



现 代 遗 传 学 丛 书

植物数量性状遗传体系

Genetic System of Quantitative Traits in Plants

盖钧镒 章元明 王建康 著



科学出版社
www.sciencep.com

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

现代遗传学丛书

植物数量性状遗传体系

Genetic System of Quantitative Traits in Plants

盖钧镒 章元明 王建康 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

根据现代遗传学的研究进展,已经将经典数量遗传学的多基因遗传体系拓展为主基因与多基因的混合遗传体系,纯为主基因、纯为多基因的遗传体系只是其特例。本书以这种混合遗传模式为理论基础,提出一套分析植物数量性状主基因+多基因遗传体系的分离分析方法。它将分离世代的分布看成是由主基因型确定的,受多基因和环境修饰的,多个正态分布的混合分布;采用了极大似然原理、IECM算法、AIC准则、适合性测验、最小二乘法和Bayes原理,建立起以个体和家系为单位的单个分离世代和多个世代联合的分离分析法,涉及的遗传模型可检测1~3对主基因、多基因和1~3对主基因加多基因。本书对经典数量遗传学的发展做了全面、深入的概括,在此基础上详细介绍了植物数量性状遗传分离分析法的主要理论、各种分离世代类型的公式推导和分析方法,并给出实例。此外,还探讨了该法的应用、应用中出现的问题,与分子标记法的比较,以及改进和发展的途径。最后,介绍了算法程序。为便于读者参考,尽量写成非数学性的形式。

图书在版编目(CIP)数据

植物数量性状遗传体系 = Genetic System of Quantitative Traits in Plants/
盖钧镒,章元明,王建康著. —北京:科学出版社,2003.1

(现代遗传学丛书/谈家桢主编)

ISBN 7-03-010596-6

I. 植… II. ①盖…②章…③王… III. 植物学:数量遗传学
IV. Q943

中国版本图书馆CIP数据核字(2002)第052499号

责任编辑:刘 安 霍春雁/责任校对:陈丽珠

责任印制:刘士平/封面设计:童克中 王 鹏 王 浩

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新蕾印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2003年1月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2003年1月第一次印刷 印张:25

印数:1—2 000 字数:563 000

定价:50.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

《现代遗传学丛书》序

《现代遗传学丛书》诞生于我国“科学的春天”。1978年，在中国遗传学会成立大会上，经科学出版社罗见龙、蒋伯宁先生提议，大会代表一致同意由我的老师——中国遗传学的先驱和奠基人之一李汝祺教授和本人主编这一套遗传学基础理论系列书，以供生命科学领域的科研人员、教师、研究生和高年级大学生阅读。根据当时的约定，本丛书的组稿原则是按学科发展的需要与可能，成熟一本列选一本。

本丛书的第一个分册是1981年出版的盛祖嘉教授的《微生物遗传学》，此书出版后曾经过修订再版，印数已超过27000册。紧接着，发育遗传学创始人之一李汝祺教授亲自完成的《发生遗传学》（上、下册）于1985年问世，被我国遗传学界誉为“中国遗传学的经典著作”。我和李汝祺先生曾请李竞雄院士撰写《植物细胞遗传学》，此书在1993年由李竞雄与宋同明二位教授合作完成。本丛书于世纪之交又出版了童克中、刘良式、盛志廉、陈瑶生和孟金陵等教授分别撰写的《基因及其表达》、《植物分子遗传学》、《数量遗传学》、《植物生殖遗传学》4个分册，受到读者的欢迎。今年内本丛书还将出版张玉静教授主编的《分子遗传学》、童克中教授所著的《基因及其表达》第二版、吴常信院士主编的《动物遗传学》、盖钧镒教授主编的《植物数量性状遗传体系》、顾万春教授主编的《统计遗传学》，以及为推动遗传学出版物中符号的使用与国际接轨，由王金发教授主译的《TIG遗传命名指南》等。接下来将出版的还有吴旻院士主编的《肿瘤遗传学》、印木泉教授等编著的《遗传毒理学》、刘良式教授主编的《植物分子遗传学》第二版、杜若甫教授主编的《中国人群体遗传学》、陈竺和强伯勤院士主编的《基因组学》，以及盛祖嘉、陈永青和毛裕民教授编著的《微生物遗传学》第三版等等。借本丛书扩大开本之际，特作此序，并感谢童克中教授为丛书封面的设计提出反映学科内涵的创意。

