

动物数量遗传

通讯

5

1984

第二次中国畜禽遗传育种学术讨论会
论文汇编专刊

中国畜牧兽医学学会数量遗传研究会

目 录

第二次中国畜禽遗传育种学术讨论暨数量遗传研究会成立大会纪要	(1)
饲料中各种氨基酸的相对含量与相应的密码子数的关系	(3)
净遗传力与净遗传相关	(11)
数量性状隐性有利基因的选择	(21)
杂种优势及其统计检验	(26)
种群有效合量和留种方式对家畜保种效果的影响	(32)
组内相关中多次记录均值方差及其应用	(36)
数量遗传在湖北白猪Ⅲ、Ⅳ系选种中的应用	(42)
纯种和杂交猪背最长肌的组织结构及其与胴体产肉量的相关分析	(50)
应用多元回归方程和列线图估测宁乡猪瘦肉量的探讨	(55)
影响宁乡猪六月龄体重有关性状的相关分析	(62)
南河猪数量性状遗传参数的估测和性状相关的通经分析	(65)
桂圩猪繁殖性状的通经分析	(71)
皖北猪某些性状相关性的分析	(77)
湖北白猪Ⅳ系活体背膘厚度校正方法的探讨	(80)
对蛋鸡育种的几点考虑及产蛋重曲线的数学模拟	(84)
黑白花牛乳房形态与产奶量的表型和遗传相关分析	(100)
乳用种公牛早期选择方法的研究	(106)
北京市黑白花奶牛产奶量校正系数的研制与应用	(114)
奶牛305天奶量与若干数量性状的相关	(128)
水牛种公牛、种子母牛和犊牛选择方法的研究初报	(135)
摩拉水牛主要数量性状遗传参数的初步估计	(145)
奶牛产奶性状早期选择的探讨	(151)
西农莎能奶山羊若干数量性状遗传参数的估测与分析	(157)
滩羊二毛期羊毛品质与裘皮质量的相关分析	(161)
三级的半闭锁育种母羊群原有女儿性能的初次分析	(167)
东北细毛羊引澳洲美利奴羊血液后性状变化情况及其选择方法的研究	(178)

第二次中国畜禽遗传育种学术讨论 暨数量遗传研究会成立大会纪要

第二次中国畜禽遗传育种学术讨论暨数量遗传研究会成立大会，在中国农牧渔业部、中国农学会、中国畜牧兽医学会的关怀和指导下，于一九八三年一月二十五日到三十一日在南宁召开。

出席这次大会的，有来自全国二十一所高等农业院校、中央及省市科研、行政、新闻出版单位的代表共七十四人。动物数量遗传科研协作组组长、东北农学院盛志廉副教授主持了大会。

大会的中心议题是：（1）对包括牧07—21号课题（畜禽遗传规律及其应用的研究）在内的科研论文进行学术交流；（2）筹组和成立中国畜牧兽医学会数量遗传研究会。此外，大会还特别邀请了盛志廉和吴常信两同志作了《出席“第二届世界遗传学应用于畜牧生产会议”的情况报告》，请北京农业大学沈蒂生教授作了《电算技术应用于数量遗传研究的学术报告》。参观了广西畜牧研究所。动物数量遗传科研协作组还利用大会空隙，评选了七八～八一年所征集论文中的优秀论文，表彰了在学术活动中作出显著成绩的先进单位和个

整个大会是在热烈、紧张、充满学术气氛的情况下进行的，达到了预期的目的。

这次学术讨论是在继北京会议之后时隔一年召开的，经过论文的征集和筛选，有四十七篇论文参加了大会宣读和书面交流，其中包括07—21号课题研究论文十五篇，动物数量遗传理论、方法探讨的学术论文十一篇，数量遗传在畜禽育种中的应用十四篇，其它学术论文七篇。

关于论文的研究动向和水平，大致可以作如下概括：

1. 课题密切联系国民经济对畜牧生产提出的要求，如提高猪的瘦肉率、奶牛（羊）的产奶量、家禽的产蛋量、绵羊的剪毛量等等。研究为这类畜禽的育种提供了科学的选种依据。

2. 为了理论与实践日趋紧密结合，探索一些适合我国畜禽生产水平的数量性状遗传规律的研究方法。

3. 开始走上了数量遗传学与生化遗传、分子遗传相结合的道路，特别如吴仲贤教授的《饲料中氨基酸含量与相应密码子数的关系》很可能继《分子群体遗传学》之后，为创立《分子数量遗传学》奠定基础。并引入植物数量遗传学的研究成果。

4. 电算技术在研究中开始得到了应用，这就大大地减轻了科技人员的计算工作量，加快了研究进程，为更复杂的研究提供了可能性。

此外，从人材来说，我们不仅有了一支以中年知识分子为骨干的科技队伍，而且从大会的论文作者来看，一些三十岁上下的青年知识分子正生气勃勃地踊进了科技行列，这些青年知识分子，一般来说，基础较好，如引导得当，很可能成为本学科的一支攻坚力量。

动物数量遗传科研协作组还从七八～八一年的论文中评选出了二十二篇优秀论文。这些

论文，有的获得了农业部科研一等奖，有的创造性地发展了数量遗传学，在一定领域内达到了世界先进水平，大部分的优秀论文，为畜禽育种提供了科学依据，其中有些已被育种工作者所采纳。

大会在回顾了动物数量遗传学在我国的发展历程之后认为，经过这几年的普及教育和科研提高，在我国已初步建立起了一支具有一定数量和素质的科技队伍，为了团结更多的数量遗传工作者去从事越益繁重的科普攻坚任务，成立数量遗传研究会的时机已经成熟，为此，经报请中国畜牧兽医学学会理事会批准，于本次大会上正式成立了中国畜牧兽医学学会数量遗传研究会。经过民主讨论和协商一致的原则，通过了研究会的初步章程，组成了理事会。

