

动物数量遗传

遗传

3

1982

中国畜禽遗传育种学术讨论会
论文汇编专刊之一

动物数量遗传理论及其应用科研协作组

目 录

中国畜禽遗传育种学术讨论会纪要·····	(1)
数量遗传学的创造性·····	(3)
计算“全同胞一半同胞”混合家系亲缘相关的近似公式·····	(10)
关于遗传参数估测中的几个问题·····	(15)
母猪主要数量性状遗传力各种估测方法的比较·····	(22)
新疆细毛羊经济性状的遗传力·····	(27)
北京市黑白花奶牛主要数量性状遗传参数的估测·····	(33)
金华猪若干数量性状遗传参数估测·····	(40)
二花脸猪若干数量性状遗传参数的初步估测·····	(44)
荣昌猪繁殖性状遗传参数测定·····	(49)
华南小耳花猪桂圩猪数量性状遗传参数的初步估测·····	(53)
抗白肌病遗传的初步分析·····	(56)
影响猪六月龄体重有关性状的相关分析·····	(61)
东北细毛羊某些主要数量性状相关性的研究·····	(65)
我国部份地方鸡种的种质特性测定·····	(77)
应用多元回归估计关岭猪瘦肉量的探讨·····	(85)
蛋鸡产蛋数早期估测的研究·····	(93)
关于泌乳量校正系数制定方法的探讨·····	(97)

封面设计：沈阳农学院 王以斌、焦 骅
摄 影：沈阳农学院 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：沈阳农学院印刷厂

