

外籍学者讲学材料之二十一

自花授粉作物育种学

(高级课)

美国明尼苏达大学 D.C.拉斯姆森教授

(1981.10.25—12.5)



农牧渔业部教育司
北京农业大学

1983年5月

自花授粉作物育种学
(高级课)
美国明尼苏达大学农艺和植物遗传系
D.C.拉斯姆森教授讲授

本课程是D.C.拉斯姆森教授按照
中华人民共和国北京农业大学
与
美国明尼苏达大学农林家政学部农学院
之间的合作协议而开设的

前 言

1981年10月25日至12月5日，中央农业部教育局委托北京农业大学举办“自花授粉作物育种高级课”讲习班，由美国明尼苏达大学农艺和植物遗传系 D.C.拉斯姆森教授主讲，口译者为北京农业大学农学系遗传育种专业教授米景九、讲师谢友菊。全课程共分十一讲、讲授时间6周26次，连同口译时间共约70小时。全国有23个省市自治区约43个教学单位及京津有关科研单位的讲师助研以上职称的人员68人参加了学习，北京农业大学农学系遗传育种专业的研究生，四年级学生及部分教师约40余人也列席旁听。

本教材是根据课堂讲授口译的笔记和部分录音整理校订而成，保留了讲授人的语气，为便于学习，参照教授自己的讲授提纲在适当部位增加了标题，此外还根据指定的参考资料对个别部分作了核实和补充。

初稿分上下两册，已于1982年春分发，1982年冬又在初稿基础上进一步作了核实和修改，铅印成册，由于校订人水平所限，文中难免错误，敬希读者指正。

参加笔记整理工作的同志按所整理的章节先后依序为：李晓春、沈克全、朱伯华、魏锦屏、王永和、张龙步、许子斌、朱文祥、李桂芳、张凤桐、林成镭、苏祯祿、吴敏楚、丁超尘、彭仲明、唐益惠、张富琴、曹连蒲、徐介卿、徐龙珠、张志慧、马改连、李家义、郭玉珣、张树榛等。

统编校订：沈克全（1—2讲）、张树榛（1—11讲）

资料工作：沈克全、李家义、龚道政、王瑞婷、郭玉珣

制 图：王瑞婷

北京农业大学农学系育种组

1983.5.3

目 录

绪 论	1
第一讲 遗传力	
一、遗传力概念的重要性	2
二、遗传力的测定	3
三、育种中常用的几个遗传力的估算方法	4
四、影响遗传力估算的因素	9
五、如何增加遗传力	11
六、在育种工作中估算遗传力的必要性	12
第二讲 植物育种中基因型与环境的互作	
一、基因型与环境交互作用示例	13
二、基因型与环境交互作用的估算	14
三、研究基因型与环境互作在育种工作中的用途	14
第三讲 选择亲本	
一、选择亲本重要性及有关论述的介绍	25
二、制定杂交计划时需要考虑的问题	25
三、选育新品种的一般步骤	26
四、选择亲本的标准	27
五、在高产育种中亲本选配和杂交的不适当作法	31
六、选育未来应用的亲本	32
七、作物遗传上的单一性	34
第四讲 自花授粉作物育种方法	
一、引种	35
二、系谱法	35
三、系谱法中关于有效选择问题的讨论	38
四、单粒传法	42
五、连锁	44
六、选择指数	50
第五讲 混合育种法	
一、混合育种法的步骤及特点	54
二、有关混合群体测产的主要文献及其评论	55
三、自然选择和人工选择在改良群体中的作用	57
四、系谱法与混合法的比较	61

第六讲	异质品种及其产量的稳定性	
一、	混合群体与纯系的比较	62
二、	品种的稳定性的	64
第七讲	回交育种和轮回选择	
一、	回交育种的一般步骤	69
二、	轮回选择	75
第八讲	抗病育种	
一、	抗病育种的困难	78
二、	寄主与病原物的关系	79
三、	抗病育种的先决条件	81
四、	抗病育种的方法	83
第九讲	杂种优势育种	
一、	杂种优势	89
二、	杂种优势机制	91
三、	雄性不育基因在生产上利用的程序—平衡三级三体	91
四、	水稻的雄性不育和恢复性	92
五、	小麦细胞质雄性不育	93
六、	杂交种子的生产	94
七、	关于利用杂种优势的评论	95
第十讲	理想株型的选育	
一、	植物育种与遗传学的研究	96
二、	理想株型的研究及其在育种中的应用	96
三、	明尼苏达大学在大麦育种理想株型方面的研究工作	98
四、	明尼苏达大麦理想型	106
第十一讲	远缘杂交附花药培养	
一、	种内不同类型的杂交：冬小麦与春小麦杂交	108
二、	种间不同类型的杂交	109
三、	种间、属间杂交	110
四、	花药培养	115

绪 论

植物育种学是饶有兴趣，也是值得研究的一门科学，每个植物育种家应该为能进行这项科学工作而自豪。但在这一科学领域内也有许多未知区有待我们去探索。

从事这门科学的人只要努力工作，总会取得一定的成效。他花的劳动愈多，获得的成果也就愈大。那些不愿多动脑筋，多花气力的人，偶然也能获得成功，但只能是一种机遇。当然，这样的人也是有的。

