

# 作物杂种后代基因型值和杂种优势的 的预测方法\*、§

朱 军

(浙江农业大学农学系, 杭州 310029)

METHODS OF PREDICTING GENOTYPE VALUE AND HETEROSIS  
FOR OFFSPRING OF HYBRIDS

Zhu Jun

(Agronomy Department, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou 310029)

## ABSTRACT

By parents and  $F_1$  hybrids of crops, methods of predicting genotype value and heterosis are proposed for offspring of hybrids. The MINQUE (1) procedures can be used for estimating variance components and for predicting genetic effects by analyzing diallel crosses with an additive-dominance model. Predicted additive and dominance effects can be further used in predicting genotype values for different generations of  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $BC_1$ , and  $BC_2$ . By predicted heterosis over mid-parent value or over better-parent based on population mean, heterosis for other generations can be obtained. A simple formula is proposed for predicting the number of generations of a cross which still has heterosis over better-parent. The number of generations is a function of heterosis over mid-parent value based on population mean and genetic difference between two parents. A worked example of six-parent diallel analysis in cotton is given for predicting  $F_2$  genotype value, heterosis and the number of generations for each cross.

\* 国家教委资助项目。

§ 本文承蒙季道藩教授审阅, 提出宝贵意见, 特此致谢。

1992年10月21日收到。

**Key words:** Genetic variance components, genetic effects, genotype value, heterosis.

**〔提要〕** 本文提出了利用作物亲本和 $F_1$ 预测杂种后代基因型值和杂种优势的统计分析方法。该方法运用加性-显性遗传模型,分析双列杂交试验资料,用MINQUE(1)法估算方差分量以及预测遗传效应值。由加性和显性效应预测值可进一步预测 $F_1$ ,  $F_2$ ,  $BC_1$ ,  $BC_2$ , 等不同世代的基因型值,在预测 $F_1$ 群体平均优势和群体超亲优势的基础上,可以推导出其它各世代的杂种优势。提出了预测杂种后代保持超亲优势世代数的简单公式,根据杂交组合 $F_1$ 群体平均优势和双亲相对遗传差异,便可预测该组合能在生产上直接利用的世代数。以棉花六个品种完全双列杂交试验资料为例,分析了各组合 $F_1$ 和 $F_2$ 的基因型值、超亲优势和保持5%超亲优势的世代数。

**关键词:** 遗传方差分量, 遗传效应值, 基因型值、杂种优势。

## 引 言

利用作物杂种优势是提高产量和品质的一项有效措施。玉米、高粱和水稻等作物已成功地利用雄性不育系制种,在生产上大面积种植 $F_1$ 。但目前有些作物由于尚不能经济地产生大量 $F_1$ 种子,因而在生产上大面积地利用 $F_1$ 的杂种优势还有困难。杂种优势的研究结果明,陆地棉<sup>[1]</sup>、冬小麦<sup>[6]</sup>、大麦<sup>[9]</sup>、油菜<sup>[5]</sup>和芝麻<sup>[1]</sup>等作物的一些重要农艺性状均存在明显的 $F_2$ 杂种优势。如能直接利用杂种 $F_2$ 代,可以解决 $F_1$ 的供种问题,从而将能在生产上大面积利用杂种优势。

杂种优势的遗传分析主要采用Griffing<sup>[7]</sup>的配合力遗传模型,估算亲本的一般配合力及杂交组合的特殊配合力。但Griffing的方法只适用于亲本和 $F_1$ 世代。对 $F_2$ 杂种优势的研究,目前主要通过一些间接指标(如亲本的亲缘关系、因子距离、中亲值等)与 $F_2$ 表现型值的相关性预测 $F_2$ 的杂种优势,但是这些间接预测的效果并不理想<sup>[6,4]</sup>。由于作物农艺性状受环境机误影响较大, $F_2$ 表现型值并不一定能完全反映组合的基因型值,因而只有直接对组合的基因型值进行分析,才能排除环境机误的干扰。

分析 $F_2$ 的杂种优势表现,一般都需要种植 $F_2$ 植株。由于 $F_2$ 是分离世代,需要较大的群体,因而会增加遗传试验的费用和难度,对其它杂种后代( $F_3$ 或回交世代)的遗传研究则困难更大。如能由不分离世代(亲本和 $F_1$ )直接预测 $F_2$ 或其它杂种后代的基因型值,就可以提高试验效益,缩短试验年限。

本文根据加性-显性遗传模型,以包括亲本和 $F_1$ 的品种间双列杂交为遗传材料,提出了无偏预测基因加性效应值和显性效应值的分析方法,推导了 $F_1$ 和其它杂种后代基因型值及其杂种优势的预测公式,并给出了预测杂种自交后代利用年限的简易公式。作为方法应用的演示,本文以陆地棉六个品种完全双列杂交的试验资料为实例<sup>[2]</sup>,进行分析和论述。

