



春小麦性状变异 非线性特征研究

李卓夫 著

0
3
2.1

东北林业大学出版社

CHINA

ZWJC
2003
S512.1
3

春小麦性状变异的非线性 特征及育种意义

李卓夫 著



东北林业大学出版社



3 0691 7888 1

图书在版编目(CIP)数据

春小麦性状变异非线性特征研究/李卓夫著. —哈尔滨:东北林业大学出版社, 2002. 6

ISBN 7-81076-317-2

I. 春... II. 李... III. 春小麦-生长发育-变异-研究
IV. S512.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 043054 号

责任编辑:戴 千

封面设计:戴 千



NEFUP

春小麦性状变异非线性特征研究

Chunxiaomei Xingzhuang Bianyi

Feixianxing Tezheng Yanjiu

李卓夫 著

东北林业大学出版社出版发行

(哈尔滨市和兴路 26 号)

东北农业大学印刷厂印刷

开本 850×1168 1/32 印张 3.875 字数 97 千字

2002 年 6 月第 1 版 2002 年 6 月第 1 次印刷

印数 1—1 000 册

ISBN 7-81076-317-2

S·329 定价:20.00 元

序 言

1997年，在博士的课程学习中，我有幸从任永堂教授所讲授的《现代科学技术与马列主义》课程中接触到了非线性科学的部分内容，从而为我的科学研究工作打开了一扇新窗。非线性理论虽然还属于较年轻学科，但所揭示的客观规律深深地吸引了我。通过大量查阅非线性理论的文献，我感到将这方面理论引入作物科学将大有可为。由此产生了在自己所从事的春小麦育种研究中加以应用的冲动。这一想法得到了我的导师杨庆凯教授的大力支持，并给予我充分的研究空间去进行探索。1998年与1999年完成了规模庞大的春小麦遗传试验，从而获得了充足的试验数据，为用非线性理论与方法研究小麦性状遗传变异特征奠定了坚实基础。

虽然非线性研究中各相关学科都是建立在严密的数学推理基础上，要完全理解其内容并不容易，但是现在这方面的科普著作很多，因此，不必完全弄通大量艰涩的数理推导，就可直接理解其基本思想。特别是非线性理论研究中前辈们所采用的研究方法思路，对开阔思维作用极大。

本书只是从三个侧面以春小麦为研究对象，采用非线性理论中部分内容中的思想与方法对春小麦性状变异特征做了较初步的探索性分析工作。在这一研究方面，还有大量内容有待采用非线性理论进行深入研究，以期在作物育种理论与方法的研究中有新的突破。虽然本文研究得较浅，但所得到的结果却令我激动不

已。因此，想出版与同行们共享。非常感谢东北林业大学出版社大力支持，保证了本书的顺利出版。

受水平限制，对非线性理论理解深度有限，文中难免会有分析不到位甚至错误之处，敬请读者多提宝贵意见与建议。

李卓夫
于哈尔滨东北农业大学
2002年6月

目 录

1	前 言	(1)
1.1	非线性现象的研究意义	(1)
1.2	非线性系统理论在作物育种研究中的应用	(4)
1.3	非线性理论在作物育种理论研究中的作用	(6)
1.4	研究的目的	(8)
2	试验设计与数据分析方法	(11)
2.1	试验设计	(11)
2.2	数据分析方法	(12)
2.2.1	方差分析统计模型	(12)
2.2.2	分离群体中性状变异分数维的计算方法	(13)
2.2.3	各性状超越率的计算方法	(14)
2.2.4	遗传参数估计模型	(15)
2.2.5	协调指数计算方法	(17)
3	结果与分析	(19)
3.1	小麦各性状的变异程度分析	(19)
3.2	各性状变异的分数维特征	(22)
3.2.1	分形与分数维	(22)
3.2.2	小麦分离群体性状变异的分数维特征	(24)
3.3	小麦分离群体各性状分布特点的定量分析	(33)
3.3.1	超越率的意义	(34)
3.3.2	小麦分离群体中各性状超越率变化特点	(35)
3.3.3	小麦分离群体中各性状超越率变化分析	(37)
3.4	小麦性状超越率变化中非线性函数关系的育种 意义	(43)
3.4.1	超越率函数类型的分布状况与性状改良潜力的	

