

文章编号: 1008-9209(2000)01-0001-06

数量性状遗传分析的新方法及其在育种中的应用

朱 军

(浙江大学 农学系, 浙江 杭州 310029)

摘 要: 介绍了近年来我们研究发展的一系列新的遗传模型和相应的统计分析方法. 这些模型包括农艺性状遗传模型、种子品质性状遗传模型、动物性连锁遗传模型、QTL 基因定位的遗传模型等. 基于混合线性模型的分析原理的统计分析方法包括方差和协方差估算方法、随机效应的无偏预测方法、条件遗传方差和条件遗传效应的分析方法、复合区间作图方法等.

关 键 词: 数量性状; 遗传模型; 统计分析方法; 混合线性模型方法; 基因型×环境交互
中图分类号: O242. 29; Q348 **文献标识码:** A

ZHU Jun (Research Center of Biomathematics, Zhejiang Univ., Hangzhou 310029, China)
New approaches of genetic analysis for quantitative traits and their applications in breeding. Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.), 2000, 26(1): 1~6
Abstract: Recently developed genetic models and their analysis methods are presented. The new models include agronomy trait models, seed quality models, animal models with sex-linked effects, and models for QTL mapping. The new statistical analysis methods are mostly based on mixed linear model approaches for estimating variances and covariances, unbiasedly predicting random effects, analyzing conditional variances and effects, and composite interval mapping.
Key words: quantitative traits; genetic models; statistical analysis methods; mixed model approaches; genotype × environment interaction

作物产量、品质和抗逆性等重要的农艺性状大多为数量性状基因所控制. 它们除了受简单的加性、显性效应控制以外, 还可能受上位性效应、母体遗传效应、及遗传主效应与环境的互作效应等控制. 但是传统的数量遗传分析方法(如世代均值和方差的分析、回归分析、方差分析等)尚不能有效地分析这些复杂的遗传现象. 70 年代以来发展的混合线性模型分析方法, 可

以同时分析固定效应和多项随机效应, 已成为研究数量性状遗传的重要统计方法. 近年来, 我们在发展混合线性模型统计方法、创立分析复杂数量性状的遗传模型等领域开展了系统的基础理论研究, 为经典数量遗传分析提供了一些稳健的遗传模型和无偏的统计方法.

1 农艺性状的遗传模型及分析方法

通常采用一组亲本及其 F_1 的遗传群体分析农艺性状的加性-显性遗传效应, 并且只能分

收稿日期: 1999-10-15
基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39893350)
作者简介: 朱 军(1949—), 男, 江苏宿迁人, 博士, 教授, 主要从事生物数学及数量遗传研究.
E-mail: jzhu@zjau.edu.cn

析无缺失数据的平衡资料. 朱军^[1, 2]提出了用亲本和 F_1 (或 F_2) 分析遗传效应及其与环境的互作、预测杂种优势的方法, 可以分析有不规则缺失的非平衡资料. 基于多环境的简单加性-显性遗传模型, 表现型值 (P) 可以分解为: $P = \mu + E + A + D + AE + DE + \epsilon$, 其中 μ 是群体均值, E 是环境效应, A 是加性效应, D 是显性效应, AE 是加性 $\times$ 环境互作效应, DE 是显性 $\times$ 环境互作效应, ϵ 是随机误差.

运用最小范数二阶无偏估计法 MINQUE (1)^[3, 4], 可以无偏估算各性状的方差分量 $V_P = V_A + V_D + V_{AE} + V_{ED} + V_\epsilon$ 和成对性状的协方差分量 $C_P = C_A + C_D + C_{AE} + C_{ED} + C_\epsilon$ 计算普通遗传率 ($h_G^2 = V_A/V_P$) 和互作遗传率 ($h_{GE}^2 = V_{AE}/V_P$). 采用线性无偏预测 (LUP) 法^[3, 4] 或调整无偏预测 (AUP) 法^[1, 5] 可以无偏预测各项效应值, 并进一步预测杂种 n 代的杂种优势 [普通平均优势 $H_M(F_n) = (\frac{1}{2})^{n-1} \Delta_D$ 和互作平均优势 $H_{ME}(F_n) = (\frac{1}{2})^{n-1} \Delta_{DE}$; 普通超亲优势 $H_B(F_n) = H_M(F_n) - (\frac{1}{2}) \omega_G$ 和互作超亲优势 $H_{BE}(F_n) = H_{ME}(F_n) - (\frac{1}{2}) \omega_{GE}$]^[1, 6]. 这些方法已被应用于棉花^[7~9]、水稻^[10]等作物的遗传分析.

