

研究生教学用书

教育部学位管理与研究生教育司推荐

林木数量遗传学

Quantitative Genetics in Forestry

续九如

高等教育出版社

研究生教学用书 教育部学位管理与研究生教育司推荐

ISBN 7-04-018951-8



9 787040 189513 >

定价 13.70 元

研究生教学用书

教育部学位管理与研究生教育司推荐

林木数量遗传学

Quantitative Genetics in Forestry

续九如

高等教育出版社

内容提要

本书是在学习和借鉴作物数量遗传学、动物数量遗传学的基础上,结合林业的特点和需要,依据作者在美国专门学习的知识和回国后为北京林业大学研究生开设这门课程二十年的积累而写成的。它在讨论了林木多层次选择的特点和多点、多年试验的大型方差分析方法的基础上,着重介绍了林木数量性状的主要遗传参数重复力、遗传力、遗传相关、配合力和基因型与环境交互作用的基本概念、基本原理和估算方法。对于这些参数的应用和林木数量性状的选择方法以及相关的遗传设计也作了简要介绍。

本书可用作林业院校林学、园林、生物专业和农业院校果树专业研究生的教材,也可作为从事林业及相关行业的科技工作者、教师和大学生的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

林木数量遗传学 / 续九如. —北京:高等教育出版社, 2006.6

ISBN 7-04-018951-8

I. 林... II. 续... III. 树木学:数量遗传学—高等学校—教材 IV. S718.46

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 043146 号

策划编辑	林琳	责任编辑	田军	封面设计	李卫青
责任绘图	吴文信	版式设计	史新薇	责任校对	俞声佳
责任印制	陈伟光				

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010 - 58581118
社 址	北京市西城区德外大街 4 号	免费咨询	800 - 810 - 0598
邮政编码	100011	网 址	http://www.hep.edu.cn
总 机	010 - 58581000		http://www.hep.com.cn
		网上订购	http://www.landaco.com
经 销	蓝色畅想图书发行有限公司		http://www.landaco.com.cn
印 刷	北京宝旺印务有限公司	畅想教育	http://www.widedu.com
开 本	787 × 960 1/16	版 次	2006 年 6 月第 1 版
印 张	8	印 次	2006 年 6 月第 1 次印刷
字 数	130 000	定 价	13.70 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 18951-00

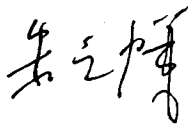
序

数量遗传学是遗传学的一门重要分支学科,它与动植物育种工作有着密不可分的直接联系,因为人类所关注的大多数动植物经济性状都属于数量性状。中国的数量遗传学起步较晚,主要是在 1979 年吴仲贤教授的《统计遗传学》出版之后才逐步发展起来的。比起农作物和动物来,林木的数量遗传学起步更晚,国内至今还没有一本专门用于林业的数量遗传学教材。这本《林木数量遗传学》的出版恰好填补了这一空白,相信它对于提高本学科研究生的教学质量,推动我国林木育种、经济林育种、果树育种、园林植物育种等事业的发展,都会起到重要的作用。

该教材是在北京林业大学开设这门课程 20 年的基础上,吸收了国内外众家之长,结合林木育种工作的特点和需要而编写的,它的最大特点是具有鲜明的林业特色:有关种源、林分、家系、单株、无性系等多层次选择及其相应遗传参数的估算,是其他数量遗传学教材中所未看到的;多点、多年的大型方差分析,也体现了林木多年生、育种周期长的特点。相信林木育种领域的研究生和科技人员使用这本教材时会感到比过去借用作物或动物数量遗传学教材更为方便。同时,该教材也融入了美籍华人孔繁浩教授有关期望均方的简便写法、不规则交配设计时配合力的估算方法等先进而简便的统计方法,因此先进性和实用性都较强。此外,该教材条理清晰、文字简练,也适于研究生和科研人员阅读参考。

