

0116546

摩尔根学派

遗传学概要

林成耀 編



福建人民教育出版社

目 录

第一章 緒言	(1)
第二章 分离規律	(5)
一、孟得尔的实驗方法	(5)
二、孟得尔的分离規律	(7)
第三章 自由組合規律	(15)
一、两对相对性狀的遗传試驗	(15)
二、自由組合規律	(17)
三、基因的相互作用	(23)
第四章 連鎖規律	(30)
一、連鎖遗传現象	(30)
二、連鎖遗传的机制	(33)
三、基因的定位	(39)
四、伴性遗传	(42)
五、連鎖遗传的应用	(50)
第五章 遗传的細胞学基础	(53)
一、細胞的有絲分裂和減数分裂	(53)
二、遗传三大規律与染色体的平行关系	(60)
第六章 变异及人工誘变	(63)
一、变异的种种	(63)
二、染色体的变化	(66)
(一) 染色体数目的变化	(67)
(二) 染色体結構的变化	(71)
三、基因的突变	(75)

四、基因的重新組合.....	(80)
五、細胞质的改变——細胞质遺传.....	(81)
第七章 遺传的物质基础	(85)
一、遺传物质概念的发展.....	(85)
二、核酸是遺传的物质基础.....	(86)
1. 核酸的結構.....	(86)
2. 核酸与遺传的关系.....	(88)
3. 遺传物质的特点.....	(91)
三、基因学說的主要論点.....	(93)
四、遺传学发展中存在的問題.....	(95)
参考文献	(96)

第一章 緒 言

自然界中的生物有許多基本屬性，遺傳性及其變異性即其中之一。凡是生物都有生殖的能力。任何種類的生物所繁殖的後代都與前代相類似，所謂種瓜得瓜，種豆得豆，即生物的遺傳現象。但是，嚴格說起來，沒有兩個生物體是完全相同的，一娘生九子，共有十個樣，即使是雙胞胎，雖有許多性狀相似，而也总有某些性狀不相同，可以識別出來，這就是生物的變異現象。生物所表現的遺傳和變異是生物界的普遍現象，這種現象是通過生殖而表現出來的。

親代通過生殖方式產生子代時，一面貫穿着相似性（遺傳）的連續出現，一面又有相異性（變異）的發生可能。可見，遺傳和變異這兩個相對立的現象，又是相互聯系着的。把生物界這樣既對立又聯系的普遍關係研究清楚，就會進一步闡明生物界矛盾統一的自然辯證關係。

遺傳，按其字義來說，既名之“遺”，又名之為“傳”，本來就是研究親代怎樣把其性狀特徵傳遞給子一代，從而一代復一代的遺傳下去和發生變異的科學。所以，研究有機體遺傳和變異規律的科學就是遺傳學。遺傳學是整個生物學中一門新的、極為重要的分支科學。研究遺傳學的任務在於分析研究遺傳與變異的原因，揭發其內在本质，掌握它們的規律性和相互關係，然後按照人類的需要來利用、改造生物的本性，為人謀福利。

我們說遺傳學是生物學中極重要的分支科學，因為在理論上它的深入研究必然要涉到生命本質問題，物質基礎問題等的探討；另一面，它的深入研究又會使我們對生物的历史發展、

进化、有較明确的認識，因为有什么样的遗传学理論就必定导致出什么样的生物进化观。再从实践方面來說，遗传学是为生产服务的科学。应用遗传学原理，我們能够改良动植物的遗传性，創造出丰产、优质、抵抗病虫害的品种，达到增产的作用。动植物、工业和医疗用微生物的选种利用都是应用遗传学的基本原理来进行的。在医学上防止一些先天性疾病，遗传学也起了重要的作用。所以，遗传学是生物学、农学和医学的重要理論基础。

