

现代遗传学丛书

发生遗传学

上册

李汝祺 编著

科学出版社

内 容 简 介

本书分为“细胞”、“发育”和“遗传”三篇,共三十章。分上、下两册出版,上册包括发生遗传学发展史简介、细胞学和发育学;下册专谈遗传学。本册从细胞膜、细胞质内的各种细胞器和细胞核开始,一直谈到细胞的有丝分裂、生物的繁殖、动物的早期发育、器官形成、细胞分化及性细胞的减数分裂等。

可供生物学、细胞学、胚胎学、遗传学、昆虫学、植物学、动物学、藻类学、微生物学、医学、计划生育、农学、畜牧学等方面的科研人员及有关大专院校高年级学生、研究生和教师参考。

现代遗传学丛书

发 生 遗 传 学

上 册

李汝祺 编著

责任编辑 刘 安

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

*

1985年1月第一版 开本:850×1168 1/32

1985年1月第一次印刷 印张:12

印数:0001—6,500 字数:314,000

统一书号:13031·2793

本社书号:3843·13—10

定价:3.35元

前 言

本书共分三篇：一、细胞；二、发育；三、遗传。在过去，这三篇的主要内容，即细胞学、发育学（通常叫做胚胎学）和遗传学一般是分作三门课来教的。现在把它们并合成一门课的条件已经成熟，所以本书编者就按照这一想法进行尝试。这个成熟的条件是什么呢？这个条件就是生物学研究已经达到分子水平了。在这样的水平上细胞学、发育学和遗传学就能很自然地连贯到一起，而且这样做的好处是，既可把过去的三门互不相关的生物学中最基本的内容在分子生物学的基础上统一起来，又可以避免过去难于避免的重复。这种重复在讲细胞分裂时最清楚地暴露出来：它既在细胞学中要讲，在发育学中也要讲，在遗传学中还要讲。

如众所周知，细胞分裂有两种形式：一种为有丝分裂，一种为减数分裂。研究这两种分裂形式的对象是两种截然不同的细胞，至少在高等真核生物是如此。把这两种分裂活动放在一章中来讲，固然有它方便之处，因为减数分裂显然是由有丝分裂发展而来的。但也有不便之处，即只有生殖细胞成熟时期才出现减数分裂，何况在高等动植物中性细胞的来历和在雌雄性间胞质分裂形式上的差别是不同的。然而，如果把这两种分裂形式分开另论，它们却可以巧妙地担负起细胞与发育之间以及发育和遗传之间天然的过渡桥梁。在本书中，编者就是使用这一安排把细胞篇和发育篇以及发育篇和遗传篇串联起来的。

本书既名为发生遗传学，它就意味着以上三篇并非平排并列，而是以细胞为基石，以发育为过渡，以遗传为主体。在篇幅上，前两篇为上册约占全书三分之一，后一篇为下册却占其三分之二。单就细胞与发育而论，它们还不便单独使用作为细胞学和发生学的教材，但遗传学部分如把细胞分裂的两种形式附加其中，它却可以

• ▼ •

成为完整的,但偏重于发生方面的遗传学教材。所以,如果读者在细胞学和发生学两方面有较好的基础,那就无需细读本书上册的前两篇,而只要更多地学习下册的遗传学部分。在遗传学部分,正如前面已经提到的,本书的重点是在个体发育与遗传的关系方面。必须着重指出,在经典遗传学的发展阶段,人们的研究更多地集中在从生物个体到个体、从性状到性状,对于生物个体性状发育的过程注意得较少。通过遗传学与细胞学的紧密结合,才使遗传学深入到染色体的结构上。此后,遗传学工作者充分利用了原核生物,特别是大肠杆菌(*Escherichia coli* 简称 *E. coli*) 和其噬菌体(phage),才把遗传学和发生学联系起来。在这里最精彩的示例要数大肠杆菌 T4 遗传与发育的研究了(参考第二十二章第三节)。它充分反映了基因对噬菌体各个结构及其在装配上所起的作用。发生遗传学工作者所要达到的终极目的,就是想把 T4 这个模型用到他们所研究的对象上面。

