

水稻譯叢

(水稻的集團育種法)

第九輯

水稻譯叢編譯委員會 編

上海市科學技術編譯館

水 稻 譯 丛

(水稻的集团育种法)

第 九 輯

水稻譯丛編譯委员会 編

*

上海市科学技术編譯館出版

(上海南昌路59号)

新华书店上海发行所发行 各地新华书店經售

商务印书館上海厂印刷

*

开本 787×1092 1/16 印張 6 7/8 字數 200,000

1964年2月第1版 1964年2月第1次印刷

印數 1—3,300

編 号：7002·168

定 价：0.90 元

前 言

本輯从日本酒井寬一等汇編的“植物の集团育种法研究”一书(1958)中选譯了有关水稻的遺傳育种方面的論文和报告 15 篇,內容的中心是介紹集团育种方法。

集团育种法和系統育种法指自花授粉作物杂交育种中二种不同的育种方法。我国在稻麦的杂交育种中采用系統育种法为主,极少应用集团育种法。集团育种法实际上就是一般所說的混合选择法,最初应用于瑞典,后来行之于欧洲。由于若干数量性状出現連續性的变异,对环境条件的影响有特殊的敏感性,因此杂种初期世代的遺傳力較小,不易选择优良的个体和系統。当自花授粉作物經過若干代之后,純合的个体迅速增加,各种性状的遺傳力也随之增大,就易于选择优良个体。集团育种法即基于这原理,在杂种的初期世代,除对耐病性、抽穗期等简单性状进行成群选择外,不进行个体或系統选择,仅进行繁殖,充分混合种子后播种作集团栽培,至后期世代(如 $F_4 \sim F_6$) 再行个体选择和系統选育。这一点和系統育种法在杂种初期世代即进行較严格的系統选择显然不同。由于集团育种法具有这一特点,因而采用这一方法一般认为有下列优点: 1. 在后期世代实行个体选择时,純合个体多,有利于提高选择效率与正确度,且易于稳定性状; 2. 优良遺傳因子的遺漏和損失較少,并可使遺傳因子重新組合,累积优良的遺傳因子; 3. 节省劳力,可以較少人力处理較多材料。

日本原来也以采用系統育种法为主的,1949年以后由酒井、盛永二氏介紹集团育种法之后,研究和应用日益增加,目前在稻麦育种中两种方法兼用。为了提高育种效率,并为农业生产提供大量的新品种,集团育种法似乎值得加以介紹、研究与采用。

本輯所选譯的各篇內容,大致可分为三个部分。第一部分(第 1、2 两篇)是育种上若干理論問題的研究,这些問題在目前尚未完滿解决,例如杂交亲本的选择、組合的檢定、稳定度的表示方法、原种圃的經營,以及适于自花授粉作物杂种集团的各种育种方式中遺傳力的变化等。第二部分(第 3、4 两篇)是以集团育种法在远緣品种間的杂交中所进行的一些基础研究,經多年的試驗和分析,对于水稻远緣品种的遺傳机制、杂种不稳定的原因、結实率的世代变异、杂种集团随世代的性状相关、遺傳力的变异等都获得了一些新知識。这些对于研究远緣杂交的分离規律、选择有希望植株类型是有帮助的。第三部分(第 5~15 篇)中除“遺傳的参数和环境”一篇主要是研究不同水稻播种期各性状的遺傳力和遺傳相关以及根据它們所制定的选择指数的变化之外,其余各篇是以集团育种法所进行的一系列育种方法研究的結果,其內容主要有: (1) 如何以組合檢定选择亲本和初期世代的組合,个体选择的有效时期和方法,集团育种法的栽培条件和竞争以及縮小集团栽培的秧田培育方法等; (2) 在个体选择、产量、主要性状的变异及育种效率等方面,集团育种法和系統育种法之間的比較; (3) 集团育种法使用方法的概述和一些使用上的問題。

这里值得一提的是,近年来,遺傳育种学的发展十分迅速,本輯各篇中提及的遺傳力、遺傳相关以及多基因、选择指数等概念之被大量引入稻麦等育种工作,尙是最近十年內的事。当然,这些概念牵涉到所謂“統計遺傳学”上的許多公式与計算。这方面比較大量的应用和研究的介紹,与集团育种法本身的介紹一样,都有待我国育种界进行爭鳴和探討。

目 录

1. 稻麦育种法的理論基础	1
2. 自花授粉植物杂种的育种方式和遺傳力	9
3. 水稻远緣品种間杂种集团遺傳学的研究	13
4. 稻的远緣杂种集团中的性状变异	25
5. 遺傳的参数和环境	34
6. 水稻組合的檢定試驗	42
7. 水稻的遺傳相关和环境相关	45
8. 水稻个体选择的研究	51
9. 水稻杂种的个体和系統选择的几点知識	57
10. 水稻集团育种法和系統育种法的比較, 特别是个体选择的效果比較	61
11. 水稻集团育种法的栽培条件和有关竞争的几个問題	69
12. 水稻集团育种法的研究	
第 1 报 水稻杂种集团的生产力和主要性状的变异	83
13. 水稻集团育种法的研究	
第 2 报 集团育种法和系統育种法的效率比較	86
14. 水稻集团育种法的縮小面积試驗	93
15. 集团育种法的使用方法和存在的問題	99

1. 稻麦育种法的理論基础

酒井寬一

(日本國立遺傳學研究所)

《植物の集團育种法研究》3~18頁(1958) [日文]

稻和麦可称为自花授粉作物。所謂自花授粉，亦非100%的自花授粉之意；只是从实用的立場把它看作如此，也无大錯，所以如此称呼。一般认为：显示95%以上的自花授粉率的作物，为了便利起見，通常即可称为自花授粉。

在理論上探討稻麦的育种时，将应有的問題及其先后次序作以下的排列似較适宜。

I 交配材料的选择；

II 交配組合是否优良的实地檢查；

III 杂种性状的遺傳力和性状間的遺傳相关的探知；

IV 杂种后代培育方法的決定；

V 个体选择的方法；

VI 一面进行系統培育，一面进行个体选择时，选择指数的求出；

VII 培育成的系統的穩定度的确定；

VIII 培育成的优良品种的以后的处理。

I 交配材料的选择

选择交配亲本的方法依照所要进行的育种計劃，大致分为两类。一类为希望获得兼具2个品种的不同性状的品种，即所謂組合育种(Combination breeding)。在此情况下，只須按照所要組合的性状种类，选择可以作为交配亲本的材料即可。例如：打算培育耐病性的优质新品种时，只須选择耐病性品种为一方的亲本，优质品种为另一方亲本，也就行了。第二类的育种計劃是拟育成数量性状方面超过两亲代的新品种，即所謂越亲育种法(Transgression breeding)。例如：将早熟的2个品种加以交配，育成更早熟的品种，或者将2个抗病性强的品种加以交配，作出比两亲代抗病性更强的新品种。当然，产量方面同样地可以这样做。

越亲育种亦可以再分为两类。其一为对同一性状起作用的一部分性状的組合，其二为对同一性状起作用的有效基因的聚积。前者例如：高产性的育种是自亲代的一方采取高产因素中的多穗性，自亲

代的另一方采取每穗的粒数多与粒重大的特性，以求育成高产性的品种。后者为应用杂交的方法，将分别存在于双亲品种中的有关穗数、每穗粒数、或粒重的基因聚集于一个品种中，以育成超过二个亲代的高产能力。但是，在实际情况下，上述两类多不能清楚地划分。

这种数量性状上的越亲育种方法，其双亲的选择是极困难的。尚未了解的事情太多。但是，一般說，可根据下面几点选择。

(1) 如果其他条件相同，尽可能选择与育成目标的性状接近的品种作为双亲是十分必要的。

(2) 育种目标如为育成大大超过现在品种所具有的实用性品种时，选用的双亲品种似須在遺傳上即在系譜上尽可能相离很远的。

(3) 育种如不以过高度的越亲育种为目标，而希望于极短暫的年月中比較容易地育成新品种时，选择的双亲品种則似以具有适当的近緣关系者为宜。

上述几点中，(1)是当然的事，至于(2)和(3)应如何运用于我們工作中才好呢？

亲緣系数

这里，我认为可将常用于动物育种中的亲緣系数(Coefficient of relationship)的概念应用于自花授粉植物的育种中。在动物的情况下，是就繁殖的每一个世代逐一考虑下去，而在自花授粉植物的情况下則从杂交起至稳定系統形成止，将这两者之間各个世代作为单位来考虑。这就是說，将亲代品种和从它育成的系統之間的相互关系加以考虑。

