

当代农业学术专著系列丛书

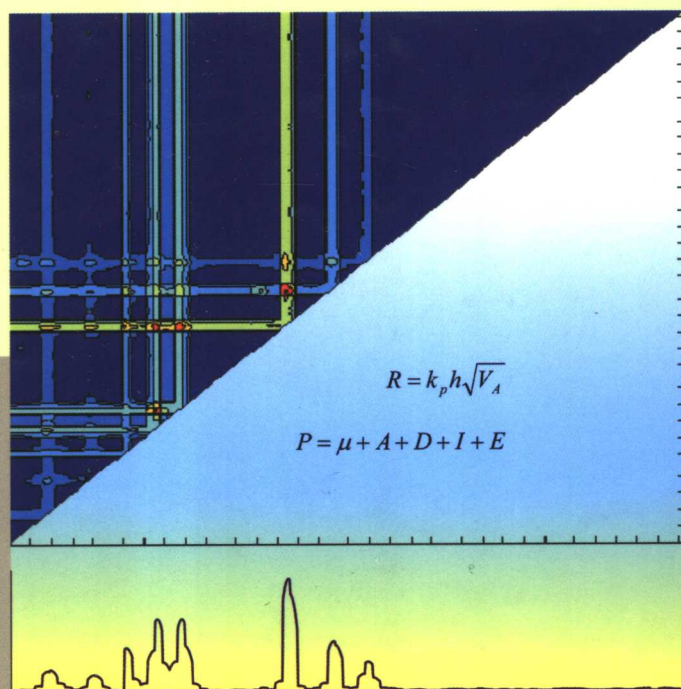
应用数量遗传

YINGYONG SHULIANG YICHUAN

(第二版)

翟虎渠 王建康 编著

『十一·五』国家重点图书



中国农业科学技术出版社

当代农业学术专著系列丛书

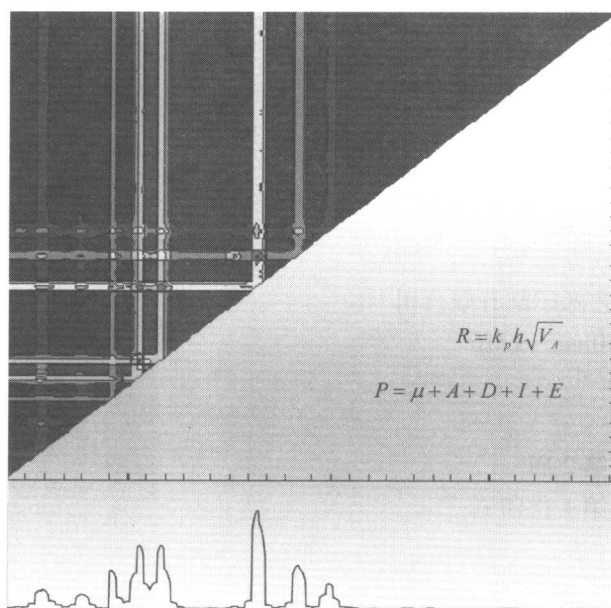
应用数量遗传

YINGYONG SHULIANG YICHUAN

(第二版)

翟虎渠 王建康 编著

『十一·五』国家重点图书



中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

应用数量遗传/翟虎渠, 王建康编著. —2 版. —北京:
中国农业科学技术出版社, 2007. 3
ISBN 978-7-80233-226-3

I. 应… II. ①翟…②王… III. 数量遗传学 IV. Q348

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2007)第 028789 号

责任编辑 黄家章 黄 卫
责任校对 贾晓红
整体设计 马 钢

出版发行 中国农业科学技术出版社
北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081
电 话 (010) 68919704 (发行部)
(010) 68919711 (总编室)
(010) 68919703 (读者服务部)
传 真 (010) 68919698
网 址 <http://www.castp.cn>
经 销 者 新华书店北京发行所
印 刷 者 北京佳信达艺术印刷有限公司
开 本 880mm × 1230mm 1/16
印 张 17.75
字 数 438 千字
版 次 2007 年 3 月第 2 版
印 次 2007 年 3 月第 1 次印刷
定 价 80.00 元

————— 版权所有 · 翻印必究 —————

《当代农业学术专著系列丛书》

编辑委员会

主 任：翟虎渠

副主任：章力建 雷茂良 刘 旭 屈冬玉 罗炳文 贾连奇

顾 问：邱式邦 庄巧生 卢良恕 刘更另 方智远 沈荣显

张子仪 范云六 董玉琛 郭予元 陈宗懋

委 员（按姓氏笔画为序）：

万建民 才学鹏 孔宪刚 王小虎 王文义 王汉中

王思明 邓光联 史志国 叶志华 刘君璞 刘继芳

许世卫 吴 杰 张陆彪 张逐陈 时建忠 李思经

杜永臣 杨亚军 杨志强 杨福合 沈贵银 苏 和

陈 萍 陈连江 周常勇 周新明 孟祥云 易中懿

林 敏 林矫矫 南志标 段爱旺 唐华俊 秦 富

高士军 高淑君 梅旭荣 喻树迅 程式华 韩惠鹏

熊和平 管 辉 蔡辉益 魏益民

《当代农业学术专著系列丛书》

总 序

中国农业科学院决定在“十一五”期间启动《当代农业学术专著系列丛书》的编辑出版工作，就是要借助书籍这一人类进步的阶梯，进一步贯彻落实党中央、国务院关于积极发展现代农业，扎实推进社会主义新农村建设的战略决策，总结当代农业学术研究重大成果，推动我国农业科技自主创新，促进农业和农村经济发展。

