



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

北京市精品教材

现代微生物遗传学

第二版

陈三凤 刘德虎 编著



化学工业出版社

“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材

普通高等教育规划教材

现代微生物遗传学

第二版

陈文良 陈文康 陈燕

● ●



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

北京市精品教材

现代微生物遗传学

第二版

陈三凤 刘德虎 编著



化学工业出版社

· 北京 ·

图书在版编目 (CIP) 数据

现代微生物遗传学/陈三凤, 刘德虎编著. —2 版. —北京:
化学工业出版社, 2011.6
普通高等教育“十一五”国家级规划教材
北京市精品教材
ISBN 978-7-122-11244-6

I. 现… II. ①陈…②刘… III. 微生物遗传学-高等学校-
教材 IV. Q933

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 085051 号

责任编辑: 傅四周 周旭 孟嘉
责任校对: 宋夏

装帧设计: 刘丽华

出版发行: 化学工业出版社 (北京市东城区青年湖南街 13 号 邮政编码 100011)

印刷: 北京市振南印刷有限责任公司

装订: 三河市宇新装订厂

787mm×1092mm 1/16 印张 21 $\frac{1}{4}$ 字数 523 千字 2011 年 7 月北京第 2 版第 1 次印刷

购书咨询: 010-64518888 (传真: 010-64519686) 售后服务: 010-64518899

网 址: <http://www.cip.com.cn>

凡购买本书, 如有缺损质量问题, 本社销售中心负责调换。

定 价: 39.00 元

版权所有 违者必究

第二版前言

《现代微生物遗传学》是一本系统地阐述微生物遗传和变异的著作，也是我国高等院校微生物专业、食品专业等相关专业微生物遗传课程的教科书，获得普通高等教育“十一五”国家级规划教材和北京市精品教材的嘉誉。

《现代微生物遗传学》第一版于2003年1月由化学工业出版社出版以来，与读者见面已经8年了。在这期间，以微生物为材料的遗传学和分子生物学的研究方法和成果层出不穷，加之编者在微生物遗传领域中研究方向的拓宽，有力地推动了这本书的再版。

再版在原版本的基础上进行了全面的修订。在内容上，新增了微生物的耐盐机制、酵母双杂交系统原理和方法、微生物的固氮调节机制等内容。同时，为避免与分子生物学的重复，将《基因工程》一章完全删除。这样，使本书在内容上更加丰满，在形式上更加突出新理论的系统性。

《现代微生物遗传学》自从出版以来，一直受到广大师生和科研工作者的热情厚爱，作者在此表示真诚感谢。作者将以更大热情投入到教学和科研工作中，通过第一线的科研和教学工作，进一步更新和完善这本书。

作 者

2011年5月

第一版前言

微生物遗传学是研究微生物遗传和变异的一门学科，它是遗传学的一个分支学科，也是微生物学和分子生物学的分支学科。由于先进的分子生物学技术不断涌现，以微生物为材料的研究成果层出不穷，使整个微生物遗传学的面貌已经发生了深刻的变化。国外与微生物遗传学相关的专著和教材，如现代微生物遗传学、细菌分子遗传学、放线菌分子遗传学、酵母分子遗传学等都已经相继问世。相比较而言，国内传统教材已难以适应现代教学的要求。为适应学科发展，培养新世纪人才，编写新的微生物遗传学教材势在必行。

本书是在作者多年教学和科研的基础上，通过参阅大量国内外先进教材、专著和文献编写而成的。在内容上将经典微生物遗传学和微生物分子遗传学有机地融合在一起，特别注重介绍微生物遗传学的最新发展动态和研究成果，同时保留了微生物遗传学中的经典研究方法和研究成果。在章节的编排顺序上遵循先易后难、由浅入深的原则。我们希望本书能为从事微生物遗传教学和科研的同仁及微生物专业、食品专业、生物技术专业和其他相关专业的本科生、研究生提供参考。

本书的编写得益于国家“863”、“973”及自然科学基金研究项目的资助。正是这些研究项目使我们能在较高的起点上从事微生物遗传方面的研究工作，从而为本书的编写奠定了坚实的基础。

