



“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材
普通高等教育“十一五”国家级规划教材



Genetics

(Third Edition)

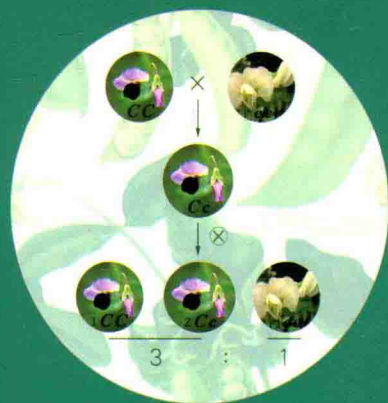
国家精品课程配套教材

| 生命科学经典教材系列 |

遗传学

(第三版)

刘庆昌◎主编



 科学出版社

“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材
普通高等教育“十一五”国家级规划教材
国家精品课程配套教材
生命科学经典教材系列

遗 传 学

(第三版)

刘庆昌 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书遵从遗传学的发展和固有的内容体系,紧跟遗传学的最新发展,在第二版的基础上进行了适当修改和补充,全面、系统地介绍了遗传学的基本概念、基本原理、基本方法等;内容取材注重经典遗传学与现代遗传学的合理结合、遗传学理论与实际应用的科学结合,较全面反映了遗传学的教学要求。概念准确,文字精练,图文并茂,通俗易懂。

全书共分16章,包括遗传的细胞学基础、遗传物质的分子基础、孟德尔遗传、连锁遗传和性连锁、基因突变、染色体结构变异、染色体数目变异、数量性状的遗传、近亲繁殖和杂种优势、细菌和病毒的遗传、细胞质遗传、基因工程、基因组学、基因表达的调控、遗传与发育、群体遗传与进化。

本书适用于植物生产类、动物生产类、生物科学类、森林资源类、食品科学类专业本科生的遗传学教学,也可供相关专业的研究生、专科生及科技工作者参考。

图书在版编目(CIP)数据

遗传学 / 刘庆昌主编. —3版. —北京: 科学出版社, 2015

“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材·普通高等教育“十一五”国家级规划教材·国家精品课程配套教材·生命科学经典教材系列

ISBN 978-7-03-042953-7

I. ①遗… II. ①刘… III. ①遗传学-高等学校-教材 IV. ①Q3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 002531 号

责任编辑: 丛楠 韩书云 / 责任校对: 郑金红

责任印制: 赵博 / 封面设计: 铭轩堂

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

新科印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2007年1月第一版 开本: 850×1168 1/16

2015年7月第三版 印张: 23 3/4

2016年1月第二次印刷 字数: 563 000

定价: 42.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

《遗传学》第三版编写人员

主 编：刘庆昌

副 主 编：张献龙 孙传清 傅体华

编写人员：(按姓氏笔画排序)

王化琪 (中国农业大学)

刘庆昌 (中国农业大学)

孙传清 (中国农业大学)

李兴峰 (山东农业大学)

李斯深 (山东农业大学)

杨先泉 (四川农业大学)

杨细燕 (华中农业大学)

张献龙 (华中农业大学)

陆驹飞 (扬州大学)

季 兰 (山西农业大学)

姚明镜 (华中农业大学)

陶勇生 (河北农业大学)

傅体华 (四川农业大学)

主 审：戴景瑞 (中国农业大学)

《遗传学》第二版编写人员

主 编：刘庆昌

副 主 编：张献龙 孙传清 傅体华

编写人员：(按姓氏拼音排序)

傅体华 (四川农业大学)

季 兰 (山西农业大学)

李斯深 (山东农业大学)

刘庆昌 (中国农业大学)

陆驹飞 (扬州大学)

孙传清 (中国农业大学)

陶勇生 (河北农业大学)

王洪刚 (山东农业大学)

王化琪 (中国农业大学)

杨先泉 (四川农业大学)

姚明镜 (华中农业大学)

于元杰 (山东农业大学)

张献龙 (华中农业大学)

主 审：戴景瑞 (中国农业大学)

《遗传学》第一版编写人员

主 编：刘庆昌

副 主 编：张献龙 孙传清 傅体华

编写人员：（按姓氏拼音排序）

傅体华（四川农业大学）

顾德峰（吉林农业大学）

季 兰（山西农业大学）

李斯深（山东农业大学）

刘庆昌（中国农业大学）

孙传清（中国农业大学）

王洪刚（山东农业大学）

王化琪（中国农业大学）

杨先泉（四川农业大学）

姚明镜（华中农业大学）

张献龙（华中农业大学）

主 审：戴景瑞（中国农业大学）

第三版前言

遗传学是研究生物遗传和变异的一门科学，是生物科学中一门体系十分完整、发展十分迅速的理论知识，对探索生命的本质、推动整个生物科学的发展起着巨大的作用；同时，遗传学又是一门紧密联系生产实际的基础科学，对动物、植物、微生物育种及遗传疾病防治等都具有非常重要的指导作用。