非等位基因间的互作效应 (即上位性效应) 是控制作物数量性状的重要遗传效应. 朱军^[2, 3]提出了用 3 个世代 (亲本, F_1 , F_2) 分析加性、显性、加 (加上位性效应的 $AD+AA$ 遗传模型, 其表现型值分解为: $P = \mu + E + A + D + AA + AE + DE + AAE + \epsilon$, 其中 AA 是加 $\times$ 加上位性效应, AAE 是 $AA \times$ 环境互作效应. 用 MINQUE (1) 法可无偏估算各项遗传方差分量 ($V_P = V_A + V_D + V_{AA} + V_{AE} + V_{DE} + V_{AAE} + V_\epsilon$) 和遗传协方差分量 ($C_P = C_A + C_D + C_{AA} + C_{AE} + C_{DE} + C_{AAE} + C_\epsilon$). Xu 和 Zhu^[11]提出了预测杂种优势的公式, 平均优势 = 普通平均优势 $[(\frac{1}{2})^{n-1} \Delta_D + 2\Delta_{AA}]$ + 互作平均优势 $[(\frac{1}{2})^{n-1} \Delta_{DE} + 2\Delta_{AAE}]$, 超亲优势 = 普通超亲优势 $[(\frac{1}{2})^{n-1} \Delta_D - \frac{1}{2} \omega_G + 2\Delta_{AA}]$ + 互作超亲优势 $[(\frac{1}{2})^{n-1} \Delta_{DE} - \frac{1}{2} \omega_{GE} + 2\Delta_{AAE}]$. $AD+AA$ 模型已

经用于分析棉花^[11]和大麦^[12, 13]的农艺性状.

2 种子性状的遗传模型及分析方法

作物品质性状的遗传改良是当前一项重要的育种目标. 深入研究品质性状的遗传规律, 可为提高品质改良的效率提供理论依据. 作物种子品质性状受胚 (胚乳) 基因、细胞质基因和母体植株核基因共同控制. 朱军等^[3, 14~16]提出了可以分析双子叶作物种子和禾谷类作物胚乳的数量性状的遗传模型及其分析方法. 该模型把表现型值分解为 $P = \mu + E + A + D + C + Am + Dm + AE + DE + CE + AmE + DmE + \epsilon$, 其中 A 是直接加性效应, D 是直接显性效应, C 是细胞质效应, Am 是母体加性效应, Dm 是母体显性效应, AE 是直接加性 $\times$ 环境互作效应, DE 是直接显性 $\times$ 环境互作效应, CE 是细胞质 $\times$ 环境互作效应, AmE 是母体加性 $\times$ 环境互作效应, DmE 是母体显性 $\times$ 环境互作效应.

采用 MINQUE (0/1) 法^[3, 14, 15] 可以无偏估算各项遗传方差分量和成对性状的协方差分量. 与方差分量的分解相对应, 总遗传率也可作相应的分解^[16]: 总遗传率 $h^2 =$ 普通遗传率 $h_G^2 +$ 互作遗传率 h_{GE}^2 . 普通遗传率是可累加的基因型效应的变异占表现型变异的比率, 其组成为 $h_G^2 =$ 直接普通遗传率 $h_O^2 +$ 细胞质普通遗传率 $h_C^2 +$ 母体普通遗传率 h_M^2 ; 互作遗传率是可累加的 GE 互作效应的变异占表现型变异的比率, 其组成为 $h_{GE}^2 =$ 直接互作遗传率 $h_{OE}^2 +$ 细胞质互作遗传率 $h_{CE}^2 +$ 母体互作遗传率 h_{ME}^2 .

