



遗传学简史

任本命
王虹 编著

西安地图出版社

遗传学简史

任本命 编著
王 虹

西安地图出版社

遗传学简史

任本命 王虹 编著

西安地图出版社出版发行

(西安市友谊东路 124 号 邮政编码 710054)

新华书店经销 西安工程学院印刷厂印刷

850×1168 毫米 1/32 开本 11 印张 295 千字

1999 年 8 月第 1 版 1999 年 8 月第 1 次印刷

印数：1—500

ISBN 7-80545-754-9/Q · 7

定价：19.80 元

引　　言

遗传学是研究生物遗传变异规律即研究亲子之间异同的科学，它是生物学的一门分支学科。“遗传学”(Genetics)这一名称是在1906年由英国遗传学家威廉·贝特森首先提出的。

严格说来，遗传学作为一门新兴的学科不过是本世纪初的事情。人所共知，自1900年孟德尔定律被欧洲的三位科学家（德弗里斯、柯伦斯和切尔马克）重新发现之后，才诞生了现代意义上的遗传学。然而，要考察遗传学的起源、探究遗传学发生发展过程，则不能不追溯到人类的古老历史时期甚至史前时期。

大体上，遗传学的发展历史可以分为孟德尔以前和孟德尔以后两个大的历史阶段。这里有一个非常明确的时间界限，即1900年。在孟德尔以前又可分为两个时期：一个是从史前到中世纪文艺复兴之前，这是古代人类对遗传变异和育种知识的积累时期；另一个是从中世纪文艺复兴到1900年以前，这是近代生物科学迅速发展和近代科学家对遗传变异和动植物育种进行大量研究的时期。特别是这后一阶段，为孟德尔定律的发现准备了条件。孟德尔1865年报告的豌豆杂交试验及其所得出的遗传因子分离和自由组合规律在1900年被重新发现，标志着现代遗传学的诞生，为遗传学的迅猛发展开辟了一个新纪元。从1900年至今还不到100年，但遗传学领域所取得的进展和成就，那是在这之前几千年的历程所不敢望其项背的。但是，孟德尔开创的遗传学也是不断发展的学科，今天，遗传学已是一座宏伟的大厦或者说一个庞大的建筑群了，与本世纪初孟德尔遗传学简陋的茅屋相比，无论在广

度上和高（深）度上都发生了巨大的变化。近一百年来，遗传学的发展大致又经历了如下几个阶段：

1900—1910 年，这是孟德尔定律重新发现、在全世界传播普及并不断受到检验和补充修正的十年。这一时期也包括遗传学某些重要概念的确立。除前面提到的重新发现孟德尔定律的三位科学家外，贝特森、约翰逊等有着突出的贡献。

1910—1940 年，这是细胞遗传学产生和发展的时期。它以摩尔根在 1910 年发表关于果蝇性连锁遗传的论文开始，确立了孟德尔遗传的染色体理论。这期间，涌现了一大批遗传学家，摩尔根的果蝇小组领袖群英，创造了细胞遗传学的辉煌成就。与此同时，遗传学的一些新的分支如辐射遗传学、发育遗传学、群体遗传学也如雨后春笋般发展起来了。

1940—1960 年，这是微生物遗传学和生化遗传学产生和迅速发展的时期。它以 1941 年比德尔和泰特姆在链孢霉的研究中提出“一个基因一个酶”的理论开始，到 1960—1961 年雅各布和莫诺提出乳糖操纵子为止。这期间，一批遗传学家利用微生物（细菌、病毒、噬菌体等）为材料，从生物化学方面研究基因的原初功能、基因的本质、基因与代谢、基因的精细结构、突变机制及基因的调控等，取得了重大成果。

1960—1970 年，这十年是分子生物学和分子遗传学的诞生和发展时期。虽然，准确地说，分子遗传学的诞生应当从 1953 年华生和克里克提出 DNA 双螺旋分子模型那一天开始，但是，50 年代只是在 DNA 的分子结构和复制方面取得了一定成就，而关于遗传的“中心法则”、遗传密码、mRNA、tRNA、rRNA 及核糖体的结构和功能以及蛋白质的合成等很多分子生物学和分子遗传学的重要问题，都是在进入 60 年代才得以阐明的。

