

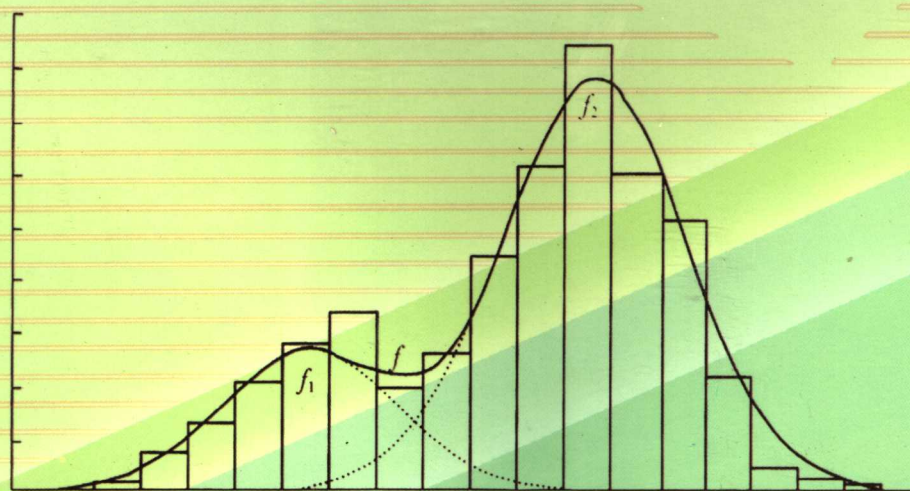


普通高等教育“十一五”国家级规划教材

植物数量遗传学

Quantitative Genetics in Plants

孔繁玲 主编



中国农业大学出版社

普通高等教育“十一五”国家级规划教材

植物数量遗传学

孔繁玲 主编

中国农业大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

植物数量遗传学/孔繁玲主编. —北京:中国农业大学出版社,2006.6

ISBN 978-7-81066-939-9

(普通高等教育“十一五”国家级规划教材)

I. 植… II. 孔… III. 植物学:数量遗传学 IV. Q943

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 092242 号

书 名 植物数量遗传学

作 者 孔繁玲 主编

策划编辑	孙 勇	责任编辑	韩元凤
封面设计	郑 川	责任校对	王晓凤 陈 莹
出版发行	中国农业大学出版社		
社 址	北京市海淀区圆明园西路 2 号	邮政编码	100094
电 话	发行部 010-62731190,2620	读者服务部	010-62732336
	编辑部 010-62732617,2618	出 版 部	010-62733440
网 址	http://www.cau.edu.cn/caup	E-mail	caup@public.bta.net.cn
经 销	新华书店		
印 刷	涿州市星河印刷有限公司		
版 次	2006 年 6 月第 1 版 2007 年 1 月第 2 次印刷		
规 格	787×1 092 16 开本 30.25 印张 748 千字		
印 数	1 051~3 050		
定 价	39.00 元		

图书如有质量问题本社发行部负责调换



孔繁玲 中国农业大学农业试验统计和数量遗传学教授，博士生导师。1939 生于山西省祁县，1963 年毕业于北京农业大学植物遗传育种系，同年留校从事生物统计学教学与相应研究。作为访问学者 1981 至 1983 年在美国师从 C.O.Gardner 和 G.H.Liang 进修数量遗传学。回国后为本校和中国农科院研究生院开设数量遗传学和群体遗传学。主持并参与了多项国家自然科学基金和农业部项目。获国家科技进步一等奖、国家教委科技进步一等奖、北京市科技进步一等奖、北京市教书育人先进个人等多项奖励，并著有《田间试验及统计方法》、《田间试验》、《群体遗传学导论》等多部著作。指导培养博士和硕士研究生 20 多名，发表学术论文 60 余篇。

主 编 孔繁玲

编写人员 孔繁玲(第一至第十三章,附录)

刘文欣(第十四章,参加第十三章)

张群远(参加第二章和第十三章)

曹永国(参加第四章和第十三章)

彭惠茹(参加第十章)

苏胜宝(参加第十章)

