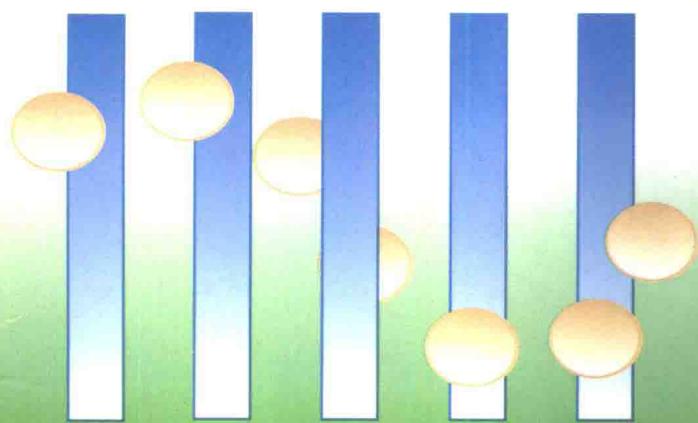


# 分子细胞遗传学

解生勇 编著



中国农业出版社

# 分子细胞遗传学

解生勇 编著

中国农业科技出版社

(京)新登字 061 号

图书在版编目(CIP)数据

分子细胞遗传学/解生勇编著 . - 北京:中国农业科技出版社, 1998.10

ISBN 7-80119-639-2

I . 分… II . 解… III . 细胞遗传学: 分子遗传学  
IV . Q343

中国版本图书馆 CIP 数据核字(98)第 21322 号

---

责任编辑	刘晓松
责任校对	李 漾
出版发行	中国农业科技出版社 (北京海淀区白石桥路 30 号)
经 销	新华书店北京发行所发行
印 刷	固安县印刷厂
开 本	787×1092 1/16 印张:16.5
印 数	1~800 册 字数:400 千字
版 次	1998 年 10 月第一版 1998 年 10 月第一次印刷
定 价	30.00 元

## 中华农业科教基金会简介

中华农业科教基金会经中国人民银行批准,民政部注册登记,于1995年12月20日成立。基金会得到国家科委、中国人民银行、民政部、农业部等部委的大力支持;得到国内外企业界、知名人士的积极响应。基金会归口农业部管理,接受中国工商银行和民政部监督。

中华农业科教基金会的宗旨是:通过广泛吸收国内外和社会各方面的资金,用以支持中国农业科教事业,补充国家主渠道对农业科技的投入,以加快实施“科教兴农”战略。

中华农业科教基金会的任务是:发展农业科教事业,推动农业科技进步,提高农业劳动者素质,促进中国农业发展和农村经济繁荣。基金会资助农业基础研究、应用研究、试验示范、成果推广和农业科教前沿重大课题的研究;资助有突出贡献和有发展潜力的中青年农业科技人才;资助优秀农业科技著作的出版;奖励在中国农业科教事业中做出重要贡献的个人。

中华农业科教基金会将根据政府制订的农村经济发展规划,定期公布资助方向。资助项目的遴选实行“公开申请,专家评审,民主公正,择优资助”原则。基金会建立严格的筹资、管理和使用制度,公正、合理、规范、科学、有效地使用农业科教基金,向捐赠者公开收支帐目,接受监督。

中华农业科教基金会热忱欢迎国内外企业、社团、各界人士向本基金会捐赠资金,本基金会可根据捐赠者的意愿,设立名人基金、专项基金等。

## 序

放在手边的是一本解生勇先生编著的《分子细胞遗传学》书稿,这是他继 1990 年出版了《细胞遗传学》后的又一力作。正如他在本书前言中所说的,“分子细胞遗传学是在细胞遗传学基础上的微观深入”。纵观全书,共分六章:第一章 概论,介绍了细胞学的基础知识,这作为一本教科书是必要的;第二章 细胞信息库——DNA,虽然内容是关于 DNA 的基础知识,但从细胞信息库的角度来介绍,有其新颖性;第三章 细胞的基因、基因族、染色体,重点介绍了近年在细胞生物技术和分子生物技术基础上发展起来的对真核细胞基因、基因族、染色体的研究和认识;第四和第五章 细胞遗传信息的传递和细胞遗传信息传递的调控,从遗传信息的复制、转录、转译介绍了细胞中从 DNA 到蛋白质的信息传递及核酸和蛋白质之间的相互作用,同时也介绍了在复制、转录、转译这三个水平上的遗传调控及其机理;第六章 细胞工程,重点介绍了细胞融合、基因转移、核移植、嵌合体和性别控制等细胞和分子水平的遗传工程。