任何课本都有它的特点。如果说本书也具有某一特点的话,那就是本书编者试图把他所学到的点滴唯物辩证法运用到他所处理的材料方面。首先,辩证法要人们不能孤立地看问题,而在这里我们把细胞学、发育学和遗传学有机地贯穿在本书之中。这样做的本身就是按照辩证法行事的。其次辩证法要求我们不能静止地看问题,要从发展上和历史地看待它。关于这一要求我们不仅在绪论中强调过,而且在每一项遗传学的重大发现上,都对它的历史背景做了较为详尽的介绍。再次,辩证法认为,事物的发展包括人对事物的认识在内,都有一个过程并采取波浪的形式向前推进,而且在这种前进中虽然不断接近真理,但永不会达到绝对真理。这些将在本书的叙述中尽量地反映出来。而对两点论和重点论的运用,编者在第十二章遗传学的概论中也有所发挥。

在本书中,编者虽在力所能及的情况下,尽可能地反映发生遗传学的现代成就,但由于手头上新的资料掌握得不多,肯定有许多应编入的材料未能收进;这只能有待于若干年后的再版了。另外绝大部分的材料都是由外文翻译而来,因此,编者在思想上难免不

跟着原文著者跑了；在文字表达上更可能欠于通顺。从这些不足之处来审查这本教材，问题一定还是相当多的。编者衷心希望读者们能及时发现问题并提出宝贵意见，以便改正，则编者将不胜感荷之至。

本书是在 1977 年 5 月后开始起稿的。当时编者和他所领导的科研小组几位同志正在集体合译一部分新出版的（1976）英国女作家 C. J. Avers 的《细胞生物学》。从这一工作中，编者获得了不少有关细胞学的现代材料，以及作者在处理材料的方法上的若干启示。正在这个时期，我系王镜岩和吴鹤龄等同志经常在动员编者把过去几十年来所教的细胞学、发育学和遗传学的经验编写出来，以资中青年教师有所借镜。在这些热诚同志的鼓励 and 帮助下，才使编者下定决心，在各种编写条件很不成熟的情况下，全力以赴地投入工作。

在编写过程中，吴鹤龄和顾孝诚两同志曾代为奔走寻找借出较近出版的有关材料。后来郭振泉和林锦湖及王素云等同志也参加了帮助查资料和影印等工作。在描绘图片方面，李伯时及其领导的小组某些成员贡献出大量的时间和精力。大部分照片都是由于永彬等同志代为拍摄的。在编者的具体情况下，没有这些系内同志大力的、热情的帮助，这本书在这样较短的时间内是无法完成的。为此，编者仅向上面已经提到的同志和尚未提到的同志们表示衷心的感谢。

李汝祺

一九八一年二月五日

目 录

前言	v
绪论	1
第一节 发生遗传学的历史简介	2
第二节 细胞结构与生物分类	12
第三节 病毒的问题	17
第四节 遗传系统作为生物界的统一基础	18

第一篇 细 胞

第一章 细胞膜	27
第一节 质膜结构的各种模型	27
第二节 物质交流中质膜的功能	34
第三节 细胞间连接与胞间的交流	44
第四节 细胞内的膜结构	51
第二章 双膜细胞器	55
第一节 叶绿体的结构与功能	56
第二节 叶绿体的生物发生	62
第三节 线粒体的结构与功能	71
第四节 线粒体的生物起源	77
第三章 单膜细胞器	87
第一节 高尔基复合体的结构与功能	87
第二节 溶酶体的形成与功能	96
第三节 微体的起源与功能	102
第四节 真核细胞内膜系统的作用	110
第四章 无膜细胞器	113
第一节 中心粒的结构与功能	114

第二节	中心粒的生物起源	116
第三节	核糖体的结构与形成	120
第五章	细胞核	133
第一节	核膜	133
第二节	核仁及其组织区	136
第三节	染色体及染色线	139
第四节	常染质与异染质	147
第五节	多线染色体	155
第六章	细胞有丝分裂	165
第一节	细胞周期	166
第二节	核酸的复制	172
第三节	有丝分裂	176
第四节	染色体的形态结构	184
第五节	胞质分裂	194