出版日期：1982年 6 月



中国畜禽遗传育种学术讨论会于一九八一年十二月十七日至二十三日在北京召开

北京农业大学吴仲贤教授做学术报告 ↓



中国畜牧兽医学学会理事长程绍迥同志讲话

动物数量遗传科研协作组组长、东北农学院副教授盛志廉同志主持大会



中国遗传学会副理事长谈家桢教授讲话 →

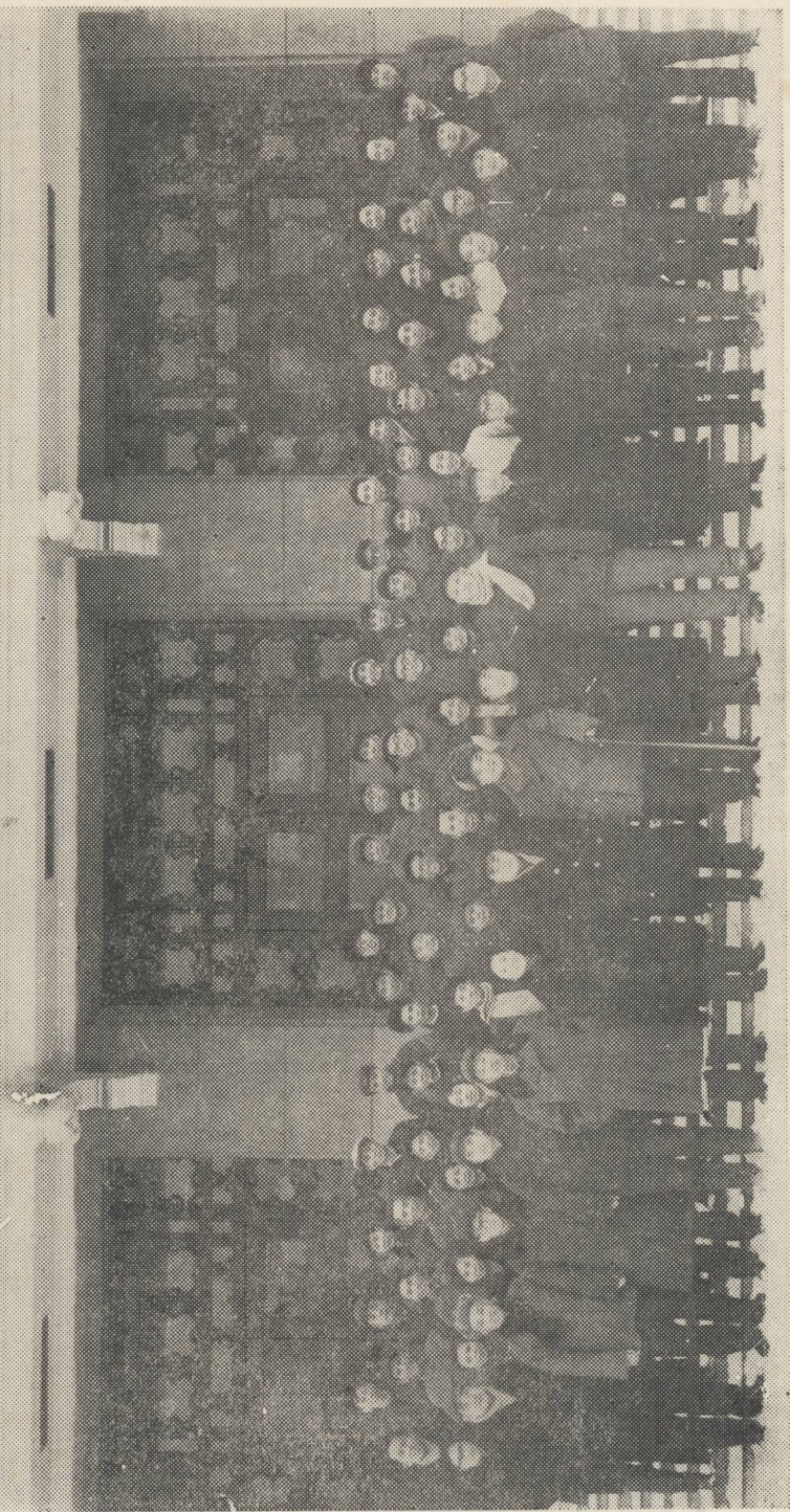
中国农业部畜牧总局副局长、中国畜牧兽医学学会副理事长、陈凌凤同志讲话



农业部畜牧
农林部科教处处长赵海泉同志讲话 →



中國畜禽遺傳育種學術討論會留念一九八一年十月北京



中國畜禽遺傳育種學術討論會合影

中国畜禽遗传育种学术讨论会纪要

受农业部畜牧总局和中国农学会的委托，中国畜禽遗传育种学术讨论会在我国畜牧兽医学、动物数量遗传理论及其应用科研协作组的共同主持和北京市有关部门的大力配合下，于一九八一年十二月十七日到二十三日在北京顺利召开并圆满结束。

这次会议的目的，一是检阅和交流近年来我国畜禽遗传育种科研方面的成果，二是探讨科研中存在的问题及今后努力方向。

参加会议的有来自全国各省（区）、市的科研院校、情报出版和畜牧行政等有关方面的代表86人。中国农业部畜牧总局副局长、中国畜牧兽医学会副理事长陈陵风同志、中国农学会副理事长、中国畜牧兽医学会理事长程绍迥同志、中国遗传学会副理事长谈家桢教授，以及北京农业大学吴仲贤教授、南京农学院陈效华教授等也出席了会议，并先后作了重要讲话。

会议由动物数量遗传科研协作组组长、东北农学院副教授盛志廉同志主持。按照预定日程，利用四天时间进行了论文宣读和专题报告，用三天时间汇报和讨论了牧07科研课题执行情况以及今后工作安排的意見。会议自始至终是在热烈紧张的气氛下进行的。达到了预期目的。

会议筹备期间共征集了各种科研论文148篇，实际印发的论文75篇，大会重点宣读的论文计30篇。在印发的75篇论文中，经初步分类，属于遗传育种基本理论和方法的有19篇，属于各种畜禽不同性状遗传规律及育种实践的为56篇。

通过论文的宣读和交流，到会代表满意地看到，在我国遗传学的教学和科研经历了一九四九至一九五六年全盘苏化影响和一九六六至一九七六年十年动乱的干扰之后，能够在短短数年中提出这么多的报告，和由这些报告所反映的我国畜禽育种工作的实际进展，充分说明了我国遗传育种工作者是勤奋的，有智慧的。在极端困难的条件下作了大量工作，取得了显著成绩。特别是数量遗传理论及其应用，在经过这几年的普及推广和深入研究已经缩短了与国际水平的差距，并在畜禽个体育种值的估计、约束指数、数量性状遗传参数估测等研究领域有所发展，数量遗传理论在家畜育种中的应用亦走在各方面应用的前列。与会代表深刻体会到：遗传育种基本理论和方法的研究一旦与畜禽育种实践相结合，便产生了无穷的生命力，并确认我国畜禽遗传学发展的道路是完全正确和健康的。

会议根据科研要为发展国民经济服务的方针，对当前我国畜牧生产中一些迫切需要解决的问题，如畜禽品种资源的保存利用，瘦肉型猪种的培育，大中城市肉、乳、蛋副食品的生产供应，以及畜禽遗传育种科技人材的培养，进行了热烈的讨论。一致认为，国民经济的需要就是我们研究的方向。为了把我国畜禽遗传育种工作在现有基础上提高一步，与会代表认为：

1. 为了迅速改变我国现有科技队伍中两头小，中间大、后继乏人的现象，必须依靠老一辈的专家教授，通过指导研究生，举办各种类型的短训班或选派科技人员出国考察等方式，进一步增强和壮大科技队伍。同时，随着现代科学技术的发展，现有高等教育制度亟需改革。

2. 要加强遗传育种基本理论方法的研究和推广，为各种畜禽育种实践提供更为有效，更切实可行的理论和方法，例如早期选种、综合选择、杂种优势预测方法等。

3. 搞好科学研究的长期规划和短期安排，如畜禽遗传规律及其应用课题组及黑白花奶牛育种协作组等那样，先通过短期训练交代方法，然后统一步调，集中力量协同攻关。

4. 要开展各学科间的大协作。由于畜禽遗传育种是一个极为复杂的问题，绝非一个学科所能解决的，因此必须不同学科之间的大协作。例如数量遗传学应与细胞遗传学、生化遗传学等学科结合起来，以解决畜禽育种中常出现的各种不同性状选育的问题。

