

# 基 因 论

T. H. 摩 尔 根 著

科 学 出 版 社

基 因 論

T. H. 摩爾根 著

盧 惠 霖 譯

增訂與修正版 (1928 年)

科 學 出 版 社

1 9 5 9

T. H. MORGAN  
THE THEORY OF THE GENE  
New Haven  
YALE UNIVERSITY PRESS  
London. Humphrey Milford. Oxford  
University Press, 1928

基 因 論

T. H. 摩爾根 著  
盧 惠 霖 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

上海大眾文化印刷廠印刷 新華書店總經售

\*

1959年3月第一版  
1959年3月第一次印刷  
(精) 1—1,320  
(通) 1—2,410

書號: 1657  
字數: 231,000  
開本: 850×1168 1/32  
印張: 8 5/8 插頁: 2

定價: (10) 精裝本 1.90 元

## 緒 言

對基因論修正版的要求使我有機會對原文作出幾點修正，並且也使書中的參考文獻同參考書目錄中的參考文獻更爲接近。參考書目錄已經經過了一番慎重的修正，有幾處刪減了，新的參考資料也增加了一些。

在基因論第一版刊行的同一年內，我在生物學季評上發表了一篇短稿，討論有關性別和受精方面的某些問題。第一版並未討論這個課題，雖然同那裏考慮的課題有着密切的聯系。某些真菌和藻類中正負品系的有性結合，在其與高等植物卵子受精的關係上，提出了對生物學者有根本意義的一些問題。我取得了發行者威廉士·威爾金公司的同意，把原稿中有關這項問題的那些部分重新在這裏登出來作爲“其他涉及性染色的性別決定方法”一章的補充。

近兩年內出現了許多論文，涉及染色體的數目和數目上的改變。我不可能，也不必要把這些新資料一概編寫進來，因爲它們大部分只是發揮了基因論中所討論的主題，而沒有任何重大的改變。不過有幾處，特別是在新結果得到證實和發揮，或者原文中的敘述不够肯定的情形下，我增加了關於早期以來一些發現的簡短說明。

湯姆斯·項特·摩爾根

馬薩諸塞州，烏德和爾。

1928年8月

# 目 錄

I. 遺傳學基本原理.....	1
孟德爾的兩條定律.....	1
連鎖.....	7
交換.....	10
許多基因在交換中同時交換.....	14
基因的直綫排列.....	17
基因論.....	18
II. 遺傳粒子理論.....	19
III. 遺傳的機制.....	23
孟德爾兩條定律的機制.....	23
連鎖羣數目與基因對數.....	26
染色體的完整性與連續性.....	26
交換的機制.....	28
IV. 染色體與基因.....	32
V. 突變性狀的起源.....	42
VI. 突變型隱性基因的發生是否由於基因的損失? .....	51
隱性性狀與基因的缺失.....	52
回原突變(返祖性)在解釋突變過程中的重要性.....	59
多等位基因方面的證據.....	64
結論.....	65
VII. 同屬異種中基因的位置.....	67
VIII. 四倍型.....	75
四倍性是物種增加基因數目的一種方法.....	92
IX. 三倍體.....	93
X. 單倍體.....	99
XI. 多倍系.....	107

多倍體小麥	107
多倍體薔薇	113
其他多倍系	118
XII. 異倍體	124
XIII. 種間雜交與染色體數目上的變化	137
XIV. 性別與基因	143
昆蟲型 (XX—XY)	144
鳥型 (WZ—ZZ)	148
雌雄異株顯花植物中的性染色體	152
蘚類的性別決定	154
XV. 其他涉及性染色體的性別決定方法	158
X 染色體附着在常染色體上	158
Y 染色體	160
成雄精子的退化	164
二倍型卵子排出一條 X 染色體，從而產生雄性	165
在精子發生過程中由於偶爾損失一條染色體所引起 的性別決定	167
兩倍體雌性與單倍體雄性	168
單倍體的性別	173
低等植物的性別與性別的意義	175
XVI. 性中型(或中間性)	181
從三倍型果蠅而來的性中型	181
毒蛾裏的性中型	183
性器官不發達的雌蟻	185
XVII. 性轉化	188
環境的改變	188
與年齡相聯系的性別變化	191
蛙類的性別與性轉化	193
雄蟻的 Bidder 氏器官向卵巢的轉化	199
Miastor 中的性轉化	202

