

168528

动物数量遗传

通讯

4



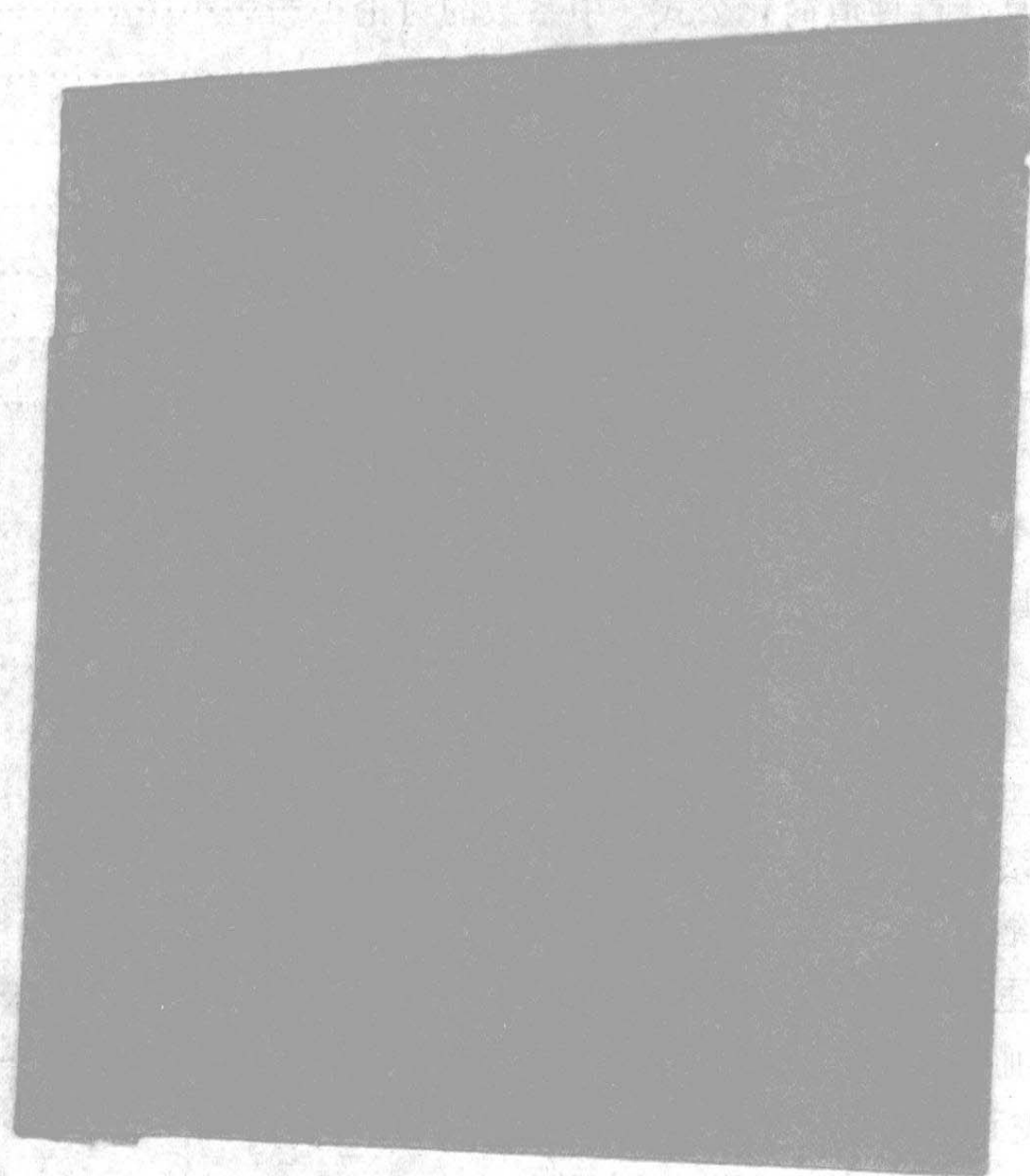
中国畜禽遗传育种学术讨论会
论文汇编专刊之二

动物数量遗传理论及其应用科研协作组

目 录

从达尔文到基因工程师们.....	1
约束指数的检验及一些理论考虑.....	7
成都白鸡父系家系育种指数选择效应及其分析.....	24
来航鸡京白二系近交试验结果.....	32
根据谱系、同胞和后裔的不同组合对于限性数量性状遗传值的估计.....	35
关于“家畜复合育种值简化公式”中系数的讨论.....	41
圩猪近交初报.....	50
个体育种值的应用研究.....	57
大河猪若干性状的近交效应分析.....	65
近交对西农莎能奶山羊若干经济性状影响的初步分析.....	70
采用顶交选育提高新淮猪研究初报.....	82
采用顶交选育提高新淮猪研究(第二报).....	84
从数量遗传学的角度论公羊的选择和利用.....	88
关于搞好细毛羊选种的几个问题.....	91
试论北京黑白花乳牛改良中的几个问题.....	101
中国水牛及其杂交改良效果.....	107
我国西门塔尔牛主要经济性状的遗传基础和鉴定标准的探讨.....	114
太湖猪的表型遗传参数和选择指数的研究.....	124
北京白鸡三系部分数量性状的遗传分析.....	146
宁乡猪群体继代选育研究初步结果.....	159
三黄胡须鸡重要经济性状相关系数和遗传力的测定.....	164
关岭猪几种血液蛋白质的遗传力及育种价值的初步研究.....	169
奶牛305天校正奶遗传力估测方法的比较.....	175
北方黑白花奶牛银染核仁组织区的研究.....	178
北京市郊区黑白花奶牛的染色体观察.....	182
华南小耳花猪血清蛋白含量与各月龄经济性状关系的初步分析.....	187
西农莎能奶山羊顶交和底交效果的分析.....	197
东北民猪和长白猪的胴体品质与内脏器官的遗传方式与杂种优势的研究.....	203
各种显隐性遗传性状中隐性个体的出现率.....	212
猪阴囊疝的遗传分析与识别猪隐性缺陷基因携带者测交法的探讨.....	215
奶牛产奶性能的相关性分析.....	219

断奶窝重与产活仔猪数、断奶仔猪数、初生窝重、30日龄窝重 的通路分析.....	225
关岭猪眼肌面积与肉用性能的相关分析.....	230
湖羊怀孕期、产羔数对羔皮品质的影响.....	235
沂蒙黑猪几个繁殖和生长性状遗传力的初步估测.....	241
白壳蛋鸡快慢羽品系选育及自别雌雄杂种鸡的研究.....	244



