

第 二 版

生统遗传学

〔英〕 K. 马 瑟 著
J. L. 金克斯

Q348
LDF 科学出版社

112712

生 统 遗 传 学

第 二 版

〔英〕K. 马瑟 J. L. 金克斯 著

刘定富 韩继祥 张金发 译

刘后利 刘定富 校

科 学 出 版 社

1 9 8 8

内 容 简 介

本书译自《生统遗传学》原著第三版。全书系统地论述了生物连续变异的遗传理论和研究方法，以及建立这些理论和方法的各种证据。内容包括遗传基础、性状、变异来源、均值分量、变异分量、随机交配群体、双列杂交、非二体遗传、有效因子、选择进展、试验和概念等。

本书可供高等院校遗传学专业和育种学专业的师生及有关科技人员阅读，对植物遗传育种工作者尤有重要参考价值。本书亦可作为有关专业研究生的教材或参考书。

K. Mather J. L. Jinks
BIOMETRICAL GENETICS
3rd ed.
Chapman and Hall, 1982

生 统 遗 传 学

第 二 版

〔英〕K. 马瑟 J. L. 金克斯

刘定富 韩继祥 张金发 译

刘后利 刘定富 校

责任编辑 马素卿

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院植物研究所印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1988年1月第 一 版 开本：787×1092 1/16

1988年1月第一次印刷 印张：18 1/8

印数：0001—3,450 字数：415,000

ISBN 7-03-000025-0/Q·6

定价：4.70元

译 者 的 话

生统遗传学是遗传学和统计学“杂交”而产生的“杂种”科学，这个“混血儿”跟它的研究对象——生物一样，也具有强大的杂种优势，一出世就以惊人的速度生长。它融遗传学和统计学于一体，具有完整的理论体系和别开生面的研究课题，以及独特的概念和方法，内容丰富，结果意义深远。此外，它又与遗传学的其他分支学科紧密联系，是现代遗传学的重要组成部分。

本书著者英国皇家学会会员 K. Mather 爵士和皇家学会会员 J. L. Jinks 教授，毕生致力于生物连续变异的遗传研究，建立和发展了生统遗传学。1949年，本书第一版¹⁾问世以来，引起了许多学者对生物连续变异的兴趣，于是生统遗传学在50至60年代得到了飞速的发展，基本上形成了完整的理论体系。60年代以来，国外许多大学的遗传学系及农学院的有关科系都纷纷开设生统遗传学，并以1971年出版的本书第二版为教材。今天，我国高等农业院校动植物遗传育种专业的研究生和本科生的教学计划中也设置了数量遗传学课程，以便使学生掌握研究生物连续变异的理论和方法，培养他们解决某些实际问题的能力。翻译本书的主要目的就在于为上述课程提供教材或基本教学参考书。

本书系统地论述了生物连续变异的遗传理论和研究方法，以及建立这些理论和方法的各种证据。内容包括遗传基础、性状、变异来源、均值分量、变异分量、随机交配群体、双列杂交、非二体遗传、有效因子、选择进展、试验和概念等。只要具备初等的遗传学知识和统计学知识即可阅读本书。

本书第八、九两章由韩继祥翻译，第五章和第十一章由张金发翻译，其余八章及前言由刘定富翻译，全书的初校和协调统一工作也由刘定富完成。译稿承蒙刘后利教授校阅。在翻译过程中，译者曾得到王学连、冯捷、李云昌等同志的支持和帮助。在此，译者一并深致谢忱！

由于译者水平有限，译文难免有不妥之处，敬请读者指正！

译 者

1986年5月于华中农业大学

1) 科学出版社1958年出版中译本，由吴仲贤教授翻译。

中 译 本 序

英国伯明翰大学遗传学系的著名统计遗传学家 K. Mather 和 J. L. Jinks 合著的《生统遗传学》，1982年出版了第三版，是遗传学中这门分支学科的最新版本。

本书第一版于1949年出版，论述了生物连续变异的遗传理论和研究方法，以及建立这些理论所基于的各种证据；讨论了若干经典遗传学概念的新用法和连续变异所产生的若干特殊问题。1971年再版，补充了二十余年连续变异的遗传理论和分析方法的新进展，如非等位基因互作、基因型和环境互作，以及双列杂交分析的理论和方法等等。读者手中的译本是1982年6月出版的第三版。新版虽说在方式和体例上没有很大的变动，但在内容上作了很多的修改和补充，增加了生统遗传学研究的最新进展，如基因型×环境互作、预测双亲杂交所能产生的稳定遗传基因型的表型变幅、三向测交分析，以及试验的遗传学设计和统计学设计的发展。这些情况表明，随着科学实验的进展，遗传学的研究对象和研究范围日趋复杂，因而所采用的试验设计和分析方法也就不断有所发展。

