

基因的分子生物学

[美] J. D. 沃森 著

科学出版社

内 容 简 介

本书作者是 DNA 双螺旋结构提出人之一。书中较全面地反映了作者对遗传物质——基因的分子结构和功能的看法。原书第一版 1965 年出版,第二版 1970 年出版,第三版 1976 年出版,本书根据第三版译出。

J. D. Watson

MOLECULAR BIOLOGY OF THE GENE

Third Edition, 1976

W. A. Benjamin, Inc.

基因的分子生物学

[美] J. D. 沃森 著

《基因的分子生物学》翻译组 译

责任编辑 蒋伯宁 罗见龙 王爱琳

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1982 年 7 月 第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1982 年 7 月 第一次印刷 印张: 36

印数: 0001—6,400 字数: 845,000

统一书号: 13031·1860

本社书号: 2525·13—10

定价: 5.75 元

前 言

当前分子生物学最为活跃的方面，也许就是继续保持其发展速度的方面。虽然我们都觉得自己的思路新颖，但仍然热切地急需最新发行的重要刊物。我们又见到新的实验结果。如果我们不理解这些实验结果，我们就不再是真正的生物学家。

因此，要把生物学引论的教学作为一种半静止的课程，为期尚甚遥远。年复一年的变化，反映了需要新的版本。不然，就得用上一年讲义，那就兴趣索然了。几乎第二版刚一出版，我就觉得需要出第三版。而且我也担心，随着分子生物学和细胞生物学之间的区别迅速消失，这本书非得写得很厚不可。我曾觉得必须把过去或许可以称之为纯生物学家的活动范围加以扩展，必须压缩——如果不是删去的话——前面几章的大部分内容，使本书的篇幅不致太大。最后我还是决定把它写成一本教科书，使得以前不熟悉遗传学和生物化学而只要知道基本原理的学生，毋须依靠其他课本，就可以开始学习。

本书大部分取材于哈佛和 Radcliffe 大学生物化学和分子生物学的讲义，所以把大学学生应该知道的那些重点实验结果都编在一起了。学了这本书，他们就可以攻读生物学和生物化学的其他专门课程。

我还想把最新的主要实验结果写进去，因此也冒着风险，也许那些过硬的实验结果经不起时间的考验。但这种情况只是偶尔有之，但愿我所写的是当前生物学中可以在分子水平上进行分析的全部内容。

J. D. Watson

1975. 10

[童克忠 译]

目 录

译者的话	ii
前 言	iii
第一章 孟德尔观点看世界	I
第二章 细胞服从化学规律	17
第三章 化学家对细菌细胞的看法	40
第四章 弱化学相互作用的重要性	58
第五章 偶联反应与基团转移	78
第六章 模板表面概念	88
第七章 基因在染色体上的排列	102
第八章 基因的结构和功能	127
第九章 DNA 的复制	141
第十章 DNA 的遗传结构	178
第十一章 以 DNA 为模板转录 RNA	200
第十二章 RNA 与蛋白质合成	217
第十三章 遗传密码	249
第十四章 蛋白质的合成与功能的调节	273
第十五章 病毒的复制	297
第十六章 真核生物的真谛	330
第十七章 分子水平的胚胎学	361
第十八章 细胞增殖的控制	398
第十九章 抗体合成问题	432
第二十章 病毒致癌	466
词汇	503
英汉名词对照和索引	533

第一章 孟德尔观点看世界

人为万物之灵。唯独人类有丰富的语言，能够交换有意义的、复杂的思想感情；唯独人类发展了伟大的文明，把世界环境改变到任何其他生物无法想象的程度。因此，总有那么一种想法，认为人具有超越其他万物的某种特异之处。这种信念表现在人的宗教信仰上，试图从宗教信仰探求人类存在的源泉，并且借此论证他生活的规律。正如一个人的生命，从开始到结束，总有一段固定的时间一样，很自然地认为人类也并不是永恒存在的，而是在一定的时机创造的。而且很可能，人和其他所有生命形式，都是在同一时刻创造的。

一百多年以前，达尔文和 Wallace 根据最适者生存提出他们的进化理论时，这种信念第一次受到严肃的质问。他们说各种生命形式并不是恒定的，稍有差异的动物和植物继续不断地出现，其中有些适于生存，繁殖的后代也比较多。他们当时提出这个理论，并不知道连续变异的起源；可是他们正确地理解到如果这种变异要成为进化的基础，新的性状就必需在后代中保持下去。