《遗传学》（第一版）自2007年1月出版后，得到了广大师生的充分肯定，使用本教材的学校越来越多。本教材的内容体系及具体内容科学、合理，深入浅出；注重经典遗传学与现代遗传学科学合理的结合，遗传学理论与实际应用科学合理的结合；所涉及的遗传材料——植物、动物和微生物并重，尽量使用经典和有代表性的遗传材料和范例；文字精练，图文并茂，通俗易懂。通过3年的教学实践，我们编写出版了《遗传学》（第二版），保持了第一版的内容体系，对有关内容进行了适当的修改、调整、精练，体现了遗传学的最新研究成果。2014年9月，在北京召开了《遗传学》（第三版）编委会，经讨论决定保持原有内容体系；对绪论、遗传物质的分子基础、数量性状的遗传、基因工程、基因组学、基因表达的调控等章节进行适当修改和补充，以体现遗传学的最新发展；对全书中表述不严谨之处进行修改，更换有关图片；增加二维码，以便学生进一步学习相关内容。本教材列入普通高等教育“十一五”和“十二五”国家级规划教材。

本教材共分16章，其中绪论、第四章连锁遗传和性连锁、第十章细菌和病毒的遗传由刘庆昌编写，第一章遗传的细胞学基础由陶勇生编写，第二章遗传物质的分子基础由傅体华编写，第三章孟德尔遗传、第十一章细胞质遗传由姚明镜编写，第五章基因突变、第六章染色体结构变异由杨先泉编写，第七章染色体数目变异由陆驹飞编写，第八章数量性状的遗传由季兰编写，第九章近亲繁殖和杂种优势、第十四章基因表达的调控由李斯深和李兴峰编写，第十二章基因工程由张献龙和杨细燕编写，第十三章基因组学、第十五章遗传与发育由孙传清编写，第十六章群体遗传与进化由王化琪编写。全书由刘庆昌统稿和定稿。

在本教材编写过程中，得到戴景瑞院士的指导和支持，并担任本书主审；中国农业大学的李雪琴老师、刘凤霞老师和李金杰老师为本书的编写提供了大力支持和热情帮助；其他兄弟院校的《遗传学》课程的老师对本教材提出了宝贵的修改意见。在此谨向他们表示诚挚的谢意！

遗传学所涉及的领域很广，而且发展十分迅速，限于作者们的教学与科研的局限性，遗漏和不妥之处在所难免，恳请读者指正，以利再版时修改。

刘庆昌

2015年3月于北京

第二版前言

遗传学是研究生物遗传和变异的一门科学，是生物科学中一门体系十分完整、发展十分迅速的理论知识，对探索生命的本质、推动整个生物科学的发展起着巨大的作用；同时又是一门紧密联系生产实际的基础科学，对动物、植物、微生物育种以及遗传疾病防治等都具有非常重要的指导作用。

《遗传学》（第一版）自2007年1月出版后，得到广大师生的充分肯定，认为本教材的内容体系及具体内容科学、合理，深入浅出，便于学生理解和掌握。本教材列入普通高等教育“十一五”国家级规划教材。但是，在3年的使用过程中，我们感到《遗传学》（第一版）的一些章节在具体内容上需要做一些调整和修改，应该用遗传学的最新研究成果不断充实教材。同时，一些兄弟院校的《遗传学》教学第一线的老师对本教材也提出了一些中肯的修改意见。为此，2008年11月29-30日在北京召开了《遗传学》第二版修订会，编委会对全书逐章进行认真讨论，制订具体的修改意见。

《遗传学》第二版保持了第一版的内容体系，对第二章遗传物质的分子基础、第五章基因突变、第八章数量性状的遗传、第十一章细胞质遗传、第十二章遗传工程、第十三章基因组学、第十四章基因表达的调控等进行了适当的精练和调整，对其他章节也进行了适当的修改，体现了遗传学的最新研究成果。同时，《遗传学》第二版也充分体现了第一版的特点：概念力求准确、明了、高度概括；注重经典遗传学与现代遗传学的科学合理的结合，遗传学理论与实际应用的科学合理的结合；所涉及的遗传材料——植物、动物和微生物并重，尽量使用经典和有代表性的遗传材料和范例；文字精练，图文并茂，通俗易懂。

本教材共分十六章，其中绪论、第四章连锁遗传和性连锁、第十章细菌和病毒的遗传由刘庆昌编写，第一章遗传的细胞学基础由陶勇生编写，第二章遗传物质的分子基础由傅体华编写，第三章孟德尔遗传、第十一章细胞质遗传由姚明镜编写，第五章基因突变、第六章染色体结构变异由杨先泉编写，第七章染色体数目变异由陆驹飞编写，第八章数量性状的遗传由季兰编写，第九章近亲繁殖和杂种优势、第十四章基因表达的调控由李斯深、于元杰和王洪刚编写，第十二章基因工程由张献龙编写，第十三章基因组学、第十五章遗传与发育由孙传清编写，第十六章群体遗传与进化由王化琪编写。全书由刘庆昌统稿和定稿。

