

现代遗传学丛书

数量遗传学

盛志廉 陈瑶生 编著

科学出版社

51.731

11

现代遗传学丛书

数量遗传学

盛志康 陈瑶生 编著

科学出版社

1999

内 容 简 介

本书全面、系统地论述数量遗传学的研究对象、特点和方法,反映国内外的研究进展,内容新颖。书中对数量遗传学中一些难度较大的内容,从基本原理上阐明,给出必要的论证过程,并用实例说明其使用方法,便于读者自学。内容包括:数量性状的遗传基础、三个主要遗传参数的估计原理和方法、阈性状分析、选择的基本原理和方法、育种值估计、选择指数理论、交配系统遗传效应分析、数量性状基因定位、线性模型应用基础等。学习本书内容需要具备基本的线性代数、数理统计和遗传学等方面的基础知识。本书在内容上偏重于动物数量遗传学,但其基本原理和方法仍具有一般性,可用作遗传育种方面的研究生教材,亦可供有关科技工作者参考。

图书在版编目(CIP)数据

数量遗传学/盛志廉,陈瑶生编著.-北京:科学出版社,1999.2
(现代遗传学丛书)

ISBN 7-03-006830-0

I. 数… I. ①盛…②陈… II. 数量遗传学 N. Q348

中国版本图书馆 CIP 数据核字(98)第 17681 号

2006/35-5 08

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号
邮政编码:100717

科地五印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1999年2月第 一 版	开本:850×1168 1/32
1999年2月第一次印刷	印张:14 3/8
印数:1—3 000	字数:374 000

定价:32.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(新欣))

序

数量遗传学在中国已经传播了半个世纪，但实际上，特别是动物数量遗传学，主要是在 1979 年吴仲贤教授所著的《统计遗传学》一书正式出版以后，才得到比较广泛的传播。20 年来，通过专著和教材的出版，举办大量讲习班，培养研究生，发表论文，组织全国性科研协作项目研究，开展各种学术交流活动等，数量遗传学已在动物遗传育种科研领域中占据重要地位，在遗传育种教学内容中成为主要的理论基础与方法；在动物育种实践中取得公认的指导地位，并获得明显的育种效果。

然而，随着分子遗传学的迅猛发展，数量遗传学近年来在国内外遗传科研领域中受到很大冲击。不少科技工作者改变了自己的研究方向，由数量遗传学转向分子遗传学，甚至个别的人还认为数量遗传学的全盛时期已经过去，现在应该让位于分子遗传学。我们在这个时候出版这本《数量遗传学》，事实本身就表明我们不赞同这些看法。

一、我们不但不反对一部分人把自己的科研方向从数量遗传学转向分子遗传学，而且我们非常赞成这样做，因为这有利于数量遗传学与分子遗传学的结合。长期以来，我们都提倡遗传学的各分支间，甚至与其它学科间的结合，因为这是科学发展的正确方向。但是我们不同意用分子遗传学去“淘汰”数量遗传学，至少现在还远没有到这个时候。数量遗传学本身也还有许多需要完善、改进和发展的地方，科研工作并没有达到“顶峰”，还有许多工作可做。

二、目前动物遗传育种实践主要还要依靠数量遗传学的理论和方法，当然还应尽可能利用遗传学各分支，包括分子遗传学的知识和手段。目前，动物育种工作者的数量遗传学知识，一般说

来，还是不够，而不是饱和。因此，还应该大力传播数量遗传学，使数量遗传学的理论与方法能真正服务于育种实践，并收到实效。

三、数量遗传学是遗传学各分支服务于动物育种的一门“终端”学科。任何一个遗传学分支要服务于动物育种几乎都得通过数量遗传学，因为动物育种是以提高以数量性状为主的经济性状为目的的，而数量遗传学正是研究数量性状遗传规律的学科。

基于以上认识，我们坚定了出版本书的决心，希望这本书能在我国进一步传播数量遗传学知识中发挥应有的作用，并有助于我国动物遗传育种事业的进一步发展。

由于这是一本专著，所以在内容安排上我们把一般教材中包含的一些基础性内容，如通径系数、基因频率等删去，而增加了一些新发展的内容，如 QTL 和 BLUP 等。限于篇幅，对这些内容不能详尽介绍（这些问题都有专门的文献和著作），但我们认为增加这些新的内容还是很有必要的。

