

学校的理想装备

电子图书·学校专集

校园网上的最佳资源

# 遗传的观念

  
e-BOOK  
网络资源 中国风

## 引 言

遗传学是研究生物的遗传和变异规律的一门科学。1990年，孟德尔遗传定律的重新发现，标志着遗传学开始从生物科学中分化出来，成为一门独立的实验性科学。虽然遗传学在生物科学中是一门年轻的分支学科，然而人类对生物的遗传和变异现象的认识，则可追溯到远古时代。随着人们对自然现象认识的不断深化，实验材料的不断积累以及实验方法的变革，遗传学已从原来描述性的科学发展成为一门可用公式、模型、数量定量地表达生物遗传和变异规律的准确性科学，人们的遗传观念也在不断地改变和发展着。

几千年来，人们对生物界（包括人类本身）的生殖、发育、遗传和变异现象的认识发展过程中，提出了各种理论假说、各种学术观点，并由此而发展成见解不同的学派。虽然有些理论假设被后人看作是错误的或不全面的，但是，它们所包含的合理成分却被后人批判地继承下来，经过修改和更正，提出一些新的理论假说。科学也就在这种后浪推前浪的前进过程中得到了发展。回顾遗传学史上各种理论假说的嬗替演变，我们对遗传观念的发展就会有一个比较清晰的历史线索，并看到它们之间思想的连续性。

我们对这门科学的历史进化过程中遗传思想的概括了解，有利于接受前人的经验和知识，并对我们今后更深入地认识和揭示遗传的规律性有一定的借鉴和启示作用。

## 遗传的观念

## 一 早期遗传思想的萌芽

二十世纪是人类历史上一个光辉灿烂的时代。在这一世纪里，科学与技术的发展突飞猛进，现代遗传学的发展同样是迅猛异常，它为本世纪生物学带来了革命性的变化。遗传学与物理学、化学的结合开创了分子生物学时代，遗传工程则是这个时代的宠儿，它开辟了遗传学应用于生产实践和人类生活的新纪元，标志着人类能够掌握和控制生物的遗传和变异，成为遗传学造福于人类的一个重大突破。当我们看到遗传学的这些成就时，我们会不禁赞美人类的智慧。但是，我们不能忘记我们祖先的功绩，我们今天在遗传学上的一些重大突破，就其思想渊源上说，都与我们祖先早就孕育着的一些原始朴素的遗传观念有关，这些观念来自于生活和生产实践。从认识论上看，早期的朴素的遗传思想都是直观的猜测，而且其中难免包含一些神秘的成分。

### （一）生殖和繁殖方面的经验认识

从遗传学的发生和发展的历史来看，遗传学与社会实践的关系是相当密切的。从历史的记载来看，早在公元前二千年到一万年，在埃及和美索不达米亚，以及北伊拉克近东地区，人类出于生存的需要，就已经自发地利用所积累的生物遗传和变异现象的认识，对野生动物进行驯化，并从原型生物中选育家养动物和谷类作物，改良了生物的生活习性。在这过程中，人们必然发现生物的遗传性变异，这就为形成新品种提供了丰富的材料。在驯养和栽培作物的过程中，人们选择一些具有较高经济价值的变异个体，并在保存和改进这些优良变种的过程中，逐渐积累了有关分离和繁殖的知识，终于懂得了怎样保存优良的性状。由此，自然地联想到在人类中，为什么子代像亲代而又不完全像亲代的遗传变异现象。

对这些现象的经验认识，往往集中在史诗、歌谣、神话和谚语中，也有些是在宗教的教喻中作为万古不变的教喻流传下来的，例如在印度教的教经中，记载着指导人们选择妻子和选择新郎的原则。它要求一个男子在选择妻子时，姑娘不仅要漂亮，还要身体健康，没有疾病，性格端淑，明眸净肢，不患任何“遗传病”，例如痔疮、肺病、消化不良、癫痫和麻疯等病。并在婚前要调查她的家史，要求他的家族中也没有患这类疾病的人。同样，作为一个好丈夫，也必须身心健康，因此也要调查他的生身父母。他们认为，嫡亲儿子避不开他的血统，一定会继承他父母的特性。并认为最好的家族是父母双方连续十代都是身心两健和建立丰功伟绩又声誉卓著的，这种门当户对的婚姻，亲代好的特性必定会遗传给下一代。

在曼奴法典中写道：“一位妇女生下的儿子，总是赋有他的生身父亲的特性，以及嫡亲儿子继承了他的父亲、母亲或父母双方的坏的特性，他永远也不可能避开他的血统。”同样，在印度的神话和古印度的典籍中，也都有着人的精力、气力和智力等特性都是可以遗传的记载。

二千多年前，古代希腊的一些思想家在对浩瀚的宇宙以及生命起源等重大问题的哲学猜测中，引出了对生男育女、生殖和遗传现象的种种臆想。在涉及到生殖和遗传本性中，最直接反映的是“优生”的概念，它既在诗人的作品中，也在思想家、政治家的施政纲领中记载着。

例如，荷马的伟大史诗《伊里亚特》及《奥德赛》等作品，都表明贵族

这个社会阶层是上帝安排的，它是社会的主柱，贵族所具有高贵门第的体质特征，如胆略、勇敢和才能都能遗传下去。为了保持这个阶级的纯洁性，贵族只限于这个阶级内部进行通婚。否则，“掺杂”一些坏的血统，贵族的所有“高贵品质”的特性就会逐渐消退。

哲学家柏拉图在他的代表作《理想国》中，比较集中地反映了那个时期的优生思想。柏拉图强调，为了国家的兴盛，国家应该对个人的婚姻关系加以干预，在生殖方面加以控制。他主张用最严格的法律，保持这个“理想”国家的政治、经济等方面兴旺发达。他在书中强调指出，必须对那种衰弱、有病的低能个体给以处死。那种酗酒、淫乱的、道德低下的以及体质衰弱的、甚至有不治之症的低等臣民，绝对不能与优秀臣民通婚，应把他们分散于孤岛上，以防其繁殖，避免这些坏特性在男女性交时传给了子代。

古时，斯巴达族人有个风俗：当婴儿一出生时，就用葡萄酒给以沐浴，如果婴儿安然无恙，表明这孩子具有强健的体质，就将其留下；有的婴儿受不了这种“洗礼”，表明是体弱者，应予处死淘汰，以此“去劣存优”，保持种族的强盛。自古以来，人们在经验中似乎觉得，具有良好的体质和优良的遗传素质的人组成的社会，社会趋于安定，国家兴旺发达。在人类历史上，记载着不少关于选择优秀个体和淘汰劣质个体，从而提高遗传素质的一系列具有优生意义的措施和法规。

例如，在许多原始部落里，有一种不成文的规定，凡是发现生下来的孩子是畸形、残废的，一律处死，任何人都不准带养。同时，在婚姻关系上，禁止直系之间的通婚。他们已意识到这些措施能保证氏族的繁荣昌盛。在我国春秋战国时代的典籍中，就有禁止近亲结婚的条文，记载着“男女同姓，其生不蕃”的说法，表明那时人们已经认识到近亲结婚的危害性，它不利于子孙后代健康地繁衍，并强调为谋子孙的昌盛、民族的强大，规定五代之内的家族成员不得婚配。显然，从古希腊人的这些见解中可以看到，古代人们在生殖和遗传问题的认识上，已经有了体质和精神两个方面的特性遗传传递的见解。这种见解被统治阶级用以保持世袭统治的地位，希望让那些对国家特别有“贡献”的贵族能够世代繁殖下去。

## （二）古希腊哲学家的遗传观

对遗传现象的认识，到了古希腊有了初步的发展。那时候，有的哲学家同时也是自然科学家，他们既从事抽象的思辨，也对自然现象进行直接观察。他们的认识方法是建立在直观和想象的基础上，试图对自然现象给予哲学上的猜测和说明。但是由于古希腊一些进步的哲学家具有朴素唯物主义和朴素的辩证法观点，他们能从总的联系上来观察自然界，提出了一些天才的思想。而这些“天才的自然哲学的直觉”却孕育着现代科学的一些基本思想。所以恩格斯对古希腊的自然哲学给予很高的评价。他指出：“在希腊哲学的多种多样的形式中，差不多可以找到以后各种观点的胚胎、萌芽。因此，如果理论自然科学想要追溯自己今天的一般原理发生和发展的历史，它不得不回到希腊人那里去。”古希腊的自然哲学体系是包罗万象的，一些古希腊的哲学代表人物在生殖和遗传概念上，以哲学的猜测提出一些较系统的假设。它们

在今天看来虽说是微不足道的，但确实是以后二千多年的近代遗传理论的原胚。

原子论学派奠基人留基伯 (Leucippus, 鼎盛时期, 约公元前 440 年) 是把原子确定为基本元素的第一个哲学家。他认为世界是由无穷个具有千姿百态形状、有着同样性质的, 且不可分割、它们在空间永无休止地运动着的细小微粒, 即原子组成的。

而生命体的产生和死亡取决于这些微粒的排列位置和聚合状态。显然, 这种对生命的哲学猜测已经摆脱了超自然力的信仰, 而具有物质第一性的朴素的观念。

如果说留基伯奠定了原子论的基础的话, 那么进一步论述、阐明原子理论的真正含义的是他的学生德谟克利特。德谟克利特和留基伯有相似的哲学观。他也假设宇宙是由空间和原子所组成。他认为原子是永恒的, 既不会改变也不会毁灭, 在整个空间处于永恒的运动之中。原子的结合促使事物的形成; 原子的分离导致事物的毁灭。正由于原子的结合和分离造成了事物的多样性。

德谟克利特还认为, 原子里面没有空间, 因此这是不可再分不可穿透、紧密结实的。但是, 混合物是可分的, 因为组成混合物的原子之间有空间, 无限的分解和组合造成了原子形状的千姿百态。

德谟克利特 (Democritus, 约公元前 470—前 370)。古希腊重要的哲学家, 其生平资料可靠性甚差, 可能是色雷斯阿布德拉一位富有的公民, 曾游历东方, 享有高龄。他的著作达 73 种, 内容涉及广泛, 几乎包括人类知识的一切部门。他在宇宙原子论的发展方面作出了卓越的贡献。德谟克利特是进一步用原子论来阐明生殖问题。他认为生育的作用就是释放出一个胚种, 这个胚种的所有部分都是由原子所组成, 并且按照双亲的身体预先形成的, 因而在双亲性交过程中, 由双亲释放出无数原子群, 它们以不同的速度朝着一个目标——子宫方向运动。如果首先达到子宫的是父方的胚种, 那末下一代的性别就是男性的, 反之则是女性的。这种理论显然不能解释生物体的遗传和变异的各种复杂现象, 但是, 他粗犷地提出了生殖物质是由上代到下代通过遗传物质传递的, 这种观点对公元前五世纪的古希腊哲学家希波克拉底所发展的泛生论有着强烈影响。

在古希腊哲学家中, 关于生殖和遗传的思想对后世影响最深远的要推为希波克拉底和亚里士多德。

## 1. 希波克拉底及其泛生论

希波克拉底 (Hippocrates, 约公元前 460—前 377) 是古希腊的一位著名医生, 被誉为医学之父。关于他的可信的材料甚少, 仅知他出身于科斯的世医家庭, 身材矮小, 医术超群, 他曾游历希腊及小亚细亚, 行医授徒, 长期在科斯的医科学校任教。现存著作 60 篇, 总称《希波克拉底文集》。其著作虽都具有希波克拉底之名, 但经研究这些作品非一人一时之作, 创作年代甚至相差 100 年以上。著名的《希波克拉底誓言》据说也不是出于他的手笔。这些作品内容涉及解剖、临床、妇儿疾病、预后、饮食、药物治疗、医学道德和哲学等。

希波克拉底第一个提出了系统的遗传理论。在解释子代为什么具有亲代

的特性问题上，他着重强调精液是遗传特性的负荷者，不论亲体具有好的或坏的特性，来自亲体所有部分的微小的代表元素都被用来形成精液。精液在血管系统中运行，经过睾丸（他认为睾丸只是精液流经的器官），流入阴茎，通过这样途径，亲代的所有素质就会在子代中实现，并在子代中发育成各种各样的性状。这就是希波克拉底解释遗传和生殖现象所提出的泛生论。泛生论在以后二千多年的历史时期中，以不同的形式复活了。在历代的泛生论学说中，有 1863 年斯宾塞提出的生理单位说，1866 年达尔文提出的“暂定的泛生说”，以及在米丘提出的“身体的点点滴滴都具有遗传性”的学说，等等。这些理论假设都有着发展的连续性。古代的原理在以后科学发展中并不是完全被抛弃，而是经过修改、补充，力求以更完美的形式来表达，但在理论的实质上，它们是一脉相承的。

还需要说明一点，希波克拉底的泛生论的一个重要观点，就是认为获得性状是能遗传的，这也是以后这个理论体系所提出的各种遗传泛生论的一个共同观点。

古希腊哲学家在阐明获得性遗传的观点时，也是凭借着对一些现象的直观、猜测和臆想。为了阐明这些观点，他们力求寻找环境影响对遗传起作用的原因。如哲学家恩培多克勒在回答为什么有的孩子不象父母的问题时，就力图在外因上自圆其说。说是因为母亲在怀孕期间，持续地对某一画像或雕像注视，久而久之产生了感情，这样生出的孩子就会越出亲代的特征模型，而偏向爱慕者的特征。希波克拉底在回答上述同样的问题时，也是以环境因素对精液的影响为前提。他认为，夏天、冬天、干旱季节以及湿润季节这些环境因素的变化会引起精液的差别，而这种差别对胚胎的发育是不同的，结果使子代不像亲代。

## 2. 亚里士多德及其生物学思想

亚里士多德（Aristotle，公元前 384—前 322），古希腊的哲学家、科学家，也是古代一位伟大的思想家。他勤于笔耕，著述内容极其广泛，代表了那个时代的学术水平，对后世发生巨大影响。他既是一位思想家，又是第一个从事观察和实验研究的生物学家。他对生物学和自然哲学作出重大的贡献。在解释遗传特性方面，他与希波克拉底的观点完全不同。

亚里士多德出生于卡尔息底斯（Chalcidice）的斯塔吉拉（Stagira）地方的一个医生家庭。父亲尼可麦霍斯（Nicomachus）是希腊医家的后裔。亚里士多德幼年时，双亲先后去世，由亲戚抚养。他十七岁远游雅典入柏拉图学园学习，一直到柏拉图（Plato，公元前 427—前 347）去世才离开学园，长达二十年。在这期间，他一面从师学习哲学，一面对柏拉图所轻视的自然科学发生浓厚的兴趣并坚持独立研究。从公元前 347 年到公元前 334 年，亚里士多德离开雅典先后到亚梭司和米凡来纳等地游历，集中精力从事生物学研究并取得重大成就。大约在公元前 342 年，亚里士多德受马其顿国王腓力二世的邀请，担任王子亚历山大的教师，直到公元前 334 年左右，他才重返雅典。此后，他建立了一个无所不包的哲学体系，并对自然科学的研究愈加深入。现代遗留下来的他的大部分（几乎是全部）著作，都是在这一时期完成的。同时，他开设了亚里士多德学园，并以他独有的讲授方式而著名：他与学生习惯于在吕克昂（Lyceum）的花园里一面散步，一面讲授知识，这就

是被后人称亚里士多德学派为逍遥派的缘由。他讲授的内容，不仅有哲学，而且几乎包括了整个自然科学领域。他在学园中，建立了欧洲最早的一个图书馆，图书馆里收藏着不少有关自然科学方面的研究资料以及从各地搜集来的大量的动物标本。传说，亚历山大承袭王位后，曾命令所有的渔夫和猎人将捕获到的奇异动物送给亚里士多德，因而充实了这个图书馆的实物标本。公元前 322 年，亚里士多德逝世于他的故乡卡尔息底斯。亚里士多德学识渊博，是一个不倦的著述家。他的著述宏富，集古代知识之大成，成为古代世界学术的“百科全书”。他曾涉猎伦理学、自然科学、生物学、心理学、逻辑学、政治哲学、艺术哲学以及认识论等领域。遗憾的是，他的大部分著作已经丢失。在遗留下来的著作中。生物学方面仅存有《动物志》、《论动物的历史》、《论灵魂》、《论动物的生殖》、《论动物的各个部分》等。在这些著作中，反映了亚里士多德在生物学研究方面的两个鲜明特点。

#### 第一，应用观察和实验的研究方法。

亚里士多德广泛并系统地搜集生物学材料，并进行观察和实验。他认为，应用这些手段是认识有机界的经验基础。因此，他往往在尽可能多地获得第一手资料的基础上作出理论概括。他说：“实验比理论更可信，理论只是与实验结果相一致的情况下才可信。”在他的著作中含有不少新资料，他曾仔细地观察过五百多种不同的动物，并依照他自己确立的分类原则加以比较，分门别类。他解剖过五十多种动物以及婴儿，并且强调要对动物尽可能地地进行活体解剖。他坚持认为，如果要对动物的功能作出正确的见解，那么首要的是解剖动物并仔细地观察它们内部结构。亚里士多德生性好客，善交朋友，结交的朋友中很多是渔夫、猎人、牧人以及旅游家等实践者，他向他们学习，以此来充实自己的知识。

亚里士多德对动物观察是细致的，他在《动物志》中详尽叙述了各种动物的形态、习性、生殖、迁徙、感觉、声响及动物心理等内容。例如，他在区别生殖方式中的胎生和卵生时写道：“长毛的四足动物胎生，有鳞的四足动物卵生。”他指出，“卵是完成了妊娠的产物，幼体由这卵发生”；所谓胎生，就是“在体内孕成有生命的活胎，当妊娠完成时，诞生一活动物。”他在描述海豚、鲸及其它各种鲸类动物时，已认识到：“凡属无鳃而具有一喷水孔的鱼，全属胎生。”他在《动物志》上专门写了一章，十分细致地描述了海豚的习性，他说海豚“本性善良”，他观察到“小海豚群后常跟着一条大海豚保护着它们”，并记载着：“有一回，人们见到一群大大小小的海豚，其中有条相隔不远，它们由于怜悯，共同扛着一条死了的海豚游泳，免得它下沉，而为某些贪暴的鱼类所残食。”他指出，海豚的行为是令人难以置信地“迅速”，它似乎是“一切海生动物与陆地动物中最迅捷的动物”等等。亚里士多德对电鳐曾作过实地观察，他在描述电鳐的获食本领时说：“麻醉鱼（电鳐）捕食生物时，先使用其身上所具有的震动性能，使之麻木，然后吃掉它；麻醉鱼也能隐身于泥沙的浑水中，捞取所有游进它能使之麻醉范围以内的生物。”在亚里士多德的著作中记载着鸡胎的发育；记载着他观察心脏在蛋壳中跳动的情况；记载着区分硬骨鱼和软骨鱼的标志；同时，还记载着雄蜂是从受精卵蜕变出来的实验观察。

#### 第二，目的论是亚里士多德的生物学思想的根本见解。

亚里士多德是用一种拟人观来看待自然界的。他认为人是有意识的，人的行为和活动受自己的目的支配。当解释自然界事物的产生和变化时，亚里



士多德以一种人格化的特性赋予自然界，他认为自然界的各种事物和现象同样是有意识的，是受某种目的而支配的。这就是亚里士多德的目的论的见解。

亚里士多德在论述这种目的论的原理时曾比喻说：“医生与建筑师在开始工作的时候，一定意识着目的，这是显而易见的。在自然界的现象中，也存在着目的与价值。”这种目的论是亚里士多德基于观察与实验在哲学基础上得出的一种因果性的概括。具体地说，亚里士多德认为哲学和一切知识的任务就是要获得一切事物发生变比的“原因”。他把“原因”分为四种：第一种称为质料因，即形成物体的主要物质；第二种称为形式因，即主要物质被赋予的设计、图案和形状；第三种称为动力因，即为实现这类设计而提供的机构和作用；第四种称为目的因，即设计物体所要达到的目的。在这“四因”中，起实质作用的是质料因和形式因。质料是潜在的可能性，是被动的；形式是现实的，能动的。亚里士多德认为，在任何具体事物中，没有无质料的形式，也没有无形式的质料，质料因和形式因两者是不相混和的。形式因是蕴藏在一切自然物体和作用内，开始时，这些形式因是潜伏着的；当物体或生物一旦在动力因的作用下有了发展时，这些早已被设计了的图案与形状的形式就显露出来；当物体或生物达到完成阶段时，最后的制成品就实现了原来的设计目的，或为目的服务。例如，当一位雕塑家拿着一块大理石想雕塑一个塑像时，首先在他头脑中形成一定形象的蓝图和一整套工作计划，然后才动手进行一系列的活动，目的在于把观念模型变成现实的塑像。在这个过程中，雕塑所必需的大理石是质料因；雕塑家头脑中形成的观念模型是形式因；依据一定的计划去完成一系列动作是动力因；最后雕成的塑像体现了预定的目的和意图是目的因。由此可见，为了达到目的必需凭借一定的手段，而一定的手段又是为达到一定的目的服务的。

亚里士多德是第一个对“目的”这一范畴作出分析的哲学家。他正确指出了人类有目的活动的特点，由此出发，用“四因说”来解释生命的形成、发展的因果关系，从而提出生物有机体同样具有目的性的看法，合理地揭示了生物适应性的特点。这种目的论包含着自发的辩证思想，对日后研究者的研究思想产生很大的影响。但是，应该看到，亚里士多德把目的看作是自然界的一个普遍的、并且高于必然性的原则和根据，就使他陷入了唯心主义。到了中世纪，这种目的论被神学界割裂和肢解，把它作为基督教教条和教义的论据，使之为神学服务。基督教宣称上帝是世界万物的主宰，上帝根据它心目中的模型、范本和计划，合乎目的地创造了世界，又创造了人类，并使得世界秩序井然。经院哲学宣扬神学的目的论，是为了麻痹人民，迫害进步思想家，反对研究科学，反对正确地认识客观自然界，阻碍社会进步。这种目的论已成为统治阶级维护统治目的的精神和思想武器。

亚里士多德在生物的发育和遗传问题上，主要成就在于他收集并综合了他那个时代有关生殖和遗传方面的种种看法，并按照他的目的论的思想方法作了系统的阐述。

亚里士多德通过深入的观察和研究，提出了一种发育理论。他认为，一个个体的发育途径是由这个个体的内在本性决定的，而这种本性是按照它先天所赋有的规律决定其发育的过程，最后使个体的终极本性得到了实现。亚里士多德的发育理论，实际上是用他的目的论来概括、解释个体发育的全过程。联系到人的发育过程，用他的目的论来论述，就是说，男性提供形式因，通过他的精液，传递运动和成型力量的元质，它赋予发育以形式和动力；女

性是物质的载体，在她的月经血里携带着质料因，当月经血里充满了精液的能动元素时，开始进入运动，并接受形式。在发育过程中，精液中的元质使月经血变浓而改变其组成，通过这样的制备，最后生成一个由精液决定的那种胚胎。

亚里士多德对人类中的遗传现象也作过细致观察。他看到有一个白人女子嫁给一个黑人，他们的子女的肤色是白色的，但到孙子那一代时，肤色有黑色的，也有白色的。他不能理解：这个白人女子是怎样藏着黑色的血统，而使她的孙代表现出黑肤色的呢？这个问题直到两千年后，奥地利的遗传学家孟德尔（Mendel，1822—1884）从他的豌豆试验，发现了遗传规律，才得到圆满的回答。

亚里士多德极力反对希波克拉底提出的观念性的遗传假设——泛生说。他批驳了希波克拉底的泛生说观点。他的观点是：（1）遗传特性由亲代传到后代，只是在生物生殖的最后阶段才表现出来；（2）由亲代提供的代表性元素是不可能重新组成子代的胚胎的；（3）获得的性状不一定是遗传的。由此，亚里士多德提出了另一种遗传观念。他的理论的前提是形式因和质料因的关系，即认为父亲的精液不是提供胚胎的组成元素，男子精液的唯一功能是传递运动和成型力量的非物质元质，精液只是形式的承担者。而母亲的月经血是形成胚胎的物质，这就是质料因。形式因和质料因两者是不相混合的，但是质料因同时体现了形式因的目的和目标。精液的元质使月经血变浓而改变其组成，制造出存在于卵细胞中的被动质料。

亚里士多德的遗传理论终究离不开哲学的猜测。他吸收那个时代有关遗传和生殖的种种看法，依靠目的论的思想方法的推导，对这个问题作出了系统的阐明。

总之，由“四因说”建立起来的目的论是亚里士多德遗传理论的基础，对于发育、生殖和遗传等问题上的种种见解及哲学上的猜测，只是他的理论体系中的一个部分。亚里士多德不同于前人，以前的哲学家都是在脆弱的经验基础上建立起来他们的理论体系，而亚里士多德第一个从事广泛的观察和实验，他把搜集、分类、观察以及实验等工作确定为研究生物的方针，从而开辟了古代希腊科学的新纪元。亚里士多德的生物学思想及取得的成就，对以后生物学的发展起到了巨大的作用。

### 3. 盖伦对生殖和遗传的见解

希腊人盖伦（Galen，公元129—199年）是古代著名的从事医学著述的医学家。他在医学和生物学方面有许多著述和新的发现。他的学说受到当时人们的欢迎，影响极大，其原因在于古代人对于医学知识较之于其它方面的知识更为需要。同时，在他的学说中的宗教神秘成分和气息，也更迎合伊斯兰教和中世纪基督教教义的需要。在观念上，盖伦奉行希腊人的传统见解，认为地球上的运动是直线形式的，具体反映在他提出的著名的血液运动学说中。这种见解严重地阻遏了血液循环思想，一直到近代哈维提出血液循环学说，才结束了它长达一千多年在医学上的统治地位。

盖伦生于小亚细亚的柏加曼（Pergamus）。他的父亲尼康是一位希腊建筑师，传说他的母亲脾气乖戾、暴躁，因而父亲给他取名为“盖伦”，希腊语为“平静”意思。

盖伦生性好游，求知欲强。在他二十岁时父亲去世，此后，他只身开始周游各地学习医学。他在士麦拿读过书，也到过希腊的科林斯，后去埃及的亚历山大城等地攻读医学，历时八年。盖伦在二十八岁时回国并在罗马定居，开始行医，曾因治愈罗马皇族奥德漠患的一种久治不愈的病而闻名罗马城。后任罗马皇帝马可·奥理略的御医。

盖伦是一们勤奋的医学研究家和医学著述家。他每天除了日常的医务工作外，还孜孜不倦地对解剖学和生理学等领域进行众多的研究，同时，他夜以继日地著书立说。在他一生中，共写了一百三十一部著作，其中八十三部著作流传下来，内容涉及到解剖学、生理学、病理学、治疗学及药理学等不同领域，这些著作是他研究成果的结晶，因此，盖伦的声望可与亚里士多德相媲美。盖伦曾在帕加曼建立一个图书馆，馆内藏有他用羊皮纸书写的手稿，这个图书馆成为后人研究盖伦学术思想的研究中心。

盖伦被称为“解剖学之父”，他的成就使西方古代医学达到了高峰。他对机体解剖结构和器官生理学概念进一步的发展作出了贡献，并且认为研究和治疗疾病应当以解剖学和生理学知识为基础。他主张实物解剖，但在那时要解剖一具人的尸体，被认为是大逆不道的，由于这种法规戒律不允许盖伦进行人体解剖，因此，他从来没有获得过人体解剖的第一手资料。他认为动物尤其是像猴子那样的动物，其内部构造与人是相似的，因此，他把林居猕猴作为他的解剖材料。他也曾解剖过猪、牛、羊、狗、熊等动物，根据对这些动物的尸体或活体的解剖，通过考察与比较，盖伦推论出人体内部构造。这些关于人体各部分结构与功能的理论，为当时医学与生命科学的系统化作出了贡献，也为西方医学中的解剖学、生理学和诊断学的发展奠定了基础。由于历史条件的限制，他的观察结果以及由此推导出的理论不可避免地存在着许多错误。特别是他的全部理论的指导思想是认为自然界中的事物都是被造物主有意安排的。他这种含有浓厚宗教气息和色彩的学术思想，在此后约一千五百年里，一直被穆斯林教派和基督教派的神学家奉为金科玉律，他的理论被认为是神圣的、不可动摇的，因此他的学说所造成的谬误，无形中严重阻滞了医学科学的发展。

盖伦以他丰富的医术与浩瀚的论著在古代享有盛名。在他生命的最后的二十年，他离开了罗马，又漫游各地，观察自然、静心著述，过着淡泊的生活。七十岁时死于西西里岛。

盖伦把生物学知识与医学知识结合成一个体系，他听取得的成就是多方面的。

对生殖和遗传的见解，盖伦通过解剖学研究，写成《论精液》一书，书中总结了自古以来在生殖和遗传方面的哲学上的争论。盖伦认为男性有输精管系统，女性必有一套与此相对应的输“精”管系统，它们分别产生男性精子和女性精子。他发现在子宫的两侧各有一条女性的输“精”管（即输卵管）与子宫相连，从而修正了当时认为输卵管是与膀胱相连的流行观点。盖伦在书中是这样描述：“在睾丸里（指卵巢）伸出来的精液管（指输卵管），就像男子那样明显地含有精子。在靠近睾丸处，这些管道是粗的，在它们的壁上还有一个孔，但管道慢慢变细，几乎消失不见，再延伸下去，当管道接近子宫顶端时，又一次变粗，它的尽头就在子宫里。子宫的每一侧有一条。洛克菲勒斯和欧立丰都没有发现这种情况，其实亚里士多德也没有发现。我所以提到这些人，不仅为了要说明他们的知识上的缺陷，而且也因为他们解

剖学领域中的最大权威。”

盖伦进而认为，雌性所分泌的粘液和雄性的精液在量、质和功能上是不相同的。他认为雌性粘液数量少、较冷、较弱、较稀薄，雌性“精液”排入子宫，帮助胚胎形成。在受精过程中，雌性“精液”的功能主要是作为雄性精子的营养物质，以后由它形成尿膜；而雄性精液数量多、较热、较强、较厚稠，其主要功能是形成绒毛膜、羊膜、血管、神经、肌肉、软骨、骨骼等。

在性别决定问题上，盖伦反对德谟克利特（Democritus. 公元前 460—前 370）学派主张的泛生原则，而相信古代在预测性别方面的“左右学说”假说。所谓“左右学说”，是古希腊一些医生和哲学家所倡导的，他们认为女人的子宫分为左右两个部分，当来自男性右侧的精子进入子宫的右侧，则形成男性的个体；当来自男性左侧的精子进入子宫的左侧时，则形成女性的个体。如果来自男性精子的方向与进入子宫的位置交错时，就会产生性别畸形的胎儿。盖伦相信这种说法，并认为性别与女性所分泌的粘液的温度有关，因为这种粘液能赋予胚胎生命热，所以最适程度的热产生雄性，较少的热则产生雌性。

盖伦在研究动物阉割效应后，提出了近似现代内分泌学的思想。他在解释介于男性与女性的中性人时，认为这种人的睾丸里缺少一种作用于全生的生殖物质。这种物质是什么，盖伦在那时自然不能作出正确的回答，直到二十世纪初，科学家们才知道那是一种被称为激素的物质。

盖伦在生殖与遗传方面的认识，正像古希腊其它伟大的思想家对这些问题认识一样，有一定的合理性成分，但更多的是凭借着一些现象而进行的直观的猜测和臆想，他们试图对这些现象给予哲学上的说明，因而所创立的理论包含着神秘的成分。

### （三）中国古代对生物的遗传性和变异性的认识

中国古代人民在农牧业生产实践中很早注意到生物的遗传现象，积累了大量生物遗传和变异现象的认识，并运用这些经验知识进行对种的选择和改良。在新石器时代人类为了生存，已经自然地野生动物进行驯化，对原型植物加以选育，逐渐培育成家养动物和栽培植物，改良了生物的习性。

虽然有关这方面的研究不多，但从中国历史文献中可以找到有关中国人对遗传性和变异性的认识，甚至进而利用的记载。主要的古籍有《诗经》、《论衡》、《记胜三书》、《吕氏春秋》、《齐民要术》、《荔枝谱》、《菊谱》、《花镜》、《王桢农书》、《越绝书》、《东周列国志》、《史记》、《草木子》、《戴东原集》等等。

#### 1. 对遗传性的认识

我们祖先在长期的选种、育种的实践活动中，已经树立了“类生类”即任何物种都能产生自身相似后代的朴素的遗传观念。公元前六世纪成书的《越

---

参见姚德昌：《孟德学的前中国对遗传现象及其本质的认识》，自然科学史研究，第 3 卷，第 2 期（1984 年）。汪子春，《中国古代对生物遗传性和变异性的认识》，自然科学史研究，第 8 卷，第 3 期（1989 年）。

绝书》中有这样一段记载：“桂实生桂，桐实生桐。”公元前三世纪成书的《吕氏春秋》中也有相似的记载：“夫种麦而得麦，种稷而得稷，人不怪也。”这种类生类的生物遗传现象，人们把它看作为习以为常的自然规律。

东汉时，人们对本种类的生物特性遗传的概念已有较清晰的认识，这在王充的《论衡》中得到反映。

王充将这种类生类的遗传，称之为“物生自类本种”。他在《论衡·奇怪篇》中说：“万物生于土，各似本种”，又说：“土徒养育之也，母之怀子，犹土之育物也，……物生自类本种”。这就是说，各类生物产生其同类生物，它们都像亲本类型。虽然生物生长于土地上，但土地只是起营养生物的作用，它不可能改变种类。

王充在《论衡·讲瑞篇》云：

“或曰：‘凤皇、麒麟，生有种类，若龟龙有种类。故龟生龟，龙生龙。形、色、大小不异于前者也，见之父，察其子孙，何谓不可知？’夫恒物有种类，瑞物无种适生，故曰‘应德’龟、龙然也。人见神龟、灵龙而别之乎？”这一段议论表明亲代的遗传特性，如颜色、形状，大小等都能稳定地遗传给他们的子代。在遗传特性上，一种生物有异于别种生物。因此，得知某种生物，就可知这种生物的后代是什么样的，即所谓“见之父，察其子孙”。这种类生类的现象认识，在《东周列国志》上更有通俗明白的记载。书中在评论春秋韩信之战，关中三百壮士为报恩解救秦穆公时，说道：“种瓜得瓜，种豆得豆。……有施无报，何异禽兽？”这就是一直流传下来成为口头语的“种瓜得瓜，种豆得豆”，其实是生物遗传现象的具体描述。中国古代在婚配嫁娶上同样有着严格的条文。在公元前七世纪，已从经验知识上认识到近亲结婚的害处：“男女同姓，其生不蕃”；“同姓不婚，恶不殖也”。因而在婚配上，特别是统治阶级——奴隶主为了使他们所“特有”的品德和性格万世相传，使子孙后代富贵昌盛。因此，他们严格地执行不娶同姓的决定。

周代时，已有“世有恶疾不取（娶）”之说。也就是说，那时已明了某些疾病可能通过母系血亲遗传给子代。因此在“五不取（娶）”中，此为“一不”。

到了明清两代时，更有条文严格地禁止近亲结婚。如明代“洪武初，……民间姑舅及两姨子女，法不得为婚。”同样在清代明确规定：“中表为亲，礼所禁，亦律所禁”。由此可知，近亲结婚在遗传上所产生的恶果已为人所知，用道德礼教来约束、用法律条文所禁止，目的在于使遗传素质不致降低。

在中国古籍中，还有一些记述在经验基础上，选娶儿媳的记载。在挑选儿媳时不仅注意到外形特性，如身长、肤色、容貌等，还看重内在的性格、品行特性。

在公元二至三世纪的《后汉书》说：

---

《越绝书》卷四，《计倪内经》，乌程刘氏芷明刊本，第5页。

《东周列国志》第三十四。

《左传》僖公元年。

《国语·晋语》。

《大戴礼记·本命》。

《明史·朱善传》。

《阅微草堂笔记》卷十五。

“冯勤曾祖父扬……有八子，形皆伟壮。唯勤祖父偃长不满七尺，常自耻短陋，恐子孙之似也，乃为子伉娶长妻。伉生勤，长八尺三寸。”唯勤为子选娶修长的儿媳，为的是孙代不似自己那样短矮。