由于遗传率可以分解为不同的分量, 选择响应也可作相应的分解^[6]: 总选择响应 $R =$ 普通选择相应 ($R_G = ih_G^2 \sqrt{V_P}$) + 互作选择相应 ($R_{GE} = ih_{GE}^2 \sqrt{V_P}$), 其中, $R_G = R_O + R_C + R_M$, $R_{GE} = R_{OE} + R_{CE} + R_{ME}$, 每一项选择响应分量都是相应的遗传率分量乘 $i \sqrt{V_P}$. 在作物品质性状的遗传改良同时, 常需兼顾农艺性状的选择. 但是农艺性状和种子性状是用不同的遗传模型, 在统计上属非等矩阵, 不能用传统的方法分析. 朱军^[17]发展了新的统计分析方法, 可以无偏估

算种子性状与农艺性状间遗传协方差分量。

采用 LUP 法^[3, 14, 15]或 AUP 法^[1, 5], 可以无偏预测种子性状的各项遗传效应值及其与环境的互作效应值, 并可进一步预测杂种优势的各项分量: 直接普通平均优势 [胚 $H_{MO} = (\frac{1}{2})^{n-1} \Delta_O$], 胚乳 $H_{MO} = (\frac{1}{2})^{n-2} \Delta_O$], 细胞质普通平均优势 ($H_{MC} = \frac{1}{2} \omega_C$), 母体普通平均优势 [$H_{MM} = (\frac{1}{2})^{n-2} \Delta_M$]; 直接互作平均优势 [胚 $H_{MOE} = (\frac{1}{2})^{n-1} \Delta_{OE}$, 胚乳 $H_{MOE} = (\frac{1}{2})^{n-2} \Delta_{OE}$], 细胞质互作平均优势 ($H_{MCE} = \frac{1}{2} \omega_{CE}$), 母体互作平均优势 [$H_{MME} = (\frac{1}{2})^{n-2} \Delta_{ME}$]; 超亲优势也可作相应的分解。

对于禾谷类作物, 胚乳性状可能同时受胚、胚乳、细胞质和母体植株核基因共同控制, 朱军^[6]进一步提出了包括这四套遗传效应的种子全模型。采用这些新的种子遗传模型, 我们已经对水稻^[18~24]、大麦^[25~28]和棉花^[29~31]等作物的种子品质性状开展了深入的遗传研究。

3 发育性状的遗传模型及分析方法

研究基因在特定时刻的表达及其对数量性状的影响, 是发育数量遗传学的一项重要研究内容。通常分析发育性状在 t 时刻的遗传变异性, 研究不同发育阶段的遗传。对于加性-显性条件遗传模型, t 时刻的表现型值 $P(t)$ 可以分解为: $P_{(t)} = \mu_{(t)} + E_{(t)} + A_{(t)} + D_{(t)} + AE_{(t)} + DE_{(t)} + \epsilon_{(t)}$ 。表现型方差也可作相应的分解: $V_{P(t)} = V_{A(t)} + V_{D(t)} + V_{AE(t)} + V_{DE(t)} + V_{\epsilon(t)}$ 。对 t 时刻遗传效应及其方差分量的分析, 可以揭示从初始期至 t 时刻 ($0 \rightarrow t$) 所累积的遗传变异。在发育遗传研究中, 常需要分析从 $(t-1) \rightarrow t$ 时间内基因表达的遗传效应。传统的方法是分析 $(t-1) \rightarrow t$ 时间内增加的表现型值 $P_{(t)} = P_{(t)} - P_{(t-1)}$ 。因为 $P_{(t)}$ 与 $P_{(t-1)}$ 是相关的, 分析其差值所获得的遗传效应值和方差分量, 并不能真正度量从 $(t-1) \rightarrow t$ 时间内基因表达的净遗传效应。

