



## 三交组合农艺性状的遗传模型及杂种优势预测方法

许自成<sup>1</sup> 朱琴<sup>2</sup>

(1 河南农业大学 烟草系, 河南 郑州 450002; 2 浙江大学 农学系, 浙江 杭州 310029)

**摘要:** 本文根据广义遗传模型的建模原理, 按照三交组合方式的交配设计, 提出了分析作物三交组合数量性状的加性-显性-上位性模型 (ADAA 模型), 给出了不同环境下各世代群体的遗传效应分量, 介绍了相应的统计分析方法, 并推导了根据基因型值进一步预测三交组合后代杂种优势的一般公式。

**关键词:** 三交; ADAA 模型; 遗传效应; 基因型 × 环境互作; 杂种优势; 预测

**中图分类号:** Q348 **MR 分类号:** 62J10; 92D10 **文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-9626(2001)04-0448-08

在作物育种中, 三交是选配复交组合的重要方式之一<sup>[1]</sup>, 常用来综合三个亲本的优良性状, 通过基因的分离重组, 创造出集多个目标性状于一体的新品种。三交组合方式既可用于选育自花和常异花授粉作物的纯系品种 (如豫麦 14 号、冀棉 14 号), 也可用来选育异花授粉作物的杂交种 (如玉米改良单交种及自交系间无亲缘关系的三交种), 其理论和应用研究一直为遗传育种学家所重视。刘俊秀等<sup>[2]</sup>认为, 在冬小麦育种中, 要把矮秆、抗病、丰产、抗倒、优质、早熟、抗寒多个性状组合在一起, 仅仅依靠单交可能难以奏效, 采用以三交为主的复交方式则容易收到成效, 并提出了“黄淮矮秆大穗或本地矮早 / 国外矮抗 // 本地丰产”的三交模式。Rawlings 和 Cockerham 曾提出三交组合设计的遗传模型及分析方法<sup>[3]</sup>。由于  $p$  个亲本共需配置  $p(p-1)(p-2)/2$  个三交组合, 杂交工作量大, 配置难度高, 采用方差分析法不能有效分析具有不规则缺失的非平衡数据, 以致于三交的交配设计方案及其遗传模型的应用甚少。本文根据广义遗传模型的建模原理<sup>[4,5]</sup>, 提出三交组合的加性-显性-上位性遗传模型 (ADAA 模型), 并对三交组合后代的杂种优势预测公式进行推导。

### 1 遗传模型

从某遗传群体随机抽取一组亲本纯系材料, 按三交方式  $(A \times B) \times C$  进行杂交, 获得若干个三交组合。假定各亲本间相互独立, 不存在母体效应。若遗传试验在不同环境下实施, 田间试验采用随机区组设计, 则第  $i$  个母本与第  $j$  个父本的杂交一代  $F_{lij}$  和第  $s$  个亲本的第  $k$  种交配类型, 在第  $h$  个环境、第  $l$  个区组中的平均表现型值  $y_{hijskl}$  可用线性模型表示为

收稿日期: 1999-05-10; 收修改稿日期: 1999-10-18

作者简介: 许自成 (1964-), 男, 河南汝南人, 河南农业大学农学院烟草系副教授, 博士。

$$y_{hijskl} = \mu + E_h + G_{ijsk} + GE_{hijsk} + B_{l(h)} + \varepsilon_{hijskl}$$

其中  $\mu$  是群体平均数, 固定效应;  $E_h$  是环境效应, 可假定为固定效应;  $B_{l(h)} \sim (0, \sigma_B^2)$  是区组随机效应;  $\varepsilon_{hijskl} \sim (0, \sigma_\varepsilon^2)$  是残差效应;  $G_{ijsk}$  和  $GE_{hijsk}$  分别为第  $k$  种交配类型世代平均数的遗传效应和基因型  $\times$  环境互作效应, 不同世代具有不同的遗传组成. 根据广义遗传模型的建模原理<sup>[4,5]</sup>, 当  $i = j = s$  时, 亲本  $P_i$  的  $G$  和  $GE$  效应分量为 ( $k = 0$ ),

