

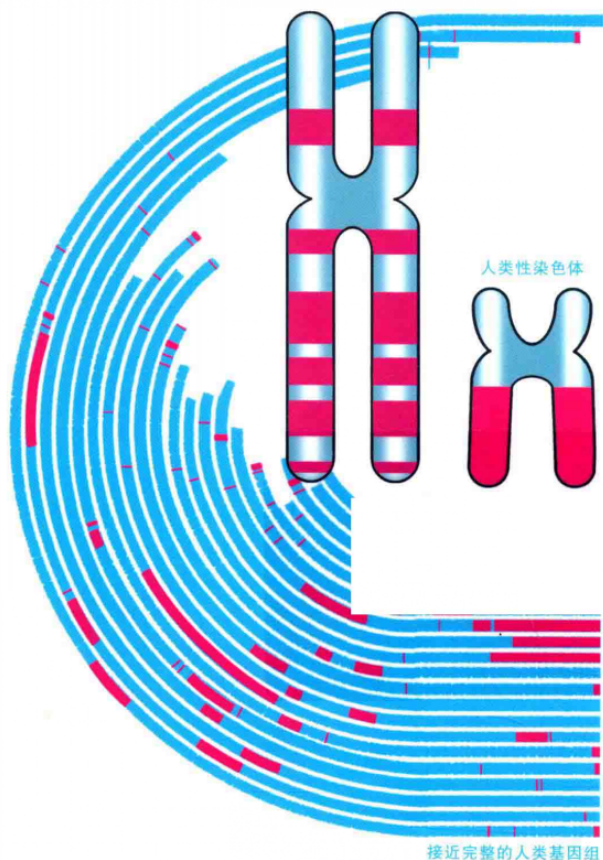
〔美〕托马斯·亨特·摩尔根 / 著

# 基因论

The Theory  
of the Gene

全译插图本  
胡志刚 / 译

染色体遗传及基因学说的奠基之作



摩尔根基于实证研究的  
经典遗传学说  
不仅为动植物良种的培育  
提供了技术支持  
也为遗传性疾病的防治  
提供了知识背景  
他的发现和推断  
更为基因学说的产生和发展  
创造了必备条件

## 图书在版编目 ( CIP ) 数据

基因论 / (美) 托马斯·亨特·摩尔根著; 胡志刚译. —重庆:  
重庆出版社, 2022.6

ISBN 978-7-229-16862-9

I. ①基… II. ①托… ②胡… III. ①基因-理论  
IV. ①Q343.1

中国版本图书馆CIP数据核字 (2022) 第089661号

## 基因论

JIYINLUN

[美] 托马斯·亨特·摩尔根 著 胡志刚 译

策划人: 刘太亨

责任编辑: 陈渝生

特约编辑: 王道应

责任校对: 李春燕

封面设计: 日日新

版式设计: 曲丹



重庆出版集团  
重庆出版社

出版

重庆市南岸区南滨路162号1幢 邮编: 400061 <http://www.cqph.com>

重庆市国丰印务有限责任公司印刷

重庆出版集团图书发行有限公司发行

全国新华书店经销

开本: 720mm×1000mm 1/16 印张: 19.75 字数: 346千

2022年7月第1版 2022年7月第1次印刷

ISBN 978-7-229-16862-9

定价: 48.00元

如有印装质量问题, 请向本集团图书发行有限公司调换: 023-61520678

版权所有, 侵权必究

1883年，纽黑文市（位于美国康涅狄格州的海港城市）耶鲁学院获得了一笔8万美元的遗产捐赠。这笔遗产捐赠被校友们设为基金，用于纪念他们敬爱的赫普萨·伊利·西利曼夫人。

有了这个基金的支持，耶鲁学院开设了一个年度课程，旨在展示造物主的智慧和善意，就如同自然界和精神界所显示出的那样。我们将这些课程命名为“赫普萨·伊利·西利曼夫人纪念礼”。立嘱人相信，任何对自然或历史事实的有序陈述，都比任何对教义或信条要素的强调更有裨益，也更能有效地发挥该基金的价值。因此，立嘱人规定，用本基金开设的课程，应从自然科学和历史的领域中选择科目，尤其要突出天文学、化学、地质学和解剖学的地位，排除关于神学的教条式争论。该规定还包括，每年的课程内容应作为纪念西利曼夫人的一部分收入系列丛书。

