人物评传

摩尔根与遗传学: 研究与教育

饶毅

北京大学生命科学学院, 北京 100871

E-mail: yrao@pku.edu.cn

收稿日期: 2013-03-16; 接受日期: 2013-04-02; 网络版发表: 2013-05-03

孟德尔在时属奥匈帝国的小城 Brunn 地方刊物发表《植物杂交实验》的 1866 年, 摩尔根(Thomas H. Morgan, 1866~1945 年)诞生于美国内战后破落的南方原显贵家族. 摩尔根实验室的工作不仅是遗传学的一大步, 而且是美国科学的里程碑, 代表新世纪美国在生物学上开始系统性地领先世界. 摩尔根本人通过自己的研究丰富了遗传学, 通过教育培养了美国和世界的科学家.

1 孟德尔与摩尔根之间

1900 年, 孟德尔遗传学被重新发现, 遗传学相关的名词、概念、方法不断涌现并得到推广, 如英国的 William Bateson (1861~1926 年)提出纯合子、杂合子、遗传学(genetics)等词汇(Bateson, 1902 年, 1905 年), 丹麦植物学家 Wilhelm Johannsen(1857~1927 年)提出表型、基因型和基因等词汇(Johannsen, 1909 年). 英国于 1910 年开始出版《遗传学杂志》, 美国于 1916 年开始出版《遗传学》杂志, 遗传学成为一个学科.

美国哥伦比亚大学 Edmund Beecher Wilson (1856~1939 年)实验室的研究生 Walter Sutton(1877~1916 年)、德国乌兹伯格大学的 Theodor Boveri(1862~1915 年)和其他几位科学家在观察和分析了染色体的行为后, 提出染色体可能携带孟德尔的遗传因子. Sutton(1902 年)观察蚂蚱染色体的文章结束时指出: “我提请注意这样的可能性, 父本和母本染色体成对地相关以及它们其后在减数分裂过程的分离……可能是孟德尔遗传律的物质基础”, 他在 1903 年进一步

阐述了这一想法.

1901 年, 美国堪萨斯大学的 McClung 曾提出马的附着染色体(后称 X 染色体)决定雄性, 这是第一次提出染色体与生物性状的关系, 不过具体说 X 与雄性相关是错的. 曾名义上是摩尔根研究生的女科学家 Nettie Stevens(1861~1912 年)于 1905 年提出甲壳虫的 Y 染色体与雄性有关, 第一次正确提出染色体与具体性状的关系, 雄性为 XY, 雌性为 XX. Wilson (1905 年)很快验证了 Stevens 的结论. 如果基因与染色体有关, 而染色体数目少于生物性状, 那么染色体上就需要含多个基因, 也就应该有基因连锁(Wilson, 1905 年; 1910 年). 实际上, 德国的 Carl Correns(1900 年)已经观察到基因连锁. 所以, 在摩尔根的果蝇研究以前, 染色体与遗传的关系已被提出, 而后人称为摩尔根发现的遗传学第三定律(基因连锁和交换律)的一半内容(连锁)也已存在.

在此基础上, 摩尔根和他的 3 个学生系统地研究了染色体与遗传的关系, 对遗传的染色体学说有重要贡献.

2 摩尔根的学术背景

摩尔根(图 1)本科就学于肯塔基州立学院, 研究生进入美国第一个学德国模式的研究型大学霍普金斯, 1890 年获博士学位(Sturtevant, 1959 年). 最初他的研究类似于当时流行的生物学工作, 强于描述、弱于实验. 后来他到意大利 Naples 动物学实验站随德国胚胎学家 Hans Driesch 学了新的实验胚胎学

引用格式: 饶毅. 摩尔根与遗传学: 研究与教育. 中国科学: 生命科学, 2013, 43: 440~446

Rao Y. Thomas H. Morgan and genetics. SCIENTIA SINICA Vitae, 2013, 43: 440~446, doi: 10.1360/052013-122

图 1 摩尔根(Thomas H. Morgan)