第二篇 发 育

第七章	繁殖	199
第一节	繁殖方式	199
第二节	真核生物的生活周期	205
第三节	原核生物的生活周期	216
第四节	性别分化	224
第八章	早期发育	233
第一节	卵子受精	234
第二节	卵裂和胚胎早期发育	241
第三节	神经轴胚及其“组织者”	252
第四节	胚膜的发生	261
第九章	器官形成	273
第一节	内胚层的变化	273
第二节	中胚层的变化	280
第三节	外胚层的变化	296
第四节	胚层变化的综述	309

第十章 细胞分化.....	313
第一节 组织形成与细胞分化	314
第二节 镶嵌发育与调整发育	317
第三节 中心支配与分区决定	324
第四节 细胞分化的内因与外因	331
第五节 细胞分裂与其在分化中的作用	337
第十一章 生殖细胞减数分裂.....	343
第一节 生殖细胞的成熟	343
第二节 分裂阶段中染色体的变化	347
第三节 染色体的重组	358
第四节 同源染色体交换的先决条件	366

绪 论

在开始叙述本书内容之前,先简单扼要地回顾一下,发育学、细胞学和遗传学的发展历史,以及由此得到的生物学中一些基本概念,在本书编者看来,是很有必要的。如众所周知,人们对任何事物的认识,都有一个过程。而更加重要的是,这个认识过程不是直线上升的,恰恰相反,往往是经过曲折迂迴的道路。正确的认识,一开始往往亦伴随着某些错误的成分。经历了时间和实践的考验,正确的东西,在其错误成分被纠正之后,才能得到进一步的发展。这就是认识过程的发展总要采取波浪式的原因之一。在正确和错误的斗争中,又往往要经过许多人的努力和花费很长的时间。所以,如上面所提到的三门学科也不会例外;每向前发展一步,世世代代的科学家们,都要付出很大的代价。这就是历史所给予我们的经验教训。

从历史的观点来看某一学科的发展,人们应该知道,对自然界的认识,首先是有其社会原因和时代背景的。在我国由于腐朽的封建制度长期的存在,统治阶级的愚民政策,用其所谓的“劳心者治人,劳力者治于人”的说教,使知识分子和广大的劳动人民处于对立的地位,使认识自然、掌握自然规律和改造自然的知识,得不到广泛的传播和有系统的发展。虽然我们具有“四大发明”的光荣先例,但总的说来,在自然科学领域里,仍然落后于别人。至于说西欧,虽然继承了古希腊和阿拉伯人在自然科学方面的一些成就,但在十六世纪文艺复兴之前,宗教势力与封建制度的一体化,曾对科学的发展起了阻碍作用。幸运的是,这一黑暗的中世纪为时不长,并随之而起的是进步的资产阶级取得统治的地位。此后,知识界和广大劳动群众一起,逐渐摆脱了神权和政权统一的束缚,砸碎了其精神枷锁,在古代遗留下来的自然知识的基础上,重新建立起

有系统的自然科学。

其次，人的认识是有条件的。自然界，特别是生物界，有其自身的规律性，而这些规律又和人们在数理化方面所掌握的规律，有着内在的联系。“我们只能在我们的时代条件下进行认识，而这些条件达到什么程度，我们便认识到什么程度。”《自然辩证法》。这里所说的条件，主要是生产力发展的水平。所以，除社会制度和时代背景外，人的认识还要受到，包括数理化在内的一些基本知识，以及工农业生产和医药卫生等方面发展情况的限制。此外，学术界本身的传统和习惯势力以及权威人士的影响也会使错误的认识得到延续。这样，前一代人的不正确的观点，往往需要后一代或几代人们的努力才能纠正过来。所有这一切，都是有其历史的见证的。总之，科学的进展不仅仅是对新领域的发现和占据，同时也是对旧世界的批判，而我们“只希望在批判旧世界中发现新世界”。

第一节 发生遗传学的历史简介

(一)