遗传学是一門年輕的科学，从1900年起才算开端并在近二三十年来才迅速发展起来的。生物的遗传、变异現象，人类在生产劳动中虽早已观察到，但尚不能得到解释。十九世紀初起許多学者提出有关遗传的見解。法国拉馬克（1809）提出了用进废退，获得性遗传的論点，但没有說明其机制。英国达尔文在他的名著“物种起源”（1859）及“动物和植物在家养下的变异”（1868）里，广泛地研究了遗传和变异現象。他同意拉馬克的論点，并企图用“泛生論”来解释遗传和变异的本质。所謂泛生論，即有机体在生活过程中，其各部分改变的或未改变的性狀和特性，都能产生一定的“泛生粒”，最后聚集到性細胞中而传递給后代。但是，达尔文的泛生粒从未得到科学的証实。德国魏斯曼（1892）提出了种质說，否定了泛生論。他把生物体分为种质和体质，认为种质是独立的、連續的、它能够产生后代的种质和体质，而体质則不能产生种质。他认为遗传性的变异起源于种质的变异，环境所引起的体质变异——获得性——是不能遗传的。魏斯曼认为生殖細胞里的染色体就是种质。他的理論在生物学界发生了广泛的影响，激发人們用实验方法来研究遗传变异問題，并引起了获得性能否遗传的爭論而迄于今。魏斯曼的种质論在当时虽起了相当的作用，但現代

生物学証明种质和体质的划分在动物界仅是相对的，在植物界則一般并不存在。

至此，生物学家們对于遗传和变异的規律尙无头緒。直到十九世紀末，二十世紀初，細胞学和胚胎学有了很大的发展，人們对于有絲分裂、减数分裂、受精現象及染色体行为等大体上闡明后，才为遗传学的发展打下了理論的基础。1900年三个生物学家，即奥国的齐尔迈克、荷兰的德伏里斯和德国的考伦斯，几乎同时发现并証实了1866年孟得尔所发表过的遗传規律。奥国天主教神甫孟得尔（1822—1884）研究豌豆的遗传，有所发现，写成了“植物杂交的試驗”一文，于1865年2月8日及3月8日在奥国一个自然科学协会年会上宣读過，当时这一工作并没有受到学术界的重視。孟得尔所闡明的遗传規律，埋沒了35年后才聞于世。所以，1900年“遗传学”才算誕生，故尙是年輕的科学。孟得尔的遗传規律（包括分离規律和自由組合規律）重新被发现后，很快就得到許多学者在各种动植物上証实。1910年后美国的摩尔根（1866—1945）和他的許多合作者在果蝇上的大量研究，証实了孟得尔的两个規律外，还闡明了連鎖遗传的实质，称为第三遗传規律。这些学者在遗传学方面的研究結合了細胞学的新成就，創立了細胞遗传学，成为現在的孟得尔——摩尔根学派（簡称为摩尔根学派）。这一学派提出了“基因学說”，証明基因是遗传物质的基础，基因在染色体上是成直綫排列的。二十世紀的四十至五十年代，遗传学家又結合物理和化学的新技术，測定出染色体內主要成分是核蛋白质，它由去氧核糖核酸（Desoxyribo-nucleic acid 簡称DNA）和蛋白质所組成。这样对遗传物质基础是什么就得到进一步的認識。現在，摩尔根学派的遗传学，从孟得尔的二个遗传規律为基础，发展到今日以探討遗传物质——基因

(Gene)的作用功能、化学特性、分子结构以及诱导突变等方面，获得了迅速的进展。应用这些新成就，在实践上对动植物、微生物的育种的利用；在理论上对生物进化的看法都起了很大的作用。