(Driesch 和 Morgan, 1895 年). 他第一份教职在布林茅尔(Bryn Mawr)女子学院, 1904 年应 Wilson 之邀加盟哥伦比亚大学动物系. Wilson 本人是细胞学权威(以前的词汇是 cytology, 现称细胞生物学 cell biology). Wilson 不仅支持自己的学生 Sutton, 也多年支持年轻自己 10 岁的摩尔根, 帮助安排摩尔根的教职. 摩尔根如果不搬到哥伦比亚大学, 不一定会转做遗传学. Wilson 曾谦称: 我的最大贡献是发现摩尔根. 摩尔根对 Wilson 心存感激, Wilson 过世后, 摩尔根撰写了纪念文章(Morgan, 1940 年).

摩尔根研究兴趣多样, 而且有时同时关注和研究多个重要问题. 他用过鱼类、两栖类等研究分类、比较、发育和再生等. 1909 年开始用果蝇做研究以前, 他在思想上: (i) 反对达尔文的有关进化的自然选择学说(他不反对进化论, 但很反感“生存竞争”和渐变); (ii) 反对孟德尔的遗传学说; (iii) 反对 Wilson 支持的染色体遗传学说. 他每一点都是错的. 但是, 在研究中获得的结果使他改变了观点, 接受和支持所有 3 个观点, 而特别发展了现代遗传学.

摩尔根的反驳都有自己的理由, 而且发表了文章. 这里仅复述他 1909 年对孟德尔遗传理论和方法的讥笑: “对孟德尔主义的现代理解中, 事实被快速转化成为因子(factors). 如果一个因子不能解释事实, 马上就求之于两个因子, 两个还不够, 有时三个. 解释结果有时需要的高级杂耍, 如果太天真地进行, 可能会把我们盲目地带到一个常见的地方, 结果被很好地解释了, 因为发明了解释来解释它们. 我们从事事实反过来走到因子, 然后, 好哇, 再用我们专门发明出来解释事实的因子来解释事实”.

他所谓的“孟德尔主义的现代理解”, 并非不是

孟德尔的原意. 摩尔根不信孟德尔, 而且挖苦孟德尔通过对数字进行分析推理后提出理论的方法学, 称之为“高级杂耍”(superior jugglery)(Morgan, 1909 年).

3 摩尔根研究果蝇

1905 年, 摩尔根开始研究遗传学, 起初用老鼠, 在他经常去做研究的伍兹霍尔(Woods Hole)抓到过突变的老鼠, 1911 年发表过老鼠毛色遗传与环境的影响. 摩尔根不是第一个用果蝇做研究的科学家. 亚里士多德就曾记载果蝇, Fallén(1823 年)命名果蝇为“爱露”, Meigen(1830 年)和 Loew(1862 年)开始用后来最常用的黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*). 20 世纪初, 哈佛的昆虫学家 Charles W. Woodworth 在实验室用果蝇做实验, 同校的 William E. Castle 学后传给很多人, 冷泉港的 F. E. Lutz、印第安纳大学的 F. Paynes 都用果蝇做过研究(Kohler, 1994 年).

1909 年, 摩尔根用果蝇做实验的最初目的是研究演化. 他反对达尔文的随机、微小、连续变异后的自然选择, 他认同荷兰生物学家 Hugo de Vries 跳跃性突变对新种形成的重要性, 认为能通过研究发现大量突变期, 以推翻渐变的观点.

摩尔根不仅概念错误, 而且条件简陋、工具简单. 他用了 18 年的实验室(图 2)(以后著名的“蝇室”)不过 16 英尺(1 英尺=0.3048 米)×23 英尺, 装果蝇的是牛奶瓶, 用的显微镜不过是把一般手柄的放大镜架起来(Sturtevant, 1965 年).

