

作物品种间杂种优势遗传分析的新方法

朱 军 季道藩 许馥华

(浙江农业大学农学系, 杭州 310029)

本文提出了分析双列杂交试验资料的两个遗传模型。第一个模型包括加性、显性和母体效应; 第二个模型只包括简单的加性和显性效应。还介绍了分析杂种优势、估算遗传方差分量以及预测遗传效应值的相应统计分析方法。用所介绍的遗传模型和分析方法以及常用的 Griffing^[1] 配合力分析方法, 分析了棉花 6 个品种双列杂交的产量性状, 并进一步比较了不同方法的分析结果。采用本文所介绍的遗传模型和分析方法, 可以克服用 Griffing 的配合力模型及其方法分析杂种优势和配合力遗传表现所存在的局限性。

关键词 遗传模型, 杂种优势, 遗传方差估算, 遗传效应预测

作物生产中杂种优势的利用已是提高产量和品质的一项有效的重要措施。关于作物杂种优势的遗传分析, 长期以来都主要利用品种间双列杂交材料, 分析杂种一代的平均优势和超亲优势; 并用 Griffing^[2] 的配合力遗传模型, 估算亲本的一般配合力及组合的特殊配合力。

Griffing 的配合力模型及其分析方法以方差分析 (ANOVA) 为基础。随着数量遗传学研究的进展, 发现该分析方法具有一些难以克服的局限性。首先它们只能分析平衡数据。对于育种实践中常出现的不规则缺失的遗传数据无法分析。其次, 对某一特定的双列杂交材料, 不能在估算亲本配合力(采用固定模型)的同时再估算配合力方差分量和遗传率(采用随机模型)。再其次, 采用双列分析所估算的正反交效应方差 (σ^2) 只度量了生物体的母体方差 (V_M) 和父体方差 (V_P) 的均值 $\sigma^2 = (V_M + V_P)/2$, 不能单独反映母体效应的变异。实际上母体效应是正反交差异的主要原因^[3]。为了克服杂种优势和配合力遗传分析方法所存在的局限性, 我们运用混合线性模型 (Mixed Linear Model) 的原理, 提出了两个遗传模型。第一个模型包括加性、显性和母体效应 (Additive, Dominance model with Maternal effects), 简称 ADM 模型; 第二个模型只包括简单的加性和显性效应 (Additive, Dominance model), 简称 AD 模型。本文介绍了这两个新的遗传模型及其统计分析方法、以及在棉花品种间杂种优势遗传分析上的应用。所分析的试验数据取自于 1981 年 6 个陆地棉品种 (1. 徐州 142、2. 中棉所 7 号、3. 协作 2 号、4. 岱字棉 15 号、5. 无腺体的 GL-5、6. 无蜜腺的 HG-H-12) 的双列杂交试验^[4]。通过对其产量性状的重新分析, 借以说明运用 ADM 模型或 AD 模型分析作物杂种优势表现及其遗传机制的方法, 并与 Griffing 配合力模型的分析结果进行比较论述。

双列杂交的遗传模型

ADM 模型的遗传假设是: (1) 具有正常二倍体分裂; (2) 参与杂交的纯合亲本是遗传群体的一个随机样本; (3) 不存在基因的上位性效应; (4) 不存在基因型与环境的互动。如果双列杂交试验有 n 个亲本及其正反交杂交组合 ($\leq n(n-1)$ 个) 和 r 个完全随机区组, 母本 i 与父本 j 的杂交组合在第 k 个区组中的平均表现型值可用以下线性模型表示

$$y_{ijk} = \mu + A_i + A_j + D_{ij} + M_i + b_k + e_{ijk} \quad (1)$$

其中 μ 是群体平均数; A_i 或 A_j 是累加的加性效应, A_i 或 $A_j \sim (0, \sigma_A^2)$; D_{ij} 是累加的显性效应, $D_{ij} \sim (0, \sigma_D^2)$; M_i 是母体效应, $M_i \sim (0, \sigma_M^2)$; b_k 是区组效应, $b_k \sim (0, \sigma_b^2)$; e_{ijk} 是剩余效应, $e_{ijk} \sim (0, \sigma_e^2)$ 。在这个模型中, 群体平均数 μ 是固定效应, 其它效应都是随机效应。双列杂交组合的表现型方差 $\text{var}(y_{ijk})$ 为,

$$\sigma_y^2 = 2\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_M^2 + \sigma_b^2 + \sigma_e^2$$

