

三交和双交组合加性-显性-母体效应的遗传模型及蒙特卡罗模拟分析*

许自成** 朱 军

(浙江大学农学系, 浙江杭州, 310029)

提 要 本文根据广义遗传模型的建模原理, 按照三交和双交组合方式的交配设计, 分别提出了分析作物三交和双交组合数量性状的加性-显性-母体效应的遗传模型(ADM 模型), 给出了不同环境下各世代群体的遗传效应分量。应用 MINQUE(1)法对包括不同世代的三交和双交组合的 ADM 模型进行了蒙特卡罗模拟分析, 结果表明: 采用亲本和三(双)交 F_1 两个世代分析三(双)交组合的 ADM 模型时, 即可获得方差分量的无偏估计值和遗传效应的无偏预测值; 采用包括单交 F_1 在内的三个世代联合分析时, 更有利于提高显性等遗传效应方差分量的估算效益。最后讨论了利用单交组合预测三交和双交组合遗传表现的有关问题。

关键词 三交; 双交; ADM 模型; 遗传效应; 基因型×环境互作

Genetic Models with Additive-dominance-maternal Effects and Monte Carlo Simulation Analysis for Three-way and Four-way Crosses

XU Zi-Cheng ZHU Jun

(Department of Agronomy, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310029)

Abstract According to the principles of general genetic model and based on the mating designs of three-way and four-way crosses, two ADM models, one for 3-way crosses and the other for 4-way crosses were proposed for the analysis of additive, dominance and maternal effects. Components of genetic effects in different environments were derived for different generations. Monte Carlo simulations were conducted for analyzing ADM models of 3-way and 4-way crosses including different generations by using MINQUE (1) method. When two generations, parents and F_1 of 3-way or 4-way crosses were employed for the ADM models, estimation of variance components and prediction of genetic effects could be obtained without bias. When three generations including F_1 of single cross were used, the estimated efficiency of dominance and other items could be improved. The prediction of genetic behaviors of 3-way and 4-way crosses by single crosses was also discussed.

Key words Three-way crosses; Four-way crosses (double-cross); Genetic effects; Genotype×environment interaction

在自花授粉作物(如小麦)杂交育种中, 为了综合多个亲本的优良性状, 需要采用复交方式选配杂交组合, 经过多年的自交、分离、纯化和选择育成新品种。河南省历史上大面积推广的优良小麦品种百农 3217 和目前生产上利用的豫麦 21 号, 以及优质面包小麦品种豫麦 14

* 本研究受国家自然科学基金资助
收稿日期: 1998-11-19

** 河南农业大学在职博士生

号等均是采用复交方式选育而成的。在异花授粉作物(如玉米)的杂种优势利用中, 由于早期自交系的生活力低下, Jones(1918)提出了利用双交种的建议^[1]; 长期以来, 由于玉米制种产量低而不稳的难题始终没有得到有效的解决, 美国及欧洲一些国家已广泛利用三交($A_1 \times A_2$) $\times B$ 或双交($A_1 \times A_2$) $\times (B_1 \times B_2)$ 方式的改良单交种, 我国于 80 年代后期也开始进行改良单交种的研究^[2]。此外, 在种质资源的创新和利用中, 也经常采用集团聚合杂交结合定向选择的方法, 创造出具有多目标性状的特异材料。因此, 研究复交方式的遗传模型在作物改良实践中具有重要的意义。

在过去的几十年里, 有关不同组配方式遗传方差和遗传效应的研究受到了不少学者的关注。Rawlings 和 Cockerham^[3, 4]分别提出三交和双交组合交配设计的遗传模型; Eberhart^[6]则从理论上比较了单交、三交和双交方式的杂交种之间的内在关系; Srinivasan 和 Ponnuswamy^[6]在 Hinkelmann 三交模型的基础上, 提出了方差分量估算的具体方法。但是, 上述模型需要配制组合的工作量很大, 容易导致不规则缺失的非平衡数据。因此, 有关三交、双交不同组配方式的遗传模型在农作物中的应用研究虽有报道^[7, 8], 却不多见。此外, 以往复交方式的遗传模型^[3, 4, 5]通常假定不存在母体效应及基因型 \times 环境互作效应, 使其广泛应用受到了限制。随着最大似然法(ML)、最小范数二阶无偏估计(MINQUE)等混合线性模型方法的发展, 使非平衡数据的分析成为可能。本文基于广义遗传模型的建模原理^[9, 10], 在考虑母体效应和基因型 \times 环境互作效应的情形下, 提出三交和双交设计的遗传模型, 为复交方式的遗传研究提供理论依据。

