

数量遗传学概论

李加纳 主编

AN OUTLINE OF QUANTITATIVE GENETICS

西南师范大学出版社

数量遗传学概论

AN OUTLINE OF QUANTITATIVE GENETICS

李加纳 唐章林 湛 利

西南师范大学出版社
1995 年 · 重庆

(川)新登字 019 号

责任编辑 米加德

数量遗传学概论

李加纳 主编

西南师范大学出版社出版·发行

西南师范大学印刷厂印刷

850×1168 毫米 1/32 印张:8.625 字数:216 千

1995 年 9 月第一版 1995 年 9 月第 1 次印刷

印数 1—1000

ISBN7—5621—1291—6/Q·7

定价:11.00 元

目 录

前 言	(1)
绪 论	(2)
第一章 数量性状的遗传分析	(5)
第一节 数量性状的数学模型	(5)
§ 1.1.1 表现型值与基因型值	(5)
§ 1.1.2 加性和显性效应	(6)
§ 1.1.3 非等位基因间的互作——上位性效应	(8)
§ 1.1.4 表现型值的数学模型	(11)
第二节 世代平均数的遗传组成	(12)
第三节 世代方差的遗传组成	(15)
§ 1.3.1 F_2 和回交世代中的变异	(15)
§ 1.3.2 F_2 衍生世代中的变异	(18)
§ 1.3.3 加性——显性模型下的遗传分析	(25)
第四节 尺度测验	(26)
§ 1.4.1 单个尺度测验	(27)
§ 1.4.2 联合尺度检验法	(30)
第五节 连锁	(37)
第六节 质量——数量性状的遗传分析	(42)
§ 1.6.1 平均数的遗传分解	(43)
§ 1.6.2 方差的遗传分解	(46)
第七节 胚乳性状的遗传分析	(48)
§ 1.7.1 世代平均数的遗传组成	(49)
§ 1.7.2 世代方差的遗传组成	(49)
§ 1.7.3 胚乳质量——数量性状的遗传分析	(53)
第八节 育性性状的遗传分析	(57)

§ 1.8.1 数量育性性状的世代平均数和方差遗传分解	(53)
§ 1.8.2 质量——数量育性性状的世代平均数 和方差遗传分解	(60)
第二章 基因型与环境互作	(65)
第一节 基因型×环境互作及品种稳定性概念	(65)
第二节 基因型×环境互作下的遗传模型分析	(67)
§ 2.2.1 利用不分离群体测定基因型与环境互作	(68)
§ 2.2.2 利用分离世代测定基因型与环境互作	(71)
第三节 品种稳定性分析	(73)
§ 2.3.1 Eberhart—Russell 法	(74)
2.3.2 戴乔治法	(79)
第四节 基因型×环境互作与杂种优势	(82)
第三章 常用的遗传交配设计及分析	(84)
第一节 几个群体遗传学概念	(84)
§ 3.1.1 半同胞家系均数的遗传方差	(84)
§ 3.1.2 全同胞家系均数的遗传方差	(85)
§ 3.1.3 近交系数	(87)
第二节 北卡罗林那设计	(88)
✓ § 3.2.1 NCD I	(88)
§ 3.2.2 NCD II	(90)
§ 3.2.3 NCD III	(91)
§ 3.2.4 北卡罗林那设计的假设条件	(96)
第三节 标准三重测交法	(98)
§ 3.3.1 TTC 设计的遗传基础	(98)
§ 3.3.2 上位性检测	(102)
§ 3.3.3 加性、显性方差的估算	(103)
§ 3.3.4 实例	(105)
§ 3.3.5 标准三重测交设计的若干要求	(110)

第四节 几种改良三重测交法	(111)
§ 3.4.1 用自交系代替 F_2 单株作三重测交	(111)
§ 3.4.2 标准三重测交自交后代的测验法	(112)
§ 3.4.3 仅用二个测验种的三重测交法	(113)
§ 3.4.4 一个测验种的三重测交法	(114)
	