中国畜禽遗传育种学术讨论会是建国三十二年以来所召开的第一次综合性的遗传育种学术交流会，它既包括了遗传学各分支领域的基础理论和方法的学术研究，又包括了猪、牛、羊、禽等各畜种的遗传规律和育种应用研究，这无疑对增强理论科学和应用科学的结合，各学科、各畜种育种方法的互相渗透起了良好作用，扩大了到会代表的眼界，促进了进一步的协作，增强了科研工作的信心和力量。与会代表一致认为，这次会议开得很好，收获很大，希望在今后适当时候，再召开这样的会议；同时也感到由于会议的内容涉及面较广，受时间的限制，对具体问题的讨论还不够深入。代表们对这次会议的各项安排表示满意，并向参加这次会议筹备的北京市农管局、北京市牛奶公司、北京市奶牛研究所等单位及全体工作人员表示衷心的感谢。

·三日于北京

数量遗传学的创造性

吴仲贤 教授

(北京农业大学)

数量遗传学是孟德尔遗传学的进一步发展；孟德尔遗传学的许多原理都适用于它。它与孟德尔遗传学不同之处在于孟德尔遗传学中的性状主要决定于主要基因，即它们是由能分别辨认其效果的一对，两对或三对基因的分离、自由组合和连锁所造成的。而数量遗传学所研究的性状则是由效果极其微小，因而不能分别辨认的多基因所造成的。从表面上看，则可以说，孟德尔式基因所造成的不同类型的分布是不连续的分布，在其中不同的类型彼此间的差别明显；而数量性状即由多基因所造成的性状类型则形成一种连续的分布，也就是一个正态分布，在其中某些个体属于哪些类型不能明显的划分。几乎所有或大部分的经济性状或产量性状都属于后一类。由于有这个基本的区别，因此研究的方法也就不一样：可以说前者主要是用概率论来研究，而后者则要借助于统计学，以及由统计学与遗传学相结合的一些新概念，即所谓统计遗传学的理论和方法。

因此，数量遗传学的内容主要是多基因的遗传学。它的创造性在哪里呢？首先，多基因性状和孟德尔性状一样，有多基因突变。当梅赛尔（K. Mather）于四十年代初期开始做果蝇的群体遗传研究的时候，他发现在果蝇的刚毛数上发生了一个新的突变。那就是说，当果蝇继续培养70多代以后在群体中发生了一个新的变种；也就是说，在一个通常的刚毛数正态分布的上端出现了另一个小正态分布。于是原来只有一个众数的群体变成了一个双众数群体。他由这个群体中分离出的属于第二个正态分布而不属于第一个正态分布的个体所表现的刚毛数，其平均数高于第一个正态分布的平均数，而且差异显著。经仔细分析之后，这第二个分布的刚毛数也是一个多基因性状。以后他发现如果有X射线照射可以增加这种双众数分布发生的频率，表明X射线除产生主要基因的突变外，同样能产生多基因突变。其他人用其它的诱变剂同样产生了多基因突变。因而多基因突变是创造新类型的一个方法。

其次是多基因重组。在鸡中，彭乃特（C. Punnett）发现了这样的情况。他将汉堡鸡与斑坦鸡杂交，前者是一种体重很高的品种，而后者则体重很小，几乎是前者的五分之一。杂交的子一代处于二者之间，但子二代的鸡则出现了很大的分离和重组；其体重高的甚至比汉堡鸡最重的还要重，而体重低的则比斑坦鸡还要低。这种现象我们称为越亲变异，就是说由于重组所产生的类型体重全距超越了原亲本的全距范围。彭乃特估计所牵涉的基因约有4对，但是在其它的情况下用植物杂交的结果拉斯姆逊（J. A. Rasmussen）发现有时基因的对数约有100—200。因此多基因象主要基因一样，也产生越亲变异。我们认为超越了原亲本全距范围的个体就是些新类型，它们是多基因重组的结果。因此多基因重组也是一种创造新类型的方法。

此外，第三种产生新类型的方法就是选择。选择的方法就是说我们根据表型进行选种，将合乎我们要求的个体留种，将不合乎我们要求的个体淘汰。这称为大群选择。大群选择是否有效呢？我们知道，当性状的遗传力高时它非常有效，当遗传力低时就无效。遗传力高时大群选择可以将一个群体的平均数移向一侧，例如我们有以下的图（图1）：这里表示的是上选的情况，即我们留种的是增产基因的效果。当然我们也可以进行下选，即我们朝向减产的方向选择。这样我们就把一个群体朝向两个相反的极端选种，从而把一个群体分裂为平均数不同的两个群体，在这里所有个体集中于原群体平均数的两端，各形成一个新的群体。当遗传力低的时候，大群体选择无效，我们就得借助于家系选择，同样也能达到上选和下选的目的，不过速度要稍微慢些而已。在家畜和作物育种中许多高产品种都是由选择得来的，例如玉米中油脂的含量由3—4%提高到17%左右，几乎把一个非油类作物变成了油类作物。在家畜中，许多脂肪型猪现在都正变成瘦肉型猪，例如在巴克夏中胴体脂肪含量由43%降到了14%，用的就是这种方法。