以分子细胞遗传学作为书名,把细胞遗传学引向更深入的分子水平,这在国内尚属创举,无疑这是一个很好的开端,希望有更多的同行来参与这一交叉领域的研究。

中国科学院院士  
中国农业大学教授  
吴常信  
1998 年 5 月

## 前　　言

生命的发生与发展,自从盘古开天地就从分子开始的,就从细胞起源与进化的。然而,人们真正从生命的最基本组成单位细胞的分子水平认识生命科学、解释生命现象、改造生物的遗传性状、构建新的生物个体,还是近几十年科学事业的发展。所以,分子细胞遗传学是在细胞遗传学基础上的微观深入,也是在分子遗传学基础上的宏观发展。它不仅使细胞遗传学的研究从宏观的系统发育、个体发育、微观的细胞水平到分子水平进入一个新阶段,展开一个新层次,而且对生命科学理论与生物技术的发展也起到一定的推动作用。

本书即是顺应这一发展趋势为从事生命科学的研究的科研人员编写的,可作为有关专业研究生的学习课程或科研参考书。

本书内容不仅应具有先进性、科学性,更重要的应具有坚实的理论性和应用价值。根据这一宗旨,本书在编写过程中着力突出基本理论、基本实验,围绕三大物质使其贯穿内容始终,而又努力运用新资料介绍一些新理论、新观点、新技术、新方法,在保证基本内容完整的同时,尽量使其具有一定的现代性、方向性、时代感。

尤其需要提明的是,本书资料全部取材于国内外千百位科学工作者的专著、编著和科研报告等,在此,仅向他(她)们致以崇高的敬意。

另外,本书的编写受到吴常信教授的支持,作者在此致以衷心的谢意。

本书在编写过程中参阅的有关资料,因篇幅有限,书末仅列出主要的部分参考文献。虽然在取材上已尽力拓展,但由于水平有限,加之时间紧迫、成书仓促,因此在深度和广度上仍显得不足,疏漏之处在所难免,敬请读者批评指正。在此仅向读者致以深切期望和衷心感谢。

编著者

1998年4月于北京

## 内 容 提 要

本书全面系统地阐述了分子细胞遗传学的基本理论、基础实验及其在生命科学中的应用和最新细胞工程技术。内容丰富、材料翔实，可作为从事生命科学的研究的研究生教材，也可作为有关专业的教学、科研及学习的参考书。

## 目 录

<b>1 概 论 .....</b>	( 1 )
1.1 细胞起源与进化.....	( 1 )
1.1.1 细胞起源.....	( 1 )
1.1.2 细胞进化.....	( 2 )
1.1.2.1 真核细胞来自原始原核细胞.....	( 2 )
1.1.2.2 真核细胞与原核细胞的亲缘关系.....	( 2 )
1.1.2.3 细胞染色体的进化.....	( 3 )
1.1.3 细胞器的起源与进化.....	( 3 )
1.2 细胞增殖与周期.....	( 4 )
1.2.1 细胞增殖.....	( 4 )
1.2.1.1 无丝分裂.....	( 4 )
1.2.1.2 有丝分裂.....	( 4 )
1.2.1.3 细胞增殖速率及其影响因素.....	( 7 )
1.2.2 细胞周期.....	( 9 )
1.2.2.1 细胞周期中各时相特征.....	(10)
1.2.2.2 细胞周期同步化及动力学参数测定.....	(11)
1.3 细胞分化与发育.....	(13)
1.3.1 细胞分化.....	(14)
1.3.1.1 细胞分化的细胞学基础.....	(14)
1.3.1.2 细胞分化机理.....	(15)
1.3.1.3 细胞分化的核质作用.....	(15)
1.3.1.4 细胞分化的影响因素.....	(16)
1.3.2 细胞发育.....	(18)
1.3.2.1 受精卵发育.....	(18)
1.3.2.2 卵裂与胚胎发育.....	(18)
1.3.2.3 胚胎发育预定程序.....	(19)
1.4 细胞生长与衰老.....	(20)
1.4.1 细胞生长.....	(20)
1.4.1.1 细胞增长与增殖.....	(20)
1.4.1.2 细胞增长类型.....	(21)
1.4.1.3 肿瘤细胞增长与增殖.....	(21)
1.4.2 细胞衰老.....	(24)
1.4.2.1 细胞衰老的特征.....	(24)
1.4.2.2 细胞衰老与核质作用.....	(25)
1.4.2.3 细胞衰老与 DPC 变化 .....	(25)