大量的品种资源可以使取得更大的成绩，可以说任何学科和部门都不能比植物育种为人们做出更大的贡献。尤其在中国，新品种会发挥很大的作用。下表是1979年中国几个主要栽培作物的种植面积的资料。

中国几个主要作物的种植面积

作 物	栽 培 而 积 (百万公顷)	世 界 位 次
水 稻	35.2	1
玉 米	20.7	2
小 麦	28.2	2
大 豆	9.2	8
大 麦	6.3	8

上表中水稻、玉米、小麦都属世界上最重要的作物，而在中国虽然目前育成的新品种还不太多，但在栽培面积上却占了世界第一或第二位，中国的育种家如北农大的蔡旭付校长等都有一些杰出的育种方案。也正是由于这一点，我感到能到这里来做报告是非常荣幸的。

由于情况不同，各类育种工作的要求和方案也不可能一样。在某种情况下，育种工作的成败决定于农学知识；在另一个育种计划中，则病理学和细胞遗传学知识又显得更重要一点。我个人认为育种家也应该是一个优秀的农学家。

由于不可能有两个完全相同的植物和两个完全相同的环境，所以不可能画出一个保证育种成功的蓝图，也就不可能有一个共同遵循的一成不变的育种方案。我在此只能提出一些意见供大家参考。大家可采取其中有用的部分。我想和大家讨论的是下面几个问题。

1. 关于遗传力、基因型和环境之间相互关系的知识，在决定育种方案时，这是一种很有用的知识，这里对一些主要问题作一解释。

2. 关于如何使育种方案更加有效的问题。如早期世代处理的一些方法和抗病育种等。

3. 育种方案中值得强调的一些问题，如怎样培育出核心种质和如何选择亲本品种。

4. 关于植物育种中的研究工作问题。

植物育种家的首要任务是培育新品种，但也要做基础研究工作，以便使育种工作更有成

效，藉此也可以获得一些新的概念。在美国无论私人或者国家的育种机构，其育种方案都是竭力得到最新的育种知识，并把这些知识看作是个人或国家育种工作获得成功的主要方面。

我是一个作物育种工作者，我的成功与否是根据我创造的品种来判断的。我的育种方案可分为近期工作和远期工作两个不同步骤。

在美国遗传工程讲得很多，但有些谈论已不着边际了。我们都知道有些即使能在育种工作上应用，也需要在多年的工作以后。

此外还要给大家讲讲美国近年的育种模式，我所讲的都是有现实意义的，至于通过努力将来也许做得到或做不到的就不多讲了。

第一讲 遗传力

植物中有些性状是由主基因控制的，如籽粒色泽，半矮杆性等，这些性状在育种方案中一般是容易控制和处理的，而且较易见效。

另一些性状（即数量性状）则是受几个基因控制的，而且受环境条件影响也较大。如果把表示这些性状的数值，画成一个图象时，就可以发现是一个连续变异。反过来通过连续变异现象，就可以鉴定这类性状是否是数量性状。

关于数量性状的研究，目前，多采用方差分析的方法。通过方差分析可以了解该性状有多少成分是由环境引起的，有多少成分是由基因型引起的。研究方差分析的方法也就是研究遗传力的方法。

植物育种工作包括有两部分内容。一、通过杂交产生遗传变异，即杂交。二、对所需要的基因型进行选择，即选择。后者与遗传力的关系最为密切。

对所有性状的选择有一个共同的问题，即通过选择对性状究竟能得到多少进展，就决定于遗传力大小。

一、遗传力概念的重要性

1. 遗传力的定义

遗传力（H）是预期通过选择所获得的那部分选择差数。
$$H = \frac{G_s}{S}$$

选择差数（S）是中选样本平均数与原群体平均数的差值，即 $(\bar{X}_s - \bar{X}_0)$ 。

通过遗传力和选择差数就可以估计选择获得量 G_s 。（或称预期遗传进展，遗传获得量）

$$G_s = H \times S$$

设有一个杂交组合 $P_1 \times P_2$ 产生了 F_1 和 F_2 。假设 P_1 和 P_2 在植株高度上有差异，而植株高度又属数量性状。如果将 F_2 高度作一个曲线分布，就可获得一个连续分布的图象。这个群体的平均数为 $\bar{X}$ 。如果要增加高度，可在 F_2 群体中选植株高的个体。假设入选了 5% 的高秆植株，那末这个小群体的平均数就为 $\bar{X}_s$ 。

现设原群体平均数 $\bar{X}_0 = 30$ 吋，中选植株群体平均数 $\bar{X}_s = 36$ 吋，则选择差 $S = \bar{X}_s - \bar{X}_0 = 36 - 30 = 6$ 吋，如果高株的遗传力 $H = 100\%$ ，那末选择获得量 $G_s = 6$ 吋。实际上 F_2 选择的高株遗传力为 100% 的情况是极少有的。如 $H = 50\%$ ，则 $G_s = 0.5 \times 6 = 3$ 吋。

