

## 大麦杂种优势利用研究

### F<sub>1</sub> 杂种的离中亲优势和超优亲优势

许如根<sup>1</sup> 吕超<sup>1</sup> 祝丽<sup>1</sup> 周美学<sup>2</sup> 莫惠栋<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>扬州大学农学院, 江苏扬州 225009; <sup>2</sup>Tasmanian 大学农业研究所, Tasmanian 7249, 澳大利亚)

**摘要** 以7个细胞质雄性不育系及相应保持系和4个恢复系,按NC 交配设计配成7 × 4 = 28个F<sub>1</sub>杂种,研究了12个数量性状,即株高(PH)、穗长(SL)、穗下节间长(IL)、每株穗数(SP)、主穗粒数(KMS)、每株粒数(KP)、每株粒重(KWP)、每株干重(DWP)、千粒重(KW)、籽粒产量(KY)、籽粒蛋白质含量(PC)和赖氨酸含量(LP)的杂种优势表现。以杂种离中亲优势值H<sub>m</sub>和超优亲优势值H<sub>b</sub>作为杂种优势大小的指标,以显著的H<sub>m</sub>和H<sub>b</sub>的出现率作为一性状杂种优势潜力的指标。结果表明:H<sub>m</sub>较为普遍,正、负向显著的H<sub>m</sub>出现率分别为46%和12%。然而,显著的H<sub>b</sub>出现率平均仅为28%;其变化范围是0~79%,随性状而异。本研究中可推荐的强优势组合是3 × 10和6 × 8,它们分别属于六棱 × 六棱和二棱 × 二棱的杂交类型。在这两种杂交类型中,似乎要比在六棱 × 二棱和二棱 × 六棱的杂交类型中更容易选得强优势杂种。文中对杂种优势和遗传效应的关系也作了简要讨论。

**关键词** 大麦;杂种优势;离中亲优势;超优亲优势

中图分类号: S 512.3; Q 321<sup>+</sup>.6

## Studies on the Heterosis of Barley ( *Hordeum vulgare* L. )

### Superiority of Hybrid F<sub>1</sub> from Mid-Parent or over Better-Parent

XU Ru-Gen<sup>1</sup>, LU Chao<sup>1</sup>, ZHU Li<sup>1</sup>, ZHOU Mei-Xue<sup>2</sup>, MO Hui-Dong<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> Agricultural College of Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu, China; <sup>2</sup> Institute of Agricultural Research, University of Tasmania, Tasmania 7249, Australia)

**Abstract** The heterosis performance of 12 barley quantitative traits, including plant height (abbreviated to PH), spike length excluding awns (SL), internode length below spike (IL), spikes per plant (SP), kernels on main spike (KMS), kernels per plant (KP), kernel weight per plant (KWP), dry mater weight per plant (DWP), 1 000-grain weight (KW), kernel yield (KY), protein content (PC) and lysine content (LC), was investigated in 7 CMS lines and corresponding maintainers, 4 restorers and their 7 × 4 = 28 F<sub>1</sub> hybrids. The superiority values of hybrid F<sub>1</sub> from mid-parent, H<sub>m</sub>, and that over better-parent, H<sub>b</sub>, were used to describe the heterosis, and the occurrence rate of the significant H<sub>m</sub> or H<sub>b</sub> described the heterosis potency of a trait. The results showed that the H<sub>m</sub> often existed and the occurrence rates of positively and negatively significant H<sub>m</sub> were 46% and 12%, respectively. On the other hand, the occurrence rate of the significant H<sub>b</sub> was 28% on average, ranging from 0% (PH and KMS) to 79% (IL), varied with the traits. In the present study, the crosses of 3 × 10 and 6 × 8 had strong heterosis, and they belong to the combinations of 6-row × 6-row types and 2-row × 2-row types, respectively. It seems that the hybrid with strong heterosis could be easier to be found in the combinations of 6-row × 6-row or 2-row × 2-row barley types than that of 6-row × 2-row or 2-row × 6-row barley types. The relationship between the heterosis and genetic effects was also discussed briefly.

**Key words** Barley; Heterosis; Superiority from mid-parent; Superiority over better-parent

杂种优势是指遗传基础不同的两个亲本杂交的杂种一代,在生长势、存活力、生殖力和抗性、品质等方面优于双亲的现象。在农业上,杂种优势已应用

于水稻、玉米、高粱、油菜等作物,取得了明显的增产效果。大麦的杂种优势利用研究始于20世纪40年代,至20世纪80年代已经育成“三系”,并估计利用

\*基金项目:国家高科技研究发展计划项目(863-2002AA241201)和江苏省博士学位点科研基金资助。

作者简介:许如根(1967-),男,江苏姜堰人,扬州大学副教授,博士研究生,主要从事大麦遗传与育种研究。E-mail: rgxu@yzu.edu.cn

Received (收稿日期): 2003-06-16, Accepted (接受日期): 2003-08-11.

