彼此是不相同的。这些决定不同品系的不同性质的信息，无疑是在每个颗粒的核酸成分里，这个实验证据如图1.2所示。可以看到，仅核酸成分就足以引起病毒的病征；同样，从两种不同病毒品系重组成的病毒颗粒，能够引起具有衍生核酸品系特点的病征，而不表现蛋白质品系的病征。它们在宿主内进行复制以后，这种新病毒颗粒的蛋白质成分，与抽出核酸品系内的蛋白质成分是相同的。这就充分说明核酸也携带有为装配其蛋白质外壳所必需的信息。

在强调位于病毒内部核酸分子上的遗传信息时，并不是说蛋白质就不能参与作用了。然而，信息的根本来源，毫无疑问是来自核酸，即病毒性核糖核酸 (RNA)。当然，烟草花叶病毒中的核酸不是在一条染色体内组成的，除非把 TMV 每一个单独的核酸都当成它自己内的一条染色体。我们用其他有机体所作的实验，证明核酸包含在染色体内，同样也证明信息是在这些染色体的核酸内。

转化

Griffith (1928) 实验证明，当把被高温杀死后的肺

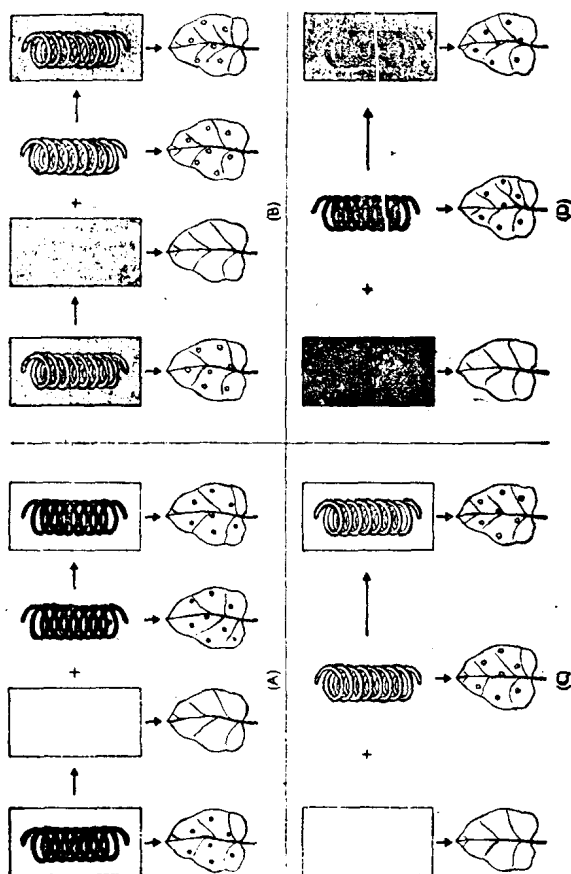


图1.2 图示烟草花叶病毒的核酸 (RNA) 遗传信息载体例证：
 (A) 表示病毒颗粒解离成它的组成部分，即蛋白质和核酸，核酸是传染的，蛋白质不传染，蛋白质和核酸重组的病毒颗粒也是传染的。单独用 RNA 或由重组病毒粒去感染叶部之后，所回收的病毒，与原来是一致的；(B) 表示其他菌株的相同结果；(C) 和 (D) 表示蛋白质和核酸杂交颗粒感染所产生的 RNA 病征而不是蛋白质病征 [From Sager, R. and Ryan, F.J. (1963) *Cell Heredity*, John Wiley and sons]

肺炎球菌 (*Pneumococcus*) 细胞的碎片, 放入另一个活的品系的肺炎球菌培养物中时, 一小部分活的肺炎球菌就发生了永久性的变化, 以至于它们在某些方面与死肺炎球菌细胞碎片的品系的变化是相同的。例如, 从多糖类荚膜 (属于免疫Ⅱ型的具有高剧毒性) 的细胞中得来的碎片, 能把无毒性的不具荚膜的品系的细胞转化成有毒性的细胞, 并且所具有的荚膜类型和转化品系完全相同。这种转化具有一种永久而可遗传的特性, 可以通过反复感染以及用被转化的品系再感染小鼠来证实。在1944年, Avery, Mcleod 和 Mccarthy 实验证明, 转化的活跃成分是核酸, 即 DNA (去氧核糖核酸)。是纯的 DNA 抽出物影响转化, 而不是其它简单成分影响转化。

噬菌体感染

传染并侵入细菌的病毒, 如大肠杆菌 (*Escherichia coli*) 的 T₂ 噬菌体和其它有关病毒, 其结构是复杂的。即使它们的化学组成简单, 仍含有40%的 DNA (紧紧装在头部) 和60%的蛋白质。噬菌体在宿主内利用细胞的原料进行增殖。Hershey和Chase (1952) 实验证明, 在宿主内促使病毒增殖和发展的信息, 是从头部的 DNA 成分中传授出来的。他们用放射性 P³² 标记噬菌体 DNA, 并用放射性 S³⁵ 标记蛋白质。这些在细菌内产生的噬菌体后代就标记着很多放射性 P³², 但很少或没有放射性 S³⁵ 渗入。从 Hershey (1955) 的研究证明, 只有噬菌体的 DNA 进入细菌细胞, 而且只有 DNA 被赋予遗传信息。噬菌体头部经过渗透冲击破裂之后, 释放出 DNA, 只剩下空的蛋白质外壳 (ghosts)。这些蛋白质外壳只接触了细菌的表面, 而