第四章 双列杂交的遗传分析	(116)
第一节 完全双列杂交的基因效应分析	(116)
§ 4.1.1 模型检验	(117)
§ 4.1.2 参数估算	(119)
§ 4.1.3 完全双列杂交分析实例	(123)
第二节 不完全双列杂交的基因效应分析	(129)
§ 4.2.1 模型检验	(130)
§ 4.2.2 参数估算	(132)
§ 4.2.3 不完全双列杂交分析实例	(133)
第五章 选择的理论与效果	(138)
第一节 遗传力	(138)
§ 5.1.1 遗传力的基本概念	(138)
§ 5.1.2 广义遗传力的估算原理及方法	(140)
§ 5.1.3 狭义遗传力的估算原理及方法	(144)
§ 5.1.4 生统遗传力的估算原理及方法	(147)
§ 5.1.5 遗传力在作物育种中的应用	(148)
第二节 直接选择与遗传进度	(149)
§ 5.2.1 遗传进度	(149)
§ 5.2.2 选择强度	(150)
§ 5.2.3 遗传进度的估算	(152)
§ 5.2.4 选择效果的提高	(153)
第三节 间接选择与遗传相关	(153)
§ 5.3.1 相关系数的分解	(153)

§ 5.3.2 相关遗传进度	(156)
§ 5.3.3 相关遗传力	(157)
第四节 选择指数与综合选择	(159)
§ 5.4.1 选择指数的构造	(159)
§ 5.4.2 遗传参数的有效利用	(162)
第六章 配合力分析	(164)
第一节 完全双列杂交配合力分析	(165)
§ 6.1.1 Griffing 方法 1	(165)
§ 6.1.2 Griffing 方法 2	(170)
§ 6.1.3 Griffing 方法 3	(175)
§ 6.1.4 Griffing 方法 4	(177)
§ 6.1.5 遗传参数估计及影响因素	(179)
§ 6.1.6 实例分析	(181)
第二节 不完全双列杂交配合力分析	(187)
§ 6.2.1 固定模型	(188)
§ 6.2.2 随机模型	(192)
第三节 部分双列杂交配合力分析	(194)
第七章 多元相关分析	(199)
第一节 通径分析	(199)
§ 7.1.1 基本概念	(200)
§ 7.1.2 通径分析原理	(201)
§ 7.1.3 通径系数的计算	(204)
§ 7.1.4 通径分析的统计检验	(206)
第二节 典型相关分析	(210)
§ 7.2.1 典型变量与典型相关系数	(211)
§ 7.2.2 典型相关系数的显著性检验	(215)
§ 7.2.3 利用典型相关分析构造综合选择指数	(216)
§ 7.2.4 典型相关分析步骤	(216)

第三节 多个数量性状的广义遗传参数	(219)
§ 7.3.1 多个数量性状的综合变异性研究	(219)
§ 7.3.2 两组数量性状间的综合相关分析	(222)
§ 7.3.3 几点说明	(225)
第八章 遗传距离与聚类分析	(227)
第一节 主成分分析法	(227)
第二节 系统聚类法	(232)
§ 8.2.1 基本原理	(232)
§ 8.2.2 最短距离法	(232)
§ 8.2.3 类平均法	(234)
第三节 模糊聚类法	(237)
§ 8.3.1 基本概念与定理	(238)
§ 8.3.2 分析步骤	(240)
第四节 染色体分析的数学方法	(243)
§ 8.4.1 核型分析的数值处理	(243)
§ 8.4.2 带型分析的数值处理	(244)
第九章 数量性状基因数目估计与基因定位	(247)
第一节 有效因子数估计	(247)
§ 9.1.1 估算公式	(247)
§ 9.1.2 影响基因数目估计的因素	(249)
第二节 基因定位的基本原理	(250)
§ 9.2.1 质量性状基因定位原理	(250)
§ 9.2.2 数量性状基因定位原理	(252)
§ 9.2.3 QTL 的区间作图	(258)
第三节 RFLP 遗传标记与 QTL 基因定位	(262)
§ 9.3.1 实验分析步骤	(262)
§ 9.3.2 影响 QTL 定位的主要因素	(264)
主要参考专著	(265)