大麦杂种优势可能获得 30% 左右的增产效果,但尚未在大面积生产上应用。主要问题有:(1) 优势组合少,且不够稳产;(2) 亲本农艺性状和育性都有分离,需进一步改良;(3) 制种产量低,成本高<sup>[1~4]</sup>。扬州大学农学院大麦研究室自 1990 年开始,先后从国内外大量引入、筛选和转育大麦核质互作型雄性不育系(CMS)、保持系和恢复系,至今已育成一批不育性彻底(自交结实率为 0)的 CMS 系和恢复力强、农艺性状优良的恢复系<sup>[5,6]</sup>。目前,正进入大量配制杂交组合、测验杂种优势和配合力的阶段,期望能在“十五”期间为生产上提供可用的大麦杂种<sup>[6]</sup>。本文报道 28 个大麦杂种 12 个数量性状的杂种优势,为大麦强优势组合的筛选提供一定的理论依据。

在有关杂种优势的度量指标上,以往一般均用对中亲、高亲或对照种的相对优势(%)表示<sup>[7,8]</sup>,且与基因型的遗传效应没有联系。前者难以求得数学期望,不能进行统计显著性测验<sup>[9]</sup>,后者则不能了解杂种优势的可能遗传基础。本文在评价杂种优势时,试图将线性对比<sup>[10]</sup>和数量性状的遗传模型<sup>[11]</sup>相结合,以便克服上述缺点,更为一般地研究大麦的杂种优势表现。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

1999 年以 7 个不育系(A)与 4 个恢复系(R)为材料(见表 1),按 NC 交配设计配成 28 个杂种。2000 年按增广 NC 设计<sup>[12]</sup>种植杂种 F<sub>1</sub> 及其亲本(不育系 A 以其同型保持系 B 代替),共计 7 + 4 + 28 = 39 个材料。每材料为 5 行小区,行长 1.2 m,行距 0.2 m,3 次重复,随机排列。播期均为 10 月 28 日。

### 1.2 性状测定

农艺性状与产量分量测定:植株成熟后,每小区均取中间 2 行混脱晒干,测定籽粒产量与千粒重。从小区中间另 1 行取 6 株竞争株考种。株高、穗长、穗下节间长用米尺测量,每株穗数、主穗粒数、每株粒数以人工计数,每株粒重、每株干重、千粒重、籽粒产量用精确度为 0.01 g 的电子天平称量。除小区籽粒产量和千粒重为每重复每小区 1 个观察值外,其余性状都是每重复每小区 6 个观察值。

营养品质测定:从小区测产的籽粒中随机抽取 10 g 样品,用粉碎机磨碎,过 80 目筛,在 80 ℃ 烘干,分别以半微量凯氏定氮法和茚三酮比色法测定蛋白质和赖氨酸含量<sup>[13]</sup>,每重复每小区 1 个观察值。

表 1 供试亲本材料的名称及稜型

Table 1	Parent and its row type used in the experiment	
编码 Code	亲本名称 Parent name	稜型 Row type
1	91 单 2 ,A and B	二稜 two-row
2	西引 2 号 ,A and B	六稜 six-row
3	86F098 ,A and B	六稜 six-row
4	86-166 ,A and B	二稜 two-row
5	沪 1154 ,A and B	二稜 two-row
6	84-161 ,A and B	二稜 two-row
7	89-0915 ,A and B	二稜 two-row
8	99-1488 ,R	二稜 two-row
9	99-1356 ,R	六稜 six-row
10	99-1389 ,R	六稜 six-row
11	99-1532 ,R	二稜 two-row

注:A and B 分别表示不育系及保持系,R 表示恢复系。

Note: A and B stand for the CMS line and its maintainer, respectively; and R, the restorer.

### 1.3 统计分析

1.3.1 方差分析 千粒重、籽粒产量、蛋白质和赖氨酸含量 4 性状以小区观察值直接分析,其余 8 性状以小区平均值(6 个观察值的平均)为基础分析。基本方差分析见表 2。表中给出的 3 个 F 值依次为测验杂种间、雌亲间、雄亲间的差异显著性<sup>[12]</sup>。

表 2 增广 NC 设计资料的方差分析

Table 2	ANOVA for the data from an augmented NC design		
变异来源 Source of variation	df	MS	F
杂种间 Among hybrids	27	MS <sub>BH</sub>	MS <sub>BH</sub> /MS <sub>WH</sub>
杂种内 Within hybrids	54	MS <sub>WH</sub>	
雌亲间 Among females	6	MS <sub>BF</sub>	MS <sub>BF</sub> /MS <sub>WP</sub>
雄亲间 Among males	3	MS <sub>BM</sub>	MS <sub>BM</sub> /MS <sub>WP</sub>
雌对雄 Female vs. male	1	MS <sub>FM</sub>	
亲本内 Within parents	20	MS <sub>WP</sub>	

### 1.3.2 杂种优势分析

1.3.2.1 离中亲优势分析以 F<sub>1</sub> 平均数与双亲平均数之差定义性状的离中亲优势 H<sub>m</sub>,即:

$$H_m = \bar{F}_1 - (\bar{P}_1 + \bar{P}_2)/2 \quad (1)$$

(1) 是以往对杂种优势的最通用表示<sup>[14]</sup>。根据线性对比原理<sup>[10]</sup>,H<sub>m</sub> 的误差方差 V<sub>H<sub>m</sub></sub> 为:

$$V_{H_m} = V_{\bar{F}_1} + (V_{\bar{P}_1} + V_{\bar{P}_2})/4 \\ = MS_{WH}/r + MS_{WP}/2r \quad (2)$$

