

裴新澍 编著

数理遗传与育种

上海科学技术出版社

数理遗传与育种

裴新澍 编著

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路 450 号)

新华书店上海发行所发行 江苏深水印刷厂印刷

开本 850×1168 1/32 印张 17.5 字数 457,000

1987 年 5 月第 1 版 1987 年 5 月第 1 次印刷

印数: 1—2,000

统一书号: 16119.912 定价: 4.50 元

序 言

数理遗传学是遗传学的一个重要分支,它是动、植物育种的理论基础。我在这本书里,简要地和系统地介绍了数量遗传学和群体遗传学的一些基本原理,以及它在植物育种上的应用。书中很少引用高深的数学理论,以便农业科学和生物科学工作者容易掌握这一门学科。

本书有以下特点:第一,对于一些质量性状的复杂分离比例提出了比较简易的分析方法,并探讨了与此有关的遗传规律,这都是作者尚未公开发表的。例如对多对基因独立遗传、基因互作以及复合基因的分离比例等都得出了一般的分析方法和规律,并制订了详细的表供参考。

其次,在一般遗传学教科书和数量遗传学书中,对基因交换率的分析和估算都没有作详细的介绍。作者在本书中对于配子的分离规律,不同材料的基因交换率的各种估算方法,都作了系统的介绍和验证,并论证了染色体交叉和基因交换的相互关系等问题。

第三,为了便于读者学习起见,对多数公式的来源都进行了数学推导和证明,并列举了详细的例子加以说明,使读者能够从理论上结合育种实践有一个系统的认识。不习惯或不欢喜数学推导和演算的同志,可以不看公式的推导和演算过程,这并不影响全书的系统性和在育种上的应用。

第四,本书对有关数量遗传和育种的一些重要问题,分别作了系统介绍之后,最后对植物杂交育种还作了比较全面的讨论和论述,以便理论联系实际。

本书在整理过程中，由新疆塔里木农垦大学进修老师杨培言同志和研究生周庭波同志、戴君惕同志及杨德同志(均已毕业，获得硕士学位)协助整理、校对和抄写工作，作者在此表示感谢。又本书初稿完成后，蒙业师周承钊教授审阅和校正，对此作者深表谢忱。

裴新澍

一九八五年八月

绪 论

在动、植物中,能够遗传的性状可以区分为质量性状和数量性状两大类。质量性状在群体中成不连续的分布,可以明确地分类、求出各类个体或植株的数量。孟德尔就是根据杂种第二代分布的不同类型,统计各类植株的数目,求出各类之间的比例,乃提出“遗传因子”的概念和两条遗传定律。这都是从分析质量性状的遗传规律而推导出来的。

但是,在一个群体内那些成连续变异的数量性状则不能明确地分类,因而不能统计各类之间的比例。所以用孟德尔的分组法来分析数量性状的遗传规律,显然是不适合的。对于数量性状的分析和研究就要应用数学分析和数理统计的方法,用一些统计参数来对它进行描述。采用数理统计和数学分析方法研究遗传性状遗传和变异的科学,就是数理遗传学。

数理遗传学理论对于作物育种和动物育种有着重要的意义:第一,动、植物的一些经济性状,如水稻、小麦等的株高、生育期、穗部性状、产量和品质;棉花的纤维长度和衣分;油料作物的含油量,以及奶牛的产奶量,羊毛的产量,鸡的产卵量等都是数量性状。第二,在进行育种工作时,通过自交、近交、品种间杂交和远缘杂交,以及人工引变、选择等手段,以育成新品系,就要对数量性状的遗传规律有充分的研究和了解,才能获得预期的效果。第三,就是一些比较明显的质量性状,如果进一步详加观察和分析,也会看到它们仍然成连续的变异。例如果蝇的眼色和豌豆的种子形状等,现在已知它们仍成不同程度的连续变异。

在自然界，不论包括一事物全部个体的群体，或只包括部分个体的样本，一般表现为连续的变异。所以在各个学科中，一向对于群体或样本的数据都是应用数理统计和数学分析的原理和方法进行分析的。数理统计的主要作用可以分为如下三个方面：

第一，自然界的一切现象是相互联系和相互制约的。自然科学所要研究的对象是自然界某一事物的总体，而不是个别现象。因此，在进行科学研究时，就要从大量原始资料中，找出其相互关系和内在联系，才能得到正确的认识。数理统计正是对大量资料进行整理和分析的一项有效工具。对于遗传学和育种学中的数量性状以及一些比较复杂的质量性状都要这样进行分析和研究。只有通过总体或群体的分析，才能获得遗传性状的遗传传递规律。