1 亲代品种和子代品种的亲緣度

現在考虑一下AABB×aabb的情况。从它們形成的稳定系統有4个种类，其亲代品种和育成系統的遺傳上的相似程度即亲緣度如表1所示。

表1中，子代各基因型后面括弧中的数字是各基因型产生的机率。这是在經過选择之后的机率，故对育种目标所在的主要基因而言，应当是显著不

表1 AABB×aabb 的亲代品种和育成的稳定系统的亲缘度

子代 \ 亲代	AABB	aabb
AABB (1/4)	1	0
AAbb (1/4)	1/2	1/2
aaBB (1/4)	1/2	1/2
aabb (1/4)	0	1

同的。但在多基因性状的情况下，选择的影响可能没有这样大。同时，就多基因系全面而言，亦不妨认为各基因型是以相同的机率产生的。于是，表1中亲代品种和子代系统的平均亲缘度 R_{po} 即如下：

$$R_{po} = \frac{1 + \frac{1}{2} + \frac{1}{2} + \frac{1}{2} + \frac{1}{2} + 1}{8} = \frac{1}{2} \dots (1.1)$$

2 同一交配所产生的姊妹系统的亲缘度
此亲缘度如表2。

表2 AABB×aabb 产生的姊妹系统的相互间亲缘度

姊 \ 妹	AABB	AAbb	aaBB	aabb
AABB	1	1/2	1/2	0
AAbb	1/2	1	0	1/2
aaBB	1/2	0	1	1/2
aabb	0	1/2	1/2	1

根据表2，姊妹间的亲缘度 R_{oo} 如下式：

$$R_{oo} = \frac{1 + \frac{1}{2} + \frac{1}{2} + \frac{1}{2} + 1 + \frac{1}{2} + \frac{1}{2} + 1 + \frac{1}{2} + \frac{1}{2} + \frac{1}{2} + 1}{16} = \frac{1}{2} \dots (1.2)$$

3 系统育成中自 F_n 代的同一系统分离出的姊妹系统间的亲缘度

在此情况下，姊妹系统间的亲缘度 $R_{oo(F_n)}$ 如下式：

$$R_{oo(F_n)} = 1 \times \left(1 - \frac{1}{2^{n-2}}\right) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{2^{n-2}}\right) = 1 - \frac{1}{2^{n-1}} \dots (1.3)$$

4 以系统分离法获得的系统和亲代之间的关系

以系统分离法自某一品种分离出的新系统与其亲代品种之间的亲缘系数，往往非常不易决定。原因在于该分离出的新系统被包含在亲代品种之中的状态，因实际情况不同而非常纷歧。极端的场合，也会由于某些机械的原因，有些完全不同的其他品种混入。最多数的场合是，还未稳定的基因重新分离而出现，几乎毫无差异的基因亦有可能分离而成新系统。但是，除去其他品种机械地混入应作别论外，大体上可以认为用系统分离法分出的新系统同该系统的亲代品种的关系最大时为1，最小时为 $\frac{1}{2}$ ，即如下式：

$$R_{p'o'} = \frac{1}{2} \sim 1 \dots (1.4)$$

根据以上4种关系——实际上追溯谱系图时，仅为(1)、(2)、(4)3种——我们可将任何2个品种间的亲缘关系以非常简单形式写出来。现以简单的模式为例进行说明如下。

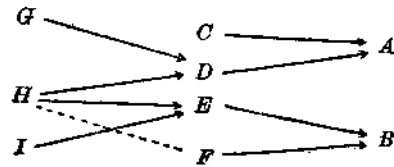


图1 亲缘系数计算法的说明
C, G, H, I 为祖先品种, A, B 为育成品种, 箭头为交配路径, 虚线为表示系统分离

在依照图1求A和B的亲缘系数时，可沿箭头的方向，自A至B，每次以 $\frac{1}{2}$ 乘之。这就是说，连接A和B的路径有二：其一自A至D，自D至H，自H至E，最后自E至B；另一自A至D，自D至H，自H至F，最后自F至B。由于每个箭头各表示 $\frac{1}{2}$ ，虚线者表示 $\frac{1}{2} \sim 1$ 的关系，因此，A和B的关系，可以这些数值的乘积的总和来表示，亦即以下式表示：

$$\left(\frac{1}{2}\right)^4 + \left(\frac{1}{2}\right)^3 + \left(\frac{1}{2} \sim 1\right) = 0.125 \sim 0.1875$$

这样，我们手边不论有多少品种和系统，亦能将它们的互相亲缘关系以及它们同其祖先品种的关系，以简单的数字加以概括表明。

当我们以某一品种作为亲代的一方，而要决定从很多其他品种或系统中选择怎样的品种作为杂交的对方时，这种亲缘系数表将起很大的作用。

II 組合的鑑定問題

任何一个育种家，当他依照上述那样决定下几个亲代品种，并在它們之間进行了杂交，培育出 F_1 、 F_2 以及 F_3 时，如果可能的話，总希望能够尽早发现将来可供育种用的最优良的杂交杂种。因此，关于如何鉴定組合这一問題，过去人們就各有其不同的想法和做法。例如，有的人认为所謂好的組合就是适应于当地风土的品种之間的杂交；有的人认为該以在 F_1 生长得好或产量高的品种为佳；还有人认为該以 F_2 的杂种集团中生产力高的品种为宜。由于情况不同，还有人主張应就 F_3 育成系統加以比較，然后选择其良好的組合。

这些主張之中，倘若根据第一种想法，仅以适应当地风土的品种作为杂交亲本，則此工作将不能获得很大的前途。凭 F_1 以决定优良組合的方法，倘若考虑到杂种优势的產生，以及杂种优势在自花授粉植物中育成純合性系統时不起任何作用等事实，便知只凭这些是不可靠的。凭着 F_2 代的方法，亦有殘留下的杂种优势的問題，并且， F_2 杂种集团的生产力可能由于其中若干个体所具有的遺傳变异的大小而受到显著的影响，所以这一方法也不能說是很合理的方法。

育成到 F_3 代，选取包含良好系統的杂种組合的方法，的确是較好的方法。但是，作为組合的鉴定，还需要更简单的方法，換言之，还需要在 F_3 育成系統以前即能以某种方法决定哪一个是良好的組合才行。

这样，組合的良好与否到底如何鉴定呢？作者的詳細研究前已发表^[6]，茲不重述，仅将其具体方法略述如下。

育种家倘已培育出若干杂交組合，可即将这些組合的亲代和 F_1 、 F_2 、 F_3 的集团加以栽培。所謂 F_3 的集团是从 F_2 直接采种而不加选择的集团。理想的办法是从 F_2 的各个体各选 5 粒，湊足一定的粒数。各集团的个体数当然是愈多愈好，但在实际上可以确立这样的大致标准：亲代和 F_1 各选 30 至 100 个体， F_2 选择 60 至 200 个体， F_3 选择 150 至 400 个体。

将以上集团不偏不倚地任意分配到田間的試驗区中。例如：把个体数多的 F_2 和 F_3 共分成若干区，任意排列。然后逐一調查不同个体的作为目标的性状。这样做了之后，关于各个性状即可获得各集团的平均值 \bar{P}_1 、 \bar{P}_2 、 \bar{F}_1 、 \bar{F}_2 、 \bar{F}_3 和各集团的变量推定

值 V_{P_1} 、 V_{P_2} 、 V_{F_1} 、 V_{F_2} 、 V_{F_3} 。根据这些数值，即可以下面的方式得出双亲的遺傳平均值(亲代平均 MP) 和基因的累加效果所产生的遺傳变量的推定值 (D)。

MP 可以从下面 4 式用最小自乘法得出。設 MP 为 x ，則自下式求出的 x 值即为 MP 值。

$$\left. \begin{aligned} x &= \frac{\bar{P}_1 + \bar{P}_2}{2} \\ x + h &= \bar{F}_1 \\ x + \frac{1}{2}h &= \bar{F}_2 \\ x + \frac{1}{4}h &= \bar{F}_3 \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots (2.1)$$