总 序

我国的研究生教育正处于发展迅速、深化改革时期,研究生教育要在招生规模和结构协调发展的同时,加快教育教学改革步伐,以培养高质量的创新人才。为加强和改进研究生培养工作,改革教学内容和教学方法,充实高层次人才培养的基本条件和手段,建设研究生培养质量基准平台,促进研究生教育整体水平的提高,中国农业大学采取立项建设的方式进行了研究生重点课程建设、教材建设以及教学方式方法的改革。通过一系列的改革、建设工作,形成了一批特色鲜明的研究生教学参考用书,本书是其中之一。特别值得提出的是,本项工作得到了“北京市教育委员会共建经费研究生教育项目”的资助。

建设一批研究生教学参考用书,是我校研究生教育教学改革的一次尝试,这批研究生教学用书,以突出研究生能力培养为出发点,引进和补充了最新的学科前沿进展内容,强化了研究生用书在引导学生扩充知识面、采用研究型学习方式、提高综合素质方面的作用,必将对提高研究生教育教学质量产生积极的促进作用。

中国农业大学研究生院

2005 年 9 月

序

植物性状区分为质量性状和数量性状,控制性状的基因效应有大也有小,这既有客观现实性,又有其内在相对性。作物生产涉及的性状大部分是数量性状。研究数量性状遗传规律的学科分支称为数量遗传学。数量遗传学是育种学的重要理论基础。一个多世纪来,人们对数量性状遗传的认识从非遗传到可遗传到与质量性状统一服从孟德尔遗传规律,从单纯微效多基因假设到主基因与多基因并存,从通过模型分析检测数量基因的总体效应到通过分离世代直接检测数量基因的个别效应,从数量基因的追踪定位到数量基因的克隆,这中间经历了一系列的认识发展过程。其间,Fisher关于基因效应线性模型的发现对经典数量遗传学的建立与发展起了决定性作用。后来,Fisher的后继者一部分在孟德尔的双亲杂种群体上发展了世代平均数遗传组成的模型分析方法,另一部分在随机交配群体上发展了方差、协方差遗传组成的模型分析方法。两者在数量遗传研究方法上发生的一场激烈争论推动了学术观点的相互渗透和发展,最后在对数量性状基因并非均为微效,而可以个别检测、追踪的认识上得到了统一,共同跨入了用现代分子技术研究数量性状遗传体系的时代。

我国植物数量遗传学的起步落后于国际同行,20世纪七八十年代才有了系统介绍。南京农业大学马育华教授1976年撰写的讲义后于1982年出版的《植物育种的量遗传学基础》,是综合当时两大学派学识的启蒙著作,这以后犹如雨后春笋出版了一系列介绍数量遗传学的专门著作,20世纪80年代形成了学习、研究数量遗传学的高潮。随着改革开放和国际交流的发展,我国数量遗传学家逐步加入了国际数量遗传研究的行列,在混合线性遗传模型、种子与三倍体胚乳遗传模型、主效数量基因检测以及QTL定位等方面取得了很好的进展。马育华教授深感数量遗传学作为植物育种理论基础的重要性,他将“数量遗传学”作为学位必修课纳入了由他主持制订的全国作物遗传育种专业硕士研究生培养方案。他首先编写了该课程的大纲,结合他出版的专著作为教材,开出了这门课程。在他的推动下,各校陆续开出了数量遗传学课程并编写了各自的讲义和教材。通过多年来的教学实践,各校数量遗传学教师普遍感到专著与教材不同,目前缺少一本全面、系统介绍数量遗传学的硕士生教材。

十分高兴,孔繁玲教授主编的《植物数量遗传学》正适合我国作物遗传育种专业硕士生教学的需要。孔繁玲教授在国际、国内得到名师传授,系统地跟踪了国内外数量遗传学的发展,从事数量遗传教学20余年,积累了丰富的教学经验。由她主编的这部教材具有多方面的特点,表现在:①系统性强,十四章内容的编排由远及近、由浅入深,体现了上述数量遗传学的发展过程。②覆盖面广,包含了经典数量遗传学和现代分子数量遗传学的主要内容,并将经典数量遗传学中两个学派的内容与统计符号作了贯穿的尝试。而且将数量遗传学在我国发展的主要方面,包括种子性状与三倍体胚乳性状的遗传模型分析、混合线性遗传模型分析和主基因-多基因遗传模型分离分析等纳入书中,体现了我国的特色。③理论与应用相结合,主要内容都有例题相配合,每章均有复习思考题,体现了教科书的特点。④文字通顺、逻辑性强,读后大有先阅为快的感受。