为此,我认为《林木数量遗传学》是一本好教材,衷心希望这本书的出版有助于推动我国研究生教育和科研工作的发展。

中国工程院院士



2004 年 11 月 3 日

前 言

算起来,北京林业大学开设“数量遗传学”课程已经有二十多年的历史了。当年,遗传育种教研室主任、现任中国工程院院士的朱之悌教授对这门课就非常重视,他发起并组织了全国高等林业院校的数量遗传学培训班,先后请北京农业大学的师守堃教授,北京师范大学的刘来福教授为教师培训班讲授数量遗传学。从1983年起,我们正式为北京林业大学研究生和林学专业本科生开设了这门课。限于当时的师资水平,开始时我们曾先后聘请过北京大学的戴灼华教授、北京师范大学的毛盛贤教授、黄远樟教授和美国南伊利诺依大学的孔繁浩教授前来讲课。本人也曾专门去听过当时刚从英国学习回来的首都师范大学郭平仲教授为北京农业大学研究生开设的群体遗传学,后来又专门去美国南伊利诺依大学跟随孔繁浩教授学习一年。所以,开设这门课的历史,也是我们自己不断学习、不断吸取百家之长、不断消化吸收国内外该领域成就的历史。上述我们请来的专家,虽然都是从事数量遗传学教学和研究工作的,但有的是研究动物的,有的是研究农作物的。而林木,既不同于动物,也不同于农作物,无论是生物学特性还是遗传改良的途径,都有其自身的特点。吸收相关行业的先进思想和科学方法,结合林木本身的特点,闯出一条研究林木数量性状遗传理论和方法的新途径,是一项非常艰苦和庞大的工程,这也是我们“一剑磨二十年”,年年都需要自己的教材而一直拖延至今的原因。即便如此,我们也不敢妄言这本教材已经完全解决了数量遗传学基本原理与林业特点相结合的问题,只能说是部分解决,部分仍在探索之中。把多年的讲稿和论文整理出来,印成这本教材,一是为了解决研究生教学的急需,二是为了抛砖引玉、唤起国内同行们共同来填补这片空白的热情。既然有些内容尚在探索之中,难免会有错误和疏漏之处,欢迎读者批评指正。

本书写作过程中,承蒙本学科朱之悌院士,沈熙环、陈晓阳、张志毅、康向阳教授和李悦、李云、张金凤、李新国、宋婉副教授等多次提出宝贵修改意见,研究生李颖岳、李福荣、王红梅、胡伟娟、史良、沈一岚、张继冲、胡新燕等也在打印、校对、绘图等方面做了大量的工作,所以这本书也是集体智慧的结晶。为此,特向所有帮助过我的人致以诚挚的谢意。

作 者

2004年10月28日

郑 重 声 明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话：(010) 58581897/58581896/58581879

传 真：(010) 82086060

E - mail: dd@hep.com.cn

通信地址：北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

邮 编：100011

购书请拨打电话：(010) 58581118

目 录

第一章 绪论	1
第一节 数量遗传学的产生和发展	1
第二节 数量遗传学的研究内容和方法	3
第三节 林木数量遗传学的特点	4
第二章 数量性状的遗传基础和分析方法	6
第一节 数量性状的遗传基础	6
一、微效多基因假说	6
二、数量性状的数学模型	6
第二节 群体表型平均值及其分解	7
一、基因型平均效应	7
二、基因的平均效应	8
三、基因型值的分解	9
第三节 群体表型方差及其分解	10
一、加性方差	11
二、显性方差	11
三、表型方差	12
第四节 亲属间的遗传协方差	12
一、子代与一个亲本	12
二、半同胞间	13
三、子代与中亲值	14
四、全同胞间	15
第五节 数量性状的方差分析	16
一、方差分析的模型	16
二、期望均方(EMS)的写法	19
三、大型试验的方差分析	21
第三章 重复力	26
第一节 重复力的概念和性质	26
一、重复力的产生	26
二、重复力的生物学概念	27
第二节 重复力估算的原理和方法	28
一、组内相关系数	28
二、重复力的统计学概念	28
三、重复力的估算方法	29