起初, 摩尔根的运气不好, 找不到突变的果蝇. 1910 年的一天(月份有争议), 在众多常规的(“野生型”)红眼果蝇中, 他发现一只白眼果蝇, 他很快把注意力转移到遗传. 他把这个雄性的白眼果蝇与野生

图 2 摩尔根实验室

型处女雌蝇交配, 获得的 F1 后代有 1237 个是红眼 (还有3个白眼, 摩尔根在文章中显示了数据, 但提出这 3 个例外进一步发生了突变, 不在该文继续讨论), 将这些果蝇雌雄交配后获得的 F2 代中有 2459 个红眼雌蝇, 1011 个红眼雄蝇, 782 个白眼雄蝇. 他观察到白眼全部是雄性, 也就是白眼性状与性别有连锁. 为探究白眼是否只能是雄性, 他将第一只白眼雄蝇与 F1 雌蝇交配, 发现后代中雌雄都有红眼和白眼, 比例接近(Morgan, 1910 年).

在事实面前, 摩尔根很快采用了孟德尔的推理以及实验设计, 用了他自己一年前嘲笑的“因子”, 用了 Sutton, Stevens 和 Wilson 等对性染色体的理解, 也用了“对孟德尔主义的现代理解”者们所提倡的“杂合体”等名词和概念.

摩尔根提出假设: 白眼雄蝇的精子中含决定白眼的因子. 他 1910 年第一篇遗传学论文大体是对的, 但细节有问题, 他把白眼因子(W)和红眼因子(R)放在性染色体之外与它们相关, 而不是立即提出: 确定红眼的因子是在 X 染色体上而 Y 染色体上没有, 在 X 染色体上的红眼因子突变后, 携带突变的 X 和正常 Y 的雄蝇呈现白眼. 他的文章读起来也就比较拗口, 不如 1866 年孟德尔的文章, 孟德尔理解很到位, 无需现代翻译, 主要表述都很易读.

摩尔根确定了一个具体性状(眼睛颜色)的基因存在于特定染色体上. 1910 年后, 摩尔根有一系列发现. 不久他发现更多个性连锁的突变“残翅”(rudimentary)、“黄体”(yellow), 其中黄体与白眼两个突变紧密连锁. 摩尔根提出它们在同一染色体较近的位置. 他于 1911 年发表了一篇少有的纯理论文章, 没有实验数据, 提出基因连锁, 认为同一个染色体上的基因在遗传上会相连, 而在不同染色体上的基因传代时分离(Morgan, 1911 年). 他发现染色体交换(cross over), 两条同源染色体之间出现交换, 这是遗传重组的一个重要基础. 他还发现多个突变, 包括其他影响眼睛颜色的突变, 以及影响其他性状的突变.

4 摩尔根的学生

摩尔根不仅自己有开创性研究, 也发现、支持和培养了有特色的学生. 蝇室有几个常规的学生, 还有无固定座位常进常出的学生, 摩尔根并不指定课题, 人人做自己的研究, 自由交流, 每年夏天实验室到马

萨诸塞州的伍兹霍尔海边度假做研究.

在遗传学研究方面, 他最重要的 3 位学生是 Alfred Sturtevant(1891~1970 年)(图 3), Calvin Bridges (1889~1938 年)(图 4)和 Hermann Joseph Muller(1890~1967 年)(图 5). 摩尔根在哥伦比亚大学 24 年间只在 1909 年教过“动物学导论”, 学生中有 Sturtevant 和 Bridges.

农民的孩子 Sturtevant 第一篇论文是追踪自己家里马的毛色与遗传的关系. 比他大 16 岁、在纽约做文科教授的哥哥鼓励他去图书馆查资料, 也鼓励他带着问题去找摩尔根教授, 摩尔根建议他将结果发表(Sturtevant, 1910 年), 并让他于 1910 年进自己的实验室. 1911 年, Sturtevant 突然想到基因连锁的紧密程度可以用染色体上线性排列来表示, 通过重组发生频率推出两个基因之间的距离. 当天他不做大学作业, 一个晚上画出了世界上第一张遗传图谱(图 6), 文章在 1913 年发表于《实验动物学杂志》(Sturtevant, 1913 年). 因为他的灵机一动, 出的这张图谱很有用, 而价格远低于近百年后几个国家出很多钱、而少动脑

图 3 Alfred Sturtevant

图 4 Calvin Bridges

图 5 Hermann Joseph Muller

图 6 Sturtevant 确定的第一个遗传图谱(1913 年)

筋做出的图谱. Sturtevant 也是摩尔根实验室相对比较平稳的人, 他培养的学生较多, 1965 年总结的《遗传学简史》被广为阅读(Sturtevant, 1965 年).