出版学术专著不是件容易的事，尤其是农业领域的。难的不仅是内容，而且还有市场。对作者、对出版社，没有“板凳须坐十年冷，文章不写一句空”的精神，是难以长期坚持下来的。

所喜的是，这套丛书经中国农业科学技术出版社申报，已被国家新闻出版总署列入“十一五”国家重点图书出版规划项目，说明国家主管部门对我们的工作是十分支持和认可的，我们在感到欣慰的同时更觉得责任重大，如何将这项国家级重要出版工程组织好落实好，是我们目前面临的第一要务！

值得我们骄傲的是，新中国成立以来，尤其是改革开放以来，我国农业科学技术发展迅速，以中国农业科学院为代表的一大批农业科研单位在科研第一线取得了累累硕果。中国农业科学院建院 50 年来，科技创新能力明显增强，科技成果和科技产出稳步增长，在品种资源、新品种选育及配套技术、动物重大疫病防控技术、动物营养与健康养殖技术、农产品加工与质量安全、数字农业与智能化装备、农业资源高效利用和环境保护、农业技术产业化研究等方面取得了一批原创性重大科研成果，为我国农业和农村经济发展起到了强有力的科技推动和科技支撑作用，这些都为农业科技专著出版提供了优质的素材和条件，我们只要将这些科研实践经验和成果上升到理论层次加以总结和提炼，就一定能够出版成优秀的科技专著。

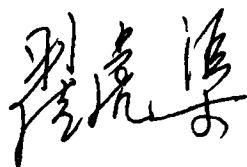
当然，每一份成绩的取得离不开我国广大的农业科技工作者的辛勤劳动。他们或奋战在科研第一线，或活跃在田间地头，或诲人于三尺讲台；他们或摘取国家最高科学技术奖功成名就，或桃李芬芳弟子满天下，但更多的是默默耕耘任劳任怨，他们就是我们最可宝贵的作者资源和国家的财富！时间不允许我们再等待，他们的实践和经验需要我

们去挖掘、保存和升华!

在丛书的编写中,我们将紧密结合国家“十一五”农业战略目标和未来国家农业发展的关键性技术领域,切实推进农科教大联合、产学研相结合,合理布局重大基础理论类、学术前沿类、重大高新技术类和农业产业类四大类别专著的比例和力量,促进作物科学、畜牧兽医科学、应用农业微生物学、农业资源与环境学、食品科学与工程、农业质量标准与检验、农业经济与科技发展、农业信息、农业工程学九大学科群建设,不断提高自主创新能力,着力解决农业生产中带有全局性、关键性、方向性的重大问题,大幅度提高农业科技进步的贡献率。

为了出版发行好这套丛书,我们将切实发挥农业科研、教学、推广单位的人才、技术、设施等优势,大力倡导把“文章写在大地上,成果留在千万家”,使科技成果尽快应用于生产、转化为现实生产力,使这套丛书既能带来社会效益,还能创造一定的经济效益。我认为,对优秀的专著而言,两个效益是统一的,而要实现它靠的是什么?不仅仅是靠投入,更多的是靠专著的质量来吸引读者,只有为读者带来回报,专著才能实现自身的价值。

书山有路,丹心无改。在建设社会主义新农村的伟大征途中,中国农业科学院将不负历史使命,为中国农村经济的发展和中华民族的伟大复兴奋斗不息!这是我们共同的无愧于时代的选择!



中国农业科学院党组书记、院长

2006 年

前 言

本书建立在作者多年教学实践和研究成果的基础之上。全书共分四部分，第一部分为第一章至第三章，介绍育种群体的遗传组成和改变群体平衡的因素，讨论群体遗传学在遗传资源搜集和繁殖再生过程中的应用，这一部分可视为群体遗传学；第二部分为第四章至第八章，介绍双亲杂交后代群体和随机交配群体的遗传分析方法、常用的遗传交配设计和估计遗传参数的方法、基因型和环境互作的方法以及数量遗传在育种中的应用途径等，这一部分可视为经典数量遗传学；第三部分为第九章至第十二章，内容包括主基因和多基因混合遗传模型、连锁图谱的构建和 QTL 作图、BLUP 及其在育种中的应用以及利用已知基因信息的数量遗传和育种方法研究等，这一部分可视为现代数量遗传学；为使读者更好地理解上述内容，把数量遗传研究中涉及的一些线性代数、矩阵理论和概率统计方面的内容作为附录，形成本书的第四部分。书后还附加了本书中常用的符号及其含义、主要参考文献以及中英文名词对照和索引。

本书可作为相关专业本科高年级或研究生数量遗传学课程的教科书。为方便教学并使学生更好地掌握数量遗传的基本知识和方法，书后附加了 6 次教学实习。鉴于作者的水平和时间所限，书中的错误在所难免，恳请读者批评指正。