鳥類的性轉化.....	202
截除鳥類卵巢的影響.....	203
側聯雙生蝶螈的性別.....	205
大麻的性轉化.....	206
XVIII. 基因的穩定性 .....	209
XIX. 總結 .....	221
由於染色體數目上的改變以及由於基因內的改變而 產生的效應.....	221
突變過程是否起源於基因的退化呢? .....	225
基因是否屬於有機分子一級呢? .....	227
參考文獻.....	228
索 引.....	258

## 圖 表

圖 1.	高豌豆和矮豌豆的遺傳.....	2
圖 2.	雜種豌豆回交隱性親型.....	3
圖 3.	褐眼與碧眼的遺傳.....	3
圖 4.	雜種回交隱性碧眼人.....	4
圖 5.	紫茉莉花色的遺傳.....	4
圖 6.	圖 5 所示雜交中基因的分佈.....	5
圖 7.	黃圓豌豆和綠皺豌豆的遺傳.....	5
圖 8.	三對性狀的基因分佈.....	6
圖 9.	香豌豆中兩個連鎖性狀的遺傳.....	7
圖 10.	果蠅中四個連鎖性狀的遺傳.....	9
圖 11.	果蠅中二個連鎖性狀的遺傳.....	11
圖 12.	圖 11 的同樣性狀在相反組合中的遺傳.....	12
圖 13.	果蠅白眼細翅的遺傳(回交).....	13
圖 14.	果蠅白眼叉毛的遺傳.....	14
圖 15.	幾個性連鎖隱性基因的位置.....	15
圖 16.	圖 15 柘榴石與朱眼之間的許多基因交換.....	15
圖 17.	圖 15 多棘與缺橫脈之間的許多基因交換.....	15
圖 18.	雙交換.....	15
圖 19.	果蠅連鎖基因圖表.....	16
圖 20.	果蠅中黃翅、白眼、二裂脈三基因的次序.....	17
圖 21.	精細胞的成熟分裂.....	24
圖 22.	卵子的成熟分裂.....	25
圖 23.	X 染色體同一對常染色體的自由組合.....	25
圖 24.	食用豌豆、香豌豆和玉蜀黍的單倍染色體羣.....	26
圖 25.	蛔蟲子細胞的胞核.....	27
圖 26.	Batrachoseps 染色體的接合作用.....	29



圖 27. <i>Batrachoseps</i> 染色體互相纏繞 .....	29
圖 28. 渦蟲 <i>Dendrocoelum</i> 染色體的接合作用 .....	30
圖 29. 正常雌果蠅和單數-IV 型雌果蠅 .....	34
圖 30. 果蠅第四染色體上的三種突變型 .....	34
圖 31. 單數-IV 果蠅和二倍無眼果蠅的雜交 .....	35
圖 32. 單數-IV 型和三體-IV 型的雌果蠅 .....	35
圖 33. 三體-IV 果蠅同二倍型無眼果蠅的雜交(圖中上半部)。 子代三體-IV 雜合型同二倍型無眼果蠅的交配 .....	36
圖 34. 初級不分離。XX 卵子同 Y 精子受精 .....	37
圖 35. 不分離。白眼 XXY 雌蠅同紅眼 XY 雄蠅受精 .....	39
圖 36. 果蠅的超雌型 ( $2n + 3x$ ) .....	40
圖 37. 附着 X 的卵子(雙重黃翅)從紅眼 XY 雄蠅受精 .....	41
圖 38. 果蠅白眼突變型的性連鎖遺傳 .....	43
圖 39. <i>Abraxas</i> 淺色突變型的性連鎖遺傳 .....	44
圖 40. 果蠅葉 <sup>2</sup> 突變型的頭部 .....	44
圖 41. 果蠅的捲翅突變型 .....	45
圖 42. 拉馬克待宵草與巨型待宵草 .....	49
圖 43. 家雞的冠型 .....	52
圖 44. 果蠅的缺翅突變型 .....	55
圖 45. 缺翅的遺傳 .....	56
圖 46. 缺翅作為一個缺失;非硃紅的重複;非黃翅的重複 .....	56
圖 47. 顯花植花卵細胞的受精,胚乳的發育 .....	58
圖 48. 三倍型:(a)兩個粉質基因和一個石質基因;(a')兩個石 質基因和一個粉質基因 .....	59
圖 49. 果蠅細眼的各種類型 .....	61
圖 50. 細眼果蠅在叉毛、合脈上為雜合子,與叉毛、細眼、合脈雄 蠅交配 .....	62
圖 51. 細眼、次細眼、細眼-次細眼三者的交換 .....	63
圖 52. 細眼-次細眼和叉毛、合脈的雜合子的交換,次細眼-細 眼和叉毛、合脈的雜合子 .....	64

