園藝作物育種講習會專刊 61～68(1990)

全互交與組合力在育種上之應用

李 成 章
國立中興大學農藝系

前 言

數量性狀的遺傳通常都是連續變異現象。連續變異的遺傳乃受所謂「數量基因系統」(polygenetic system)的控制。 數量基因系統是由若干數量基因(polygene)所組成。各個數量基因的作用相似，效果微小，而彼此間在效果上來講，又有相加與相成的作用(additive and supplementary effect)。數量基因系統裡含有的數量基因的數目無法判定，所以數量基因的行爲雖也遵循孟氏遺傳的分離原則，但它們所控制的遺傳變異卻無法用簡單的孟氏遺傳法則來分析，若要分析數量性狀的變異，則必須另覓途徑。

一般數量性狀有三種方法：(1) 全互交法分析(diallel analysis)。(2)因子法之遺傳分析(factorial method of genetic analysis)和(3)變異成分法之遺傳分析(the variance component method of genetic analysis)。其中全互交法被公認是一種分析數量性狀變異的有效方法。此法最先僅應用於調查自交作物或自交系間數量性狀之變異，後來更推廣應用於調查遺傳成分複雜的異交作物，甚至血緣甚遠的種間的遺傳變異也同樣奏效 ，一般全套的全互交設計，包括 n 個親本的自交及各親本間彼此所有可能的正交及反交交配組合(共 n×n 個)。所謂親本，不論是個體、群體或集團均可。全互交法利用包含同型接合親本與F_1較分離世代 (如F_2,F_3)爲佳，因它們遺傳上不分離，少數個體即可，且他們沒有連鎖(linkage) 之干擾，此爲其他方法所未能分析者，唯一缺點乃雜交組合數需齊全。目前雖有部分互交法(partial diallel cross)可補救，但仍不是很好之方法(與其他方法比較時)。全互交法之遺傳假設有六：(1)親本爲同型接合體，(2)親本爲二元體分離，(3)無連鎖遺傳，(4)無複等位基因(multiple allele)存在，(5)無基因間之交感作用(即無上位性基因存在)與(6)無正反交之母體效應。這個全互交分析，不但可提供遺傳介量(parameter)之性質與數量，同時可用來探討一般與特殊組合力(general and specific combining ability)；爲達成這二個目標，可利用Hayman's (1954)與Griffing's (1956)方法加以得到。這個方法係在某個前提下，利用適當統計模式估算一般與特殊組合力 (general and specific combining ability)來轉換爲遺傳成分之加性變方(δ^2_A)與顯性變方(δ^2_D)。全互交分析中，親本、F_1組合與反交組合三組資料包括在內。Griffing(1956)依據所包含之材料，描述四種全互交分析法，及(1)親本(n)，n(n-1)/2F_1與反交F_1組合。(2)僅包括親本與F_1組合。(3)F_1與反交F_1組合。(4)僅包含F_1組合，Griffing 依據Eisenhart's 第一模式(固定型)與第二模式(逢機型)來說明組合力之分析。在植物育種試驗，僅考慮逢機型，因我們僅興趣於估算複雜集團變方中之遺傳

與環境成分。爲此目的，我們假設模式中之不同效應(μ例外)之分布爲常態；且以平均值爲零，變方爲δ_i^2之分布(此處之i爲 g, s, r 與 b)，若僅考慮第一模式時，亦可以分析一般組合力(general combining ability，以 gca 表示)，與特殊組合力(specific combining ability，以 sca 表示)。上述四個方法中，每一個方法包括兩個步驟；第一步驟爲擬說測驗，決定F_1，親本與反交F_1間之基因型有無差異性存在，若有差異時，則進一步進行第二步驟之組合力分析。四個方法之擬說測驗(以F_1測驗爲之) 均假定$\delta_g^2 = 0$，$\delta_s^2 = 0$與$\delta_r^2 = 0$。不同方法之自由度與平方和計算法亦異。

