

刘 来 福
毛 盛 贤
黄 远 樟

编 著

作物数量遗传

W_r

B

O

A

ZUO WU

SHU LIANG

YI CHUAN

农业出版社

作物数量遗传

刘来福 毛盛贤 黄远樟 编著

农业出版社

内 容 简 介

本书介绍了数量遗传学的一些基本原理和研究方法以及在作物育种中的一些应用。主要内容有：不同情况下的遗传平衡，影响群体平衡的诸因素，数量性状遗传的遗传基础、研究方法及其在作物育种中的应用。本书的特点是为使读者更好地理解有关数量遗传学的内容和方法，适当地介绍了一些有关的数学知识，另外为便于对书中所介绍的方法的应用，还向读者提供了电子计算机所用的计算程序。

本书可作为从事作物育种工作人员和高等农业院校有关专业师生学习数量遗传学的参考。

作物数量遗传

刘来福 毛盛贤 黄远枏 编著

农业出版社出版（北京朝内大街130号）

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092毫米32开本 14.25印张 295千字

1984年5月第1版 1984年5月北京第1次印刷

印数 1—7,500册

统一书号 16144·2639 定价 2.20元

前 言

(一)

数量遗传学是遗传学的一个分支学科。它是根据遗传学的基本原理，利用数学，特别是利用统计数学的方法来研究生物遗传变异规律的科学。数量遗传学的主要内容：一是研究群体内基因的遗传和变异规律，即所谓的群体遗传学；一是研究数量性状的遗传和变异规律，即所谓的生统遗传学。

关于群体遗传学。达尔文早已认识到，生物的细微变异是进化的原材料，可供自然选择用。但当时人们担心新发生的变异在群体中居极少数。由于随机交配在群体中会逐渐减弱直至消失。直到1908年有人根据遗传学的基本原理提出遗传平衡法则，才证明了所发生的变异可以在群体中维持下去，通过自然选择而作为进化的原始材料。遗传平衡法则的提出，奠定了群体遗传学的基础。以后人们又从群体的角度，对自然进化的各因素（选择、突变、迁移和遗传漂变）进行了深入的研究，从而大大加深了我们对进化过程的认识。由于育种实际上是生物在人工选择下的进化，所以群体遗传学的一些原理，必然成为育种实践的理论基础。

动、植物重要的经济性状——如作物籽粒产量、乳牛产奶量和家禽产卵量以及这些性状的品质等——大多属于数量

性状。动、植物育种主要是对这些性状在人工选择的情况下朝着有利于人类方向的改良。为了加速动、植物育种工作的进展，对数量性状遗传规律的研究必然是不可缺少的。所以生统遗传学是育种学的重要理论基础。

由此可知，数量遗传学是在为研究生物进化和育种实践需要的基础上发生、发展起来的。无疑，这两方面的需要今后仍然是数量遗传学发展的强大动力。

(二)

本书的目的是试图结合作物育种实际，介绍数量遗传学的一些基本原理和研究数量遗传学的一些基本方法。全书可分两大部分：第一至第四章主要是群体遗传学部分。这一部分介绍了不同情况下的遗传平衡和影响遗传平衡的主要因素。第五至第七章主要是生统遗传学部分。这一部分介绍了数量遗传的基本原理，数量性状的某些数学模型，研究方法和在作物育种中的应用。

学习数量遗传学应有普通遗传学和统计学的基础。考虑到一些从事遗传和植物育种工作的同志对统计学不够熟悉的实际情况，我们在书中写了这方面的一些有关内容。例如：第一章的群体遗传学的概率基础，主要是为以后更好地理解群体遗传中的内容服务的。第六章中的随机变量的数字特征一节介绍了统计学中的期望值、方差和协方差的概念和估算方法，是为学习生统遗传学所必要的数学准备。书末的两个附录（最小二乘法；线性模型及统计分析）是为了更进一步地理解生统遗传学中所用的有关方差分析和最小二乘法的一

些内容。如计算方差的期望值（理论组成）和估算配合力的效应值的原理等。对书中内容较难、数学知识较深的内容，我们特用（*）标出，一时感到困难的可以跳过去也不影响全书内容的连贯性。但是，由于数学是研究数量遗传学的主要工具之一，因此我们并不主张读者在读本书时过分地回避有关数学知识的内容。

