

---

# 遗传学问题讨论集

---

(第三册)

---

复旦大学遗传学研究所 編

---

上海科学技术出版社

# 遺傳學問題討論集

(第三冊)

復旦大學遺傳學研究所 編

上海科學技術出版社

## 內 容 提 要

本书收集了1962年7月至1963年3月报刊上有关遗传学的文章26篇,分为三个部分:第一部分是遗传学的一般理論問題;第二部分是遗传学与农业实践;第三部分是遗传学与医学实践。

本书由复旦大学遗传学研究所負責編集,可供生物学、农学、医学研究工作者参考。

## 遺 传 学 問 題 討 論 集 (第三册)

复旦大学遗传学研究所 編

---

上海科学技术出版社出版(上海瑞金二路450号)

上海市书刊出版业营业許可証出 093 号

---

上海大东集成联合印刷厂印刷 新华书店上海发行所发行

---

开本 850×1168 1/32 印张 8 8/32 排版字数 218,000

1963年9月第1版 1963年9月第1次印刷

印数 1—3,800

統一書号 13119·531 定价(十二) 1.15 元

## 前 言

在最近一段时期內，遺传学問題的討論已經从一般性的爭論逐步进入专题性的評述。除了在报纸上繼續发表文章外，在專門性的学术刊物如“科学通报”、“生物学通报”、“生物科学动态”、“实验生物学报”、“遺传学集刊”、“复旦学报”、“中国农业科学”、“中国农报”等上面，也已經不断出现有关遺传学的科研成果报道和学科方向性进展的論文。应该指出，这是一件十分可喜的事情，它不仅体现了党的“百花齐放、百家爭鳴”方針已經在我国遺传学发展上起了很大的鼓舞和推动作用，而且預示着我国遺传学一定能和其他学科齐头并进，一定能够迎头赶上国际先进水平。

我們把这次收集的論文分別列入三个部分：(1) 遺传学的一般理論問題；(2) 遺传学与农业实践；(3) 遺传学与医学实践。可以看出，当前遺传学发展的尖端在于决定蛋白质生物合成的遺传密碼問題。在这方面，我国学者也有独創的见解。同时，遺传学的发展是和农业、医学实践分不开的。为了实现我国农业现代化，遺传学理論应该在“种”的問題上起主导作用。最近有許多专家在这方面发表了意见，指出遺传学在育种工作上的重要作用。因此，我們特地选載了有关农业实践的文章十二篇，其中包括王金陵和华兴鼐等分別在大豆和棉花育种工作过程中具体应用遺传学理論取得显著成效的报道，以引起大家的重視。在遺传学理論联系医学实践方面，最近国际間进展得很快，也引起我国医学界的重視，并开始了一些研究工作。这里选載的六篇論文，都是很好的参考資料。

收集在这一册討論集里的文章，除了談家楨的“从遺传学的发展瞻望生物学的前景”一篇报告記錄稿未經发表外，都是已經在报刊或杂志上公开发表过的，因此在汇编时沒有再征求作者的意见；在內容上除了校正个别錯字外，也未作任何增删。仅在李竞雄的

“杂种优势的利用”一文里,根据編者的建議,由原作者补充了一些有关杂种优势理論方面的內容。

最后,我們希望讀者对本书的編集工作提出宝貴意見,以便今后改进。

复旦大学遺传学研究所

1963年3月

# 目 录

## 第 一 部 分

### 遗传学的一般理論問題

|                                             |           |
|---------------------------------------------|-----------|
| 細胞遗传学发展过程中的几个問題·····                        | 李汝祺( 1 )  |
| 論染色体是遗传的主要物质基础·····                         | 刘祖洞( 15 ) |
| 生物的发育是辯証的·····                              | 童第周( 29 ) |
| 生物科学的新时代——发现遗传密碼秘密的重大意义·····                | 吳仲賢( 38 ) |
| 也談“合成蛋白质的核酸密碼”·····                         | 张宗炳( 49 ) |
| 从最近的进展看蛋白质生物合成中的密碼問題·····                   | 王德宝( 57 ) |
| 和蛋白质生物合成有关的核糖核酸 sRNA, mRNA 和核糖核蛋白体 RNA····· | 王德宝( 60 ) |
| 染色体超微結構研究的进展·····                           | 郝 水( 84 ) |
| 从遗传学的发展瞻望生物学的前景··談家楨讲 胡楷記錄                  | ( 94 )    |

