



作物数量遗传学基础

一、数量性状的遗传方式与分析

黄 远 樟

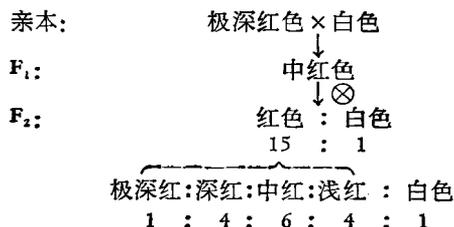
(北京师范大学生物系、数学系数量遗传研究组)

在生物界中，植物的种类繁多，但其遗传性状的变异大致可分成两类。一类性状差异大多呈明显的不连续变异，例如小麦的有芒和无芒、豌豆花的红色和白色等，这类性状为质量性状。其遗传规律可用三个遗传法则来分析。而另一类性状差异不明显而且呈连续状态，例如作物的植株高度、抽穗期、千粒重等，表面上并无明显的差别，这类性状称为数量性状。其遗传规律一般采用统计学来分析。育种工作者为选育出优良的作物新品种，主要也是改良和提高这类性状的生产性能。所以了解数量性状的遗传规律并使之成为生产实践服务，是十分重要的。为此，本讲座主要是谈谈数量性状的一些基本遗传规律及其在作物育种方面的一些应用。

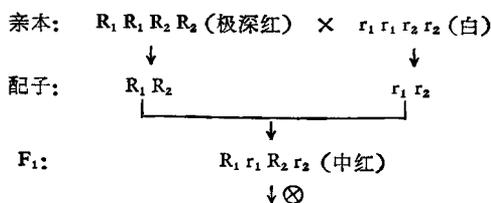
一. 数量性状的遗传方式—— 微效多基因假说

数量性状的遗传有什么规律可循呢？在试验研究的基础上，有人提出了微效多基因假说，以阐述数量性状的遗传方式。依照这个假说，数量性状和质量性状一样，也是受基因控制的，都服从基本的遗传规律，有分离、重组、连锁和互换等遗传现象。但二者是有区别的，控制质量性状的基因少，单个基因对某性状表现的效应大，这些基因称为“主基因”；而控制数量性状的基因多，单个基因对某性状表现的效应小，故称微效基因。这些微效基因对某性状的影响具有累加作用，即性状表现的程度与控制它的基因数目相对应，控制数量性状的这一群基因称为微效多基因。

现以小麦粒色的遗传为例子来说明数量性状的遗传方式。有两个小麦品种，籽粒颜色分别为极深红色和白色，而且都是真实遗传的。两品种杂交后，则F₁和F₂代的实验结果如下：



从对 F₂ 植株的籽粒颜色表现型的分析可知，平均每 16 株就有白色籽粒和极深红色籽粒的植株各一株，即平均有两株是属于亲本类型。显然，这一杂交组合中，小麦粒色的遗传是受两对基因控制的。因此，其籽粒为极深红色的亲本基因型为 R₁ R₁ R₂ R₂，而籽粒为白色的亲本基因型是 r₁ r₁ r₂ r₂。其杂交后的理论结果图示如下：



F ₂ / ♀配子 \ ♂配子	R ₁ R ₂			
R ₁ R ₂	R ₁ R ₁ R ₂ R ₂ 极深红	R ₁ R ₁ R ₂ r ₂ 深 红	R ₁ r ₁ R ₂ R ₂ 深 红	R ₁ r ₁ R ₂ r ₂ 中 红
R ₁ r ₂	R ₁ R ₁ R ₂ r ₂ 深 红	R ₁ R ₁ r ₂ r ₂ 中 红	R ₁ r ₁ r ₂ R ₂ 中 红	R ₁ r ₁ r ₂ r ₂ 浅 红
r ₁ R ₂	R ₁ r ₁ R ₂ R ₂ 深 红	R ₁ r ₁ R ₂ r ₂ 中 红	r ₁ r ₁ R ₂ R ₂ 中 红	r ₁ r ₁ R ₂ r ₂ 浅 红
r ₁ r ₂	R ₁ r ₁ R ₂ r ₂ 中 红	R ₁ r ₁ r ₂ r ₂ 浅 红	r ₁ r ₁ R ₂ r ₂ 浅 红	r ₁ r ₁ r ₂ r ₂ 白

