

基因论

THE THEORY OF THE GENE

[美] 托马斯·亨特·摩尔根 著

刘守旭 译



一部讲透基因知识的
——● 百科全书 ●——

陕西师范大学出版总社

非外借

基因论

THE THEORY OF
THE GENE

摩尔根的染色体理论代表着人类想象力的一大飞跃，他是可与伽利略和牛顿媲美的人物。

—— 沃丁顿 (英国遗传学家)

摩尔根的发现……像雷鸣一般震惊了学术界，比之孟德尔的发现毫不逊色，它迎来了滋润我们整个现代遗传学的骤雨。

—— 赫尔曼·约瑟夫·缪勒 (诺贝尔生理学或医学奖获得者)

就像达尔文对动物物种进化的洞见首次使19世纪的生物学成为一门描述科学一样，摩尔根关于基因及其在染色体上位置的发现帮助生物学转变为一门实验科学。

—— 埃里克·坎德尔 (诺贝尔生理学或医学奖获得者)

上架建议：经典·社科

ISBN 978-7-5695-3431-3



9 787569 534313 >

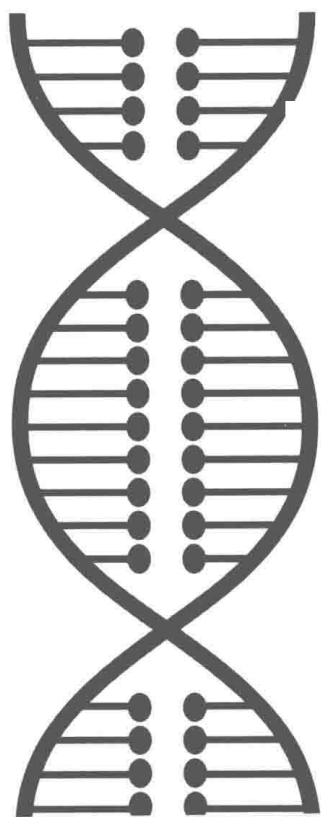
定价：69.00元

基因论

THE THEORY OF THE GENE

[美] 托马斯·亨特·摩尔根 著

刘守旭 译



陕西师范大学出版总社

图书代号 SK24N0107

图书在版编目 (CIP) 数据

基因论 / (美) 托马斯·亨特·摩尔根著; 刘守旭译. —西安: 陕西师范大学出版总社有限公司, 2024. 4
ISBN 978-7-5695-3431-3

I. ①基… II. ①托… ②刘… III. ①基因—理论
IV. ①Q343.1

中国国家版本馆 CIP 数据核字 (2023) 第 006047 号

基因论

JIYIN LUN

[美] 托马斯·亨特·摩尔根 著 刘守旭 译

出版人 刘东风

特约编辑 白琪

责任编辑 高歌

责任校对 陈柳冬雪

封面设计 王鑫

出版发行 陕西师范大学出版总社
(西安市长安南路 199 号 邮编 710062)

