

R. P. 魏格納 H. K. 密契尔 著

遺傳与代謝

科学出版社

遺傳与代謝

R. P. 魏格納 H. K. 密契尔著
盛祖嘉 刘祖洞 沈仁权 譯

科 学 出 版 社

1959

Robert P. Wagner and Herschel K. Mitchell

GENETICS AND METABOLISM

John Wiley & Sons, Inc., New York

Chapman & Hall, Limited, London

1955

內 容 簡 介

本書的中心內容為討論遺傳現象與代謝作用之間的关系，其中包括表型的化學分析、突變和代謝作用之間的关系、等位與非等位基因間的相互作用、基因與細胞質之間的关系、環境的影響、發生的機制等等。

為了便於對於遺傳學或生物化學較不熟悉的讀者閱讀起見，本書有一章專門介紹基因概念，另有一章專門介紹生物化學中的某些問題。本書既可作为專攻“生化遺傳學”者的參考也可以作為一般遺傳學工作者以及某些方面的生物化學工作者的參考。

本書文獻收集豐富，討論深入，而且有獨到之處。

遺 傳 與 代 謝

R. P. 魏格納 H. K. 密契爾著

盛祖嘉 劉祖洞 沈仁權 譯

*

科學出版社出版（北京朝陽門大街117號）

北京市書刊出版業營業許可證出字第061號

中國科學院印刷廠印刷 新華書店總經售

*

1959年12月第一版

1959年12月第一次印刷

(京)0001-5,200

書號：2008 字數：888,000

開本：850×1168 1/32

印張 14 3/4

定價：1.85 元

序 言

本書的目的在于綜合遺傳學和生物化學兩個領域，以及部分地綜合生理學、細胞學及胚胎學等領域中得來的各種事實和意見，企圖用生物化學來說明遺傳現象以期得到一個一般的概念。我們的中心思想是遺傳現象是可以用生化反應中相對速率的控制的傳遞去說明，這種生化反應是存在于錯綜複雜的、相互聯系的代謝體系中的。這不是一個新的概念，因為在某些研究者的思想和實驗結果中早已預見到了，可是即使在現在，雖然已經積累起來大量的適當的數據，但是要提出全面的事實根據來支持這個中心思想的雄心卻還沒有能在这書中實現。本書稱為“遺傳與代謝”而不是用一個更為夸耀的名字，至少足以說明这里面所討論的主要問題還沒有達到充分統一的地步。我們的意見是：這樣一個充分的統一還沒有做到，而且在現有的資料上，現在也不可能。可以看到存在着許多富有意義的、表面上的關係，但是還需要更多的事實去證明這些關係是重要的，或者我們被沒有意義的線索所迷惑了。不論怎樣，收集直接有關這問題的數據于一冊書中的時機是成熟了。

這書主要是為遺傳學、生物化學、以及微生物學方面的高年級大學生或是開始工作的研究生而寫的。讀者假定已經具有關於生物學、遺傳學、和生物化學方面的基本知識。不過，為了使這書的內容能為更多的讀者所接受，在第一章中有遺傳學基礎知識的簡短討論，並且在適當的場合穿插了一些關於生物化學和一般生物學問題的基本事實。

雖然这里面所討論的許多事實已經在遺傳學和生物化學課程中介紹過了，不過一般說來，這裡所討論的問題在這兩門學問的正規的課程中不占有中心的地位。而且它們一般也不是穿插着討論的，這樣做更有利于說明兩者之間的關係。由於這些理由，我們並不認為這裡所包括的內容重復了其他教科書中的內容。

在过去七年中,作者之一曾經將圍繞着这里所討論的原理的資料,再加以这領域中的最近的进展,作为 Texas 大学高年級学生和研究生所教一課的內容。学生对于这課程的反应鼓励了我們,使我們觉得这內容可以作为有志于毕生从事生命現象的科学研究的人的訓練的有益补充。