对 F₂ 进行整理，即得下表：

基 因 型	R 基因累积量	表 现 型	表现型比例
1 R ₁ R ₁ R ₂ R ₂	4 R	极深红	1
2 R ₁ r ₁ R ₂ R ₂ 2 R ₁ R ₁ R ₂ r ₂	3 R	深 红	4
1 R ₁ R ₁ r ₂ r ₂ 4 R ₁ r ₁ R ₂ r ₂ 1 r ₁ r ₁ R ₂ R ₂	2 R	中 红	6
2 R ₁ r ₁ r ₂ r ₂ 2 r ₁ r ₁ R ₂ r ₂	1 R	浅 红	4
1 r ₁ r ₁ r ₂ r ₂	0 R	白	1

由此可见,理论推出的结果与实验所得的结果是一致的,这就说明数量性状的遗传是受微效多基因(此例是两对)控制的。至于基因间的关系,如等位基因 R_1 和 r_1 间一般无显、隐性之别。这里, R 基因 (R_1 或 R_2) 的效应使小麦籽粒颜色变红,其变红的程度随合子内 R 基因的累积量而定,这种微效基因就称为加性基因;不仅加性等位基因的效应是可加的,非等位基因间加性基因的效应亦是可加的,随合子内 R_1 、 R_2 基因累积量的增加,其籽粒的红色深度也相应增加。

一般来说,在 F_2 分离世代(群体里具有多种基因型的世代)中,表现型的类型和比例与二项式 $(a + b)^n$ 展开时各项系数相当。这里 n 代表基因的个数, a 、 b 分别代表各对基因中每个基因在一个个体内出现的机率,即 $a = b = 1/2$ 。上述例子,由二对(4个)基因控制的数量性状,应用二项式展开,它们的 F_2 代的表现型类别及其出现的频率如下:

$$(1/2 + 1/2)^4 = 1/16 + 4/16 + 6/16 + 4/16 + 1/16$$

$$(4R) \quad (3R) \quad (2R) \quad (1R) \quad (0R)$$

因此,微效多基因假说的要点可归结如下:数量性状的遗传基础是一系列基因,其基因数目越多, F_2 代的变异幅度就越广泛,并且这类基因大多无显隐性区别,各个基因对表现型影响大多很小,其作用是累加的。此外,参与控制某一个数量性状的基因越多,这个性状的表现越易受环境条件的干扰,因而使表现型出现了在一定范围内的连续变异。

二、数量性状的遗传模式

性状的表现型是基因型与环境共同作用的结果。因此可以把表现型值 P 看成是基因型值 G 和环境差值 E 的线性函数,即 $P = G + E$ 。我们所观察到的任何一个植株的数量性状如株高、生育期、产量等的差异(表现型差异),一般来说,可归结于两方面的原因:基因型差异和环境差异。差异的大小程度可用方差来度量(关于方差的概念请参阅“遗传与育种”杂志 1977 年第 1 期的“遗传学基础知识讲座”第五讲),如果基因作用和环境作用是互相独立的,则上述各差异满足如下关系:

$$V_P (\text{表现型方差}) = V_G (\text{基因型方差}) + V_E (\text{环境方差}) \quad (1-1)$$

经进一步的研究,基因型方差又可分解为加性方差 (V_A)、显性方差 (V_D) 和上位性方差 (V_I) 三部分。加性方差是由于基因的加性作用所引起的变异;显性方差指由于等位基因间的相互作用引起的变异;而上位性方差则指由于不同位点间基因的相互作用所引起的变异。后两者总称为非加性基因方差。为便于分析,我们在这里不讨论上位性方差。

这里,我们将以自花授粉植物为例,以说明数量性状的遗传模式。为简明起见,先一对等位基因 A 、 a

的模式讲起,然后再推广到多基因系统。

1. 一对基因的遗传模式 设一对等位基因 (A 、 a) 构成的三种基因型 AA 、 Aa 和 aa , 其效应值分别为 a 、 d 和 $-a$ (图 1-1)。

