

# 海带叶片长度遗传的进一步研究\*

方宗熙

(山东海洋学院;中国科学院海洋研究所)

蒋本禹 李家俊

(中国科学院海洋研究所)

目前,海带 (*Laminaria japonica* Aresch) 养殖的主要問題在于产量和质量的提高。影响海带产量和质量的因素很多,有环境的因素,又有遗传的因素。如何区别环境和遗传的影响,如何控制环境和遗传,以提高海带的产量和质量,是海带养殖研究的主要课题之一。

叶片是光合作用的主要器官。农作物产量的高低在很大程度上受叶片总面积的制约 (Watson, 1956)<sup>[18]</sup>。我们在海带育种工作中也看到海带产量普通跟叶片面积密切相联系。例如命名为“海青一号”的海带品种,由于叶片较长较宽,面积较大,产量较高 (1963a)。

海带叶片面积既然取决于叶片长度和叶片宽度,不言而喻,研究什么因素控制海带叶长和叶宽的生长,具有明显的实践意义。

海带属 (*Laminaria*) 植物以体呈长带状为主要特征。所以,研究海带属植物的生长,应首先注意到叶长的生长。

对海带属植物叶长的生长已有过一些研究。Parke (1948)曾根据野外观察,讨论了温度和光线对糖海带 [*L. saccharina* (L) Lamor] 叶长生长的影响。曾呈奎等 (1955、1962) 曾进行若干实验,系统地分析了肥料和生长密度对海带叶长生长的影响。我们曾结合海带育种的研究,初步讨论了遗传对海带叶长的制约 (1963b)。本文根据一些新材料,进一步分析海带叶长的遗传,并估计海带叶长的遗传力 (heritability), 为海带育种提供参考材料。

## 一、材料和方法

研究所用的材料包括一些由连续自交和定向选择所形成的海带品系。这些品系的特性如下:

“海青一号”,叶片较长较宽,厚度中等,柄部较长,成熟较晚。

“海青二号”,叶片很长,宽度较小,厚度中等,柄部较短,成熟较“海青一号”早些。

“海青三号”,叶片较短,宽度中等,厚度较大,柄部较长,成熟较晚。

对照组海带是未经系统选择过的海带,一般由若干棵海带在一起混合采孢子。根据分析 (1962),它们具有杂种性,不同个体有不同的遗传性。

\* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第 288 号;

参加本项研究工作的有海洋研究所谭塾之、王爱惠、贾凤梅、林光恒、张遂、张景铺等同志。

本文曾于 1964 年 11 月在越南民主共和国河内召开的太平洋西部渔业研究委员会第九次会议上宣读,会后略有修改。

上述的品系和对照組海带都用同一方法培养在同一海区里,各組种海带都用同一方法采孢子,都培养在相同的实验室条件下。

叶片生长的观察以各組的各个体为单位,根据各組各个体的表现,作统计分析。为了保证材料的精确,各組都采取小型实验,以便控制实验条件和进行观察测量。

## 二、叶长遗传的材料

支持叶长遗传的材料很多,这里仅举出两方面的材料:(1)亲本叶长和后代叶长的相关,(2)几个海带叶长累代保持各自平均叶长的特点。

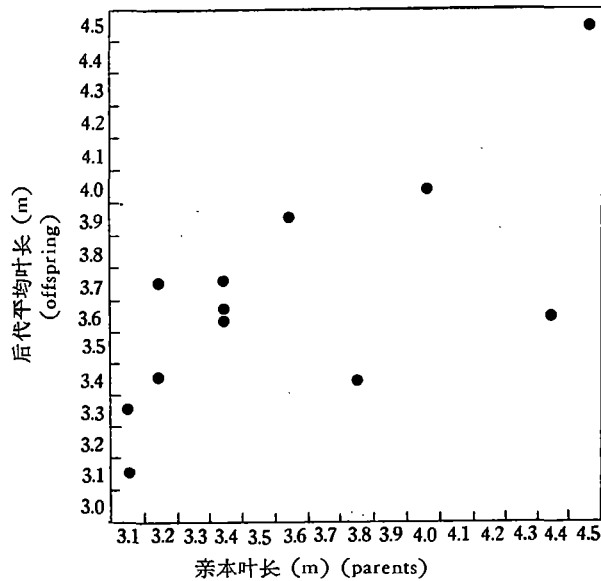


图1 海带叶长亲代和后代的相關

Fig. 1. Correlation between parents and offspring in frond-length

表1 几个海带品系平均叶长累代的遗传

Table 1. Genetic difference in frond lengths in three breeds of *Laminaria* for three successive years (1962—4)

