

AFEchidna—动植物育种数据遗传评估分析的R程序包^{*}

肖丽娜¹ 魏瑞研² 谭芷茵² 张卫华¹ 林元震²

(1. 广东省森林培育与保护利用重点实验室 / 广东省林业科学研究院, 广东 广州 510520; 2. 华南农业大学 / 广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 广东 广州 510642)

摘要 子代测定是动植物育种中的关键环节, 一般使用混合线性模型基于限制性最大似然 (restricted maximum likelihood, REML) 法来估算子代测定数据中随机效应的方差分量, 并估计固定效应 (最佳线性无偏估计, BLUEs) 和预测随机效应 (最佳线性无偏预测, BLUPs)。当前动植物遗传评估的先锋软件是 ASReml, 但其是商业软件, 费用昂贵。虽然有如 Echidna 或 R 程序包 sommer 等免费软件, 但是 Echidna 软件用法复杂, 而 R 程序包功能有限。因此本研究利用 R 语言基于 Echidna 软件编写 R 程序包 AFEchidna, 方便用户通过该程序包使用混合线性模型不仅可求解方差分量、遗传参数和随机效应 BLUP 值, 还可进行多个性状、多个方差结构和多个遗传参数的批量分析, 不同模型间的比较以及基因组 BLUP 分析。开发 AFEchidna 包来壮大遗传评估免费软件, 并期望其效率能接近于商业软件。

关键词 REML; 方差分量; 遗传参数; 批量分析

中图分类号: S722.5 文献标志码: A 文章编号: 2096-2053 (2022) 05-0050-07

AFEchidna is A R Package for Genetic Evaluation of Plant and Animal Breeding Datasets

XIAO Lina¹ WEI Ruiyan² TAN Zhiyin² ZHANG Weihua¹ LIN Yuanzhen²

(1 Guangdong Provincial Key Laboratory of Silviculture, Protection and Utilization/Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou, Guangdong 510520, China; 2 Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China)

Abstract Progeny tests play important roles in plant and animal breeding programs, and mixed linear models are usually performed to estimate variance components of random effects, estimate the fixed effects (Best Linear Unbiased Estimates, BLUEs) and predict the random effects (Best Linear Unbiased Predictions, BLUPs) via restricted maximum likelihood (REML) methods in progeny test datasets. The current pioneer software for genetic assessment is ASReml, but it is commercial and expensive. Although there is free software such as Echidna or the R package sommer, the Echidna syntax is complex and the R package functionality is limited. Therefore, this study aims to develop a R package named AFEchidna based on Echidna software. The mixed linear models are conveniently implemented for users through the AFEchidna package to solve variance components, genetic parameters and the BLUP values of random effects, and the batch analysis of multiple traits, multiple variance structures and multiple genetic parameters can be also performed, as well as comparison between different models and genomic BLUP analysis. The AFEchidna package is developed to expand free genetic assessment software with the expectation that its efficiency could be close to the commercial software.

Key words REML; variance components; genetic parameters; batch analysis

^{*} 基金项目: 广东省重点领域研发计划项目林业专项 (2020B020215002)。

第一作者: 肖丽娜 (1990—), 女, 助理工程师, 主要从事生物育种研究, E-mail: xln1124@163.com。

通信作者: 林元震 (1979—), 男, 副教授, 主要从事林木生物技术与数量遗传研究, E-mail: yzhlin@scau.edu.cn。

混合线性模型 (mixed linear model) 被广泛应用于动植物子代测试数据的分析, 包括树木在内^[1-2]。混合线性模型是指含有固定效应和随机效应的线性模型, 来解释目标性状的变异程度, 例如奶牛产奶量或林分材积增长量。育种者的主要兴趣是预测某种动物或作物特定基因型在环境中的未来表现, 他们往往将影响目标性状的潜在遗传因素视为待预测的随机效应。相比之下, 试验地点或试验地点内的重复一般视为固定效应^[3]。因此, 混合线性模型非常适合于遗传数据分析, 在预测随机遗传效应时通过固定效应来调整表型数据。现在多数遗传分析软件采用限制性最大似然 (Restricted Maximum Likelihood, REML) 法来估算随机效应的方差分量, 进而估计固定效应和预测随机效应。

