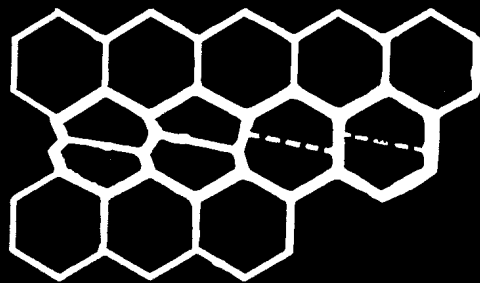


CELL BIOLOGY



江苏科学技术出版社

细胞生物学丛书
细 胞 的 遗 传

尤复翰 陆佩洪 主编

出版：江苏科学技术出版社

发行：江苏省新华书店

印刷：淮阴新华印刷厂

开本 787×1092 毫米 1/16 印张18.5 插页2 字数 460,000

1983 年 5 月第 1 版 1983 年 5 月第 1 次印刷

印数 1—6,000 册

书号：13196·131 定价：2.35 元

责任编辑 张湘君

前 言

当代生物科学已经获得了巨大的进展。在性质上由经典的以单纯描述现象为主的形态性学科提高为以现代化手段从事模拟与分析为主的功能性学科；其研究领域亦有了重要的延伸，纵深方面已达到了分子和电子的水平，并且正面临着新的突破。由于自然科学其它部门与生物科学的合作，出现了分子生物学、量子生物学、宇宙生物学、生物环境保护学、生物控制论与信息论、生物能力学、生物系统及生物工程学等新学科。“细胞生物学”与传统的“细胞学”有着根本的区别，她代表了现代生物科学向微观世界发展的分支。因为生命的物质基础虽然是象蛋白质与核酸那样的生物大分子，但任何分子本身决不能表现完整的生命活动，只有当它们处于“细胞”这样的特定系统中，才能真正出现典型的生命现象。细胞又是一切宏观生命现象的结构、机能与发展的最小基本单位。所以，细胞生物学是一门承上启下的学科，是用新观点和新方法研究生命活动的部门，是衔接宏观生物界与微观生物界研究的关键，她有责任找出从无生命物质到生命、从细胞到生物体之间活动规律的内在联系，并用以解决许多农业、医学、工业中的实践问题。

为了给大学生以现代生物学的启蒙，提供生物学的新知识，我国部颁综合性大学生物学系的教学计划中，将细胞生物学列为继生物化学之后开设的第一门公共必修生物学课程。

本课程虽然已有统编教材，但鉴于细胞生物学发展很快，积累资料十分丰富，学科的范围和内容均未定型，我们认为有必要编写这套《细胞生物学丛书》。它基本上是一组高等学校的教学参考书，供有关专业教师的备课与参考；并推荐作为大学高年级学生和研究生提高课、选修课和专业课的教材；它适合于分子生物学、生物化学、生物物理学、生物能学、生物力学、生理学、理论免疫学、生物信息论、生物控制论、生物无机化学、酶学、生物膜学、生物工程学、生物系统学、仿生学、遗传学、生物进化论、细胞动力学、组织学、胚胎学、微生物学、化学生物分类学等课程的需要。也可作为中学教师和农业、医学实际工作者进修生物学基础理论知识的读物；凡是愿意涉猎生物学领域，有志于从事仿生学与生物工程学的数学、物理学与化学以及工程技术工作者们，在本丛书中也可能会发现他们感到兴趣的东西，并找到与生物学工作者之间的共同语言和合作项目。

为了理论联系实际，根据当代技术科学基本分成材料科学、能源科学与信息科学等三大系统，本丛书亦从材料（结构）、能源与信息等三个方面来说明微观生物界的现象和机理，以适应仿生学、生物工程学、生物系统学的需要。

鉴于生物学界擅长形象思维而不惯于运用抽象思维的特点，本丛书尽量采取直观的叙述形式，尝试着从头说起，并且一讲到底，即所谓从A B C到X Y Z，把专门名词和术语的由来，问题的来龙去脉，直至最新的进展，存在的疑难问题和争论，都予以系统的阐明。

本丛书分成五册陆续出版：《细胞的结构与细胞的代谢》、《细胞的运输与细胞的能源》、《细胞的通讯与细胞的防御》、《细胞的遗传》、《细胞的发育》。

本丛书资料来源，绝大多数直接采用1975~1981年间出版的各种外文书籍和杂志，其中包括有关方面的现期期刊、各种年鉴，以及各种专著、丛书、手册和高级教科书等。

由于本丛书的内容遍及生物学各个领域，因此，我们组织了动物生理学、植物生理学、组织胚胎学、遗传学、生物化学等有关方面的教师共同编写，以保证科学质量。

尽管我们作了努力，但是限于时间的仓促，更限于我们的水平，本丛书仍然存在不少问题，读者也一定会发现书中的缺点和错误，我们诚恳地欢迎你们提出意见、建议和批评，作为我们修改时的依据。

本丛书在编写过程中，承蒙南京医学院葛志恒、李葆华、郭仁强、程宝庚，南京大学朱洪文、金以丰，江苏农学院高煜珠，江苏农科院奚元龄，中国科学院生物化学研究所徐京华和南京师范学院金安定等同志审稿，并提出重要的修改意见，在此表示衷心的感谢。

编 者

1981.4

目 录

第一章 生殖细胞、细胞核及染色体

体..... 1

第一节 繁殖..... 1

1.1 营养繁殖..... 1

1.2 无性生殖..... 2

1.3 有丝分裂..... 3

1.4 有性生殖..... 16

1.5 减数分裂..... 17

1.6 配子发生..... 25

1.7 生活周期(生活史)..... 30

1.8 性别的分化..... 35

1.9 无融合生殖..... 47

第二节 细胞核..... 49

2.1 细胞核的形态..... 50

2.2 核膜..... 50

2.3 核仁..... 52

2.4 染色质..... 53

2.5 细胞核与细胞质的相互作用..... 56

第三节 染色体..... 58

3.1 染色体的形态与结构..... 58

3.2 染色体数目和染色体组型..... 63

3.3 染色体与性别..... 70

3.4 染色体畸变..... 82

第二章 基因..... 95

第一节 基因及基因组的结构..... 95

1.1 细胞的基因含量..... 96

1.2 病毒基因..... 98

1.3 原核生物的基因..... 106

1.4 真核生物的基因..... 118

1.5 基因组的结构..... 128

1.6 核外基因..... 143

第二节 基因的复制..... 165

2.1 复制机制..... 166

2.2 复制过程及有关因子..... 169

2.3 复制的调节..... 190

第三节 基因的表达..... 195

3.1 转录酶系统..... 199

3.2 转录的产物..... 202

3.3 转录的调节..... 203

3.4 真核细胞转录的调节..... 229

3.5 转录后加工..... 235

3.6 转录后调节..... 246

3.7 翻译的调节..... 248

第四节 基因和基因组的变异..... 256

4.1 突变..... 256

4.2 基因重组..... 264

4.3 DNA转移单位..... 270

4.4 体外重组..... 273

参考文献..... 283

中英名词对照..... 285

第一章 生殖细胞、细胞核及染色体

生物能够通过繁殖作用而增加个体的数量。在繁殖过程中，子代生物个体的各种特性，包括形态构造、生理机能以及生活方式，甚至在细节方面都和亲代相似。生物界的代代相传，就是遗传现象。遗传和繁殖是一个事件的两个方面，而且是必然同时存在的。因为遗传通过繁殖个体而表现；繁殖的后代则总是和前代相同或相似的。所以，遗传等于是生物体根据亲本的原型而“拷贝”成为许多后代，其细胞学基础为组成生物体的某些特定细胞的分裂作用，其分子基础为核酸的半保守合成和蛋白质的定向合成。归根结底，遗传的本质是一个信息问题，是通过生物大分子结构之间的互补或对应关系，而在核酸与核酸之间、核酸与蛋白质之间传递信息，并将蛋白质的结构信息转化为功能信息，从而决定了生物的代谢模式和发育模式。

