

普通遗传学

修订本

方宗熙 著

科学出版社

普通遗传学

(修订本)

方宗熙 著

科学出版社

1978

内 容 简 介

本书有系统地、简明地介绍了现代遗传学的基本原理,如基因的分离规律、自由组合规律、环连和互换、遗传基础的变化(包括染色体畸变和基因突变)、数量性状的遗传、遗传和环境的关系、性别的决定和发育、细胞质遗传、遗传和个体发育的关系、遗传和进化的关系。所引用的例证,包括微生物、植物、动物和人类。

本修订本保存了初版的体系,但在分子遗传学、医药遗传学等方面进行了修订,并增加了许多新材料。

普 通 遗 传 学

(修 订 本)

方 宗 熙 著

*

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中 国 科 学 院 印 刷 厂 印 刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1959 年 3 月 第 一 版 开本: 850×1168 1/32

1978 年 3 月 第 四 版 印张: 16 1/4

1978 年 3 月 第 八 次 印 刷 字 数: 417,000

印数: 38,601—52,100

统一书号: 13031·503

本社书号: 744·13—10

定 价: 2.00 元

修 订 本 序

本书第一版是《普通遗传学》，发表于1959年。1961年，经过修订，改名为《细胞遗传学》，被选用为大学教材。1964年又修订过一次，增加了一些理论联系实际的材料。现在是第四版，趁再版机会，进行一次较大的修改，补充了许多新材料，又再名为《普通遗传学》，使名称和内容一致。

十几年来，遗传学在国内外有许多重大的发展。本书遵照毛主席关于“洋为中用”的教导，批判地介绍了一些国外的研究成果。同时也介绍了我国的有关成就。希望本书现在能较好地反映现代遗传学水平。在修订中注意说理简明和理论联系实际的原则。希望它仍旧可作为教学参考用书。

这一版改动最多的地方是把原来第八章有关蛋白质合成的部分和第九章基因学说合并起来，结合新成就，扩展为以下五章：基因和蛋白质的合成、基因的可分性、基因的客观性、基因和健康、细胞融合和“遗传工程”。第一章、第三章和第八章的第五、第六节也作了部分修订或改写。细胞质遗传、遗传和个体发育、遗传和定向培育这三章的最后部分都进行了改写，补充了一些新材料。本书介绍遗传学基本原理的部分基本上没有改动，只是在个别地方改了错字。这样修订，一是为了尽量利用原来的纸版，不必使此书全部重排，二是考虑到这些原理到现在还是有效的。

在修订中，注意结合马列著作和毛主席著作的学习，努力应用唯物辩证法作为指导，分析和批判遗传学中一些片面的或错误的观点，供读者参考。限于水平，书中一定有不少缺点错误，希望读者批评指正。

作者于山东海洋学院

1974年6月26日

第二版序

(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，这就建立了生统遗传学。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則，既要继承，又要批判。作者认为，自然科学知識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，因此在介绍細胞遗传学中，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)

本书在編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，这是作者編写时所参閱的，并不是要求初学者参考的。

本书为了帮助初学者，每一章都附有复习題。这些复习題有应用遗传学原理来解释的，有單純的复习作用的(例如术语解释)，又有討論性质的。这些复习題仅供参考，可以看需要进行。

本书的插图和表的說明，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(細胞遗传学)”一书的修訂版，原书出版于 1959 年 2 月，現在改名为細胞遗传学。删去了对米丘林学派和摩尔根学派一些爭論問題的分析，增加了一些理論联系实际材料和遗传物质研究的新发展。

在修訂工作中，作者得到談家楨、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

修订本序	iv
第二版序	v
第一章 生命、遗传和变异	1
第二章 遗传的基本规律(一):分离规律	24
第三章 遗传的基本规律(二):自由组合规律	64
第四章 遗传的基本规律(三):环连和互换	100
第五章 遗传基础的变化(一):染色体畸变	125
第六章 遗传基础的变化(二):基因突变	153
第七章 基因的作用	179
第八章 基因的分子基础	202
第九章 基因和蛋白质的合成	228
第十章 基因的可分性	248
第十一章 基因的客观性	265
第十二章 基因和健康	283
第十三章 细胞融合和“遗传工程”	315
第十四章 数量性状的遗传——多基因假说	334
第十五章 遗传和环境	352
第十六章 性的决定和发育	376
第十七章 细胞质遗传	392
第十八章 遗传和个体发育	414
第十九章 遗传和系统发育	446
第二十章 遗传和定向培育	464
索引	505

