

高等学校交流讲义

米丘林遺傳學

MIQIULIN YICHUANXUE

張冬生 章振華合編

人民教育出版社

高等学校交流讲义



米丘林遺傳學

MIQIULIN YICHUANXUE

張冬生 章振華合編

人民教育出版社

本书介绍米丘林遗传学的基本原理及其实践的成果。主要内容包括：遗传与变异，植物个体发育和获得性遗传等基本规律。遗传与变异规律，动摇和改变遗传性的方法相结合阐述，它包括若干基本理论问题，如定向改变植物的遗传性，植物无性繁殖下的遗传变异，动物的无性杂交，受精作用，显性与分离，性别问题，生活力，远缘杂交。本书还介绍了米丘林遗传学的发展简史。

本书适用于综合性大学和高等师范院校的生物系各专业，作为基础课程教材。教学时数以40学时左右为宜。本书主要系复旦大学张冬生和上海农学院章振华两位同志负责编写的。本书在选编过程中，并有武汉大学、北京大学、山东海洋学院等校代表参加研究和讨论。

简装本说明

目前 850×1168 毫米规格纸张较少，本书暂以 787×1092 毫米规格纸张印刷，定价相应减少20%。希望谅解。

米丘林遗传学

张冬生 章振华合编

人民教育出版社出版 高等学校教学用书编辑部
北京宣武门内东单寺7号
(北京市书刊出版业营业登记证字第2号)

中华书局 上海印刷厂 印装
新华书店 上海发行所 发行
各地新华书店 经售

统一书号 13010·896 开本 787×1092 1/32 印张 7 8/16
字数 188,000 印数 1—5,100 定价(5) 元 0.78
1961年8月第1版 1961年8月上海第1次印刷

目 录

第一章 緒言	1
第一节 遺傳學及其任務	1
一、遺傳學研究的對象	1
二、遺傳學的任務	1
第二节 米丘林遺傳學的发生与发展	2
一、达尔文及其以后的遺傳學說	2
二、米丘林是米丘林遺傳學的奠基者	4
三、李森科在发展米丘林遺傳學中所作的貢獻	7
四、米丘林遺傳學发展的动态	9
第二章 遺傳与发育	13
第一节 遺傳性及其变异性	13
一、遺傳性的定义	13
二、遺傳性的保守性与变异性	16
三、遺傳性的各种类型	18
第二节 遺傳性与环境	23
一、有机体与生活条件的統一性	23
二、居住环境、发育条件和生活条件	25
三、遺傳性与发育	27
第三节 植物的个体发育	30
一、生长和发育	30
二、植物个体发育的阶段性	32
三、植物发育的第一阶段——春化阶段	34
四、植物发育的第二阶段——光照阶段	38
五、植物发育的其他阶段	46
六、阶段发育中新陳代謝的特征	47
七、植物在不同阶段对发育条件的要求的特性决定于植物起源地的栽培条件	48
八、阶段发育理論在我国农业生产实践上的应用	50
第三章 获得性状的遺傳	53
第一节 获得性的概念	53
第二节 获得性遺傳爭論的历史	54

目 录

第三节 支持获得性遺傳的事实材料.....	57
一、高等动植物方面的材料.....	57
二、微生物方面的材料.....	69
第四章 在生活条件影响下遺傳性的变异.....	72
第一节 遺傳性变异的对应性(相应性).....	72
第二节 定向改变植物的遺傳性的研究.....	76
一、定向改变春小麦成冬小麦的工作.....	76
二、定向改变冬小麦为春小麦的工作.....	87
三、麦类植物在异常条件培育下后代的类型多样性.....	93
第三节 定向培育在生产实践上的意义.....	96
第五章 无性杂交下的遺傳性及其变异性	100
第一节 无性杂交的概念和历史	100
一、无性杂交的概念	100
二、无性杂交研究的历史及其发展	101
第二节 植物的无性杂交	107
一、植物无性杂交的基本原理及获得无性杂种的条件	107
二、植物无性杂交情况下的遺傳性規律	113
第三节 动物中类似无性杂交的研究成就	115
一、血液或蛋白的彼此交换获得无性杂种的研究	116
二、生殖腺、受精卵移植的工作	119
三、人工联体生活	122
第六章 有性过程	125
第一节 有性过程的实质	125
一、有性过程的概念	125
二、受精作用的实质	127
三、受精作用的多方面性	133
四、受精时生物学环境对于受精作用的意义	141
第二节 高等动植物的受精选择性	146
一、受精作用选择性理論的发展	146
二、选择受精的規律性及近代的研究	148
第三节 植物受精过程的生理-生化分析	154
一、花粉与雌蕊相互間的生物化学关系	154
二、授粉后雌蕊中的物质代謝变化	160
三、从受精的生理-生化分析資料来看受精选择性	161
第四节 生活力与遺傳性	162