以上  $\bar{P}_1$ 、 $\bar{P}_2$ 、 $\bar{F}_1$  分别是大、小值亲本 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub> 和杂种 F<sub>1</sub> 的平均数;V $\bar{P}_1$ 、V $\bar{P}_2$ 、V $\bar{F}_1$  分别是 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>、F<sub>1</sub> 平均数的误差方差,由表 2 的相应 MS 估计;r 是重复

次数。因此,测验统计假设  $H_0 H_m = 0$  (离中亲优势不显著)时的最小显著差数  $LSD$  为:

$$LSD = \sqrt{V_{H_m}} \times t_{\alpha/2} \quad (3)$$

式(3)中  $t$  值所对应的自由度在此为:

$$df = 2 / (1/54 + 1/20) = 29$$

1.3.2.2 超优亲优势分析 一个性状的量值可能以大为优,也可能以小为优。所以超优亲优势  $H_b$  的定义为:

$$\left. \begin{aligned} H_b &= \bar{F}_1 - \bar{P}_1 \text{ (当性状以大为优时)} \\ \text{或 } H_b &= \bar{F}_1 - \bar{P}_2 \text{ (当性状以小为优时)} \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

具有误差方差:

$$V_{H_b} = V_{\bar{F}_1} + V_{\bar{P}} = MP_{WH} / r + MS_{WP} / r \quad (5)$$

测验  $H_b$  是否显著不同于 0,应当用单尾测验。当性状以大为优时,为测验  $H_0 H_b = 0$ ,右尾为否定区,故最小显著差数为:

$$LSD > \sqrt{V_{H_b}} \times t \quad (6)$$

当性状以小为优时,为测验  $H_0 H_b = 0$ ,左尾为否定区,故最小显著差数为:

$$LSD < \sqrt{V_{H_b}} \times (-t) \quad (7)$$

本研究中,仅有株高是以小(矮)为优的性状,应用公式(7);其余 11 个性状均以大为优,应用公式(6)。

在以上分析的基础上,以优势出现率表示一个性状的杂种优势潜力的相对大小,即:

$$\text{优势出现率}(\%) = \frac{H_b \text{ 显著的组合数}}{\text{供试全部组合数}} \times 100\% \quad (8)$$

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本和杂种各性状的综合表现

7 个不育系的保持系、4 个恢复系及其 28 个杂种在 12 个性状上的综合表现列于表 3。从表中可以看出:(1)雌亲和雄亲在株高、穗长、主穗粒数、千粒重、籽粒产量、蛋白质含量、赖氨酸含量 7 个性状上的差异均达到极显著水平,但穗下节间长、每株穗数、每株粒重、每株干重 4 个性状上的差异不显著,每株粒数性状在雌亲间差异显著、雄亲间不显著;从变异系数看,除穗下节间长较小外,其余 11 个性状均大于 5%,尤以主穗粒数、每株粒数 2 性状的变异系数较大,变化在 28.4%~50.9%之间。说明本试验亲本在多数性状上存在显著遗传差异。(2)杂种在 12 个性状上的差异均达到极显著水平,变异系数均大于 5%,尤以主穗粒数、每株粒数 2 性状的变异系数较大,分别达 44.3%和 32.6%。说明杂种间的遗传差异广泛存在。(3)在株高、穗长、每株粒数、千粒重、蛋白质含量、赖氨酸含量、穗下节间长、每株穗数、每株粒重、每株干重 10 个性状上,28 个杂种的平均数都大于或等于雌、雄亲平均数,只有籽粒产量和主穗粒数 2 个性状例外。杂种的平均产量为 823.5 g/m<sup>2</sup>,既低于雌亲又低于雄亲,但其标准差达 164.1 g/m<sup>2</sup>,约为雌、雄亲的两倍;这表明不同杂种的籽粒产量有着很大的变异,某些组合可能较大地超过或低于其亲本。而主穗粒数的减少则与二棱 × 多棱或多棱 × 二棱杂种(共 14 个)的主穗粒数均倾向二棱(主穗粒数少)直接相关,参见表 6。

表3 大麦各性状的平均数(M)、标准差(SD)、变异系数(CV)及亲本或杂种间的差异显著性(F)

Table 3 Mean (M), standard deviation (SD), coefficient of variability (CV) and the statistical significance (F) among parents or hybrids for different traits of barley

性状 Trait	7个雌亲(保持系) 7 female parents (maintainers)				4个雄亲(恢复系) 4 male parents (restorers)				28个杂种 28 hybrids			
	M	SD	CV	F	M	SD	CV	F	M	SD	CV	F
株高 PH(cm)	90.1	6.5	7.2	13.3**	109.9	13.5	12.3	57.8**	116.9	8.9	7.6	11.1**
穗长 SL(cm)	6.9	1.6	23.2	110.4**	7.4	2.0	26.4	73.0**	8.3	1.1	13.4	13.0**
穗下节间长 IL(cm)	32.9	1.1	3.3	<1	33.7	1.4	4.1	<1	39.2	3.0	7.8	5.8**
每株穗数 SP	6.4	1.0	15.8	1.9	7.1	1.2	16.6	2.6	8.4	1.4	16.7	2.9**
主穗粒数 KMS	44.0	22.4	50.9	158.9**	53.6	25.4	47.4	204.6**	39.1	17.3	44.3	158.7**
每株粒数 KP	224.8	91.6	40.8	4.0**	266.4	75.7	28.4	2.7	266.5	86.8	32.6	8.1**
每株粒重 KWP(g)	8.7	1.7	19.1	<1	9.0	1.3	14.7	<1	12.7	2.8	22.0	2.7**
每株干重 DWP(g)	19.4	3.5	18.0	<1	23.4	1.6	6.8	<1	31.6	5.5	17.4	2.1**
千粒重 KW(g)	41.7	7.4	17.8	175.8**	39.2	4.7	11.9	68.8**	47.5	6.2	13.2	17.4**
籽粒产量 KY(g/m <sup>2</sup> )	858.5	68.3	8.0	8.7**	863.2	82.6	9.6	12.8**	823.5	164.1	19.9	19.9**
蛋白质 PC(%)	11.22	1.18	10.5	16.08**	11.80	1.88	15.9	41.02**	11.80	1.01	8.6	5.10**
赖氨酸 LC(%)	0.45	0.04	9.6	4.63**	0.46	0.06	14.0	10.52**	0.46	0.09	20.5	33.25**