第一章 生命、遗传和变异

一、生命的连续性——二、细胞分裂——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——复习题

一、生命的连续性

生命的物质基础 任何生物体都含有生活物质，这是生命的物质基础。生活物质在生物学上叫做原生质 (protoplasm)，它存在于细胞(图 1-1)里，呈胶体状态。

主张生物体都由细胞组成的理论叫做细胞学说。细胞学说是一个基本的生物学理论。

细胞通常分化成两个部分：细胞质(cytoplasm)和细胞核(nucleus)。

细胞质里含有许多微细的结构。例如，内质网或内质网膜(endoplasmic reticulum)，这是网状的片层结构，上面常有許多核糖体(ribosome)附着。这是细胞合成蛋白质的场所。线粒体(mitochondria)是细胞的动力器官，在这里产生出许多含有高能键的三磷酸腺苷(ATP)。质体(plastids)如叶绿体是光合作用的器官。线粒体和质体都是片层结构。中心球(centriole)和有丝分裂有关。高尔基体(golgi bodies)和分泌作用有关。溶酶体(lysosome)含有多种水解酶，能分解某些有机物。

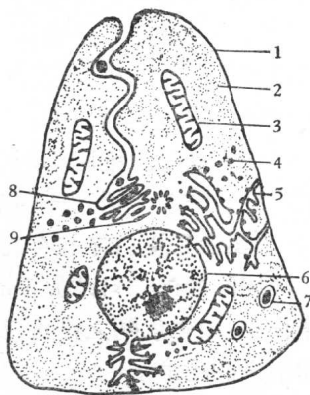


图 1-1 细胞的构造。

1. 细胞膜；
2. 细胞质；
3. 线粒体；
4. 核糖体(游离的)；
5. 内质网，上面附有核糖体；
6. 细胞核，内有一个核仁；
7. 溶酶体；
8. 高尔基体，有分泌物排出去；
9. 中心体。

细胞核里含有染色体(chromosomes)和仁(nucleous)。染色体是主要的遗传基础,它控制细胞质的新陈代谢。

细胞质和细胞核都有薄膜包裹着。这些膜也是片层结构。细胞膜(cell membrane)包围着细胞质,它是原生质的一部分,它能够调节细胞和环境的物质交换。这因为它是半透性膜。植物细胞一般还有细胞壁(cell wall)。这是原生质分泌出来用以保护细胞的非生命部分。植物的细胞壁通常由纤维素所组成。

生活物质一般都含有由蛋白质和核酸所组成的核蛋白(nucleo-proteins)。由核蛋白所构成的生活物质,是一种极其复杂的物质系统,在那里不断地发生化学变化。一方面把生活物质的某些成分分解,释放出能。这是异化作用。另一方面把某些物质转化成原生质的组成部分。这是同化作用。同时,细胞又和周围环境不断地进行物质交换。上述这一系列的化学过程叫做新陈代谢。新陈代谢是最基本的生命过程。在这个基础上才有生长和生殖、遗传和变异等其他生命现象。

不言而喻,细胞的新陈代谢一停止,一般就意味着生命的结束,就意味着生活物质的解体。所以恩格斯在《自然辩证法》里指出:“**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谢,而且这种新陈代谢如果停止,生命也就随之停止,结果便是蛋白体的解体。**”这就是辩证唯物主义的生命观。

恩格斯所说的蛋白体相当于原生质。他没有提到核酸,因为当时还不知道它在生活物质中的重要作用。

生活物质的自我生殖 一切生物都能进行自我生殖(self-reproduction)。这归根结底是核酸的复制作用,因为核酸是遗传物质。各种生物的遗传信息都蕴藏在核酸的分子结构之中。

地球上的生命是连续的。生命的连续性在于生活物质的自我生殖,在于细胞分裂。而细胞分裂的基础首先是作为遗传物质的核酸分子的复制。

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)等已经阐明了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,因此它就容易看到了。

