高等学校教材

数量遗传与动物育种

主编 王金玉
陈国宏

東南大學出版社

内 容 提 要

本书共三篇二十四章。第一篇扼要阐明数量遗传学基本原理;第二篇较系统地叙述现代动物育种原理与方法;第三篇本着拓宽思路、兼蓄并用的原则,对生物工程与育种等具有潜力的高新技术进行论述。全书力求内容丰富、循序渐进、由浅入深、通俗易懂。

本书既可作为高等学校动物科学专业本科生教材,也可作为研究生、畜牧科技工作者、畜牧生产人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

数量遗传与动物育种 / 王金玉,陈国宏主编. 一南京:东南大学出版社,2004.8

ISBN 7-81089-681-4

Ⅰ.数... Ⅱ.①王...②陈... Ⅲ.①动物-数量遗传学②动物-育种 Ⅳ.Q953

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2004)第 075538 号

数量遗传与动物育种

出版发行	东南大学出版社
出 版 人	宋增民
社 址	南京四牌楼 2 号(邮编 210096)
电 话	(025)83793328(办公室)/83791830(邮购)
印 刷	丹阳人民印刷厂印刷
经 销	江苏省新华书店经销
开 本	787mm×1092mm 1/16
字 数	474 千字 印张 19.25
版 次	2004 年 8 月第 1 版 2004 年 8 月第 1 次印刷
印 数	1-3000
定 价	30.00 元

*东大版图书若有印装质量问题,请直接向发行科调换。电话:(025)83795801。

前　言

人类是地球的主宰，任何动物都由人类操纵。动物育种是人类操纵的动物进化、演化和改良的系统工程。在漫长的历史长河中，我们的祖先从驯养和驯化动物开始，以人类需求为目的，以自己的经验为依据，培育出了许多适用于不同时代的畜禽品种。自达尔文创建生物进化论以来，选择理论和选择方法均有了长足发展。

动物育种工作经历了由外形观察进而应用外形与生产性能相结合的选种方法。现代动物育种的杰出成就当属应用数量遗传理论定量化地制定选育方案，准确地估计群体遗传参数和育种值，配合有关新措施控制动物朝着人类需求的方向发展。鉴于此，本书共三篇：第一篇数量遗传篇着重介绍与育种关系密切的基本概念和原理，为不沉湎于繁琐的数学推导，仅对部分公式作了演示；第二篇现代育种篇在保留实践证明仍很重要的传统动物育种方法的同时，介绍现代育种较广泛运用的方法；随着基因组学与动物育种信息化、智能化的结缘，第三篇新兴育种篇本着拓宽思路、兼蓄并用的原则，将有关具有潜力的高新技术和前沿的方法思路整合到一起，以飨读者。

当今世界正在兴起一场广泛而深刻的新技术革命浪潮。任何人都可以肯定地预测动物育种的未来是美好的，但是，任何人都不能准确预测动物育种的未来美好到什么程度。因此，与其说动物育种面临着新技术的挑战，倒不如说动物育种工作者面临着挑战，或者说两者均面临挑战。总之，现代高新技术的发展纵向加深、横向渗透、合纵连横、综合交错地推动着动物育种的进步。因此，本书并不追求完整无缺，但力求内容丰富，新颖翔实，结构严谨，涉及面广。

本书共分二十四章，王金玉撰写第一、第二、第七、第十、第十二、第十五、第十六、第十八、第二十、第二十三、第二十四章；陈国宏撰写第五、第六、第八、第九、第十四章；杨章平撰写第十一、第十三、第二十二章；戴国俊撰写第四章；李碧春撰写第二十一章；吴信生撰写第三章；谢恺舟撰写第十九章；蒋春茂撰写第十七章。何远清、吴旭、徐琪、秦豪荣负责初稿打印、校对、图表设计、例题计算等。

书中的缺点和错误在所难免，恳请读者批评指正。

王金玉
于扬州大学动物科学与技术学院
2004年6月1日

目　录

第一篇　数量遗传篇

第二篇　现代育种篇

第三篇 新兴育种篇

第一篇　数量遗传篇

第一章　最小二乘法

最小二乘法(least square method)是 20 世纪 30 年代至 70 年代逐渐发展起来的统计方法。此法对于动物遗传育种中许多资料处理非常适用。

第一节　单因素最小二乘分析

一、数学模型(mathematical model)

用来描述某种现象的特征或本质的数学关系式,称为数学模型。单因素最小二乘分析的数学模型为

$$y_{ij}=\mu+a_i+e_{ij}$$

式中　y_{ij}——A 因素第 i 水平的第 j 个观察值;

