

家畜繁殖育种

下 册

江 苏 农 学 院

一 九 七 四 年 二 月

遗传学部分

绪言

生物产生与其自身相似的个体，这种现象叫做遗传。反之，产生与其自身有不同程度差异的个体的现象，则称为变异。遗传学就是通过对生物遗传和变异现象的分析，探讨其产生的原因，揭发其内在的本质，找出它们变化发展的规律，从而为人类控制生物、改造自然，使其向人类需要的方向发展，提供科学的理论根据。

遗传和变异是生物界普遍存在的两类不同现象，但它们之间有着非常紧密的联系。“事物都是一分为二的，”事物矛盾的法则，即对立统一的法则，是自然和社会的根本法则，因而也是思维的根本法则”（矛盾论）。辩证唯物主义告诉我们，遗传和变异应该是既有矛盾，又有统一，遗传是保持生物的相对稳定，而变异则使生物改变原来的稳定状态，在变化中得到发展，因此遗传是代表保守的一面，变异是代表生物前进或革新的一面。遗传和变异的现象正是反映生物内在相互矛盾对立而又经常在斗争着的两个方面。在一定条件下，如果保守力量占优势，矛盾按照旧的方式得到暂时的统一，就产生性状的遗传。在另一种情况下，如果是革新的力量占优势，矛盾便将在新的条件下取得新的统一，于是就出现性状的变异。遗传和变异总是相互依存，相互作用和彼此渗透的，各自都可以在一定条件下互相转化。因此，没有遗传就谈不到变异，没有变异也就无所谓遗传。也可以说遗传中含有变异，变异中包含着遗传。生物界由简单到复杂，从低级到高级的演变过程完全证实了这一点。如果没有遗传，生物就难以保持其形质的相对不变，一切物种便不能存在。同样，若没有变异，生物将不能发展，根本不会出现一个物种丰富，日益繁盛的生物界。遗传和变异是

生物界固有的最基本矛盾，这一对矛盾的不断斗争和统一是推动生物进化的根本动力。遗传学应该是研究生物遗传与变异对立统一规律的科学。

生物界的遗传现象很早以前^就被人们发现了，如在我国两千多年前已经有“桂实生桂，桐实生桐”（春秋）的记载，并在生产实践中有意或无意地加以运用，实际上我国许多优良的动植物品种都是在长期的育种活动中采取杂交、选择和培育三结合的方法育成的，虽然在我国古代文献中对于生物界遗传和变异的现象记载过不少朴素的^就认识，但因受当时社会历史条件的限制，还不可能运用精细的科学方法对这些现象作系统的观察和实验研究，也难以把片段的感性认识经过整理上升为系统的理论。这种情况在过去的一个很长时期内无论在我国或是外国都是如此。

遗传学作为一门独立的学科，基本上是在本世纪初开始形成的，自从达尔文在一百多年前创建了生物进化学说以后，在^就西欧国家有一些学者如孟德尔、魏斯曼、约翰逊等先后对遗传和变异现象进行了系统的观察与实验研究，积累了许多资料，提出了性状遗传是受生物体内遗传因子决定的理论，后来摩尔根等人进一步发展了这种理论，才逐步形成一个较为完整的体系，就是我们现在一般所称的摩尔根遗传学。

遗传学不仅是动物、植物、微生物育种的理论基础，同工农业生产有密切关系，而在国防和医学上也是有着重要意义的。因此受到人们的重视，得到较快的发展。特别是近三十年来，由于物理学、化学和数学的新成就渗入到遗传学的研究中去，和现代新技术、新仪器的广泛应用，使遗传学得到更加迅速的发展，从对细胞的光学显微结构观察到电子显微镜对亚显微结构的研究，使遗传学的研究由细胞水平跃进到了分子水平，近年来遗传学的重大进展与研究生命起源和进化以及人工诱变育

种开辟了广阔的领域，对人民保健事业也作出了巨大贡献。因此，遗传学现在已成为生物科学的中心。遗传学因研究对象不同，通常分为动物遗传学、植物遗传学、微生物遗传学和人类遗传学等几个部分，现在由于研究水平和实际任务分工的需要，又可分为分子遗传学、细胞遗传学、进化遗传学、数量遗传学、辐射遗传学、医学遗传学、免疫遗传学、群体遗传学等二十多个分支，新近提出来的遗传工程学，其任务就是要有预见地按人的要求，用包括人工合成基因在内的各种方法，创造新的生物和新的品种。

