专题譯文集

雜種優勢

（第二輯）

辽宁科学技术文献編譯委員会
中国农业科学院辽宁分院
沈 阳 农 学 院

杂 种 优 势（第二辑）

编译者：沈 阳 农 学 院 遗 传 教 研 组

出版者：辽 宁 科 学 技 术 情 报 研 究 所

印刷者：辽宁科学技术情报研究所印刷厂

发行者：辽 宁 科 学 技 术 情 报 研 究 所

1965年7月（内部发行）　　字数：144,000

编号：65—7　　工本费：0.70 元

說　　明

自从杂种优势論文选第一輯于1963年出版后，受到讀者們的欢迎。利用杂种优势是农业生产上的有效增产途径，讀者們要求对这方面的理論与实践有更多的了解，因此我室根据原訂計划，继續选譯了有关杂种优势的文献20篇，編成第二輯，供国內教学、科研与农业工作者参考。今后拟再絡續选譯出版。

这一輯包括譯自英文的七篇、俄文的九篇、日文的四篇，其中理論方面的有五篇、应用方面的有十五篇，涉及的作物有玉米、高粱、小麦、大麦、棉花、菸草及蕃茄等。

由于我們的水平有限，譯文錯誤之处，在所难免；选題与編輯等方面亦未尽妥善，尙希讀者批評指正。

沈阳农学院遗传育种教研室

1964，10，1

目　　录

杂种优势理論的几个数学問題

〔苏〕Н.В. Турбин, В.Я.Голодец, М.К.Шварц

在探讨有关杂种优势原因及其在作物栽培和畜牧业上的应用的遗传和育种研究中，势必要经常去分析杂种所继承性状的变数值，而这些性状，是在一组各种各样因素的影响下变化着的。组织在实验里的这些因素，仅仅是这个组或大或小的一部分。而且只有采用相应的数理统计理论和方法，才有可能正确布置实验，才能从数量上估计我们感兴趣的因素对变动性状的统计影响。在这方面，具有重大实践意义的是试验设计理论和变量分析。后者是著名的数学兼遗传学家R.费雪尔（R. Fisher）在20年代首先研究出来的，近来得到迅速的发展。

在杂种优势的研究中，由于这些方法的采用，反映在杂种有效性状的表型多样性上的杂种优势现象的各种遗传原因的作用，有可能从数量方面来阐明。这些方法，可以确定亲本系的一般和特殊配合力的变量，我们感兴趣的性状遗传力的大小、个别组成部分遗传变量的相对值、即影响杂种性状大小的变量，如累加效应、显性和上位性等。

赫泽尔(Hazel L.N)和卢诗(Lush S.L.)最先研究出根据几个性状（比如猪的育种试验）分析选择效率的统计方法，斯普莱格（Sprague, G.F.）及其助手对玉米一般和特殊配合力的统计分析，耶茨（Yates F.）和格利芬（Griffing B.）的成双异系杂交统计原理，科姆斯托克（Comstok R. E.）、罗宾生(Robinson H.E.)和哈维（Harvey P.H.)等人的研究，制订出有统计根据的相互选择方法，给杂种玉米选育中的一般和特殊配合力的更好研究，提供了可能性，所有这些研究者和某些其他人员的工作，都是很重要的。在这些工作中，提出了群体遗传学、生统遗传学、以及适合于有关杂种优势研究任务的遗传育种试验理论等思想的总结。可惜的是，杂种优势这方面的研究，在我们文献中还沒有得到充分的报导。此外，还应当指出，研究者所制订的杂种优势统计分析法，仍然过分复杂；在应用公式的符号和数学内容方面也有很大的分歧，这都需要加以验证和进一步精确化。

在杂种优势遗传原因和这种性状选择方法的数学（统计数）分析方面所得到的主要结果，本文将予以详述。这些资料的叙述，以及所引数字例子的说明，显然有可能对在自己研究中碰到类似问题的人有所帮助，并将促进对其所提出的方法的验证，以致进一步的发展和完善。

一、遗传群体的基本模式

当研究数量相当大的异花授粉群体时，采用哈德·温保(Hardy-Weinberg)定律：

$$p^2AA+2pqAa+q^2aa \quad (\text{I}.1)$$

是合适的，在这里 p 为群体内等位基因A的频率；q为等位基因a的频率；$p+q=1$。

这个公式的推理是比较简单的。例如，设$p=q=\frac{1}{2}$,则可以想象群体是个大的两性有机体群体，产生数目大致相等的两种配子：一些配子带有等位基因 A；另一些则为相应的 a。假使配子间以相等机率结合成结合子，则公式（Ⅰ.1）中$p=q=\frac{1}{2}$。显然这个公式（Ⅰ.1）是假定群体中不存在着近亲繁殖的。事实上还

有S.赖特（Wright S.）的更精确的公式

$$(p^2+Fpq)\,AA+2pq(1-F)Aa+(q^2+Fpq)aa \quad (\text{Ⅰ}.2)$$

这里F为所谓的近交系数。可是，为了简便起见，只考虑公式（Ⅰ.1）就够了。

设基因型AA，Aa和aa各有不同的性状表现，且也许可以从数量上加以测量（例如，玉米种子或番茄的维生素含量），则群体每个基因型的特点，可以用几个数字来说明，或者利用代数符号，列成下表：

基因型	频率	基因型值
AA	p^2	d
Aa	2pq	h
aa	q^2	r

在这种情况下，为了使研讨简化，不打算考虑环境对性状的影响。从上表可以看出，整个群体的这个性状的平均值为：

$$\mu=p^2d+2pqh+q^2r$$

这个性状的基因型值与相对平均值的差，可用下列方式表示：

AA $d-\mu=i$，Aa $h-\mu=j$，aa $r-\mu=k$，

而且 $p^2i+2pqj+q^2k=0$ （Ⅰ.3）

设i，j和k的近似值为：

$$i\approx 2\alpha,\quad J\approx\alpha+\beta,\quad k\approx 2\beta, \quad (\text{Ⅰ}.4)$$

则α 就相当于等位基因A，而β 就相当于等位基因 a。2α，$\alpha+\beta$，2β分别相当于基因型AA，Aa，aa，即杂合体的数值是两个纯合体的平均数。这种效应，叫做累加效应。