## 遗传模型和统计分析方法

### 1. 加性-显性遗传模型

在作物遗传分析中,常采用完全随机区组试验设计按排遗传材料的种植,对于随机区组 $l$ 内种植的亲本 $i$ 和亲本 $j$ 交配的第 $k$ 个世代,其表现型值的平均数 $y_{ijkl}$ 可用线性模型

$$y_{ijkl} = \mu + G_{ijk} + b_l + e_{ijkl} \quad (1)$$

表示,其中 $\mu$ 是群体平均数; $G_{ijk}$ 是遗传效应值,由不同的基因效应分量所组成; $b_l$ 是区组效应, $b_l \sim N(0, \sigma_b^2)$ ; $e_{ijkl}$ 是剩余效应, $e_{ijkl} \sim N(0, \sigma_e^2)$ 。

如果供试材料的表现符合以下四项遗传假设:1)具有正常二倍体分裂;2)参与杂交的纯合亲本是遗传群体的一个随机样本;3)不存在基因的上位性效应;4)不存在基因型与环境的互作;则遗传效应值 $G_{ijk}$ 可进一步按以下不同的世代分解为加性效应和显性效应两项基因效应分量:

亲本 $P_i$ (或 $P_j$ )基因效应分量( $i=j, k=0$ )

$$G_{iio} = 2A_i + D_{ii},$$

杂种一代 $F_{1ij}$ 基因效应分量( $k=1$ )

$$G_{ij1} = A_i + A_j + D_{ij},$$

杂种二代 $F_{2ij}$ 基因效应分量( $k=2$ )

$$G_{ij2} = A_i + A_j + \frac{1}{4}D_{ii} + \frac{1}{4}D_{jj} + \frac{1}{2}D_{ij},$$

杂种三代 $F_{3ij}$ 基因效应分量( $k=3$ )

$$G_{ij3} = A_i + A_j + \frac{3}{8}D_{ii} + \frac{3}{8}D_{jj} + \frac{1}{4}D_{ij},$$

回交 $BC_1(F_{1ij} \times P_i)$ 或 $BC'_1(P_i \times F_{1ij})$ 基因效应分量( $k=4$ )

$$G_{ij4} = \frac{3}{2}A_i + \frac{1}{2}A_j + \frac{1}{2}D_{ii} + \frac{1}{2}D_{ij},$$

回交 $BC_2(F_{1ij} \times P_j)$ 或 $BC'_2(P_j \times F_{1ij})$ 基因效应分量( $k=5$ )

$$G_{ij5} = \frac{1}{2}A_i + \frac{3}{2}A_j + \frac{1}{2}D_{jj} + \frac{1}{2}D_{ij},$$

其中, $A_i$ 或 $A_j$ 是累加的加性效应, $A_i$ 或 $A_j \sim N(0, \sigma_A^2)$ ; $D_{ii}$ , $D_{jj}$ 或 $D_{ij}$ 是累加的显性效应, $D_{ii}$ , $D_{jj}$ 或 $D_{ij} \sim N(0, \sigma_D^2)$ 。

根据以上加性-显性遗传模型,可以由只包括亲本和 $F_1$ 世代的双列杂交( $k=0, 1$ ),预测加性效应值( $A_i$ 和 $A_j$ )和显性效应值(纯合显性 $D_{ii}$ 、 $D_{jj}$ 和杂合显性 $D_{ij}$ )。然后

以这些基因效应值,再预测亲本、 $F_1$ 或其它杂种世代( $k=2, 3, 4, 5$ )的基因型值。

## 2. 方差分量和基因效应值的分析

如果将包括亲本和 $F_1$ 的双列杂交( $k=0, 1$ )的完全随机区组试验所有观察值 $y$ 以矩阵形式表示,遗传模型(1)可用以下混合线性模型表示,

$$y = 1\mu + U_A e_A + U_D e_D + U_b e_b + e_e = 1\mu + \sum_{u=1}^4 U_u e_u, \quad (2)$$

其中,  $1$ 是常数 $1$ 的向量;  $e_u$ 是第 $u$ 项独立随机变量的向量,具有平均数零、方差 $\sigma_u^2 1$ ;  $U_u$ 是第 $u$ 项随机效应的系数矩阵;  $U_u = 1$ 是单位矩阵。

观察值向量 $y$ 具有以下多变量多元正态分布

$$y \sim \text{MVN}(1\mu, \sum_{u=1}^4 \sigma_u^2 U_u U_u^T),$$

其中  $U_u^T$  是系数矩阵  $U_u$  的转置矩阵。

采用Rao提出的最小范数二阶无偏估算法(MINQUE法)<sup>[12]</sup>,可以无偏地估算混合线性模型中的各项方差分量。该方法需要设置先验值,我们建议采用MINQUE(1)法,即设所有的方差分量先验值为常数 $1$ 。混合线性模型中的方差分量的估计值向量 $[\hat{\sigma}_u^2]$ 可由下列MINQUE(1)等式( $u, v=1, 2, 3, 4$ )解得

$$[\text{tr}(U_u^T Q U_v U_v^T Q U_u)] [\hat{\sigma}_u^2] = [y^T Q U_u U_u^T Q y], \quad (3)$$