目 录

序 言	i
第 一 章 基因概念簡述	1
第 二 章 細胞結構和机能的若干方面	20
第 三 章 突变	35
第 四 章 遺轉的化学差異	71
第 五 章 营养要求的遺傳現象	97
第 六 章 生物化学上的几个問題	112
第 七 章 突变与控制代謝的因素	149
第 八 章 代謝型式	189
第 九 章 等位現象,等位基因的相互作用和拟等位現象	224
第 十 章 非等位基因間的相互作用	252
第 十 一 章 环境因素对于表型的影响	288
第 十 二 章 細胞結構的連續性	310
第 十 三 章 发育机制問題	341
第 十 四 章 遺傳学、发生、营养和疾病	383
英中名詞对照表	404
参 考 文 献	441

第一章 基因概念簡述

這本書的討論几乎全然是关于基因如何作用，或它們作用的效果，而不是关于基因是怎样傳遞的。不过在开始时，必須知道一些关于基因这个術語的含义，它究竟指的是什么，以及基因的存在是如何从实验証据中推論出来的。这就須要了解某些孟德尔学說的机制，以及和有性生殖相联系的有关現象，因为近代基因的概念是从它們推断出来的。

要介紹基因的概念，最好先明确常用來說明基因的比較重要的術語。基因这字的原来定义，如創造这字的 Johanssen^[817] 在 1911 年所給与的，是既簡短而又明白的：

基因不过是一个很适用的短字，容易和其它的字联合，因而可用来表达近代孟德尔法则研究者所証明的、配子中的“單位因子”、“元素”或“等位基因”。

Johanssen 的字从最初就滿足了遺傳学上的一个特定需要，因为它賦与遺傳学家以一个語汇的要素，他們利用了它，可以把原因和效应这两个概念很容易地加以划分，也即將遺傳的决定因素及发展某些性狀的能力和性狀本身分別开来。从基因导出了術語基因型(Genotype)，用它来敘述受精卵中全套的基因，因而也用来敘述发展某些特征的全部能力^[817]。要敘述最后結果，敘述基因作用結果的生物外形，就采用了術語現象型(Phenotype)。

当 Johanssen 創造術語基因的时候，除了把某些型式的个体杂交时，可以得到孟德尔式比率的出現外，遺傳学中其它方面就所知不多。一个基因之被認識，在那个时候同現在一样，只有当它存在有两个型式或两个等位基因(Alleles，这是廢棄了的術語 Allelomorph 的簡写)的时候，这时才可由它們对現象型的不同效应而識別开来。在那个时候只有少数遺傳学家認識到，基因可能是一个物質的实体，就是 Johanssen 本人也不在其列。当 Morgan; Sturtevant, Muller 和 Bridges^[440] 總結性地証实，被 Johanssen

称为基因的孟德尔氏單位是和19世紀細胞学家已知为染色体的可見核結構密切地相联系着的,那时才証明了基因有着物質基础。于是有可能把基因認為是能在控制或决定发育过程以达成現象型中显示自己的遺傳物質实体。这些工作者不仅証明基因位于染色