	A. 组 别	B. 棵 数	C. 平均长度和标准差 (cm)	t
1962 年	1. 海青一号	28	320.9±25.32	} 3.1
	2. 海青二号	21	342.1±22.89	
	3. 海青三号	16	269.5±22.87	} 9.6
1963 年	1. 海青一号	45	361.4±21.28	} 12.2
	2. 海青二号	25	448.3±32.05	
	3. 海青三号	24	308.2±17.81	} 19.2
1964 年	1. 海青一号	59	346.2±25.83	} 18.4
	2. 海青二号	167	415.9±22.35	
	3. 海青三号	101	281.5±16.61	} 56.2

Explanations:

A. Three breeds of *Laminaria*:

1. Haiqing No. 1 breed. 2. Haiqing No. 2 breed. 3. Haiqing No. 3 breed.

B. Total number of alga observed.

C. Average frond-length and standard deviation.

图 1 表示叶长在亲代和后代之间的相关。相关系数是： $r = 0.69$ ，自由度 ( $d.f.$ ) = 10,  $p \approx 0.01$ 。这支持叶长受遗传制约的论点。

表 1 是三个品系海带叶长的遗传材料。

这些品系的海带叶长的差异是高度显著的。由于它们是由连续自交和定向选择而来的，都养殖在相似的条件，因此，对这些差异的合理解释是控制它们叶长的遗传基础有所差异。这就是说，各品系的平均叶长是遗传的。

### 三、控制叶长的遗传因子：多基因假说

数量性状大都受许多基因的制约。Mather (1943) 把影响数量性状的许多基因叫做多基因 (Polygenes)。多基因系统中的单个基因，效应都很微弱，一般没有显性和隐性的区别，作用是累加的 (Smith, 1944)。但是，某些数量性状中也可能同时有显性基因的作用，例如玉米的产量遗传中就有显性基因的作用 (Robinson, 1955)。

海带叶长是数量性状，呈连续变异。对照组海带叶长变异频率作常态分布 (图 2)。由此看来，海带叶长受多基因的控制。可能是属于典型的数量性状遗传，即所牵涉到的许多基因，效应是微弱的、累加的。这种情况跟 Emerson 等所发现的玉米穗长的多基因遗传相似 (参阅 Srb 等, 1952)。(见图 2)

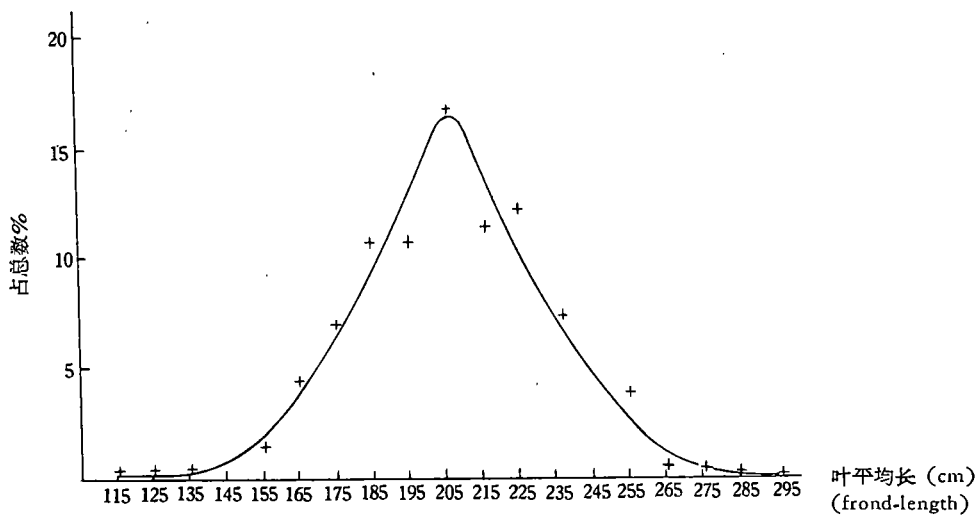


图 2 海带叶长变异频率分布曲线(对照组)

