



高等教育“十一五”国家级规划教材

全国高等农林院校“十一五”规划教材

动物遗传学

李 宁◎主编

第三版



ongwu-
yichuan xue

 中国农业出版社

普通高等教育“十一五”国家级规划教材
全国高等农林院校“十一五”规划教材

动物遗传学

第三版

李宁 主编

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

动物遗传学/李宁主编. —3 版. —北京: 中国农业出版社, 2011. 6

普通高等教育“十一五”国家级规划教材 全国高等农林院校“十一五”规划教材

ISBN 978-7-109-15684-5

I. ①动… II. ①李… III. ①动物遗传学—高等学校—教材 IV. ①Q953

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 092820 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 100125)

策划编辑 武旭峰

文字编辑 武旭峰

北京通州皇家印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行

1980 年 6 月第 1 版

2011 年 7 月第 3 版

2011 年 7 月第 3 版北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 21.75

字数: 516 千字

定价: 34.50 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

第三版编审者

主 编 李 宁 (中国农业大学)

副主编 赵兴波 (中国农业大学)

参 编 (按姓名笔画为序)

陈 宏 (西北农林科技大学)

周荣家 (武汉大学)

赵要风 (中国农业大学)

徐宁迎 (浙江大学)

黄路生 (江西农业大学)

谢 庄 (南京农业大学)

审 稿 吴常信 (中国农业大学)

第二版编审者

主 编 李 宁（中国农业大学）

编 者 （按姓名笔画排序）

李 宁（中国农业大学）

陈 宏（西北农林科技大学）

赵兴波（中国农业大学）

徐宁迎（浙江大学）

黄路生（江西农业大学）

谢 庄（南京农业大学）

审 稿 吴常信（中国农业大学）

第 一 版 编 者

主 编 吴仲贤（北京农业大学）

编 者 彭中镇（华中农学院）

吴显华（华南农学院）

平福增（江苏农学院）

张 斌（甘肃农业大学）

盛志廉（东北农学院）

吴仲贤（北京农业大学）

[illegible]

此次修订是在第二版的基础上进行的，主要做了以下几方面的工作：

(2) 听取和收集读者的意见, 修改上一版内容中的遗漏和错误。如对一些图表做了修改、更换和调整; 补充了部分章节的习题等。

本次修订的具体编写分工为：李宁教授编写第一章；黄路生教授编写第二章，第三章，第六章的第四、第五节，第九章的第一节；陈宏教授编写第四章的第一、第二、第三节，第六章的第一、第二、第三节，第十一章；赵兴波教授编写第四章的第四节和第十章，并对全书做了校对和部分内容的补缺；谢庄教授编写第五章；徐宁迎教授编写第七章，第九章的第二、第三、第四节；赵要风教授编写第八章；周荣家教授编写第十二章。

李 宁

2011 年 5 月

【第二版前言】

[illegible]

当全国高等农业院校教学指导委员会委托我们修订《动物遗传学》，并作为“面向 21 世纪课程教材”时，我们既感到非常兴奋更感到了重大的责任，因为由我国动物遗传学泰斗吴仲贤先生主编的第一版《动物遗传学》教材，凝聚了动物遗传学界许多老前辈的心血，并已经成功地培育了几代学子，我们自己也是读着这本经典教科书成长起来的。要继承好第一版教材的风格和精髓，而更重要的是要有所创新、发展和超越，这显然是项十分艰巨的任务。然而，第一版《动物遗传学》毕竟是 20 多年以前出版的，而在这 20 多年来，遗传学研究取得的成就几乎改变了整个生物学研究的面貌和历程。因此，我们几位从事动物遗传学研究和教学的中青年教师也感到有必要重新编写第二版《动物遗传学》。

动物遗传学作为遗传学的一个分支，是动物育种学的理论基础和畜牧兽医学科的基础课程。我们编写小组在继承第一版教材的特点和风格基础上，对教材内容进行了重新组合，不仅覆盖了原教材的全部教学内容，同时也补充了20多年来一些新的代表性研究进展，力图使之成为反映理论知识系统和前沿并且联系实践的新教材。

