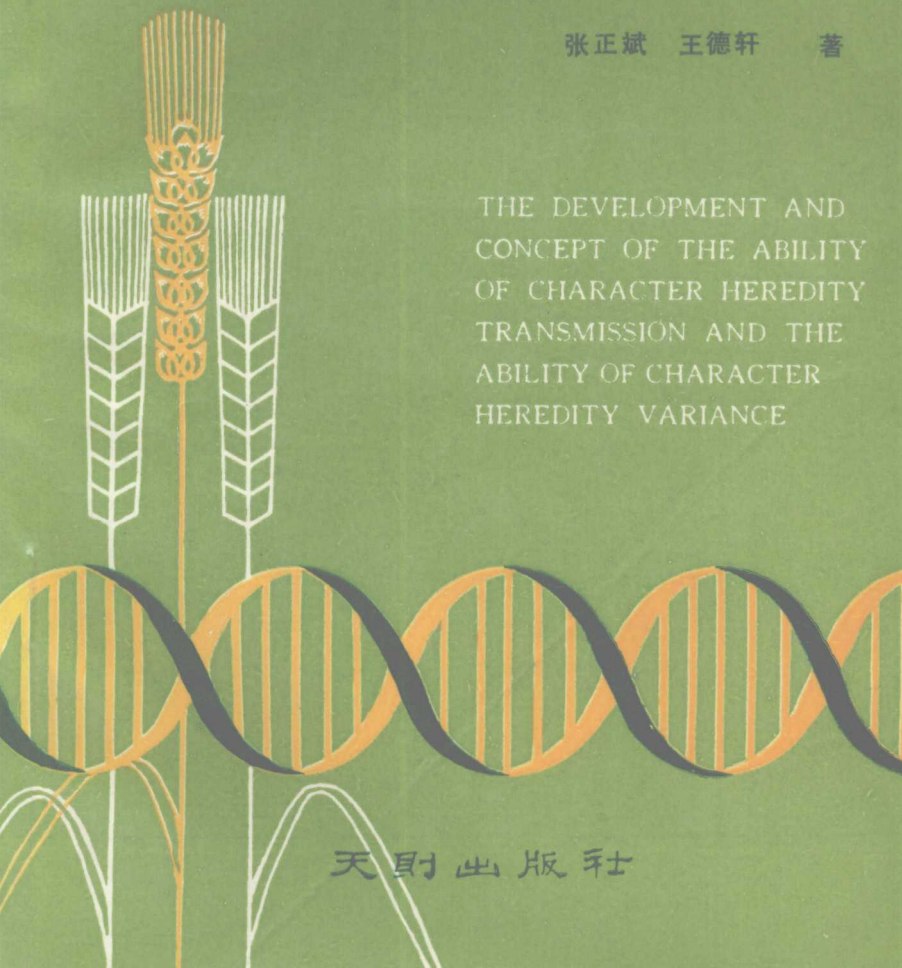


遗传传递力和遗传变异力 的概念与发展

张正斌 王德轩 著

THE DEVELOPMENT AND
CONCEPT OF THE ABILITY
OF CHARACTER HEREDITY
TRANSMISSION AND THE
ABILITY OF CHARACTER
HEREDITY VARIANCE

天则出版社



遗传传递力和遗传变异 力的概念与发展

张正斌 王德轩 编著

遗传传递力和遗传变异力的概念与发展

张正斌 王德轩 著

天则出版社出版

陕西·杨陵·邮箱1号

陕西凤翔县印刷厂印刷

陕西省新华书店发行

787×1092 32开 2印张 39.9千字

1990年6月第一版 1991年7月第1次印刷

印数1—1000册

ISBN 7-80559-281-0/S·55 定价2.50元

前 言

自勒什 (Lush, 1937 年) 提出遗传力这个概念, 至今已有 50 年了。它作为数量遗传的一个重要参数及作为育种的重要参考指标, 已引起遗传学家和育种学家的广泛重视; 并进行了大量的深入研究, 使其得到了新的发展。但结合到育种实践, 国内外有不少研究工作者对遗传力的概念及统计模型的理解比较模糊, 盲目套用遗传力的估算公式和不同试验中的遗传力估算值, 致使其结果和推论总体发生错误。如何正确理解这个概念, 是否有应用价值, 存在着很大的分歧。本书通过大量的理论探讨和育种实践相结合, 对这一遗传育种概念进行了广泛的分析和论述。现特辑印成此书, 以抛砖引玉, 去伪存真, 希望能得到大家的批评指正。

