

普通高等教育“十三五”规划教材

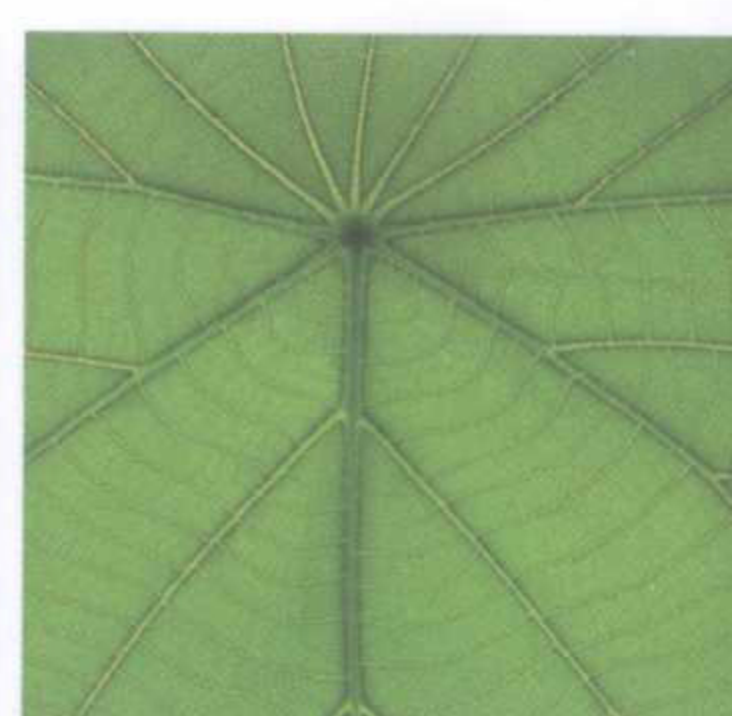
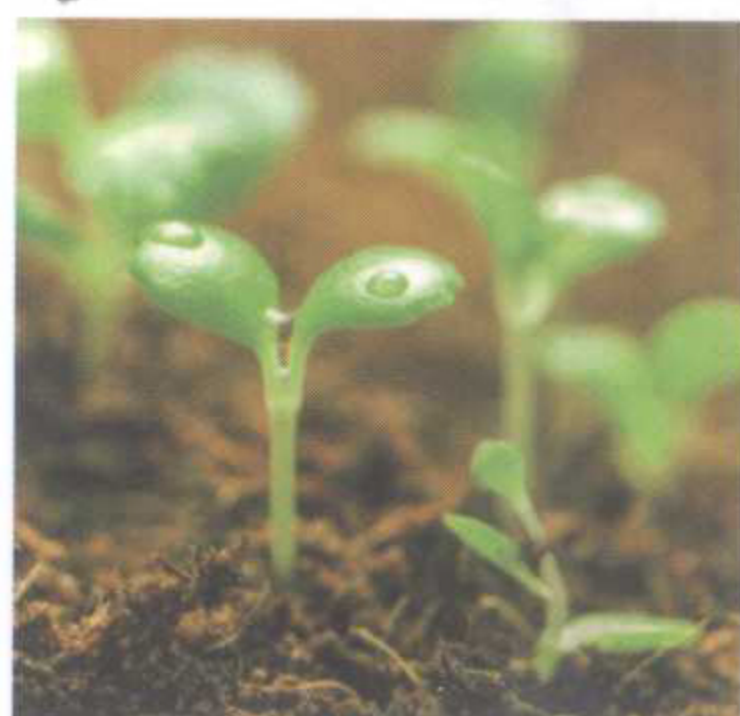
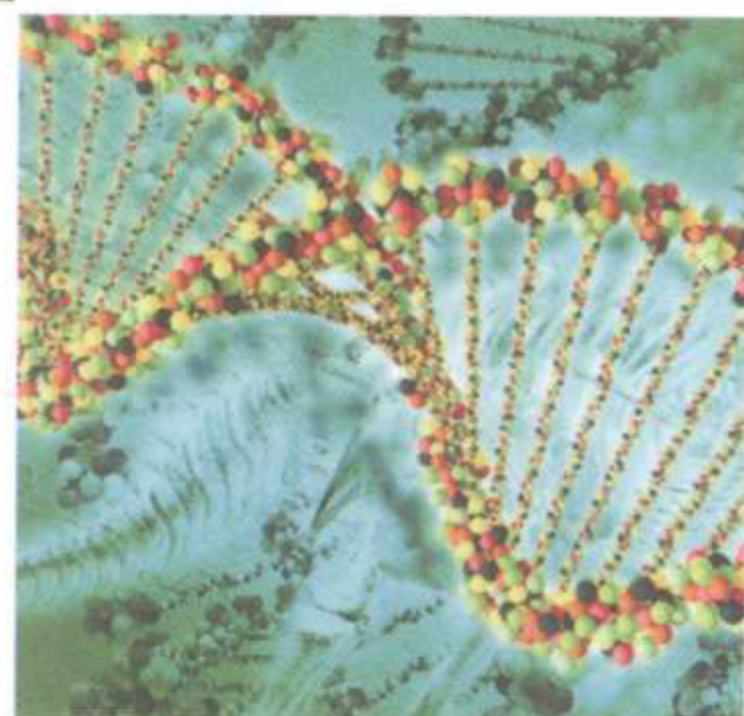
园艺园林系列

园艺植物遗传学

张菊平 主编



YUANYI ZHIWU YICHUANXUE



化学工业出版社

普通高等教育“十三五”规划教材

园艺园林系列

园艺植物遗传学

张菊平 主编



化学工业出版社

· 北京 ·

《园艺植物遗传学》包括绪论、遗传的细胞学基础、遗传物质的分子基础、遗传学的基本定律、园艺植物性别的决定和花性分化、细胞质遗传、数量性状的遗传、近亲繁殖和杂种优势、遗传物质的变异、群体遗传与进化、园艺植物主要性状的遗传等内容。全书概念准确、内容丰富、条理清晰、图文并茂、通俗易懂。每章有思考题，以便学生复习训练。

