自交群体中连锁对世代平均数和方差的影响及其测定[1)]

翟虎渠
(南京农业大学农学系，210014)

本文探讨了自交群体中连锁对世代平均数和方差的影响，并以黄花烟草（*N. rustica*）的两个品种 V_2 和 V_{12} 为材料，创造了3个不同交配轮次的自交群体，研究其平均数和方差的变化。结果指出：V_2 和 V_{12} 所衍生的自交世代的开花时间（FT）和最后株高（FH）这两个性状，相关世代的平均数存在显著差异，不同秩次的加性方差随秩次的增加而增加。这是存在相斥连锁的表现。但从检验方差的同质性可知，连锁不是太紧密的。

关键词：黄花烟草，方差，连锁

在加性-显性遗传模型下，如果基因的不同组合不影响个体的生殖力和生活力，连锁并不影响基因的频率，也不影响世代平均数，但是影响对方差的估计；当上位性存在时，连锁将同时影响世代平均数和世代方差，但这种影响又随随机交配群体或自交群体而不同。另一方面，两种交配系统打破连锁的效率也不相同，随机交配系统易于打破连锁。本文只对自交群体加以讨论，所用的符号和术语参照 Mather 和 Jinks[5]。

如果上位性不存在，F_2 的平均数为

$$m+\frac{1}{2}[h],$$

F_3 的平均数为 $m+\frac{1}{4}[h]$，随着世代的增加，显性效应 $[h]$ 的系数逐代减半；当上位性存在时，F_2 的平均数为 $m+\frac{1}{2}[h]+\frac{1}{4}[l]$，$F_3$ 的平均数为 $m+\frac{1}{4}[h]+\frac{1}{16}[l]$，随着世代增加，$[l]$ 的系数是上一代系数的 $\frac{1}{4}$。连锁和上位性同时存在时，F_2 的平均数应为

$$m+\frac{1}{2}[h]+\frac{1}{2}(1-2p)[i]+\frac{1}{2}[1-2p+2p^2][l],$$

F_3 的平均数为

$$m+\frac{1}{4}[h]+\frac{1}{2}(1-2p)\left[\frac{1}{2}(3-2p)\right][i]+\left[\frac{1}{2}(1-2p+2p^2)\right]^2[l],$$

其中 p 为基因的重组频率。由此可见，连锁只影响平均数中的上位性成分，$[l]$ 项在逐渐减少，其减少因子为 $\frac{1}{2}(1-2p+2p^2)$，$[i]$ 项在逐渐增加，其增加因子是上一代系数的

$$\frac{1}{2}(1-2p)。$$

因为显性成分的系数也在逐代变化，我们无法确定上下代平均数之间的差异是由于显性效应

Zhai Huqu: Effect of Linkage to the Generation Mean and Variance and its Detection

1) 本试验为作者在英国伯明翰大学遗传系所做研究的一部分。

本文于1990年10月15日收到。

的影响还是连锁的影响，因而不能通过测定上下代平均数差异的显著性来确定是否存在连锁，只有对交配轮次相同而来源不同的世代平均数进行测定。

当连锁和上位性不存在时，F_2代的遗传方差 $V_{1F_2}=\frac{1}{2}D+\frac{1}{4}H$，当然这是由于$F_1$配子的不同而引起的，式中$D$定义为 Σd_i^2，H定义为Σh_i^2。连锁存在时，F_2代的D变为

$$\Sigma d_i^2 \pm 2\Sigma(1-2p)d_id_j,$$

H变为 $\Sigma h_i^2+2\Sigma(1-2p)^2h_ih_j$，相引连锁时，$D$的乘积和取正号，相斥时取负号。$F_2$代自交后的$F_3$代，其遗传方差由两部分组成，一部分是由于$F_1$配子的不同而引起的差异，称为$V_{1F_3}$，$V_{1F_3}=\frac{1}{2}D+\frac{1}{16}H$，其中$D$和$H$的定义同$V_{1F_2}$；另一部分是由于$F_2$配子的不同而引起的差异；称为 V_{2F_3}，$V_{2F_3}=\frac{1}{4}D+\frac{1}{8}H$，其中

