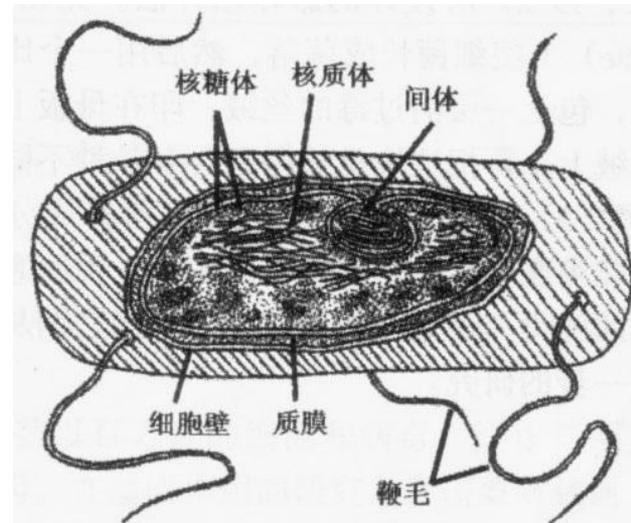


# 第 9 章 细菌和病毒的遗传

## 第一节 细菌和病毒的特点

## 第二节 细菌的遗传分析

## 第三节 噬菌体的遗传分析



# 第一节 细菌和病毒的特点

一、细菌的特点及培养技术

二、病毒的特点及种类

三、细菌和病毒在遗传研究中的优越性

四、细菌和病毒的拟有性过程

# 一、细菌的特点及培养技术

- ◆所有的细菌都是比较小的细胞，约1-2 $\mu\text{m}$ 长，0.5 $\mu\text{m}$ 宽。由一层或多层膜或壁所包围。细菌细胞中为含有许多核糖体的细胞质，以及含DNA的区域，即拟核。
  - ◆其DNA主要是以单个主染色体(main chromosome)的形式存在。
  - ◆质粒
- 大肠杆菌(*Escherichia coli*)

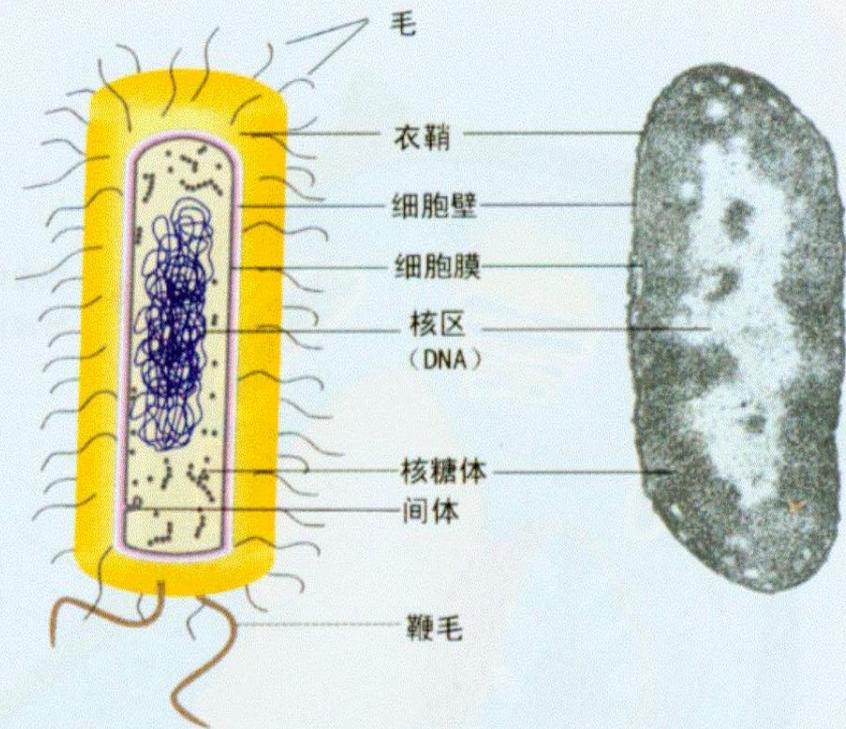
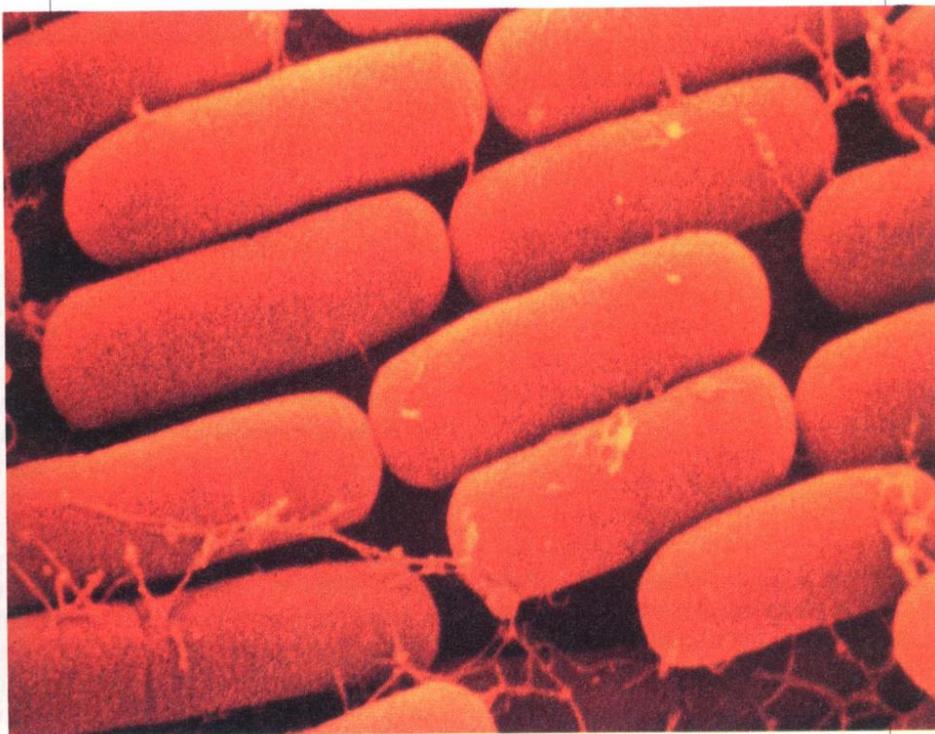
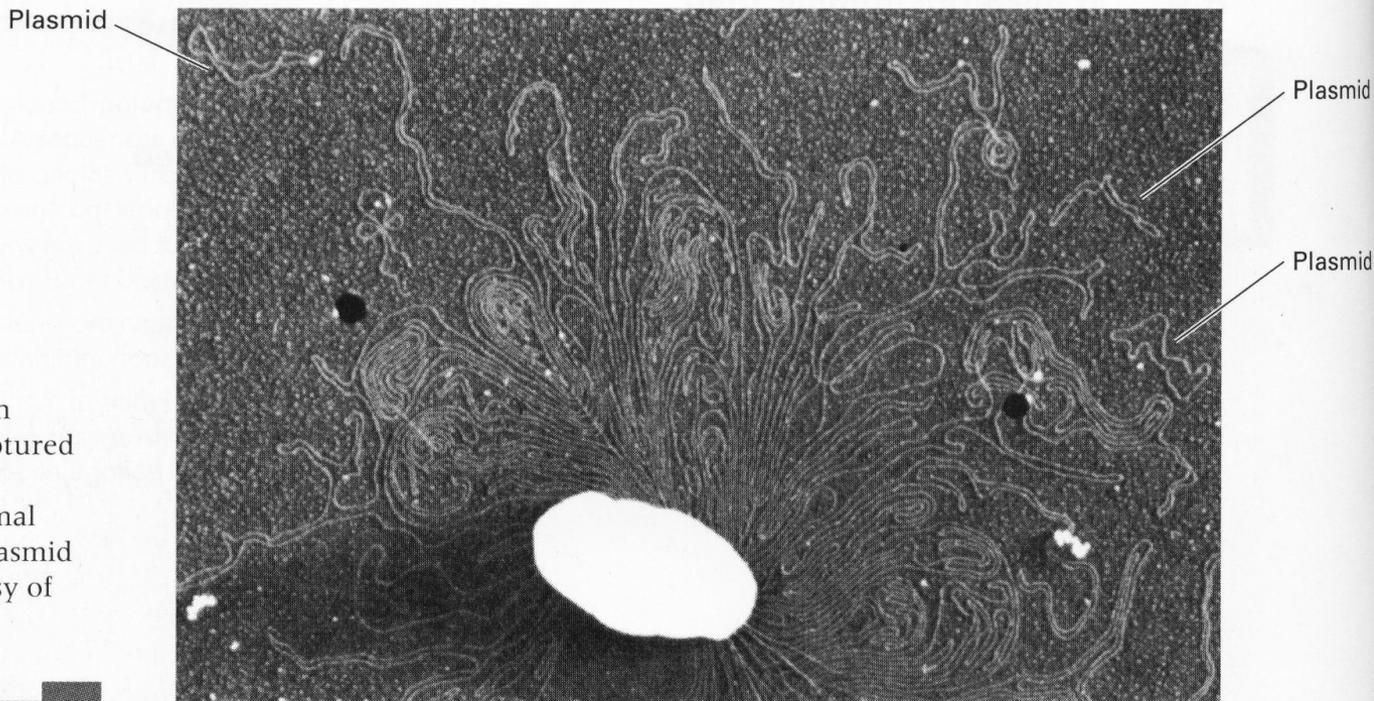


图 3-9 细菌细胞的透射电子显微镜照片 (右) 及模式图 (左)

## 大肠杆菌(*Escherichia coli*)的电子显微镜照片 (左) 及结构模式图 (右)

**Figure 8.1** Electron micrograph of a ruptured *E. coli* cell, showing released chromosomal DNA and several plasmid molecules. [Courtesy of David Dressler and Huntington Potter.]

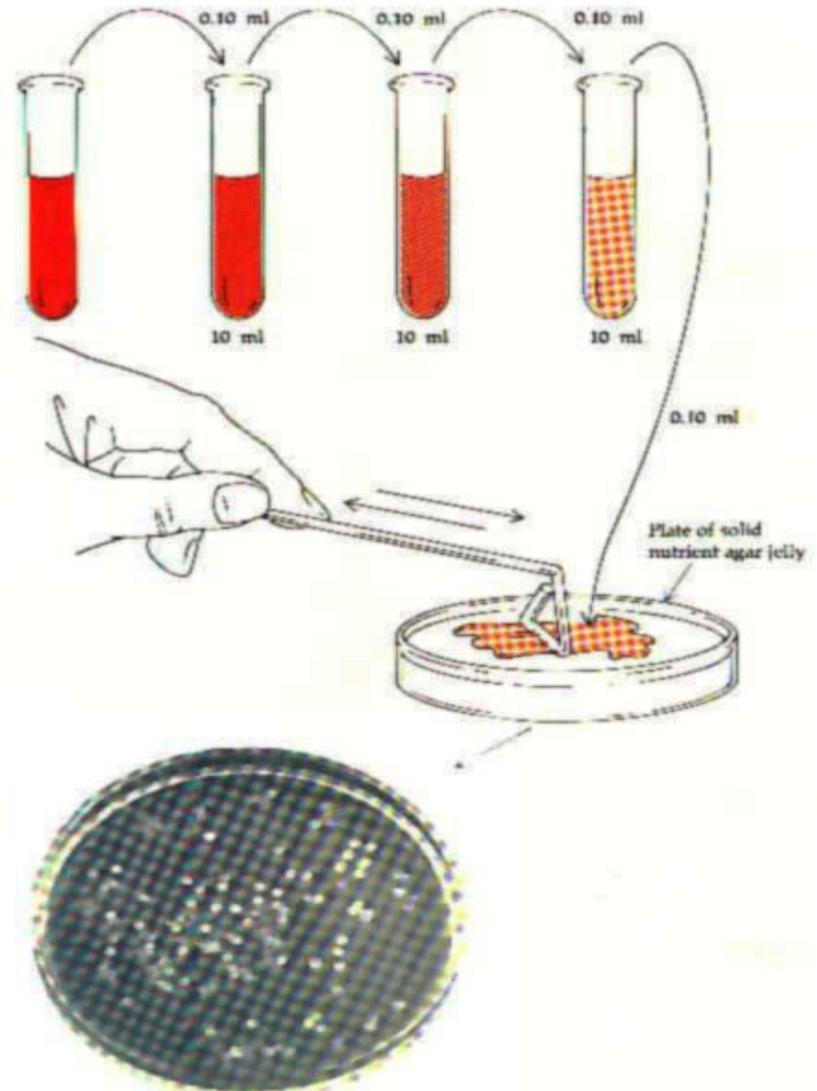


大肠杆菌拟核的电子显微镜图，显示释放出的染色体DNA及数个质粒DNA

# 细胞计数(培养物细胞浓度)

是微生物学的基本实验技术，基本方法是：

- 对原培养物连续稀释；
- 进行平板涂抹培养；
- 每个细胞形成一个菌落计数；
- 根据稀释倍数计算原培养物中的细胞浓度。



# 平板培养

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

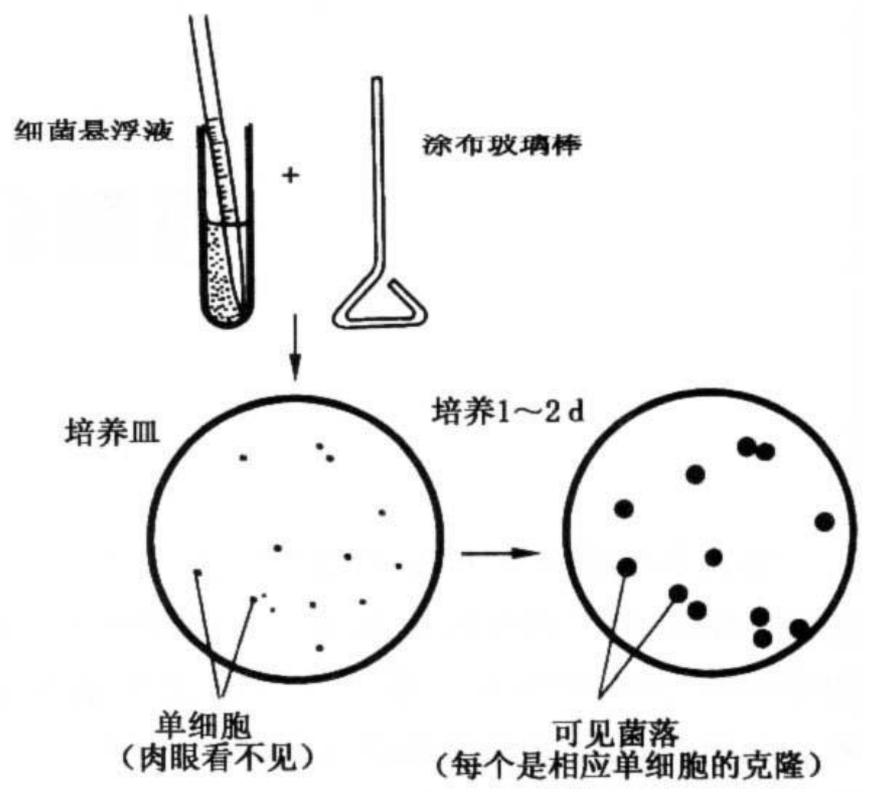


图 7-2 细菌的平板培养

- 挑取由单个细胞繁殖的菌落进行培养，可获得由一个细胞繁殖而来的纯系。
- 采用平板表面涂布法或划线法可以获得单菌落——“菌种纯”。
- 采用显微操纵器进行菌丝尖端切割等方法从单个细胞直接培养建立纯系——“菌株纯”。

- ◆细菌的表现型可分为三种：菌落形态、营养需求和抗感性。
- ◆营养缺陷型的筛选、鉴定：
  - 营养突变型的筛选、鉴定方法与红色面包霉生化突变型的鉴定方法基本一致。
- ◆其它突变类型的筛选、鉴定：
  - 对于其它的突变类型(如温度敏感型)，也可以通过培养条件的选择培养来筛选与鉴定。

# 影印培养法

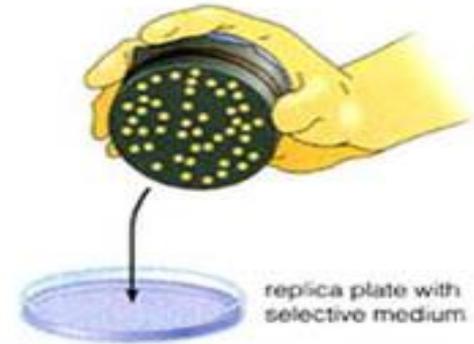
高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

(1) 最初的培养基必须是非选择性的，即各种突变型都能够在其上生长；

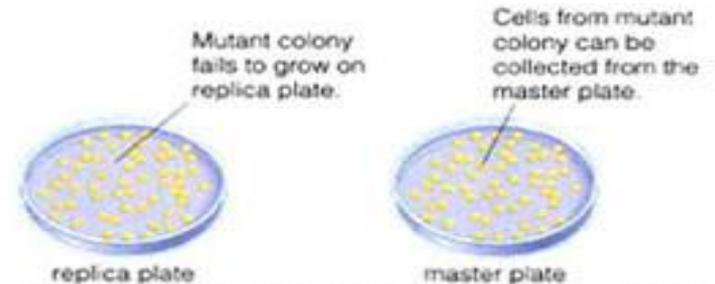
(2) 必须采用适当的方法如涂布或划线法，使培养物菌落之间分开。



**a** A sterile piece of velvet is pressed on a master plate with bacterial colonies growing on nonselective medium. The velvet picks up cells from the colonies.



**b** The velvet is pressed onto a replica plate with selective medium so that it places cells on the plate in the same positions as the colonies on the master plate.



**c** The cells on the replica plate are allowed to grow into colonies. Any colony present on the master plate but missing from the replica plate is a mutant. Its growth on the selective medium. Cells from the mutant colony can then be collected from the master plate.

