

在布尔诺的第2次演讲中孟德尔报告了遗传学法则的发现*

李凤英 耿甜甜 陈 纹 韩建山 孙 坤 张 辉**

(西北师范大学生命科学院 甘肃兰州 730070)

摘要 孟德尔于1865年2月和3月在布尔诺学术会议上先后做了2次演讲。综合研究了当地报纸对孟德尔第2次演讲内容的报道,发现孟德尔在报告中首次提出了用两数和的平方公式表示遗传法则,即性状通过生殖细胞形成、随机受精和种子发育实现跨代传递的一般规律。概述了孟德尔第2次报告的内容,并指出虽然与会者回应寥寥,但该次报告标志着遗传学法则的初次面世,具有重要的科学意义和历史意义。

关键词 布尔诺会议 孟德尔第2次演讲 孟德尔遗传定律 杂交实验

中国图书分类号:Q3-02 文献标识码:A

孟德尔1865年2月在布尔诺会议发表第1次演讲之后,于1865年3月在布尔诺会议发表第2次演讲。孟德尔第1次演讲提出了单位性状传代的数量关系,并首创了单位性状的显、隐性比值分析法,对种间性状的连续传代特征进行了比较,验证了先驱们认为多代回交的“返祖趋势”比连续自交的速度更快的观点^[1]。孟德尔在第1次演讲取得圆满成功后,又进行了第2次演讲。

1 布尔诺当地报纸对孟德尔第2次演讲内容的报道

与孟德尔的第1次演讲一样,当地报纸如 *Neuigkeiten*《布尔诺日报》和 *Mährischer Korrespondent*《马拉维亚通讯》等都对孟德尔的第2次演讲做了广泛的报道^[2]。布尔诺日报对演讲内容的报道更为细致,以下是根据布尔诺学术会议对孟德尔第2次演讲通讯报道原文的翻译:

“会议在副主席 Karl Theimer 先生的主持下开始,在报告了自上次会议以来收到的捐赠和交流文章之后,孟德尔教授继续发表了关于植物杂种的第2次演讲。接着他上月演讲的线索,孟德尔讲述了关于(生殖)细胞形成、受精及产生种子的一般法则,特别是杂种的情况,这些从他已经实施的杂交实验中得以反映,他声称明年夏天还将继续。

演讲结束时他说在过去的几年里为了获得其他的杂种,他也利用许多自己命名的相关植物进行了人工杂交实验,令人满意的实验结果不仅鼓

舞着自己继续实验,他也愿意(在适当的时候)做进一步的详细汇报。

Von Niessl 教授对这次非常受欢迎的演讲进行了补充,他利用显微镜曾经观察过真菌、苔藓和藻类中的杂交,(推测)进一步(利用显微镜的)同样的观察不仅能支持(孟德尔)已有的假设,也许还能提供更有趣的阐释。Makowsky 教授还发表了一个有关矿物质的报告。令人高兴的是,这个活跃的学术组织吸纳人们积极参与,(会上)有10人当选为学会会员。”

2 孟德尔第2次演讲的内容及意义

孟德尔本次演讲的研究对象聚焦于携带决定单位性状遗传因子的不同的豌豆生殖细胞。结合自己的杂交实验,孟德尔提出了“关于生殖细胞的形成、受精结合的方式,及后代种子的性状发育的一般法则”的观点^[3]。在缺乏直接的细胞生物学观察的情况下,他在讲述生殖细胞、受精及种子等之间的关系时,能利用的只能是在杂种自交及回交实验中所获得的具有完全显性特征的相对性状的数量关系。这就需要对第1次演讲的实验内容进行回顾和复述。Olby 推测孟德尔应该继续对第1次演讲中从 F_1 到 F_2 实验数据的复述^[4]。孟德尔只有完整地回顾 F_1 和 F_2 的实验内容,及对 BC 和 BC 实验结果的复述,才能获得关于生殖细胞类型及受精结合方式等过程中的数量关系,如图1所示。

* 基金项目:国家自然科学基金(31060033)

** 通信作者

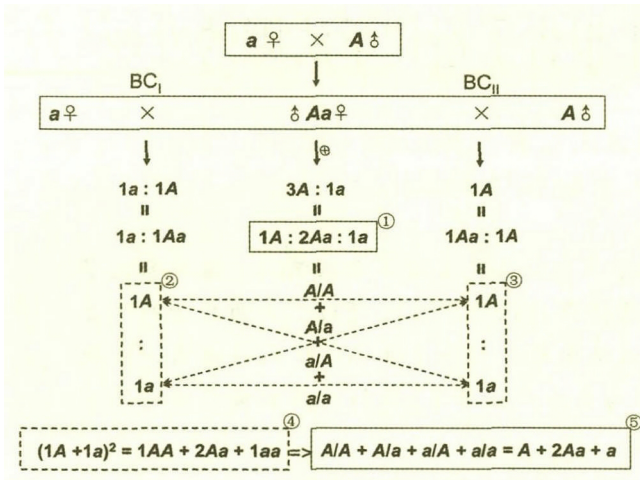


图1 孟德尔首次发现的关于生殖细胞、受精与种子发育的一般规律^[1]

