决定系数遗传力及其在育种上的应用

袁志发[1] 孙世铎[2] 孙丞琮[2] 张英汉[1]

(1 西北农业大学基础科学系,2 陕西省畜牧研究所,陕西杨陵 712100)

摘　要　提出了与相关变异、间接选择和综合选择有关的一个新的遗传参数,即决定系数遗传力,可定义为选择性状与目标性状的遗传协方差除以选择性状的表型标准差和目标性状的遗传标准差之积。本文证明了利用决定系数遗传力可以把间接选择与直接选择统一到一个公式中来,且把综合选择指数与通径分析统一起来,并讨论了它的应用。

关键词　间接选择,综合选择,决定系数遗传力

中图分类号　Q348,Q212.1,Q347

遗传力是研究数量性状变异的一个重要参数,在直接选择等方面有着重要应用。若不考虑基因型与环境的互作及位点间的上位作用,遗传力还可作如下几方面的理解:广义遗传力 h_B^2 为基因型值(G)关于表型值(P)的回归系数,或 G 决定 P 的变异的决定系数,或 P 关于 G 的通径系数的平方。在间接选择中,其选择响应可用两相关性状的遗传力和遗传相关系数等的积来表达,能否将直接选择与间接选择统一到一个表达式中,M J J Janssens[1] 提出了协方差遗传力,戴君惕等[2] 提出相关遗传力,用其概括相关遗传变异,来解决上述问题。本文提出决定系数遗传力,期望更好地解决上述问题,并讨论它在育种上的应用。

1　协方差遗传力与相关遗传力

M J J Janssens 提出了 x 与 y 的协方差遗传力概念:

$$Co-h^2=\frac{\mathrm{Covg}(x,y)}{\mathrm{Covp}(x,y)} \tag{1}$$

即 $Co-h^2$ 为两性状的遗传方差与表型协方差之比。

γ_p、γ_g、h_x^2、h_y^2、o_{px}^2、o_{py}^2、o_{gx}^2、o_{gy}^2、k_x、k_y、S_x、S_y、GS_x 和 GS_y 分别为两性状的表型遗传相关系数、遗传力、表型方差、遗传方差,选择强度、选择差、直接选择进展,$CGSy_{(x)}$ 为选择 x 使 y 获得的间接遗传进展,则

$$CGS_{y(x)}=r_p\frac{k_x}{k_y}S_yCo-h^2 \tag{2}$$

据(2)有以下结论:

①当 $x=y$ 时,$Co-h^2=h_x^2=h_y^2$,$CGS_{y(x)}=CS_x=GS_y$

②当 $r_p=1$ 且 $k_x=k_y$ 时,$CGS_{y(x)}=S_yCo-h^2$,它与直接选择 $GS_y=S_yh_y^2$ 表达形式是一样的。M J J Janssen 在考虑间接选择时,亦定义

$$Co-h^2=CGS_{y(x)}/S_y \tag{3}$$

收稿日期:1995-03-27

戴群惕等提出了相关遗传力，其定义为：

$$h_{xy} = \mathrm{Covg}(x,y)/\sigma_{px}\sigma_{py} \tag{4}$$

他是从

$$r_p = \mathrm{Covg}(x,y)/\sigma_{px}\sigma_{py} + \mathrm{Cove}(x,y)/\sigma_{px}\sigma_{py} = hxy + hexy \tag{5}$$

启迪而来，其中 $hexy$ 为相关环境力，即把表型相关系数剖分为 hxy 和 $hexy$ 两部分，包括了表型相关的全部信息，使结果更全面、有效。如果与间接选择联系起来，则有：

$$CGS_{y(x)} = \frac{k_x}{k_y} S_y h_{xy} \tag{6}$$

据(4)～(6)有以下结论：

①$x=y$ 时，$h_{xy}=h_x^2=h_y^2$，$CGS_{y(x)}=GS_x=GS_y$

②当 $k_x=k_y$ 时，$CGS_{y(x)}=S_y h_{xy}$，与 $GS_y=S_y h_y^2$ 的表达形式是一样的。

h_{xy} 是 $Co-h^2$ 的一个发展，一是 hxy 与 $hexy$ 能把 r_p 进行剖分，信息全面。二是 $CGS_{y(x)}$ 的表达更接近 GS_y. 然而，当考虑间接选择时，上述两个相关变异遗传力均未考虑其间的因果关系，即 x 是因，g_y 是果($y=g_y+e_y$)。另外，遗传力在〔0，1〕内取值，是保证不了这一点的。为改善这种状况，我们提出了决定系数遗传力概念。