<b>2 细胞信息库——DNA</b>	(26)
2.1 DNA 结构	(26)
2.1.1 DNA 一级结构	(26)
2.1.2 DNA 二级结构	(27)
2.2 DNA 拓扑学	(27)
2.2.1 DNA 变构	(27)
2.2.1.1 单链变构	(28)
2.2.1.2 双链变构	(29)
2.2.1.3 环状变构	(30)
2.2.2 DNA 变性与复性	(31)
2.2.2.1 DNA 变性	(31)
2.2.2.2 DNA 复性	(32)
2.2.2.3 真核细胞 DNA 序列	(34)
2.3 DNA 突变	(37)
2.3.1 DNA 突变热点	(37)
2.3.2 DNA 进化	(38)
2.3.2.1 DNA 序列进化	(39)
2.3.2.2 氨基酸序列进化	(48)
2.4 DNA 防卫	(54)
2.4.1 DNA 修饰	(54)
2.4.1.1 限制与修饰	(54)
2.4.1.2 甲基化作用	(55)
2.4.2 DNA 修复	(57)
2.4.2.1 校正差错修复	(57)
2.4.2.2 倾向差错修复	(61)
2.5 DNA 技术	(62)
2.5.1 DNA 酶切	(62)
2.5.2 DNA 序列测定	(64)
2.5.2.1 Sanger 酶学测序法	(64)
2.5.2.2 Maxam-Gilbert 化学测序法	(65)
2.5.3 DNA 杂交	(66)
2.5.3.1 Southern 印迹法	(66)
2.5.3.2 Northern 印迹法	(67)
2.5.3.3 原位杂交	(67)
2.5.3.4 RFLP 和 RAPD 分析	(69)
2.5.4 DNA 合成	(71)
2.5.5 DNA PCR 扩增	(72)
<b>3 细胞的基因·基因族·染色体</b>	(73)
3.1 割裂基因	(73)

---

3.1.1	割裂基因组构.....	(74)
3.1.1.1	内含子与外显子分布.....	(75)
3.1.1.2	内含子与外显子接界.....	(75)
3.1.1.3	内含子与外显子重叠.....	(77)
3.1.1.4	tRNA 与 rRNA 基因的内含子 .....	(79)
3.1.2	割裂基因限制性酶切.....	(80)
3.1.3	割裂基因进化.....	(81)
3.2	基因家族.....	(83)
3.2.1	rRNA 和 tRNA 基因家族 .....	(83)
3.2.1.1	rRNA 基因簇 .....	(83)
3.2.1.2	tRNA 基因簇 .....	(85)
3.2.2	结构基因家族.....	(86)
3.2.2.1	组蛋白基因簇.....	(86)
3.2.2.2	珠蛋白基因簇.....	(87)
3.2.2.3	免疫球蛋白基因簇.....	(89)
3.2.3	可移动基因家族.....	(96)
3.2.3.1	转座子.....	(96)
3.2.3.2	假基因族.....	(99)
3.2.3.3	Alu 族 .....	(99)
3.3	染色体 .....	(100)
3.3.1	染色体组构 .....	(100)
3.3.1.1	染色质 .....	(102)
3.3.1.2	活性染色质 .....	(105)
3.3.2	动物染色体 .....	(108)
3.3.2.1	染色体分析 .....	(108)
3.3.2.2	染色体多态性 .....	(112)
4	细胞遗传信息的传递 .....	(116)
4.1	DNA 复制 .....	(116)
4.1.1	复制的顺序性 .....	(116)
4.1.1.1	复制起点、复制方向和复制单位.....	(116)
4.1.1.2	复制的酶系统 .....	(117)
4.1.1.3	SV40 的复制程序 .....	(123)
4.1.1.4	复制的核小体装配 .....	(125)
4.1.2	复制的半间断性 .....	(125)
4.1.3	复制的保真性 .....	(127)
4.2	RNA 转录 .....	(128)
4.2.1	转录装置 .....	(128)
4.2.1.1	RNA 聚合酶 .....	(128)
4.2.1.2	启动区 .....	(130)