希望上述遗传学家的这些著作能引出我国年轻一代遗传学者层出不穷的佳作，为推动我国生命科学基础学科更加健康和迅速地发展，为我国的科技现代化做出应有的贡献。

童克中
2000/4/19

序

植物育种工作者面对的育种目标性状大多是数量性状，数量性状的遗传理论是育种计划、方案和理论的最重要的基础知识之一。20 世纪 80 年代前育种工作者借助于数量性状的遗传方差、遗传率与选择进度、杂种优势和亲本配合力、遗传相关和选择指数、基因型与环境互作及品种稳定性测度等理论，改进了育种计划和策略，提出了群体改良与轮回选择等育种方法，大大提高了数量性状育种，尤其是产量育种的遗传进度。数量遗传学与育种相结合的进一步发展从何入手是一个植物遗传育种工作者长期以来十分关心的问题。本书所介绍的植物数量性状遗传体系分离分析法是一个很有启发性和很有意义的研究方向。作者在概括前人研究的基础上提出了对于数量性状遗传体系的新认识、新概念，即将数量性状由主基因和多基因共同控制的混合遗传体系看作为一个普遍性的模型，而单纯主基因或单纯多基因为这一通用模型的特殊情况，效应大者为主基因，可由试验检测出来，效应微小者而且试验难以个别检测的为多基因。在这一认识基础上将孟德尔遗传试验分离分析方法延伸到数量性状，通过现代统计学和计算数学的方法将主基因和多基因分离开来进行遗传分析，并从数量性状具有较大环境变异的实际情况出发，发展了多世代联合的分析和家系世代有重复试验的联合分析方法。这套方法经在多种作物、多种性状的实际应用，提供了丰富的遗传信息，证明颇具成效，值得推广应用，并可在此基础上作进一步拓展。这套方法适合于育种工作者在常规实验条件下对目标性状的遗传分析，并与选择利用相结合。

本书作者所在单位南京农业大学的统计遗传学科，在试验统计和植物数量遗传的教学和研究方面，素有优良传统，成绩卓著，斐声中外。已故马育华教授是我国这一学术领域和学术集体的先驱。他早于 1974 年便编写了“植物育种的量遗传学基础”援外教材，后于 1982 年正式出版发行，广为传播，影响深远。他主编的《田间试验和统计方法》统编教材曾获得 1997 年国家级教学成果一等奖。现在本书作者们继承传统，推陈出新，对植物数量性状遗传体系，在突破以往微效多基因单一模型的基础上，发展了主基因-多基因混合遗传模型的分析方法。再加作者长期从事大豆育种研究，对我国大豆学科和生产做出突出贡献，并于近年建立了国家大豆改良中心，从而发展思路，无论理论还是实际应用，均能考虑从育种工作出发，为育种工作服务，所介绍的方法既有理论意义，又有实用价值。

诚如作者所说，本书的出版只是阶段性成果且是师生共同努力的结晶。教学相长，人才辈出，培养了一大批优秀的青年学者和博士、硕士研究生。学术发展日新月异，深望在这基础上进一步得到发展，继续臻于完善，这固赖于作者的不懈努力，也有赖于各方面专家学者的支持和爱护。

盖钧镒教授早年毕业于南京农学院农学系，后在植物遗传育种教学与研究岗位上与我共事多年，他在数量遗传和大豆育种领域孜孜以求，勇于创新的精神与成就，令我深感良久。2001 年盖钧镒教授当选为中国工程院院士，是我国对他在相关学术领域做出

的卓越贡献的最高评价，当之无愧。今喜见他的专著出版，约序于我，欣然命笔，谨为序。

朱立宏

2002年4月于南京

前 言

植物育种目标性状,包括产量、品质、生育期、抗病虫性、耐逆性等大部分是数量性状。数量性状的遗传研究对植物育种的理论、方法和策略至关重要。20世纪70年代是数量遗传学发展的盛期。1976年在美国Iowa州立大学、1978年在英国Cambridge大学分别召开第一届国际数量遗传学大会和生物统计遗传学大会。数量遗传学与植物育种相结合,在全世界范围影响最大的是玉米育种的发展,特别是杂种优势和亲本配合力的理论、遗传力和选择进度的理论、群体改良与轮回选择的理论对亲本的改良、选择效率的提高以及育种策略的取舍都起了重要的指导作用。因此,Hallauer (1981)的 *Quantitative genetics in maize breeding* 一书虽然题名是玉米育种的量遗传学,实际上代表了当时数量遗传学的基本内容和进展,曾被许多学校用作数量遗传学研究生课程的教材。1987年第二届国际数量遗传学大会在美国North Carolina州立大学举行,这次大会交流数量遗传在动、植物各方面的理论和应用的研究进展。笔者参加了这次盛会,会后反复琢磨了近期和未来关于数量遗传学发展的方向和趋势的问题。90年代两个方面的研究进展吸引了本书作者的注意,一是Elkind & Cahaner (1986)提出了一个单基因与多基因的遗传模型,另一是数量性状基因可以用分子标记得检测到。这启发本书作者对数量性状遗传体系的认识,从单纯微效多基因改变为主基因-多基因遗传体系,单纯主基因或多基因可看作为主基因-多基因混合遗传模型的特殊情况。这一理解使作者进一步认识到数量遗传的发展应像孟德尔遗传学那样,抓住基因及其表达这个遗传学的核心问题。