定量分析	(43)
3.4.2 小麦各性状遗传力与其超越率函数类型分布 状况关系分析	(52)
3.5 小麦分离群体目标区性状超越率特征参数的育种 意义	(56)
3.5.1 目标区性状超越率特征参数的意义	(57)
3.5.2 超越率特征参数与目标类型的关系	(59)
3.5.3 超越率特征参数在性状改良中的作用	(63)
3.6 小麦个体性状组合的协调指数研究	(70)
3.6.1 协调指数构建的理论依据	(71)
3.6.2 协调指数与变异个体目标性状间关系的 分析	(77)
3.6.3 协调指数与分离群体中优良变异类型关系 分析	(81)
3.6.4 分离群体的育种价值分析	(83)
4 讨 论	(90)
4.1 关于性状分离的分形维数的意义	(90)
4.2 关于性状超越率函数在性状分析中的作用	(92)
4.3 关于个体性状组合协调指数的意义	(95)
4.4 小麦性状变异非线性特征研究在育种中的作用 ...	(97)
5 结 论	(100)
5.1 小麦性状差异程度的育种作用	(100)
5.2 性状变异具有分形规律	(100)
5.3 用性状超越率可以对性状变异特性的定量分析 ...	(101)
5.4 F1 代优势表现	(103)
5.5 协调指数可作为变异类型综合性能指标	(103)
参考文献	(106)

1 前言

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是世界上种植面积最大、总产量最高、总贸易额最大的粮食作物。世界上有 1/3 的人口以小麦为主食。春小麦是普通小麦种中的一大重要生态型；每年种植面积约占世界普通小麦总面积的 1/4，而在我国则约占普通小麦总面积的 16%。黑龙江是中国春小麦的主产区之一，自 1995 年以来其春小麦的总产量一直在 300 t 以上。随着经济形势的迅猛发展，黑龙江的春小麦由于大面积单产水平低，主栽品种的品质差，而导致其产品市场竞争力弱，效益低下，种植面积大幅度下滑，现已降至不足 $67 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 的水平上。如果中国加入了 WTO 后，黑龙江春小麦还将受到来自世界市场的冲击，生产形势极为严重。要从根本上解决问题，品种改良必须是首先要突破的技术环节。因为，作物育种始终是农作物生产的最基础工作之一。目前春小麦品种改良的主要难点在于如何创造综合性状优良的品种。由于小麦作为一生物体，某性状的改良效果常受到体内其他性状水平及外界环境条件变化等因素的制约，其变异常表现出非线性特征。因此，小麦分离群体中性状变异非线性特征的研究，对促进小麦育种，乃至作物育种的理论与技术发展都具有重要意义。

1.1 非线性现象的研究意义

非线性现象是由多因素构成的多层次系统发展演化中表现出的一种重要特性，是这类系统一种带有普遍性的本质属性。因此，有人将这类系统称为非线性系统。而包括小麦在内的生物体

正是这样的系统。在研究非线性现象的过程中，揭示出了大量这类系统所具有的特征特性。Prigogine, I. (1980) 创立的耗散结构理论阐明，系统内各组成部分之间以及系统间非线性互作是开放系统产生不稳定行为的必要条件，这些非线性互作使得体系内各单元有可能合作起来行动而形成有序的耗散结构。Haken, H. (1978) 创立的《协同学》则指出，复杂系统中各要素间在序参量达到临界点后所产生的非线性互作，将使系统自组织地产生出宏观有序行为，如散射光向激光的转化过程。Lorenz, E. (1963) 在模拟大气环流的行为时发现，如果演化方程中存在着非线性项，则系统的长期演化行为将走向混沌，此时系统将极敏感于初始条件，而对这类系统的长期行为将不可能做出准确的预报，即著名的“蝴蝶效应”。Li, T. T. & York, J., (1975) 的《周期 3 意味着混沌》这一著名论文，在理论上证明了只有当系统内存在着 3 个以上因素时，因素间的非线性互作必然发挥作用，系统将走向混沌。Mendibrot, B. B. (1975) 创造的分形概念与理论揭示出，在自然界中存在着大量的不规则的事物，其表现形式不能用经典的欧几里得几何学加以描述，但却可用分形维数对这类事物的复杂度进行刻划，从而为认识自然界中的复杂现象提供了新的研究工具。而分形维数恰恰反映出自然界中客观事物普遍存在着非线性关系的事实。

目前，作为复杂性科学中的重要组成部分，非线性科学在各领域中发挥着越来越大的作用。其根本原因在于这方面的研究揭示出了各类复杂现象产生与演化的内在机制，使对复杂系统的控制成为可能。然而，不同研究领域有各自独立的特殊性，虽然大量的研究越来越深入，但我们所面对的事物是这样的复杂，以至于到目前为止还没有一个统一的理论能够解释各领域的所有现象，我们距离实现对所处理的系统进行实时监控的目标还相差很远。现在，这方面的研究基本上是在如下两个方面开展的。一是研究系统演化的动力学行为，通过对不同输入与输出的反复迭代