## 第 二 部 分

### 遗传学与农业实践

|                      |            |
|----------------------|------------|
| 遗传学在育种工作中的应用·····    | 鮑文奎( 103 ) |
| 基因学說与品种选育工作·····     | 談家楨( 115 ) |
| 米丘林的遗传学說·····        | 刘大鈞( 123 ) |
| 充分发挥作物良种的增产作用·····   | 戴松恩( 130 ) |
| 作物品种的混杂和退化·····      | 庄巧生( 144 ) |
| 作物育种及良种繁育中的若干問題····· | 蔡 旭( 152 ) |
| 杂种优势的利用·····         | 李竞雄( 161 ) |
| 农作物杂种优势的生活力学說·····   | 李继耕( 170 ) |

|                          |           |
|--------------------------|-----------|
| 植物多倍体育种·····             | 裴新澍(176)  |
| 数理統計在农业科学研究中的作用·····     | 杨紀珂(187)  |
| 大豆农艺性状的遗传传递规律与大豆的杂交育种··· | 王金陵(191)  |
| 海島棉与陆地棉杂种一代优势利用的研究·····  | 华兴甬等(201) |

### 第三部分

#### 遗传学与医学实践

|                           |              |
|---------------------------|--------------|
| 人类遗传学的新进展·····            | 方宗熙(214)     |
| 人类細胞遗传学的进展·····           | 刘祖洞 項 維(224) |
| 組織培养技术的进展及其在医学科学中的应用····· | 吳 旻(234)     |
| 遗传变异与免疫学发展的新方向·····       | 向近敏(244)     |
| 猕猴輻射遗传学的研究现状·····         | 赵寿元 张忠恕(252) |

# 細胞遺傳學發展過程中的幾個問題

李汝祺

有些人認為，以染色體學說為基礎的基因學說是細胞遺傳學家凭空想出來的，不然就是簡單根據幾個實驗，隨便提出來的。事實當然不是如此。細胞遺傳學和其他科學一樣有它發展的歷史，都有一個正確的認識和錯誤的認識，全面的認識和片面的認識等等不斷鬥爭的過程。這裡既有繼承與積累，又有批判與揚棄。一切的科學都是不斷向前發展着，而正確地促進科學的發展，就必須學會正確的批判與正確的繼承。因此，我們在這裡簡單扼要地提供一些歷史資料，說明細胞遺傳學在發展過程中所碰到的問題，不是沒有意義的。

總的說來，現代的細胞遺傳學有三個來源：（1）它繼承了十九世紀德國經典細胞學時期一些人的工作；（2）它也接受了歐洲植物雜交工作者的一些成就；（3）在摩爾根所領導的科研小集體的手中，第一和第二兩方面的工作被結合起來，建立了並發展了這門學科。

## 一、德國細胞學的經典作家

大家知道，1665年英國的胡克(Hooke)在極其簡陋的顯微鏡下，來觀察一片木栓，發現了“細胞”。嚴格些說，他所發現的只是植物細胞的細胞壁，而細胞壁是細胞的產物，並不是活細胞本身。胡克把他所發現的東西命名為“Cell”，意思是“空洞的容器”，這就很可能說明問題了。

關於對細胞本身的認識，直到十九世紀初期才獲得進展。先是由一些原生動物學家的研究，人們開始認識到細胞是由原生質所組成。後在1831年布朗(Brown)又發現了細胞核。所有這些



都为德国的施莱登(Schleiden)同施万(Schwann)在1839年所提出的“細胞学說”打下基础。我們的导师——恩格斯特別指出，細胞学說是十九世紀自然科学三大发现之一；它对生物学发展的重要性可想而知。在这个学說的指导下，人們开始認識到，多样性的动植物界，在細胞的基础上統一起来。細胞既是生物的结构单位，同时又是它的机能单位。这样生物的结构与机能也在細胞的基础上得到了統一。这个学說在多种多样的生物界中既起了一个統一的作用，它对后来达尔文所提出的“物种起源”学說也提供了有力的根据。