圖 53. 兩種煙草之間的雜交	68
圖 54. 兩種金魚草之間的雜交	68
圖 55. 金魚草的一種突變型同另一種正常型的雜交	69
圖 56. 兩種金魚草雜交第二代的各種花型	69
圖 57. 大蝸牛 ( <i>Helix</i> ) 兩個物種的變種和雜種	70
圖 58. 黑腹果蠅與 <i>simulans</i> 果蠅	70
圖 59. 黑腹果蠅和 <i>simulans</i> 果蠅的同型基因	71
圖 60. <i>Drosophila virilis</i> 的染色體圖	72
圖 61. <i>Drosophila obscura</i> 的染色體圖	73
圖 62. <i>Metapodius</i> 的染色體, 包括三條 m-染色體, 與減數分裂	76
圖 63. 蛔蟲卵最初的兩次分裂	77
圖 64. <i>Artemia salina</i> 二倍體和四倍體的分裂中期染色體羣	77
圖 65. 待宵草的二倍染色體羣與四倍染色體羣	78
圖 66. 待宵草花粉母細胞的成熟過程	79
圖 67. 番茄和龍葵的嫁接與嫁接雜種	80
圖 68. 龍葵的二倍體和四倍體	81
圖 69. 龍葵二倍體和四倍體: 苗木、花和細胞	81
圖 70. 正常龍葵的單倍型細胞和二倍型細胞; 四倍體的二倍型細胞和四倍型細胞	82
圖 71. 番茄: 同上	83
圖 72. 曼陀羅的正常型和四倍型	84
圖 73. 曼陀羅的單倍型、二倍型、三倍型和四倍型	85
圖 74. 曼陀羅的二倍染色體羣和四倍染色體羣 (第二次成熟分裂)	86
圖 75. 曼陀羅二倍體、三倍體、四倍體各型染色體的接合方法	86
圖 76. 四倍型曼陀羅染色體的接合作用	87
圖 77. 一年生和多年生墨西哥大芻草 <i>Euchlaena</i> 、玉蜀黍以及雜種的染色體羣	88
圖 78. 雌雄同株的蘚類, 示配子體世代和孢子體世代	89

圖 79. 蘚類:示從一段 $2n$ 孢子體經過再生, 形成 $2n$ 配子體; 又從一段 $4n$ 孢子體經過再生, 形成 $4n$ 配子體	90
圖 80. 風信子的三倍染色體羣	94
圖 81. 二倍型和三倍型曼陀羅的成熟分裂	95
圖 82. 果蠅的二倍體和三倍體	96
圖 83. 螻蛄卵子中綫後, 一半同一條精子結合	99
圖 84. 曼陀羅的單倍體植株	101
圖 85. 蜜蜂卵子的兩次成熟分裂, 卵子同精子受精	103
圖 86. 蜜蜂生殖細胞的兩次成熟分裂	104
圖 87. 錐輪蟲 <i>Hydatina</i> 營單性繁殖的雌蟲, 營有性繁殖的雌蟲和雄蟲	105
圖 88. 二倍型、四倍型和六倍型小麥的染色體	108
圖 89. 單粒小麥、愛美爾小麥和軟粒小麥的正常成熟分裂	109
圖 90. 愛美爾小麥和軟粒小麥的子代雜種, 示成熟分裂過程	110
圖 91. 同上, 對過程的說明略微不同	111
圖 92. 薔薇的複染色體羣	114
圖 93. 薔薇雜種花粉細胞的成熟分裂	115
圖 94. 薔薇雜種卵細胞的成熟分裂	116
圖 95. <i>Canina</i> 薔薇的五個類型	117
圖 96. 山柳菊花粉的成熟過程	120
圖 97. 菊的染色體	120
圖 98. 菊變種的胞核體積	121
圖 99. 菊的染色體	121
圖 100. 待宵草 <i>Oenothera lata</i> 的異體型	125
圖 101. 曼陀羅蒴果的各種突變型	128
圖 102. 曼陀羅正常型和異體型 ( $2n + 1$ 與 $2n + 2$ ) 的蒴果	129
圖 103. 曼陀羅的四倍型與異體四倍型	132
圖 104. 曼陀羅初級型和次級型染色體的聯合	133
圖 105. 假設的染色體顛倒接合過程	134
圖 106. 曼陀羅初級異體型染色體同次級異體型染色體的接合	