其中,  $\text{tr}$ 是矩阵的迹,即矩阵对角线元素的总和;  $Q = V^{-1} - V^{-1}(1^T V^{-1} 1)^{-1} 1^T V^{-1}$ ,  $V = \sum_{u=1}^4 U_u U_u^T$ ,并具有逆矩阵 $V^{-1}$ ;  $y^T$ 是观察值向量 $y$ 的转置向量。

方差分量的估计值 $\hat{\sigma}_u^2$ 可用于遗传方差分量的估算,

$$\hat{V}_A = 2\hat{\sigma}_1^2 = 2\hat{\sigma}_A^2,$$

$$\hat{V}_D = \hat{\sigma}_2^2 = \hat{\sigma}_D^2,$$

$$\hat{V}_P = \hat{V}_A + \hat{V}_D + \hat{\sigma}_e^2 = 2\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2 + \hat{\sigma}_e^2.$$

$\hat{\sigma}_u^2$ 也可用于各项基因效应值的预测。如果已知遗传方差分量的真值,可以用Henderson提出的方法<sup>[8]</sup>,求得基因效应值的最佳线性无偏预测(Best Linear Unbiased Prediction,简称BLUP)。但是遗传方差分量的真值正是需要通过遗传分析而估算的,因而实际上并不可能求得BLUP。我们建议采用以下公式求调整的无偏预测(Adjusted Unbiased Prediction,简称AUP)。第 $u$ 项遗传因素的效应值向量 $e_u$ (加性效应 $u=1$ ,显性效应 $u=2$ )的AUP预测值为

$$\hat{e}_u = kU_u^T QY, \quad (4)$$

其中,  $U_u^T QY$  是  $e_u$  的线性无偏预测 (LUP) [3],  $k$  是预测的调整系数,  $k = [(n_u - 1) \hat{\sigma}_u^2 / (Y^T Q U_u U_u^T Q Y)]^{1/2}$ ; 当  $\hat{\sigma}_u^2 < 0$  时, 取  $\hat{\sigma}_u^2 = 0$ ;  $n_u$  是系数矩阵  $U_u$  的列数,  $\hat{\sigma}_u^2$  是第  $u$  项方差分量的估计值。

以上所介绍的估算方差分量和预测基因效应值的分析方法, 既适用于无缺失组合的平衡数据 (Balanced Data), 也适用于有缺失组合的非平衡数据 (Unbalanced Data)。

### 3. 基因型值和杂种优势的预测

获得基因加性和显性效应的无偏预测值以后, 便可按下式无偏地预测各世代的基因型值:

$$\text{亲本 } \hat{P}_i = \hat{\mu} + 2\hat{A}_i + \hat{D}_{ii},$$

$$\text{杂种一代 } \hat{F}_{1ij} = \hat{\mu} + \hat{A}_i + \hat{A}_j + \hat{D}_{ij},$$

$$\text{杂种二代 } \hat{F}_{2ij} = \hat{\mu} + \hat{A}_i + \hat{A}_j + \frac{1}{4}\hat{D}_{ii} + \frac{1}{4}\hat{D}_{jj} + \frac{1}{2}\hat{D}_{ij},$$

$$\text{杂种三代 } \hat{F}_{3ij} = \hat{\mu} + \hat{A}_i + \hat{A}_j + \frac{3}{8}\hat{D}_{ii} + \frac{3}{8}\hat{D}_{jj} + \frac{1}{4}\hat{D}_{ij},$$

$$\text{回交 } \hat{BC}_1 \text{ 或 } \hat{BC}_1 = \hat{\mu} + \frac{3}{2}\hat{A}_i + \frac{1}{2}\hat{A}_j + \frac{1}{2}\hat{D}_{ii} + \frac{1}{2}\hat{D}_{ij},$$

$$\text{回交 } \hat{BC}_2 \text{ 或 } \hat{BC}_2 = \hat{\mu} + \frac{1}{2}\hat{A}_i + \frac{3}{2}\hat{A}_j + \frac{1}{2}\hat{D}_{jj} + \frac{1}{2}\hat{D}_{ij},$$

其中群体平均数估计值  $\hat{\mu}$  可以由遗传试验的全部观察值的平均数估算。

假定亲本  $i$  为优亲, 它与劣亲本  $j$  的相对遗传差异为

$$\delta = [2(A_i - A_j) + (D_{ii} - D_{jj})] / \mu,$$

那么  $F_1$  的群体平均优势和群体超亲优势的预测值为

$$\text{杂种一代群体平均优势 } \hat{H}_{PM}(F_1)$$

$$= [\hat{F}_{1ij} - \frac{1}{2}(\hat{P}_i + \hat{P}_j)] / \hat{\mu}$$

$$= [\hat{D}_{ij} - \frac{1}{2}(\hat{D}_{ii} + \hat{D}_{jj})] / \hat{\mu},$$

$$\text{杂种一代群体超亲优势 } \hat{H}_{PB}(F_1)$$

$$\begin{aligned}
 &= (\widehat{F}_{1ij} - \widehat{P}_i) / \widehat{\mu} \\
 &= [(\widehat{A}_i - \widehat{A}_j) + (\widehat{D}_{ij} - \widehat{D}_{ii})] / \widehat{\mu} \\
 &= \widehat{H}_{PM}(F_1) - \frac{1}{2} \widehat{\delta},
 \end{aligned}$$

