

微生物遗传学

(第三版)

盛祖嘉 编著



科学出版社
www.sciencep.com

内 容 简 介

本书是现代遗传学丛书之一。1981年出版第一版，1987年再版，本书是第三版。

第三版中除删去第二版中的“经典遗传学概论”一章，把“遗传的物质基础”一章并入绪论，把“形态建成和分化发育”一章的内容并入有关章节，并在“非孟德尔式遗传”一章增加转座因子和遗传工程概要两节的内容以外，其余部分基本上保持原貌，作为本书的上篇。下篇包括新增的三章（“特殊类型微生物的遗传学研究”、“普遍细胞功能的遗传学研究”、“微生物基因组学”）以及在原有基础上更新扩充的“进化”一章。

本书在系统介绍微生物遗传学的基础知识及基本原理的基础上，反映了近年这一领域的研究成果。它可以作为大专院校微生物遗传学课程的教材，也可供分子生物学、微生物学、遗传工程学等专业师生及相关专业科研人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

微生物遗传学/盛祖嘉编著. — 3 版. —北京：科学出版社，2007

(现代遗传学丛书)

ISBN 978-7-03-015597-9

I. 微… II. 盛… III. 微生物遗传学 IV. Q933

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 051670 号

责任编辑：莫结胜 王 静 刘 安 孙晓洁 刘 晶

责任校对：刘亚琦/责任印制：钱玉芬/封面设计：王 浩

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>

新蕾印刷厂印刷

科学出版社编务公司排版制作

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

1981 年 7 月第 一 版 开本：787×1092 1/16

1987 年 7 月第 二 版 印张：30 1/4

2007 年 1 月第 三 版 字数：686 000

2007 年 1 月第一次印刷 印数：1—3 000

定价：75.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换(环伟))

《现代遗传学丛书》序

《现代遗传学丛书》诞生于我国“科学的春天”。1978年，在中国遗传学会成立大会上，经科学出版社罗见龙、蒋伯宁先生提议，大会代表一致同意由我的老师——中国遗传学的先驱和奠基人之一李汝祺教授和本人主编这一套遗传学基础理论系列书，以供生命科学领域的科研人员、教师、研究生和高年级大学生阅读。根据当时的约定，本丛书的组稿原则是按学科发展的需要与可能，成熟一本列选一本。

本丛书的第一个分册是1981年出版的盛祖嘉教授的《微生物遗传学》，此书出版后曾经过修订再版，印数已超过27000册。紧接着，发育遗传学创始人之一李汝祺教授亲自完成的《发生遗传学》(上、下册)于1985年问世，被我国遗传学界誉为“中国遗传学的经典著作”。我和李汝祺先生曾请李竞雄院士撰写《植物细胞遗传学》，此书在1993年由李竞雄与宋同明二位教授合作完成。本丛书于世纪之交又出版了童克中、刘良式、盛志廉、陈瑶生和孟金陵等教授分别撰写的《基因及其表达》、《植物分子遗传学》、《数量遗传学》、《植物生殖遗传学》4个分册，受到读者的欢迎。今年内本丛书还将出版张玉静教授主编的《分子遗传学》、童克中教授所著的《基因及其表达》第二版、吴常信院士主编的《动物遗传学》、盖钧镒教授主编的《植物数量性状遗传体系》、顾万春教授主编的《统计遗传学》，以及为推动遗传学出版物中符号的使用与国际接轨，由王金发教授主译的《TIG 遗传命名指南》等。接下来将出版的还有吴巍院士主编的《肿瘤遗传学》、印木泉教授主编的《遗传毒理学》、刘良式教授主编的《植物分子遗传学》第二版、杜若甫教授主编的《中国人群体遗传学》、陈竺和强伯勤院士主编的《基因组学》，以及盛祖嘉、陈永青和毛裕民教授编著的《微生物遗传学》第三版等等。借本丛书扩大开本之际，特作此序，并感谢童克中教授为丛书封面的设计提出反映学科内涵的创意。

希望上述遗传学家的这些著作能引出我国年轻一代遗传学者层出不穷的佳作，为推动我国生命科学基础学科更加健康和迅速地发展，为我国的科技现代化做出应有的贡献。

李家广
2000/4/19

第三版前言

世界上第一本微生物遗传学教科书是由 D. G. Catcheside 所写、1951 年在英国出版的 *The Genetics of Micro-organisms*, 篇幅只有 32 开本 200 页。1956 年青岛遗传学座谈会以后, 应普及遗传学知识的需要, 由作者翻译出版中文版。之后, 作者应国内首次开设微生物遗传学课程的需要于 1962 年编写了《微生物遗传学基础》一书, 该书于 1981 年作为科学出版社的《现代遗传学丛书》的首卷改写为《微生物遗传学》, 1987 年修改重印, 迄今又经历了 19 年, 再度修订已刻不容缓。