注: \*和 \*\* 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著,下同。

Notes: \*and \*\* indicate statistically significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same below.

## 2.2 各性状的离中亲优势及其显著性

12 个性状的离中亲优势值  $H_m$  及其显著性测验见表 4。从表 4 可得出:(1) 28 个杂种的 12 个性状中,共有 153 个正向显著或极显著的  $H_m$  组合,占 46%;40 个负向显著或极显著的  $H_m$  组合,占 12%;其余 42% 的性状组合的  $H_m$  不显著。(2) 株高、穗下节间长、千粒重、穗长、每株干重和每株穗数性状的正向  $H_m$  组合数较多,依次有 93%、82%、68%、64%、46% 和 39% 组合达到显著或极显著,  $H_m$  平均数依次为 16.9 cm、5.9 cm、7.6 g、1.2 cm、10.1 g 和

1.7 个。(3) 负向  $H_m$  较多的性状为赖氨酸含量、主穗粒数和籽粒产量,分别有 43%、43% 和 39% 的组合为显著或极显著,  $H_m$  平均数依次为 -0.02%、-6.3 粒和 -37.4 g。(4) 每株粒重全为正向离中亲优势,其中 9 个组合显著;每株粒数的正向  $H_m$  组合数略多于负向(16/12),有 4 个正向  $H_m$  达到显著或极显著;蛋白质含量的正、负向  $H_m$  组合数之比为 17/11,有 9 个正向、5 个负向的  $H_m$  达到显著或极显著。

表 4 大麦杂种 12 个数量性状的离中亲优势  $H_m$  及其差异显著性

Table 4 Heterosis from mid-parent,  $H_m$  and its statistical significance for 12 quantitative traits in barley hybrids