《晋书》上记载着晋武帝司马炎为太子选妃子，原选卫瓘公之女，后误娶贾充长女南风为妻。司马炎对此两女相比较，指出：“卫公女有五可，贾公女有五不可。卫家种贤而多子，美而长白；贾家种姤而少子，丑而短黑。”

司马炎不仅从外表特性：美而长的与黑丑矮胖；还从内在禀赋：种贤与种姤对两女加以评论。为此，司马炎不满太子这件亲事。以上这些记载表明，古人在经验知识积累的基础上，已经形成最初的血统遗传的概念，认识到亲代在精神、体质以及性格、品行等方面的特征对于子代有连续性的关系。虽然这些说法还缺乏科学基础，但人们在实践中已有意无意地遵守着人类遗传的优生原则。

在对生物类生类遗传现象认识基础上，中国古代学者进一步对遗传机理作了初步的探索。他们认为生物遗传与生殖是不可分的，正是通过种子的传递，把亲代的遗传特性传给了下一代。

王充在《论衡·物势篇》中指出，万物“因气而生，种类相产，万物生天地之间皆一实也。”也就是说，生物的遗传特性之所以能传给后代是通过“实”（即种子）来实现的。王充在《论衡·初稟篇》中更进一步阐明这样的观点。王充说：“草木生于实核，出土为栽蘖稍生茎叶，成为长、短、巨、细，皆由核实。”这段话指出，植物始于种子，种子萌发生长出茎叶，表现出了各种性状，这些都是由种子决定的。亦即是，亲代的特征可以通过生殖，而由种子（“实核”）传留给后代的。在近代，生物性状的传递是通过种子（生殖细胞）来实现的观念得到进一步的发展。

明代洪武戊午（1378），浙江龙泉人叶子奇在《草木子》里说：“草木一莖（根）之细，一核之微，其色香葩叶相传而生也。”

他又说：“草木一核之微，而色香臭味，花实枝叶，无不具于一仁之中。及其再生，一一相肖。”清代载震的著作中也有类似的论述。载震说：“如飞潜动植，举凡品物之性，皆就其气类别之。……桃与杏，取其核而种之，萌芽甲圻，根干枝叶，为花为实，桃非杏也，杏非桃也。无一不可区别，由性之不同是自然也。其性存乎核中之白，形色臭味，无一或阙也。”在这里载震明确地指出了世界上各种不同种类的生物，如天上飞的，水里游的，能走动的和定植于土中的生物，其性状，是由它们不同的本性（遗传性）决定的。他着重指明这种遗传性是包含在果仁这种物质之中的，即所谓“其性存乎核中之白”。

## 2. 对变异性的认识

古人不仅对类生类这种普遍在的遗传现象有足够的认识，同时也注意到生物产生与自己不相似后代的现象，即生物的变异性。远古传说就有表明父

---

《后汉书·冯勤传》。

《恶书·惠贾皇后传》。

《草木子·观物》。

《戴东原集·孟子字义疏证》。

子之间无论在品性和行为均不相同的记述：“尧生丹朱，瞽瞍生舜”。西汉刘安（公元前179—前122）在《淮南子》中记述了“黑牲白犊”情况。早在周朝时，人们已认识到作物品种间的差异。《周礼·地官》云：“司稼，掌巡邦野之稼，而辨稂莠之种。”稂、莠即《诗经·豳风·七月》中所提到的“重”、“糝”。《毛传》曰：“后熟曰重，先熟曰糝”。可见“重”是指生长发育期长的晚熟的谷物品种，而“莠”是指生长发育期短的早熟的品种。在动物方面，《周礼》一书中还记载着同种类动物中有着不同差异的个体。如马，根据各类差异可分为种马、戎马、齐马、道马、田马和驽马等在《尔雅》一书中，一共记载着四十种马的品种和它们的差异。这些差异不仅是毛色的差异，还有其它外形方面的差异。如有黄白杂毛的馵、阴白杂毛的骊、苍白杂毛的骍、红白杂毛的骃等等。

东汉王充的《论衡》中谈到了生物的变异性。被他称为瑞物的嘉禾，“生于种，与禾异穗”。他说：“瑞物皆起和气而生，生于常类之中，而有诡异之性。”王充肯定所谓嘉禾（分枝小麦）实际是普通禾（不分枝小麦）的变种，他们之间的穗有差异，也就决定往往比不分枝的高。

十一世纪后，关于牡丹、荔枝、金鱼等形态特征等方面变异情况均有详细的记载。宋朝蔡囊在《荔枝谱》（1059年）一书中指出：“荔枝以甘为味，虽有百千树莫有同者”。刘蒙在《菊谱》（1104年）里描述了菊花的三十五个品种。在谈到菊花的变异时，他说：“花大者为甘菊，花小而苦者为野菊。若种园蔬肥沃之处，复同一体，是小可变为大也，苦可变为甘也。如是，则单叶变而为千叶，亦有之也。”刘蒙进一步从易变的菊花到易变的牡丹花中明白了选择变异的重要性他说：

“余尝怪古人之于菊，虽赋咏嗟叹见于文词，而未说其花怪异如吾谱中所记，疑古之品未若今日之富也。今遂有三十五种。又尝闻于蒔花者云，花之形色变易牡丹之类，岁取其变者以为新，今此菊亦疑所变也，今之所谱，虽自谓甚富，然搜访有所未至，与花之变易后出，则有待于好事者焉。”他指出，无论是菊花还是牡丹花，它们在自然界中呈现着千姿百态的品种，正是人们不断地选择变异，精心培育而成。同时，这些性状的变异，无论今天还是明天，依然存在着，只要“好事者”进行不断的选择，新的变种一定会形成，这样新的品种也愈来愈多。

明代夏之臣在《亳州牡丹述》中出现了“忽变”一词。他认为牡丹种类的差异是由于种子之“忽变”所致。他说“牡丹其种类异者，其种子之忽变者也。”我国学者汪子春认为，上述的“忽变”一词已相当于二十世纪初荷兰植物学家德弗里斯（H. de Vries）所创用的“突变”（Mutation）一词之意。诚然，夏之臣没有可能提出一套类似于德弗里斯所创立的“突变学说”。

这种由于“忽变”产生新品种的突变例子，在宋朝欧阳修的《洛阳牡丹记》和明代宋应星的《天工开物》中都有记载。如在《洛阳牡丹记》中记载着宋

---

《史记·五帝本纪》。

《淮南子·人间训》。

顾廷龙、王世伟：《尔雅导读》，巴蜀书社，1990年版。

《论衡·讲瑞篇》。

汪子春：《中国古代对生物遗传性和变异性的认识》，自然科学史研究，第8卷，第8期（1989年）：

中期（1023—1063），洛阳出现一种被称为“潜绯红”的珍贵品种牡丹。这种牡丹原出自于“潜溪寺”，它“本是紫花，忽于丛中特出绯者，不过一、二朵；明年移在它枝。”这里的“忽于”有突变之意，由于这“忽于”，使原本开紫花的枝条上出现了浅红色的花朵，在这本书中，还记载着其它用突变而产生的新品种，如“御黄袍”和“说妆红”等牡丹品种。

宋应星在《天工开物·乃粒》就多次提到具有遗传性的突变。例如他说：“凡稻旬日失水，则死期至，幻出旱稻一种，粳而不粘者，即高山可插，一异也。”这种因失水恶劣环境使大批水稻植株面临死亡时，偶有个别植株突然“幻出”，它能适应缺水的干旱环境而被保留下来。

我国学者姚德昌特地引介了以往无人论及过的一段关于生物遗传和变异两者关系的论述。南宋理宗绍定元年（1228年），张世南转述了当时鄱阳学者沙随先生的见解，张世南写道：

《越绝书》曰：“慧种生圣，痴种生狂；桂实生桂，桐实生桐。”沙随先生云：“以世事观之，殆未然也。《齐民要术》曰：‘凡种梨，一梨十子，唯二子生梨，余皆生杜。’段[成式]氏曰：‘鹤生三子，一为鸱。’《禽经》曰，‘鹤生三子，一为鹤。’《造化权舆》曰：‘夏雀生鸱，楚鸠为鸱。’《南海记》曰：‘鱣生子百数，为鱣者才十二，余或为鼉、为鳖。’然则尧之有丹朱；瞽瞍之有舜；鲧之有禹；文王之有周公，又有管、蔡，奚足怪哉！”先生又尝谓：“桂生桂，桐生桐，理之常也。生异类者，理之变也。”

沙随先生综合前人资料指明，活的有机体既能产生与自身相似的后代，又会产生不相似的个体。重新提出了人类亲子之间往往存在着某些显著差别，否定了“慧种生圣”，修正了“子性类父”等等说法。然而所举动植物产生的不相似个体，大都是全无亲缘关系的“异类”，并非遗传性变异。结论是可贵的，依据却是不科学的。

我国古代，人们对如牡丹、菊花、金鱼等生物的变异特性进行人工选择，从开始的不自觉、无意识的选择到以后掌握生物的规律后，变成为自觉、有意识、有目的、有计划的人工选择育种。这方面积累着丰富的经验。达尔文在《动物和植物在家养下的变异》这部著作中对中国古代人民在人工选择培育良种方面取得的重大成就给予很高的评价。他写道：

“在前一世纪，‘耶稣会会员们’出版了一部有关中国的巨大著作，这一著作主要是根据古代《中国百科全书》编成的。关于绵羊，据说‘改良它们的品种在于特别细心地选择那些预定作为繁殖之用的羊羔，给予它们丰富的营养，保持羊群的隔离’。中国人对于各种植物和果树也应用了同样的原理。皇帝上谕劝告人们选择显著大型的种子，甚至皇帝还亲自进行选择。……关于花卉植物，按照中国传统，牡丹的栽培已经有1400年了，并且育成了200到300个变种。”

### 3. 对生物遗传性与生活环境条件统一的认识

公元533—544年间，中国北魏时期杰出的农业生物学家贾思勰所著《齐

---

姚德昌：《孟德尔以前中国对遗传现象及其本质的认识》，科学史研究，第3卷，第2期（1984年）：151—157。

达尔文著，叶笃庄译：《动物和植物在家养下的变异》，科学出版社1982年，第461页。



民要术》一书，总结了公元前十世纪到公元五世纪的农业生物学知识，论述了各种农作物、蔬菜、果树、竹木的栽培和家畜饲养，还对生物的遗传和变异现象的认识及其在实践上的应用也作了精辟的论述。例如，贾思勰“目所亲见”的现象：山西的豌豆移植到河北井陘以东地区时就不结实。山东产的谷子，种到山西壶关上党，便都徒长而不结实。其原因是由于环境条件改变所致。同样，他还谈到这样情况：当时并州（今山西）没有大蒜，从朝歌（今河南）取来蒜种下种，一年后所收获的蒜，蒜瓣很小，与原种很不相似。相反，另有一种情况是不论从何地取来的芜菁种子，种在并州，其根就象并州产的芜菁根那样如碗口那么大。这些现象，贾思勰认为是因为“土地之异者也”。

贾思勰认为各种生物都有其不同的本性（遗传性），在农业生产中，要获得丰收，就必须做到外界环境条件满足生物生长发育的条件。贾思勰十分强调作物的“顺物性”和“应天时”。他指出：“凡谷成熟有早晚，苗秆有高下，收实有多少，质性有强弱，米味有美恶，粒实有息耗，地势有良薄，山泽有异宜。顺天时，量地利，则用功少而成功多”。相反，如不这样，而“任情往道”，那就会落得“劳而无获”。在家畜的饲养方面。《齐民要术》还指出，“服牛乘马，量其力能，寒温饮饲，适其天性，如此不肥充繁息者，未之有也。”在《王桢农书》中，同样也强调了作物生长的“顺物性”。只有了解清楚生物的遗传性，满足其生活条件，生物就能健康发育生长。在预测水稻作物的种植时指出，水稻“非水则无以生，故种艺之法，宜选上流出水，便其性也。”关于芥的种植，他指出，芥“性不耐寒，经冬则死，故须春种。”

#### 4. 杂种优势的认识和利用

早在春秋时代《楚辞》中，已有驴马杂交所产骡的记载。所谓“马母驴父，生子曰羸”。“骡之为羸”在《齐民要术·养马篇》中已有记载着马驴之交的杂种优势表现：“以马覆驴所生骡者，形容壮大，弥复胜马。”这是我国古人对远缘杂交及其杂种优势的认识和利用。不仅如此，在积累了大量经验知识基础上，进一步探究杂种优势的机理。我国学者在发现的清代乾隆丁未年（1787年）的抄本：《鸡谱》中表明杂种优势的好处是能够“补其不足”，“去其有余”，“而得其中和”。

“天地生物之道，其理精微，孤阴不生，孤阳不长，阴阳配合，万物化生矣。夫养鸡之法，雄雌配合，抱卵生雏，乡野皆知，何必论也。欲求具广，千百之雏皆易也，安能知三配也。三配者，有头嘴之配；有羽毛之配；有厚薄之配。其妙补不足，去其有余，方能得其中和也。世俗不知，得一佳者之雄，必欲寻其原窝之雌，以为得配。而却不知鸡之生相，岂能得十全之美乎，必有缺欠之处，太凡原窝之雌，必然同气相类，彼此相缺皆同，安能补其不

---

《齐民要术·种谷第三》。

《齐民要术·养牛、马、驴、骡第五十六》。

《王桢农书》卷七。

《王桢农书》卷八。

汪子春：《稀世抄本 鸡谱 初步研究》，科学通报 1985 年，第 15 期。

足，去其有余者耶”。

并指出同窝雌雄交配（近亲交配）就达不到这样的目的，其原因在于它们有相同的遗传性（同气相类），“彼此相缺皆同”，怎能“补其不足，去其有余”呢？

不可否定，在中国浩瀚的古籍中，有着关于生物遗传，繁殖、发育等方面的丰富的文献资料，记载着古人在这些方面的认识，并在此基础上，形成了朴素的遗传概念，但是，也应该看到中国古人在生活、生产实践中已积累的遗传实证知识远远多于在理性观念指导下所形成的较为完整和系统性的关于遗传生殖等方面的理论。因此如何发掘历史遗产，提炼和总结古人关于遗传与变异方面的主流思想对此进行系统性的研究这是我国史学者的任务。

## 二、发育、进化思想中的遗传观念

在漫长的中世纪，由于封建主义生产方式严重地阻碍了生产的发展，尤其是由于反动的宗教神学统治着当时的社会及一切精神领域，使得自然科学处于停滞不前的局面。同样，在生殖和遗传方面的研究，在中世纪也很少有进展。当时的学者们仅仅满足于对亚里士多德的自然哲学体系作出各种各样的解释，并力图与圣经及神父的观点相调和。教会的至高无上的权力，以及社会的动乱不定，严重地影响了科学的发展。在遗传观念上好像是个大杂烩，迷信的、神秘的、空想的东西以及把哲学、神学、医学混为一体的东西，搀杂在一起。在认识论上没有留下系统的理论，这是与当时的社会状态相适应的。

例如，当时第一流博物学者阿尔伯特斯·马格努斯在解释性别决定问题时，认为如果孕妇感到子宫右边稍重于左边，那末出生的孩子一定是男性的。圣·托马斯根据亚里士多德的观点，在解释子代像亲代的原因时，认为雄性完美的产物。由于精液是生身之父母的物质形成的，因而儿子继承了这些物质，总是像父亲。雌性的出生只被看作是雄性的正常形成失败时才产生的现象，这是一种有缺陷的形成。

总的说来，在中世纪时期，对生殖和遗传的解释不是赞成亚里士多德遗传理论，就是鼓吹希波克拉底的泛生论，而没有形成独特的理论体系。

经过漫长的黑暗的宗教统治的中世纪，到了十五世纪前后，欧洲经过了文艺复兴，新兴的资产阶级建立了资本主义社会，取代了封建社会，促进了生产力的发展，这就相应地促使自然科学摆脱了神学的控制，从神学中解放出来。到了十八世纪，资产阶级兴起了工业革命，更使自然科学得到了蓬勃的发展。

大工业和农业的发展，也进一步为自然科学提供了新的事实和新的实验工具。显微镜的技术改进为深入探索生殖和遗传现象提供了有力的工具，为人们展现出一个新的显微世界，看到了前所未见的事物。但是，当时简陋的显微镜的出现并没有导致对生殖、遗传和发育方面的正确认识，反而有助于古希腊时期阿那克萨哥拉、恩培多克勒和德谟克利特所提出的观点：“子代生命体的所有器官和每一部分的原型都存在于精液中”。这一说法得到了进一步的发展，形成了关于生殖和遗传的新见解——预成论。

预成论认为，一切有机体在它的种子或胚胎内早已完全形成，生物的生长发育只不过是这些预成构造的机械的扩大和展示罢了。与此同时，一种与预成论截然相反的观点，认为生物的各种器官都是逐渐发育形成的理论——渐形成论对预成论提出了挑战。这两种理论的论战一直持续到十九世纪前。必须指出，在十五世纪到十八世纪漫长的时间里关于生殖、遗传等问题并没有独立出来，进行研究，而往往渗透在发育问题中。在十七、十八世纪的预成论者中，他们认为生物的绝大部分遗传潜力应归之于雌性的卵中，而与此相反的是认为在精子中。因此剖析在十九世纪之前在发生学上的两种不同理论——预成论与渐成论的争论，从一个角度反映出那个时代人们的遗传观

### （一）预成论

预成论的观点虽然在十八世纪生物学中占有着重要的地位，但是它的理

论根源可以追溯到古代一些哲学家的观点。一世纪的罗马哲学家塞涅卡（Seneca，公元前4年—公元65年）他所表述的观点为预成论做了一个绝好的注解。他说：“精子（Seed）里面包含着将要形成的人体的每一部分。在母体子宫内的胎儿已具有了有朝一日要长着的须发的根基。在这一小块东西里面，同样地已具备了身体的雏型以及其他身上应有的后代子孙的一切”。在坚持预成论学者中，有的认为早已预先存在的生物原型是存在雌性的卵中，卵成了遗传的运载工具，而精液则是提供“发生的要素”的作用，只是有助于在生物原型的发育和成长。这就成为预成论中的唯卵论学派。与此相左的是，当在显微镜下见到大量活跃的“小动物”时，有些学者就坚持微小的“原型人”预先存在于精子里的观点，从而形成了与卵原论对立的精原论学派。

预成论者的代表人物列文虎克（Leeuwenhoek，1632—1723）是十七世纪最伟大的业余科学家和显微镜制造学家。也是有史以来最早用透镜观察细菌和原生动物的人。由于他在这方面的功绩促使细菌学和原生动物学的建立。他出生于荷兰的啤酒和瓷器闻名的德尔夫特城（Delft），6岁时父亲去世，16岁时他离家到阿姆斯特丹的一家布店当学徒。6年后，回到家乡开了一家布店和一家杂货店，除主持店铺业务外，还任德尔夫特郡长的财务管理人。但是，他把大部分时间全神贯注于科学实验及吹玻璃、磨透镜和制作金属工艺品上。对于这些工作，他已达到废寝忘食的程度，被人称为“怪人”。

列文虎克虽然没有受到过良好的教育，但他通过自己的刻苦努力，发挥了他的聪明才智，他是一个不可多得自学成才的科学家。1680年，列文虎克被选为皇家学会的会员。他兴趣广泛，心灵手巧，他制成了非常小巧的短焦距的双凸透镜，其性能超于同时代的复合透镜，当他去世时，人们发现他已制作了400多台显微镜和放大镜，最小的透镜只有针头那么小。同时在遗嘱赠给皇家学会的一只木匣子里，内有26台仪器和外加的透镜，这些透镜的放大率从50倍到300倍都有。

列文虎克不仅能制作高质量的显微镜和放大镜，同时，他运用自己做成的显微镜进行观察，并进而从事研究。1674年，他开始观察细菌和原生动物。1677年首先描述昆虫、狗和人等的精子。在他众多的研究中，最为有名的是对微生物和血液循环的研究。1680年，列文虎克注意到酵母含有球形小颗粒，进而对鱼、蛙、鸟及人和其它哺乳动物的血球进行了描述，他不仅证明了马尔比基关于毛细血管的发现，同时他证明了毛细血管连接着动脉和静脉，在血液循环中，起着重要的作用，对哈维的血液循环理论的建立起到重要的作用。

实际上，列文虎克在血液观察基础上，对血液循环也进行研究分析。他发现，蝌蚪体内从动脉流入静脉的血液通路，在血管的构造上是非常细小，以致每次只允许一个血球通过。由此他推测人体的情况也是如此。

列文虎克研究各种低等动物的生命史，经过他对昆虫、海贝和鳝鱼等生物的观察研究，他认为无论哪种生物，它们都有各自的生命发展史。而决不是如持有自然发生论的学者所有人认为在低等动物是从小麦、沙子、河泥或露水里产生出来的观点。他公开反对自然发生学说，在学术界引起了巨大的反响。

1677年，当时还是医学院学生的哈姆（J. Ham）第一个观察到精子。列文虎克证实了他的发现，他把在精液中看到的精子称为“精液中的小动物”。他进而研究了精子的外形、能动性、生存及其它特征，以后在1679年的《哲学学报》上发表了其所观察研究的结果而所写的论文。他宣称他所看到的是有两种精子，各自代表了微型的“男孩”或“女孩”。列文虎克还研究了蚜虫的孤雌生殖现象，他在蚜虫的整个世代中没有找到精虫，他仔细地研究雌蚜虫，他发现在雌蚜虫的母体里有许多象亲代一样的小蚜虫。1699年，他的研究表明这样一个结论，即：蚜虫是没有雄性也可以繁殖后代的生物。但是他的研究结论与他在发育问题上的观点是自相矛盾。他并不强调蚜虫中的雌性作用，反而坚持认为蚜虫还是由精子发展而来的。

几乎同时，尼古拉·哈特索克（H. Hartsoker）也声称在显微镜下发现了人的精子。他在1671年11月写给皇家协会主席的一封信中，表明他第一次发现了男人的精子，并认为这个其小无比的精虫中早已预先存在着人的原型。他根据这样的设想，还精心地画了一张微型小人草图。图上画的是一个精子，里面包含着哈特索克所描述的微型小人。除哈特索克外，还有在1650年时，伯斯里加特（Boesre-gard）甚至说，他已看到了精子正表现出那种动物行为特征。以后甚至有人对精子发育初期的情形画了各种奇怪的图画，并详细地描述。

在这些预成论者中，他们坚持在精子中已存在着“原型性物”，或“微型小人”的观点，被人称为精原论者的预成论。实际上，他们理论是建立在粗陋的显微镜观察下的一种纯粹推测的结果。

意大利医师、生物学家以及组织学、胚胎学、植物学、解剖学、比较解剖学的奠基人马尔比基（Marcello Malpighi, 1628—1694）也是一位预成论的代表人物。

马尔比基曾在波洛尼亚（Bologna）大学学习亚里士多德的哲学和医学。学生时代曾深得著名的解剖学教授马萨里（B. Massari, 1603—1655）的赏识，使他成为解剖学会的会员。毕业后留校任逻辑学讲师，还开业行医。1656年刚新建的比萨大学邀请他出任理论医学教授。以后他又去了墨西拿及新门托学院（Academidell Cimente）与一些学者进行合作研究。1668年，他被选为皇家学会会员。

马尔比基是动物和植物材料显微技术的创始人。他提倡用显微镜研究人体及动植物的微细结构，为生理学奠了解剖学基础，从此显微镜成为生理学、胚胎学及应用医学研究必不可的工具。他在四十年中用显微镜研究过肝、脾、肾、骨、脑、味蕾、视神经等。他发现了肾小球、肾小管、真皮乳头、红细胞、毛细血管网等。他观察到血液通过毛细血管网，从而支持了哈维的血液循环学说。

在1660年以后的近一年时间里，马尔比基着重研究动物的肺的精细结构。那时人们对肺的结构了解甚少。马尔比基发现肺是由充满了空气的膜状小泡组成的，气管分支末端是一些膨胀开来的空气管，在这些空气管的表面上分布着动脉和静脉。最后，他在青蛙的肺上，发现动脉和静脉之间是由无数的毛细血管网联结着，他说：

“因此，感官明白告诉我们，血在弯弯曲曲的管中流动，不是倾注于空间，而总是装在小管子中。血液所以能分散于周身是由于血管的多重弯曲的缘故。”

马尔比基还研究过昆虫幼虫，特别是蚕的构造及发育。在他公开发表的论文中，已揭示了在此之前没有人所描述过的胚胎发育的早期阶段细节。这些细节包括脉管区域、心脏和鳃弓发育、背鳍、脑的发育，中胚层的原椎，羊膜和尿囊等的描述。他也观察鸡胚的发育，但非常遗憾的是，他在对鸡卵的观察研究中得到的结论认为，在没有经过母鸡孵育的鸡蛋中，可以看到预成小鸡及其各个器官，如一个完整的心脏。实际上，从胚胎发育过程而言，鸡卵需经 40 小时孵育后，心脏才会开始搏动。

与马尔比基持有相同的预成论观点的是荷兰杰出的昆虫学家和比较解剖学家施旺麦丹 (Jan Swammerdam, 1637—1680)，他被认为是古典显微镜研究中观察最精确的学者。

1667 年，施旺麦丹学完医学，但他对行医不感兴趣，而热衷于他的研究工作。他开始致力于显微镜学研究，后转向昆虫学研究，整整一生与昆虫学结下了不解之缘。他在 1667—1673 年间完成的《昆虫通史》被公认为当时的一部重要著作。

在他研究昆虫工作中发展了非常精致的解剖技术和仪器制造技能。他精确地描述并阐明了多种昆虫的生活史。他研究了昆虫的发育和变态类型。

在他诞生一百年后，出版了施旺麦丹的《自然的圣经》一书。这部书汇编了极其精细的显微镜图片，这部书被认为是十八世纪最好的昆虫显微解剖著作，是一部研究昆虫形态、变态和分类的伟大著作。书中也描述了对甲壳纲、软体动物门以及蛙类变态的观察。在这部书中，施旺麦丹所持的观点和相应配之的精细的插图，较集中地反映他作为预成论者的立场。

施旺麦丹对昆虫的解剖学研究及其生活史的观察，他认为昆虫没有经历过真正的变态，在昆虫的幼虫、蛹和成虫的生命周期发育过程中，没有形成新的部分，只是从早已存在的微细部分长大起来而已。他又用蝌蚪发育的研究来支持他从昆虫变态研究中得出的结论。他认为所有动物在发育中都发生蜕皮，蜕皮只是去掉老化层，而在老皮下发育的新的部分替代了老皮。他提出蝌蚪的四肢藏于皮下，一个突然的变态便出现了四肢。他对蛙的生殖传代等问题进行研究，并且又与人类、昆虫的发育进行比较研究。

预成论者施旺麦丹同样从他的显微镜下观察到细小的生物，得出了生物只能从它相同的亲体而来，明确地反对自然发生论。

## (二) 预成论的卵原论与精原论

十八世纪，持有预成论观点的卵原论者和精原论者为各自的观点进行辩论。在支持卵原论的学者中有两位是在学术界享有盛誉的一流生物学家哈勒和邦尼特。

哈勒 (A. Von Haller, 1708—1777) 是瑞士杰出的生理学家，被公认为是十八世纪第一流生物学家和实验生理学之父。他对生理学、解剖学、植物学、胚胎学、诗歌及科学文献目录学等方面均作出了杰出的贡献。

他在多宾根学医两年，1725 年在莱登大学从事医学研究，1727 年获医学博士学位。1736—1753 年间，他任格丁根大学内科学、解剖学、外科学及植物学教授。他自 1757 年开始用了十年时间，撰写成八卷本的《人体生理学原理》。这一著作被认为具有医学史上的里程碑的重要意义。除此之外，他还编成了《实用医学书目》汇编了 5200 种医学书刊。他还写过一本关于瑞

士植物的巨著。他还是一位诗人，1732年出版了《阿尔卑斯山》诗集，描述了山区农民的生活。

哈勒的研究范围广泛，研究成果卓著。他第一个认识呼吸机制和心脏的自主功能；发现胆汁在消化系统中的作用；对胚胎发育作了独特性的描述。他还对生殖器、脑及血管系统进行解剖并研究。他对神经肌肉活动的完整的科学描述为现代神经病学奠定了基础。

哈勒在《生理学讲演提纲》中表明了他的预成论者的立场，他在书中讨论了卵原论和精原论的看法。他写道：“有人已把万物归因于父亲，特别是现在，——借助于放大镜——人们都知道，在雄性精液中找到了精虫；确实有理由认为观察到的它们的形态和外貌同早期胚胎的形状和外貌是一致的”。

他又说：“另一些人，并不是无名之辈，他们的工作值得被他们的追随者所相信，他们指出未来的个体存在于母亲的卵里，来自雄性的精液赋予它以生命和运动，还以不同的方法转化它，但它的各部分是早已存在的”。

哈勒对鸡卵的发育进行深入的研究，他认为，在鸡蛋还未生下前，就可以在卵中发现胚胎以及发育成熟所需的一切基本物质。这一典型的卵原论的观点影响瑞士另一位博物学家博内。

博内(Charles Bonnet, 1720—1793)是出生在瑞士日内瓦的一个富裕家庭里。他先学习法律，后转向博物学尤其是昆虫学研究。由于他的眼疾，因而他的研究是进行纯粹的推测性和理论性工作。

他在对生物的生长发育问题上，原先他还具有渐成论的观点，但是，通过对蚜虫的研究，以及在与哈勒通讯中受到的影响，他把注意力集中在卵里预成个体的根源这个问题上，他开始相信繁殖的预成论的观点。他在1762年出版的《有关机体的考察》一书中，明确地指出，每一机体本身都包含有无限系列的预先形成的个体，使物种不死和不变的预成论观点。

在研究蚜虫的繁殖时，博内观察到在夏天孵化的雌蚜虫不需要受精就能生出子蚜虫。但在秋天，新一代雌蚜虫在与雄蚜虫交配后才产卵。他用孤雌生殖(即不通过与雄性受精的生殖)方法培育出30代“处女”蚜虫。他根据蚜虫的独特的繁殖方式，他认为每个物种的第一个雌性动物的卵巢中就存在着一种包含着这个物种一切后代雏型的“胚芽”。也就是说，所有雌性动物都包含着这么一种“胚芽”。

那么博内所提出的“胚芽”其作用究竟是什么呢？在以后的论述中逐渐地完善了“胚芽”的概念。根据博内的观点，认为“胚芽”携带了这个物种的原始印记，而不是个体的印记。这个印记可理解为一个物种的微型图象，而不是一个具体生物。以后生殖出来的个体不尽相同，这是由于母体结构及发育生长期间的营养情况等外界因素的差异而引起的个体之间的差异。按照博内的解释，“胚芽”中的微型物是不可能被看见的，即使用显微镜也不可能见到。只是在有机体生长发育时得得相应的环境条件，如营养、湿度等等，那么这种“潜在的微型生物”随着发育的机械过程而显现出来。

博内的卵原论不是简单地象以往的卵原论者那样推测，坚持在显微镜下观察到卵中存在着“微小人”的纯粹无中生有的结论。他的理论变得复杂化，但更完满，受到拉马克、居维叶的高度评价，同时他的“胚芽”的概念影响了魏斯曼的遗传观。

还应提到十八世纪生理学界伟大的人物之一意大利生理学家斯帕兰扎尼

(Lazzaro Spallanzani, 1729—1799)。他是实验生理学的奠基人。他在感觉、消化、呼吸、繁殖等研究方面作出了重要的贡献，特别是对受精现象的研究，成为那个时代的主要权威。正是这方面的研究，为卵原论提供了有力的证据。

在受精问题，他提出这样一种见解：当精液与卵接触后，卵中预成的胚芽逐渐展开而形成新个体。他对两栖类卵的发育进行研究，他指出在卵中已包含了预成蛙的蝌蚪，只是它们紧紧集聚着。当雄性精液存在情况下，这些紧紧聚着的蝌蚪渐渐地展开，而以后的发育使蝌蚪变成了蛙。

虽然在十八世纪卵原论的预成论是占据优势地位。但实际上，他们对精子或卵子以及受精的概念都是非常模糊不清的。原因是科学还没有到那一步。哺乳动物的卵是在1828年才发现，而精卵结合的受精现象直到十九世纪末才真正搞清楚。

卵原论和精原论两派彼此争论了大约一百年之久。但是，不管哪一派，它们的共同点都是认为未来的有机本在种子里早已存在着一个具体的、完全分化和发育健全的微小个体，个体的发育也就是那种微小个体的扩大。在这个过程中，没有任何分化，也没有增加新的内容，也就是说，只是在量上增长，而不存在质上的变化。实验生理学奠基人瑞士人冯·哈勒的看法可以概括预成论的总观点，他指出，并不存在什么发育进程，动物的身体，没有一个部分是在其它部分之前形成的，所有各部分都是同时产生的。

这种机械论的预成论被查理士·波涅发展到了极端的形式。他看到蚜虫有孤雌生殖及植物种子里的胚有子叶的事实，就认为在雌性生物的卵内一定预先存在着构造完美的一整套胚胎，胚胎里有小胚胎，好象魔术大师的大匣子里装着小匣子，一个套着一个，第一个雌体里有整个物种所有的胚胎，每一代的繁殖就象抽开了一层匣子一样，一直到这些匣子抽完，胚胎也就用完了，物种也就灭绝了。他在此基础上，提出了“装填”理论，认为物种的第二代的胚种里，早已孕育着第三代的胚种，这样依次类推，也就是说，在前一代的个体胚种里早已包含着预先形成的以后每一代个体的微型，而一直到世界末日。显然，预成论在哲学上属于机械论的形而上学自然观。

预成论的产生与当时机械论的形而上学自然观占据优势地位是分不开的。当时的机械论哲学家就是把动物和植物，以至人类都看作为机器。拉美特利认为人只不过是一架复杂的机器而已。持有这种自然观，就势必会最后用上帝的创世说来自圆其说，认为上帝第一次造人时就已经把一切未来世代的人一次都造成了，而且一旦被创造出来，它们就永世长存，万古不变。

预成论虽然在那时学术界中是占了优势地位，但它们的观点引起学术界的怀疑。法国数学家、天文学家莫佩尔蒂(Pierre Louis Moreau de Maupertuis 1698—1759)对预成论就提出过非议。虽然他不是生物学家，但他对遗传和物种起源问题始终有着浓厚的兴趣，在他这方面的研究，使他很早就有了变种的概念。

莫佩尔蒂并非根据胚胎发育等方面的实验结论，而是按照简单事实进行简单的逻辑推理，指出了预成论的错误。

他认为，自哈维以后，实验工具有了长足的进步，显微镜的发明及进一步的改善，理应在生殖、发育等问题的研究上有一种新的理论，使我们在揭示生命特性的奥秘中前进一大步。但是，事实是这个新工具的应用反而偏离了正确方向，在生殖、发育、遗传等问题上搞得混乱不堪。



他指出，按照预成论的理论，下代是在精子或卵子里预先形成的，按照精源论者的观点，子代应象它的父亲；而按照卵源论者的观点，子代应象它的母亲，也就是说父母双方中只有一方可把遗传特性传给后代，那末在日常生活中，我们见到的现象是，在孩子身上，既可发现兼有父亲和母亲的特征；也可发现父母亲各自的特征，包括他们的缺陷、脾气和精神特征。在白人和黑人相结合的后代更是如此。再则，在动物中也有这样的现象：公驴和母马杂交产生骡，而骡明显地体现了驴马双亲性状的结合。如果按照卵源论或精源论观点，后代的特征只是在双亲中的一方，但日常显而易见的事实正是与此理论相矛盾，显然预成论是站不住脚的，是自相矛盾的。

莫佩尔蒂在《杂事通讯》（1753年）第十四卷中写道：“但是卵的系统和雏型动物的系统，同样遭到《维纳斯的肉身》和布来的著作所怀疑：有些人说观察到卵在管道里，完全成型的胚胎藏在卵里，以及胚胎在雄性的精液里等等，所有这一些都是凭空想象，不值一顾的”。

