

63-13

WXM

Y4115/04

广义遗传学的探索

Explorations Into Genetics
in Broadened Sense

汪 向 明



武汉大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

广义遗传学的探索/汪向明著. —武汉:武汉大学出版社
1998. 7
ISBN 7-307-02547-7

I 广…
II 汪…
III 遗传学—研究
IV Q3

武汉大学出版社出版

(430072 武昌 珞珈山)

武汉大学出版社印刷总厂印刷

(430015 武汉市汉口新华下路192号)

新华书店湖北发行所发行

1998年7月第1版 1998年7月第1次印刷

开本:850×1168 1/32 印张:7.5 插页:3

字数:192千字 印数:1—2000

ISBN 7-307-02547-7/Q·62 定价:14.50元

本书如有印装质量问题,请寄承印厂调换

前 言

这本文集是 1961~1997 年间我在国内已发表的有关遗传学史、遗传学基本理论、遗传学争论问题和遗传学发展的展望等方面的论文汇编。

遗传学这门学科,若从它的命名时间(1906 年)算起,至今只有 90 年的历史,但追溯它的起源,则与人类驯化野生动、植物、畜牧、农业等生产活动密切联系,已经过几万年漫长的积累和发展。遗传学的未来,对于人类面临的几大问题的解决——即人口与优生问题、农业与粮食问题、环境保护问题,甚至包括能源问题、信息问题,都有着千丝万缕的联系。遗传学在攻克这些难题中的作用将会越来越大。

从遗传学的理论意义来说,它是进化论的基础,也是生命科学各门学科的核心。1988 年在多伦多举行的第十六届国际遗传学大会(The XVI-th International Congress of Genetics)主席 R. H. Haynes 教授说:“遗传学是自然史(Natural History)的咽喉和心脏”,这一评价并不过分。

回忆我学习遗传学的过程,颇为有趣。首先是 1946 年何定杰教授在他引人入胜的“普通生物学”讲授中,引起了我对遗传、进化问题的兴趣。1947~1948 年我阅读了达尔文的原著《物种起源》(Origin of Species, The Macmillan Co. 1927),当时除了马君武的文言译本以外,只有周建人译的上册,还自学了当时影印的美国教材 E. W. Sinnott and L. C. Dunn:《Principles of Genetics, 1939》。1949 年初,刘后利教授指导我学习了 he 由美国带回的新教本

L. D. Snyder:《The Principles of Heredity 1948》,并学习作绿豆小孢子发生的细胞学观察。1949 年夏,余先觉教授回国,为我们系统讲授了遗传学的内容,开设了果蝇实验。1950~1951 年,我们又在何定杰教授带领下学习和讨论了当时由苏联传入的米丘林学说。所有这些都是 40 多年前的事了。

自 1950 年以来,自己从未中断对于遗传学问题的学习和探索,1952~1956 年在莫斯科大学研究生院学习期间,研究、考察了作物遗传育种方面的许多问题,开展了水稻的实验研究。1956 年后,在“百花齐放、百家争鸣”方针指引下参加了学术争鸣,与国内外的同行切磋。现在呈现在读者面前的这本集子映射出 1961 年以来我走过的一段里程。在这期间,我的研究和探索的足迹也许对别人有可供参考之处。本书以论文发表的时间为顺序,将这些论文基本上按原貌(除了个别段落删去之外)收录于本集中,以供广大读者参考,不足之处望指正。

汪向明

1997.4.



汪向明 1928 年出生于上海，籍贯湖南醴陵。毕业于武汉大学，莫斯科大学生物科学副博士(1956)。武汉大学教授，中国遗传学会(一~五届)理事。曾出席第十五~十七届国际遗传学大会。在国内、外发表论文 70 余篇。