1 遗传模型构建

1.1 三交组合的 ADM 遗传模型

随机从某遗传群体抽取一组纯系材料作为亲本, 按三交方式($A \times B$) $\times C$ 进行杂交, 获得若干个三交组合。若在不同环境下实施遗传试验, 田间试验采用随机区组设计, 假定不存在父体效应和上位性效应, 则第 i 个母本与第 j 个父本的杂交一代 F_{1ij} 和第 s 个亲本的第 k 种交配类型, 在第 h 个环境、第 l 个区组中的平均表现型值 y_{hijkl} 可用线性模型表示为,

$$y_{hijkl} = \mu + E_h + G_{ijsk} + GE_{hijks} + B_{l(h)} + e_{hijkl}$$

其中 μ 是群体平均数, 固定效应; E_h 是环境效应, 可设为固定效应; $B_{l(h)}$ 是区组随机效应, $B_{l(h)} \sim (0, \sigma_B^2)$; e_{hijkl} 是剩余效应, $e_{hijkl} \sim (0, \sigma_e^2)$; G_{ijsk} 和 GE_{hijks} 分别为第 k 种交配类型世代平均数的遗传效应和基因型 \times 环境互作效应, 不同世代具有不同的遗传组成。根据广义遗传模型建模原理^[9, 10], 当 $k=0, i=j=s$ 时, 亲本 P_i 的遗传效应分量为

$$G_{iio} + GE_{hioo} = 2A_i + D_{ii} + M_{ii} + 2AE_{hi} + DE_{hii} + ME_{hii}$$

当 $k=1, i=j$ 时, 单交一代 $F_{1is} = (P_i \times P_s)$ 的遗传效应分量为

$$G_{iis} + GE_{hiss} = A_i + A_s + D_{is} + M_{ii} + AE_{hi} + AE_{hs} + DE_{his} + ME_{hii}$$

当 $k=2$ 时, 三交一代 $F_{1ij} \times P_s$ 的遗传效应分量为

$$G_{ijs2} + GE_{hij2} = \frac{1}{2}A_i + \frac{1}{2}A_j + A_s + \frac{1}{2}D_{is} + \frac{1}{2}D_{js} + M_{ij} \\ + \frac{1}{2}AE_{hi} + \frac{1}{2}AE_{hj} + AE_{hs} + \frac{1}{2}DE_{his} + \frac{1}{2}DE_{hjs} + ME_{hij}$$

上式中 A_i, A_j 或 $A_s \sim (0, \sigma_A^2)$ 是加性效应; D_{ii}, D_{is} 或 $D_{js} \sim (0, \sigma_D^2)$ 是显性效应; $M_{ii}, M_{ij} \sim (0,$

σ_M^2)是母体效应; AE_{hi} 、 AE_{hj} 或 $AE_{hs} \sim (0, \sigma_{AE}^2)$ 是加性×环境互作效应; DE_{hii} 、 DE_{his} 或 $DE_{hjs} \sim (0, \sigma_{DE}^2)$ 是显性×环境互作效应; ME_{hii} 、 $ME_{hij} \sim (0, \sigma_{ME}^2)$ 是母体×环境互作效应。

利用亲本、三交一代2个世代或亲本、单交一代和三交一代3个世代即可分析加性、显性和母体效应的两套遗传体系。各类遗传效应均为随机效应,各世代的表现型方差 V_P 为

$$V_P = V_A + V_D + V_M + V_{AE} + V_{DE} + V_{ME} + V_e$$

其中 V_A 、 V_D 和 V_M 分别为加性、显性和母体效应的遗传方差, V_{AE} 、 V_{DE} 和 V_{ME} 分别为加性×环境、显性×环境和母体效应×环境的遗传方差, V_e 为剩余方差。以三交一代为例, $V_A = 1.5\sigma_A^2$, $V_D = 0.5\sigma_D^2$, $V_M = \sigma_M^2$, $V_{AE} = 1.5\sigma_{AE}^2$, $V_{DE} = 0.5\sigma_{DE}^2$, $V_{ME} = \sigma_{ME}^2$, $V_e = \sigma_e^2$ 。