---

4.2.1.3 转录的起始、延伸、终止	(133)
4.2.2 转录后加工	(138)
4.2.2.1 原核细胞 RNA 转录后加工	(138)
4.2.2.2 真核细胞 RNA 转录后加工	(140)
4.3 蛋白质合成	(146)
4.3.1 转译装置	(146)
4.3.1.1 tRNA	(146)
4.3.1.2 核糖体	(149)
4.3.1.3 mRNA	(152)
4.3.2 转译程序	(154)
4.3.2.1 转译的起始	(154)
4.3.2.2 延伸	(156)
4.3.2.3 终止	(158)
<b>5 细胞遗传信息传递的调控</b>	(159)
5.1 复制调控	(159)
5.1.1 复制周期起始频率调控	(159)
5.1.2 基因扩增调控	(160)
5.1.3 反义 RNA 调控	(160)
5.2 转录调控	(161)
5.2.1 原核细胞转录调控	(161)
5.2.1.1 调控单位——操纵子	(161)
5.2.1.2 调控方式	(163)
5.2.2 真核细胞转录调控	(177)
5.2.2.1 转录前调控	(177)
5.2.2.2 转录调控	(180)
5.2.2.3 转录后调控	(188)
5.3 转译调控	(191)
5.3.1 原核细胞转译调控	(191)
5.3.1.1 反义 RNA 调控	(191)
5.3.1.2 mRNA 稳定性对基因表达调控	(191)
5.3.1.3 蛋白质合成的自体调控	(192)
5.3.2 真核细胞转译调控	(193)
5.3.2.1 mRNA 稳定性调控	(193)
5.3.2.2 mRNA 转译的起始调控	(194)
5.3.2.3 mRNA 转译的蛋白质调控	(195)
5.3.2.4 蛋白质合成的自体调控	(195)
5.4 发育调控	(196)
5.4.1 细胞周期调控	(196)
5.4.1.1 S 期激活物的调控作用	(196)