“科学的发生和发展一开始就是由生产决定的。”《自然辩证法》中的这句名言，在发育学(即传统的胚胎学)的发展史上得到了傍证。自从人类开始把野生的鸟兽家化以后，首先注意的，便是如何使它们繁殖起来的问题。根据记载，希腊的 Hippocrates (460—377 B. C.) 是最早对鸡胚发育进行过研究的人。这个希腊人是个医生，他对鸡胚发育研究的目的，恐怕还不仅限于鸟类，而更多想到兽和人类发生的问题。但是，观察、研究胎生的哺乳动物的胚胎，在他所在的时代是不具条件的，而体外发育的鸡胚却提供了研究的方便材料。后来 Aristotle (384—322 B. C.) 将这方面的研究范围加以扩大，涉及到无脊椎动物，包括昆虫，并提出有性生殖和无性生殖以及自然发生等问题。大家知道，所谓“自然发生”曾经引起后来生物学界无休止的争论，这一争论直到十九世纪才销声匿迹。

继希腊之后，罗马人对自然科学的贡献，留下的较少。在罗马衰退后，崛起于东方的阿拉伯人，在天文学和数学上却给人们留下“科学的和系统的遗产”。就发生学来说，他们曾经用过马的人工授精。至于说马驴杂交产生骡子的事实，在我国战国时代（206—221 B. C.）即已有记载。这又远在阿拉伯人培育出优良马种之前了。

西欧的科学，实际上是从十六世纪文艺复兴后开始的。虽然，当时教会的精神独裁被摧毁，但它的影响依然在发生学上反映出来。关于胚胎的起源，当时的盛行学说叫做“先成论”。（preformation theory）这一谬论直到细胞被发现的一个世纪后，仍然统治着西方的科学界。这个学说主张胚胎在生殖细胞内即已存在，它实际上完全否认发育。生殖细胞既然有精虫与卵子，于是就在先成论者们中间分为两个派别：一派主张精虫头部包藏着已经形成的胎儿，一派主张卵子里面包藏着胎儿。在若干比较老的教材里，人们还会看到这种富有幻想的图画，即一个大头的胎儿，两臂抱膝，蹲在精虫里面。精虫先成论者被他们主观唯心想象力牵着鼻子走得如此之远，已经到了滑稽可笑的地步了。

卵子先成论者并不比较好些。他们当中有人，如出生于瑞士的法籍人 C. Bonnet 却主张动物的每个雌性体内，都包含着由她所生出的所有的后代，一个世代包含着下一个世代，就象大盒套小盒，一个比一个小，一个套一个地以至于无穷。所有这些都包括在他所提出的内蒴学说（incapsulation theory）的内容里面。他的这一所谓学说荒唐到了如此的地步，以至他说，上帝创造出来的第一个女人夏娃的体内，即已携带着整个世界上的人类。不管精虫还是卵子先成论者都坚定不移地认为，动物的胚胎发育就象植物萌芽一样，体积虽小，器官俱备，剩下的就是膨胀扩大，把一切器官由里向外伸展开来而已。

很明显，先成论带有浓厚的神创论的色彩，甚至可以说，它是神创论在发生学中的反映。从一开始直到它的灭亡，都受到后成论（epigenetic theory）者们的反对。德国的 C. F. Wolff（1733—1794）

对鸡胚发育进行了研究,他是最后埋葬先成论的掘墓人。然而,这个后成论者并不是这个学说的创始人。具有朴素唯物主义的古希腊学者们,早已主张胚胎发育的后成论了。生活在十六世纪和十七世纪之间,高等动物血液循环的发现者,英国的 W. Harvey(1578—1657)也在这个问题上站在后成论者的一边。Wolff 把人们早已忘记的古代的后成论重新提出,主要的是根据他自己在显微镜下的观察和对于鸡胚发育过程较为详细的描述。这些成就对先成论是最有力的批判。但是,应该指出,他在胚胎发育的动力上,还未能摆脱唯心主义对他的影响。他主张包括胚胎发育在内的一切生物的生理代谢,都是在“内在力量”(vis esstialis 或 inner force)的支配下进行的。因此,他在现代发生学上的贡献,大为落后于后来叫做 von Baer (1772—1876)的德国人。Baer 可以说是现代发生学的创始人。他是第一个发现哺乳动物卵子的人,并马上提出它是动物卵巢中的一个细胞的想法。他还研究了狗的卵子发育,并在他自己研究的基础上,又提出了“胚层”的理论,即胚胎组织和器官发生,是以内、中、外三个胚层为出发点的。Baer 在发生学上的重大贡献,在很大程度上受到细胞学研究进展的影响。

