

微生物遗传学基础

微生物遺傳學基礎

盛祖嘉 編著

上海科學技術出版社

內 容 提 要

本书所討論的生物对象几乎包括所有的各类微生物,如細菌、真菌、放綫菌、病毒和原生动物等,而以大腸杆菌和紅色面包霉为主。內容涉及形式遺傳学和生化遺傳学的各个方面——基因的分离和連鎖,基因的結構,基因的作用,基因突变的机制,細胞质基因等。最后还討論了微生物中的生命起源、进化和物种的分类等問題。

本书可作大专院校生物系或医学院和农学院有关专业的遺傳学、微生物学及生物化学方面的教学参考书;对以上学科的科研工作人員也有参考价值。

微生物遗传学基础

盛祖嘉 編 著

上海科学技术出版社出版 (上海瑞金二路 450 号)

上海市书刊出版业营业許可証出 093 号

商务印书館上海厂印刷 新华书店上海发行所发行

开本 850×1168 1/32 印張 11 28/32 插頁 5 排版字数 315,000

1963 年 5 月第 1 版 1963 年 5 月第 1 次印刷 印数 1—3,500

統一书号 13119·508 定价(十二) 1.70 元

序 言

本书是在复旦大学微生物遺傳学讲义的基础上略加扩充而写成的,旨在作为教学参考用书。因此,內容涉及虽广,討論則力求簡明扼要,以期使讀者通过本书能熟悉微生物遺傳学最基本的概念、原理和工作方法,了解这門学科的全貌,并具备进一步閱讀微生物遺傳学以及生化遺傳学有关文献的能力。书末附有英汉名詞对照表,并选刊了一些較為重要的、主要是在图表中出現的文献,其余所引用到的文献并未一一列入。

在編写过程中,承复旦大学遺傳学研究所的同志們提出許多宝貴的意見,并承复旦大学生物系楊千同志协助部分的繪图工作,在此謹表謝意。

盛 祖 嘉 1962年9月

目 录

序 言

第一章 緒 論	1
(一)微生物遺傳学的发展簡史	1
(二)微生物的特性和微生物遺傳学	5
(三)微生物遺傳学的继承和发展	8
第二章 遺傳物质的傳遞——杂交、轉化和轉导	11
第一节 杂交	11
(一)形式遺傳学概論	11
(二)順序四合子的形式遺傳学分析	13
(三)非順序四合子的形式遺傳学分析	24
(四)不完整四合子的形式遺傳学分析	30
第二节 杂交育种	50
第三节 轉化	61
(一)轉化的形式遺傳学分析	61
(二)轉化因子的結構和功能	68
第四节 轉导	74
(一)轉导和噬菌体	74
(二)局限性轉导	77
(三)普遍性轉导	82
第三章 遺傳的物质基础	95
第一节 核酸	95
(一)遺傳物质和核酸	95
(二)DNA 的分子結構以及結構和性能之間的关系	99
第二节 基因和染色体	107
(一)基因	107
(二)染色体	116

第四章 基因突变	124
第一节 自发突变	125
(一) 基因突变	125
(二) 自发突变率	132
(三) 回复突变	138
(四) 抗药性突变和它的实践意义	141
第二节 誘发突变	148
(一) 突变的誘发	148
(二) 各种誘变剂和它們的实际使用	152
(三) 影响誘变和杀菌效应的因素	162
第三节 突变机制	168
(一) 突变的本质	168
(二) 直接誘变	171
(三) 間接誘变	172
(四) 直接和間接誘变理論的統一, 自发和誘发突变的統一	175
(五) 基因突变和表型的改变	181
第四节 突变型的应用	183
(一) 突变型的篩选	184
(二) 突变型在生产实践上的应用	190
(三) 誘变育种	195
第五章 基因的作用	206
第一节 基因的原始作用	206
(一) 营养突变型和生物合成	207
(二) 基因的原始作用	212
第二节 基因作用和遺傳性状	227
(一) 基因的相互作用和遺傳性状	228
(二) 基因的多效性和遺傳性状	242
(三) 基因作用和細胞质	246
(四) 遺傳和环境	249
第三节 基因作用和遺傳信息	253
(一) 遺傳信息和蛋白质生物合成	254