其遗传方差分量可按式分别直接估算, $V_A = 2\sigma_A^2$, $V_D = \sigma_D^2$, $V_M = \sigma_M^2$

当用 ADM 模型分析作物农艺性状, 并确定不存在母体效应时, 可采用不包括母体效应的 AD 模型:

$$y_{ijk} = \mu + A_i + A_j + D_{ij} + b_k + e_{ijk} \quad (2)$$

其表现型方差可分解为 $\sigma_y^2 = 2\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_b^2 + \sigma_e^2$ 。

采用 Rao^[7,8] 提出的最小范数二阶无偏估算法 (Minimum Norm Quadratic Unbiased Estimation, 简称 MINQUE 法), 可无偏地分析以上两个模型的平衡数据和有缺失的非平衡数据。

F₁ 杂种优势的表现

度量杂种优势最常用的统计量是平均优势和超亲优势。如果性状只受到加性和显性效应的影响 (AD 模型), 则其平均优势的遗传组成为

$$\text{平均优势} = (F_1 - MP)/MP$$

$$\approx [D_{ij} - (D_{ii} + D_{jj})/2]/[\mu + A_i + A_j + (D_{ii} + D_{jj})/2]$$

上式分母中含有加性效应 A_i 和 A_j , 因此平均优势并不能真正度量杂种优势的基因效应 $[D_{ij} - (D_{ii} + D_{jj})/2]$ 。我们建议用群体平均优势来度量杂种优势的基因效应,

$$\text{群体平均优势} = (F_1 - MP)/\mu \approx [D_{ij} - (D_{ii} + D_{jj})/2]/\mu$$

它是杂种优势基因效应 $[D_{ij} - (D_{ii} + D_{jj})/2]$ 的简单函数。在实际应用时可用群体平均数 μ 的无偏估计值 $\hat{\mu}$ (双列杂交所有亲本和组合的算术平均数) 代替上式中的群体平均数。

超亲优势的遗传组成更为复杂。在杂交组合 ($i \times j$) 中, 如果亲本 i 为优亲 (BP), 它与劣亲本 j 的遗传差异为 $\omega = 2(A_i - A_j) + (D_{ii} - D_{jj})$ 。则超亲优势应为:

$$\text{超亲优势} = (F_1 - BP)/BP$$

$$\approx [(A_i - A_j) + (D_{ii} - D_{jj})]/(\mu + 2A_i + D_{ii})$$

$$= (F_1 - MP - \omega/2)/(\mu + 2A_i + D_{ii})$$

显然超亲优势是包括加性效应、显性效应和双亲遗传差异 ω 的复杂函数。如果用群体超亲优势,则可以更好地度量超亲优势,

$$\begin{aligned}\text{群体超亲优势} &= (F_1 - BP)/\mu \\ &\approx (F_1 - MP - \omega/2)/\mu \\ &= \text{群体平均优势} - \omega/(2\mu)\end{aligned}$$

因而群体超亲优势是平均优势基因效应和双亲遗传差异 ω 的函数。群体平均优势大于群体超亲优势,其差值反映了亲本之间的遗传差异。

在实际应用时可用群体平均数 μ 的无偏估计值 $\hat{\mu}$ (双列杂交所有亲本和组合的算术平均数)来估算群体平均优势和群体超亲优势。当性状还受到母体效应影响时 (ADM 模型),以上各种优势的遗传组成应包括相应的母体效应。

根据陆地棉 6 个品种双列杂交的试验资料,对三个产量因素(单株铃数、单铃重和衣分)及其皮棉产量的杂种优势表现列于表 1。所研究的四个性状都表现极显著的平均优势和群体平均优势。单株铃数和衣分的超亲优势和群体超亲优势不显著。但皮棉产量存在显著的超亲优势和群体超亲优势。单铃重则有极显著的超亲优势和群体超亲优势。由于群体平均优势、群体超亲优势与平均优势、超亲优势具有相似的表现,并且群体平均优势和群体超亲优势能更好地度量杂种优势的基因效应,因此更适用于杂种优势的遗传分析。