数量遗传学是生命科学的一个分支,不论动物、植物都有其共性,但由于繁殖方式的不

同、群体大小的差异,各有其侧重点。本书作为作物遗传育种专业的教科书侧重在农作物方面,因而书名为“植物数量遗传学”是很合适的。我由衷地向各校讲授这门课的教授、学生们推荐这本教材,向作物遗传育种工作者推荐这本参考书,希望在广泛的使用中使之进一步完善。

孟衍璜

2006年2月18日

序

生物群体内的变异五花八门,其来源多种多样,但其基本类型只有两类:一类呈现个体间由小到大、由少到多的连续变化,叫作连续变异;另一类则可以区分出少数几种天然类别,称为非连续变异。与变异类型相对应,生物体的性状也可以划分为数量性状与质量性状两大类,其中,与生物产量、品质等经济性状密切相关的性状多数属于数量性状。遗传学乃是研究群体内遗传与变异规律的学科,与此相应,研究群体内数量性状遗传、变异规律的分支学科属于数量遗传学。

数量遗传学研究的对象是群体内的数量性状,既然如此,就需要特定的度量,所得的度量值就是数据。而且,群体内的个体往往很多,所得的数据相当复杂,要想研究探讨群体内的数量变异,通常需要借助于统计分析方法与手段。因此,统计学基础成为数量遗传分析的先决条件。孔繁玲教授 20 世纪 60 年代开始从事生物统计学教学、科研工作,有着相当深厚的统计分析基础,80 年代初留美归来后跨入数量遗传学领域。借助于良好的统计学基础和天才加勤奋式的努力,教学和科研方面均有相当建树,这本《植物数量遗传学》乃是其中的代表。我国有关数量遗传方面的著作大多从 20 世纪 80 年代起陆续发表问世,其中包括一些高水平的代表性杰作。不过,其中大部分属于研究型参考书,适合用作教科书的偏少。孔繁玲教授的这本《植物数量遗传学》的特点在于从基本概念的阐述入手,配合较为精细的图表,对数量遗传学原理进行逐步推导,求得对原理的充分理解。此外,该书中对近年来数量遗传学的新发展,诸如三倍体胚乳性状的遗传模型、主-多基因混合遗传模型、QTL 作图、混合线性遗传模型分析以及遗传多样性分析等方面都有较为详细的介绍。可以说,这是一本传统与现代并重的数量遗传学好书。

该书内容全面,文字流畅,适合于农业院校研究生和本科生用作教科书、有关专业教师作为教学参考书,也可供有关专业科技人员作为技术参考书。

郭平仲

2005 年 12 月 22 日

前 言

20 世纪 80 年代以来,分子标记等生物技术的开发利用促进了整个生命科学的迅猛发展,使数量性状的遗传研究进入了现代数量遗传学的崭新阶段。其突出特点是把数量性状的表型观测与分子标记技术相结合,使人类对数量性状的研究直接与遗传的物质基础相联系,与寻找和利用优良基因相结合。现代数量遗传学继承了传统数量遗传学的核心假说(数量性状受位于染色体上的基因所控制,这些基因服从孟德尔遗传传递规律)和基本理论与方法(关于数量性状的遗传模型、效应、方差协方差、遗传率、配合力、选择响应、杂种优势等),在理论模型上进一步发展,并采用新发展的统计方法分析分子标记和表型测量的数据组合,是对传统数量遗传学的继承与发展。数量遗传学为从事数量性状的遗传研究和育种应用提供理论基础和方法手段,具有广泛而强烈的社会需求。

数量遗传学在我国从引进传播到应用已有半个世纪,作为高等农业院校作物遗传育种专业研究生的学位课也已有 20 余年的历史。几十年的历史证明,该学科严密的理论结构和逻辑思维有助于研究生建立合理的知识结构和科学的思维方式,掌握植物遗传试验设计和统计分析的方法与手段,提高科学素质。