限于作者水平，疏漏和错误在所难免，特别是我们自己创新的内容，更可能存在欠妥之处，谨望读者不吝赐教，提出批评指正，以利学科正确发展。

盛 志 廉

1998 年 8 月

前 言

数量遗传学在我国动物遗传育种界的普及和推广应用已经历了 20 余年。以吴仲贤教授为首的老一辈数量遗传学家为此付出了宝贵的心血，他们通过出版专著、举办全国性培训班等奠定了数量遗传学在中国普及和应用的坚实基础；更为宝贵的是通过对研究生等的培养，为这一事业的持续发展和拓广提供了人材资源。借此机会我们向这些老一辈科学家致以崇高的敬意。

这部《数量遗传学》的撰稿，实际上已历经 10 多年。它的雏形是 1980 年以东北农学院讲义形式的《数量遗传基础》，由盛志廉教授、张斌研究员、徐继初教授撰写。此后，为了适应研究生培养的需要，主要在盛志廉教授多年讲授数量遗传学讲稿的基础上，于 1991 年我们撰写了《数量遗传学原理》作为内部教材，并提供给一些兄弟院校参考和征求意见。近年，根据学科发展的需要，在内容上又作了一些增补，于 1998 年定稿。

本书总体上维持传统数量遗传学体系，以数量性状研究的内在联系为主线，尽量吸收国内外新的研究进展。在内容上力求将有关的基本原理作较详细的论述，对一些基本分析的原理和方法尽量给出计算实例，书后附有主要参考著作和英汉对照主题索引。

为此，我们舍去了与数量遗传学关系比较密切的一些基础性内容，如基因频率、基因型频率、通径系数等。在遗传参数估计方面，增加了国内学者的一些研究成果，如单元内同胞相关法、混合家系估计法、亲本间亲缘相关校正方法等。在选择理论方面，从数量性状的群体均值和方差两方面论述了选择效应，并对连续世代选择及选择极限作了论述。此外，对多项资料的个体育种值估计提供了统一计算方法，并补充了我们提出的通用选择指

数等内容。在杂种优势预估方面主要介绍了配合力的最小二乘分析方法。增加了第十一章专门论述逐步成熟中的数量性状基因定位理论方法，资料主要来源于 D. S. Falconer 的《数量遗传学导论》1996 年的第三版。第十二章的线性模型应用基础，重点介绍最小二乘分析、混合模型统计分析、BLUP 育种值估计、方差组分估计方法简述等。

本书在内容选择和撰写上偏重于动物数量遗传学，但是所阐述的基本原理和方法仍具有普遍性，适合于作为遗传育种方面的研究生教材，亦可供其他科技工作者参考。限于作者的知识水平，错误和纰漏在所难免，敬请读者批评指正。

陈 瑶 生

1998 年 8 月

目 录

序

前言

第一章 绪论	1
一、数量遗传学发展简史	1
二、数量遗传学研究对象和特点	4
三、数量遗传学的研究现状及发展前景	6
第二章 数量性状遗传基础	8
第一节 Nilsson-Ehle 假说	9
第二节 数量性状的数学模型	11
第三节 基因效应及其剖分	13
第四节 亲属间相关	15
一、亲属间遗传协方差	16
二、亲属间两性状交叉遗传协方差	20
三、共同环境效应	21
第三章 重复率	24
第一节 组内相关系数	25
第二节 重复率估计原理和方法	30
第三节 重复率的作用	36
第四章 遗传力	42
第一节 遗传力概念及推广	42
第二节 遗传力估计原理	50
第三节 遗传力常规估计方法	52
一、亲子资料估计遗传力	52
二、同胞资料估计遗传力	60
三、影响遗传力估计的因素	75

第四节	遗传力估计的改进方法	76
一、	单元内同胞相关法	77
二、	亲本间亲缘相关的遗传力估计	85
三、	混合家系遗传力估计	97
第五章	遗传相关	109
第一节	遗传相关概念和估计原理	109
第二节	遗传相关估计方法	113
一、	亲子资料遗传相关估计	113
二、	同胞资料遗传相关估计	115
三、	双选择试验遗传相关估计	119
第三节	遗传相关的主要作用	132
一、	间接选择	132
二、	不同环境下的选择	135
三、	选择指数	136
第六章	阈性状分析	138
第一节	阈性状重复率	139
一、	回归法	140
二、	列联表法	142
第二节	阈性状遗传力	146
第三节	阈性状选择	159
第七章	选择原理和方法概述	164
第一节	选择的基本原理	164
一、	选择差和选择强度	165
二、	选择反应	173
三、	世代间隔	178
四、	选择途径	181
五、	选择极限	182
六、	选择理论与实践的矛盾	186
第二节	选择方法概述	187
第三节	单性状基本选择方法	189