数量遗传研究会是中国畜牧兽医学学会领导下的一个群众性学术团体，它的基本任务是：发扬科学民主，开展学术上的自由讨论，在普及的基础上，不断提高我国数量遗传的理论水平，促进畜禽育种工作的开展。

研究会聘请了中国科技大学杨纪珂教授，南京农学院 陈效华 教授，四川农学院邱祥聘教授为学术顾问，推举了吴仲贤教授为研究会会长，盛志廉、张斌、吴常信、徐继初为研究会的副会长，组成了二十九人的理事会。研究会的办事机构暂设北京市奶牛研究所。

理事会全面分析了我国动物数量遗传科学的现状，认为，本学科虽然在过去几年中取得了较快的发展，但由于多种原因，起步较迟，与世界先进水平相比，还存在一定的差距，特别是我国畜牧业生产水平不高，在应用上的差距更大。我们虽然有了一支一定数量和素质的科技队伍，但还远远不能满足事业发展的需要，现有科技人员又大多集中在高等农业院校，基层育种单位力量极为不足。为此，研究会除组织一些理论和实践基础较好的同志，从理论、方法上作新的探索，以赶超世界先进水平以外，应以最大的力量从事普及教育 and 应用方面的研究。理论的研究要高度严密，方法上又要力求易为广大基层工作者所接受，这是发展我国数量遗传学的基本方针。我们要尽快地引进先进的电算技术，为此，理事会决定于今年暑假期间，举办一期电算技术讲习班，并建议有关单位尽快地为数量遗传研究配备必要的电算仪器（如微型计算机）。今后，理事会将根据学科发展的需要，有计划地提出一些关键性科研项目，组织会员协同攻关。研究会也准备在条件成熟的时候，组织一些国内外的学术交流。研究会八三~八四年度的任务是继续进行畜禽遗传规律及其应用的研究，希望能在不同畜禽和不同经济性状这一广度上；在改进试验设计、提高研究精确度上，得到较大的进展。为了集中力量解决一、二个畜（禽）种的育种任务，研究会拟在条件比较成熟的单位，通过合同的形式，承包一定的育种任务。为了更多更好地普及数量遗传知识，研究会也决定，可以以合同的形式，为各地代训一部分技术力量。理事会初步设想，第三次畜禽遗传育种学术讨论会将在八四年上半年召开。

最后，在这次大会即将结束的时候，全体与会代表，对本次大会的东道主——广西畜牧研究所的同志们，为大会提供的良好条件和优质服务，表示极大的满意，并致以诚挚的感谢！

第二次中国畜禽遗传育种学术讨论暨数量遗传研究会成立大会

一九八三年一月三十一日于南宁

饲料中各种氨基酸的相对 含量与相应的密码子数的关系

——一项分子数量遗传学的研究

吴仲贤

(北京农业大学数量遗传研究室)

群体遗传学的重要结果之一是数量遗传学的诞生,即由孟德尔遗传学与生物统计学结合而成的,研究数量性状的遗传学。作者曾在《数量遗传通讯》发刊词中(吴,1979)预言:紧接分子群体遗传学(Nei,1975),将有一门新的遗传学分支——分子数量遗传学出现。现在似乎到了认为此言有理的时候了。作者研究了七十三种动植物饲料的氨基酸成分,发现氨基酸含量和相应密码子数之间存在着强回归。而这种关系有可能成为进一步研究其它数量性状的起点。

在家畜饲养实践中,人们早已发现:影响蛋白质质量的主要限制性因素似乎是赖氨酸、蛋氨酸和色氨酸。然而,蛋氨酸和赖氨酸含量在所有谷物中是偏低的,色氨酸在玉米和粟类中也缺少(Morrison,1956)。这些氨基酸属于所谓的必需氨基酸,因此,它们的不足必然降低有关蛋白质的生物价值,一般至60%—70%,乳蛋白质可高达85%—90%。这里就产生了这样的问题:导致这些氨基酸不足的原因何在?

遗传密码的译识暂时给这个问题提供了似乎有理解的解答,因为决定蛋氨酸和色氨酸的只有一个密码子(分别为AUG和UGG),决定赖氨酸的也只有两个(AAA和AAG)。那末,其它氨基酸的趋向如何?有否一般的关系?为此,作者编制了遗传密码字典的一个表格(Nirenberg,1970),即表1。

不同饲料中的氨基酸含量数值摘自《饲料年刊》(1981年版)中的“饲料成分分析表”(R.D.Allen)。表中只有必需氨基酸部分,只是胱氨酸代替了半胱氨酸,此外,称甘氨酸为必需氨基酸是只对猪禽而言。这是因为密码子字典里(表1)没有为胱氨酸编码,又胱氨酸和半胱氨酸是互相可以转化的。因此,胱氨酸可以进入两密码子氨基酸行列。这样,表2里的数字跟“饲料成分分析表”相一致了。有了这些说明,我们进而把氨基酸含量列在表2中,把相同密码子数的氨基酸列在同一栏内。

在表2资料分析中因不便夸大苜蓿粉的作用,故我们取了三种类型的平均值,为随后的分析所用,而小麦,我们则把它分成硬软两类,以示两种饲料。另外,我们把同一密码子数的氨基酸排在一块儿,结果发现,没有一个五密码子数的氨基酸,不过这属于密码字典的本质,不影响我们的分析,只要记住($X=5$)不是我们所论的样本空间中的成员因而可以把它作忽略不计。于是我们得到:

$$b_{yx} = \frac{S_{(xy)} - T_{(x)}T_{(y)}/N}{S_{(x)} - T_{(x)}^2/N} = \frac{2.286}{14.} = 0.1545 \quad \text{约为} 0.15。$$

∴ $S(y-\bar{y})^2 = 0.3713$ 得估计标准误

$$S_e = \sqrt{[S(y-\bar{y})^2 - b^2_{yx}S(x-\bar{x})^2]/N-2} = 0.0775$$

$$\therefore t = \frac{b_{yx}}{S_b} = b_{yx} \sqrt{S(x-\bar{x})^2/S_e} = 7.6693 > 5.841 = t_{0.01}(d.f. = 3)$$