在本教材编写过程中，得到戴景瑞院士的指导和帮助，并担任本书主审；中国农业大学的李雪琴老师为本书的编写提供了大力支持和热情帮助；其他兄弟院校的《遗传学》老师对本教材提出了宝贵的修改意见。在此谨向他们表示诚挚的谢意！

遗传学所涉及的领域很广，而且发展十分迅速，限于作者们的教学与科研的局限性，遗漏和不妥之处在所难免，恳请读者指正，以利再版时修改。

刘庆昌

2009年8月于北京

第一版前言

遗传学是研究生物遗传和变异的一门科学，是生物科学中一门体系十分完整、发展十分迅速的理论知识，对探索生命的本质、推动整个生物科学的发展起着巨大的作用；同时又是一门紧密联系生产实际的基础科学，对动物、植物、微生物育种以及遗传疾病防治等都具有非常重要的指导作用。

遗传学是植物生产类、动物生产类、生物科学类、食品科学类、森林资源类等专业的骨干基础课程，在这些专业的本科生教学计划中占有极为重要的地位。近年来，我国大学教材打破了原来的“全国统编教材”的做法，遗传学教材种类明显增多，各教材取长补短，丰富和发展了遗传学教学内容。但是，在长期的教学实践中，我们深深感到，遗传学教材应该按照遗传学的发展和固有的内容体系进行组织，应该协调安排经典遗传学与现代遗传学的具体内容，应该体现遗传学的最新研究成果和发展趋势，这样在具体的教学实践中才能尽量避免出现前后内容的多次“跳动”和重复，才有利于学生的理解和掌握。为此，2004年10月于中国农业大学召开了由部分高等农林院校长期工作在遗传学教学第一线的骨干主讲教师参加的遗传学教学研讨会，决定编写一部新的、更适合本科生遗传学教学的教材，由科学出版社出版。

本教材组织了一套新的内容体系，全面、系统地介绍了遗传学的基本概念、基本原理、基本方法等。概念力求准确、明了、高度概括；特别注重经典遗传学与现代遗传学的科学合理的结合，遗传学理论与实际应用的科学合理的结合；具有适当的深度和广度，较全面反映了遗传学的最新研究进展；所涉及的遗传材料——植物、动物和微生物并重，尽量使用经典和有代表性的遗传材料和范例。文字精练，图文并茂，通俗易懂。

本教材共分十六章，其中绪论、第四章连锁遗传和性连锁、第十章细菌和病毒的遗传由刘庆昌编写，第一章遗传的细胞学基础、第七章染色体数目变异由顾德峰编写，第二章遗传物质的分子基础由傅体华编写，第三章孟德尔遗传、第十一章细胞质遗传由姚明镜编写，第五章基因突变、第六章染色体结构变异由杨先泉编写，第八章数量性状的遗传由季兰编写，第九章近亲繁殖和杂种优势、第十四章基因表达的调控由李斯深和王洪刚编写，第十二章遗传工程由张献龙编写，第十三章基因组学、第十五章遗传与发育由孙传清编写，第十六章群体遗传与进化由王化琪编写。中国农业大学朱作峰博士参加了部分编写工作。2006年4月于北京召开了审稿会，对本教材进行了互审和修改。全书由刘庆昌统稿和定稿。

在本教材编写过程中，戴景瑞院士非常关心本书的编写，提出了许多宝贵意见并担任本书主审；中国农业大学李雪琴老师为本书的编写提供了大力支持和热情帮助；在出版之前，我们还特意安排了两位学习过遗传学课程的本科生对书稿进行了通读。在此谨向他们表示诚挚的谢意！