正如书中所介绍的，对于数量性状遗传规律的分析往往要对大量的观测数据进行较为复杂的统计分析。为了使更多的育种工作者能够利用书中所介绍的方法对作物数量性状的遗传规律进行深入的探讨，为了使大家从繁重的数字计算中解放出来，以进一步提高科学研究水平。我们特将本书中所介绍的绝大部分方法编制成了几套计算程序附在本书的最后。程序是用BASIC语言编写，并在国产DJS—130机上试算成功的。原则上它可适用于能够使用BASIC语言的一切计算机。每个程序都附有必要的使用说明，以利读者使用。

（三）

本书是在《遗传》杂志1979年第三期至1980年第二期所刊载的“作物数量遗传讲座”的基础上改写成的。讲座刊出后，不少读者很关心这个讲座，提出了不少的宝贵意见。借此机会表示我们衷心的感谢。

本书第一章到第五章由毛盛贤执笔；第六章和附录Ⅰ、Ⅱ由刘来福执笔；第七章是由原讲座的内容扩充修改而成的，除用双列法及N.C.D设计估算遗传参数部分由黄远樟执笔外其余部分由刘来福执笔；附录Ⅲ中的程序除模型尺度检验

及遗传相关和选择指数的程序是由刘来福编写外其余程序全部由黄远樟编写。程序使用说明部分由黄远樟和刘来福执笔；最后由黄远樟整理了全书的文稿。

计算程序试算过程中，北京师范大学数学系计算机组给予了大力协助，特此致谢。

我们在这方面的学习只是个开始。但是，出于为“四化”添砖加瓦的愿望，我们不顾学识的浅薄和经验的缺乏，编写了这本书，贡献给读者。限于编者的水平，书中一定有不少的缺点、错误，希望读者批评指正。

1982年3月

目 录

第一章 群体遗传学的概率基础	(1)
一、随机事件及其关系.....	(1)
二、概率的定义.....	(8)
三、基因频率和基因型频率.....	(5)
四、概率的基本定理.....	(6)
(一) 加法定理.....	(6)
(二) 乘法定理.....	(7)
1. 一般概率乘法定理.....	(8)
2. 独立事件的概率乘法定理.....	(10)
(三) 全概率公式.....	(11)
(四) 概率基本定理在遗传上的综合应用.....	(12)
五、n次独立试验概型的概率.....	(15)
第二章 随机交配群体的遗传平衡	(18)
一、哈迪-温巴遗传平衡法则.....	(18)
二、遗传平衡群体的若干性质.....	(22)
第三章 近亲交配群体的遗传平衡	(25)
一、自交的效果.....	(25)
二、自交在遗传育种上的作用.....	(33)
第四章 影响群体平衡的因素	(35)

一、选择	(35)
(一) 不利于隐性基因的部分选择	(36)
1. 两连续世代的基因频率间的关系	(37)
2. 基因频率的变化	(37)
3. a 基因频率减少至某一特定值所需的代数	(37)
(二) 不利于隐性基因的完全选择	(39)
1. 选择后隐性基因a的频率	(39)
2. 基因频率的变化 (Δq)	(40)
3. a 基因频率减少至某一特定值所需世代数 n	(40)
(三) 有利于杂型合子的选择	(41)
二、突变	(43)
(一) 基因频率的变化 (Δq)	(44)
(二) 平衡时的基因频率	(45)
(三) a 基因频率达到某一特定值所需代数 n	(45)
三、突变和选择的联合效应	(47)
四、迁移	(49)
五、遗传漂变	(51)
第五章 数量性状的遗传基础	(53)
一、多基因假说	(54)
二、多基因本质	(57)
第六章 数量性状遗传的研究方法	(63)
一、随机变量的数字特征——期望值、方差、协方差	
的概念及其估算	(63)
(一) 期望值	(64)
(二) 方差	(66)
(三) 期望值和方差的估算	(68)

(四) 协方差	(72)
二、数量性状的数学模型	(74)
(一) 表现型值与基因型值	(74)
(二) 基因型值的遗传分解	(75)
1. 加性效应	(76)
2. 显性效应	(78)
3. 上位性效应	(79)
(三) 表现型值的数学模型	(80)
三、数量性状的遗传分析	(80)
(一) 各世代平均数的遗传分析	(80)
1. 世代平均数的计算	(80)
(1) 一对基因时 (80) (2) 多对基因时 (83)	
2. 模型检验 (尺度检验)	(84)
(1) A、B、C 检验 (85) (2) 联合尺度检验 (88)	
(3) 尺度转换 (94)	
(二) 各世代方差的遗传组成	(95)
1. 不分离世代的方差	(95)
2. F_2 代的方差	(96)
3. 由 F_2 衍生的各世代方差分量	(97)
(1) F_3 家系的方差分量 (97) (2) F_4 家系的方差分	
量 (101) (3) 集团种植时杂种世代的方差分量 (106)	
(4) 回交世代的方差分量 (107)	
第七章 作物育种的数量遗传理论	(110)
一、遗传力	(110)
(一) 遗传力的概念	(110)
(二) 广义遗传力的估算原理及方法	(111)
1. 利用基因型一致的不分离世代作为环境方差以估算广义遗传	
力	(111)

