

高等林业院校交流讲义

树木育种学

(只限学校内部使用)

南京林学院树木育种学教研组编

农业出版社

高等林业院校交流讲义

树 木 育 种 学

南京林学院树木育种学教研组编

林业、绿化、森林保护专业用

农 业 出 版 社

高等林业院校交流讲义
树 木 育 种 学
南京林学院树木育种学教研组编

农 业 出 版 社 出 版

北京龙钱局一号

(北京市书刊出版业营业许可证书字第106号)

新华书店上海发行所发行 各地新华书店经售

中华书局上海印刷厂印刷装订

统一书号 16144.1175

1961年8月南京制型	开本 787×1092 毫米
1961年9月初版	十六分之一
1962年1月上海第二次印刷	字数 179 千字
印数 2,271—4,070 册	印张 八又四分之三
	定价 (9) 八角五分

前 言

本书是在南京林学院党委领导下编写的。为了全面介绍做为树木育种学的理论基础——遗传学的实际状况,并用以指导树木育种工作,本书对于遗传学中的摩尔根与米丘林两个学派的观点以及他们在实践中的具体应用,同时作了概括的阐述。

本书为南京林学院树木育种教研组集体编写,由叶培忠同志主编,参加编写人员有高祖德、陈幼敏、陈瑾、刘云松及研究生黄銓、陈岳武、李伯洲、张全仁、李云章、翁俊华、孙鸿有、涂忠虞、林懿民等同志。在编写前,大纲曾征求兄弟院校有关教研组的意见,在编写中,承东北林学院张培果同志提出许多宝贵意见,谨此致谢。

由于编者水平所限,虽经一再增删修改,缺点和错误在所难免,敬请读者批评和指正。

编 者 1961年8月

目 录

緒 論	1
第一章 遗传性与遗传的物质基础	4
第一节 遗传的机制	4
第二节 米丘林遗传学对于遗传性及其变异性的研究	15
第二章 自然类型的选择和引种驯化	22
第一节 自然类型的概念和在选种工作中的重要性	22
第二节 选择的意义和方法	23
第三节 引种驯化	30
第三章 杂交育种	33
第一节 有性过程和生活力学說	33
第二节 有性杂交	39
第三节 远缘杂交	51
第四节 无性杂交	55
第四章 人工引变	61
第一节 辐射育种	61
第二节 人工诱导多倍体	66
第五章 抗性育种	72
第一节 抗病性育种	73
第二节 抗虫性育种	80
第六章 育种的原始材料、育种程序和育种材料的鉴定	82
第一节 育种的原始材料	82
第二节 育种的程序	83
第三节 育种材料的鉴定	86
第七章 良种繁育	95
第一节 良种繁育的意义及其任务	95
第二节 良种繁育技术	95
第三节 良种繁育的具体途径——設置母树园	99
第八章 各 論	102
第一节 松树育种	102
第二节 落叶松育种	106

第三节	杉木 青 种.....	109
第四节	楊 树 育 种.....	113
第五节	榆 树 育 种.....	119
第六节	櫟 树 育 种.....	122
第七节	板栗 育 种.....	125
第八节	核桃 育 种.....	126
第九节	油茶 育 种.....	129

緒 論

第一节 树木育种学的概念

树木育种学是选育优良树种的科学。是研究树木遗传及其变异的规律，通过选择、杂交和培育等一系列方法，創造新的优良树种，经过区域試驗，推广到生产中去。凡新的优良树种，必須经过大量的繁殖和推广，才能在生产中起作用。

树木良种繁育学是研究推广树木良种，以不断提高树种的純度及种性的科学。

遗传学是树木育种学和树木良种繁育学的理論基础，而树木育种学和树木良种繁育学的实践，又足以促进遗传学的不断发展，所以，三者是有机的联系在一起的整体。

现代树木育种是一門綜合性的生物科学，它不仅要以遗传学作指导，而且还必須与其他許多自然科学有密切的联系。例如，森林植物学、树木生理学、树木生态学、树木解剖学、造林学、細胞学、生物化学等，它們的发展直接影响着树木育种学的发展。而更重要的是每个自然科学工作者必須掌握自然辯証法，用正确的观点和科学的分析，对待各种自然現象，才能作出正确的理論解释。

