

全国高等农业院校教学参考书



植物遗传学教学参考丛书

植物的近交、远交 和随机交配

尹承侑 编著

农业出版社

全国高等农业院校教学参考书

植物遗传学教学参考丛书

植物的近交、远交和随机交配

尹承侑 编著

农 业 出 版 社

封面设计 陈 英

Q943

4.8A

《植物遗传学教学参考丛书》书目

- | | |
|---------------|-------|
| 遗传的细胞学基础 | 季道藩编著 |
| 基因的重组连锁和交换 | 潘家驹编著 |
| 染色体结构的变异 | 丁巨波编著 |
| 植物数量性状的遗传 | 马育华著 |
| 非整倍体的遗传及其利用 | 刘大钧编著 |
| 多倍体的遗传及其利用 | 鲍文奎编著 |
| 植物的近交、远交和随机交配 | 尹承岱编著 |
| 遗传的分子基础 | 米景九编著 |
| 细胞质遗传 | 戴景瑞编著 |
| 遗传与发育 | 许启凤编著 |
| 遗传资料的统计分析 | 盖钧镒编著 |
| 遗传学实验技术 | 余毓君编著 |

全国高等农业院校教学参考书

植物遗传学教学参考丛书

植物的近交、远交和随机交配

尹承岱 编著

• • •

责任编辑 徐建华

农业出版社出版 (北京朝阳区枣营路)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092mm32开本 5.75印张 1插页 128千字

1991年5月第1版 1991年5月北京第1次印刷

印数 1—2,000册 定价 1.60元

ISBN 7-109-01579-3/Q·74

丛 书 前 言

遗传学是生物科学中一门基础理论科学。近百年来,特别是50年代以来,它广泛采用近代化学、物理和数学的新成就、新技术和新的仪器设备,取得了划时代的进展,并使它的研究提高到分子水平,成为探索生命本质的前沿学科。遗传学在应用上不仅是指导植物、动物和微生物育种工作的理论基础,而且对于医学和人民保健等方面具有密切的关系。

遗传学在高等农业院校的教学计划中是一门重要的专业基础课程,是为植物遗传育种和有关学科打基础的课程。为了加深和拓宽遗传学教学和实验内容,丰富和补充遗传学的理论知识和操作技能,有必要围绕遗传学教材提供一系列有关的参考丛书。因此,1981年8月农业部教育局在山东泰安召开的“全国农业、林业、农垦院校遗传学研讨会”上,讨论决定组织编写《植物遗传学教学参考丛书》,由十二位教授、专家分别担任编写任务。1988年全国高等农科本科“八五”教材建设规划中已正式将该丛书列为指令性教材。

这套丛书共12本,内容包括经典的遗传理论和分子遗传、核外遗传等,并尽量结合育种的应用。可作为高等农业院校在植物遗传育种教学中的补充参考教材,亦可作为从事这方面研究的科技工作者的参考书籍。

由于系列丛书的编写缺乏经验和水平有限,编写内容上也一定存在缺点和错误,请读者提出意见和批评,以便今后改正和修订。

主 编 丁巨波

副主编 李道藩 许启凤

前 言

本书是《植物遗传学教学参考丛书》之一，着重论述高等植物在不同交配情况下的遗传变异特点。

交配是生物有性生殖的主要方式，也是研究生物遗传变异的重要途径。为了使本书适用于农学类有关专业普通遗传学教学参考的需要，在编写内容上首先注意了既要保持与普通遗传学的联系，又要避免其重复，力求在普通遗传学所涉及的有关交配内容的基础上，进行补充和延伸；同时还注意了联系生产实际，着重阐述遗传理论用于品种改良的基本原则和途径。本书尽量引述了高等植物的资料，也适当兼顾了其他生物类型。

本书共8个部分，大致分属于5个方面。第一部分是独立遗传和连锁遗传有关重组的内容作了适当延伸和补充；第二、三、四部分即近交系统，属同系交配体系；第六部分即远交系统，属异系交配体系，至于异系交配体系中有关种内杂交的内容，因在普通遗传学和本书的第一部分已有阐述，故不再重复；随机交配和交配在生物进化中的作用，分列为本书的第五和第七部分，对这两部分的内容也在普通遗传学的基础上进行了适当延伸和补充。

编写过程中，承蒙丁巨波教授热情地提出了若干指导性意见，并对全文作了修改，还承蒙季道藩教授审阅了全文，提出了许多宝贵意见；书中的全部插图由王用芳同志绘制，于此一并谨表深切的感谢。