封面设计：王以斌 焦 骅（沈阳农学院）
摄影：焦 骅

出版单位：动物数量遗传理论及其应用科研协作组

印刷：辽宁省财政厅印刷厂

出版日期：1982年7月

从达尔文到基因工程师们

吴仲贤教授

(北京农业大学)

从达尔文1859年提出他的进化论到现在已经整整是121年了。在这期间,生物科学经历了飞速的发展,而且越来越快,到1974年基因工程的诞生,其变化之大可说是史无前例的。现在让我们看一看其中主要的几个里程碑,并谈一谈今后若干年生物科学发展的前景。

首先,让我们来看一看达尔文学说的内容实质。达尔文从几个生物基本现象出发得出他的结论。第一个现象是生物的繁殖速度惊人,即每一种生物的后代数远远超过它们的父母。第二,在自然界中在一定的时间内各种生物数目又多少是有些不变的,这当然是由于每种生物环境内的食物有限,同时有些个体也找不到配偶从而不能繁殖,那么生物就有一部分的后代注定要消灭。再次,在这些后代中,消灭的过程是随机地呢或是有方向的?达尔文的答复是因为生物表现有变异性,即它们的后代都或多或少地有些不同,例如动物有大有小,有强有弱,有奔跑得快或慢的,强者能生存,越来越多,弱者被淘汰,越来越少,于是整个生物界就表现进化的现象,即生物的演变是向上的发展,所谓由简单而复杂,由低等到高等。前一现象即生物中有一部分要被消灭,称为“生存竞争,自然选择”; 后一现象称为“适者生存,优胜劣败”,这是达尔文的基本论点。由此出发可以说地球上所有生命类型:动物、植物、微生物都是同源而来,也就是说他们都是由原始的共同类型祖先演变而来,只不过这个时间要用地质年代计算,约占地球起源50亿年中的20至30亿年。

可以看出达尔文的学说,基本上是一种数学理论,因而有力的反对者也是数学家是不足为奇的。在反对达尔文的许多人中有宗教界的领袖,威尔伯弗斯(Wilbarforce)主教和许多其他人,其中包括一些生物学家,但这些都没有使达尔文产生什么深刻的印象。但是其中有一位工程师名叫詹金(Jenkin)的,他根据当时的融合遗传学说推论,如果变种在起初发生的时候,为数甚少,这些变种个体就要和正常个体交配,于是所产生的后代所表现的变种性状只能达到他们父母所表现的程度的一半,正如一杯墨水被稀释了一半一样。如果这些变种子女数目不多,他们的配偶只能是正常个体,于是他们的子女的变种性状,又要被稀释一半。几代以后,这个变种性状就要逐渐消失了,也就是说它们在后代中无法固定下来。据此达尔文的生物逐代演变进化的学说是站不住脚的。由于当时生

物学家所接受的遗传理论就是这种融合学说，达尔文对詹金的攻击根本不能答复，这就是他终生苦恼、闷闷不乐的原因。到他1889年去世的时候，他对自己的学说也都产生怀疑了。

1900年孟得尔（G·Mendel）的粒子遗传学的论文被重新发现以后，情况就产生了根本的变化。粒子遗传不仅证明达尔文的学说是对的，而且证明同一物种不同个体的微小变异，也就是所谓“微效基因”或称“多基因”的效应是自然选择的基础。由于这些基因各保持其本身的独立性，不相融合和沾染，一代代被选留的就是这些遗传粒子，因而，每代中就积累起来，而与其对应的等位基因则逐渐消失了。新的突变基因的积累和旧的正常基因的消失就组成了进化的过程。如果一个基因在某一物种中完全得势，即与其对应的有相反效应的等位基因都不存在，或不大可能发生，于是这个基因所表现的有利性状就成为这个物种的本能。这也就是本能的起源。由于当时达尔文认为在分类学中，只有物种这一范畴是客观的，其他范畴都是人为的，因而把他的书命名为《物种起源》。从现在的眼光看来，这一点是可以商榷的，因为显而易见哺乳纲有哺乳的本能，而鸟纲则是将所产的卵予以孵化，并以前肢作为空中运行的器官（虽然两者同为热血动物），这些特性难道都是人为的吗？另一方面它们也不属于仅仅是物种之间的差别，因为我们知道，物种之间隔离并不是绝对的，不同的物种杂交有时也可产生后代，而且有时这些后代还是能相互繁殖的。所以说物种起源并不能代表整个进化过程，更高一级的变异属、科、目、纲、门与界之间的也都如此。虽然他们也有连续性，但这些连续性要等待分子生物学的探讨，而其间断性，例如：脊椎动物与无脊椎动物的差别，植物和动物的差别则是显而易见的。这说明进化问题的复杂性，虽然由于遗传学的发展，我们对它有了一个比较初步轮廓的了解。

达尔文的进化学说有一种更加广泛的含意，即，它像牛顿万有引力学说一样，在整个宇宙中也能成立。根据普瓦松分布计算，在整个宇宙中，包括其它星云中的其它太阳系，类似地球所提供的环境条件的行星，约有十五万个，那就是说，在这些行星上，也可能存在着生命。于是在这些行星上的生物，也必然会表现“自然选择和适者生存”，也就是说也会表现出进化的现象，由于时间是无穷的，这些行星的起源有早有晚，它们上面的生物也就有的会比地球上原始，有的则会比地球上更加先进，只是由于相隔的距离太远，现在不能彼此互通消息罢了。所以达尔文的进化论，对整个宇宙中的其他行星也是能成立的。因而它是我们生物科学中的一个重要的宏观理论。

达尔文学说的数学理论实际上是在粒子遗传学的基础上由三位数学家或统计学家建立起来的。他们是英国的费歇（R·A·Fisher）与霍尔登（J·B·S·Haldane）和美国的莱特（S·Wright）他们所讨论的是在每个物种中造成每一种形式的遗传基因频率如何变化，变化的曲线和速度怎样，以及达到一定百分数的频率变化需要的世代，在影响这些频率的各种因素如突变率，选择压，隔离或迁移系数的情况下，怎样的改变可以造成新物种的产生。这些数学公式又可以在实验室的条件下予以验证。如：杜布辛斯基（Th·Dobzhansky）所进行的工作，它也得到分类学的印证。这就是所谓“新达尔