### （三）渐成论

在这个世纪里，也发展了与预成论相对立的理论——渐成论。这是由德国胚胎学家卡斯巴尔·弗里德里希·沃尔弗的工作促进渐成论观念的发展。

沃尔弗（Casper Friedrich Wolff, 1733—1794）出生于柏林，他是德国著名的解剖学家、生理学家，也是胚胎学的建立者。他先在柏林的医学和外科专科学校读书二年。1755年，他又进哈勒大学学习医学，在那里他在动物和植物研究方面作出了不少首创性的成果。1759年，发表了《发生的理论》论文，这篇论文成了胚胎学史上的一个里程碑。虽然哈维奠定了胚胎学的基础，但是沃尔弗从细胞研究指出一个性质纯一的胚子怎样逐渐分化形成各种器官。把现代胚胎学的研究引入到正确轨道上去。1764年在《关于发生的理论》德文本中，强烈地批判了查理士·波涅的工作。书中论证说，按照预成论的观点，那末在胚胎中就应当看到成年动物的形状及四肢器官，但事实上并没有看到这些。他认为一个胚胎的器官、四肢一定需要经过发育进程而逐渐发展形成。沃尔弗说：

“我们可以得出结论，身体上的各个器官并不始终都是象现在这样存在着，而是逐步形成的，不管形成过程中采用何种方式。我不说它们产生是由于某些颗粒的偶然结合，或是通过某种发酵过程；或是由于某些机械的原因，或是通过灵魂的活动。我只是说它们已经产生了！”

沃尔弗的许多研究都利用了鸡的胚胎，但他同时研究植物的变态。事实上，关于胚胎发生的论述大都是根据他在研究植物各部分发育所观察到的现象。沃尔弗论证了植物的花、叶和其它各个器官都是从原来未分化的物质逐渐分化而形成的。

在1768年，沃尔弗写了一本叙述他的关于鸡肠子形成的实验研究著作，证明小鸡的肠子在胚胎发育过程中，开始只是一片简单的组织，在以后的发育中，逐渐沿着它的长度折起来形成一条沟，然后再卷起来发展成为一条管子。由此他得出结论，一个动物的具体结构不可能预先存在于胚种里，而是必须经过由简单的、均匀的组织逐渐分化和发展成为复杂的异质的结构的过程。

他进一步对具有中空管状物的肠、血管和肾脏的形成进行研究。他同样

得出这样的结论：它们都是通过一些均质的体层卷曲折叠成管状的方式所形成的。

沃尔弗对植物的生长发育进行深入的研究。他已认识到，植物和动物一样。植物在发育早期阶段是由很微小的单位所构成的，而这些小单位并不是成体器官的雏型，但是，这些小单位（小泡或小球）逐渐变化能变成身体的其这部分。无论是对动物的研究还是植物发育的研究，在沃尔弗的观点中，一个显明的特点是变化的概念贯穿始终。在生物的生长发育中，不仅有生长而且还有变化。沃尔弗针对预成论的观点局限性，他说：“那些采用预成论体系的人，解释不了有机体的生长发育，根据他们的看法，只能得这结论说：有机体是根本不发育的。”

在对机体发育动力问题的研究上，沃尔弗认为，促进这种分化和发展的动力是自然界中存在的一种“生命力”或“本质力”，借助于这种“生命力”的发动，动植物促使简单的同质材料铸制成为复杂的和分化的结构。他并且指出，渐成是所有生命有机体发育的一条普遍规律。

沃尔弗的渐成论学说在相当一个时期内没有得到进一步的发展。在这个时期里，并不占主导地位。这是由于当时预成论的势力还是根深蒂固地存在于自然科学家与哲学家的头脑中。如当时预成论的主要代表人物哈勒、邦尼特等都带着强烈的神学倾向来捍卫预成论。沃尔弗曾将《发生的理论》论文送给哈勒，哈勒则以神学的根据来批驳沃尔弗在这篇文章的观点。沃尔弗则反驳说，一个科学家唯一的是追求真理，他不能以神学为根据来判定观点的正确程度，而是应该以科学为根据来作出判断。沃尔弗坚持以自然哲学的观点来理解生命。他认为，生命不可能以机械的或物理化学的原理来加以解释。对生命的理解都必须建立在掌握对生物逐渐发育过程的详尽知识基础上。他认为，任何事物的发生都必然有充分的理由，而绝不会是无中生有的；任何事物的变化都是由于事物内部按照事先确定的协调原则进行的。

显然，沃尔弗的这种以发展的观点来解释生殖和发育现象的观点，远比预成论的观点要高明得多。沃尔弗第一次抨击了物种不变论，提出了物种可变的发展思想，宣布了种原说，这对当时机械论的形而上学自然观是一次沉重的打击。渐成论理论只是到了达尔文进化论牢固地被确立以后才在科学界取得了它的地位，变化发展的概念进一步充实、完善而被大多数人所接受。

#### （四）泛生论

生物遗传的泛生理论自希波克拉底在历史上提出第一个系统的泛生论以来，二千多年来它只是在形式、内容上有所不同，但其精神内核没有任何改变，仍然反映出它们两个鲜明的特点，即认为身体的每一部分都能产生生殖物质；在环境的影响和作用下，机体所获得的性状是能够遗传下去的。十八、十九世纪在关于遗传机制概念中，泛生论、融合遗传、获得性状遗传的理论在当时仍然是很流行的。上文提到过的莫佩尔蒂（Marpertuis），他在抨击预成论错误的同时，提出了他关于生殖和发育的观点。他认为每个物种的精液中含有许多能够形成心、头、内脏、臂和腿等等各个器官的“要素”。这些“要素”对另一性别的精液体中对应“要素”具有很大的吸引力，两者结合而成胚胎。他还认为，这些“要素”是物质的最小单位，由此可形成胚胎的各个器官。同时，这些“要素”能传递双亲的特性。同时，父母双方所

提供的这些“要素”，其一方提供“要素”数量多且吸引力强，则产生后代会像该一方的性状特征。他在《维纳斯的肉身》一书中这样写道：

“人们不应相信两种精液液体只含有形成一个胚胎所需的粒子，也不要相信雌性精液带有形成几个胚胎所需的粒子；雌性和雄性所提供的粒子数，无疑地都大大超过所需要的。可是，一旦两个粒子接触而结合，则第三个粒子虽然有可能实现同样的结合，但此时已不能连结上去，所以也就不被利用了。

于是，通过这样反复地动作，孩子就从人们父母所提共的粒子中形成了，他常常带有双亲本性部分的可见标记。”

莫佩尔蒂在解释为什么子代不像父代而更象他们的祖代的原因时，他认为这是由于祖代精液在体中所提供过量的“要素”，祖先的“要素”会在后代中占优势，因此孩子不像其父母，而更像其祖先。

对于后代中畸形的产生，莫佩尔蒂认为是“要素”的数量不足或过多而造成的。他说：

“如果每一个粒子同那些、而是只同那些应该在它旁边的粒子相连结，那就生下一个正常的孩子。如果有些粒子相隔太远或是没有一种合适的形式，或是太弱以致不能同应该与之结合的粒子相结合，那么这些缺陷就会造成一个畸形的孩子。但是如果多余的粒子要寻找一个位置，并同已经充分结合了粒子相连结，那么这些过多的粒子也会产生一个畸形。”

莫佩尔蒂也认为外界环境如气候、食物等对新的变种形成是有影响的。他指出，赤道地区的高温气候影响对形成黑皮肤的“要素”显然要比形成白皮肤“要素”为更有利。同样只要控制环境条件、选择适度的婚配，且较长的时间，那末也会形成巨人种或侏儒人种。

无疑，莫佩尔蒂是相信泛生论的。他所提出的“要素”是支配遗传的最重要的因素。他以对泛生论的理解而构建自己的“要素生殖学说”。他认为每个物种的精液中都含有许多适合于形成该物种更多新个体的小颗粒（要素）。“这个推测导致了‘身体的每一部分都提供胚芽’的假说，”这个观点在以后达尔文的遗传理论——暂定的泛生子理论中又一次地再现。

莫佩尔蒂的思想对十八世纪另一位泛生论的坚定鼓吹者，并对预成论持批判态度的法国伟大的博物学家布丰产生很大的影响。布丰（Georges Buffon，1707—1788）与瑞典伟大的博物学家林奈生活在同一时代。他们都对生物学的发展作出了杰出的贡献，但是两人的自然观却是截然相反。林奈持有特创论、物种不变论观点；布丰持有生物界及地球本身变化的思想。前者被看作是十八世纪形而上学自然观的代表人物；后者被看作是进化思想的先驱者。布丰在反对当时风行的形而上学自然观方面起到一定的积极作用，是当时打开旧的自然观缺口的科学家之一。

布丰生于法国勃艮第的蒙巴尔的一个贵族家庭。他先在迪戎耶稣学院学习法律，后与朋友金斯敦结伴一同访问英国和意大利。大约在1732年，布丰回到蒙巴尔，改而研究自然科学。最初，布丰从事数学和物理学的研究，发表了许多关于这些领域的研究成果。1735年，他翻译了哈尔斯（Hales）的《植物静力学》，1740年又继续翻译了牛顿的名著《流数》（部分）。由

---

转引自郭斯·斯多培著，赵寿元译：《遗传学史》，上海科学技术出版社1981年。

洛伊斯，N·玛格纳著，李难等译：《生命科学史》，华中工学院出版社1985年。

于布丰长期对博物学发生浓厚兴趣，使他致力于自然史方面的研究。1739年，布丰担任巴黎植物园园长。他刻苦勤学，潜心研究，每天在植物园的帐篷里工作十二个小时以上，几十年持之以恒。他广泛收集世界各地的自然史资料，并聘请各方面的人才协助他整理和研究工作。在这个植物园里，培养出一些在科学上有所建树的科学家，如法国著名的化学家拉瓦锡（Lavoisier）就是布丰的学生。

布丰一生从没有在大学里担任职务，由于不受教务工作的束缚，他有充分的时间与精力自由地著书立说。他最重要的工作，是在生物学方面编纂了《自然的历史》一书。全书共有44卷，前36卷由布丰完成，后8卷由他的助手继续完成，从1749年开始写作直到1804年完成全书，历时五十五年。这是一部百科全书式规模的巨著，在学术界有相当重要的影响。

1749年，布丰发表《地球的理论》一书，使他在地质学领域享有盛名。他在书中叙述了地球及其表面的自然历史发展和演化的理论。由于书中的观点违背了宗教的教义，遭到神学界的迫害。在宗教裁判的威胁下，布丰发生了动摇，发表声明放弃著作中有关与教义相悖的观点。

1778年，布丰发表《自然期》一书。这是继《地球的理论》以后又一本有影响的地质学著作。他发展了德国自然科学家、哲学家莱布尼兹（Leibniz）的地质学思想，这两本书虽然在理论上有不少臆测成分和片面的观点，但在当时，他那新颖的观点具有进步的意义，因此在地质学发展史上具有重要的地位。《自然的历史》一书是布丰最重要的代表作。他几乎以毕生的精力著述这部巨著，这是他对自然史研究的一大贡献。

《自然的历史》是一部百科全书式的自然史研究巨著。它涉及的领域极其广泛，上至天文、下至地理，宇宙的一切无所不包，布丰认为，自然史研究就是应该包罗宇宙中可以看得见的一切对象。通过对自然界现象的描述，布丰试图表明他的关于地球形成的历史和地球上生物（包括人类）的产生和变异的自然哲学观念。

在这部著作中，布丰展现了他的关于生物遗传和变异的泛生理论。布丰在他理论中提出了一个“生命粒子”的概念。他认为，生命粒子来自身体的每一部分，存在男子的睾丸和输精管以及妇女的卵巢里。因此，精液液体是身体各部分的一种抽提物。如果把两种性别的精液液体混和，相同的或相似的粒子，就由于吸引力而结合形成一个小而有结构的物体；然而，这个物体在母亲的子宫里生长起来。如果男子提供粒子在数量上大大超过妇女所提供的，那就是男孩，反之生女孩。

同时，在布丰的遗传泛生理论中，涉及到生物变异和环境关系时，他强调环境的影响。布丰把生物和他们居住的环境联系起来，提出“生物的变异是环境影响的结果”的原理。他认为生物产生变异的原因主要是由气候中的温度、食物的数量以及人类的干涉这三个外界因素影响的结果。以驯养的哺乳动物为例，在一般情况下，食物数量的因素，对食草动物的影响较之于对食肉动物更为明显，也由此产生较严重的后果。食肉动物主要受气候的影响，气候变化会产生较大的变异。生活在野生状态下的动物，它们往往不象在家养条件下的动物那样容易发生巨大变异，但它们也随着气候的变化而发生变异。当它们遭到人类的干涉或比它们更强力且凶暴的野兽追逐时，它们被迫离开原来已适应的生活环境，而逐步去习惯不利生存的新环境，在个体中就会产生新的变异。布丰进一步分析引起野生动物发生深刻变异的主要原因，

是它们的生殖数量，也就是说，雌体和几个雄体交配所产生个体数愈多，生育愈频繁，动物的变异性也就愈大。根据这个道理，低等的物种与较高等的物种相比，由于前者生育频繁，产生幼仔数量大，所以它们产生的变异比相对稳定的高等物种要大得多。

### （五）拉马克及其进化论中的获得性状遗传概念

当我们谈到泛生论的一个重要观点——获得性状遗传时，自然地会与拉马克联系起来，似乎获得性状遗传的概念是由拉马克创造的。实际上这个概念自古有之，一直到十九世纪不少人相信外界环境的影响和作用使获得新的变异性状，并能遗传给后代的说法。而拉马克只是用此概念来为他的进化理论作出生理学和遗传学上的解释。

拉马克 (Jean Baptiste de Lamarck. 1744—1829) 是法国杰出的博物学家和科学进化论的创始人，他于 1744 年 8 月 1 日生于法国北部的比卡第州 (现名索姆州) 的小巴占庭的一个破落贵族家里。虽然拉马克的祖先都是贵族，但到了父亲一辈时，家业已经衰败，过着贫寒的生活。家中共有十一个孩子，拉马克是最小的一个。拉马克的几个哥哥都死在战场上，因此，拉马克还在童年时，父母亲就希望他长大后成为一个牧师，能过平静和安定的生活。拉马克幼年时，遵从父命进了亚眠耶稣会办的教会学校学习神学。1760 年，他 16 岁时父亲去世，当时正值普法战争末期，拉马克抱着满腔的爱国热情抛弃了神学学习，报名参加了法国志愿军。在战场上，由于他英勇善战，屡建战功，不久由士兵提升为上尉。七年战争结束后，一则他已厌倦军人生活，另则身患颈部淋巴腺炎，决定退伍回巴黎进行手术治疗并休养。此时他已二十四岁，但对自然科学还是一个门外汉。

在巴黎，他决定学习医学，因学费无着，只能在巴黎一家小银行里当职员。把每月薪金积蓄起来，待将来学医之用。在此期间，工作之余他进行气象学的研究，每晚在楼顶观察气象变化，根据云层形状加以分类，以此作为天气预报的根据。最后他进了巴黎高等医学院，在学习期间，对植物学产生了特殊的爱好，潜心钻研植物学与其它自然科学。他在法国特里亚农皇家植物园园长贝尔纳德·德·朱西厄 (Bernard de Jussieu, 1699—1777) 和著名学者列蒙勒的悉心指导下，刻苦研究植物学，他从前辈那里学到的知识和研究方法为他以后成为一个博物学家奠定了基础。

在医学院学习期间，拉马克还认识了当时法国最有名望的科学家布丰和哲学家卢梭 (Jean Jacques Rousseau, 1712—1778)。布丰赏识这位年青人的才华，请他出任自己儿子的导师，带领外出游历。布丰还经常与拉马克结伴到野外观察植物，讨论博物学问题，在布丰的思想影响下，他更坚定了研究植物学的志向。同样，卢梭对拉马克也以知友相待，他们经常在一起讨论自然界的一切。在卢梭的哲学思想影响下，他对物种固定不变的观点提出了疑问，这在他以后形成的自然哲学观上充分地反映出来。

经过辛勤劳动，1778 年，拉马克完成了三卷集巨著《法国植物志》，书中简单并准确地描述了植物的性状，并在植物鉴定方面提出独到的见解。这部巨著的出版受到学术界的重视，使他一举成名。1779 年，在布丰的提名下，拉马克被选为法国科学院的植物学部院士，并提任皇家植物园的植物标本管理员。1781 年，拉马克以皇家植物园委员的身份出国考察两年。在德

国、匈牙利、荷兰、奥地利等国考察中采集了大量植物标本，结识了许多博物学家，这次旅行使他获益匪浅。

在皇家植物园工作期间，虽然薪金菲薄，但他从不在乎，他的兴趣和精力全都沉浸在植物学研究上。1782年，拉马克应“百科全书”出版家的聘请，担任《植物学辞典》的编写工作，前后花了九年时间，于1791年完成全部编纂任务。《植物学辞典》是法国百科全书中的一部分，书中描述了2000个属的植物。除此以外，他又花了几年时间，完成了900种植物的图鉴工作。

由于法国国民会议的决议，皇家植物园改组为法国国立自然历史博物馆，并开设十二个讲座。其中，蠕虫类和昆虫类的低等动物学讲座找不到合适的主持人，便决定邀请拉马克。那时，他已五十岁了，但他毅然改变专业转而研究被人所忽视的低等无脊椎动物。拉马克主持这个讲座长达二十四年，主要从事动物学研究，这时植物学研究已退居为第二位。

博学多识的拉马克发挥了他的理论思维的非凡能力。他通过对动植物材料的大量观察和深入研究，在1801年完成了《无脊椎动物的分类系统》，这是一部总结拉马克研究无脊椎动物的研究成果的巨著。在书的前言中第一次阐述了他的生物进化思想，系统地论述了环境对有机体变异发生的影响，这一观点成为他以后形成完整的进化学说的重要原则。1802年，他发表了一部论述生物退化问题的专著《关于活体组织的结构》。他对退化问题的深入研究，有助于进一步论证生物进化的观念。1803年，拉马克开始编写《植物的自然历史》，完成了十五卷中的两卷。1802—1809年，拉马克在考察和研究巴黎附近的贝壳类化石的基础上，前后发表了三十三篇关于动物学和古生物学方面的研究报告。1809年，出版了他的代表作《动物哲学》（两卷集），书中系统地提出了他的进化学说。1815—1822年，又完成了七卷集的《无脊椎动物的自然史》。在这部巨著中，他对当时所知道的无脊椎动物的种类和形态做了详尽的描述，这部书成为十九世纪生物学的重要文献。

由于长期贫病交加，又加上在显微镜下持续观察标本，严重影响了他的视力，1819年，拉马克不幸双目失明。在生命的最后十年，也是最艰难困苦的十年里，他在女儿柯莱丽(Cornèlie)的帮助下，继续顽强地工作。《无脊椎动物自然史》的第六卷的后半部分和整个的第七卷就是在那时候由他口述，柯莱丽进行记录并整理完成的。阐述他的世界观的一本重要哲学著作《人类意识活动的分析》，是他一生中最后的一本著作。

拉马克的一生是不屈不挠、艰苦奋斗地追求科学真理的一生。他从二十多岁开始接触自然科学，六十年如一日，始终兢兢业业，好学不倦，刻苦钻研，终于成为一位闻名世界的杰出的博物学家和进化论的先驱者。

1789年，法国爆发了资产阶级革命，拉马克以一个爱国者的姿态热情地讴歌这场大革命，歌颂革命的法国人民。他写了这样一首诗，以表达他那种炽烈的感情。他写道：“请接受吧，宽宏大量的、对于一切敌人战无不胜的人民啊！善于从自然界收回你自己的神圣权力的人民啊！我请你接受的，不是在旧日政体下摇尾乞怜的奴隶们献给国王、大臣以及保护他们的贵族的那种逢迎的敬礼，而是惊奇赞美于你的美德和毅力所应得到的礼物，这种美德和毅力是由于你的代表者的英明和坚贞不屈才得到发扬。”

但是，当大资产阶级掌权以后，他们与教会势力相互勾结，认为拉马克的生物进化的见解与宗教的教义相违背，到头来，拉马克不仅没有受到应有的尊重，他的进步的科学理论没有得到足够的支持和重视，甚至还遭到统治

阶级的讥讽和仇恨。拿破仑在一次科学院的隆重招待会上，竟公开地指责拉马克，对他进行人身攻击和侮辱。在学术界，那些保守势力把矛头指向拉马克，极力反对、贬低他的研究成果，对他进行围攻。晚年，拉马克在贫困线上挣扎，以致惨遭双目失明的不幸，但仍没有丝毫动摇他那追求真理、献身于科学的顽强意志，他坚信他的进化理论总有一天会被人们所理解。他在《动物学哲学》的前言中充分估计到“不管在研究自然界时发现新的真理是如何的费力，在承认真理的道路上还要费更大的力量”。科学发展的历史证实了这句名言。

随着近代生物科学的发展，旧的物种不变观念日益受到不断丰富的生物学材料的冲击，人们逐渐相信生物是发展的，是进化的。拉马克所建立的第一个系统的合乎逻辑的进化理论也逐渐被人们所认识，并得到广泛高度的评价。俄国著名生物学家季米里亚捷夫曾钦佩拉马克崇高的品德。他说：“拉马克是一位好学不倦的科学家和深邃的思想家，从科学道德观点来说，他也是伟大的。几乎没有一个科学家象他那样受到过敌人的仇恨，甚至拿破仑在科学院隆重的招待会上公开侮辱过他，这虽然损害了他的自尊心，但他却泰然处之，并没有扰乱他的科学工作。

拉马克对生物学作出的重要贡献是确立了生物的自然演化的思想以及首先提出了进化理论。

按照拉马克的思想，他认为生物界永远在运动、变化和发展着。生物的演化，从最初形成的最原始的生命有机体一直到人类的形成，生命有机体在形态上是由低级到高级，由简单到复杂发展形成一条上升的阶梯序列。拉马克主张应从自然界的历史来理解自然界的现象。这是拉马克生物思想的一个鲜明特征。

拉马克以历史观点确立生物发展的自然演化思想，在此基础上，他第一个提出科学进化理论，给予进化论以确定的形式。

在理解拉马克的进化理论问题上，我们必须分清两层关系，这就是，第一层表明拉马克的进化的变化思想；第二层则是用来解释这种进化变化思想的生理机制和遗传机制。所谓“获得性遗传”的概念，正是在遗传机制的论述中表明的观点，而这一观点明确地是为他的进化论理论作出机制上的解释。

他在1802年所写的《关于生物体组织的结构》中就提出了物种可变性及生命起源等问题，阐述了生物进化的观点。后来在《动物学哲学》中，更全面、更系统地反映了他的生物进化思想。在这部著作中，他想表明：从动物形态的阶梯上，可以看出动物身体组织逐渐复杂化的趋向，随着阶梯上升，这种趋向形成一个近似直线的进化系列。拉马克把环境因素以及生物有机体与其环境的关系引入到生物学研究领域中来。他的进化理论的重点也在于阐明生物与其环境的相互关系。拉马克的进化学说认为，环境影响是有机体发生变异的根本原因。随着环境的改变，生物会相应地发生变异。因此，有机体周围的条件对生物有机体的发展具有决定性的作用。拉马克曾经直接表明这一观点，他说：“每一个有机体的性质最终决定于它周围的条件。”同时表明，环境的多样性决定了生物类型的多样性。

拉马克认为，动物和植物在进化发展上具有各自独特的规律性，环境对动物和植物的影响是不尽相同的。他指出，环境对植物的影响是直接的，因为植物没有动作，因而也就没有平常所说的习性。当环境条件，如植物营养、

吸收和蒸发以及日常获得的热量和光量、空气量和水气量等因素发生变化时，某些个体随之发生变化，当这种变异使得机能和结构发生相应的改变以适应改变了的环境时，经过世代的积累，变异就会加深，通过生殖作用，某些个体就会将获得的变异传给它们的后代，最后就产生新的种类。这种新的种类与原来那种在有利于发展的正常环境条件下所产生的个体种类有明显的不同。例如，把沼泽地里生长的花的种子，移到干燥多石的土地上，它们中的某些个体在这种营养不良的新环境下也能发芽、生长。但是当这种个体与在沼泽地里生长的个体作一比较时，则能明显看出前者的个体矮小，某些器官丧失了功能，而某些器官的功能得到扩大。再如。梅花藻或水毛茛植物，它们在不同的生活环境条件下，生长的情况各不相同。生长在水中，它们的叶子很细，各分枝都有细丝；当茎生长在水里，水面上所生的叶子就变成很宽、很圆的形状，分片也简单；当长在潮湿未被水淹没的地方，它们的茎长得很短，叶子没有分裂和细丝。可见，生物要适应环境，同一物种生活在不同的生活条件下，就会发生不同的直接明显的变化。

然而，环境因素对神经系统发达的动物的影响是间接的。拉马克认为，越是低等的动物越容易受到外界环境因素刺激的支配；沿着阶梯越是向上，生物获得的自主性就越来越大，受到外界环境影响的程度也越来越小，以至到人类这个最高阶梯时，这种自主性得到了最充分的表现。拉马克写道：“假使大自然只限于使用她原来的方法，也就是说，限于使用一种对动物来说纯粹是外来的和异己的力量，她的工作就将始终是很不完善的；动物将只是被动的机器，而大自然将永远不会在这些生物身上造出感受性、生存的亲切感、行动能力，最后还有观念这种奇妙的现象，尤其是观念，大自然靠了它创造出最惊人的现象——思维与智慧。”拉马克反对别人会有这样的理解：环境直接诱导出新性状。他在《动物哲学》书中表明了他的观点：“现在我必须解释我在下面一句话时我的意思是指什么：环境影响动物的形状和结构。这就是当环境变得非常不同时，随着时间的流逝，它在动物的形状的结构上也引起相应的改变。的确，如果这句话照字面解释，我将被认为犯了错误；因为无论环境能够做出什么，它也不直接改变动物的任何形状和结构。”拉马克强调指出，环境对生物体的间接影响只是环境对动物的生物习性的改变起作用，并由此引起新器官的形成，而不是象某些人所认为的动物的机能决定它的器官。根据这一思想，他认为动物发生变异的路径是这样的：当动物所处的环境发生了显著而持久的巨大变化时，首先通过神经系统的控制，引起动物在需要上的巨大变化，动物为满足需要就会引起动物物种在行为上的巨大变化。如果新的需要是持久的，那就形成新的习性；新的习性使某些器官使用得更多，而另一些器官相应地用得少或不使用。这种改变了习性，经过几个世代的积累，引起动物有机体在形态结构上的改变，最后产生了新的类型。

一个代表性的例子是长颈鹿。拉马克认为长颈鹿的祖先的颈并没有那么长，后来因为低层的树叶不够吃，只能吃高树上的叶子，这就必须努力伸长脖子，适应新的环境。它们的后代处于同样的环境压力下，同样努力地伸长脖子，这样使得长颈鹿的颈逐渐加长了。这种改变是经过多少世代的积累才遗传给后代，终于形成现代的长颈鹿。同样，鼯鼠也是由于世代生活在



终日不见阳光的洞穴里，因而它们的视觉器官——眼睛长久不使用，最终丧失了视觉功能，只留下眼睛的痕迹。这些例子表明，生物在适应环境中，经常使用的器官会日益发达，而不使用的器官就会退化，这种变化经过世代的积累是能遗传下去的。由此，拉马克总结出两条著名的法则：

第一法则认为，每种动物在它的发展过程中，对任何一种器官使用得愈频繁、愈长久，就使这一器官加强、发展、增大；反之，对这个器官经常不使用，就会逐渐变弱、衰败而它们的功能逐渐衰退，最后归于消失。这就是“用进废退”论。

第二法则认为，个体由于长时间受到环境条件的影响，使生物发生变异，获得了新的性状，经过世代的积累加深了这个新的性状，如果雌雄两性都获得这种共同的变异，那么这种变异是可以传给后代的。这就是“获得性遗传”论。

拉马克用“获得性遗传”理论同时来说明自然界的巨大生物链并不完全是连续的，由于环境的异常影响使原来的直线序列的阶梯发生了偏离，这也就形成了拉马克在以后动物分类中的系谱树的理论依据。

拉马克认为正是由于自然界的这两条法则的使用，使得生物发生变异而逐渐进化。

在拉马克以后，虽然对他的学说有这样那样的解释和见解，但是对他的学说的进步意义以及所包含的精神实质都有肯定的评价。达尔文在《物种起源》第三版上写道：“拉马克是第一个进化论者，他在这方面的结论引起我很大的注意。公正地说，这位有名的自然科学家在1801年就第一次阐述了他的观点；1809年在他的《动物学哲学》中和以后1815年《无脊椎动物的自然史》的绪论中，他大大地发展它们。在这些著作中，他坚持这样的观点：一切的种，包括人类在内，都是由其他的种变来的。他的功绩是伟大的，他第一个使人认识到这么一个假定的可能性：有机界和非有机界的一切变异是根据自然界的规律，而不是由于神的干涉而发生的。”

拉马克的用进废退和获得性遗传的观点被一般人所接受，且影响深远，即使《物种起源》出版了将近一百年之后，拉马克的观点仍然被继续广泛流行。

总的说来，在十九世纪以前，人们对生命现象，包括生殖、发育、遗传和变异的认识上，有着以下两个特点：

(1) 对发育、生殖、遗传和变异是作为一种笼统的概念来认识的，它们之间并没有明确的界限，一般研究的重点是放在发育上，遗传现象并没有作为独立的现象加以研究。十八世纪的预成论，往往把个体的发育看成是在种子或胚胎中早已形成的个体雏形的机械展示，这就否定了遗传问题的存在。

(2) 即使在对遗传的认识上，主导的思想是融合遗传或血统遗传概念，认为性状遗传中起作用的是双亲的血液，子代所表现出来的性状是由父母性状的融合或混合而成，也就是说，子代的性状是双亲性状的折中，祖先的新性状因一代一代的融合而逐渐稀释，最后将在群体内完全消失。显而易见，根据这种遗传观念，两种不同的性状杂交后融合为一，结果使变异有减无增，变异性越来越少，生物只能退化而不可能进化了。同时，这种观念是把遗传和变异两者机械地割裂开来，似乎在我们生命世界中，也不会存在着如此五彩缤纷、形形色色的生物了。这种融合遗传观念一直到十九世纪，在一些遗传理论中仍有所反映，只是到孟德尔发现遗传物质传递规律以后，才为粒子

性遗传因子概念所取代。

(3) 随着近代自然科学的产生，在反对封建神学的斗争发展过程中，也产生了英国哲学家培根的唯物主义和科学方法论。他特别重视实验和经验，照他的说法，科学是实验的科学，科学就在于用归纳、分析、比较、观察和实验等理性方法去整理感性材料。这就启示人们，要想进一步探索遗传和变异的内在规律性，就必须用观察和实验的科学方法去取代含糊不清的融合遗传观念。但是，只是到了十九世纪，科学方法论才被具体地运用在遗传变异问题上，使遗传观念有所突破，推动了这个领域的发展。

### 三 粒子性遗传观念

自然科学进入到十九世纪，取得了引人瞩目的伟大成就。科学的原子—分子论的确立成为在这个世纪中化学发展的最重要成就；在生物科学发展中最突出的成就则是细胞理论的确立和达尔文进化论的建立。而这一些对十九世纪遗传观念的发展起到极其重要的促进作用。

#### (一) 粒子性概念

1803年，英国化学家道尔顿(J. Dalton, 1766—1844)在大量实验事实的基础上，提出了化学的原子论，即：“化学元素是由非常小的，不可再分的微粒——原子组成。”1811年，道尔顿的原子论又经意大利物理学家阿伏加德罗(A. Avogadro, 1776—1856)进一步发展，他把道尔顿的原子称为“基元分子”，把单质或化合物存在的最小微粒称为“整体分子”，认为单质的分子可以由多个原子组成。由此提出了分子概念。半个世纪后道尔顿和阿伏加德罗的原子—分子论正式被学术界所承认。原子—分子理论的确立，它对化学的发展取得了重大的突破性成就——化学元素周期律的发现；有机化合物的结构理论的确立，以及导致有机分析和有机合成的发展。

十九世纪的生物学有长足的进步。由于生物科学的基础性研究的深入和显微镜技术的改进，以及在科学研究方法论上的创新，使研究者在对有机体的微观研究取得了一系列的新成果，从而导致细胞理论的确立。

1838—1839年间，德国植物学家施莱登(Mathias Schleiden, 1804—1881)和解剖学家、生理学家施旺(Theodore Schwann, 1801—1882)，他们各自通过对植物和动物组织方面的观察和研究，第一次对细胞结构和特性进行理论性的概括，阐明了“一切动植物的基本结构单位是细胞”这样一个观点。在此基础上，他们共同建立了细胞理论，从而以自然科学材料证明了生命的统一性。他们两人对生物学的发展做出了重大的贡献。

在施莱登提出的植物细胞学说中，他把一株植物看成是一个整体、一个细胞集团、一个由许许多多植虫组成的系统。他认为，一切植物，不论结构的复杂程度如何，它们的基本生命单位是细胞，各种不同的细胞组成了生命有机体。在他的代表作中指出“最近我已经知道低等植物是一个细胞，而高等植物是由许多细胞组成的。”施莱登对植物细胞的功能特性也作出理论概念。他认为，在植物体内，细胞的生命现象有两重性：一是独立性，即细胞具有能独立地维持其自身的成长和发育的重要特性；二是附属性，即细胞是属于植物有机体的一个综合的组成部分，这是次要的特性。

在研究方法上，施莱登主张植物学研究必须利用显微镜进行仔细观察并进行生理学实验，观察和实验是生物科学研究的工作基础；归纳方法和因果分析必须代替以往纯粹理论性的推论和演绎方法。他认为唯有在这些科学方法上进行改革，才能有效地揭示科学内在规律性。

1838年10月的一次聚会上，施莱登把还未公开发表的《植物发生论》中关于植物细胞的结构情况以及细胞核在细胞发育中的重要作用等方面的基本认识，告诉了同在弥勒实验室工作的好朋友施旺，从而引起施旺强烈的兴趣。因为施旺在研究蝌蚪的神经时，在脊索细胞里以及在鸡的胚层和猪的胚胎组织细胞里，同样看到类似施莱登在植物细胞中观察到的情况。由于施旺

的不懈努力，人类对于细胞的认识由植物界扩大到动物界。

施旺对动物细胞的研究，开始是从蝌蚪背部的神经索细胞和软骨细胞的发育着手。他发现它们都具有相同的细胞核、膜及胞液。根据观察，他描述了动物细胞的形成过程：开始是细胞间通过晶体化形成细胞核仁，通过核仁周围的一层物质的沉淀形成核，进一步的浓缩产生细胞浆，这些浆再凝成细胞膜，从而形成一个完整的新细胞。这里，施旺和施莱登一样，都认为新细胞是从老细胞的核发育而来的。施旺对一些特化组织，如上皮、蹄、羽毛、晶体、软骨、骨、牙齿、肌肉组织、弹性组织、神经组织等进行研究，他得到的结论是，无论什么组织，尽管它们在功能上是不同的，但是它们都是遵循着共同的原则，即都是由有核细胞发育而来，或是细胞分化的产物。

在细胞形成中，施旺认为有两种力量起着作用。一种称为代谢力，这种力量使细胞间质转变成适合细胞形成的物质；另一种称为吸引力，在这一种力量的作用下，使细胞形成物质浓缩或沉淀，最后形成新细胞。他认为正是由于这两种力量的作用，保证了细胞具有自主性和能够维持自身生命的能力。

1839年，施旺在其代表作《关于动物和植物结构与生长一致性的显微镜研究》中，提出了他的细胞理论的基本观点。在书的一开始写道：“异常繁多、丰富多采的各种形态，只有通过简单的基本形成物的不同组合才能产生出来，这些基本形成物虽然有各种不同的差异，但是本质是一样的，就是说，它们都是细胞。”