当初对达尔文有过很多激烈的非难，其中绝大多数是那些不相信人和猿猴有共同起源的人。他们认为猿猴肮脏，不屑和它为伍，那怕这只是五千万年到一亿年之前有过的事

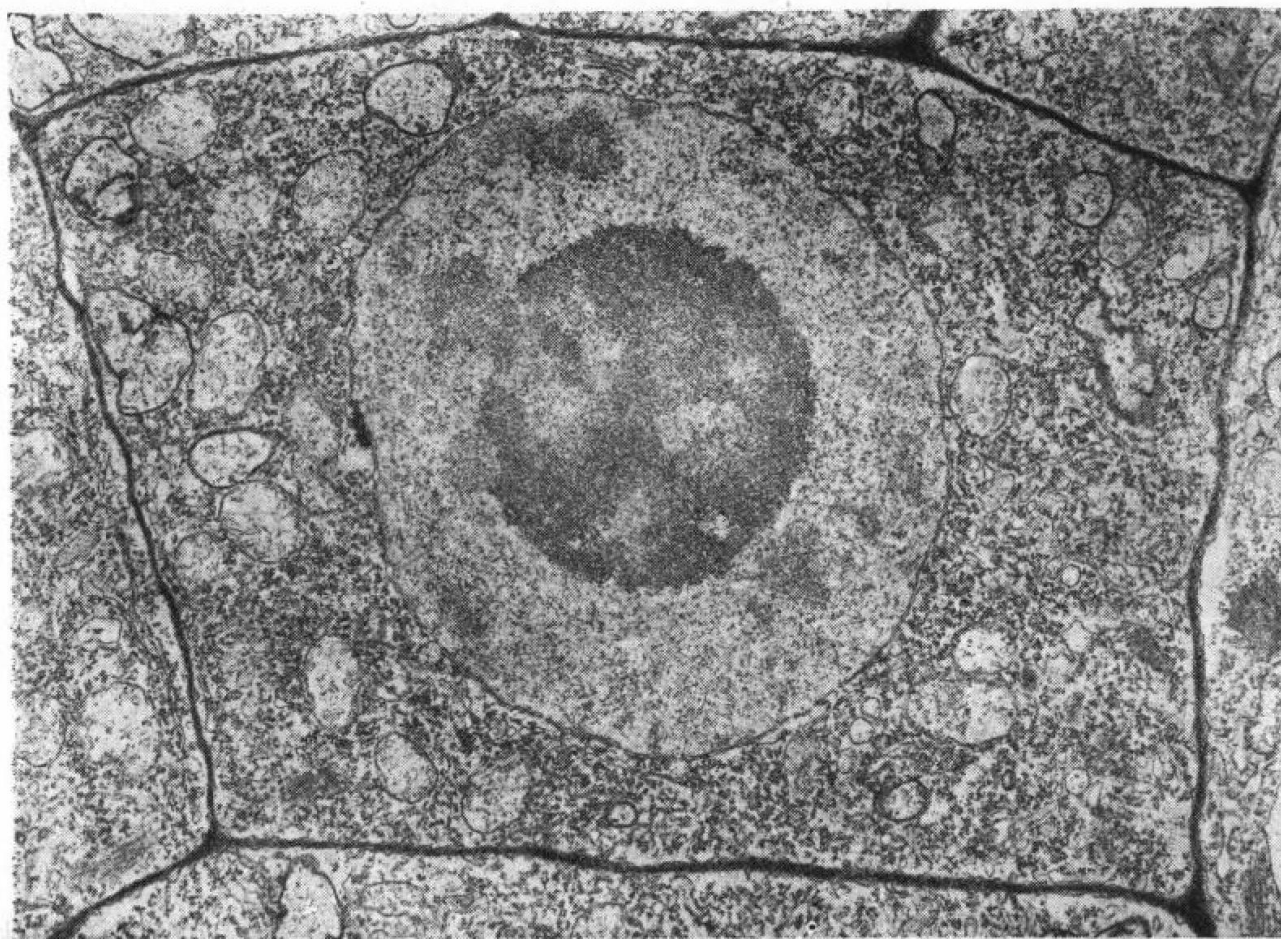


图 1-1 *African Violet* 超薄切片的电子显微照片。薄的原生纤维素胞壁、核和核仁，都看得很清楚。细胞质中有许多圆形颗粒，就是核糖体，看起来象小黑点。中空膜的网状剖面是内质网，在细胞各部都能看到。

也罢。当然也有一些反对意见是来自生物学家，他们不相信达尔文提供的证据。Agassiz 就是其中之一，他费了多年的时间著文反对达尔文和达尔文的拥护者 T.H. 赫胥黎。到了十九世纪末叶，科学上的论战几乎就算是结束了；无论是动物、植物的现代分布，还是从过去地质年代中发掘的化石记录，都只能说明生物类群都由共同的祖先经过连续不断的进化而来。今天除了极少数人不是基于论理，而且凭借宗教的教条来反对进化论以外，进化论是每一个人都接受的。

根据达尔文的理论，就能理解到地球上大约十亿到二十亿年以前最初存在的生命，是一种简单的、类似细菌——现今存在的最简单的生命类型——的形式。当然，这么小的细菌的存在本身就告诉我们在很小的生物中，就有生活状态的精髓。而且，进化理论还使我们进一步设想：在一切生命形式中，都存在共同的基本原则。

细胞理论

十九世纪生物学的第二个重大原则——细胞理论，也独立地得出同样的结论。Schleiden 和 Schwann 在 1839 年提出的、令人信服的细胞理论，认为一切动物和植物都是由称为细胞的、小的基本单位构成的。所有细胞都有膜包着，一般都有一个内含体，就是核。核也有膜包着，叫做核膜（图 1-1、1-2）。最主要的是细胞都由另外的细胞通过细胞分裂而产生。大多数细胞都能生长，并且大致相等地分割为两个子细胞。同时，核也进行分裂，使每个子细胞都有一个核。

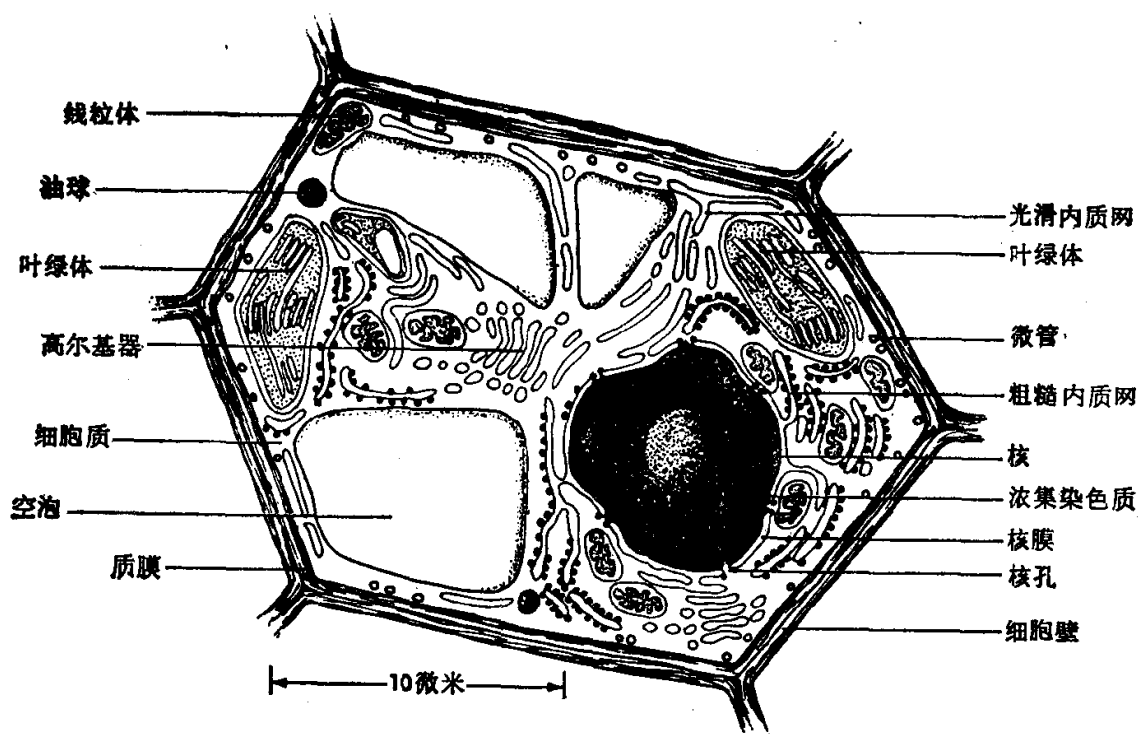


图 1-2 图 1-1 中植物细胞的模式图。各种成份画得并不一定成比例。

有丝分裂保持亲体染色体数

每一个核都有数目固定的线状体，称为染色体（图 1-3）。细胞分裂之前，每个染色体分裂为两个与亲体相同的染色体。这个过程首先是由 Flemming 在 1897 年实地观察到

的,在这个过程中,核染色体的数目加倍。在核分裂的时候,每对子染色体中,有一个移向子核(图 1-4)。由于这样(现在统称为有丝分裂),子细胞的一套染色体,一般是和亲体细胞相同的。

在细胞生活的大部分时间里,染色体都以高度伸展的状态存在。可是在细胞分裂之前,它们凝集为相当坚实的小体。染色体的复制,主要是在分裂间期所特有的伸展状态进行的(细胞分裂各个时期的名称见图 1-4)。可是染色体的一部分,即着丝点,却是到中期才复制的。着丝点是细胞分裂时控制染色体运动的。每个染色体上着丝点的位置有一定,有的在染色体的一端,有的在中间。

当除了着丝点以外的染色体部分都复制完成以后,染色体就由两个染色单体组成。当着丝点分开,染色单体不和另一染色单体共用一个着丝点时,染色单体就成染色体了。当一个着丝点分而为二,这两个子染色体就互相分开。

中期出现的纺锤体把染色体规则地排列起来。细胞中有一个区域,其形状有似纺锤,到后期,高等生物的染色体就通过纺锤体而分开。纺锤体区域内大部分充满着细长的丝,这种丝称为微管。纺锤体中染色体的移动,主要就靠微管。微管和染色体的着丝点相连,在分