第三节 重复力的用途	30
一、预估无性系选择的遗传增益	30
二、确定性状需要度量的次数	31
三、估计个体最大可能生产力	32
四、作为广义遗传力的上限估计值	32
第四章 遗传力	34
第一节 概念及原理	34
一、遗传力的概念	34
二、遗传力的性质	35
三、遗传力的估算原理	37
第二节 遗传力的估算方法	38
一、估算狭义遗传力的方法	38
二、估算广义遗传力的方法	41
第三节 遗传力的应用	51
第五章 遗传相关及通径系数	52
第一节 遗传相关	52
一、遗传相关的概念	52
二、遗传相关的估算方法	54
三、遗传相关在育种中的应用	61
第二节 通径系数	63
一、基本概念	63
二、通径系数的性质和特点	66
三、通径分析方法及其应用	67
第六章 选择的原理和方法	70
第一节 选择的基本原理	70
一、选择差与选择强度	70
二、选择反应	73
三、在相反方向选择中反应的重复性和不对称性	73
四、选择极限	73
五、选择理论与实践的矛盾	74
第二节 林木数量性状的选择方法	75
一、种源选择	75
二、林分选择	76
三、家系选择	76
四、单株选择	76
五、无性系选择	77
第七章 遗传设计及配合力估算	78
第一节 完全双列杂交设计	78

一、设计方法	78
二、统计分析方法	80
三、应用实例	84
第二节 不完全双列杂交	88
一、设计方法	88
二、统计分析方法	88
三、应用实例	89
第三节 部分双列杂交设计	92
第四节 不规则双列杂交	93
一、列出各交配组合及观测数据	93
二、按共同母本(或父本)计算两个父本(或母本)观测值的差值	94
三、计算亲本总效应值	94
四、计算亲本一般配合力效应值	95
第八章 基因型与环境的交互作用	96
第一节 交互作用的概念及其研究意义	96
一、交互作用的概念	96
二、研究交互作用的意义	97
第二节 互作方差的估计	99
一、多点试验的方差分析	99
二、多年试验的方差分析	100
三、多点多年试验的方差分析	100
第三节 品种稳定性分析	101
一、Finlay 和 Wilkinson 模型	101
二、Eberhart 和 Russell 模型	103
三、Perkins 和 Jinks 模型	105
四、Freeman 和 Perkins 模型	111
五、George C. C. Tai 模型	112
主要参考著作	118

第一章 绪 论

第一节 数量遗传学的产生和发展

数量遗传学是遗传学的一个重要分支,它是 20 世纪伴随着生物学的迅猛发展而逐步产生和发展起来的。它与细胞学、动植物分类学、生物统计学等相关学科有着密切的联系,尤其是与人类所从事的动植物遗传改良工作息息相关、密不可分;反过来,数量遗传学的产生和发展也使得动植物育种工作迅速发展并取得了丰硕的成果。

可以说,人类数千年的历史也是作物栽培技术不断发展的历史:美洲的文化是围绕栽培玉米而兴起的;巴比伦和埃及的文明是围绕着栽培小麦和大麦而发展的;古代中国的文化则是以栽培水稻和大豆为中心而达到辉煌的。

我国湖北地区新石器时代末期遗址中保存有阔卵形粳稻谷壳,说明人类对水稻品种的选育具有更为悠久的历史。公元前 4000 年古埃及的石刻就已记载了人们进行植物杂交授粉的情况。长期栽培农作物的实践既为农作物的不断改良提出了要求,也为这种改良提供了机会。不过,在孟德尔法则被重新发现之前的数千年里,植物育种工作一直停留在一种技术水平上,尚未找到一种能指导育种工作的理论。当时的育种工作者都相信“获得性遗传”,认为环境条件造成的变异都可以遗传给后代。

1694 年, Camerarius 证实了植物的有性行为;1719 年 Fairchild 首先进行了小麦的杂交;1778 年 Herbert 观察到不同属的植物可以杂交,同时耐寒亲本与不耐寒亲本交配所产生的 F_1 代表现出中间型性质;1801 年拉马克(Lamarck)发表了获得性遗传概念;1823 年 Knight 从豌豆的实验中发现雄性和雌性亲本对 F_1 代有相同影响,而 F_2 代有分离现象;1831 年 Brown 发现了细胞核;1848 年 Hofmeister 发现了染色体;1859 年达尔文的巨著《物种起源》问世。这些成就都为现代遗传学的诞生奠定了基础。1865 年孟德尔(G. J. Mendel)发表了著名论文《植物杂交试验》,标志着遗传学的诞生。但当时这篇论文并未受到应有的重视。

