

第五章

随机交配群体的遗传分析

主要内容

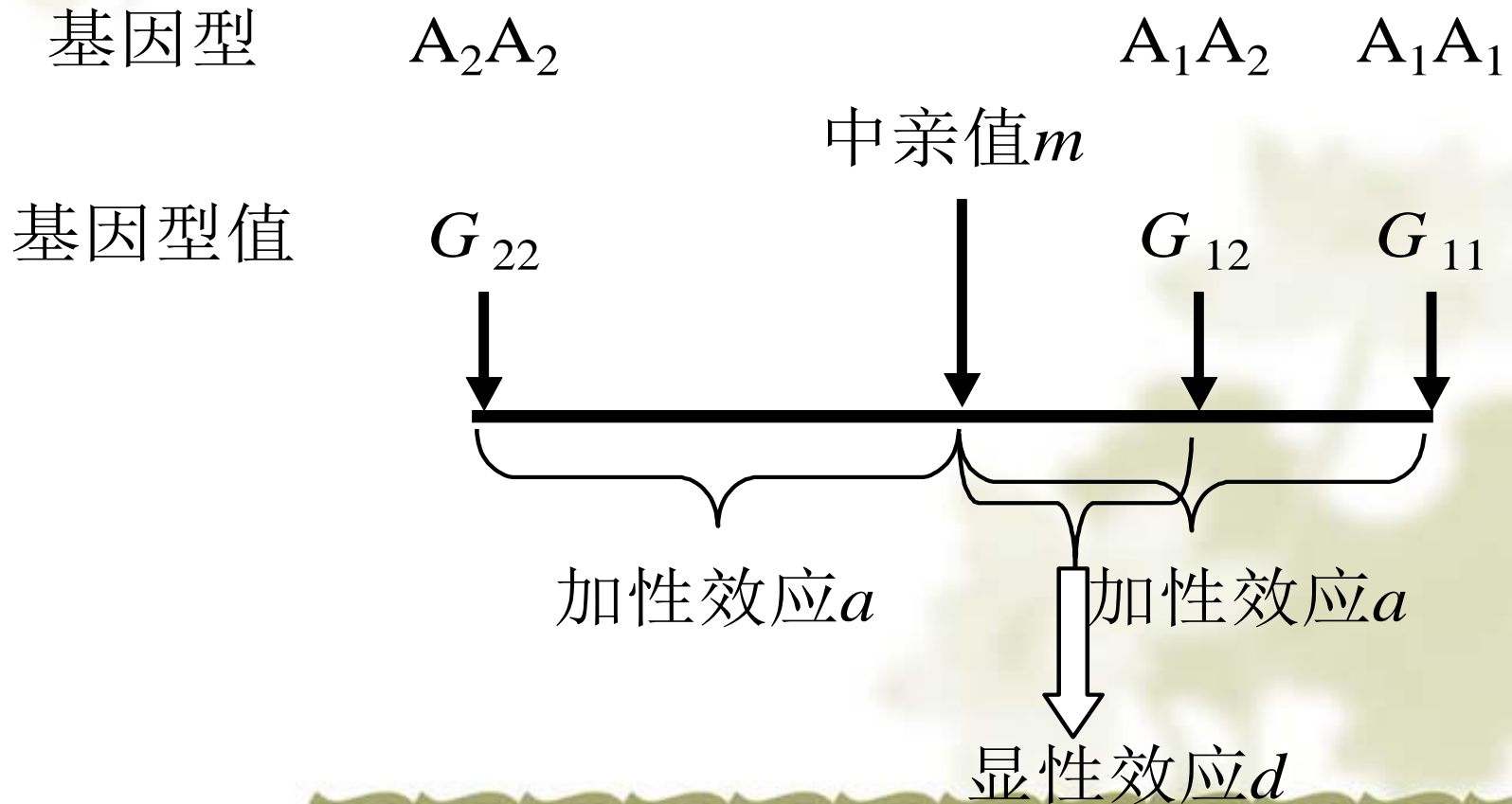
- ❖ 随机交配群体中遗传效应的分解
- ❖ 等位基因的测交效应
- ❖ 随机交配群体中遗传方差的分解



随机交配群体中 遗传效应的分解

单基因座位的加显性模型

❖ 基因型A1A1, A1A2和A2A2的基因型值的分解



加显性效应的计算

- ❖ 纯系理论 $P = G + \varepsilon$ $\hat{G} = \bar{P}$
- ❖ 基因型A1A1 $\bar{P}_{11} = G_{11} = m + a$
- ❖ 基因型A1A2 $\bar{P}_{12} = G_{12} = m + d$
- ❖ 基因型A2A2 $\bar{P}_{22} = G_{22} = m - a$

随机交配群体的平均数

- ❖ 随机交配群体的平均数可从不同基因型值的加权平均求得

基因型	++	+pg	pgpg
体重 (g)	14	12	6

- ❖ $m = (14 + 6) / 2 = 10$
- ❖ $a = (14 - 6) / 2 = 4, d = 12 - m = 2$

为什么要对基因型值做分解？

- ❖ 个体传递给后代的是等位基因，而不是基因型
- ❖ 育种中，不仅关心亲代的表现，更关心后代的表现
- ❖ 个体的育种值是从它后代的表现进行估计，如动物中的种牛的选择
- ❖ 个体的育种值和个体的自身表现是部分相关的
- ❖ 个体的育种值依赖于它所在的育种群体