摩尔根学派的遗传学理论与二十世纪四十年代新兴起的米丘林遗传学理论有许多根本的分歧。米丘林学派根据生物体与外界环境中必需的生活条件相统一的原理，以及新陈代谢为生命基本特征的观点，认为遗传性是生物对其生长发育需要一定条件和对特定条件具有一定反应的普遍属性，从而把生物遗传性差异的物质基础归之于代谢类型的不同。两个学派各有其理论和实践根据，各有其研究方向和重点。目前我们还未能肯定的说真理已完全被那一个学派所掌握。本着百家争鸣的方针，为了便于一般读者对摩尔根学派的遗传学有个扼要的認識起見，下面几章将簡明的介紹这一学派的一些基本原理。

第二章 分离規律

一、孟得尔的实验方法

摩尔根学派的遗传学有三个基本規律，即孟得尔所提出的分离規律及自由組合（亦譯作独立分配）規律和摩尔根的連鎖規律。

孟得尔以前曾有許多人研究过遗传問題，他們也将不同的亲本进行杂交，观察后代的表現。他們对遗传和变异的研究都是籠統地从一个整个生物体观察入手。这样把一个生物体的許多性狀合在一起研究，很难比較出前后代相同相异之处，所以无法找到遗传变异的規律。孟得尔避免了前人失敗的做法，在选材及研究方法上特別慎重，所以获得成功，发现了遗传的規律。

孟得尔做試驗时选用純种（所謂純种，即性狀在累代中都保持稳定，不会分离，例如植株高的后代总是高的，矮的后代总是矮的），性狀有明显分別的类型为材料。他采用了科学的实验方法：（1）做植物杂交試驗时除严格选用純种材料外并謹慎的进行人工杂交——去雄、授粉及套袋手续，以防止异花传粉；（2）不籠統地把一个整个生物体的許多复杂性狀合在一起研究，而是每次只选定有一对相对性狀（例如植株的高和矮，花的紅和白，种子的圓和皺等等均为相对性狀）即具有一对性狀差別的植株作亲本，进行試驗，一对相对性狀的遗传行为研究清楚后再进行研究二对或三对相对性狀合在一起时的遗传行为；（3）应用統計方法，分析杂种后代中各性狀类型的个体数目，使实验結果建立在可以計量的統計基础上；（4）保持精密的紀錄，明了各个实验材料的准确家世，即作詳細的

各世代的系統記載：（5）应用杂交、自交、回交等方法，証明实验的正确性。孟得尔的杂交試驗材料包括豌豆、菜豆、洋莓、山柳属、紫茉莉、小家鼠、蜜蜂等等。他最成功的是从事八年之久的豌豆試驗。他所闡明的两个遗传規律即以豌豆杂交試驗結果为根据。

做杂交試驗时亲本性狀的純洁、稳定是主要的条件。孟得尔采集了三十四個豌豆品种进行培育观察。經過两年，他选定几个純的品种为杂交材料。植物杂交是在人工严格控制下进行的。例如，以具有植株高、矮相对性狀的豌豆为亲本，以高株为母本，以矮株为父本。在母本的花尚未成熟时即应去雄——拨开花瓣，镊去雄蕊，以防自花传粉。去雄时应細心，勿伤及雌蕊。在父本雄蕊成熟时，采其花药，放于洁杯內，压破花药，将花粉抹于去雄过的母本柱头上，就完成了人工杂交的手续。杂交后母本的花朵可用透明的玻璃紙袋套起来，以免异种花粉由風或昆虫传入。套袋后还要挂上一小紙牌，并用鉛笔写明父母本的名称和去雄、授粉日期。小紙牌上还应編号，因为我們所做同样的杂交可以有好几个。这样的記載还应写在紀錄簿中，以便考查。

做动物杂交实验則只要将所选定的雌雄于性将成熟时关在一起让之交配即可。应严格注意雌性勿与其他雄性乱交。

不同品种的亲本杂交所得的后代为杂种（即不是純种），亦称子一代，或簡写为子₁或 F_1 。研究不同性狀杂交后的遗传行为，要研究到第二、三代，或更多代。将 F_1 植物开花时套袋让其自交，其后代即为子二代（ F_2 ）， F_2 自交即得 F_3 。自花受粉植物如豆类、稻、麦等均可套袋让其自交。动物則可让子一代的雌雄（即兄妹）交配，得子二代。