根据教学和科研的需要,受命于时任北京农业大学农学系主任的蔡旭教授和阎隆飞教授的安排,我于 1981—1983 年赴美留学,师从 C. O. Gardner 教授和 G. H. Liang 教授学习数量遗传学及其育种应用。回国后在中国农业大学为研究生讲授数量遗传学,从事数量遗传研究并指导研究生至今。这本教材就是在教学和科研过程中逐年学习、积累、充实、更新而形成的讲稿和研究成果的基础上经整理补充而形成的。

在总结以往课程沿革、分析教学科研实际需要的前提下,本教材本着理论与实际相联系、继承与发展相结合的思想而编写。在内容选择上力争做到汲取传统精髓,紧跟学科发展,博采众长,努力把传统的和现代的数量遗传学紧密结合并写出自己的思想。全书共 14 章,第一章绪论介绍学科梗概和本教材特点;第二章群体平均与遗传效应;第三章群体方差和协方差;第四章连锁效应;第五章遗传模型检验和基因效应分析;第六章遗传交配设计与遗传方差成分估计;第七章遗传率分析;第八章选择及其响应;第九章遗传相关和选择指数;第十章交配效应与配合力分析;第十一章种子性状遗传模型;第十二章数量性状的主-多基因分析;第十三章数量性状基因定位;第十四章数量性状遗传多样性分析。其中第一章至第十章基本为传统数量遗传学的内容,也增补了近年来的新进展;第十一章至第十四章主要为数量遗传学新进展。

在写作编排上本教材努力做到:①注重原理,尽量把每种方法的依据交代清楚;②方法具体,尽力把每种方法的具体步骤、应用条件和结果释义讲清楚;③用具体例子说明有关理论和方法的实际意义;④每章前有内容提要,后面有复习思考题和参考文献,基本的统计遗传符号尽力做到全书统一,至少章内统一。附录 I 和附录 II 分别给出了前面章节包括不进但又需要的统计学基础和主要统计遗传符号注释,最后有中英文索引,以方便使用。

本教材专门为农业院校植物类专业研究生编写,也可供农业研究人员和有关专业教师参考使用。其中第二、三、六、七、八、九和第十章的大部分内容可供作物遗传育种专业高年级本

科生教学使用。

本教材的写作完成受到我校研究生院和我院领导的大力支持和鼓励,得到我的同事们和学生们的鼎力相助。在我构思主笔全书的同时,刘文欣完成了第十四章的写作,还参加了第十三章的部分编写;曹永国参加了第四章和第十三章的部分编写;彭惠茹参加了第十章杂种优势假设部分的编写;张群远参加了第二章和第十三章的部分写作;苏胜宝参加了第十章的部分写作;蒿若超参加了例题计算和绘图。彭惠茹、刘文欣、曹永国、蒿若超和秦文斌在本书写作过程中参加了校对工作。

在完成本教材之际,我要特别感谢我的老师们:是蔡旭教授和卢宗海教授把我领进植物遗传育种学和生物统计学的大门;是 C. O. Gardner 教授和梁学礼教授给了我数量遗传学的思想;是马育华教授、莫惠栋教授和盖钧镒教授指导和帮助我不断加深对数量遗传学的理解。在我学习数量遗传学的过程中还得到吴仲贤教授的指导和帮助。本书在多处引用了 D. S. Falconer 教授、K. Mather 教授、M. Kearsey 教授、马育华教授、莫惠栋教授、盖钧镒教授和朱军教授的方法和例题,引用了宋同明教授和陈绍江教授的研究结果,引用了以往研究生刘文欣、王克胜、张红伟、郭志丽和蒿若超等人的研究结果,引用了 Zeng Z B、姜长鉴、姜海鹰和刘希慧的研究结果和数据,在此一并表示诚挚的感谢。还要特别感谢我的学生们和我的家人。40 多年来,除了在校讲授生物统计和数量遗传等课程外,我曾于 1964—1980 年长期在农村巡回教学,我有大量的在校研究生、本科生和基层朋友,是他们高涨的学习热情和奋斗精神不断给我鼓舞,是他们鲜活的实际问题刺激我不断钻研,是他们对数量遗传学教材的强烈需求激励我克服困难坚持这本教材的编著,是我家人的高度理解和全力支持保证了这本书的最后完成。我衷心感谢所有以不同方式帮助过我的人!