本书编写过程中，李季伦教授给予了极大的关心和支持；王敖全研究员在审阅稿件中，做了大量深入细致的工作，并提出宝贵的意见和建议；谭华荣研究员、唐国敏研究员及马荣才研究员对部分章节进行了审稿；生物固氮实验室的硕士生和博士生们，特别是赵德华博士生对书稿进行了认真校对。编者在此一并表示衷心的感谢。

由于我们的水平有限，书中难免有不妥之处，敬请读者批评指正。

作 者

2003 年 1 月

第一章 微生物的遗传物质	1
第一节 证明遗传物质是 DNA (有时是 RNA) 的经典实验	1
一、细菌的转化	1
二、噬菌体感染实验	2
三、病毒重建实验	2
第二节 DNA 的结构和复制	3
一、DNA 的结构	3
二、DNA 的复制特点和几种主要复制方式	7
第三节 原核生物染色体及其复制	10
一、原核生物染色体数目和大小	10
二、细菌染色体的结构	10
三、细菌染色体的复制	13
四、细菌染色体的分离机制	17
第四节 真核生物染色体及其复制	17
一、真核生物染色体的组成和结构	19
二、真核生物染色体的复制	20
第五节 基因结构和基因组	26
一、基因结构和基因概念的发展	26
二、基因组学	28
三、大肠杆菌的基因组	29
四、 ϕ X174 噬菌体的基因组	32
五、真核生物的基因组及其特点	33
主要参考文献	36

第二章 基因突变和损伤 DNA 的修复	37
第一节 基因突变的类型、符号和规律	37
一、基因的符号	37
二、基因突变的类型	38

三、遗传学上常用的几个突变株	38
四、基因突变的规律	39
第二节 基因突变的分子基础	40
一、碱基置换及其对遗传信息的影响	40
二、移码突变及其产生	41
三、缺失和重复	41
第三节 诱变剂和诱变机制	41
一、碱基类似物在 DNA 复制时的掺入	41
二、DNA 分子上碱基的化学修饰	42
三、嵌合剂和移码突变	43
四、辐射诱变	43
第四节 自发突变和适应突变	47
一、突变的自发性的证实	47
二、自发突变的机制	49
三、适应突变 (adaptive mutation)	50
第五节 损伤 DNA 的修复	52
一、光修复 (photoreactivation)	52
二、错配修复 (mismatch repair system)	53
三、切除修复 (excision repair)	54
四、重组修复 (recombination repair)	56
五、交联修复 (repair of interstrand cross-links in DNA)	57
六、SOS 修复	57
七、链断裂的修复	60
主要参考文献	62

第三章 病毒遗传分析

63

第一节 T4 噬菌体	63
一、T4 噬菌体的形态结构	63
二、T4 噬菌体的基因组和遗传图谱	63
三、研究噬菌体感染的方法	64
四、重组测验 (recombination test)	66
第二节 λ 噬菌体	71
一、 λ 噬菌体的生活周期	71
二、 λ 噬菌体基因组	72
三、 λ 噬菌体的复制	74
四、 λ 噬菌体基因的转录和调控	74
五、溶源途径和裂解途径的遗传调控	75
六、 λ 噬菌体的溶源化和诱导	78
第三节 反转录病毒	80
一、反转录病毒的毒粒结构	80

二、反转录病毒的生活周期	80
三、反转录病毒的基因组	81
四、反转录过程中 DNA 双链的合成和 LTR 的产生	82
五、病毒线性 DNA 整合到寄主细胞基因组	83
六、原病毒的基因表达	85
主要参考文献	87

第四章 细菌基因转移和基因重组

89

第一节 转化	89
一、自然转化	89
二、人工转化	93
三、利用转化绘制遗传图	94
第二节 接合作用	95
一、接合现象的发现与证实	96
二、F 质粒的结构及其在细胞中的存在状态	98
三、F 质粒与接合作用	99
四、中断杂交试验和基因定位	101
五、其他细菌中的接合作用	103
第三节 转导	106
一、普遍性转导	106
二、局限性转导	111
主要参考文献	113