全书共12章63节，内容包括遗传基础、性状、尺度、均值分量和变异分量、互作和连锁、随机交配群体、双列杂交、非简单的二体遗传、基因和有效因子、选择进展、试验和概念等。书末附有参考文献(264篇)及作者和名词索引，为深入学习和查阅提供了方便。

生统遗传学或数量遗传学有其自身的发展历史，它所形成的遗传理论应用于动植物和微生物遗传育种研究，曾起到和现在正在起着显著的作用，使遗传学家和育种学家能够比较明确地估测研究对象的遗传行为，以及它们与所处环境的关系，增加了育种实验的科学性和预见性，加快了育种成果的获得。随着这门分支学科的不断发展，显然出现了两种情况，一是某些试验设计和分析方法的先决条件过于严格，而实际很难办到，造成分析结果与客观实际有较大距离；二是运用纯数学和数理统计学，理论推导多，而实际印证的事例少，造成理论和实际相分离。因而国外已在议论纷纷，并有数量遗传学已“走向死胡同”和到了“瓶颈”之说。看来，这门学科要突破“瓶颈”而得以进一步的发展，其关键是解决理论和实际相结合的问题。任何一个问题的理论阐述，若得不到实践的有力印证，它的发展就会停滞不前。这个艰巨的任务尚需科学工作者进一步研究解决。

以上是翻译本书的目的之一。因为我们只有掌握它愈深刻，改造它就愈有力量，它的发展前途也就愈大。任何空想的非议，或者任何盲目的信奉，对任何一门科学的发展都是十分有害的！

刘后利

1985年4月于武汉

第一版前言

连续变异的性质是进化理论和动植物改良的实践基础，而连续变异的遗传学研究远远落后于非连续变异的研究。

其原因主要是研究方法的问题。孟德尔所赋予我们的不仅仅是他的那些遗传法则，而且还为我们提供了一种试验方法，应用这一方法可以在广泛的物种中验证这些法则，而且可把这些法则扩展到当今日益完善的遗传学理论之中。遗传学的发展速度足以证明这一方法的威力。在不到五十年的时间里，遗传学不仅形成了生物科学中无与伦比的理论体系，而且与核细胞学紧密结合而发展成为一门独立的学科，为我们提供了解决诸如进化、发育、疾病、细胞化学及人类幸福这些复杂问题的新途径。要是没有识别和利用遗传材料中的单位差异的孟德尔方法，这一进展的大部分是不可能的，并且整个进程也会减慢。

但是，我们不能因为这些伟大的成就而看不到这一方法本身所固有的局限。此法的成功之处在于它能将所有的个体分门别类，而且各类明显的表型差异揭示了潜在的遗传差异。利用某些遗传学设计可以克服表型类别间一定程度的重叠，但是，当表型变异的频率分布是完全连续的而无法如此分类时，此法便不敷应用。因此，需要一种基于度量而不是频率的新方法。

几乎在四十年前就迈出了第一步，当时，累加因子或多因子（叫法甚多）遗传的理论已经形成。然而，这一理论的全部含义只能逐步地加以认识。同样，研究连续变异所必须的特殊试验类型和统计分析方法也只能逐步获得。尽管进展很慢，但毕竟还是有所进展，我们现在不仅懂得如何从遗传学上解释连续变异，而且也知道如何进行试验以了解和度量某些遗传参量，以便用来分析连续变异和在某种程度上预测连续变异的行为。

本书的目的不是包罗这一领域的全部文献。而著者旨在阐明连续变异的遗传学理论所基于的各种证据，说明连续变异所产生的若干特殊问题，弄清人们所熟知的某些遗传学概念的新用法，概述一种有助于我们了解试验结果（尤其是用植物材料可以获得的试验结果）的分析方法。在写作过程中，著者假定读者具备一定的遗传学知识和统计学知识，不然本书就会冗长不堪，而且获得这些信息的来源甚广。

本书所引用的资料有限，因为缺乏在范围上和论述上都很合适的试验。所以，不能在我们所希望的那样广泛的情况下试用所论述的各种方法。这些方法也并非完美无缺或不可更改，实际上其局限性无需强调。但是，只有通过进行更多更好的试验才可能加以改进，而且只有弄清现有方法的适用范围和局限性，才能设计出更多更好的试验。试验的改进、分析的提炼及理论的发展必须是同步的，而且是循序渐进的。

在所引用的试验中，没有一个比大麦穗形试验更有用，但是这一试验至今没有发表。该试验乃著者与现今在泰因河畔的纽卡斯尔市皇家学院动物学系工作的 Ursula Philip 博士合作进行，蒙她允许以此种方式发表该试验的结果，著者深表感谢！