网 址 <http://www.snupg.com>

印 刷 小森印刷霸州有限公司

开 本 787 mm×1092 mm 1/16

印 张 14

字 数 196 千

版 次 2024 年 4 月第 1 版

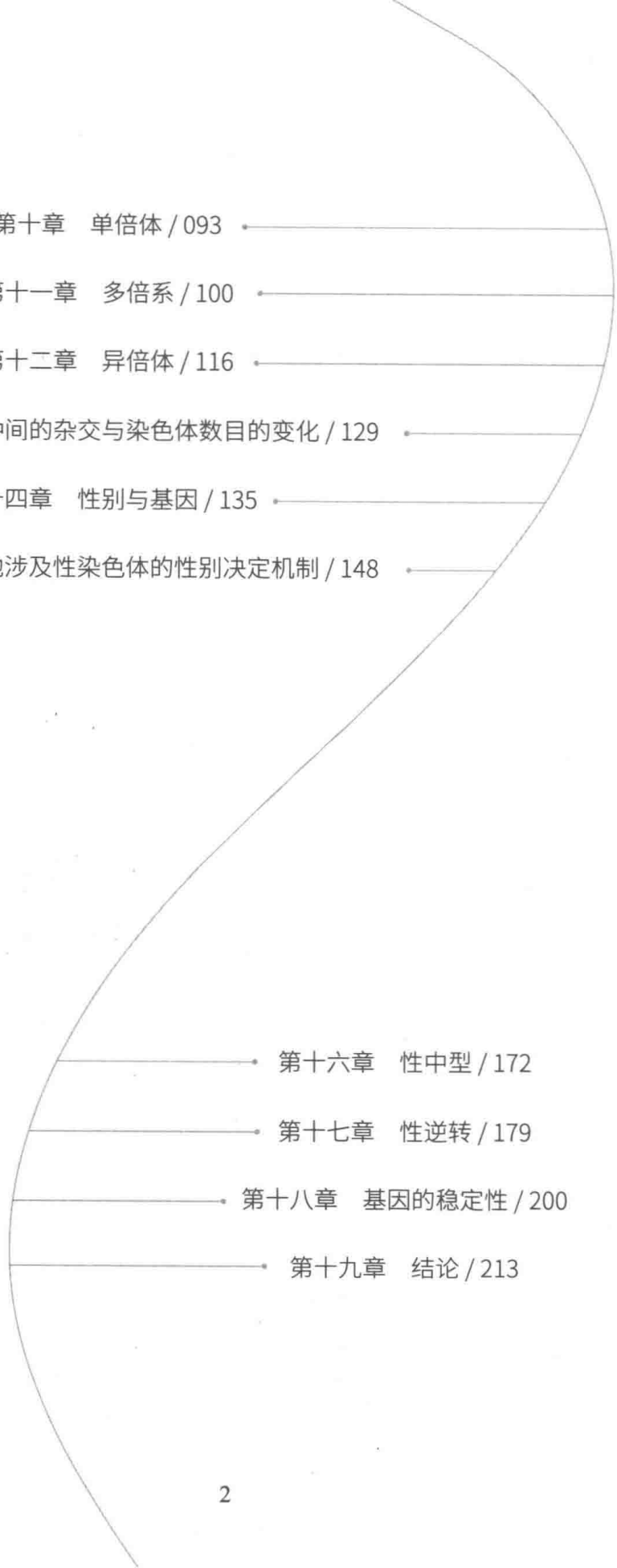
印 次 2024 年 4 月第 1 次印刷

书 号 ISBN 978-7-5695-3431-3

定 价 69.00 元

目 录

- 第一章 遗传学基本原理 / 001
- 第二章 遗传粒子理论 / 017
- 第三章 遗传机制 / 021
- 第四章 染色体与基因 / 030
- 第五章 突变性状的起源 / 039
- 第六章 隐性突变基因的产生是由基因缺失引起的吗? / 048
- 第七章 近缘物种基因的位置 / 064
- 第八章 四倍体 / 071
- 第九章 三倍体 / 087



第十章	单倍体 / 093
第十一章	多倍系 / 100
第十二章	异倍体 / 116
第十三章	物种间的杂交与染色体数目的变化 / 129
第十四章	性别与基因 / 135
第十五章	其他涉及性染色体的性别决定机制 / 148
	第十六章 性中型 / 172
	第十七章 性逆转 / 179
	第十八章 基因的稳定性 / 200
	第十九章 结论 / 213

第一章

遗传学基本原理

现代遗传理论是基于具有一种或多种不同性状的两个个体杂交得出的数据推演出的。该理论主要研究个体间呈现出来的遗传单位代际分布情况。正如化学家假定存在看不见的原子、物理学家假定存在看不见的电子一样，遗传学者也假定存在看不见的基本元素，并将其称为基因。这一类比成立的关键在于，他们都是从量化的数据中得出结论。这些理论得以成立的前提在于，它们能够帮助我们做出某种基于量化数据的预测。在这种意义上，基因理论与以往生物学理论的区别在于，虽然以往的生物学理论也假定存在看不见的基本单位，但它认为这些单位的性质是任意的，基因理论则以量化数据为唯一依据来指定基因单位的性质。

