

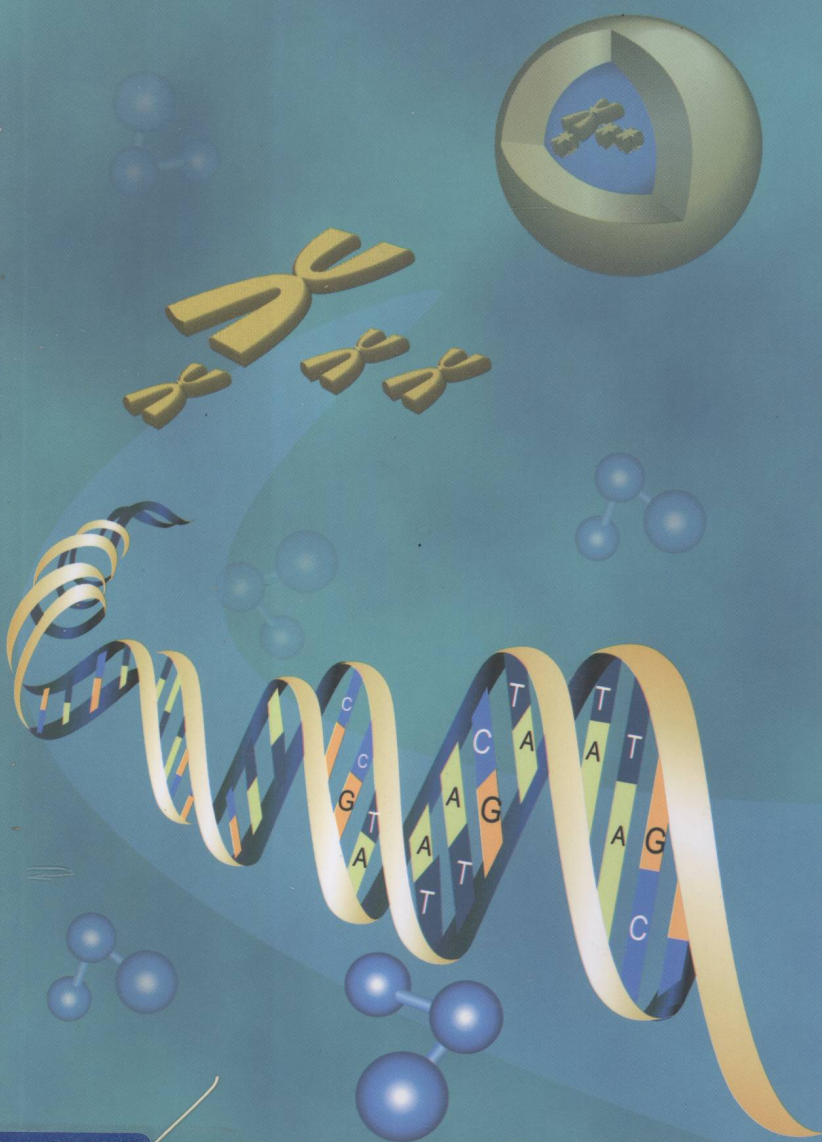


中央广播电视大学教材

遗传学

YICHUAN XUE

李惟基 主编



中央广播电视大学出版社

中央广播电视大学教材

遗 传 学

李惟基 主编

中央广播电视大学出版社
北 京

图书在版编目 (CIP) 数据

遗传学/李惟基主编. —北京: 中央广播电视大学出版社,
2010.1

中央广播电视大学教材

ISBN 978-7-304-04784-9

I. ①遗… II. ①李… III. ①遗传学-电视大学-教材
IV. ①Q3

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2010) 第 013821 号

版权所有, 翻印必究。

中央广播电视大学教材

遗传学

李惟基 主编

出版·发行: 中央广播电视大学出版社

电话: 发行部: 010-58840200

总编室: 010-68182524

网址: <http://www.crtvup.com.cn>

地址: 北京市海淀区西四环中路 45 号 邮编: 100039

经销: 新华书店北京发行所

策划编辑: 何勇军

版式设计: 夏 亮

责任编辑: 吴国艳

责任校对: 王 亚

责任印制: 赵联生

印刷: 北京印刷集团有限责任公司印刷二厂

印数: 0001~3000

版本: 2010 年 1 月第 1 版

2010 年 1 月第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16

印张: 13.75 字数: 302 千字

书号: ISBN 978-7-304-04784-9

定价: 20.00 元

(如有缺页或倒装, 本社负责退换)