下列几个数字的差，自然就应当認为是显性的结果：

$$i-2\alpha,\quad j-\alpha-\beta,\quad k-2\beta \quad (\text{Ⅰ}.5)$$

α和β的值，应当取最大的并应当使下式为最小：

$$Q=p^2(i-2\alpha)^2+2pq(j-\alpha-\beta)^2+$$
$$+q^2\cdot(k-2\beta)^2$$

限定α和β值的这种方法，是大家熟悉的统计上的最小二乘法。由Q 取α和β的偏导数，并使其等于0，则得正规方程：

$$\frac{1}{2}\ \frac{\partial Q}{\partial\alpha}=0 \qquad \frac{1}{2}\ \frac{\partial Q}{\partial\beta}=0$$

或者

$$2p^2(i-2\alpha)+2pq(j-\alpha-\beta)=0,$$
$$2pq(j-\alpha-\beta)+2q^2(k-2\beta)=0$$

解方程，得$\alpha=pi+qj$，

$$\beta=pj+qk \quad (\text{Ⅰ}.6)$$

把等位基因a换成A的效应为：

$$\alpha-\beta=(pi+qj)-(pj+qk)$$
$$=p(i-j)-q(j-k)$$

在遗传育种研究的许多情况下，实际上特别重要的是，从所研究的数量性状总变异中，把基因累加效应所引起的变异部分划分出来。而把累加遗传变量确定为σ_A^2，是适合我们需要的简化模式。按照统计上计算变量的一般法则，可以把它计算出来；由下列等式即可求得：

$$\sigma_A^2=2pq(\alpha-\beta)^2=2pq[p(i-j)-q(j-k)]^2$$

为了确定群体中什么样的变异部分是由基因的显性效应所引起的，可以指定显性变量为σ_D^2 （=Q）

$$\text{而}\sigma_D^2=p^2(i-2\alpha)^2+2pq(j-\alpha-\beta)^2+$$
$$q^2(k-2\beta)$$

把已求出的$\alpha=pi+qj$和$\beta=pj-qk$的值代入这个公式，即可求得

$$\sigma_D^2=(pi+qk)^2$$

$$\begin{aligned}\text{而}pi+qk&=(p^2+pq)i+(pq+q^2)k\\&=p^2i+pqi+pqk+q^2k\\&=pqi+pqk+(p^2i+q^2k)\\&=pqi+pqk-2pqj\\&=pq(i-2j+k)\end{aligned}$$

其中$p^2i+q^2k=-2pqj$（根据公式Ⅰ.3）

因此，$\sigma_D^2=p^2q^2(i-2j+k)^2$ （Ⅰ.7）

群体的总基因型变量为：

$$\sigma^2_G=p^2i^2+2pqj^2+q^2k^2$$

不难验证，$\sigma^2_G=\sigma^2_A+\sigma^2_D$ （Ⅰ.8）

这个公式说明，群体中个体的基因型值，可用符号由下式表示：

$$G=A+D \quad (\text{Ⅰ}.9)$$

这里A＝基因的平均效应；D＝显性效应与该效应的差。

下面再谈谈某些特殊群体的变量成分的确定。设基因型 AA，Aa，aa 的基因型值分别

为a，a，b，即在完全显性情况下的值。则

$$\sigma^2_A=2pq[p(a-a)+q(a-b)]^2$$
$$=2pq^2(a-b)^2$$
$$\sigma^2_D=p^2q^2(a-2a-b)^2=p^2q^2(a-b)^2$$

假使d∠h，r∠h，即杂合体的基因型值超过了两个纯合体的，则这种情况就叫做"超显性"。设r＝0，则得

$$\sigma^2_A=2pq[p(d-h)+qh]^2$$
$$\sigma^2_D=p^2q^2(d-2h)^2$$

我们所研讨的是最简单的情况，即只考虑了一个位点的两个等位基因。总的情况，R．费雪尔曾研究过，而完善的说明可以参考O．堪普索纳（O.kempthorne）的著作。

这个模式，已在某些育种任务上采用。例如，科姆斯脱克（Comstock R.E.），罗宾生（Robinson H.E.）和哈维（Harvey P.H.）在研究相互轮迴选择的最大可能性和速度时，就曾应用过。

二、遗 传 力

遗传力的定义 在研讨基本遗传群体的模式时，沒有考虑环境对性状的影响。事实上，动植物的每个观察性状，是基因型和环境的复杂相互影响的表型结果。当基因型和环境的效应是累加关系时，这种相互作用的研究就最简单。这可用下列符号表示：

$$P=G+E \qquad (\text{Ⅱ}.1)$$

这里，P为表型值；G为基因型值；E为环境的总值。

但必须尽可能地把环境对可比较的基因型的作用弄得一致，例如在把作物栽培于田间的布置试验中，把具有一定相应基因型的供试作物，随机地分配在试区内，就能够达到这一点。

为了使试验结构最紧凑和便于统计处理，一般都采用随机区组法。

根据（Ⅱ.1）的推测，应当有下列关系：

$$\sigma^2_P=\sigma^2_G+\sigma^2_E \qquad (\text{Ⅱ}.2)$$

这里，σ^2_P为总（表型的）观察变量；σ^2_G为遗传差异引起的变量；σ^2_E为环境差异所引起的变量。

于是芦诗建议以下列公式来表明遗传力的关系：

$$\frac{\sigma^2_G}{\sigma^2_G+\sigma^2_E} \qquad (\text{Ⅱ}.3)$$

这是大家在遗传文献中所熟悉的广义遗传力，反映出性状随材料的遗传差异而变化的程度。如果这个比例接近于1，则性状高度遗传，如果趋近于0，则环境对性状变异的影响占了绝对优势。这个广义的遗传力定义，包括了所有的遗传效应，不能完全使研究者满意。

罗宾生，科姆斯脱克和哈维给遗传力下的定义是"累加遗传变量在总变量中所占的百分数"，即

$$h=\frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_P}=\frac{\sigma^1_A}{\sigma^2_A+\sigma^2_D+\sigma^2_E} \qquad (\text{Ⅱ}.4)$$