(二) 遺傳信息和形态建成	262
第六章 細胞质遺傳和細胞质基因	271
第一节 細胞质遺傳	271
第二节 細胞质基因	275
第三节 种間細胞质遺傳	289
第七章 病毒的遺傳学研究	295
第一节 噬菌体的遺傳学研究	295
(一) 噬菌体的生活史	295
(二) 噬菌体的突变和形式遺傳学分析	301
(三) 噬菌体中突变机制和基因作用的研究	309
第二节 动植物病毒的遺傳学研究	315
(一) 动植物病毒的生活史	315
(二) 动植物病毒的变异和形式遺傳学分析	317
第三节 病毒和肿瘤	320
第八章 遺傳和进化	323
第一节 生命起源和生化演化	323
第二节 新种形成	337
参考文献	346
英汉名詞对照表	353

第一章 緒 論

(一) 微生物遺傳學的發展簡史

萌芽時期 微生物學是在生產實踐中發展起來的。巴斯德 (Louis Pasteur, 1822~1895) 通過酒精釀酵的研究奠定了工業微生物學和微生物生理學的基础。苛赫 (Robert Koch, 1843~1910) 和巴斯德等通過醫學實踐奠定了醫學微生物學和免疫學的基础。

在實踐中,微生物的變異和遺傳現象也早已被注意和利用了。例如,巴斯德便曾經觀察到炭疽桿菌 (*Bacillus anthracis*) 在高溫中培養的結果是毒性大減而抗原性不變,這一變異現象當時就被成功地應用到炭疽桿菌的疫苗製造上去。

苛赫在研究疾病和微生物的關係的時候,為了要証實某一疾病確由某一細菌所引起,因而將由病體所分離得到的細菌重新接種在健康的動物體上,然後觀察是否引起同一病征,並且再從得病的動物分離病原菌,觀察它們在形態和生理上的特性是否和原来的菌株相同。通過這些細致的工作,許多疾病的原因因而得到証實,微生物學上物種和遺傳的概念也得以初步確立。

從以上簡短的敘述里,可見在微生物學興起時,就已經有了微生物遺傳學的萌芽。

發展階段 自從早期的一些發現以後,微生物學結合生產實踐的發展,逐漸成為一門獨立的學科。在各項微生物學工作中,也陸續出現和遺傳變異等現象有關的研究。

例如,早在十九世紀末葉研究小麥的銹病的時候,便發現銹菌有所謂生理族的存在。這方面的研究增加了我們對於銹菌的傳布和變異等問題的了解。

酵母菌的利用在我們國有着極為悠久的歷史。自從巴斯德以來,從事於酵母菌的科研工作者也常常發現酵母菌的釀酵能力,菌落

形态等等方面的变异。三十年代以后，便出现了較有系統的酵母菌遺傳学和育种的研究。

肺炎双球菌的抗原型和毒性的研究，对于肺炎的医疗和流行病学的研究都有重要的意义。在研究的过程中发现了轉化現象。不过这一現象虽然早在1928年发现，但是它的重要性却直到1944年由于闡明了轉化因素的化学本质是脫氧核糖核酸以后才被充分認識。

自从1907年在睡眠病虫中发现了病原微生物产生抗药性变异以后，随着药物治疗的发展，类似的現象在細菌中也陸續有所发现，不过对这些現象的本质也是在四十年代中才开始从遺傳学的观点給以系統的研究。

紅色面包霉虽然在生产实践上意义不大，但是由于它的特殊的生物学特性，在三十年代中便进行了形式遺傳学分析。这为以后生化遺傳学的发展提供了有利的条件。

总之，在四十年代以前，微生物遺傳学方面虽然有过不少研究，可是沒有完整的体系。某些較有系統的研究也比較局限于形态性状的观察和分析，生物对象也很局限，对于放綫菌、藻类、病毒、不完全菌等微生物的遺傳学研究可以說是絕无仅有。对于遺傳規律的普遍性更是認識不足：一般认为細菌只进行无性繁殖，細菌的核是不存在的或是分散的，对細菌的变异一般也认为不同于高等动植物的突变。从过去遺傳学教科书中很少討論到細菌这一点，便足以說明对于微生物遺傳的系統知識是非常貧乏的。

成为一門独立的学科 遺傳学的发展可以说有深广两个方向。自从本世紀初孟得尔的工作被重新发现以后，孟得尔遺傳法則很快地在許多生物中得到証实并扩充，这是遺傳学发展的广的一面。另一方面，基因的傳遞規律一旦被闡明以后，很自然地，注意力便轉向基因的作用的問題上去，这是深的一面。

