

數量遺傳在蔬菜育種上之應用

張龍生

國立台灣大學

傳統孟德爾遺傳法則所控制的性狀在本質上乃屬於質的遺傳，此質量性狀很容易將其歸入明顯的外表型的組群 (categories)；通常這種外表型乃由一極少數基因所控制，沒有或幾乎沒環境的修飾作用而導致成的。相對地許多重要園藝性狀的表現型，並不能將其分成各個類別分明的組群，它是一連續狀況的分佈，即是將所有的外表型組合混成連續變異的狀況。這些性狀如株高、葉面積大小、球重、果實大小、生產量、果實的糖度、單位面積的產量等等。這些性狀的分佈均為連續的變異而形成的質量與數量性狀差異的主要原因，除了控制表現型性狀的基因數目不同外，另外的主要不同在於環境對此性狀基因的影響程度。通常數量遺傳的性狀受多基因的控制，每一基因在此表現型均有某一程度的貢獻。但個別的基因效應卻無法由孟德爾法則去偵測分辨，除此之外，數量性狀基因的表現深受環境的影響，環境作用亦是此表現型構成的組成份，相對地環境組成份大，則遺傳組成份則相對縮小。故對數量遺傳學家言，如何決定族群表現型的變異分別受環境與遺傳組成份的影響，乃是工作上一挑戰。為了完成此工作通常使用較複雜的數量統計學的分析。

遺傳力的概念

基因的表現受到環境的影響，我們對不同個體其某些性狀的變異可能來自遺傳因素有所認知，相對地其它的特性的差異可能是因環境變異所造成。根據變方分析的原理；一個變異來源的相對重要性可以用彼此所佔的成份比例來決定。所以我們須要一個數值表示方法來形容對某一性狀其受遺傳與環境的影響，亦即估算遺傳與環境對此性狀表現影響的相對重要性，以提供育種工作者認知某性狀因素與環境與遺傳因素間，彼此的相對重要性，此即遺傳力 (heritability)。遺傳力即代表著後裔與親本間性狀表現相似程度，抑或以基因型的變方與表現型的變方的比值來表示，亦即個體外表受基因影響的程度。故所謂遺傳力即數量性狀之變異性可傳遞於後裔的程度。

遺傳力又可分為廣義遺傳力與狹義遺傳力，而廣義遺傳力 (broad sense heritability: proportion of variability which is due to heredity, the remainder due to environmental effect)，即是除去基於一切環境因素差異之變方後僅為遺傳的變方所佔的比例。狹義遺傳力 (narrow sense heritability: the proportion of observed variability due to the additive effect of genes.)，加性的遺傳變方對全體變方之比稱之。故兩個公式可知廣義的遺傳力大於或等於狹義的遺傳力。

因加性遺傳變異可由世代傳遞，而顯性遺傳會因為基因的分離，故無法有效地傳遞於子代。加性遺傳的變方對自交作物更為重要，因為其自交的結果，演化上顯性異質的機會少相對加性作用更形主要。

育種族群內眾多不同外表型的選拔，其選拔效率受限於遺傳與非遺傳質的彼此間相對影響的程度。某一性狀的遺傳力的大小影響該性狀的選拔方式或育種系統的採用。例如高遺傳力的性狀可利用單株選拔方式選拔優良後裔的單株；而育種方法可採用回交育種法迅速轉移此優良性狀；但性狀的遺傳力低，若採用上述的選拔方式或育種策略其效果可能不好。

遺傳力的估算

1. 變方分析法(Partition of variance)：生物統計的變方分析可將總變方。一個合理的試驗設計，應該可以求得遺傳的均方及其各個組成份的份量，環境的變方與 G×E 交感作用的估值；若能組合成一遍佈各地和歷經好幾年份的廣大遺傳試驗，則可達成估計正確的各個組成份。依線性模式，任何一測值可用： $Y_{ij} = \mu + G_i + E_j + G_i * E_j$ 來描述。但遺傳性狀的觀察通常並非一個季節即可以完成，需經年累月或在不同的地點的觀察，才能提供一個較為確實性狀的表現。