一、生活力与遗传性	162
二、生活力的来源和提高生活力的方法	164
第七章 有性杂交下的遗传性及其变异性	174
第一节 显性及其控制	174
一、有性杂交的概念	174
三、杂种形态、特性形成的一般特征	175
三、显性现象	176
第二节 分离现象及其控制	186
一、杂种第一代的一致性及其后代的多样性	186
二、无性分离与分离的本质	189
三、影响分离的因素及分离的控制	194
第三节 性别问题	198
一、性别问题研究的历史	198
二、双亲的生理状况和性质与后代性别关系	199
三、结合子生活力的强弱与后代性别关系	205
四、胚胎发育条件与后代性别关系	208
五、影响植物性别的一些因素	209
第八章 远缘杂交	213
第一节 远缘杂交的概念	213
一、远缘杂交的概念	213
二、远缘杂交情况下遗传性的特点	214
第二节 远缘杂交的不孕性及克服杂交困难的方法	215
一、远缘类型不能杂交的一般原因	215
二、克服远缘杂交困难的方法	216
第三节 远缘杂种不育性及克服不育性的途径	227
一、远缘杂种的不育性	227
二、克服远缘杂种不育的方法和途径	228
第四节 远缘杂种的遗传特点与远缘杂交在选种上的意义	231
一、远缘杂种形态发生的一般特点	231
二、远缘杂交在选种实践上的意义	231

第一章 緒 言

第一节 遺傳學及其任務

一、遺傳學研究的對象

遺傳學這個名字來自古希臘文“genetikos”，是指產生和起源的意思。就這個字的含義來說，遺傳學是一門關於有機體屬性的知識，而有機體的屬性則是在動植物及微生物繁殖過程中分析其起源時被揭露出來的。我國古代就有這樣的一句話：“種瓜得瓜，種豆得豆”。這句話說明了我國人民在古代就觀察了植物和動物的性狀在許多世代中的繼承性，這就是遺傳性的穩定性。但是，與遺傳性不可分離的另一方面是它的變異性。

所以應該把遺傳學確定為研究有機體的遺傳性及其變異性的科學。關於遺傳性與變異性的關係，我們用“遺傳性及其變異性”這個辯證統一的概念，而不是把遺傳性和變異性對立起來。

二、遺傳學的任務

遺傳學的任務是研究有機體遺傳性及其變異性的規律和它的控制方法。遺傳學的任務不應當單純理解為研究遺傳性及其變異性的規律，僅僅解釋自然現象；而更主要的在於對客觀規律的認識去能動地改造自然，控制生物。米丘林遺傳學的主要貢獻就是強制各種動植物和微生物的類型向着人類所需要的方向迅速發生改變，也就是有意識地控制生物界的進化。

第二节 米丘林遺傳學的发生与发展

一、达尔文及其以后的遺傳學說

在米丘林遺傳學還沒有建立以前，达尔文第一个把生物学放到真正的科学基础上，他是唯物主义的生物发展學說的創始者，因此达尔文进化論命名为达尔文主义，达尔文主义的中心內容是自然选择和人工选择的學說，通过选择保存了对有机体有利的变异和符合人类要求的变异。

达尔文的选择理論对生物界的适应性作了合理的唯物主义解釋。

米丘林遺傳學——創造性的达尔文主义接受了达尔文学說中两个最重要的原理：

(1) 达尔文創立的有机界发展的观念，一个种起源于另一个种的學說；

(2) 达尔文人工选择和自然选择的學說。达尔文把进化看成是生命存在的必要性质，只要生命存在进化就不会停止。达尔文向我們启示了生物界在其續繼不断发展过程中有机体世代之間的继承关系；并且确定了生物发展的物质因素，这就是环境条件在进化中的作用。