遗传学领域广阔、发展迅速，限于作者们的教学与科研的局限性，遗漏、错误和不妥之处在所难免，恳请读者指正，以利再版时修改。

刘庆昌

2006年8月于北京

目 录

第三版前言	
第二版前言	
第一版前言	
绪论	(1)
第一节 遗传学研究的对象和任务	(1)
第二节 遗传学的发展简史	(1)
第三节 遗传学的重要作用	(5)
第一章 遗传的细胞学基础	(7)
第一节 细胞的结构和功能	(7)
一、原核细胞	(7)
二、真核细胞	(8)
第二节 染色体	(9)
一、染色质与染色体	(9)
二、染色体的形态	(10)
三、染色体的组成及分子结构	(12)
四、染色体的数目	(13)
第三节 细胞分裂与细胞周期	(16)
一、细胞周期	(16)
二、无丝分裂	(18)
三、有丝分裂	(18)
四、减数分裂	(20)
第四节 生物配子形成和受精	(24)
一、雌、雄配子的形成	(24)
二、植物的授粉与受精	(27)
三、无融合生殖	(28)
第五节 生活周期	(29)
一、世代交替	(29)
二、低等生物的生活周期	(29)
三、高等植物的生活周期	(30)
四、高等动物的生活周期	(31)
复习题	(32)
第二章 遗传物质的分子基础	(34)
第一节 DNA 是主要遗传物质	(34)
一、DNA 作为主要遗传物质的	
间接证据	(34)
二、DNA 作为主要遗传物质的	
直接证据	(34)
三、无 DNA 生物中, RNA 是遗传物质及其证据	(37)
第二节 DNA 和 RNA 的化学结构	(37)
一、DNA 的化学结构	(38)
二、RNA 的化学结构	(39)
第三节 DNA 的复制	(39)
一、DNA 复制的一般特点	(40)
二、原核生物的 DNA 复制	(41)
三、真核生物 DNA 的复制	(43)
四、RNA 的复制	(44)
第四节 RNA 的转录与加工	(45)
一、RNA 分子的种类	(45)
二、RNA 合成的一般特点	(46)
三、原核生物 RNA 的合成	(47)
四、真核生物 RNA 的转录与加工	(48)
第五节 遗传密码与蛋白质的翻译	(50)
一、遗传密码	(50)
二、蛋白质的合成	(52)
三、中心法则及其发展	(54)
复习题	(55)
第三章 孟德尔遗传	(56)
第一节 分离规律	(56)
一、性状分离现象	(56)
二、分离现象的解释	(57)
三、表现型和基因型	(58)
四、分离规律的验证	(59)
五、分离规律的应用	(61)
第二节 独立分配规律	(61)
一、两对相对性状的遗传	(61)
二、独立分配现象的解释	(63)

三、独立分配规律的验证	(64)	四、突变的有害性和有利性	(105)
四、多对基因的遗传	(65)	五、突变的平行性	(106)
五、 χ^2 测验	(67)	第三节 基因突变与性状表现	(106)
六、独立分配规律的应用	(68)	一、基因突变的性状变异类型	(106)
第三节 孟德尔规律的扩展	(69)	二、显性突变和隐性突变的表现	(107)
一、显隐性关系的相对性	(69)	三、体细胞突变和性细胞突变的表现	(108)
二、复等位基因	(71)	四、大突变和微突变	(108)
三、致死基因	(72)	第四节 基因突变的鉴定	(109)
四、基因互作	(72)	一、微生物基因突变的鉴定	(109)
五、多因一效和一因多效	(77)	二、植物基因突变的鉴定	(111)
复习题	(77)	三、动物基因突变的鉴定	(112)
第四章 连锁遗传和性连锁	(79)	第五节 基因突变的分子机制	(113)
第一节 连锁与交换	(79)	一、基因突变的方式	(113)
一、连锁遗传及解释	(79)	二、突变的防护机制	(114)
二、完全连锁和不完全连锁	(81)	三、DNA 修复与差错	(115)
三、交换及其发生机制	(82)	第六节 基因突变的诱发	(118)
第二节 交换值及其测定	(84)	一、物理诱变	(118)
一、交换值	(84)	二、化学诱变	(120)
二、交换值的测定	(85)	复习题	(122)
第三节 基因定位与连锁遗传图	(86)	第六章 染色体结构变异	(123)
一、基因定位	(86)	第一节 缺失	(123)
二、连锁遗传图	(90)	一、缺失的类型及形成	(123)
第四节 真菌类的连锁与交换	(91)	二、缺失的细胞学鉴定	(124)
一、四分子分析	(91)	三、缺失的遗传效应	(125)
二、四分子重组作图	(92)	第二节 重复	(126)
第五节 连锁遗传规律的应用	(93)	一、重复的类型及形成	(126)
第六节 性别决定与性连锁	(95)	二、重复的细胞学鉴定	(127)
一、性染色体与性别决定	(95)	三、重复的遗传效应	(128)
二、性连锁	(98)	第三节 倒位	(129)
复习题	(100)	一、倒位的类型及形成	(129)
第五章 基因突变	(102)	二、倒位的细胞学鉴定	(130)
第一节 基因突变的概念与意义	(102)	三、倒位的遗传效应	(131)
一、基因突变的概念	(102)	第四节 易位	(133)
二、基因突变的意义	(103)	一、易位的类型及形成	(133)
第二节 基因突变的一般特征	(103)	二、易位的细胞学鉴定	(133)
一、突变的重演性	(103)	三、易位的遗传效应	(135)
二、突变的可逆性	(104)		
三、突变的多方向性	(104)		