全互交分析法

全互交分析上，有兩個主要的統計數，即 Vr與 Wr。Vr是由全互交資料表中某一系列(array)裡所有的交配後代之平均數值所計算得之變方 (variance)，此處所謂系列，係指任一親本與其他親本雜交之各交配組合後代之平均數值而言， 是故有一親本即有一系列，有 n 個親本即有 n 個系列。而Wr則爲由一個系列所有各交配組合後代之平均值與非輪迴親本(non-recurrent parent) 自交後代之平均值所求得的共變方(covariance)。在含有 n 個親本的 n×n 全互交試驗資料共有 n 個系列，故可計算得 n 個 Vr 與 n 個 Wr。利用這些 Vr 及 Wr 數值，可求得 Vr及 Wr 間的回歸關係。這種回歸關係，普通是一條直線($Wr=\bar{W}r+b\ (Vr-\bar{V}r)$，即回歸線)來表示(如圖1)。Wr 決定該線的位置，而 b 即回歸係數， 則決定該線的坡度。根據 Jinks and Haymam 兩氏的理論，從此直線的位置、坡度以線上代表各親本系列的各點(Wr, Vr)的分佈情形，即可對許多有關控制數量性狀之變異的數量因子系統的作用和效果等特性有一個概括的認識。每一序列之親本計量(parental measurement，以 Yr 表示之)與顯性次序 (order of dominance，以Wr+Vr 表示之)間之標準偏差圖，採用最小自乘方法而得(如圖 2) 。由此來估計由親本所帶之顯性程度是否

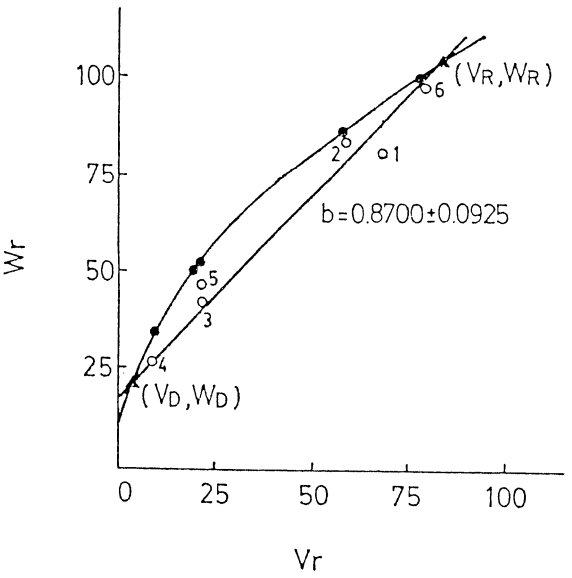


圖1. 小麥－穗粒數6×6全互交法之Wr/Vr(圖中之○點爲Wr,Vr之點，而●爲(Vr,Vr×VOLO)之點)

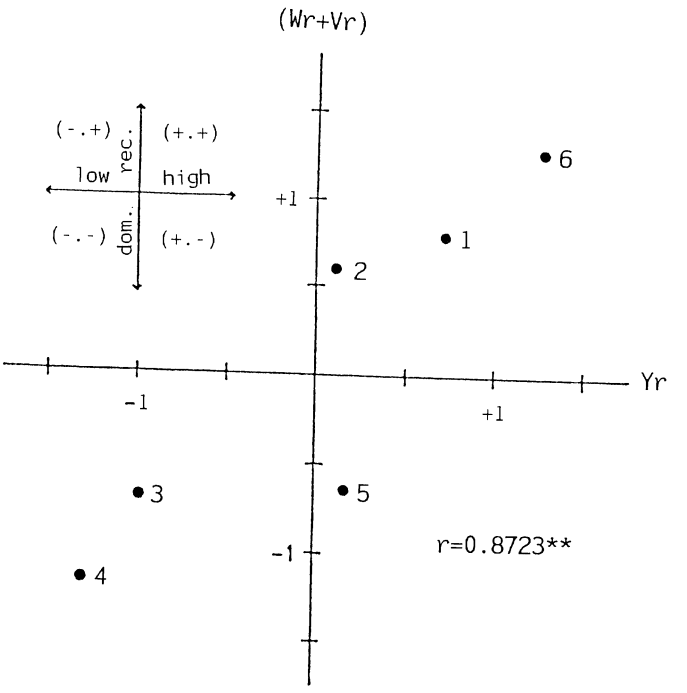


圖2. 小麥－穗粒數6×6全互交法之Yr與(Wr+Vr)間之標準偏差

受正與負基因方向所致。由圖1與圖2 爲小麥 6×6 全互交一穗粒數資料，得知親本4, 3, 5, 爲帶有顯性基因，而 2, 1與 6 親本則帶有隱性基因；在顯性基因中，第 4 與 3 親本爲一穗粒數少者，而第五親本則爲一穗粒數多者。圖 2 中之 r 爲 Yr 與 (Wr+Vr) 之相關係數，其值示出高度顯著效應，表明仍以一穗粒數少者爲顯性。一般 r值正時，表示顯性基因之作用，以一穗粒數少者(負方向)爲大，r 值負時，則以一穗粒數多者(正方向)爲大。