前 言

遗传学是研究生物遗传与变异的科学,是生命科学中发展迅速的一门基础理论科学,对探索生命起源、生命本质、物种形成与演化,以及推动整个生命科学的发展起着巨大作用。遗传学分支的发展又形成遗传工程这样的应用科学,在医药、食品、环保、工农业等领域都取得了崭新的成果。遗传学还紧密联系工农业生产实际,指导植物、动物、微生物等的育种;同时也是指导人类优生和遗传病防治的理论基础。因此,遗传学是生物学类、农业科学类、医学类各专业的主干必修课程。

本教材是为广播电视大学农科植物生产类各专业专科起点本科的学生编写的,课程内容力求与专科相关课程衔接,使学生在复习、巩固专科知识的基础上,对遗传学理论的理解更加深化、系统,对生物遗传规律的认识得到提升。

本教材编写力求以“DNA—基因”为主线,形成遗传的物质基础、遗传信息的贮存、遗传信息的传递、遗传信息的改变等原理及其应用的课程内容新体系。

为方便学生远程学习,本课程文字教材采用“合一型”设计,将导学、自测、实验指导等内容整合在一本书内。课程学习资源采用学习包形式配送,包内有文字教材一本、录像教材(14学时压缩DVD盘2张)、形成性考核册(附考核说明)一本。学生应在阅读文字教材的同时,观看DVD中的老师授课录像,主讲教师是本课程文字教材的编者。由于DVD容量有限,有关习题讲解、专题介绍、期末复习的内容,做成IP课件,陆续挂在电大在线学习网站课程端。学生学习中有疑问,可以向教学点的辅导老师、同学以及通过中央电大在线学习网站向老师求教。

本教材主编是中国农业大学李惟基教授,参加编写的有中国农业大学朱登云、山东广播电视大学孙长明和中央广播电视大学徐旬三位副教授。他们分别承担的编写任务如下:绪论、第一章、第二章由李惟基编写,第三章、第四章、第六章由徐旬编写,第五章、第八章由朱登云编写,第七章、第九章及遗传学实验指导由孙长明编写。

本课程教学大纲的起草,征求过中国农业大学刘庆昌教授的意见。教学大纲、书稿由北京农学院何启谦、清华大学刘进元和北京林业大学康向阳三位教授审定。本课程多种媒体教材一体化设计方案由何启谦、康向阳两位教授以及中央广播电视大学刘占荣、张志军两位副教授审定。在以上教学文件的研讨、审定中,各位专家提出了宝贵的修改意见,在此一并表示感谢!

由于编写时间仓促,编者水平有限,疏漏、不足之处在所难免,希望读者批评指正。

编 者

2009年10月

目 录

绪 论	(1)
一、遗传学的内容和研究方法	(1)
二、遗传学的建立和发展	(1)
三、遗传学的理论意义	(2)
四、遗传学的实践意义	(2)
第一章 遗传的物质基础	(4)
第一节 遗传物质及其属性	(4)
一、遗传物质为 DNA 的证据	(4)
二、RNA 病毒的遗传物质	(7)
三、DNA 的属性	(8)
四、病毒 RNA 的属性	(13)
第二节 遗传物质与染色体	(14)
一、遗传物质的分布	(14)
二、染色体	(15)
第三节 染色体与细胞分裂	(17)
一、有丝分裂中的染色体	(18)
二、减数分裂中的染色体	(19)
第二章 遗传信息的贮存	(24)
第一节 基因	(24)
一、DNA 与基因	(24)
二、基因的结构	(26)
第二节 基因组	(30)
一、基因与基因组	(30)
二、原核生物的基因组	(31)
三、真核生物的基因组	(32)
四、人类基因组计划	(33)

第三章 遗传的基本规律	(37)
第一节 分离定律	(37)
一、性状分离现象	(38)
二、分离现象的解释	(39)
三、分离定律的验证	(40)
四、分离定律的应用	(42)
第二节 独立分配定律	(42)
一、两对相对性状的遗传	(43)
二、独立分配现象的解释	(43)
三、独立分配定律的验证	(43)
四、多对基因的独立分配	(44)
五、基因互作	(45)
六、概率和 χ^2 测验	(48)
七、独立分配定律的应用	(51)
第三节 连锁遗传定律	(52)
一、连锁与交换	(52)
二、基因定位	(54)
三、性别与其他性状的连锁遗传	(58)
四、连锁定律的应用	(59)
第四章 数量性状的遗传	(63)
第一节 数量性状的特征	(63)
一、数量性状的表现特征	(63)
二、数量性状的遗传基础	(63)
三、超亲遗传	(65)
四、QTL 的概念	(65)
第二节 数量性状分析的基本方法	(65)
一、数量性状分析的基本统计参数	(65)
二、数量性状的遗传模型和方差分析	(66)
第三节 数量性状的遗传率	(70)
一、遗传率的概念	(70)
二、遗传率的估算	(70)
三、遗传率的应用	(72)
第四节 近亲繁殖和杂种优势	(72)