另外，在本世纪三十年代苏联的果树育种家米丘林通过自己的工作实践，也总结了性状遗传和变异的一些规律，他强调生物体跟生活条件的统一和外界环境条件的改变是有机体产生变异的基本原因。他反对孟德尔的遗传因子学说，提出了定向培育的理论。后来，以李森科为代表，在和摩尔根学派的争论中又发展了米丘林的许多观点，从而形成了遗传学理论中的另一个学派，现在习惯上把它叫做米丘林遗传学。

需要指出：遗传学建立的历史还不很长，需要解决的问题又很复杂，直到目前，人们对遗传学中许多问题仍不能作出正确的解释，而且在认识上也很不一致，摩尔根和米丘林两大学派长期争论的问题尚未完全解决，摆在我们面前的任务是：破除迷信，解放思想，打破洋框框，走自己的道路，建立起真正符合辩证唯物主义观点的遗传学体系，充分掌握自然规律，为社会主义革命和社会主义建设服务。

遗传学理论的教学，应该是贯彻“古为今用”、“洋为中用”和“推陈出新”的方针，在马克思主义毛泽东思想指导下，对不同学派作全面统一地、批判地介绍，更应该与育种课有机地结合起来。但由于我们学习得不够，水平不高，这样做目前还有困难，所以暂时仍按原来两个学派的体系单独分科讲解。我们

期望在教学过程中贯彻“百家争鸣”的方针，师生共同讨论提高，并通过教学和生产实践，不断总结经验，使这门课程教学改革更加适应教育革命形势发展的需要。

系属教育学(下)目录

绪言

第十一章 普通遗传学 1

第一节 孟德尔定律 1

因子分离定律

因子独立分配定律

孟德尔定律的实践意义

提要

第二节 其它遗传型式和各种因子类型的作用 20

显性作用不完全的遗传型式

两对因子相互作用的遗传型式

复等位基因的遗传

有害基因和致死基因

修饰基因

提要

第三节 遗传机制 36

染色体一般特征

有丝分裂

减数分裂

染色体遗传理论

基因的化学构成和具作用

提要

第四节 连锁和交换定律、性连锁遗传(附性别决定) 63

连锁和交换定律

性连锁遗传和性影响遗传

性别的决定和发育

提要

第五节 数量性状的遗传 77

第六节 近交和杂种的理论 81

近亲交配

杂种优势理论

提要

第七节 生物发生变异和进化的基础 98

生物与环境条件的关系

选择的创造性作用和获得性遗传问题

染色体畸变

基因突变

提要

第十章 米丘林遗传学..... 123

第一节 有机体与生活条件统一的基本原理..... 123

有机体与其生活条件的统一

有机体对生活条件的选择性

生活条件是有机体产生变异的基本原因

性状的发育

生长发育的阶段性

第二节 遗传性及其变异性..... 124

遗传性的实质

遗传性的特性

第三节 受精生物学..... 137

受精过程的实质

受精的选择性

核子的多方面作用

生活力学说

性别的形成与控制

第四节 有性杂交与无性杂交..... 151

杂交的生物学作用

杂交的遗传规律

无性杂交

远缘杂交

第五节 遗传性及其变异性的控制..... 163

定向变异

获得性的遗传

定向培育

附：1972年海南岛全国遗传育种学术讨论会参考资料

“有关摩尔根·米丘林遗传学中的几个问题”

家畜遗传育种

第十一章 普通遗传学

第一节 孟德尔定律

第一项 因子分离定律

I. 孟德尔的豌豆杂交试验 十九世纪后期孟德尔的植物杂交试验为现代遗传学奠定了基础，他所应用的试验研究方法，直到目前仍具有现实意义，仍为我们所采用。我们知道，试验结果总是取决于试验方法的。因此，我们先来谈他的试验研究方法。

在19世纪早期，欧洲已有许多植物学或园艺工作者做了很多杂交试验，并用杂交方法培育出不少果树、蔬菜和花卉的新品种。由于他们都是从整株植物进行规定，而整株植物的性状极为复杂，就难以分析比较后代之间的相同点和相异点，因此，都未能找出确切的遗传和变异的规律。孟德尔总结了前人的试验研究方法的经验，提出了一整套全新的方法，才能使她获得意义极其巨大的成果。