选择差的计算方法不仅可以应用于 F_2 ，也可以应用于更高的世代（包括 F_3 ， F_4 ，甚至产量比较试验）。

2. 遗传力概念及其重要性

设 $P_1 \times P_2$ 产生了 F_1 和 F_2 ，在 F_2 是否要进行单株选择呢？这就决定于所选择的性状和它们的遗传力大小。如选的是早熟性，因为遗传力比较高就可以在 F_2 进行选择；如果是产量，那就不应该在 F_2 选，因为它的遗传力太低了。但是否可以在 F_2 以家系为基础来进行选择呢？也不可以。这也是由其遗传力决定的。可否直等到 F_3 遗传性接近同质化时选择呢？如果还不能选的话，那就需要到产量比较时选择了。总之，决定一个性状的选择世代必须由该性状的遗传力决定。可见遗传力对做出育种的决策来说是非常重要的。虽然不懂遗传力的人也可以进行工作，但作为一个优秀的教师和育种家，应该把遗传力的概念和算法运用到自己的工作中去。

利用遗传力的估算方法，可以从中得到选择获得量（因为 $G_S = H \times S$ ）。在很多的育种决策中，我们关心的不是选择差数而是遗传获得量或遗传力。与此平行的还有花费，即指在时间、金钱和设备等方面的经济利用。几年前我参观了一个规模很大的无性繁殖作物育种项目，共有好几公顷地。我对该项试验的规模 and 花费很为惊讶。我问他做这样花钱的试验，从中究竟能得到多少选择获得量和遗传力。他说，他也不知道。实际上，在设计每项育种试验方案时，都应该考虑到这项试验的方法能有多少选择获得量。而选择获得量又是和遗传力密切相关的，这就是我一再强调关于遗传力概念重要性的理由。

关于遗传力概念的重要性具体归纳为如下6点。

①一个植物育种家作出任何育种抉择时都要考虑遗传力的问题。它决定了选择的效果。例如抗倒伏性育种，在决定是否该进行此项育种工作时就要考虑抗倒伏的遗传力大小。如果是大的，就可以进行，否则就不宜作这种决定。

②必须根据遗传力决定杂交的规模，如果遗传力是小的，杂交组合的数目就要多一点。

③根据遗传力可以决定该性状是否该在 F_2 选择。

④根据遗传力可以决定该性状是否应该在 F_3 选择。

⑤如果一个品系在抗倒伏上有优点，从遗传力出发，可以考虑是否应该将它放到几个不同环境条件下去评定。

⑥根据遗传力可以决定 F_2 和 F_3 群体的种植规模。

二、遗传力的测定

1. 广义遗传力与狭义遗传力

遗传力有两种。一种是广义的遗传力（ H_B ），一种是狭义的遗传力（ H_N ）。现将有关的概念介绍如下。

表型方差（ V_P ）：指从植株观测到的所有变异的方差。

环境方差（ V_E ）：指表型方差中，一部分由环境差异所引起的方差。

遗传方差（ V_G ）：表型方差中，一部分由遗传变异所引起的方差。

广义遗传力（ H_B ）：指遗传方差占表型方差的百分数。

即： $H_B (\%) = V_G / V_P = (V_P - V_E) / V_P$

遗传方差（ V_G ）是由加性遗传方差（ V_A ）和非加性遗传方差（ V_{NA} ）组成的，即：

$$V_G = V_A + V_{NA}$$

狭义的遗传力 (H_N)：即指加性方差占表型方差的百分数。 $H_N(\%) = V_A/V_F$

一般广义遗传力的估算值不太可靠而狭义遗传力却比较可靠。如果测定选择获得量(G_s)所采用的是狭义遗传力，其估计值就比用广义遗传力所得的估计值要精确，后者只能是一个粗略的估计。在家畜育种和玉米育种中主要采用狭义的遗传力，在自花授粉作物中以及群体遗传的研究中可以用广义遗传力。但大部分的自花授粉作物所应用的是介于广义与狭义之间的中间型遗传力。

2. 加性方差与非加性方差

关于加性遗传方差和非加性遗传方差大致有下列几点差别。

加性遗传方差

(1)是衡量基因的平均效应的手段。如果 $P_1 \times P_2$ 其后代的平均数等于中亲值($\bar{X} = \frac{P_1 + P_2}{2}$)，这就表明是加性效应在起作用。

(2)是选择所引起的表现型变化程度的函数，它反映了基因型上比例的变化，例如在选择对表型有效的情况下对植株高度的选择有效。

(3)加性效应是亲缘之间相似性的主要原因。

(4)加性效应是一个群体对选择作出反应的主要决定因素。

(5)当群体中有加性、显性或上位性基因效应时，就有加性遗传方差存在。

非加性遗传方差

(1)是产生亲缘间不相似现象的主要原因。

(2)是构成杂种优势和特殊配合力的主要基础。

(3)只有在基因表现有显性和上位性效应时，群体中才会存在有非加性遗传方差。

三、育种中常用的几种估算遗传力的方法

1. 亲子法(亲本—后代法)

