



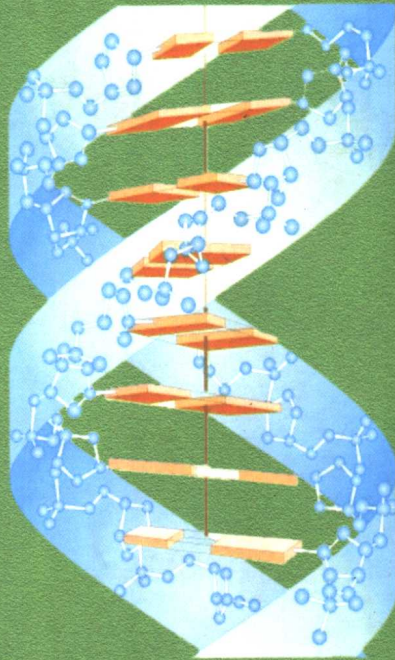
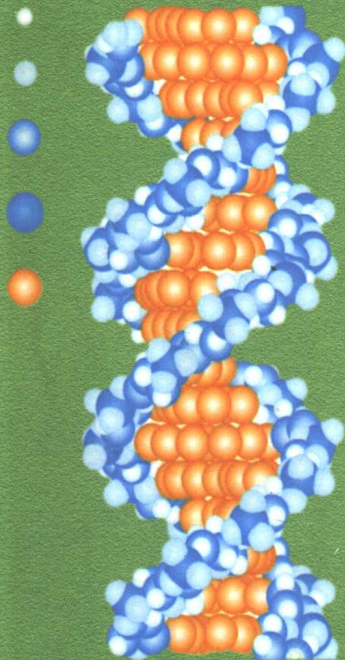
面向 21 世纪 课 程 教 材
Textbook Series for 21st Century

动物遗传学

第二版

李 宁 主 编

动物科学专业用



中 国 农 业 出 版 社

面向 21 世纪课程教材
Textbook Series for 21st Century

动物遗传学

第二版

李宁 主编

动物科学专业用

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

动物遗传学/李宁主编. —2 版. —北京: 中国农业出版社, 2003.2

面向 21 世纪课程教材

ISBN 7-109-07552-4

I. 动... II. 李... III. 动物学: 遗传学—高等学校—教材 IV. Q953

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2003) 第 002060 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 傅玉祥

责任编辑 刘振生

北京市密云县印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

1981 年 6 月第 1 版 2003 年 1 月第 2 版 2003 年 1 月北京第 1 次印刷

开本: 850mm×1168mm 1/16 印张: 22

字数: 528 千字

定价: 31.10 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

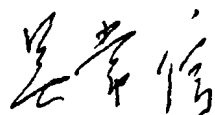
主编 李 宁 (中国农业大学)
编者 (按姓氏笔画排序)
李 宁 (中国农业大学)
陈 宏 (西北农林科技大学)
赵兴波 (中国农业大学)
徐宁迎 (浙江大学)
黄路生 (江西农业大学)
谢 庄 (南京农业大学)
审稿 吴常信

序

《动物遗传学》第一版出版于1981年，作为全国高等农业院校试用教材已整整用了20年。这期间，遗传学作为生命科学的核心学科，有了突飞猛进的发展。目前，书市上也有不少有关遗传学的专著或教材问世。但以动物为主要研究对象的遗传学分支学科，也还需要有一本反映现代动物遗传领域进展和应用于动物育种的遗传学方面的书籍。由中国农业大学主编，南京农业大学、浙江大学、西北农林科技大学、江西农业大学等院校的几位中青年骨干教师参编的《动物遗传学》第二版，将由中国农业出版社出版。我作为主审人，有幸提前阅读此书，感觉耳目一新。本书开门见山，遗传的物质基础、遗传信息的传递和遗传信息的改变等3章介绍了细胞和分子遗传学的内容。第五、六、七章，分别介绍了遗传的基本定律及其扩展、群体遗传学基础和数量遗传学基础。这几章内容较之第一版的相关内容有不少更新，如基因的表达调控、突变的抑制与DNA的修复，以及分子进化等。第八章到第十一章的内容，完全是新加的，如免疫遗传学基础、动物基因组学、非孟德尔遗传和动物基因工程等，反映了遗传学的最新发展。

