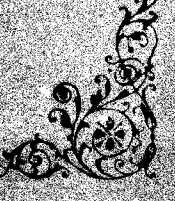
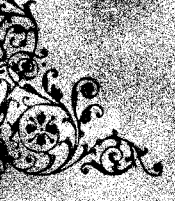




数量遗传学手册

[美] W. A. 贝克尔 著

科学出版社



内 容 简 介

本手册是根据原书第四版译出的,此书详述了数量遗传学常用的概念和方法,如选择差数、选择获得量和相关反应的预测、重复性和遗传力的估计、相关性状的分析和选择指数的确定等。所有方法均给出统计模型、遗传模型、计算公式及例题详解。书中附有比较完备的参考文献,可供进一步探讨时参考。

本书可供遗传育种工作者、生物统计工作者,以及有关专业的教师和学生参考。

W. A. Becker

MANUAL OF QUANTITATIVE GENETICS

Fourth Edition

Academic Enterprises, 1985

数量遗传学手册

[美] W. A. 贝克尔 著

区靖祥 译

马育华 校

责任编辑 马素卿

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1987年10月第一版 开本: 850×1168 1/32

1987年10月第一次印刷 印张: 5 1/2

印数: 0001—4,500 字数: 141,000

ISBN 7-03-000043-9/Q·10

统一书号: 13031·3919

定价: 1.60 元



前 言

这是本手册的第四版。它最初是为 1961 年华盛顿州立大学数量遗传学班编写的实验室手册。1964 年第一次出版,随着新资料的出现,又再版了几次。

它的设计形式是与诸如 Falconer 的《数量遗传学概论》一类的教科书配合使用的。由于内容的扩充,许多人都发现它是一本有用且使用方便的参考书。

计算机普遍使用以后,曾产生一种印象,认为本手册已属多余,因此,在第三版脱销后,曾决定不再重版了。但订货单仍不断寄到华盛顿州立大学出版社和经销的书店,显然,手册满足了解释数量遗传学方法的需要,因此深受欢迎。

第四版在一些内容上作了改动,还增添了新的参考文献。

第四版的第一次印刷在四个月内便脱销了,这次重印又编进了新的参考文献和资料。篇幅和内容都比第一次印刷时增加了,且排印格式也改进了。

手册中的每种方法,都先给出统计模型,然后指出模型中各分量的遗传学意义。在给出各种方法的统计计算公式时,通常都举出实例来加以说明。

手册内的公式始终使用圆点记法。列出的参考文献将有助于学生和研究人员寻找更深入的其他方法。

许多同行来信指出一些印刷错误,并提出改进的建议。特别有帮助的有 T. P. Bogyo, J. R. Chambers, E. R. Dempster, M. Grossman, H. Hartman, L. Mirosh 和区靖祥等。为此,我深表感谢。并欢迎任何人来函指正。

W. A. 贝克尔

于华盛顿州,普尔曼市

目 录

前言	i
符号	1
I. 统计学方面的符号	1
II. 遗传学方面的符号	2
一般性的假设	5
亲属间的协方差	7
I. 关系	7
II. 遗传方差的估计	8
III. 杂种亲属间的协方差	10
选择差数	12
I. 选择强度 i	12
II. 选择差数的估计	13
III. 几个阶段的选择差数	14
IV. 被选个体间的相关效应	15
选择获得量的预测	16
I. 一般性的考虑	16
II. 例题	16
相关响应的预测	20
I. 一般性的公式	20
II. 例题	20
III. 抽样方差	21
人类孪生资料的分析	22
I. 统计学方面的设计	22
II. 遗传和环境模型	22
III. 计算公式	23
IV. 遗传力的估计	25
V. 影响遗传力估计值的因素	29