几乎所有的动植物遗传改良项目都广泛使用子代测定试验。在子代试验数据分析中, 育种者主要关注加性效应。在一个给定的群体中, 加性效应是亲本可以稳定遗传给子代的效应, 因此, 将加性方差与表型方差的比例定义为性状的狭义遗传力 (h^2)。加性方差和遗传力的数值大小对遗传增益有着较大影响^[4-5]。现在的子代测定数据, 往往具有谱系数据、表型数据以及标记数据, 专业遗传分析软件可基于谱系数据形成 A 矩阵或基于标记数据形成 G 矩阵, 用于方差分量和随机效应 BLUP 的估计^[6-9]。这类软件包括 ASReml^[10]、Echidna^[11]、BLUP90^[12] 和 R 程序包 sommer^[13]、breedR^[14] 等。上述软件中的免费软件, 存在功能有限或者用法复杂。因此, 本文的目的是提供一个免费的 R 程序包 AFEchidna, 并以半同胞家系测定数据为例, 演示如何使用该包基于混合线性模型产生方差分量、遗传参数的估计, BLUP 值与准确性的估算, 随机效应显著性的检验, 以及单性状的批量分析。

1 材料与方法

1.1 开发背景

对于植物试验来说, 尤其是林木试验, 由于试验环境因子比较复杂, 因此需要专业遗传分析软件可以拟合复杂的方差结构^[15-18]。目前, 商业软件 ASReml 被公认为植物遗传评估的先锋软件, 但其费用昂贵。breedR 包虽然是针对林木试验开发的, 但其版本偏旧且方差结构类型偏少, 难以

满足林木试验的分析需求。Echidna 是 ASReml 主要研发者 Gilmour 教授于 2018 年开发的免费软件, 其也是使用 REML 法估算参数值, 功能非常接近 ASReml, 是目前动植物遗传评估免费软件中功能最强大的软件, 但其用法稍复杂, 一般用户难以适应。因此, 我们使用 R 语言基于 Echidna 软件开发 AFEchidna 包, 降低用户进行育种数据遗传分析的使用难度, 另外, 该包不仅保留了 Echidna 软件的专业遗传评估功能, 还可扩展使用 R 语言强大的数据管理、统计分析与图形绘制功能。

1.2 AFEchidna 包开发策略

Echidna 单机版通过 .es 程序进行混合线性模型分析, 并生成一系列结果文件。但其语法稍复杂, 结果文件数较多, 且数据处理和可视化功能较弱, 一般用户使用不太方便。因此, 我们使用 R 语言开发一个程序包, 通过该包来辅助 Echidna 软件, 让代码运行和结果提取更直观和更便利。

开发思路分 3 个层次: 第一层次是数据和 es0 模版程序的处理, 主要是各类数据读取和 es0 模版程序生成, 其通过 get.es0.file() 函数来完成; 第二层次是混合线性模型的指定与运行, 主要是将指定的混合线性模型通过 R 语言传递给 Echidna 运行, 然后将生成的结果传回到 R 语言中, 其通过主函数 echidna() 来实施, 传回的结果存为 R 对象 object; 第三层次是模型结果的提取与运用, 通过各种函数从 R 对象 object 中提取相应结果, 例如方差分量、模型解等, 或者基于 R 对象 object 做进一步的遗传参数计算或模型比较等。

图 1 展示了 AFEchidna 包的运行流程。AFEchidna 包通过主函数 echidna() 结合模板程序 .es0、表型数据、谱系甚至标记关系矩阵等文件进行混合线性模型分析, 将运行结果存为 R 对象 object, 然后通过函数 Var() 提取方差分量、coef() 获取模型解、predict() 获取模型预测值、pin() 计算遗传参数值、update() 运行新模型和 model.comp() 比较不同模型。表 1 列出了 AFEchidna 包隶属函数所需的 R 依赖包、功能和简易用法。

1.3 AFEchidna 的在线安装

我们已将 AFEchidna 包上传至 github 官网, 并免费对外开放。感兴趣的读者可通过在 R 语言中运行 remotes::install_github('yzhlinscau/AFEchidna') 来安装程序包 AFEchidna, 然后运行 AFEchidna::checkPack() 检测 R 依赖包是否安装,

表 1 AFEchidna 包隶属函数的汇总
Table 1 The summary of listed functions in AFEchidna package