孟德尔的试验研究方法可归结如下：

1. 从有明显区别的性状一个一个地进行观察，例如豌豆花色有红和白两种，它们是有明显区别的，在遗传上它们构成一个相对性状。又如茎荚有绿色和黄色之别，蔓有高低之别，它们都构成相对性状。逐个地观察亲代和子代间在某个相对性状上的关系，就使研究者容易进行简明直捷的分析。

2. 由简单到复杂 孟德尔先从一对性状进行观察，在弄清楚一对性状的遗传和变异情况后，再结合两对或三对性状进行观察研究。这样由简单到复杂，就便于找出规律。这种方法是完全符合认识发展过程的。

3. 应用统计方法 他注意到杂种后代中不仅出现不同类型的个体这种质的区别外，还存在着数量关系。应用统计方法就

家畜遗传育种

更有助于弄清现象，找出规律。他是生物学者中用数学分析方法研究生物界现象的第一个人。

4. 试验材料在遗传上是稳定统一的 要使杂交试验得出精确的结论，试验材料的性状（即观察对象）必须是稳定统一、能真实遗传，即这些性状在亲本是如此，在子代暨孙代的全部个体也都是如此。他对试验材料都经过选择培育，选择稳定统一的个体做杂交亲本。

5. 进行系谱记载 他保存各世代的系谱记载，能够指出每颗植株的来龙去脉，开创了系谱分析法。

6. 设计新的试验来考验自己所提出来的假说。

7. 其他技术处理也很严密 例如在杂交时进行严格而谨慎的去雄、授粉和套袋手续，即使让豌豆（严格的自花授粉植物）进行自花授粉也进行套袋，以防止有意外的外来花粉混杂。他的这种严格精神是值得学习的。

II. 一对性状遗传试验的结果——分离现象 孟德尔用很多种植物进行杂交试验，其中最成功的是豌豆杂交试验。因为这个试验首次揭开了生物界遗传现象的秘密，而试验结果又易于理解，所以仍采用他的试验结果来阐明在生物界里具有普遍意义的分离现象。

孟德尔从作为试验材料的 22 个豌豆品种中选择了 7 对区别明显的性状作为观察对象。他把这些具有相对性状的品种进行杂交。例如把稳定统一的开红花的植株和稳定统一开白花的植株相互杂交（即让两个杂交类型相互作为父本或母本）。他发现正反交的结果都是一样的。兹用图示说明花色性状杂交的结果如下：

家畜遗传育种

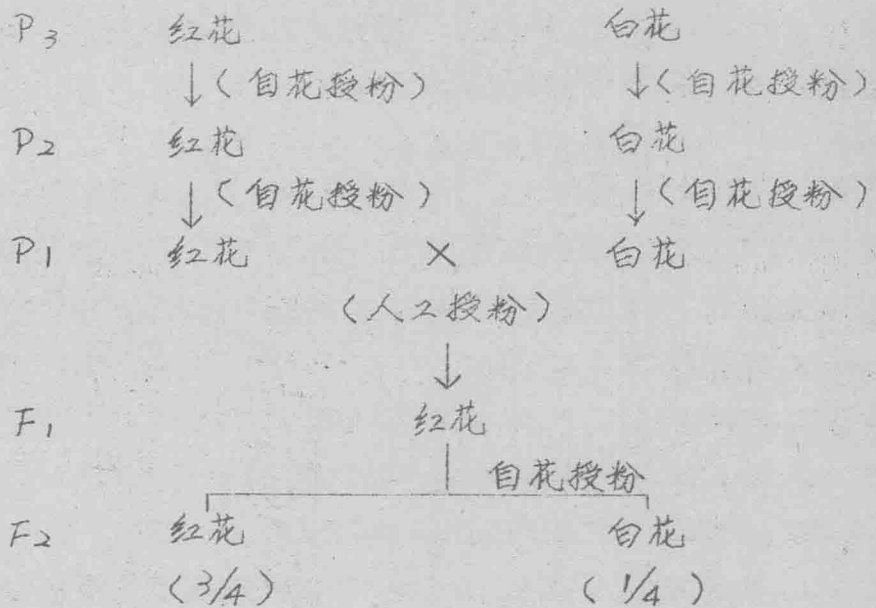


图1——1 一对性状遗传试验示意图

上图符号说明： \times 代表交配； F_1 代表子一代； F_2 代表子二代，即孙代； P_1 代表亲代，即父母代； P_2 代表祖代； P_3 代表曾祖代。