以上是做杂交实验的选材和方法的簡介。

二、孟得尔的分離規律

孟得尔把一种植株高的和一种矮的純种豌豆进行杂交，得出如下的結果：

亲本 (P) ♀高 ♂矮 (或用♀矮×♂高，結果
子一代 (F₁) 高 与左相同。)
子二代 (F₂) 高 矮
株数787 277

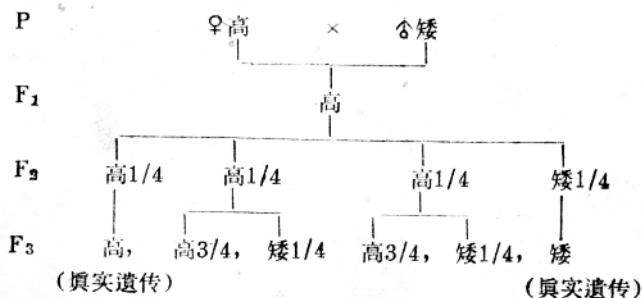
比例2.84 : 1 (接近于3高 : 1矮)

把杂种种子种下长成F₁植株。F₁植株只現父母双方性狀之一，即高的。F₁植株开花时让其自交，所得种子种下长成F₂植株。F₂許多植株中則有高的，有矮的，比例接近于3 : 1 (3/4高，1/4矮)。孟得尔把在F₁出現的性狀称为显性，在F₁不出現的性狀称为隐性。孟得尔做过七种不同的一对相对性狀的杂交，結果都是F₁只現出亲本一方的性狀，F₂則都有双亲的性狀出現，其比例都是接近于3 : 1。在豌豆杂交中不管显性性狀在母方或在父方(如♀高×♂矮或♀矮×♂高)結果都是一样。

孟得尔用豌豆所作的杂交試驗結果总表

性 状	F ₂ 显性数目	F ₂ 隐性数目	比 例
种子形状	5,474圓	1,850皺	2.96 : 1
子叶顏色	6,022黃	2,001綠	3.01 : 1
种皮顏色	705灰褐	224白	3.15 : 1
莢 形	882飽滿	299不飽滿	2.95 : 1
莢 色	428綠	152黃	2.82 : 1
花的位置	651軸生	207頂生	3.14 : 1
植株高矮	787高	277矮	2.84 : 1
总 共	14,949显性	5,010隐性	2.98 : 1

孟得尔又注意到将 F_2 自交得 F_3 时， F_2 中的隐性性状，如矮的，都是真实遗传的，即 F_3 中都是矮的。但是 F_2 中的显性性状，如高的，自交后却只有 $1/3$ 是真实遗传，其余 $2/3$ 则不真实遗传，即又产生 $3/4$ 高和 $1/4$ 矮的植株。



这些实验结果使孟得尔得出结论：显性和隐性在 F_2 中出现的比例是 $3:1$ ，是有规律的（但应注意：这是在完全显性及 F_2 数目相当大的情况下才能呈现此比例）。因而他的任务就成为如何解释在 F_2 中成显性 3 与隐性 1 的比例。

从以上性状表现中，可以看到，隐性的性状在 F_1 中虽然不表现出来，但是没有消失，因为在 F_2 中它又重新表现出来。这种现象孟得尔称之为性状的分离。

怎样解释性状分离的现象呢？

孟得尔认为个体是由两个亲本的生殖细胞经过受精作用发育成的，因此，研究个体的性状要从亲本的生殖细胞研究起。他假定：

1. 生物的每一性状好象是独立遗传的，研究生物的遗传，可以就性状本身进行研究。

2. 遗传的相对性状都由相对的遗传因子所代表，因子控制着性状的发育。（孟得尔用“遗传因子”，此词由1909年起为

約翰遜用Gene“基因”的名詞所代替。)