Fig. 2. Frequency distributions of frond length in genetically mixed population of Laminaria

支持上述论点的还有这样的材料：(1)不同品系的叶长变异都表现常态分布，曲线只有一个高峰 (图 3)；(2)从对照组海带中选取叶片较长的个体采孢子，自交，所产生的孢子体有叶片较短的；选取叶片较短的个体采孢子，自交，所产生的孢子体有叶片较长的；但叶片较长个体的后代平均叶长一般超过叶片较短个体的后代平均叶长。情形和人体高度的遗传相似 (Neel, 1954)。(见图 3)

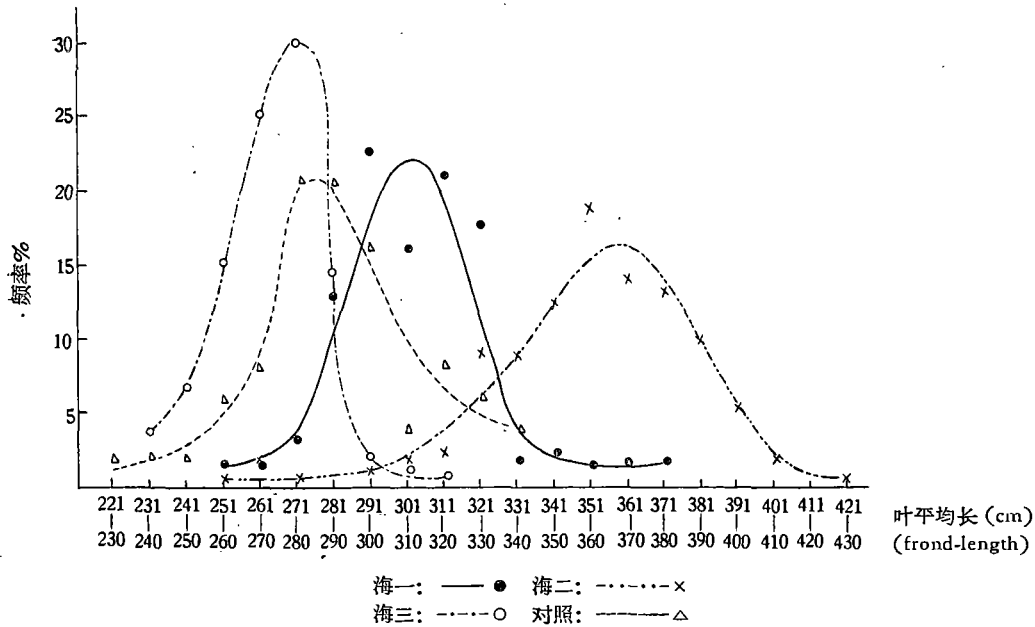


图3 三个品系和对照组海带叶长变异频率分布曲线

Fig. 3. Frequency distributions of frond length in three breeds and a genetically mixed population of *Laminaria*

#### 四、叶长遗传因子对生长的影响

各品系海带叶长既然有明显差异,这意味着各品系海带叶生长的速度不一样。于是有两个问题值得阐明:(1)各品系叶长生长速度从什么时期开始有所差异?(2)叶长生长速度的差异以后如何保持和发展?

为了回答第一个问题,我们就几个不同系统的种海带,在同一天采孢子,培养在同一实验条件下,等到各组长成大约100个细胞的幼孢子体后,然后就各组幼孢子体的长度进行随机测量,结果如表2。

表2 几组海带幼孢子体长度的比较 ( $N=100$ ; 单位 =  $\mu$ )

Table 2. Comparison between frond-lengths in the very young sporophytes of three *Laminaria* breeds

A. 组别	B. 平均长度和标准差	$t$	
1. 海青一号	$99.4 \pm 19.24$	} 10.13	} 1.14
2. 海青二号	$129.9 \pm 23.50$		
3. 海青三号	$96.1 \pm 24.85$		

Explanation:

A. Three breeds of *Laminaria*

1. Haiqing No. 1 breed.

2. Haiqing No. 2 breed.

3. Haiqing No. 3 breed.

B. Average frond length and standard deviation ( $\mu$ ).

从表 2 可以看到，“海青二号”这个以叶片特长为主要特点的品系，从幼孢子体开始，在长度生长方面就表现优势。这表示影响海带叶生长的基因在这个时期已发生了作用。

“海青一号”的成熟孢子体叶长比“海青三号”叶长长些，比“海青二号”短些（表 1）。跟这一致的是“海青一号”幼孢子体叶长比“海青二号”显著的短些，比“海青三号”幼孢子体有较长的倾向。

怎样解释上述实验结果？怎样由此推测“海青一号”、“海青二号”和“海青三号”叶长方面的遗传差异？

我们认为可以用海带叶长受许多微效多基因的制约来解释。这就是说，控制海带叶长的微效多基因累积在“海青二号”的最多，所以“海青二号”的叶长最长，其次是“海青一号”再其次是“海青三号”。

为了回答第二个问题，即各品系海带叶长生长速度的差异以后如何保持，我们在分苗养殖时，各组挑选大小基本上一致的幼苗在一起养殖，以后按期用叶片打洞的方法（曾呈奎，1955）观察各品系日生长速度的差异。结果如图 4。从图 4 可以看到，各品系叶长虽然在分散养殖时一致，以后却逐渐分化，“海青二号”领先，其次是“海青一号”，“海青三号”最落后。这表明控制叶长生长的基因在整个叶长生长时期都发生作用。（见图 4）

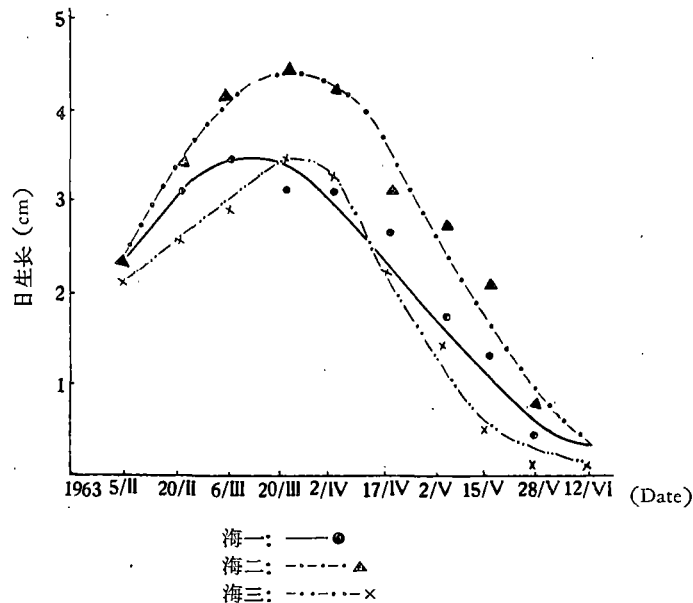


图 4 海带三个品系叶长日生长比较

Fig. 4. Comparison of daily growth between frond lengths in three Laminaria breeds

## 五、叶长遗传力的估计

海带叶长有相当大的变异幅度。这就是说，海带叶长的变量(Variance)很大。这变量究竟有多少可以归因于遗传，有多少可以归因于环境，这是叶长变量的分析问题，也是有关叶长遗传力(heritability)的问题。

对海带叶长的变量进行分析,对海带叶长遗传力进行估计,这不仅具有理论上的意义,而且具有实践上的价值。这是因为植物或动物的育种工作要能取得进展,首先取决于育种原始材料是否有遗传的变异性 (Genetic variability), 是否具有遗传的变量 (Genetic variance, Sprague, 1955)。如果目前养殖的海带自然种群含有较大的遗传变量,那么海带的育种工作是大有可为的。