1.2 双交组合的 ADM 遗传模型

与三交组合的 ADM 遗传模型相类似,利用一组随机抽取的亲本纯系材料按双交组配方式 $(A \times B) \times (C \times D)$ 进行杂交,获得若干个双交组合。若仍假定不存在父体效应和上位性效应,则 F_{1ij} (第 i 个母本与第 j 个父本的杂交一代)和 F_{1st} (第 s 个母本与第 t 个父本的杂交一代)的第 k 种交配类型,在第 h 个环境、第 l 个区组中的平均表现型值 $y_{hijstkl}$ 可用线性模型表示为,

$$y_{hijstkl} = \mu + E_h + G_{ijst} + GE_{hijst} + B_{l(h)} + e_{hijstkl}$$

当 $k=0$, $i=j=s=t$ 时,亲本 P_i 的遗传效应分量为

$$G_{iio} + GE_{hiiio} = 2A_i + D_{ii} + M_{ii} + 2AE_{hi} + DE_{hii} + ME_{hii}$$

当 $k=1$, $i=j$, $s=t$ 时,单交一代 $F_{1is} = (P_i \times P_s)$ 的遗传效应分量为

$$G_{iiss1} + GE_{hiiss1} = A_i + A_s + D_{is} + M_{ii} + AE_{hi} + AE_{hs} + DE_{his} + ME_{hii}$$

当 $k=2$ 时,双交一代 $F_{1ij} \times F_{1st}$ 的遗传效应分量为

$$\begin{aligned} G_{ijst2} + GE_{hijst2} &= \frac{1}{2}A_i + \frac{1}{2}A_j + \frac{1}{2}A_s + \frac{1}{2}A_t + \frac{1}{4}D_{is} + \frac{1}{4}D_{js} + \frac{1}{4}D_{it} + \frac{1}{4}D_{jt} \\ &+ M_{ij} + \frac{1}{2}AE_{hi} + \frac{1}{2}AE_{hj} + \frac{1}{2}AE_{hs} + \frac{1}{2}AE_{ht} + \frac{1}{4}DE_{his} + \frac{1}{4}DE_{hjs} \\ &+ \frac{1}{4}DE_{hit} + \frac{1}{4}DE_{hjt} + ME_{hij} \end{aligned}$$

同样地,利用2个世代(亲本、双交一代)或3个世代(亲本、单交一代和双交一代)即可估算加性、显性和母体效应的遗传方差分量。各类遗传效应均为随机效应,双交一代的遗传方差分量为: $V_A = \sigma_A^2$, $V_D = 0.25\sigma_D^2$, $V_M = \sigma_M^2$, $V_{AE} = \sigma_{AE}^2$, $V_{DE} = 0.25\sigma_{DE}^2$, $V_{ME} = \sigma_{ME}^2$, $V_e = \sigma_e^2$ 。

2 方差分量估计和遗传效应预测

无论是三交组合还是双交组合,当亲本间相互独立时,其农艺性状的表型观察值均可用混合线性模型表示为

$$y = Xb + U_{Ae}e_A + U_{De}e_D + U_{Me}e_M + U_{Ae}e_{AE} + U_{De}e_{DE} + U_{Me}e_{ME} + U_{Be}e_B + e_e$$

$$= Xb + \sum_{u=1}^8 U_u e_u$$

$$\sim (Xb, V = \sum_{u=1}^8 \sigma_u^2 U_u U_u^T)$$

其中 b 是固定效应向量, X 是固定效应的系数矩阵。 e_A 为加性效应向量, $e_A \sim (0, \sigma_A^2 I)$; e_D 为显性效应向量, $e_D \sim (0, \sigma_D^2 I)$; e_M 为母体效应向量, $e_M \sim (0, \sigma_M^2 I)$; e_{AE} 为加性×环境互作效应