若所求得回歸線之坡度(b)等於 1 時，表示該項數量性狀之變異是純粹由數量基因間之顯性效應(dominant effect) 的作用，而該一回歸線之位置則表示一般顯性效應之作用的程度(見圖3)。在完全顯性時，回歸線穿過原點(圖3a)；不完全顯性時，回歸線截 Wr 軸於點之上方(正值)(圖3b)；超顯性時，回歸線截 Wr 軸於原點之下方(負值) (圖3c)。回歸線上代表各親本序列的各點(Vr,Wr) 的位置次序，則依其距離之遠近，顯示各親本之基因型中顯性基因與隱性基因之相對頻度。位置接近原點的(即 Wr 及 Vr 數值較小者)含有較多的顯性基因； 位置距原點較遠者(即 Wr 及 Vr 數值較大者)含有較多的隱性基因(圖3e) ，以上所寫的是在 b=1 時，亦即在僅有顯性效應之作用時之情形。若無顯性作用時，即無 Wr/Vr 之回歸，而代表各序列的各點(Wr,Vr)，則簇集在Wr/Vr=2的一點處(圖3d)。如果求得的回數線坡度小於 1 時，表示該一性狀之變異受非等位基因交感作用(non-allelic interaction) 之左右(圖3f)。這種交感作用可分爲兩種：即局部交感作用(localized interaction)與一般交感作用(generatized interaction)；前者存在某些特殊基因型間的交感作用，後者則爲普遍存在於各基因型間的交感作用。設基因 A 所控制的變異爲 a 單位，B 爲 b 單位，C 爲 c 單位等等，則在無交感作用 (亦即純顯性相加效應)時，基因

型 AB 所表現的性狀爲(a+b)單位，如果基因型 AB 所表現的性狀有異於(a+b)單位，則謂之 A與 B 間有交感作用。此種交感侷限於特殊的基因型間，其來源可用後文所述的方法測定，稱之局部交感作用。

