

数量遗传学与 家畜育种

SHU LIANG Y CHUAN
XUE YU JIA XUYUZHONG

内蒙古人民出版社

数量遗传学与家畜育种

晁玉庆 编著

内蒙古人民出版社

数量遗传学与家畜育种

晁玉庆 编著

•

内蒙古人民出版社出版发行

(呼和浩特市新城西街82号)

内蒙古新华书店经销 土默特左旗印刷厂印刷

开本: 787×1092 1/32 印张: 8.125 字数: 176千

1987年10月第一版 1988年11月第1次印刷

统一书号: 16089·152 印数: 1—3,495册

ISBN 7-204-00176-1/S·3 每册: 2.10元

编 者 的 话

为了满足教学和科技专业人员的需要，鉴于这方面书籍之不足，集本人多年之实践经验，编写了《数量遗传学与家畜育种》一书，以满足社会之需要。

本书对数量遗传学的基础理论作了系统的介绍，在此基础上就数量遗传学在家畜育种上的应用作了重点论述，并将遗传理论应用于育种实践，为进一步做好育种工作奠定了基础。

本书在编写过程中，由杜平英同志绘制插图，特此致谢。

由于编者水平有限，书中错误之处在所难免，敬请读者批评指正。

编 者

1985. 10

绪 论

遗传学从1900年孟德尔 (G. Mendel) 论文发表到现在只有短短八十多年的历史,但是,就在这短短八十年间,遗传学却迅速地发展成为当代生物科学的中心,从而建立了育种科学理论,使人类按照自己的意愿创造新的动植物品种。下面简介遗传学几个重要的发展阶段,以便了解群体遗传学和数量遗传学在遗传学发展中的地位及相互关系。

第一阶段,称为个体遗传学阶段,即质量性状的改进阶段。利用孟德尔发现的分离和自由组合定律,以及摩尔根和他的弟子们所制定的基因图谱,根据需要把某些有利的质量基因组合在一起,从而产生各种有利的单位性状的综合体,并加以纯种繁殖,这样就创立了新品种。1927年穆勒 (H. J. Muller) 用X射线进行基因突变获得成功,产生新基因,从而丰富了育种材料,并广泛地用于植物和微生物的育种工作中。

第二阶段,称为群体遗传学阶段。它是在个体遗传学的基础上发展起来的。1908年英国数学家 Hardy、G. H和德国遗传学家 W. Weinberg 分别在同年发现,一对基因只要经过一代随机交配就达到平衡,也就是说各基因型的比例,如果没有其他因素的干扰(如突变、选择、迁移等)不再改变。群体遗传学是讨论基因在整个群体中受干扰因素作用的情况下,基因频率如何改变并达到新的平衡。这个阶段包括

两方面的内容，一是进化遗传学，一是数量遗传学。而且数量遗传学所涉及的是与人类生活有关的经济动植物的育种问题，是群体遗传学的一部分。

霍尔登 (J. B. Haldane) “自然选择的数学理论”把人工选择和自然选择混为一谈，认为他的理论可以二者兼用。实际上自然选择和人工选择二者不仅不同，而且效应是相反的。自然选择是为生物本身的利益服务的，而人工选择则是为人类利益服务的。例如，为了产更多的奶，在牛的育种工作中，育成的黑白花奶牛年产奶量可达5万磅，这在自然选择是找不到的，因为产量如此高的牛对其本身不利，这种牛会体力孱弱，生活力减退，对饲料条件要求高，在生活竞争中要被自然淘汰。相反，对人类来讲产奶量高是非常重要的性状。因此，育种工作一旦停止，高产家畜的产量就会大大下降。用“遗传调节力”的话来说：人工选择就是离心选择，而自然选择是向心选择。所谓的心就是群体的平均数。这一原理的发现大大打开了育种者的眼界，说明了为什么在育种工作中只有积极地育种，而不能消极地保种。如不进行逐代提高，高产品种就必然退化。动物如此，植物也如此。

从1900——1935年以后，育种工作的重要进展主要是在植物方面，对动物几乎没有进行这方面的研究。然而，自1935年起由于数量遗传学的发展，家畜育种工作中也发生了巨大的变化。这是因为群体遗传学与统计遗传学的结合产生了一个新分支，即“生统遗传学”或者“统计遗传学”，使遗传学进入了数量性状的改进阶段。