从上图，稳定统一的开红花植株跟开白花植株杂交，得到的种子种下后所长成的植株（即 F_1 ）全都开红花，没有开白花的，也没有开其他颜色的花的，它们同开红花亲本相比，在外表上是没有什么区别的。但让它们自花授粉（仍旧套袋，以防止外来花粉混杂），把所得的种子再种下去，所长成的植株（即 F_2 ）则有开红花的，又有开白花的，并且具有比数近于3:1的数量关系。由此可见， F_1 植株在外表上虽然跟 P_1 无区别，但在遗传成分上是显然有区别的，因为 P_1 能真实遗传而 F_1 则不然。

孟德尔把在杂交时两亲本的相对性状能在 F_1 表现出来的叫做显性性状。不表现出来的叫做隐性性状。在 F_2 显性和隐性性状都分别出现，这种现象，孟德尔称之为分离现象。

家畜遗传育种

其它6对相对性状的遗传方式和上述试验都相同，即在 F_1 中可以看到显性现象，在 F_2 中出现分离现象，而分离比数也都接近于3:1。孟德尔的实验结果，如下表所示：

亲本的相对性状	F_1		F_2 个体数		F_2 中两个类型的比较
	显性	显性	隐性	显性:隐性	
红花对白花	全部红色	红花 705	白花 224	3.15:1	
种子圆形对皱皮	全部圆形	圆形 5474	皱皮 1850	2.96:1	
子叶黄色对绿色	全部黄色	黄色 6022	绿色 2001	3.01:1	
豆类无缢对有缢	全部无缢	无缢 882	有缢 299	2.95:1	
豆类绿色对黄色	全部绿色	绿色 428	黄色 152	2.82:1	
花在叶腋对顶端	全部在叶腋	在叶腋 651	在顶端 207	3.14:1	
高蔓对矮蔓	全部高蔓	高蔓 787	矮蔓 277	2.84:1	
总和		14949	5010	2.98:1	

III. 遗传因子分离的假说：从以上一对相对性状的杂交试验来看，虽然选择的相对性状有7种之多，但却有相似的结果。这是偶然的现象吗？当然不是。 F_1 只表现某一亲本类型的性状，而 F_2 却表现出两种亲本类型的性状且有一定的比数，这是由环境影相造成的吗？那当然也不是。那末，怎样解释它呢？

孟德尔作了如下的解释，并提出了遗传因子的假说。他认为个体是由两个亲本的配子经过受精作用发育而成的。因此，研究个体的性状要追究亲本的配子。他假设每一个性状在配子中都有一个相应的遗传因子来代表。遗传因子现在通称为基因。例如红花豌豆的花粉细胞或卵细胞里都有一个“红花基因”（用R代表，按照孟德尔用符号表示的方法，具显性作用的基因用大写字母表示），白花豌豆的花粉细胞或卵细胞里都有一个“白花基因”（用r代表按照孟德尔用符号表示的方法，具隐性作用的基因用小写字母表示），R和r称做等位基因（为什

家畜遗传育种

么称作等位基因，在以后介绍)基因控制着相应性状的发育。在体细胞里基因都是成对存在的，一个来自父本的雄性配子，一个来自母本的雌性配子。但在配子形成时，成对的基因互相分离，配子中只含有成对基因中的一个成员，例如纯种开红花豌豆，其配子中只含一个“R”，同样，开白花豌豆的配子也只含一个“Y”。在两类植株杂交时，通过雌雄配子的受精作用，R和Y组合在一起，故F₁成为含有R和Y(RY)的杂合体，恢复了成对基因的状态。由于R对Y有完全的显性作用，故杂交种只表现红花性状。这个过程如图1—2所示。

F₁虽只表现红花性状，但Y并不因此消失或变质，R和Y是同在一起，并不融合，而是彼此独立存在各自保持其完整性的，只不过R表现了作用而Y没有表现其作用(或其表现的作用没有被我们所观察到)而已。此后，杂种(RY)形成配子时，这两个基因要互相分离，各进入一个配子中。由于其遗传结构是RY，故在形成配子时，就不像亲本那样只有一种类型，而是有两种类型：即雄性配子有两种类型，一种带有R，一种带有Y，两者数目相等成1:1的比数；雌性配子也同样如此。在受精时每种雄配子都有与每种雌配子结合的可能，并且机会相等，故有四种等比例的结合方式，如图1—2所示。