由于学科发展迅速,特别是作者基础浅薄、水平所限,书中错误缺点在所难免,恳请读者批评指正,以利日后修改补充。

孔繁玲

2005 年 11 月 15 日

目 录

第一章 绪论	(1)
一、数量性状与数量遗传学	(1)
二、数量遗传学的形成与发展	(3)
三、植物数量遗传学研究的基本内容	(7)
四、本教材基本内容与写作编排	(10)
参考文献	(12)
第二章 群体平均与遗传效应	(14)
一、表现型值与基因型值	(14)
二、随机交配平衡群体的均值和遗传效应	(16)
三、双亲后代系谱化群体的世代均值与遗传效应	(25)
四、环境偏差和基因型与环境互作	(32)
复习思考题	(36)
参考文献	(36)
第三章 群体方差和协方差	(38)
一、随机交配平衡群体的方差	(38)
二、亲属间相似与遗传协方差	(43)
三、双亲后代群体的方差和协方差	(56)
四、世代方差的应用举例	(63)
复习思考题	(66)
参考文献	(67)
第四章 连锁效应	(68)
一、加-显遗传模型下的连锁与遗传变异	(68)
二、加-显-上遗传模型下的连锁	(74)
三、任意随机交配群体的均值与方差	(76)
四、群体内的连锁不平衡	(78)
五、连锁的检测	(81)
复习思考题	(84)
参考文献	(84)
第五章 遗传模型检验和基因效应分析	(86)
一、植物数量性状的表达特征和遗传模型	(86)
二、二倍体植株性状的遗传模型	(87)
三、尺度检验	(88)
四、联合尺度检验	(91)

五、世代平均值分析的回归方法	(97)
六、世代平均值的加权方差剖分	(102)
七、增广 NC II 设计	(103)
八、三重测交	(112)
九、关于基因效应分析和遗传模型检验的讨论	(112)
复习思考题	(112)
参考文献	(114)
第六章 遗传交配设计与遗传方差成分估计	(115)
一、单因素遗传设计	(116)
二、两纯系交配自交回交设计	(118)
三、NC I 设计	(118)
四、NC II 设计	(123)
五、NC III 设计	(129)
六、三重测交	(134)
七、双列杂交设计	(139)
八、永久 F_2 遗传交配设计	(150)
九、应用如上遗传交配设计估计遗传方差的基本假设	(156)
十、关于方差成分估计方法	(157)
复习思考题	(157)
参考文献	(158)
第七章 遗传率分析	(160)
一、概念和定义	(160)
二、遗传率概念的推广	(162)
三、遗传率估计的原理	(165)
四、遗传率的估算方法	(166)
五、遗传率在育种中的应用	(176)
六、重复率	(178)
复习思考题	(179)
参考文献	(180)
第八章 选择及其响应	(182)
一、选择的基本效应	(182)
二、选择响应	(183)
三、基础选择方法及其比较	(188)
四、作物群体改良的选择响应	(196)
五、提高选择响应的途径	(212)
六、选择响应的度量	(213)
七、选择对群体方差的影响	(216)
复习思考题	(220)
参考文献	(222)

第九章 遗传相关和选择指数	(224)
一、遗传相关分析	(224)
二、选择的相关响应	(237)
三、多性状选择指数	(240)
复习思考题	(250)
参考文献	(251)
第十章 交配效应与配合力分析	(252)
一、近交杂交与群体均值	(252)
二、含母体效应性状的杂种优势	(262)
三、近交杂交与群体方差	(266)
四、配合力分析	(271)
五、杂种优势的遗传假说与验证	(285)
复习思考题	(292)
参考文献	(293)
第十一章 种子性状遗传模型	(295)
一、种子性状的遗传特征	(295)
二、种子性状的广义遗传模型	(296)
三、混合线性模型的最小范数二阶无偏估计	(301)
四、胚乳性状的三倍体遗传模型	(309)
五、种子性状遗传控制的鉴别	(309)
六、种子性状精细鉴别与混合线性模型 MINQUE 分析的综合应用	(315)
复习思考题	(319)
参考文献	(319)
第十二章 数量性状的主-多基因分析	(321)
一、控制数量性状的主-多基因遗传系统和主基因的鉴别	(321)
二、主基因的后裔测验鉴别法	(324)
三、主基因的似然比鉴别法	(329)
四、主-多基因混合遗传模型分离分析法	(333)
复习思考题	(355)
参考文献	(356)
第十三章 数量性状基因定位	(358)
一、QTL 定位概述	(358)
二、QTL 定位过程	(359)
三、单标记分析	(372)
四、区间作图法	(379)
五、复合区间作图法	(383)
六、混合线性模型复合区间作图法	(388)
七、发育性状的 QTL 定位	(392)
八、从 QTL 的初步定位到精细定位	(396)