目 录

绪论	(1)
第一章 育种群体的遗传组成	(9)
第一节 群体的基因频率和基因型频率	(9)
第二节 不同交配系统下基因频率和基因型频率的变化	(10)
第三节 平衡的建立和平衡群体的性质	(15)
第四节 连锁对 Hardy - Weinberg 平衡的影响	(18)
第二章 影响遗传平衡的因素	(21)
第一节 迁移和突变	(21)
第二节 选择	(23)
第三节 突变和选择的联合效应	(27)
第三章 有限大小的群体和近交	(29)
第一节 有限大小的理想群体	(29)
第二节 有效群体大小及其在植物遗传资源保护中的应用	(32)
第三节 亲属关联和近交系数	(37)
第四章 双亲杂交后代的平均数和方差的组分	(47)
第一节 世代平均数的组分	(47)
第二节 世代方差的组分	(51)
第三节 尺度检验	(57)
第四节 非等位基因的互作	(60)
第五节 数量性状有效因子数的估计	(62)
第五章 随机交配群体的遗传分析	(64)
第一节 随机交配群体中遗传效应的分解	(64)
第二节 等位基因的测交效应	(69)
第三节 随机交配群体中遗传方差的分解	(70)
第六章 遗传交配设计与遗传方差的估计	(78)
第一节 遗传交配设计的意义	(78)
第二节 双亲杂交设计	(79)
第三节 单因子设计	(80)
第四节 NCI 遗传交配设计 (巢式设计)	(83)
第五节 NCII 遗传交配设计 (因子设计)	(85)
第六节 NCIII 遗传交配设计	(87)
第七节 双列杂交设计	(89)
第八节 三重测交试验设计	(99)
第七章 基因型和环境互作	(102)

第一节	基因型与环境交互作用的定义	(102)
第二节	评价基因型的环境数和重复数的确定	(105)
第三节	目标环境群体 (TPE) 的分类	(106)
第四节	互作的联合回归分析和品种稳定性	(107)
第五节	基因型和环境互作的乘积模型	(112)
第八章	数量遗传的育种应用	(114)
第一节	选择亲本以提高后代的平均表现	(114)
第二节	系谱选择	(118)
第三节	遗传进度的估算	(121)
第四节	轮回选择的遗传进度	(124)
第五节	遗传相关和相关选择	(128)
第六节	多性状的选择指数	(130)
第七节	杂种优势	(132)
第九章	数量性状的主基因和多基因混合遗传模型	(138)
第一节	经典数量遗传分析中的一些假定和模型	(138)
第二节	主基因和多基因混合遗传模型	(139)
第三节	主基因存在时分离世代的一些分布特征	(139)
第四节	混合遗传模型的分离分析方法	(145)
第十章	数量性状基因 (QTL) 的定位	(159)
第一节	QTL 作图的数据类型	(159)
第二节	标记连锁图谱的构建	(162)
第三节	单标记 QTL 作图	(168)
第四节	Lander 和 Botstein 的 QTL 区间作图	(170)
第五节	Zeng 的 QTL 复合区间作图	(172)
第六节	QTL 作图的回归方法	(174)
第七节	从 QTL 作图我们学到了什么	(180)
第十一章	最优线性无偏预测	(185)
第一节	BLUP 的一般方法	(185)
第二节	BLUP 与动物育种上育种值的估计	(189)
第三节	加性遗传关系矩阵 A 及其逆矩阵的计算	(194)
第四节	BLUP 在植物杂交种选育中的应用	(197)
第五节	方差的估计	(203)
第十二章	已知基因信息的数量遗传和育种	(205)
第一节	数量遗传研究的模拟方法	(205)
第二节	标记辅助选择育种方法	(213)
第三节	遗传和育种研究的 QuLine 工具	(215)
第四节	利用基因信息的亲本选择	(221)
第五节	利用基因信息的设计育种	(226)
附录	数理统计和线性代数基础	(230)

第一节	概率的基本定理	(230)
第二节	离散型和连续型随机变量	(231)
第三节	极大似然估计和统计假设检验	(236)
第四节	矩阵理论及其应用	(240)
第五节	随机向量和随机矩阵	(246)
第六节	线性模型和方差分析	(247)
教学实习		(251)
符号和含义		(252)
主要参考文献		(255)
中英文名词对照和索引		(259)

绪 论

一、数量遗传学的定义

数量遗传学又称为遗传统计学或统计遗传学。概念上,数量遗传学应该有狭义和广义之分。狭义地看,数量遗传学是研究数量性状遗传变异规律的一门学问;广义地看,数量遗传的概念应该是指从量的角度研究遗传变异规律的一门学问。广义的数量遗传学应该包括以下几个分支:

其一是群体遗传学。重点研究群体的基因和基因型频率(或遗传构成)及其在世代间的变化、改变群体遗传结构的因素、基因型的适应性以及物种进化等,群体遗传学是数量遗传学的基础。

其二是经典数量遗传学。它建立在多基因假说基础上,讨论性状的世代平均数和遗传方差等遗传参数的估计方法,并应用这些结论为生物改良服务。经典数量遗传学的研究对象是数量性状,数量性状是由微效多基因控制、分离世代呈连续性正态分布的性状,例如产量和品质等。为了研究方便,经典数量遗传学常假设多基因的效应相等。随着遗传学的发展,对于数量性状的认识有所深化,现在认为数量性状不一定是由多基因控制,其效应不一定相等,分离世代也不一定是正态分布。这类性状中,既有主基因控制的性状,也有多基因控制的性状以及主基因和多基因共同控制的性状。如果把主基因和多基因遗传模型视为主基因和多基因混合遗传模型的特例,那么泛主基因和多基因遗传模型则代表了数量性状遗传的一般模式。