本章将对遗传的细胞基础展开讨论，主要说明生殖细胞、细胞核和染色体这三个生物学层次的结构和功能。这是因为生物的遗传作用主要落实到它们身上，在亲-子代生物体之间传递遗传信息的主要是它们的生殖细胞；细胞间传递遗传信息的细胞器主要是它们的细胞核；细胞核中遗传物质的主要存在形式是它们的染色体（染色质）。

下章（第二章）将接着讨论遗传的分子基础。

第一节 繁 殖

生物界的繁殖方式基本上有三种：营养繁殖、无性生殖和有性生殖。前两种繁殖方式的细胞学基础为细胞的无丝或有丝分裂，而后者的细胞学基础则为细胞的减数分裂和细胞的融合。

1.1 营养繁殖

生物体通过它营养体细胞的细胞分裂，或者细胞集团、组织块、器官的断裂和分离而形成新个体的过程，称为营养繁殖。在营养繁殖时，起繁殖作用的细胞仅为普通的营养体细胞，并无任何专适于繁殖的分化，但是最后能够长成一些独立而完整的新个体。

单细胞生物的营养繁殖依靠它们的细胞分裂，如细菌、蓝藻、眼虫、颈胞藻、衣藻、变形虫、草履虫、硅藻和酵母菌等。

营养体的部分片段离开母体而生成新个体，如真菌的菌丝、藻类的叶状体、海绵动物营养体和高等植物任何部位的生活细胞，都能依靠这种方式而产生新的个体。有的后生动物，如涡虫、纽虫和绦虫等依靠裂体而繁殖。涡虫及海星等亦能以再生的形式，使脱离母体的部分体段细胞重新恢复成完整的个体。（图 1-1）

有的生物还有特定的营养繁殖器官，如酵母的芽孢子、白地霉的节孢子、疟原虫的裂殖子、水螅的芽体、蕈枝螅的水母芽、轮（绿）藻的珠芽、黑顶（褐）藻的繁殖体、麦角（真）菌等的菌核、高等担子菌的根状菌索以及维管束植物（包括蕨类以上）的根茎、球茎、块茎和鳞茎等。

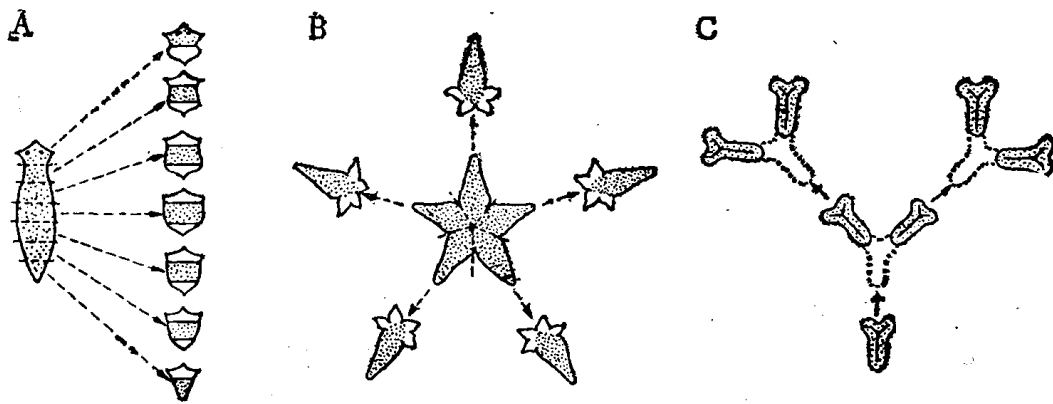


图 1-1 几种营养繁殖形式

A. 涡虫的体段再生；B. 海星的肢体再生；C. 地钱配子体叶状体的二分裂繁殖法。密点部分为原有母体成分；空白部分为新生成分；点线部分为原有母体死亡成分。

在营养繁殖时，由于细胞的遗传物质是在自身细胞之间直接传递，并未受任何其它细胞的影响，因而能完整地保存亲代的遗传性状。但是，在一些苔藓类和蕨类植物中，却能发生较大变化。例如，将提灯藓的孢蒴柄和王紫萁（蕨类）叶的片断进行扦插，虽然它们原来都属于孢子体的组成，然而长成的却是二倍体的配子体，由这种配子体所产生的配子也是二倍体核，所以借此能获取三倍体或四倍体的合子。（图 1-2）

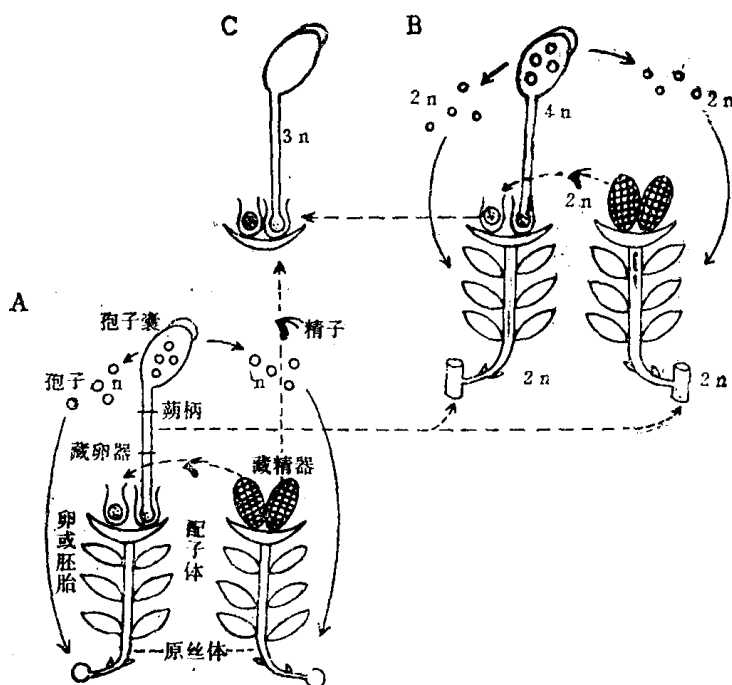


图 1-2 藓类植物营养繁殖时核相的变化

A. 正常世代交替情况；B及C. 利用蒴柄切段进行扦插时的情况。（B. $2n$ 精子与 $2n$ 卵的结合；C. n 精子与 $2n$ 卵的结合。）

1.2 无性生殖

当生物体不是利用一般的营养体细胞，而是利用专门分化的繁殖细胞来进行繁殖时，就称为生殖作用，而这种专门用于繁殖作用的细胞称为生殖细胞。生殖细胞有无性和有性两类。当产生生殖细胞的生物体及生殖细胞本身都没有性别差异，而且生殖细胞的生成过程和由生