2. 利用方差分析法估算遗传力	(115)
(三) 狭义遗传力的估算原理和方法	(120)
1. 利用两个回交一代和一个 F_2 的资料估算狭义遗传力	(120)
2. 利用亲子回归估算遗传力	(121)
3. 利用集团混种的两杂种群体 (如 F_2 和 F_4) 和不分离世代的资 料估算狭义遗传力	(124)
(四) 遗传力在育种中的一些应用	(125)
二、有关遗传参数的估算	(125)
(一) Hayman 的双列杂交法	(125)
1. 组间方差显著性检验	(125)
2. V_r 和 W_r 的估算	(128)
3. 检验假设的有效性	(132)
4. W_r 、 V_r 图	(137)
5. 方差分量的估算	(142)
6. 其它参数的估算	(146)
(二) 北卡罗林那设计	(149)
1. $N.C.D-I$	(149)
2. $N.C.D-II$	(156)
3. $N.C.D-III$	(158)
(三) 用最小二乘法估算遗传力	(163)
三、性状的相关及选择效果	(170)
(一) 用遗传力估算遗传进度	(171)
1. 遗传进度与选择差	(171)
2. 选择强度	(173)
3. 遗传进度的估算	(175)
(二) 遗传相关	(176)
1. 遗传相关及相关系数的分解	(176)
2. 相关遗传进度的估算	(180)

(三) 选择指数	(181)
1. 多性状的选择	(181)
2. 选择指数	(182)
3. 选择指数的遗传进度	(184)
(四) 通径分析	(185)
1. 通径系数	(186)
2. 通径分析	(193)
3. 应用举例	(202)
四、配合力	(206)
(一) 配合力	(206)
(二) 配合力的数学模型	(208)
(三) 模型的抽样假定	(209)
(四) 配合力分析方法 I: 完全双列杂交(Griffing法)	(211)
1. 随机区组试验的统计分析	(212)
2. 配合力分析	(215)
3. 举例分析	(243)
(五) 配合力分析方法 II: 不完全双列杂交	(250)
1. 配合力的统计分析	(252)
2. 配合力效应及其相对效应的估算	(256)
3. 配合力基因型方差和遗传力的估算	(259)
(六) 配合力分析方法 III: 部分双列杂交	(262)
1. 轮回设计	(262)
2. “三角形”设计	(276)
3. “因子”设计	(281)
五、杂种优势	(285)
(一) 基因分散	(285)
(二) 显性度	(288)
(三) 杂种优势学说	(290)

1. 由单个基因差异决定的性状	(291)
2. 由多个基因差异决定的性状	(291)
六、基因型与环境	(294)
(一) 基因型值与环境的关系	(294)
(二) 基因型与环境关系的测定	(295)
附录 I 最小二乘法	(300)
一、基本原理	(300)
二、最小二乘法的矩阵形式	(308)
三、加权最小二乘法	(315)
附录 II 线性模型及方差分析	(318)
一、线性模型	(318)
(一) 单因素试验	(320)
(二) 两因素交叉分组试验	(321)
(三) 两因素系统分组试验	(324)
二、线性模型的方差分析	(326)
(一) 单因素试验固定模型的分析	(326)
1. 参数估计	(326)
2. 平方和的分解和方差的计算	(327)
3. 方差的期望值	(329)
4. 显著性检验	(332)
(二) 两因素交叉分组试验随机模型的分析	(333)
1. 参数估计	(334)
2. 平方和的分解和方差的计算	(334)
3. 方差的期望值	(336)
附录 III 数量遗传计算程序及程序使用说明	(341)
一、联合尺度检验和A、B、C检验	(341)
二、利用不分离世代及回交世代估算遗传力、遗传相	

关、遗传进度和选择指数	(346)
三、方差分析法估算遗传力、遗传相关、遗传进度和 选择指数	(357)
四、回归、相关法估算遗传力	(368)
五、不完全双列杂交法(格子方) 估算配合力	(370)
六、完全双列杂交法估算配合力	(380)
主要参考书	(442)