因为在上位性不存在的情况下，$\sigma^2_G=\sigma^2_A+\sigma^2_D$。这个定义的意义在于，累加变异基本上是等位基因的特性，而显性和上位性是基因型的特性。那么，既然所选亲本是以等位基因的单倍组（基因组）参加下代基因型的建立，上位性的组合，以及显性，在形成配子时都要发生分离，而以新的方式重新结合到下一代的基因型里去。因此，仅由于自己的特殊基因型（等位基因的特殊组合）的显性和上位性效应，而不由于累加值，使得超过了群体基因型的平均数的亲本，实质上不可能促进入选后代的完善。（有关问题更详细情况，可参考Lerner I.M.著的"选择的遗传基础"1958年纽约出版）。

罗宾生，科姆斯脱克和哈维确定玉米遗传力的试验 确定植物性状遗传力的第一个试验，是罗宾生等人进行的，其中研究了玉米的遗传力和显性程度。所用材料为三个单交种，$CI_{21}\times NC_7$，$NC_{16}\times NC_{18}$，$NC_{34}\times NC_{45}$，且自交系均进行过10年以上的自交。其中每个杂种的F_2群体，均种成7行区组，重复三次。每个F_2群体内，均进行双亲本杂交。每个7行区组的中行植株，用作姊妹（同胞）交的父本，与相邻每侧的三棵植株授粉。同时在取用授粉植株时，不加选择。母本植株的种子，然后于来年种下，作为F_3代测验之用。

预定每株父本与4株母本杂交；为了改善结实情况，曾进行重复授粉，因为打算测定产量。只有每株上部果穗用手授粉，其余均自由授粉。

甚至重复授过粉的某些双亲本杂种，所产生种子数量，仍不够后代测验的需要。为了使材料可能多点，也采用了一些以一株父本与三株母本授粉的双亲本杂种。

所研究的性状，有以下几种：株高、穗位、苞叶大小、果穗数、叶数、穗长、穗直径和产量。双亲本杂种的F_3代种一小区，宽两行、长10穴。小区曾按30小区和32小区一区组分成两类。每个32小区的区组，设有两个重复，每重复包含4个父本植株的16个后代，即每株父本4个后代。30小区的区组，也设有两个重复，每重复包含5个父本的15个后代，即每株父本3个后代。每区组内布置的试圃，其父本均与上代并列着。区组内杂种的分类，可用下列表解（表1）来说明：

后代测验区组排列表解　　表1

父本组							
4个双亲本的杂种				3个双亲本的杂种			
重复Ⅰ		重复Ⅱ		重复Ⅰ		重复Ⅱ	
亲本				亲本			
父本	母本	父本	母本	父本	母本	父本	母本
1	1 2 3 4	1	1 2 3 4	1	1 2 3	1	1 2 3
2	5 6 7 8	2	5 6 7 8	2	4 5 6	2	4 5 6
3	9 10 11 12	3	9 10 11 12	3	7 8 9	3	7 8 9
4	13 14 15 16	4	13 14 15 16	4	10 11 12	4	10 11 12
				5	13 14 15	5	13 14 15

杂种 $CI_{21} \times NC_7$ 的每组区组数加小区数列于下面：

	区组	小区
4个双亲本的杂种组	12	384
3个双亲本的杂种组	4	120

按照与F_2小区同样的特点，取得F_3小区的资料。在够10株的小区，则一小区以10株平均，否则以仅有的株数计算。

收获时，F_2代亲本果穗，干燥到含水量达10%。而F_3果穗的水分则到收获时达145%。三个杂种的平均产量，分别为每公顷62.7，68.6，62.7英斗。

统计分析法　遗传力的估计，曾采用F_3的资料分析和子代对亲代的迴归来计算。先分析一下按公式（Ⅱ.4）估计遗传力。采用下列符号：

E_p为区组内小区间环境引起的偏差；

E_w为小区内植株间环境引起的偏差；

A为全同胞（具有共同亲本的姊妹植株）间的基因型变量；

F为材料差异引起的父本半同胞间的附加变量；

M为父本差异引起的随机选定后代间的偏差；

k为小区植株平均数（k＝9.39）

根据群体遗传学应当得

$$A=\frac{1}{2}\sigma_A^2+\frac{3}{4}\sigma_D^2 \qquad (Ⅱ.5)$$

$$F=\frac{1}{4}\sigma_A^2+\frac{1}{4}\sigma_D^2 \qquad (Ⅱ.6)$$

此外，科姆斯脱克和罗宾生指出，当杂交系统由这种方式构成时，则变量的父本成分等于累加遗传变量的$\frac{1}{4}$，即$\frac{1}{4}\sigma_A^2$。

根据（Ⅱ.4）公式，应当得总表型变量

$$\sigma_P^2=\sigma_A^2+\sigma_D^2+\sigma_E^2$$

在这里，环境引起的总变量σ_E^2应当是

$$\sigma_E^2=E_P+E_W$$

而根据（Ⅱ.5）公式和（Ⅱ.6）公式应得出

$$\sigma_A^2+\sigma_D^2=A+F+M$$

因此，总变量为

$$\sigma^2 = E_P + E_W + A + F + M$$
$$= k\left(\frac{E_W + A}{k}\right) + E_P + F + M \quad (\text{I}.7)$$

遗传力在这里可以按下式确定

$$h = \frac{\sigma_A^2}{\sigma^2} = \frac{4M}{k\left(\frac{E_W + A}{k}\right) + E_P + F + M} \quad (\text{I}.8)$$

$\frac{E_W + A}{k}$值，罗宾生等把它叫做"小区植株"值，由下述方式确定。从大的每12个小区的植株个体数据求得变量，表示一小区植株间的变异。因为一小区的所有植株是全同胞，所以这个变量是$E_W + A$的估值。

再以一小区株数(k)除所求得的估值，即以平均数9.39去除，则得$\frac{E_W + A}{k} = 0.0017$产量数。

为了确定遗传力，还应当求出E_P，F和M的值。这可以根据表2所列的标准离差分析表来进行。其中F后代的数据，曾以类似表列次序，分成几个组，以便易于分析。所求得的值，能满足随机区组设计中所运用的技术要求。

从表2可以看出，为了求E_P值，应当从公共误差（$\frac{E_W + A}{k} + E_P$）中减去"小区植株"值（$\frac{E_W + A}{k}$）；于是得 $E_P = 0.0033 - 0.0017 = 0.0016$