从 70 年代起，由于分子生物学和分子遗传学的迅猛发展，对基因的本质、基因的复制、转录和翻译机制的深入了解，又诞生了一门新的学科分支——遗传工程学。遗传工程在国外也称基因工程，又称重组 DNA 技术，是在分子水平上对遗传物质 DNA 的外科手术式的遗传操纵，它以 1972 年美国分子生物学家 P·伯格将动物病毒与噬菌体两种 DNA 构建第一批重组体 DNA 分子、1973 年美国分子生物学家科恩将几种不同外源 DNA 插入质粒 DNA 并引入大肠杆菌为标志的。可以说，分子遗传学和遗传工程学的研究至今方兴未艾。

本书拟遵循上述遗传学产生和发展的脉络或线索扼要地介绍其整个历程，最后还将介绍遗传学的某些重要分支。

谨以此书纪念

孟德尔定律重新发现一百周年

目 录

引 言.....	(1)
第一章 古代人类对遗传变异和育种知识的积累	
(史前—16世纪)	(1)
一、史前期概说.....	(1)
二、古代中国动植物种类品种和遗传育种知识 的积累.....	(2)
三、古希腊人和古罗马人关于生殖和遗传的看法.....	(6)
(一) 古希腊人关于遗传的一般概念	(6)
(二) 古希腊人关于生殖和遗传的各种假说	(7)
(三) 古罗马人对生殖和遗传的认识及其在应用 遗传学方面的贡献.....	(12)
四、中世纪博物学家对生殖和遗传的看法	(15)
第二章 近代生物学的发展和近代科学家对遗传变异的研究	
(17世纪—19世纪)	(21)
一、17世纪的重要发现	(21)
二、预成论和渐成论之争	(23)
(一) 预成论.....	(24)
(二) 渐成论.....	(27)
三、关于植物性别的研究	(29)
四、拉马克的生物进化论和获得性状遗传假说	(33)
五、达尔文的生物进化论和遗传的泛生论假说	(37)
六、19世纪细胞学的重要发现	(45)

七、孟德尔以前的植物杂交试验工作	(56)
(一) 科尔罗伊德的植物杂交试验	(56)
(二) 奈特等人的豌豆杂交试验	(59)
(三) 维格曼、萨叶里和盖特纳的杂交工作	(61)
(四) 戈德隆和诺丹的杂交工作	(64)
第三章 孟德尔的豌豆试验与现代遗传学的诞生	
(1865—1910)	(67)
一、孟德尔的生平和科学活动	(67)
二、孟德尔的豌豆杂交试验	(71)
(一) 试验材料的选择	(72)
(二) 孟德尔关于一对相对性状的杂交试验	(73)
(三) 孟德尔关于多对性状差异的杂交试验	(77)
(四) 孟德尔对试验结果的验证和解释	(80)
(五) 孟德尔定律	(84)
(六) 孟德尔用其他种植物进行的试验	(84)
三、孟德尔在遗传学上的贡献	(86)
四、孟德尔植物杂交试验成功的原因	(88)
五、孟德尔遗传定律的埋没	(92)
六、孟德尔定律的重新发现	(97)
七、贝特森与现代遗传学的诞生	(103)
八、孟德尔遗传学的进展	(105)
第四章 细胞遗传学的产生和发展 (1910—1940)	(109)
一、染色体和遗传	(110)
二、摩尔根的果蝇试验和基因学说	(115)
(一) 摩尔根的生平和科学活动	(115)
(二) 摩尔根的果蝇试验及其发现	(118)

三、细胞遗传学分析	(130)
四、突变的实验研究	(140)
五、基因的生理学研究	(144)
六、发育和遗传	(148)
七、群体遗传学	(150)

第五章 微生物遗传学和生化遗传学的产生和发展

(1940—1960) (161)

一、早期对细菌、链孢霉、草履虫等微生物的研究	(161)
二、链孢霉中营养缺陷型的发现和对基因原初功能的研究	(163)
三、细菌抗药性突变的研究	(166)
四、细菌结合和基因重组的发现	(168)
五、细菌转化因子的化学鉴定	(171)
六、细菌的转导和噬菌体对大肠杆菌的感染试验	(174)
七、烟草花叶病毒的重建试验	(177)
八、T ₄ 噬菌体 r I 区的顺反试验	(178)
九、生物化学对核酸和蛋白质大分子的研究	(180)

第六章 分子遗传学的产生和发展 (1960—1970) (189)

