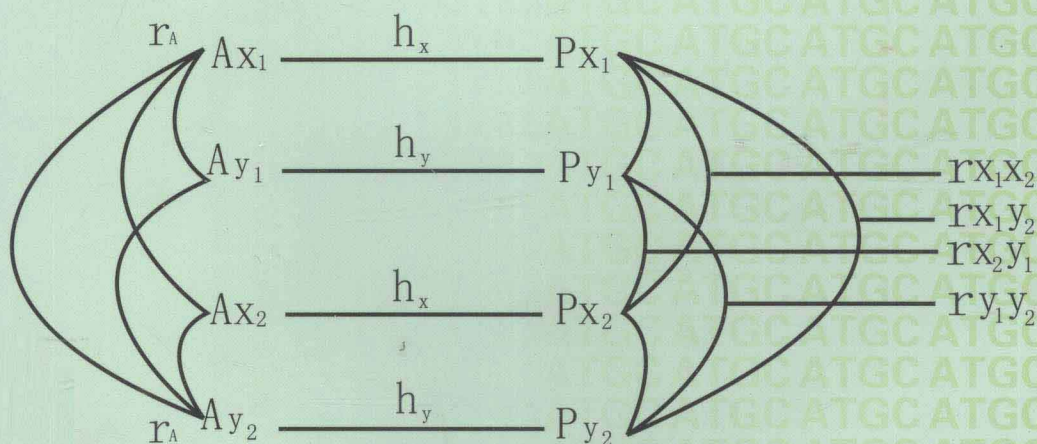


数量遗传学

QUANTITATIVE GENETICS

孙祎振 郭 蓓 于同泉 康恩宽 编著

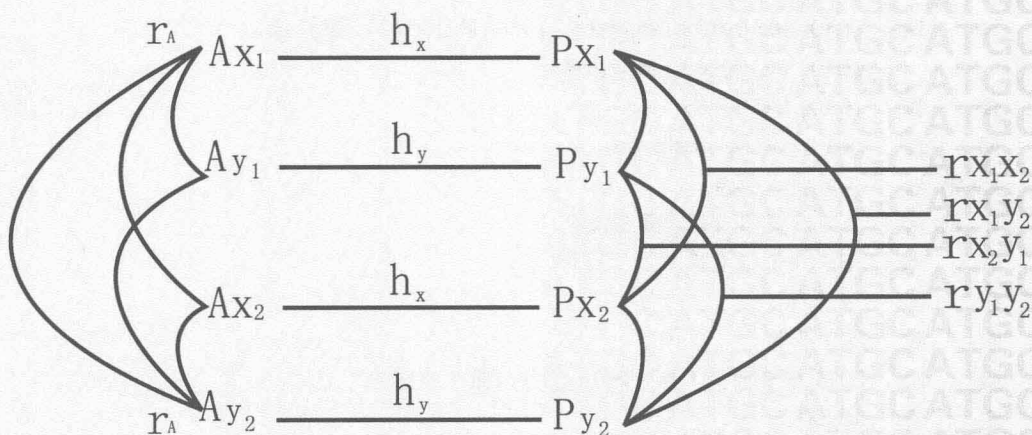


中国农业科学技术出版社

数量遗传学

QUANTITATIVE GENETICS

孙祎振 郭 蓓 于同泉 康恩宽 编著



中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

数量遗传学 / 孙祎振, 郭蓓, 于同泉, 康恩宽编著. —北京:
中国农业科学技术出版社, 2011. 9
ISBN 978 - 7 - 5116 - 0497 - 2

I. ①数… II. ①孙…②郭…③于…④康… III. ①数量遗传学
IV. ①Q348

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 106347 号

责任编辑 张孝安
责任校对 贾晓红

出版者 中国农业科学技术出版社
北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081
电 话 (010) 82109708 (编辑室) (010) 82109704 (发行部)
(010) 82109709 (读者服务部)
传 真 (010) 82109708
网 址 <http://www.castp.cn>
经 销 者 各地新华书店
印 刷 者 北京富泰印刷有限责任公司
开 本 787 mm × 1 092 mm 1/16
印 张 14.375
字 数 200 千字
版 次 2011 年 9 月第 1 版 2011 年 9 月第 1 次印刷
定 价 40.00 元

