

美国玉米育种的试验设计与遗传分析方法

张喜华*

史振声

(辽宁农科院玉米所, 沈阳 110161)

(沈阳农业大学农学系)

玉米育种与其他作物育种一样,其表现型除了受基因型作用外,受自然环境干扰很大。这些环境有的是可人为控制的:如通过灌溉可增加水份和温度;施肥料增加植物营养;利用杀虫剂、除草剂和耕作方法减少病虫害。但是,象天气情况、降雨、高温、冷害和无霜期长短这些自然环境是无法控制的(Hallauef等,1988)。

因此,育种者在长期的育种进程中,采取一系列的试验设计和随机区组的过程,在复杂的自然环境中估算遗传变量的组成,探讨将外界环境和基因型的相关关系降低到最小程度的方法,寻求由基因型作用的最大比例和限度。

我国的很多玉米育种者,在育种实践中比较注重产量有关性状的分析,着重点放在选育优良品种,对所选育出的自交系很少进行遗传分析。

笔者于1994年到美国依阿华州立大学农学系,在著名的育种和遗传学家 A. R. Hallauer 教授指导下进行合作研究。美国的玉米育种,不管是种子公司还是大学,对所发放的自交系的遗传背景研究得十分清晰。使所选育出的优良自交系和杂交种经久不衰,得到事半功倍的效果。现根据工作内容和有关参考资料,将美国在玉米育种中应用较多的设计和遗传分析方法做一总结和简单介绍,希望能对我国的玉米育种工作有所启迪和帮助。

1 两亲本后代法(Biparental progeny)

这是最简单的遗传分析方法。最早是由

Mather(1941)提出的。它是在一个群体中随机选择成对植株进行杂交,对其后代进行测量计算,用 F 测验法测定杂交组合间的差异是否大于组合内的差异,从而确定该群体是否有遗传差异存在。如果选择 N 个植株个体,将会有 N/2 的杂交组合,估算方法见表 1:

表 1 两亲本后代的变量分析

来源	自由度	均方	期望均方
杂交间	$(n/2)-1$	M_2	$\sigma_e^2 + k\sigma_g^2$
杂交内	$(n/2)(k-1)$	M_1	σ_e^2
总和	$(nk/2)-1$		

注: n 代表亲本数

k 代表每个组合的植株数

此表来源: Hallauer 等(1988)

如果试验设有重复,估算方法见表 2:

表 2 设有重复的两亲本后代的变量分析

来源	自由度	均方	期望均方
重复	$r-1$		
杂交间	$(n/2)-1$	M_2	$\sigma_e^2 + \sigma_g^2 + rk\sigma_g^2$
机误	$(r-1)[(n/2)-1]$	M_2	$\sigma_e^2 + k\sigma_g^2$
总和	$r(n/2)-1$		
杂交内	$r(n/2)(k-1)$	M_1	σ_e^2

注: r, n 和 k 分别代表重复数,亲本数和株数。

源于 Hallauer 等(1988)

σ_e^2 是杂交组合内的两亲本后代平均变量。它包括遗传变量 σ_g^2 和环境变量 σ_e^2 , σ_g^2 是试验小区变量,可通过试验机误均方(M_2)而进行估算。杂交间变量 σ_g^2 可通过下式计算

* 1994 年 1 月至 1995 年 1 月在美国依阿华州立大学农学系玉米育种组做访问学者(Visiting scientist)。

$\sigma_e^2 = \frac{M_2 - M_1}{rk}$, 而且 $\sigma_e^2 = \frac{1}{2} \sigma_A^2 + \frac{1}{4} \sigma_D^2$; $\sigma_D^2 = \frac{M_2 - M_1}{K}$; 加性遗传变量 $\sigma_A^2 = \frac{2(M_2 - M_1)}{rk}$; 其遗传力 $h^2 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_e^2/rk + \sigma_D^2/r + \sigma_e^2}$ 。并可通过下式计算同群体内的遗传相关 $r = \sigma_e^2/\sigma_A^2 + \sigma_D^2$ 。

但是这种设计方法只能估算在一个群体内是否有显著的遗传变化,不能计算其遗传变化的类型。

2 双列杂交 (Diallel)

双列杂交设计在玉米和其他植物品种中的应用,比其他任何一种设计类型都要广泛 (Hallauer 等, 1988)。在双列杂交设计中估算的遗传材料即包括来自于群体的随机个体,又包括所有个体杂交的后代 (Walter R, Fehr 1993)。我国的很多育种者也大都利用这一类型进行杂交设计和对某些性状进行估算,其遗传分析方法见表 3, 试验机误变量 (σ^2) 包含小区的机误变量 (σ_D^2) 和小区内个体间变量 (σ_e^2)。因此试验机误变量 $\sigma^2 = \frac{\sigma_e^2}{k} + \sigma_D^2$, k 是每个小区的株数。而区内变量 σ_e^2 由植株间环境变量 (σ_{we}^2) 和遗传变量 (σ_{ge}^2) 组成。特殊配合力变量 $\sigma_i^2 = \frac{M_{22} - M_1}{r}$ 。一般配合力变量 $\sigma_e^2 = \frac{1}{r(n-2)} (M_{21} - M_{22})$ 。

