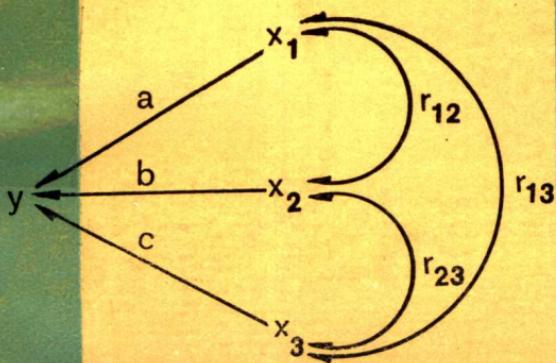


作物遺傳參數統計法

蘭巨生



河
人
民
出
版
社

作物遗传参数统计法

兰 巨 生

河北人民出版社

一九八二年·石家庄

作物遗传参数统计法

兰巨生

河北人民出版社出版（石家庄市北马路19号）

河北新华印刷一厂印刷 河北省新华书店发行

787×1092毫米 1/32 8 印张 163,000字 印数：1—3,240 1982年11月第1版
1982年11月第1次印刷 统一书号：16086·368 定价：0.68元

前　　言

近年来，许多育种工作者根据统计遗传学的原理，提出了各种遗传设计方法和统计模型，用来研究农作物数量性状在不同条件下遗传和变异的规律，以便在实践中正确设计育种规划，选择育种方法，预测选择进展，提高工作效率。

本书广泛收集有关遗传设计方法和统计模型，并结合实际，举出例题，进行演算，简明扼要地向读者介绍了这方面的知识。只要具有高中数学水平，通过实际计算，就能够初步了解模型原理，掌握统计程序，在育种工作中逐步运用。

由于理论水平所限，书中缺点、错误在所难免，衷心希望提出宝贵意见。

兰巨生

1982年3月

目 录

| | | |
|-----|------------------|---------|
| 第一章 | 集合和概率..... | (1) |
| 第二章 | 随机变量和期望值..... | (14) |
| 第三章 | 方差分析和线性模型..... | (29) |
| 第四章 | 矩阵代数基础..... | (59) |
| 第五章 | 相关与通径分析..... | (69) |
| 第六章 | 统计遗传学的基本概念..... | (89) |
| 第七章 | 北卡罗里设计..... | (132) |
| 第八章 | 全互交分析..... | (165) |
| 第九章 | 遗传相关和选择指数..... | (209) |
| 第十章 | 基因型与环境的相互作用..... | (225) |

第一章 集合和概率

一、集合的概念

全国统编教材高中数学中关于集合的概念是这样写的：把具有某种属性的一些对象看做一个整体便形成一个集合。

这就是说，集合是指一类事物，从性质上可识别。它是一类有定义的事物的概括。例如，你在学校读书时，全班的男同学是一个集合，全班的女同学也是一个集合。集合中每一个个体，或者说每一个对象是这个集合中的元素。

你如果把全班同学看做一个集合，即它由另外若干个集合所构成，那么，这样的集合称为全集，男同学的集合和女同学的集合则是这个全集的子集。

你现在已参加了作物育种工作，例如在亲本圃里种着各种小麦品种，有的是抗条锈的，有的是抗叶锈的，有的什么也不抗，还有的则是兼抗条锈和叶锈的。用图表示，则如图 1。

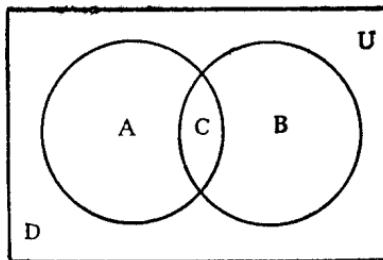


图 1

图中：A 表示抗条锈的品种；B 表示抗叶锈的品种；C 表示兼抗两种锈病的品种；D 表示不抗病的品种。

A、B、C、D都是子集，U 则是一个全集。

为了运算方便，需要引进一些符号。

我们常用大写拉丁字母表示集合，用小写的拉丁字母表示元素，有时用具体的数字表示元素。如果 a 和 b 是集合 A 的元素，就说 a 和 b 属于集合 A，记为

$$a \in A \text{ 和 } b \in A$$

设有 A 和 B 两个集合，如果集合 B 中的任一元素都是集合 A 的元素，那么集合 B 就称为集合 A 的子集，记为

$$\begin{array}{ll} B \subset A & \text{或} \\ (B \text{ 包含于 } A) & (A \text{ 包含 } B) \end{array}$$