K. 马瑟

1947 年 4 月

第二版前言

自从二十三年前写本书第一版前言以来，连续变异的遗传学研究日新月异。理论有了很大的发展和扩充，特别是包括了非等位基因互作及基因型和环境互作，引进了许多新的遗传分析方法，尤其值得一提的是双列杂交。若干统计方法得以精炼，广泛的试验计划得以实施。当然，还有许多工作有待开展。但是，我们受到了很多人的敦促，他们建议对《生统遗传学》加以修改和补充，以包括这些新进展，从而满足不断增长的需要。

本版的处理主要基于第一版陈述的方式，著者两人在伯明翰大学遗传学系合作多年，对第一版作了很大的扩展。我们的目的不是对所有的复杂问题给出更为一般的数学论述（尽管在某些地方作过一些数学论述），或包括选择过程之类的问题，因为有很多著作论述了这些内容（例如 Kempthorne 的《遗传统计学导论》和 Falconer 的《数量遗传学概论》¹⁾），而且这些问题也不在我们的目的之列，引用第一版前言，我们的目的是“阐明连续变异的遗传学理论所基于的各种证据，说明连续变异所产生的若干特殊问题，弄清人们所熟知的某些遗传学概念的新用法，以及概述一种有助于我们了解试验结果的分析方法”。如果读者觉得我们为达到这一目的尽了一番努力，那我们就心满意足了。

许多同事（包括过去的和现在的）对本版的计划极力鼓励并协助筹备，著者深表感谢！特别值得提出的是 B. W. Barnes 博士和 R. Killick 博士允许我们引用他们未发表的资料，J. M. Perkins 博士协助进行部分计算，Killick 博士、Perkins 博士及 D. Hay 先生核对若干公式，以及 S. M. Evans 小姐帮助打印。我们希望他们会感到他们的这些劳动并未白费。

K. 马瑟

J. L. 金克斯

1970年4月

1) 第一版中译本由杨纪珂、汪安琦译，1965年由科学出版社出版。——译者注

第三版前言

自从写第二版前言以来，十一年过去了。其间，连续变异(常称数量变异)的遗传理论和分析方法不断发展。尤其是关于基因型 $\times$ 环境互作、预测两个亲本品系杂交所能产生的稳定遗传基因型的表型变幅、应用三向测交法分析遗传变异，以及试验的遗传学设计和统计学设计，或在不能进行试验的情况下(如人类)的那些必须观察的遗传学设计和统计学设计。

在第二版中，对这些进展曾作过预言，但是，我们现在是力图更清楚地阐明可以应用生统遗传学方法的各个方面，以进一步了解自然群体和准自然群体(包括人类本身)的遗传特性，以及植物育种家手头材料的开发潜力。当然，还有许多工作有待开展，但是我们希望我们至少是在开始消除“生统遗传学只不过是一种仅有理论兴趣而别无其他的、深奥难懂的遗传学尝试”这一仍然普遍存在的看法。

过去不少评论家及其他人时常提出这样的问题，即为什么我们总是引用自己的试验作例证材料，而不从文献中选取更为广泛的资料。这有几个理由。在有些情况下，没有人做过类似的试验；在另一些情况下，如果我们进行一种新的分析，就必须要有原始观察资料，这些都只能从我们自己的试验中获得。然而，也许主要的理由是近四十年来我们一直在用黄花烟草(*Nicotiana rustica*)和黑尾果蝇(*Drosophila melanogaster*)的品系进行此类研究。这不仅为我们提供了关于这些材料的严密而丰富的知识，而且也为我们提供了一系列相互联系观察资料，其中每个都有助于我们用来解释其他问题，如我们曾多次引用黄花烟草品种 1 和品种 5 这一杂交作为实例。

