



王身立 颜青山 陈建华 / 著

# 诺贝尔奖百年鉴

遗传与基因

## 传承生命



上海科技教育出版社

# 诺贝尔奖百年鉴

---

## 遗传与基因

## 传承生命

王身立 颜青山 陈建华 著

丛书策划 卞毓麟 匡志强

责任编辑 王世平

装帧设计 桑吉芳

出版 上海科技教育出版社

上海冠生园路 393 号

邮政编码 200235

发行 上海科技教育出版社

经销 各地新华书店

印刷 常熟市华顺印刷有限公司

开本 787×960 1/32

印张 5.25

字数 95 000

版次 2001 年 12 月第 1 版

印次 2001 年 12 月第 1 次印刷

印数 1-5 000

书号 ISBN 7-5428-2789-8/N·456

定价 8.00 元

## 策 划 语

从 1901 年开始颁发的诺贝尔奖,可以说是 20 世纪物理学、化学和生命科学发展的缩影。它记录了百年来这三大学科的几乎所有重大成就,对世界科学事业的发展起了很大的促进作用,被公认为科学界的最高荣誉。人们崇敬诺贝尔奖,赞叹诺贝尔奖得主们的科学贡献,并已出版了许多相关书籍。

那么,我们为什么还要策划出版这套《诺贝尔奖百年鉴》丛书呢?

这是因为,有许多热爱科学的读者,很希望有这样一套书,它以具体的科学内容为基础,使社会公众也能对科学家们的成就有一定的感性认识;它以学科发展的传承性为主线,让读者领略科学进步的永无止境;它还是简明扼要、通俗易懂的,令读者能轻松阅读,愉快受益。

基于这种考虑,本丛书将百年来三大学科的全部诺贝尔奖按具体获奖内容分为 26 个领域,每个领域写成一卷 8 万字左右的小书,以该领域的进展为脉络,以相关的诺贝尔奖获奖项目为重点,读者将不但能了解这些诺贝尔奖成果的科学内容,更能知道这个领域的发展历

程。丛书的分卷不局限于一级学科的分类,以体现现代科学之间的交融。此外,丛书还另设了3卷综述,便于读者对这三大学科的全貌有一个宏观认识。丛书29卷内容如下:

|            |         |
|------------|---------|
| 20世纪物理学革命  | 现代有机化学  |
| 20世纪化学纵览   | 无机物与胶体  |
| 20世纪生命科学进展 | 材料物理与化学 |
| X射线与显微术    | 现代分析技术  |
| 核物理与放射化学   | 生物分子结构  |
| 量子物理学      | 量子与理论化学 |
| 基本粒子探测     | 蛋白质核酸与酶 |
| 场论与粒子物理    | 遗传与基因   |
| 粒子磁矩与固体磁性  | 细胞生物学   |
| 超导超流与相变    | 生理现象及机制 |
| 测量技术与精密计量  | 内分泌与免疫  |
| 天体物理学      | 临床医学与药物 |
| 物理学与技术     | 传染病与病毒  |
| 热力学与反应动力学  | 神经与脑科学  |
| 物质代谢与光合作用  |         |

在丛书策划基本成形后,我们曾到上海、北京、南京等地的许多著名高校及中国科学院、中国医学科学院等科研院所征求专家们的意见,得到了他们的大力支持。许多学者不顾事务繁忙,慨然为丛书撰稿。我们谨向他们表达由衷的感谢和深深的敬意。