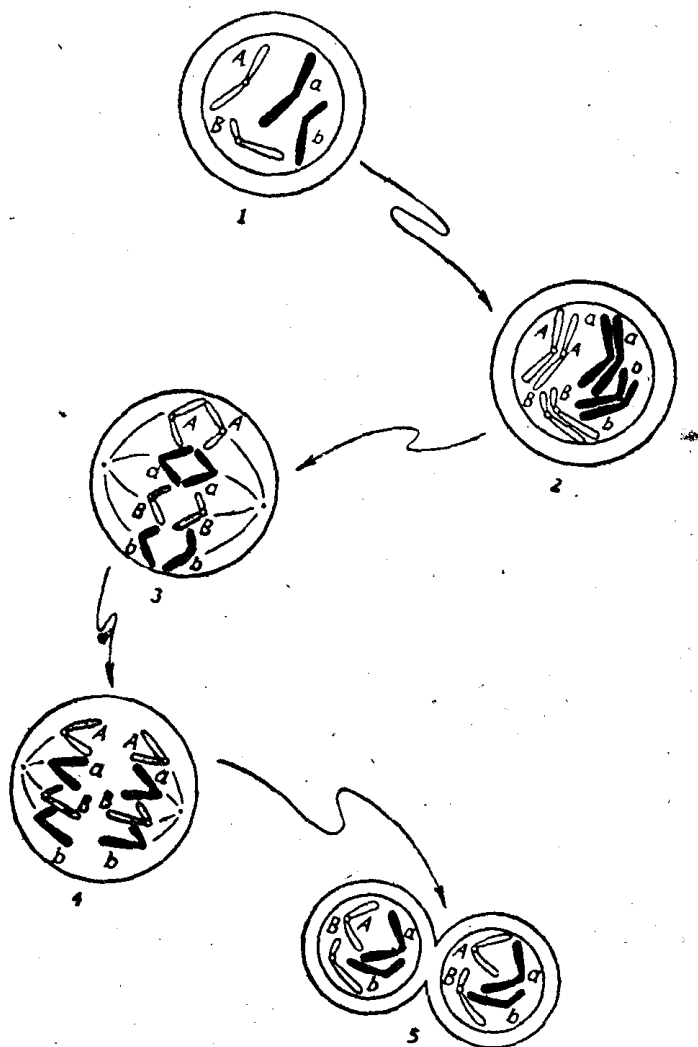


图1 有絲分裂模式图。一个含有四个染色体的細胞的有絲分裂的某些重要时期,第一期,核中可看到染色体;早早期;第二期,染色体已重复;晚早期,早中期;第三期,复份分开;早后期;第四期,晚后期;第五期,末期和有絲分裂的結束;細胞質分裂。

体上,而且还証明它們在染色体上是直綫排列的。Painter^[463]发现果蝇(*Drosophila*)的巨大唾腺染色体的重要性后,便能鑑別染色体的某些部位为某些基因,因而可肯定地証明,每一基因在它的染色体上佔据一个特定的座位。

1. 有絲分裂的机制

要了解遺傳学,主要的一个先决条件是在有細胞結構的生物中,認識細胞增殖的基本方式的意义。这些过程——有絲分裂和減数分裂——將在下面討論,这些討論想来已足够詳細,可使初学的讀者有一个基础,足以了解基因概念的大要。

有絲分裂是細胞分裂的一个型式,一个細胞形成兩個子細胞,它們都具有亲細胞中所找到的同数和同样的染色体。这过程以模式表示于图1。过程中的主要因素是:(1)將要分裂的核內的每一染色体,就遺傳方法所可測定的程度而言,正确地重复;(2)复分开,趋向分裂中細胞的兩极;(3)兩個新子細胞間染色体物質的分布一般認為是确切相等的,因为作用着以达成均等分布的机制既显明而又正确。細胞質則并不如此,細胞質有着較核更为均質的外形,似乎沒有任何机制可以保証它的均等分布。在現在的討論中,关于細胞中細胞質部分的分布这一点并不特別重要,不过在第十二章中有关細胞質遺傳的討論中,細胞質的詳細討論就很重要,这一点將受到更大的注意。

2. 減数分裂的机制

高等生物大都是二倍体($2N$),这就是說,在它們的每一細胞中,它們都有兩套同样的染色体。这个事实一部分由細胞学观察建立,一部分由遺傳学观察确定。当二倍体生物形成配子时,可由細胞学証明,形成配子的細胞經過連續二次細胞分裂,結果染色体数目減去一半,产生有着一套單倍染色体数($1N$)的配子。形成單倍性的二次相繼的細胞分裂合起来叫做減数分裂。当專指一个动物某一性別中的这个过程时,对产生精細胞的減数分裂,就广泛应用

