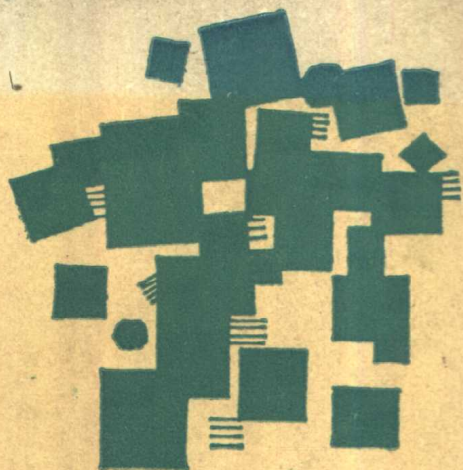




徐静斐 孙五成 程融 林毅 编著

数量遗传学 与水稻育种



安徽科学技术出版社

数量遗传学与水稻育种

徐静斐 孙五成 编著
程 融 林 毅

安徽科学技术出版社

责任编辑：胡春生

封面设计：张远林

数量遗传学与水稻育种

徐静斐 - 孙五成 编著
程 融 林 毅

*

安徽科学技术出版社出版

(合肥市九州大厦八楼)

安徽六安新华印刷厂印刷

*

开本：880×1168 1/32 印张：12.125 字数：301,000

1990年7月第1版 1990年7月第1次印刷

印数：00,001—3,000

ISBN7-5337-0233-6/S·56

定价：5.20元

序 言

数量遗传学是遗传学中的一个重要分支，它是将遗传学的基本原理与统计数学的方法结合起来研究生物群体的遗传和变异的科学，是动植物育种的主要理论基础。近年来，由于电子计算机的普及，使得数量遗传学有了迅速的发展，相继出现了一些新理论和新方法，特别是多元遗传分析已成为植物遗传育种研究的一个重要工具。但目前如何将数量遗传学理论与植物育种的实践紧密地结合起来，仍是一个亟待解决的问题。

本书以水稻为材料，结合水稻的育种实践，简单介绍了数量遗传学的一些基本原理和数学基础，较详细地阐述了数量遗传学的研究方法及其在水稻育种中的应用。我们力求使本书深入浅出，将数量遗传学理论通俗化、实践化，使不同层次的读者都易于接受。本书还用较大的篇幅系统地介绍了一些新的多元遗传分析的理论和方法，同时对每种方法都给出了其在水稻育种上的应用实例。

本书的第一章、第二章和第十一章由徐静斐执笔；第七章、第八章、第九章和第十章由孙五成执笔；第五章和第六章由程融执笔；第三章和第四章由林毅执笔。书中所用的第一手资料主要源于我们的科研和推广工作。

由于我们的水平有限，书中难免有一些缺点或错误，希望读者批评指正。

1987年11月

目 录

第一章 绪论

第一节 水稻育种的历史和现状	1
第二节 数量遗传学的历史和现状	3
第三节 植物育种的进展与数量遗传学的关系	6

第二章 数量遗传学的基本原理

第一节 群体的概念和群体的遗传组成	8
一、群体的概念	8
二、Hardy-Weinberg遗传平衡法则	9
三、自交群体的遗传组成	16
第二节 数量性状的遗传分析	22
一、数量性状的特点	22
二、数量性状遗传的多基因假说	23
三、数量性状的表型值及其方差分量	25
第三节 表型参数和遗传参数	28
一、群体均值	28
二、基因平均效应	30
三、育种值	32
第四节 近交退化和杂种优势	33
一、近交系数	33
二、近交退化	34
三、杂种优势	37