2000年12月10日

## 作者简介

王身立,男,1941年生,1962年毕业于湖南师范大学生物学系,1981年于复旦大学遗传学研究所研究生毕业,获硕士学位。现为湖南师范大学生命科学学院教授。

颜青山,男,1968年生,1990年毕业于湖南师范大学生物学系,1997年于湖南师范大学生物系研究生毕业,获硕士学位。现为湖南师范大学伦理学研究所博士生。

陈建华,男,1946年生,1968年毕业于复旦大学生物学系。现为同济大学科技情报研究所研究员。

## 图书在版编目(CIP)数据

传承生命：遗传与基因/王身立,颜青山,陈建华著. —上海：上海科技教育出版社，2001.12  
(诺贝尔奖百年鉴)  
ISBN 7-5428-2789-8

I. 传…

II. ①王… ②颜… ③陈…

III. 遗传学-普及读物

IV. Q3-49

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 087550 号

# 目录

---

## 1 染色体遗传学与基因论/1

孟德尔的遗传因子/1

摩尔根的初期摇摆/2

白眼果蝇的故事/7

基因连锁图/13

## 2 基因突变/15

对遗传变异的新认识/15

用射线轰击基因/17

诱变及其应用/21

## 3 微生物遗传学的先声/25

启蒙——噬菌体遗传学/25

细菌遗传学的发展/30

溶原性细菌与原噬菌体/37

## 4 基因是什么/41

基因的化学本质/41

DNA 双螺旋/45

DNA 分子的复制/53

## **5 一个基因一种酶/57**

加勒德的先驱性工作/57

生化遗传学/59

中心法则与遗传密码/64

转移核糖核酸/69

中心法则的补充和发展/72

## **6 基因调控与基因重排/79**

基因调控概念的历史渊源/79

操纵子学说的诞生/82

割裂基因的发现/92

组织相容性抗原与基因/98

基因重排:抗体的遗传多样性/105

## **7 “会跳舞”的基因/113**

跨进遗传学的门槛/114

遗传学与细胞学的联姻/116

一个崭新的遗传学概念/119

从误解到理解/123

## **8 癌基因与发育基因/127**

癌基因的发现/127

原癌基因——一颗定时炸弹/137

发育之谜/139

---

找寻发育基因/144

同源异形基因/149

**本卷大事记/153**

# 1

## 染色体遗传学与基因论

### 孟德尔的遗传因子

生命为何得以在世代间延续？一些性状为何能在生物中世代相传？为什么会“种瓜得瓜，种豆得豆”？奥地利摩拉维亚奥古斯丁修道院的一位神甫孟德尔(G. Mendel, 1822 ~ 1884)从 1856 年开始，用豌豆杂交实验来探索这个问题。经过 8 年的实验，孟德尔得出“遗传因子”的概念，推测遗传因子具有独立性与颗粒性，不同的遗传因子在细胞中并不相互融合。孟德尔学说是遗传学发展的先导，但曾长期被学术界所忽视，直到 1900 年欧洲的三位植物学家各自独立地重新发现了 34 年前发表的孟德尔定律，才引起人们的重视。1900 年也就被认为是遗传学的诞生之年。1909 年，丹麦遗传学家约翰森(W. Johannsen)提出“基因”(Gene)这个术语，以取代孟德尔的概念不精确的“遗传因子”。

基因或遗传因子究竟在细胞内的什么地方？这





是遗传学必须回答的问题。早在 1883 年,鲁(W. Roux)就观察到细胞核内能被染色的丝状体。1888 年,沃尔德耶(W. Waldeyer)称这种丝状体为“染色体”(chromosome),并猜测染色体是遗传因子的载体。1902 年,博韦里(T. Boveri)与萨顿(W. S. Sutton)提出,染色体在细胞分裂中的行为与孟德尔的遗传因子平行:染色体与遗传因子在体细胞中都成对存在,而在生殖细胞中则是成单的;成对的染色体或遗传因子在细胞减数分裂时彼此分离,进入不同的生殖细胞中;不同对的染色体或遗传因子可以自由组合。这是一个有科学依据的假说,但假说仍然需要科学实验的证实。这一科学历史使命落到了摩尔根(T. H. Morgan)的肩上。

## 摩尔根的初期摇摆

摩尔根 1866 年 9 月 25 日生于美国肯塔基州列克星敦的一户名门望族家庭,1945 年 12 月 4 日卒于美国加利福尼亚州的帕萨迪纳。父亲曾任驻西西里岛墨西纳的美国领事。摩尔根自幼热爱大自然,童年时代即漫游了肯塔基州和马里兰州的大部分山村和田野,还曾经和美国地质勘探队进山区实地考察,采集化石。14 岁时,他考进肯塔基州立学院(现为肯塔基州立大学)预科,两年后升入本科,1886 年春以优异成绩获得动物学学士学位,同年秋天,进入霍普金斯大学学习研究生课程。报到前,摩尔根曾在



摩尔根

马萨诸塞州安尼斯奎姆的一所暑期学校中接受短期训练,学到不少海洋无脊椎动物知识和基本实验技术。在就读研究生期间,他系统地学习了普通生物学、解剖学、生理学、形态学和胚胎学等课程,并在布鲁克斯(W. K. Brooks)指导下从事海

