



# 第八章

## 数量遗传学的育种应用

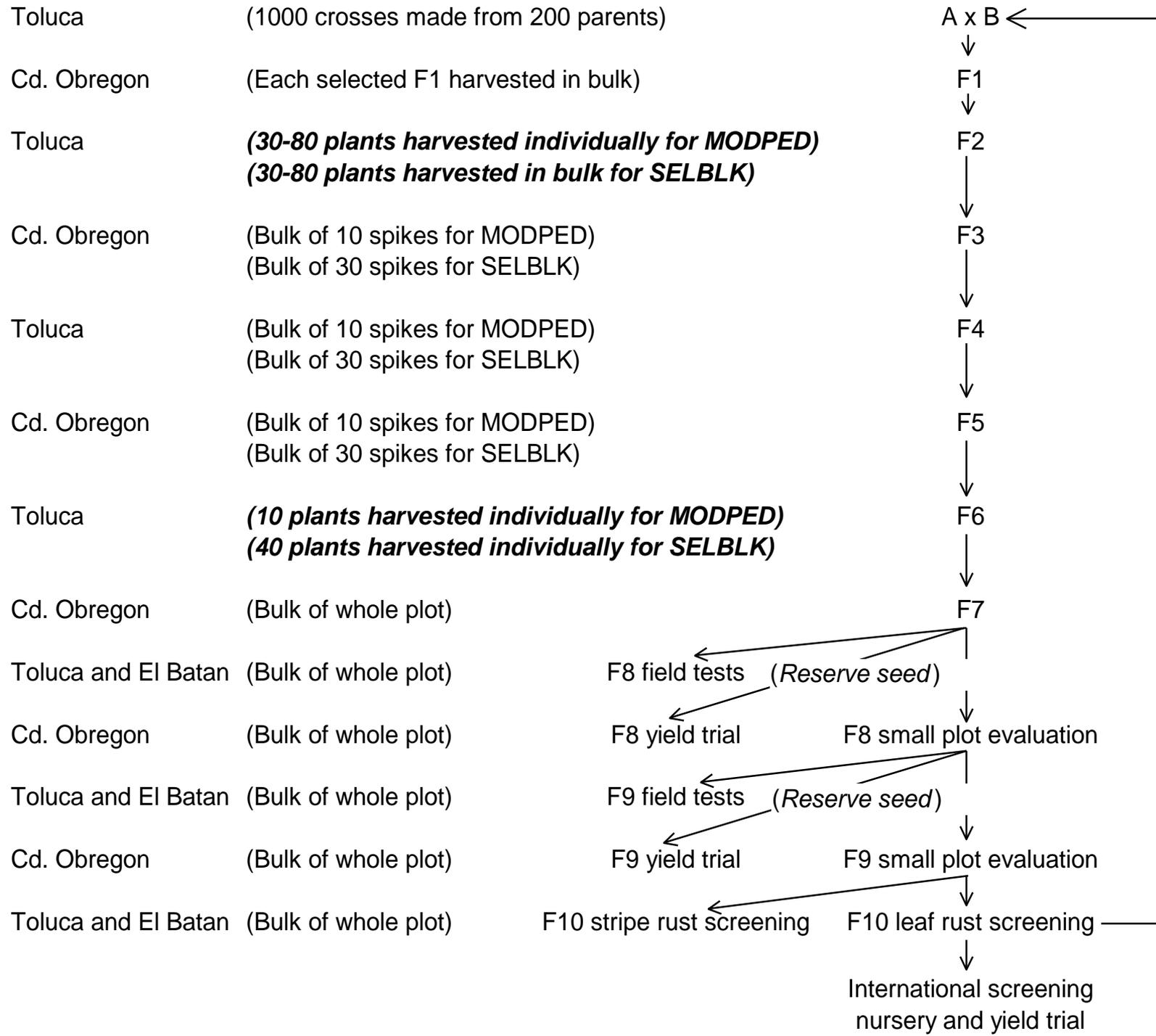
# 植物繁殖方式与育种目标



- 无性繁殖：香蕉、土豆、甘蔗、木薯等
- 有性繁殖：自花授粉和异花授粉
- 育种目标
  - 无性系品种
  - **纯系品种（近交家系品种）**
  - **杂种品种**
  - 群体品种



# 纯系品种(自交系)选育的 一般过程



# 纯系品种选育中的杂交类型



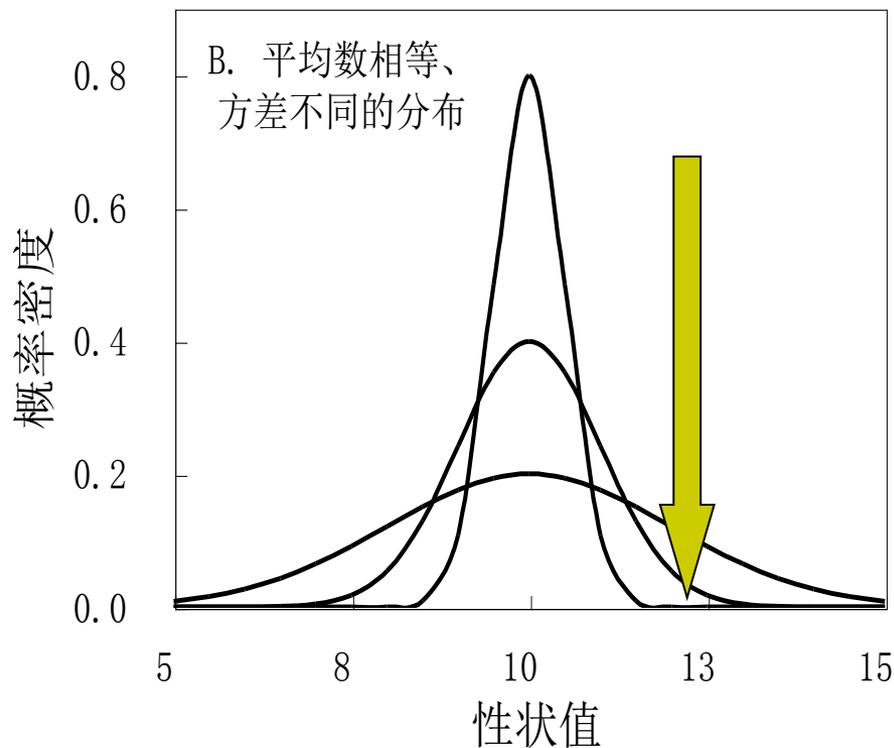
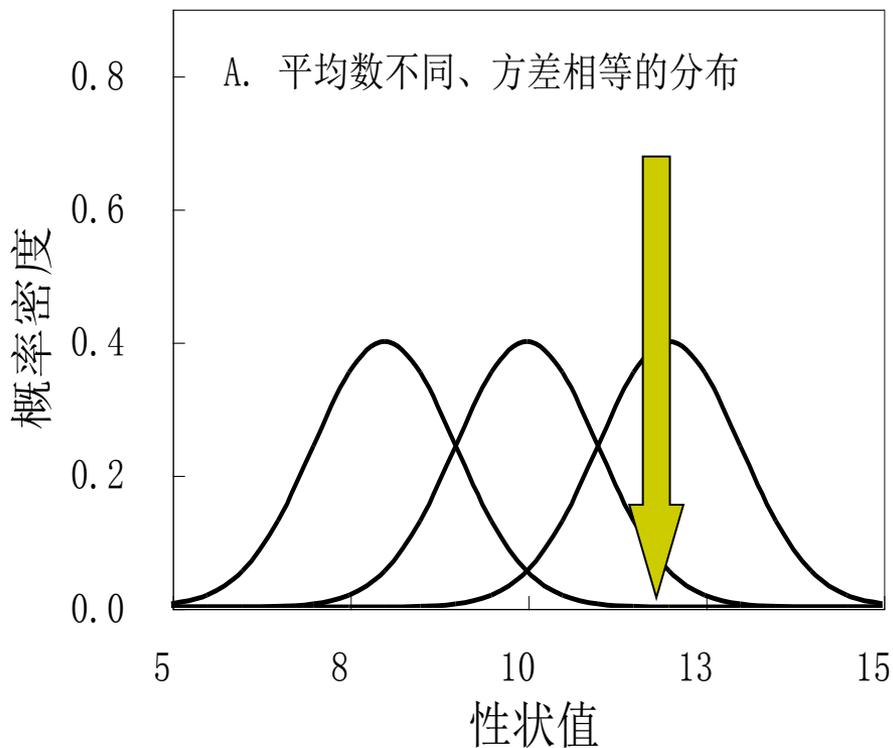
- **单交 (Single cross):**  $P1 \times P2$
- **有限回交 (Limited backcross, or simple backcross)**
  - $(P1 \times P2) \times P1$
  - $[(P1 \times P2) \times P1] \times P1$
- **顶交又称三交 (Top cross or three-way cross):**  $(P1 \times P2) \times P3$
- **双交 (Double cross):**  $(P1 \times P2) \times (P3 \times P4)$



