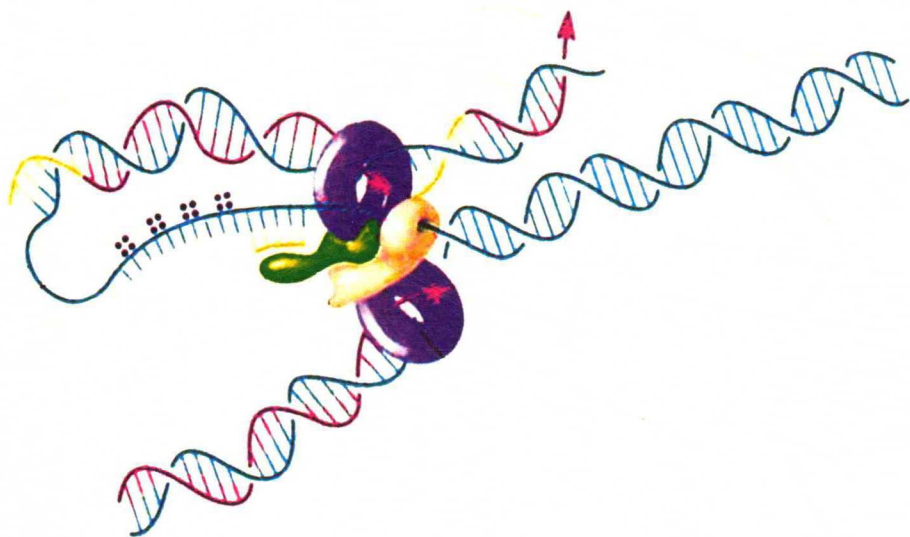




上海科普图书创作出版专项资助

傅继梁 著

基因： 探究、思辨与创新



上海科学技术出版社



上海科普图书创作出版专项资助

基因：探究、思辨与创新

傅继梁 著



上海科学技术出版社

图书在版编目(CIP)数据

基因：探究、思辨与创新 / 傅继梁著. —上海：
上海科学技术出版社，2016.1
ISBN 978-7-5478-1385-0

I. ①基… II. ①傅… III. ①基因-研究 IV.
①Q343.1

中国版本图书馆CIP数据核字(2015)第028433号

基因：探究、思辨与创新

傅继梁 著

上海世纪出版股份有限公司 出版
上海科学技术出版社
(上海钦州南路71号 邮政编码200235)

上海世纪出版股份有限公司发行中心发行
200001 上海福建中路193号 www.ewen.co
常熟市华顺印刷有限公司印刷
开本 787×1092 1/16 印张 24.75
字数 500千字

2016年1月第1版 2016年1月第1次印刷
ISBN 978-7-5478-1385-0/Q·31
定价：158.00元

本书如有缺页、错装或损坏等严重质量问题, 请向工厂联系调换



谨以此书献给恩师谈家桢先生！

内容提要

遗传学是研究生物体遗传和变异规律的科学,是现代生物学、农学、医学和药学的重要基础学科。本书系统介绍了遗传学基础理论和进展前沿。以基因概念的产生和发展为线索,讲述了经典遗传学和分子遗传学的主要内容。以细菌和病毒的遗传分析为例,系统地引入了近代遗传学的主要概念、理论和实验研究方法,包括基因工程技术的理论和实验渊源。以遗传学的经典论著为依据,介绍了遗传物质的损伤、修复和突变;基因功能表达的调控;基因组的表观遗传修饰;哺乳动物体细胞遗传分析;转座因子的结构和功能;以及肿瘤分子遗传学等遗传学研究前沿的现状和发展趋势。从真核细胞基因组的结构和功能表达、生物群体遗传结构和生物演化、灵长类哺乳动物基因组的工程化改造,以及合成生物学研究等新成就和新观点出发,讨论了基因概念思考的延伸,以及由基因组人工修饰引发的伦理、法律和社会问题。本书也可作为相关专业本科生和研究生的教学参考书。

序

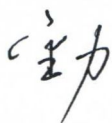
科学家随年龄增长而思考日渐宏观，或横向连接融合多年积累的知识碎片，或纵向归纳人类对自然的认知过程，能集大成者会成为学界的智者。本书的作者傅继梁先生就是这样一位智者。

傅先生既是一位极具探索精神的学者，更是一位富有智慧的教育家。与先生多年交往，亦师亦友，屡受教诲，是我所尊敬的长者和导师。本书集傅先生多年治学积累的心得和智慧，对后学的探索具有重要的价值。

