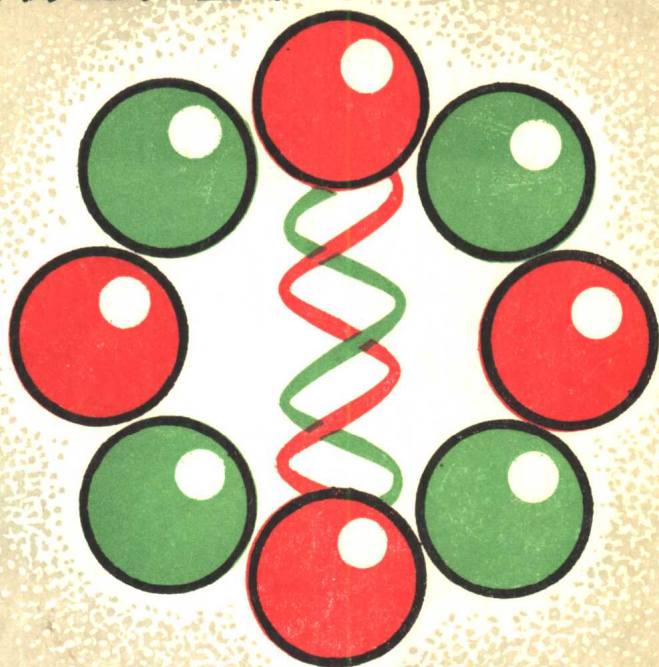


生物工程丛书



遗传学基础

沈大稜编

Q 3
SDL

113033

化学工业出版社

内 容 提 要

本书为生物工程丛书之一。

本书是一本通俗易懂的基础理论读物。主要内容包括原核及真核生物的遗传及其变异、数量性状及非核基因的遗传、基因的调控和发育、群体遗传与进化以及遗传学在生物工程中所起的作用等。

本书可作为遗传学入门指南，供学习生物学的同志参考，也可供初学者自学。

生 物 工 程 丛 书 遗 传 学 基 础

沈大稷 编

责任编辑 杨立新

封面设计 任 辉

化学工业出版社出版发行

(北京和平里七区十六号楼)

北京印刷厂印刷

新华书店北京发行所经销

*

开本 $787 \times 1092 \frac{1}{32}$ 印张 $7 \frac{1}{4}$ 字数164千字

1988年7月第1版 1988年7月北京第1次印刷

印数 1—3,000

ISBN 7-5025-0142-81TQ · 104

定 价 2.50 元

《生物工程丛书》编辑委员会

主任 焦瑞身（中国科学院上海植物生理研究所）

委员 （按姓氏笔划排列）

李载平（中国科学院上海生物化学研究所）

李致勋（复旦大学遗传学研究所）

陈驹声（上海科技大学生物工程系）

俞俊棠（华东化工学院生物工程研究所）

熊振平（上海医药工业研究院）

前 言

当前,以生物工程(生物技术)、微电子、新材料、新能源、海洋工程和空间技术等为主要内容的新技术革命浪潮,正在以万钧之势席卷世界各国、迅猛发展。在新技术革命中,生物工程又是各国优先发展的领域,它不仅在近期内能提供新的产业,且为解决人类社会所面临的许多重大问题,如人口和食物,能源和资源,环境和保健等问题发挥重要作用,展示美好的前景。

生物工程的发展将对各国的经济发展带来重大的影响。例如经济发达国家,正在致力于可再生能源(生物物质)利用,企图代替石油进口,这将减少对石油能源的依赖。又如各国利用固定化菌体或固定化酶大规模生产高果糖浆代替蔗糖,使世界市场糖的价格大幅度下降。再如巴西,开展以酒精代替石油的十年计划,到目前为止,全国汽车所需燃料的43%已使用酒精,而且,由于发酵法制酒精这项生物工程的发展,为巴西创造了500万人就业机会。显然,对巴西人民生活和国家经济发展起到引人注目的作用。

我国从“六五”计划期间就把生物工程作为重点发展的技术之一,而且在许多方面已经取得可喜的进展;“七五”计划的规模更加宏大。随着各项计划的落实,生物工程将在医药、农业、工业、食品等方面开拓新的领域,创造巨大的社会效益和经济效益,为国民经济开辟新的原料途径,甚至导致新的产业结构。例如应用农副产品,生物物质代替矿产资源等。我国幅