一、近亲繁殖及其遗传效应	(73)
二、纯系学说	(77)
三、杂种优势	(78)
第五章 细胞质遗传	(83)
第一节 细胞质遗传的一般特征	(83)
一、细胞质遗传的概念	(83)
二、细胞质遗传的表现	(83)
三、细胞质遗传的特征	(84)
第二节 母性影响和基因组印记	(85)
一、母性影响	(85)
二、基因组印记	(87)
第三节 叶绿体遗传	(89)
一、叶绿体基因组	(89)
二、叶绿体的遗传	(90)
第四节 线粒体遗传	(92)
一、线粒体基因组	(92)
二、线粒体遗传	(93)
第五节 共生体的遗传	(94)
一、草履虫的繁殖	(94)
二、草履虫放毒型的遗传	(96)
第六节 植物雄性不育的遗传	(97)
一、雄性不育的类别及其遗传特点	(97)
二、质—核不育型的多样性	(99)
三、质—核不育型的遗传机理	(100)
四、雄性不育性的利用	(101)
第六章 群体遗传与进化	(104)
第一节 群体的遗传平衡	(104)
一、群体的遗传组成	(104)
二、群体遗传平衡定律	(106)
第二节 群体遗传平衡的改变	(110)
一、基因突变	(110)
二、选择	(111)
三、遗传漂变	(113)

四、迁移	(114)
五、非随机交配	(114)
第三节 群体的进化与物种形成	(115)
一、群体进化的因素	(115)
二、隔离和生殖隔离的机制	(116)
三、物种形成	(117)
第七章 基因突变	(120)
第一节 基因突变的概念和意义	(120)
第二节 基因突变的机理	(121)
一、基因突变的方式	(121)
二、基因突变的诱发	(122)
三、转座因子	(124)
第三节 基因突变的表现	(125)
一、基因突变的一般特征	(125)
二、基因突变的发生时期	(128)
三、基因突变的发生频率	(129)
四、基因突变热点与增变基因	(130)
五、基因突变的防护和修复	(130)
第四节 基因突变的鉴定	(133)
一、基因突变的形态学鉴定	(133)
二、基因突变的生化鉴定	(134)
三、DNA 测序	(134)
第八章 染色体变异	(138)
第一节 染色体结构的变异	(138)
一、染色体缺失	(138)
二、染色体重复	(142)
三、染色体倒位	(145)
四、染色体易位	(149)
第二节 染色体数目变异	(153)
一、染色体组及其数目变异类型	(153)
二、染色体的倍数性变异	(154)
三、非整倍体	(163)

第九章 遗传工程	(174)
第一节 细胞工程	(174)
一、植物组织培养	(174)
二、植物体细胞无性系变异	(176)
三、植物体细胞杂交	(177)
第二节 基因工程	(178)
一、基因工程的理论和技术基础	(178)
二、获得目的基因的途径	(178)
三、表达载体的构成	(181)
四、转化的方法	(182)
五、转化体的筛选和鉴定	(184)
六、基因工程的成就	(186)
七、基因工程的安全性	(187)
遗传学实验指导	(191)
实验一 植物组织 DNA 的提取	(191)
实验二 花粉母细胞涂抹制片法	(193)
实验三 根尖细胞涂抹制片法	(196)
实验四 数量性状的遗传分析	(197)
实验五 染色体数目的变异	(200)
实验六 基因的 PCR 扩增技术	(202)
实验七 农杆菌介导法转化烟草	(204)
参考文献	(207)

绪 论

遗传学是研究遗传和变异的科学。遗传，是指亲代与子代之间、同一世代个体之间，在形态特征和生理特性上的相似性；变异，是指它们之间的不相似性。生物的遗传是遗传物质贮存的生物学信息在世代间传递，并在分化发育过程中表达的结果；变异是生物学信息发生改变的结果。所以，遗传学又被定义为研究生物学信息的科学。通过遗传学绪论的学习，我们要着重了解遗传学的内容，并认识学习遗传学的重要性。

