

# 双交组合农艺性状的 ADAA 模型 及其分析方法

许自成, 朱 军

(浙江农业大学农学系, 杭州 310029)

**摘要:** 根据双交组合方式的交配设计, 运用 Cockerham 广义遗传模型的建模原理, 提出了适用于分析作物农艺性状的加性-显性-上位性模型 (ADAA 模型), 推导了不同世代群体的遗传效应分量。采用不同世代对双交组合 ADAA 模型及其缩减的 AD 模型进行蒙特卡罗模拟比较, 结果表明: 采用 MINQUE(1) 法可以无偏估计各遗传方差分量, 采用 AUP 法能够有效地预测各遗传效应值; 分析 ADAA 模型的世代数以不少于 3 个 (亲本、单交  $F_1$  和双交  $F_1$ ) 为宜, 分析缩减的 AD 模型则只需 2 个世代 (亲本和双交  $F_1$ ) 即可。在考虑上位性效应的情形下, 根据亲本及其杂交组合遗传效应的无偏预测值, 提出了预测双交组合农艺性状杂种优势的新方法。最后对基因型  $\times$  环境互作和杂种优势互作离差等有关问题进行了讨论。

**关键词:** 双交设计; 农艺性状; 加性-显性-上位性模型; 遗传效应; 杂种优势预测; 基因型  $\times$  环境互作

**中图分类号:** S333    **文献标识码:** A    **文章编号:** 0379-4172(2000)03-0247-0256

农作物品种的大多数农艺性状是受多基因控制的数量性状。在数量性状的遗传研究中除了加性和显性效应以外, 上位性效应也是不容忽视的遗传分量<sup>[1~5]</sup>。由于加性-显性模型不能适用于数量性状遗传的所有场合, 研究上位性效应的重要性日益明显。前人已提出了一些包括上位性效应的世代均数分析模式, 如 Mather 和 Jinks 模式、Hayman 模式、Gardner 和 Eberhart 模式, 应用不同模式分析同一资料的比较研究也有报道<sup>[6]</sup>。但是, 上述模式与 Griffing 的双列杂交属于不同的遗传模型, 如果不借助于 Hayman 的双列分析方法<sup>[7]</sup>, 则无法在分析基因效应的同时, 估算遗传方差和遗传率。为了克服这一局限性, 朱军<sup>[8,9]</sup>基于 Cockerham<sup>[10]</sup>广义遗传模型的建模原理, 提出了加性-显性-上位性模型 (简称 ADAA 模型), 可以在估算遗传方差和遗传率的同时预测遗传效应值, 从而对亲本和组合的遗传表现进行评估。另外, 朱军<sup>[9,11]</sup>还从加性-显性模型出发, 提出了分析杂种优势的新方法。

通常应用的双列杂交属于单交组合方式。在作物杂交育种和杂种优势利用中, 为了综合多个亲本的优良性状, 创造丰富的遗传变异, 需要采用复合杂交方式 (如三交、双交等) 选育符合育种目标需要的新品种。历史上不少优良的作物品种 (如北京 10 号、农大

收稿日期: 1998-05-27; 修订日期: 1999-09-28

基金项目: 国家自然科学基金(39670390)

作者简介: 许自成(1964), 男, 河南省汝南县人, 博士, 副教授, 从事作物遗传育种研究

139 小麦品种等)是采用复交方式育成的。因而,复交组合的遗传研究在理论与实践均具有一定的意义。Rawlings 和 Cockerham<sup>[12]</sup>曾提出双交设计的遗传模型,可以分析亲本间不同组配方式的杂交种所具有的一般效应、特殊效应和排列效应,但是,这一设计需要配制组合的工作量很大,研究难度高,加之采用 ANOVA 方法不能有效分析不规则缺失的非平衡数据,并没有得到广泛的应用。本文在朱军<sup>[8,11]</sup>研究的基础上,提出双交设计的遗传模型,用于分析农艺性状的加性、显性和上位性效应;并在考虑上位性效应的情形下,改进杂种优势的分析方法,为利用双交组合方式选育新品种提供理论依据。