又 D 值可从下式简单地求出。

$$\left. \begin{aligned} V_{F_3} &= \frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + E \\ V_{F_2} &= \frac{1}{4}D + \frac{3}{16}H + E \\ V_P, V_{F_1} &= E \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots (2.2)$$

得出了 MP 和 D 的值之后，即可就各杂种組合計算出以下的 Y 值。 i 表示第 i 次的組合。

$$\begin{aligned} Y_i &= MP_i + \bar{I}\sqrt{D_i} \\ &= X_i + \bar{I}\sqrt{\frac{8}{3}V_{F_3} - 2V_{F_2} - \frac{2}{3}V_P} \dots\dots\dots (2.3) \end{aligned}$$

本公式中， \bar{I} 是选择强度的常数，选择 5% 的个体数时为 2.06，选择 1% 时为 2.70。倘若希望性状較小， \bar{I} 宜取負值。

关于各杂交組合，如果获得了 Y 值，即可认为数值大的是优良的組合。正确地說，产量和每株穗数，受杂种集团所含有的各种基因型之間的竞争的影响，所以为了正确起見，多做一些杂种試驗是必要的^[6]，但在实用上不得已的时候也可将竞争的效果忽略不計。

倘若基因的显性效果并不显著，为了方便起見而予以忽略不計，可如下式用亲代和 F_1 、 F_2 求出 Y ，

$$\left. \begin{aligned} V_{F_2} &= \frac{1}{2}D + \left(\frac{1}{4}H\right) + E \\ V_P, V_{F_1} &= E \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots (2.4)$$

根据上式，設 $V_{F_2} - V_{F_1} = P = \frac{1}{2}D$ ，則得下式。

$$Y_i = MP_i + \bar{I}\sqrt{2(V_{F_2} - V_{P, F_1})} \dots\dots\dots (2.5)$$

以上只考虑单一的性状，但是实际上成問題的可能是若干性状的复合体。此时視对育种目标的关系深淺如何，适当加权，造成一种复合性状，并求出

其 MP 和 D 即可。例如水稻在成熟性 (E)、抗稻瘟病性 (R) 和产量 (T) 都是必须考虑的性状时, 如以早熟性为主要目标, 抗病性次之, 则复合性状 X 如下式。

$$X = 1 \times (E) + 0.8 \times (R) + 0.6 \times (T)$$

照上式就 X 进行分析即可。式中的 1、0.8、0.6 是当时各该性状在育种目标上的重要度。

倘若开始时计算出不同性状的 MP 和 D , 再各求出其 Y 值, 则用下列方法即可获得复合性状的 Y 值。

设各性状为 A, B, C, \dots , 其重要性的加权为 a, b, c, \dots , 则复合性状的 X , 可以下式表示。

$$X = aA + bB + cC + \dots \quad (2.6)$$

若以 X 表示 MP 值, 则为:

$$x_x = ax_A + bx_B + cx_C + \dots \quad (2.7)$$

同时,

$$D_x = a^2D_A + b^2D_B + c^2D_C + \dots + 2abD_{AB} + 2bcD_{BC} + 2caD_{AC} + \dots \quad (2.8)$$

但是, D_{IJ} 是对 I, J 二性状起作用的各基因累加效果的互变量。因此, 倘若各性状间无相关时, 则成为下式。

$$D_x = a^2D_A + b^2D_B + c^2D_C + \dots \quad (2.9)$$

此外, Y 值为:

$$Y = MP_x + \sqrt{D_x}$$

至于能够鉴定组合, 则与前者情况相同。

III 杂种性状的遗传力和性状间的遗传相关

育种工作最主要的部分是自多种多样基因型的混杂集团中, 根据表现型, 选择其能产生最优越系统的个体。根据表现型进行个体选择时, 最重要的依据是性状的遗传力。遗传力的大小指示我们何时以及怎样选择是最好的。但是一般地说, 在实践上重要的性状, 特别是直接参与生产力的性状, 其遗传力往往很低。例如, 自稻麦类过去的试验结果来看, 每株产量等性状在 F_2 代竟有低至 0.05~0.1 的遗传力。反之, 抽穗期的迟早和株高等的遗传力一般较高。

进行选择时, 其效果的大小与遗传力成比例。因此, 遗传力高的性状易于选择。但是, 如上所述, 产量和穗数等性状, 其遗传力几乎经常甚低。所以问题就在于选择遗传力低的性状时应如何进行才最有效。

在杂种 F_2 世代中, 所谓性状的遗传力低应该如何理解? 现在, 以 h^2 代表遗传力, 并以 $\frac{1}{2}D$ 、 $\frac{1}{4}H$ 和 E 分别代表能因杂种集团的选择而传给下代的基因作用 (基因的非累加作用)、不能因这种选择而传给下代的基因作用 (基因的非累加作用) 和因环境而引起的变量, 于是

$$h^2 = \frac{\frac{1}{2}D}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + E} \dots \dots \dots (3.1)$$

所谓遗传力低就是 h^2 小, 因此, 由于遗传力低, $\frac{1}{4}H$ 或 E 必大, 或者二者都大。也就是说, 遗传力低的原因如下:

- (1) 基因的显性作用大, 特别是杂种优势显著 ($\frac{1}{4}H$ 较大)。
- (2) 性状对环境非常敏感 (E 较大)。
- (3) 杂种优势和环境两者都起着很大作用 ($\frac{1}{4}H$ 和 E 均大)

倘若杂种优势起着很大的显性作用, 可以减少杂合性以提高遗传力; 倘若环境效果起着很大的作用, 则可研究减少环境影响的方法。

1 自花授粉植物杂种后代的个体遗传力变化

详细报告前已发表^[5], 其结论大致如次。在就 F_n 代的杂种集团进行个体选择时, 其遗传力如下式:

$$h^2_{F_n} = \frac{\frac{2^{n-1}-1}{2^{n-1}} D}{\frac{2^{n-1}-1}{2^{n-1}} D + \frac{2^{n-1}-1}{4^{n-1}} H + E_1} \quad (3.2)$$

假若 $\frac{H}{D} = K$, 以此代入, 则为:

$$h^2_{F_n} = \frac{\left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right) D}{\left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right) \left(1 + \frac{K}{2^{n-1}}\right) D + E_1} \quad (3.3)$$

如以此式判明某性状的 D 、 H 以及 E 的大小, 则在 F_2 表现低的遗传力如何才能提高, 亦能计算得出。

2 系统育成的遗传力

这个问题的详情也已发表^[6]。倘使在第 F_{n-1} 代集团选出个体, 在第 F_n 代育成系统, 并且获得系统的平均值, 则此平均值的遗传力如下。

$$h^2_{F_n}(\text{系統}) = \frac{\frac{2^{n-2}-1}{2^{n-2}} D}{\frac{2^{n-2}-1}{2^{n-2}} D + \frac{2^{n-2}-1}{4^{n-1}} H + E_2}$$

$$= \frac{\left(1 - \frac{1}{2^{n-2}}\right) D}{\left(1 - \frac{1}{2^{n-2}}\right) \left(1 + \frac{K}{2^n}\right) D + E_2} \quad (3.4)$$

E_2 是对系統平均值的环境变量, 它与前式中的 E_1 (对个体测定值的环境变量) 的关系可用下式表示。

$$E_2 = \frac{E_1}{N} \dots \dots \dots (3.5)$$

N 是系統内个体数。实际上的試驗田因为地力有差异, 所以 E_2 未必等于 E_1/N , 但是一般說来, 环境变异的大小对系統平均值是显著减少的, 所以环境变量大以致遺傳力低时, 若就系統平均值进行选择, 将甚为有效。

根据以上所述, 为了选择遺傳力低的性状, 在杂种优势和显性效果显著时, 倘在后期世代环境变异起着很大作用, 則不重視个体选择, 而从系統平均值开始选择, 也可认为有效。