估计玉米遗传力和显性程度的变量成分的变量分析 (Cl21×NC7的产量，每小区磅数) **表2**

变量来源	4株组 自由度	4株组 均方	3株组 自由度	3株组 均方	总共 自由度	总共 均方	变量成分
区组	11	0.0153	3	0.0083	14	0.0138	
区組內重复	12	0.0063	4	0.0040	16	0.0057	
区組內父本	36	0.0167	16	0.0291	52	0.0205	$\frac{E_W + A}{K} + E_P + k'F + k''M$
父本区組內的母本	144	0.0069	40	0.0152	184	0.0087	$\frac{E_W + A}{K} + E_P + k'F$
公共机误	178	0.00313	56	0.0037	234	0.0033	$\frac{E_W + A}{K} + E_P$
总計	381		119		500		
小区株数					250	0.0017	$\frac{E_W + A}{K}$

注 K'为相当于一个母本植株的小区数，等于2； K''为每株父本两侧的母本植株数，等于3.69×2=7.38

然后用类似的方法求F和M，注意已知$k' = 2, k'' = 7.38$；所求得之值为：

$$F = 0.0027 \qquad M = 0.0016$$

于是，已能按公式(I.8)确定遗传力为：

$$h = \frac{4M}{k\left(\frac{E_W + A}{k}\right) + E_P + F + M}$$

$$= \frac{4 \times 0.0016}{9.39 \times 0.0017 + 0.0016 + 0.0027 + 0.0016}$$

$$= 0.296$$

所求得的遗传力的数值说明，双亲本杂种产量变异的重要部分，是由遗传差异决定的，而且丰产育种应当是有效的。

著者们按照同样的方式，确定了其他供试

性状的遗传力，如株高，穗位，苞叶大小，穗数等。应当指出，遗传力的知识可以判断这些性状的选择效果。

在一代中预期得到改良的是“选择差”的能遗传部分。所谓选择差，就是选留材料的平均数与供选群体平均数的差。如果用符号 $S\sqrt{\sigma^2{}_P}$ 表示选择差，用 $\sigma^2{}_A/\sigma^2{}_P$ 表示遗传力，则一代中的预期遗传进展（改进）可以下式表示：

$$S\sqrt{\sigma_P^2}\ \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}=S\ \frac{\sigma_A^2}{\sqrt{\sigma_P^2}} \qquad (\text{I}.9)$$

在这里，S表示以标准$\sqrt{\sigma^2}$为单位的选择差；σ_A^2和σ_P^2同前面一样，分别为变量的累加成分和总变量（也可以用选留材料表型平均数与以绝对单位×一×表示的群体平均数之差代替 $S\sqrt{\sigma_P^2}$）。

著者们从$CI_{21}\times NC_7$中选出5%的最好双亲杂种，计算一代中提高产量的数量。可能的改进等于16%。这个数字，比玉米实际选择中所知道的要略微高些，显然这是由于这里所研究的是杂种，而其他选种家所注意的是自由授粉的品种。

芦诗还提出过别的估计遗传力的方法，即遗传力是用亲子迴归系数的2倍来计算。而罗宾生等用子代与母本的迴归和子代与父本的迴归来估计遗传力。以这些方式得到的三个估值，曾加以结合估计，以便分析比较玉米不同性状的遗传力。

瓦纳尔（Warner J.N.）估计遗传力的方法

罗宾生，科姆斯脱克和芦诗等人所提出的估计遗传力的方式的特点，就是方法复杂。在确定性状遗传力的许多实际重要情况中，可以利用瓦纳尔所提出的方法，这个方法计算起来比较简单容易。完全是根据F_2与两个回交一代（F_1 分别与两个自交亲本杂交）B_1 和B_2的比较来估计遗传力的。这个方法的优点之一，就是使育种家能判断早代对一定性状的选择效率。确定遗传力时，要求出F_2群体的表型变量和与每一亲本回交群体（B_1，B_2）的表型变量总数。在不存在上位性的情况下，这些变量将等于下列理论计算值：

$$V_{F2}=\frac{1}{2}\sigma_A^2+\frac{1}{4}\sigma_D^2+\sigma_e^2$$

$$V_{B1}+V_{B2}=\frac{1}{2}\sigma_A^2+\frac{1}{2}\sigma_D^2+2\sigma_e^2$$

这里的V_{F2}，V_{B1}和V_{B2}为三个分析群体的表型变量；$\sigma^2{}_A$和$\sigma^2{}_D$为取得该自交系的群体总变量的累加和显性部分；δ_e^2为环境引起的变量成分。

如果所有三个群体F_2，B_1和B_2都栽培在同样的环境条件下，这用随机区组法布置试验可以作到，则自然可以推断所有这三个群体的$\sigma^2{}_e$成分是一样的。那么，使V_{F2}用2乘，并从2 V_{F2}中减去$V_{B1}+V_{B2}$，则得

$$2V_{F2}-(V_{B1}+V_{B2})=\frac{1}{2}\sigma_A^2$$

瓦纳尔提出下列比例作为遗传力的估值：

$$\frac{\frac{1}{2}\sigma_A^2}{V_{F2}}=\frac{\frac{1}{2}\sigma_A^2}{\frac{1}{2}\ \sigma_A^2+\frac{1}{4}\sigma_D^2+\sigma_e^2} \qquad (\text{I}\ 10)$$

著者曾应用此法估计玉米两个自交系杂种一系列性状的遗传力。两个自交系，及其F_1，F_2和F_1与每一亲本的回交一代，构成6个群体，其中个别植株，曾作为说明统计技术的生物学资料来源来分析。同时为了估计遗传力，只利用了F_2和回交后代，其余群体种着作比较用。亲本自交系A158的特点是：穗长，直径较小，穗粒行数少；另一亲本w_9则穗相当短，穗直径大，行数多。试验设计是随机区组，12个重复，并使由重复、遗传群体、重复与群体间的连应、以及重复和群体内植株间的差异等所引起的变异，均匀地分布。以单个植株（而不是小区）指标作为变量。试验中均包含有350株A158，290株W_9，350株F_1，两回交组合各670株，1280株F_2。所分析性状有粒行数、穗直径 穗轴直径、粒长、穗长、每行粒数、总粒数、种子产量、粒重、果穗开花日期等。