但是遗传变量和遗传力的精确估计在海带中存在着一一定的困难。这主要是因为我们现在还不能很容易地控制海带的杂交过程。因为我们还没有杂种子<sub>1</sub>代(F<sub>1</sub>),还不知道自交系和子<sub>1</sub>代(F<sub>1</sub>)的变量是否有显著的差异。有人 (Robertson, 1952)发现子<sub>1</sub>代(F<sub>1</sub>)的杂型合子 (Heterozygotes) 比亲本的纯型合子 (Homozygotes) 对环境的反应比较稳定,这表现在它们的环境的变量 (Environmental variance) 较小。Haldane (1954) 为此曾提出解释,认为子<sub>1</sub>代(F<sub>1</sub>)较能适应跟子<sub>1</sub>代(F<sub>1</sub>)杂型合子具有生化多样性有关。Shank 等 (1960) 就玉米自交系和自交系杂交所产生的子<sub>1</sub>代(F<sub>1</sub>)进行实验观察,看到子<sub>1</sub>代(F<sub>1</sub>)杂型合子在某些形态性状上的变异系数 (Coefficient of variation) 比亲本自交系低。Jinks 等 (1955) 就烟草品种进行实验,得到有所不同的结果,即不同自交系的变异颇有差异。最小和最大的变量都见于自交系。如果上述情况也见于海带叶长,即如果自交系之间和子<sub>1</sub>代(F<sub>1</sub>)之间的变量存在着显著的差异,就会影响到遗传力的精确估计。

虽然如此,利用我们目前拥有的材料,仍然可以对海带叶长的遗传力进行粗略的估计。我们现在来分析表 3 的材料。

表 3 几组海带平均叶长变量和变异系数  
Table 3. Comparison between frond lengths in three Laminaria breeds and between their coefficients of variability

A. 组 别	B. 株 数	C. 平均长度和标准差	D. 变 异 系 数
1. 海青一号	62	238.8±14.12	5.9
2. 海青二号	149	274.0±15.40	5.6
3. 海青三号	103	218.2±12.32	5.6
4. 对 照	113	222.6±18.48	8.3

Explanation:

A. Nature of Laminaria population studied:

1. Haiqing No. 1 breed.
2. Haiqing No. 2 breed.
3. Haiqing No. 3 breed.
4. The genetically mixed population.

B. Total number of alga observed.

C. Average frond length and standard deviation (in cm).

D. Coefficients of variability.

表 3 内各组海带都是养殖在同一海区的材料。它们的孢子都是同一天采的,幼苗是同一天分散的,培养条件是尽可能保持一致的。自分苗后二个多月,各组叶梢的自然脱落很少。因此,这个时期各组的变量比较具有代表性,比较适宜于用来分析遗传力。

“海青一号”、“海青二号”和“海青三号”都是结合定向选择经过五年连续自交的品系。

它們是自交系, 遗传基础各組趋向純一。支持这个論点的是它們的变量比对照組小, 变异系数比对照組小。

对照組海带是遗传混杂的种羣, 它們的变量最大, 是  $(18.48)^2 = 341.51$ 。从遗传学考虑, 这个变量 ( $V_0$ ) 可以分为两个部分 (Hayes, 1955), 即由遗传原因引起的遗传变量 ( $V_G$ ) 和由环境原因引起的环境变量 ( $V_E$ ):  $V_0 = V_G + V_E$

各自交系由于遗传基础趋向純一, 它們的变量可以主要归因于环境的影响。特别是“海青三号”, 几年来都保持最小的变量和最低的变异系数, 比較适于用来估計遗传力。这样从“海青三号”和对照組海带的叶长变量, 可以对叶长遗传力作如下估計:

$$\text{“海青三号”叶长变量} = 12.32^2 = 151.78 = V_E$$

$$\text{对照組叶长变量} = 341.51 = V_0$$

$$V_G = V_0 - V_E = 189.73.$$

$$\text{叶长遗传力} = \frac{V_G}{V_G + V_E} = \frac{189.73}{341.51} = 55.6\%$$

这就是說, 叶长的变异大約有 50% 是受遗传制約的。

由此可以推測, 对照組海带即目前养殖的海带自然种羣是遗传混杂的种羣, 具有高度的杂种性, 是育种的良好原始材料。通过系統的选育可以創造出优良品种, 以提高海带的产量和质量。