目 录

前 言	1
关于两个遗传学派的理论分歧问题	1
试论基因学说的继承与批判问题	5
遗传学的展望	35
关于植物发育生物学的几个问题	42
阶段发育理论在水稻、小麦遗传研究中的应用	65
遗传学的任务、对象和方法	76
拉马克、达尔文关于生物遗传与变异的学说	88
达尔文以后的遗传学争论	100
获得性遗传的争论历史	105
关于米丘林遗传学的几个问题	113
关于遗传学发展的几个问题	121
学习《实践论》、《矛盾论》指导水稻三系育种	129
试论遗传学的基本理论	141
对我国古代遗传学的初探	148
第十三届国际植物学会议关于植物遗传学的一些情况	157
水稻遗传学正在从各个侧面发展	163
遗传学与生物科学的统一性	168
一本可供借鉴的遗传学教材	173
遗传学与生物学的统一性	176
水稻遗传学研究向纵深发展	181
广义遗传学与狭义遗传学(提纲)	186

作物产量的提高有极限吗?	188
迎接 21 世纪的遗传学	193
遗传学的新展望	
——迎接第十七届国际遗传学大会(ICG)	198
什么是广义遗传学?	208
世纪之交的大遗传学	
——记第十七届国际遗传学大会	210
21 世纪的遗传学	
——广义遗传学由发育遗传走向人工进化	218
Genetics of the 21st century——Broad sense genetics advancing from developmental genetics toward artificial evolution	223
跋.....	231

关于两个遗传学派的理论分歧问题

(1961)

遗传学中存在着两个对峙的主要学派——摩尔根学派与米丘林学派，这是客观的事实，国内和国际上都是如此。摩尔根学说是早已得到各国的许多学者公认的，而米丘林学说也在每个国家里有它的拥护者。这个现象应当如何解释呢？这里不可能详细谈到两个学派产生的历史，但是，可以指出：孟德尔与摩尔根学说出现较早，曾经被认为是唯一的遗传理论，而米丘林学说则是本世纪 30~40 年代由一批苏联生物学者根据米丘林的工作所提出的。米丘林遗传理论的提出，是由于过去的遗传学理论不能很好地解释许多遗传现象，因而企图用新的理论代替旧的理论，这就形成了遗传学的第二个体系。二十余年来，接受米丘林遗传理论的人一年比一年增多，而对于孟德尔-摩尔根理论也仍有许多学者坚持认为正确，并作了许多补充与修正。两个学派各从一定的理论概念出发进行研究，对遗传现象各自作出一定的解释，并且对育种实践各自提出一定的建议（若说是指导性意见，恐怕还远远不够），这两个学派的理论正经受着实践的检验。

根据个人理解，两个学派在一系列根本问题上存在分歧的：

第一，遗传性概念问题。摩尔根学派对遗传性所下的定义是“生物产生与自己相似个体的特性”，或者是“亲本将一定的遗传性状传递给后代的特性”。认为参与受精作用的两性细胞具有传

递全部亲本性状的能力，而精细胞主要以细胞核参加两性细胞的结合，因此细胞核以外的部分不具备遗传性（后来补充了“胞质基因”的概念）。

米丘林学派认为遗传性是生物体为了正常生长、发育要求一定的外界条件，并对外界条件作一定反应的特性，是有机体的本性。这一定义并不否定“传递”，但认为所传递的不是性状，而只是一定的发育可能性，遗传性既有继承上代的一面，也可以说是在每一世代中重新形成的。

第二，关于所谓“遗传的物质基础”问题。这一问题与上一问题密切相关，摩尔根学派强调“传递”的一面，认为生物体内有专司遗传作用的物质——基因，认为基因是遗传的单位，每一性状都由相应的一定基因所决定。至于基因的概念，则经过了若干的演变，现在有人认为与脱氧核糖核酸分子的不同部分相当。

米丘林学派认为遗传性是整个有机体的特性，生物体内并不存在特殊的遗传物质，细胞内一切结构与成分，有机体内一切活的物质，都具有遗传特性，它们在一定条件下都能影响传递到后代的性状。米丘林遗传学认为“遗传单位”只存在于假想之中，所谓统一的“遗传单位”（基因）是不存在的。

第三，获得性的遗传问题。生物体在个体发育过程中受到环境影响产生的变化（所获得的新性状）是否可能传给后代？摩尔根学派认为，有机体的变异分为可遗传的与不可遗传的两类，身体在生活条件影响下的变异是不遗传的，只有生殖细胞的物质（主要是基因）的改变，才能影响后代，这一类变异统称为突变。