随着国家的发展和学术的繁荣，已不乏中国学者的学术专著，快餐式的科普也日益繁盛，但鲜见学术思想的梳理归纳之作。此类著作有别于教科书，也不同于专著，其特点是：既面向学者，也面向大众；或梳理人类对某些事物的认知发展，或提出各种假说和未来探索方向；不仅是知识的传播，更是智慧的分享。此类书籍的出现，反映了国内学术的初步成熟。

傅先生以本书开风气之先，以其学者的敏锐洞察力和社会责任感，分享他多年积累的智慧，为后学又树立了榜样。

我谨以本序向傅继梁先生致敬。



2015年4月于复旦江湾校区

前言

很长时期以来,我一直想写一本书,通过叙述100多年来人们对生物遗传规律认识发展的真实历程来帮助青年朋友学会质疑和思辨。思辨是一种展开事物之间各种可能存在的直接或间接联系思考与分析过程,思辨特别有助于我们培养起感知某种重大的理论问题和技术问题的能力。我想重要的并不是从书中看到了什么,知道了什么或学到了什么,而是在阅读过程中想到了什么,形成了什么新的想法(idea)。这是作为读者的你在受到书中某个章节,甚至只是某一小段文字的启发后产生的属于你自己的新想法,或者说一种科学思想的萌芽。如果你能逐步丰富与完善这个想法,甚至进一步采取行动去证实或实现你的想法,把科学想法发展为科学计划或研究课题(使idea成为project),你就可能进入了最佳的读书境界。这种体验或许可以用诺贝尔奖获得者森特-哲尔吉(A. von Szent-Györgyi)的一句话来描述:“To see what everyone has seen and think what no one has thought.”中文可译为:“见人人之所见,思人人所未思。”

著名的美籍华裔群体遗传学家李景钧说过一句值得深思的话:“历史是不会过时的。”科学论著发表时为人类奉献的知识或许已经成为常识或共识,但其探究新知、解决问题的过程往往有着历久弥新的科学魅力,不断给后人以启发。学习科学史是丰富科学思维的重要途径。不仅要了解前人的贡献,还要了解前人为此所经历的思考和实践过程,找出发现和发明的规律性要素。正如牛顿所说:“如果说我看得比别人更远,那是因为我站在巨人的肩膀上。”

科学是人类社会发展的结晶,科学的进步也往往是以某些科学家的创造性、突破性的成就为标志的。我们要充分认识科学大师在科学发展和知识累积过程中的创造性贡献,这会加深我们对科学发展乃至整个人类历史进程中人的价值的认识。然而,科学大师决不能成为我们心目中的一座座神圣的塑像。我们学习的目的是为了获得某种或某些能力,使我们能平等地和科学大师们一起分享那些卓越的科学思维、精巧绝伦的实验研究和富于独创的学术成果,并力争对人类有新的知识贡献,成为一个人类知识的创造者,参与人类科学史的缔造工程。因此我在写作方法上,力求通过对遗传学中主要学说和理论的产生及发展的规律性的叙述和评价,阐明怎样提出问题,怎样分析和解决问题;分清什么是前提,什么是结论,什么是由前提达到结论的条件和途径。这样,读者不仅能从中看到遗传学的现状,还能看到造成这个现状的历史进程,看到科学发展过程中的转换点和里

程碑。

自然科学家研究自然现象，研究自然现象之间的关系，通过这些关系来认识自然界内在的规律。尽管现象是客观的，它反映于学者头脑并由学者表述出来以后，就融入了学者自己的思想。所以科学定律和定理，乃至科学家自身都是有学术个性的。这就是为什么我们要培养对自然对客观事物的洞察、分析、概括、推理和表述能力，使自己有能力发现自然界的内在规律，并逐步形成自己的学术个性。人们总是习惯于接受规律的第一发现人所选择的表达方式，并下意识地认定最早提出的科学定理承继了自然规律所涵盖的全部客观性。事实上，科学发现往往只是我们在一定条件下有可能进行的观察或实验中获取的自然现象的一个侧面，当科学研究一步步展现出自然界的多侧面、多层次和能动性时，我们会由衷惊叹自然之美、自然之和谐、宇宙之浩瀚。