---

5.4.1.2 M期激酶的调控作用 .....	(197)
5.4.1.3 酵母 cdc 基因的调控作用 .....	(199)
5.4.1.4 R制控点与抑素的调控作用 .....	(200)
5.1.1.5 cAMP 与 cGMP 的调控作用 .....	(201)
5.4.2 生长发育调控 .....	(201)
5.4.2.1 果蝇合子基因产物梯度转变成分隔区的调控 .....	(202)
5.4.2.2 胚胎发育早期母体基因产物建立梯度的基因调控 .....	(203)
5.4.2.3 囊胚期胚胎发育命运的基因调控 .....	(206)
5.4.2.4 同源异型基因对胚胎形态结构的调控 .....	(208)
5.4.2.5 同源异型基因的同源异型框产物对基因表达的调控 .....	(210)
<b>6 细胞工程 .....</b>	<b>(212)</b>
6.1 动物细胞工程 .....	(212)
6.1.1 细胞培养 .....	(212)
6.1.1.1 细胞培养条件、方法与保存 .....	(212)
6.1.1.2 特定细胞培养与选择 .....	(215)
6.1.2 细胞融合 .....	(217)
6.1.2.1 融合细胞制备 .....	(217)
6.1.2.2 融合细胞特征与应用 .....	(220)
6.1.3 基因转移 .....	(221)
6.1.3.1 对体细胞基因转移 .....	(222)
6.1.3.2 对受精卵基因转移 .....	(229)
6.1.4 核移植 .....	(232)
6.1.4.1 核移植操作技术 .....	(232)
6.1.4.2 核移植技术应用前景 .....	(234)
6.1.5 嵌合体 .....	(234)
6.1.5.1 嵌合体操作技术 .....	(235)
6.1.5.2 研究嵌合体的现状与意义 .....	(236)
6.1.6 性别控制 .....	(237)
6.1.6.1 性别控制方法 .....	(237)
6.1.6.2 性别控制的应用与展望 .....	(238)
6.2 植物细胞工程 .....	(238)
6.2.1 细胞和组织培养 .....	(239)
6.2.1.1 细胞培养 .....	(239)
6.2.1.2 微繁殖技术 .....	(239)
6.2.1.3 原生质体分离与培养 .....	(240)
6.2.2 原生质体融合 .....	(240)
6.2.2.1 融合方法 .....	(240)
6.2.2.2 杂种细胞形成与选择 .....	(241)
6.2.2.3 体细胞杂种植植物的鉴定 .....	(243)

6.2.3 植物细胞遗传工程 .....	(243)
6.2.3.1 植物细胞遗传工程技术 .....	(243)
6.2.3.2 植物细胞遗传工程展望 .....	(246)

# 1 概 论

分子细胞遗传学是当今生命科学中一个重要而活跃的领域,是正在发展中的新兴学科。它是集细胞生物学、细胞遗传学、分子细胞生物学、分子遗传学以及生物物理学和生物化学为一体在过去40多年间迅速发展起来的一门基础学科。它是在分子水平上探讨细胞生命活动的科学。它是运用近代物理学与生物化学技术在分子水平与超微结构水平上研究细胞生命活动的科学。

自1665年R.Hooke首次发现细胞至今300多年来,作为生命的最基本单位经历了细胞水平、亚细胞水平、细胞分子水平不同层次的研究探索。人们从细胞这个小小单位里揭示了许多生命现象,积累了丰富资料,获得了许多可靠的科学依据,为人们更深入探索定向改造生物打下了坚实的理论基础,并开辟了广阔前景。作为本书第1部分的概论,力图从分子细胞遗传学角度阐述细胞各种生命活动的本质、细胞增殖与周期、细胞分化与发育、细胞生长与衰亡,以及细胞起源与进化等问题,以便对细胞的生命活动有一个全面的了解和认识,为深层次地进一步探讨打下良好基础。

## 1.1 细胞起源与进化

细胞作为生命活动基本单位的起源问题一直是人们探索而又难以回答的问题。因为在地球上从无生命到有生命的进化历史不会重演,即便当今的实验室也无法模拟生命起源与进化的全过程,因为这要涉及碳、氢、氧、氮等诸物质及大小分子氨基酸、核苷酸、脂质、单糖与蛋白质、核酸、多糖的聚合,物质从简单到复杂的演变,从无生命物质到有生命细胞的组装,这是人们在现有条件下无法实现的。人们也曾设想从古生物化石中去寻找从无生命到有生命的痕迹,看来也无从找到的,因为很小而又生命脆弱的原始细胞不可能留下坚硬的化石。因此,人们只能根据一些有限的模拟实验加之理论分析提出假说。至于后来的原核细胞向真核细胞的进化,则有分子细胞遗传学方面的证据,也有古生物化石的证据,证明了真核细胞与原核细胞的亲缘关系,真核细胞是原始原核细胞进化的结果。

