

面向 21 世纪 课程 教材
Textbook Series for 21st Century

应用数量遗传

翟虎渠 编著

中国农业出版社

面向 21 世纪课程教材
Textbook Series for 21st Century

应用数量遗传

翟虎渠 编著

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

应用数量遗传/翟虎渠编著. —北京: 中国农业出版社, 2001.9

面向 21 世纪课程教材

ISBN 7-109-07099-9

I. 应... II. 翟... III. 数量遗传学-高等学校-教材 IV. Q348

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2001) 第 053823 号

中国农业出版社出版
(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 沈镇昭

责任编辑 张兴瓚

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行
2001 年 12 月第 1 版 2001 年 12 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×960mm 1/16 印张: 17.75

字数: 318 千字

定价: 29.70 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

内 容 简 介

《应用数量遗传》是教育部“面向 21 世纪高等农林教育教学内容和课程体系改革计划”项目的成果。

该教材系统介绍了数量遗传学的基本知识,包括群体遗传、数量遗传、分子数量遗传(统计基因组学)的基本内容,可供大学研究生、本科生作为教材使用,也可以供作物遗传育种工作者参考。本书分为 11 章,第一至三章介绍了群体的遗传平衡及其影响因素以及变异的原理;第四至八章为数量遗传的基本理论和方法,包括加性-显性模型、尺度测验、基因互作、模型配合、连锁对遗传参数组分的影响、品种稳定性分析原理、遗传方差、常用遗传试验设计及其分析、性连锁分析、母性效应分析、配合力分析、杂种优势成因检测方法等。第九至十章系统介绍了数量遗传学的应用,包括遗传率、选择指数、遗传相关等方面的应用,以及应用中可能出现的问题,并且通过计算机模拟明确了遗传分析中各种前提因素对分析结果的影响情况,以便更好地应用遗传分析方法。第十一章主要论述分子标记方法,包括连锁图谱构建、单标记分析、区间作图、复合区间作图方法等,还简介 QTL 分析的混合分布统计分析方法,并对数量遗传概念作了一些拓展性介绍。

前 言

《应用数量遗传》是教育部“面向 21 世纪高等农林教育教学内容和课程体系改革计划”项目的成果。

生物本身的活体特性和环境的影响往往造成遗传学的的数据具有试验误差，研究中要透过误差的假象研究遗传的本质规律性，这就必须用到遗传学与统计学结合的学问——数量遗传学。数量遗传学研究的对象又往往是与人们生活密切相关的农艺性状。因此，掌握数量遗传原理对于遗传育种研究有重要的意义。数量遗传学在遗传育种学科体系中占有很重要的位置，作为一门学科具有丰富的内容，也具有广泛的应用面，进展也很快。现在，数量遗传学已经形成了许多分支学科，例如群体遗传学、数量遗传学、分子数量遗传学、统计基因组学等。数量遗传学的研究成果非常丰富，欲知该学科的全貌已属不易，而其应用的重要性又非常显著，故本教材从应用的角度，以现今的数量遗传发展情况为背景，简要介绍数量遗传的一些基本知识，旨在为有志研究和学习该学科的学生提供入门知识。由于编写时间所限，不足之处还望读者指正。

作 者

2001 年 4 月

目 录

前言

绪 论	1
第一章 群体的遗传组成	5
第一节 群体的基因频率和基因型频率	5
第二节 不同交配系统下基因和基因型频率的变化	6
第三节 平衡的建立和平衡群体的性质	14
第二章 影响遗传平衡的因素	18
第一节 迁移和突变	18
第二节 选择	20
第三节 有限总体和随机飘移	24
第三章 变异的原理	29
第一节 变异的类型	29
第二节 变异的原理	32
第三节 基因平衡与遗传结构	36
第四章 世代平均数与方差的组分	39
第一节 加性—显性遗传模型	39
第二节 尺度测检	49
第三节 非等位基因的互作	55
第四节 配合模型	59
第五节 连锁	62