孟德尔两大定律

孟德尔 (Mendel) 的贡献在于发现了作为现代遗传理论基石的两条基本定律。在整个 20 世纪，其他学者的持续努力引领我们在这一方向上不断深入，并使得建立在更广阔基础上的精密理论阐释成为可能。一些常见的事例可以用来证明孟德尔的发现。

孟德尔把一种食用豌豆的高株品种与矮株品种杂交，得到的第一代杂交种 (子代) 都为高株 (图 1-1)。经过子代自花受精，得到的第二代

(孙代) 则出现高株和矮株，高矮数量比例为 3:1。如果高株品种的生殖细胞中含有促成高株性状的遗传物质，矮株品种的生殖细胞中携带促成矮株性状的遗传物质，其杂交种将既包含高株遗传物质，也包含矮株遗传物质。那么，高株杂交种则意味着高株遗传物质支配矮株遗传物质，高株遗传物质呈显性，相应地，矮株遗传物质呈隐性。

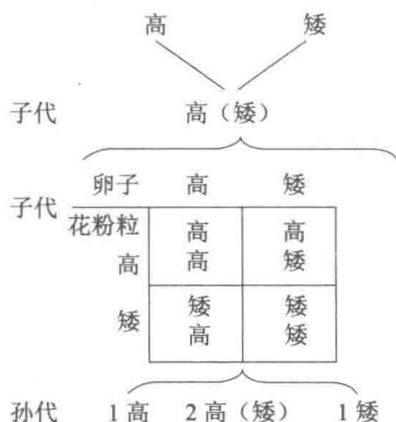


图 1-1 高株豌豆与矮株豌豆的遗传

注：高株豌豆与矮株豌豆杂交，得到第一代（子代），即高（矮）杂交种，子代的配子（卵子与花粉粒）经过再结合，以 3:1 的高矮比例产生第二代（孙代）。

孟德尔指出，子代中出现 3:1 的高矮比例可以用一个简单的假说来解释，如果在卵子与花粉粒将要成熟时，将高株遗传物质与矮株遗传物质（二者并存于杂交种内）分离，那么将有一半卵子含有高株遗传物质，另一半卵子含有矮株遗传物质（图 1-1），花粉粒与之同理。任一卵子与任一花粉粒在同等机会下相遇受精，平均而言，将获得 3:1 的高矮分布比例，也就是说，当高株与高株受精时会得到高株，高株与矮株受精会得到高株，矮株与高株受精依然得到高株，只有当矮株与矮株受精时，才可以得到矮株。

孟德尔对这一假说进行了简单测试，让杂交种与隐性型回交，如果杂交种的生殖细胞具有高、矮两种类型，那么，其子代也应该具有高、矮两种类型，并且在数量上各占一半（图 1-2），测试结果证实了假说。

		卵子	矮	矮
		花粉粒		
子代	高	矮高	矮高	
	矮	矮矮	矮矮	

图 1-2 杂交种豌豆回交亲本隐性型

注：子代杂交种高（矮）豌豆与亲本隐性型（矮）回交，会得到同等数量的高株与矮株后代。

同样，人类眼睛颜色的遗传也可以用来阐释高株、矮株豌豆所表现出的这种关系。蓝眼与蓝眼配对，只能得到蓝眼子代；褐眼与褐眼结合，只能得到褐眼子代，前提是二者的祖先都是褐眼。如果一个蓝眼与一个纯种褐眼配对，其后代将是褐眼，如果两个具有这种亲缘关系的褐眼个体配对，其后代拥有褐眼与蓝眼的比例将是 3:1。（图 1-3）