表 1 陆地棉产量性状的杂种优势表现

Table 1 Heterosis of yield traits in upland cotton

杂种优势(%) Heterosis (%)	单株铃数(个) Bolls per plant		单铃重(克) Boll size (g)		衣分(%) Lint (%)		皮棉产量(千克) Lint yield (kg)	
	估计值 Estim.	标准误 SE	估计值 Estim.	标准误 SE	估计值 Estim.	标准误 SE	估计值 Estim.	标准误 SE
平均优势 H_M	17.38	1.79	10.60	1.30	2.28	0.98	33.45	3.52
群体平均优势 H_{PM}	14.78	1.47	9.92	1.16	2.19	0.95	25.93	3.06
超亲优势 H_B	1.53	1.90	6.10	1.64	-0.91	1.35	12.15	5.42
群体超亲优势 H_{PB}	1.81	1.95	5.92	1.54	-1.12	1.40	10.55	5.04

遗传方差分量的估算

采用 MINQUE 法可以无偏地估算 ADE 模型和 AD 模型中的遗传方差分量。MINQUE (1) 法是一种常用的 MINQUE 法,它设所有的先验值为常数 1。公式(1)可改写成以矩阵形式表示的混合线性模型

$$\begin{aligned}y &= 1\mu + U_A e_A + U_D e_D + U_M e_M + U_b e_b + e_e \\ &= 1\mu + \sum_{u=1}^q U_u e_u + U_{q+1} e_{q+1} \sim \left(1\mu, \sum_{u=1}^{q+1} \sigma_u^2 U_u U_u'\right)\end{aligned}\quad (3)$$

其中 U_u 是第 u 项随机效应的系数矩阵, U_u' 是 U_u 的转置矩阵; e_u 是独立随机变量的向量,具有平均数向量为零、协方差矩阵为 $\sigma_u^2 I$; $U_{q+1} = I$ 是单位矩阵。混合线性模型中的方差分量的向量 σ^2 便可由下列 MINQUE(1) 等式 ($u, v = 1, 2, \dots, q+1$) 解得

$$[tr(U_u Q U_v U_v Q U_u)] \hat{\sigma}^2 = [y' Q U_u U_u' Q y] \quad (4)$$

在上式中 $Q = V^{-1} - V^{-1}(1'V^{-1})^{-1}1'V^{-1}$,

$$V^{-1} = \left(\sum_{u=1}^{q+1} U_u U_u' \right)^{-1},$$

tr 是矩阵的迹,即矩阵对角线元素的总和。

在用 MINQUE(1) 法估算 ADM 模型的方差分量时,剩余效应以外的随机变量数为 $q = 4$ 。如果要分析 AD 模型,混合线性模型将不包括母体效应项 $U_M e_M$, 因而 $q = 3$ 。方差分量估计值及其标准误可以用 Jackknife 的方法^[9]对试验区组进行抽样而算得。如果由 r 个随机区组资料估算而得到方差分量的估计值为 $\hat{\sigma}^2$, $\hat{\sigma}_{(k)}^2$ 是第 k 个区组剔除后的估计值,则 Jackknife 估计值和抽样方差为

$$\hat{\sigma}_J^2 = r\hat{\sigma}^2 - \frac{(r-1)}{r} \sum_{k=1}^r \hat{\sigma}_{(k)}^2$$
$$\text{var}(\hat{\sigma}_J^2) = \frac{(r-1)}{r} \sum_{k=1}^r \left(\hat{\sigma}_{(k)}^2 - \sum_{k=1}^r \hat{\sigma}_{(k)}^2 / r \right)^2$$

$(\hat{\sigma}_J^2) / \sqrt{\text{var}(\hat{\sigma}_J^2)}$ 近似地具有自由度为 $(r-1)$ 的 t 分布。