例如

$$A = \{1, 3, 5, 7, 9\}$$

$$B = \{3, 5\}$$

即

B 是 A 的子集。

由集合 A 和集合 B 的共同元素构成的集合，称为 A 和 B

的交集，即交集中的所有元素同时属于 A 和 B 。 A 和 B 的交集记为 $A \cap B$ ，用图表示则为图 2：

设

$$A = \{8, 7, 6, 2, 5\}$$

$$B = \{5, 2, 6, 9, 10\}$$

则

$$A \cap B = \{5, 2, 6\}$$

由属于 A 和属于 B 的一切元素所组成的集合，称为 A 与 B 的并集。记为

$$A \cup B$$

例如

$$A = \{1, 2, 3, 4\}$$

$$B = \{5, 6, 7\}$$

$$A \cup B = \{1, 2, 3, 4, 5, 6, 7\}$$

另外，不含任何元素的集合，称为空集合，记为 \emptyset 。设 A 是全集 U 中的某一个子集，现在另有一个子集，其中的元素，属于 U ，但不属于 A ，那么这个集合称为集合 A 的补集，记为 A' 。例如，在一个原始材料圃中，全集 $U = \{\text{抗叶锈者, 抗条锈者, 抗秆锈者, 抗白粉病者}\}$ ，假如 $A = \{\text{抗叶锈者, 抗条锈者, 抗秆锈者}\}$ ，那么 $A' = \{\text{抗白粉病者}\}$ 。

二、样本空间和事件

当我们分析研究结果时，会发现各种原始数据有一个重

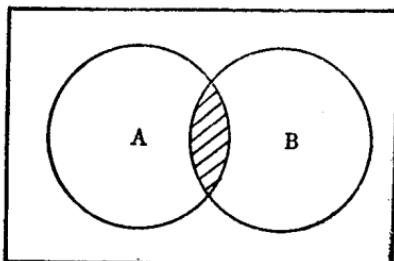


图 2

要的特性，即不确定性。就是说，在实验过程中常碰到机遇因素在起作用。例如在实验室或大田中为某一个小麦品种接种条中 19 号菌种，叶片上可能出现有 5 种结果：

$$S = \{0, 1, 2, 3, 4\} \quad (0, 1, 2, 3, 4 \text{ 分别表示发病等级})$$

一个随机试验产生的各种可能的结果，构成一个集合，这个集合称为这个随机试验的样本空间。文献中常把样本空间记为 S 。样本空间中的某一个元素，称为样点。例如 $S = \{0, 1, 2, 3, 4\}$ 中， $0, 1, 2, 3, 4$ 都是样本空间 S 的样点。

实验中，我们经常关心的不是某一个具体的样点，而是要查明这个小麦品种对条中 19 号菌种是抗的？耐的？或是感病的。假如我们把 0；定为专化抗性的级别，把 1、2 两级定为具有一般抗性的级别，3、4 则是感病的级别。这样， S 中的 5 个样点就构成 3 个子集：

$$S = \{\text{抗病}, \text{具一般抗性}, \text{感病}\}$$

以上 S 为全集，而把样本空间 S 的子集定义为事件。

三、概率简述

在一种比较稳定的条件下，重复做 n 次试验，假如事件 A 出现了 m 次， m 称为事件 A 在这种条件下出现的频数， m/n 则称为事件 A 发生的频率。如果经过一段长期重复试验，发现事件 A 发生的频率是相当稳定的，例如掷一个硬币出现正面或反面的频率为 $1/2$ 是相当稳定的，那么，我们就称这种稳定性的事件为随机事件。所谓随机事件就是说它的发生与客观上存在的机会密切相关。