图 1-3 黑斑蛙 (*Rana pipens*) 的一组单倍染色体,放大 2,125 倍。它表示染色体在复制成为两个染色单体,可还由一个着丝点连在一起。

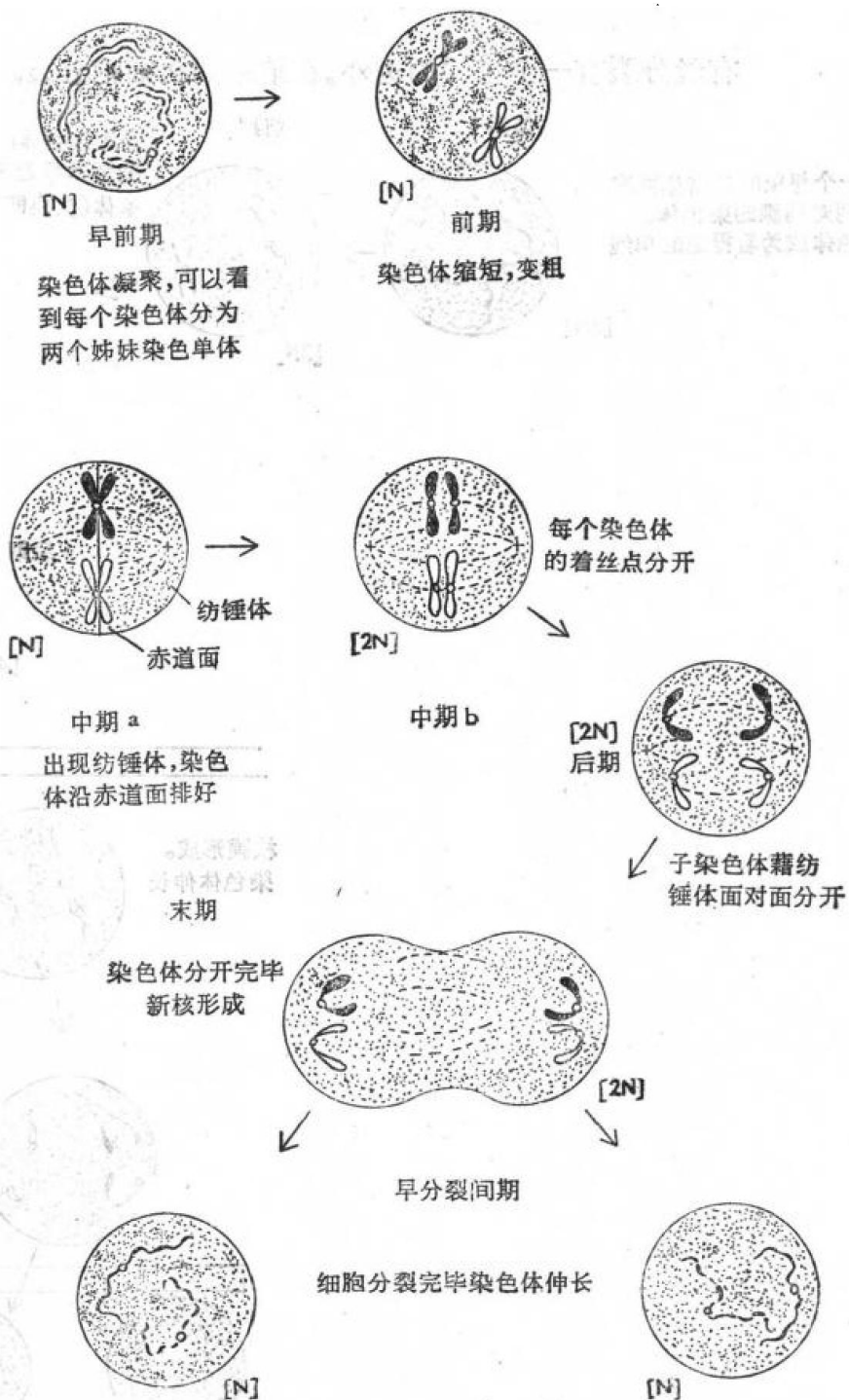


图 1-4 有两个异源染色体的单倍细胞核的有丝分裂图解。

裂后期,子染色体向纺锤体的两极移动,着丝点是带头的部分。

每一个植物细胞的核中,差不多都有一个东西叫做核仁。每一组单倍染色体,一般有一个核仁,而且在有些细胞中,核仁是和一个特殊的染色体相连的。直到不久以前,核仁的功能还不知道,虽然有些生物学家认为它和纺锤体的形成有关。可是现在已经有点苗头,说明核仁与合成核糖体有关。核糖体是细胞中的小小颗粒,一切蛋白质都在核糖体上合成。