一、分子生物学产生的背景	(189)
二、华生—克里克 DNA 双螺旋结构模型的提出	(196)
(一) 华生和克里克的生平和科学活动	(196)
(二) DNA 双螺旋空间结构模型的建立	(199)
(三) 华生和克里克取得成功的原因	(203)
三、中心法则的提出和发展	(209)
四、蛋白质的合成	(216)

五、遗传密码	(222)
六、基因表达的调控：操纵子模型	(227)
七、基因概念的变化：重复基因、重叠基因、断裂基因 和可移动基因的发现	(234)
第七章 遗传工程学的兴起（1970—今）	(247)
第八章 遗传学的主干和分支	(259)
一、概述	(259)
二、遗传学的主要分支简述	(260)
(一) 人类遗传学	(260)
(二) 优生学	(262)
(三) 医学遗传学	(265)
(四) 体细胞遗传学	(272)
(五) 核外遗传学	(274)
(六) 肿瘤遗传学	(277)
(七) 数量遗传学	(281)
(八) 行为遗传学	(284)
(九) 进化遗传学	(289)
(十) 免疫遗传学	(295)
附录：遗传学年表	(305)
主要参考文献	(357)

第一章 古代人类对遗传变异和育种 知识的积累(史前—16世纪)

一、史前期概说

遗传学史家 H·斯多倍曾指出：“从什么时候起，人类才开始意识到性状特征世代相传和遗传的问题？这无史可查，故不得而知。但我们可以认为，在从狩猎和采集食物向畜牧和种植过渡的史前期内，就开始出现了有意识的或无意识的性状选择。”

这无疑是正确的。但我们还可以补充说，遗传变异是一个非常古老的问题，实际上在距今七八千年在家畜和作物起源以前很早就为人类所认识了。因为，遗传与生殖密切相关，遗传主要是一个“类生类”现象，这种现象，古代人类通过自身的繁衍就可以认识。古代人类的生殖崇拜也可以充分证明这一点。在我国新疆呼图壁发现的大型岩画就是关于生殖崇拜的，虽然据考证不过是 3000 年前的作品，但已清楚地表明亲代交配产生子代的盛况，可以说就是古代人类刻画的人类遗传学图。

通过对野生动物的驯养和植物的栽培，古代人类也逐渐认识到动植物性状特征世代相传的遗传现象。中国古代流传下来的俗语“种瓜得瓜、种豆得豆”、“龙生龙、凤生凤，老鼠生子会打洞”就是对遗传现象的概括。在对遗传现象认识的同时，对变异现象也有了了解。在伊拉克发现的一块距今 6000 年的古巴比伦石刻上，就记载了马的头部性状在五个世代中是怎样遗传的。石刻图像表明，马的鬃毛形状有竖起、下垂、无毛三种类型；马的侧面面部也有凸、凹、直三种变异类型。

在动植物的繁育过程中，古代人类基本上是采取自然杂交或近亲的方法。虽然动物的性别早为人们所认识，但有目的地控制杂交还是较晚的事。对植物性别的认识就更晚，但在公元前 5000 年时，古巴比伦人和亚述人就已知道枣椰是雌雄异株的；公元前 2000 年的汉谟拉比王朝时第一次报导了人工授粉。亚述那西尔帕二世（公元前 883—859 年）时的一幅浮雕上，一批鸟首人身的祭司（长翅膀的精灵）正在给枣椰的雌花授粉。这虽然是古代人类第一次认识到某些植物也跟动物一样有两种性别、也是人类历史上由人来进行杂交授粉的第一个事例，但要真正弄清植物的雌雄性别和人工创造杂种，那是到 17 世纪林耐以后的事了。

我国古代人民对植物性别的认识比欧洲人要早，例如，很早就知道大麻是雌雄异株的，并将雄株称为夏麻、枲，而将雌株称为秋麻、蕓。到公元 2 世纪的汉代则称雄麻为牡麻，雌麻为苴麻。当时已经知道把雄麻和雌麻种植时间错开使其花期相遇，以便获得种子。