作用 .....	134
圖 107. 待宵草突變型同特殊染色體的關係(想像的關係) .....	136
圖 108. 茅膏菜的二倍染色體羣和單倍染色體羣 .....	137
圖 109. 黃鵪菜 <i>Crepis setosa</i> 、 <i>C. biennis</i> 及其雜種的染色 體羣 .....	140
圖 110. 多年生及一年生墨西哥大芻草 <i>teosinte</i> 的染色體羣 .....	141
圖 111. 兩種煙草和其雜種的染色體羣 .....	142
圖 112. 雄性和雌性 <i>Protenor</i> 的染色體羣 .....	143
圖 113. 雄性和雌性 <i>Pygaeus</i> 的染色體羣 .....	144
圖 114. XX-XY 型的性別決定圖解 .....	144
圖 115. 果蠅白眼的性連鎖遺傳 .....	145
圖 116. 人的染色體羣 .....	146
圖 117. 人精子發生中 X 染色體和 Y 染色體的分離 .....	147
圖 118. WZ-ZZ 型的性別決定圖解 .....	148
圖 119. 公雞和母雞的染色體羣 .....	148
圖 120. 雞的性連鎖遺傳 .....	149
圖 121. 尺蠖蛾 ( <i>Abraxas</i> ) 的性連鎖遺傳 .....	150
圖 122. <i>Fumea</i> 蛾卵的染色體 .....	151
圖 123. 雌雄同株植物的性別決定 .....	153
圖 124. 苔類的雌原葉體和雄原葉體, 兩種原葉體的單倍染色體 羣 .....	154
圖 125. 蘚類雌雄兩種決定因素的各種組合方法 .....	155
圖 126. 蛔蟲中 X 染色體從常染色體中分離出來 .....	158
圖 127. X 染色體同常染色體聯合時的性別決定圖解 .....	159
圖 128. 虹鱔的父性遺傳, X 同 Y 發生交換 .....	161
圖 129. 魚體白色和紅色的遺傳圖解 .....	162
圖 130. 上述雜交一代的遺傳圖解 .....	162
圖 131. 魚體白色和紅色的遺傳圖解, X 同 Y 發生交換 .....	163
圖 132. 附着 X 的常染色體之間的理論上的交換圖解 .....	164
圖 133. 一種漿果蚜的兩次成熟分裂 .....	165