1993年国内开始报道了“质量-数量性状”的遗传分析(莫惠栋1993),显然这是指性状的遗传基础为主基因和多基因共同控制的一类数量性状,因为性状本身不可能同时用属性描述和数量描述的。这类研究结果推动了本书作者在他们的基础上做进一步探索。当时恰巧招收了一位获北京师范大学数学系硕士学位的博士生王建康,王建康具有生物数学方面良好的基础,因而决定由他来探究主基因-多基因混合遗传模型的理论和应用的问题,希望他按孟德尔分离分析的原则发展由分布图形和统计分析两个方面来判别数量性状遗传模型的方法。经3年努力,1996年初步完成了这项探索。王建康的博士论文是卓有成效的,他在图形分析基础上建立了单个分离世代分析方法的原则和步骤,提出了由确定成分分布数再确定遗传模型的二步分析法,进一步还提出了 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 $F_{2:3}$ 5世代和 P_1 、 P_2 、 F_1 、 F_2 、 B_1 、 B_2 6世代的联合分析法。所考虑的遗传模型包括有一对主基因、二对主基因、多基因和一对主基因加多基因4类。根据算法程序他还编制了计算软件,以供选用。这一套分析法引起了许多研究生的浓厚兴趣,纷纷将它用于他们的论文工作,增添了许多有意义的遗传信息。进一步便发现一对主基因加多基因的遗传模型不敷应用,亟需在主基因数方面扩展。这种扩展涉及大量的迭代公式推导,这使人望而却步。正巧1997年一位已在四川畜牧兽医学院工作的毕业硕士生章元明来南京东南大学进修非线性统计,谈起这项工作需要继续,章元明勇敢地接受了这一

博士论文的选题。当时目标是扩展到两对主基因，包括存在连锁时的遗传模型。章元明的工作也是卓有成效的，经过三年的努力，他在王建康的基础上作了多方面的发展，包括将 EM 算法改进为 IECM 算法，将单个分离世代分析的两步法改为一步法，增加了 DH 群体和 RIL 群体，将遗传模型扩展到两对主基因加多基因，在 RIL 群体还扩展到三对主基因加多基因，为克服数量性状误差大精确性低，而发展了 P_1 、 P_2 、 F_1 、 $F_{2:3}$ 、 $B_{1:2}$ 、 $B_{2:2}$ 6 家系多世代有重复试验的分析方法，进一步重新按新旧遗传模型编写了计算程序和软件。模型扩展以后，适用范围更加广泛，进一步得到其他研究生的应用。粗略地估计，本校的以及外单位前来索要软件并使用这套方法的研究生和研究人员已有数十位。因而，本书作为数量性状遗传体系的分离分析方法的一本专著，是最近研究进展的综合，也是得到实际应用检验的初具雏形的一套理论与方法体系。

科学的发展是多方面的。在作者们致力于以分离分析遗传试验为手段的数量基因研究时，QTL 分子标记的研究迅速发展。以往因为试验数据误差控制不力而使许多遗传育种工作者对 QTL 标记疑虑重重的情况已根本改变。广大遗传育种工作者透过那些过眼烟云的工作看到了分子标记的真正潜力。1999 年笔者应 Chicago 大学龙漫远教授邀请在该校 Sewall Wright 实验室报告数量性状遗传体系分析后，Bergerson 教授提出拟将她的拟南芥试验数据用分离分析法分析以与其 QTL 标记结果相对照。这一提议启示我们必须进一步研究分离分析与标记方法间的关系及结果的可比性。目前，这项工作已有初步结果，在大豆、棉花、玉米的一些工作中体现了所获结果的相对一致性，条件是必须控制好群体的代表性和试验的偏差与误差。其中，博士生王永军的工作更有效，他在中国科学院遗传研究所陈受宜教授的合作指导下，采用同一套大豆 RIL 群体进行分离分析与 QTL 定位比较研究，所获得结果验证了两者的相对一致性，提出了两者各自的优点、不足及相互印证的可行性；并发展了一套实验群体与理论群体相符性的检验和调整方法。分子标记必须有适当的分离群体和准确的试验数据，这些同时也是分离分析必备的条件。因而分子标记的试验数据可同时进行分离分析，从而提供与分子标记相印证的结果。对于育种工作者来说，分离分析不需要分子实验室条件，因而可用于各种育种目标性状试验结果的分析。