一、遗传学的内容和研究方法

我们将要学习的遗传学的基本内容可以概括为以下几方面。

1. 遗传的物质基础，即遗传物质是什么，它具有哪些属性，如何能在遗传上起作用。现在知道，一般生物的遗传物质是 DNA，主要存在于染色体中。基因是一段 DNA 序列，它能在细胞分裂过程中随染色体传递给后代。

2. 遗传信息的贮存，即生物基因组的组成。基因组是指一套染色体包含的所有 DNA 序列；基因组的组成是指这些序列分为哪几种类型，各自具有何种结构和功能。现在知道，基因组是由结构基因、调控基因和基因外 DNA 序列组成的。

3. 遗传信息的传递。基因在配子中发生重组，以及在世代之间进行传递的规律。

4. 遗传信息的改变，即基因突变和染色体变异的发生机理与遗传效应。

5. 遗传工程的基本原理。

遗传学研究的传统方法是有性杂交和细胞学观察。当今的遗传学研究往往还需要分析核酸或蛋白质的组成，甚至采用基因扩增技术和分子杂交技术。

二、遗传学的建立和发展

人类曾经试图在育种实践基础上阐明生物性状的遗传规律，但是长期没有实现。直到 1866 年孟德尔（Mendel）根据豌豆杂交试验结果发表了题为《植物杂交试验》的论文，揭示了现在被称为孟德尔定律的遗传规律，才为遗传学的建立奠定了基础。然而，孟德尔的工作在当时并未引起科学界的重视和认同；直到 1900 年，才被另外三位科学家重新发现。随

后的 10 年间, 孟德尔定律又在许多生物中陆续得到了证实, 遗传学的若干基本概念也同时确立。所以现在公认孟德尔是遗传学的奠基人, 1900 年是遗传学正式建立的一年。

在遗传学发展史上, 1910—1940 年通常称为细胞遗传学时期。这个时期的遗传学家们将生物性状和染色体联系起来研究, 并将控制遗传的因子定位在染色体上。

1940—1960 年, 通常被称为微生物遗传学时期。这个时期的遗传学家们多以微生物为实验材料, 对基因的结构和功能进行比较精细的研究, 取得了以往在高等动、植物研究中难以取得的成果。

1953 年, 科学家发现了 DNA 的双螺旋结构, 遗传学研究进入了分子水平, 从此人们能够用物理和化学的术语解释遗传和变异。与此同时, 研究成果迅速地应用于遗传工程, 并取得了很大进展。所以, 通常又将 1953 年到现在称为分子遗传学时期。

此外, 这期间还产生了遗传学的多种分支学科, 如数量遗传学、群体遗传学等, 它们从不同的角度研究遗传学原理。

三、遗传学的理论意义

遗传学是生物科学的一个分支, 但在其中起着举足轻重的作用。生物学的某些分支学科, 例如动、植物的解剖学和生理学, 研究的是生物体的结构和功能, 而这些结构和功能实际上都是遗传信息在内外环境作用下, 在不同发育时期和不同部位进行表达的结果。又如动、植物的分类学以及进化论, 研究了生命的多样性, 描述了不同种类生物的形态和特性, 以及它们之间的亲缘关系和进化历程, 这些实际上都是对可遗传的变异进行选择的过程和结果。遗传学阐明了所有生命形态所共同具有的遗传密码, 以及这些密码进行传递、表达和发生改变的共同原理。由此可见, 遗传学在揭示生命本质的研究中具有突出的重要性, 是支撑和连接生物科学各个领域的核心, 因而也是整个生物科学发展的焦点。

四、遗传学的实践意义

遗传学在指导动、植物和微生物育种和良种繁育中起了重要的作用。它的应用创新了育种手段, 改进了育种方法, 提高了育种效率, 从而产生了在农、工、医等方面应用的无数个生物新品种、新类型。遗传学同时又是指导人类优生, 预防、诊断和治疗癌症与遗传性疾病的理论基础。当今治理污染的方法, 监测和保护环境的技术, 乃至法学中的检测手段, 也处处可见遗传学原理的应用。因此, 我们不仅需要掌握遗传学理论指导下的专业技能, 而且也需要了解遗传学在其他领域的应用, 以便适应新世纪的人类生活。