这就是說,染色体是連續存在的。

还有,每一物种一般都有一定数目、一定形状的染色体,并且累代不变(图 1-2)。这也表示染色体的連續性。

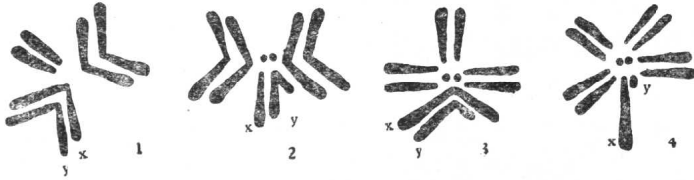


图 1-2 四个物种果蝇(*Drosophila*)的染色体

1. *D. wiltistoni*, 3对染色体。2. *D. melanogaster*, 普通果蝇, 4对染色体。

3. *D. pseudoobscura*, 5对染色体。4. *D. repleta*, 6对染色体。

x和y是性染色体,对于性别的决定有关。

有絲分裂的主要內容就是染色体的分裂。染色体以核蛋白为主要成分,所含的核酸主要是去氧核糖核酸(DNA)。

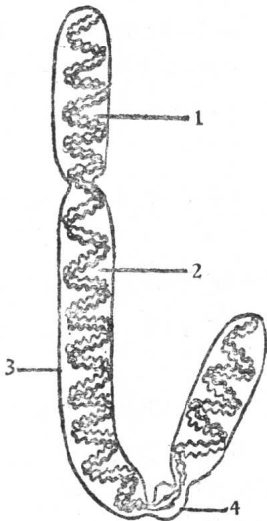


图 1-3 染色体的内部結構图解

1. 染色絲,可以看到它的螺旋。
2. 染色体基质。3. 膜。4. 着絲点。

染色体以染色絲(chromonema)为主要的結構基础。染色絲貫穿在整个染色体的长度。每一个染色体有两根平行的染色絲。这染色絲是盘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,这叫做染色粒(chromomere),这是集中的染色質。染色絲上有一个不着色的小顆粒,这叫做着絲点(centromere)¹⁾。即将讲到,着絲点在染色体分裂中占重要的位置。染色絲周围是一些透明的物質,叫做染色体基质(matrix)。基质外面大概是一层薄膜。

知道了染色体的基本結構以后,我們可以来討論有絲分裂。

1) 又叫做中心結。

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：染色体出現并逐漸縮短加粗。这由于染色体逐漸增加盘曲和染色体基質的出現。

前期結束以前，染色体已具有双性：每一染色体含有两个染色单体 (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)。但染色体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，于是染色体跟細胞質混合在一起。如果細胞本来有中心体 (centrosome) 的，

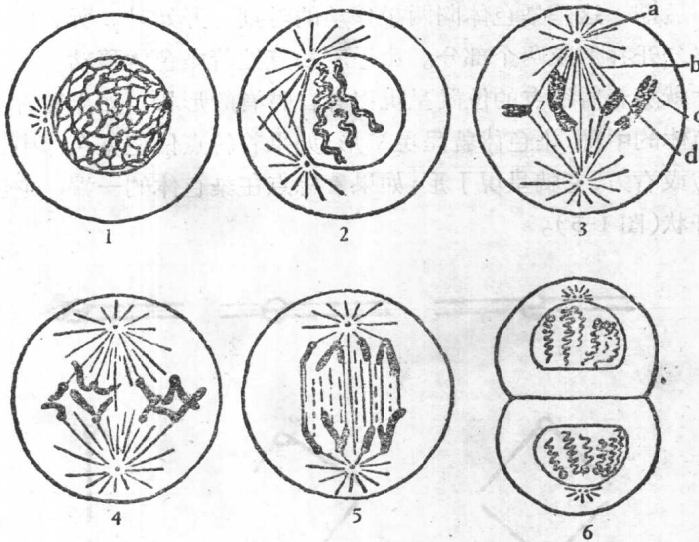


图 1-4 有絲分裂图解

1. 分裂以前的細胞。
2. 前期：染色体出現，中心体分开，核膜将要破裂。
3. 中期：染色体在赤道板上。 a. 中心体， b. 紡錘絲， c. 染色体， d. 着絲点。
4. 后期：染色体分两半向两极移动。
5. 末期：染色体到达极部。
6. 末期：染色体逐漸消失，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，染色體就被拉開了，每個染色體的两根染色體就彼此分開了。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，它有自己的一個着絲點。