本书介绍植物数量性状主基因-多基因遗传体系的分离分析方法。全书内容包括有十章。第一章引言主要从植物育种的需要提出数量性状遗传体系研究的必要性；第二章介绍植物数量性状遗传研究的全貌；第三章介绍与本书内容密切有关的纯系亲本杂种后代的数量遗传基础知识；第四章介绍植物数量性状遗传体系分离分析的基本假定、混合分布理论、极大似然估计方法及参数极大似然估计的算法等必需的理论和方法基础；第五章介绍单个分离世代的分析方法；第六至第八章介绍三组多世代联合分析方法；第九章介绍分离分析方法的应用及存在的问题与解决途径；第十章介绍算法程序。本书的写作，为便于不同专业基础的读者阅读，虽然必须应用数学和统计学的方法推演大量公式，但尽量注意采用通俗的语言、非数学性的形式，使具有一般大学数学基础的读者易于理解。另一方面为便于读者能够掌握具体的分析过程和方法，对每一种方法均给出实际试验结果的例题，尤其第十章算法程序一章中还给出了使用所编程序和打印结果，以便于参照操作。对于一些读者，或许对照第五至第八章中的相应方法再加上第十章的算法程序便能用来分析所获的试验数据。本书中各种分析方法均已编制成软件，这些软件

随时都可提供给读者。由于目前本书所用软件尚未上网,读者如有需要可与章元明教授联系(210095 南京农业大学国家大豆改良中心)或通过电子邮件联系(sri@njau.edu.cn 或 soyzhang@njau.edu.cn)。

本书是教师与研究生共同努力的产物,也是教学相长的成果。在写作本书中王健康做了良好的开端,章元明做了大量的文字起草及编辑工作,一大批组内外的研究生提供了实验数据和例题。现代的科学研究需要集体的努力和开拓的精神。

作者十分感谢国家科学技术学术著作出版基金委员会的支持和资助;十分感谢科学出版社刘安编审和李锋编审的推动和鼓励,在他们的启迪下,才形成了编写这本专门著作的计划和思路,也才得以向出版基金委员会提出申请。作者还十分感谢出版基金的评审专家,是他们的决定才使本书得以有机会问世。此处,作者还要感谢国家重大基础研究(973)项目(G1998010206)、国家自然科学基金(39970513)和中国高校博士点基金项目(1998030721)的资助。

作者特别感谢朱立宏教授为本书作序。朱先生是本书第一作者学习遗传学的启蒙老师。他不顾82岁高龄快速审读书稿,对本书的内容作了概括、评价和推荐性的序言。他在序言中给学生以热情的鼓励,就像48年前修读他的课程时,38年前做他的助手(教研组秘书)时的鼓励一样。师恩师德,永照人间。

尽管本书的编写时间是充裕的,但成稿还是匆促的,尤其一面写稿一面还在考虑整套方法的修改和完善,使之尽量形成一体。书稿经过了三次粗调和微调才形成目下的格局;加上书稿内容本身是一项研究的阶段性结果,还有待于发展,因而必然存在许多错误、缺点,作者恳请各位读者随时批评指正。

盖钧镒

南京农业大学

2002.4.25

目 录

《现代遗传学丛书》序

序

前言

第一章 引言	(1)
第一节 植物遗传改良与数量性状	(1)
第二节 植物育种性状的遗传体系与育种方法	(2)
第三节 数量性状遗传体系的检测方法和本书的目的与内容	(4)
第二章 植物数量性状遗传研究的发展	(8)
第一节 数量遗传学的形成与发展	(8)
第二节 植物数量遗传研究的主要内容及其在植物育种中的应用	(10)
一、植物数量遗传研究的主要内容	(10)
二、植物数量遗传理论在育种中的应用	(14)
第三节 植物数量性状遗传体系及其检测	(17)
一、关于植物数量性状遗传体系的认识	(17)
二、检测数量性状主基因+多基因混合遗传模型的研究	(19)
三、植物数量性状遗传体系主基因+多基因混合遗传模型分离分析方法	(22)
第三章 数量性状主基因-多基因遗传体系分离分析的遗传学基础	(26)
第一节 遗传模型及世代平均数的遗传组成	(26)
一、一对等位基因的加性-显性遗传模型	(26)
二、两对或多对基因的加性-显性遗传模型	(27)
三、势能比值	(27)
四、杂种自交世代及回交世代平均数的遗传组成	(28)
五、加性-显性遗传模型的适合性测验	(31)
第二节 加性-显性遗传模型下各世代的遗传方差组成	(34)
一、遗传方差组成的期望值	(34)
二、遗传方差组成的实验估计	(39)
三、狭义遗传率与显性程度	(42)
第三节 亲属间的协方差	(44)
一、 $F_{2,3}$ 家系对 F_2 单株的协方差及回归	(44)
二、 F_4 与 F_3 世代间的协方差	(46)
第四节 有效因子数的估计	(46)
一、利用双亲差数的 Castle-Wright 公式及 Mather 公式	(46)
二、利用遗传方差的 Panse 公式	(47)
第五节 具有基因互作(上位性)效应的遗传模型	(48)

