

植物数量遗传学

植物数量遗传学

刘乃见 编

华南热带作物学院

1985

内 容 简 介

本书由浅入深、简明而系统地叙述了数量遗传学在植物育种方面的应用。前三章介绍基本原理，附有习题及公式，便于自学和掌握一般的理论与方法。第四、五两章对如何进行有关研究与应用于育种实践作了比较说明，有利于提高育种工作效率。可供农、林院校、科研单位及广大植物育种工作者参考。

植物数量遗传学

刘乃见编

华南热带作物学院印

海南岛儋县宝岛新村

(内部发行)

1985年9月第一版 开本：32

印数：1~2000 印张：7 字数：150,000

工本费：1.98元

几点说明

1. 本书是根据马育华教授近年来多次讲学的内容与国内外专著于1981年为我院编写的选修课教材。经四年教学实践，认为内容由浅入深，文字简明扼要，并附有研究方法、公式及习题，特别适合于初学和自学之用。现仍保留这些特点，经必要的修改补充后提供给读者参考。

2. 书中符号统一用英国的惯例，其他用法只在首次出现时附加比较，以便查阅文献。书内共列有公式116条，后52条属于12种试验设计的分析，前64条有共性，故摘出这64条公式作为附录三以便引用时查对。

3. 附录二列有习题12道，要求初学者每题都作。

4. 限于本人水平，书中错误一定不少，敬请读者赐予指正！

编者一九八五年九月

目 录

第一章 绪 论	1
第一节 数量遗传学的特点	5
一、 研究对象.....	5
二、 遗传机制.....	5
三、 研究方法.....	10
第二节 数量遗传学的基础	10
一、 群体遗传学.....	11
二、 统计学.....	14
第三节 数量性状的遗传分析	15
一、 表型值.....	15
二、 遗传型值.....	17
三、 环境方差.....	17
四、 遗传方差.....	19
第二章 数量遗传学的基本原理	20
第一节 群体的遗传模型与世代平均数的遗传成分	20
一、 群体的遗传模型.....	20
二、 世代平均数的遗传成分.....	23
第二节 遗传方差的组成部分	27
一、 遗传方差的期望.....	27
二、 遗传方差的估计.....	35
三、 显性程度的测定.....	37

第三节	遗传方差的上位性部分	39
一、	加性模式	42
二、	显性模式	44
三、	互补模式	47
四、	复杂模式	51
第三章	遗传参数的估测原理与方法	54
第一节	遗传力的估算	54
一、	用无分离世代的方差为环境方差	55
二、	用多个杂种世代的方差消去显性方差和环境方差	56
三、	用亲子回归或群内相关换算	59
四、	用方差分析法	60
第二节	有效因子数的最低估计	79
一、	从 F_2 估计	80
二、	从回交后代估计	82
三、	排除显性效应的估计	83
四、	从 F_3 估计	85
第三节	遗传相关与选择指数的测算	87
一、	遗传相关	87
二、	选择强度	91
三、	遗传进度	92
四、	相关遗传进度	99
五、	选择指数	101
第四节	配合力测验	106
一、	配合力的概念	106
二、	配合力的数学模型	108

第四章 植物数量遗传的研究方法	109
第一节 完全双列杂交设计	110
一、 双列杂交的统计模式.....	114
二、 双列杂交的分析.....	118
三、 双列杂交分析的实例.....	136
第二节 部分双列杂交	148
一、 第一类设计——无亲缘的 $ab \times cd$	148
二、 第二类设计——半亲缘的 $ab \times ac$ 或 $ab \times cb$	153
三、 第三类设计——无亲缘的循环中实矩阵	159
第三节 不完全双列杂交	164
一、 第一类设计——小区株数不等.....	165
二、 第二类设计——小区株数相等.....	172
三、 第三类设计—— $N \cdot C \cdot M \cdot II$	179
第四节 其他杂交设计	185
一、 第一类设计—— $N \cdot C \cdot M \cdot I$	185
二、 第二类设计——双亲本后代 ($B \cdot I \cdot P \cdot$)	189
第五节 对各设计的评价	193
一、 完全双列杂交设计.....	193
二、 部分双列杂交设计.....	194
三、 不完全双列杂交设计.....	194
四、 其他杂交设计.....	195
第五章 数量遗传理论在植物育种中的应用	196
第一节 了解育种材料的遗传规律	196
一、 群体的遗传成分与遗传方差份量.....	197

