

細胞遺傳學

(增訂版)

方宗熙著

科學出版社

細胞遺傳學

(增訂版)

方宗熙 著

科學出版社

1964

內 容 簡 介

本书有系統地、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。

本增訂版保存了初版的體系,但進行了全面的修訂,並增加了許多新材料。

細 胞 遺 傳 學

(增訂版)

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

*

1964年6月第三版

書號:2942 字數:326,000

1964年6月第七次印刷

開本:850×1168 1/32

(京)25,601-38,600

印張:12 3/4

定價:[科五]1.70元

增訂版序

本书被选用为大学教材已經两年多了。乘最近再次需要重印的机会作一次全面的修訂。

怎样修訂呢？根据什么原則修訂呢？

修訂的原則是認真考慮使用者的意見和自己的教学經驗，加強理論联系实际，把基本原理进一步講清楚并适当地反映現代新成就。

由于本书的体系和叙述比較簡明，各方面反映还好，所以决定保存原来的体系。修訂的情况大体如下：

(1)对本书进行了全面的修訂，从文字、插图到复习題，或者进行了修改，或者增加了材料，帮助把基本原理尽量講清楚。

(2)增加了表現度、外显率、遺传力、越亲变异、雄性不育等材料和一些有关人类遺传的材料，加强了理論联系实际。

(3)把第六章的最后部分——生化突变跟第七章合并(这些都是关于基因性質的材料)，扩大为三章，重点討論基因的作用和基因的结构等問題。这些大部分是新材料。

适当地增加一些新材料是非常必要的，特别是因为遺传学在最近十多年来发展极快。这首先是微生物的遺传研究，其次是人类的遺传研究。这些材料有参考的意义。

当然教学應該按照教学大綱进行，應該按照少而精的原則进行，抓基本原理，抓理論联系实际。本书教材不必全部講授。

不消說，限于水平，增訂版里一定仍有不少缺点甚至錯誤，希望讀者不断提出意見，以便繼續改进。

作者于山东海洋学院

1963年9月16日

序

(一)

本书的任务是介绍摩尔根学派的细胞遗传学以及在这个基础上发展起来的其他遗传学原理。

细胞遗传学是 20 世纪的科学,在生物科学中它是一门比较年轻的学科。它很重要,因为它研究的是基本的生命现象,有巨大的理论意义和实践意义。

细胞遗传学是一门实验科学,研究的方法很精密。它的基础是杂交遗传研究所提出的丰富材料和细胞学所提出的相互印证的材料。细胞遗传学可说是遗传学和细胞学的统一。

在细胞遗传学的基础上又发展了一系列的遗传学科。例如,在研究中深入应用统计学方法来分析遗传和变异的发展情况,这就建立了系统遗传学。在研究中细致地应用生物化学的方法,特别是在微生物遗传和变异的研究中,从生物化学的角度,来阐明基因的性状和作用,这就建立了生化遗传学。在研究中广泛地应用电离射线,人工地引起突变,这就进一步地阐明了突变的性状及其应用价值,由此建立了放射遗传学和放射选种学。

细胞遗传学和有关的遗传学科的发展是异常迅速的。从 1900 年重新发现孟德尔的遗传规律到现在,在 60 年中,细胞遗传学和有关的遗传研究达到了巨大的发展,不仅许多基本的遗传原理已经大部分阐明了,而且它的研究成果影响到生物科学的各部门,同时也大大提高了选种学的水平,对农业生产做出了很大的贡献。

(二)

但是,应该指出,细胞遗传学和在这基础上发展起来的其他遗

传学科，主要是在资本主义国家里形成和发展起来的。怎样对待这样的科学遗产呢？怎样对待外国的科学成就呢？

我們党和毛主席教导我們，对于世界科学遗产、对于外国的科学成就，应该結合我国社会主义建設的需要，批判地接受。因此，作者认为对于摩尔根学派的遗传学，应该根据科学继承性的原则，既要继承，又要批判。作者认为，自然科学知识本身是没有阶级性的，它可以为资本主义服务，也可以为社会主义服务。但在资本主义社会里，科学工作者不能不受到资产阶级世界观的一定影响，因此在介绍细胞遗传学中，不能不注意清除这种影响。但是，限于水平，这项工作一定做的不好，希望讀者批評指正。

(三)