2　决定系数遗传力

若不考虑基因型与环境的互作及位点间的上位作用，那么广义遗传力可以理解为基因型值能够决定表型值变异的决定系数。选择 x 使 y 获得进展的间接选择中，x 是因，y 的育种值 gy 是果，则其决定系数为：

$$h^2_{g_y(x)} = r^2_{g_y x} = \mathrm{Cov}_g^2(x,y)/\sigma^2_{px}\sigma^2_{gy} \tag{7}$$

我们把 $h^2_{g_y(x)}$ 定义为 x 对 y 的决定系数遗传力。

据(7)，$h^2_{g_y(x)}$ 有以下性质：

①当 $x=y$ 时，$h^2_{g_y(x)}=h_x^2=h_y^2$，$CGS_{y(x)}=GSx=GSy$

②当考虑 x 对 y 的间接选择时，有

$$CGS_{y(x)} = \frac{k_x}{k_y} S_y h_{g_y(x)} \tag{8}$$

当 $k_x=k_y=k$ 时，有 $CGS_{y(x)}=S_y h_{g_y(x)}$ $h_y=k\sigma_{gy}$ $h_{g_y(x)}$

③据通径分析理论，g_y 关于 x 的通径系数为 $r_{g_y x}=h_{gy}(x)$。当 $x=y$ 时，$r_{g_y x}=h_y$，这和数量遗传学中遗传力和通径系数的关系是一致的。

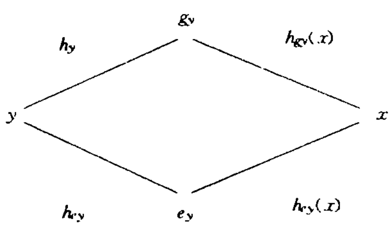

图1　x对y的间接选择通径图

④如果我们把：

$$h^2_{ey}(x) = \mathrm{Cov}^2 e(x,y)/\sigma^2_{px}\sigma^2_{ey} \tag{9}$$

定义为 x 对 y 的决定系数环境力，那么在 x 对 y 的间接选择中，仅考虑二者遗传相关是不够的，还必须考虑环境的作用，由于 x 是因，g_y 是果，故相应的通径图为(图 1)所示。

由图 1 有：

$$h_{xy} = h_{g_y(x)} h_y, h_{exy} = h_{ey(x)} h_{ey}, r_p = h_{xy} + h_{exy} \tag{10}$$

在数量性状中，由于 $0<h_y<1$，因而在间接选择中，h_{xy}缩小了 $x \rightarrow g_y$ 间的变异比率。

⑤由于 $h^2_{g_y(x)} = r^2_{g_y(x)}$，故在[0,1]内取值。

3 决定系数遗传力的应用

3.1 间接选择

式(8)给出了对 x 进行选择 y 所获得的相关遗传进展关系式，y 的直接选择响应为 $GS_y = S_y h^2_y$，因而，当考虑间接选择相对于直接选择的效率 Q 时，有

$$Q = \frac{CGS_{y(x)}}{GS_y} = \frac{k_x}{k_y} \cdot \frac{h_{g_y(x)} h_y}{h^2_y} \tag{11}$$

若 $k_x = k_y$，则
$$Q = \frac{h_{g_y(x)}}{h_y} \tag{12}$$

因而，只要 $h^2_{g_y(x)} < h^2_y$，就可通过 x 对 y 进行间接选择。在多个性状中，若期望挑选某个性状 x_1 对 y 进行间接选择，则 Q 平方最大者当选。

3.2 通径分析

育种中常用的通径分析，是利用原因性状与结果性状间的遗传相关系数阵来实现的，但选择是对原因性状的表型进行的，因而原因性状间的遗传相关作用并不能作为选择的依据。根据这个道理，我们建立三个原因性状(x_1, x_2, x_3)与一个目标性状 g_y(y 的育种值)的通径分析模型(图 2)，设 $P_{y_1}, P_{y_2}, p_{y_3}$分别为各 x 对 g_y 的直接通径系数，由于 $r_{g_y x_i} = h_{g_y(i)}$，故通径分析方程组为：