### 1.1.1 细胞起源

世界上一切生命物质都是由碳、氢、氧、氮等物质组成的。所以,作为有生命的原始细胞必定起源于这些简单物质,在原始地球适宜的环境条件下的不同聚集与排列,组成如氨基酸、核苷酸、脂质及单糖等小分子,而小分子又在原始地球适宜的环境条件下聚合成如蛋白质、核酸、多糖等的大分子。至于大分子是如何有机地组织成有序、协调的有生命细胞,其中有两个代表性学说。其一是A.E.Опарин的团聚体学说(coacervate theory)。该学说认为,在原始海洋中当原始的氨基酸、核苷酸等小分子产生以后,相互作用而产生大分子,大分子的蛋白质与核酸能聚集成颗粒状的团聚体,因其上的酶可以转化周围的底物而表现出“生长”、“繁殖”、“运动”等拟生命现象并经进一步发展与演化,最终产生有生命的原始细胞,继而逐渐进化出更为复杂

的多细胞生命有机体。该假说的生命起源与细胞进化过程实际上包括两个阶段,即由原始地球上的氢、氨、甲烷和水蒸气等简单气体在原始地球有效能源,如在紫外线、宇宙线、雷电以及火山热等的作用下进化成简单的有机物、复杂的有机聚合物以及分子团聚体的化学进化阶段和由团聚体经进一步的发展和演变成有生命原始细胞和多细胞生命有机体的生物进化阶段。

有关生命起源的另一个学说,即 S. Fox 的微球体学说(microsphere theory)。S. Fox 用一定比例的 18 种氨基酸干混合物在干燥无氧条件下加热到 170℃,结果得到氨基酸聚合物,称为类蛋白(proteinoid)。这种类蛋白具有一些类似蛋白质的性质并表现微弱酶活性。当把类蛋白溶于热盐水或热水中让其慢慢冷却时,则溶液中就形成大量大小基本均一的微小颗粒,称为微球体。当改变微球体悬液的 pH 值,微球体则显现出如细胞膜及其渗透性的双层膜结构并能引发“出芽”。分离小芽置于热的类蛋白饱和溶液中,冷却后芽体会增长。由此显现出微球体的原始“生长”与“繁殖”的特征。此外,在  $Mg^{2+}$  的存在下微球体可促使 ATP 产生少量的二聚体与三聚体,这种现象可以认为是原始核酸进化的开始。S. Fox 另一个有价值的实验是富含赖氨酸的类蛋白能与多聚腺嘌呤形成微粒,当在一价与二价金属离子和 ATP 存在下,可促使苯丙氨酸多聚而产生少量三肽。这种微粒可能表现了原始核蛋白的形成。

上述两种学说从不同角度阐述了细胞的起源。但有一点是共同的,即团聚体和微球体都是在高热能的作用下自动聚合与组装的结果。这种大分子在有效能源的作用下自动聚合,可能就是原始地球上从无生命物质到有生命细胞的细胞膜、核酸、蛋白质等结构的起源与进化的缩影。所以团聚体和微球体还不是原始细胞,因为它们还没有自我复制的分子存在,它们只是作为分子聚合体向原始细胞过渡漫长过程中的一个重要环节。

### 1.1.2 细胞进化

#### 1.1.2.1 真核细胞来自原始原核细胞

通常认为原始原核细胞是最早的有生命细胞。但是,大分子的聚集体是怎样形成有生命的原始原核细胞的,目前尚缺乏详细的了解。根据古生物化石分析,目前发现的最古老生物是 31 亿年前的球形微生物和杆状细菌。自此之后 31 亿年到 17 亿年的进化过程中,从古生物化石中发现不同类型、不同结构与功能的生物逐渐增多,反映了生物由低级向高级的进化趋势。特别是从美国加利福尼亚东部的 Beck Spring 在 13 亿年前白云岩中发现了单细胞绿藻化石,由此认为,真核生物是发生在距今 16 亿年至 13 亿年之前。

从古生物化石可以说明,在地球上原核细胞发生早于真核细胞。这一点在古生物化石中从出现的历史年代可以证明,而且真核生物是需氧生物,它们的出现一定是在地球大气中已经有了相当数量的氧气之后。而地球大气多量氧出现在距今 20 亿年至 18 亿年之前,所以真核细胞只能发生于 18 亿年之后。而地球大气之所以能积累大量氧,也正是由于自养性原核生物大量繁殖和进行光合作用的结果。