关于陆地棉品种间双列杂交试验的四个产量性状,分别采用 Griffing 模型、ADM 模型和 AD 模型估算了配合力方差分量、遗传方差分量和狭义遗传率,其估算结果列于表 2。各性状的正反交方差或母体方差均不显著,这表明陆地棉产量性状主要受核基因

表 2 用 Griffing 模型、ADM 模型和 AD 模型估算的遗传方差分量及其标准误
Table 2 Genetic variance components and standard errors estimated by Griffing's model, ADM model and AD model

参 数 Parameter	单株铃数 Bolls per plant		单铃重 Boll size		衣 分 Lint(%)		皮棉产量 Lint yield	
	估计值 Estim.	标准误 SE	估计值 Estim.	标准误 SE	估计值 Estim.	标准误 SE	估计值 Estim.	标准误 SE
Griffing 模型								
σ_e^2	2.73	1.87	0.04	0.03	0.63	0.47	37.89	27.29
σ_b^2	1.14	0.57	0.05	0.03	0.62	0.29	32.23	13.51
σ_r^2	-0.01	0.13	-0.01	0.01	-0.02	0.04	0.20	1.65
σ_s^2	2.79	0.39	0.23	0.03	1.08	0.15	32.50	4.49
$h_N^2\%$	58.20	—	21.55	—	42.96	—	53.86	—
ADM 模型								
σ_A^2	2.48	0.67	0.03	0.01	0.57	0.14	36.58	3.32
σ_B^2	1.63	0.46	0.08	0.02	0.78	0.25	43.68	6.24
σ_M^2	-0.10	0.01	-0.01	0.01	-0.08	0.04	-0.14	2.67
σ_s^2	2.83	0.22	0.23	0.05	1.07	0.16	32.16	6.42
$h_N^2\%$	54.12	6.61	15.91	5.26	39.73	2.49	49.09	2.63
AD 模型								
σ_A^2	2.55	0.38	0.03	0.01	0.57	0.04	32.12	6.90
σ_B^2	1.62	0.46	0.08	0.02	0.78	0.24	43.77	6.32
σ_s^2	2.80	0.21	0.22	0.05	1.03	0.15	32.04	7.44
$h_N^2\%$	53.73	4.21	16.32	8.22	38.39	4.43	46.25	7.04

控制。因而采用 AD 模型分析, 只需估算较少的参数, 可望获得更有效的估计值。采用 Griffing 配合力模型, 所估算的一般配合力方差的标准误较大, 因而不易检验出显著的一般配合力方差; 此外, 按 Griffing 的方法还无法直接估算狭义遗传率的标准误。

ADM 模型和 AD 模型所估算的遗传方差分量和狭义遗传率值很接近, 但是一些估计值的标准误略有差异, 因而导致显著性测验的结果不尽一致。ADM 模型分析结果表明, 单株铃数和衣分的加性方差、单铃重的加性方差和狭义遗传率都达到 5% 的显著水准。可是 AD 模型的分析结果表明, 单株铃数和衣分的加性方差达到 1% 的极显著水准, 而单铃重的加性方差和狭义遗传率均不显著。四个产量性状的显性方差均为显著或极显著, 单株铃数、衣分和皮棉产量的狭义遗传率极显著。

基因效应的分析

只有假设双列杂交遗传试验中亲本是一组固定的亲本时, 才能用 Griffing 的配合力分析方法估算亲本和杂交组合的配合力效应值。在 ADM 模型和 AD 模型中, 所有的遗传效应均为随机效应。采用混合线性模型的分析方法, 可以获得各项遗传效应的预测值。如果已知遗传方差分量的真值, 可以用 Henderson^[4] 提出的方法, 求得最佳线性无偏预测 (Best Linear Unbiased Prediction, 简称 BLUP)。遗传方差分量的真值正是需要通过遗传分析而估算的, 因而实际上并不可能求得 BLUP。如果用遗传方差分量的估计值进行预测, 所预测的遗传效应值将失去线性和无偏性。采用以下公式可以获得线性无偏预测 (Linear Unbiased Prediction, 简称 LUP),

$$\hat{e}_u = v_u Q_y \quad (5)$$

其中 $\hat{e}_u$ 是第 u 项随机效应向量的线性无偏预测, $\hat{e}_1 = \hat{e}_A$, $\hat{e}_2 = \hat{e}_D$