全书共分十一章，第一章为绪论；第二、三、四章主要讲述基因、遗传信息传递和变异的物质基础和规律；第五章讲述经典遗传学的基本定律；第六、七章主要讲述群体遗传学和数量遗传学基础。针对动物遗传学的学科发展特点，我们还编写了三章全新的内容，即免疫分子遗传学基础、动物基因组学基础和非孟德尔遗传；针对畜牧兽医学科本科生缺少分子生物学实验基础知识的情况，编写了第十一章动物遗传工程原理。具体编写分工为：中国农业大学李宁教授编写了绪论和第八章；江西农业大学黄路生教授编写了第二章、第三章、第六章的第四和第五节以及第九章的第一节；西北农林科技大学陈宏教授编写了第四章的第一、二、三节和第六章的第一、二、三节以及第十一章；南京农业大学谢庄教授编写了第五章；浙江大学徐宁迎教授编写了第七章和第九章的第二、三、四节；中国农业大学赵兴波副教授编写了第四章的第四节和第十章。全书由李宁教授统稿和

定稿。尽管我们做了最大的努力，但囿于我们的学识水平，难免存在许多不妥之处（例如，我们没有系统涉及基因调控个体发育机理的内容），敬请同行师生批评指正。

衷心感谢中国科学院院士吴常信教授在百忙中审阅了全部书稿，并提出了许多宝贵的意见，同时还为本教材作了序，使我们感受到了前辈们的严谨治学态度和奖掖后生的热情。最后，我们还要衷心感谢动物遗传学界前辈和同行们的支持以及中国农业出版社的热心帮助！

李 宁

2002年12月

[illegible]

《动物遗传学》编写小组

□ □

• 1 •

第四节 连锁与互换	117
第五节 性别决定与伴性遗传	126
习题	129
第六章 群体遗传学基础	132
第一节 基因频率与基因型频率	132
第二节 遗传平衡定律	134
第三节 影响基因频率和基因型频率的因素	143
第四节 遗传多样性	154
第五节 分子进化	158
习题	163
第七章 数量遗传学基础	165
第一节 数量性状的遗传特征	165
第二节 通径分析	167
第三节 重复力	172
第四节 遗传力	176
第五节 遗传相关	183
第六节 线性模型与非线性模型	189
习题	193
第八章 免疫遗传学基础	195
第一节 免疫学的基本概念	195
第二节 抗体	199
第三节 主要组织相容性复合体	205
第四节 T 细胞抗原识别和活化	208
第五节 补体系统	212
习题	215
第九章 动物基因组学基础	216
第一节 动物遗传标记	216
第二节 基因图谱	223
第三节 基因定位方法	231
第四节 动物基因组学	245
习题	250
第十章 非孟德尔遗传	252
第一节 非孟德尔遗传现象	252
第二节 母体效应	253

第三节	剂量补偿效应	255
第四节	基因组印迹	261
第五节	核外遗传	264
习题		271
第十一章	动物基因工程	272
第一节	基因工程概述	272
第二节	基因操作中的工具酶	272
第三节	基因工程的载体	281
第四节	获取真核生物目的基因的方法	288
第五节	DNA 体外重组与基因转移	297
第六节	重组体的筛选与鉴定	301
第七节	转基因动物技术	307
第八节	动物克隆技术	312
第九节	基因诊断	314
习题		317
第十二章	发育遗传学基础	318
第一节	遗传与发育的交叉	318
第二节	研究发育遗传的模式动物系统	320
第三节	发育遗传的基本原理	322
习题		328
主要参考文献		329

[illegible]

绪论

1906年，英国生物学家 William Bateson 建议用遗传学 (genetics) 一词来表示专门研究遗传和变异规律的新兴学科。那么什么是遗传呢？我们知道，生命有多种繁殖方式，如无性繁殖和有性生殖，而繁殖的本质是保证生命在世代间的延续，并使生命的表征基本稳定或相似，即所谓的“种瓜得瓜，种豆得豆”，这种现象就是“遗传” (heredity)。那么什么是变异呢？我们也知道，同一物种内的不同个体，千差万别，甚至是同卵双生的兄弟或姐妹，也不可能完全相同，即所谓的“世界上不会有完全相同的两朵花”，这种现象就是“变异” (variation)。遗传和变异是生命最基本和最普遍的特征。

对遗传学规律的探索可以追溯到人类历史的早期，并且连延不断；但真正开始系统发现遗传学规律还是在 19 世纪，以奥地利修道士孟德尔（Gregor Johann Mendel）著名的豌豆杂交试验为起点。

1856—1865 年间，孟德尔在他的奥地利布隆修道院中用豌豆进行杂交试验，发现了遗传学中的两条基本规律，即分离定律（law of segregation）和自由组合定律（law of independent assortment），并于 1866 年在布隆博物学会会刊上发表题为《植物杂交试验》的论文，其中写道，遗传是以彼此独立的一定的因子为基础，这些因子向下一代植株的传递是以可预测的比例发生，每一因子负责指导某一特定性状的表达。孟德尔之所以能够在前人工作的基础上，独立发现这些基本遗传规律——孟德尔遗传定律，是因为正确地使用了统计学方法。他所描述的可遗传因子，在 1909 年被丹麦生物学家 Wilhelm Johannsen 命名为“基因”（gene）。