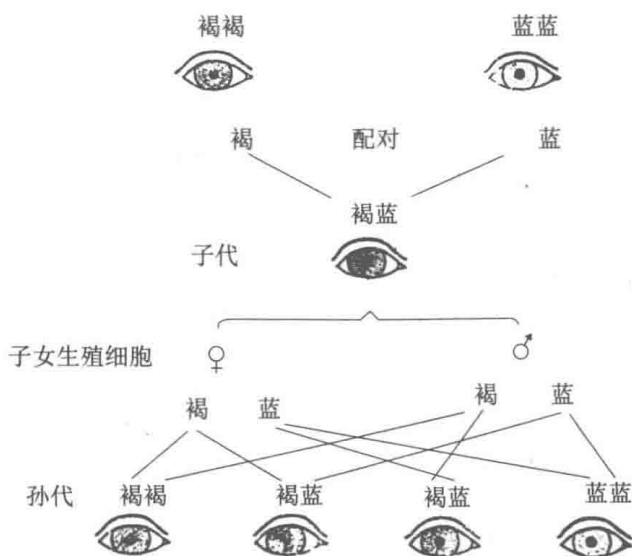


图 1-3 褐眼与蓝眼的遗传

注：人类褐眼（褐褐）与蓝眼（蓝蓝）配对遗传。

如果一个杂交种褐眼个体（子代褐蓝）与一个蓝眼个体婚配，其子女为褐眼与蓝眼的概率各占一半。（图 1-4）

卵子	蓝	蓝
精子 褐	蓝 褐	蓝 褐
蓝	蓝 蓝	蓝 蓝

图 1-4 杂交种回交隐性蓝眼个体

注：含有蓝眼要素的褐眼杂交子代个体与隐性型蓝眼回交，能够得到相同数目的褐眼与蓝眼后代。

有些杂交例证或许可以为孟德尔第一定律提供更重要的支撑，如红花紫茉莉与白花紫茉莉杂交，杂交种是粉色花，如果这些粉色花杂交种自花受精，孙代中，一些会像祖代一样开红色花，一些会像杂交种一样开粉色花，还有一些像其他祖代一样开白色花，三者的比例是 1:2:1。（图 1-5）当红色生殖细胞与红色生殖细胞结合，一种原有的亲代花色基因恢复；当白色生殖细胞与白色生殖细胞结合，另一种亲代花色基因恢复；而当红色与白色生殖细胞或白色与红色生殖细胞结合时，杂交种混合的情形就会出现。所有的第二代（孙代）有色植株与白色植株比例为 3:1。

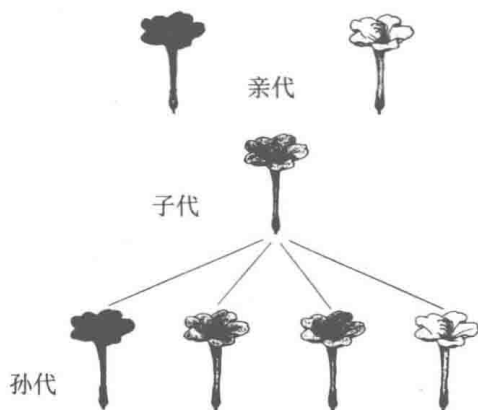


图 1-5 紫茉莉花色的遗传

注：红花紫茉莉与白花紫茉莉杂交，得到粉色子代，并且存在 1 红、2 粉、1 白的孙代比例分布。

有两点需要注意，我们预计红花孙代与白花孙代个体可以产生纯种后代，因为它们分别含有红花要素或者白花要素，但粉色孙代不应该产

生粉色后代，因为它们同时含有红花要素与白花要素（图 1-6），这与杂交一代相同。当我们对这些植物进行检验时，这些结论都是正确的。

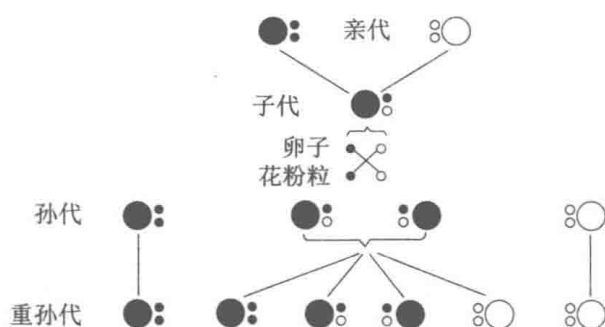


图 1-6 图 1-5 所示杂交的基因分布

注：前面阐释了红花紫茉莉与白花紫茉莉杂交中生殖细胞的演变过程（图 1-5），小黑圆点代表产生红花的基因，小白圆点代表产生白花的基因。

到目前为止，现有结果只能告诉我们，杂交种生殖细胞中来自父母双方的遗传物质是分离的，单从这一证据，这些结果可以解释为红花与白花植株在遗传上具有整体性。

另一个实验进一步阐释了这一问题。孟德尔将结黄色圆润种子的豌豆植株与结绿色褶皱种子的豌豆植株杂交，从其他杂交事例中我们知道，黄色种子与绿色种子是一对相对性状，其杂交孙代具有 3:1 的比例关系，同时，圆润种子与褶皱种子构成另一对相对性状。