第五节 染色体结构变异的诱发	(136)	二、方差和标准差	(173)
一、物理因素诱导	(137)	第三节 数量性状的遗传模型和	
二、化学因素诱导	(137)	方差分析	(173)
第六节 染色体结构变异的应用	(138)	一、数量性状的遗传模型	(174)
一、基因定位	(138)	二、常用的几种群体的方差	(176)
二、在育种中的应用	(139)	第四节 遗传率的估算及其应用	(179)
三、利用易位控制害虫	(139)	一、遗传率的概念	(179)
四、果蝇的 CIB 测定法	(139)	二、遗传率的估算	(179)
五、利用易位创造玉米核不育		三、遗传率的应用	(181)
系的双杂合保持系	(140)	第五节 数量性状基因座	(182)
六、利用易位鉴别家蚕的性别	(141)	一、QTL 定位的原理和步骤	(182)
复习题	(142)	二、QTL 定位的统计方法	(184)
第七章 染色体数目变异	(144)	三、QTL 分析的应用前景	(187)
第一节 染色体数目变异的类型	(144)	复习题	(188)
一、染色体组的概念和特征	(144)	第九章 近亲繁殖和杂种优势	(189)
二、整倍体	(144)	第一节 近亲繁殖及其遗传效应	(189)
三、非整倍体	(145)	一、近交的概念	(189)
第二节 整倍体	(146)	二、自交的遗传效应	(190)
一、同源多倍体	(146)	三、回交的遗传效应	(191)
二、异源多倍体	(152)	第二节 纯系学说	(193)
三、多倍体的形成途径	(153)	一、纯系学说	(193)
四、多倍体的应用	(154)	二、纯系学说的发展	(194)
五、单倍体	(155)	第三节 杂种优势	(194)
第三节 非整倍体	(156)	一、杂种优势的表现	(194)
一、亚倍体	(156)	二、杂种优势的遗传假说	(195)
二、超倍体	(158)	第四节 近亲繁殖与杂种优势在	
三、非整倍体的应用	(163)	育种上的利用	(197)
复习题	(166)	一、近亲繁殖在育种上的利用	(197)
第八章 数量性状的遗传	(168)	二、杂种优势在育种上的利用	(198)
第一节 数量性状的特征	(168)	三、杂种优势的固定	(199)
一、数量性状的特征	(168)	复习题	(200)
二、数量性状的遗传基础	(170)	第十章 细菌和病毒的遗传	(201)
三、超亲遗传	(172)	第一节 细菌和病毒的特点	(201)
第二节 数量性状遗传研究的基本		一、细菌的特点及培养技术	(201)
统计方法	(173)	二、病毒的特点及种类	(203)
一、平均数	(173)		

三、细菌和病毒在遗传研究中的 优越性	(204)	第十二章 基因工程	(253)
四、细菌和病毒的拟有性过程	(204)	第一节 基因工程概述	(253)
第二节 噬菌体的遗传分析	(205)	第二节 基因的分离	(255)
一、噬菌体的结构	(205)	一、工具酶	(255)
二、噬菌体的基因重组与作图	(206)	二、载体	(261)
三、 λ 噬菌体的基因重组 与作图	(209)	三、基因分离方法	(265)
第三节 细菌的遗传分析	(210)	第三节 外源基因的导入	(269)
一、转化	(210)	一、重组 DNA 技术	(269)
二、接合	(212)	二、植物表达载体	(269)
三、性导	(220)	三、遗传转化的方法	(272)
四、转导	(221)	第四节 转基因生物的检测与鉴定	(274)
复习题	(225)	一、分子检测	(274)
第十一章 细胞质遗传	(228)	二、生物学性状鉴定	(276)
第一节 细胞质遗传的概念和特点	(228)	第五节 基因工程的应用及其 安全性评价	(277)
一、细胞质遗传的概念	(228)	一、基因工程的应用	(277)
二、细胞质遗传的特点	(229)	二、转基因植物的安全性评价	(279)
第二节 母性影响	(229)	三、转基因食品的安全性评价	(281)
一、母性影响的概念	(229)	复习题	(282)
二、母性影响的遗传实例	(230)	第十三章 基因组学	(283)
第三节 叶绿体遗传	(231)	第一节 基因组学概述	(283)
一、叶绿体遗传的表现	(231)	一、基因组学的概念	(283)
二、叶绿体基因组	(233)	二、基因组学的研究内容	(285)
第四节 线粒体遗传	(236)	三、基因组学的研究现状及发展 趋势	(285)
一、线粒体遗传的表现	(236)	第二节 基因组图谱的构建	(286)
二、线粒体基因组	(237)	一、遗传图谱构建	(286)
第五节 共生体和质粒决定的遗传	(240)	二、物理图谱构建	(289)
一、共生体的遗传	(240)	三、基因组测序策略	(292)
二、质粒的遗传	(243)	四、基因组图谱的应用	(293)
第六节 植物雄性不育的遗传	(244)	第三节 生物信息学	(294)
一、雄性不育的概念	(244)	一、生物信息学的概念	(294)
二、雄性不育的类别及其遗传 特点	(244)	二、基因芯片	(295)
三、雄性不育性的发生机制	(248)	三、生物信息学的应用	(295)
四、雄性不育性的利用	(250)	第四节 蛋白质组学	(297)
复习题	(251)	一、蛋白质组学的概念及研究 内容	(297)
		二、蛋白质的分离	(297)