选择时另一个重要的問題是性状間的遺傳相关問題。例如, 将現在的稻育成更早熟的稻, 或者育成更高产的稻, 并且考虑二者之間在怎样的范围内不致互有矛盾时, 应先了解早熟性和产量之間的遺傳相关。了解多穗型和大穗型之間的遺傳相关的有无和强度, 对当前育种者說来也是非常重要的問題。此外, 了解籼型稻对稻瘟病的抗性与其他实用上重要的不良性状之間的遺傳相关, 亦是极为重要的。因此, 稻麦育种者研究实用性状間的遺傳相关是十分必要的。

IV 杂种后代培育方法的决定

杂种后代的处理方法有下列几种: (1) 自 F_2 或 F_3 进行个体选择, 以至系統育成, 这就是系統育种法; (2) 在 F_2 按不同个体分别采种, F_3 以后則把它們作为集团, 即所謂衍生系統 (Derived line), 来进行系統間的选择^[4]; (3) 在 F_2 以后作为集团处理, 直至 F_3 或 F_4 均不变; 或在特別选择的环境 (病害严重地区, 冷害发生地区, 干旱地区等) 中連續栽培、或在其間加以适当的集团选择, 这就是集团育种法 (Ramseh methode); (4) 把数种杂交組合并在一起, 进行长年累月的連續栽培, 使之受到自然淘汰的所謂进化育种法 (Evolutionary plant breeding method)^[5]; (5) 从同一杂交組合获得了优良系統

后, 即在这些系統間进行杂交, 并就良好的組合再进行 2~3 次的反复选择和杂交, 这又是漸进改良法, (Progressive improvement)^[2]。这些方法各有其相应的根据, 因此育种者只要按照不同情况而采用其认为最好的一种方法就行了。不过, 提倡衍生系統法的富賴 (Frey), 其立論根据在于: 自 F_2 衍生出来而至 F_4 或 F_5 变成高产的系統必然包含着高产的个体。同时, 提倡进化育种法的孙乃森 (Suneson) 的論据則在于: 最适于环境而且丰产的系統会在长时期中自然残留下来。这两位論据未必是可以全盘接受的, 所以他們提倡的这些方法都有通过实验加以精确鉴定的必要。总之, 不拘守一种育种方法, 而能根据实际情况最巧妙地配合各种可能的方法, 加以利用, 这才是最正确的途徑。

V 个体选择的方法

不論选用何种育种法, 最后目的总在于系統的育成, 因此育种者对自己处理的杂种集团迟早总得进行个体选择。但个体选择有其有效性的界限。决定这个界限的因素是性状的遺傳力。因此, 如前所述, 从杂种集团选择个体时, 先須了解遺傳力的大体情况, 对遺傳力高的性状加以相当慎重的选择, 对低的性状就不把重点放在个体选择上, 而尽量育成多数的系統, 把重点置于系統的选择上。

关于相当受到环境影响的性状, 于經過田間的大体选择后, 将个体再排列于实验室的桌上进行选择, 也就不难作出有关地力的选择。因此, 如果預先把田間分为若干小区, 再从各小区中选择出最优良的个体, 这必然要好些。但是, 如何划分小区为宜? 在理論上虽还未能得到解答, 可是实验上大概已能解决了。

个体选择的另一个問題是栽培备选个体的环境条件。我們现在的办法是将供选个体的集团, 以一定的間隔进行单苗栽植。但是人們对于这种間隔, 曾从育种的立場作过多少探討呢? 看来, 关于造成如何的环境条件才能将个体的遺傳能力最有效地反映于表現型上的一些研究, 至今还是做得不够。

还有一个問題是选择指数的編制問題。关于选择指数的功效及其界限, 尽管还有人抱着怀疑的看法, 但是, 无论如何, 总該通过实验再度探討一番。过去人們对选择指数的功效之所以抱有怀疑, 其主要理由是: 性状的遺傳力和性状間的遺傳相关因組合或环境条件的不同而异, 所以, 以这些因素为基础而編出的选择指数在時間及地理上的应用性自然較

低。另一理由是：基因間的相互作用以及基因和环境条件之間的相互作用問題至今还未解决。但是，無論如何，要知道这种指数实际上是否可用，除实验外，別无可靠的决定方法。

VI 对系統平均值和个体测定值加权以求出系統內个体的选择指数

采用系統育种法时，系統的育成自 F_2 开始，采用集团育种法时則自 F_3 或 F_4 开始，所以系統选择和个体选择是平行进行的，在此情况下，应该选择怎样的个体是一个問題。例如：作为系統來說虽不太好，但其中包含着非常良好的个体时，以及作为系統來說虽然还好，但其中的个体均不易区别其优劣时，究应自哪个系統选择呢？这是一个問題。这个問題的解答，作者前已发表^[7]，所以这里不再詳述，仅将其結論說明如下。

設任何一个世代的个体测定值为 x_1 ，該个体所属系統的平均值为 x_2 ，該系統所属系統群的平均值为 x_3 。但 x_2 和 x_3 均为个体单位的数值。对 x_1, x_2, x_3 加权的系数分别为 b_1, b_2, b_3 ，則 b_1, b_2, b_3 能自下式解出。

$$\left. \begin{aligned} b_1 V_{x_1} + b_2 V_{x_2} + b_3 V_{x_3} &= V_{x_1} - \frac{E}{M} \\ b_1 V_{x_2} + b_2 V_{x_2} + b_3 V_{x_3} &= V_{x_2} - \frac{E}{M} \\ b_1 V_{x_3} + b_2 V_{x_3} + b_3 V_{x_3} &= V_{x_3} - \frac{E}{MN} \end{aligned} \right\} (6.1)$$

但 V_{x_i} 为 x_i 的均方和， E 为每一个体的环境变量， M 和 N 分别为各系統內个体数和各系統群內系統数。例如：遺傳力在 F_2 代低到 0.1 的一种性状，基因上无显性作用时和有完全显性作用时，其情况怎样呢？假使在 F_3 代进行系統群、系統和个体調查，則所謂优良的个体，在无显性作用时为：

$$X = x_1 + 31.6x_2 + 103.1x_3$$

在有完全显性时为：

$$X = x_1 + 22.4x_2 + 61.8x_3$$

用上式計算， X 值高的个体是优良的个体。但計算时假設一系統內的个体数为 20，每一系統群的系統数为 10。此外并且假設杂种集团內各个分离个体之間沒有竞争发生，可是实际上，产量和每株穗数方面是有竞争的，故計算結果可能稍为不同。

对各测定值作适当的加权而进行选择，較之不加权而进行选择之优点，可參閱原著^[7]。总之，一

般所能想象得到的是，遺傳力高的性状，其系統和系統群的测定值的重要性較小，但是遺傳力低的性状，其系統和系統的平均值在选择上都是非常重要的。并且，愈到后期世代，系統和系統群的数值愈是重要。这是因为系統內的分離随着世代而降低之故。

VII 育成系統的穩定度的指示法

在将育成的品种进行实际栽培以前，应该明确其稳定程度如何？这并非意味着要有完全的純系。即使仅从理論上看，也可知道所謂絕對純系的品种，至少在現在的情况下是不可能获得的。問題該是：(1) 任何人都能立刻而且简单地判断新育成的品种是否稳定或稳定到怎样程度，但是，有无一种便于比較研究的稳定度的表示方法？(2) 怎样程度的稳定度才能称为实用的稳定度呢？

1 稳定度的表示法

过去檢定育成系統的稳定度的方法实际上是把栽培着的品种和育成品种以变异表的形式加以比較的一种方法。采用此法时是就育成品种中若干系統进行系統內及系統間的比較。乍看时这一方法是正确的，但是实际上的比較研究必然要造成非常主观的判断。同时，由于对照品种的純合性程度不同，容許的界限也就发生很大的差异。理由何在？因为实际上以前已經育成而現在普遍栽培的品种，其原种的純度因品种不同而很不一致之故。

因此作者认为：根据育成品种的各个性状所具有的遺傳力来表示稳定度似較适宜。从理論上看，倘若已經完全稳定，則在遺傳上为純合，因而遺傳力理应为 0；倘若杂合性高，則遺傳力亦将表現相当高的数值。但是，遺傳力应如何推定？