一、加性-显性-上位性遗传模型下世代平均数的组成	(48)
二、加性-显性-上位性遗传模型下世代方差和协方差的组成	(55)
三、连锁条件下的世代平均数与方差	(56)
第六节 分子标记与分离分析	(61)
第四章 数量性状分离分析法的混合分布理论	(63)
第一节 数量性状遗传体系的基本假定	(63)
一、经典数量遗传分析中的一些假定	(63)
二、数量性状遗传体系分离分析的主要遗传假定及其真实性分析	(64)
第二节 分离分析的混合分布理论	(64)
一、混合模型的研究历史	(65)
二、混合模型的应用	(65)
三、分离分析法中混合分布的一般理论	(66)
第三节 分离世代各种遗传体系的理论图形分析	(71)
一、主基因-多基因性状在 F_2 世代的表型分布特征	(71)
二、主基因+多基因性状在回交世代和 $F_{2,3}$ 家系世代的表型分布特征	(82)
三、利用分离世代的图形分析初步鉴定数量性状的遗传体系	(85)
第四节 遗传数据与混合分布的相符性及数据变换	(88)
第五节 由实验数据估计分布参数——极大似然估计	(89)
一、极大似然估计的定义	(90)
二、极大似然估计的统计性质	(91)
第六节 混合模型中参数极大似然估计的算法	(91)
一、EM 算法	(91)
二、ECM 算法	(93)
三、IECM 算法	(93)
第七节 分离世代个体的后验概率	(94)
第五章 单个分离世代的数量性状分离分析	(96)
第一节 单个分离世代群体的遗传模型及其混合分布	(96)
一、 F_2 群体的遗传模型及其混合分布	(96)
二、 BC_1F_1 的遗传模型及其混合分布	(102)
三、 $F_{2,3}$ 家系群体的遗传模型及其混合分布	(106)
四、回交衍生家系 $BC_1F_{1,2}$ 群体的遗传模型及其混合分布	(113)
五、DH 或 RIL 群体的遗传模型及其混合分布	(120)
第二节 单世代数量性状分离分析两步法	(127)
一、混合分布的样本似然函数和成分分布个数的估计	(127)
二、主基因+多基因混合遗传模型的遗传分析	(128)
第三节 单世代数量性状分离分析的一步法	(129)
一、主要步骤	(129)
二、极大似然估计的计算	(130)
三、家系重复试验资料的主基因+多基因混合遗传分析	(151)

四、由分布参数估计遗传参数的方法	(152)
第四节 实例分析	(153)
一、利用单个分离世代检测数量性状遗传体系两步法应用举例	(153)
二、利用单个分离世代检测数量性状遗传体系一步法应用举例	(158)
第五节 单个分离世代与不分离世代的联合分析	(164)
一、单个分离世代的局限性及加进 P_1 、 P_2 和 F_1 世代的增益	(164)
二、应用实例	(166)
第六章 多世代联合的数量性状分离分析 I —— P_1 、 F_1 、 P_2 、 F_2 和 $F_{2:3}$ 联合分析	(169)
第一节 遗传模型和各世代的混合分布	(170)
一、一对主基因遗传模型	(170)
二、两对主基因遗传模型	(172)
三、多基因遗传模型	(176)
四、一对主基因 + 多基因混合遗传模型	(177)
五、两对主基因 + 多基因混合遗传模型	(179)
第二节 似然函数中分布参数极大似然估计的计算	(189)
一、一对主基因遗传模型	(189)
二、两对主基因遗传模型	(191)
三、多基因遗传模型	(198)
四、一对主基因 + 多基因遗传模型	(199)
五、二对主基因 + 多基因遗传模型	(203)
第三节 实例分析	(215)
一、大豆对豆秆黑潜蝇抗性遗传的研究实例	(215)
二、大豆对食叶性害虫抗性发育的遗传研究实例	(219)
第七章 多世代联合的数量性状分离分析 II —— P_1 、 F_1 、 P_2 、 B_1 、 B_2 和 F_2 联合分析	(224)
第一节 遗传模型和各世代的混合分布	(224)
一、一对主基因遗传模型	(224)
二、两对主基因遗传模型	(225)
三、多基因遗传模型	(229)
四、一对主基因 + 多基因混合遗传模型	(230)
五、两对主基因 + 多基因混合遗传模型	(233)
第二节 似然函数中分布参数极大似然估计的计算	(242)
一、一对主基因遗传模型	(242)
二、两对主基因	(244)
三、多基因遗传模型	(248)
四、一对主基因 + 多基因混合遗传模型	(248)
五、两对主基因 + 多基因混合遗传模型	(252)
第三节 实例分析	(258)