本文用 Jackknife 方法对试验区组进行抽样, 算得各项遗传效应预测值及其标准误。群体平均优势和群体超亲优势可以在不同程度上反映显性基因效应的方向。可是它们只度量了某一个杂交组合对其双亲的优势表现。控制产量性状的基因显性效应总的作用方向, 可以通过所有显性效应的预测值来判断。由于

$$\sum_{i=1}^n \hat{D}_{ii} + \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j>i}^n \hat{D}_{ij} \approx 0,$$

因而

$$-\sum_{i=1}^n \hat{D}_{ii} \approx \sum_{i=1}^{n-1} \sum_{j>i}^n \hat{D}_{ij}$$

可用于确定显性效应的作用方向。为了使不同性状的基因显性效应有可比性, 将标准化的显性方向(Δ)定义为

$$\Delta = -\sum_{i=1}^n D_{ii} / \sqrt{n\sigma_D^2}$$

如果杂合显性效应有增值作用(正向杂种优势), $\Delta > 0$; 杂合显性效应表现减值作用时(负向杂种优势), $\Delta < 0$; 如果显性效应方差是零, 则所有的显性效应 D_{ii} 和 D_{ij} 都为零, 因而 $\Delta = 0$ 。当显性方差估计值大于零时, 可按下式估算显性方向

$$\hat{\Delta} = - \sum_{i=1}^n \hat{D}_{ii} / \sqrt{n\hat{\sigma}_D^2}$$

采用 Griffing 模型和 AD 模型分析所得的 6 个供试亲本品种的一般配合力、特殊配合力估计值和加性效应、显性效应预测值列于表 3。这两种模型的分析结果表现了一致的趋势,但 Griffing 模型配合力估计值的标准误较小。徐州 142 (品种 1)和中棉所 7 号(品种 2)都是高产组合的优良亲本,但它们使杂种 F_1 增产的遗传机制不同。徐州 142 能使后代有较多的成铃数和较高的衣分,而中棉所 7 号则主要能使 F_1 增加单铃重。如果进一步利用 F_2 的杂种优势,则不宜采用中棉所 7 号的杂交组合。因为中棉所 7 号的显性效应估计值 $\hat{D}_{22}$ 最小,其 F_2 可能会有较严重的衰退。四个性状的显性方向均为显著或极

表 3 用 Griffing 模型估算及用 AD 模型预测的遗传效应值及其标准误

Table 3 Genetic effect estimates and standard errors estimated by Griffing's model, or predicted by AD model

参 数 Parameter	单株铃数 Bolls per plant		单 铃 重 Boll size		衣 分 Lint (%)		皮棉产量 Lint yield	
	估计值 Estim.	标准误 SE	估计值 Estim.	标准误 SE	估计值 Estim.	标准误 SE	估计值 Estim.	标准误 SE
Griffing 模型								
g_1	2.22	0.05	-0.06	0.01	1.02	0.02	6.64	0.56
g_2	-0.98	0.05	0.18	0.01	0.38	0.02	5.93	0.56
g_3	-0.20	0.05	-0.21	0.01	-0.20	0.02	-2.05	0.56
g_4	0.60	0.05	-0.09	0.01	0.49	0.02	2.48	0.56
g_5	-2.70	0.05	0.37	0.01	-1.47	0.02	-11.03	0.56
g_6	1.07	0.05	-0.19	0.01	-0.22	0.02	-1.96	0.56
s_{11}	-2.92	0.25	-0.49	0.02	0.74	0.10	-7.18	2.93
s_{22}	-0.82	0.25	-0.79	0.02	-1.80	0.10	-16.37	2.93
s_{33}	-0.84	0.25	-0.19	0.02	-0.63	0.10	-5.98	2.93
s_{44}	-1.29	0.25	-0.61	0.02	-0.90	0.10	-11.35	2.93
s_{55}	-2.55	0.25	-0.33	0.02	0.89	0.10	-4.78	2.93
s_{66}	-2.31	0.25	-0.25	0.02	-1.78	0.10	-7.62	2.93
AD 模型								
A_1	1.85	0.21	-0.05	0.07	1.05	0.17	6.08	0.56
A_2	-0.77	0.40	0.15	0.09	0.21	0.16	4.46	1.72
A_3	-0.08	0.30	-0.16	0.02	-0.18	0.19	-1.51	0.69
A_4	0.58	0.10	-0.09	0.02	0.40	0.16	1.94	0.19
A_5	-2.48	0.18	0.31	0.06	-1.15	0.05	-9.36	0.65
A_6	0.90	0.31	-0.15	0.04	-0.33	0.10	-1.61	0.65
D_{11}	-1.84	0.24	-0.41	0.11	0.74	0.41	-4.56	0.89
D_{22}	-0.96	0.39	-0.58	0.08	-1.31	0.15	-11.65	2.03
D_{33}	-0.80	0.20	-0.22	0.15	-0.56	0.14	-5.58	1.29
D_{44}	-0.97	0.46	-0.50	0.17	-0.61	0.30	-8.63	1.12
D_{55}	-2.64	0.63	-0.20	0.04	0.30	0.25	-6.65	0.87
D_{66}	-1.63	0.34	-0.27	0.06	-1.43	0.20	-6.80	0.61
Δ	2.81	0.20	3.07	0.55	1.32	0.39	2.71	0.09