我们借此版之机，在一般情况下都将数据的单位由英寸改为厘米。但是，某些长期间的试验仍用英寸。

另外，我们向协助本版筹备工作的同事们致谢！尤其感谢 P.D.S. Caligari 博士允许我们引用他的一些还未发表的原始观察资料！

K. 马瑟
J.L. 金克斯
1981 年 5 月

目 录

第一版前言.....	vi
第二版前言.....	vii
第三版前言.....	viii
第1章 遗传基础.....	1
1. 生物统计学和遗传学.....	1
2. 多基因的分离和连锁.....	8
3. 基因定位.....	10
4. 控制不同性状的基因的连锁.....	15
5. 多基因和主基因.....	18
第2章 性状.....	24
6. 表型和基因型.....	24
7. 遗传分析和体型分析.....	26
8. 亚性状和超性状.....	29
第3章 变异来源: 尺度.....	33
9. 基因变异.....	33
10. 细胞质变异.....	35
11. 基因型和环境互作.....	37
12. 尺度原理.....	40
第4章 均值分量: 加性效应和显性效应.....	42
13. 加性分量和显性分量.....	42
14. 尺度测验.....	46
15. 尺度转换.....	50
第5章 均值分量: 互作和杂种优势.....	54
16. 非等位基因互作.....	54
17. 非等位基因互作的测定.....	58
18. 互作基因的连锁.....	62
19. 基因型×环境互作: 分解与测定.....	68
20. 基因型×环境互作: 分离世代.....	74
21. 杂种优势.....	84
22. 杂种优势与基因型×环境互作.....	89
23. 一级统计量的局限性.....	90
第6章 变异分量.....	91
24. F_2 和回交世代的变异.....	91
25. F_2 和回交的衍生世代.....	93
26. 变异平衡表.....	98

27. 变异的分解	100
28. 加权分析	112
29. 一般情况	117
第7章 交互与连锁	121
30. 交互效应	121
31. 连锁效应	125
32. 连锁测验	130
33. 基因型 $\times$ 环境交互	141
第8章 随机交配群体	146
34. 变异分量	146
35. 基因交互	151
36. 自然群体	154
37. 双生子	156
38. 试验群体	162
39. 试验群体: 北卡罗来纳设计 II 和双列杂交	169
40. 三向测交	175
41. 部分近交群体的随机交配	176
第9章 双列杂交	179
42. 双列杂交的变异分量	179
43. 双列杂交表的方差分析	182
44. V 和 W 的关系	187
45. 变异分量的估计	193
46. 衍生的双列杂交	197
47. 双列杂交中的非等位基因交互	198
48. 基因的联合和分散	203
第10章 非简单的二体遗传	206
49. 性连锁: 纯系间杂交	206
50. 性连锁: 双列杂交和随机交配群体	209
51. 母体效应: 纯系间杂交	212
52. 母体效应: 复杂交配	215
53. 单倍体	216
54. 多倍体	220
第11章 基因、有效因子及选择进展	222
55. 估值的来源	222
56. 估计过程	226
57. 基因型分析法估计	232
58. 有效因子的解释	234
59. 选择进展的速度	238
60. 选择进展的变幅	241

第12章 试验和概念	247
61. 试验设计.....	247
62. 显性和互作.....	254
63. 有效因子.....	257
参考文献	264
人名索引	274
名词索引	276

第1章 遗传基础

1. 生物统计学和遗传学

我们今天所熟知的遗传学是从1900年孟德尔(Mendel)工作的再发现开始发展起来的, 不过在当时已经就有若干遗传学研究在活跃地进行, 尽管它们对遗传学理论的发展贡献不大, 但仍然具有其自身的重要性. 这些研究乃由 Francis Galton 开始, 后由 Karl Pearson 及其弟子所继承. Galton 在《自然的遗传》(1889) 一书中对他的方法和结果作了概括. 这些研究大大地推动了统计数学在生物学领域中的应用. 就拿这一点来讲, 它们在数量生物学的发展中就占有重要的地位.

Galton 的工作旨在阐述亲子的遗传关系, 但因种种原因而未能成功. 孟德尔认为他的前辈们的失败, 乃是因为他们的试验不能“确定杂种后代中所出现的不同类型的数目, 或确切地将这些类型按不同的世代加以整理, 或明确地确定它们的统计学关系”. 就第三点而言, 几乎不能认为 Galton 的工作失败了, 但他所选材料的性质注定他在另外两个方面不可能成功. Galton 大量应用人类的资料, 由于家系很小且从遗传学上讲那些先代是不能肯定的, 于是带来了相当多的困难. 但是, 从遗传规律的观点看, 注定这项工作要失败的还是他选择了数量性状, 如人的身高. 这些性状在两个极值之间表现连续变异, 任何家系或群体, 中间的表现类型最为普遍, 出现的频率向两极逐渐减少(见图2). 不同表现级别的频率分布有时非常接近正态曲线, 如人的身高. 但是, 虽然有时它们的大致形状还是相同的, 但与其精确的形式却并不一样, 如有时是非对称的. 简单的孟德尔比例及遗传结构和遗传传递的颗粒性(即非连续性)的清楚含意, 在于他利用了根据其表现能将个体毫不含糊地分为几组(通常两组)的那些性状, 这对连续变异来说是不可能的. 事实上, 孟德尔在他的材料中故意忽视了连续变异, 大概是他认识到了这种变异会给分析带来混乱.