文学说”，它在一个物种的范畴内详细阐述了各种不同类型的基因在各种条件的影响下千百万代的长期变化。由于胚胎学、古生物学、生物化学的近期发展又超出了物种的范畴而涉及属、科、目、纲、门、界，并得到这些学说的论证，于是产生了所谓进化的综合理论，即所谓“新新达尔文学说”（Neo—neo Darwinism）。

在十九世纪中期，与进化论同时兴起的有细胞学说。当孟德尔论文被重新发现以后，美国萨顿（W·S·Sutton 1902）就立即指出孟德尔的因子即后来所谓的基因与染色体的行为有相互平行的地方，染色体可能就是基因的载体。这样遗传学的规律很快就与细胞学统一而成为细胞遗传学。莫尔根对于连锁现象的解释与基因的线性排列理论更进一步充实了这种连系，证实了染色体就是遗传的物质基础。这就为育种工作的科学发展打开了大门，从而建立了1900年前所未有的育种科学理论。它为人类按着自己的意愿制造新的动植物品种提供了人人都可掌握应用的具体方法，把育种工作从艺术变成一种科学手段。这里有几个重要的发展阶段，我们在下面将一一论及。

第一阶段可以称为个体遗传学阶段，也就是质量性状的改进阶段。利用孟德尔所发现的分离和自然组合定律，以及摩尔根及其门徒所制定的基因图谱，人们可以按照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。这样就成立了新品种。由于1927年穆勒（H·J·Muller）对于X—射线能产生突变的发现，就提供许多新基因原料，上述产生新品种的方法进一步加强，到四十年代初期奥尔巴赫（C. Auerbach）化学诱变的发现，新基因的诱变就成了一种常规，而更广泛地在植物和微生物的育种中得到应用。

第二发展阶段可以称为群体遗传学阶段。虽然费歇，霍尔登和莱特的理论主要是讨论进化的问题，并从遗传的角度加以阐述，但是很快这种理论就被应用到育种工作上。育种工作者很快就发现在进化中所讨论的自然选择的效应，而育种中所涉及的则是人工选择的效应。霍尔登的论文“自然选择的数学理论”，把人工和自然选择混在一起，认为他的理论可以兼用于二者，是否真的如此呢？由于他所讨论的是从进化的单位过程说起，显然两者是一致的，但是长期说来情况就不一样了。很快发现自然选择和人工选择有深刻的矛盾，因为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的利益服务的。伦勒（I·M·Lerner）的书，《遗传的调节力》就是讨论这方面的问题的。例如：在牛的育种工作中，为了挤出更多的奶，所育成的黑白花牛可以一年产5万磅的奶，这在自然界中是找不到的，这种牛也会体力孱弱生活力减退，于牛本身来说大大不利。而对于人类来说乳的高产则是非常有利的性状。所以育种工作一旦停止，高产的牲畜的产量就要大大下降；用伦勒的话来说：人工选择就是离心选择，而自然选择就是向心选择。所谓心就是品种的平均数。这一原理的发现，大大地打开了育种者的眼界，说明何以育种工作中，只有积极的育种工作而没有消极的保种措施，如不进行逐代提高，高产品种就必然退化，不仅动物中如此，植物中也一样，只不过在植物中，遗传调节力没有那么剧烈罢了。

从1900到1935年以后，育种工作的重要进展主要是在植物方面，对动物几乎没有什

么影响。然而，自1935年起，由于数量遗传学的发展，家畜的育种工作也发生了巨大的变化。这是因为群体遗传学与统计学的结合产生了一个新的分支，所谓“系统遗传学”或“统计遗传学”。这就开始了数量性状的改进阶段。1937年腊胥（J·L·Lush）的《家畜育种计划》的出版，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（L·N·Hazel）提出遗传相关的概念连系在一起就形成了一个数量遗传学的体系。于是利用这三个概念我们就可以系统地、科学地把每头牲畜一生的成绩，各种亲属的资料各种性状的记录合并成一个单一的数字，形成一个用偏相关表示出来的性状综合育种值或称为遗传值的选择指数。将各个牲畜的这个选择指数予以排队，指数高的就留种，低的就淘汰，这就造成了家畜育种中的巨大进展。这种方法在作物中也能应用，只不过家畜有天然的单位，就是说，每头牲畜形成一个单位。而作物中则没有这种单位，至少在产量方面是如此，例如：我们不能说每株植株的产量的遗传力是多少，只能说每亩地的产量的遗传力是多少。而由于在计算产量的时候，所用的单位不同，有用华亩的，也有用英亩的，更有用公顷的，而随着所用单位之不同，遗传力的数字也因之而异，因此，不同作者的结果很难统一，而必需加以换算，同时换算的结果又往往不很可靠。这就是何以在数量性状的改进方面，作物不如家畜进步得快的原因。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的进步，例如：在绿色革命中，加进一个矮秆基因就把作物如小麦、水稻的产量增加了一倍。所以，数量遗传学的发展，提供了一个新的工具，使人类对于动植物的数量性状也能充分加以控制、改进。而由于动植物的各种经济性状多半属于数量性状，因而对于人类的生活改进就赋予了特殊的意义。

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“一个基因一种酶”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。基因究竟是什么呢？它的产物酶又是怎样产生的呢？从遗传物质为DNA的发现和以后威尔金斯（M·H·F·Wilkins）的晶体摄影的结果与夏尔格夫（E·Charquff）的化学分析，沃森和克里克（J·D·Watson and F·H·C·Crick 1953）综合出了他们的DNA双螺旋模型，从而使人们得到启示，说明这里存在着一个所谓遗传密码问题，即酶是蛋白质由20种氨基酸组成而基因则是核酸由四种硷基组成，这四种硷基的不同排列组合如何决定20种氨基酸的形成呢？我们知道问题的提出就是解决的开始。从1953年DNA双螺旋结构的提出到尼伦堡（M·Nirenberg 1961）提出苯丙氨酸的密码为多尿嘧啶仅仅花了8年的时间，而遗传密码问题到1965年就全部解决了。从此，生物科学走上了一个分子遗传学的阶段，窥探出了生物学的最基本奥秘，即核酸怎样产生酶的奥秘。这是微观生物学的最大成就，可以与物理科学中基本粒子物理相比拟的。它进一步推动了育种工作的发展使它由细胞水平进入分子水平的阶段。

