遗传 HEREDITAS (Beijing) 5(1): 24--26 1983

杂种优势及其统计检验

吴仲贤　张文灿[1)]
(北京农业大学畜牧系)

由于杂种优势在作物、蔬菜和家畜生产中有巨大效益，杂交试验结果分析需要对于杂种优势的统计显著水准加以检验。Hayman (1954)，Jinks (1954)，Griffing (1956) 等曾为配合力测定设计了对双列杂交 (Diallel Crosses) 进行统计遗传分析的数学模式。而在实际情况下，特别在家畜育种方面，由于条件限制，参加试验的品种少，又不可能搞双列杂交，仅是有目的地测定某几个地方品种和若干引入品种或品系间的杂交效果，筛选出最优组合，以在生产上推广，这类试验显然不能符合双列杂交的设计要求，也就无从分析其显著性。本文旨在讨论与通常杂种优势公式 $H_{ij}=\bar{F}_{ij}-\frac{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}{2}$ 密切相关的杂种优势的理论，并推导其显著性检验的公式。

一、杂种优势的数量遗传机制

一般把杂种子一代 $\bar{F}_{ij}$ 和亲本对照均值MP间的差异称作杂种优势 H_{ij}

$$H_{ij}=\bar{F}_{ij}-\mathrm{MP}=\bar{F}_{ij}-\frac{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}{2} \qquad (1)$$

把这一差异与其亲本均值之比

$$RH=\frac{H_{ij}}{\mathrm{MP}}$$

称作杂种优势率。

吴仲贤(1978)提出了真正杂种优势的式子

$$H_{ij}=\frac{\bar{F}_{ij}-[(h_i^2 s_i+\bar{P}_{ii})+(h_j^2 s_j+\bar{P}_{jj})]}{2} \qquad (2)$$

这是为了从 (1) 式中减去由于选择引起的遗传改进，式中 h^2 表示遗传力，s 为选择差。仅当没有选择或者对用于杂交和纯繁的亲本所施加的选择强度相同时，才与 (1) 式相等。

从配子变数的角度来分析，任意一个 F_1 杂种一代个体的观察值可表示为

$$F_{ij}=u+g_i+g_j+s_{ij}+e_{ij}$$

这里 u——合子的平均值；g_i——i 配子在合子中的一般配合力效应；g_j——j 配子在合子中的一般配合力效应；s_{ij}——配子 i、j 在合子中的特殊配合力效应；e_{ij}——合子的剩余值效应。

用 G_{ij} 表示 $ii\times jj$ 杂交的总的遗传效应，有：

$$G_{ij}=g_i+g_j+s_{ij}$$

则特殊配合力效应

$$s_{ij}=G_{ij}-g_i-g_j$$

由于配合力的表达法往往涉及到多品种正反交的双列杂交试验，不失一般性，我们任用基因的加性、非加性效应来表达。配子的一般配合力效应和基因的加性效应有如下关系：

$$g_i=\Sigma a_i=\frac{1}{2}\Sigma a_i a_i$$

$$g_j=\Sigma a_j=\frac{1}{2}\Sigma a_j a_j$$

(遵照配子携带一半基因)而合子的特殊配合力效应则是基因的非加性效应的函数，它们仅在杂交时才能表现出来。

$$s_{ij}=\Sigma D_{ij}+\Sigma I_{ij}$$

记　$s_{ij}=\Sigma h_{ij}$

于是 F_1 的观察值剖分为：

$$F_{ij}=u+\Sigma a_i+\Sigma a_j+\Sigma h_{ij}+e_{ij}$$

而亲本合子的观察值则为：

Wu Zhongxian et al.: Heterosis and Its Statistical Test

1) 现在工作单位：山西农业大学牧医系。

$$P_{ii}=u+\Sigma a_i+\Sigma a_i+e_{ii}$$
$$P_{jj}=u+\Sigma a_j+\Sigma a_j+e_{jj}$$

这里假定纯系内非加性效应属于剩余值效应。于是不难证明，杂种优势，用有限个 n_i 观察值表示，有：

$$\bar{F}_{ij}-\mathrm{MP}=\bar{F}_{ij}-\frac{1}{2}(\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj})$$
$$=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(u+\Sigma a_i+\Sigma a_j+\Sigma H_{ij}+e_{ij})$$
$$-\frac{1}{2}\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(u+\Sigma a_i+\Sigma a_i$$
$$+e_{ii}+u+\Sigma a_j+\Sigma a_j+e_{jj})$$
$$=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\Sigma h_{ij}=\Sigma h_{ij}=H_{ij}$$