①式表示 F₂ 中双亲与杂种之间的比值关系；②式和③式分别表示根据 BC 和 BC_{II} 推断出的杂种 Aa 作为雄性亲本和雌性亲本时，雄性生殖细胞和雌性生殖细胞都具有等比例的 2 种类型 A 和 a（孟德尔论文中没有对表示性状的字母和表示生殖细胞的字母进行区分，此处遵照原作的表示方式）；④式为两数和的平方公式；⑤式为孟德尔用于表示遗传学定律的修改版的两数和的平方公式；虚线为雌、雄生殖细胞的 4 种可能的结合途径；A/A, A/a, a/A 与 a/a 表示种子的 4 种组合类型（基因型）。

回交实验 BC 和 BC_{II} 的数据结果体现了杂种作为父本和母本时产生的花粉和卵子 2 种生殖细胞的类型都为 A+a，只要假设受精过程中 2 种生殖细胞的结合方式是随机的，则可解释自交中 1:2:1 和 3:1 分离比的出现（图 1）。两数和的平方公式将自交实验结果和回交实验内容连接起来^[5]，启发孟德尔建立了关于杂种性状以“决定因子”通过生殖细胞进行传递的“一般法则”。这种所谓的“一般法则”在杂种自交时的数学表达式为：

$$A/A + A/a + a/A + a/a = A + 2Aa + a$$

这就是孟德尔在其豌豆杂交实验中得出的最基本的遗传规律，是孟德尔本次演讲的核心内容^[1,6]。此处他称之为“生殖细胞形成、受精及种子发育的一般规律”（即现今所说的遗传学规律），并非杂种个体所特有。35 年之后的 de Vries 和 Correns 仍然分别称之为“杂种的分离法则”和“关

于杂种后代行为的孟德尔法则”。孟德尔在发表的论文中将自己的发现称为“一种普遍适用的控制杂种形成和发育的规律”。

可以推测，孟德尔将自己的发现分 2 次演讲，不是会务组的要求，而是他本人的有意安排。第 1 次整体介绍了实验框架，比较了性状的宏观传代特征。而第 2 次演讲是对成对遗传因子在生殖过程中跨代传递时彼此分离与随机组合的遗传发育微观规律的阐释。可见，第 2 次演讲既是对第 1 次演讲内容的拓展和演绎，又为前者提供了完美的解释，二者统一在对同一研究目标由表及里、从宏观到微观的分层处理和推进介绍的过程之中。第 2 次演讲内容虽然仅是一个尚未验证的科学假说，但的确是整个研究的最大亮点和创新点，也是整个演讲汇报的落脚点和高潮，是孟德尔关于遗传学诞生的一次公开阐释。这一阐释早于孟德尔 1866 年正式发表的论文《植物的杂交实验》，因此，此次演讲才真正标志着遗传学定律的首次面世。

当然，与会者和孟德尔本人一样，都认为关于生殖细胞层面的描述内容还只是一种假设。不论是被证实还是被证伪，都需要利用显微镜对植物的生殖过程进行精细的观察。再者，孟德尔阐述的是一个抽象的数理公式，缺乏肉眼可见的观察证据，特别是孟德尔的发现超越了减数分裂、随机受精等细胞生物学的发展，因此与会者回应寥寥，甚至被历史的灰尘湮没达 35 年之久。在这种观点未被广泛接受的情况下，即便是 Von Niessl 教授补充了自己在低等植物中对杂交现象的观察，但其还远没有到揭示植物减数分裂及受精作用等生命过程的水平，他的补充很大程度上还只是浅层次的。

3 结语

孟德尔深知需要更多种间杂种的证据以探究“豌豆规律”的普适性，所以他在 1863 年停止了豌豆的实验工作，开始寻找其他合适的物种进行同样的杂交实验。在 1866 年发表的论文中，他补充说自己在菜豆等其他豆科植物中的实验数据获得了与豌豆相似的结果。在后来与 Nageli 的频繁通信中他讲述了自己还在山柳菊、水杨梅、蓟属、蒲包花、玉米、稷斗菜、柳穿鱼、桂竹香、旱金莲、紫花牵牛等植物中试图重复豌豆的工作^[7-8]。因此，孟德尔将自己的论文题目命名为《植物的杂交实