前 言

数量遗传学是作物遗传育种专业硕士研究生的学位课程,也是该专业本科生的必修课。本书编者十多年来一直从事数量遗传学的教学和理论研究工作,1988年编写了遗传育种专业研究生试用教材《数量遗传学》,本书是在这本教材基础上修改扩充而成的。

关于数量遗传学,国内已先后出版了多本专著和译著,对于促进这一学科的发展起到了积极的推动作用。现在,从事这门学科研究的学者愈来愈多,应用领域也愈来愈广泛,新理论、新方法层出不穷。特别是近年来,数量遗传学的发展出现两个显著的特点,一是多元统计分析方法的引入,产生了许多反映生物整体特性的数量性状遗传参数和相应的估算方法,使数量性状的遗传研究与多目标综合育种愈加紧密地结合起来;二是随着分子遗传学和生物技术的发展,使数量性状的基因定位成为可能,这方面的研究正处于方兴未艾之时。本书在保证数量遗传学系统性的基础上,尽量纳入国内外(包括本研究室)的各种最新研究成果,以期为读者提供一个有关本学科的最新轮廓。本书可作为遗传育种专业研究生和本科生教材,也可作为有关研究人员的参考书。

本书在编写中,参阅了大量先期出版发行的有关教材、专著、译著和科技期刊,不仅学习借鉴了他们的宝贵经验,许多地方还引用了他们的方法和资料。在此,特向有关作者表示衷心的感谢。本书在出版过程中,得到西南师范大学出版社和印刷厂的大力支持,米加德编辑审阅了书稿并提出许多宝贵意见,在此,一并表示感谢。

由于编者学识水平限制,虽然尽了很大努力,难免仍有错漏之处,殷切希望广大读者批评指正。

编 者

1995年6月

绪 论

数量遗传学是采用数学的思想和方法,研究和总结生物数量性状的遗传中各种数学规律的科学。它主要研究生物个体间数量上以及程度上的差异,而不是质量上以及种类上的差异,由于动、植物的大多数性状,特别是重要的经济性状,都属于数量性状,因此,数量遗传学的研究结果,对生物进化的研究和指导动、植物的育种有非常重要的意义。

所谓数量性状,是指那些在分离世代呈连续性变异的性状,这些性状无法用孟德尔方法分组归类,只能用生物统计学方法对群体作定量描述。这些性状的另一个特定是受环境影响比较大,因而要求有较大的研究群体,对单个个体的研究是无意义的。数量性状的遗传基础是微效多基因(Polygenes)学说。它是在瑞典学者 Nilsson-Ehle(1980)提出的多因子假说的基础上发展起来的。该学说认为:数量性状受许多彼此独立的基因共同作用,每个基因的表现型效果微小,但其遗传方式仍然符合孟德尔遗传规律。同时还假定(1)各基因的效应相等,(2)等位基因间通常无显隐性关系,(3)各基因的作用是累加的,呈剂量效应。由于基因数目多,每个基因作用小,而且可以累加,再加上环境影响,所以数量性状表现连续变异。

早年的数量遗传学包括统计遗传学(或称生统遗传学)和群体遗传学两个部份,前者主要研究数量性状的遗传与变异,后者主要研究群体内基因的传递规律。英国爱丁堡大学教授 D. S. Falconer 的 *Introduction to Quantitative Genetics* 是这方面的代表作。近几十年来,这两个分支都得到了极大的充实与完善,逐渐形成了两门独立的学科,有着各自的专著与学科带头人,而近年的数量遗传学专著与教材,基本上只包括统计遗传学的内容。