这两个方面的发展在微生物領域內最为突出，而微生物遺傳学就是从这两个方面发展起来的。

从历史发展观点看来，現代的系統的微生物遺傳学研究可以

說是在研究基因的作用這一課題上開始并發展起來的。在這之前，許多遺傳學工作者曾經在高等動植物中研究基因通過什麼途徑控制性狀的這一課題。可是主要是由於在高等動植物中，即使是一個簡單的性狀，也往往都是錯綜複雜的個體發育和組織分化的結果，在這些性狀中便較難探究基因的原始作用。

於是，注意便轉向微生物中的最簡單和最原始的相對性狀，那便是能合成或不能合成某一代謝物。一般野生型菌株能自己合成某一代謝物而突變型則不能時，這突變型便稱為生化突變型，或者更正確些稱為營養突變型。由於紅色麵包霉的培養基成份簡單，並且由於在形式遺傳學研究中已經證明它是一種合適的材料，同時已經發現在紅色麵包霉中形態突變型可以由 X 射綫誘發，所以初期的研究多以紅色麵包霉為材料。自從 1940 年通過 X 射綫誘變獲得了紅色麵包霉的許多營養突變型以後，工作隨即迅速地開展，而且同樣的方法被很快地推廣到其他的微生物中去。今天我們對於基因的作用和本質的了解可以說是建築在這一基礎上的。

由於營養突變型的發現，在 1946 年應用細菌中的營養突變型第一次証實了細菌可以進行雜交，並且它的遺傳因子也表現分離和連鎖等等現象。接着，在不完全菌、單細胞藻類、放綫菌、噬菌體等微生物中也應用了基本上相同的方法，証實了它們在遺傳上的基本規律是一致的。另一方面，也証實了在微生物中變異的主要來源和高等動植物一樣是突變，生物界的統一性於是得到進一步的闡明。

這樣，遺傳學的深與廣兩方面都在微生物領域中得到很大的發展，同時微生物遺傳學也便在這基礎上逐漸發展成為一門獨立的學科。

與此同時，微生物遺傳學在生產實踐上也更顯得重要了。這主要是和四十年代初抗菌素工業興起以後微生物育種工作的需要有關，也和抗菌素廣泛應用以後抗藥性細菌對於醫療上的影響有關。在今天，微生物遺傳學所接觸的實際問題已不限于以上兩個

方面，這將在下面再加說明。

邊緣學科的興起 微生物遺傳學在發展過程中和其他學科的接觸愈來愈多，下面將舉出主要的兩個方面加以扼要說明。

上面已經指出，1928年已經在肺炎雙球菌中發現了轉化現象。1944年闡明了轉化因素的化學本質是脫氧核糖核酸，以後這一現象便得到了普遍的重視。由於已經知道高等動植物的染色體是由脫氧核糖核酸和蛋白質所構成，所以可以和轉化因素的化學本質是脫氧核糖核酸這一點相互印證。更重要的是，從此以後我們不但可以通過一般的遺傳學方法來研究遺傳物質，也有可能對作為遺傳物質的轉化因素進行離體的研究，包括理化特性的研究在內，而且通過這些研究將愈來愈有可能促使遺傳物質發生定向的變異。

可是，由於核酸的化學研究落後於生物學研究，所以遺傳物質研究的進展在以後幾年中發展並不很快。直到1953年脫氧核糖核酸分子結構的新的理論被提出後才出現又一個轉折點。現在由這一理論所推導的現象已在微生物和其他生物中基本上得到証實。這一理論也推動了核酸結構，核酸生物合成，遺傳物質的結構與功能等等方面的研究。為生物學中的信息論提出了新的課題。遺傳學中的這一個新興的方面也可以說已成為所謂分子生物學中的一個重要部門，也是遺傳學和生物化學這兩個學科的邊緣發展起來的新興學科。

另一個邊緣學科是在微生物和人类的遺傳學研究之間發展起來的。上面已經指出了遺傳的基本規律是一切生物所相同的，這包括人和單細胞的細菌在內。可是細菌的生物學特性和人有許多不同之處，所以遺傳學的研究方法以及遺傳變異現象的表現方式也就很不相同，其中最為突出的一點是細菌形成單細胞的無性繁殖純系。通過近年來組織培養方法的改進，現在已經可以象培養細菌一樣地培養人體細胞，可以得到營養突變型和抗藥突變型等等純系。因此有可能用研究微生物遺傳學的方法來研究人類遺傳學中的某些問題。此外，組織培養的方法近來在病毒和腫瘤的研