函数名 Function	R 依赖包 Dependent package	功能 Description	简易用法 Simple usage
checkPack	utils	核查 R 依赖包	checkPack()
coef	dplyr	固定效应值和随机效应值	coef(object)
echidna	dplyr, tidyr, readr, stringr, reshape	运行混合线性模型	echidna(fixed, random, residual, es0.file, ...)
GenomicRel	GeneticsPed	生成标记关系矩阵	GenomicRel(marker, option, ped, ...)
get.es0.file	base	生成 es0 程序文件	get.es0.file(dat.file, es.file, ...)
model.comp	stats	进行模型比较	model.comp(object1, object2, LRT)
pin	dplyr, msm	计算遗传参数	pin(object, ...)
predict	readr	进行模型预测	predict(object)
plot	dplyr, ggplot2	模型诊断图	plot(object)
update		运行新模型	update(object, ...)
Var	stringr	输出方差分量	Var(object)

注：AFEchidna 包仅可用于学术研究，不可用于商业。

Note: the AFEchidna package may only be used for academic research and not for commercial use.

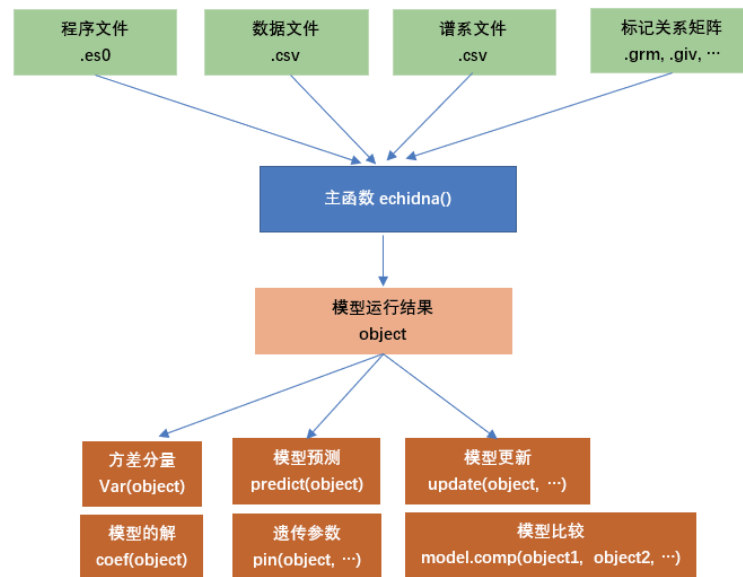


图 1 AFEchidna 包的运行流程

Figure 1 The running process of AFEchidna package

如 R 依赖包未安装，将自动进行安装。首次使用 Echidna 或 AFEchidna，需要先进行软件注册，具体请见 AFEchidna 包 github 官网主页 (<https://github.com/yzhlinscau/AFEchidna>)。

1.4 示例数据

数据来源于文献^[2]中的例 4.5，该数据集为来自 4 个种源的某松树 36 个半同胞家系测定数据，试验设计为完全随机区组设计，5 个区组，每个小区中测量 2~6 棵树，测量性状为树高 height、胸径 diameter 和材积 volume。

1.5 统计方法

以树高为示例性状，假定混合线性模型如下：

$$y_{ijkl} = \mu + P_j + B_i + F_{k(j)} + BF_{ik(j)} + \varepsilon_{ijkl}$$

其中， y_{ijkl} 是第 i 个区组第 j 个种源第 k 个家系的第 l 个观测值； μ 是总体均值； P_j 是种源 (Prov) 固定效应； B_i 是第 i 个区组 (Block) 的随机效应， $\sim N(0, \sigma_b^2)$ ； $F_{k(j)}$ 是第 k 个母本 (Female) 在其种源组中的随机效应， $\sim N(0, \sigma_f^2)$ ； $BF_{ik(j)}$ 是区组与母本互作的随机效应， $\sim N(0, \sigma_{bf}^2)$ ； ε_{ijkl} 是随机误差效应， $\sim N(0, \sigma_\varepsilon^2)$ 。