统计分析手续包括计算每个群体数据的平均数和变量。在7个群体的10个性状中，每一性状的总变量均列于表3。

遗传力估値的计算，可以利用表3的资料来说明。例如，就行数来说，有下列各数：

$$F_2 \qquad \frac{1}{2}\sigma_A^2+\frac{1}{4}\sigma_D^2+\sigma_e^2=0.00277$$

$$2F_2 \qquad \sigma_A^2+\frac{1}{2}\sigma_D^2+2\sigma_e^2=0.00554$$

$$B_1+B_2 \qquad \frac{1}{2}\sigma_A^2+\frac{1}{2}\sigma_D^2+2\sigma_e^2=0.00399$$

$$2F_2-(B_1+B_2)=\frac{1}{2}\sigma_A^2=0.00155$$

$$\text{遗传力}=\frac{\frac{1}{2}\sigma_A^2}{V_{F2}}=\frac{0.00155}{0.00277}=0.56$$

瓦纳尔所得到的估値，与罗宾生等所得到的是一致的。

玉米两个自交系杂种10个性状的变量和遗传力估値　　表3

性　　状	A158	F_1	W_9	B_{CA158}	B_{CW9}	F_2	遺传力估値
行　　数	0.00155	0.00118	0.00168	0.00187	0.00212	0.00277	0.56
穗直径（毫米）	0.000179	0.000181	0.000330	0.000458	0.000484	0.000721	0.69
穗軸直径（毫米）	1.4710	1.9360	3.3418	3.5649	3.3655	4.5627	0.48
粒　长（毫米）	1.5575	1.6993	2.0575	2.6538	3.1233	3.7103	0.44
穗　长（毫米）	151.65	129.95	153.00	281.04	228.67	303.09	0.32
每行粒数	15.68	9.82	17.85	20.43	21.12	25.26	0.36
籽粒总数	5589	4645	6657	7517	9009	10355	0.40
籽粒产量（毫克）	143.35	234.63	236.91	380.97	434.18	474.48	0.29
籽粒重（毫克）	526	397	655	759	785	899	0.28
果穗开花期	2.558	1.847	2.708	4.127	3.860	4.755	0.32

有关遗传力问题理论的深入讨论，可参考勒纳（Lerner I.M.）的著作，而遗传力在作物育种中应用的整套文献，在海斯（Hayes H.K.）的“作物育种法”一书中可以找到。最近，还研究出一种从分析轮交系统估计遗传力的方法。达尼尔（Daniel L.）和瓦罗奇（Varoczy E.）曾用这种方法估计过甜玉米品种各种性状的遗传力。

三、成双异系杂交法中的一般配合力和特殊配合力

一般和特殊配合力　另一重要问题，是轮变中的一般和特殊配合力的解释。最先作这种解释的是斯普莱格（Sprague G.F.）和塔图姆（Tatum L.A.）。这些著者给自己提出的任务，是要阐明自交过程早阶段测验自交系时，一般和特殊配合力的相对重要性如何，也要阐明什么样的基因效应与选择一般和特殊配合力有关。

他们给“一般配合力”（下面将用g.c.a.表示）这个名词下的定义是，自交系在杂交组合中的平均值。而“特殊配合”（s.c.a.）这个名词，则用来表示一定组合的表现，比根据供试自交系的平均值可能得到的希望值大或小的情况。

在某些试验中，如果开始用来测验的自交系是经过一般配合力的选择的，则对它们所测得的一般配合力和特殊配合力的变异（即变量σ_g^2和σ_s^2），可能σ_g^2小于σ_s^2。在另一方面，如果所测验的自交系沒有事先进行一般配合力的选择，则刚好相反，大多数自交系的σ_g^2大于σ_s^2。从这里可以得出两点结论：对于已进行过一般配合力选择的材料，应当还进行特殊

配合力的选择；而对于未经一般配合力选择的自交系，则进行一般配合力的选择比特殊配合力的选择重要得多。此外，从试验也可以了解到一般配合力的选择和特殊配合力的选择之间，是相对独立的。

因此，试验结果是符合于斯普莱格和塔图姆的最初假说的，即一般配合力是由基因的累加效应所决定的，而特殊配合力则是显性、上位性、以及基因与外界环境条件的相互作用的结果。因此，σ_g^2和σ_s^2就相当于总变量的累加和显性成分。

由于斯普莱格和塔图姆的报告中沒有谈到其他的结论，因此应当指出，他们对配合力的解释，可以列成一个用成双异系杂交法鑑定自交系的数学模式。最近，这种模式在遗传学文献中得到广泛的讨论。在格利芬（Griffing B.）的报告中，有更详细的说明。

成双异系杂交法　在这种杂交情况下，先选定P个自交系，然后在其中进行所有可能的杂交。用这种方法所能得到的最多组合数为P^2个。为了方便起见，可以把这些组合的资料列成一个P×P的表，其中Xij为i个自交系的平均值；x_{ij}为用i个自交系与j个自交系杂交所得的F_1的平均值；x_{ij}则为其反交的结果。因此，P^2个组合，可以分成几类：P为亲本自交系类，$\frac{1}{2}P(P-1)$为F_1杂种组，$\frac{1}{2}P(P-1)$为其反交。在这个结果中，有4种可能的实验方法：1)为测验中包括所有的杂交（组合总数为P^2个）；2)为测验中包括亲本和一组反交〔组合总数为$P+\frac{1}{2}P(P-1)=\frac{1}{2}P(P+1)$〕；3)为测验中包括所有的杂种，而不包括亲本〔组合总数为$P(P-1)$〕；4)只包括一组反交〔组合总数为$\frac{1}{2}P(P-1)$〕。每个方法都要求不同形式的分析。