在这一实验中，后代都是黄圆型（图 1-7），子代自交之后，按照 9:3:3:1 的比例产生黄圆、黄皱、绿圆、绿皱这四种个体。

孟德尔指出，如果黄、绿要素的分离与圆、皱要素的分离彼此独立，那么这里提到的数据就可以得到解释，也就是杂交种在遗传上会产生黄圆、黄皱、绿圆、绿皱这四种生殖细胞。（图 1-8）



图 1-7 黄圆与绿皱豌豆的遗传

注：该图说明了两对孟德尔式性状的遗传，即黄圆豌豆与绿皱豌豆。该图的下端，显示了四种孙代豌豆类型，即黄圆与绿皱两种原始型，以及黄皱与绿圆两种再结合型。

		卵子			
		黄圆	黄皱	绿圆	绿皱
精子	黄圆	黄圆 黄圆	黄皱 黄圆	绿圆 黄圆	绿皱 黄圆
	黄皱	黄圆 黄皱	黄皱 黄皱	绿圆 黄皱	绿皱 黄皱
	绿圆	黄圆 绿圆	黄皱 绿圆	绿圆 绿圆	绿皱 绿圆
	绿皱	黄圆 绿皱	黄皱 绿皱	绿圆 绿皱	绿皱 绿皱

图 1-8 两对性状的基因分布

注：该图说明，当子代杂交种的四种卵子与四种花粉粒结合，将得到十六种孙代再结合类型（从黄圆到绿皱）。

如果这四种卵子与花粉粒随机受精，将会有十六种组合可能，黄色是显性，绿色是隐性，圆形是显性，褶皱是隐性。这十六种组合将会分成四类，按 9 : 3 : 3 : 1 的比例构成。

实验结果显示，不能假定在杂交种中，亲代生殖物质都是分离的。有些情况下，参与杂交时黄色、圆形性状是在一起的，杂交之后二者却是分离的。绿色、褶皱也一样。

孟德尔进一步指出，当有三对甚至四对性状杂交时，在杂交种生殖细胞中性状要素不受干预地相互结合。

似乎不管有多少对性状参与特定杂交，这一结论都是成立的。这意味着有多少种性状组合可能，生殖物质中就有多少对互不干涉的要素。进一步研究表明，孟德尔关于自由组合的第二定律在运用时有着更为严格的限制，因为很多要素之间并不能自由组合，一些参与杂交时就聚合在一起的固定要素，在杂交后代中也聚合在一起。这种现象叫作连锁。

连 锁

孟德尔的论文在 1900 年被重新发现。四年后，贝特森 (Bateson) 与庞尼特 (Punnett) 的报告指出，他们的观察结果并没有得到预期的两对独立性状自由配对时应有的数字结果。例如，当具有紫花和长形花粉粒的香豌豆植株与具有红花和圆形花粉粒的香豌豆植株杂交时，这两种性状类型联合参与杂交，但在杂交后代中联合出现的情形却比预期的紫红与圆长自由配对时应该出现的情形更为频繁。(图 1-9) 他们指出，之所以产生这一结果，是因为那些来自各自父母的紫、长、红、圆性状在组合时相互排斥。现在这种关系被称为连锁，指的是当某些性状联合参与杂交时，它们倾向于在后代中也保持联合状态，或者从反面说，某些性状对之间的组合并不是随机的。