随机交配群体的平均数

$$p=P(A1), q=P(A2), p+q=1$$

基因型	A1A1	A1A2	A2A2
频率	p^2	$2pq$	q^2
基因型值	$G_{11}=m+a$	$G_{12}=m+d$	$G_{22}=m-a$

$$\mu = p^2 G_{11} + 2pq G_{12} + q^2 G_{22}$$

随机交配群体的平均数

$$\mu = m + (p - q)a + 2pqd$$

❖ 对于F2群体, $p=q=0.5$

$$\mu = m + \frac{1}{2}d$$

❖ 因此, F2可视为特殊的随机交配群体

单基因位点3种基因型的遗传效应

- ❖ 用群体平均数 μ 对基因型值作矫正，即遗传效应 (Genetic effect)

$$G_{ij} = \mu + g_{ij}$$

- ❖ 这样定义的效应，依赖于群体中等位基因的频率！

$$p^2 g_{11} + 2pqg_{12} + q^2 g_{22} = 0$$

等位基因效应

- ❖ 等位基因效应 (Effects of alleles) 的定义
- ❖ 等位基因A1的效应
- ❖ 等位基因A2的效应

等位基因效应的计算

等位基因	后代基因型和基因型值			后代群体平均数	基础群体平均数	等位基因效应
	A1A1 a	A1A2 d	A2A2 $-a$			
A1	p	q		$pa+qd$	$(p-q)a+2pqd$	$q[a+(q-p)d]$
A2		p	q	$-qa+pd$	$(p-q)a+2pqd$	$-p[a+(q-p)d]$

等位基因效应的表达式

❖ 等位基因A₁的效应

$$\alpha_1 = pa + qd - [(p - q)a + 2pqd] = q[a + (q - p)d]$$

❖ 等位基因A₂的效应

$$\alpha_2 = -qa + pd - [(p - q)a + 2pqd] = -p[a + (q - p)d]$$

基因替代效应

- ❖ 基因替代效应 (Effect of an allele substitution) 定义
- ❖ 平均基因替换效应
- ❖ 有等位基因 A_2 的个体基因型和基因替换前后基因型值的变化

基因替代效应的计算 (将A2用A1替换)

替换前		替换后		替换前后的 效应变化量	频率, 即A2产 生后代的 频率
基因型	基因型值	基因型	基因型值		
A1A2	d	A1A1	a	$a-d$	p
A2A2	$-a$	A1A2	d	$d+a$	q

$$\alpha = p(a - d) + q(d + a) = a + (q - p)d$$

$$\alpha = \alpha_1 - \alpha_2$$

$$\alpha_1 = q\alpha \quad \alpha_2 = -p\alpha$$

不同基因频率群体的平均数和基因效应以及基因替换效应

效应类型	基因 pg 的频率 q				
	$q=0.1$	$q=0.3$	$q=0.5$	$q=0.7$	$q=0.9$
群体平均数 μ	13.56	12.44	11.00	9.24	7.16
基因+的效应 α_+	0.24	0.96	2.00	3.36	5.04
基因 pg 的效应 α_{pg}	-2.16	-2.24	-2.00	-1.44	-0.56
基因 pg 对+的替代效应 α	2.40	3.20	4.00	4.80	5.60

基因替代效应的回归解释

- ❖ 基因替代效应等于基因型值 Y 对等位基因 A_1 的数目

X 的回归系数，即
$$b_{YX} = \frac{Cov(X, Y)}{V(X)} = a + (q - p)d = \alpha$$

- ❖ 附表：基因型值和等位基因 A_1 的数目

基因型	频率 f_i	基因型值 Y_i	基因 A_1 的数目 X_i
A_1A_1	p^2	a	2
A_1A_2	$2pq$	d	1
A_2A_2	q^2	$-a$	0
平均	1	$(p - q)a + 2pqd$	$2p$

个体随机交配后代的平均表现

个体 基因 型	后代基因型和基因型值			后代群体 平均数	后代群体平均数 与基础群体平均数的 差, 等于育种值的1/2
	A1A1 a	A1A2 d	A2A2 $-a$		
A1A1	p	q	0	$pa+qd$	$q[a+(q-p)d] = q\alpha$
A1A2	$p/2$	$1/2$	$q/2$	$(p-q)a/2+d/2$	$(pa+qd)/2 + (-qa+pd)/2 - \mu$ $= q\alpha/2+(-p\alpha)/2$
A2A2	0	p	q	$-qa+pd$	$-p[a+(q-p)d] = -p\alpha$

育种值的两种定义方式

- ❖ 育种值 (Breeding value): 育种中, 往往从一个个体所产生后代的平均表现去判断其育种价值, 称其后代相对于群体平均数的平均表现为该个体育种值的一半。
- ❖ 个体的育种值等于它所携带的所有等位基因的基因效应的总和。如个体 A_1A_1 、 A_1A_2 和 A_2A_2 的育种值分别为

$$2\alpha_1 \quad \alpha_1 + \alpha_2 \quad 2\alpha_2$$

显性离差

❖ 显性离差 (dominance deviation) 定义

$$G_{ij} = \mu + g_{ij} = \mu + \alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij} = \mu + A + D$$

等位基因平均效应的双向（可理解为雌亲和雄亲）ANOVA表示形式

	A1, p	A2, q	行平均	行效应= 行平均- μ
A1, p	a, p^2	d, pq	pa+qd	α_1
A2, q	d, pq	-a, q^2	pd-qa	α_2
列平均	pa+qd	pd-qa	μ	
列相应= 列平均- μ	α_1	α_2		