减数分裂使亲本染色体的数目减半

有丝分裂有一个重要的例外,在结束两次细胞分裂以形成性细胞(减数分裂)即精子

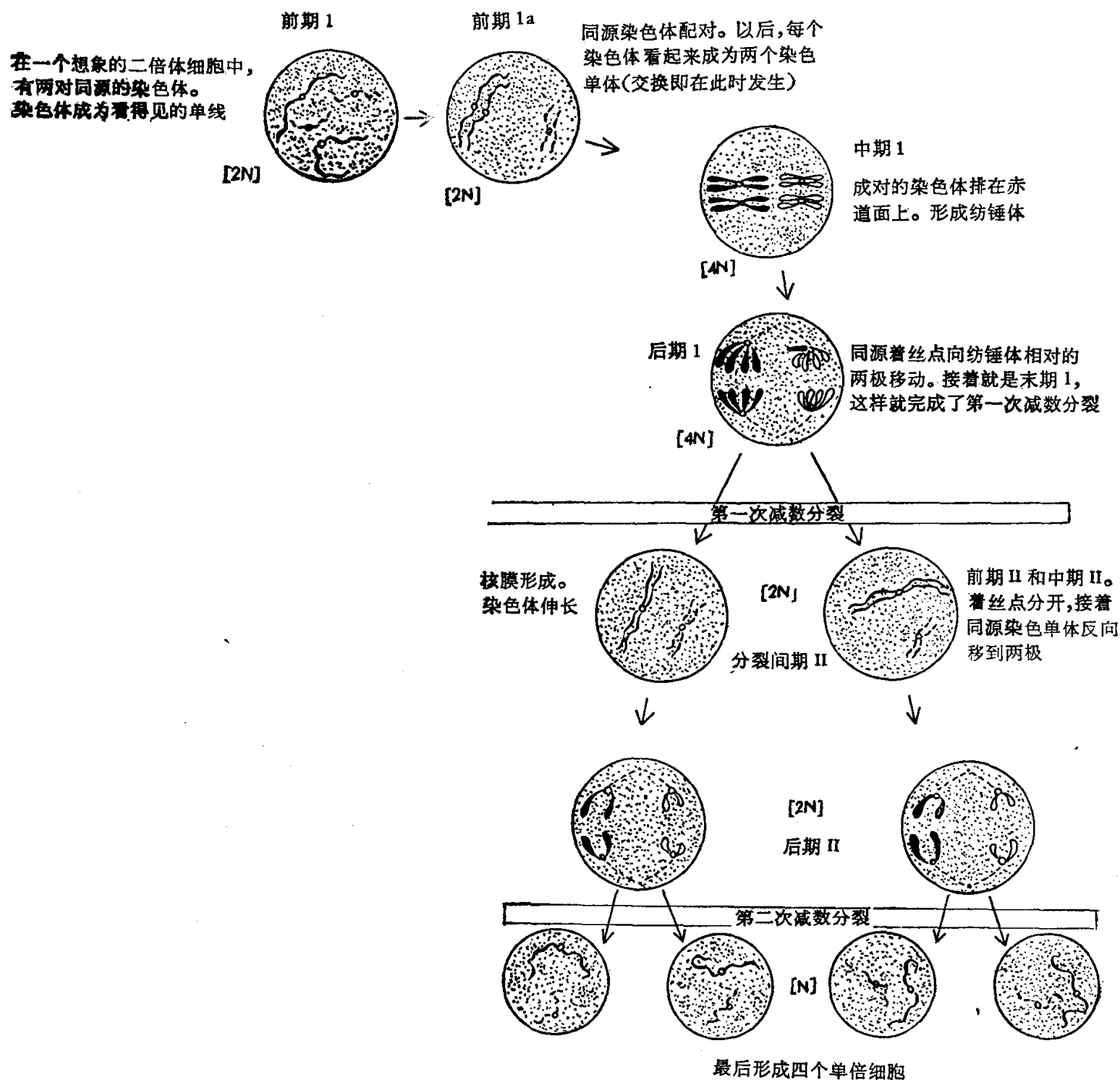


图 1-5 有两对同源染色体的细胞的减数分裂图解。

和卵子时,染色体的数目减到以前数目的一半(图 1-5)。高等植物的细胞中,每一种染色体一般都有两份,这就是同源染色体(二倍体)。由性细胞形成过程而来的精子和卵则各只有一份(单倍体)。精子和卵通过受精过程产生受精卵(合子),受精卵的一组同源染色体来自父本,另一组染色体来自母本,这样恢复了正常二倍体的染色体组成。

虽然在高等植物中,绝大多数细胞都是二倍的。但在低等植物和细菌中,单倍体状态却是最常见的现象,只有当性细胞融合后很短的期限内,才是二倍体数目的;往往是受精以后,紧接着减数分裂,产生单倍体细胞(图 1-6)。

因此,细胞理论告诉我们,一切细胞来源于已有的细胞。成熟高等动物和植物的一切细胞,都由受精卵分裂和生长而来,而受精卵又都由精子和卵子结合而来。所有活细胞都有染色体,通常每种两个。这里再次表明新染色体总是由先前已有的染色体通过分裂而来的。

细胞理论是普遍适用的

虽然细胞理论是由观察高等生物发展起来的,但对许多简单的生命形式,如原生动物和细菌,也有同样的意义。每一个细菌或原生动物是一个细胞,经过分裂,一般产生与其亲体完全相同的细胞,产生后迅速分开。高等生物则不然,其子细胞不但常常在一起,并且还往往分化为根本不同的细胞(如神经细胞或肌肉细胞),而其染色体组成却和合子一样。在高等生物中,新的一代是由高度分化的精子和卵结合而来的,精子和卵的结合,开始了一轮新的分裂和新的分化。

所以,复杂的生物如人,含有大量的细胞(达 5×10^{12}),所有这些细胞,最初都是由一个细胞来的。受精卵含有成熟动物和植物生长发育所需的全部信息。这再一次表明,生活状态本身并不一定要求有复杂生物中的复杂相互作用;生命的根本特点可以在一个生活着的细胞中看到。

孟德尔定律

活细胞最明显的属性,是它将其遗传特性从一个细胞世代传到另一个细胞世代的能力。以前的人一定注意到遗传现象,因为他目睹性状的传递,如眼睛的颜色或头发的颜色由双亲传给后代。可是在二十世纪初以前,对遗传现象的物理基础,却是不了解的。二十世纪初,是创造性活动异常旺盛的时期,遗传的染色体理论,就在那时建立。

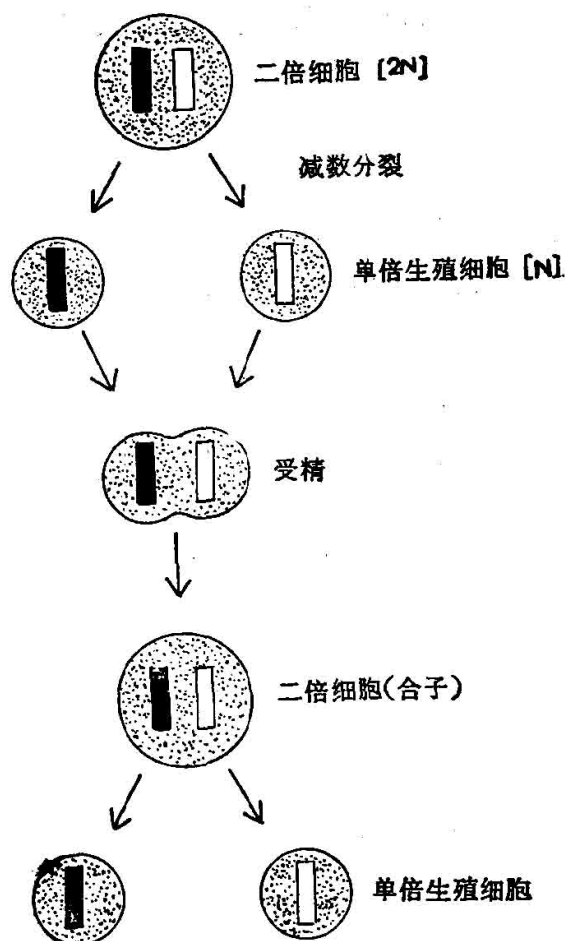


图 1-6 单倍体和二倍体交替组成性周期的图解。来自一个亲本的染色体画成黑色,来自另一亲本的画成无色。

通过精子和卵进行遗传传递,早在 1860 年就知道了。Haeckel 在 1868 年注意到精子大部分由细胞核物质构成,他推测核负担遗传的责任。因为首先必须弄清有丝分裂、减数分裂和受精的细节,所以差不多过了 20 年以后,才认清染色体是活跃的因素。

弄清了这些问题之后,就知道染色体与细胞的其他成份不同,它在子细胞之间是平均分配的。再者,染色体经过复杂的变化,在减数分裂中使精子和卵的染色体数减到单倍的数目,也就很好理解,因为这样才能保持染色体数目恒定。这些事实,还只是提示染色体负载遗传性。

本世纪初发现了遗传的基本规律,才有了证据。这些规律,以最初发现者孟德尔的名字命名。其实,早在 1865 年就已经提了出来,但是当时的科学时机尚未成熟,以至没有得到公认。虽然孟德尔一些早期的工作,曾引起当时著名生物学家的兴趣,可是在 1900 年以前,这些规律一直默默无闻。后来 de Vries、Correns 和 Tschermak 体会到孟德尔的被遗忘的著作的重大意义。他们都是植物育种学家,从事孟德尔那样的实验,而且在他们得悉孟德尔的工作以前,各自得出相同的结论。

独立分离定律

孟德尔用诸如种子形状(圆或皱)、种子颜色(黄或绿)、豆荚形状(膨胀或皱缩)和茎的长度(高或矮)等性状显著不同的豌豆品种,进行育种实验(遗传杂交),探究它的结果。他用截然不同的性状进行实验是非常重要的。以前许多育种学家试图研究诸如体重这样复杂的性状的遗传,结果未能发现亲子之间传递这种性状的任何简单规则。孟德尔在确定每一种亲本类型都纯一传代(那就是说,后代的某些质量指标与亲代完全一样)以后,用某一性状不同的(如种子形状或种子颜色)亲本(P)进行了许多杂交,全部后代(F_1 = 第一代)表现一个亲本的性状。例如,黄粒的和绿粒的杂交,所有的后代都是黄粒。在第一代中表现的性状称为显性,在 F_1 中不表现的称为隐性。