九、关联分析	(398)
复习思考题	(400)
参考文献	(401)
第十四章 数量性状遗传多样性分析	(403)
一、遗传多样性评价指标	(403)
二、遗传距离	(409)
三、聚类分析	(414)
四、遗传多样性与杂种优势群划分	(419)
五、遗传多样性与育成品种的遗传基础分析	(421)
复习思考题	(422)
参考文献	(423)
附录 I 统计学基础	(425)
一、基本概念与定义	(425)
二、平均数和变异数	(425)
三、线性函数	(427)
四、数学期望	(428)
五、直线回归和相关	(429)
六、多元线性回归	(431)
七、遗传方差协方差的估计方法	(433)
八、正态分布参数的极大似然估计	(435)
九、常用随机完全区组设计下品种比较试验的数据模型和期望均方	(438)
参考文献	(440)
附录 II 主要统计遗传符号注释	(441)
附表	(452)
附表 1A 截断的正态分布-大样本	(452)
附表 1B 截断的正态分布-小样本	(453)
附表 2 某玉米 NC II 设计产量 $X(\text{kg})$ 及胚油分 $Y(\%)$	(454)
附表 3 某玉米组合 F_2 群体油分含量值及其分子标记数据	(457)
索引与英汉术语对照表	(462)

第一章 绪 论

一、数量性状与数量遗传学

1. 数量性状

遗传学通常把生物性状分为质量性状(qualitative trait)和数量性状(quantitative trait)两大类。质量性状受少数主基因(major gene)控制,这些主基因的不同等位基因具有明显不同的表型效应,分离世代形成间断性(discrete)或类型(kind)间变异且不易受环境条件影响。通常需采用孟德尔的分类计数统计方法对质量性状进行研究。数量性状是受多个基因控制、表现为数量(quantitative)上或程度(degree)上连续性变异(continuous variation)的一类性状。动植物的绝大部分与人类经济生产有关的性状属于数量性状,如个体的高度和体积、有关产品的经济产量、营养素含量以及一些抗逆性状等均属典型的数量性状。数量性状的遗传研究对于动植物的遗传改良、资源保护、食品安全乃至医疗保健均具有十分重要的意义。

数量性状大致又可分为两类:一类为受微效多基因(polygene 或 minor gene)控制的数量性状,其基因数目多,各个基因的效应不一定相等,但单个基因的效应微小且对环境反应敏感,分离世代呈现单个正态分布,其中个别基因的效应难以从表型区分,但借助于生统遗传学的方法可对多基因系统中的遗传效应进行分析。另一类为受主基因(major gene)和多基因共同控制、分离世代呈现多峰且连续分布的数量性状。所谓主基因是指那些效应大而易于鉴别其单独的数量遗传效应的基因。主基因的存在使分离世代的个体间具有可分组趋势,但又由于微效多基因的存在使组界变得模糊。玉米籽粒胚乳中赖氨酸含量是一个典型的受主基因和多基因共同控制的数量性状,根据 Merts(1964),玉米第 7 染色体上的隐性突变基因 *opaque2(o2)* 使玉米胚乳的赖氨酸含量成倍增加,*O2* 与 *o2* 等位基因在 F_2 代分离重组表现出一对主基因 3:1 的分离比例,微效多基因(又称修饰基因,modifiers)则使整个分布变成连续的双峰分布,在 *o2o2* 背景下含有修饰基因的多少会使胚乳的赖氨酸含量呈现连续变异。在高粱上已存在 3 个影响株高的主基因。严格地讲,如上两类数量性状是没有本质差异的,因为所有基因不论其效应大小,均遵从孟德尔遗传规则。从理论上讲,只要测量和统计手段足够精密,任何等位基因的作用均是可以追踪的,但受限于试验技术、表型测量和统计方法的精度水平,跟踪单基因的水平还十分有限。近年来分子标记的广泛应用和统计方法的不断改进,已使人们跟踪单个基因的能力大大提高。