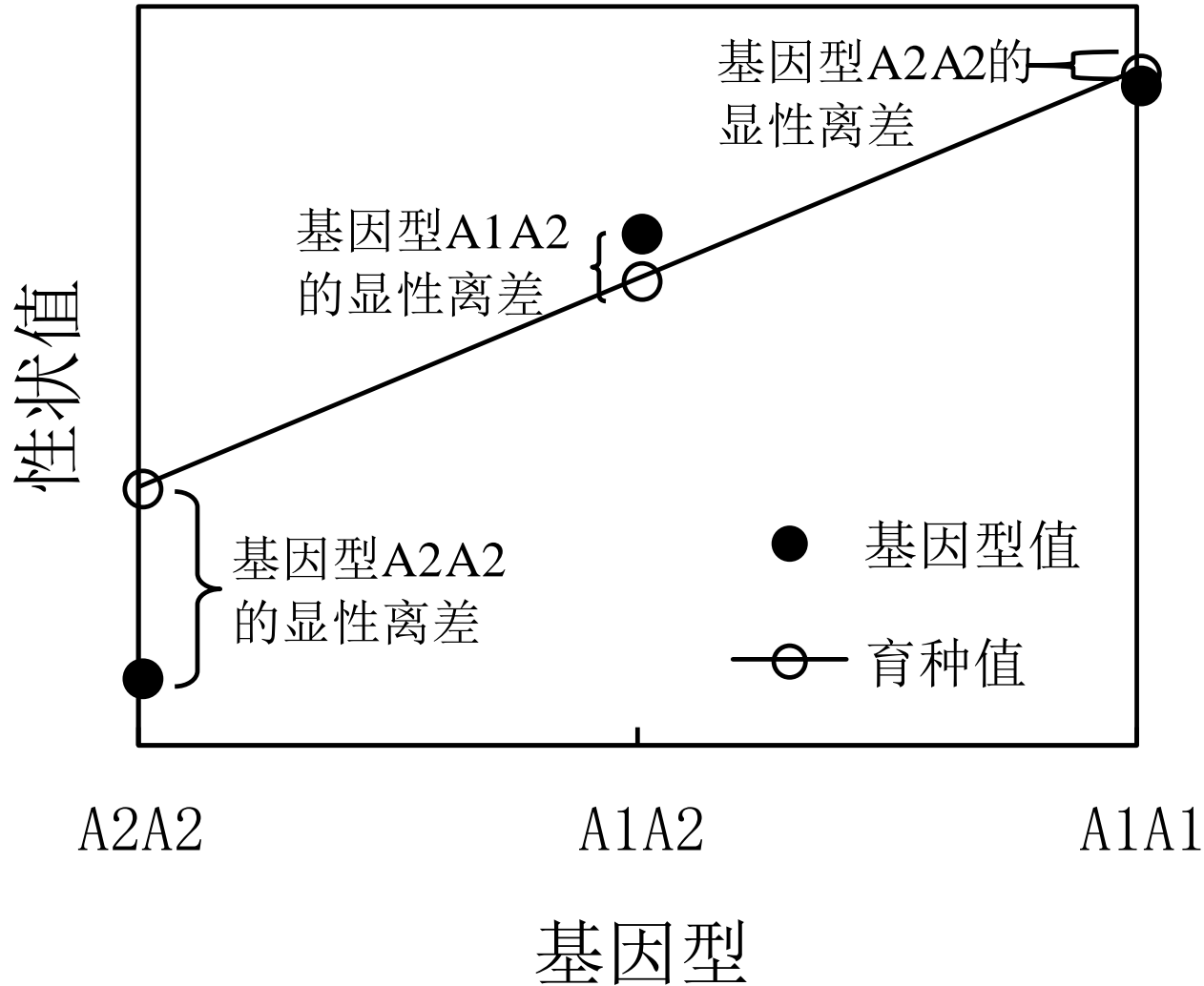
育种值的双向（可理解为雌亲和雄亲）ANOVA表示形式

	A1, p	A2, q	行效应 =行平均- μ
A1, p	$A_{11}=\alpha_1+\alpha_1$	$A_{12}=\alpha_1+\alpha_2$	α_1
A2, q	$A_{21}=\alpha_2+\alpha_1$	$A_{22}=\alpha_2+\alpha_2$	α_2
列相应= 列平均- μ	α_1	α_2	

显性离差的双向（可理解为雌亲和雄亲）ANOVA表示形式

	A1, p	A2, q	行效应= 行平均- μ
A1, p	$D_{11}=(a-\mu)-A_{11}$	$D_{12}=(d-\mu)-A_{12}$	α_1
A2, q	$D_{21}=(d-\mu)-A_{21}$	$D_{22}=(a-\mu)-A_{22}$	α_2
列相应= 列平均- μ	α_1	α_2	

育种值和显性离差的图形表示



随机交配群体中不同基因型的频率、基因型值、遗传效应、育种值和显性离差

随机交配群体的平均表现: $\mu = m + (p - q)a + 2pqd$

等位基因替换效应: $\alpha = a + (q - p)d$

基因型	频率	基因型值	遗传效应	育种值	显性离差
A1A1	p^2	$m + a$	$m + a - \mu$	$2q\alpha$	$2q^2d$
A1A2	$2pq$	$m + d$	$m + d - \mu$	$(q - p)\alpha$	$2pqd$
A2A2	q^2	$m - a$	$m - a - \mu$	$-2p\alpha$	$-2p^2d$