3. 遺傳因子在體細胞中是成對的，一個由母本得來，一個由父本得來。在形成配子時，成對的因子(基因)彼此分離，所以配子只含有成對因子的一个。

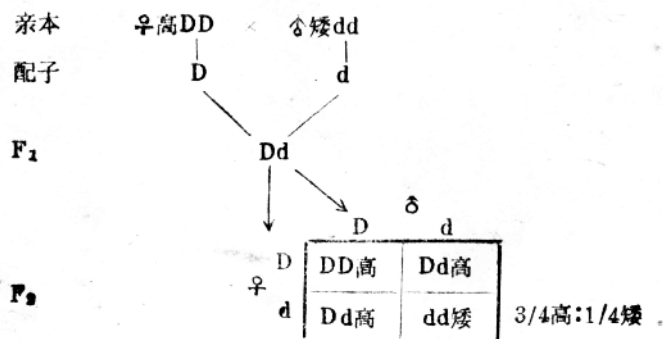
4. 在雜種中，所研究的性狀的成對因子彼此不同(現稱等位基因，即在成對染色體上占相同位置的基因，如 $\begin{array}{c} A \\ \hline B \end{array}$ ，一條綫為染色體，相同位置上的點即等位基因)，在形成配子時，它們彼此分離，相互不發生影響，所以形成的配子在遺傳上是純粹的。

5. 雜種所產生的不同配子(例如含有“高”因子和含有“矮”因子的配子)，數目相等，各種雌雄配子的結合具有同等的機會，這種配合是隨機的。

根據這些假定，孟得爾能夠很好地說明他所觀察到的遺傳現象。即以上述豌豆高、矮性狀雜交為例，高的植株由一對“高”因子所決定，用DD符號來代表，矮的植株由一對“矮”因子所決定，用dd符號代表①。植株成熟時，產生配子，配子只含成對因子的一半，高的DD個體所生配子為D，矮的dd個體所生配子為d。完全花的植物為純種者不論雌雄其配子都是一樣。如純種高株豌豆，其花粉及胚珠皆為D。高矮品種相交，則配子D與d相合成為雜種，即Dd雜合子，恢復了因子成對的狀態。雜種成熟時產生什麼配子呢？雜種的成對因子是Dd，

① 摩爾根學派通用符號代表基因，符號一般用性狀的英文字首，如矮為 Dwarf，高為 Tall，可用大寫DD代表一對高的顯性因子，小寫dd代表一對矮的隱性因子，亦可用TT代表高，tt代表矮。D與d或T與t是相對的，是等位基因。用符號代表基因時，即用符號的大寫對小寫代表性狀之相對性，不能用不同符號代表，如應寫DD×dd，不能寫成TT×DD。這一點應注意。

这一对因子在产生配子时D与d分离，各自保存原来的特性，即互不发生影响。这样，雌雄性配子各有两种即D与d，数目相等。杂种（Dd）呈现高株豌豆，行自交时，因雌雄各生同等的配子D与d，雌雄配子的结合是随机的，机会相等，故可形成DD、Dd、dD和dd四种合子。由于D对d是显性，Dd与dD是同样的东西，所以DD、Dd、dD的外表一致，即都是高的，因此F₂结果成为3/4高与1/4矮的比例。上面叙述的可简单表示如次：



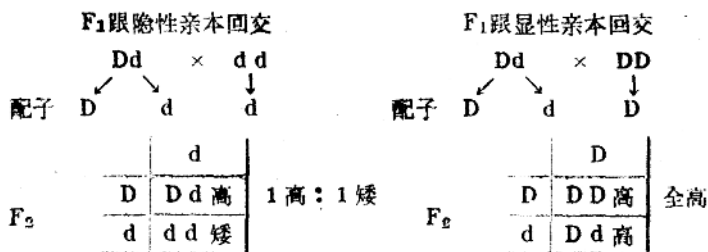
子一代的雌雄各可产生两种配子（D和d），每种精子都有跟每个卵细胞结合的机会，因此共有四种结合方式，按因子组成型式（基因型）来说有DD、Dd、dd三种，比例是1 : 2 : 1。由于D是显性，d是隐性，因此F₂植株只有两种表现出来的性状（表现型）即高和矮，比例是3 : 1。

