



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

遗 传 学

第三版

朱 军 主 编

中 国 农 业 出 版 社

图书在版编目 (CIP) 数据

遗传学/朱军主编.—3版.—北京:中国农业出版社, 2002.1

面向 21 世纪课程教材

ISBN 7-109-06990-7

I. 遗… II. 朱… III. 遗传学—高等学校—教材
IV. Q3

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2001) 第 086099 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: 沈镇昭

责任编辑 李国忠

北京市密云县印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

1980 年 1 月第 1 版 2002 年 1 月第 3 版

2002 年 7 月第 3 版北京第 2 次印刷

开本: 850mm×1168mm 1/16 印张: 24.5

字数: 585 千字

定价: 34.70 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

第三版编者

主 编 朱 军 (浙江大学)
编 者 刘庆昌 (中国农业大学)
张天真 (南京农业大学)
廖玉才 (华中农业大学)
严菊强 (浙江大学)
审 稿 季道藩 (浙江大学)
张启发 (华中农业大学)

第二版修订者

主 编 季道藩 (浙江农业大学)
副主编 米景九 (北京农业大学)
许启凤 (北京农业大学)
戴景瑞 (北京农业大学)
编 者 丁巨波 (山东农业大学)
李正德 (西北农学院)
潘家驹 (南京农业大学)
裴新澍 (湖南农学院)

第一版编写者

主 编 浙江农业大学 季道藩
副主编 北京农业大学 米景九 许启凤 戴景瑞
编 者 山东农学院 丁巨波
西北农学院 李正德
南京农学院 潘家驹
湖南农学院 裴新澍 李 杓

第一版前言

《遗传学》是生物科学中一门基础理论科学。它在高等农业院校的教学计划中是一门重要的专业基础课程，是为作物育种学和有关学科打基础的课程。为了使本教材适用于农学类专业教学的需要，在编写内容上首先注意保持遗传学本身的系统性，力求反映近代遗传学的发展；同时注意联系生产实际，着重指出遗传理论应用于育种工作的途径。教材中除必须采用的经典例证以外，尽量引述农作物的资料，兼顾其他生物类型。

本教材的各章顺序基本上是按遗传学的发展过程编写的。前言简略介绍了遗传学研究的任务及其发展概况。正文共分十三章，大致可以分为五个部分。第一部分主要是介绍遗传的基本规律及其细胞学基础。为了使学生能在学习了植物学的基础上，进一步认识细胞结构、功能和分裂方式与遗传的关系，特在讲解分离、独立分配和连锁遗传三个基本规律以前，单设“遗传的细胞学基础”一章。第二部分介绍数量性状遗传的特征及其研究方法，以及近亲繁殖和杂种优势的遗传理论。第三部分介绍除基因重组而外的其他三个引起变异的原因，即基因突变、染色体结构的变异和染色体数目的变异。第四部分着重介绍遗传物质的分子基础及其功能，并另设“遗传工程”一章，简述近代遗传学发展的新动向。第五部分包括两个方面，一章是从细胞质的遗传说明核质的统一关系，另一章是从遗传学的研究论证生物进化的机理。

本教材每章都附有复习题，供学生进行课外作业。关于本课程 100 学时的分配，建议讲课 70~80 学时，实验课 20~30 学时。本课程的实验指导书，曾请湖南农学院遗传教研组征集各校资料，汇编成册，可以参考。

本教材初稿编成后，曾寄请各高等农业院校和有关科研单位的专家审阅。参加审稿会的（按校名笔画多少为序）有：山西农学院（刘克治）、四川农学院（林文君）、安徽农学院（徐静斐）、华中农学院（肖成汉）、江西共产主义劳动大学（董仁恕）、西南农学院（王碧霞）、华南农学院（吴汉）、沈阳农学院（陈兆驹）、河北农业大学（董毓琨）、河南农学院（陈伟程）、福建农学院（卢浩然、林学建）、浙江农业大学（赖银暄、徐杰坤）等院校的同志，都曾提出许多宝贵的意见。本教材初稿在讨论、审稿和定稿过程中，曾先后得到浙江农业大学、湖南农学院和山东农学院的

遗传学

党委和系总支的关切和指导，得到这三个院校遗传育种教研组的热情协助，于此谨表深切的感谢。

本教材是由六个院校分工编写的。山东农学院编写第八、九章，西北农学院编写第四、七章，江苏农学院编写第二、三章，湖南农学院编写第五、十三章，北京农业大学编写第十、十一和十二章，浙江农业大学编写前言及第一、六章。由于编者业务水平的限制，编写时间匆促，本教材内容一定存在许多缺点或错误。请各院校在教学实践过程中，对本教材提出意见和建议，以便今后改正和修订。