我们要学会怎样在解决问题的同时提出新的问题，不光要看到事实、数据和结论，还要在交叉渗透、环环相扣的知识体系中找到新知识的位置；还要明白现有的实验技术和分析手段能够解决什么样的问题，解决到什么程度；弄清楚现有的知识和技术解决某一个具体问题的极限在哪里，极限的突破往往会成为进一步发展的新起点。要大胆地求取新的突破。要在学习和研究过程中不断充实和积累，逐步形成具有学术个性的、广博而又有一定深度的、能动的知识结构。要善于发现与提出问题，凝练出科学问题，进而设想出可操作的方式方法来解决问题。这无疑创新能力的体现，也许还是一种更好地生存于社会的大智慧。

另外，我还想提醒年轻朋友，尽管手指一按就能上网，即刻就能获得你想寻找的任何一个知识点，但上网点击是很难替代阅读的。美国著名专栏作家卡尔(N. G. Carr)曾经在一篇题为《浅薄——互联网如何毒化了我们的大脑》的文章中告诫道：“我们将会适应互联网，其实我们已经适应了。但是，在适应的过程中，我们将会失去一些人类最有深度、最为深刻的思维方式。互联网鼓励我们蜻蜓点水般地从多种信息来源中广泛采集碎片化的信息，而我们正在丧失的却是专注能力、沉思能力和反省能力。”所以，我们还是要给自己留出足够的阅读时间。

一本书的出版包含了许多人的辛劳，在这本书中就满含着我的师长、同事、同学和朋友们的指导、鼓励、支持和帮助。最后，我还要感谢我的妻子，在书稿的字里行间融入了她那无私而又默默无闻的奉献。

我期待着读者朋友对书中不正确和不准确的地方提出批评指正。

傅继梁

2015年7月

目 录

第1章 基因概念的产生和发展	1
§ 1.1 孟德尔的实验和基因概念的产生	1
1.1.1 孟德尔的基因观	1
1.1.2 孟德尔工作的重大意义	5
1.1.3 孟德尔基因观的延伸	5
§ 1.2 摩尔根学派的兴起和染色体遗传学说的确立	6
1.2.1 染色体遗传学说的提出	7
1.2.2 性状、性别和性染色体	7
1.2.3 摩尔根学派的成就使遗传学面临新的挑战	11
§ 1.3 生化遗传学派的贡献和分子遗传学的萌芽	11
1.3.1 尿黑酸尿症和加罗德医生的假设	11
1.3.2 果蝇复眼色素合成的生化研究	13
1.3.3 “一个基因一个酶”假设的提出	14
1.3.4 基因概念的一次升华	15
1.3.5 细菌转化和转化因子本质的研究	16
§ 1.4 结构学派、信息学派和生化学派的融合与分子遗传学的发展	19
1.4.1 结构学派的研究	19
1.4.2 信息学派的兴起	20
1.4.3 DNA 结构模型的提出	28
1.4.4 DNA 结构模型的实验证明	35
1.4.5 DNA 异体催化功能的表达	40
§ 1.5 基因功能表达的遗传调控——操纵子学说的理论与实验基础	52
1.5.1 问题的实质	52
1.5.2 酶的诱导	53

1.5.3 结构基因突变和调节基因突变·····	54
1.5.4 操纵基因和操纵子·····	57
参考文献·····	60
第2章 细菌和病毒的遗传分析 ·····	62
§ 2.1 细菌接合和遗传重组·····	63
§ 2.2 细菌的性、性因子和染色体的单向传递·····	66
§ 2.3 部分合子的形成和基因重组·····	73
§ 2.4 噬菌体的遗传重组分析·····	75
2.4.1 烈性噬菌体重组分析·····	76
2.4.2 遗传物质的功能单位——顺反子·····	78
2.4.3 条件致死突变·····	81
2.4.4 溶原性·····	83
2.4.5 转导·····	88
2.4.6 限制与修饰·····	90
2.4.7 重组DNA技术·····	93
参考文献·····	96
第3章 DNA损伤、修复和突变 ·····	98
§ 3.1 突变的定义和分类·····	98
3.1.1 突变的定义·····	98
3.1.2 突变的分类·····	98
§ 3.2 自发突变和诱发突变·····	101
§ 3.3 DNA损伤修复系统的调节与控制·····	105
3.3.1 SOS系统的发现·····	105
3.3.2 recA-lexA调控系统·····	106
§ 3.4 靶型致突和非靶型致突·····	109
§ 3.5 双氢叶酸还原酶的诱变研究·····	111
3.5.1 细胞水平的诱变研究·····	112
3.5.2 分子水平的直接诱变·····	114
参考文献·····	117
第4章 基因功能表达的调控 ·····	119
§ 4.1 乳糖操纵子再分析——“葡萄糖效应”的本质·····	120
§ 4.2 阿拉伯糖操纵子——同一基因编码阻遏蛋白和激活蛋白·····	124
§ 4.3 色氨酸操纵子——弱化子的发现·····	125