纪念基金1901年归耶鲁大学董事会管理；蒙纪念基金的赏识，本书的研究成果得以发表于该系列丛书的第19卷。

鉴于《基因论》将出修订版，我便有了机会对初版的错误予以修正，并将书中的参考文献同参考书目中的参考文献更加密切地联系起来。我对参考书目做了精心修正，弥补了大量的遗漏，且增加了很多新的参考文献。

在《基因论》初版的同一年，我在《生物学评论季刊》上发表了一篇短文，讨论性别与受精作用的相关问题。但这一主题在《基因论》初版中并没有涉及。在研究低等植物与高等植物的性别决定方法的实验中，某些真菌和藻类的性结合现象，引起了生物学家的兴趣，他们提出了很多有根本意义的问题。于是我在取得出版商威廉士·威尔金公司的许可后，把该文中与这个现象有关的部分补充进来，作为“其他涉及性染色体的性别决定方法”一章

的延伸。

在过去的两年间，出现了很多关于染色体数量以及染色体数量改变的文章。将这些文章全部纳入《基因论》不太可能，也没有必要，因为它们在大多数情况下，只是扩展了《基因论》中所探讨的主题，而没有在任何基本方面做出改变。不过，我在书中添加了几处对早期内容的简要说明，尤其是对于初版中的观点有所证实和补充的新的研究成果。

托马斯·亨特·摩尔根  
马萨诸塞州 伍兹霍尔  
1928年8月

如果说生物学的大门是由英国生物学家查尔斯·罗伯特·达尔文 (Charles Robert Darwin, 1809—1882) 打开的, 而生物性状的奥秘是由奥地利生物学家格雷戈尔·约翰·孟德尔 (Gregor Johann Mendel, 1822—1884) 解锁的, 那么, 基因的世界无疑是由美国生物学家与遗传学家托马斯·亨特·摩尔根 (Thomas Hunt Morgan, 1866—1945) 引入的。

所谓生物学, 指的是研究生物 (包括植物、动物和微生物) 的结构、功能、发生和发展规律的学科, 是自然科学的一个部分。生物学的研究目的在于阐明和控制生命活动, 改造自然, 为农业、工业和医学等实践服务。达尔文从小钟情于大自然中的万事万物, 曾经乘坐贝格尔号舰环球航行, 历时五年, 他对动植物和地质结构等进行了大量的观察和信息采集。1859年, 他的著作《物种起源》在伦敦出版。他提出了生物进化论学说, 从而摧毁了各种唯心的神造论以及物种不变论, 推动了生物学的迅速发展。

所谓物种性状, 在遗传学中指的是有生命的物种在形态结构方面、生理功能方面和行为方式方面的特征。同种生物的同一种性状常常有不同的表现形式, 例如, 人的毛发有直发、卷发, 虹膜的颜色有蓝色、黑色, 人有单、双眼皮, 家兔毛有白色、黑色, 豌豆有皱粒、圆粒等。而遗传学家把同种生物同一种性状的不同表现形式称为相对性状。在偶然的一次实验中, 孟德尔发现豌豆的不同性状并不是稳定遗传的。为了探寻生物性状的奥秘, 他开始了长达八年的豌豆实验, 最终他于1865年发现了现代遗传学三大定律中的两条, 即分离定律和自由组合定律。这无疑极大地推进了生物学的发展, 孟德尔也因此被誉为“经典遗传学奠基人”, 其理论成为摩尔根所提出的基因论的基础。

所谓基因（或孟德尔所说的遗传因子），即遗传信息的基本单位，一般指位于染色体上编码一个特定功能产物（如蛋白质或RNA分子等）的一段核苷酸序列。它支持着生命的基本构造和性能，储存着种族，血型及孕育、生长、凋亡等过程的全部信息。20世纪初期，摩尔根站在巨人的肩膀上，通过果蝇的遗传实验，认识到基因存在于染色体上并以直线排列，从而得出了染色体是基因载体的结论。