关于供测材料的本性，必须划分为两种情况，(a)当亲本系是从需要加以论证的某些群体中随机取来的，(b)当亲本系是有意挑选而不能看作随机取来的。

这两种假设使得产生不同的鑑定方法，以及测验配合力效应的不同假说。因此，在上面提到的四种方法中的每一种內，可以把数学模式Ⅱ和Ⅰ，分别看作相当于两种情况。

数学模式　以下的全部分析，只涉及试验布置的一个方案，即随机区组方案。假设有a个品种，其中每个都随机放在b个组区中的一个里，且在ab个小区的一个小区中有c个个体。

因此，可假定ijkl个观察数的数学模式于下：

$x_{ijkl}=u+v_{ij}+b_k+(bv)_{ijk}+l_{ijkl}$在这里，u为群体效应的平均数；$v_{ij}$为ij个基因型的效应；$b_k$为k个区组效应；$(bv)_{ijk}$为ij个基因型与k个区组间的连应；$l_{ijkl}$为属于ijkl个基因型的环境效应。这与斯普莱格和塔图姆的解释是一致的，

$$v_{ij}=g_i+g_j+S_{ij}$$

这适用于沒有反交效应的成双异系杂交情况，以及

$$v_{ij}=g_i+g_j+S_{ij}+r_{ij}$$

这属于有反交效应的情况。在这两个等式中，gi为i个亲本的一般配合力；S_{ij}为i个亲本与j个杂交时的特殊配合力，而r_{ij}则为i个亲本与j个的反交效应。

在模式Ⅰ的情况下認为，试验变员和区组的效应是固定的。试验材料看作是应当加以论断的群体。试验目的，是在用亲本作测验种的情况下，比较亲本本身的配合力，以及确定丰产组合。特别希望估计出配合能力的效应，并计算出亲本间差异的相应标准误差。为此，我们假定，L_{ijkl}是正态分布的，其平均数为0，变量为σ_e^2。

在模式Ⅱ中，品种和区组的效应，是随机变换的，即亲本群体的估值，是从某些亲本群体中随机取样计算得到的。但应当肯定一下，不是把单个系作为样本。对我们特别重要的是亲本群体总变量的遗传成分和环境所引起的成

分。这些估值的知识，有可能确定亲本群体性状的遗传力。我们認为：格式成分是正态分布的（u除外），平均数为0，变量为$\sigma^2\theta$，这里θ = b，g，s或r。

统计分析 假设把四种成双异系杂交方法中的一种用来取得试验材料，试验村料的种植采用随机区组法，同时在ab个小区的每一个中，有a个品种（基因型），b个区组和c个观察数。

统计分析的第一步，是检查基因型之间的差异。用作模式1的测验比率是：

$$F_{[(a-1),\ m]}=\frac{M_v}{M_e}$$

这里的（a－1）和m是分子和分母的自由度；F是比率，而Mv和Me则分别为随机区组分析中的品种（杂种）和误差的均方（表4）。

模式Ⅱ的比率则用下式

$$F_{[(a-1)\cdot(a-1)(b-1)]}=\frac{M_v}{M_{bv}}$$

这里的M_{bv}，相当于品种×区组连应的均方（表4）。如果比率相当大，则解说假设被否定，并且可以推断基因型差异是存在的。

提供模式一和二期望均方的随机区组变量分析 表4

变异来源	自由度	均方	期望均方	
			模式 I	模式 Ⅱ
品种	a－1	M_v	$\sigma_e^2+bc\Phi(v)$	$\sigma_e^2+c\sigma_{bv}^2+bc\sigma_v^2$
区組	b－1	M_b	$\sigma_e^2+ac\Phi(b)$	$\sigma_e^2+c\sigma_{bv}^2+ac\sigma_b^2$
品种×区組	(a－1)(b－1)	M_{bv}	$\sigma_e^2+c\Phi_1(bv)$	$\sigma_e^2+c\sigma_{bv}^2$
誤差	ab(c－1)	M_e	σ_e^2	σ_e^2

这里的$\Phi(v)=\frac{1}{a-1}\sum_i v_i^2$；

$$\Phi(b)=\frac{1}{b-1}\sum_k b_k^2;$$

$$\Phi_1(bv)=\frac{1}{(a-1)(b-1)}\sum_{i<jk}\sum\sum(bv)_{ijk}^2$$

因为在绝大多数配合力的分析中，利用的只是入选自交系组，注意力集中在F_1的价值，所以使用最普遍的是方法三和四。在这两个方法中，除了亲本外，是符合上述分类的。例如，如果配合力分析是用来确定适合自交系，以便把它们配制成综合品种，则应用方法一和二更合适。

下面再谈谈方法三和四。

试验方法三（一组F_1，包括反交，亲本除外） 这个方法令杂种的遗传差异为a＝P（P－1），并把它完全填到一个P次数均方表中，删去主对角线。其变量分析列于表5。

先研究一下相当于方法一的情况。分析配合力的这种数学格式，应是：

$$X_{ij}=u+g_i+g_j+S_{ij}+r_{ij}+\frac{1}{bc}\sum_k\sum_l e_{ijkl}\quad\begin{cases}i,j=1,\cdots\cdots,p\\k=1,\cdots\cdots,b\\l=1,\cdots\cdots,c\end{cases}$$

这里的u为群体的平均数；g_i和g_j为一般配合力的效应；S_{ij}为特殊配合力的效应，这时，$S_{ij}=S_{ji}$；r_{ij}为反交基因型效应，因此，$r_{ij}=-R_{ji}$；E_{ijkl}为ijkl个观察数的误差。

附属于方法一和二的方法三的变量分析　　表5

变异来源	自由度	平方和	均方	期望均方	
				模式一	模式二
一般配合力	$P-1$	S_g	M_g	$\sigma^2+2(p-2)\left(\frac{1}{p-1}\right)\sum g_i^2$	$\sigma^2+2\sigma_s^2+2(P-2)\sigma_g^2$
特殊配合力	$\frac{P(P-3)}{2}$	S_s	M_s	$\sigma^2+2\left(\frac{2}{p(p-3)}\right)\sum\sum_{i<j} s_{ij}^2$	$\sigma^2+2\sigma_s^2$
反应效应	$\frac{P(P-1)}{2}$	S_r	M_r	$\sigma^2+2\left(\frac{2}{p(p-1)}\right)\sum\sum_{i<j} r_{ij}^2$	$\sigma^2+2\sigma_r^2$
误差	m	S_e	M_e	σ^2	σ^2