随机事件 A 在大量试验中发生的频率稳定地在一个常

数 P 上下摆动，我们就把 P 称为随机事件 A 在这种试验条件下的概率，记为 $P(A)$

$$p(A) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{A}{n}$$

它的含义是，当实验的次数 n 越来越大，趋近于无穷大时（Lim 为 Limit 的缩写，意为极限），事件 A 发生的频率 A/n ，有一个稳定的摆动中心，它便是随机事件 A 的概率。

假设有一种矮秆小麦，在它的某一个染色体上携带着一个单主基因 r_3 ，控制着小麦的矮秆性状，那么，它的相对的等位基因 R_3 ，即是一个与高秆性状相联系的基因。现在以 r_3 矮秆小麦与 R_3 高秆小麦杂交， F_1 代基因型为 R_3r_3 。这样， F_1 代产生的配子，只可能有两种，即

$$S = \{R_3, r_3\}$$

设 R_3 为事件 A ， r_3 必为 A 的补集，记为

$$S = \{A, A'\}$$

A 事件出现 1 个配子，按机会来讲， A' 事件也会有一个配子，即 $A = 1, A' = 1$ 。那么，在 F_1 的千千万万个配子中，事件 A 出现 n 次， A' 也自然出现 n 次，事件 A 的概率

$$p(A) = \lim_{n+n \rightarrow \infty} \frac{n}{n+n} = \frac{1}{2}$$

一般情况下记为

$$p(R_3) = \frac{1}{1+1} = \frac{1}{2}$$

同样

$$p(r_3) = \frac{1}{1+1} = \frac{1}{2}$$

当 F_1 代杂种小麦进行自交时，就相当于父本产生的 R_3 与 r_3 配子以及母本产生的 R_3 , r_3 配子的随机交配：

| | R_3 | r_3 |
|-------|----------|----------|
| R_3 | R_3R_3 | R_3r_3 |
| r_3 | r_3R_3 | r_3r_3 |

由于等位基因 R_3 对 r_3 为显性，所以 R_3R_3 , R_3r_3 , r_3R_3 三种基因型的表现型是一样的，都是高秆的，只有 r_3r_3 基因型的小麦是矮秆的。那么，在许许多多 F_1 代植株进行自交时，矮秆后代出现的概率为

$$p(r_3r_3) = \frac{1}{1+3} = \frac{1}{4}$$

以上是我们根据已知条件做出的一种合乎逻辑的推理，这就是通常所说的事前概率。但是，在实验中我们对事前的条件往往一无所知，只能通过大量的实验来估计某一事件客观上存在的概率有多大。事实上，每次实验求得的只是某一事件发生的频率，我们只是通过频率近似地去估计某一事件的概率。

例如，现已查明在小麦群体中至少有三个矮秆基因控制着小麦的矮秆性状。今有高秆株与矮秆株所得的杂种一代小麦进行自交，在 F_2 代分离时，出现的高、矮秆小麦的比例因实

验次数不同，会有不同结果。

F_1 代自交在 F_2 代分离时高秆和矮秆小麦的比例

| 实验次数 | 高秆株数 | 矮秆株数 | 比例 |
|---------|------|------|--------|
| 三次实验总计 | 96 | 41 | 2.34:1 |
| 十次实验总计 | 285 | 90 | 3.16:1 |
| 二十次实验总计 | 578 | 192 | 3.01:1 |