1937年 (J. L. Lush) 的《家畜育种计划》一书，首

先提出了重复力的概念，接着又提出了遗传力的概念，这与他的学生赫泽尔（Hazel）提出的遗传相关的概念联系在一起，形成了新的数量遗传学体系。于是，我们就可以利用这三个概念系统地科学地把每头家畜一生的成绩，各种亲属的不同性状的记录合并成一个单一数字，形成一个用偏相关表示出来的性状的综合育种值的选择指数。按照指数的大小将家畜各个体排队，确定选留和淘汰。这种方法在作物育种中也能应用，只不过家畜有天然的单位，就是说每头牲畜形成一个单位。而作物则没有这种单位，至少在产量方面是如此。例如，我们不能说每株植物的遗传力是多少，只能说每亩地产量的遗传力是多少，由于在计算产量时所用的单位不同，遗传力的数值也因之而异，结果不同难于统一，而必须加以换算，同时换算结果又往往不可靠。这就是为何在数量性状的改进方面，作物不如家畜进步快的原因。当然这并不排除在单位性状方面，作物育种还是取得了很大进步。例如，在绿色革命中，加进一个矮秆基因就把作物如小麦和水稻的产量提高一倍。所以，数量遗传学的发展，提供了一个新的工具，使人类对植物的数量性状也能充分加以控制、改进。又因为动植物各种经济性状多半属于数量性状，因而对人类的生活改善就赋予了特别意义。

另一方面，由于生化遗传学的发展，遗传学的研究就由形态和生理的研究，进入了生化性状的水平，于是产生了毕德爾（G. W. Beadle）的一个基因一个酶的理论，这不仅阐明了基因作用的机制，即酶的产生，而且为基因分子结构的研究开辟了道路。基因究竟是什么？它的产物酶又是怎样产生的？从遗传物质DNA的发现和以后的维金斯（M. H、

F、Wilkins) 晶体摄影结果与夏尔 格 夫 (E、Chargff) 的化学分析, 沃森和克里克 (J、D、Watson and F、H、Crick) 1953年提出的DNA双螺旋模型中, 使人得到启示, 说明这里存在着所谓的遗传密码的问题, 即酶是蛋白质——氨基酸, 而基因则是核酸——碱基。碱基不同的排列顺序又如何决定氨基酸的形成呢? 问题的提出是解决问题的开始。从1953年DNA双螺旋结构的提出到尼纶堡 (M、Nirenborg 1961) 提出苯丙氨酸密码为多尿嘧啶仅仅花费了八年的时间, 而遗传密码于1965年全部解决了。这是微观生物的最大成就, 可以与物理学科的基本粒子物理相比拟。它进一步推动了育种工作的发展, 使它由细胞水平进入了分子水平阶段。

1974年伯格 (P. Berg) 提出新的遗传学分支——遗传工程, 这就是说人们可以按照需要将一个物种的任何基因转移到另一物种遗传物质中去, 从而创造出一个新的物种或品种。遗传工程 (基因工程) 已把人类带入了新的时期。

目 录

绪论	1
第一章 群体遗传学基础	1
一、群体的基因型频率与基因频率	1
二、哈代——温伯格 (Hardy—Weinberg) 定律	5
三、影响基因频率和基因型频率变化的因素	22
第二章 近交与杂交	46
一、近交与杂交的概念	46
二、近交与杂交的遗传效应	47
(一) 近交使基因型纯合, 杂交使基因型杂合	47
(二) 近交降低群体均值, 杂交提高群体均值	48
(三) 近交使群体分化, 杂交使群体一致	54
(四) 近交加选择加大群体间基因频率的差异, 从而提高杂种优势	55
三、杂种优势的理论	56
(一) 杂种优势的概念	56
(二) 经济性状杂种优势的估计	56
(三) 杂种优势的理论解释	57
第三章 数量性状的遗传学原理	63
一、数量性状的概念与特点	63
二、数量性状的遗传机制	67
三、数量性状的表型值与表型值的剖分	70