比較專門的名詞精子發生(Spermatogenesis), 而對產生卵細胞的減數分裂, 則廣泛應用卵子發生(Oögenesis)。在種子植物中, 最後產生花粉粒中精核的單倍性細胞的形成, 叫做小孢子發生(Microsporogenesis) 產生雌性單倍性細胞的相應過程名之為大孢子發生(Macrosporogenesis 或 Megasporogenesis)

圖 2 的模式圖說明一個其二倍染色體數是 4 ($2N=4$) 的生物中的減數分裂。應當注意到, 第一次分裂的第一期(前期 I) 中, 染色體配對, 所以在這個例子中形成二組二個染色體。配對或聯會(Synapse) 的染色體稱為同源的, 因為可以證明, 它們具有相似的或等同的基因組, 而且在形態學上外形也是相似的。應當注意, 要明確地證明二個染色體的同源性, 唯一的方法是注意它們在減數分裂中是否配對。同源染色體在外形上和基因內容上相似, 這個事實是重要的, 尤其是後面一點對遺傳學家更為重要, 這我們將在下面討論到, 但是在一個二倍體中染色體間同源性的細胞學事實是根據配對的標準的, 而不是依據遺傳關係的, 因為遺傳關係已越出了純粹形態細胞學的范围。

在配對的時候, 或稍稍以後, 可以看到染色體數已經倍加, 因為一對中的每一條都成為雙重的。結果每一染色體形成一對緊密會合的復分, 如把這一對復分和母染色體區分開來, 稱之為姊妹染色單體(Chromatids)。因而每一對原來的同源染色體成為一個四合子(Tetrad), 也即含有二組二個等同(姊妹)染色單體的一組四個染色單體。在減數分裂的這個時期中, 每對姊妹染色單體的成員間仍然相互會合着, 因為它們之間只有一個着絲粒(也即紡錘絲附着區), 當姊妹染色單體形成時, 重復過程並不延及着絲粒, 至少還不到顯而易見的程度。

四合子一形成, 第一次分裂的前期就告結束, 第二個時期(中期)開始, 四合子排列在一個和紡錘絲垂直的平面上, 約在細胞兩極的中間(見圖 2)。中期隨着同源染色體的分開和趨向兩極而結束。由圖 2 應當注意到, 這相當於同源染色體的分離(Segregation), 因為每一子細胞那時接受原來 $2N$ 生殖細胞中存在的每對同源染