员广大，具有丰富的生物资源，这是发展生物工程基本条件之一。毫无疑问生物工程的发展将为我国十亿人民的物质生活和四化建设大业发挥巨大作用。

为了我国生物工程的发展，以具有一定科技知识的读者为主要对象，出版一套全面介绍生物工程的丛书是十分必要的。

《生物工程丛书》的目的就是配合这一需要，介绍当代国内外生物工程几个活跃领域的情况；既深入浅出地介绍基础知识和近期的应用，也展示今后的发展方向。当代生物工程一般分为微生物工程、酶工程、细胞工程、和基因工程，本丛书均有专册分别加以介绍。为了使读者概括了解当代生物工程的内容，专有一册《生物工程概论》以飨读者。

再者，生物工程是一个知识和技术密集的技术科学、它的基础科学是微生物学、生物化学、遗传学以及生化工程等。因此，我们又邀请有经验的专家编写了《微生物学》，《生物化学》和《生化工程》，作为学习生物工程的基础，希望对读者了解生物工程各个方面是有益的。

本丛书是编辑部邀请国内活跃在生物工程各个领域的专家编写，他们或从事科研，或进行实际生产，都是在百忙之中进行写作，大家的共同愿望是希望这套丛书对有志于从事生物工程工作的读者有所裨益，为我国生物工程的发展出一份力。

焦瑞身

一九八六年

序 言

遗传和变异是每一生物的基本特点和属性，而遗传学正是研究生物性状遗传和变异的现象、本质及其规律的学科，因此遗传学也是生物学科中基础而又重要的学科。

1900年重新发现了孟德尔的重要论文《植物杂交的试验》，揭开了遗传学研究的序幕，在以后的岁月中，遗传学的各项研究突飞猛进，发展神速。在20年代，摩尔根和他的学生，以果蝇为材料进行了深入细致的研究，阐明了遗传基因与染色体的相互关系；并在孟德尔理论上，创立了基因学说，形成了完整独立的经典遗传学的理论体系。特别在1953年，沃生和克里克提出了DNA分子双螺旋模型学说后，分子遗传学研究应运而生，并在各个领域内崭露头角。随着重组DNA技术，基因工程等研究的广泛开展，以及它们在生物和医学领域中应用后所取得的巨大成果，使得遗传学成为目前研究生命体的最引人注目中心学科。

现代遗传学研究的内容已渗透到生物学科的有关各个领域，无论在群体水平还是分子水平，不管是微小病毒还是人类本身，都普遍存在着需要遗传学解决的问题，更重要的是遗传学研究所取得的成果，已经对人类社会的工农业生产，医疗卫生及人们的日常生活发挥了巨大作用。因此，越来越多的人对遗传学产生了浓厚的兴趣，希望了解它，学习它，以便对自己的工作有所帮助，对自己的生活有所裨益。

本书作为一本遗传学的中级读物，主要介绍遗传学的基本

概念和基本理论，也描述一些新的分子遗传学内容，读者通过对此书的阅读，可以对遗传学有个较全面的认识和基本了解。

本书文字简练，叙述简明扼要，通俗易懂，便于初学者进行自学，是一本较好的遗传学入门指南，此书也可以作为学习生物的主要参考书，所以我们郑重地推荐给广大读者。

刘祖洞

江绍慧

一九八七年二月上海复旦大学

目 录

第一章 绪论	1
一、什么是遗传学	1
二、遗传学的发展历史	1
三、遗传学与其它学科的关系	6
第二章 生物分子和遗传物质	8
一、生物元素和生物大分子	8
二、遗传物质DNA (某些病毒为RNA)	13
三、DNA的复制	21
四、转录-遗传信息表达的第一步	29
五、转译	36
第三章 原核类生物的遗传	48
一、噬菌体与细菌的遗传体制	48
二、噬菌体基因的重组	51
三、细菌的遗传组成和繁殖	53
四、转导	62
五、性导与质粒	65
六、跳跃基因	66
第四章 真核细胞与染色体	71
一、真核生物的细胞	71
二、染色体及其微细结构	74
三、染色体数目与染色体组型	76
四、有丝分裂和减数分裂	80
第五章 真核生物的遗传规律	90
一、显性与隐性性状	90