## 六、結 語

1. 海带叶长是数量性状。海带自然种羣和各自交系的叶长都呈連續变异, 表現常态分布。

2. 海带叶长在亲本和后代之間的相关系数 ( $\gamma$ ) 大約是 0.7,  $p \simeq 0.01$ , 这表明叶长受遗传的制約。

3. 海带叶长生长既容易受环境条件的影响, 也受許多微效多基因的制約。这些遗传因子未見显性現象, 单个基因的作用都是微效的、累加的, 属于多基因系統。

4. 控制海带叶长的基因在不到一百个細胞的幼孢子体时期就发生作用, 这作用一直延續在整个生长时期。

5. 从自交系和自然种羣叶长的变量分析, 初步估計海带叶长的遗传力大約是 0.55, 即大抵有 50% 左右的变量受遗传的控制。

6. 海带自然种羣具有相当高度的杂种性, 由此可以选育出优良新品种。

## 参 考 文 献

- [1] 方宗熙, 蔣本禹, 1962. 海带自然种羣的杂种性及其利用前途. 山东海洋学院学报 1962 年 (1): 1—5.
- [2] 方宗熙, 吳超元, 蔣本禹, 李家俊, 任国忠, 1963a. The breeding of a new variety of Haidai (*Laminaria japonica* Aresch). *Scientia Sinica* 11(7): 1011—1017.
- [3] 方宗熙, 蔣本禹, 1963b. 海带叶片长度的遗传. 海洋与湖沼 5(2): 172—181.
- [4] 曾呈奎, 孙国玉, 吳超元, 1955. 海带养殖的施肥研究. 植物学报 4(4): 375—392.
- [5] 曾呈奎, 吳超元等, 1962. 海带养殖学. 科学出版社, 第 336 页.
- [6] Haldane, J. B. S., 1954. The Biochemistry of Genetics. George Allen and Unwin, London. pp. 121.
- [7] Hayes, H. K., F. R. Immer, and D. Simth, 1955. Methode of Plant Breeding, 中译本. 庄巧生等译; 植物育种学. 农业出版社, 1960 年, 第 465—474 页.

- [8] Jinks, J. L. and K. Mather, 1955. Stability in development of heterozygotes and homozygotes, *Proc. Royal Soc. London(B)* 143(913):561—578.
- [9] Mather, K., 1943. Polygenic inheritance and natural selection. *Biol. Rev.* 18:32—64.
- [10] Neel, J. V. and W. J. Schull, 1952. Human Heredity. Chicago, pp. 107—110.
- [11] Parke, M., 1948. Studies on British Laminariaceae, 1. Growth in *Laminaria saccharina* (L.). Lamour., K. J. *Marine Biol. Assoc. UK.* 27(3):651—709.
- [12] Robinson, H. E. and E. C. R. Reeve, 1952. Heterozygosity, environmental variation and heterosis. *Nature*, 107—286.
- [13] Robinson, H. E. and R. E. Comstock, 1955. Analysis of genetic variability in corn with reference to probable effects of selection. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20:127—136.
- [14] Shank, D. B. and M. W. Adams, 1960. Environmental variability within inbred lines and single crosses of maize. *J. Genetics.* 57(1):119—126.
- [15] Smith, H. H. 1944. Recent studies on inheritance of quantitative characters in plants. *The Botanical Review*, 10:349—382.
- [16] Sprague, G. F., 1955. Problems in the estimation and utilization of genetic variability. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 20:78—92.
- [17] Srb, A. M. and R. D. Owen., 1952. General Genetics. W. H. Freeman and Co. USA. pp. 314—322.
- [18] Watson, D. F., 1956. Leaf growth in relation to crop yield, in "The Growth of Leaves", ed. by F. L. Milthorpe. Butterworths Sci. Publication, London.

## FURTHER STUDIES OF THE GENETICS OF *LAMINARIA* FROND-LENGTH

T. C. FANG

(*Shantung College of Oceanology; Institute  
of Oceanology, Academia Sinica*)

B. Y. JIANG AND J. J. LI

(*Institute of Oceanology, Academia Sinica*)

### (ABSTRACT)

Three breeds of *Laminaria japonica* were used to study the inheritance of frond-length. The following preliminary conclusions are made:

(1) The frond-length was a quantitative character with continuous variations showing normal distribution.

(2) As the coefficient of correlation between parents and offsprings in frond-length was found to be 0.7,  $p \approx 0.01$ , the character under study was considered to be genetically controlled.

(3) The growth of the frond length was observed to be controlled by various environmental factors and many genetic ones without dominance.

(4) The genetic factors controlling the frond-length were found to be active in the very young sporophytes consisting of about a hundred cells.

(5) From the analysis of the variances of the frond-length the heritability of the character under study was estimated for the first time to be about 0.5.

(6) The study of the variance of frond-length showed that the common *Laminaria* under cultivation possessed a high degree of hybridity, and from this some good breeds could be selected.