孟德尔又在 F_1 之间进行了杂交,这些结果的意义就非常清楚了。 F_1 之间杂交得出极其重要的结果。差不多 25% 的后代重新表现出隐性性状,75% 的后代表现显性性状。在他研究过的 7 对性状中, F_2 中每对性状显性与隐性之比,总是接近于 3:1。试验进行到第三代(F_3),所有 F_2 豌豆表现隐性性状的都纯一传代(其所产生的后代都有隐性性状)。 F_2 表现显性性状的,在第三代分为两类: 1/3 纯一传代(只产生有显性性状的后代); 2/3 产生混合后代,其显性对隐性之比为 3:1。

孟德尔按图 1-7 正确地解释了他的结果。各种性状是各由一对因子(现在我们称之为基因)控制的,一个因子来自父本,一个因子来自母本。例如,纯种的圆粒豌豆有两个圆粒基因(RR),纯种的皱粒豌豆有两个皱粒基因(rr)。圆粒品种的配子各有一个圆粒基因(R),皱粒品种的配子各有一个皱粒基因(r)。 RR 与 rr 杂交,受精产生的 F_1 植株,两种基因都有(Rr),种子之所以表现为圆形是因为 R 对 r 为显性。我们把一个个体的表现(物理结构)称为它的表现型,而把它的遗传组成称为它的基因型。表现型相同的个体可能具有不同的基因型。因此,要确定一个生物的基因型,往往要进行几代的遗传杂交。纯合的这个词是指一对基因中父方基因和母方基因都是一样的(如 RR 或 rr)。与此相反,倘若一对基因中父方和母方基因不同(如 Rr),那就称为杂合的。

生物所产生的配子,只有生物体一对基因中的一个(例如,要么是 R , 要么是 r , 而不能两个都有); 而且两种配子的数目相等。这一点是非常重要的。所以 F_1 豌豆所产生的配子带有某一特定基因 (R 或 r) 的机会是 50:50, 这纯粹是随机的。我们当观测数目有限的 F_2 个体时, 并不期望得到精确的 3:1 的比, 这个比将有时略高, 有时略低。但是, 只要我们观察的样品数目越大, 那么具有显性性状的豌豆, 对具有隐性性状的豌豆的比就越来越接近于 3:1。

F_2 中重新出现隐性性状, 表明在杂种 (Rr) 世代中, 隐性基因既未改变, 也未消失。显性基因和隐性基因是独立传递的, 所以在形成性细胞时能独立分离, 这条独立分离定律常称为孟德尔第一定律。

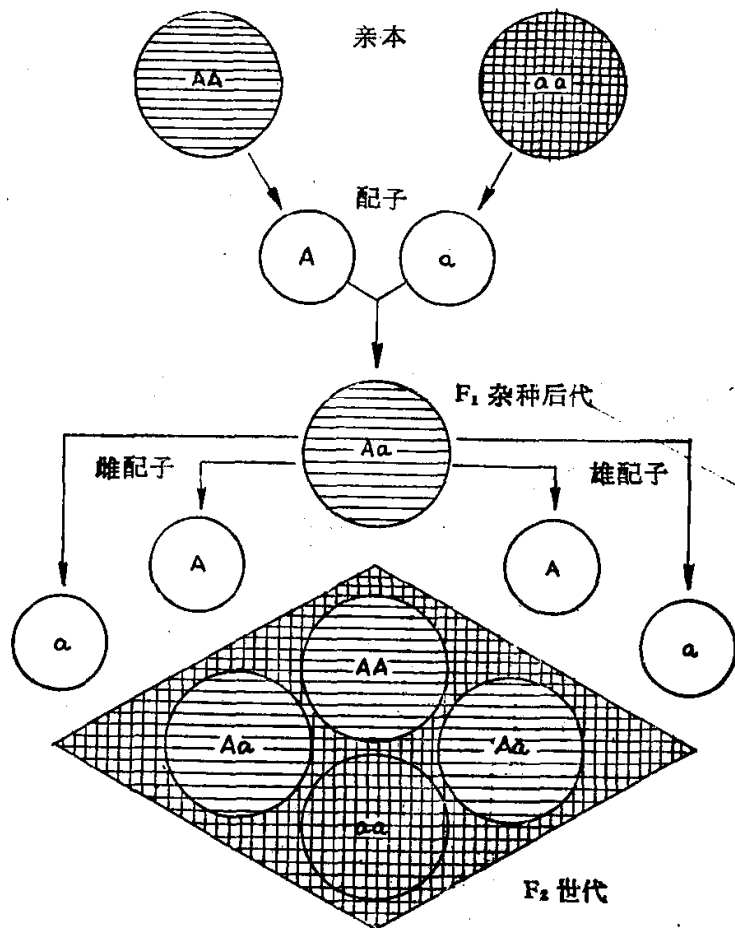


图 1-7 表示孟德尔第一定律(独立分离定律)如何解释 F_2 中显性表型对隐性表型之比为 3:1。A 表示显性基因; a 表示隐性基因。横线圆表示显性表型, 方格圆表示隐性表型。

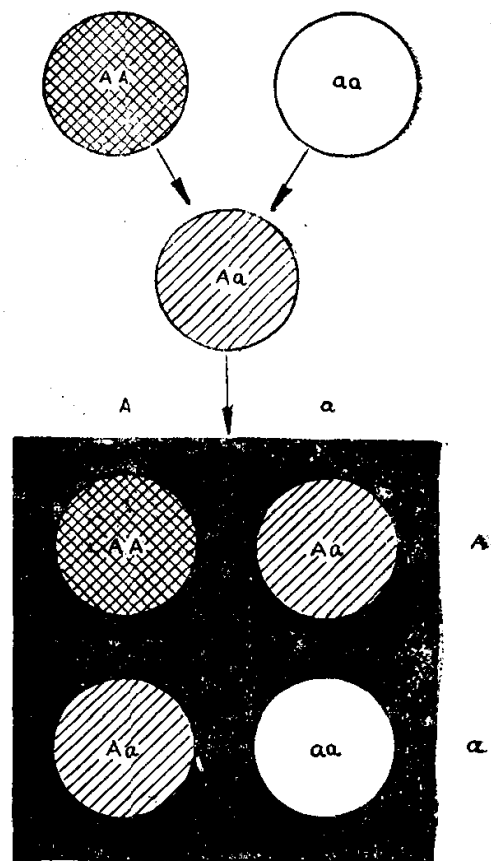


图 1-8 金鱼草花色遗传。一个亲本是纯合的红花 (AA), 另一个是纯合的白花 (aa)。没有显性, 杂合的花是粉红色的。以不同的线条表示红花: 粉红花: 白花是 1:2:1 的比。

有些基因既非显性又非隐性

孟德尔报道的杂交中, 每对基因中有一个是完全的显性, 另一个是隐性。但是, 并非所有基因都是这样表现的。有时杂合的表现型是两个纯合的表现型的中间体。例如, 纯种红花金鱼草和纯种白花金鱼草杂交, F_1 花色粉红。如果 F_1 个体之间彼此杂交, 所得 F_2 有红花、粉红花和白花的个体, 其比例为 1:2:1 (图 1-8)。这里可以按表现型把纯合体和杂合体区分开来。我们还由此得知, 并非一对基因中的一个基因对另一个基因为显性时, 才能应用孟德尔定律。