自从1953年Watson和Crick提出DNA分子双螺旋结构模型以来，已经过去了半个世纪。遗传学理论和分子生物技术，在动物育种中的应用也越来越显示出巨大作用。我们有理由相信，《动物遗传学》（第二版）一书，不仅可作为高等农业院校动物科学专业和综合性大学生命科学方面专业的教材，并且对以动物为研究对象的科研院所的研究人员，也是一本很好的参考用书。

特此作序，予以推荐。



中国畜牧兽医学会儿事长
中国遗传学会副理事长

2002年11月15日

第二版前言

当全国高等农业院校教学指导委员会委托我们修订《动物遗传学》，并作为“面向 21 世纪课程教材”时，我们既感到非常兴奋更感到了重大的责任，因为由我国动物遗传学泰斗吴仲贤先生主编的第一版《动物遗传学》教材，凝聚了动物遗传学界许多老前辈的心血，并已经成功地培育了几代学子，我们自己也是读着这本经典教科书成长起来的。要继承好第一版教材的风格和精髓，而更重要的是要有所创新、发展和超越，这显然是项十分艰巨的任务。然而，第一版《动物遗传学》毕竟是 20 多年以前出版的，而在这 20 多年来，遗传学研究取得的成就几乎改变了整个生物学研究的面貌和历程。因此，我们几位从事动物遗传学研究和教学的中青年教师也感到有必要重新编写第二版《动物遗传学》。

动物遗传学作为遗传学的一个分支，是动物育种学的理论基础和畜牧兽医学科的基础课程。我们编写小组在继承第一版教材的特点和风格基础上，对教材内容进行了重新组合，不仅覆盖了原教材的全部教学内容，同时也补充了 20 多年来一些新的代表性研究进展，力图使之成为理论知识系统和前沿并且联系实践的新教材。

全书共分十一章，第二、三、四章主要讲述基因、遗传信息传递和变异的物质基础和规律，第五章讲述经典遗传学的基本定律，第六、七章主要讲述群体遗传学和数量遗传学基础。针对动物遗传学的学科发展特点，我们还编写了三章全新的内容，即免疫分子遗传学基础、动物基因组学基础和非孟德尔遗传；针对畜牧兽医学科本科生缺少分子生物学实验基础知识的情况，编写了第十一章动物遗传工程原理。中国农业大学李宁教授编写了绪论和第八章；江西农业大学黄路生教授编写了第二章、第三章、第六章的第四和第五节和第九章的第一节；西北农林科技大学陈宏教授编写了第四章的第一、二、三节和第六章的第一、二、三节以及第十一章；南京农业大学谢庄教授编写了第五章；浙江大学徐宁迎教授编写了第七章和第九章的第二、三、四节；中国农业大学赵兴波副教授编写了第四章的第四节和第十章。全书由李宁教授统稿和定稿。尽管我们做了最大的努力，但囿于我们的学识水平，难免存在许多不妥甚至错误之处（例如，我们没有系统涉及基因调控个体发育机理的内容），敬请同行师生批评指正。

衷心感谢中国科学院院士吴常信教授在百忙中审阅了全部书稿，并提出了许多宝贵的意见，同时还为本教材作了序，使我们感受到了前辈们的严谨治学态度和奖掖后生的热情。最后，我们还要衷心感谢动物遗传学界前辈和同行们的支持以及中国农业出版社的热心帮助！