以上就是孟得尔因子分离的假说。分离规律的实质就是：成对的遗传因子（基因）在个体产生配子时彼此分离。在杂种（Dd）形成性细胞时D与d又重新分离，相互不发生影响，因而造成了子二代性状的分离。

这样的假设不但说明F₂会成3 : 1的道理，同时也可说

明为什么 F_2 高的(1DD及2Dd)自交后会有1/3真实遗传(F_3 仍为高的)和2/3不真实遗传(F_3 会表现3/4高与1/4矮)的原因。

分离假說的关键問題是杂种的遗传内容，即杂种細胞里是否有显性和隐性的因子同时存在，这些相对的因子在产生配子中是否彼此分离。孟得尔不但用上述的 F_1 自交产生 F_2 的性狀分离來說明其分离假說，他又用回交法来檢驗自己的解释是否正确。所謂回交，就是用杂交产生的子一代与亲代之一（如高或矮的純种）相交配的一种杂交方法。据他設想，如果控制不同性狀的遗传因子在杂种細胞中能独立存在，在形成配子时又能分离开来，那么，杂种(Dd)与隐性亲本(dd)回交，定有一高一矮的后代出現，杂种若与显性亲本(DD)回交，則后代将是全高的。孟得尔的回交实验結果完全証实了他的設想。



回交法是現代遗传学所广泛应用的一个驗證式的实验。用隐性亲本与 F_1 交配可以簡便的测出杂种的遗传行为，若用显性亲本，因为后代都是高的，要等到再下一代才有分离，所以我們所指回交，一般均用 F_1 与隐性亲本相交。

以上介紹了分离規律的实质，說明分离規律是站得住的。許多学者在动植物的性狀遗传研究中都証实了这規律。在人类某些性狀遗传上也是如此。摩尔根学派遗传学的第一个規律就是分离規律，它說明了单对遗传因子的遗传机制。后来細胞学

的研究証明，相对的基因只有在杂种形成配子以前的某一个时期才发生分离，即分离现象发生在杂种进行减数分裂的时期，它和染色体的行为是一致的。

上面曾提到显性、隐性、基因型、表現型等名詞。相对的性狀一般有显隐的关系。凡表現型为隐性的其基因型必定为純隐性的基因所組成，如 dd 。凡表現型为显性的其基因型中則必定有一个显性基因，如 Dd ，或且两个都是显性基因（ DD ）。基因型是生物体一切遗传基础（基因）的内容，是肉眼看不到的东西。表現型是所有性狀的总和，是可以观察到的，它是基因型和环境相互作用的結果。我們写基因型时应写出其成对的基因成員，如 DD 、 Dd 或 dd 。写表現型时可用文字代表，如高、矮。亦可用基因符号代表，但只写出其外表性狀，如“D-”为高，“d-”为矮。根据显隐性关系，在显性D后的“-”代表这个基因可能为D（成 DD ），或d（成 Dd ）。在隐性d后的“-”当然只能是d，因为性狀为隐性的，其二个基因成員必然都是隐性的。

在做杂交試驗时，我們不能研究全部的表現型或基因型。一般只研究个别的或少数几个性狀及其基因型。

在完全显性情况下，表現型与基因型不一致，如3高比1矮中，高的基因型为1 DD 与2 Dd 。这样具有显性的个体，如何才能認別誰的基因型是杂的或是純的呢？我們可把它自交，后代若不分离即是純种，若有分离即为杂种。也可以把它跟隐性亲本回交，如高与矮的回交，后代若为高的，則可知該个体必为純的（ DD ），若后代呈1高与1矮之比，則可知該个体是杂种（ Dd ）了。

