

生统遗传学

K. 梅赛爾 著

科学出版社

K. MATHER
BIOMETRICAL GENETICS

Methuen & Co. Ltd.

London, 1949

內 容 提 要

連續變異的性質是進化理論以及改良動植物實踐的基礎，本書為連續變異的研究提供理論與方法。全書涉及的內容有遺傳的基礎、性狀、尺度、變異的成分、連系、有效因子的數目等等。

本書可供遺傳學、生物、農業研究與教學工作者參考。

生 統 遺 傳 學

K. 梅賽爾 著

吳 仲 賢 譯

*

科學出版社出版 (北京朝陽門大街 117 號)

北京市書刊出版業營業許可證出字第 061 號

中國科學院印刷廠印刷 新華書店總經售

*

1958 年 8 月第 一 版

1963 年 8 月第三次印刷

(京) 4, 086—5, 685

書號: 1333 字數: 123, 000

開本: 850×1168 1/32

印張: 4 13/16

定價: 0.85 元

目 录

第一章 遺傳学的基础.....	1
1. 生物統計与遺傳学.....	1
2. 多基因的分离与联鎖.....	4
3. 多基因和主要基因.....	13
第二章 性狀.....	20
4. 表型与基因型.....	20
5. 遺傳分析与体質分析.....	23
6. 性狀的組合.....	27
第三章 尺度.....	34
7. 标尺度的原理.....	34
8. 标尺度的准則.....	36
9. 标尺度測驗的几个例子.....	39
10. 变换与剩余相互作用.....	45
第四章 变異的成分.....	47
11. 显性与势能.....	47
12. 子二代和子三代的变異.....	49
13. 分解子二代及其产物的变異.....	53
14. 回交.....	64
15. 随机交配的羣体.....	67
第五章 联鎖.....	78
16. 联鎖的效应.....	78
17. 联鎖的測驗.....	87
18. 大麦中的相引.....	92
第六章 有效因子的数目.....	97
19. 估計的来源.....	97

20. 估計的程序.....	103
21. 有联鎖时的預見.....	108
22. 選擇下的进展速度.....	113
第七章 結果与概念.....	119
23. 生統遺傳学中的試驗.....	119
24. 显性和相互作用.....	128
25. 有效因子.....	134
符号彙錄.....	144
参考文献.....	147

第一章 遺傳學的基础

1. 生物統計与遺傳學

我們今天所知道的遺傳科學，是隨着 1900 年孟德爾 (Mendel) 工作的重新發現而開始成長的。但是在那時候，已經有遺傳學的研究在活躍地進行；雖然這些研究對於遺傳學的理论發展貢獻較少，然而它們還是有其本身的重要性。它們是由佛郎士·高爾敦 (Francis Galton) 創始的，他在“天然的遺傳”一書中發表了他的方法和發現的一般記載 (1889)；這些工作後來為卡爾·皮爾遜 (Karl Pearson) 和他的弟子們所承繼。由於他們，統計數學對於生物學的应用問題獲得了巨大的推進；僅僅由於這個原因，他們在數量生物學的開展中就標誌着一個重要的階段。

這種工作在它所宣示的目的，闡明父母與子女的遺傳關係方面的相對失敗，是由不同的原因造成的。孟德爾自己認為他的先輩的失敗，是由於他們的試驗不可能“確定雜種的后代所借以出現的不同類型的數目，或是把它們按照它們的個別世代予以可靠的歸類，或是明白地探討它們的統計關係”。固然高爾敦的工作在這第三方面不能夠認為是失敗了，但他所選擇的材料的性質使他在另兩方面沒有可能成功。他之大量利用人類資料，及其小的家系與遺傳方面不可靠的先代，已經引進了足夠的困難；然而從遺傳規律的眼光來看，註定他的工作要失敗的，却是他之選擇數量性狀，如選擇人的高度。這些性狀在寬廣的極限間表現連續的變異，中間型在任何家系或羣體中出現得最多，而發生頻率當我們朝着任一極端前進時逐漸減少（見圖 2）。不同程度表現的頻率分佈，有時像人的高度一樣，緊緊近似於正態分佈；但是雖然保持同樣的一般形狀，在其他例子里它們與此嚴格類型有所不同，例如，是不對稱的。簡單的孟德爾比例，及其對

