

三个大豆杂交组合中五个农艺性状 基因效应的遗传分析

研究报告

周丰锁

(黑龙江省农业科学院合江农业科学研究所)

有效育种程序的选择主要依靠基因作用的性质和大小,特别象产量这种数量性状,因此了解其遗传模型是必要的。基因效应的估值有助于了解群体的遗传潜力,对于可能得到的估算基因效应的各种家系类型的任何组合,可以设计出成套的尺度检验。

Cavalli (1952) 提出的检验加性-显性模型中世代均数间期望关系的联合尺度检验有二点超过其它一级统计量方法: 首先, 由于一般不知道准确的世代均数, 而对它们和期望值给予适当的权; 其次, 所使用的资料既不受单一世代的限制, 也不受任何其他方面的限制。Mather 和 Jinks^[3] 举例说明了这种方法可以把整个尺度检验综合成一体, 但并没有明确指出这种计算方法的一般统计学特性, 也没有指明把较为复杂的遗传模型普遍化的可能性。

Jinks 和 Jones (1958) 设计的六参数程序不仅提供了测定材料上位性的方法, 而且能度量 m 、 $[d]$ 、 $[h]$ 、 $[i]$ 、 $[j]$ 和 $[l]$ 等六参数的大小, 一旦互作参数中任何一个不显著, 还可以利用五参数程序进行模型检验, 同时给出其余参数更有价值的估计量。

Rowe 和 Alexander^[4] 采用以世代均数标准误差的倒数为权的加权最小二乘法, 按三参数联合尺度检验估计遗传参数, 并对任一组合的世代均数和包括上位性的遗传模型提出了把这种方法普遍化的原则。采用加权的理由是由于不是所有估计的遗传信息都具有同样的精确度, 凡能完成加权多元线性回归分析的任何语言程序的电子计算机都可以容易地求出所要求的解。

本文利用 Rowe 和 Alexander 的程序分析了 3 个大豆杂交组合 6 种群体的 5 个农艺性状的基因效应。

材料和方法

试验以宝交 77-299 × 黑河 104 (组合 1)、合丰 22 号 × 设交 76-5184 (组合 2) 和合丰 22 号 × 黑河 54 (组合 3) 的双亲、 F_1 、 F_2 、 $B_1(F_1 \times P_1)$ 和 $B_2(F_1 \times P_2)$ 等 6 种群体为材料。亲本以及组合的农艺性状差异较大, 对于所研究的性状各具优缺点。1980 年采用三次重复的完全随机区组设计种植 6 种群体。供试材料均正常成熟, 分别从各重复的每种群体取有竞争能力的植株为样本: 亲本和 F_1 、 B_1 和 B_2 以及 F_2 各为 10 株、20 株和 40 株。

使用的公式及统计程序如下:

1. 定义下列矩阵(以三参数模型为例):

$$N = \begin{bmatrix} n(P_1) & & & & & \\ & n(B_1) & & & & \\ & & n(F_1) & & & \\ & & & n(F_2) & & \\ & & & & n(B_2) & \\ 0 & & & & & n(P_2) \end{bmatrix}, \quad V = \begin{bmatrix} V(P_1) & & & & & \\ & V(B_1) & & & & \\ & & V(F_1) & & & \\ & & & V(F_2) & & \\ & & & & V(B_2) & \\ 0 & & & & & V(P_2) \end{bmatrix},$$

$$Y = \begin{bmatrix} \bar{P}_1 \\ \bar{B}_1 \\ \bar{E}_1 \\ \bar{F}_2 \\ \bar{B}_2 \\ \bar{P}_2 \end{bmatrix}, \quad C = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 1 & 0.5 & 0.5 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0.5 \\ 1 & -0.5 & 0.5 \\ 1 & -1 & 0 \end{bmatrix},$$

$$M = \begin{bmatrix} m \\ [d] \\ [h] \end{bmatrix}$$

其中,

N = 样本含量矩阵, V = 样本方差矩阵,
 Y = 世代均数列向量, C = 遗传模型矩阵,
 M = 最小二乘法待估的遗传参数矩阵。

2. 加权最小二乘法的遗传参数正规方程

$$(C'NV^{-1}C)M = C'NV^{-1}Y$$

用 Doolittle 法求解, 则遗传参数估计量

$$\hat{M} = (C'NV^{-1}C)^{-1}(C'NV^{-1}Y)$$

式中上角标“,”表示转置矩阵,“-1”表示逆矩阵。

3. 求世代均数的期望值 \hat{Y}

$$\hat{Y} = C\hat{M}$$

4. 遗传模型检验—— χ^2 检验

$$\chi^2_{(k-p)} = (Y - \hat{Y})'(NV^{-1})(Y - \hat{Y})$$

式中 k = 世代均数数目, p = 待估的遗传参数个数, $k - p$ = 自由度, χ^2 值 = 加权回归分析中剩余误差的平方和。

5. 估算遗传参数估值的方差

$V_{\hat{m}}$, $V_{[d]}$ 和 $V_{[h]}$ 等于 $(C'NV^{-1}C)^{-1}$ 对角线元素和 $\chi^2/(k-p)$ 的乘积, 则