1900 年孟德尔理论被重新发现,从此遗传学才得到了迅速的发展。孟德尔的贡献不仅在于他发现了遗传规律,找到了遗传因子与表现型的

关系,而且在于他首次在生物学研究领域中使用统计学方法,为研究大量非确定性的生物现象引入了强有力的数学工具。在孟德尔理论的基础上,1902年 De Vries 提出了突变理论;Bateson 和 Punnett 在同年发现了香豌豆的连锁遗传;1909年丹麦遗传学家 W. L. Johannson 提出用基因(gene)一词代替孟德尔的遗传因子;1910年左右,美国遗传学家摩尔根(T. H. Morgan)提出了基因的连锁与互换规律,创立了以染色体遗传为核心的细胞遗传学。

数量遗传学是与细胞遗传学同步发展的。早在1889年,著名学者 Galton 发表了名著《自然遗传》,他在研究人类身高的亲子关系时发现了生物的“回归现象”——生物的遗传趋势总是下一代比上一代更接近于群体平均值。这种现象是生物种群稳定性的表现。1902年 Yule 首次提出了多因子假说,这一观点后来被1908年 Nilsson-Ehle 的著名的小麦籽粒颜色遗传实验所完善。1910年 East 和 Emerson 等人在小麦、玉米、长花烟草的实验中进一步证实了多因子假说。1909年 Johannsen 在对菜豆种子重量遗传规律的研究中,提出了纯系理论,他发现数量性状同时受遗传和非遗传因素的制约,基因型效应的不连续性可由环境效应加以修饰,从而使表型呈连续性变异。1918年 Fisher 发表了一篇重要论文《根据孟德尔假设的亲属间相关研究》,较为系统地论述了数量遗传学的研究对象和方法。1921年 Wright 发表了《亲子代间生物统计关系》一文,为数量遗传学的研究提供了理论基础。1925年 Fisher 出版了《研究工作者的统计方法》一书,为数量性状的研究创立了比较系统的方法。1930年以后,有关方差分析、试验设计以及小区技术等统计分析技术陆续得到应用,估计显性方差、遗传型方差、遗传力、配合力等等遗传参数的方法逐步得到完善。1949年 Mather 出版了《生物统计遗传学》;1955年 C. C. Li 出版了《群体遗传学》;1957年 Kempthorne 出版了《遗传统计学》;1960年 Falconer 出版了《数量遗传学导论》:这些著作不断综合和完善了有关数量性状的研究成果,使得数量遗传学的理论体系逐步得到完善,并在指导动植物的改良实践中发挥了重要作用。但是,这些著作之间也有差异:以 Mather 和 Jinks 为代表的学派着重研究亲本间杂种后代的遗传变异,从世代平均数的分析来检测遗传模型和基因效应;以 Falconer 为代表的学派则着重研究随机交配群体的遗传变异,从遗传方差的分析来检测遗传模型及各种基因效应的相对重要性,而不去估算基因效应值。比较起来,后者与动植物育种结合紧密,尤其在玉米杂种优势研究和利用方面卓有贡献。20世纪80年代后期,分子技术的发展提出了对 QTL 进行标记和辅助选择的新要求,于是数量遗传学也发展到了数量性状基因座及数量性

状遗传体系检测的新阶段。

第二节 数量遗传学的研究内容和方法

生物的性状可以分为两大类:一类叫作质量性状,例如豌豆花色的红色与白色,种子形状的圆形与皱形等,这些性状的变异是不连续的;另一类性状叫数量性状,例如植物果实的大小、种子的产量、猪的瘦肉率、树木的高、径生长量等。数量性状有以下4个特点:① 数量性状是可以度量的;② 数量性状呈连续性变异;③ 数量性状的表现容易受到环境的影响;④ 数量性状的遗传基础是多基因系统。一般而言,质量性状与数量性状是有明显差别的,但是这种区别也不是绝对的,例如植株高度是一个数量性状,但在有些杂交组合中却表现出简单的质量性状遗传。