一、应用实例	(258)
二、Monte Carlo 模拟研究	(260)
第八章 六家系世代联合重复试验的数量性状分离分析——P_1、F_1、P_2、$B_{1:2}$、$B_{2:2}$和 $F_{2:3}$联合分析	(266)
第一节 遗传模型和各世代的混合分布	(266)
一、一对主基因遗传模型	(266)
二、两对主基因遗传模型	(268)
三、多基因遗传模型	(272)
四、一对主基因 + 多基因混合遗传模型	(273)
五、两对主基因 + 多基因混合遗传模型	(276)
第二节 似然函数中分布参数的极大似然估计的计算	(286)
一、一对主基因遗传模型	(286)
二、两对主基因遗传模型	(288)
三、多基因遗传模型	(293)
四、一对主基因 + 多基因混合遗传模型	(294)
五、两对主基因 + 多基因混合遗传模型	(297)
第三节 实例分析	(304)
一、无重复试验的六家系世代联合的分离分析	(304)
二、有重复试验的六家系世代联合分离分析	(307)
第四节 数量性状分离分析中遗传参数标准误的估计	(310)
一、确定遗传参数估计值标准误的 Jackknife 法	(311)
二、确定遗传参数估计值标准误的 Bootstrap 抽样法	(312)
第九章 QTL 遗传体系分离分析方法的应用	(316)
第一节 各种世代类型间分离分析方法的比较	(316)
一、各种世代类型的归纳	(316)
二、基本假定	(317)
三、遗传信息	(318)
四、精确度	(319)
第二节 植物数量性状遗传体系分离分析方法的应用	(319)
第三节 应用中发现的问题与改进途径	(322)
一、试验的精确度	(322)
二、分离比及其推论	(324)
三、单世代分离分析与多世代联合分离分析的一致性	(325)
四、分离分析法应用的扩展	(326)
五、遗传模型的命名体系	(327)
第四节 数量性状遗传体系分离分析法和分子标记法的比较与配合	(328)
一、在大豆上做的实验与比较	(328)
二、实验群体与理论群体相符性的检测与调整	(341)
第十章 数量性状分离分析的操作方法与算法程序	(351)

第一节 遗传试验设计与数据结构	(351)
一、遗传试验设计	(351)
二、试验数据的结构	(353)
三、数据文件的建立	(353)
第二节 分布参数估计与模型适合性测验	(353)
第三节 遗传参数估计	(362)
第四节 后验概率与主基因型归类	(365)
第五节 软件包的结构与使用	(367)
一、单个分离世代数量性状分离分析的算法程序	(367)
二、多个分离世代联合数量性状基因座遗传体系分析算法程序	(369)
参考文献	(371)
中文索引	(377)
英文索引	(379)

第一章 引言

第一节 植物遗传改良与数量性状

植物生产,包括大田作物、蔬菜、牧草、果树、花卉、林木、草药乃至食用菌的生产取决于两方面的条件,内在的遗传基础和外部环境条件。一般认为近一个世纪来植物生产的发展中,遗传改良的贡献和环境条件改善的贡献各占一半。通过遗传改良育成新品种后可以反复应用,属一次性投入,而通过栽培环境和技术的改进,每次应用都要有人力、物力的反复投入。因而人们特别重视新品种的选育工作,认为是投入少,收效大的措施。当然对植物生产来说遗传改良和环境条件保证两者是缺一不可的,人们可以在相同环境条件下通过遗传改良使植物更充分有效地凭借所提供的环境条件给出额外的报酬或者像抗病、虫品种一样减免农药的投入、降低成本。这在人类生存环境问题日益尖锐的今天,植物遗传改良不仅具有发展经济上的重要意义,而且具有保护和改善人类生境的重要社会意义,这是难以用金钱来衡量的潜在效益。