向量, $e_{AE} \sim (0, \sigma_{AE}^2 I)$; e_{DE} 为显性 \times 环境互作效应向量, $e_{DE} \sim (0, \sigma_{DE}^2 I)$; e_{ME} 为母体 \times 环境互作效应向量, $e_{ME} \sim (0, \sigma_{ME}^2 I)$; e_B 为区组效应向量, $e_B \sim (0, \sigma_B^2 I)$; e_e 为剩余效应向量, $e_e \sim (0, \sigma_e^2 I)$ 。 U_A 、 U_D 、 U_M 、 U_{AE} 、 U_{DE} 、 U_{ME} 和 U_B 分别为加性、显性、母体、加性 \times 环境、显性 \times 环境、母体 \times 环境和区组效应的系数矩阵。表现型向量 y 的方差-协方差矩阵为

$$\begin{aligned} \text{Var}(y) = & \sigma_A^2 U_A U_A^T + \sigma_D^2 U_D U_D^T + \sigma_M^2 U_M U_M^T + \sigma_{AE}^2 U_{AE} U_{AE}^T + \sigma_{DE}^2 U_{DE} U_{DE}^T \\ & + \sigma_{ME}^2 U_{ME} U_{ME}^T + \sigma_B^2 U_B U_B^T + \sigma_e^2 I \end{aligned}$$

采用 MINQUE(1)法^[10, 11, 12]可以求解各项遗传方差分量和成对性状的遗传协方差分量, 采用调整无偏预测法(AUP法)^[10, 11, 12]可对各项遗传效应值进行预测。

3 蒙特卡罗模拟分析

3.1 模拟试验设计和分析方法

试验设计 I: 从某作物遗传群体中随机抽取 $p = 6$ 个亲本纯系, 按 Rawlings 和 Cockerham^[3]提出的三交方式的交配设计方案, 共组配 $\frac{1}{2}p(p-1) = 15$ 个单交 F_{1ij} 和 $\frac{1}{2}p(p-1)(p-2) = 60$ 个三交 $F_{1ij}(F_{1ij} \times P_s)$, (原三交设计方案^[3]的三交一代为 $P_s \times F_{1ij}$, 由于育种上多采用单交 F_{1ij} 作母本, 故这里定义 $F_{1ij} \times P_s$ 为正交方式)。在 3 个不同的环境下实施遗传试验, 田间试验采用随机区组设计, 3 次重复。

试验设计 II: 按 Rawlings 和 Cockerham^[4]提出的双交方式的交配设计方案, 采用随机来自某作物遗传群体的 6 个亲本纯系组配 15 个单交 $F_{1is}(P_i \times P_s)$ 和 $\frac{1}{8}p(p-1)(p-2)(p-3) = 45$ 个双交 $F_{1ijm}(F_{1ij} \times F_{1im})$ 。田间试验同试验设计 I。

模拟分析方法: 首先设定群体平均数、遗传方差、基因型 \times 环境互作方差、区组方差和机误方差参数, 然后模拟产生某性状各随机效应值, 根据三交和双交组合的遗传模型计算该性状不同世代的观察值, 采用 MINQUE(1)法^[10, 11, 12]进行 500 次蒙特卡罗模拟, 计算各遗传参数 (Φ) 的平均估计值 ($\hat{\Phi}$)、遗传参数的估计偏差 ($\text{Bias} = \hat{\Phi} - \Phi$)、均方误差 ($\text{MSE} = \text{Bias}^2 + \text{Var}(\hat{\Phi})$) 和效益系数 ($\text{C.E.} = \sqrt{\text{MSE}} / [|\Phi| + |\text{Bias}|]$)。采用 AUP 法^[10, 11, 12]预测各遗传效应值, 计算预测值向量 (\hat{e}) 与实际值向量 (\bar{e}) 之间的平均距离 ($\text{Dis.} = \|\hat{e} - \bar{e}\| / n_u$ 、遗传效应预测值的平均偏差 ($\text{Mean} = 1^T(\hat{e} - \bar{e}) / n$) 以及利用预测值估算的方差 ($\hat{\sigma}^2(\hat{e}_a) = \hat{e}^T \hat{e} / df$)。应用这些统计量检验估算的遗传方差分量和预测的遗传效应的无偏性和有效性^[10~12]。一般, 若偏差小于参数的 5% 或 10%, 均方误差、效益系数和平均距离的估值越小, 则模拟分析的结果越可靠。当平均偏差越接近零值, 预测值的估计方差越接近方差真值, 则表明预测效果越好。全部模拟分析采用 C 语言编程, 在 Pentium200 计算机上运行。

