數量遺傳在育種上之應用

胡　凱　康
國立台灣大學農藝系

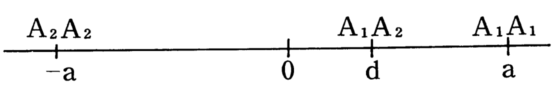
引　　言

1.數量性狀：株高、產量、生育期、種子充實期、抗旱力、光合作用速率……。
 (1)性狀調查以"測量"行之。
 (2)基因型間無法明確分辨(連續變異)。
 (3)受環境因子影響大。
 ＊於族群中常為常態分布。

2.數量基因：
 (1)數目多。
 (2)各基因對外表型貢獻量小，易為環境因子所掩飾。
 (3)個別基因之遺傳行為仍受孟德爾遺傳定律所支配。

平均值之劃分

1.基因型值：



累 加 性：$d=0$
部分顯性：A_1 顯性：$d>0$
　　　　　A_2 顯性：$d<0$
完全顯性：$d=+a$ or $-a$

2.單基因模式：
 $G=A+D$
 A：兩個 alleles 個別效應之和。(育種值，Breeding value)
 D：顯性效應，或兩個 alleles 之交感效應。
 note：$A\perp D$

3.多基因模式：

$$G=G_A+G_B+I_{AB}$$
$$=(A_A+D_A)+(A_B+D_B)+I_{AB}$$
$$=A+D+I$$

I ：上位效應，或基因間之交感作用。

note：$(A+D)\perp I$

尺 度 測 驗

假設： 1.各基因之效應相等。

2.基因之效應方向在兩親本皆有一致性。

3.各基因間相互獨立。

符號系統（mather & Jinks, 1971）：

aa		Aa	AA
$-d$	0	h	d

$[d]=\Sigma di$

$[h]=\Sigma hi$

AA × aa

↓

F_1 Aa

↓

F_2 $\frac{1}{4}AA$ $\frac{1}{2}Aa$ $\frac{1}{4}aa$

$$\overline{P}_1=m+[d]$$
$$\overline{P}_2=m-[d]$$
$$\overline{F}_1=m+[h]$$
$$\overline{F}_2=m+\frac{1}{4}[d]+\frac{1}{2}[h]+\frac{1}{4}(-[d])=m+\frac{1}{2}[h]$$

⋮

$$\overline{F}_n=m+\left(\frac{1}{2}\right)^{n-1}[h]$$

Aa × AA

↓

B_1 $\frac{1}{2}AA$ $\frac{1}{2}aa$

$$B_1 = m + \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{2}[h]$$

$$B_2 = m - \frac{1}{2}[d] + \frac{1}{2}[h]$$

$$\vdots$$

$$\bar{B}_{n1} = m + \left[1 - \left(\frac{1}{2}\right)^n\right][d] + \left(\frac{1}{2}\right)^n [h]$$

$$\bar{B}_{n2} = m - \left[1 - \left(\frac{1}{2}\right)^n\right][d] + \left(\frac{1}{2}\right)^n [h]$$

1.三介量模式：

$$\begin{array}{ccc} m & [d] & [h] \end{array}$$

$$\begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 1 & -1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & \frac{1}{2} \\ 1 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} \\ 1 & -\frac{1}{2} & \frac{1}{2} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} m \\ [d] \\ [h] \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{\bar{P}}_1 \\ \hat{\bar{P}}_2 \\ \hat{\bar{F}}_1 \\ \hat{\bar{F}}_2 \\ \hat{\bar{B}}_1 \\ \hat{\bar{B}}_2 \end{bmatrix}$$

$$\chi \qquad \cdot \qquad \underline{\beta} \quad = \quad Y$$

$$P'P = P^2 = \begin{bmatrix} V_{\bar{P}_1} & & & & & \\ & V_{\bar{P}_2} & & \bigcirc & & \\ & & V_{\bar{F}_1} & & & \\ & & & V_{\bar{F}_2} & & \\ & \bigcirc & & & V_{\bar{B}_1} & \\ & & & & & V_{\bar{B}_2} \end{bmatrix}$$

$$P^{-1}\chi = P^{-1}\underline{\beta}\ Y$$

加權最小平方法（Weighted Least Square）

SAS 實例（所用數據列於Mather & Jinks，1971，pp.74－75）

```
data a;
  input m d h y w;
  cards;
  1    1     0     9.125   120.7584
  1    0.5   0.5   7.500   100.0000
  1    0     1     5.500   135.2082
  1    0     0.5   6.595    71.8184
  1   -0.5   0.5   5.575   244.1406
  1   -1     0     5.475   307.7870
proc reg;
  model y=m d h/noint;
  weight w;
run;
```

Model: MODEL 1

NOTE: No intercept in model. R-square is redefined.