其中  $\widehat{\delta}$  是亲本相对遗传差异  $\delta$  的预测值,

$$\widehat{\delta} = [2(\widehat{A}_i - \widehat{A}_j) + (\widehat{D}_{ii} - \widehat{D}_{jj})] / \widehat{\mu}.$$

由  $F_1$  衍生的其它各世代杂种优势的预测值都是  $\widehat{H}_{PM}(F_1)$  和  $\widehat{\delta}$  的函数, 回交世代群体平均优势的预测值分别为

$$\begin{aligned}
 &\text{回交 } BC_1 \text{ 或 } BC'_1 \text{ 群体平均优势 } \widehat{H}_{PM}(BC_1) \text{ 或 } \widehat{H}_{PM}(BC'_1) \\
 &= [\widehat{BC}_1 - \frac{1}{2}(\widehat{P}_i + \widehat{P}_j)] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} [(\widehat{A}_i - \widehat{A}_j) + (\widehat{D}_{ij} - \widehat{D}_{jj})] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} \widehat{H}_{PM}(F_1) + \frac{1}{4} \widehat{\delta},
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &\text{回交 } BC_2 \text{ 或 } BC'_2 \text{ 群体平均优势 } \widehat{H}_{PM}(BC_2) \text{ 或 } \widehat{H}_{PM}(BC'_2) \\
 &= [\widehat{BC}_2 - \frac{1}{2}(\widehat{P}_i + \widehat{P}_j)] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} [(\widehat{A}_j - \widehat{A}_i) + (\widehat{D}_{ij} - \widehat{D}_{ii})] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} \widehat{H}_{PM}(F_1) - \frac{1}{4} \widehat{\delta}.
 \end{aligned}$$

回交世代群体超亲优势的预测值分别是

$$\begin{aligned}
 &\text{回交 } BC_1 \text{ 或 } BC'_1 \text{ 群体超亲优势 } \widehat{H}_{PB}(BC_1) \text{ 或 } \widehat{H}_{PB}(BC'_1) \\
 &= (\widehat{BC}_1 - \widehat{P}_i) / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} [(\widehat{A}_j - \widehat{A}_i) + (\widehat{D}_{ij} - \widehat{D}_{ii})] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} \widehat{H}_{PM}(F_1) - \frac{1}{4} \widehat{\delta},
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &\text{回交 } BC_2 \text{ 或 } BC'_2 \text{ 群体超亲优势 } \widehat{H}_{PB}(BC_2) \text{ 或 } \widehat{H}_{PB}(BC'_2) \\
 &= (\widehat{BC}_2 - \widehat{P}_i) / \widehat{\mu}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{1}{2} [ 3(\widehat{A}_j - \widehat{A}_i) + (\widehat{D}_{ij} + \widehat{D}_{ji} - 2\widehat{D}_{ii}) ] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} \widehat{H}_{PM}(F_1) - \frac{3}{4} \widehat{\delta}.
 \end{aligned}$$

回交世代杂种优势的分析表明, 如果  $H_{PM}(F_1) < \frac{1}{2}\delta$ , 与优亲回交  $BC_1$  的群体平均优势将超过  $F_1$  的群体平均优势,  $BC_1$  的群体超亲优势是  $F_1$  的群体超亲优势的一半。依次类推, 与优亲  $P$  连续回交  $n$  代的群体超亲优势将降至  $F_1$  群体超亲优势的  $(\frac{1}{2})^n$ 。由于  $\widehat{\delta}$  是正值, 因而与劣亲本  $P_j$  回交  $BC_2$  的群体平均优势 (或群体超亲优势) 总是小于  $F_1$  的群体平均优势 (或群体超亲优势)。

在生产上需要通过再杂交才能获得回交世代, 因而仍然没有解决一些作物杂交制种困难的问题。如果能在生产上直接利用  $F_1$  的自交后代, 便可不需杂交制种。杂交种的自交后代群体平均优势可按以下公式预测:

$$\begin{aligned}
 &\text{杂种二代群体平均优势 } \widehat{H}_{PM}(F_2) \\
 &= [\widehat{F}_2 - \frac{1}{2}(\widehat{P}_i + \widehat{P}_j)] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} [\widehat{D}_{ij} - \frac{1}{2}(\widehat{D}_{ii} + \widehat{D}_{jj})] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} \widehat{H}_{PM}(F_1),
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &\text{杂种三代群体平均优势 } \widehat{H}_{PM}(F_3) \\
 &= [\widehat{F}_3 - \frac{1}{2}(\widehat{P}_i + \widehat{P}_j)] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{4} [\widehat{D}_{ij} - \frac{1}{2}(\widehat{D}_{ii} + \widehat{D}_{jj})] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{4} \widehat{H}_{PM}(F_1).
 \end{aligned}$$