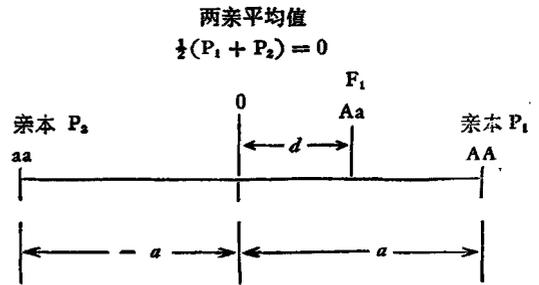


图 1-1 基因 A 、 a 的基因型 AA 、 Aa 和 aa 的效应值遗传模式图

图中 0 点为双亲平均值,是测量一个位点上不同基因型效应的起点,其值为零。 a 为 0 点至亲本 AA (P_1) 的值,即 AA 的基因型效应值¹⁾; $-a$ 为 0 点至亲本 aa (P_2) 的值,即 aa 的基因型效应值; d 为 0 点至 Aa (F_1) 的值,依其显性作用的程度和方向可等于、小于或大于双亲平均值。例如,两个纯合的小麦品种,一个为高秆小麦 (AA),其平均高度为 90 厘米;另一个为矮秆小麦 (aa),其平均高度为 74 厘米;而其杂种一代 (Aa) 的平均高度为 85 厘米,那么,两个纯合体亲本的平均值为:

$$(90 + 74) \div 2 = 82 \text{ (cm)}$$

以中亲值为零点,即可求得:

$$a = 90 - 82 = 8 \text{ (cm)}$$

$$d = 85 - 82 = 3 \text{ (cm)}$$

若 F_1 的 d 值等于 a (或 $-a$) 时,则基因 A (或 a) 对 a (或 A) 为完全显性;若偏向 AA 或 aa 一方,即 $0 < d < a$ 或 $-a < d < 0$ 时,即为部分显性;又若 $d = 0$,则无显性;而 $|d| > |a|$ 时,则为超显性。因此,这里 d 值是与显性变异有关的分量。 AA 和 aa 相距数值为 $2a$,表示它们在同一环境中的差值,在这三种基因型中,由于基因 A 或 a 的增减,使其效应值成比例地增减,所以 a 是与加性作用有关的分量。

2. 多基因系统的遗传模式 如果控制同一性状的基因有多对,并假定这些基因无连锁和无上位作用,并且各对基因的效应是相等的,那么,只要将各对基因的效应累加,即为多基因系统的总基因型效应。

3. 各世代基因型平均效应值的估算 对于一对等位基因的情况:先求 F_1 代,因其基因型一致,故基因型平均效应值仍为 d 。

F_1 自交后即得 F_2 , 在 F_2 群体中,由于各种基因

1) 所谓基因型效应值是指在这个模式中,该基因型的性状值与两个纯合亲本的性状值平均数的差值。

型在群体中具有不同的频率,因此计算平均效应应按各基因型效应值按不同的频率作加权平均。从表 1-1 得知 F_2 代基因型频率(群体中某基因型的个体数与总个体数之比)、基因型效应值及其平均值。

表 1-1 F_2 代基因型、基因型频率和基因型平均效应值

基因型	AA	Aa	aa
基因型频率 (f)	1/4	1/2	1/4
基因型效应值 (x)	a	d	$-a$
平均效应值 (\bar{x})	$\bar{x} = \sum fx = \frac{1}{4}a + \frac{1}{2}d + \frac{1}{4}(-a) = \frac{1}{2}d$		

再看回交世代的基因型平均效应值。将这两亲本的杂种一代 ($P_1 \times P_2$) F_1 , 分别进行回交。($P_1 \times P_2$) $F_1 \times P_1$, 其回交一代用 B_1 表示; ($P_1 \times P_2$) $F_1 \times P_2$, 其回交一代用 B_2 表示; 现将 B_1 和 B_2 的基因型效应值、基因型频率和基因型平均效应值列于表 1-2。

表 1-2 回交世代的基因型、基因型频率及基因型平均效应值

基因型	AA	Aa	aa	基因型平均效应值 (\bar{x})
基因型效应值 (x)	a	d	$-a$	
基因型频率				
B_1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}(a+d)$
B_2	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}(d-a)$

对于 m 对基因的情况: 假定各对基因效应相等, 则 F_1 代的基因型平均效应值为 md , 而 F_2 代则为 $\frac{m}{2}d$, 同理回交世代的平均效应值为:

$$\bar{B}_1 = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^m (a_i + d_i) = \frac{m}{2}(a + d)$$

$$\bar{B}_2 = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^m (d_i - a_i) = \frac{m}{2}(d - a)$$