Dependent Variable: Y

Analysis of Variance

Source	DF	Sum of Squares	Mean Square	F Value	prob>F
Model	3	39703.52291	13234.50764	9085.060	0.0001
Error	3	4.37020	1.45673		
U Total	6	39707.89311			

Root MSE	1.20695	R-square	0.9999
Dep Mean	6.24206	Adj R-sq	0.9998
C.V.	19.33579		

Parameter Estimates

Variable	DF	Parameter Estimate	Standard Error	T for HO: Parameter=0	Prob>|T|
M	1	7.340768	0.06013413	122.073	0.0001
D	1	1.847047	0.05883114	31.396	0.0001
H	1	-1.742049	0.11391049	-15.293	0.0006

所得Error Sum of Square實爲 $\sim \chi^2_{6-3}$

2.六介量模式：

除 m，[d]，[h]外，定義

[i]：累加性×累加性交感

[j]：累加性×顯性交感

[l]：顯　性×顯性交感

$$
\begin{array}{cccccc}
m & [d] & [h] & [i] & [j] & [l]
\end{array}
$$

$$
\begin{bmatrix}
1 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\
1 & -1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\
1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 \\
1 & 0 & \frac{1}{2} & 0 & 0 & \frac{1}{4} \\
1 & \frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} \\
1 & -\frac{1}{2} & \frac{1}{2} & \frac{1}{4} & -\frac{1}{4} & \frac{1}{4}
\end{bmatrix}
\times
\begin{bmatrix}
m \\ [d] \\ [h] \\ [i] \\ [j] \\ [l]
\end{bmatrix}
=
\begin{bmatrix}
\hat{\bar{P}}_1 \\ \hat{\bar{P}}_2 \\ \hat{\bar{F}}_1 \\ \hat{\bar{F}}_2 \\ \hat{\bar{B}}_1 \\ \hat{\bar{B}}_2
\end{bmatrix}
$$

```
data a;
  input   m   d   h   y   w;
  i = d*d;
  j = d*h;
  l = h*h;
  cards;
   1    1    0    9.125    120.7584
   ⋮
proc reg;
  model y=m   d   h   i   j   l/noint;
  weight  w;
run;
```

3.配合環境效應之尺度測驗法：

＊利用直交對比

(1) arbitrary（任意）

year	e_1	e_2	e_3
1	1	1	1
2	1	-1	-1
3	-1	1	-1
4	-1	-1	1

(2) factorial（複因子）

year	location	e_1	e_2	e_3
1	A	1	1	1
1	B	1	-1	-1
2	A	-1	1	-1
2	B	-1	-1	1

(3) hierarchical（階層分級）

location	blocks	e_1	e_2	e_3
A	Ⅰ	1	1	0
A	Ⅱ	1	-1	0
B	Ⅰ	-1	0	1
B	Ⅱ	-1	0	-1

變方之劃分

1.變方成份

外表型變方	Phenotypic Variance	V_P
基因型變方	Genotypic Variance	V_G
累加性變方	Additive Variance	V_A
顯性變方	Dominance Variance	V_D
上位性變方	Epistasis Variance	V_I
環境變方	Environmental Variance	V_E

$$P = G + E$$
$$= A + D + I + E$$
$$V_P = V_G + V_E \quad (G \perp E)$$
$$= V_{(A+D)} + V_I + V_E \quad ((A+D) \perp I)$$
$$= V_A + V_D + V_I + V_E \quad (A \perp D)$$

2.遺傳率之定義：

(1)廣義遺傳率

$h_B^2 = \dfrac{V_G}{V_P}$ 表現型（外表型）變異中由遺傳（基因型）控制的比例。

(2)狹義遺傳率

$h_N^2 = \dfrac{V_A}{V_P}$ 表示相關族群的相似性，著重於累加性基因變方。

3.遺傳率之估算方法：

(1)廣義遺傳率

(a)以自交系及其雜交後代之估算方法：

∵ P_1，P_2，F_1 皆爲均質族群

其變方 $\delta^2_{P_1}$，$\delta^2_{P_2}$，$\delta^2_{F_1}$ 可用來估算 δ^2_E

$$\delta^2_G = \delta^2_{F_2} - \sqrt{\delta^2_{P_1} \cdot \delta^2_{F_1}}$$
$$= \delta^2_{F_2} - (\delta^2_{P_1} + \delta^2_{P_2} + \delta^2_{F_1}) / 3$$
$$= \delta^2_{F_2} - \delta^2_{F_1}$$

$$h^2_B = \frac{V_{F_2} - V_{F_1}}{V_{F_2}} = 1 - \frac{V_{F_1}}{V_{F_2}} = 1 - \frac{1}{F}$$