然而, 这种连续变异是完全不能忽视的, 达尔文曾经强调微小变异的累积在进化中的重要性. 观察任何现存的物种, 尤其是我们最熟悉的人类, 都表明个体间的大部分变异是连续变异. 因此, 连续变异的遗传问题向遗传学家展开了挑战, 在生物统计学上更是如此, Galton 和 Pearson 已经证明这类变异至少有一部分是能遗传的, 尽管他们没有发现其遗传方式. 无论是 Galton 方法还是孟德尔方法, 它们都不能单独地解决这个问题. 了解连续变异有待于遗传学方法和生物统计学方法的结合, 因为二者能相互弥补彼此的不足. 遗传学为我们提供了分析的原理, 统计学为我们提供了处理连续变异的方法, 即用一种可进行有效分析的形式来表示连续变异.

但是, 孟德尔工作一被重新发现, 生物统计学家和孟德尔主义者就发生了争论, 阻碍了这两门学科的结合. 关于连续变异与非连续变异在进化中的重要性的不同观点加剧了这一现象, 双方主要代表人的争执致使分歧日益加深. 当时, 企图调解这两种观点对任何一方来说, 都是不受欢迎的. 分歧的发生似乎是双方都不了解孟德尔的因子和结

果、基因型和表现型之基本区别的全部含意。生物统计学家似乎认为连续的体型变异 (somatic variation) 就意味着连续的遗传变异, 而孟德尔主义者则似乎认为除了明显的非连续体型变异外, 非连续的遗传变异与其他任何变异都不相容。实际上, de Vries 认为表型变异的连续性乃是不能遗传的标志。

因此, 必须采取两个重要的步骤才能使统计学方法和遗传学方法结合起来。1909年, Johanssen 发表了《遗传学的基本原理》一文, 论述了他建立纯系理论的菜豆试验, 尤其是他指出了他所研究的粒重的变异是遗传因素和非遗传因素共同作用的结果, 而且它们的作用是同一数量级的, 并且除了繁殖试验外, 别无其他办法区分这二者对变异的贡献。因此, 基因型和表现型的关系更为明确了。环境的作用可能掩盖基因型的非连续性作用, 从而使得表型呈现连续变异。

同年, 另一个遗传学家, 斯堪的纳维亚的 Nilsson-Ehle 采取了另一步骤。他发现在

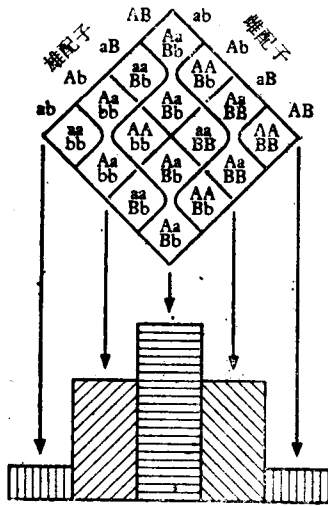


图1 多基因 (即多因子) 学说。两个等效、累加、无显性的基因在忽略非遗传变异的情况下, F_2 代的表型分布。表型表现与基因型中大写字母的个数成比例。三对这样的基因有七种表现型, 四对基因有九种表现型, k 对基因则有 $(2k + 1)$ 种表现型。

小麦和燕麦中有若干作用非常相似而又不完全相同的遗传因子。例如, 小麦的红粒对白粒就有三种这样的因子。其中每种因子单独分离时, F_2 代都产生 3 红 : 1 白的比例, 两种因子一起分离时, 产生 15 : 1 的比例, 3 种因子一起分离则产生 63 : 1 的比例。种植 F_3 家系可以证明 F_2 代红粒植株的遗传组成是各种各样的, 有些 F_3 家系产生 3 红 : 1 白, 有的 15 红 : 1 白, 有的 63 红 : 1 白, 还有的全为红色。不同因子所产生的红色植株之间没有发现颜色差异, 当然在红色的深浅上有些不同, 但是这种差别似与因子数有关, 而与特定的因子并无联系。第一级红色可由 $Aabbcc$, $aaBbcc$ 和 $aabbCc$ 这三种基因型产生, 第二级红色可由 $AAbbcc$, $aaBBcc$, $aabbCC$, $AaBbcc$, $AabbCc$ 和 $aaBbCc$ 这六种基因型产生, 余类推。因此, 似乎不同的因子有相同的作用, 而且作用是累加的, 至少在某种程度上是如此。

小麦和燕麦中的这些因子的效应如此之大, 足以进行孟德尔式的分析。但 Nilsson-Ehle 认为, East 也独自认为, 单个效应较小且相似的因子, 若有很大的数目在分离, 则可以用来解释连续的数量变异。每个因子都按孟德尔方式遗传, 其变化是非连续的, 即质量性质的。若有许多这类作用相似而且累加的因子, 则可产生许多不同的剂量, 其中间的那些类型最多 (图 1)。由于表型表现与因子剂量成比例, 所以变异是数量性质的, 也可能符合 Galton 频率曲线, 而且可能几乎是连续的。非遗传因素的作用使得完全连续, 当然也可能使得不同基因型的表型范围相互重叠。