版权所有 · 翻印必究

前 言

数量遗传学是研究生物数量性状的遗传和变异的一门科学，是生物科学中十分活跃的研究领域。近十多年来基础理论和应用实例发展很是迅速，对推动整个生物科学的发展起着巨大的作用，由于数量遗传学是一门紧密联系科学研究和生产实际的基础科学，对动物、植物和微生物育种都具有非常重要的指导作用。

数量遗传学涉及自然科学的广大领域，是植物生产、动物生产、食品科学、森林和草原资源等育种专业的骨干基础课程，在本科生和研究生的教学中占有重要的位置。近年来，数量遗传学得已快速发展，不断有新的方法和手段被吸纳到数量遗传学的教学和科研工作中，使其内容更加丰富，但是，在长达 30 年的教学实践中，我们发现可供读者学习的教材比较单一，教材内容各有侧重，拿来就用的情况较为常见，不利于读者自学和参考。为此，长期工作在教学第一线的骨干主讲教师一起组织教学研讨会，将多年的教学实践和讲稿做了全面总结和整理，决定编写一本更适合本科生和研究生自学的教学用教材，由中国农业科学技术出版社出版。

本教材以自学为主线，组织了较为新颖的内容体系，全面、系统地介绍了数量遗传学的基本概念，基本原理和基本方法，概念力求准确，高度概括。首先以生物遗传育种发展史作为绪论引导读者进入数量遗传学，通过对遗传学基础、统计学基础和数学基础的学习，奠定读者的知识储备，以生物数量性状的平均数分析和方差分析为核心内容的学习，从而打下良好数量性状遗传研究的基础，其中，特别注重经典数量遗传学与现代数量遗传学的科学研究成果的紧密结合，基本理论和实际应用的科学结合。尤其是第六章和第七章的内容具有适当的深度和广度，较为全面地反映了数量遗传学的最新研究进展，其中，对有些理论还展开了适当的证明，方便读者自学。

本教材的基础理论，基本原理主要来自书后参考书和文献中，在此表示感谢；应用实例主要来自作者多年的科研实践和学生的毕业论文，每节后边的习题供读者自学练习并附有答案供参考。力争使用经典和有代表性的数量性状材料和范例，达到图文并茂、文字精炼、通俗易懂、方便自学的目的。

在本教材编写过程中，得到了中国农业科学技术出版社张孝安老师的大力支持和热情帮助。在出版经费上得到北京市教育委员会科技发展计划面上项目（KM201010020006）资助。出版之前，我们还特意安排了5位本科生和3位研究生对书稿进行了校对和通读，在此向他们表示诚挚的谢意。另外，限于我们教学和科学研究的单一性，以及知识面的局限性，在本书的编著中难免会有遗漏和不妥之处，恳请读者批评指正。

孙祎振

2011年8月于北京

内 容 简 介

本书以自学为主线，较为系统地介绍了数量遗传学的基本概念、基本原理和基本方法，是理论与实践，知识和应用相结合的体现；较为全面地反映了数量遗传学的教学要求，概念准确，图文并茂，通俗易懂，推理逻辑清晰，方便自学。

全书共分为七章，包括生物遗传育种发展史，数量遗传学的特点；数量遗传的数学基础、遗传基础、统计学基础；数量性状的平均数和方差分析；作为育种的数量性状遗传理论和应用；数量性状的基因数目的估计和定位。

本书适用于从事植物、动物和森林草原资源等生物科学专业本科生和研究生开展数量遗传学教学和研究使用，亦可供相关专业学生和科研工作者参考。

目 录

第一章 绪论	(1)
一、植物育种发展史	(1)
二、数量遗传学的特点	(2)
三、数量遗传学的研究内容	(3)
四、数量遗传学的研究方法	(3)
五、数量遗传学与其他学科的关系	(4)
习题	(5)
第二章 数量遗传的数学基础	(6)
一、线性代数部分	(6)
习题	(16)
二、数理统计部分	(18)
习题	(29)
第三章 数量性状的遗传基础	(30)
一、数量性状的多基因假说	(30)
二、多基因的本质	(33)
三、群体的基因型频率与基因频率	(35)
习题	(38)
第四章 数量性状平均数的遗传分析	(41)
一、数量性状的数学模型	(41)
习题	(50)
二、世代平均数的遗传分析	(50)
习题	(59)
三、模型检验	(59)
习题	(72)
四、基因的平均效应	(73)

