

# 遗传学巨星 ——摩尔根

撰文

肖玲 吴志强 宋树宿 胡志傲



若论在20世纪遗传学研究领域的传奇人物，大家都会想起孟德尔和摩尔根。他们以基因和染色体概念为基础的遗传理论，曾经被称为“孟德尔—摩尔根理论”。其中，摩尔根凭借遗

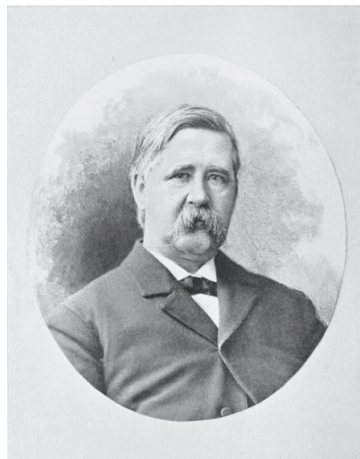
传学领域染色体理论的出色成就，跻身于20世纪的著名科学家之列。

## 遗传学的摩尔根时代

1866年9月25日，托马斯·亨特·摩尔根（Thomas Hunt Morgan）出生于美国肯塔基州列克星敦。他自幼热爱大自然，童年时代即漫游了肯塔基州和马里兰州的大部分山村和田野，还曾经和美国地质勘探队进山区实地考察。所有的这些活动，使摩尔根熟谙了大自然的历史，并在他今后的一生中留下了深刻的印象。14岁时，他考进肯塔基州立学院（现为州立大学）预科，两年后升入本科。1886年春以优异成绩获得了动物学学士学位，同年秋天，进入约翰·霍普金斯大学学习研究生课程。读研究生期间，系统地学习了普通生物学、解剖学、生理学、形态



摩尔根的母校——肯塔基州立学院



左上：摩尔根（右三）的一家  
 右上：威廉姆·基思·布鲁克斯  
 左下：卡尔文·布列奇斯  
 右下：艾尔弗雷德·斯端特文特

学和胚胎学课程，并在威廉姆·基思·布鲁克斯（William Keith Brooks）指导下从事海蜘蛛的研究。1888年，摩尔根的母校肯塔基州立学院对摩尔根进行考核后，授予他硕士学位和自然史教授资格，但摩尔根没有接受，而是继续攻

读博士学位。两年后的春天，摩尔根完成论海蜘蛛的博士论文，获得霍普金斯大学博士学位。1891年秋，摩尔根受聘于布林马尔学院，任生物学副教授。1895年升为正教授，从事实验胚胎学和再生问题的研究。1903年摩尔根应爱德