系利用亲代和子代来估算遗传力。以成熟期为例，如果在 F_2 选择不同成熟期的植株并种植 F_3 ，其后代与亲代之间的相似程度就是一个遗传力的概念。采用这种方法估算遗传力时只需要有亲于二个世代的资料。

亲子法有两种估算方法，即回归系数法和相关系数法，两法分别以回归系数(b)和相关系数(r)作为直接衡量遗传力的标准。公式是

回归系数(b) = 协方差(F_2 和 F_3) / V_{F_2}

相关系数(r) = 协方差(F_2 和 F_3) / $\sqrt{V_{F_2} \times V_{F_3}}$

求出的 b 或 r 以百分率表示，就是遗传力，这是一个中间遗传力，但是在文献上一般都纳入狭义遗传力的范畴。这是自花授粉作物中常用的一种遗传力估算法。

现以小麦 F_2 植株及其后代(F_3)穗的累积试验为例(表I—1)，将具体的估算方法介绍如下。

该试验种植了Kenya 117A $\times$ Cadet的119样 F_2 植株，并化验Sr⁵⁹的积累情况。其中60株(随机取样)进行了后代测试。表I—1系其中一个样本的资料。

表 I—1 小麦 F_2 植株及其后代 (F_3) 的穗积累资料 (Rasmusson等)

F_2	F_3^*	F_2	$-F_3^*$
110	117	134	122
112	109	124	92
148	128	116	93
99	107	137	121
127	97	133	112
87	78	95	104
106	93	102	87
95	87	69	92

* 4 株平均

Rasmusson, D.C.等 Crop sci. 4: 686—589, 1964

$$\text{回归系数} = \frac{\text{协方差}(F_2 \text{和} F_3)}{F_2 \text{方差}} = 0.301$$
遗传力 (以植株为计算单位) = $b \times 100 = 30.1\%$ 遗传获得量 $G_s = 0.301 \times S$, 即为选择差数的30.1%

此法不仅可应用于 F_2 和 F_3 的估算, 也适用于 F_3 、 F_4 或 F_5 、 F_6 , 只要有一套亲本和一套后代即可。但要注意亲本与后代必须种于不同的环境条件下。即第一年种亲本, 第二年种后代, 这样的不同的年分就代表了不同的条件。

在回归系数和相关系数二种方法中, 回归系数法的优点是可以预测后代。从生物统计学观点, 如果 $b = 1$, 就能得到一个 45° 角的直线。根据 b 就可以从 F_2 预测 F_3 。所以一般多用回归系数法。但此法也有一定局限性, 即在亲代与后代变幅相差较大的情况下, 估算值将偏高或偏低。例如, 某 F_2 株高范围为60—80厘米, F_3 株高范围亦为60—80厘米, 用回归系数估算就非常好, 如果 F_3 株高范围为60—90厘米, 采用上法就不太合适。因为所得的估计值将偏高, 如果 F_3 株高范围为60—70厘米, 估计值又会失之过低。我曾在一个试验中得到 $b = 2.5$, $H = 250\%$ 的估算值, 这就没有意义了, 因为遗传力最多只能为100%。所以采用此法时要注意前后代之间的变幅不宜太大。

相关系数法中, 因为 r 值可从0至1, 在 F_3 变幅与 F_2 比较相差较大时用此法就比较合适, 但此法不能直接预测遗传获得量 (G_s)。在育种文献中还有一种标准位单传遗传力法, 即将所有数据都除以标准差再计算 b , 实际上是与相关系数相类似的一种方法, 没有必要应用它。

2. 方差分析法

这也是一种常用的估算方法, 它包括了基因型和环境的交互作用的比较。要求种在两种或更多的环境条件下。

采用这种方法估算时需要掌握方差分析的知识, 参看表 I—2。

表 I-2 在包括多基因型、多地点和多重重复的试验中的期望方差组成
(完全随机区组设计)

变 因	d.f (自由度)	MS(均方)	EMS* (期望方差)
地点 (L)	l - 1	M ₅	$\sigma^2 e + r\sigma^2_{GL} + rg\sigma^2_L$
重复(R)/L	(r - 1) l	M ₄	$\sigma^2 e + g\sigma^2_{R/L}$
基因型(G)	g - 1	M ₃	$\sigma^2 e + r\sigma^2_{LG} + lr\sigma^2_G$
G × L	(g - 1)(l - 1)	M ₂	$\sigma^2 e + r\sigma^2_{GL}$
G × R/L	(g - 1)(r - 1) l	M ₁	$\sigma^2 e$

*假定是一个完全随机模式
方差有关成份的估算:

$$\sigma^2 e = M_1 \quad \sigma^2_G = \frac{M_3 - M_2}{lr} \quad \sigma^2_{GL} = \frac{M_2 - M_1}{r}$$

遗传力的估算:

a) 以小区为计算单位

$$H = \frac{\sigma^2_G}{\sigma^2 e + \sigma^2_{GL} + \sigma^2_G}$$

b) 以品系平均数为计算单位

$$H = \frac{\sigma^2_G}{\frac{\sigma^2 e}{rl} + \frac{\sigma^2_{GL}}{l} + \sigma^2_G}$$