《园艺植物遗传学》可作为高等农林院校园艺、园林、农学、林学等专业教材，也可作为园艺、园林科研、生产的参考用书。

图书在版编目 (CIP) 数据

园艺植物遗传学/张菊平主编. —北京: 化学工业出版社, 2016.7

普通高等教育“十三五”规划教材·园艺园林系列
ISBN 978-7-122-26929-4

I. ①园… II. ①张… III. ①园林植物-植物遗传学-高等学校-教材 IV. ①Q943

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 087751 号

责任编辑: 尤彩霞
责任校对: 宋 玮

装帧设计: 关 飞

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: 北京云浩印刷有限责任公司

装 订: 三河市瞰发装订厂

787mm×1092mm 1/16 印张 14 字数 366 千字 2016 年 8 月北京第 1 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: 38.00 元

版权所有 违者必究

普通高等教育“十三五”规划教材
《园艺植物遗传学》
编写人员

主 编 张菊平

副主编 胡建斌 杜晓华

编 者 (按姓氏拼音排序)

杜晓华 河南科技学院

胡建斌 河南农业大学

李 征 西北农林科技大学

刘珂珂 河南农业大学

欧庸彬 西南科技大学

谭 彬 河南农业大学

张会灵 河南科技大学

张菊平 河南科技大学

张 勇 四川农业大学

前 言

园艺植物 (horticulture plant) 包括果树、蔬菜、花卉、茶树、芳香植物、药用植物、食用菌和地被植物, 以及室内外盆花、鲜切花、果蔬盆景、花木盆景甚至干花, 对丰富人类营养和美化、改善人类生存环境有重要意义。

园艺植物遗传学 (horticultural genetics) 以园艺植物为对象, 以园艺植物重要经济性状的遗传变异为研究内容, 以培养具有坚实理论基础的园艺植物遗传育种工作者为主要目标。《园艺植物遗传学》教材课程性质为专业基础课, 先修课程有植物学、园艺植物学、花卉学、植物生理学、基础生物化学等。

本书在编写过程中, 总结和吸纳了植物遗传学的基础理论和最新研究成果, 力求做到语言上简洁精练、深入浅出, 内容上全面反映园艺植物遗传的新理论和新成果, 以便能科学系统地服务于园艺植物遗传学的本科教学。为了便于学生自学, 在内容安排上, 每章有思考题。同时, 编写过程体现了多接口的自学内容和进一步学习的空间。全书概念准确、内容丰富、条理清晰、图文并茂、通俗易懂。

本书共十章, 各章的编写人员分工如下: 绪论由张菊平、胡建斌编写, 第一章由欧庸彬、张会灵编写, 第二章由李征、张勇、杜晓华编写, 第三章由张会灵、欧庸彬、谭彬编写, 第四章由欧庸彬、胡建斌编写, 第五章由胡建斌、张勇编写, 第六章由张勇、李征编写, 第七章由张勇、李征编写, 第八章由杜晓华、张会灵、张菊平编写, 第九章由张菊平、李征、杜晓华编写, 第十章由张菊平、胡建斌、杜晓华、刘珂珂编写。全书初稿经张菊平、胡建斌多次讨论、修改后, 由张菊平对内容、编排和图表进行统一定稿。全书大多数章节示意图由河南科技大学的王磊同志编辑和绘制。在编写和审改过程中, 得到了西北农林科技大学巩振辉教授的关心和帮助, 并提出了宝贵的修改意见。谨在此表示衷心的感谢!

本书适于作为园艺、观赏园艺、园林、林学、农学及相关专业师生的本科教材, 也可作为从事园艺、园林科研、生产的相关工作者参考用书。

本教材内容新、起点高、覆盖面广、知识丰富。虽然在编审人员的共同努力下完成了这一艰巨任务, 但由于时间紧、任务重, 知识和经验有限, 书中不妥之处在所难免。恳切希望使用本教材的师生和读者不吝赐教, 发现问题及时反馈, 提出宝贵意见, 供再版时采用。

张菊平
2016年5月

目 录

绪论	1
思考题	10
第一章 遗传的细胞学基础	11
第一节 植物细胞	11
第二节 染色体	13
第三节 植物细胞分裂	18
第四节 园艺植物的生殖和生活周期	23
思考题	29
第二章 遗传物质的分子基础	30
第一节 DNA 是遗传物质的证据	30
第二节 核酸的化学结构和 DNA 复制	33
第三节 遗传密码与蛋白质生物合成	37
第四节 植物基因的表达与调控	48
思考题	54
第三章 遗传学的基本定律	55
第一节 分离定律	55
第二节 自由组合定律	61
第三节 连锁与交换定律	72
思考题	85
第四章 园艺植物性别的决定和花性分化	88
第一节 园艺植物性别和花性分化的现象	88
第二节 园艺植物的性染色体与性别	91
第三节 性别与基因	93
第四节 环境与性别和花性分化	96
思考题	98
第五章 细胞质遗传	100
第一节 细胞质遗传现象及其特点	100
第二节 细胞质遗传的物质基础	102
第三节 植物雄性不育的遗传	106
思考题	111
第六章 数量性状的遗传	112
第一节 数量性状的特征	112
第二节 数量性状的遗传分析	115
第三节 微效基因的作用机理	120

第四节	数量性状基因定位	124
思考题		128
第七章	近亲繁殖和杂种优势	129
第一节	近亲繁殖的遗传效应	129
第二节	纯系学说	134
第三节	异花授粉植物的自交不亲和性	135
第四节	杂种优势	138
思考题		142
第八章	遗传物质的变异	143
第一节	染色体畸变	143
第二节	基因突变	158
思考题		173
第九章	群体遗传与进化	175
第一节	群体的遗传平衡	175
第二节	影响群体遗传平衡的因素	178
第三节	自然群体中的遗传多态性	183
第四节	生物进化的基本原理	184
第五节	物种的形成	186
思考题		188
第十章	园艺植物主要性状的遗传	189
第一节	产量	189
第二节	品质	192
第三节	成熟期	203
第四节	抗性	206
思考题		217
参考文献		218