$$D=\Sigma d_i^2 \pm 2\Sigma(1-2p)^2d_id_j,$$

$$H=\Sigma h_i^2+2\Sigma(1-2p)^2(1-2p+2p^2)h_ih_j。$$

同理F_4代的遗传方差由3部分组成，即分别由F_1、F_2、F_3配子的不同而引起的变异，用 V_{1F_4}、V_{2F_4}、V_{3F_4} 来表示。V_{1F_4}中D和H的定义同V_{1F_2}，V_{2F_4}中的D和H的定义同 V_{2F_3}，V_{3F_4}中的 $D=\Sigma d_i^2 \pm 2\Sigma(1-2p)^3d_id_j$，$H$定义为

$$\Sigma h_i^2+2\Sigma(1-2p)^2(1-2p+2p^2)^2h_ih_j。$$

根据 Mather 和 Jinks[5]，上述 V_{1F_4}、V_{2F_4}、V_{3F_4} 中的D分别记为 D_1、D_2、D_3，H分别记为H_1、H_2、H_3等，下标表示不同秩次。当上位性存在时，上述方差将更为复杂。

从以上分析可知，连锁的存在引起不同秩次方差的变化，通过检验不同秩次方差的同质性可以知道连锁是否存在。为此，需要有系谱的较高世代材料或者其它有效的交配试验设计，以分解出不同秩次的方差。在估计遗传参数方面，几种交配设计中要数三重测验杂交(Triple test cross，简称 TTC)最为有效。本研究中，我们配制出F_2、F_3、F_{41}、F_{42} 4套 TTC，6个基本世代(P_1、P_2、F_1、F_2、B_1B_2)、F_3、F_4、F_5世代和该组合的高世代纯系材料。这样可以从不同的来源估计世代的方差和不同秩次的方差，进而测定连锁是否存在，并可将所估计的方差同高世代纯系方差作一比较。

材料和设计

本试验材料为黄花烟草(*N. rustica*)的两个品种V_2和V_{12}及其衍生世代。1985年冬将 $V_2 \times V_{12}$ 的40个F_2单株进行自交形成40个F_3家系，1986年夏天在每个F_3家系中取2株自交形成40×2的F_4家系，每个家系各取一株形成两套材料，称为F_{41}和F_{42}，这是一个巢式结构。1986年冬，将新配制的40个F_2单株、40个F_3单株(目的是使种子具有同样的生活力，减少误差)和F_{41}、F_{42}各40个单株分别与V_2、V_{12}及其F_1杂交形成4套 TTC 材料。将有关材料分别自交得到F_3、F_4、F_5世代材料。另外有新配制的6个基本世代计16个家系以及该组合的60个高世代纯系，其组成如下：

材料来源	家系数	植株数
1. F_2 TTC(L_1、L_2、L_3、自交)	$40\times4=160$	$5\times160=800$
2. F_3 TTC(L_1、L_2、L_3、自交)	$40\times4=160$	$5\times160=800$
3. F_{41} TTC(L_1、L_2、L_3、自交)	$40\times4=160$	$5\times160=800$
4. F_{42} TTC(L_1、L_2、L_3、自交)	$40\times4=160$	$5\times160=800$
5. 基本世代	16	$25\times16=400$
6. F_∞ 纯系	60	$5\times60=300$
总计	716	3900

1987年5月27日在温室将种子播于营养钵，每钵3粒种子最后留一苗，6月1日间苗，6月10日将幼苗移出温室进行锻苗，6月17日移栽到大田，试验采用完全随机设计，温室和大田管理均按常规进行。本文只研究两个性状，开花期(FT)，以6月30日为零计；最后