米丘林学派认为，一切性状都是个体发育的结果，而不是现成的一成不变的，因为生殖细胞中并没有未来成体的器官及其性状，也没有决定性状的遗传单位。在个体发育过程中，生物同化外界条件建成自己的身体，因此在生活条件影响下的一定变化，必然影响后代。认为可遗传的变异与不遗传的变异没有绝对的界限，遗传性有其相对的稳定性，但也有广泛的变异性。

以上三个问题的主要分歧，还牵涉到许多其他的问题，例如：染色体的生物学功能问题，某些细胞学现象的解释问题，受精作用概念问题，显性、隐性问题，性别决定问题，遗传基础与性状发育的关系问题，无性杂交问题，春性、冬性小麦的相互转化问题等。由于遗传学上的分歧，影响到对于自然选择、人工选择的作用问题，进化中的量变与质变问题，种内与种间关系问题，进化的动力问题等一系列重大问题上的分歧意见。在育种实践中，究竟应当以哪些方法作为主要方法，如何估价放射线的应用，多倍体，自交系……等诸多问题也有争论。

遗传学中的争论问题这样多，说明遗传变异的现象是十分复杂的，而目前所累积的知识还不够多，因此遗传学是一门生气勃勃的、有极大发展前途的科学。遗传学中许多争论问题的解决，还要依靠其他生物学科的发展，例如生理学、细胞学、胚胎学、发育学、生物化学和生物物理学等，几乎每一个学科的知识都是不可缺少的。其次，遗传学涉及广泛的生产实践，如农、林、牧、渔以及某些工业部门，丰富的实践经验有待于总结提高，来充实遗传学。广大的实际工作者，包括农民育种家、饲养能手等，也有着生动、深刻的有关生物遗传的知识，是遗传学的宝贵材料。因此我们相信，未来的科学实践与生产实践，必然有助于许多争论问题的解决。

在遗传学界开展不同方向的研究工作，交换不同的观点，贯彻“百花齐放、百家争鸣”的方针是唯一正确的道路。根据个人看法，过去的遗传学争论中，有些不免是由于对某一方面的资料不够熟悉或对某些著作的精神了解不全面，有些是由于概念范畴的不同，所争论的实质上不是同一个问题。因此，遗传学争论中“对口径”的工作也很重要。只有更好地贯彻实事求是的科学精神，从客观的事实与学理出发，对具体问题进行分析，而避免笼统、片面、一般化，才能把非分歧的部分撇开，而把真正分歧的焦点突出，集中于原则性问题的讨论。当然，由于两个学派

的分立已久，彼此的工作方向与重点不同，指导思想又不一致，难免有些互不了解之处，但是强调“百家争鸣”的精神，强调实事求是与虚心听取不同意见的态度，就能更好地把遗传学的讨论开展起来。

我个人认为，米丘林遗传学的概念与指导思想比较广阔，比较全面，更有利于对复杂多样的遗传现象的探索，与生产实践的经验也比较符合。然而米丘林学说在我国的广泛传播只有十来年的历史，理论还有些不够成熟之处，对不少遗传现象（如细胞与遗传问题）还没有作出充分的、令人满意的解答。对摩尔根学派的理论我个人虽有许多不能同意的意见，但是我认为它在实验工作方面则较为广泛，其累积的资料也是宝贵的，在原理方面近年来也有若干发展（不同的学者，见解也不同），与米丘林理论有接近的趋势。因此，如何分析鉴别、批判地吸收遗传学中已有成果的问题，就是十分重要的问题，也是一件复杂细致的工作。

既然遗传学中还有许多问题未能作出肯定结论，对这些问题不妨从两个学派的观点进行平行的、比较的研究，以进一步累积科学资料。遗传学者定期地交流研究成果，交换不同的观点是非常有益的，在原则性分歧上应当坚持自己认为正确的观点，在批评中应抱着从团结的愿望出发，与人为善的态度，为了“坚持真理、修正错误”，提倡“谦虚谨慎”、“从善如流”、“择其善者而执之”的精神，则遗传学争论问题解决的前途是很乐观的。