二、分离规律·····	91
三、自由组合规律·····	92
四、孟德尔遗传规律与染色体·····	95
五、性染色体与性连锁·····	98
六、连锁和交换规律·····	106
七、利用子囊菌作四分子分析·····	112
第六章 遗传的变异 ·····	122
一、基因突变·····	122
二、染色体结构的变异·····	134
三、染色体数目的变化·····	141
第七章 数量性状的遗传 ·····	148
一、多基因学说·····	148
二、数量性状的分析方法·····	150
三、遗传力的计算和应用·····	153
四、选择的效果与杂种优势的利用·····	160
第八章 非核基因的遗传 ·····	165
一、细胞质遗传影响·····	165
二、细胞质遗传·····	167
三、雄性不育及其利用·····	170
第九章 基因的调控和发育 ·····	175
一、原核类的基因调控·····	175
二、真核类的基因调控·····	177
三、细胞质在发育中作用·····	181
四、免疫和遗传·····	183
第十章 群体遗传与进化 ·····	186
一、群体的遗传规律·····	186
二、群体的行为遗传·····	195
第十一章 遗传学与生物工程 ·····	202
一、遗传工程的诞生·····	202

二、目的基因的分离与制备.....	204
三、目的基因与运载体的连接.....	208
四、基因的引入和筛选.....	211
五、细胞工程.....	212
六、遗传工程的成就和前景.....	217

第一章 绪 论

一、什么是遗传学

地球的历史约有50亿年。近年来，人们在非洲南部前寒武纪地层中找到了34亿年前类似于原藻类的化石，证明生命在地球上存在约有35亿~40亿年的历史了。现存于人类周围的生物约有二百万种，小至仅有二三百个核苷酸的类病毒，大至几十吨、几百吨重的巨鲸、巨杉，都有一种不同于非生物的特点——繁殖。物生其类，传种接代，只有生物才有这种本领。繁殖的过程往往包括两个方面，一是各种生物所生的后代基本上象亲代——遗传；二是各种生物所生的后代又不完全象亲代、子代个体之间也不完全一样——变异。如果没有遗传，世界上各式各样的物种就不可能一代一代地连续下去。同样如果没有变异，地球上的生命只能永远停留在最原始的类型，也不可能构成形形色色的生物界。

1909年，英国科学家贝特森把生物学中研究遗传和变异问题的分支学科定义为遗传学。在揭示了遗传的分子基础的今天，我们也可以把遗传学看作是一门研究生物遗传信息传递的科学，其内容涉及研究遗传物质的本质，遗传物质的复制、重组、变异以及遗传信息的传递和表达等各个方面。

二、遗传学的发展历史

19世纪是人类科学思想发展上激动人心的时代。许多物理

学、化学、地质学和生物学的基本原理相继发现并得到了很大程度的发展。生物学领域内，有三件直到现在还在支配着该学科发展的大事出现了：第一件是1834~1835年德国施旺和施莱登的细胞学说的发表，确定了动植物生命的细胞结构基础；第二件是1859年达尔文发表了“物种起源”巨著，阐明了生物进化的原理；第三件是孟德尔在1865年发表“植物杂交试验”论文，揭示了遗传的两个基本规律。现代遗传学就是建筑在这三大基础之上，而孟德尔论文的发表、标志着科学的遗传学的诞生。

1. 经典遗传学的发展

人类对遗传现象的规律的研究应该追溯到史前人类的活动，自人类开展农牧业活动以后，人们就注意到亲子代之间的异同现象。在我国古代就有伏羲氏教人结网渔猎与饲养家畜，神农氏教人制作耒耜，种植庄稼的传说。在距今六七千年前的氏族村落遗址中还能找到各种农作物种子和农具的遗迹。公元前二千多年，亚述人已经知道植物授粉技术。有人估计，人类饲养动物可能更早，人类开始自觉或不自觉家养某些动物，选择地培养适合人们需要的品种，可能开始于10,000到15,000年之前，可以说从那时候起对“遗传规律”就进行了一系列探索。

在孟德尔以前，从古希腊到达尔文，遗传学在理论上是由“融合遗传论”占着统治地位。这种理论认为：子代的性状，就是他们双亲的混合体。杂交就像将墨水和清水倒在一起，产生色淡一点的液体一样。常用的一个词“混血儿”就是反映了这种思想。达尔文就是这种思想的代表。达尔文虽然不满意自己对遗传的解释，不理解变异的来源，但不得不借“暂定的泛生说”并用“泛生子”来解释遗传问题，实际上还是属于“融合

遗传”的范畴。

奥国布隆（现捷克Bron）地方的神甫，擅长数学的孟德尔，用了八年时间进行豌豆杂交试验，他克服了前人的缺点，对试验材料进行严格的分类计数、统计分析。终于确立了“颗粒遗传学”理论。这个理论认为生物的生殖细胞中含有一种遗传因子，它们在世代相传中不会因为个体的因子组合与表现类型的不同而发生改变。限于当时科学水平，孟德尔并不清楚这些“因子”是什么。他的论文也没有引起人们的重视，而被埋没达35年之久（见第五章）。