表 I-2 中的变因栏, 有地点 (L), 重复/地点 (R/L), 基因型 (G), 基因型 × 地点的交互作用 (G × L) 和基因型 × 重复/地点的交互作用 (G × R/L)。平均数栏内是计算所得的平均数。在期望方差组成栏内, 基因型 (G) 一项包括有误差, 基因型 × 地点及基因型三部分方差 ($\sigma^2 e + r\sigma^2_{GL} + rl\sigma^2_G$); 基因型 × 地点 (G × L) 一项包括有误差和基因型 × 地点二部分方差 ($\sigma^2 e + r\sigma^2_{GL}$)。基因 × 重复/地点 (G × R/L) 一项就是误差方差 ($\sigma^2 e$)。由此可通过下列统计值的计算而估算出遗传力:

误差方差 $\sigma^2 e = M_1$

基因型方差 $\sigma^2_G = (M_3 - M_2) / rl$

$$= \frac{\sigma^2 e + r\sigma^2_{GL} + rl\sigma^2_G - (\sigma^2 e + r\sigma^2_{GL})}{rl}$$

基因型 × 地点方差 $\sigma^2_{GL} = (M_2 - M_1) / r$

$$= \frac{\sigma^2 e + r\sigma^2_{GL} - \sigma^2 e}{r}$$

由此计算遗传力:

$$H(\%) = \frac{\sigma^2_G}{\sigma^2 e + \sigma^2_{GL} + \sigma^2_G} = V_G / V_P$$

这种遗传力的估算方法, 根据具体情况, 有时可用一个小区, 有时则需要很多小区的平均, 当然后者所估算的遗传力及所测定的选择获得量也更可靠些。

如果试验只有一个小区就可以完全按照上述公式估算遗传力。但产量试验是需要有很多小区的平均数的，那末遗传力的估算就要按下列表 I—8 的模式进行。

$$H(\%) = \frac{\sigma^2_v}{\sigma^2_v + \frac{\sigma^2_{vL}}{l} + \frac{\sigma^2_{vY}}{y} + \frac{\sigma^2_{vLY}}{ly} + \frac{\sigma^2_e}{rly}}$$

表 I—3 包含多品种，多地点，多年份和多重复的
试验中的期望方差组成（随机区组设计）

变 因	Ms	df	EMS*
地 点	M_0	$l - 1$	$\sigma^2_e + r\sigma^2_{LYV} + Vr\sigma^2_{LY} + ry\sigma^2_{vL} + v\sigma^2_{R/LY} + yrv\sigma^2_L$
年 份	M_0	$y - 1$	$\sigma^2_e + r\sigma^2_{LYV} + Vr\sigma^2_{LY} + rl\sigma^2_{vY} + v\sigma^2_{R/LY} + lrv\sigma^2_Y$
地点×年份	M_7	$(l - 1)(y - 1)$	$\sigma^2_e + r\sigma^2_{LYV} + Vr\sigma^2_{LY} + v\sigma^2_{R/LY}$
重复/地点、年份	M_8	$(r - 1)ly$	$\sigma^2_e + v\sigma^2_{R/LY}$
品 种	M_5	$v - 1$	$\sigma^2_e + r\sigma^2_{LYV} + lr\sigma^2_{YV} + yr\sigma^2_{LV} + ylr\sigma^2_v$
地点×品种	M_4	$(l - 1)(v - 1)$	$\sigma^2_e + r\sigma^2_{LVY} + ry\sigma^2_{LV}$
年份×品种	M_3	$(y - 1)(v - 1)$	$\sigma^2_e + r\sigma^2_{LYV} + lr\sigma^2_{YV}$
地点×年份×品种	M_2	$(l - 1)(y - 1)(v - 1)$	$\sigma^2_e + r\sigma^2_{LYV}$
品种×重复/地点、年份	M_1	$(v - 1)(r - 1)ly$	σ^2_e
		$n - 1$	

* 假定各品种，各地点和各年份是随机变数

变量有关成分的估算

$$\sigma^2_e = M_1 \quad \sigma^2_{vL} = (M_4 - M_2) / ry$$

$$\sigma^2_{vLY} = (M_2 - M_1) / r, \quad \sigma^2_v = [M_5 - (M_4 + M_3 - M_2)] / ylr$$

$$\sigma^2_{vY} = (M_3 - M_2) / lr$$

遗传力的估算（以系为计算单位，不以小区为计算单位）

$$H = \frac{\sigma^2_v}{\sigma^2_v + \frac{\sigma^2_{vL}}{l} + \frac{\sigma^2_{vY}}{y} + \frac{\sigma^2_{vLY}}{ly} + \frac{\sigma^2_e}{rly}} \times 100$$

现以棉花为例介绍具体的估算方法，该试验是Miller等在北卡罗米纳州作的，是用两个纯合品种杂交后的95个F₂和F₃系统（g）从品种内无差异的假设出发，在两个地点（l）、两年（y）种植了两个重复得到的资料用表 I—8 的模式进行估算的，（Agro. Jour. 50, 126—131, 1958）

