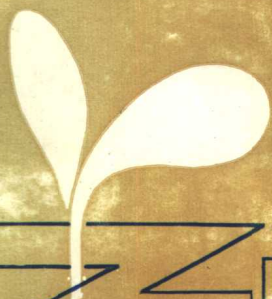


马育华 编著



Zhiwu

yuzong

deshuliang

yichuanxue

jichu

植物育种的数量遗传学基础

江苏科学技术出版社

植物育种的数量遗传学基础

马育华 编著

江苏科学技术出版社

植物育种的量遗传学基础

马育华 编著

出版：江苏科学技术出版社

发行：江苏省新华书店

印刷：江苏新华印刷厂

开本 850×1168 毫米 1/32 印张 15 字数 370,000

1982年3月第1版 1984年8月第2次印刷

印数 4,001—7,100 册

书号 16198·082 定价 1.60 元

责任编辑 陆宝珠

序 言

编写本书的目的，一是为了将遗传学、统计学和育种学密切结合起来，解释其相互联系，为植物育种学提供一些科学原理；二是为了在实际育种工作中，在选择方案和育种方案的拟订方面，提供一些理论依据，从而减少育种工作的盲目性；三是为了理论联系实际的需要，目前国内外的一些数量遗传书籍均偏重理论，而不结合育种实际，尤其是植物育种的实际，本书拟填补这方面的空白，为育种科技现代化服务。

1949年，我在美国做大豆数量性状遗传研究的学位论文时，曾广泛研读了有关数量遗传方面的文献，深感数量遗传学对育种工作的重要意义。1962年，我在南京农学院讲授“田间试验设计与统计方法”课，曾附有“数量遗传的基本方法”，当时尚未引起育种工作者的重视。1963年又在江苏省科学技术协会做了“遗传力和作物育种”的学术报告，印有单行本。到了七十年代，数量遗传学开始为我国遗传育种工作者所注意。因此，我于1974年在江苏农学院援外水稻专家班讲授了“植物育种的量遗传学基础”课，并编有讲义六章，共十余万字。1978年又在江苏农业科学院作了三次“数量遗传理论在育种的应用”学术报告，同年在陕西西北水土保持科学院作同题的学术报告。1979年在成都中国遗传学会植物遗传学术报告会和在四川农业科学院均作了有关数量遗传理论在作物育种的应用的学术报告。同年冬，又为农业部举办的全国遗传育种训练班讲授了“数量遗传学”课，并编有讲义。本书就是根据多年来讲授数量遗传学课的讲义和学术报告编写的。

全书内容分为五个单元编写，第一单元为第一章，叙述数量

遗传学的特点和对植物育种的重要意义。第二单元共两章(第二、三章),叙述群体的遗传组成以及影响遗传组成的因素,特别讨论有关选择和交配系统两个因素对植物育种的关系。第三单元共三章(第四、五、六章),阐明遗传分析中应用世代平均数、方差和协方差等统计参数,以估计和解释基因作用和基因数目等问题。第四单元仅一章(第七章),介绍矩阵方法及其对数量遗传分析的应用,为学习数量遗传准备应有知识和技术。第五单元共五章(第八、九、十、十一、十二章),讨论数量遗传理论在植物育种中的应用,包括有关遗传设计、遗传力和遗传进度,遗传相关和选择指数,配合力和双列杂交以及遗传型与环境互作等有关设计、选择、杂交和品种区域试验等育种的重要理论性问题。