於遺傳結構和傳遞的粒子性或不連續性的明显含意，取決於某些性狀的利用，根據這些性狀個體可以不含混地分為幾個（往往兩個）不同的小組：它們不能由連續變異得來。事實上，孟德爾自己在他的材料中故意忽視了這類的變異，可能是由於明白地認識到它在他的分析中只能有迷亂的影響。

但是這種連續變異不能完全加以忽視。達爾文 (Darwin) 自己曾經強調過小的積累步伐在進化變革中的重要性，而對於任何現存物種，特別是最熟習的人類的觀察，說明個體之間有多少的變異是屬於這一類的。因此，連續變異的遺傳問題繼續向遺傳學家挑戰；尤其是在生物統計方面，高爾敦和皮爾遜已經顯然證明這類變異至少是部分地遺傳的，雖然他們沒有發現傳遞的方式。無論高爾敦或孟德爾的方法靠自己本身都不能提供這個問題的解決。連續變異的理解有待於這兩個研究方法，遺傳和生物統計之綜合，因為它們相互補充了彼此的不足。一個給予了我們分析所必須根據的原理；另一個說明了處理連續變異的方法，如何把它用一種形式代表，以致可能作出有效的分析。

但是，由於在孟德爾的工作被重新發現以後，生物統計學家和孟德爾學者之間發生了爭論，以致綜合工作被延遲了。這種延遲為對進化變革中連續與非連續變異的重要性有不同的意見所加重，而由於雙方主角的爭辯以致分歧益深。到了一個時期，期望和解這兩種不同見解的企圖對於任何一方來說都不受歡迎。原有的分歧之所以發生似乎是由於任何一方都不了解孟德爾對於定子與效果，基因型與表型之基本區分的全部含意。生物統計學家們似乎認為連續的體質變異就包含着連續的遺傳變異的含意，而孟德爾學者們則似乎認為非連續的遺傳變異，除了显然的非連續體質變異之外，與任何其他東西都不相容。實際上，德弗里 (De Vries) 把表型的變異的連續性當作是它不能遺傳的標誌。

因而，在生物統計與遺傳學的方法可以匯合以前，必須採取兩個重要的步驟。在 1909 年，約翰生 (Johannsen) 發表了他的“準確遺傳的理論綱要”。在這篇文章里面，他敘述了導致他建立他的純系理論

的蚕豆試驗。特別是他說明了在他所研究的种子重量的變異中，發生作用的同時有能遺傳的和不能遺傳的因素；它們的效果範圍大小相同；並且除了用繁殖試法之外，沒有方法可以區分它們對於變異貢獻的多少。這樣，基因型與表型之間的关系就變得較為明白了。由於環境的作用，基因型的不連續效果可以變得勻整，而連續變異在表型中得到實現。

在同一年，另一個斯堪地那維亞遺傳學家，尼爾遜埃爾(Nilsson-Ehle)，採取了另一步驟。他發現在小麥和燕麥里面，存在有遺傳因子，這些因子不完全相同，但作用非常相似。在小麥里，有三種這類的紅粒對白粒的因子。任何一種，在單獨分離時，子二代都可以產生的3紅：1白的比例。兩種因子在一塊分離則產生15紅：1白的比例，三種因子都在一塊則產生63：1的比例。子二代的紅粒植株遺傳結構不同，可以用栽培子三代家系的方法來証實。其中有些產生3紅：1白的比例，其他的產生15：1、63：1，還有產生全紅的。然而在由不同的因子造成的紅色植株之間，並沒有可發覺的顏色差異。當然在紅色方面有一些差異，但是這些似乎是与所存在的因子的數目，而不是與某些特殊的因子有關。第一級的紅色可能同樣為三個基因型 $Aabbcc$ 、 $aaBbcc$ 和 $aabbCc$ 所產生；第二級的為六個基因型 $AABbcc$ 、 $aaBBcc$ 、 $aabbCC$ 、 $AaBbcc$ 、 $AabbCc$ 和 $aaBbCc$ 所產生等等。這樣，似乎不同的因子可能有同樣的作用，而且至少在某種程度上累積的作用。