第三章 世代平均数遗传分析

第一节 加性—显性模型	38
-------------	----

一、世代平均数的遗传组成	39
二、模型分析	41
三、实例	46
第二节 加性—显性—上位性模型	49
一、世代平均数的遗传组成	50
二、模型分析	54
三、实例	54
第三节 基因型 $\times$ 环境(二种)模型	58
一、两种环境下的世代平均数组成	59
二、模型分析	61
三、实例	63
第四节 世代平均数遗传分析中的Singh测验法	65
一、原理和方法	65
二、对Singh测验法的一点说明	67
第四章 遗传力与遗传进度	
第一节 遗传力	68
一、遗传力的概念	68
二、遗传力的估算原理	69
三、遗传力估测方法	71
第二节 遗传进度	84
一、预测遗传进度的原理	84
二、遗传进度与选择差	86
三、选择强度	87
四、遗传进度的估算	89
第五章 相关与选择	
第一节 相关分析法	91
第二节 相关分析在水稻育种上的应用	96
第三节 选择指数分析法	98
一、多性状的综合选择	98
二、选择指数的分析	99

第四节 选择指数在水稻育种上的应用	103
第五节 通径分析的意义和运算分析	105
一、通径系数的意义	106
二、通径系数的计算	108
三、通径系数的剔除	108
第六节 通径分析在水稻育种上的应用	110
第六章 配合力分析	
第一节 配合力分析的理论	116
一、杂交育种与双列杂交设计	116
二、配合力与双列杂交类别	117
第二节 配合力分析方法	119
一、双列杂交设计的统计模型	119
二、双列杂交设计的统计分析	129
第三节 配合力分析在水稻育种上的应用	151
一、完全双列杂交设计应用实例	151
二、不完全双列杂交设计应用实例	159
三、部分双列杂交设计应用实例	165
第七章 主成分分析	
第一节 为什么要进行主成分分析	173
第二节 主成分分析的内容和方法	175
一、主成分分析的基本思想	175
二、统计学方法	177
三、特征根与特征向量	180
四、计算标准化主成分值	184
第三节 主成分分析的计算步骤	185
第四节 应用实例	190
一、试验设计	190
二、统计分析	190
第五节 主成分分析中的几个重要问题	197

一、主成分分析与其他多元分析的关系·····	197
二、相关矩阵的正定性问题·····	198
第八章 聚类分析	
第一节 何谓聚类分析·····	211
第二节 聚类分析的内容和方法·····	212
一、分类统计量·····	212
二、数据转换·····	215
三、系统聚类方法·····	217
第三节 聚类分析在水稻育种上的应用实例·····	227
一、研究目的·····	227
二、试验设计·····	228
三、统计分析·····	229
四、分析讨论·····	249
五、遗传距离预测水稻杂种优势的实际验证·····	250
第四节 多个数量性状杂交综合指数·····	251
一、杂交综合指数的估算·····	251
二、杂交综合指数与遗传距离的关系·····	253
三、杂交综合指数的生物学意义·····	254
第九章 判别分析	
第一节 二组判别·····	256
一、线性判别函数·····	256
二、判别与检验·····	262
第二节 多组判别·····	263
一、方法和原理·····	264
二、计算步骤·····	267
三、判别的正确性·····	269
四、辅助检验·····	269
第三节 逐步判别分析·····	270
一、逐步判别的理论和方法·····	270
二、逐步判别的计算步骤·····	274

第四节 判别分析在水稻育种上的应用实例	276
一、准备工作	276
二、逐步计算	277
三、判别分类	283
第十章 典型相关分析	
第一节 典型相关和典型变量	291
一、均数向量和协方差矩阵的分割	291
二、总体的典型相关和典型变量	292
三、样品的典型相关和典型变量	295
第二节 典型相关系数的显著性检验	297
第三节 典型相关分析的计算步骤	293
第四节 应用实例	300
第十一章 品种稳定性分析	
第一节 品种稳定性分析的理论	305
一、遗传型与环境互作	306
二、品种稳定性	307
第二节 品种稳定性测定的方法	308
一、Plaisted和Peterson方法	308
二、Finlay和Wilkinson方法	308
三、Eberhart和Rusell方法	309
四、Tai方法	309
五、测定稳定性的其他方法	309
第三节 稳定性参数在区试中的应用	310
一、田间试验	310
二、Eberhart品种稳定性参数的估算方法	310
三、Tai稳定性参数的估算	323
四、两种方法的比较	331
主要参考文献	333
附录 常用计算机程序	333