表 1

根据密码子数的氨基酸分类表

名称	符号	密码				密码子数		
蛋氨酸	Met	AUG				1		
色氨酸	Try	UGG				1		
苯丙氨酸	Phe	UUU	UUC			2		
酪氨酸	Trr	UAU	UAC			2		
组氨酸	His	CAU	CAC			2		
谷氨酰胺	Gln	CAA	CAG			2		
谷氨酸	Glu	GAA	GAG			2		
天门冬酰胺	Asn	AAU	AAC			2		
天门冬氨酸	Asp	GAU	GAC			2		
半胱氨酸	Cys	UGU	UGC			2		
赖氨酸	Lys	AAA	AAG			2		
异亮氨酸	Ile	AUU	AUC	AUA		3		
终止信号	Term	UAA	UAG	UGA		3		
丙氨酸	Ala	GCU	GCC	GCA	GCG	4		
脯氨酸	Pro	CCU	CCC	CCA	CCG	4		
苏氨酸	Thr	ACU	ACC	ACA	ACG	4		
缬氨酸	Val	GUU	GUC	GUA	GUG	4		
甘氨酸	Gly	GGU	GGC	GGA	GGG	4		
精氨酸	Arg	CGU	CGC	CGA	CGG	AGA	AGG	6
亮氨酸	Leu	CUU	CUC	CUA	CUG	UUA	UUG	6
丝氨酸	Ser	UCU	UCC	UCA	UCG	AGU	AGC	6

总和 =

64

表 2 各种植物性饲料中氨基酸的百分含量

	Met	Try	Cys	His	Lys	Phe	Ile	Gly	Thr	Val	Arg	Leu
苜蓿粉去水 I	0.33	0.46	0.23	0.42	0.87	1.04	0.98	1.00	0.88	1.19	0.98	1.50
苜蓿粉去水 II	0.28	0.45	0.18	0.35	0.73	0.91	0.84	0.88	0.75	1.04	0.75	1.30
苜蓿粉去水 III	0.23	0.38	0.17	0.30	0.60	0.66	0.68	0.72	0.60	0.84	0.58	1.10
平均数	0.28	0.43	0.19	0.36	0.73	0.89	0.83	0.87	0.74	1.02	0.77	1.30
野豌豆	0.25	0.24	0.14	0.60	1.52	0.98	1.00	1.00	0.98	1.22	2.20	1.60
大麦谷粒	0.18	0.17	0.25	0.23	0.53	0.62	0.42	0.36	0.36	0.62	0.50	0.80
乔麦谷粒	0.18	0.18	0.20	0.26	0.60	0.44	0.35		0.44	0.53	0.80	0.53
玉米谷粒	0.17	0.09	0.13	0.19	0.22	0.44	0.37	0.33	0.34	0.42	0.52	1.00
高粱谷粒	0.18	0.18	0.14	0.27	0.27	0.63	0.54	0.30	0.45	0.63	0.35	1.60
小米谷粒	0.28	0.17	0.20	0.18	0.23	0.54	0.45	0.30	0.36	0.54	0.33	1.10
燕麦谷粒	0.20	0.18	0.21	0.18	0.40	0.62	0.53	0.54	0.28	0.62	0.80	0.90
油菜籽粉	0.70	0.44	0.43	0.98	2.10	1.40	1.36	1.80	1.58	1.78	2.05	2.50
大米谷粒(燥)	0.14	0.12	0.08	0.16	0.24	0.34	0.33	0.59	0.27	0.46	0.59	0.50
黑麦谷粒	0.16	0.14	0.20	0.27	0.40	0.62	0.53		0.36	0.62	0.50	0.70
大豆粒(熟)	0.54	0.52	0.55	0.01	2.40	2.10	2.18	2.00	1.69	2.02	2.80	2.80
小麦谷粒(硬)	0.25	0.18	0.30	0.17	0.40	0.78	0.69	0.60	0.35	0.69	0.60	1.00
小麦谷粒(软)	0.14	0.12	0.20	0.20	0.30	0.49	0.43	0.50	0.28	0.48	0.40	0.60
$S(y') =$	3.65	3.16	3.22	5.06	10.34	10.89	10.01	9.19	8.48	11.65	13.21	16.93
$S(y')/N =$	0.26	0.23	0.23	0.36	0.74	0.78	0.72	0.77	0.61	0.83	0.94	1.21
氨基酸含量 $y =$	0.25		0.53		0.74		0.72	0.74		1.08		
密码子数 $x =$	1		2		3		3	4		6		

回归系数极显著。

下面，我们同样地把动物性饲料的氨基酸成分列成表（表3），继而分析，得：

$$b_{yx} = \frac{7.924}{14.8} = 0.5354$$

$$\because S(y-\bar{y})^2 = 4.5365 \text{ 得估计标准误}$$

$$S_e = \sqrt{(4.5365 - 0.5254^2 \cdot 14.8) / N - 2} = 0.3131$$

$$\therefore t = b_{yx} \sqrt{S(x-\bar{x})^2} / S_e = 0.5354 \cdot \sqrt{14.8} / 0.3131$$

$$= 6.5785 > 5.841 = t_{0.01}(df=3)$$

回归系数极显著。

$$\text{再者 } S_{b_1} = \frac{S_e}{\sqrt{S(x-\bar{x})^2}} = \frac{0.0775}{\sqrt{14.8}} = 0.0201$$

$$S_{b_2} = \frac{S_e}{\sqrt{S(x-\bar{x})^2}} = \frac{0.3131}{\sqrt{14.8}} = 0.0814$$

$$\text{而 } S_{b_1-b_2} = \sqrt{S_{b_1}^2 + S_{b_2}^2} = \sqrt{0.020^2 + 0.0814^2} = 0.0838$$

$$\therefore t = \frac{0.5354 - 0.1545}{0.0838} = 4.5453 > 3.707 = t_{0.01}(df = N_1 - 2 + N_2 - 2 = 6)$$