绪 论

一、园艺植物遗传学研究的对象和任务

(一) 园艺植物遗传学的研究对象

遗传学 (genetics) 是 20 世纪发展起来的一门系统的科学。遗传学作为一个学科的名称是由英国生物学家贝特生 (W. Bateson) 于 1906 年首次提出。园艺植物遗传学 (horticultural genetics) 是以园艺植物 (果树、蔬菜、观赏植物、药用植物、茶树、芸香植物等) 为研究对象, 研究其遗传和变异以及主要经济性状遗传规律的科学, 也可认为是研究其遗传信息的科学。现代园艺植物是一类供人类食用或观赏的植物。狭义上, 园艺植物包括果树、蔬菜和花卉; 广义上, 它还包括茶树、芳香植物、药用植物、食用菌和地被植物, 以及室内外盆花、鲜切花、果蔬盆景、花木盆景甚至干花。这些植物在生长发育过程表现出各自独特的性状, 如产量、品质 (外观品质、内在品质、营养品质等)、成熟期、抗性 (抗病性、抗虫性、抗寒性等) 等性状, 它们不仅为人们提供了丰富多样、美味可口的副食品, 而且还作为美丽的音符组成了花园中美的乐章。

园艺植物遗传学以园艺植物的各种性状为研究对象, 以个体为研究单位, 研究各主要性状遗传变异的基本规律。在此基础上, 利用遗传变异的基本规律对各经济性状进行遗传改良, 为园艺产业的发展研究品种的培育技术, 进而为园艺事业的建设提供更加丰富的新品种、新材料, 同时也为更好地栽培各类园艺植物提供理论依据。

(二) 园艺植物遗传学的任务和内容

1. 园艺植物遗传学的任务

园艺植物遗传学的任务在于: 阐明园艺植物遗传和变异的现象及其表现规律, 探索其遗传和变异的原因及其物质基础, 揭示其内在的规律, 从而进一步指导园艺植物的育种实践, 选育出新类型和新品种, 更好地造福人类。

2. 园艺植物遗传学的内容

园艺植物遗传学的内容主要包括遗传物质及其传递途径、基因的结构与基因的表达调控、遗传信息转化为性状所需的内外环境、遗传物质在世代间传递的方式和规律及其表达 (基因的原始功能、基因间的相互作用、调控以及个体发育的作用机制等) 和改变的原因等。

二、遗传学的基本概念和基本内容

(一) 遗传学的基本概念

遗传学是研究生物遗传和变异的科学。遗传和变异作为生物的两个基本属性, 是生命运动中的一对矛盾统一体。

1. 遗传和变异

自然界的园艺植物种类繁多, 品种各式各样。它们通过繁殖产生后代, 使种族繁衍。现

代的植物类型都是古代原始类型的后裔，是植物进化的结果。植物通过繁殖，能产生与亲代性状相似的后代，这种子代和亲代之间性状的相似性，就是遗传（heredity）。所谓“物生其类”、“种瓜得瓜，种豆得豆”就是指物种间的遗传。这种基本的生命特征不论通过性细胞进行有性繁殖，还是通过体细胞或组织进行无性繁殖，都会体现出来。

生物体通过遗传，不仅传递了与亲代相似的一面，同时也表现出与亲代相异的一面。同种生物的亲代与子代间以及子代不同个体之间的差异，称为变异（variation）。

遗传和变异是生物体在繁殖过程中普遍存在的两种现象，这两种现象表现在植物的各种遗传性状上。所谓遗传性状，是指凡是能够通过亲代遗传物质传递而使子代发育形成的与亲代相似的形态特征和生理特性，甚至还包括行为特征。如豌豆籽粒的颜色性状、番茄无限生长和有限生长特性所表现的明显差异，都是能够遗传给子代的性状，均称为遗传性状。遗传性状可以产生变异，变异性状可以遗传。遗传和变异是一对矛盾，两者既对立又统一，相互依存，相互制约，贯穿于个体发育与系统发育的始终，在一定条件下又能相互转化。子代的性状既和亲代相似，但又不完全一样，甚至有的性状出现大的差别。遗传的同时，又有变异发生。即所谓的“不变之中有变”。矛盾对立与统一的结果促使了生物的进化。

植物有遗传特性，就能使物种和品种在一定时期内和一定条件下保持相对的稳定性，正如优良的品种可以通过繁殖而保存。植物有产生变异的特性，才有可能出现新类型，使植物能得到改良和发展。遗传和变异是生命活动的基本特征之一，是生物进化发展和品种形成的内在原因。在生命运动过程中，遗传是相对的、保守的，而变异是绝对的、发展的。没有变异，生物界就失去了进化的动力，遗传只能是简单的重复。德国哲学家莱布尼茨曾说“世界上没有完全相同的树叶”，就是对物种变异的诠释。没有遗传，不可能保持物种的相对稳定，变异不能积累，变异也就失去了意义，生物也就不可能进化。

我国劳动人民从自然界的野生芥菜中选育形成许多栽培变种，如叶用芥菜有大叶芥、花叶芥、宽柄芥、结球芥和分蘖芥，茎用芥菜有榨菜、薹芥以及根用芥菜等。

桃的品种近千个，性状千差万别，但考查其根源，均来自我国原产的毛桃。

大部分果树是异花授粉植物，它们种子的胚本身就含有双亲的遗传基础，由种子繁殖的后代变异性较大，不能完全保持原品种的性状特征，子代个体几乎都或多或少地不同于原来的亲本，完全与原品种相同的情况是不存在的。所以生产上多用无性繁殖的后代，才能继承亲本的遗传性状，这就是果树生产上通常采用无性繁殖的优良品种苗木进行栽培的道理。