可以看到，随着实验次数增加，高、矮秆小麦的比例接近一个常数，亦即矮秆小麦的频率稳定地在某个常数左右摆动。这种概率称为实验概率或者称为经验概率。

$$\text{三次实验 } p(\text{矮秆}) = \frac{41}{96 + 41} = 29\%$$

$$\text{十次实验 } p(\text{矮秆}) = \frac{90}{285 + 90} = 24\%$$

$$\text{二十次实验 } p(\text{矮秆}) = \frac{192}{578 + 192} = 24.96\% \approx 25\%$$

这样，我们确认纯合的矮秆基因型在 F_2 代群体中占 25%，当然，表现型为高秆的小麦应占 75%。由此推知，这一对杂交亲本的高、矮秆性状由一对主效等位基因所控制，而不是由两对或三对等位基因所控制的。

四、概率的加法和乘法

设 S 为样本空间， A 和 B 是 S 中的两个事件，或称为两个子集，如果 A 和 B 不相交，则 A 和 B 两个事件为互斥事件，如果相交，则不是互斥事件，如图 3 所示。

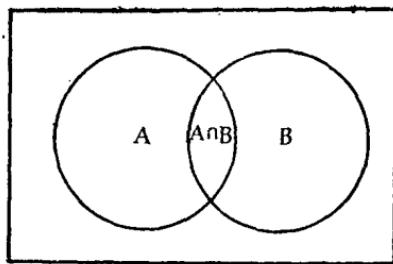


图 3

s 样本空间中，事件 A 与 B 相交，相交部分为 $A \cap B$ 。

现在求事件 A 和 B ，或子集 A 和 B 的并集的概率有多少。

所谓 A 和 B 的的并集，即 $A \cup B$ ，是指图 4 中有阴影的部分。

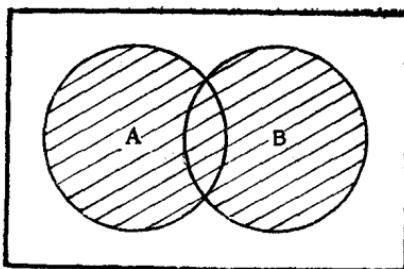


图 4

s 样本空间中 A 和 B 的并集

我们用 $P(A)$ 和 $P(B)$ 各自表示 A 和 B 的概率，欲求 A 和 B 并集的概率，应该等于 A 的概率加上 B 的概率。但是由于 A 和 B 相交，在 $P(A) + P(B)$ 中，相交的部分 $P(A \cap B)$ ，一共加上了两次，而不是一次，所以在总概率中减去一次相交部分的概率才行。这样， A 和 B 并集的概率应为

$$p(A \cup B) = p(A) + p(B) - p(A \cap B)$$

以上称为概率的加法法则。

由上图可以想到。若 A 与 B 互斥，即两个子集不相交，没有共同元素，那么

$$p(A \cup B) = p(A) + p(B)$$

这是因为在 S 样本空间中， $A \cap B$ 是一个空集合，即

$$p(A \cap B) = p(\emptyset) = 0$$

一般地，若 $A_1, A_2, A_3, \dots, A_n$ 为互斥事件，就有

$$\begin{aligned} p(A_1 \cup A_2 \cup A_3 \cup \dots \cup A_n) &= p(A_1) + p(A_2) + p(A_3) + \\ &\dots + p(A_n) \end{aligned}$$

例如，小麦有一对等位基因控制着抗或不抗干热风的性状，在杂种二代群体中 RR, Rr, rR, rr 四种基因型出现的概率各为 25%，试问在一次选择中，正好选到 Rr 或 rR 杂合基因型的概率有多少？

设 A 为一次选到 Rr 的事件， B 为一次选到 rR 的事件，在一次选择中，选 A 时，即不会选到 B ，反之亦然， A 和 B 为互斥事件。因此，所求的概率为

$$\begin{aligned} p(A \cup B) &= p(A) + p(B) \\ &= 25\% + 25\% = 50\% \end{aligned}$$