$$S\hat{m} = \sqrt{V_{\hat{m}}}, S[\hat{d}] = \sqrt{V_{[d]}}, S[\hat{h}] = \sqrt{V_{[h]}}$$

6. 遗传参数的显著性检验—— t 检验

在零假设下, t 值为 ($df = k - p$)

$$t\hat{m} = \hat{m}/S\hat{m}, t[\hat{d}] = [\hat{d}]/S[\hat{d}],$$

$$t[\hat{h}] = [\hat{h}]/S[\hat{h}]$$

结 果

(一) 三参数模型

1. 模型适合度检验 三参数模型适合度检验的基因效应和 χ^2 值结果(表 1) 说明组合 2 的 5 个性状、组合 1 的 4 个性状(除株高外)和

表 1 三个大豆杂交组合中五个性状的基因效应和加性-显性模型适合度检验的 χ^2 估值

项目	株 高	主茎节数	单株荚数	单株粒数	单株粒重
组合 1 (宝交 77-299 × 黑河 104)					
m	92.4 ± 4.32***	19.1 ± 2.15***	109.2 ± 10.34***	232.4 ± 19.28***	53.3 ± 6.42***
$[d]$	6.2 ± 0.98***	0.7 ± 0.29*	-8.0 ± 0.72***	-14.7 ± 1.85***	-4.8 ± 0.71***
$[h]$	4.7 ± 0.91**	1.1 ± 0.38**	4.8 ± 0.88***	3.9 ± 0.54***	-1.1 ± 0.39**
$\chi^2_{(5)}$	5.7	9.9*	21.9***	33.0***	78.6***
组合 2 (合丰 22 号 × 设交 76-5184)					
m	93.4 ± 5.16***	18.8 ± 1.60***	116.9 ± 12.41***	284.9 ± 9.22***	51.9 ± 4.82***
$[d]$	6.4 ± 0.85***	0.5 ± 0.29	22.1 ± 0.66***	37.2 ± 1.72***	11.1 ± 6.83***
$[h]$	-11.2 ± 1.09***	2.0 ± 0.86**	28.8 ± 1.04***	-148.9 ± 21.66***	-7.9 ± 1.03***
$\chi^2_{(5)}$	26.3***	14.8**	8.9*	27.8***	49.7***
组合 3 (合丰 22 号 × 黑河 54)					
m	80.1 ± 0.65***	18.9 ± 1.89***	101.4 ± 8.15***	220.4 ± 11.26***	50.5 ± 8.81***
$[d]$	14.3 ± 1.14***	1.8 ± 0.09***	26.2 ± 0.93***	13.3 ± 1.08***	12.4 ± 0.99***
$[h]$	-9.4 ± 0.98***	-20.3 ± 11.94*	15.9 ± 1.93***	30.4 ± 2.51***	21.9 ± 1.11***
$\chi^2_{(5)}$	6.8	5.1	23.9***	34.3***	56.7***

* $P = 0.05-0.01$; ** $P = 0.01-0.001$; *** $P < 0.001$ 。

组合 3 的 3 个性状(除株高和主茎节数外)的数据与加性-显性模型不吻合, 表明存在上位性效应。组合 1 的株高和组合 3 的株高与主茎节数与模型相吻合, 表明只受加性和显性效应控制着。

2. 基因效应 除组合 2 的主茎节数外, 3 个组合其余性状的参数 $[d]$ 均达高度显著水

准以上, 同样参数 $[h]$ 的估值也在显著水准以上。

(二) 六参数模型

按六参数程序获得的结果(表 2)和三参数检验完全一致。即组合 1 株高和组合 3 株高及主茎节数的 $[i]$ 、 $[j]$ 与 $[l]$ 不显著, 证实了这