表 3 双列杂交的变量分析

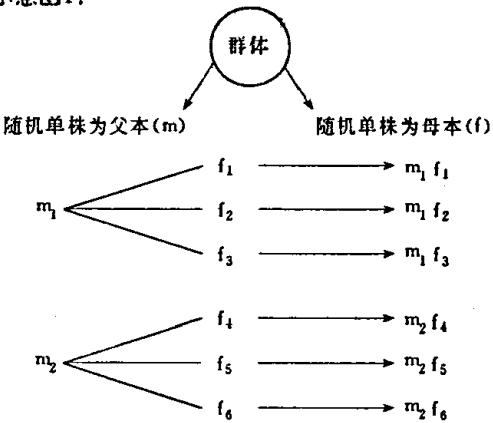
来源	自由度	均方	期望均方
重复	$r-1$	M_1	
杂交间	$(n(n-2)/2)-1$	M_2	$\sigma^2 + r\sigma_e^2$
一般配合力	$n-1$	M_{21}	$\sigma^2 + r\sigma_e^2 + r(n-2)\sigma_i^2$
特殊配合力	$n(n-3)/2$	M_{22}	$\sigma^2 + r\sigma_e^2$
机 误	$(r-1)\{(n(n-1)/2)-1\}$	M_1	σ^2

r 和 n 分别代表重复数和亲本数
此表来源: Hallaure 等, (1988)

3 设计 I (Nested Design)

设计 I 是除了双列杂交外用的较多的一种杂交设计。它产生后代和变量分析的过程与其他设计方法完全不同。因为它是成套 (Nested) 杂交设计, 而不是一个杂交分类设

计。因此它较适合于一个群体的遗传变量组成的估算。在一个群体中随机选择单株作为父本, 与同群体内的其他植株 (母本) 杂交, 因此杂交组台数等于父本乘以母本数, 如有 10 个父本植株与 5 个母本植株杂交, 将有 50 个杂交组合 (Walter, 1993), 如示意图 1, 遗传示意图 1:



分析方法见表 4。

表 4 一个环境下的杂交设计 I 的变量分析

来源	自由度	均方	期望均方	相关协方差
重复	$r-1$			
父本	$m-1$	M_3	$\sigma^2 + r\sigma_f^2/m + r\sigma_{mf}^2$	$\sigma^2 + r(COVFS - COVHS) + r(COVHS)$
组合	$m(f-1)$	M_2	$\sigma^2 + r\sigma_f^2/m$	$\sigma^2 + r(COVFS - COVHS)$
机误	$(r-1)(m(f-1))$	M_1	σ^2	σ^2
总和	$rmf-1$			

注: r, m, f 分别代表重复数、父本数、母本数, $COVFS, COVHS$ 分别代表全家系和半家系协方差
此表源于: Hallauer 和 Miranda, (1988)

其中试验机误 (σ^2) = $[\sigma_{we}^2 + (\sigma_{ge}^2 - COVFS)]/k + \sigma_D^2$; 而 k 为小区内植株数; σ_D^2 为试验小区机误; σ_{we}^2 为小区内环境变量; σ_{ge}^2 为基因型变量; $\sigma_{ge}^2 - COVFS = \frac{1}{2} \sigma_A^2 + 3/4 \sigma_D^2$ 。杂交组合的变量 (σ_f^2/m) = $\frac{M_2 - M_1}{r}$; 父本的变量 (σ_m^2) = $\frac{M_3 - M_2}{rf}$; 加性遗传变量 $\sigma_A^2 = 4\sigma_m^2$; 基因型变量 $\sigma_G^2 = 4\sigma_f^2/m$; 显性遗传变量 $\sigma_D^2 = 4(\sigma_f^2/m - \sigma_m^2)$; 半家系协方差 $COVHS = \frac{1}{4} \sigma_A^2$; 全家系协方差 $COVFS = \frac{1}{2} \sigma_A^2 + \frac{1}{4} \sigma_D^2$ 。试验材料的显性

平均水平 $\bar{d} = \sqrt{\frac{2(\sigma_f^2/m - \sigma_m^2)}{\sigma_m^2}}$; 半家系的遗传

力 $h_{HS}^2 = \frac{\sigma_m^2}{\sigma^2/rf + \sigma_f^2/m + \sigma_m^2}$

4 设计 I (Design I)

设计 I 与双列杂交的共同点就是要求父本与母本数相等, 所得到的遗传资料也相似。但双列杂交中是相同的亲本被用来作为父本和母本。而设计 I 是用不同的亲本作为父本和母本其亲本来源可以是群体, 也可以是稳