圖 134. 瘤蚜 <i>Phylloxera</i> 成雄和成雌兩種卵子的極紡錘體	166
圖 135. 小桿 ( <i>Rhabditis</i> ) 管口屬 ( <i>Angiostomum</i> ) 精細胞的兩次成熟分裂	167
圖 136. 小桿目管口屬綫蟲卵子的兩次成熟分裂(極體形成)	168
圖 137. 臂尾輪蟲 ( <i>Brachionus</i> ) 的單性生殖雌蟲, 產雄-卵的雌蟲, 產有性卵的雌蟲, 雄蟲	169
圖 137a. 水雲 ( <i>Ectocarpus</i> ) 的游動孢子	178
圖 138. 果蠅中二倍型、三倍型、四倍型的性別公式	181
圖 139. 果蠅的超雌性和超雄性	182
圖 140. 毒蛾 ( <i>Lymantria dispar</i> ) 的普通雄性和普通雌性, 以及兩個嵌合體	184
圖 141. 兩個牛胎的絨毛膜相連, 其中一個是雄化雌犢	186
圖 142. <i>Inarchus</i> 蟹的正常雄性、正常雌性和被寄生的雄性	189
圖 143. 石蠅 ( <i>Perla</i> ) 的幼蟲和它的卵精巢	192
圖 144. 石蠅 ( <i>Perla</i> ) 精原細胞、卵原細胞和普通二倍雄卵的染色體羣	192
圖 145. 蛙的染色體羣	196
圖 146. 蛙類的雌雄同體狀態	198
圖 147. 蟾蜍的 Bidder 氏器	200
圖 148. 摘除精巢以後, Bidder 氏器轉化為卵巢	200
圖 149. 大麻的雄株和雌株	206
圖 150. 公主菜豆的四個純系和總體羣	211
圖 151. 披巾鼠的類型	212
圖 152. 果蠅的正常腹和不整齊腹竊突變型	215
圖 153. 粉蝶各色蛹體上色素細胞的分佈	217
圖 154. 在不同顏色光照下各色菜蝶蛹的百分比	217
圖 155. 酒精中毒祖代對於後代豚鼠的影響	219
圖 156. 母體受鐳綫照射後, 幼鼠表現出血區域	220

## 第一章

### 遺傳學基本原理

現代遺傳理論是根據一種或多種不同性狀的兩個個體雜交中的數據推衍出來的。這理論主要研究遺傳單元在各世代的分佈情況。像化學家和物理學家假設看不見的原子和電子一樣，遺傳學者也假設了看不見的要素——基因。三者主要的共同點，在於物理化學家和遺傳學家都根據數據得出各人的結論。只有當這些理論能幫助我們作出特種數字的和定量的預測時，它們才有存在的價值。這便是基因論同以前許多生物學理論的主要區別。以前的理論雖然也假設了看不見的單元，不過這些單元的性質都是隨意指定的。相反，基因論所擬定的各種單元的各種性質，却以數據為其唯一根據。

#### 孟德爾的兩條定律

孟德爾的功績在於發現了兩條遺傳基本定律，從而奠定了現代遺傳理論的基礎。二十世紀以來，其他學者繼續研究，使我們向同一方向更加深入，並使現代理論有可能在更廣泛的基礎上更趨完善。以下舉出幾個熟知的例子，來說明孟德爾的發現。

孟德爾用食用豌豆的高株品種同矮株品種雜交。子代雜種即子<sub>1</sub><sup>\*</sup>，都是高株（圖1）。再使子代自花受精，孫代分高株和矮株，兩類的株數成3與1之比。如果高株品種的生殖細胞含有促成高株的某種東西，而矮株品種的生殖細胞含有促成矮株的某種東西，那麼，雜種便應該具備這兩種東西。現在，雜種既然是高株，由此可知兩種東西會合時高者是顯性，而矮者是隱性。

孟德爾指出，用一個很簡單的假說便可以解釋第二代中3比1

\* 子<sub>1</sub>(F<sub>1</sub>)，讀作“雜交一代”，代表子代；子<sub>2</sub>(F<sub>2</sub>)讀作“雜交二代”，代表孫代；由此類推。親(P)代表親代；P<sub>1</sub>代表父母一代，P<sub>2</sub>代表祖父母一代。——譯者註

的現象。當卵子和花粉粒成熟時，如果促成高株的某種東西，同促成矮株的某種東西（兩者在雜種內同時存在），彼此分離，那麼，就會有半數的卵子含高要素，半數的卵子含矮要素（圖 1）。花粉粒也是如此。兩種卵子同兩種花粉粒都以同等的機會受精，平均會得到三高株和一矮株的比例，這是因為要素高同高會合，會產生高株；高同矮會合，產生高株；矮同高會合，產生高株；而矮與矮會合，則產生矮株。