显著的正值,这表明陆地棉杂交组合的显性基因在产量性状上起增值作用,导致产量性状表现正向的杂种优势。所有亲本皮棉产量的纯合显性效应值 D_{ii} 都是显著或极显著的负值,因此皮棉产量的显性方向为超亲正向。

杂种产量性状表现的预测

双列杂交试验一般只包括亲本和 F_1 世代。通过相关性分析,可以用杂种优势、配合力估计值或基因效应值预测来预测杂交组合 F_1 的性状表现。Griffing 的双列杂交分析不能包括 F_2 世代,也不能用配合力分析方法预测 F_2 的表现。但是用 ADM 模型或 AD 模型所预测的遗传效应值,可以间接预测 F_2 的性状表现。当存在母体效应时,母本 i 与父本 j 的杂交组合的 F_2 世代平均值可以用以下公式预测

$$F_2 = \mu + A_i + A_j + 0.25D_{ii} + 0.5D_{ij} + 0.25D_{jj} + M_i \tag{6}$$

如果不存在母体效应,则

$$F_2 = \mu + A_i + A_j + 0.25D_{ii} + 0.5D_{ij} + 0.25D_{jj} \tag{7}$$

在实际应用以上公式时可采用群体平均数的估计值和遗传效应的预测值取代其参数。

杂种 F_1 产量性状的预测研究表明(表 4), 杂交组合 F_1 产量性状表现与杂种优势的强弱存在不同程度的相关性。群体平均优势与 F_1 产量性状的相关系数比平均优势的略高些,但其差异尚未达到显著水准。群体超亲优势和超亲优势与 F_1 产量性状的相关表现较相似。单铃重的群体超亲优势和超亲优势与 F_1 的单铃重相关不显著。利用表现型或基因型(预测的)双亲平均值和优亲值都可预测 F_1 的产量性状。由于单株铃数和皮棉产量有较高的遗传率,这两个性状的预测效果也较好。利用基因型值预测 F_1 的产量性状并

表 4 棉花杂种 F_1 产量性状与一些变量的相关性
Table 4 Correlations between F_1 yield traits of cotton and some variables