基因型值的正交分解

基因型	频率	基因型值	遗传效应	育种值	显性离差
A1A1	p^2	$m+a$	$m+a-\mu$	$2q\alpha$	$2q^2d$
A1A2	$2pq$	$m+d$	$m+d-\mu$	$(q-p)\alpha$	$2pqd$
A2A2	q^2	$m-a$	$m-a-\mu$	$-2p\alpha$	$-2p^2d$

$$G_{ij} = \mu + g_{ij} = \mu + \alpha_{ij} + \delta_{ij}$$

$$\sum f_{ij}\alpha_{ij} = 0 \quad \sum f_{ij}\delta_{ij} = 0 \quad \sum f_{ij}\alpha_{ij}\delta_{ij} = 0$$

两个基因位点的模型

$$\begin{aligned}G_{ijkl} &= \mu + (\alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij}) + (\alpha_k + \alpha_l + \delta_{kl}) + I_{ijkl} \\ &= \mu + g_{ij} + g_{kl} + I_{ijkl} = \mu + A_{ij} + B_{kl} + I_{ijkl}\end{aligned}$$

$$I_{ijkl} = G_{ijkl} - (\mu + A_{ij} + B_{kl}) = G_{ijkl} - G_{ij..} - G_{..kl} + \mu$$

$$G = A + D + I$$

- ❖ 随机交配群体中，平均育种值、平均显性离差和平均上位性离差的均值均为0，且三者之间无相关。

重叠显性上位 (15:1) 作用下的 上位性效应，基因频率均为0.5

	B_1B_1	B_1B_2	B_2B_2	$G_{ij..}$
A_1A_1	$G_{1111} = 13$ $I_{1111} = -\frac{3}{4}$	$G_{1112} = 13$ $I_{1112} = -\frac{3}{4}$	$G_{1122} = 13$ $I_{1122} = \frac{9}{4}$	$G_{11..} = 13$
A_1A_2	$G_{1211} = 13$ $I_{1211} = -\frac{3}{4}$	$G_{1212} = 13$ $I_{1212} = -\frac{3}{4}$	$G_{1222} = 13$ $I_{1222} = \frac{9}{4}$	$G_{12..} = 13$
A_2A_2	$G_{2211} = 13$ $I_{2211} = \frac{9}{4}$	$G_{2212} = 13$ $I_{2212} = \frac{9}{4}$	$G_{2222} = 1$ $I_{2222} = -\frac{27}{4}$	$G_{22..} = 10$
$G_{..kl}$	$G_{..11} = 13$	$G_{..12} = 13$	$G_{..22} = 10$	$\mu = 12\frac{1}{4}$

等位基因的测交效应

平均测交效应和平均替换测交效应

- ❖ 平均测交效应 (Average testcross effect of an allele)
- ❖ 平均测交替换效应 (Average testcross effect of an allele substitution)
- ❖ 不同等位基因配子的测交后代基因型和平均数

待测交群体中 配子和频率	测交群体中的配子型和频率		测交后代群体 平均数	等位基因的测交效应
	A_1, p_T	A_2, q_T		
A_1, p	$A_1A_1, m+a$	$A_1A_2, m+d$	$m + p_T a + q_T d$	$\alpha_1^T = q[a + (q_T - p_T)d]$
A_2, q	$A_1A_2, m+d$	$A_2A_2, m-a$	$m + p_T d - q_T a$	$\alpha_2^T = -p[a + (q_T - p_T)d]$

单交组合遗传效应的分解

❖ 单交组合的基因型值表述为：

$$G_{i^{P1}j^{P2}} = \mu_{P1 \times P2} + \alpha_i^{P1} + \alpha_j^{P2} + \delta_{ij}^{P1 \times P2}$$

❖ 育种中评价单交组合的模型是：

$$G_{ij} = \mu_{P1 \times P2} + GCA_{(i)} + GCA_{(j)} + SCA_{(ij)}$$

随机交配群体中 遗传方差的分解

随机交配群体的方差

$$p=P(A1), q=P(A2), p+q=1$$

基因型	A1A1	A1A2	A2A2
频率	p^2	$2pq$	q^2
基因型值	$G_{11}=m+a$	$G_{12}=m+d$	$G_{22}=m-a$

$$\mu = p^2 G_{11} + 2pq G_{12} + q^2 G_{22}$$

$$V_G = p^2 G_{11}^2 + 2pq G_{12}^2 + q^2 G_{22}^2 - \mu^2$$

$$V_G = p^2 g_{11}^2 + 2pq g_{12}^2 + q^2 g_{22}^2$$

随机交配群体中加显性方差

随机交配群体的平均表现: $\mu = m + (p - q)a + 2pqd$

等位基因替换效应: $\alpha = a + (q - p)d$

基因型	频率	基因型值	遗传效应	育种值	显性离差
A1A1	p^2	$m + a$	$m + a - \mu$	$2q\alpha$	$-2q^2d$
A1A2	$2pq$	$m + d$	$m + d - \mu$	$(q - p)\alpha$	$2pqd$
A2A2	q^2	$m - a$	$m - a - \mu$	$-2p\alpha$	$-2p^2d$

加性方差: $V_A = p^2(2q\alpha)^2 + 2pq[(q - p)\alpha]^2 + q^2(-2p\alpha)^2 = 2pq\alpha^2$