二、	基因型与环境的互作.....	200
第二节	提高育种工作的预见性.....	202
一、	配合力.....	202
二、	预期遗传进度.....	203
附录一	主要参考文献.....	204
附录二	习题.....	206
附录三	常用公式.....	209

第一章 绪 论

各种生物在其世代繁衍中，都在通过基因的传递而表现为性状的遗传。由于控制某种特定性状的特定基因在数量上和效应上的不同，性状遗传的表现也有以下的区别：

性状遗传 $\left\{ \begin{array}{l} \text{质量性状} \sim \text{能用可数变数表示} \\ \text{数量性状} \left\{ \begin{array}{l} \text{可用非连续变数表示} \\ \text{只能用连续变数表示} \sim \text{可量性状} \end{array} \right. \end{array} \right\}$ 可数性状

质量性状的典型例子有豌豆花瓣颜色的红与白、玉米胚乳的糯与非糯、豚鼠毛色的黑与白、人对化学药物PTC(phenyl-thio-carbamide)苦味的能尝与不能尝等是，它们各受一对主基因的控制，有显、隐性的区别，性状的表现不大受环境的影响， F_1 全似显性亲本， F_2 才有遗传分离。就 F_2 中的每一个体而言其表现型不象显性亲本就象隐性亲本，彼此间无连续性，能逐个归类，能用可数变数表示，能直接用孟德尔定律进行分析，故又称为可数性状。

数量性状受多对基因的控制，同对基因无显、隐关系，较易受环境的影响，由于有关的多对基因是否与质量性状的主效基因有连应而又分为两类：一类是与主效基因有连应的，如白三叶草叶片数量的遗传，其遗传分离只有多叶型和少叶型之分，中间并不连续，可用非连续变数来表示，也可称之为可数性状。但这只是少数特例，这里不加以讨论。另一类颇为广泛的数量性状有如稻谷产量的高低、胶树排胶量

的多少、肉用牛产肉量的轻重、人体身高的长短等是，控制这类性状的多对基因不但与质量性状的主效基因无连应，而且它们自身各个基因的效应也是相等的，其 F_2 个体的表现型呈连续性变异；只能逐个加以度量后用连续变数来表示，故又称为可量性状。其要点是：正二倍染色体上的等位基因不表现显隐性，无连锁与互作，无上位性，按照分离，组合定律传递；一个数量性状受多对等位基因的控制，每个基因的效应较小、彼此相等而可以相加；环境效应明显，群体中各个体的表现型呈连续变异，只能加以度量。数量性状的遗传规律不能直接用孟德尔定律来分析，必须藉助统计数学的帮助。所以数量遗传学是用数理统计的方法研究生物群体数量性状遗传与变异的科学。它是统计数学和群体遗传学的边缘学科。从事数量遗传学的研究要有统计学和遗传学的基础。

数量遗传学的形成与进展可追溯到1908年Hardy~Weinberg定律的提出，接着有Nilson Ehle (1909)在小麦粒色遗传、Emerson, R.A.与East, E.M. (1913)在玉米穗长遗传、及East (1915)在烟草花冠长度遗传等方面的应用研究。在理论研究方面的创始人R.A. Fisher(1918)发表的The Correlation Between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance一文提出的一个遗传模型，同期内还有Sewall Wright用他创立的通径系数研究无选择的自交和杂交的遗传结果，以及 Malecot, G. 出版The Mathematics of Heredity 一书，用后裔同样和概率概念说明一对等位基因在随机交配和自交与无选择条件下的群体，给出亲属间协方差的一般公式。至1930年Fisher提出遗传平衡概念，形成统计数学和群体遗传学。至1949年Mather