摩尔根是现代实验生物学的奠基人。他曾在肯塔基州立学院（肯塔基大学的前身）和约翰斯·霍普金斯大学攻读动物学，获得博士学位，曾任哥伦比亚大学、加利福尼亚理工学院的实验动物学教授，是美国全国科学院院长，美国遗传学会主席、实验动物学和实验医学学会会员。摩尔根一生致力于胚胎学和遗传学研究，因创立关于基因在染色体上以直线排列的理论，发现染色体遗传机制，而获得了诺贝尔生理学或医学奖。其著作有《进化与适应性变化》《评进化论》《遗传与性》《基因论》《蛙卵的发育：实验胚胎学导言》《实验胚胎学》和《胚胎学与遗传学》等。

摩尔根的一生是为科学奉献的一生。1866年9月25日，他出生于肯塔基州列克星敦。他自幼热爱大自然，童年时代起就有自己的兴趣和爱好，例如捕蝴蝶、偷鸟蛋、收集化石和矿物标本，等等。他漫游了肯塔基州和马里兰州的大部分山村田野，还曾经随美国地质勘探队进山区实地考察、采集化石。14岁时，他考进肯塔基州立学院预科，两年后升入本科，1886年春以优异的成绩获得动物学学士学位，同年秋天，进入约翰霍普金斯大学研究生院。入校报到前，摩尔根曾在马萨诸塞州安尼斯奎姆的一所暑期学校中接受短期训练，学到了不少关于海洋无脊椎动物的知识和基本实验技术。读研究生期间，他系统地学习了普通生物学、解剖学、生理学、形态学和胚胎学课程，并在布鲁克斯（W. K. Brooks, 1848—1908）的指导下从事海蜘蛛的研究。1888年，摩尔根的母校肯塔基州立学院对摩尔根进行考核后，授予他硕士学

位和自然史教授资格，但摩尔根没有接受聘任，继续攻读博士学位。

在约翰斯·霍普金斯大学读博期间和留校任教的岁月里，摩尔根始终保持着对生物学界进展的高度关注。当1900年孟德尔的遗传学研究被重新发现后，不断有遗传学的新消息传到摩尔根的耳朵里。摩尔根一开始对孟德尔的学说和染色体理论表示怀疑。他提出一个非常尖锐的问题：如果生物的性别肯定是由基因控制的，那么，决定性别的基因是显性的，还是隐性的？不论作答者怎样回答，都要面对一个难以解释的现象：在自然界中大多数生物的两性个体比例是1:1，而不论性别基因是显性的还是隐性的，都不会得出这样的比例。为了检验孟德尔定律，摩尔根曾亲自做了实验，他用家鼠与野生老鼠杂交，得到的结果五花八门，根本无法用定律解释；而关于染色体上有基因的说法，当时还只是猜测，用猜测的理论来解释孟德尔的遗传学说，对于坚持“一切通过实验”原则的摩尔根来说是不可信的。

怀疑归怀疑，摩尔根依然在自己的实验室里忙碌着。1908年，他开始用黑腹果蝇作为实验材料，研究生物遗传性状中的突变现象。果蝇属于苍蝇一类，但是比我们日常看到的苍蝇要小，体长不过半厘米，一个牛奶瓶就可以装下成百上千只果蝇。果蝇喜欢吃腐烂的水果，所以人们在夏日的水果摊前可以看到它们的身影，它们的名字也由此而来。作为实验材料，果蝇饲养容易，一点点香蕉浆就可以让它们饱食终日；果蝇繁殖力强，一天时间卵即可孵化为蛆，两到三天变成蛹，再过五天羽化为成虫，一年可以繁殖30代；果蝇细胞内的染色体很简单，只有4对8条，清晰可辨。第一批果蝇被摩尔根“关了禁闭”，他让手下的一名研究生在黑暗的环境里饲养果蝇，希望由于果蝇长期不用眼睛，而出现视力逐渐消失甚至眼睛萎缩或移位的品种。结果，连续繁殖了数十代，始终不见天日的果蝇还是瞪着眼睛。当第69代果蝇刚刚羽化出来时，一时睁不开眼睛，那个研究生兴奋地叫摩尔根去看。还没等两人为实验成功击掌欢呼时，那些果蝇便恢复了常态，大摇大摆地向窗口飞