著 者

1990 年 7 月

目 录

前 言

一、遗传传递力.....	(1)
(一) 遗传传递力的真实含义	(1)
(二) 遗传传递力的真实存在	(1)
(三) 遗传传递力与育种	(2)
1、杂交育种	(2)
2、回交育种	(4)
3、杂种优势利用	(4)
(四) 遗传传递力的研究方法初探	(5)
(五) 相对遗传力与遗传传递力的估算	(7)
(六) 遗传传递力在育种中应用的缺陷.....	(12)
二、遗传变异力	(15)
(一) 数量遗传力和遗传变异力.....	(15)
(二) 遗传传递力和遗传变异力的关系.....	(17)
(三) 数量遗传力在育种实践中应用的误解.....	(20)
三、遗传变异力的估算及评述	(26)
(一) 广义法.....	(26)
(二) 狭义法.....	(28)
(三) 回归相关法.....	(29)
(四) 方差分析法.....	(32)
(五) 遗传变异力不同估算方法的比较.....	(38)
(六) 遗传变异力估算中有关问题的探讨.....	(39)

四、遗传变异力概念的发展	(43)
(一) 几种遗传变异力的概念	(43)
1、阈性状遗传变异力	(43)
2、质量—数量性状遗传变异力	(44)
3、综合性状遗传变异力	(44)
4、相关遗传变异力	(44)
5、协方差遗传变异力	(45)
6、多元遗传变异力	(45)
7、典范性状遗传变异力	(45)
8、组合性状遗传变异力	(46)
9、公共因子决定遗传变异力	(46)
(二) 几种遗传变异力的分类及主要作用	(47)
(三) 几种遗传变异力的相互关系	(48)
五、现实遗传变异力	(51)
(一) 现实遗传变异力提出的背景	(51)
(二) 拉斯马森对现实遗传变异力的估算	(52)
(三) 现实遗传力的真实含义	(53)
(四) 现实遗传变异力的评述	(54)
六、遗传传递力和遗传变异力的作用	(55)
寄 语	(56)
参考文献	(57)

一、遗传传递力

(一) 遗传传递力的真实含义^[1-5]

俗话说：“种瓜得瓜，种豆得豆”。这种上下代之间性状相似的现象就是遗传。“一母生九子，九子不一样”。这种亲代与子代，或子代个体间的差异就叫变异。生物通过遗传不仅给子代遗传了与亲代相似的一面，使品种优良特性得以有效利用；而且传递了与亲代相异的一面，产生变异，才有新类型出现。这为选择提供基础，使生物得以进化发展。亲代通过遗传，将由基因决定的特征传递给后代的能力，我们则叫遗传传递力(the ability of character heredity transmission)。亲代通过杂交，将由基因造成和决定的遗传差异传递给子代，或者在子代间遗传差异动态和变化程度，我们则叫遗传变异力 (the ability of character heredity variance)。二者是同一遗传现象研究的两个方面，是对立的统一。

(二) 遗传传递力的真实存在

大量育种实践充分证明了遗传传递力是真实存在的。如玉米自交系(330)的短苞叶、烂顶性状遗传传递力很强，在以它为亲本的几乎所有后代中都呈显性。细长果穗性状(自交系 88)也有很强的遗传传递力，很难通过互补作用，克服其穗细行少的弱点^[6]。如江苏省农业科学院曾先后用 30 多个早熟小麦品种配置了几百个杂交组合，但最后育成的几

个早熟品种，都是来源于江门东品种的血缘。说明江门东的早熟性异常突出，其传递力也强^[7]。陕西、甘肃和河南等省利用对多种条锈菌生理小种均表现免疫抗病且传递力强的尤皮列依娜 2 号，育成了青春 2 号、天选 15 号和郑州 681 号等品种，对当地主要条锈生理小种的抗性都比较过硬^[8]。尤皮 2 号、水源 11 号和维尔等品种的抗条锈性比较过硬，遗传传递力也很强，用它们作亲本，后代对条锈病多表现免疫和高抗。维尔的缺点是干尖黄叶性状的传递力很强，它的后代多表现不同程度的干尖黄叶，等等^[8]。郑州 6 号(× 丰产 3 号，中强)耐旱性很强，其后代偃大 25 号也十分耐旱^[8]。有些育种单位就当地一些常用亲本的性状遗传传递力作过研究。如四川省农业科学院(1972 年)曾研究水稻亲本性状的状况，看到泸场 3 号的高产穗型、农垦 58 号的株型、开县 80 早的长势、矮子粘的分蘖力、跃进 4 号的脱粒性和矮南早的早熟性，都很容易遗传给后代^[1]。由以上例证中看出，遗传传递力是真实存在的，并有强弱之分，因性状、品种和杂交组合而异。