提出微效多基因假说，形成数量遗传学。1950年后即用以指导育种工作。三十多年来开过三次国际学术会议(1958. 8 在渥太华；1961. 3 在北卡罗林纳；1976. 8 在依阿华)均出有论文集。我国在1958年前后广泛用于动植物育种。1981.12在南京农学院召开全国数量遗传学应用讨论会后，相继在许多农学院开设选修课和招收硕士研究生。

数量遗传学现有四个学术中心，(1)以Mather及Jinks, J.L.为首的伯明翰大学的遗传学系，1949年发表Biometrical Genetics一书，1971年再版，并主编Heredity杂志。(2)以Falconer, L.S.和Robertson, Alan为首的爱丁堡大学的遗传学系和爱丁堡动物遗传学院，1960年发表Introduction to Quantitative Genetics。(3)以Kempthorne和Lush为首的依阿华大学的遗传学系、统计学系、动物科学系，有Introduction to Genetic Statistics及Animal Breeding Plan等书出版。(4)以Cox, G.M.和Robinson, H.F.为首的北卡罗林纳大学的遗传学系和统计学系、农学系及动物科学系。

数量遗传学的研究内容分为理论的和应用的两个方面。在理论研究方面的内容是数量性状的变异及其组成部分，基因作用(加性、显性、互作、杂种优势以及互作、连锁等)，分析自交群体和随机交配群体，估计有效因子的对数等。在应用研究方面的内容(即育种学的理论)是基因效应(加性、显性、上位性)与显性度测定，估计预期遗传进度、遗传力、遗传相关，遗传资源的配合力和性状改进，综合性状选择的选择指数技术，轮回选择的理论和方法以及杂优的利用与品种的稳定性的(基因与环境的互作)等。最近研究较多的是遗

传交配设计问题如何能创造新变异的群体和应用聚类分析技术以选择亲本和杂种的多方面性状来育成新品种，这就是数量遗传学的具体任务。

动物数量性状的遗传研究虽然原理上与植物没有区别，但由于动物家养后有性别上不成比例，非随机交配、性连锁遗传以及母性效应显著等特点，在试验材料和分析方法上应有所区别，故这里只以植物为讨论的内容。

植物中的授粉方式不同也涉及到试验材料与分析方法。这里讨论的对象主要是自交植物；其亲代为同型同质(Homozygous Homogeneity)， F_1 是异型同质的(Heterozygous Homogeneity)， F_2 才有遗传分离。异交植物的亲代如事先经过多代人工自交，其自交系虽可同型同质化，但应注意有自交衰退的表现；由此产生的 F_1 虽然同样是异型同质的，但可能有杂种优势的影响。若是没有经过人工自交，其有性系是异型异质的(Heterozygous Heterogeneity)，亲代本身及 F_1 都有遗传分离，故需要有较大的样本容量；由未经自交的个体所建立的无性系，彼此间可能有杂种优势的干扰。这种无性系本身是异型同质的，其 F_1 即有遗传分离。因此，必须理解这些材料上的特点，才能进行数量遗传的研究。

我们从事农业生产的目的是要获得高额的产量和改善产品的品质，由于谷物，纤维和蛋白质的产量与储藏及加工工艺性能的遗传都属于数量性状的遗传，每种数量性状均为多对基因所控制，易受环境的影响且与其他数量性状有相关关系，故育种工作只着眼于单一的目标性状的表现型，就会带来盲目选配杂交亲本，降低优良品种的选择效率和加长育种周期等难题。我们提倡讨论数量遗传学原理与研究方法的