杂交种的自交后代群体超亲优势的预测公式分别是

$$\begin{aligned}
 &\text{杂种二代群体超亲优势 } \widehat{H}_{PB}(F_2) \\
 &= (\widehat{F}_2 - \widehat{P}_i) / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} [ 2(\widehat{A}_i - \widehat{A}_j) + (\widehat{D}_{ij} + \frac{1}{2}\widehat{D}_{ji} - \frac{3}{2}\widehat{D}_{ii}) ] / \widehat{\mu} \\
 &= \frac{1}{2} \widehat{H}_{PM}(F_1) - \frac{1}{2} \widehat{\delta},
 \end{aligned}$$

杂种三代群体超亲优势  $\widehat{H}_{PB}(F_3)$

$$\begin{aligned} &= (\widehat{F}_3 - \widehat{P}_1) / \widehat{\mu} \\ &= \frac{1}{4} [ 4(\widehat{A}_j - \widehat{A}_i) + (\widehat{D}_{ij} + \frac{3}{8}\widehat{D}_{jj} - \frac{5}{8}\widehat{D}_{ii}) ] / \widehat{\mu} \\ &= \frac{1}{4}\widehat{H}_{PM}(F_1) - \frac{1}{2}\widehat{\delta}, \end{aligned}$$

依次类推, 可以获得杂种 $n$ 世代 $F_n$ 的优势预测公式

杂种 $F_n$ 世代的群体平均优势  $\widehat{H}_{PM}(F_n)$

$$\begin{aligned} &= [\widehat{F}_n - \frac{1}{2}(\widehat{P}_i + \widehat{P}_j)] / \widehat{\mu} \\ &= (\frac{1}{2})^{n-1} \widehat{H}_{PM}(F_1), \end{aligned} \quad (5)$$

杂种 $F_n$ 世代的群体超亲优势  $\widehat{H}_{PB}(F_n)$

$$\begin{aligned} &= (\widehat{F}_n - \widehat{P}_1) / \widehat{\mu} \\ &= (\frac{1}{2})^{n-1} \widehat{H}_{PM}(F_1) - \frac{1}{2}\widehat{\delta}. \end{aligned} \quad (6)$$

由公式(5)和(6)可见, 杂种 $F_1$ 自交后代的群体平均优势和群体超亲优势随世代数的增加, 每代以 $\frac{1}{2}H_{PM}(F_1)$ 的速率递减. 能否在杂种生产上利用 $F_1$ 自交后代, 并非完全由杂种优势的递减速率所决定. 尽管杂种 $F_1$ 自交后代的基因型值总是不如 $F_1$ 当代的, 但是如果组合的优亲是生产推广品种, 并且自交后代仍然存在一定程度的正向超亲优势, 就有可能在生产上继续利用该组合自交后代. 在实际应用时可以事先确定必须达到的正向群体超亲优势程度 $\alpha$ , 即要求 $H_{PB}(F_n) \geq \alpha$ .  $\alpha$ 可以取0.05(5%正向群体超亲优势)或0.10(10%正向群体超亲优势). 然后根据所确定的 $\alpha$ 值, 由以下关系式预测生产上可利用的杂种世代数 $n$ .

$$\frac{\widehat{H}_{PM}(F_1)}{2\alpha + \widehat{\delta}} \geq 2^{(n-2)}. \quad (7)$$

关系式(7)表明, 杂种后代群体超亲优势不低于 $\alpha$ 所维持的世代数 $n$ , 取决于 $F_1$ 群体平均优势和双亲相对遗传差异.  $\widehat{H}_{PM}(F_1)$ 越大, 或 $\widehat{\delta}$ 越小, 则正向超亲优势维持的年限越长. 为了能获得使用年限较长的杂交组合, 宜选用表现较小差异的优良品种作为双亲. 如果 $\widehat{H}_{PM}(F_1) > 0$ , 可以由下式直接预测世代数 $n$ ,

$$n = \log_2 [\widehat{H}_{PM}(F_1) / (2\alpha + \widehat{\delta})] / \log_2(2) + 2. \quad (8)$$



当比值 $\widehat{H}_{PM}(F_1)/(2\alpha + \widehat{\delta})$ 分别达到1, 2, 4或8时, 正向超亲优势维持的世代数分别为2, 3, 4或5. 如果某杂交组合的优亲是生产推广品种, 那么根据其产量和品质性状的 $F_1$ 群体平均优势及双亲的差异, 便可以预测该组合可能在生产上连续使用的年限.  $\widehat{H}_{PM}(F_1) \geq 2\alpha + \widehat{\delta}$ 是预测能否在生产上利用 $F_2$ 的一项指标. 在实际应用公式(8)时, 育种者往往只有为数很少的组合, 因而无法作遗传分析预测基因型值. 此时可采用以下简易公式, 近似地预测某组合超亲优势大于零的世代数,

$$n \approx \log [F_1 - MP] / DP / \log(2) + 2,$$

其中 $F_1$ 为组合的表型值, MP为双亲表型平均值, DP是双亲表型平均差异值(正值).