人类对植物生产的要求是多方面的,食、衣、住、行各方面都有关系,因而对植物遗传改良的要求也是多方面的,或者说,植物育种的目标性状是多方面的。起初的育种目标性状只考虑有收、无收或多收、少收的问题,即以产量为目标的。随着人类经济生产的发展,育种目标性状的范围逐步拓展。多熟制的发展,与各地熟制相应的生育期性状因与年产量有关而自然受到育种家的重视,这尤其在东方耕地面积不足的地区。西方育种家最早注意的是植物的抗病性,因为一般说来治病的措施不多,而可遗传的抗病性又确有成效。寄主的抗病性和病原生物的致病性是互为条件的复杂性状。抗病育种的成功使人们进一步看到了育种的潜力是无穷的。据 Simmonds(1979)估计,到 20 世纪 70 年代,一半以上的植物育种经费是用于抗气传真菌和土传真菌病害育种的。近 30 年来用于抗病育种的经费相对比重可能还要高得多。

育种成效的证实促成了育种目标性状的拓展。人们通过各种育种手段几乎可以发现人类需要的各种遗传变异。经济社会的发展,品质性状进入人们的眼睑,粮食的色、香、味,支链淀粉的含量、蛋白质的含量和氨基酸组成,油脂的含量和脂肪酸组成,一些特殊活性物质或保健物质的含量和组成,纤维的长度、细度、强度……,都纳入了育种目标性状的范围。全球气候的变化、自然灾害的频繁发生,植物对逆境胁迫的耐性及适应性又引起育种家的兴趣,将对逆境的耐性,包括对于旱、水渍、高温、低温、土壤的盐害、铝离子毒害,以及营养元素的亏缺纳入了育种目标性状范围,进而还扩展至对土壤营养成分有效利用的遗传改良。虫害的防治,传统的主要措施是使用杀虫剂,生态农业的发展将抗虫育种推向前沿,因而对各种各样虫害包括食叶害虫、钻蛀害虫、刺吸害虫等的抗性也已纷纷纳入育种目标性状范围。玉米杂种优势的成功利用促使育种家跳出异花授粉植物的范围而拓展至自花授粉植物及常异花授粉植物,因而雄性不育性及其育性恢复性作为杂种种子生产的必要条件,也成为重要的育种目标性状,相应地配合力的育种自然也包括在内。

综上所述,人们对植物遗传改良的范围,随着实践的发展而不断地扩展。似乎只要人们认识到某种需要便能得到相应的遗传变异并实现遗传改良,例如大豆油脂亚麻酸含量,自然变异的范围大约在5%~11%,未发现有低于3%的,但美国大豆育种工作者现已创造出低于3%的品系;大豆的质核互作雄性不育是通过杂交创造出来的。“只要想得到,便能做得到”这句话具有浪漫主义色彩,不是现实。但植物遗传改良中,人们所想到的需要,而且花了功夫去创造的,迄今为止都一一付诸实现,这也是事实。这使人们认识到植物遗传改良的潜力,相对地说是无穷无尽的。试设想植物基因组中有数以万计个基因,上千万、上亿个碱基对,人们想到的育种目标性状有关的基因只是其中的一毫,因而植物遗传组成中便蕴藏着无穷的变异潜力。

将以上所涉及的育种目标性状归纳起来,迄今人们注意到的大致包括有:产量及产量有关的性状,生育期及其光温反应特性性状,产品品质及品质有关的性状,抗病虫性状,耐逆境及适应性有关性状,包括营养利用有关的生理性状,育性性状,以及其他特殊的形态、农艺、生理性状等。

植物的育种性状有不同的表现形式,有些表现为有、无,存在、不存在,侵入、不侵入,黄、青、褐、黑等绝然不同的分级,有些则表现为程度上、数量上的差别。相应地这些不同的性状测定的方法和数据的形式也自然不同。有些以属性分级表示的称为属性性状、质性状、质量性状(attributive or qualitative trait)(此处质量性状与品质育种的质量性状属不同的概念)等,另一些则以数量表示的称为量性状、数量性状(quantitative trait)。一种植物的育种性状属于属性性状还是数量性状与该性状本身的性质有关,例如种皮色是黄、是青还是其他,这是属性性状,而种子千粒重,则是数量性状。一种性状可以既是属性性状,又是数量性状,例如植物抗病性,感染与免疫这是属性性状;但若在发病程度上有差异,则为数量性状,这也依该性状的性质而异,而且后者还与观察测定的方法有关。