进而，他概括这些观点，提出细胞是生命的基本单位，一切有机体从单一细胞开始就具有生命，并随着其它细胞形成而发育等观点。

施莱登和施旺共同建立的细胞理论，阐明了有机体发展和分化的规律，无论是在植物界或是在动物界都具有普遍的有效性。施旺在其著作中写道：“我们的全部工作已经允许我把细胞个体性学说应用于动物就如应用于植物一样。”他又说，细胞理论的建立，使“动物界与植物界的巨大壁垒，亦即最后的结构区分因此而完蛋了”，这充分表明了动植物结构的统一性。

无论是化学家和物理学家，还是细胞学家，他们所构建的物质结构的最小微粒的粒子思想，不仅促进各自学科的发展，同时毋庸置疑，对遗传学家在试图寻找遗传物质，揭示遗传机制上，显而易见是有提示性的影响。

十九世纪下半叶以来，人们很重视和注意遗传现象的研究，开始把遗传和发育分开，并认为发育是受遗传控制的。同时，在观念上一个鲜明的特点就是不再把遗传看作一个个体的全貌笼统地传给了下一代，而是把遗传的粒子性观念引入了遗传现象的研究中，这正象在物理学中引进了原子和量子观念一样。这样就把遗传看成是一个个性状的传递。

粒子性遗传观念不同于融合遗传观念，它表明遗传性状可以用遗传因子的基本单元来分析，遗传因子保持着相对的稳定性，相对的遗传因子在杂交后并不混合，而是各自保持着相对的独立性。这种观念集中地反映在孟德尔的豌豆杂交试验工作里，并在他的试验工作基础上得出两条遗传定律，确定了粒子性遗传观念，奠定了近代遗传学的理论基础。

当时有不少生物学家在他们的遗传理论中以各种不同的名词来表达遗传单位的这些微小颗粒。如生理因子（Spencer, 1864）；微芽（Darwin, 1868）；成形微粒（plastidnes; Ellsberg, 1876; Haeckel, 1876）；分子团（micellae, Nagele, 1884）；异细胞（idioblasts; Hertwig,

1884) ;泛子(pangens ;de Vries ,1889) ;生源体(biobhores ; Weisman , 1892) ;质体(plastosome ;wiesner , 1882) 等 ;

十九世纪主要的粒子性遗传理论有斯宾塞的生理单元论、达尔文的生殖微粒论、德弗里斯的泛子论、魏斯曼的种质论、孟德尔的遗传因子论和摩尔根的基因论等。

## (二) 斯宾塞及其生理学单位理论

在有关遗传、变异和发育的那些早期的理论中,有不少也是以单元要素的假设来解释遗传和生殖现象。最早应该追溯到古希腊的几位伟大的自然哲学家,如原子论学派的留基伯、德谟克利特等,他们已经用原子单元要素来阐明生殖现象,提出了遗传的泛生原理。这种观点更进一步深刻地影响了希波克拉底,使他提出第一个系统的遗传理论——泛生论。二千多年以后,这个泛生论又被一些科学家充实和发展起来,以不同的形式复活了古典的泛生理论。

在 1863 年,斯宾塞(H. Spencer, 1820—1903)在《生理学原理》一书中,提出了生理单位论。他认为,生物每个物种都是由一种称为生理单元的粒子所组成、任何生物跟任一亲体的相似关系,都是通过从这一亲体中得到的生理单位的特殊倾向传递的。在他看来,遗传性状的传递是通过一种叫做生理单元粒子的遗传物质传递的。

斯宾塞是英国的一位生物学家,也是一位哲学家。他当过铁路工程师、发明家,也做过记者。他写了许多论述哲学、社会学、教育和科学的著作。其中的代表作《生物学原理》是影响最大的一本书。

斯宾塞在生物进化问题上,他是一个拉马克主义者,马尔萨斯人口学说对他影响很大,他接受这个学说。当 1859 年达尔文的进化论问世后,斯宾塞极其欣赏达尔文的自然选择学说,并把自然选择学说扩大到人类社会,把“最适者生存”不仅看作是生物进化过程,而且也是人类进步的方式。这就是社会达尔文主义理论,这种理论混淆了生物和社会两种不同性质的现象。斯宾塞也被人认为是社会达尔文主义的代表人物。

斯宾塞所假定的“生理单元”粒子,认为这些单元不是简单的分子,而是能够生长繁殖的复杂的分子集合体。每一个单元代表了全部的物种性状,其大小居于单个细胞和有机分子之间。由于它们的复杂结构,所以它们很容易被外界条件所改变,使单元中的结构发生改变或打乱了它们的平衡。环境条件发生变化时它们也作相应的变化而实现获得性状的遗传。个体的变异还在于接受双亲配子中含这种单元数量上的差别所致。所以这种单元粒子具有生理学上可变化的范围和一个确定的结构。

## (三) 达尔文及其进化理论中的遗传观

科学的生物进化理论总是和达尔文的名字联系在一起。在进化论中达尔文设想把进化、遗传和变异三者统一在他的遗传观中,提出了“暂定的泛生论”,以一种新的形式复活了古典的泛生论,成为早期粒子性遗传假说的典型代表。达尔文(Charles Robert Darwin, 1809—1882 年)是英国生物学家,建立了以自然选择为中心内容的生物进化论。达尔文于 1809 年 2

月 12 日出生于英国的希鲁兹伯里小镇一个富有的世代医生家庭。他的父亲罗伯特·韦林·达尔文 (Robert Waring Darwin, 1766—1848) 是一位医学博士, 在当地负有盛名。他的祖父伊拉斯谟斯·达尔文 (Erasmus Darwin, 1731—1802) 是十八世纪一位思想敏捷博学多识的哲学家、博物学家、气象学家、社会活动家、发明家、诗人和医生, 是进化论的先驱者之一。

达尔文以后成为举世皆知的科学进化理论的创始人而名载科学史册, 这与他生活在这样的家庭环境, 特别是与他受到祖父的进化思想的影响是分不开的。

达尔文八岁丧母, 在那年春天, 达尔文被送到由凯斯牧师管理的一所教会小学校读书。凯斯牧师是这个学校唯一的老师, 而使用的教材只有《圣经》。

《圣经》中那些枯燥乏味、虚无缥缈的故事, 一点引不起达尔文的兴趣。他对功课全然不在意, 因而学习成绩还远不及他的妹妹。

达尔文从小时候起, 就具有强烈的搜集欲。他喜欢搜集和研究各种小石子、贝壳、印鉴、邮票、钱币、矿物、鸟蛋及虫子等, 他也经常试着鉴定一些树木的名称。

1818 年夏天, 达尔文同他哥一起被送进当地由巴特勒博士主持的希鲁兹伯里学校, 一直呆了七年。这是一所完全旧式的学校, 它所设置的单调空洞的课程以及死水般的学校生活, 使达尔文厌恶至极。中学时期的达尔文, 已经在性格上形成了这样的特点: 强烈的多样兴趣、沉溺于自己感兴趣的东西, 面对各种复杂的问题和事物喜欢寻根究底。他不满足于学校教育的束缚, 他要按照自己的兴趣和爱好满足求知欲。他同他的哥在父亲的花园里搞起了一座简陋的化学实验室, 为了能当好哥的助手, 他专心地阅读了亨利 (Henry) 和派克 (Parkes) 的《化学问答》一书。达尔文在 1825 年提前离开了这所学校。同年 10 月, 达尔文被父亲送到爱丁堡大学学医。

两年的爱丁堡大学生活, 达尔文并没有虚度, 他只是按着自己的步调行走罢了。他结识了几位爱好自然科学的青年, 他们经常讨论共同感兴趣的生物学问题, 他们还经常到海边去捕捞牡蛎、在水坑上搜集动物标本, 并进行解剖。他善于向有实践经验的人学习, 曾虚心地向擅长剥制鸟类标本的爱丁堡的一位黑人。1826 年初, 达尔文在简陋的显微镜下观察水生生物时, 竟发现了前人在论述上的两处错误: 一处是板枝介幼虫被前人误认为是具有以纤毛自由运动能力的板枝介卵了; 另一处, 一般认为是墨角藻的幼龄阶段的小球体, 达尔文发现它实际上是海蛭的卵衣。根据观察的结果, 达尔文分别写成了两篇论文, 并在爱丁堡大学的一个主要研究自然科学的学生组织——普林尼学会上宣读, 得到与会同学的好评。1826 年 11 月, 达尔文正式当选为普林尼学会的书记。

达尔文的父亲看到他确实无意学医, 就在 1828 年初送达尔文进剑桥大学基督学院改学神学, 将来能做一个“体面的牧师”。神学教育使达尔文在剑桥三年的生活中浪费了宝贵的时间。

在剑桥学习期间, 达尔文经福克斯的介绍, 结识了剑桥大学著名的青年矿物学和植物学家亨斯洛 (J.S. Henslow)。他们两人一见如故, 友谊日益加深, 对达尔文来说是“整个一生中最为影响的一件事”。达尔文经常被邀请参加亨斯洛教授的家庭聚会。达尔文钦佩亨斯洛渊博的博物学知识, 并对亨斯洛那种不慕虚荣、为人宽厚仁慈的性格表示十分敬慕。1831 年, 达尔文毕业考试结束后, 遵照亨斯洛的意见, 继续进修植物学及地质学, 并广泛

阅读各种自然科学的书籍。其中他最爱读的有两本书：洪堡德的《南美旅行记》及赫歇耳的《自然哲学的初步研究》。《南美旅行记》中描述的腾涅立夫岛上的美妙情景深深吸引住达尔文，他曾十分认真地写信给一个伦敦的商人，查问船期，准备只身探险腾涅立夫岛。

1831年暑期，达尔文接受塞尔威克教授的邀请，参加了北威尔士的地质考察。这次旅行，达尔文收获颇多，他不仅收集到很多岩石标本，同时通过考察使他明白了一个道理：“所谓科学就是综合事实，从而根据事实得出一般的规律和结论。”他也得到了一个经验：“在未经任何人考察之前，一种现象，无论是怎样显著的，总是容易被忽略过去。”无疑，这种理性认识对他日后的科学研究产生了有效的影响。同年8月23日，达尔文考察回家后收到亨斯洛教授的一封信。在信中亨斯洛告诉达尔文，表示要推荐他作为一位青年博物学家随同英国海军“贝格尔”号军舰去南美海岸进行科学考察。达尔文极其愿意接受这个邀请，但由于父亲的反对不得不遗憾地回绝了亨斯洛，但是最后经他舅舅的支持，父亲改变了态度，使达尔文终于踏上了“贝格尔”号军舰，开始了他人生道路上一个新的转折。

十九世纪三十年代，正是英国资产阶级工业革命的完成时期，资产阶级为了掠夺原料和扩大市场，派遣了大量舰船，吸引一些自然科学家组成探险队到世界各地进行科学考察，目的是要弄清各地的自然资源。这种探险活动在客观上促进了地理学、地质学和生物学的发展。

“贝格尔”舰担负着测绘南美洲东西两岸和附近岛屿水文地图的任务，同时要完成环球各地的计时测量工作。这次航行于1831年开始，从英国出发，向大西洋的南方驰去，横渡大西洋，绕过南美洲，经过太平洋到达澳洲海岸，经过印度洋的许多岛屿，绕过非洲南部，再回到南美洲，最后于1836年返回英国，历时五年。

1837年7月，达尔文根据这次考察的结果，开始写第一本记录有关物种起源事实的笔记。终于在1859年11月24日完成了一部具有划时代意义的《物种起源》巨著，建立了以自然选择为中心的生物进化理论。他在于第一次把生物学放在科学的基础上，实现了一次伟大的革命。进化论的建立，科学地证明了生命现象的统一性在于所有的生物都有共同的祖先，而且论证了物种的多样性是进化适应的结果。进化论的建立，在自然科学领域里第一次以科学的论证排除了“神”的形象，对传统的“特创论”和“物种不变论”等种种谬论以沉重的打击，把生命科学建立在唯物主义的基础上，为辩证唯物主义提供了自然科学的依据。

进化论的核心思想是从人工选择理论进一步推论，从而形成和提出生物是通过生存斗争和适者生存的自然选择过程，实现物种形成的物种进化的自然选择理论。

达尔文搜集各种家养动物、栽培植物的变异材料和培养方法。在达尔文考察和研究的植物材料中，动物方面有狗、猫、马、猪、绵羊、家兔、家鸽、家鸡、鸭、食火鸡、金鱼、蜜蜂、蚕等等；在植物方面有小麦，玉蜀黍等谷类，甘蓝、豌豆等菜类，葡萄、莓、柑桔、桃、李、樱桃、苹果、梨、栗等果类。特别重要的是，达尔文曾研究了大约150个品种的家鸽，他把家养鸽子与野生岩鸽在外部形态和骨骼构造等方面进化比较研究，形成了人工选择理论：家养动物和栽培植物是“培育者可惊的技巧和坚持不懈的精神”所留下的“永久纪念碑”。同时，具有不同差异的同一品种，它们在起源上都有

一个共同的祖先。显然，无论是家养动物或是栽培植物，最大的特点是依照人的使用或爱好的利益而在人为的条件下形成的。

人工选择理论的建立，启发了达尔文，既然生物在人为条件下能发生变化，那么在自然界是否也有类似于人工选择的一种过程来实现物种的变化和发展呢？达尔文更深入地研究、综合材料，总结分析存在于自然界中的生物有剧烈的生存斗争这一事实，最终提出了“自然选择”学说。这个学说也成为达尔文生物进化理论中的核心部分。

达尔文的自然选择理论是在自然界中存在着四大类事实基础上提出的。

第一，生物普遍繁殖迅速。在自然界中，一切生物都有巨大的繁殖能力。以生殖最慢的大象来说，大象大约到三十岁时才开始生育，一直生育到九十岁。如果在这可以生育的六十年期间，一对大象能繁殖产生六只小象，并且都能够活到一百岁的话，那么计算结果表明，经过740—750年，就会有一千九百万只象。达尔文认为“考察全世界整个生物界中的生存斗争，都是按照几何级数高度繁殖的不可避免的结果”。这说明，如果自然界没有遏制生物繁殖的因素的话，那么在自然条件下，任何物种在一种历史时期内，个体数目将以惊人的速度增加。

第二，自然界同时存在着生存斗争的情况。事实上，自然界中遏制繁殖的因素是存在的，如疾病、天敌、饥饿、气候变化等，尤其是生物的不同种之间存在着为生存而斗争的情况，极大地遏制了生物繁殖。达尔文说：“最剧烈的斗争差不多总是发生在同种的个体间，因为它们居住在同一领域，取食于同样的食料，遭受到同样的威胁。”由于这些遏制因素，在自然界中任何一个物种决不会无限制繁殖并且成活、成熟，不会出现某一物种主宰自然界，成为“一霸之主”的情况。也就是说，在高繁殖率与很少达到真正成熟之间有一个尖锐的矛盾，这就导致生物个体为了获得生存必须与这些不利因素进行抗争，其结果使每一物种，在生殖上基本保持了相对的稳定性。那些活下来且能成长的个体，必定是那些具有较强的体力、行动较为敏捷、更能避开危险也更能适应大自然不利条件的较强健的个体，而不具备这些条件的个体则在自然界中被淘汰。这就是达尔文提出的适者生、不适者亡的生存斗争规律。

第三，变异的普遍性。从家养动物和栽培植物的人工改良来看，变异是经常出现的。在鸽子中，不论是扇尾鸽、翻飞鸽，还是球胸鸽，都是由野生岩鸽变化来的。同样，没有一种野生狗同人工培育的狗相同，即使在野生动物中也经常出现变异。

第四，环境发生缓慢而普遍的变化。在漫长的历史时期中，环境发生缓慢且普遍的变化。如地球表面的变化，沧海变桑田，高山因风蚀变为低地，平原因上升而成高原；气候的变化，从冷到热，从潮湿到干燥，或反之。变化的结果必然使动物植物发生迁徙。在新环境下，变异发生作用，那些最适应新环境的有利变异的动植物生存下来，它们的后代继承亲代的适应性，日积月累，于是在外表形态、内部结构及生活习性等方面都发生了变化，从而形成“新种”。这种新类型自然界出现许许多多、形形色色的环境与个体之间巧妙的适应现象。

由此，达尔文推导出自然选择理论的概念：生物在生存斗争中，具有有利变异的个体会得到生存并传留后代，而具有有害变异的个体被淘汰。物种就是这样通过自然选择，适者生存而发生变化，实现生物的进化。



对自然界中生物的进化，达尔文认为，自然选择只是靠积累轻微、连贯、有利的变异而起作用，它只能一点点地缓慢地发生作用，而决不可能产生巨大的或突然的变化。

由于达尔文不清楚引起生物变异的原因，他试图用自然选择来解释变异的机制就显得力不从心了。在遗传和变异观念上，达尔文又接受了当时流行的“融合遗传”观念。这种观点认为：双亲的遗传特性在子代中表现为类似混杂的液体那样，它们互相溶台在一起。子代只有亲代遗传性状的一半，孙代只剩下祖代遗传性状的 1/4……照此类推，一个个体的遗传特性只是它的全部祖先双方遗传性状的混合物。因此，一个稀有的新突变体显然会在正常个体交配所产生的种群中最终被“淹没”掉。

与达尔文同时代的英国工程师詹金（F. Jenkin）和物理学家凯尔文勋爵（Lord Kelvin, 1824—1927）用融合遗传的数学结果对达尔文的遗传观提出批评，指出，如果按照融合遗传思想的话，一切新的物种都会被抑止。那末变异无法存在，自然选择在择取有利变异时就已失去了选择的对象，由此造成自然界无法产生新种，生物也不存在进化问题。这样的推理，使达尔文处于尴尬境地。达尔文承认没有更好的方法来解决自己在遗传与变异机制上的问题。必须寻求另外更为合理的理论来解释遗传与变异问题。他最后选择了拉马克的“用进废退”和“获得性状遗传”的观点来论证自己在遗传与变异机制问题上的观点。

达尔文在《物种起源》第六版中集中表达了他的观点。他说进化“主要是通过许许多多连续的轻微变异进行自然选择而发生效果的；还有些辅助因素，如身体各部分的使用和不使用通过遗传发生效果，这是个重要方式；另外，就生物过去或现在的适应构造而言，外界条件的直接作用和由于我们的无知认为是自发性的变异，则都是不重要的方式。”这些论述表明，达尔文已开始接受拉马克关于器官的用进废退的学说。科学史家 N·玛格纳对此评论道：“显得更加矛盾和含糊不清。”

达尔文的错误在于他没有认识到有性生殖在导致性状重新分离和重新组合中的重要性，即有性生殖应看作种群中产生多样性的手段。诚然，有性生殖不可能是变异的原因。达尔文从动物饲养者和园艺家那里收集到的资料以及自己在多种的植物在家养条件下的变异进行考察，使他确信家养动、植物品种的多样性是由于环境对有机体的影响所致。他深信即使生活条件如气候、食物等等发生细微变化时会引起动植物变异，而正是这些微小的不定变异（徬徨变异）可认为在繁殖过程中是得到遗传积累。实际上，栽培植物和家养动物具有高度的变异性其主要原因是，对栽培植物进行杂交及家养动物通过频繁的近亲交配所致。1866年，他在《动植物在家养下的变异》一书中用了五章篇幅来论述有关变异的原因和变异的法则。强调环境对机体的影响，环境条件的变化能直接或者通过生殖细胞间接影响机体，其中还包括器官的使用或不使用引起的反应。

与此同时，达尔文认为用进废退对遗传起着很大的影响。他在《物种起源》中多次表述了他的这个观点。他在研究家养动物时认为“毫无疑问在我们的家畜中运用能加强和增大某些器官，不用则使之萎缩；而且这类变化是遗传的。”他在该书的第五章中用整整一节来了讨论这个问题。他列举出下

列例子来讨论。如下能飞的鸟翼萎缩，粪金龟子（蜣螂）的跗节消失；大西洋中马德拉群岛上有一部分甲虫无翅；鼯鼠和其它挖穴哺乳类的视力退化；穴居动物没有眼睛和色素。对这一些发育不全的器官，达尔文认为其形成主要原因是“不用”。他还用奶牛因经常挤奶而使乳房增大，而增大的乳房这一性状能遗传下去的例子来反复论证由用进废退起的变异“是遗传的”。他深信获得性状是会遗传的。

1868年，达尔文在研究进化学说的同时，也广泛地研究了遗传和变异。他同意拉马克的“用进废退”和获得性遗传学说，为了把遗传、变异和进化三者都包含在一个构建的理论中去，达尔文复活了希波克拉底遗传理论，提出了“暂定的泛生论假说”来说明遗传和变异的机制。这个理论假定，组成生物体的各部分构造的细胞，都能按照它的实际情况产生出一些代表性的微粒（叫做生殖微粒）。在肌肉系统、神经系统、骨骼系统以及其他组织的细胞，都能产生自己的和无数个细小微粒，这些在功能上彼此不同的微粒，以后就负责一个个性状和器官的形成。这些微粒释放出来，随着血液循环汇集到生殖细胞里，每个卵或精子中各有一团这样的微粒，代表身体上的一切部分，如皮肤、毛发、肌肉、心脏、骨骼、神经及其它各种器官。由此形成的受精卵，在发育成多细胞生物体时，各个微粒又分散到各有关部分发生作用，由此发育起来的性状，就跟它以前一代一模一样。在环境发生了变化时，相应部分的微粒也会随之发生变异，这种变异会不折不扣地遗传到下一代。总之，达尔文的泛生说首先说明了生物遗传必定存在着一种遗传物质，这就是称为生殖微粒的粒子，它来自于身体各部分。

按照达尔文的意见，新个体的各种特征是来自于母方或是来自父方的微粒所决定。某些微粒，或他所称为的芽球是具有隐匿性。也就是说，并不是有遗传下来的芽球都能被表达，而有时“隐藏”起来，待在以后的后代中才表现出来。

达尔文根据在遗传现象中芽球的“隐匿性”特性用来解释返祖现象。达尔文把返祖遗传分为二种情况：一是在纯种中，回复到该物种原先是典型的、但后来已消失的性状；二是回复到几代以前的、由于杂交而消失的性状；三是表现为体细胞组织的“芽变”，这种返祖遗传还有一种情况，比如说一朵花的有些部分发生了改变。他认为，每当细胞分裂时，芽球进入子细胞并能在身体里自由游动，进入生殖细胞就能保证把它们传递给后代。如果某一种芽球的数目少于另一种芽球，这样导致由它们所决定的特征发育也较差：如果进一步减少到最后，特征就会潜伏下来，只有到了生活条件的改变，诱发了隐伏芽球的发育，潜伏的特征重新会出现，这就是返祖现象。对于用进废退对外周器官（手、皮肤、眼、脑）的影响怎样能传给生殖器官的问题，达尔文试图用“运输假设”来回答这问题。

他首先肯定的前提是：1、在生活史的任何阶段细胞能够甩掉芽球；2、芽球得到充分营养时就会自我分裂而增殖，产生与已相同的芽球。动物由血管、植物由导管使芽球从这一端或这一部分转移到另一端或另一部分。这样，当躯体的组织直接受环境新条件的作用和影响，使某些芽球发生了变异，使细胞甩掉了已改变了芽球。这些芽球从躯体（体细胞）转移到生殖细胞中，在性器官累积起来，或植物的芽部集中，这些改变了的微粒——芽球连同其新获得的特性而传递给后代。

达尔文对于其它遗传现象、如断肢再生、创伤愈合、无性繁殖、孤雌生

殖等，都用泛生论来解释。达尔文提出“暂定性泛生论”的用意就在于用一种理论、一个观点来解释生殖和遗传上的种种现象和事实，例如繁殖的不同类型；雄性因子对雌性的直接作用；发育；身体各个单位或因子在功能上的独立性、变异性；遗传、回复突变等等。以一个简单的理论假设提供所需要回答的一切答案，在科学上，显然是不可能的。

达尔文的“暂定泛生论假设”的核心支持物是芽球，而达尔文一开始在对芽球的起因陈述时也缺乏科学根据，不可能对芽球的客观存在在科学上提出证实。因而，由芽球出发而构建成一整套理论同样是缺少科学性根据。泛生论的随意性注定它经不起检验的。物别是在十九世纪下半叶，进化理论完全遮盖了遗传学时期，泛生理论理所当然地湮没无闻。但是，达尔文提出的暂定性泛生论假设已表明遗传并不是原先流行的融合遗传观念。更为重要的是表明遗传是以某种颗粒为基础的观念，而这种颗粒在遗传中世代相传。德弗里斯（deVries）是这样评价达尔文的这个理论的。他认为，达尔文的这个遗传学说提出生物有机体各种各样的性状都有其单独的各自独立的微粒基础，这是第一个方方面面俱到的而且内容一致的遗传学说。

科学假设是一种建立在一定科学背景下的普遍性陈述。它运用诸如分析、综合、类比、归纳或演绎等逻辑方法进行创造性思维构建的一种理论。科学假设在推动自然科学发展是起着重要的作用。正如恩格斯所说：“只要自然科学在思维着，它的发展形式就是假说。”达尔文构建的“暂定泛生论假说”，虽然它是一种不可检验的“特设性假说”，但是它能解释大量观察到的现象。如“优先遗传（即显性）”、“回复”（即隐性）、再生以及其它遗传发育现象。后来的研究者，如高尔顿（Galton, 1876）、魏斯曼、德弗里斯等所建立的遗传学说无不受达尔文假说的影响。对粒子性遗传观念的发展起到重要的作用。

#### （四）魏斯曼及其种质连续理论

自达尔文提出泛生论假说以后，一些生物学家相继提出粒子性的遗传理论，他们对推动粒子遗传观念的发展作出了贡献。1884年著名的瑞士植物学家耐格利（K.W. VonNageli, 1817—1841）提出了机械生理学的遗传粒子学说，引进了“细胞种质”的粒子概念。他认为细胞并不是一切植物和动物有机生命的一个基本单位，而是细胞由其更小的称做“分子团”的单位所组成的。“分子团”通过物理的吸引力而聚在一起，并在有水的状况下形成了活细胞。耐格利第一个以怀疑的态度将营养物质和遗传物质加以区别开来。他推想出细胞内有关于遗传的物质。由于雌性的卵细胞总是比雄性的精子要大得多，因此他推想只有一部分的卵才是决定遗传的物质，这种物质称为细胞种质，而机体的每一个特性和性状作为一种素质和遗传因子就包含在种质里。他根据这个基本原理来解释遗传现象。

荷兰著名的植物生理学家德·弗里斯（Hugo devries, 1848—1935）在研究达尔文的泛生论后，提出了泛子（或胚芽）学说。这是他在1889年出版的《细胞内泛生论》著作中提出的见解。他认为在生物体的细胞核中，无论是生殖细胞或体细胞，都存在一种物质性的极小微粒（他称做泛子或胚

芽)，生物的不同或机体的各种各样性状的变化都取决于泛子的组成。在发育过程中，泛子从细胞核散布到细胞质，给予细胞质以特殊的性质。细胞的分化，是细胞质按着泛子所给予的特性的发育过程。

十九世纪，在以粒子遗传观念提出的遗传物质基础学说中比较完整、比较系统的在生物学史中，第一次表明多细胞物体可分为种质和体质两部分，所谓种质是亲代传递给后代的遗传物质，有稳定性和连续性的特点，这些理论观点集中在魏斯曼 1892 年提出的种质连续学说中，到二十世纪头十年，这一学说已被明确地证实。这个学说是根据他对细胞结构、生殖以及繁殖实验中的种种事实，批判性考察了在这之前的各种遗传理论，并综合了鲍奈、达尔文、耐格利和德·弗里斯等人的工作提出来的，是一种内容广泛的比较系统的遗传学理论。这是魏斯曼对遗传学的贡献，这个理论为日后的染色体遗传理论的建立和基因学说的发展提供了基本的和重要的设想，对遗传学的发展产生巨大的影响。并且对胚胎、进化等方面的研究影响也很大。

魏斯曼于 1834 年 1 月 17 日出生在德国法兰克福。他的父亲是一位著名的语言学家。1852 年，他进入哥廷根大学攻读医学。1856 年毕业并获得医学博士学位，然后他去罗斯托克大学外科医院任职，以后又转列化学研究所工作。1861 年，他在法兰克福行医时，开始对生物学和组织学方面的问题发生了兴趣，他中止医业决定赴巴黎从事生物学研究。在巴黎，一方面接受沙姆堡的奥地利大公斯蒂芬的聘请，担任他的私人医生；另一方面，除公务外，把主要精力转向生物学研究，经过三年潜心的研究，1863 年出版了一部论述关于双翅目昆虫发育的书。这部书的出版，使他获得弗赖堡大学医学系的动物学和比较解剖学讲师职位。一年后，魏斯曼因长时间在显微镜下观察，眼睛过度疲劳而患眼疾，不得不停止显微镜下的观察和研究，也由此导致他转向生物学理论问题的研究。1865 年，任弗赖堡大学副教授。1867 年，任该校动物研究所所长。1914 年 11 月 5 日魏斯曼逝世于弗赖堡。

魏斯曼 (August Weismann, 1834—1914) 一生中发表的主要著作有：《作为遗传理论基础的胚胎原生质的连续性》(1885 年)；在此基础上补充和增订的《胚胎原生质的遗传理论》(1892 年)；《进化论讲演集》(1902 年)。在这部《进化论讲演集》中汇集了他在进化机制、种质理论等方面几十篇研究论文。

魏斯曼在理论生物学的重大贡献在于他提出种质连续学说。在生物科学中，特别是在遗传学中。这个理论假设具有极其重要的地位。

种质学说的提出，建筑于十九世纪中叶以来研究者对细胞学的深入研究。由于高倍显微镜的制造成功以及显微制片的固定剂的发展，生物学家通过显微镜的观察和研究，日益清楚地描述了细胞的性质、结构、功能以及细胞核的重要性。特别是通过对性细胞的研究，促使人们对细胞分裂类型的认识日益清楚，这为进一步阐明粒子性遗传理论奠定了细胞学基础。

最早的显微镜学家在观察精液时发现了一些极小的“小体”，以后命名为“精子”。到了 1827 年，德国生理学家贝尔又发现了哺乳动物的卵细胞。生物学家以后才知道，任何一个多细胞生物都由精子与卵结合成为受精卵；它一再分裂，最后发育成个体。细胞学家进一步对精子和卵进行细胞学研究，表明在卵子中含有大量细胞质，参照在精子中几乎不含有细胞质，但是，在卵子中含有的细胞核的大小正好等于精子中的细胞核。如果假定受精卵是接受来自父母方等量的遗传供量，那末由此即可推知，细胞遗传中心必定是

核而不是细胞质。以后越来越多的实验表明，细胞核在遗传中起着决定性的主导作用。

柏林大学的赫脱维奇（Hertwig，1849—1922）和日内瓦大学的福尔（Fol，1845—1892）进行植物研究时，发现有性生殖是雄性细胞核与雌性细胞核的结合这样一个事实，由此，他们于1884年提出了细胞核种质遗传理论。按照这个理论的说法，受精取决于卵核和精子核的融合，核物质是一种有结构、有组织的组成在起作用，而受精则是一种形态学过程。结论是：细胞核物质正是双亲传递给后代遗传性状的载体。细胞核在发育及遗传上的重要性，逐渐被细胞学家所认识，而最重要的是在十九世纪末期，细胞学的研究已经阐明了细胞分裂的两种重要方式——有丝分裂和减数分裂的详细过程，同时发现了染色体在细胞分裂中的特殊行为。

十九世纪中叶，已有人在观察鸟类和哺乳类胚胎的血细胞的分裂现象时，发现这种细胞的核仁以简单的横溢方式进行分裂，结果形成一种多核细胞，这种分裂称为无丝分裂。以后研究表明，这种分裂只是发生在一些衰老细胞或病态细胞上。1835—1839年，德国生物学家冯·莫尔（Hugovon Mohl，1805—1872）已经记载了一种称为有丝分裂的细胞分裂方式。后来在1879年，德国生物学家弗莱明（Walther Flemming，1843—1915）进一步研究这种分裂方式，得到深入的认识。弗莱明借助染色技术发现了红颜料把散布于细胞核纺锤体中心部分的线状物或棒状物染上颜色，他定名为“染色质”。由于具有颜色的“染色质”与细胞的其它没有颜色的部分在光学显微镜下形成显明的色差，因此，通过对“染色质”的观察，可以成功地看到细胞分裂的一些变化。1888年，德国解剖学家瓦尔德尔给“染色质”起了个“染色体”的名字。细胞学家在细胞核中发现了染色体，这是一项很重要的发现。弗莱明的研究成果表明有丝分裂是一种在细胞内发生一系列复杂变化的过程。分裂的结果，实际上产生具有同样细胞核的两细胞。形成的子细胞核内的染色体数目与母细胞相同。这种分裂使物种保持恒定的染色体组型。

细胞分裂与染色体行为究竟有什么关系呢？细胞学家进一步观察细胞分裂的各个阶段，发现一个细胞在有丝分裂，即体细胞分裂分成两个子细胞之前，染色体数目先增加一倍，在分裂之后，两个子细胞里染色体的数目和原来母细胞一样多。基于细胞形态学、受精细胞学和有丝分裂的研究，最后导致减数分裂的发现。比利时胚胎学家贝内当（Eduard Bene-denl 1845—1910）在1885年，发现细胞分裂的另一种方式，即减数分裂。这种分裂是形成生殖细胞——卵细胞或精子细胞时出现的特殊的细胞分裂方式。减数分裂包括两次连续发生的细胞分裂，其两次之间的间隔期极短，染色体只分裂一次。这种分裂的结果，使生殖细胞核内的染色体数比体细胞少了一半，当精卵细胞结合成为受精卵细胞时，它所发育的后代的染色体数目仍恢复到物种恒定的整套的染色体数目。

这个时期，很多研究者极重视减数分裂中染色体的表现，他们把遗传现象的研究和细胞学这两个研究领域结合起来。把粒子性遗传概念引入到遗传学研究中。奠定了细胞遗传学的基础。再者，魏斯曼通过自己的研究工作，如对细胞结构、生殖以及繁殖等实验中，揭示了以后形成种质连续学说的思路。在他对红虫和水螅水母所作的研究表明，在受精卵发育初期，已可见到生殖细胞与体细胞可分离开来，分离出来的种质细胞不再活动，直到新的繁殖过程发生才重新开始活动。所以受精卵中不会有剩余的物质传递到分离出

来的种质细胞中去。由此，他推测种质细胞（生殖细胞）与体细胞是两类截然不同的细胞；体细胞的细胞质不能影响种质细胞。在这样的科学背景之下，魏斯曼形成了这样的观点，认为遗传是相对稳定的，种质就是可连续遗传的物质。这也成为他去 1883 年发表的重要论文：《论种质》的主要观点。并在此基础上，提出一种推理性极强的种质连续学说。1885 年，魏斯曼在他的著作中已经论述了这样的观点：“只有细胞核物质才是遗传倾向的载体”。1892 年，在《胚胎原生质的遗传理论》中加强了上述的观点并进一步系统地阐述了遗传与染色体的关系，提出了种质连续学说。种质连续学说认为，多细胞生物体可以截然区分为种质和体质两部分。种质是亲代传递给后代的遗传物质，它存留在生殖细胞的染色体上，是生物的根本部分。种质是连续的，即种质直接产生种质，它们世代相传，连绵不断，在本质上是不死的。种质的变化或种质的多样性主要是通过杂交而来。即杂交把不同的染色体综合在一起，从而丰富了种质。种质可以发育为新个体的种质，但有一部分种质，其状态不发生变化，而作为后代发育的基础。体质是由种质产生的，它是生物的躯体。体质在每一个世代需重新产生，它随着机体的死亡而死亡。体质通过生长和发育形成新个体的各种器官和组织，它的变化不可能影响种质。但它对种质具有保护、营养作用并且提供种质“安身”之处。体质受环境影响，可以发生变异，但由于这种变异不能影响种质，因而体质在个体发育过程中受环境而获得的变异性状是不能遗传给后代的。这样，魏斯曼就否定了拉马克提出的获得性遗传的可能性。魏斯曼在种质学说中，提出了“遗子”、“定子”、“生源子”等概念。所谓“遗子”，是指包含在种质里的生物体微小的遗传物质单位。它们以一定的形状，如颗粒状、棒状或带状存在于细胞核里。遗子是生物体发育的原始要素，它既能控制生物体的发育，又具有繁殖能力。遗子的概念随着科学知识的增长而有所改变。以后遗子概念同染色体概念等同起来。由许多遗子的集合而组成的整条染色体称为遗子团。遗子又可分成许多小的单位，称为定子。定子可以理解为具有能生长、繁殖和自我保持的实体。按照魏斯曼的说法，定子是生植物质的活的要素，它存在于胚种之中，规定着身体某一具体部位的外形和特殊的发育。它是一种决定因子，定子决定身体细胞的分比和组织及器官特征的单位。定子中又可分成许多小的单位，称为生源子。生源子由分子团构成，是生命的最小单位。生源子能够自我营养、生长及分裂而增殖。魏斯曼设想一个卵细胞包含着无数的定子及生源子。当定子处于成熟状态时，定子分散到身体的各个细胞中去，生源子穿出核膜，进入细胞质，这时的定子呈主动的活跃状态，而生源子的这种运动，对细胞特性有一种连续的影响，使确定细胞分化并表现为一定的形态和特征。魏斯曼认为，生源子数目极多，“因为身体上凡能出现独立的遗传变异的各个部分的总数，一定也就是构成种质的那些微小的生命粒子的总数”。