本章小结

遗传学是研究遗传和变异的科学，当今还被定义为“研究生物学信息的科学”。所涵盖的内容可概括为遗传的物质基础、遗传信息的贮存、遗传信息的传递、遗传信息的改变和遗传工程的基本原理。研究的传统手段是杂交和细胞学观察；现代的遗传学研究还普遍采用生物化学方法和分子生物学技术。

孟德尔定律在1900年的重新发现标志着遗传学的建立。1910—1940年是遗传学发展的细胞遗传学时期。1940—1960年是微生物遗传学时期。1953到现在是分子遗传学时期。此外还产生了遗传学的多个分支学科。

遗传信息的传递决定生命的延续，遗传信息的选择性表达决定生命的表现。因此，遗传学在揭示生命本质的研究中具有突出的重要性，是支撑和连接生命科学各个领域的核心。

遗传学在指导动物、植物、微生物育种实践中起了重要的作用，产生了在农、工、医等方面应用的无数个生物品种。遗传学又是指导人类优生，预防、诊断、治疗癌症和遗传性疾病的理论基础。当今世界治理污染、监测和保护环境，乃至法学检测，也都有遗传学原理的应用。

复习思考题

1. 遗传学包含哪些内容？
2. 遗传学建立和发展的不同时期各具有什么特征？
3. 我们为什么要学习遗传学？

第一章 遗传的物质基础

学习目标

通过学习本章，我们将要重点掌握半保留复制、前导链与后随链、冈崎片段、转录的模板链、密码子与反密码子、简并、起始信号和终止信号、核小体和连接丝、染色质与染色体、细胞周期等概念，以及 DNA 和 RNA 的属性；掌握染色体在细胞分裂中的行为；了解遗传物质为 DNA 或 RNA 的证据，以及 DNA 半保留复制的证据。

丰富多彩的地球，时时刻刻都在孕育和诞生新的生命，从低等生物到高等生物，亿万年来欣欣向荣、生生不息。它们区别于非生物的重要特性之一就是能够繁衍后代。后代（progeny）和亲代（parents）在形态特征、生理特性上具有相似性，这称为“遗传”（heredity）；后代和亲代之间、同一世代（generation）不同个体之间又具有差别性，这称为“变异”（variability）。

生物为什么具有遗传的特性？也就是说，为什么生物亲代的性状能够重新表现于后代？例如牛和羊同吃一种草时，母牛照旧生牛犊，而母羊照旧生羊羔。生物为什么具有变异的特性？即为什么生物的后代和亲代之间、同一世代不同个体之间，会出现性状差别？例如父母和亲生子女之间，同胞兄弟姐妹之间，体型、相貌的差异都是外人能将他们加以辨别的根据。人们很早就开始探索什么是联系亲代和后代的连续性物质，这种物质怎样传递亲代的生物学信息，又怎样发生变化而影响个体的表现。在这一章，我们将首先讨论什么是联系亲代和后代的连续性物质，这种物质如何将亲代的生物学信息传递给后代。

第一节 遗传物质及其属性

一、遗传物质为 DNA 的证据

当人们通过亲代产生子代的过程探讨遗传物质的时候，注意到了染色体（chromosome）形态和数目在世代之间的恒定性，因而推测染色体中存在着遗传物质（Roux, 1883）。化学分析结果又表明，染色体主要由蛋白质和 DNA 所组成。那么，组成染色体的这两种物质，哪一种更有可能是遗传物质呢？

起初，人们以为染色体中的蛋白质是遗传物质。这种猜测的根据是：一个蛋白质分子可以由几百个氨基酸所组成，它们分别属于 20 种氨基酸，因此氨基酸排列组合所形成的蛋白质种类是一个天文数字，能够贮存各式各样的遗传信息；相反，大多数 DNA 中的核苷酸种类只限于含腺嘌呤 (A)、鸟嘌呤 (G)、胞嘧啶 (C) 和胸腺嘧啶 (T) 这四种碱基的脱氧核糖核苷酸，而且人们还错误地认为它们是以固定顺序反复排列而成为 DNA 的，从而推断所有 DNA 都具有相同的成分，不可能贮存千差万别的遗传信息。

上述错误观念延续到 1944 年，才被直接证明 DNA 是遗传物质的两个经典试验所否定。这两个经典试验，一个是细菌的转化 (transformation)，另一个是噬菌体 (phage) 的放射性标记。