其三是现代数量遗传学。它主要研究数量性状基因,包括基因效应及其在染色体上的位置等。现代数量遗传学包括两个分支:一是分子数量遗传学。它主要使用分子标记的方法研究基因在染色体上的位置和效应、数量性状的标记辅助选择方法等。二是生物统计数量遗传学。它主要使用统计学方法而不使用分子标记手段研究基因的效应,它的研究内容是对经典数量遗传学分析的拓展和改进。

实际上,数量遗传学的各个分支彼此交叉难以严格区分,所以在各个分支的专著中往往其内容有重叠、补充或相互印证,但每一个分支均有其深刻的理论探讨结果,侧重点不同。

二、数量遗传学的发展简史

科学的遗传学研究开始于1900年孟德尔遗传试验的重新发现,在此之前,数量性状的遗传研究实际上已经开始,一些生物学家做了许多重要的工作,例如发明了生物的杂交技术、发现了花粉等。古代的探索者其实已经开始性状的选择工作,只是没有确切的理论指导。回顾数量遗传学发展的历史,大致可以归成四个阶段。

1. 第一阶段

从 19 世纪达尔文研究连续变异的进化、孟德尔规律的重新发现到 20 世纪初叶为第一阶段，这是数量遗传学的先期累积阶段。期间 F. Galton (1889) 创造了回归和相关研究的方法，用以研究人类身高的遗传，发现了子代回归于亲代的遗传规律，撰写了《Natural inheritance》一书。以后 K. Pearson (1904) 用数学方法研究生物遗传和进化问题，撰写了《Mathematical contribution to the theory of evolution XII》一书，并创建了《Biometrika》杂志。孟德尔规律被重新发现后，以 W. Bateson 为首的孟德尔学派和以 K. Pearson 为首的生物统计学派在数量性状遗传问题上发生一场激烈的争论。争论的焦点在于，前者认为不连续变异是进化的重要因素，连续变异是不能遗传的；而后者则认为连续变异是进化的重要原因，孟德尔规律不适用于连续变异。W. L. Johannsen (1903) 的纯系学说将变异区分为遗传的变异与非遗传的变异，提出了基因型和表现型的概念，这为理解连续性变异也是遗传性状提供了依据。Nilsson-Ehle (1909) 根据小麦粒色的遗传提出了数量性状的多因子假设，这一假设为 E. M. East (1913) 烟草花冠长度的遗传试验所证实。这样通过多因子假设将数量性状的遗传纳入到孟德尔遗传的轨道，从而使两个学派的观点得到统一。

2. 第二阶段

第二阶段从 20 世纪初叶到 40 年代，这是数量遗传学的奠基时期。R. A. Fisher, J. B. S. Haldane 和 S. Wright 为数量遗传学的形成奠定了主要基础。Fisher (1918) 发表了“The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance”一文，他最早提出了数量性状遗传的加性—显性遗传模型，将基因效应及遗传方差分解为相应分量，并用以研究亲属间的相关和自然选择的遗传理论。Haldane (1924~1927) 连续发表了“A mathematical theory of natural and artificial selection I-V”系列文章，用数学方法说明了数量性状在自然和人工选择下的遗传改变。Wright (1921) 的“Systems of mating”概括了群体的交配制度，并提出了近交系数的概念，将不同交配制度的群体通过近交系数相区分，并用通径系数研究交配制度的遗传效果。H. F. Smith (1936) 和 L. N. Hazel (1943) 提出了选择指数的概念，用以进行多性状的综合选择。J. L. Lush (1940) 在其“Animal breeding plan”一书中提出了遗传力、广义遗传力和狭义遗传力的概念，用于研究选择效率和遗传进度。Malécot 提出了亲本系数的概念，用来测量双亲的一对等位基因后裔同样的概率，并度量双亲间的亲缘程度以及该个体的近交程度，从而给出了亲属间协方差的通用表达公式。G. F. Sprague 和 L. A. Tatum (1942) 提出了杂种优势利用中亲本配合力的概念。这一阶段的研究思想十分活跃，为数量遗传学的建立奠定了基础。

3. 第三阶段

第三阶段从 20 世纪 40 年代末到 70 年代，是数量遗传学的建立和发展时期。这期间出版了许多数量遗传学、群体遗传学方面的代表作。K. Mather (1949) 出版了《Biometrical Genetics》，该书后来在 J. L. Jinks 的参与下出版了第二版 (1971) 和第三版 (1982)；Malécot (1948) 出版了《Les mathématiques de l'hérédité》；O. Kempthorne (1957) 出版了《An Introduction to Genetic Statistics》；C. C. Li (1976) 出版了《First Course in Population Genetics》；D. S. Falconer (1960) 出版了《Introduction to Quantitative Genetics》，该书于 1981、1989、1996 年分别出了第二、三、四版。

这些专著的出版标志着数量遗传学已形成了相对完整的知识体系。但是其中也存在着较大的分歧，以 Mather 和 Jinks 为代表的 Birmingham 学派着重研究自交群体亲本间产生的杂种后代中的遗传变异，主要从世代平均数的分析来检测遗传模型和基因效应。以 Kempthorne, Comstock, Falconer 等为代表的 Iowa-North Carolina-Edinburgh 学派则着重研究随机交配群体的遗传变异，从遗传方差的分析来检测遗传模型及各种基因效应的相对重要性，不考虑基因效应值的估计。Iowa-North Carolina-Edinburgh 学派与动、植物育种结合紧密，在玉米杂种优势的研究和利用上卓有贡献。两学派间一度存在分歧和争论，