# 常用的选择方法

- 系谱法 (Pedigree method)
- 混和法 (Bulk population selection)
- 一粒传 (Single seed descend)
- 修饰系谱和混和方法 (Modified pedigree and bulk method)

# 不同平均数和方差的育种群体



# 重组近交家系的平均数



- 群体平均数  $\mu_F = m + (p - q)a + 2pq(1 - F)d$
- 重组近交家系中  $F=1$ ，有  $\mu_{\text{RIL}} = m + (p - q)a$
- F2群体衍生的重组近交家系的平均数

$$\mu_{\text{RIL}(A \times B)} = m + \left[ \frac{1}{2}(p_A + p_B) - \frac{1}{2}(q_A + q_B) \right] a = \frac{1}{2} \mu_A + \frac{1}{2} \mu_B$$

- 回交群体衍生的重组近交家系的平均数

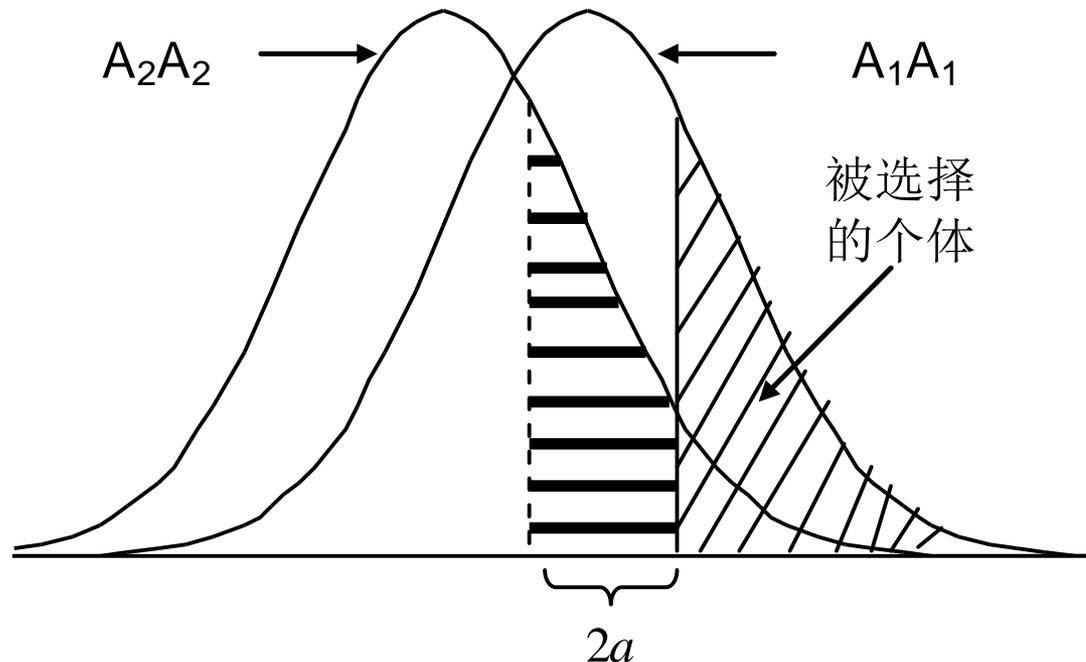
$$\mu_{\text{RIL}(A \times B) \times A} = m + \left[ \left( \frac{3}{4} p_A + \frac{1}{4} p_B \right) - \left( \frac{3}{4} q_A + \frac{1}{4} q_B \right) \right] a = \frac{3}{4} \mu_A + \frac{1}{4} \mu_B$$

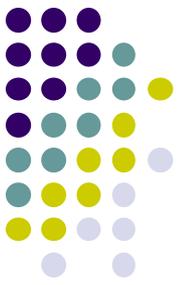
- 自交系的遗传型值越高，其后代的平均数也越高
- 此外，对于育种来说，还有考虑群体的遗传方差！



# 有利基因的固定

- 对一个无显性的位点来说，3种基因型  $A_1A_1$ 、 $A_1A_2$ 和 $A_2A_2$ 的相对适合度可表示为  $1 + \frac{1}{2}s$ 、 $1$ 和  $1 - \frac{1}{2}s$ ，即选择系数为两个同型合子间适合度的差异。





# 有利基因的固定

- 截尾选择 (Truncation selection)

- F2选择系数  $s \approx k_p \frac{2a}{\sigma_p}$

- 自交无穷多代后A1A1的频率为

$$\frac{1}{4} \left(1 + \frac{1}{2} s\right) \left[1 + \frac{1}{2} + \frac{1}{4} + \cdots + \left(\frac{1}{2}\right)^\infty\right] = \frac{1}{2} \left(1 + \frac{1}{2} s\right)$$

- 当s=0.088时, Pro(固定在A1)=0.522



# 提高有利基因的固定频率的方法

- 在自交或近交之前实施选择；
- 在自交过程中实施选择；
- 在自交前和优良亲本回交1次或几次，如果两个亲本一样好，可以不进行回交。

# S<sub>0</sub>或F<sub>2</sub>的自交亲属间的协方差



世代

系谱

S<sub>0</sub>

1

S<sub>1</sub>

11

12

S<sub>2</sub>

111

112

121

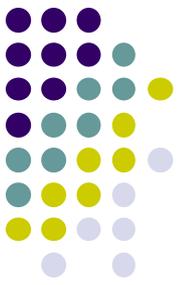
122

S<sub>3</sub>

1221

1222

# 任意2个个体间的协方差



- $g$ 和 $g'$ 为自交过程中的任意2个个体
- 最近的一个共同亲本是世代 $S_t$ 中的一个个体
- 在不考虑上位性效应时, Cockerham (1963) 给出

$$Cov_{tgg'} = (1 + F_t) \left[ V_A + \frac{(1 - F_g)(1 - F_{g'})}{1 - F_t} V_D \right]$$

$$F_n = 1 - \left(\frac{1}{2}\right)^n$$



# 自交世代的方差

- **S<sub>g</sub>世代个体间方差**

$$V_{S_g} = Cov_{ggg} = (1 + F_g)V_A + (1 + F_g)(1 - F_g)V_D$$

- **S<sub>g</sub>家系间的协方差**

$$\begin{aligned} V_{S_g(\text{Among})} &= Cov_{(g-1)gg} = (1 + F_{g-1}) \left[ V_A + \frac{(1 - F_g)^2}{1 - F_{g-1}} V_D \right] \\ &= 2F_g V_A + F_g (1 - F_g) V_D \end{aligned}$$