两回归系数差异极显著。

如将两种类型饲料中的氨基酸含量对相应密码子数的两个回归，分别作图（图1），可以看出，这两种类型的饲料均存在着明显的回归趋势，只是回归坡度有些不同，这个不同很可能反映了动植物机体组成的差异。以上分析表明，在动植物中蛋白质里的各种氨基酸相对含量分别由相应的密码子数决定。

为了使这个结论确凿无疑，对第三类饲料即工业副产品，我们也进行了同样的分析。因为这些工业副产品极大部分是只少了脂肪或糖类的饲料，尽管氨基酸的绝对含量有所改变，但其相对含量几乎没有改变。因此，可望发现在氨基酸含量密码子数之间存在同样的回归关系。考虑到列表作图的繁杂，这里仅给出所论饲料的名称，如有读者怀疑数字的准确性，那可以查索原著（Allen, 1981），下面是，用到的三十种饲料：干甜菜渣、干酒糟、干酵母、可可饼粉（溶剂法）、玉米胶饲物、玉米胶粉（41%）、玉米胶粉（60%）、干玉米蒸馏谷粉、干玉米蒸馏可溶物、干蒸馏谷粒（带可溶物）、玉米粥粉（玉米压榨的）、花生粉（溶剂的）、花生粉（带壳）、油菜籽油粉（压榨的）、油菜籽油粉（溶剂的）、大米糠（溶剂的）、大米细糠、红蓝籽饼粉（压榨法）、红蓝籽饼粉（溶剂法）、（505—110）红蓝籽饼、（507—959）芝麻饼粉（压榨法）、高粱胶饲物、高粱胶饲粉、高粱芦粟粉、豆饼（溶剂、去壳的）、麦麸、麦短芽、麦芽粉、面粉渣、培养酵母。

仿照表3末行的形式，为分析用的必需资料给出在表4中。

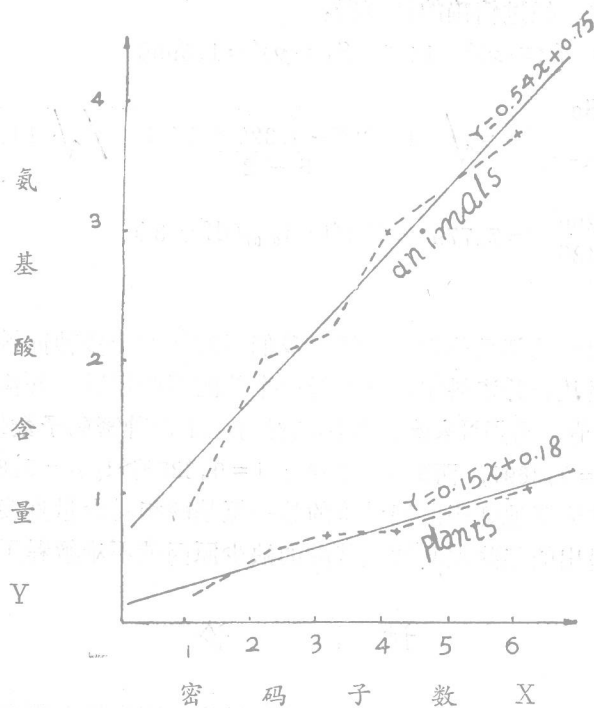
表 3 各种动物性饲料中氨基酸的百分含量

	Met	Try	Cys	His	Lys	Phe	Ile	Gly	Thr	Val	Arg	Leu
血粉(动物)	1.0	1.0	1.4	3.05	5.3	5.1	0.8	4.4	3.8	5.2	2.35	10.3
黄油乳(干)	0.7	0.5	0.38	0.9	2.4	1.5	2.7	0.6	1.6	2.8	1.10	3.4
乳酪(干)	2.7	1.0	0.3	2.5	7.0	4.6	5.7	1.5	3.8	6.8	3.4	8.7
蟹粉	0.5	0.3	0.2	0.5	1.4	1.2	1.2	1.8	1.2	1.5	1.7	1.6
羽毛粉(禽)	0.55	0.4	3.0	0.28	1.05	2.66	2.66	4.76	2.8	4.55	3.92	7.8
鱼粉(AAFCO)	1.72	0.67	1.07	1.53	5.17	2.68	3.64	3.93	2.49	3.26	3.73	4.69
鱼粉(青鱼)	2.2	0.8	1.22	1.91	5.7	2.56	3.00	4.6	2.88	5.7	5.64	5.1
鱼粉(鲱鱼)	1.8	0.72	0.6	1.44	4.7	2.28	2.83	3.88	2.34	3.43	3.23	5.0
鱼粉(鳀鱼)	1.9	0.75	0.6	1.5	4.9	2.39	3.0	4.07	2.7	3.4	3.38	5.0
鱼粉(红鱼)	1.8	0.6	0.4	1.3	6.6	2.5	3.5	4.0	2.6	3.3	4.1	4.9
鱼粉(沙丁鱼)	2.0	0.5	0.8	1.8	5.9	2.0	3.3	4.5	2.6	3.4	2.7	3.8
鱼粉(鲭鱼)	1.5	0.71	0.4	1.8	3.9	2.5	2.4	4.3	2.5	2.8	3.2	3.8
鱼粉(白鱼)	1.65	0.7	0.75	1.93	4.3	2.8	3.1	2.7	2.6	3.25	4.2	4.5
鱼粉(淡水鳊鱼)	1.93	0.63	0.47	1.93	5.49	2.91	3.4	3.7	3.29	3.58	4.69	4.8
鱼粉(淡水羊首鱼)	1.64	0.51	0.36	1.71	5.24	2.5	2.87	4.45	2.79	3.09	4.95	4.6
(淡水.Maria)	1.69	0.59	0.49	1.98	5.96	2.83	3.11	5.04	3.18	3.41	4.71	4.9