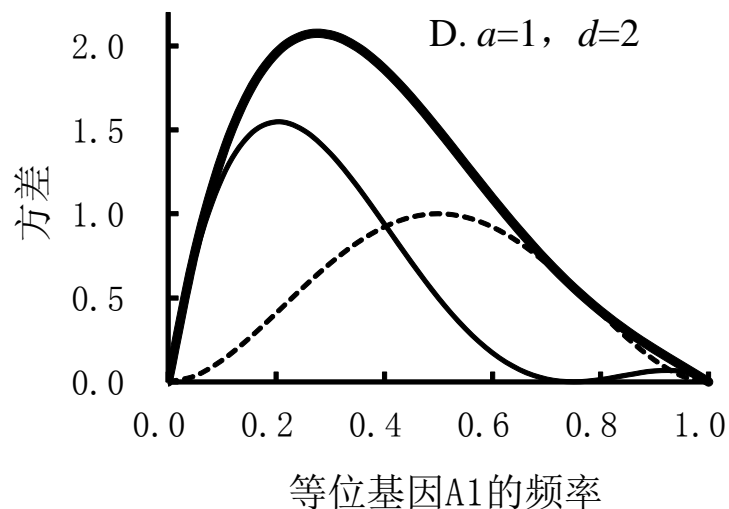
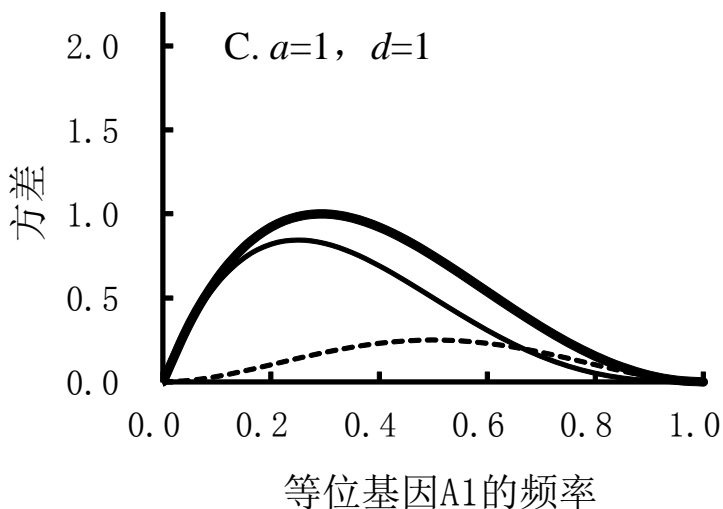
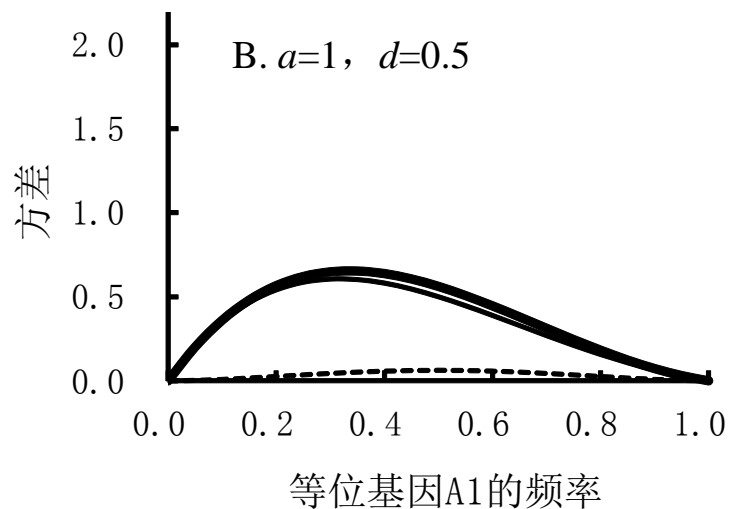
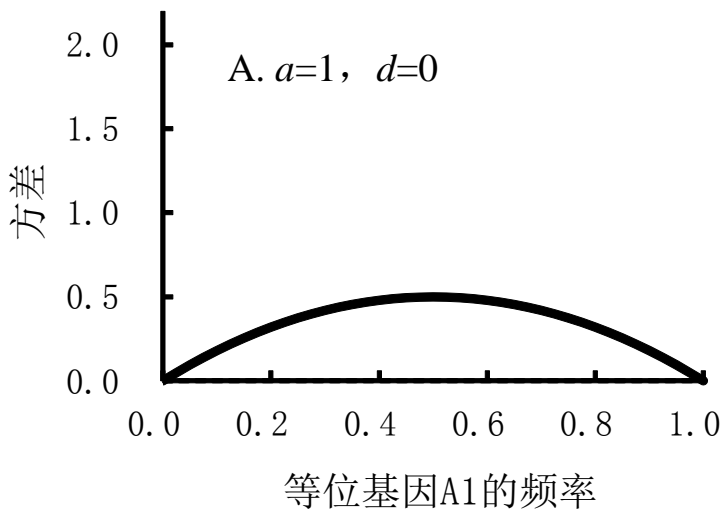
显性方差: $V_D = p^2(-2q^2d)^2 + 2pq(2pqd)^2 + q^2(-2p^2d)^2 = 4p^2q^2d^2$

随机交配群体中不同方差的组分

方差成分	符号	方差来源
表型方差	V_P	表型值
基因型方差	V_G	基因型值（遗传效应）
加性方差	V_A	育种值
显性方差	V_D	显性离差
上位性方差	V_I	上位性离差
基因型×环境互作方差	V_{GE}	基因型×环境互作效应
随机误差方差	V_ε	随机误差

随机交配群体中遗传方差的构成

—— 加性方差 - - - - 显性方差 —— 总遗传方差



The example in mouse (body weight in gram)

Genotype values			Genetic effects			
++	+pg	pgpg	<i>m</i>	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>d/a</i>
14	12	6	10	4	2	0.5