μ——A 因素各水平次级样本含量相等时的总体均数;

a_i——A 因素第 i 水平的效应,以与 μ 的离差表示;

e_{ij}——个体的随机误差,$e_{ij}-N(0,\sigma_e^2)$。

二、最小二乘正规方程(least square equation)

在使误差平方和最小的条件下,推导出估计值 $\hat{\mu}$ 和 $\hat{a}_i$ 的正规方程,称为最小二乘正规方程。

矩阵表示

$$\boldsymbol{X'X\hat{a}=X'Y}$$

式中　$\boldsymbol{X}$——设计矩阵(design matrix);

$\boldsymbol{X'}$——设计矩阵的转置矩阵;

$\boldsymbol{\hat{a}}$——参数向量;

$\boldsymbol{Y}$——观察值向量。

例如,三个品种鸡的增重资料如下:

品　种	n_i	个体增重(y_{ij})	y_i	$\bar{y}_i$
1	3	4　5　3	12	4
2	4	5　6　3　6	20	5
3	5	5　6　7　5　7	30	6

$$\boldsymbol{X}=\begin{bmatrix}1&1&0&0\\1&1&0&0\\1&1&0&0\\1&0&1&0\\1&0&1&0\\1&0&1&0\\1&0&1&0\\1&0&0&1\\1&0&0&1\\1&0&0&1\\1&0&0&1\\1&0&0&1\end{bmatrix}\qquad \boldsymbol{X}'=\begin{bmatrix}1&1&1&1&1&1&1&1&1&1&1&1\\1&1&1&0&0&0&0&0&0&0&0&0\\0&0&0&1&1&1&1&0&0&0&0&0\\0&0&0&0&0&0&0&1&1&1&1&1\end{bmatrix}$$

$$\boldsymbol{X}'\boldsymbol{X}=\begin{bmatrix}12&3&4&5\\3&3&0&0\\4&0&4&0\\5&0&0&5\end{bmatrix}\qquad \boldsymbol{X}'\boldsymbol{Y}=\begin{bmatrix}62\\12\\20\\30\end{bmatrix}\qquad \hat{\boldsymbol{a}}=\begin{bmatrix}\hat{\mu}\\\hat{a}_1\\\hat{a}_2\\\hat{a}_3\end{bmatrix}$$

最小二乘正规方程即为

$$\begin{bmatrix}12&3&4&5\\3&3&0&0\\4&0&4&0\\5&0&0&5\end{bmatrix}\begin{bmatrix}\hat{\mu}\\\hat{a}_1\\\hat{a}_2\\\hat{a}_3\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}62\\12\\20\\30\end{bmatrix}$$

三、约束条件

最小二乘正规方程中的第一个方程是下列三个方程之和，不能提供独立的信息，独立的方程比要估计的参数少一个，因而不能得到惟一解。

利用三个独立的方程估计出三个参数，即

$\begin{bmatrix}\hat{\mu}+\hat{a}_1\\\hat{\mu}+\hat{a}_2\\\hat{\mu}+\hat{a}_3\end{bmatrix}$然后平均得 $\hat{\mu}$，再用离差法求出$\begin{bmatrix}\hat{a}_1\\\hat{a}_2\\\hat{a}_3\end{bmatrix}$，那么

$$\begin{bmatrix}3&0&0\\0&4&0\\0&0&5\end{bmatrix}\begin{bmatrix}\hat{\mu}+\hat{a}_1\\\hat{\mu}+\hat{a}_2\\\hat{\mu}+\hat{a}_3\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}12\\20\\30\end{bmatrix}$$

那么

$$\hat{\mu}+\hat{a}_1=12\div3=4$$
$$\hat{\mu}+\hat{a}_2=20\div4=5$$
$$\hat{\mu}+\hat{a}_3=30\div5=6$$
$$\hat{\mu}=\frac{4+5+6}{3}=5$$
$$\hat{a}_1=4-5=-1$$
$$\hat{a}_2=5-5=0$$
$$\hat{a}_3=6-5=1$$

另一种常用的约束条件是根据 $\hat{a}_1+\hat{a}_2+\hat{a}_3=0$，即$\sum\hat{a}_i=0$ 为约束条件，将这个约束条件加

到最小二乘正规方程中第 2、第 3……中的任何一个方程中去，本例如加到第 4 个方程中，得

$$\begin{bmatrix}12 & 3 & 4 & 5\\3 & 3 & 0 & 0\\4 & 0 & 4 & 0\\5 & 1 & 1 & 6\end{bmatrix}\begin{bmatrix}\hat{\mu}\\\hat{a}_1\\\hat{a}_2\\\hat{a}_3\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}62\\12\\20\\30\end{bmatrix}$$