孟德尔的巨大发现实际上一开始并未引起科学界的关注，直至 1900 年，荷兰阿姆斯特丹大学的教授 Hugo De Vries，德国土宾根大学的教授 Carl Erich Correns 和奥地利维也纳农业大学的年轻讲师 Erich Tschermak Von Seysenegg 几乎同时重新发现了孟德尔遗传定律，并在各自的实验中得到了证实，从而引起了科学界的广泛重视，也标志着经典遗传学时代的开始。

1903 年, Walter Stanborough Sutton 和 T. Boveri 注意到孟德尔遗传因子在杂交实验过程中的传递行为, 与配子形成和受精过程中染色体的行为完全平行, 因而提出了表达性状的遗传因子位于细胞核内染色体上的假设, 并由此奠定了遗传的染色体学说。

1910 年, Thomas Hunt Morgan 和他的 3 位杰出学生——Calvin Blackman Bridges、Hermann Joseph Muller 和 Alfred Henry Sturtevant, 以果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 为材料进行了大量的遗传试验, 发现了性状连锁现象, 并证明了其本质是由于控制这样一些性状的基因呈线性形式排列在染色体上, 因此基因的传递同基因所在的染色体的传递完全连

锁。这就是经典遗传学中的第三个基本规律——遗传连锁规律。1913年, Alfred Henry Sturtevant 绘制出了果蝇的遗传连锁图谱, 标明了基因在染色体上的排列顺序, 这也是世界上第一张遗传连锁图谱。1926年, Thomas Hunt Morgan 发表了著名的《基因论》, 首次系统地阐明了基因在上下代之间的传递规律。

1930年到1932年, Fisher R. A.、Wright S. 和 Haldane J. B. S. 发表了一系列论著, 如《自然与人工选择的数学原理》、《孟德尔式种群的进化》等, 建立了利用数理统计方法分析遗传变异和推断遗传群体参数的理论, 基本上奠定了群体遗传学和数量遗传学的数学分析基础。

对遗传的物质基础的确定工作是在1944年, 由 Oswald Theodore Avery 等人所做的著名的肺炎链球菌的转化实验来完成的, 近乎纯品 DNA 转化的事实表明, 遗传物质是 DNA 而不是蛋白质。1952年, Alfred Day Hershey 和 Martha Chase 再次通过噬菌体的感染实验证明了主要是 DNA 进入寄主细胞, 并可产生新的噬菌体, 显示了只有 DNA 才是联系亲代和子代的遗传物质。

对于基因是如何发挥功能的机理研究, 可以追溯到1942年 George Wells Beadle 和 Edward Lawrie Tatum 等人的工作。他们用红色链孢霉 (*Neurospora crassa*) 为研究材料, 揭示了基因与生理生化、分子结构和诱导突变的内在联系, 证明了基因是通过酶来起作用的规律, 从而建立了“一个基因一种酶”的学说。那么, 基因又是如何响应外界环境变化, 如何指导酶或蛋白质合成和在细胞内如何协调工作的呢? 1961年, Francois Jacob 和 Jacques Lucien Monod 通过对细菌利用乳糖等一系列的实验, 初步解析了这些问题, 并由此提出了著名的操纵子 (operon) 学说。

基因的物质基础是 DNA, 那么 DNA 的结构是怎样的呢? 1953年4月25日, 英国《Nature》杂志171卷737~738页, 刊登了时年仅25岁的美国学者 James Dewey Watson 和37岁的英国学者 Francis Harry Compton Crick 的研究论文, 题为“A Structure for deoxyribonucleic acid”。尽管全篇论文的篇幅只有3/4页, 但却准确地阐明了 DNA 的双螺旋分子结构, 标志着遗传学从此迈进了分子遗传学的新时代。

DNA 的分子结构被阐明后, 从此分子遗传学取得了飞速的发展。1958年, Matthew Meselson 和 Franklin Stahl 证明了 DNA 复制的模式——半保留复制; 1961年, Francois Jacob 和 Sydney Brenner 在 Francis Harry Compton Crick 等人工作的启发下, 阐明了基因指导蛋白质合成的分子过程; 1966年, Marshall Warren Nirenberg 和 Har Gobind Khorana 破译了全部的三联体“遗传密码”。这些学者的工作, 奠定了今天分子遗传学研究的基础。