- **S<sub>g</sub>家系内方差**  $V_{S_g(\text{Within})} = (1 - F_g)(V_A + V_D)$

# 遗传力的估计



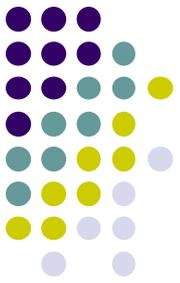
- 广义遗传力  $H = \frac{V_G}{V_P}$
- 狭义遗传力  $h^2 = \frac{V_A}{V_P}$
- 育种值对表型值的回归系数

$$b_{(\alpha_i + \alpha_j), P_{ij}} = \frac{\text{Cov}[(\alpha_i + \alpha_j), (\alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij} + \varepsilon_{ij(k)})]}{V(\alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij} + \varepsilon_{ij(k)})} = \frac{V_A}{V_P} = h^2$$

- 育种值和表型值间的相关系数

$$r_{(\alpha_i + \alpha_j), P_{ij}} = \frac{V_A}{\sqrt{V_A \times V_P}} = h$$

# 近交过程中的选择

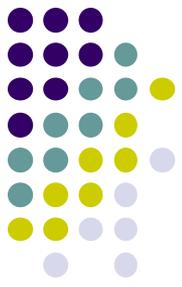


- $S_g$ 世代的家系间和家系内的遗传力分别为：

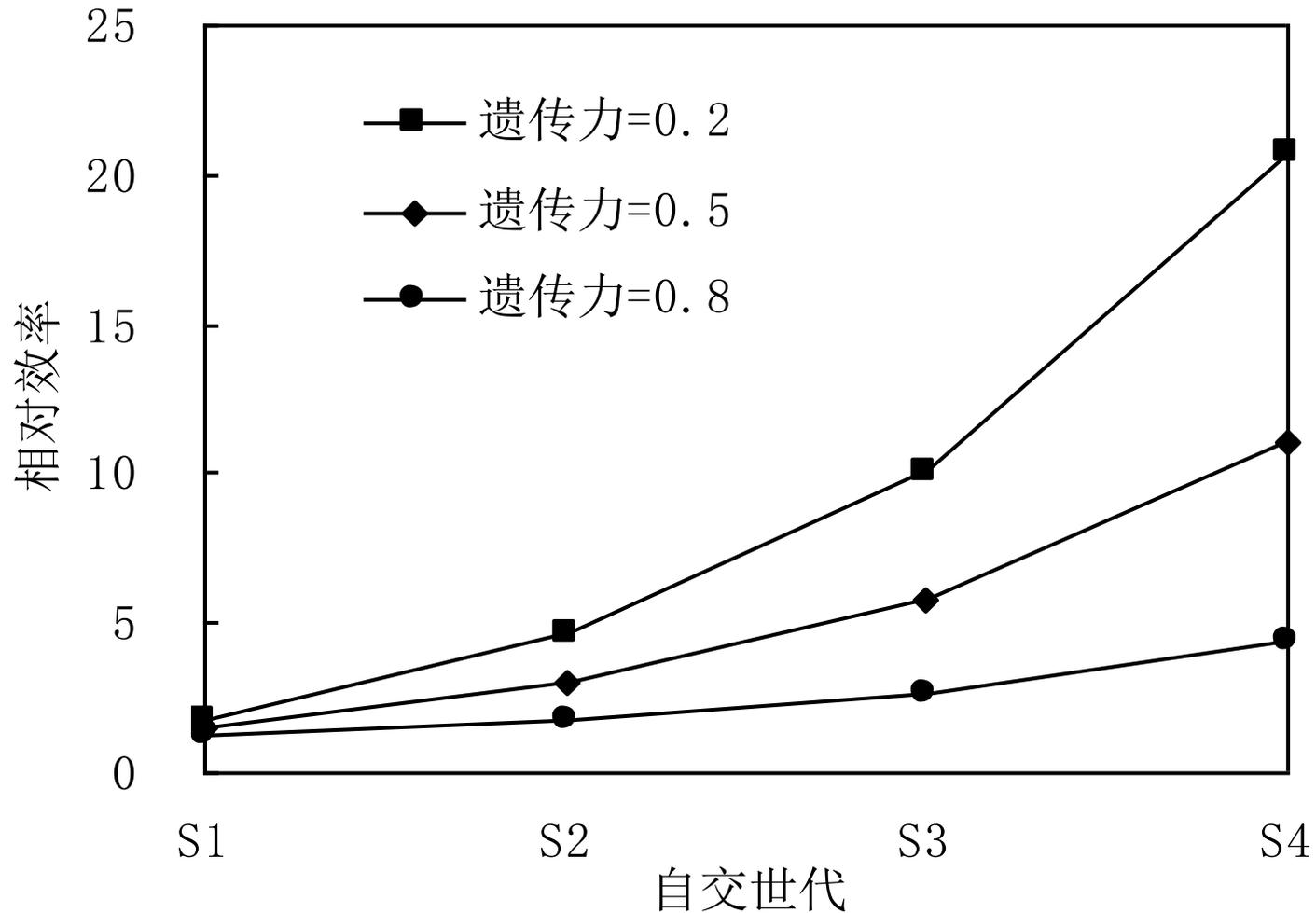
$$h_{S_g(\text{Among})}^2 = \frac{2F_g V_A}{2F_g V_A + V_{\bar{X}}} \quad h_{S_g(\text{Within})}^2 = \frac{(1-F_g)V_A}{(1-F_g)V_A + V_{\bar{X}}}$$

- 基础群体的遗传力  $h^2 = \frac{V_A}{V_A + V_{\bar{X}}}$
- 家系间选择相对于家系内选择的效率

$$RE = \frac{h_{S_g(\text{Among})}^2}{h_{S_g(\text{Within})}^2}$$



# 不同自交世代和遗传力下家系间选择相对于家系内选择的效率





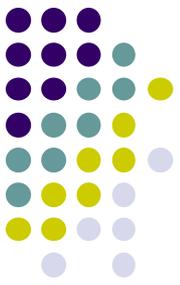
# 早期世代的选择

- 早期世代选择 (Early generation selection)
- St代单株衍生的Sg家系 (St:g) 的方差为

$$V_{St:g} = (1 + F_t) \left[ V_A + \frac{(1 - F_g)^2}{(1 - F_t)^2} V_D \right]$$

- 从上式可见， $V_A$ 的系数只受共同亲本所在世代的近交系数影响，即如果不考虑显性效应的话，在不同的家系世代的选择效果是等同的。

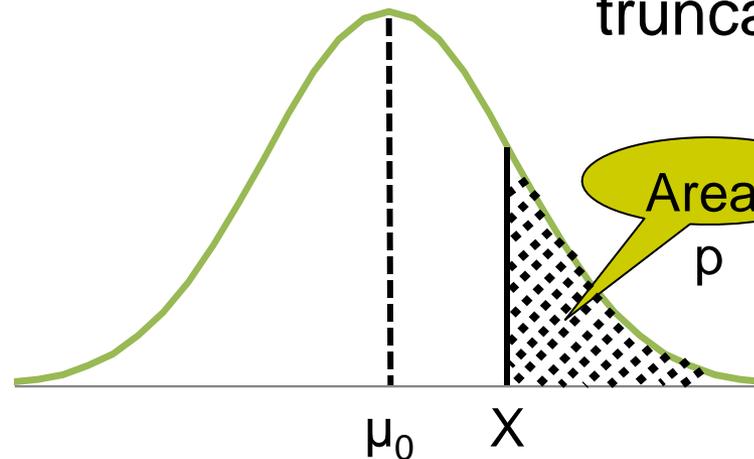
# Genetic gain: response to selection (or the change of population mean)



Criteria: tail selection ( $p$ ) or truncation selection ( $X$ )