由于编者业务水平的限制，本书内容一定存在许多缺点或错误，谨希读者批评指正。

编 者

目 录

导言	1
一、交配与重组	3
(一) 交配与独立遗传的基因重组	3
(二) 交配与连锁遗传的基因重组	10
(三) 根据 F_2 群体的分离资料计算重组率	21
(四) 性状间相关遗传形式的分析与论证	25
二、自交与纯系	33
(一) 自交后代的表现型特点	33
(二) 二倍体自交后代的基因型变化	36
(三) 同源多倍体自交后代的基因型变化	43
(四) 植物纯系的建立	50
(五) 自交不亲和性	53
三、回交的理论与实践	58
(一) 回交的意义与作用	58
(二) 影响回交的因素	66
(三) 不同形式的回交与品种改良	70
(四) 回交与染色体的替换或附加	75
(五) 末次回交子代的自交与选择	81
四、近亲交配系统及其度量	83
(一) 全同胞交配	83
(二) 半同胞交配及其他	86
(三) 近交程度的度量	91
(四) 亲缘系数	99
(五) 近亲交配与品种改良	100

五、随机交配.....	104
(一) 群体的遗传组成	104
(二) 哈德—魏伯格遗传平衡法则	107
(三) 遗传平衡法则的扩展与应用	115
(四) 影响群体遗传平衡的因素	121
六、远缘杂交.....	135
(一) 远缘杂交的不亲和性	135
(二) 远缘杂种的不育性	141
(三) 远缘杂交中染色体的转移	148
(四) 远缘杂种的遗传行为	151
七、交配与进化.....	155
(一) 生物进化及其研究	155
(二) 渐渗杂交与新种型的形成	156
(三) 染色体倍性化与物种形成	160
(四) 物种形成中染色体倍性化的验证	164
(五) 影响交配在生物进化中发挥作用的因素	167
主要参考文献.....	171

导 言

交配是生物有性生殖的主要方式，也是研究生物遗传变异的重要途径。高等生物由于性器官的着生形式不同，交配方式多种多样。例如有外生殖器的哺乳动物，无外生殖器的爬行类动物和鸟类，以及雌雄同体的动物如蚯蚓等，它们的交配方式各具特点。在高等植物方面，雌雄异株和雌雄异花同株的植物通过异花传粉进行受精，而雌雄同花的植物则多通过自花传粉进行交配，其中也有异花传粉交配的。

高等生物的交配方式尽管多种多样，但根据交配中参与受精的两性配子的来源和性质，可将其分别归类为近交和远交两个系统。近交系统是指血统或亲缘关系很近的两个体间的交配，例如亲裔之间的交配，同样亲本后裔之间的彼此交配，以及同一亲族的个体间相互交配等等。所以各种类型的近亲交配均归属于近交系统之内；近交系统也称为同系交配体系。远交系统是指没有相近亲缘关系的、不同家系的两个体间的交配，所以远交系统也称为异系交配体系，一般所说的亚种间、种间以及属间的远缘杂交都归属这一交配系统的范围。

就亲缘关系讲，近交和远交都各有程度的不同。所以从遗传组成相异的程度讲，近交和远交之间並沒有绝对的界限。但必须说明的是，交配和杂交虽有密切关系，但不是同一个概念。一般来说，两个基因型不同的个体间的交配就叫杂交，例如 $AA \times aa$ 、 $Aa \times AA$ 、 $Aa \times aa$ 等。所以远交系统中的

各类交配都是杂交，而近交系统中的各类交配则不然，它包含着杂交性质的交配，但也有的交配类型不是杂交。例如，自花受精和纯系内的交配就不是杂交，而且自花受精则是典型的极端近亲交配。

实践表明，亲缘远近不同的个体之间进行交配，或相同的亲本采取不同的交配方式，由其产生的后代，在各世代间则分别表现各自不同的遗传变异特点。因此，交配不仅是研究生物遗传变异的重要手段，也是人们改良动植物品种被普遍和经常应用的主要手段之一。在动植物品种改良中，通过各种方式的近交（包括自交），可获得具有有益经济性状的基因型纯合个体；通过杂交，可产生杂种优势，也可获得性状优良的重组型个体；如果隐性基因控制的性状不但无益，而且有害时，通过杂交，由于等位基因的杂合，可使由隐性基因控制的该种性状不得表达

一、交配与重组

遗传物质的突变是生物体可遗传变异的最初来源。这种突变对只能进行无性繁殖的生物来说，它是产生可遗传变异的重要来源。但对那些能进行有性繁殖，或既能进行有性繁殖又能进行无性繁殖的生物来说，除通过突变产生可遗传变异之外，不同基因型个体间的交配即杂交，则是产生可遗传变异的一个极其普遍而重要的方式；这种方式是在减数分裂中，通过独立遗传基因的重组和连锁遗传基因的交换和重组而实现的。