中国园艺学会（1982年）对我国原产的绚丽多彩、娇艳多姿的菊花种质分类进行了统一界定，共计分为5类30型：①平瓣类：宽带型、荷花型、芍药型、平盘型、翻卷型、叠球型；②匙瓣类：匙荷型、雀舌型、蜂窝型、莲座型、卷散型、匙球型；③管瓣类：单管型、翎管型、管盘型、松针型、疏管型、管球型、丝发型、飞舞型、钩环型、贯珠型、针管型；④桂瓣类：平桂型、匙桂型、管桂型、全桂型；⑤畸瓣类：龙爪型、毛刺型、剪绒型。目前，菊花品种达2万多个，这说明了人工选育的作用，尤其是在掌握了遗传规律的基础上，采用杂交育种和人工诱变等现代育种方法以后，更能大大加速园艺植物育种的进程，有预见地和有把握地创造新的品种，甚至新的物种。

2. 遗传和环境

遗传是指生物体子代的性状相似于亲代的现象，是性状遗传的结果。但亲代的性状并不是直接传递给子代，而是通过亲代传递给子代的某些遗传物质来实现。雌雄性细胞受精形成的受精卵，一般具有一整套的遗传物质，通过个体发育中的新陈代谢过程，才能表现出与亲代相似的性状。

遗传物质具有一种性状发育的潜在能力，它能按照一定的方式对外界环境条件摄取所需

要的物质和能量，通过代谢活动产生一定的反应。这种遗传物质称为遗传基础，即基因型 (genotype)。基因型是指生物体遗传物质的总和，这些物质具有与特殊环境因素发生特殊反应的能力，使生物体具有发育成特定性状的潜在能力。具有一定基因型的植物，在一定的环境条件作用下，通过生长发育表现出具体的性状类型，即为表现型 (phenotype)。基因型是性状遗传的可能性，是性状发育的内因，是表现型形成的根据，环境对遗传所起的作用必须通过基因型才能实现。表现型是遗传基础在外界环境条件的作用下表现出来的现实性。它们之间既有联系，又有区别，它们有本质和现象、原因和结果、可能性和现实性的关系。因此，表现型是基因型和环境条件共同作用的结果。有了一定的基因型还必须有环境条件的作用，才能发育成表现型。外界环境是基因型转变为表现型的必要条件。条件变化时表现型往往随之发生变化，但并不因此影响基因型。

常见的红元帅苹果，它在枝条、叶柄基部、果皮等部分能形成花青素，而青香蕉苹果则不能，就是说二者的基因型不同。但是，红元帅苹果虽然有红色果皮的基因型，如果在没有日光的条件下也不能产生红色素的表现型。没有日光的条件不能表现出红色果皮的特征，但基因型并没有改变。一旦暴露在日光下，花青素的色泽就又可以表现出来了。而青香蕉苹果即使在日光下，也不会表现为红色，因为它不具备这种基因型。

韭菜在阳光下由叶绿体制造叶绿素而呈现绿色，称为青韭。但在软化栽培时，进行培土遮光后，就不能产生叶绿素，表现为叶片柔嫩，呈黄白色，称为韭黄。由此可见，它们同样具有性状发育的潜在能力，但光照条件的有无直接影响到性状表现上的差异。

(1) 遗传和个体发育

植物的雌雄性细胞融合后形成受精卵，继而分化、发育成种子。种子获得了一定的温度和水分就萌发长成幼苗。幼苗从土壤中吸收水分和无机盐类，从空气中吸收二氧化碳，并从日光中得到能量，经过一系列的新陈代谢过程，进行生长发育，分化成各种组织和器官，表现出各种性状和特性。子代从亲代获得一定的遗传基础，在一定的环境条件下，按照亲代个体发育相似的途径和方式进行新陈代谢，因而有相似的性状和特性表现。不同的园艺植物物种，如柑橘和苹果、甘蓝和白菜、牡丹和玫瑰，它们的遗传基础不同，新陈代谢类型不同，发育的性状也不同。因此，可以根据形态特征明显地加以区别。甚至即使同是柑橘类，但只要品种不同，也有不同的新陈代谢方式，使之发育成若干不同的性状，可用以鉴别品种的差异。因此，对于遗传的实质可以理解为：子代从亲代获得具有性状发育潜力的遗传基础，它按照亲代个体发育相似的途径和方式进行新陈代谢，也就是说，子代按亲代的发育方式对环境条件有特定的要求，从中吸取物质经过同化和异化作用，建成相似于亲代的自身繁殖过程，并决定了性状发育的顺序和时间，表现出亲代的性状和特性。例如，黄瓜不同品种对霜霉病的抵抗能力，因品种的遗传基础而不同，而且不同品种的抗病性表现的时间也会有所不同，有的品种苗期抗病，成株感病；有的品种苗期感病，成株抗病；有的品种苗期和成株都抗病或都感病。这主要是由于遗传基础的差异影响到不同的发育方式而表现不同的抗性。

(2) 反应规范 (reaction norm)

任何植物都表现有一定的遗传稳定性，又有一定的适应不同环境和产生不同反应的能力。同一基因型的品种，在不同的环境条件下会形成不同的表现型，它对环境条件的反应是可变的，但这种变化也有一定的范围。遗传学上把同一基因型品种在不同环境条件下的表现型所表现的范围，即反应的可能变异幅度，称为反应规范。基因型的反应规范是在植物长期进化过程中形成的，它具有一定的适应意义。如果在历史发育过程中遇到的环境条件差异愈大，其反应规范也愈大。

慈菇 (*Sagittaria sagittifolia*) 生长在不同水分含量的环境中，植株的形态就有所不同

同；甚至同一植株的不同部位生长在不同的条件下，也能形成不同的性状。沉在水中的叶呈带状，浮在水面上的叶为椭圆形，生长在空气中的叶则为箭形。同样，水毛茛 (*Ranunculus aquatilis*) 的叶片沉在水中时叶形为丝状全裂，而露在水面以外时叶深裂。蒲公英 (*Taraxacum mongolicum*) 生长在平原，植株高大，而生长在高山，则株型低矮。樱草 (*Primula sinensis*) 的某些品种的花色因温度不同而改变，20℃ 以下花呈红色，30℃ 以下花呈白色；而有些品种在 20℃ 和 30℃ 时都呈白色。苹果中的金冠品种和柑橘中的温州蜜柑被称为“广域品种”，在世界许多地区有广泛栽培，反应良好，正是它们适应范围宽广的结果。