一、个体选择	190
二、家系选择	191
三、家系内选择	194
四、合并选择	195
五、选择方法相对效率比较	197
第八章 个体育种值估计	203
第一节 单项资料估计个体育种值	204
一、个体本身资料	205
二、亲本资料	206
三、同胞资料	209
四、后裔资料	213
五、各种估计方法的相对效率	216
第二节 多项资料合并估计个体育种值	219
第三节 育种值估计的有关问题	234
一、相对育种值	235
二、育种值估计的相对效率	236
三、成绩测验规模的最宜大小	247
第九章 选择指数理论	253
第一节 多性状选择及相对效率理论	254
一、顺序选择法	254
二、独立淘汰法	255
三、综合选择指数法	260
四、相对效率理论	260
第二节 综合选择指数	263
一、综合选择指数	264
二、综合选择指数效果度量	266
三、综合选择指数计算方法和实例	267
四、综合选择指数的应用前提和局限	271
五、综合育种值中加权值的确定	274
第三节 约束选择指数	279

一、约束选择指数	280
二、约束选择指数效果的度量和计算实例	282
第四节 通用选择指数	284
一、通用选择指数	284
二、通用选择指数效果度量及有关结论	287
三、通用选择指数应用及实例	290
第十章 交配系统及其效应	300
第一节 交配系统	300
一、随机交配	301
二、遗传同型交配	308
三、遗传异型交配	312
四、表型同型交配和异型交配	318
第二节 近交衰退和杂种优势	318
一、杂种优势的度量	319
二、显性学说	321
三、超显性学说	322
第三节 配合力测定	324
一、配合力测定概述	324
二、配合力最小二乘测定实例	328
第十一章 数量性状基因座	340
第一节 主基因	341
一、主基因的检测	342
第二节 QTL 定位方法	345
一、分子遗传标记	345
二、图距函数	348
三、QTL 基因型	350
四、单标记分析	351
五、区间定位分析	354
第三节 试验设计与统计分析	356
一、试验设计	357

二、多重检验	358
三、最大似然估计	359
四、多 QTLs	361
第四节 QTL 定位实践	362
一、基因座数目	362
二、基因效应	364
三、一致性	366
第五节 从 QTL 到基因	367
第十二章 线性模型应用基础	372
第一节 线性模型概论	372
第二节 参数最小二乘估计	376
一、基本原理	376
二、单因方差分析模型	379
三、二因方差分析模型	386
第三节 混合模型统计分析	393
一、混合模型方程	393
二、混合模型方程简化	399
三、混合模型方程度量指标	400
第四节 BLUP 育种值估计	402
一、分子亲缘系数矩阵求逆简捷法	403
二、育种值估计模型	410
三、单性状 BLUP 育种值估计	415
四、多性状 BLUP 育种值估计	418
第五节 方差组分估计简述	428
一、方差组分估计基础	428
二、方差组分估计方法	431
主要参考著作	440
英汉对照主题索引	441

第一章 绪 论

一、数量遗传学发展简史

20 世纪是生物学迅猛发展的时代，其中遗传学的形成和发展尤为引人注目。作为遗传学与生物统计学相结合而形成的交叉学科——数量遗传学 (quantitative genetics)，也是在这一时期形成、逐步完善、应用于动植物育种改良并取得丰硕成果的一门理论性较强的学科。考察一下这一学科的发展过程，有助于我们深入了解它的研究对象、内容、方法和特点。

1859 年达尔文的名著《物种起源》出版，给整个生物学带来了一次巨大的革命，它深刻地揭示了生物的进化规律，从宏观角度用进化理论成功地解释了物种间的相互关系，但是在物种内部的种族世代延续问题上却留下了空白。随后不久，孟德尔 (1865) 发表了标志着遗传学诞生的著名论文《植物杂交试验》。然而，十分遗憾的是论文在当时并未引起应有的重视，直到 35 年后，1900 年 de Vries、Tschermak 和 Correns 在各自的研究中重新发现了孟德尔理论。从此，在孟德尔理论上整个遗传学的研究得到了飞跃的发展。