3.2 三交组合 ADM 模型的模拟分析

为比较利用不同世代进行 ADM 模型的模拟结果, 根据试验设计 I, 首先对亲本和三交 F_1 两个世代进行模拟分析, 结果见表 1。

由表 1 可见, 各方差分量估计值的偏差均小于参数的 5%, 表明采用 MINQUE(1)法, 估计方差分量具有无偏性。模型中各方差分量的估算并不都是等效的, 尤以母体 \times 环境互作项的均方误差最小 ($\text{MSE} = 98.87$), 估算效益最好 ($\text{C.E.} = 0.33$)。虽然加性方差分量的均方误差最大 ($\text{MSE} = 2806.07$), 但其估算效益并不低于显性; 显性方差分量的均方误差较大 ($\text{MSE} = 1802.23$), 估算效益相比最低 ($\text{C.E.} = 1.04$)。采用 AUP 法预测的随机效应的平均偏差均接

近零值(小于 10^{-4}), 平均距离较小(1.0 左右), 利用预测值估计的方差十分接近方差真值(偏差均小于方差参数的 5%), 表明 AUP 法预测遗传效应的平均值和方差均具有无偏性。

表 1 三交组合 ADM 模型方差分量和遗传效应的模拟结果
Table 1 Simulation results of variance components and genetic effects
for ADM model based on the triallel mating design

方差分量估算 Estimation of variance components					遗传效应预测 Prediction of genetic effects			
参数 Parameter	真值 σ^2	偏差 Bias	均方误差 MSE	效益系数 C. E	参数 Parameter	均值偏差 Mean($\times 10^{-4}$)	方差 $\hat{\sigma}^2(\hat{e}_u)$	平均距离 Dis.
两个世代(亲本、三交 F_1) Two generations (parent, F_1 of three-way cross)								
σ_A^2	60	-2.97	2806.07	0.84	A	0.07	57.81	1.79
σ_B^2	40	1.00	1802.23	1.04	D	0.17	41.57	1.33
σ_M^2	50	-1.11	632.90	0.49	M	-0.01	48.90	1.11
σ_{AE}^2	30	0.75	315.49	0.58	AE	0.05	30.76	1.23
σ_{DE}^2	40	-1.61	410.29	0.49	DE	0.16	38.44	0.89
σ_{ME}^2	30	0.24	98.87	0.33	ME	-0.01	30.24	0.69
σ_e^2	30	0.11	231.53	0.51	e	0.01	30.34	0.25
三个世代(亲本、单交 F_1 和三交 F_1) Three generations (parent, F_1 of single cross, F_1 of three-way cross)								
σ_A^2	60	-0.51	2583.85	0.84	A	0.15	60.11	1.84
σ_B^2	40	0.62	1173.50	0.84	D	0.19	41.96	1.34
σ_M^2	50	0.90	780.74	0.55	M	0.14	51.05	1.13
σ_{AE}^2	30	-0.08	277.39	0.55	AE	0.12	29.93	1.24
σ_{DE}^2	40	-0.60	284.20	0.42	DE	0.17	39.41	0.90
σ_{ME}^2	30	-0.34	108.45	0.34	ME	0.10	29.66	0.70
σ_e^2	30	-0.69	483.81	0.72	e	0.03	31.00	0.22

采用亲本、单交 F_1 和三交 F_1 的 3 个世代进行模拟的结果(表 1)表明, 各方差分量估计值的偏差均小于其方差参数的 5%, 进一步验证了 MINQUE(1)法无偏估计方差分量的稳健性^[10~12]。与 2 个世代的模拟结果相比较, 除母体、母体 \times 环境互作和机误项的均方误差有所增加外, 其余各项的均方误差均呈减少趋势; 各项效应的估算效益有所变化, 其中显性项的估算效益有所提高(C. E=0.84), 但多数效应项的估算效益波动不大。各遗传效应的预测结果与利用 2 个世代预测的结果相一致, 表明采用 AUP 法的预测结果是可靠和有效的。