五、育种值和育种效应	(78)
六、显性离差	(84)
习题	(85)
七、非等位基因互作	(85)
第五章 数量性状方差的遗传分析	(92)
一、遗传方差分析	(92)
二、不分离世代的方差	(94)
三、分离世代的方差	(95)
四、各世代间的协方差	(100)
五、方差分量的估计	(107)
习题	(109)
第六章 作物育种的量遗传理论	(111)
一、遗传力	(111)
习题	(120)
二、相对遗传力的理论及应用	(120)
三、显性程度的度量	(130)
四、相对遗传力和相关遗传力	(132)
习题	(134)
五、选择响应和选择指数	(134)
习题	(150)
六、遗传设计与配合分析	(153)
习题一	(160)
习题二	(182)
七、通径分析	(183)
习题	(199)
第七章 数量性状基因数目的估计和定位	(201)
一、数量性状基因数目的估计	(201)
二、数量性状基因的定位	(215)
参考文献	(222)

第一章 绪 论

一、植物育种发展史

植物育种的历史，大致可以划分为四个阶段。

第一阶段是在 1900 年以前，此阶段中，世界各国人民对许多种农作物进行栽培和研究工作，如 1864 年 Camerarius 首先证实了植物的有性行为，接着有人就在小麦和烟草中进行了杂交试验。1823 年 Knight 从豌豆的实验中注意到雄性和雌性亲本对 F_2 代有相同影响，而 F_2 代有分离现象，此时期拉马克的获得性遗传和达尔文的“物种起源”相继问世，对于细胞学的研究已相当深入，基本弄清了受精机制。孟德尔（Mendel）在总结前人的科学成果的基础上，加上自己多年的试验结果，于 1865 年提出了分离和独立分配法则，这时期的育种工作者均相信“获得性状的遗传”，认为环境条件可以影响变异，只要条件优越，性状获得发展，这些性状又可以传递给后代。这种选择法仅仅停留在一种技术水平上，尚未总结出能指导育种实践的理论。

第二阶段是 1900—1920 年，1902 年 De. Vries 提出突变理论和连锁遗传，1903 年 Johanssen 提出“纯系”学说，1906 年开始有“遗传学”这个科学术语。特别是 1909 年尼尔松—埃勒提出基因学说，用微效基因对应的孟德尔式分离来解释数量性状的遗传。1916 年发现了玉米的杂优现象，并用显性学说加以解释。在提出多基因学说以前，生物学者一般认为数量性状的遗传是混合方式的，在以后的玉米果穗长度和烟草花冠长度等数量性状的遗传研究中，证明其是属于多基因遗传方式。1918—1920 年费希尔（Fisher）、美国的赖特、英国的霍尔丹（Haldane）都根据多基因学说，将数量性状的连锁性变异

进行数学分析，从而将变异分解成几个组成部分，提供了初步的分析方法。这一时期人们已开始用数学方法、统计方法来研究遗传学问题。对于植物的小区技术、统计的误差方法都获得了研究和改进。

第三阶段是从 1920—1960 年，这一时期，由于遗传学、细胞学、分类学、生物统计学和应用数学以及其他有关基础科学的发展，使数量遗传学脱颖而出，这一时期实际育种方法的发展是很迅速的，1922 年引入了回交育种法；1927 年引入了聚合改良法和用顶交法测验自交系的优劣，1932 年 Jenkins 用顶交法测定玉米的一般配合力。1940 年对系谱法和混合法进行了对比。以后又有人提出轮回选择法，这些育种方法的实施和分析都离不开方差分析、试验设计和小区技术，所以这些数学方法和统计方法被介绍到数量性状的研究中，并创造了许多新的生物统计量：如显性离差、遗传方差、遗传力和配合力等遗传参数。于是 Mather（马瑟）在 1949 年出版了《生物统计遗传学》，1955 年 Li 出版了《群体遗传学》，1960 年 Falconer 出版了《数量遗传学》。