## 二、病毒的特点及种类

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 病毒没有细胞结构，既不属于原核生物，也不属于真核生物。
- 病毒结构十分简单，仅含一种核酸（**DNA**或**RNA**）和一个蛋白质外壳。

蛋白质外壳保护遗传物质，并参与感染宿主细胞的过程。在病毒中没有合成蛋白质外壳所必须的核糖体。

- 病毒必须感染活细胞，改变和利用活细胞的代谢合成机器，才能合成新的病毒后代。

## 二、病毒的特点及种类

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 宿主类型：菌类病毒、动物病毒和植物病毒
- 遗传物质的性质：单链DNA、单链RNA、双链DNA和双链RNA。
- 感染细菌的病毒又叫噬菌体(bacteriophage)。  
与宿主细胞的相互关系：烈性(virulent)、温和(temperate)噬菌体。

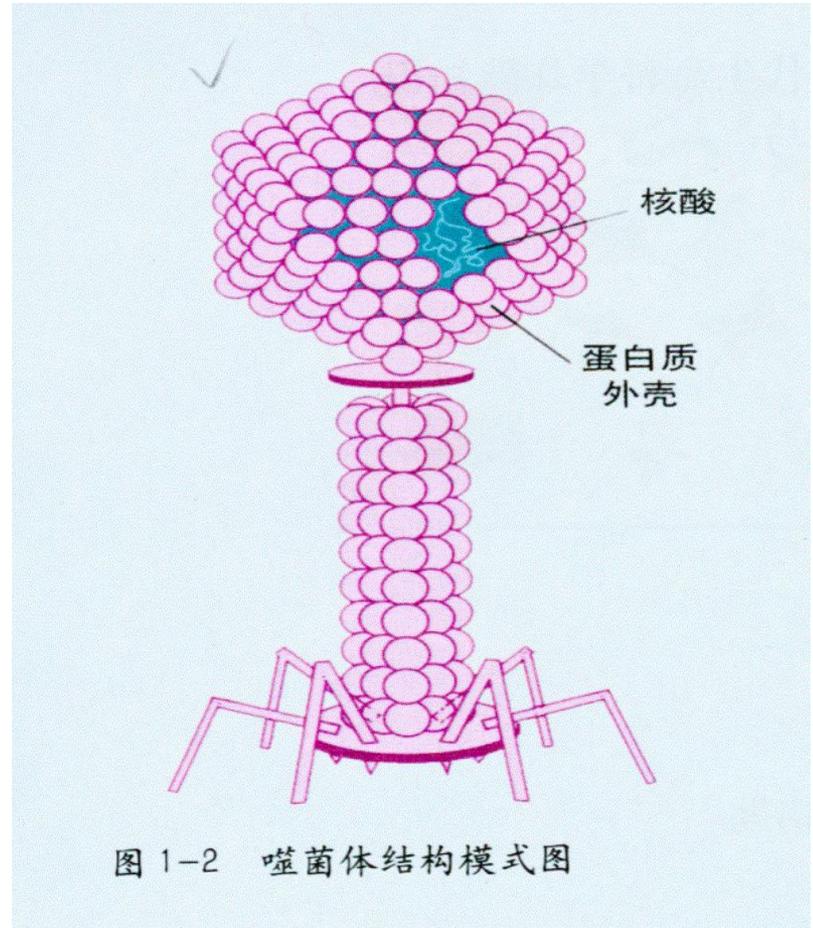
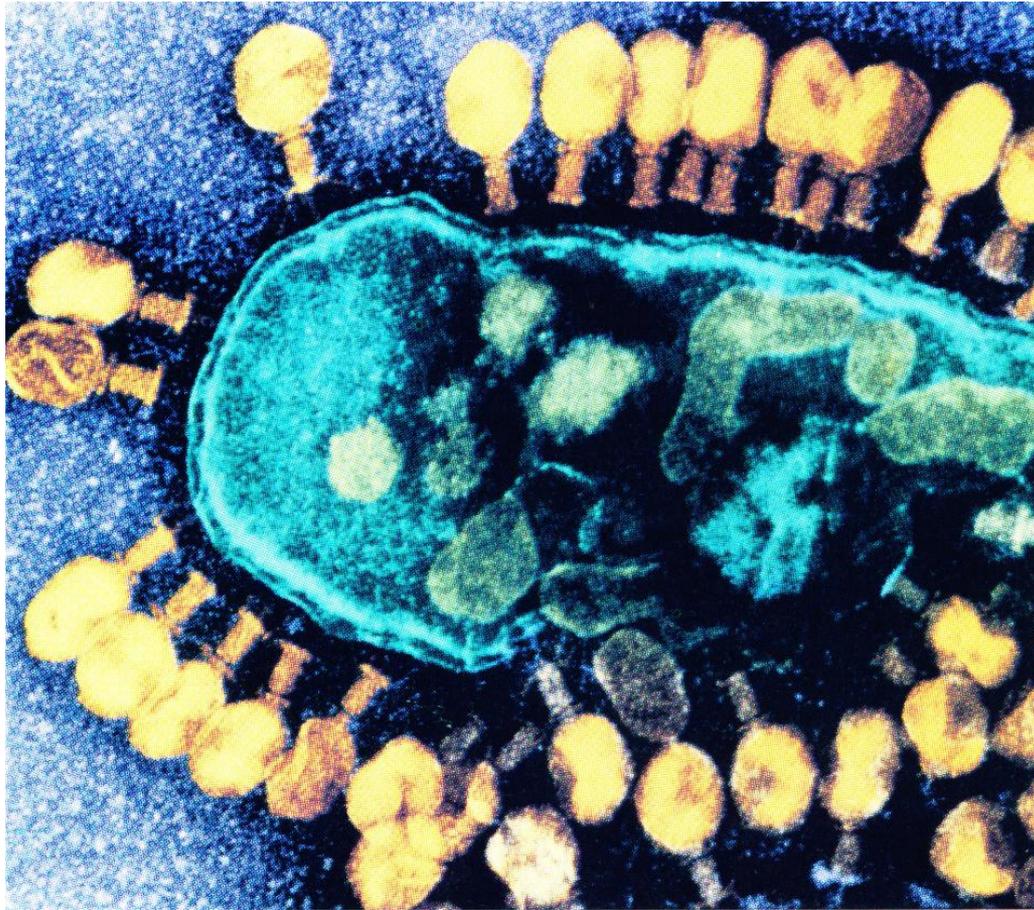


图 1-2 噬菌体结构模式图

## T4噬菌体

# 三、细菌和病毒在遗传研究中的优越性

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 繁殖世代所需时间短；
- 易于操作管理和进行化学分析(纯培养与代谢产物累积)；
- 便于研究基因的作用(突变型生长条件与基因作用)；
- 便于研究基因的突变(表现与选择)和重组(重组群体大、选择方法简便有效)；
- 可作为研究高等生物的简单模型
- 便于进行遗传操作

## 四、细菌和病毒的拟有性过程

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 细菌和病毒均不存在严格意义上的有性过程。
- 细菌细胞内除了染色体外，还有一些**寄生性复制因子(如噬菌体和质粒)**，它们可以在细胞间传递，形成细菌染色体间以及细菌染色体与核外遗传因子间的重组体。  
这种重组体结构类似于真核生物减数分裂过程中形成的重组体结构。

# 四、细菌和病毒的拟有性过程

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 拟有性过程：引起细菌、病毒间遗传物质转移与重组的过程。
- 细菌细胞的**DNA**的交换重组方式：  
转化、接合、性导、转导

# 第二节 细菌的遗传分析

一、转化

二、接合

三、性导



- **转化(transformation)**是指某些细菌(或其他生物)通过其细胞膜摄取周围供体的**DNA**片段，并将此外源**DNA**片段通过重组整合到自己染色体组的过程。
- 只有当整合的**DNA**片段产生新的表现型时，才能测知转化的发生。转化中接受供体遗传物质的称为**受体(receptor)**。
- 大部分的转化工作是用肺炎双球菌、枯草杆菌和流感嗜血杆菌进行的。

# 细菌转化实验

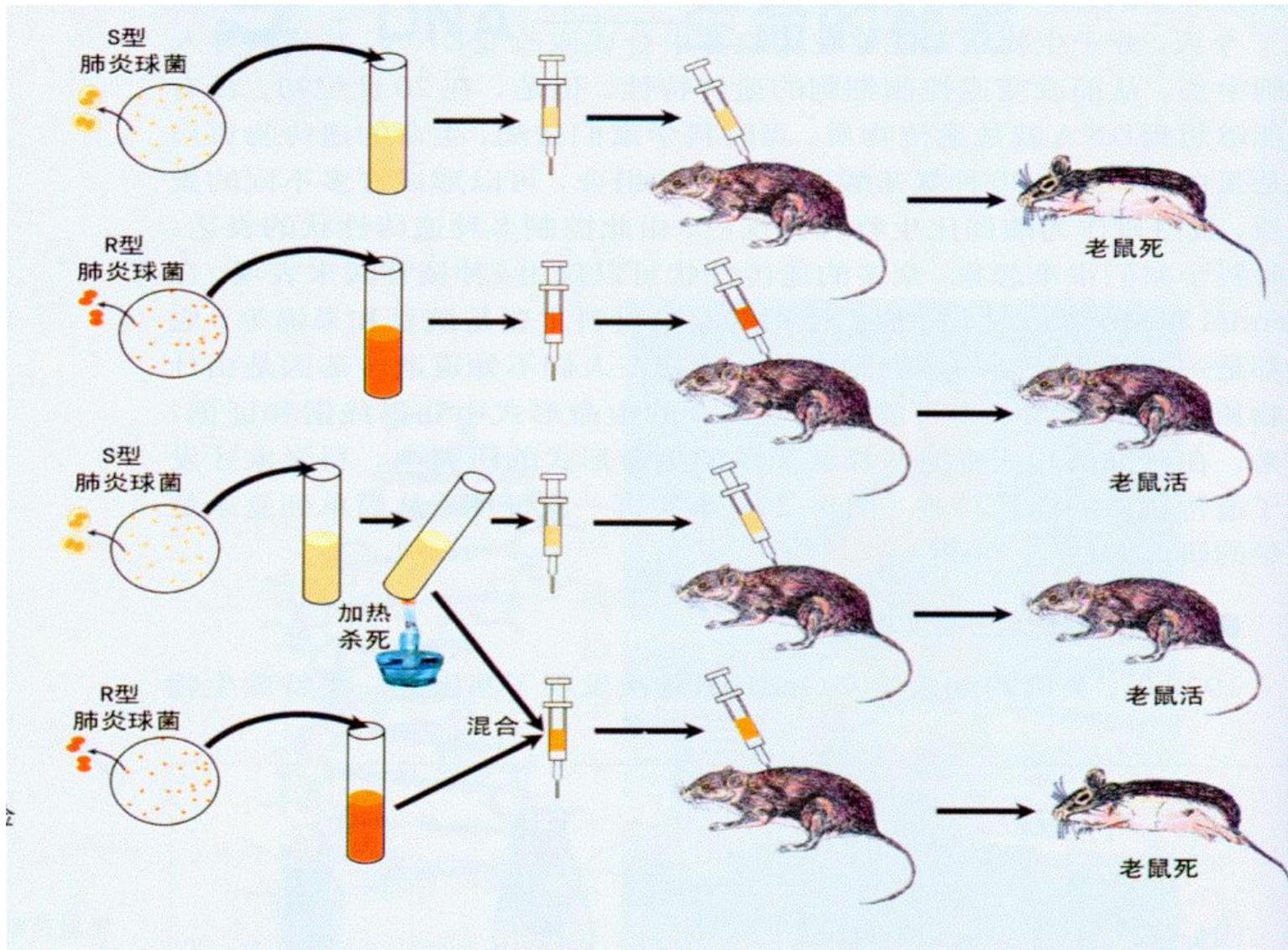
高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

肺炎双球菌：野生型为光滑型，突变型为粗糙型

	荚膜	菌落	毒性	类型
光滑型S	发达	光滑	有	I, II, III
粗糙型R	无	粗糙	无	I, II

# Griffith转化实验

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)



完整版，请访问[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net) 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

## ➤ Griffith认为：

- (有毒)死细菌中的某种物质转移到(无毒)活细菌中，使之具有毒性。
- 这种细菌遗传类型的转变称为转化，引起转化的物质称为**转化因子**。

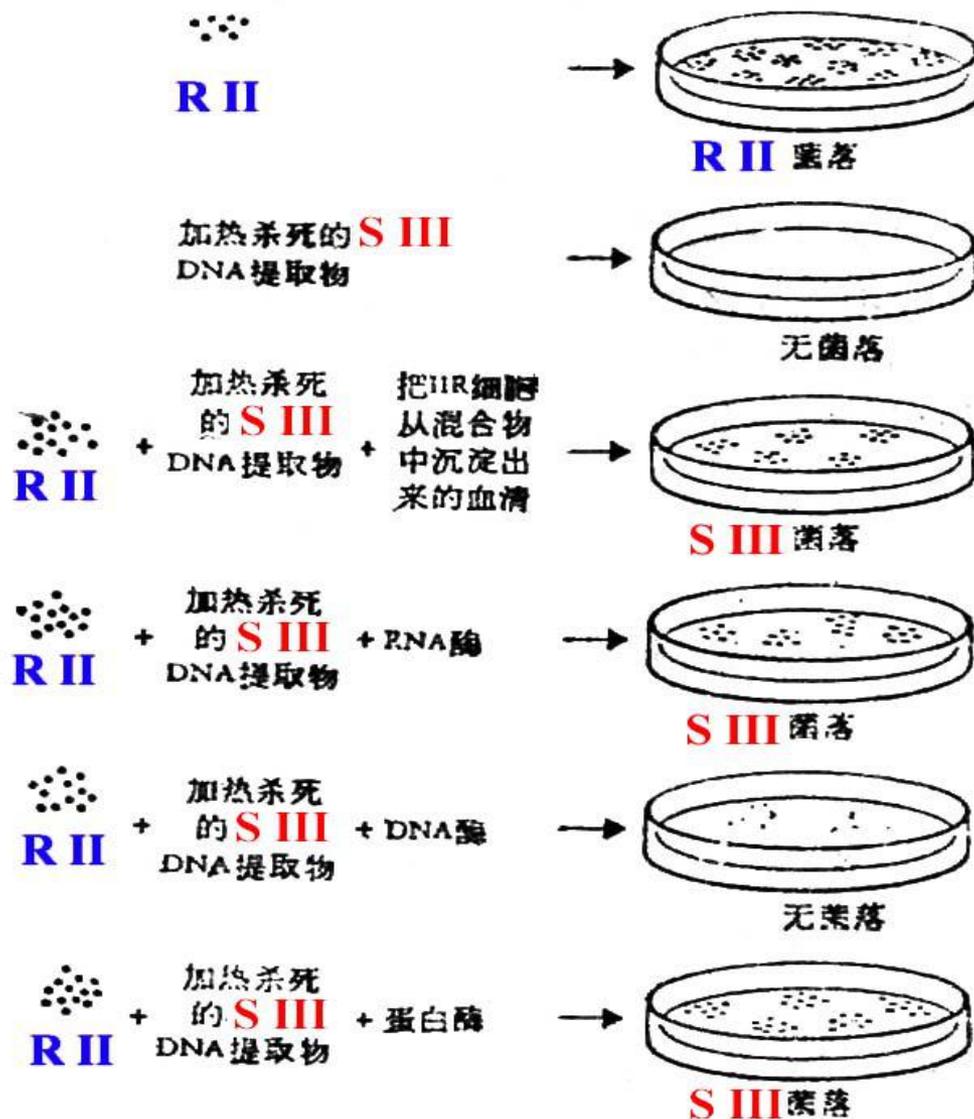
➤体外培养试验：将加热杀死的SIII细菌与无毒RII细菌混合培养，同样导致家鼠死亡。表明：

- 细菌在**培养条件下**也能够实现遗传类型间的定向转化。

# Avery等的转化实验

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

实验结果表明：  
来源于加热杀死的SIII细菌，  
并使RII细菌转化成为SIII型细菌的转化因子是DNA。



## 1、供体DNA与受体细胞间的最初相互作用

- 影响因素包括：转化片段的大小、形态、浓度和受体细胞的生理状态。
- 只有双链、而且相当大的外源DNA片段才能够转化。如肺炎双球菌DNA片段至少800bp，而枯草杆菌最少16000bp。
- 供体DNA分子数目与细胞转化率直接相关。因为在细菌的细胞壁或细胞膜上有一定数量的DNA接受位点，一旦它们达到饱和，再增加DNA也不能提高转化子数量。

- **感受态(competence)** 指细菌能够从周围环境中吸收DNA分子进行转化的生理状态。
  - ◆感受态受表面蛋白质(**感受态因子**)影响。感受态因子可以从感受态细菌中传递到非感受态细菌中，使后者变为感受态。
  - ◆感受态只能发生在细菌生长周期的**某一时期**。有人认为感受态是细胞的DNA合成刚刚完成，而蛋白质合成仍处于活跃的状态。

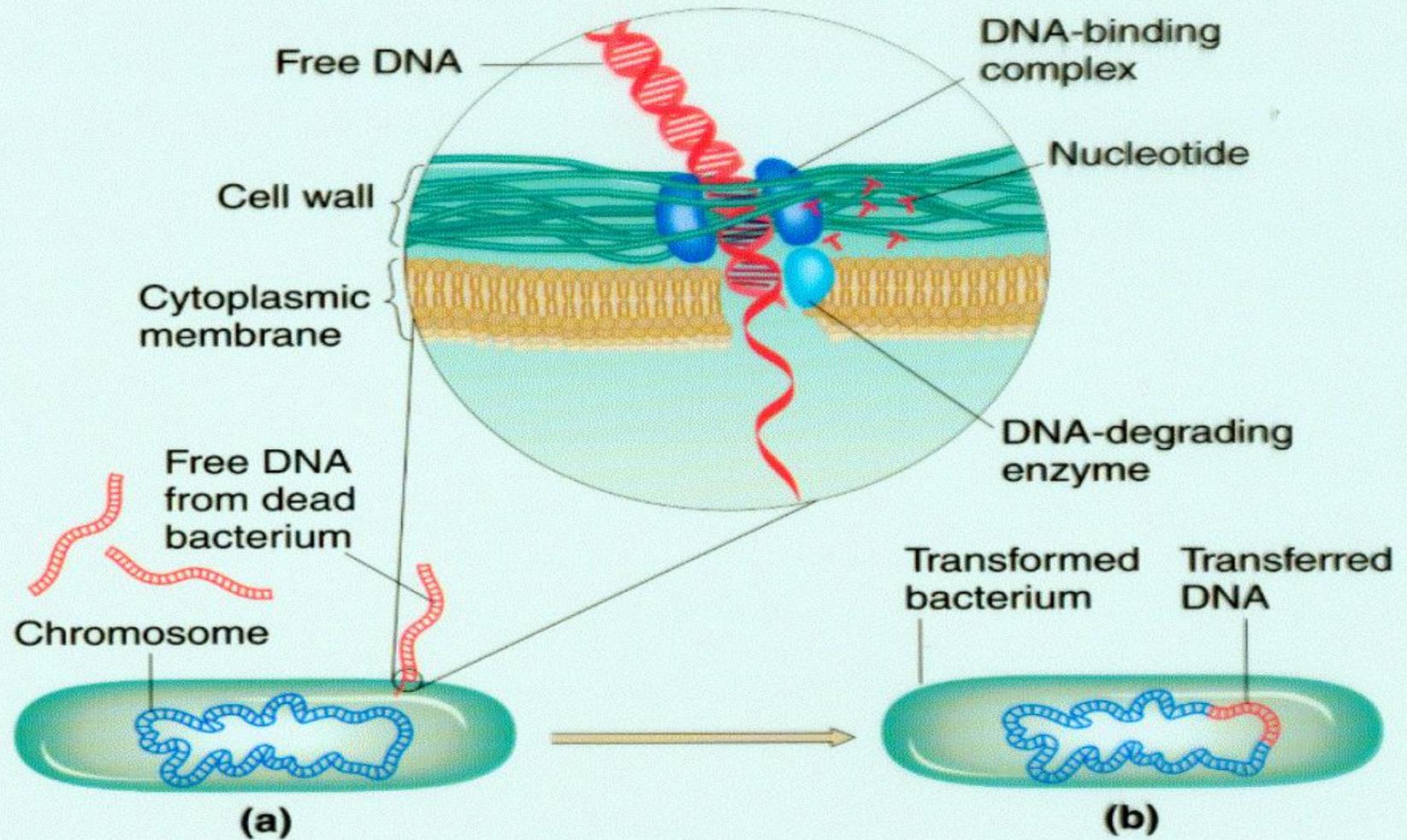
## 2 转化过程

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- ◆ **结合：供体(donor)DNA与受体(receptor)细胞结合**
    - 结合发生在受体细胞特定部位（受体位点）；
    - 结合过程是一个可逆过程（4~5s）。
  - ◆ **穿入：**
    - 一条DNA单链进入细胞，另一条链在膜上降解。
  - ◆ **联会：**
    - 供体DNA片段与相应的受体DNA片段联会。
  - ◆ **整合**
    - 单链的转化DNA与受体DNA对应位点的置换，稳定地掺入到受体DNA中。
- 整合是遗传重组的过程。**

# 转化过程

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)



# (三) 转化和基因重组作图

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 利用**并发（共同）转化**绘制细菌遗传图谱的基本原理：
  - **相邻基因发生共同转化的概率与两者的距离间成正向关系**，基因间距离越近，发生共同转化的频率越高，反之越低。

两个基因紧密连锁时，就有较多的机会包括在同一个DNA片段中，并同时整合到受体染色体中。
  - 通过测定两基因**共同转化的频率**来指示基因间的相对距离。

# (三)转化和基因重组作图

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

## ➤ 黎德伯格：枯草杆菌

$trp_2^+ his_2^+ tyr_1^+$ 为供体，以 $trp_2^- his_2^- tyr_1^-$ 为受体进行转化。

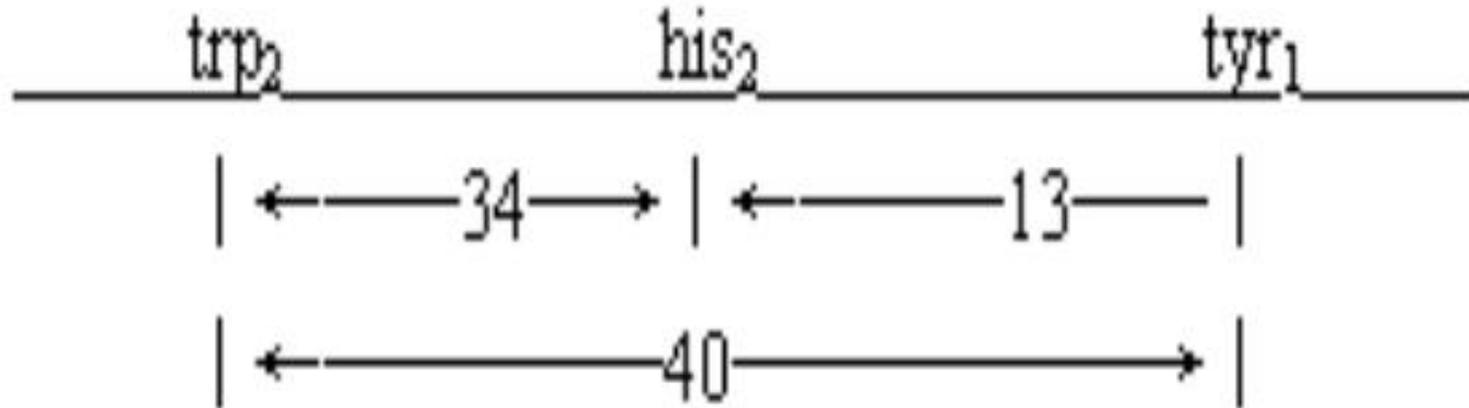
表 7-4 trp2<sup>+</sup>his<sup>+</sup>tyr1<sup>+</sup>(供体) × trp2<sup>-</sup>his2<sup>-</sup>tyr1<sup>-</sup>(受体)的转化子类型及重组值计算