三、各世代数量性状的方差组成部分的分析

数量性状的遗传研究除了测定上述各世代的平均效应外, 还应测定它们的变异程度。将这些变异按其产生的原因进一步分解为几个不同的组成部分, 其数量的大小决定了群体的遗传性质。两个纯合的亲本 P_1 和 P_2 , 及其杂种 F_1 的表现型变异完全为环境所致。根据需要, 我们将把亲本及其 F_1 所提供的方差作为其分离后代的环境方差的估值。一般说, 从 F_2 代开

始, 其变异可包括三个部分: 不能遗传部分(主要由于环境因素引起的); 能固定的可遗传部分(如加性基因产生的方差); 不能固定的可遗传部分(如显性基因产生的方差)。根据式 (1-1), 再进一步分析各世代方差的组成。

1. 不分离世代各方差的估算 在不分离世代(只具有一种基因型的世代)的群体里, 由于基因型是一致的, 即基因型方差为零, 所以其表现型方差等于环境方差。因而容易理解下列各式: 因 $(V_G)_{P_1} = 0$, $(V_G)_{P_2} = 0$, $(V_G)_{F_1} = 0$, 故分别得:

$$V_{P_1} = V_E, V_{P_2} = V_E, V_{F_1} = V_E \quad (1-2)$$

2. F_2 分离世代方差的分解 群体总基因型方差即为各基因型值(或效应值)与群体基因型平均数(或平均效应值)的离差(离均差)的平方的加权平均值。于是根据表 1-1 就可求得 F_2 在一对等位基因 (A, a) 情况下的总基因型方差:

$$\begin{aligned} (V_G)_{A,a} &= \sum f(x - \bar{x})^2 = \frac{1}{4}\left(a - \frac{1}{2}d\right)^2 \\ &+ \frac{1}{2}\left(d - \frac{1}{2}d\right)^2 + \frac{1}{4}\left(-a - \frac{1}{2}d\right)^2 \\ &= \frac{1}{2}a^2 + \frac{1}{4}d^2 \end{aligned}$$

在多基因情况下, 如有 m 对杂合基因 ($A_1a_1, A_2a_2, A_3a_3, \dots, A_m a_m$), 并假设这些基因不相互连锁, 而且各对基因间无相互作用时, 则 A_1a_1 提供的基因型方差为 $\frac{1}{2}a_1^2 + \frac{1}{4}d_1^2$, A_2a_2 所提供的基因型方差为 $\frac{1}{2}a_2^2 + \frac{1}{4}d_2^2, \dots, A_m a_m$ 所提供的基因型方差为 $\frac{1}{2}a_m^2 + \frac{1}{4}d_m^2$, F_2 的总基因型方差为:

$$\begin{aligned} (V_G)_{F_2} &= \left(\frac{1}{2}a_1^2 + \frac{1}{4}d_1^2\right) + \left(\frac{1}{2}a_2^2 + \frac{1}{4}d_2^2\right) \\ &+ \dots + \left(\frac{1}{2}a_m^2 + \frac{1}{4}d_m^2\right) = \frac{1}{2}(a_1^2 + a_2^2 \\ &+ \dots + a_m^2) + \frac{1}{4}(d_1^2 + d_2^2 + \dots + d_m^2) \\ &= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^m a_i^2 + \frac{1}{4} \sum_{i=1}^m d_i^2 = \frac{1}{2}A + \frac{1}{4}D \end{aligned} \quad (1-3)$$

这里, $A = \sum_{i=1}^m a_i^2$, 表示各基因相加作用方差的总和; $D = \sum_{i=1}^m d_i^2$, 表示各基因显性作用方差的总和。因此, F_2 代的基因型方差就分成二部分, 即加性方差分量 and 显性方差分量。

若还考虑到环境所引起的方差 (V_E), 则 F_2 的表现型方差为:

$$V_{F_2} = V_G + V_E = \frac{1}{2}A + \frac{1}{4}D + V_E \quad (1-4)$$

3. 两个回交世代 (B_1 、 B_2) 的方差估算 根据表 1-2, 可求得在一对等位基因情况下回交世代的基因型方差:

$$(V_G)_{B_1} = \Sigma f(x - \bar{x})^2 = \frac{1}{2} \left[a - \frac{1}{2}(a+d) \right]^2 + \frac{1}{2} \left[d - \frac{1}{2}(a+d) \right]^2 = \frac{1}{4} a^2 + \frac{1}{4} d^2 - \frac{1}{2} ad$$