$F = \dfrac{V_{F_2}}{V_{F_1}}$，若 $F > 1$，則 $\dfrac{1}{F} < 1$，且 $1 - \dfrac{1}{F} > 0$

因此若 $F > F_0 \left(\begin{smallmatrix} m,n \\ \alpha \end{smallmatrix}\right)$，則 h^2_B 顯著地大於零

* $m = d.f.$ of $V_{F_2} = n_{F_2} - 1$
$n = d.f.$ of $V_{F_1} = n_{F_1} - 1$

(b)以綜合變方分析法估算：

變異來源	自 由 度	均方	均方期望值
Genotype	$g-1$	M_1	$\delta^2_e + \delta^2_{gly} + rl\delta^2_{gy} + ry\delta^2_{gl} + ryl\delta^2_g$
Genotype×Location	$(g-1)(\ell-1)$	M_2	$\delta^2_e + r\delta^2_{gly} + ry\delta^2_{gl}$
Genotype×Year	$(g-1)(y-1)$	M_3	$\delta^2_e + r\delta^2_{gly} + rl\delta^2_{gy}$
Genotype×Location×Year	$(g-1)(\ell-1)(y-1)$	M_4	$\delta^2_e + r\delta^2_{gly}$
Error	$(r-1)(gly-1)$	M_5	δ^2_e

$$\hat{\delta}^2_P = \frac{1}{ryl} M_1$$

$$= \delta^2_g + \frac{\delta^2_{gl}}{l} + \frac{\delta^2_{gy}}{y} + \frac{\delta^2_{gly}}{yl} + \frac{\delta^2_e}{rly}$$

$$\hat{\delta}^2_g = \frac{M_1 - M_2 - M_3 + M_4}{rgl} = \delta^2_g$$

$$h^2_B = \frac{M_1 - M_2 - M_3 + M_4}{M_1}$$

$$F' = \frac{M_1 + M_4}{M_2 + M_3} = \frac{2\delta^2_e + 2rg^2_{gly} + rl\delta^2_{gy} + ry\delta^2_{gl} + ryl\delta^2_g}{2\delta^2_e + 2rg^2_{gly} + rl\delta^2_{gy} + ry\delta^2_{gl}}$$

$$df_1 = \frac{(M_1 + M_4)^2}{\dfrac{M_1^2}{dfM_1} + \dfrac{M_4^2}{dfM_4}}$$

$$df_2 = \frac{(M_2 + M_3)^2}{\dfrac{M_2^2}{dfM_2} + \dfrac{M_3^2}{dfM_3}}$$

⑵狹義遺傳率

ⓐ以相關群族的變方劃分法估算：

・F_2 群族的變方劃分：

$$\begin{array}{ccc} AA & \times & aa \\ & \downarrow & \\ & Aa & \\ & \downarrow \otimes & \end{array}$$

基因型 $\frac{1}{4}AA \quad \frac{1}{2}Aa \quad \frac{1}{4}aa$

基因型值 $+d_a \quad h_a \quad -d_a$

F_2 族群平均 $=\frac{1}{2}h_a$

$$F_2\text{族群變方}=V_{F_2}=\frac{1}{4}(+d_a)^2+\frac{1}{2}(h_a)^2+\frac{1}{4}(-d_a)^2-(\frac{1}{2}h_a)^2$$

$$=\frac{1}{2}d_a^2+\frac{1}{2}h_a^2-\frac{1}{4}h_a^2$$

$$=\frac{1}{2}d_a^2+\frac{1}{4}h_a^2$$

存在多個基因時，假設無上位性，亦無連鎖（即各基因間獨立），則

$$V_{F_2}=\frac{1}{2}\Sigma d_i^2+\frac{1}{4}\Sigma h_i^2$$

$$=\frac{1}{2}D+\frac{1}{4}H$$

・回交族群之變方劃分：

B_1 族群：

基因型 $\frac{1}{2}AA \quad \frac{1}{2}Aa$

基因型值 $+d_a \quad h_a$

族群平均值 $=\frac{1}{2}d_a+\frac{1}{2}h_a$

$$\text{族群變方}\quad V_{B_1}=\frac{1}{2}(d_a)^2+\frac{1}{2}(h_a)^2-(\frac{1}{2}d_a+\frac{1}{2}h_a)^2$$