(三) 遗传传递力与育种

遗传传递力是来自育种实践的专用术语。蔡旭、林作楫等先生早在 1962 年就对品种特性的遗传传递力做了研究^[5, 32]。直到现在，遗传传递力被育种家给予高度重视和广泛应用，从而育成众多优良品种。

1、杂交育种。主要有两个方面：

(1) 亲本选配原则。亲本选配是杂交育种成败最重要的关键，直接关系到杂交后代能否出现好的变异类型和选出好

的品种。为了解决育种中的重要问题，亲本之一在主要目标性状上最好表现十分突出，并且遗传传递力要强，以克服对方在这个性状上的缺点，使具有该优良性状的个体在杂种后代中占有较大的比重，便于选出该性状表现突出而综合性状又优良的品种^[6]。如著名杂交组合蚂蚱麦（感病）×碧玉麦（免疫）中，碧玉麦对条锈为免疫，抗锈性遗传传递力强，有效地克服了蚂蚱麦感病的缺点，从而育成了高抗当时条锈的碧蚂1号至6号，其中碧蚂4号最为突出^[9]。碧蚂1号推广面积当时空前地达9000多万亩。碧蚂4号推广面积虽不大，但却是一个良好的亲本，曾用它育成了许多著名品种，如70年代推广的泰山1号就有碧蚂4号的血缘^[7]。利用碧蚂5号和6号也育出了陕农9号和1号、西北314和612等品种^[10]。由此可见，生态型和地理起源只是给选配亲本以一般的依据，主要看实质。关键在于亲本是否具有育种目标所需要的性状，并能较好地传递给后代^[6]。

(2) 杂交后代选择。F₂分离世代是选择的重点世代，F₂群体数量与基因重组和出现优良综合性状单株的机率有关。在整个选择过程中，将各组合与其邻近的对照和亲本作比较，并进行不同组合间的比较，可观察双亲性状在杂交后代中的遗传行为。如显隐性、性状分离、各亲本的优缺点及其遗传传递力的大小等^[6]，以便对各亲本有进一步的了解，同时取得选配亲本的经验。

因此，蔡旭先生1962年就讲道^[5]：“选配亲本的作法不外乎两种：第一种是根据亲本材料本身的特性表现选配，即通过对材料特性的精确鉴定，选择表现型优良的材料作为杂交亲本；第二种是根据亲本的特性遗传传递能力大小来选

配，亦即通过亲本对杂交后代影响的大小，根据后代的表现最后来评定亲本的优劣。因为并不是每一个表现良好的材料都适于作亲本，在考虑具体材料的取舍时，最后的评价还要看后代表现如何而定。所以为了作好亲本选配工作，就有必要对一些重要特性的遗传传递规律进行比较深入的了解，从而提高选配亲本的预见性。”

选择单株时所根据的性状应考虑其遗传传递力的大小。一些受环境影响较小的性状，如抽穗期、开花期、抗寒性、株高、穗长以及某些遗传行为比较简单的抗病性等，在早代遗传传递力较大，可在 F_2 选择或采用系谱法选择。一些受环境影响较大的性状，如单株产量、一穗粒数、一穗粒重等在早代遗传传递力小，在 F_2 选择时仅供参考^[1]，可采用混合法在高代选择。

2. 回交育种^[6]。回交法不仅对抗病性和抗虫性育种有意义，而且它已广泛地采用作为改良现有良种个别缺点，或改造某些不符合要求的性状的有效手段。这些性状不论是属于形态特征，抑或属于生理生育方面的特性，只要有较高的遗传传递力，都可以获得良好的效果。当改良一个品种的个别缺点时，被转移的性状要具有较高的遗传传递力和便于鉴定识别，才易于获得较好的效果；若用来改进数量遗传的农艺性状，便难收效。在非轮回亲本选择时，对所需的性状应具有足够的强度，其遗传传递力应是较高的，并且在杂种群体中易于鉴别。单基因控制的性状，遗传传递力高，最易于处理。