1. 细菌的转化

这个试验以肺炎双球菌为实验材料。在这种细菌中，一种通常称为有毒型的菌株能够使人患肺炎，使小鼠患败血症。这是因为这种菌株细胞外围具有一个多糖类荚膜，保护细菌免受寄主防御机制的破坏。当它被接种在培养基上时，每个细胞繁殖成一个外观光滑的菌落，所以又称为光滑型 (S, smooth)。另外一种菌株则因为不具有多糖类荚膜，而不能致病，称为无毒型；由于它在培养基上形成的是外观粗糙的菌落，所以又称为粗糙型 (R, rough)。

Griffith F. 于 1928 年发现，如果将活的 R 型细菌或高温杀死的 S 型细菌分别注射到小鼠体内，都不会引起败血症；但若将活的 R 型细菌和高温杀死的 S 型细菌同时注射到小鼠体内，则小鼠患败血症而死亡，同时发现死鼠血液中有活的 S 型细菌，如图 1-1 所示。这说明，S 型细菌的一种物质能使一部分 R 型细菌转化为 S 型细菌。

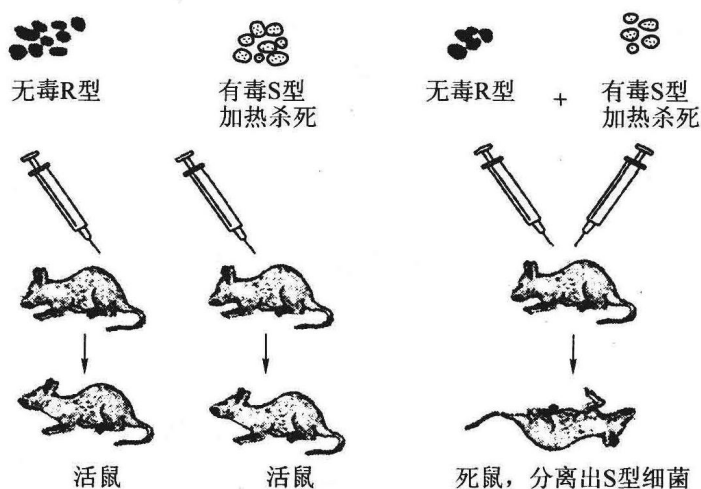


图 1-1 Griffith 的试验

(引自 Russell, 2000)

那么，是 S 型细菌的哪一种物质使 R 型细菌发生转化呢？换句话说，决定细菌类型的遗传物质是什么呢？为了解决这一问题，Avery 等于 1944 年分别提取 S 型细菌的 DNA、蛋白质和多糖类荚膜物质，然后分别与活的 R 型细菌混合培养。结果发现，以上三种成分中，只有 DNA 能够将 R 型细菌转化为 S 型细菌。如果 S 型细菌的 DNA 与活 R 型细菌混合培养

时，同时加入 DNA 酶，则转化也不发生。Avery 等由此证明，起转化作用的物质是 DNA，即决定细菌类型的遗传物质是 DNA。

2. 噬菌体的放射性标记

噬菌体是能感染细菌的病毒，其结构非常简单，只有蛋白质外壳和它包着的 DNA。一种称为 T_2 的噬菌体，感染大肠杆菌后会在细菌体内繁殖新的噬菌体，接着细菌裂解，释放出许多子代噬菌体。噬菌体的这种结构和习性，便于人们研究噬菌体感染细菌时，进入细菌体内、传递给子代噬菌体的遗传物质是什么，是蛋白质呢，还是 DNA？

为了解决这个问题，1952 年 Hershey 和 Chase 将 T_2 噬菌体分为两组：一组用放射性同位素 ^{32}P 标记它的 DNA（因为 DNA 含 P），另一组用放射性同位素 ^{35}S 标记它的蛋白质外壳（因为蛋白质含 S）。然后用以上两组标记了的噬菌体，分别去感染在试管溶液中培养的大肠杆菌，如图 1-2 所示。感染 10 分钟后，噬菌体已经吸附在细菌表面，这时测定细菌的放射性强度；接着用搅拌的方法甩掉附着在细菌表面的噬菌体，由此获得含有细菌的沉淀物和含有噬菌体的上清液，然后分别测定沉淀物和上清液的放射性强度。前后两次测定的结果表明，在 ^{32}P 标记的处理中，细菌沉淀物的放射性受搅拌的损失很小，而噬菌体上清液只具有很低的放射性，这说明噬菌体的 DNA 基本上进入了细菌体内。在 ^{35}S 标记的处理中，则细菌沉淀物所具有的放射性比搅拌前低得多，而噬菌体上清液具有很高的放射性，这说明噬菌体的蛋白质并没有进入细菌的体内。