這些小麥和燕麥中的因子具有足夠大的效果，以致使孟德爾的分析可以進行；但是尼爾遜埃爾，以及伊斯特(East)分別地認識到，個別作用較小的類似因子可以解釋連續的數量變異，假如它們有足夠的數目在分離的話。每一個因子都按照孟德爾的方式遺傳，並且它的變革(change)會是不連續的或者質量性的(qualitative)。但是有了一些這類有同樣累積作用的因子之後，就可能產生許多不同的劑量，在其中中間型的就會是最多的(圖1)。假如表型的表現與因子的劑量成比例，變異就會是數量的，會遵守高爾敦的頻率曲線，並且差不多是連續的。連續性會為不能遺傳的因素的迷糊作用所完

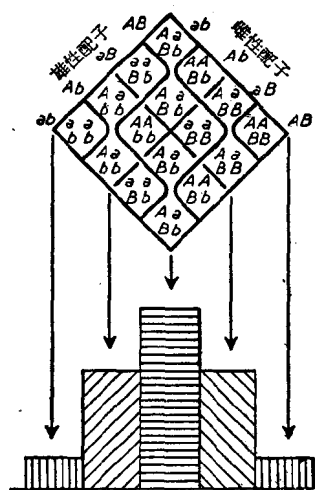


圖1 多基因或多重因子理論。有兩個有同等加性效果但無顯性的因子時，在子二代所獲得的表型的分佈，假定忽視不能遺傳的變異。表型的表現與基因型中大寫字母的數目成比例。如有三個這類基因就有七個表型小組，四個基因有九個小組， n 個基因有 $2n+1$ 個小組。

成部分

2. 多基因的分离与联鎖

多因子假設的主要特点有二：主导的因子或基因是按照孟德尔方式遺傳的；这些因子彼此有相似的效果，互为补充，並且与不能遺傳的變異，或至少是整个變異比較起来算是小的效果。这样，表型的勻整、連續變異就可能由基因型的不連續、量子式的變異所产生。

在假設这些多因子或多基因系統時有一个显然的危險。構成的基因在它們的效果方面如此相似，並且如此为不能遺傳的因素所模拟，以致它們在这些系統中不能个别地辨認。既然这些基因显然不能用孟德尔式的技术来追踪，我們怎样能肯定它們的确是載於染色体上，並因而遵守孟德尔式的遺傳呢？

成，这当然会使不同基因型的表現範圍相互重疊。

在以后的十年中，这个多重因子假設，按照那时的称呼，被应用、特别是被伊斯特及其同事与費歇 (Fisher) 应用於許多不同的生物。伊斯特証明在烟草和玉米中，有一些連續變異的性狀的遺傳完全可以用这种看法来解释〔例如，伊斯特，1915；艾墨遜 (Emerson) 与伊斯特，1913〕。費歇把生物統計与遺傳學的綜合推进得更远一些。他証明生物統計學家們自己的結果，特别是他們發現的人类親屬間的相关，根据新的看法是必然会出现的 (費歇，1918)。从生物統計學家們自己的資料，他能証明多重因子的显性，並且他首先試圖把連續變異，分成多重因子假設使他期望获得的几个組

在消極方面，有正反交的証据。虽然假定由於多基因的控制，这些正反交在連續變異的性狀方面有时有一些差異，但是这种差異不比非連續性變異性狀的差異为多。因此，兩個亲本對於子代基因型的貢獻一般相同，如所期望於核遺傳的一樣；而並非不等的，如遺傳为別种方式时所期望的。