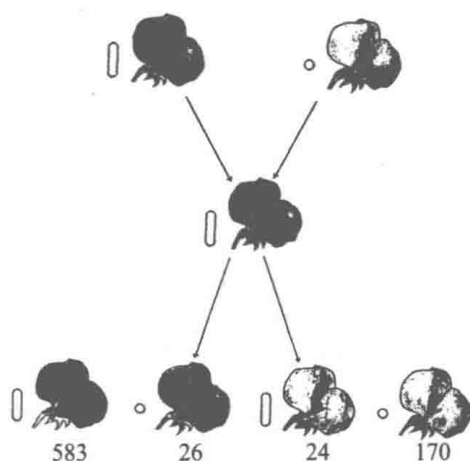


图 1-9 香豌豆两种连锁性状的遗传

注：图示紫花、长形花粉粒的香豌豆与白花、圆形花粉粒的香豌豆杂交。在该图下部，显示了孙代的四种个体类型以及它们的比例关系。

就连锁而言，生殖物质的分配似乎是有限的。例如，我们已知的黑腹果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 大约有四百种新变异类型，但这些类型只能归为四种性状群。

前述果蝇的四个性状群中，有一组性状的遗传与性别存在连锁关系，我们将其表述为“性连锁”。果蝇大约有一百五十种性连锁的突变性状，其中有一些体现在眼睛颜色的变异上，有一些与眼睛的形状或大小有关，或者体现在小眼分布的规律性方面。其他性状有的与身体颜色有关，有的关系到翅膀形状，有的关系到羽翅的脉络分布，也有一些会影响到覆盖身体的刺与绒毛。

第二个性状群大约有一百二十种连锁性状，包括身体所有部位的变化，但都与第一性状群产生的影响不同。

第三个性状群大约有一百三十种连锁性状，也涉及身体的所有部位。这些性状与前述两个性状群中的性状都不同。

第四个性状群规模较小，只有三种性状：第一种与眼睛大小有关，在极端情形下会导致眼睛完全消失；第二种涉及翅膀的姿态；第三种与绒毛长短有关。

下面的例子可以说明连锁性状是如何遗传的。一只具有黑色蝇身、紫眼、痕迹翅、翅基有斑点的四种连锁性状（属于第二个性状群）的雄性果蝇，与一只具有灰色蝇身、红眼、长翅、没有斑点等正常相对性状的野生型雌性果蝇杂交，其子代都是野生型的。其中一只雄性子代^[1]与一只具有四种隐性性状（黑色蝇身、紫眼、痕迹翅、翅基有斑点）的雌性杂交，孙代只有两种类型：一半像一种祖代一样具有四种隐性性状，另一半像另一种祖代一样属于野生型。（图 1-10）

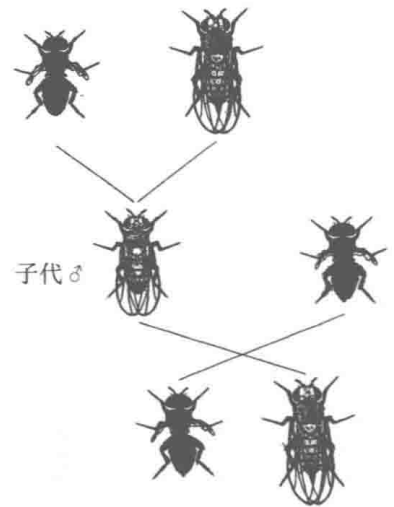


图 1-10 果蝇四种连锁性状的遗传

注：黑色蝇身、紫眼、痕迹翅和翅基有斑点四种连锁隐性性状与野生型正常等位性^[2]的遗传。雄性子代与隐性雌性杂交，孙代（该图下部）只得出两种祖代结合类型。

[1] 由于雌性个体的这些性状不完全连锁，因此有必要选取雄性果蝇作为实验对象。（若无特别说明，本书脚注均为原著作者注）

[2] 等位性是指等位基因之间的相互关系，如上述果蝇的黑身、灰身便互为等位性。——译者注

两组相对（或等位）连锁基因参与杂交，当雄性杂交种的精细胞成熟时，一组连锁基因进入一半精细胞，另一组与野生型相对的等位基因进入另一半野生型精细胞。雄性杂交子代与具有四种隐性基因的纯种雌性杂交，就可以发现前述两种精细胞的存在。隐性雌蝇的所有成熟卵子，都包含一组四个隐性基因。任一卵子与带有一组显性野生型基因的精子结合，将得到野生型果蝇；任一卵子与一个带有四个隐性基因（与这里所使用的雌蝇的基因相同）的精子结合，将得到一只黑色蝇身、紫眼、痕迹翅、翅基有斑点的果蝇。这是两种孙代个体的产生方式。