Zhu^[32]提出了适用于分析条件变量和条件方差的遗传模型和统计方法, 可研究特定时间段内基因表达效应的净遗传效应。对于加性-显性遗传模型, 给定 $t-1$ 时刻的表现型值 $P_{(t-1)}$, t 时刻的条件表现型值 $P_{(t|t-1)}$ (即 $P_{(t)} | P_{(t-1)}$) 是条件随机变量, 可以分解为: $P_{(t|t-1)} = \mu_{(t|t-1)} + E_{(t|t-1)} + A_{(t|t-1)} + D_{(t|t-1)} + AE_{(t|t-1)} + DE_{(t|t-1)} + \epsilon_{(t|t-1)}$ 。其条件表现型方差也可作相应的分解: $V_{P(t|t-1)} = V_{A(t|t-1)} + V_{D(t|t-1)} + V_{AE(t|t-1)} + V_{DE(t|t-1)} + V_{\epsilon(t|t-1)}$ 。采用朱军提出的方法^[32], 可以无偏估算各项条件遗传方差分量, 并可预测各项条件遗传效应。条件遗传效应及其方差与 $t-1$ 时刻的表现无关, 可度量从 $(t-1) \rightarrow t$ 这段时间内基因表达所产生的净遗传变异。

条件变量的分析方法已经应用于棉花成铃动态的发育遗传研究^[32~35]和水稻数量性状的基因定位^[36]。

4 动物遗传模型及分析方法

母体效应是影响动物数量性状遗传的重要因素。Griffing 双列杂交模型包括正反交效应, 但它是平均的母体和父体效应, 并不能分解这两项重要的遗传效应。Cockerham 和 Weir^[37]提出的生物模型 (Bio-model), 除加性、显性效应外, 还包括母体效应和父体效应。但是传统的方差分析方法无法分别估算母体效应和父体效应的方差分量。Zhu 和 Weir^[4]运用蒙特卡罗模拟证明, 采用混合线性模型的统计分析方法, 可以无偏估算各项方差分量、预测各项遗传效应值。动物的许多数量性状表现因性别而异。动物遗传学家提出过一些动物模型, 试图分析与性染色体 (XY 或 WZ) 连锁的基因效应, 其中较著名的有 Eisen 等^[38]提出的双列杂交遗传模型, 包括了加性、显性、性连锁和母体效应。由于当时没有合适的分析方法, 该模型一直未得到实际应用。在 Eisen 模型的基础上, Zhu 和 Weir^[5]提出了改良的性连锁模型及其相应的统计分析方法。在多环境下, 表现型值 (P) 可分解为: $P = \mu + E + A + D + L + M + AE + DE + LE + ME + \epsilon$, 其中 L 是性连锁效应, M 是母体效应, LE 是

性连锁 $\times$ 环境互作效应, ME 是母体 $\times$ 环境互作效应。蒙特卡罗模拟结果表明^[5], 采用 MINQUE(1)法可以无偏地估算各项方差分量 ($V_P = V_A + V_D + V_L + V_M + V_{AE} + V_{DE} + V_{LE} + V_{ME} + V_\epsilon$) 和协方差分量 ($C_P = C_A + C_D + C_L + C_M + C_{AE} + C_{DE} + C_{LE} + C_{ME} + C_\epsilon$); 采用 AUP 法预测各项遗传效应的效果优于 BLUP 法。Atchley 和 Zhu^[39]运用条件变量的分析方法^[32]及 Zhu 和 Weir^[5]的性连锁模型, 深入分析了小鼠整个生长过程中体重和尾长两个数量性状的发育遗传动态。

Zhu 和 Weir^[5]性连锁模型中的母体效应是细胞质基因效应和核基因效应的总和。如果不存在细胞质效应, 母体效应只包括核基因的效应, 可以进一步分解为母体加性效应和母体显性效应^[40], 表现型值(P)分解为: $P = \mu + E + E + A + D + L + Am + Dm + AE + DE + LE + Am + Dm + \epsilon$ 。朱军和段家龙^[40]的性连锁模型已被应用于家蚕茧质性状的遗传分析^[41]。