杂交组合 Cross	株高 PH (cm)	穗长 SL (cm)	穗下节间长 IL (cm)	每株穗数 SP	主穗粒数 KMS	每株粒数 KP	每株粒重 KWP (g)	每株干重 DWP (g)	千粒重 KW (g)	籽粒产量 KY (g/m <sup>2</sup> )	蛋白质 PC (%)	赖氨酸 LC (%)
1 ×8	11.4 **	0.6	5.5 **	1.4	-0.6	51.6	3.6	7.1	6.3 **	9.1	-0.53	0.08 **
1 ×9	32.2 **	1.6 **	9.6 **	1.2	-23.5 **	-57.0	3.4	10.3 *	15.0 **	16.3	-0.27	0.14 **
1 ×10	10.3 **	1.1 **	9.9 **	2.4 *	-19.8 **	-2.2	7.2 **	17.4 **	16.9 **	-75.6	1.01 *	0.12 **
1 ×11	10.3 **	0.4	6.8 **	4.1 **	-1.0	131.3 **	7.2 **	15.8 **	7.7 **	126.3 **	0.60	0.11 **
2 ×8	27.4 **	1.9 **	10.6 **	1.0	-21.3 **	-77.6	0.9	9.2	8.3 **	62.0	-1.11 *	-0.08 **
2 ×9	7.8 *	0.6	0.9	1.6	4.6	115.3 **	5.3 *	10.5 *	13.4 **	58.2	-0.81	0.01
2 ×10	20.6 **	1.9 **	5.3 **	-0.6	7.4 **	1.3	0.4	2.8	1.7	49.5	-1.66 **	-0.07 **
2 ×11	24.6 **	1.7 **	10.8 **	1.6	18.9 **	-28.6	2.2	10.6 *	8.3 **	-153.3 **	0.13	0.05 *
3 ×8	27.2 **	2.7 **	8.3 **	1.3	-21.0 **	-8.8	3.5	13.7 **	8.8 **	-64.4	0.78	-0.10 **
3 ×9	5.5	0.5	1.0	2.0 *	10.0 **	150.1 **	10.9 **	20.0 **	1.0	122.7 **	0.15	-0.08 **
3 ×10	14.9 **	1.9 **	4.2 *	2.3 *	5.2 *	176.3 **	6.9 **	15.9 **	2.4	195.4 **	1.42 **	-0.08 **
3 ×11	21.7 **	2.3 **	6.9 **	2.8 **	17.0 **	32.2	6.0 **	19.1 **	10.6 **	-142.6 **	0.90	0.00
4 ×8	11.51 **	0.6	4.1 *	1.6	3.8	43.1	3.1	7.8	6.0 **	-29.1	-2.06 **	-0.12 **
4 ×9	23.5 **	1.5 **	6.9 **	1.6	-24.2 **	-38.2	2.8	7.3	9.0 **	120.8 **	-0.06	-0.01
4 ×10	20.6 **	0.5	7.4 **	1.3	-21.2 **	-55.0	2.3	5.8	7.3 **	-141.3 **	1.39 **	-0.05 *
4 ×11	11.2 **	-0.2	4.3 *	2.0 *	1.0	69.2	2.8	7.9	-0.2	-178.0 **	-1.24 **	-0.08 **
5 ×8	27.4 **	2.1 **	8.4 **	0.8	4.8 *	57.8	3.2	7.2	3.1	171.6 **	-1.82 **	-0.10 **
5 ×9	29.0 **	1.4 **	5.6 **	0.6	-25.2 **	-70.0	1.0	3.4	12.0 **	-44.8	0.23	0.02
5 ×10	25.8 **	0.2	8.8 **	0.7	-19.0 **	-50.1	2.7	5.0	19.6 **	-341.8 **	1.69 **	0.16 **
5 ×11	15.9 **	1.0 **	1.1	-0.1	3.2	11.4	2.5	4.3	2.2	111.4 **	-0.61	-0.09 **
6 ×8	16.1 **	0.2	5.5 **	1.3	-0.7	31.3	4.1	7.2	6.2 **	230.3 **	-0.95	-0.07 **
6 ×9	24.5 **	1.2 **	7.2 **	0.7	-25.3 **	-59.4	1.9	8.3	7.0 **	36.7	1.08 *	-0.10 **
6 ×10	13.7 **	0.2	6.8 **	1.6	-7.6 **	-55.3	0.6	7.4	10.4 **	-231.5 **	1.86 **	-0.03
6 ×11	13.3 **	0.7 *	4.5 *	2.4 *	1.2	79.0	5.1 *	16.4 **	1.2	-115.1 **	0.83	-0.04
7 ×8	6.0 *	1.0 **	2.2	3.4 **	0.5	88.9 *	6.2 **	13.0 **	2.8	-148.4 **	0.99 *	0.04
7 ×9	14.4 **	2.8 **	4.4 *	3.4 **	-23.3 **	30.0	6.0 **	10.8 **	10.2 **	-47.8	2.30 **	0.20 **
7 ×10	7.0 *	1.3 **	7.1 **	2.2 *	-20.6 **	-39.8	2.5	11.3 **	13.9 **	-259.7 **	2.27 **	0.08 **
7 ×11	-1.1	1.0 **	0.4	2.7 **	1.3	58.5	3.3	7.1	0.7	-130.5 **	1.48 **	0.03
$H_m$	16.9	1.2	5.9	1.7	-6.3	20.9	3.8	10.1	7.6	-37.4	0.29	-0.02
$LSD_{0.05}$	6.0	0.7	3.5	1.9	4.7	83.1	4.3	9.4	3.1	80.5	0.99	0.04
$LSD_{0.01}$	8.1	0.9	4.7	2.6	6.3	112.0	5.8	12.4	4.1	107.0	1.33	0.06
正向显著组合数 PSC <sup>(1)</sup>	26	18	23	11	6	5	9	13	19	6	9	8
负向显著组合数 NSC <sup>(1)</sup>	0	0	0	0	12	0	0	0	0	11	5	12
和 Sum	26	18	23	11	18	5	9	13	19	17	14	20

Note: 1) PSC and NSC stand for positively and negatively significant  $H_m$  crosses, respectively.

### 2.3 各性状的超亲优势及其显著性

12个数量性状的超亲优势  $H_b$  及其显著性测验列于表5(株高为超亲优势,其余性状均为超亲优势)。从表5可以看出:(1)所有杂种株高的超亲优势均为正值,即杂种株高均高于其低亲,28个组合平均比低亲高27.2 cm。说明很难得到株高与低亲相仿的大麦杂种,除非在杂种中引入显性的矮秆主基因。(2)在以高为优的11个性状的308个组合中,显著的  $H_b$  组合只有86个,占28%;而且主要表现在穗下节间长(22个组合显著)和千粒重(14个组合显著)性状上,28个组合平均的  $H_b$  分别为5.2 cm和3.6 g。穗长、每株穗数、每株粒重、每株干重4性状虽然平均超亲优势为正值,但显著  $H_b$  总共只有29/112 26%。主穗粒数、每株粒数、籽粒

产量、蛋白质含量和赖氨酸含量5性状的平均超亲优势均为负值,但也有20/140 14%的显著  $H_b$  组合。上述结果表明大麦性状的超亲优势是不普遍的,且在不同性状上差别较大。所以需在较多的组合中筛选,才可能获得优良的杂种。(3)在本试验中,3 × 10(86F098 × 99-1389)组合的株高接近28个杂种的平均值,其  $H_b$  除赖氨酸含量为负向外,其余性状均为正向,且穗长、穗下节间长、每株粒数、每株粒重、每株干重、籽粒产量5性状的  $H_b$  均达到显著水平,是一个综合性状较好的多棱 × 多棱组合;6 × 8(84-161 × 99-1488)组合的籽粒产量、干粒重2个性状有显著的超亲优势,但蛋白质含量、赖氨酸含量的超亲优势均为负向,该组合是一个籽粒产量高、营养品质欠佳的二棱 × 二棱组合。