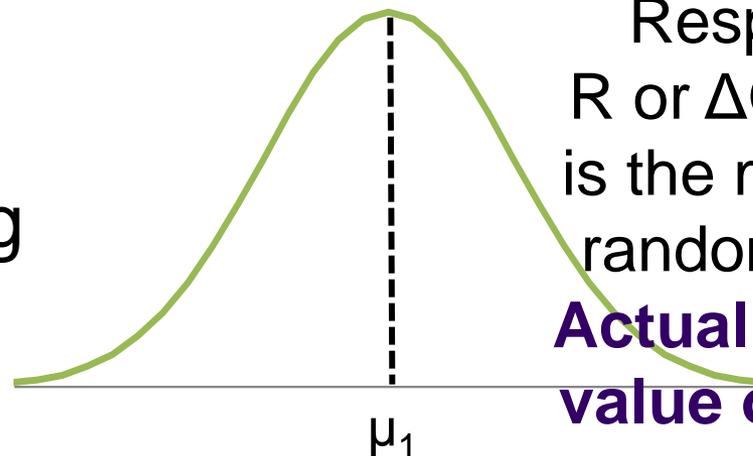
$p \leftrightarrow X$

Distribution of parents



Selection differential:  
 $S = \mu_s - \mu_0$ , where  $\mu_s$  is the mean performance of selected parents

Distribution of randomly-mated offspring



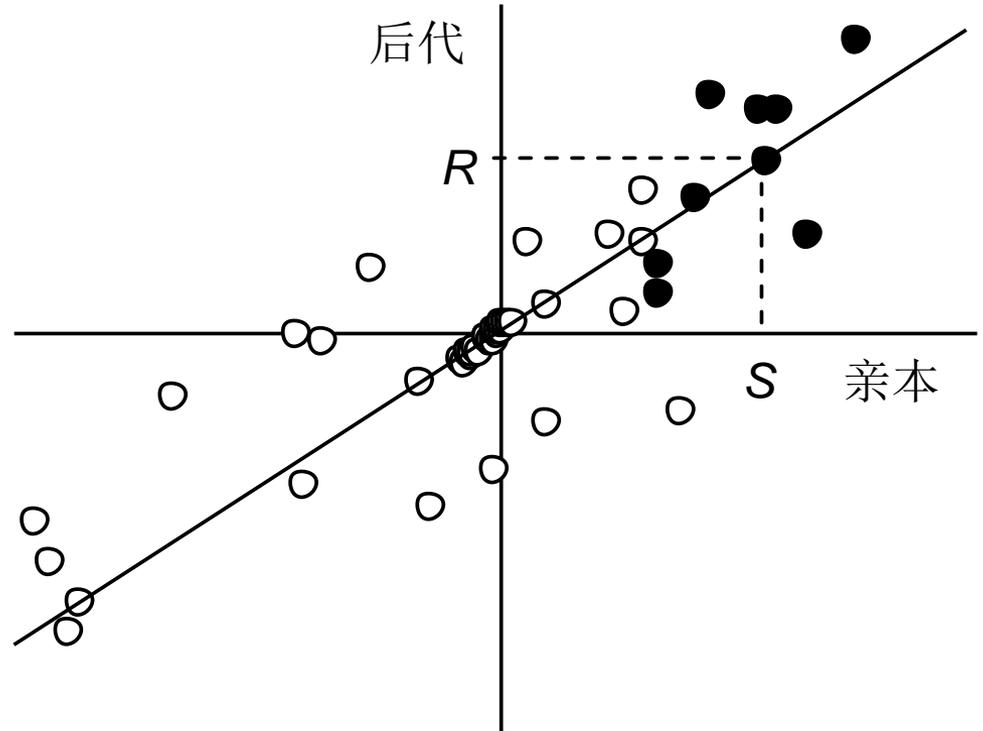
Response to selection:  
 $R$  or  $\Delta G = \mu_1 - \mu_0$ , where  $\mu_1$  is the mean performance of randomly-mated offspring.  
**Actually,  $R$  is the breeding value of selected parents!**

# 选择差和遗传进度



- 选择差  $S = \bar{x} - \mu$
- 选择响应 (Response to selection)或遗传进度 (Genetic gain)

$$R = \bar{y} - \mu$$



# 狭义遗传力的估计



- 狭义遗传力  $h^2 = \frac{V_A}{V_P}$
- 狭义遗传力等于育种值对表型值的回归系数

$$b_{(\alpha_i + \alpha_j), P_{ij}} = \frac{\text{Cov}[(\alpha_i + \alpha_j), (\alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij} + \varepsilon_{ij(k)})]}{V(\alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij} + \varepsilon_{ij(k)})} = \frac{V_A}{V_P} = h^2$$