其次，在生物科学中，研究方法逐渐从性质描述过渡到数量的测定和分析。因为只有在定量的基础上，对客观事物作出更为精确的估计和判断，才是真正的科学。但是任何客观事物都有一个包括全部数据在内的总体，而在试验中一般只能掌握其中一部分数据（或称样本）。总体数据是不易获得的，所能得到的只是样本。所以在生物科学中，如何从样本的分析和估算中找出总体的实质，这正是数理统计和数学分析所要解决的问题。

第三，在自然界偶然性和必然性都是存在的，在偶然性中蕴藏着必然性。事实上，一切事物的内在规律是由无穷个内在的和外在的偶然因素所控制的，因而使它表现了不同程度的偏差。应用统计学和数学方法进行科学的研究，就要把一些看来是偶然性的东西整理出来，并找出其内在规律的一种辩证过程。

近年来育种学和遗传学的进展，充分说明应用数学的分析方法来研究植物和动物的遗传性状的遗传规律，不仅是有用的，而且也是必要的。遗传学应用数理统计和数学分析的原理和方法，对于动、植物的遗传性状的研究，给育种工作起到了巨大的推动作用。可见，不论生物统计学和数理遗传学对于植物和动物的育种工作都有很密切的关系。

最近三十多年来，遗传学研究的对象逐渐从呈现简单的和复

杂的分离比例的质量性状,转入到遗传机制更为复杂的数量性状。这类性状通常是栽培植物和饲养动物的生产量、品质以及许多其他经济价值很高的重要性状。因此,数量性状的遗传规律的研究,对于加速动、植物新品种的选育,推动遗传学、育种学以及一些其他生物学科的进一步发展,都具有重要意义。根据遗传育种的实验资料,结合数学的分析,研究遗传性状的传递规律,于是就发展为遗传学的一个重要分支——数理遗传学。

一般而言,数理遗传学是在孟德尔遗传学的基础上发展起来的,但在它们之间是有区别的。现从三个方面讨论。

(1) 研究对象的区别。数理遗传学所研究的性状一般是具有连续变异性质的数量性状,而一些比较复杂的质量性状也要用数理统计分析方法进行研究。但是孟德尔遗传研究的对象则是一些个体差异明显的质量性状。例如豌豆花色区别为红花与白花,种子形状区别为圆形与皱形等等,这些都是简单的质量性状,但如作物的植株高度、穗长、千粒重以及产量等,不能归入一些相互交替的类别内,而表现为一系列微小的连续的个体差异。例如一个高秆水稻品种与一个矮秆品种杂交,杂种一代(F_1)表现为中间型,杂种二代(F_2)以及以后的各个世代出现有广泛的变异类型,形成连续变异的特点,这就是数量性状。这类性状对环境条件的反应特别敏感,研究起来也就比较困难。

(2) 研究方法的区别。数量性状既然成连续变异,不能分组,也就不能求出各组之间的比例。所以不能采用研究质量性状的分组计数法,而要采用测量法。一些比较复杂的质量性状虽然可以分成若干组,但求得比例则很复杂,难于在育种上应用。由于数量性状在个体间的差异很小,所研究对象就要从个体的特征扩充到群体。只有从大量个体变异的分析中,才可能了解数量性状的遗传传递规律。

因此,对于数量性状的研究,就必须对一些性状进行测量和称重,以便获得原始数据。再应用数理统计和数学分析的方法分析基因对性状的平均效应,并对群体进行方差、协方差等参数的分

析,进而发现其中的遗传传递规律。

由于研究方法的不同,从孟德尔遗传发展到数理遗传可以分为两个方面:第一,从个体特性的描述而扩充到群体性质的分析,即为“群体遗传学”。第二,应用数理统计和数学分析方法研究数量性状的遗传动态,即为“生统遗传学”或“数量遗传学”。通常所称“数理遗传学”基本上则包括这两个方面的内容。

(3) 遗传机制的区别。一般来说,质量性状是由少数几对或一对基因所控制的,而数量性状则是由多对基因所控制的。因此,决定数量性状的每个基因的效应是微小的,不能个别地区分或追踪,因而其数量差异并不显示孟德尔型比例,而只能从基因的总效应去进行分析。这点正说明为什么研究质量性状和数量性状所用的方法是不同的。