从细胞水平概念出发，早在20年代卡帕钦科（G·D·Karpechenko, 1927）就已经做出了萝卜和白菜的杂交，形成所谓萝卜菜的新物种（Raphano—Brassica）。他的想法是想育成一种蔬菜，上面的叶子可做为白菜类的蔬菜而其根部则如萝卜，也是可食用的。虽然

他的理想没有达到，可是 *Raphano—Brassica* 却具有萝卜和白菜二者的全套二倍染色体，所谓双二倍体，而且是完全能繁殖的。他用的方法完全是经典的方法，即把一个物种的花粉使另一物种的花蕊受粉，虽然多数的结果受粉不能完成，有极少数的受粉细胞完成了发育形成上面所说的双二倍体。其理论意义非常重大，说明人类可以创造新的物种。次一发展是布雷克斯里 (A. F. Blakeslee) 利用秋水仙素产生了多倍体。这种秋水仙素的作用是它破坏了纺锤丝，但不干扰染色体的分裂，因而在卵细胞的发育过程中，分裂的染色单体不能被拉至分裂细胞的两极，而是留在一起，也就是说染色体分裂了，数目加了一倍，但细胞却没有分裂，从而形成双二倍体。这给人们以启示，新物种不仅可以创造，而且还为这种创造提供了手段。我国的新物种：黑小麦就是用这种方法育成的。上面这些方法只适用于植物，而动物由于性别形成受常染色和性染色体比例的影响，因而多倍体的性别不平衡，所以动物多倍体就少见。进一步的发展，在于仙台病毒 (Sendai Virus) 的发现，这种病毒可以破坏动物的细胞膜，从而将两种不同物种的细胞原生质融合在一起培养，等到长出新的细胞膜时，两个物种的染色体就可以在一道发育了。用这种方法就形成了鹌鹑和鸡的杂种，也形成了带有人基因的鼠类。前者是属间杂交，而在后者中将两种细胞融合的结果不是形成了非人非鼠的怪物，而是人的染色体在发育中逐渐被排除，但排除的不很完全，剩下有能制造人类蛋白质的基因在卵细胞所发育成的鼠中。这是将人类基因转移到鼠中的例证，它的意义在于人是灵长目而鼠是啮齿目，这种转移可以称为目间杂交。现在发现，不仅仙台病毒而且还有许多其它种病毒也都有能破坏细胞膜的作用，可以引起不同细胞的融合，例如类流感病毒 (Parainfluenza virus) 可以引起猪和地鼠的细胞融合。此外，还从某种真菌中提出一种物质，称为细胞松弛素 (cytochalasinb)，它能抑制细胞分裂，但不干扰染色体的分裂，因而可以使不同的细胞融合。利用它马克特 (C. J. Markett) 促使兔卵子的染色体加倍，从而形成专门发育为雌兔的 XX 卵子，这样便控制了兔子的性别。所以利用处理细胞膜和干扰细胞分裂的方法，人们可以造成动物同源多倍或异源二倍体的新物种，这些在自然界是不可见或少见的。这些方法可以称为育种的第三阶段，即利用细胞工程的技术来创造物种以上范畴间的杂交种阶段，也就是属间杂交，种间杂交和目间杂交阶段。

最后，由于分子遗传学的发展，我们知道不仅染色体的分裂可以干扰，而且 DNA 是可以切割的。由于基因是有明确界限的 DNA 片段，所以遗传学家们能够分离出单个的基因，并将它放在玻璃瓶中予以保存和培养。所谓培养就是说在培养基中放上各种硷 (A, T, C, G)，去氧核糖，磷酸，DNA 聚合酶和适当的能源就能按照原来的基因作为引子形成许多付本，也就是说让基因在试管内繁殖。次一发展是柯南那 (H. G. Khorana) 按着由基因氨基酸的顺序所译释出的硷基三体密码合成了特定的基因，并在生物体中检验了它的含义，发现所合成的人造基因完全有天然基因的含义，即在基因的激活酶的条件下可以产生与天然基因同样的产物。由于各种 DNA 内切核酸酶和外切核酸酶的发现，人们可以随意切割 DNA 分子内部和两端的片段，因而就可以得到他所需要的任何基因。另外，由于所切割的 DNA 片断有粘性，在 DNA 连接酶的辅助下，它又可以与

原有染色体组型中新切割的巨大片段相粘连，从而形成原有染色体的一部分。再次我们知道有许多原核细胞如病毒、噬菌体和细菌可以携带这些单个基因或小的染色体片段进入其它生物的细胞核中，它们就可作为运载工具，将某些基因带入其它物种的染色体组型内，并成为该物种遗传物质的一部分。这就是1974年伯格（P. Berg）所称的新的遗传学分支——基因工程的诞生，这就是说人们可以按照他的需要将一个物种的任何基因转移至另一物种的染色体组型或遗传物质中，从而创造出一个新的物种或品种。这里的问题是基因在新的生物内在环境中，是否也能产生和其原有环境相同的作用呢？根据现有的结果，将小鼠合成胰岛素的基因转移至大肠杆菌的试验发现，接受了这种基因的大肠杆菌也能合成胰岛素。这不仅为胰岛素的生产提供了便利和经济得多的门径，而且从理论上说，是把哺乳动物的基因转移给作为植物的细菌，并且产生和动物中同样的作用，从而完成了动植物之间的杂交——即基因交换。更进一步最近有人将细菌中抗癌基因转移给小鼠，获得这种基因的小鼠也能抗癌。这说明原在植物中起作用的基因，在哺乳动物中也能起同样作用。这不仅为癌的治疗提供了良好的前景，而且充分说明，基因对于产生特定酶或蛋白质有很大的独立性，不是由于分类范畴的界限而可以限制的。换句话说：人类创造新类型生物已经不是什么远景，而是已经提到日程上来了。有人估计，利用绿色革命的成果推广到全世界所需的矮秆种子的设备和化肥需要200亿美元，而培养成一个能固氮的禾本科品种，只需要美元壹千万。此外，小球藻利用光能的效率在30%以上，而禾本科只能利用0.5%，如果将前者的利用光能的基因转移给后者，以提高禾本科光合作用效率3~5倍，其研究设备也不过类似。这里，所有的理论和工具，技术都具备了，今后所需的，就是从事这方面的具体系统的科学劳动。从微观的意义来说人们不仅窥探出了生物界的自然秘密，而且可以利用关于这种秘密的知识，为人类的利益服务。据信，现在困扰着人类的巨大问题就是人口太多，食物太少。这个问题怎样解决呢？遗传学家的答复是利用基因工程这一新学科的潜力予以充分发挥尽速育成新的固氮的光合作用效率高的品种，不仅可以解决现有人类的食物问题，而且地球上的资源所能养活的人类还可以比现在更高，有人估算可以到200亿~500亿。这并非说我们现在不要实行计划生育，而是说科学发展的潜力是没有止境的。观察到植物有血红蛋白，眼虫有叶绿素，是不是动物也可以利用光能，如仿生学中青蛙背部绿色，除有保护作用外，是否也有某种利用光能的作用呢？连系到人体已发现有些特异功能，例如：肉眼能看透人类的脏腑，这种能力用遗传学的方法是可以固定下来的。由此我们看出，基因工程师们已经把人类带入了一个新的时代，而这个时代是我们遗传学家应带头予以实现的。这可以称为育种学的第四个阶段，即基因工程的阶段，利用它的方法，我们可以育成打破任何分类范畴界限的新型的生物，也就是说，除用诱变的方法产生新的突变外，还可以将任何物种的任何基因转移至任何其它的物种，而不顾任何分类界限的限制。这里的复杂性将影响人类本身的进化，正如行为遗传学的发现所启示的。

