

科學圖書大庫

集團遺傳導論

編著 俞其海

港大 K35

徐氏基金會出版

科學圖書大庫

集團遺傳導論

編著 俞其海

徐氏基金會出版

序

寫此書目的，只是想將我所知道的告訴大家，假若，每一位先生都能將其所知貢獻於社會。我想，我們的科學會生根，會健壯起來。我所知雖少，但因基於這個觀念。所以寫成此書。因此，我認為不易懂的地方特別加以解說及引証。

作學問如上樓梯，不能一步上了樓，必需一步一步的走。若我是走的第一階，以後第二，三……階，直至科學的尖端，尚需青年的朋友去努力開拓。並以此書勉勵年青朋友。

本書主要內容包括(1)各種情況下之平衡現象，(2)應用路徑係數原理求各近親繁殖下異質接合體之減少現象及親戚間之相關係數，(3)選種及突變。此書可供作物育種，牧畜育種，人類遺傳以及進化學方面的參考。或作集團遺傳學之課本。

本書付梓匆促。難免有遺漏欠妥之處，尚祈海內外學者，隨時賜教，俾臻完善。

俞其海

於中興大學 1970. 4.

目 錄

序

第一章 基本問題.....	1
1. 什麼是集團遺傳？.....	1
2. 機率.....	1
3. 因子頻度.....	6
4. 因子型頻度.....	7
5. 機率定理在遺傳上之應用.....	9
6. 逢機交配集團中因子頻度與因子型頻度.....	12
第二章 逢機交配下集團之平衡現象.....	15
1. 平衡定理.....	15
2. 平衡現象之建立.....	18
3. 結論.....	18
4. 實例.....	19
5. 配偶子之逢機接合.....	20
6. 平衡集團之性質.....	21
第三章 多對性因子之平衡現象.....	25
1. 平衡現象.....	25
2. 實例.....	27
第四章 伴性遺傳之平衡現象.....	31
1. 平衡現象.....	31
2. 實例.....	34
3. 世代重疊.....	37
第五章 多倍體之平衡現象.....	39
1. 接合體產生配偶子之方式.....	39

2. 各種配偶子之符號及發生機率	42
3. 平衡現象	47
4. 趨近平衡之情況	48
第六章 自交不稔情形下之平衡現象	55
第七章 二對因子時之平衡現象	59
1. 一般說明	59
2. 平衡現象及其條件	60
3. 平衡現象之建立	62
4. 特例	65
5. 連鎖時之平衡現象	66
第八章 自交及兄妹之交	71
1. 二倍體自交	71
2. 數對因子時之自交	72
3. 同原四倍體自交	76
4. 兄妹之交	78
第九章 近親繁殖時之平衡現象	83
1. 配偶子間之相關或近親繁殖係數	83
2. 平衡集團之一般定理	86
3. 遺傳變方	87
4. m 與 F 的關係	88
5. 逢機交配與自交聯合	90
6. 聯合逢機交配與兄妹之交	92
7. 數例	94
8. 多對性因子	95
第十章 路徑係數之理論	97
1. 相關係數及其他	97
2. 路徑係數及決定係數	99
3. 各種關係的系統	100

4.一般定理	107
5.路徑連接方法	110
6.因果圖形之設立	113
第十一章 親子間之路徑關係	115
1.由配偶決定接合體之路徑	115
2.由接合體所生配偶子之路徑	116
3.世代之路徑	117
4. m 及 F 的關係	118
5.家族人員間的相關	119
6.在平衡狀態下之家族人員間的相關	120
7.在逢機交配下親戚間之相關	121
8.摘要	123
9.接合體至配偶子間之不等路徑	124
10.一集團中之接合體頻度	125
11.伴性遺傳之路徑	125
12.多因子及環境影響	127
第十二章 近親繁殖下之異質接合體減少現象	129
1.自交	129
2.兄妹之交配	130
3.親子之交配	132
4.異親兄妹之交配	136
5.雙第一表親之交配	138
6.第二表親間之交配	140
7.四重第二表親間之交配	142
8.遠親間之交配	144
9.近親繁殖時之伴性因子	145
第十三章 有限群體中之異質接合體減少現象	147
1. H 重現關係之另一種形態	148
2.雌性同株時	149
3.雌雄異株時	150