本书在编写中曾参考作者所能拿到的許多参考材料。每一章末都列出一些参考书，这是作者编写时所参阅的，并不是要求初学者参考的。

本书为了帮助初学者，每一章都附有复习题。这些复习题有应用遗传学原理来解释的，有单纯的复习作用的(例如术语解释)，又有讨论性质的。这些复习题仅供参考，可以看需要进行。

本书的插图和表的说明，都采用以章为单位。例如，图 1-1，就是第一章第一图；图 2-4，就是第二章第四图。余类推。表 3-2，就是第三章第二表；表 7-3，就是第七章第三表。余类推。

本书是“普通遗传学(细胞遗传学)”一书的修订版，原书出版于 1959 年 2 月，现在改名为细胞遗传学。删去了对米丘林学派和摩尔根学派一些争论问题的分析，增加了一些理论联系实际材料和遗传物质研究的新发展。

在修订工作中，作者得到谈家桢、李汝祺、刘祖洞諸先生的大力帮助，謹此表示衷心的感谢。

作者

1961 年 4 月 21 日

目 次

增訂版序.....	iv
序.....	v
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	24
第三章 遺傳的基本規律(二):自由組合規律	64
第四章 遺傳的基本規律(三):環連和互換	100
第五章 遺傳基礎的變化(一):染色體畸變	125
第六章 遺傳基礎的變化(二):基因突變	153
第七章 基因的作用.....	179
第八章 基因的分子基礎.....	202
第九章 基因和基因學說.....	222
第十章 數量性狀的遺傳——多基因假說.....	241
第十一章 遺傳和環境.....	259
第十二章 性的決定和發育.....	283
第十三章 細胞質遺傳.....	299
第十四章 遺傳和個體發育.....	316
第十五章 遺傳和系統發育.....	340
第十六章 遺傳和定向培育.....	358
索引.....	393

第一章 生命、遗传和变异

一、生命的連續性——二、細胞分裂——三、个体发育、遗传和变异——四、遗传学及其发展史略——提要——参考文献——复习題

一、生命的連續性

生活物質和新陳代謝 任何生物体都含有生活物質；这是生命的物質基础。生活物質一般都存在于細胞(图 1-1)里。在細胞里的生活物質一般叫做原生質(protoplasm)。

細胞是生物体的結構单位和机能单位。

一个細胞通常包括三个部分：細胞壁 (cell wall)、細胞質 (cytoplasm) 和細胞核(nucleus)。

細胞壁是由原生質分泌出来用以保护細胞的非生命部分。植物的細胞壁通常含有纖維素。

細胞質里含有綫粒体 (mitochondria) 和微粒体 (microsome)。此外还常含有中心球 (centriole)、高尔基体 (golgi bodies)、質体 (plastids) 等。

細胞核里含有染色体 (chromosomes) 和仁 (nucleolus) 等。

細胞質和細胞核在結構上和机能上相互联系，組成統一

的系統。換句話說，細胞里的原生質在进行生命过程中，一般都分

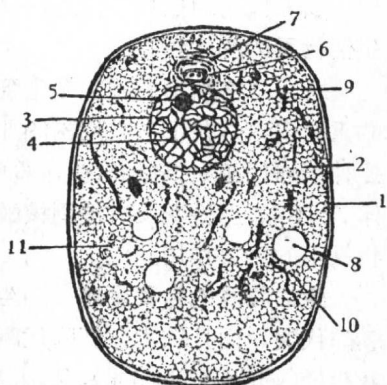


图 1-1¹⁾ 細胞的結構

- 1. 細胞壁 2. 細胞膜 3. 細胞核
- 4. 染色质 5. 仁 6. 中心体
- 7. 高尔基体 8. 液泡 9. 綫粒体
- 10. 細胞質 11. 質体

1) 本书第几图的写法以章为单位,例如第一章第一图写作:图 1-1; 第一章第二图写作:图 1-2; 第二章第一图写作:图 2-1; 余类推。

化成細胞質和細胞核。細胞質跟外界环境有直接的接触，細胞核通过細胞質跟外界环境发生联系。

細胞質和細胞核都有薄膜包圍着。这些薄膜是有生命的部分，通常由拟脂和蛋白質所組成。去掉細胞壁的細胞还能生活。去掉細胞膜的細胞就不能生活。

任何生活物質都含有由蛋白質和核酸所組成的核蛋白(nucleoproteins)。由核蛋白所构成的生活物質，是一个极其复杂的生化系統，它里面連續不断地发生着一系列的化学变化，把原生質的某些成分分解，释放出能，这是异化作用；把另一些物質合成为原生質，这是同化作用。同时，它又不断地跟外界环境进行物質交換。这一系列关于原生質分解和合成的复杂的生活过程一般就叫做新陈代謝。