把杂交结果归纳起来说，就是在F₂有 $\frac{1}{4}$ 的个体带有RR， $\frac{2}{4}$ 的个体带有RY， $\frac{1}{4}$ 的个体带有YY。按基因组成型式来说，受精时的四种精卵结合方式，形成了三种基因组成型式：1RR:2RY:1YY(须注意其分离比数是1:2:1)。根据前面假定，R是显性，Y是隐性，故按性状表现来说，只表现红花和白花两种，它们的分离比数是3:1。从上面的

家畜遗传育种

叙述中，我们还可看到基因的组成型式要比外表的表现型式

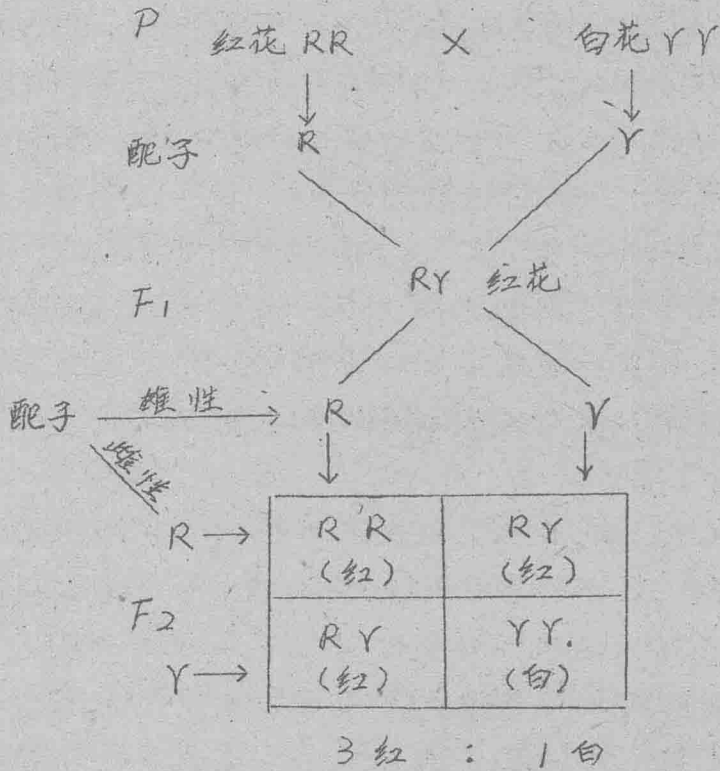


图 1—2 一对性状遗传试验图解

多些，这就注定了遗传现象的复杂性。

以上是孟德尔对杂交结果所提出的解释，把它归纳起来，可写成如下几条：

1. 遗传的相对性状都由相对的基因所控制，基因通过生殖细胞世代传递，（这是一个基因一个性状的观点，当然是形而上学的，这是由于当时科学水平的限制，但无碍于遗传有物质基础的论点）

2. 基因在体细胞中是成对存在的，一个来自父本雄配子一个来自母本雌配子。

3. 在配子形成时，成对的基因互相分离，结果每一个配子只含成对基因中的一员，所以配子在遗传上总是纯种的。

4. 在F₁体内的相对基因虽同在一起，但并不融合，也互不“沾染”，始终各自保持其独立性和完整性。在形成配子时，该相对基因彼此分离，结果形成两种带有不同对性基因的配子。（这里提出了遗传学上最重要的一个概念——“颗粒式遗传”与当时流行的“混血式遗传”概念尖锐对立）。

以上就是分离定律的实质。其中最重要的是第3条，它指明了性状分离现象的物质基础。

IV 基因型和表现型 在上例中的RR、R_Y和YY三种基因组合是代表生物体的不同遗传组成，叫做基因型，也称遗传型。这个名词既用来表示所研究的某一性状的基因组合情况，也可用来表示有机体的一切遗传基础的总和。“RR”是同质结合，具有这种结合状态的基因型的有机体叫做纯合体或纯型合子。“R_Y”是异质结合，具有这种结合状态的基因型的有机体就叫做杂合体或杂型合子。红花和白花是表现出来的性状叫做表现型或简称表型。这个名词也是既用来表示所研究的性状，又可用来表示一切性状的总和。表现型是基因型跟有机体的内外环境相互作用的结果。