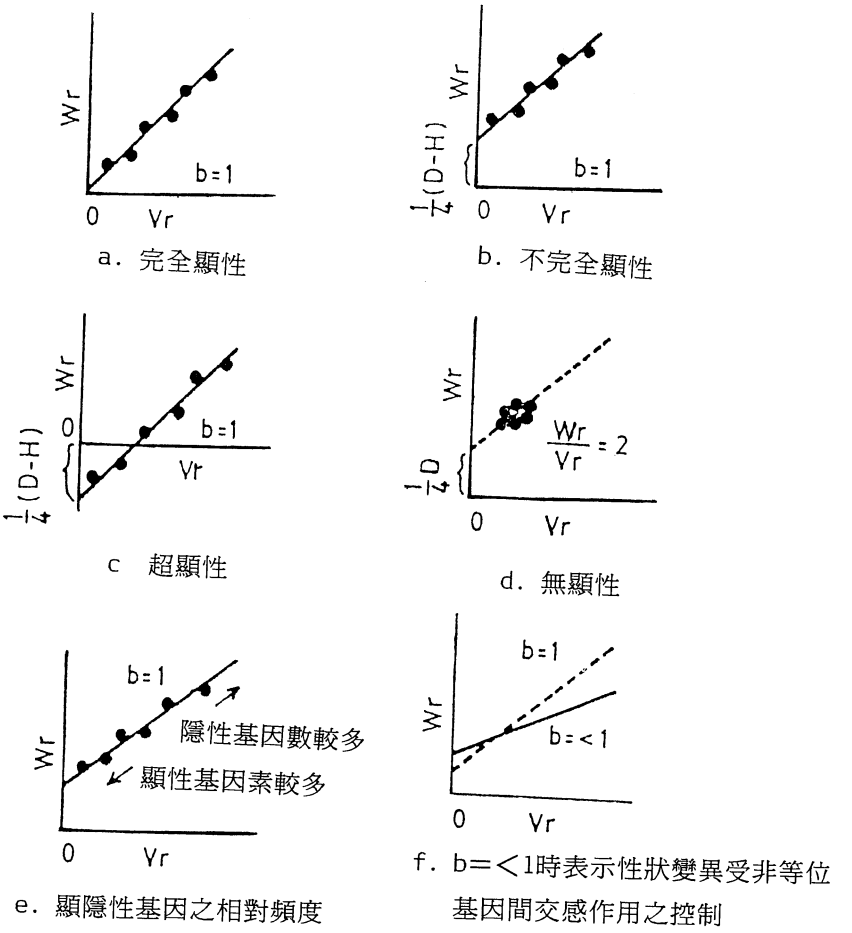


圖3.　不同顯性效應程度的Wr/Vr迴歸線

基因間交感作用的種類可用上述方法測定之。其法乃在計算 Wr， Vr 及 Wr/Vr 回歸時將各親本及其序列逐個刪除，不列入計算。如此，一個 n×n 的全互交組合可分成 n 個 (n-1)×(n -1)的新的全互交組合，由新的(n-1)全互交組合所求得的 Wr/Vr 回歸線的坡度有時小於1，表示交感作用仍然存在；有時 b=1，或與 b=1 的差別不顯著時，乃表示在這(n=1)基因型間已無交感作用存在，或謂交感作用已被刪除(removed)。 該一「移除」的基因型則顯然是原先 n×n 全互交組合中所發現的交感作用的來源，該一交感作用自然也就是所謂局部交感作用。交感作用移去後，這(n-1) 個親本間該項數量性狀之遺傳變異即無疑是只受顯性相加效應之控制了。有的時候，交感作用要在除去 r 個親本後才能除去；有的時候在除去 r 個親本後的 (n-r)×(n-r) 全互交組合中仍有交感作用的跡象，即(b<1) 。在除去任一個或數個親本後，Wr/Vr 回歸線的坡度仍小於 1，即表示交感作用的來源不明顯，不能用上述的方法移除。而這種交感作用，也就是普遍存於各基因間之一般交感作用。

全互交分析在育種方法上的應用

全互交分析在育種上有許多好處：1.依據顯性程度及次序選擇適當的雜交輪迴親本爲育種材料，2.研究物種有否分化，3.了解雜交親本是否有基因間的交感作用，4.瞭解親本間的遺傳變異性，5.瞭解準確的基因作用，據以決定採用何種育種方法。因此利用全互交資料進行實用性分析，將有助於作物育種家擬定育種計畫之參考。全互交分析技術利用較大尺度來研究連續性變異，尤其採用固定型數學模式來估算一般與特殊組合力變方與效應，對從事度量雜種潛力之利用俾益良大。許多異交作物均利用全互交法來估算具有高度一般組合力或合成品種之組合，以其所得之信息更有效的育成頂交(top cross)與多交(polycross)品系。因此全互交法爲一種較有系統之方法。一般全互交組合中，單交後裔以固定型統計模式進行分析，每一後裔平均可各別估算出一般組合力(主效應)與特殊組合力(交感效應) 兩個成分。若 sca 變方不顯著時，則易於選拔兩個親本均具有一般組合力高之單交組合。 若 sca 變方達到顯著時，則需視單交組合後裔之交感作用重要程度而定， Griffing (1956)認爲單交組合後裔之遺傳總變方等二倍於 gca 變方($\delta_g^2 \times 2$)加上 sca 變方(δ_s^2)，Backer 曾利用$2\delta_g^2/(2\delta_g^2+\delta_s^2)$之比值來作爲選拔育種之依據，若其比值大於 1 時，雖然 sca 變方顯著，仍以選拔較大 gca 之兩親本之後裔組合爲佳。