§ 4.4	λ 噬菌体——一个操纵子复合体	128
§ 4.5	真核基因组的结构特点	132
§ 4.6	割裂基因和尚邦法则	135
§ 4.7	一个基因编码多种蛋白质	139
§ 4.8	体细胞的DNA重排和基因表达调控	140
§ 4.9	真核基因组的调控	144
参考文献		147
第5章 基因组的表观遗传修饰		149
§ 5.1	表观遗传修饰的标记	149
§ 5.2	非编码RNA与表观遗传调控机制	152
5.2.1	小非编码RNA分子的调节	153
5.2.2	长链非编码RNA分子与表观遗传调控	156
§ 5.3	基因组印迹	160
§ 5.4	基因表达的重编程	165
§ 5.5	哺乳动物X染色体失活机制	168
§ 5.6	表观遗传与疾病	172
§ 5.7	表观遗传与衰老	178
§ 5.8	表观遗传的生物学意义	180
5.8.1	小鼠 <i>Agouti</i> 基因的表达调控	180
5.8.2	长链非编码核糖核酸的表观遗传调控作用的生物学意义	181
5.8.3	世代之间的表观遗传	183
5.8.4	思考与启示	184
参考文献		185
第6章 哺乳动物体细胞遗传分析		188
§ 6.1	体细胞遗传学简史	188
§ 6.2	体细胞的突变研究	189
6.2.1	体细胞变异的基础和突变的判定标准	189
6.2.2	突变率的生物学意义及其估算方法	190
6.2.3	选择在突变研究中的决定性作用	192
6.2.4	表型迟缓和选择程序	192
6.2.5	诱变是实验研究中扩大细胞遗传变异范围的主要方法	193
6.2.6	基因突变和体细胞疾病	195
§ 6.3	体细胞的融合研究	196
6.3.1	细胞融合的发展和融合技术的建立	196

6.3.2 利用融合细胞定位基因	198
6.3.3 融合细胞的互补分析	207
§ 6.4 DNA介导的基因转移	208
6.4.1 概况	208
6.4.2 外源DNA在受体细胞中的结构变化	209
6.4.3 利用基因转移研究真核细胞基因的调控	210
6.4.4 逆向遗传分析与遗传工程小鼠	210
6.4.5 哺乳动物克隆和干细胞研究	220
参考文献	229
第7章 转座因子的结构和功能	231
§ 7.1 “跳跃基因”的发现	231
§ 7.2 麦克林托克模型	232
§ 7.3 原核生物中的转座因子	235
7.3.1 插入序列	236
7.3.2 转座子和质粒	238
7.3.3 噬菌体Mu	241
7.3.4 逆病毒及其长末端重复序列	242
§ 7.4 真核生物中的转座因子	244
7.4.1 黑腹果蝇基因组中的P因子	244
7.4.2 人类基因组中的转座因子	247
7.4.3 转座因子与疾病	252
§ 7.5 转移因子的生物学意义	253
7.5.1 转座因子有助于基因组新的功能性组分的构建	253
7.5.2 转座因子有助于寄主基因或基因群的调控	254
7.5.3 转座因子有助于形成表观遗传调控机制	256
参考文献	258
第8章 肿瘤分子遗传学进展	260
§ 8.1 肿瘤病毒和癌基因	261
§ 8.2 化学转化的实验研究	263
§ 8.3 人癌基因的结构变异	265
§ 8.4 癌基因之间的功能互补	270
§ 8.5 癌基因诱变的动物实验模型	272
§ 8.6 癌基因的功能及其相关的细胞信号通路	274
§ 8.7 肿瘤抑制基因的发现	280