#### 1.1.2.2 真核细胞与原核细胞的亲缘关系

分子细胞生物学、分子细胞遗传学以及分子遗传学等方面大量的证据表明,真核细胞与原核细胞在很多方面都有亲缘关系。

在最基本的生命活动上,真核细胞与原核细胞的 DNA 复制、RNA 转录以及蛋白质的合成

其生命活动机理基本相似,它们用的是相同遗传密码,同受中心法则控制。在蛋白质合成上,都依靠核糖体、mRNA、氨酰基-tRNA 以及相应的一系列辅助因子,甚至有的酶类可以通用,如 RNA 聚合酶。虽然原核细胞的核糖体是 70S,而真核细胞的核糖体是 80S,但都是由相似结构的大小亚基组成,而且原核细胞的 16S、23S、5S rRNA 与真核细胞的 18S、28S、5S rRNA 完全一一对应,并且其中 5S rRNA 的核苷酸成分与序列两者十分相似。此外,用放线菌素 D 等抑制剂既能抑制原核细胞的 RNA 转录也能抑制真核细胞的 RNA 合成。上述种种实例足以说明,原核细胞与真核细胞在分子水平上的亲缘关系不是偶然的,而是进化上的同源性,是原始的原核细胞向真核细胞进化的结果。

### 1.1.2.3 细胞染色体的进化

真核细胞染色体与原核细胞染色体虽然有相同的功能,但在结构上却存在很大差异。而涡鞭毛虫类细胞核与染色体具有由原核细胞向真核细胞过渡的典型结构,而被称为过渡类型的活化石。涡鞭毛虫类有细胞核有原始性核膜与核仁结构和多条致密中期染色体式的染色体,其 DNA 也像一般真核细胞 DNA 一样,含有大量重复的核苷酸序列,但它又具有许多原核细胞染色体的特征,如:①涡鞭毛虫各染色体是环状 DNA 大分子绞扭构成的染色体,其上无着丝粒。②涡鞭毛虫虽有多条染色体,但彼此间未分化,一个染色体即是一个大分子环的扭结,一个完整的基因组,也是一个 DNA 复制单位。③染色体不含组蛋白,而是由纯 DNA 分子构成,其直径 2.53.0 nm,与 DNA 双螺旋直径相同。④DNA 复制发生在细胞整个分裂期连续不间断进行,并不集中在特定的 S 期。其形态均保持中期染色体结构。

从上述分析可见,涡鞭毛虫类染色体显现出既近于原核细胞染色体而又与真核细胞染色体之间存在一系列共性的过渡形态。可以认为,真核细胞染色体是经由涡鞭毛虫类染色体的过渡形式,从原始原核细胞染色体进化来的。

### 1.1.3 细胞器的起源与进化

在细胞中有无细胞器,是区分原核细胞与真核细胞的重要标志。既然真核细胞是由原始的原核细胞进化来的,那么真核细胞的细胞器又是如何起源与进化的,也是人们感兴趣的问题之一。如线粒体的起源问题,早在本世纪初就有人提出线粒体来自于胞内共生的原核细胞的假说。后来有人又进一步提出,线粒体来自于胞内共生的细菌的假说,并得到许多证据。这一内共生起源学说的主要证据是:①线粒体有自己独立的基因组,其结构与原核细胞基因组相似,是由裸露的环状双链 DNA 分子组成。其 DNA 的碱基比例及顺序均与核内 DNA 不同,因线粒体有自己的 DNA 聚合酶、RNA 聚合酶,所以能独立复制自己的 DNA,转录自己特有的 mRNA、rRNA 与 tRNA。线粒体也具有与细菌相似的核糖体,能独立地进行与细菌相似的蛋白质合成。②氯霉素、红霉素以及林可霉素能抑制线粒体核糖体的蛋白质合成,但对真核细胞相应的蛋白质合成不起作用。而亚胺环己酮能抑制真核细胞核糖体的蛋白质合成,而对线粒体和细菌核糖体的蛋白质合成无抑制作用。又如利福平对线粒体和细菌的 RNA 聚合酶均有抑制作用,而对真核细胞的 RNA 聚合酶则无作用。由此可见,线粒体与细菌之间的亲缘关系。③线粒体内、外膜组分与结构有很大差异,而且相对独立、互不沟通。从化学组分上,线粒体外膜含脂率 50%,而内膜为 20%,并且两层膜上的蛋白质合成场所不同。经对离体线粒体放射性标记氨基酸,只有内膜能被标记,说明线粒体内外膜来源不同,从而表现出放射性标记