意义就是为了实事求是地解决这些难题。

第一节 数量遗传学的特点

数量遗传学是研究生物数量性状遗传和变异的科学，是以孟德尔定律为基础，再作深入研究的孟德尔遗传学的一个分支，但与孟德尔遗传学又是有区别的。其特点有如下述。

一、研究对象

数量遗传学的研究对象是生物种群内各个体的某一性状在数量和程度方面的差异，这种差异呈连续性变异，容易受环境的影响，只能逐个加以度量后用连续变数来表示。用两个具有成对性状的自交系作亲本杂交，不但 F_1 中各个体的表现型不一致而变化于双亲之间，就是两个亲本内的个体也是表现不一致的，这种不一致性显然是环境的影响。其 F_2 则会出现更为广泛的变异类型；这是遗传的变异与环境影响的共同作用。现举实例如表1及图1。

二、遗传机制

孟德尔遗传学的研究对象是种群内个体间非此即彼的质量和种类上的差异，其遗传机制主要是一个位点上主基因的差异，这种差异是显、隐性的区别，环境干扰较少，易从表现型追踪基因的这种差异。数量性状的遗传表现已如上述，种群内个体之间的差异是连续的，显示不出孟德尔型的比例，因此数量遗传学除研究环境的影响之外，还要追踪与遗传有关的多个位点上的基因，这是因为数量性状的遗传机制是以微效多基因假设为基础的。在论证这个假设的要点之前，再看表2及图2中有关小麦粒色遗传的例子。

表1 玉米穗长的试验结果(海斯:《植物育种学》318页)

项	穗长(厘米)																				N	$\bar{X}$	σ^2 或 V^*
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21						
P_2	4	21	24	8															57	6.632	0.650		
P_1									3	11	12	15	26	15	10	7	2		101	16.802	3.486		
F_1					1	12	12	14	17	9	4								69	12.116	2.289		
F_{2A}			4	5	22	56	80	145	129	91	63	27	17	6	1				546	12.705	3.984		
F_{2B}			1	10	19	26	47	73	68	68	39	25	15	9	1				401	12.888	5.072		

$$*V = \frac{\sum f x^2 - (\sum f x)^2}{N}$$

$$*V = \frac{\sum fx^2 - (\sum fx)\bar{x}}{N}$$

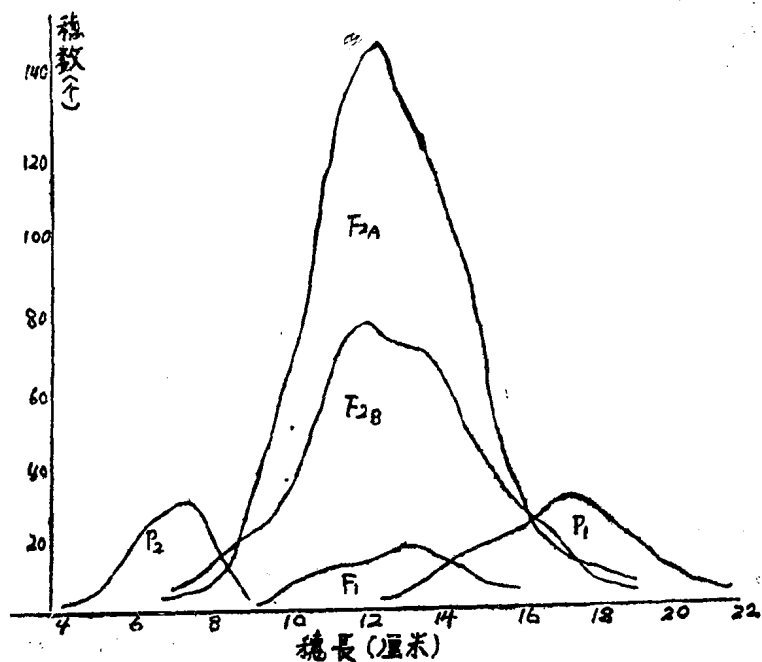


图1 玉米穗長試驗結果(海斯《植物育科学》318页)

籽粒极深红色和白色的两个小麦自交系杂交，其 F_1 为中红色， F_2 也不成 $9 : 3 : 3 : 1$ 之比，而是 $1 : 4 : 6 : 4 : 1$ 或者 $15 : 1$ 之比。