狭义单株遗传力公式如下：

$$h^2 = \frac{V_a}{V_p} = \frac{4V_f}{V_f + V_{bf} + V_e}$$

其中, h^2 是狭义单株遗传力, V_a 是加性方差, V_p 是表型方差, V_f 是母本方差, V_{bf} 是区组与母本互作方差, V_e 是误差方差。

母本育种值及其准确性公式如下：

$$bv = \mu + 2 \times gca$$

$$r = \sqrt{1 - \frac{SE^2}{V_f}}$$

其中, bv 是母本育种值, gca 是母本一般配合力, μ 是总体均值; r 是母本育种值准确性, SE 是

母本一般配合力的标准误差, V_f 是母本方差。

上述统计分析将采用我们开发的 AFEchidna, 并与 ASReml 软件结果^[2] 进行比较。

2 结果与分析

2.1 方差分量与遗传力的估计

AFEchidna 包和 ASReml 软件估计的方差分量如表 2 所示, 包括母本方差 V_f 等四个方差分量及其标准误差的估计值均一致, 具体地, 区组方差 V_b 为 0.107, 母本方差 V_f 为 0.190, 区组与母本互作方差 V_{bf} 为 0.198, 误差方差 V_e 为 2.527, 且各项方差值 (除了区组外) 均大于其标准误差值的 1.5 倍, 说明这两个软件估计的方差分量准确性高。

表 2 AFEchidna 和 ASReml 估计的方差分量

Table 2 The estimation of variance components from AFEchidna and ASReml

软件 Software	方差分量 Variance components							
	V_b	$V_{b.se}$	V_f	$V_{f.se}$	V_{bf}	$V_{bf.se}$	V_e	$V_{e.se}$
AFEchidna	0.107	0.090	0.190	0.084	0.198	0.086	2.527	0.132
ASReml	0.107	0.090	0.190	0.084	0.198	0.086	2.527	0.132

注: V_b 、 V_f 、 V_{bf} 、 V_e 分别表示区组方差、母本方差、区组与母本互作方差以及误差方差, se 表示它们相应的标准误差。
Note: V_b , V_f , V_{bf} , V_e denote the variance of the block group, the variance of the parent, the variance of the block group and the parent interactions, and the error variance, respectively, and se denotes their corresponding standard errors.

表 3 AFEchidna 和 ASReml 估算的遗传参数

Table 3 The estimation of genetic parameters from AFEchidna and ASReml

软件 Software	遗传参数 Genetic parameters					
	V_a	$V_{a.se}$	V_p	$V_{p.se}$	h^2	$h^2.se$
AFEchidna	0.758	0.336	2.914	0.150	0.260	0.110
ASReml	0.758	0.336	2.914	0.150	0.260	0.110

注: V_a 、 V_p 、 h^2 分别表示加性方差、表型方差和单株遗传力, se 表示它们相应的标准误差。Note: V_a , V_p , h^2 denote additive variance, phenotypic variance and single plant heritability respectively, se denotes their corresponding standard errors.

表 4 固定效应的估计

Table 4 The estimate of fixed effects

软件 software	固定效应 Fixed effect	水平值 Level	效应值 Effect	标准误差 Standard error
AFEchidna	μ	1	0.000	0.000
	Prov	10	11.512	0.362
	Prov	11	9.846	0.228
	Prov	12	10.888	0.221
	Prov	13	10.292	0.233
ASReml	μ	1	11.510	0.362
	Prov	10	0.000	0.000
	Prov	11	-1.666	0.374
	Prov	12	-0.624	0.370
	Prov	13	-1.220	0.377

注: μ 、Prov 分别表示总体均值和种源。Note: μ 、Prov denote overall mean and seed source, respectively.

表 5 估计的前 6 个母本育种值及其准确性
Table 5 The first six female breeding values and their accuracy

软件 Software	母本 Female	gca	gca.se	μ	$\mu.se$	bv	r
AFEchidna	170	-0.163	0.343	11.512	0.362	11.185	0.615
	191	-0.083	0.340	11.512	0.362	11.347	0.626
	192	0.246	0.342	11.512	0.362	12.004	0.619
	196	-0.461	0.307	11.512	0.362	10.591	0.708
	197	0.356	0.302	11.512	0.362	12.223	0.720
	198	-0.451	0.302	11.512	0.362	10.611	0.721
ASReml	170	-0.163	0.343	11.510	0.362	11.183	0.615
	191	-0.083	0.340	11.510	0.362	11.345	0.626
	192	0.246	0.342	11.510	0.362	12.002	0.619
	196	-0.461	0.307	11.510	0.362	10.589	0.708
	197	0.356	0.302	11.510	0.362	12.221	0.720
	198	-0.451	0.302	11.510	0.362	10.609	0.721

注: gca、 μ 分别表示一般配合力和总体均值, se 表示它们相应的标准误差, bv 表示育种值, r 表示准确性。Note: gca、 μ denote general fitness and overall mean respectively, se denotes their corresponding standard error, bv denotes breeding value and r denotes accuracy.