Catcheside 在其所写一书的序言中指出, 微生物遗传学在生命科学中的重要意义部分在于用遗传学研究方法帮助解决微生物学中的问题, 而主要方面在于结合生物化学、生理学及遗传学方法解决基因的功能和变化问题。这两点在今天依然是正确的, 所不同的无非是当时所说的生理学方法在今天应改为分子生物学方法罢了。

按照这一思想, 本书的改写主要体现在增加下列三章方面: ① 特殊类型微生物的遗传学研究。所谓特殊类型微生物是指在生存环境(如高温、低温、高压、高酸、高碱、高盐等)、生活方式(如专性寄生、兼性寄生、共生等)或代谢方式方面(如自养代谢、分解和利用特殊物质等)不同于常见的微生物如大肠杆菌、枯草芽孢杆菌等腐生细菌的微生物。在微生物学研究中它们因为这些特性而受到注意, 在微生物遗传学研究中它们则因为其所涉及的特殊的基因功能而受到注意; ② 普遍细胞功能的微生物遗传学研究。所谓“普遍”是说这些细胞功能几乎为一切高等动植物和微生物所共有, 如分泌、主动吸收、信号传导、DNA 损伤修复、应急反应、细胞分裂等。在微生物中, 应用遗传学(包括分子遗传学)研究手段特别有利于这些细胞功能的研究, 因而它们同样是微生物遗传学中深受注意的课题; ③ 微生物基因组学研究。基因组学研究是分子遗传学中的一个新兴的研究方向。人类基因组研究已经取得了重要成果, 在微生物学研究中也已经有不少通过基因组研究取得新发现的事例, 因此这方面的研究正以崭新的面貌受到重视。

本书原有的第八章关于分化、发育方面的内容与新增的两章有较多的重复, 所以除了把其中一些内容纳入其中外, 剩下的部分都删了。第二章的内容都已包含在先修课遗传学中, 所以也删了。第三章“遗传的物质基础”这部分内容并入第一章“绪论”中。此外对原第十章“进化”则作较大幅度的更新、扩充, 作为新版的第十章。至于原书的第四章到第八章, 因其涉及微生物遗传学的基本概念和知识, 所以除了增加转座因子与遗传工程概要两节的内容外, 基本上保持原状, 只是作一些必要的修改和订正而极少增加第二版以后相关的新的研究成果(因此在某些方面难免观念陈旧, 还望读者谅解), 把它们作为新版的上篇, 而把新增的三章和改写的进化一章作为下篇。

由于上篇偏重于介绍基本概念和基础知识, 所以在每章的末尾都列有习题以便巩固所学的知识。下篇则在上篇的基础上介绍当前微生物遗传学中的一些主要研究方向, 其中涉及不少分子遗传学的内容, 而且较多地反映了当前的知识水平。读者可以从中了解微生物遗传学的研究动向, 熟悉更多的研究对象和研究方法, 所以下篇重在拓宽视野,

启发思考，习题就没有必要了。

在编排方面本书也有一些更新之处，包括在正文后增加索引，把参考文献分列在各章末尾，在中文名词后面加注英文名词。除少数例外，仍按第一版只引用出现在图和表中的文献。

近年来遗传学方面的新书、好书不少。我应出版社要求改写本书，自知心有余而力不足。好在有复旦大学生命科学院陈永青、毛裕民和季朝能几位老师协助，勉力而为，才得交稿，他们不仅撰写了个别章节，而且还做了不少事务性工作。希望这一老书能以新的面貌跻身于新书行列而为读者所喜爱。错误或不妥之处还望读者指正。

盛祖嘉

2006年

第二版前言

《微生物遗传学》于1981年出版以来，不少院校先后把它作为教材。为了能更好地发挥本书的作用，作者根据读者的意见和教学过程中发现的不妥之处，对它进行了必要的修改，作为第二版出版。

这一版基本保持了原书的风格，只在必要的地方进行了增、删、修改及订正。内容增加较多的是“调控基因的作用”一章；删节较多的是“染色体外遗传”一章中的遗传工程部分；其他的一些章节，如关于细胞质遗传的判断、转导和转化等方面也进行了修改；对错误的地方则进行了订正。