李 宁

2002年12月

第一版前言

本书是根据 1977 年农林部“关于编写高等农林院校试用教材通知”的精神编写的。参加的单位有北京农业大学、华中农学院、华南农学院、江苏农学院、甘肃农业大学和东北农学院。内容除介绍现代遗传学的主要发展及其各个分支的情况外，首先叙述遗传学的基本规律，即分离、自由组合和连锁的基本原理，然后就这些规律的发展如性别决定和伴性遗传加以阐述。由于分子遗传学的发展以及 DNA 即去氧核糖核酸分子结构的阐明，我们又就遗传物质的性质、功能及其意义做了比较详细的阐述，以说明它与物理化学等学科的联系，以及它在性状发育和经济动植物方面的改进的重要性。此外，由于本书是为高等农业院校畜牧专业而编写的，除变异的一般细胞学基础外，又详细介绍了畜群的一些重要质量性状的遗传及其机制。最后，由于畜禽重要经济性状的改良牵涉群体的基因频率和基因型频率及交配制度，我们在介绍了群体遗传学的基本原理之后又紧接着介绍数量性状的改良原理和遗传参数，即重复力、遗传力和遗传相关这些基本概念，以便为学习数量遗传学做基本准备。总之，在这个课程范围之内，不可能介绍所有的细节，但是各个分支的基本知识大致都具备了。本书可供大专院校学生教材之用，或供中等专业学校师生的参考。

动物遗传学编写小组

第一版编者名单

主编	北京农业大学	吴仲贤
编著	华中农学院	彭中镇
	华南农学院	吴显华
	江苏农学院	平福增
	甘肃农业大学	张斌
	东北农学院	盛志廉
	北京农业大学	吴仲贤

目 录

序	
第二版前言	
第一版前言	
第一章 绪论	1
第二章 遗传的物质基础	4
第一节 遗传物质——核酸	4
第二节 核酸的结构	8
第三节 基因的结构特征	16
第四节 染色质与染色体	22
第五节 细胞分裂	29
小结	33
习题	35
第三章 遗传信息的传递	37
第一节 DNA 的复制	37
第二节 DNA 的转录	47
第三节 蛋白质的生物合成	55
第四节 基因表达调控	63
小结	73
习题	76
第四章 遗传信息的改变	78
第一节 染色体畸变	78
第二节 基因突变	87
第三节 突变的抑制与 DNA 的修复	96
第四节 重组与转座	100
小结	109
习题	110
第五章 遗传的基本定律及其扩展	111
第一节 分离定律	111

第二节 独立分配定律	118
第三节 基因互作	121
第四节 连锁与互换	123
第五节 性别决定与伴性遗传	132
小结	136
习题	137
第六章 群体遗传学基础	139
第一节 基因频率与基因型频率	139
第二节 遗传平衡定律	141
第三节 影响基因频率与基因型频率的因素	150
第四节 遗传多样性	163
第五节 分子进化	167
小结	173
习题	174
第七章 数量遗传学基础	175
第一节 数量性状的遗传特征	175
第二节 通径分析	177
第三节 重复力	181
第四节 遗传力	185
第五节 遗传相关	193
第六节 线性模型与非线性模型*	198
小结	202
第八章 免疫遗传学基础	204
第一节 免疫学的基本概念	204
第二节 抗体	208
第三节 主要组织相容性复合体	212
第四节 T细胞抗原识别和活化	215
第五节 补体系统	218
小结	222
习题	224
第九章 动物基因组学基础	225
第一节 动物遗传标记	225

* 为选学内容。

第二节 基因图谱	231
第三节 基因定位方法	240
第四节 动物基因组学	254
小结	259
习题	260
第十章 非孟德尔遗传	262
第一节 非孟德尔遗传现象	262
第二节 母体效应	262
第三节 剂量补偿效应	265
第四节 基因组印迹	270
第五节 核外遗传	274
小结	281
习题	282
第十一章 动物基因工程	283
第一节 基因工程概述	283
第二节 基因操作中的工具酶	283
第三节 基因工程的载体	291
第四节 获取真核生物目的基因的方法	300
第五节 DNA 体外重组与基因转移	307
第六节 重组体的鉴定与筛选	312
第七节 转基因动物技术	318
第八节 动物克隆技术	323
第九节 基因诊断	326
习题	329
遗传学术语	330
参考文献	337