北美学派认为伯明翰学派只研究了亲本近交系数等于 1 的特殊情况, 缺乏广泛的代表性。1976 年在美国衣阿华州立大学召开的第一届国际数量遗传学大会和 1978 年在英国剑桥大学召开的生统遗传学大会分庭抗礼的局面说明了两个学派的争论达到了高潮。分歧和争论促进了各自的发展, 这期间两个学派各自发展了一套遗传交配设计检测遗传模型的方法, 吸取了另一方的思路。C. C. Cockerham 在研究亲属间的协方差时考虑到了亲本近交程度的影响, 将近交亲本杂种群体与随机交配群体亲属间协方差的表达式由近交系数相联结, 归成一体。在 Mather 和 Jinks (1982) 的《Biometrical Genetics》第三版中, 也增加了随机交配群体数量性状遗传分析的内容。1987 年在美国北卡罗来纳州立大学召开了第二届国际数量遗传学大会, 不同学派的学者共同交流了数量遗传研究的进展, 特别是基因型 and 环境的互作成为大家共同感兴趣的问题, 以往存在的分歧和争论在这次大会上趋于统一。

由于数量遗传学的建立和发展, 20 世纪六、七十年代起, 西方高等学校陆续开设了数量遗传学的研究生课程。到 1987 年第二次国际数量遗传学大会时, 数量遗传学的研究重点已转向应用不断更新的统计方法和遗传交配设计检测数量性状的遗传模型及其效应, 结合动植物育种研究群体的遗传变异和选择进度, 研究数量性状的综合选择技术、杂种优势及亲本配合力的理论与技术以及基因型与环境互作效应的估计和应用等。这些研究均建立在数量性状由微效多基因控制的假定基础上, 因而并不注重对遗传体系中个别基因的检测。

4. 第四阶段

20 世纪 70 年代, 经典数量遗传方法基本上被遗传和育种工作者熟悉, 并得到广泛的应用。此时, 人们对数量性状基因的认识已有所深化, 研究表明数量性状不仅是一种多基因遗传模式, 还存在主基因模式以及主基因和多基因的混合遗传模式。研究的重点不再是多基因, 而是开始深化主基因与剩余变异混合的遗传模式 (或者称为主基因和多基因混合遗传模型) 研究。首先在一些动物的遗传研究中开始研究主基因和多基因混合遗传现象, Elston 等 (1971) 首先提出 “一个主基因和多基因” 的遗传模式。Morton 等 (1974) 进一步发展了主基因和多基因混合遗传模型。此后还有许多学者在动物遗传育种中研究主基因和多基因混合遗传问题。在植物的主基因和多基因问题上, 我国学者莫惠栋 (1993)、王建康和盖钧镒 (1995) 等做了有益的探索, 发展了一套比较适合植物遗传研究的主基因和多基因遗传分析方法。

主基因和多基因的遗传模式应该属于现代数量遗传学的研究内容, 它与经典数量遗传学的根本区别是将数量遗传的研究重点转向数量性状基因本身。1980 年, 遗传学家发现了 RFLP 分子标记, 此后又发现了多类分子标记。分子标记具有数量多、应用方便的特点。应用分子标记可以大大地提高构建连锁图谱的效率。1989 年, 基于分子标记 QTL 区间作图方法的问世和应用, 极大地推进了数量性状的遗传研究, 发现过去许多被认为是由多基因控制的性状中, 其主基因变异所占的比例甚至可以达到 30% 以上, 这使人们了解数量性状基因的眼界大为开阔。进入 20 世纪 90 年代, 数量性状的复合区间作图、全基因组作图以及标记辅助选择的理论和方法都得到了进一步扩展和完善。以分子标记为手段的数量遗传学方法被称为分子数量遗传学或统计基因组学。分子数量遗传学的最终研究目标是为 QTL 图位克隆和标记辅助选择提供有效的方法学基础, 目前这方面仍有很大的发展空间和广阔的应用前景。

三、数量遗传学的研究内容和方法

数量遗传的研究方法基于代数形式的理论推导, 形成一个或一类分析方法, 然后较普遍地应用在作物改良上。例如用基因型和基因型值间的关系, 依据归纳法可以得到群体的遗传变异方差和世代平均数等重要参数的估计方法。当然, 数量遗传方法依据统计学的原理分析数量遗传问题是一个基本的数量遗传研究方法。另外, 数量遗传学研究方法也更应该依据遗传学原理, 只有这样才能更好地解决

数量遗传学问题。

根据数量性状的研究目标,数量遗传提出以下几个方面内容:群体的遗传变异、群体的遗传参数估计;性状遗传力、遗传改良、遗传相关性研究;QTL定位和克隆方法;基因型的鉴别与选择;QTL的稳定性和适应性;性状(基因型)与环境的互作研究等。归纳起来,植物数量遗传研究的主要内容包括以下方面。

1. 群体的交配制度和遗传组成

数量遗传学在群体水平上研究数量性状的遗传变异,育种是从有遗传变异的分离群体中选择优良的个体,群体的交配制度决定了性状遗传变异的特点,因而交配制度及其对群体基因频率、基因型频率的影响是数量遗传中最基本的问题。Wright将群体的交配制度分为随机交配、遗传同型交配、遗传非同型交配、表型同型交配和表型非同型交配5类,并通过近交系数将不同的交配类型相联系。