人类的婚姻制度曾经历群婚、对偶婚、一夫一妻制的发展过程。在古代，人类的婚配是很混乱的，基本上是族内婚（群婚）和乱伦生育。古代埃及法老间的兄妹婚、古希腊神话中的乱伦生育、古以色列人的亲属婚配，都反映古代人类近亲婚配的现实。中国古代关于伏羲女娲兄妹结婚的神话传说（在汉代的画像砖上尚有伏羲女娲人身蛇尾的交配形象）也反映了母系氏族社会及其末期的婚配关系。但随着人类文明的不断进步，人们逐渐认识到近亲结婚的危害。到公元前 7 世纪，在我国的《左传》一书中已有“男女同姓，其生不蕃”的记载了。

二、古代中国动植物种类品种和遗传育种知识的积累

我国是世界最古老文明国家之一，历史悠久，文化遗产丰富，

有关生物、农业、畜牧业以及医药等方面的知识，散见于各种古籍。尽管专门论述生物遗传变异的书一部也没有，但若将零星记载于各种古籍中的动植物种类品种、生物遗传变异、动植物选种育种知识汇集在一起，数量还是相当可观的。

第一，是关于动植物“种”的概念。远在三四千年前的甲骨文中就已有多 种动植物名称的出现。如牛、马、鸡、雉、犬、豕、 獐（公猪）、彘（野猪）、豚（小猪、肥猪）、羊、兔、狼、狈、麋、 鹿、麋、虎、豹、象、鱼、龟、鼈等动物，禾、黍（小麦）、黍、 粟、麦、秔、秫、桑、粟、杜、杞、柏等植物。成书于公元前 11—6 世纪的《诗经》，记载了更多的鸟、兽、虫、鱼、草、木之名。据我们统计，动物在 120 余种（鸟类 40 种、兽类 30 种、鱼类 10 余种、虫类 30 种，家禽家畜类 10 余种），植物 150 多种（粮食作物 10 余种、瓜果蔬菜 30 余种、树木 40 余种、草本 70 余种）。

第二，是出现了“类”和“属”的概念。成书于公元前 3—4 世纪的《尔雅》一书，对动植物进行了分类。该书把动物分为鸟、兽、虫、鱼四大类，大体相当于现在的鸟纲、哺乳纲、昆虫纲和鱼纲。在该书中还出现了“属”的概念，如鼠属就列了 10 多种动物：鼫鼠、麒鼠、鼷鼠、鼴鼠、鼬鼠、鼩鼠、麝鼠、鼫鼠、鼈鼠、鼴鼠、鼴鼠、鼴鼠、豹文鼴鼠等。其中，除鼬在现代分类学上属食肉目、鼩属食虫目外，其余皆属啮齿目。

第三，是出现了动植物“品种”的概念，也有了良种（“嘉种”）的概念。《诗经》的《鲁颂·閟宫》中有“黍稷重穋，稙穉菽麦”的句子；《豳风·七月》中也有“黍稷重穋，禾麻菽麦”的句子。《毛传》解释说“后熟曰重，先熟曰穋”“先种曰稙，后种曰穉”，表明当时像黍稷菽麦禾麻等农作物已经有了早熟和晚熟、早播和晚播的品种。在《大雅·生民》篇中还有“诞降嘉种，维秬

第四，是选育良种工作的进行，并出现了一批古代选种家。在我国古代，马的选种工作是最兴盛的，这主要是因为马既能负重驮运，还能供征战使用。所以在古代出现了不少相马专家。如秦穆公时的伯乐（又称孙阳伯乐），不但能识马之好坏，而且能识“千里马”（在古代千里马特称“驥”），他还曾荐举另一位相马专家九方皋为秦穆公相马，并认为相“千里马”必须“得其精而忘其粗，在其内而忘其外”。像秦国的伯乐、九方皋，还有赵国的王良，只不过是当时相马专家中的少数佼佼者。正因为古代劳动人民对马的人工选择，才培育了众多的良马。中国文字中凡“马”字偏旁的表示不同毛色的马大约有 25 种，而专指良马和骏马的字也相当的多，如駒、驥、駿、駿、駁、駔、駕、駢、駢、駢、駢等。在植物育种方面，《吕氏春秋》一书中已经提出优良品种的标准，《汜胜之书》已提出穗选优良种子。《齐民要术》一书中，作者搜集记载了大量农作物品种，并对农作物品种的成熟期、植株高度、产量、品质提出了具体要求，同时提出了早熟、矮秆、高产的育种方向，还指出了穗选留种的方法以及建立种子田进行良种繁育的措施。