第五章 质粒

114

第一节 质粒的发现和命名	114
一、质粒的发现	114
二、质粒的命名原则	115
第二节 质粒编码的遗传表型	115
一、致育质粒	115
二、抗药性质粒	115
三、产生抗生素的质粒和产生细菌素的质粒	116
四、产生毒素的质粒	117
五、降解质粒	117
六、致病性质粒	117
七、共生固氮质粒	118
八、隐蔽质粒	118
第三节 质粒的检测	118
一、质粒消除	119
二、遗传转移	120

三、分子杂交	120
四、质粒的分离、检测与纯化	120
第四节 质粒的复制和调节	122
一、质粒的大小和拷贝数	122
二、质粒的复制	123
三、质粒复制的调控	125
四、质粒之间的不相容性	128
五、质粒的稳定性（细胞分裂中的质粒分配）	131
六、质粒的转移性	133
七、IncP 组质粒的特征和接合转移	136
八、广寄主范围质粒载体	138
九、F 质粒与细菌人工染色体（BAC）	140
主要参考文献	141

第六章 微生物中的转座因子 143

第一节 细菌转座因子的类型和结构	144
一、插入序列	144
二、细菌转座子	146
三、细菌转座因子的插入机制、转座模型	148
四、Mu 噬菌体的转座	153
五、细菌接合型转座子（conjugative transposon）	156
第二节 细菌转座因子的遗传效应和应用	158
一、转座因子的遗传效应	158
二、转座子的应用	158
第三节 丝状真菌中的转座因子	161
一、丝状真菌中的转座现象	161
二、丝状真菌中的转座因子类型	162
第四节 酵母中的转座因子	167
一、Ty 因子在酵母基因组中的分布情况	167
二、Ty 因子的分子结构和转录	168
三、Ty 因子的转座机制	169
四、Ty 因子转座的遗传效应	170
主要参考文献	171