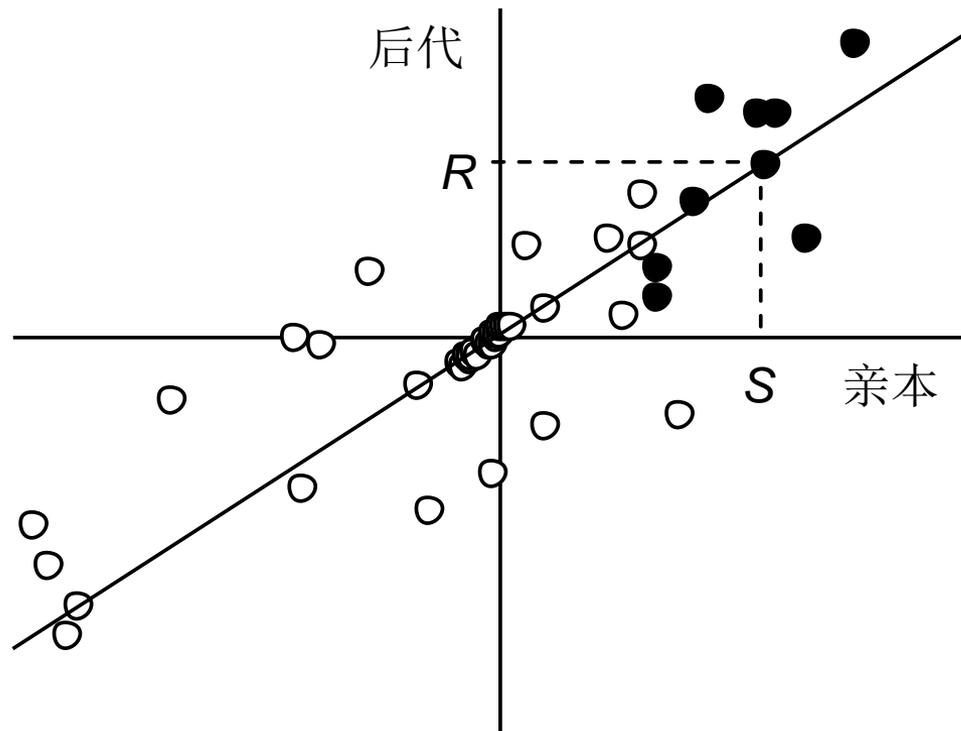
- 狭义遗传力的平方根等于育种值和表型值间的相关系数

$$r_{(\alpha_i + \alpha_j), P_{ij}} = \frac{V_A}{\sqrt{V_A \times V_P}} = h$$

# 遗传力和遗传进度



- 选择效应  $R = b_{OP} S$
- 遗传进度和选择差的关系  $R = h^2 S$
- 选择差和选择响应如下图：





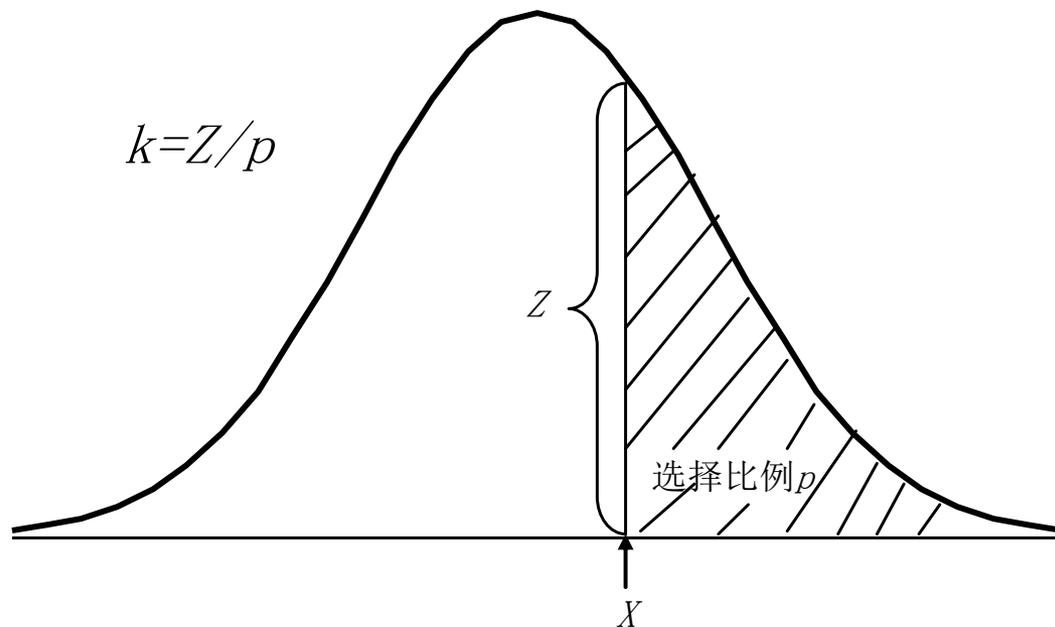
# 选择强度的定义

- 影响选择差大小的因素：
  - 选择比例的大小
  - 群体方差或标准差的大小
- 选择强度 (Intensity of selection)

$$k_p = \frac{S}{\sqrt{V_P}} \quad S = k_p \sqrt{V_P}$$



# 选择强度 $k_p$ 和选择比例 $p$ 的关系



选择强度  $k_p$  是随着选择比例的增加而逐渐减少。因此选择强度越大，表示入选的比例越少，即选择的水平越高。



# 不同选择比例下的选择强度

选择比例 $p$	0.5	0.4	0.3	0.2	0.1	0.05	0.01	0.001	0.0001
$X$	0.0000	0.2533	0.5244	0.8416	1.2816	1.6449	2.3263	3.0902	3.7190
$Z$	0.3989	0.3863	0.3477	0.2800	0.1755	0.1031	0.0267	0.0034	0.0004
选择强度 $k_p$	0.7979	0.9659	1.1590	1.3998	1.7550	2.0627	2.6652	3.3671	3.9585



# 选择强度和遗传进度

- 选择响应估计  $R = h^2 S = k_p h^2 \sqrt{V_P}$

$$R = k_p h \sqrt{V_A}$$

$$R = \frac{k_p V_A}{\sqrt{V_P}}$$



# 轮回选择

- **轮回选择 (Recurrent selection) 定义**
  - 互交、重组、选择
- **轮回选择特点：**
  - 通过周期性的选择不断提高群体中有利基因的频率；
  - 是通过重组保持群体的遗传变异，以保证下一轮选择的遗传进度。

# 常用的轮回选择方法

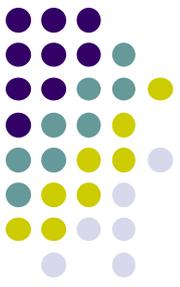


	轮回选择方法	测试后代类型	重组后代类型
群体 内改 良	混合选择, 花粉控制	单个植株	单个植株
	混合选择, 无花粉控制	单个植株	开发授粉种子
	半同胞家系选择	半同胞家系	半同胞家系
	修饰穗行选择	半同胞家系	开发授粉种子
	半同胞家系/S1选择	半同胞家系	S1家系
	全同胞家系选择	全同胞家系	全同胞家系
	自交家系选择	S1或S2家系	S1或S2家系
群体 间改 良	交互轮回选择	半同胞家系	S1家系
	交互全同胞选择	全同胞家系	S1家系
	测交选择	测交组合	S1家系



# 混合选择的遗传进度

- 群体内轮回选择 (Intrapopulation recurrent selection)
- 混合选择 (Mass selection)
- 遗传进度
  - 混合选择，花粉控制  $\frac{k_p V_A}{\sqrt{V_P}}$
  - 混合选择，无花粉控制  $\frac{1}{2} \frac{k_p V_A}{\sqrt{V_P}}$



# 半同胞家系选择的遗传进度

- 半同胞家系选择 (Half-sib family selection)

$$\frac{1}{4} \frac{k_p V_A}{\sqrt{V_P}} = \frac{1}{4} \frac{k_p V_A}{\sqrt{\frac{1}{re} V_\varepsilon + \frac{1}{e} V_{GE} + \frac{1}{4} V_A}}$$

- 半同胞家系/S<sub>1</sub>选择 (Half-sib family/S<sub>1</sub> selection)

$$\frac{1}{2} \frac{k_p V_A}{\sqrt{\frac{1}{re} V_\varepsilon + \frac{1}{e} V_{GE} + \frac{1}{4} V_A}}$$



# 全同胞家系选择的遗传进度

- 全同胞家系选择 (Full-sib family selection)

$$\frac{1}{2} \frac{k_p V_A}{\sqrt{\frac{1}{re} V_\varepsilon + \frac{1}{e} V_{GE} + \frac{1}{2} V_A + \frac{1}{4} V_D}}$$

- S1家系选择

$$\frac{k_p V_A}{\sqrt{\frac{1}{re} V_\varepsilon + \frac{1}{e} V_{GE} + \frac{1}{2} V_A + \frac{1}{4} V_D}}$$



# 群体间轮回选择的遗传进度

- 群体间轮回选择 (Interpopulation recurrent selection) 交互轮回选择 (Reciprocal recurrent selection)
- 交互轮回选择的一般过程
- 遗传进度

$R$  (交互半同胞轮回选择) =

$$\frac{1}{2} \frac{k_p V_A^{P1}}{\sqrt{\frac{1}{re} V_\varepsilon^{P1} + \frac{1}{e} V_{GE}^{P1} + \frac{1}{2} V_A^{P1}}} + \frac{1}{2} \frac{k_p V_A^{P2}}{\sqrt{\frac{1}{re} V_\varepsilon^{P2} + \frac{1}{e} V_{GE}^{P2} + \frac{1}{2} V_A^{P2}}}$$

# 不同轮回选择方法的比较

## 常用的轮回选择方法的预期遗传进度



轮回选择方法 ( $V_A$ 的系数)	单周期年数	产量		穗长	
		每年	每周期	每年	每周期
混合选择, 无花粉控制 ( $\frac{1}{2}$ )	1	0.054	0.054	8.9	8.9
混合选择, 花粉控制 (1)	1			<b>17.8</b>	17.8
修饰穗行选择 ( $\frac{1}{8}$ )	1	0.175	0.175	5.6	5.6
半同胞家系选择 ( $\frac{1}{4}$ )	2	0.175	0.350	5.6	11.3
半同胞家系/ $S_1$ 选择 ( $\frac{1}{2}$ )	2	0.350	0.701	11.3	22.5
全同胞家系选择 ( $\frac{1}{2}$ )	2	0.225	0.451	7.9	15.8
自交 $S_1$ 家系选择 (1)	2	<b>0.361</b>	0.722	11.3	22.7
自交 $S_2$ 家系选择 ( $\frac{3}{2}$ )	3	<b>0.328</b>	0.985	5.2	15.7