对配合力效应的限制有：

$$\sum g_i=0,\qquad \sum_{i\neq j} S_{ij}=0\ \text{（适用每个j）}$$

这里的 $S_g=\frac{1}{2(p-2)}\sum(X_{i\cdot}+X_{\cdot i})^2-$

$$-\frac{2}{p(p-2)}X_{\cdot\cdot}^2;$$

$$S_s=\frac{1}{2}\sum\sum_{i<j}(x_{ij}+x_{ji})^2-\frac{1}{2(p-2)}$$

$$\sum(X_{i\cdot}+X_{\cdot i})^2+\frac{1}{(p-1)(p-2)}X_{\cdot\cdot}^2;$$

$$S_r=\frac{1}{2}\sum\sum_{i<j}(x_{ij}+x_{ji})^2,$$

这里，$X_{i\cdot}=\sum_{j\neq i}X_{ij}$，根据所有 j 个指标求得的总和，

$X_{\cdot j}=\sum_{i\neq j}x_{ji}$，根据所有的 i个指标求得的总和；

$$X_{\cdot\cdot}=\sum\sum_{i\neq j}x_{ij}.$$

期望均方列于表5中，在模式一栏内的为：

$$M'_e=Me/M_{bc}。$$

效应组内差异，用F测验来确定。

为了测验一般配合力效应，可用下式：

$$F[(p-1)\times m]=Mg/M'_e。$$

为了测验特殊配合力效应，可用下式：

$$F[p(p-3)/2,\ m]=M_s/M'_e;$$

利用下式，可测验反交效应：

$$F[p(p-1)/2,\ m]=M_r/M'_e。$$

各种效应，可以用下面的方式估计：

$$\hat{u}=\frac{1}{p(p-1)}X_{\cdot\cdot};$$

$$\hat{g}_i=\frac{1}{2p(p-2)}[p(X_{i\cdot}+X_{\cdot i})-2X_{\cdot\cdot}];$$

$$\hat{S}_{ij}=\frac{1}{2}(x_{ij}+X_{ij})-\frac{1}{2(p-2)}$$

$$\times(X_{i\cdot}+X_{\cdot j}+X_{j\cdot}+X_{\cdot j})+$$

$$+\frac{1}{(p-1)(p-2)}X_{\cdot\cdot};$$

$$\hat{r}_{ij}=\frac{1}{2}(x_{ij}+x_{ij})。$$

F_1的平均数的变量是：

$$Var(x_{ij})=\hat{\sigma}^2=M'_e,$$

两种平均数间差异变量是：

$$Var(x_{ij}-x_{kL})=2\hat{\sigma^2}。$$

效应变量和效应间差异变量，可以用下列估计：

$$Var(\hat{u})=\frac{1}{p(p-1)}\hat{\sigma}^2;$$

$$Var(\hat{g}_i)=\frac{1}{2p(p-1)}\hat{\sigma}^2;$$

$$Var(\hat{S}_{ij})=\frac{p-3}{2(p-1)}\sigma^2,(i\neq j);$$

$$\mathrm{Var}(\hat{r}_{ij}) = \frac{1}{2}\hat{\sigma}^2, (i \neq j);$$

$$\mathrm{Var}(\hat{g}_i - \hat{g}_j) = \frac{1}{P-2}\hat{\sigma}^2, (i \neq j);$$

$$\mathrm{Var}(\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{ik}) = \frac{P-3}{P-2}\hat{\sigma}^2 (i \neq j,k; i \neq R);$$

$$\mathrm{Var}(\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{kj}) = \frac{P-4}{P-2}\hat{\sigma}^2,$$

$$(i \neq j,R,l; j \neq k,l; k \neq l;)。$$

下面再考虑一下相当于数学模式二分析配合力的情况：

$$x_{ij} = u + g_i + q_j + S_{ij} + r_{ij} + \frac{1}{b}\sum_k b_k +$$

$$+ \frac{1}{b}\sum_K (bv)_{ijk} + \frac{1}{bc}\sum_K\sum_l e_{ijkl},$$

这里除u外，所有效应都是随机变数。期望均方，列于标明模式二的表5栏内。在这个分析中

$$E(M'_e) = \frac{1}{bc}(\sigma_e^2 + c\sigma_{bv}^2) = \sigma^2。$$

F比率可以用来测验变量相对不同成分的假说。

为了测验$\sigma^2_g = 0$，可以用下式

$$F_{[(P-1),(P-3)/2]} = M_g/M_s;$$

为了测验$\sigma^2_s = 0$，可以用下式

$$F_{[P(P-3)/2,\ m]} = M_s/M'_e;$$

为了测验$\sigma^2_r = 0$，可以用下式

$$F_{[P(P-1)/2,\ m]} = M_r/M'_e。$$

变量成分的估计，可以用下式：

$$\hat{\sigma}_g^2 = \frac{1}{2(P-2)}[M_g - M_s];$$

$$\hat{\sigma}_s^2 = \frac{1}{2}[M_s - M'_e];$$

$$\hat{\sigma}_r^2 = \frac{1}{2}[M_r - M'_e]。$$

试验方法四（一组F_1，不包括亲本和反交杂种） 这里$a = p(p-1)/2$。配合力的变量分析和列于表6。最先进行分析工作的是斯普莱格和塔图姆。

研究一下分析配合力的模式一：

$$x_{ij} = u + g_i + g_j + S_{ij} +$$

$$\frac{1}{bc}\sum_k\sum_e e_{ijkl} \begin{cases} i,j = 1,\cdots\cdots,p \\ k = 1,\cdots\cdots,b \\ l = 1,\cdots\cdots,c \end{cases}$$

这里u为群体平均数；g_i和g_j为一般配合力效应；S_{ij}为特殊配合力效应，同时$S_{ij} = S_{ji}$，而e_{ijkl}为ijkl个观察数的误差。对模式成分应加以下限制：

$$\sum_i g_i = 0, \quad \sum_{i \neq j} S_{ij} = 0 \text{（适用于每一j值）}。$$

提供模式一和二的期望均方的方法四的变量分析 **表 6**

变异来源	自由度	平方和	均方和	期望均方	
				模式一	模式二
一般配合力	P-1	S_g	M_g	$\sigma^2 + (P-2) \times \left(\frac{1}{P-1}\right)\sum_i g_i^2$	$\sigma^2 + \sigma_s^2 + (P-2)\sigma_g^2$
特殊配合力	P(P-3)/2	S_s	M_s	$\sigma^2 + \left(\frac{2}{P(P-3)}\right)\sum\sum_{i<j} S_{ij}^2$	$\sigma^2 + \sigma_s^2$
误差	m	S_e	M'_e	σ^2	σ^2