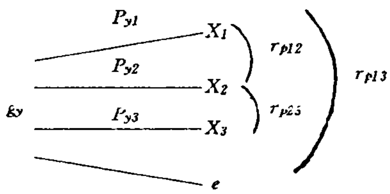

图2 4个性状的通径分析图

$$\begin{cases} P_{y1} + r_{p12} P_{y2} + r_{p13} P_{y3} = h_{gy(1)} \\ r_{p21} P_{y1} + p_{y2} + r_{p23} P_{y3} = h_{gy(2)} \\ r_{p31} P_{y1} + r_{p32} P_{y2} + P_{y3} = h_{gy(3)} \end{cases} \tag{13}$$

其中 P_{yi}为 x_i 的直接影响，$r_{pij} p_{yj}$为 x_i 通过 x_j 的表型相关路对 gy 的间接影响，而 $h_{gy(i)}$是 x_i 对 g_y 的总影响，这样式(13)就将 $h_{gy(i)}$剖分为直接作用 P_{yj}和间接作用 $\sum_{j \neq 1} r_{pij} p_{yj}$ 两部分，进而可分析各 xi 对 gy 的相对贡献，由此可以对选择作出决策，式(13)可方便地推广到多个性状。

3.3 选择指数中的决定系数遗传力剖分原理

袁志发等[3]提出了选择指数与相关遗传进展指数的通径分析化研究。设用 $x^T = (x_1, x_2, \cdots\cdots x_m) \sim N_m(\mu, \Sigma px)$构造选择指数为 $I = b^T X$. 其中 $b^T = (b_1, b_2, \cdots\cdots, b_m)$. x 的育种值向量为 $g^T = (g_1, g_2, \cdots\cdots, g_m) \sim N_m(\mu, \Sigma g_x)$，环境离差值向量为 $e^T = (e_1, e_2, \cdots\cdots, e_m) \sim N_m(O, \Sigma e_x)$，$x = g + e$. 若 g 与 e 独立，则表型协方差阵(Σpx)、遗传协方差阵(Σgx)和环境协方差阵(Σex)间有 $\Sigma px = \Sigma gx + \Sigma ex$. 各性状育种值的经济权重为 $\omega^T = (\omega_1, \omega_2, \cdots\cdots, \omega_m)$，选择目标为各性状的聚合遗传型值 $H = \omega^T g$.

令 $a_i = k\sqrt{\sigma^2_{p_{x_i}}} b_i$，选择 x_i 使 H 的间接遗传进展为：$CGS_{H(i)} = \sum_{j=1}^{m} \omega_j CGS_{x_j(x_i)}$则确定 b 的退

则方程组 $\Sigma_{px}b=\Sigma_{gx}\omega$ 变为：

$$\begin{bmatrix} 1 & r_{p12} & \cdots & r_{p1m} \\ r_{p21} & 1 & \cdots & r_{p2m} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ r_{pm1} & r_{pm2} & \cdots & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ \cdots \\ a_m \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} GCS_{H(1)} \\ GCS_{H(2)} \\ \cdots \\ GCS_{H(m)} \end{bmatrix} \text{或 } R_p a = CGS_H \tag{14}$$

其中 R_p 为 x 的表型相关阵，$CGS_H^T=(GCS_{H(1)},GCS_{H(2)},\cdots\cdots,GCS_{H(m)})$

式(14)为综合选择指数的通径分析化模型，其中：

$$r_{pj1}a_1+r_{pj2}a_2+\cdots\cdots+r_{pjm}a_m=CGS_{H(j)}$$

表达了对 $CGS_{H(j)}$ 剖分，a_j 为 x_j 对 $CGS_{H(j)}$ 的直接贡献，$r_{pji}a_i$ 是 x_j 通过 x_i 对 $CGS_{H(j)}$ 的间接贡献，它把各性状在选择中对 H 的贡献用路径清晰表达出来。