数量遗传学的理论准备可追溯到 1859 年达尔文的不朽著作《物种起源》一书,该书提出的自然选择学说是群体遗传学的基本出发点之一。其后,G. J. Mendel(1865 年)发现了遗传因子的传递规律;de Vries(1903)建立了突变学说;Johannsen(1909)建立了纯系学说,Nilsson-Ehle(1909)提出了多因子假说。同期,生物统计学也得到了长足的进步。在此基础上,杰出的数量生物学家 R. A. Fisher(1918)将生物统计学与多基因假说结合起来研究人类亲属间的相关问题,首次将数量变异划分为各个分量。1921 年 S. Wright 发表了“亲子代间生物统计关系”一文,这些开创了数量性状遗传研究的思想方法。随后各国学者作了大量研究,发表了大量论文与专著,使数量遗传学逐渐发展完善成一门独立的学科。目前,国际上较重要的数量遗传学派别有:

1. Birmingham 学派:英国伯明翰大学遗传学系的 K. Mather 教授及他的学生 J. L. Jinks 教授创建,其代表作有《Biometrical Genetics》(1949)一书,该书 1981 年出了第三版,现已被译成中文,1977 年还出版了《生物统计遗传学导论》一书(有中译本)。此外,该学派还主办有 *Heredity* 期刊,在数量遗传学领域影响较大。

2. Edinburgh 学派:以英国爱丁堡大学遗传学系和爱丁堡动物遗传学院的 D. S. Falconer 和 A. Robertson 为代表,1958 年 Falconer 出版了《Introduction to Quantitative Genetics》一书(汤纪珂译,1965 年出版)。

3. Iowa 学派:以美国衣阿华州立大学的 O. Kempthorne 和 J. L. Lush 为首,他们较注重数量遗传学在动、植物育种中的应用,著有《Introduction to Genetic Statistics》(1957)和《Animal Breeding Plan》等书。

4. North Carolina 学派:该学派由北卡罗林那州立大学:G. M. Cox 教授和 H. F. Rolinson 教授创建,主要进行植物遗传育种的研究。

此外,较有名的学者还有:美国芝加哥大学的李景均(C. C. Li)教授,著有《Population Genetics》(1955)一书;澳大利亚昆士兰大学动物系的 W. B. Mather 博士,著有《Principles of Quantita-

tive Genetics》(1964)一书;美国威斯康辛大学的 J. F. Crow 教授和日本国立遗传所的木村资生博士,他们合著有《An Introduction to Population Genetics Theory》(1970)一书;美国休斯敦得克萨斯州立大学的根井正利(Masatoshi N.),著有《Molecular Population Genetics and Evolution》(1975)一书;日本九州大学理学院的向井辉美,著有《群体遗传学》(1978)一书。

国内关于数量遗传学研究的起点还是比较早的,前面提到的美国芝加哥大学的李景均教授,四十年代曾在北大农学院任教,当时他就出版了《群体遗传学导论》一书,该书总结了本世纪前半期数理遗传学的几乎全部重要结果。但 50 年代至 70 年代中期,国内对数量遗传学的研究却近乎于停滞状态,只有几本译著出版。直至七十年代末,我国对该学科的研究才进入了一个发展创新、生机勃勃的新时期,先后出版了多本专著。

近年来,数量遗传学的发展出现了两个显著的特点,一方面,许多中、青年学者在本学科中积极引进多元统计的分析方法,从生物整体的角度出发,创造了许多新的遗传参数及估算方法。此外,抽样理论、随机过程等数学方法也被逐渐引入生物遗传的研究中,这些都大大地丰富和发展了数量遗传学的理论与应用。另一方面,分子遗传学、基因工程技术和计算机技术的发展,为数量性状微效多基因的区分、定位、体外重组乃至最终人工合成符合人类理想的新品种展示了一线曙光,数量遗传学在分子水平上的发展也许会带来遗传学领域的又一次飞跃。