关系所进行的系统分析，建立相应的模型，然后由模型的模拟结果与真实系统相应变化的结果进行比较，从而揭示出系统演化发展的内在机制。如混沌理论、超循环理论、协同学及突变论的研究，并促进了神经网络理论与技术的迅猛发展。另一条研究路线是从演化产生的轨迹或形态特征方面进行研究。如分形几何学的研究思路。不论从何人手研究，非线性机制是事物复杂性产生的一个重要原因的观念已成为本领域研究者们的一致。

非线性理论研究结果已表明，多数复杂系统的行为也存在着如下几方面的共性：一是演化的自组织性，即系统的演化过程在一定条件下会自组织地向某方面发展，从而自组织地产生宏观有序结构；二是发展的不可逆性，系统常表现出单向演化，而逆过程不会自发产生；三是自相似性，系统内具有相当程度的精细嵌套结构，随着观测尺度的缩小，系统内部的复杂性并不降低，同一系统内的子系统之间及局部与整体之间存在着某种程度的相似性——标度不变性；四是系统内具有非平衡的组织结构，且具有一定的功能；五是系统演化的长期性态表现出确定性的混沌行为，而从总体上将在所谓“奇怪吸引子”的范围内变化，因此将产生出宏观有序结构——分形。这一研究领域涵盖了自然科学、人文科学、社会科学、经济学等几乎所有学科中的绝大多数研究内容，其所揭示的复杂系统演化发展的内在机制对任何一个学科的发展都具有极其重要的价值。

非线性指的是相对于线性系统而言，整体不等于各部分的简单积加，结果与原因间不存在着确定的比例关系的一类系统行为特性。在我们所接触的各类事物中，常出现一些令人难以预料的现象都是由于系统中存在非线性互作所引起的。因此，不难推断，只有研究清楚了系统行为的非线性作用机制，才能实现对系统进行有效控制。然而，这方面的研究难度相当大。因为，在复杂的动力学系统中，虽然从数学上，对一些非线性微分方程可以用简单的线性近似方法加以定量的描述，但除了极个别的例子可

以在某种特定的条件下求出其解以外，大多至今都解不出来。对于复杂一些的非线性系统和过程，则连微分方程也列不出来。另外，不同系统即使开始研究，也都是很局部的，至今还没有可在任何系统加以应用的统一的分析研究模式。每一系统的特殊性使这方面研究难于概括出统一的规律。因此，必须结合各系统的特点，探索行之有效的研究方法与技术路线。

1.2 非线性系统理论在作物育种研究中的应用基础

作物育种所研究的对象——作物的遗传结构与性状遗传变异行为——属于典型的非线性系统。首先，作物的遗传结构是性状的集合。大量理论与育种实践反复证明，在这一集合中，各性状之间并不是彼此独立的，而是存在着广泛的相互作用。在一般遗传学意义上，各性状的表达包括三个方面的互作：等位基因之间的互作、非等位基因之间的互作以及基因与环境之间的互作。近来分子遗传研究显示，DNA结构与功能以及代谢物之间、基因与遗传背景之间也存在着广泛的互作关系。正是这些互作关系的广泛存在，就决定了作物的遗传结构必然会表现出非线性的行为特征。另一方面，作物性状的变异必须以生命体形式表现出来。任何生命体的发生与发展都是在与外界交流物质、能量、信息的过程中而自组织地产生出有序结构。性状的遗传变异行为是在系统演化的过程中表达的，离开了系统整体，任何性状将无从表现，因此，其表达的过程符合非线性系统行为的基本特性。在一定条件下，每一作物个体分阶段地分化出各类性状。用分形理论研究植物形态建成过程，证明植物形态均不同程度地表现出分形的特征。而混沌理论研究表明，非线性是系统产生混沌行为的必要条件之一。当系统行为进入混沌后，将出现被称为“奇怪吸引子”的几何图形。进一步对这种图形研究令人惊奇地发现，该

类图形表现出了分形特征。这一结果证明，分形状态是混沌行为的结果。作物遗传性状综合表现产生出某种分形特征，表明作物系统生长发育过程是通过混沌而趋向于“奇怪吸引子”——作物性状结构的。这即从另一侧面说明生物系统内的性状间存在着广泛的非线性互作关系。在作物育种理论研究中应用非线性理论与技术是有其客观根据的。