如果存在细胞质效应, 而不存在性连锁效应, 则可以采用 Zhu 和 Weir^[14]提出的动物幼畜遗传模型(同第2节介绍的二倍体种子模型)及其相应的统计分析方法, 分析幼畜的加性、显性效应, 母畜的细胞质效应、母畜核基因的母体加性、母体显性效应, 以及这些主效应与环境的互作效应分量。

5 数量性状基因定位的分析方法

作物产量、品质和抗逆性等重要的农艺性状大多为数量性状基因座位(QTL)所控制。国内外广泛采用的 QTL 分析方法(如区间作图法、复合区间作图法)只能分析简单的数量遗传模型(如加性、显性模型), 尚不能分析复杂的遗传现象及在不同时空下表达的基因效应, 如基因型与环境的互作、不同发育阶段的基因表达等。

朱军^[42,43]运用混合线性模型的分析原理, 提出了复杂数量性状基因定位的方法, 可以分析 QTL 复杂的遗传效应及 QTL $\times$ 环境互作效应。如果在多环境下实施遗传实验, 表现型值(P)可以分解为: $P = \mu + E + G + GE + \epsilon$ 。采用

AUP 法可以获得基因型效应值 G 及基因型 $\times$ 环境互作效应值 GE 的无偏预测, 然后可进一步计算 $P_{(G)} = \mu + G$ 和 $P_{GE} = \mu + EG + GE$ 的预测值。采用区间作图法或复合区间作图法, 分析 $P_{(G)}$ 值可以定位具有 QTL 主效应(加性主效应、显性主效应)的 QTL, 而分析 $P_{(GE)}$ 值则可定位具有 QTL $\times$ 环境互作效应(加性 $\times$ 环境互作效应、显性 $\times$ 环境互作效应)的 QTL。对于发育数量性状在 t 时刻的表现 ($P_t = \mu_t + E_t + G_t + GE_t + \epsilon_t$), 用 $P_{(G)(t)}$ 值和 $P_{(GE)(t)}$ 值作 QTL 定位, 可以分析初始时刻至 t 时刻($0 \rightarrow t$)的 QTL 主效应及其与环境互作; 如果用 $P_{(G)(t|t-1)}$ 和 $P_{(GE)(t|t-1)}$ 条件变量定位, 可以分析特定发育阶段($t-1 \rightarrow t$)的净 QTL 主效应及其与环境互作。

朱军^[42,43]还提出了基于混合模型的复合区间作图方法, 采用最大似然法可以无偏估算 QTL 的效应值。该方法把总的遗传效应(G)分解为固定的 QTL 效应(G_G)和随机的分子标记效应(G_M), 并可在模型中包括环境效应及环境互作效应: $P = \mu + G_Q + E + G_Q E + G_M + G_M E + \epsilon$, 其中群体均值(μ)和 QTL 主效应(G_Q)是固定效应; 环境效应(E)、QTL $\times$ 环境互作效应($G_Q E$)、分子标记效应(G_M)及其与环境的互作效应($G_M E$)、和剩余机误效应(ϵ)都是随机效应。采用最大似然法, 可以估算 QTL 的效应值。随机效应则可以采用混合线性模型的预测法无偏预测。由此, 可有效地直接分析 QTL 的遗传主效应以及 QTL $\times$ 环境互作效应。Wang 等^[44]开发了可以分析包括加性和加加上位性的各项遗传主效应及其与环境互作效应的计算机软件(QTLMapper Version 1.0), 适于分析 DH 和 RIL 群体。

我们发展的 QTL 定位新方法, 已经用于对水稻农艺性状^[45,46]和棉花农艺、纤维品质性状^[47]的基因定位。

参考文献:

- [1] 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(1): 32~44.
- [2] 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): 551~559.
- [3] 朱军. 遗传方差和协方差的混合模型估算方法[J]. 生

物数学学报, 1992, 7(1): 1~11.