去，留下目瞪口呆的师徒二人。在第二批实验中，摩尔根对这批果蝇“严刑拷打”，使用X光照射、激光照射，调节不同的温度，加糖、加盐、加酸、加碱，甚至不让果蝇睡觉，各种手段都用尽了，目的是诱发果蝇发生突变。一晃两年过去了，1910年5月，摩尔根在红眼的果蝇群中发现了一只异常的白眼雄性果蝇。他从来没有见过这样的类型，因此判断这只果蝇是罕见的突变品种。摩尔根及其同事、学生用这种果蝇继续做着实验。

1911年他提出了“染色体遗传理论”。果蝇给摩尔根的研究带来如此巨大的成功，后来有人说这种果蝇是上帝专门为摩尔根创造的。摩尔根发现，代表生物遗传秘密的基因的确存在于其生殖细胞的染色体上。而且，他还发现，基因在每条染色体内是以直线排列的，染色体可以自由组合，而排在同一条染色体上的基因是不能自由组合的。摩尔根把这种特点称为基因的“连锁”。摩尔根在长期的试验中发现，同源染色体的分离与结合，从而产生了基因的“交换”。不过，交换的情况很少，只占1%。连锁和交换定律，是由摩尔根发现的遗传学第三定律。他于20世纪20年代创立了著名的基因学说，并在1926年出版了其遗传学著作《基因论》。在其理论中，他揭示了基因是存在于染色体上的遗传单位，它能控制遗传性状的发育，也是突变、重组、交换的基本单位。但基因到底是由什么物质组成的，这在当时还是个谜。

《基因论》是一部遗传学著作，是遗传学发展史上一次伟大的飞跃。它包括以下主要内容：

1. 基因位于染色体上。因此，对生物体的性状可以单个地进行分析研究。基因论所有理论是以杂交子代的性状表现作为唯一依据的。也就是说，摩尔根所创立的理论，是对孟德尔遗传定律和染色体理论的继续和发展。

2. 生物所含基因的数量庞大，远超染色体的数量。因此，这些基因会以连锁群的形式出现：位于同一连锁群的基因按照连锁和交换定律将性状传递下去；位于不同连锁群的基因，会按照孟德尔遗传定律分离，再自由组合。

3. 同一连锁群的基因会在减数分裂时发生交换。在减数分裂的过程中，有序交换会在同源染色体的等位基因上发生，其结果便是得到重新组合的基因连锁群。在这个新的基因连锁群中，不同基因是按照不同的交换率进行交换的，而基因在染色体上是按一定位置和顺序成直线排列的。这样一来，基因位置图便不难作出。

总的说来，基因论是对个体的生殖质中成对要素的研究，即基因的研究。基因在染色体上互相联合，形成具有一定数目的基因连锁群，并控制着生物性状的表现。当生殖细胞趋于成熟之际，同对染色体上的等位基因按照分离定律彼此分离，使得每个生殖细胞仅含一组基因；而不同的基因连锁群内，其基因又依照自由组合定律进行配对。与此同时，在相对的两个连锁群中，有时也会出现基因的有序交换，其交换率既可证明基因连锁群内的要素以直线排列，也能由此计算出这些基因的相对位置。

具体说来，本书可分为遗传研究、突变研究、染色体研究和性别研究。

第一章到第四章，以孟德尔的遗传学基本原理引入，探究基因在染色体上的位置和作用，提出基因连锁群的概念及其交换机制；第五章到第七章，进一步研究了突变性状的起源，探究了突变性状和基因缺失之间的关系以及多等位基因；第八章到第十三章则是对染色体的大篇幅探索，主要是对由染色体数目的成倍增加得来的三倍体、四倍体、多倍体进行探讨，此外，还对因染色体不规则增减而出现的异倍体，以及种间杂交时染色体数目的变化进行了深入的探讨；第十四章到第十七章，对性别决定机制、性中型以及性逆转进行论述；第十八章到第十九章，对全书进行了回顾，并得出基因具有高度稳定性这一浓缩性结论。

此书的内容远不止此，怀着敬佩之心和求知之欲，让我们一同走进基因的世界。

胡志刚

2022年5月26日

## 目 录 CONTENTS

前言 / 1

导读 / 3

### 第一章 遗传学基本原理 / 1

孟德尔的两条定律 .....	(3)
连锁 .....	(10)
交换 .....	(13)
很多基因在杂交过程中会同时交换 .....	(17)
基因的直线排列 .....	(19)
基因论 .....	(21)