从表 I—4 的棉花试验结果中可见

$$\sigma^2_G = 6.85 \quad \sigma^2_{GL} = -2.32 \quad \sigma^2_{GY} = -1.65 \quad \sigma^2_{GYL} = 7.05 \quad \sigma^2_e = 28.72$$

表 I—4 棉花的皮棉产量方差分析 (Miller等, 1958)

根据方差分析估算方差成份

$\sigma^2_G = 6.85$	各系的基因型方差
$\sigma^2_{GL} = -2.32$	系 $\times$ 地点的互作方差
$\sigma^2_{GY} = -1.65$	系 $\times$ 年份的互作方差
$\sigma^2_{GYL} = 7.05$	系 $\times$ 地点 $\times$ 年份的互作方差
$\sigma^2_e = 28.72$	误差

$$\text{遗传力(以系平均数为计算单位)} = \frac{\sigma^2_G}{\sigma^2_G + \frac{\sigma^2_{GL}}{l} + \frac{\sigma^2_{GY}}{y} + \frac{\sigma^2_{GYL}}{yl} + \frac{\sigma^2_e}{ryl}}$$

$$H = \frac{6.85}{6.85 - 1.16 - 0.82 + 1.76 + 3.59} = \frac{6.85}{10.22} = 67\%$$

其中 σ^2_{GL} 为负值这实际上是错误的, 可看作为零。 σ^2_e 值最大, 占了整个方差的主要部分。

由上列统计值估算的遗传力 $H = 67\%$, 说明育种家可从中获得 67% 的选择差。

3. 遗传方差和环境方差比较法

这是一个广义遗传力的估算方法, 即 $H_B(\%) = (V_{F_2} - V_E) / V_{F_2}$ 。

现以小麦杂交试验为例将其具体方法介绍如下, 见表 I—5

表 I—5 小麦中 (Kenya 117A $\times$ Cadet F₂) 镉的积累

群 体	植 株 数	Sr ⁶⁰ 平均积累情况	方 差
F ₂	119	113	450
P ₁	28	161	334
P ₂	30	82	170
F ₁	23	125	305

$$V_E = (V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1}) / 3 = 809 / 3 = 269.6$$

$$\begin{aligned} \text{遗传力(以植株为计算单位)} &= (V_{F_2} - V_E) / V_{F_2} \\ &= 180 / 450 = 40\% \end{aligned}$$

表 I—5 是研究小麦籽粒吸收镉⁶⁰积累量的杂交试验。其中方差一栏所指的是株间镉累积的方差, 以 F₂ 为最大, 为 450。在估算遗传力时, 首先从遗传性一致的群体如 P₁、P₂ 和 F₁ 中求得环境方差, 即 $V_E = (V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1}) / 3 = 809 / 3 = 269.6$ 。

这样, 广义遗传力 $H_B(\%) = (V_{F_2} - V_E) / V_{F_2} = (450 - 269.6) / 450 = 40\%$ 。表明在这个试验中可以得到选择差数 40% 的遗传获得量。

此法主要用于以单株为单位的资料和初步的研究。(广义遗传力的估算值通常比实际遗传力值高。)

4. 现实遗传力估算法

这是与实际工作直接有关的一种估算方法（经验方法）。估算公式为 $H(\%) = G_s/S$ 。

现以大麦叶片气孔密度（气孔数/毫米²）的试验为例，作一具体说明（表 I—6）

I—6 大麦叶的气孔密度（mm⁻²）的选择

群 体	F ₂ 株 数		F ₂ 选择差异		F ₃ 系统数	F ₃ 选择获得量		H _R
	高密度	低密度	高密度 平 均	低密度 平 均		高密度 平 均	低密度 平 均	
Dickson ³ × CI4176	150	30	111	78	30	95	80	0.45
Primus ⁴ × CI5064	154	30	142	69	30	112	84	0.38
Dickson ³ × CI5527	200	20	130	79	20	105	105	0.00

表 I—6 的数字系来自用三个理想气孔密度的材料回交转育的群体。在 F₂ 群体中选择二个极端材料，每端各选 30 株分别求出平均数，然后种植 F₃ 群体，进行遗传获得量和选择差数的估算，在第一组合的 150 株 F₂ 群体中选得的二组极端材料，气孔密度平均数分别为 111 个/毫米² 和 78 个/毫米²。在 F₃ 群体中相应地为 95 个/毫米² 和 80 个/毫米²。由此计算：

$$\text{选择差 } S = 111 - 78 = 33 \quad \text{选择获得量 } G_s = 95 - 80 = 15$$

$$\text{现实遗传力 } H_R = \frac{G_s}{S} = \frac{15}{33} = 0.45 = 45\%$$

按上法计算的三个群体的遗传力分别为 0.45，0.38 和 0.00。说明遗传力在群体间有很大差别。但在育种实践上所选择的总是一个极端的材料，为了减少种植两个极端群体的麻烦，也可以采用样本平均数 $\bar{X}$ 。或者多个对照品种或品系（常用的是原亲本种或推广品种）。在 F₂ 测定对照品种和被选择样本平均数（ $\bar{X}_C$ 和 $\bar{X}_S$ ）。计算出选择差数，再把它们种植，得到 $\bar{X}_C$ 和 F₃ 的平均值，求得选择获得量。有人种植 10 个品系，在 F₂ 代用 10 个品系的平均数作对照，看选择群体平均数 $\bar{X}_S$ 与它的差数作为选择差，然后下一年把 10 个品系随机放在群体中种植，求得 $\bar{X}_R$ （10 品系平均值），以它和 F₃ 的平均值比较，看去年选择后今年能获得多少差异。