第一章 绪 论

第一节 水稻育种的历史和现状

植物育种学是农业科学的一个重要组成部分；是研究如何选育植物新品种的科学；是关于选育高产、优质、抗性强的新品种来适应特殊环境和耕作方法以满足人类粮食、果品、衣料、牲畜饲料的一门科学。植物育种实质上是指通过改进植物的遗传物质创造新的作物类型的过程。国外某些植物育种学家从生物进化的观点出发，把植物育种说成是作物进化的现行阶段，并认为它是按照对于野生和栽培植物群体的进化曾起作用的同样机制进行的。这个机制是在选择作用下，通过基因替代改变适应性，然后对分化出来的株系作某种程度的隔离。因此，植物育种家本身就是实用的进化论者。植物育种的目的在于改良植物的遗传物质，它在提高作物的生产力和品质方面有着巨大的作用。因此，世界各国都把作物育种列为农业试验研究单位最重要的任务之一。

水稻育种学是植物育种学的一个分支学科；是专门研究选育水稻新品种的科学。

水稻是我国主要的粮食作物，其产量约占全国粮食总产量的一半，故选育和推广水稻优良品种对促进我国水稻生产的发展，有着极其重要的作用。从中华人民共和国成立以来，水稻育种经历了50年代、60年代、70年代和80年代几个历史时期。50年代主要是对当时多种多样的地方品种进行收集、整理和选择利用，对其中丰产性和适应性较好的良种，迅速加以推广和普及，这些对

水稻生产曾起过积极作用。如江西省早籼南特号，湖南省中籼胜利籼，江苏省的中籼南京1号及晚粳老来青，广东早籼白谷糯及晚籼塘埔矮、溪南矮等。50年代后至60年代，在建立和巩固三级良种繁育体系的同时，系统育种和杂交育种方法相继蓬勃兴起，使水稻育种进入了一个新时期。这个时期的主要特点是矮化育种获得很大进展，培育了一批矮秆丰产良种。如广东的早籼良种矮脚南特，广西的矮仔占，用杂交育种法育成的广场矮、珍珠矮等。这批良种以矮秆、多穗、株型紧凑、丰产为主要特征，为我国粮食的稳产增产作出过贡献。60年代末70年代初，继杂交育种培育出一批矮秆丰产品种后，其他育种方法如辐射育种、单倍体育种（花药及花粉培养）、多倍体育种及水稻杂种优势利用逐渐开展，与此同时，对水稻数量性状遗传规律的探讨也在同步进行中。

在水稻杂种优势利用方面，经过广大农业科技人员的努力，特别是湖南、广西、江西及南方16个省科技人员的协同配合，1973年实现野败三系配套；1974年起在少数省示范推广后，很快在全国掀起了研究和推广杂交稻的热潮。截至1985年底，全国种植的4亿9千5百万亩水稻中，杂交稻种植面积约占 $\frac{1}{4}$ 。与籼型杂交稻推广的同时，辽宁、云南等省也积极开展粳型杂交稻的研究，选育出黎明A等不育系及C57及其衍生生物的许多恢复系，实行了粳三系配套并在生产上推广应用。从1976年至1984年，因推广杂交稻而累计增产的稻谷达350亿公斤。近几年来，杂交稻组合又有新的突破，在组合方面已由原有的南优、汕优、威优、四优（2号、3号、6号）及圭优等又发展到育成威优16、威优17、威优35、威优49、威优98和汕优直龙等20多个早中熟优质组合，突破了多年以来早而不优的局面，粳杂除东北外，江苏、浙江、安徽等省也在协作攻关。1986年9月，国际杂交水稻学术讨论会在湖南长沙召开，我国湖南省已成为全世界杂交稻的发源地和生产科研中心。杂交稻的创始人袁隆平被誉为“世界杂交稻之父”。最近湖北又