(一) 交配与独立遗传的基因重组

染色体是基因的载体，控制生物体性状的基因位于染色体上。生物界自然存在的动物都是二倍体，自然存在并依靠有性繁殖的植物或是二倍体，或是异源多倍体，它们的染色体数不管是多少，都是成对存在的。独立遗传基因是指这一对同源染色体上所载基因与另一对同源染色体上所载基因之间的遗传关系，亦即非同源染色体所载基因之间的遗传关系。再则，载在一对同源染色体上的不同基因(连锁遗传基因)之间的重组率达到50%时，它们的遗传也表现为独立遗传的形式，关于这个问题将另有交待。

1. 独立遗传基因的重组及其细胞学基础 既然同源染色体在体细胞内是成对的，因而控制单位性状遗传的基因也是成对的。任何生物体都分别具有各自的许多单位性状，例如控制普通小麦(*Triticum aestivum* $2n=21II$) 芒型和颖色这两个单位性状的两对等位基因A—a和B—b，它们分别

载在非同源的两对染色体上。其中以A和a分别代表无芒和有芒的基因；以B和b分别代表红颖和白颖的基因。如果以无芒、红颖纯合体（19Ⅱ + A//A B//B）小麦株与有芒、白颖纯合体（19Ⅱ + a//a b//b）小麦株杂交，获得了F₁代杂种（19Ⅱ + A//a B//b）。当F₁代杂种产生配子时，A//a和B//b这两对染色体都要在减数分裂的第一后期分

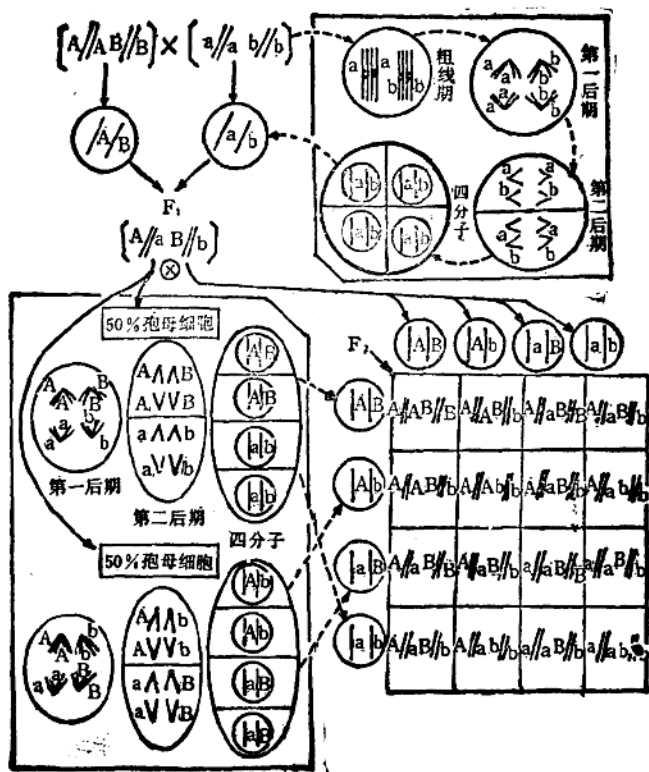


图1-1 两对染色体上的两对等位基因独立遗传示意
(引自丁巨波, 遗传学讲义, 40页)

离。有两种分离的可能性：一种是，在一些性母细胞内可能按 $(A/B/)$ 和 $(a/b/)$ 的组合分离，最后产生 $(A/B/)$ 和 $(a/b/)$ 两种亲型配子，比例是 1:1；再一种是，在另一些性母细胞内可能按 $(A/b/)$ 和 $(a/B/)$ 的组合分离，使两个亲本的染色体进行重组，最后产生 $(A/b/)$ 和 $(a/B/)$ 两种重组型配子，比例也是 1:1。由于 F_1 的每个性母细胞发生这两种分离的机会相等，所以 F_1 代产生的 $(A/B/)$ 、 $(A/b/)$ 、 $(a/B/)$ 和 $(a/b/)$ 4 种配子数也就相等。不管它们的绝对数是多少，相对的比例数总是 1:1:1:1。雄配子如此，雌配子也是如此（图 1—1）。