$$=\frac{1}{4}d_a^2+\frac{1}{2}d_ah_a+\frac{1}{4}h_a^2$$

$$=(\frac{1}{2}d_a+\frac{1}{4}h_a)^2$$

B_2 族群：

基因型 $\frac{1}{2}Aa \quad \frac{1}{2}aa$

基因型值 ha -da

族群平均值 $=\frac{1}{2}ha-\frac{1}{2}da$

族群變方 $V_{B_2}=\frac{1}{2}(h_a^2)+\frac{1}{2}(-da)^2-(\frac{1}{2}ha-\frac{1}{2}da)^2$

$$=\frac{1}{2}h_a^2+\frac{1}{2}hada+\frac{1}{4}d_a^2$$

$$=(\frac{1}{2}da+\frac{1}{2}ha)$$

多個基因存在，依先前的假設，則

$$V_{B_1}=\frac{1}{4}\Sigma(d_i-h_i)^2$$

$$V_{B_2}=\frac{1}{4}\Sigma(d_i+h_i)^2$$

$$V_{B_1}+V_{B_2}=\frac{1}{2}\Sigma d_i^2+\frac{1}{2}\Sigma h_i^2$$

$$=\frac{1}{2}D+\frac{1}{2}H$$

計入環境變方：

$$V_{F_2}=\frac{1}{2}D+\frac{1}{4}H+E$$

$$V_{B_1}+V_{B_2}=\frac{1}{2}D+\frac{1}{2}H+2E$$

$$\therefore 2V_{F_2}-(V_{B_1}+V_{B_2})=\frac{1}{2}D$$

$$h_N^2=\frac{2V_{F_2}-(V_{B_1}+V_{B_2})}{V_{F_2}}=\frac{\frac{1}{2}D}{\frac{1}{2}D+\frac{1}{4}H+E}$$

$$h_N^2=\frac{2V_{F_2}-(V_{B_1}+V_{B_2})}{V_{F_2}}=2-\frac{V_{B_1}+V_{B_2}}{V_{F_2}}=2-\frac{2}{F}=2(1-\frac{1}{F})$$

$$F'=\frac{V_{F_2}}{V_{B_1}+V_{B_2}}$$

$$df_1=df_{F_2}$$

$$df_2=\frac{(V_{B_1}+V_{B_2})^2}{\frac{V_{B_1}^2}{df_{B_1}}+\frac{V_{B_2}^2}{df_{B_2}}}$$

(b)自交族群的親子迴歸法：

・ F_3 品系平均值對 F_2 個體外表型值迴歸：

F_2 基 因 型	$\frac{1}{4}$AA	$\frac{1}{2}$Aa	$\frac{1}{4}$aa
F_2 基因型值	d	h	$-d$

F_3 基 因 型	$\frac{1}{4}$AA	$\frac{1}{8}$AA	$\frac{1}{4}$Aa	$\frac{1}{8}$aa	$\frac{1}{4}$aa
F_3 基因型值	d	d	h	$-d$	$-d$

F_2 族群平均$=\overline{F}_2=\frac{1}{2}h$

F_3 族群平均$=\overline{F}_3=\frac{1}{4}h$

$$b\overline{F}_3,F_2=\frac{Cov(\overline{F}_3,F_2)}{V_{F_2}}$$

$$Cov(F_3,F_2)=\Sigma(F_{2i}-\overline{F}_2)(\overline{F}_{3i}-\overline{\overline{F}}_3)$$

$$=\frac{1}{4}(d-\frac{1}{2}h)(d-\frac{1}{4}h)+\frac{1}{8}(\frac{1}{2}h)(d-\frac{1}{4}h)+\frac{1}{4}(\frac{1}{2}h)$$

$$(\frac{3}{4}h)+\frac{1}{8}(\frac{1}{2}h)(-d-\frac{1}{4}h)+\frac{1}{4}(-d-\frac{1}{2}h)(-d-\frac{1}{4}h)$$

$$=\frac{1}{4}d^2-\frac{1}{16}dh+\frac{1}{32}h^2+\frac{1}{16}dh+\frac{1}{64}h^2+\frac{3}{32}h^2-\frac{1}{16}dh$$