魏斯曼根据他所设想的种质概念，认为生物中可区分为两种截然不同的细胞：体质细胞和种质细胞。体质细胞是由定子确定并分化而成，这种细胞里不含有完整的遗传物质，它们只能维持当代的生存，随着个体死亡而消失。种质细胞里稳定地贮存一份完整的遗传物质，它不受体质细胞的影响，遗传物质随着种质细胞的代代相续而传递给后代。它们不断繁殖自己，永远不死，具有连续性。

魏斯曼是一位进化论者，他支持和赞同达尔文的选择理论，但他不同意

达尔文在论述遗传和变异时所提出的泛生假说，他更激烈地反对拉马克的后天获得性状遗传的观点。为了证明体质细胞的变异不能影响种质细胞，从而否定后天获得性状能遗传下去的结论，魏斯曼进行过著名的切割小鼠尾巴实验。他做了连续 22 代割断小鼠尾巴实验，结果被切割尾巴的小鼠的后代仍长着与正常小鼠等长的尾巴，从而否定后天获得性状能遗传的结论。这个实验是粗糙的，存在着一定的局限性，但是，这个实验的结果对当时学术界在观念上是一次很大的震动。这也表明，那种片面强调环境作用而忽视遗传作用的观点是错误的。

魏斯曼否定用进废退、获得性状遗传的革命性观念遭受到十九世纪 80—90 年代的正统的达尔文主义者、新拉马克主义者的攻击和抵制。因为大多数生物学家相信拉马克的“用进废退”和“获得性遗传”观点，认为这两大法则是解开生物适应、进化之谜的钥匙；相信进化论的哲学家和社会学家一直把后天获得的性状可以遗传当作种族发展的重要因素；教育学家和政治家也认为拉马克的这两大法则是促进社会进步的根本基础。而实验表明，那种片面强调环境作用而忽视遗传作用的观点是错误的。直到二十世纪 30—40 年代，综合进化论的发展，魏斯曼的观点才被普遍接受。基因理论创立者 Th·摩尔根曾这样评价魏斯曼及其种质连续学说，他说：“种质独立和连续概念的建立，大部分归功于魏斯曼。当时，获得性状遗传理论把有关遗传的一切问题久已弄得漆黑一团。魏斯曼抨击拉马克学说，在澄清思想上作出了很大贡献”。

关于生物变异问题，魏斯曼反对耐格利所认为的，不连续变异的产生是由于有机体内部的一种生命力量作用于细胞种质所致的变异理论。魏斯曼认为变异来自三个方面：

第一，外界环境影响对种质发育趋势造成一定范围的变化。因为在外界环境影响下改变了的体质细胞是不能对种质细胞施加影响的，除非这种环境影响能改变种质里的某些适当的、被动的定子，产生按相同方向改变的定子而使生物发生变异。

第二，在有性生殖中，来自父方和母方的生殖细胞的不同种质结合而产生变异，这是生物变异的根本原因。1887 年，魏斯曼推测一个亲体的种质在形成卵或精子时分裂为两半，染色体数相应地减半。当精卵结合成受精卵时，在新核内包含着来自父本和母本各半、但组合不同的亲代染色体。这一推论，被不久发现的减数分裂所证实。由此表明一个生物体的种质中包含着父母亲、祖父母、外祖父母及祖先的遗传物质，后代既可表现父母亲的遗传特征，也可能在广泛的变异中表现祖先或特定的变异特征。

第三，种质的选择引起变异。这是 1895—1896 年间，魏斯曼在修改和补充他的种质学说的基础上提出的种质选择学说中的主要观点。他强调对个体到种质都同样受着选择法则的支配，也就是说，种质间存在着生存竞争和选择。对这一观点，魏斯曼表明“这种彻底的——推广到一切生命单位的选择原理的应用，乃是我见解的核心”。

魏斯曼试图以种质的选择来解释器官的定向改变。他认为在种质细胞中的定子，它们在吸收营养的同化力上有强与弱之分，同时它们所处的位置也有有利与不利之区别，只有那些同化力强和位置又有利的定子才能得到选

择，由这种定子所确定的器官就比较健壮而获得进化；反之，趋向退化

关于种质的选择及其在遗传变异产生中的作用的论述。在魏斯曼所著《进化论演讲集》第 31 篇论文中这样写道：“我们可以预料，造成种质的组成要素朝这一或那一方向变动的的原因，不仅有种质里的营养的随机涨落，而且还有一种更普遍的影响，特别是营养和气候的影响。开始时，这种影响作用于整个躯体，但也作用于种质，因此也会在所有定子中或只有某些定子中偶尔引起变异……。实际上，就是这种情况，毫无疑问，物种生活在其中的环境所受到种种影响，能够在种质中引起直接的变异，就是说引起持久的、遗传的变异。我们早就提到这个过程，并专门称它为‘诱发的种质选择’。”

显然，魏斯曼也承认外界环境影响能使发生的变异传下去，但先决条件是这种环境影响能直接作用于种质中的定子发生改变，而这些定子的改变又受到营养和气候等条件影响的制约。

魏斯曼提出的种质连续学说是对生物学，特别是对遗传学发展的一大贡献。在孟德尔遗传理论重新发现之前的粒子性遗传理论中，种质连续学说是一种比较完整、系统及内容广泛的理论假设。

魏斯曼强调对遗传现象的研究应该着重于细胞核及其活动特性及染色体分裂等方面的探究，并提示研究者去考察生殖细胞以及由生殖细胞发展的体细胞细胞的形成过程。同时，也成了推动人们对细胞学、受精现象、细胞分裂及生殖问题作进一步研究的动力。在学说中提到的遗子、定子和生源子的概念虽然并没有指出这些就是孟德尔式的遗传因子，但他已推论出在染色体上有遗传单位的存在，认识到这些微小的物质颗粒组成了遗传物质。在 1902 年，魏斯曼出版的《进化论演讲集》第一版时，他把理论中的遗子看作是定子的复合整体，且它包含着一个个体的全部遗传因子。但是后来“遗子”概念与“染色体”概念等同起来。他指出，每一个染色体只含有特定数目的定子。

更重要的是，他从对变异原因的探讨，推论出新个体的种质是由父本和母本各含半数染色体的精子和卵子结合而成，由此使细胞学和遗传学结合起来，奠定了细胞遗传学的基础。这对日后所发展的有关遗传物质基础的本质认识，提供了基本的设想。

同时，人们也注意到魏斯曼在 1885 年发表的《作为遗传理论基础的种质连续性》文中的一段引人注目的结论：

“……‘种质连续性’……是建立在这样的概念基础上：遗传是具有一定化学成份的，首先是具有一定分子性质的物质，从这一代到另一代的传递来实现的。”

同时联系在文中的另一段话：

“整个有机体的每一细节，在种质内必然根据其自身专有的和独特的分子团排列方式表现出来；而且，种质不仅包括物质的全部数理和质量性状，还包括所有个体的变异，这些变异是遗传的。”

从这两段话表明：（1）种质是一个化学实体，它具有生物化学性质；（2）种质进行世代之间的性状传递；（3）种质的分子结构的不同排列方式决定了机体表型的每一特征，即种质支配生物个体的发育；（4）通过种质发生

---

E.B.Poulton 等编：《魏斯曼论遗传》，牛津 1891 年版，第一卷，第 193—194 页。转引自张乃烈：《基因发现的逻辑》，社会科学文献出版社，1993 年。



的变异是遗传的。魏斯曼的这些见解带有超前性和预见性，现代遗传学的发展恰恰印证了魏斯曼思想的正确性。

诚然，由于历史的局限性，魏斯曼的种质连续学说被认为是从思辨推理出发的假设性理论，有人甚至说这是魏斯曼的一些“聪明的幻想”。魏斯曼把生物体截然地分为种质和体质，把种质的概念与形态学上的生殖细胞等同起来，显然是纯属假设性和猜测性的观点。但是随着生物学的发展，他的一些观点在日后的研究中得到进一步更明确的阐述。Th·摩尔根这样说：“魏斯曼的论述把遗传同细胞学的密切关系，提到显著的地位，无疑也是重要的。现在我们从染色体的结构和行为来解释遗传的尝试，究竟受到魏斯曼卓越思想多大影响是不容易估计到的。”E.B.威尔逊就曾说过，现代遗传学说是植根于魏斯曼的基础之上。这也表明魏斯曼所从事的基础工作的重要性，在客观上极大地推动了实验细胞遗传学的发展。

### （五）孟德尔及其遗传因子理论

如果说魏斯曼的种质连续学说纯粹是思辨的产物的话，那末孟德尔却是在遗传学史上第一个对遗传现象作出系统的实验研究，并在此基础上总结出粒子遗传的传递规律，提出了著名的分离原则及独立分配原则，从而把粒子遗传理论推向一个新的高峰。孟德尔遗传定律的重新发现，标志着遗传学进入了一个新时期，它结束了绵亘二千多年来人们关于生殖遗传的种种纯粹以粗俗体验为基础的臆测和遐想，代之以恒密的科学实验方法和创新的科学思想，揭示了生物遗传和变异的规律。因此，确切地说，遗传学作为一门精确的实验科学，它的发展道路是从孟德尔的研究开始的。他为遗传学日益成为一门精确的实验科学奠定了基础，谱写了近代遗传学的第一章。

奥地利生物学家、经典遗传学奠基人孟德尔（Gregor Johann Mendel，1822—1884）祖籍德国，于1822年7月22日出生在摩拉维亚的海钦道夫（现属捷克的海恩西斯），那里属于奥地利西里西亚的讲德语的部分。孟德尔的原名是约翰·孟德尔，后在修道院担任圣职时，教会赐予他教名格利戈。孟德尔出生的村庄素有“多瑙河之花”的美称，村人都爱好园艺。孟德尔的父亲安东·孟德尔（Anton Mendel）是一位农民，在农务之余，极爱栽种花草果树。幼年的孟德尔经常跟随父亲在花园里干些轻微的劳动。他六岁开始就读于本村唯一的一所小学，在学校附近有一个小花园，供学生在课余时间种植花卉、果树及养蜂之用。孟德尔自小受到这种环境的熏陶，接受植物栽培、管理等方面的知识和训练。他学习努力，四年时间就读完了小学的全部课程。1832年，孟德尔以全校第一名的成绩考入邻村莱比尼克初级中学。一年后，又转学到特拉波城的中学，在班上学习成绩也是名列前茅。1833年，十六岁的孟德尔远离家乡，只身去外地求学。这时期，他的父亲在一次劳动中受伤，丧失了劳动力，家里日益贫穷，一天三餐都难以保证，更无力在经济上支助他上学。孟德尔学习生活艰难，过着半饱半饥的日子。暑假期间，他受雇于附近农民家，所得之酬应付学习生活之用。因长期营养不良，积劳成疾。即使如此，这个求知欲极强的孩子，当他身体稍好时，又抱着疲惫的身体重返学校坚持学习。他的各科成绩始终优良，拉丁文尤为突出，得

到老师的器重，毕业考试时，拉丁文被免试，同年八月，孟德尔以优异成绩获得毕业文凭。1840年，孟德尔考入奥尔米茨大学哲学学院学习哲学，主要攻读德国古典哲学。1843年结业后，孟德尔迫于艰苦生活的困境，经迈克尔·法朗兹教授的推荐，成为布隆的奥古斯丁教派的康尼格克洛斯持（Kanigsklister）修道院的教士。1847年，孟德尔升任该修道院的神父。1849年10月接受策奈姆初级中学的聘请，任该校的拉丁文代理教员。1850年因教师资格考试失败而回到了修道院。1851年又任布隆专门学校代理教员。1851—1853年，经修道院院长那佩的推荐进维也纳大学学习，开始接受大学的系统教育。在大学里，他曾听过讲化论先驱者之一、著名植物生理学教授弗朗士·翁格尔（F. Unger）的植物学课，著名的物理学家和数学家安德烈斯·冯·埃丁豪森（Von Ettinghauson）的数学、物理学课，以及大学理学院院长、著名物理学家克里斯坦·多普勒（C. Doppler）开设的实验物理学课程。孟德尔如饥如渴地学习，在基础知识和基本操作方面打下坚实的基础，同时，这些学者的广博知识和科学思想方法对孟德尔日后的遗传学研究上的突破产生深刻的影响。

在维也纳大学期间，孟德尔参加了维也纳动植物学会，成为该学会的正式会员。他在该学会1853年的讨论会上，曾宣读了一篇论述螟属昆虫危害性的论文《一种有害的昆虫—豌豆蛾》，并发表在学会的会刊上。

1853年8月，孟德尔结束了维也纳大学的学习生活回到布隆，他兼任布隆时代学校的代课教员，前后历时十四年。他曾讲授过动物学、植物学及拉丁文等课程。1854年4月5日，孟德尔根据蝼蛄对豌豆的危害性，写了一篇论文寄往维也纳动植物学会，并请人在讨论会上宣读。这是他在1856年正式进行豌豆杂交试验之前的唯一一篇论述过豌豆的论文。1856年，孟德尔准备赴维也纳参加第二次教师资格考试，但是当时他正遭病痛，只得撤回考试申请。也就在这一年，孟德尔开始从事豌豆杂交试验，由于他坚持不懈地努力，最终发现了遗传规律。1868年，他被选为该修道院院长。自此，繁重的院务杂事使他再也不能集中时间与精力从事各项试验，他不得不放弃他的研究工作。1874年，德国议会通过一条法律，规定要向修道院征收高额税收。孟德尔拒绝交纳税款，认为这个规定是违反宪法的，为此，他耗费不少心血，结果政府没收了修道院的一个庄园。1883年，孟德尔突发心脏病，从此病卧床榻，一蹶不振。次年1月6日，孟德尔突发肾炎及伴发高血压引起的心脏病，凌晨，心力衰竭，不幸溘然长逝。

1884年1月9日，布隆修道院为孟德尔举行了葬礼。在当天的《布隆日报》上发布了孟德尔逝世的讣告，写道：“他的逝世使穷人失去了一位捐赠人，使人类失去了一位品质高尚的人、一位热心的朋友、一位自然科学的促使者、一位模范的神父”。

教徒们痛惜这一位正直、善良的老祭司离开了他们。但是，没有一个人知道死者是一位对遗传学发展有着举足轻重影响而又默默无闻的科学家。

孟德尔对自然科学的兴趣十分广泛。他除进行多种植物的杂交试验外，从1856年开始，他进行气象学研究，并发表了气象学的观察资料和研究论文，同时，他对养蜂也极有兴趣。他一度曾致力于园艺学研究，培育出不少观赏植物和有核果树新品种。他先后被国家和摩拉维亚地区聘请为有关园艺学博览会的评委和主持人。晚年，他还荣获过奥地利皇家园艺学会颁发的勋章。他一生发表的论文较少，主要有：《植物杂交试验》（1865年）、《人

工授粉得到的山柳菊属的杂种》( 1870 年)及《1870 年 10 月 13 日的旋风》等。孟德尔在遗传学上的贡献，主要是他通过豌豆杂交试验工作，总结了粒子遗传传递的规律，提出著名的遗传因子的分离规律和自由组合规律。

孟德尔通过园艺、育种的实践，对豌豆具有各种明显的性状发生浓厚的兴趣。孟德尔从种子商人那里买来了三十四个豌豆品种。孟德尔从 1856 年开始，连续七年在修道院内一块不到二千四百平方英尺的园地里以豌豆做实验材料，进行一系列的杂交试验。他精心观察，并且按照杂交后的世代顺序，对后代中不同性状的个体数目进行统计，探索性状传递的遗传规律。

孟德尔选择以下供试验用的七组相对性状的豌豆植株。

圆的种子——有深的皱纹和带不规则棱角的种子

黄色子叶——绿色子叶

白色种皮——灰色种皮

成熟膨大的豆荚——成熟有缢痕的豆荚

绿色未成熟的豆荚——黄色未成熟的豆荚

花的位置在主轴上——花的位置在主茎顶端

高茎——矮茎

[ 孟德尔以胚乳用来代表种子中含有养分的子叶 ]

孟德尔把每一组的两个可区分性状的植株，通过杂支授粉，产生出第一代 ( $F_1$ ) 杂种。他发现在每一组中杂种的性状表现，都完全象或几乎完全象两个亲本中的一个。孟德尔把在杂交时保持不变或几乎不变地传给后代的那些性状称为显性；而在杂种中隐而不见，或者潜伏起来的性状称为隐性。在进行上述七组的杂交后，杂种第一代中下面几种性状是显性：圆的种子，黄色子叶，灰色种皮，膨大豆荚，绿色未成熟豆荚，花的位置在主轴上，高茎。 $F_1$  自花受精产生  $F_2$ ，这时孟德尔发现原先隐而不见的隐性性状得到了表现的机会。统计显性植株与隐性植株的比率。得到 3 : 1 的比数。

孟德尔的豌豆单个性状植株杂交试验结果指出，两个真正纯系的亲本，如红花和白花植株进行杂交，它们的个体只有一对性状的差异，那么杂交得到的第一代 ( $F_1$ ) 的个体在外表上都是呈红色的，它完全象或几乎象亲本中的一个。这种表现出显性性状的植株再予以自花授粉，那么在第二代 ( $F_2$ ) 的性状就会发生分离。孟德尔得到 929 棵子二代豌豆植株，其中 705 棵是红花，224 棵是白花，显性性状的个体与隐性性状个体的比数是 3.15 : 1 的关系。

孟德尔除了研究红花和白花这一对相对性状之外，还研究了其它六对性状，结果发现在子二代发生分离，显性植株约占 75%，隐性植株约占 25%，显隐性之比近似于 3 : 1 的比数。

为了说明这个试验结果，孟德尔提出了这样一个假设：在每一个植株中，每一个相对性状都来源于两个相同的“基因”(孟德尔当时称为“遗传因子”)，显性基因使之表现为显性性状，隐性基因使之表现为隐性性状。例如红花和白花这一对不同性状的杂交。亲代为纯系的红花植株，它的基因型为 CC；亲代为纯系的白花植株，它的基因型为 cc。在杂交过程中，CC 提供一个 C 为配子(生殖细胞)，cc 提供一个 c 为配子，受精时雌雄生殖细胞结合为合子，基因型为 Cc，因 C 对 c 是显性，所以产生杂种第一代 ( $F_1$ ) 的表现型全为红花。当  $F_1$  自花授粉。即： $Cc \times Cc$  时，雌雄各有两种配子，一种是 C，

一种是 C，两种配子之比是 1：1。受精时产生四种不同的组合，即四种不同的基因型：CC，Cc，cC，cc。同样 C 对 c 是显性，在表现型上 CC 与 Cc、cC 的基因型植株都表现为红花，而 cc 植株表现为白花。所以在子二代（F<sub>2</sub>）植株中，表现红花与白花之比为 3：1。

接着，孟德尔再做试验考察这个假设是否符合实际。

孟德进行回交试验，也就是用子一代杂种与亲代纯种交配，期望得到 1：1 的比例。子一代杂种的基因型 Cc 与亲代的 cc 交配，产生的后代一半是 Cc，呈红花；一半是 cc 是白花。结果与预期的假设完全相符。

在子二代中，红花植株有两种不同的基因型 CC 与 Cc，两者之比是 1：2。如果子二代红花植株进行自花授粉得到子三代（F<sub>3</sub>），应当有三分之一的红花植株产生的子三代全是红色植株；而三分之二的红花植株中产生的子三代是既有红花又有白花植株，它们的比数是 3：1。因为 1/3 的红花植株的基因型是 CC，其自花授粉的结果，当然全是 CC，是红花。另外 2/3 基因型为 Cc 的红花植株自花授粉，即 Cc × Cc，这与 F<sub>1</sub> 自花授粉一样，得出的结果也应当是 CC，Cc，cC，cc。其表现型是，三份是红花，一份是白花。试验结果又与预期的假设相符，从而验证了他的假设的正确性。

在此基础上，孟德尔建立了遗传学第一规律，即“分离规律”：一对基因在异质接合状态下并不相互影响，相互沾染。而在配子形成时完全按照原样分离到不同的配子中去。在一般情况下，配子分离是 1：1。子二代基本型分离为 1：2：1。表现型分离是 3：1。分离出来的隐性同质接合和原来隐性亲本在表现型上完全一样，隐性基因并不因为曾与显性基因处于同一个体内而发生沾染或影响，仍保持它的性质。

孟德尔在进行了一对相对性状杂交试验后，又通过杂交把几对相对性状结合在一个杂种体上，观察性状传递规律。他认为无论多么复杂的多对性状植株杂交，对于每一对相对性状来说，它们同样服从于分离规律。他用一个黄色子叶和饱满种子的亲本与另一个绿色子叶和皱皮种子亲本的豌豆进行杂交，得到的子一代全是黄而满的植株。子一代通过自花授粉，在 556 粒种子中有“黄满”、“绿皱”、“黄皱”和“绿满”四种植株。

因为同一对相对性状可以发生分离，如黄和绿这一对相对性状，黄对绿是显性。所以在 556 粒种子中，416 粒是黄的，140 粒是绿的，其比近似 3：1。同样，对满和皱这一对相对性状来说，满对皱是显性，在 556 粒种子中，423 粒是满的，133 粒是皱的，其比也近似 3：1。因为不同性状可以相互组合，所以把不同性状综合起来可以表现为一种组合系列，组合的机会是 2<sup>n</sup>。例如，上述七种相对性状组合的机会是 2<sup>7</sup> = 128 种组合类型。如对黄满和绿皱两对性状来说，它们有 2<sup>n</sup> = 4 种不同的组合类型。所以在占 3/4 的黄里面，有 3/4 满，1/4 皱；在 1/4 的绿里面，有 3/4 满，1/4 皱。同样，在 3/4 的满里面，有 3/4 黄，1/4 绿；在 1/4 的皱里面，有 3/4 黄，1/4 绿。把两种性状综合起来，即：

$$\text{黄满} = \frac{3}{4} \times \frac{3}{4} = \frac{9}{16}$$

$$\text{黄皱} = \frac{3}{4} \times \frac{1}{4} = \frac{3}{16}$$

$$\text{绿满} = \frac{1}{4} \times \frac{3}{4} = \frac{3}{16}$$

$$\text{绿皱} = \frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = \frac{1}{16}$$

其比数是 9 : 3 : 3 : 1。事实上在杂交试验得到的 556 粒种子中：

黄满 315 粒

黄皱 101 粒

绿满 108 粒

绿皱 32 粒

它们的比数也近似于 9 : 3 : 3 : 1。

孟德尔由此推论得出遗传学的又一规律。又称“多对基因独立分配或自由组合规律”。这个规律表明，当两对或更多对基因处于异质接合状态时，它们在配子中的分离是彼此独立不相牵连的。

在两个相对性状的个体基因型和它们形成的配子情况中，用 R 代表饱满种子基因，r 代表 R 的相对性状皱缩种子的基因；Y 代表黄色种子基因，y 代表绿色种子的基因。亲本黄满的基因型是 YYRR，产生配子全是 YR；绿皱的基因型是 yyrr，产生配子全是 yr。YR 配子与 yr 配子接合，子代 F<sub>1</sub> 的基因型是 YyRr，表现为黄满。

当单独考虑种子表面性状时，可以发现 F<sub>1</sub> 的 Yy 个体产生的配子，一半带有 Y 基因，一半带有 y 基因；单拿 Rr 来看也一样，半数配子带 R，半数配子带 r。从每个亲代分配到 F<sub>1</sub> 植株里去的基因的特殊组合，对于 F<sub>1</sub> 形成配子的结合方式毫无影响，它们的分配是完全独立的，Y 和 y 的分离与 R 和 r 的分离彼此互不干涉。所以 F<sub>1</sub> 杂种可以期望得到 4 种配子：RY，Ry，rY，ry，它们的比数是 1 : 1 : 1 : 1。

如果 F<sub>1</sub> 自花授粉，即：Yy Rr × YyRr。可以有 4 种雌配子。4 种雄配子。它们可有 16 种不同的组合。在表现形式上 9 种是黄满，3 种是黄皱，3 种是绿满。1 种是绿皱。理论分析与试验结果符合。

在任何情况下，一对基因中的同质接合没有性状分离。而异质接合会发生分离。在子二代中。绿皱 yy rr 为同质接合，它们自花授粉，在子三代中不发生分离。绿满种子有两种基因型：yyRR。yy Rr。在 的情况下，yy 和 RR 都是同质接合，后代无分离现象产生；在 的情况下，对 yy 来说是同质接合，后代无分离，而对 Rr 来说，这一对性状基因是异质接合，子三代会发生 3 : 1 的分离，因此子三代种子应是 3/4 绿满，1/4 绿皱。在子二代的黄皱种子也有两种基因型：YYrr，Yy rr。前者 YY、rr 和后者的 rr 为同质接合不发生分离；后者 Yy 在黄绿性状上发生分离。

为了验证这个假设的可靠性，可以用 F<sub>1</sub> 杂种植株（基因型为 Yy Rr）与双隐性亲本（绿色皱缩种子，基因型为 yyrr）进行回交。因为亲本的基因是独立分配，互不干涉的，所以 F<sub>1</sub> 产生 4 种相等的配子，各带有基因 YR，Yr，yR，yr。绿皱亲本形成一个配子 yr。回交试验结果得到数量相等的黄满（Yy Rr）、黄皱（Yy rr）、绿满（yy Rr）和绿皱（yy rr）种子。其比近似于 1/4 : 1/4 : 1/4 : 1/4，由此证实了孟德尔学说的正确性。

孟德尔在《植物杂交试验》的序言中，表明了他的工作的特点。他说：“事实上，迄今为止还没有成功地得出一条支配杂种形成和发育的普遍规律，对于认识到这项任务的宏大规模以及估计到这类试验必将遇到的困难的人们来说，对这种情况是不会感到惊讶的。只有当我们用属于完全不同的科

的植株进行试验而得到结果时，我们才能作出最后的判断。全面考察这个领域里已做的工作的人们会得出一个结论，即所有这些已做的无数工作中，没有一个达到这样大规模，也没有一个可能去确定杂种后代中出现的各种类型的数目；或按照这些类型各别的世代很有把握地把它们分类，或确定它们的统计学的关系。”

孟德尔的遗传规律表明，生物的每一个性状，可以用遗传因子的基本单元来分析。从亲本到子代，是由颗粒性的遗传因子负责传递的。颗粒性遗传因子存在于细胞，是成双存在于体细胞里，而在性细胞里是成单存在的。杂交时，颗粒性因子保持独立性，它们之间不相融合，在杂种产生配子时，不同的遗传因子仍然保持相对的独立性，互不感染地各自分配在不同的配子里，完整地传给下一代。这就是孟德尔用颗粒性遗传因子对生物遗传现象所作的解释。N.玛格纳把孟德尔的遗传因子与拉瓦锡的化学元素相类比，把孟德尔称为“植物学上的拉瓦锡。”

孟德尔从豌豆杂交试验，发现了支配豌豆单个性状和多个性状的遗传规律，他进一步加以验证这些规律是否适用于其它植物。孟德尔从事试验的植物种类很多，有耨斗菜、金鱼草、野苜、山小菜、白马菅、蓟、南瓜、瞿麦、水杨梅、蒺藜花、大巢菜、麻、剪夏罗、紫茉莉、菜豆、雉子筴、樱、景天、金莲花、毛蕊花、威灵仙、董菜及玉米等。孟德尔以菜豆为例作出验证。结果表明。菜豆中各代不同类型出现的数目的比例与稳定组合发生的结果恰象豌豆属中的规律一样。以后世界各国许多科学家重复孟德尔的试验及在各种植物。如糯米与粳米、红番茄与黄番茄、红叶棉与普通棉、鸡脚棉与普通棉、青紫蓝兔与白兔、喜马拉雅兔与白兔等杂交试验。都证实了孟德尔规律的普遍性。

在十八世纪末和十九世纪初，植物育种家为了提高产量广泛地进行植物杂交试验，以豌豆为试验材料进行杂交试验的，也不乏其人。例如，英国植物生理学权威托马斯·安德鲁·奈特（A·Knight，1759—1838），曾对豌豆进行杂交试验（1799—1823）试图培育出抗寒高产的植物品种。他观察到豌豆作为试验材料的优点是：性状明显，严格的自花授粉，容易栽培，子代容易分离。他采取人工去雄、人工授粉技术，观察到杂种优势，并发现灰色种子对白色种子具显性。但是。他没有进一步系统地对子代出现的不同性状加以统计分析及提出数量的比率。英国植物学家约翰·古斯（John Gosse）在1820年也用豌豆品种作为杂交试验的材料。他发现子一代的种子与亲代中的一个有完全相同的颜色，在第二代中，他发现了不同颜色的种子。英国伦敦园艺学会秘书、植物学家A·西顿在1824年报告了他进行豌豆杂交试验的结果，他发现杂种的颜色全与亲本中的一个相同，而没有中间颜色的种子出现。1826年，法国博物学家和农场主M·萨叶里（Sageret.1763—1851），曾通过甜瓜的两个品种进行杂交，他区分了五对相对性状并引进了“显性”的概念，同时在杂种性状表现上，发现它们的性状既不混和，也不是中间类型的，而是或者同这一亲本的性状一样，或者同那一亲本的性状一样。但是关于性状在子代中的分配情况，他没有作进一步的说明。1863年，法国博物学家查理士·诺丹（Charles Naudin.1815—1899）主要进行植物种间杂交试验，他发现在杂种中有性状分离现象。有的像父本，有的像母本。说明杂种的多样性。而这种分离现象他认为纯粹是由几率定律支配的。诺丹的工作几乎接近孟德尔工作的边缘。但他试验的规模太小。没有足够大数量的个体进一步

地进行几率处理。所有这些植物学家，他们用豌豆或其它植物作为杂交材料进行杂交工作。实际上已观察到显性和分离现象，但都没有象孟德尔那样用如此的科学眼光审查自己的试验材料，以深邃的构思设计他的试验程序，也没有一个人象他那样引用数学来统计相对性状在后代出现的频率。孟德尔继承前人的工作，但又不拘泥于前辈思想的束缚，他勇于革新试验方法，前辈没有做到的，他做到了。从而获得前辈在同样的植物杂交工作中所没有取得的成就。

孟德尔在《植物杂交试验》的序言中有一段话，概括了他在全面考察十九世纪有关植物杂交的研究基础上，前所未有地革新试验方法，因而得到有别于他人研究成果。他说：“在所有已做的大量试验中，没有一个是这样的规模和这样的方法，以便能确定杂种后代中出现的各种类型的数目；或

是很有把握地把每一代中出现的这些类型进行分类；或是确定这些类型的统计学关系。要从事这么大规模的工作是需要勇气的。但这样的工作，看来是我们最后解决问题的唯一正确办法，这个问题时有机类型进化史的重要性是难以估量的。”

总结孟德尔杂交试验的成功经验，有下列几个方面的因素。

首先，他极其审慎而又恰当地选择试验的材料。孟德尔在 1856 年正式进行豌豆杂交试验之前，他曾经进行过对不同毛色的小鼠进行杂交试验，使他发现试验材料不理想；再则在修道院里进行动物杂交试验，有种种的不方便。孟德尔种植过许多种类的植物，他进行过比较。据有史可查，至少在 1853 年，孟德尔已在小花园里种植了豌豆，并由此观察写出过害虫对豌豆的危害性方面的论文。在正式进行试验之前，孟德尔还对购买来的豌豆品种进行过两年的试种。因此，孟德尔选择以豌豆作为试验材料，不是偶然的。在实践中，他发现豌豆具有七对稳定的易于识别的相对性状，如种子颜色、种子表面形态、花色、蔓高、未成熟豆荚颜色、豆荚形状和花的部位等；豌豆又是严格自花授粉的植物，通过人工去雄，可以进行人工受精，这样可以免受来路不明的花粉的掺杂，以保证杂交后代的稳定性。除此以外，豌豆还有生长期短、易于栽培等特色。实践表明，豌豆是用以研究生物遗传现象的理想材料。这是孟德尔研究工作取得成功的一个重要条件。

另外，孟德尔有效地把生物复杂的遗传现象分析成为遗传的各个组成要素——遗传因子来研究。生物的遗传是一种极其复杂的生命现象。而高等生物更具有极其复杂的层次。在研究复杂遗传现象时，孟德尔认为生物的各种性状是由各种“遗传因子”决定的。为研究这些遗传因子的传递规律，他以分类概念为基础，按照一对对容易区别的性状加以分类。并作为遗传分析的对象，明确表示每一对亲本植株的特征。孟德尔在杂交试验中一次只注意一个简单的性状，如花色。当一个简单的性状的传递规律被考察清楚后，他继而研究两个及多个性状的传递规律，如蔓高和花色。从而简化了试验的条件，通过分析和综合程序提出明确的解释。而不象他的前辈们把生物的所有性状作为一个整体笼统地加以考虑，错综复杂的各种因素掺杂在一起，势必难于理清头绪。孟德尔这种崭新的设计，成为后来经典遗传学的方法论基础。再则，孟德尔在杂交后代的处理上，根据不同的性状按不同方式进行重组，前所未有地引进了统计方法，把遗传现象的研究建立在可计量的数学分析基础上。他用数学分析的方法综合杂交后代的各种性状和组合出现的一定频率，从而揭示了它们之间的数量比率，导致了孟德尔在这种创新的研究思想指导

下，发现带有统计分析精确性的遗传定律。正如著名遗传学家斯塔特勒所指出的，孟德尔的工作……通过先形成一个与已知事实相符的最简单的模型，然后采用每一个重大的实验来测试根据这个模型可以作出的各种预测，通过一系列连续的近似值，这个模型最后推导出一种公式，它似乎对观察到的行为提示了最合理的机理。”再如巴塞尔米斯对孟德尔的成功作以下的评论，他说：“孟德尔的整个研究工作是以分类概念为基础的。首先，他把实验物种的各种类型，按照一对对性状加以分类，这样就能明确地表示出每一对亲本植株的特征。盖特纳在实际工作中也已这样做了，但没有把他的程序确立为一个原则。由孟德尔的敏锐直觉所选中的‘全部’单位，被分析成可区分的、仍保持稳定的一对对性状，使他能将子代中出现的所谓无规律的变异进行分类。当检查发现性状是按不同方式进行重组，而且出现有一定频率时，组合理论看来就是一种合适的数学分析方法。利用假设和实验相互依存的模型，在方法上从简单过渡到复杂（1.2, 3 时性状），孟德尔就得以发现支配遗传的定律——结果使他闻名于世。”

正是由于孟德尔在方法论上的革新，才使人们有可能透过生物有机体复杂的层次，去直接研究那种后来代替“遗传因子”的“基因”在相继世代中的运动规律，这恰恰是他成功的关键，也是他对遗传学研究的重大贡献。