这当然不是说这里没有危险，也不是说所有的问题都解决了。例如所转移的基因在新的生物内在环境中是否也能启动呢？在哺乳动物中启动的方式是否也如雅可布与莫拉德

(F. Jacob and J. Monod) 在细胞中所发现的情况一样呢? 类似的问题还有待进一步的摸索, 但是由于遗传密码有普遍性, 在各种生物中都是一样的, 此外, 根据现有的证据, 已经转移的基因在动植物很不同的类型中, 都同样能表现同一的效应, 怀疑的论调我看是多余的。至于危险, 过去已有的事例太多了。例如 TNT 发现后, 诺贝尔的顾虑, 对于利用原子能的顾虑, 对机器人的顾虑等等, 不一而足。同样, 对于基因工程的大量应用的顾虑, 情况也完全一样。科学本身就是一种冒险事业, 生活本身也是一种冒险, 我们相信人类必将排除一切障碍, 为其本身的利益利用遗传学所提供的各种育种方法, 向他的美好未来奋勇前进。

约束指数的检验及一些理论考虑※

杨 达

(北京农业大学畜牧系)

摘 要

本文报导了作者以果蝇为材料进行的约束选择试验, 对果蝇的两对性状进行了约束选择性试验, 以无约束选择试验作为对照。第一对性状遗传相关为 0.83, $P < 0.001$, 组成试验 I; 第二对性状遗传相关 0.16, $P < 0.05$, 组成试验 II。试验 I 的结果与理论期望差距较大, 试验 II 的结果与理论期望相符。试验结果表明, 遗传相关是影响约束效果的一个因素。当遗传相关高时, 约束性状仍有增加趋势, 而选择性状的进展速度明显下降; 当遗传相关低时, 约束性状可保持基本不变, 选择性状的进展速度基本不受影响。

本文还推导了广义指数选择的理论, 指出了超级选择的区间并将其与无约束、约束、最宜和反向选择包括在一个指数的概念之内。文中还简化了最宜指数的计算公式并讨论了广义指数选择在不同情况下的意义。

※在本文试验和写作期间, 承蒙吴仲贤教授指导, 谨致以衷心感谢。

引言

Hazel和Lush (1942) 提出了同时选择多个性状的三种方法: 交替法、独立水平法和指数法。对于不相关的性状, 他们证明了指数选择法的效率最高。Young (1961) 推广相对效率的理论于相关性状, 证明了指数法的效率起码不低于独立水平法和交替法。而后的一些实验, 一般地证明了上述理论的正确性。目前, 指数选择法已成为选择多个性状普遍使用的方法。但是, 在育种实践中有时并不要求性状都取得最大进展, 而是要求其中一部分保持不变。Kempthorne和Nordskog (1959) 推导出了约束选择的方法。根据这个方法。在多个性状的选择中, 可以使其中一部分性状得到最大进展而使另一部分保持不变。这一方法的提出, 使得对于多个性状的选择更为灵活了。Okada等 (1967, 1970), Scheinberg等 (1967) 以面粉甲虫为材料, Eisen (1977) 以家鼠为材料进行了约束选择试验。Scheinberg等人的实验结果与理论期望差距较大, 其他实验结果与理论期望相符。

在我国, 约束选择的思想和方法首先由吴仲贤 (1977) 加以阐述, 在实践方面尚无报导。

本文目的是报导作者在约束选择方面的一些果蝇实验, 并对其扩大应用作一些理论上的探讨。

约束选择的试验

材料和方法

遗传材料和群体保持:遗传材料为北京农业大学动物遗传实验室饲养的6号果蝇。果蝇群体在 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 恒温箱内以玉米面—琼脂培养基培养。

实验设计:本实验由两个试验组成, 每一个试验又由两个组组成, 约束选择组为试验组, 无约束选择组为对照组。每一组试验都选择两个性状。实验设计见表1。

表 1

实 验 设 计

试 验	选择方法	选 择 性 状	选择目的
I	1. 约束	第四腹节刚毛数 (4 S) 和 第五腹节刚毛数 (5 S)	选择 (4 S), 保 持 (5 S) 不变。
	2. 无约束	同 上	同时选择 (4 S) 和 (5 S)
II	1. 约束	胸侧板刚毛数 (S P) 和 第五腹节刚毛数 (5 S)	选择 (S P), 保持 (5 S) 不变
	2. 无约束	同 上	同时选择 (S P) 和 (5 S)

在试验 II 中, 胸侧板刚毛的数量是一侧的。

选择制度和交配制度: 两个试验都根据个体本身的指数进行选择。每组实验每代测量 75 对个体。雌雄各半。在试验 I 中, 从 75 对个体中选 15 对做为下一代的亲本, 采用 1: 1 无全同胞交配的随机交配, 构成 15 个家系。为避免由于交配失败所造成的家系缺失, 按指数另选 5 对形成 5 个家系供补足 15 对家系之用。每一对交配在含有培养基的 $25 \times 125 / \text{mm}$ 试管中培养。每个试管标有号码。每代测定 15 个家系, 每个家系测量 5 对个体。为节省工作量, 在试验 II 中采用 3: 3 随机交配。每代测量 75 对个体, 根据指数选出 18 对, 分为 6 组, 每 3 对一组, 用 $3 \times 200 / \text{mm}$ 试管培养。所有各组试验都在交配后第四天去成虫。羽化开始后, 每日早 6: 00, 下午 2: 30, 晚 11: 00 三次分处女蝇。羽化开始后三天内完成个体的性状度量, 然后尽快做出选择和交配组合。