定的自交系, 如示意图 2。
示意图 2:

母本 Females	父本 Males			
	1	2	3	4
5	X15	X25	X35	X45
6	X16	X26	X36	X46
7	X17	X27	X37	X47
8	X18	X28	X38	X48

遗传变量分析见表 5。

表 5 一个环境下杂交设计 I 的变量分析

来 源	自由度	均 方	期望均方	相关协方差
重 复	$r-1$			
父 本	$m-1$	M_4	$\sigma^2 + r\sigma_m^2 + rf\sigma_f^2$	$\sigma^2 + r(\text{COVFS} - \text{COVHS}_f - \text{COVHS}_m) + rf\text{COVHS}_m$
母 本	$f-1$	M_3	$\sigma^2 + r\sigma_m^2 + rm\sigma_f^2$	$\sigma^2 + r(\text{COVFS} - \text{COVHS}_f - \text{COVHS}_m) + rm\text{COVHS}_f$
组 合	$(m-1)(f-1)$	M_2	$\sigma^2 + r\sigma_m^2$	$\sigma^2 + r(\text{COVFS} - \text{COVHS}_f - \text{COVHS}_m)$
机 误	$(r-1)(mf-1)$	M_1	σ^2	σ^2
总 和	$rmf-1$			

注: r, m, f 分别代表重复数、父本数、母本数。COVFS 和 COVHS 分别代表全家系和半家系协方差。此表来源: Walter (1993)。

试验机误变量 $\sigma^2 = [\sigma_{\omega}^2 + (\sigma_G^2 - \text{COVFS})]/k + c_p^2$, 其中 σ_G^2 是总的遗传变量, σ_p^2 是小区机误变量, K 是每个小区测量的植株数 (Hallauer and Miranda, 1988)。父本遗传变量 σ_m^2 或父本半家系协方差 $\text{COVFS}_m = (M_4 - M_2)/rf$; 母本遗传变量 σ_f^2 或母本半家系协方差 $\text{COVHS}_f = (M_3 - M_2)/rm$; 杂交组合的遗传变量 $\sigma_{mf}^2 = (M_2 - M_1)/r$ 。如果亲本来自于群体 (So) 植株, 父本加性遗传变量 $\sigma_{A_m}^2 = 4\sigma_m^2 = 4\text{COVFS}_m$ 。母本加性遗传变量 $\sigma_{A_f}^2 = 4\sigma_f^2 = 4\text{COVHS}_f$ 。显性遗传变量 $\sigma_D^2 = 4\sigma_{mf}^2$ 。当亲本来自于自交系 (S_{7-9}) 时, $\sigma_{A_m}^2 = 2\sigma_m^2$, $\sigma_{A_f}^2 = 2\sigma_f^2$, $\sigma_D^2 = \sigma_{mf}^2$ 。其父本遗传力 $h_{HSm}^2 = \frac{\sigma_m^2}{\sigma^2/rf + \sigma_{mf}^2/f + \sigma_m^2}$; 母本遗传力 $h_{HSf}^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma^2/rf + \sigma_{mf}^2/m + \sigma_f^2}$

5 设计 II (Design II)

设计 II 是利用 F_2 群体与两个自交系亲本同时回交。估算加性遗传变量 (σ_A^2), 显性遗传变量 (σ_D^2) 和显性平均水平 ($\bar{d}$)。通过显性平均水平的估算预测群体的连锁平衡, 如示意图 3, 其遗传变量分析见表 6。

示意图 3:

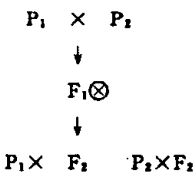


表 6 一个环境下杂交设计 II 的变量分析

来 源	自由度	均 方	期望均方
重 复	$r-1$		
亲 本	1		
父 本	$m-1$	M_3	$\sigma^2 + 2r\sigma_m^2$
父 × 亲	$m-1$	M_2	$\sigma^2 + r\sigma_{mp}^2$
机 误	$(r-1)(2m-1)$	M_1	σ^2
总 和	$2mr-1$		

注: r 为重复数, m 为父本株数
此表源于 Hallauer 等, (1988)。

父本遗传变量 $\sigma_m^2 = (M_3 - M_1)/2r$ 。回交组合变量 $\sigma_{mp}^2 = (M_2 - M_1)/r$ 。加性遗传变量 $\sigma_A^2 = 4\sigma_m^2$, 显性遗传变量 $\sigma_D^2 = \sigma_{mp}^2$, 而显性平均水平 $\bar{d} = \sqrt{\frac{\sigma_{mp}^2}{2\sigma_m^2}}$ 。

参 考 文 献

[1] A. R. Hallauer and J. B. Miranda, 1988, (Quantitative Genetics in Maize Breeding) 45-80 Iowa State University Press, Ames, Iowa (英)
[2] Walter R. Fehr, 1993, (Principles of cultivar Development) 80-94, (英). ISBN0-9635989-0-2