第一章 绪 论

1906年，英国生物学家 William Bateson (1816—1926) 建议用遗传学 (genetics) 一词来表示专门研究遗传和变异规律的新兴学科。那么什么是遗传呢？我们知道，生命有多种繁殖方式，如无性繁殖和有性生殖，而繁殖的本质是保证生命在世代间的延续，并使生命的表征基本稳定或相似，即所谓的“种瓜得瓜，种豆得豆”，这种现象就是“遗传” (heredity)。那么什么是变异呢？我们也知道，同一物种内的不同个体，千差万别，甚至是同卵双生的兄弟或姐妹，也不可能完全相同，即所谓的“世界上不会有完全相同的二朵花”，这种现象就是“变异” (variation)。遗传和变异是生命最基本和最普遍的特征。

对遗传学规律的探索可以追溯到人类历史的早期，并且绵延不断；但真正系统开始发现遗传学规律还是在19世纪，以奥地利修道士 Gregor Johann Mendel (1822—1884) 著名的豌豆杂交试验为起点。

1856—1865年间，Gregor Johann Mendel 在他的奥地利布隆修道院中用豌豆进行杂交试验，发现了遗传学中的两条基本规律，即分离定律 (law of segregation) 和自由组合定律 (law of independent assortment)，并于1866年以题为《植物杂交试验》的论文发表在布隆博物学会会刊上。Gregor Johann Mendel 在论文中写道，遗传是以彼此独立的一定的因子为基础，这些因子向下一代植株的传递是以可预测的比例发生，每一因子负责指导某一特定性状的表达。Gregor Johann Mendel 之所以能够在前人工作的基础上，独立发现这些基本遗传规律——孟德尔遗传定律，是因为正确地使用了统计学方法。他所描述的可遗传因子，在1909年被丹麦生物学家 Wilhelm Johannsen (1857—1927) 命名为“基因” (gene)。

Gregor Johann Mendel 的巨大发现实际上从一开始并未引起科学界的关注，直至1900年，荷兰阿姆斯特丹大学的教授 Hugo De Vries (1848—1935)，德国土宾根大学的教授 Carl Erich Correns (1864—1933) 和奥地利维也纳农业大学的年轻讲师 Erich Tschermak Von Seysenegg (1871—1962) 几乎同时重新发现了孟德尔遗传定律，并在各自的实验中得到了证实，从而引起了科学界的广泛重视，也标志着经典遗传学时代的开始。

1903年，Walter Stanborough Sutton (1877—1916) 和 T. Boveri 注意到孟德尔遗传因子在杂交实验过程中的传递行为，与配子形成和受精过程中染色体的行为完全平行，因而提出了表达性状的遗传因子位于细胞核内染色体上的假设，并由此奠定了遗传的染色体学说。

1910年，Thomas Hunt Morgan (1866—1945) 和他的3位杰出学生，Calvin Blackman Bridges (1866—1945)、Hermann Joseph Muller (1890—1976) 和 Alfred Henry Sturtevant (1891—1970)，用果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 为材料进行了大量的遗传试验，发现了性状连锁现象，并证明了其本质是由于控制这样一些性状的基因呈线性形式排列在染色体上，因此，基因的传递同基因所在的染色体的传递完全连锁。这就是经典遗传学中的第三个基本规律——遗传连锁规律。1913年，Alfred Henry Sturtevant 绘制出了果蝇的遗传连锁图谱，标明了基因在染色体上

的排列顺序，这也是世界上第一张遗传连锁图谱。1926年，Thomas Hunt Morgan发表了著名的《基因论》，首次系统地阐明了基因在上下代之间的传递规律。

1930年到1932年，Fisher R A, Wright S和Haldane J B S发表了一系列论著，如《自然与人工选择的数学原理》、《孟德尔式种群的进化》等，建立了利用数理统计方法分析遗传变异和推断遗传群体参数的理论，基本上奠定了群体遗传学和数量遗传学的数学分析基础。

对遗传的物质基础的确定工作是在1944年，由Oswald Theodore Avery (1877—1955)等人完成的著名肺炎球菌的转化实验来完成的，近乎纯品DNA转化的事实表明，遗传物质是DNA而不是蛋白质。1952年，Alfred Day Hershey (1908—)和Martha Chase (1927—)再次通过噬菌体的感染实验证明了主要是DNA进入寄主细胞，并可产生新的噬菌体，显示了只有DNA才是联系亲代和子代的遗传物质。