株高（FH），以厘米计。

试 验 结 果

一、平均数水平上测定连锁

在自交系统中，不管连锁存在与否，世代间的平均数应该是有差异的，我们无法确定上下代平均数间的差异是连锁引起的，还是由于交配系统本身决定。但我们可用 Jinks[2] 的方法测定交配轮次相同的世代平均数间的差异显著性。作为前提，应首先测定性状是否存在上位性效应；对有关材料进行 TTC 的方差分析，从方差分析的结果知道，这两个性状都存在上位性效应，因此我们可进行 Jinks[2] 方法的测验。在本试验中，可以测定 6 个基本世代中的 B_1、B_2、F_2 和 F_2 TTC 中的相应的 L_1、L_2、L_3 之间的差异显著性，用 t 测验，其结果列入表 1。从表 1 可知，对于性状 FT，B_1 和 L_1 间，B_2 和 L_2 间，F_2 和 L_3 间的差异都是极显著的，这说明控制性状 FT 的基因间存在连锁。对于性状 FH，只有 B_2 和 L_2 之间的差异是极显著的，其它两个相应世代平均数差异不显著，但这也意味着控制性状 FH 的基因间可能存在着连锁。

表 1 两个性状有关世代平均数的差异显著性

性状	B_1-L_1	B_2-L_2	F_2-L_3
FT	−7.25**	13.01**	−5.03**
FH	0.26	−6.64**	1.06

** 在 1% 水平上显著。

二、方差水平上测定连锁

在方差水平上测定连锁应该比在平均数水平上测定连锁更为灵敏。为了减少抽样误差，根据本试验情况，组成一个多世代的联合分析更为有效。首先对试验资料进行所有可能的方差分析，接着根据期望均方，可以给出各有关方差的成分（假设不考虑上位性效应），用加权最小二乘法配合模型，得到不同秩次的方差。在本试验中，可以将来自 4 个自交世代所得到的方差归为一组，将来自 4 套 TTC 所得到的方差归为另一组。第一组可以配合 2 个秩次的方差，第二组可以配合 3 个秩次的方差，其期望均方分别列入表 2 的上部和下部。对本试验实际获得方差的配合结果列于表 3。从表 3 可知，FT 和 FH 两个性状，其方差均随着秩次的增加而增加，这说明可能存在相斥连锁。对不同秩次的方差进行同质性测验表明，FT 和 FH 从第一组方差中估计出来的 D_1 和 D_2 均有显著差异，说明这两个性状都存在着连锁；从第二组方差中估计出的 3 个秩次方差，FT 和 FH 的 D_1 和 D_2 均有显著差异，而 D_2 和 D_3 均没有显著差异；所以可以认为在自交一轮后，基因的连锁基本上被打破，也就是说，连锁不是太紧密

表 2 有关世代的期望均方

变异来源	期 望 均 方
F_2 家系间	$\sigma_b^2=\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{16}H_1$
F_3 家系间	$\sigma_b^2=\left(\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{32}H_1\right)+\left(\frac{1}{4}D_2+\frac{1}{16}H_2\right)$
F_4 家系群间	$\sigma_b^2=\left(\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{32}H_1\right)+\left(\frac{1}{4}D_2+\frac{1}{32}H_2\right)$
F_∞ 纯系间	$\sigma_b^2=\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{4}D_2+\frac{1}{8}D_3+\cdots+\left(\frac{1}{2}\right)^{n-1}D_{n-1}$
F_2TTC 家系和间	$\sigma_s^2=\frac{1}{8}D_1$
F_3TTC 家系和间	$\sigma_s^2=\frac{1}{8}D_1+\frac{1}{16}D_2$
F_4TTC 家系和群间	$\sigma_s^2=\frac{1}{8}D_1+\frac{1}{16}D_2$
F_4TTC 家系和群内	$\sigma_s^2=\frac{1}{32}D_3$

* 期望均方的期望值是假设不存在上位性效应的条件下计算的。

表 3　两个性状不同秩次的方差

性状	第一组		第 二 组		
	D_1	D_2	D_1	D_2	D_3
FT	50.28	71.51	58.48	86.46	90.24
FH	336.95	753.81	474.24	986.21	1041.77