然而，細胞学說的提倡者相信“細胞的自由形成”，在認識上也有錯誤，因為他們把細胞的起源与它的来源混淆起来。这个錯誤在五年到十年之后，才得到糾正。首先針對这样的問題进行研究的是德国的考立克(Kolliker)。他在1844年前后做了兩項工作：(1)他証明动物的精子不是象精浆那样由生殖器官分泌出来的，而是在睪丸里从細胞变化而来的。(2)在軟体动物头足类的卵子发育中，他看到受精卵进行着卵裂，也就是說細胞来自細胞的自身分裂。在这些研究的基础上，結合着他自己的病理学的工作，魏尔嘯(Virchow)1855年提出他的“一切細胞来自細胞”(Cellula e cellula)的名言。

看来魏尔嘯的論点是指細胞的个体发育而言，不是指它的系統发育而言，是解决細胞的来源的問題，不是解决它的起源問題。細胞的起源或它的系統发育势必同生命的起源及生物的演化密切联系着的：它是从无机到有机，从简单的碳水化合物到复杂的蛋白质、核酸，从非細胞结构到有細胞结构，从沒有核质分化到有核质分化等等。这都是細胞起源的問題，而魏尔嘯所提的是生物界自从有了細胞之后，它如何一代复一代地由旧的細胞，产生新的細胞的問題。根据他的論点，我們可以說在生物界現阶段的短的时间內，一个具有复杂结构的細胞，不可能随意的，“自由地”从非細胞结构的物质产生新的細胞。所以“一切細胞必然是来自細胞”。这完全是正确的，有充分事实根据的。

考立克同魏尔啸虽然認識到細胞必須分裂才能产生新的細胞,但他們并不能区分直接分裂与間接分裂。这个問題的解决,需要研究細胞分裂的内部变化,需要較为精密的观察仪器和对細胞材料进行特別的处理。这些条件,在五十年代的德国是不具备的。直到20年后,七十和八十年代,由于德国工业生产发展到了一定的程度,才使它的科学家有較好的显微鏡、切片机、化学药品与染料等来进行生物学的研究。有趣的是,有了这些条件后,在七十年代最早突破細胞外围、进入細胞内部变化的,还不是細胞的分裂,而是它的融合。赫提維格(Hertwig) 1876年,在透明的海胆受精卵里第一次发现精卵細胞的原核融合。同时,不謀而合地,斯提拉茲伯格(Strasburger)在植物的受精过程中也发现同样的細胞融合現象。

这样,圍繞着高等动植物生殖生理的研究,弗勒明(Flemming)等进行了細胞分裂的研究,并在1882年提出有絲分裂与无絲分裂的問題。有絲分裂也称为間接分裂,以示与直接分裂即无絲分裂有所区别。这里提出的有絲分裂并不否认細胞分裂的另一种形式(无絲分裂),实际上,有絲分裂与无絲分裂是同时存在于自然界中的。但是二者之間,誰为主次問題,應該明确。經過前后将近80年的研究,我們可以肯定地說,在細胞分裂和繁殖中,有絲分裂是主要的,甚至可以說是正规的,而把无絲分裂放到同等地位是不恰当的。凡是富有生命力,能正规繁殖和遺传的細胞,如胚胎細胞、分生层的細胞等,无不采取有絲分裂的方式。有絲分裂的特点,还不是有絲(紡錘体与星形等)与无絲的問題,而是在細胞核里,在分裂期間出现了染色体。把无絲分裂的重要性強調到了一个地步,和有絲分裂相提并論的人,同时也反对染色体,这不是沒有原因的。实际上,不管反对与否,染色体这种細胞器是客观存在的。早在人們深入研究細胞分裂之前,就有人看見了它。例如,1848年当德国的植物学家霍夫梅斯特(Hofmeister)整体观察紫鴨跖草花粉母細胞分裂时,看到了染色体。虽然他把它画在論文的插图上,但他根本沒有理會到它的重要意义。就以“染色体”这一术语