诚然，还有一些有助于孟德尔取得成功的客观因素，也是不能忽视的。孟德尔在幼年时就热爱大自然。尤其对植物栽培有浓厚的兴趣。长期以来，他积累了丰富的经验知识，这为他从事植物杂交试验奠定了必要的基础。孟德尔所在的修道院，有一个狭长如带的小花园，它长 120 英尺，宽为 20 英尺，孟德尔在这个小花园曾种植过不少花草树木，还养过蜂，孟德尔的豌豆杂交试验就是在这个花园里进行的。靠近花园旁有座钟楼，楼上有两大间是该修道院的图书馆，内藏图书达二万册。其中不少是科学方面的书籍。当时修道院的院长那佩（C·F·Napp）是一位开明的祭司，也是一位大学教授，他本人研究东方语言与文学，曾发表过这方面的论文。他凡遇勤奋有志者，必为创造条件给以深造。那佩鼓励教士研究科学或文学艺术。教士大多学习勤奋，这在一定程度上为修道院创造了研究学问的气氛。在孟德尔还没进该修道院前，已有一位博学、热诚的植物学家奥里留斯·梭勒（Aurelius Thaler）教士、曾与友人一起组织过植物标本采集团，周游全国，广泛采集植物标本，并藏于该修道院一间专门的房间，成为该修道院的植物标本室。梭勒与友人路里（Rohien）在修道院内开辟一个小花园，广收各地名贵花木，他并主编出版《摩拉维亚的园艺报告》周刊，介绍花卉树木，目的在于鼓励青年研究植物学的兴趣。孟德尔进修道院后，即与那佩成了好朋友，他们经常在花园里培育和观察植物，并常与一些志同道合、意气相投的朋友聚合讨论博物学的问题。当时，孟德尔、梭勒及克拉塞尔（Klaczal）三人被教士称为该修道院的三大植物学家。因此，康尼格克洛斯特修道院在当时不只是虔诚男女朝拜之地，也是当地的学术中心，不少学者经常来到修道院，聊谈学术上的问题。这些因素在客观上为孟德尔进行试验及研究工作提供了良好的条件。但是更主要的当然是靠孟德尔主观上那种坚韧不拔的探究精神。他坚持七年进行豌豆杂交试验。当时经常有人看到这位矮胖强壮的孟德尔，在小花园里专

---

Sladler：《基因》，载《遗传学经典论文选集》，科学出版社，1984年。

转引自亨斯·斯多倍著：《遗传学史》，上海科学技术出版社。1981年。



心致志地进行植株的去雄、人工授粉等田间工作。每当友人访问孟德尔时，他总是带友人参观小花园，他得意地指着他正在试验的豌豆植株说，这些都是他的儿女。在修道院的图书馆里还藏有他当时阅读过并批注的书籍，其中有进化论的先驱者伊拉斯谟斯·达尔文的《动物生理学》、查理·达尔文的《物种起源》及《动植物在家养下的变异》、杰焦的《达尔文定律》、史密斯的《血统学》、佛格特的《动物学》及《生理学概论》毕希尔的《自然与科学》，思德力赫与翁格的《植物学通论》等等书籍。他还自备一架简陋的显微镜，用以观察植物的各种器官。这些知识上的武装、使他具有进行系统的科学试验的基础，并有可能做到不言从前人的经验，提出自己的见解。正因为孟德尔具有这种持之以恒、勤奋学习及不断探索的精神，因此作为一位普通的教士能在科学上获得如此大的成功也就不奇怪了。

孟德尔提出颗粒性遗传观念，不仅对十九世纪流行的泛生论、获得性状遗传、融合遗传观念给予有力地冲击；同时，在遗传观念史上、在粒子遗传理论中作出了贡献。

十九世纪前，在遗传理论中相当盛行一种融合遗传观念即认为性状遗传中起作用的是双亲的血液，子代所表现出来的性状是由父母性状的融合或混合而成按照这种观念，生命世界中将不存在如此五彩缤纷、形形色色的生物了。这种观念，只是孟德尔发现遗传物质传递规律以后，才为粒子性遗传因子概念所取代。

颗粒性遗传观念把遗传不再看作为一个个体的全貌笼统地传给下一代，而是把遗传看成是一个个性状的传递。在孟德尔之前生物学家所提出的各种粒子遗传理论中，一个共同的基本点，就是肯定遗传必定是一种颗粒性的遗传物质而起作用，他们着眼于性状传递并在子代中的表现。但是他们所谓的这些粒子，都是纯属臆测，没有实验基础，因而在科学上不可能得到证实。孟德尔提出的“遗传因子”作为粒子性遗传单位，是基于无数次的豌豆杂交试验基础上提出的一种假说，而又被以后的试验所验证为正确的。因此粒子遗传理论从孟德尔开始进入到一个新的发展阶段。

1865年2月2日和3月8日，孟德尔在布隆召开的自然科学研究学会讨论会上两次发表了豌豆杂交试验的结果，并且宣读了他的《植物杂交试验》论文。但是，遗憾的是孟德尔这篇具有划时代意义的论文，在以后35年里，正像孟德尔本人一样，默默无闻地很少有人问津。

在1900年以前，有史可查的大约只有五位与孟德尔同时代的植物学家知道孟德尔的工作或知道他的名字。俄国植物学家伊凡·菲奥多洛维奇·施马尔豪森（Schmalhausen，1849—1894年）完成的学位论文《论植物杂种——圣彼得堡植物区系的观察》以前，并不知道孟德尔的论文，以后他在论文中加了一个脚注，提到了孟德尔的工作。他说：“在本文付印之前，我不知道孟德尔的研究《植物杂交试验》。但我们认为有必要提一下孟德尔的研究，因为他的方法特别是用公式来表示他的结果的方法，值得引起我们的注意和作进一步的推敲（关于完全可育的杂种）。作者的任务是用数学的精确性，去确定给杂种授粉后得到的各种类型的数目，以及每种类型中各个个体之间的数量关系。他选来用以杂交的植物，具有稳定而容易区别的性状，这些植物的杂种在以后世代中仍然是完全可育的。豌豆的品种完全具备这些条件……。”施马尔豪森对孟德尔工作的评价是客观的，他强调了孟德尔工作的核心，他尤其提请人们注意孟德尔用数量关系的崭新方法于生物学研究。

遗憾的是，他对孟德尔论文的意见，在十九世纪并没有引起俄国生物学家的注意。

孟德尔于 1867 年 1 月 1 日曾写信并附他的论文副本给 A·凯尔纳 (Gartener, 1831—1878) 教授。过去曾流传凯尔纳对孟德尔工作的意见，认为孟德尔从栽培品种中得到的结果，对变异和新品种的形成是不起作用的。据说在 1867 年 3 月 5 日凯尔纳的助手报告孟德尔给凯尔纳的论文副本，仍在凯尔纳的图书室里，还没有启封过。

著名的德国植物学家卡尔·韦尔海姆·冯·耐格利 (Von·Nageli) 是最熟悉孟德尔工作的人。他们之间通信达七年之久，孟德尔送给他一些播种用的豌豆种子，并曾反复征求他关于山柳菊属杂种的意见，但从他对孟德尔论文的批评意见来看，耐格利对孟德尔工作的巨大意义是全然无知的。耐格利在 1867 年 2 月 25 日写信给孟德尔。信上说：“我认为，你用豌豆属做的试验还远远没有完成，其实还只是个开端。现在所有实验工作者的一个通病，他们的不屈不挠精神。比起科尔罗伊德和盖特纳来要差得多。我很高兴地注意到，你没有犯这样的错误，而且你是踏着你的有名的前辈的遗迹前进的。可是，你应该超过他们，我认为，如果用一种东西从各个可能的方面进行彻底的试验，才有可能超过他们——这也是推进杂交理论的唯一方法。能为最重要的结论提出无可争辩的证明的这样一整套试验，决不是已在着手进行了。……如蒙同意，请尽快惠赠种子。并附来每一种类型的来源的精确描述。当然，选择什么样的标本悉听君便，但我要说明的是，我的时间和场地是有限的。……”显然，耐格利的批评是不公正的，同时含有轻蔑之意。他根本不相信这位业余育种家数数豌豆种子能发现什么科学真理。他在别的场合间批评孟德尔的发现是“依靠经验而不是依靠理性的”。他并不理解孟德尔的论文中包含着一种创见。在耐格利 1884 年提出“遗传单位说”粒子性遗传理论时，他没有利用孟德尔的实验结果。有人评论孟德尔与耐格利之间的关系时说：“对于孟德尔来说，碰上耐格利是莫大的不幸。”

植物学家 H·雷夫曼 (Hoffman)，曾在 1869 年的研究论文中轻描淡写地提到孟德尔的工作。并顺手作为引文提到孟德尔的论文。反映他完全没有认识到孟德尔工作的重要性。

雷夫曼的引文，却引起德国著名植物学家威廉·奥尔勃斯·福克 (( )·Focke, 1834—1922) 的注意。遗憾的是他在研究论文中仅说“孟德尔所做的很多杂交的结果。十分类似于奈特得到的结果，但孟德尔自以为发现了各种杂种类型之间稳定的数量关系。”可见，这位当时植物学界的大权威也完全没有认识到孟德尔工作的真正价值。

在进入二十世纪以前，除了上述几位植物学家曾提到孟德尔及其工作外，还没有发现其他人真正知道孟德尔的工作。

这些学术界的权威轻视与贬低孟德尔及其工作，他们认为孟德尔是科学界的局外人，根本看不起这位小人物所做的试验，这是孟德尔的论文被湮没那么多年的原因之一。

另一个原因是孟德尔这一遗传学上的经典著作正是在达尔文的名著《物种起源》出版以后的第七年发表的。达尔文的进化思想一开始在社会上引起了巨大的反响，有些庞然大物起来咆哮反对，同时也有许多进步的科学界的勇士积极捍卫，大力宣传，使进化论的思想深入到生物学的各个学科。给生命科学带来了第一次革命。在当时进化论的浪潮滚滚向前推进的洪流面前，

孟德尔的研究只是一个过于琐碎的小题目，而且孟德尔的那种独创性地应用数学统计方法于生物学，被认为是科学上的越轨行动。再者，达尔文进化论上所强调物种“变”的观念正在生物学界胜利地向前挺进，而孟德尔规律中所表明的遗传因子传递的稳定性概念都似乎与达尔文的观念背道而驰，也许这也是当时得不到一些有声望的生物学家的高度重视与支持的一个重要原因。还有一个重要的原因就是生物学知识的局限性，当时还没有能够阐明受精现象的实质；细胞的减数分裂现象还没发现。如此种种原因，致使孟德尔的论文在布满灰尘的大批书籍中沉睡了三十五年之久。

孟德尔逝世后十六年，即 1900 年，荷兰的休戈·德弗里斯 (Hugo de Vries, 1848—1935)、德国的卡尔·埃里什·柯仑斯 (Karl FricchCorrens) 和奥地利的埃利什·封·丘歇马克 (Frich VonTschermak, 1871—1962) 三位植物学家根据他们各自独立的植物杂交试验，在几个星期里接踵发表的研究论文中，确认他们在进行各自的试验之前，是完全不知道孟德尔的论文，而只是在论文发表前夕，在查阅以前的有关文献时才发现自己的论文竟与早已被人遗忘的孟德尔论文的中心思想不谋而合。1900 年，德弗里斯第一个发表了两篇论文：法文写的《关于杂种的分离定律》(1900 年 4 月 7 日，《科学院纪事》，巴黎) 和德文写的《杂种的分离律》(1900 年 3 月 26 日)。他在德文论文中写道：“这项重要的研究(孟德尔，《植物杂交试验》)竟极少被人引用，以致在我总结我们主要试验，并从试验中推导出孟德尔论文中已经给出的原理之前，竟然不知道有这项研究。”从 1924 年 12 月 18 日德弗里斯给罗伯茨一封信中可以看到，德弗里斯是在当地的试验大部分结束以后，一个偶然的机会翻阅了 C·H·贝利在 1895 年写的《植物育种》一书的参考文献目录，才第一次见到孟德尔的论文。在德弗里斯论文还没出版时，卡尔·科仑斯提出第一篇论文《关于种间杂种后代行为的 G·孟德尔的定律》(《柏林德国植物学会》第 18 卷，1900 年 4 月 24 日收到)。科仑斯同样是在他的试验将结束前不久才发现了孟德尔的论文而被引用。他在论文中这样写道：“我还以为自己发现了新东西。但是。随即便发现在上个世纪的六十年代，布隆镇的格里戈·孟德尔院长经过一系列深入的豌豆试验，不仅获得了与我完全一致的结论，而且提出了完全相同的解释。而这一切居然发生在几十年前的 1866 年。”与此同时，丘歇马克也发表了《豌豆的人工杂交》论文。据丘歇马克说，他们科仑斯都是在 1899 年秋，读了福克的论文《植物杂交》(1881 年) 后才第一次知道孟德尔的论文。三位植物学家的研究工作恰恰证实了孟德尔所发现的遗传规律的正确性，由此，孟德尔的经典性的工作才得到科学界的承认。这件事在科学史上被称为“孟德尔定律的重新发现”。1901 年，孟德尔的《植物杂交试验》及《人工授粉得到的山柳菊属的杂种》两篇论文重新发表在丘歇马克主编的经典著作丛书中。《植物杂交试验》论文又被刊登在《植物区系》杂志上。孟德尔这两篇论文连同他的《1870 年 10 月 13 日的旋风》都重新刊登在《布隆自然科学研究会会籍》第 49 卷上。

这里需特别提出英国生物学家贝特森 (William Bateson, 1861—1926) 对重新发现孟德尔遗传规律所作的贡献。他是一位最热忱支持遗传学的科学家。他在 1900 年前并不知道孟德尔的论文，当 1900 年重新发现之后，他第一个把孟德尔的论文翻译成英文，并在 1900 年皇家园艺学会的一次会议上，报告了他做的一系列试验论证了孟德尔定律的正确性。他第一个把研究生物遗传的这门科学称之为“遗传学”，从此，遗传学成为生物科学中的一个重

要的学科。1910年开始，贝特森出版了《孟德尔的遗传原理》，对传播孟德尔学说的工作起了积极的作用。

孟德尔为遗传学日益成为一门精确的实验科学做出了贡献，现代遗传学就是在孟德尔提出的原理和采用的方法基础上发展起来的。还应该看到，孟德尔的遗传规律是一定条件下的历史产物，限于当时的知识水平和研究水平，孟德尔的遗传规律不能全部地概括和适用于整个生物遗传现象，孟德尔的工作也不可能达到完善的地步。孟德尔提出的“遗传因子”，后来被丹麦遗传学家约翰逊（Wilhelm Ludvig Johansen）在1909年提出的“基因”一词所代替。早期的基因与“遗传因子”的概念，在实质上是一致的，它只是一种逻辑推理的产物，作为一种遗传性状的符号并没有任何物质内容。后来，随着遗传学的发展，基因的概念不断地改变了其形式与内容，又进一步推动整个遗传学的发展。

## （六）摩尔根及其基因学说

孟德尔通过植物杂交试验得出杂种性状的分离或组合状态，他认为这是由假设性的遗传因子在起作用。孟德尔时代的遗传因子只是被看作是逻辑推理的产物，或是一种决定杂种性状及性状与性状之间关系的符号，它下含有物质的实在性。但是，在这以后的遗传学家并不放弃去寻找决定遗传性状的粒子性单位的物质实在性、以及搞清遗传单位在生殖细胞中的位置和它的生理、生化特性及作用等问题。

二十世纪初，一些遗传学家，特别具有深厚细胞学基础的科学家已感觉到染色体与遗传现象之间有某种必然的联系，寻找到这种关系，也就证明孟德尔的性状分离的组合现象具有一定的物质基础。由此形成了染色体遗传理论。到了二十世纪第一个十年时，由于Th·摩尔根的卓有成效的果蝇遗传和变异研究工作而取得突破性成就，孟德尔的“遗传因子”不仅在形式上被“基因”所取代，而且在基因作为遗传单位所蕴含的功能和特性的概念上与以往假设的粒子性遗传单位的概念相比是前进了一大步。基因理论与染色体遗传理论的结合，开创了遗传学研究的新阶段，导致遗传学从二十世纪开始迅猛发展，这不能不肯定摩尔根的功绩。

摩尔根（Thomas Hunt Morgan，1866—1945）是二十世纪最著名的生物学家之一。他于1866年9月25日出生于美国肯塔基州的列克辛顿。他的家庭可谓名门望族，他的父亲查尔顿·亨特·摩尔根在十九世纪六十年代初期曾任驻西西里墨西纳的美国领事。叔叔是联邦军的将军，在军队里曾煊赫一时，他母亲的祖父是美国国歌的作者。

童年时代的摩尔根，对大自然中呈现出的五彩缤纷的动植物感到新奇和爱好，他经常在以农业为主的肯塔基州的乡间和山区，采集植物、捕猎动物，制作成标本。他特别喜欢搜集化石，每当他到母亲的家乡旅行时，他决不放弃沿路进行地质考察的机会。在肯塔基的山区，他还在美国地质勘察队参加过两个夏季的考察工作。这些活动对摩尔根毕生从事生物学研究起着重要的作用。

1880年，摩尔根在自己家乡的肯塔基州立学院（现在是肯塔基大学）预科学习，两年后转入本科。以后经过四年的刻苦学习，于1886年获得了动物学学士学位，并得到学校的头等褒奖，同年夏季，摩尔根到了设在麻省安

尼斯克姆的波士顿博物学会的海洋研究站，他首次研究海洋生物，并在日后的科学生涯里一直对海洋生物学研究保持着浓厚的兴趣。以后他曾在麻省伍兹霍尔的海洋生物实验室的协助下从事这方面的研究，并取得丰硕的成果。

1886年秋季，摩尔根在他的老师和好友 H·凯斯特尔的影响下，决定到约翰·霍普金斯大学研究自然史并攻读博士学位。在霍普金斯大学，摩尔根在 H·涅维尔·马丁的指导下攻读普通生物学、解剖学和生理学；在威廉·N·霍华德指导下攻读解剖学；在威廉·基斯·布鲁克斯指导下集中精力攻读形态学和胚胎学。

摩尔根经过四年的不懈努力，于 1890 年在布鲁克斯的指导下，完成了《论海洋蜘蛛》的博士论文。论文主要集中对四种海洋无脊推动物海蜘蛛的比较胚胎学的研究，目的在于弄清楚 Pycnognide 是属于包括海蜘蛛和蝎子在内的一个动物群（Arachnida 群），还是属于包括蟹、龙虾和螯蛄在内的一个动物群（Crustacea 群）。摩尔根观察了胚胎发育过程中解剖学上的一些大变化和细致的细胞变化后认为，从发育型式来说，更类似 Arachnida，而不是 Crustacea。论文顺利地通过，同年获得了哲学博士学位。接着他靠布鲁斯奖学金继续留校攻读博士后学位一年。

1891 年秋，摩尔根任布莱恩莫尔学院动物学副教授。在那里，他又遇见了早年结识的好友亚库斯·洛布。洛布倡导机械论的生命观，对摩尔根改革生物学研究方法，从传统的描述方法转到实验方法，产生了强烈的影响。

1904 年，摩尔根离开了布莱恩莫尔学院，他接受 E·B·威尔逊的聘请，担任哥伦比亚大学实验动物学教授。此后的二十四年里，除了利用休假期（1920—1921）到斯坦福大学研究遗传学和胚胎学外，其余时间都在哥伦比亚大学任教。

1927 年，摩尔根收到乔治·埃勒里·赫尔的聘书，要求他到加利福尼亚理工学院筹建第一个生物系，摩尔根同意这个要求，于 1928 年就任该院生物系第一任系主任。摩尔根按照自己认为的生物学所应具有的研究和教学方式，建立起一个现代化的生物系。由于生物系接受克尔科夫实验室及洛克菲勒基金会的一笔资助，摩尔根建系的第一步，就邀请了一批第一流的人才，如他的助手和学生斯图尔提万特、布里吉斯和杰克·舒尔兹等任生物系教授。同时，他精心地装备实验室，使它成一个新的实验体系。由于他的努力，使研究和教学工作很快走上轨道。自此以后，他一直留在加州理工学院，积极从事科学研究和科学组织工作，并在那里度过他的晚年。

1941 年 6 月，摩尔根已是七十五岁高龄的老人，他虽然宣告退休，但是这位“加州理工学院的名誉教授”对胚胎学和遗传学的研究从未中断过。照他的话说，既已摆脱了一切行政事务，便“可以做一些事情了”。在这期间，他继续研究在 1903 年曾在麻省伍兹霍尔研究过的卵的破裂、受精前和受精后离心分离卵的作用；细胞分裂过程中纺锤状细胞的行为表现。卵中的预先组合作用；海鞘类动物的自绝育作用以及影响正常和异常发生的因素等课题。一个个难题等待他去解决，他自己感到“心里已有了主意”。但是不幸的事情发生了。1945 年底，他遭遇车祸，不久，这位不知疲倦的老人终于在同年 12 月 4 日因病永久地离开了他热爱的事业。

摩尔根在科学上是位辛勤的耕耘者，他一生中的论著很多。他发表过的最重要著作和论文有：《论海洋蜘蛛》（1890 年）；《再生》（1901 年）；《进化和适应》（1903 年）；《实验动物学》（1907 年）；《什么是孟德尔

解释中的“因子”？》(1909年)；《染色体和遗传学》(1910年)；《Drosophila 中的性别限定遗传》(1910年)；《依据 Drosophila 中的性别限定遗传试析染色体的结构》(1911年)；《Drosophila 中的新的性别比率的解释》(1912年)；《遗传与性别》(1913年)；《老鼠中的多倍体等位基因》(1914年)；《孟德尔遗传学的机理》(1915年)；《进化论批判》(同 A·H·斯图尔提万特、穆勒和 C·B·希里吉斯合作，1916年；1925年修订版改名为《进化论与遗传学》)；《基因理论》(1917年)；《遗传的物理基础》(1919年)；《交叉配列和交换》(同 E·B·威尔逊合著，1920年)；《基目的线式序列的证据》(同 A·H·斯图尔提万特和 C·B·布里吉斯合著，1920年)；《基因论》(1926年)；《物理学与生物学的关系》(1927年)；《胚胎学和遗传学》(1934年)等。

摩尔根是一位优秀的博物学家。他的研究兴趣极为广泛，他在实验胚胎学、进化论、细胞学、遗传学等领域进行了大量的科学研究工作。他在研究上的一个鲜明的特点就是没有任何一个时期只关心一个单一的课题，在他一生中的任何一个时刻几乎总是不断地在广阔地研究领域反复转移。由于他具有坚实的科学基础和良好的实验训练，再加上他渊博的生物学知识以及那种满腔热情和坚韧不拔地追求科学真理的精神，使得他在研究不同领域的课题时总能够得心应手，运用自如，在诸多领域的研究上取得重要的成就。

第一，在动物形态学方面的研究。这是摩尔根在霍普金斯大学攻读博士学位时的研究课题。在这一方面，他突出之处在于研究方法上有了突破。他摒弃了当时研究形态学主要根据描述和比较的方法，他认为只有通过实验才能得到形态学研究的可靠和严密的结论。这种思想在二十世纪初期，对于促使普通生物学从描述和推理性的科学转变为以实验方法和定量分析方法为基础的科学，起了很重要的推动作用。

第二，从 1895 年开始，摩尔根主要从事实验胚胎学领域的研究，一直到 1902 年。

在十九世纪末期，生物学界环绕对生命现象的解释，机械论者和活力论者发生一次很大的辩论。活力论者宣扬一种神秘主义的说法，认为任何人企图以纯科学法则来说明或去了解生物发展的奥秘是徒劳的，他们强调生命的过程是受科学知识之外的造物能力所控制的；机械论者确信一切生命现象都可以用物理和化学法则来解释。

在具体的胚胎发育问题上，主要反映在德国胚胎学家、活力论者汉斯·杜里舒(Hans Drietsch, 1869—1941)和海克尔的学生、机械论者鲁(Roux, 1850—1924)之间，就胚胎细胞的变异究竟是内在的(遗传的)力量还是外在的(环境的)力量的问题上的争论。摩尔根没有参加他们中的任何一个阵营中去，但是他的见解是倾向于机械论的观点。他认为活力论者求助于神秘的所谓“活力”之类的力量，来解释胚胎发育过程，显然是不科学的。但是无论哪一方，都没有坚实的实验使人信服。摩尔根决心用实验来探索胚胎的发生。

前期，他主要探索影响正常胚胎发生的因素。例如，他进行这些方面的实验和研究：对海胆和蛞蝓的卵分裂块(包括成核的和非成核的)受精作用；把细胞从正常受精的囊胚移植出来，以产生胚胎，研究这些胚胎的发育情况。同时，他还做了这样的实验：探索不同的盐溶液和重力(或无重力)对海胆、软体动物和多骨鱼的卵的正常发育过程的影响；探讨蛙卵的正常和异常发生

问题；考察诸如损伤那样的因素，如不同浓度的狸的氯化物、损伤初期的分裂球等对卵黄的影响。所有这些实验，使摩尔根得出这样的结论：环境的力量可以在一定限度内制约胚胎发生的过程，但是决定因素必定存在于胚胎本身中，也就是胚胎组织和特定的胚胎部位彼此之间的相互作用。

摩尔根在这一领域的研究成果，反映在他的《青蛙发育》和《实验胚胎学》等著作中。

后期，摩尔根着重对成年动物中已经丧失或损伤的组织或器官的再生问题进行研究。

通过观察和实验，他指出在再生过程中有两种相互关联的现象：一种是受伤部位细胞的重新组合、非特性化以及重新分化的现象；另一种是返回胚胎状态的现象。

摩尔根始终认为，再生问题是一个复杂的、还处于未知的问题。他不同意那种简单地把再生单纯地看作是聚集在受伤部位的一些专门细胞作用的结果的观点。他说，像一个细胞的遗传信息怎样能够在其生命的不同时期发出接通或阻截的信号等问题，还不能作出令人满意的解释。对于要搞清动物的再生机理等问题，摩尔根强调在研究方法上不能单纯依靠描述性的解剖方法，而必须运用实验和分析方法。

1901年，摩尔根出版了第一部巨著《再生》。该书比较全面地总结那个时期的研究者对再生问题的见解，并总结了他个人在这一领域的研究成果。

第三，1903年到1910年间，摩尔根集中对进化论进行研究，他着重研究与确定性别有关的遗传学和细胞学。

在进化论的研究中，摩尔根象本世纪大多数胚胎学家那样，承认进化是一个事实，达尔文的进比论是有一定道理的。但他对未经实验验证的进比论的核心问题——自然选择理论提出异议。他认为，进化理论不够完善，他没有提出任何解释起源和遗传变异的机理，同时对高等生物的再生力量的产生也没有提出令人信服的解释。他特别对某些达尔文主义者无限夸大自然选择的作用的论调感到不满。

照摩尔根的说法，遗传应理解为所有生命现象，特别是发生和进化现象的中心环节。显然，在达尔文进化论中缺少这一重要环节的论述，虽然达尔文强调连续性变异的影响，但这种变异是不能遗传的。摩尔根认为进化意义上的变异，必定是大规模的，或非连续性的，因为只有这些变异才是可遗传下去的。他还认为，选择只是一种消极因素，而不是像新达尔文主义者把选择本身看作为一个建设性的因素。同时，他认为，选择从已经表现出不适应的变异中挑选出适应的变异，而不是像新达尔文主义确信新的变异可以在胚胎原形质中创造出来。

然而，在1901—1903年由荷兰植物学爱休戈·德弗里斯出版的一本《突变论》著作（两卷本），对摩尔根的进化观点的修正起到强烈的影响。《突变论》是一部关于遗传、变异和进化问题的论著。

1866年，德弗里斯在一个偶然的发现生长在荷兰北部（希尔维萨姆）的一块废弃的马铃薯土地上有一种红杆月见草品种。德弗里斯为了考察这种品种是否能传宗接代，他撒播了五万粒种子。第二年，他发现在田野中出现了两种新类型，每一个类型的特征与基本种红杆月见草都有明显的差异。一个类型的植株极矮，最初长的全是雄蕊，称它为矮型月见草；另一个类型具有光滑的簇叶，特别是在秋季时花瓣变窄、上缘变形，称它为落叶月

见草。持续的实验发现这两个类型也能传宗接代、遗传下去。德弗里斯认为，发生在一个世代的大规模可遗传的变异，可能产生与其双亲不同种类的后代，这种变异为“突变”。德弗里斯进一步在精确和广泛的研究基础上，形成了他的突变理论的新思想，其基本观点是：

- (1) 新的基本种可不经中间阶段而突然出现；
- (2) 从它产生的时刻起，新的基本种通常是完全稳定的；
- (3) 就性状来说，大部分新类型恰恰相当于基本种，而不是相当于真正的变种；
- (4) 基本种常常是在同一时刻内，或至少在同一段时间内，出现在大量个体中；
- (5) 新的性状同个体的变异性之间，没有什么特殊的联系；
- (6) 形成新的基本种的突变，是在所有方向上发生的，所有的器官几乎在所有可能的方向上都会发生变化；
- (7) 突变是周期性出现的。

突变论说明了新的变异的起源，而那种新的变异在进化上的意义，它完全不会由于隐没而丧失，并且是完全可以遗传下去的。德弗里斯的坚实的实验证据，使摩尔根接受了突变论。他在1916年发表的第二部论述进化论的巨著《进化论批判》（1925年修订版改名为《进化论与遗传学》）中，表明他对达尔文主义自然选择论的观点有了改变。他认为，突变在生命体的进化过程中是起着作用的。生物的进化是通过突变、基因的不同组合和自然选择的长期作用而进行的。

在性别决定问题上，当时存在着两个学派。一派强调不同的环境条件，对许多动物特别是昆虫，会使性别比率发生变化，例如，发生期间的温度、胚胎或母体得到的养料的数量等因素；另一派强调遗传因素在决定性别方面的作用，他们认为特别主要是在受精时刻，甚至在这之前，由卵或精子或两者兼而有之的内在因素决定的。摩尔根认为这两派都缺乏充分的论据，他们只是着眼于试图去解释在通常情况下的1:1的性别比率，而忽视了人工诱发的单性生殖过程、昆虫中的雌雄同体情况，特别是在激素影响下发生的性别反转等现象的深入研究并作出合理的解释。

摩尔根曾对蚜虫和木虱这两种雌雄同体形态的卵子形成过程中的染色体变化情况进行了研究。他的实验表明了染色体可能与性别决定有关，但是他没有最后肯定附加染色体(X)就是性别的决定者。他对当时科学上已有证据表明染色体与遗传过程密切关系的论点持怀疑态度。摩尔根的这些观点反映在1909—1910年发表的论文中。

自1910年以后，日益增多的实验证据使摩尔根毫不怀疑地接受了染色体是重要的遗传结构这一重要观点。同时，他通常对蚜虫和木虱的染色体的深入研究，愈来愈清楚地看到了染色体在性别决定方面的作用。在1901—1905年间，他接受了E·B·威尔逊用实验证明了的附加染色体(X)是决定性别的因素的观点。

自1900年孟德尔定律重新发现后不久，一些具有细胞学实验胚胎厚实基础的生物学家，他们一反以往对孟德尔定律只是作描述性的阐释，且强调杂种性状分离和组合的统计学分析。他们认为遗传学发展必须进一步探索遗传学行为与细胞学行为之间的关系，只有做到这一步，也就证实了孟德尔遗传的物质基础。这些生物学家，如波弗利、萨顿、F·B·威尔逊、贝特逊及约



约翰逊等在这一领域的突出成就为日后摩尔根基因理论的建立提供了细胞学基础。

美国外科医生、遗传学家萨顿(Walter Stanborough Sutton, 1877—1916)在1902年发表在《生物学通报》上的《论笨蝗 *Brachy Stola magna* 染色体形态学》论文,他以图示蝗虫的常染色体呈现为一对对确定的、可识别、又彼此不同的同源染色体。他认为这些成对的染色体携带着遗传单位,而遗传单位在性细胞的染色体分裂时的行为就是孟德尔遗传的物质基础。1903年,他进一步论述上述的假说。他在《逻辑中的染色体》论文中,预言遗传学和细胞学结合起来研究将证明,“父本和母本的染色体联合成对及它们以后在减数分裂中的分离……将构成孟德尔遗传定律的物质基础”。而且,他还指出染色体在减数分裂的行为是随机的。萨顿发表的这些重要论文,为遗传学与细胞学结合进而创立染色体遗传学起到极其重要的作用。

德国实验胚胎学家波弗利(T. Boveri, 1832—1915)在1889年最早用胚胎学和细胞学实验方法研究染色体行为,并指出染色体在发育中的重要性。他通过用两种不同种的海胆双精受精卵分裂球发育分析,指出正常的发育依赖于全套染色体的正常发育,每一个染色体对发育都有着特异的影响。他的实验证实了细胞核决定生物的性状。同时,他发现同种的细胞染色体并不是相互等同的小片,它们虽然在数量上是相同的,但在同一个细胞核内的染色体对的形状和大小各不相同,由此证实了染色体对在性质上各不相同的结论。

虽然在二十世纪初有多位生物学家已经注意到遗传因子与细胞在有丝分裂、减数分裂中染色体之间的关系,但是清楚表明遗传因子在染色体上是萨顿。同时,波弗利是最早以实验来证明生殖细胞的减数分裂过程中染色体行为与遗传因子之间的平行关系,且每个染色体含有特殊的基因组。萨顿和波弗利根据各自的实验结果都证实了每个染色体各有自己个性的结论。在学术界把萨顿和波弗利所阐明的染色体遗传的概念称之为“萨顿—波弗利假设”。

美国胚胎学家E·B·威尔逊(Edmund Beocher wilson, 1856—1939)对孟德尔定律重新发现的重要意义有着深刻的理解,并在促使遗传学与细胞学结合上作出卓越的贡献。他开始进行胚胎学研究,以后对细胞学发生浓厚兴趣,他是细胞谱系研究,即独创性地研究由各个前体细胞发育成不同组织途径的杰出先驱。同时,他受到好友波弗利的影响。他预料到染色体的功能和行为与遗传学有着密切的关系,他在1902年撰写了专著:《细胞发育与遗传》一书,他出色地把细胞学与孟德尔遗传学说加以综合。他的工作所起的积极作用深刻地影响了日后遗传学的发展。他引导遗传学研究者对生物遗传与变异机制的探索将不可避免地需要结合细胞学中染色体行为的研究。

与此同时,在1902—1909年间,遗传学上的一些专门名词、术语被遗传学家所创造。英国遗传学家贝特森(William Bateson, 1861—1926)首先在1907年提出“遗传学”一词。它的定义为遗传学是生物学上的一个分支学科,是研究生物遗传与变异,即研究亲子间的异同的学科。还有如“等位基因”、“合子”“纯合子”“染色体”等等有关名词与概念相继被确定。

丹麦遗传学家和植物学家约翰逊(Wilhelm Ludvig Johannsen, 1857—1927)于1908年创用了“基因”一词,由它替代了在这之前使用的“遗传因子”、“遗传颗粒”等等表示颗粒性遗传单位的名词。他所指的基因的概念仅是用来说明遗传单位和为计算杂交群体后代的统计单位,而下具有形

态学意义的实体。他在研究红草豆中发现，由一粒种子产生的连续各世代的个体具有相同的基因，他称此家系为“纯系”。约 1905 年，他证明了大小相同的种子可以长出大小不同的植株。他认为在外界环境影响下，不同植株的外表特征即“表型”虽然不同，但它们的“基因型”没有发生改变。由此他提出了在遗传学上至今仍袭用的“表型”和“基因型”的术语。摩尔根正是在这些科学家已取得成就的基础上，进行了他的创造性工作。

摩尔根成效卓著的研究工作是从 1909 年开始的，他和他的学生用果蝇作为实验材料，在前人研究的基础上根据大量的实验事实发现了位于同一条染色体上的某些性状的基因，它们彼此靠近，“连锁”一起不易分开的连锁及交换现象，并进而阐明它的规律和本质，提出遗传学的另一重要规律——连锁交换规律。它连同孟德尔的遗传因了分离规律和自由组合规律一起成为经典遗传学的三大规律。同时，结合当时细胞学上的重大发现，摩尔根证明了染色体是基因的物质载体，基因在染色体上作直线排列，从而建立了染色体——基因理论，成为今天的遗传学从经典遗传学中继承下来的最重要的遗产。