## 1 遗传模型构建

双交组合 ADAA 模型的基本假定是:(1)具有正常二倍体分裂;(2)用来杂交的亲本纯系是来自某遗传群体(该遗传群体由相互独立的纯系组成,设纯系的近交系数  $F = 1$ )的一个随机样本;(3)不存在基因的加性  $\times$  显性和显性  $\times$  显性上位性效应;(4)不存在细胞质效应和母体效应。利用随机抽取的若干纯合亲本,相互杂交获得一组单交和双交组合。田间试验采用随机区组设计,若不考虑基因型  $\times$  环境互作效应,则单交  $F_{ij}$  (第  $i$  个母本  $\times$  第  $j$  个父本)和单交  $F_{st}$  (第  $s$  个母本  $\times$  第  $t$  个父本)组配的双交  $F_{ijst}$  的第  $k$  种交配类型,在第 1 个区组中的平均表现型值  $y_{ijstkl}$  可用以下线性模型表示,

$$y_{ijstkl} = \mu + G_{ijstkl} + B_1 + e_{ijstkl}$$

式中  $\mu$  是群体平均数;  $G_{ijstkl}$  是 4 个亲本 ( $i, j, s, t$ ) 的第  $k$  种交配类型世代平均数的遗传效应,其遗传组成因组合与世代而异。  $B_1$  是随机区组效应,  $B_1 \sim (0, \sigma_B^2)$ ,  $e_{ijstkl}$  是剩余效应,  $e_{ijstkl} \sim (0, \sigma_e^2)$ ; 根据 Cockerham 广义遗传模型的建模原理<sup>[10]</sup>, 可对遗传效应  $G_{ijstkl}$  进行分解。

当  $k = 0, i = j = s = t$  时,亲本  $P_i$  的遗传效应分量为

$$G_{iiii0} = 2A_i + D_{ii} + 4AA_{ii}$$

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

$$G_{iiss1} = A_i + A_s + D_{is} + AA_{ii} + AA_{ss} + 2AA_{is}$$

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

$$G_{ijst2} = 0.5A_i + 0.5A_j + 0.5A_s + 0.5A_t + 0.25D_{is} + 0.25D_{js} + 0.25D_{it} + 0.25D_{jt} + 0.25AA_{ii}$$

+ 0.25AA<sub>jj</sub> + 0.25AA<sub>ss</sub> + 0.25AA<sub>tt</sub> + 0.5AA<sub>ij</sub> + 0.5AA<sub>is</sub> + 0.5AA<sub>it</sub> + 0.5AA<sub>js</sub> + 0.5AA<sub>jt</sub> + 0.5AA<sub>st</sub>  
 这里  $A_i, A_j, A_s$  和  $A_t$  是累加的加性效应,均服从  $(0, \sigma_A^2)$ ;  $D_{ii}, D_{is}, D_{js}, D_{it}$  和  $D_{jt}$  是累加的显性效应,均服从  $(0, \sigma_D^2)$ ;  $AA_{ii}, AA_{jj}, AA_{ss}, AA_{tt}, AA_{ij}, AA_{is}, AA_{it}, AA_{js}, AA_{jt}$  和  $AA_{st}$  是累加的加性  $\times$  加性上位性效应,均服从  $(0, \sigma_{AA}^2)$ 。根据以上亲本、单交  $F_1$  和双交  $F_1$  3 个世代的遗传实验资料,可以采用混合线性模型分析方法估算加性、显性和上位性遗传方差分量,并对各类遗传效应值进行分析。在以上 3 个世代的遗传效应分量中,若删除加性  $\times$  加性上位性效应,则可得到缩减的双交组合加性-显性模型(即 AD 模型)。上述各类遗传效应均设为随机效应。

## 2 统计分析方法

如果用混合线性模型的矩阵形式表示加性-显性-上位性遗传模型,则有

$$y = 1\mu + U_A e_A + U_D e_D + U_{AA} e_{AA} + U_B e_B + e_c = 1\mu + \sum_{u=1}^5 U_u e_u$$

$$\sim (1\mu, V = \sum_{u=1}^5 \sigma_u^2 U_u U_u^T)$$

式中 $\mu$ 是群体平均数,常数向量 $1$ 是系数为常数 $1$ 的向量。 $e_A, e_D, e_{AA}, e_B$ 和 $e_c$ 分别为加性、显性、加性 $\times$ 加性、区组和剩余效应向量,这里 $e_A \sim (0, \sigma_A^2 I), e_D \sim (0, \sigma_D^2 I), e_{AA} \sim (0, \sigma_{AA}^2 I), e_B \sim (0, \sigma_B^2 I), e_c \sim (0, \sigma_c^2 I)$ 。 $U_A, U_D, U_{AA}$ 和 $U_B$ 分别为加性、显性、加性 $\times$ 加性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,

$$\text{Var}(y) = \sigma_A^2 U_A U_A^T + \sigma_D^2 U_D U_D^T + \sigma_{AA}^2 U_{AA} U_{AA}^T + \sigma_B^2 U_B U_B^T + \sigma_c^2 I$$

分析上述混合线性模型的方法有,最大似然法(ML法)、限制性最大似然法(REML法)、最小范数二次无偏估算法(MINQUE法)等。由于MINQUE法无需正态分布的限定,参数的估计值或预测值无偏,且不需进行迭代运算,已被用来求解各类复杂的遗传模型<sup>[9,13,14]</sup>。故本文建议采用MINQUE(1)法<sup>[13,14]</sup>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)<sup>[13,14]</sup>预测各类遗传效应。