变 量 Variable	单株铃数 Bolls per plant		单铃重 Boll size		衣 分 Lint(%)		皮棉产量 Lint yield	
	估计值 Estim.	置信区间 95% C. I.	估计值 Estim.	置信区间 95% C. I.	估计值 Estim.	置信区间 95% C. I.	估计值 Estim.	置信区间 95% C. I.
杂种优势 Heterosis								
平均优势 H_M	0.17	-0.14—0.45	0.67	0.46—0.81	0.61	0.38—0.77	0.41	0.11—0.63
群体平均优势 H_{MP}	0.50	0.23—0.70	0.73	0.55—0.85	0.62	0.39—0.78	0.76	0.59—0.87
超亲优势 H_B	0.85	0.74—0.92	0.22	-0.10—0.49	0.36	0.06—0.60	0.69	0.48—0.82
群体超亲优势 H_{BP}	0.85	0.74—0.92	0.25	-0.06—0.52	0.34	0.04—0.59	0.72	0.54—0.84
表现型值 Phenotype value								
双亲平均值 MP	0.86	0.74—0.92	0.62	0.39—0.78	0.50	0.23—0.70	0.84	0.73—0.91
优亲值 BP	0.76	0.59—0.86	0.62	0.39—0.78	0.39	0.10—0.63	0.52	0.25—0.71
基因型预测值 Genotype predication								
双亲平均值 MP	0.86	0.75—0.92	0.63	0.41—0.79	0.51	0.25—0.71	0.85	0.73—0.92
优亲值 BP	0.76	0.59—0.86	0.63	0.40—0.79	0.40	0.10—0.63	0.53	0.26—0.72
F_1	0.96	0.93—0.98	0.92	0.86—0.96	0.97	0.94—0.98	0.97	0.95—0.99

表 5 棉花杂种 F_2 产量性状预测值与一些变量的相关性

Table 5 Correlations between predicted F_2 yield traits of cotton and some variables

变 量 Variable	单株铃数 Bolls per plant		单 铃 重 Boll size		衣 分 Lint(%)		皮棉产量 Lint yield	
	估计值 Estim.	置信区间 95% C.I.	估计值 Estim.	置信区间 95% C.I.	估计值 Estim.	置信区间 95% C.I.	估计值 Estim.	置信区间 95% C.I.
表现型值 Phenotype value								
双亲平均值 MP	0.97	0.92—0.99	0.89	0.73—0.95	0.85	0.65—0.94	0.95	0.88—0.98
优亲值 BP	0.76	0.47—0.90	0.88	0.71—0.95	0.76	0.47—0.90	0.65	0.30—0.85
F_1	0.94	0.89—0.97	0.87	0.76—0.93	0.86	0.75—0.92	0.95	0.91—0.97
基因型预测值 Genotype predication								
双亲平均值 MP	0.97	0.92—0.99	0.89	0.75—0.96	0.86	0.67—0.94	0.96	0.89—0.98
优亲值 BP	0.76	0.47—0.90	0.88	0.72—0.95	0.76	0.48—0.90	0.66	0.30—0.85

不比直接用表现型值更有效。选配杂交组合的最终目的是要选到基因型表现最佳的强优势组合。 F_1 产量性状的基因型值与表现型值有极强的相关性($r > 0.9$)，因此可以根据 F_1 产量性状的表现型直接预测其基因型表现。

棉花杂种优势利用的一项有效措施是在生产上进一步利用 F_2 的优势。由 AD 模型预测的 F_2 产量性状基因型值与其 F_1 表现型值和双亲表现型、基因型平均值存在很高的相关性，但与优亲值的相关性较弱。这表明生产上能直接利用的 F_2 组合，其双亲及 F_1 都应该有较优良的产量性状表现。

讨 论

育种工作者对一组双列杂交材料进行遗传分析时，既希望能够了解亲本参与杂交的组合能力，也希望能够认识性状的遗传规律。用 Griffing 的双列分析方法，对一组遗传资料不能同时满足以上两方面的要求。人们一般只能用 Griffing 的双列分析方法估算配合力，再用 Hayman^[3] 的双列分析方法估算遗传方差分量和遗传率。由于这是两个不同的遗传模型和分析方法，对一组资料分析的结果可能不尽一致。采用 MINQUE(1) 的统计方法分析 ADM 模型或 AD 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，从而可对亲本和组合的遗传表现进行评估。

作物一些产量性状常存在基因型与环境的互作。当遗传模型的第四条假设不成立时，ADM 模型和 AD 模型可以进一步包括各项遗传效应与环境的互作，用于对多年份或多地点双列杂交试验的分析。1985 年我们曾用四个亲本(中棉所 7 号、岱字棉 15 号、无腺体的 GL-5 和无蜜腺的 HG-H-12)作了双列杂交试验(方法 3，重复三次)。1985 年的数据与 1981 年的资料合并分析，属于非平衡的多年份试验数据。用包括互作效应的 AD 模型分析结果表明，衣分的显性效应与年份互作方差达到极显著水准，但加性效应与年份互作方差不显著。其它产量性状均未发现遗传效应与环境的互作。