$$G_{iii0} = 2A_i + D_{ii} + 4AA_{ii}$$

$$GE_{hiii0} = 2AE_{hi} + DE_{hii} + 4AAE_{hii}$$

当  $i = j, i \neq s$  时, 单交一代  $F_{1is} = (P_i \times P_s)$  的  $G$  和  $GE$  效应分量为 ( $k = 1$ ),

$$G_{iis1} = A_i + A_s + D_{is} + AA_{ii} + AA_{ss} + 2AA_{is}$$

$$GE_{hii1} = AE_{hi} + AE_{hs} + DE_{his} + AA_{E_{hii}} + AA_{E_{hss}} + 2AAE_{his}$$

当  $i \neq j \neq s$  时, 三交一代  $F_{1ij} \times P_s$  的  $G$  和  $GE$  效应分量为 ( $k = 2$ ),

$$\begin{aligned} G_{ijs2} &= \frac{1}{2}A_i + \frac{1}{2}A_j + A_s + \frac{1}{2}D_{is} + \frac{1}{2}D_{js} + \frac{1}{4}AA_{ii} + \frac{1}{4}AA_{jj} + \\ &\quad AA_{ss} + \frac{1}{2}AA_{ij} + AA_{is} + AA_{js} \\ GE_{hij2} &= \frac{1}{2}AE_{hi} + \frac{1}{2}AE_{hj} + AE_{hs} + \frac{1}{2}DE_{his} + \frac{1}{2}DE_{hjs} + \frac{1}{4}AAE_{hii} + \frac{1}{4}AAE_{hjj} + \\ &\quad AAE_{hss} + \frac{1}{2}AAE_{hij} + AA_{E_{his}} + AA_{E_{hjs}} \end{aligned}$$

这里  $G$  和  $GE$  的各项效应分量均为随机效应. 其中  $A_i, A_j$  或  $A_s \sim (0, \sigma_A^2)$  是加性效应;  $D_{ii}, D_{is}$  或  $D_{js} \sim (0, \sigma_D^2)$  是显性效应;  $AA_{ii}, AA_{jj}, AA_{ss}, AA_{ij}, AA_{is}$  或  $AA_{js} \sim (0, \sigma_{AA}^2)$  是加性  $\times$  加性上位性效应;  $AE_{hi}, AE_{hj}$  或  $AE_{hs} \sim (0, \sigma_{AE}^2)$  是加性  $\times$  环境互作效应;  $DE_{hii}, DE_{his}$  或  $DE_{hjs} \sim (0, \sigma_{DE}^2)$  是显性  $\times$  环境互作效应;  $AAE_{hii}, AAE_{hjj}, AAE_{hss}, AAE_{hij}, AAE_{his}$  或  $AAE_{hjs} \sim (0, \sigma_{AAE}^2)$  是加性  $\times$  加性  $\times$  环境互作效应. 利用以上 3 个世代即可分析三交组合方式的 ADA 遗传模型. 若试验设计还包括有三交组合的自交和回交世代, 其遗传组成可作如下推导:

当  $k = 3$  时, 三交一代的自交一代即三交二代的  $G$  和  $GE$  效应分量为

$$\begin{aligned} G_{ijs3} &= \frac{1}{2}A_i + \frac{1}{2}A_j + A_s + \frac{1}{8}D_{ii} + \frac{1}{8}D_{jj} + \frac{1}{4}D_{ss} + \frac{1}{4}D_{is} + \frac{1}{4}D_{js} + \frac{1}{4}AA_{ii} + \\ &\quad \frac{1}{4}AA_{jj} + AA_{ss} + \frac{1}{2}AA_{ij} + AA_{is} + AA_{js} \\ GE_{hij3} &= \frac{1}{2}AE_{hi} + \frac{1}{2}AE_{hj} + AE_{hs} + \frac{1}{8}DE_{hii} + \frac{1}{8}DE_{hjj} + \frac{1}{4}DE_{hss} + \frac{1}{4}DE_{his} + \\ &\quad \frac{1}{4}DE_{hjs} + \frac{1}{4}AAE_{hii} + \frac{1}{4}AAE_{hjj} + AAE_{hss} + \frac{1}{2}AAE_{hij} + AA_{E_{his}} + AA_{E_{hjs}} \end{aligned}$$