### 蒙特卡罗模拟结果

采用蒙特卡罗模拟(Monte Carlo Simulation)的方法, 比较了完全双列杂交(6个亲本和30个正反交组合)两种组配方式的遗传分析效果. 第一种组配方式包括亲本和 $F_1$ 世代, 第二种组配方式则包括亲本和 $F_2$ 世代. 两种组配方式均设四次重复, 具有相同的遗传群体. 蒙特卡罗模拟设定方差分量参数值为 $\sigma_A^2 = 25$ ,  $\sigma_D^2 = 10$ ,  $\sigma_I^2 = 20$ , 显性方差分量则设 $\sigma_D^2 = 0, 12.5, 25, 50, 100$ 和 $150$ 等六个水平. 对每种组合的不同水平进行了200次蒙特卡罗模拟.

根据蒙特卡罗模拟结果, 计算了平均的方差估计值( $\widehat{\sigma}^2$ ), 参数估计的偏差, ( $\text{Bias} = \widehat{\sigma}^2 - \sigma^2$ ), 均方误差( $\text{MSE} = \text{Bias}^2 + \text{var}(\widehat{\sigma}^2)$ ). 当估计的偏差绝对值小于参数值的5%时, 可称为无偏估计. 在相同参数情况下, 均方误差越小, 表明估计的效益越高. 表1比较了由两种组配方式估算遗传方差分量的偏差和均方误差. 由表1可见, 采用这两个交配设计所获得的遗传方差分量估计值( $\widehat{\sigma}_A^2$ ,  $\widehat{\sigma}_D^2$ )在不同模拟水平下都是无偏的. 这两个交配设计的估算效益不完全相同, 用亲本和 $F_1$ 估算显性方差( $\sigma_D^2$ )有较小的均方误差, 因而比用亲本和 $F_2$ 更有效; 但是它们的加性方差均方误差很接近, 其估算效益相似. 在两个交配设计的六种模拟中, 区组方差( $\sigma_C^2$ : 偏差 $\approx 1.17$ , 均方误差 $\approx 92.99$ )和机误方差( $\sigma_E^2$ : 偏差 $\approx 0.02$ , 均方误差 $\approx 6.99$ )的估算结果变化不大, 但随着显性方差 $\sigma_D^2$ 的增大, 加性方差均方误差有逐渐增大的趋势.

表1 两种组配方式估算遗传方差分量的偏差和均方误差的比较

Table 1 Bias and MSE of estimated genetic variance components by two types of mating design

组配方式 Mating Type	模拟一 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 0$		模拟二 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 12.5$		模拟三 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 25$		模拟四 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 50$		模拟五 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 100$		模拟六 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 150$	
	偏差 Bias	均方误差 MSE	偏差 Bias	均方误差 MSE	偏差 Bias	均方误差 MSE	偏差 Bias	均方误差 MSE	偏差 Bias	均方误差 MSE	偏差 Bias	均方误差 MSE
亲本和F <sub>1</sub>												
$\sigma_A^2$	0.33	266.32	0.52	287.32	0.55	318.03	0.55	392.08	0.44	577.66	0.29	809.76
$\sigma_D^2$	-0.12	1.74	-0.33	27.84	-0.61	92.65	-1.19	340.83	-2.38	1315.72	-3.59	2932.00
亲本和F <sub>2</sub>												
$\sigma_A^2$	0.41	271.45	0.52	291.51	0.52	322.75	0.46	397.26	0.28	584.38	0.05	817.48
$\sigma_D^2$	-0.44	26.11	-0.57	72.79	-0.82	155.93	-1.36	436.65	-2.47	1464.80	-3.63	3122.11

表2 两种组配方式预测的最大F<sub>2</sub>超亲优势(H<sub>PB</sub>(F<sub>2</sub>))和最大预期世代数(n)

Table 2 Predicted maximum F<sub>2</sub> heterosis over better parent (H<sub>PB</sub>(F<sub>2</sub>)) and maximum expected generation number (n) of cross for two types of mating design

组配方均 Mating Type	模拟一 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 0$		模拟二 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 12.5$		模拟三 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 25$		模拟四 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 50$		模拟五 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 100$		模拟六 $\sigma_A^2 = 25, \sigma_D^2 = 150$	
	均值 (标准误) Mean SE	均值 (标准误) Mean SE	均值 (标准误) Mean SE	均值 (标准误) Mean SE	均值 (标准误) Mean SE	均值 (标准误) Mean SE	均值 (标准误) Mean SE	均值 (标准误) Mean SE	均值 (标准误) Mean SE	均值 (标准误) Mean SE	均值 (标准误) Mean SE	
亲本和F <sub>1</sub>												
优势H <sub>PB</sub> (F <sub>2</sub> )	0.002	0.000	0.016	0.001	0.027	0.002	0.044	0.002	0.068	0.003	0.089	0.004
世代数 n	0.047	0.012	0.905	0.044	1.324	0.049	1.743	0.054	2.157	0.055	2.413	0.050
亲本和F <sub>2</sub>												
优势H <sub>PB</sub> (F <sub>2</sub> )	0.005	0.001	0.020	0.002	0.031	0.002	0.0048	0.002	0.072	0.003	0.093	0.004
世代数 n	0.061	0.024	1.019	0.053	1.424	0.051	1.832	0.055	2.189	0.056	2.469	0.064