对于基因是如何发挥功能的机理研究，可以追溯到1942年George Wells Beadle (1903—1989)和Edward Lawrie Tatum (1909—1975)等人的工作。他们用红色链孢霉 (*Neurospora crassa*)为研究材料，揭示了基因与生理生化、分子结构和诱导突变的内在联系，证明了基因是通过酶来起作用的规律，从而建立了“一个基因一种酶”的学说。那么，基因又是如何响应外界环境变化，如何指导酶或蛋白质合成和在细胞内如何协调工作的呢？1961年，Francois Jacob (1920—)和Jacques Lucien Monod (1910—1976)通过对细菌利用乳糖等一系列的实验，初步解析了这些问题，并由此提出了著名的操纵子 (operon) 学说。

基因的物质基础是DNA，那么DNA的结构是怎样的呢？1953年4月25日英国《自然》杂志171卷737~738页，刊登了时年仅25岁的美国学者James Dewey Watson (1928)和37岁的英国学者Francis Harry Compton Crick (1916—)的研究论文，题为“A Structure for deoxyribonucleic acid”。尽管全篇论文的篇幅只有3/4页，但却准确地阐明了DNA双螺旋分子结构，标志着遗传学从此迈进了分子遗传学的新时代。

DNA的分子结构被阐明后，从此分子遗传学取得了飞速的发展。1958年，Matthew Meselson和Franklin Stahl证明了DNA复制的模式——半保留复制；1961年，Francois Jacob和Sydney Brenner (1927—)在Francis Harry Compton Crick等人工作的启发下，阐明了基因指导蛋白质合成的分子过程；1966年Marshall Warren Nirenberg (1929—)和Har Gobind Khorana (1922—)破译了全部的三联体“遗传密码”。这些巨人的工作，奠定了今天分子遗传学研究的基础。进入20世纪70年代后，分子遗传学已经涉入到了生物学研究的各个领域，并开始创造新的技术。1970年，H. Temin和D. Baltimore各自独立地在一些RNA病毒中发现了依赖于RNA的DNA复制酶——逆转录酶；1971年，D. Nathans和H. O. Smith发现了能够在特定位点切割DNA的特异性酶——限制内切核酸酶；1972年Paul Berg首次在体外进行了DNA重组，1973年Herb Boyer和Stanley Cohen利用质粒克隆了外源DNA，1977年Walter Gilbert和Frederick Sanger发明了确定DNA序列的方法，1985年Kary Mullis发明了聚合酶链式反应技术，这些工具和技术的发展奠定了今天遗传工程技术的基础。

遗传学历经100多年的发展，几乎和生物学的各个学科进行了结合和相互渗透，孵化了一批边缘学科；而遗传学自身的研究，也在利用化学、物理学、数学和计算机科学的最新成就，或与这些学科进行融会。遗传学根据研究对象的不同已经派生出许多分支：如根据生命的组成水平不

同，可以分为细胞遗传学、分子遗传学、群体遗传学、进化遗传学等；根据生命的现象不同，又可以分为发育遗传学、行为遗传学、免疫遗传学、肿瘤遗传学等；根据研究的物种不同，也可以分为人类遗传学、植物遗传学、动物遗传学、微生物遗传学等；还可以根据研究手段的不同来分，如辐射遗传学、毒理遗传学等；遗传学还促成了新的学科诞生，如基因组学，生物信息学等。尽管这些分支繁杂，但它们既有共同的联系，也有各自的特征。如数量遗传学和进化遗传学都几乎是以群体遗传学的理论为基础，群体遗传学研究的是基因在整个群体中的频率分布和变异速度，特别是在不同干扰因素影响下，基因频率如何变化和达到新的平衡。如果探讨影响这种变化和平衡因素主要来自于长期的千百万代的自然选择问题，那么就称为进化遗传学；而如果探讨影响这种变化和平衡的因素主要来自于短期的人工选择问题，特别是数量性状在短期内的改进问题，那么就称为数量遗传学。