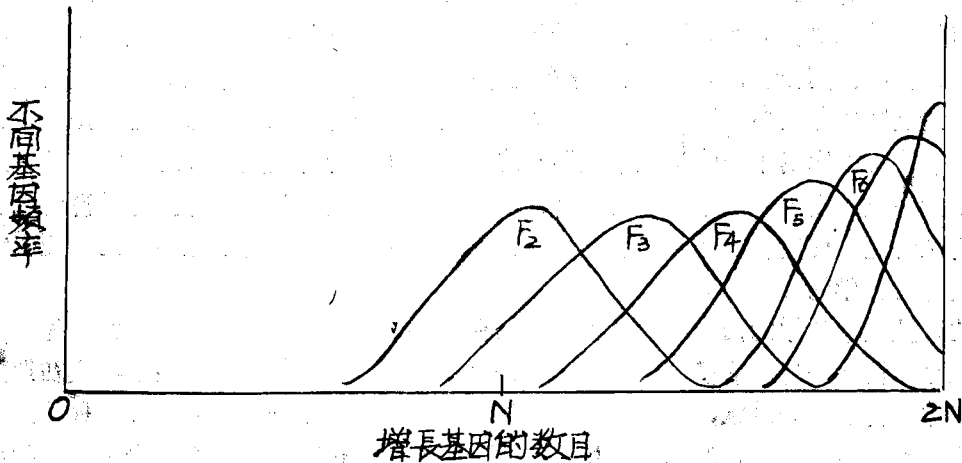


图1 大群选择的效果

上面所述是牵涉一个性状的情况。如果涉及两个或两个以上的性状是否也能用这种办法呢？当然可以，不过当性状较多的时候，速度要慢些。例如，设有两个性状，X和Y，我们可采用两种选择方法，一种是独立水平法，即我们为X和Y各建立一个标准，在标准之上的我们留种，在标准之下的我们淘汰。例如在下面图2中，每一个点代表一个个体；在性状X上超过B的个体就留种，B以下的就淘汰；在性状Y上超过A的就留种，A以下的就淘汰。另一种选择方法是把性状X和Y合并成一个数字，我们称它为综合指数，大于这个数目的个体就留种，小于它的就淘汰。在图2中这等于将对角线右边的个体留种，对角线左边的淘汰。这种方法称为综合指数法。这两种选择方法的区别是，独立水平法淘汰了r和S而保留了T；而综合指数法保留了r和S但淘汰了T。由于r和S是在性状Y或X方面突出的个体，而T的个体则在两方面都是很平庸，因此我们说综合指数法优于独立水平法。而且当r与S的个体杂交繁殖以后还会出现比它们更突出的个体，所以杂交以后出现的后代会包括一些新类型，它们在X和Y两种性状方面都是突出的。这是因为当两性状方面的突出基因频率增加以后，由于重组而产生优良个体的机会就更多了。由于多基因性状牵涉的基因座位和位点都很多，达

到天文数字，而能够实现的组合则较少，当各基因的频率增加以后出现新类型的机会就更多。而当牵涉的性状更多时就可能出现一些前所未有的类型，这是毋庸置疑的。

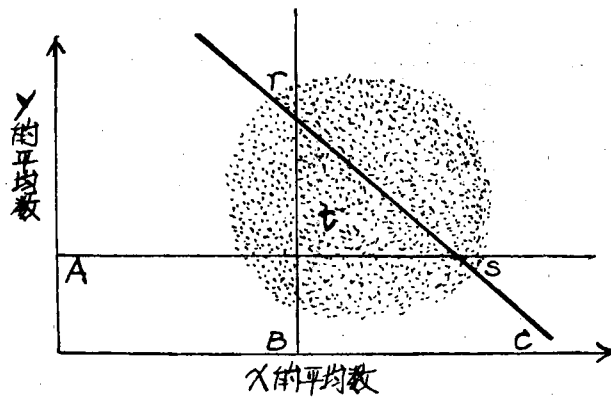


图 2

这里我们要提到一个问题，有人说选择只是一种过筛子的过程，它没有创造性。美国遗传学家薛尔 (G. H. Shull) 就曾持有这种看法。我们说这种看法是错误的。原因是，选择的实质就是分化繁殖，那就是说，留种的个体可以繁殖而产生后代，淘汰的个体则不能。分化繁殖包括两个方面，一是分化，即改变基因频率；二是繁殖即基因重组，它改变基因型频率。基因频率改变的极限是 0 和 1，也就是说一种基因消失了，完全为另一种基因所代替；基因型频率改变的极限也是 0 和 1，即一种基因型消失了为另一种或几种基因型所代替，这怎么能说没有创造性呢？要知道进化的过程就是某些基因型和它们所代表的类型的消失，以及其它基因型和它们所代表的类型的出现。这就是达尔文进化论的真谛，而造成这种变化的动力就是自然选择。人工选择也可以造成上述的变化，区别是变化的速度要快得多，只是由于人工选择的目的是为人类自己的利益服务，因此所创造的类型并非为了生物本身，而只是在人为环境下能生存的一些怪物罢了。

在这里我们顺便提到一下费歇 (R. A. Fisher) 的自然选择定理。这个定理说，任何时刻以马尔萨斯参数度量的适应力的变化速度是那个时刻适应力的方差 (或变量) 的大小，用数学符号来说：

$$\bar{m} = \frac{\sum n_i m_i}{\sum n_i} = \frac{\sum n_i m_i}{N}$$

$$\text{于是 } \frac{d\bar{m}}{dt} = \frac{d}{dt} \left[\frac{\sum m_i n_i}{N} \right] = \frac{N \sum m_i \frac{dm}{dt} - \sum (m_i n_i) \frac{dN}{dt}}{N^2}$$

$$\text{而由于 } \frac{dn_i}{dt} = m_i n_i \quad \text{而} \quad \frac{dN}{dt} = \bar{m} N$$

$$\text{代入后 } \frac{d\bar{m}}{dt} = \frac{\sum n_i m_i^2 - N \bar{m}^2}{N} = V_m$$