座 位	转 化 子 类 型						
trp <sub>2</sub>	+	-	-	-	+	+	+
his <sub>2</sub>	+	+	-	+	-	-	+
tyr <sub>1</sub>	+	+	+	-	-	+	-
数目	11940	3660	685	418	2600	107	1180
	亲 本 类 型		重 组 类 型		重 组 值		
Trp <sub>2</sub> -his <sub>2</sub>	11940 1180	13120	2600+107 3660+418	6785	$\frac{6785}{19905} = 0.34$		
Trp <sub>2</sub> -tyr <sub>1</sub>	11940 107	12047	2600+1180 3660+685	8125	$\frac{8125}{20172} = 0.40$		
His <sub>2</sub> -tyr <sub>1</sub>	11940 3660	15600	418+1180 107+685	2390	$\frac{2390}{17990} = 0.13$		

# (三)转化和基因重组作图

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

## ► 根据重组值：



**trp2、his2和tyr1是连锁的，其中his2和tyr1连锁紧密，这是因为它们并发转化的频率最高。**

## 二、接合 (conjugation)

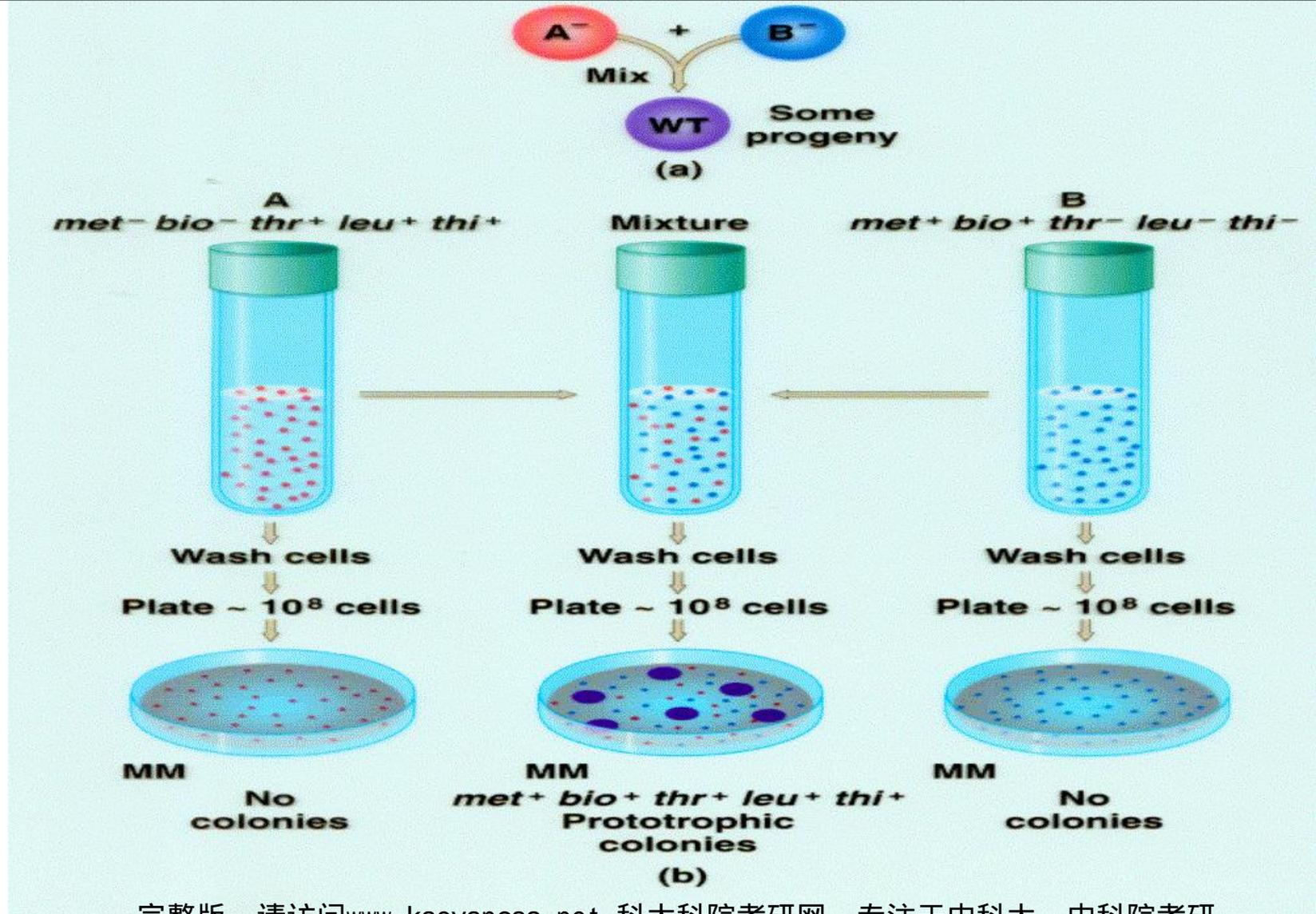
在原核生物中，接合是指遗传物质从供体——“雄性”转移到受体——“雌性”的过程。

黎德伯格和塔特姆大肠杆菌杂交试验：

- 材料：大肠杆菌  $K_{12}$  菌株的营养缺陷型品系  
A 甲硫氨酸缺陷型  $met^-$  和生物素缺陷型  $bio^-$ ；  
B 苏氨酸缺陷型  $thr^-$  和亮氨酸缺陷型  $leu^-$ 。
- 方法：将A、B混和，在基本培养基(固体)上涂布培养。
- 结果：平板上长出原养型菌落  $met^+bio^+thr^+leu^+$ 。  
频率大约为  $10^{-7}$

# 黎德伯格和塔特姆接合试验

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程 访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)



完整版，请访问[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net) 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

# 几种可能解释

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

对上述试验结果原养型菌落可能产生于：

- 亲本细菌A或B发生了回复突变；
- 两品系细胞通过培养基交换养料——互养作用；
- 两品系间发生了转化作用；
- 发生细胞融合，形成了异核体或杂合二倍体。

- ◆ 双营养缺陷型菌株进行试验，已基本排除A或B品系发生回复突变产生原养型细菌的可能。
  - 单基因回复突变的频率约为 $10^{-6}$ ；
  - 双基因回复突变的频率则为 $10^{-12}$ ；

# 互养作用及其排除

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

## ➤ 试验材料：

**A品系： $A^{-}B^{+}T_1^S(\text{met-bio-thr}^{+}\text{leu}^{+}T_1^S)$ ；**

**B品系： $A^{+}B^{-}T_1^R(\text{met}^{+}\text{bio}^{+}\text{thr-leu-}T_1^R)$ 。**

## ➤ 试验方法：

✓ 将A、B品系混合接种在基本培养基表面；

✓ 短时间后喷 $T_1$ 杀死A品系，使其不能持续产生thr与leu供B品系持续生长。

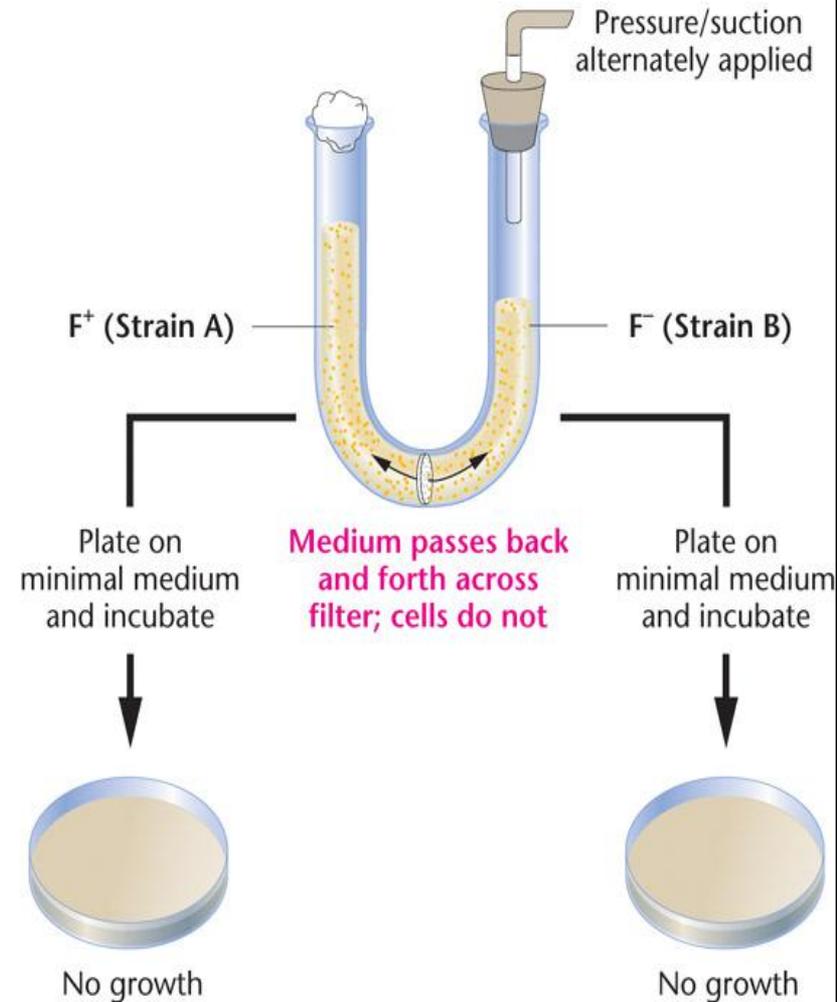
## ➤ 结果与结论：

✓ 仍然出现原养型菌落。表明互养并非原养型菌落出现的原因，而可能发生了遗传重组。

# 转化作用及其排除

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 把品系A的培养液加热灭菌，加入到B品系的培养物中，未得到原养型菌落；表明原养型菌落不是由转化作用产生。
- 戴维斯(Dawis, 1950)的U型管试验(结果没有得到原养型细菌)；
- ◆ 细胞直接接触是原养型细菌产生的必要条件。



# 接合现象的证实

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 经过上述分析可以认为：发生了一种不同于转化的遗传重组方式。
- **Hayes(1952)**研究表明：  
大肠杆菌两种不同菌株(品系)接合过程中**遗传物质的转移是单向的**；
- **接合(conjugation)**：  
遗传物质从供体(donor)转移到受体(receptor)的重组过程。

## (二)、F因子及接合过程

### 1. F因子：

- 大肠杆菌在接合中作供体的能力受细胞内一种**致育因子**(fertility factor; sex factor)控制。
- **F因子**的化学本质是**DNA**，可以自主状态存在于细胞质中或整合到细菌的染色体上。

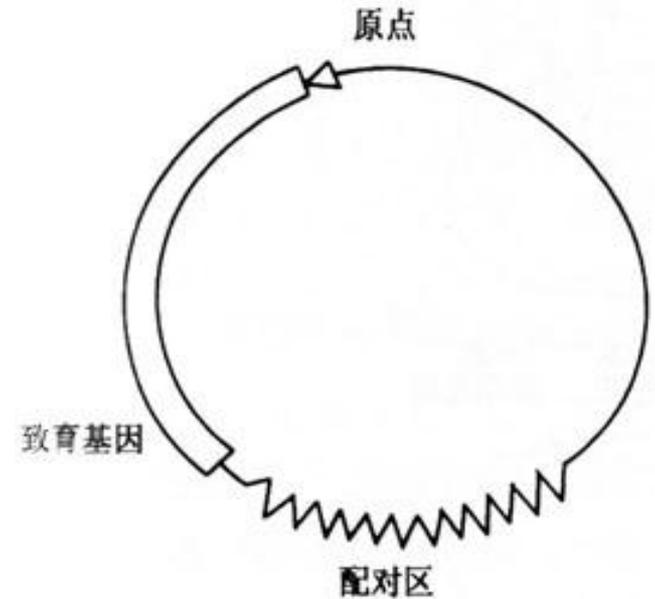
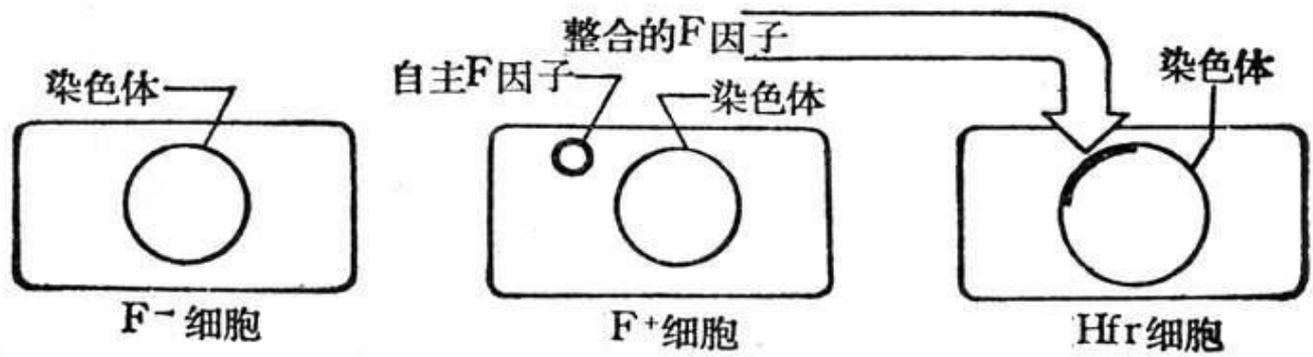


图 7-12 环形 F 因子染色体的 3 个区域

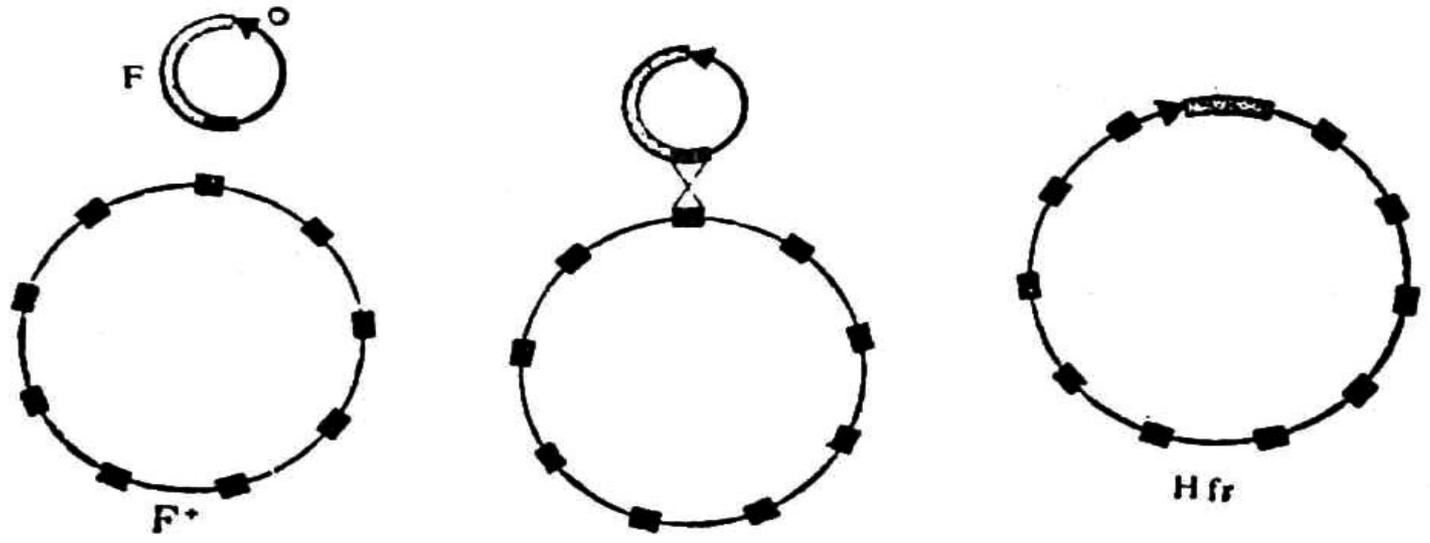
**F因子可以在细菌细胞间进行转移并传递遗传物质。**

# F因子的存在状态

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)



大肠杆菌 F 因子的三种状态



## F因子的整合

完整版，请访问[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net) 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

# 接合现象

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 具有F因子的菌株作为供体（F因子中有控制F性伞毛形成的基因）。
- F性伞毛是由供体细胞表面伸出的一种长附属物，当供体与受体细胞相互接合，F性伞毛就成了两个细胞之间原生质的通道，叫**接合管**。
- F<sup>+</sup>细胞的F因子由接合管向F<sup>-</sup>传递，使F<sup>-</sup>受体变成F<sup>+</sup>。

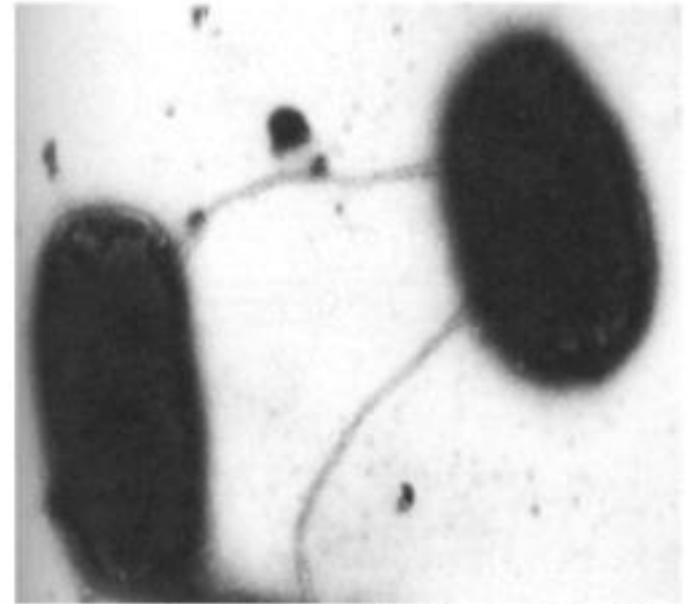
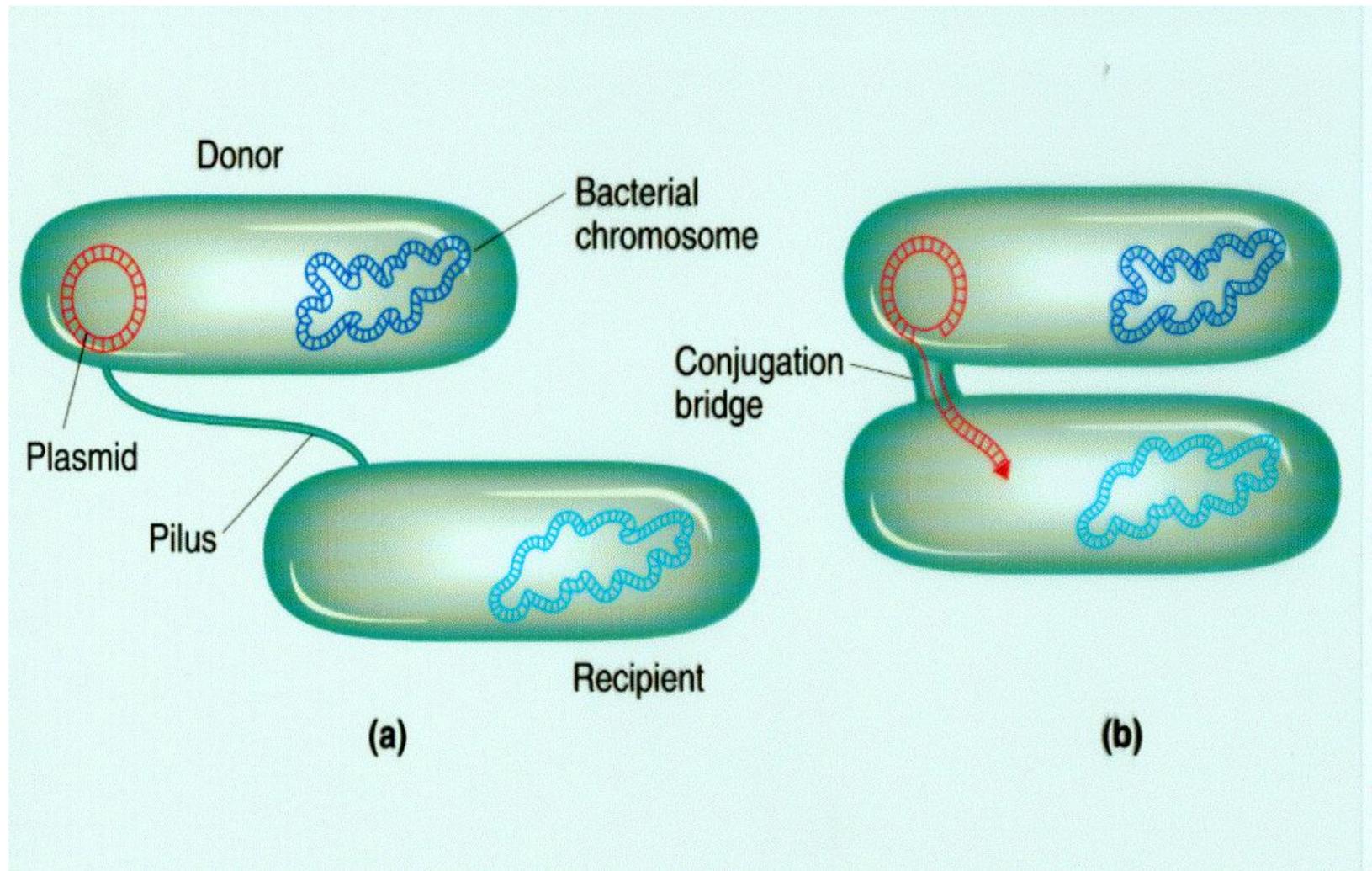