联系上述各类育种目标性状来说,产量及产量因素性状一般均为数量性状,与产量有关的形态性状有些是数量性状、有些是属性性状;生育期及其光温反应特性性状一般均为数量性状;品质及品质有关性状如蛋白质、脂肪等某种成分含量的性状、加工性状等一般均为数量性状,而某种成分的有无、某种性质的有无则为属性性状,如籽粒的糯性与非糯等;抗病虫性状,如上所述侵染与非侵染为属性性状,而在程度上的差异则为数量性状;耐逆性及与营养利用有关的生理性状大量为数量性状,也有的呈现耐与非耐为属性性状;育性性状的可育与不育及育性恢复主要地表现为属性性状;也有的表现为不育程度和恢复程度上的差异,为数量性状。综上所述,植物遗传改良中的目标性状大多数为数量性状,少部分为属性性状。一种性状在性质上、测定方法上可以区分为数量性状和属性性状,在数据处理上也可以相对转换,例如,将白叶枯病病斑长度小于6 cm记为“抗”,大于6 cm记为“感”,这样有数量差异的数据便转换为属性差异的数据,当然这种转换应该有一定的生物学依据,不是随意的。

第二节 植物育种性状的遗传体系与育种方法

植物的各种性状,不论育种性状或者非育种性状均直接或间接地由基因(gene)所控制。这些基因有序地连接在一起排列在染色体上,组成了植物的基因组(genome),基因

组是植物基因的总体组成。早期对植物性状的遗传组成由于研究手段的限制,不能直接检测个别的基因,而只能从表型及表型的变异中作推测,因而认为属性性状由主基因控制,数量性状由微效多基因控制,形成了对属性性状和数量性状遗传组成的绝对化的概念。随着大量与之有矛盾的遗传现象的发现和现代分子技术的发展,逐步完善了对植物性状遗传组成的认识。不论属性性状和数量性状都是由基因控制的,基因的效应有大,小的表现为易于觉察其效应的主基因(major gene),小的表现为不易觉察其效应的微效基因(minor gene)或称多基因(polygene)。属性性状一般由主基因所控制;数量性状则可以由一组效应大小不等,数量不同的基因所控制,甚至可以由个别主基因控制。属性性状因为表型有明确的区分,环境的修饰作用小,常常可以由表型(phenotype)推测其基因型(genotype);而数量性状由于环境的修饰作用大,各对基因作用于一个尺度,表型间无明确区分的界线,不能从表型推测其基因型。当然,单个主基因控制的数量性状情况不同,尽管受环境的修饰,只要基因效应大到一定程度,仍有可能由表型推测其基因型。

由上所述,植物育种性状的遗传体系(genetic system),在属性性状与数量性状是有相对区别的。属性性状的遗传体系一般较简单,由个别或少数主基因组成。数量性状的遗传体系一般较复杂,有各种情况:个别或少数主基因组成、若干微效基因组成,以及个别或少数主基因与若干微效基因组成。这里主效与微效的差异是相对的,与观察、测量及仪器的精确程度有关。

性状遗传组成的特点与其遗传改良的方法是密切相关的。马育华(1982)按遗传学及有关学科的发展将植物育种发展的历史概括为4个时期。第一个时期是1900年孟德尔法则被重新发现以前的时期。这期间育种方法以选择自然变异为主。第二个时期是1900年到1920年期间。这期间对数量性状的遗传纳入了孟德尔法则的轨道,开始注意到通过杂交进行基因间的重组,田间试验技术的发展,提高了产量等数量性状鉴定的准确性,育种成效有所提高。第三个时期是1920到1960年期间。这期间由于细胞遗传学和数量遗传学的发展,杂交育种技术有所发展,各种交配体系包括复交、回交、互交的应用推动了重组育种的发展,特别是配合力理论的提出,促进了杂种品种的研究利用。同时还兴起了远缘杂交、染色体育种及突变育种。第四个时期是1960年到20世纪80年代。这期间数量遗传的发展,尤其是轮回选择群体改良的应用大幅度地推动了植物育种成效的提高;寄主与病原互作遗传的研究促进了抗病育种的发展。第一次绿色革命发生在这期间。在这期间还孕育了一个新的学科,即分子遗传学的发展。自20世纪90年代以来分子遗传及其在育种的应用,转基因品种的正式投入生产,育种性状包括属性性状和数量性状的分子标记和基因定位、基因组学和蛋白质组学的发展,标志着新的植物育种时期的到来,因而可以把20世纪90年代以来的时期归作为植物育种发展的第五个时期。

对育种性状遗传体系的了解有助于选用适当的育种方法。植物育种计划(breeding plan)中涉及个别性状的遗传改良和多个性状综合改良两方面的问题,当然前者是基础,后者在前者基础上将多个改良的性状进一步综合于一体,育成生产上应用的新品种。

关于个别性状的遗传改良,若所改良的性状是个别主基因控制的属性性状,则改良的方法比较简单,一般采用杂交重组或者连续回交转移个别主基因的方法。若该性状是数量性状,则要看其遗传体系的情况。一至两个主基因控制的数量性状仍然可采用单交重组或简单回交转育的方法。多个微效基因控制的数量性状,则因为涉及的基因多、单个基