若 A 和 B 为互补事件，记为 A 和 A' ，则有

$$p(A') = 1 - p(A)$$

因为 A 和 A' 为互补事件，所以 $A \cup A' = S$ ，另外 A 和 A' 不能相交，所以

$$p(A) + p(A') = 1$$

$$p(A') = 1 - p(A)$$

例如，某一性状为一对等位基因所控制时，在完全显性的条件下，隐性纯合基因型出现的概率为 25%，那么其它三种基因型出现的概率为

$$p(A') = 1 - p(A) = 1 - 25\% = 75\%$$

现在举一个适当的例子来说明公式

$$p(A \cup B) = p(A) + p(B) - p(A \cap B)$$

一副扑克牌共 52 张(除大、小王)，黑桃、梅花等各 13 张。所以摸一张牌正好是黑桃的概率应为 $13/52$ ，而正好摸到老 K 的概率(不论黑牌或是红牌)应该是 $4/52$ 。试问如果摸一次牌，正好是黑桃或者是老 K 的概率有多少？

设 A 为摸到黑桃的事件， B 为摸到老 K 的事件。有这样一种可能，即摸到一张牌时它既是黑桃，又是老 K，即事件 A 与 B 是相交的。可以想到，这种可能性为 $1/52$ ，即

$$p(A \cap B) = 1/52$$

所以 $p(A \cup B) = \frac{4}{52} + \frac{13}{52} - \frac{1}{52} = \frac{16}{52}$

在样本空间 S 中，如果事件 A (A 子集)的发生不受事件 B 的发生的影响，则称 A 、 B 两个事件是独立的。

请注意独立事件与互斥事件是不同的。

若 A 与 B 为二事件， $A \cap B = \emptyset$ ，则称 A 与 B 为互斥事件，即一个事件发生时，另一个事件必不能发生。

若

$$A \cap B \neq \emptyset$$

而且

$$p(A \cap B) = p(A) \cdot p(B)$$

则称 A, B 两事件独立。这个公式表明的是概率的乘法法则。

例如，投掷一枚硬币，连续三次出现正面的概率是多少？

设三次投掷硬币，每次的事件依次为 A, B, C ，各次事件的概率 $p(A), p(B), p(C)$ 皆为 $1/2$ ，每个事件发生时，都与另两个事件无关，它们相互是独立的，因此

$$p(A \cap B \cap C) = p(A) \cdot p(B) \cdot p(C)$$

$$= \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$$

又例如，在一种二倍体农作物中，有一个品种是早熟、抗病和高秆的，现在与一个矮秆、晚熟和感病的品种进行杂交，想选出一个早熟、抗病、矮秆的类型。假设控制这三个性状的主效基因各有一个，而且位于三条不时的染色体上。这样，在减数分裂时，三个基因的分配是独立的，基因之间的相互结合是随机的。如以 E/e 表示早熟性的等位基因， R/r 表示抗病性的等位基因， H/h 表示高、矮秆等位基因，它们出现在父母本配子中的机会是相等的，一个配子中出现 E 或是 e ，出现 R 或是 r ，出现 H 或是 h 的概率都是 $1/2$ 。那

么, E (早熟) R (抗病) h (矮秆) 三个基因出现在同一个配子中的概率即为

$$p(E \cap R \cap h) = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$$

其它配子的概率也都是 $1/8$ 。这些配子的类型包括 ERH , ERh , ErH , erh , erH , eRh , eRH , 一共 8 种。父本有 8 种, 母本也有 8 种。父母本的配子进行随机交配时, 会出现 13 页的情况。

我们所要选择的基因型位于上表的二行二列的小方格内, 它在杂交第二代的群体中只占到 $\frac{1}{8} \times \frac{1}{8} = \frac{1}{64}$, 即

$$p(ERh \cap ERh) = \frac{1}{8} \times \frac{1}{8} = \frac{1}{64}$$

但是, 在 F_2 群体中, 当我们用肉眼选择时, 有一些杂合基因型与纯合基因型从表型上是无法分辨的。所以入选的材料, 可能包含有 $EErRhh$, $EeRRhh$, $EeRrhh$ 等杂合基因型。只有继续自交, 从分离群体中才能选出比较稳定的纯合基因型。