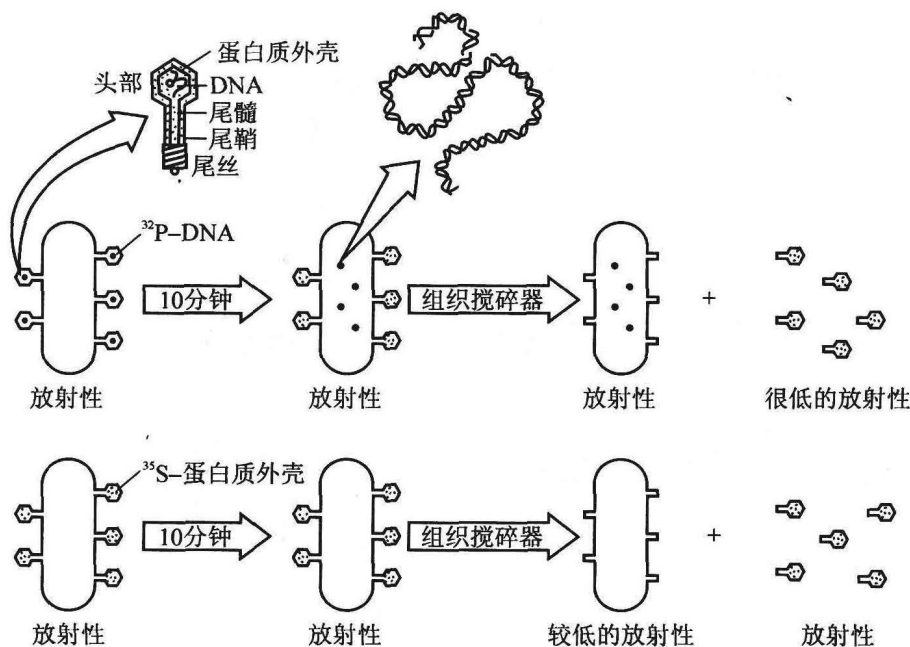


图 1-2 Hershey 和 Chase 的标记噬菌体试验

(引自 Sager 和 Ryan)

综合以上两组的结果，可见在感染细菌的过程中，噬菌体的 DNA 进入了细菌，而它的蛋白质并不进入。后来的直接观察结果也证实了这一结论。在电子显微镜下能够看到噬菌体以它尾部一端吸附在细菌表面，蛋白质外壳始终不进入细菌细胞之中。

但是 Hershey 和 Chase 并不就此满足，他们进一步让噬菌体 T_2 感染的细菌裂解，结果每个细菌释放出几百个子代噬菌体；同时采取措施剥落细菌表面的噬菌体，以便准确测定所释放的子代噬菌体的放射性。测定的结果表明，在 ^{32}P 标记的处理中，所释放的子代噬菌体具有放射性；而在 ^{35}S 标记的处理中，所释放的子代噬菌体并不具有放射性。这就证实了从亲代噬菌体传递到子代噬菌体的遗传物质是 DNA，而不是蛋白质。

细菌和噬菌体因为结构简单而成为良好的实验材料，成功地用于证明遗传物质是 DNA 而不是蛋白质。那么，真核生物是否也以 DNA 为遗传物质呢？大家或曾听说过“囊萤映雪”的成语故事。这里的“囊萤”说的是我国晋代有一位贫苦的勤奋学生名叫车胤，家里没有钱买灯油，于是夏天晚上他抓来许多萤火虫放到白绢口袋中当灯使用，刻苦读书。现在我们知道，萤火虫因为细胞中具有荧光素和荧光酶，所以能够发出荧光。那么，萤火虫为什么从古到今世代代都能产生荧光素和荧光酶而发出荧光呢？当今有位科学家的实验为我们给出了答案，他将萤火虫的 DNA 片段转移到烟草的细胞中，结果培育出全株发荧光的烟草，并且能够世代相传。由此可见，在真核生物的世代间维系生物特征特性的连续性物质也是 DNA。

二、RNA 病毒的遗传物质

我们现在知道了，一般生物的遗传物质是 DNA。但是，有些病毒是由 RNA 和蛋白质组成的，并不含有 DNA，如感染植物的烟草花叶病毒（TMV, tobacco mosaic virus）等。那么，它们又是怎样将自己的遗传信息传递给后代的呢？已有试验证明，它们的遗传物质是其中的 RNA，而不是其中的蛋白质。