但是，达尔文学說也有錯誤和缺点，他接受了馬尔薩斯學說，不正确地把种内斗争作为自然选择的基础，过高地估計了选择的作用，低估了环境对物种形成过程底直接作用和主导作用。米丘林遺傳學——創造性的达尔文主义抛弃了达尔文学說中的錯誤部分，发揚了他的唯物主义的核心。

自从达尔文提出了进化学說以后，在科学上很自然地提出了这样的一个问题，即遺傳性問題。因为遺傳与变异是进化的基础。

达尔文第一个在生物学上使用了遺傳性的概念。到了十九世紀的下半叶，遺傳性的假說大約不下300种之多。达尔文本人也創立了一种遺傳性理論的假說。

达尔文搜集了大量的动植物变异的材料，并且他相信动植物在生活条件影响下所产生的变异是可以遺傳的，他又注意到生物下一代与上代遺傳性相似这个事实。为了对这些現象給予解釋，他提出了“泛生論”的假說。泛生現象是有性繁殖器官或无性繁殖器官所特有的，有机体的各个部分都参加繁殖器官的形成。他設想每个生活着的細胞分离出一种特殊的微粒（微芽），微芽是产生它的母細胞的雛形，有机体各个部分产生的微芽輸送到繁殖器官，在繁殖器官的配子里和植物的芽里集中了来自有机体各部分的无数微芽。在下一代有机体的生长发育过程中这个原始体不断的生长而成为成年的个体。

达尔文的“泛生論”假說在某些方面被米丘林遺傳学发展了：

- (1) 性細胞(或无性繁殖器官)的发展是整个有机体发育的結果，整个有机体参加性細胞(或无性繁殖器官)的形成；
- (2) 新获得的性状通过生殖細胞可以傳递到下一代，这就是获得性遺傳的原理。

米丘林遺傳学认为达尔文的“泛生論”也有錯誤的地方：

- (1) 整个有机体細胞分离出的微芽(微粒)輸送到性細胞中純粹是一种假說，这种假說至今尚未得到科学的证实；
- (2) 具有整个有机体的原始体的性細胞，在个体发育中只有量的增长(生长)，而沒有质变过程(真正的发育)。

在十九世紀的末期，遺傳性的理論得到了飞速的发展，值得提出的是魏斯曼的“种质”理論，按照这理論看来，生活的有机体由“体质”和“种质”构成。

魏斯曼把遺傳性物质化，他采用了遺傳物质結構的复杂性来

解釋有机体发育過程的分化。魏斯曼反对拉馬克的获得性状遺傳的見解。他认为环境影响体质的改变是不遺傳的，只有种质改变在遺傳上才起作用。在有机体内只性細胞才保存整套的遺傳物质，受精时汇合了来自两个亲体的遺傳物质。随着有机体的生长、发育、衰、老、病、死，軀体本身，即体质发生死亡，但种质一代傳一代，象一根連續不断的綫貫串在无穷的世代之中，因此种质不死。他提出种质連續學說，并以种质选择的理論来解釋生物界的进化，后来就发展成为新达尔文主义。

現代摩尔根学派在新的事實基础上发展了魏斯曼的學說，并进一步提出染色体遺傳學說和基因理論。

二、米丘林是米丘林遺傳學的奠基者

遺傳學中的另外一个学派就是米丘林学派，这个学派的奠基

人是伊万·弗拉基米尔洛維奇·米丘林(图 1-1)。

米丘林生于1855年10月。米丘林一生大部分時間是在黑暗的沙俄时代渡过的，十月革命后他在苏維埃社会主义制度下为祖国为人民貢献了他的全部精力，光荣而幸福地渡过了他的晚年。米丘林在沙俄时代的生活是异常艰苦的。当时的科学脱离实际，脱离人民群众，米丘林的工作从未得到过政府任何帮助和支持。相反地他的工作受到当时社会上的歧视和