图7-13 两个*E. Coli*细胞杂交的电子显微镜照片(X 34,300)。Hfr细胞的性伞毛(F<sup>-</sup>细胞没有)由于附着病毒而清晰可见；这种病毒特异性地附着于这些性伞毛上。(David P. Allison 摄)

# 接合过程

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

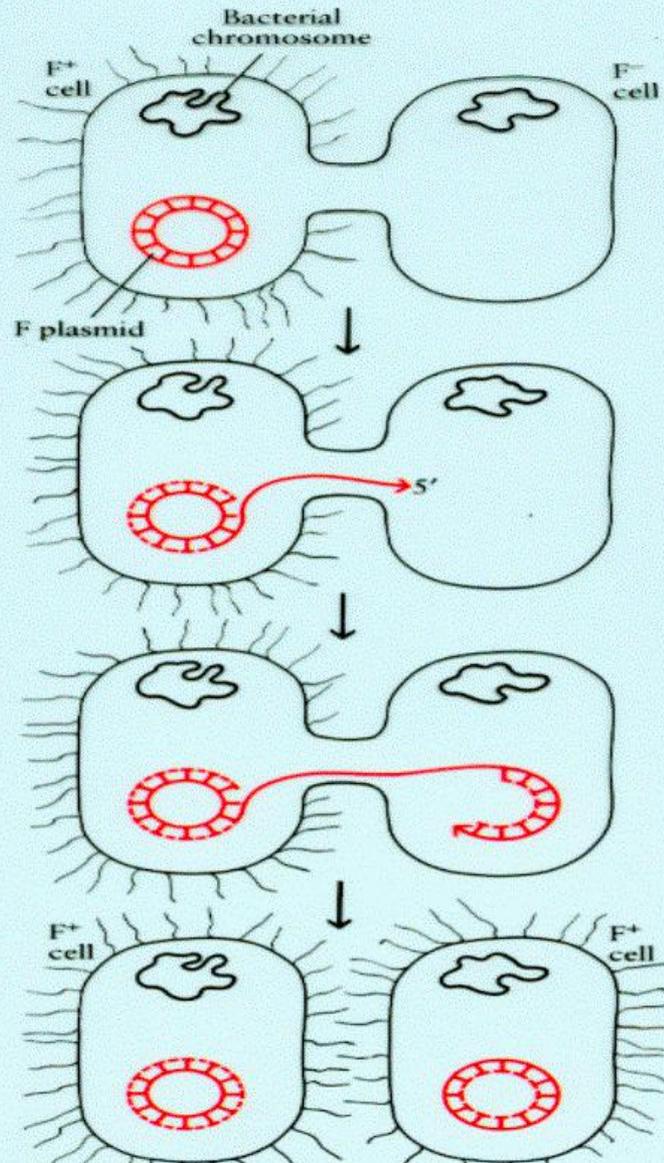


# 接合过程

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

Transparency 65  
Figure 16-13, page 327  
Bacterial conjugation

Copyright © 1989 Worth Publishers, Inc.



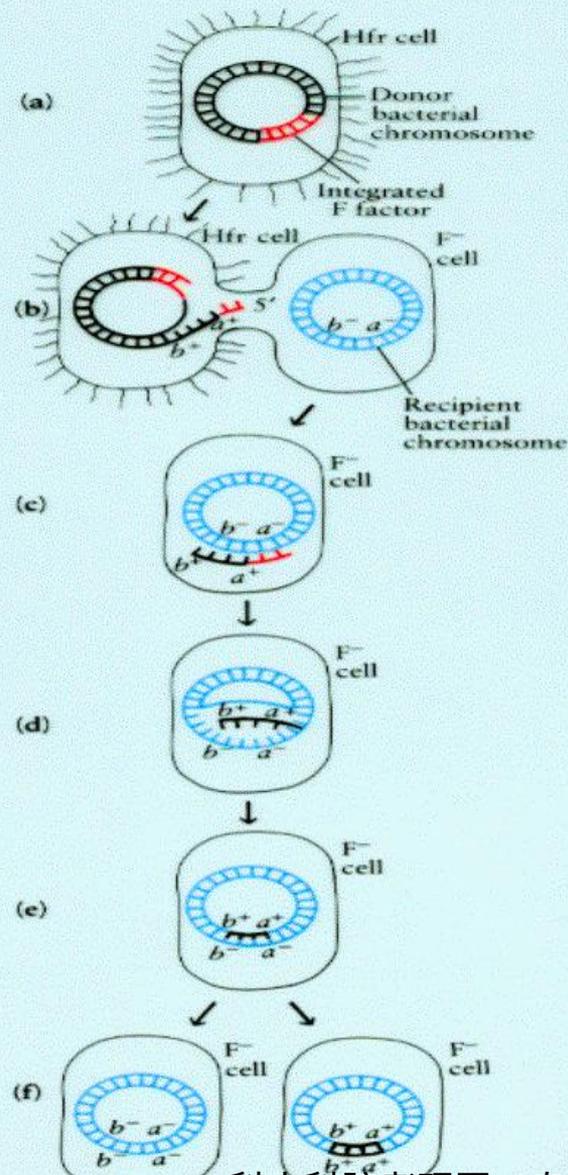
完整版，请访问[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net) 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

# 接合过程

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

Transparency 66  
Figure 16-14, page 328  
Recombination

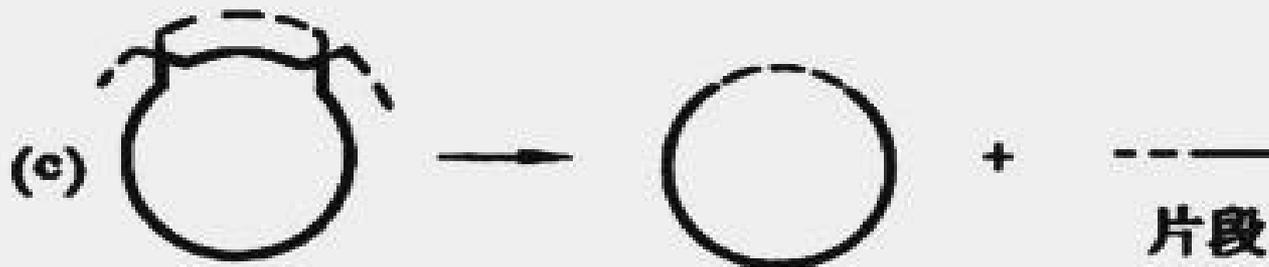
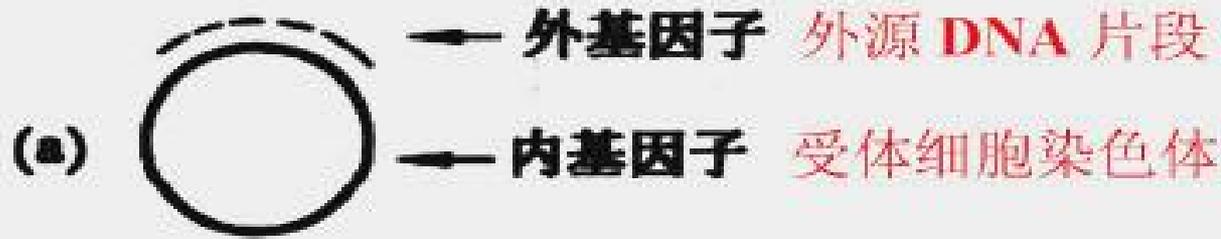
Copyright © 1989 Worth Publishers, Inc.



完整版，请访问[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net) 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

# 接合过程

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)



完整版，请访问[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net) 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

### (三)、中断杂交试验及染色体作图作图

➤ 菌株基因型为：

Hfr:  $thr^+leu^+azi^S ton^S lac^+gal^+str^s$

F<sup>-</sup>:  $thr^-leu^-azi^R ton^R lac^-gal^-str^R$

➤ **thr**、**leu**、**lac**、**gal** 分别代表苏氨酸、亮氨酸、乳糖和半乳糖；+ 代表原养型或发酵型，- 代表营养缺陷型或不发酵型；

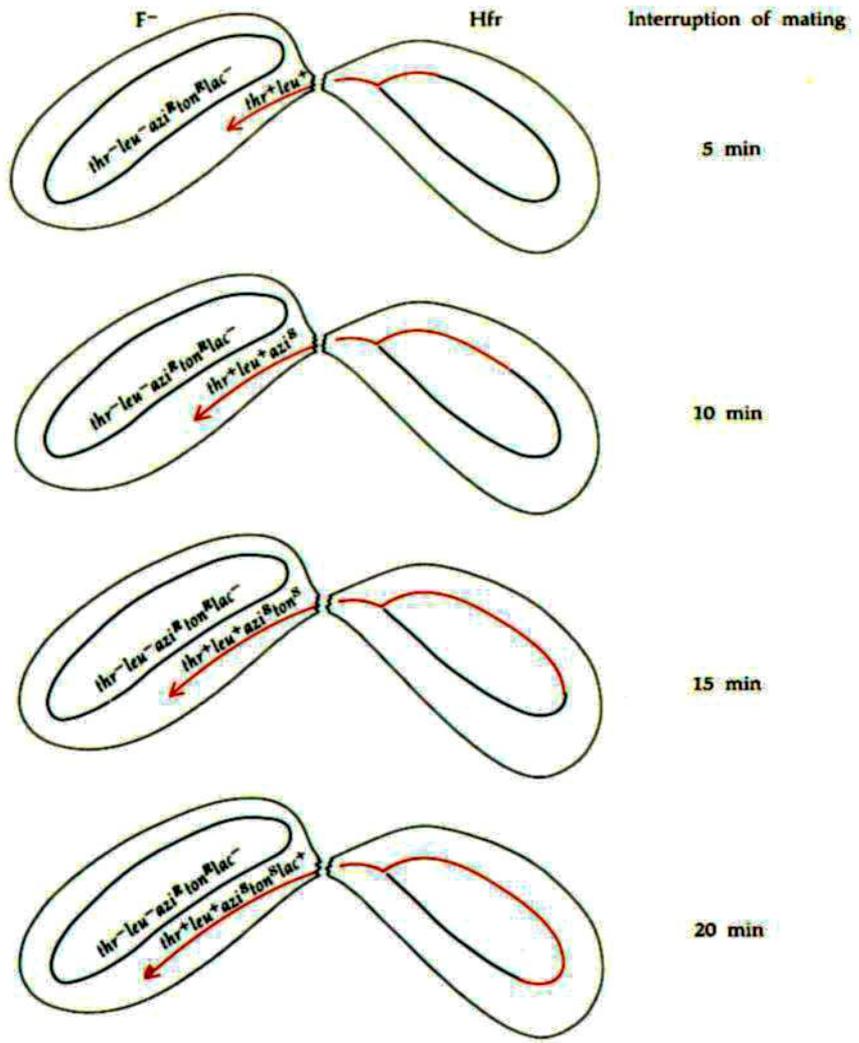
**azi**和**ton**分别代表叠氮化钠和T<sub>1</sub>噬菌体；**str**表示链霉素，**r**代表抗性，**s**代表敏感。

# (三)、中断杂交试验及染色体作图作图

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

➤ 将两种细胞混合培养，每隔一定时间取样，把菌液放在搅拌器内搅拌，中断接合。

Figure 7.7  
Diagram showing polarized transfer of the Hfr chromosome in an interrupted mating experiment. Only the Hfr genes present in the F<sup>-</sup> recipient at the time of interruption of mating are available for recombination with the chromosome of the F<sup>-</sup> cell.



### (三)、中断杂交试验及染色体作图作图

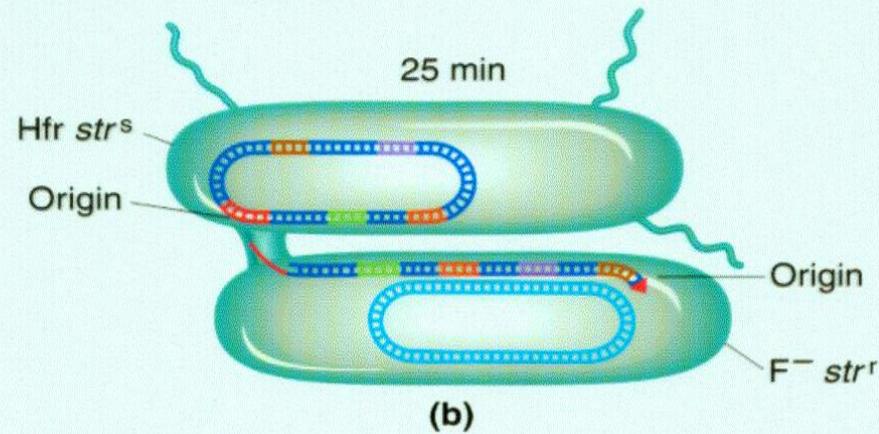
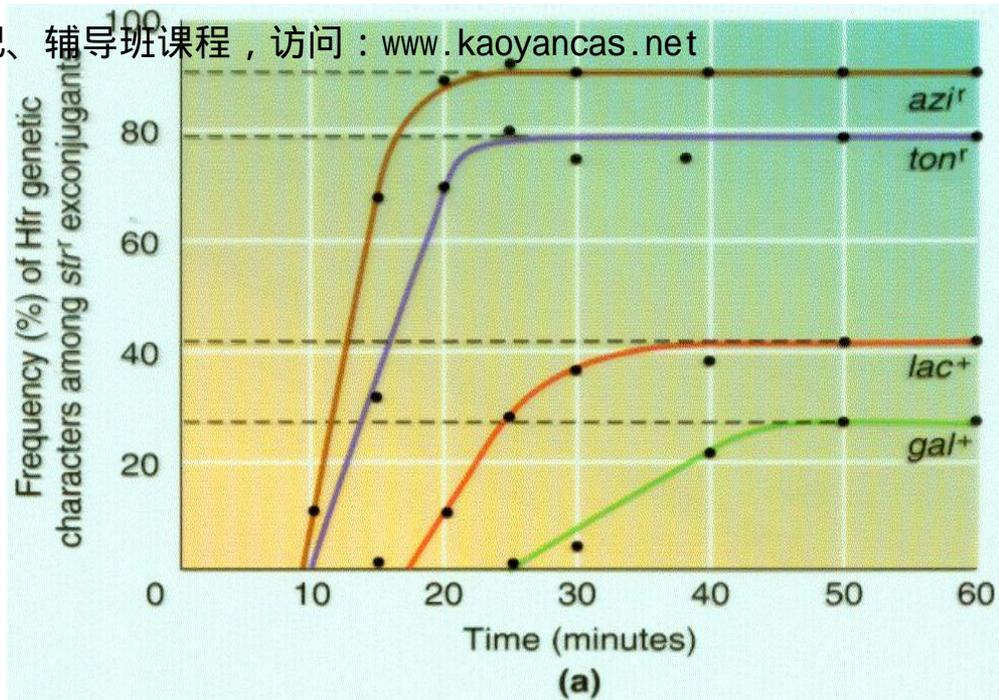
高参考价值的真题 答案 学长笔记 辅导班课程, 访问: [www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 将中断接合的细菌接种到含有链霉素的几种不同培养基上, 测定形成了什么样的重组体(链霉素可杀死所有的Hfr供体细胞)。

在检查F<sup>-</sup> 细胞是否得到thr<sup>+</sup>。可用不加thr而含str、leu的培养基, 在这里, 只有thr<sup>+</sup>str<sup>R</sup>才能生长, 能生长的细胞是供体thr<sup>+</sup>已经进入受体并发生了重组的细胞。

➤  $thr^+$  最先进入 F-细胞，接合 8 分钟后出现了重组体， $leu^+$  随后半分钟出现， $azi^s$  在 9 分钟时出现等等。

➤ 在被选择的  $thr^+leu^+$  的重组体中，其它的供体基因接连出现，不同的基因经过一定时间就上升到一个稳定的水平。



# (三)、中断杂交试验及染色体作图作图

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

表 7-4 大肠杆菌 Hfr thr<sup>+</sup> leu<sup>+</sup> lac<sup>+</sup> gal<sup>+</sup> azi<sup>S</sup> ton<sup>S</sup> str<sup>S</sup> × F<sup>-</sup> thr<sup>-</sup> leu<sup>-</sup> lac<sup>-</sup> gal<sup>-</sup> azi<sup>R</sup> ton<sup>R</sup> str<sup>R</sup> 的结果

标记基因	转入的时间(分钟)	频率
thr <sup>+</sup>	8	100(经选择的)
leu <sup>+</sup>	8.5	100(经选择的)
azi <sup>S</sup>	9	90
ton <sup>S</sup>	11	70
lac <sup>+</sup>	18	40
gal <sup>+</sup>	25	25

### (三)、中断杂交试验及染色体作图作图

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- Hfr菌株的基因是按一定的线性顺序依次进入F-菌株的，染色体从原点以直线方式进入F-细胞。基因位点离原点愈近，进入F-细胞愈早，反之则晚。
- 用Hfr基因在F-细胞中出现的时间为标准，作出大肠杆菌的遗传连锁图。

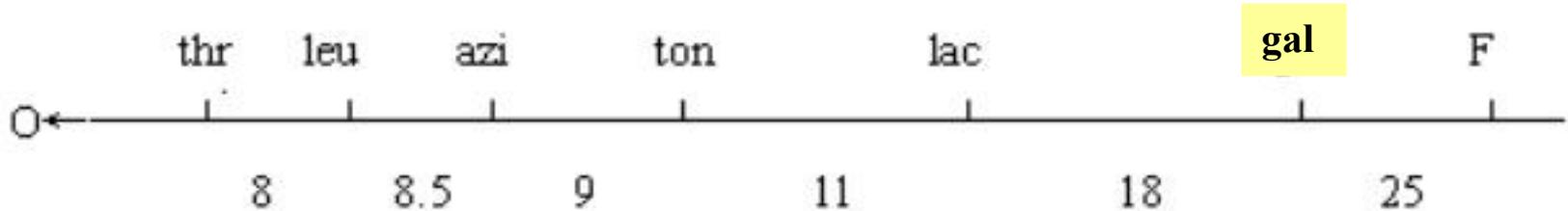


图 7-18 根据中断杂交实验作出的大肠杆菌直线连锁图

数字单位：分钟，O 是原点，F 是 F 因子。

# (三)、中断杂交试验及染色体作图作图

◆用不同的Hfr菌株进行中断杂交实验所作出的大肠杆菌基因连锁图，其基因向F-细胞转移的顺序大不相同。

表 7-5 用中断杂交法确定的几个 Hfr 菌株的基因顺序

Hfr 的类型	基 因 转 移 顺 序								
HfrH	0	thr	pro	lac	pur	gal	his	gly	thi
1	0	thr	thi	gly	his	gal	pur	lac	pro
2	0	pro	thr	thi	gly	his	gal	pur	lac
3	0	pur	lac	pro	thr	thi	gly	his	gal
AB312	0	thi	thr	pro	lac	pur	gal	his	gly