殖细胞发育成新个体的过程中并不发生生殖细胞之间的融合现象——性行为时，称为无性生殖作用。

担任无性生殖作用的细胞一般称为孢子。产生内生孢子的母细胞为孢子囊，而外生孢子则产生于分生孢子梗的末端。孢子通常比营养细胞的体积小，因为当由母细胞生成孢子时，往往连续发生1次、2次、3次、4次或更多次的细胞分裂，形成2个、4个、8个、16个或大量的孢子，其间没有充分的时间进行生长。但是团藻的繁殖孢子反比一般营养细胞为大，因为它实际上是子群体的母细胞。生物体通过无性生殖可达较大的繁殖系数，如疟原虫的每个动合子在发育时，能产生数百至上万个子孢子。真菌马勃的每个子实体在一个生长季节内能发放700,000,000个孢子。由于孢子的体小质轻，故易于随各种流体（如风、水、唾液或血液）而运动，特别那些营养体不能运动的种类，更依靠孢子的传播为主要甚至唯一的扩大生存范围的方法。在水中生活的种类，常有具鞭毛的游动孢子。有的孢子外面还有较厚的保护层，使它们能够渡过不良的环境条件，称为厚壁孢子。有些生物的厚壁孢子，纯粹是适应于抗逆的结果，并无繁殖作用，因为在它形成时，并无细胞分裂现象，例如细菌的芽孢，变形虫和眼虫的包囊等。

有些细胞，虽然名为“孢子”，实为有性生殖的产物，如硅藻的复大孢子、低等真菌的休眠孢子、卵孢子和接合孢子等，它们都是受精卵（合子），有二倍体的核，而且具备厚壁，并能休眠。但高等真菌的子囊孢子和担孢子、高等植物的大孢子和小孢子等则为有性生殖机构的原始体，细胞只有单倍体的核。因此，它们都属于有性孢子。

无性生殖的特点是：当依靠孢子进行繁殖时，比较直接和简便，不必经过复杂的有性过程，孢子不需互相结合就能长成个体，并能严格保存种族的原有遗传性状。

有的孢子具有1根、2根或4根鞭毛，因而能够在水液中泳动，称为游动孢子，衣藻和水霉就有这种孢子。而很多的孢子没有鞭毛等运动细胞器，所以缺乏运动能力，属于不动孢子或静孢子。不动孢子在各种生物中的称呼不同，如小球藻的似亲孢子、硅藻的无性复大孢子（经脱壳原生质体形成）、锈菌的锈孢子和夏孢子、曲霉的分生孢子、根霉的孢囊孢子、紫菜的果孢子、壳孢子和单孢子、疟原虫的子孢子和华枝睾吸虫的包蚴与雷蚴体内的胚球等都为不动孢子。

有的生物同时兼有游动孢子和不动孢子，如黄藻纲的黄丝藻。有的游动孢子可转化成休止型的，如水霉的两种游动孢子，在发育成新个体前，都经过休止细胞阶段。

孢子大多数为单核细胞，但亦有多核的，如无隔藻的多核游动孢子及链孢霉的大型分生孢子。

有的生物体有孢子的多态形象，如丝藻同时能产生大、小两种游动孢子，其鞭毛分别为4根与2根；有的能顺序产生几种不同的孢子，如水霉先生成初生游动孢子（顶生鞭毛的梨形细胞），后由它发育转变而成次生游动孢子（侧生鞭毛的肾形细胞），这种转变称为双游现象。紫菜的孢子递变过程为：果孢子→壳孢子→单孢子，每一步都有繁殖作用。

有的生物体能够同时产生无性孢子和有性孢子，例如褐藻水云同一个体上的多室孢子囊，经有丝分裂而形成二倍体的中性孢子（无性），而在单室孢子囊内，经减数分裂而形成单倍体的游动孢子（有性）。

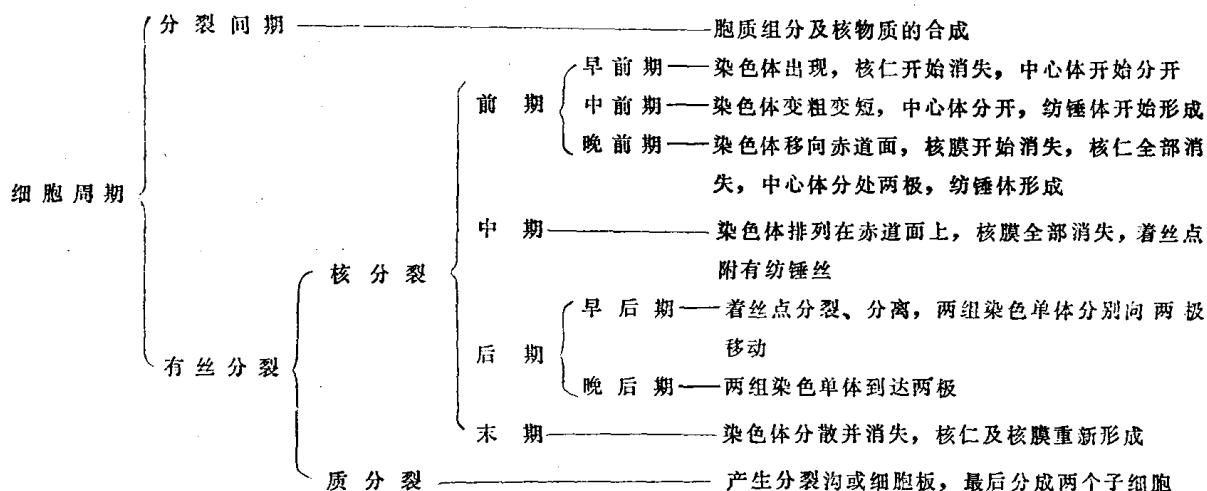
1.3 有丝分裂

生物体的营养繁殖和无性生殖的细胞基础为细胞分裂。只有真核生物才有完善的细胞分

裂机制——有丝分裂，而原核生物则缺乏这种机制。低等的真核生物中有比较简单的细胞分裂方式，即无丝分裂方式，并有一系列从无丝分裂向真正有丝分裂的各种过渡类型。

有丝与无丝的“丝”，虽然指的是有无纺锤丝——即微管参加细胞分裂过程，但是，有丝分裂与无丝分裂的主要区别却并不只是“丝”的有与无，因为即使在“无丝分裂”过程中，同样也有微管的作用，甚至在蓝藻的细胞中，就可能已有微管的构造。有丝分裂是一种复杂的生物学过程，它包括了各种生物学事件。例如，典型纺锤体——细胞分裂器的出现、染色质的凝聚(成为染色体)与重分散、染色体的均分和定向分离运动、核膜及核仁的消失与重建等，则是无丝分裂所没有或不全有的。有丝分裂的复杂机制，保证了细胞的遗传物质以及其它细胞组分实行精确的平均分配，使生成的两个子细胞在遗传学和细胞学上与亲细胞一致。