进入20世纪70年代后, 分子遗传学已经涉及生物学研究的各个领域, 并开始创造新的技术。1970年, H. Temin 和 D. Baltimore 各自独立地在一些 RNA 病毒中发现了依赖于 RNA 的 DNA 复制酶——逆转录酶; 1971年, D. Nathans 和 H. O. Smith 发现了能够在特定位点切割 DNA 的特异性酶——限制性内切核酸酶, 1972年, Paul Berg 首次在体外进行了 DNA 重组; 1973年, Herb Boyer 和 Stanley Cohen 利用质粒克隆了外源 DNA; 1977年, Walter Gilbert 和 Frederick Sanger 发明了确定 DNA 序列的方法; 1985年, Kary Mullis 发明了聚合酶链式反应技术, 这些工具和技术的发展奠定了今天遗传工程技术的基础。

遗传学历经100多年的发展, 几乎和生物学的各个学科进行了结合和相互渗透, 孕育了一批边缘学科; 而遗传学自身的研究, 也在利用化学、物理学、数学和计算机科学的最新成

就，或与这些学科进行融会。遗传学根据研究对象的不同已经派生出许多分支：如根据生命组成水平的不同，可以分为细胞遗传学、分子遗传学、群体遗传学、进化遗传学等；根据生命现象的不同，又可以分为发育遗传学、行为遗传学、免疫遗传学、肿瘤遗传学等；根据研究物种的不同，也可以分为人类遗传学、植物遗传学、动物遗传学、微生物遗传学等；还可以根据研究手段的不同来分，如辐射遗传学、毒理遗传学等。遗传学还促成了新的学科诞生，如基因组学、生物信息学等。尽管这些分支繁杂，但它们既有共同的联系，也有各自的特征。如数量遗传学和进化遗传学都几乎是以群体遗传学的理论为基础，群体遗传学研究的是基因在整个群体中的频率分布和变异速度，特别是在不同干扰因素影响下，基因频率如何变化和达到新的平衡。如果探讨影响这种变化和平衡因素主要来自于长期的千百万代的自然选择问题，那么就称为进化遗传学；而如果探讨影响这种变化和平衡的因素主要来自于短期的人工选择问题，特别是数量性状在短期内的改进问题，那么就称为数量遗传学。

可以这样说，遗传学极大地推动了人类社会的发展，人类医疗保健的提高、动植物新品种的培育、生态环境的改善等，无不与遗传学规律的应用有关。但是否可以认为生命科学上的重大问题都已经由遗传学研究基本解决了呢？如生命是如何起源的；个体是如何发育而成的；数量性状是如何形成的；基因组动态的机理是什么；物种还将如何进化等等。应该说这些问题都在涉及之中，但没有任何迹象表明，人类能够在短时期内解决这些问题。

今天，许许多多物种的基因组序列已经或者即将全部精细测定，这将使遗传学研究进入一个崭新的世界，为利用遗传学规律解决生命科学中的重大问题提供了强大的资源；而另一方面，也可能是使遗传学研究面临更为艰巨、影响也将更为久远的新问题，而这正是遗传学永葆青春的魅力所在。

[illegible]

第一节 遗传物质——核酸

早在 1868 年, 瑞士生物化学家 J. T. Miescher 从外科绷带上的脓细胞核中分离出一种富含磷的酸性物质, 定名为核素 (nuclein), 后称为核酸 (nucleic acid), 但他的这项重大发现和孟德尔的遗传法则的命运相同, 没有受到人们的重视。从 19 世纪中期到 20 世纪初, 科学家们一直都认为遗传物质是蛋白质, 直到 20 世纪 30 年代末, 人们才逐渐将核酸化学的研究和细胞的功能联系起来, 并最终于 1944 年由 Avery 等人证实遗传物质是核酸而不是蛋白质。

1928年，英国人 Frederick Griffith 的肺炎链球菌 (*Streptococcus pneumoniae*) 转化实验导致了遗传物质的发现。肺炎链球菌有两种类型，一种是光滑型 (S 型)，在培养基上形成光滑菌落，其细胞壁的外面有一层多糖荚膜，具有毒性，感染小鼠会导致小鼠患败血症而死亡，但经热处理被杀死后便丧失感染能力。另一种为粗糙型 (R 型)，在培养基上形成粗糙型菌落，无荚膜和毒性，感染小鼠不会令小鼠死亡。S 型和 R 型还可按血清免疫反应不同，分成许多抗原型，如 SI、SII、SIII、RI、RII 等。

• 4 •