定义：

$$h_{H(j)}^2=CGS_{H(j)}^2/k^2\sigma_H^2 \tag{15}$$

为 x_j 对 H 的决定系数遗传力(参看公式(8))，则(14)为：

$$\begin{bmatrix} 1 & r_{p12} & \cdots & r_{p1m} \\ r_{p21} & 1 & \cdots & r_{p2m} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ r_{pm1} & r_{pm2} & \cdots & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_1/k\sigma_H \\ a_2/k\sigma_H \\ \cdots \\ a_m/k\sigma_H \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} h_{H(1)} \\ h_{H(2)} \\ \cdots \\ h_{H(m)} \end{bmatrix} \tag{16}$$

式(16)实现了选择指数中对 $h_{H(1)}$ 的剖分，即 $a_j/k\sigma_H$ 为 x_j 对 $h_{H(j)}$ 的直接贡献，$r_{pji}a_i/k\sigma_H$ 为 x_j 通过 r_{pji} 对 $h_{H(j)}$ 的间接贡献，它把各性状在选择中对 H 贡献等价地用对 $h_{H(j)}$ 的剖分表现了出来，为更好地利用选择指数和制订更好的选择指数提供了各种清晰的路径信息，同时，由式(13)和式(16)比较知，在选择意义下通径分析和选择指数是等价的，即 $a_j/k\sigma_H=P_{jH}$.

4　应用实例

在鸡的选择中，堪桑普和诺德斯科格(Kempthome and Nordskog)[5]用 5 个性状制订了鸡的选择指数，其中 4 个是：x_1——成年体重，单位为 10 磅，每单位变化的价格为－2.50 分；x_2——卵重，单位为 3 打的两数，每单位变化的价值为 7.20 分。x_3——初产日龄的天数，每单位变化的价值为 0 分；x_4——至 72 周产卵数的三分之一，每单位变化的价格为 10.80 分，据其表型和遗传方差阵、相关阵计算有下述结果。

表 1　各性状间决定系数遗传力 $h_{g_i(j)}^2=r_{g_ix_j}^2$

$h_{g_i(j)}^2$	x_1	x_2	x_3	x_4
g_1	0.45000	0.04497	0.00000	0.00450
g_2	0.04047	0.50000	0.00000	0.00450
g_3	0.00000	0.00000	0.40000	0.05000
g_4	0.01012	0.01125	0.10000	0.20000

由(12)式判断表 1 结果，各性状的遗传力(最大 0.5，最小 0.2)均大于其它性状对它的决定系数遗传力，故各性状只宜进行直接选择。这个结论可从下面关于 $CGS_{j(i)}$ 的计算

结果得到验证，即直接选择比间接选择的效益高。

表 2 直接与间接选择效果

$CGS_{p(1)}$	g_1	g_2	g_3	g_4
x_1	2.62393	0.66113	0.00000	0.33927
x_2	0.82947	2.32379	0.00000	0.35774
x_3	0.00000	0.00000	1.44222	−1.06658
x_4	0.26239	0.22045	−0.50990	1.50838

从综合选择看，对各性状的经济权重为 $\omega^T=(-2.50,7.20,0,10.80)$，要求对 x_1 和 x_3 加以约束进行选择，才能使聚合遗传型值 $H=\Sigma\omega_i g_i$ 达到优化，按照这个要求，据公式(14)所求得的综合选择指数为：$I=-0.3950x_1+4.282x_2-1.413x_3+2.130x_4$.

其决定系数 $r_{IH}^2=35.05\%$，选择 I 使 H 进展了 $CGS_{H(I)}=26.45k$ 分，H 的标准差为 $\sigma_H=44.67k$ 分。