在遗传学研究中，不仅需要研究控制性状的基因型，而且需要分析不同环境下性状的反应规范。研究园艺植物一、二年生的蔬菜和花卉对环境条件的反应规范，可通过分期播种试验加以比较，从而探知它们最好生长发育所需的条件，确定播种栽培的适宜时期。在农业生产中，掌握了解了各种园艺植物的各性状的反应规范，采取相应栽培措施，就能使各种经济性状在最适条件下得到最好表现，达到丰产高效的目的。

3. 变异的类型

植物的变异主要表现在以下几方面：①形态特征的变异。植株的株型、组织和器官等外观形态特征的变异，如植株高矮、树形宽窄、果实大小、花朵颜色和种子形状等。②组织结构的变异。植物茎、叶、果实等组织内部解剖结构的变异，如细胞的多倍性变异、嵌合性变异等。③生理生化特性的变异。植物的生长速度、光合效能、呼吸强度、生长节律和物候期等生理过程的变异，以及化学成分的改变。④生态特性的变异。由于地理纬度、海拔高度和立地条件等影响，使在物种内形成不同适应性的类型。如结球白菜有海洋性气候生态型（卵圆型）、大陆性气候生态型（平头型）、交叉性气候生态型（直筒型）等之分。⑤抗性变异。对不良条件，如气候、土壤和病虫害等的抵抗能力有所差异。抗性变异与植物的形态、组织解剖特征、生理生化特性和生态特性等有关。

在园艺植物生产中经常会遇到两种类型的变异：可遗传的变异和不可遗传的变异。在遗传学研究或者育种工作中，正确区分这两种类型的变异尤为重要。

(1) 可遗传的变异

可遗传的变异是指变异的性状能在后代中继续表现，即变异的性状能遗传给后代。如豌豆植株的高茎和矮茎、桃果肉的黄色和白色、苹果的短果枝芽变等能够繁殖保存。遗传物质是性状遗传的物质基础，由于遗传物质的变化，引起新陈代谢的改变，从而导致性状的变异，使得这种变异的性状能够遗传。

可遗传的变异的来源主要有：①基因重组和互作。植物通过异体杂交或杂合体自交引起基因的重组和互作，可产生具有不同基因型的个体，表现出不同的性状。如桃的黄肉、有毛品种与白肉、无毛品种杂交，后代除了出现亲本类型外，还会出现黄肉、无毛和白肉、有毛的性状重组新类型。②基因突变。由于基因的分子结构或化学组成上的改变而产生的变异。如番茄品种橘黄佳辰，经突变后产生新品种粉红佳节。③染色体变异。由染色体的结构和数目的变化而引起的性状的变异。直果曼陀罗通过染色体易位可产生约 100 个新品系。在葡萄的白香蕉品种中能产生四倍体大粒葡萄的芽变。④细胞质突变。细胞质内具有遗传功能的物质如质体、线粒体等的改变而产生的变异。如天竺葵叶片边缘产生白色变异，形成镶嵌的银边天竺葵；由大叶黄杨产生的金星黄杨和银边黄杨，属于同样的变异类型。

(2) 不可遗传的变异

植物在生长发育过程中受到环境条件的影响，使性状表现出某些变异，这些变异只表现在当代，不能遗传给子代，如果引起变异的环境条件消失了，变异的性状也随之消失。这类

4 园艺植物遗传学

变异称为不可遗传的变异。如一个茄子品种，由于播期、栽植密度和施肥的不同，在植株外形和产量上的差异明显；生长在同一块田地里的白菜，即使是相邻的植株，它们所得到的水分、养分、阳光及其他一些环境条件等都是有差别的，这种差别可以使个体之间产生或多或少的差异；栽培菊花时，可用整形和不同的繁殖方式来控制花朵的大小和数量。这些变化是由环境条件或栽培措施的不同所引起的，并不是遗传物质改变的结果，因而属于不可遗传的变异。

还有一种“持续变异”，是属于环境因素引起的变异，它可以通过母本细胞质而连续传递多代，即使在后代中严格选择，这种变异也会逐代减少，直至全部消失。如用0.75%水合三氯乙醛处理菜豆种子，会使叶子产生畸形变异，第一代具有这种畸形叶的植株达73%，以后各代也选畸形叶留种，第二代有67%，以后逐代减少，到第六代只有4%，第七代不再出现。

自然界中这两种变异往往同时存在，或者同时存在于某一性状中，有时容易区分，有时比较困难。想要区分这两种变异，可把变异植株的种子播种在正常条件下，观察它的后代。如果该植株后代恢复了原品种的性状，那就是不可遗传的变异；如果后代植株的性状与变异株相同，那就是遗传的变异。了解了变异的种类和实质，就可准确选取可遗传的变异，作为育种的原始材料或直接培育成新品种。

4. 遗传、变异和选择

(1) 选择是生物进化的基本动力

选择是植物进化和育种的基本途径之一。达尔文进化学说的中心内容是变异、遗传和选择，这三者是相互联系缺一不可的。变异是进化的主要动力，是选择的基础，为选择提供了材料，没有变异，就不会出现对人类有利的性状，选择就失去了意义。已经发生的变异，一定要通过繁殖把有利的性状遗传下去。遗传是进化的基础，又是选择的保证，没有遗传，选择就失去了意义。只有通过选择、繁殖，将有利的变异性状遗传下去，选择才有现实意义。因此，选择决定了生物进化的方向。植物在环境条件的作用下，可以不断地自发或诱发产生新的变异，由变异形成新的类型。生物的变异多种多样，有自然变异和人工变异、有利变异和有害变异，已经出现的变异，有的能遗传，有的不能遗传。如果新的变异类型在生活力和适应性方面能超过原有类型，则会继续生存繁衍，如果新的变异类型不及原有类型，就会失去生存竞争力。育种过程实际上是发现或创造可遗传的变异，并对这些变异加以选择和利用的过程。