染色体中的一个。

当减数分裂的第二次分裂时,在第一次分裂所产生的二个细胞

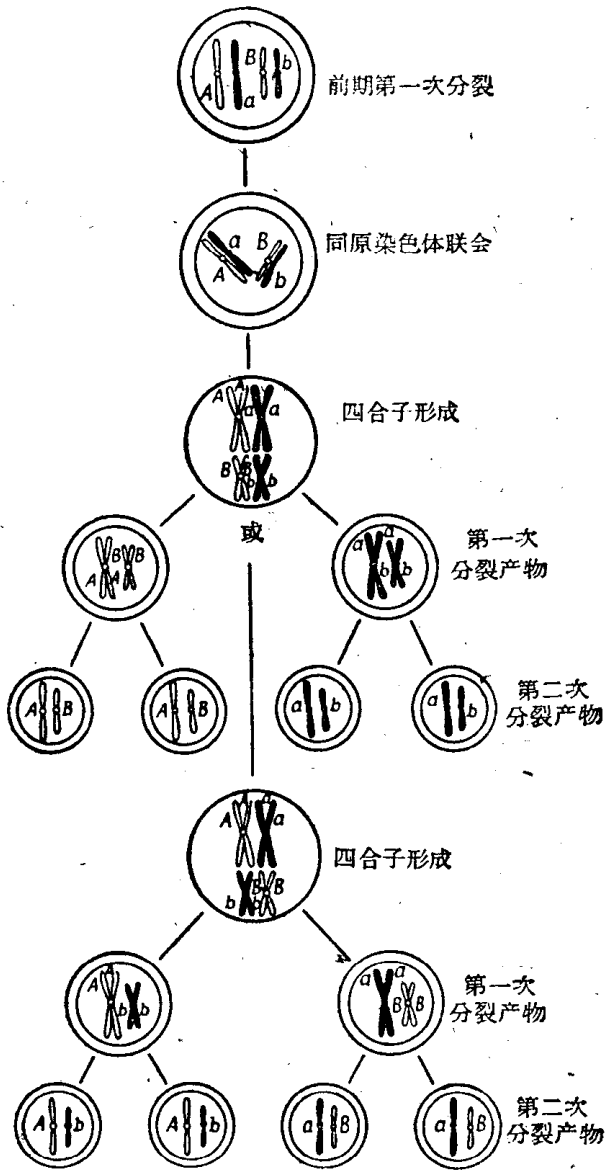


图2 减数分裂的模式说明。减数分裂是一极为复杂的过程,这个图只想指出,这些产物是如何得来的。将在图4说明并在第10页讨论的交换过程虽为减数分裂过程的一部分,但并未在这个模式图中表示出来。

胞中，每一个細胞中所存在的成对姊妹染色单体开裂，姊妹染色单体分开，趋向相对的两极。这过程的淨结果是形成四个細胞，每一細胞有一套單倍的染色体。应当由参看图 2 中注意到，減数分裂的每一产物都接受每对同源染色体中的一个。这是重要的。配子在一个染色体型中有所缺失，通常在受精后就不能产生有活力的合子。第二个应注意的重要之点是，同源染色体的分离是随机的。所以，如同源染色体在基因内容上不同，減数分裂的结果，至少可有四种不同的配子。这很易了解，即考虑 AaBb 的兩兩組合，每一对含有每一型中的一个字，那就是 AB, Ab, aB, ab。

可以証明，当染色体在減数分裂中联会时，它們是以相同部分与相同部分对应并列而进行的。因此，如染色体 A 上的基因以 ABCDEFGH 那个次序排列，而它的同源染色体 a 具有基因次序 abcdefgh，則它們联会时即依下列方法进行： $\frac{ABCDEFGHIH}{abcdefgh}$ 。換句話說，相同基因，或等位基因（如將在以后說明的）是互相对应并列的。相同部分不能对应并列，結果沒有联会，則減数分裂机制即行失陷。

3. 孟德尔学說

孟德尔学說的現象是由于子裔中某些現象型比率的出現而認識到的。这是上述的亲体中減数分裂时的随机分离的直接結果，也是將在下面說明的受精后二倍体子裔的随机重組的直接結果。

当一个个体对某一特性不分离时（即和它的同亲兄妹或同一家系近亲繁殖时，在子裔中产生更多的相同現象型，而沒有例外），則它对那个特性而講是純合的（Homozygous）。术语純合是指遺傳型而言。这就是說，一个純合的生物不仅有着那个特性的基因，而且还在二套同源染色体上有着同种的基因。就对于它是純合的那些基因而言，一个純合的个体由減数分裂的結果产生的配子是等同的。一个純合子和另一个有着相同遺傳型的个体交配，产生的子裔和亲体一样，而且相互間也是全同的。这个說明可写成遺傳学上的速記： $AA \times AA$ （A 表示产生一个特定性狀的基因）在 F_1

(第一子代)中产生 AA 子裔。

二个有着不同现象型的个体相互杂交时，经常产生和一方亲体等同的子裔。如双亲对它们控制这些特性的各个基因是纯合的，则杂交可以写作 $AA \times aa$ 。用这个方法，这说明一个亲体 AA 对 A 是纯合的，因而在减数分裂时，它的一对同源染色体可以写作 $\frac{A}{A}$ 。第二个亲体的遗传型可以写作 $\frac{a}{a}$ 。现在如假定这些基因占据同源染色体上的相同位置，因而是等位基因，显而易见的，亲体 AA 产生的配子将为 A，而亲体 aa 产生的配子将为 a， F_1 子裔将为 $\frac{A}{a}$ ，或简称为 Aa。这些子裔对基因 A 和 a 称为杂合的 (heterozygous)，这是它们不能产生纯种子裔的另一说法，因为减数分裂时同源染色体分离的结果，它们将产生同样数目的二型配子 A 和 a。所以如 F_1 子裔近交， F_2 世代将出现三种遗传型 AA, Aa 和 aa。由于等数的 A 和 a 卵子被等数的 A 和 a 精子随机受精的结果，这三种遗传型的出现比率将为 $1AA:2Aa:1aa$ 。