新陈代謝的过程一停止，一般就意味着生命的結束，就意味着生活物質的解体。

所以恩格斯指出，“生命是蛋白体的存在方式，这个存在方式的重要因素是在于与其周围的外部自然界不断的新陈代謝，而且这种新陈代謝如果停止，生命也就随之停止，結果便是蛋白体的解体。”¹⁾不錯，恩格斯没有提到核酸，这因为当时还不知道它在生活物質中的重要作用。

生活物質的自我生殖 生命的存在不仅依靠生活物質及其新陈代謝，而且依靠在新陈代謝的基础上所进行的生活物質的自我生殖(self-reproduction)。从細菌到人类，一切生物体内的生活物質，都具有自我生殖的能力。缺乏这种能力的生物，由于沒有后代，它就不能存在了。所以生命的存在还在于它的連續性。

地球上的生命是連續的。生命的連續性在于生活物質的自我生殖，在于細胞分裂。

現在知道，生活物質的自我生殖和細胞分裂，归根結底，在于核酸的复制。

1) 恩格斯：自然辯証法。人民出版社，1955年，第256頁。

核酸分为去氧核糖核酸(DNA)和核糖核酸(RNA)两大类。生物化学家(Kornberg, 1957)已經初步探索了DNA分子的复制机制。

二、細胞分裂

細胞分裂的类型 細胞学說的主要論点之一是：細胞来自細胞。这个过程叫做細胞分裂(cell division)。

科学界在 17 世紀就知道細胞的存在。英国学者虎克(Hooke)于 1665 年就給細胞命了名。但是到了 19 世紀 30 年代,由于德国学者許萊登(Schleiden)、許往(Schwann)和俄国学者郭良尼諾夫等的研究,科学界才相信細胞是生物体的結構单位。到了 19 世紀中叶,科学界才相信細胞来自細胞。

列馬克(Remak)于 1841 年发现了无絲分裂(amitosis);这又名直接分裂。以后許乃特(Schneider)和契斯佳可夫(Чистяков)等发现了有絲分裂(mitosis),即有染色体分裂的細胞分裂;这又名間接分裂。弗列姆敏(Flemming)于 1879 年描述了染色体的縱分裂及其分成两半到子細胞的过程。他的研究闡明了无絲分裂和有絲分裂之間的区别。

現在知道,个体发育一般是以有絲分裂为基础的,无絲分裂是比較不普通的現象。

无絲分裂的实质是:細胞分裂不經過染色体有規律的、准确的分裂过程,而是細胞核拉长,在中部縮小而分成两部分,随后細胞質也分成两部分。

有絲分裂 有絲分裂是一个复杂的过程。在那里,細胞的状态跟細胞进行分裂以前(即細胞营养期)的状态有很大的区别。細胞分裂以前,一般在細胞核里看不到染色体,只看到分散的、呈网状的染色質(chromatin)。許多細胞学家認為在这个时期的染色体伸长到最大的长度,很細,又不容易着色,因此它不容易被看到。到了細胞分裂时期,染色体縮短加粗,又容易着色,因此它就被看到了。

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(圖 1-2)。這也表示染色體的連續性。

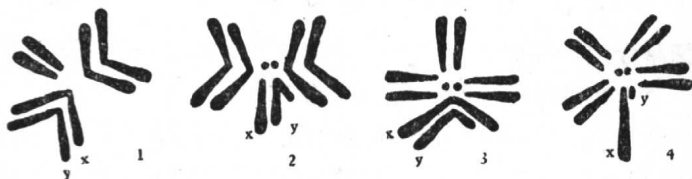


圖 1-2 四個物種果蠅(*Drosophila*)的染色體

1. *D. willistoni*, 3 對染色體。2. *D. melanogaster*, 普通果蠅, 4 對染色體。

3. *D. pseudoobscura*, 5 對染色體。4. *D. repleta*, 6 對染色體。

x 和 y 是性染色體, 對於性別的決定有關。

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)。

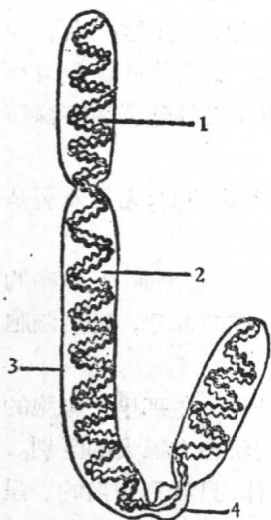


圖 1-3 染色體的內部結構圖解

1. 染色絲, 可以看到它的螺旋。

2. 染色體基質。3. 膜。4. 着絲點。

1) 又叫做中心結。

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)¹⁾。即將講到, 着絲點在染色體分裂中占重要的位置。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个时期：前期（prophase），中期（metaphase），后期（anaphase），末期（telophase）。