1.3.1 有丝分裂过程 整个有丝分裂过程可以人为地分成四至五个阶段。在分裂间期的终了时，染色体出现，并且逐渐变短增粗，于是开始了有丝分裂的前期。在早中期(或称为晚前期)时形成纺锤体，核仁及核膜则消失，而染色体移动至中期赤道面处。分裂中期的特征为：每个染色体分成两个由着丝点相连的染色单体(姐妹染色体)，而所有的着丝点都排列在赤道面上，并经由纺锤丝连到细胞的两极。后期开始时，着丝点分裂和分离，使每个染色体成为两个分开了的染色单体，并被着丝点上所附着的纺锤丝所牵引而分别向两极移动。染色体运动结束时，即进入分裂末期，此时发生了与前期、早中期的相反过程，即染色体不断伸展变细而最后消失，新的核仁和核膜重又形成，纺锤体亦消失。在核分裂结束后，细胞质亦进行了分裂。



一个细胞的生活史(称为细胞周期)基本上如图 1-3 所示。

当然，上述是高等生物典型的有丝分裂过程，而实际上却有许多改变了的细节。例如有时核分裂后并不立即随之而质分裂，以致生成共质体；有时质分裂可以发生在核分裂之前，如酵母菌的出芽生殖即如此；有的细胞在分裂时核仁并不消失而是随染色体一起分裂；许多低等生物在分裂时核膜并不消失，出现核内分裂现象；有些种类细胞的染色体即使在间期内亦是凝聚态的，至前期时不必再发生凝聚；酵母菌的染色质和核仁物质即使到分裂期亦不进行凝聚，而仅在分散状态下作比较均匀的分配；许多真菌(包括子囊菌和担子菌)没有纺锤体或仅有非典型的纺锤体，它们的染色体运动方式亦与正常的不同。即使在高等生物中，动物与植物的有丝分裂机构亦不尽相同。例如，动物有中心体，成为组成纺锤体的微管系统的组织中心，但是高等植物即使没有中心体，同样也能形成纺锤体，这说明中心体并非有丝分裂

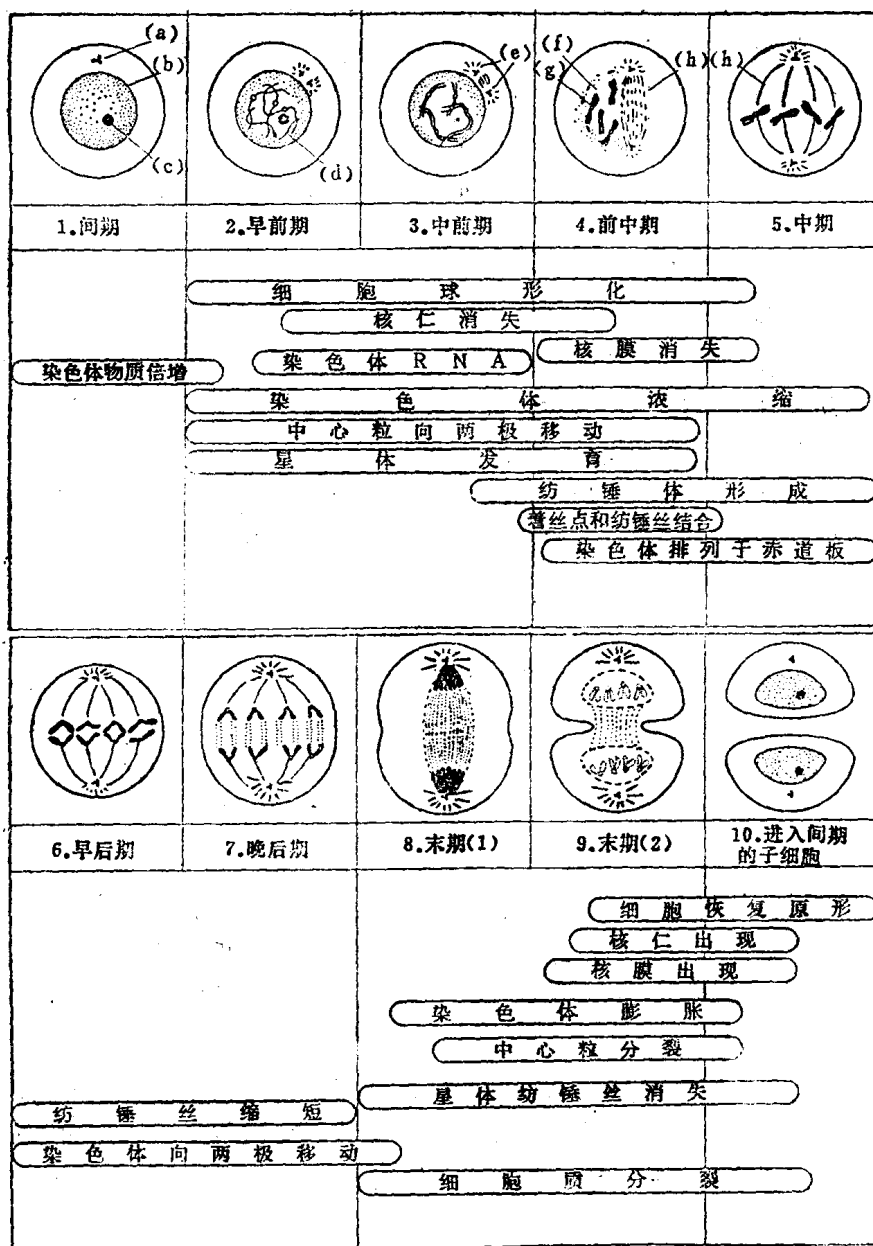


图1-3 细胞生活史

(a) 中心体; (b) 细胞核; (c) 核仁; (d) 染色丝; (e) 星状体; (f) 核膜碎片; (g) 染色体; (h) 纺锤体。

的必不可少的结构;在质分裂时,动物细胞依靠赤道面周围胞膜的内陷所生成的横缢(分裂沟)而勒开,植物细胞则依靠末期时出现的成膜体在赤道面上形成细胞板而隔开。细胞分裂机制的由简到繁的演变,是生物进化的一个表现方面。

1.3.1.1 前期:在前期发生了染色质凝聚成染色体,核膜破坏,核仁解聚以及纺锤体形成,染色体移向赤道面等一系列变化。

1.3.1.1.1 染色质凝聚:原来分散的由 DNA 双链分子和组蛋白组成的核丝长链结构,经过逐级的超螺旋化,不断缩短长度并增加直径;在核丝结构变化的同时, RNA、(组蛋白以外的)蛋白质以及可能还有磷脂,参与染色体的组成,成为染色体的基质,因此使染色体最后成为在光镜下可见的柱状或球状结构体。

在染色体缩短成形时，发现它许多部分常与核膜内表面相连，似乎核膜为染色质凝缩的“基地”，而形成了的染色体(末端)，又常附着一些核膜分解后的碎片，后来在末期时此核膜碎片将成为新核膜重新生成的“种子”。

新形成的染色体，往往发现它们互相间平行排列，说明它们自从上一次分裂后期以来，经历了分裂间期，虽然染色质已经分散，但是彼此间并未互相纠缠起来，仍然保持了彼此独立的位置。

不同种类生物，有的在前期，有的直至中期，染色体成为可见的双体结构，即每个染色体均由两个染色单体所组成。

1.3.1.1.2 核膜的破坏：从晚前期到中期，核膜碎裂成为带孔的小块，分散到胞质中去，后来围绕在纺锤体的周围，这些核膜碎片有些残存至分裂末期，并参与新核膜的组成，有的消失，有的则成为内质网的成分。