### 3 蒙特卡罗模拟结果

#### 3.1 模拟实验设计

模拟实验按Rawlings和Cockerham<sup>[12]</sup>提出的双交方式的交配设计方案 $(A \times B) \times (C \times D)$ 进行,采用 $p$ 个亲本纯系可组配 $\frac{1}{2} p(p-1)$ 个单交 $F_{1ij}$ 和 $\frac{1}{8} p(p-1)(p-2)(p-3)$ 个双交 $F_{1ijst}(F_{1ij} \times F_{1st})$ 。为便于比较,具体的模拟实验包括:实验(1)包括5个亲本,15个双交 $F_1$ ;实验(2)包括6个亲本,45个双交 $F_1$ ;实验(3)包括7个亲本,105个双交 $F_1$ ;实验(4)包括4个亲本,6个单交 $F_1$ 和3个双交 $F_1$ ;实验(5)包括6个亲本,15个单交 $F_1$ 和45个双交 $F_1$ 。其中实验(1)、(2)、(3)和(5)用于双交组合ADAA模型的模拟分析;实验(2)和(4)用于缩减的双交组合AD模型的模拟分析。所有的模拟实验均设置3个区组,各进行500次蒙特卡罗模拟,计算遗传方差分量的平均估计值( $\hat{\sigma}^2$ )、方差估计的偏差( $\text{Bias} = \hat{\sigma}^2 - \sigma^2$ )、均方误差( $\text{MSE} = \text{Bias}^2 + \text{Var}(\hat{\sigma}^2)$ )和效益系数( $\text{C.E.} = \sqrt{\text{MSE}} / [|\sigma^2| + |\text{Bias}|]$ ),并用这些统计量检验估算的遗传方差分量的无偏性和有效性<sup>[9,13,14]</sup>。类似地,根据遗传效应预测值的平均偏差( $1^T(\hat{e} - e)/n = 1^T \hat{e}/n$ )是否为零,利用第 $u$ 项随机效应预测值估算的方差( $\hat{\sigma}_u^2 = \hat{e}_u^T \hat{e}_u / df_u$ )是否接近方差真值( $\sigma_u^2$ ),以及预测值向量( $\hat{e}$ )与实际值向量( $e$ )之间的平均距离( $\text{Dis.} = \|\hat{e} - e\|/n_u$ )对预测效益进行比较。

#### 3.2 ADAA模型不同世代的模拟分析

采用亲本和双交 $F_1$ 两个世代[实验(1)、(2)和(3)]以及包括单交 $F_1$ 在内的3个世代[实验(5)]分别进行模拟的结果列于表1。

采用两个世代进行模拟分析时,随亲本数目增多,实验的总观察值数增加,各项方差分量的均方误差明显减少,效益系数逐步降低,估算效益依次提高。除加性方差分量以外,显性、加性 $\times$ 加性和剩余方差分量估计值的偏差均小于其参数的5%,表明采用MINQUE(1)法可获得这些方差分量的无偏估计值。当亲本数为5时,加性方差分量估计值的偏差为10.00,占方差参数的16.67%;当亲本数分别为6和7时,加性方差分量的偏差迅速下降为3.76和3.16,偏差均小于方差参数的10%,但仍略高于5%。这一结果表明,当亲本数不少于6个时,采用两个世代分析双交组合的ADAA模型也可以对加性方差分量进行比较有效的估计。各效应预测值的均值接近零值,基于预测值估算的方差与方差真值基本吻合(亲本数为5时的加性方差分量例外),平均距离较小,其中加性效应的平均距

离高于其余各效应的平均距离。考虑到加性效应项的 Bias 和 AUP 预测值方差的偏差在 5% 以上,为慎重起见,建议无偏分析 ADAA 模型时应增加新的世代,总的世代数以不少于 3 个为宜。

表 1 利用不同世代模拟估算 ADAA 模型方差分量和预测遗传效应值的结果比较

Table 1 Estimation of variance components and prediction of genetic effects for additive-dominance-additive × additive model by using different generations