[4] Zhu J, Weir B S. Mixed model approaches for diallel analysis based on a bio-model [J]. *Genetical Research*, 1996a, 68:233-240.

[5] Zhu J, Weir B S. Diallel analysis for sex-linked and maternal effects [J]. *Theor Appl Genet*, 1996b, 92(1):1-9.

[6] 朱 军. 遗传模型分析方法[M], 北京: 中国农业出版社. 1997.

[7] 吴吉祥, 朱 军, 季道藩, 等. 陆地棉产量性状的遗传及其与环境互作的分析[J]. 遗传, 1995, 17(5): 1~4.

[8] 吴吉祥, 朱 军, 许馥华, 等. 陆地棉 F₂ 纤维品质性状杂种优势的遗传分析[J]. 棉花学报, 1995, 7(4):217~222.

[9] Tang B, Jenkins J N, Watson C E, *et al.* Evaluation of genetic variances, heritabilities, and correlations for yield and fiber traits among cotton F₂ hybrid populations [J]. *Euphytica*, 1996, 91: 315-322.

[10] 沈圣泉, 朱 军. 籼梗杂种主要性状的遗传及其与环境互作效应[J]. 浙江农业大学学报, 1997, 23(2): 5217~222.

[11] Xu Z C, Zhu J. A new approach for predicting heterosis based on an additive, dominance and additive $\times$ additive model with environment interaction [J]. *Heredity*, 1999, 82(5):510-517.

[12] 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.

[13] 徐绍英, 闫新甫, 陈庆良, 等. 二棱大麦熟期性状的遗传研究[J]. 生物数学学报, 1998, 13(1):75~79.

[14] Zhu J, Weir B S. Analysis of cytoplasmic and maternal effects. I. a genetic model for diploid plant seeds and animals [J]. *Theor Appl Genet*, 1994a, 89:153-159.

[15] Zhu J, Weir B S. Analysis of cytoplasmic and maternal effects. II. genetic models for triploid endosperms [J]. *Theor Appl Genet*, 1994b, 89:160-166.

[16] 朱 军. 包括基因型 $\times$ 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):56~68.

[17] 朱 军. 不同设计矩阵成对性状协方差的混合模型估算方法[J]. 生物数学学报, 1993b, 8(3):24~30.

[18] 石春海, 朱 军. 稻米营养品质种子效应和母体效应的遗传分析[J]. 遗传学报, 1995, 22(5): 372~379.

[19] 石春海, 朱 军. 籼稻稻米外观品质的细胞质、母体和胚乳遗传效应分析[J]. 生物数学学报, 1996, 11(1): 73~81.

[20] 石春海, 何慈信, 朱 军. 稻米碾磨品质性状遗传主效应及其与环境互作的遗传分析[J]. 遗传学报, 1998, 25(1):46~53.

[21] Shi C H, Xue J M, Yu Y G, *et al.* Analysis of genetic effects for nutrient quality traits in indica rice [J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 92(8):1099-1102.

[22] Shi C H, Zhu J, Zang R C, *et al.* Genetic and heterosis analysis for cooking quality traits of indica rice in different environments [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 95: 294-300.

[23] Shi C, Zhu J. Analysis of seed and maternal genetic effects for nutritive quality traits of grain in indica rice [J]. *Seed Science and Technique*, 1998, 26(2): 481-488.

[24] 陈建国, 朱 军. 籼梗杂交稻米外观品质性状的遗传及基因型 $\times$ 环境互作效应的研究[J]. 中国农业科学, 1998, 31(4): 1~7.

[25] 徐绍英, 闫新甫, 朱 军, 等. 啤酒大麦糖化力及其有关酿造品状的胚和胚乳遗传效应分析[J]. 作物学报, 1999, 25(1): 25~31.

[26] 闫新甫, 徐绍英, 李卫芬, 等. 二棱大麦七种必需氨基酸含量的种子和母体遗传效应分析[J]. 中国农业科学, 1997, 30(2):34~41.