上面已经说明，在这个例子中， F_1 子裔是和亲体的一方相同的。假定 Aa 杂合个体在现象型上是和遗传型上写作 AA 的亲体相同的，则显而易见，基因 A 遮盖了它的等位基因 a 的效应。说明这个效应的比较通用的方法，是称为 A 对 a 显性 (dominant)，或者换一个方法说，称为 a 对 A 隐性 (recessive)。 F_2 的 $1AA:2Aa:1aa$ 的遗传型比率可以表现为现象型的 3:1 比率，因为 AA 和 Aa 个体在现象型上是不能分别的。3:1 比率是孟德尔氏比率 (Mendelian ratio)，通常用来说明当二个个体对决定交互的现象型有关的一对等位基因是杂合时的一个杂交所期待的比率。简言之，当得到这样的比率时，就告诉杂交者，两个交互的现象型上的特性是由等位基因产生的。如一个等位基因对另一个等位基因不是完全显性，结果显性不完全，或没有显性，杂合子在现象型上可以和纯合子区别开来。这个情况将用和预期的遗传型比率相同的 1:2:1 的现象型比率来表示。

3:1 或 1:2:1 比率是基本的孟德尔氏比率。所有其它的比率

都是由它們演变出来的。例如,来探討二个不同性别的动物,它們对二对等位基因是杂合的,每对都位于不同染色体上,有着遺傳型 $AaBb$ 。图 3 表示每一性別中減数分裂后所期待的配子型,詳釋这些配子是如何引得的。应当注意到,由进行減数分裂的每一雌性二倍細胞中,四个單倍产物里只有一个可以成活下来,或为有机能的配子。动物的卵子发生就核内容而言,基本上是和精子发