自由组合定律

孟德尔还用两个以上性状不同的豌豆进行育种实验。和以前一样,他用两个品种,其中每个品种在自己交配时都表现为纯种。一个品种是圆粒、黄色种子,另一个是皱粒、绿色种子。因为圆粒和黄色对皱粒和绿色种子是显性,所以 F_1 全部是圆粒、黄色种子。然后使 F_1 个体之间进行杂交产生 F_2 , 再观察种子外表(表现型)。除原有两种表现型(圆黄、皱绿)外,还出现两种新类型(重组体)为皱黄和圆绿。

孟德尔用他推测的基因解释了这个结果,他假设在性细胞形成过程中,每一对基因是独立传给性细胞(配子)的。这个解释见图 1-9。任何一个配子都只有每对基因中的一个遗传因子,所以 $F_1(RrYy)$ 产生的配子有 RY 、 Ry 、 rY 或 ry , 而决不会有 Rr 、 Yy 、 YY 或

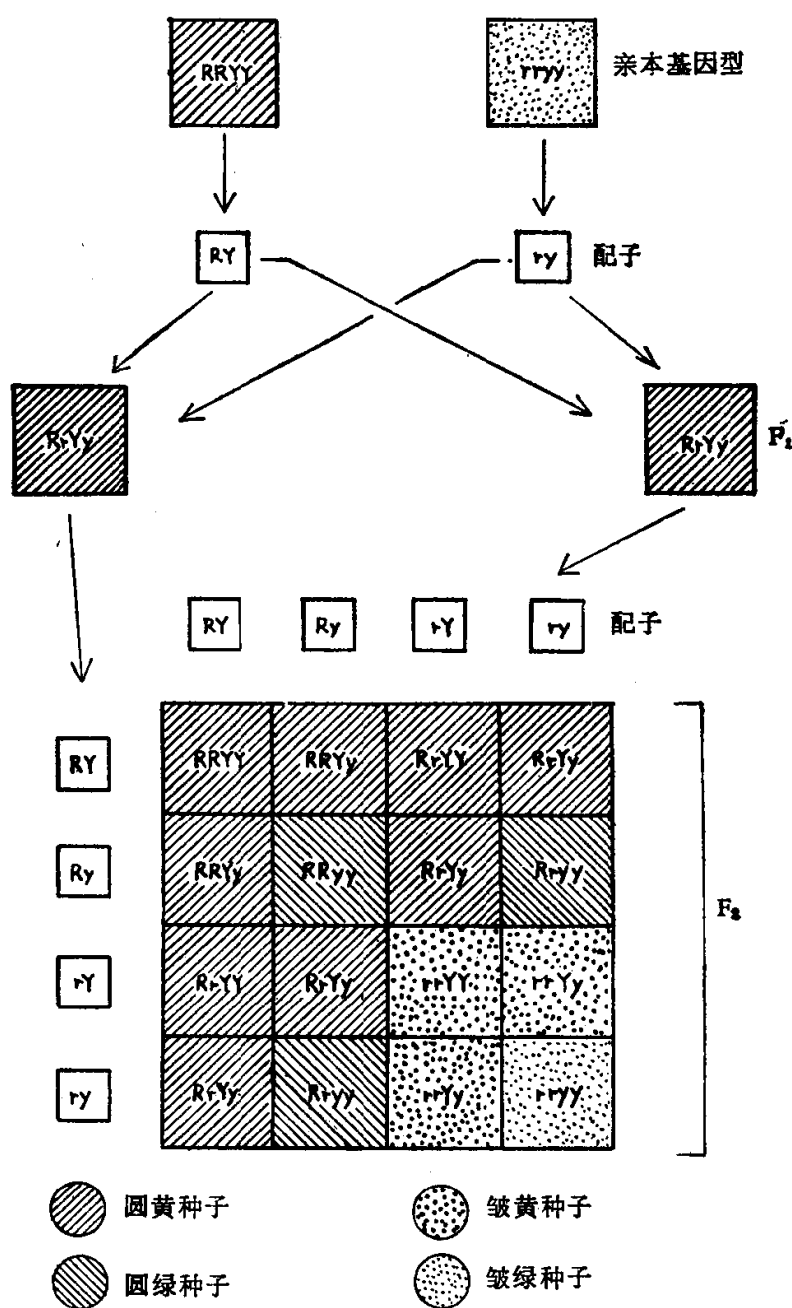


图 1-9 孟德尔第二定律(自由组合定律)图解。在此例中,种子颜色黄(Y)绿(y)和种子形状圆(R)皱(r)同时遗传。 (R) 和 (Y) 等位基因对 (r) 和 (y) 为显性。亲本和后代的遗传型用字母组合表示,4种不同的表现型则以不同的形式表示。

RR。再者，在这个例子里，产生4种配子的频率相等。因此，F₂表现型出现的比是9圆黄:3圆绿:3皱黄:1皱绿。这种自由组合现象常称为孟德尔第二定律。

遗传的染色体理论

孟德尔的发现当初未受重视的一个重要理由，就是缺乏减数分裂和有丝分裂中染色体行为的有力的事实根据。1900年重新报道孟德尔定律时，就有得到这些知识的可能。而在1903年，Sutton果然攫取了这方面的知识。他在他的经典著作《遗传中的染色体》一文中，强调指出下列事实：二倍染色体组由两套形态相似的染色体组成，在减数分裂时，每个配子只接受每对同源染色体中的一个。于是他假设基因是染色体的一部分，并以此解释孟德尔的实验结果。他假定黄、绿种子基因在某一染色体上，圆、皱种子基因在另外一对染色体上。这一假设立即解释了实验观察到的9:3:3:1的分离比。虽然Sutton的文章没有证明遗传的染色体理论，可是它是极其重要的；它首次把两个独立的学科——遗传学(育种实验的研究)和细胞学(细胞结构的研究)结合起来。