3. 杂种优势利用^[6]。要做到双亲互补，不仅要掌握亲本性状的表现型，还要了解有关性状的遗传行为。优良性状

的遗传传递力要强，最好是显性；若为隐性，则双亲都应具有这一优良性状，否则不能得到理想的杂种。

从以上实践中可以看出，性状遗传传递力与基因显隐性、纯杂合性、基因对数和基因连锁遗传都有很大的直接关系。

(四) 遗传传递力的研究方法初探

一般来说，凡是遗传传递力强的性状，选择后代育种值 (breeding value) 和对照亲本表现型值很接近，并且具有该优良性状的单株在后代群体中出现的机率较大；也能在早期世代稳定遗传，能起到定向选择的作用；可望选出优良品系。因此我们认为研究遗传传递力有三个途径：

一是利用对照亲本和选择后代之间的选择差来研究遗传传递力的强弱，即 $\bar{X}_{cp} - \bar{X}_{sg} = S$ 。式中：cp——compare parent；sg——selection generation，即选择差越小，遗传传递力越强，亲子代越相似；选择差较大，则亲子代差异也较大，遗传传递力越弱。按不同数字序列进行选择的性状，其遗传传递力和超亲效应如表 1 所示。这是一种最直观最常用的经验办法，但不同性状间单位不同而不能比较。

二是利用概率 $P = n / N$ 计算利用同一品种作为亲本的不同组合中出现目标性状的概率。如在 33 个以苏麦 3 号为抗源的组合中，其中 F_1 病轻组合有 21 个，占 63.6%；中抗组合 8 个，占 24.3%；感病组合 4 个，仅占 12.1%^[9]。这说明苏麦 3 号抗赤霉性遗传传递力强。利用选择强度 $I = m / M$ ，计算在分离世代中具有目标性状的单株 (株系)

表 1 用选择差衡量不同选择方向的遗传传递力和超亲效应

选择方向	性 状	不同程度的遗传传递力	超亲效应
顺数字序列选择	单株经济产量、经济系数、穗长、千粒重和穗粒数等	$\bar{X}_{cp} - \bar{X}_{sg} > 0$ $(\bar{X}_{cp} > \bar{X}_{sg})$ 如千粒重为: $45 - 40 = 5$	$\bar{X}_{cp} - \bar{X}_{sg} < 0$ $(\bar{X}_{cp} < \bar{X}_{sg})$ $45 - 50 = -5$
逆数字序列选择	株高、早熟性、抗病性、抗寒和抗旱性等	$\bar{X}_{cp} - \bar{X}_{sg} < 0$ $(\bar{X}_{cp} < \bar{X}_{sg})$ 如株高为: $75 - 80 = -5$	$\bar{X}_{cp} - \bar{X}_{sg} > 0$ $(\bar{X}_{cp} > \bar{X}_{sg})$ $75 - 70 = 5$

比例，即中选率。在早熟性研究中，如表 2 所示，倾向早熟品种红芒 22 号的类型较多，说明红芒 22 号品种的早熟性遗传传递能力强。

表 2 杂种后代(F₃)抽穗期的分离类型^[30]

代数	类型	组 合	不同类型抽穗期(%)			
			超早	倾早 中间型	倾晚 中间型	超晚
F ₃	晚×早	四川独秆×红芒 22 号	1.61	65.06	31.72	1.61
		NPFP(1)×红芒 22 号	7.01	62.23	29.32	1.43
		095×红芒 22 号	3.95	38.98	36.16	20.90

三是利用稳定系数 $W = 1 / G$ (G——generation 稳定世

代数)说明性状遗传传递力的强弱,即在早期世代稳定的性状,稳定系数大,易定向选择;在高代稳定的性状,稳定系数小,一般不宜采用系谱法进行选择,而在高代可进行混合法选择。如碧蚂1号抗锈性在 F_4 代已稳定,发现它在抗条锈病、生长势、品质、抗霜、抗倒伏和抗散黑穗病各方面比当时对照品种302提高了一步,因此确定它是一个很好的品种^[31]。