当  $k=4$  时, 三交一代的回交一代  $F_{1ij_s} \times F_{1ij}$  的遗传效应分量为

$$G_{ij_s4} = \frac{3}{4}A_i + \frac{3}{4}A_j + \frac{1}{2}A_s + \frac{1}{8}D_{ii} + \frac{1}{8}D_{jj} + \frac{1}{4}D_{is} + \frac{1}{4}D_{js} + \frac{1}{4}D_{ij} + \frac{9}{16}AA_{ii} + \frac{9}{16}AA_{jj} + \frac{1}{4}AA_{ss} + \frac{9}{8}AA_{ij} + \frac{3}{4}AA_{is} + \frac{3}{4}AA_{js}$$

$$GE_{hij_s4} = \frac{3}{4}AE_{hi} + \frac{3}{4}AE_{hj} + \frac{1}{2}AE_{hs} + \frac{1}{8}DE_{hii} + \frac{1}{8}DE_{hjj} + \frac{1}{4}DE_{his} + \frac{1}{4}DE_{hjs} + \frac{1}{4}DE_{hij} + \frac{9}{16}AAE_{hii} + \frac{9}{16}AAE_{hjj} + \frac{1}{4}AAE_{hss} + \frac{9}{8}AAE_{hij} + \frac{3}{4}AAE_{his} + \frac{3}{4}AAE_{hjs}$$

当  $k=5$  时, 三交一代的回交一代  $F_{1ij_s} \times P_s$  的  $G$  和  $GE$  效应分量为,

$$G_{ij_s5} = \frac{1}{4}A_i + \frac{1}{4}A_j + \frac{3}{2}A_s + \frac{1}{4}D_{is} + \frac{1}{4}D_{js} + \frac{1}{2}D_{ss} + \frac{1}{16}AA_{ii} + \frac{1}{16}AA_{jj} + \frac{9}{4}AA_{ss} + \frac{1}{8}AA_{ij} + \frac{3}{4}AA_{is} + \frac{3}{4}AA_{js}$$

$$GE_{hij_s5} = \frac{1}{4}AE_{hi} + \frac{1}{4}AE_{hj} + \frac{3}{2}AE_{hs} + \frac{1}{4}DE_{his} + \frac{1}{4}DE_{hjs} + \frac{1}{2}DE_{hss} + \frac{1}{16}AAE_{hii} + \frac{1}{16}AAE_{hjj} + \frac{9}{4}AAE_{hss} + \frac{1}{8}AAE_{hij} + \frac{3}{4}AAE_{his} + \frac{3}{4}AAE_{hjs}$$

任一世代的遗传组成均可根据广义遗传模型的建模原理 [4,5] 类推.

## 2 统计分析方法

三交组合的表现型观察值可用混合线性模型矩阵形式表示为,

$$y = Xb + U_A e_A + U_D e_D + U_{AA} e_{AA} + U_{AE} e_{AE} + U_{DE} e_{DE} + U_{AAE} e_{AAE} + U_B e_B + e_\epsilon$$

$$Xb + \sum_{u=1}^8 U_u e_u \sim (Xb, V = \sum_{u=1}^8 \sigma_u^2 U_u U_u^T)$$

其中  $b$  是固定效应向量,  $X$  是固定效应的系数矩阵.  $e_A$  为加性效应向量,  $e_A \sim (0, \sigma_A^2 I)$ ;  $e_D$  为显性效应向量,  $e_D \sim (0, \sigma_D^2 I)$ ;  $e_{AA}$  为加性  $\times$  加性上位性效应向量,  $e_{AA} \sim (0, \sigma_{AA}^2 I)$ ;  $e_{AE}$  为加性  $\times$  环境互作效应向量,  $e_{AE} \sim (0, \sigma_{AE}^2 I)$ ;  $e_{DE}$  为显性  $\times$  环境互作效应向量,  $e_{DE} \sim (0, \sigma_{DE}^2 I)$ ;  $e_{AAE}$  为加性  $\times$  加性  $\times$  环境互作效应向量,  $e_{AAE} \sim (0, \sigma_{AAE}^2 I)$ ;  $e_B$  为区组效应向量,  $e_B \sim (0, \sigma_B^2 I)$ ;  $e_\epsilon$  为残差效应向量,  $e_\epsilon \sim (0, \sigma_\epsilon^2 I)$ .  $U_A, U_D, U_{AA}, U_{AE}, U_{DE}, U_{AAE}$  和  $U_B$  分别为加性、显性、加性  $\times$  加性、加性  $\times$  环境、显性  $\times$  环境、加性  $\times$  加性  $\times$  环境和区组效应的系数矩阵. 表现型向量  $y$  的方差-协方差矩阵为