第一章 群体遗传学的概率基础

一、随机事件及其关系

某事物发生的一种情况或实验中得到的一种结果称为一个事件。在一定的条件下必然发生的事件称为必然事件，必然不发生的事件称为不可能事件。例如，在同型合子自交的条件下，其后代仍是同型合子，为一必然事件；在同样条件下，其后代是杂型合子，为不可能事件。这两类事件统称为确定事件。

在一定条件下可能发生也可能不发生的事件称为随机事件。例如在杂型合子(Aa)自交的条件下，在后代中随机抽取一个个体的基因型可能是 AA 、 Aa 或 aa ，这些可能结果就是随机事件。对随机事件进行个别观察时，得到什么样的结果似乎是莫测的，但作大量的观察时，一般说来，就可探索出其发生的规律性。例如同型合子的无芒小麦与同型合子的有芒小麦杂交，在杂种二代中，就一株小麦来说，可能是无芒的也可能是有芒的，看不出有芒或无芒是否会发生。但是，如果我们对这样的杂种二代的个体进行大量的调查，就会发现无芒和有芒小麦在群体中所占的比例分别约占 $\frac{1}{4}$ 和 $\frac{3}{4}$ 。一般来说，调查的个体数愈多，无芒和有芒小麦所占的比例就愈接近这两个数。也就是说，随机事件的发生是有规律的。

概率论就是研究随机事件发生规律性的一种方法。

下面讲讲随机事件间的一些关系。有些随机事件往往是由若干个事件按某种关系合成的事件。

例如，根据遗传学实验，小麦的芒性是由一对等位基因（例如A-a）控制的，且A对a呈完全显性，因此AA和Aa为无芒，aa为有芒。如果把出现“无芒小麦”这个事件记为C，出现基因型AA和Aa分别记为事件A和事件B，那么事件C就可由事件A与事件B合并得到。也就是说，事件C表示“事件A与事件B中至少有一个发生”的事件，记作 $C = (A + B)$ ，其中C叫做事件A与B的事件和。事件和本身为一事件。

又如，在同时考虑小麦芒性（出现无芒小麦植株为事件C）和小麦粒色（出现红粒植株为事件D）时，若出现一株小麦是无芒、红粒的情况称为事件E，则事件E表示“事件C与事件D同时发生”的事件，一般也称为事件E是事件C与事件D的积，记作 $E = (C \cdot D)$ 。

对于两个事件，在一次试验里不可能同时出现，即它们的积 $A \cdot B$ 为不可能事件时，则称这两个事件为互斥事件。在讲事件和的例子中，事件A和B为两互斥事件，因为在一次试验里，一株小麦的基因型不可能既是AA又是Aa。互斥事件也可以多于两个。例如掷一个骰子，设出现一点为事件 E_1 ，出现两点为事件 E_2 ，……出现六点为事件 E_6 。在一次试验里，这些事件不可能同时出现两个，即这些事件是两两互斥的，而 E_1 、 E_2 、…… E_6 称为一个互斥的事件组。

如果两个事件的和是必然事件，而它们的积是不可能事件，即在一次试验里这两个事件必然出现一个，也只能出现

一个时，称这两个事件为对立事件。例如，在同型合子的无芒小麦和有芒小麦的杂交二代群体里，无芒小麦（称事件C）和有芒小麦（称为事件 $\bar{C}$ ）这两个事件就是互为对立事件。因为在这样的群体里，随机抽取一株小麦，不是无芒就是有芒，但不能既是无芒又是有芒。

二、概率的定义

在有 n 个有限的互斥事件和它们发生的可能性是相等的条件下，如果某一个事件A相当于前述 n 个事件中的 n_A 个事件，那么事件A发生的概率就是这些事件发生的频率值，即

$$p(A) = \frac{n_A}{n}$$

这就是概率的古典定义，所以又把这种概率称为古典概率。

现用例子加以说明。我们扔一个骰子，有6种可能结果，即6个有点子的面都可以出现。这6种结果（事件）是互斥的，因为一次试验只能出现其中的一个面。如果骰子的重心不偏，那么6种事件出现的可能性是相等的。现在如果我们要求扔出是奇数点子的概率，由于6种可能事件中有3种属于奇数点，所以根据古典概率的定义，出现奇数点的概率为 $\frac{3}{6} = \frac{1}{2}$ ，同理出5点和大于2点的概率分别为 $\frac{1}{6}$ 和 $\frac{2}{3}$ 。

在遗传学上，若基因A、B不连锁，则双因子杂型合子AaBb与双隐性同型合子杂交产生的四种后代AaBb、Aabb、aaBb和aabb也满足古典概率的条件（这四种后代是互斥的，发生的可能性是相等的）。所以在基因A对a和B对b呈显性