Bridges 两岁丧母三岁丧父, 由祖母抚养成人. 大学期间因经济原因到摩尔根实验室做技术员, 从洗牛奶瓶开始, 也负责制造果蝇食物. 但他不满足于打工, 改进了研究果蝇的基本技术(包括麻醉方法、灯光等), 且加入了研究的行列, 他用几万张卡片, 记录自己的实验结果. 从眼色开始, 他发现了多种突变并确定了它们的染色体定位, 成为摩尔根的研究生. 1914 年, 他的研究生论文以简报形式发表于 *Science* (Bridges, 1914 年), 1916 年全文发表于《遗传学》杂志第 1 期第 1 页, 通过研究不分离(non-disjunction)最后确定了遗传的染色体学说(Bridges, 1916 年). Bridges 还对果蝇性决定提出了正确的理解: X 染色体与常染色体的比例为 1 的确定雌性, X 与常染色体比例 1:2 的为雄性, 果蝇的 Y 染色体其实不参与性别决定. Bridges 因为心脏病而英年早逝, 摩尔根白发人送黑发人, 为 Bridges 写了纪念文章总结其生平和工作.

Muller 通过哥伦比亚大学生的生物学俱乐部认识了 Sturtevant 和 Bridges, 得知摩尔根的研究. 他在康奈尔大学(Cornell University)做硕士后于 1912 年加入摩尔根实验室完成博士论文, 独立后也用果蝇做了很多研究.

到 1914 年, 摩尔根和学生发现的多个基因可以分成 4 个相连锁的组, 对应于果蝇 4 套染色体. 到

1915 年, 他们完全可以用染色体学说解释孟德尔遗传学. 以实验和理论奠定了现代遗传学的基础后, 摩尔根, Sturtevant, Muller 和 Bridges 4 人出版了《孟德尔遗传的机理》一书(Morgan et al, 1915 年). 此书加上 1916 年 Bridges 的文章, 使多数人接受了他们的理论, 虽然英国的 Bateson 到 1916 年还表示难以相信染色体是遗传的物质基础, 丹麦的 Johanssen 到 1926 年才接受遗传的染色体学说.

摩尔根 1933 年被授予诺贝尔奖, 但当年没去领奖. 引人猜想是否他后怕自己用的方法其实正是自己在 1909 年嘲笑过的孟德尔方法(数字吻合), 或者因为 1933 年发现果蝇唾液腺有多线染色体(polytene chromosomes)后, 他的理论推导立即面临物理的检验, 所以他在看到答案后于 1934 年才更安心地领奖. 多线染色体的形成是 DNA 复制很多倍以后, 细胞却不分裂, 这样本来只有一套 DNA 的单条染色体被放大很多倍而可以在显微镜下被观察到. Balbiani(1881 年)发现昆虫唾液腺有多线染色体. Heitz 和 Bauer(1933 年)发现多线染色体有些区域染色深、有些浅, 形成有规则的染色条带(bands). 在这样的情况下, 可以猜想条带与基因的关系, 能检验基因是否是只通过数字关联而推出的理论模型, 还是确有物质基础. Painter(1933 年)发现条带密的部分与含基因多相关, 而他特别重要的发现是: 遗传连锁图逆转时(reversal of linkage map)染色体条带也逆转; 遗传谱易位(translocation)时伴随条带易位, 遗传缺失时条带也缺失. 这些结果强烈地支持染色体确实是基因的物质基础. Bridges(1935 年, 1938 年)更详细地描述了果蝇的多线染色体. Bridges 做的图谱在其后几十年都是科学家们参考的标准(图 7).