数量性状是植物和动物育种的主要研究对象,而且它在生物进化的研究中也是重要的。所以对于数量性状遗传的研究是非常需要和迫切的。但是在目前,对于这类性状遗传的研究还很欠缺,尚不能很好地指导育种实践,和对生物进化机理给以合理的解释。原因是:数量性状是由大量基因所决定的,受内在和外在因素的影响都很大。既然决定的基因数很多,其作用的方式也就很复杂,而且受环境条件的影响也较质量性状为大。

首先,从决定性状的基因数量来看,质量性状如籽粒形状、花色等一般由一、二对等位基因所控制;而控制数量性状如产量、品质、开花期、倒伏性、以及植物的雄性不育性等的基因数目究竟是多少,就难决定了(从经验来推测肯定是很多的)。假定一个数量性状由10对等位基因所控制,那么杂交后在分离世代要获得一个10对基因都是纯合个体的概率将为 $(1/4)^{10}$,要获得这样的植株或个体将是十分困难的,也许不可能得到。

其次,多基因相互作用的方式比质量性状复杂得多。不同基因间既有互作,又有连锁,彼此之间错综复杂,很难追踪,而且还严重地受环境的影响和干扰。所以一般只能从基因的总效应,采用统计和数学分析的方法,将多基因作用分为若干个组成部分,区分

基因的作用为加性效应和非加性效应。这样，数量性状的研究育种上应用就取得了一定的成果。

数理遗传学或数量遗传学是从群体水平上把造成性状变异的原因区分为遗传的和环境的两种。其中引起遗传变异的内在因素又区分为三种不同的组成部分，即基因的累加效应，显性偏差和上位性作用。基因的累加效应认为是可以固定的遗传变异，不因世代不同而有改变，也是选种工作所能依据的部分，所以一向称这部分效应为育种值。显性偏差和上位性作用是造成杂种优势的原因，前者会因杂种经多代自交后渐趋消失，后者有人也认为是可以固定的杂种优势，但无事实根据，由于情况复杂，目前还不很清楚。

从二十世纪四十年代以来，数量遗传学在提高选择效果方面进行了不少研究，主要有遗传率、相关遗传率、遗传相关、遗传进度、选择指数、典范性状、遗传距离及相对遗传力等，这些都是从基因总效应进行研究的。其中遗传率是确定选择效果的一个基本估值，以基因累加效应的方差对表现型总方差的比率表示。这个比值的作用在于说明构成遗传性状中遗传原因对环境原因的比重，所以它在杂种群体的选择中，是一个比较可靠的指标。而相关遗传率则是指两个或多个性状的遗传率而言。

遗传相关是估算性状基因型间的相关程度。在育种上通常是根据性状的相关性，从一个个性状的特点，间接地预测另一个性状的选择价值。但这只是表现型相关，它还包含有环境的影响部分，所以还不能真实地反应不同性状间的遗传关系。而遗传相关则是去掉环境影响之后，真实地反映基因型间的相关性，以它作根据来进行选择，就能收到比较良好的效果。尤其是遗传率较低的性状，如产量等，则收效更为显著。

遗传进度或遗传获得量是杂种后代在一定选择强度下获得的遗传进展，它是遗传率和选择差的函数，并以性状的绝对值表示之。而遗传率则只是表明性状的相对遗传能力。Johnson等(1955)称，100%的遗传率可以在遗传方差(σ_g^2)与表现型方差(σ_p^2)同为0.01, 1, 10, 100的情况下求得的；而遗传进度将因性状的变异幅

度有着不同的效果。遗传率高，而遗传变异量又大的性状，在一定选择强度下可以获得较大的遗传进度，也就是说这个性状的选择效果较大。因此，遗传进度是确定选择效果的一个重要估值。还有，性状间遗传进度的关系，也如性状间相关一样，对一个性状的选择将会影响另一个性状的遗传进度。性状间的相关只是相对地说明两个性状的密切程度，而性状间遗传进度的相关，则表示两个性状在遗传上获得的绝对值的相互关系。所以遗传进度不仅可以预测某一性状在选择下的绝对进度，还能预测其他性状引起的相应的进展。据此，我们也就能够对育种材料作出适当的评价，而对手边的材料提出合理的安排和处理。

但是，这些统计估值都是从实际资料估算出的经验值，往往因不同材料、地点、时间、试验设计和方法等而发生很大的变化，这说明对数量性状的遗传规律的进一步研究是非常必要的。