(2) 自然选择与人工选择

自然选择是生物生存所在的自然环境条件对生物的选择作用。选择的结果是适者生存繁殖，不适者被淘汰、灭亡，使生物适应环境条件的性状得以保存和发展，但这些性状不一定符合人类的需求。自然选择积累了对生物体本身有益的变异，在条件仍存在时可使后代继续向这种变异方向发展，其结果是促进物种的进化。在植物栽培与驯化过程中，人类经常选择那些对人类自身有利的变异来改进植物品种，这种方式称为人工选择。人工选择是栽培植物产生和发展的主要手段，是现代选择育种工作的主要内容。人工选择是人为地选择符合人类需要的变异，并使其向人类有利的方向发展。人工选择可分为无意识选择和有意识选择。无意识选择是指人类无预定目标地保存植物优良个体，淘汰没有价值的个体。在这个过程中，完全没有考虑到改变品种的具体遗传特性，选择的作用一般十分缓慢，但由于长年累月也产生了明显的效果。人类自从开始从事农业生产后，便有意或无意识地注意到植物的遗传和变异现象，逐渐由无意识的选择过渡到有意识的选择。所谓有意识的选择是指有计划、有明确目标，应用完善的鉴定方法系统地进行选择工作。这种选择作用大，见效快，随着人类文

明的发展,园艺植物的有意识选择也越来越占主导地位。

自然选择的作用在于定向地改变群体的基因频率,促进生物不断地进化,产生对自然条件高度适应的新的类型、变种乃至新物种。人工选择的作用则是选择合乎人类需要的某些变异性状,并促进其继续发展,进而成为更加符合现代农业生产要求的新型品种。自然选择和人工选择相结合可以形成既适于自然环境,也适于栽培要求的新品种,使育种成为一门以遗传学为基础的人工进化的科学。所以,遗传、变异和选择对生物进化和品种选育是互相依存、互相制约的。

5. 遗传物质和遗传信息

(1) 遗传物质

遗传物质主要由生殖细胞、受精卵和体细胞中的染色体及其座位中的基因所组成。染色体(chromosome)是细胞遗传物质(基因)的载体,在保证基因稳定传递、基因分离和自由组合方面具有重要意义。基因(gene)是由丹麦科学家约翰生(W. Johansson)于1909年提出,用来代替孟德尔的遗传因子(genetic factor)。基因是能够表达和产生一定功能产物的核酸序列(DNA或RNA),是遗传的最小功能单位,在一定条件下,它决定着遗传信息的表达,从而决定生物的遗传性状。生物的形态、生理、生化和行为等特征均受基因的控制。基因组(genome)通常是指单倍体细胞染色体中的所有基因。

生物体所有基因构成了基因型,而基因型在环境条件的作用下使个体表现出各种具体性状,即表现型。基因型没有改变、表现型发生的变异是不能遗传给后代的。正如生长在高肥力的地块上或者其边行上的植株,其茎秆茁壮、叶片肥大,但它们的后代如果只生长在一般条件下就没有了这种表现。只有基因型或者说是遗传物质发生了改变的变异才能遗传给后代。由环境条件的改变所引起的表型变异,称为饰变(phenocopy)。在植物组织培养中也经常发生一种不涉及到基因结构的变异,通常称为外遗传变异(epigenetic variation)。

(2) 遗传信息

遗传信息以密码的形式贮存在DNA分子中。生物上下代之间传递的遗传信息是由DNA分子中的4种碱基(腺嘌呤A、鸟嘌呤G、胞嘧啶C、胸腺嘧啶T)按3个一组,通过不同组合进行编码的。每3个碱基(1个三联体)构成1个氨基酸的密码子,4种碱基构成64种三联体密码,不同的密码组合形成DNA分子。一个基因或者DNA分子决定了不同数目的20种氨基酸的排列组合,从而决定肽链或蛋白质分子的构成。基因的结构决定遗传信息,基因结构发生改变,其携带的遗传信息也随之改变。

(二) 遗传学的基本内容

遗传学不仅是研究生物遗传和变异规律的科学,还是研究遗传物质的结构、功能、传递及表达规律的科学。因此,遗传学的研究内容主要有三个方面:①遗传物质的本质,包括遗传物质的理化本质、所包含的遗传信息、结构、组织和变化等;②遗传物质的传递,包括遗传物质的自我复制、染色体的行为、染色体及基因在个体和群体中的数量变迁等;③遗传物质的表达,包括基因的原始功能、基因间的相互作用、调控以及个体发育的作用机制等,遗传信息的表达使得遗传物质的功能得以实现。

遗传信息是由基因的结构决定的,遗传信息表达为具体性状才是基因功能的实现,生物体的性状是基因结构与功能之间因果关系的体现。因此,遗传学就是研究基因的结构与功能、基因传递与表达规律的科学。遗传学也可称为基因学,即研究基因和基因组的结构、基因在世代间的传递方式和规律、基因转化为性状所需的内外环境、基因表达的规律以及运用这些规律能动地改造生物,为人类谋福利,满足人类需求。

三、遗传学的发展历史及趋势

(一) 遗传学的发展历史

1. 古代遗传学知识的积累

18 世纪中叶以前, 遗传学基本上属于萌芽时期。人类在利用和改造生物的过程中, 逐渐积累对生物遗传和变异的认识以及对遗传本质的探索和猜测, 具有明显的朴素唯物主义和经验的性质, 在方法上比较直观, 并更多地注重生物的形态特征。

2. 近代遗传学的奠基

18 世纪下半叶和 19 世纪上半叶, 法国学者拉马克 (J. B. Lamarck, 1744—1892) 和英国生物学家达尔文 (C. Darwin, 1809—1882) 对生物界的遗传和变异进行了系统研究。拉马克认为环境条件的改变是生物变异的根本原因, 由环境引起的变异都是可遗传的, 并在生物世代间积累, 提出器官的用进废退 (use and disuse of organ) 与获得性遗传 (inheritance of acquired character) 学说。达尔文在解释生物进化时也对生物的遗传、变异机制进行了假设, 并提出泛生假说 (hypothesis of pangenesis), 认为遗传物质是存在于生物器官中的“泛子/泛生粒”, 遗传就是“泛子”在生物世代间传递和表现。达尔文也认可获得性状遗传的一些观点, 认为生物性状变异都能够传递给后代。

