

# 非等试验设计植株农艺及产量性状的 数量遗传分析方法\*\*

左清凡<sup>1,3</sup>, 朱 军<sup>2</sup>, 刘宜柏<sup>3</sup>, 潘晓云<sup>3</sup>, 张建中<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 湛江海洋大学农学院, 湛江 524088; <sup>2</sup> 浙江大学农业与生物技术学院; <sup>3</sup> 江西农业大学农学院)

**摘要:**根据朱军(1994)提出的包括基因型×环境互作的加性-显性遗传模型,运用蒙特卡罗模拟证明,以混合线性模型统计分析的 MINQUE 法,对非等试验设计获得的植株农艺及产量试验数据进行数量遗传分析是可行的。蒙特卡罗模拟结果表明,在样本群体大小基本一致的条件下,采用相等试验设计或非等试验设计所估算的遗传参数的偏差(Bias)和功效值(Power)没有明显差异,表明以非等试验设计获得的非平衡数据也可用来进行遗传分析,估算上述遗传模型中的各项遗传方差分量和协方差分量,并且可以采用朱军(1993)提出的 AUP 法来预测遗传模型中的各项遗传效应值。

**关键词:**农艺性状;非等试验设计;遗传模型;遗传分析;基因型×环境互作

**中图分类号:**S330 **文献标识码:**A **文章编号:**0578-1752(2000)02-0030-04

近年来,朱军<sup>[3~5,8~11]</sup>结合我国的育种实践提出了一些新的遗传模型,这些模型既可分析植株农艺及产量数量性状,也可以分析基因型×环境的互作效应。但对于植株农艺或产量数量性状,在分析基因型×环境互作效应时,已有的报道都要求在不同的环境条件下具有相同的世代数(相等试验设计)。而由于在某些试验中难以保证不同环境条件下的相等试验设计,即获得相同的世代数。相反,在不同环境下常会获得世代数不同的资料(称为非等试验设计),这就给基因型×环境互作效应的分析带来不便,也使遗传模型在实际应用中受到一定的限制。本研究根据包括基因型×环境互作的加性-显性遗传模型,运用蒙特卡罗模拟探讨不同环境条件下非等试验设计植株农艺及产量数量遗传分析的可能性。

## 1 非等试验设计植株农艺及产量性状遗传的模拟分析

### 1.1 遗传模型与分析方法

假定一组随机样本的基因型材料,其遗传效应只包括基因的加性效应和显性效应,则基因型×环境互作效应可分解为基因的加性×环境和显性×环境的互作效应,那么,纯系亲本  $P_i$  以及亲本  $i$  和亲本  $j$  的杂种  $F_1$  在环境  $h$  内随机区组  $k$  中的表现型平均值分别可由遗传模型表示为:

$$y_{hiik} = E_h + 2A_i + D_{ii} + 2AE_{hi} + DE_{hii} + B_{k(h)} + e_{hiik}$$

$$y_{hijk} = E_h + A_i + A_j + D_{ij} + AE_{hi} + AE_{hj} + DE_{hij} + B_{k(h)} + e_{hijk}$$

其中,  $E_h$  是在环境  $h$  下的环境效应(为固定效应);  $A_i$  或  $A_j \sim (0, \sigma_A^2)$  是加性效应;  $D_{ii}$  或  $D_{ij} \sim$

$(0, \sigma_D^2)$  是显性效应;  $AE_{hi}$  或  $AE_{hj} \sim (0, \sigma_{AE}^2)$  是加性与环境互作效应;  $DE_{hii}$  或  $DE_{hij} \sim (0, \sigma_{DE}^2)$  是显性与环境互作效应;  $B_{k(h)} \sim (0, \sigma_B^2)$  是环境  $h$  中的区组效应;  $e_{hiik}$  或  $e_{hijk} \sim (0, \sigma_e^2)$  是剩余效应。