近年来，利用双列杂交法和同亲回归法等探讨不同基因型的配合力和杂种的显性度，取得了一定的进展。作者在这个基础上，从基因的总效应，提出了相对遗传力理论，可以作为杂交育种和杂种优势利用的理论参考。

动、植物的数量性状一般是遗传率低，并各性状间存在着相关。所以在育种上应用起来，难以获得真实可靠的遗传信息，不能为育种工作者提供有效的依据。近来我国学者杨德和戴君惕(1982、1983)从多元统计分析，提出多个数量性状的典范性状及其遗传率概念，很好地解决了这个问题。这些典范性状彼此独立，并且有极大的遗传率。研究的性状数目大大减少，而却包含了试验的全部遗传信息，这就有力地提高了育种工作的效率。

目 录

序言

绪论	1
----------	---

第一章 遗传学的建立与独立遗传传递规律	1
---------------------------	---

第一节 孟德尔的遗传理论及其评价	1
------------------------	---

一、孟德尔的豌豆杂交试验及其遗传法则	1
--------------------------	---

二、孟德尔遗传定律的实质	4
--------------------	---

三、孟德尔遗传理论的评价	6
--------------------	---

第二节 基因互作与复合基因集团的分离	8
--------------------------	---

一、基因互作	8
--------------	---

二、复合基因集团的分离	12
-------------------	----

第三节 性状分离的合分比法则	21
----------------------	----

第二章 连锁遗传的分析与测定	32
----------------------	----

第一节 连锁遗传的配子频率	32
---------------------	----

第二节 连锁强度(交换率)的测定	38
------------------------	----

一、用 F_2 材料测定基因间的交换率	38
-----------------------------	----

二、用 F_3 材料估算交换率	51
-------------------------	----

第三节 基因间存在有互作时交换率的估算	53
---------------------------	----

第四节 性状遗传的统计学鉴定	57
----------------------	----

第五节 染色单体的分离与基因交换率的关系	60
----------------------------	----

一、染色单体在减数分裂时的分离规律	60
-------------------------	----

二、染色单体交叉的频率	64
-------------------	----

三、染色单体交叉与交换率的关系	66
-----------------------	----

四、最大交换率	70
---------------	----

第三章 数量性状的测量与分析	73
第一节 数量性状的特征与多基因学说	73
一、数量性状的特征	73
二、多基因学说	75
第二节 数量性状遗传的两种基本形式	80
第三节 决定数量性状的基因对数	88
第四节 数量性状的测量	90
第五节 数量性状的基因分析	93
一、群体均数	93
二、基因的平均效应	97
三、基因间的不同效应	98
第六节 自花授粉植物杂种后代的遗传方差	103
一、杂种第二代(F_2)的遗传方差	103
二、 F_3 系统平均值的遗传方差	104
三、回交一代的遗传方差总和	105
四、杂种上、下代的协方差	105
第四章 群体的遗传平衡	107
第一节 群体内的基因频率和基因型频率	107
第二节 混交群或随机交配群的特征	110
第三节 随机交配群内多位点的基因频率与 基因型频率的关系	111
第四节 完全显性的复等位基因的频率	113
第五节 Hardy-Weinberg 定律	114
第六节 复等位基因和多等位基因群体的平衡	119
第七节 遗传平衡的生物学意义	122
第八节 近交与群体平衡	124
第九节 基因频率的估算	125
一、一对等位基因的估算方法	125
二、复等位基因的估算方法	127

第五章 改变群体基因频率的因素	137
第一节 突变	137
一、突变与基因频率的关系	137
二、基因发生突变后能够保存的概率	145
三、同位点循环突变压	147
四、有利突变基因的保存概率	149
第二节 选择	151
一、随机交配群里选择引起基因型频率的改变	152
二、突变与选择的联合作用	156
三、近交对群体达到平衡的影响	157
第三节 遗传漂移	158
第四节 迁移	161
一、群体有迁移时对基因频率的影响	161
二、分群间迁移对基因频率的影响	161
三、隔离群间产生迁移对基因频率的影响	166
四、迁移与选择的联合作用	167
第六章 不同交配系统下的遗传规律	170
第一节 近亲交配	170
一、自交	171
二、回交	172
三、兄妹交配	174
第二节 不同交配方式对各世代基因型频率变化的影响	175
第三节 近交系数或亲缘系数	191
第四节 理想群的近交系数	194
第五节 混交系数或随机交配指数	196
第七章 育种上几种有关测定遗传传递力的统计参数	198
第一节 亲子代间的相关与回归	198
一、亲代与子代表现型的相关与回归	198
二、亲代与子代相似性的基因分析	206