# 提高遗传进度的途径



$$R = k_p h \sqrt{V_A}$$

- 使用较小的选择比例，即提高选择强度。
  - 当选择比例 $p=10\%$ 时，选择强度 $k_p=1.76$ ；选择比例时 $p=1\%$ ，选择强度 $k_p=2.67$ ；因此的遗传进度是的 $2.67/1.76=1.52$ 倍。
  - 但采用较高的选择强度，需要增加被选择的个体或家系数，因为用于重组下一轮群体的个体不能太少，否则会有遗传飘变的影响。如需20个个体互交形成下一轮群体， $p=10\%$ 时，只需评价200个个体； $p=1\%$ 时，需评价2000个个体。因此，在实际中，提高选择强度会有个限度。

# 提高遗传进度的途径



$$R = k_p h \sqrt{V_A}$$

- 提高加性方差 $V_A$ 在遗传方差中所占的比例，通过提高遗传力提高遗传进度
  - 控制花粉、利用自交家系作选择来实现
- 提高加性方差 $V_A$ 本身
  - 通过引入新的种质从而引入新的基因来实现。引入新的基因会引起遗传方差的增加，但开始时可能会造成群体平均数的下降，因此在开始的几个周期中，遗传进度不一定会高。

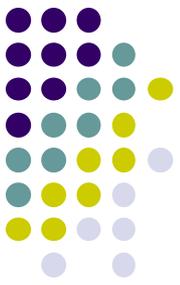
# 提高遗传进度的途径



$$R = k_p h \sqrt{V_A}$$

- 降低非遗传方差
  - 误差方差和基因型×环境互作方差的任何程度的降低，都会引起遗传力的增加，进而引起选择进度的增加
  - 随机误差方差可通过一些田间试验设计得以控制
  - 通过对TPE的划分，可以降低基因型×环境互作方差
- 以上4个方面，提高的是单周期的遗传进度，对年份遗传进度来说，可考虑加代来提高年份遗传进度。

# Illinois大学玉米长期选择试验

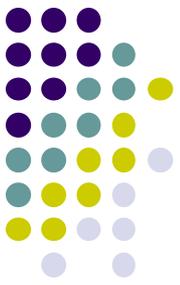


- Hopkins (1896) 在田间选了163个穗子，实验室内测定平均油分含量为4.7%，蛋白质含量为10.9%
  - 按高油选择24个穗子形成 “Illinois高油品系”
  - 按低油选择12个穗子形成 “Illinois低油品系”
  - 按高蛋白选择24个穗子形成 “Illinois高蛋白品系”
  - 按低蛋白选择12个穗子形成 “Illinois低蛋白品系”



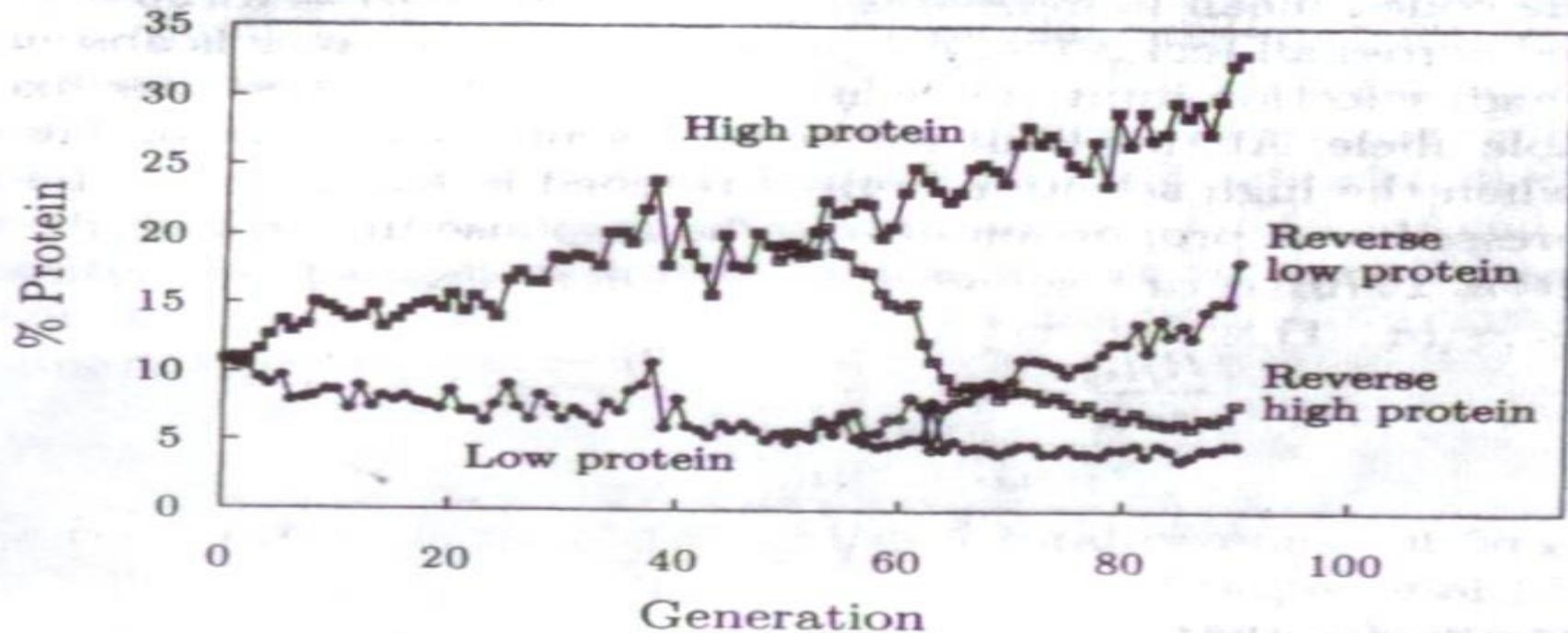
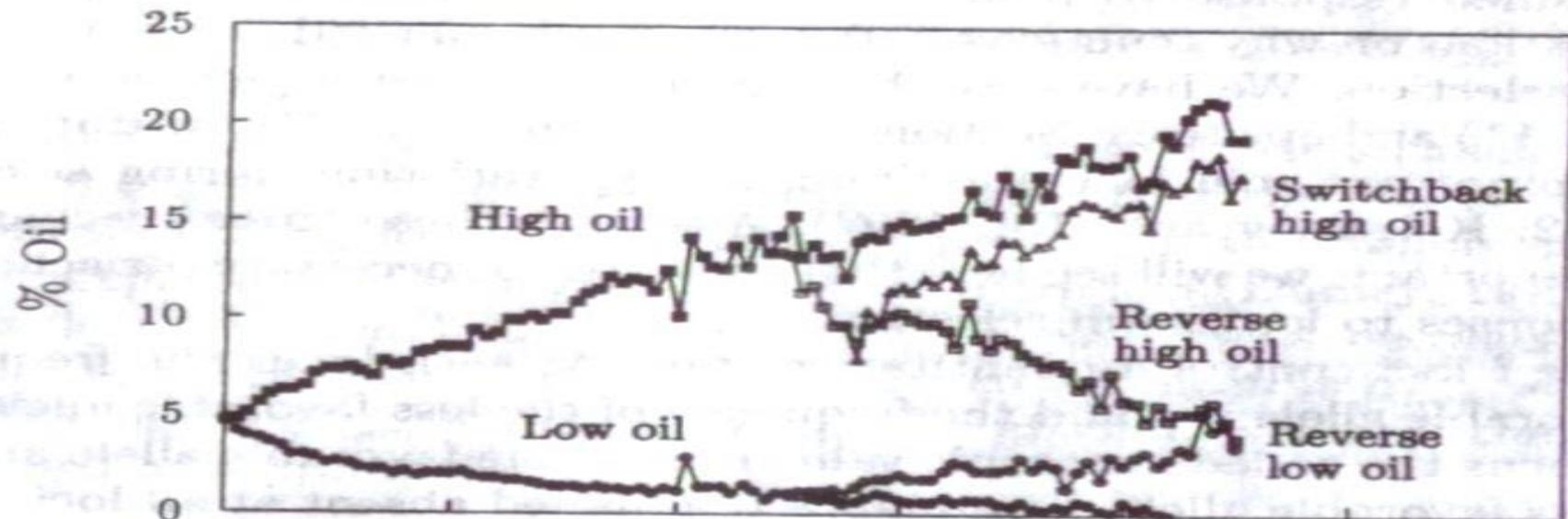
## 70代轮回选择后