重复性	31
I. 各个体度量的次数相等(平衡设计)	31
II. 各个体度量的次数不等(不平衡设计)	35
III. 重复性的应用	36
方差分量和遗传力的估计	37
I. 单方面分类.....	37
II. 窠式设计	46
III. 因子式设计	63
IV. 双列杂交	77
V. 最佳设计	91
子女在亲代上的回归及遗传力	92
I. 亲本与子女平均数.....	92
II. 雄亲内,子女在雌亲上的回归	95
III. 其他方法	100
IV. 最佳设计	100
相关	101
I. 方差分析及协方差分析.....	101
II. 亲子回归	117
选择指数	123
I. 简介.....	123
II. 两种性状时	124
III. 多于两种性状时(矩阵代数法)	127
从亲属来的信息	136
I. 假设.....	136
II. 每个个体有多次记录	136
III. 育种值的估计	137

附表 1. 不同重复性时,各个体量度 1—6 次,表达式

$\frac{m}{1 + (m - 1)R}$ 的值.....	142
----------------------------------	-----

附表 2. 当群体大小小于 400 时的选择强度..... 143

附表 3. 当群体大小为无限时的选择强度.....	155
参考文献.....	157
参考书目.....	164
索引.....	167

符 号

本手册中,统计学方面的符号,一般采用 Federer 1955 年出版的《试验设计》(Experimental Design)一书第 16—17 页提出的符号. 全书始终使用圆点记法*.

I. 统计学方面的符号

符号	意义
X_i 或 Y_i	第 i 个观察值
X_1, X_2	第 1 个观察值, 第 2 个观察值
Z_i	第 i 个平均数, 当作一个观察值来看待
$Y. = \sum_i Y_i$	观察值之和: $Y. = Y_1 + Y_2 + \cdots + Y_n$
Y_{ijk}	第 i 和第 j 种分类中的第 k 个观察值. 例如, 第 i 个雄亲和第 j 个雌亲交配产生的第 k 个子女的观察值
$\frac{1}{n} \sum_i Y_i = \frac{Y.}{n} = \bar{y}$	n 个观察值的样本平均数
var	方差
cov	协方差
b	回归系数
coeff	系数
df	自由度
SS	平方和

* 圆点记法是用圆点作为所有观察值之和的下标的记法, 如文中的 $Y.$ 项. ——译者

SCP	乘积和
MS	均方
MCP	均积
EMS	期望均方
EMCP	期望均积
S.E.	标准误,标准误差
<	小于
>	大于
≥	大于或等于
≤	小于或等于
≈	近似于
≠	不等于
σ^2	方差
σ	标准差
$\alpha, \beta, \delta, c, \gamma$	在统计学模型中表示变异来源, 正文中用到时再定义之.

希腊字母指的是参数, 希腊字母上加一个“^”号指的是该参数的估计值. 如 $\hat{\sigma}^2$ = 方差的估计值.

II. 遗传学方面的符号

本书中采用的这些符号与 Falconer 于 1981 年出版的《数量遗传学概论》(Introduction to Quantitative Genetics) 一书中使用的相似*.

符号	意义
V_G	遗传方差: $V_G = V_A + V_D + V_I$
V_A	加性遗传方差

* 该书第一版由杨纪珂先生于 1965 年翻译为中文, 译名为《数量遗传学概论》, 科学出版社。——译者

V_{AM}	选型交配方差
V_D	显性方差
V_I	交互作用方差
V_{AA}	加性与加性的交互作用方差
V_{AD}	加性与显性的交互作用方差
V_{DD}	显性与显性的交互作用方差
V_{AAA}	加性与加性与加性的三级交互作用方差
V_E	环境方差
V_{ES}	特殊环境方差(发展的)
V_{EG}	一般环境方差(微环境的)
V_{EC}	有别于母体效应的共同环境方差,如: 笼子,栏,圈,小区等效应
V_M	母体效应方差
V_{LM}	雄体的性连锁方差
V_{LF}	雌体的性连锁方差
V_{GE}	基因型与环境的交互作用
V_P	表型方差
$COV_{A(X_1X_2)}$	性状 X_1 与性状 X_2 间的加性遗传协方差
$COV_{D(X_1X_2)}$	性状 X_1 与性状 X_2 间的显性协方差
$COV_{E(X_1X_2)}$	性状 X_1 与性状 X_2 间的环境协方差
$COV_{P(X_1X_2)}$	性状 X_1 与性状 X_2 间的表现型协方差
$COV_{亲属}$	亲属间的协方差
COV_{HS}	半同胞间的协方差
COV_{FS}	全同胞间的协方差
COV_{OP}	子女与亲本间的协方差
r_G	遗传相关
r_P	表现型相关
r_E	环境相关
α	加性遗传效应的系数
δ	显性效应的系数