第二节 遺傳物質基础問題

要选用良种壮苗，必須了解物种的遗传性。大家知道生物(树木)的发生和变化，必須经历有性世代(配子体 n)和无性世代(孢子体合子 $2n$)，即世代交替的生活史。在这些生活中，組成的細胞有周期的变化(在有絲分裂和受精作用以及随后发生的)，介于两个世代之間的減数分裂，染色体的聚合或消失，減半和重复加倍，有一定的规律。因此，生物体在正常情况下，保持了固有的特征和特性。如果在生地环境条件发生剧烈变动的影响下，使核在分裂的过程中发生紊乱，而使染色体数目增加或减少，或核結構有所改变，遂导致生物体的改变，故孟德尔学派认为染色体是性状传递的载体。后来发现細胞质对于生物体生命活动和性状的遗传亦很重要，从而使遗传学起了新的变革。这說明核与細胞质均与遗传有关。

遗传学和其他生物科学一样，随着物理化学的发展，特别是显微鏡技术的改进，使我們对生物細胞組織更为明确深透的了解，認識到細胞核物质是遗传的物质基础。并经过生物化学及其他科学对生活細胞的研究，給进一步証实遗传物质基础提供了有利的条件，由近来的許多試驗証明，遗传物质是一种具有一定化学組成的物质。可能是一种特異的高分子或分子聚合体——蛋白質和脫氧核糖核酸(DNA)，由于它們的結合而形成的染色体。此外，还有不定量的核糖核酸(RNA)存在于細胞质中。这些物质的形成，控制着生物的分

化,其适应以及其他生理调节的一种机制,有了更进一步的发展。

米丘林生物学认为有机体与环境条件是统一的,有什么样的环境条件,必然有什么样的有机体。在有机体中不具有特殊的遗传物质,细胞内的点滴都具有特殊的遗传的可能性,而遗传性是新陈代谢的具体表现形式。

第三节 世界树木育种的起源及其发展简史

我国树木育种虽尚无系统而详细的记载,但在古书中散存的点滴记载很多,约在三千年前对果树已经进行选育和嫁接繁殖。按尚书禹贡篇载云:“桔隰淮北而为枳,地气使然也。”这是嫁接苗移淮北,接穗冻死,从枳壳的砧木上抽出来的芽条,正足以证明嫁接繁殖法当时已用于生产中。宋朝蔡襄(1059)荔枝谱描述了32个荔枝品种。又如旧农书广群芳谱、齐民要术、农政全书等,都是记载植物培育技术的,至今犹有参考价值。在实践方面,我国劳动人民在长期选择和培育中,选育出不少的优良品种。例如,水蜜桃、酥梨、苹果、甜橙、温州蜜柑、沙田柚、无核枣、无核葡萄、无核荔枝、榧杉、油杉等等。所以,劳动人民真正是新品种的创造者。他们为了保持品种的特性,采用插条、嫁接等无性繁殖的方法,以保持品种的遗传性。

欧美各国的树木育种研究工作,以英人奈德(Thomas Andrew Knight, 1759—1835)最早开始研究,他首先利用有性杂交,育出苹果、樱桃等杂种果树。此后,美人布尔班克(Luther Burbank, 1849—1926)育出了速生胡桃和无核李。

苏联米丘林(И.В. Мичурин, 1855—1935)搜集3,600多个果树品种,从而育出300多个优良品种。

德人格拉斯基(M. Klotzsch)曾在十九世纪中叶用两种不同的松树、櫟树、榆树、赤杨等树种,进行有性杂交,八年后作了报告,指出杂种树生长较亲本快1/3,表现了显著的杂种优势。由此引起林业界的普遍重视。然而,林木育种工作的普遍开展,只不过是最近几十年的事。

第四节 近代世界各国树木育种的成就

社会主义各国树木育种工作首推苏联,十月革命后,在米丘林学说的指导下,获得了迅速的发展,特别是近二十几年中,已在櫟、松、杨、白蜡、樺木、卫茅、桉树和茶树等树种的育种上,取得了很大的成就,培育出不少速生、抗旱、抗病的新类型。现在苏联科学院森林研究所及其他有关的研究机构,都设有树木育种研究室,大力进行林木改良的研究工作。其他社会主义国家亦对树木育种事业非常重视,尤其是匈牙利,对杨树育种工作进行了全面系统的研究;德意志民主共和国在杨树、松树、落叶松杂交育种上亦有相当的成就。至于资本主义国家,如美国、加拿大、英国、丹麦、瑞典、澳大利亚、新西兰、日本等国的某些研究人员,在树木育种方面亦做了一些研究工作。