1.3.1.1.3 核仁的消失：核仁的消失可能是核仁原有成分的分解，例如有些种子植物细胞的核仁可以发生RNA的分解，而留下了分解较慢的蛋白质“影子”；也可能核仁的RNA参与了染色体的组成；也可能在前期时，核仁处的基因停止转录，RNA得不到补充而消耗完毕。

1.3.1.1.4 生成细胞两极：在前次分裂末期已经复制了的中心体，在间期时即以两对互相垂直排列的9组三联管结构而存在，于早前期时开始双双分离，每一个中心体分别向预定的细胞两极运动。细胞的极性似乎早已注定，因为在分裂前期之前，植物细胞内有带环形微管围绕在未来赤道面的外周膜下，待至纺锤体开始形成后消失，所以微管的定向排列仅为细胞极性的表现。

中心体在进行运动的同时，还诱导微管在周围形成辐射状的结构，称为星状体。有的细胞两个星状体的某些微管可以相连，并因中心体逐渐分离而不断延长，将成为纺锤体的基础；有的细胞则星状体间并无联丝，但能由运动着的中心体引起分散在胞质中的微管作定向平行排列，也为最后形成纺锤体作准备。

两个中心体在核膜完全分解前到达细胞两极，并在核膜完全分解后形成完整的纺锤体。

1.3.1.2 中期：在中期的主要过程是完成纺锤体的结构与染色体在赤道面上的排列。

1.3.1.2.1 纺锤体的结构：一个完整的纺锤体由两部分微管所组成，一部分由两极的中心体所诱导生成的星状体成分不断伸长，最后在赤道面上相遇，形成了所谓的“连续丝”(因为实际上并不一定连续，而为重叠相接，使两极间连系)；另一部分则由排列在赤道面上的每个染色体的着丝点所诱导生成，它们连系着染色体与细胞两极。

一个纺锤体可以认为是由两个半纺锤体所组成。从赤道面处平分纺锤体，就形成了两个以赤道面为底，以细胞极为顶的圆锥体，这个圆锥体就是一个半纺锤体。每个半纺锤体连系着一组染色体。

染色体的着丝点为染色体上的非凝聚部分，形态上表现为染色体的细狭部(初缢)。由于它是DNA的非凝聚状态，应处于活性时相中，其活性与诱导着丝点微管等可能有关。着丝点又是染色体最后分离的部位，因为它分裂以前，染色体已经纵裂成为两个相同的染色单体，只因着丝点尚未分裂，而仍然联系在一起。

着丝点在电镜下观察，为一种三层盘状结构，直径约200~245毫微米，外层与微管附着。每个着丝点的外层约连着70~150个微管。(图1-4)

动物的纺锤体由于有中心体的存在，而呈现典型的纺锤形，即在细胞两极的微管向中心

体“聚集”；高等植物细胞，则因在两极处仅稍收缩，故呈桶形。组成一个纺锤体的微管数目因细胞种类而不同。如绣球百合的胚乳细胞内约由5,000到10,000个微管组成。在大蚊精细胞中，纺锤体内含2,000个以上的微管，其密度约100个微管/微米²（纺锤体横切面）。根据微管的结构分析，组成一个纺锤体的微管蛋白计有 0.6×10^8 个分子。

单个微管虽然超出了光镜的分辨力范围，但是纺锤体却能设法在光镜下观察。例如，用龙胆紫染色、荧光抗体免疫标记、在偏振光下观察其双折射特性、利用干涉相衬显微镜以及用显微操作法将其从细胞中分离出来等方法，均可感知纺锤体的存在。

纺锤体有双折射现象，主要原因在于微管中蛋白的定向结构，一切破坏微管结构的因素都能使双折射消失。但有的处理，如压力、低温和0.5M KCl等，虽不破坏微管，但能降低双折射性能，这说明其它成分亦与纺锤体的各向异性结构有关。

组成纺锤体的成分，主要是微管的管蛋白，此外，尚有8%的22S蛋白（分子量880,000），而管蛋白也仅占纺锤体总重量的12.5%，因此，还有其它成分参与纺锤体的结构，例如类似肌动蛋白和肌凝蛋白的成分等。

有人怀疑中心体究竟是否为组成纺锤体的必要条件？甚至认为，不是中心体组织了纺锤体，而是纺锤体吸收了中心体，带动着中心体的分裂和分离，才保证了细胞内鞭（纤）毛基体的代代相传。

1.3.1.2.2 染色体的排列：前期所形成的染色体，在向两极运动之前，于中期时，首先向赤道面移动。这种运动并无微管参加，但与向极运动一样，亦以着丝点为先导，而染色体的两臂仅作被动的追随，此时可出现着丝点到达赤道面上，而两臂则指向两极的情况。然后，染色体排列在赤道面的平面上，与纺锤丝的方向相垂直。

1.3.1.3 后期：着丝点的分裂和染色体的向极运动发生在此期内。

1.3.1.3.1 着丝点分裂：其机制可以认为是此处基因的滞后复制，才使一对姐妹染色单体终于成为两个独立实体而分离；也可能两者虽然早已独立存在，只因有基质的粘着作用，而使姐妹染色单体依然“藕断丝连”，此时仅作机械性的分开。

1.3.1.3.2 染色体的向极运动：排列在赤道面上的每个染色体（每对染色单体），其中一个染色单体开始移向“南”极，而她的姐妹染色单体则移向“北”极，即分别到达两个未来子细胞的核部位去。

染色体的着丝点似为它运动所必需，因为无着丝点的染色体就不能实现向极运动。但是只要染色体上残留一小部分着丝点片段，就仍然具有定向运动能力。染色（单）体的向极运动，同样也是以着丝点为先导，而染色体的（两）臂则落在后面，其臂端指向赤道面（与中期时相反）。此时，两臂不等长的染色体呈L（J）形，等臂染色体呈V形，而端着丝点染色体则呈I形。（图1-5）