在显性作用完全的情况下，表现型同基因型是不一致的。表现同一个显性性状的表现型可有不止一个基因型，如上例的红花性状有RR和R_Y两种基因型。故表现显性性状的个体，由于其基因型或是同质结合或是异质结合，因此不一定都能真实遗传。而表现隐性性状的个体，由于其基因型是同质结合状态，故都能真实遗传。基因跟性状之间有很大距离，在学得一些遗传知识之后，应该会区别（1）遗传下来的，和（2）表现出来的。遗传下来的东西，不一定都能表现，表现出来的东西也不一定都能在后代仍旧表现。

由于表现型与基因型有时可能不一致，这就告诉我们，在进

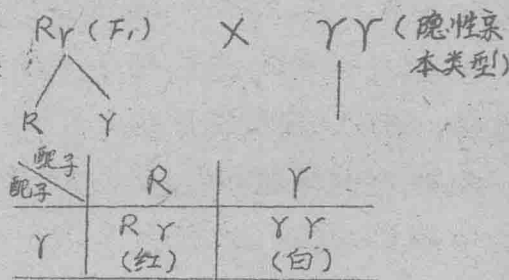
家畜遗传育种

行遗传或育种试验时，必须选用遗传纯种的亲本（有时，某些试验特意要选用杂合体作为试验材料，那当然是可以的，且是必要的）。如果祇从表现型来选择原始材料，在无意识地选用了杂合体作为亲本而又没有进行严格分析的情况下就会做出错误的结论，这点我们必须严加注意。

Ⅳ 分离假说的验证 孟德尔提出的假说圆满地介释了他的试验结果。但我们不能单凭这一点就认为这个假说是正确的，因为可能还有其他假说同样能够圆满介释这个现象。在科学上，一个假说能否成立，完全看它能不能根据假说的原理设计新的试验来考验。如果新试验的结果不符合预期目的，或者不能用别的试验来证明它正确或错误，则该假说不论在表面上是怎样完整巧妙，在科学上是没有价值的。孟德尔自己用下面两种试验来考验他的假说。

1. 回交法的应用 F_1 红花植株在产生配子时，如果的确按假说一半配子带 R ，一半配子带 Y ，则 F_1 个体跟白花植株（假定基因型是 YY ）交配则后代个体应一半是红花，一半是白花，如下图所示。他做了这样的交配，得到预期的结果。对其他六对相对性状进行检验，也得到完全相同的结果。这个试验可以证明：(1) 相对基因虽同在一起，但并不融合或互相沾染而是各自保持完整性；(2) 基因的确会分离；(3) 杂合体的确会产生两类配子且数目相等。