方差分量估算					遗传效应预测			
Estimation of variance components					Prediction of genetic effects			
参数	真值	偏差	均方误差	效益系数	参数	均值偏差	方差	平均距离
Parameter.	$\sigma^2$	Bias	MSE	C.E	Parameter.	Mean( $\times 10^{-4}$ )	$\sigma_a^2$	Dis.
实验(1)	$\sigma_A^2$	60	10.00	7802.10	A	-0.03	70.00	3.13
	$\sigma_D^2$	50	1.03	2352.42	D	-0.01	51.03	1.74
Design(1)	$\sigma_{AA}^2$	30	-0.24	557.71	AA	-0.01	29.76	1.21
	$\sigma_e^2$	20	-0.16	16.65	e	0.00	19.84	0.30
实验(2)	$\sigma_A^2$	60	3.76	5687.75	A	0.25	63.76	2.68
	$\sigma_D^2$	50	-1.09	792.12	D	0.08	48.91	1.31
Design(2)	$\sigma_{AA}^2$	30	0.66	214.08	AA	0.08	30.66	0.73
	$\sigma_e^2$	20	-0.18	6.52	e	0.00	19.82	0.16
实验(3)	$\sigma_A^2$	60	3.16	3859.96	A	2.20	63.16	2.42
	$\sigma_D^2$	50	-1.50	467.83	D	0.28	48.50	1.04
Design(3)	$\sigma_{AA}^2$	30	0.31	115.75	AA	0.63	30.31	0.54
	$\sigma_e^2$	20	0.12	2.73	e	0.01	20.12	0.09
实验(5)	$\sigma_A^2$	60	1.66	5129.73	A	0.01	61.66	2.61
	$\sigma_D^2$	50	1.21	651.46	D	-0.09	51.21	1.14
Design(5)	$\sigma_{AA}^2$	30	-0.86	156.50	AA	-0.04	29.14	0.64
	$\sigma_e^2$	20	-0.10	5.06	e	0.00	19.90	0.13

当亲本数为 6 时,表 1 还给出了采用亲本、单交  $F_1$  和双交  $F_1$  3 个世代分析 ADAA 模型的模拟结果。结果表明,采用 MINQUE(1)法对各项遗传方差分量的估计值均具有无偏性。相比之下,以加性方差分量的均方误差最大(MSE = 5129.73),显性方差分量的均方误差次之(MSE = 651.46),加性 × 加性方差分量的均方误差较小(MSE = 156.50),估算效益总体上呈现加性 × 加性 > 显性 > 加性的趋势。进一步变换不同亲本数目进行模拟的结果表明,当亲本数少于 6 个时,总有 1~2 项遗传方差分量的估计值偏差大于 5% 或 10%,难以保证全部遗传方差分量的估计值均具有无偏性。利用 AUP 预测值估算的方差与方差参数相比甚为接近。比较各遗传效应的预测效果可知,均值偏差均接近于零,其中以加性 × 加性效应的平均距离最小,显性效应的平均距离次之,加性效应的平均距离最大。

综上所述,应用 ADAA 模型遗传分析的世代数应不少于 3 个,且亲本数目不宜太少,以 6 个或 6 个以上为宜。

### 3.3 ADAA 的缩减模型(AD 模型)不同世代的模拟分析

在采用 ADAA 模型进行实际分析时,若发现加性 × 加性方差分量未达显著水平,表明加性 × 加性上位性效应不存在或较不重要,该性状的遗传符合加性-显性模型(AD 模

型), 这时可采用双交组合缩减的 AD 模型进行重新分析。本研究采用亲本和双交  $F_1$  两个世代(实验 2)以及包括单交  $F_1$  在内的 3 个世代(实验 4), 对双交组合的 AD 模型进行蒙特卡罗模拟分析, 结果列于表 2。

表 2 利用不同世代模拟估算 AD 模型方差分量和预测遗传效应值的结果比较

Table 2 Estimation of variance components and prediction of genetic effects for additive-dominance model by using different generations

参数 Parameter	方差分量估算 Estimation of variance components				遗传效应预测 Prediction of genetic effects				
	真值 $\sigma^2$	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 $\hat{\sigma}_u^2$	平均距离 Dis.	
	实验(2)	$\sigma_A^2$	60	1.99	1725.47	0.67	$A$	-0.51	61.99
Design(2)	$\sigma_D^2$	20	-0.71	154.96	0.60	$D$	-0.11	19.29	0.83
	$\sigma_e^2$	30	-0.03	13.40	0.12	$e$	-0.01	29.97	0.15
实验(4)	$\sigma_A^2$	60	1.73	3227.15	0.92	$A$	0.14	61.73	1.97
Design(4)	$\sigma_D^2$	20	-0.76	251.71	0.76	$D$	0.02	19.24	1.16
	$\sigma_e^2$	30	-0.17	64.27	0.27	$E$	0.01	29.83	0.44