孟得尔所研究的几个性狀，碰巧都是完全显性的。但后人研究証明显性虽是广泛存在的（例如下表），但不是絕对的。



显性有完全的，不完全的，甚至一般显性的基因，在条件改变的情况下，也可以成为隐性。

显性性状的一些例子

生物	显性		隐性		生物	显性		隐性			
玉米	胚乳	淀粉	质	糖	家鸡	豆	形	冠	单	片	冠
	胚乳	黑	色			玫瑰	冠				
	胚乳	黄	色			腿	腿				
	叶	绿	色			羽	光				
番茄	果实	红	色	黄	无	皮肤	黑	角	有	黄	角
	果腔	二	室				色				
南瓜	果实	白	色	黄	人	皮	肤	正	白	常	化
	果实	偏	形					球			
豌豆	見孟得尔豌豆試驗結果总表										
綿羊	白	毛	黑	毛	果	長	紅	翅	短	白	翅
狗	黑	毛	紅	毛							

显性不完全的例子，如观赏植物金鱼草中的红花与白花也是一对相对性状，由一对基因R与r所控制，红花(RR)与白花(rr)杂交， F_1 为粉红色花(Rr)， F_2 表现型为1红(RR)：2粉红(Rr)：1白(rr)。 F_1 呈中间性状(粉红色花)，这是显性作用不完全之故。所以， F_2 的表现型与基因型完全一致，同样都是1：2：1。又如普通金鱼的身体是不透明的，另外一种金鱼身体是透明的，没有色素故可从外表看到内脏。我国陈桢教授曾将这二种金鱼进行杂交，发现 F_1 为五花鱼，介于两个亲本之间， F_2 出现1/4透明鱼，2/4五花鱼，1/4不透明鱼。这说明透

明与不透明是由一对基因在发生作用，同时显性是不完全的。

人类血型A对O为显性，B对O也是显性，而A对B则无显隐性关系。A型与B型结婚后代为AB型，这不是中间型，而是双亲的血型都表现出来。

我們通常可在田中看到玉米的植株有部分呈紅色者，称为日紅色。这日紅色性狀（不是病菌引起的）对正常的綠色是显性，由一对基因所控制。若将玉米的某些部分遮盖起来，不使其接触阳光，则这部分将不呈紅色，而其他受光部分则可呈紅色。这說明日光紅这性狀的发育，不仅需要显性的基因（遗传基础），而且还需要一定的外界条件（阳光直接照射），两者缺一不可。这表明性狀的遗传与环境有关。日光紅基因在阳光直接照射下是显性，在沒有阳光直接照射下却成隐性一样。又如某种鷄的小腿的黃色对无色是显性，但黃色小腿只有在喂以黃色玉米粒时才可见，若喂以白色玉米粒則鷄的小腿仍呈无色。所以，我們說表現型是基因型和环境相互作用的結果。生物所遗传給后代的不是性狀，而是控制該性狀发育的基因。

以上例子說明了显性現象虽是普遍的，但不是絕對的，而是相对的。相对性狀有完全显性的，有不完全显性而呈中间性狀的，有无所謂显隐性之别的，也有在环境影响下，显性有不能表现出来（虽然它含有显性基因），好象隐性一样。可見，显性是多样化的，有条件的，不是絕對化的。但是，尽管如此，分离規律仍是站得住的。

分离規律闡明了遗传是以高度稳定的顆粒为单位的，闡明了一对遗传因子的遗传机制。摩尔根学派的遗传理論——基因学說，即由此顆粒遗传理論的基础上发展起来的。在实际选种工作中，也以此規律为依据。它可帮助我們預測某遗传性狀在后代中出現的机会多少，对我們选择純种的工作起了指导作用。