2. 利用純系雜交後裔的遺傳力估算

genotype	aa	mid-point	Aa	AA
value	-da		ha	da

故同一環境下，Aa 與 aa 的差異為 2da，中間值為 $da + (-da) = 0$ ，當 A 與 a 之間無顯性的關係，為加性因子作用時 $h = 0$ ，∴ Aa 為中間值，故為零。

F₂ 族群基因型為 $1/4AA + 1/2Aa + 1/4aa$ ，故 F₂ 的平均值

$$1/4da + 1/2ha + (-1/4)da = 1/2ha$$

故則 $\sigma^2_{F_2}$ 為各個體離均差的平方和(遺傳的變方)

$$\sigma^2_{F_2} = 1/2 ha^2 + 1/4ha^2$$

$$\therefore \sigma^2_{F_2} = 1/2D + 1/4H \dots \dots (1)$$

∴ F₂ 的總變方為遺傳加上環境的變方

$$\therefore \sigma^2_{PF_2} = 1/2D + 1/4H + E$$

$$\therefore H = \sigma^2_{F_2} / (\sigma^2_{F_2} + E)$$

若以 F₁(Aa) 與 AA 回交為 BC₁，F₁ 與 aa 回交為 BC₂，回交的結果，一半為同型結合的個體，另外一半則為異質結合個體。

BC₁ 的遺傳變方為

$$\sigma^2_{BC_1} = 1/4 (da - ha)^2$$

$$\sigma^2_{BC_2} = 1/4 (da + ha)^2$$

同樣各因子如 Bb, Cc, Dd,與 P₁, P₂ 回交亦同

$$\therefore \sigma^2_{BC1} + \sigma^2_{BC2} = 1/2D + 1/2H \dots (2)$$

$\therefore BC_1$ 與 BC_2 的總變方為 $\sigma^2_{PBC1} + \sigma^2_{PBC2} = 1/2D + 1/2H + 2E$

若(1)*2 - b

$$2 \sigma^2_{PF2} - (\sigma^2_{PBC1} + \sigma^2_{PBC2}) = 1/2 D$$

由此去除了環境的變異，與非加性因子的作用的遺傳變方 H，則僅只餘加性因子作用的遺傳變方，

$$\text{故 } h^2 = (\sigma^2_{PF2} - (\sigma^2_{PBC1} + \sigma^2_{PBC2})) / \sigma^2_{PF2}$$

3. 親本—後裔迴歸法 (Parent-offspring regression)

親子的相似性的估值可利用迴歸方法得到某性狀遺傳力的估值。

$$b = \text{Cov}(X, Y) / \sum X^2 = \sum XY / \sum X^2 = \text{Cov}F_3 * F_2 / \sigma^2_{F_2}$$

由上式親子迴歸分析中所求者應為廣義遺傳力，但若親本雜交後裔隨著選拔世代增加，則顯性作用逐漸變小，而趨近於狹義遺傳力，而在非自交作物在沒有控制授粉狀況下，則只知母本，故迴歸係數的 2 倍即是遺傳力。

親子的相關係數 r_{po} 亦可以反應親子的相似程度，且相關係數介於 0~1 之間，且沒有單位這與遺傳力的定義相符合。

4. 現實遺傳力的估算 (Realized heritability)

現實遺傳力 (realized heritability) 乃根據實際選拔的差異與選擇效應比值獲取遺傳力的估值。所測取現實遺傳力的估值代表選擇差異有多大的機會在下一代可實現的選拔效應。就某個數量性狀 (如產量) 為常態分佈的族群，選擇某個選擇限值 (X_0) 以上的個體 (或系統)，所選拔的個體數對總數的比值稱選拔強度 (selection intensity)；族群的平均值與所選拔個體所得到的平均值 (M')，兩平均值間的差異稱選拔差數 (selection differential)；所選拔的個體其後裔性狀表現有 $\geq X_0$ (臨界值)，後裔個體某性狀即高於臨界值的出現率稱為 Q；經過選拔個體的後裔所形成新的族群有一平均值 (M'')； M'' 與原族群平均值的差異乃因選拔所獲取稱選拔效應 (genetic advance, ΔG)

$$\Delta (M'' - M) / (M' - M) = \Delta G / i$$

兩者的比值稱現實遺傳力 (realized heritability)。 ΔG 一般從 F_2 和 F_3 之間， F_3 和 F_4 之間，雜交組合中當代和下一代之間關係中求得。