基础群体和零世代试验群体: 在约含有 3000 以上个体的随机交配群体中随机抽取了 300 对果蝇, 将其测量数据做为基础群指标。每个试验的两个组都从基础群抽取, 当两组差异不显著时凭抽签确定何者为约束选择组, 何者为无约束选择组。这样得到的两个组记为零世代。

选择指数: 约束指数的回归系数公式为

$$\underline{br} = [\underline{E} - \underline{P}^{-1} \underline{A} \underline{j} (\underline{A}' \underline{j} \underline{P}^{-1} \underline{A} \underline{j})^{-1} \underline{A}' \underline{j}] \underline{P}^{-1} \underline{A} \underline{W} \quad (1)$$

式 中

$$\underline{br} = \begin{pmatrix} b_{r1} \\ \vdots \\ b_{rn} \end{pmatrix}, \text{ 为约束指数偏回归系数的 } n \times 1 \text{ 列向量;}$$

$$\underline{E} = \begin{pmatrix} 1 & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 1 \end{pmatrix}, \text{ 为单位矩阵;}$$

$$\underline{P} = \begin{pmatrix} \sigma_{11}^2 & \cdots & \sigma_{1n}^2 \\ \vdots & & \vdots \\ \sigma_{n1}^2 & \cdots & \sigma_{nn}^2 \end{pmatrix} \text{为表型协变量 } n \times n \text{ 矩阵,}$$

$$\underline{A} = \begin{pmatrix} \sigma_{(1)}^2 & \sigma_{(12)} & \cdots & \sigma_{(1n)} \\ \vdots & & & \vdots \\ \sigma_{(n1)} & \sigma_{(n2)} & \cdots & \sigma_{(nn)}^2 \end{pmatrix} \text{为遗传协变量 } n \times n \text{ 矩阵,}$$

$$\underline{A_j} = \begin{pmatrix} \sigma_{(1)}^2 & \cdots & \sigma_{(1m)} \\ \vdots & & \vdots \\ \sigma_{(n1)} & \cdots & \sigma_{(nm)} \end{pmatrix} \text{为 } m \text{ 个约束性状的 } n \times m \text{ 遗传协变量矩阵, } m < n, j = 1, 2, \cdots, m。$$

$$\underline{W} = \begin{pmatrix} W_1 \\ \vdots \\ W_n \end{pmatrix}, \text{为性状经济值的 } n \times 1 \text{ 列向量。}$$

无约束指数的回归系数公式为:

$$\underline{b_u} = \underline{P}^{-1} \underline{A} \underline{W} \quad (2)$$

式中

$$\underline{b_u} = \begin{pmatrix} bu_1 \\ \vdots \\ bu_n \end{pmatrix}, \text{为无约束指数偏回归系数的 } n \times 1 \text{ 列向量。}$$

其余符号说明同上。

为应用方便起见,所有指数最终所取的形式为:

$$b_1 < 0: I = -X_1 + \frac{b_2}{|b_1|} X_2, b_1 > 0: I = X_1 + \frac{b_2}{b_1} \times X_2$$

遗传参数的计算,遗传力和遗传相关用全同胞组内相关法测定。

实 验 结 果

一、基本参数和选择指数

由基础群体测定刚毛数表型参数和遗传参数见表2、表3。

表2 平均数和标准差 ($\bar{X} \pm \sigma$)

试验	性 状	♂	♀	两性平均
I	5 S	17.64 ± 1.84	20.55 ± 2.26	19.16 ± 2.06
	4 S	16.88 ± 2.04	19.90 ± 2.42	18.35 ± 2.24
II	5 S	17.64 ± 1.84	20.55 ± 2.26	19.16 ± 2.06
	S P	8.28 ± 1.06	9.91 ± 1.22	9.1 ± 1.14

表3 遗传力 (h^2)，遗传相关 (r_A) 和表型相关 (r_P)

试验	性 状	h^2	r_A	r_P
I	5 S	0.20	0.83***	0.29***
	4 S	0.32		
II	5 S	0.20	0.16	0.08
	S P	0.23		

注：遗传力显著性测验根据Kempthorne (1957) 的公式；遗传相关显著性测验根据Tallis (1959) 的公式。***表示 $P < 0.001$ 。

由基础群表型参数和遗传参数所计算出的指数见表4。

表4 选 择 指 数

试 验	选 择 方 法	指 数
I	约束选择	$I R = - (5 S) + 0.94 (4 S)$
	无约束选择	$I u = (5 S) + 1.63 (4 S)$
II	约束选择	$I R = - (5 S) + 8.26 (S P)$
	无约束选择	$I u = (5 S) + 1.22 (S P)$