2. 世代平均数和方差分析

早期的研究只基于单个位点考虑遗传效应,包含有加性和显性效应,称为加一显性效应遗传模型。进一步考虑到以2个位点为基础的效应有加性、显性和2个位点的互作效应(上位效应),互作效应又包括加性 $\times$ 加性、加性 $\times$ 显性或显性 $\times$ 加性、显性 $\times$ 显性等不同类型,包含上位性效应的遗传模型称为加性—显性—上位性效应遗传模型。3个位点间各种效应除前述各种效应外,还有3个位点间各种互作效应,因情况太复杂,几乎很少有研究,只是做过一些推想而已。

3. 遗传交配设计和群体遗传参数的估计

从遗传研究和育种实践的需要出发,根据基础群体平均数和方差的遗传组成估计试验群体的遗传参数,并用以指导对试验群体的利用和选择策略的优化。根据基础群体及其衍生群体的遗传效应,特别是遗传方差的组成,若能通过遗传试验估计出基础群体的有关遗传参数,将可推测由基础群体产生的各种衍生群体的遗传参数。估计基础群体的遗传参数需有适当的试验群体,构建这种试验群体的方案是遗传交配设计。

4. 遗传力与选择响应

Lush将遗传方差占表型方差的比例定义为广义遗传力,加性方差占表型方差的比例定义为狭义遗传力。遗传力从遗传变异和环境变异两方面描述了性状的遗传特点。它不仅与性状的遗传特点有关,而且与选择单位的大小有关。以后发展了从遗传交配设计估计遗传方差成分,进而估计遗传力的方法;另一估计遗传力的途径为亲子代间的回归或相关,进一步还可从育种群体的实际遗传进度占表型选择差的比例作为现实遗传力的估计。从一个育种群体的遗传方差和遗传力值可以估计出这个群体的预期选择响应,用以表示该群体的选择潜势。预期选择响应的估计为育种方案的制订提供了依据。根据性状间的相关,将性状直接选择的预期选择响应,扩展到相关性状间接选择的预期响应。由此发展了从多个相关性状对基因型进行综合选择的选择指数,开辟了选择理论及其育种应用的另一个领域。而在多个性状间遗传相关的研究中,Wright早年提出的通径分析方法将一个性状与另一个性状的相关分解为直接相关和通过其他多种性状(或通道)的间接相关两部分,从而明确各种通径的相对重要性。

5. 杂种优势与配合力

早期关于杂种优势的理解局限在单个位点的基因效应即杂合体的显性互补和超显性。数量遗传关于基因效应的深入研究,拓宽了对杂种优势遗传原因的理解,基因间的上位作用(包括加性 $\times$ 加性、加性 $\times$ 显性、显性 $\times$ 显性互作)都可导致杂种优势。由杂种优势认识到的亲本配合力使人们了解到亲本的性状有两方面的特征:一是其本身的表现;一是用其作为亲本所产生后代的表现,即亲本的配合力,两者统一在亲本的遗传组成基础上,但有不同的作用。Sprague和Tatum(1942)将配合力分解成一般配合力和特殊配合力,由此开始了亲本配合力育种的新领域。一个自交系的改良必须改良其自身

的表现以利于自交系的繁殖和杂种制种，更重要的是必须改良其特殊配合力以提高杂种品种的优势。NCII 和双列杂交设计是常用于研究亲本配合力的两种遗传交配设计。选配优良杂交种的亲本，数量遗传学上的另一种考虑是根据亲本间的遗传距离大小做判断，一般认为遗传距离大的两个亲本其杂种优势也较大。遗传距离的度量有从性状的表现计算的，有从亲缘关系（亲本系数）计算的，也有从遗传标记计算的，后两者可能更适合于描述亲本间的遗传差异。

6. 基因型与环境互作及基因型的环境稳定性分析

作物产量或其他性状的表现是基因型和环境共同作用的结果，因而研究基因型在多种环境条件下的反应，即基因型与环境互作，是数量遗传学的一个重要研究内容。多种作物的研究结果表明，基因型在多个年份、多个地点的试验中基因型 $\times$ 年份、基因型 $\times$ 年份 $\times$ 地点是相当重要的，进一步的研究是要分析年份中（或地点中）哪些因子是主要影响因子。基因型与地点互作研究的结果为划定品种区域试验范围、明确品种的适应区域及特定地区最合适的基因型提供了理论依据。一个基因型（品种）的稳定性是衡量其可用性的主要指标之一，生产上希望使用相对稳产的品种。研究品种对环境的相对稳定性，关键在于如何测定环境（综合环境）的变异。Yates 和 Cochran (1938) 提出用各种环境下参试品种的平均数作为该环境综合条件的测度，称为环境指数，在此基础上发展了品种回归于环境指数的稳定性测度。Eberhart 和 Russell (1960) 提出了回归系数和离回归方差两个指标，Tai (1971) 在其基础上提出了两个相似的测度。