而論，它也不是最早研究有絲分裂的人們提出的，而是在 1888 年由另外一個叫沃戴耶 (Waldeyer) 的創造的。這個術語本身也并不帶有什么神秘的色彩，只是說它是能着色的“染色的物體”(chromosome) 罷了。

有絲分裂是從一個母細胞產生兩個子細胞的過程，前後共分五個時期，即前期，中期，後期，末期與間期。染色體的出現是在前期，到了中期它就被放在紡錘體的赤道板上。這時的染色體實際是由兩個染色单体所組成。這兩個单体到了後期就由染色體的縱行分裂，互相分離，各被拉到紡錘體兩極的方向去。這在染色體的变化上是很重要的，因為它表明有絲分裂把染色體縱行地、平均地分給了兩個子細胞，保證了分裂後新的子細胞具有和母細胞一樣的数量和質量的染色體。在細胞分裂的末期，細胞一般先分裂為二，同時染色单体也被組織到新的細胞核里面去。隨之而來的間期是細胞代謝旺盛的時期；這就使細胞的體積由小變大，細胞器由少增多而染色體也得到複製，從染色单体變為染色體，為下一次的細胞分裂做好準備。

這樣看來，細胞的有絲分裂代表着細胞生殖和生命延續中的一個周期。實際上對於單細胞生物（如原生動物<sup>①</sup>）來說，它也是一種生殖方法。人們叫它為無性生殖。所以當生物進行無性生殖時，細胞的有絲分裂既是它的繁殖又是它的遺傳二者合一的途徑。很明顯，一個母細胞分裂成為兩個子細胞，在母細胞與子細胞之間，以及子細胞與子細胞之間都具有基本上的相象性。也唯有如如，一種細胞或一種生物才能一代復一代地維持它的特点與特征。

儘管高等動植物中，個體的組成已不只是一個細胞，它們的生殖方法也不僅限於無性生殖，但是歸根結底，從理論上講，它們結構上的基本單位，仍然是一個細胞，它們遺傳與發育的出發點以及原發的機制仍然是細胞的有絲分裂，就是性細胞的減數分裂也

---

① 有人曾錯誤地認為原生動物（如變形蟲或草履蟲）的生殖為無絲分裂。這是不對的，因為在這些細胞的分裂中都有染色體的形成，所以是屬於有絲分裂的範疇的。

还从有絲分裂发展而来。所以我們不追究生物遗传的物质基础則已,如要追究,势必从細胞的内部結構及其变化中去找;我們不去了解生物特性的传递机制則已,如要了解,也必須从細胞的有絲分裂过程中去了解。这很有力地說明細胞学与遗传学的內在联系,而脱离細胞的生理活动,特别是它的繁殖来研究生物的遗传现象是既不全面,也不会彻底的。

因此,就无怪乎在十九世紀末期,以魏斯曼为首的德国生物学者們,包括奈格里(Nageli)、范本奈登(Van Beneden)等,結合他們自己的工作,強調了生殖細胞在生物遗传上的决定作用。这里大家最熟悉的理論就是“种质学說”了。对于这个学說,作者限于水平在这里不預备作全面的估价。单从細胞遗传学的角度来看,它可能还有可取的一面,特别是它总结了十九世紀德国細胞学的工作,明确了細胞核与染色体在生物遗传与发育上的作用。順便指出,当时的生物学家和細胞学家正热衷于实验胚胎学的研究,魏斯曼与赫克尔(Haeckel)的著作,使生物科学界更多地注意到遗传与演化等問題,是有一定的帮助的。

## 二、歐洲的植物杂交工作者

如果說德国的細胞学家在生物遗传上提出了物质基础的問題,那末有关性状传递的机制問題就應該說是通过当时以孟德尔为首的植物杂交工作者們的貢獻,更加明确起来了。有人会問,为什么生物性状传递的机制,不是首先在动物杂交而是在植物杂交中被发现的呢?事实上动物,特别是家畜的育种,也用了杂交与选择,不过人們都重視了选择,忽略了杂交的重大意义。达尔文的自然选择学說就是由畜牧生产实践人工选择的經驗总结而来的,他对动物杂交并没有看出什么重大問題。孟德尔所发现的生物杂交规律是在植物而不在动物,还是有一定的緣由的。动物的特点之一是它能运动,植物却种在什么地方,就长在什么地方,所以它的环境条件較為易于控制。这是植物作为科学实验材料的第一个优点。其次植物的繁殖力大。比方說水稻有千粒穗,这是沒有一种