以上这些方法都是实践中最常用的,也是最直观的经验方法,被育种家广泛使用。我们在此作了总结和概括,并进行了简单的数学表达。

(五) 相对遗传力与遗传传递力的估算

裴新澍先生1964年指出:“所谓遗传传递力或遗传力,是指有机体亲本传递遗传特性的一种能力,它是有机体具有的固有属性,其大小或强弱因品种或性状不同而异。在杂交中,杂种后代的性状则决定于两个亲本间遗传传递力的相对强度或相对遗传力。两亲本杂交后, F_1 的不同(显性程度)表现,是由于参与杂交的亲本在杂交时遗传传递力的相对强度(简称相对遗传力)不同所致。两亲本结合后,在对立统一原则下,亲本的相对遗传力在不同组合中可从无作用到完全作用,是一连续变化的数列;因而影响到杂种性状表现的程度,也从无显性到完全显性,乃至超显性,同样也表现为一连续变异”^[11]。其原理大致如下^[4]。

当亲本与子代表现型值的关系分别为:

$$\text{在和差式时: } a_1 = \frac{F_1 - P_2}{P_1 - P_2} \quad a_2 = \frac{P_1 - F_1}{P_1 - P_2}$$

F_1 同一性状平均表现型值: $F_1 = a_1 P_1 + a_2 P_2 + E$

$$\text{在乘积式时: } a_1 = \frac{\ln \frac{F_1}{P_2}}{\ln \frac{P_1}{P_2}} \quad a_2 = \frac{\ln \frac{P_1}{F_1}}{\ln \frac{P_1}{P_2}}$$

F_1 同一性状平均表现型值: $F_1 = P_1^{a_1} \cdot P_2^{a_2} \cdot E^{\alpha}$

当环境有利时, 和差式 E 为正, 乘积式 α 正; 当环境不利时, 和差式 E 为负, 乘积式 α 为负; 当环境无影响时, 和差式 E 为 0, 乘积式 α 为 0.

其中: $a_1 + a_2 = 1$, 分别为亲本 P_1 和 P_2 的相对遗传力. 当相对遗传力为“互补”时, a_1 和 a_2 符号可以相反, 则 F_1 平均值就会超过任一亲本, 这时为超显性. 当 a_1 和 a_2 “互拒”时, 二者符号可以相同, 则 F_1 表现不同程度的显性.

戴君惕 (1981 年) 应用多基因学说的加性—显性数学模型, 推导和论证了上述两个基本公式以及 a_1 和 a_2 的值. 这说明, 由亲本群体和杂种一代群体的平均表现型值, 可以测量杂交亲本所具有遗传性状的遗传传递力^[12].

裴新澍 (1964 年)、戴君惕 (1981 年) 曾指出: 相对遗传力理论在不假设任何单个基因的情况下, 着眼于基因总效应, 以同一的测量尺度, 统一质量性状与数量性状的解说方式, 直接从亲本性状的平均值, 通过简单的数学公式来估算和预测杂种后代的, 也是杂交遗传现象规律性的概括和总结.

因此我们认为, 根据多基因加性—显性模型, 假设杂交后代任意一个被选择的基因型总效应为 1, 则它必定为双亲

的遗传效应 a'_1 和 a'_2 之和, 即 $a'_1 + a'_2 = 1$ 。这是因为, 对于任意一个不同于双亲的杂交后代来说, 其遗传组成中或多或少地包含了父本与母本的成分, 如表 3 所示。由于父母本在后代的遗传效应贡献不同, 而使后代产生各种基因型和表现型。

表 3 烟草花瓣长遗传的理论估算^[11]

F ₂ 基因型	显性 基因数	花瓣长 (mm)	累进值
AABBCCDDEE	10	90	40+5× 10
AABBCCDDEe	9	85	40+5× 9
AABBCCDDee	8	80	40+5× 8
AABBCCddee	7	75	40+5× 7
AABBCCdd ee	6	70	40+5× 6
AABBCdd ee	5	65	40+5× 5
AABBccdd ee	4	60	40+5× 4
AABbccdd ee	3	55	40+5× 3
AAbbccdd ee	2	50	40+5× 2
Aabbccdd ee	1	45	40+5× 1
aabbccdd ee	0	40	40+5× 0