§ 8.8 表观遗传与癌变	287
参考文献	293
第9章 关于基因概念思考的延伸	295
§ 9.1 基因组的能动结构及其演化	295
9.1.1 基因的不连续性	295
9.1.2 基因的不稳定性	296
9.1.3 基因的复合性	298
9.1.4 基因的能动性	299
§ 9.2 生物演化与医学	301
9.2.1 群体的遗传结构与生物演化	302
9.2.2 演化医学: 生物演化视角下的医学	305
9.2.3 表观遗传修饰与演化医学思考	314
§ 9.3 基因组人工修饰的伦理问题	319
9.3.1 基因治疗及其相关的伦理问题	321
9.3.2 灵长类动物的转基因研究及其引发的伦理问题	324
9.3.3 合成生物学及其相关的伦理、法律和社会问题	328
参考文献	333
附表 基因概念建立与发展中的里程碑事件	336
人名索引	337
名词索引	342

第1章 基因概念的产生和发展

遗传学是研究生物遗传和变异规律的一门科学。

遗传学研究的主要内容是基因的本质、基因的复制与传递,以及基因功能的表达。用信息论的术语来讲,遗传学研究的是控制生物机体发育的遗传信息的储存、传递、分布和表达。遗传学的研究使人们对生命的认识达到了一个新的阶段。

人类关于生物遗传的实验研究始于孟德尔(G. J. Mendel)的豌豆杂交试验。一百多年来,遗传学的发展经历了几个重要的发展阶段。遗传学发展的每一个阶段都使基因的概念获得一次升华。

孟德尔的研究表明,基因是在生物遗传性状的传递和表达上具有相对独立性的遗传物质单位。

摩尔根(T. H. Morgan)的研究表明,基因的物质载体是细胞核里的染色体。在染色体上作直线排列的基因是突变、重组和功能表达三位一体的遗传物质单位。

比德尔(G. W. Beadle)和塔特姆(E. L. Tatum)的研究表明,基因是决定蛋白质一级结构的遗传物质单位。

艾弗里(O. T. Avery)、沃森(J. D. Watson)和克里克(F. H. C. Crick)等的研究表明,基因的化学本质是脱氧核糖核酸(DNA),基因是能自我复制且具有一定遗传学功能的DNA片段。

雅各布(F. Jacob)和莫诺(J. L. Monod)的研究表明,基因是在特定遗传调控系统的调节和控制下表达其功能的遗传物质单位。

基因概念的每一次升华,都是人们对于生物遗传和变异现象和规律认识的一次飞跃,也为以后的研究提出了问题,指出了方向。

§ 1.1 孟德尔的实验和基因概念的产生

1.1.1 孟德尔的基因观

基因(gene)这个名词是由约翰森(W. L. Johannsen)在1909年首先使用的,但从概念形成的角度讲,孟德尔在19世纪中叶运用简单的代数阐明生物遗传的

亲子关系时，就已经认识到了基因的两个基本属性：基因是世代相传的；基因是决定遗传性状表达的。现在所说的“基因是生物体传递遗传信息和表达遗传信息的基本单位”，实际上就是孟德尔所阐明的观点。

在孟德尔之前，克尔罗伊特(J. Kölreuter)、加特内(C. Gartner)和其他一些科学家(包括中国古代的农业科学家)也做过具有不同遗传性状植物间的杂交试验，但都没有导致建立在实验基础上的遗传学的萌生。孟德尔认为前人的试验存在两个问题：一是没有对杂交子代按性状分类计数；二是没有运用统计学方法来分析杂交试验的结果。为了克服前人的不足，孟德尔选用豌豆(*Pisum sativum*)作实验材料。豌豆是闭花授粉植物，可避免花粉的自然混杂，人工去雄后，授以外来的花粉也比较容易。此外，它的许多性状是能够严格区分的，如花的颜色有红、白之分，种子形状有圆、皱之分，种皮有黄、绿之分等。这些非连续变异性状是孟德尔对杂交子代进行分类分析的依据。

孟德尔检查了豌豆中的七对遗传性状，并力图用简单的数学关系来阐明杂交试验中这些遗传性状的传递规律。在每次杂交试验中，孟德尔只注意一种相对性状的遗传。例如，在红花植株和白花植株的杂交试验中，他只注意花色这个性状的遗传方式，而不考虑种皮的颜色或子叶生长特性等其他性状。

豌豆的花瓣颜色是一种遗传性状，红花植株自花授粉的后代都开红花，白花植株自花授粉的后代都开白花。在杂交试验中，无论是以红花植株为父本，白花植株为母本，还是反过来，杂交子代都开红花。孟德尔把杂交子一代(F_1)中表达的性状称为显性性状，与此相对应的是隐性性状，即在 F_1 代不表现的性状。 F_1 植株自花授粉产生子二代(F_2)。 F_2 中又出现了在 F_1 中不表现的隐性性状，这种现象称为分离(图1-1)。