此外，作者对书中的图表、文字、标点等也作了一些修改，把不必要的图删去，同时也作了必要的增补；对文字表达欠妥的句子也作了适当的修改。

修改过程中，作者得到了多方面的帮助，在此表示谢意。尽管作了一些修改，但错误和不妥之处仍然难免，敬请读者指正。

作 者

1985年4月

第一版前言

作者在写这本书时，对自己提出了三个要求。首先要求形式遗传学方面的内容和生化遗传学或分子遗传学方面的内容有适当的比例，同时各类微生物方面的内容也要有适当的比例，从而使读者对于微生物遗传学有比较全面的了解；其次要求在介绍知识的同时，说明研究工作的来踪去迹，努力做到既介绍知识，又启发思考；最后，在取材上要求经典的内容和新近的内容有一适当的比例。但本书偏重的方面是经典的内容，因为本书主要是作为教科书用的，而教材与专著不同，它对于稳定性要求较高而及时性则在其次。

在章节安排上，本书一反常规地把突变放在分离、重组等遗传学分析之前。这样做 的原因有三：①从概念和研究方法来讲，微生物遗传学的任何研究几乎都离不开突变和突变型；②从学习的难易程度来讲，本书各章由易到难，便于学习；③虽然高等动物、植物的遗传学研究是从杂交开始的，可是在 20 世纪 40 年代发展起来的近代微生物遗传学研究中，突变的研究却占有重要的位置。

本书共分十章，基本内容是第四到第八章。第一章绪论不能说不重要；第二和第三章主要是复习性质的；最后两章所讨论的问题虽然比较错综复杂，可是就基本概念和研究方法来讲，却很少有超出前几章的内容。所以如果将本书作为一本教科书，则由于学时有限而讲授内容取材于第四到第八章也就差不多了，而且每一章中的内容还有主次之分。

关于文献的引用，本书采用折中的办法，即只引用出现在图和表中的文献。

限于作者的水平，以上的要求不一定能够完全实现，内容也可能存在错误之处，请读者批评指正。

作 者
1978 年 8 月

目 录

《现代遗传学丛书》序

第三版前言

第二版前言

第一版前言

上 篇

第一章 绪论	3
第一节 微生物遗传学的发展简史	3
一、在成为一门独立的学科以前	3
二、发展成为一门独立的学科	4
三、分子遗传学的发展	5
第二节 微生物作为遗传学研究材料的优越性	6
一、为什么在基因作用的研究中要采用微生物作为研究材料——从果蝇到脉孢菌	6
二、微生物作为一般遗传学研究和分子遗传学研究材料的优越性	8
三、微生物遗传学研究方法在高等动植物的遗传和育种研究中的应用	9
第三节 遗传的物质基础	10
一、认为 DNA 是遗传物质的依据	10
二、脱氧核糖核酸	13
第四节 遗传物质的存在状态	16
一、DNA 在真核微生物中的存在状态	17
二、DNA 在原核生物中的存在状态	19
第五节 染色体倍性和生活史	20
一、染色体倍性	20
二、生活史	21
习题	24
参考文献	25
第二章 基因突变	26
第一节 突变类型和基因符号	26
一、突变类型	26
二、基因符号	30
第二节 基因突变的规律	32
一、抗药性突变的发生和药物的存在无关	32
二、抗药性突变以一定的突变率发生	37
三、各种抗性突变的发生各不相关	40

四、抗药性突变型的稳定性	41
五、抗药性突变型的回复突变	41
六、抗药性突变率可通过理化因素处理而提高	42
七、抗药性突变是 DNA 分子某一特定位置的结构改变的结果	43
第三节 诱变机制	43
一、碱基置换	43
二、移码	54
三、染色体畸变	56
第四节 突变的诱发过程	57
一、诱变剂接触 DNA 分子前	58
二、DNA 损伤修复	59
三、环境因素的影响	63
四、诱变作用的专一性	64
五、从突变到突变型	65
第五节 自发突变机制	65
一、背景辐射和环境污染	65
二、微生物自身所产生的诱变物质的作用	66
三、互变异构和环出效应	66
第六节 致癌物质的检测	69
一、诱变作用测定方法概述	69
二、Ames 测验和λ-诱导释放测验	70
第七节 突变型筛选	72
一、营养缺陷型的筛选	73
二、其他突变型的筛选举例	76
第八节 诱变育种	79
一、诱变处理	79
二、高产菌株筛选	80
习题	81
参考文献	83
第三章 孟德尔式遗传	84
第一节 微生物遗传体制概论	84
第二节 产生有性孢子的微生物的遗传学分析	85
一、顺序排列四分体的遗传学分析	85
二、非顺序排列四分体的遗传学分析	94
第三节 大肠杆菌的遗传学分析	96
一、细菌基因重组的发现和证实	96
二、细菌接合过程的分析	100
第四节 真菌中通过准性生殖的遗传学分析	108
一、异核体的形成	108