第十四章 近親繁殖中不規則系譜	155
1. 個體之近親繁殖係數及二個體間之相關係數	155
2. 由一祖先至子孫之路徑	156
3. 由一祖先所生孫兒間之相關係數	158
4. 由數祖先所生孫兒間之相關係數	159
5. 一個簡單系譜的例子	161
6. 二個牧畜事業中的系譜例子	162
7. 人類中疾病之遺傳	165
8. 伴性因子之近親繁殖係數	166
第十五章 表現型相似個體間之交配	169
1. 等差級數	169
2. 調和級數	169
3. 完全正面相配之交配	170
4. 完全負面相配之交配	172
5. 不完全負面相配之交配	172
第十六章 遷移及突變	177
1. 遷移	177
2. 突變	178
3. 集團中之突變因子型	187
第十七章 選擇	189
1. 完全對隱性因子之選擇	189
2. 部份對隱性因子之選擇	192
3. 配偶子選擇	196
4. 部份對不完全隱性因子之選擇	196
5. 有利於異質接合體之選擇及其平衡	198
6. 多對性因子或致死因子時，有利於異質接合體之選擇	201
7. 不利於異質接合體之選擇	203
8. 不同環境之選擇	210
9. 平衡之穩定	212

10. 選擇之一般情形.....	213
11. 近親繁殖集團內之選擇.....	215
12. 平均適應度之獲得或改進.....	217
13. 適應度變動情形時之選擇.....	219
14. 二對因子時之選擇.....	220
15. 突變與選擇間之平衡.....	222
第十八章 理想之小集團.....	225
1. 理想集團.....	225
2. 取樣步驟.....	226
3. n 代後之近親繁殖係數: (F_n).....	233
4. 集團之有效大小.....	234
主要參考文獻.....	237
附錄一 二項分佈及性質.....	239
附錄二 卜瓦松分佈及性質.....	243
名詞索引.....	247

第一章 基本問題

1. 什麼是集團遺傳？

集團遺傳是：應用數學，統計來研究一集團 (population) 個體之遺傳現象。

一個個體之生命是有限的，若無突變，則其遺傳組成在一生中是固定不變的，然而，集團不論大或小，分佈廣或狹，以及從一世代至另一世代中遺傳成份之變化是突變或漸進的，它(集團)是永存的。集團遺傳之研究，必定與生物體之進化 (evolution) 有關，從遺傳觀點看，這種進化只是遺傳特性累積變化之演進。在某一連續集團中，按孟氏遺傳結果加以研究，我們可以獲得一些原則或定理，本書就是處理這方面的問題。

2. 機率

(1) 機率定義：

設有 N 次試驗中，有 n_a 次為 A 事件， n_b 次為 B 事件，則 A 之機率為：

$$P(A) = \frac{n_a}{N}$$

B 之機率為：

$$P(B) = \frac{n_b}{N}$$

(2) 機率定理:

(a) 互排事件——加法定理

設有 $E_1, E_2, \dots, E_n$ 事件，其中任一事件 E_i 發生時，其他各事件自 E_2 至 E_n 皆不能同時發生，則稱 E_1 與其他各事件間為互排 (mutually exclusive)。例如，擲一銅幣，設 E_1 為正面之出現， E_2 為背面之出現， E_1 與 E_2 不能同時出現，因此，正面與背面之出現為互排事件。又擲一骰子，設 E_1 為 1 點之出現， E_2 為 2 點之出現…… E_6 為 6 點之出現等等。 E_1 與 E_2 至 E_6 亦不能同時出現，因此，亦為互排事件。設 E 事件可分為 $E_1, E_2, \dots, E_n$ 個， n 個互排事件，其各單獨事件之機率為 $p(E_1), p(E_2), \dots, p(E_n)$ 。則事件 E 之機率為各事件機率之和。是謂機率加法定理。

證明：因 n 個事件為互排，則任何二事件不能同時發生，故結果不外有下列 $n + 1$ 種不同情形發生：

(1) E_1 發生，其餘不發生，設有 a_1 種情形。

(2) E_2 發生，其餘不發生，設有 a_2 種情形。

.....