实验材料的选择已成为实验遗传学首先考虑的问题之一，材料的选择恰当与否，在一定程度上决定着实验的成败。摩尔根选择比某些动植物更为优越的果蝇为实验材料进行生物遗传变异现象的研究，实践证明，果蝇是一种很理想的遗传学实验材料。因为果蝇个体小（每一只果蝇只有四分之一时长，五十多万只果蝇的重量只有一磅）；易于在实验室中饲养；果蝇繁殖快（从出生到性成熟的成长大约只消十天左右时间，一年可传三十代），在短时间内就可以看到许多后代的出现；果蝇细胞中所含的染色体少（ $2n = 8$  个染色体），使研究者易于观察果蝇的遗传特征。果蝇的这些特点使得人们可以在实验室里研究遗传和进化，同时对研究遗传规律显得非常简明。

果蝇作为适于实验室研究的生物，并不是从摩尔根开始的。早在 1900—1901 年，哈佛大学的巴斯依研究所的凯斯特尔实验室就利用过果蝇。摩尔根利用果蝇作为实验材料，最初的目的是验证德弗里斯的突变学说，他把果蝇置于镭射线下培育，试图诱发出新的突变体。以后他将果蝇的近亲杂亲试验和细胞学研究结合起来，在遗传学研究途径上开辟了一个新的园地。

1910 年 4 月的一天，摩尔根在一个培养瓶里出乎意料地发现在他饲养的果蝇中有一个细小然而明晰的变异；有一只复眼完全白色的雄蝇，它与复眼通常是红色的天然型果蝇明显不同。这个细小而明晰的变异引起摩尔根的关注。摩尔根和他的同事们立即用那只白眼雄蝇和一只没有交配过的红眼雌蝇杂交。九天后，瓶中出现一大群果蝇，把它们放在放大镜下进行检查，发现所有后代（ $F_1$ ）共 1237 只都是红眼果蝇。在  $F_1$  这一代中进行自交（兄妹交配）而产生了第二代（ $F_2$ ）。这一代总共有四千多只果蝇，进行检查的结果发现，有 2459 只红眼雌蝇，1011 只红眼雄蝇和 782 只白眼雄蝇。摩尔根注意到，在红眼和白眼的分配比率上它们基本上符合孟德尔分配定律所表明的 3:1 关系，红眼对白眼占有显性地位。这说明红眼和白眼的事例是由孟德尔式的遗传因子决定的。

当时，威尔逊和其它人对染色体与性别决定的关系问题的细胞学研究，已经表明性别是由性染色体决定的。同时进一步的推论设想染色体可能实际上就是孟德尔式的基因的真正携带者，因此，决定白眼性状的基因是被携带在性染色体（X）上。如果与性别连接在一起的基因，对于它们的天然型等位

基因为隐性的，就会几乎完全显示在雄性上，因为雄性只有一个 X 染色体。所以在果蝇的遗传上，白眼的性状和雄性性别总是连锁在一起而遗传给后代，摩尔根把这种遗传方式称之为伴性遗传。摩尔根和他的同事大约从 1909 年开始用果蝇进行研究，后来他们又观察到果蝇的上千个突变，并进行了大量的杂交实验，这些实验的结果并不像孟德尔在豌豆实验中出现的那种相对性状自由组合，而是许多性状互相连锁在一起。因此他设想这些连锁在一起的基因在同一条染色体上，当减数分裂时作为一个整体遗传下去。

摩尔根的实验之所以会和孟德尔的豌豆实验不同，是由于豌豆的相对性状刚好都在不同的染色体上，所以可以自由组合，各自表现独立的性状。但在大多数的情况下，同一条染色体有很多基因，这些在同一条染色体上的基因不能独立活动，而是相互连锁在一起。凡是相互连锁在一起的基因都一起遗传到下一代，这叫做一个“连锁群”，它们作为一个整体进行自由组合。果蝇的五百多个基因可以归为四个连锁群。大量实验还表明，连锁群的数目刚好等于染色体的对数。例如，果蝇有四个连锁群，它的染色体的数目刚好是四对；玉米的几百个基因组成十个连锁群，它的染色体也刚好是十对。在这些事实的基础上经过推论，摩尔根得出了基因位于染色体上的结论。依据摩尔根所首创的连锁学说，连锁遗传是由于连锁基因位于同一染色体上的结果。如果染色体在遗传过程中保持原来状态，位于同一染色体上的两个基因，应该在所有情形下保持在一起，也就是说，应该是完全连锁。摩尔根进一步研究认为，连锁程度或强度有赖于染色体上连锁基因间的距离。但是，实际情况在同一连锁群中的基因，并非永远“抱紧”在一起，通常的连锁遗传只是部分的，连锁基因有时会分开。通过细胞学观察，发现在第一次减数分裂前期中，在 homologous 染色体配对时期，两条染色体单体之间会发生交叉现象，这标志着两个相对连锁群的基因之间，随着染色单体的交叉而发生基因有秩序的交流，使基因重新发生组合，从而增加了遗传的变异性。摩尔根把连锁基因的重组合归之于同源染色体间部分的互换，他把这种现象叫做交换。进一步的研究表明，在同一染色体上的连锁基因之间确实发生着交换，基因距离着丝点愈远，基因和着丝点之间的交换机会就愈大，也就是说，交换率愈大，它们分离机会也就愈多；距离着丝点最近的基因，交换机会愈小，它们获得最小的交换几率。所以这一事实意味着染色体不仅外形是线状的，而且基因的排列也是如此。在染色体上两个基因距离愈远，可能发生的交换几率愈大，从而重组频率也愈高。这样，重组频率也就成为衡量两个基因之间相对距离的尺度。根据这一原则，我们按照重组频率推算出紧靠着的基因之间的图距，综合大量统计资料就有可能绘制染色体遗传图。

染色体遗传图或染色体连锁图是证明基因在染色体直线排列学说的基础。因为染色体遗传图表明，每个物种的许多基因，形成与染色体数相等的连锁群，每群成为一个直线系统，在这直线系统上用基因之间的交换百分数来表示它们之间的相对距离，这就有力地证明了基因在染色体上的相对位置，并依一定的程序作直线排列。

染色体遗传图往往是实际的染色体结构的一个很好的反映，遗传图的绘制，是生物学上最为艰巨的研究工作之一。它是一项复杂而又细致的研究工作，这是摩尔根和他的助手 C·B·布里吉斯为首的许多学者克服了无数的困难集体努力的结果。可以说，摩尔根的成功，凭依的不是精巧的仪器，而是熟练的双手、富于想象力的头脑、对于科学既广博又深邃的理解、以及他的

坚韧不拔的精神。

摩尔根在果蝇遗传研究的基础上发展了前人的染色体遗传理论，创立了新的遗传学说——染色体——基因学说。他主张遗传物质的遗传单位——基因发生作用；基因在染色体上作直线排列以及在遗传传递中基因分离规律、自由组合规律及连锁交换规律。同时，他证明了性别决定是受染色体支配的；发现了重复、缺失、易位、倒位、三体，三倍性及并连 X 染色体等；发现了位置效应，基因的多效、复等位基因、受多数基因影响的单一性状等。这个理论几十年来成为遗传学研究的理论指导，并在实践中得到不断的充实、修正和发展，成为现代生物学的基本理论之一。由于摩尔根（或者说“蝇室”的研究集体）听取得的成就，极大地推动了遗传学的发展。世界各国的遗传学家遵循着摩尔根的开拓性的研究道路前进，在国际上掀起果蝇遗传学研究的热潮。

摩尔根是一位生物学方法论上的革新者，他也是一位彻底的实验主义者。在这一方面，他有着独特的贡献。他首次把实验方法，接着又把定量和分析的方法应用在胚胎学上，以后转到遗传学领域，用来解决生物学问题。他在促使生物学特别是遗传学和胚胎学从描述性和高度思辨性的科学转变为基于定量和分析方法的精确性科学方面，起了关键的作用。他运用的研究方法是实验性的。摩尔根对实验室和实验工作有着强烈的兴趣。他认为在科学中，那种玄奥的思辨有害于幢全的科学思想的发展；假设对于科学家发展新的概念和实验构想，是有重大意义的，但是唯一可以接受的假设就是经得起实验检验的假设。

作为一位实验生物学家，摩尔根相信科学上的是非曲直只能通过实验的手段给予正确的回答。原来假设性的染色体遗传理论，在未经实验证实之前，他决不随人为的因素而放弃自己原有的见解，但一旦理论经过实验证实是一致时，他忧实事求是消除了原有的怀疑。转而相信这个学说，并通过自己辛勤的劳动发展这一学说。这是一个科学家可贵的，也是应该具有的品质。

摩尔根出生的那一年，正是孟德尔经过七年艰辛的工作，在对豌豆进行广泛的杂交试验基础上，正式提出了《植物杂交试验》论文。在这篇具有历史意义的论文中，孟德尔提出了遗传因子的“分离规律”和“独立支配或自由组合规律”。开始，摩尔根对孟德尔遗传规律和染色体理论是持怀疑态度的。在 1902 年以前，虽然已有研究者提出了染色体行为同孟德尔式的遗传因子的分离有关的论点，但是除尔根认为证据不充分，下此结论还为时过早。他认为孟德尔遗传规律只能适用于特殊的、例外的情况而没有普遍意义；对于通常情况下的性别比率 1 : 1 的性别遗传这一重要现象也没说清楚；孟德尔主义者总是把一些两可之间的生物当作他所要求的纯种，因为自然界中很少有他们所要求的纯度很高的品种；孟德尔的理论和染色体理论，在哲学上都显得具有从前的顶成论的性质；孟德尔的理论和染色体理论显得过于依靠思辨，缺少坚实可靠的实验证据等。

虽然到 1909 年为止，已有大量繁殖试验资料显示出孟德尔定律具有普遍意义，然而，仍改变不了摩尔根的怀疑态度。因为在他的心目中还没有充分的证据来证实孟德尔的“因子”具有任何真实性。到了 1910 年，通过他本人和他的助手利用果蝇做实验材料进行的深入研究，以及威尔逊和其它人对染色体和性别决定问题所做的细胞学研究，使摩尔根从果蝇白眼突变事例中获得证据以及从生殖细胞发生过程染色体的表现中获得证据，这些促使摩尔根

重新检验孟德尔的理论，事实使他相信染色体可能实际上就是孟德尔式的遗传因子的真正携带者，从而改变了原有的怀疑态度。摩尔根在《孟德尔的遗传学的机理》一书的前言中，表明他改变了的态度。他说：“我们常常被问到：那么，为什么你们要陷在染色体里蹒跚而行呢？我们的回答是：既然染色体提供了孟德尔定律所要求的那样一种确切的机理；既然有日益增多的资料清楚地指明染色体是孟德尔式因子的携带者，在那样一种明若观火的关系面前闭上眼睛，那将是愚蠢的。”自此，摩尔根不仅接受了、而且发展了染色体遗传理论、这种讲究实际的作风，深得后人的称赞。

遗传学家摩尔根以果蝇为实验材料，来研究生物的遗传规律。他将果蝇作近亲杂交试验和细胞学研究结合起来。以大量的事实证明染色体是基因的物质载体，基因是以直线排列的染色体上。进一步发现了位于同一条染色体上的某些性状的基因，它们彼此靠近，“连锁”在一起的不易分开的现象和规律。又根据许多不同的突变果蝇的子代连锁基因的分离频率，作出了果蝇四个染色体的连锁图。这又进一步把代表某一特定性状的特定基因与某一特定染色体上的特定位置联系起来，从此基因被看作是染色体上占有一定空间的实体的遗传单位。

摩尔根认为基因在遗传中起着重要的作用，它负责亲代到子代的性状传递。同时，基因还是个体发育的依据，他认为从基因到性状，属于胚胎发育的全部范围。虽然限于当时的科学水平及认识能力，对于基因作为一个实体的内容还是不清楚的，但是，摩尔根根据大量的实验，科学地预见基因是一个化学实体。他说：“我们仍然很难放弃这个可爱的假设：基因之所以稳定，是因为它具有着一个有机的化学实体。”现代遗传学的科学实践，已经证实了摩尔根的预言。摩尔根的研究成果和理论阐述都集中地反映在他的代表作《基因论》一书中。摩尔根开创了细胞遗传学的新时期，并为日后研究基因的结构和功能奠定了理论基础，为遗传学的发展树立了一个新的里程碑。

孟德尔和摩尔根的研究工作，把遗传学又推向一个新的高度，又赋予人们对生物遗传变异现象的认识以新的观念。

(1) 生物的遗传必须通过遗传物质而实现，这种遗传物质孟德尔称为“遗传因子”，摩尔根称为“基因”，它们在实质上是一种逻辑推论的产物，是作为一个遗传性状的符号出现的，缺乏任何物质的内容。

(2) 遗传物质必须有遗传的实体作为它的载体，细胞学的研究证明了染色体是遗传物质的载体。

由孟德尔和摩尔根所建立的染色体—基因遗传理论，在颗粒遗传理论中达到了最完美的形式，它已经触及到生物遗传机制的实质问题。但基因理论并不是停滞不前的，随着科学实践的发展，人们对基因的认识将进一步发展，进一步深化。遗传学家面临着新的科学探索，须以丰富的实验材料、全新的科学思想，回答：“基因究竟是怎样控制生物性状的？”“基因的物质基础是什么？”总之，科学家仍将围绕“基因是什么？”的问题，付出更大的劳动，以深入揭示出生物遗传的机制。

## 四 基因是什么？

自摩尔根以后，一些科学家为证实基因的实体性而做了大量的工作。科兹夫、海兹和鲍尔等人证实了巨染色体（多线染色体）与生殖细胞染色体之间的对应关系，提出了巨染色体上的横纹就是基因的假设。在此基础上，贾德等在一个具有 15 条横纹的 X 染色体上识别出 16 个基因，又在约有 33—50 条横纹的第 4 号染色体上识别出 43 个基因。这样，一个基因一横纹的假设便得到了证明，从而把形式上的基因推向实体化。二十世纪三四十年代，遗传学正蕴酿着一次革命性的突破。科学家已认识到，关于基因的研究已不是原先传统意义上的生物学问题，而是成为生物学、物理学与化学相交叉、渗透的边缘性学科所共同关心的问题。同时，认识到要探究基因的实质，必须多学科共同参与、协同研究，才有可能阐明其基因的本质。正由于物理学家和化学家的参与对生命现象的研究，他们应用物理学、化学的新技术、新方法这一强大的工具和新的理论思想，热衷于探索基因的化学实质、生物大分子的结构和功能以及遗传信息的流动规律，进一步推动人们从分子水平上考察生物物质的微观结构和运动规律，才有可能阐明了遗传物质的分子基础，赋予基因以更深层次的内涵。

### （一）基因的化学实质

魏斯曼和摩尔根的工作，表明他们肯定基因是一种以某种分子排列的化学实体。1910 年，德弗利斯指出，遗传问题的研究必须把注意力集中于遗传因子上。他认为，要搞清生命世界的种种现象，生物学必须与物理学、化学结合起来，把研究深入到如物理学、化学最后归结的分子和原子那样的单位上。

但是，也有一些科学家对基因的实体性提出怀疑，如戈德施米特（Goldschmidt）认为，基因在实际上并不存在，它不过是以某种特定的形式排列在染色体上的位点。对基因的作用，也是众说纷纭。有的说基因是一个微小的粒子，也许具有复制能力的单个大分子。有的说基因如同酶一样。基因就是酶或是酶的产物等等。那么基因究竟是什么？它的化学实体究竟是酶，还是蛋白质，抑或核酸？今天有一些遗传学知识的人都知道遗传的物质基础是核酸，但从科学发展的历史来看，大约经过八十年后人们才确认今天所持的观点，其间经历着曲折迂回的道路。

早在 1869 年，在德国杜宾根大学霍普赛勒（F.Hoppe—Sevler.1825—1895）教授的细胞化学实验室工作的年轻瑞士科学家米歇尔（Johann Friderich Miesekher, 1844—1895），用胃蛋白酶水解病人的脓细胞，经分离得到一种特殊的含磷的酸性物质，他取名为“核素”，这被公认为核酸的最早发现。以后在同一实验室工作的科学家阿特曼通过实验发现从细胞核中分离出酸性的不含蛋白质的物质，重新取名为“核酸”，从那时起，人们了解到任何细胞的细胞核中有核酸和蛋白质两种物质成份。

米歇尔发现的“核素”并未受到同时代人们注意，对“核素”在遗传中所起极其重要作用的意义也没有充分的认识，某些著名科学家抓住米歇尔实

验的不完善性而对其成果加以贬低和攻击。如法国化学家维尔茨 (A.Wurtz) 说, 米歇尔的结果“从化学观点来看有点含糊。”英国科学家批评说, 核素“无非是一种不纯净的蛋白质物质。”当时的生物学的权威耐格利 (C.) 甚至攻击米歇尔的老师, 霍佩赛勒教授, 认为他所从事的酵母核酸研究, 其成果“是用污染的蛋白质作出错误的解释。”

当时相当引人注意的还是蛋白质。其原因是蛋白质在活体组织中要比核酸数量更多; 而且象十九世纪思想家所强调的作为生命物质基础的“原生质”, 必须具有胶体性质, 而蛋白质正具有这一特性; 同时, 当弄清楚蛋白质是由二十种氨基酸所组成时, 更深信唯有蛋白质的组成成分氨基酸的多种多样的方式排列, 才决定它具有储存极其复杂的遗传信息的潜力。由于这些方面的原因, 在米歇尔以后大约八十年时间里, 人们还是相信对遗传上起着重要作用的生物大分子只是蛋白质。

德国生物化学家科赛尔 (Karl Martin Leonhard Albrecht Kossell, 1853—1927) 被认为是核酸研究的先导者。

科赛尔早期先后在柏林和马堡从事细胞化学的研究。后任海德堡大学生理学教授。主要从事核酸和蛋白质的研究。他于 1879 年开始研究核酸, 先后发现腺嘌呤 (1885)、胸腺嘧啶 (1894)、组氨酸 (1893)、鲑精胺等。1910 年获诺贝尔奖。

进入二十世纪后, 核酸对遗传的重要意义才逐渐通过化学家的实验事实得到充分的重视。

美国生物化学家列文 (Phoebus Aaron Levene, 1869—1940) 对核酸的化学结构和性质的测定做了大量的工作。他们发现核酸基本上可以分成两类: 一种称为核糖核酸 (简称为 RNA); 另一种称为脱氧核糖核酸 (简称为 DNA)。把 RNA 和 DNA 作一比较, 可以看到它们之间的差别: (1) 核糖有所不同。DNA 的核糖是 D—2 脱氧核糖; RNA 则是 D—核糖; (2) 碱基组成不同。DNA 有四种碱基, 即腺嘌呤 (A) 鸟嘌呤 (G)、胸腺嘧啶 (T) 和胞嘧啶 (C); RNA 中没有胸腺嘧啶 (T), 而有尿嘧啶 (U)。同时, 绝大多数的 DNA 是由双股核苷酸的长链组成的, 而绝大多数的 RNA 是由单链组成的。以列文为首的一批生物化学家在 1909 至 1937 年间, 对核酸的化学组成和结构进行了富有成果的研究, 初步确定了核酸的化学性质。但是, 由于他们当时用的原料多半是动物来源的胸腺和植物来源的酵母, 从胸腺中得到了 DNA; 从酵母中得到了 RNA, 由此, 他们错误地得出结论, 认为在动物细胞里含 DNA; 植物细胞里含 RNA。一直到 1930 年, 才了解到一切动物和植物同时含有 DNA 和 RNA。他们的工作有助于把核酸和蛋白质区分开来。同时, 由于当时分析水平的限制, 根据他对核酸的分析结果导致他提出错误的“四核苷酸假说”。按照这个假说, 核酸的结构是含有四种不同的, 但碱基量又相等的四个核苷酸连接成一个分子, 而这些分子再聚合成为大分子核酸。也就是说, DNA 是一种简单的线性排列的四核苷酸多聚体。他们在理论概括上的轻率, 在客观上阻碍了人们正确认识核酸的结构。

1928 年, 英国科学家格里菲思 (Fred Griffith, 1877—1941) 做了用肺炎双球菌感染小家鼠的实验。这个实验表明, 高温杀死的致病力的 S 品系细菌, 具有改变无致病力的 R 品系, 使它成为有致病力细菌的效应。这种改变遗传性状的现象称为细菌转化。这个实验的意义在于它为确定遗传物质的化学性质的研究开辟了道路。

1944年，美国三位化学家艾弗里、麦克劳德和麦卡锡为了弄清这种引起遗传性状改变的转化因子的化学本质，通过化学方法，把这种提取物进一步纯化以后，一一进行分离。结果证实转化因子不是蛋白质，也不是各种有机或无机物质，而是脱氧糖核酸。

首先肯定基因即DNA分子，DNA分子是遗传物质的，是由两个著名的实验所证实的。

其一，肺炎球菌的转化实验。

这是由美国细菌学家艾弗里(O.T.Avery, 1877—1955)和他的合作者麦克劳德(C.M. Macleod)和麦卡锡(M.J.Mccarthy)在1944年发表的工作报告中公布的。他们用肺炎双球菌的两个不同种作实验材料，发现当把从有传染性的及有外膜包住的肺炎双球菌中提取的DNA注入到没有传染性的及无外膜包住的肺炎双球菌时，后者转变为前者。他们进一步分析并弄清楚肺炎双球菌转化因子的化学本质，并进一步推测DNA可能是转化因子的基本单位，作为遗传信息的载体。他们写道：“这里所提供的证据支持这一信念，脱氧核糖型的核酸是肺炎双球菌型要素的基本单位。”这个结论否定了长期以来认为蛋白质是遗传物质的信条。

实际上，艾弗里的实验是发展了1928年英国医生格里菲思(F.Griffith)曾做过的肺炎球菌感染实验。这位内科医生试图通过他的实验来证明转化因子是DNA。但是，由于当时分析纯化技术的限制，格里菲思并没有把加热杀死的毒型细胞中的糖、蛋白质、DNA等等物质个别地分离开来，进行单因子转化试验。艾弗里的实验正是把称为“有生物活性的碎片”最终分离出来，并证明它就是DNA而不是蛋白质，行使着转化功能，它能够使一种遗传型的细菌转化成另一种遗传型的细菌。

艾弗里的工作在四十年代开创了生物化学和遗传学具体结合的新时期，并首先肯定基因即DNA分子，明确DNA是遗传信息的载体，这些重要观点的确立成为推动分子遗传学发展的重大动力。有人认为艾弗里的实验标志着分子遗传学的开始，也有科学家尊称艾弗里为分子遗传学的鼻祖。但是在当时，艾弗里的工作并没有使大多数人马上接受DNA是遗传物质的观点，原因可能还是蛋白质在生命活动中是第一位重要的传统观念作祟。与此同时，当时有人认为艾弗里提取的转化因子DNA中不可避免存在着少量的或微量的蛋白质，而正是这些少量的蛋白质起了遗传信息载体的作用。

其二，噬菌体感染的同位素示踪实验。

1952年，赫尔希(A.Hershey)和他的学生蔡斯(M.Chase)用标记放射性同位素的方法，利用噬菌体感染研究，为证明DNA是遗传物质提供了更直接的证据。

他们在放射性 $P^{32}$ 和 $S^{35}$ 存在情况下，使噬菌体进行繁殖，并用这种具有放射性物质的噬菌体去感染无放射性的细菌几分钟，在后捣碎细菌，分离出噬菌体外壳，然后进行化验分析，这个实验表明，噬菌体侵入宿主细菌的只是DNA部分，蛋白质外壳留在宿主体外，而侵入的DNA在短时间内便繁殖出同原来一样的具有完整蛋白质外壳的子代噬菌体。这个实验再次证明噬菌体DNA携带着遗传指令，DNA确实是遗传物质。自此以后，遗传学家无可怀疑地接受了DNA是遗传物质的观点。

在赫尔希和蔡斯实验的前三年，生物化学家查伽夫(Erwin Chargaff)发表了一篇论述DNA化学组成的论文。在那个时期，有关对核酸结构和化学组



成的新的分析手段不断出现，如纸层分析法、紫外光吸收光谱定量分析等微量分析手段，为核酸化学成分的测定提供了强有力的工具。查可夫的工作证明了组成 DNA 的四种不同的碱基量并不是彼此相等的，而是鸟嘌呤 (G) 的克分子数总是和胞嘧啶 (C) 的克分子数相等，腺嘌呤 (A) 的克分子数总是和胸腺嘧啶 (T) 的克分子数相等。在所有的 DNA 分子内， $A+C=G+T$ ，即不同种 DNA 的差别在于 GC 和 AT 碱基对的比值不等。这一重要结论打破了统治核酸结构研究达二十多年的“四核苷酸假说”对当时对核酸的看法发生了革命性的变化。这一重要理论启发并促进后来的克里克和沃森在建立 DNA 结构模型中确定了关键性的“碱基配对”原则。

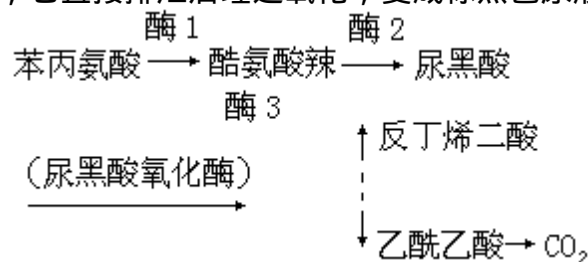
## (二) 基因的作用

孟德尔定律重新发现不久，人们提出这样一个问题：基因在控制特定的性状方面是如何起作用的？

早期的染色体——基因遗传理论，把基因看作是位于染色体上的念珠状颗粒，它是突变、重组和功能上决定遗传性状的三位一体的最小单位。根据这种理论，一个基因与一个遗传性状之间表现着直接的对应关系。但在以后的实验中，发现问题并不简单，这就引起科学家对基因与性状的直接对应关系的怀疑。

二十世纪初一直到四十年代，一些科学家试图通过遗传与代谢关系的研究，阐明基因与性状之间的关系。

1902 年，英国医生加罗德 (Archibald Garrod, 1857—1936) 在临床工作中发现一种称为黑尿病的疾病。通过患者家谱分析，表明这种疾病不是由病菌引起的，也不是由某种一般机能失调而患病的，而是一种先天性代谢缺陷的遗传性疾病。患者分泌的尿液的颜色在空气中稍放置一段时间，就会变成棕黑色。经过分析知道，使尿液变黑的东西是尿黑酸。在正常人的尿液中有一种尿黑酸酶，它能把尿黑酸转变成乙酰乙酸，而最后分解成二氧化碳，进一步研究表明，患有这种病的人是一种隐性基因的纯合体，由于携带这种基因的患者不能产生尿黑酸酶去催化正常的代谢反应，代谢受到障碍，而积累了尿黑酸，它直接排泄后经过氧化，变成棕黑色尿液。见下图所示：



在正常的代谢步骤中，由于带  $\downarrow$  符号的位置被阻断，这种阻断是缺乏尿黑酸氧化酶的结果，或是存在一种无效的尿黑酸氧化酶形态的结果。所以，尿黑酸不能按照正常的代谢途径转变为其它物质而在人体内积聚起来，最后直接在尿中排出。

加罗德的研究间接地证明，基因很可能以某种方式通过影响和调节代谢途径中的某个特定步骤中的蛋白质（酶）的产生而起作用。加罗德第一次把基因与酶即蛋白质生物合成的关系联系起来，对基因和性状的直接对应关系提出了质疑。但是，他的工作正象孟德尔的工作那样，他提出的见解被后代

人所忽视了。

直到 1945 年，美国遗传学家比德尔 (George Wells Beadle, 1903—?) 和美国生物化学家塔特姆 (Edward Lawrie Tatum, 1909—1975) 创造了一种研究基因控制代谢反应的新方法，才进一步肯定基因和酶 (蛋白质) 的关系的见解。

比德尔于 1931 年获康奈尔大学遗传学哲学博士学位后，到加利福尼亚理工学院摩尔根实验室研究果蝇。1935 年开始研究基因影响遗传性的化学效应实质问题。1937 年在斯坦福大学与塔特姆合作研究基因与代谢关系，从而开辟了生物化学遗传学的新领域。他为此获得诺贝尔奖。

塔特姆是分子遗传学的创立者之一。他以研究遗传突变影响某些细菌、酵母和霉菌的营养需求方式，证实了当遗传突变影响特定化学反应时，催化该反应的酶不是发生了改变就是缺失。表明基因以某种方式决定特定酶的结构。他的研究在 1958 年与比德尔共获诺贝尔生理学 and 医学奖。

1928 年，比德尔在康奈尔大学当研究生时，对纽约植物园的道奇教授所作的关于红色面包霉的性状研究报告印象很深。以后，他在斯坦福大学工作时，结交了微生物学家塔特姆，在塔特姆的支持下，他们决定选择比果蝇更简单的红色面包霉 (学名称粗糙孢霉) 的真菌作为他们的实验材料。

红色面包霉作为实验材料有很多优点。它不仅易于在实验室里生长和培养 (在试管里只靠简单的培养基就能生长)，而且每一世代时间比较短，易于进行遗传学分析，还有利用放射线照射技术，能够非常容易地产生突变，易于鉴定代谢的 (即生化的) 突变。更重要的是，在成体时期是单倍体 (只有一组染色体)，正常状态的有机体只有一个而不是两个基因决定每一个性状，因此不存在隐性基因被显性基因掩盖的问题，这样每个基因显现出它的效果。代表红色面包霉的代谢特征的基因型能够根据它是否在特定的培养基中生长来直接检验。所有这些方面表明红色面包霉要比果蝇更为优越，它更适合于生化遗传学的研究。

比德尔和塔特姆的实验设计是简单的。在正常情况下，红色面包霉培养简易，只需在培养基上加一些糖和简单的营养物质就能生长。虽然它也需要精氨酸作为它的营养物质，但在正常代谢反应中，精氨酸由糖和铵盐自己制造而提供，不需外加精氨酸。但是，当 X 射线照射红色面包霉。致使某个基因发生了突变，而这种突变把制造精氨酸的酶的基因破坏了，由于缺少正常的基因，正常的代谢反应就受到了障碍，链孢霉就不能再制造这种酶，而没有这种酶，霉菌也就不能自己制造所需要的精氨酸。

经过对基因和物质代谢关系的深入研究，在基因与性状发育关系上得到了这样的概念：不管一个基因影响什么性状，以及影响多少性状，首先是基因决定有关的酶，酶决定代谢作用，由此决定相关的性状。例如我们的头发颜色是黑色的，它是由于黑色素的多少决定的，而黑色素是由一种叫酪氨酸的物质经过酪氨酸酶的作用形成的，控制酪氨酸酶的那个特殊的基因，在正常的代谢反应情况下，产生了黑色素，从而使我们的头发呈黑色。而反之，当基因发生突变，以致它不能控制酪氨酸酶，代谢反应就受到阻碍，影响黑色素的形成，使头发不呈现为黑色。根据这些事实，比德尔提出了著名的“一个基因一个酶”的理论。这个理论表明，基因与遗传性状的关系并不像原先认为的那样，是直接的对应关系，遗传过程所传递的并不是直接决定生物性状的物质，而是一种基因决定一种酶的形成，控制那种酶所催化的化学反应

过程最后决定了性状。基因发生突变，就会引起酶的理化性质的特异性改变，使性状有新的特点。

诚然，这个理论是现代遗传学研究初期阶段的产物，基因的概念还没有脱离孟德尔型的遗传单位，同时，基因究竟在实际上是怎样决定酶的内在机制，还是不清楚的。但是，这个理论为以后分子遗传学的诞生了深刻的影响。它为基因（DNA）如何指导蛋白质合成提出了最初的构形。接下来的问题将是探索基因作用的物质机制是什么：基因与遗传信息究竟是什么关系？等等。解决这些问题将触发一场生物的革命，从而改变经典遗传学的面貌。

### （三）基因的结构与功能

#### 1. 物理学家参与遗传本质问题的研究

三十年代中期，正是量子力学刚诞生不久，物理学经历着一场革命，当时英国、美国、法国及丹麦等国家的一些著名的生物学家、物理学家曾在一起讨论过共同感兴趣的有关基因突变问题，研究产生突变的原因，试图建立基因的量子力学图象。他们还讨论过有关染色体的螺旋缠绕和收缩及不同生命周期中“染色体对”之间的吸引力和排斥力等问题。这些科学家如遗传学家穆勒、斯托贝、梯莫菲也夫—莱索夫斯基及沃丁；细胞学家达林顿和鲍尔；物理学家波尔、德尔伯里克和薛定谔；量子理论家奥杰和齐莫等人；晶体学家阿斯伯特里、贝尔纳等人。这些不同学科的科学家从不同的研究角度对遗传学上的一些重大问题，提出各自的见解，集中攻克及深入分析遗传学所面临的难题，这对遗传学的发展产生深远的影响，极大地推动基因的研究和生物大分子核酸的研究。

在这些科学家中的代表人物有著名物理学家波尔、德尔伯里克、薛定谔以及前面已的赫尔希等人。他们在量子物理学理论的影响下开始涉足于对遗传问题的研究。

波尔（N· Bohr，1885—1962）是丹麦物理学家、诺贝尔奖金获得者。他创立哥本哈根学派，成为量子力学的领头人。波尔开始研究有关基因的突变问题，他和他的学生德尔伯里克（M. Delbrück）与穆勒（H.J. Muller，1890—1967）一起合作探讨基因突变机制问题。他认为基因分子是处于电子状态，当发生突变时，在基因内部发生一个不连续的、突然的重新组合。在这个研究领域，波尔试图建立基因的量子力学图象。

1932年，波尔在哥本哈根召开的国际辐射治疗会议上发表了著名的《光与生命》的演说。他通过对海森堡提出的测不准原理（1927）进行哲学的思考，波尔相信既然物理现象中有测不准原理，物理学以外的现象中同样存在着测不准原理，特别强调指出，测不准原理应该扩展到对生命现象的认识中。

所谓测不准原理是量子力学中的基础原理之一。这个原理认为微观世界中的粒子如电子的运动量和位置是不能同时准确地加以测定的。这两者关系互为矛盾，如果正确测定了一方，另一方就不能准确地加以测定。根据这个原理，波尔认为这个概念也适用于生命有机体。这次演讲虽然在当时的与会者中没有引起巨大的反响，但是，它却是一个物理学家第一次用量子物理学的理论概念来思考并探索生命之谜的，从而开始了物理学向生物学渗透的新阶段，其意义是深远的。

波尔的讲演引起一位年轻学者的深思，这位学者就是以后获得诺贝尔奖

金的德国原子物理学家德尔伯里克。

德尔伯里克 (Delbruk) 当时正在哥本哈根留学, 研究量子物理学。当他听完波尔报告后, 他直感地认识到, 量子物理学从理论上讲已经完成了, 今后的科学使命将是解开生命之谜。在这之后, 他结交了一些遗传学家, 并参加了一系列的学术讨论会, 使他对遗传学面临的难题愈发感兴趣, 他接受波尔思想的影响, 决心寻找也许存在于生命现象和物理现象之间的新的测不准原理。后来, 他在柏林的皇家化学研究所研究原子物理学的同时, 他刻苦地钻研遗传学, 他和梯莫菲也夫—菜索夫斯基等人一起研讨生命的基本现象——遗传现象。1935年, 发表了“关于基因突变和基因结构的本质”的论文, 提出“基因是高分子”的德尔伯里克模型。

德尔伯里克认为, 如果以一个经典物理学家或化学家的立场来考察基因的话, 尽管他们都把基因看作为分子, 但是他们对它的描述不会得到有关基因是怎样获得它们特殊性质任何线索。因为经典物理学家和化学家把化学反应始终看作在这个过程中分子按照化学动力学的原理随机地互相碰撞。但是, 作为分子的基因, 在热力学意义上是非常稳固的, 一般情况下是不会因面临的各种外界影响而分解为更简单的形态。