三、蛋白质的鉴定	(298)	(329)
四、蛋白质间的相互作用	(299)	一、个体发育的阶段性	(329)
复习题	(300)	二、基因与发育模式	(329)
第十四章 基因表达的调控	(301)	三、基因与发育过程	(331)
第一节 基因的概念与发展	(301)	四、植物花器官的发育	(335)
一、经典遗传学的基因概念 ..	(301)	第三节 细胞的全能性	(337)
二、现代遗传学的基因概念 ..	(302)	一、植物细胞全能性	(337)
三、顺反测验	(303)	二、动物细胞全能性	(337)
第二节 原核生物基因表达的		复习题	(338)
调控	(305)	第十六章 群体遗传与进化	(339)
一、转录水平的调控	(305)	第一节 群体的遗传平衡	(339)
二、翻译水平的调控	(310)	一、孟德尔群体	(339)
第三节 真核生物基因表达的		二、群体的基因频率和基因型	
调控	(311)	频率	(339)
一、染色质水平的调控	(312)	三、哈迪-魏伯格定律.....	(340)
二、DNA 水平的调控	(313)	第二节 影响群体遗传平衡的	
三、转录水平的调控	(316)	因素	(344)
四、翻译水平的调控	(321)	一、基因突变	(344)
五、表观遗传学与基因调控 ..	(324)	二、选择	(344)
复习题	(325)	三、遗传漂变	(345)
第十五章 遗传与发育	(326)	四、迁移	(347)
第一节 细胞核与细胞质在个体		第三节 生物进化学说及其发展	
发育中的作用	(326)	(348)
一、细胞质在细胞生长和分化中		一、生物进化学说	(348)
的作用	(326)	二、分子水平的进化	(350)
二、细胞核在细胞生长和分化中		第四节 物种的形成	(355)
的作用	(327)	一、物种的概念	(355)
三、细胞核和细胞质在个体发育		二、物种形成的方式	(356)
中的相互作用	(328)	复习题	(358)
四、环境条件的影响	(328)	主要参考文献	(359)
第二节 基因对个体发育的控制			

1882年)对生物界的遗传和变异进行了系统的研究。

拉马克认为环境条件的改变是生物变异的根本原因,由环境引起的变异可以遗传,提出器官的用进废退(use and disuse of organ)和获得性状遗传(inheritance of acquired character)等学说。这些论说虽然具有某些唯心主义的成分,但是对于后来生物进化学说的发展及遗传和变异的研究有着重要的推动作用。

达尔文在1859年发表了著名的《物种起源》(*The Origin of Species*),提出自然选择的进化理论。他认为生物在长时间内累积微小的有利变异,当发生生殖隔离后就形成了一个新物种,然后新物种又继续发生进化变异。这不仅否定了物种不变的谬论,而且有力地论证了生物是由简单到复杂、由低级到高级逐渐进化的。对于遗传和变异的解释,达尔文在1868年发表的《驯养下动植物的变异》(*Variations of Animals and Plants under Domestication*)中承认获得性状遗传的一些论点,并提出泛生假说(hypothesis of pangenesis),认为动物每个器官里都普遍存在微小的泛生粒,它们能够分裂繁殖,并能在体内流动,聚集到生殖器官里,形成生殖细胞。当受精卵发育为成体时,各种泛生粒进入各器官发生作用,因而表现遗传。如果亲代的泛生粒发生改变,则子代表现变异。这一假说纯属推想,并未获得科学的证实。

达尔文以后,在生物科学中广泛流行的是新达尔文主义。这一论说支持达尔文的选择理论,但否定获得性状遗传。德国生物学家魏斯曼(A. Weismann, 1834~1914年)是新达尔文主义的首创者。他提出种质连续论(theory of continuity of germplasm),认为多细胞的生物体是由体质(somatoplasm)和种质(germplasm)两部分所组成,体质是由种质产生的,种质是世代连绵不绝的。环境只能影响体质,而不能影响种质,故获得性状不能遗传。这一论点在后来生物科学中,特别是在遗传学方面产生了重大而广泛的影响。但是,这样把生物体绝对化地划分为种质和体质是片面的。这种划分在植物界一般是不存在的,而在动物界也仅仅是相对的。