但是，还有更加積極的証据。由核所攜帶的基因的特征有二，即分离与連鎖。虽然所討論的基因的分离或連鎖都不能用通常的方法觀察，但是，必需的測驗可以用其他的方法来进行。

假如我們拿兩個不同的近亲繁殖系，並因而是差不多很忠实繁殖的品系，它們和它們的子一代將只在不能遺傳的因素起作用的方面表現變異。但是在子二代中，区分亲本的核基因的遺傳分离將會發生，並且它所造成的能遺傳的變異將會加在不能遺傳的變異之上。因而子二代應該比亲本和子一代的變異性都大；它的頻率分佈將會較寬較平。此外，正如孟德爾所証明的，每个基因在子二代个体的半数中是杂合的。分离在子三代的家系中还会發生，但是平均說来，只有半数的基因会这样做。因此，子三代家系的平均變異，將一方面位於子二代、而另一方面位於亲本和子一代的變異之間；但是这些家系本身之間將会有差異，有的具有接近一个極端的方差，有的接近另一極端的方差，多数的介乎其中。同时，子二代个体所借以区分的純合基因將會产生子三代家系的平均表型之間的差異；而這些平均數將与子二代亲本的表型相关。即使在亲本品系並非很忠实地繁殖的地方，子二代一般（虽則不無可避免地）会表現比無論是子一代或亲本都要大的變異。

这样，分离的必要測驗可以在杂交后不同世代的相对變異中找到。只需要說，在任何一次作了严格的測驗之后，而且許多的測驗也已經做过，結果总是与根据核遺傳的期望相符。一个代表性的情况显示於圖 2 中。

連鎖是核基因的第二种性質，它的測驗可以有兩类。我們可以寻找数量基因（或多基因，假如我們按照它們所决定的多基因變異来称呼它們）与帶有主要效果的基因的連鎖，这些主要基因可以用孟德

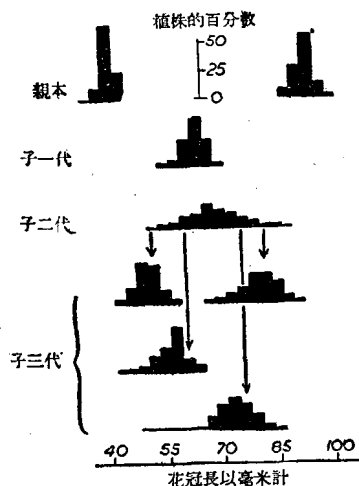


圖2 菸草(*Nicotiana longiflora*)中花冠長的遺傳(伊斯特, 1915)。為了表達的方便, 結果以個體分組的頻率百分數來表示, 每組包括3毫米長度的範圍, 並且中心為34, 37, 40毫米等等。這種分類很勉強, 並且所出現的間斷性是虛偽的; 花冠長的變異性事實上很連續。

子一和子二代的平均數介乎親本的平均數之間。四個子三代家系的平均數, 按照箭頭所示, 與它們所由產生的子二代植株的花冠長相關。親本和子一代的變異全是不能遺傳的, 因此比子二代的變異為小, 在這裏面還有由於在交配中所牽涉到的基因的分離所表現的額外變異。子三代的變異平均說來比子二代的要小, 但是比親本和子一代的要大些。它的大小在不同的子三代中有差異, 依分離基因的數目而定。

爾的方法來探究。或者我們可以尋找多基因本身之間的連鎖。

明顯的多基因與主要基因之間的連鎖的頭一個事例是薩格斯(Sax) (1923) 所報導的。他把一個有大的帶色種子的菜豆(*Phaseolus vulgaris*) 品系與另一個有小的白色種子的品系雜交。種子的大小表明其本身為一個有連續變異的性狀, 但是色素証實為一個基因差異所造成, 子二代產生了3個帶色: 1個白色種子植株的比例。根據子三代的后代, 帶色的子二代植株又分為純合子與雜合子。當測定子二代的三組植株, PP、Pp與pp的菜豆重量時(P是產生色素, 而p不產生色素的), 獲得了表1中所列舉的豆子平均重量。

標準誤差說明種子重量的差異是顯著的。如在親本中一樣, P與大種子, 而p則與小種子相聯系。事實上, 平均重量幾乎與所存在的P等位因子成比例。

當然, 這並非控制種子重量的一個以上的多基因與控制色素的主要基因相連鎖的最後證據。這種效果可能是由於P本身多效的第二級效應。然而, 這樣的一種批評在其他的試驗中被否定了。拉斯莫孫(Rasmusson, 1935) 研究了豌豆雜交中開花期的變異。開花期作為與每年為此而種的某些標準品種的平均開花期的以日計的偏差來說明。一個正的偏差表示開花期比標準的要晚些, 而一個負的偏