7. 数量性状基因 (QTL) 的定位

经典数量遗传学方法无法检测个别的基因，也无法区别不同基因在效应上的差异，因之并不着眼于研究个别基因，而在于研究基因的综合效应，并且在微效多基因效应小且效应相等的假定条件下大致估计两个纯系亲本间有多少对基因的差异，即有效基因数。随着分子标记技术的发展和标记连锁图谱的建立，人们可以像研究质量性状基因一样研究数量性状基因，可以把单个数量性状基因 (QTL) 定位在染色体上，并估计其遗传效应。根据 QTL 定位结果对数量性状基因进行图位克隆、利用标记对性状进行间接选择，都已有成功的例子。

四、数量遗传学在育种中的应用

数量性状往往是重要的农艺性状，例如农作物产量和品质。研究数量性状的遗传变异规律，对于品种改良及其利用具有十分重要的意义。数量性状的遗传规律向来不如质量性状那样容易搞清楚。从遗传学史上也可以看出，当人们已经熟悉运用孟德尔规律的时候，学者们还在争论数量性状是否存在遗传的可能。根源是数量性状的表现型易受环境干扰，试验误差和表型分类的不确定性造成了研究上的困难。纵观过去遗传学在应用上的贡献，数量性状的遗传研究成果贡献最大，这无论从绿色革命，还是动物的改良，都可以找到有力的佐证。因此数量性状的遗传研究与应用的意义极大，而其研究还有待于进一步的创新和深化，才能使之更加有效和实用。下面简要介绍数量遗传理论在育种中应用的几个方面。

1. 植物种质资源主要经济性状遗传变异和育种潜力的研究

数量遗传学中关于遗传方差、环境方差、遗传力与遗传进度的概念为种质资源数量性状遗传变异及其潜力估计提供了有效的方法。例如南京农业大学大豆研究所征集 3 万余份中国南方大豆地方品种资源，并系统地研究了主要经济性状，例如产量因素、油脂及蛋白质含量、生育期等方面的遗传变异和育种潜势，将整个南方地区划分为 7 个亚区，从亚区中分别随机抽取一部分基因型，作为各亚区及全南方区的代表，利用单因素遗传设计和随机模型的方法估计出了群体、亚群体的遗传方差、环境方差、遗传力和预期遗传进度，发现油脂含量与蛋白质含量在各亚区内均有丰富的遗传变异和选择潜力，

亚区间的遗传变异并不突出,所以提出这2个性状改良的基因资源可以从亚区内获得,因同一地域内的资源具有较佳的地区适应性。利用随机样本估计群体数量性状的遗传变异是数量遗传学研究群体遗传特点的一种方法。

2. 育种群体遗传变异特点和选择潜力的估计

植物育种中常用的育种群体主要有两类:一类是纯系亲本间杂交,然后自交或先回交再自交的群体;另一类是天然异交或具有一定近交程度的亲本间形成的随机交配群体。数量遗传学提供了估计各种群体遗传变异包括加性、显性、上位性变异等遗传方差组成的方法,从而使育种工作者明确不同群体各自的遗传特点及利用方式。以加性变异为主的性状或群体,适宜于家系品种的选育;以显性变异为主的性状或群体适宜于杂种品种的利用。

Sprague 和 Eberhart (1977) 在前人研究的基础上,概括总结了群体改良过程中的选择方法,提出了针对集团选择法(包括对1个亲本的选择和对2个亲本的选择)、改良穗行选择法、半同胞选择法、全同胞选择法、测交选择法、自交选择法、交互半同胞选择法、交互全同胞选择法等年遗传进度估计的公式。不同育种方案需要不同的种植季节数或年数,他们提出利用年遗传进度去考察一个育种方案。根据一个群体遗传参数的估计值,然后利用这些公式估计出各种育种方案的年遗传进度,从而预选适宜的育种方案。

Hallauer 和 Miranda (1988) 给出了衣阿华州玉米坚秆综合种(BSSS)群体遗传参数的估计值。BSSS是由16个自交系合成的综合品种,由这个群体中选育的自交系与Lancaster型自交系杂交所获杂种一般均有很好的杂种优势,因而引起玉米育种家注意,并作为选育自交系的重要种质群体,这也引起数量遗传学家的重视。通过对群体的加性方差、显性方差及其与环境的互作方差做估计,并与其他育种群体相比较,发现BSSS的加性方差与其他群体相近,但其显性方差比其他群体大,其他群体的显性方差约为加性方差的40%,而BSSS的加性方差与显性方差大体相同。因而解释了由BSSS中选出的自交系具有较高配合力的育种经验。

3. 亲本配合力与杂种品种及家系品种的选育

数量遗传学明确了一个育种材料(自交系)本身的表现与其用作亲本所产生后代的表现的关系,即配合力是受同一套遗传体系控制但性质不同的两种表现。前者称为一般配合力,决定于该自交系与其他一系列自交系间基因加性效应的差异,即基因的加性及加性 $\times$ 加性互作效应;后者称为特殊配合力,决定于该自交系与个别自交系间的基因显性效应和显性 $\times$ 显性互作效应的差异。在这一理论上建立起一系列配合力改良的育种方法,从而迅速地提高了杂种品种的优势程度(Hallauer, 1982)。玉米杂种品种的广泛使用,产量的大幅度提高与配合力遗传理论的发展是分不开的。亲本配合力的概念应用于杂种品种选育,主要看杂种一代的表现,这一概念扩展应用在家系品种选育上则须看杂种后代家系的表现,因而形成了亲本在不同世代配合力表现的概念。盖钧镒等(1984, 1985)在大豆上证实亲本配合力在世代间存在差异,即亲本在杂种1~2代表现的配合力与其在后期世代(3代以后)表现的配合力不一定一致,因而提出杂种品种选育所要考察的是早期世代的配合力,而家系品种选育所要考察的则是后期世代表现的配合力。这种差异的遗传原因就在于杂种品种利用的是有关显性的遗传效应,而家系品种利用的是有关加性的遗传效应。