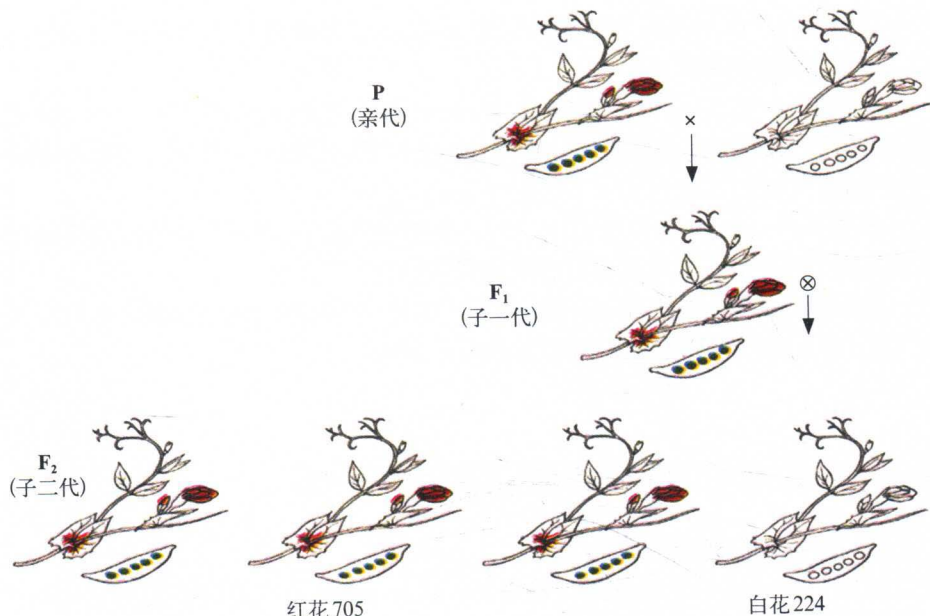


图1-1 红花植株与白花植株杂交试验示意

F_2 的分离表明 F_1 虽然开红花, 但它必定从白花亲本得到了决定豌豆开白花的遗传因子, 在 F_1 的整个生活史中, 红花因子和白花因子始终并存, 却互相毫不沾染, 孟德尔由此推论遗传绝不是融合式的。他提出, 决定一对相对性状的遗传因子在同一生物体内各自独立存在, 不沾染, 不融合。在遗传性状的传递和表达中, 决定相对性状的因子是独立的。这就是孟德尔的粒子遗传的概念。

孟德尔一共做了七对性状的杂交试验, 发现 F_2 中显性植株和隐性植株的分离比总是接近 3:1 (表 1-1)。

表 1-1 孟德尔对豌豆七对性状的杂交试验结果

性 状	子一代性状 (显性)	子二代数量 (株)			子二代分离比 (%)	
		显性	隐性	合计	显性	隐性
红花或白花	红花	705	224	929	75.9	24.1
植株高或矮	植株高	787	227	1 064	74.0	26.0
种皮黄色或绿色	黄色	6 022	2 001	8 023	75.1	24.9
种子饱满皱缩	饱满	5 474	1 850	7 324	74.7	25.3
腋生花或顶生花	腋生	651	207	858	75.9	24.1
豆荚饱满或瘪	饱满	882	299	1 181	74.7	25.3
豆荚绿色或黄色	绿色	428	152	580	73.8	26.2

为了解释这个分离比, 他提出了五点假设。

(1) 遗传性状是由遗传因子决定的, 性状不混合反映了遗传因子的相对独立性, 即粒子性。

(2) 每对相对性状由一对遗传因子控制, 这对遗传因子中一个来自父本的雄性精细胞, 另一个来自母本的卵细胞, 即每个生殖细胞中只带有这对遗传因子中的一个, 受精后的合子才带有成双配对的遗传因子。