从图 1—1 看出， F_1 的雌性配子和雄性配子由于都是同样的 4 种，而且 4 种配子的数量也相等，所以当 F_1 植株自交时，每种雌性配子都有同等的机会和每种雄性配子受精，产生 16 个基因型组合 (4×4) 的 F_2 植株，归纳为 9 种基因型，各种基因型所占比例分别为 1:1:1:1:2:2:2:2:4。

由于等位基因之间和非同源染色体上的非等位基因之间相互作用性质的不同，图 1—1 所示 F_2 的表现型则分别呈现为不同的遗传形式：如等位基因之间为完全显性的关系，则服从于 $(3:1)^n$ ， n 代表杂合等位基因对数 ($n=2$)；如等位基因之间为不完全显性的关系，则基因型与表现型一致，即 1:1:1:1:2:2:2:2:4。在这里还需要进一步说明的是：如果非同源染色体上的两对非等位基因共同控制着同一单位性状，由于两对非等位基因之间互作性质的不同， F_2 代同样的 9 种基因型，却出现各种不同比例的表现型；如果控制同一单位性状的两对非等位基因之间不存在相互作用，对性状发育所起的作用又为累加效应时， F_2 的表现型则服从于二项式公式，即 $\left(\frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a\right)^{2n}$ 。

综上所述，说明由基因型不同的个体进行交配，对获得的杂种通过染色体间基因重组，既可获得亲型个体，也可获得将双亲性状结合在一起的重组型纯合个体。所以有性杂交既是研究遗传的主要手段，也是改良动植物品种的有效途径。但是，利用有性杂交研究生物体的遗传时，杂种后代各种表现型的实际观察值与理论值之间常常是不完全一致的，因而就提出了对杂种后代表现型理论符合度的估量问题。

2. 杂种后代表现型理论符合度的估量 利用有性杂交的方法研究生物的遗传时，照例是使表现型不同的两个纯合体的亲本杂交，观察记载子一代 (F_1)、测交子代 (F_1) 或子二代 (F_2) 群体的表现型，取得双亲不同表现型在 F_1 (或 F_2) 群体内再次出现的频率，即观察值。根据这个观察值，提出一个关于某个或某些单位性状遗传属性的理论推断，及其相应的理论估算值。如果理论估算值与观察值之间完全一致，即可直接肯定某个或某些单位性状是按理论推断的属性遗传的。但是，理论估算值与观察值之间完全一致的情况是很少出现的，一般的情况都是两者之间多少有些偏差。因此必须用统计学方法，确定产生偏差的原因：一种可能是理论推断与实际结果所反映的遗传属性根本无关，从而导致了两者之间出现了偏差；另一种可能是两者所反映的遗传属性相符，偏差是偶然因素造成的。这就产生了如何正确估量偏差的根源是属于哪一种可能性的问题。方法很多，下面仅介绍其中的两个，即标准误差法和卡平方法。

(1) 标准误差法 当杂种 (F_1 或 F_2) 群体不超过两种表现型时，可应用标准误差法。假设某杂种子代群体的几个个体中，某单位性状的某一性状的个体数为 P_1 ，其相对性状的个体数为 P_2 。在确定这个观察值是否符合某种理论推断时，先按理论推断求出杂种子代群体的 n 个个体中，该单位性状

的某一性状的理论个体数 T_1 ，及其相对性状的理论个体数 T_2 。P与T之间的偏差值越小，表示理论推断越符合实际结果；P与T之间的偏差值越大，表示理论推断越不符合实际结果。偏差值以D代表。为要确定D值小到或大到什么程度，就可以认为理论推断与实际结果相符或不符，那就必须先算出理论推断的标准误差（S.E）。

$$S.E = \sqrt{\frac{T_1 \times T_2}{n-1}}$$

有了标准误差，就可用它去除偏差（D/S.E）。如果所得的商数大于2.0时，表示理论推断与实际结果之间差异显著，即理论与实际不符，这就必须提出另一个理论推断来估量这个实际结果；如果D/S.E所得的商数小于2.0时，表示理论推断与实际结果之间差异不显著，即理论与实际相符，其偏差是偶然影响因素造成的，于是这个理论推断也就确立了。具体示例如下：