第四阶段是从 1960 年至现在。这一时期遗传学获得了前所未有的迅猛发展，分支学科不断丰富，如细胞遗传学、数量遗传学、群体遗传学、辐射遗传学、分子遗传学、遗传工程学、发生遗传学及生物生理生化等，都不断完善和充实。特别是新的数学方法：如多元统计、典型相关、通径分析和模糊聚类等，为数量遗传学增填了新的内容，加上电子计算机的应用，可将大量的调查资料统计分析过去力不能及的参数，现在只需较短的时间就可获得。近年，中国的杂交水稻的选育成功，其与数量遗传学的研究和应用是分不开的。

二、数量遗传学的特点

数量遗传学是根据遗传学的基本原理，采用数理统计和数学分析的方法来研究生物数量性状的遗传和变异的遗传学分支学科。

数量遗传学主要是借助数量方法来研究生物个体间在数量上、程度上的差异，而不是研究质量上、种类上的差异。研究生物个体间的数量和程度上差异对生物的进化、动植物育种有重要意义。如

作物育种中人类主要考虑的是经济性状，这些性状一般又是数量性状，例如植株高度、成熟期、分蘖期和种子产量营养品质等，这些数量性状与孟德尔式的质量性状是有差别的。数量遗传学所研究的数量性状一般是具有连续变异的性状，而孟德尔遗传学研究的质量性状是可将个体间差异划分出明显的不同种类，如豌豆的红花和白花、玉米的糯性和非糯性以及大豆的黄皮和黑皮，而像上述讲的数量性状个体间差异没有明显的区别，而表现一系列微小而连续的差异类别。

三、数量遗传学的研究内容

第一，数量性状的研究方法，包括种植方法、调查方法和分析方法等。

第二，对数量性状进行分解，通过期望和方差等统计量，分析数量性状的遗传组成和世代间的相互关系。

第三，基因数目的估计和基因作用类型的分析，指导育种工作者选用最有效的育种方案。

第四，研究各种不同遗传交配设计，以及在这些交配设计中数量性状的遗传动态。

第五，研究基因型与环境的互作问题。

四、数量遗传学的研究方法

数量性状遗传的研究方法与质量性状遗传相比有以下两个方面的差别。

一是群体繁殖后代性状分离的准确比数不可能观察到（一般为正态分布），这样单独个别后代所能提供的信息很少，所以研究的单位必须从个体扩展到群体，即从大量个体所组成的群体中对某个数量性状进行随机抽样研究分析。

二是性状的差异不能仅用分组的方法，还要对样本个体进行测量

和称重,以获得数据,再采用数理统计的方法计算出平均效应、方差和协方差等统计量,并在此基础上进行数学分析,估算出育种实践上一系列具有指导意义的遗传参数,如遗传力、重复力、遗传相关、遗传进度、选择指数、遗传距离和通径系数等,利用这些参数就可以推论群体中这一数量性状的遗传规律和动态,为选择育种方案,寻找合理的改良路线提供理论参考。

五、数量遗传学与其他学科的关系

1. 数量遗传学在遗传学中的位置

随着科学的发展,原始的遗传学也在步步深入发展,不断地充实和吸收分支学科和其他领域的最新成果。目前,遗传学分支大约有20多种,其中主要的有经典遗传学、细胞遗传学、群体遗传学、数量遗传学、分子遗传学、药理遗传学、行为遗传学、发生遗传学、微生物遗传学和人类遗传学等,其中数量遗传学是其他应用遗传学的基础。

2. 数量遗传学在育种中的位置

育种中的多数经济性状是数量性状研究,数量性状无疑是解决育种中许多问题的突破口。近代育种学告诉我们,育种方案的设立,对基础种质资料的分析了解,育种过程中准确地把握育种群体的遗传动态是至关重要的。显然数量遗传学就是在解决这些育种实践中的具体问题,为育种者提供科学的方法和预测的能力。

3. 学好数量遗传所需主要知识

首先要掌握经典遗传学的基本知识,因为数量遗传学是在此基础上发展起来的,还要了解细胞遗传学和分子遗传学的思想体系。熟知数理统计理论和田间试验设计及电子计算机的应用,为了能够理论联系实际,掌握各种植物的遗传行为、各种育种方法和亲身的育种科研实践是十分必要的。