表1 菜豆的一个子二代的种子重量
(以厘克計) (薩格斯, 1923)

植株的数目	顏色結構	平均种子重量
45	PP	30.7 ± 0.6
80	Pp	28.3 ± 0.3
41	pp	26.4 ± 0.5

差則表示要早些。

以他的一个杂交为例,帶有顏色的花的品种 G_j 的平均开花期为 8.5,而帶有白花花的 Bism 为 -9.3。花之有色对白色决定

於一个主要基因, A-a. 在这两个品种的子二代中,有色植株的平均开花期为 5.37 ± 0.31 , 而白色植株的为 2.11 ± 0.76 。差異是显著的,而有色的比白的要晚些,就像由亲本中所期望的一样。差異比亲本之間的差異要小,但是这只說明色素基因与控制开花期的多基因系統之間的联系不完全。

至此为止,結果是与菜豆的情况相似;但在以前还作过一次杂交,从而选出了一个早期开花的有色品系(HRT-II)。它的平均开花期几乎像 Bism 的开花期一样早,即 -6.1。在 HRT-II $\times$ Bism 的第二子代中,有色的平均数为 -7.97 ± 0.36 ,而白的为 -8.30 ± 0.81 。与顏色有联系的开花期的差異不見了。因此原有杂交的差異必然是由於有一个以上的开花期基因与控制色素的主要基因相联鎖。HRT-II 含有携帶 G_j 的顏色基因和 Bism 的早期开花的一个或更多的基因的重組染色体。

为了使本例完整,可以指出在 HRT-II 与一个晚期开花的白色品种 St 的杂交中,子二代的有色植株的平均开花期为 -1.24 ± 0.20 ,而白色的为 1.63 ± 0.23 。这里的关系按照由联鎖所期望的方式正好相反。

表2 豌豆的开花期 (拉斯莫孙, 1935)

杂 交	子二代植株的平均开花期		开花期的差異 (A-a)
	有 色 的 (A)	白 的 (a)	
G _j $\times$ Bism	5.37	2.11	3.26
HRT-II $\times$ Bism	-7.97	-8.30	0.33
HRT-II $\times$ St	-1.24	1.63	-2.87

主要基因与控制連續變異的多基因之間的連鎖的許多事例曾經有人報導,雖然在多數的里面,主要基因的多效作用的可能性沒有經重組的證明最後排除掉。在果蠅 (*Drosophila melanogaster*) 中,在這裡所有的染色體都可以用主要基因來標誌着,已經有可能證明它們都帶有影響一個單獨的連續變異性狀,如卵的大小的多基因 [瓦倫 (Warren), 1924]。在幾個這類試驗中,把一些沒有標記的染色體與同一有標記的測驗染色體加以比較之後,也已經證明其差異不可能是由主要基因本身造成的。必然也有多基因在起作用。梅賽爾在這種蠅類中所敘述的情況 (1942) 可引以為例。

影響一個連續變異性狀腹剛毛數的基因在染色體中的分佈,在四個原系 O、B、H 和 L 中被追隨着。其中的每一個都與一個共同的測驗原系雜交,在它里面大的第二和第三染色體各有基因 Pm 和 Sb 作標記。小的第四染色體沒有標記,因而不能追隨。X 染色體在 B 和 H 本身里有基因 B 作標記,因而在它們的測交中可以追隨;但是在 O 和 L 里沒有標記,因而不能在其測交中加以追隨。從四種子一代中都培養了子二代,同時每種也各與其親本 O、B、H 或 L 回交。在雄蠅中當然沒有重組。在雌的里面,第二染色體的重組大部為一個逆位所抑制,第三染色體的部分為一個較小的逆位所抑制,在 X 中的不受影響。由標記基因所區分的各組蠅的腹剛毛平均數被記下來,並由此來測定不同染色體的影響。第二子代和回交的結果合列於表 3 之內。