达尔文之后, 在生物科学中广泛流行的是新达尔文主义, 在生物进化方面支持达尔文的选择理论, 但在遗传上否定获得性状遗传。德国生物学家魏斯曼 (A. Weismann, 1834—1914) 提出种质连续论 (theory of continuity of germplasm), 认为多细胞生物由种质和体质组成, 种质指生殖细胞, 负责生殖和遗传; 体质指体细胞, 负责营养活动。种质是“潜在的”, 世代相传, 不受体质和环境影响, 所以获得性状不能遗传; 体质由种质产生, 是“被表达的”, 不能遗传。种质在世代间连续, 遗传是由具有一定化学成分和一定分子性质的物质 (种质) 在世代间传递实现的。

融合遗传认为: 双亲的遗传成分在子代中发生融合, 而后表现。其根据是, 子女的许多特性均表现为双亲的中间类型。因此, 高尔顿及其学生毕生致力于用数学和统计学方法研究亲代与子代间性状表现的关系。虽然融合遗传的基本观点并不正确, 但是在这一基础上所创建的一系列生物数学分析方法, 却为数量遗传、群体遗传的产生和发展奠定了基础。

3. 现代遗传学的建立和发展

① 初创时期 (1900—1910) 真正科学、系统地研究生物的遗传和变异是从奥地利人孟德尔 (G. J. Mendel, 1822—1884) 开始的。孟德尔进行了 8 年的豌豆杂交试验, 用科学的方法设计实验, 把所得结果进行分类、统计, 最后根据所得结果分析研究, 提出了对这种遗传、变异现象的解释。1866 年发表“植物杂交试验”论文, 首先提出分离和独立分配两个遗传基本规律, 认为生物性状受细胞内遗传因子 (hereditary factor) 控制; 遗传因子在生物世代间传递遵循分离和独立分配两个基本规律。遗憾的是这一重要结论在当时未被重视。直到 1900 年, 荷兰的狄·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) 分别重新发现孟德尔规律, 是遗传学科建立的标志。目前世界科学界公认 1900 年是遗传学建立和开始发展的一年。孟德尔被称为遗传学的奠基人。这两个基本遗传规律是现代遗传学最主要的、不可动摇的基础。1905 年, 英国遗传学家贝特生给这门正在发展中的科学定名为遗传学。1901—1903 年, 狄·弗里斯发表了“突变学说”。1903 年, 萨顿 (W. S. Sutton) 提出了染色体遗传理论, 认为遗传因子位于细胞核内染色体上, 从而将孟德尔遗传规律与细胞学研究结合起来。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。1909 年, 约翰生 (W. L. Johannsen) 发表“纯系学说”, 并提出基因的概念, 以代替孟德尔的“遗传因子”。

② 全面发展时期 (1910—1952) 1910 年后, 美国遗传学家摩尔根 (T. H. Morgan, 1866—1945) 等用果蝇为材料进行大量试验, 在果蝇的遗传研究中, 发现了连锁遗传的现象。他们通过研究细胞核中染色体的动态, 研究性状连锁遗传的规律, 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。结合当时的细胞学成就, 摩尔根等创立了染色体遗传理论, 确立了基因作为功能单位、交换单位和突变单位“三位一体”的概念。相对于现代遗传学, 人们把这一时期所确立的理论体系称为经典遗传学理论。1930—1932 年, 费希尔 (R. A. Fisher)、赖特 (S. Wright) 和霍尔丹 (J. B. S. Haldane) 等人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) 用红色面包霉为材料, 着重研究基因的生理和生化功能及诱发突变等问题, 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。20 世纪 50 年代前后, 在遗传物质的研究上取得了重大进展, 证实了染色体是由脱氧核糖核酸 (DNA)、蛋白质和少量核糖核酸 (RNA) 所组成, 其中 DNA 是主要的遗传物质。1944 年, 阿委瑞 (O. T. Avery) 用肺炎双球菌的转化实验证明了遗传物质是 DNA 而不是蛋白质。1952 年, 赫尔歇 (A. D. Hershey) 和蔡斯 (M. Chase) 在大肠杆菌的 T_2 噬菌体内, 用放射性同位素标记法进一步证明 DNA 是 T_2 的遗传物质。

③ 分子遗传学时期 (1953—) 1953 年, 沃森 (J. D. Watson) 和克里克 (F. H. C. Crick) 根据 X 射线衍射的研究结果, 提出了 DNA 分子结构的双螺旋 (double helix) 模型, 对 DNA 的分子结构、自我复制以及 DNA 作为遗传信息的储存和传递提供了合理的解释。这是遗传学发展史上的一个里程碑, 开创了分子遗传学发展的新时代。1957 年, 本兹尔 (Benzer) 以 T_4 噬菌体为材料, 提出顺反子 (cistron) 学说, 把基因具体化为 DNA 分子上的一段核苷酸序列。1961 年, 莫诺 (J. Monod) 和雅各布 (F. Jacob) 在研究大肠杆菌乳糖代谢的调节机制中, 发现了基因表达的调控开关, 提出操纵子 (operon) 学说。1961—1965 年, 尼伦伯格 (M. W. Nirenberg) 等完成了遗传密码的破译工作, 将核酸上的碱基序列信息与蛋白质结构联系了起来, 使蛋白质和核酸的人工合成成为可能。1970 年, 史密斯 (H. O. Smith) 发现了能切割 DNA 分子的限制性内切酶 (restriction enzyme)。1973 年, 伯格 (P. Berg) 在试管内将两种不同生物的 DNA (SV40 和 λ 噬菌体的 DNA) 连接在一起, 建立了 DNA 重组技术, 并于 1974 年获得了第一株基因工程菌株, 拉开了基因工程的序幕。1977 年, 桑格 (F. Sanger) 等发明了简单快速的 DNA 序列分析法, 为基因的合成与基因序列分析提供了便利。之后, 随着基因组测序的发展, 取得了人类、多种农业和实验生物的基因组 DNA 序列信息, 催生了基因组学、蛋白质组学、生物信息学的发展 (后基因组学), 使表观遗传学研究进入发展的快车道。