本书第七章“矩阵方法及其在数量遗传上的应用”蒙南京大学数学系叶南薰教授审阅和修改,深表谢忱。

本书如有错误或解释不妥之处,恳请读者批评指正,以便日后修改。

南京农学院

马育华

1980年3月

目 录

1

第三章 群体的选择与交配系统及其遗传效果	47
第一节 孟德尔群体的选择及其遗传效应	48
第二节 多基因控制的性状的选择	56
第三节 随机交配与非随机交配—— 随机交配附以选择的方案	63
第四节 遗传同型交配 近交的数量测定	65
第五节 表型同型交配	71
第六节 非同型交配	73
主要参考文献	75
第四章 数量性状的世代平均数的遗传分析	76
第一节 遗传模型和基因效应分析	76
一、群体平均数与基因平均效应	77
二、育种值(基因加性值)、显性差值与上位性差值	83
第二节 加性与显性组成部分的遗传模型	89
第三节 自交后代平均数与回交世代平均数的测定 以及其相互关系	94
第四节 遗传模型的测验与遗传效应的估计	101
第五节 从世代平均数估计基因互作效应	110
主要参考文献	118
第五章 数量性状的遗传方差分析	120
第一节 遗传分析的尺度	120
第二节 近交群体分离世代的方差组成部分的分析	126
第三节 回交后代及 F_2 代个体同胞交配后代的 方差组成部分的分析	137
第四节 多基因系统的平均显性测定估计	148
第五节 随机交配群体的遗传方差分析	153
主要参考文献	157

第六章 遗传方差的互作部分和基因数目估计	158
第一节 遗传方差的互作部分的估计	158
第二节 协方差分析以估计遗传上位性基因作用	175
第三节 随机交配群体的遗传协方差	183
一、亲子代的协方差	183
二、半同胞的协方差	184
三、子代与中亲的协方差	185
四、全同胞的协方差	187
第四节 最少基因数目或有效因子数目估计	189
第五节 数量遗传试验的设计要点	198
主要参考文献	201
第七章 矩阵方法在数量遗传上的应用	203
第一节 线性方程组与行列式	203
第二节 矩阵和向量	208
一、向量的概念和性质	208
二、矩阵的概念和性质	211
第三节 矩阵的转置和运算方法	215
一、矩阵加减法	216
二、矩阵与常数相乘	217
三、矩阵的乘法	218
第四节 逆矩阵	222
第五节 逆矩阵和行列式展开——伴随矩阵	228
第六节 分块矩阵	235
第七节 世代矩阵	237
主要参考文献	244
第八章 遗传交配设计	245
第一节 遗传交配设计	245
第二节 单因素遗传设计	247
第三节 双亲本杂交类型遗传设计	249

第四节 双因素巢式遗传设计	251
第五节 双因素交叉式遗传设计	259
第六节 回交系统类型的遗传设计	266
第七节 双列杂交的遗传设计	268
第八节 其他遗传设计	276
主要参考文献	279
第九章 遗传力与选择响应	280
第一节 遗传力的一般概念	280
第二节 遗传力估计的原理	287
第三节 遗传力在植物育种中的应用	293
一、遗传力的定义	294
二、试验采用的材料和选择单位	297
三、作物的繁殖方式	299
第四节 遗传力估计的方法	300
一、广义遗传力估计方法	300
二、狭义遗传力估计方法	308
三、现实遗传力估计方法	317
第五节 遗传力分析对了解群体的遗传变异作用	317
第六节 遗传力分析对估计在选择条件下 预期遗传进度作用	323
主要参考文献	332
第十章 遗传相关与选择指数	334
第一节 相关的组成部分	334
第二节 遗传相关的分析方法	337
一、单因素遗传设计的遗传相关分析	337
二、双因素巢式遗传设计的遗传相关分析	341
第三节 遗传相关在育种实践中的应用	346
第四节 选择指数的基本理论	350
一、综合选择的概念	350