Δ	改变量;表示选择获得量
F	近交系数
h^2	加性遗传力
h_G^2	基因型遗传力
i	选择强度;指以标准差为单位表示的选择差数
DZ	二卵孪生子
MZ	一卵孪生子
R	重复性
S	选择差数

一般地说,在统计学的模型中采用统计学方面的符号,而对这些模型作遗传学上的解释时,则采用遗传学方面的符号.一个符号,在本手册中,通常指同样的意义,但也有些符号有两种或多种意义.例如,在统计学的模型中, α 表示变异来源(常指父本的变异来源),而在遗传学的模型中, α 则表示加性遗传效应的系数.用到这类符号时,文中将给出定义,使之不致混淆.

一般性的假设

参照群体

所有方法提供的估计都是对某一个基础参照群体而言的。此参照群体应在每一试验中定义之,关于这些估计的所有推论,都应依赖于其参照群体的结构。

参照群体可以是由一群随机交配产生的贝尔特斯维尔种白火鸡构成,也可以由一个 DHIA* 育种计划中的所有霍尔斯坦种乳牛和公牛构成,由一群黑勒福特种牛群构成,由华盛顿州和俄勒冈州的卡斯凯德山脉西麓上所有的道格拉氏黄杉树构成,由某特定流域所有的七色鲑鱼构成,由一个大的自然授粉的玉米品种构成,等等。

当近交系间进行杂交以确定亲属间的协方差时,遗传方差和遗传协方差的估计值适用于参照群体,即近交系所来自的那个原始群体。

连锁

这里假设在影响观察性状的基因之间没有常染色体连锁。若连锁存在,则亲属间的协方差的上位分量会受影响 (Schnell, 1963)

二倍体孟德尔遗传

染色体分离和独立重组中无干涉现象。假设动物和异花授粉植物都是二倍体。多倍体的情况,请参阅 Kempthorne 的文章, 1955。

* DHIA 全名为 Dairy Herd Improvement Association, 即(美国)乳牛改良协会。——译者

在近交系形成过程中无选择作用

用近交系间进行杂交来对参照群体(即近交系所来自的群体)的遗传参数进行估计时,假设近交系并未曾进行过选择.当此假设与实际不符时,遗传方差的估计值不再适用于参照群体,因为基因频率已经改变了.在植物育种中,常遇到此类情况.

参照群体的近交

假设参照群体的近交系数为零.若参照群体是近交的,座位多于两个而又无上位作用时,会涉及大量的参数.若有上位作用存在,则分析更为复杂(Harris, 1964).

一般性的参考

Cockerham (1963) 和 Kueh 等(1968)的文章讨论过上述假设及其他假设.关于选择获得量和相关响应的预测,Robertson (1966), Lee 和 Parsons (1968) 曾详细讨论了数量遗传学的不足之处. Barker (1967) 作过一个总的综述.

Robertson (1980) 编的书讨论了实验的和家养的动物选择试验. Harris 等(1984)提出了动物育种计划设计的系统方法. van Buijtenen 等(1981)简述了林木改良,并给出了一个有用的参考书目.