数量遗传学是一门理论性和实践性很强的课程,学习本门课程前,必须具有较扎实的高等数学、概率论、线性代数、生物统计以及植物(或动物)遗传育种理论基础。学习中,应着重掌握各种遗传设计的基本要求和假定,弄清应用范围,了解各种方法的分析步骤,以及这些步骤的数学意义和生物学意义,以便能灵活地使用这些方法来解决实际中的问题。应用中,切忌不管实际问题的需要而生搬硬套的作法,初学者尤应注意。

第一章 数量性状的遗传分析

第一节 数量性状的数学模型

§ 1.1.1 表现型值与基因型值

由一个多基因系统控制的某数量性状所表现出来的数值称为该性状的表现型值(P),影响这一表现型值的因素有基因型以及周围的环境条件。通常,把基因型所决定的那部分数量称为基因型值(G),表现型值与基因型值之差被认为是由周围环境引起的,称为环境离差(e)。任何数量性状的表现型值 P 可看成是以上两个因素的线性函数,即

$$P = G + e \quad (1.1)$$

在一般情况下,我们总假定这个关系式是成立的,即总假定基因型值不受环境的影响, G 和 e 是两个相互独立的随机变量。其中,随机变量 e 服从平均数为 0,方差为 σ_e^2 的正态分布。

设从一群体中随机抽取 n 个个体,则某性状表现型的平均值为

$$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n P = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n G + \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n e$$

$$\text{或 } \bar{P} = \bar{G} + \bar{e}$$

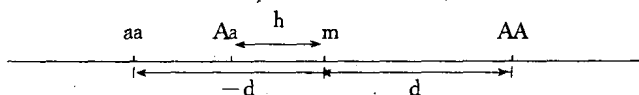
当 n 足够大时,这些个体受到环境正、反两方面作用的概率是相等的,所以可以认为 $\bar{e} = 0$,即表现型平均值 $\bar{P}$ 等于相应的平均基因型值 $\bar{G}$ 。因此,后面谈到的各世代表现型平均值就等于它们各自的基因型平均值。

根据基因作用方式的不同,还可以对基因型值作进一步的分

解。通常,基因影响表现型的类型有三种:一是各位点上基因对表现型作用的累积效应(即代数和效应),称为加性效应;二是位点内相对等位基因的互作,称为显性效应;三是各非等位基因间的互作,称为上位性效应。下面分别叙述这三个概念。

§ 1·1·2 加性和显性效应

在二倍体物种中,两个等位基因 $A - a$ 可以产生出三种基因型 AA 、 Aa 和 aa ,它们之间的关系可用下图来简单表示。



图中,取两个纯合子 AA 和 aa 表现型值的中点为原点 m (又称中亲值),即 $m = \frac{1}{2}(AA + aa)$ 。这一点是基因型剩余部分的效应(即除去 $A - a$ 位点以外的基因型效应)以及环境效应的总和。现设 A 为增加性状表现的等位基因(简称增效基因), a 为减少性状表现的等位基因(简称减效基因),在后面的叙述中总以大写字母代表增效基因,小写字母代表减效基因。则 AA 超过中点 m 的量为 d ,于是性状的表现型值为 $m + d$,由于对称的原因, aa 没有达到中点的量也为 d ,其表现型值为 $m - d$ 。 Aa 偏离中点 m 的距离设为 h ,故 Aa 的表现型值为 $m + h$ 。按照前述的定义,纯合子离中亲值 m 的距离 d 称为加性效应。它是一个减效基因 a 被一个增效基因 A 替代后产生的效应。 d 始终是正值。纯合子 AA 与 aa 之间的差值 $2d$ 则可理解为两个增效基因 A 分别替代两个减效基因 a 后的累加效应。如果以纯合子 aa 的表现型值 $m - d$ 为准,在只有加性效应的情况下,杂合子 Aa 的表现型值应为 $m - d + d = m$,即刚好等于中亲值,而实际上 Aa 的表现型值通常等于 $m + h$,这时的差值 h 是由于等位基因间互作造成的,故称 h 为显性效应。 h 与 d 不一样,可取正