若將選拔差數 i 除以族群的標準偏差稱標準化的選擇差 (k)

$$h^2 = \Delta G / i \quad k = i / \sigma_p \quad \therefore i = k \sigma_p$$

$$\therefore h^2 = \Delta G / k \sigma_p \quad \therefore \Delta G = k \sigma_p h^2$$

而 k 與選擇強度的關係如下表

q (選擇強度)	k (標準化的選拔差數)
50 %	0.8
40 %	0.97
30 %	1.16
25 %	1.27
20 %	1.40
15 %	1.55
10 %	1.76
7 %	1.92
5 %	2.06
3 %	2.27
2 %	2.42
1 %	2.67

現實遺傳力因選拔過程中選拔方向和各世代環境條件不同以及天擇對人為選拔的干擾，現實遺傳力的估值與上述方法所獲得的遺傳力估值間可能有某個程度的變異，它通常直接可用來比較選拔後裔與原族群所得到選拔效應再與上述遺傳力估算中所求得做一比對。

遺傳力的應用

1. 可用來預估選拔效應：選拔效應取決於親本世代的遺傳力，若後裔世代若不估算遺傳力，則不能預測其相對應的選拔效應，故選拔效應的預測只對一代的選拔有效，因選拔引起基因頻率的改變，相對地引起遺傳雜異度的變化以及遺傳因子間作用的改變。
2. 可決定選拔的效應：遺傳力代表數量性狀受遺傳或環境影響的大小，故相對地決定了選拔效應的好壞，某性狀較不受環境的影響，下一代再現的機會的可能性很大，故選拔效應好；但若性狀受環境左右，後裔中此性狀再現率小，故選拔效果差，若如此，則不宜對該性狀進行選拔，如此可能因錯誤的選拔，而失去了某些良好基因型，故宜思索如何提高遺傳力，對環境條件掌控，或延遲選拔俟同質結合比率偏高時再行選拔或利用間接選拔方式選取遺傳力高的組成份為宜。
3. 可提高育種系統選擇的參考：外表型與基因型相符則遺傳力幾近於 1，故早代直接選拔，利用系譜法或混合選種法即可對雜種後代做處理；若能瞭解狹義遺傳與廣義遺傳力有某個程度以上的差異且環境變異小，此表示存在顯性基因作用，也許適於

供雜種優勢的利用，故宜自交導致顯性作用被逐漸稀釋後再行個體選拔；但若狹義遺傳力近於廣義遺傳力，然環境變異大時，則需增加每系統內的個體數，且宜對系統間進行選拔。

遺傳組合力

遺傳組合力的測試通常乃為了預測有潛力的自交系供做生產雜種的親本，若非已達同質化程度的自交系，可由肉眼觀察外表性狀的差異。若似乎已無太大的差別，如此即可從事交配得到其後裔；另外一個來源可能是開放授粉的品種 (open-pollinated variety) 或當地的地方品種。開放授粉品種的族群是和許多異質的株系所構成者，故其配子有其遺傳特色；假若採用的是地方品種則交配後裔可以吻合該品系將來地域的適應性；故各有其利弊得失。也可選用一系列背景不同的基因型以製造雜種；若為數量遺傳的性狀基因則可得到其加性的遺傳變方 (additive genetic variance)，加性基因的變異來自兩個組成份，一個是固定的 (fixable)，另外是非固定的 (non-fixable)；non-fixable 的變異包含了異質型 (heterozygote)。