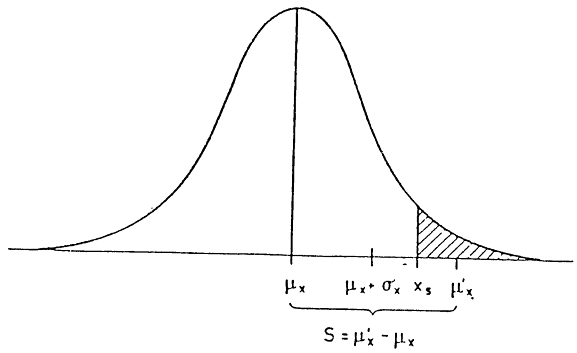
$$-\frac{1}{64}h^2+\frac{1}{4}d^2+\frac{1}{16}hd+\frac{1}{32}h^2$$

$$=\frac{1}{2}d^2+\frac{1}{8}h^2$$

$$h_N^2=\frac{\frac{1}{2}D+\frac{1}{8}H}{\frac{1}{2}D+\frac{1}{4}H+E}=\frac{Cov(\overline{F}_3,F_2)}{V_{F_2}}=b_{\overline{F}_3F_2}$$

選 拔 理 論

1.基本定義：



X：外表型值

Y：基因型值

note：$(\mu'_Y-\mu_Y)=b(\mu'_X-\mu_X)$

δ^2_X：外表型變方

$S=\mu'_X-\mu_X$，選拔差（Selection differential）

X_s：選拔界限

α：選拔強度

$i=\dfrac{S}{\delta_X}$，選拔差之標準化值

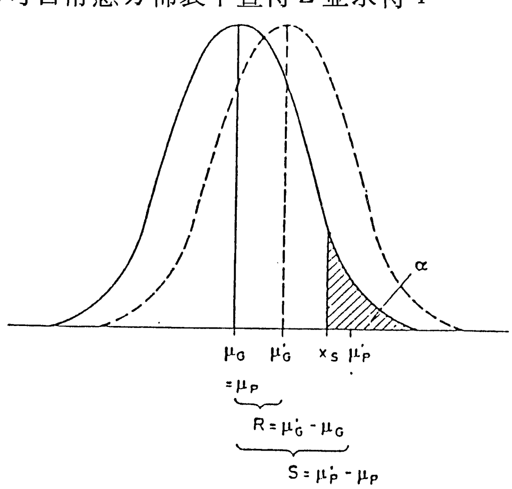
假設X，Y皆爲常態分佈，則

$$S=\frac{1}{\alpha}\left[\int_{X_s}^{\infty}X\times f(x)\,dx-u_X\alpha\right]$$

$$=\frac{\delta_X}{\alpha}\cdot Z\text{，Z爲 }X_s\text{ 上之縱軸高度}$$

$$i=\frac{S}{\delta_X}=\frac{Z}{\alpha}$$

∴決定選拔強度後，即可自常態分佈表中查得Z並求得i。



R＝選拔反應

$$=\mu'_Y-\mu_Y$$

$$=b\cdot(\mu'_X-\mu_X)$$

$$=\frac{Cov(X,Y)}{\delta_X^2}\cdot S$$

$$=i\cdot Cov(X,Y)/\delta_X$$

2.對純系或營養繁殖品系進行混合選拔：

$$X=P=G+E$$

$$Cov(X,Y)=Cov(P,G)$$

$$=Cov(G+E,G)$$

$$=Cov(G,G)=\delta_G^2$$

$$R=\mu'_G-\mu_G=i\cdot\frac{\delta_G^2}{\delta_P^2}\cdot\delta_P=ih_B^2\cdot\delta_P$$

3.對異交作物親本外表型進行混合選拔：

在異交族群中，只有育種值（breeding value） 可以代代相傳，因此在族群改良時，著重於平均育種值之增進。

$$\therefore Y=A$$

$$Cov(X,Y)=Cov(A+D+I+E,A)$$

$$=Cov(A,A)$$

$$=\delta_A^2$$

(1)親本之選拔可於開花前進行：

$$R=\mu'_A-\mu_A=i\cdot\frac{Cov(X,Y)}{\delta_X}$$

$$=i\cdot\frac{\delta_A^2}{\delta_P^2}\cdot\delta_P$$

$$=i\cdot h_N^2\cdot\delta_P$$

(2)親本之選拔必需於開花後進行：

花粉親不受選拔，單親選拔效果爲雙親選拔之半。

$$R=\frac{1}{2}i\cdot h_N^2\cdot\delta_P$$

參　考　文　獻

1.湯文通　1967　作物育種之原理與實施

2.Falconer, D. S. 1981 Introduction to quantitative genetics. 2nd Ed. Longman。

3.Mather, K. and J. L. Jinks, 1971 Biometrical genetics. Cornell Univ. Press.

4.Wricke, G. and W.E. Weber, 1986 Quantitative genetics and selection in plant breeding. Walter de Gruyter.