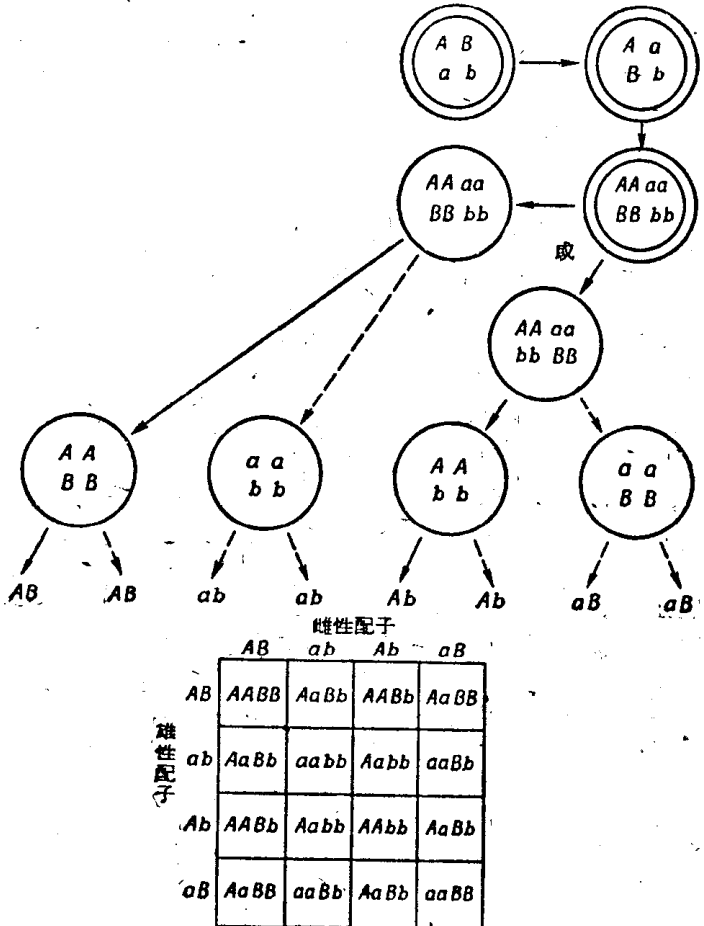


图 3 二对同源染色体分离的结果。图 2 中所示明的染色体,此地只用它们的字母表示。虚线表示卵子发生中极体的形成。如在本文中所说明的,雄性配子和雌性配子形成中所涉及到的原理是相同的。图底的 Punnett 氏方格表示,把位于二个不同染色体上的基因是杂合状态的二个个体杂交时,可以得到的不同的可能遺傳型。

生一样的,但卵子发生中細胞質分布不等,所以到第二次分裂之末,一个核保有全部或几乎全部的細胞質。这是有机能的配子;其余的是极体,随时間而隕灭。但是因为由原来二倍体細胞所形成的四个核中,那一个接受細胞質,是机会上的一个随机事件,所以如二倍体生殖細胞的遺傳型都是一样的,那么卵子发生中所期待的配子型应和精子发生中的相同。关于包括一对以上的同源染色体的減数分裂,要認識的主要之点是,在減数分裂的第一次分裂中,那些非同源染色体伴随在一起,全然是机会而已。所以在图 3 中,在一个标誌有 AaBb 的四染色体的細胞中, A 可以伴随 B, 因而 a 和 b 同行,或 A 和 b 趋向一极,結果 a 和 B 在一相对的极中,所以如上面所指出的,从一个对于不同染色体上的二对基因是杂合的細胞中,可以期待四型的配子。三对等位基因在同数的不同染色体上时,可形成八种不同的配子。

以图 3 所标明的遺傳型的配子受精,它的結果可应用 Punnett 氏方格求得,如图所示。遺傳型比率当然是复杂的,因为得到的不同遺傳型的数目很多。得到的現象型比率的型式要看等位基因間显性关系的型式而定,也要看非等位基因間的可能相互作用而定。这种相互作用我們这里不去談它,但在第 10 章將詳細討論。如假定 A 和 B 各对它們的等位基因是完全显性,基因間沒有相互作用,結果是一个 9:3:3:1 的表型比。这可以写作 $9AB:3Ab:3aB:1ab$, 因为 AB 可以用来陈述 AaBb, AaBB, AABb, AABB 的現象型,对其它的亦复如此。由基因相互作用而造成的其它比率型式,列于第 10 章的第 36 表。

这些比率能从只有一对等位基因分离时所得的較簡單的 3:1 比率引伸而来,要理解这个事实,可应用某些簡單的机率。例如在 $Aa \times Aa$ 的一个杂交中,一个子裔具有基因 A (即是 Aa 或 AA) 的机会是四次中有三次,或 $\frac{3}{4}$ 。由 $Bb \times Bb$ 的一个杂交中,子裔里具有 B 的,机率也是一样的。因为 B 和 b 的分离是与 A 和 a 的分离独立的,所以 $AaBb \times AaBb$ 的一个杂交的結果,任何一个个体同时具有 A 和 B 的机率將为 $\frac{3}{4} \times \frac{3}{4} = \frac{9}{16}$ 。由 3:1 比率开始,同样的

重新排列可以得出 $9/16:6/16:6/16:1/16$ 比率的其它部分。

从上面的孟德尔学说的讨论,应当可以明白,假使两个生物来自纯种的纯合品系,但有不同的现象型,把它们杂交,并在 F_1 互交,则由 F_2 的现象型结果,可以决定造成现象型差异的遗传型本质。在 F_2 得到一个明确的3:1或1:2:1比率,表明差异是单基因的(monogenic),即是二个等位基因间表现差异的结果。反之,如得到一不同比率,例如9:3:3:1,则结论必为,这杂交有关一对以上的等位基因。因而可以看到,基因的含义视所得的孟德尔氏比率的种类而定,并且在任何现象型差异中,有关的基因对数如在一对以上时,可由这些比率推论而得。