的。因此可以用 $\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{2}D_2$ 或者用

$$\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{4}D_2+\frac{1}{4}D_3$$

来估计 F_∞ 世代的方差。对于性状 FT，由第一组方差估计出的

$$D=\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{2}D_2=60.90,$$

由第二组方差估计出的

$$D=\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{4}D_2+\frac{1}{4}D_3=73.41,$$

而 F_∞ 的方差为 49.76，经过同质性检验，这 3 个方差都没有显著差异，但是从第一组方差中估计出的 D 更接近 F_∞ 的遗传方差。对于性状 FH，由第一组方差估计出的

$$D=\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{2}D_2=545.38,$$

用第二组方差估计出的

$$D=\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{4}D_2+\frac{1}{4}D_3=744.11,$$

这两个方差和 F_∞ 的遗传方差 313.20 都有显著差异，其原因有待于进一步探求，但和 FT 一样，由第一组方差估计出的 D 更接近于 F_∞ 方差。

不论显著与否，从第一组方差估计出的 D 比第二组方差估计出的 D 更接近于 F_∞ 方差，其一是因为在第一组包含了 F_∞ 世代，而第二组不含有 F_∞ 世代；其二是可能在第二组所涉及的世代中，还有配合模型以外的其它成分。是上位性成分还是主效之间的互作，还不得而知，但从 TTC 的分析看，上位性成分是存在的。另一方面，FH 的遗传背景可能更复杂些。

讨　　论

连锁对世代平均数的影响主要表现在上位性效应系数上，如果上位性不存在，连锁对平均数则无影响；连锁对世代方差影响是上位性效应方差，上位性效应乘积和以及主效乘积和，因此无论上位性存在与否，连锁都影响对世代方差的估计。一般来说主效的效应大于上位性效应，故影响方差估计的主要成分是主效乘积和。

Mather[4] 首先提出在自交植物群体中通过测定不同秩次方差的同质性以测验连锁。Jinks 和 Pooni[3] 从黄花烟草 $V_1\times V_5$ 的 F_2、F_3、F_4 中估计出 D_1、D_2 和 D_3，并认为在所研究的开花时间（FT）和开花时的株高（HFT）这两个性状中，可以用 $\frac{1}{2}D_1+\frac{1}{4}D_2+\frac{1}{4}D_3$ 来预测 F_∞ 纯系的方差。Gates[1] 用亲属间的协方差来测定连锁是否存在。但是应该说 Mather 的方法较为有效。本试验是在 Mather 方法的基础上，用三重测验杂交设计，首先比较准确地估计出有关世代的方差，再根据期望均方，综合数个不同世代的方差进行模型配合，以估计出不同秩次的方差，有较多的世代和较大的群体，应更为可靠。在本试验中，用自交世代估计出的统计数比用三重测验杂交估计出的统计数更接近 F_∞ 世代的统计数，在 FT 和 FH 这两个性状中都是一致的，其原因是：1）自交世代中含有 F_∞ 世代，配合模型所得到的 D 更趋近于 F_∞ 的遗传方差；2)从 TTC 分析获知，上位性效应是存在的，但在配合模型时，我们没有考虑到上位性效应。另一方面，因连锁存在，在第二组方差的估计中还可能含有主效乘积和的部分，因而夸大了估计值。

参 考 文 献

[1] Gates, C. E., R. E. Comstock and H. F. Robinson: 1957. *Genitics*, 42: 749—763.
[2] Jinks, J. L.,: 1978. *Heredity*, 40: 171—173.
[3] Jinks, J. L. and Pooni, H. S.: 1982. *Heredity*, 49: 265—270.
[4] Mather, K.: 1949. *Biometrical Genetics* (1st Edn), Methuen, London.
[5] Mather, L. and Jinks, J. L.: 1982. *Biometrical Genetics* (3rd Edn), Chapman and Hall, London.