3.3 双交组合 ADM 模型的模拟分析

针对试验设计 II, 利用不同世代模拟分析双交组合 ADM 模型的结果见表 2。与三交 ADM 模型的模拟结果相类似, 无论采用亲本、双交 F_1 两个世代还是包括单交 F_1 在内的 3 个世代, 采用 MINQUE(1)法均可得到各项方差分量的无偏估计值(偏差均小于其方差参数的 5%)。各项估算效益相比较, 采用两个世代分析时, 以机误项的估算效益最好(C. E=0.36), 而显性项的估算效益最低(C. E=1.99), 显性均方误差最大(MSE=6902.43); 采用三个世代分析时, 除机误项的均方误差和效益系数有所增大外, 其余各项的均方误差均明显减小, 估算效益均有所提高, 尤以显性和显性 \times 环境互作项最为明显(C. E 估计值分别提高至 0.86 和 0.44)。

就各遗传效应的预测效果而言, 采用 AUP 法预测的平均偏差与零无显著差异, 预测值方差与方差真值高度吻合, 平均距离较小, 再次验证了 AUP 法预测遗传效应的无偏性。总的看来, 采用亲本和双交 F_1 的 2 个世代分析双交组合的 ADM 模型时, 即可获得方差分量的无偏估计值和遗传效应的无偏预测值; 采用亲本、单交 F_1 和双交 F_1 的 3 个世代联合分析时,

更有利于提高显性和显性×环境互作方差分量的估算效益。这一结论与三交组合 ADM 模型的模拟结果相似。

表 2 双交组合 ADM 模型方差分量和遗传效应的模拟结果
Table 2 Simulation results of variance components and genetic effects
for ADM model based on the double-cross mating design

方差分量估算 Estimation of variance components					遗传效应预测 Prediction of genetic effects			
参数 Parameter	真值 σ^2	偏差 Bias	均方误差 MSE	效益系数 C. E	参数 Parameter	均值偏差 Mean($\times 10^{-4}$)	方差 $\hat{\sigma}^2(\hat{\epsilon}_a)$	平均距离 Dis.
两个世代(亲本、三交 F ₁) Two generations (parent, F ₁ of double-cross)								
σ_A^2	60	-0.08	3176.22	0.94	A	-0.43	61.28	1.86
σ_B^2	40	1.85	6902.43	1.99	D	-0.11	41.59	1.34
σ_M^2	50	-0.02	1997.56	0.89	M	-0.06	50.43	1.35
σ_{AE}^2	30	0.01	412.25	0.68	AE	-0.33	30.13	1.22
σ_{DE}^2	40	-0.71	1173.93	0.84	DE	-0.09	41.02	0.88
σ_{ME}^2	30	-0.18	223.13	0.49	ME	-0.04	29.83	0.75
σ_e^2	30	0.40	121.15	0.36	e	-0.00	30.43	0.28
3 个世代(亲本、单交 F ₁ 和双交 F ₁) Three generations (parent, F ₁ of single cross, F ₁ of double-cross)								
σ_A^2	60	1.00	2830.96	0.87	A	0.19	61.88	2.01
σ_B^2	40	-1.15	1261.56	0.86	D	-0.05	40.44	1.33
σ_M^2	50	-1.31	1193.86	0.67	M	0.05	49.16	1.32
σ_{AE}^2	30	0.47	331.08	0.60	AE	0.15	30.50	1.26
σ_{DE}^2	40	1.84	334.61	0.44	DE	-0.05	41.84	0.91
σ_{ME}^2	30	0.08	186.05	0.45	ME	0.04	30.08	0.75
σ_e^2	30	0.47	409.34	0.66	e	0.01	30.55	0.24

4 讨论

朱军等^[13]曾提出单交组合方式的 ADM 遗传模型, 本文在此基础上, 将其进一步扩展为复交组合方式的 ADM 模型, 所遵循的遗传建模原理不变。在前人^[3, 4, 5]提出的复交方式遗传模型中, 均不考虑母体效应, 即假定正反交无差异, 且组配方式要求严格。相比之下, 本文提出的复交组合 ADM 模型具有更大的灵活性, 复交一代可以是正交, 也可以是反交, 还可以同时包括正反交, 且允许组合缺失。若试验包括反交组合, 应将遗传效应分量做相应调整如下:

当 $k=3$ 时, 反三交一代 $P_s \times F_{1ij}$ 的遗传效应分量为

$$G_{ijs3} + GE_{hij3} = \frac{1}{2}A_i + \frac{1}{2}A_j + A_s + \frac{1}{2}D_{is} + \frac{1}{2}D_{js} + M_{ss} + \frac{1}{2}AE_{hi} + \frac{1}{2}AE_{hj} + AE_{hs} + \frac{1}{2}DE_{his} + \frac{1}{2}DE_{hjs} + ME_{hss}$$