在这里 \bar{m} 是马尔萨斯参数，即群体中个体数增长率的常数， n 是各种类型的个体数。由于 m_i 是常数而 n_i 是变数，因此 \bar{m} 和 N 也都是变数。对时间 T 求导，我们就得出上述结果。用通

常的语言来说，群体的变异性越大，那时选择速度也就越快。这是一条很重要的原理；它告诉我们如果要改良的速度加快，群体中必须含有更大的变异性，而且变异的种类越多，改良的速度也就越快。因此如何有意识地创造新类型，就成为加快改良速度的关键。

既然综合指数法比任何其它方法都好，我们就要研究制定综合指数的方法。第一个被制定出来的指数称为无约束指数。它的原理是，我们要求所选择的几个有关性状的复合育种值与指数有最大的复相关，制定的方法是，在下式：

$$I = b_1(x_1 - \bar{x}_1) + b_2(x_2 - \bar{x}_2) + \dots + b_n(x_n - \bar{x}_n)$$

中，在这里 $b_1 = b_1 x_1 \cdot x_2 \dots x_n$, $b_2 = b_1 x_2 \cdot x_1 x_3 \dots x_n$ 等等，而 $I =$ 指数。同时我们定义复合育种值

$$H = w_1 g_1 + w_2 g_2 + \dots + w_n g_n$$

在这里 w_1 表示各性状的经济重要性， g_i 表示相应的育种值，我们的回归方程完全写出为：

$$H = a + bHx_1 \cdot x_2 \dots x_n (x_1 - \bar{x}_1) + bHx_2 \cdot x_1 x_3 \dots x_n (x_2 - \bar{x}_2) + \dots + bHx_n \cdot x_1 x_2 \dots x_{(n-1)} (x_n - \bar{x}_n)$$

设

$$S^{(2)} = \sum_{i=1}^n (H - a - b_1 x_1 - b_2 x_2 - \dots - b_n x_n)^2$$

而 $K_1 = bHx_1 \cdot x_2 \dots x_n$, $K_2 = bHx_2 \cdot x_1 x_3 \dots x_n$

则对 $a \cdot K_1 \dots K_n$ 求导得出

$$\frac{ds^{(2)}}{da}, \quad \frac{ds^{(2)}}{dK_1}, \quad \dots, \quad \frac{ds^{(2)}}{dK_n}$$

并令其各等于零。这样我们就得到使误差平方和 $S^{(2)}$ 最小化的正规方程，也就是使 I 与 H 最大化了的偏回归系数。用矩阵表示

$$\underline{b} = \underline{P}^{-1} \underline{A} \underline{W}$$

在这里

$$\underline{P} = \begin{pmatrix} P_{11} & P_{12} \\ P_{21} & P_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} V_1 & C_0 V_x \\ C_0 V_x & V_2 \end{pmatrix}$$

$$\underline{P}^{-1} = \begin{pmatrix} P_{11} & P_{12} \\ P_{21} & P_{22} \end{pmatrix}^{-1} = \begin{pmatrix} V_1 & C_0 V_x \\ C_0 V_x & V_2 \end{pmatrix}^{-1}$$

$$= \frac{1}{V_1 V_2 - C_0^2 V_x^2} \begin{pmatrix} V_2 & -C_0 V_x \\ -C_0 V_x & V_1 \end{pmatrix}$$

$$\underline{A} = \begin{pmatrix} A_{11} & A_{12} \\ A_{21} & A_{22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} V_{A1} & C_0 V_A \\ C_0 V_A & V_{A2} \end{pmatrix}$$

$$\underline{W} = \begin{pmatrix} W_1 \\ W_2 \end{pmatrix}$$

假如只有两个性状的话。P 是表型值， $A = g$ 而 $W_i =$ 经济权值。用这个指数所造出的个

体。总体来说有尽可能大的进展。

其次发展是约束选择和制订约束指数。所谓约束就是在我们所选的性状中有些性状我们希望它们保持不变。例如，在乳牛业中我们希望增加乳量但乳脂率并不减少。在养鸡业中我们希望增加蛋数，但不降低蛋重。这时我们就需要用约束指数来进行选择，就是说，乳脂率不变但乳量可以增加；产蛋数可以增加但蛋重并不下降。这样就可以避免通常发生的情况，即乳量增加时乳脂就减少了，或产蛋数增加时蛋重就降低了。制定约束指数的方法是要引进一个条件，那就是指数与我们所约束的性状的协变量等于零，但仍随着我们所要改良的性状而变化。换句话说，如：为牲畜几个性状的复合育种值，

$$H = W_1 A_1 + W_2 A_2 + \dots + W_n A_n$$

其中有 r 个数量

$$\phi_1 = \sum_{i=1}^n C_{i1} A_i \quad \phi = \sum_{i=1}^n C_{i2} A_i \dots \phi_r = \sum_{i=1}^n C_{ir} A_i,$$

我们希望保持不变，于是在指数 $I = b_1 p_1 + b_2 p_2 + \dots + b_n p_n$ 中我们要求

$$Cov(I, \phi_j) = \sum_{i,k=1}^n C_{ij} b_k A_{ik} = 0 \quad (j = 1, 2, \dots, Y)$$