表5 大麦杂种12个数量性状的超亲优势  $H_b$  及其差异显著性

Table 5 Heterosis over better parent,  $H_b$ , and its statistical significance for 12 quantitative traits in barley hybrids

杂交组合 Cross	株高 PH (cm)	穗长 SL (cm)	穗下节间长 IL (cm)	每株穗数 SP	主穗粒数 KMS	每株粒数 KP	每株粒重 KW (g)	每株干重 DWP (g)	千粒重 KW (g)	籽粒产量 KY (g/m <sup>2</sup> )	蛋白质 PC (%)	赖氨酸 LC (%)
1 × 8	26.1	-0.3	4.3*	1.2	-1.7	49.5	3.6	5.2	5.5*	-1.9	-1.58	0.05
1 × 9	34.8	0.8*	9.3*	0.3	-48.7	-134.7	2.2	7.1	13.0*	-53.3	-1.37	0.11*
1 × 10	27.9	1.0*	9.8*	1.4	-34.2	-44.8	7.1*	15.5*	14.1*	-94.6	0.27	0.11*
1 × 11	25.7	-1.0	6.3*	3.8*	-2.0	128.1*	7.1*	14.4*	5.6*	-133.7	0.30	0.09*
2 × 8	36.7	-0.0	9.3*	0.5	-42.6	-174.3	-0.4	8.8	1.8	48.8	-2.21	-0.10
2 × 9	10.6	0.4	0.4	1.4	2.3	94.2*	5.3*	9.6*	-1.7	-35.5	-1.86	-0.04
2 × 10	32.9	1.0*	5.1*	-0.8	2.4	-55.8	-0.8	2.0	-1.3	44.4	-2.34	-0.07
2 × 11	34.6	-0.8	10.4*	0.6	-42.2	-130.7	0.7	9.6*	0.4	-169.9	-0.12	-0.03
3 × 8	37.8	1.0*	7.3*	0.1	-41.8	-43.8	2.6	12.6*	5.6*	-148.8	-1.88	-0.18
3 × 9	7.0	0.5	0.7	1.3	-2.3	109.5*	10.5*	17.6*	-0.4	118.9*	-0.35	-0.08
3 × 10	28.5	1.1*	4.6*	1.7	0.7	171.7*	6.1*	14.3*	2.0	103.0*	0.55	-0.14
3 × 11	32.4	0.0	6.2*	0.9	-39.8	-8.2	4.9*	18.6*	5.9*	-223.4	-0.41	-0.02
4 × 8	22.8	0.5	2.1	0.7	3.7	28.6	3.0	5.9	3.6*	-57.0	-3.63	-0.17
4 × 9	24.3	-0.1	5.7*	1.4	-48.6	-128.3	1.4	6.0	3.8*	68.0	-0.64	-0.03
4 × 10	34.8	-0.4	6.5*	1.2	-37.7	-109.2	2.1	3.9	1.4	-177.2	1.17*	-0.08
4 × 11	23.2	-0.5	4.0*	0.7	-0.9	60.0	2.7	6.5	-0.9	-202.3	-1.46	-0.08
5 × 8	45.5	2.1*	7.3*	0.2	0.0	19.4	1.9	2.1	0.7	151.7*	-2.93	-0.15
5 × 9	35.0	-0.3	5.2*	0.6	-54.2	-183.9	-1.6	-3.1	6.9*	-145.1	-0.80	-0.01
5 × 10	46.8	-0.7	8.8*	0.6	-40.1	-128.1	1.3	-0.1	13.7*	-353.4	1.02*	0.14*
5 × 11	34.7	0.4	0.5	-1.2	0.5	-21.6	1.3	-0.3	1.3	88.2	-0.84	-0.10
6 × 8	27.0	0.1	3.6*	0.9	-1.5	25.9	3.6	6.5	3.8*	217.9*	-2.72	-0.08
6 × 9	25.7	-0.5	6.2*	0.3	-48.7	-140.3	1.1	6.3	1.8	-31.5	0.70	0.04
6 × 10	27.5	-0.8	6.0*	1.1	-38.1	-100.3	0.2	6.7	4.4*	-251.9	1.84*	0.02
6 × 11	24.8	0.2	4.3*	1.6	-1.6	78.9	4.5*	16.3*	0.2	-123.9	0.41	-0.08
7 × 8	15.3	-0.0	1.6	3.0*	-2.6	64.1	6.2*	11.1*	-0.7	-162.4	-1.01	-0.02
7 × 9	17.3	2.1*	4.1*	3.1*	-50.6	-70.4	4.6*	6.9	4.0*	-114.5	2.15*	0.18*
7 × 10	19.1	1.2*	6.5*	1.9	-39.9	-104.2	2.4	8.7	6.8*	-281.7	2.05*	0.04*
7 × 11	8.8	-0.6	-0.8	1.8	0.3	39.1	3.2	5.1	-1.4	-140.8	0.83	0.03
$H_b$	27.2	0.2	5.2	1.1	-21.8	-25.3	3.1	8.0	3.6	-63.6	-0.53	-0.02
$LSD_{0.05}$	< -5.5	> 0.6	> 3.5	> 1.9	> 4.5	> 82.7	> 4.2	> 9.2	> 2.7	> 73.8	> 0.91	> 0.04
显著组合数 Significant crosses	0	8	22	3	0	4	9	10	14	5	5	6
出现率 Occurrence rate (%)	0	29	79	11	0	14	32	36	50	18	18	21