(二)

人们对细胞的发现和认识,总要追溯到显微镜的发明和创造,因为对一般细胞(动物多黄卵子除外)来说,单靠肉眼的分辨力是看不见的。复式显微镜的发明应归功于荷兰的 Z. 和 H. Janssen 叔姪二人。这台复式显微镜有两个透镜来增加放大的效应,并降低光学相差。它大概在 1650 年即供使用。就是用这种能将物体放大 30 倍的显微镜,1665 年英国的 R. Hooke 在观察树皮的木栓层中,第一次发现了他所命名的“细胞”。细胞这个词是我们从英文名词“Cell”翻译来的,而 Cell 这字的原来的意思是小室。要说 Hooke 根本没有看到其他种类的活细胞,那可能是冤枉了他。但他所看到的,只是充满了液泡的实体,而在木栓中,他所看到十分明确的厚壁却吸引了他很大的注意力。在观察上重视细胞壁这一

错误,在以后的 150 到 200 年中间,继续成为研究细胞的人们争论的焦点。

此后,从 1672 年开始, N. Grew 把植物的解剖学提高到显微镜下细胞的水平。他在 1682 年发表的资料为细胞是生物结构的基本单位的概念奠定了一部分基础。在同一时期,用自己制造的放大倍数相当高的简单显微镜,荷兰的 A. van Leeuwenhoek 对单细胞生物中,主要的是原生动物做了仔细的观察和详尽的描述。这些早期的细胞学工作,不断地引起生物学家们极大的注意。

但是,研究细胞的技术条件直到十九世纪 30 年代才逐渐成熟。这种情况在当时的德国特别是如此。这个时代也就是一般称为德国生物学的经典时代。新改进的显微镜增加了透镜的倍数,其分辨力甚至达到约一微米的距离。从这一良好的开端到了十九世纪晚期,进一步地改进的透镜,克服了倍数放大时的晕圈问题。以普通白光为照明光源,分辨力可以达到 0.2 微米。1870 年发明的切片机,能对生物组织切片切得很薄而且很均匀。此外,新工业生产出来的染料,能用于对组织切片的染色,使组织细胞的内外结构更加明显地分辨出来。在供应新的苯胺染料上,德国的工业和它的化学家的贡献特别值得一提。这些技术上的进展,为细胞学和组织学的进展提供了不可缺少的条件,并从根本上促成了现代细胞学的发展。

在前进中主要的第一步,是认识到细胞核是细胞内含物中的一个主要的部分;而 R. Brown 在 1833 年的报道,是第一篇强调细胞核的论文。早先被忽视的细胞内含物,再一次唤起人们的注意。但是,这一发现并没有消除十七世纪 Hooke 和 Grew 先前工作的影响。人们继续把研究的重点放在细胞壁上。

正因为如此,一个把动植物包括在内的统一概念尚未能形成。植物细胞的细胞壁是那样明显易见,而动物大多数种类的细胞只有质膜,这个质膜只作为细胞的边界而存在,其自身的结构在光学显微镜下是模糊的。T. Schwann 首先解决了,动物细胞也有类似植物细胞的细胞壁的问题。他曾对动物的软骨组织,进行过深入

的研究并发现,在这样的组织里,有大量纤维软骨围绕着每个软骨细胞,并把这些细胞衬托出来,象植物细胞壁一样清楚。Schwann的这一有洞察力的发现和他的有说服力的解释,为他和植物学家 M. Schleiden 两人在 1838—1839 年间,提出的细胞学说 (cell theory) 提供了最有力的支柱。马克思主义的经典作家对细胞学说给予很高的评价,认为它是十九世纪自然科学三大发现之一,而且在时间上,也是在这三大发现中最早的一个。细胞学说之所以重要,就是因为它正式阐明了细胞是一切生物的基本单位。这样一来,便把动物和植物 (当时细菌及其他已经发现的微生物,都并在植物之中) 放在一个统一的基础之上。这就为后来细胞学,以及其他有关生物科学的发展奠定了稳固的基石。