续表 3

表 3 各种动物性饲料中氨基酸的百分含量

	Met	Try	Cys	His	Lys	Phe	Ile	Gly	Thr	Val	Arg	Leu
鱼粉(淡水, Tubifex)	1.95	0.65	0.45	2.19	6.22	3.02	3.3	4.71	3.27	3.5	4.47	4.9
鱼可溶物(50%固体)	0.45	0.11	0.19	1.09	1.46	0.7	0.7	2.74	0.7	1.0	1.37	1.6
鱼可溶物(浓缩)	0.64	2.3	0.5	0.9	2.6	1.3	1.2	2.8	1.1	1.6	1.8	2.6
肉骨粉(45%)	0.53	0.18	0.26	1.5	2.2	1.8	1.7	6.5	1.8	2.4	2.7	2.9
肉骨粉(50%)	0.67	0.26	0.33	0.96	2.6	1.7	1.7	6.9	1.63	2.25	3.35	3.2
肉粉(55%)	0.75	0.35	0.68	1.1	3.0	1.9	1.9	6.3	1.8	2.6	3.7	3.5
干全乳(饲料级)	0.62	0.41	0.4	0.72	2.26	1.33	1.33	—	1.03	1.74	0.92	2.57
鸡副产品粉	1.04	0.55	1.0	1.61	2.57	1.79	2.33	2.93	2.03	2.65	3.84	4.4
脱脂乳粉(干)	0.98	0.45	0.42	0.84	2.6	1.58	2.10	0.2	1.75	2.38	1.10	3.3
下水肉粉	0.8	0.65	0.5	1.9	3.8	2.7	1.9	5.1	2.4	4.2	3.6	5.1
乳清(干)	0.2	0.2	0.3	0.2	1.1	0.4	0.9	—	0.8	0.7	0.4	1.2
$S(y') =$	34.11	16.46	16.47	39.01	105.42	91.23	66.07	96.41	61.48	84.49	84.25	118.16
$S(y')/N =$	1.26	0.61	0.61	1.45	3.9	2.27	2.54	3.86	2.28	3.13	3.12	4.38
氨基酸含量 y	0.94			2.06			2.54		3.09		3.75	
密码子数 x	1			2			3		4		6	



图一 氨基酸含量对密码子数的回归

表 4

三十种工业副产品中氨基酸百分含量总概表

	Met	Try	Gys	His	Lys	Phe
$S(y') =$	21.67	9.44	13.18	21.02	32.71	41.82
$S(y')/N =$	0.7223	0.3147	0.4393	0.7007	1.0903	1.394
y	0.5185			0.9061		
x	1			2		
Ile	Gly	Thr	Val	Arg	Leu	
40.41	33.34	29.90	47.08	53.83	76.54	
1.347	1.336	0.9967	1.5693	1.7943	2.6393	
1.3470	1.2999			2.2168		
3	4			6		

用完全同上的方法, 经过精确的计算得:

$$b_{yx} = 0.3209 \quad S(x-\bar{x})^2 = 14.8 \quad S(y-\bar{y})^2 = 1.5996$$

$$\therefore S_b = \frac{Se}{\sqrt{S(x-\bar{x})^2}} = \sqrt{\frac{1.5996 - 0.3209^2 \cdot 14.8}{5 - 2}} / \sqrt{14.8} = 0.04125$$

$$t = \frac{0.3209}{0.0425} = 7.7794 > 5.841 = t_{0.01}(df = 3)$$

回归系数极显著。

鉴于上面三个回归系数都是非常显著的, 我们不妨把七十多种饲料的所有资料合并, 那无疑将是很有趣的。因从合并资料中, 可以得一个总的回归系数, 并检验其显著性。即先总和各种氨基酸的 $S(y')$ 值, 再用 N 来除, 然后取得对应于每种密码子数的平均值。在这里, 这样的总回归系数为 $b_{yx} = 0.3697$, 而 $S_b = 0.0384$, $t = 9.6276 > t_{0.01} = 5.841$ ($df = 3$), 回归极显著。这样, 我们就无疑地证明, 饲料中的某一氨基酸相对含量直接与它的相应密码子数有关系; 而本文开头提出的某些限制性氨基酸的缺少原因就不难解释了。

讨 论

由上分析, 应加注意的是, 氨基酸含量是数量性状, 它直接和蛋白质合成中与其专一对应的密码子数有关。此外, 这里所涉及的饲料比通常指的要更广泛, 它们包括了许多动植物物种。换句话说, 似乎可以假定这是适于真核生物的一个普遍规律: 某一氨基酸密码子数越多, 生成的该氨基酸的含量就越高。对于细菌蛋白和病毒蛋白是否有这种规律, 有待于进一步探索, 但直到现在似乎没有先天的理由认为并非如此。重要的是, 在经典遗传学中, 改良数量性状是靠选择, 即提高欲改良性状的基因频率, 不论是主效基因, 还是微效基因。然而, 在分子遗传学中, 既然对应于每种氨基酸的密码子数是固定的, 那末, 想改良某个性状, 必须得提高相应密码子的重复频率, 或者, 当涉及有几个密码子时, 提高重复序列的频率。例如, 对于蛋氨酸, 可通过提高密码子AUG的重复频率, 而赖氨酸, 则可通过提高AAA和AAG的重复频率。不难想象, 这很可能是培育高赖氨酸玉米的分子学机理。这是一个可以检验的假设: 假如将DNA链在AAA或AAG三联体处解开, 插入其中这两个三联体的重复序列, 那么, 只要不发生框架移位, 就有可能得到一条改良了的DNA链, 当把它引入基因组, 并活化时, 就可培育出一种棒子中含有相应高赖氨酸的玉米品种。因此, 这个假设可以作为一系列实验和研究的起点。

只要进行一些适当的改变, 我们就可以应用类似的概念来测定和解释各种有机体中的矿物质含量和维生素含量。

引 用 文 献

1. Allen, R. D 1981. Feedstuffs Ingredient Analysis Table, in Feedstuffs Yearbook Issue 1981 edition.

2. Morrison, F. B. 1956, Feeds and Feeding. 22nd edition P74.
3. Nei, M. 1975, Molecular Population Genetics and Evolution.
4. Nirenberg, M. The Genetic Code, in Aspects of Protein Synthesis, edited by C. B. Anfinsen. pp. 219—224
5. 1979年吴仲贤《数量遗传通讯》发刊词, 第一期, 第1—3页。