### 3 讨论

#### 3.1 关于杂种优势和遗传效应的关系

在数量遗传学中,加性-显性遗传模型下,纯系亲本 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub> 及其杂种 F<sub>1</sub> 的平均数分量<sup>[11]</sup>为:

$$\bar{P}_1 = \mu + [a], \bar{P}_2 = \mu - [a], \bar{F}_1 = \mu - [d]$$

以上  $\mu$  为总体平均数,  $[a]$  和  $[d]$  分别为综合的加性和显性遗传效应。因此,本文的杂种优势指标和遗传效应具有关系:

$$H_m = \mu + [d] - \{\mu + [a] + \mu - [a]\} / 2 = [d]$$

$$H_b = \mu + [d] - \{\mu + [a]\} = [d] - [a]$$

(以超高亲优势为例,超低亲优势可类推)。

上述结果表明:  $H_m$  和  $H_b$  的差值为  $[a]$ 。测验  $H_0$   $H_m = 0$  实际上只是测验显性效应  $[d]$  是否存在,而测验  $H_0$   $H_b = 0$  则是测验显性效应  $[d]$  是否显著大于加性效应  $[a]$ 。所以  $H_b$  才符合杂种优势(杂种超过亲本)的定义,而通常以  $H_m$  作为杂种优势指标,实际上是降低了“优势”的标准(本研究中,显著  $H_m$  的出现率达 58%,而显著  $H_b$  的出现率仅 28%,正说明这一问题),是不恰当的。一个性状的杂种优势潜力,用显著  $H_b$  的出现率表示,也可能要比其他“相对优势”的指标更为合理。

当性状表达适用加性-显性-上位性遗传模型时,纯系亲本 P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub> 及其杂种 F<sub>1</sub> 的平均数分量<sup>[11]</sup>为:

$$\bar{P}_1 = \mu + [a] + [aa], \bar{P}_2 = \mu - [a] + [aa]$$

$$\bar{F}_1 = \mu + [d] + [dd]$$

以上的  $[aa]$  和  $[dd]$  分别为加性  $\times$  加性类和显性  $\times$  显性类的上位性效应。此时可得:

$$H_m = [d] + [dd] - [aa]$$

$$H_b = \{[d] + [dd]\} - \{[a] + [aa]\}$$

所以  $H_m$  和  $H_b$  的差值仍为  $[a]$ ,表明  $H_b$  比  $H_m$  更适用于加性-显性-上位性遗传模型。

在大麦上,虽然涉及农艺和品质的很多数量性状座位(QTL)都已定位<sup>[15~18]</sup>,但杂种优势的 DNA 分子基础仍不了解。根据水稻上的先导研究,稻谷产量和产量分量的杂种优势,主要是由超显性的上位性,即上述  $[dd]$  效应造成<sup>[19,20]</sup>。因此通过  $H_b$  的分析,进一步估计有关性状的  $[d]$ 、 $[dd]$  和  $[a]$ 、 $[aa]$ ,将是十分必要的。

#### 3.2 关于大麦类型间和类型内的杂种优势特征

大麦有二棱型和六棱(或多棱)型之分,其性状特征明显,极易区别。前者多穗(每穗粒数少)而千粒重较高,后者多粒(每穗粒数多)而千粒重较低。本研究中含有二棱  $\times$  二棱和二棱  $\times$  六棱的组合各 10 个,六棱  $\times$  二棱和六棱  $\times$  六棱的组合各 4 个。我们曾经设想,利用二棱  $\times$  六棱或六棱  $\times$  二棱,有可能将多穗性状和多粒性状相结合,从而产生具有巨大籽粒产量优势的杂种<sup>[6]</sup>。但这一设想没有得到证实(表 6)。二棱  $\times$  六棱和六棱  $\times$  二棱的杂种与二棱  $\times$  二棱和六棱  $\times$  六棱杂种相比,虽然在千粒重上有所增加,但没有表现出多穗、多粒的特征,以致籽粒产量不高。其主要原因是二棱  $\times$  六棱和六棱  $\times$  二棱 F<sub>1</sub> 杂种的穗型性状均属于二棱,表现出着粒稀疏、粒数少,而穗数却不能保持二棱的水平。所以本研究中的较理想组合只出现在二棱  $\times$  二棱和六棱  $\times$  六棱的组合中。但是二棱  $\times$  六棱和六棱  $\times$  二棱的杂种是否就不可能综合二棱和六棱的优点,仍需配制更多的杂交组合进一步验证。我们正在继续此项工作。

表 6 大麦类型间和类型内杂种 F<sub>1</sub> 的籽粒产量和产量分量的平均数  $\pm$  标准差

Table 6 M  $\pm$  SD of grain yield and its components in the F<sub>1</sub> of crosses between and within barley row types