全互交分析大部分學者均利用 F_1 組合即可得到正確之遺傳信息，因它較 F_2與 F_3世代爲簡便，僅需少數個體即可，且無連鎖之分離干擾。一般在產量及其在有關產量成分之性狀中，全互交分析可獲知那一個親本序列之顯性程度與顯性方向和秩序，作爲育種家選拔親本及組合之依據，同時可以瞭解有無基因間之交感作用，此可由刪除遠離 Wr/Vr回歸線之親本序列和組合顯示低度選拔潛力之親本序列來證實。Johnson (1963)曾利用 F_2及 F_3世代之全互交組合分析，一方面用上述方法來鑑定有無基因間之交感作用，並利用尺度試驗(scaling test)，即 $F_3-(1/2F_2+1/4P_2+1/4P_1)=0$來測定，結果不但發現在他的材料中，$F_1$、$F_2$及 F_3之全互交分析均未出現基因間之交感作用，同時可得到高產潛力單交組合之選拔效果。利用F_1及F_2全互交分析，發現其基因之作用在不同世代大致相似，且可瞭解 F_2或 F_3分離所造成之數量基因系統，因此 F_2或 F_3世代之全互交分析亦可進行。

一般在全互交組合力，可包含許多不同來源之種源 (germplasm)，可用來瞭解親本間之遺傳畸異性(genetic diversity)及其基因作用，以做爲從事釐定育種計畫之參考，其從估得之遺傳加性變方在該性狀爲很重要，且遺傳率很高時，混合選拔(mass selection)或譜系法來選均有效。若顯性成分在全互交組合中顯現很重要，尤其有超顯性出現時，應以輪迴選拔較爲有效，若在上位性成分出現時，則以採用系統育種(line breeding)較爲有效。

組合力之檢定方法

一品系(或自交系)與他品系雜交所起雜種優勢之力，謂之組合力(combining ability)。組合力之大小，一般以其雜種 F_1 之產量估計之。欲定其雜交系統之組合力，有以一定之自交系爲檢定親(tester)，與其他自交系雜交而比較其F_1產量而測定者，稱之爲單交檢定法(single crossing)；以某品種(商業優良品種)爲檢定親與自交系雜交，比較其雜種產量而測定者，稱之爲測

交檢定法(top crossing)；以二至三個自交系爲檢定親與受檢自交系進行測定者，稱之測交檢定法(test crossing) ；在多年生營養繁殖之作物，欲檢定之營養系，不自交與其他一定之營養系或品種(視爲檢定親)自由雜交，謂之多交檢定法(polycrossing)。以上檢定法中最正確者爲單交檢定法，因此手續較繁之單交用於正確之檢定，頂交用於初步檢定試驗爲宜。換言之，育成多系自交系後，先用頂交法淘汰大部分一般組合力較差之自交系，選留少數自交系，再以單交或測交法選出雜種優勢最高之雜交組合。產量預測檢定，如雙交雜種(A×B)×(C×D)產量可由單交雜種之產量預測之，其方法如下：

(1) 由四自交系 A, B, C, D 可能之單交雜種之平均產量爲此四自交系所成雙交雜種之預測產量，即 (AB + AC + AD + BC + BD + CD) / 6。

(2) 不用於做雙交之四個單交之平均產量，即 (AC+AD+BC+BD)/4。

(3) 四自交系各在有關各單交雜種之平均生產能力之平均，爲雙交雜種之預測產量。

$$\text{A自交系之平均生產能力} = \frac{AB + AC + AD + \cdots\cdots\cdots + AN}{N-1} = a$$

$$\text{B自交系之平均生產能力} = \frac{BA + BC + BD + \cdots\cdots\cdots + BN}{N-1} = b$$

$$\text{C自交系之平均生產能力} = \frac{CA + CB + CD + \cdots\cdots\cdots + CN}{N-1} = c$$

$$\text{D自交系之平均生產能力} = \frac{DA + DB + DC + \cdots\cdots\cdots + DN}{N-1} = d$$

則 $\dfrac{a + b + c + d}{4}$ 爲預測產量。

(4) 四種頂交雜種之平均產量，設 V 爲普通品種，V×A …… 爲頂交雜種之產量；則雙交雜種之頂交產量爲 (V×A + V×B + V×C + V×D)/4。

由此種預測法所得之預測產量均證明與事實產量相符合，尤以第二法爲最接近，故現一般雙交雜種產量之預測採用第二法。

以雜種優勢爲目的而育成F_1雜種，選拔自交系時，先由頂交選拔一般組合力 (general combining ability)高之自交系，再由單交選拔特殊組合力(specific combining ability)高之自交系，以爲雜交親本之自交系，殊爲重要。假如數個自交系與數個檢定系統相雜交，調查各F_1之雜種優勢，某一自交系在各種組合均示高度之組合力，則稱此自交系爲一般組合力高。一般組合力有效之測定方法，係利用自交系與品種之雜交或頂交，以淘汰大部分之自交系，選留之自交系再試驗其特殊組合力。檢定時以自交系爲母本，但在利用雜種優勢栽培推廣時，則以品種爲母本爲宜。一般頂交用品種之選拔或較困難，最好由雜種推廣地區選出一最優之自然授粉品種。某一自交系並不表現高度一般組合力，但某一個特定組合力的確很高時，選拔雜種推廣之組合，最好仍以具有一般組合力高之自交系爲宜。