杂种或杂种后代与一个亲本品系（不论是父本或母本品系）交配称做回交。在遗传试验和育种工作中常应用这个方法。在遗传试验里



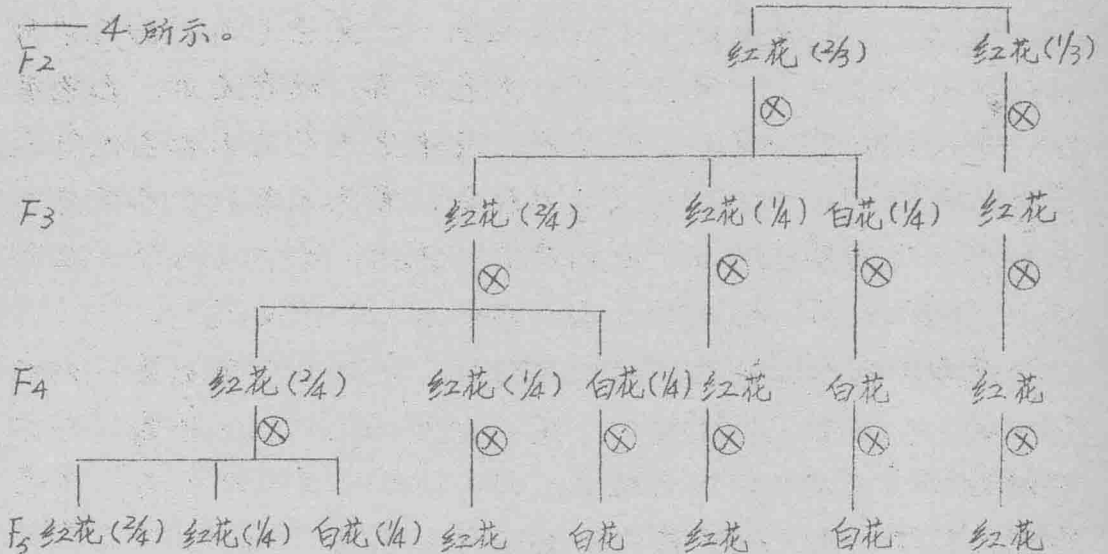
后代 1 红 : 1 白

图 1—3 回交试验图解

家畜遗传育种

要测定杂种或杂种后代是纯合体抑是杂合体，最好的方法是让它同隐性个体回交。如果是纯合体则后代没有分离，如果是杂合体则后代一定会发生分离。倘若后代有相当数量的话，还可算出 1:1 的分离比数。

2. 连续自交 从图 1—2，在 F_2 的 3 红花:1 白花之中，白花是纯合体能真实遗传，可不予考验。红花中应有 $\frac{1}{3}$ 是纯合体能真实遗传， $\frac{2}{3}$ 是杂合体要发生分离。这点需要考验。让每个红花 F_2 植株白花授粉，如果这个 F_2 个体是纯合体则其后代(即 F_3)应全是红花植株，如果是杂合体则其后代也要发生分离，也是 3 红:1 白。孟德尔就在 F_2 的红花植株中，任取一定数目的植株，把它们白花授粉所结的种子播下去，他发现确实有 $\frac{1}{3}$ 的植株能真实遗传， $\frac{2}{3}$ 的植株其后代发生分离。把试验继代做下去，把所得结果归结起来，仍然是：凡表现真实遗传的，其后代仍表现能真实遗传；凡表现分离的，其后代继续表现分离。测验结果，完全符合理想。他对几种相对性状进行了这样的试验，并且有些测验直做到 F_6 ，其情况如图 1



⊗ = 白花授粉 图 1—4 杂种后代继代连续自交遗传情况示意图

家畜遗传育种

第二项 因子独立分配(或自由组合)定律

上面所引述的杂交试验是把注意力只集中在一对相对性状或一对等位基因。现在要进一步探讨一下,某一对相对性状与另一对相对性状之间的关系怎样。在育种工作中我们所以要用杂交方法来育种,经常因为两个亲本品种各具一个优良性状,而我们想把这两个优良性状结合在一起。这就是两对相对性状(或多对相对性状)之间的关系问题。我们为了育种需要做这样的杂交试验,因此也要深入研究这方面的问题。

I. 两对相对性状的遗传试验 已知在乳牛中黑色对红色是显性,无角对有角是显性。以能真实遗传的黑色有角牛同红色无角牛交配(相互交配的结果是相同的), F_1 不论雌雄,都是黑色无角,就是说 F_1 只表现显性性状。大量的 F_1 相互交配,在 F_2 中会出现如下的性状分离及其比数:

9 黑色无角 : 3 红色无角 : 3 黑色有角 : 1 红色有角

(附注:如果以黑色无角牛同红色有角牛相交配,只要两者都能真实遗传,杂交结果完全相同)

在上例, F_1 只出现一个性状组合——黑色无角,而 F_2 中却出现了四个组合——黑色无角,黑色有角,红色无角,红色有角,就是说在 F_2 中有丰富的变异。其中黑色有角和红色无角是亲本原有的性状组合,称为亲本组合,黑色无角和红色有角不是亲本原有的性状组合而是新产生出来的,称为重组组合。在解释这个现象之前,让我们先来分析一下这个遗传情况。

原来黑色和红色是一对相对性状,无角和有角也是一对相对性状。从这个试验里看到:同一对相对性状相互分离,而不同对的相对性状却可相互组合。再从毛色分离情况来看,黑色既然是显性,则 F_2 中应该 $3/4$ 的个体是黑色, $1/4$ 的个体是红色。现在黑色是 $9/16 + 3/16 = 3/4$,红色是 $3/16 + 1/16 = 1/4$,与分离定