现实遗传力法比前述二法用得少，但我常用此法，因为用亲—子法时，如果 F₂ 有 120 株，F₃ 就要种 120 个家系，用现实遗传力法只须在 F₂ 正态分布曲线的两极端各选 10 株，F₃ 种成 20 个家系即可。也可只种一个极端及 6 个对照品系用以比较计算，这样比较省事。此法还有个优点。因为我们工作的目的是现实的遗传力，从中可以看到我们实际得到的进展。在此例中是 15 个气孔，换言之，H = 45%。

四、影响遗传力估算的因素

遗传力的估算是决定育种项目是否获得成功的一个重要因素，它的估算受多方面因素的影响，例如，采用的估算方法，采用的群体，环境，试验单位（指采用的是单株，大的小区，小的小区或有无重复）以及试验的方法与管理等。其中尤以试验方法和育种材料的培育管理直接影响到遗传力估算的准确度。现分述如下：

1. 估算的方法

如果要精确地测量遗传力，首先要区分加性与非加性的遗传部分。但育种家常满足于自己所抽样（选择）的群体材料而不再作估算。关于估算的方法我有下列建议。

（1）估算的目的，如果关心的是单株遗传力，可用亲子法来看 F_2 与 F_3 之间的关系。如果是产量性状就要作一个有多个重复、地点、年分的试验，用方差分析估算法为最好。

（2）在育种研究项目中应尽量采用群体的资料。在作遗传力测验时，一般常做广泛的各种杂交，这样获得的遗传力就可能过高从而降低了可靠性。

（3）决定具体估算方法时还应该考虑花费问题，即人力物力的消费。

2. 群体

（1）作遗传力测验必须有群体的概念，究竟用那个世代的群体，可根据需要决定。

（2）在育种工作中不需要做大量的杂交组合（当然太少也不好）而应该做育种方案中所提供的典型杂交组合。

（3）至于群体的大小和数目则没有一个统一的意见。在单株的基础上，美国的很多育种文献中常用100株或100株以上的群体。如以品系或家系为基础的话，群体的数目就只能尽力而为了，只能根据所掌握的材料作具体决定。相对地说来，我认为群体的大小要比杂交组合更为重要。前述的大麦气孔遗传实验，组合间差异很大，可见杂交组合的数目也不宜少于3—4个。

3. 环境

总的来说，试验的环境最好就是育种项目中所采用的环境，美国温室很多，有的遗传力就是在温室中估算的。如果把温室估算的结果用于指导田间工作，那就可能不可靠（当然也有例外。）应用亲—子法时环境也要注意，我刚到明尼苏达大学时有一位学生正在做遗传力研究，他在一年中有三代材料， F_3 、 F_4 、 F_5 ，他认为在同一年中没有环境差异，其实这是错误的想法，假定要使亲—子法有效，就要把亲代和子代种在不同的年份或条件下，如果种在一起，则 F_3 、 F_4 、 F_5 回归值将很高，就不准确。只有在不同条件下才能得到真正的估算值，这个值就能用来预测。

究竟应该采用多少不同的环境。群体遗传学家和数量遗传学家的试验模型很复杂，而且强调环境同一性。我却宁愿舍弃复杂的模型而采用不同的环境。

4. 试验的单位

可以是单株或分离群体的单行或是有重复的品系；可以根据不同情况采用相应的估算方法。

5. 试验的方法

如小区大小、小区间的一致性、收获、管理等这些都影响到遗传力的估算。

各种估算方法所估算的同一性状的遗传力可能会不一样，在具体研究和应用时必须参阅前人的研究工作，在吸取他们经验时不但要参阅他们所获得的遗传力，还要了解具体采用的方法才有实际价值。不然仅知小麦产量的遗传力为50%或多少，又有什么意义呢？必须知道你用了什么估算方法，群体怎么样，试验环境怎么样，试验的单位是什么，知道了这些前提，遗传力的值才有意义。

因此读一篇文献时要了解其背景，作为一个育种家，各种性状的遗传力是多少，也要心

中有数，产量的遗传力较低，株高的遗传力较高，然后要了解遗传力高或低是在什么条件下获得的。

五、如何增加遗传力

在一个有重复、地区和产量的试验中，期望方差组成成分可按表 I—4 模式进行分析。

$$H\% = \frac{\sigma^2_G}{\sigma^2_G + \sigma^2_{GL}/l + \sigma^2_{GY}/y + \sigma^2_{GLY}/ly + \sigma^2_e/rly} \times 100$$