育成光敏核不育系，四川省育成大柱头不育系，我国杂交稻在生产、良种繁殖及科研方面，一直保持着世界领先地位。

从60年代末开始的水稻花药培养技术，70年代初获得单倍体植株成功后，应用这一先进技术已育成了一批花培品种，这是水稻育种科学技术中又一项研究成果。目前中国科学院遗传研究所用水稻花粉悬浮培养成花粉植株已获成功。近几年来，由于花培技术不断改进，诱导频率不断提高，使这一新的育种技术与常规的杂交育种方法密切结合，大大缩短了育种年限，提高了育种效率。如浙江农业大学用花药培养技术结合杂交育种，从IR26×农虎26回交一代中诱导出300多株花粉植株，从中筛选出既抗稻瘟病又抗白叶枯病的单209，而从单209群体中又发现了一株矮秆突变体，结果育成了单209矮这样一个优异品种。再者就是遗传研究所用AEC筛选出高蛋白花粉植株等。

80年代是生物技术突飞猛进的时代，随着新技术的发展，对水稻育种也产生了巨大的影响，国内开始把分子遗传、细胞遗传的最新成就，应用到水稻育种中来，已出现了可喜的苗头。如中国农科院作物所用外源DNA直接引入水稻获初步成功；武汉大学遗传研究室利用 $3n \times 2n$ 种子进行幼胚培养而产生 $2n+1$ 的三倍体植株等。

第二节 数量遗传学的历史和现状

数量遗传学是研究生物数量性状的遗传和变异的科学，由于所有作物的主要经济性状，如水稻的穗数、株高、千粒重，小麦的粒重、产量；棉花的纤维长度及产量等，均属于数量性状，因此了解作物数量性状的遗传和变异规律对生物进化的研究和把数量遗传学应用于动植物的育种均具有重要的意义。

数量遗传学虽然是从孟德尔古典遗传学的基础上发展而成的

一门科学，但它又与孟德尔遗传学有明显的区别。主要表现在以下三方面：其一，数量遗传学所研究的性状，是具有连续变异，能用数字表示，对环境条件较敏感的数量性状；而不是孟德尔所研究的豌豆红花、白花等质量性状。例如用一个大粒型水稻亲本和一个小粒型水稻亲本杂交，杂种一代(F_1)的表现介于两个亲本的中间型，杂种二代(F_2)以及后代分离出广泛连续的变异类型，因而形成连续变异分布。其二，在研究方法方面，由于杂交后代分离不可能观察到明确的比数，因此必须以“群体”为单位，即对大量个体进行分析研究，才能找出其遗传动态和规律，并且必须应用数理统计的方法，分析平均效应、方差、协方差等遗传参数，以发现数量性状的遗传规律。由此可知，数量遗传学包括两个重要部分，一部分是以“群体”为对象，研究“群体”的遗传动态和变异规律，这部分称为“群体遗传学”，第二部分是用数理统计的方法对数量性状的数据进行统计分析，找出其遗传变异的规律，这部分称“生统遗传学”或“数量遗传学”。一般所称的数量遗传学包括以上两部分。其三，在遗传机制方面，数量性状受多基因控制，基因与基因间的关系错综复杂，加之基因的表现与环境条件混杂在一起增加了问题的复杂性，故遗传机制的探讨还有待进一步深入研究。