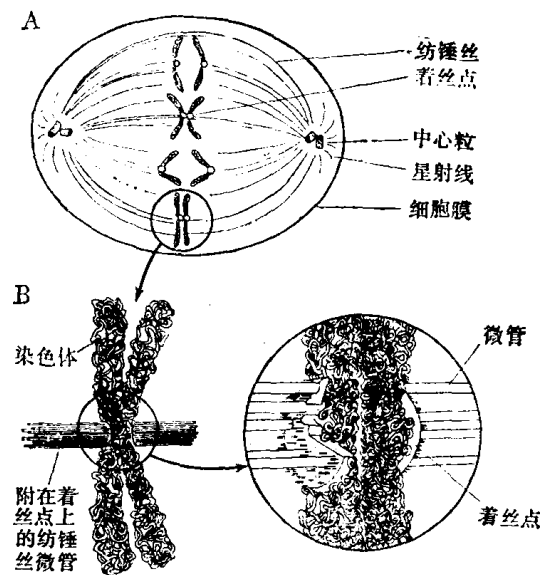


图 1-4 纺锤体和着丝点的结构

A. 纺锤体；B. 着丝点的精细结构。

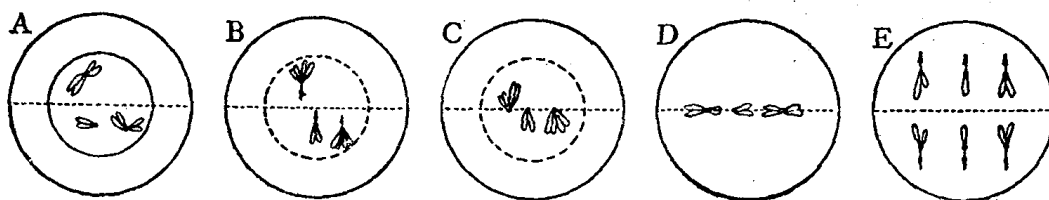


图 1-5 有丝分裂过程中染色体的运动

A. 前期; B、C、D. 中期; E. 后期。

染色体的运动速度极慢, 约 1 微米/分钟 (1.5 毫米/1 天), 消耗能量极微, 根据染色体
的大小, 以及周围胞质的粘度来估计, 每个染色体从赤道到达两极约需 10^{-8} 达因的力。此力
比鞭毛运动所需的足足低两个数量级 (即为其 1/100), 如果纺锤体的微管也有鞭毛同样多的
动力蛋白 (ATP 酶), 则染色体的运动可达到 1 厘米/分钟 (15 米/天!)。

染色体的向极运动与纺锤体的微管有关, 因为当应用秋水仙素等微管抑制剂后, 往往阻止染色体的分离, 从而获得多倍体细胞。但对微管的作用则有不同的看法:

有的认为微管通过“装配-拆卸”过程而对染色体起“推-拉”作用。确实, 纺锤体的极-极间连续微管在后期时不断延长, 表明它经常有新的管蛋白装配上去, 延长的微管对染色体具有“推”力, 而纺锤体的着丝点微管则由于管蛋白的拆卸而不断缩短, 缩短着的微管对染色体具有“拉”力。“推-拉”力量的合作, 就使两组染色体分别到达两极。

有的认为纺锤体的微管作用机制与鞭毛一样, 也是一种滑行模型。微管间的相对滑行, 可使它所联系的物体位置改变。(图 1-6)

有的则认为微管仅起了“脚手架”的作用, 而真正曳着染色体运动的是纺锤体内的其它成分, 例如由肌纤蛋白及肌凝蛋白或其类似物

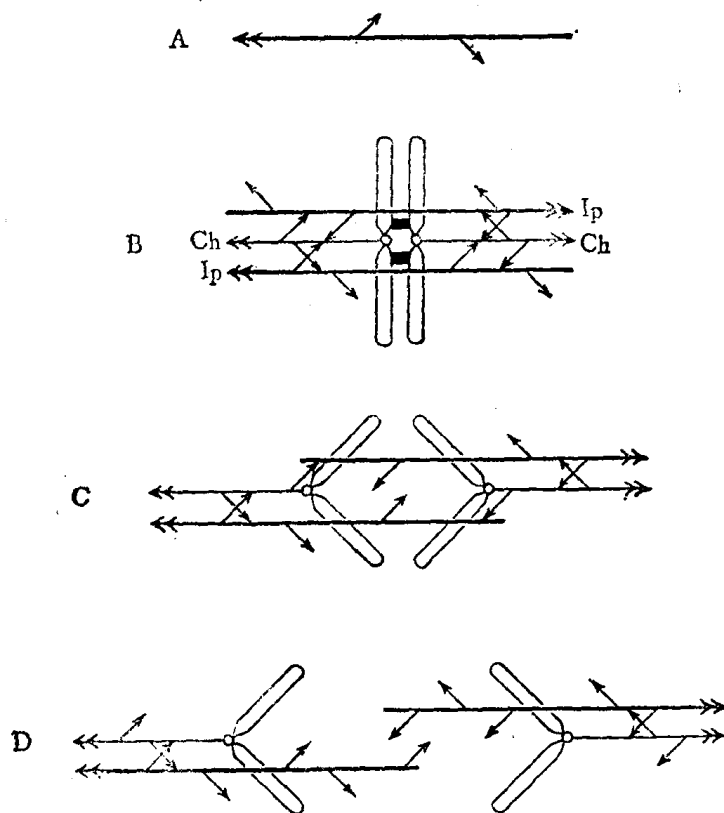


图 1-6 染色体向极运动的滑行模型

A. 基本运动单位, 单箭头为作用力的方向, 双箭头为微管牵引的方向; B. 中期时, 染色体在赤道面上, Ch 为牵引丝微管, Ip 为连续丝微管; C、D. 后期时, 两个染色单体分开, 由于牵引丝与连续丝之间的相对滑行, 使两子染色体向两极运动。

所组成的微丝, 并用精密的方法测定了这些成分的存在。

在后期结束时, 两组染色体已经到达了它们的运动终点——细胞极。

1.3.1.4 末期: 此时发生了染色质的重新分散和染色体的消失, 核膜和核仁的重建, 纺锤体的解体 and 中心体的复制等事件。

1.3.1.4.1 染色质的分散：染色体开始伸展，不断变长变细，最后完全分散成光镜下不可见的核丝，即成为真染色质。但一般细胞总有染色体的部分片段，能继续保持凝聚状态，使之成为光镜下可见的易染色部分，则称为异染色质，它们成为细胞形态学的原染色体或染色中心。有时甚至全组染色体均不分散，形成间期染色体。

1.3.1.4.2 核膜和核仁的重建：新的核膜依靠染色体臂端所带的及分散在纺锤体周围的老核膜残片，或依靠内质网进行重建。这些微胞状物质附着在染色体团的表面，并逐渐互相连合而形成一完整而连续的双层膜。因此，核膜的形成与染色体的存在有关，有时可以围在染色体片段上而成染色体泡，或围在单个染色体外而成微核(单个染色体所成的核)，有时可以在已有核膜内的染色体外围形成一个第二层核膜(如白蚁消化道寄生鞭毛虫即有)。

核仁从某个或某些染色体上的核仁组织区再生。这种核仁组织区内集中着rRNA(核糖核蛋白体核糖核酸)的基因，在染色体上常表现为一个除着丝点收缩处(初缢)以外的第二个收缩处(次缢)。由此处转录大量的rRNA，并聚集大量的核糖体蛋白而形成有形的核仁结构。

一个细胞中的核仁组织区往往不止一个，如二倍体细胞至少有两个，但是核仁则通常只有一个，证明核仁组织区中，有的能表现活性，有的则不能，而且在各个核仁组织区之间，还存在着“显-隐性”关系。例如六倍体小麦有8个核仁组织区，即在第I、X、XIV及XVII对染色体上各有一个。根据在微核内形成核仁的能力(百分率)，分别测得：其它的无核仁组织区染色体为1.5%，第I染色体为15%，第X染色体为20%，第XIV染色体为13%，第XVII染色体为7%。这说明I和X的核仁形成能力较强，而XIV及XVII较弱。因此，在I或X存在时，XIV及XVII不表现形成核仁活性，而当I及X缺失时，XIV及XVII则可以补偿其作用而生成正常的核仁。当I或X为四体时，每核的核仁数目由平均1.5个上升为3.0个；当XIV或XVII为四体时，则仅为2.1或2.0核仁/核。无核仁组织区染色体的四体不能影响核仁的体积、干重、胞质干重或胞质RNA含量，但是具有强的核仁组织区染色体I或X的四体则可使核仁较正常的大50%。