前期 这是細胞准备分裂的时期。这个时期的开始是：染色體出現并逐漸縮短加粗。这由于染色體逐漸增加盘曲和染色體基質的出現。

前期結束以前，染色體已具有双性：每一染色體含有两个染色单体（chromatid）¹⁾。每个染色单体一般又含有两根染色絲，这表明染色絲已經发生过分裂（即复制了自己）。但染色體上的着絲点还是成单存在的，它还没有分裂。

在前期的发展中，核仁逐漸消失，核膜也逐漸消失，于是染色體跟細胞質混合在一起。如果細胞本来有中心体（centrosome）的，

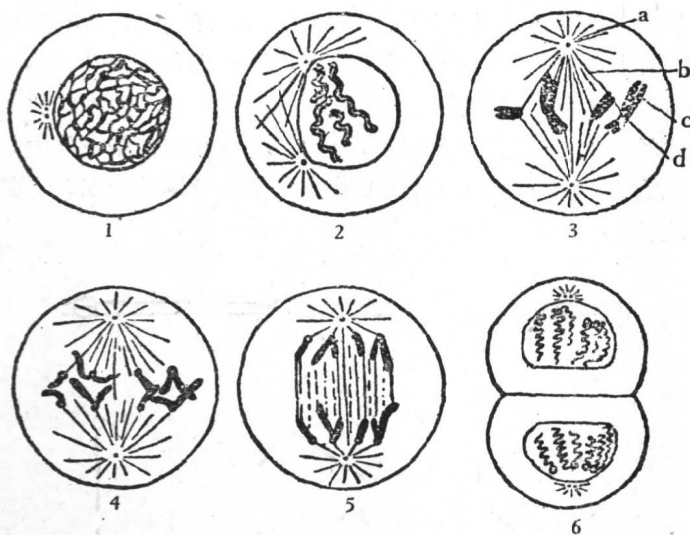


图 1-4 有絲分裂图解

1. 分裂以前的細胞。
2. 前期：染色體出現，中心体分开，核膜将要破裂。
3. 中期：染色體在赤道板上。 a. 中心体，b. 紡錘絲，c. 染色體，d. 着絲点。
4. 后期：染色體分两半向两极移动。
5. 末期：染色體到达极部。
6. 末期：染色體逐漸消失，細胞核出現，細胞分为两部。

1) 又叫做染色子。

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)，組成紡錘體(spindle)。紡錘絲由蛋白質分子按一定方向排列組成，它的收縮引起染色體移動。

中期 這是染色體分布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，兩個着絲點就被拉开，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，它有自己的一个着絲點。

后期 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，它就呈現杆狀(圖1-5)。

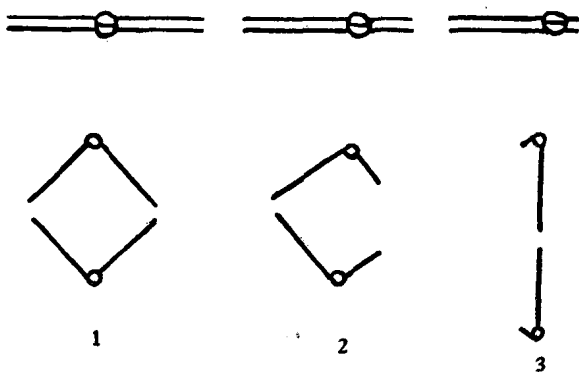


圖1-5 三種類型的染色體：着絲點的位置不同

上．染色體在中期，着絲點未分裂。下．染色體在后期，着絲點已分裂，向兩極移動，拉开染色體，出現V字形(1)、J字形(2)和棒狀(3)的染色體。

末期 这是細胞核重新組成的时期。开始时，染色体到达紡錘体的极部而呈現聚合的現象。在許多方面，末期刚好是前期的相反。这时期染色体变得长些細些，它們解除了盘曲的状态，并且失去了基質。紡錘体消失了，核仁和核膜重新出現了。