在小麦杂交试验中，以纯合无芒小麦与纯合长芒小麦杂交， F_1 植株全为无芒，在 F_2 的633株中，无芒者489株（ P_1 ），长芒者174株（ P_2 ）。根据这个小麦 F_2 群体植株芒型的实际表现，人们自然地就会想到小麦芒型的差异，是由一对具有显性和隐性差别的等位基因控制的。如果这个认识是对的， F_2 群体芒型的分离比例应该是3:1。将 F_2 群体的633株按3:1的理论比例分配，则：

$$T_1 = 3 \times (663/4) = 497.25$$

$$T_2 = 663/4 = 165.77$$

$$D = T_1 - P_1 \text{ (或 } P_2 - T_2) = 497.25 - 489 = 8.25$$

$$S.E = \sqrt{T_1 \times T_2 / n - 1} = \sqrt{(497.25 \times 165.75) / 663 - 1} \\ = \sqrt{124.5} = 11.15$$

$$D/S.E = 8.25 / 11.15 = 0.74$$

由于 $0.74 < 2.0$ ，这表明理论与实际相符，即小麦无芒性状由显性基因控制，长芒性状由前者的等位隐性基因控制的认识是正确的。

(2) 卡平方 (χ^2) 法 当杂种 (F_1 或 F_2) 群体的表现型多于两组时，可用卡平方法。假设某 F_1 或 F_2 群体的 n 个个体中，各组表现型的实际个体数分别为 P_1 、 P_2 、 P_3 、…… P_m ，而根据理论推断估算的理论数分别为 T_1 、 T_2 、 T_3 、…… T_m ，则：

$$\chi^2 = \frac{(P_1 - T_1)^2}{T_1} + \frac{(P_2 - T_2)^2}{T_2} + \frac{(P_3 - T_3)^2}{T_3} + \dots + \frac{(P_m - T_m)^2}{T_m} = \sum \left[\frac{(P - T)^2}{T} \right]$$

从上式可知，当实际观察值与理论估算值完全相符时，由于 D (偏差) = $P - T = 0$ ，所以 $\chi^2 = 0$ 。但是， $P = T$ 的情况是很难出现的，一般都是 P 与 T 之间存在或大或小的偏差 (D)，即 χ^2 值一般都大于零。 P 和 T 越接近， D 值越小， χ^2 值也越小； P 和 T 相差越远， D 值越大， χ^2 值也越大。

根据 χ^2 值估量实际结果与理论推断之间的符合度，需要借助于统计学中的“ χ^2 值的 P 值表” (附表 I)。 P 值表内的“自由度”为子代群体内表现型组数 (N) 减一，即 $N - 1$ 。在统计学中把 P 值小于 0.05 作为差异显著的最低标准。这意味着，假定同样的杂交试验进行 100 次，将每次杂交的实际结果都与同一个理论推断比较，倘若 100 次比较都表现与这次比较一样的偏差的话，其中只有 5 次是由于偶然因素造成的，却有 95 次则是由于真实的差异。既然如此，那就必须认为理论推断与实际结果之间的差异是显著的，即理论推断不符合实际结果。所以在遗传学研究中，就把 P 值大于 5% 作为理论推断与实际结果相符的最低标准。

为了说明 χ^2 法在遗传学研究中的应用，以穗部无芒、红颖的纯合型小麦与长芒、白颖的纯合型小麦杂交的试验结果为例，作如下估量。该杂交试验的 F_1 植株全为无芒、红颖，在 F_2 的 537 株中：无芒、红颖 299 株 (P_1)

无芒、白颖 97 株 (P_2)

长芒、红颖 105 株 (P_3)

长芒、白颖 36 株 (P_4)。

根据上述实际观察值，人们首先想到的理论推断是，小麦穗部的这两个单位性状可能由两对分别具有显性和隐性差别的独立遗传基因所控制，因此， F_2 群体呈现的分离比例理应为 9:3:3:1。果真如此，则：

$$T_1 = 9 \times (537/16) = 302.0625$$

$$T_2 = 3 \times (537/16) = 100.6875$$

$$T_3 = 3 \times (537/16) = 100.6875$$

$$T_4 = 537/16 = 33.5625。$$

按照 $\chi^2 = \sum \left\{ \frac{(P - T)^2}{T} \right\}$ 的公式，于是，

$$\begin{aligned} \chi^2 &= (299 - 302.0625)^2 / 302.0625 \\ &\quad + (97 - 100.6875)^2 / 100.6875 \\ &\quad + (105 - 100.6875)^2 / 100.6875 \\ &\quad + (36 - 33.5625)^2 / 33.5625 \\ &= 1.0612 \end{aligned}$$

查“ χ^2 值的P值表”。当 $\chi^2 = 1.0612$ ， $N - 1 = 4 - 1 = 3$ 时，P值在 0.70 至 0.80 之间，该值大于 0.05。

既然 $P > 0.05$ ，说明P与T之间的差异不显著，即理论推断与实际结果相符。这就说明了小麦穗部的无芒或长芒这个性状和颖的红色或白色这个性状是分别由两对独立遗传基因所控制，而且无芒基因是长芒基因的显性，红颖基因是白