在其后的十年里, 多因子假说 (当时这样称呼) 被若干学者应用于各种生物, 特别值得提出的是 East 及其同事和 Fisher。East 及其同事指出烟草和玉米的许多连续变异性状的遗传完全能用这一观点来解释 (如 East, 1915; Emerson 和 East, 1913)。Fisher

进一步把生物统计学和遗传学统一为一体，他证明生物统计学家的结果，尤其是他们业已发现的人类亲属之间的相关，完全符合这种新观点(Fisher, 1918). Fisher 利用生物统计学家的资料证明了多因子也存在显性作用，并且首次尝试将连续变异分解为他根据多因子假说所期望的几个分量。

2. 多基因 的 分 离 和 连 锁

多因子假说有两个基本的特点：一是支配因子(即基因)按孟德尔方式遗传，二是它们对所研究的性状作用相似、相互补充且相对于非遗传变异，或至少是相对于总变异其效应较小，因此在表型分布中不能分辨出非连续性。于是，非连续的、定量的基因型变异就可能产生光滑的、连续的表型变异。

在以这些多因子或多基因体系为出发点时，有一个明显的障碍。这些结构基因的效应如此相似，而且又特别容易被非遗传因子模拟，因此使得这些基因在多基因体系中不能逐个地加以辨认。既然这些基因不能用简单的孟德尔方法来研究，那么我们怎样肯定它们的确位于染色体上，而且依孟德尔方式遗传呢？

在消极方面，有正反交的证据。虽然某些假定受多基因控制的连续变异性状的正反交有时有一点差异，但是并不比非连续变异性状更为常见。因此，双亲对于子代基因型的贡献一般是相同的，如核遗传所期望的一样，并不是象其他遗传方式所期望的双亲作用不等。

但是，还有更为积极的证据。核基因有两个基本特征：即分离和连锁。尽管所讨论的基因的分离或连锁都不能用通常的方法来观察，但用其他方法可作一些必要的检验。

如果采用两个近交的、且几乎是稳定遗传(true-breeding)的不同品系，那么它们及其 F_1 代的变异实际上仅仅是非遗传因素的作用。但在 F_2 代，亲本间有差异的核基因将发生遗传分离，由此产生的遗传变异便增加到非遗传变异上，所以 F_2 代的变异比亲本和 F_1 代的都大，其频率分布更宽更平。而且，正如孟德尔所指出的一样，每个座位的基因在一半的 F_2 代个体中是纯合的。 F_3 家系仍然发生分离，但平均而言只有一半的基因对在分离。因此， F_3 家系的平均变异介于 F_2 与亲本和 F_1 的变异之间，但 F_3 家系本身之间也有差异，有的家系的方差接近于 F_2 ，有的家系的方差接近于亲本和 F_1 ，更多的则处于中间状态。同时，使 F_2 代个体有差异的纯合基因会引

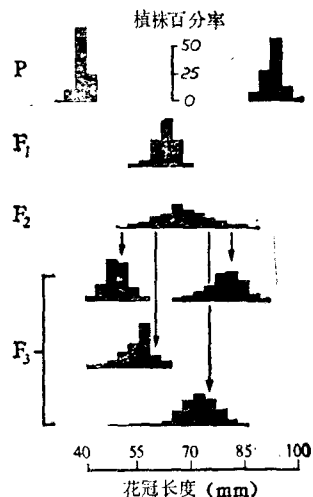


图2 长花烟草(*Nicotiana longiflora*)花冠长度的遗传(East, 1915). 为了论述的方便，其结果以个体落在各组的频率表示，组距3mm，且以34, 37, 40mm等为组中值。这种分组完全是人为的，因而其明显的非连续性是不真实的。因为花冠长度的变化实际上是连续的。 F_1 和 F_2 的均值介于双亲之间。4个 F_3 家系的均值与形成这些家系的 F_2 单株的花冠长度相关。如箭头所示。亲本和 F_1 的变异都是非遗传的，因此，小于 F_2 代的变异。这表明该组合中有关基因的分离产生了额外的变异。平均而言， F_3 代的变异小于 F_2 代，但比亲本和 F_1 的变异要大。不同的 F_3 家系，其值有所不同。这与分离基因数的多少有关。

起 F_3 家系平均表型的差异, 因而 F_3 家系的均值与 F_2 亲代的表型有相关性. 甚至当亲本品系并非十分稳定地遗传时, F_2 代的变异一般(但不一定)也大于亲本或 F_1 .