Gene frequency		Breeding value			Dominance deviation			V_A	V_D	V_G
+	pg	++	+pg	pgpg	++	+pg	pgpg			
0.9	0.1	0.48	-1.92	-4.32	-0.04	0.36	-3.24	1.04	0.13	1.17
0.7	0.3	1.92	-1.28	-4.48	-0.36	0.84	-1.96	4.30	0.71	5.01
0.5	0.5	4.00	0.00	-4.00	-1.00	1.00	-1.00	8.00	1.00	9.00
0.3	0.7	6.72	1.92	-2.88	-1.96	0.84	-0.36	9.68	0.71	10.38
0.1	0.9	10.08	4.48	-1.12	-3.24	0.36	-0.04	5.64	0.13	5.77

The example in mouse $G_{ij} = \mu + A + D$

Genotype values			Genetic effects			
++	+pg	pgpg	m	a	d	d/a
14	12	6	10	4	2	0.5

Gene freq.		Genotype freq.			Pop. mean	Pop. variance	α_+	α_{pg}	α
+	pg	++	+pg	pgpg					
0.9	0.1	0.81	0.18	0.01	13.56	1.17	0.24	-2.16	2.40

Gene freq.		Breeding value			Dominance deviation			V_A	V_D	V_G
+	pg	++	+pg	pgpg	++	+pg	pgpg			
0.9	0.1	0.48	-1.92	-4.32	-0.04	0.36	-3.24	1.04	0.13	1.17

- Genotype ++: $14 = (13.56) + (0.48) + (-0.04)$
- Genotype +pg: $12 = (13.56) + (-1.92) + (0.36)$
- Genotype pgpg: $6 = (13.56) + (-4.32) + (-3.24)$
- $V_A = 0.81 * (0.48)^2 + 0.18 * (-1.92)^2 + 0.01 * (-4.32)^2 = 1.04$
- $V_D = 0.81 * (-0.04)^2 + 0.18 * (0.36)^2 + 0.01 * (-3.24)^2 = 0.13$

Another example on over dominance

Genotype values			Genetic effects			
A1A1	A1A2	A2A2	m	a	d	d/a
110	150	90	100	10	50	5

The example on over dominance

Gene freq.		Genotype freq.			Pop. mean	Pop. variance	α_1	α_2	α
A1	A2	A1A1	A1A2	A2A2					
0.8	0.2	0.64	0.32	0.04	122	384	-4	16	-20
0.7	0.3	0.49	0.42	0.09	125	483	-3	7	-10
0.6	0.4	0.36	0.48	0.16	126	576	0	0	0
0.5	0.5	0.25	0.50	0.25	125	675	5	-5	10
0.4	0.6	0.16	0.48	0.36	122	768	12	-8	20

- Which allele is favored depends on the population
- Population has the highest mean at $p=0.6$, $q=0.4$
- When population reaches the highest mean, the two alleles have equal effects

The example on over dominance

Gene freq.		Breeding value			Dominance deviation			V_A	V_D	V_G
A1	A2	A1A1	A1A2	A2A2	A1A1	A1A2	A2A2			
0.8	0.2	-8	12	32	-4	16	-64	128	256	384
0.7	0.3	-6	4	14	-9	21	-49	42	441	483
0.6	0.4	0	0	0	-16	24	-36	0	576	576
0.5	0.5	10	0	-10	-25	25	-25	50	625	675
0.4	0.6	24	4	-16	-36	24	-16	192	576	768

- When population reaches the highest mean, the three genotypes have equal breeding values. No further progress can be made from the selection on BV. In this case, dominance consists of all genetic variation.
- Mean of genotype A1A2 is 150, which is much higher than the highest mean of random mating population. This explains the advantage of hybrid breeding in plants.

全同胞家系内和家系间的方差

❖ 随机交配群体的 6 类全同胞家系的平均数和方差

家系类型	P ₁	B ₁	F ₁	F ₂	B ₂	P ₂	平均
频率	p^4	$4p^3q$	$2p^2q^2$	$4p^2q^2$	$4pq^3$	q^4	
家系平均数	a	$\frac{1}{2}(a+d)$	d	$\frac{1}{2}d$	$\frac{1}{2}(-a+d)$	$-a$	$(p-q)a+2pqd$
家系内方差	0	$\frac{1}{4}(a-d)^2$	0	$\frac{1}{2}a^2 + \frac{1}{4}d^2$	$\frac{1}{4}(a+d)^2$	0	

❖ 家系内的方差 $\sigma_w^2 = p^4 \times 0 + 4p^3q \times \frac{1}{2}(a-d)^2 + \dots + q^4 \times 0$
 $= pq[a + (q-p)d]^2 + 3p^2q^2d^2 = \frac{1}{2}V_A + \frac{3}{4}V_D$

❖ 家系间的方差 $\sigma_B^2 = p^4 \times (a)^2 + 4p^3q \times [\frac{1}{2}(a+d)]^2 + \dots + q^4(-a)^2 - \mu^2$
 $= pq[a + (q-p)d]^2 + p^2q^2d^2 = \frac{1}{2}V_A + \frac{1}{4}V_D$

半同胞家系间的协方差

❖ 随机交配群体的亲子关系

Parent			Offspring			Mean of offspring
Genotype	Frequency	Value	A1A1	A1A2	A2A2	
A1A1	p^2	$A_{11}+D_{11}$	p	q	0	$\frac{1}{2}A_{11}$
A1A2	$2pq$	$A_{12}+D_{12}$	p^2	$2pq$	q^2	$\frac{1}{2}A_{12}$
A2A2	q^2	$A_{22}+D_{22}$	0	p	q	$\frac{1}{2}A_{22}$