上述遗传模型可用混合线性模型矩阵形式表示, 并采用 MINQUE(1) 法估算遗传模型中的各项方差分量 (Zhu, 1992, 1994)<sup>[9~11]</sup> 以及采用调整无偏预测法 (adjusted unbiased prediction, AUP 法) 预测上述模型中的各项遗传效应值 (朱军, 1993, 1994)<sup>[2, 5]</sup>。

根据以上遗传模型以及模拟参数的真实值, 首先产生区间  $(0, 1)$  上具有均匀分布的伪随机数, 然后利用变换方法产生具有正态分布的伪随机数 (William 等, 1992)<sup>[7]</sup>, 再计算依遗传模型产生的理论观察值经 500 次模拟后各遗传参数的平均估计值及其偏差等。对于遗传参数估计值的显著性检验, 可采用 Jackknife 重复抽样技术 (朱军等, 1993; Miller, 1974; Zhu, 1992;)<sup>[2, 6, 11]</sup> 计算各估计值和预测值的标准误, 并用  $t$  测验进行检验。

## 1.2 试验设计与模拟结果

假定在环境  $h=1$  时, 只获得亲本或部分亲本的资料。通常在许多情况下杂交当代只能得到亲本植株性状的资料, 甚至只能获得部分亲本的资料。如两系杂交水稻研究中, 利用光、温敏核不育系与育性正常的普通品种杂交, 在不育期生长季节只能获得正常品种穗粒性状的资料, 而在可育期生长季节才可得到光温敏核不育系亲本材料穗粒性状的资料。但是在可育期作杂交就增加了去雄这一麻烦而又繁重的工作, 而在不育期作杂交就可避免去雄这一环节。经过对 4 种试验设计的模拟分析 (试验设计方案见表 1), 结果表明由 MINQUE(1) 方法也可以有效地分析非等试验设计获得的资料, 估算遗传模型中各项方差分量, 分析遗传效应以及基因型  $\times$  环境互作效应。经 500 次模拟, 计算遗传参数 ( $\theta$ ) 的平均估计值 ( $\hat{\theta}$ ), 遗传参数的估计偏差 ( $\text{bias} = \hat{\theta} - \theta$ )、功效值 (power, 在 5% 水平下测出参数显著性的概率值)、均方误差 ( $\text{MSE} = \text{Bias}^2 + \text{Var}(\hat{\theta})$ ) 和效率系数 [ $\text{CE} = \sqrt{\text{MSE}} / (|\theta|) + |\text{Bias}|$ ] 等。与相等试验设计相比较, 在群体大小基本一致的情况下, 模拟参数的偏差和 Power 值等没有明显差异 (见表 2)。但某些参数估计值的 CE 在两种不同的试验设计中相差较大, 如非等试验设计显性方差项 ( $\sigma_D^2$ ) 及显性与环境互作方差项 ( $\sigma_{DE}^2$ ) 的 CE 值都明显地大于相等试验设计, 表明在 500

表 1 4 种试验设计方案各环境下观察值个数及其组成<sup>1)</sup>

Table 1 Number and composition of each sample for four kinds of experiment design

项 目 Items	设计 1(相等设计) Design 1(equal design)	设计 2(非等设计) Design 2(unequal design)	设计 3(相等设计) Design 3(equal design)	设计 4(非等设计) Design 4(unequal design)
环境 1( $h=1$ ) Environment 1	4P+5F <sub>1</sub>	7P	5P+10F <sub>1</sub>	9P
环境 2( $h=2$ ) Environment 2	4P+5F <sub>1</sub>	3P+9F <sub>1</sub>	5P+10F <sub>1</sub>	5P+16F <sub>1</sub>
区组数目 Number of blocks	3	3	3	3
观察值总数目 Sample size	54	57	90	90
涉及亲本数 Number of parents	4	7	5	9

<sup>1)</sup>P 为亲本, F<sub>1</sub> 为杂种一代, 其前面数值分别为相应的观察值个数

P: parents; F<sub>1</sub>: generation 1 of crosses. The digits in front of P or F<sub>1</sub> are their number respectively