可以这样说，遗传学极大地推动了人类社会的发展，人类医疗保健的提高、动植物新品种的培育、生态环境的改善等，无不与遗传学规律的应用有关。但是否可以认为生命科学上的重大问题都已经由遗传学研究基本解决了呢？如生命是如何起源的？个体是如何发育而成的？数量性状是如何形成的？基因组动态的机理是什么？物种还将如何进化等等？应该说这些问题都在涉及之中，但没有任何迹象表明，人类能够在短时期内解决这些问题。

今天，许许多多物种的基因组序列已经或者即将全部精细测定，这将使遗传学研究进入一个崭新的世界，为利用遗传学规律解决生命科学中的重大问题提供了强大的资源；而另一方面，也可能是使遗传学研究面临更为艰巨、影响也将更为久远的新问题，而这正是遗传学永葆青春的魅力所在。

(李 宁)

第二章 遗传的物质基础

第一节 遗传物质——核酸

1865年，孟德尔的豌豆杂交实验证实了遗传物质的存在。20世纪20年代，摩尔根等人总结前人的研究成果，将孟德尔假想的遗传因子具体化为基因（gene），并把它定位在染色体（chromosome）上，但对于基因究竟是何物仍然一无所知。

早在1868年，瑞士生物化学家J. T. Miescher从外科绷带上脓细胞核中分离出一种富含磷的酸性物质，定名为核素（nuclein），后称为核酸（nucleic acid），但他的这项重大发现和孟德尔的遗传法则的命运相同，没有受到人们的重视。从19世纪中期到20世纪初，科学家们一直都认为遗传物质是蛋白质，直到20世纪30年代末，人们才逐渐将核酸化学的研究和细胞的功能联系起来，并最终于1944年O. T. Avery等人证实遗传物质是核酸而不是蛋白质。

一、细菌的转化

1928年，英国Frederick Griffith的肺炎双球菌（*Streptococcus pneumoniae*）转化实验导致了遗传物质的发现。肺炎双球菌有两种类型，一种是光滑型（S型），在培养基上形成光滑菌落，其细胞壁的外面有一层多糖夹膜，具有毒性，感染小鼠会导致小鼠患败血症而死亡，但经热处理被杀死后便丧失感染能力。另一种为粗糙型（R型），在培养基上形成粗糙型菌落，无夹膜和毒性，感染小鼠不会令小鼠死亡。S型和R型还可按血清免疫反应不同，分成许多抗原型，如S I、S II、S III、R I、R II等。

Griffith将加热杀死的S III型细菌和活R II型细菌混合后感染小鼠，产生了一个出人意料的结果：小鼠发病死亡，并在其心血中检出有活的S III型细菌。这种S III型细菌从何而来呢？Griffith认为那些加热杀死的S III型细菌可使活的R II型细菌合成S III型夹膜多糖而成为有毒细菌，这种现象叫做转化（transformation）。那么究竟是什么物质使S型细菌发生转化呢？Griffith当时并不知道死亡S型细菌中与转化有关的物质是DNA，而是认为“死细菌可能提供了某些特异性的蛋白质原料，使R型细胞能制造夹膜”。直到1944年，Oswald Avery, C. M. Macleod和M. McCarty在前人工作的基础上，经过了10年的努力，通过肺炎双球菌的体外转化实验，弄清了这种转化因子的化学本质是DNA，而不是蛋白质或其他物质。他们将加热杀死的S III型细菌滤过液中的各种物质纯化，提取多糖、脂类、RNA、蛋白质、DNA等物质，分别加入R II型细菌中培养，结果仅有从S III分离得来的DNA能把活的R II型细菌转化为S III型，而且只要微量的DNA就起转化作用。他们还发现，在向R II型细菌中加入S III DNA的同时，加入一种使DNA降解的酶，转化就不能发生了。这些结果雄辩地证明使R II型细菌发生转化产生S III型细菌的因素惟有DNA，而不是别的任何物质（图2-1）。Avery等的转化实验首次证明了遗传信息是由核酸