每次模拟从30个正反交组合中挑出最大的F<sub>2</sub>超亲优势(H<sub>PB</sub>(F<sub>2</sub>))预测值和超亲优势达到5%以上的最大预期世代数(n)值,并以200次模拟算得其均值和标准误,模拟结果列于表2。两种组配方式预测的最大F<sub>2</sub>超亲优势(H<sub>PB</sub>(F<sub>2</sub>))和最大预期世代数(n)都不存在显著的差异。这表明,由亲本和F<sub>1</sub>同样可以有效地预测F<sub>2</sub>超亲优势和组合使用世代数。蒙

特卡罗模拟还表明,随着显性方差  $\sigma_D^2$  的增大,  $F_2$  超亲优势和组合使用年限也 逐渐增大。

## 实 例 分 析

按本文所提出的遗传模型和分析方法,分析了六个陆地棉品种 1) 徐州142, 2) 中棉所7号, 3) 协作2号, 4) 岱字棉15号, 5) 无腺体的GL-5, 6) 无蜜腺的HG-H-12) 完全双列杂交的单株铃数和单铃重两个产量性状<sup>[2]</sup>。该试验包括6个亲本和30个正反交组合, 完全随机区组设计, 重复四次。采用Jackknife数值抽样技术对试验区组进行抽样<sup>[2]</sup>, 计算方差分量的估计值、基因型值和群体超亲优势的预测值以及它们的标准误。由于有四个区组, 自由度为  $df = 4 - 1 = 3$ 。

棉花产量组成因素单株铃数和单铃重的方差分量分析结果(表3)表明, 单株铃数主要受基因加性效应影响, 加性遗传方差  $V_A$  约为显性遗传方差  $V_D$  的三倍; 单铃重则主要受基因显性效应影响, 加性遗传方差  $V_A$  不显著, 显性遗传方差  $V_D$  达到1%极显著水准。

表3 棉花单株铃数和单铃重的方差分量估计值及其标准误

Table 3 Estimated variance components and standard errors for bolls per plant and boll size of cotton

参数 Parameter	单株铃数 Bolls per plant		单铃重 Boll size	
	估计值 Estimate	标准误 SE	估计值 Estimate	标准误 SE
$V_A$	5.099*	0.761	0.060	0.028
$V_D$	1.622**	0.465	0.080**	0.022
$\sigma_b^2$	0.365*	0.118	-0.004	0.002
$\sigma_e^2$	2.796**	0.211	0.222*	0.047

\*, \*\* 分别达到0.05显著水平或0.01极显著水平

单株铃数和单铃重的15个组合的  $F_2$  基因型值和超亲优势预测以及预期的世代数 ( $\alpha = 0.05$  时) 列于表4, 括号内是各项预测值的标准误SE。由预测值  $\pm t_{0.05} SE$  可得到关于真实参数的95%置信区间, 从而可以比较不同组合的参数之间是否存在真实差异, 各组合预期的世代数  $n$  可以大致预测连续种植该组合的杂种  $n$  代后, 群体超亲优势仍将不低于5%。

在单株铃数上,  $F_2$  群体超亲优势预测值较高的组合是 (4×6) 和 (1×6), 其  $\hat{H}_{23}(F_2)$  (及95%置信区可) 分别为 0.116 (0.046~0.186) 和 0.056 (-0.027~

0.139)。虽然这两个组合的超亲优势预测值都超过5%，但置信区间的分析表明组合(4×6)的 $F_2$ 显著超过优亲4.6%以上；而组合(1×6)的 $F_2$ 并未显著超过优亲。各组合预期的世代数与群体超亲优势预测值是吻合的。当 $n \approx 2$ 时， $F_2$ 群体超亲优势预测值约为5%。组合(4×6)的预期世代数约为3，可以推断该组合 $F_2$ 的单株铃数仍可能超过优亲5%。这两个组合也有较高的基因型值，分别为16.34(14.08~18.60)和17.27(15.04~19.50)。置信区间的分析表明，这两个组合的 $F_2$ 基因型值差异不显著。

单铃重 $F_2$ 群体超亲优势预测值较高的组合是(2×4)和(1×2)。这两个组合的预期世代数都不小于2。单铃重共有四个组合的预期世代数达到了2，而单株铃数却只有两个组合。这是由于单铃重主要受显性效应控制，因而表现较强的超亲优势；而单株铃数存在较强的加性效应，超亲优势相对较弱。15个组合单株铃数的 $F_1$ 平均群体超亲优势为1.6%，而单铃重的则高达6.7%。