第五章 基因型与环境的交互作用	69
第一节 基因型与环境交互作用的定义	69
第二节 互作的联合回归分析	77
第三节 品种的稳定性的分析	84
第六章 随机交配群体的遗传分析	89
第一节 定义和符号	89
第二节 平均数和方差	91
第三节 亲属间的协方差	96
第四节 非等位基因间的互作	98
第七章 遗传交配设计及参数估计	101
第一节 遗传交配设计	101
第二节 双亲本杂交设计	102
第三节 NC 设计	106
第四节 双列杂交设计	113
第五节 三重测交试验设计	130
第八章 杂种优势、母性效应及性连锁	143
第一节 杂种优势	143
第二节 杂种优势的成因及检验	144
第三节 母性效应	147
第四节 性连锁	151
第九章 数量遗传的育种应用	155
第一节 遗传率和选择响应	155
第二节 遗传相关和相关选择	162
第三节 配合力分析	164
第四节 选择指数	165
第五节 育种潜力预测	169
第六节 影响选择响应的因素	176

第十章 数量遗传研究中的几点问题及计算机模拟	178
第一节 X^2 的正确应用	178
第二节 协方差对估计遗传参数的影响	179
第三节 连锁对于估计遗传参数的影响	184
第四节 不同交配设计估计遗传参数的可靠性	191
第五节 不同试验样本容量下几种交配设计估计遗传参数的 可靠性	198
第六节 遗传率、显性比对连续选择效果的影响	205
第十一章 QTL 的分子标记遗传分析	213
第一节 数量性状遗传研究	213
第二节 标记位点在染色体上的定位	224
第三节 单个遗传标记的 QTL 遗传分析	234
第四节 多标记资料的 QTL 遗传分析	250
第五节 QTL 分析的其他方法	271
主要参考文献	275

绪 论

一、数量遗传学的定义

数量遗传学又称为遗传统计学或统计遗传学。概念上，数量遗传学应该有狭义和广义之分。狭义地看，数量遗传学是研究数量性状遗传变异规律的一门学问；广义地看，数量遗传学的概念应该是指从量的角度研究遗传变异规律的一门学问。广义的数量遗传学应该包括以下几个分支：

其一是经典的数量遗传学，它是建立在多基因假说基础上，讨论微效多基因的遗传方差和世代平均数以及遗传率等遗传参数的估计方法，并应用这些方法为生物的改良服务。经典的数量遗传学的研究对象是数量性状。那么什么是数量性状呢？过去认为，数量性状是由微效多基因控制的、分离世代呈连续性正态分布的性状，例如产量、品质等。随着遗传学的发展，对于数量性状的认识有所变化，现在认为数量性状不一定是由多基因控制，其分离世代也不一定是正态分布，因此数量性状的概念也应该有所变化，目前认为，数量性状应该是指以定量指标进行观察和记录的生物体表现（性状），因此数量遗传学适应概念的变化，形成了现代数量遗传学。

其二是群体遗传学，它主要以质量性状为研究对象，群体的基因和基因型频率（或遗传构成）及其在世代间的变化、基因型的适应性以及物种进化等。

其三是统计基因组学，它主要研究质量性状基因（包括标记位点）在染色体上的位置。

其四是现代数量遗传学，它主要研究数量性状的基因，包括基因效应及其在染色体上的位置等。现代数量遗传学又应该包括两个分支（或流派）：一个是分子数量遗传学，它主要使用分子标记的方法研究基因在染色体上的位置和基因效应、数量性状的标记辅助选择方法等；另一个是生统数量遗传学，它主要使用统计学方法而不使用分子标记手段研究基因的效应等，它的研究内容是对传统的数量遗传学分析方法的更新和改进。