目前, 遗传学已经作为生命科学的核心带领着其他学科快速发展。在基础遗传学飞速发展的今天, 园艺植物遗传学研究也在日益向纵深发展。了解遗传物质对园艺植物的产量、品质、抗逆等性状的表达调控机理以及各性状的遗传变异规律, 是进行园艺植物品种改良的基础。

(二) 遗传学的发展趋势

在遗传信息大爆炸的背景下, 遗传学整体研究日益显示出其优势和重要性。多学科与遗

传学的相互交叉和渗透更加密切,出现许多崭新的科学概念和新的前沿领域。

基因组学 (genomics) 在基因组的结构及其功能研究方面取得突破性进展,从而带动生命科学及其他学科的研究取得重大进展,促使遗传学仍然占据未来生物学的核心地位。

生物信息学 (bioinformatics) 是借助数学、逻辑学、计算机科学、生物化学和分子生物学等多学科的研究方法和技术来处理、分析和解释海量的遗传信息,阐明其生物学意义。生物信息学在过去着重于序列的存储、分类、检索、结构模型和功能分析,现已扩展到基因组学的各个层面,强调数据和信息的整合性研究,与高通量生物技术仪器应用紧密结合。

系统生物学 (systems biology) 是建立在实验生物学 (细胞生物学、分子生物学等)、生物大科学 (基因组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学等)、计算生物学 (生物信息学、生物数学等) 等学科基础上的一门交叉学科;系统生物学主要研究某一个生物复杂系统中所有组分的构成以及在特定条件下这些组分之间的相互作用,并分析该系统在一定时间内的动力学过程,借鉴新的研究思路、技术和方法,通过数据获取、信息处理和模型构建等解决生命科学前沿重要的理论和实际问题。

目前,遗传学已成为自然科学中进展快、成果多的最活跃的学科之一。随着人类基因组计划的完成以及“功能基因组时代”和“后基因组时代”的到来,现代遗传学无限广阔的发展前景已越来越清晰地展现在我们面前,彻底弄清 DNA 序列所包含的遗传信息及其生物学功能,将使人类在认识自然和改造自然上产生巨大飞跃。

四、园艺植物在遗传学研究中的特殊作用

遗传学研究过程中,包括一些遗传规律的发现、若干学说和假说的建立,许多是以园艺作物为试材而实现的。园艺植物因具有特殊的应用价值和重要经济意义而倍受重视。

① 园艺植物种类的多样性 园艺植物既包括果树 (落叶的、常绿的)、蔬菜 (根菜类、茎菜类、叶菜类、花菜类、茄果类、瓜类、豆类、薯芋类、水生蔬菜、多年生蔬菜、种子类蔬菜)、花卉 (露地花卉、温室花卉),还包括茶树、芸香植物、药用植物等。从生态习性上看,既有一、二年生植物,又有多年生植物,既有草本植物也有木本植物。它们除了在自然界通过自然选择和进化形成稳定的物种外,更由于长期的人工选择和培育在种内形成了极其丰富的品种类型。园艺植物物种、品种的多样性和特异性为园艺植物的遗传和变异研究提供了丰富的素材。因此,园艺植物遗传学的研究必将在指导园艺植物育种和生产实践方面发挥重要作用。

② 园艺植物变异的多样性 园艺植物的变异来自许多方向,既有来源于种子的,又有来源于植物体其他营养器官和生殖器官的。在园艺植物生长过程中的任何时期都有可能发生变异。诱导变异的手段多样,既有物理诱变,又有化学诱变。一些畸形变异的植株在自然选择中将被淘汰,但在人工选择中由于奇特的观赏价值而被繁殖保存,甚至有意识地去创造特殊的变异,增加新类型的出现。如花型、花色、叶型、叶色、株型的改变,以及花期、花量、开花持久期、抗旱、抗寒、耐荫、耐水涝等特性的改变。园艺植物的变异均为肉眼可观察到的性状,易检测、可保留。因此,园艺植物变异的普遍性、多样性以及可检测、可保留性等遗传学追踪研究中较其他作物更为方便。

③ 园艺植物繁殖方式的多样性 园艺植物可通过种子进行有性繁殖,也可用根、茎、叶等营养器官进行扦插、嫁接、分株、压条等无性繁殖。此外,随着现代生物技术的发展,很多园艺植物可通过细胞和组织培养以及原生质体培养等方法进行繁殖。园艺植物繁殖方式的多样性,增加了发生变异的可能性,也为保存各种类型的变异提供了条件。因此,用园艺植物进行遗传学研究更方便。

④ 生命周期相对较短 多数园艺植物的生命周期较短，如大部分蔬菜 and 一部分花卉属于一、二年生植物，有些在设施条件下可实现一年多茬栽培，这缩短了观测研究对象遗传与变异的时间。

⑤ 保护地栽培 园艺植物中的多数蔬菜和花卉是在保护地栽培的，栽培环境很容易实现人工调控，性状的观察与追踪相对容易，严格的繁殖控制能有效地防止遗传改良品种的逸生。因此，保护地栽培方式也为遗传学研究提供了便利。

总之，园艺植物具有许多不同于其他作物的特性，为遗传学研究提供了丰富的内容，还有许多重要的遗传变异规律尚未被人们发现和认识，这就要求我们必须从其所具有的特点和应用要求来开展相关研究。园艺工作者应积极利用所掌握的遗传学基本原理和规律进行品种改良，同时在园艺植物育种实践中为丰富和发展遗传学研究做出积极贡献。

思考题

1. 名词解释：

遗传 变异 基因型 表现型 个体发育 遗传物质

2. 简述生物体发生遗传变异的途径。

3. 遗传、变异与环境在生物的进化中各起怎样的作用？

4. 遗传学的应用前景如何？

5. 简述基因型和表现型与环境 and 个体发育的关系。

6. 简述园艺植物在遗传学研究中的作用。