

相对遗传力理论与杂交育种

裴新澍 著



相对价格与进出口贸易



相对遗传力理论与 与杂交育种

裴新澍 著

湖南科学技术出版社

相对遗传力理论与杂交育种

裴新澍 著

责任编辑：熊穆葛

湖南科学技术出版社出版

(长沙市展览馆路14号)

湖南省新华书店发行 湖南省新华印刷一厂印刷

1983年7月第1版第1次印刷

开本：787×1092毫米 1/32 印张：7.375 字数：160,000

印数：1——3,400

统一书号：16204·112 定价：0.80元

257A85

目 录

前言	(1)
绪论	(4)
第一章 植物杂交育种	(16)
一、近年来植物杂交育种的成就	(16)
二、自花授粉植物育种的程序和方法	(18)
三、单杂交与复合杂交	(20)
四、自花授粉植物杂交育种中的两种主要方 式	(22)
五、混合选择法育种	(26)
六、轮回选择法育种	(28)
第二章 杂交亲本的选配原则	(31)
一、决定杂种性状的两个主要因素	(31)
二、亲本遗传性状与杂种表现的关系	(33)
三、亲本遗传传递力的相对强度或“相对遗 传力”与杂种表现的关系	(41)

第三章 相对遗传力理论 (46)

- 一、遗传传递力的分析..... (47)
- 二、根据亲本的两个指标估算杂种的性状值 (51)
- 三、杂种群体分离各世代平均值的变化..... (56)
- 四、杂种群体回交各代总平均值的变化..... (62)

第四章 杂种一代表现的显性与优势… (68)

- 一、显性与杂种优势的概念..... (68)
- 二、对于遗传学中两个学派关于杂种优势理论的分析和批判..... (70)
- 三、决定杂种性状显性和优势的遗传基础… (74)
- 四、对于杂种优势的估算和测定..... (89)

第五章 杂种群体的选择效果 (94)

- 一、在自然条件下选择的速度与特征..... (96)
- 二、有利于杂合体 (Aa) 的选择..... (101)
- 三、选择的性质与效果..... (103)
- 四、杂交组合的鉴定标准..... (117)

第六章 相对遗传力理论的检验与应用

(一) 杂交亲本与杂种一代实验结果的解释 (120)

- 一、相对遗传力理论的特点及其作用..... (120)

- 二、 F_1 表现的各种显性类型.....(123)
- 三、关于舞毒蛾和果蝇等杂种第一代雌雄性的表现.....(131)

第七章 相对遗传力理论的检验与应用

(二) 杂交中两种不同形式的遗传关系.....(136)

- 一、关于和差式的遗传资料.....(138)
- 二、关于乘积式的遗传资料.....(156)

第八章 相对遗传力理论的检验与应用

(三) 杂种群体各世代平均值的演变与分离(168)

- 一、杂种分离各世代平均值的变化与理论估算值的比较.....(168)
- 二、综合杂交(双杂交、三杂交)后代与回交后代的预测.....(187)
- 三、杂种后代分离的实质.....(191)

第九章 相对遗传力理论的检验与应用

(四) 植物雄性不育遗传的新解释(197)

- 一、从相对遗传力或亲缘关系指导水稻“三系”配套工作.....(197)

二、为什么三型学说不能指导实践·····	(200)
三、植物雄性不育一般是数量性状·····	(203)
四、产生雄性不育的原因·····	(206)
五、杂种后代的育性表现是相对遗传力相互 作用的结果·····	(210)
六、对于水稻“三系”配套新见解的实践检验	(215)
参考文献·····	(220)

前 言

我从1943年就开始研究相对遗传力理论。1944年写了一个提纲，到1948年才写成初稿。在解放初期，由于遗传学派的某些偏见，我的文章未能发表。1957年党公布了“百花齐放，百家争鸣”的方针后，我将初稿送交《农业学报》编辑部，也未能被采用。1960年我把初稿压缩并作了修改后又送《科学通报》编辑部。结果由于我提出的“相对遗传力理论”被认为“不符合国际上流行的传统观点”而退回了原稿。

为了掌握有关这方面的大量资料，1962—1963年，我到北京中国科学院遗传研究所和中国农业科学院进修了一年。在北京和天津等地查阅了有关杂交育种和遗传传递规律方面的大量文献。将原来文稿进行了整理和修改，充实了一些内容，送交《作物学报》编辑部。1963年在全国作物学会第二次讨论会上宣读。后来《作物学报》登出了我的文章。相继《遗传学集刊》又刊登了我的一篇系统论述相对遗传力理论的文章。这样，这个理论第一次与读者见面。