解
$$\begin{bmatrix}\hat{\mu}\\\hat{a}_1\\\hat{a}_2\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}12 & -2 & -1\\-2 & 8 & 5\\-1 & 5 & 9\end{bmatrix}^{-1}\begin{bmatrix}62\\-18\\-10\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}5\\-1\\0\end{bmatrix}$$

$$\hat{a}_3=-\hat{a}_1-\hat{a}_2=-(-1)-0=1$$

通过约束，得到惟一解。

四、最小二乘均数

单因数最小二乘均数 $\hat{\mu}$ 就是各组均数的简单均数。在实践中，单因素的最小二乘方程组求解在畜牧生产中没有什么价值。本节介绍的内容主要为下节铺垫。

第二节　二因素无互作的最小二乘分析

一、数学模型与正规方程

数学模型　$y_{ijk}=\mu+a_i+b_j+e_{ijk}$

正规方程　$\begin{bmatrix}X'X & X'Z\\Z'X & Z'Z\end{bmatrix}\begin{bmatrix}\hat{a}\\\hat{b}\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}X'Y\\Z'Y\end{bmatrix}$

这里，X 为 A 因素的设计矩阵；Z 为 B 因素的设计矩阵；$\hat{a}$、$\hat{b}$ 为两因素的参数向量；$(X'X)$ 为系数矩阵；$(X'Y)$ 为常数向量。

例如：现用两个品种三种日粮进行增重试验，结果如下：

品　种(B)	日　粮(A)						合　计
	1		2		3		
	y_{ijk}	$y_{ij\cdot}$	y_{ijk}	$y_{ij\cdot}$	y_{ijk}	$y_{ij\cdot}$	
1	2　4	6	5　4　5	14	3　3	6	26/7
2	3　2	5	8　9　8	25	4　5　6	15	45/8
合计	11/4		39/6		21/5		71/15

表中所列数据合计项为$\frac{y_{ij}}{n_{ij}}$。

$$\sum y_{ijk}^2=403$$

正规方程
$$\begin{bmatrix}15 & 4 & 6 & 5 & 7 & 8\\4 & 4 & 0 & 0 & 2 & 2\\6 & 0 & 6 & 0 & 3 & 3\\5 & 0 & 0 & 5 & 2 & 3\\7 & 2 & 3 & 2 & 7 & 0\\8 & 2 & 3 & 3 & 0 & 8\end{bmatrix}\begin{bmatrix}\hat{\mu}\\\hat{a}_1\\\hat{a}_2\\\hat{a}_3\\\hat{b}_1\\\hat{b}_2\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}71\\11\\39\\21\\26\\45\end{bmatrix}$$

二、约束条件

由于单因素分析时的同样原因，需要加约束条件，才能获得惟一解。约束条件通常为

$$\sum\hat{a}_i=0,\ \sum\hat{b}_j=0$$

可分别加入 $\hat{a}_i$ 方程中任意一个和 $\hat{b}_j$ 方程中任意一个，得

$$\begin{bmatrix}15&4&6&5&7&8\\4&4&0&0&2&2\\6&0&6&0&3&3\\5&1&1&6&2&3\\7&2&3&2&7&0\\8&2&3&3&1&9\end{bmatrix}\begin{bmatrix}\hat{\mu}\\\hat{a}_1\\\hat{a}_2\\\hat{a}_3\\\hat{b}_1\\\hat{b}_2\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}71\\11\\39\\21\\26\\45\end{bmatrix}$$

求解，得 $\hat{\mu}=4.416\ 667,\hat{a}_1=-1.666\ 67,\hat{a}_2=2.083\ 333,\hat{a}_3=-0.416\ 67,\hat{b}_1=-1,\hat{b}_2=1$。

三、最小二乘均数与方差分析

估得各参数后即可计算最小二乘均数。总的最小二乘均数即 $\hat{\mu}$:

第 i 日粮组的最小二乘均数即 $\hat{\mu}+\hat{a}_i$；

第 j 品种组的最小二乘均数即 $\hat{\mu}+\hat{b}_j$。

第 i 日粮第 j 品种小组的最小二乘均数即 $\hat{\mu}+\hat{a}_i+\hat{b}_j$。由于次级样本含量不等，在多因素方差分析时因常规的方差分析方法计算各因素平方和有一定的偏差，必须先用最小二乘分析消除次级样本含量不等的影响，然后再计算各因素的平方和。首先计算“回归平方和”

$$R(\mu,a_i,b_j)=[\hat{\mu}\quad\hat{a}_i\quad\hat{b}_j]\begin{bmatrix}y_{\cdots}\\y_{i\cdot\cdot}\\y_{\cdot j\cdot}\end{bmatrix}$$