第五节 我国树木(林木)育种概况及其展望

我国关于树木(林木)的有性杂交育种的研究工作开始較晚。解放前,这方面的工作根本得不到反动政府的重视,所以没有得到应有的发展。解放后,由于党和政府的重视,开始有计划地进行杂交育种工作。中国林业科学研究院林业科学研究所,育出北京楊、合作楊、跃进楊和胡楊的杂种等,对楊树丰产林的营造和对沙漠、盐硷地的改良具有一定的意义。南京林学院和中山植物研究所,合作育出了南林楊、钟山楊、赛山楊、豫苏楊、苏黑楊、隴鄂楊、冬意楊、意冬楊等品种,生长都很迅速。同时育出了杉木与柳杉的杂种。

我国已开始整理和选择农家品种,例如对胡桃、杉木已进行了广泛的品种調查工作,同时,各地亦都开展了以主要树种为对象的树木育种工作。

为了进一步搞好树木育种工作,党和政府非常重视培养树木育种人才,把树木育种学列为林业院校的必修课,为树木育种事业創造条件。在党的建設社会主义总路綫、大跃进、人民公社三面紅旗光輝照耀下,我們深信,我国的树木育种事业,将和社会主义其他事业一样,在不久的将来,会有更大的发展和成就。

第一章 遗传性与遗传的物质基础

第一节 遗传的机制

有性繁殖是生物有机体发育到最高阶段的结果,即雄性配偶子与雌性配偶子的融合而产生合子,由此发育成长为新个体。亲本给予后代的只是性细胞,所以亲本的一切性状是通过配偶子而传递的,故配偶子是世代相传的唯一的有机联系。因此,当合子形成时,一个生物的基本结构和性态特征亦已形成。但这些遗传特性的发展,常因环境条件而改变。所以环境对生物的结构能起调节作用。由近年来的研究指出,利用物理化学等方法的处理,也可以促使生物发生改变,加速新类型的产生。

摩尔根的染色体学说是建立在孟德尔学说的基础上的,为了说明染色体与孟德尔学说的关系,必须了解生物繁殖过程中染色体的变化与生物遗传及其变异的关系。

一、细胞分裂

植物的生长和发育,是通过细胞的直接分裂和减数分裂而完成的。兹扼要叙述如下:

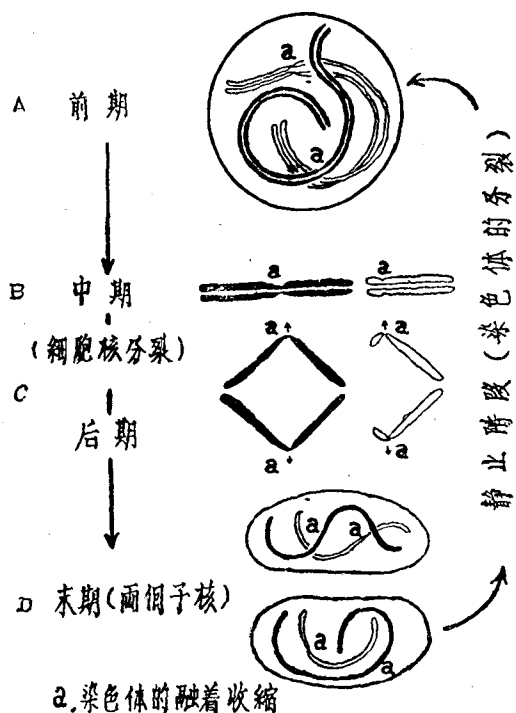


图1. 在直接分裂中两个染色体的变化

1. 直接分裂 植物的生长依靠细胞分裂过程,在两次分裂之间(休止阶段),染色体不容易识别,但当分裂将开始时(前期),可以看到染色体是缠绕着的染色线,呈纵向分裂(图1A)。这些染色体逐渐收缩,直到象棒状外形时收缩才终止,而移向细胞的赤道。此时它自己任意排列在赤道板(图1B)。这一阶段叫做“中期”。半染色体即染色单体,是由染色体开始向细胞两端移动前分裂而成(后期,图1C)。好象每一对染色体丝强烈地排斥一样。这种排斥首先在中心粒,即在附着紧缩点处开始,且最为显著。这种说法是由于设想这是每一个染色体附着于纺锤形线条的地方,在这一阶段的细胞质中是可以看到的。这种附着点可以沿着染色体上每一种类型到另外一种类型,而分离的染色单体在后期按照