由表 2 可见, 无论是采用 2 个世代还是 3 个世代, 各项方差分量估计值的偏差均小于其参数的 5%。这表明, 采用 MINQUE(1) 法可获得方差分量的无偏估计, 其中尤以机误项的估算效益最好(C.E. 值最小), 加性和显性方差的估算效益大体相当, 因世代不同而有所出入, 但加性效应项的均方误差明显大于显性效应项的均方误差。各效应预测值的均值接近零值, 基于预测值估算的方差与方差真值高度吻合, 平均距离较小, 其中加性效应的平均距离高于显性效应的平均距离。这表明采用 AUP 法获得的遗传效应的平均值和方差都是无偏的, 这与以前的研究结论相一致<sup>[13, 14]</sup>。分析结果表明, 采用亲本和双交  $F_1$  两个世代即可分析双交的 AD 模型, 但亲本数不少于 6 个为宜; 当采用亲本、单交  $F_1$  和双交  $F_1$  3 个世代分析 AD 模型时, 即使亲本数减小至双交设计的最低限度( $p = 4$ )时, 仍能获得方差分量的无偏估计和遗传效应的无偏预测。但是, 在实际实施遗传分析时如仅采用 4 个亲本, 尚不能作为推断群体的有效随机样本, 因此参与杂交的亲本不宜太少。进一步的模拟结果表明, 随着样本容量的增大, 均方误差明显减小, 偏差和效益系数也呈减小趋势, 表明估算效益提高。

#### 4 杂种优势预测

根据加性、显性、加性  $\times$  加性上位性遗传效应的无偏预测值, 可以无偏地预测亲本、单交和双交各世代的遗传效应值, 并进而预测各杂交组合不同世代的杂种优势。朱军<sup>[11]</sup>以加性-显性模型为基础, 提出了分析单交组合农艺性状杂种优势的新方法。这里将加性-显性模型加以扩展, 在考虑加性  $\times$  加性上位性效应时, 对双交组合农艺性状杂种优势的预测公式进行推导。

当  $k = 3$  时, 双交 1 代的自交 1 代, 也即双交 2 代的遗传效应分量为

$$G_{ij,cd} = 0.5A_i + 0.5A_j + 0.5A_s + 0.5A_t + 0.125D_{ii} + 0.125D_{jj} + 0.125D_{ss} + 0.125D_{tt} \\ + 0.125D_{is} + 0.125D_{it} + 0.125D_{js} + 0.125D_{jt} + 0.25AA_{ii} + 0.25AA_{jj} + 0.25AA_{ss} \\ + 0.25AA_{tt} + 0.5AA_{ij} + 0.5AA_{is} + 0.5AA_{it} + 0.5AA_{js} + 0.5AA_{jt} + 0.5AA_{st}$$

其余双交组合自交世代的遗传效应分量可类推。就杂种平均优势而言, 双交  $F_1$  代的平均

优势  $H_M(F_1)$  为,

$$\begin{aligned} H_M(F_1) &= G(F_{1jst}) - \frac{1}{4} [G(P_i) + G(P_j) + G(P_s) + G(P_t)] \\ &= \frac{1}{4} [(D_{is} + D_{js} + D_{it} + D_{jt}) - (D_{ii} + D_{jj} + D_{ss} + D_{tt})] \\ &\quad + \frac{1}{2} (AA_{ij} + AA_{is} + AA_{it} + AA_{js} + AA_{jt} + AA_{st}) - \frac{3}{4} (AA_{ii} + AA_{jj} + AA_{ss} + AA_{tt}) \end{aligned}$$

$$\text{令 } \Delta_{Dis} = D_{is} - \frac{1}{2} (D_{ii} + D_{ss}),$$

$$\Delta_{Djs} = D_{js} - \frac{1}{2} (D_{jj} + D_{ss}),$$

$$\Delta_{Dit} = D_{it} - \frac{1}{2} (D_{ii} + D_{tt}),$$

$$\Delta_{Djt} = D_{jt} - \frac{1}{2} (D_{jj} + D_{tt}),$$

$$\Delta_{\bar{D}} = \frac{1}{4} (\Delta_{Dis} + \Delta_{Djs} + \Delta_{Dit} + \Delta_{Djt}),$$

$$\text{令 } \Delta_{AAij} = AA_{ij} - \frac{1}{2} (AA_{ii} + AA_{jj}),$$

$$\Delta_{AAis} = AA_{is} - \frac{1}{2} (AA_{ii} + AA_{ss}),$$

$$\Delta_{AAit} = AA_{it} - \frac{1}{2} (AA_{ii} + AA_{tt}),$$

$$\Delta_{AAjs} = AA_{js} - \frac{1}{2} (AA_{jj} + AA_{ss}),$$

$$\Delta_{AAjt} = AA_{jt} - \frac{1}{2} (AA_{jj} + AA_{tt}),$$

$$\Delta_{AAst} = AA_{st} - \frac{1}{2} (AA_{ss} + AA_{tt}),$$

$$\Delta_{\bar{AA}} = \frac{1}{6} (\Delta_{AAij} + \Delta_{AAis} + \Delta_{AAit} + \Delta_{AAjs} + \Delta_{AAjt} + \Delta_{AAst}),$$