验》,而不是一般认为的“豌豆的杂交实验”^[9]。当然,孟德尔发表论文时需要将2次的演讲内容整合为一篇结构完整的论文,需要一定程度的修改编排和二次加工。事实上,人们很早就注意到了孟德尔可能对其原始数据进行过一定的修改^[9]。但是,近150年以来,从 de Vries、Correns、Bateson 到 Fisher、Stern、de Beer、Orel、Olby 等^[3-4,6-10],人们总是通过引用或参考孟德尔1866年发表的《植物杂交实验》论文,认识孟德尔的工作及研究遗传学的起源,而长期忽视了孟德尔在布尔诺会议的学术演讲,这也是至今人们对孟德尔的工作存在诸多困惑和争议的主要原因之一^[3-4]。本文参考当年对孟德尔演讲的通讯报道,分析了孟德尔第2次演讲的具体内容,强调孟德尔是用数学模型呈现了自己发现的遗传学法则。这一点对于还原遗传学的原初形态、探究遗传学的起源与发展有着非常重要的意义。

主要参考文献

[1] Zhang H, Chen W, Sun K. Mendelism: new insights from Gregor Mendel's lectures in Brno. *Genetics*, 2017,207(1):1.

- [2] Peter J, Franz J. How Mendel's interest in inheritance grew out of plant improvement. *Genetics*, 2018,210(2):347.
- [3] de Beer G. Mendel, Darwin, and Fisher. Addendum, notes and records of the Royal Society of London. 1966,21(1):64.
- [4] Olby R, Gautrey P. Eleven references to Mendel before 1900. *Ann Sci*. 1968,24(1):7.
- [5] 胡恩萍.用两数和的平方公式理解孟德尔发现分离定律. *生物学通报*,2014,49(10):17.
- [6] Hartl D L, Orel V. What did Gregor Mendel think he discovered? *Genetics*. 1992,131(2):245.
- [7] Mendel G, Johann. Versuche über pflanzenhybriden. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn (Abhandlungen)*. 1866(4):3.
- [8] Mendel G, Johann. Gregor Mendel's letters to Carl Nägeli. *Genetics*. 1950,35(5,pt2):1.
- [9] Mendel G. Ueber einige aus künstlichen befruchtung gewonnene hieracium-bastarde. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines, Abhandlungen, Brünn, Bd VIII für das Jahr, 1870*:26.
- [10] Fisher RA. Has Mendel's work been rediscovered? *Ann Sci*. 1936,1(2):115.

(E-mail:zhanghui@nwnu.edu.cn

李凤英:lifengying0203@126.com)

● 封面说明 ●

胡 杨

胡杨(*Populus euphratica*)隶属于杨柳科,为落叶乔木,高10~15 m,树龄可达200年,胸径可达1.5 m。树干通直,树叶奇特,生长在幼树嫩枝上的叶片狭长如柳,大树老枝条上的叶却阔圆如杨,基部有2个腺点,2个面同色,具叶柄。每年5月开花,花单性异株,柔荑花序;雄、雌花序长约2~3 cm,果期雌花序长可达9 cm。当树龄开始老化时,会逐渐自行断脱树顶的枝杈和树干,最后降低植株高度,但仍能枝繁叶茂,直到老死枯干,依然屹立不倒。每年9月下旬,胡杨的叶子变成为橙黄色,便形成了一道美丽的景观。胡杨是荒漠地区特有的珍贵森林资源,长期适应极端干旱的大陆性气候,对温度大幅度变化的适应能力很强,喜光,喜土壤湿润,耐大气干旱,耐高温,也较耐寒,抗风沙,有很强的生命力,被人们誉为“沙漠守护神”,对于稳定荒漠河流地带的生态平衡,防风固沙,调节绿洲气候和形成肥沃的森林土壤,具有十分重要的作用。胡杨又是第三纪残余的古老树种,在6000多万年前就在地

球上生存。在古地中海沿岸地区陆续出现,成为山地河谷小叶林的重要成分。目前主要分布在新疆南部、柴达木盆地西部,以及河西走廊等地,其中80%以上的中国胡杨林集中在新疆南部的塔里木盆地。胡杨作为较古老的树种,对于研究亚洲荒漠区气候变化、河流变迁、植物区系的演化及古代经济、文化的发展都有重要的科学价值。但是从20世纪50年代中期至70年代中期短短20年间,塔里木河流域先后建成了百万立方米以上水库30座,塔里木盆地胡杨林面积由52万hm²锐减至35万hm²,减少近1/3;在塔里木河下游,胡杨林更是锐减70%。为了保护我国的胡杨林野生植物资源,2006年4月5日,新疆塔里木胡杨生长区域经国务院批准列为国家级自然保护区。

摄影:屠鹏飞

(北京大学药学院 北京 100191)

(E-mail:pengfeitu@bjmu.edu.cn)

撰文:刘全儒

(北京师范大学生命科学学院 北京 100875)

(E-mail:liuquanru@bnu.edu.cn)