1978年12月

第二版前言

本书是1979年出版的全国高等农业院校试用教材《遗传学》的修订本。

为了提高高等农业院校遗传学的教学质量，介绍本学科的发展动态，交流有关的教学、科研经验，农业部教育局曾于1981年8月在泰安山东农学院召开高等农业、林业、农垦院校植物遗传学教学研讨会。会议期间对本教材进行过讨论，与会代表提出许多宝贵的意见。这次修订就是以这些意见为主要依据，并进一步吸取会后几年来各院校教学实践的经验和要求，参考近年来国内外遗传学教材的内容，经过编写组反复讨论修改的。

这次修订的基本原则是：(1)保持教材原有的章次体系，进行必要的增补和删并，力求反映现代遗传学发展的动向。(2)强调本教材适用于基础遗传学的需要，着重介绍遗传学的基本原理；为育种学打基础，为以后高年级或研究生学习细胞遗传学、数量遗传学和分子遗传学等专题课程打基础。因此，这次修订本增添了“细菌和病毒的遗传”和“遗传与发育”两章，同时把第一版“遗传工程”一章并入“遗传物质的分子基础”一章内。并且，适当增加微生物、动物和人类遗传的资料，扩大遗传学的基础知识。

这次修订本新增添的两章由北京农业大学编写；其余各章均仍由原编写的院校负责修改。在教材修订过程中，先后分别在浙江农业大学、广西农学院和山东农业大学进行修订大纲、审议初稿和修改定稿工作。承三个院校的党委和校系领导的大力支持和关怀，特别是得到三校遗传育种教研组的热情协助和提出宝贵意见，使本教材修订得以顺利完成，在此深致谢意。

由于业务水平所限，本教材虽经修订，一定还存在不少缺点和错误，谨希批评指正。

1984年7月

第三版前言

本教材是教育部“高等教育面向 21 世纪教学内容和课程体系改革计划”项目成果。

很难用语言形容季道藩教授主编的《遗传学》在农业院校遗传学教学中所起的重要作用。自《遗传学》这本教材问世以来，它已走过了 20 多个年头，一直受到农业院校广大师生的欢迎，一再重印，并经过修订，在高校图书馆经常供不应求。真可谓是遗传学科的一本经典教材。因此，它曾获第二届全国高等学校优秀教材奖。

季道藩教授主编的《遗传学》教材，既有较强的理论性、又密切联系生产实际，文字精炼，能深入浅出地向学生介绍遗传学的基本原理及其应用。这本教材凝聚了遗传学界许多老前辈的心血，它是老一辈科学家、学者毕生探索、研究所取得的成果。

遗传学作为生物科学的一门基础学科，涵盖面广，理论性强，又与实际应用紧密联系。近 10 年来遗传学迅猛发展，并与其他学科相互渗透，诞生了一些新兴的边缘学科。有必要对原《遗传学》教材进行增补和修改，使学生能及时了解本学科的最新进展，并掌握新的理论和方法，这也是我们从事遗传学教学、研究的工作者在新世纪的职责。在季道藩教授的鼓励和支持下，我们几位从事遗传学教学的中青年教师对《遗传学》教材进行了修订，并由季道藩教授和张启发教授担任审稿人。

本书是在季道藩教授主编的《遗传学》（第二版，1989 年）基础上，根据分子遗传、数量遗传、发育遗传等领域的研究进展改编的，尽量结合了农业生物学和植物、动物遗传育种的实践，系统地介绍了新的理论和分析方法，力图反映 20 世纪 90 年代以来遗传学的进展。正文共 14 章，第一章主要介绍遗传学研究的任务及其发展概况（由朱军编写）；第二章和第三章主要介绍遗传的细胞学基础和遗传物质的分子基础（由严菊强编写）；第四章和第五章主要介绍分离规律、独立分配规律和连锁遗传三大基本规律（由刘庆昌编写）；第六章介绍染色体结构和数目变异等非基因重组引起的变异（由张天真编写）；第七章、第八章和第九章介绍原生生物遗传、分子遗传和基因组学（由廖玉才编写）；第十章介绍基因突变（由张天真编写）；第十一章介绍细胞质遗传（由刘庆昌编写）；第十二章介