则  $H_M(F_1) = \Delta_{\bar{D}} + 3\Delta_{\bar{AA}}$ . 双交  $F_2$  代的平均优势  $H_M(F_2)$  为,

$$\begin{aligned} H_M(F_2) &= G(F_{2jst}) - \frac{1}{4} [G(P_i) + G(P_j) + G(P_s) + G(P_t)] \\ &= \frac{1}{8} [(D_{is} + D_{js} + D_{it} + D_{jt}) - (D_{ii} + D_{jj} + D_{ss} + D_{tt})] \\ &\quad + \frac{1}{2} (AA_{ij} + AA_{is} + AA_{it} + AA_{js} + AA_{jt} + AA_{st}) - \frac{3}{4} (AA_{ii} + AA_{jj} + AA_{ss} + AA_{tt}) \\ &= \frac{1}{2} \Delta_{\bar{D}} + 3\Delta_{\bar{AA}} \end{aligned}$$

类似地, 双交  $F_n$  代的平均优势  $H_M(F_n)$  为,

$$H_M(F_n) = G(F_{njs}) - \frac{1}{4} [G(P_i) + G(P_j) + G(P_s) + G(P_t)]$$

$$= \left(\frac{1}{2}\right)^{n-1} \Delta_D + 3\Delta_{AA}$$

由此可见, 在以上双交组合不同世代的平均优势预测公式中, 不包含加性效应, 各世代的加性  $\times$  加性上位性效应保持不变, 显性效应则有规律的递减, 每世代递减  $\frac{1}{2} \Delta_D$ 。特别地, 对

于缩减的双交组合方式的 AD 模型而言,  $F_n$  代平均优势的预测公式相应简化为  $\left(\frac{1}{2}\right)^{n-1} \Delta_D$ 。

这一结论与作者应用 ADAA 模型推导的预测单交组合杂种优势的预测公式相一致<sup>[13]</sup>。关于双交组合的超亲优势(超某一亲本纯系或某一单交组合)也可类似地加以推导。

## 5 讨论

本文采用不同世代对双交组合 ADAA 模型及其缩减的 AD 模型进行了蒙特卡罗模拟比较, 结果表明分析 ADAA 模型的世代数以不少于 3 个(亲本、单交  $F_1$  和双交  $F_1$ ) 为宜。事实上, 若实验材料还包括有双交  $F_1$  代的回交等其他不同世代, 也可对世代进行灵活的调整或进行多个世代的联合分析。

当  $k = 4$  时, 双交一代的回交一代 ( $F_{1ij} \times F_{1st}$ )  $\times F_{1ij}$  的遗传效应分量为,

$$G_{ijst4} = 0.75A_i + 0.75A_j + 0.25A_s + 0.25A_t + 0.125D_{ii} + 0.125D_{jj} + 0.25D_{ij} + 0.125D_{is}$$

$$+ 0.125D_{it} + 0.125D_{js} + 0.125D_{jt} + 0.5625AA_{ii} + 0.5625AA_{jj} + 0.0625AA_{ss}$$

$$+ 0.0625AA_{tt} + 1.125AA_{ij} + 0.375AA_{is} + 0.375AA_{it} + 0.375AA_{js} + 0.375AA_{jt}$$

$$+ 0.125AA_{st}$$

当  $k = 5$  时, 双交一代的回交一代 ( $F_{1ij} \times F_{1st}$ )  $\times F_{1st}$  的遗传效应分量为,

$$G_{ijst5} = 0.25A_i + 0.25A_j + 0.75A_s + 0.75A_t + 0.125D_{ss} + 0.125D_{tt} + 0.25D_{st} + 0.125D_{is}$$

$$+ 0.125D_{it} + 0.125D_{js} + 0.125D_{jt} + 0.0625AA_{ii} + 0.0625AA_{jj} + 0.5625AA_{ss}$$

$$+ 0.5625AA_{tt} + 0.125AA_{ij} + 0.375AA_{is} + 0.375AA_{it} + 0.375AA_{js} + 0.375AA_{jt}$$

$$+ 1.125AA_{st}$$

应当指出, 本文推导的双交设计的加性-显性-上位性模型未考虑基因型  $\times$  环境互作效应。如果实验在  $h$  个不同的环境下进行, 有必要分析基因型  $\times$  环境互作效应, 这一模型容易扩展为包含各类基因效应与环境互作效应的新模型,