实际上，广义的数量遗传学的各个分支彼此交叉难以严格区分，所以在各

个分支的专著中往往其内容有重叠、补充或相互印证,但每一个分支都有其深刻的理论探讨结果,侧重点不同。

二、数量性状遗传的发展简史

科学的遗传研究开始于 1900 年孟德尔遗传的再发现,在此之前,数量性状的遗传学研究实际上已经开始,生物研究者做了许多重要的工作,例如发明了生物的杂交技术、发现了花粉等。古代的探索者已经开始了性状的选择工作,只是没有确切的理论指导。达尔文的进化论强调了物种的变异性,提出了自然选择和进化等概念。F. Galton (1889) 的《自然遗传》一书研究了亲子间身高的相似性,这是数量性状研究中比较有意义的开端,事实上数量性状在世代间的相似性本身就是与数量遗传学中的遗传率相近的概念。后来, Galton 的学生 K. Pearson 继续用统计方法研究遗传学问题,创办了至今仍很有影响的刊物 *Biometrika*, 为生物数学和统计学的研究作出了重要贡献。

20 世纪初,关于数量性状的研究曾经出现了一个重要的争论。当时以 Batson 为首的一个学派认为非连续性变异是进化的重要因素,连续性变异不能遗传;而以 K. Pearson 为首的学派认为连续性变异是进化的重要因素,但孟德尔遗传规则不适用于连续性变异。存在争论表明人们对于数量性状遗传的认识还是很肤浅。纯系学说和多基因学说的发现结束了这场争论。1909 年 H. Johannsen 提出了纯系学说,他在菜豆试验中,发现混杂群体中的选择是有效的,由此提出变异可分为遗传的变异和非遗传的变异,纯系间的变异是遗传的,而纯系内的变异是不遗传的,为环境误差。进一步,小麦粒色 (Nilson-ehle, 1909)、烟草花冠长度 (East, 1915) 等遗传试验证明数量性状受多基因控制,多基因间在效应上是相似的、彼此独立遗传,后来有证实多基因也是存在于染色体上,它为经典数量遗传学的发展奠定了理论基础。与多基因的发现同时, Hardy 和 Weiberg (1908) 研究群体的基因型频率发现了随机交配群体的遗传平衡定律,为群体遗传学的发展提供了基础,依此人们进一步研究群体的遗传演变、进化和适应。

在数量遗传的发展过程中,统计学家 Fisher (1918) 的工作占有非常重要的地位,他提出了表型方差可以分解为遗传方差(包括加性方差、显性方差、上位性方差)和环境方差的经典数量遗传学思路,为变异的遗传学解析提供了基础。与 Fisher 同时或少晚一些时候, Haldane (1921) 提出了选择的数学理论, Lush 提出了遗传率的概念。这些工作奠定了经典数量遗传学。

20 世纪四五十年代已经有了一些总结作者及其前人研究成果的专著,例如 Mather (1949) 的《生物遗传学导论》、Kempthorne (1957) 的《遗传统计

学》、李景均（1948）的《群体遗传学》、Lush（1945）的《动物育种设计》、Falconer 的《数量遗传学导论》等。这些著作至今仍然是数量遗传学的经典著作，为有志研究数量遗传学问题者所必须阅读的。20 世纪 70 年代以前，还出现了许多遗传试验设计及其分析方法，例如 NC 设计、三重测交设计、基因型与环境互作的设计与分析、双列杂交与配合力分析等。

20 世纪 70 年代，经典数量遗传方法基本上被遗传和育种工作者熟悉，并得到了广泛的应用。此时，人们对数量性状基因的认识已有所深化，研究表明数量性状不仅是一种多基因遗传模式，还存在主基因模式和主基因加多基因模式。研究的重点不再仅是多基因，而是开始深化主基因与剩余变异混合的遗传模式（或者称为主基因 + 多基因模式）研究。首先在一些动物的遗传研究中开始研究主基因 + 多基因遗传现象，Elston（1971）等首先提出“一个主基因 + 多基因”的遗传模式。Morton 等（1974）进一步发展了主基因—多基因混合遗传模型。此后还有许多学者在动物遗传育种中研究了主基因 + 多基因问题。在植物的主基因和多基因问题上，我国学者莫惠栋（1993）、王健康（1995）等作了有益的探索，发展了一套比较适合植物遗传研究的主基因 + 多基因遗传分析方法。