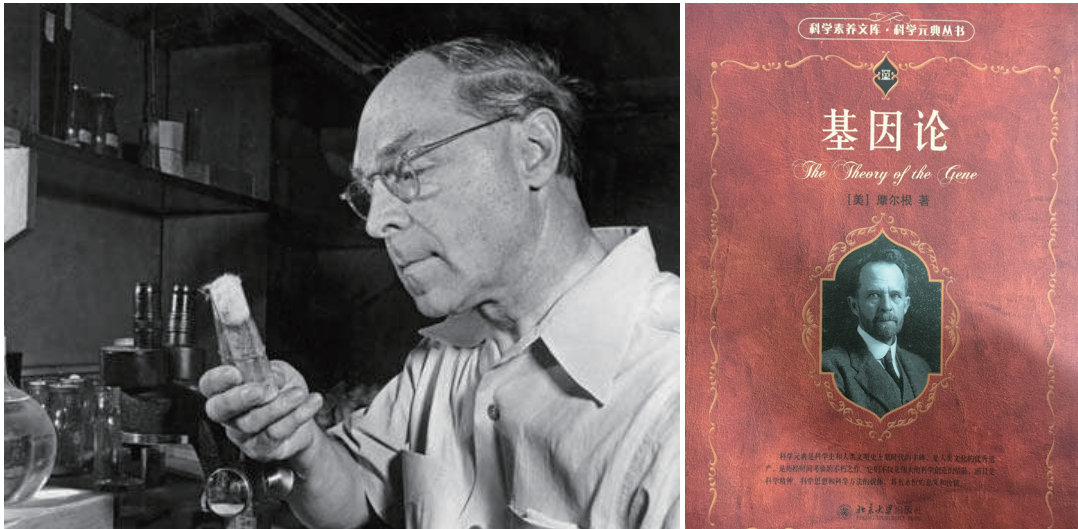
上：摩尔根（左）和加州理工大学生物化学教授阿里·海思因（右）  
下：摩尔根

华·威尔逊 (Edward Wilson) 之邀赴哥伦比亚大学任实验动物学教授。从1909年到1928年，摩尔根创建了以果蝇为实验材料的研究室，从事进化和遗传方面的工作。1928年，62岁的摩尔根不甘心颐养天年的清闲生活，应聘为帕萨迪纳加州理工学院的生物学部主任。他将原在哥伦比亚大学工作时的骨干，也是他的学生卡尔文·布列奇斯 (Calvin Bridges)、艾尔弗雷德·斯端特文特 (Alfred Sturtevant) 等人再次组织在一起，重建了一个遗传学研究中心，继续从事遗传学及发育、分化问题的研究。摩尔根发现了染色体的遗传机制，创立染色体遗传理论，是现代实验生物学的奠基人。由于发现染色体在遗传中的作用，他于1933年获得了诺贝尔生理学或医学奖。1945年12月4日，摩尔根在帕萨迪纳逝世，享年78岁。

### 摩尔根的发育遗传学思想

摩尔根一开始是作为胚胎学家进入生物学研究领域的。在19世纪末20世纪初，继进化生物学之后，胚胎学成了生物科学的主流形态。此时，发育上的渐成论思想完全战胜了预成论。发育指生命现象的发展，是一个有机体从其生命开始到成熟的变化，是生物有机体的自我构建和自我组织的过程。在这样的过程中，发育和遗传紧密结合，但又不能混为一谈。人们普遍认为对遗传的了解必须借助于对发育的彻底知晓。

发育思想(渐成论)在摩尔根头脑中的根深蒂固并不说明他没有自觉地把发育和遗传问题分开来，他曾写道：“基因不须试图解释基因和性状之间的因果过程的性质，也可以成立。”他正确地指出了对孟德尔学说的批评是由于把遗传学问题和发育问题混为一谈所致。由此可知，摩尔根应该想到突变的遗传分析对发育研究的重要性，但是他并没有。我们看看在此之前的一段文字后，或许会对此有所了解，他认为基因到性状，是胚胎发育的整个过程。由此看来，他把发育学和遗传学分离得过分了，可以从发育的角度理解遗传，却不能从遗传的角度理解发育(至少是没有找到这种方式)。因



左：赫尔曼·约瑟夫·缪勒 右：摩尔根的《基因论》

此,当他决心重视发育问题时,他完全忘记了遗传学规律及其分析方法,重新回到了经典发育学的老路上。1928年的专题讲座、1934年的诺贝尔演讲以及《胚胎学与遗传学》这本书中都充分地表达了这一信念。因此,可以推测由基因控制的最初反应的生成物将对其周围细胞质产生影响,而发生变化的细胞质又反过来作用于基因,使别的基因群活化。这样,摩尔根从精致的渐成论(物理化学观)走到了基因调控的思想。但应该指出的是,这只是一种基因调控的哲学理解。摩尔根的这些思想与1901年主张的“梯度假说”并没有多大变化,只是将过去神秘的遗传物质明确为当时的基因,他的答案仅仅是一种猜测——回到了一种旧的理论。