转移的顺序并不是随机的。

# (三)、中断杂交试验及染色体作图作图

◆说明F因子和细菌染色体都是环状的，而Hfr细胞染色体的形成，则因F因子插入环状染色体的不同位置，而形成了不同的转移原点和转移方向。

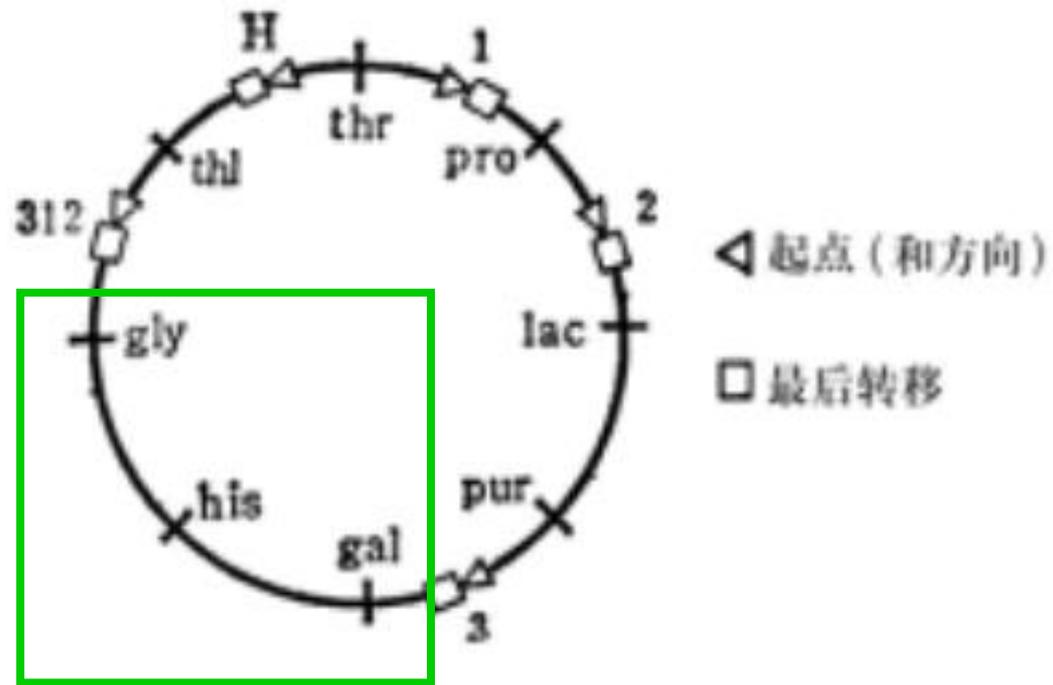


图 7-19 Hfr 的线性连锁群形成

## (四) 重组作图

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 如果两个基因间的转移时间小于**2分钟**，用中断杂交法所得的图距不太可靠，应采用传统的**重组作图法**
- 例：**lac<sup>+</sup>(乳糖发酵)和ade<sup>-</sup>(腺嘌呤缺陷型)**，采用**Hfr lac<sup>+</sup>ade<sup>+</sup> × F<sup>-</sup> lac<sup>-</sup>ade<sup>-</sup>**杂交实验。
- 用完全培养基但不加腺嘌呤，可以选出**F<sup>-</sup>ade<sup>+</sup>**的菌落。  
**ade**进入F<sup>-</sup>细胞的顺序较**lac**为晚。  
**ade<sup>+</sup>lac<sup>+</sup>**，没有交换；**ade<sup>+</sup> lac<sup>-</sup>** 交换。

# (四) 重组作图

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

$$\frac{\text{lac}^- \text{ade}^+}{\text{lac}^+ \text{ade}^+ + \text{lac}^- \text{ade}^+}$$

- 重组频率：22%。
- 这两个位点间的时间单位约为1分钟，1个时间单位(min)大约相当于20%的重组值。
- 用重组频率与中断杂交法所测得的基因距离是大致符合。

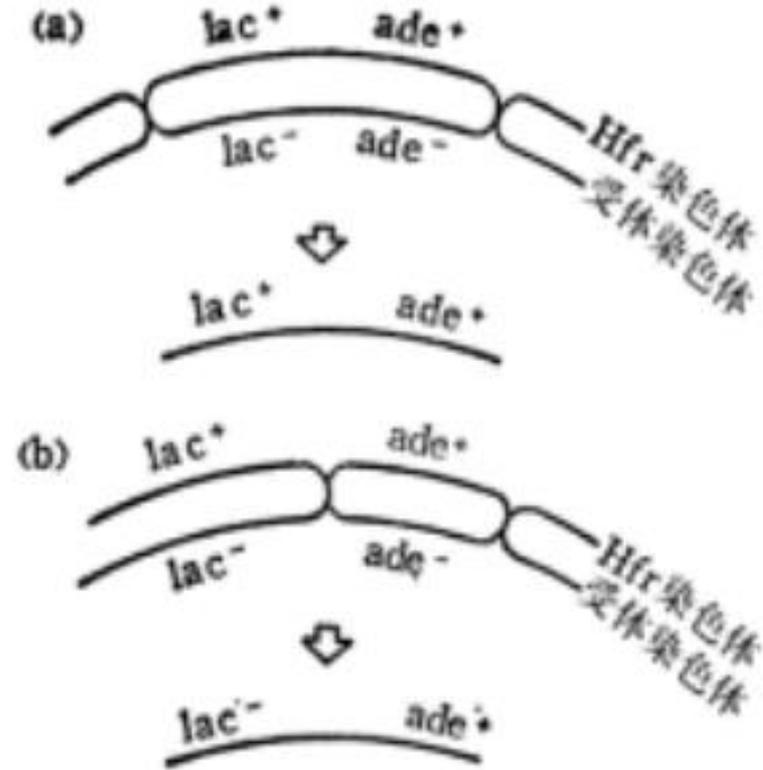


图 7-20  $\text{ade}^+$ 重组的两种形式

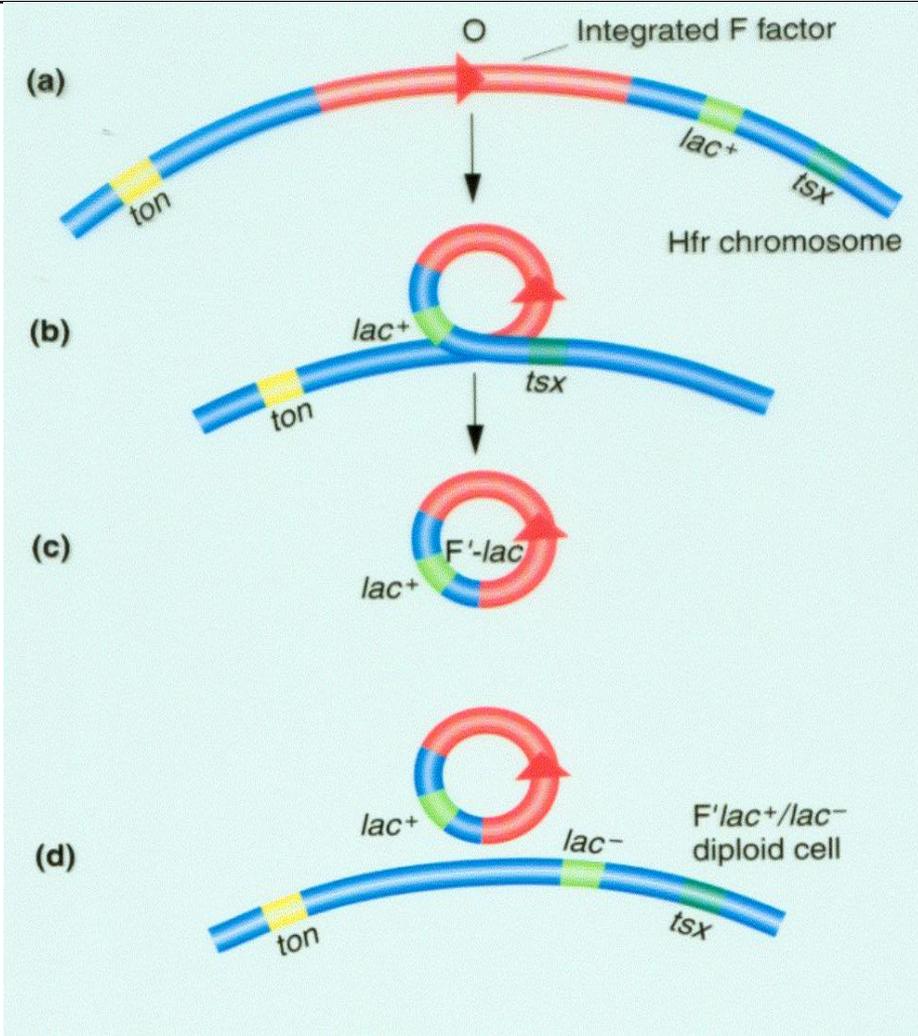
(a) 重组体的基因型是  $\text{lac}^+ \text{ade}^+$

(b) 重组体的基因型是  $\text{lac}^- \text{ade}^+$

# 三、性导(sexduction)

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- ◆性导(sexduction)是指接合时由F'因子所携带的外源DNA转移到细菌染色体的过程。
- ◆F因子整合到细菌染色体的过程是可逆的。F因子偶然在环出时不够准确，携带有染色体的一些基因，这种F因子为F'因子。



**F'因子使细菌带有某些突出的特点：**

- F'因子以极高的比率转移它的基因；
- F'因子有极高的自然整合率，而且整合在一定的座位上，因为它有与细菌染色体的同源区段。

# 性导 (sexduction)

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- ◆性导在大肠杆菌的遗传学研究中十分有用。
- 不同的F'因子带有不同的细菌DNA片段，利用不同的F'的性导可以测定不同基因在一起转移的频率。
- 观察由性导形成的杂合部分二倍体中某一性状的表现，可以确定这一性状的等位基因的显隐关系。
- 性导形成的部分二倍体也可用作互补测验，确定两个突变型是同属于一个基因还是不同基因。

# 第三节 噬菌体的遗传分析

## 一、噬菌体的体结构

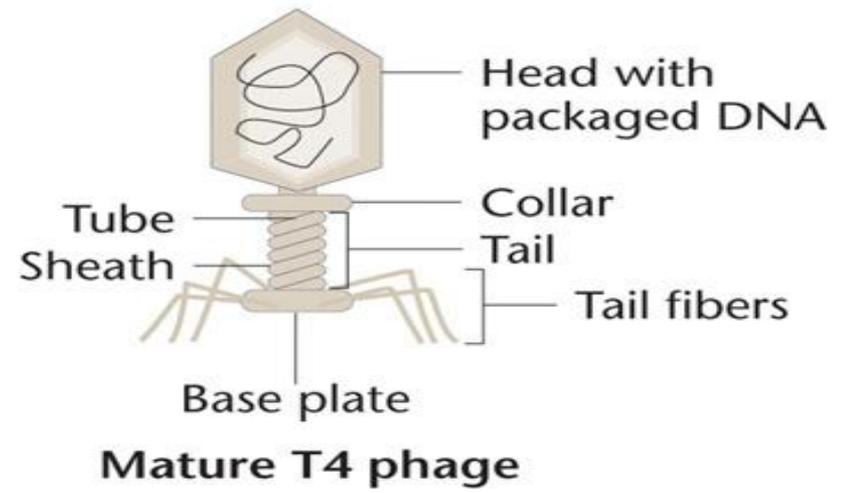
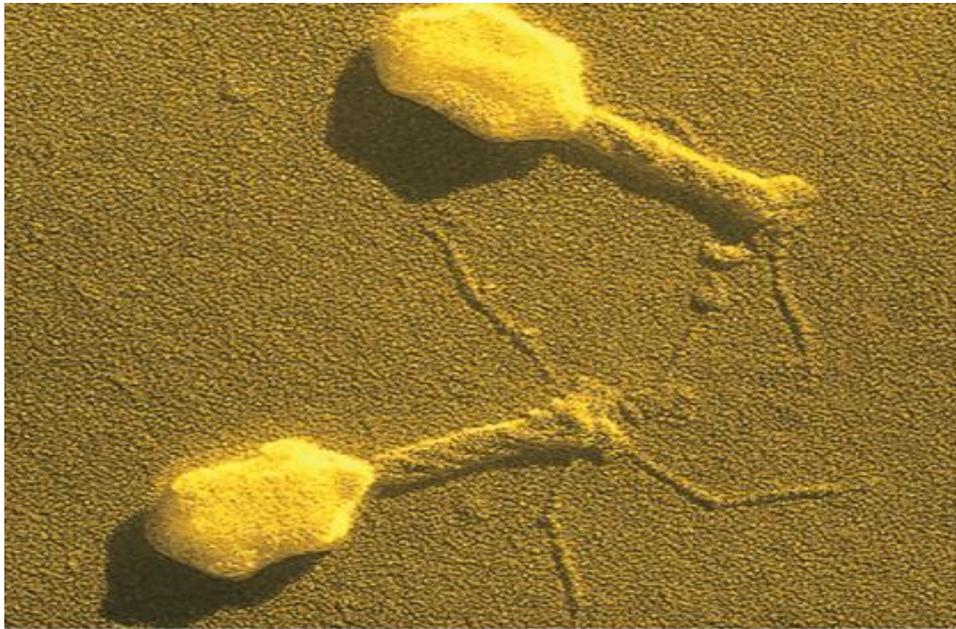
## 二、转导



# 一、噬菌体的结构

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

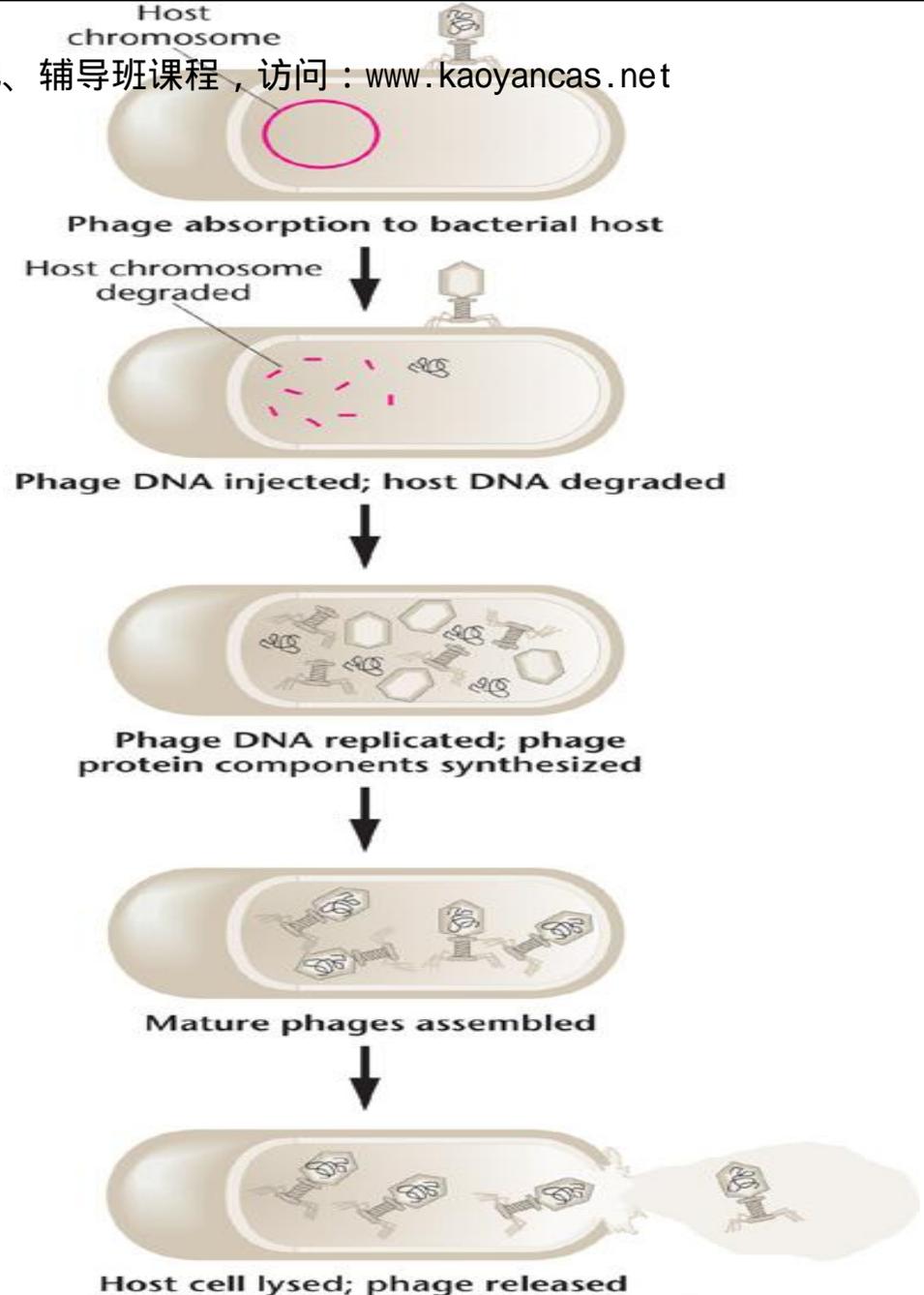
- 应用最广泛的是大肠杆菌T噬菌体系列(T<sub>1</sub>-T<sub>7</sub>)。
- T偶列噬菌体：六角形的头部，双链DNA分子，尾鞘，基板(尾丝、尾针)。通过尾鞘的收缩将噬菌体DNA经中空尾部注入宿主细胞。



# 烈性噬菌体

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

✓ 噬菌体的遗传物质进入宿主细胞 → 破坏宿主细胞原有的遗传物质 → 合成大量的噬菌体遗传物质和蛋白质 → 组装成许多新的子噬菌体 → 使细菌裂解 (lysis)。



完整版，请访问[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net) 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

# 温和噬菌体

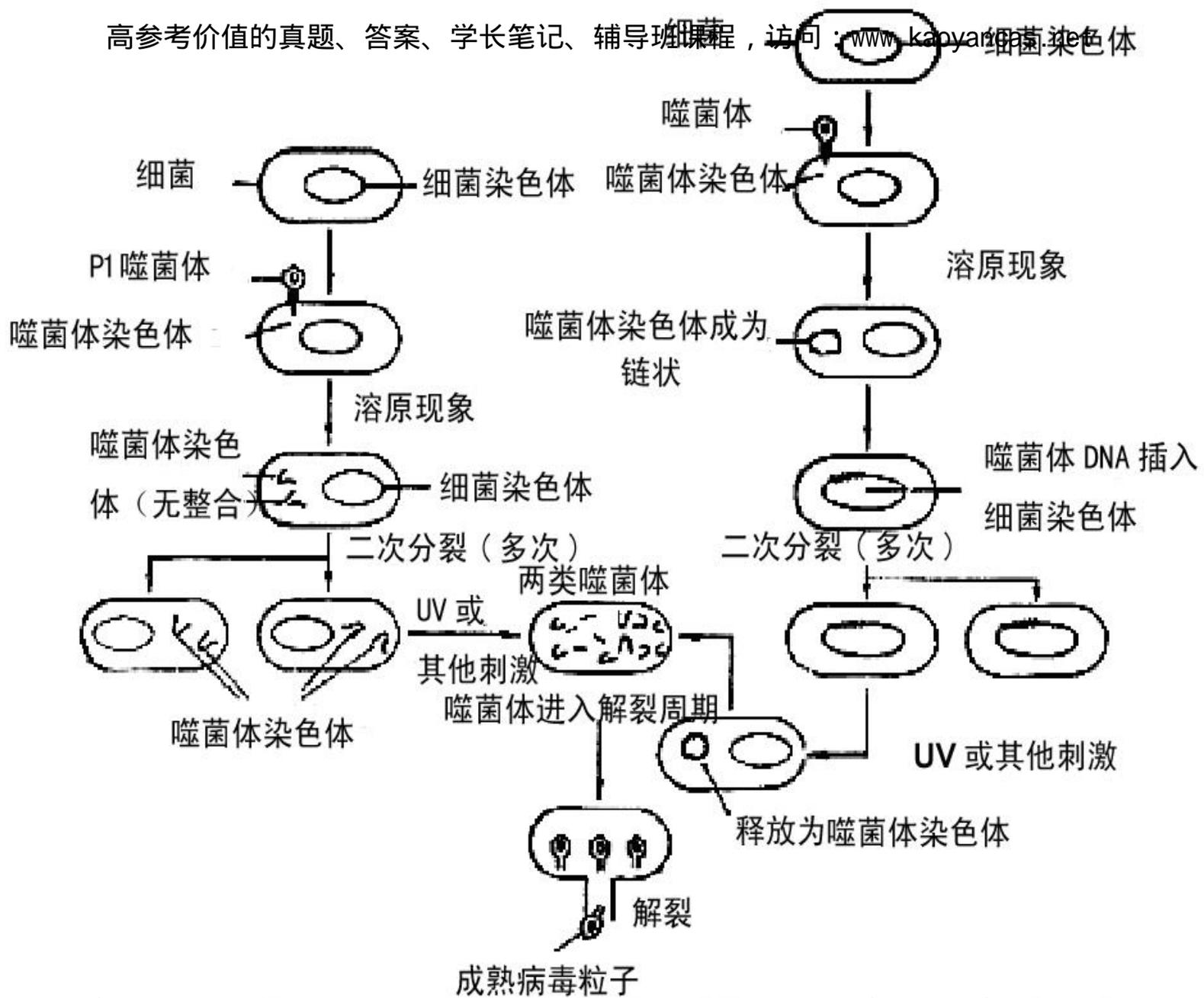
高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- ◆ 温和性噬菌体具有溶源性(lysogeny)的生活周期，即在噬菌体侵入后，细菌并不裂解。 $\lambda$ 和 $P_1$ 噬菌体各代表一种溶原性类型。
  - $\lambda$ 噬菌体附着于大肠杆菌染色体，能通过交换而整合到细菌染色体上。这时它会阻止其他 $\lambda$ 噬菌体的超数感染(一个细菌受一个以上噬菌体所感染的现象)。整合的噬菌体称为原噬菌体。
  - $P_1$ 噬菌体并不整合到细菌的染色体上，而是独立地存在于它的细胞质内。