1934 年, 摩尔根放心地去斯德哥尔摩领奖. 他将奖金分给自己、Sturtevant 和 Bridges 3 家的孩子.

5 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科学.

摩尔根应诺贝尔物理奖得主密立肯(Robert Millikan, 1868~1953 年)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 George Beadle(1903~1989 年), 后者于 1931~1936 年在加州理工做博士后研究果蝇的

遗传重组, 其间(可能由摩尔根个人收入为 Beadle 提供工资)到巴黎 1 年研究果蝇眼睛颜色的遗传. Beadle 研究眼色的工作起初受 Sturtevant 工作的影响, Beadle 与 Boris Ephrussi 在 1935 和 1936 年从果蝇获得的结果已经开始提出基因与化学反应的关系 (Beadle 和 Ephrussi, 1936 年), 意识到基因可能直接控制酶, 最后 Beadle 在斯坦福大学与 Edward Tatum (1909~1975 年) 进一步合作, 用红色面包霉 (*Neurospora*) 研究后提出“一个基因一个酶”的概念 (Beadle 和 Tatum, 1941 年), 开创生化遗传学. 1946 年, Beadle 继摩尔根任加州理工生物学部主任, 1958 年获诺贝尔奖.

摩尔根影响的著名生物学家还有 1927 年来自苏联的 Theodosius Dobzhansky, 跟随摩尔根到加州理工学院多年, 1937 年出版遗传学与演化论结合的代表性作品之一 (Dobzhansky, 1937 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 Sturtevant 的学生 Edward Lewis 对双胸复合体的研究; 将另文讨论发育的分子机理研究.

未分享摩尔根奖金的学生 Muller 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 (Muller, 1927 年), 获得 1946 年的诺贝尔奖. 他的另一项重要工作是 1918 年提出和制造平衡致死系, 非常方便维持隐性致死突变的果蝇品系 (Muller, 1918 年). 这种染色体本身不仅携带致死突变 (图 8, 蓝色所示平衡染色体带的灰色致死突变), 而且含有多重倒位 (inversion), 如果与另一条染色体重组也是致死, 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平衡染色体. 其他多数模式动物迄今无平衡致死系, 每代需多费时间和精力, 如跟踪老鼠的隐性致死突变需要收集未交配的老鼠, 割尾巴提取 DNA 做基因型分析, 每代反复如此工作繁琐. 所以, Muller 的发明在近百年来省去了果蝇研究者的苦力.

Muller 与摩尔根关系不如其他两位学生, 他比较介意功劳的归属, 有个单子写哪些是自己的想法、哪些是实验室其他人的. 离开哥伦比亚大学到德克萨斯州工作期间也与同事发生同类争论. Muller 的政治立场左倾到与美国社会不融洽. 1932~1936 年, 同情共产主义的 Muller 在苏联科学院遗传研究所工作,

图 7 Bridges 画的黑腹果蝇唾液腺多线染色体(局部)

图 8 果蝇的平衡致死系

李森科主义推行的伪科学流行后, Muller 与之发生冲突, 借口参加西班牙内战离开苏联, 在西班牙期间曾与白求恩同事. 到 1937 年, Muller 既回不去苏联, 也回不了美国, 幸亏英国生物学家 Julian Huxley 的帮助转到英国. 以前邀请 Muller 赴苏联的遗传学研究所所长 N. I. Vavilov 抵制李森科主义, 于 1940 年被捕, 1941 年被判处死刑, 1942 年改为 20 年徒刑, 1943 年死于监狱. 李森科主义泛滥的结果不仅损害了当时苏联的生物学, 而且俄罗斯的遗传学和分子生物学几十年落后于世界, 今天也落后于中国.