當從事後裔試驗，可能有 2~3 重複，故可以得到一系列基因型的後裔各有其平均值，故一般組合力該是所選出的品系與其它系列的基因型雜交其所有後裔所構成族群的平均表現，其中某一個品系與前述所有雜交組合平均表現的離均差即是該品系的一般組合力，故一般組合力乃以某個品系與共同親本的 F1 組合平均值與所有組合平均值的離均差。故根據雙親的一般組合力可以預測一個組合某性狀的預期表現。若該組合的實際表現不會正巧等於預期值，某特定組合的實際表現與其兩親一般組合力的預期值之間的差異就稱為某一定組合兩親的特殊組合力 (specific combining ability, SCA)，某一組合的預期表現可用下列式子代表

$$E(X_{AB}) = \mu + G_A + G_B$$

$G_A + G_B$ 代表雙親的一般組合力

特殊組合力 $S_{AB} = X_{AB} - E(X_{AB})$

故統計學代表了親本的效應即主效應，而代表兩親的交感作用即是統計學的剩餘的變異，假若試驗有適當的重複則上述式子還須加 E (誤差)。

組合力的估算：

1. 頂交試驗：頂交乃利用所選拔的親本和一共同的檢定親 (tester) 相交配，而此共同的檢定親可以是一品種，自交系單交雜種等，由頂交所產生的後裔彼此間是半同胞族 (half-sib families)，將半系同胞後裔全部種植於田間，所有植株對某個性狀的平均表現就是該系統的一般組合力的估值。
2. 全互交法測定一般組合力與特殊組合力：全互交方式是指一系列的品系彼此間進行所有可能的單交方法，複雜但可以同時估算一般與特殊組合力，而且對親本的選定

不須有任何特殊的假設。

全互交：

	A	B	C	D	E	Sum	Mean	G.C.A.
A	a+a	a+b	a+c	a+d	a+e	Y_A	Y_A	$\{ (Y_A+Y_{.A})/2N \} - Y_{..}/N^2$
B	b+a	b+b	b+c	b+d	b+e	Y_B	Y_B	$\{ (Y_B+Y_{.B})/2N \} - Y_{..}/N^2$
C	c+a	c+b	c+c	c+d	c+e	Y_C	Y_C	$\{ (Y_C+Y_{.C})/2N \} - Y_{..}/N^2$
D	d+a	d+b	d+c	d+d	d+e	Y_D	Y_D	$\{ (Y_D+Y_{.D})/2N \} - Y_{..}/N^2$
E	e+a	e+b	e+c	e+d	e+e	Y_E	Y_E	$\{ (Y_E+Y_{.E})/2N \} - Y_{..}/N^2$
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮		⋮	⋮	⋮
Sum	$\frac{Y_{.A}}$	$\frac{Y_{.B}}$	$\frac{Y_{.C}}$	$\frac{Y_{.D}}$	$\frac{Y_{.E}}$	$\Sigma Y_{ij} = Y_{..}$		
Mean	$\frac{Y_A}{Y_{.A}}$	$\frac{Y_B}{Y_{.B}}$	$\frac{Y_C}{Y_{.C}}$	$\frac{Y_D}{Y_{.D}}$	$\frac{Y_E}{Y_{.E}}$	$\bar{Y}_{..}$		

* N 個 parent

3.除了全互交半互交分析組合力外亦可能用北卡設計 II (North Carolina Design II)，以估算一般組合力與特殊組合力

	A	B	C	D	E	Sum	G.C.A
P	a+p	b+p	c+p	c+p	e+p	Y_P	$(Y_P / M) - Y_{..} / MN$
Q	a+q	b+q	c+q	d+q	e+q	Y_q	$(Y_q / M) - Y_{..} / MN$
R	a+r	b+r	c+r	d+r	e+r	Y_r	$(Y_r / M) - Y_{..} / MN$
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮		
Sum	$Y_{.A}$	$Y_{.B}$	$Y_{.C}$	$Y_{.D}$	$Y_{.E}$		
G.C.A	$(Y_{.A} / N) - Y_{..} / MN$	$(Y_{.B} / N) - Y_{..} / MN$	$(Y_{.C} / N) - Y_{..} / MN$	$(Y_{.D} / N) - Y_{..} / MN$	$(Y_{.E} / N) - Y_{..} / MN$		