图 1-1. 米丘林(1855—1935 年)。

摧殘，因此他不得不在异常艰苦的条件下进行工作。

在偉大的十月社会主义革命之后，苏維埃政权对米丘林的工作給予了极大的关怀和支持，为米丘林創造性的事业开辟了廣闊的領域，提供了最有利的物质条件。革命导师——列宁最早发现米丘林，他对米丘林的工作給予亲切的关怀，給他提供十分有利的工作条件和精神上的鼓舞。

米丘林的工作按照他自己的意見可分为三个阶段：植物馴化阶段，实生苗大量选择阶段和杂交阶段。

第一阶段——植物馴化阶段

米丘林在最初工作时就給自己提出了这样的一个任务，把南方品质优良的果树移栽到俄国中部地方。他按照莫斯科大学格列尔（A. K. Грель）教授的理論和方法来馴化南方的果树植物。米丘林几乎花费了全部的金錢从国内和国外收购各种果树的接穗，他把南方不抗寒的优良果树接穗嫁接在当地的野生砧木上，嫁接后虽然植株生长良好，但不能抵御北方冬季的严寒，几乎所有的植株都被冻死了，米丘林化了十年时间进行了紧张的劳动，結果一事无成。他发现生活条件对幼齡的实生苗有强烈的影响，而成年的植物不易发生改变。他认为馴化就是要改变植物的本性，要在新的环境中使有机体适应于这种生活条件改变其本性。而遺傳性的改变与有机体的年龄有关，越是年幼的实生苗，越易适应新的外界条件，遺傳性越易动摇和改变。馴化就是有机体适应新的外界条件改变其遺傳性的过程。米丘林科学地总结了馴化理論。

米丘林第一阶段的工作为第二阶段的工作做好了准备，积累了重要的經驗和工作原理。

第二阶段——实生苗大量选择阶段

这个阶段的特点是获得許多优良果树品种的种子，大量繁殖

实生苗进行选择，培育了许多新品种。例如列謝特尼闊夫、萊茵特苹果，西納波苹果，阿夫罗尔梨，十月梨，安都酸樱桃。第二个阶段的工作最著名的例子是北方杏的选育，米丘林把本来不抗寒的杏播种离頓河罗斯托夫城不远的地方，从大量的实生苗中选出品质优良又具抗寒力者，把它的种子向北移300公里在沃龙涅什区播种，然后再从好的实生苗上取得种子，继续北移300公里在科滋罗夫城（现在改称米丘林斯克）播种，后来其中一颗实生苗就是北方杏的祖先。

米丘林在工作中观察到实生苗开始倾向野生型，随着年龄的增加而趋向栽培类型。同时发现杂种比原来亲本易发生变异，能适应新的生活条件。

米丘林把杂交作为获得具有动摇遗传性的有机体的手段，杂种经过培育才能得到新的品种，所以米丘林给杂种作了一个新的定义：“杂种是父母本（亲本）的遗传性加上外界环境影响的总体”。米丘林了解到有机体的个体发育和系统发育的关系。有机体系统发育过程中所形成的特性和特征必须在个体发育中获得相当的环境条件才能表现出来，亲本的性状在杂种个体不是现成的东西的出现，它决定于生活条件和培育条件。如果环境条件有利于这些性状的发展就表现出来，不利于这些性状的发展就呈隐性状态而不表现出来。掌握了这个原理就可以通过控制杂种的培育条件发展我们所要求的遗传性状，从而制订出正确培育杂种的工作原理和方法。

第三阶段——杂交阶段

这个阶段的工作最有成效，米丘林在第三阶段创造的新品种占大部分。

米丘林充分地利用了手边所有的几百个外来优良品种的果树树苗。这些品种本来只能在暖房里生长，不适合俄国中部的气候

条件。起初米丘林利用外来品种同当地抗寒品种进行杂交，他希望能获得具有当地品种的抗寒性和外来品种优良品质的杂种。可是，实际上他并没有得到这样的结果，因为当地品种适应当地的生活条件，而杂种性状的发育，往往是当地品种的亲本性状占优势，压倒外来品种的性状。

米丘林认识了杂种性状的发展与生活条件的关系这个原理以后，创造了一个培育新品种的新方法：利用地理上远缘的两个品种进行杂交，因为两个亲本都是来自地理上相隔很远的地方，它们在当地都是“客居”，杂种得不到完全适合某一个亲本性状发展的环境条件，因此，杂种没有亲本的一方压倒另一方的现象。例如：“米丘林冬季奶油梨”的创造，其中一个亲本来自西欧，另一个亲本则来自中国北部。