主基因 + 多基因的遗传模式应该属于现代数量遗传学的研究内容，她与传统的数量遗传学的根本区别是将数量遗传的研究重点转向数量基因本身。在现代数量遗传学中令人感到惊叹的内容当属 QTL（数量性状基因位点）定位了。1980 年，遗传学者发现了分子标记 RFLP，此后又发现了多类分子标记。分子标记具有数量多、应用方便的特点。应用分子标记可以大大地提高构件连锁图谱的效率。1989 年，以分子标记为手段的标记区间的 QTL 区间作图方法的问世和应用，极大地推进了数量性状的研究，发现过去许多被认为是由多基因控制的性状其主基因变异所占的比重甚至可以达到 30% 以上，这使人们对于数量性状的眼界大为开阔。进入 20 世纪 90 年代，数量性状的复合区间作图、全区间作图以及标记辅助选择的理论和方法进一步得到了扩展和完善。以分子标记为手段的数量遗传学方法被称为分子数量遗传学。分子数量遗传学的最终研究目标是为 QTL 克隆和选择提供有效的方法学基础，这方面似乎仍有很大的发展前景。

伴随着遗传学的研究，数量遗传学家花了大量精力探索基因定位到染色体的办法，这方面形成了一个数量遗传学分支，称为统计基因组学。伴随着分子遗传学的进展，基因组的序列测定揭示了许多遗传信息，研究和归纳浩繁的遗传物质信息，正在形成基因组信息学，目前许多数量遗传学者又将研究目标投向生物信息学的研究中去。

三、数量遗传学在研究与应用上的意义

数量性状往往是重要的农艺性状，例如农作物产量、品质，人类的身高、体重，动物的生产速率，等等。研究数量性状的遗传变异规律，对于品种改良与利用具有十分重要的意义。

数量性状的遗传规律向来不如质量性状那样容易搞清楚。从遗传学史上也可以看出，当人们已经熟悉运用孟德尔规律的时候，学者们还在争论数量性状是否存在遗传的可能，而如今学者们进行质量性状的基因克隆并有许多质量性状基因被克隆的时候，数量性状基因克隆的报道确鲜见或没有。根源是数量性状的表现型易受环境的干扰，试验误差造成了研究 QTL 的困难。纵观过去遗传学在应用上的贡献，还是以数量性状的遗传研究成果的贡献最大，这无论从绿色革命、还是动物的改良，都可以找到有力佐证。因此，数量遗传性状的研究与应用的意义极大，而其研究还有待于后人进一步的创新和深化，才能使之更加有效和实用。本书也是以数量性状的研究方法为主介绍数量遗传学。

四、数量性状遗传的研究方法和内容

数量遗传的研究方法，往往是基于代数形式的理论推导，形成一个或一类分析方法，然后较普遍地应用在作物改良上。例如用基因型代数和基因型值代数的方法，依据归纳法可以得到群体的遗传变异的方差和世代平均数等重要参数的估计方法。当然，数量遗传方法依据统计分析的原理分析数量遗传问题是一个基本的数量遗传研究方法。另外，数量遗传学研究方法更应该依据遗传学机理，只有这样才能更好地解决数量遗传学问题。

数量性状的研究目标，提出以下几个方面内容：群体的遗传变异度、群体的遗传参数；性状的遗传率、遗传改进、遗传相关性；性状与环境的互作；QTL 的定位与克隆；QTL 基因型的鉴别与选择；QTL 的适应性等等。

第一章

群体的遗传组成

群体遗传学的研究的对象是遗传群体 (population)。群体是指具有共同特征的个体所组成的集合, 生物群体可能包含所有生物个体, 如人、动物、植物、微生物等的种群, 而对于群体遗传学中的群体, 其定义较狭窄, 往往指生物的一个种、一个包含变异的品种、一个品种群, 甚至某个体间杂交后的特定世代。群体遗传学的主要任务就是研究某一群体在某一世代中基因型的频率, 不同世代的基因和基因型的频率变化情况, 引起基因和基因型频率变化的条件和原因, 以及由此变化而产生的后果。群体遗传学不仅研究群体的遗传组成, 还要研究生物群体上下代之间基因的遗传及基因频率变化规律。这是从量的角度研究群体的遗传变异规律, 诸如研究群体的基因频率、基因型频率以及研究基因型频率受各种因素影响而随世代或年代变化和群体中基因型的适应性问题等。像这样一门科学, 人们通常称为群体遗传学。