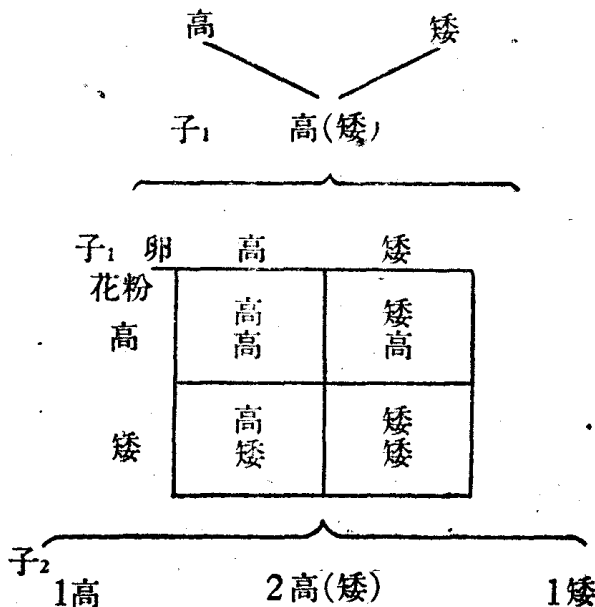


圖 1. 高株品種同矮株品種雜交，產生第一代（子<sub>1</sub>）的高株雜種，即高(矮)。雜交一代的配子（卵和花粉粒）重新組合，如表格所示。結果產生了孫代或雜交二代（子<sub>2</sub>）的三高株和一矮株

孟德爾採用一個簡單的方法來測驗他的假說：讓雜種回交\*隱性型，雜種的生殖細胞如果分高矮兩型，那麼，子代植物也應分高矮兩型，各佔半數（圖 2）。實驗結果，恰如所料。

人眼虹彩顏色的遺傳也可以說明高豆和矮豆之間的關係。碧眼人同碧眼人婚配，得碧眼子代。褐眼人同褐眼人婚配，如果兩者的祖先都是褐眼，也只能產生褐眼子代。如果碧眼人同純種褐眼人婚配，

\* 回交或返交 (Back cross)，就是把表面上顯性的個體回頭來同其隱性親型個體交配的過程，目的在於揭露前者究竟是純顯性或者只是雜種。——譯者註

子女也都是褐眼(圖3)。這一類褐眼的男女如果彼此婚配,其子女會是褐眼和碧眼,成3與1之比。

如果雜種褐眼人(子<sub>1</sub>褐碧)同碧眼人婚配,所生子女會一半是褐眼,另一半是碧眼(圖4)。

另一些雜交也許更能說明孟德爾的第一定律。譬如:紅花紫茉莉同白花紫茉莉雜交,雜種都開桃色花(圖5)。如果桃色花雜種植株自花受精,則雜交二代中,會有些開紅花,像祖代的紅花植株;有些開桃色花,和雜種相同;也有些開白花,像祖代的白花植株:三者互成1:2:1之比。在本例中,兩個紅花的生殖細胞結合,恢復原有的一種親株花色;兩個白花的結合,恢復另一種親株花色;而紅花的同白花的結合,或白花的同紅花的結合,便會出現雜種的組合。總計第二代全體有色花植株和白花