净(偏)遗传力与净(偏)遗传相关

夏增权

(福建农学院)

由于生物相关生长规律的作用, 一个性状的表现会受到其他性状的影响。我们把其他性状表型值都固定, 因而其育种值也固定时, 性状的遗传力叫净(偏)遗传力。而把当其他性状育种值都固定二性状间的遗传相关叫净遗传相关。

设

$$Y_{1ijk} = \mu_1 + S_{1i} + d_{1j(i)} + \beta_{01} + \sum_h \beta_{1h} x_{hijk} + \varepsilon_{1ijk}$$

$$Y_{2ijk} = \mu_2 + S_{2i} + d_{2j(i)} + \beta_{02} + \sum_h \beta_{2h} x_{hijk} + \varepsilon_{2ijk}$$

$$i = 1, 2, \dots, a \quad j = 1, 2, \dots, b$$

$$k = 1, 2, \dots, n \quad h = 1, 2, \dots, m$$

为第*i*公畜所配的第*j*个母畜所生的第*k*个儿女的二性状1和2的表型值, μ_1, μ_2 为均数, S_{1i}, S_{2i} 为两性状的公畜效应, $d_{1j(i)}, d_{2j(i)}$ 为母畜效应, $\varepsilon_{1ijk}, \varepsilon_{2ijk}$ 为对各公畜母畜互相独立的正态随机变数。它们彼此间互相独立, 均数为0, 方差分别为 $\sigma^2_{1s}, \sigma^2_{2s}, \sigma^2_{1d}, \sigma^2_{2d}, \sigma^2_{1e}, \sigma^2_{2e}$ 。 S_1, S_2, d_1, d_2 等之间的协方差为 $COVS_{12}, COVD_{12}, COVE_{12}$ 其他为0。 $\beta_{10} + \sum_h \beta_{1h} x_{hijk}, \beta_{20} + \sum_h \beta_{2h} x_{hijk}$ 为*m*个性状对性状1,2的线性影响。非线性时可通过尺度变换使之线性化, 依最小二乘方参数估计原理, 令 $\sum_{i,j,k} (\mu_1 + S_{1i} + d_{1j(i)} + \varepsilon_{1ijk})^2$ 和

$\sum_{i,j,k} (\mu_2 + S_{2i} + d_{2j(i)} + \varepsilon_{2ijk})^2$ 为最小, 可分别求出 $b_{10}, \sum_h b_{1h}$ 和 $b_{20}, \sum_h b_{2h}$ 。它们分别是

$\beta_{10}, \sum_h \beta_{1h}, \beta_{20}, \sum_h \beta_{2h}$ 的无偏估计, 因此可求出 Y_{1ijk}, Y_{2ijk} 的理论期望为:

$$\hat{Y}_{1ijk} = b_{10} + \sum_h b_{1h} x_{hijk}$$

$$\hat{Y}_{2ijk} = b_{20} + \sum_h b_{2h} x_{hijk}$$

他就是其他m个性状对性状1和2的影响。设消除其他性状影响后性状1和2的表型值为 \hat{X}_{1ijk} \hat{X}_{2ijk} 则有

$$\hat{X}_{1ijk} = Y_{1ijk} - \hat{Y}_{1ijk} = \mu_1 + S_{1i} + d_{1j(i)} + \varepsilon_{1ijk}$$

$$\hat{X}_{2ijk} = Y_{2ijk} - \hat{Y}_{2ijk} = \mu_2 + S_{2i} + d_{2j(i)} + \varepsilon_{2ijk}$$

他就是回归分析中的剩余值，统计上把 $r_{\hat{X}_{1ijk} \hat{X}_{2ijk}}$ 定为m个性状固定时的净（偏）相关，因此我们也把由 \hat{X}_{1ijk} \hat{X}_{2ijk} 计算的遗传力和遗传相关定义为m个性状固定时的净遗传力和净遗传相关。

在协方差分析和遗传力的估测一文中，我们已讨论了净遗传力的估计方法。现在我们来讨论净遗传相关的估算方法。

在 \hat{X}_1 和 \hat{X}_2 中，公畜效应 S_i 是由公畜儿女所处的环境的效应值 b_i 和公畜传给儿女为公畜儿女所共有的值组成。在随机交配情况下，公畜儿女所共有的值为 $1/4$ ，所以 $S_i = b_i + 1/4A_i$ ；同理， $d_{j(i)} = b_{j(i)} + 1/4A_{j(i)}$ ， $\varepsilon_{ijk} = 2/4A_{ijk} + D + I + E_{ijk} = 2/4A_{ijk} + R_{ijk}$ ，当 $b_i = b_{j(i)} = 0$ 时，（不为零时可同样用协方差分析消除其影响）已知 $16\sigma_S^2 = \sigma_A^2$ ， $16\sigma_D^2 = \sigma_A^2$ ， $8(\sigma_S^2 + \sigma_D^2) = \sigma_A$ σ_S 和 σ_D 的估计量为

$$\hat{\sigma}_S = \frac{MSS - MSD}{nb}$$

$$\hat{\sigma}_D = \frac{MSD - MSE}{n}$$

（见有关同胞分析估计遗传力的几个问题一文），因此性状1和2的净育种值方差 $\sigma_{A\hat{x}_1}$ $\sigma_{A\hat{x}_2}$ 可用下式估计

$$\hat{\sigma}_{A\hat{x}_1}^2 = 16 \frac{MSS_{\hat{x}_1} - MSD_{\hat{x}_1}}{nb}$$