在上述的变化中，在植物方面，在細胞中部就形成了隔膜，把細胞質分成两个部分；在动物方面則在細胞上出現了分裂凹(cleavage furrow)，把細胞質分成两个部分；于是就出現了两个細胞(子細胞)，完成了有絲分裂。

以上就是有絲分裂的大概过程。其主要內容是：(1)每一个染色体都准确地分裂了，(2)分裂了的染色体彼此分开，各自向細胞的两极移去，(3)染色体平均地分給两个子細胞，結果子細胞之間以及子細胞和母細胞之間的染色体內容大体上一致。比方說，普通果蠅(*Drosophila melanogaster*)的受精卵有 8 个染色体，通过細胞分裂所产生的許許多多身体細胞也大都具有 8 个染色体。人的受精卵里有 46 个染色体，通过細胞分裂所产生的許許多多身体細胞也大都具有 46 个染色体(图 1-6)。

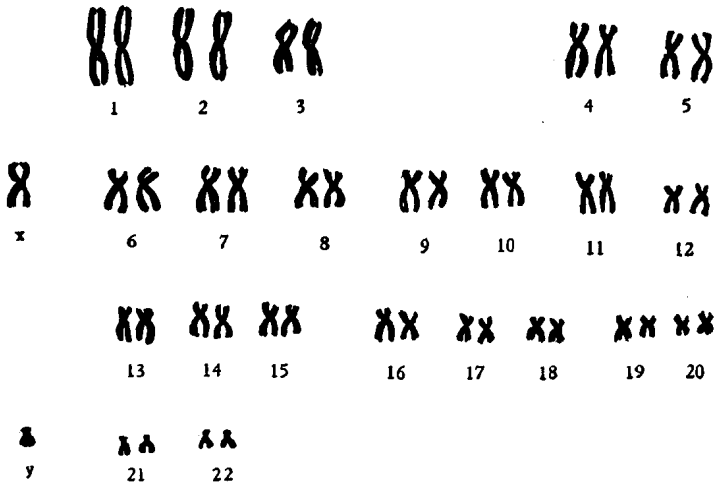


图 1-6 男人染色体,共 23 对

細胞質一般沒有上述平均分裂的情況。在細胞質里看不到有什么机制可以保証細胞質的成分平均分配，虽然細胞質也在細胞分裂中分成两个部分。

有絲分裂是生物界的普遍現象。植物、动物和人体一般都由它来增加細胞的数目。但是要增加生物个体的数目一般却还必须依赖于其他过程：減数分裂和随后发生的受精作用。

減数分裂 減数分裂(meiosis)是有絲分裂的一种。这普遍見于生殖細胞的产生过程中。动物体到成熟时期，生殖腺里的某些細胞(原始生殖細胞)，首先經過有絲分裂，产生出許多精原細胞(spermatogonia)或卵原細胞(oögonia)。它們增大体积，成为精母細胞(spermatocytes)或卵母細胞(oöcytes)，于是經過減数分裂，才产生出配子即精子或卵子。

減数分裂指的是染色体数目減半的細胞分裂(图 1-7)。所以通过減数分裂产生出来的配子，染色体数目只有一般身体細胞的染色体数目的一半。例如，普通果蝇身体細胞的染色体数目是 8，精子和卵子的染色体数目是 4。人身体細胞的染色体数目是 46，精子和卵子的染色体数目是 23。

通过受精过程，精子和卵子結合成受精卵(合子)，又恢复到身体細胞的染色体的正常数目。

这就是說，受精卵的染色体一半来自精子，这是从父方来的；一半来自卵子，这是从母方来的。

我們知道，在一般的有絲分裂的前期，每一个染色体含有两根染色单体。到了中期，所有染色体排列在赤道板上，以后分成兩組(即每两根染色单体分开)，向两极移动。在減数分裂里，情形有所不同。在前期，同源的(homologous)染色体¹⁾有配合成对的现象。所謂同源的染色体就是內容一致的染色体，它們在大小和形状上一般都彼此相似。实际上这成对的染色体的成員，一个来自父方，原来是精子带进来的；一个来自母方，原来是在卵子里的。这染色