在这同一时代从事生物遗传现象和动植物杂交研究的生物学家很多，为什么唯独只有孟德尔获得成功并奠定了遗传学发展的基础，其秘诀在哪里呢？当然，这与他所选用的研究对象有很大关系。但是，我们认为他的最大贡献在于认识到了区分遗传基础与表现型的重要性，并进而假定遗传因子有显隐性的区别，推论出这些遗传因子在上下代的传递过程中具有自由分离和组合的规律性。反之拉马克的“用进废退”、“获得性遗传”，以及达尔文的“微芽”学说等融合遗传的概念，因没有认识到这一重要区别而未

能很好地解释生物遗传现象。孟德尔的另一个重要贡献是在生物学研究领域首次采用了统计学方法，从而能够由大量可见的表现型中归纳出反映生物内在遗传规律的实质，为研究大量非确定性的生物现象引入了强有力的工具。虽然孟德尔的研究对象主要是质量性状，但他的成功经验对我们研究数量性状遗传规律也有很大的借鉴价值。

孟德尔理论一经重新发现以后，就引起了人们的广泛兴趣。随着研究的深入，人们发现尽管有许多生物表现性状符合孟德尔规律，但是有更大一部分生物性状很难用孟德尔理论加以解释。前一类性状主要是一些质量性状 (qualitative trait)，如花的颜色、鸡冠形状、牛角的有无等。后一类性状则主要是数量性状 (quantitative trait)，或称为度量性状 (metric trait)，如人体身高、鸡产蛋量、奶牛泌乳量等。在当时，由于人们尚未认识到这些性状的差异，因而对孟德尔规律的普遍性产生了疑问，并因此引起了广泛的争论。那么，对数量性状而言，孟德尔规律是否完全无能为力了呢？

1889 年著名学者 Galton 出版了名著《自然遗传》，他在研究人类身高的亲子关系时，发现了生物的“回归现象”——生物的遗传趋势总是下一代比上一代更接近于群体平均值。这种现象在生物学中是十分合理的，它是生物种群稳定性的一种表现，任何生物群体都有保持本群体特征的本能，这也可以称之为生物学中的平衡法则。在 Galton 研究的基础上，许多著名学者投入这一研究领域，由于研究重点的不同，从而向两个主要方向发展：其一是注重数学理论和方法的研究，由 Weldon 以及著名应用数学家 Pearson 等人将其发展为近代数学中非常活跃的一个分支，即生物统计学。另一个发展方向是进一步研究各种亲属间遗传关系，并在一定的基础上与孟德尔理论统一起来，从而创立了数量遗传学。

这一统一的基础工作主要是由 Yule、Nilsson-Ehle、East 和 Johanssen 等人完成的。Yule (1902, 1906) 首次提出并为

Nilsson-Ehle (1908) 完善的多因子假说 (multiple factor hypothesis), 或者称为 Nilsson-Ehle 假说, 后来称之为多基因假说 (polygene hypothesis), 其主要论点是, 数量性状由大量的、效应微小并可加的基因控制, 这些基因的遗传行为符合孟德尔规律。这一假说由 East 和 Emerson (1910) 等人在小麦、玉米以及长花烟草的实验中加以证实。而 Johannsen (1909) 在对菜豆种子重量遗传规律的研究中, 提出了著名的纯系理论 (pure-line theory), 他发现数量性状同时受到遗传的和非遗传的因素制约, 并且这两种效应处于相同的数量级。基因型效应的不连续性可由环境效应加以修饰, 从而使表现型呈现连续性变异 (continuous variation)。此外, Johannsen 首次提出了基因的概念, 并为以后的遗传学所采用, 他这一理论最重要的贡献在于阐明了表现型、基因型和环境效应三者之间的相互关系。

这两个学派思想方法的融合解决了多年来争论的问题, 澄清了数量性状的遗传基础, 确立了数量性状遗传规律的研究方法, 从而为数量遗传学的深入研究开辟了广阔的道路。Fisher (1918) 发表的一篇重要论文《根据孟德尔遗传假设的亲属间相关研究》奠定了这一融合的基础, 该文较为系统地论述了数量遗传学研究对象和方法, 预示着数量遗传学的诞生。此后, 相继在这一研究领域中作出重要贡献的有: Wright, Haldane, Lush, Hazel, Mather, Falconer, Robertson, Hill 等著名学者。数量遗传学的这一形成过程可用图 1.1 概略表示。