或取负。如果 $h = 0$, 表示无显性; 如果 $-d < h < 0$, 表明 a 对 A 为部分显性; 反之, 如果 $0 < h < d$, 则是 A 对 a 为部分显性; 如果 $h = d$, 是完全显性; 如果 $|h| > d$, 则为超显性。值得强调的是, 这里的大写字母并不意味着一般所谓等位基因的显性, A 不论它是: 不是显性都是增加性状表现的等位基因。

在上述单个位点的基因效应分析中, h/d 称为显性度, 它反映了该位点基因显性程度的相对大小和方向。 $|h/d| > 1$, 是超显性; $1 > |h/d| > 0$, 表示部分显性。

现在考虑多对基因的情形。假定有两个纯合品系, 每一个品系某性状的表现型值与两品系中亲值 $\frac{1}{2}(\bar{P}_1 + \bar{P}_2)$ 之间有一差值, 这个差值反映了影响两品系间这一性状差别的所有基因的综合效应。假定这些基因的效应是简单加性的, 与中亲值的偏差实际上就是 d 的总和, 这里要注意的是 d 的符号。例如品系间在两个位点 $A - a$ 和 $B - b$ 上有差别, 假如其中一个品系为 $AABB$, 而另一品系为 $aabb$, 则第一个品系的表现型值为 $P_1 = m + d_a + d_b$, 它与中亲值 m 的差值为 $d_a + d_b$; 同样, 第二个品系与中亲值的差值就为 $-(d_a + d_b)$ 。但是, 如果这两个品系的基因组成为 $AAbb$ 和 $aaBB$, 则它们与中亲值的偏差将分别为 $d_a - d_b$ 和 $-d_a + d_b$ 。推而广之, 如果两纯合品系在 K 个位点上有差别, 我们规定 $[d]$ 为性状表现较强的品系距中亲值的距离。在通常情况下, $[d] = \Sigma d_+ - \Sigma d_-$, 式中, Σd_+ 代表这一品系中所有增效基因的 d 的总和, Σd_- 代表所有减效基因的 d 的总和。例如品系的基因型为 $AAbbCCddEE$, 则 $\Sigma d_+ = d_a + d_c + d_e$, $\Sigma d_- = d_b + d_d$ 。因为 $[d]$ 必须是正值, 所以 $\Sigma d_+ > \Sigma d_-$ 。同样地, 当我们杂交两个纯合品系时, 杂合子表现型偏离中亲值的距离用 $[h] = \Sigma h$ 来表示。因为根据定义 h 可以是正值或者负值, $[h]$ 本身也可以是正值或负值。当然, 如果在一些位点上某些基因具有正的 h 值而另一些具有负值, 那么它们彼此间

的效应将互相抵消,甚至有可能每个位点的基因都分别地表现显著的显性,但由于方向相反而使 $[h]$ 值很小或者为0。

由上述分析可知,虽然 h/d 可以提供单一基因显性强度的度量,但当涉及一对以上的基因时, $[h]/[d]$ 并不能提供相应的显性程度的度量。故通常只把它称为势能比值(*Potence ratio*)。

以上介绍的加性、显性效应是基因间普遍存在的两种作用方式,人们为了应用上的简便,常以这两种效应来建立遗传模型,称为加性——显性模型。建立这种模型的基本前提或遗传假说必须是:各位点的基因均为独立分配,无连锁现象;非等位基因间无互作,即无上位性效应。但是,这种假设并不经常被满足,正象生物的许多性状相互间有关联一样,生物中的遗传物质作为一个整体,各个基因间总是互相影响,共同作用于生物性状的。因此,在可能的情况下,应考虑非等位基因间的互作问题。