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

以双交  $F_1$  代为例, 其遗传  $\times$  环境互作效应分量 ( $k = 2$ ) 为,

$$GE_{hijst2} = 0.5AE_{ii} + 0.5AE_{jj} + 0.5AE_{ss} + 0.5AE_{tt} + 0.25DE_{his} + 0.25DE_{hjs} + 0.25DE_{hst}$$

$$+ 0.25DE_{hit} + 0.25AAE_{hii} + 0.25AAE_{hjj} + 0.25AAE_{hss} + 0.25AAE_{hst} + 0.5AAE_{hij}$$

$$+ 0.5AAE_{his} + 0.5AAE_{hit} + 0.5AAE_{hjs} + 0.5AAE_{hjt} + 0.5AAE_{hst}$$

其余世代可类推。扩展后的遗传模型可用混合线性模型的矩阵形式表示为,

$$y = Xb + U_A e_A + U_D e_D + U_{AA} e_{AA} + U_{AE} e_{AE} + U_{DE} e_{DE} + U_{AAE} e_{AAE} + U_B e_B + e_e$$

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

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

各项遗传方差分量可采用 MINQUE(1)法求解, 各类遗传效应可采用 AUP法预测<sup>[13, 14]</sup>。相应地, 当获得各世代的基因型 × 环境互作效应值之后, 在分析杂种优势时, 除了分析不因环境影响的基因型优势外, 还应分析因环境不同而发生变异的环境互作优势。某一环境下的杂种优势等于不受环境影响的基因型优势与因环境不同而变异的环境互作优势之和<sup>[9]</sup>, 即平均优势 =  $H_M(F_n) + H_{ME}(F_n)$ , 双交  $F_n$  代平均优势互作离差为  $H_{ME}(F_n) = GE(F_{n|st}) - \frac{1}{4}[GE(P) + GE(P_j) + GE(P_s) + GE(P_t)]$ , 具体地, 双交 ADAA 模型的平均优势

互作离差为  $\left(\frac{1}{2}\right)^{n-1} \Delta_{DE} + 3\Delta_{AAE}$ ; 双交缩减的 AD 模型的平均优势互作离差为  $\left(\frac{1}{2}\right)^{n-1} \Delta_{DE}$ 。

关于双交组合杂种优势的预测, 本文主要介绍了根据 4 个亲本自交系进行分析的方法。此外, 也可基于 2 个亲本单交种进行推导, 这时第  $n$  代的平均优势可表示为,

$$\begin{aligned} H_M(F_n) &= G(F_{n|st}) - \frac{1}{2}[G(F_{ij}) + G(F_{st})] \\ &= \left(\frac{1}{2}\right)^{n+1} [(\Delta_{Dis} + \Delta_{Djs} + \Delta_{Dit} + \Delta_{Djt} + D_{ii} + D_{jj} + D_{ss} + D_{tt}) \\ &\quad - 2^n(D_{ij} + D_{st})] + \frac{1}{2}(\Delta_{AAis} + \Delta_{AAjs} + \Delta_{AAit} + \Delta_{AAjt} - \Delta_{AAij} - \Delta_{AAst}) \end{aligned}$$

相应地, 第  $n$  代双交组合的平均优势互作离差可表示为,

$$\begin{aligned} H_{ME}(F_n) &= \left(\frac{1}{2}\right)^{n+1} [(\Delta_{DEhis} + \Delta_{DEhjs} + \Delta_{DEhit} + \Delta_{DEhjt} + DE_{hii} \\ &\quad + DE_{hjj} + DE_{hss} + DE_{htt}) - 2^n(DE_{hij} + DE_{hst})] \\ &\quad + \frac{1}{2}(\Delta_{AAEhis} + \Delta_{AAEhjs} + \Delta_{AAEhit} + \Delta_{AAEhjt} - \Delta_{AAEhij} - \Delta_{AAEhst}) \end{aligned}$$

由此可见, 采用两种方法(亲本自交系和亲本单交种)推导的预测公式在形式上有所不同, 但内容相似, 即均与显性效应、加性 × 加性上位性效应有关, 而不包含基因的加性效应。

需要说明的是, 某一基因型分离群体进行自交与群体内个体间进行随机交配的遗传效应分量不同, 二者具有不同的遗传学意义。以玉米双交种为例, 双交 1 代的自交 1 代与双交 1 代个体间随机交配有本质不同, 后者的遗传效应分量为,

$$\begin{aligned} G_{ijst} &= 0.5A_i + 0.5A_j + 0.5A_s + 0.5A_t + 0.0625D_{ii} + 0.0625D_{jj} + 0.0625D_{ss} + 0.0625D_{tt} \\ &\quad + 0.125D_{ij} + 0.125D_{is} + 0.125D_{it} + 0.125D_{js} + 0.125D_{jt} + 0.125D_{st} + 0.25AA_{ii} \\ &\quad + 0.25AA_{jj} + 0.25AA_{ss} + 0.25AA_{tt} + 0.5AA_{ij} + 0.5AA_{is} + 0.5AA_{it} + 0.5AA_{js} \\ &\quad + 0.5AA_{jt} + 0.5AA_{st} \end{aligned}$$