同理求得:

$$(V_G)_{B_2} = \frac{1}{4} a^2 + \frac{1}{4} d^2 + \frac{1}{2} ad$$

因此, B_1 和 B_2 基因型方差的和为:

$$(V_G)_{B_1} + (V_G)_{B_2} = \frac{1}{2} a^2 + \frac{1}{2} d^2$$

若性状受多基因控制时, 仿照求 F_2 总基因型方差的公式, 即可求出 B_1 和 B_2 总基因型方差之和:

$$(V_G)_{B_1} + (V_G)_{B_2} = \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D$$

再考虑到环境方差, 就可求出两个回交世代的表现型方差的和:

$$\begin{aligned} V_{B_1} + V_{B_2} &= (V_G)_{B_1} + V_E + (V_G)_{B_2} + V_E \\ &= (V_G)_{B_1} + (V_G)_{B_2} + V_E + V_E \\ &= \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D + 2V_E \end{aligned} \quad (1-5)$$

4. F_2 个体和 F_3 系统平均值的协方差的分解

为了研究亲子代之间的相关程度, 必须测定其协方差。 F_2 个体和 F_3 系统平均值的协方差估算公式如下:

$$\text{cov } F_3/F_2 = \Sigma f(x_2 - \bar{x}_2)(y_3 - \bar{y}_3)$$

式中, x_2 为 F_2 群体中某个体的性状值, y_3 则是性状值为 x_2 的个体的 F_3 后代家系的平均值, 而 \bar{x}_2, \bar{y}_3 分别为其群体平均数。

杂种后代的系统 (F_3) 来自上代 (F_2) 的个体, 在一对等位基因的情况下, F_2 单株和 F_3 系统的关系如

表 1-3。

表 1-3 F_2 、 F_3 基因型及其频率的关系

F_2 (单株)				F_3 (系统)			
基因型	频率 (f)	个体效应值 (x_2)	平均效应值 (\bar{x}_2)	基因型	频率 (f)	系统平均效应值 (y_3)	总平均效应值 (\bar{y}_3)
AA	1/4	a	$\frac{1}{2} d$	AA	1/4	a	$\frac{1}{4} d$
Aa	1/2	d		AA	1/4	$\frac{1}{2} d$	
				Aa	1/2		
			aa	1/4			
aa	1/4	-a	aa	1/4	-a		

于是 F_2 个体和 F_3 系统平均值的协方差为:

$$\begin{aligned} \text{cov } F_3/F_2 &= \frac{1}{4} \left(a - \frac{d}{2} \right) \left(a - \frac{d}{4} \right) + \frac{1}{2} \left(d - \frac{d}{2} \right) \left(\frac{d}{2} - \frac{d}{4} \right) + \frac{1}{4} \left(-a - \frac{d}{2} \right) \left(-a - \frac{d}{4} \right) \\ &= \frac{1}{2} a^2 + \frac{1}{8} d^2 \end{aligned}$$

对于多基因情况, 如 m 对基因时, 其协方差为:

$$\text{cov } F_3/F_2 = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^m a_i^2 + \frac{1}{8} \sum_{i=1}^m d_i^2 = \frac{1}{2} A + \frac{1}{8} D \quad (1-5)$$

这表明 F_2 个体效应值与 F_3 系统平均效应值的协方差仅由加性方差和显性方差组成, 而没有环境方差。这是由于上、下代的协方差是由一对对数值相乘后累加起来的, 而这些成对数值受环境因素中相同和相反两个方向的影响, 其机率是一样的, 相互抵消了, 所以其协方差不包括环境方差。

干扰素学术讨论会

全国第一届干扰素研究学术讨论会于 1979 年 3 月 4—8 日在广州召开。出席会议的代表共 66 人, 宣读论文 19 篇, 综述和专题报告 10 篇。其中包括干扰素遗传工程、干扰素活性、制备与临床、聚肌胞的研制与临床等。目前, 干扰素研究在医学、生物学领域中比较活跃, 已发展成为涉及病毒学、遗传学、细胞学、生化学、免疫学和肿瘤学等多学科的一门边缘学科, 因而加强干扰素研究具有十分重要的理论和实践意义。

我国自 1962 年起就开展了干扰素的研究, 对干扰素的诱生动态、检测方法, 脐血干扰素的生产 and 临床等进行了大量工作, 在干扰素诱导剂聚肌胞的研制和临床应用方面取得了较好的成果, 但总的来说, 与国际先进水平相比还存在很大差距。

会议还就今后国内干扰素的研究重点和加强协作问题提出了建议。

(胡乃璧)