没有侵入和复制能力。从这一事实我们可以推断，唯独 DNA 才含有控制以上情况的信息。

只能在比较微小的病毒中，RNA 才起着储存遗传信息的作用。在所有其他微生物中，这种任务是由 DNA 完成的（表1.1）。在许多核糖核酸病毒中，信息位于单链 RNA 之中。在病毒增殖时，一个互补链仅起着一个模版作用。这种情况类似带有一个单链 DNA 病毒中的情况。在许多情况下DNA均呈双螺旋形。双链中只有一个链的任一片段（正链）带有转录给信使 RNA，然后转录给蛋白质的碱基序列。有一种方法可以确定这种情况，即使信使RNA存在时，用加热方法可使噬菌体SP⁸的单链DNA回到正常双链DNA上去。在信使RNA（mRNA）的任一片段上形成双链时，其中只有一根是DNA链。值得指出的是同一个链的一个位点上可以是正的，而在另一个位点上则是负的。

高等生物

表1.1 原核生物的染色体结构 ①

原 核 生 物	核 酸	染色 体构 型②	染色体 长度 (微米)	碱基对（或 碱基）的数 目
类 病 毒	1—RNA	L	<0.1	<200
噬 菌 体				
T ₂ 、T ₄	2—DNA	L	54.0	162,000
T ₆	2—DNA	L	39.0	117,000
λ	2—DNA	L	17.3	51,900
P ₂₂ 、P ₂	2—DNA	L	13.7	40,500
T ₇	2—DNA	L	12.5	37,500
φ ₈	2—RNA	L(M)	4.7	14,100

Φ_{x172}	1—DNA	O	1.8	5,400
R ₁₇ 、F ₂ 、MS ₂	1—RNA	L	1.0	3,000
植物病毒				
创伤肿瘤病毒 (<i>Wound tumour</i>)	2—RNA	L	7.0	21,000
雀麦花叶病毒 (<i>Brome mosaic</i>)	1—RNA	L(M)	3.0	9,000
马铃薯X病毒 (<i>Potato virus—x</i>)	1—RNA	L	2.9	8,670
花椰菜花叶病毒 (<i>Cauliflower mosaic</i>)	2—DNA	O	2.7	8,100
烟草花叶病毒 (<i>Tobacco mosaic</i>)	1—RNA	L	2.1	6,300
芜菁黄花叶病毒 (<i>Turmeric yellow mosaic</i>)	1—RNA	L	2.0	6,000
动物病毒				
鸡天花病毒 (<i>Fowlpox virus</i>)	2—DNA	L ?	100.0	300,000
痘苗病毒 (<i>Vaccinia</i>)	2—DNA	L	80.0	240,000
疱疹病毒 (<i>Herpes</i>)	2—DNA	L	53.0	159,000
呼肠谷病毒 (<i>Reovirus</i>)	2—RNA	L	11.3	34,000
口蹄疫病毒 (<i>Foot and mouth</i>)	1—RNA	L	3.4	10,300

小儿麻痹症病毒 (<i>polio</i>)	1—RNA	L	2.6	7,800
多型瘤病毒 (<i>Polyoma</i>)	2—DNA	O	1.5	4,500
细 菌				
铜绿色假根单孢菌 (<i>Pseudomonas aeruginosa</i>)	2—DNA	O?	3480.0	10,440,000
天蓝色放线菌 (<i>Streptomyces coelicolor</i>)	2—DNA	O?	2600.0	7,800,000
枯草芽孢杆菌 (<i>Bacillus subtilis</i>)	2—DNA	O	1350.0	4,050,000
大肠杆菌 (<i>Escherichia coli</i>)	2—DNA	O	1333.0	4,000,000
淋病奈瑟氏球菌 (<i>Neisseria gonorrhoea</i>)	2—DNA	O	640.0	1,920,000
无胆留原体 (<i>Achdeplasma laidawii</i>)	2—DNA	O	507.0	1,520,000
流感嗜血杆菌 (<i>Haemophilus influenzae</i>)	2—DNA	O	505.0	1,515,000
人型枝原体 (<i>Mycoplasma hominis</i>)	2—DNA	O	253.0	760,000

①染色体长度和碱基对数目的测定是用以下的 DNA 分子量和长度的近似值求得的。

3,000碱基三对1微米三分子量 2×10^6

②L = 线型染色体, O = 环状染色体, M = 染色体组 (包括几个片段, 这可能是在制备过程中发生断裂的结果)

高等生物的染色体都含有DNA, 它是遗传信息的携带者。除了DNA染色体之外, 还含有蛋白质、RNA和其他微量成分。这些复杂的染色体成分和组织是真核生物区别于原核生物的特征。原核生物的染色体是裸露的DNA螺旋体(大肠杆菌为双链, 噬菌体 ϕX_{174} 中为单链)或是RNA螺旋体〔烟草花叶病毒是单链, 动物病毒是双链, 如呼肠谷病毒(Reovirus)〕。信息位于DNA碎片的观点, 是以下面事实为根据的, 即每个染色体DNA含量是恒定的, 而其他成分, 特别是蛋白质的数量(表1.2)与质量(表1.3)是变化的。然而, 这并不能证明染色体DNA携带遗传信息, 因为人们可以认为蛋白质的一个部分具有恒定的性质和数量。最近, 关于很多不同种类的信息, 也就是包含在染色体内不同

表1.2 家禽不同组织中, DNA 的恒定性和其他染色体成分的数量变化

成 分	组 织		
	红血球细胞	肾	肝*
每个核的DNA (沙克) ①	2.58	2.28	2.56
分离染色质中的蛋白质/DNA比率②	1.18	1.76	2.61
分离染色质中的RNA/DNA比率②	0.003	0.007	0.025