

细胞遗传学



# 細胞遺傳學

(普通遺傳學)

方宗熙 著

## 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。

本書是為了解決高等院校生物系或有關專業教材的需要，根據1959年“普通遺傳學”一書修改而成。由於修改時間倉卒，來不及仔細整理加工，希望使用本書的教師和讀者，對本書內容和編排方面存在的問題提出意見，以便進一步修訂。

## 細 胞 遺 傳 學

（普通遺傳學）

方 宗 熙 著

\*

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許可證出字第061號

中 國 科 學 院 印 刷 廠 印 刷 新 華 書 店 總 經 售

\*

1961年9月第一版

書號：2395 字數：274,000

1961年9月第一次印刷

開本：850×1168 1/32

（京）F001—6,430

印張：11 1/8

定價：1.60元

## 序

### (一)

本書的任務是介紹摩爾根學派的細胞遺傳學以及在這個基礎上發展起來的其他遺傳學原理。

細胞遺傳學是 20 世紀的科學，在生物科學中它是一門比較年輕的學科。它很重要，因為它研究的是基本的生命現象，有巨大的理論意義和實踐意義。

細胞遺傳學是一門實驗科學，研究的方法很精密。它的基礎是雜交遺傳研究所提出的豐富材料和細胞學所提出的相互印證的材料。細胞遺傳學可說是遺傳學和細胞學的統一。

在細胞遺傳學的基礎上又發展了一系列的遺傳學科。例如，在研究中深入應用統計學方法來分析遺傳和變異的發展情況，這就建立了系統遺傳學。在研究中細緻地應用生物化學的方法，特別是在微生物遺傳和變異的研究中，從生物化學的角度，來闡明基因的性質和作用，這就建立了生化遺傳學。在研究中廣泛地應用電離射線，人工地引起突變，這就進一步地闡明了突變的性質及其應用價值，由此建立了放射遺傳學和放射選種學。

細胞遺傳學和有關的遺傳學科的發展是異常迅速的。從 1900 年重新發現孟德爾的遺傳規律到現在，在 60 年中，細胞遺傳學和有關的遺傳研究達到了巨大的發展，不僅許多基本的遺傳原理已經大部分闡明了，而且它的研究成果影響到生物科學的各部門，同時也大大提高了選種學的水平，對農業生產做出了很大的貢獻。

### (二)

但是，應該指出，細胞遺傳學和在這基礎上發展起來的其他遺

傳學科，主要是在資本主義國家裏形成和發展起來的。怎樣對待這樣的科學遺產呢？怎樣對待外國的科學成就呢？

我們黨和毛主席教導我們，對於世界科學遺產、對於外國的科學成就，應該結合我國社會主義建設的需要，批判地接受。因此，作者認為對於摩爾根學派的遺傳學，應該根據科學繼承性的原則，既要繼承，又要批判。作者認為，自然科學知識本身是沒有階級性的，它可以為資本主義服務，也可以為社會主義服務。但在資本主義社會裏，科學工作者不能不受到資產階級世界觀的一定影響，因此在介紹細胞遺傳學中，不能不注意清除這種影響。但是，限於水平，這項工作一定做的不好，希望讀者批評指正。

### (三)

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。

本書為了幫助初學者，每一章都附有複習題。這些複習題有應用遺傳學原理來解釋的，有單純的複習作用的（例如術語解釋），又有討論性質的。這些複習題僅供參考，可以看需要進行。

本書的插圖和表的說明，都採用以章為單位。例如，圖 1—1，就是第一章第一圖；圖 2—4，就是第二章第四圖。餘類推。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。

本書是“普通遺傳學（細胞遺傳學）”一書的修訂版，現在改名為細胞遺傳學。刪去了對米丘林學派和摩爾根學派一些爭論問題的分析，增加了一些理論聯系實際材料和遺傳物質研究的新發展。

在修訂工作中，作者得到談家楨、李汝祺、劉祖洞諸先生的大力幫助，謹此表示衷心的感謝。

作者

1961年4月21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	239
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	293
第十四章	遺傳和定向培育	310
索引	.....	342

# 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)。細胞質里常常含有綫粒體 (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

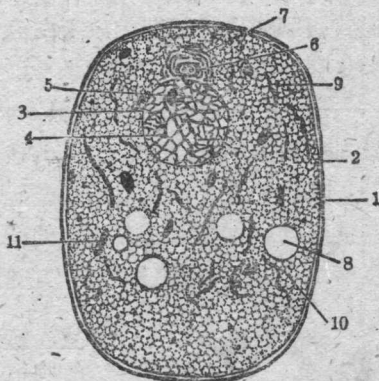


圖 1-1<sup>1)</sup> 細胞的結構

- 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. 液泡 9. 綫粒體
- 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的新陳代謝，而且這種新陳代謝如果停止，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) 和俄國學者郭莫瓦諾夫等的研究，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。