組合力估算須注意的事項

1. 對各雜交後裔的表現往往是複雜的但組合力估算可提供對此複雜數據的一種經驗概括，而且具有對將來雜交組合性狀表現的預測。此種估算方法不須如變方分析作某些遺傳學的假說；因它利用總和，平均數的統計值的分析，故它是中性，它對族群構成類型並沒有特定的限制，故可以用於自花授粉作物，異花授粉作物，種子繁殖或營養系繁殖作物等遺傳對組合力估算。
2. 組合力的估算可預測未來雜交組合的表現，其特性如同親子回歸分析的預測功能；兩者亦不須任何遺傳的假設，而且兩者皆是根據實測數據所得到經驗而做的預測方法，兩者彼此間的相似性大於其外表的差異性。
3. 多系雜交或測交方法做組合力測驗，廣泛應用於預測異花授粉作物，其雜交種的族群的表現，經組合力測驗的結果供作親本選擇的依範；同樣地亦可以應用在自交作物或營養系繁殖作物選擇親本的準則。

Genetic Advance under Selection

一般育種計劃有兩個重要層次：

1. 針對某一具遺傳雜異度的基本族群內的個體進行選拔 (Selection within a base population of genetic variability.) 。
2. 利用所選的材料組成下一世代的族群供作下一世代的選拔或演變成一深具潛力的新品種 (Utilization of the selection material for the creation of new populations to be employed either as potential new commercial varieties or as the base for a new cycle of selection.) 。

若欲改善或增進遺傳性狀的選拔須賴於：

1. 族群具備的遺傳雜異度的大小。
2. 環境對性狀的掩飾作用的大小及遺傳組成份間各相對變異量的大小。
3. 選拔的強度

假設針對某一自交作物的眾多同質系統間進行選拔；這類的試驗可能包括了數個季節與若干個地點的觀察，故試驗當中我們可以計算每一個同質系統的產量 y ；我們用頻率分佈圖的表現方式可以得知這個分佈呈現出常態族群的分佈這個分佈是依 σ 與族群平均值為分佈，我們將此分佈轉化為標準常態分佈 [($N, I \sim (0, \sigma^2)$)]，假設整個族群共 n 個品系，其中選 g (portion of)，被選拔的品系其產量平均值皆大於族群平均值。其選拔效應可用下式代表： $\Delta G = k \sigma_p h^2$ 。

育種學家如何獲致最大的遺傳的改良，他可從下列方式著手：

- 1.To seek excellent families (high Y) derived from diverse parents. (High genetic variation).
- 2.To maximize additive genetic variance by good control of environmental variation.
- 3.To increase selection intensity

假如 ΔG 比預期的小，亦可用以反推？是否族群內的

→ 遺傳雜異度大小

→ 如何增大 h^2 ？parameter 是否具代表性；環境控制良否？

→ 選拔的強度可否增加？

欲求良種培育的成效仰賴於 1.遺傳 2.環境 3.前兩項交感作用的大小與兩者間交感存在的本質大小 (nature & magnitude)，我們已將為介紹了些如何計算遺傳環境或兩者交感作用的變異性；但最重要者乃是遺傳力的估計須要正確；高估與低估都將影響整個育種過程與成效。

參 考 文 獻

- 1.Allard, R. W. 1960. Principles of Plant Breeding. Wiley, N. Y. and London. pp. 89-108.
- 2.Finney, D. J. 1958. Plant selection for yield improvement. Euphytica. 7:83-106.
- 3.Gilbert, N. E. 1958. Diallel cross in plant breeding. Heredity. 12:477-492.
- 4.Gilbert, N. E. 1967. Additive combining abilities fitted to plant breeding data. Biometrika. 23:45-49.
- 5.Grieffing, B. 1956. A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. Heredity. 10:31-50.
- 6.Mather, K. and J. L. Jinks. 1982. Biometrical Genetics. 3rd. ed. Chapman and Hill, N. Y. and London. pp. 147-162.
- 7.Robinson, H. F. , R. E. Comestoch, and P.H. Harvey. 1955. Genetic variances in open pollinated varieties of corn. Genetics. 40:45-60.
- 8.Simmons, N.W. 1979. Principles of Crop Improvement. Longman, London and N. Y. pp. 88-121.
- 9.Wright, A. J. 1974. A genetic theory of general varietal ability for diploid crops. Theor. Appl. Genet., 45:163-169.