$$\hat{\sigma}_{A\hat{x}_1}^2 = 16 \frac{MSD_{\hat{x}_1} - MSE_{\hat{x}_1}}{n}$$

$$\hat{\sigma}_{A\hat{x}_2}^2 = 16 \frac{MSS_{\hat{x}_2} - MSD_{\hat{x}_2}}{nb}$$

$$\hat{\sigma}_{A\hat{x}_2}^2 = 16 \frac{MSD_{\hat{x}_2} - MSE_{\hat{x}_2}}{n}$$

同理可证净育种值间的协方差， $COV_{A\hat{x}_1 \hat{x}_2}$ 可用下式估计。

$$\hat{COV}_{A\hat{x}_1 \hat{x}_2} = 16 \hat{\sigma}_{D\hat{x}_1 \hat{x}_2} = 16 \frac{MPD - MPE}{np}$$

$$\hat{COV}_{A\hat{x}_1 \hat{x}_2} = 16 \sigma_{s\hat{x}_1 \hat{x}_2} = 16 \frac{MPS - MPD}{np}$$

因为在随机抽取a头公畜配b头母畜产n头后代的情况下，当 $b_i = b_{j(i)} = 0$ 时，有

$$\sum_k (\hat{X}_{1ijk} - \hat{X}_{1ij\cdot}) (\hat{X}_{2ijk} - \hat{X}_{2ij\cdot}) / (n-1)$$

$$= \sum_k (\mu_1 + 1/4A_{1i} + 1/4A_{1j(i)} + 2/4A_{1ijk} + R_{1ijk} - \mu_1 - 1/4A_{1i} - 1/4A_{1j(i)} - 2/4\bar{A}_{1ij})$$

$$- \bar{R}_{1ij\cdot}) \cdot (\mu_2 + 1/4A_{2i} + 1/4A_{2j(i)} + 2/4A_{2ijk} + R_{2ijk} - \mu_2 - 1/4A_{2i} - 1/4A_{2j(i)}$$

$$\begin{aligned}
& -2/4 \hat{A}_{2ij} - \bar{R}_{2ij}.) \div (n-1) = \sum_k [(2/4(A_{1ijk} - \bar{A}_{1ij}.) + (R_{1ijk} - \bar{R}_{1ij}.))] \\
& [2/4(A_{2ijk} - \bar{A}_{2ij}.) + (R_{2ijk} - \bar{R}_{2ij}.)] \div (n-1) = 4/16 \hat{COV}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \hat{COV}_{R_{12}} \\
& \sum_i \sum_j \frac{(4/16 \hat{COV}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \hat{COV}_{R_{12}})}{ab} \\
& = \frac{\sum_i \sum_j [\sum_k (\hat{X}_{1ijk} - \bar{X}_{1ij}.) (\hat{x}_{2ijk} - \bar{X}_{2ij}.) / (n-1)]}{ab} \\
& = \frac{\sum_i \sum_j \sum_k \hat{X}_{1ijk} \hat{x}_{2ijk} - \sum_i \sum_j \frac{\sum_k \hat{X}_{1ijk} \cdot \sum_k \hat{x}_{2ijk}}{n}}{ab(n-1)} \\
& = \frac{SPe}{dfe} = MPE
\end{aligned}$$

∴ 样本协方差是总体协方差的无偏估计 (注二)

$$\begin{aligned}
\therefore E(MPE) &= E \left[\left(\sum_i \sum_j 4/16 \hat{COV}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \hat{COV}_{R_{12}} \right) / ab \right] \\
&= 4/16 COV_{A \hat{x}_1 + \hat{x}_2} + COV_{R_{12}}
\end{aligned}$$

$$\text{同理: } \sum_j (\bar{X}_{1ij} - \bar{X}_{1i.}) (\bar{X}_{2ij} - \bar{X}_{2i.}) / (b-1)$$

$$= 1/16 \hat{COV}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 4/16 \hat{COV}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \hat{COV}_{\bar{R}_{12}}$$

$$n \sum_i (16 \hat{COV}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 4/16 \hat{COV}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \hat{COV}_{\bar{R}_{12}}) / a$$

$$= n \sum_i \frac{(\sum_j (\bar{X}_{1ij} - \bar{X}_{1i.}) (\bar{X}_{2ij} - \bar{X}_{2i.}) / (b-1))}{a}$$

$$= n \sum_i \frac{\left(\sum_j \frac{\sum_k \hat{X}_{1ijk}}{n} \cdot \frac{\sum_k \hat{x}_{2ijk}}{n} - \sum_j \frac{(\sum_k \hat{X}_{1ijk})}{n} \frac{(\sum_k \hat{x}_{2ijk})}{n} \right)}{a(b-1)}$$

$$= \frac{\sum_i \left(\sum_j \frac{\sum_k \hat{X}_{1ijk}}{n} \sum_k \hat{x}_{2ijk} \right) - \sum_i \left(\frac{\sum_j \sum_k \bar{X}_{1ijk}}{j k} \frac{\sum_j \sum_k \bar{X}_{2ijk}}{j k} \right)}{a(b-1)}$$

$$= \frac{SPD}{dfD} = MPD$$

∴ 含量为n的样本均数的协方差是总体协方差的 $\frac{1}{n}$ (注一)

$$\begin{aligned} \therefore E(\text{MPD}) &= E_n \sum_i (1/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 4/16 \widehat{\text{COV}}_{\bar{A} \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \widehat{\text{COV}}_{R12}) \\ &= n/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 4/16 \widehat{\text{COV}}_{\bar{A} \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \widehat{\text{COV}}_{R12} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{同理} \sum_i (\bar{X}_{1i\dots} - \bar{X}_{1\dots}) (\bar{X}_{2i\dots} - \bar{X}_{2\dots}) / (a-1) \\ &= 1/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 1/16 \widehat{\text{COV}}_{\bar{A} \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 4/16 \widehat{\text{COV}}_{\bar{A} \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \widehat{\text{COV}}_{R12} \\ &= nb (1/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 1/16 \widehat{\text{COV}}_{\bar{A} \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 4/16 \widehat{\text{COV}}_{\bar{A} \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \widehat{\text{COV}}_{R12}) \\ &= nb \sum_i (\bar{X}_{1i\dots} - \bar{X}_{1\dots}) (\bar{X}_{2i\dots} - \bar{X}_{2\dots}) / (a-1) \end{aligned}$$