遗传学

绍遗传与发育（由廖玉才编写）；第十三章和第十四章主要介绍数量遗传和群体遗传与进化（由朱军编写）。附录中收录了常见遗传学用词英汉对照。全书由朱军统稿和定稿。

我对由我的恩师季道藩教授主编的原《遗传学》教材怀有特别深厚的感情，是它指引我踏入了遗传学科的殿堂。我在浙江农业大学执教期间，也用这本教材向学生传授遗传学知识。我们编写组的其他成员大多与我年龄相仿，他们对这本教材也有着与我相仿的感情和经历。而今，当我们参加《遗传学》教材改编时，惟恐我们的文字表达和对遗传学科的理解和理论方法不及老前辈们精辟和严谨，会使这本经典教材蒙受损伤。我们是怀着对遗传学原编写组崇敬和仰慕的心情，开始我们的改编工作。我们也像他们一样倾注了我们的心血和努力。我们希望呈现给广大读者的《遗传学》教材，仍能保持它原有的经久不衰的魅力。

我要感谢恩师季道藩教授，他不顾年老多病，仍以他一贯严谨的治学态度，逐字逐句看完了这本书稿，并提出了宝贵的意见。同时，我也要感谢张启发教授，他在百忙中非常关心这本书的编写，并参与本书的大纲制定和初稿审阅。我亦感谢华中农业大学高友军老师，他对初稿提出了许多修改建议。最后，我还要感谢中国农业出版社的同志们，他们对我们编写组的工作给予了充分的支持和帮助。

朱 军

2001年8月

目 录

第一章 绪言	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	2
第三节 遗传学在科学和生产发展中的作用	4
第二章 遗传的细胞学基础	6
第一节 细胞的结构和功能	6
一、原核细胞	6
二、真核细胞	7
第二节 染色体的形态和数目	10
一、染色体的形态特征	10
二、染色体的数目	13
第三节 细胞的有丝分裂	14
一、细胞周期	14
二、有丝分裂过程	16
三、有丝分裂的遗传学意义	18
第四节 细胞的减数分裂	18
一、减数分裂的过程	18
二、减数分裂的遗传学意义	21
第五节 配子的形成和受精	21
一、雌雄配子的形成	21
二、受精	24
三、直感现象	24
四、无融合生殖	25
第六节 生活周期	26
一、低等植物的生活周期	26
二、高等植物的生活周期	27
三、高等动物的生活周期	29

第三章 遗传物质的分子基础	31
第一节 DNA 作为主要遗传物质的证据	31
一、DNA 作为主要遗传物质的间接证据	31
二、DNA 作为主要遗传物质的直接证据	32
第二节 核酸的化学结构	34
一、两种核酸及其分布	34
二、DNA 的分子结构	35
三、RNA 的分子结构	38
第三节 染色体的分子结构	39
一、原核生物染色体	39
二、真核生物染色体	40
第四节 DNA 的复制	43
一、DNA 复制的一般特点	43
二、原核生物 DNA 合成	44
三、真核生物 DNA 合成的特点	48
第五节 RNA 的转录及加工	49
一、三种 RNA 分子	49
二、RNA 合成的一般特点	51
三、原核生物 RNA 的合成	51
四、真核生物 RNA 的转录及加工	53
第六节 遗传密码与蛋白质的翻译	56
一、遗传密码	56
二、蛋白质的合成	58
三、中心法则及其发展	63
第四章 孟德尔遗传	65
第一节 分离规律	65
一、孟德尔的豌豆杂交试验	65
二、分离现象的解释	66
三、表现型和基因型	67
四、分离规律的验证	68
五、分离比例实现的条件	70
六、分离规律的应用	70
第二节 独立分配规律	71
一、两对相对性状的遗传	71
二、独立分配现象的解释	72
三、独立分配规律的验证	74
四、多对基因的遗传	75

五、独立分配规律的应用	77
第三节 遗传学数据的统计处理	77
一、概率原理	77
二、二项式展开	79
三、 χ^2 测验 (Chi 平方测验)	81
第四节 孟德尔规律的补充和发展	82
一、显隐性关系的相对性	82
二、复等位基因	84
三、致死基因	84
四、非等位基因间的相互作用	85
五、多因一效和一因多效	88
第五章 连锁遗传和性连锁	92
第一节 连锁与交换	92
一、连锁	92
二、交换	95
第二节 交换值及其测定	97
一、交换值	97
二、交换值的测定	97
第三节 基因定位与连锁遗传图	98
一、基因定位	98
二、连锁遗传图	103
第四节 真菌类的连锁与交换	104
第五节 连锁遗传规律的应用	105
第六节 性别决定与性连锁	107
一、性染色体与性别决定	107
二、性连锁	109
第六章 染色体变异	115
第一节 染色体结构变异	115
一、缺失	115
二、重复	117
三、倒位	119
四、易位	121
第二节 染色体结构变异的应用	124
一、基因定位	124
二、果蝇的 CIB 测定法	124
三、利用易位创造玉米核不育系的双杂合保持系	125
四、易位在家蚕生产上的利用	126