$$\text{Var}(y) = \sigma_A^2 U_A U_A^T + \sigma_D^2 U_D U_D^T + \sigma_{AA}^2 U_{AA} U_{AA}^T + \sigma_{AE}^2 U_{AE} U_{AE}^T + \sigma_{DE}^2 U_{DE} U_{DE}^T + \sigma_{AAE}^2 U_{AAE} U_{AAE}^T + \sigma_B^2 U_B U_B^T + \sigma_\epsilon^2 I$$

采用 MINQUE(1) 法 [5,6,7] 可以无偏求解各项遗传方差分量和成对性状的遗传协方差分量. 采用调整无偏预测法 (AUP 法) 可以无偏预测各项遗传效应值 [5,6,7].

### 3 应用三交组合 ADAA 模型预测杂种优势

采用调整无偏预测法 (AUP 法)<sup>[5,6,7]</sup> 对各项遗传效应值进行预测, 可获得基因的加性、显性和上位性效应的无偏预测值, 然后进一步预测各杂交组合不同世代的杂种优势. 朱军<sup>[5]</sup>认为, 某一环境下的杂种优势由两部分组成, 即 (1) 不受环境影响的基因型优势  $H_M(F_n)$ , 和 (2) 因环境不同而变异的环境互作优势  $H_{ME}(F_n)$ , 可表示为杂种平均优势  $= H_M(F_n) + H_{ME}(F_n)$ . 朱军<sup>[5,6]</sup>提出了根据加性-显性模型, 利用基因型值预测单交组合杂种优势的新思路. 考虑到上位性效应对某些数量性状的遗传具有重要作用, 有必要作进一步扩展.

三交  $F_1$  代的平均优势  $H_M(F_1)$  为

$$H_M(F_1) = G(F_{1ij}) - \frac{1}{2}[G(F_{1ij}) + G(P_s)] = \frac{1}{2}[(D_{is} + D_{js}) - (D_{ij} + D_{ss})] + \left[ (AA_{is} + AA_{js}) - \left( \frac{1}{4}AA_{ii} + \frac{1}{4}AA_{jj} + AA_{ss} + \frac{1}{2}AA_{ij} \right) \right]$$

令

$$\begin{aligned} \Delta_{Dis} &= D_{is} - \frac{1}{2}(D_{ii} + D_{ss}) \\ \Delta_{Djs} &= D_{js} - \frac{1}{2}(D_{jj} + D_{ss}) \\ \Delta_{Dij} &= D_{ij} - \frac{1}{2}(D_{ii} + D_{jj}) \end{aligned}$$

又令

$$\begin{aligned} \Delta_{AAis} &= AA_{is} - \frac{1}{2}(AA_{ii} + AA_{ss}) \\ \Delta_{AAjs} &= AA_{js} - \frac{1}{2}(AA_{jj} + AA_{ss}) \\ \Delta_{AAij} &= AA_{ij} - \frac{1}{2}(AA_{ii} + AA_{jj}) \end{aligned}$$

$$\text{则 } H_M(F_1) = \frac{1}{2}(\Delta_{Dis} + \Delta_{Djs} - \Delta_{Dij}) + \left( \Delta_{AAis} + \Delta_{AAjs} - \frac{1}{2}\Delta_{AAij} \right).$$