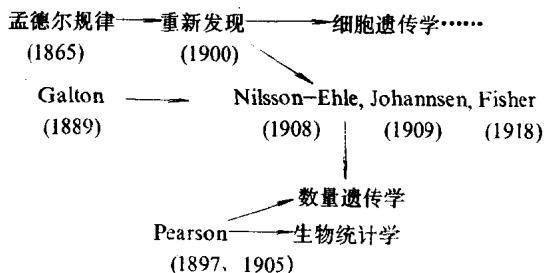


图 1.1 数量遗传学的形成过程

考察数量遗传学的形成过程，可以给我们以下几点启示：

1) 学派之争是有利于学科本身发展的，如能打破各自学派观点的局限，那么很可能得到意想不到的结果。

2) 应该透过事物表面现象抓住事物本质，不要被事物表面现象所迷惑。

3) 数量遗传学研究的两个基础：① 区分表现型和基因型、表型值和育种值；② 生物统计方法的应用。

4) 一门新学科需要在一定的基础上产生，因而需要作大量的基础性工作。

二、数量遗传学研究对象和特点

数量遗传学，也称生统遗传学 (biometrical genetics) 或统计遗传学 (statistical genetics)，实质上它们是一致的，前者以研究对象命名，是目前一般所采用的，而后两者则以研究手段命名。数量遗传学所研究的数量性状的特点，一般而言，可归纳为以下 4 点：① 数量性状是可以度量的；② 数量性状呈连续性变异；③ 数量性状的表现容易受到环境的影响；④ 控制数量性状的遗传基础是多基因系统 (polygenic system)。为更好地理解数量性状概念，可与质量性状作一粗略比较，如表 1.1 所示。

表 1.1 质量性状与数量性状的比较

	质 量 性 状	数 量 性 状
性状主要类型	品种特征、外貌特征	生产、生长性状
遗 传 基 础	少数主基因控制 遗传关系较简单	微效多基因系统控制 遗传关系复杂
变异表现方式	间 断 型	连 续 型
考 察 方 式	描 述	度 量
环 境 影 响	不 敏 感	敏 感
研 究 水 平	家 庭	群 体
研 究 方 法	系谱分析，概率论	生 物 统 计

对数量性状遗传规律的研究，大致可归结为下面的 4 个主要内容：① 数量性状的数学模型和遗传参数估测；② 选择理论和方法；③ 交配系统（近交和杂交）的遗传效应分析；④ 育种规划理论。这些内容是有机联系的一个整体，各内容间的相互关系可用图 1.2 表示。就目前数量遗传学研究现状而言，前两项内容研究得较为深入，理论较为完善，这是本书论述的主要部分。近交和杂交的遗传效应理论研究则不那么完善，如配合力测定等，对此我们仅简单地加以介绍。育种规划理论实际上已成为一门单独的学科，不过考虑到它主要是针对数量性状的育种改良，用经济学的观点从宏观上综合探讨性状的遗传改良效果，因而仍把它归为数量遗传学范畴，但限于篇幅，本书不进行讨论。

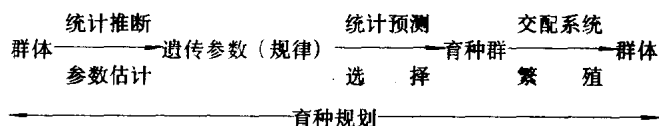


图 1.2 数量遗传学研究内容间的相互关系

数量遗传学的研究内容决定了它与众多的学科发生关系，主要的相关学科有：线性代数、生物统计学、遗传学、育种学、群体遗传学、分子生物学、生物进化科学、经济学、运筹学和计算机科学等等，熟习这些学科有助于掌握和应用数量遗传学。

一般而言，对数量性状遗传规律的研究可遵循下列步骤：

- 1) 建立数量性状遗传关系的数学模型。
- 2) 根据资料检验模型的正确性。
- 3) 估计模型参数，即遗传参数。
- 4) 检验参数估计的可靠性。
- 5) 结合实际作出参数的生物学解释。
- 6) 应用模型解决实际育种问题。

在学习数量遗传学时，对数量遗传学研究的以下几个特点有所认识是有益的：