遗传学

第三节 染色体数目的变异	127
一、染色体的倍数性变异	127
二、非整倍体	137
第七章 细菌和病毒的遗传	149
第一节 细菌和病毒遗传研究的意义	149
一、细菌	149
二、病毒	150
三、细菌和病毒在遗传研究中的优越性	151
第二节 噬菌体的遗传分析	152
一、噬菌体的结构	152
二、 T_2 噬菌体的基因重组与作图	154
三、 λ 噬菌体的基因重组与作图	156
第三节 细菌的遗传分析	157
一、转化	157
二、接合	159
三、性导	166
四、转导	167
第八章 基因的表达与调控	178
第一节 基因的概念	178
一、基因的概念及其发展	178
二、基因的微细结构	179
三、基因的作用与性状的表达	183
第二节 基因调控	185
一、原核生物基因调控	185
二、真核生物基因调控	196
三、翻译水平的调控	210
第九章 基因工程和基因组学	215
第一节 基因工程	215
一、基因工程概述	215
二、限制性内切核酸酶	216
三、载体	218
四、基因的分离与鉴定	223
五、基因工程的应用	230
第二节 基因组学	236
一、基因组图谱的构建	237
二、基因组图谱的应用	243

三、后基因组学	244
第十章 基因突变	249
第一节 基因突变的时期和特征	249
一、基因突变的时期	249
二、基因突变的一般特征	250
第二节 基因突变与性状表现	253
一、显性突变和隐性突变的表现	253
二、大突变和微突变的表现	254
第三节 基因突变的鉴定	254
一、植物基因突变的鉴定	254
二、生化突变的鉴定	256
三、人类基因突变的鉴定	258
第四节 基因突变的分子基础	258
一、突变的分子机制	258
二、突变的修复	259
第五节 基因突变的诱发	263
一、物理因素诱变	263
二、化学因素诱变	264
第六节 转座因子	268
一、转座因子的发现和鉴定	268
二、转座因子的结构特性	269
三、转座因子的应用	271
第十一章 细胞质遗传	273
第一节 细胞质遗传的概念和特点	273
一、细胞质遗传的概念	273
二、细胞质遗传的特点	274
第二节 母性影响	274
第三节 叶绿体遗传	276
一、叶绿体遗传的表现	276
二、叶绿体遗传的分子基础	278
第四节 线粒体遗传	280
一、线粒体遗传的表现	280
二、线粒体遗传的分子基础	281
第五节 共生体和质粒决定的染色体外遗传	283
一、共生体的遗传	283
二、质粒的遗传	285
第六节 植物雄性不育的遗传	286

遗传学

一、雄性不育的类别及其遗传特点	286
二、雄性不育的发生机理	289
三、雄性不育性的利用	291
第十二章 遗传与发育	294
第一节 细胞核和细胞质在个体发育中的作用	294
一、细胞质在细胞生长和分化中的作用	294
二、细胞核在细胞生长和分化中的作用	296
三、细胞核和细胞质在个体发育中的相互依存	296
四、环境条件的影响	297
第二节 基因对个体发育的控制	297
一、个体发育的阶段性的	297
二、基因与发育模式	298
三、基因与发育过程	302
第三节 细胞的全能性	307
第十三章 数量遗传	309
第一节 群体的变异	309
第二节 数量性状的特征	311
第三节 数量性状遗传研究的基本统计方法	315
第四节 遗传参数的估算及其应用	316
一、遗传效应及其方差和协方差的分析	316
二、遗传率的估算及其应用	322
第五节 数量性状基因定位	324
第六节 近亲繁殖与杂种优势	329
一、近交与杂交的概念	329
二、近交与杂交的遗传效应	331
三、杂种优势的表现和遗传理论	333
第十四章 群体遗传与进化	340
第一节 群体的遗传平衡	340
一、等位基因频率和基因型频率	340
二、哈迪-魏伯格定律	344
第二节 改变基因平衡的因素	347
一、突变	347
二、选择	347
三、遗传漂变	350
四、迁移	351
第三节 达尔文的进化学说及其发展	352