同时

$$R^2_{HI} = \frac{[Cov(H, I)]^2}{\sigma_H^2 \sigma_I^2} = \frac{\left(\sum_{i,k=1}^n W_i b_k A_{ik} \right)^2}{\left(\sum_{i,k=1}^n W_i W_k A_{ik} \right) \left(\sum_{i,k=1}^n b_i b_k p_{ik} \right)}$$

仍然为一个最大值。在上式中 P 为表型值， A 为育种值， B 为偏回归系数，而 \bar{W} 为经济权值， C 则是一些常数。用矩阵推导，我们得出约束指数的偏回归系数为

$$\underline{b}_r = [E - P^{-1}AC (C'AP^{-1}AC)^{-1}C'A]P^{-1}AW,$$

在这里

$$\underline{E} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} = I$$

即单位矩阵，而

$$\underline{C} = (C_1, C_2, \dots, C_r) = \begin{pmatrix} C_{11} & C_{12} & \dots & C_{1r} \\ C_{21} & C_{22} & \dots & C_{2r} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ C_{n1} & C_{n2} & & C_{nr} \end{pmatrix}$$

C 为 C 的转置矩阵，这就是约束指数的偏回归系数的公式。根据这些偏回归系数所制定出来

的指数就称为约束指数，它的好处是我们可以控制某些已达到理想的性状，令其保持不变；而其它性状仍然可以自由变化，得到一个总的最大进展。这样，选择的方式就灵活了，而我们也得到某些我们所希望得到的新性状类型。

由此发展，我们就可以得到另一个选择指数，所谓最宜指数。它的特点是，我们不使选择指数与所要求不变的性状的协变量等于零，而是要求它以一定可能的速度变化。例如

$$C_0V(I, \phi_j) = K_j \quad j = 1, 2, \dots, r$$

换句话说由于某些性状还没有达到理想，我们要求它们以一定的速度 K_j 增加或减少，其它的性状仍然自由变化，以达到我们选择的目的。这样就要制定一个最宜指数，它的偏回归系数的公式是：

$$b_0 = [1 - P^{-1}AC(C^1AP^{-1}AC)^{-1}C^1A]P^{-1}AW + P^{-1}AC(C^1AP^{-1}AC)^{-1}K$$

可以看出，上式右边第一项就是约束指数的偏回归系数的公式，而二项则是为了制订最宜指数所增加的一项。利用这个指数来进行选择，我们的选择方式就更加灵活了；我们可以按照约束指数的同样原理来控制某些性状的减少或增加；一经达到理想的水准之后，再采用约束指数。这样我们就可以按照自己的愿望来塑造我们所需要的新性状类型。

在这里我们要顺便提到堪普桑和诺德斯科格(O. Kemhthorne 和 A.W. Nordskog)所提出的反向选择的方法。反向选择的定义是将两个性状的天然遗传相关的符号改变，正变负或负变正。例如，体重大的鸡产的蛋重就较大，其遗传相关 r_A 是正的；经改变之后就成了负数。用通常的语言来说，就是要求小鸡生大蛋或大鸡生小蛋。这有否可能呢？根据诺德斯科格的实验在开始时的一段似乎有可能，往后就不行了。从直观上讲，大鸡生小蛋可能性似乎要大一些。这个问题需要进一步的理论和实践探讨，不能随便地就撇开了。尤其从理论上讲，要找出可能的极限，再寻求推进这些极限的方法。

创造新类型的另一个方法是控制交配制度。这就是说我们不让群体行随机交配，而是限制其交配方式，例如，令我们的个体按表型交配，或按基因型交配。如果是只允许相同类型交配就成为同型选配，如果是按不同类型交配就成为异型选配。从理论上讲，这就是使用某种程度的隔离机制。如果是同表型选配就隔离了异表型的交配，如果是异表型选配就隔离了同表型的交配。对于基因型选配也是如此。如果是同基因型选配就是近亲繁殖，如果是异基因型选配就是杂交。值得注意的是按表型隔离效果不深远，到了一定程度作用就停止了；用基因型隔离则效果要深远得多。各种交配制度或隔离的方式也都不同，例如在自花授粉的植物中如果发生自交不孕，就必须由异花授粉来繁殖，这样就必然产生杂交繁殖的现象，而杂交繁殖又必然会产生杂种优势。

杂种优势的产生说明何以在自然界有多型现象，而多型则是保留大量变异性的一种方式。有了大量变异性则选择的速度加快，而新类型又可以借此产生。这就出现了人为地控制交配制度以产生杂种优势的各种方法。也可以采用类似转移个别孟德尔基因性状的方法，也可以重复某一杂交方法，如二品种轮回杂交和三品种轮回杂交。另外，还可以采用一些所谓新的杂交方法，根据杂种优势的程度来选亲本个体。这就是所谓RS和RRS的方法，我们称它为单向重复选择和双向重复选择。由多基因加性效应所产生的性状变化我们称为一般配合力，由显性或互作所产生的效应我们称为特殊配合力。这些都是就一个物种范围以内的可能性而言，我们称它为孟德尔群体内的情况。如果超越了物种的范围，那就是远缘杂交；而为了促进它的可能。需要采取细胞工程或基因工程的特殊手段了。