二、二倍体的形成	110
三、体细胞交换和单倍体化	111
第五节 放线菌的遗传学分析	117
一、性别和致育因子	117
二、杂交分析和遗传学图	118
第六节 转化	120
一、转化因子的化学本质	120
二、转化因子的吸收和整合	122
三、转化与遗传学分析	125
第七节 转导	126
一、噬菌体简介	127
二、局限性转导	136
三、普遍性转导	139
第八节 二倍性微生物的遗传学分析	141
第九节 重组机制	143
第十节 杂交育种	147
一、取得特定基因组合的杂交育种	147
二、不涉及特定基因组合的杂交育种	148
三、多倍体育种	149
习题	149
参考文献	153
第四章 非孟德尔式遗传	155
第一节 非孟德尔式遗传的检验	155
一、根据杂交子代性状是否分离的检验	155
二、通过细胞质交换的检验	158
三、通过基因定位的检验	161
四、根据专一性诱变和消除的检验	162
第二节 非孟德尔式遗传的物质基础	164
一、染色体外遗传因子概论	164
二、共生生物	167
三、叶绿体	168
四、线粒体	172
五、质粒	175
六、转座因子	188
第三节 遗传工程概要	194
习题	198
参考文献	198
第五章 结构基因	200
第一节 一个基因一种酶假设	200

一、营养缺陷型	200
二、一个基因一种酶假设的初步验证	203
第二节 顺反子和互补群	205
一、互补测验和顺反子概念	205
二、测验系统	210
三、基因内互补和互补群	213
第三节 基因的精细结构分析	217
一、方法概论	217
二、分析方法	219
第四节 基因和蛋白质的线性对应和结构基因概念	224
第五节 基因的相互作用	227
一、非等位基因的相互作用	228
二、抑制基因作用机制	229
三、等位基因的相互作用	236
四、基因作用的多效性问题	237
第六节 结构基因和微生物育种	239
一、酶活性的下降与发酵产品的量	239
二、酶活性的下降与发酵产品的质	241
三、酶活性的提高	242
习题	243
参考文献	248
第六章 调控基因	249
第一节 转录控制	249
一、调节基因	250
二、操纵基因	254
三、启动子	255
四、乳糖操纵子	256
第二节 乳糖操纵子概念的延伸	260
一、合成代谢的基因调控	261
二、正控制和正负双重控制	262
三、调节子	268
四、全局性基因调控	269
第三节 翻译控制	270
第四节 弱化子	272
第五节 反馈抑制	276
第六节 真核微生物的基因调控	278
第七节 代谢调节和微生物育种	281
习题	287
参考文献	289

下 篇

第七章 特殊类型微生物的遗传学研究	292
第一节 噬菌体的遗传学研究	292
一、烈性噬菌体 T4 的遗传学研究	292
二、温和噬菌体的遗传学研究	302
第二节 极端环境微生物的遗传学研究	312
一、中度嗜热细菌的遗传学研究	312
二、极端嗜热细菌的遗传学研究	318
三、嗜压细菌的遗传学研究	321
第三节 致病细菌的遗传学研究	323
一、根瘤土壤杆菌的遗传学研究	323
二、霍乱弧菌的遗传学研究	329
第四节 共生固氮细菌的遗传学研究	330
一、侵入和结瘤	331
二、固氮	335
第五节 芳香族化合物分解细菌的遗传学研究	338
一、甲苯分解途径和相关基因	338
二、基因的调控	340
第六节 光能自养细菌的遗传学研究	341
一、遗传结构	342
二、光合作用结构合成的遗传控制	344
参考文献	346
第八章 普遍细胞功能的遗传学研究	347
第一节 DNA 复制的保真	347
一、甲基化和 DNA 复制的保真	347
二、鸟嘌呤氧化系统与 DNA 复制的保真	351
三、离体 DNA 复制的保真	352
第二节 应急反应	353
一、热激反应	354
二、SOS 反应	356
第三节 蛋白质的运送和分泌	359
一、信号肽假设	359
二、细菌中蛋白质的运送和分泌	362
三、酵母菌中外源蛋白的分泌	365
第四节 信号传导	365
一、双组分基因调控系统概论	366
二、群体感应系统	368
第五节 细胞分裂的遗传控制	372