在我国社会主义建设的大好形势下，遗传学工作者正在加强马克思列宁主义、毛泽东思想的学习，广泛展开理论联系实际的研究工作，为了我国遗传学的繁荣，希望遗传学的讨论，能进一步活跃起来。

（原载《文汇报》1961年5月9日第三版）

试论基因学说的继承与批判问题

(1962)

在现阶段的遗传学争论中，如何对待基因理论是关键问题之一。不仅国内的米丘林学派与摩尔根学派对于基因的概念是什么以及对基因理论应当如何评价，意见很不一致。即使在国际的遗传学工作者之中，也有许多分歧意见。方宗熙先生认为：“细胞遗传学的中心理论——基因学说基本上是正确的，是值得批判地接受的。”“承认基因的概念就得承认遗传单位的概念，就得承认染色体遗传理论，就得承认细胞里有特殊的遗传物质，就得承认遗传物质的相对稳定性。”^[1]方先生是基本肯定基因理论的，但对于如何批判其不足之一面，谈得还不够具体，只提出忽视细胞质作用与环境作用两个缺点。汪德耀先生则认为根据现代的细胞学与细胞化学、生物化学资料的分析：“新的遗传物质基础——DNA 基因理论和蛋白质基因理论以及古典的基因理论同样是错误的。”^[2]

我在学习遗传学的过程中感到摩尔根学派所据以分析一切遗传现象的基因概念是有问题的，基因理论在解释生物界广泛的遗传及变异现象时，在说明生物进化这样重大的问题时，遇到许多难以克服的困难。因此把一些问题提出来探讨，求教于专家们。

(一) 基因是什么？

按照流行的教科书的见解，基因是遗传的单位。瓦格涅尔

(Wagner) 与米歇尔 (Mitchell) 认为基因是这样的一个实体:

- (1) 不可能被互换所分割;
- (2) 有一种特定的功能产生一定的表现型;
- (3) 可被复制而世代相传递;
- (4) 可突变为一种改变了的状态。

这种单位是位于染色体上的, 它控制着个体发育与遗传性状的形成。^[3]

关于遗传单位学说, 从历史上似乎可以分为三个阶段:

1. 摩尔根以前阶段, 遗传单位是偏于抽象的

孟德尔在植物杂交试验中提出 “Merkmal” 一词, 用以代表豌豆白花、红花等特性, W·贝特生 (Bateson) 译作 “Character”, 中文作 “性状”。性状是具体的, 但决定性状的原因或要素则在当时还是抽象的逻辑范畴。很明显, 孟德尔所注意的是一定遗传特征的分析, 在他的著作中所谓 “单位” 毋宁说是代表一种区别性状的符号, 而不是细胞内部的一定大小的实体。

1909 年提出基因名词的 W·约翰森 (Johanssen) 也认为基因是因子型的要素, 是 “单位因子” “相对性状” 的代表。他认为基因是抽象的范畴, 并且说过 “如果以为基因一字必须与微粒的概念与拟器官或任何形态构造的概念相联系, 那是错误的。” (引自 Н. И. Нурдин, 1950)。

摩尔根提出的基因理论, 也是把基因当作遗传学分析的一种单位, 他曾经强调指出染色体与遗传有关的现象, 但开始并未把基因当作细胞内的一定的结构实体。在《基因论》的一开始, 他说 “现代遗传理论是根据一种或多种不同性状的两个个体杂交中的数据推衍出来的。这理论主要研究遗传单元在各世代的分布情况……基因论所拟定的各种单元的各种物质, 却以数据为其唯一根据。”^[4] “既然重要的是基因, 而不是染色体本身, 所以遗传组成的最后分析, 一定决定于遗传, 而不决定于细胞学。”^[5] “基因论仅仅假设: 在一定的环境下, 由于现有基因的作用, 预