就一个孟德尔群体而言，隔离的机制不外乎迁移和漂移。所谓迁移就是引种，即我们让一些个体与其所属的原有群体相隔离，而与我们有兴趣的新群体繁殖。这样来增加我们基因库的变异性。所谓漂移，就是在某些个体与其所属群体相隔离之后其中基因频率的随机变化。一个大群体行随机交配。基因的种类和频率变化很慢，而分割为许多相隔离的小群体之后，由于基因频率的随机变化，消失或固定的基因种类就不同了。因此各小群体间的变异性就要大得多。这是为什么在育种中我们常常把一些小群体加以闭锁，禁止外血，这称为纯系繁育，目的是在同一品种中取得有不同种类和基因频率的纯系，备品系杂交之用。

超过了物种范围之外就要用细胞工程的方法来增加变异性，育成新物种和新品种这样不仅可以打破种的界限而且可以打破属的界限，甚至科的界限。如果采用基因工程的方法控制DNA重组，甚至可以打破门的界限，或甚至动植物界的界限。而数量遗传学不仅可以与孟德尔遗传学相结合，以引进个别主要基因，例如，导致绿色革命的情况，还可以与细胞工程或基因工程相结合来产生新物种和新品种。这里出现的不仅是新的单倍体、多倍体等等，而是进入了分子数量遗传学的范围了。

总结上述，可以看出，整个进化论的理论都可以应用于数量遗传学，这就赋予了数量遗传学以特殊的生命力。截至现在，它在畜禽育种方面所取得的进展可以总结如下。在乳牛方面每年乳量以1%的速度增加，个别高产乳牛已达到每年45000斤的产量，而猪方面脂肪含量已由巴克夏和约克夏的43%降至现在的14%，从而把这些原来脂肪型的猪种都变成了瘦肉猪。在鸡方面，鸡蛋的年产量已由过去的每年66个蛋增加到现在星杂288即每年可产288个蛋的鸡群平均数。而肉用仔鸡已达到了8/3/3，即8周龄3磅重每磅耗料3磅，现正向更高的6/3/3迈进。而鸡肉的价格四十年代为各种肉类中最贵的每斤0.63美元，现已降至每磅0.29美元。考虑到这期间美元的贬值鸡肉价格下降的幅度就可想而知了。它的结果是由遗传学家伦勒尔(I.M. Lerner)从鸡体重的遗传力为0.5所预见到的。在绵羊的育种方面经澳洲CSIRO大量研究的结果，得知最快的育种方案是选多胎的产仔数，在猪的方面也正是如此。因此我国的太湖猪每胎产16仔被国外认为是稀世奇珍。鉴于以上情况，如何利用上述数量遗传学的各种方法，以改良我国的禽畜和作物品种，并推动农业现代化，已成为我们当前不可避免的任务了。

计算“全同胞——半同胞”混合家系 亲缘相关的近似公式

吴常信

(北京农业大学畜牧系)

摘 要

一个雄亲与数个雌亲相配所组成的家系是一个“全同胞——半同胞”的混合家系。雌亲内的后代是全同胞，雌亲间的后代是半同胞。这样一个家系内的亲缘相关随着配种的雌亲数和每个雌亲的后代数目的不同而变化。本文提出了计算这种混合家系亲缘相关的一个近似公式，并证明即使是对后代作随机抽样的情况下也是适用的。

亲缘相关是亲属间在遗传上的相似程度。血统关系越近的亲属间的亲缘相关越高，例如亲子之间、全同胞之间的亲缘相关是 $\frac{1}{2}$ ，祖孙之间、半同胞之间的亲缘相关是 $\frac{1}{4}$ 。在动物育种中，亲缘相关是一项重要的参数，无论是在用同胞分析法估计性状的遗传力，还是用亲属资料估计个体的育种值时都需要用到这一参数。

这里讨论的是一个“全同胞——半同胞”的混合家系，这种家系在猪、兔、禽、鱼、蚕等多仔动物的育种中经常会遇到。它由一个雄亲和数个雌亲相配所组成，同一雌亲内的后代是全同胞，不同雌亲间的后代是半同胞。这样一个家系的亲缘相关随着配种的雌亲数和每个雌亲所生的后代数量的不同而变化。本文旨在提出计算这种混合家系亲缘相关的一个近似公式，并证明它即使在对该家系内的个体作随机抽样的情况下也能适用。

一、公式及其推导

计算“全同胞——半同胞”家系亲缘相关的近似公式是

$$r = \frac{d+1}{4d} \quad (1)$$

公式中：

r = 亲缘相关

d = 雌亲数

推导过程：

假定1个雄亲与 d 个雌亲相配，每个雌亲都生有 n 个后代，那么总的后代数就是 dn 。如果从后代中随机抽出2个配对，根据组合公式就有：

总对子数:

$$\binom{dn}{2} = \frac{dn(dn-1)}{2}$$

其中, 全同胞对子数:

$$d \binom{n}{2} = \frac{dn(n-1)}{2}$$

半同胞对子数:

$$\binom{dn}{2} - d \binom{n}{2} = \frac{dn(dn-n)}{2}$$

已知全同胞之间的亲缘相关是 $\frac{1}{2}$, 半同胞之间的亲缘相关是 $\frac{1}{4}$ 。所以混合家系的亲缘相关是

$$r = \frac{\frac{1}{2}[dn(n-1)] + \frac{1}{4}[dn(dn-n)]}{dn(dn-1)}$$

经整理后:

$$r = \frac{0.5(n-1) + 0.25n(d-1)}{dn-1} \quad (2)$$

公式(2)就是在每个雌亲的后代数量相同的情况下计算亲缘相关的公式。可以看出, 当 $d=1$ 时, $r=0.5$, 即每个雄亲配一个雌亲, 后代都是全同胞; 当 $n=1$ 时, $r=0.25$, 即每个雌亲都只有一个后代时, 家系中都是半同胞, 如同在单胎动物中所组成的家系那样, 当后代数 n 很大时, $n-1$ 接近 n , $dn-1$ 接近 dn , 这时公式(2)就近似于

$$r \approx \frac{0.5n + 0.25n(d-1)}{dn}$$

$$= \frac{0.5 + 0.25(d-1)}{d}$$

$$= \frac{2+d-1}{4d}$$

$$= \frac{d+1}{4d}$$

这就是我们要推导的公式(1)

事实上, 即使在 n 不很大时, 用公式(1)计算的结果就已经很接近公式(2)了。假如在 1 只公鸡与 10 只母鸡所组成的家系中 ($d=10$) 每只母鸡有 5 个后代 ($n=5$), 用公式(2)计算的亲缘相关是:

$$r = \frac{0.5(5-1) + 0.25(5)(10-1)}{(10)(5)-1} = 0.27$$

而用近似公式计算的结果是:

$$r = \frac{10+1}{4(10)} = 0.275$$

不难看出，近似公式是公式（2）的上限。

二、雌亲后代数目不等

上述推导是假定每个雌亲的后代数目的情况，而实际上雌亲的繁殖力是有差异的。这时近似公式是否还能应用？

现在来比较 A 和 B 两个家系：

家系 A			家系 B		
		后代数			后代数
雌亲	a_1	4	b_1	3	
	a_2	4	b_2	5	
	a_3	4	b_3	4	
		12			12

两个家系的雌亲数和后代的总数都相同，但家系 B 比家系 A 有更高的亲缘相关，这是因为增加了家系中全同胞的对子数。在家系 A 中，全同胞的对子数是 $3 \binom{4}{2} = 18$ ；在家系 B 中，全同胞的对子数是 $\binom{3}{2} + \binom{5}{2} + \binom{4}{2} = 19$ 。

因此，在雌亲间后代数目不等的情况下，如果用各雌亲的平均后代数 (\bar{n}) 代入公式（2），所计算的亲缘相关就会偏低。公式（1）是公式（2）的上限，可以在一定程度上弥补这一偏差。下列说明，只要雌亲间后代数目相差不是很悬殊的话，用公式（1）计算的结果仍不失为一个十分近似的估计。而这一例子本身也提供了在后代数目相差悬殊时的计算方法。

例：根据下列资料计算亲缘相关。

雌亲	a	b	c	d	e	总数
后代数	10	20	13	18	15	76

总对子数：

$$\binom{76}{2} = \frac{(76)(75)}{2} = 2850$$

全同胞对子数：

$$\binom{10}{2} + \binom{20}{2} + \binom{13}{2} + \binom{18}{2} + \binom{15}{2}$$

$$= 45 + 190 + 78 + 153 + 105 = 571$$

半同胞对子数：

$$2850 - 571 = 2279$$

所以，亲缘相关：

$$r = \frac{0.5 (571) + 0.25 (2279)}{2850} = 0.3001$$

用近似公式计算时

$$r = \frac{d+1}{4d} = \frac{6}{20} = 0.3$$

结果十分接近。

三、对后代作随机抽样

在育种工作中，有时不可能或不必要对全部后代进行观察，而是用样本代表总体。这时近似公式是否也适用于样本？

在随机抽样时，每个后代都有同样的机会进入样本。但在已确定的几个样本中，有可能某些雌亲的后代多，某些雌亲的后代少。例如在 5 个雌亲的后代群中，随机抽取 5 个个体，这时就会有 7 种不同的情况，（不考虑雌亲的序号）而且每种情况的亲缘相关各不相同。

（表 1）

表 1. 5 个后代在样本中的分布及其亲缘相关

Table 1 Different genetic relationship in samplings of 5 progeny

抽 样 情 况 Sampling Case	雌 亲 female					全同胞对数 Full-sib pairs	半同胞对数亲缘相关 Half-Sib pairs	
	a	b	c	d	e			
1	5	0	0	0	0	10	0	0.5
2	4	1	0	0	0	6	4	0.4
3	3	2	0	0	0	4	6	0.35
4	3	1	1	0	0	3	7	0.325
5	2	2	1	0	0	2	8	0.3
6	2	1	1	1	0	1	9	0.275
7	1	1	1	1	1	0	10	0.25

由于上述 7 种情况出现的概率不同，所以不能用一般的平均数来表示这一家系的亲缘相关，而是要对这 7 种情况作不同的加权。为了使问题简化，我们假定每个雌亲有 5 个后代，这样就成为一个从 25 个后代的群体中，一次抽取 5 个个体的组合问题了。在表 2 中列出了每种抽样情况可能出现的频率，这些频率就是不同情况的加权系数。