蜘蛛的研究。1888年,摩尔根的母校肯塔基州立学院对摩尔根进行考核后,授予他硕士学位和自然史教授资格,但摩尔根没有应聘,而是继续攻读博士学位。1890年春,摩尔根完成“论海蜘蛛”的博士论文,获霍普金斯大学博士学位,并赢得了布鲁克斯研究基金。靠这笔基金,摩尔根在霍普金斯大学做了一年博士后工作。1891年秋,摩尔根受聘于布林马尔学院,任生物学副教授,1895年升为正教授,从事实验胚胎学和再生问题的研究。1903年,摩尔根与桑普森(Lilian Vaughan Sampson)结婚。1904~1928年,摩尔根创建了以果蝇为实验材料的研究室,从事进化和遗传学方面的工作。1928年,62岁的摩尔根不甘心颐养天年的清闲生活,应聘为帕萨迪纳加州理工学院的生物学部主任。他将原在哥伦比亚大学工作时的骨干再次组织在一起,重建了一个遗传学研究中心,继续从事遗传学及发育、分化问题的研究。





1945年12月4日,因动脉破裂,摩尔根在帕萨迪纳逝世,享年78岁。

摩尔根是第一位以遗传学成就而荣获诺贝尔生理学医学奖的科学家,是染色体遗传学的创始人,在孟德尔遗传学向分子遗传学发展的过程中,起着承上启下、继往开来的作用。

然而,摩尔根早期的思想某些方面与贝特森(W. Bateson)的一样,对用染色体行为解释遗传现象极为反感,从而导致他怀疑孟德尔学说,并在许多场合公开表示他的反对意见。这是遗传学史中一段十分有趣的插曲。

当然,摩尔根并非一开始就是反对派,他对孟德尔学说的态度大致可分为“拥护—反对—继承并发展”3个阶段。

从达尔文(Darwin)、海克尔(Haeckel)、内格里(Nägeli)到魏斯曼(Weismann),长期以来遗传学完全是一门高度思辨的学科。所谓泛子、种质、遗子等,都是想象出来的,缺乏实验证据。孟德尔则用实验手段研究遗传学,他的原始论文似乎只提供了一些“纯粹的事实”,并且极为谨慎地解释这些事实。他的统计结果又是那样简洁、完美,既能被重复,又可根据这些结果对新设计的实验做出预见。这对当时注重实验、反对臆测和纯推理的实验胚胎学家摩尔根来说,无疑具有极大的说服力。所以,摩尔根在1903年出版的《进化与适应》中写道:“从近年来的结果看,孟德尔对他的实验结果所作的理论解释是

如此简洁明了,没有什么值得怀疑的,他已找到了真正的解释。”

然而,时隔不久摩尔根就疑窦丛生。起因也许来自摩尔根的动物遗传学实验,由于实验材料选取不当,他几乎从未得到像孟德尔那样简单的3:1结果。例如,摩尔根曾用腹部为白色、两侧为黄色的家鼠与野鼠杂交,结果发现,毛色的遗传毫无规律,好像生殖细胞中还带有其他颜色。毛色性状的遗传学实验虽然不能推翻孟德尔学说,却使摩尔根对孟德尔学说的普适性产生了怀疑。当越来越多的动物遗传学实验产生了难以用孟德尔学说解释的结果时,怀疑就变成了成见。

1904年秋,摩尔根从布林马尔学院转入哥伦比亚大学,研究方向也从再生问题转向性别决定问题。对摩尔根来说,性别决定研究是胚胎学研究的继续,性别决定与再生一样,也是胚胎的发育和分化问题。摩尔根开始接触性别决定研究时,实际上是以一个胚胎学家的眼光看待遗传问题,所以,他无法理解孟德尔学说与性别决定的关系,并为此徬徨了7年之久(直至1910年)。