次模拟中,非等试验设计方案的这两项参数估计值的方差较大〔即  $\text{Var}(\hat{\theta})$  大〕;从而导致这两项的估计效果不如相等试验设计。但随着群体增大,即观察值总数目的增加,CE 值渐趋相近(见表 2 中的设计 3 与设计 4)。

表 2 4 种试验设计方案的蒙特卡罗模拟结果

Table 2 Results of Monte Carlo Simulation for four kinds of experiment design

遗传参数 Pa <sup>1)</sup>	参数 Pv <sup>2)</sup>	设计 1(相等设计) Design 1(equal design)			设计 2(非等设计) Design 2(unequal design)			设计 3(相等设计) Design 3(equal design)			设计 4(非等设计) Design 4(unequal design)		
		Bias	Power	CE	Bias	Power	CE	Bias	Power	CE	Bias	Power	CE
一个性状 One trait													
$\sigma_A^2$	20	0.33	0.59	1.56	-2.36	0.57	1.47	1.66	0.72	1.02	0.55	0.79	1.02
$\sigma_D^2$	20	-2.12	0.81	1.05	1.40	0.73	4.47	-0.91	0.86	0.61	-0.92	0.55	1.31
$\sigma_{AE}^2$	20	-0.08	0.79	1.02	-0.47	0.49	1.41	-0.74	0.93	0.70	1.36	0.83	1.00
$\sigma_{DE}^2$	20	1.05	0.85	0.90	-0.92	0.83	4.58	-1.33	0.97	0.43	-0.51	0.58	1.44
$\sigma_e^2$	20	-0.15	0.96	0.25	-0.55	0.95	0.23	-0.21	1.00	0.19	0.05	0.95	0.21
成对性状 Two traits													
$\sigma_{A/A}$	10	0.81	0.53	1.90	-1.14	0.45	1.57	1.26	0.52	1.10	-0.73	0.56	1.32
$\sigma_{D/D}$	10	-1.01	0.62	1.26	0.89	0.36	4.76	-0.81	0.63	0.71	-1.00	0.37	1.51
$\sigma_{AE/AE}$	10	-0.10	0.58	1.20	-0.36	0.42	1.44	-0.80	0.56	0.97	0.68	0.68	1.16
$\sigma_{DE/DE}$	10	0.91	0.66	0.98	-0.81	0.47	4.69	1.00	0.76	0.76	0.95	0.49	1.71
$\sigma_{e/e}$	10	0.50	0.96	0.28	0.60	0.93	0.50	0.18	0.97	0.39	0.26	0.93	0.27

<sup>1)</sup>Genetic parameter; <sup>2)</sup>Value of parameter. Bias 为估计偏差, Power 为功效值, CE 为效率系数

## 2 讨论

运用混合线性模型的 MINQUE 分析方法,徐绍英等(1992)<sup>[1]</sup>采用加性-显性-加 $\times$ 加上位性遗传模型分析了大麦 7 个亲本双列杂交的 3 个成熟期性状。研究表明,对于平衡数据或者是具有不规则缺失的非平衡数据,MINQUE 统计分析方法可以估算其遗传模型中的各项方差分量,并且应用朱军发展的调整无偏预测分析方法预测遗传效应值。对非平衡资料以及复杂遗传模型能够进行有效分析的统计方法的应用已有力地促进了数量性状的遗传研究。上述研究是在单个环境下进行,没有包括基因型 $\times$ 环境的互作效应;由于包括基因型 $\times$ 环境互作遗传模型的应用通常要求在各环境下具有相同的世代数(即相等试验设计),从而使得研究者对包括基因型 $\times$ 环境互作效应遗传模型的应用谨慎待之。本研究运用蒙特卡罗模拟证明:在多环境下进行的遗传试验,如果各环境下没有获得或试验无法保证具有相同世代数(即本文所指的非等试验设计),也可以无偏地估算基因型 $\times$ 环境的互作效应,这表明不论是多环境下相等试验设计的非平衡数据还是多环境下非等试验设计的非平衡数据都可以用来分析基因型 $\times$ 环境的互作效应,从而使研究者有机会充分利用遗传育种试验中积累的大量非平衡资料作遗传分析。但必须指出,经过对多种非等试验设计方案的模拟分析表明,并不是任意的非等试验设计采用 MINQUE 法都可以无偏地估算遗传模型中的各项方差分量,在模拟中我们发现如采用的非等试验设计不合理,例如将设计 2 的第 2 个环境中 3 个亲本去掉或设计 4 的第 2 个环境中 5 个亲本去掉,经 500 次模拟其方差分量平均估计值偏差较