米丘林除了用地理上远缘的种进行杂交外，还广泛地利用了亲缘上的远缘种杂交。在工作中创造了许多克服远缘种不可交配性和杂种不育的方法，建立了植物受精原理和无性杂交的原理。

米丘林一生的工作揭露了生物界的生长和发育的规律性，揭露了有机体与环境统一的关系。

米丘林确定了生物学为社会主义农业服务的方向，正如真理报编辑部的一篇文章所写“米丘林的伟大功绩是：他首先提出生物学最重要的任务是为人类服务，指出了改造植物和动物本性的道路。”

三、李森科在发展米丘林遗传学中所作的贡献

李森科 1898 年诞生于乌克兰一个农民的家中，十月革命给这位农民的儿子求学的机会，他 1925 年毕业于基辅农学院后作为一个农学家而派到阿塞拜疆一个试验站工作。最初他为了培育作绿肥的豆科植物新品种而分析了全苏植物栽培研究所所蒐集的大

量材料，李森科发现在阿塞拜疆生活条件下表現为晚熟性的豆科植物在乌克兰为早熟性。后来又分析了近一千五百个阿塞拜疆小麦类型；这些品种在卡查赫斯坦栽种时，80%是春小麦品种，在春季播种能成熟，其中只20%为冬小麦品种。当这些品种調換到北高加索栽种时情况就变了，只有5%的品种为春小麦而95%的品种是冬小麦。李森科根据自已試驗的結果发现不顾栽培条件而机械地将小麦分为冬种类型和春种类型是不对的，小麦品种的特性是植物在春化阶段与外界环境条件相互作用的結果。他研究了这些資料，作出理論上的总结，奠定了植物阶段发育理論的初步原理。

植物阶段发育理論是以米丘林关于有机体与环境条件的統一，个体发育与系统发育統一的學說为根据，植物在历史发育过程中，长期在一定的生活环境中形成了自己特定的遺傳性，在个体发育中植物又要求它祖先长期所賴以为生的那些环境条件。例如水稻要求水田的条件，高粱、玉米、小麦不要求在水田生长，这是因为它們祖先生活在不同的环境条件。根据植物阶段发育理論，苏联在农业上广泛地运用了小麦和其他作物的人工春化处理，經過春化处理的冬小麦种子春天播种比用春小麦播种可获得更高的产量。

李森科在发展米丘林學說上起了創造性的作用，他提出了遺傳性与变异性學說，生活力学說，受精理論。他所倡議的自花傳粉作物的品种內杂交和异花授粉作物的人工輔助授粉，在苏联的育种站广泛被采用。他根据种內与种間关系的研究，提出了穴播造林的方法。

近年来李森科在增加牛奶乳脂率的工作成績也是异常出色的。根据他的理論和工作方法，由乳脂率低的大型牛与乳脂率高的小型牛杂交获得的杂种牛群体型大、挤乳量高，乳脂率为5.2—5.3%，而普通的乳脂率为3.0—3.5%。

李森科是苏联农业生物学的創始人，确定了农业生物学的任务是揭露一般生物学規律，制定提高农作物产量的农业技术措施，和提高畜产品生产的畜牧学方法。李森科在发展米丘林生物学上作了重大的貢献。

四、米丘林遺傳學发展的动态

遺傳學這門科学是在二十世紀初叶开始发展的，孟德尔的豌豆杂交工作 1900 年为德国的柯倫斯 (Karl Correns)、荷兰的底佛里斯 (Hugo de Vries) 和奥国的邱馬克 (Erich van Tschermak) 三位植物学家同时重新发现的，孟德尔的工作对遺傳學的发展起了一定的作用。1910 年摩爾根 (Morgan) 开始利用果蝇研究遺傳學，随后又提出因基學說，从而孟德尔摩爾根學派的遺傳學就很快地发展起来了。也就正是在二十世紀的初期，米丘林根据他对果树选种工作的长期实践，揭露了植物生长发育的規律。