料可以产生某某特殊的效果。”^[6]后来，由于有关的细胞学现象似乎证实了基因存在于染色体上，摩尔根及其合作者，开始形成了基因即遗传物质颗粒的概念。但摩尔根本人晚期也并没有把基因与微粒相等同。他曾经写道：“在遗传学者当中，对基因性质问题的观点是不一致的——它们是实际的抑或是抽象的？这是因为在现代遗传学实验所处的水平上，无论基因是假想的或者是物质颗粒，并没有丝毫的区别。在这两种情况下，这种单位都与特定的染色体相联在一起，并可用纯粹的遗传学分析将它的位置决定在某一染色体上，因此如果基因是物质单位，那末它是染色体的一小片；如果基因是抽象范畴，它就应当归于染色体的一定部位，并且与按照上一假说所占的位置相同。因此在实际的遗传工作中无论采用哪一种观点都没有关系。”^[7]“诚然，孟德尔并没有说过他所假设的互相会合和互相分离的要素是物质的颗粒，和我们所知的恰恰相反，他所考虑的是更带精神性或幻想性的东西。但无论这些互相会合和互相分离的要素是精神的或是物质的，[遗传]过程带有物质的性质。”^[8]这充分说明，当时对遗传单位的理解还未超出假说的范围。

2. 摩尔根以后阶段，遗传单位的微粒化

自从摩尔根等人根据一些遗传学事实（如所谓分离、连锁与互换）与细胞学事实（如减数分裂，染色体交叉与染色体畸变）的相关性，把基因设想为在染色体内成直线排列的颗粒，并有人认为基因与某些染色体上的染色粒或某些染色体上的横纹等相当，一段时期之内，认为基因已经具体可见，成为了物质的实体。有不少学者曾经计算过基因的形状与大小。例如方宗熙先生（1959）介绍，如果基因是球形的颗粒，它的直径大约是6毫微米，分子量至少是100 000。在果蝇染色体内，据估计每一基因的平均大小不会超过直径20毫微米、长度100毫微米，它的分子量大约是25 000 000。H. 马夸尔德特（Marquardt, 1957）估计果蝇共有5 000 ~ 10 000个基因。С.И. 阿利哈尼扬

(Алиханян, 1947) 曾经计算果蝇的 X 染色体上有 1 231 个基因。C. 威雷 (Vilée, 1957) 说, 如果假定人的所有染色体都含有等量的基因, 则每一个细胞核内的基因总数大约 25 000 个, 最大的变异范围是 5 000~125 000。而基因的分子量, 估计为 40 000 000~60 000 000。这样是把基因等同于物质的实体和染色体的颗粒了, 可说是把基因赋予了明确的物质特性。不仅如此, 细胞遗传学者通过大量的实验还绘出了果蝇、玉蜀黍、人类等种生物基因图谱, 肯定了基因的排列顺序与相互距离。

微粒的基因概念, 在 30~40 年代里十分流行, 直到不久前, 还是多数摩尔根学派学者们赞同的。如谈家桢先生认为: “染色体和它上面所假定的基因是遗传的主要物质基础” “染色体上的染色粒可以代表遗传基因的存在。”^[9] 方宗熙先生认为: “根据遗传学和细胞学的研究已经知道染色体在整个长度上准确地分化成不同的区域, 这些区域叫做基因, 它们是主要的遗传基础。” “基因是化学的实在物” “它的主要成分是核蛋白”。^[10] 这种意见是具有代表性的。

3. 最近阶段, 遗传单位重又抽象化的趋势

最近十多年来, 在微生物遗传和细胞精细结构、生化研究的基础上, 发现了较多的事实与微粒的基因概念不很一致。加以控制论流行的影响, 使一些遗传学家将“信息”的概念引入基因理论, 认为基因毋宁是一定遗传性状的信息或抽象代表, 它所表达的只是有机体发育特性在世代之间相传递的一种方式。认为核酸, 尤其是 DNA 分子的结构, 就是遗传信息的载体, 认为四种碱基的数目与排列组合方式, 就是各种遗传特征的“情报”或“密码”。这种观点以盛祖嘉先生所介绍的为代表, 认为一个基因等于一个遗传密码, 而记录在 DNA 分子的长链上, 染色体可以比为记录了不同密码的录音带, 而 DNA 分子内四种碱基的不同排列方式就足以保证生物的各种遗传信息的传递^[11]。这种观点, 似乎可以追溯到 1947 年 C.G. 斯敦 (Stern) 所提出的“基因的