第七章 放线菌遗传 173

第一节 链霉菌的染色体	173
一、链霉菌的染色体 DNA	173
二、链霉菌染色体的缺失、扩增和重排	174

第二节 链霉菌中的质粒、转座因子和噬菌体 178

一、链霉菌中的质粒 178

二、链霉菌中的转座因子 185

三、链霉菌中的噬菌体 186

第三节 链霉菌的接合作用 186

一、链霉菌基因重组的发现 186

二、天蓝色链霉菌中的性别体制和遗传重组 186

三、链霉菌的遗传分析方法和基因连锁图的制作 190

四、链霉菌与大肠杆菌之间的接合作用 196

第四节 链霉菌的转化和原生质体融合 196

一、原生质体融合 196

二、转化和转染 196

主要参考文献 197

第八章 酵母菌遗传 199

第一节 酵母菌的基因组和染色体 199

一、酵母菌的基因组 199

二、酵母菌的染色体结构 199

第二节 酵母线粒体基因组及其遗传 204

一、呼吸缺陷突变株 204

二、酵母线粒体基因组的物理图谱及其特点 205

第三节 酵母菌中的质粒 206

一、2μm 质粒 206

二、嗜杀现象 206

第四节 酵母基因表达的调控 207

一、酵母基因的启动子元件 208

二、酵母的转录调控因子 208

第五节 接合型基因及其基因型转换 211

一、酿酒酵母的生活史 211

二、酿酒酵母细胞分裂的遗传控制 211

三、接合型基因的转换 215

第六节 酵母菌的载体系统 220

一、克隆载体 220

二、酵母菌的表达载体 (YXp) 223

三、酵母菌的分泌载体 (YSp) 223

第七节 酵母双杂交系统 223

一、酵母双杂交系统原理 223

二、酵母双杂交系统的组成和特点 224

三、酵母双杂交系统的应用 227

主要参考文献	227
第九章 丝状真菌的遗传	229
第一节 粗糙脉孢菌（顺序排列四分体）的遗传分析	229
一、粗糙脉孢菌的生活史	229
二、粗糙脉孢菌有性杂交的四分体遗传分析	230
三、粗糙脉孢菌有性杂交的随机孢子分析	234
第二节 构巢曲霉（非顺序排列四分体）的遗传分析	235
一、构巢曲霉的生活史	235
二、构巢曲霉有性杂交的遗传分析	236
第三节 真菌的准性生殖	237
一、准性生殖的普遍性	237
二、准性生殖的过程	237
第四节 丝状真菌的遗传物质和基因表达调控	241
一、基因组结构	241
二、基因结构	242
三、基因表达的调控	242
第五节 丝状真菌中的质粒	243
一、丝状真菌中的天然质粒及其分布	243
二、质粒的类型和特征	243
三、质粒的遗传	245
四、质粒整合到 mtDNA	245
第六节 丝状真菌的转化及其特点	246
一、外源 DNA 导入丝状真菌的方法	246
二、载体及其选择标记	246
三、丝状真菌转化子的表达及其稳定性	247
主要参考文献	247
第十章 原核生物基因表达的调控	249
第一节 概述	249
一、操纵子	249
二、阻遏物和激活物	249
三、负调控和正调控（negative and positive regulation）	250
四、诱导物和共阻遏物（inducer and corepressor）	251
第二节 转录水平的调控	251
一、细菌的 RNA 聚合酶	251
二、启动子	252
三、转录过程	253
四、 σ 因子与转录起始调控	255

五、转录的终止和抗终止	257
第三节 操纵子类型	261
一、大肠杆菌乳糖操纵子的正调控和负调控	261
二、半乳糖操纵子的双重调控	268
三、阿拉伯糖操纵子的双重调控	270
四、色氨酸操纵子的弱化作用	272
第四节 转录后的调控	276
一、SD 序列与翻译效率	276
二、重叠基因对翻译的影响	277
三、严紧反应	277
四、反义 RNA 的调控作用	278
主要参考文献	279

第十一章 微生物的固氮调节机制.....281

第一节 固氮菌的种类	281
一、自生固氮菌	281
二、联合固氮菌	281
三、共生固氮菌	282
第二节 生物固氮作用	282
一、固氮酶的结构	283
二、固氮酶催化机制	284
第三节 肺炎克氏杆菌固氮基因表达的调控机制	286
一、固氮基因的结构	286
二、 <i>nif</i> 基因启动子及其转录特点	286
三、铵和氧对 NifA 蛋白合成和 NifA 活性的调控	287
第四节 根瘤菌固氮基因表达调控	291
一、根瘤菌中的结瘤基因	291
二、根瘤菌中的固氮基因	292
主要参考文献	296