H_{ij} 是杂种优势，它是无数对基因的非加性效应的总和，它与双亲的加性效应无关，是一个独立的变量。

二、统计检验问题

（一）差异的检验

设 $\bar{F}_1$, $\frac{\bar{P}_{ii}}{2}$, $\frac{\bar{P}_{jj}}{2}$ 是 3 个随机变数，它们的数学期望值为：

$$E[\bar{F}_1]=E\left[\frac{1}{n},\sum_{i=1}^{n_1}F_{1i}\right]$$
$$=\frac{1}{n},\sum_{i=1}^{n_1}E[F_{1i}]=u_1 \qquad (3)$$

由于

$$E[\Sigma a_i]=E[\Sigma a_j]=E[\Sigma h_{ij}]$$
$$=E[e_{ij}]=0$$

同理

$$E\left[\frac{\bar{P}_{ii}}{2}\right]=\frac{1}{2}u_2 \qquad (4)$$
$$E\left[\frac{\bar{P}_{jj}}{2}\right]=\frac{1}{2}u_3 \qquad (5)$$

它们的方差分别为：

$$V[\bar{F}_1]=\frac{1}{n_1}\sigma_1^2 \qquad (6)$$
$$V\left[\frac{\bar{P}_{ii}}{2}\right]=\frac{1}{4n_2}\sigma_2^2 \qquad (7)$$
$$V\left[\frac{\bar{P}_{jj}}{2}\right]=\frac{1}{4n_3}\sigma_3^2 \qquad (8)$$

由数量遗传理论可知，数量性状总体服从 $N(u,\sigma^2)$ 正态分布，上述 3 个随机变数 $\bar{F}_1$、$\frac{\bar{P}_{ii}}{2}$、$\frac{\bar{P}_{jj}}{2}$ 则分别服从 $N\left(u_1,\frac{\sigma_1^2}{n_1}\right)$、$N\left(u_2,\frac{\sigma_2^2}{4n_2}\right)$、$N\left(u_3,\frac{\sigma_3^2}{4n_3}\right)$ 正态分布。前面证明杂种优势独立于加性效应，在杂交和纯繁间没有亲缘关系时，可称之为互相独立的 3 个随机变数。我们有：

$$H_{ij}=\bar{F}_1-\frac{(\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj})}{2}$$
$$E[H_{ij}]=E\left[\bar{F}_1-\frac{(\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj})}{2}\right]$$

据(3)、(4)、(5)式有

$$E[H_{ij}]=u_1-\frac{u_2+u_3}{2}$$
$$V[H_{ij}]=V[\bar{F}_1]+V\left[\frac{\bar{P}_{ii}}{2}\right]+V\left[\frac{\bar{P}_{jj}}{2}\right]$$
$$+2\operatorname{cov}\left[\bar{F}_1,\frac{\bar{P}_{ii}}{2}\right]+2\operatorname{cov}\left[\bar{F}_1,\frac{\bar{P}_{jj}}{2}\right]$$
$$+2\operatorname{cov}\left[\frac{\bar{P}_{ii}}{2}+\frac{\bar{P}_{jj}}{2}\right]$$

据其独立性知 cov (i, j) 为零，又据(6)、(7)、(8)式，有

$$V[H_{ij}]=\frac{\sigma_1^2}{n_1}+\frac{\sigma_2^2}{4n_2}+\frac{\sigma_3^2}{4n_3}$$

于是杂种优势 H_{ij} 服从 $N\left(u_1-\frac{u_2+u_3}{2},\frac{\sigma_1^2}{n_1}+\frac{\sigma_2^2}{4n_2}+\frac{\sigma_3^2}{4n_3}\right)$ 正态分布。将 H_{ij} 标准化，设 H_0: $u_1=\frac{u_2+u_3}{2}$，即假定杂种优势不存在，仅包括基因的加性效应，亦即 $u_1-\frac{u_2+u_3}{2}=0$。于是，我们有标准化的 H_{ij}, H_s:

$$H_s=\frac{\bar{F}_1-\frac{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}{2}-\left(u_1-\frac{u_2+u_3}{2}\right)}{\sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1}+\frac{\sigma_2^2}{4n_2}+\frac{\sigma_3^2}{4n_3}}}$$

设 $\sigma_1^2=\sigma_2^2=\sigma_3^2=\sigma^2$ 则有

$$H_s=\frac{\bar{F}_1-\frac{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}{2}-0}{\sigma\sqrt{\frac{1}{n_1}+\frac{1}{4n_2}+\frac{1}{4n_3}}}$$

即 H_s 为 $N(0, 1)$ 标准正态分布。

根据合并子样方差为母体方差的定理:

$$S_{123}^2 = \frac{\Sigma(F_{1i}-\bar{F}_1)^2+\Sigma(P_{ii}-\bar{P}_{ii})^2+\Sigma(P_{jj}-\bar{P}_{jj})^2}{n_1+n_2+n_3-3} \tag{9}$$