亲属间的协方差

I. 关系 (Malecot, 1948)

A. 系数

1. 加性遗传效应

$$\alpha = \frac{\phi + \phi'}{2}$$

其中, α = 加性遗传效应的系数, ϕ = 一个亲属的父源等位基因与其他亲属的一个等位基因因为后裔相同的概率, ϕ' = 一个亲属的母源等位基因与其他亲属的一个等位基因因为后裔相同的概率.

2. 显性效应

$$\delta = \phi\phi'$$

其中, δ 为显性效应的系数

B. 亲属的系数

1. 半同胞(即具有共同父亲或母亲的个体)间

$$\alpha = \frac{1/2 + 0}{2} = 1/4$$

$$\delta = (1/2)(0) = 0$$

2. 全同胞间

$$\alpha = \frac{1/2 + 1/2}{2} = 1/2$$

$$\delta = (1/2)(1/2) = 1/4$$

3. 亲子间

$$\alpha = \frac{1 + 0}{2} = 1/2$$
$$\delta = (1)(0) = 0$$

4. 一卵孪生子间和无性系内个体间

$$\alpha = \frac{1 + 1}{2} = 1$$
$$\delta = (1)(1) = 1$$

这些关系可列表如下：

关 系	α	δ
一卵孪生子间或无性系内个体间	1	1
二卵孪生子间或全同胞间	1/2	1/4
半同胞间	1/4	0
第一表亲间	1/8	0
双第一表亲间	1/4	1/16
亲子间	1/2	0
祖父(母)与孙子(女)间	1/4	0
舅甥间或叔侄间	1/4	0

Jacquard 使用九个简练的识别系数，通过对一个亲属的基因型的了解,而提供某个体的遗传信息 (Jacquard, 1972)。Nadot 和 Vaysseix 1973 年的文章介绍了利用这些系数的计算方法。

II. 遗传方差的估计

A. 一般性的公式

$\text{cov}_{\text{亲属}} = \alpha V_A + \delta V_D + \alpha^2 V_{AA} + \alpha\delta V_{AD} + \delta^2 V_{DD} + \alpha^3 V_{AAA} + \dots$
其中， $\text{cov}_{\text{亲属}}$ 是亲属间的协方差,它可以用上式右边的各种遗传方差来解释。

B. 协方差和遗传方差表

协方差类型	V_A	V_D	V_{AA}	V_{AD}	V_{DD}	V_{AAA}
cov(无性系间)	1	1	1	1	1	1
cov(全同胞间)	1/2	1/4	1/4	1/8	1/16	1/8
cov(半同胞间)	1/4	0	1/16	0	0	1/64
cov(第一表亲间)	1/8	0	1/64	0	0	1/512
cov(双第一表亲间)	1/4	1/16	1/16	1/64	1/256	1/64
cov(亲本与子女间)	1/2	0	1/4	0	0	1/8
cov(祖孙间)	1/4	0	1/16	0	0	1/64
cov(舅甥间或叔侄间)	1/4	0	1/16	0	0	1/64
cov(一般情况)	α	δ	α^2	$\alpha\delta$	δ^2	α^3

关于各种试验设计中的亲属间的协方差由 Cockerham 给出 (1963). 关于母体效应对亲属间的协方差的影响由 Willham 给出 (1963).

C. 性连锁

协方差类型	子 女 的 性 别			
	雄性为异配子型时		雌性为异配子型时	
	雄性(XY)	雌性(XX)	雄性(ZZ)	雌性(ZW)
雄亲与子女间	0	cov_{MF}	$\frac{1}{2}V_{LM}$	cov_{MF}
雌亲与子女间	cov_{MF}	$\frac{1}{2}\text{cov}_{LF}$	cov_{MF}	0
中亲值与子女间	$\frac{1}{2}\text{cov}_{MF}$	$\frac{1}{4}V_{LF} + \frac{1}{2}\text{cov}_{MF}$	$\frac{1}{4}V_{LM} + \frac{1}{2}\text{cov}_{MF}$	$\frac{1}{2}\text{cov}_{MF}$
方差分量				
全同胞	$\frac{1}{2}V_{LM}$	$\frac{3}{4}V_{LF}$	$\frac{3}{4}V_{LM}$	$\frac{1}{2}V_{LF}$
雄亲	0	$\frac{1}{2}V_{LF}$	$\frac{1}{4}V_{LM}$	$\frac{1}{2}V_{LF}$
雌亲	$\frac{1}{2}V_{LM}$	$\frac{1}{4}V_{LF}$	$\frac{1}{2}V_{LM}$	0

此表引自 James, 1973.