本章和第二章简要介绍群体遗传学中的一些最基本的内容, 为进一步学习群体遗传学和数量遗传学提供基础。

第一节 群体的基因频率和基因型频率

群体的某一特定性状的遗传组成可以从两方面来考虑: 一方面是群体中基因的频率, 另一方面群体中各种基因型的频率。用频率可以说明群体的遗传组成。下面来剖析群体的遗传组成。

研究某一群体, 首先从最简单的情况开始, 假设某一位点上只有一对等位基因, 为 A 和 a , A 对 a 不一定为显性。假设该群体中由 N 个具二倍体特性遗传的个体组成, 也就是说群体的容量为 N , 因一对基因可能有 3 种基因型, 设 AA 基因型的个体数为 D , Aa 基因型的个体数为 H , aa 基因型的个体数为 R , 可以用下列符号来表示:

$$(AA, Aa, aa) \rightarrow (D, H, R)$$

把基因和基因型联系起来, 该群体中有 3 种基因型 AA , Aa , aa , 但只有 2

个等位基因 A 和 a, 而群体 N 个个体计有 2N 个基因, 其中 AA 基因型包含 2 个 A 基因, aa 基因型包含两个 a 基因, 杂合型 Aa 包含一个 A 基因、一个 a 基因, 那么 A 基因的频率 p 应该为:

$$p = \frac{(2 \times D + H)}{2N} = \frac{\left(D + \frac{1}{2}H\right)}{N}$$

a 基因的频率 q 应该为:

$$q = \frac{(H + 2R)}{2N} = \frac{\left(\frac{1}{2}H + R\right)}{N}$$

两个等位基因的频率之和为 1, 即:

$$p + q = \frac{\left(D + \frac{1}{2}H + \frac{1}{2}H + R\right)}{N} = 1$$

3 种基因型 AA, Aa, aa 的频率依次分别为:

$$p_{AA} = \frac{D}{N}, p_{Aa} = \frac{H}{N}, p_{aa} = \frac{R}{N}。$$

如果 A 对 a 为完全显性 (或完全隐性), 则该群体只有 2 种表现型, 显性基因型 A₋ 的频率为 (D + H) / N, 表现为 aa 的频率为 R / N。如果 A 对 a 为完全隐性, 则该群体也只有 2 种表现型, 显性基因型 AA 的频率为 D / N, 表现为 a₋ 的频率为 (H + R) / N。在其他情况下均有三种表现型。

第二节 不同交配系统下基因和基因型频率的变化

交配系统是指生物体通过有性世代产生后代的遗传方式, 它包括自交、回交、随机交配、同型交配等交配系统。不同的交配系统产生的后代具有其相应的遗传特征, 研究这种特征对于了解后代群体的遗传变化 (衍变)、制定育种方案、了解群体的系统进化和适应性变化等方面有重要意义。

一、自交 (交配系统)

自交或近交繁殖是栽培植物的一个主要交配系统。自花授粉植物在植物育种研究中占有很重要的地位, 重要的农作物如水稻、小麦等均属于自交繁殖的作物, 称为自花授粉作物, 它们的自然遗传交配系统属于自交交配系统。下面讨论自交交配系统的群体遗传衍变。

就一对等位基因 Aa 而论, 自交将产生 3 种基因型 AA, Aa 和 aa, 在群体

中所占的比例按 Mendel 遗传将分别为 $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{4}$ 和 $\frac{1}{4}$ 。因而, 其交配类型也只有 3 种, $AA \times AA$, $Aa \times Aa$, $aa \times aa$ 。当二倍纯合体 AA , aa 自交时, 其子代的基因型结构与亲代完全一样, 也同样是纯合体; 当杂合体 Aa 自交时, 其子代分离出下列比例基因型: $\frac{1}{4}AA$, $\frac{1}{2}Aa$, $\frac{1}{4}aa$ 。进一步自交时, AA 和 aa 为纯合体, 不再发生分离, 而 Aa 后代作与上述同样的分离。从图 1-1 可知, 因杂合体每