关于数量遗传学的发展，早在1909年Nilsson Ehle对小麦粒色的遗传研究便提出了数量性状遗传的多基因假说；以后E. M. East (1910、1916)对烟草花冠长度的遗传研究和R. A. Emerson (1913)对玉米果穗长度的遗传研究都对数量遗传学的建立起了一定的作用。1918年R. A. Fisher发表了“根据孟德尔式遗传假设对亲子间相关性的研究”论文，同时Sewall Wright研究了在没有选择条件下的杂交和自交的遗传，并创造了通径系数，这些研究奠定了数量遗传学理论研究的基础。1948年，G. Malecot发表了他的名著《遗传数学》，著名的生统

遗传学家Mather和Jinks于1949年发表了“生统遗传学”，使数量遗传学初步形成一门独立学科。自1942年Sprague和Tatum提出了“一般配合力和特殊配合力”概念后，他们成功地把配合力测定应用于玉米优良自交系的选育，取得明显效果。1954年Jinks和Hayman应用配合力研究了烟草的数量性状的遗传。1956年Griffing对完全双列杂交配合力测定作了全面分析和研究。以后Gilbert(1958)和Curnow(1963)及Gardner和Eberhart(1966)对双列杂交的分析方法和条件提出了一些修正、补充和解释。关于遗传型与环境互作方差的估计R. E. Comstock(1964)R. W. Allard和A. D. Bradshaw曾作过研究、阐述和讨论；K. W. Finlay、G. W. Wilkinson和S. A. Eberhart、W. A. Russell(1966)及J. M. Perkins和J. L. Jinks(1968)、Tai(1971)等对品种稳定性问题均作过详细研究和讨论。在涉及同时研究多个性状的问题时Fisher在1936年便应用过判别函数来研究鸢尾花的种属关系；以后H. F. Smith将判别函数应用于育种；L. N. Hazel(1943)将这一方法发展为“选择指数法”应用于动物群体的个体选择。以后选择指数广泛在小麦、棉花、水稻、玉米、大豆等作物育种中加以应用。聚类分析是根据事物本身的性质进行分类的一种方法。它应用两种基本方法，一种是相似系数；另一种是在空间定义的距离。常用的距离有明考斯基距离和马氏距离。在这方面印度的B. R. Murty和M. I. Qadri(1966)和澳大利亚的G. M. Bhatt(1977)、日本的望月昇等都曾有过研究论述。

我国在数量遗传学的研究方面是较广泛而深入的。在动物数量遗传方面，以吴仲贤教授为首成立全国性的协作组进行了全面系统地研究，取得显著成果。在植物数量遗传学的研究方面，马育华、庄巧生、裴新澍、刘来福、毛盛贤等学者作了大量研究。近几年南京农业大学、华中农业大学、湖南农学院、四川农业大学、山东农业大学、安徽农学院、山西农业大学等校的硕士研究

生在植物数量遗传学的研究方面作了大量研究工作，某些领域已达到国际先进水平。

我省在水稻数量遗传的研究方面曾做过不少工作。早在1974年，赵伦一、黎洪模、徐静斐、丁超尘等便对水稻几个主要数量性状的遗传力进行过分析研究；1978年徐静斐、汪路应用不完全双列杂交方法测定了5个不育系和IR28不同株系间的一般配合力和特殊配合力；1980年徐静斐、李成荃等对50个籼稻、60个粳稻品种进行了8个性状的表型相关、遗传相关和环境相关及遗传进度的分析；1981年徐静斐、汪路应、赵安常、芮重庆对50个籼稻品种，李成荃、刘垂圩、昂盛福等对60个粳稻品种的7—9个数量性状的遗传距离（马氏距离）进行了系统测定，并进行聚类分析。还对遗传距离与 F_1 代杂种优势的相关性进行了测定。在国内外为遗传距离预测杂种优势进行了开拓性的研究。以后赵安常、芮重庆对水稻数量性状进行了完全双列杂交测定配合力及与遗传距离进行相关性研究；孙旭初、夏仲炎等对水稻株型、剑叶角度的数量遗传学的研究均取得可喜的结果。以上的结果使安徽省在水稻数量遗传的研究方面在国内外具有一定的影响。