这两篇文章发表后不久，由于“文化大革命”的开始，我的观点在当时并没有引起学术界的注意。1974年《遗传学报》创刊，该刊编辑部向我征稿，我送去《论多基因学说》一文。由于某些专家的异议，未能发表。以后我又陆续送去三篇关于相对遗传力理论的推导和实践证明的文章，也没有登出。1976年《遗传学报》编辑部约我写一篇介绍相对遗传力理论的短文，我写了《相对遗传力理论与杂交育种》一文，很

快就发表了。不久，有一位同志在《遗传学报》上写了一篇反对我的观点的文章。从此，不少农业科学工作者给予了广泛的重视。我陆续收到了许多同志的来信，要我将相对遗传力理论的详细内容和实践上的应用写出来，以便交流。但是，这个愿望多年未能实现。

1964年，袁隆平同志发现了水稻不育株，并转育成为南广粘不育系（即C系统不育系）。这个不育系在全国各地进行了上万次的测交，都没有找到保持系，大家认为它是核不育。1970年李必湖同志在海南岛找到了野败不育株。以后湖南、江西、广西福建等地相继用野败不育株育成了不育系，并进行了大量测交，都找不到恢复系。有些人就认为它是细胞质不育。就这样，当时两个不育系都没有达到“三系”配套。因此，有些单位失去了信心，陆续下马了。在这种情况下，1971年袁隆平同志同我院从事水稻雄性不育研究工作的杨国兴同志来找我，要我参加这个科研工作，希望从理论上能够解决这个问题。从那时起我常同我院从事此项研究的杨国兴、贺翰林、陈清泉、胡锡金等小组成员进行讨论，并查阅了一些有关资料，认为希尔斯（1947）的三型学说不能指导水稻“三系”配套工作。要达到“三系”配套，只有根据水稻亲缘关系和生理是否协调的原则，在相对遗传力的基础上去找保持系和恢复系。1972年我写了一篇三万字的“讨论稿”，在小组会上通过，并在1972年10月全国水稻雄性不育研究协作会议上作了发言。“讨论稿”也印发给了到会代表，引起了部分同志的兴趣和支持。会议期间，广西农学院张先程同志认为我的观点与他的设想相吻合，会后他还和我作了详细交谈。他回校后，1972年冬，在海南岛冬繁期间，从亲缘关系方面着手，用一些与野败亲缘关系接近的低纬度水稻品种（包括国

际稻),作野败的测交种。1973年7月下旬他首先发现“国际24”是野败不育系的强恢复系,获得了“三系”配套。他用东南亚的品种做了大量组合,获得了许多杂交种子。1974年试种6亩田,平均亩产1,100斤以上,引起了广泛的重视。

1973年,我院杨国兴同志应用亲缘关系理论,找到了C系统不育系的保持系(南新不育系及其保持系)。其他几个单位也在同期找到了C系统的保持系。而且从1973年起,在相对遗传力理论的启示下,还人工创造了不少新的不育系,并很快得到了“三系”配套。

这些事实,说明从相对遗传力理论提出的亲缘关系学说,在水稻“三系”配套上起到了一定的指导作用;而且在其他一些作物上(如小麦、棉花)也得到了验证。“实践是检验真理的唯一标准”,说明相对遗传力理论能够与实践相结合,也能够指导实践。

但是,任何一个新生事物并不是很完善的,只有通过逐步的实践给以验证和发展,才能达到完善。由于本人的科学知识有限,缺点和错误难免,希望同志们给以批评指正。

裴新澍

1983年1月

绪 论

在本世纪的初年，从事质量性状遗传研究的孟德尔学派和从事数量性状遗传研究的统计学派展开了争论。一方面如哥尔登(F. Galton)和皮尔逊(K. Pearson)等认为只有不连续变异的质量性状才服从孟德尔原则，而表现连续变异的数量性状则不受孟德尔原则支配，对于这类性状的研究须采用统计学分析方法。反之，如伯特逊(W. Bateson)和第弗尼(H. Devries)等则认为数量性状不能遗传，它不能作为遗传学研究的对象。

(一)

事实证明，数量性状是能够遗传的，它对生物进化和育种实践都很重要，把它排斥在遗传学研究范围之外是不对的。因此，如何解决这两派理论的矛盾，就成为当时遗传学必须研究的课题。1909年尼尔逊·埃尔(Nilsson-Ehle)提出的多基因学说，可说对此作了基本的解决。多基因学说企图把孟德尔的遗传单位概念和两个遗传法则应用到数量性状的遗传，认为质量性状是由一对或几对主要基因所决定的，而数量性状是由无数对微效基因所决定的。