(n) E_n 發生，其餘不發生，設有 a_n 種情形。

(n+1) 各事件皆不發生，設有 b 種情形。

總計各事件可能發生之結果共有 $a_1 + a_2 + \dots + a_n + b$ 種，其中發生 E 事件的有 $a_1 + a_2 + \dots + a_n$ 種，因此，事件 E 之機率為：

$$\begin{aligned}
 P(E) &= \frac{a_1 + a_2 + \dots + a_n}{a_1 + a_2 + \dots + a_n + b} \\
 &= \frac{a_1}{a_1 + a_2 + \dots + a_n + b} + \frac{a_2}{a_1 + a_2 + \dots + a_n + b} \\
 &\quad + \dots + \frac{a_n}{a_1 + a_2 + \dots + a_n + b} \\
 &= p(E_1) + p(E_2) + \dots + p(E_n)
 \end{aligned}
 \tag{1.1}$$

【例】擲一骰子出現偶數 (2 或 4 或 6) 之事件為 E ， E 可分成 $E_2 = 2$ ，

$E_1 = 4$ ，及 $E_2 = 6$ ，此時 E 事件之機率為：

$$\begin{aligned} p(2 \text{ 或 } 4 \text{ 或 } 6) &= p(2) + p(4) + p(6) \\ &= \frac{1}{6} + \frac{1}{6} + \frac{1}{6} = \frac{1}{2} \end{aligned}$$

應用加法定理最需注意的是應小心分解事件 E 為 $E_1, E_2, \dots, E_n$ ，而 $E_1, E_2, \dots, E_n$ 間為互排。若我們問“擲一骰子出現偶數或能為 3 除盡之機率為何？”而我們誤說為“偶數和能為 3 除盡”是互排的，則機率為：

$$p(\text{偶數或能為 3 除盡}) = p(\text{偶數}) + p(\text{能為 3 除盡}) \quad (1)$$

因偶數事件為 E_2, E_4 或 E_6 。因它們互排，故：

$$p(\text{偶數}) = p(E_2) + p(E_4) + p(E_6) \quad (2)$$

能為 3 除盡之事件為 E_3 或 E_6 ，因它們亦為互排，故：

$$p(\text{能為 3 除盡}) = p(E_3) + p(E_6) \quad (3)$$

現將式(2)(3)代入(1)，則得：

$$p(\text{偶數或能為 3 除盡}) = p(E_2) + p(E_3) + p(E_4) + 2p(E_6) \quad (4)$$

這顯然是謬誤的，因為原意為偶數或能為 3 除盡之可能結果，該等結果為 E_2, E_3, E_4, E_6 ，且它們間是互排的，故事件 E （偶數或能為 3 除盡）之機率應為：

$$p(\text{偶數或能為 3 除盡}) = p(E_2) + p(E_3) + p(E_4) + p(E_6)$$

上式之機率才是正確的。以上是說明事件 E ，若分成偶數和能為 3 除盡就錯了，若分成 E_2, E_3, E_4, E_6 則對了，因此分解事件時應小心。

(b) 複雜事件——乘法定理

設有 A, B 二事件，該二事件（實際上可以多於二事件）同時發生或相繼發生，此等事件稱為複雜事件（Compound event）。

該等複雜事件又可分為(1) A, B 二事件互為獨立，即 A 之發生不影響 B (2) A, B 二事件互相間不獨立（即相倚），即 B 之發生與 A 事件有關。

例如：一袋中裝黑白兩種球，今從袋中取出一球之事為事件 A ，若第一次取出後之球仍放回袋中，取出第二球之事為事件 B ，則此兩事件互為獨立。若第一次取出後不放回袋中，再取第二次球，則此兩事件互為不獨立。從袋中兩次取球之事件為複雜事件。

為陳述方便計，我們需用名詞條件機率（conditional probability），

4 集團遺傳導論

并用符號 $p(A|B)$ 表示之，讀作在已知 B 的情況下， A 發生之機率，或簡言之，已知 B ， A 之機率，其求法見後。

因複雜事件分獨立及不獨立二種，因此複雜事件之機率亦分：

(A) 不獨立時：

設複雜事件 A 及 B 之機率為 A 之機率乘已知 A ， B 之機率，或 B 之機率乘已知 B ， A 之機率。

$$\begin{aligned} \text{即：} \quad p(A \text{ 及 } B) &= p(A) p(B|A) \\ &= p(B) p(A|B) \end{aligned} \quad 1.2$$