真正科学、系统地研究生物的遗传和变异是从孟德尔(G. J. Mendel, 1822~1884年)开始的。孟德尔是奥地利布隆的一位天主教修道士,他于1856~1864年在其所在修道院的小花园内从事豌豆杂交试验,进行细致的后代记载和统计分析,1866年发表“植物杂交试验”论文,首次提出分离和独立分配两个遗传基本规律,认为性状遗传是受细胞里的遗传因子(hereditary factor)控制的。遗憾的是这一重要理论当时未受到重视。

直到1900年,孟德尔的论文才得到3个不同国家的3位植物学家即荷兰的雨果·德·弗里斯(H. de Vries)、德国的柯伦斯(C. E. Correns)和奥地利的柴马克(E. V. Tschermak)的注意。弗里斯研究月见草和玉米,柯伦斯研究玉米、豌豆和菜豆,柴马克研究豌豆等,三者均从自己的独立研究中获得了孟德尔原理的证据。当他们在查找资料时都发现了孟德尔的论文。因此,1900年孟德尔遗传规律的重新发现,被公认为是遗传学建立和开始发展的一年。孟德尔被人们誉为“遗传学之父”。

1905年,英国的贝特生(W. Bateson)依据希腊语“生殖”(to generate)一词给遗传学(Genetics)正式定名。

弗里斯于1901~1903年发表了“突变学说”。1903年,萨顿(W. S. Sutton)提出,染色体在减数分裂期间的行为是解释孟德尔遗传规律的细胞学基础。1905年,哈

迪 (G. H. Hardy) 和魏伯格 (W. Weinberg) 提出随机交配群体中基因频率和基因型频率的计算公式和遗传平衡定律。1906 年, 贝特生等在香豌豆杂交试验中发现性状连锁现象。约翰生 (W. L. Johannsen) 于 1909 年发表了“纯系学说”, 并且最先提出“基因”一词, 以代替孟德尔的遗传因子概念。在这个时期, 细胞学和胚胎学已有很大的发展, 对于细胞结构、有丝分裂、减数分裂、受精过程及细胞分裂过程中染色体的动态等都已比较清楚。

1910 年后, 美国遗传学家摩尔根 (T. H. Morgan, 1866~1945 年) 等用果蝇为材料进行大量的遗传试验, 同样发现性状连锁现象, 并结合研究细胞核中染色体的动态, 创立了基因理论, 证明基因位于染色体上, 呈直线排列, 从而提出遗传学的第三个基本规律——连锁遗传规律, 并结合当时的细胞学成就, 提出了遗传学的染色体理论, 进一步发展为细胞遗传学。由于摩尔根在遗传学研究中的重大成就, 于 1933 年获得诺贝尔奖。斯特蒂文特 (A. H. Sturtevant) 以果蝇为研究对象, 于 1913 年绘制出第一张连锁遗传图, 标明基因在染色体上的线性排列。

1927 年, 穆勒 (H. J. Muller, 1946 年诺贝尔奖获得者) 和斯特德勒 (L. J. Stadler) 几乎同时采用 X 射线, 分别诱发果蝇和玉米突变成功。1937 年, 布莱克斯里 (A. F. Blakeslee) 等利用秋水仙素诱导植物多倍体成功, 为探索遗传的变异开创了新的途径。并且, 在 20 世纪 30 年代随着玉米等杂种优势在生产上的利用, 研究者们提出了杂种优势的遗传假说。

1930~1932 年, 费希尔 (R. A. Fisher)、赖特 (S. Wright) 和霍尔丹 (J. B. S. Haldane) 等应用数理统计方法分析性状的遗传变异, 推断遗传群体的各项遗传参数, 奠定了数量遗传学和群体遗传学的基础。

1941 年, 比德尔 (G. W. Beadle) 和泰特姆 (E. L. Tatum) 用红色面包霉 (也称粗糙型链孢霉或链孢霉) 为材料, 着重研究基因的生理和生化功能、分子结构及诱发突变等问题, 证明了基因是通过酶而起作用的, 提出“一个基因一个酶”的假说, 从而发展了微生物遗传学和生化遗传学。二者于 1958 年获得诺贝尔奖。

早在 1932 年, 麦克林托克 (B. McClintock) 就发现玉米籽粒色素斑点的不稳定遗传行为。1951 年, 她首次提出了玉米的 Ac-Ds (activator-dissociation system) 转座因子系统。但这种基因可移动的概念被学术界认为有悖遗传学的传统观点, 直到在多种生物中证明基因确实可以移动后, 她的发现才得到公认, 于 1983 年获得诺贝尔奖。