在上式中可见，重复次数、地区数和年数对遗传力的大小有很大影响。上述因素的增加，公式中的分母值就减少，估算的遗传力也就随之增加。说明通过控制重复、地点、年份的数目可以控制遗传力大小。

表 I—7 用 6 种方法测试两个群体四种性状得到的遗传力 (H) 及预期遗传进展 (Gs)

测 试 法	群 体	产量 (公斤/公顷)		含氮 (%)		浸 出 物 (%)		淀粉酶能力 (%)	
		H	G _s	H	G _s	H	G _s	H	G _s
一个重复	1	17.2	135	47.9	.16	30.7	.80	52.7	37.4
	2	17.6	140	4.7	.02	22.0	.58	52.7	42.1
二个重复	1	26.7	173	57.9	.18	37.7	.88	60.7	40.1
	2	26.1	167	7.6	.02	29.9	.67	60.8	45.1
三个重复	1	32.8	189	62.3	.18	40.8	.92	64.0	41.2
	2	31.1	183	9.5	.02	34.0	.72	64.0	46.3
三个重复两个地点	1	47.7	227	75.4	.20	53.4	1.06	78.0	45.5
	2	42.7	216	13.7	.03	44.1	.82	70.4	48.6
三个重复两个年份	1	49.4	231	75.3	.20	53.6	1.05	78.0	45.5
	2	44.4	221	16.3	.03	50.7	.88	75.6	50.3
三个重复两个地点，两个年份	1	64.6	264	84.9	.21	66.0	1.17	67.6	48.2
	2	57.3	254	22.5	.03	60.9	.96	81.2	52.2

Rasmusson, D. C., and R. L. Glass. 1967. Estimates of Genetic and Environmental Variability in Barley. *Crop Sci.* 7, 185—188.

表 I—7 是麦芽糖大麦的产量，含氮量 (%)，浸出物 (%)，淀粉酶能力 (%) 四个性状的遗传力和遗传获得量的估算值。表中有二个群体、三个重复、二个地点、二个年份的各种不同组合的资料。这些资料显示了由于所应用的重复、地点和年份不同，获得的遗传力估

算值也不一样。对选择的效果影响亦很大。从产量一项看，一个重复试验的H为17.2%，可得到17.2%的选择差。在三个重复的试验中遗传力增加到31.1—32.8%；在三个重复，二个地区，二个年份的试验中，遗传力就增加到57.3—64.6%。在含氮量性状上，二个群体的遗传力却有很大差异，第一个很大，为47.9%，而第二个就很小，只有4.7%。说明这个性状如果种植的是第一个群体，即使小区很小也能得到很高的遗传力；而第二群体就不可能。至于淀粉酶能力一项，二个群体的遗传力基本相似，即使在小区的基础上计算也是如此。说明对于这类较稳定的性状，研究时就不须要设太多的重复。这个例子说明在具体工作中应该根据各类性状的遗传力特点分别对待。知道遗传力可以改变这一点是十分重要的。这样育种家就必须经常考虑，如何用最快的速度，最少花费而得到尽可能多的遗传获得量。

六、在育种工作估算遗传力的必要性

对于遗传力的估算，在育种家中可能有两种不同的看法。一种是相信自己的观察能力。例如在 F_2 世代选一个抗病植株就会预知 F_3 将如何表现。在选择过程中田间都种上相应的对照以进行比较，通过仔细观察和参阅有关文献就可以认为已掌握了育种的目标。另一种却相反，他们把大部分精力花在遗传力的研究上，但始终没有育出品种来。

我的看法是应该花一定的精力作遗传力估算，但只有在亲自实践的基础上去估算和阅读别人的资料时才会有切身体会而且会获得更多的知识。特别是在下列条件下，估算遗传力工作就显得更为重要。

- 1.在研究新的性状时首先需要了解它的遗传力，如籽粒的赖氨酸含量等，是否要在 F_2 进行选择，就要了解其遗传力。

- 2.在采用新方法使之成为经常性操作规程时，要估算遗传力。例如要育成一个多穗的或少穗的品种。在 F_3 家系基础上选择能否会有选择获得量，只有估计到会有选择获得量才能形成新的操作规程。

- 3.在评价不同育种方法时也要以遗传力作为根据，如产量比较试验究竟应在高肥还是低肥水平上进行试验呢？检查的方法就是将材料分别种在两种肥力水平上进行遗传力的估算。

- 4.在育种没有经验时更需要作遗传力的估算。

- 5.如果估算遗传力并不用太多的人力物力花费时，可结合进行遗传力的估算。

- 6.作为一个教师，应该熟悉和实地进行遗传力的估算，以便进行教学。

- 7.在估算遗传力时，当你发现遗传力会随性状的不同和环境条件的改变而表现不同时，就会增加对工作的兴趣。

最后作一句结束语。我们育种家有不少人不倾向于作这种估算，那就要对试验材料作很仔细的观察与仔细的分析。