摩尔根对孟德尔学说的怀疑,有些是出于误解,有些出于孟德尔学说本身不够完善,有些出于科学发展水平的局限,但都有一定根据。

摩尔根曾指出:孟德尔所说的“显性”和“隐性”概念并不总是像豌豆中的“高茎”和“矮茎”那样泾渭分明,有的生物后代常常表现出介于假定的显性与





隐性之间的中间类型,而追随孟德尔的研究者们总是将它们按主观需要归类,以满足他们预期的比率,这样实验结果就失去了科学性。有的孟德尔信徒为了回答反对者的非难,为了证明孟德尔学说的普适性,往往将错误的结论加以强调,再用增加或减少遗传因子(如随意加上多因子控制某些性状来假设)来加以说明。这些做法无疑进一步激化了摩尔根等科学家的反感情绪,以致1909年在美国育种家协会的一次著名会议上,摩尔根终于将这种情绪爆发出来,对孟德尔学说“迎头痛击”。他指出:“……如果一种因子不能解释一些事实,那么就引用两种因子来解释,如果两种因子还不够,那么用3种因子有时就可以完满解释了。有时,对需要说明的一些极为混淆的结果,常常能解释得非常完满,因为这种解释是虚构出来专用于解释那些易混淆的事实的。……我不得不担心,目前正在迅速发展着一类用以解释其他非寻常的、可能的遗传事实的孟德尔式教条。”

可见,摩尔根对孟德尔学说从相信转为怀疑,除了他多年的研究不能证实孟德尔学说等原因以外,思想根子还在于对思辨式研究方法的排斥。孟德尔虽然未对他的实验结果作任何引申,然而为了解释他的实验,他提出的遗传因子却是思辨的产物。到1910年为止,没有任何证据表明遗传因子是客观存在的物质实体。

从孟德尔到摩尔根,正是基因概念、性状概念从模糊到明确,从易变到基本确定的历史时期。摩尔

根对孟德尔学说先是相信,继而怀疑,最后又相信的态度变化,反映出他科学思想的易变性。而其科学思想的易变性又是基因概念、性状概念的不确定性的一个折射。通过科学实验,摩尔根的科学思想逐渐从不确定而趋于确定,这是摩尔根科学生涯的一大特征。科学家的思维应该是发散的,而实验结果则是限制思维的边界,它们使发散的思维向真理的极限点收敛。摩尔根则正是这样一位善于进行思考和实验研究的科学家。

## 白眼果蝇的故事

对待孟德尔的遗传因子学说,摩尔根似乎走过了头,连孟德尔谨慎而必要的推理也加以反对,那就完全否定了思辨在科学发现中的作用。当然,摩尔根后来认识到了自己的偏激,竟然成了一位比魏斯曼还要思辨的遗传学家。

1910年,这是遗传学史上值得大书一笔的关键一年。在这一年里,摩尔根经历了从反对孟德尔学说相信、支持、证实并发展孟德尔学说的重大转变。就是在这一年,摩尔根甚至写了一篇认为孟德尔因子不可能由染色体携带的论文,投寄给《美国博物学家》杂志。可是,在这篇论文发表之前,事情却发生了戏剧性的变化:摩尔根自己竟然通过实验证明,果蝇的白眼基因居然是由性染色体携带的!关于该实验的报道,很快就由美国《科学》杂志发表,而





发表的时间竟然先于前一篇论文,这先发表的后论文与后发表的前论文,观点截然相反,给摩尔根的学术生涯平添了一层戏剧性的色彩。

下面我们就来细说这个白眼果蝇的故事。

果蝇这种实验材料是 1908 年在纽约冷泉港卡内基实验室工作的卢茨(F. E. Lutz)向摩尔根推荐的。这是一种常见的果蝇,学名称为“黑腹果蝇”( *Drosophila melanogaster* )。

实验材料的选取往往是决定研究工作成功与否的关键,它在遗传学发展史中表现得尤为突出,不仅摩尔根在选用果蝇前后的局面生动地表明了这一点,而且,孟德尔选用豌豆,以及后来分子遗传学家们选用真菌、细菌(特别是大肠杆菌)和噬菌体都证明了这一点。可以说,遗传学发展史中,每一次合适实验材料的选取都导致了一次学科发展的飞跃。以哺乳动物为材料,饲养管理一般都较复杂,生长期又长,而且由单基因控制的性状少而难寻,所以一般不适合遗传学理论研究。这也许是首先从植物中发现遗传学基本定律的主要原因。而果蝇体型小,体长不到半厘米;饲养管理容易,既可喂以腐烂的水果,又可配培养基饲以人工饲料;而且一个牛奶瓶里可以养上成百只。果蝇繁殖能力强,孵化快,只要 1 天时间其卵即可孵化成幼虫,2~3 天后变成蛹,再过 5 天就羽化为成虫。从卵到成虫只要 10 天左右,一年就可以繁殖 30 代。果蝇的染色体数目少,仅 3 对常染色体和 1 对性染色体,便于分析。作遗传分析时,