由表4可见，杂种优势最高的组合并不一定是基因型值最高的组合。单株铃数 $F_2$ 群体超亲优势预测值最高的组合是(4×6)，其 $F_2$ 基因型值也只位居第三。单铃重 $F_2$ 群体超亲优势预测值最高的组合(2×4)，其 $F_2$ 基因型值却位居第二。因此评价组合的优劣，应同时考虑组合的基因型值和杂种优势。本文所分析的两个性状 $F_2$ 优势的表现不完全一致。这表明，有必要根据作物产量和品质各项性状的综合分析结果，全面评价杂交组合的优劣。生产上利用的优势组合必须在主要产量组成因素和品质性状方面均表现较好。

表4 棉花杂交组合单株铃数和单铃重基因型值和超亲优势的预测以及预期的世代数

Table 4 genotype value, heterosis and expected generation number for bolls per plant and boll size of cotton crosses

组合	单 株 铃 数			单 铃 重		
	$F_{2ij}$ (标准误)	$H_{PB}$ (标准误)	$n$	$F_{2ij}$ (标准误)	$H_{PB}$ (标准误)	$n$
(1×2)	15.54 (0.56)	-0.062 (0.053)	0.9	5.33 (0.06)	0.052 (0.028)	2.0
(1×3)	16.43 (0.57)	0.000 (0.037)	1.4	4.88 (0.11)	0.018 (0.017)	0.6
(1×4)	17.15 (0.22)	0.049 (0.017)	1.9	5.05 (0.07)	0.049 (0.017)	2.0
(1×5)	12.80 (0.17)	-0.250 (0.030)	0.0	5.60 (0.07)	-0.025 (0.032)	0.9
(1×6)	17.27 (0.70)	0.056 (0.026)	2.1	5.02 (0.06)	0.041 (0.012)	1.7
(2×3)	13.27 (0.29)	-0.033 (0.050)	0.5	5.13 (0.07)	0.028 (0.024)	1.4
(2×4)	13.79 (0.46)	-0.064 (0.035)	0.0	5.38 (0.06)	0.073 (0.026)	2.3
(2×5)	9.96 (0.51)	-0.124 (0.047)	0.2	5.68 (0.14)	-0.009 (0.031)	1.0
(2×6)	13.80 (0.27)	-0.087 (0.059)	<0	5.26 (0.21)	0.049 (0.025)	2.0

续上表

(3×4)	13.78	(0.87)	-0.074	(0.059)	0.0	4.97	(0.09)	0.029	(0.023)	1.5
(3×5)	11.20	(0.55)	-0.154	(0.051)	0.4	5.51	(0.06)	-0.041	(0.031)	0.5
(3×6)	15.04	(0.78)	0.020	(0.032)	1.5	4.89	(0.10)	0.024	(0.012)	0.9
(4×5)	11.92	(0.23)	-0.192	(0.029)	0.3	5.38	(0.07)	-0.065	(0.032)	0.1
(4×6)	16.34	(0.71)	0.116	(0.022)	3.2	4.91	(0.12)	0.033	(0.016)	1.5
(5×6)	12.05	(0.57)	-0.176	(0.047)	0.4	5.35	(0.22)	-0.071	(0.029)	<0

## 参 考 文 献

- [1] 丁法元等: 芝麻杂种 $F_1$ 、 $F_2$ 优势及亲子关系的研究, 中国农业科学 20:4(1987), 70—76.
- [2] 朱军、季道藩: 陆地棉产量性状的双列分析, 浙江农业大学学报, 13:3(1987), 280—287.
- [3] 朱军: Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances. 生物数学学报, 7:1(1992)1—11.
- [4] 程备久、赵伦一: 陆地棉品种与性状差异的对应分析. 作物学报. 18:(1992),69—79.
- [5] Engqvist, G. M. and Becker, H. C. 1991. Heterosis and epistasis in rapeseed estimated from generation means. Euphytica 58:31—35.
- [6] Cox, T.S. and Murphy, J. P. 1990. The effect of parental divergence on  $F_2$  heterosis in winter wheat crosses. Theor. Appl. Genet. 79:241—250.
- [7] Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallels crossing systems. Aust. J. biol. Sci., 9:463—493.
- [8] Henderson, C. R. 1963. Selection index and expected genetic advance. In: Hanson, W.D., Robinson, H. F. (eds.) Statistical Genetics and Plant Breeding, Natl. Acad. Sci. -N RC 982:141—163.
- [9] Kaepler, H. F. and Rasmusson, D. C. 1991. Heritability, heterosis, and maternal effect of alpha-amylase activity in barley, Crop Sci. 31:1452—1455.
- [10] Meredith, W. R. Jr. 1990. Yield and fiber-quality potential for second-generation cotton hybrids, Crop Sci. 30:1045—1048.
- [11] Olvey, J. M. 1986. Performance and potential of  $F_2$  hybrids, P. 101—102. In Nelson, T. C. (ed) Beltwide Cotton Council of Am. Memphis, TN.
- [12] Rao, C. R. 1971, Estimation of variance and covariance components - MINQUE theory, J. Multivar. Anal. 257—275.