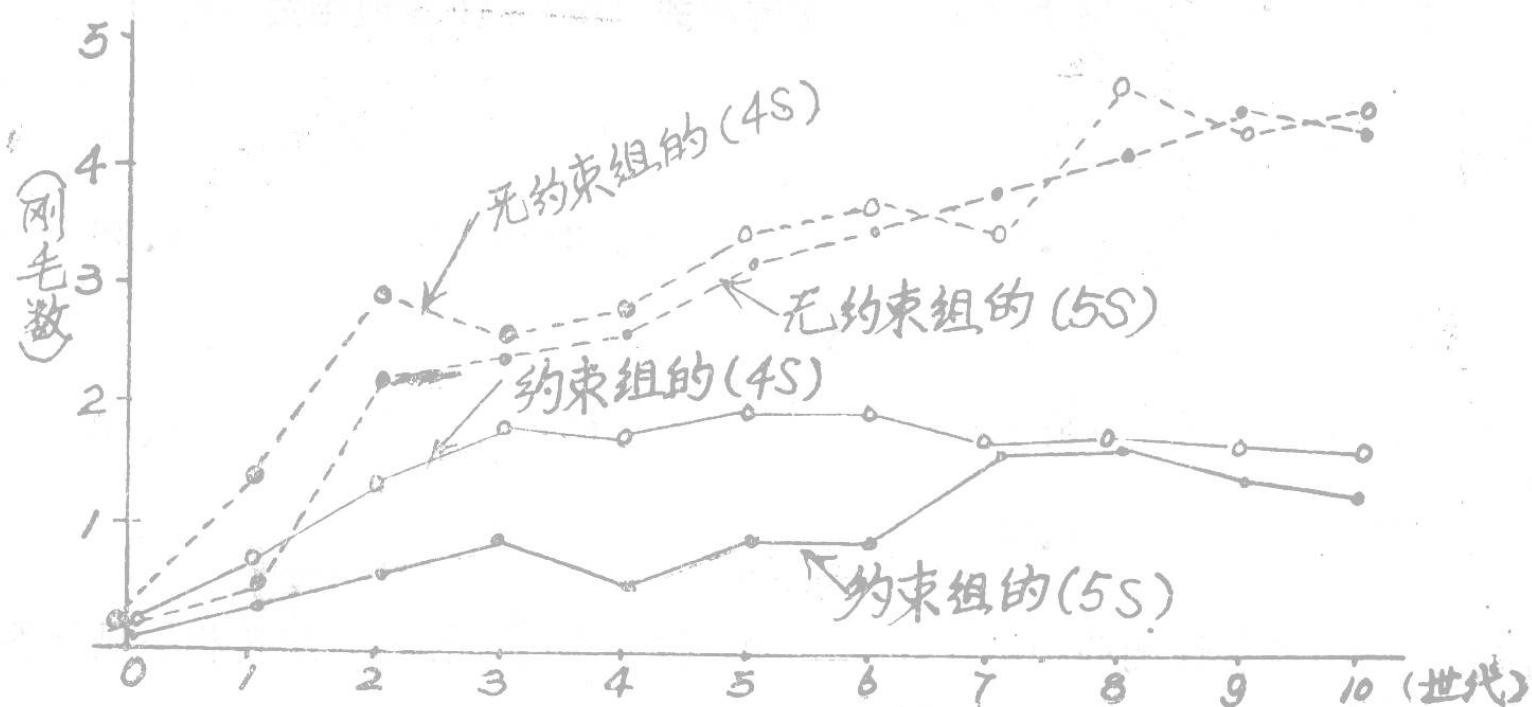
二、选择结果

两个试验都进行了十个世代。选择反应见图一、图二。在这两图中，选择进展以世代平均数距基础群体平均数的离差表示。

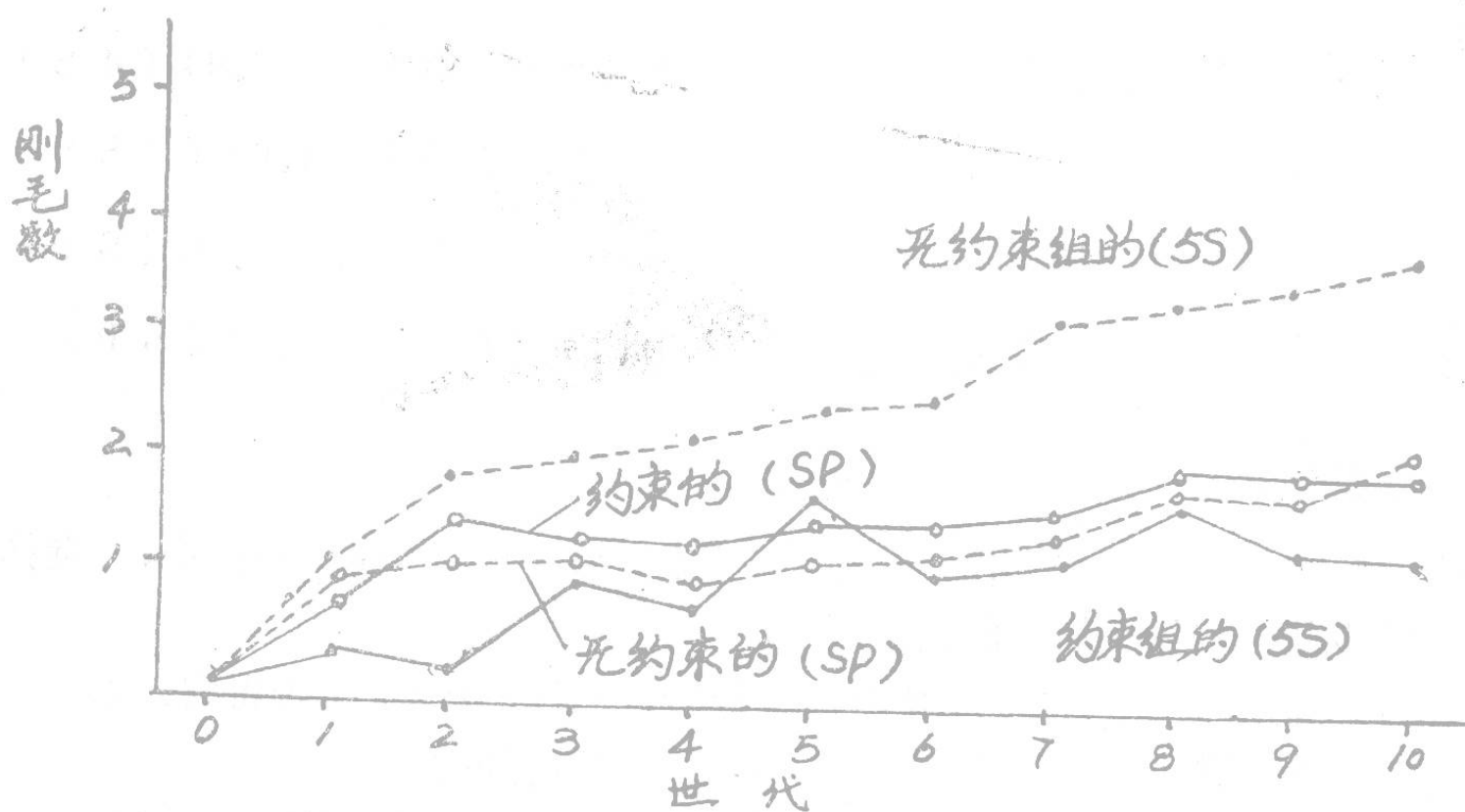
考察约束选择的结果，主要应从两方面进行，一是约束性状是否得到约束，二是选择性状是否得到应有进展。下面着重从这两方面考察选择的结果。