除第 9 页表所给出的情况外,当一个性别为异配子型时,不同性别的亲属间的(对性连锁基因的)协方差又有不同. 同配子型性别是二倍体,而异配子型性别则是单倍体 (James, 1973).

所有方差和协方差都是指加性遗传成分. 因为单倍体群体与二倍体群体的方差有所不同, 所以表中的方差以雌性群体的方差 (V_{LF}) 和雄性群体的方差 (V_{LM}) 的形式给出*.

在巢式设计中雄亲和雌亲方差分量并不改变.

III. 杂种亲属间的协方差

当把同一参照群体产生出来的两个近交系进行杂交时, 杂种亲属间的协方差必须考虑到近交的份量.

A. 单交

1. 使用每个系中的单个个体进行杂交

$$\phi = 1/2 + F/2 = \frac{1+F}{2}$$

$$\phi' = 1/2 + F/2 = \frac{1+F}{2}$$

$$\alpha = \frac{\phi + \phi'}{2} = \frac{\frac{1+F}{2} + \frac{1+F}{2}}{2} = \frac{1+F}{2}$$

$$\delta = \phi\phi' = \left(\frac{1+F}{2}\right)^2$$

2. 使用每个系的若干个体进行杂交, 例如混合花粉

$$\phi = F$$

* 表中的 cov_{MF} 是指雄性个体与雌性个体间性连锁基因的加性效应的遗传协方差: $\text{cov}_{MF} = p_1\alpha_1\beta_1 + p_2\alpha_2\beta_2$ 其中 p_1 和 p_2 分别为基因 A_1 和 A_2 的频率, α_1 和 α_2 分别为雌体中 A_1 和 A_2 的加性效应, β_1 和 β_2 分别为雄体中 A_1 和 A_2 的加性效应. ——译者

$$\phi' = F$$

$$\alpha = \frac{F + F}{2} = F$$

$$\delta = (F)(F) = F^2$$

B. 三交

使用每个系的若干个体进行杂交

$$\phi(\text{单个近交系}) = F$$

$$\phi'(\text{单交}) = F/2$$

$$\alpha = \frac{F + \frac{F}{2}}{2} = \frac{3}{4} F$$

$$\delta = (F)(F/2) = F^2/2$$

C. 双交

每个系使用若干个体产生的两个单交种进行杂交

$$\phi = F/2$$

$$\phi' = F/2$$

$$\alpha = \frac{F/2 + F/2}{2} = F/2$$

$$\delta = (F/2)(F/2) = F^2/4$$

当每个系用若干个体时,杂种亲属间的这些协方差综列如下:

协方差类型	遗 传 方 差					
	V_A	V_D	V_{AA}	V_{AD}	V_{DD}	V_{AAA}
cov(单交)	F	F^2	F^2	F^3	F^4	F^3
cov(三交)	$\frac{3}{4} F$	$\frac{1}{2} F^2$	$\frac{9}{16} F^2$	$\frac{3}{8} F^3$	$\frac{1}{4} F^4$	$\frac{27}{64} F^3$
cov(双交)	$\frac{1}{2} F$	$\frac{1}{4} F^2$	$\frac{1}{4} F^2$	$\frac{1}{8} F^3$	$\frac{1}{16} F^4$	$\frac{1}{8} F^3$

关于这些杂交以及其他杂交的情况,参阅 Cockerham 的文章 (1961).