表2 三个大豆杂交组合中五个农艺性状的六参数估值

项目	株高	主茎节数	单株荚数	单株粒数	单株粒重
组合1 (宝交77-299 × 黑河104)					
<i>m</i>	92.1±7.97***	18.9±4.72***	108.4±11.71***	230.8±24.51***	52.8±10.60***
[<i>d</i>]	7.3±1.23***	0.5±0.25*	-8.8±1.74***	-15.3±2.79***	-5.4±1.43**
[<i>h</i>]	3.1±1.95***	1.3±0.53**	4.6±1.69**	2.3±0.67***	-0.7±0.28**
[<i>i</i>]	-8.5±7.87	0.2±4.66	-8.5±1.21***	-8.9±2.44	-10.8±1.05***
[<i>j</i>]	6.0±5.37	-0.4±0.29	-24.6±7.97***	-59.2±20.88***	-8.0±8.49
[<i>l</i>]	-15.7±12.19	-1.2±0.74***	-2.4±1.56	18.5±4.11***	8.2±1.81***
组合2 (合丰22号 × 设交76-5184)					
<i>m</i>	93.5±9.31***	18.5±4.60***	116.0±15.22***	292.7±16.86***	51.5±9.90***
[<i>d</i>]	6.1±1.08***	0.1±0.38	21.8±1.99***	44.5±2.32***	10.5±1.26***
[<i>h</i>]	-17.2±2.19***	3.1±1.08**	29.0±3.14***	-151.6±31.17***	-7.0±2.26***
[<i>i</i>]	-6.6±2.95*	1.2±4.56	-2.2±1.39	-87.4±15.69***	-9.2±1.82***
[<i>j</i>]	2.9±5.49	0.9±0.27**	-5.4±0.69***	3.6±0.94**	0.2±0.29
[<i>l</i>]	12.9±3.25***	-1.3±6.52	-35.6±18.33*	44.4±22.66**	7.2±1.34***
组合3 (合丰22号 × 黑河54)					
<i>m</i>	79.9±12.14***	19.7±4.88***	103.5±11.04***	229.5±26.33***	49.0±12.24***
[<i>d</i>]	19.7±1.13***	23.0±0.61**	28.1±2.02***	15.5±3.18***	12.0±1.81***
[<i>h</i>]	-14.7±2.37***	-19.7±11.20*	14.3±2.69***	28.7±5.15***	22.5±3.18***
[<i>i</i>]	-17.0±10.22	-2.6±4.84	-2.0±1.09	9.8±2.11***	-4.4±0.81***
[<i>j</i>]	-3.2±5.31	-1.5±2.64	23.0±7.65**	52.3±13.87**	-4.2±7.57
[<i>l</i>]	5.0±3.53	-2.5±6.65	-5.4±1.15***	28.0±3.19***	22.1±8.55***

* $P = 0.05 - 0.01$; ** $P = 0.01 - 0.001$; *** $P < 0.001$

表3 三个大豆杂交组合六参数和五参数单株粒重基因效应的估值

项目	六参数模型	五参数模型	项目	六参数模型	五参数模型	项目	六参数模型	五参数模型
组合1 (宝交77-299 × 黑河104)			组合2 (合丰22号 × 设交76-5184)			组合3 (合丰22号 × 黑河54)		
<i>m</i>	52.8±10.60	53.4±9.29	<i>m</i>	51.5±9.90	51.8±8.41	<i>m</i>	49.0±13.24	50.2±13.00
[<i>d</i>]	-5.4±1.43	-5.1±1.38	[<i>d</i>]	10.5±1.26	11.7±1.08	[<i>d</i>]	12.0±1.81	12.9±1.44
[<i>h</i>]	-0.7±0.28	-1.1±0.22	[<i>h</i>]	-7.0±2.26	-6.5±2.14	[<i>h</i>]	-22.5±3.08	-21.5±2.89
[<i>i</i>]	-10.6±1.05	11.7±0.98	[<i>i</i>]	-9.2±1.82	-10.1±1.52	[<i>i</i>]	-4.4±1.31	-3.9±1.09
[<i>j</i>]	-8.0±8.49	—	[<i>j</i>]	0.2±0.29	—	[<i>j</i>]	-4.3±7.17	—
[<i>l</i>]	8.2±1.81	11.7±0.98	[<i>l</i>]	7.2±1.34	6.8±1.10	[<i>l</i>]	22.1±18.15	22.7±17.03
$\chi^2_{(1)}$		3.02	$\chi^2_{(1)}$		3.09	$\chi^2_{(1)}$		2.91

几个性状符合加性-显性模型。然而3个组合的其余性状中都有1个,或者2、3个互作参数达显著水准。从六参数程序得到的 m_1 [*d*] 和 [*h*] 的估值与高的标准误有关。