1.3.1.4.3 纺锤体的消失和中心体的复制：一旦染色体到达细胞两极，着丝点微管及中心体周围的星芒状微管首先消失，但连续丝微管则仍然保持，并且排列越来越紧密而成为密集的几束，最后在动物细胞的胞质分离时形成中体——弗来明体结构。而植物细胞则连续丝微管密集在赤道面上而参与成膜体的组成。

由原有中心体的一对九联管，各自在垂直方向诱导生成另一个新的九联管，于是中心体便成了由两对(四个)九联管所成的结构，实际上已是一对并存的中心体，为下一轮有丝分裂作了准备。

另外，有人认为：在细胞分裂前，中心体的一对九联管结构分离而到达细胞两极，然后由每个九联管在其垂直方向上诱导生成另一个九联管结构，同时形成星状体。(图1-7之C)

1.3.1.5 胞质分离：早在核分裂完全结束之前，即在末期开始时，已经进行着胞质分离。胞质分离有两种形式，即：产生分裂沟与产生细胞板。前者为生物界的主要形式，从原核生物、原生生物(单细胞动物及植物)、藻类、真菌和所有动物的细胞，基本上以分裂沟形式进行胞质分离，因此，不管细胞壁的有无、中心体的有无，以至纺锤体的有无，均不影响细胞的胞质分离时采用分裂沟方式。而仅有陆生植物(从苔藓植物开始)是用细胞板形式进行胞质分离的。所以，细胞板的形成是植物在进化过程中所获得的特有形式。(图1-7)

产生分裂沟时，分隔两个子细胞的新细胞膜来源于原有细胞膜的向心生长。当原有细胞膜

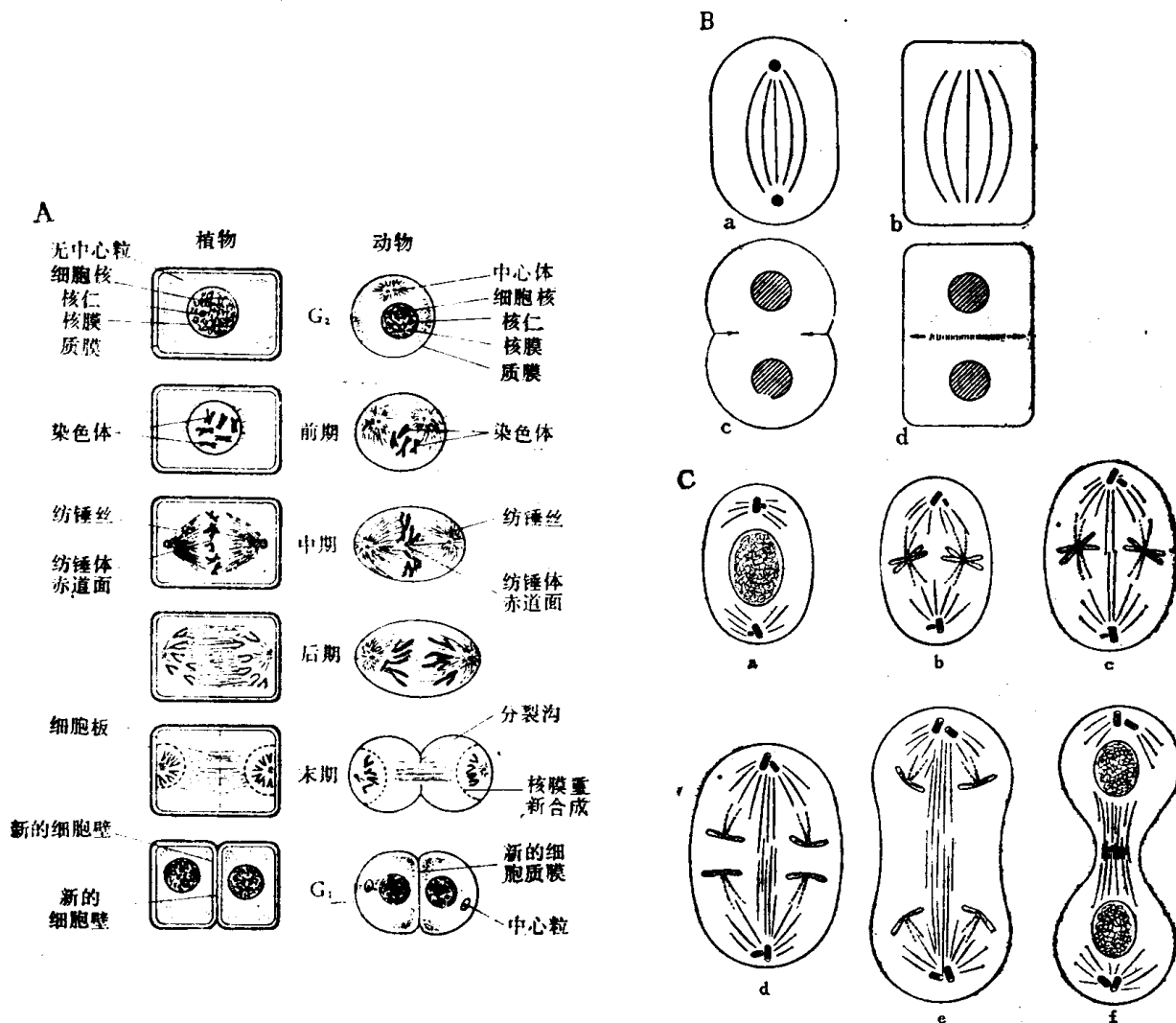


图 1-7 动物细胞和植物细胞有丝分裂的区别

A. 分裂过程的比较。B. 分裂机构的比较：a. 动物细胞纺锤体；b. 植物细胞纺锤体；c. 动物细胞分裂沟；d. 植物细胞的细胞板。C. 分裂过程中，中心体和微管的作用：a. 在分裂前，一对中心体分开而达细胞两极，在其垂直方向，诱导一个新的中心体形成，同时诱导极性微管（实线）而形成星状体；b. 中心体周围的极性微管逐渐伸长，并与染色体着丝点上生出的微管（虚线）相接而成牵引丝；c. 两极的极性微管相接而成连续丝；d, e. 牵引丝不断缩短，连续丝不断伸长，使两组染色单体分离；f. 部分连续丝留在细胞缢痕区，形成中体的构造。

由四周向内凹陷扩展，而终于在赤道面中央会合时，就将两个子细胞分开了。产生细胞板时，分隔两个子细胞的新细胞膜来自组成成膜体的内质网片段及高尔基体分泌微泡。当这些小泡或扁囊结构在赤道面中央汇合成为连片的双层膜后，不断地离心生长，一直扩展至接触赤道面周围的细胞膜为止，就完全隔开了两个子细胞。