究上也得到了广泛的应用。例如应用組織培养方法可以象研究細菌和噬菌体的关系一样研究动物寄主細胞和引起肿瘤的病毒之間的关系，也可以象研究細菌的突变一样地在人体細胞的組織培养中研究抗药性突变^[87]。这些方面的深入研究必定有一天会对于癌症的防治提供有效的措施。

所以可以說，圍繞着組織培养这一方法，不但可以进一步研究最低等的和最高等的生物之間的共同的遺傳学問題，而且也为解决癌、病毒、核酸之間的微妙关系开辟了新的途徑，为病毒和癌症的研究提供了有力的武器。

(二) 微生物的特性和微生物遺傳学

顾名思义可以知道微生物遺傳学是研究微生物中的遺傳学問題的学科。現在已經証实，一切生物中的遺傳規律基本上是一致的，所以在概念上和高等动植物的遺傳学研究也是基本上相同的。只是由于它們的特殊的生物学特性，才使微生物的遺傳学研究也就在方法上和內容上和高等动植物的遺傳学研究大为不同。因此，研究微生物遺傳学必須同时具备遺傳学的基本概念和知識，以及微生物学的基本知識和工作方法。

除了少数特殊情形以外，微生物所不同于高等动植物的生物学特性主要有以下七点：(一)单細胞或多細胞而极少分化的体制；(二)多数是单元营养体；(三)具有菌落生长以及无性繁殖的特性；(四)一般能在一定成份的培养基上生长繁殖；(五)代謝作用旺盛，繁殖迅速；(六)快速的生活史周轉；(七)环境因素对于个体能起均匀而直接的影响。高等植物虽然一般都能在一定成份的培养基上生长，可是它們很少兼具其他各种特性。由于这些特性，微生物遺傳学的研究方法和高等动植物的研究有很大的不同，工作的效率相差悬殊，許多在高等动植物中所难以得到的数据和結論可以在微生物中比較容易地得到。

研究方法的不同主要表现在以下几个方面：(一)便于处理和观察大量个体。遺傳学中的許多問題都涉及大量个体。例如突变

的发生是非常难得的，所以必須觀察大量个体才能发现个别突变型。又例如所謂拟等位基因是指位置非常接近而作用又相同的一些基因，因此也必須觀察大量杂交子代才能发现两个拟等位基因之間的重組合子。又例如在大腸杆菌的杂交研究中，最初发现在大約 10^7 个細菌中才有两个細菌进行接合，因此也必須觀察大量个体才能发现杂交現象。轉导和轉化現象也和杂交相仿。在微生物中不难在一个培养皿上面观察千百个个体，这和高等动植物中的工作效率是不能相比的。(二)便于通过培养基成份的調节而控制在上面生长的菌落的类型，这又进一步提高了工作效率。就以細菌的杂交为例，如果在每一个培养皿上可以觀察 10^3 个个体，那么必須觀察 $10^7/10^3=10^4$ 个培养皿才可能发现两个由杂交而出現的个体。这样的实验还是不切合实际的。可是只要应用营养突变型，就可以使不經杂交的亲代个体在某种培养基上不生长菌落，而只容許杂交子代可以生长菌落；因此便可能使得在一个培养皿上出現多到上百个杂交子代。这效率更是在高等动植物的工作中所不能想象的了。应用类似的方法也可以发现在 10^{10} 个細菌中所出現的一个突变型个体。(三)便于获得营养突变型。由于微生物一般可以在一定成份的、极为简单的培养基上生长繁殖，所以可以很容易地获得它們的营养突变型。主要也就是营养突变型的发现，才使得通过培养基成份的調节而控制各种类型的生长成为可能。非但如此，也就是通过营养突变型的研究才有可能在基因的作用和基因的本质等問題方面进行深入的探討。(四)便于研究通过有性生殖的遺傳現象。在微生物中可以不通过有性生殖而研究突变，可是多数遺傳現象則必須通过有性生殖进行研究，因此生活史的长短大大地影响工作效率。在柳叶菜 (*Epilobium*) 中經過几十年的研究工作所得的有关細胞质遺傳的結論，已經在紅色面包霉中經一两年便得到証实，这便是一个极好的例子。(五)便于进行化学分析。主要由于微生物体制簡單、繁殖快、培养簡便，所以容易得到大量均一的細胞以供化学分析，这对于生化遺傳学的研究也常是必要的。(六)便于研究环境和遺傳因素的关系。这是由于微