4. 连锁与交换

因为每一染色体含有很多直线排列的基因、所以可以预料,一个现象型的差异很可能是同一染色体上二个非等位基因间的差异的结果。这样的情况称为连锁。例如,假定M和N位于同一染色体上,而m和n各为它们的等位基因。如二个个体MMNN和mmnn杂交, F_1 的遗传型将为MmNn,或 $\frac{MN}{mn}$,根据上面几节所讲的理由, F_2 将包括三型后裔,MMNN, MmNn和mmnn,成1:2:1的比率。因为这是对仅有一对等位基因不同的亲体间的一个杂交所期待的 F_2 代的比率,所以结论一定是,M和N不能认为是不同的

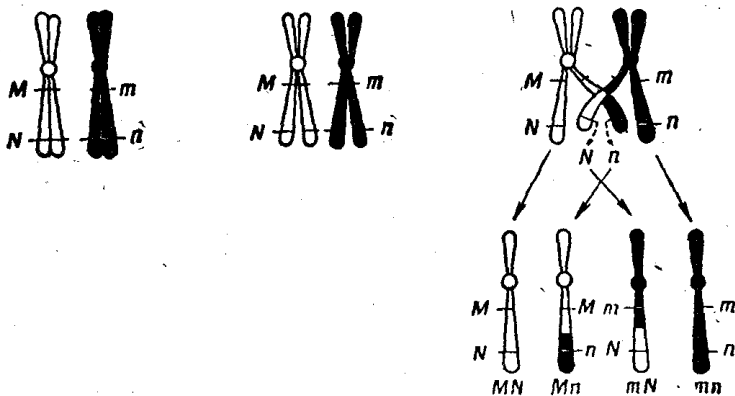


图4 一对同源染色体的染色单体间的交换。

基因。染色体的完整性虽然大体上由一代維持到下一代，但是并不是絕對的。在減数分裂的第一次中期形成染色單体之后，在四合子的構成分子分离之前，发生交換 (Crossing over) 現象。图4是M和N兩基因座位間的区域中，在一个四合子的二个非姊妹染色單体間的交換的模式說明。这一区域的交換的淨結果是在減数分裂完成后，产生另外二型配子，Mn和nM。这些型式的形成，进一步証明，M和N以及它們各自的等位基因佔据不同的座位，所以是非等位的基因。

交換不是一个稀有的現象，而是一个普通的現象，不論何时当同源染色体在減数分裂中配对及形成染色單体时，都可期待发生。染色單体間可以发生的可能交換数，肯定地受到部分来自机械問題的干涉，但是发生交換之点，因而也就是它們分开的基因座位，基本上是一个随机的事件。因而可以期待，在一染色体上距离較远的基因間发生交換的次數，比相互鄰近的基因間来得多些。根据这个事实可把基因定位于染色体縱長上，作成染色体图。

二个基因可以靠得很近，以致交換极少，因而在一有限数目的杂交試驗中，可能看不到有交換发生。所以它們就不能由遺傳学方法区分为各别的基因。遺傳上識別基因技术的局限性是受檢出交換的极限所决定的。如一遺傳單位从未观察到由交換而分成更小的單位，于是就假定是單一基因。

5. 重組合概要

在上面几节中，对非等位基因的分配事項特加注意，以便了解基因作为遺傳的一个單位的概念。同时也应認識到，在減数分裂时基因的分配也造成重組合。这些是非等位基因的新組合，它們是變異性的重要来源，也是有性繁殖的標誌。例如，一个对基因C和D是純合的品系，除非发生了突变(見第3章)，或把它和具有等位基因c和d的品系杂交，否則其純合性將保持不变。由于預期減数分裂时发生重組合，杂合体CcDd可能产生具有Cd和cD基因組合(gene complements)的配子。因而重組合可以說是有性