华南农学院学报 5（1）1984：92—103
J. South China Agric. Coll.

家蚕数量性状遗传计算方法的探讨*

唐维六　　许铭昭
（蚕桑系）　（基础部）

提　要

本文在沈敦辉提出四对基因控制家蚕遗传数量性状的基础上，提出两对基因控制数量性状的假设。简化了推算各交配方式持有数量基因个数的方法。

介绍用多变量线性表示数量性状的线性模型。可以很有规律地推算理论值。

提出进一步使计算精度提高的设想。循环使用增加变量个数和调整子二代的结构形式，可使精确度提高。

在家蚕遗传育种工作中，对一些具有经济意义的数量性状的遗传规律，一直受到人们的重视。现有资料表明，茧丝量、茧丝长、茧丝纤度、茧层量……等多种性状，用生态型差异大的亲本杂交，后代均呈部分伴性遗传[1]。中山大学农学院沈敦辉教授，首先提出四对基因控制数量性状的假设，一对为伴性基因，三对为常染色体基因。并提供了计算这些基因的数值和由此推算数量性状指标值（又称理论值）的计算方法[5]。此假设逐步为国内外多数学者所接受。日本铃木对沈氏的计算方法作了一些改进[4]。近年，陆星垣教授引人限性基因L。对常染色体基因则区分为纯合型和杂合型，使理论值的计算更为细致[2]。上述方法都以沈氏四对基因控制数量性状的假设为基础，推算后代个体持有数量基因数（平均值）比较麻烦。为此，我们探讨简化计算的方法。经研究试验，认为，影响数量性状的遗传现象是多基因的，但除伴性基因外，常染色体基因多是等效的，具有累加性。沈氏假设中三对常染色体基因也是如此。所以计算时可以将全部常染色体基因合并为一个基因来处理。从这个观点出发，我们提出两对基因控制数量性状的假设模型，其中一对为伴性基因，一对为常染色体基因。实验表明，两对基因控制数量性状的假设，可以简化计算工作，而算出的理论值和上述三种方法又是一致的。另外，我们还注意到，对这类性状遗传的数量计算，可用多元线性回归的数学模型（线性模型）来处理，这种方法具有规律性，容易记忆和运用，而算得的理论值与实测值的差异可以达到最小。

为便于比较，本文引用实例仍采用陆星垣论文[2]的材料。为了推证方便，对沈氏的方法作了一些数学处理，引入一些符号和公式，这些和原引用文献不尽相同。

一、沈敦辉的假设和三种计算方法

设L和H是两个生态型差异大的家蚕品种。用L、H作亲本进行杂交试验，安排正

* 浙江农业大学桑蚕系陆星垣教授、杨明观讲师为我们提供了家蚕杂交实验数据资料。特此感谢。

表 1 家蚕数量性状指标实测值与理论值统计表

编号	交配方式	遗传基因：亲代遗传基因结构	变化（分离、组合）：后代基因型结构	持有数量基因及计算因子数：沈氏法 Q_{ik}	沈氏法 A_{ik}	沈氏法 B_{ik}	陆星垣法 Q_{ik}	陆星垣法 A_{ik}	陆星垣法 C_{ik}	陆星垣法 L_{ik}	陆星垣法 B_{ik}	性状指标实测值	性状指标理论值
0	$L_0\times L_1$	$aabbccWZ^q$	$aabbccWZ^q$	Q_{00}	A_{00}	1	Q_{00}	A_{00}	C_{00}	1	1	D_{00}	$\hat{D}_{00}$
		$aabbccZ^qZ^q$	$aabbccZ^qZ^q$	Q_{10}	A_{10}	1	Q_{10}	A_{10}	C_{10}	0	1	D_{18}	$\hat{D}_{10}$
1	$H_0\times H_1$	$AABBCCWZ^Q$	$AABBCCWZ^Q$	Q_{01}	A_{01}	1	Q_{01}	A_{01}	C_{01}	1	1	D_{01}	$\hat{D}_{01}$
		$AABBCCE^QZ^Q$	$AABBCCZ^QZ^Q$	Q_{11}	A_{11}	1	Q_{11}	A_{11}	C_{11}	0	1	D_{11}	$\hat{D}_{11}$
2	$L_0\times H_1$	$aabbccWZ^q$	$AaBbCcWZ^Q$	Q_{02}	A_{02}	1	Q_{02}	A_{02}	C_{02}	1	1	D_{02}	$\hat{D}_{02}$
		$AABBCCE^QZ^q$	$AaBbCcZ^QZ^q$	Q_{12}	A_{12}	1	Q_{12}	A_{12}	C_{12}	0	1	D_{12}	$\hat{D}_{12}$
3	$H_0\times L_1$	$AABBCCWZ^Q$	$AaBbCcWZ^q$	Q_{03}	A_{03}	1	Q_{03}	A_{03}	C_{03}	1	1	D_{03}	$\hat{D}_{03}$
		$aabbccZ^qZ^q$	$AaBbCcZ^QZ^q$	Q_{13}	A_{13}	1	Q_{13}	A_{13}	C_{13}	0	1	D_{13}	$\hat{D}_{13}$
4	$(L_0\times H_1)_0$ ×	$AaBbCcWZ^Q$	$(\ \ )—\begin{cases}WZ^Q\\ WZ^q\end{cases}$	Q_{04}	A_{04}	1	Q_{04}	A_{04}	C_{04}	1	1	D_{04}	$\hat{D}_{04}$
	$(L_0\times H_1)_1$	$AaBbCcZ^QZ^q$	$(\ \ )—\begin{cases}Z^QZ^Q\\ Z^QZ^q\end{cases}$	Q_{14}	A_{14}	1	Q_{14}	A_{14}	C_{14}	0	1	D_{14}	$\hat{D}_{14}$
5	$(H_0\times L_1)^0$ ×	$AaBbCcWZ^q$	$(\ \ )—\begin{cases}WZ^Q\\ WZ^q\end{cases}$	Q_{05}	A_{05}	1	Q_{05}	A_{05}	C_{05}	1	1	D_{05}	$\hat{D}_{05}$
	$(H_0\times L_0)_1$	$AaBbCcZ^qZ^q$	$(\ \ )—\begin{cases}Z^QZ^Q\\ Z^QZ^q\end{cases}$	Q_{15}	A_{15}	1	Q_{15}	A_{15}	C_{15}	0	1	D_{15}	$\hat{D}_{15}$