这种情况下推断遺傳力的方法有二，其一为变量分析的方法，另一为亲代和子代的比較。

进行变量分析时，將系統間和系統內两者的均方和加以比較，或將系統群、系統和系統內个体的各均方和加以比較即可。現在假設系統群数为 l ，每一系統群的系統数为 m ，系統內个体数为 n ，重复次数为 r ，則可列成变量分析表如表 3。但是，表 3 最下一行的稳定系統內的变量是这样求得的：从育成后經過較多年月的品种（可能範圍內双亲品种看来是良好的），按不同母本分別套袋采种，共得系統 x 个重复 r 次，然后求得重复內系統內的均方和。此时系統內个体数为 n 。

表3 育成品种的稳定度检验的变量分析

因 素	自 由 度	均 方	成 分 期 待 值
全体	$rlmn-1$		
各区间	$r-1$	M_1	
区内各系统群间	$r(l-1)$	M_2	$(\sigma_g^2 + \sigma_b^2) + n\sigma_l^2 + mn\sigma_s^2$
系统群内各系统间	$rl(m-1)$	M_3	$(\sigma_g^2 + \sigma_b^2) + n\sigma_l^2$
系统内各个体间	$rlm(n-1)$	M_4	$(\sigma_g^2 + \sigma_b^2)$
从双亲(或其他)品种的不同母本采种的系统内	$rx(n-1)$	M_5	σ_g^2

遗传力 h^2 可由下式求得。

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2 + \sigma_l^2 + \sigma_s^2}{\sigma_g^2 + \sigma_b^2 + \sigma_l^2 + \sigma_s^2} \dots \dots \dots (7.1)$$

在上式中, σ_g^2 为由环境引起的变量, σ_b^2 为由系统内基因分离引起的变量, σ_l^2 为系统群内系统间的差异引起的变量, σ_s^2 为系统群间的变量。这样, 就

各个性状的遗传力进行计算, 记载下所得数值, 据此就能断定稳定度。

比较亲代和子代以推断遗传力的方法如下:

F_n 代的个体测定值和 F_{n+1} 代的系统平均值的互变量可计算如下。

	AA	Aa	aa	共计 = 平均	
F_n 个体	频率	$\frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right)$	$\frac{1}{2^{n-1}}$	$\frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right)$	
	表现型	d	h	$-d$	$\frac{1}{2^{n-1}} h$
		↓	↓	↓	
F_{n+1} 个体	频率	$\frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right)$	$\frac{1}{2^{n-1}}$	$\frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right)$	
	平均值	d	$\frac{1}{2} h$	$-d$	$\frac{1}{2^n} h$

因此, F_n 个体和 F_{n+1} 系统平均值之间的互变量, 一般地说, 如下式。

$$W_{F_n, F_{n+1}} = \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right) D + \frac{1}{2^n} \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right) H$$

同时, F_n 个体的变量为:

$$V_{F_n} = \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right) D + \frac{1}{2^{n-1}} \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right) H + E$$

因此, 可得出 h^2 值如下。

$$h^2 = \frac{W_{F_n, F_{n+1}}}{V_{F_n}} = \frac{\left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right) D + \frac{1}{2^n} \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right) H}{\left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right) D + \frac{1}{2^{n-1}} \left(1 - \frac{1}{2^{n-1}}\right) H + E}$$

这种情况下的杂种后代, 因 H 项可能甚小, 所以求得的遗传力, 即使看作是狭义的遗传力, 亦无多大差别。

2 什么是实用的稳定度

按照上述阐明了育成品种的各个性状的遗传力之后, 就必须判断其是否足以作为一个品种来分发。于是, 根据遗传力来表示的稳定度, 其容许范围应当怎样决定也就成为一个问题。当然, 倘在理论上严密考虑, 稳定度必须是完全的。因而各个性状

的遗传力应该是 0, 或非常接近于 0; 但是, 实用的场合当作别论。然则所谓实用上的稳定度是什么? 这又是一个问题。

关于实用稳定度的基本想法有二。一种想法是就现在广泛通用的优良品种群调查其各个性状的实际上的遗传力大小如何, 即以这种大小程度作为实用稳定度的量度标准。现在日本的稻麦育种者所用判断方法, 其根本概念即在于此。

另一种想法是: 只要不是在意念上和计划上特别希望纯系分离, 就以不易产生异型的这种程度的稳定度作为实用上的稳定度。倘使略微关心纯系分离的农家自田间进行个体选择时认为不易立即分离出新的类型, 就可以把这种程度的稳定度作为最高限度。换言之, 只要任何性状的遗传力在一定限度——例如 0.1——以下时, 它在实用上即可认为是稳定的。

以上二种想法之中, 实际上哪一种比较好些? 这当然要看设计的重点何在而定, 但在实际上我们所处理的品种中有稳定度非常低的品种。因此, 使用现有品种在种种情况下逐一决定其稳定度, 是非常不稳妥的。所以归根到底, 根据遗传力在某种限

度以上或在某种限度以下来判断稳定度是比较适宜的。

总之,这个问题必须这样来具体决定,就是说,在已确定计划的基础上,一方面须将现在的应用品种的性状平均具有怎样的遗传力、以及一般称为齐全或不齐全的品种群性状具有怎样的遗传力加以研究,另一方面,还须根据有关育种者的经验和对实际育成的品种遗传力的试验结果,作出具体决定。

VIII 培育优良品种及其原种圃

如上所述,倘若能够根据不同性状的遗传力来判断稳定度,则在新育成的品种作为优良品种登记时,似须附记各个性状的遗传力。倘若新优良品种的遗传力保证为0或接近于0,就可照这样把它放入以前的原种圃中进行繁殖,但是实际上看来,恐怕所有新育成品种的性状的遗传力,都有一定程度的偏高。若是这样,这个品种在今后的繁殖中就会产生和遗传力相应的分离,有时还会经农家之手选择出新系统而造成混乱,或由原种圃的处理反而引起退化。

根据作者的研究^[1],假设基因的自然突变率为 10^{-6} 、而在 F_1 的杂合的基因对数为30对或50对、则可算出在 F_2 尚未成为纯合的个体比例为21%和33%、在 F_{10} 为6%和10%、在 F_{15} 为0.3%和0.5%。已成为纯系的系统则相反,引起突变的频率即使为 10^{-6} ,但其影响亦不太大,20代后仅为0.02%。因此,育成的品种所以变化的主要原因,看来在于它尚未稳定之故。

回顾一下现在在日本进行着的原种圃的经营方法。自系统育成圃开始,经过原原种圃和原种圃而至采种圃的繁殖过程中,为了保持品种的纯性而必须进行几次淘汰。因此,即使是开始时将要产生相当分离的育成品种,当它成为原种时,它的品种特性也该相当地纯粹。尽管如此,实际上育成的品种往往经过数年至十多年后,或者失去其固有的特性,或者生产力退化,象这样的事例并不稀奇。例如,育成时是多穗型而可夸耀为高产的品种,但在不知不觉中变成了大穗型,株高伸长,产量减少,象这种事也不少。这种现象究竟是由什么原因引起的呢?

即使是在育成之前一直反复进行系统生产力检验、并在普通栽培条件下对产量进行过慎重选择的新品种,恐怕也如上述,在生产力方面或在多穗性方面决不会达到完全的稳定度。然而,一进入原种生产过程之后,育种者就不再进行生产力检验,而仅依

靠单苗栽植进行形态选择。在以单苗栽植进行形态选择时,多数情况下,穗长者易被选择,因此,不知不觉间,这个品种的与生产力有关的特性就会逐渐发生不良的偏差。

因此,作者曾经主张^[4]在原种圃的经营中应该加入简单的生产力检验。这就是说,在系统育成圃和原原种圃中以单苗栽植进行形态选择,但在原种圃中则以普通栽培方式进行生产力检验,选出生产力优越的系统所产生的种子作为原种使用,这样做大概是好的。如果这样,愈是未完全稳定的育成品种,愈可年年提高原种的质量,不但在形态上保持该品种的特性,而且对于有关生产力和有关各种灾害的抵抗力的特性也能年年改良;后面这些特性或因参与的基因是作用精微的基因,或因环境条件不同之故而是容易使得检验变得困难的。

这种生产力检验并非要对所有的品种一直进行下去,这种检验在生产力和其他特性的遗传力为0或接近于0时即再无必要。所以,在原种圃进行生产力检验的同时,只要根据前述变量分析法继续研究遗传力就行了。在原种圃进行遗传力的检查比在新育成系统的场合稍为简略些,详情可参阅文献^[4]。