❖ 亲子间和半同胞家系间的协方差分别为：

$$Cov_{OP} = Cov(A + D, \frac{1}{2} A) = \frac{1}{2} Cov(A, A) + \frac{1}{2} Cov(D, A) = \frac{1}{2} V_A$$

$$Cov_{HS} = Cov(\frac{1}{2} A, \frac{1}{2} A) = \frac{1}{4} Cov(A, A) = \frac{1}{4} V_A$$

Variance between full sibs and covariance between offspring and mid-parent

Parents			Offspring			Mean of offspring
Genotype	Frequency	Mid-parent	A1A1	A1A2	A2A2	
A1A1 x A1A1	p^4	a	1	0	0	a
A1A1 x A1A2	$4p^3q$	$\frac{1}{2}(a+d)$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}(a+d)$
A1A1 x A2A2	$2p^2q^2$	0	0	1	0	d
A1A2 x A1A2	$4p^2q^2$	d	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}d$
A1A2 x A2A2	$4pq^3$	$\frac{1}{2}(-a+d)$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}(-a+d)$
A2A2 x A2A2	q^4	$-a$	0	0	1	$-a$

- **Variance between half sibs** $Cov_{FS} = \frac{1}{2}V_A + \frac{1}{4}V_D$
- **Covariance between offspring and mid-parent** $Cov_{OP} = Cov_{OP_1} = Cov_{OP_2} = \frac{1}{2}V_A$

随机交配群体的全同胞家系

亲代		子代基因型、基因型值和频率				子代平均数 O_i
频率 f_i	基因型	中亲值	A_1A_1, a	A_1A_2, d	$A_2A_2, -a$	
p^4	$A_1A_1 \times A_1A_1$	a	1	0	0	a
$2p^3q$	$A_1A_1 \times A_1A_2$	$\frac{1}{2}(a+d)$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}(a+d)$
$2p^2q^2$	$A_1A_1 \times A_2A_2$	0	0	1	0	d
$4p^2q^2$	$A_1A_2 \times A_1A_2$	d	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}d$
$4pq^3$	$A_1A_2 \times A_2A_2$	$\frac{1}{2}(-a+d)$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}(-a+d)$
q^4	$A_2A_2 \times A_2A_2$	$-a$	0	0	1	$-a$
平均	$(p-q)a + 2pqd = \mu$		$(p-q)a + 2pqd = \mu$			

全同胞家系间的协方差

❖ 中亲值与后代的协方差

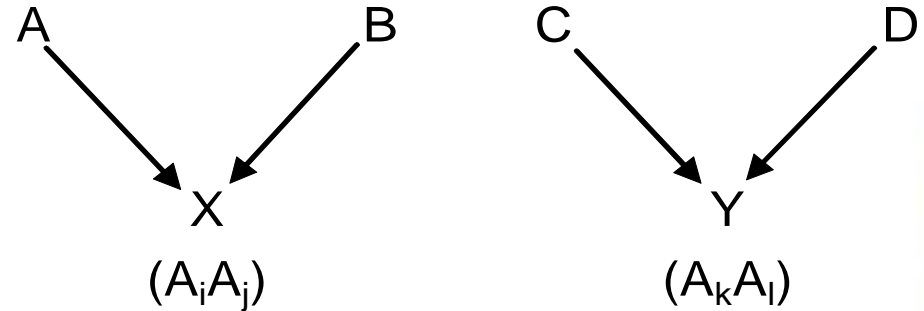
$$\begin{aligned}Cov_{OP} &= Cov\left[\frac{1}{2}(P_1 + P_2), O\right] = \frac{1}{2}Cov(P_1, O) + \frac{1}{2}Cov(P_2, O) \\ &= Cov_{OP} = \frac{1}{2}V_A\end{aligned}$$

❖ 全同胞家系的协方差

$$\begin{aligned}Cov_{FS} &= p^4 a^2 + 2p^3 q \left[\frac{1}{2}(a + d)\right]^2 + \dots + q^4 (-a)^2 - \mu^2 \\ &= pq[a + (q - p)d]^2 + p^2 q^2 d^2 \\ &= \frac{1}{2}V_A + \frac{1}{4}V_D\end{aligned}$$