杂交类型 Type of cross	每株穗数 SP	主穗粒数 KMS	千粒重 KW(g)	籽粒产量 KY(g/m <sup>2</sup> )
二棱 $\times$ 二棱 2-row $\times$ 2-row type	9.46 $\pm$ 1.48	33.04 $\pm$ 2.35	47.94 $\pm$ 1.60	815.5 $\pm$ 135.4
二棱 $\times$ 六棱 2-row $\times$ 6-row type	7.99 $\pm$ 1.04	30.48 $\pm$ 2.85	52.56 $\pm$ 3.61	773.7 $\pm$ 191.4
六棱 $\times$ 二棱 6-row $\times$ 2-row type	8.25 $\pm$ 0.70	34.87 $\pm$ 0.92	46.43 $\pm$ 3.05	788.0 $\pm$ 94.4
六棱 $\times$ 六棱 6-row $\times$ 6-row type	7.18 $\pm$ 1.02	80.16 $\pm$ 3.18	35.11 $\pm$ 1.70	1003.5 $\pm$ 123.8

## References

- [1] Yu Z-L(俞志隆), Huang P-Z(黄培忠) eds. Genetics and Improvement of Barley (大麦遗传与改良). Shanghai: Shanghai Sci Tech Press, 1994. 503 - 506
- [2] Li C-D(李承道), Huang P-Z(黄培忠). Advances in heterosis utilization of barley. *China Agro Bull* (中国农学通报), 1992, (3): 21 - 23
- [3] Lu L-S(卢良恕) chief editor. Barley Science in China (中国大麦学). Beijing: Chi Agri Press, 1996. 253 - 255
- [4] Barley Committee of Crop Science Society of China (中国作物学会大麦专业委员会). Treatises of Barley Science in China, 5th series (中国大麦文集, 第5集). Beijing: Chi Agri Sci Tech Press, 2001
- [5] Xu R-G(许如根), Huang Z-R(黄志仁), Zhou M-X(周美学), Huang Y-S(黄友圣), Lu C(吕超). Analysis on mid-parent heterosis between main agronomic characters and output characters in hybrid barley. *Barley Science* (大麦科学), 1997, (1): 5 - 7
- [6] Huang Z-R(黄志仁), Xu R-G(许如根), Zhou M-X(周美学), L üC(吕超). Breeding and heterosis of three lines from nuclear-cytoplasmic male sterile in barley. *Barley Science* (大麦科学), 1999, (1): 7 - 9
- [7] Qin T-C(秦泰辰). Principles and Methods in Heterosis Utilization (杂种优势利用原理和方法). Nanjing: Jiangsu Sci Tech Press, 1981. 18 - 23
- [8] Xu R-G(许如根), Huang Z-R(黄志仁), L üC(吕超), Huang Y-S(黄友圣). Correlation between the heterosis of barley and its esterase isozymes in seedling stage. *Tritical Crops* (麦类作物), 1999, 19(6): 35 - 41
- [9] Ott R.L. An Introduction to Statistical Methods and Data Analysis. Belmont: Duxbury Press, Wadsworth Inc, 1993
- [10] Draper N R, Smith B. Applied Regression Analysis, 3rd ed. New York: John Wiley & Sons, 1998
- [11] Kearsley MJ, Poni H.S. The Genetical Analysis of Quantitative Traits. London: Chapman & Hall, 1996. 18 - 37
- [12] Mo H-D(莫惠栋). Augmented NC design and genetic model test. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1991, 17(1): 1 - 9
- [13] Zhu Z-C(朱展才). Quality Analysis in Cereals (稻麦质量分析). Beijing: Chi Food Press, 1988. 240 - 241
- [14] Wu Z-X(吴仲贤). The heritability theory of heterosis and its meaning for global agriculture. *Acta Genetica Sinica* (遗传学报), 2003, 30(3): 193 - 200
- [15] Tinker N A, Mather D E, Rosznagel B G, Kasha K J, Kleinhofs A, Hayes P M, Falk D E, Ferguson T, Shugar L P, Legge W G, Irvine R B, Choo T M, Briggs K G, Ullrich S E, Franckowiak J D, Blake T K, Graf R J, Dofing S M, Saghai Maroof M A, Scoles G J, Hoffman D, Dahleen L S, Kilian A, Chen F, Biyashev R M, Kudrna D A, Steffenson B J. Regions of the genome that affect agronomic performance in two-row barley. *Crop Sci*, 1996, 36(4): 1 053 - 1 062
- [16] Mather D E, Tinker N A, LaBerge D E, Edney M, Jones B L, Rosznagel B G, Legge W G, Irvine R B, Falk D E, Kasha K J. Regions of the genome that affect grain and malt quality in North American two-row barley cross. *Crop Sci*, 1997, 37(2): 544 - 551
- [17] Teulat B, Merah O, Souyris I, This D. QTLs for agronomic traits from a Mediterranean barley progeny grown in several environments. *Theor Appl Genet*, 2001, 103(5): 774 - 787
- [18] Ayoub M, Symons S J, Edney M J, Mather D E. QTLs affecting kernel size and shape in a two-rowed by six-rowed barley cross. *Theor Appl Genet*, 2002, 105(2 - 3): 237 - 247
- [19] Li Z-K, Luo L J, Mei H W, Wang D L, Shu Q Y, Tabien R, Zhong D B, Ying C S, Stansel J W, Khush G S, Paterson A H. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice, . Biomass and grain yield. *Genetics*, 2001, 158(4): 1 737 - 1 753
- [20] Luo L J, Li Z-K, Mei H W, Shu Q Y, Tabien R, Zhong D B, Ying C S, Stansel J W, Khush G S, Paterson A H. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. . Grain yield components. *Genetics*, 2001, 158(4): 1 755 - 1 771