交 换

连锁群内的基因并不总是像我们刚刚提到的例子中所讲的那样处于完全连锁的状态。事实上，在同一杂交情形下的雌性子代中，一个系列的隐性性状中有些性状可能与另一系列的野生型性状相互交换。不过，由于这些性状在更多时候保持连锁而非交换，所以仍可以说它们是连锁的。这种连锁群之间的相互交换作用称为交换。这意味着，在两个相对的连锁系列之间，大量基因可以进行一种有规律的交换。对这一过程的理解是弄清接下来将要阐释的很多问题的关键，所以列举几个交换的例子加以说明。

当一只具有黄翅、白眼两种隐性突变性状的雄性果蝇，与一只具有灰翅、红眼性状的野生型雌蝇交配时，其子代无论雌雄都具有灰翅、红眼性状。如果雌性子代与具有黄翅、白眼隐性性状的雄性交配，将会产生四种类型的孙代。两种与祖代相似，具有黄翅、白眼或灰翅、红眼，这两种在孙代中总共占到 99%。（图 1-11）在杂交过程中，联合参与杂交的性状在孙代中又联合出现的比例要高于孟德尔第二定律（自由组合定律）的预计。此外，在杂交二代中还产生了两种其他类型的果蝇（图 1-11）：一类为黄翅、红眼，另一类为灰翅、白眼，二者在杂交孙代中总

共占 1%。这就是交换型，代表了两个连锁群之间的相互交换。

将同样的性状按照不同的方式组合可以进行类似的实验。如果一只黄翅、红眼雄蝇与灰翅、白眼雌蝇交配，那么其雌性子代具有灰翅、红眼性状。如果其雌性子代与具有黄翅、白眼两种隐性突变性状的雄蝇交配，将会得到四种果蝇。其中两种与其祖父母类似，并在孙代中占 99%。另外两种是新的组合，即交换型：一种是黄翅、白眼，另一种是灰翅、红眼，二者在孙代中总共占 1%。（图 1-12）