### 第二章 遗传粒子理论 / 23

### 第三章 遗传机制 / 31

孟德尔两条定律的机制 .....	(34)
基因连锁群数目和成对染色体数目 .....	(36)
染色体的完整性和连续性 .....	(37)
交换机制 .....	(39)

第四章 染色体与基因 / 43

第五章 突变性状的起源 / 55

第六章 突变基因的产生是否源于基因的缺失 / 69

隐性性状与基因缺失 .....	(72)
复原突变(返祖性)对解释突变过程的重要性 .....	(81)
源于多等位基因方面的证据 .....	(87)
结论 .....	(88)

第七章 同属异种中基因的位置 / 91

第八章 四倍体 / 99

四倍体是物种增加基因数量的方法之一 .....	(117)
-------------------------	-------

第九章 三倍体 / 119

第十章 单倍体 / 127

第十一章 多倍体序列 / 139

多倍体小麦 .....	(141)
多倍体蔷薇 .....	(148)
其他多倍体序列 .....	(152)

第十二章 异倍体 / 159

第十三章 种间杂交和染色体数目的变化 / 175

第十四章 性别与基因 / 185

昆虫型(XX-XY) .....	(187)
------------------	-------

鸟型 (WZ-ZZ) .....	(191)
雌雄异株显花植物的性染色体 .....	(195)
苔藓类的性别决定机制 .....	(197)

## 第十五章 其他涉及性染色体的性别决定方法 / 201

X染色体附着在常染色体上 .....	(203)
Y染色体 .....	(205)
成雄精子的退化 .....	(209)
通过去除二倍型卵细胞中的一条X染色体得到雄性 .....	(210)
在精子形成过程中偶然损失的一条染色体引起的性别 决定 .....	(212)
二倍体雌性和单倍体雄性 .....	(213)
单倍体的性别 .....	(218)
低等植物的性别及其定义 .....	(220)

## 第十六章 性中型 (或中间型) / 229

源于三倍体果蝇的性中型 .....	(231)
毒蛾中的性中型 .....	(233)
性器官不发达的雌蝶 .....	(236)

## 第十七章 性逆转 / 239

环境的改变 .....	(242)
与年龄相联系的性别变化 .....	(244)
蛙的性别以及性逆转 .....	(246)
雄蟾蜍的Bidder器官向卵巢逆转 .....	(254)
瘦蚊的性逆转 .....	(256)
鸟类中的性逆转 .....	(257)

切除鸟类卵巢的影响 .....	( 258 )
连体双生蝾螈的性别 .....	( 261 )
大麻的性逆转 .....	( 262 )

## 第十八章 基因的稳定性 / 267

## 第十九章 总结 / 285

染色体数目的改变和基因内部的改变所产生的效应 .....	( 287 )
突变是否源于基因退化 .....	( 292 )
基因是否属于有机分子一级.....	( 294 )

## 第一章 遗传学基本原理

现代遗传理论是通过将两个有着一种或多种不同性状的个体进行杂交之后，从杂交所得数据中总结出来的。这一理论主要研究遗传单位在相邻两代的个体间的分布情况。如同化学家提出的不可视原子，以及物理学家提出的不可视电子一样，遗传学家也提出了一种名为“基因”的不可视要素。在这一类比中，最核心的共同点在于物理学家、化学家和遗传学家都是根据实验所得的数据推导出各自的结论的。只有当现代遗传理论能帮助我们得出特定数字并根据这一特定数字做出定量预测时，它才有存在的价值。



现代遗传理论是通过将两个有着一种或多种不同性状<sup>[1]</sup>的个体进行杂交<sup>[2]</sup>之后,从杂交所得数据中总结出来的。这一理论主要研究遗传单位<sup>[3]</sup>在相邻两代的个体间的分布情况。如同化学家提出的不可视原子,以及物理学家提出的不可视电子一样,遗传学家也提出了一种名为“基因<sup>[4]</sup>”的不可视要素。在这一类比中,最核心的共同点在于物理学家、化学家和遗传学家都是根据实验所得的数据推导出各自的结论的。只有当现代遗传学理论能帮助我们得出特定数字并根据这一特定数字做出定量预测时,它才有存在的价值。这也是这一理论不同于以前的生物学理论的本质所在。以前的生物学理论,虽然也假设了不可视要素,但这些不可视要素的性质都是随意指定的。而基因论推陈出新,仅以数据作为唯一根据,并拟定各种单元属性。