类似地, 反双交一代 $F_{1st} \times F_{1ij}$ 的遗传效应分量为

$$G_{ijst3} + GE_{hijst3} = \frac{1}{2}A_i + \frac{1}{2}A_j + \frac{1}{2}A_s + \frac{1}{2}A_t + \frac{1}{4}D_{is} + \frac{1}{4}D_{jt} + \frac{1}{4}D_{it} + \frac{1}{4}D_{js} + M_{st} + \frac{1}{2}AE_{hi} + \frac{1}{2}AE_{hj} + \frac{1}{2}AE_{hs} + \frac{1}{2}AE_{ht} + \frac{1}{4}DE_{his} + \frac{1}{4}DE_{hjs} + \frac{1}{4}DE_{hit} + \frac{1}{4}DE_{hjt} + ME_{hst}$$

蒙特卡罗模拟分析结果表明,采用亲本和三(双)交一代或反三(双)交一代2个世代即可无偏分析供试材料的加性、显性和母体效应。应当指出,本文提出的复交组合ADM模型用来分析两套不同的遗传体系,有些农艺性状可能不存在母体效应,只需删除模型中的母体效应即可得到三交或双交组合的AD模型;若在单个环境下实施遗传试验,则可相应地删除模型中的基因型 \times 环境互作效应项。缩减后的模型仍可采用MINQUE(1)法无偏估计方差分量,采用AUP法无偏预测遗传效应值。在AD模型基础上考虑上位性效应的遗传研究将有另文报道。

广义而言,复交组合ADM模型的应用基本上不受作物授粉方式和育种途径的限制,主要用来分析形态、生育期、抗性和产量等农艺性状的研究,也可用来分析 $2n$ 种子(棉花、油菜)的品质性状。由于品质性状的测定较为困难,加上复交组合配置的难度大,通常用来研究品质性状的双列杂交为单交方式,试验材料一般包括亲本和 F_2 种子(F_1 植株上所结种子),这时可先采用单交组合的ADM模型^[13]进行分析,获得各项方差分量(σ_A^2 、 σ_D^2 、 σ_M^2)和遗传效应值(A、D、M)之后,只需代入三交或双交世代遗传方差和遗传效应的计算公式,便可获得三交或双交组合的各项遗传方差分量和基因型值。因此,即使不进行复交组合的交配设计试验,也可进行复交组合的遗传研究。当然,这种利用单交组合预测三交或双交组合的设想,同样适用于品质性状以外的其它农艺性状。但是,这种间接分析方法虽然理论上可行,毕竟缺少相应的复交世代和基因的分离重组,可能难以适合复交组合复杂的遗传背景,用于遗传研究的有效性还需具体的试验验证。

参 考 文 献

- 1 刘纪麟主编. 玉米育种学. 北京: 农业出版社, 1991. 199~263
- 2 陈伟程, 黄宜祥, 罗福和主编. 玉米改良单交和雄性不育研究. 郑州: 河南科学技术出版社, 1993. 1~41
- 3 Rawlings J O, C C Cockerham. *Crop Science*, 1962a, 2: 228~231
- 4 Rawlings J O, C C Cockerham. *Biometrics*, 1962b, 18: 229~244
- 5 Eberhart S A. *Biometrics*, 1964, 522~539
- 6 Srinivasan M R, K N Ponnuswamy. *Theor Appl Genet.*, 1993, 85: 593~597
- 7 苏祯祿, 李玉玲. 河南农业大学学报, 1987, 21(1): 139~153
- 8 王福亭, 崔党群, 郑天存等. 作物学报, 1994, 20(4): 432~438
- 9 Cockerham C C. *Theor. Appl. Genet.*, 1980, 56: 119~131
- 10 朱 军. 遗传模型分析方法. 北京: 中国农业出版社, 1997. 12~55, 104~111
- 11 Zhu J, B S Weir. *Theor. Appl. Genet.*, 1996a, 92: 1~9
- 12 Zhu J, B S Weir. *Genet. Res. Camb*, 1996b, 68: 233~240
- 13 朱 军, 季道藩, 许馥华. 遗传学报, 1993, 20(3): 262~271