$$= \frac{nb \left[\sum_i \left(\frac{\sum_{jk} x_{1ijk}}{nb}, \frac{\sum_{jk} x_{2ijk}}{nb} \right) - \sum_i \left(\frac{\sum_{jk} \hat{x}_{1ijk}}{np} \right) \sum_i \frac{\sum_{jk} \hat{x}_{2ijk}}{nb} \right]}{a-1}$$

$$= \frac{\sum_i \left(\frac{\sum_{jk} \hat{x}_{1ijk} \cdot \sum_{jk} x_{2ijk}}{nb} - \frac{\sum_{ijk} \hat{x}_{1ijk} \cdot \sum_{ijk} \hat{x}_{2ijk}}{anb} \right)}{a-1}$$

$$= \frac{\text{SPS}}{\text{dfs}} = \text{MPS}$$

$$\begin{aligned} E(\text{MPS}) &= E_n b (1/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 1/16 \widehat{\text{COV}}_{\bar{A} \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 4/16 \widehat{\text{COV}}_{\bar{A} \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \widehat{\text{COV}}_{R12}) \\ &= nb/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + n/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 4/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \widehat{\text{COV}}_{R12} \end{aligned}$$

$$\therefore \frac{E(\text{MPD} - \text{MPE})}{n} = \frac{E(\text{MPD}) - E(\text{MPE})}{n}$$

$$= \frac{n/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + 4/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} + \widehat{\text{COV}}_{R12} - 4/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2} - \widehat{\text{COV}}_{R12}}{n}$$

$$= 1/16 \widehat{\text{COV}}_{A \hat{x}_1 \hat{x}_2}$$

因此 $16 \frac{\text{MPD} - \text{MPE}}{n}$ 是净育种协方差的无偏估计。

$$\text{同理} \frac{E(\text{MPS} - \text{MPD})}{nb} = \frac{E(\text{MPS}) - E(\text{MPD})}{nb}$$

$$= \frac{nb/16\text{COV}_{A\hat{x}_1\hat{x}_2} + n/16\text{COV}_{A\hat{x}_1\hat{x}_2} + 4/16\text{COV}_{A\hat{x}_1\hat{x}_2} + \text{COV}_{R12}}{nb}$$

$$= \frac{-n/16\text{COV}_{A\hat{x}_1\hat{x}_2} - 4/16\text{COV}_{A\hat{x}_1\hat{x}_2} - \text{COV}_{R12}}{nb}$$

$$= 1/16 \text{COV}_{A\hat{x}_1\hat{x}_2}$$

可见 $16 \frac{(\text{MPS} - \text{MPD})}{nb}$ 也是净育种值协方差的无偏估计。

因此净遗传相关可用

$$r_A = \frac{\text{COV}_{A\hat{x}_1\hat{x}_2}}{\sigma_{A\hat{x}_1}\sigma_{A\hat{x}_2}} = \frac{16\sigma_s^2\hat{x}_1\hat{x}_2}{\sqrt{16\sigma_s^2\hat{x}_1 16\sigma_s^2\hat{x}_2}}$$

$$= \frac{(\text{MPS} - \text{MPD}) / nb}{\sqrt{\frac{(\text{MSS}_{\hat{x}_1} - \text{MSD}_{\hat{x}_1})(\text{MSS}_{\hat{x}_2} - \text{MSD}_{\hat{x}_2})}{nb \quad nb}}}$$

$$= \frac{\text{MPS} - \text{MPP}}{\sqrt{[\text{MSS}_{\hat{x}_1} - \text{MSD}_{\hat{x}_1}] [\text{MSS}_{\hat{x}_2} - \text{MSD}_{\hat{x}_2}]}} \quad \text{估计}$$

或用

$$r_A = \frac{\text{MPD} - \text{MPe}}{\sqrt{(\text{MSD}_{\hat{x}_1} - \text{MSe}_{\hat{x}_1})(\text{MSD}_{\hat{x}_2} - \text{MSe}_{\hat{x}_2})}} \quad \text{估计}$$

或用：

$$r_A = \frac{\text{MPS} + (b-1)\text{MPD} - b\text{MPe}}{\sqrt{(\text{MSS}_{\hat{x}_1} + (b-1)\text{MSD}_{\hat{x}_1} - b\text{MSe}_{\hat{x}_1})(\text{MSS}_{\hat{x}_2} + (b-1)\text{MSD}_{\hat{x}_2} - b\text{MSe}_{\hat{x}_2})}}$$

估计。为了检验 r_A 是否与 0 有显著差异，我们设

$$\hat{x}_{1ijk} = \mu + A_{2i} + A_{2j(i)} + \varepsilon_{ijk}$$

为 i 公畜 j 母畜第 k 个儿女第 1 个性状的净表型值，其中 μ 为均数， A_{2i} 为 i 公畜第 2 个性状的育种值， $A_{2j(i)}$ 为 i 公畜所配于母畜第 2 个性状的育种值， ε_{ijk} 为试验误差。因为育种值可用表型值作回归估计，所以检验 A_{2i} 、 $A_{2j(i)}$ 对 \hat{x}_{1ijk} 的影响，实际上就是检验第 2 个性状公母畜净表型值的影响，当 A_{2i} 、 $A_{2j(i)}$ 取定性指标时（即第 2 个性状公母畜均数取定性指标时）这可用常规的 F 检验。当 A_{2j} 、 $A_{2j(i)}$ 取定量指标时，须检查 \hat{x}_{1ijk} 对 A_{2i} 、 $A_{2j(i)}$ 的回归。即检查 $b\hat{x}_{1A_2}$ 是否显著地异于 0。因为一性状表型值与另一性状育种值间的协方差，等于二性状育种值间的协方差。（注三）