因此, 在杂交后不同世代的相对变异中, 可以找到所需的检验分离的方法. 可以说只要做了一次严格的检验和做了大量的检验, 那么其结果就会和核遗传所期望的一样. 图 2 给出了一个典型的例子.

核基因的第二个特性是连锁. 测定连锁有两种方法, 一是寻找数量基因(如果按它们决定的多基因变异来命名, 则应称多基因)与能用孟德尔方法研究的主基因之间的连锁; 二是寻找多基因本身之间的连锁.

Sax(1923)报道了第一个多基因与主基因有明显连锁的例子. 他用一个有色的菜豆 (*Phasolus vulgaris*) 品系与另一个白色的小粒品种杂交. 种子大小本身是一个连续变异的性状, 但已证明色素是单基因差异, F_2 代产生有色籽粒与白色籽粒的植株比为 3 : 1. 借助 F_3 代, F_2 代有色籽粒植株又可进一步分为纯合子和杂合子两类. 对 PP, Pp 和 pp (P 有色, p 无色) 这三类 F_2 植株的种子称重, 平均粒重列于表 1.

表 1 菜豆 F_2 代的粒重 (Sax, 1923)

株 数	粒 色 基 因 型	平 均 粒 重 (cg)
45	PP	30.7 ± 0.6
80	Pp	28.8 ± 0.3
41	pp	26.4 ± 0.5

标准误差表明粒重差异显著. 和在亲本中的情况一样, P 与大粒、p 与小粒相联系. 事实上, 平均粒重与等位基因 P 的数目基本上成比例.

当然, 这还不能最后肯定控制粒重的一个或几个多基因与控制色素的主基因有连锁, 因为这种效应也可能由 P 基因本身的多效作用所致. 但是, 其他一些试验排除了这种可能. Rasmusson(1935)研究了若干豌豆杂交组合开花期的变异. 开花期以与每年种植的若干对照品种的平均开花期的离差表示, 以天计. 正离差表示比对照品种迟开花, 负离差表示比对照品种早开花.

以 Rasmusson 试验中的一个杂交组合为例. 有色花品种 Gj 的平均开花期为 8.5 天, 而白花品种 Bism 为 -9.3 天. 有色花对白花决定于一个主基因 A-a. 这两个品种的 F_2 代中, 有色花植株的平均开花期为 5.37 ± 0.31 , 白花植株为 2.11 ± 0.76 , 差异达显著水平, 且有色花植株开花迟于白花植株, 正如根据亲本所期望的那样. F_2 代的差异小于亲本的差异, 这表明色素基因与控制开花期的多基因体系的联系并不是完全的.

到此为止, 所有的结果都与菜豆试验相同, 但是在此之前曾经做过这一杂交, 且从中选出了一个早开花的有色品系(HRT-II), 其平均开花期几乎和 Bism 一样早, 为 -6.1 天. 在 HRT-II $\times$ Bism 的 F_2 代中, 有色个体的平均开花期为 -7.97 ± 0.36 , 白色个体为 -8.30 ± 0.81 , 开花期差异与颜色有关的现象消失了. 因此, 原组合的差异肯定是由于一个或几个控制开花期的基因与控制色素的主基因相连锁所致. HRT-II 含有携带 Gj 的颜色基因和 Bism 的一个或几个早开花基因的重组染色体,

为了使本例完整起见, 在HRT-II与一个迟开花的白花品种St杂交中, 可以观察到F₂代有色花植株的平均开花期为 -1.24 ± 0.20 , 白花植株为 1.63 ± 0.23 , 在此, 这种关系的逆转正是连锁所期望的。

表2 豌豆的开花期 (Rasmusson, 1935)

组 合	F ₂ 代植株的平均开花期		开花期的差异 (A-a)
	有色 (A)	白色 (a)	
Gj × Bism	5.37	2.11	3.26
HRT-I × Bism	-7.97	-8.80	0.83
HRT-I × St	-1.24	1.63	-2.87

已有不少作者报道了主基因与控制连续变异的多基因连锁的事例, 但其中绝大多数没有用证明发生重组而排除主基因多效作用的可能性。黑尾果蝇的所有染色体都可用主基因来标记, 而且已经证明每条染色体都载有影响单个连续变异性状 (如卵的大小) 的多基因 (Warren, 1924)。在这些试验中, 通过比较若干未标记的染色体与它们相应的标记测验系染色体 (tester chromosome), 也证明其差异不可能由主基因所造成, 说明必定有多基因在起作用。实际上, 三条大染色体中每条染色体上的基因对待测品系间的差异所作的贡献可加以分析。Mather (1942) 给出了一个染色体分析 (chromosome assay) 的实例, 但是这一方法还是用 Mather 和 Harrison (1949) 的较为深入的试验资料来说明。