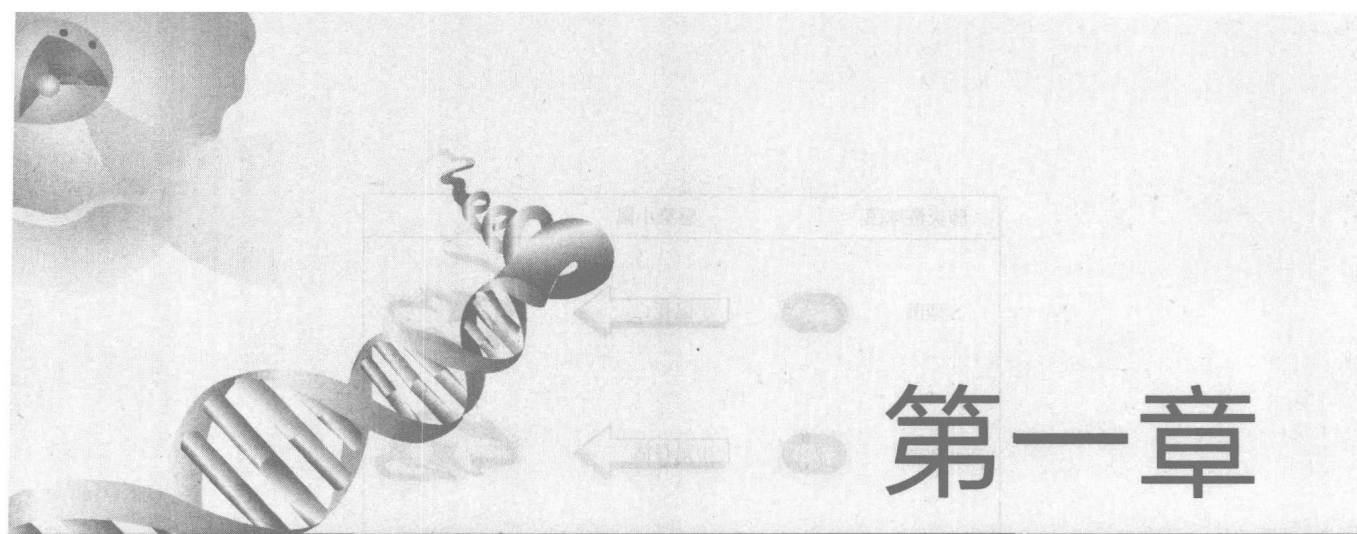
第十二章 微生物的耐盐机制.....298

第一节 嗜盐微生物	298
一、中度嗜盐菌和极端嗜盐菌的种类	298
二、Na ⁺ 对嗜盐菌的影响	299
第二节 微生物的盐适应机制	299
一、渗透调节	299
二、Na ⁺ 输出系统	302
第三节 嗜盐菌的应用	307
一、农业中的应用	307

二、工业中的应用	307
三、环境修复中的应用	308
主要参考文献	308

第十三章 遗传重组

第一节 遗传重组的类型	309
一、同源重组	310
二、位点特异性重组	310
三、异常重组	310
第二节 同源重组的分子模型	310
一、Holliday 双链侵入模型	310
二、单链侵入模型 (Meselson-Radding 模型)	312
三、双链断裂修复模型 (Szostak 模型)	313
第三节 大肠杆菌的同源重组	314
一、同源重组的起始 (RecBCD 核酸酶)	315
二、链侵入、同源配对和 Holliday 结构的形成 (RecA 蛋白质)	316
三、异源双链的扩展 (RuvAB)	318
四、Holliday 连接体的切割	319
第四节 酿酒酵母的同源重组	319
一、减数分裂重组	320
二、有丝分裂重组	320
第五节 同源重组的应用	320
第六节 位点特异性重组	322
一、λ 噬菌体的整合和切除	322
二、酵母 2μm 质粒的位点特异性重组	323
三、P1 噬菌体的位点特异性重组	325
四、同源重组与位点特异性重组的区别	326
第七节 异常重组	326
一、互补末端的连接	327
二、非互补末端的连接	327
主要参考文献	327



第一章

微生物的遗传物质

微生物种类繁多，包括真菌、细菌、放线菌等。在不同类群的微生物中，遗传物质的结构、存在方式和作用机理亦有所不同。根据遗传物质的结构和存在形式，可将微生物分为原核微生物和真核微生物，DNA 是这些微生物的主要遗传物质。噬菌体和病毒既不是原核生物也不是真核生物，它们是一种超分子的亚细胞生命形式，它们的遗传物质是 DNA 或 RNA。

第一节

证明遗传物质是 DNA（有时是 RNA）的经典实验 •————

证明 DNA 是遗传物质的事例很多，其中最直接的证明有细菌转化、噬菌体的繁殖和病毒重建三个经典实验。

一、细菌的转化

转化（transformation）是指一种生物由于接受了另一种生物的遗传物质（DNA 或 RNA）而表现出后者的遗传性状，或发生遗传性状改变的现象。

转化现象是 1928 年英国科学家 Griffith 在进行肺炎链球菌（*Diplococcus pneumoniae*，现在称为 *Streptococcus pneumoniae*）的研究中发现的。肺炎链球菌是一种致病菌，野生型的肺炎链球菌有毒力、能产生荚膜、菌落光滑，称为光滑型（smooth）或 S 型。其突变型无毒力、不能产生荚膜、菌落粗糙，称为粗糙型（rough）或 R 型。