4. 轮回选择、群体改良与种质创新

轮回选择是在数量性状多基因控制理论上发展起来的,将一组亲本进行互交、充分重组并不断打破连锁从而产生出优良的基因型(个体与配子),又通过试验、鉴定与选择淘汰不良基因型(个体与配子),在降低不良基因或基因型频率的基础上再重组、再选择,形成一个循环提高的过程,从而改良整个群体,使群体由新的优良重组型组成,从中可以分离出新的优良家系、品系、品种。通过轮

回选择可以改良育种性状本身，也可以改良配合力。

最著名的轮回选择例子是美国伊里诺大学 100 年来玉米蛋白质含量和油分含量的轮回选择进展 (Dudley, 1976, 1999)。玉米是异交作物，每年选择优良穗子后种成穗行，经过随机交配便形成新的群体，因而这种连续选择、异交的过程便是表型轮回选择的过程，每年一个周期。这项玉米群体改良最早是由 C. G. Hopkins 于 1896 年开始的，当时用的原始群体是 “Burr’s White”，Hopkins 在田间选了 163 个穗子，实验室内测定了其油分和蛋白质含量，分析表明原始群体的油分含量为 4.7%，蛋白质含量为 10.9%。然后按高油选择 24 个穗子，按低油选择 12 个穗子，按高蛋白选择 24 个穗子，按低蛋白选择 12 个穗子作为第一个轮回的杂交亲本，随后在这 4 个方向分别进行选择。经 70 代轮回选择后高油含量达 16.6%，低油含量达 0.4%，相当于原群体的 354.8% 和 8.5%；高蛋白含量达 26.6%，低蛋白含量达 4.4%，相当于原群体的 224.0% 和 40.4%。在第 48 代后，在上述基础上又增添了逆向选择方向，至 20 世纪 70 年代高油转低油方向下降为 8.85%，低油转高油方向上升为 2.38%；高蛋白转低蛋白方向下降为 8.5%，低蛋白转高蛋白方向上升为 9.6%；高油转低油再转高油方向的则由约 9% 又转回 14.02%。这项试验在第 76 代时，Dudley 作了分析，认为到第 76 代仍看不出选择进度有停滞的迹象，选择仍可不断地获得遗传改进（第 100 代时的结果验证了这个论点）。从现实的遗传进度推算加性遗传方差，再估计涉及的基因数和增效基因频率，认为高油含量与低油含量材料间有效因子为 50 左右，高蛋白含量与低蛋白含量间有效因子为 120 左右；高油含量与低油含量间存在相引连锁，在这个群体中，仍是加性方差为主，显性方差约为加性方差的 38% ~ 46%。

上述例子中通过 100 年轮回选择获得高油含量、高蛋白含量、低油含量、低蛋白含量的材料是自然界中原来并不存在的，数量性状通过基因反复重组与选择得到全新的种质。轮回选择是数量性状种质创新的最重要手段。鉴于轮回选择的创新效果，有人认为轮回选择是未来数量性状种质创新的最主要手段，也是数量遗传理论应用于育种的范例。

5. 选择方法与育种策略

数量遗传学对于育种群体的研究，为群体的育种处理方法提供了理论依据。例如关于育种工作的选择单位，有个体、株行、小区、重复小区等，根据遗传力的定义，不同选择单位具有不同大小的误差，选择单位越大，遗传力越高，因而可以根据不同性状、不同大小选择单位的遗传力大小，安排性状选择的重点世代。又例如不同家系类型（半同胞家系、全同胞家系、近交家系等）具有不同的遗传方差组成，可以根据基础群体遗传特点选用适当的家系类型进行轮回选择。再例如根据一个群体预期选择进度和一个育种计划年遗传进度的概念，给育种工作者在育种策略上提供了启示，育种工作者可以通过调控以下几个因素来改进其育种效率：育种材料数与选择强度；用于杂交重组的亲本控制，控制 1 个亲本的配子还是控制 2 个亲本的配子，育种群体的来源与加性遗传方差，这涉及亲本间的差异、近交程度、家系类型、互交重组的程度等；一年多代的加代技术；降低试验误差提高试验精确度等。数量遗传对于育种选择方法的另一重要贡献是在性状相关选择的基础上通过选择指数提供了多个目标性状综合选择的思路，尽管育种家并不应用单一的选择指数公式来对选系机械式地作判断，但经验的权数（指数）在育种工作者的实践中是存在的。

6. 育种试验布局和品种稳定性

育种家根据基因型与环境互作的概念，对基因型 × 地点、基因型 × 年份、基因型 × 年份 × 地点的方差做了广泛的研究，根据所获信息帮助解决区域试验的设置问题，包括作物区域试验的设置数量及每一试验的合理地域范围，试验点的布置，试验点数与年份数的确定，以及区域试验的栽培条件和环境条件的确定等。Schutz 和 Bernard (1967) 分析了美国大豆 7 个区域试验，每个区域 20 个环境，每个环境重复 2 次的结果，提出大豆区域试验可按纬度分组，每组区域试验的最适地点数与年份数的比：