参考文献

- [1] Frey, K. J. (1954): The use of F_2 line in predicting the performance of F_3 selections in two barley crosses. *Agron. J.* 46 (12): 541~544.
- [2] Palmer, T. P. (1953): Progressive improvement in self-fertilised crop. *Heredity* 7(1): 127~129.
- [3] 酒井寛一(1954a): イネムギの育成品種におけるsecondary selectionの問題, 農及園 29 (2): 241~244.
- [4] 酒井寛一(1954b): 米麥原種圃の改善案. 農及園 29 (9): 1103~1105.
- [5] 酒井寛一(1954c): 植物育種法に関する理論的研究. I. 自殖性植物の雜種後代における遗传力の變化. 育種雜 4 (3): 145~148.
- [6] 酒井寛一(1955): 同上. II. 自殖性作物の交配育種における組合せ檢定法の理論. 育種雜 5 (2): 42~46.
- [7] 酒井寛一(1956): 同上. III. 自殖植物の個體選抜における系統率, 系統及び個體の測定値の重づけ. 育種雜 6 (3): 157~179.
- [8] Suneson, O. A. (1956): An evolutionary plant breeding method. *Agron. J.* 48 (4): 188~191.

(吳堯鵬譯 沈光史 申宗坦校)

2. 自花授粉植物杂种的育种方式和遺傳力

明峰 英夫

(日本農業技術研究所)

《植物の集團育種法研究》19~26 頁 (1958) [日文]

I 前 言

育種的操作由下述三部分構成：(1) 造成供給育種原始材料的基本集團，(2) 將基本集團變成希望型的集團，(3) 把希望型的集團保持在所要求的狀態中。其中(2)相當於所謂選擇操作，化費時間與勞力最多。因此，提高這一部分的效率就與提高整個育種事業的總效率關係最為密切。為此，人們一方面研究出處理這些集團的種種方法(育種方式)，另一方面也想設法改良性狀的檢驗方法。其中的育種方式視基本集團的來源不同，也就是說，視此集團為原有品種的集團、為雜種集團、或為突變處理的集團而其種類亦異；同時，它也視育種材料的繁殖方式為自花授粉、為異花授粉、或為營養繁殖性而其種類亦異。目前，日本育種事業的主要部分，是用雜交育種法來對稻、麥等自花授粉植物進行的育種工作，因此，本文首先提出自花授粉植物的雜種集團。

在性狀檢驗法的改良上，應用形態學和生理學知識的地方很多，不得不对各個性狀逐一研究。另一方面，育種方式也與檢驗法的改進有關，但在原理上是以遺傳學為基礎而構成的。在構成的時候，因為作為育種對象的主要性狀是以連續顯示變異者占其大部分，所以非應用能夠處理這種數量性狀的遺傳學理論不可。這種理論的發展，從育種的立場來看，還是最近的事情，所以還不能說已經確立。這種理論是以孟德爾的遺傳學為基礎，逐漸形成一個體系的^[7]，但是特別從育種的立場作出的實驗證據還不充分。德國育種學者魯道夫(Rudolf)^[8]說過：非希耳(Fisher)和馬瑟(Mather)等的統計方法需要再加研究的地方還很多，不能立即應用到育種上去。儘管這樣，本文仍擬以馬瑟^[4]所創始的統計遺傳學的比較單純的理論作為基礎，試作育種方式的探討，其理由如下：

① 個體選擇這一名詞，嚴密地說，是對集團選擇而言的，用於同時培育次一代系統時。

② 衍生系統一詞是從一個隨機分離世代的集團育成的系統的后代依舊作為集團培育時，對這種集團暫用的名稱。例如： F_2 衍生系統是指將 F_2 系統依舊按照不同系統進行集團培育而獲得的后代系統。 F_2 衍生系統相當於富賴(Frey)所述的 F_2 衍生系統 (F_2 derived lines)。

(1) 為了知道對於實際進行的育種方式能否提供理論基礎，必須以與之相對應的形式作出理論的結構，並將此二者比較和對照。

(2) 倘若這種理論至少在體上是能適合於實際的集團的，則在理論上就能構成育種方式，並能把它與實際的育種方式互相對照。

若將這些情況倒過來說，這就意味着：本文所要研究的理論是建立在遺傳學的單純的假定上的，因此，要知實際上的結果能否適用於育種，就必須在試驗中證明下列前提：

(1) 以統計遺傳學為基礎的孟德爾遺傳現象充分體現於具體的集團中。

(2) 在滿足了(1)的前提後，這種現象在具體的集團中，有足以支配全體行動的主要作用。

II 問題的整理

採用自花授粉植物的雜交育種法時，在整個育種過程中作為雜交親本的有時僅為 2 個品種或系統(暫稱之為二系雜交)，有時則為 3 個以上的品種或系統(多系雜交)。此外，在整個育成過程中，也有進行一次雜交的(暫稱之為一次雜交法)，也有進行 2 次以上雜交的(暫稱之為多次雜交)。本文所述屬於一次雜交中的二系雜交，亦即最單純而最普通的單雜交。單雜交的雜種集團的育成形式和選擇方式可分為以下 4 種。

1. 培育成雜種個體的集團，然後進行個體的選擇(本報告有時將此種選擇形式簡稱為個體選擇^①)。

2. 培育成雜種系統的集團，然後進行系統的選擇(系統選擇)。

3. 培育成雜種系統群的集團，然後進行系統群的選擇(系統群選擇)。

4. 培育成雜種衍生系統^②的集團，然後進行衍

生系統的選擇(衍生系統選擇)。

在這裡,“集團”這一名詞原則上僅用於一次雜交的理論集團的整體,但“個體”及“系統”等名詞在可把集團分割成若干小集團時也予應用。例如,衍生系統內的個體的選擇仍然叫做個體選擇。

實際的雜種集團,例如在典型的系統育種法中,是按個體-系統-系統群的順序有系統地分別培育。所以選擇亦照此分別進行。於是,某一世代的選擇方式可分以下幾種:

(1) 單純選擇法 此法就是就某一集團僅作個體、系統、系統群或衍生系統的選擇之意,例如,僅進行系統選擇,但不進行個體選擇時,就是一種單純選擇。系統育種法中的 F_2 代個體選擇,或集團育種法中的從後期分離集團選擇個體都屬於此法。

(2) 分步選擇法 這就是,例如在系統育種法中,首先進行系統群選擇,然後進行系統群內系統選擇,最後進行系統內個體選擇的一種方法,推行最廣。

(3) 複合選擇法 這一方法,舉例以言,是將有關係群、系統和個體的數值綜合對照,作出選擇指數,而後從集團全體選擇個體的方法。這是最近酒井^[8]把它作為個體選擇時的加權問題在理論上提出來的。

單純選擇法操作簡單,但須處理較多的個體和系統,特別是處理個體時調整土壤肥力所引起的差異比較困難。分步選擇法操作比較複雜,而且選擇時被放棄的系統群和系統中可能含有的優秀分離系無法獲取,這也是一項損失;但是,這一方法卻能以較少數的個體或系統進行。複合選擇法在理論上是最優良的,但操作最為複雜。

這種集團的培育形式和選擇方式,實際上,即就一個雜交而論,也是綜錯複雜地配合着應用的;關於選擇方式,即使在同一集團中,不同性狀通常也會受到不同的處理。例如:對產量進行系統選擇而不進行系統內個體選擇,對品質則單進行個體選擇。同時,培育形式和選擇方式的不同當然會與選擇效率有關,因而也會影響整個育種的效率。因此,倘能在所有不同的世代、不同的育種方式或不同的性狀中,根據任何一個標準表現出選擇的效率來,就能根據該標準進行相互間的比較,並能根據不同情況提出效率最高的育種方式。基於這種概念,本文提出遺傳力作為這種標準。

依照勒許(Lush)^[1]所下的定義,遺傳力指在雜種集團的表現型的變量中以個體的基因或基因型為

基礎的一部分而言。此定義不僅應用於個體,亦可擴大應用到系統、系統群、衍生系統等。酒井^[6]曾經應用馬瑟^[4]的統計遺傳學的模型和符號,對遺傳力下了一般的定義,本文進一步將它們擴大使用。從該定義可以理解,遺傳力可以作為從表現型觀察基因型程度大小的一種尺度^[7],換言之,遺傳力也是表示選擇的確實程度或有效性的一種尺度。