二、选择指数的理论·····	351
三、选择指数的遗传力以及预期遗传进度·····	357
第五节 选择指数的分析方法·····	359
第六节 选择指数在育种上的应用及其存在问题·····	368
主要参考文献·····	375
第十一章 双列杂交与配合力 ·····	376
第一节 杂交育种方案与双列杂交设计·····	376
第二节 配合力与双列杂交类别·····	378
第三节 双列杂交设计的统计模型·····	383
第四节 双列杂交设计的统计分析·····	391
一、第一种试验方法·····	392
二、第二种试验方法·····	398
三、第三种试验方法·····	402
四、第四种试验方法·····	406
第五节 双列杂交试验分析举例·····	410
第六节 不完整双列杂交设计·····	426
主要参考文献·····	437
第十二章 遗传型与环境的互作 ·····	438
第一节 遗传型与环境互作的概念和重要意义·····	438
第二节 遗传型与环境互作方差的估计·····	442
一、重复的多地区多年份试验·····	442
二、相关系数方法·····	448
第三节 品种稳定性的机制和测定·····	450
第四节 品种稳定性测定与遗传型稳定性统计值·····	458
一、关于回归分析中的环境指数问题·····	459
二、关于统计分析中变异原因的自由度和平方和的问题·····	459
三、关于品种稳定性定义和标准不一致的问题·····	460
主要参考文献·····	469

第一章 引言

第一节 植物育种的发展史

“在中华民族的开化史上，有素称发达的农业和手工业，有许多伟大的思想家、科学家、政治家、军事家、文学家和艺术家，有丰富的文化典籍。中国是世界文明发达最早的国家之一，中国已有了将近四千年的有文字可考的历史。”

世界上早期有记载的文化，是和栽培特种谷类、豆类作物的发展密切联系的。据历史记载，南美洲的 Incas，墨西哥及中美洲的 Aztecs 与 Mayas 及美国西南部干旱地区的 Pueblos 的文化的发
展，都是围绕着栽培玉米而兴起的。巴比伦及埃及的文明则围绕着栽培小麦和大麦而兴起。古代中国的文明则显然以栽培水稻和大豆为中心而发展起来的。

中国水稻的祖先是生长于华南的多年生宿根性或一年生的野生稻 (*Oryza sativa* L. f. *spontanea*)。世界上栽培稻的传播，主要的途径是在公元前十二世纪由中国东传日本，另在公元前十世纪由印度西经伊朗入巴比伦，后传至非洲和欧洲，至新大陆发现后传入美洲。但印度的稻作起源在中国之后 (De Candolle, 1884)。中国另一主要原产作物是大豆，其祖先为野生种豇豆 (*Glycine ussuriensis* Regel & Maack)。中国栽培大豆，根据文字记载有五千年之久，神农本草经即有太豆、藿藂两名词，后传有“周子有兄而无慧，不能辨菽、麦”，杜注“菽，大豆也”；许氏说文有藿字，即太豆；广雅有“大豆菽也”。大豆野生种广泛生长于中国中部和

北部。细胞学上证实野生种与栽培种乃同一属，而后者乃从前者驯化而得，驯化时期约在公元前十一世纪。大豆传播到世界各地，据称在公元前200年到公元三世纪间，从东北引进朝鲜，然后进入日本。另一传播途径约在公元第六到第八世纪期间，从中国中部引入日本南部。大豆于1712年引进欧洲，1740年在巴黎Jardin des Plantes种植。1790年引进英国，种于Kew皇家植物园。Haberlandt于1813年从奥维也纳博览会获得19个从中国、日本展出的大豆品种，以后传播种于欧洲各地。最早引进美国始于1804年，到1980年已引入有18,430个原始材料和品种，1973年报道美国近年来播种面积最广的五个栽培品种，其血统均来自中国引入的七个地方品种。由此可知中国的作物栽培历史悠久，而育种事业也是随着栽培而发展起来的。