	卵	矮	矮
子 <sub>1</sub> 花粉	高	矮高	矮高
	矮	矮矮	矮矮

圖2. 子<sub>1</sub>雜種的高(矮)豌豆回交隱性型(矮),產生高株和矮株兩型,各佔一半

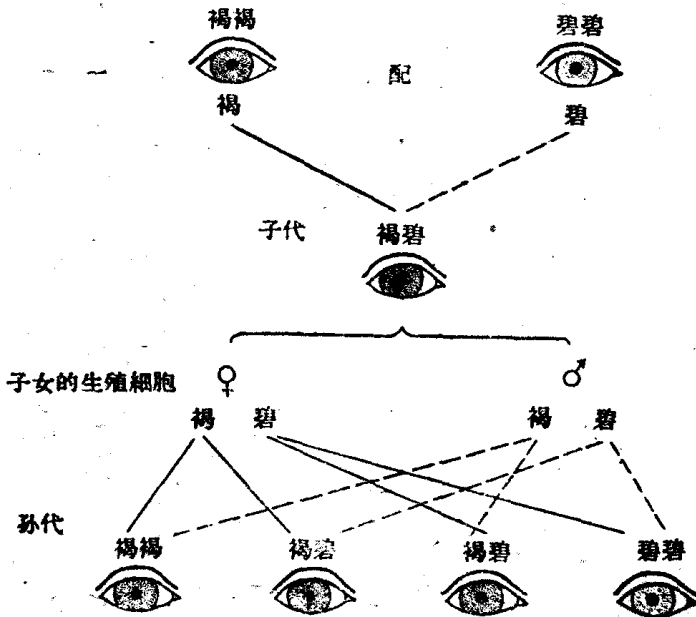


圖3. 人類褐眼(褐褐)與碧眼(碧碧)的遺傳



	卵	碧	碧
精子	褐	碧褐	碧褐
	碧	碧碧	碧碧

圖4. 子<sub>1</sub> 褐眼人(含碧的雜種)回交隱性型碧眼人, 產生褐眼和碧眼兩型, 為數各半

植株之比為 3:1。

這裏應該注意兩件事: 因為雜交二代(子<sub>2</sub>)的紅花個體和白花個體分別含有兩個紅色要素或二個白色要素(圖6), 預料應產生紅花或白花後代; 至於雜交二代的桃色個體因為含有紅白兩種要素, 每種一半(圖6), 和第一代雜種相同, 所以不會產生桃色後嗣。檢查結果, 完全證實了預測。

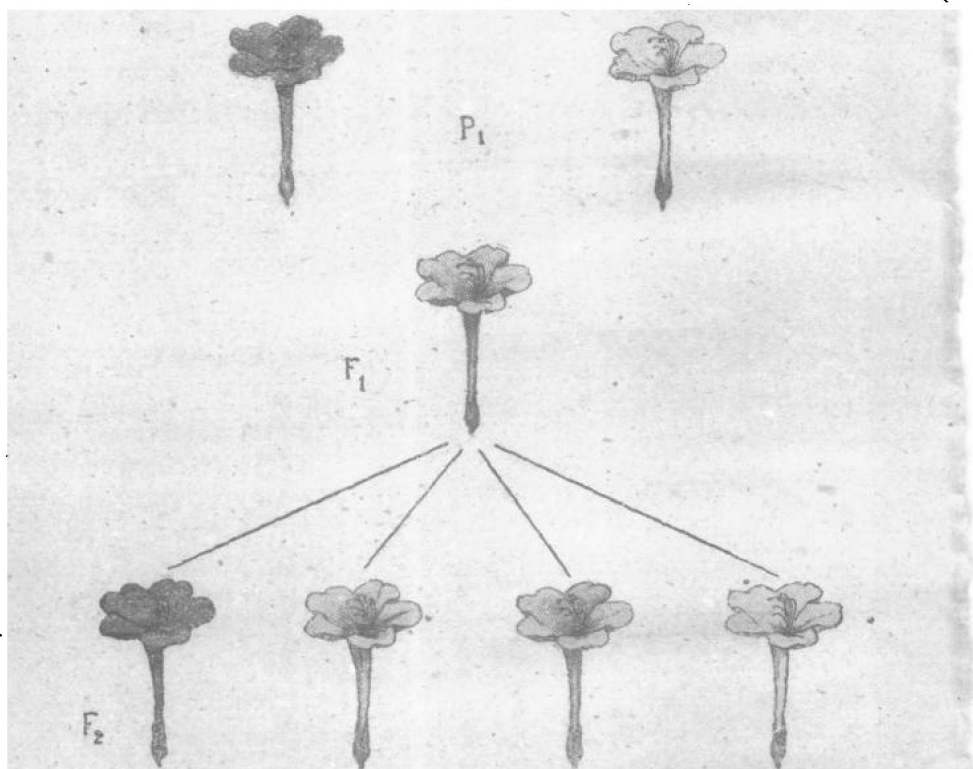


圖5. 紅花紫茉莉同白花紫茉莉雜交, 產生雜交一代的桃色以及雜交二代的 1 紅色, 2 桃色, 1 白色

以上所有結果僅僅證明在雜種的生殖細胞中, 從父方傳來的某