正是由于作物遗传系统内存在着广泛的非线性互作，才决定了作物遗传变异行为经常会表现出某种程度的不确定性，要提高作物育种工作的效率与有效性，就有必要在作物育种理论与技术研究中运用非线性理论与技术，以基因与生物体内外各类因素间非线性互作为突破口，研究优良变异类型性状组成与形成过程的规律，促进作物育种工作向纵深发展。长期的作物育种理论与实践，已为在这一领域进行非线性理论研究奠定了一定的基础。各作物上所进行的性状间的相关分析、通径分析、典范相关分析、主成份分析、因子分析、对应分析等分析结果以及不同类型间的聚类分析、遗传距离分析，均为揭示性状遗传变异及性状演化的非线性特征研究做出了有益的探索。魏燮中等（1991）将小麦产量构成因素间的关系进行归纳后，总结出5种构建高产基因型的模式，其中有4种用到了幂指数关系求解构成因素变动的比例因子。孙其信（1987）则对小麦产量相关性状进行了层次分析，从而为不同性状的作用比例的确定提供了理论依据。张爱民（1994）总结了小麦产量构成因素间关系时，列出了10种非线性拟合的函数形式。殷新佑（1994）的研究表明，水稻的光合速率与温度之间表现出明显的非线性关系，而且品种的感光性对这种非线性关系的形成具有至关重要的作用。Murry, A. W., & Kirschner, M. W., (1991) 研究发现，细胞周期中细胞分裂的启动与调节过程，不仅受到以 *cdc2* 为代表的一系列基因活性与 MPF 酶控因子的调控，而且还有来自细胞质中的波动因子的调节作用。说明细胞状态的变化是由一系列基因调控的化学反应

互动控制的。闻芳等（1999）采用 WTMM（Wavelet Transform Modulus Maxim）方法，研究了外显子与内含子序列的分形尺度的分辨效率，并进一步设计神经网络分类器模型，对快速准确地检测外显子与内含子做了有益的探索。而这一研究正是在大量研究证明基因结构变化的分形性存在的基础上进行的，从本质上说，基因行为复杂性就是各种因素间非线性互作的必然结果。

基因型与环境互动方面的大量研究表明，同一基因型在不同生态条件下的表现常出现一些难以预料的情况，因而引出了关于基因型稳定性研究项目。但长期关于基因型在不同地点和不同年份的试验分析，证明线性模型研究结果的应用范围有较大的局限性，其根本原因在于基因型与环境间的互动具有较强的非线性互作效应。

正是由于作物遗传系统普遍存在着非线性互作效应，而且大量研究结果为认识这种非线性行为提供了比较充分的事实依据，因此，对作物遗传系统行为用非线性理论与技术进行深入研究，所揭示的作物遗传变异行为机制，将使作物育种工作者对作物遗传变异类型产生与演化行为有更本质的理解。可以根据理论研究结果研制出更为符合客观实际的作物育种技术措施，必将对作物育种的发展产生巨大的推动作用。另外计算机技术的发展也使作物遗传变异行为的大量数据处理及复杂的非线性函数关系的拟合与计算成为可能。

1.3 非线性理论在作物育种理论研究中的作用

作物育种理论一直是以达尔文的生物进化论为基石，以各类遗传学的研究成果为主要技术开发依据，吸纳越来越多相关学科的研究成果与方法逐渐发展起来的。生物进化论的主要思想有两种，一种思想是物种在求生存发展的过程中，适者生存，不适者

亡；另一种思想是新物种的起源是由于演化过程中的自然选择的结果。郑维敏（1998）研究指出，“生物的繁殖是物种求生存发展的推动力，它是一种正反馈作用，推动着物种的演化。在自然选择下，演化结果是适者生存，并能够变异，从而演变出新的物种。……从大系统到小系统的演化，都有正反馈在起作用，而又受到各种不同的抑制、约束和选择。正反馈是演化、发展的原因，各种的限制和选择使演化的形态和行为既复杂又多样化，演化系统是一种以正反馈推动的非线性系统”。由于作物品种的演化与物种演化的过程具有某种程度的相似性，因此，在新品种的培育过程中，其演化系统中存在的非线性的演化机制必然对新品种的发展方向起重要作用。非线性理论揭示出，自然界中许多事物之间存在着相互作用。这种相互作用的结果，形成了相互作用的几个方面之间的非线性制约，进而出现了多种多样的发展前景。因此，讨论复杂现象的原因，必然要涉及非线性的相互作用。和许多复杂系统一样，作物品种是经过较长时间演化的结果。而在研究事物之间所存在的相互作用效果时发现，短时间内的相互作用往往是一个方面起优势主导作用，其相互作用的结果不明显。然而，经过较长的时间后，其相互作用在事物形成发展的演化过程中就不容忽视了。长期以来，作物育种理论研究多是以线性模型为依据进行的。这一方面是由于线性模型的理论研究比较完善，另一方面是由于在相对较小的范围内，事物之间的相互作用结果不明显时，其数量关系是可以线性关系加以描述的。目前，按照先分析后综合的思路，通过单一性状的研究，发展出了一套比较有效的基因分析技术，其中数量遗传学起到了关键性的作用。分析所得到的遗传参数，如遗传方差、遗传力、配合力、遗传进度、各类遗传效应等，都为作物育种的理论与实践发展作出过突出的贡献。