## 孟德尔的两条定律

我们认为,格雷戈尔·孟德尔(G. Mendel, 1822—1884)<sup>[5]</sup>的功绩在于发现了遗传学的两条基本定律,从而为现代遗传理论奠定了基础。20世纪以来,相继有学者沿着同一方向继续深入研究,从而使得现代遗传理论有了更

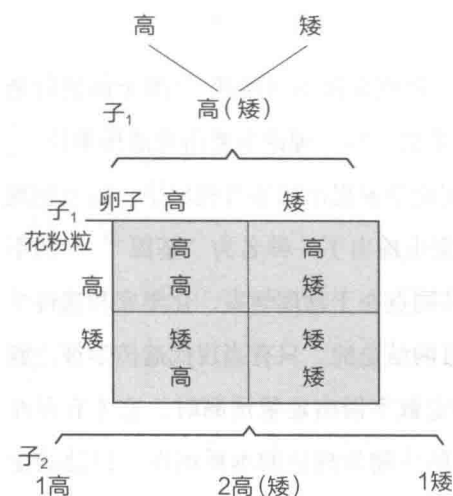
[1] 性状:指可遗传的发育个体和全面发育个体所能观察到的(表型)特征,包括生化特性、细胞形态或动态过程、解剖构造、器官功能或精神特性的总和。

[2] 杂交:这里指两个个体的配子进行融合,这是遗传学中常用的经典实验方法。这种方法可通过不同基因型的个体间的交配,取得某些由双亲基因重新组合而成的个体。

[3] 遗传单位:含特定遗传信息的一段核苷酸序列。

[4] 基因(遗传因子):遗传信息的基本单位。一般指位于DNA或某些RNA分子上能编码特定功能产物(如蛋白质或RNA分子等)的一段核苷酸序列。

[5] 孟德尔:奥地利生物学家。他出生于奥地利西里西亚(今属捷克)海因策道夫村,是遗传学的奠基人,被誉为“现代遗传学之父”。他通过豌豆实验,发现了遗传学三大基本定律中的两个,分别为分离定律和自由组合定律。



□ 图1

高茎豌豆和矮茎豌豆杂交，所得子一代都为高茎杂合子。子一代的配子（卵子和花粉粒）重新组合，所得后代如方格所示，杂合子二代中出现了3:1的高矮茎比例。

为广泛的基础，并日趋完善。孟德尔的发现，可以通过如下几个常见的例子加以说明。

他将高茎可食用豌豆和矮茎可食用豌豆（后文简称高茎和矮茎）进行杂交。它们的后代是杂合子<sup>[1]</sup>，子一代（杂交第一代）全都是高茎（如图1）。再使子一代自花受粉<sup>[2]</sup>，在孙代（子二代）中，高茎和矮茎的比例变为3:1。如果说，高茎豌豆的生殖细胞<sup>[3]</sup>中含有使豌豆表现出高茎性状的某种物质存在，矮茎豌豆的生殖细胞中含有使豌豆表现出矮茎性状的某种物质存在，那么

子一代杂合子中就该含有这两种物质。既然杂合子表现出的性状是高茎，那么很明显当这两种物质同时存在于同一株豌豆中时，高茎相对于矮茎是显性

[1] 杂合子：指同源染色体特定基因位上的两个不同等位基因的个体，如 Aa。杂合子交配所生后代会出现性状的分离。

[2] 自花受粉：指在同一朵花中，雄蕊的花粉落到雌蕊的柱头上，也叫自交。有的花不待花苞张开，就已经完成了受精作用，这种现象称为闭花传粉或闭花受精现象。自花受粉的植物必然是两性花，而且一朵花中的雌蕊与雄蕊必须同时成熟。自然界中自花受粉的植物比较少，如豌豆花便是典型的闭花受精植物。这是因为在其呈蝶形的花冠中，有一对花瓣始终紧紧地包裹着雄蕊和雌蕊。

[3] 生殖细胞：多细胞生物体内能繁殖后代的细胞的总称，包括从原始生殖细胞直到最终已分化的生殖细胞（精子和卵细胞），均为单倍体细胞，其中包含一条性染色体。