高等动物所能比拟的。再其次人們对植物的栽培較动物的飼养有着长期的和丰富的經驗。所有这些都决定了植物是研究繁殖与遗传较为易于成功的材料；那末生物的杂交规律首先在植物中发现就没有什么奇怪了。

可是另一方面，植物的杂交工作却是来得晚一些。这是因为人們对于植物性別的掌握，特别是在欧洲的科学界是相当迟的。从有記載的材料来看，在十七世紀末叶，卡穆瑞伊亚斯(Camerarius) 1694 年所发表的文章中，才把植物性別的問題明确起来。他把蓖麻的雄蕊去掉，則这样的植物不会結实。这是第一次科学地証明植物和动物一样也有有性生殖。此后林奈在 1757 年用一种菊科植物婆罗門参属(*Tragopogon*) 作材料，把黄色花的种同紫色的杂交，得到黄底帶紅色斑点花的杂种。林奈的工作引起他一个名叫庫魯路透(Koelreuter) 的学生的兴趣。他在 1760 年前后在烟草属上做了很多的杂交工作。到了十九世紀，英国有两个园艺学家用豌豆进行了杂交的實驗。这两个人，一个叫高斯(Goss)，另一个叫奈提(Knight)，先后分別在 1822, 1823 年发表了文章。在这些文章里，他們指出，豌豆性狀在杂交中表现了显隱性的差別。他們說白色的花同紫色的花的品种杂交后，只有紫色的出现于杂种的身上。

十九世紀中叶，德国、法国与荷兰等国家的科学院先后都悬奖征求有关植物杂交的論文。在这些应征和录选的論文之中，要以法国璫丁(Naudin) 的著作最为出色。他在植物杂交方面做了很多年的工作，范围也很广泛，前后共用了 12 种不同的材料，包括烟草、櫻草花，曼陀罗等(就是沒有豌豆)。这篇論文之所以重要，是因为它总结出了生物遗传性狀在杂种后代表现出所謂分离性。所以有人认为璫丁是孟德尔的直接先驅。但是有一点可以肯定，这个法国人的工作絲毫也沒有影响了孟德尔，因为孟德尔的豌豆杂交是从 1857 年开始的，而璫丁的报道是在 1863 年发表的。而且两年后在 1865 年所发表的孟德尔論文中，荷兰获奖者格尔特諾(Gartner)的名字是提到了的，而璫丁的文章却一字未提。

尽管如此，植物的杂交工作絕不是从孟德尔开始的，在他以前

至少有 100 年的時間，有許多人，陸陸續續做了工作。這些工作無疑地是被孟德爾所繼承。他是在前人工作的基礎上向前發展了一大步。最突出的一點是他第一次使用了生物統計方法來分析他的實驗數據，從比例數字來推敲出他的結論。這是在其他成功因素之外，孟德爾最獨特的創舉，也是後來細胞遺傳學家由他繼承下來的根本研究方法之一。

孟德爾用了 8 年的時間，連續不斷地做了豌豆的雜交實驗，不僅工作集中而且材料的選擇也是具有遠見的。因為豌豆這種植物是自花傳粉的，從市上購買就可以得到較純的品種或品系。雜交必須從純種出發是工作獲得成功的保證。純種與雜種是相對的，不純則不能雜，越純則越能顯出雜種的特殊反應；而且如果開始就用雜種來進行雜交，則所得的結果勢必變得如此複雜，使實驗者難於掌握和分析。此外，豌豆的性狀，就孟德爾所挑選出來的而言，都是一些明顯易見的質的變化，如植株的高（6—7 英尺）與矮（0.75—1.5 英尺），花的部位，花的顏色以及豆種本身的一些性狀等。