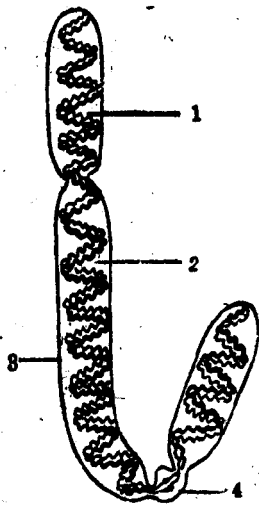


圖 1-2 染色體的內部結構圖解

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

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。

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。

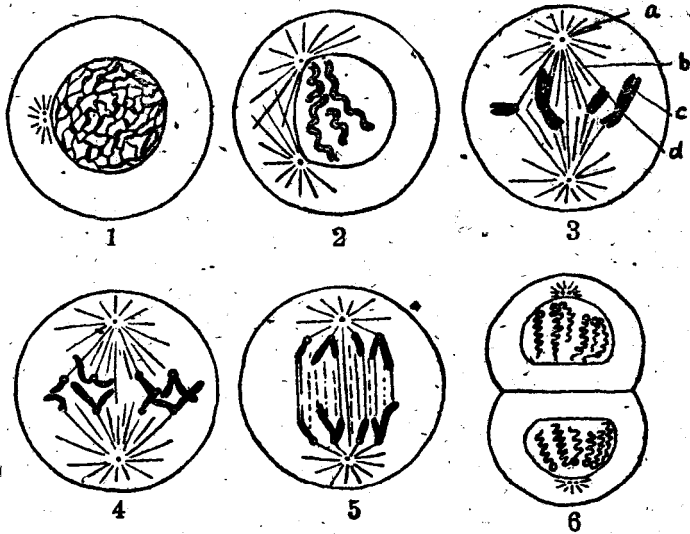


圖 1-3 有絲分裂圖解

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，紡錘絲似乎在拉着着絲點，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離。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

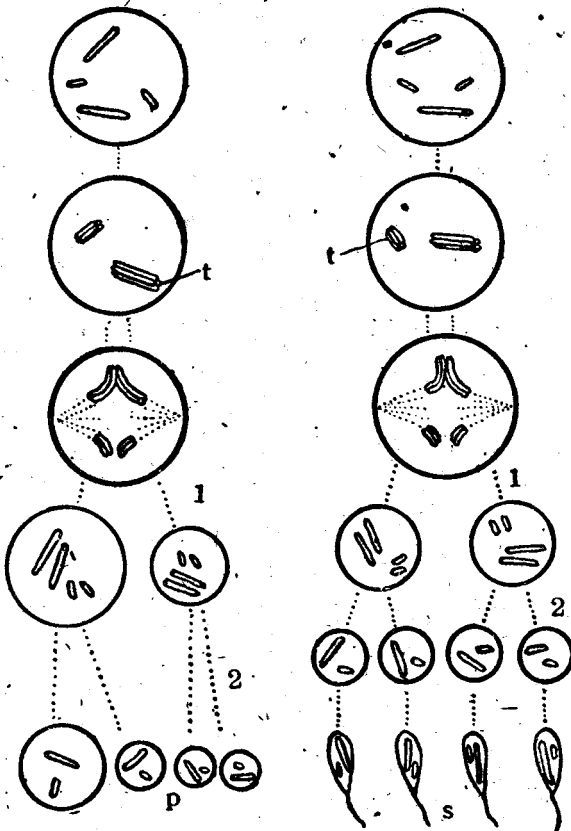


圖 1-4 減數分裂：配子的形成過程。

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，成爲一個單位，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) 又叫做四肢體，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  $\rightarrow$  4 對

4 對  $\rightarrow$  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 對染色體, 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) 又叫做二體體, 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，形成了許多器官構造，出現了許多性狀，包括生理的性狀和形態的性狀。任何性狀都是經過發育而形成的。

如果從染色體的活動歷史講，個體發育可以大體上簡化成二倍體(diploid)<sup>1)</sup>和單倍體(haploid)<sup>2)</sup>的循環。單倍體指的是一種生物的染色體的基數，即配子的染色體數目，通常用  $n$  代表。二倍體是受精卵的染色體數目，通常用  $2n$  代表。例如，果蠅配子的染色體數目是 4，它的單倍體就是  $1n=4$ ，二倍體就是  $2n=8$ 。人類的配子染色體數目是 24， $1n=24$ ， $2n=48$ 。從染色體的角度看，果蠅和大部分動物的生活史可以簡化如圖 1-6。

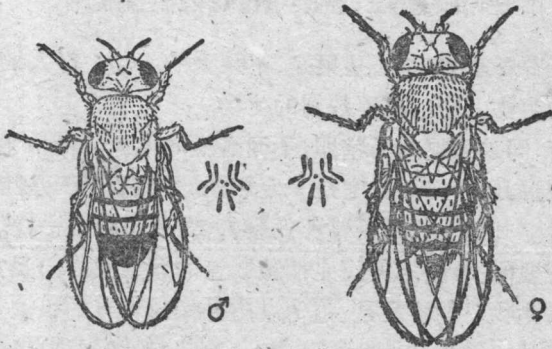


圖 1-5 果蠅和它們的染色體

左圖：雄性果蠅，腹部末部圓形，色斑寬闊。右圖：雌性果蠅，腹部末部尖形，色斑比較窄。它們都有 4 對染色體。

大部分植物的生活史，從染色體的角度看，也大體上跟圖 1-6 相似，不過由於配子體的存在（世代交替）情形比較複雜一些罷了。

但是，這裏值得注意的是：不同生物類型的個體發育是彼此不相同的，各種生物都是按照自己的方式進行發育的，所以從果蠅的

1) 又叫做二元體。

2) 又叫做一元體。