第二节 配合力	210
第三节 遗传率(遗传力、遗传度或遗传力比率).....	214
第四节 通径系数	218
一、通径系数和决定系数	219
二、通径系数的特点	221
三、通径系数的遗传学涵义	230
四、通径系数在遗传育种中的应用	234
第五节 遗传率与其他统计参数的关系	239
一、回归系数与遗传率的关系	239
二、相关系数与遗传率的关系	241
三、通径系数与遗传率的关系	241
第八章 杂种优势的基因分析	244
第一节 杂种优势的概念	244
第二节 基因学说关于杂种优势的两种解释及其评价	245
一、有利显性基因说	246
二、等位基因相互作用说	253
第三节 近来基因学说对杂种优势的看法	256
第四节 基因学说对杂种优势的数量分析	262
第九章 显性度的测定	268
第一节 Fisher 等的基因平均显性度及其发展	268
第二节 同亲回归分析(CPR)	286
一、二级回归	286
二、两对独立基因模型	289
三、在同亲组内对 F_1 组的方差分析	293
第三节 双列杂交法	294
一、双列杂交法的基因分析	295
二、 V_r 和 W_r 的关系	298
第四节 相对遗传力的测定方法	305
第十章 遗传率估算的原理与方法	308

第一节	广义法	309
第二节	狭义法	315
第三节	回归法和相关法	319
第四节	方差分析法	321
第五节	遗传率不同估算方法的比较	330
第六节	遗传率估算的显著性测验和置信区间的分析	334
一、	从杂交亲本或 F_1 估算环境方差, 以估算广义遗传率	334
二、	利用方差分析法估算 F_2 系统的广义遗传率	336
第十一章	配合力育种的原理和方法	340
第一节	配合力育种	340
第二节	配合力的测定方法	342
一、	轮交法	342
二、	顶交法	343
三、	多系杂交法	344
四、	自由授粉法	346
第三节	双列杂交法及其类别	346
第四节	配合力的数学模型	348
第五节	双列杂交设计的统计分析	349
第六节	配合力效应值的估算	353
第七节	配合力差异的显著性检验	356
第十二章	配合力的实例分析	363
第一节	双列杂交法的实例分析	363
第二节	不完全双列杂交法的实例分析	380
第三节	双列杂交法与不完全双列杂交法的比较	387
一、	双列杂交法	387
二、	不完全双列杂交法(格子方法)	387
第十三章	选择的原理及其效果	389

第一节 完全选择	390
一、隐性个体的原始频率为一定时的选择	391
二、未进行选择前隐性个体的原始频率为任意值	397
第二节 部分选择	407
一、选择系数或选择值	407
二、在不同显性度下选择所引起的基因频率的改变	408
第三节 在选择下改变基因频率一定量所需代数	416
第四节 有利于杂合体 (Aa) 的选择	425
 第十四章 选择对杂交育种的作用	427
第一节 选择效应	428
第二节 选择差与选择强度	430
第三节 在人工选择下基因频率的改变	434
第四节 遗传进度	436
第五节 遗传相关	442
第六节 相关遗传率	448
第七节 选择指数	450
第八节 杂交组合的鉴定标准	457
第九节 品种稳定性的测定	458
一、稳定性的意义和机理	460
二、品种稳定性的测定方法	460
三、水稻早熟杂交组合稳定性的测定(一个例子)	462
 第十五章 遗传距离与典范性状的分析	465
第一节 多元统计分析	467
第二节 遗传距离的数学分析及其估算	469
第三节 数量性状遗传的典范性状的分析与估算	478
第四节 典范性状的间接选择	490
一、单个性状的选择	491
二、综合性状的间接选择	493

三、典范性状的间接选择	496
第十六章 植物杂交育种的原理和方法	501
第一节 近来植物杂交育种的成就	502
第二节 近来培育优良品种的动向和原则	505
第三节 自花授粉植物育种的程序和方法	508
第四节 自花授粉植物杂交育种中的两种 主要育种方式	512
第五节 自花授粉植物世代促进育种法	515
一、杂种群体所需植株的数量	515
二、单粒种子传代法(SSD 法)	521
第六节 混合选择法	522
第七节 聚合育种法	524
第八节 轮回选择育种法	525
第九节 定向选择在育种中的效果	530
 主要参考文献	 535