Fraenkel-Conrat (1956) 进行了烟草花叶病毒感染烟草的试验。他们首先用化学方法将这种病毒的 RNA 同蛋白质分离，然后分别感染烟草植株。结果是被分离的病毒 RNA 还能使烟草植株形成病灶；而被分离的病毒蛋白质不能使烟草植株形成病灶。这说明决定这种病毒感染烟草特性的遗传物质是 RNA，也就是 DNA 的同类物质——核酸，而不是蛋白质。

这里还应当说明，在上述试验中研究人员观察到了分离的病毒 RNA 对烟草植株的感染频率不及完整的病毒颗粒。这可能是因为分离的 RNA 没有蛋白质的保护，在感染过程中更容易被烟草的酶所降解的缘故。

Fraenkel-Conrat 等人还用烟草花叶病毒的两种不同类型合成了杂合病毒颗粒，用于进行感染烟草的试验，如图 1-3 所示。杂合病毒颗粒由 S 类型病毒的蛋白质外壳和 HR 类型病毒的 RNA 所构成。试验结果表明，被感染的烟草植株总是表现 HR 病毒的症状；而且从病株的病灶分离出来的病毒颗粒，即杂合颗粒的后代，也只具有 HR 病毒的特性。这个试验结果更有说服力地证明，决定这种植物病毒特性的遗传物质是它的 RNA，而不是它的蛋白质。

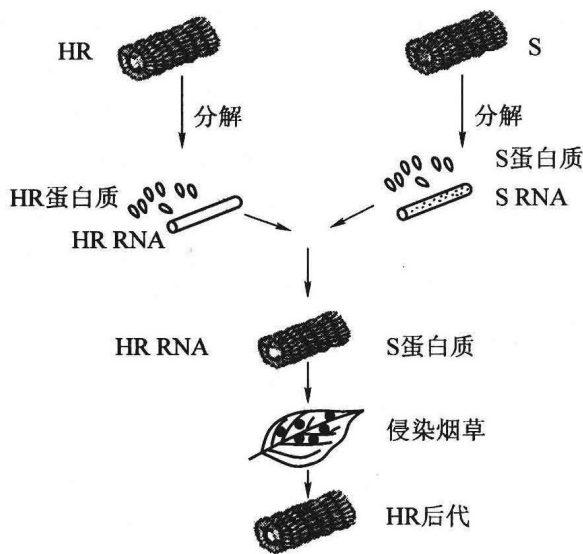


图 1-3 烟草花叶病毒重组试验
(引自 Klug 和 Cumming, 2000)

三、DNA 的属性

我们已经知道一般生物的遗传物质是 DNA。那么，作为遗传物质的 DNA 具有哪些同遗传有关的属性呢？了解这些属性，对于认识 DNA 在遗传中的作用无疑是十分必要的。Crick (1957) 根据前人的研究成果首先提出了分子生物学的“中心法则” (central dogma)，认为 DNA 具有自我复制和决定蛋白质特异性两个基本属性，后一种属性现在通常称为编码蛋白质。

1. 自我复制

Watson 和 Crick (1953) 认为，DNA 分子是由极性相反的两条脱氧核糖核苷酸链组成的双螺旋结构，两条链之间的碱基由氢键连接，腺嘌呤 (A) 与胸腺嘧啶 (T) 配对，鸟嘌呤 (G) 与胞嘧啶 (C) 配对。这些核苷酸链上的碱基的排列顺序，通常称为 DNA 序列。所谓 DNA 的自我复制，就是指 DNA 产生序列相同的 DNA。正因为 DNA 能够复制自己，所以后代才有可能从亲代得到相同序列的 DNA。

那么，DNA 是怎样自我复制的呢？Watson 和 Crick (1953) 认为，DNA 首先是从它的一端沿氢键逐渐打开，当双螺旋的一端已拆开为两条单链，而另一端仍保持双链状态时，以分开了的每条单链为模板，按照碱基互补配对规则，即 A 对 T，C 对 G，从细胞核内摄取与自己互补的游离核苷酸，进行氢键结合，并逐步连接起来，各自形成一条新的互补链。这样，随着 DNA 分子双螺旋的完全打开，就逐渐形成了两个新的 DNA 分子，双链序列与原来的完全相同，如图 1-4 所示。由于通过复制所形成的两个新 DNA 分子，都保留了原来亲本 DNA 双链分子的一条单链，因此 DNA 的这种复制方式称为半保留复制 (semiconservative replication)。半保留复制是生物保持遗传稳定性的重要基础。