[27] Yan X F, Zhu J, Xu S Y, *et al.* Genetic effects of embryo and endosperm for four malting quality traits of barley [J]. *Euphytica*, 1999, 106: 27-34

[28] Yan X F, Xu S Y, Xu Y H, *et al.* Genetic investigation of contributions of embryo and endosperm genes to malt kolbach index, alpha-amylase activity and wort nitrogen content in barley [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 96(5): 709-715.

[29] 王国建, 朱 军, 臧荣春, 等. 陆地棉种子品质性状与棉花产量性状的遗传相关性分析[J]. 棉花学报, 1996, 8(6): 295~300.

[30] 吴吉祥, 王国建, 朱 军, 等. 陆地棉种子性状的直接效应和母体效应的遗传分析[J]. 作物学报, 1995, 21(6): 659~664.

[31] 朱 军, 王国建, 臧荣春. 陆地棉种仁品质性状基因效应及其与环境的互作效应的遗传分析[J]. 生物数学学报, 1997, 12(2): 111~120.

[32] Zhu J. Analysis of conditional effects and variance components in developmental genetics [J]. *Genetics*, 1995, 141(4):1633-1639.

[33] 陈柏清, 陈青, 吴吉祥. 陆地棉不同铃期和不同铃位单铃重杂种优势遗传研究[J]. 棉花学报, 1998, 10(4): 199~204.

[34] 陈 青, 朱 军, 吴吉祥. 陆地棉(*Gossypium hirsutum* L.) 不同铃期单株成铃数和籽棉产量的遗传动态分析[J]. 浙江农业大学学报, 1999, 25(2): 155~160.

[35] 朱 军, 季道藩, 许馥华. 陆地棉不同果枝节位开花和成铃遗传效应的分析[J]. 棉花学报, 1993, 5(1): 25~32.

[36] Yan J Q, Zhu J, He C X, *et al.* Molecular dissection of developmental behavior of plant height in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Genetics*, 1998a, 150: 1257-1265.

[37] Cockerham C C, Weir B S. Quadratic analysis of reciprocal crosses [J]. *Biometrics*, 1977, 33: 187-203.

- [38] Eisen E J, Bohren B B, McKean H E. Sex-linked and maternal effects in the diallel cross [J]. *Aust J Biol Sci*, 1966, 19: 1061-1071.
- [39] Atchley W R, Zhu J. Developmental quantitative genetics, conditional epigenetic variability and growth in mice [J]. *Genetics*, 1997, 147: 765-776.
- [40] 朱军, 段家龙. 性连锁和母体效应的遗传模型与分析方法[J]. *生物数学学报*, 1994, 9(4): 1~9.
- [41] 段家龙, 朱军. 家蚕茧质性状的基因效应分析[J]. *生物数学学报*, 1994, 9(4): 10~17.
- [42] 朱军. 复杂数量性状基因定位的混合模型方法[A]. 王连铮, 戴景瑞, 全国作物育种学术讨论会论文集[C]. 北京: 中国农业科技出版社, 1998. 19~20.
- [43] 朱军. 运用混合线性模型定位复杂数量性状基因的方法[J]. *浙江大学学报(自然科学版)*, 1999, 33(3): 327~335.
- [44] Wang D L, Zhu J, Li Z K, *et al.* Mapping QTLs with epistatic effects and QTL environment interactions by mixed linear model approaches [J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 1255-1264.
- [45] Yan J Q, Zhu J, He C X, *et al.* Quantitative trait loci analysis for developmental behavior of tiller number in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 1998b, 97: 267-274.
- [46] Yan J Q, Zhu J, He C X, *et al.* Molecular marker-assisted dissection of genotype by environment interaction for plant type traits in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Crop Science*, 1999, 39(2): 538-544.
- [47] Shappley Z W, Johnie N, Zhu J, *et al.* Quantitative trait loci associated with agronomic and fiber traits of upland cotton [J]. *J Cotton Science*, 1998, 2(4): 153-163.

(责任编辑 杜玲玲)