再则依照相对遗传力理论:

$$a_1 = \frac{F_1 - P_2}{P_1 - P_2} \quad a_2 = \frac{P_1 - F_1}{P_1 - P_2}$$

$$a_1 + a_2 = \frac{F_1 - P_2}{P_1 - P_2} + \frac{P_1 - F_1}{P_1 - P_2} = \frac{P_1 - P_2}{P_1 - P_2} = 1$$

对于任何一个世代中的选择后代 F_s 来说, 同样有

$$\frac{F_s - P_2}{P_1 - P_2} + \frac{P_1 - F_s}{P_1 - P_2} = \frac{P_1 - P_2}{P_1 - P_2} = 1$$

$$\text{即 } \frac{F_s - P_2}{P_1 - P_2} + \frac{P_1 - F_s}{P_1 - P_2} = \frac{F_1 - P_2}{P_1 - P_2} + \frac{P_1 - F_1}{P_1 - P_2} = 1$$

$$\text{同理可得 } a'_1 = \frac{F_s - P_2}{P_1 - P_2} \quad a'_2 = \frac{P_1 - F_s}{P_1 - P_2}$$

$$\text{故 } a'_1 + a'_2 = 1$$

$$\begin{aligned} \text{因此 } F_s &= a'_1(P_1 - P_2) + P_2 = a'_1 P_1 - a'_1 P_2 + P_2 \\ &= a'_1 P_1 + (1 - a'_1) P_2 = a'_1 P_1 + a'_2 P_2 \end{aligned}$$

由此分析, 我们认为, 相对遗传力不仅可以做为测定双亲在 F_1 代中相对遗传强度(力), 同样可以用于杂交(单交)育种任何世代中的遗传传递力的测定。

评述: (1) 历来对于有机体的遗传传递力还只是抽象概念, 而无一定公式进行测量, 相对遗传力理论对此提出了明确的公式可以进行估算^[13]; (2) a_1 和 a_2 遗传传递力是一个相对数值概念, 并不能说明基因间真实遗传作用的方式; (3) 相对遗传力理论的作者提出了各种情况下的环境分量, 但如何估计却未指明; (4) 相对遗传力虽然比经验的选择差(我们的称谓)更能形象地反映遗传传递力, 但需计算。特别是 a_1 中要用 P_2 作参照, a_2 中要用 P_1 作参照, 不能直观反映遗传传递力的强弱。况且相对遗传力

只反映数值遗传量的概念，没有考虑目标性状出现的机率或中选率、以及稳定时间长短等数量概念。因此，它并非是“杂交亲本在杂交过程中遗传传递力最好的一种数量表达”^[4]；（5）“根据相对遗传力理论，可以在没有杂交之前，根据亲本的两个指标，对 F_1 的性状可进行一定的预测”^[13]。无论遗传传递力或相对遗传力，都是对特殊少数品种和组合而言，对于某些遗传变异力高的性状，如株高和抽穗期等，通过育种实践了解亲本的相对遗传力，但是对于多数遗传复杂而经济上重要的性状，同一亲本在不同组合中，或不同组合中大值亲本的相对遗传力也有不同。因此，直接用亲本的相对遗传力预测 F_1 的效果，目前看还不够理想。虽然有的报道在预报水稻 F_1 产量与蛋白质含量的效果很好，但是那种预测方法是无价值的，因为它是相当于将方程的解代入原方程进行检验，因此所谓的预测误差，实际上是计算误差^[33]；（6）裴新澍先生根据公式 $F_1 - AM = (a_1 - \frac{1}{2})(P_1 - P_2)$ 及 $F_1 - P_1 = (a_1 - 1)(P_1 - P_2)$ ，作出的“双亲差值与杂种优势成正比”的结论，似乎有点理由不太充分，或假设不太恰当。先分析一下超亲优势。当大值亲本与双亲差值无关时，只有双亲差值与 F_1 的表现密切相关，双亲差值才与超亲优势呈正相关。事实上，双亲差值与 F_1 表现的关系是复杂的，从相对遗传力公式本身分析， a_1 是双亲差值的函数，只假定双亲差值变而相对遗传力 a_1 不变，似乎是无意义的。因此，从这一假定出发作出的结论也同样值得怀疑。同理，超中亲优势及乘积式的杂种优势的推论也存在同样的问题^[33]。