四種被測驗的第二染色體超出共同測驗者作用範圍的數目,按照剛毛的平均數來衡量,為 -1.05 至 3.09,而第三染色體的為 -2.65 至 0.48。這些結果也可以述為超出數間的相互比較,借以消除用測驗的染色體,以及與其一一道用作標記的主要基因的影響。這樣, O 的第二染色體比測驗者的就超出了 0.93。B 的第二染色體超出了 0.23。因而 O 的染色體比 B 的超出了 0.93-0.23。用這種方式所作的比較說明於表 3 的下面部分,而從標準誤差中很顯然, O、B、H 和 L 的第二與第三染色體的多基因內容必須認為本身間有所不同。在唯一能夠在雜交中追隨 X 染色體的兩種原系 B 和 H 中,在它們的

表3 果蝇 *Drosophila melanogaster* 的腹剛毛数

(梅賽尔, 1942)

原 系	平 均 腹 剛 毛 数		归於染色体的剛毛数差異*		
	♂	♀	X	II	III
O	39.9	44.6	—	0.93	-0.67
B	36.1	43.5	0.89	0.23	-0.96
H	44.4	52.3	3.10	3.09	0.48
L	27.6	34.5	—	-1.05	-2.65
平 均					
O 和 B	38.0	44.1	—	0.58	-0.81
H 和 L	36.0	43.4	—	1.02	-1.09

* 在所有各例中均作为超出測驗者的來說明。

比 較	染 色 体 的 差 異		
	X	II	III
O-B	—	0.70 ± 0.91	0.29 ± 0.85
O-H	—	-2.17 ± 0.91	-1.15 ± 0.85
O-L	—	1.98 ± 0.85	1.98 ± 0.85
B-H	-2.21 ± 1.12	-2.86 ± 0.98	-1.44 ± 0.85
B-L	—	1.28 ± 0.91	1.69 ± 0.85
H-L	—	4.14 ± 0.91	3.13 ± 0.85

X 染色体之間,也有同样的差異。

我們可以使分析更进一步。品系 B 和 L 在雄体中差異为 8.3 根剛毛,在雌体中为 8.8 根。与三个主要染色体 X、II 和 III 相联系的差異各为 2.21、2.86 和 1.44,总数共为 6.51 根剛毛。因此測驗可以解釋原系本身間四分之三的差異。我們知道,培养第二子代和回交的技术,在这种情形下,只可以显露 O、B、H 和 L 基因中某些基因的全部作用,它們對於用作測驗的原系中它們的等位因子是完全隱性的。O、B、H 和 L 中的完全显性的多基因完全不能發現,而部分显性的多基因的影响只能按照它們隱性的程度得到觀察。根据染色体所解釋的 6.5 根剛毛的总数因此不能代表 B 和 H,所以不同的所有多基因的作用,除了在某种不大可能的情形下,即它們對於測驗者

中，它們的等位因子全都是完全隱性的。因而，根據我們從這個測驗所能判斷的程度，不僅剛毛數的連續變異是處於染色體中的多基因的控制之下，而且原系間所有的能遺傳的變異都可以合理地歸屬於這類多基因。

這個試驗在另一方面也有興趣。品系 H 和 L 原來是由 B 與 O 間的雜交選擇高和低度的剛毛數得來的。從表中很顯然，不同染色體的基因內容在這種過程中受到了改變。這樣，O 與 B 在第二或第三染色體方面並沒有顯著的差異，雖然 O 比 B 略高。但是 O 在二者方面都肯定比 H 低和比 L 高，而 H 和 L 則甚至差異更大。

然而 H 和 L 對於測驗者的平均超出數在第二染色體為 1.02，而在第三染色體則為 -1.09。這些數字類似於 O 和 B 的超出數平均時所獲得的數字 0.58 和 -0.81。似乎 H 和 L 彼此間含有與 O 和 B 同樣的影響剛毛數的多基因，而從 B×O 選擇 H 和 L 主要是造成這些基因的重新分配。新的差異似乎並沒有產生至若何的程度。這與建立 H 和 L 品系時突變不能解釋所獲得的大部分選擇反應的發現相符合（梅賽爾，1941）。換言之，影響腹剛毛數的多基因在選的品系中必然是得到了重組，以致 O 和 B 染色體中的 + - 與 - + 組合各為 H 和 L 中的 ++ 與 -- 組合所代替。多基因不僅與主要基因表現連鎖，它們彼此間也表現連鎖。因而我們所預見的兩種連鎖在這個試驗里都得到了証實。