這樣，他挑選了一共帶有 7 對不同性狀的品種來進行雜交，其所得的結果在理論上基本相同，所以這裡僅介紹其中一個實驗，就可以概括其他了。例如他用黃子葉的豌豆與綠子葉的雜交，無論何者為母本，何者為父本，其結果都是一樣：在 258 個雜種豌豆之中沒有一個是綠的，全部都是黃子葉的豌豆。這是第一代的情況。為了取得第二代（叫作子二代，以後仿此）的結果，他把他這些黃的雜種豌豆在次年的春天播種下去，让其正常地自花受粉，其結果是在 8023 個豆種之中，6022 個是黃子葉的，2001 個是綠子葉。這樣按比例計算起來，很明顯是 3 黃比 1 綠了。在孟德爾的報道中，他提到每一豆莢能有 6—9 個豌豆，其中可能全數是黃的，也可能有 5 個是綠的，至於全數為綠的情況是根本沒有的。所以具體到每一植株，其所得到的豌豆就不會一律為 3 比 1 了。但是他所得到的結果是由統計而來，並有按每一植株來核算。因此我們要是要求 3 比 1 的數據具體到每一植株，每一豆莢，那就太不現實了。統計方法是統而計之的方法，由它所得到的結果只代表一種趨勢。現在問

題是这种趋势是否可靠。應該說它还是非常可靠的。为了說明这个问题，可以列举以下两个事实：第一，在孟德尔的杂交工作中，除黄子叶与綠子叶杂交外，其他 6 对性状的杂交，如高与矮，紫色花与白色花等所得子二代的結果，都是 3 比 1。第二，在 1900 年孟德尔論文重新发现之后，有 6 个植物杂交工作者，在不同的時間，不同的地点，重复了他的黄綠豌豆杂交的實驗，也都在子二代得到了 3 比 1 的結果。其中有一个名叫达毕县(Darbishire)的英国人，检查过 149,246 粒豌豆，发现有 109,060 是黄子叶的，36,136 粒是綠子叶的，几乎整整是 3 比 1。

孟德尔并没有把他的實驗停留在子二代，他繼續把黃的和綠的豌豆播种下去，让它自花传粉。这样在子三代中，他发现凡是綠豌豆只能产生綠的，証明所有子二代的綠子叶豌豆都和純种綠的一样了。但是在黃的豌豆中，情况就有所不同：只有三分之一子二代黃豌豆，象純种一样，在自花受精条件下只产生黃的后代，而其余的三分之二却又表现杂种的分离现象，产生三黃与一綠。孟德尔曾把这样實驗繼續到六代，其結果一致証明，原来子二代的 3 比 1，实际是 1 比 2 比 1，一純黃，二杂黃与一純綠。

孟德尔抓住了 3 比 1 实际是 1 比 2 比 1 以及隱性的綠子叶的性状“跳了一代”或則說是隔代遗传的这个綫索，提出他的假設。这个假設概括地說包括两点：(1) 生物每一个性状至少有一个遗传因素或因子(以后仿此)負責传递，这叫作“性状单位”；(2) 遗传因子永远保持純洁性，这就叫作“配子純洁”。配子純洁这个概念是容易理解的，因为隔代遗传这个事实本身說明子一代杂种也象黃和綠純种一样能产生純洁的黃或綠的配子，否則綠的个体又由何而来呢？这也就是說，負責遗传的不同因子，虽然經過杂交，而不因此变为混浊不清，失掉本色。相反地当杂种产生配子时，它們(不同遗传因子)总是不相感染地，互相分离并被分配到不同的配子中去。

遗传因子之所以能够維持純洁，这又是与它的单位性分不开的。具体的說，如以黃綠豌豆为例，黄子叶的性状可以用符号 A 来

代表，而綠子叶就得由  $a$  来代表，一般大写的字母代表显性，小写字母代表隱性。人們采用同样的字母来代表显隱性的性状是因为它們在字母行列中占有相当的地位和順序。根据孟德尔的假設，只有“等位”的因子，在杂种体内才有显隱性的表现，也就是說  $Aa$  到了一起， $A$  的性状得到表现（显性），而  $a$  却被遮盖起来。