組合力在育種上之應用

自交作物利用雜種優勢，係先選拔自身具有優良性狀組合之現有親品種，繼續育成具有最優組合之遺傳因子及近於同型結合之品種，頗爲重要。如雜種種子能經濟產生，或能尋出更易雜交之方法，則雜種優勢可利用之以獲得遠較同型結合狀態爲最高之產量。在異交作物利用雜種優勢，一般採用兩種方法：第一先在自交系內或自交系間選種，後用單交雜種、三系選種或雙交雜種以爲商業作物。第二方法爲選拔多年生作物之優良營養系，以頂交法或類似方法測定其組合力，而後由優良營養系以產生 F_1 雜種、雙交種或合成品種。行雜交優勢育種時，需考慮提高自交系組合力之育種，因此改良自交系之育種方法成爲重要急需解決之問題，其方法如下：

1. 由自交授粉之品種或合成品種育成多數之自交系，進行組合力之選拔育種。即由族群中選拔個體自交，由頂交與單交，測交檢定一般組合力，並利用自交系自身之性狀與組合間之相異，選拔最優之自交系用爲一新單交之親。
2. 輪迴選種法(recurrent selection)。爲族群之改良方法。在育種族群中選拔具有優異外表型之單株，進行雜交，產生重組合，形成族群，並循環進行。經由循環進行之育種程序，可逐漸增加族群中有利因子之頻度。輪迴選種可分爲二大類，其一爲族群內改良，其二爲族群間改良。族群內改良在於使族群本身及產生之自交系，獲得最大改良；而族群間改良則在於使兩族群間雜交種及兩族群產生之自交系雜交種，獲得最大改良。族群內改良方法，可採用(1)混合選種法(mass selection)，(2)異親兄妹選種法(half-sib seclection)，(3)同親兄妹選種法(full-sib selection)，(4)一代自交或二代自交選種法(S_1 or S_2 selection) 及(5)廣基檢定親或自交系檢定親之測交選種法。族群間改良方法，可採用(1)相互輪迴選種法，(2)自交系爲檢定親之相互輪迴選種法，(3)同親兄妹相互輪迴選種法，(4) 異親兄妹相互輪迴選種法 (5)異親兄妹族系測交之相互輪迴選種法。經過輪迴選種改良過之族群，分離自交系，育成雜交種或合成品種更可直接利用爲綜合品種。
3. 由自交系間之雜交雜種行系統育種法。一成功之單交親按雜交育種法進行至 F_2 及繼續各代連續自交，以育成優越自交系。所衍生自交系以頂交檢定其一般及特殊組合力。
4. 由回交法改良自交系，導入少數優良特性現有自交系。雜交雜種其親之一自交系有特殊弱點(諸如感病性)。可利用抗病性之另一自交系與之雜交，選抗病之後裔與原自交系回交多次，遂獲致抗病性之改良。近年來爲引入自交系基因型於細胞質雄不稔及轉移稔性恢復基因於相配自交系，已成爲必需之方法。
5. 聚合育種法(convergent improvement)以改良自交系。係以回交聚合顯性有利基因以育成生活力强之自交系之法。先選雜種優勢之二自交系 A、B，其 F_1 一方連續回交其 A 親自交系，他方連續回交 B親自交系，其途中選拔優勢之個體，其後由選拔與自交育成優勢同型接合之恢復系(recovered line)或再生系。一般回交三～四次。

參 考 文 獻

1.李成章 1984 統計在遺傳育種上之應用(四)全互交分析在育種上之應用 科學農業 32 (1-2):1-20.

2.盧守耕譯 1976 作物育種學導論 pp324. 台大農學院印行.

3.Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. Aust. J. Bio. Sci. 9:463-493.

4.Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics. 39:789-809.

5.Johnson, L. P. V. 1963. Statistical genetics and plant breeding:561-570.