上的差异。所以从形态结构上经研究证实,线粒体外膜与寄主细胞内质网和高尔基体膜相似并可沟通,而内膜与细菌质膜相同,在内膜与嵴的表面有与细菌质膜内侧相同的进行氧化磷酸化的基粒。这表明,线粒体外膜来源于内质网,只有内膜才来自共生细菌的质膜,从而表现出蛋白质成分上的差异。<sup>④</sup>线粒体还能在异种生物的细胞中生存。例如,把鸡胚细胞线粒体引入到离体培养的小鼠成纤维细胞仍可生存,而表现出其自主性和独立性。所以内共生起源学说认为,线粒体的起源可能是与线粒体结构和成分更为接近的反硝化副球菌或紫色非硫光合细菌被原始真核细胞吞噬后在寄主体内共生的结果。

与内共生起源学说相对立的是非共生起源学说。该学说认为,线粒体是原始原核细胞细胞质被内凹扩张与分化的膜分隔出来的部分。细胞DNA被包围到不同小泡中,而产生了核、线粒体。因此,目前对线粒体的起源问题尚存在不同观点。至于其它细胞器的起源,有关资料很少。但是在动植物细胞内,质膜与内质网相连、内质网与核膜相连是普遍现象。所以一般认为,内质网与核膜的起源具有同源性,它们可能是细胞膜的凹陷与分隔进化的结果。

## 1.2 细胞增殖与周期

细胞增殖是生物的基本特征,是生命延续的基本保证。细胞通过细胞分裂将细胞中复制的遗传物质和分裂的细胞质均等地分配到两个子细胞来进行增殖。所以没有细胞分裂也就没有生物的生长、发育、繁殖和进化,也就没有生命。通常把一次细胞分裂的开始(或结束)至下一次细胞分裂的开始(或结束)之间的期限称为细胞周期。实验证明,不同类型细胞的细胞周期持续时间不同,因而细胞增殖速度各异。

### 1.2.1 细胞增殖

细胞增殖的惟一方法是细胞分裂,通过细胞分裂,一个母细胞分裂成两个子细胞。增殖细胞的细胞分裂可分为无丝分裂(ameiotic division)和有丝分裂(meiotic division)两种方式。

#### 1.2.1.1 无丝分裂

无丝分裂主要是原核细胞的增殖方式。原核细胞裸露的DNA在一系列酶的催化下,经过解旋和半保留复制形成两个相同的DNA分子。复制后两个DNA分子附着点之间的质膜由于生长而延长并凹陷,然后在中间形成新的隔膜而分裂成为两个子细胞,从而达到细胞增殖的目的。

此外,某些真核生物及一些真核生物生长旺盛的组织和器官,或处于不良和衰老情况下的细胞也有发生无丝分裂的现象。

#### 1.2.1.2 有丝分裂

真核细胞增殖的基本形式是有丝分裂。通过有丝分裂遗传信息得以在细胞间传递。通过有丝分裂和细胞分化,才能实现组织发生和个体发育。真核细胞的有丝分裂分为前、中、后、末四期。

前期的主要特征是染色体卷曲凝缩、分裂极确定、核仁解体、核膜消失以及开始形成纺锤体的过程。细胞中染色体DNA分子经S期复制后,每一染色体的两个DNA分子经螺旋卷曲