2. 数量遗传学

数量遗传学是根据遗传学原理,运用适宜的遗传模型和数理统计的理论和方法,探讨生物群体内个体间数量性状变异的遗传基础,研究数量性状遗传传递规律及其在生物改良中应用的一门理论与应用学科。它是遗传学原理和数理统计学相结合的产物,属于遗传学的一个分支学科,与育种学有着密切的关系。

传统的数量遗传学(classical quantitative genetics)以微效多基因假说为前提,采用数理统计学方法对表型测量数据进行分析,建立了一系列的数量遗传分析理论与方法,诸如基因的加

性与显性、效应与方差、亲属间协方差、世代平均值分析、遗传交配设计与遗传方差成分估计、遗传率分析、选择及其响应、遗传相关分析、交配效应与配合力分析等。微效多基因假说认为,数量性状是受位于染色体上的基因所控制,其遗传传递服从孟德尔遗传规律。这些基因数量多、效应微小、效应大小相等、易受环境影响,因此必须采用统计学方法进行研究。传统的数量遗传学指导动植物育种取得了一系列成就。

现代数量遗传学(modern quantitative genetics),又称分子数量遗传学(molecular-quantitative genetics),采用数理统计学方法对分子标记和表型测量的数据组合进行分析。现代数量遗传学在分子水平上揭示数量变异的遗传基础和遗传规律。现代数量遗传学否定了微效多基因假说中控制数量性状的基因很多(事实上不一定很多)和效应相等(事实上经常不相等)的假设,却证明了数量性状确实受位于染色体上的基因所控制,这些基因遵从孟德尔遗传规律。现代数量遗传学证明并沿用了传统数量遗传学的基本理论和方法(如基因效应、方差、遗传率、遗传相关、选择理论和杂种优势理论等),并在原有基础上进一步发展。由于采用了分子标记和现代化的计算设备与结合分子标记和表型测量数据的统计分析方法,使人类对数量性状的研究得以细化和深化。下面是一个例子,可从一个侧面看出这种发展过程。

曾以陆地棉杂交组合 9-1696 $\times$ 中 35 所繁衍的 6 世代群体(P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_{1L} 和 B_{1S})为遗传材料,采用世代方差对比分析(方法见第三章和第七章)、主-多基因分析(方法见第十二章)和 QTL 定位分析(方法见第十三章)3 种方法,研究棉纤维品质性状比强度(fiber strength, cN/tex)和伸长率(fiber elongation,%)的遗传。3 种方法所估计的表型方差、总遗传方差、遗传方差组分及其在总遗传方差中所占比例列于表 1-1。

表 1-1 世代方差对比分析、主-多基因分析与 QTL 分析所估计的遗传方差
(陆地棉 9-1696 $\times$ 中 35 衍生的 6 世代)(郭志丽,蒿若超,2003)

性状	F_2 方差		主-多基因遗传模型分析		QTL 定位分析		
	F_2 表型方差(V_P)	F_2 总遗传方差(V_G)	主基因方差	多基因方差	QTL	QTL 方差(V_{Q_i}/V_G)	剩余 QTL 方差
比强度	5.83	3.00 (100%)	2.79(2 对) (88.85%)	0.35 (11.15%)	Q_1	1.21 (38.54%)	
					Q_2	0.69 (21.97%)	
					Q_3	0.60 (19.11%)	
总						2.5 (79.62%)	0.64 (20.38%)
伸长率	0.46	0.23 (100%)	0.093(2 对) (38.27%)	0.15 (61.73%)	Q_1	0.088 (36.21%)	0.155 (63.79%)

注:6 世代为两个亲本、杂种一代、杂种一代自交产生的二代和杂种一代回交于双亲的两个回交世代,即 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_{1L} 和 B_{1S} 。

括号中数字表示该组分方差与总遗传方差的比值, $Q_1 \sim Q_3$ 表示各性状已检测出的数量性状位点(QTL)。

该表的结果显示出数量性状遗传分析的深化和细化过程:世代方差对比分析利用不分离世代估计环境方差,利用 F_2 代表型方差与不分离世代方差的对比估计出 F_2 代总遗传方差。