三交  $F_2$  代的平均优势  $H_M(F_2)$  为

$$\begin{aligned} H_M(F_2) &= G(F_{2ijs}) - \frac{1}{2}[G(F_{1ij}) + G(P_s)] = \\ & \left( \frac{1}{4}D_{is} + \frac{1}{4}D_{js} + \frac{1}{8}D_{ii} + \frac{1}{8}D_{jj} - \frac{1}{2}D_{ij} - \frac{1}{4}D_{ss} \right) + \\ & \left[ (AA_{is} + AA_{js}) - \left( \frac{1}{4}AA_{ii} + \frac{1}{4}AA_{jj} + AA_{ss} + \frac{1}{2}AA_{ij} \right) \right] = \\ & \frac{1}{4}(\Delta_{Dis} + \Delta_{Djs} - 2\Delta_{Dij}) + \left( \Delta_{AAis} + \Delta_{AAjs} - \frac{1}{2}\Delta_{AAij} \right) \end{aligned}$$

同理, 三交  $F_n$  代的平均优势  $H_M(F_n)$  为,

$$H_M(F_n) = G(F_{nij_s}) - \frac{1}{2}[G(F_{1ij}) + G(P_s)] = \left(\frac{1}{2}\right)^n (\Delta_{Dis} + \Delta_{Djs} - 2^{n-1}\Delta_{Dij}) + \left(\Delta_{AAis} + \Delta_{AAjs} - \frac{1}{2}\Delta_{AAij}\right)$$

类似地, 三交  $F_n$  代的平均优势互作离差  $H_{ME}(F_n)$  为

$$H_{ME}(F_n) = GE(F_{nij_s}) - \frac{1}{2}[GE(F_{1ij}) + GE(P_s)] = \left(\frac{1}{2}\right)^n (\Delta_{DEhis} + \Delta_{DEhjs} - 2^{n-1}\Delta_{DEhij}) + \left(\Delta_{AAEhis} + \Delta_{AAEhjs} - \frac{1}{2}\Delta_{AAEhij}\right)$$

根据以上公式获得的杂种优势, 是与各性状度量单位有关联的优势值. 为了使不同性状之间的杂种优势具有可比性, 可采用群体平均优势表示为

$$H_{PM}(F_n) + H_{PME}(F_n) = \frac{1}{\mu}[H_M(F_n) + H_{ME}(F_n)] = \frac{1}{\mu} \left[ \left(\frac{1}{2}\right)^n (\Delta_{Dis} + \Delta_{Djs} - 2^{n-1}\Delta_{Dij}) + \left(\Delta_{AAis} + \Delta_{AAjs} - \frac{1}{2}\Delta_{AAij}\right) + \left(\frac{1}{2}\right)^n (\Delta_{DEhis} + \Delta_{DEhjs} - 2^{n-1}\Delta_{DEhij}) + \left(\Delta_{AAEhis} + \Delta_{AAEhjs} - \frac{1}{2}\Delta_{AAEhij}\right) \right]$$

由此可见, 三交组合不同世代的平均优势与基因的加性效应无关, 显性效应呈规律性递减, 而各世代的加性  $\times$  加性上位性效应保持不变. 当不考虑上位性效应时, 即可得到三交组合方式的加性 - 显性模型 (AD 模型),  $F_n$  代平均优势的预测公式相应简化为

$$H_M(F_n) + H_{ME}(F_n) = \left(\frac{1}{2}\right)^n (\Delta_{Dis} + \Delta_{Djs} - 2^{n-1}\Delta_{Dij}) + \left(\frac{1}{2}\right)^n (\Delta_{DEhis} + \Delta_{DEhjs} - 2^{n-1}\Delta_{DEhij})$$

同理, 三交组合的超亲优势 (超母本单交种) 也可类似地加以推导.