一、生物进化的概述	352
二、达尔文的进化学说及其发展	353
三、分子水平的进化	355
第四节 物种的形成	358
一、物种的概念	358
二、物种形成的方式	359
附录 常见遗传学用词英汉对照	363

绪言

第一节 遗传学研究的对象和任务

遗传学 (genetics) 是研究生物遗传和变异的科学。

遗传学是生物科学中一门十分重要的理论科学, 直接探索生命起源和生物进化的机理。同时, 它又是一门紧密联系生产实际的基础科学, 是指导植物、动物和微生物育种工作的理论基础; 而且与医学和人民保健等方面有着密切的关系。因此, 不论在理论研究上还是在生产实践上, 遗传学正日益显示出十分重要的作用。

遗传和变异是生物界最普遍和最基本的两个特征。人类在生产活动中早就认识到遗传和变异现象及其相互关系。俗语说: “种瓜得瓜, 种豆得豆”。水稻种下去总是长成水稻; 优良品种可以获得较多的收成, 这种亲代与子代相似的现象就是遗传 (heredity)。但是, 遗传并不意味着亲代与子代完全相象。事实上, 亲代与子代之间、子代个体之间, 总是存在着不同程度的差异。高秆水稻品种可能产生矮秆植株; 在同一稻穗上的种子长成的植株在性状上也有或多或少的差异, 甚至一卵双生的兄弟也不可能完全一模一样, 这种现象就是变异 (variation)。

遗传学研究就是以微生物、植物、动物以及人类为对象, 研究它们的遗传和变异。遗传是相对的、保守的, 而变异是绝对的、发展的。没有遗传, 不可能保持性状和物种的相对稳定性; 没有变异, 不会产生新的性状, 也就不可能有物种的进化和新品种的选育。遗传和变异这对矛盾不断地运动, 经过自然选择, 才形成形形色色的物种。同时经过人工选择, 才育成适合人类需要的各种品种。所以说, 遗传、变异和选择是生物进化和新品种选育的三大因素。

遗传和变异的表现都与环境具有不可分割的关系。生物与环境的统一, 这是生物科学中公认的基本原则。因为任何生物都必须具有必要的环境, 并从环境中摄取营养, 通过新陈代谢进行生长、发育和繁殖, 从而表现出性状的遗传和变异。所以, 研究生物的遗传和变异, 必须密切联系其所处的环境。

遗传学研究的任务在于: 阐明生物遗传和变异的现象及其表现的规律; 深入探索遗传和变异的原因及其物质基础, 揭露其内在的规律; 从而进一步指导动物、植物和微生物的育种实践, 提高医学水平, 为人民谋福利。简言之, 遗传学的研究, 不仅要认识生物遗传和变异的客观规律, 而且要能动地运用这些规律, 使之成为改造生物的有力武器。

第二节 遗传学的发展

人类在长期的农业生产和饲养家畜过程中，早已认识到遗传和变异现象；并且通过选择，育成大量的优良品种。但是，直到18世纪下半叶和19世纪上半叶，才由拉马克(Lamarck, J. B., 1744—1829)和达尔文(Darwin, C., 1809—1882)对生物界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，提出器官的用进废退(use and disuse of organ)和获得性状遗传(inheritance of acquired characters)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，以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《物种起源》的著作，提出自然选择和人工选择的进化学说，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。这是19世纪自然科学中最伟大的成就之一。对于遗传和变异的解释，达尔文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。这一假说全属推想，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。魏斯曼(Weismann, A., 1834—1914)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和种质两部分所组成，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发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。

真正系统研究生物的遗传和变异是从孟德尔(Mendel, G. J., 1822—1884)开始的。他在前人植物杂交试验的基础上，于1856—1864年从事豌豆杂交试验，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控制的。这一重要理论当时未能受到重视，直到1900年，狄·弗里斯(de Vries, H.)、柴马克(von Tschermak, E.)和柯伦斯(Correns, Carl)三人才同时发现。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。但是，遗传学作为一个学科的名称，是贝特生(Bateson, W.)于1906首先提出的。

与此同时，狄·弗里斯于1901—1903年发表了“突变学说”。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(Johannsen, W. L., 1859—1927)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，以及细胞分裂过程中染色体的动态等都已比较了解。1903年萨顿(Sutton, W. S.)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。

1910年以后，摩尔根(Morgan, T. H., 1866—1945)等用果蝇(*Drosophila melanogaster*)为