大,某些项的模拟参数偏差超出 20%~35%。此外,在模拟中不但要注意参数估计值的无偏性,还要注意参数估计值的变异性,而非等试验设计的分析结果可能要略差于相等试验设计,主要是  $\text{Var}(\hat{\theta})$  变异大,导致 CE 增大。但随着非等设计试验群体的增大,其 CE 值与相等设计的 CE 值会渐趋相近。所以,为了保证非等设计的有效性和无偏性,应用多环境下非等试验设计方案进行数量遗传分析,宜首先运用蒙特卡罗模拟证明其试验设计的可行性。

#### 参考文献:

- [1] 徐绍英,郭银燕. 大麦熟期性状的遗传分析[J]. 生物数学学报. 1992,7(4): 172~178.
- [2] 朱 军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法[J]. 生物数学学报. 1993,8(3):69~73.
- [3] 朱 军. 广义遗传模型与数量遗传分析新方法[J]. 浙江农业大学学报. 1994,20(6):56~68.
- [4] 朱 军. 包括基因型×环境互作效应的种子遗传模型及其分析方法[J]. 遗传学报. 1996,23(1):56~58.
- [5] 朱 军,许馥华. 胚乳性状的遗传模型及其分析方法[J]. 作物学报. 1994,20(3):264~270.
- [6] Miller R G. The jackknife — a review[J]. Biometrika. 1974,61: 1~15.
- [7] William H P, et al. Numerical recipes in C: the art of scientific computing[M]. 2nd, Cambridge University Press. 1992.
- [8] Zhu J, B S Weir. Diallel analysis for sex-linked and maternal effects[J]. Theor. Appl. Genet. 1996, 92: 1~9.
- [9] Zhu J, B S Weir. Analysis of cytoplasmic and maternal effects. I. a genetic model for diploid plant and animals[J]. Theor. Appl. Genet. 1994, 89: 153~159.
- [10] Zhu J, B S Weir. Analysis of cytoplasmic and maternal effects. II. Genetic model for triploid endosperms[J]. Theor. Appl. Genet. 1994, 89: 160~166.
- [11] Zhu J. Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances[J]. J. Biomath. 1992, 7(1): 1~11.

## Methods of Quantitative Genetic Analysis of Plant Agronomic Traits and Yield Traits for Unequal Experiment Design

Zuo Qingfan<sup>1,3</sup>, Zhu Jun<sup>2</sup>, Liu Yibo<sup>3</sup>,

Pan Xiaoyun<sup>3</sup>, Zhang Jianzhong<sup>1</sup>

<sup>1</sup> College of Agronomy, Zhanjiang Ocean University, Guangdong, Zhanjiang, 524088;

<sup>2</sup> College of agriculture & biotechnology, Zhejiang University;

<sup>3</sup> College of Agronomy, Jiangxi Agricultural University)

**Abstract:** According to an additive-dominant genetic model with interaction of genotype×environment proposed by Zhu Jun (1994), it had been proved by Monte Carlo Simulation that minimum norm quadratic unbiased estimation was feasible for quantitative genetic analysis of data from unequal experiment design. The results of Monte Carlo simulation indicated that the biases or power values of estimated genetic parameters did not have significant difference between equal and unequal experiment design. Therefore, the unbalance data from unequal experiment designs could also be used for genetic analysis to estimate genetic variance components and genetic covariance components, and predicting genetic effect values.

**Key words:** Plant agronomic traits; Unequal experiment design; Genetic model; Genetic analysis; Genotype×environment interaction