Griffing 的配合力遗传模型包括双列交配的四种方法，只有方法 1 和方法 2(有正反交组合)才能分析正反交效应。而以上四种方法都可用 ADM 模型和 AD 模型进行分

析。不包括反交组合的双列杂交也可以用 ADM 模型分析母体效应。用 ADM 模型和 AD 模型还可以分析有不规则缺失的遗传资料、或特殊的缺区试验（如把一组亲本作母本，另一组作父本的不完全双列杂交）。如果有 F_2 世代，也可以与亲本和 F_1 组合一起进行分析。 F_2 世代的遗传模型应包括公式(6)或(7)中的各项参数以及区组效应和剩余效应。

作物多数农艺性状不存在母体效应，因而可采用 AD 模型分析。一些种子和幼苗性状可能存在母体效应，宜采用 ADM 模型分析。在对某些性状不了解的情况下，可先采用 ADM 模型。如果所估算的母体效应方差不显著，则可再改用 AD 模型重新分析。一些性状即使不存在母体效应，采用 ADM 模型仍然可以无偏地估算各项方差分量。

采用 Griffing 的配合力分析方法可以估算成对性状的配合力协方差。运用 MINQUE(1) 法也可以无偏地估算成对性状的遗传协方差分量，从而进一步估算各项遗传相关。如果成对性状 a 和性状 b 的观察值向量分别为 y_a 和 y_b ，其协方差分量 $\sigma_{a,b}$ 可按以下 MINQUE(1) 公式估算，

$$[tr(U_a Q U_a U_b Q U_b)] \hat{\sigma}_{a,b} = [y_a' Q U_a U_b Q y_b]$$

在数量遗传分析中采用混合线性模型的统计分析方法，可以有效地分析传统的方差分析方法所无法分析的一些遗传资料。但是新的分析方法，需要进行大矩阵的复杂运算和求逆。因而只有用电脑运行合适的软件，才能完成试验数据的分析。随着微电脑的日趋普及和统计软件的不开发，必将会有越来越多的遗传育种工作者采用新的数量遗传分析方法，分析他们以前所无法处理的试验资料，从而获得更多的遗传信息。

参 考 文 献

- [1] 朱军、季道藩：1987。浙江农业大学学报，13(3)：280—287。
- [2] Griffing, B.: 1956. *Aust. J. Biol. Sci.*, 9: 463—493.
- [3] Hayman, B. I.: 1954. *Genetics*, 39: 789—809.
- [4] Henderson, C. R.: 1963. in: Hanson, W. D. and H. F. (eds.) *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Natl. Acad. Sci. -N R C, 982: 141—163.
- [5] Miller, R. G.: 1974. *Biometrika*, 61: 1—15.
- [6] Mosjidis, J. A. and D. M. Yermanos: 1984. *Euphytica*, 33: 427—432.
- [7] Rao, C. R.: 1970. *J. Am. Stat. Assoc.*, 65: 161—172.
- [8] Rao, C. R.: 1971. *J. Multivar. Anal.*, 1: 257—275.

A Genetic Approach for Analyzing Intra-cultivar Heterosis in Crops

Zhu Jun Ji Daofan Xu Fuhua

(Agronomy Department, Zhejiang Agricultural University, Hangzhou 310029)

ABSTRACT

Two genetic models are proposed for analyzing experimental data from diallel crosses. The first model includes maternal effects as well as additive and dominance effects. The second one is a reduced model without maternal effects. Statistic methods are introduced for analyzing heterosis, estimating genetic variance components, and predicting genetic effects. A diallel cross with six parents are analyzed for yield traits in cotton by the methods for these two models and by the method for Griffing's combining ability analysis. The analysis results are compared for these different methods. By applying the models and methods proposed in this paper, heterosis and genetic effects for quantitative traits can be better analyzed than by using Griffing's model and method for combining ability analysis.

Key words Genetic models, Heterosis, Estimation of genetic variance, Predication of genetic effect