这里 $$S_g = \frac{1}{P-2}\sum_i X_{i.}^2 - \frac{4}{P(P-2)}X_{..}^2;$$

$$S_s = \sum\sum_{i<j} x_{ij}^2 - \frac{1}{P-2}\sum_i X_{i.}^2 + \frac{2}{(P-1)(P-2)}X_{..};$$

$$X_{i.} = \sum_{i<j} x_{ij}, \quad X_{..} = \sum_i \sum_{i<j} x_{ij}$$

期望均方列于表6的模式一栏内。在其分析中，$M'_e=Me/M_{bc}$。

效应组内差异，用F比率测验：

利用下式测验一般配合力效应：

$$F_{[(P-1),m]}=M_g/M'_e;$$

为了测验特殊配合力，可用下式

$$F_{[P(P-3)/2,m]}=M_s/M'_e。$$

各种效应，可以下列方式估计：

$$\hat{u}=\frac{2}{P(P-1)}X_{..};$$

$$\hat{g}_i=\frac{1}{P(P-2)}[PX_{i.}-2X_{..}];$$

$$\hat{S}_{ij}=x_{ij}-\frac{1}{P-2}(X_{i.}+X_{j.})$$

$$+\frac{2}{(P-1)(P-2)}X_{..}。$$

F_1的任何平均值的变量等于

$$Var(x_{ij})=\hat{\sigma}^2=M'_e,$$

而两种平均值间的差异变量则为

$$Var(x_{ij}-x_{kl})=2\hat{\sigma}^2。$$

效应变量和效应间差异的变量的估计如下：

$$Var(\hat{u})=\frac{2}{P(P-1)}\hat{\sigma}^2;$$

$$Var(\hat{g}_i)=\frac{P-1}{P(P-2)}\hat{\sigma}^2;$$

$$Var(\hat{S}_{ij})=\frac{P-3}{P-1}\hat{\sigma}^2,(i\neq j);$$

$$Var(\hat{g}_i-\hat{g}_j)=\frac{2}{P-2}\hat{\sigma}^2,(i\neq j);$$

$$Var(\hat{S}_{ij}-\hat{S}_{ik})=\frac{2(P-3)}{P-2}\hat{\sigma}^2,$$

$$(i\neq j,k;j\neq k);$$

$$Var(\hat{S}_{ij}-\hat{S}_{lk})=\frac{2(P-4)}{P-2}\hat{\sigma}^2,$$

$$(i\neq j,k,l;j\neq k,l;k\neq l)。$$

再研究一下分析配合力的模式二：

$$x_{ij}=u+g_i+g_j+S_{ij}+\frac{1}{b}\sum_k b_k$$

$$+\frac{1}{b}\sum_k(bv)_{ijk}+\frac{1}{bc}\sum_k\sum_l e_{ijkl},$$

这里除u外，所有效应都是随机变数。期望均方列于表6模式二栏内

$$E(M'e)=\frac{1}{bc}(\sigma_e^2+c\sigma_{bv}^2)=\sigma^2$$

利用F比率检查变量相对成分假设：

测验$\sigma^2_g=0$，利用$F_{[(P-1),P(P-3)/2]}=$
$=M_g/M_s$；

测验$\sigma^2_s=0$，利用$F_{[P(P-3)/2,m]}=M_s/M'_e$。

用下式估计变量成分：

$$\hat{\sigma}_g^2=\frac{1}{P-2}[M_g-M_s];\ \hat{\sigma}_s^2=M_s-M'e。$$

变量成分的变量近似估值，可由下式求得：

$$Var(\hat{\sigma}_g^2)\cong\frac{2}{(P-1)(P-2)^2}M_g^2+$$

$$+\frac{4}{P(P-2)^2(P-3)}M_s^2;$$

$$Var(\hat{\sigma}_s^2)\cong\frac{4}{P(P-3)}M_s^2+\frac{2}{m}(M'_e)^2;$$

$$Var(\hat{\sigma}^2)\cong\frac{2}{m}(M'_e)。$$

实际例子　　研究一下说明方法四的实际例子。该例中的资料，是格利芬和林德斯卓姆(Lindstrom E.N.)报导的。其中研究了36个杂种第一代，是用10个玉米自交系成双异系杂交所得到的。研究过下列性状：x_1为总产量；x_2为穗轴重；x_3为脱粒种子重。这些变数间的关系为$x_1=x_2+x_3$。所有这三个变数的平均值列于表7。

X_1（总产量），X_2（穗轴重）和X_3（脱粒种子重）的平均值　　表7

亲本系号	变数	亲本系号 2	3	4	5	6	7	8	9
1	X_1	240.0	260.0	230.4	257.0	241.5	266.9	240.1	300.4
	X_2	31.8	34.7	32.3	45.0	39.0	35.1	35.7	40.1
	X_3	208.2	225.3	198.1	212.0	202.5	231.8	204.4	260.3
2	X_1		209.0	217.3	233.1	229.5	266.9	216.3	214.2
	X_2		27.9	30.8	39.6	33.1	30.9	30.9	28.5
	X_3		181.1	186.5	193.5	196.4	236.0	185.4	185.7
3	X_1			183.7	253.7	250.1	268.8	222.3	252.1
	X_2			25.2	41.4	35.5	34.9	32.1	32.4
	X_3			158.5	212.3	214.6	233.9	190.2	219.7
4	X_1				233.8	213.7	255.7	197.4	281.0
	X_2				42.6	35.7	35.6	32.7	41.3
	X_3				191.2	178.0	220.1	164.7	239.7
5	X_1					206.8	272.2	242.9	260.8
	X_2					40.1	43.6	41.8	44.2
	X_3					166.7	228.6	201.1	216.6
6	X_1						261.8	270.3	283.9
	X_2						39.1	43.5	41.5
	X_3						222.7	226.8	242.4
7	X_1							273.2	302.2
	X_2							38.3	41.1
	X_3							234.9	261.1
8	X_1								259.8
	X_2								21.2
	X_3								224.6

试验设计由6个随机区组组成。每区组中的每小区有13株植株。间苗后，株间距离为1英尺；抽雄后，曾将果穗绑扎，以减少损失。

根据上述理论，分析第一步是测验杂种间差异的解消假设。变量和应变量分析是根据表四进行的，在这种情况下，a＝36，b＝6，c＝13。X_1，X_2和X_3的观察平方和，以及X_2X_3的平均积列于表8。