据式(16)，选择指数关于各性状对 $h_{H(i)}$ 的剖分结果，如表 3 所示。

表 3 选择指数关于 $h_{H(i)}$ 的通径分析

通径组合	直接贡献	间接贡献	贡献率(%)	总贡献 $h_{H(i)}$
$x_1\longrightarrow H$	$p_{1H}=-0.05159$		−123.41	
$x_1-x_2\rightarrow H$		$r_{p12}p_{2H}=0.11137$	266.43	
$x_1-x_3\rightarrow H$		$r_{p13}p_{3H}=0$	0	
$x_1-x_4\rightarrow H$		$r_{p14}p_{4H}=-0.01798$	−43.02	0.0418
$x_2\longrightarrow H$	$p_{2H}=0.44548$		107.45	
$x_2-x_1\rightarrow H$		$r_{p21}p_{1H}=-0.01290$	−3.11	
$x_2-x_3\rightarrow H$		$r_{p23}p_{3H}=0$	0	
$x_2-x_4\rightarrow H$		$r_{p24}p_{4H}=-0.01798$	−4.34	0.4146
$x_3\longrightarrow H$	$p_{3H}=-0.11402$		44.22	
$x_3-x_1\rightarrow H$		$r_{p31}p_{1H}=0$	0	
$x_3-x_2\rightarrow H$		$r_{p32}p_{2H}=0$	0	
$x_3-x_4\rightarrow H$		$r_{p34}p_{4H}=-0.14385$	55.78	−0.2578
$x_4\longrightarrow H$	$p_{4H}=0.35962$		93.28	
$x_4-x_1\rightarrow H$		$r_{p41}p_{1H}=0.22258$	0.67	
$x_4-x_2\rightarrow H$		$r_{p42}p_{2H}=-0.02227$	−5.78	
$x_4-x_3\rightarrow H$		$r_{p43}p_{3H}=0.04561$	11.83	0.3855

由表 3 可看出如下结果：

①在 I 中使 H 获得进展的主要性状为 x_2 与 x_4，$h_{H(2)}$主要贡献者为 $p_{2H}=0.44548$，x_2 通过 x_1 与 x_4 仅有微弱的负作用，$h_{H(4)}=0.3855$，主要贡献者为 $p_{4H}=0.35962$，x_4 通过 x_1、x_3 起微弱的正作用，x_2 起微弱的负作用。

②在 I 中限制 H 时展的是 x_3 和 x_1，$h_{H(3)}=-0.2578$，贡献者为 $p_{3H}=-0.11402$ 和 $r_{p34}p_{4H}=-0.14385$. $h_{H(1)}=0.0418$，主要贡献者为：$p_{1H}=-0.05159$，$r_{p12}p_{2H}=0.11137$.

③综合上述两点可看出，选择指数 I 根据性状间的相关结构，突出了 x_2 和 x_4，限制了 x_3 和 x_1，较好地满足了市场的要求。

5 讨 论

本文提出了与相关变异、间接选择和综合选择有关的一个新的遗传参数,即决定系数遗传力($h^2_{g_y(x)}$和 $h^2_{H(I)}$),它可以使直接选择进展和间接选择进展的表达式统一起来,并可方便地确立相对效率高的间接选择性状。由于综合选择是对表型进行的,相对任一育种值(g_y)或聚合遗传值(H)为目标的选择必须进行决定系数遗传力分析。用决定系数遗传力把综合选择指数和通径分析统一起来,能为育种选择提供各种路径信息,另外,决定系数遗传力严格地在 0 与 1 之间,符合遗传力、通径系数和决定系数之间的关系。

参 考 文 献

1 Janssens M J J. Co-heritability: Its relation to correlated responde, Linge and pleiotropy in case of polygenic in heritance. Euphytica, 1979, 8: 601～608

2 戴君惕,杨德,尹世强等. 相关遗传力及其在育种上的应用. 遗传学报,1983,10(5):375～383

3 袁志发,常志杰,刘光祖等. 选择指数与相关遗传进展的分解原理. 西北农业大学学报,1988,16(4):31～34

4 孙世铎,周静芋,袁志发等. 综合选择指数通径分析化方法的研究. 黄牛杂志,1993,4:5～9

5 吴仲贤. 统计遗传学. 北京:科学出版社,1977

Determinant Coefficient Heritability and Its Application in Animal Breeding

Yuan Zhifa[1]　**Sun Shiduo**[2]　**Sun Chengcong**[2]　**Zhang Yinghan**[1]

(1 *Northwestern Agricultural University*, *Yangling*, *Shaanxi*, 712100)

(2 *Shaanxi Provincial Institute of Animal Husbandry and Verterinary*, *Yangling*, *Shaanxi*, 712100)

Abstract　A new genetic parameter, determinant coefficient heritability, concerning correlated variation, inderect selection and comprehensive selection is proposed in this paper, which can be defined as that a genetic covariance of selective and objective traits is divided by the product of selective trait's phenotypic standerd deviation multiplying objective trait's genetic standard deviation. THis paper proves that with the determinant coefficient heritability, indirect selection can be integrated with direct selection into one formula, and also comprehensive selection index with path analysis method. In addition, its application has been discussed.

Key words　indirect selection, comprehensive selection, determinant coefficient heritability