数量遗传学就是一门专门研究生物数量性状遗传和变异规律的科学。其主要研究内容有:① 数量性状的数学模型;② 遗传参数(重复力、遗传力、遗传相关、配合力等)的估算;③ 选择的理论和方法;④ 遗传交配设计;⑤ 基因型与环境的交互效应。

数量遗传学的基本研究方法是生物统计。具体来说,分为以下4个步骤:① 以某一生物群体为对象,先把研究指标(如产量、高度等)数量化,并建立数学模型;② 对群体中的个体逐个或者抽样度量,对度量结果进行统计分析;③ 对造成群体变异的原因进行分析,把这些原因区分为遗传因素和环境因素两部分,再根据遗传学和统计学的原理计算遗传参数;④ 总结遗传规律,估算选择效果,指导生产实践。

需要强调的是,数量遗传学研究的对象一定是群体,在研究过程中,对个体的度量也是为了研究群体的组成和变异规律,所有遗传参数都是针对群体而言的。或者说,用数量遗传学的研究结果开展育种工作时,改良的对象是群体而不是个体。这与主要研究质量性状的细胞遗传学有着明显的区别,因为质量性状一般采用系谱分析的方法对家系内的变异进行研究,改良的对象是个体或者家系,而数量遗传学中的任何遗传参数都不可能用来改良个体。

人类所关心的动植物经济性状大多数属于数量性状,例如农作物的产量,鸡的产蛋量、树木的生长量等。如何在人工选育的条件下使这些经济性状朝着有利于人类需要的方向发展,就成为生产发展赋予数量遗传学的任务。

第三节 林木数量遗传学的特点

林业工作者学习遗传学的最主要目的是为了指导林木育种实践。可是,无论是林木细胞遗传学还是林木数量遗传学,都走过一段弯路。这是因为林业与农业有相似之处,受农业上杂交育种工作所取得的巨大成就的影响,林业工作者也试图通过杂交育种来改良树种。从20世纪初开始,在国内外都开展了大量的树木杂交试验,但除了个别树种之外,成果甚少。究其原因,主要有以下4个方面:① 林木生长周期长,如果按照农作物的育种方式,连续多代自交然后再进行杂交,是非常困难甚至是不可能的;② 林木改良的目标性状是树高、胸径、材积等典型的数量性状,受多基因控制,在杂种后代中出现极端个体的概率极低,而后代测定又需要大量的土地和多年的观测,生产上无法承受;③ 林地环境条件比较恶劣,管理又相对粗放,一致性很强的群体难以适应这种恶劣环境和抵御病虫害侵袭;④ 树木野生性强,杂交亲本不容易选定。

失败和挫折教育了林木育种专家,他们发现,上述问题确实是林木育种工作的劣势,但从另一角度看,又是林木育种工作的优势。这些野生性很强的树木生长在环境条件比较恶劣的“深山老林”里,已经有了千百年的历史。在长期的自然选择的作用下,它们对环境有着广泛的适应性,而且正是由于这种野生性和适应性,在它们内部存在着大量的遗传变异,采用最简单、最方便的选择法就可以很快获得巨大的增益。于是,从20世纪60年代以来,采用优树选择建立种子园,以及后来进行的种源选择、家系选择、无性系选择等,就逐渐成为了树木遗传改良的最主要途径。当然,我们并不排斥杂交育种和生物科学新技术在林业中的应用。但是无论是在国内还是国外,当前林木改良的重点无疑仍然是选择。比起已经进行了几十代甚至几百代选择的农作物育种来,树木的选择几乎是在从未改良过的野生类型中进行。因此改良的潜力和效果是巨大的。

种源选择、林分选择、家系选择、单株选择、无性系选择等都需要有一个正确的理论加以指导。这个理论,不是我们过去所熟悉的细胞遗传学,正是我们将要学习的林木数量遗传学。

林木属于植物,这一点与农作物一致。但林木是多年生的,这一点又不同于农作物而与动物类似。所以,林木数量遗传学既不能照搬作物数量遗传学,又不能照搬动物数量遗传学,必须根据数量遗传学的基本原理,结合林木本身的生物学特性和育种特点,走出一条自己的道路来。另外,既然林木遗传改良的重点是选择,我们总想同时进行种源-家系-单