微效多基因假设的要点是：由多个位点上的多对基因控制一个数量性状的遗传，每个基因的效应相等而且很微小，它们对某一数量性状的效应是累加的，同位点为杂合基因型

表2

小麦粒色的遗传

基因型 频率	基 因 型	R 基因 累积量	表现型及其比例
1	$R_1 R_1 R_2 R_2$	4	极深红 1
2	$R_1 r_1 R_2 R_2$	3	深 红 4
2	$R_1 R_1 R_2 r_2$		
1	$R_1 R_1 r_2 r_2$	2	中 红 6
4	$R_1 r_1 R_2 r_2$		
1	$r_1 r_1 R_2 R_2$	1	浅 红 4
2	$R_1 r_1 r_2 r_2$		
2	$r_1 r_1 R_2 r_2$	0	白 1 白 1
1	$r_1 r_1 r_2 r_2$		

时，并不表现显性，一般易受环境的影响，因而分离世代的分布近似常态，涉及的基因愈多，性状表现的差异愈大，群体的变幅也愈广。

以 $a=b=\frac{1}{2}$ 来代表每对基因的每个成员在子代个体中出现的机率，以 n 代表涉及的基因对数，则 F_2 的表现型可分为 $2n+1$ 个类型，其各类型的频率为 $(a+b)^{2n}$ 的展开。上

例可表示为 $(\frac{1}{2}R + \frac{1}{2}r)^4 = \frac{1}{16}(4R) + \frac{4}{16}(3R) +$

$\frac{6}{16}(2R) + \frac{4}{16}(1R) + \frac{1}{16}(0R)$

P 极深红 $R_1R_1R_2R_2$ × $r_1r_1R_2R_2$ 白 P_2
 F₁ 中红 $R_1r_1R_2R_2$

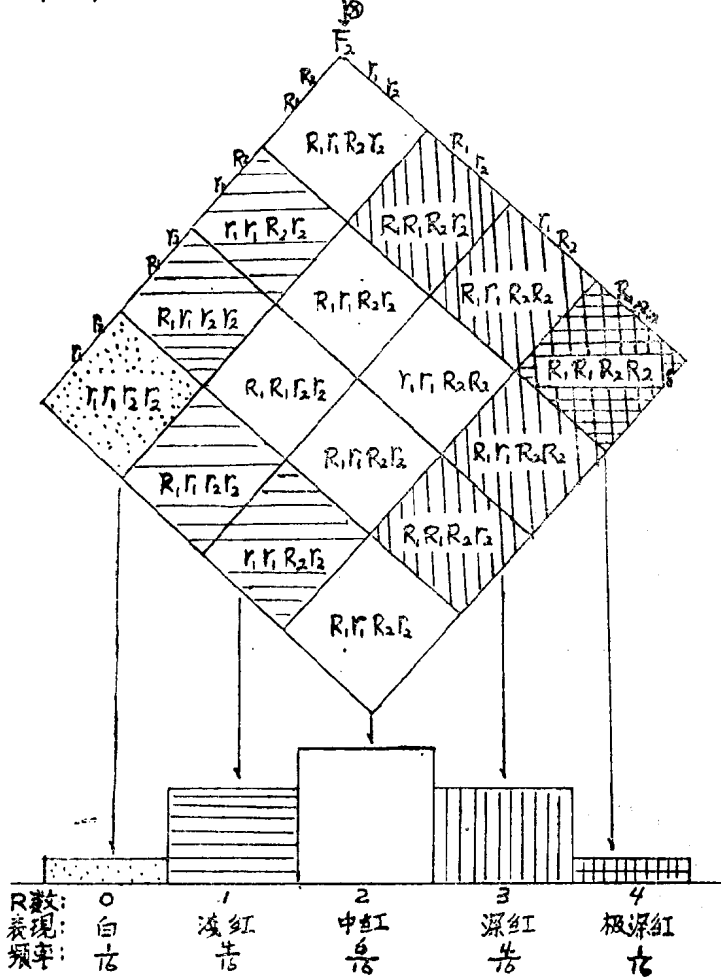


图2

小麦粒色遗传