亲属间协方差的一般表示方式

❖ 个体 X 和 Y 的系谱



❖ 协方差的一般表示形式为 $\Delta_{XY} = f_{AC}f_{BD} + f_{AD}f_{BC}$

$$\text{Cov}(X, Y) = 2f_{XY}V_A + \Delta_{XY}V_D$$

$$+ (2f_{XY})^2V_{AA} + 2f_{XY}\Delta_{XY}V_{AD} + (\Delta_{XY})^2V_{DD}$$

$$+ (2f_{XY})^3V_{AAA} + (2f_{XY})^2\Delta_{XY}V_{AAD} + \dots$$

植物育种中常用亲属间的协方差

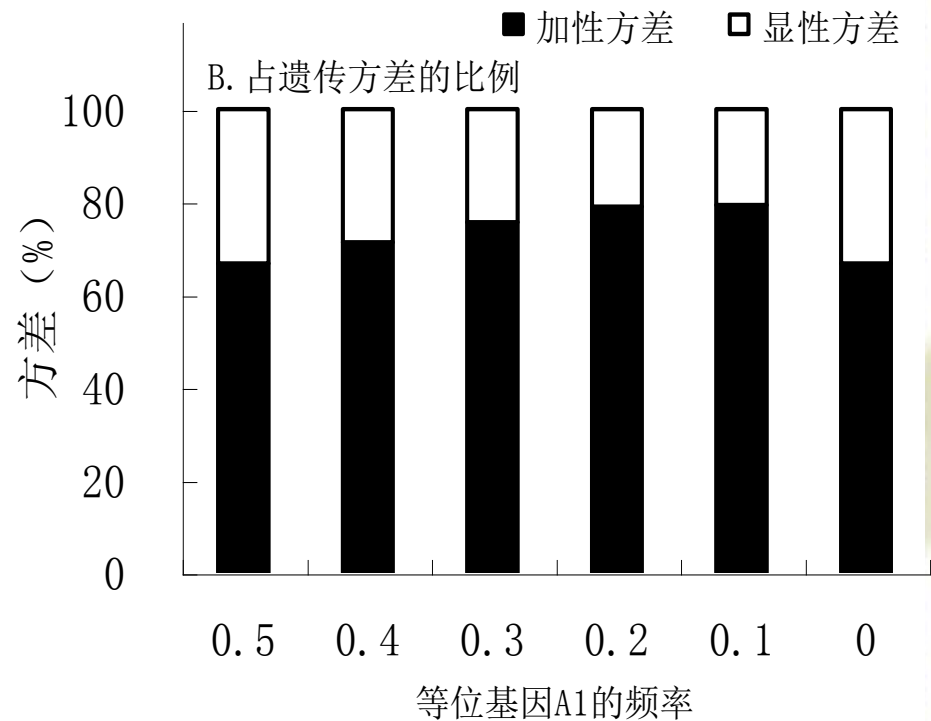
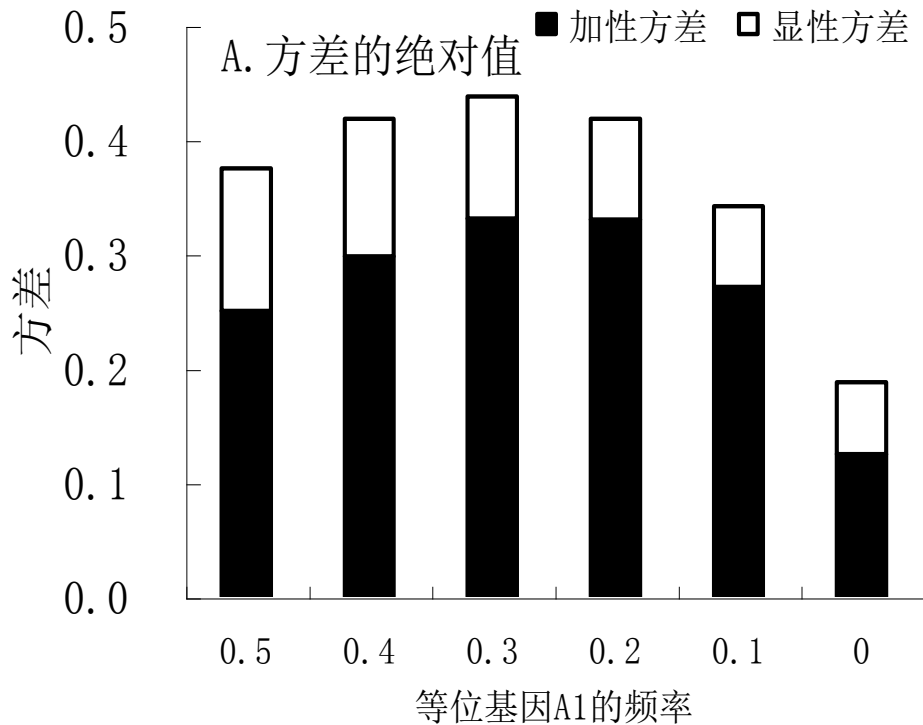
个体 X 和 Y 的类型	V_A 的系数 ($2f_{XY}$)	V_D 的系数 (Δ_{XY})
亲代和子代	$\frac{1}{2}$	0
半同胞		
非近交共同亲本	$\frac{1}{4}$	0
任意亲本 F	$\frac{1+F}{4}$	0
全同胞		
非近交共同亲本	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$
任意亲本 F_A 和 F_B	$\frac{2+F_A+F_B}{4}$	$\frac{(1+F_A)(1+F_B)}{4}$

上位作用类型在随机交配群体中方差成分的比例

F ₂ 分离比	A _i A _j B _k B _l 的基因型值				$\frac{V_A}{V_G}$	$\frac{V_D}{V_G}$	$\frac{V_I}{V_G}$
	G ₁₋₁₋	G ₁₋₂₂	G ₂₂₁₋	G ₂₂₂₂			
9:3:4	2	1	0	0	0.63	0.32	0.05
12:1:3	2	2	0	1	0.63	0.31	0.06
3:9:4	1	2	0	0	0.61	0.31	0.08
12:3:1	2	2	1	0	0.60	0.30	0.10
9:7	1	0	0	0	0.57	0.29	0.14
3:13	0	1	0	0	0.51	0.26	0.23
9:4:3	2	1	0	1	0.51	0.26	0.23
9:1:6	2	0	0	1	0.43	0.22	0.35
10:3:3	2	1	0	2	0.33	0.16	0.51
15:1	1	1	1	0	0.27	0.13	0.60
3:12:1	1	2	1	0	0.27	0.13	0.60
10:6	1	0	0	1	0.27	0.13	0.60
6:9:1	1	2	2	0	0.05	0.02	0.93

基因的固定对遗传方差的影响

- ❖ 在上位性效应不存在的情况下，基因的固定会同时引起加性方差和显性方差的降低
- ❖ 完全显性遗传模型 (9:3:3:1) 中不同遗传方差成分



上位性效应对遗传方差的影响

❖ 对于 F_2 为15:1的重叠显性上位来说，随着基因的固定，加性方差和显性方差反而增加