株的联合选择,而野外选出的优良类型仅仅是优良的表现型,其基因型是否优良,需要把它们放在一致的条件下进行试验,而不同的基因型可能适合不同的环境条件,于是选出的材料一般还要放在多个场地进行试验,再加上林木是多年生的,每年都会得到一套数据。这样,试验因子就会包括种源、家系、单株、场地、年份等,相应的数据就需要做 5 因子甚至更多因子的方差分析。所以,考察的因子较多,方差分析的模型比较复杂,也是林木数量遗传学的一个特点。

第二章 数量性状的遗传 基础和分析方法

第一节 数量性状的遗传基础

一、微效多基因假说

数量性状与质量性状一样,必然要受到基因的控制。但由于数量性状表现的特殊性,在数量遗传学发展的早期,科学家们在认识上是有很大分歧的。1909年,瑞典植物育种家 Nilsson - Ehle 通过对小麦种皮颜色遗传规律的总结提出了如下假说:数量性状是由大量的、效应微小而类似的并且可加的基因控制,这些基因在世代相传中服从遗传学三大基本规律,这些基因间一般没有显隐性区别。以后 Johannsen 又补充了这一假说:数量性状同时受到基因型和环境的影响,而且数量性状对环境相当敏感。

1943年, Mather 将这些微效基因统称为多基因系统,其中每个基因称为多基因(polygene)。多基因系统是数量性状呈现连续变异的内在遗传基础,而影响数量性状表现的环境因素是数量性状表现为连续变异的外部原因。正是在这种遗传和环境的内外因素综合作用下,使得数量性状表现为连续变异。

由多基因系统控制的数量性状绝大多数表现为正态分布。然而,由于控制数量性状的基因数量多,无法把每个基因个别的作用区分开来;而且,基因与性状的关系存在着“多因一效”和“一因多效”;等位基因间还存在着显性效应,非等位基因间还存在着上位效应,这些非加性效应的存在,使得基因型间的差异更加难以区分。所以,多基因假说虽然解释了数量性状呈连续变异的内外在原因,却无法开辟一条数量遗传学的正确研究路线。为了从大量可见的表型变异现象中总结归纳出遗传变异的规律来,生物统计学就成为必不可少的工具了。

二、数量性状的数学模型

根据孟德尔理论,表现型是遗传效应和环境效应共同决定的。数量性状也一样,只不过数量性状是通过度量得到的,是一个数值。我们对于

树木某个体的数量性状如树高、胸径、材积、分枝角等进行度量,所测得的数据叫做该个体的表型值,以 P 表示。影响这一表型值的因素有二:一为基因型(遗传型),一为环境。由基因型(遗传型)所决定的该个体的数量性状叫做基因型值(遗传型值),记作 G ;由环境引起的变化,即表型值与基因型值之差,叫做环境差值,记作 E 。于是,该个体数量性状表型值可以看作是以上两个因素的线性函数:

$$P = G + E \quad (2-1)$$

这就是研究数量性状最基本的数学模型。

如果我们的研究对象不是一个个体而是由 n 个个体组成的群体,那么,群体中每个个体的表型值均可按此模型写成:

$$P_1 = G_1 + E_1$$

$$P_2 = G_2 + E_2$$

$$\vdots$$

$$P_n = G_n + E_n$$

$$\text{于是:} \quad \sum_{i=1}^n P_i = \sum_{i=1}^n G_i + \sum_{i=1}^n E_i \quad (2-2)$$

由于个体环境差值有大有小,有正有负,总和为 0,所以:

$$\sum_{i=1}^n E_i = 0$$

$$\sum_{i=1}^n P_i = \sum_{i=1}^n G_i$$

$$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n P_i = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n G_i$$

据此,在一个群体中,全部个体的表型值的平均值就等于该群体的基因型值的平均值:

$$\bar{P} = \bar{G} \quad (2-3)$$

所以,在相同的环境下不同群体间的表型差异就反映了它们基因型的差异,这是我们进行种源选择、林分选择、家系选择等群体间选择的依据。

第二节 群体表型平均值及其分解

一、基因型平均效应

假设某一基因座位有两个等位基因 A 和 a , A 为正效基因, a 为负效