20 世纪 50 年代前后, 由于近代物理学、化学等先进技术和设备的应用, 在遗传物质的研究上取得了重大进展, 证实了染色体是由 DNA、蛋白质和少量的核糖核酸 (ribonucleic acid, RNA) 所组成, 其中 DNA 是主要的遗传物质。1944 年, 阿委瑞 (O. T. Avery) 用试验方法直接证明 DNA 是转化肺炎双球菌的遗传物质。1952 年, 赫尔歇 (A. D. Hershey, 1969 年诺贝尔奖获得者) 和蔡斯 (M. Chase) 在大肠杆菌的 T_2 噬菌体内, 用放射性同位素进行标记试验, 进一步证明 DNA 是 T_2 的遗传物质。特别是 1953 年, 年仅 25 岁的美国生物学家沃森 (J. D. Watson) 和 35 岁的英国物理学家克里克 (F. H. C. Crick) 通过 X 射线衍射分析, 提出 DNA 分子结构的双螺旋模型, 这是遗传学发展史上一个重大的转折点, 由此使遗传学进入了分子遗传学时代。二人于



1962年共享诺贝尔奖。这一理论为DNA的分子结构、自我复制、相对稳定性和变异性,以及DNA作为遗传信息的储存和传递等提供了合理的解释;明确了基因是DNA分子上的一个片段,为进一步从分子水平上研究基因的结构和功能、揭示生物遗传和变异的奥秘奠定了基础。

1955年,本泽尔(S. Benzer)首次提出 T_4 噬菌体的rII座位的精细结构图。1957年,弗南克尔-柯拉特(H. Fraenkel-Corat)等发现烟草花叶病毒的遗传物质是RNA。1958年,梅希尔逊(M. Meselson)和史泰尔(F. Stahl)证明了DNA的半保留复制;同年,康伯格(A. Kornberg, 1959年诺贝尔奖获得者)从大肠杆菌中分离得到DNA聚合酶I。1959年,奥乔(S. Ochoa, 1959年诺贝尔奖获得者)分离得到第一种RNA聚合酶。1961年,雅各布(F. Jacob)和莫诺根(J. L. Monod, 1965年诺贝尔奖获得者)提出细菌中基因表达与调控的操纵元模型。1961年,布伦勒(S. Brenner)、雅各布和梅希尔逊发现了信使RNA(mRNA)。1965年,霍莉(R. W. Holley, 1968年诺贝尔奖获得者)首次分析出酵母丙氨酸tRNA的全部核苷酸序列。1966年,莱文伯格(M. W. Nirenberg)和柯兰拉(H. G. Khorana, 1968年诺贝尔奖获得者)等建立了完整的遗传密码。

20世纪70年代初,分子遗传学已成功地进行人工分离基因和人工合成基因,开始建立遗传工程这一新的研究领域。1970年,史密斯(H. O. Smith, 1978年诺贝尔奖获得者)首次分离到限制性内切核酸酶;同年,波尔蒂莫(D. Baltimore, 1975年诺贝尔奖获得者)分离到RNA肿瘤病毒的反转录酶。1972年,贝格(P. Berg, 1980年诺贝尔奖获得者)在离体条件下首次合成重组DNA。1977年,吉尔伯特(W. Gilbert)、桑格(F. Sanger)(二人获1980年诺贝尔奖)和马克山姆(A. Mlaxam)发明了DNA序列分析法。1982年,经美国食品及药物管理局批准,采用基因工程方法在细菌中表达生产的人的胰岛素进入市场,成为基因工程产品直接造福于人类的首例。1983年,扎布瑞斯克(P. Zambryski)等用根癌农杆菌转化烟草,在世界上获得首例转基因植物。现在,人类已利用遗传工程改造和创建新的生命形态,生产药品、疫苗和食品,诊断和治疗遗传疾病。

20世纪90年代初,美国率先实施的“人类基因组计划”(human genome project),旨在测定人类基因组全部约32亿个核苷酸对的排列顺序,构建控制人类生长发育的约3.5万个基因的遗传和物理图谱,确定人类基因组DNA编码的遗传信息。1987年,美国国会批准此计划,并开始实施。随后英、法、德、意、丹麦也出巨资支持。不久,日本、前苏联、印度陆续成立相应机构,相互沟通和协作。1999年,中国争取到人类基因组计划的合作任务,即第3号染色体上的一段约30Mb项目,约占总体的1%。近几年来,人类、水稻、小鼠、黄瓜等生物的基因组测序已经完成。

21世纪,遗传学的发展将进入“后基因组时代”,将进一步阐明人类及其他动植物的基因组编码的蛋白质的功能,弄清DNA序列所包含遗传信息的生物学功能。

回顾遗传学100余年的发展历史,我们不难看出,遗传学是一门发展极快的科学,差不多每隔10年,它就有一次重大的突破。现阶段的遗传学在广度上和深度上都有着飞速的发展,已从孟德尔、摩尔根时代的细胞学水平,深入发展到现代分子水平。遗传学之所以能这样迅速的发展,一方面是由于遗传学与许多学科相互结合和渗透,促进