作为一个物理学家的德尔伯里克, 他对分子生物学的发展所作出的一大贡献, 是他首先选择噬菌体为研究遗传机制的实验材料。他和劳瑞亚、赫尔希等科学家在美国加州理工学院一起组成以后闻名世界的“噬菌体小组”, 开展一系列基因的性质和遗传信息流动规律的研究。德尔伯里克设计了噬菌体一级增生实验, 清楚地证明了细菌病毒在它们的细胞宿主中繁殖的一般特性, 这个实验标志着现代噬菌体研究工作的开始, 并为进一步探索遗传机制奠定了实验基础。以“噬菌体小组”为基础, 自然地形成了对遗传学研究作出卓越贡献的“信息学派”。今天, 分子生物学研究大量应用噬菌体和大肠杆菌作为实验材料, 正是在这一学派多年研究基础上开展起来的。

波尔和德尔伯里克在对生命问题研究后形成这样的观念。即对物理学家来说, 应该看到生命现象具有区别于物理、化学现象的独特性, 它不能完全用正规的物理学概念为依据而加以解释。但是, 物理学家参与对生命遗传现象的深入研究, 将有助于导致物理学和化学新规律的阐明。

在“信息学派”中另一位有影响的物理学家就是奥地利著名理论物理学家、波动力学理论的创始人薛定谔 (E·schrodinger, 1887—1961)。他是1933年度诺贝尔物理学奖金获得者。

1944年, 他在原来讲演稿基础上整理出版了一本《生命是什么?》的小册子, 在学术界, 特别是在物理学界产生了巨大的影响。

在这本著作中, 薛定谔表明这样的观点: 用经典物理学和化学去描述生命现象是不可能的, 但是物理学和化学渗透到生物学中, 对于解开生命之谜是有帮助的, 也许正因为这种结合将开辟对生命研究的崭新领域。他同时认为, 生物学或物理学的主要问题是遗传信息传递问题: 信息是如何译为密码的, 它是如何从一个世代到另一个世代的多次传递过程中保持稳定性, 以及信息如何传入偶然的变异中。

薛定谔用热力学和量子力学理论来解释生命的本质。他指出, 物理学的规律和化学的规律, 包括量子力学和热力学第二定律, 它们可以促进对基因分子的研究。书中引进了“非周期性晶体”、“负熵”、“密码”传递、“量子跃迁”式突变等概念, 来说明有机体的物质结构、生命活动的维持和延续、

生物的遗传和变异等问题。薛定谔还提出一些设想，他认为遗传物质是一种有机分子，遗传性状以“密码”形式通过染色体而传递等。这些设想为以后的分子遗传学的研究所证实。

薛定谔在《生命是什么？》一书中充分表达了他的生物学观点，这对四十年代和五十年代的年轻物理学家产生相当大的影响。特别是，薛定谔提出的物理学规律或许有助于对生命有机体的生命现象的研究，并通过他的研究成果表明，物理学家参与生命现象的研究，其领域是广阔的，完全有用武之地。由于薛定谔的影响，一大批物理学家进入了崭新的科学研究领域，极大地推动了对生命现象的本质的研究。

在提到信息学派工作时，有必要再提到这个学派的重要人物赫尔希。赫尔希的工作主要设计了噬菌体感染的同位素示踪实验，更直接证明了DNA是遗传物质，这时分子生物学的建设和发展作出了杰出的贡献。同时，这个工作也体现了波尔的思想，即：要揭示生命现象的本质，必须研究具有活力的有机体，那种脱离生命有机体，孤立地单纯地去研究化学反应，试图去寻找生命现象的本质属性的答案，那是不可能的。赫尔希被人们称为是结束信息学派的“罗曼蒂克时期”的人物。

1948年，数学家维纳创立了控制论这门新兴的学科。控制论的基础之一信息论。所谓信息就是一个系统的组织化程度。而信息与系统的组织和结构是相关。

信息概念一旦引进了生物学研究中，就使生命科学研究别开生面，进入到一个新的领域。通过对生命的重要物质基础，特别是蛋白质、核酸和酶等生物大分子的结构和运动规律的研究，逐渐由观察生命活动的现象，深入到认识生命活动的本质。研究表明，遗传密码是生物信息，生物有机体的各种生理功能的调节和控制是通过生物反馈而实现的。信息在本质上不是物质，也不是能量，但信息的传递必须借助物质载体以及能量的供给，才能得以实现。自此，当分析一个生命系统时，不仅是研究它的物质和能量代谢，还必须研究信息的变换过程，研究信息的接收、储存和加工、传递等过程，也就是研究物质、能量、信息三者之间的有机联系。在现代生物学中，对生命信息研究首当其冲的正是分子生物学的一个重要的分支——分子遗传学，它对遗传信息的深入研究，揭开了生命活动的“奥秘”。

## 2. 沃森和克里克及其DNA结构模型的建立

进入到五十年代后，人们对DNA已有足够的认识。有科学家提出DNA是“模板”的设想。但要了解DNA的遗传功能，当务之急是解开DNA结构之谜。为此，有三个实验室都在加紧地工作，期望能得到圆满的答案。这三个实验室是：一个是由英国伦敦皇家学院的威尔金斯和弗兰克林领导的实验室；一个是美国加州理工学院的鲍林实验室；再一个是剑桥大学的沃森—克里克研究小组。

威尔金斯(M·Wilkins, 1916)和弗兰克林(R·Franklin, 1920—1958)两位科学家在建立DNA分子结构模型上的工作对推动沃森和克里克成功地建立DNA分子结构模型有着直接的影响。威尔金斯是新西兰物理学家。1938年毕业于剑桥大学物理系，后获博士学位。1946年在伦敦皇家学院生物物理系工作。1950年开始研究DNA的晶体结构。他的贡献在于选择DNA作为研

究生物分子的理想研究材料，并在方法上采用了“X射线衍射法”。他认为DNA的X射线研究对于建立严格的分子模型是有帮助的。

最初，X射线结晶衍射技术是物理学家、结晶学家为测定蛋白质结构而应用的一项技术。这项技术经过不断完善，以后成为解决遗传物质DNA分子结构的一项重要武器。

1912年，英国结晶学家W.H.布拉格和W.L.布拉格父子俩最先提出并发展了X射线结晶学技术。

X射线结晶学技术的原理比较简单。他们根据一些特殊物质的结晶中，所有分子以确定的和规则的空间距离排列着，形成固定大小的晶格。当X射线照射到结晶体时，晶格中的原子或分子使射线束偏斜。经测定，每一种特定的蛋白质的衍射图象是不同的，根据图象可以推断分子的结构形状，并由此解释功能问题。

物理学家利用此项技术对蛋白质分子晶体结构进行研究，富有成效的工作是在六十年代早期，布拉格实验室(剑桥大学卡文迪许实验室)的约翰·肯德鲁和马克斯·贝鲁兹成功地获得了有关两种相关的蛋白质——血红蛋白和肌红蛋白分子的结构情况。他们的研究表明蛋白质分子是相当复杂的，更重要的是根据蛋白质分子的立体结构可以进一步推断它们的功能问题。因此，他们得出一个重要的结论：研究生物大分子的立体结构可以作为了解这种分子功能的一把钥匙。这些研究成果对尔后的核酸研究的发展有着重要的作用。

当时，贝鲁兹和肯德鲁研究小组与伦敦金斯学院的莫里斯·威尔金斯和罗莎琳·弗兰克林组成的小组联系密切。威尔金斯和弗兰克林主要应用X射线结晶学去研究核酸的分子结构。这两位科学家在建立DNA分子结构模型上作出了卓越的功绩。

威尔金斯和他的同事获得了第一张DNA纤维衍射图(A型图)，证明DNA分子是单链结构的螺旋体。1962年，他因研究DNA分子结构上发展了某些基本操作和概念，在方法上有重要的突破，与沃森、克里克同享诺贝尔奖金和荣誉。

弗兰克林是一位有卓越才能的英国女科学家。1942年毕业于剑桥大学物理系。1947年在法国巴黎全国药物局中心实验室工作。在短短三年中，她发表了不少有独创性的论文，引起科学界的重视。年仅三十岁的弗兰克林，已被公认为出色的物理学家、物理化学家、结晶学家和X射线衍射技术专家。1951年，弗兰克林回到英国，在皇家学院进行DNA分子衍射技术研究。她在DNA分子晶体结构研究上成功地制备了DNA样品，更重要的是通过X射线衍射拍摄到DNA分子B型图，由此推算DNA分子呈螺旋状，并定量测定DNA螺旋体的直径和螺距。同时，她已认识到DNA分子不是单链，而是双链同轴排列的。按照她的设想，提出了糖—磷酸的位置以及碱基的可变性。这实际上与后来的沃森—克里克模型设想基本一致。遗憾的是，她对碱基配对及双股链的走向没有更明确的假设。作为一位物理学家，她不能理解DNA分子结构研究的重大生物学意义，而正是在这些方面，沃森和克里克比她领先了一步。

1951年，著名化学家鲍林(L. Pauling)根据结构化学的规律，成功地建立了蛋白质的 $\alpha$ 螺旋模型。对了解将分子键合起来的作用力作出了重大贡献。他的实验为沃森和克里克的DNA分子结构研究给予重要的启示。

沃森(James Watson, 1928—)是美国芝加哥人，生于1928年4

月6日。1947年在芝加哥大学动物系毕业并获理学硕士学位。后来，他到印第安纳大学，进了以微生物学研究而闻名世界的“噬菌体小组”，在导师劳瑞亚(L.uria)的指导下，研究“X射线对噬菌体增殖的影响”。不久，他到哥本哈根海尔曼实验室学习生物化学。在此阶段，他对遗传学发生了浓厚的兴趣。1951年，沃森参加了在意大利举行的生物大分子结构学术会议。会上，沃森听到了英国著名生物物理学家威尔金斯(M·Wilkins)关于DNA衍射图片分析报告，并看到他所放映的，一张关于DNA纤维的X射线衍射的幻灯片。沃森开始意识到，要解开生物的遗传和变异之谜，应该对基因的结构有充分的了解，这样才有可能知道基因是怎样工作的，从而找到生物遗传机制的答案。他说：“进一步实验将表明一切基因都是由DNA组成”而“阐明DNA分子结构在了解基因如何复制上将是重要的一步”。他的这个观点得到劳瑞亚的支持。后经劳瑞亚介绍，沃森得到“全国小儿麻痹基金会”的支持，在1952年进入英国剑桥大学卡文迪许实验室工作，并在肯德鲁(Kendrew)指导下，进行蛋白质和多肽结构分析研究。这时他遇到一位志同道合的同事——克里克，两人都热衷于研究遗传信息的载体DNA的分子结构。从此，他们在DNA分子结构研究上进行了卓有成效的合作。1953—1955年，沃森在加州理工学院任教，又在剑桥大学担任生物系主任。1955年，他接受美国哈佛大学的聘请，1958年任该校生物系副教授。1960年，他与克里克及威尔金斯一道获“美国公共卫生联合会的艾伯特·拉斯克奖金”。1961年，沃森担任哈佛大学分子生物学教授。1962年，同是他们三人，因发现核酸分子结构的内在联系、提出DNA双螺旋结构模型，共同获诺贝尔医学和生理学奖金。同年，沃森获国家科学院及丹麦皇家科学院艺术科学院院士称号。肯尼迪执政时，他是总统科学顾问委员会委员。1968年，沃森任冷泉港研究所所长，从事癌的研究。1969年，获利奥波尔迪德国自然科学院院士称号。自1972年以来，任全国癌症咨询委员会委员。沃森最重要的著作，有1965年出版并一再再版的《基因的分子生物学》及一本自传式的关于他本人发现DNA分子结构情况题为《双螺旋体》的书。

克里克(FrancisCrick, 1916—)生于1916年6月8日。他是英国比安普敦人。1938年毕业于伦敦大学，学习物理和数学。在做博士论文的第二年，爆发了第二次世界大战。于是在1940年，他以科学院的身份进入英国海军所属的研究所，从事武器操作系统研究及水的物理特性测定。战后，克里克为确定自己今后研究的主攻方向，寻找研究课题曾一度感到苦恼。当时，量子物理学家薛定谔在1944年发表了《生命是什么？》一书，明确指出，物理学和化学规律同样可以应用于细胞及基因的研究上。这个观点促使一些物理学家开始涉足于生命科学领域，从事把某些物理学规律应用到生物学的研究。克里克深受此书的影响，决心从事基因分子结构研究。1949年，克里克进入卡文迪许实验室，在佩鲁茨(Perutz)的指导下研究蛋白质和多肽方面的问题。1952年，当他正在考虑基因结构与蛋白质结构之间的关系以及蛋白质的特性与氨基酸的排列关系的时候，遇到了沃森，共同的事业把他们两人自然地结合在一起。1954年，克里克发表《多肽和蛋白质的X射线衍射研究》论文，获博士学位。1959年，他在美国哈佛大学和纽约洛克菲勒学院担任客座教授。次年又回到剑桥，任剑桥大学教授。1962年，他与沃森及威尔金斯一道获诺贝尔奖金。1969年，获利奥波尔迪德国自然科学院院士称号。目前，他仍在剑桥大学分子生物学研究所任职，但主要精力却投入在索

克研究所从事大脑方面的研究。对于这一位年青的科学家的才干，他的导师佩鲁茨是这样评价他的，他说克里克“有一个异常清晰的分析头脑和迅速掌握任何问题的本质的才能。克里克作为一位物理学家，与生物学家紧密合作，他在序列假设、中心法则及遗传密码等分子生物学基础理论的建立和发展作出了重要的贡献。”

1951年，沃森和克里克在前人研究的基础上，应用X射线衍射方法着手建立DNA分子模型。

克里克试图用数学计算方法来解决DNA的结构问题。他连续的计算，终于从答案中得到启发，开始考虑DNA分子是呈一圈一圈盘旋的螺旋体。沃森的工作是拍摄DNA分子的结构照片。他在一张25°角拍摄的片子上，清楚地看到了螺旋形的线条。他们两人一致认为DNA分子是呈螺旋状的。不久，沃森看到了弗兰克林拍摄的一张DNA分子的B型图照片。沃森在《双螺旋体》一书中曾描述过当时自己的心情。他说：“一见那张照片我真激动极了，话也说不出来了，心怦怦地直跳。因为从这张照片上完全可以断定DNA的结构是一个螺旋体。

但是紧接着需要解决的问题是，这个螺旋体究竟是由单链或是双链、四链，还是三链构成的呢？为解决这个问题，他们经历了一段艰苦的历程。”

根据当时的材料，他们有充足的理由否定了DNA分子的单链和四链的螺旋结构。他们需要根据强有力的事实根据在双链或三链结构上作出判断。

自1951年开始，沃森和克里克前后共建立过三个DNA分子模型。第一次建立的模型是三链结构的。他们自信这个模型的螺旋结构参数都是符合DNA的X射线材料所反映的事实。他们立即向皇家学院X射线衍射小组报告了DNA模型的建立。第二天，由威尔金斯为首的一批科学家加以验证和核实，发现他们对实验数据理解错了，由此否定了他们建立的第一个三链模型。

此后，他们暂时停止直接建立DNA模型的研究工作。沃森从事烟草花叶病毒的研究，目的是搞清楚烟草花叶病毒的感染力的有效成分RNA，也许会对DNA结构提供有效的线索。克里克仍从事蛋白质的研究工作。不久，他们得知鲍林也建立了一个与他们第一个模型一样的三链的DNA结构模型。他们由此得到鼓舞。虽然第一个模型是失败了，但他们的工作还是处于领先的地位。他们又以满腔的热情、坚强的毅力重新从事模型的建立工作。

沃森进一步研究弗兰克林拍摄的DNA纤维B型照片，又根据生物机体的一种普遍现象，即机体内部的各种器官，甚至细胞内的染色体都是成双成对的特点，由此他进行类比，估计DNA分子是一种双链结构。他回忆这段经过时写道：“就我来说，皇家（学家）小组不喜欢两链的理由不是十分可靠的。它依赖于DNA样品的含水量，他们容许的数据在很大程度上可能是错误的。因此，从我绕回学院并越过后门的时候起，我已决定建立两链模型。克里克一定会同意，虽然他是一位物理学家，但他知道生物对象成对性的重要性”。

他们第二次建立的模型是一个双链螺旋模型，但是碱基以同配方式（如A与A、T与T）配对。沃森很高兴地指出这个同配双螺旋模型的意义，他写道：“如果DNA是这样，我们将通过宣告它的发现而造成一种出人意料的事件。两条有相同碱基序列的相互盘绕的链条的存在，可能不是偶然的事件。宁可说它强烈地暗示：每个分子中的一链在某个早期阶段已作为合成另一链的模板。在这种情况下，基因复制随两条同样的链的分离而开始。然后，两条新的子链在两个亲代模板上制成，从而形成两个与最初的DNA分子相同的



分子。”

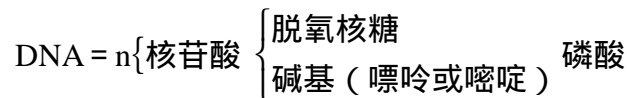
这个模型由于碱基配对原则的错误，又宣告失败。但是，他们总结了不少有益的经验教训，为成功地建立第三个模型奠定了基础。

1953年初，沃森和克里克参考了查尔加夫（Chargaff）对DNA的化学分析和所得出的碱基配对原则及剑桥的青年数学家格里费思（J.Griffith）通过计算得到的碱基之间的结合力是腺嘌呤吸引胸腺嘧啶、鸟嘌呤吸引胞嘧啶的研究成果，他们合理地解决了DNA分子中的糖—磷酸骨架问题、连接两条链的H键结合力以及碱基配对原则等问题。在3月18日，终于成功地建立了DNA分子双螺旋结构模型。

1953年4月25日，第4356期英国《自然》杂志上登载了一篇题为《核酸的分子结构——脱氧核糖核酸的一个结构模型》的文章，作者是两位年青的科学家：美国的沃森和英国的克里克。这篇仅一千多字的论文及附加的一幅DNA双螺旋结构示意图，却引起科学界的极大的反响。人们给予它很高的评价，认为他们的发现使生物科学研究从细胞水平推向更深一层的分子水平。在生物学史上，一般把1953年模型的建立作为分子生物学诞生的标志，同时把这个转变称之为“生物学革命”。

### 3. DNA 的双螺旋结构和生物学功能

按照沃森、克里克设计的DNA分子结构模型，它是由两条多核苷酸链盘旋成的螺旋形式的梯子（图1，见下页）。把这个梯子拉直就看到它的结构组成（图2，见下页）。每一条多核苷酸链是由许多核苷酸组成，每一个核苷酸分子又由一个脱氧核糖、一个碱基及一个磷酸分子所组成。



图中两条螺旋带象征两条脱氧核糖磷酸酯链，那些横撑的棒象征一对对的由氢键结合的碱基，它们把两条链联结在一起。中间的垂线标示这个分子的纤维轴。

核苷酸之间是通过3、5酸二脂键连接而成。每一级的阶梯是由每一边内侧的碱基通过氢键相连。每个阶梯之间相距 $3.4 \text{ \AA}$ ，每十个阶梯绕轴一周，长度为 $34 \text{ \AA}$ 。两个核苷酸链以相反方向围绕一个公共的轴卷曲，形成右旋的双螺旋结构。在这种结构中，嘌呤碱基和嘧啶碱基位于螺旋的内侧，而磷酸和脱氧核糖骨架在螺旋的外侧。两条多核苷酸链的对应碱基是互补的，即腺嘌呤（A）和胸腺嘧啶（T）、鸟嘌呤（G）和胞嘧啶（C）各自通过弱氢键互补链结起来。配时的碱基称为互补碱基。

DNA分子不仅具有独特的双螺旋结构，而且还有重要的生物学功能，从而把结构和功能有机地统一起来。

#### 碱基配对的专一性

碱基配对即一个嘌呤必定与一个嘧啶配对的专一性，同时A总是和T配对，G总是和C配对。只要确定一条链的碱基顺序，另一条链的碱基顺序也就确定下来了。这种不严格的配对原则具有重要的生物学意义。

碱基配对规律是决定DNA的遗传功能的关键。作为遗传物质的DNA，遗传信息可以记录在它的碱基特异的序列上。一个DNA分子带有两整组的遗传

信息，而且都是以互补的记号记录的。DNA 的碱基顺序最终决定蛋白质功能有密切的关系。一个 DNA 分子可由两万个以上的核苷酸组成它的四种不同的核苷酸排列数目大到象一个天文数字，可见它蕴藏着巨大的信息量。

### 复制

比如拿 DNA 的两条链标记为链 和 ，根据配对原则，链 指导一个互补的新链 的形成；链 指导一个互补的新链 的形成，结果形成两个完全与原先一样的 DNA 分子。再继续复制到第二代、第三代，随着世代的增加，新的 DNA 分子也越来越多，虽然它们越来越多由两条新链构成，但作为一个分子群体来说，两条亲本链并没有湮没，它们将分别存留于两条子代的 DNA 分子之内。这样使亲代 DNA 分子所贮藏的遗传信息准确地一代一代地传递下去。这是 DNA 分子的一个重要生物学作用。

在这种复制中，复制成新的 DNA 分子保存了原来 DNA 分子的一半，这种复制被德尔伯里克 (Delbruck) 和斯登特 (Stent) 称为半保留复制。这种半保留复制的设想，后经科学家麦赛尔逊 (Meselson) 和斯塔勒 (Stahl) 用同位素示踪实验验证，证明这个设想是符合实际情况的，DNA 的半保留复制模型得到了普遍的确证。

### 指导蛋白质合成

研究表明，DNA 不仅具有自我复制和存储信息的两大基本生物学功能，而且还具有遗传信息的转移和合成蛋白质的作用。DNA 作为遗传信息的载体，在子代发育中，亲代分子中的遗传信息通过转录到 RNA 上，RNA 在核糖体上通过转译，把核酸的核苷酸程序解释为蛋白质的氨基酸顺序，从而合成蛋白质，使得亲代中的各种遗传性状在子代中得到表达。简单地表示遗传信息流动方向，就是 DNA → RNA → 蛋白质。这就是在 1958 年由沃森和克里克提出的遗传信息传递学说，即所谓分子生物学的“中心法则”。

1970 年，梯明和巴尔蒂姆分别在 RNA 肿瘤病中发现 RNA 指导 DNA 的聚合酶（即反转录酶），在此酶的催化下，RNA 可以指导合成 DNA。这样，“中心法则”就有必要作修改，在此基础上提出一个完整的图解形式（图 3）：

这个图解表明，一般情况下的遗传信息转移，包括 DNA 的自我复制、RNA 的转录和蛋白质的转译。即（1）DNA → DNA（复制）；（2）DNA → RNA（转录）；（3）RNA → 蛋白质（转译）。另一种在特殊情况下的遗传信息转移，包括 RNA 的复制、RNA 的反向转录为 DNA 和从 DNA 直接翻译成蛋白质。即（1）RNA → RNA（复制）；（2）RNA → DNA（反向转录）；（3）DNA → 蛋白质。第（3）种转移目前只是在理论上假设的可能性。

中心法则合理说明了在细胞生命活动中核酸和蛋白质两类大分子的联系和分工。核酸的功能在于贮存和转移遗传信息，指导和控制蛋白质的合成；蛋白质的主要功能是进行新陈代谢以及作为细胞结构的组成成分。与此同时在生命活动中，核酸与蛋白质两者又是互为依赖、制约的因果关系。它们中的一方缺少另一方就不可能体现生命活动。如果没有核酸，那末亲代的遗传信息就传不下去，就不可能合成表达机体各种性状的蛋白质；如果没有蛋白质，同样核酸就不能工作，因为核酸的复制或是对蛋白质合成的指导，都是在特异酶蛋白的参与下进行的生化反应。从遗传信息转移图中就可看到，DNA 的复制是需要 DNA 聚合酶参与；而 DNA 信息流传到 RNA，再指导蛋白质合

成，这进程至少需要 RNA 转录酶的参与，没有这些酶的参与，生比反应无法进行。因此，生命活动的体现正是这两种生物大分子核酸和蛋白质的相互作用下实现的。

#### 遗传密码

分子生物学最富有革命性的发展是在 1963 年提出遗传密码的概念之后。遗传密码和确立是分子生物学的又一伟大成果。

克里克等人在大肠杆菌体  $T_4$  中用遗传学方法证明在蛋白质合成中，组成蛋白质中氨基酸顺序和每个氨基酸在蛋白质分子中的排列顺序是由密码子所决定。一个密码子是由三个相邻的、连续的核苷酸所构成。这种由三个连续的核苷酸组成的密码称为三联体遗传密码。由于 DNA 或 RNA 都分别含有四种碱基，每三种碱基组成一个密码子，这样密码子共有  $4^3 = 64$  种，这就足够由它决定蛋白质的 20 种氨基酸。

以后，经过科学家的研究，验证了三联体遗传密码。到 1966 年，对组成蛋白质的 20 种氨基酸的遗传密码编码字典已全部阐明，证明了遗传密码在生物界是普遍适用的。这也表明，生物的各种各样性状，都是用这四种核苷酸作为四种符号，以密码的方式记录在核酸分子上。目前地球上的生物种类繁多，不同生物的细胞的形状和大小存在着悬殊的差别，并且在细胞内部的结构和功能的复杂程度又不一，但是，从简单的病毒到作为万物之灵的人类，其密码都是一样的，并且有着共同的信息信号，从而把生物界统一起来了。

生物遗传性状的表现是通过核酸和蛋白质之间的复杂关系而实现的。DNA 分子所以有千差万别，就在于四种组成 DNA 的核苷酸顺序有千变万化；蛋白质所以有千变万化。就在于组成蛋白质的 20 种氨基酸排列有千变万化。遗传密码把核酸的核苷酸顺序和蛋白质的氨基酸顺序联系起来。生物在遗传过程中，亲代传给子代的并不是一些具体的性状，而只是获得控制发育的遗传信息，它以密码的形式，经过一系列复杂的过程，最后在合成蛋白质时得到了表达。与此同时，基因表达的全过程都在严格的调节和控制之下，这就使生物系统中各种生命活动得以有条不紊地进行。

沃森和克里克发现了 DNA 分子结构模型，从而加深了人们对生命本质的认识，同时也标志着在遗传物质的认识史上出现一个新阶段。生物学家艾伦 (Allen) 是这样评价他们的成就，他说：“沃森、克里克的功绩在于是将信息、结构与生物化学揉在一起研究遗传的，推而广之，一切生物学的问题。这个认识对获得遗传物质的精细结构，直到每个键角和不同原子及原子群之间的距离都是本质性的。”DNA 分子双螺旋结构模型看作为分子生物学的开端。这个模型也成为二十世纪生物科学中最重要发现。

### (四) 基因概念的演变

自从孟德尔提出生物的遗传变异的基本单位——“遗传因子”概念以来，基因概念就不断地改变着其形式和内容。早期的基因只是遗传学研究的一种抽象的符号及逻辑推理的产物。以后认识到基因是位于染色体上的念珠状颗粒，它是突变、重组、功能的“三位一体”的最小单位。二十年代，有人怀疑“三位一体”的基因概念，而根据基因的“位置效应”，提出决定遗传的不是单个基因，而是一段染色体。四十年代，又发现“拟等位基因”，表明基因不是固定不变的，也不是决定性状的最小单位，而是象物理学中的“基

本粒子”一样，是可分的、可变的。

在近二十多年来，遗传学与物理学、化学、数学、工程学科密切联系、相互渗透，遗传学研究方向不断向分子、量子等层次深入，这为基因概念的深化奠定了基础。分子遗传学的诞生得到了迅猛的发展，在对基因的特性的研究领域取得了辉煌的成就。在对核酸、蛋白质等生物大分子的结构和功能的深入了解基础上，成功地确定了基因的化学本质，这对基因本质的认识产生了质的变化，雄辩地证明了基因就是 DNA 分子，它是在染色体上占有一定空间的实体。同时，搞清了遗传信息怎样在 DNA 分子贮存和复制，信息又怎样传递给 RNA，并最终指导蛋白质的合成。

自 1953 年后，随着分子遗传学的发展，基因的概念又有新的发展。

## 1. 顺反子

1957 年，本泽尔以  $T_4$  噬菌体为材料在 DNA 结构水平上，根据大量资料，分析研究基因内部的精细结构，提出了基因结构的顺反子学说。本泽尔提出三个互相独立概念来区别突变子、重组子和顺反子这三种单位。所谓突变子就是由于其变化而造成一个表型效果的最小单位，一个突变子只相当于构成基因的 DNA 片断中的一个或几个核苷酸。重组子就是指在杂交试验中发生重组交换的最小单位。组成一个重组子的核苷酸不超进两对核苷酸。显然，不论是突变子单位还是重组子，它们都不能作为一个基因，因为它们所构成的核苷酸太少了。顺反子是功能单位。遗传分析表明，一个顺反子内通常包括几百个突变子，因此它至少含有几百对核苷酸，已知最大顺反子长达三万对核苷酸。但在大肠杆菌的一个 DNA 大分子中至少含有一百万对核苷酸，而真核细胞的 DNA 分子比这还大得多。因此，一个能产生一定物质的顺反子，实际上是在 DNA 大分子上具有特定功能的核苷酸序列的片断，相当于一个基因。

顺反子学说打破了原来那种把基因看做突变、重组、功能三位一体的概念，而把基因具体化为 DNA 分子上的一个片断。它是功能单位，传递遗传信息，但它在结构上是由许多可以独自发生突变或重组的核苷酸组合而成，由于位置的不同，可以产生不同的效应。一般来说，一个顺反子就是一个基因，大约含有 1000 对以上的核苷酸，是由一群突变单位和重组单位组成的线性总和。

## 2. 操纵子

现代分子遗传学的研究，使人们对基因的功能及特性又有了进一步的认识。有人对人体细胞的基因数目进行过粗略的估计，说在人的精子细胞 23 条染色体中的 DNA 的含量大约相当于分子量  $2300 \times 10^9$ ，按照同样比例计算，估计人体细胞的基因数目将有二百万对以上，但实际上，由于存在着 DNA 顺序的重复和一部分不起作用的 DNA，由此估计人体细胞中至多有上万个基因。通过深入研究，了解到存在于细胞内的这么多基因，在物质代谢、细胞分化过程中不仅仅是传递遗传信息并合成蛋白质的独立单位，同时，为了协调细胞中的错综复杂的代谢活动，各个基因各自行使不同的职能，各个基因间又形成相互制的的统一整体。

1961年，法国遗传学家雅克和莫诺基本上阐明了原核类基因表达的控制调节机制，提出了大肠杆菌乳糖操纵子模型。根据这个理论，基因依功能可分为调节基因、操纵基因和结构基因三大类。通过这些基因的密切协作，细胞才表现出和谐的功能。细胞的功能是由细胞中各种蛋白质来表现的。结构基因负责这些蛋白质的合成，而调节基因和操纵基因则负责控制结构基因的动向，操纵各种蛋白质合成的质和量。操纵基因同一个或几个结构基因联合起来，在结构上和机能上形成一个协同活动的整体，称为一个操纵子。调节基因通过产生阻遏物来调节操纵基因，从而控制结构基因的功能。这些基因形成一整套调节控制机制。正因为生命有机体有着一套相互制约的基因调控机制，才使生命系统在功能上是有序的和开放的。这一点也正是生命系统与非生命系统的根本性区别。

操纵子模型大大丰富了基因的概念。基因是可分的，不仅在结构上，它是由许多可以单独发生突变、重组的核苷酸所组成的，而且在功能上也是有差别的，既有指定某种蛋白质的结构基因。又有同环境因素相协同、调控遗传信息转化为具体性状的调节基因，还有并不决定蛋白质而在功能上却又必不可少的操纵基因和启动基因，基因不仅是传递遗传信息的独立单位，而且各个基因又形成了相互制约的统一整体，每一基因都是这个整体的一个组成部分。同时，有些基因可以有某种产物，有些则没有产物。由此，人们对基因在结构和功能上的实体性认识达到了一个更新的高度和深度。

### 3. 跳跃基因

随着分子生物学和分子遗传学的实验手段愈加丰富，诸如发现了DNA纯系增殖技术和快速准确的核苷酸序列分析法，以及分子杂交等实验技术，发现了基因在结构和功能上的新现象。

1956年，麦克林托克在研究玉米籽粒的色素斑点时，首先提出了存在一种可在染色体上移动的“控制因子”，一个控制因子整合到一个基因位点上，可产生一种新的突变型。如果把控制因子准确地切除下来，基因位点上的表型也恢复正常。这些可移动的DNA片段，叫做跳跃基因。

研究表明，转座子是一种跳跃基因。它是由几个基因组成的一段DNA，两端各有一段相同的核苷酸顺序，顺序的排列或是按照同一方向，或取相反方向。转座子可以从一个位置转座到另一位置。

跳跃基因的发现，使人们进一步认识到基因不是稳定、静止不动的实体，它是一段DNA顺序，在结构上有明确的界限，在功能上是一个单独的遗传单位，它可以通过自身的运动调节基因的活性。

### 4. 断裂基因

以细菌等原核生物为材料的研究表明，基因的遗传密码是连续不断地排列在一起的，形成一条没有间隔的完整的基因实体。这种基因称为断裂基因。也就是说，基因表达从DNA起始信号开始，沿着DNA分子转录，直至转录成mRNA直接翻译成蛋白质分子。编码所构成的生物体的蛋白质和酶蛋白的结构基因是一段独立的而其内部又是连续的DNA片段。mRNA同由它反转录成互补的DNA（cDNA）的杂交实验，进一步对真核基因结构分析发现，它们的

核苷酸序列中间有不转录成 mRNA 的间隔区。

1978 年 基尔伯特提出基因是一个嵌合体,它包含两个区段:一是在 mRNA 丢失的片断称为内含子;一是将表达的片段称为外显子。

基因的不连续现象的发现,说明功能上相关的各个基因,不一定紧密连锁成操纵子形式,它们不但可分散在不同染色体或同一染色体的不同位置上,而且同一基因还可分成几个部分。

## 5. 重叠基因

研究者在一些噬菌体和动物病毒中发现,不同基因的核苷酸序列有时是可以共同的,即它们的核苷酸序列彼此重叠,这样的基因称为重叠基因。

重叠基因现象在病毒中、细菌中和果蝇中均有发现。这种现象的发现,修正了认为各个基因的核苷酸链是彼此分立的传统观念。如果推想这是在生物界中的普遍现象的话,说明生物体是如此合理而又经济地利用自己的 DNA,那么,迄今为止对基因功能和结构上所作出的结论,将要重新给予评价。

## 6. 重复基因

在高等生物中,核糖体组成成分 18SrRNA 和 28SrRNA 编码的基因位于核仁组织表区内。蛙的每一个核仁表区里,这两种基因各有 450 份拷贝,5SrRNA 基因共有 2400 份拷贝,分布于整个染色体里。18SrRNA 和 28SrRNA 基因,果蝇中有 100 份拷贝,烟草中有 750 份拷贝。

## 7. 假基因

研究者对哺乳动物珠蛋白基因丛的核苷酸序列分析发现,除正常功能基因之外,还有一些基因的核苷酸序列同相应的正常基因相比,约有 75—80% 的部分是同源的,但由于许多突变而阻碍了自身的表达,这一类功能失活的基因称为假基因。

1977 年,杰奎等人在对非洲爪蛙 5S 基因系统的研究中,首先提出假基因的概念,在哺乳动物珠蛋白的基因中,其胚胎基因和成体基因之间都有一个假基因,究竟这个假基因对胚胎和成体发育有何功能,有待进一步的研究。从孟德尔提出遗传因子假设以来,100 多年时间里,人们对基因的物质实体化的认识经历了由表及里、由浅入深、由简单到复杂、由局部到整体的发展过程。分子遗传学研究表明,基因是一个化学实体,是具有遗传效应的 DNA 分子中的一定的核苷酸顺序。一切环境因子都通过基因来影响生物的遗传性。基因是可分的,也是可移动的遗传因子,它不是固定不变在染色体上的静止结构。基因本身在功能和结构上存在着差异。这些基于科学实践基础上的对基因的物质实在性的证实,随着研究的深入,必将不断修正和完善,赋予新的内容,从而全面地揭示生物遗传和变异的规律。