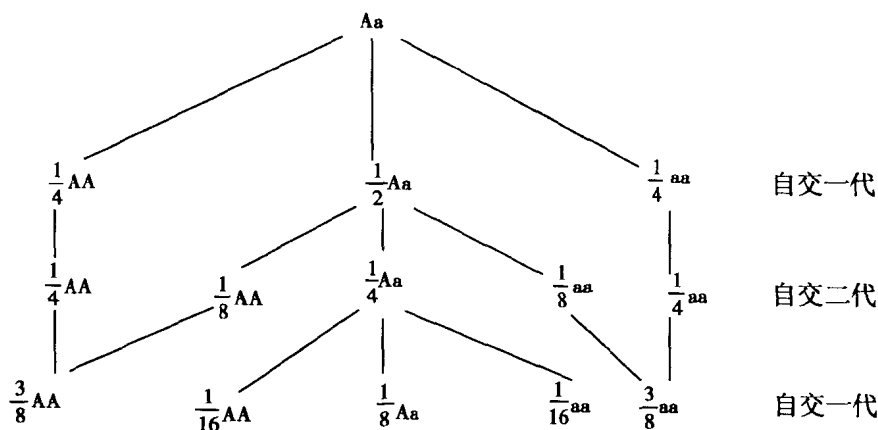


图 1-1 一对等位基因自交分离图

自交一代则减少一半, 按照从 $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, ……的基因型频率方式变化。现在假定杂合体在一个原始群体中的频率为 H_0 , 通过一代自交应为 $\frac{1}{2}H_0 = H_1$, 再通过一代自交应为 $\frac{1}{4}H_0 = \frac{1}{2}H_1 = H_2$ 。依此类推, 群体中的杂合体越来越少, 经过 n 代自交以后, 杂合体的频率为 $H_n = \left(\frac{1}{2}\right)^n H_0$, 即使原始群体中的杂合体频率为 1 (即全部为杂合体), 如通过 7 代自交, 其杂合体的频率为 $\left(\frac{1}{2}\right)^7 = \frac{1}{128}$, 小于 1%, 而纯合体在 99% 以上, 在自交系统中, 各种基因和基因型的频率如下表 1-1。

从表 1-1 的第 4 列可知, 随着自交世代的增加, 杂合体呈级数减少, 最终趋于零, 就说明了为什么在自交交配系统作物的自然存在的原始品种一般来说遗传型都是纯合的。从表 1-1 的最后一列可见, 自交系统中, 基因频率在每一

世代都是一样的 $p = q = 0.5$ ，世代的变化只改变基因型的频率而不改变基因的频率。对于一对等位基因的杂合体，自交 n 个世代以后，杂合体 Aa 的频率与纯合体 AA 和 aa 的频率分别可用下列公式的第一项和第二项表示： $\left(\frac{1}{2}\right)^n [1 + (2^n - 1)]$ 。

表 1-1 Aa 自交后各世代基因和基因型频率的变化

世代	代号	AA	Aa	Aa	杂合体频率	基因频率	
						A	a
0	H_0	1	1	0	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
1	H_1	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\left(\frac{1}{2}\right)^1$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
2	H_2	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{8}$	$\left(\frac{1}{2}\right)^2$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
3	H_3	$\frac{7}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{7}{16}$	$\left(\frac{1}{2}\right)^3$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
...	...				...	...	
n	H_n	$\frac{(2^n - 1)}{2^{n+1}}$	$\frac{1}{2^n}$	$\frac{(2^n - 1)}{2^{n+1}}$	$\left(\frac{1}{2}\right)^n$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$