该试验研究了12个果蝇品系中影响腹部刚毛数这一连续变异性状¹⁾的基因在不同染色体之间的分布。其中 Or 和 Sk 这两个品系是其余 10 个品系的亲本, Or 本身是一个纯系。这 10 个品系乃是通过各种方式由 Or 和 Sk 杂交选择而来。10 个选系由号码区分, 如表 3 所示, 该表还给出了各品系雌蝇的平均刚毛数。分析中未包括雄蝇的刚毛数是因为雄蝇只有一个 X 染色体, 于是染色体分析所进行的比较仅限于常染色体, 而雌蝇不仅可以比较常染色体, 还可以比较性染色体。

每个品系的雄蝇与结构为 CIB/+; CyL⁴/Pm; H/SbIn₃ (R) Mo 的共同测验系的雌蝇杂交, 从 F₁ 中选 CIB/+; Pm/+; SbIn₃ (R) Mo/+ 类型的雌蝇与待分析的亲本品系中的雄蝇回交。因此, 来自测验系的三条大染色体可由它们各自的显性标记基因加以分辨。而且, 测验系染色体的倒位可以降低来自测验系的染色体与来自待分析品系的同型染色体之间的重组, 所以每个染色体完全可以视为一个遗传单位。可以肯定, 当 Pm 倒位使第二染色体的重组降到忽略不计的程度时, X 染色体的 CIB 倒位内的双交换重组极少, 而 8 (R) Mo 倒位使得第三条染色体的重组增多。然而, 第四条小染色体未加以标记, 所以本试验也未加研究, 但是我们将会看到, 第四条染色体的重组和分离对分析结果的有效性影响不大。

F₁ 代与试验品系回交的雌蝇分为八组, 每组可以根据它所携带的标记基因加以识

1) 采用 Grüneberg (1952) 的术语, 更准确地说是“准连续变异”, 因为刚毛数必须是整数, 不可能为分数。撇开这种限制造成的非连续性, 就该性状的性质而言, 其分布是连续的, 并且是正态的。

表3 黑尾果蝇的染色体分析 (Mather 和 Harrison, 1949)

品系	刚毛数	+ 和B, Pm, Sb间的差异		染色体的效应			总和	与Or (43,53)比较
		A	B	X	I	II		
Sk	37.63	-9.0	-5.6	-1.85	-1.83	-0.80	-4.48	-5.90
1	36.00	-6.3	-4.9	-0.54	-1.59	-0.98	-3.11	-7.53
2	37.04	-6.6	-6.0	-3.09	-1.67	-0.81	-5.57	-6.49
8	44.35	-2.1	-1.0	0.15	-0.21	0.23	0.17	0.82
4	50.65	0.6	3.5	2.15	-0.57	3.21	4.79	7.12
5	52.26	2.3	3.5	1.33	-0.14	3.01	4.20	8.73
6	52.60	2.0	3.7	2.17	0.01	2.80	4.98	9.07
7	59.53	5.0	6.0	1.96	2.47	3.10	7.53	16.00
8	63.35	8.8	7.0	1.83	2.69	4.16	8.68	19.82
9-1	59.19	6.6	6.2	1.15	2.65	3.62	7.42	15.66
9-2	70.25	13.4	11.6	2.17	2.22	8.09	12.48	26.72

A = 品系与 F_1 的差异, B = 两组回交之间的差异。

别。若用 T 表示来自测验系的染色体, 用 L 表示来自待分析品系的染色体, 那么这八个组的染色体组成如表 4 所示。刚毛数以每组中五个雌蝇的最大数计, 通过比较可以求得 X、I 和 II 这三条染色体各自的 L 染色体与 T 染色体产刚毛能力的差异, 其结果亦列于表 4。当然, 所用的比较是方差分析中的正交比较, 而实际上 Mather 和 Harrison 就是用这些比较而导出方差分析。但是, 我们将把精力集中于线性比较, 不计算染色体间互作效应的估值, 尽管这些估值可以求得。实际上, Mather 和 Harrison 作过讨论。

表4 Mather 和 Harrison 的染色体分析中标记基因的含义

组别	表现型	染色体的来源			染色体效应比较		
		X	I	II	X	I	II
1	B Pm Sb	T, L	T, L	T, L	-	-	-
2	B Pm	T, L	T, L	2L	-	-	+
8	B Sb	T, L	2L	T, L	-	+	-
4	B	T, L	2L	2L	-	+	+
5	Pm Sb	2L	T, L	T, L	+	-	-
6	Pm	2L	T, L	2L	+	-	+
7	Sb	2L	2L	T, L	+	+	-
8	野生型	2L	2L	2L	+	+	+

T, L = 一条染色体来自测验系, 另一条来自待分析品系。

2L = 两条染色体都来自待分析品系。