為要一般地了解遺傳力,首先須要了解表現型的變量是由怎樣的成分構成的。如何看待這些成分以及是否認為在理論上能夠設定其數值,這是這種思考方法能否在育種上發生作用的一個關鍵。這裡所述是基於前言所表明的立場,而以馬瑟^[4]和酒井^[6]的單純模型的範圍為限。這就是說,在統計遺傳學的立場上也應考慮的基因對表現型變量的優先地位和連鎖效應、雜種集團的競爭效應、基於基因和環境間相互作用的效應等,全部均予略去不計,單以基因的累加效應和等位基因內非累加效應(顯性效應)以及環境所引起的效應作為計算對象。這個情況所產生的制約已在前言中提及。

在上述前提下從事計算的結果如下。

III 計算及其結果

假設某雜種集團的總變量為 V_F , 其中基因累加效應所引起的變量為 V_D , 基於顯性的非累加效應所引起的變量為 V_H , 環境所引起的變量為 V_E , 則應用馬瑟^[4]的 D, H, E 等符號後, $V_D = aD$, $V_H = bH$, $V_E = E$ 。但 a 和 b 是根據育種方式和世代而決定的常數。此時,遺傳力 h^2 一般可以定義如下。

$$h^2 = V_D / V_F = V_D / (V_D + V_H + V_E) \\ = aD / (aD + bH + E)$$

現以 $K = H/D$ 代入,則得:

$$h^2 = 1 / \left(1 + \frac{b}{a} K + \frac{1}{a} M \right)$$

式中 h^2 相當於勒許所述的狹義遺傳力。

這裡, a 和 b , 從而 $\frac{b}{a}$ 和 $\frac{1}{a}$, 是根據育種方式和世代而決定的常數, D 和 H , 從而 K , 分別為由雜交決定的遺傳值。同時, E (環境變量) 表示試驗誤差, 因此, M 在 D 一定時, 亦即在某一個雜交中, 是由試驗誤差的大小所決定的數值, 也是我們能以調整試驗方式的手段在實驗上控制到相當程度的數值。

IV 育种方式的构成

育种性状从产量起大多数是表现連續变异的数量性状。这种性状在遺傳上是由多基因系所支配，它的遺傳方式則受統計遺傳学的控制。具体地說，它由杂种集团条件下性状的变异状态来表示，在單純的場合則由平均值和变异的大小来代表，此二者皆視育种方式和世代而一直变化下去。变异的大小以变量的形式表示，它在杂种集团中的变化，列为育种数值表中的表 4 (略)。这是杂种集团的总遺傳变量，所以按照前面的模型可以分为累加变量和非累加变量，同时，集团分割为系統群和系統时，亦可照此分割。后者为分步选择法提供了理論基础。这就是說，杂种集团中的遺傳变量或按累加变量，或按非累加变量，总是随着育种方式分割如下。

$$V_I = V_L + V_{II} = V_{Fam} + V_{L_f} + V_{II} = V_{Der} + V_{I_d}$$

式中

- V_I : 总变量(等于个体間的变量)
- V_L : 系統間的变量
- V_{II} : 系統內的个体間变量(总计)
- V_{Fam} : 系統群間的变量
- V_{L_f} : 系統群內的系統間变量(总计)
- V_{Der} : 衍生系統間的变量
- V_{I_d} : 衍生系統內的个体間变量(总计)

将以上累加变量从育种数值表中的表 3 (略) 抽出来作为例子說明，便如下列。

于是，进一步扩大馬瑟和酒井的計算时就按照不同育种方式和世代，分別算出 a , b , $\frac{b}{a}$ 和 $\frac{1}{a}$ 。其結果及一般式列为育种数值表(育种数值表包括图、表共 13 个，載原书 322~337 頁，本文引証其中的若干，但因篇幅关系，这些图表从略——编者)中的表 3。使用此系数，分別設定 $K(0, 0.1, 10)$ 和 $M(10, 1, 0.1, 0.01, 0)$ 的数值，則可按前式算出 h^2 。这一数值如表 5 (略) 所示。其中一部分經用同样方法計算出其广义的遺傳力 h^2D^2 ，結果示于表 6 (略)。

通过这些結果，明确了遺傳力(狭义)是按下列几点进行变化。

- (1) 遺傳力在个体选择时最低，在系統选择时较高，在 F_2 衍生系統、 F_3 衍生系統和系統群选择时三者約略相等，为最高。
- (2) 遺傳力隨世代的推进而提高。仅含有同质个体的穩定世代的集团的遺傳力(以 F_{∞} 的遺傳力表示之)是与个体选择和系統选择的情况一致，仅視 M 值而定。衍生系統的遺傳力則隨衍生世代 (F_n) 的推进而愈提高。
- (3) K 愈小、亦即显性效应愈小，則遺傳力愈大， M 愈小、亦即实验誤差愈小，遺傳力也愈大。换言之， D (穩定世代的集团的累加遺傳变量) 与显性效应和实验誤差比起来愈显得大，遺傳力愈显得高。

世代	个体	系統	系統群	F_2 衍生系統
	$V_I =$	$V_L +$	$V_{II} =$	$V_{Fam} + V_{L_f} + V_{II} = V_{Der} + V_{I_d}$
F_2	$(3/4)D =$	$(1/2)D + (1/4)D$		
F_4	$(7/8)D =$	$(3/4)D + (1/8)D =$	$(1/2)D + (1/4)D +$	$(1/8)D = (1/2)D + (3/8)D$
F_5	$(15/16)D =$	$(7/8)D + (1/16)D =$	$(3/4)D + (1/8)D +$	$(1/16)D = (1/2)D + (7/16)D$
F_6	$(31/32)D =$	$(15/16)D + (1/32)D =$	$(7/8)D + (1/16)D +$	$(1/32)D = (1/2)D + (15/32)D$
F_7	$(63/64)D =$	$(31/32)D + (1/64)D =$	$(15/16)D + (1/32)D +$	$(1/64)D = (1/2)D + (31/64)D$

于是，前面提及的單純选择法就是仅对 V_I 以及 V_L, V_{Fam}, V_{Der} 等其中之一进行选择，分步选择法是在 V_L 和 V_{II}, V_{Fam}, V_{L_f} 和 V_{II} ，或 V_{Fam} 和 V_{L_f} 等之中依次——进行选择。至于复合选择法就是将分割了的成分的效应加以对照、比較的选择法。

有了遺傳变异，育种工作才能成立，所以一般說来，希望作为对象的基本集团必須含有尽多的有用的遺傳变异才好。連續变异的性状在穩定世代的集团中产生的正負遺傳变异多数是互相对称的，因此，一般說来，此时問題仅在于如何增大遺傳变异。这

件事关系到育种操作的第一阶段——基本集团的作成。另一方面在第二阶段的选择操作中須把基本集团变成具有有用性状的、尽量均质的集团，所以此一阶段与上述情况相反，应该是使遺傳变异减少下去的一个过程。

这种遺傳变异的减少倘非有助于把集团逐渐变为希望型的集团，則在育种上反而不利。实际上的杂种集团除因人為的选择之外，还会因自然淘汰及集团較小之故，由于偶然的变动而逐渐失去遺傳变异。特别是后者的情况过去曾使日本的系統育种法

在 F_2 或 F_3 世代受到显著的影响。无效选择结果会使有用的遗传变异失去,由此看来,选择必须计划在最有效的时期和用最有效的方法进行,在选择以前并须使集团的大小,亦即系统数和个体数,不至过分缩减。

这里所说有效选择,可由遗传力估计其程度。可从表 5 所示遗传力入手,看一下育种方式的构成。这样看来,为了提高育种工作的总效率,在减少手续和田间面积的意义,集团的个体选择比系统选择好些,在缩短育种年限的意义,在初期世代选择比在后期选择好些。为要尽量符合这样的设想,并使有效选择产生最高限度的遗传力,兹自表 5 (略)抽出能够达到这种目的的条件,试加研究如下。