在二倍体中，如一个位点上存在复等位基因，例如为 A_1 , A_2 , A_3 三个复等位基因，杂合体类型应为 A_1A_2 , A_1A_3 和 A_2A_3 ，纯合体类型为 A_1A_1 , A_2A_2 , A_3A_3 ，其遗传组成及自交后代的分离情况与一对等位基因的是完全相同的，即每自交一代，其杂合体频率减少一半。

现在来考虑多个位点，每个位点有一对等位基因的情况。例如，两对等位基因 A/a 和 B/b，其基因型可以分为 3 种类型。

类型 1：纯合型，即两对基因都是完全纯合的，如 AABB, AAbb, aaBB, aabb。

类型 2：部分杂合型，即一个位点是纯合的，另一个位点是杂合的，如 AABb, AaBB, Aabb, aaBb。

类型 3：纯杂合型，即两对基因完全杂合的基因型有一种：AaBb。应说明的是有两种情况需考虑，一种情况是两个位点独立分离，则仅为一种结构 AaBb；另一种情况是两个位点的有连锁关系，则染色体结构可分为两种 $\frac{AB}{ab}$ 和 $\frac{Ab}{aB}$ ，其分离比率与独立分离的情况不同，而且这两种情况的分离也有所不同。

现仅考虑独立分离的情况。

通过自交，两个位点独立遗传，获得的后代中，凡属第一种类型的，自交后各遗传型仍为纯合，不再发生分离；凡属第二类型的，因只有一个位点是杂合的，另一位是纯合的，所以只作一对杂合等位基因自交后代的分离，其结果参考前述一个位点的情况。如属第三种类型的个体，自交一代后，有 $\frac{1}{4}$ 个体的遗传型两对基因仍是杂合的（类型3）， $\frac{1}{4}$ 个体的遗传型的两对基因为完全纯合的（类型1），而 $\frac{2}{4}$ 的个体的遗传型的两对基因是一对为纯合，另一对为杂合（类型2）。如图 1-2，可以进一步看出 3 种类型的遗传比例，及其演进。

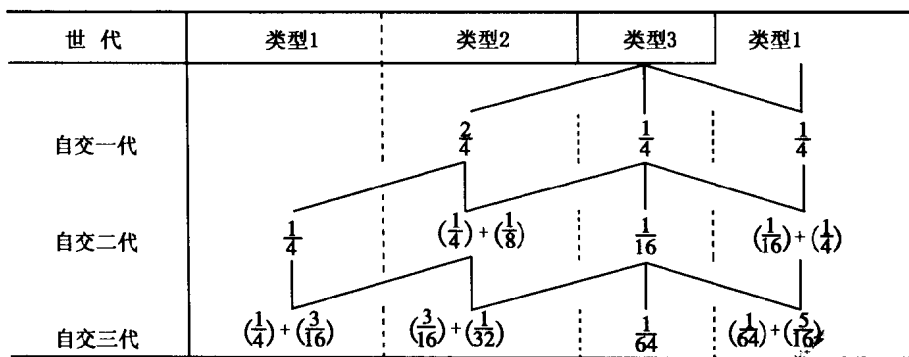


图 1-2 两独立位点的自交后代分离

3 个类型的基因型频率可以用下列公式的展开式表示：

$$\frac{1}{2^{2n}} [1 + (2^n - 1)]^2$$

式中包括 3 项，第 1 项为第三类型基因型的频率；第 2 项为第二类型基因型的频率；第 3 项为第一类基因型的频率。两对等位基因自交 3 代后完全杂合的频率为 $\frac{1}{64}$ ；一对纯合、一对杂合的基因型的频率为 $\frac{14}{64}$ ；两对都是纯合的基因型的频率为 $\frac{49}{64}$ 。

如果某个体为 m 对基因的杂合体， $AaBbCc\cdots$ ，经过自交后，后代可以出现多种基因型，包括完全杂合的， $m-1$ 个杂合位点， $m-2$ 个杂合位点， $\cdots$ ，1 个杂合位点，以及完全纯合的，计 $m+1$ 组类型的基因型，各组类型的频率可用下列公式相应的展开项来表示： $\frac{1}{2^{mn}} [1 + (2^n - 1)]^m$ 。如 m 对基因为完全杂合的频