#### 4 讨论

本文提出了分析三交组合数量性状的加性 - 显性 - 上位性遗传模型, 各遗传方差分量可采用 MINQUE(1) 法无偏估算<sup>[5,6,7]</sup>, 试验资料可以是平衡数据, 也可以是有不规则缺失的非平衡数据. 分析的世代数一般包括亲本、单交  $F_1$  和三交  $F_1$  代 3 个世代, 也可相应增加其它交配世代进行联合分析. 采用 AUP 法<sup>[5,6,7]</sup> 获得遗传随机效应的预测值之后, 即可进行杂种优势及其与环境互作优势的预测分析. 文中给出了不同自交世代的杂种优势预测公式, 所得结论与 Xu 和 Zhu<sup>[9]</sup> 基于 ADAA 模型预测单交组合杂种优势的预测公式相似. 需要指出的是, 对于异花授粉作物如玉米的三交种而言, 三交  $F_2$  代实际上是三交  $F_1$  代个体间随机交配的结果

果, 其遗传组成与三交  $F_1$  代的自交一代不同, 前者的遗传效应分量 ( $k=6$ ) 应作如下调整:

$$G_{ij_2s6} = \frac{1}{2}A_i + \frac{1}{2}A_j + A_s + \frac{1}{16}D_{ii} + \frac{1}{16}D_{jj} + \frac{1}{4}D_{ss} + \frac{1}{8}D_{ij} + \frac{1}{4}D_{is} + \frac{1}{4}D_{js} +$$

$$\frac{1}{4}AA_{ii} + \frac{1}{4}AA_{jj} + AA_{ss} + \frac{1}{2}AA_{ij} + AA_{is} + AA_{js}$$

$$GE_{hij_2s6} = \frac{1}{2}AE_{hi} + \frac{1}{2}AE_{hj} + AE_{hs} + \frac{1}{16}DE_{hii} + \frac{1}{16}DE_{hjj} + \frac{1}{4}DE_{hss} + \frac{1}{8}DE_{hij} + \frac{1}{4}DE_{his} +$$

$$\frac{1}{4}DE_{hjs} + \frac{1}{4}AAE_{hii} + \frac{1}{4}AAE_{hjj} + AAE_{hss} + \frac{1}{2}AAE_{hij} + AAE_{his} + AAE_{hjs}$$

相应地, 玉米三交  $F_2$  代的平均优势  $H_M(F_2)$  为

$$H_M(F_2) = G(F_{2ij_2s}) - \frac{1}{2}[G(F_{1ij}) + G(P_s)] = \left( \frac{1}{16}D_{ii} + \frac{1}{16}D_{jj} - \frac{1}{4}D_{ss} + \frac{3}{8}D_{ij} + \frac{1}{4}D_{is} + \frac{1}{4}D_{js} \right) +$$

$$\left[ (AA_{is} + AA_{js}) - \left( \frac{1}{4}AA_{ii} + \frac{1}{4}AA_{jj} + AA_{ss} + \frac{1}{2}AA_{ij} \right) \right] =$$

$$\frac{1}{4} \left( \Delta_{Dis} + \Delta_{Djs} - \frac{3}{2}\Delta_{Dij} \right) + \left( \Delta_{AAis} + \Delta_{AAjs} - \frac{1}{2}\Delta_{AAij} \right)$$

玉米三交  $F_2$  代的平均优势互作离差  $H_{ME}(F_2)$  为

$$H_{ME}(F_2) = GE(F_{2ij_2s}) - \frac{1}{2}[GE(F_{1ij}) + GE(P_s)] =$$

$$\frac{1}{4} \left( \Delta_{DEhis} + \Delta_{DEhjs} - \frac{3}{2}\Delta_{DEhij} \right) + \left( \Delta_{AAEhis} + \Delta_{AAEhjs} - \frac{1}{2}\Delta_{AAEhij} \right)$$

在本文推导的三交组合杂种平均优势及其与环境互作优势的预测公式中, 平均优势是基于亲本单交种和另一自交系而估算的, 即

$$H_M(F_n) + H_{ME}(F_n) = G(F_{nij_2s}) + GE(F_{nij_2s}) - \frac{1}{2}[G(F_{1ij}) + G(P_s) + GE(F_{1ij}) + GE(P_s)]$$