(一) 表型值的概念与表型值的剖分	70
(二) 表型方差的剖分	71
(三) 群体表型值的平均数在育种上的意义	71
第四章 家畜经济性状的变异	73
一、表型变异	73
(一) 方差	74
(二) 标准差	76
二、家畜表型变异的原因	76
(一) 遗传	76
(二) 环境	79
(三) 遗传和环境间的互作	79
三、遗传和环境的重要性	82
第五章 选择的一般原理	84
一、选择的遗传效应	85
二、不同基因作用类型的选择方法	86
(一) 显性基因的选择	86
(二) 显性基因的淘汰	86
(三) 隐性基因的选择	87
(四) 淘汰隐性基因	87
(五) 上位基因的选择	90
(六) 超显性基因作用的选择	91
(七) 加性基因作用的选择	93
(八) 单个数量性状的选择	95
三、选择的年度进展	97
四、世代间隔	97
五、性状间的遗传相关	98

第六章 选择的作用和选择方法	101
一、预测下一代产量的平均值	101
二、选择差与选择强度	102
三、选择反应预测中的实际问题	105
四、几种选择方法	106
(一)单一性状的选择	107
(二)应用正态分布的特性对数量性状进行选 择	112
(三)应用正态分布特性,对数量性状进行大群 选择	117
第七章 对优良种畜的选择	120
一、在个体基础上的选择	120
(一)质量性状的选择	121
(二)数量性状的选择	121
(三)主要受非加性基因影响的数量性状的 选择	123
二、系谱基础上的选择	124
(一)系谱在质量性状选择上的应用	124
(二)系谱在数量性状选择上的应用	125
三、以后裔测定为基础的选择	128
(一)质量性状选择中的后裔测定	129
(二)数量性状选择中的后裔测定	131
四、旁系亲属基础上的选择	138
五、特殊配合力的选择	144
六、多个性状的选择	146
(一)衔接法	147

(二) 独立淘汰法	148
(三) 选择指数	148
(四) 母畜不同记录次数的比较	149
第八章 通径系数的理论及其在育种上的应用	150
一、通径系数的概念	150
二、通径系数的数学定义	152
三、通径系数的性质	153
四、通径系数的运算方法	157
五、通径分析在遗传育种上的应用	167
(一) 应用于亲属间的遗传相关和近交系数的 计算	168
(二) 利用通径分析推导遗传力的公式	175
(三) 相关系数的剖分	177
(四) 性状间遗传相关的估计	178
(五) 通径系数的计算习题	181
第九章 近亲繁育和亲缘系数	187
一、近亲繁育	188
二、近交程度	189
三、近交系数	189
四、近交系数的计算	190
(一) 全同胞的计算	192
(二) 复杂系谱的近交系数的计算实例	193
五、亲缘关系	194
(一) 亲缘关系的计算	195
六、亲缘系数	197
七、不规则的近交系统	198

八、近交和亲缘相关的相似点	200
第十章 遗传力及其估测方法	205
一、遗传力的概念	205
二、遗传力的估计原理	207
三、遗传力的估计方法	208
四、遗传力值的范围和影响因素	219
五、遗传力的应用	221
第十一章 重复力	226
一、重复力的概念	226
二、重复力的计算方法	228
三、重复力和遗传力的关系	230
四、重复力的应用	230
第十二章 性状间的遗传相关及在选种上的应用	234
一、性状间遗传相关的概念	234
二、性状间遗传相关的估测原理	235
三、遗传相关的计算方法和步骤	237
参考文献	244

第一章 群体遗传学基础

一、群体的基因型频率与基因频率

所谓群体的遗传组成是孟德尔群体的基因及基因型的种类及频率。

1. 孟德尔群体：享有一个共同的基因库的一群能够相互繁殖的个体称之为孟德尔群体。在有性繁殖的生物中，一个物种就是最大的一个孟德尔群体，群体可大可小，一个品种或品系也可以算是一个孟德尔群体，虽然它们在某些基因的频率上与其他类似的群体有所不同。群体遗传学研究的均系孟德尔群体。

2. 基因库：因为基因存在于孟德尔群体中，所以基因库是指能够相互交换的那些共同的基因就称为基因库或者说是群体全部遗传信息的总量为“基因库”。

猪、牛、小麦、水稻之间就不占有共同的基因库，它们的基因间不能互换。人类就是一个拥有44.4亿大的孟德尔群体，有共同的基因库，基因间可互换。人群分枝也是一个孟德尔群体。海南岛的黎族血型 I^B （B型）多于 I^A （A型）这个构成相对稳定，它不同于北方的蒙古族与维吾尔族。