Griffith 在观察有毒和无毒菌株在活体内的相互作用时发现：当把加热杀死的 S 型菌和活的 R 型菌混合培养时，能从中分离出活的 S 型菌，并能继续传代（图 1-1）。说明在加热杀死的 S 型菌中存在某种能使活的 R 型菌转变成 S 型菌的因子，他们把这种现象称为转化。

其后，Avery 等人在 1944 年对转化因子的本质进行了鉴定。他们从 S 型菌的细胞物质中抽提并纯化出转化因子，将它用多种蛋白水解酶处理后并不影响转化效果，如果用脱氧核糖核酸酶去处理则转化现象即刻消失，从而直接证明了转化因子是 DNA。

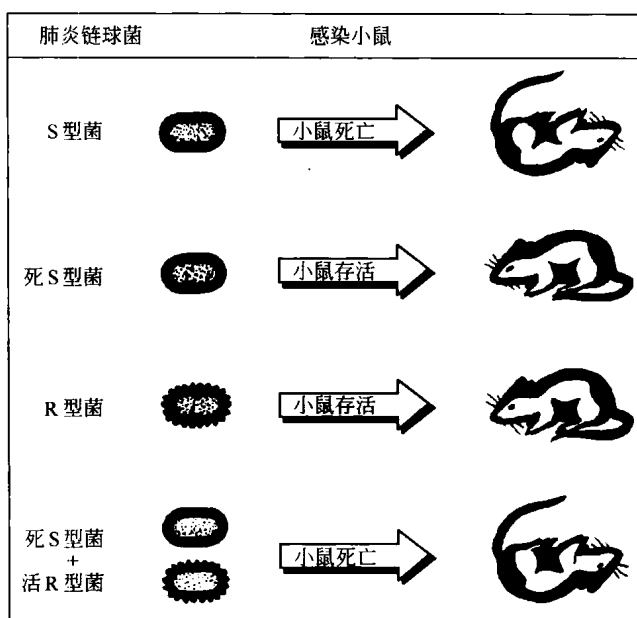


图 1-1 肺炎链球菌的转化

二、噬菌体感染实验

Hershey 和 Chase 于 1952 年以 T2 噬菌体为材料进行了噬菌体感染实验。T2 噬菌体是大肠杆菌噬菌体，它由蛋白质（60%）外壳和 DNA（40%）核心组成。蛋白质中含有硫而不含有磷，DNA 中含有磷而不含有硫，所以用³²P 和³⁵S 标记 T2 噬菌体，并用这些标记噬菌体进行感染实验，就可以分别测定 DNA 和蛋白质的功能。

首先在含有³²P 或³⁵S 的培养基中（两个实验）使 T2 噬菌体感染大肠杆菌得到标记噬菌体，然后将标记噬菌体感染一般培养液中的大肠杆菌。经过短时间的保温后，在组织搅拌器中搅拌。已经知道这一短时间的搅拌只能完成感染作用。搅拌以后分别测定沉淀物和上清液中的同位素标记，细菌都包含在沉淀物中，上清液中只含有游离的噬菌体。测定结果表明几乎全部³²P 都和细菌在一起，几乎全部³⁵S 都在上清液中。这一结果说明，在感染过程中噬菌体的 DNA 进入细菌细胞中，它的蛋白质外壳并不进入细胞中去。用电子显微镜观察也证实了这一结论。

噬菌体感染寄主细胞时，只把它的 DNA 注射到细胞中去，可是经过短短二十几分钟后，从细胞中释放出大约上百个噬菌体。这些噬菌体的蛋白质外壳的大小和留在细胞外面的外壳一模一样。这一实验结果也同时说明，决定 T2 噬菌体的蛋白质外壳的遗传信息的携带者是 DNA。

三、病毒重建实验

在 1956 年，Fraenkel-Corat 用烟草花叶病毒（tobacco mosaic virus, TMV）进行实验。TMV 是一种杆状病毒，它有一个筒状蛋白质外壳，由很多个相同的蛋白质亚基组成。外壳内有一条单链的 RNA 分子沿着其内壁在蛋白质亚基间盘旋着（图 1-2）。