生物可以在成份简单的培养基上培养，而且由于环境因素对它们的均匀而直接的影响所致。例如诱导酶的生化遗传学研究在高等动植物中很难进行，而在微生物中则这方面的研究已经阐明了许多有关遗传和环境因素的关系以及细胞代谢的调节机制问题。

(七)特殊现象的研究。体细胞杂交、转化、转导等现象到现在为止只在微生物和人体组织培养中曾经报道。噬菌体和动植物病毒的体制不同于其他一切生物。许多动植物病毒只含有 RNA 而不含有 DNA。上述种种几乎都是微生物中所特有现象。在这些特殊现象的研究中，可以大大地推进我们对于一般遗传规律的了解。以上是几个主要的方面，至于多数微生物的营养体是单元体，因而便于建立纯系，便于长久保存大量品系，以及杂交子代中可以直接观察基因的分离现象等特性，还是比较次要的方面。

总之，在微生物遗传学领域中，主要由于材料的特殊性和多样化，由于工作效率特别高，所以可以在短时间内积累在高等动植物中所不可能得到或难以得到的资料，从而大大地推进了遗传学的基础理论。微生物作为遗传学研究材料的唯一不足之处是它们的染色体不易观察。但瑕不掩瑜，今后微生物遗传学必定仍然是遗传学中的一个最活跃的领域。

以上这一些原则都可以在以后的具体材料中看到，实际上在前面也已经指出，一旦能将人体细胞象细菌一样地培养时，我们便有可能应用微生物遗传学的研究方法来研究人类遗传学中的某些问题，这样不仅可以提高工作效率，还能扩大研究领域，发现许多过去所不可能发现的现象和规律。

上面已经指出，微生物遗传学是在营养突变型也即生化突变型的研究工作中发展起来的，所以也常称为生化遗传学。实际上生化遗传学的材料并不局限于微生物，生化遗传学最早研究的是人类遗传性疾病，现在这方面的研究仍旧是生化遗传学的一个重要部门；另一方面，微生物遗传学的内容也可能涉及生化遗传学以外的其他方面，例如形式遗传学、细胞遗传学等等。

(三) 微生物遺傳學的繼承和發展

科學上的一切重要發現必然都是所謂跳出前人的框框的，因此似乎是個別科學家的功績。事實上一切科學上的發現都必然有所繼承，必然有所發展。科學上的重要發現往往是這一學科中最富有生命力的方面的繼承，而一個發現是否重要也要看這一基礎上的發展的情況。微生物遺傳學正好說明這一原則。

從 1900 到 1910 年這一段時間中，遺傳學的發展主要是將孟得爾在豌豆中所發現的遺傳學規律推廣到各種高等動植物中，其中包括人類在內。從 1910 到 1940 年這三十年中，遺傳學主要和細胞學相結合，研究了高等動植物中遺傳物質的傳遞規律和機制，同時也為突變的研究、基因作用等方面的研究开辟了道路。1940 年以後，遺傳學主要和生物化學相結合，對於基因的作用和本質的研究作出了重要的貢獻。這些重要的貢獻都是從紅色麵包霉的營養突變型研究的基礎上發展起來的。那麼紅色麵包霉方面的研究繼承了什麼呢？本身是在什麼基礎上發展起來的呢？

在三十年代、甚至於二十年代中已經有許多遺傳學家研究了高等動植物中基因的作用問題，最為突出的是果蠅復眼色素形成中的基因作用問題的研究。野生型果蠅的復眼是暗紅色的，在果蠅中曾經發現有一系列的影响復眼色素的突變，例如顏色鮮艷的朱紅色(v)和辰砂色(cn)等等。在果蠅的幼蟲中有一些稱為原基的組織，由這些組織發育成為一定的器官如翅、足、復眼等等。通過手術可以將一個幼蟲的復眼原基移植到另一幼蟲的體內，當後一幼蟲發育成為成蟲時便可發現它的腹內有一個額外的復眼。如果接受移植的幼蟲和原基所來自的幼蟲的因子型不相同的話，便可以通过移植來研究基因的作用。

關於朱紅色、辰砂色和野生型之間的復眼原基移植試驗的結果見下表(表 1-1)。

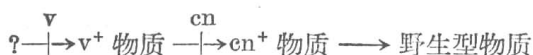
表 1-1 的結果說明，接受移植的野生型幼蟲可以使突變型的復眼原基發育成為具有野生型色素的復眼(實驗 1)。試問這是怎