# 温和噬菌体

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- ◆核酸既不大量复制，也不大量的转录翻译。  
一个或少数基因表达，产生阻遏物，关闭其他基因的表达。
- ◆细菌分裂成两个子细胞时，每个子细胞中至少含有一个噬菌体拷贝。  
噬菌体 $\lambda$ 随细菌染色体的复制而复制，每个子细胞中有一个拷贝。
- ◆原噬菌体通过诱导可转变为烈性噬菌体。  
如UV照射、温度改变、与非溶源性细菌的接合等。  
诱导可以造成阻遏物失活或稀释，使其他的噬菌体基因表达，促使噬菌体繁殖并进入裂解周期。



高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

Bacteriophage infection

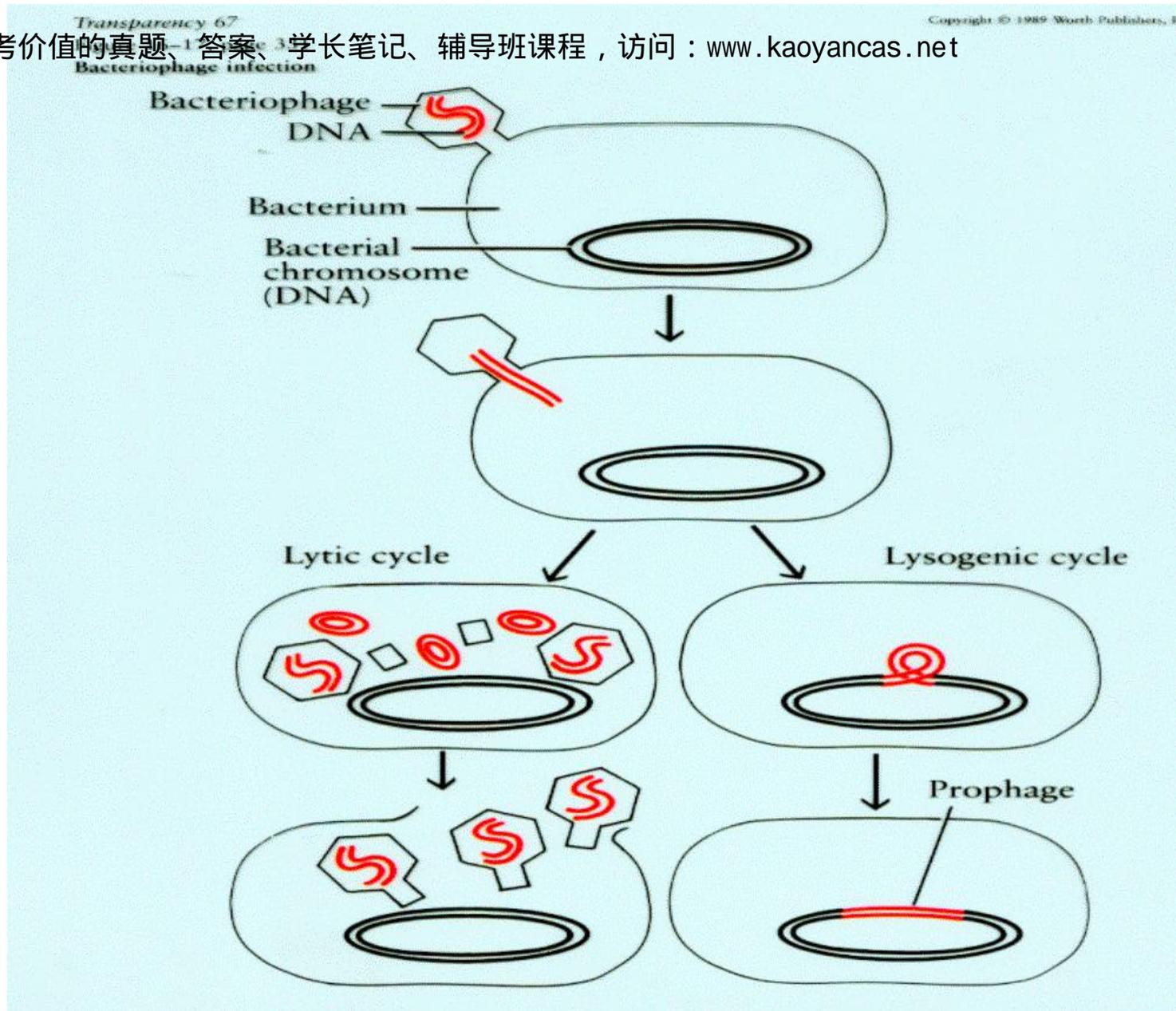
Bacteriophage  
DNA

Bacterium  
Bacterial  
chromosome  
(DNA)

Lytic cycle

Lysogenic cycle

Prophage



完整版，请访问[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net) 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

# 温和噬菌体

## 二、转导(transduction)

- ▶ 转导(transduction)是指以噬菌体为媒介所进行的细菌遗传物质重组的过程。
- ▶ 与转化、性导、接合的主要不同之处，在于它是**以噬菌体为媒介的**。

细菌的一段染色体被错误地包装在噬菌体的蛋白质外壳内，并通过感染而转移到另一个受体细菌内。

# 转导(transduction)

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

黎德伯格等在鼠伤寒沙门氏菌中发现转导现象。

►用两个营养缺陷型杂交：

一个不能合成苯丙氨酸、色氨酸和酪氨酸 (phe<sup>-</sup> trp<sup>-</sup> tyr<sup>-</sup> )，另一个不能合成甲硫氨酸和组氨酸 (met<sup>-</sup> his<sup>-</sup> )，结果在基本培养基上发现原养型的菌落。

►为了确定是否发生了接合，将两种菌株分别放在U型管的两臂内，也获得了野生型重组型。

# 转导(transduction)

➤可能的结论：这种重组是通过一种过滤性因子(filterable agent, FA)而实现的。由于FA不受DNA酶的影响，这样就消除了转化作用的可能性。

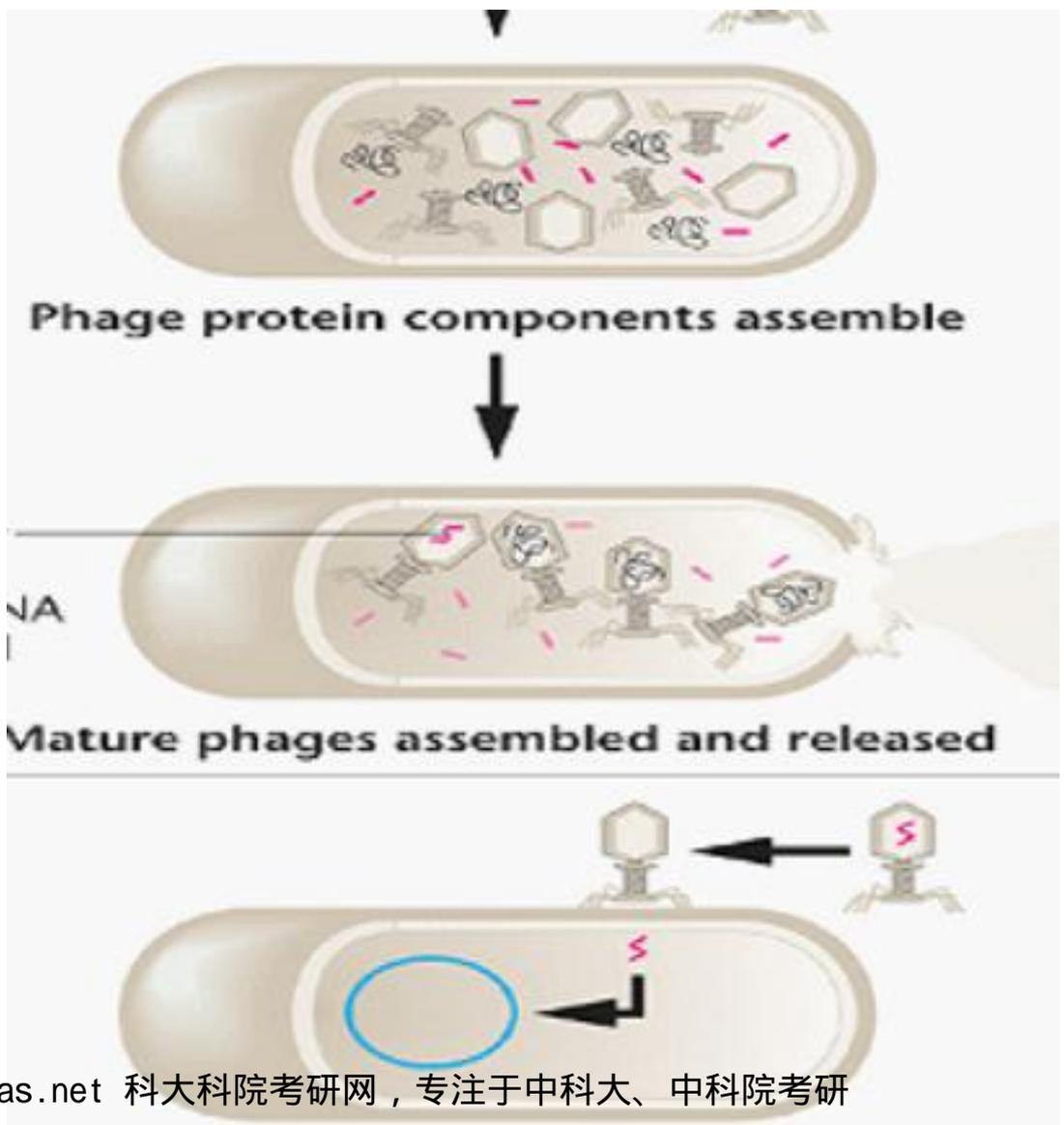
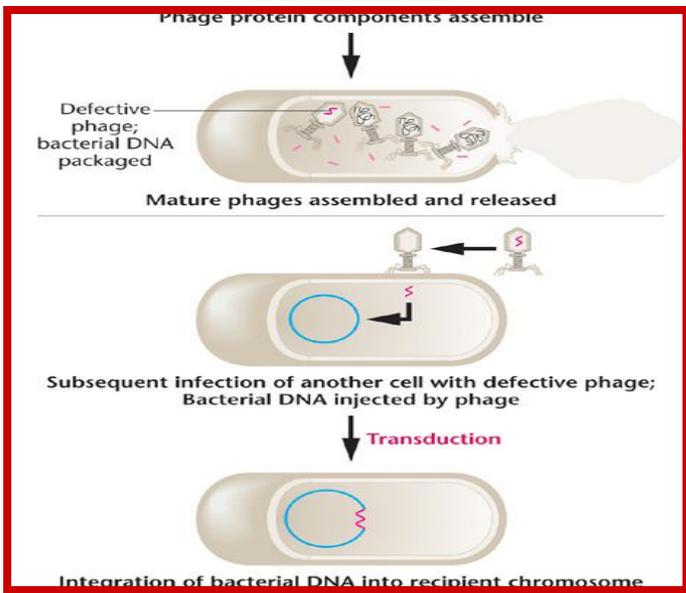
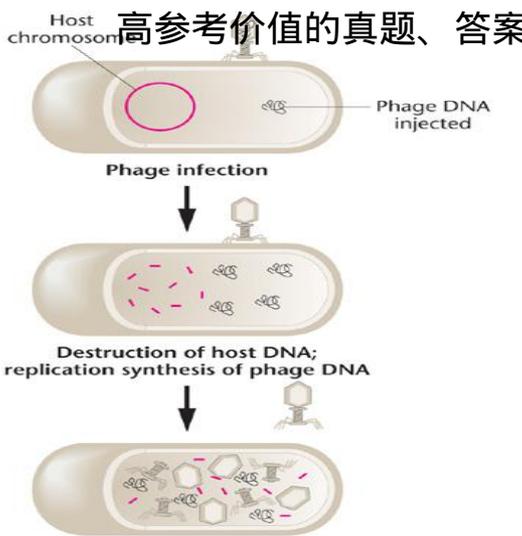
➤FA是一种噬菌体，称为P<sub>22</sub>，它对亲本菌株之一是溶源性的。

➤转导可分为：

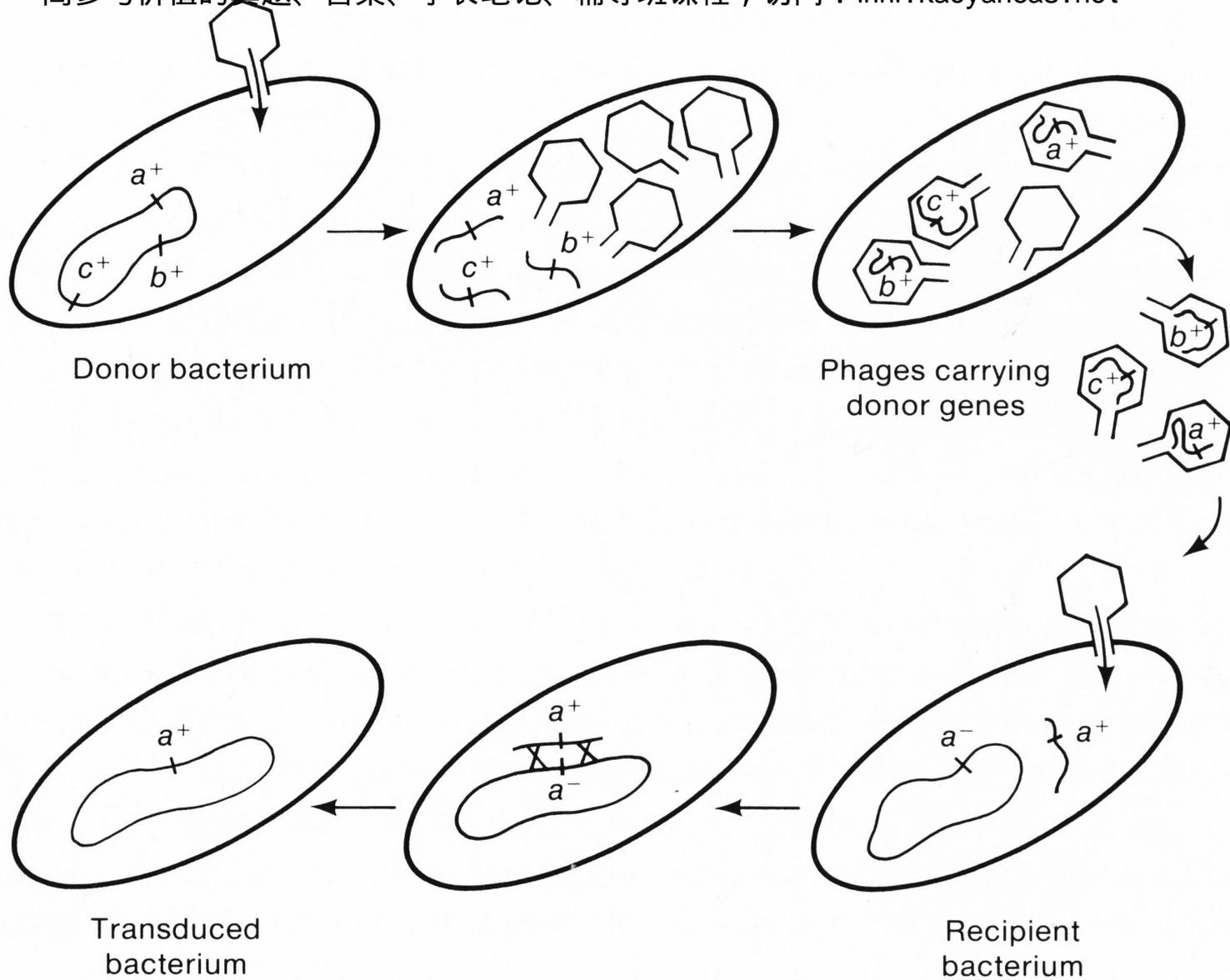
普遍性转导(generalized transduction)

特殊性转导(specialized transduction)

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)



- 噬菌体将细菌的**DNA**误认做是它们自己的**DNA**，并以其外壳蛋白将其包围，形成**转导噬菌体**。由于可以转导细菌染色体组的任何不同部分，因此称为**普遍性转导**。
- 这种假噬菌体称为**转导颗粒(transducing particle)**。当转导颗粒将它的内含物注入受体细菌后，形成一个**部分二倍体**，导入的基因经过重组，整合到宿主的染色体上。
- 由此形成的具有重组遗传结构的细菌细胞叫做**转导体(transductant)**。



# 普遍性转导

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 两个基因同在一起转导称为**合（并发）转导**。合转导的频率愈高，表明两个基因在染色体上的距离愈近，连锁愈密切。
- 通过观察两因子转导，计算并比较每两个基因之间的合转导频率，可以确定**三个基因或三个以上基因在染色体上的排列顺序**。
- 如果研究三因子转导，只需分析**一个实验的结果**就可以推出三个基因的次序。

➤ 供体大肠杆菌： $a^+b^+c^+$ ；受体： $a^-b^-c^-$ 。供体用P1噬菌体感染，P1的后代再用来感染受体细胞，然后把受体细胞接种在选择培养基上。

➤ 如果通过中断杂交已知三个基因中的一个如a不在中间，就可对 $a^+$ 进行选择：

在对 $a^+$ 进行选择的选择培养基上，把可以生长的 $a^+$ 细胞选出来。然后，再把被选择的受体细胞重复接种在选择 $b^+$ 或 $c^+$ 的选择培养基上，检查 $a^+$ 细胞是否同时具有 $b^+$ 和 $c^+$ 。

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

➤ **最少的一类转导体是同时发生交换次数最多的一类。** 它的两边应为供体基因，而中间为受体基因

如正确次序为  $abc$ ，就应为  $a^+b^-c^+$ 。假定最少的转导体为  $a^+b^+c^-$ ，正确次序应当是  $acb$  或  $bca$ 。

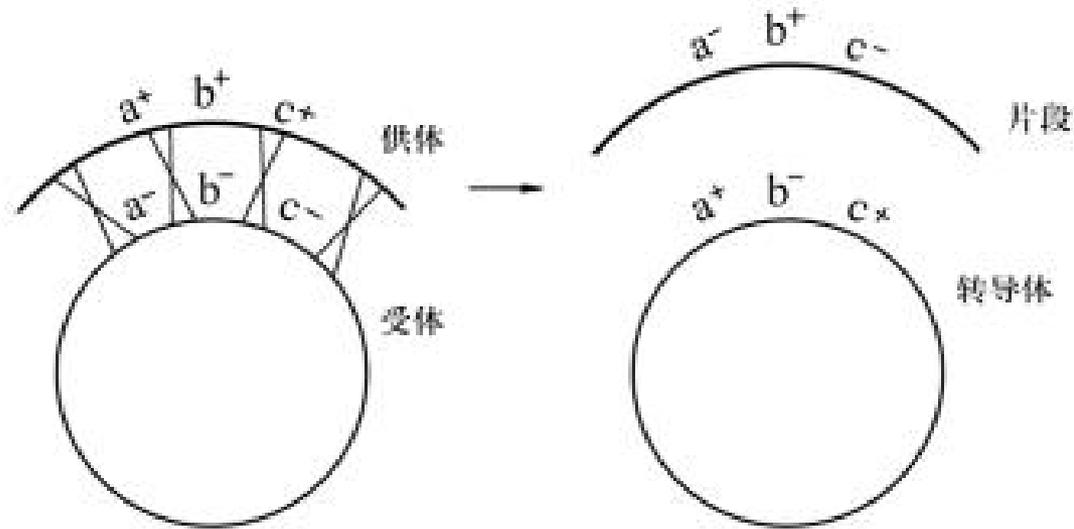


图 7-23 转导颗粒与受体染色体之间，通过四交换形成

转导体，这种转导体的频率最低(引自 Sun and Yu 宋运淳、余光觉，1990)