性别的染色体控制

所有二倍体生物，其染色体都有两份。可是有一个很重要的例外。那是早在1890年

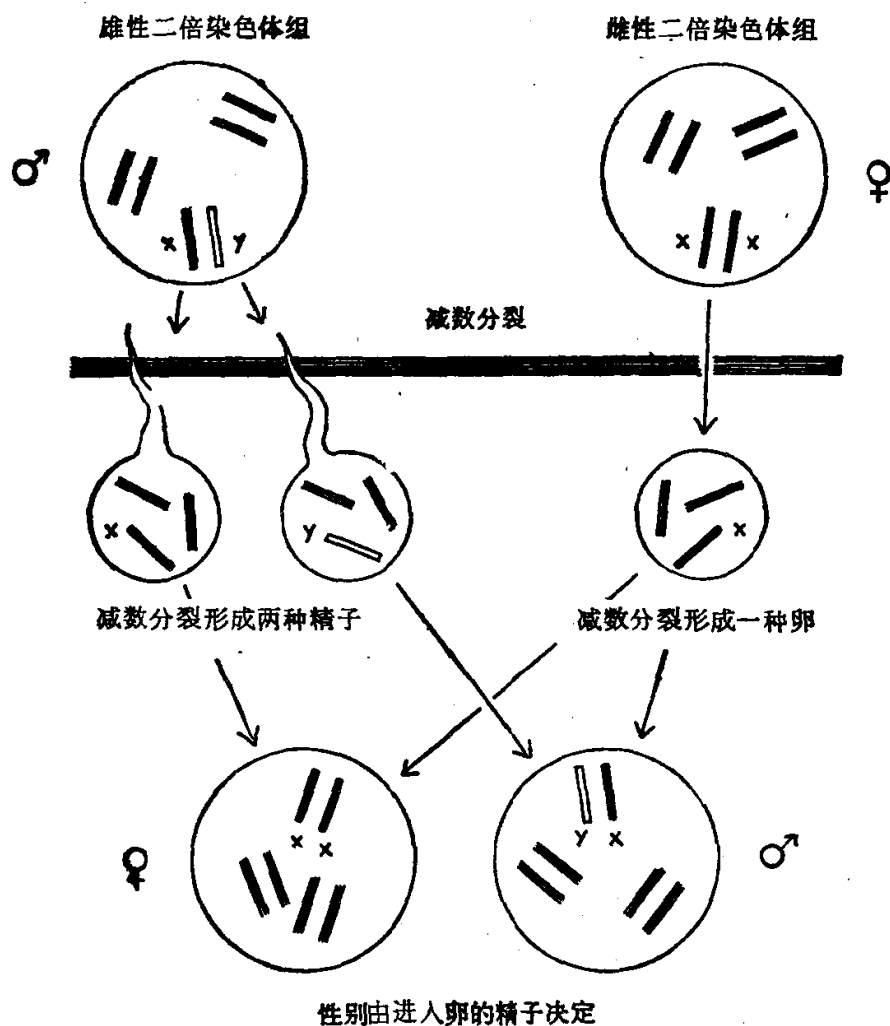


图1-10 性染色体作用图解。此处是雄性有一个X和一个Y染色体、雌性有两个X染色体的例子。人类和果蝇都是这样。有些物种没有Y染色体，所以二倍雄性细胞比二倍雌性细胞少一个染色体。

就观察到的,有一个染色体(当时叫副染色体,现在叫X染色体),并不一定成对。Wilson 和 Stevens 在1905年弄清了这种现象的生物学意义。他们表明虽然雌性有一对X染色体,而雄性确只有一个。再者,在某些物种(包括人)中,雄性细胞还有一个雌性所无的独特染色体,称为Y染色体。他们还指出这样就可以决定性别;因为每一个卵都有一个X染色体,而精子却只有半数带X染色体。卵被带X染色体的精子受精,得XX合子,成为雌性;卵被无X染色体的精子受精,得雄性后代(图1-10)。这一观察首次清楚地证明遗传特征是和某一染色体联系的,他们还精巧地解释了为什么雌性合子和雄性合子各占一半。

果蝇的重要性

起先,一切育种实验都是用自然界已有的、遗传上不同的材料进行的。例如,孟德尔用的种子是从种子商人那儿来的,而种子商人肯定又是从农民那儿来的。为什么同一基因有几种不同的存在形式(等位基因)呢?最浅显的假设是基因会变(突变),会产生新的基因(突变基因)。从1908年起,这个假设首先由摩尔根及 Bridges、Muller 和 Sturtevant 认真地试验过。他们用的是小小的果蝇。这种蝇本来是在水果上生活的,可是很容易在实验室条件下饲养;而且在实验室条件下,每14天就可繁殖一代。用果蝇来取代像豌豆那样繁殖缓慢的生物,工作至少可以快25倍,而且也比较经济。他们发现的第一个突变体是白眼雄蝇,而正常的果蝇是红眼的,这白眼雄蝇是红眼果蝇培养瓶中自然发现的。因为在自然界,几乎所有的果蝇都是红眼的,导致产生红眼的基因就称为野生型基因;导致产生白眼的基因则称为突变基因(等位基因)。

马上就用白眼突变基因来进行育种实验(图1-11a及b),结果非常显著,这个等位基因的行为和X染色体的分配完全平行(也就是说,是伴性遗传的)。这就表明这个基因可能和控制性别的基因一样,是在X染色体上。用新分离的突变基因再进行遗传杂交,很快就证实了这个假设。这些新分离的突变基因中,很多是伴性遗传的。

基因连锁和交换

孟德尔自由组合的原则,其基础是位于染色体上的基因在减数分裂中行为独立的事实。可是两个基因往往不是自由组合,因为它们处在同一染色体上(连锁基因)。一旦有了大量的突变基因来作育种分析,马上就发现了非随机组合的例证。在每一个仔细研究过的例子里,连锁群的数目都是和单倍染色体的数目相同的。例如,在果蝇中,单倍细胞有4个形态不同的染色体,也有4个连锁群。

可是,实际上连锁又不是完全的。在减数分裂中,位于同一染色体上的两个基因保留在一起的机率差不多由100%到50%。

这意味着必然有一种使同源染色体上的基因发生交换的机理。这种机理就叫做交换。其细胞学基础首先是由 Janssens 描述的。在减数分裂之初,同源染色体沿长轴平行配对(联会)。此时每个染色体都已经过复制,形成两个染色单体。所以联会把4个染色单体拉到一起(一个四分体),彼此缠绕。Janssens 推测可能由于缠绕产生拉力,有两个染