基于上述方差分量进一步估算的单株遗传力等遗传参数结果(表 3)显示 AFEchidna 包和 ASReml 软件的结果也完全一致,且估算的加性方差、表型方差与遗传力值均大于其标准误差值的 1.5 倍。这表明 AFEchidna 包估计混合线性模型的方差分量值等效于 ASReml 软件。

2.2 固定效应估计

本研究中,固定效应包含总体均值和种源 Prov,它们的无偏估计值如表 4 所示,在 AFEchidna 中,将总体均值固定为 0,直接给出种源各个水平的效应值;在 ASReml 中,将种源首个水平的效应值固定为 0,然后求解出总体均值和种源其它水平值。由此可见,AFEchidna 和 ASReml 对于固定效应的求解方法稍有不同,结果也稍有差异。不过,ASReml 得到的种源效应值是相对值,当它们加上总体均值后,与 AFEchidna 的结果基本一致。

2.3 母本育种值及其准确性

如表 5 所示,罗列了前 6 个母本的一般配合力、育种值及其准确性,可以看出 AFEchidna 和 ASReml 得到的母本一般配合力及其标准误差结果是一致的,总体均值稍有差异,但其标准误差也是相同的。由于总体均值的轻微不同,导致估计的母本育种值在两软件间也稍有不同,但它们准

确性结果是一致的,不过两软件估计育种值之间的相关达到了 0.999($P < 0.001$,图 2),因此,可以认为 AFEchidna 和 ASReml 估计的母本育种值也是等效的。

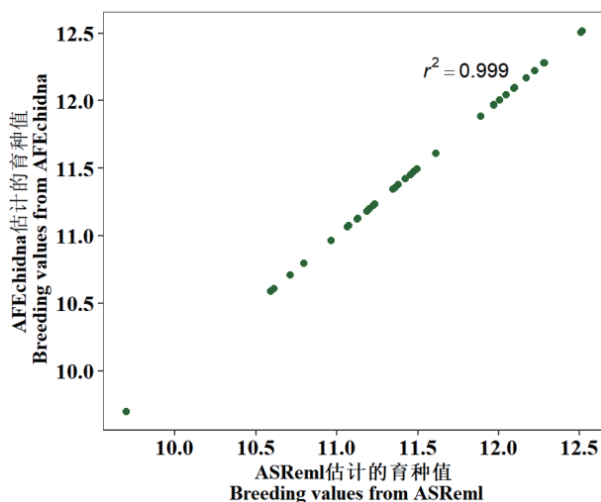


图 2 来自 ASReml 和 AFEchidna 估计的母本育种值的散点图

Figure 2 Scatter plot of female breeding values from ASReml and AFEchidna

2.4 随机效应的显著性检验

将本研究的混合线性模型视为全阶模型,其随机效应含有区组效应 Block、母本效应 Female 以及区组与母本交互效应 BlockFemale,依次删除

它们中的一项作为降阶模型,然后采用 LRT 法来检验相应随机效应的显著性^[2]。AFEchidna 包中的 model.comp() 函数可以进行 LRT 检验。LRT 检验结果(表 6)显示,区组效应 Block、母本效应 Female 以及区组与母本互作效应 BlockFemale 对树高的影响均为极显著 ($P<0.01$)。

2.5 性状批量分析

所谓批量分析即混合线性模型中,固定效应、随机效应和残差效应均相同条件下,将待分析的多个性状依次传入程序中进行分析并输出结果,其可是单性状的批量运行,也可可是多性状的批量运行。尤其是待分析的性状数较多时,通过批量分析可大大减少分析工作量。AFEchidna 包中的主函数 echidna() 可通过参数 batch=TRUE 来实现性状批量分析。本研究中,采用同样的混合线性模型,对树高 height、胸径 diameter 和材积 volume 做了单性状的批量分析,得到的方差分量结果如表 7 所示。