考中国植物育种事业，可追溯至公元前1115~1077年的周代，尚书序云：“唐叔得禾，异亩同颖，献诸天子，王命唐叔东归于周公作佳禾。”这是当时奴隶们将劳动所得成果献诸奴隶主的文字记载，而所谓佳禾即从选得禾繁殖为新品种。上述文字是我国育种工作的最早记载。后来西汉氾胜之总结了劳动农民的实践经验也讲到过“穗选”，后魏贾思勰的“齐民要术”里，这种技术又得到了发展。到了清代的“几暇格物编”，其中云：“丰泽园中，有水田数道，布玉田谷种，岁至九月始获登场，一日循行阡陌，时方六月下旬，谷穗方颖，忽见一科上出于众稻之上，实已坚好，因收藏其种待来年验其成熟之早否。明岁六月时，此种果先熟，从此生生不已，岁取千百。”我国劳动农民在栽培育种的实践中已累积了非常丰富的经验和成绩，而上述记载不过仅仅说明其中关于单株选择技术的方法和效果。欧洲最早的育种工作者于1824年以后才开始采用单株选择方法选出小麦、燕麦等新品种，从时间看远远迟于我国的育种事业。

考植物育种的历史发展过程，大约可划分为四个时期。第一

时期是在1900年以前,是孟德尔法则重新被发现以前的时期。这一时期,世界各国的劳动人民和科学家在生产斗争和科学实验上,对许多作物如稻、麦、大豆和玉米等的栽培和研究已累积有丰富经验,对于这些作物的育种和杂交也已普遍实践。例如,中国已很早试行过改良水稻,公认为植物育种的开始。1694年Camerarius首先证实了植物的有性行为,从而产生进行杂交以获得新类型的设想,以后随着进行过小麦(Fairchild, 1719)、烟草(Koelreuter, 1761~1766)的杂交试验,以及有玉米杂种的设想(Lorain, 1825)等。Herbert于1778年观察到不同属的植物可以杂交,同时在交配耐寒亲本与不耐寒亲本所产生的 F_1 代表现出中间型性质,因此下结论:耐寒性这一特性是会遗传的。1823年Knight从豌豆的实验注意到交配的雄性和雌性亲本对其 F_1 代有相同影响,而且在其 F_2 代有分离现象。在这时期伟大的科学家均有重大发现,如拉马克的获得性遗传概念于1801年发表。达尔文的“物种起源”巨著于1859年问世。在植物学方面,1735~1753年林奈的分类学研究对遗传育种起了非常大的作用。细胞核(Brown, 1831)和原生质(Von Mohl, 1846)已经知道,染色体也已发现(Hofmeister, 1848)。Schleiden(1837)和Schwann(1838)完成和发展了细胞学说。在这时期对于受精机制也已明了。因此在上述科学发展的基础上孟德尔博览了前人的科学成果,总结了前人的实践,再加上自己多年累积的试验结果,于是提出了遗传学上的分离和独立分配法则(1865)。因此1900年以前时期的特点是植物育种工作仅仅停留在一种技术水平上;尚未总结而发展为一种能指导育种实践的理论。当时一些育种工作者所发现的最有效的选择法是后裔试验,例如,上述水稻早熟品种的选育,又例如育种家贝尔班克(Burbank)所育成早玫瑰(early rose)马铃薯新品种是从一单薯块选出的。这一时期的育种工作者均相信“获得性状的遗传”学说,认为环境条件可以影响变异,导致选择工作在最优异条