然而,这些细胞学说的奠基人,在细胞繁殖上却缺乏正确的观点。尽管 Brown 在 70 多年前,已经指出,细胞核在细胞活动中的重要性,而 1840 年 J. Purkinje 又创用了原生质 (protoplasm) 一词来强调细胞内的液体成分,但当时的细胞学家并没有彻底了解,这些细胞内含部分,在细胞繁殖中所起的作用。这里的原因之一就是 M. Schleiden 曾提出了子细胞在母细胞内,通过原生质颗粒的聚集,就象液体结晶那样,重新进行着“游离细胞的形成”(free cell-formation)。因为人们接受了这一概念,使他们的注意力离开了细胞核及其对新形成的细胞的作用。虽然早在 1835 年 H. von Mohl 已经观察到细胞分裂的现象,并对 Schleiden 的观点提出异议,但是,权威的势力究竟是不易动摇的。

不过,十九世纪 40 年代的细胞学家进一步的观察,使得 K. Nägeli 有根据地提出了细胞分裂的观点来代替游离细胞的形成说。由于当时细胞壁仍被认为是细胞最重要的部分, Schleiden 的观点只是初步地被突破。它被修改为细胞核在每一分裂中,是通过重新聚集所构成,而细胞的其余部分,则是通过细胞分裂而产生的。这个其余部分,自然是指细胞壁了。到了 1855 年,人们对于动植物细胞进行了足够的研究,使得 R. Virchow 最后得出结论:即“一切细胞都是来自先前存在的细胞”,用简便的拉丁文来说,就

是“Omnis cellula e cellula”。这一论断的重大意义是把人们的注意力引向细胞作为发育和遗传的起点上来了。

在十九世纪的 70 年代,细胞核对细胞一代复一代的连续的重要性已为人们坚定地建立起来。在这个过程中,研究植物细胞的 E. Strasburger 和研究动物细胞的 W. Flemming 提出的大量显微镜证据表明,从一个世代到下一世代,细胞核保持着物质的连续性。Flemming 还创造了有丝分裂 (mitosis) 这个词来描述这一过程。在有丝分裂中,出现了染色体(该名词是 W. Woldeyer 在 1870 年创造的),它的数目和形态对一个物种来说是恒定的。更重要的是 O. Hertwig,在 1875—1876 年间又发现,如果一个卵子要发育成胚胎,卵子的细胞核,必须与精虫的细胞核互相融合,先完成受精作用,然后才促进受精卵的发育。随后 1877 年在植物受精过程中,Strasburger 证实了与动物相同的现象,就是说,精卵两个核的相互融合。

在以上发现的基础上,要向前推进就必须把染色体的变化和行与两性和两个世代之间的物质联系结合起来。而这里主要的环节,就是性细胞(或通称配子)的形成以及在有性生殖过程中雌雄配子核融合的内容里,染色体究竟有什么变化和起了什么作用。在这个关键时刻,E. van Beneden (1883) 第一次报道了,马的肠内寄生物马蛔虫(最早的学名为 *Ascaris megalocephala*, 后来有所更改)的配子,只有一个染色体,而当精卵融合时,其所形成的合子,却有了两个形成一对的染色体。因此,A. Weismann 就曾预言式地指出,在配子形成之前一定会要发生一种减数分裂,因为除非配子中染色体数目减掉一半,在受精后染色体的数目便会随着每一个世代成倍地增加,而这种现象是从来没有人发现过的。随着,O. Hertwig 发现动物细胞的减数分裂,确实发生在配子形成以前的那些性细胞中。T. Boveri 在十九世纪的后期,在其对马蛔虫染色体的研究中,扎扎实实地再一次证明了这一点。⁶但是,直到 1905 年,J. B. Farmer 和 J. E. Moore 才创造出减数分裂这个词(先是 *Maiosis*, 后改为 *Meiosis*),并更加全面地描述了有性生殖物

种配子形成的过程。

下面我们将继续介绍遗传学，及其有关的生物化学的发展简史：

(三)