1) 又叫做同型的染色体。

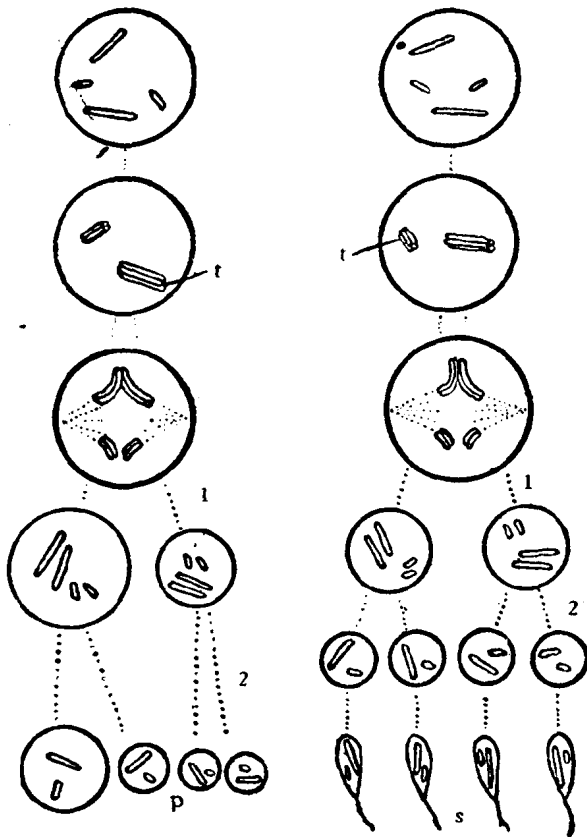


图 1-7 減数分裂:配子的形成过程

左图:卵子的形成过程。

右图:精子的形成过程。

1. 第一次減数分裂。

2. 第二次減数分裂。

p. 第一和第二极体。

s. 精子。

t. 四合体。

体的配对现象,叫做联会(synapsis)。这是減数分裂的重要特征。

減数分裂共两次。第一次減数分裂的前期即前期 I 比较长,染色体的活动比较复杂,可以分做 5 个阶段(图 1-8):

細綫期(leptotene stage): 这是減数分裂的开始。細胞和細胞核比周围組織的細胞和細胞核大些。染色体是二倍体,但比一般

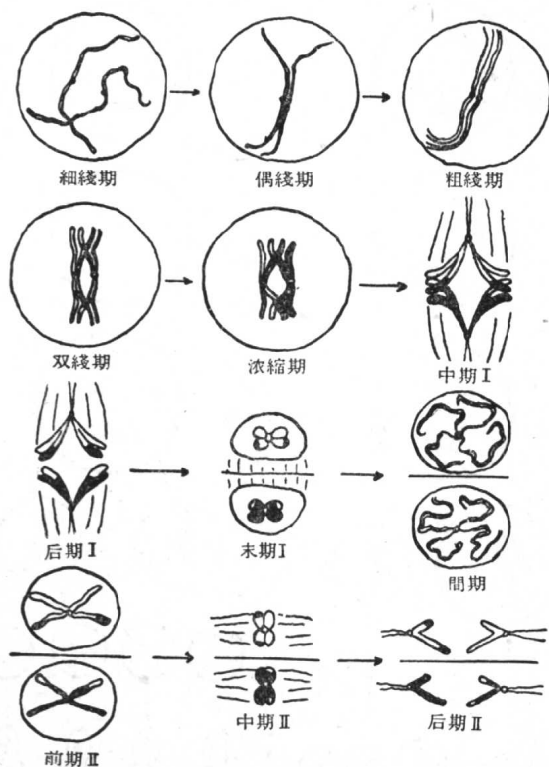


图 1-8 減数分裂图解, 以一对染色体为例, 說明两次減数分裂中染色体的变化。前期 I 包括五个阶段。在双綫期发生交叉現象, 这表示交换染色体的片段。第一減数分裂后的間期, 一般很短, 即进入第二減数分裂。

有絲分裂的染色体細长些, 又常可以看到染色粒(chromomeres)。

偶綫期(zygotema stage): 同源的染色体配成对, 叫做联会。配对从染色体的某些部分开始, 于是整条染色体相互并排在一起。配对不是随机的, 而是同源染色体双方的染色粒准确地联会。联会完成后, 染色体仿佛成为单倍体。但是每一个染色体实际上是一对。这样的染色体是双价体(bivalents)。

粗綫期(pachytene stage): 这是染色体稳定的时期, 染色体縮