表 1-1 果蠅的复眼原基移植試驗結果^[9]

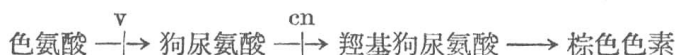
实 驗	原基来自下列因子型的幼虫	接受移植的幼虫的因子型	額外复眼的顏色
1	+ / +, v / v, cn / cn	+ / +	暗 紅 色
2	+ / +	+ / +, v / v, cn / cn	暗 紅 色
3	v / v	cn / cn	暗 紅 色
4	cn / cn	v / v	辰 砂 色

样的一种影响呢？最简单的解釋是接受移植的幼虫供給移植的原基以某些物质，由这些物质，原基可以自行合成野生型复眼所特有的色素；而这移植的原基則由于发生了某一基因突变，所以不含有这一物质。如果这解釋是正确的話，上表結果还說明 cn/cn 幼虫可以供給 v/v 原基以必要的物质（实验 3），可是 v/v 却不能供給 cn/cn 原基以必要的物质（实验 4）。这现象又怎样解釋呢？

可以称使果蠅的复眼具有野生型顏色的物质为野生型物质，可以假定在野生型果蠅中野生型物质通过下列一系列反应而合成：



当 cn^+ 基因发生突变而成为 cn 时， v^+ 物质就不能轉变为 cn^+ 物质，当 v^+ 基因发生突变而成为 v 时， v^+ 物质也便不能形成。如果将 v/v 果蠅的复眼原基移植到 cn/cn 幼虫体内时，后者便供給 v/v 原基以它不能自行产生的 v^+ 物质，从而进一步形成野生型物质。反之，如果将 cn/cn 原基移植到 v/v 幼虫体内时，后者不可能供給 cn/cn 原基中不能自行产生的 cn^+ 物质，因此也就无从形成野生型物质。表 1-1 中的实验事实全部足以說明。进一步的实验鉴定了 v^+ 物质是狗尿氨酸， cn^+ 物质是羟基狗尿氨酸， v^+ 物质的前体是色氨酸。野生型物质，也即复眼的棕色色素的生物合成过程可見通过下列一系列的反应：



当 v^+ 基因发生突变而成为 v 时，色氨酸 $\longrightarrow$ 狗尿氨酸这反应

便发生了遺傳性障碍，沒有发生突变的 v^+ 基因可見对于这一反应有着密切的关系。有关复眼色素的基因具有这样的作用，其他无数的基因的作用是否都相同呢？复眼色素的有无对于果蝇讲来是沒有多大关系的，和生物的生死存亡有关的基因又起着什么样的作用呢？有关于蛋白质、核酸、維他命等重要物质的生物合成是否都为基因所控制呢？这些問題都成了遺傳学中急待解决的問題。

可是，如果这些物质的合成的确也由基因所控制的話，則基因发生突变时这生物必然不能生存，那么怎样保存这些突变型来供研究呢？这就使人想到微生物，因为正象接受移植的幼虫供給移植的原基以合成棕色色素的前体一样，我們可以在培养基中加入突变型自己所不能合成的物质而保存这些突变型。这样我們便可以利用这些突变型（营养突变型）来研究上述的一些基因的作用了。就在这种思想的指导下，进一步采用了紅色面包霉从事这方面的工作，这样便为遺傳学揭开了新的一頁，也为微生物遺傳学和生化遺傳学奠定了基础^{[8][10]}。

紅色面包霉的形式遺傳学研究在那时已有了一定的基础，一些形态突变型在染色体上的位置已經确定。当时也有人认为在紅色面包霉中发现了上面所說的营养突变型无非只是在染色体上多写上几个营养突变型的基因符号罢了。事实上今天对于基因的作用和本质的了解都是从这一发现发展而来的，这便是上面所提到的遺傳学发展的深的一方面。

接着在細菌中发现了营养突变型，进一步利用細菌的营养突变型証明大腸杆菌可以杂交。从此以后，孟得尔的遺傳法則便逐漸推广到每一种生物，这便是上面所說的遺傳学发展的广的一方面。当然，細菌杂交的发现的意義不只是在說明孟得尔法則的普遍性，这些在本书以下各章中将有較為詳細的介紹。

总之，微生物遺傳学是說明科学的继承和发展的很好的例子。这一簡短的介绍一方面将使讀者更便于領会以下各章的討論，同时也对讀者提出了这一个值得深思的問題：怎样继承？怎样发展？继承什么？发展什么？