件下进行,从而期望所增进的生长力、种子大小及品质等性状将会传递给其后裔。这种选择方法,直到后来“纯系”的实践和学说出现后方有所改变。

第二时期是1900年以后到1920年。这一时期的特点是由于孟德尔法则重新被发现后,大量遗传和育种方面的研究成果陆续出现。“许多理论的真理是不完全的,经过实践的检验而纠正了它们的不完全性。许多理论是错误的,经过实践的检验而纠正其错误。”例如,突变理论于1902年提出(De Vries),同年提出了香豌豆的连锁遗传(Bateson 和 Punnett)。“纯系”学说于1903年提出(Johannsen)。1906年开始有“遗传学”(Genetics)这一科学术语。1916年发现玉米的杂种优势现象(Shull),1917年开始用显性学说以解释杂种优势的原因。虽然这些遗传研究累积的资料对育种工作不是直接有所利用,但育种工作者开始了解到遗传学的迅速发展对于植物改良是会起重要作用和具有重要意义的。在这一时期的开始阶段,已经发现植物的一些数量性状的遗传方式是和质量性状的遗传相类似,因而可以应用孟德尔法则加以解释。例如,1909年小麦籽粒颜色遗传的多因子学说的提出(Nilsson-Ehle),但在这一学说提出之前,一般生物学工作者均认为数量性状的遗传是属于混合方式的。以后到了1913和1915年,在玉米的果穗长度(Emerson)和烟草花冠长度(East)等数量性状的遗传试验研究均证明属于多因子遗传方式。到了1918年,生物统计学与遗传学结合起来研究人类亲属间的相关问题(Fisher),进一步从理论上证明了多因子学说的显性,并将数量性状所表现的连续性变异根据这种学说进行数学分析,从而获得变异的几个组成部分。这是遗传学对于连续变异的数量性状研究,提供了初步的分析方法。

这一时期植物育种的进展也依赖于统计方法的发展与田间试验小区技术的研究和改进。例如,在统计学方面,1812年 Gauss

提出最小平方法，同年 Laplace 建议“误差法则”，到了 1820 年，Gauss 提出了“或差”概念。1840 年 Quetelet 采用数量方法描述生物的变异现象。以后 Galton(1889)的“自然遗传”一书问世，他开始应用了数理统计方法研究遗传上的问题。1894 年 Pearson 首次对遗传与进化问题采用数学方法处理，1898 年他引进了“标准差”一术语于其研究报告中。1900 年以后 Fisher 对于理论统计方面与应用统计以研究遗传问题方面均做出了巨大贡献。在田间试验方面，1910 年 Wood 和 Stratton 已进行了用对照区方法以纠正土壤变异的产量试验，1911 年 Mercer 和 Hall 提出了关于重复区的数目和排列，小区大小和形状等等问题。在这些研究发表以前，对于环境变异引起的巨大影响没有引起注意，因而对于比较和评定大量选系或杂交组合的技术不加精密研究，导致在比较试验过程中得不到可靠的平均效应的资料。由于育种工作者在这一时期内受到遗传知识不完备的限制或受到试验统计知识欠缺的限制，或者两方面兼有之，这样就使得实际育种工作所获成果较少。例如，玉米育种所采用的混合选择和穗行育种方法所获的结果，证实了的确是由于缺乏遗传上的控制和田间试验小区技术不够精确所引起的。

第三时期是从 1920 年以后到 1960 年四十年期间。这一时期内，由于遗传学、细胞学、分类学、生物统计学以及其他有关基础科学的发展，植物的遗传育种的理论和技术迅速发展，新的育种方案不断出现。育种工作者的合作制度和定期会议，进行讨论和交流经验，也促进这种发展。例如，1934 年秋水仙酸被发现对细胞分裂起作用 (Dustin)，1937 年后大量应用以加倍染色体数目 (Blakeslee 和 Avery; Nebel 和 Ruttle)，形成多倍体育种一个新的方向。又如 1928 年 Stadler 开始用 X 射线处理大麦，引起大量遗传突变，以后他又在玉米上进行了 X 射线剂量和基因突变关系的研究(1930)。他的这些理论研究为以后辐射育种领域开辟了