(3) 在生殖细胞发生的过程中, 成对的遗传因子分离, 进入不同的生殖细胞, 每个生殖细胞只得到每对遗传因子中的一个。

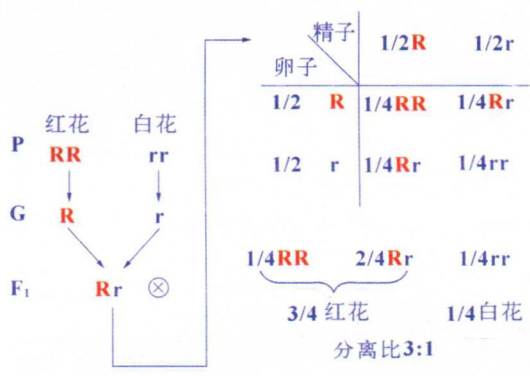
(4) 两性生殖细胞的结合是随机的, 与其所携带的遗传因子无关。

(5) 当显性因子和隐性因子共存于一个植株时, 表现出显性性状, 两个因子均为显性因子时, 植株也表现出显性性状; 只有两个因子都为隐性时, 隐性性状才得以表现。

以纯合红花植株和白花植株杂交为例, 红花是显性性状, 由遗传因子 R 决定, 白花是隐性性状, 由遗传因子 r 决定。红花植株的基因型是 RR , 白花植株的基因型是 rr 。红花亲本产生带有一个 R 因子的生殖细胞, 白花亲本产生带有一个 r 因子的生殖细胞。受精后产生的 F_1 带有一个 R 因子和一个 r 因子, 其基因型是 Rr , 表现型为红花。 F_1 产生两种生殖细胞, 分别携有 R 因子或 r 因子, 两种生殖细胞数目相等, 比值为 1:1。 F_1 自花授粉有四种组合方式: RR 、 Rr 、 rR 和 rr 。因为携带不同因子的生殖细胞的结合是随机的, 加上显性假设, F_2 就出现了 3:1 的分离比。以上各点可表达如图 1-2 所示。

图 1-2 孟德尔的理论假设示意

P: 亲代; G: 配子



孟德尔假设虽然能完满地解释七对遗传性状的杂交结果,但是一种假设不仅要能解释已经得到的实验结果,还应能预期根据这种假设提出的新的实验结果,只有这样的假设才有可能被接受,才有可能作为科学理论的先导。孟德尔怎样验证自己的假设呢?从图 1-2 可以假设 F_1 红花植株的基因型是 Rr , 如果它与基因型为 rr 的白花植株杂交,其后代中有一半的基因型是 Rr , 应该开红花,另一半的基因型是 rr , 应该开白花。大量实验结果证实,在 F_1 红花植株与白花植株杂交后代中,红花植株与白花植株各占一半。孟德尔把通过与双隐性植株的杂交来确定植株基因型的方法称为测交。他用测交技术检验了 F_2 。从图 1-2 可以假设 F_2 的红花植株应该有两种基因型 RR 和 Rr , 其中基因型为 RR 的植株与基因型为 Rr 植株的比例为 1:2。将 F_2 的红花植株分别与双隐性植株做测交,则 1/3 植株的后代应该全开红花; 2/3 植株的后代应该有一半开红花,另一半开白花。孟德尔随机选了 100 株 F_2 的红花植株做测交试验,结果有 36 个植株的后代均开红花,有 64 个植株的后代一半开红花,一半开白花。统计分析表明,实验结果和根据假设预期的完全符合。测交试验不仅极具说服力地验证了自己提出的科学假设,还进一步证实杂交子一代 F_1 分离的本质不是表型的分离比 3:1,而是配子的分离比 1:1。现在,我们把杂合子在形成配子时,每对基因的两个等位基因 (allele) 互相分开,形成数量相等的两种配子的规律称为分离定律,又叫作孟德尔第一定律。

我们知道任何科学规律的再现都不是无条件的,孟德尔分离比的实现也是有条件的。这些条件至少包括以下四点。

- (1) F_1 产生的两种配子不但应该数量相等,而且生活力也应该是一样的。
- (2) 携带不同基因的生殖细胞受精的机会相等。
- (3) F_2 中三种基因型个体的存活率是相等的,即到观察时的存活率是一样的。
- (4) 显性是完全的。

还必须指出,即使上述四个条件都满足了, F_2 中的 3:1 仍然是近似的。因为一棵植株产生的生殖细胞数量大大超出能受精的配子,这里存在随机抽样问题。孟德尔定律是一个具有统计学意义的科学定律,样本越大,实验结果越接近预期的理论分离比。

把孟德尔第一定律推广到两对性状的杂交试验,就得到了独立分配、自由组合定律,即孟德尔第二定律。图 1-3 是涉及两对基因的杂交实验的示意图。可以