第五，在中国古籍中有不少关于生物遗传变异现象的记载。公元前3世纪的《吕氏春秋》一书中已提到“夫种麦而得麦，种稷

而得痏，人不怪也。”这是古代人们对遗传现象的认识。公元前2世纪成书的《淮南子》有“黑牛生白犊”的记载。公元1世纪的王充（公元27—96年）在《论衡》一书中指出“万物生于土，各似本种”、“物生自类本种”、“子性类父”等遗传现象，同时还指出“嘉禾之实不能得嘉禾”即不遗传的变异。在古代典籍中，生物的遗传变异现象大多作为“怪异之事”而记录下来，由于缺乏科学的解释，经常与封建迷信、人事更替、社会兴衰等纠缠在一起。如在《汉书·五行志》中就记载了不少“怪异之事”。后来，晋代干宝所撰写的笔记小说《搜神记》，就是根据《汉书·五行志》及其他古籍中的资料而写成的。该书搜罗了大量的生物遗传变异现象。其中，有生物形态的各种畸变，如龟生毛、兔生角、马生角、鸡生角、五足牛、三足驹、三足鸟、两足虎、一足三尾牛等；有动物的白化现象，如白乌、白猿、白鳩、白狐、白虎等；有两性畸形和性反转，如两性人、雌鸡化雄、男子化为女子，女子化为丈夫。此外，还记载了侏儒和巨人、多产或多胞胎、连体畸形等。尤其值得提到的是关于动物行为异常的记载：“鼠舞王宫”和“鼠巢于树”。这是关于小家鼠行为遗传变异的最早记载，美国学者L·列文在《基因生物学》(Biology of Gene)一书中特别提到在中国古代记录下来的“鼠舞王宫”这一小家鼠的行为突变。

第六，在中国古籍中，记载了远缘杂交和远缘杂种。中国古代劳动人民早就知道马和驴杂交可产生骡子。《吕氏春秋》（成书于公元前3世纪）就有赵简子骑白骡的故事。西晋崔豹《古今注》一书中也有“公驴母马生骡，公马母驴生驹”的记载。公元6世纪，北魏贾思勰是我国古代最杰出的农业科学家，他花了一生心血，“采据经传、爰及歌谣、询之老成、验之行事”，在533—544年间，写成了著名的《齐民要术》一书。书中对家畜、家禽的选

种育种有具体的记载和论述。对远缘杂交，书中说得很详细：“驴覆马生羸（骡），则准常。以马覆驴，所生骡者，形容壮大，弥复胜马。然必选七八岁草驴，骨目正大者。母长则受驹，父大则子壮。草骡不产，产无不死。”书中指明了马和驴正反交的效果是不一样的，同时还指出了远缘杂种优势和远缘杂交子代不育等问题。

三、古希腊人和古罗马人关于生殖和遗传的看法

（一）古希腊人关于遗传的一般概念

在古希腊人关于遗传的一般观念中，有几点值得我们注意。一是他们特别注意于人类的生殖和遗传；二是关于生殖和遗传的思想深受其古典自然哲学的影响，多属推测而缺少事实和实验根据；三是遗传的概念扩大到体质和精神两个方面，从而提出了优生措施和血统论思想。

古希腊的政治家们的着眼点在于使最优秀的人们，即在健康、智力、胆略及其他品质上对国家特别有用的人们得以保存繁殖下去，从而提出了许多优生学措施。例如，关于斯巴达民族常用的那些措施，特别是对初生婴儿所采取的那些措施，实际上就是使强者保存弱者淘汰，这与斯巴达民族的尚武精神是密切相关的。

在荷马史诗《伊里亚特》和《奥德赛》中都强调父亲的英雄气质是传给儿子的，贵族阶级的体质特征、力量、勇气和才干都是可以遗传的。抒情诗人品达（约公元前 518—442 年）坚信在高贵家族中男性的全部美德都是遗传的。他甚至宣称，在一个贵族家庭的一些不出名的成员身上，高贵的荣誉只是在“打盹”而已，到了后代仍然会发扬光大起来。在阿尔克美尼的残篇中更公开宣扬“父亲高贵儿高贵，坏人子女是坏人”，这完全是一种赤裸裸的血统论思想。由此可见，反动的血统论思想是由来已久的。

大名鼎鼎的希腊哲学家柏拉图（Plato，公元前 428—347 年）