(DNA) 分子传递的，核酸就是遗传物质。

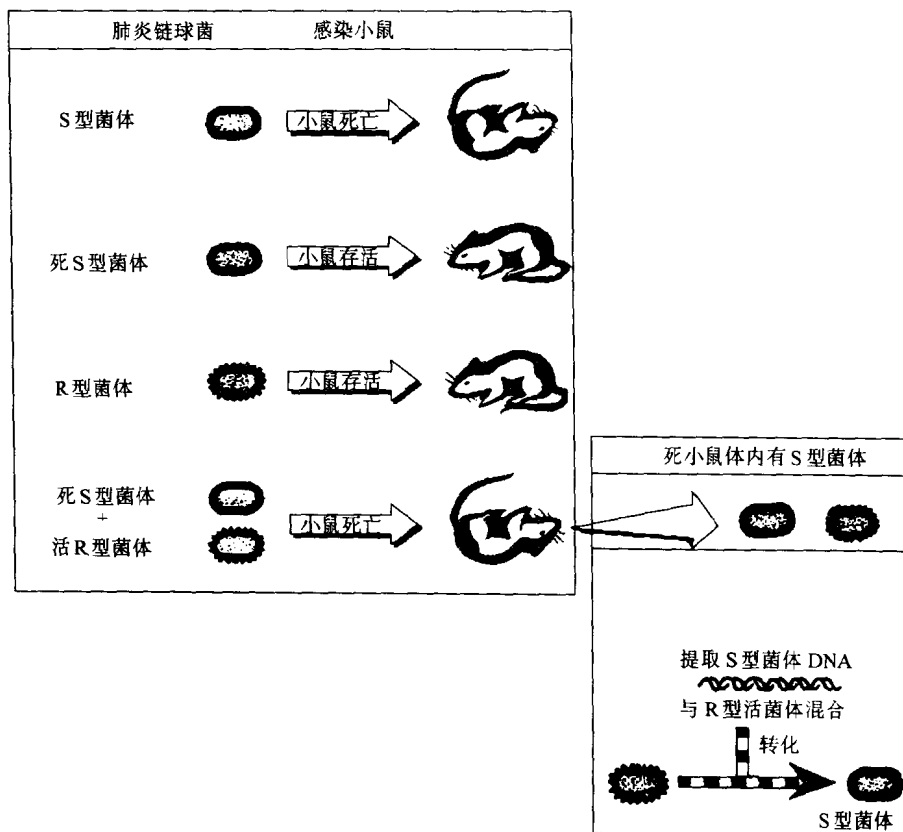


图 2-1 肺炎双球菌的转化实验
(仿 B. Lewin: Gene VI, 1997, Fig 1.2, 1997)

二、噬菌体的侵染

尽管 Avery 等人的肺炎双球菌体外转化实验非常精确和严密，但当时仍有很多科学家不相信 DNA 是遗传物质，直到 1952 年 Hershey 和 Chase 的噬菌体侵染实验再一次证实核酸 (DNA) 是遗传物质，才使人们普遍认同遗传物质是核酸而不是蛋白质。

噬菌体是一类细菌病毒，其中 T_2 噬菌体侵染大肠杆菌。20 世纪 50 年代初，当时人们已知 T_2 噬菌体是由蛋白质 (约占 60%) 和 DNA (约占 40%) 组成的，蛋白质构成它的外壳，DNA 则作芯子藏在其中。当噬菌体侵染细菌时，用尾部吸附到细菌的表面，将外壳内的一部分物质注入到细胞内，而后在细菌体内大量繁殖，接着细菌体裂解，释放出大量噬菌体的后代。这些为 Hershey-Chase 的噬菌体感染实验打下了基础。

由于 T_2 噬菌体由蛋白质和 DNA 组成，蛋白质中含有硫而不含磷，而 DNA 含磷而不含硫，Hershey 和 Chase 等首先将 T_2 噬菌体分别感染在含有同位素 ^{35}S 和 ^{32}P 培养基中的两组大肠杆菌，