由图一可见，在约束内，选择姓状的进展在前四代超过约束姓状的进展，5~6代保持了这个水平，自七代之后约束性状与选择姓状的进展稍呈下降趋势；约束姓状的进展没有保持为零而是同样呈现一种上升趋势；并且由于一个性状的约束使得选择性状也没能得到充分进展；无约束组内两个性状的进展差别不大，但都大大超过了约束组相应性状的进展。

由图二可见，约束组内选择姓状的进展与无约束组内同一性状的进展大体相似；约束性状虽然也稍有上升但没有影响选择姓状的进展；无约束组内腹节刚毛数的进展大大超过约束组内同一性状（约束性状）的进展，也大大超过两个组内胸侧板刚毛数的进展。



图一 试验I的选择结果



图二 试验II的选择结果

以上两图表明：试验 I 约束性状的进展速度虽然大为下降，但选择性状的进展速度也大为下降；试验 II 约束性状进展速度基本上受到了控制，选择性状的进展也没有受到影响。从而可以得到初步结论：试验 I 的约束效果与理论期望差距较大，试验 II 的约束效果与理论期望相符。这一结论可进一步由表 5 的数字说明。

由表 5 可见，试验 I 约束组在前 4 代选择中取得较好的结果，选择性状增加 1.5 个而约束性状只增加 0.15 个。但在全部十代中两个性状的进展差别不大，分别为 1.20 和 1.40。而，而无约束组中相应性状的进展为 4.20 和 4.10。所以，从全部十代的结果看，约束效果极为有限。在试验 II 中，同一性状约束与不约束差距显著（约束为 1.00，无约束

为3.80)，同一性状在不同组内进行选择差别不大（约束组内为2.18，无约束组内为2.30），也就是约束对选择性状几乎没有影响，

表5 选 择 结 果

试 验	选择 方法	性 状	总选择差	每代 平均 选择 强度	选 择 反 应 (世代)		期望进展 (1~10代)
					1~4	1~10	
I	约束组	5 S	-11.13	-0.62	0.15	1.20	0
		4 S	13.77	0.72	1.50	1.40	2.13
	无束 约组	5 S	13.60	0.76	2.50	4.20	5.98
		4 S	19.47	1.03	2.60	4.10	8.40
II	约束组	5 S	-0.34	-0.02	0.65	1.00	0
		S P	13.37	1.1	1.10	2.18	3.45
	无束 约组	5 S	15.14	0.84	2.23	3.80	4.05
		S P	11.50	1.05	1.23	2.30	2.60

从理论上考虑，当性状在遗传上完全相关时约束将无效；当性状在遗传上完全无关时则无需约束。当遗传相关在非极端情况范围内时就存在约束择选问题。本实验表明，在此范围内，约束效果因遗传相关高低而有差别。当遗传相关高时，约束性状也有较明显的增加趋势，而选择性状的进展速度明显下降；当遗传相关低时，约束性状可保持基本不变并且选择性状的进展速度几乎不受影响。

从表5还可以看到，选择性状不一定因相关性状的约束而降低进展速度。例如，试验II中选择性状十代进展的期望值为：在约束组内3.45，在无约束组内为2.60。从试验结果看，约束组选择性状的进展速度在前六代超过了无约束选择中同一性状的进展速度（前者为1.59，后者为1.36）。这说明，相关性状的约束有可能导致选择性状进展速度的提高。

考察指数选择总体效果的指标有两个：复相关（ R_{HI} ）和复合育种值（ H ）。前者是理论上的预测，后者既有理论预测又有实际值。约束选择对这两个指标的影响见表6。当对某性状进行约束时，对该性状的经济值是不感兴趣的，因而表中给出了包括约束性状进展和不包括约束性状进展的复合育种值增量 ΔH 。

表6

约束选择对 R_{HI} 和 ΔH 的影响 (1~10代)

试验	选择方法	理 论 值		ΔH 实 际 值	
		R_{HI}	ΔH	包括约束性状	不包括约束性状
I	无约束组	0.61**	14.38	8.30	4.10
	约束组	0.09	2.13	2.60	1.40
	无约束组	0.46**	6.65	6.10	2.30
II	约束组	0.25**	3.45	3.28	2.18

由表6可见, 试验I约束后复相关系数大大下降, 由0.61下降到0.09, 下降了85%。在试验I中, R_{HI} 显著性临界值为0.10, 0.09恰为不显著。试验II约束后复相关系数由0.46下降到0.25, 下降了46%, 但仍然极显著。复相关已经预示试验I的约束效果难以肯定, 试验II的约束选择仍能得到较好的结果。这一理论预测与实验结果相符。10个世代总的遗传经济值增量在不包括约束性状时, 两个试验约束组比无约束组下降的百分数试验I为66%, 试验II为5%; 如果包括约束性状上述百分数分别为67%, 46%。若假设约束性状已达到最佳值, 任何提高都会使性状的经济值变为某一负值, 那我们可以求得发生怎样变化时约束才合算。

表7

约束选择下 ΔH 大于无约束选择所要求的经济值变化

	试 验 I	试 验 II
期望值	$W_2 = 1$ 时, $W_1 < -1.05$	$W_2 = 1$ 时, $W_1 < 0.21$
实际值	$W_2 = 1$ 时, $W_1 < -0.9$	$W_2 = 1$ 时, $W_1 < -0.4$

这说明, 即使约束使得选择性状进展下降很大, 只要约束性状的进展会造成相当的损失, 约束选择仍可能是有价值的。

在本文中我们将证明, 约束选择必然造成 R_{HI} 和 ΔH 的下降。而 ΔH 可以看做 R_{HI} 的函数。因而我们可以用 R_{HI} 的变化来考察约束结果。当所观测的性状组数不很大的, 可用显著性检验来判断 R_{HI} 是否发生了质的变化。当性状的观测组数趋向无穷时, R_{HI} 的显著性临界值趋向于0, 只要 $R_{HI} > 0$ 就是显著的, 所以, 当观测组数非常大时, 显著性测验将无意义, 这时可用 R_{HI} 下降的相对值来考察下降程度。我们称 R_{HI} 下降的相对数为约束损失, 令 L_R 代表约束损失, 则 $L_R = \left(1 - \frac{R_{HIr}}{R_{HIu}}\right)$

100%, 其中 R_{HIr} 表示约束选择的复相关系数, R_{HIu} 表示无约束选择的复相关系