◆ 计算合转导率，推算三个基因间物理距离。

若两个基因紧密连锁，合转导频率接近于1。如果两个基因不包含在同一转导DNA片段中，合转导频率为0。两个基因之间的物理距离计算公式：

$$d = L(1 - \sqrt[3]{X})$$

$d$ =物理距离； $L$ =转导DNA的平均长度（约为1个病毒基因组大小）； $X$ =合转导频率。

◆例：利用噬菌体 $P_1$ ，侵染 $leu^+ thr^+ azi^+$ 的大肠杆菌，再用来自后者(供体)的 $P_1$ 侵染 $leu^- thr^- azi^-$ 的大肠杆菌(受体)，将受体细菌进行特定培养：

➤把受体细菌培养在一种可以选择1-2个标记基因而不选择其余标记基因的培养基上。

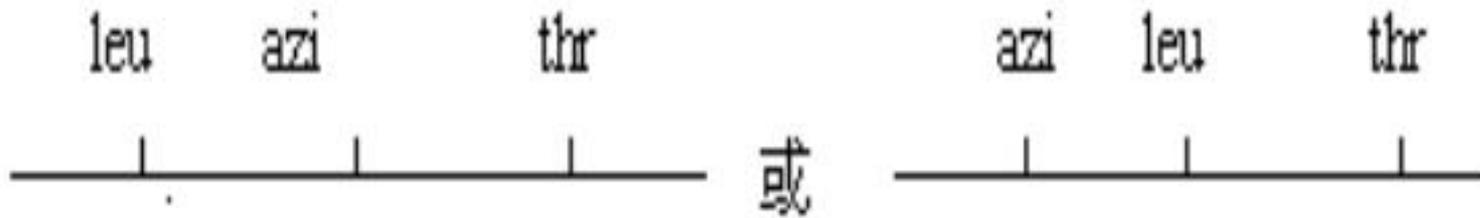
例如，把受体细菌放在没有叠氮化钠(azi)但加有苏氨酸(thr)的基本培养基上培养——leu是选择的标记基因，因为在该培养基上只有 $leu^+$ 细胞才能生长；thr和azi是未选择的标记基因（可能是 $thr^+$ 或 $thr^-$ ； $azi^R$ 或 $azi^S$ ）

- ◆对每个选择的标记基因进行多次实验，以确定其未选择标记基因出现的频率。

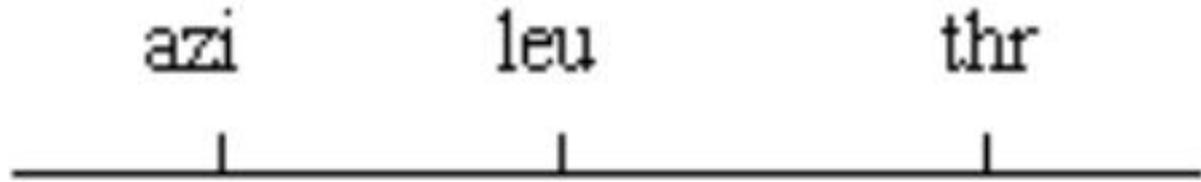
表 7-6 用 P<sub>1</sub> 噬菌体普遍性转导测定大肠杆菌基因间的连锁关系

实 验	选择的标记基因	未选择的标记基因
1	leu <sup>+</sup>	50%azi <sup>R</sup> 2%thr <sup>+</sup>
2	thr <sup>+</sup>	3%leu <sup>+</sup> 0% azi <sup>R</sup>
3	leu <sup>+</sup> thr <sup>+</sup>	0%azi <sup>R</sup>

- ◆实验1说明：**leu**和**azi**相近，**leu**和**thr**则不接近。因为有一半时间从供体携带的**leu**<sup>+</sup>基因是由**azi**<sup>R</sup>伴随的；而只有2%的时间由**thr**<sup>+</sup>伴随。
- ◆基于这个分析，可以有下面两种可能的排列：



- ◆实验2说明：**leu**比**azi**更接近**thr**。因为有3%的时间**leu<sup>+</sup>**和**thr<sup>+</sup>** 是并发转导，因此基因顺序应是：



- ◆实验3说明这个顺序是正确的，因为**leu<sup>+</sup>thr<sup>+</sup>**片段从未携带有**azi<sup>R</sup>**。

# 普遍性转导

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 转导片段的大小：在**thr**和**leu**之间的DNA长度已接近于极限（并发转导只有**2-3%**）。可见：这个转导片段的极限是从**thr**到**leu**和**azi**位点之间。
- 普遍性转导作图比较精确，这是中断杂交作图所不容易办到的。
- 普遍性转导作图仅仅是在对某个基因的位置有某些了解的前提下才能进行。  
新突变基因：先用中断杂交法粗略定位，后用普遍性转导等方法精确定位。

# 特殊性转导

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- ▶ 由温和噬菌体进行的转导叫做**特殊性转导**。
- ▶ 多数噬菌体整合在细菌染色体中时有一个**特定的位置**。如 $\lambda$ ，在大肠杆菌的附着点( $att^{\lambda}$ )一边有半乳糖操纵子 $gal$ ，另一边有生物素合成的基因 $bio$ 。
- ▶ 原噬菌体离开细菌染色体时，偶尔可形成某些细菌和噬菌体基因连在一起的**DNA**片段，由噬菌体外壳包装，形成**特殊性转导颗粒**。
- ▶ 仅限于靠近原噬菌体附着点的基因，所以叫**特殊性转导**或**局限性转导**。

# 特殊性转导

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

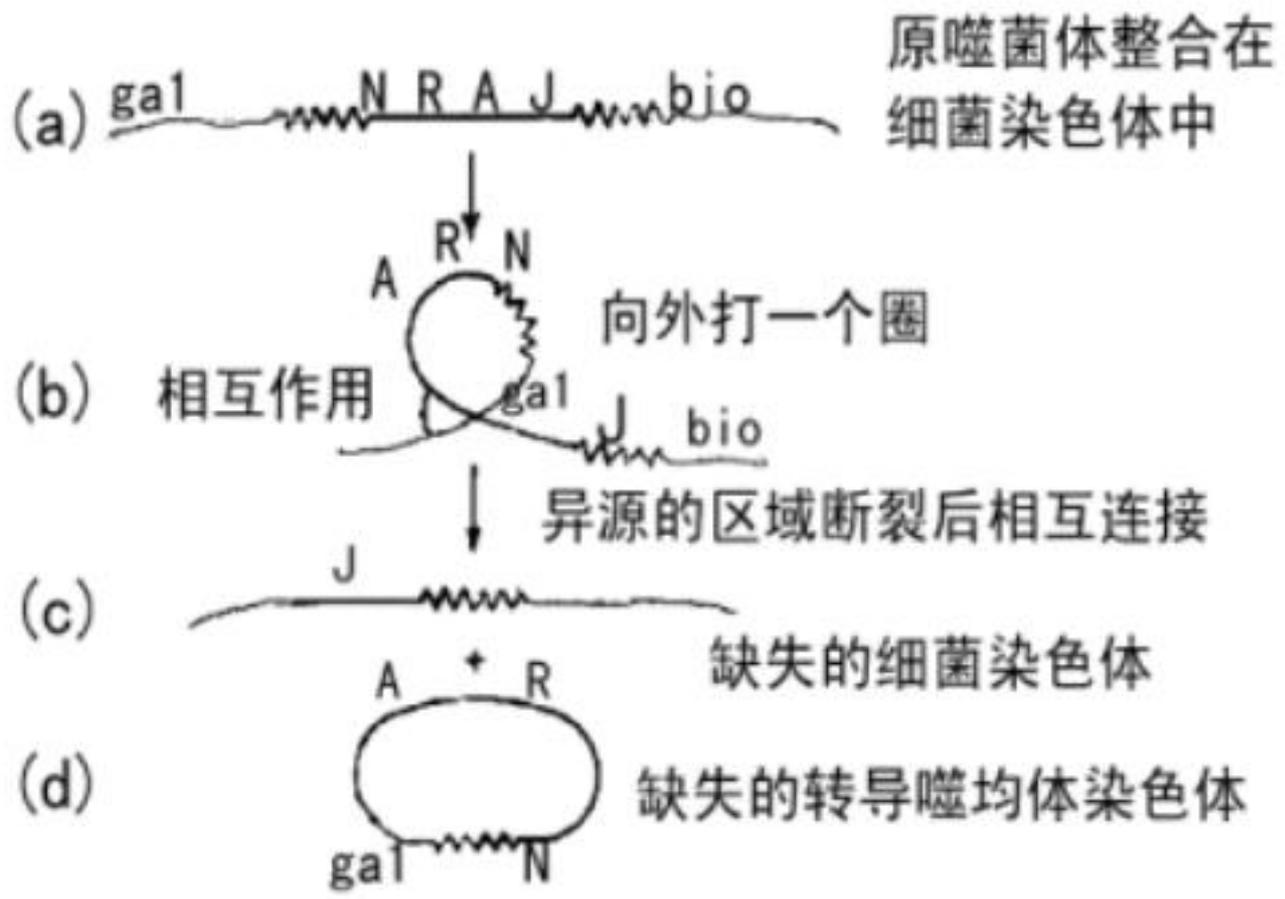
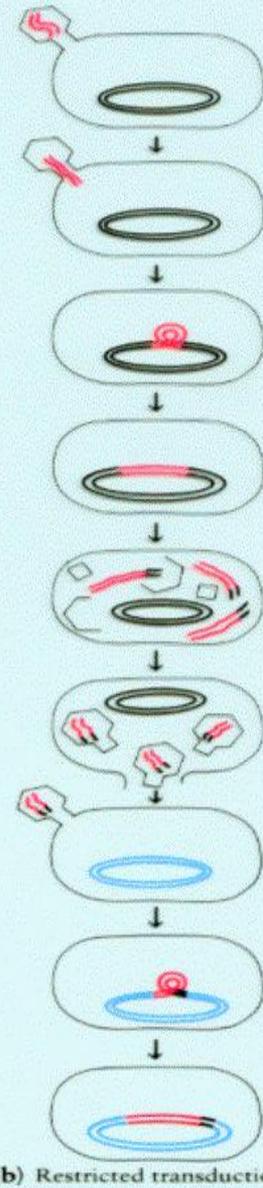
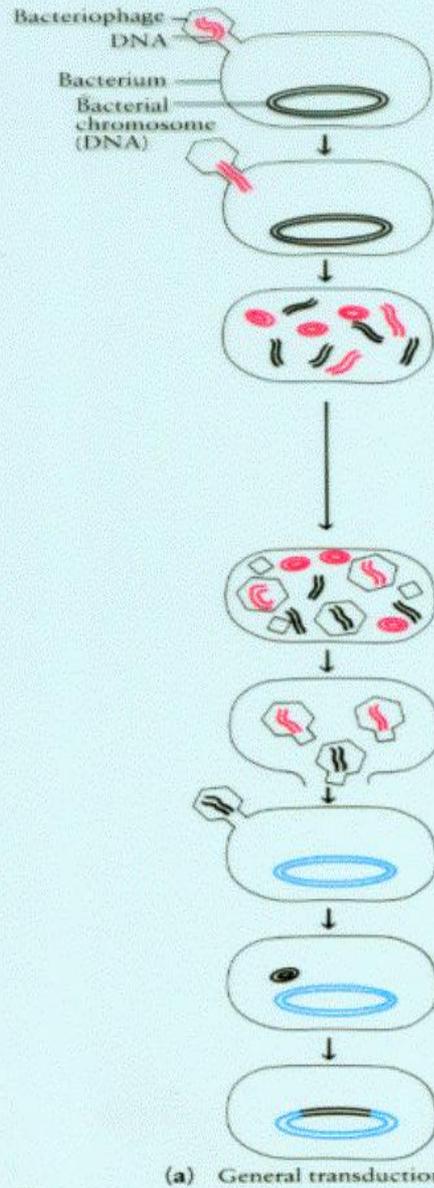


图 7-24  $\lambda$  dgal 特殊性转导噬菌体的形成模式。细菌 DNA 用虚线表示，噬菌体 DNA 用实线表示。锯齿线表示正常情况下噬

菌体附着点的 DNA。

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

Viral transduction



# 细菌染色体图

高参考价值的真题 答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

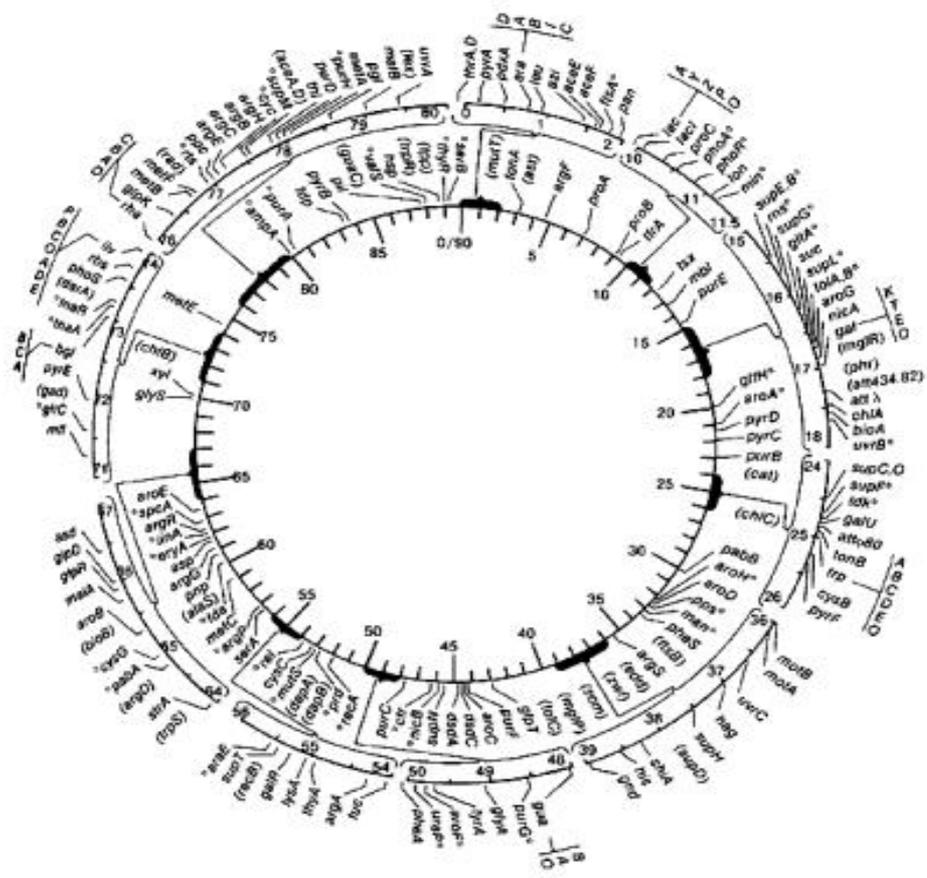


图 7-26 1963年 *E. Coli* 遗传图。图距单位是分钟(从任一原点计时)(引自 Griffiths 等, 1996)

- 应用中断杂交技术、重组作图、转化和转导相结合的方法已经得到细菌的非常详细的染色体图。早在1963年对 *E. coli* 就已定位了近100个基因(图)，而截至1990年定位的基因已超过1400个。

# 细菌染色体图

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 1990年绘制的*E. Coli*连锁遗传图的一部分。此部分仅包括5分钟的距离(全图100分钟)。

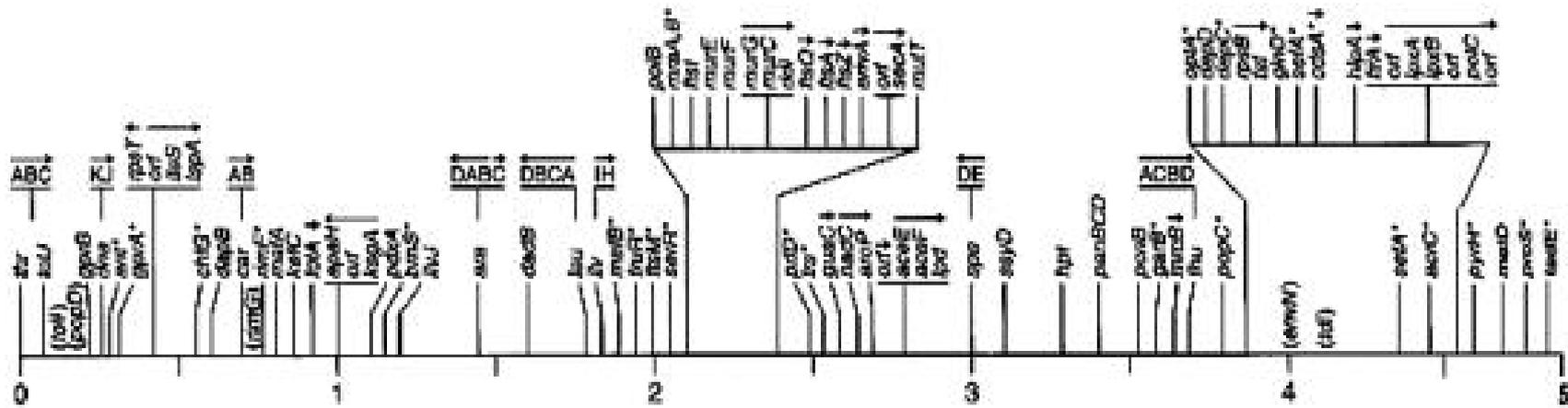


图 7-27 1990年*E. Coli*部分(5分钟)遗传图。(引自 Griffiths 等, 1996)

## 本章重点

- 转化、接合、性导、转导
- 转化与遗传作图
- 中断杂交实验作图
- 普遍性转导和作图

# 基因的概念及其发展

---

一、经典遗传学中基因的概念

二、分子遗传学关于基因的概念

三、基因的微细结构

四、基因的作用与性状的表达

# 一 经典遗传学中基因的概念

## 经典遗传学对基因的概念：

- 基因具有染色体的主要特性，能自我复制，有相对的稳定性；
- 基因在染色体上占有一定位置(位点)，是**交换的最小单位**，即在重组时不能再分隔的单位；
- 基因是以一个整体进行突变的，是一个**突变单位**；
- 基因是一个**功能单位**，它控制着正在发育有机体的某一个或某些性状。

可以把重组单位和突变单位统称为**结构单位**。  
这样，**基因既是一个结构单位，又是一个功能单位**

## 二 分子遗传学关于基因的概念

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

★基因在DNA分子上，一个基因相当于DNA分子上的一定区段，它携带有特殊的遗传信息，这类遗传信息或者被转录为RNA(包括mRNA、tRNA、rRNA)或者被翻译成多肽链(指mRNA)

★另一方面，在精细的微生物遗传分析中查明，基因并不是不可分割的最小遗传单位。例如，在一个基因的区域内，仍然可划分出若干个起作用的小单位。

现代遗传学，重组、突变、功能分别是：

★**突变子(muton)**：性状突变时，产生突变的最小单位。可以小到1bp；

★**重组子(recon)**：在发生性状的重组时，可交换的最小的单位称为重组子。可只包含1bp；

★**顺反子(作用子)(cistron)**：表示一个起作用的单位，基本上符合通常指的基因。一个作用子所包括的一段DNA与一个多肽链的合成相对应。

基因的概念是：

★可转录一条完整的RNA分子，或编码一条多肽链；

★功能上被顺反测验(cis-trans test)或互补测验(complementary test)所规定。

## 二、分子遗传学关于基因的概念

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程 访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

### 基因类型：

▲ **结构基因 (structural gene)** 可编码RNA或蛋白质的一段DNA序列；

▲ **调控基因 (regulator gene)** 其产物参与调控其它结构基因表达的基因；

▲ **重叠基因 (overlapping gene)** 指同一段DNA的编码顺序，由于**阅读框架 (ORF)**的不同，同时编码两个或两个以上多肽链的现象；