习 题

- (1) 何谓数量遗传学？数量遗传学研究的主要对象是什么？
- (2) 数量遗传学的研究方法如何？要学好它应具备哪些基本知识。
- (3) 数量遗传学在遗传学、育种学和生物育种中占有什么地位？
- (4) 数量遗传学都研究哪些内容？

第二章 数量遗传的数学基础

一、线性代数部分

(一) 行列式

在许多科学研究的实际问题中需要列出一个多元联立方程组。如：

$$\begin{cases} 2x + y - 5z = -6 & \text{①} \\ 4x - 2y + z = 1 & \text{②} \\ 5x - 2y + z = 3 & \text{③} \end{cases}$$

由于 x 、 y 、 z 这三个未知数的次数都是一次，所以将这类方程称为线性方程组。

我们知道，要求出这样三个未知数就要用消元法或代入法，如① $\times 10$ ，② $\times 5$ ，③ $\times 4$ ，则得如下方程组：

$$20x + 10y - 50z = -60 \quad \text{④}$$

$$20x - 10y + 5z = 5 \quad \text{⑤}$$

$$20x - 8y + 4z = 12 \quad \text{⑥}$$

$$\text{再⑤} - \text{④} : -20y + 55z = 65 \quad \text{⑦}$$

$$\text{⑥} - \text{④} : -18y + 54z = 72 \quad \text{⑧}$$

$$\text{再⑦} \times \frac{18}{5} : -72y + 198z = 234 \quad \text{⑨}$$

$$\text{⑧} \times 4 : -72y + 216z = 288 \quad \text{⑩}$$

$$\text{再⑩} - \text{⑨} : 18z = 54$$

求出 $z = 54/18 = 3$ 将 $z = 3$ 代入⑧式：

$$-18y = -90$$

$$2x + 5 - (5 \times 3) = -6$$

$$\text{求出 } y = 90/18 = 5$$

$$2x = 15 - 6 - 5$$

将 $z=3$, $y=5$ 代入①式: $2x=4$

求出 $x=4/2=2$

最终得上述联立方程组解为, $x=2$, $y=5$, $z=3$ 。

如果采用行列式解线性方程组, 那么将方便和规律得多。

我们可以把三元线性方程组的一般形式, 表示为:

$$\begin{cases} a_1x + b_1y + c_1z = k_1 \\ a_2x + b_2y + c_2z = k_2 \\ a_3x + b_3y + c_3z = k_3 \end{cases}$$

其中: a_1 、 a_2 、 a_3 ; b_1 、 b_2 、 b_3 ; c_1 、 c_2 、 c_3 为系数项, k_1 、 k_2 、 k_3 为常数项。按行列式的定义, 将上述方程组的系数排列成下面的形式则成行列式:

$$\begin{vmatrix} a_1 & b_1 & c_1 \\ a_2 & b_2 & c_2 \\ a_3 & b_3 & c_3 \end{vmatrix} \text{ 或 } \begin{vmatrix} a_1 & b_1 & k_1 \\ a_2 & b_2 & k_2 \\ a_3 & b_3 & k_3 \end{vmatrix} \text{ 等行列式的行数 and 列数应当相等,}$$

行数或列数称行列式的阶, 上面的行列式为三阶行列式, 它的值规定为:

$$\Delta = \begin{vmatrix} a_1 & b_1 & c_1 \\ a_2 & b_2 & c_2 \\ a_3 & b_3 & c_3 \end{vmatrix} = a_1b_2c_3 + b_1c_2a_3 + c_1a_2b_3 - (a_3b_2c_1 + a_2b_1c_3 +$$

$a_1b_3c_2)$ 将 x 的系数去掉, 用常数项来替代就有 Δ_x :

$$\Delta_x = \begin{vmatrix} k_1 & b_1 & c_1 \\ k_2 & b_2 & c_2 \\ k_3 & b_3 & c_3 \end{vmatrix} = k_1b_2c_3 + b_1c_2k_3 + c_1k_2b_3 - (k_3b_2c_1 + k_2b_1c_3 +$$