- **高油含量达16.6%**
  - **相当于原群体的354.8%**
- **低油含量达0.4%**
  - **相当于原群体的8.5%**
- **高蛋白质含量达26.6%**
  - **相当于原群体的224.0%**
- **低蛋白质含量达4.4%**
  - **相当于原群体的40.4%。**



# 48代后引入逆向选择

- **至70代**
  - **高油转低油方向下降为8.85%**
  - **低油转高油方向上升为2.38%**
  - **高蛋白转低蛋白方向下降为8.5%**
  - **低蛋白转高蛋白方向上升为9.6%**
  - **高油转低油再转高油方向的则由约9%又转回14.02%**



# 第76代时

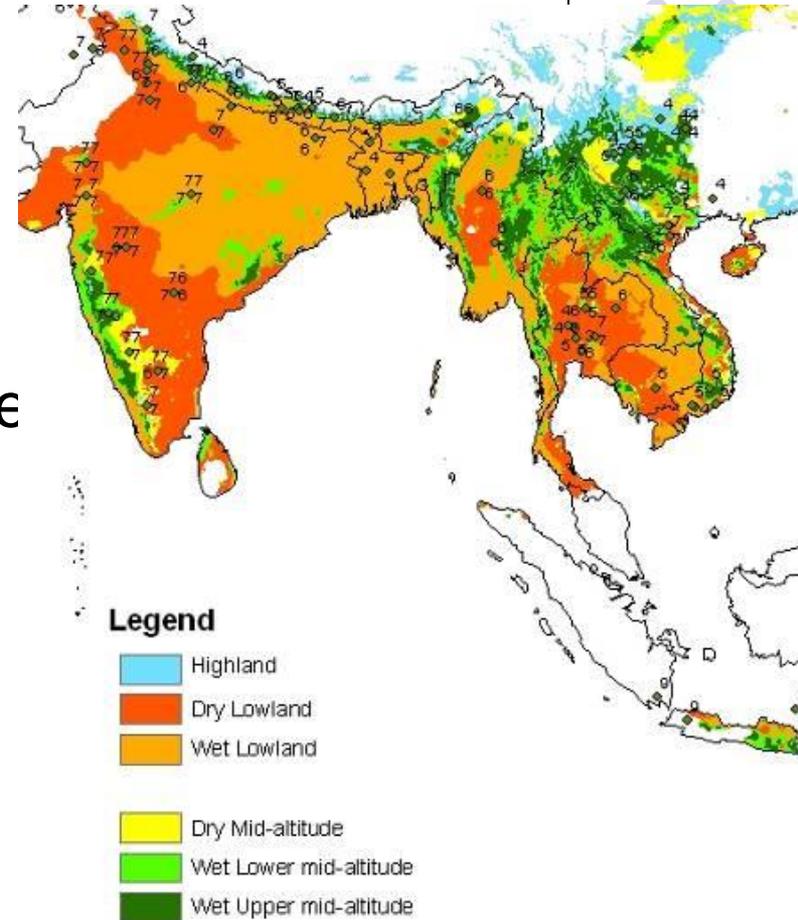


- **Dudley**作了分析认为到第76代仍看不出选择进度有停滞的迹象，选择仍可不断地获得遗传改进（第100代时的结果验证了这个论点）
- 从现实的遗传进度推算加性遗传方差，再估计涉及的基因数和增效基因频率认为高油含量与低油含量材料间有效因子约50左右，高蛋白含量与低蛋白含量间有效因子约为120左右
- 高油含量与低油含量间存在相引连锁，在这个群体中，仍是加性方差为主，显性方差约为加性方差的38~46%
- 隐藏的遗传变异、上位性和突变的贡献

# Maize Facts



- Altitude: 0 - > 3000 masl
- Latitude: 0 - > 45° N and S
- Temperate – Tropical
- Food – feed – fuel – fodder – fibre
- Grain – vegetable – specialty maize
- Yellow – white – coloured
- Flint – dent – morocho
- 90 – 240 days maturity
- Diverse environments & systems
  
- > 90% rainfed



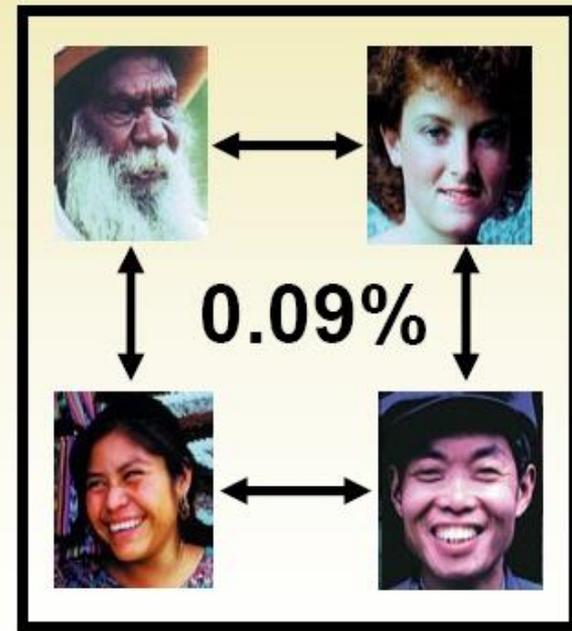
# Diverse genetics – diverse uses



# Genetic diversity in maize



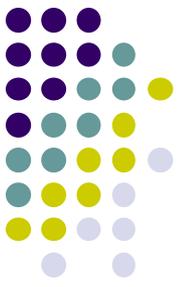
↔  
1.34%



→ 1.42%

Zhao 2000 PNAS

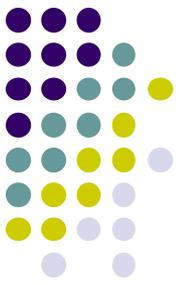
Tenallion et al,  
PNAS 2001



# Dudley (1977)

- **There appears to be little need for concern about exhausting genetic variability for grain yield...so far as quantitative traits are concerned, the most pressing problems may not be those of obtaining more genetic variability, but those of learning how to most efficiently concentrate the favorable alleles we now have and then proceeding to do it.**
- **True in maize, but maybe not in other crops.**

# 遗传相关及相关系数的分解



- 表现型相关系数分解为

$$\begin{aligned} r_{P12} &= \frac{Cov_{P12}}{\sqrt{V_{P1}V_{P2}}} = \frac{Cov_{G12} + Cov_{\varepsilon12}}{\sqrt{V_{P1}V_{P2}}} \\ &= \frac{Cov_{G12}}{\sqrt{V_{P1}V_{P2}}} \times \sqrt{\frac{V_{G1}V_{G2}}{V_{P1}V_{P2}}} + \frac{Cov_{\varepsilon12}}{\sqrt{V_{P1}V_{P2}}} \times \sqrt{\frac{V_{\varepsilon1}V_{\varepsilon2}}{V_{P1}V_{P2}}} \\ &= \sqrt{h_1^2 h_2^2} \times r_{G12} + \sqrt{(1-h_1^2)(1-h_2^2)} \times r_{\varepsilon12} \end{aligned}$$

由上式可见，表现型相关  $r_{P12}$ 、遗传相关  $r_{G12}$  和环境相关  $r_{\varepsilon12}$  之间并不是简单的和差关系。