再根据 χ^2 变量的加法定理和它们的独立性，将(9)式除以 σ^2，不难断定 $\frac{S_{123}^2}{\sigma^2}$ 是自由度为 $n_1+n_2+n_3-3$ 的 χ^2 变量。

(二) 考虑变量

$$t = \frac{\dfrac{\bar{F}_1-\left(\dfrac{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}{2}\right)}{\sigma\sqrt{\dfrac{1}{n_1}+\dfrac{1}{4n_2}+\dfrac{1}{4n_3}}}}{\sqrt{\dfrac{S_{123}^2}{\sigma^2}}}$$

其分子是 $N(0,1)$ 正态变量，而分母的平方为自由度为 $n_1+n_2+n_3-3$ 的 χ^2 变量，可知变量 t 是一个自由度为 $n_1+n_2+n_3-3$ 的 t——变量。消去 σ，得:

$$t = \frac{\bar{F}_1-\dfrac{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}{2}}{S_{123}\sqrt{\dfrac{1}{n_1}+\dfrac{1}{4n_2}+\dfrac{1}{4n_3}}} \quad \text{公式 1}$$

其中合并标准差:

$$S_{123} = \sqrt{\frac{\Sigma(F_{1i}-\bar{F}_1)^2+\Sigma(P_{ii}-\bar{P}_{ii})^2+\Sigma(P_{jj}-\bar{P}_{jj})^2}{n_1+n_2+n_3-3}}$$

(三) 杂种优势率 (RH) 的检验

已知 $RH=\frac{H_{ij}}{\mathrm{MP}}$ 则:

$$V(RH) = V\left(\frac{\bar{F}_1-\dfrac{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}{2}}{\dfrac{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}{2}}\right) = V\left[\frac{\bar{F}_1}{\dfrac{(\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj})}{2}}-1\right] = V\left[\frac{2\bar{F}_1}{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}\right]$$

据吴仲贤 (1977) 介绍 Kempthorne (1957) 的方法,设:

$$\hat{\theta} = \frac{u_1A+u_2B+u_3C+\cdots}{v_1A+v_2B+v_3C+\cdots} = \frac{x}{y}$$

则:

$$V(\hat{\theta}) = \frac{V(x)}{y^2}-\frac{2x\operatorname{cov}(x,y)}{y^3}+\frac{x^2V(y)}{y^4} \tag{10}$$

仅用(10)式的第一项,我们有:

$$V(RH) = V\left[\frac{2\bar{F}_1}{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}\right] = \frac{V(2\bar{F}_1)}{(\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj})^2}$$

据(6)式有

$$V(RH) = \frac{4\sigma_1^2/n_1}{(\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj})^2} = \frac{4\sigma_1^2}{n_1(\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj})^2}$$

$$\sigma_{RH} = \frac{2\sigma_1}{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}\cdot\frac{1}{\sqrt{n_1}} \tag{11}$$

用 S_1 代替(11)式中的 σ_1，有:

$$t = \frac{RH}{S_{RH}} = \frac{RH}{\dfrac{2S_1}{(\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj})\sqrt{n_1}}} \quad \text{公式 2}$$

式中 $S_1=\sqrt{\frac{\Sigma(F_{1i}-\bar{F}_1)}{n_1-1}}$

公式 2 可以直接对优势率进行 t 测定，较公式 1 为简便。

采用同样的方法，不难导出两品种正反交差异的检验式

$$t = \frac{(\bar{F}_{ij}+\bar{F}_{ji})-(\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj})}{S\sqrt{\dfrac{1}{n_1}+\dfrac{1}{n_2}+\dfrac{1}{n_3}+\dfrac{1}{n_4}}} \quad \text{公式 3}$$

其中

$$S = \sqrt{\frac{\Sigma(F_{ij}-\bar{F}_{ij})^2+\Sigma(F_{ji}-\bar{F}_{ji})^2+\Sigma(P_{ii}-\bar{P}_{ii})+\Sigma(P_{jj}-\bar{P}_{jj})^2}{n_1+n_2+n_3+n_4-4}}$$

而两品种正反交优势率的检验式

$$t = \frac{RH}{\dfrac{S\sqrt{\dfrac{1}{n_{ij}}+\dfrac{1}{n_{ji}}}}{(P_{ii}+P_{jj})}}$$

式中

$$RH = \frac{(\bar{F}_{ij}+\bar{F}_{ji})-(\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj})}{\bar{P}_{ii}+\bar{P}_{jj}}$$

正反交优势率

$$S = \sqrt{\frac{\Sigma(F_{ij}-\bar{F}_{ij})^2+\Sigma(F_{ji}-\bar{F}_{ji})^2}{n_{ij}+n_{ji}-2}}$$

其中 F_{ij}、n_{ij} 表示正交试验组的观察值和样本数; F_{ji}、n_{ji} 表示反交试验组的观察值和样本数。其它形式的杂交也可导出,在此不一一推导。

参考文献(略)