生物个体既然是两性生殖的結果，同时接受了父母两方面的遗传因子，所以它的組合是双重的。比如黃豌豆就是  $AA$ ，綠豌豆是  $aa$ ，而子一代的黃綠杂种自然是  $Aa$ 。遗传因子在个体中虽然成双配对，但在配子中則經過分离，变为单数。单者純也，这就是它所以能維持純洁的基本原因了。就純种來說，黃豌豆只能产生帶  $A$  因子的配子，綠豌豆只能产生帶  $a$  因子的配子，它們之所以为純种，也就是因为是如此。杂种因子的組合，如上所述，已为  $Aa$ ，那末它所生的配子就不会是一种，而是两种，即  $A$  和  $a$ ，而且在数目上也應該是完全相等。在这种情况下，如果两个个体互相受粉，或一个个体自花受精，其結果都一样是  $(A+a) \times (A+a)$ ，即

$$1AA(\text{純黃}) + 2Aa(\text{雜黃}) + 1aa(\text{純綠}),$$

这就是以遗传因子的单位性与純洁性为基础的分離規律的基本內容。

为了証明子一代杂种确实产生了  $A$  与  $a$  同等数量的配子，孟德尔还做了回交的測驗。所謂回交就是把子一代杂种和帶有隱性的（如綠豌豆）的亲代再交配一次。这种測驗，可以使实验者从杂种所产生的后代中，直接把它配子的种类和数量反映出来，因为隱性因子既遮盖不住显性的因子如  $A$ ，同时也給隱性配子以表现的机会。用不着說，孟德尔回交測驗的結果証明了他的假設。

在性状单位与配子純洁基础上，孟德尔还发现了不同的遗传因子自由組合的規律。例如他用带有两种性状的豌豆，如黃子叶、圓形的种子与綠子叶、皺皮的种子杂交，子一代的結果是黃圓，因为二者俱为显性，而子二代則为这样的結果，若按比例来計算，正

|    |     |   |        |
|----|-----|---|--------|
| 黃圓 | 315 | 9 | } 12-3 |
| 黃皺 | 101 | 3 |        |



|    |     |   |       |
|----|-----|---|-------|
| 綠圓 | 108 | 3 | } 4-1 |
| 綠皺 | 32  | 1 |       |

如上表所示,是9黃圓,3黃皺,3綠圓,1綠皺。单就一对因子来考虑,如黃綠仍为3比1(12:4),圓皺也然。从这样的数据中,我們不难看出它是两对3+1的互乘所应得的结果,也就是說黃綠这对因子(A+a)的分离与圓皺另外一对因子(B+b)的分离各保持着独立性,各自为政,互不相扰,所以在形成配子时A和B的組合与它和b的組合机会完全相等。这样就自由地組合成为AB,Ab,aB,ab四种数目相等的配子。一个亲本是如此,另一个亲本也是如此,四种与四种互相受粉形成16种不同的个体,在表现上总的趋势总不外乎是9黃圓,3黃皺,3綠圓与1綠皺了。

从理論和实践上来看,这里重要的发现,还不在于9,3,3,1的比例数字,而是遗传因子的重組性,即由亲代原有的組合,如黃圓与綠皺,經過杂交,形成新的組合,如子二代中的黃皺与綠圓。这就指出人們能够通过杂交,把亲代两方面的性状,重新組合到子二代中的理論基础和实践意义。这里存在的問題是尽管性状重組是普遍的遗传学规律,但如孟德尔所发现的自由組合,正如后来所証明的,則有其一定的局限性。

### 三、本世紀細胞遗传学的早期发展

孟德尔的論文是在1865年发表的,当时并没有得到重視,直到1900年才被三个植物杂交工作者,荷兰的德弗里斯(de Vries),德国的考伦斯(Correns)和奥国的切尔馬克(Tschermak)重新发现。事实上在重新发现孟德尔的貢獻之前,他們都做了长期的工作并証实了孟德尔所提出的科学假設,肯定了純种杂交与使用生物統計的方法,普及了遗传因子的分离与重組的规律性。在这种风云一时的形势下,英国的貝特森同潘奈提(Bateson and Punnett)又把孟德尔的学說形式化,給予固定的符号以及棋盘式的計算方法等,对于这个学說的传播起了很大的推动作用。所以不久(1902年)德国的包委瑞(Borveri)同美国的苏頓(Sutton)不謀而