在孟德尔发表论文后35年中，细胞学的发展，在寻找遗传的物质基础方面起了很大作用。1875年，德国的斯脱劳伯格最先描述了细胞里染色体。1883年，比利时的范贝纳登报告了染色体的遗传连续性原理和性细胞形成时染色体减半现象。六七年之后，德国的魏斯曼在不知道孟德尔论文的情况下，以实验为根据，1892年发表了“种质论”的论文，把生物体划分为“种质”和“体质”的概念，并提出“种质连续”学说。这些发现为遗传的染色体学说奠定了坚实的基础。

真理是不会永远被埋没的，荷兰的德弗里斯、德国的柯伦斯和奥地利的立歇马克，在不同的地点，用不同的植物为材料进行多年的杂交试验，1900年分别得出了和孟德尔同样的结论。并重新发现了被人忽视的孟德尔的实验论文。这一重新发现，使生物科学前后辉映，迅速发展。遗传学作为自然科学中一门独立的学科应运而生了。几年之后，即1909年丹麦的遗传学家约翰逊称孟德尔的遗传因子为gelle，其词是来源达尔文的“泛生子”（pangene）一词的后半节。我国著名遗传学家谈家桢教授是最早（1936年）把gene根据意译和音译翻成中文“基因”的人。约翰逊还创造了基因型和表型两个遗传学概念。同时英

国的贝特森还创造了等位基因、杂合体和纯合体等术语，提出了“遗传学”这一学科名称。

此后，遗传科学迅速发展，很快形成了几个分支学科；其中首推重要的是美国遗传学家与发育学家摩尔根的工作。摩尔根于1910年发现了果蝇白眼性状及其性连锁的遗传规律，通过对遗传和染色体行为关系的研究确立了遗传的摩尔根学说，形成了所谓的细胞遗传学（见第五章）。由于某些遗传性状多基因决定的复杂情况，使得部分科学家，不得不借助于数学工具研究它们，形成了数量遗传学的分科（本书第七章介绍这方面的基础知识）。另一方面为了研究群体中基因频率的动态变化，数学家哈迪和遗传学家范勃，早在1908年就分别推导出遗传平衡定律，以及群体在突变与选择等各种情况下基因频率的变化（见第十章）。

2. 微生物与分子遗传学的发展

微生物具有遗传结构简单、生长周期短与繁殖快以及产物容易测定等特点，某些真菌减数分裂后每个孢子还能按一定的顺序排列在子囊中，可供直接观察对它们的研究可以取得高等动植物中难以取得的成果。1940年至1960年自美国的遗传学家比德尔和生物化学家泰特姆发表有关脉孢菌（即粗糙链孢霉）营养缺陷型的研究成果开始，到法国遗传学家雅各布和莫诺发表有关大肠杆菌的乳糖操纵子模型为止，许多科学家以孢菌、酵母、肺炎球菌、大肠杆菌和噬菌体为材料，搞清了基因作用，基因的精细结构，重组与突变的机理以及基因调控等许多问题（第三章和第九章将介绍部分内容）。此外，遗传学另一个重要分支是分子遗传学，早在孟德尔发表论文之后四年（即1869年），年青的瑞士物理学家米歇首先宣布从脓细胞里分离得到核酸。正象孟德尔的发现一样，米歇的工作也没得到重视。直到1944

年加拿大的爱威瑞提取了肺炎双球菌的DNA，获得转化实验的成功，才第一次证明了遗传的物质基础DNA。1953年美国的遗传学家华森和英国的生物学家克里克，根据前人在应用物理技术——X线分析DNA分子结构所取得成果和前人应用化学方法分析DNA成分所得到的成果的基础上，提出了DNA双链螺旋结构的模型；而后的十多年时间里，DNA复制、遗传密码、mRNA、核糖体和tRNA的作用均逐步阐明。分子遗传学不断地发现而形成一个独立的分支学科(见第二章)。与此同时，和人类本身、人类社会直接有关的人类遗传学、行为遗传学、心理遗传学；和医学密切相关的体细胞遗传学、免疫遗传学；和环境科学有关的生态遗传学；和物理射线有关的放射遗传学以及和育种有关的应用遗传学等等均得到了发展。这些遗传学的分支学科都渗透了分子遗传学的内容。分子遗传学的发展，使人们对基因结构的认识深入了，出现基因或顺反子可分割为大小范围不同的重组子、突变子等概念，而在基因作用上还区分：结构基因、调节基因等内容。1951年，美国女遗传学家麦克林托克根据对玉米色斑的研究，提出了转座子——跳跃基因的概念。近年来，为许多微生物和动植物的材料所证实，转座子学说的提出和证实是遗传学发展史上又一次具有划时代意义的事件。它表明基因不完全是静止的，还能通过转座子调整基因的功能，重组遗传信息。