在這樣一個選擇試驗里，在其中反應差不多完全決定於染色體中基因重組所造成的重新分佈，在我們所選擇的性狀以外的連續變異性狀必然也時常受到影響。因為在任何控制另一性狀的基因与控制當前性狀的基因沿着染色體混雜的地方，一組的重組將意味著另一組的重組。用選擇重新分佈的基因組合的辦法固定某一性狀將意味著另一性狀的重新分佈的基因組合之固定，結果表型就可能改變了（圖 3）。這樣，另一性狀對於目的原不在改變它的選擇就可能表現一種相關的反應，雖然這種相關反應的方向和大小很可能是不可預測的[維根(Wigan)和梅賽爾，1942]。

這一種相關反應必然是在由 B×O 選擇 H 和 L 品系時發生的，

因在所选择的两个品系中，蝇的繁殖力都降低了。繁殖力的降低事实上一般地伴随着果蝇刚毛数的选择性变化。它在鱼类中也曾经发现过[斯维尔德逊 (Svärdson), 1944]。这种效果，当然，也可能归属于多基因的多效作用，假如两个性状的关系被证明是稳定的话。然而现在有证据反对多效作用的假定[梅赛尔和哈利逊 (Harrison), 1948]。

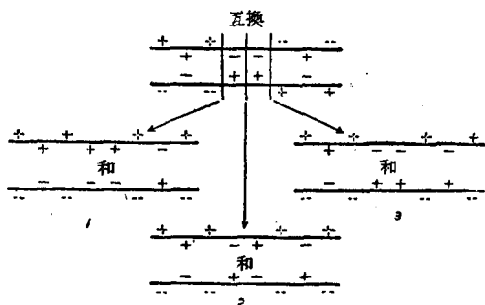


圖3 對於选择的相关反应。控制第一性状的基因(十和-)的重組伴随有控制第二性状的基因(十和-)的重組，對於这第二性状並沒有进行选择。这种重組，按照产生重組的互换的位置，可能造成或不造成控制第二性状的基因朝着任一方向的平衡(2)或不平衡(1和3)。因此，这个性状對於第一性状的选择的反应可能是朝着任一方向的，或者是不存在的。

對於两个果蝇原系間的杂交蝇，我們进行了增加刚毛数的选择(圖4)。刚毛的平均数升高了20代，並且繁殖力也照常同时下降。經過这20代的选择之后，繁殖力如此之低，以致这个品系在选择之

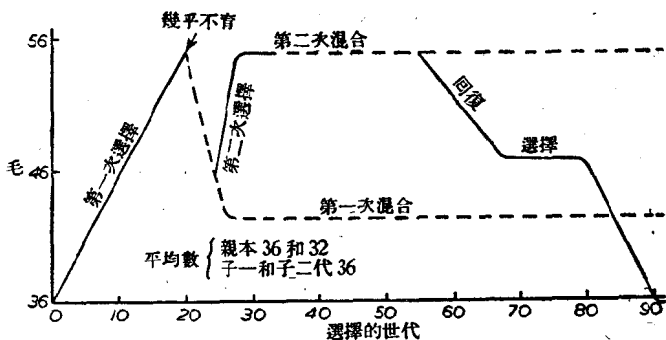


圖4 果蝇中为了腹刚毛数的增加进行的选择(梅赛尔和哈利逊, 1948)。在第一次选择中，平均刚毛数的增加伴有繁殖力的降低。当刚毛数的选择放松后，繁殖力开始起作用，而刚毛数則降低了。第二次刚毛数的选择沒有产生繁殖力的相关反应，並且第二次选择的放松不跟有刚毛数的降低，虽然按照有效的回复选择所証明的，原系並非純合的。整線表示选择，而断線则表示沒有选择的混合培养。

下無法維持。於是就採用混合培養，而繁殖力就立即開始上升，無疑地由於培養瓶中對於繁殖力的自然選擇的結果。這種繁殖力的增加伴隨有相應的剛毛數的急劇下降，按照實際上我們所應該期望的，不論對於繁殖力或剛毛數的影響是決定於同樣基因的多效作用，或者由於降低繁殖力的基因與增加剛毛數的基因相連鎖。