摩尔根根深蒂固的物理化学思想使他坠入了生命之化学复杂性的陷阱中,正如其一位同事对其《胚胎学与遗传学》所埋怨的,他没有把遗传学与胚胎学真正地结合起来。摩尔根的思想与后来分子生物学家的发育思想是一致的:对发育问题的理解依赖于对基因调控的化学细节之彻底通晓,发育研究与基因调控研究是不可分的。发育遗传学之被忽视与遗传学之被忽视的理由居然如此相似!如此看来,摩尔根对于生物发育研究的不成功,并不仅仅是由于技术手段的缺失,从而影响了细胞水平和分子水平的相关

问题的研究。发育遗传学的基本技术是突变的遗传分析,因此我们有必要探讨一下摩尔根关于突变的思想。摩尔根是第一个在纯粹遗传学而不是进化论意义上使用“突变”概念的人,他认为1910年初发现的白眼果蝇是突变的结果,并用它作遗传杂交,发现了新的遗传规律(遗传分析的前提是性状差异即突变)。而且,他的染色体基因图谱上的基因几乎全是突变基因,他周围的人也一再发现突变,如赫尔曼·约瑟夫·缪勒(Hermann Joseph Muller)、布列奇斯等。摩尔根在《基因论》的总结中花了大量的篇幅讨论突变,他主要谈到了突变的分类、突变与进化的关系以及突变与发育的关系。在突变与发育的关系问题上,他认为突变因为形态效应多样化,有大的改变和小的改变,而小的改变常常被人们忽视或放弃了,这样突变研究就有太大的主观性。他批评了“一个基因内的一个变化所产生的影响显得更为激烈”的看法,他以为不应该设想躯体上某个特定部位的突变仅产生一个显著的或细微的改变。相反躯体上几个部分或者所有部分,也常常出现其他各种效应。躯体上每个器官乃是一个最后的结果,是一长串过程的顶点。一个变化如果影响了过程中的任何一个阶段,它也往往会影响最后的结果。如果像我们可



上：白眼果蝇 下：乔治·皮特尔

以容易假定的，一个器官的发育涉及很多步骤，而且如果其中每一步骤都受到许多基因作用的影响，那么，不论那个器官是多么细小或者微不足道，在种质里是没有它的单独代表的。这样，摩尔根从传统发育的观点和基因调控的角度出发把问题复杂化了，实际上否定了用突变方法研究发育的可能。这种思想很大程度上是其以往胚胎发育思想对遗传学方法论的颠覆——摩尔根终其一生都未能真正地摆脱传统发育思想的影响。他是一位完全意义上的发育学家，遗传学新定律的发现只是他闯入孟德尔奠定的范式中进行解难题活动时所得到的意外收获。

### 摩尔根和果蝇实验

其实在最开始的时候，摩尔根对孟德尔的遗传理论是相信的，但是后来，随着自己在实验

方面的研究发现，无法重复像孟德尔那样简单的3:1的结果，可能也与他所采用的动物实验材料有关。例如他曾采用腹部为白色、两侧为黄色的家鼠与野鼠杂交，结果发现毛色性状的遗传毫无规律，好像生殖细胞中还带有其他颜色。摩尔根信奉的是：实验是真理的唯一源泉。只有实验才能赋予我们新的东西，只有实验才能给我们肯定的答案。毛色性状的遗传实验虽然不能推翻孟德尔学说，但却使摩尔根对孟德尔学说的广泛适用性产生了怀疑。当越来越多的动物遗传实验产生了难以用孟德尔学说解释的结果时，怀疑就变成了成见。

直到1910年，摩尔根发现，果蝇的白眼突变始终是通过决定性别的染色体来传递的。然后，他的研究小组发现，突变的传递是同性染色体相联系的。如果是这样，那么就可以认为，基因可能是由染色体携带的。而对各种“遗传因子”的同时传递（与孟德尔定律相反，这些因子不可分离）的观察，证明了这一点，即所谓的“连锁”现象。最后，对染色体断裂和接合现象的观察，促使摩尔根及其研究小组着手制定基因在染色体上的分布图。1915年，研究小组把染色体的数据同孟德尔的遗传学综合起来，发表了《孟德尔的遗传机制》一书。