Muller 于 1940 年回到美国, 这时立场已是反共的 Muller 在美国还被怀疑亲共, 从而不容易找到好的教职, 前几年工作不稳定, 到 1945 年任印第安纳大学 (Indiana University) 布卢明顿 (Bloomington) 分校教授. 他阴差阳错任教此校, 影响了遗传学过渡到分子生物学. 因为欧洲不利于犹太人工作, 意大利生物学家 Salvador Luria (1912~1991, 1969 年诺贝尔医学奖) 也任教该校, 使布卢明顿同时有两位重要的遗传学家. 而学业不突出、起初爱好鸟类学的年轻人 James D. Watson (1928 年~) 于 1947 年自芝加哥大学毕业后, 因为上不了加州理工学院, 只能到布卢明顿念研究生, Watson 说是被 1946 年诺贝尔奖获得者 Muller 所吸引. Watson 到布卢明顿后知道了 1943 年的 Luria-Delbrück 实验 (Luria 和 Delbrück, 1943 年), 学了

细菌遗传学, 成为 Luria 的第一位研究生, 加入了当时以 Delbrück 和 Luria 为核心的新兴的噬菌体小组 (The Phage Group), 毕业后 Watson 去北欧而后到英国, 1953 年与 Francis Crick 提出 DNA 的双螺旋模型, 他的遗传学背景来自印第安纳大学。

摩尔根的妻子是一个特例。Lilian Morgan (1870~1952 年) 的家谱可以追踪到“五月花号”, 她于 1887 年入 Bryn Mawr 女子学院, 1891 年毕业, EB Wilson 介绍她认识摩尔根。她到欧洲留学 1 年后回 Bryn Mawr, 从 1894~1906 年, 她独立发表多篇发育和再生方面的研究论文。1904 年 34 岁时, 她与 38 岁的摩尔根结婚, 婚后继续研究再生。从 1906 年第 1 个孩子出生后到第 4 个孩子幼小时期, 她一直在家。1921 年第 4 个孩子 10 岁后, 50 岁的她重返研究一线, 在摩尔根实验室独立做果蝇研究。从 1906~1922 年间相隔 16 年无论文后, 她从 1922~1947 年再发表 12 篇论文 (Keenan, 1983 年; Sturtevant, 1965 年)。其中 1921 年 2 月 12 日发现一种突变的雌果蝇, 经过分析, 确认其 2 个 X 染色体相连 (attached X), 摩尔根夫人 1922 年发表文章

报道此果蝇, 成为果蝇遗传学的一个工具。

摩尔根学派对中国有直接影响。摩尔根在女子学院的研究生 Alice Boring 于 1923~1950 年任教燕京大学, 不仅影响中国的生物学, 且影响协和医学院通过燕京生物系入学的医学生。1922 年, 陈桢在摩尔根实验室学习, 1926 年李汝祺在 Bridges 指导后获博士学位, 陈子英在 Sturtevant 指导后获博士学位。李汝祺 (1927 年) 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, 谈于 1936 年在 Dobzhansky 指导后获博士学位。李汝祺长期任教于燕京大学和北京大学, 为中国遗传学的奠基人。

Muller 在 20 世纪 50 年代初期伸手救援过受李森科主义迫害的李景钧, 李从北大农学院农学系合并到中国农大后, 遭当时的党总支书记迫害, 出逃香港后无身份证明, Muller 个人提供信件并赴香港带李见美国领事馆人员, 使李能赴美任教。