由此可求得條件機率為：

$$\begin{aligned} p(A|B) &= p(A \text{ 及 } B) / p(B) \\ p(B|A) &= p(A \text{ 及 } B) / p(A) \end{aligned} \quad 1.3$$

證明：設有 N 次試驗， n_A 次為 A 事件， n_B 次為 B 事件， n_{AB} 為 A 及 B 事件；則其機率分別為：

$$p(A) = \frac{n_A}{N}, \quad p(B) = \frac{n_B}{N}, \quad p(A \text{ 及 } B) = \frac{n_{AB}}{N}$$

現在考慮出現 A 之事件，若 n_A 次是 A 的事件，其中 n_{AB} 次中有部份為 B 之結果，因此，在 A 事件的總次數中有 B 之機率為：

$$\begin{aligned} p(B|A) &= \frac{n_{AB}}{n_A} \\ \text{今} \quad p(A \text{ 及 } B) &= \frac{n_{AB}}{N} \\ &= \frac{n_A \cdot n_{AB}}{N \cdot n_A} \end{aligned}$$

$$=p(A)p(B|A)$$

【例1】某系其中有姓張的男同學3人，女同學2人，姓王的男同學4人，女同學5人，假設由這14人當中產生一位系代表。設男生為事件 A ，系代表姓張為事件 B ，則該系代表為男生且姓張之機率為：

$$p(B|A) = \frac{3}{7}$$

因 $n_{AB} = 3, n_A = 7$.

【例2】袋中有5球，其中3球為白球，今從袋中取出一球，不放入袋中，而後又取出一球，問二次取出皆為白球之機率為何？

第一次取出白球之事件為 A ，其機率為 $p(A) = 3/5$ ，然後求已知 A 的情況下，求取出白球之可能為 B 事件，即已知 A ，求 B 之機率，所謂 A 之情況即是已取出一白球，在此情況下，袋中只有四個球了，（即 $n_A = 4$ ），其中白球只有兩個（即 $n_{AB} = 2$ ），因此，

$$p(B|A) = \frac{2}{4}$$

故

$$p(A \text{ 及 } B) = \frac{3}{5} \times \frac{2}{4} = \frac{3}{10}$$

式(1.2)可以擴大為：

$$p(A \cdot B \cdot C \cdot D \cdots) = p(A)p(B|A)p(C|AB)p(D|ABC) \cdots$$

(B)獨立時

設事件 A 與事件 B 互為獨立，則：

$$p(B|A) = p(B)$$

將此結果代入式(1.2)，得：

$$p(A \text{ 及 } B) = p(A)p(B)$$

此即為乘法定理。

同樣式 (1.5) 可以擴大為：

$$p(ABC\cdots) = p(A)p(B)p(C)\cdots \quad 1.6$$

【例】若一骰子擲三次，其第一及第二次均為 2，第三次為奇數之機率為何？

設第一次出現 2 之事件為 A ，其機率 $p(A) = 1/6$

第二次出現 2 之事件為 B ，其機率 $p(B) = 1/6$

第三次出現 1, 3, 5 之事件為 C ，其機率為 $p(C) = 3/6$

因第一次，第二次，及第三次事件互為獨立

$$\text{故 } p(A \cdot B \cdot C) = \frac{1}{6} \times \frac{1}{6} \times \frac{3}{6} = \frac{1}{72}$$

3. 因子頻度 (gene frequency)

設某一因子座 (locus) 上有一相對因子 (Alleles) A, a 且設有 N 個二倍體個體，其中 P_I 個是顯性的 (AA)， H_I 個是異質接合體的 (Aa) 及 Q_I 個是隱性的 (aa)， $P_I + H_I + Q_I = N$ 為了簡便起見，如此的一個集團個體我們用如下符號表示之。

$$(P_I, H_I, Q_I)$$

其意思是表示 AA 個有 P_I 個， Aa 個有 H_I 個， aa 個體有 Q_I 個，因此，在這集團中，有三種形態 (type) 的個體，二種形態的因子 (A 及 a) N 個體中共有 $2N$ 個因子，因為每一個 AA 個有二個 A 因子， Aa 個體有一 A 因子，故在此集團中總共 A 因子之個數是 $2P_I + H_I$ 。則 A 因子頻度為：