§1.1.3 非等位基因间的互作——上位性效应

所谓非等位基因间互作,是指若干基因作用于某一性状的表现型时,除开各自的单独效应外,还存在着联合效应,这种联合效应又称上位性。根据这种遗传假说而建立的模型,称为加性——显性——上位性模型。

现以两对基因 $A-a$ 和 $B-b$ 的简单例子来说明上位性的概念。这两对基因联合分布时共有9种可能的基因型,其基因效应值表示如下表。

表1.1 $A-a$ 和 $B-b$ 所有九种基因型的效应值

	AA	Aa	aa
BB	$d_a + d_b + i_{ab}$	$h_a + d_b + j_{ba}$	$-d_a + d_b - i_{ab}$
Bb	$d_a + h_b + j_{ab}$	$h_a + h_b + l_{ab}$	$-d_a + h_b - j_{ab}$
bb	$d_a - d_b - i_{ab}$	$h_a - d_b - j_{ba}$	$-d_a - d_b + i_{ab}$

由上表可知,各效应值之差完全可用8个参数说明,其中4个参数 d_a 、 d_b 、 h_a 和 h_b 分别表示 $A-a$ 、 $B-b$ 两位点的加性效应和显性效应,其余4个分别表示双基因互作: $d_a \times d_b = i_{ab}$, $d_a \times h_b = j_{ab}$, $d_b \times h_a = j_{ba}$, $h_a \times h_b = l_{ab}$ 。若 d_a 和 d_b 彼此独立,则 AA 与 aa 之差无论在 BB 或 bb 个体中,度量结果均应相同,即 $AABb - aaBB = AAbb - aabb$,或 $AABB - aaBB - AAbb + aabb = 0$ 。但如果 d_a 与 d_b 之间存在互作,上面的等式就不会为0,此时我们引入一个新参数 i_{ab} 来表示这种互作。按表1·1有:

$$AABB - AAbb - aaBB + aabb = (d_a + d_b + i_{ab}) - (d_a - d_b - i_{ab}) - (-d_a + d_b - i_{ab}) + (-d_a - d_b + i_{ab}) = 4i_{ab}$$

显然, i_{ab} 的大小反映了 $d_a \times d_b$ 互作的大小,在无互作时 i_{ab} 为0。

再来看一下 d_a 与 h_b 的关系,由于 d_a 表示 AA 与 aa 之间的差值, h_b 代表 Bb 的效应,在二者无互作时, Bb 无论在 AA 和 aa 中所测到的 h_b 都应是一样的。若 d_a 与 h_b 之间有交互作用,则这两个数值将是不相同的,我们可以引入一个新参数 j_{ab} 来表示这种交互作用,它在 $AABb$ 中是正数,应为 $d_a + h_b + j_{ab}$;在 $aaBb$ 中是负数,应为 $-d_a + h_b - j_{ab}$ 。同理,我们定义 j_{ba} 为 h_a 与 d_b 之间的互作;定义 l_{ab} 为 h_a 与 h_b 之间的互作。

表1·1中各个交互作用项有如下规律:只要公式中包括 d_a 和 d_b ,它就含有 i ;公式中包括一个 d 和一个 h ,它就含有相应的 j ;如果公式中包括了 h_a 和 h_b ,它就含有 l 。至于所有交互作用项的系数都是两个主效应项系数的乘积。记住这个规律在以后的分析中很有用处,这个方法也很容易引伸到包括三对基因,甚至更为复杂的互作参数的推算上。上述四种互作参数连同 d_a 、 d_b 、 h_a 和 h_b 一起,可以提供在九个基因型中间所能观察到的任何表现型差异的全部情况,甚至还适合经典遗传学中所讨论的各种基因互作情况。现以 F_2 分离比为9:7的互补基因效应为例,假设 $AABB$ 、 $AaBB$ 、 $AABb$ 、 $AaBb$ 具有同一表现型,而 $AAbb$ 、 $Aabb$ 、 $aaBB$ 、 $aaBb$ 和 $aabb$