3 讨论与结论

本研究利用 R 语言 4.0.2 基于 Echidna 单机版 (V1.54) 开发了 R 程序包 AFEchidna,以半同胞数据为例,使用混合线性模型进行了随机效应方差分量与遗传力的估计、固定效应和育种值及其准确性的估算,这些结果与商业软件 ASReml 的结果高度一致。此外,还演示了随机效应显著性的

检验和单性状的批量分析。

王德源和童春发^[19]开发了 R 程序包 Half-sibMS,用于分析林木多地点半同胞子代测定数据,采用他们指定的数据变量格式直接录入数据进行遗传分析。这种做法虽然看似方便,但实则应用范围很窄。由于植物(包含林木)的遗传测定类型广,不仅田间试验设计类型繁多,而且遗传材料来源复杂,简单的一个固定混合模型,根本不足以囊括,更别说涉及不同的统计方法,比如空间分析模型^[15]、因子分析模型^[16,18]和基因组选择模型^[20]。因此,主流的遗传评估软件(例如 ASReml、Echidna、SAS、breedR 等)均未采用固定的混合模型。基于这种理念,我们开发 AFEchidna 包时,在主函数 echidna() 中通过参数 fixed、random 和 residual 保留了混合线性模型可以指定任意试验因子及其方差结构的灵活性,延续了 Echidna 分析混合模型的强大功能。

Isik 等^[2]指出商业软件 ASReml 采用平均信息 (average information, AI) 和稀疏矩阵 (sparse matrix) 算法求解大量的混合模型方程组,其比 SAS Proc Mixed 模版(采用牛顿-拉夫逊代数法,Newton-Raphson algorithm) 速度更快、效率更高。ASReml 由于可拟合多样化的方差结构,其可轻松处理不同交配设计、不同田间设计、多变量模型等分析。ASReml 的不足之处是它缺乏数据管理、综合性统计和图形可视化功能。Echidna 作为 ASReml

表 6 随机效应的显著性检验

Table 6 Significant test for random effects

模型 Model	似然值 LikelihoodLog	LRT 值 LRT value	P 值 P value	显著性水平 Significant level
全阶	-934.120	—	—	—
无 Block	-940.640	13.040	0.000 2	***
无 Female	-939.820	11.400	0.000 4	***
无 BlockFemale	-937.890	7.540	0.003 0	**

注: *** 表示 $P<0.001$, ** 表示 $P<0.01$ 。Note: *** denotes $P<0.001$, ** denotes $P<0.01$.

表 7 基于单性状批量分析的方差分量估计值

Table 7 The estimation of variance components from single trait batch analysis

性状 Trait	方差分量 Variance components							
	V_b	$V_{b.se}$	V_f	$V_{f.se}$	V_{bf}	$V_{bf.se}$	V_e	$V_{e.se}$
树高 Height	0.107	0.090	0.190	0.084	0.198	0.086	2.527	0.132
胸径 Diameter	0.167	0.198	0.807	0.415	0.691	0.501	16.881	0.877
材积 Volume	83.516	76.846	219.220	102.160	164.05	111.470	3 731.500	193.670

注: 由于材积数值比较小, 对其所有值做了放大 1 000 倍处理。Note: due to the relatively small volume values, all values have been magnified by 1 000.

的免费姊妹版软件, 同样继承了 ASReml 的优缺点, 因此, 我们借助 R 语言开发 AFEchidna 包, 加入 R 语言在数据管理、综合性统计和图形可视化方面的优势。例如, LRT 检验法, 用于检验模型随机项的显著性, 或者比较不同模型, 我们根据 LRT 检验原理编写了函数 `model.comp()`。再比如, 随着育种进程的推进与目标性状数量的累积, 对性状的批量分析需求是必然的, Echidna 软件虽可以处理单性状的批量分析 (麻烦是结果文件偏多, 分析结果批量提取难度大), 但不能处理多性状模型的批量分析。于是, 我们在主函数 `echidna()` 中通过参数 `batch` 来运行单性状或多性状的批量分析, 并可直接输出结果。此外, 主函数 `echidna()` 中还有参数 `batch.G` 和 `batch.R`, 可用于多种 G 结构和多种 R 结构的批量分析, 这是我们首次提出的方法, 在其它遗传评估软件中均未涉及。