第三节 植物育种的进展与数量遗传学的关系

数量遗传学的发展，一直是与植物育种同步进行的。应用的数量遗传学实际上就是植物育种学的理论基础。一个植物育种家的成败取决于三个因素：一是其掌握的育种群体中，遗传性变异的类型和数量；二是其掌握的基础理论，特别是数量遗传理论和有关育种技术的深度和广度；三是所采用的方法和选择技术的有效程度。而三个因素中最重要的是第二点。因为育种工作者没能掌握一整套育种的基础理论和技术，也就无从去创造出有效的具有遗传性变异的育种群体，并了解其出现的频率等。著名的

植物育种家斯帕雷格就是一个杰出的数量遗传学家。他在叙述美国玉米的育种进展时，曾这样说过“早期玉米育种进展缓慢的原因：一是由于没有遗传学的理论指导，不认识杂种优势的原理和产生优势的途径；二是田间比较试验不够精确，没有借助生物统计学的原理和方法，因而使杂种优势无法真实地加以评定。自从利用了遗传学和生物统计学后，美国玉米育种工作便起了翻天覆地的变化。”由此可知，植物育种与数量遗传学的关系是多么密切。正因为如此，所以在美国的一些著名大学的植物育种学的教学内容中包含着大量的数量遗传学内容。如北卡罗林娜大学作物学系的《植物育种学》大纲，包括十三章。其中第四章是遗传方差的估计、应用和类别；第五章是遗传力与选择效应；第六章是杂种优势与自交衰退；第七章异花授粉作物的选择程序，其内容包括轮回选择、一般配合力、特殊配合力等。明尼苏达大学农学系所开的植物育种学原理课程共有九章。其中第一章遗传参数的回顾；第二章遗传参数估计的统计复习；第三章异花授粉作物的遗传参数估计：包括玉米的一般交配设计、双列杂交设计和部分双列杂交设计；第四章自花授粉作物的遗传参数估计：包括马赛氏方差分析的回顾、亲子间的协方差、世代平均数分析等；第五章遗传型与环境互作及有关问题：包括品种稳定性分析的研究等；第六章关于遗传型相关和表型相关；第七章多性状的选择问题：包括选择指数等；第八章各种育种方式、程序的评价；第十章植物育种的通径系数分析。上述两个大学植物育种学讲授的内容基本上或大部分都是数量遗传学的内容。他们实质上是把植物育种学和植物数量遗传学完全融合在一起了。

第二章 数量遗传学的基本原理

第一节 群体的概念和群体的遗传组成

数量遗传学的特点是以群体而不是以个体为研究对象，是研究生物性状定量的而不是定性的遗传和变异，故在研究方法上与传统的“孟德尔遗传学”有所不同，但有些基本原理和孟德尔遗传学是一致的，所以说数量遗传学是在孟德尔遗传学的基础上进一步发展起来的。

一、群体的概念

数量遗传学既然以生物的群体作为研究对象，那么我们必须首先了解什么叫群体。一个群体是指享有一个共同基因库的一群能够互相交配繁殖的个体。有的书上又把它称之为孟德尔群体。植物生产是群体的生产，生产用的品种便是一个群体，如一个玉米的自交系，虽然占有的“基因库”较小，也可称为一个小的孟德尔群体。那么什么是基因库呢？因为基因存在于群体中，故基因库是指群体内能够相互交换的那些共同的基因，即群体中基因的总量称为“基因库”。

植物育种的目的是培育优良新品种，培育品种必须以某些品种群体为基础。植物育种所涉及的群体，从概念上讲基本有两种类型：一种是随机交配群体，另一种是自交群体。从理论上讲，在没有选择、迁移、突变和遗传漂变的条件下，随机交配群体的基因和基因型频率，到一定的世代可达到平衡状态。自交群体内实行严格的自交。在育种过程中由于选择及其他作用会使群体内