新的园地。1921年(Hayes和Stakman), 1929年(Nishiyama)和1930年(Mc Fadden)间在燕麦、小麦等作物上的远缘杂交研究, 最终导致野生种的抗病基因转移进入栽培种, 同时也育成了能抗小麦秆锈病的品系如“希望”和“H44”等。1933年Rhodes最先发现玉米细胞雄性不育性, 为以后若干作物利用雄性不育性特性获得杂种优势打下理论基础和准备条件。1939年Sears研究小麦的细胞遗传, 报道了染色体畸变现象包括发现单体小麦, 以后1948年他将小麦类的细胞遗传作了全面讨论, 于1954年总括了小麦的非整倍体研究结果, 并提出了对于育种的用途。1949年已发现可用单倍体方法获得玉米的纯合二倍体(Chase)。1946年Auerbach和Robson证实可用化学药品以引起遗传突变。1956年Sears以辐射为工具从山羊草(*Aegilops umbellulata*)中将抗叶锈病基因移入普通小麦。

在这一时期内, 数理统计学对遗传和育种起了非常重要的影响。首先, 关于生物交配制度的研究, 1921年Wright的“亲子代间生物统计关系”一文发表, 为以后研究数量遗传学提供了理论基础。Fisher于1925年出版了“研究工作者的统计方法”一书, 为以后半个世纪的数量性状的研究, 提出了有所依据的分析方法。1930年以后, 关于方差分析、试验设计以及小区技术等等均得到充分介绍和应用。由于对数量性状遗传的广泛研究, 关于估计显性、遗传型方差、遗传力以及配合力等等遗传参数, 已获得了大量理论和实践资料, 于是“生物统计遗传学”(Mather, 1949), “群体遗传学”(Li, 1955), “遗传统计学”(Kempthorne, 1957)和“数量遗传学”(Falconer, 1960)诸书综合了这个时期关于数量性状的研究成果陆续出版。

这一时期的实际育种方法方面也有了显著进展。例如, 1922年在禾谷类作物的育种中引进回交育种方法(Harlan和Pope); 1927年在玉米上引进了聚合改良法(Richey); Davis(1927)建议

采用自交系——品种杂交方法(即顶交法)以测验玉米自交系的优劣; Jenkins 和 Brunson(1932)应用同样顶交法以测定玉米的一般配合力,以后 Jenkins(1934)从单交产量结果以推测双杂交组合产量。1940 年 Harlan 等研究大麦杂种后代,采用系谱法和混合法,从两者的比较价值中,得出结论应该采用复合杂交方式聚合多个亲本的优良种质,从而产生出优异杂种群。1942 年 Atkins 等建议采用基因纯化系以比较植株性状间的效应。在饲料作物的育种方法中,Frandsen 等(1948)首先提出复数杂交方法。在玉米育种上,Stadler(1944)建议配子选择方法; Sprague(1952)举出简单轮回选择方法以提高玉米籽粒含油量, Jenkins(1940)提出一般配合力的轮回选择方法。Hull 于 1945 年提出改进特殊配合力的轮回选择育种方法; Comstock 和 Robinson 于 1949 年又提出交互轮回选择方法等等新的育种方案。

第四时期是从 1960 年到现在。这一时期的发展是多方面而且迅速的。它的特点有这两个方面:一是由于遗传学(包括细胞遗传、数量遗传、群体遗传、辐射遗传、分子遗传以及遗传工程若干分支),统计学,生物化学,生物物理学等有关科学的进展,对植物育种起了非常重要的影响,因而促进育种学在实践和理论方面均有较大的发展;二是由于工业水平迅速提高,新技术、新仪器的广泛应用,也在一定程度上促进了育种学的发展。目前在育种学中关于杂种优势、雄性不育方面,关于诱发突变方面,关于杂交育种方面的实践和理论研究均有重要进展。在新技术的应用,如关于花粉培养、体细胞杂交以及光呼吸育种、激光的利用等等均为育种工作开辟了创造新品种的途径。由于这些科学和新技术的应用,在实际育种方面已初步获得一些成果,例如,矮秆、高产、抗病的小麦新品种与矮秆、抗倒伏、抗病的水稻新品种的育成,比原有品种增产 2~3 倍。又例如,高赖氨酸玉米突变基因“奥派克 2”与“弗罗莱 2”的发现,能够提高玉米胚乳中的赖氨酸 70% 等等。此