量子理论，”他认为“基因既不是染色体的片段，也不是微粒，而是核蛋白分子上的‘调幅（Modulation）’”，正如录音带的譬喻一样。斯敦曾经把染色体上所记录的基因比作唱片上的印纹，他并且提出这种信息的再现或复制有直接与间接两种方法，直接的复制即是细胞分裂中核蛋白的增殖，仿佛从“唱片”模拟另一相同的唱片（类似样版学说），而间接的复制则是通过个体发育，有如唱片上的记录可通过唱机演放出来。“染色体核蛋白上的基因调幅可通过与新形成的核蛋白链的接触而复制后传给子细胞，也可以通过对于在其表面所发生的化学反应的控制而表现特定的生物学作用。”^[12]这也是与现代信息载体的概念一致的。但是信息的载体并不等于信息本身，载体虽是化学的分子，信息（遗传单位）却不等于化学的实体。因而斯敦本人就曾指出，这种概念虽与量子力学的物理概念相符，却与传统的微粒概念发生矛盾。遗传单位的抽象化，应当说是一个新的趋势。

综观我们所知的文献，对于基因的概念似乎可以分为统计学单位、细胞学单位、生理学单位、分子单位、信息单位等种类。摩尔根学派各家学者的一致之处，在于他们公认生物的一切性状（包括形态的、生理的、化学的等等）都是决定于一定的遗传单位，认为基因与染色体相联系，并作直线的排列，例如果蝇x-染色体上，从顶端起，就有着黄体色、翅面多毛+、小楯板少若干刚毛、第七致死因子、翅宽度大+、梅子色眼+、白眼，等等基因。他们都认为基因是可以突变的，主要是基因的变化决定着生物遗传性状的变化，从而导致生物的进化与选择。虽说基因论者在上述各点上是一致的，如果仔细考察一下现代遗传学文献，就会发现对于基因的不同解释之间，存在着许多相互的矛盾以致无法调和。

（1）符号单位的基因 把“因子”仅仅看作代表相对性状的符号，这纯粹是为了表达的方便，例如用大写字母 A 代表某一“显性”，用小写字母 a 代表相对的“隐性”，这是接近于孟德尔

的因子概念的。但是现代遗传学的研究资料早已表明：简单的显隐现象与分离比例，只能适用于范围很狭的一部分杂种遗传现象，例如色素的遗传和简单的生化差异。至于更为广泛的遗传性状，例如形态、大小、发育特性、生产力、行为特征等等，决非单个的“因子”所能解释，而后期提出的所谓修饰基因、抑制基因、不孕基因、致死基因等等，更远远超越了“古典的”遗传单位概念。因而，我们认为，作为符号单位的基因，至多只能用作遗传图解的一种抽象工具，而不应当把假想的基因看作性状的决定者和发育的控制者，甚至生命的物质基础或遗传奥秘之所在。

(2) 统计单位的基因 把基因运用在杂交试验结果的分析中，作为线状排列的一种微粒单位，而说明连锁与互换现象。这也只能作为有限范围内的一定的“譬喻”来理解，因为：①所谓连锁群的数目与染色体的组数常常并不一致；②基因顺序与直线距离问题因互换、双互换、多次互换、干涉、负干涉等概念而失去了它的客观意义。

过去确认微粒状的基因既是突变单位，又是互换单位，又是生理的（功能的）单位，似乎构成一个圆满的遗传单位概念。但最近的工作开始证明这种概念与客观事实之间的距离，S. 本塞尔（Benzer）指出：“经典的基因概念是不能认为满意的。对互换单位、突变单位和功能单位应给予分别的定义。互换单位可规定为在遗传学重组中最小的不可分割的而可以互换的因素（互换子 recon）。突变单位是最小的可变单位，其变化导致机体突变类型的出现（突变子 muton）。机能单位（作用子 cistron）的定义比较困难，因为这决定于所指的‘机能’水平为何，可以指一系列酶的反应而产生一种最终的生理效应，可以指某一种酶的合成，也可以指某一种重要氨基酸的特异性的决定”。^[13]按照本塞尔在大肠杆菌噬菌体中研究的初步报告，作为互换单位的基因是最小的，它的范围小于突变单位，更远远地不及机能单位的“长度”。这就使得过去认为确定无疑的互换单位——基因鉴定的重