它們的附着点位置形成特殊形状。

当半染色体到达細胞两端时,它們又进入靜止阶段。在这些子核之間形成一个新的細胞壁。每一个子核含有的染色体数目及形状,恰与亲本細胞的相同(图 1 D)。在靜止阶段,染色体膨大到它原来的大小,再行縱向分裂,于是准备进行下再一次分裂,而形成更多的細胞。

这种分裂中的体細胞的行动叫做“直接分裂”。需要注意的是,染色体在整个植物生命中是永久的,因为每个細胞核的全量是相同的。虽然各个植物从种子发育到成熟,在形状和功用上可以大大的变动,而染色体则不变。因此,直接分裂是通过个体的营养生活获得連續遺传的一种机制作用。

2. 減数分裂 大多数高等植物借一个原来細胞(合子)分裂和分化而成长。而合子是由父性和母性亲本的各个花粉和胚珠授精結合而形成的。显然,如果每一个生殖細胞具有体細胞中所存在的染色体,則在每一世代中染色体数目将加倍。由于每一个种或变种世代相繼具有同样的染色体数目,因此,在新世代細胞形成前,必然有一种方法使染色体的数目减少一半。

这种减少是借助于在生殖細胞形成的过程中进行的特种間接分裂而实现的。在这种分裂中,細胞核很快地連續发生二次分裂,而染色体只分裂一次。这种特殊行动叫做“間接分裂”,又叫“減数分裂”。这种分裂发生在生殖細胞形成之前,与直接分裂的不同点,是在初期中变为細小的染色体,而不呈縱向分裂(图 2 a),是单个粒状(念珠状)构造。粒体的間隔和尺寸不

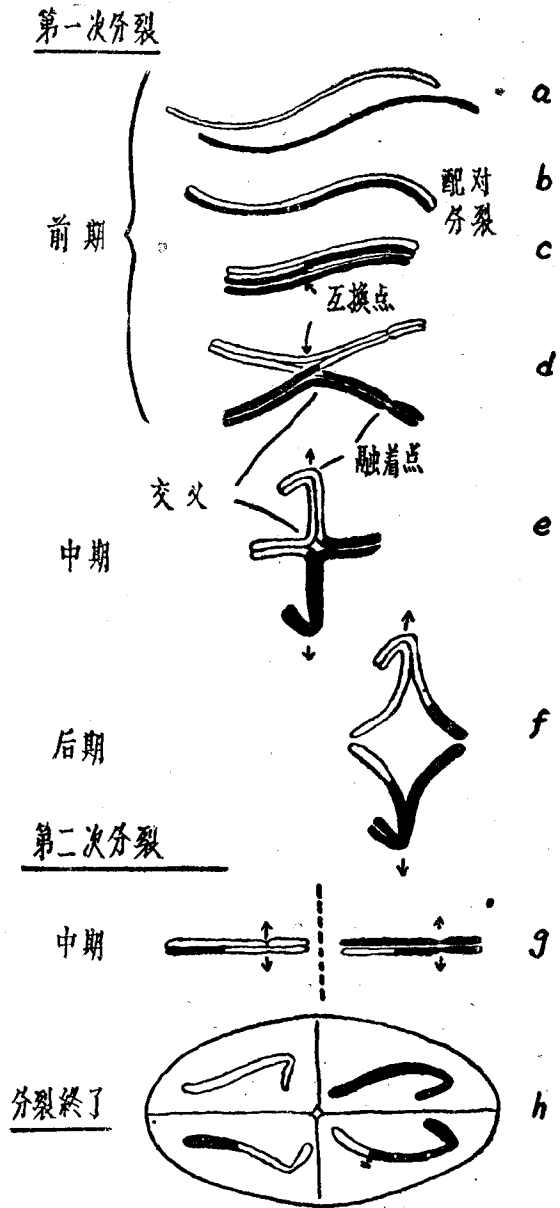


图2. 減数分裂中生殖細胞形成时染色体的減数。

等。這些單綫體順長方向，各粒體間彼此吸引排列成對。當它們接近時，配對的染色體在它們各粒體的順序和大小，以及在長度上是相同的。每一對染色體是由每一親本的相應類型所組成的。當配對完成后（圖2b），各對中每一成員縱向分裂，象在直接分裂中一樣。結果有四個染色體絲相互緊密伴合（圖2c）。不過，染色體隨即成對分開。現在看來，在某些部分是呈物理性連結的（圖2d）。