經過了三代的混合培養之後，又進行了增加剛毛數的選擇。四代的這種選擇把剛毛數恢復到原來必須進行混合培養時所得到的高峯值。但是這一次，沒有發生同樣的繁殖力的喪失，而新的高品系保持了這個高峯值八十代，以後選擇才又為混合培養所代替。此外，不僅這個新的混合培養保持它自己在一個繁殖力經一代選擇之後很低的水平，而且即使它本身含有使毛數降低的所有基因原料，它還是這樣做了，這是在後來有效地試行朝下的選擇時証實的。這樣，較低的繁殖力現在不是與較高而是與較低的剛毛數相聯繫。

結論是明顯的。在第二次高選擇中，低繁殖力與較高的剛毛數的連鎖被破壞了，以致第二次的混合品系沒有第一次選擇後所存在的低繁殖力組合的負擔。這一種重新聯繫，根據連鎖假定的重組，必然會時常發生。根據多效作用的另一假定，它不可能有簡單的解釋。這樣，似乎控制不同性狀的多基因，像控制同一性狀的多基因一樣，也可能是相連鎖的。

這種連鎖也不限於控制剛毛數和繁殖力的多基因。在我們所剛敘述的選擇試驗里，剛毛數的選擇在精囊的數目、交配行為和某些眼的變態出現的頻率，以及繁殖力方面，都見到產生有相關的反應。其他的性狀，當然，也可能受到影響，但是沒有被注意到。無論如何，所實際觀察到的相關反應的數目提供一種指示，說明不同多基因系統間連鎖關係的複雜性。

我們現在已經見到，控制連續變異的基因，在與那些控制不連續孟德爾變異的主要基因同樣的世代內分離；同時它們彼此間，像與某些標誌特殊染色體的主要基因一樣，表現連鎖。此外，在相反的雜交中，少有牽涉到胞質遺傳所獲得的差異的証據。並且在一張部分收支單可以開出的情況下，它儘可能與這種看法相符，即所有能遺傳的

變異都可以用染色體上所攜帶的基因來解釋。核對於細胞的其餘部分，無論是在連續變異，或主要的不連續變異的控制方面，顯然都是很強有力的。

3. 多基因和主要基因

用主要基因作標記不僅使我們可以看出，多基因是載於染色體上；它也使我們可以證明，在果蠅中，同一多基因系統的不同份子被攜帶於所有的三個主要染色體，X，第二和第三上（表3）。這些染色體中的每一個都提供了由於它所攜帶的多基因的重組而變革的證據，以致在控制腹剛毛數的連續變異系統中，至少要有六個多基因。

在果蠅中，關於這個性狀，其他雜交的行為與所敘述的有所不同（梅賽爾，1941），因而我們必須假定，它們在其他基因方面還有差異，這些基因也是影響腹剛毛數的多基因系統的股份子。因而，這個系統的多基因數目必須超過六個的最低數，雖然我們不能說究竟是少。

“斯條登特”（‘Student’）（1934）曾經估計，至少要有二十個多基因控制玉米的含油量，而許多研究過連續變異的遺傳學家還要把這個數字訂得更高（見拉斯莫孫，1933）。實際上，“斯條登特”自己的意見是，在他的例子中，基因的數目比較接近二百而不是二十。但是，多基因系統中基因數目的問題，是一個我們將來還必須回頭討論的問題。現在只需說明，最低是好些個而不是少數的。

我們以後將說明（節13）， $B \times O$ 雜交中腹剛毛數的不能遺傳的方差為6.7。不能遺傳的標準差因而約為2.6。然而品系H和L的差異約17根剛毛，以致如負責的是不超過六個多基因的最低數，每個基因差異的平均效果將少於3根剛毛。因而個別多基因的平均效果至多只有不能遺傳的標準差的大小。如六為多基因數目的低估值，它們的平均效果必然會相應地小於變異的不能遺傳部分。

這個多基因系統的不同份子彼此間只可以由它們的連鎖關係加以區別。它們對於表型有類似的效果，而且這種類似性甚至擴展到整個染色體的大體作用方面。再者，不同基因的效果必定是補充的，