人类这个大群体中，蒙古族与欧洲高加索人不同，中国人中大约50—70%的人会因为饮酒发生脸红，心跳、恶心。德国人研究发现中国人种中某些人缺乏某些脱氢酶的同功酶

(酒精的降解酶)，一些人的肝脏缺乏这种脱氢酶，在血液中就集中大量的儿茶酚胺，使血管扩张……。从人种来看，基因库不同，就中国人种也不尽相同，这也从另一方面说明个体不能囊括基因库的所有基因。

3. 随机交配：群体中任何一个个体具有相等的机会和另一异性个体交配的可能性，不受其他因素的干扰，完全受其基因型频率所决定——随机交配。其同意叫泛交。在人类中叫随机婚配。

隐性遗传病，伴性遗传色盲、血型 (A、B、O；M、N)——随机婚配性状。

身高，遗传性聋哑、智力水平、民族、人种等——选型婚配性状。

4. 基因型频率：群体的某一基因型的数目比上群体总数的百分数。

5. 基因频率：群体中某一个基因对其等位基因的相对比例。基因频率是群体的遗传组成的基本标志，不同的群体同一基因的频率是不同的。

例如，有的牛群（如黑白花牛）大多数牛都有角，只有个别是秃头。有的牛群（如安格斯牛）则几乎全部是无角。杂种牛群有角牛和无角牛的比例更是各不相同，不同的原因就是不同群体中决定有角和无角基因频率不同所致。

例如：

P	卷羽鸡	FF	X	非卷羽鸡	ff
			↓		
F ₁	轻度卷羽	Ff		自群繁殖	
			↓		
	基因型：	FF		Ff	ff

个体数: 60 150 90 300
 基因型频率: 0.20 0.50 0.30 1.00

基因频率的计算:

总基因数 = $300 \times 2 = 600$ (= 倍体生物)

F基因数 FF 60只 $60 \times 2 = 120$

Ff 150只 $150 \times 1 = 150$

$$F \text{ 频率} = \frac{120 + 150}{600} = \frac{270}{600} = 0.45$$

f基因数 ff 90只 $90 \times 2 = 180$

Ff 150只 $150 \times 1 = 150$

$$f \text{ 频率} = \frac{180 + 150}{600} = \frac{330}{600} = 0.55$$

为将上述计算用通式表示, 以一对基因A、a为例, 设有一个N个个体的群体, 于是在二倍体的生物某一位点共计有2N个基因。

如果群体有:

$n_1 AA + n_2 Aa + n_3 aa$ 个体

这里 $n_1 + n_2 + n_3 = N$, 于是此三种的基因型频率为:

$$AA: D = \frac{n_1}{N}$$

$$Aa: H = \frac{n_2}{N}$$

$$aa: R = \frac{n_3}{N}$$

而 $D + H + R = 1$, 即 $\frac{n_1}{N} + \frac{n_2}{N} + \frac{n_3}{N} = 1$

A的基因频率为:

$$P = \frac{2n_1 + n_2}{2N}$$

$$a \text{ 的基因频率为: } q = \frac{n_2 + 2n_3}{2N}$$

$$\text{而 } P + q = 1 \quad \text{即: } \frac{2n_1 + n_2}{2N} + \frac{n_2 + 2n_3}{2N} =$$

$$\frac{2N}{2N} = 1$$

6. 基因频率与基因型频率的关系: 根据上述的计算, 可见一对等位基因在群体中遗传时:

$$P = \frac{2n_1 + n_2}{2N} = \frac{2n_1}{2N} + \frac{n_2}{2N} = \frac{n_1}{N} + \frac{1}{2} \frac{n_2}{N}$$

$$= D + \frac{1}{2} H$$

$$q = \frac{2n_3 + n_2}{2N} = \frac{2n_3}{2N} + \frac{n_2}{2N} = \frac{n_3}{N} + \frac{1}{2} \frac{n_2}{N}$$

$$= R + \frac{1}{2} H$$

因此基因频率与基因型频率的关系是:

$$P = D + \frac{1}{2} H$$

$$q = R + \frac{1}{2} H$$

在动物中的伴性基因, 在计算性染色体上的基因频率时, 需将雌雄个体分别看作两个群体, 在雄异型 (或称异配子性别) 生物中, 如许多昆虫、某些鱼类、某些两栖类、全