随着研究的不断深入，作物育种实践中经常为多性状的复杂互作效应所困扰，因此而引发了对多性状综合效应的理论与分析

技术的研究。各类选择指数方法、多元统计分析方法、回归分析技术、模糊数学、灰色系统理论等被用来对作物育种中各类变异材料进行系统分析，得到了大量有创意的发现，极大地推动了作物育种理论与技术的发展。但从本质上说，这些方法都是线性分析技术，其结果只能是对非线性的作物性状遗传变异行为的某种程度近似，因此其应用的范围是有限的。尽管如此，这些研究仍有重要价值，其研究成果是作物育种理论研究的重要依据。作物科学研究的不断深入，使人类对作物的认识也在不断发展。从作物的器官，包括根、茎、叶、花和果实，到作物细胞结构（细胞核、细胞质、细胞壁和细胞膜等）；然后又发现了染色体；再进一步发现了DNA等大分子。目前分子生物技术的发展，越来越多的成果不断丰富着作物育种的理论，对作物育种工作具有重要的指导意义。而分子生物学技术在作物育种中的广泛应用，已使对作物性状的遗传行为深入到基因的本质特征上来认识。然而正如李衍达院士所说的，“即使我们知道了生物分子的全部情况，我们仍然难以理解生物这个系统的功能；因为不同的生物分子与组织之间有着复杂的，网络般的联系，其间可能有复杂的正、负反馈环”，而正是在这一重要的方面，目前的研究还很少。如何从系统复杂性的角度研究作物性状以及优良变异类型的形成规律，进而用来指导育种实践，正逐步成为育种工作者共同追求的目标之一。所以，作物育种理论的突破，应以系统科学为核心，广泛开展多学科多领域协作研究。对作物遗传变异非线性行为机制的研究，将为开发新型高效的作物育种技术与模式探索新的途径。

1.4 研究的目的

本研究拟通过对不同杂交组合各世代变异群体中变异类型产生与分布的非线性特征所进行的系统分析，揭示出对小麦育种，

进一步对作物育种有指导意义的优良变异类型产生的规律。着重研究以下几方面的问题：

1.4.1 研究小麦性状变异的分形规律

通过对小麦变异群体性状变异的分形规律方面的系统分析，探讨变异群体中各性状上所产生的不同大小值的类型数量与观测尺度间关系。研究性状遗传变异的潜力、性状变异方式、以及亲代对后代性状变异的影响，为确定不同性状遗传改良的层次关系提供理论依据。

1.4.2 研究小麦分离群体各性状超越率变化的函数关系

根据不同分离群体各性状由小到大变异的超越率分布特征，拟合超越率随性状值变化的非线性函数关系，分析不同性状水平类型产生的可能性。根据非线性函数的性质，分析与之对应的性状变异的规律，进而用以预测性状不同类型产生的机率。

1.4.3 研究小麦各性状在分离群体目标区中超越率特征的育种作用

分析超越率变化的函数类型与分离群体中各性状类型出现机率间关系及函数关系的特征参数在育种中的作用，揭示各性状改良的育种规律，探讨提高小麦育种有效性与效率的途径，从而为制定高效的育种策略提供理论依据。

1.4.4 研究小麦植株各性状组合类型特征及在变异群体中分布规律

从新的视角提取变异个体的性状组合信息，以这一信息作为变异个体性状组合特点直观而高灵敏度的综合指标，解决整体综合性能研究的标准问题，为建立个体特征的快速识别体系探索新路，进而研究亲本的性状组合性能及不同类型亲本对杂交后代影

响与育种效能，为优良杂交组合的确定提供依据。

1.4.5 研究性状组成的协调程度对变异类型育种价值的影响

根据其性状间协调关系确定优良变异类型的典型特征，进而为选择优良变异类型提供鉴定标准与依据。

1.4.6 研究评价变异群体育种效能的准确方法

以为创造作物育种群体的亲本选择、亲本的组合方式的确定、分离群体中目标类型出现机率预测及选择标准的确定提供理论依据。