多基因学说认为决定数量性状的基因数目是很多的，而且还认为：(1) 各基因的效力虽然很微小，但其遗传动态则仍然服从孟德尔的遗传法则；(2) 各基因间只有累积作用，并无显性和隐性的区别；(3) 基因的作用方式可以是相加性

的或是倍加性的。

但是从现阶段来看，用多基因学说解释数量性状的遗传动态和规律，并不是没有问题的。多基因学说认为决定数量性状的基因数目很多，这样就不可避免地存在下述的一些问题：（1）决定一个性状的基因数目既然很多，而每个基因的行动又不能去追踪，它们的个别效应也就无从辨认出来。这样，我们怎能证明这些基因确实存在，而且还肯定它们是载于染色体上的一定位置呢？（2）基因的个别效应既然不能辨认出来，于是就不能不只从基因的总效应来分析问题，有时还只能考虑基因的相加效应，而把乘积性效应归入到不能控制的环境影响内。这就失去了客观事实的真实性，存在着严重的局限性和片面性。（3）生统遗传学所指的“遗传单位”并不和细胞遗传学的基因概念一致。据马塞（Mather, 1949）称：“有效的遗传单位因而只是在一个世代内有效的单位，并且即使在这个时期内，它很可能只是一个统计的而不是物理的单位”。（4）当决定一个性状的基因数量无穷增多时，其个别效应即趋近于无限的小，乃由不连续的值转化为连续值，也就是由分布的离散型转化为连续型。在此，作为分析单位的微粒概念就失去了它的意义。（5）生物体的遗传物质对性状表现的作用往往成复杂的“剂量效应”关系。我们可以直接从作用的数量和强度来进行测量，而无须假设什么微粒基因和统计单位，作为分析的基础。

最近莱斯等（Rice, T. B. 及 P. S. Carlson, 1975）指出：

“统计技术虽然对育种工作者用多基因系对于他们的育种规划和人工选择的效果的测量是一个适当的工具，但是对于遗传学家来说，却没有给他们揭露一个多基因系作用的机制的任何启示……。问题依然存在，这就是一个多基因系的分子

基础究竟是什么呢？多基因可能是一组尚未揭露的微小的或是修饰作用的基因，而这些基因本质上是可相互转化的单位；或者一个多基因系也可以就不是一个界线分明的遗传单位……。在自然群体内所看到的绝大多数相对性的变异并不是‘全有’或‘全无’的关系，而是由一个基因所编码的蛋白质的微小差异。这些能看到的生物化学上的差异，如酶（同功酶）的对性变异，大多数对生物的表现型是没有明显的效果的。”

因此，用多基因系统来解释数量性状的遗传必然就会遇到如下的一些困难：（1）杂种分离世代成连续变异，不能明确地分组，由各类基因型所控制的表现型因而就迷糊不清，无从探讨基因的遗传动态。所谓基因频率以及基因型频率也就不能从表现型频率推测出来，而只是一些假设值而已。（2）不能遗传的环境影响使各类型的表现更加模糊，以致遗传的和不遗传的性状混在一起，不能区别开来。（3）在多基因系统下，即使用孟德尔技术将各个微小的相近似的基因作用区别开来，但所费劳力和财力在一般实践用途上也是不许可的。（4）决定数量性状的微小基因不是“一对一”地与表现型差异相对应，因此，就不能从表现型的区别来认识个别基因的效应。（5）细胞里核酸和酶等物质分子内部的每一种结构变异，必然引起遗传物质同外部遗传性状联系间的格局发生变化；而每一种变化不可能就推测是某些界线分明的、独立的微粒作用的结果，等等。

多基因假说首先是从小麦籽粒颜色的遗传实验而建立起来的。小麦籽粒颜色是由三对累加基因所控制。普通小麦乃是异源六倍体，有三组接近的染色体组。因此，决定小麦籽粒颜色的三对基因可能是位于不同染色体组上的重叠基因。在二倍体植物或动物中，这种现象就难于理解。某些植物中

染色体数很少，而具有累积效应的基因却很多。这类遗传现象就不能用小麦籽粒颜色的遗传方式进行解释。

由此可见，我们如果仍然把微粒多基因作为分析数量性状的必然单位，那就会受到极严格的限制，以致不能看到数量性状遗传动态的实质。为此，作者认为在分析杂交亲本和后代的数量遗传关系时，可以无须假设微粒性遗传单位概念，而直接以亲本遗传物质基础产生的总效应所得遗传值或表现型值以及遗传传递力，就可以探讨杂交亲本遗传性状对杂种后代（一代或多代）的遗传传递规律。这样也就更能反映客观实际的真实面目。