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)。

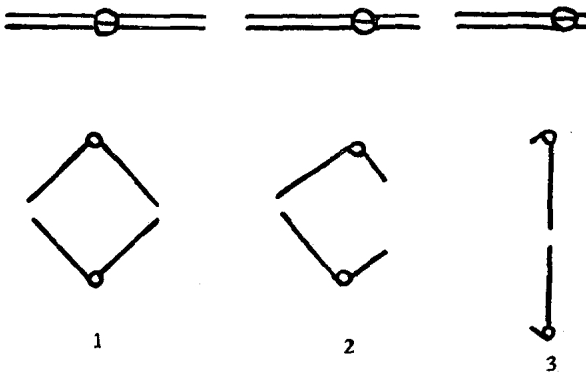


圖1-5 三種類型的染色體：着絲點的位置不同

上。染色體在中期，着絲點未分裂。下。染色體在後期，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)。

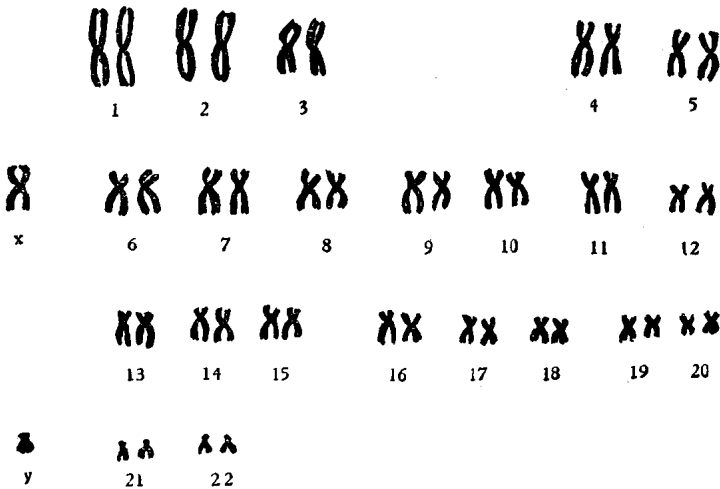


图 1-6 男人染色体,共 23 对

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，生殖腺里的某些細胞(原始生殖細胞)，首先經過有絲分裂，產生出許多精原細胞(spermatogonia)或卵原細胞(oögonia)。它們增大體積，成為精母細胞(spermatocytes)或卵母細胞(oöcytes)，於是經過減數分裂，才產生出配子即精子或卵子。

減數分裂指的是染色體數目減半的細胞分裂(圖 1-7)。所以通過減數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 46，精子和卵子的染色體數目是 23。

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。在減數分裂里，情形有所不同。在前期，同源的(homologous)染色體¹⁾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，原來是在卵子里的。這染色

1) 又叫做同型的染色體。

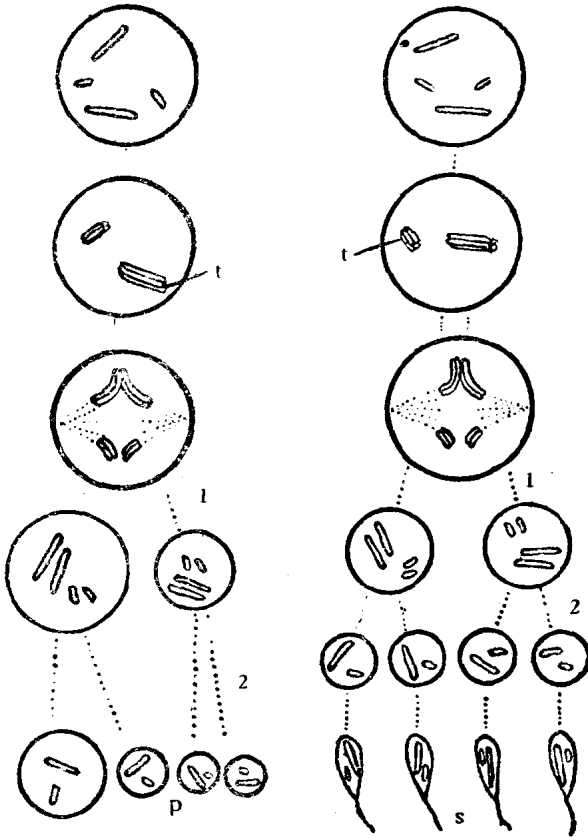


图 1-7 減数分裂:配子的形成过程

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

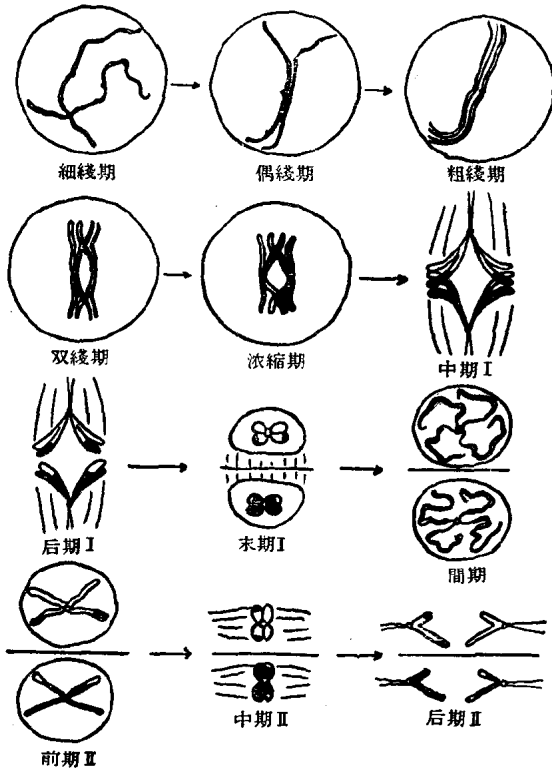


图 1-8 減数分裂图解，以一对染色体为例，說明两次減数分裂中染色体的变化。前期 I 包括五个阶段。在双綫期发生交叉現象，这表示交换染色体的片段。第一減数分裂后的間期，一般很短，即进入第二減数分裂。

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