本研究假定不存在基因的加性 × 显性和显性 × 显性上位性效应, 主要是考虑到两者的作用可能较其他效应为小, 且作用随世代递增而减小。另外, 考虑 AD 和 DD 之后, 模型变的较为复杂, 仍采用 3 个世代可能不足以估计众多的参数。如果需要把 AD 和 DD 引入上位性模型, 可根据 Cockerham<sup>[10]</sup>的建模原理对各世代的遗传效应分量以及杂种优势的



预测公式作相应的推导,合适的世代数也需要通过蒙特卡罗模拟确定。另外,本文推导的ADAA模型,主要适用于某些形态、生育期、产量等农艺性状的分析,试验资料可以是具有缺失的非平衡数据,关于本文的应用研究将有另文报道。对于种子品质性状,由于受细胞质效应和母体效应的影响可能较大,这方面的研究也将有另文陆续报道。

## 参考文献

- [1] Ketata H, Smith E L, Edwards L H, McNew R W. Detection of epistatic, additive, and dominance variation in winter wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.) Crop Sci., 1976, 16:1~4.
- [2] Bauman L F. Evidence of non-allelic gene interaction in determining yield, ear height, and kernel row number in corn. Agron J., 1959, 51:531~534.
- [3] Goldringer I, Brabant P, Gallais A. Estimation of additive and epistatic genetic variances for agronomic traits in a population of doubled-haploid lines of wheat. Heredity, 1997, 79:60~71.
- [4] Wolf D P, Hallauer A R. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. Crop Sci., 1997, 37:763~770.
- [5] 徐绍英,郭银燕,韩娟英. 大麦熟期性状的遗传分析. 生物数学学报,1992,7(4):172~178.
- [6] 许自成. 玉米数量性状遗传模型和基因效应的研究III. 三种世代均数分析模式的比较. 河南农业大学学报,1990,24(1):117~123.
- [7] Hayman B I. The theory and analysis of diallel cross. Genetics, 1954, 39:789~809.
- [8] 朱 军. Mixed models approaches for estimating variances and covariances. 生物数学学报,1992,7(1):1~11.
- [9] 朱 军. 遗传模型分析方法. 北京:中国农业出版社,1997,12~55,175~201.
- [10] Cockerham C C. Random and fixed effects in plant genetics. Theor. Appl. Genet., 1980, 56:119~131.
- [11] 朱 军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法. 生物数学学报,1993,8(1):32~44.
- [12] Rawlings J O, Cockerham C C. Analysis of double cross hybrid populations. Biometrics Biometrics, 1962, 18:229~244.
- [13] Zhu J, Weir B S. Diallel analysis for sex-linked and maternal effects. Theor. Appl. Genet., 1996, 92:1~9.
- [14] Zhu J, Weir B S. Mixed model approaches for diallel analysis based on a bio-model. Genet. Res. Camb., 1996, 68:233~240.
- [15] Xu Z C, Zhu J. An approach for predicting heterosis based on an additive, dominance and additive  $\times$  additive model with environment interaction. Heredity, 1999, 82(5):510~517.

## An ADAA Model and Its Analysis Method for Agronomic Traits Based on the Double-cross Mating Design

XU Zi-Cheng, ZHU Jun

*(Department of Agronomy, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou 310029, China)*

**Abstract:** According to the double-cross mating design and using principles of Cockerham's general genetic model, a genetic model with additive, dominance and epistatic effects (ADAA model) was proposed for the analysis of agronomic traits. Components of genetic effects were derived for different generations. Monte Carlo simulation was conducted for analyzing the ADAA model and its reduced AD model by using different generations. It was indicated that genetic variance components could be estimated without bias by MINQUE(1) method and genetic effects could be predicted effectively by AUP method; at least three generations (including parent,  $F_1$  of single cross and  $F_1$  of double-cross) were necessary for analyzing the ADAA model and only two generations (including parent and  $F_1$  of double-cross) were enough for the reduced AD model. When epistatic effects were taken into account, a new approach for predicting the heterosis of agronomic traits of double-crosses was given on the basis of unbiased prediction of genotypic merits of parents and their crosses. In addition, genotype  $\times$  environment interaction effects and interaction heterosis due to  $G \times E$  interaction were discussed briefly.

**Key words:** double-cross mating design; agronomic traits; additive, dominance and epistatic model; genetic effects; prediction of heterosis;  $G \times E$  interaction