首先,显性效应小 ($H < D$, 例如 $K < 0.1$) 并且环境引起的变异也小 ($E < D$, 例如 $M < 0.1$) 的性状,其遗传力在初期世代的个体中已经很大了(例如 80% 以上)。此时,为了选择而进行系统培育是无意义的,而对初期世代的个体进行单纯选择最为有利。

其次,显性效应大(例如 $K > 10$) 而环境引起的变异小(例如 $M < 0.1$) 的性状,其在初期世代选择的个体,遗传力小,效果低,所以继续培育集团到后期世代(例如 F_7),等到显性效应减少,然后进行个体选择,这是有效的。倘若进行系统选择,世代虽可提早一些,但也无大差异,此时对个体进行分步选择近于无效。

显性程度小(例如 $K < 1$) 而环境引起的变异大(例如个体 $M > 1$) 的性状,在初期世代育成系统进行系统选择是有效的,倘若环境引起的变异极大,则以增加每一系统的个体数来减少实验误差,也能提高选择的效果。系统群内系统的选择略微有效,但是个体的选择则不论单纯选择法或分步选择法,而且即使到了后期世代也都不会有效。

显性效果大(例如 $K > 10$)、环境引起的变异亦大(例如个体 $M > 1$) 的性状,只有后期世代(例如 F_6 或 F_8) 的系统选择才是有效的。系统群内系统的选择效果亦小。个体选择则在任何情况下也都几乎无效。

倘若知道一个具体的集团的所有性状具有怎样的符号遗传学或统计遗传学的特性,就能考虑出适合于各个性状的育种方式。但是实际上,育种性状为数不少,各性状间通常还显示出遗传相关,而且育种目标的重要性亦因性状而异。为了把这些情况都考虑在内而后作出育种方式,则仅了解一些主要基

因的行动和遗传力是不够的,至少应该考虑到性状的遗传相关的存在。把这一点也考虑在内,则对育种方式的构造可作以下几点提示。

(1) 遗传力极高的主要基因所造成的性状,当其重要性非常大、与其他重要性性状间的不利遗传相关并不高、而且参与的基因数也少时,应在初期世代进行个体选择。为使选择不致缩减集团的大小,在选择世代中培育成大量的个体是必要的。否则就有失去不成为选择对象的连续变异性状的遗传变异的危险。不是在上述条件下时,则可到后期世代再进行个体选择。

(2) 在初期分离集团中遗传力高的连续变异性状,当其重要性颇大,且与其他重要性性状之间没有不利的遗传相关时,应在初期世代进行个体选择。这样便可从初期世代中产生接近希望型的集团,并可限制田间面积的增大。根据不同情况,进行成群选择亦是有效的。

(3) 对于初期分离集团中遗传力低的连续变异性状,在初期世代不进行个体选择。因为环境变异大以致遗传力低的性状,即使到了后期世代,亦不进行个体选择。系统选择也要稍迟几代才开始,因此,从初期世代起预先培育出衍生系统是比較适宜的(但在初期世代不进行选择)。这样,同时能够增加个体数,所以也就能防止偶然的变动引起遗传变异的损失。

(4) 通常上述各种性状是组合在一起的,所以一般采取(3)的方式,在初期世代对属于(1)和(2)的性状根据需要进行个体的单纯选择(即以集团全体为对象的集团选择),到了后期世代再进行衍生系统选择和系统选择,这样似乎好些。

V 总 结

1. 以统计遗传学单纯形式的理论为基础,对于自花授粉植物杂种后代的遗传力会因育种方式及世代不同产生何种变化进行了计算。

2. 这就是说,杂种集团的总变量分为累加遗传变量、等位基因间非累加遗传变量和环境变量等 3 种成分时,对育种方式(个体、系统、系统群和 F_n 衍生系统)、世代($F_2 \sim F_7$ 和 F_∞)、 $K (= H/D, 0, 0.1, 1, 10)$ 和 $M (= E/D, 10, 1, 0.1, 0.01, 0)$ 分别设定其数值,计算出狭义的遗传力 h^2 及其一部分广义的遗传力 h^2B^2 , 结果如育种数值表的表 5 及表 6 (略)所示。

3. 遗传力在个体选择时最低,系统选择时次

之, F_2 衍生系統、 F_4 衍生系統和系統群選擇時最高。同時, 遺傳力隨着世代推進而提高; K 和 M 愈小, 遺傳力也愈高。

4. 雜種集團的遺傳變量可按育種方式分為各種成分。這種情況對單純選擇法、分步選擇法和複合選擇法提供了理論基礎。

5. 應該綜合考慮育種性狀的性質、性狀間的遺傳相關、育種目標上的重要性等, 而後建立育種方式。一般地說, 最好在初期世代預先培育出衍生系統, 在初期世代中對遺傳力高的性狀進行單純選擇, 到了後期世代, 再對遺傳力低的性狀的系統群、系統和衍生系統進行選擇。

6. 任何場合的選擇都應在十分有效時進行, 並應盡量防止集團因選擇而縮小時所能引起的遺傳變異的減少。

7. 本文所述試驗結果是以雜種集團的變量用單純的形式分割開來為前提的, 所以在將這種前提條件通過實驗充分觀察以前, 在育種試驗上的應用必須慎重。

參考文獻

[1] 明峰英夫(1934): 集團育種法について, 農業技術 9

(9): 1~4.

[2] Frey, K. J. (1954): The use of F_2 line in predicting the performance of F_3 selections in two barley crosses. *Agron. J.* 46 (12): 541~544.

[3] Lush, J. L. (1949): Heritability of quantitative characters in farm animals. *Proc. 8th Internat. Congr. Genet.*: 365~375.

[4] Mather, K. (1949): *Biometrical genetics*. Methuen, London.

[5] Rudore, W. (1956): Neue Grundlagen und Methoden Zur Züchtung auf Leistung. *Z. Pflzücht.* 35 (4): 441~460

[6] 酒井寛一(1954): 植物育種法に関する理論の研究。I. 自殖性植物の雜種後代における遺傳力の變化。育種雜 4(3): 145~148.

[7] 酒井寛一(1956a): 育種と集團遺傳學。駒井卓, 酒井寛一編“集團遺傳學”(東京, 培風館): 13~28.

[8] 酒井寛一(1956b): 植物育種法に関する理論の研究。III. 自殖性植物の個體選抜における系統羣, 系統及び個體の測定値の重みづけ, 育種雜 6(3): 175~179.

(吳堯鵬譯 沈光史、中宗坦校)

3. 水稻遠緣品種間雜種集團遺傳學的研究

岡 彦一

(日本國立遺傳學研究所)

《植物的集團育種法研究》27~43 頁 (1958) [日文]

水稻品種從熱帶分布到溫帶, 為數很多。這些品種在系統發生上可分為 2 或 3 個品種群^[1], 品種群間的變異在多數情況下是連續表現的。遠緣品種在生理或生態上顯著不同, 將這些不同品種所具有的優良特性以雜交方法加以組合是值得育種家注意的一項工作。這一項工作, 特別是在考慮到整個亞洲的水稻育種時, 是個最重要的課題。1950 年以來, FAO (聯合國糧食及農業組織) 的工作之一就是要將“印度型×日本型”的雜種集團作為育種材料分配給各國, 同時, 有關這一項工作的研究構成了 FAO 每年召開會議的重要討論項目。

但是遠緣品種的雜交育種帶來了許多困難, 人們經驗到: 從雜交直接選擇出優良系統的機率很低。當然, 雙親間基因差異愈大, 分離愈複雜, 優良基因

的組合出現愈稀。因此, 就有必要在大致接近於穩定的後代中審定大量系統, 並且作為育種方法來說, 原則上採取集團育種法也是必要的。但是, 此時會出現不稔性, 隨之而來的還有種種特異現象。為求解決進行遠緣品種雜交所經驗到的這些疑難問題, 作者主要在中國台灣省繼續進行了水稻雜種集團的遺傳學的研究。以下將目前為止獲得的知識簡單地敘述一下。

I 有關水稻品種分化的遺傳機制

1 雜種不稔性和配子發育基因的假說

眾所周知, 水稻遠緣品種間的雜種往往表現不稔性, 在品種的分類上也提出這種不稔關係。因而這種不稔性的原因就引起了我們的注意。首先, 觀