当然, 今天在中国工作的遗传学家与摩尔根学术谱系有关的科研人员不仅限于北大, 还有更多。

参考文献

- Bateson W. The facts of heredity in the light of Mendel's discovery. *Rep Evol Comm Royal Soc*, 1902, 1: 125-160
- Bateson W, Saunders E R, Punnett R C. Experimental studies in the physiology of heredity. *Rep Evol Comm Royal Soc*, 1905, 2: 1-131
- Beadle G W, Ephrussi B. The differentiation of eye pigments in *Drosophila* as studied by transplantation. *Genetics*, 1936, 21: 225-247
- Beadle G W, Tatum E L. Genetic control of biochemical reactions in *Neurospora*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1941, 27: 499-506
- Bridges C B. Direct proof through non-disjunction that the sex linked genes of *Drosophila* are borne on the X-chromosome. *Science*, 1914, 40: 107-109
- Bridges C B. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. *Genetics*, 1916, 1: 1-52
- Bridges C B. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity (concluded). *Genetics*, 1916, 1: 107-163
- Bridges C B. Salivary chromosome maps: with a key to the banding of the chromosomes of *Drosophila melanogaster*. *J Hered*, 1935, 26: 60-64
- Correns C G. Mendels regel ber das Erhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. *Ber deutsch Bot Ges*, 1900, 18: 158-168
- Dobzhansky Th. *Genetics and the Origina of Species*. New York: Columbia University Press, 1937
- Driesch H, Morgan T H. Zur analysis der ersten entwicklungstadien des ctenophoreneis. I. Von der entwicklung einzelner ctenophorenblastomeren; II. Von der entwicklung ungefurchter eier mit protoplasmadeфекten. *Arch Entwicklungsmech*, 1895, 2: 204-226
- Johannsen W. *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*. Jena: Gustav Fischer, 1909
- Keenan K. Lilian Vaughan Morgan (1870-1952): her life and work. *Am Zool*, 1983, 23: 867-876
- Kohler R E. *Lords of the Fly: Drosophila Genetics and the Experimental Life*. Chicago: University of Chicago Press, 1994
- Luria S E, Delbrück M. Mutations of bacteria from virus sensitivity to virus resistance. *Genetics*, 1943, 28: 491-511
- McClung C E. Notes on the accessory chromosome. *Anat Anz*, 1901, 20: 220-226
- Morgan T H. What are "factors" in Mendelian explanations? *Am Breed Assoc Rep*, 1909, 5: 365-369
- Morgan T H. Sex-linked inheritance in *Drosophila*. *Science*, 1910, 32: 120-122
- Morgan T H. Random segregation versus coupling in Mendelian inheritance. *Science*, 1911, 34: 384
- Morgan T H. Chromosomes and associative inheritance. *Science*, 1911, 34: 636-638

- Morgan T H, Lynch C J. The linkage of two factors in *Drosophila* that are not sex linked. *Biol Bull*, 1912, 23: 33–42
- Morgan A H, Sturtevant A H, Muller H M, et al. *The Mechanisms of Mendelian Heredity*. New York: Henry Holt & Co., 1915
- Morgan T H. Edmund Beecher Wilson. 1856–1939. *Obit Not Fell Royal Soc*, 1940, 3: 123–126
- Morgan L V. Non-criss-cross inheritance in *Drosophila melanogaster*. *Biol Bull*, 1922, 42: 267–274
- Muller H J. Genetic variability, twin hybrids, and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors. *Genetics*, 1918, 3: 422–499
- Muller H J. Artificial transmutation of the gene. *Science*, 1927, 46: 84–87
- Painter T S. A new method for the study of chromosome rearrangements and the plotting of chromosome maps. *Science*, 1933, 78: 585–586
- Stevens N M. Studies in spermatogenesis with especial reference to the “accessory chromosome”. *Carn Inst Wash Publ*, 1905, 36: 3–32
- Sturtevant A H. On the inheritance of color in the American harness horse. *Biol Bull*, 1910, 19: 204–216
- Sturtevant A H. The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila* as shown by mode of association. *J Exp Zool*, 1913, 14: 39–45
- Sturtevant A H. Thomas Hunt Morgan, 1866–1945. *Biograph Memoirs Nat Acad Sci*, 1959, 33: 283–325
- Sturtevant A H. The fly room. *Am Sci*, 1965, 53: 303–307
- Sturtevant A H. *A History of Genetics*. New York: Harper & Row, 1965
- Sutton W S. On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*. *Biol Bull*, 1902, 4: 24–39
- Sutton W S. The chromosome in heredity. *Biol Bull*, 1903, 4: 231–251
- Wilson E B. Studies on chromosomes. I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera. *J Exp Zool*, 1905, 2: 371–405
- Wilson E B. The chromosomes in relation to the determination of sex in insects. *Science*, 1910, 22: 500–502