在本例

$$R(\hat{\mu},a_i,b_j)=4.416\ 667\times71+(-1.666\ 67)\times11+2.083\ 33\times39+(-0.416\ 67)\times21+(-1)\times26+1\times45=386.75$$

可以证明 $R(\mu,a_i,b_j)=\sum C_a+\sum C_b-C$

$$SS_a=R(\mu,a_i,b_j)-\sum C_b$$

$$SS_b=R(\mu,a_i,b_j)-\sum C_a$$

$$\sum C_b=\frac{26^2}{7}+\frac{45^2}{8}=349.696\ 4$$

$$\sum C_a=\frac{11^2}{4}+\frac{39^2}{6}+\frac{21^2}{5}=371.95$$

$$SS_a=386.75-349.696\ 4=37.053\ 6$$

$$SS_b=386.75-371.95=14.8$$

$$SS_e=\sum y_{ijk}^2-R(\mu,a_i,b_j)=403-386.75=16.25$$

$$df_a=3-1=2$$

$$df_b=2-1=1$$

$$df_e=\sum n_{ij}-1-df_a-df_b=15-1-2-1=11$$

$$F_a=\frac{df_e\times SS_a}{df_a\times SS_e}=12.541\ 23$$

$$F_b=\frac{df_e\times SS_b}{df_b\times SS_e}=10.018\ 462$$

查 F 表，判定日粮各水平间和品种各水平间差异都极显著。

第三节　二因素有互作的最小二乘分析

一、互作效应的显著性检验

在进行二因素无互作的最小二乘分析后，还应进行互作效应的显著性检验。若互作不显著，上述分析有效；若互作显著，则应改成有互作的最小二乘分析。

先算出各 ij 小组的平方和校正系数总和

$$\sum C_{ij}=\sum\frac{(y_{ij.})^2}{n_{ij}}$$

仍以上例为例

$$\sum C_{ij}=\frac{6^2}{2}+\frac{14^2}{3}+\frac{6^2}{2}+\frac{5^2}{2}+\frac{25^2}{3}+\frac{15^2}{3}=397.166\ 67$$

$$SS_{a\times b}=\sum C_{ij}-R(\mu,a_i,b_j)=397.166\ 67-386.75=10.416\ 67$$

$$SS_e=\sum y_{ijk}^2-\sum C_{ij}=403-397.166\ 67=5.833\ 33$$

注意，此时的 SS_e 与无互作的 SS_e 不同。

$$df_{a\times b}=df_a\times df_b=2\times1=2$$

此时的 df_e 要在无互作的 df_e 中再减去 $df_{a\times b}$。

$$df_e=11-2=9$$

所以
$$F_{a\times b}=\frac{df_e SS_{a\times b}}{df_{a\times b}SS_e}=\frac{9\times10.416\ 67}{2\times5.833\ 33}=8.035\ 72$$

查 F 表，断定互作效应非常显著，因此以上分析无效，应改成有互作的二因素最小二乘分析。

二、数学模型和正规方程

数学模型：　$y_{ijk}=\mu+a_i+b_j+ab_{ij}+e_{ijk}$

式中　ab_{ij}——A 因素第 i 水平与 B 因素第 j 水平的互作效应。

正规方程：

$$\begin{bmatrix}15&4&6&5&7&8&2&2&3&3&2&3\\4&4&0&0&2&2&2&2&0&0&0&0\\6&0&6&0&3&3&0&0&3&3&0&0\\5&0&0&5&2&3&0&0&0&0&2&3\\7&2&3&2&7&0&2&0&3&0&2&0\\8&2&3&3&0&8&0&2&0&3&0&3\\2&2&0&0&2&0&2&0&0&0&0&0\\2&2&0&0&0&2&0&2&0&0&0&0\\3&0&3&0&3&0&0&0&3&0&0&0\\3&0&3&0&0&3&0&0&0&3&0&0\\2&0&0&2&2&0&0&0&0&0&2&0\\3&0&0&3&0&3&0&0&0&0&0&3\end{bmatrix}\begin{bmatrix}\hat{\mu}\\\hat{a}_1\\\hat{a}_2\\\hat{a}_3\\\hat{b}_1\\\hat{b}_2\\\widehat{ab}_{11}\\\widehat{ab}_{12}\\\widehat{ab}_{21}\\\widehat{ab}_{22}\\\widehat{ab}_{31}\\\widehat{ab}_{32}\end{bmatrix}=\begin{bmatrix}71\\11\\39\\21\\26\\45\\6\\5\\14\\25\\6\\15\end{bmatrix}$$