$k_1b_3c_2)$ 同样去掉 y 和 z 的系数, 用常数项来替代, 可以同求出 Δ_y , Δ_z 的值。

然后, 用克拉姆法则求出未知数。

$$x = \Delta_x / \Delta,$$

$$y = \Delta_y / \Delta,$$

$$z = \Delta_z / \Delta.$$

如用此法求上述三元一次方程组，方法如下：

$$\Delta = \begin{vmatrix} a_1 & b_1 & c_1 \\ a_2 & b_2 & c_2 \\ a_3 & b_3 & c_3 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 2 & 1 & -5 \\ 4 & -2 & 1 \\ 5 & -2 & 1 \end{vmatrix} = [2 \times (-2) \times 1] + [4 \times (-2) \times (-5)] + [5 \times 1 \times 1] - [5 \times (-2) \times (-5) + (4 \times 1 \times 1) + 2 \times (-2) \times 1] = (-4) + (40) + (5) - [50 + 4 - 4] = -9。$$

$$\Delta_x = \begin{vmatrix} k_1 & b_1 & c_1 \\ k_2 & b_2 & c_2 \\ k_3 & b_3 & c_3 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} -6 & 1 & -5 \\ 1 & -2 & 1 \\ 3 & -2 & 1 \end{vmatrix} = -18；$$

$$\Delta_y = \begin{vmatrix} a_1 & k_1 & c_1 \\ a_2 & k_2 & c_2 \\ a_3 & k_3 & c_3 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 2 & -6 & -5 \\ 4 & 1 & 1 \\ 5 & 3 & 1 \end{vmatrix} = -45；$$

$$\Delta_z = \begin{vmatrix} a_1 & b_1 & c_1 \\ a_2 & b_2 & c_2 \\ a_3 & b_3 & c_3 \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 2 & 1 & -6 \\ 4 & -2 & 1 \\ 5 & -2 & 3 \end{vmatrix} = -27。$$

用克拉姆法求出未知数：

$$x = \Delta_x / \Delta = -18 / -9 = 2；$$

$$y = \Delta_y / \Delta = -45 / -9 = 5；$$

$$z = \Delta_z / \Delta = -27 / -9 = 3。$$

但是，在行列式的阶很高时（未知数很多时），行列式的值（ Δ ）很难求出。故用克拉姆法求联立方程组的解也很难。

（二）矩阵

设前面三元一次方程组含有 x 、 y 、 z 三个未知数，一般式可表示如下：

$$a_1x + b_1y + c_1z = k_1；$$

$$a_2x + b_2y + c_2z = k_2；$$

$$a_3x + b_3y + c_3z = k_3。$$

将系数按顺序排列出来，如下：

$$\begin{bmatrix} a_1 & b_1 & c_1 \\ a_2 & b_2 & c_2 \\ a_3 & b_3 & c_3 \end{bmatrix} \text{ 或 } \begin{bmatrix} a_1 & b_1 & c_1 & k_1 \\ a_2 & b_2 & c_2 & k_2 \\ a_3 & b_3 & c_3 & k_3 \end{bmatrix}$$

我们把它看成一个整体的量，称之为矩阵，三行三列的矩阵称为 3×3 矩阵，三行四列矩阵称为 3×4 矩阵。如 $m \times n$ 矩阵包括有 m 个行， n 个列，如：

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ a_{m1} & a_{m2} & \cdots & a_{mn} \end{bmatrix} m \times n$$

当有包括几个未知数 $X_1, X_2 \cdots X_n$ 的线性方程组时，如用矩阵的形式可以把方程的系数排出，则称这个矩阵为系数矩阵，如：

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ a_{n1} & a_{n2} & \cdots & a_{nn} \end{bmatrix} n \times n$$

因为上述矩阵的行数等于列数，这样的矩阵称为方阵。

如果，把常数再加上，则称为增广矩阵。

$$\begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1n} & k_1 \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2n} & k_2 \\ \vdots & \vdots & & \vdots & \vdots \\ a_{m1} & a_{m2} & \cdots & a_{mn} & k_n \end{bmatrix} n \times (n+1)$$

1. 矩阵的性质和运算

(1) 矩阵相等：两个同阶矩阵，如果对应元素相等，则称矩阵 A 与 B 相等，记为 $A=B$ 。

如：

$$A = \begin{bmatrix} a & b & c \\ x & y & z \\ 1 & 2 & 3 \end{bmatrix} \quad B = \begin{bmatrix} a & b & c \\ x & y & z \\ 1 & 2 & 3 \end{bmatrix}$$