产生分裂沟的动因在于赤道面四周膜下胞质内有环状微丝结构，由于它的收缩作用，引起了该处胞膜的内陷伸展。

细菌、真菌和藻类植物细胞在产生分裂沟时，细胞壁也随着向心生长。有时分裂沟并不完全闭合，如子囊菌和担子菌的菌丝细胞间留下了小孔隔板，使两个子细胞的胞质仍然相通。

在形成细胞板时，微管亦参与作用，它引导微泡和微囊在赤道面上集中，并促使向四周扩展生长。这些来源于内质网和高尔基体的囊泡称为成膜体。它们连片成完整的双层膜时，

两膜间积累物质而成中胶层，以此作为新细胞壁的合成基地。在膜形成时，常有管状内质网横贯其间，使膜上呈现孔道，即成为将来的胞间联丝。

在基本上依靠分裂沟进行胞质分离的种类中，亦有类似细胞板形成的分裂过程，例如贻贝幼胚的共质体表皮层、许多真菌的孢子囊以及大鼠的非共质体细胞中，有通过子细胞核间出现液胞，并由于液胞的膨胀、扩展和融合而最终分割共质体成各个单核细胞的。

即使在典型的分裂沟类型中，也常出现类似细胞板的结构。例如动物细胞的中体，它由密集的纺锤体中央连续丝微管组成，它亦有助于胞质分离。在人类成红细胞和 HeLa 细胞有丝分裂时，它还能形成囊状的末期体（或末期束），在完成胞质分离后即被抛弃。（图1-8）

由上可见分裂沟与细胞板两种形式的区别仅是表面的，实际上有其共同点。

1.3.1.6 细胞器分离：细胞中主要的细胞器包括线粒体、叶绿体和鞭（纤）毛等，都能进行自我复制，并在细胞分裂时，平均分配到两个子细胞中去。

有的单细胞藻类，如衣藻与赭胞藻中，每个细胞只有一个叶绿体，在细胞分裂时候，随着细胞核的分裂，它的叶绿体同样也进行二等分裂，使每个子细胞获得一个叶绿体。其它含有多个叶绿体的细胞，如角苔、蕨类以至离体菠菜叶片细胞，它们每个叶绿体几乎都能分裂繁殖。即使是无叶绿体的分生组织细胞、根细胞或在黑暗中生活的绿藻，它们的前质体也能分生。

细胞的线粒体也能以类似的方式进行复制，在厌氧条件下生活的酵母菌，它们没有线粒体，但是前线粒体仍然能够繁殖。

叶绿体和线粒体能够吸收和补充本身的组成成分而生长增大，在细胞核的配合下，依靠自己的遗传机构和蛋白质合成机构，复制自己的DNA，合成自己特有的蛋白质，并用原核细胞的方式进行分生，或用出芽方式生成前质体或前线粒体。当有丝分裂时，跟着胞质分离而随机地分配到两个子细胞中。

鞭毛的复制比较特殊，因为鞭毛并无本身的遗传机构，它既可以由原有的鞭毛基体诱导而生成，但也可以重新生成。在细胞分裂时，原有基体（中心体）可以进行复制（诱导产生），因而使鞭毛数目倍增。但有时老鞭毛消失，而重新出现两根新的鞭毛，如粗鞭杆囊虫即是。它在细胞分裂时，老鞭毛不断缩短而新鞭毛不断生长，新鞭毛可以利用老鞭毛的管蛋白进行建筑。

1.3.1.7 有丝分裂与代谢：一般印象总认为有丝分裂是细胞的剧烈变动状态，新陈代谢活动必然很强，实际恰巧相反。例如呼吸作用在分裂前期就开始明显下降，至中期达最低点，在后期才逐渐回升。因此，应用呼吸抑制剂，如二硝基酚、CO 或缺氧条件并不能直接阻止或延迟细胞分裂，有时甚至能促进之。证明细胞分裂时所需能量，或者早已贮备于细胞能库中，或者依靠分裂时的酵解作用。

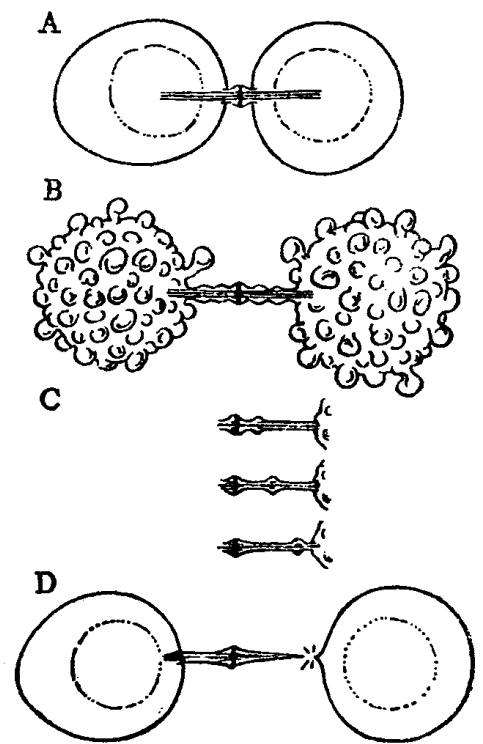


图 1-8 HeLa 细胞末期束的生成和抛弃过程

A. 由纺锤体中央连续丝所形成的中体；B. 中体及周围的胞质成为连系两个子细胞的末期束；C. 末期束上的胞质波动现象；D. 末期束从子细胞上断裂下来。

细胞的核酸合成作用在进入分裂期时几乎全部停止，而蛋白质的合成作用亦在分裂期间降至最低水平。(表 1-1)

表 1-1 中国仓鼠培养细胞饲喂标记化合物后的结合能力

时 间 与 位 置		^3H -尿嘧啶 (饲喂 5 分钟)	^3H -组氨酸 (饲喂 30 分钟)
间 期	细胞核	39 ± 2	0
间 期	细胞质	0	45 ± 2
早前期	全细胞	29 ± 2	40 ± 2
晚前期	全细胞	0	25 ± 1
中 期	全细胞	0	15 ± 1
后 期	全细胞	0	11 ± 1
早末期	全细胞	0	10 ± 1
晚末期	全细胞	4 ± 1	17 ± 1

注：以放射自显影相片中银粒数目计算。

1.3.1.8 有丝分裂过程的时间表：有丝分裂持续的时间决定于各种生物的组织类型、生理状态以及某些外界因素(温度、光照等)。表 1-2 是不同的动植物有丝分裂持续时间。

表 1-2 各种生物细胞有丝分裂的持续时间

生 物 名 称	组 织	温 度 (C°)	持 续 时 期 (分 钟)				
			前 期	中 期	后 期	末 期	总 计
植 物							
洋 葱	根 尖	20	71	6.5	2.4	3.8	83.7
燕麦草	柱 头	19	36~45	7~10	15~20	20~35	78~110
豌 豆	胚 乳	—	40	20	12	110	182
	根 尖	20	78	14.4	4.2	13.2	110
紫鸭跖草	雄蕊毛	20	181	14	15	130	340
蚕 豆	根 尖	19	90	31	34	34	155
动 物							
鸡	培养成纤维细胞	—	19~25	4~7	3.5~6	7.5~14	34~52
蝗 虫	成神经细胞	—	102	13	9	57	181
小白鼠	脾间质	38	21	13	5	20	59
斑 蟾	胚胎肾脏	20	59	55	6	75	195

1.3.2 有丝分裂的进化 原核生物没有微管、中心体、纺锤体、核膜和真正的染色体结构，因此，它只能进行简单的无丝分裂，依靠复制后的两个环状 DNA 分子附着在细胞膜的间体上，随着细胞膜的扩展和间体分裂，而将两个基因组带入两个子细胞中去。

在原始的真核生物中，发现染色体分离的机制，具备由核膜带动而逐渐向依靠微管系统带