简而言之, AFEchidna 包不仅继承了 Echidna 软件的优点, 可拟合不同交配设计 (测交、巢式交配、双列杂交等) 模型、空间分析模型、多变量模型、多地点模型和基因组 BLUP 模型, 还延续了 R 语言的优势, 可自编函数批量分析性状、检验随机项的显著性等, 并可利用 R 语言管理数据、综合统计和图形可视化的功能。未来我们会陆续介绍 AFEchidna 包如何拟合空间分析模型、多变量模型、多地点模型和基因组 BLUP 模型。

参考文献

- [1] 林元震. R与ASReml-R统计学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2016: 441-561.
- [2] ISIK F, HOLLAND J, MALTECCA C. Genetic data analysis for plant and animal breeding[M]. New York: Springer International Publishing, 2017.
- [3] WHITE T L, NEALE D, ADAMS W T. Forest Genetics[M]. Wallingford: CABI Publishing, 2007.
- [4] CORNELIUS J. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1994, 24: 372-379.
- [5] FALCONER D, MACKAY T. Introduction to quantitative genetics[M]. Harlow: Prentice Hall, 1996.
- [6] MRODE R A. Linear models for the prediction of animal breeding values[M]. Wallingford: CABI Publishing, 2014.
- [7] HODGE G R, ACOSTA J J. An algorithm for genetic analysis of full-sib datasets with mixed-model software lacking a numerator relationship matrix function, and a comparison with results from a dedicated genetic software package[J]. Forests, 2020, 11: 1169.
- [8] 徐放, 张卫华, 杨晓慧, 等. 红锥2代种子园半同胞子代苗生长差异分析[J]. 林业与环境科学, 2020, 36(5): 28-33.
- [9] 廖仿炎, 李义良, 曾明, 等. 湿加松产脂量及松节油主要成分含量与生长性状相关性分析[J]. 林业与环境科学, 2022, 38(2): 74-78.
- [10] GILMOUR A, GOGEL B, CULLIS B, et al. ASReml user guide release 4.1[M]. Hemel Hempstead: VSN International, 2015.
- [11] GILMOUR A. Echidna mixed model software, in proceedings of the 11th world congress on genetics applied to livestock production[C]. Auckland: New Zealand, 2018.
- [12] AGUILAR I, TSURUTA S, MASUDA Y, et al. BLUPF90 suite of programs for animal breeding with focus on genomics, in proceedings of the 11th world congress on genetics applied to livestock production[C]. Auckland: New Zealand, 2018.
- [13] COVARRUBIAS-PAZARAN G. Genome assisted prediction of quantitative traits using the R package sommer[J]. PLoS ONE, 2016, 11(6): 1-15.
- [14] Muñoz F, Sanchez L. breedR: statistical methods for forest genetic resources analysts. R package version 0.7-16[CP/OL]. 2014.
- [15] 林元震, 张卫华, 程玲, 等. 基于空间效应与竞争效应的林木遗传分析模型[J]. 华南农业大学学报, 2017, 38(5): 74-80.
- [16] 程玲, 张心菲, 张鑫鑫, 等. 基于BLUP和GGE双标图的林木多地点试验分析[J]. 西北农林科技大学学报, 2018, 46(3): 87-93.
- [17] 林元震. 林木基因型与环境互作的方法及其应用[J]. 林业科学, 2019, 55(5): 142-151.
- [18] ZHANG W H, HU J L, YANG Y M, et al. One compound approach combining factor analytic method with AMMI and GGE biplot to improve analysis accuracy of forestry multi-environment trials[J]. Journal of Forestry Research, 2020, 31(1): 123-130.
- [19] 王德源, 童春发. 林木多地点半同胞子代测定遗传分析R语言程序包及其应用[J]. 南京林业大学学报, 2015, 39: 45-51.
- [20] CROSSA J, Pérez-Rodríguez P, CUEVAS J, et al. Genomic selection in plant breeding: methods, models, and perspectives[J]. Trends in Plant Science, 2017, 22(11): 961-975.