特别是在十月革命以后，社会主义制度为米丘林生物学的发展开辟了广闊的前途，米丘林及其继承者創立了遺傳學中的米丘林學派。

米丘林遺傳學的特点是从生产实践中产生的，他的理論又广泛地运用于实践中，所以对苏联的社会主义建設起了很大的作用。

米丘林生物学說还为生物学家开辟了研究生物学規律的新途径。

米丘林學說的理論不但是米丘林遺傳學的基础，而且它的原理还可以指导生理学、植物学、动物学、选种学、农学以及医学等各方面的发展。因此，米丘林學說在苏联被称之为米丘林生物学方向。

过去許多国家的生物学家对于米丘林的工作是知道得非常少

的，近來他們也對米丘林生物學發生了很大興趣。他們注意閱讀蘇聯在這方面的科學資料，翻譯米丘林及李森科的一些著作。他們重複了李森科和其他學者的試驗，或者根據米丘林生物學的原理進行了研究工作。

米丘林遺傳學首先是在社會主義國家得到了比較廣泛的傳播和發展。

我國解放以後，在生物科學、農業科學和醫學等方面展开了學習米丘林生物學，十幾年來米丘林生物學說對發展我國的生物學、農業科學及醫學科學起了一定的作用。米丘林遺傳學在我國的發展尤為迅速並取得了一些成就。這方面的事實祖德明曾作過全面的介紹①。

米丘林遺傳學不但在社會主義國家中得到了傳播和發展，其他國家如瑞士、法國、英國、日本、印度、丹麥、比利時和意大利等國的生物學家也進行了米丘林遺傳學的研究，特別是對無性雜交和階段發育理論感到了很大的興趣，許多科學家的實驗研究工作豐富了米丘林遺傳學的內容。

根據法國比埃尔·布阿陀報導②，1957年6月在法國梭城為了紀念丹尼爾誕生一百周年召開了一個關於動植物組織嫁接的國際性學術討論會，參加大會的有十四個國家：法國、蘇聯、比利時、民主德國、美國、英國、瑞士、希臘、南斯拉夫、保加利亞、捷克斯洛伐克、意大利、羅馬尼亞和荷蘭。有80多位科學家做了報告或書面發言。會議提供的科學研究資料，從多方面有助於承認無性雜交現象，會上有一部分人從摩爾根因基的觀點來解釋無性雜交，也

① 祖德明：十年來米丘林遺傳學在中國的發展及其成就，“農業學報”，1959年，10卷，5期。

② 比埃尔·布阿陀：動植物組織嫁接的國際討論會，“遺傳學會議文選”，科學出版社，1959年，第80—96頁。

有很多人持有或接近米丘林学派的观点，认为活体的一切部分、接穗和砧木之間互相交换可塑性物质，物质間发生新陈代谢，是获得无性杂交的原因。这个事实說明了米丘林遺傳学已在世界各国傳播开了。

米丘林遺傳学虽然还是一門年輕的科学，但是它的产生已对生物学发生了很大的影响，在許多国家中形成了米丘林遺傳学派，展开了新的科学的研究。

参考文献

- (1) 祖德明：十年来米丘林遺傳学在中国的发展及其成就，“农业学报”，1959年，10卷，5期。
- (2) H.I. 費金逊：米丘林遺傳学中的基本問題，科学出版社，1958年，第1—16頁。
- (3) H.B. 杜尔宾：遺傳学及选种原理(上册)，中华书局，1953年，第9—26頁。
- (4) H.A. 謝洛莫娃：遺傳学及选种学基础讲义，武汉大学印，1956年，第1—50頁。
- (5) A.II. 伊万諾夫：米丘林遺傳选种与良种繁育学，第一集，中国科学院出版，1953年，第47—65頁。
- (6) 赫勃脫·阿諾特(民主德国)：生物学历史上最重要的一頁，“遺傳学会議文选”，科学出版社，1959年，第73—79頁。
- (7) 比埃尔·布阿陀(法国)：动植物組織嫁接的国际討論会，“遺傳学会議文选”，科学出版社，1959年，第80—96頁。
- (8) 克劳特-薩尔·瑪登(法国)：生物学历史中的轉捩阶段，“遺傳学会議文选”，科学出版社，1959年，第97—102頁。
- (9) 得什·得什·奇諾伊(印度德里大学)：印度米丘林生物科学工作者