### 基因类型：

▲ **隔裂基因(split gene)** 指一个结构基因内部为一个或更多的不翻译的编码顺序，如**内含子(intron)**所隔裂的现象；

▲ **跳跃基因(jumping gene)** 可作为插入因子和转座因子移动的DNA序列，有人将它作为转座因子的同义词；

▲ **假基因：**的DNA序列类似于某些正常基因的序列，但处于其他的位置，其上有碱基的缺失、插入或突变而不能转录和翻译，是**无功能的基因**。

### 断裂基因

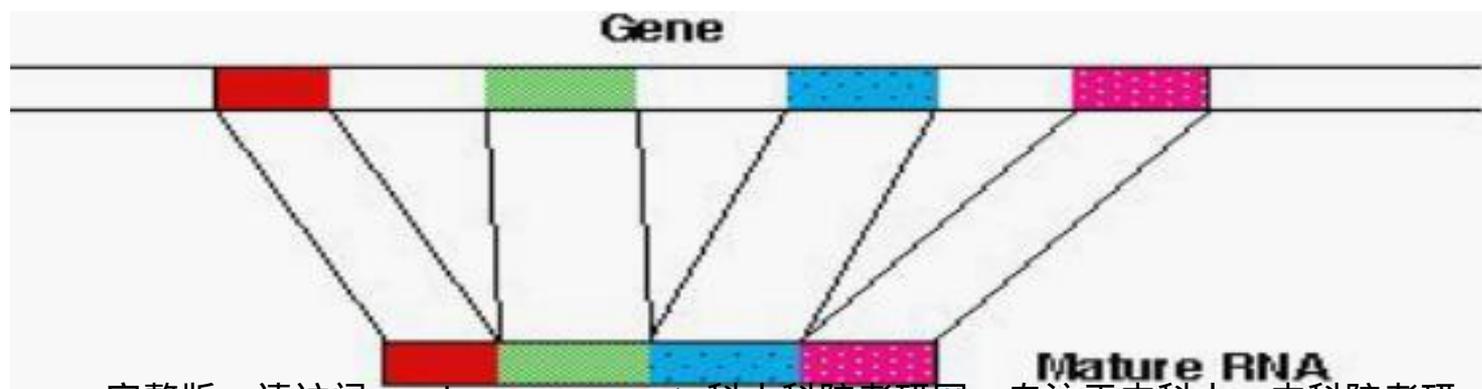
★早期分子遗传：基因是一个连续的、完整的结构。

●卵清蛋白基因中间存在不表达的碱基序列，表明基因的DNA序列可能是不连续的。

●外显子：参加蛋白质编码的DNA片段；

●内含子：不参加蛋白质编码的DNA片段。

★真核生物基因可能是不同外显子的组合



**跳跃基因(jumping gene)**又称为转座子(transposon)、转座因子、转位因子(transposable element)。

- 某些DNA序列可以在染色体上转变位置。
- 转座子转位的过程也是一个遗传重组过程；
- 转座子在染色体上转位可能会引起插入位置基因功能丧失(突变)，再次转位离开插入点时便会发生基因功能的恢复。

# 三 基因的微观结构

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

## (一) $T_4$ 噬菌体 $r II$ 的重组

- $T_4$  野生型在 *E. Coli* 菌苔上产生小而规则噬菌斑

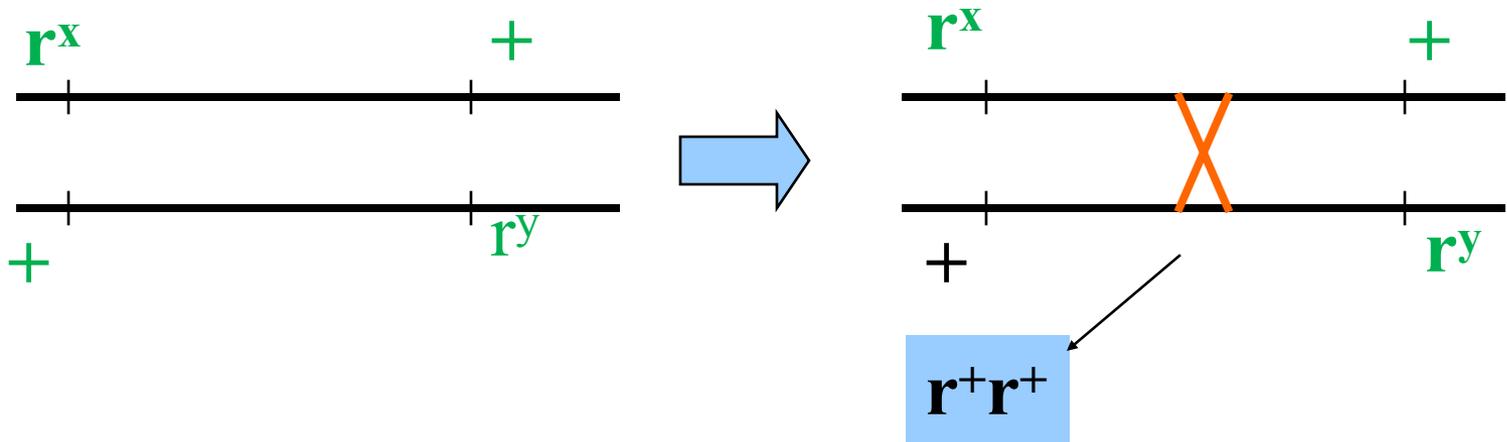
- $T_4$  突变品系按表型可分为： $r I$ 、 $r II$ 、 $r III$  三类。其中  $r II$  在 *E. Coli* B 上产生快速溶菌现象，形成大而圆噬菌斑，在 *E. Coli*  $K_{12}(\lambda)$  上不能生长。

噬菌体	大肠杆菌品系	
	B	$K_{12}(\lambda)$
野生型 $T_4$	野生型	野生型
$r II$	$r$	\

# (一) $T_4$ 噬菌体 $r_{II}$ 的重组

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- ◆ 用2个不同的  $r_{II}$  突变体对大肠杆菌B株进行双重感染(double infection) (不能一先一后)
- ◆ 收集含子代噬菌体的溶菌液：
  - ★ 一部分涂布B株：估测子代噬菌体总数
  - ★ 一部分涂布  $K_{12}(\lambda)$  株：计算子代野生型噬菌体个数



# $T_4$ 噬菌体 r II 突变位点间距离测定

▼ B株：计算总噬菌体数。两种r II 突变体( $r^x$ 、 $r^y$ ) 重组体( $r^+r^+$ )和( $r^x r^y$ )都可以在B株生长；

▼  $K_{12}(\lambda)$ 株：计算野生型重组体 $r^+r^+$ 数目。因为只有 $r^+r^+$ 可以生长，其余三种基因型不能生长(包括重组体 $r^x r^y$ )

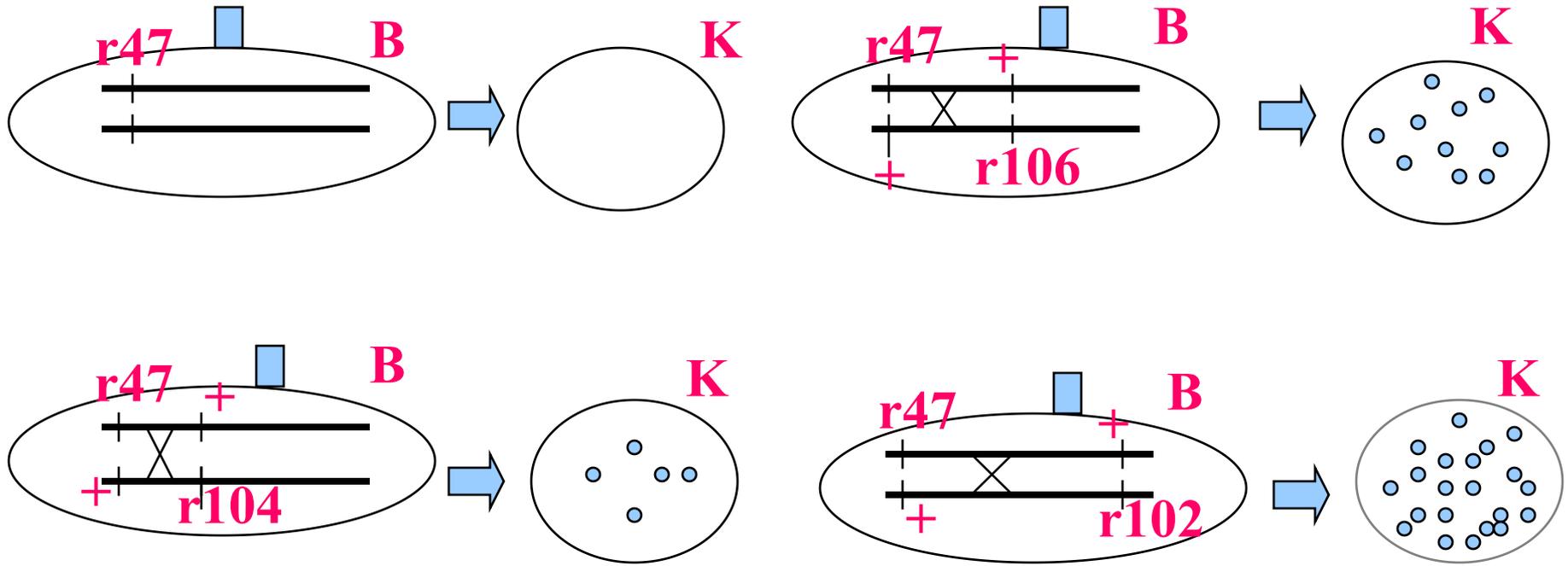
▼ 计算重组体数目时，总要乘以2，就是因为 $r^x r^y$ 虽然是预期的，但不能检出。

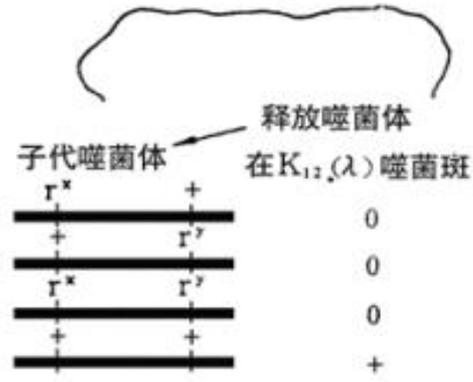
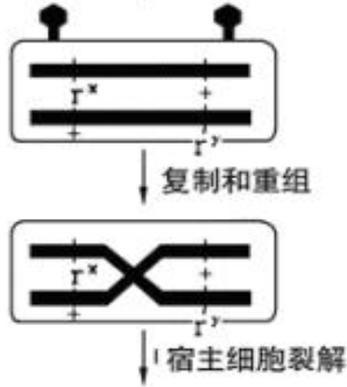
重组值的计算公式：

$$\frac{2 \times (r^+r^+ \text{噬菌体数})}{\text{总噬菌体数}} \times 100\% = \frac{2 \times (\text{在 } K_{12}(\lambda) \text{ 株上生长的噬菌体数})}{\text{在 B 株上生长的噬菌体数}} \times 100\%$$

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

# *T<sub>4</sub>*噬菌体 *rII* 突变位点间距离测定





溶菌液接种在B株上计算总噬菌体数  
亲代原型  $r^x, r^y$   
重组体  $r^x r^y, r^y r^x$   
均能生长形成噬菌体斑

溶菌液接种到  $K_{12}(\lambda)$  株上计算  $r^x r^y$  噬菌体数  
只野生型  $r^x r^y$  能生长形成噬菌斑, 其他三种基因型:  $r^x, r^y, r^y r^x$  都不能生长

图 8-4 计算重组值时的试验图解

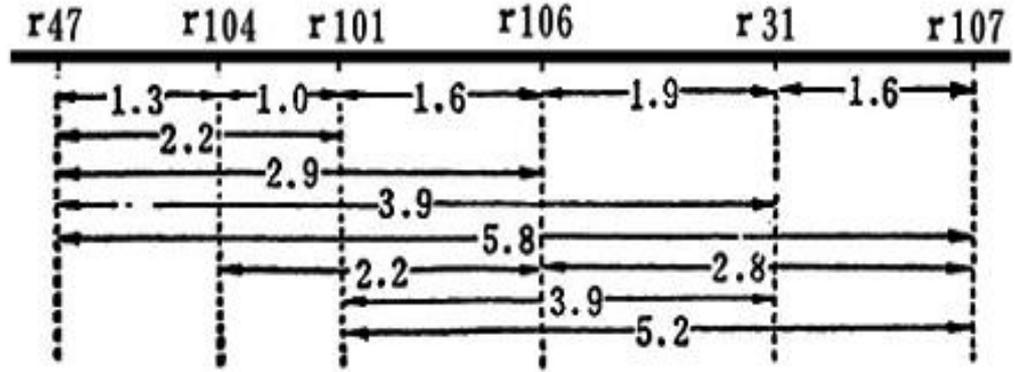


图 8-5 通过二点杂交法绘制的  $r_{II}$  区部分连锁图。距离用重组值去掉%表示，图距大致是相加的。

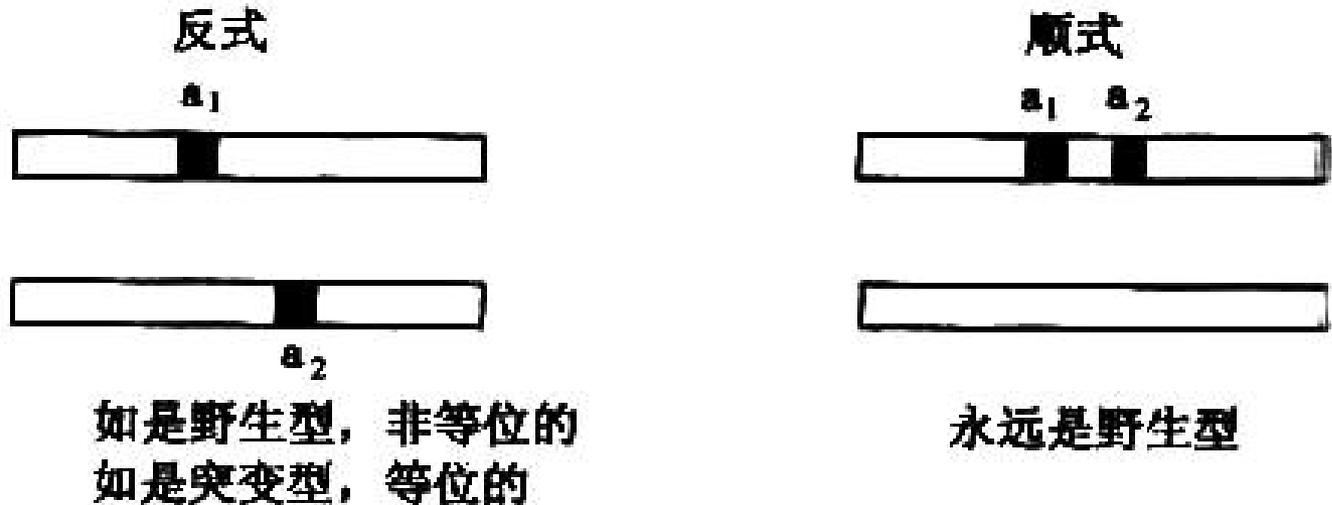
## T<sub>4</sub>噬菌体 rII 突变位点间距离测定

## (二) 顺反测验与顺反子

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◎假定有两个独立起源的隐性突变，具有类似的表型，如何判定是属于**同一基因(功能单位)**的突变还是分别属于**两个基因(功能单位)**的突变呢？

◎在二倍体生物中，可以建立双突变杂合体。双突变体杂合体有两种形式，即**顺式(cis)**和**反式(trans)**

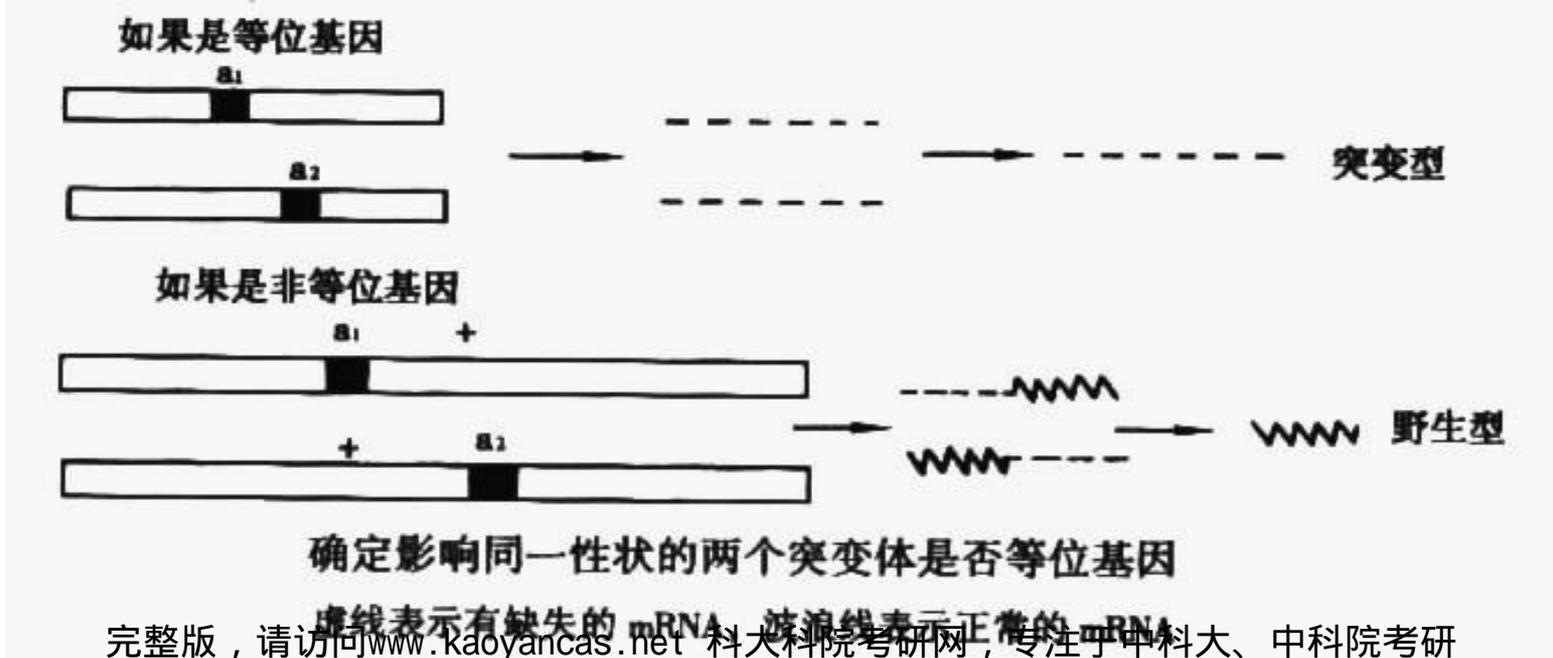


高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◎根据两突变反式双杂合体**互补作用可以判断**：

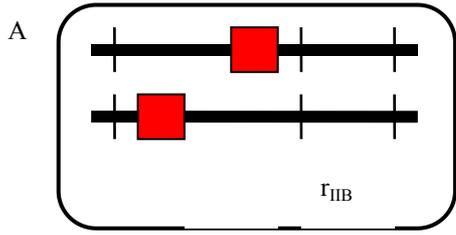
- 突变型 → 无互补作用 → 同一功能单位突变；
- 野生型 → 有互补作用 → 不同功能单位突变。

◎这种测验称为**互补测验**，也称为**顺反测验(cis-trans test)**。顺反测验所确定的最小遗传功能单位称为**顺反子(cistron)**，顺反子内发生的突变间不能互补。

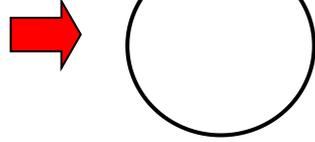


# (二) 顺反测验与顺反子

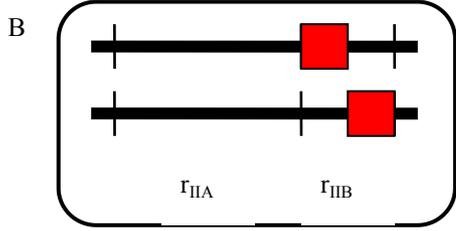
高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)



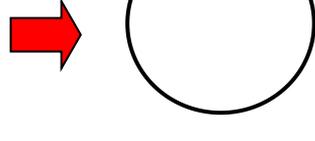
用含有不同 $r_{IIA}$ 突变体的噬菌体混和感染大肠杆菌 $K_{12}(\lambda)$



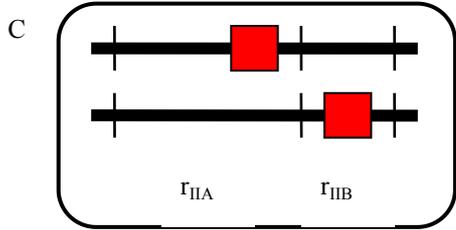
无噬菌体繁殖



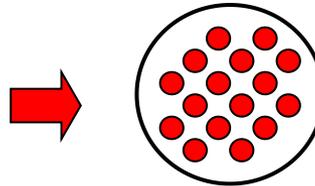
用含有不同 $r_{IIB}$ 突变体的噬菌体混和感染大肠杆菌 $K_{12}(\lambda)$



无噬菌体繁殖



用含有不同 $r_{IIA}$ 和 $r_{IIB}$ 突变体的噬菌体混和感染大肠杆菌 $K_{12}(\lambda)$



正常噬菌体繁殖。大部分是亲本 $r_{IIA}$ 和 $r_{IIB}$ 突变体，少数是野生型和双突变体重组型

## ◎ $r_{II}$ 区段突变的性质：

- 经典遗传学理论， $r_{II}$ 突变具有共同性状， $r_{II}$ 区段为一个基因；

## ◎ Benzer顺反测验表明

- 100多个 $r_{II}$ 突变型可以分为A、B两组，组内的突变型间不能互补；
- 与 $r_{II}$ 区段连锁图对照发现：两组突变分别位于 $r_{II}$ 区段的两端。