這種物理性連結的原始是這樣的：在4個染色單體緊密配對時，它們之間常發生橫向斷裂。若兩個染色單體在同一點斷裂，而以不同的兩端接合，則每一新的染色單體包含有二個老的片段（圖2c）。換言之，染色單體在這點有“交換”現象，在此交換點有交換的外形，稱之為“交叉”（圖2d）。這些交叉，順沿染色體長度以一定次數和分配發生，這就是特殊植物或種的特性，在每一對染色體之間可發生一個或較多的交叉。因此，可知來自對立親本的染色體，常常必須通過這一階段，在長度上交換一部分或幾部分（依所發生的交換數目而定）（圖2c—h）。相似染色體各部分的重新組合，是正常間接分裂的重要特徵，對於遺傳學者和植物育種者來說，是很重要的。

隨着這一階段成對的染色體更行收縮。而在中期，當它們在赤道板上任意排列時，它們具有特殊的，香腸狀外形，每一對的成員，借染色單體間的交換，附着於其他成員上（圖2e）。當後期開始時，每一對染色體的各成員獨立分配到相向的兩極，不是象直接分裂中半染色體那樣（圖2f）。由於在中期一對染色體的排列對兩極來說是任意的，因此，這種減數分裂的後期，除了在一個子核中使全部染色體數目減半外，還引起了從有關親本所得的染色體的分離和重新組合。

染色體在交叉中借染色單體的拉開和分離作用而散開，當到達兩極時通過很短的休止階段。很快接着第二次分裂，在各方面都是一種標準的直接分裂，染色體由縱分裂趨向兩極，而進入不同的生殖細胞（圖2g）。如此，借這兩種相繼的分裂而形成4個子核，每個子核具有體細胞中 $\frac{1}{2}$ 數目的染色體（圖2h），經過父性和母性生殖細胞的結合，形成新的個體，於是又回復了體細胞染色體的數目。

根據上文簡述，現將間接分裂中最重要的特性摘要如下：

①前期，染色體成對相伴，每一染色體縱向分裂成相伴的四個染色單體。

②在此配對，各個親本提供的染色體的各部分重新組合。

③中期，各對染色體在赤道板上排列，準備向細胞兩極分配。每對的排列就極向來說，是任意的。

④後期，各對成員獨立分配于子核中，因此，每一子核中具有 $\frac{1}{2}$ 的正常染色體的含量。

遺傳規則是研究特性從親本傳與後代的方法得來的，這需要一種機制。因此，遺傳單位是①永久存在於體細胞和生殖細胞中的，並且②在親本配偶子之間是獨立而且任意分配的。這兩個要求恰恰滿足了直接分裂和間接分裂中染色體的行動。

二、孟德爾學說概述

孟德爾用自花授粉植物豌豆，從1856—1863年按照通用雜交技術進行許多單因子雜交，並對試驗植株作了詳細譜系記載，經過七年的觀察和分析，得出了相對性狀遺傳的規律，例如，以黃色豌豆與綠色豌豆雜交，其 F_1 雜種都是黃色， F_2 和 F_3 雜種中，黃色和綠色植株的比數為3:1。於1865年發表了控制遺傳過程的基本法則。但是，當時並未引起人們的注意，直到1900年經過德人科倫斯(Correns)、奧地利人楚馬克(Jschermak)、荷蘭人戴、弗里斯(De Vries)等分別在各地用他們的試驗所証實，才發現孟德爾論文的重要性，不久他的結論為世界各地實驗者利用許多動植物所做的試驗被証實和發展了(試驗結果見表1)。

表1. F_1 雜種顯性與隱性的比數表

研 究 人	黃 色	綠 色	合 計	比 數
Mendel(1865)	6,022	2,001	8,203	3.0024:0.9976
Correns(1900)	1,394	453	1,847	3.0189:0.9811
Tschermak(1900)	3,580	1,190	4,770	3.0021:0.9979
Hurst(1904)	1,310	445	1,755	2.9858:1.0142
Bateson(1905)	11,903	3,903	15,805	3.0123:0.9877
Darbishire(1909)	109,960	36,186	145,246	3.0035:0.9965
總 計	134,707	44,692	179,399	3.0035:0.9965

從表1可以看出從不同時期、地點和人員的工作得到相同的結果不是偶然的，而是一種自然規律，可以歸納為顯性分離和獨立分配原則。當時他用因子解釋這些現象，只不過是假說，沒有物質基礎。後來由於显微技術的提高，對細胞組織以及生殖細胞的形成了解得更為透徹，乃明確的指出核物質結構——染色體，是性狀遺傳的主要傳遞者，後來又發現細胞質在生物特性的遺傳上亦有相當的作用。茲將孟德爾學說扼要介紹如下：