参数 [*l*] 在3个组合中(除组合1的单株荚数和组合2的主茎节数外,在此不等符合三参数模型的性状)分别达显著水准以上。各组合的单株荚数、单株粒数和组合2的主茎节数

的 [*j*] 呈显著水准。分量 [*i*] 对各组合的单株粒重,组合1的单株荚数,组合2的株高及单株粒数和组合3的单株粒数呈显著水准。

(三) 五参数模型

由于株高和单株粒重的互作参数在每个组合中都不显著,前面的分析表明株高在2个组合中不存在上位性效应,因而仅对单株产量进行了五参数模型检验。结果表明,这种程序适合

该性状(表3)。同时由于五参数获得的相应估值的标准误相对小些,所以其精确度略有增加。

讨 论

本研究结果表明,对于适合加性-显性模型的性状,三参数检验比六参数方法提供较好的估值,这是因为这种估值是在假定不存在上位性和有较小标准误的前提下获得的。而其余性状的参数 m 、 $[d]$ 和 $[h]$ 估值由基因非加性和显性效应引起一定的偏差。

在不符合模型性状的上位性效应中,加性 \times 显性互作 $[l]$ 是主要分量(除组合2主茎节数和组合1单株荚数)。加性 \times 加性互作 $[i]$ 对于组合2的株高、组合1的单株荚数、组合2与组合3的单株粒数和3个组合的单株粒重是一个较大的上位性分量,而显性 \times 显性互作 $[j]$ 对组合1的主茎节数、组合2的株高和3个组合的单株粒重却是一个较小的上位性分量。

除组合2的主茎节数外,3个组合其余性状的 $[d]$ 值均显著,表明加性效应对大多数性状的遗传起主要作用,而 $[d]$ 的符号取决于双亲值,如以高值亲本为 P_1 ,则 $[d]$ 为“+”,反之则为“-”。 $[h]$ 值在所有性状中均达显著水准,说明显性效应在杂种早期世代也是极重要的。

有的 $[h]$ 大于 $[d]$,使 $\bar{F}_1 > \bar{P}_1$,因而这些性状呈现杂种优势。同样显性效应的重要性也表现在数值和符号上。

单株产量的参数 $[i]$ 和 $[l]$ 高度显著,而 $[j]$ 不显著,表明该性状主要受上位性分量 $[i]$ 和 $[l]$ 控制。并且五参数程序估算表明模型适宜,则可以认为三基因互作或其他类似的复杂因子并不能对本研究的单株产量的世代均数间差异发挥显著作用,因而可用加性、显性和双基因互作加以解释。

本研究说明应用 Rowe 和 Alexander 程序分析基因效应可以提供不同类型的遗传信息。但应该注意,由于基因型与环境互作影响着基因效应的估算,因而同时进行基因型-环境互作分析以增加了解认识基因效应的可靠性,进一步研究在育种实际中的应用也是更重要的一个方面。

参 考 文 献

- [1] Mather, K.: 1949. *Biometrical Genetics* (1st Ed.), Methue London.
- [2] Mather, K. and J. L. Jinks: 1971. *ibid.*, (2nd Ed.), Chapman and Hall, London.
- [3] ———: 1977. *Introduction to Biometrical Genetics* (1st Ed.), Chapman and Hall, London.
- [4] Rowe, K. E. and W. L. Alexander: 1980. *Crop Sci.*, 20: 1.



第一次内科遗传学术会议在海口举行

春光无限好,海南春来早。1984年3月13—17日,中国遗传学会第一次内科(临床)遗传学学术交流会在广东省海口市举行。到会代表60名,列席代表29名,来自全国27个省、市、自治区。中国遗传学会副理事长吴旻教授亲临大会,介绍了第15届国际遗传学大会及中美人类遗传研讨会概况,并就此做了学术报告。全国内科遗传协作组组长伍汉文教授作了“临床遗传学的回顾与展望”、副组长邱维勤医师作了“内科领域中若干遗传学进展”的专题报告。

这次会议是对我国近几年来内科遗传学研究成果的一次检阅。大会共收到学术论文64篇,综述7篇,大会宣读6篇,分组交流33篇。内容涉及血液病、糖尿病、肾脏病、克汀病、G-6PD缺乏症、Addison病、Holt-Oram综合征、肿瘤、染色体疾病等几十种遗传性疾病。有些论文具有较高水平。会上,还成立了内分泌遗传协作组。

(李绍武)