# 举例说明协方差的估算方法

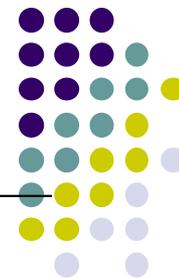


## ● 水稻抽穗期、株高的方差和协方差分析

来源	自由度	方差		期望值	协方差		期望值
		抽穗期	株高		抽穗期×株高		
重复	2	7.61	206.30		65.50		
家系间	49	213.52	191.32	$V_\varepsilon + rV_G$	146.16		$Cov_{\varepsilon_{12}} + rCov_{G_{12}}$
机误	98	14.33	5.82	$V_\varepsilon$	0.74		$Cov_{\varepsilon_{12}}$

# 举例说明相关系数的估计值

## (以四个水稻性状的相关系数为例)



性状	相关系数	抽穗期	株高	二百粒重
株高	表型相关系数 ( $r_p$ )	0.67		
	遗传相关系数 ( $r_G$ )	0.76		
	环境相关系数 ( $r_\epsilon$ )	0.08		
二百粒重	表型相关系数 ( $r_p$ )	-0.38	-0.24	
	遗传相关系数 ( $r_G$ )	-0.63	-0.44	
	环境相关系数 ( $r_\epsilon$ )	0.03	0.01	
单株穗重	表型相关系数 ( $r_p$ )	0.64	0.73	-0.05
	遗传相关系数 ( $r_G$ )	0.95	0.94	-0.55
	环境相关系数 ( $r_\epsilon$ )	0.30	0.59	0.49

# 相关遗传进度的估算



- 相关遗传进度

- 估算公式 
$$R_2^* = r_{G12} \sqrt{\frac{V_{G1}}{V_{G2}}} R_1 = r_{G12} k \sqrt{V_{P2} h_1^2 h_2^2}$$

要两个性状的遗传相关和遗传力被估算出来，这两个性状相应的表现型方差也就被估算出来，那么通过对一个性状的选择就可以预测另一个性状的相关遗传进度。

- 育种家在试验地做选择，然后品种在农民的田间终止，其实也是在利用相关选择的遗传进度。



# 多性状选择的类型

- **处理多个性状选择的常用方法：**
  - **单项选择法 (Tandem selection)**
  - **独立水平选择 (Independent culling levels)**
  - **指数选择法 (Index selection)**
- **一般来说，对于与多个性状有关的综合性状的选择，综合指数法要优于独立水平法，而独立水平法要优于单项选择**



# 选择指数

- 基因型值与表现型值的线性关系

$$I = b_1 x_1 + b_2 x_2 + \cdots + b_n x_n$$

- 估算的 $n$ 个未知函数 $b_1$ ,  $b_2$ , ...,  $b_n$ 的方程

$$\mathbf{b} = \mathbf{P}^{-1} \mathbf{G} \mathbf{a}$$

- $\mathbf{P}$ : 表型协方差矩阵
- $\mathbf{G}$ : 遗传协方差矩阵
- $\mathbf{a}$ : 权重向量
- $I$ : 最优选择指数 (optimum selection index)



# 选择指数的其他形式

- **基础指数 (Base index)**

- 直接利用经济权重

- 如油分和蛋白质的经济权重分别为1和0.6，选择指

- 数定义为：
$$I = x_1 + 0.6x_2$$

- **乘积指数：其中  $l_i$  对应于第  $i$  个性状的最低可接收的性状值**

$$I = (x_1 - l_1)(x_2 - l_2) \cdots (x_n - l_n) = \prod (x_i - l_i)$$

# 杂种优势与作物育种



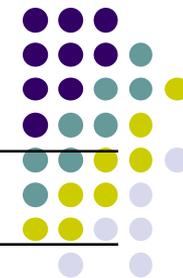
- 杂种优势 (Heterosis or hybrid vigor)
- 杂种优势的不同含义
  - 认为凡是F1基因型值高于父母的中亲值，均应视为杂种优势 (Shull, 1948)，这种杂种优势概念与显性有相同的意义；
  - Powers (1944, 1945, 1952) 认为杂种优势和显性是同一生理和遗传现象，只是表现的程度有所不同，他认为只有杂种表现比大值亲本更大，或比小值亲本更小，才是杂种优势，因此杂种优势和超显性相同；
  - 认为应对F1连续自交，F1的表现比表现值最大的近交系还大，或比表现值最小的近交系还小时，才有杂种优势。



# 杂种优势的计算

- 超中亲优势
- 超高亲优势
- 超对照优势

# 不同作物的杂种优势



作物	杂种优势（中亲值%）		
	平均	最小	最大
异花授粉作物			
玉米（美国）	121	92	240
玉米（欧洲）	129	112	143
黑麦	192	86	329
常异花授粉作物			
Faba豆	60	22	95
春油菜	30	20	50
冬油菜	50	20	80
自花授粉作物			
水稻	46	3	106
小麦	9	-14	106



# 杂种优势的显性假说

- 杂种优势 =  $d - \frac{1}{2}[a + (-a)] = d$ 
  - 对单个基因位点来说，只有在显性效应存在时才会出现杂种优势
  - 在显性假说下， $d \leq a$ ，因此一个位点上的杂合子是不会超过最好的亲本
  - 如果考虑多个位点，由于有利基因在亲本中的分散分布，F1的表现会超过最好的亲本



## 2个位点下显性产生的杂种优势

自交系1:  $A_1A_1B_2B_2$

×

自交系2:  $A_2A_2B_1B_1$

基因型值= $a + (-a) = 0$

基因型值= $(-a) + a = 0$



F1杂种:  $A_1A_2B_1B_2$

基因型值= $2d$



# 杂种优势的超显性假说

- **超显性假说:  $d > a$** 
  - **假超显性 (Pseudo-overdominance)**
  - **相引连锁 (Coupling linkage)**
  - **互斥连锁 (Repulsion linkage)**

# 假超显性 (Pseudo-overdominance)



位点A

$A_1A_1$

×

$A_2A_2$

基因型值= $a$

基因型值= $-a$



$A_1A_2$

基因型值= $d < a$

位点B

$B_1B_1$

×

$B_2B_2$

基因型值= $a$

基因型值= $-a$



$B_1B_2$

基因型值= $d < a$

假超显性

$C_1C_1$

×

$C_2C_2$

$A_1B_2/A_1B_2$

$A_2B_1/A_2B_1$

基因型值=0

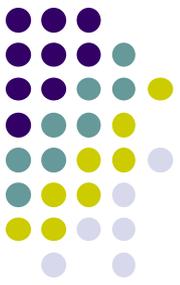
基因型值=0



$A_1B_2/A_2B_1$

基因型值= $2d$

# 利用NCIII估计平均显性度



- 平均显性度 (Average level of dominance)
- 家系间的方差和家系 × 亲本间的协方差的估计为：

$$V_F = \frac{MS_{F/S} - MS_{EF/S}}{2re}$$

$$V_{FP} = \frac{MS_{FP/S} - MS_{EFP/S}}{re}$$

- 平均显性度的估计为：
$$\frac{d}{a} = \sqrt{\frac{\sum d_i^2}{\sum a_i^2}} = \sqrt{\frac{V_{FP}}{2V_F}}$$



# 玉米产量性状的平均显性度

世代类型	CI21 × NC7群体	M14 × 187-2群体
F <sub>2</sub> , 无随机交配	1.68	1.98
F <sub>2</sub> , 随机交配2代		1.04
F <sub>2</sub> , 随机交配6代	1.24	0.72
F <sub>2</sub> , 随机交配11代	1.09	
F <sub>2</sub> , 随机交配14代		0.62

# 杂交种表现的预测



- **最优线性无偏估计 (BLUE: best linear unbiased estimation)**
- **最优线性无偏预测 (BLUP: best linear unbiased prediction)**
- **混和模型方程 (Mixed-model equation)**
- **BLUP方法的优点和存在问题**