1. 顯性 在雜種有機體的個體發育上，其從雙親繼承下來的性狀不一定同時表現出來，其中某一親本的性狀占優勢時，即謂之顯性；反之謂之隱性。例如，毛桃×油桃的雜種 F_1 植株都是毛桃，這毛桃的性狀就是顯性，但事實在這些 F_1 雜種中，雖然都是毛桃，而它們的細胞里，都含有油桃的光果皮特性或基因（基因，是約翰生(Johannsen)於1911年在遺傳學中為了研究方便，所創立的專門術語。通常用以表達配偶子中的單位因素、元素、等位基因等物質，說明生物的遺傳變異現象。），只不過隱藏未露，至 F_2 雜種代則又出現。因此，就 F_1 來說，油桃的性狀成為隱性。

2. 分離 雜種有機體 F_2 代中雙親的性狀分別在個體植株上出現，如果用各個 F_2 的毛桃和油桃行自花授粉，在 F_3 代中則所有油桃成為純種，但毛桃的性狀則分離為兩種現象，即

有些是純种,有些象 F_1 代一样分离,二者乃呈3:1的比例。

孟德尔研究等位特性(等位特性是指与表型相关的一个基因中不同形式的作用而言。)总结出了显性、单位特性、分离等,三个原理。他第一个提供了遗传研究的准则。他的试验方法和发现,对当时的遗传学工作起了推动作用。

此后在研究中获得更多的关于遗传机制的知识,对孟德尔的遗传规律更为充实而精密了。但是,对某些事实尚须修正。就毛桃和油桃杂交为例,其结果正足以说明遗传和分离的事实。假定毛皮的基因为D,或另一种(选择性的)光皮基因为d,而这些基因在杂种植株的生殖细胞或配偶子中以同等数目存在。即是说,在配偶子形成时,对各个配偶子的基因分配或分离是很整齐的。一个配偶子可以带有基因D或d,而不能同时带有这两种基因。这种孟德尔的分离规则,虽然在用于复杂情况下必须加以修正,但是基本上符合所有简单组织的植物和动物的(图3)。

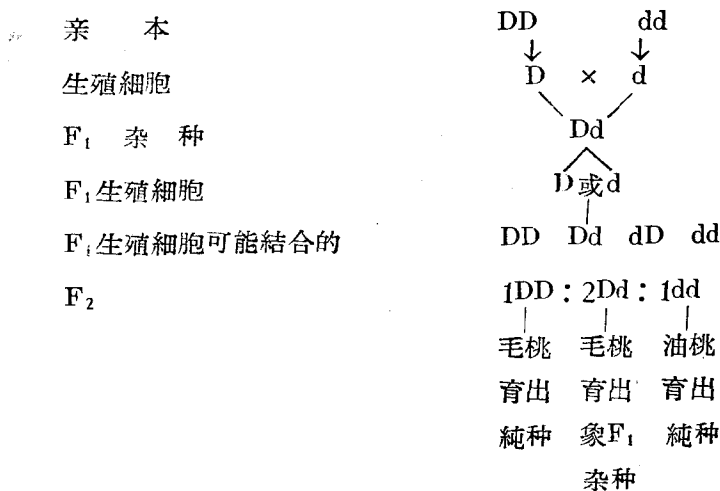


图3. 毛桃与油桃杂交结果图解

由于 F_1 的花粉和胚株带有同等数目的D和d基因,当配偶子受精后结合而形成新个体或合子时,有三种基因组合的可能,即DD、Dd、dd,这些组合中Dd级是二倍于其他级的。由于D的显性,Dd级不能与DD级区别,因此,得出3:1的结果。所以凡同质合子级DD和dd.因在它们的生殖细胞中只各带有D和d基因,可以育出純种,但異质合子Dd级将继续以3:1的比例分离。等位基因如D和d,叫做“等位特性”,如果以油桃(dd)亲本,即隐性亲本与任何 F_1 个体(Dd)反交时,将得到同等数目的毛桃和油桃。在杂种中配偶子以同等数目产生,1D:1d与隐性油桃的d配偶子结合,则得Dd和dd,比数为1:1。由这种反交比数直接指出,所有不同的配偶子种类以及它们所发生的比例,即 F_1 植株的配偶子系列。因此,与隐性亲本反交是一种分析杂种个体遗传组织的最好的方法。