三、约束条件

通常采用$\sum\hat{a}_i=0,\sum\hat{b}_j=0,\sum\widehat{ab}_{1j}=0,\sum\widehat{ab}_{2j}=0,\sum\widehat{ab}_{3j}=0,\sum\widehat{ab}_{i1}=0,\sum\widehat{ab}_{i2}=0$。将这些约束条件方程加到正规方程中去,得

$$\begin{bmatrix} 15 & 4 & 6 & 5 & 7 & 8 & 2 & 2 & 3 & 3 & 2 & 3 \\ 4 & 4 & 0 & 0 & 2 & 2 & 2 & 2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 6 & 0 & 6 & 0 & 3 & 3 & 0 & 0 & 3 & 3 & 0 & 0 \\ 5 & \underline{1} & \underline{1} & \underline{6} & 2 & 3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 2 & 3 \\ 7 & 2 & 3 & 2 & 7 & 0 & 2 & 0 & 3 & 0 & 2 & 0 \\ 8 & 2 & 3 & 3 & \underline{1} & \underline{9} & 0 & 2 & 0 & 3 & 0 & 3 \\ 2 & 2 & 0 & 0 & 2 & 0 & 2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 2 & 2 & 0 & 0 & 0 & 2 & \underline{1} & \underline{3} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 3 & 0 & 3 & 0 & 3 & 0 & 0 & 0 & 3 & 0 & 0 & 0 \\ 3 & 0 & 3 & 0 & 0 & 3 & 0 & 0 & \underline{1} & \underline{4} & 0 & 0 \\ 2 & 0 & 0 & 2 & 2 & 0 & \underline{1} & 0 & \underline{1} & 0 & \underline{3} & 0 \\ 3 & 0 & 0 & 3 & 0 & 3 & 0 & \underline{1} & 0 & \underline{1} & \underline{1} & \underline{5} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{a}_1 \\ \hat{a}_2 \\ \hat{a}_3 \\ \hat{b}_1 \\ \hat{b}_2 \\ \widehat{ab}_{11} \\ \widehat{ab}_{12} \\ \widehat{ab}_{21} \\ \widehat{ab}_{22} \\ \widehat{ab}_{31} \\ \widehat{ab}_{32} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 71 \\ 11 \\ 39 \\ 21 \\ 26 \\ 45 \\ 6 \\ 5 \\ 14 \\ 25 \\ 6 \\ 15 \end{bmatrix}$$

或将约束条件方程化成

$\hat{a}_3=-\hat{a}_1-\hat{a}_2$,$\hat{b}_2=-\hat{b}_1$,$\widehat{ab}_{12}=-\widehat{ab}_{11}$,$\widehat{ab}_{22}=-\widehat{ab}_{21}$,$\widehat{ab}_{32}=-\widehat{ab}_{31}$

$\widehat{ab}_{31}=-\widehat{ab}_{11}-\widehat{ab}_{21}$,$\widehat{ab}_{32}=-\widehat{ab}_{12}-\widehat{ab}_{22}$

代入原方程组,降阶成

$$\begin{bmatrix} 15 & -1 & 1 & -1 & 1 & 1 \\ -1 & 9 & 5 & 1 & -1 & -1 \\ 1 & 5 & 11 & 1 & -1 & -1 \\ -1 & 1 & 1 & 15 & -1 & 1 \\ 1 & -1 & -1 & -1 & 9 & 5 \\ 1 & -1 & -1 & 1 & 5 & 11 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\mu} \\ \hat{a}_1 \\ \hat{a}_2 \\ \hat{b}_1 \\ \widehat{ab}_{11} \\ \widehat{ab}_{21} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 71 \\ -10 \\ 18 \\ -19 \\ 0 \\ -12 \end{bmatrix}$$

解方程,得

$$\hat{\mu}=4.416\,667$$

$$\hat{a}_1=-1.666\,67,\ \hat{a}_2=2.083\,333,\ \hat{a}_3=-0.416\,67$$

$$\hat{b}_1=-0.861\,11,\ \hat{b}_2=0.861\,11$$

$$\widehat{ab}_{11}=1.111\,11,\ \widehat{ab}_{12}=-1.111\,11$$

$$\widehat{ab}_{21}=-0.972\,22,\ \widehat{ab}_{22}=0.972\,22$$

$$\widehat{ab}_{31}=-0.138\,89,\ \widehat{ab}_{32}=0.138\,89$$

四、最小二乘均数与方差分析

总的最小二乘均数为$\hat{\mu}$;

a_i组的最小二乘均数为$\hat{\mu}+\hat{a}_i$;