事实上, 平均优势也可用 3 个亲本自交系预测, 即

$$H_M(F_n) + H_{ME}(F_n) = G(F_{nij_2s}) + GE(F_{nij_2s}) - \frac{1}{3}[G(P_i) + G(P_j) +$$

$$G(P_s) + GE(P_i) + GE(P_j) + GE(P_s)]$$

若令

$$\omega_G = G(P_s) - \frac{1}{2}[G(P_i) + G(P_j)] =$$

$$[2A_s - (A_i + A_j)] + \left[ D_{ss} - \frac{1}{2}(D_{ii} + D_{jj}) \right] + 2[2AA_{ss} - (AA_{ii} + AA_{jj})]$$

$$\omega_{GE} = GE(P_s) - \frac{1}{2}[GE(P_i) + GE(P_j)] =$$

$$[2AE_{hs} - (AE_{hi} + AE_{hj})] + \left[ DE_{hss} - \frac{1}{2}(DE_{hii} + DE_{hjj}) \right] +$$

$$2[2AAE_{hss} - (AAE_{hii} + AAE_{hjj})]$$

则三交组合第  $n$  代的平均优势可表示为

$$\begin{aligned}
 H_M(F_n) = & G(F_{nijk}) - \frac{1}{3}[G(P_i) + G(P_j) + G(P_s)] = \\
 & \left(\frac{1}{2}\right)^n (\Delta_{D_{is}} + \Delta_{D_{js}}) + \left(\Delta_{AA_{is}} + \Delta_{AA_{js}} + \frac{1}{2}\Delta_{AA_{ij}}\right) + \\
 & \frac{1}{6} \left\{ [2A_s - (A_i + A_j)] + \left[ D_{ss} - \frac{1}{2}(D_{ii} + D_{jj}) \right] + \right. \\
 & \left. [4AA_{ss} - 2(AA_{ii} + AA_{jj})] \right\} = \\
 & \left(\frac{1}{2}\right)^n (\Delta_{D_{is}} + \Delta_{D_{js}}) + \left(\Delta_{AA_{is}} + \Delta_{AA_{js}} + \frac{1}{2}\Delta_{AA_{ij}}\right) + \frac{1}{6}\omega_G
 \end{aligned}$$

相应地, 第  $n$  代三交组合的平均优势互作离差可表示为

$$\begin{aligned}
 H_{ME}(F_n) = & GE(F_{nijk}) - \frac{1}{3}\{GE(P_i) + GE(P_j) + GE(P_s)\} = \\
 & \left(\frac{1}{2}\right)^n (\Delta_{DE_{his}} + \Delta_{DE_{hjs}}) + \left(\Delta_{AAE_{his}} + \Delta_{AAE_{hjs}} + \frac{1}{2}\Delta_{AAE_{hij}}\right) + \\
 & \frac{1}{6} \left\{ [2AE_{hs} - (AE_{hi} + AE_{hj})] + \left[ DE_{hss} - \frac{1}{2}(DE_{hii} + DE_{hjj}) \right] + \right. \\
 & \left. [4AAE_{hss} - 2(AAE_{hii} + AAE_{hjj})] \right\} = \\
 & \left(\frac{1}{2}\right)^n (\Delta_{DE_{his}} + \Delta_{DE_{hjs}}) + \left(\Delta_{AAE_{his}} + \Delta_{AAE_{hjs}} + \frac{1}{2}\Delta_{AAE_{hij}}\right) + \frac{1}{6}\omega_{GE}
 \end{aligned}$$

两种方法推导的预测公式在最终表达形式上有些差异, 采用亲本自交系或是亲本单交种对复交组合杂种优势的预测结果是不尽相同的. 对于三交组合而言, 采用亲本单交种和另一个自交系的预测公式仅与显性效应、加性  $\times$  加性上位性效应有关; 当采用 3 个亲本自交系进行预测时, 还与加性效应有关. 另外, 基于缩减的 AD 模型预测杂种优势的公式主要适用于不存在上位性效应 (或上位性效应较不重要) 的农艺性状, 否则, 有可能导致预测结果的偏差.

### [参 考 文 献]

- [1] 潘家驹. 作物育种学总论 [M]. 北京: 农业出版社, 1994. 53-56.
- [2] 刘俊秀, 李学渊, 陈新民等. 冬小麦大面积品种选育研究的回顾与进展. 中国小麦育种研究进展 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1996. 15-21.
- [3] Rawlings J O, Cockerham C C. Triallel analysis[J]. *Crop Science*, 1962, 2(3):228-231.