自孟德尔规律重新发现以来，特别是华森和克里克确立了DNA分子的双链螺旋结构模型以来，遗传科学发展非常迅速，它已经成为生物学的中心学科，它的概念渗透到生物学的各个分支学科，它研究课题之广泛、文献量之浩瀚，吸引力之强烈，都是空前的。本书只能介绍现代遗传学一些最基本的原理，作为进一步学习的基础。

三、遗传学与其它学科的关系

遗传学作为生物科学的一个重要的分支，首先是与生物学的各个学科关系最为密切，遗传学所提供的现代生物学许多概念，渗透到生物学的各个领域，生物学各学科也给遗传学提供了许多研究课题和丰富的材料。此外，遗传学使动、植物育种有了可靠的理论基础。应用各种遗传学设计、培育动植物的新品种，利用杂种优势等使农牧业生产在没有增加土地面积情况下大幅度地增产、产品质量迅速提高。我国近年来，在作物单倍体培养、小黑麦的育成，特别是水稻杂种优势利用等方面都是处在国际上领先的地位，这是和我国近年来遗传知识的普及和应用分不开的。

遗传学发展的过去和现在都证明，它必须借助于数理化的理论和实验技术。许多发明和证明遗传规律的人，往往不是遗传学家，甚至不是生物学家，而是数理化的科学家或者在数理化方面有相当造诣的学者。孟德尔在维也纳大学学习自然科学时就读数学，曾经准备当一名数学教师，他听过一些著名物理学家的演讲，物理学的原子理论对他有深刻的影响，这和他后来形成“颗粒遗传学”的理论是密切相关的。本世纪初提出群体遗传平衡法则的哈迪是一个数学家。细胞遗传学在上世纪末和本世纪初几乎都是在光学显微镜下进行的，人们发现了染色体，搞清了染色体的行为，把基因落实到染色体上。随着各种特殊类型光学显微镜和有关仪器的设计成功，使得染色体组型、染色体分带、细胞培养、植物原生质体培养、细胞融合和基因定位等遗传研究成为可能。分子遗传学的发展更需要现代科学技术，特别是物理学家和化学家的专长。上个世纪中期，最先提取细胞中核酸的是物理学家米歇被认为是分子遗传学之父。

在噬菌体遗传研究上作出出色成绩的德尔布吕克就是业余从事遗传学研究的物理学家。提出DNA双螺旋结构的生物化学家克里克，除了自己的工作，主要是结合了晶体学家用X射线分析DNA结构所取得的成果，和化学家们对DNA的碱基成分分析而得到的数据为基础所得到的结论。今天从事数理化工作的人中间，还有不少人对于遗传学抱有浓厚的兴趣，并将继续寻找基础遗传学上对他们富有魅力的课题。由于他们的工作，使电镜、超速离心、电泳、分析仪和计算机等涌向现代遗传学的研究。如果没有这些现代化技术装备，遗传学是不会取得如今的重大成果的。医学和社会科学工作者对人类遗传学、免疫遗传学、毒理遗传学、优生遗传学和行为遗传学更有兴趣（见第六章）已知和遗传有关的疾病已超过三千多种，如何防止遗传疾病，改造和提高人类的素质，保护人类的生活环境等，实际上不仅是医学和社会科学家，而且是大家所关心的问题。某些遗传特性，如血型、指纹等，用于社会治安、案例的侦破等方面，提供了可靠证据。所以说遗传学已经成为一门广泛应用的学科。

在大力开展生物工程（见第十一章）工作的今天，作为生物工程的基础理论，遗传学的研究需要更多求助于数理化的理论和新技术。正象谈家桢教授所指出的那样，遗传学的飞速发展，在很大程度上得助于细胞学、化学、物理学、数学等学科的相互渗透，使人们对遗传物质的认识从抽象的符号到客观的实体，从细胞到细胞核、到染色体，再进入DNA分子内部。今后遗传学的进一步发展，必定会对其他学科提出更高的要求，其他有关学科的发展，也必将促进遗传学的发展……在培养人材时，在加强基础理论和基础操作的同时，应重视学科之间的渗透和交流”。