3. 純系 純系是由同质合子植株的后代所形成的,它在有关的特性方面,由于营养、环

境、或其他非遺傳的原因，可能有變動，但是在變動限度內仍可育為純種。約翰生就公主豆的多數植株行自花授精，並分別培育其後代，確定了許多品系。這些品系的種子表現特殊的平均重量。在這些品系中任一品系的種子籽粒大小變異都很大，但不論所選的大種子或小種子，經過培育，其後代的種子是有同等的平均重量。因此，約翰生指出，在這樣的品系中，種子籽粒的大小不是由於遺傳差異所致，而是從營養、環境、以及其他非遺傳原因所引起的。約翰生把這些品系和它們的後代叫做“純系”。

4. 不完全遺傳 在某些情況下， F_1 雜種可以是介於雙親之間的中間性狀。例如一些毛桃和油桃變種在葉、莖、或葉柄上，有大的腎形腺體或小圓形腺體，而其他則無腺體(圖4)。

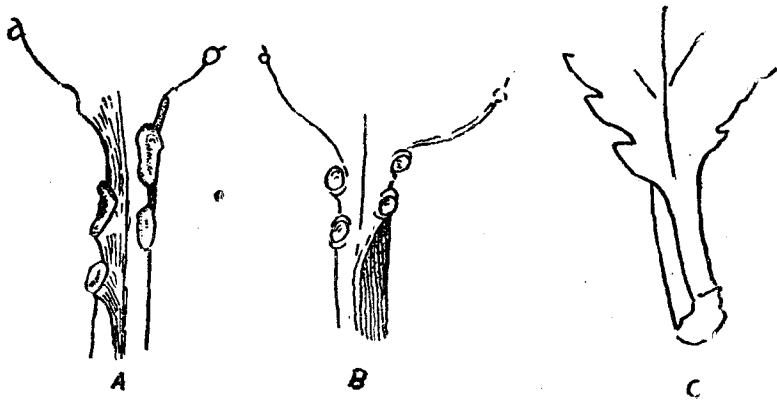


圖4. 桃樹葉的腺體。 A, 腎形腺體。 B, 圓形腺體。 C, 無腺體。

這些品種由育種結果指出，有一種基因(可稱之為G)控制腎形腺體的發育，當G缺乏時則不發生腺體。以腎形腺體(GG)與無腺體(gg)植株雜交時， F_1 雜種植株都帶有小圓形腺體的中間特性。在這種情況下，G和g都不能說是隱性。不過，在若干情況下，當 F_1 比較接近某一個親本時，則這一親本所具有的特性叫做“不全完特性”。

5. 孟德爾比數 任何等位基因都獨立分布在配偶子中，並且數目相等。因此，可以應用孟德爾規則推測組合中的二個或更多的獨立基因。換言之，不同生活細胞的合計數目，即所謂特殊基因的可能組合的數目。這就是由配偶子系列可以計算出 F_2 。如此，就毛桃和油桃的例子來說，經自交(自花授粉)後，兩對基因的個體異質合子Dd、Gg的配偶子系列包括數目相等的四種類型，即DG、Dg、dG、dg。因為合子系列是 $(DG + Dd + dG + dg)^2$ ，所以在任何胚株都有接受任何花粉而受精的同等機會(圖5)。

亲 本		DDGG		ddgg	
生殖細胞		DG		dg	
F ₁ 杂种		Dd Gg			
		F ₁ 雄性生殖細胞			
F ₁ 生殖細胞(配偶子系列)		DG	Dg	dG	dg
F ₁ 雌性生殖細胞	DG	DDGG	DDGg	DdGG	DdGg
	Dg	DdGg	DDgg	DdGg	Ddgg
	dG	DdGG	DdGg	ddGG	ddGg
	dg	DdGg	Ddgg	ddGg	ddgg
F ₂ (合子系列) = 9 个有腺体毛桃		(DG)			
= 3 个无腺体毛桃		(Dg)			
3 个有腺体油桃		(dG)			
1 个无腺体油桃		(dg)			

图5 两个等位基因杂交結果图解

就图 5 所示, 方格中凡带有D基因的个体将是毛桃, 而带有G的个体均有腺体。如此, F₂ 将包括 9 个有腺体的毛桃, 3 个无腺体的毛桃, 3 个有腺体的油桃和 1 个无腺体的油桃; 結果是从 (3D + 1d) 和 (3G + 1g) 而得来的。这种 9:3:3:1 的比数是当任何个体異质合子就二个显性因子自交时而获得的。本文的例子, 由于G并不对g表示显性, 所以 GG 和 Gg 兩級将各由它們的腎状和园形腺体来区别。如此, F₂ 合子系列中不同形式的合計总数和比例如下:

9 { 3 个有腎状腺体的毛桃
 6 个有园形腺体的毛桃
 3 个无腺体的毛桃
 3 { 1 个有腎状腺体的油桃
 2 个有园形腺体的油桃
 1 个无腺体的油桃

把任何数目的基因作比較时, 可以用同样的方法就双亲的配偶子系列相乘获得之 (表2)。显然, 当討論到許多因子时, 就需要用較大的数目, 借以获得所有可能的組合 (包括“最底”隱性或主要隱性級在內)。因此, 就較为容易一次考虑一对或二对等位特性, 甚至可使 F₁ 或任何異质合子特性与一个个体, 仅就这些特性进行反交。

表2. 雌雄亲本配偶子基因数目交配后显性与隐性的比較

亲 本	配偶子 (数目常相等)	合 子	显性与隐性的比数
Aa	A, a	3A, 1a	3 : 1
AaBb	AB, Ab, aB, ab	9AB, 3Ab, 3aB, 1ab	15 : 1
AaBbCc	ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc,	27ABC 9(ABc, AbC, aBC), 3(Abc, aBc, abC), 1abc	63 : 1

表2为就1—3对基因具有完全显性的个体異质合子各行自交时所得配偶子和合子系列的比数。配偶子系列是从与最低隐性形式反交所得。合子系列是相同的。

6. 相輔基因 由前文示例而知,每一基因有一定的作用,但也有例外。例如,香豌豆的花产生花青素,必須有二个基因C和R。单有C或R的个体,只能开白花;但当杂交后,即得紫花的 F_1 杂种。用 F_1 自交所育出的 F_2 包括9个有色的,和7个白色的,凡是R具有C和R的个体,都是有色花(图6)。这样的基因叫做“相輔基因”。

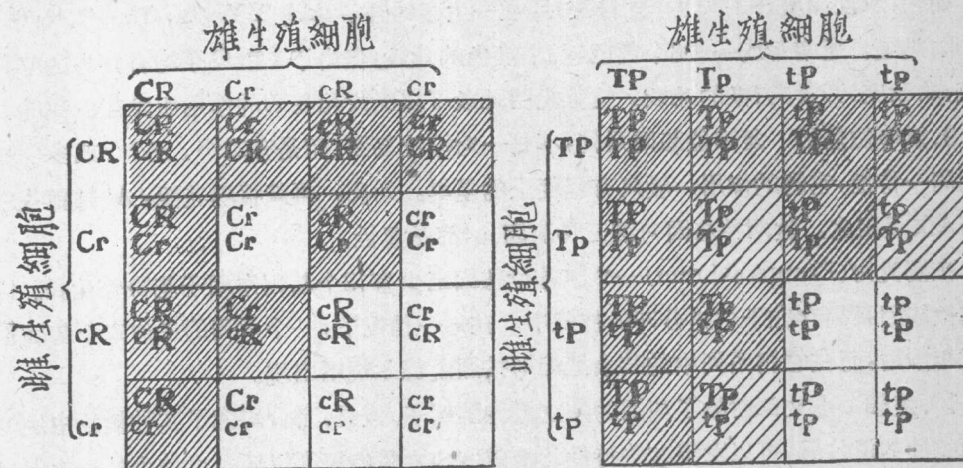


图6 基因的相互作用图解

說 明

1. 香豌豆的花色基因C和R的相輔作用。
2. 从Cr (白色) × cR (白色) 杂交后, F_2 中有9个有色的和7个白色的个体組成。

說 明

1. 复盆子T和P基因的相輔作用。
2. 从TP (帶色的) × tP (綠色的) 杂交, F_2 中有9个紫色, 3个帶色和4个綠色棘刺的个体組成。

7. 基因的相互作用 标准的孟德尔比数常受基因的相互作用,而按照这种方式改变。例如,在复盆子(Rubus idaeus)棘刺顏色由二个基因T和P控制,T产生带花青素,而P本身无作用,使棘刺顏色加深,呈紅紫色。如此,TP形式有紫色棘刺,Tp是帶色的,tP和tp是綠色的,双性異质合子Tt Pp自交后,得到9紫色:3帶色:4綠色的比数(图6)。加深、冲淡和