$$p = \frac{2P_I + H_I}{2N} = \frac{P_I + \frac{1}{2}H_I}{N} \quad 1.7$$

按機率定義， p 即為 A 因子之機率。

同理， a 因子之頻度（即 a 因子之機率）為：

$$q = \frac{H_I + 2Q_I}{2N} = \frac{\frac{1}{2} H_I + Q_I}{N} \quad 1.8$$

因而 $p + q = 1$ ，本書所指頻度（frequency）意思就是比率（proportion）。

【例】 設某集團有 40 個體：（2, 12, 26）

則：

$$p = \frac{2+6}{40} = 0.20$$

$$q = \frac{26+6}{40} = 0.80 \quad (\text{或 } q = 1 - 0.20 = 0.80)$$

4. 因子型頻度 (genotype frequency)

上述三種因子型 (AA , Aa , aa) 在集團中之個體用百分率表示，則每一因子型之百分率稱謂因子型頻度或接合體頻度，用 P , H , Q 分別表示 AA , Aa 及 aa 之因子型頻度。如上例：

AA 之個體為 2，化成百分率為：

$$40 : 100\% = 2 : x$$

$$x = 0.05.$$

該值也等於 $P = P_I / N$ （從機率定義言，此值實為發生 AA 之機率，可寫作 $P(AA)$ ），因此， AA 因子型之頻度為 0.05 即 $P = 0.05$ 。）

同理求得：

$$H = \frac{H_I}{N} = P(Aa) = 0.30$$

$$Q = \frac{Q_I}{N} = P(aa) = 0.65$$

因而， $P+H+Q=1$ 。

由因子型頻度求因子頻度，則式 1.7 及 1.8 可改寫成式 1.9 及 1.10，

$$p = P + \frac{1}{2} H \quad 1.9$$

$$q = Q + \frac{1}{2} H \quad 1.10$$

仍利用上例由式 1.9 及 1.10 求因子頻度為：

$$p = 0.05 + 0.15 = 0.20$$

$$q = 0.65 + 0.15 = 0.80$$

另舉一實例：

人類 $M-N$ 血型決定於一因子座上二相對因子，三因子型即三血型 M ， MN ， N 。調查 East Greenland 及 Iceland 之 Eskimoes 人的結果如下：

	血型之因子型頻度			調查人數
	M	MN	N	
Greenland	.835	.156	.009	569
Iceland	.312	.515	.173	747

其因子頻度為：

	M	N
Greenland	.913	.087
Iceland	.570	.430

很明顯的二集團有不同因子型頻度及因子頻度， N 型在 Greenland 發生很少，但在 Iceland 則很平常。

5. 機率定理在遺傳上之應用

(1) 加法定理

設有三種因子型且為完全顯性，其結果如下：

因子型	AA	Aa	aa
機 率	P	H	Q

問顯性性狀之機率為何？

因 AA 與 Aa 皆為顯性事件且為互排，故：

$$P(\text{顯性}) = P(AA \text{ 或 } Aa) = P + H.$$

(2) 乘法定理

(A) 獨立時

設父母本各有 H 個 Aa ，問 $Aa \times Aa$ 交配之機率為何？

我們可視父本 Aa 為 A 事件，母本 Aa 為 B 事件，且 A 、 B 二事件互為獨立，故：

$$P(A \text{ 及 } B) = H^2$$

另例：問 $Aa \times Aa$ 交配，子代為 AA 之機率若干？

在獨立分離原則上，父母遞傳給子代為逢機二因子之一，如此，則 $Aa \times Aa$ 交配，父傳給子之機率為 $1/2$ ，母傳給子之機率為 $1/2$ ，前者為 A 事件，後者為 B 事件， A 、 B 互為獨立，故子為 AA 之機率為：

$$\begin{aligned} P(A \text{ 及 } B) &= P(\text{子為 } AA) = P(\text{父傳給 } A) \cdot P(\text{母傳給 } A) \\ &= \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4} \end{aligned}$$

(B) 不獨立時：

設某集團為：