把 TMV 在水和苯酚中振荡，使 TMV 的蛋白质和 RNA 分开，然后分别用来感染烟草。

结果只有 TMV 的 RNA 能感染烟草，而 TMV 的蛋白质部分不能感染烟草。而且，用 TMV 的 RNA 接种烟草后，烟草能表现出与 TMV 接种后的相同的病害症状，同时还从感染的烟草植株中分离到完整的 TMV 病毒粒子。

TMV 具有许多不同的株系，它们引起的病状是不同的，其蛋白质的氨基酸组成也各不相同。它们的 RNA 和蛋白质都可以人为地分开，又可重新建建成新的具感染力的病毒。如将 S 株系的蛋白质与 HR 株系的 RNA 拼凑在一起，形成一个“杂种”。然后用杂种病毒来感染烟草，结果杂种后代所表现的斑点形态和抗原特性均属于 HR 类型。相反，如用 S 株系的 RNA 与 HR 株系的蛋白质组合，所引起的症状和由此分离的蛋白质组成均与 S 株系相似，而不同于 HR 株系，可见遗传性状完全由 RNA 决定，RNA 是 TMV 的遗传物质。

以上三个实验直接地证明了遗传物质是 DNA（或 RNA），使孟德尔的遗传因子概念不再是形式上的符号，而是如摩尔根所预言的“它是一个化学实体”。但由于长期以来人们认为“蛋白质是遗传物质”的观念根深蒂固，所以 DNA 是遗传物质的观点的真正确立是在 1953 年 Watson 和 Crick 提出了 DNA 分子结构的双螺旋模型以后。1958 年，Meselson 和 Stahl 研究了经¹⁵N 标记的 3 个世代的大肠杆菌 DNA，首次证明了 DNA 的半保留复制。从而使人类对遗传物质的认识又有了一个大的飞跃。

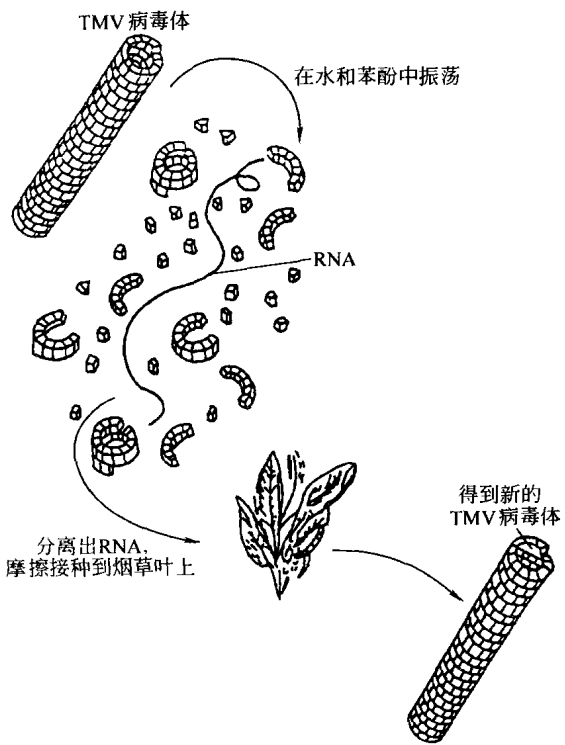


图 1-2 TMV 病毒粒子的重建实验

第二节

DNA 的结构和复制

DNA 是生物遗传的主要物质基础。生物机体的遗传信息以密码的形式编码在 DNA 分子上，表现为特定的核苷酸排列顺序，并通过 DNA 的复制由亲代传给子代。在后代的生长发育过程中，遗传信息 DNA 转录给 RNA，然后翻译成特定的蛋白质，以执行各种生理功能，使后代表现出与亲代相似的遗传性状。

一、DNA 的结构

1. DNA 的一级结构

DNA 又称脱氧核糖核酸，是英文 deoxyribonucleic acid 的简称。它是一种高分子化合物，其基本单位是脱氧核苷酸。脱氧核苷酸包括腺嘌呤脱氧核苷酸（dAMP）、鸟嘌呤脱氧