早在 1883 年 W. Roux 曾提出建议主张，染色体是遗传单位的载体。1884 年 O. Hertwig 和 Strasburger 提出了更加正式的假设，认为细胞核内含有控制生物遗传的因子。跟着，Weismann 也不甘落后地发表了他的《种质论》(germplasm theory)，那是一本有关遗传学说的书，并借此逐渐发展了他的“种质连续”(continuity of germplasm)的观点。不幸的是，用以支持他的理论的那个割掉小鼠尾巴的实验，今天看来，未免显得过于天真了。

在二十世纪初期开始的遗传学史的新纪元，是以 G. Mendel (孟德尔，以后仿此)在 1865 年，所发表的论文的重新发现为标记的。这位当时奥国的修道士在发表他的划时代的论文之前，曾进行过 8 年豌豆的杂交实验；来探讨生物的遗传规律。从他的遗传模式定量分析中，得出的结论是遗传因子控制着他所研究的豌豆 7 对性状的发育。这也就是说，不是生物性状自身，而是决定这些性状的因子是遗传的。这一论断代表着孟德尔，在研究生物遗传上的独特的和有深远意义的见解，也是现代遗传学的基石。由于当时生物学家，特别是细胞学家正热衷于细胞壁而忽视了细胞核的重要性，对于生物遗传抽象的探讨，要做出正确评价是毫无准备的。这样，孟德尔在遗传学上的重大发现竟然被埋没了 35 年。

到了 1900 年，事情竟有这样的凑巧，三个不同国家的三个不同的生物学家：荷兰的 H. de Vries、德国的 C. Correns 和奥国的 E. von Tschermak 各自独立地重复了孟德尔的实验，并在他们遗传学研究的报告中，又分别引证了这位修道士 35 年前的实验。当时生物学的状况已有足够的进展，来接受孟德尔所提出的概念和遗传学这门新的学科，并把遗传学中的因子分离和自由组合的规律，归功于孟德尔的发现。

当时在英国 W. Bateson 是这一规律的衷心拥护者和宣传者，并在这一过程中，与反对者的 F. Galton 学派挑起论战。论战是激烈而短促的，后来很快地就以前者的胜利而告终。事实上，在本世纪初的头几年中，新发现的遗传规律象草原野火一样，很迅速地扩展到欧美各地；研究的范围也从植物发展到动物。美国的 T. H. Morgan（摩尔根，以后仿此）先以反对者的姿态出现，但后来经过他本人在用果蝇 *Drosophila melanogaster*（也叫做黑腹果蝇，因种名带有黑肠的意思）做实验的过程中，通过从野生型红眼同突变种白眼杂交所得的结果，遂转变为最忠实的孟德尔主义（mendelism）的拥护者。

这时，细胞学家也借着新兴的遗传学这股东风，提出了“遗传的染色体学说”（chromosome theory of inheritance）。这一学说是在 1902 年 W. S. Sutton 在美国和 T. Boveri 在德国，各自独立提出的。而摩尔根所发现的果蝇白眼的伴性遗传（sex-linked inheritance），却第一次把一个生物的具体性状（白眼）的遗传因子，具体地安插到果蝇的第一染色体，或性染色体的上面。然而，直到 1916 年通过 C. B. Bridges 对果蝇 X 染色体不分开现象（non-disjunction of X-chromosome）的发现，并结合其白眼性状的遗传学的研究，才提出细胞学和遗传学的根据，证明白眼基因的遗传与 X 染色体之间，存在着精确无疑以及形影相随的关系。在摩尔根实验室里，所进行的细胞遗传学这个新学科的研究，可以说既促进了细胞学，又发展了遗传学。在本世纪的 30 到 40 年代期间，随着摇蚊和果蝇等双翅目昆虫多线染色体（polytene chromosome）的发现和研究，细胞遗传学发展到了它的最高峰。

在这一发展过程中，1927 年 H. J. Muller 发表了他的电离辐射诱导突变的文章，为传统的遗传学的研究开辟了一个新的领域。过去的研究都在充分利用果蝇的自发的突变上面，如白眼（white），残翅（vestigial）等等表型所代表的典型的例子那样。自发的突变不只为数较为稀少，而且使人难于理解基因突变的理化性质和物质基础。Muller 工作的重大意义就是在这方面进行了探索，并在方