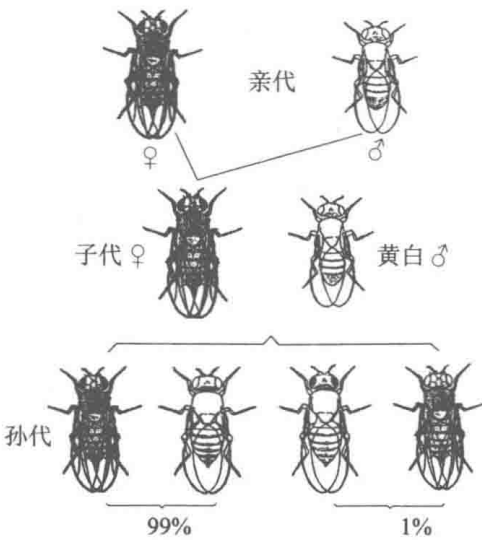


图 1-11 果蝇两种性连锁性状的遗传

注：两种连锁的隐性性状白眼、黄翅与其正常的等位性状红眼、灰翅的遗传。

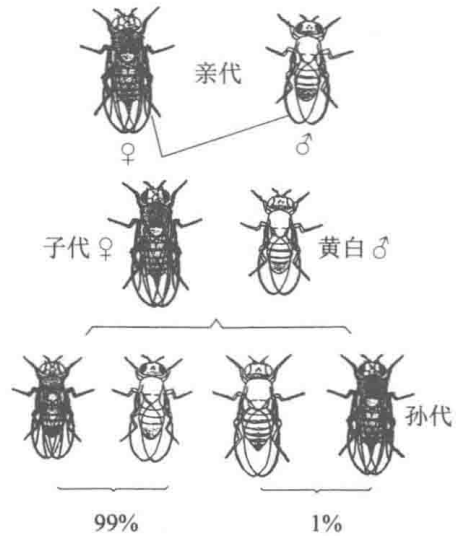


图 1-12 图 1-11 中相同性状在相反组合中的遗传

注：两种连锁性状与图 1-11 的相同，不过此例是相反组合，即红眼、黄翅与白眼、灰翅的遗传。

这些结果表明，不管杂交时两种性状如何组合，它们之间的交换率都是相同的。如果两种隐性性状联合参与杂交，它们在杂交子代中也倾向于联合出现。这种关系被贝特森与庞尼特称为联偶。如果两种隐性性状分别来自双方父母，那么它们倾向于在杂交子代中分开出现（分别与最初联合参与杂交的显性性状结合），这种关系叫作相斥。但就刚才两个杂交实验而言，这些关系不是两种不同的现象，而是同一情形的不同表现。换句话说，这两种连锁性状参与杂交，最终倾向于联合出现，这与

它们是显性还是隐性无关。

其他性状给出不同的交换占比。例如，具有白眼、细翅两种隐性突变性状的雄蝇，与红眼、长翅的两种性状野生型果蝇交配，其子代将具有长翅、红眼两种性状。如果雌性子代与白眼、细翅雄蝇交配，孙代将有四种类型。两种祖父母型在孙代中占 67%，两种交换型在孙代中占 33%。（图 1-13）

下面这一实验具有更高的交换率。白眼、叉毛雄蝇与野生型雌蝇交配，其子代为红眼、直毛。如果雌性子代与白眼、叉毛雄蝇交配，将得到四种个体类型。孙代中祖父母型占 60%，交换型占 40%。（图 1-14）

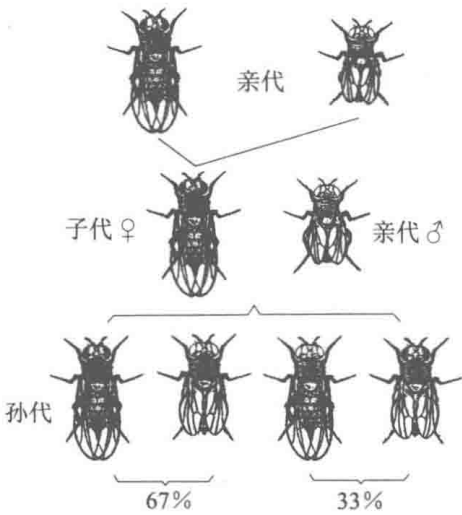


图 1-13 白眼、细翅果蝇的遗传（回交）

注：白眼、细翅与红眼、长翅两种性连锁性状的遗传。

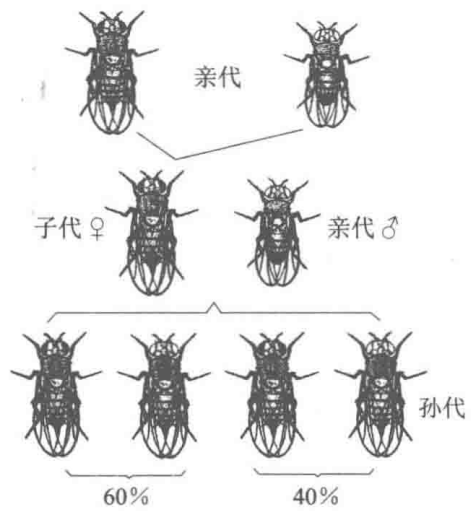


图 1-14 白眼、叉毛果蝇的遗传

注：白眼、叉毛与红眼、直毛两种性连锁性状的遗传。

一项关于交换的研究表明，所有交换发生的占比都有，最高达 50%。如果交换发生的占比能够达到 50%，那么这一数字结果就与自由组合发生时的数字结果相同。即便这些性状处于相同的连锁群，也不会出现连锁关系。不过，两种性状处于同一性状群的关系可以通过它们各自与同一群内第三性状的共同的连锁关系来表明。如果能够发现 50% 以上的交换率，交换组合出现的概率就会大于祖父母型，一种相反情形的连锁就会出现。