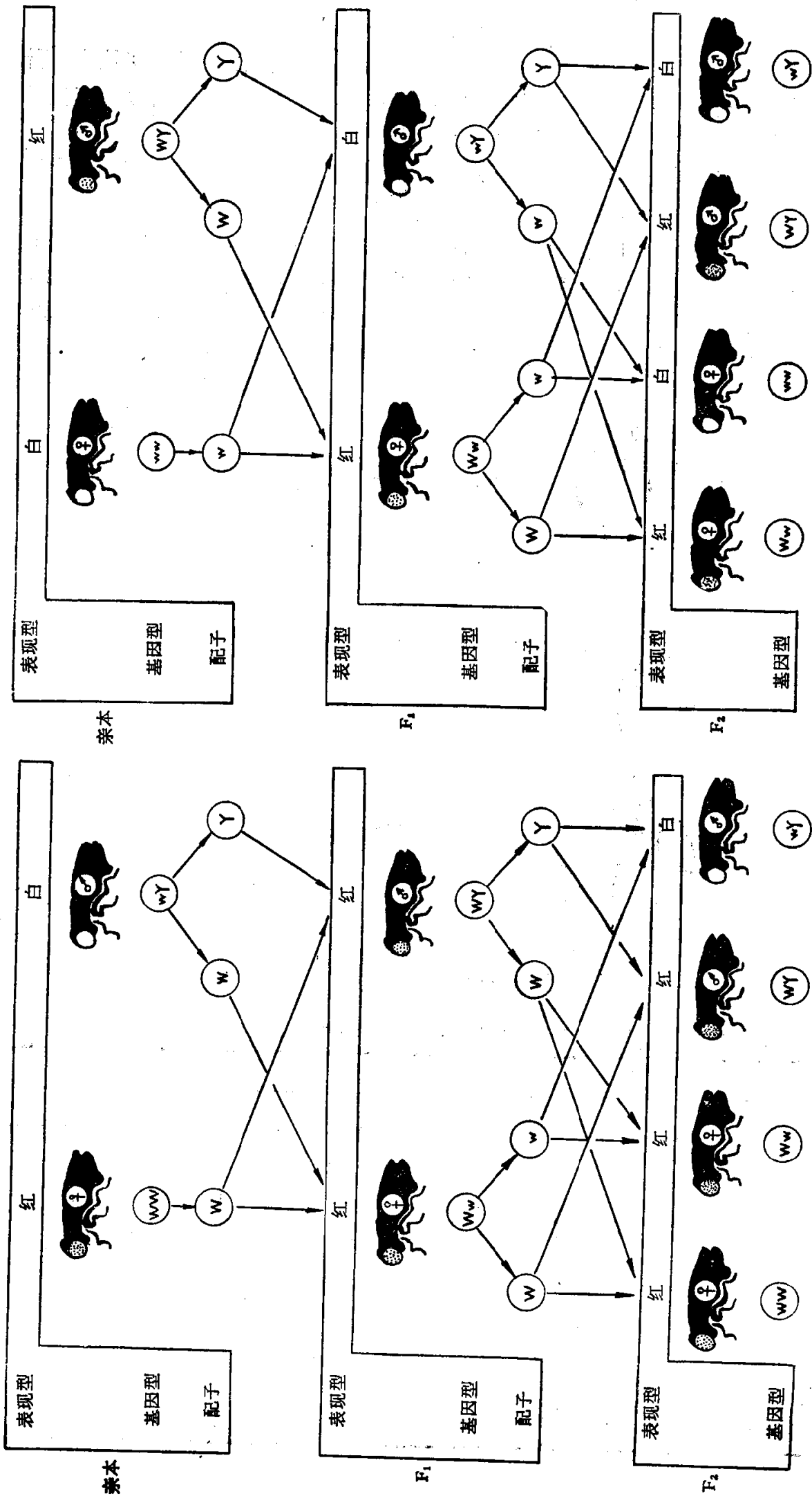


图 1-11 果蝇伴性基因的遗传。基因在 X 染色体上，其表现因后代雌雄而不同。因为如果只有一个 X 染色体，其上的隐性基因总是会表现出来的。图中有两对杂交，在两对杂交中，都涉及 X 染色体上有一个隐性基因 (w 表示白眼)。在 (a) 中，父本是白眼 (WY)，母本是红眼 (WW)。在 (b) 中，父本是红眼 (WY)，母本是白眼 (ww)。此处所用 Y 字母，不表示等位基因。而是表示雄果蝇中取代同源染色体 Y 染色体。在 Y 染色体上，没有与 X 染色体上的 (w) 或 (W) 相对应的基因。

色单体在各自相应的地方断裂。这就造成了四个断头，这四个断头又可能交叉接合。所以一组染色单体的一段可能和另一组染色单体的一段接合（图 1-12）。这样就会产生重组的染色体，它含有各个原始同源染色体的一个片段。

摩尔根和他的学生们很快就接过了 Janssens 未被证实的理論的真諦：在染色体上互相邻近的基因，往往比染色体上远离的基因更为经常地共同行动（紧密连锁）。这立即提示了一个测定不同染色体上基因相对位置（作图）的方法（详见第七章）。到 1915 年，果蝇有 85 个以上的基因都定了位，每点都在 4 个连锁群中的一个连锁群上占有一个明确的位置（表 1-1）。以后摩尔根的著作《孟德尔遗传的机理》表明遗传的染色体基础是有真凭实据的。它和进化论、细胞理论一样，是生物学家企图认识生物界本性的主要成就之一。

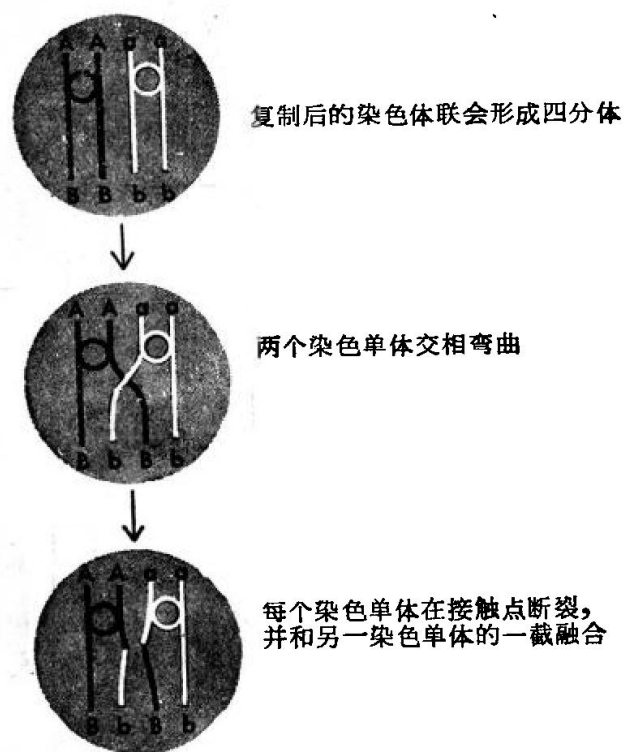


图 1-12 Janssens 的交换理论。

表 1-1 1915 年报道果蝇的 85 个突变基因¹⁾

I 群			
名 称	影响部位	名 称	影响部位
腹纹不整	腹	小 翅	翅
棒 眼	眼	缺 缘 翅	翅 脉
二 裂 脉	翅 脉	重 复 足	足
弓 形 翅	翅	红 玉 色 眼	眼 色
樱 红 色 眼	眼 色	退 化 翅	翅
酪 黄 色 体	体 色	暗 黑 色 体	体 色
裂 脉 翅	翅 脉	移 变 脉	翅 脉
棒 形 翅	翅	短 翅	翅
下 垂 翅	翅	雪 履 状 翅	翅
斑 点 胸	胸	依 红 色 眼	眼 色
致 死 基 因 13	体, 死	小 眼 不 规 则	小 眼

I 群			
名称	影响部位	名称	影响部位
叉毛 沟纹眼 融合脉 暗绿色体 翅翅 柠檬色体 匙形翅	刚毛 眼 翅脉 体色 翅 体色 翅	斑点头 黄褐色 截翅 朱红色眼 白眼 黄色体	体色 触角 翅 眼色 眼色 体色
II 群			
鹿角状翅 无翅 弧形翅 泡状脉 黑色体 气泡翅 逗点状胸 汇合脉 酪黄色眼 II 曲翅 短足 翅翅 腹板异形	翅 翅 翅 翅脉 体色 翅 胸型 翅脉 眼色 翅 足 翅 腹	交换抑制 桑椹状眼 橄榄色体 网状脉 紫红色眼 翅基黑斑 带状翅 黑纹背 三叶形斑 额外脉 缘边翅 截翅 痕迹翅	第二染色体 小眼 体色 翅脉 眼色 体色 翅脉 翅 体色 翅脉 翅 翅 翅
III 群			
带纹胸 珠边翅 酪黄色眼 III 畸形眼 短小体 黑檀色体 巨大体 肾形眼 交换抑制 栗色眼 桃红色眼	体色 翅 眼色 眼 身体大小 体色 身体大小 眼 III 染色体 眼色 眼色	粉红色眼 粗糙眼 番红色眼 乌贼色眼 乌黑色体 无刚毛 张展翅 三叉形黑纹 强截翅 白头 白色单眼	眼色 眼 眼色 眼色 体色 刚毛 翅 体色 翅 体色 单眼
IV 群			
弯翅	翅	无眼	眼

1) 突变分为四群。因为细胞学上可以看到 4 对染色体，这就表明基因是在染色体上。注意不同的基因可以影响到同一性状，例如，以各种方式影响到体色。

许多基因控制红眼

检视表 1-1 所列的突变基因，可以看出一个重要的事实，即许多不同的基因影响到同一个性状。例如，1915 年发现的基因中，有 13 个作用于眼睛的颜色。一只果蝇，如果它的