一、有丝分裂的遗传控制	372
二、减数分裂的遗传控制	377
第六节 细胞分化的遗传控制	382
一、细菌芽孢形成的遗传控制	382
二、细胞黏菌细胞分化的遗传控制	385
参考文献	389
第九章 微生物基因组学	391
第一节 微生物基因组学概述	391
一、测序的基本方法与策略	392
二、序列诠释	396
三、后基因组时代的研究任务	399
第二节 典型微生物的基因组分析	399
一、流感嗜血杆菌——最早完成测序的细菌	399
二、詹氏甲烷球菌——首先完成测序的营自养生活的古细菌	400
三、生殖道枝原体——首先完成测序的最小基因组	401
四、大肠杆菌——首先完成测序的人类基因组计划模式生物	401
五、酿酒酵母——首先完成测序的真核生物	402
六、幽门螺杆菌——一个重要的病原细菌	402
第三节 微生物基因组学与相关研究	404
一、基因组学与微生物遗传学研究	404
二、基因组学与致病机制和抗药性	405
三、微生物基因组学与抗生素的筛选和开发	406
参考文献	407
第十章 进化	418
第一节 生命的起源	418
第二节 生物进化纲要	420
第三节 生物从低级向高级形式的演变	422
一、生物合成代谢途径的进化	422
二、能量代谢途径的进化	425
三、蛋白质合成机器和密码系统的进化	427
四、真核生物的起源	430
第四节 生物形式从单一向多样化的演变	432
一、生物三界	432
二、基因突变与生物进化	434
三、横向基因传递与生物进化	436
四、基因扩增与生物进化	439
五、缺失、倒位与生物进化	441
六、平行进化与生物的多样性	443
第五节 人力干预下的生物进化	444

一、新基因的出现	444
二、新蛋白质的出现	445
三、新的合成代谢途径的出现	447
四、新生命的出现	449
参考文献	450
索引	451

上 篇



第一章 緒論

第一节 微生物遗传学的发展简史

一、在成为一门独立的学科以前

在微生物学发展的早期，有关微生物的遗传和变异的现象早已为许多人所注意。L. Pasteur(1822~1895)曾经观察到炭疽杆菌(*Bacillus anthracis*)在高温条件下培养以后毒性大减而抗原性不变的现象。这一变异现象被成功地应用到炭疽杆菌的疫苗制造。

R. Koch(1843~1910)在研究疾病和微生物关系的时候，为了要证实某一疾病确实由某一细菌所引起而将由病体所分离得到的细菌重新接种在健康的动物体上，然后观察是否引起同一病症，并且是否能从得病的动物中再分离得到原来的细菌。通过这些深入细致的工作，许多疾病的原因得以证实，微生物的种的概念也从此得以初步确立。

19世纪末叶，在小麦锈病的研究过程中发现了微生物的生理族，从而增加了人们对于自然界中微生物的变异的认识。

1907年，在睡眠病虫中发现了微生物的抗药性变异。随着药物治疗的发展，陆续发现了细菌对于各种药物的抗药性。不过由于40年代以前遗传学的研究基本上只限于高等动物和植物，所以对于能否将在高等动物和植物中所发现的遗传学规律应用到微生物中去这一点许多人持有怀疑态度。一般认为细菌的核是分散的，细菌的变异不同于高等动物和植物的突变，抗药性是药物所引起而不是基因突变的结果。

1928年已经发现肺炎双球菌中的转化现象，可是它的重要意义直到40年代中期阐明了转化因子的化学本质以后才开始被认识到。

20世纪30年代，酵母菌、草履虫和脉孢菌是仅有的几种进行较为系统的遗传学研究的微生物，不过研究的内容基本只限于基因重组和定位。

总而言之，40年代以前的微生物遗传学的研究是不系统的、有局限性的。从生物对象来看，较为系统的研究只限于那些进行有性生殖，特别是产生有性孢子的微生物，这是因为对不进行有性生殖的微生物进行遗传学研究的手段还没有建立。就研究的内容来讲，一般只限于形式遗传学(formal genetics)分析，这是因为虽然早已有人在高等动物和植物中注意到了基因的作用机制和基因与酶的关系这类问题，可是还没有人注意到只有应用微生物作为材料才能在这些问题的研究中有所突破。

即使是这样，40年代以前的大量的关于微生物遗传和变异现象的观察，以及酵母菌和脉孢菌中的经典遗传学(classical genetics)研究都为以后微生物遗传学的发展打下了基础。在高等动物和植物的遗传学研究中，人们也逐渐认识到在研究基因的作用机制这一类问题时很有必要采用微生物作为研究材料。此外，40年代初期抗生素工业的兴起也给微生物遗传学研究以很大的推动力。这些因素汇合在一起，促成了40年代时微生物遗传学的大发展。