我国育种工作者庄巧生等（1962）在论述遗传力的计算方法时指出：“遗传力的估算是以基因理论为基础的，当前对于遗传机制问题虽然还有很大争论，但从估算遗传力的方法来看（特别是变量分析法和回归法），实际只是在总变量中减去机误变量（即环境变量）或从系统的变量剔除系统 $\times$ 环境的连应变量，或通过上下代的亲子关系，估算可遗传的变异性”。

马育华（1974）指出：“……当前数量遗传学的理论尚不能解答一切育种方面的重要问题，这些理论尚不能为育种工作者所充分利用，深入追探其原因，有这两个方面：

‘一个可能原因是这些理论不是从育种实践中总结出来的，空洞的脱离实践的产物，由统计或遗传工作者推测出来的。

‘另一个可能的原因是由于人的认识过程中由特殊到一般，逐步了解其共同本质。但目前育种工作者对于数量遗传学的理论和方法应用于解决育种问题，尚未有深刻的认识；以及由于育种工作者对于这种理论不熟悉，从而就不能够用这一工具深入于具体事物。因而不能够将其提高、检验，修

正而深化和发展为有用的理论，以有利于育种的进展’”(《植物育种的数量遗传学基础》，油印本)。

所以，在数量遗传学中虽然仍以微粒基因作为分析的理论单位，但在育种实践上一般还是以基因的总效应（如遗传力、选择差、选择强度、遗传相关、回归和偏回归、选择指数、遗传进度，以及群体均数、变量和互变量等）来进行分析的。

(二)

数量性状和质量性状既然在表现上和性质上有区别，所以在研究方法上无疑也应当有所不同。在遗传学的研究中，应用数学或统计学分析有二种不同的方法：一种是关于间断性质量性状的分组计数法；一种是关于连续性数量性状的测量法。孟德尔用第一种方法（分组计数法）分析豌豆杂交的试验结果，获得了微粒基因概念和两个遗传法则，为现代遗传学奠定了基础。其后，不少学者根据多基因学说用孟德尔处理质量性状的方法分析数量性状，这显然是不恰当的。

质量性状表现为间断性，能够明确分组，统计不同组内的个体数，计算各组之间所占比例（即表现型频率），区别不同的基因频率及基因型频率，等等，都是数理统计向来处理离散型资料的常用方法。

在遗传学中，对于质量性状一般容易找出在不同交配系统下一个群体内各种基因和基因型的次数分布，还可以看出在连续世代内各种次数的变化情形。孟德尔首先应用离散型的概率原理和二项式分配，证明杂种不同分离世代各类型（表现型和基因型）的次数变化。这点对所有质量性状遗传的分离都是适合的。

但是这种方法对于数量性状就不适用了，它要采用测量法。由于数量性状成连续变异，不能明确地分组和归类，在数理统计中它是属于连续性范畴的，所以要用处理连续型资料的方法进行研究。如果还采用离散型的计数法，就不能很好地解决问题。

大家知道，微粒基因首先是从分析质量性状的遗传动态中推测出来的一个假定单位，可是在数量遗传学中，向来就以这种假定单位，或基因频率和基因型频率作为研究遗传动态的物质基础，这样它不但对质量性状的研究存在一定的局限性，而对数量性状的研究就显得更加困难了。因为我们不能从数量性状的分组，以不同频率来推测基因的存在和它的数量，也就无法从基因频率或基因型频率进行分析。所以对于数量性状就应当以长期育种实践和遗传试验结果为依据，对亲本和杂种的遗传性状进行测量，直接找出它们之间的数量关系，而无须以基因作为假设单位来进行遗传动态的研究。

事实上，基因型频率和基因频率都只能从表现型分组次数求得，这在质量性状是容易做到的；而数量性状既然不能从表现型的区别用分组方法（除非主观上人为地进行分组），计数不同组内的个体数，那么，我们又如何可能求出基因型频率和基因频率呢？所以在遗传学中向来也只能假定一些理论值而已。这种分析法实质上仍然属于处理质量性状的计数法，而不是对数量性状进行的测量法。

由此可见，由费雪、马塞提出的统计分析方法，并不是对杂交亲本和杂种所具数量性状的特征进行测量的。他们进行分析的基础则是一些假定的基因频率和基因平均效应等而已。不论基因本身，或它们的频率、效应以及变量等都是从一些假定值作为分析的基础，而不是从亲本或杂种的遗传性