### 摩尔根的学术传承

摩尔根通过他的科学研究、他的学生、他领导的生物系影响了美国和世界的遗传学研究和发展。摩尔根应诺贝尔物理奖得主罗伯特·密里根 (Robert Millikan) 的邀请，于1928年创建加州理工学院的生物学部，一个小而精的系多年领先世界。他直接影响了乔治·皮特尔 (George Beadle)，后者于1931—1936年在加州理工做博士后时研究果蝇的遗传重组，其间(可能由摩尔根的个人收入为皮特尔提供工资)到巴黎一年研究果蝇眼睛颜色的遗传。在1935和1936年从果蝇中获得的结果，皮特尔与鲍里斯·埃弗鲁斯 (Boris Ephrussi) 提出基因与化学反应的关系，意识到基因可能直接控制酶。最后，皮特尔在斯坦福大学与爱德华·劳里·塔特姆 (Edward



左：多布赞斯基 中：爱德华·劳里·塔特姆 右：艾丽斯·博爱礼

Lawrie Tatum) 进一步合作, 提出“一个基因一个酶”的概念, 开创了生化遗传学。1946年, 皮特继摩尔根任加州理工生物学部主任, 1958年获得了诺贝尔生理学或医学奖。摩尔根影响的著名生物学家还有来自苏联的多布赞斯基(Theodosius Dobzhansky), 其跟随摩尔根到加州理工学院多年。摩尔根实验室发现多个影响发育的基因, 以后他们的学生和其他人的研究, 奠定了发育遗传学, 其中最著名的是斯端特文特的学生爱德华·刘易斯(Edward Lewis)对双胸复合体的研究。摩尔根的学生缪勒于1927年证明X光可以诱导基因突变, 其作用与X射线的剂量相关, 获得了1946年的诺贝尔生理学或医学奖。他的另一项重要工作是于1918年提出和制造平衡致死系, 这是一种非常方便的用来维持隐性致死突变的果蝇品系。这种染色体本身不仅携带致死突变, 而且含有多重倒位, 如果与另一条染色体重组也会致死, 所以研究者希望跟踪的染色体与平衡染色体配对后, 可以不用每代再挑果蝇, 因为活着的后代都是被跟踪的染色体对。其他多数模式动物迄今无平衡致死系, 每代需要花费大量的时间和精力。所以, 缪勒的发明在近百年来省去了果蝇研究者的大量苦力。

摩尔根学派对中国也有直接影响。摩尔根在女子学院的研究生艾丽斯·博爱礼(Alice

Boring) 于1923—1950年任教燕京大学, 影响了中国的生物学, 以及当时一大批学生。1922年陈桢在摩尔根实验室学习, 1926年李汝祺在布列奇斯指导后获博士学位, 陈子英在斯端特文特指导后获博士学位。李汝祺研究了Notch基因突变, 确定其致死期为胚胎。李汝祺回国后将自己在燕京大学的硕士生谈家桢推荐到摩尔根实验室, 谈家桢于1936年在多布赞斯基指导下获得博士学位。

摩尔根传奇的一生对于生物学, 特别是遗传和胚胎学的根本影响是使这些描述性而且带有高度推测性的科学转化为定量和分析的科学。单就摩尔根创立的遗传染色体理论而言, 就足以使他在近代生物学的发展史上获得显赫的地位, 成为遗传学界的巨星。又由于他对胚胎学所做出的巨大贡献, 以及所采用的新的方法手段, 他被称为20世纪一位重要的生物学家是当之无愧的。

#### 作者简介

肖玲, 安徽省芜湖市教育科学研究所, 安徽师范大学教育硕士研究生导师。

吴志强, 安徽省芜湖市第十二中学生物教师。

宋树宿, 安徽省芜湖市第十二中学生物教师。

胡志傲, 湖北省武汉市水果湖高级中学生物教师。

(责编 桑新华)