6	$(L_0 \times H_1)_0$ ×	$AaBbCcWZ^Q$	( )—WZ^q	Q_{06}	A_{06}	1	Q_{06}	A_{06}	C_{06}	1	1	D_{06}	$\hat{D}_{06}$
	L_1	$aabbccZ^qZ^q$	( )—Z^QZ^q	Q_{16}	A_{16}	1	Q_{16}	A_{16}	C_{16}	0	1	D_{16}	$\hat{D}_{16}$
7	$(H_0 \times L_1)_0$ ×	$AaBbCcWZ^q$	( )—WZ^q	Q_{07}	A_{07}	1	Q_{07}	A_{07}	C_{07}	1	1	D_{07}	$\hat{D}_{07}$
	L_1	$aabbccZ^qZ^q$	( )—Z^qZ^q	Q_{17}	A_{17}	1	Q_{17}	A_{17}	C_{17}	0	1	D_{17}	$\hat{D}_{17}$
8	L_0 ×	$aabbccWZ^q$	( )—$\{^{WZ^Q}_{WZ^q}$	Q_{08}	A_{08}	1	Q_{08}	A_{08}	C_{08}	1	1	D_{08}	$\hat{D}_{08}$
	$(L_0 \times H_1)_1$	$AaBbCcZ^QZ^q$	( )—$\{^{Z^QZ^q}_{Z^qZ^q}$	Q_{18}	A_{18}	1	Q_{18}	A_{18}	C_{18}	0	1	D_{18}	$\hat{D}_{18}$
9	L_0 ×	$aabbccWZ^q$	( )—$\{^{WZ^q}_{WZ^q}$	Q_{09}	A_{09}	1	Q_{09}	A_{09}	C_{09}	1	1	D_{09}	$\hat{D}_{09}$
	$(H_0 \times L_1)_1$	$AaBbCcZ^qZ^q$	( )—$\{^{Z^QZ^q}_{Z^qZ^q}$	Q_{19}	A_{19}	1	Q_{19}	A_{19}	C_{19}	0	1	D_{19}	$\hat{D}_{19}$

反交子一代、子二代及子一代与L回交共十种交配方式，测出十种方式雌雄后代个体某数量性状（如茧层量等）共二十个平均指标值D_{ik}（$i=0,1$；$k=0,1,\cdots\cdots9$）列入表1。表中符号意义如下：

编号0至9表示十种交配方式的序号。以后各栏脚标的意义是：交配方式栏中品种脚标0表示雌体，1表示雄体。各数量值有两个脚标，第一脚标i表示性别；第二脚标K表示交配方式的序号。例如D_{00}表示雌体0号交配方式的数据，D_{19}表示雄体第9号交配方式的数据。

沈敦辉假设由四对基因控制这些数量性状。一对伴性基因Q_q，三对常染色体基因Aa，Bb，Cc，由此可写出亲代及后代基因结构（第二、三栏）。Q对q呈显性，Q有数量值，q没有数量值。同样，A、B、C有数量值，a、b、c没有数量值，假定A、B和C具有同等的数值而有累加作用，我们统一用A表示常染色体的基因值。由后代基因型结构式可以算出各交配方式含有基因Q和A的个数（平均）Q_{ik}和A_{ik}。这些数值列于表2。沈氏还假设，各交配方式均含一个基数B，我们称它为计算因子。含B的个数用B_{ik}表示，显然，$B_{ik}=1$，（$i=0,1$；$k=0,1\cdots9$）。假如Q、A、B的数值能知道，则实测值D_{ik}便可表示为：

$$Q_{ik}\cdot Q+A_{ik}\cdot A+B=D_{ik}\ (i=0,1;K=0,1\cdots,9) \tag{1}$$

由表2的数据，写出公式（1）共有二十个方程。如何根据这些方程推算Q、A、B的数值，从而按其结构式——即（1）式的左边，计算出数量指标值$\widehat{D}_{ik}$，这就是家蚕数量性状遗传计算方法所讨论的中心问题。不同学者提出不同的推算方法，到目前为止，比较典型的有沈敦辉、铃木、陆星垣等三种方法。算出Q、A、B后，计出$\widehat{D}_{ik}$便有：

$$\widehat{D}_{ik}=Q_{ik}\cdot Q+A_{ik}\cdot A+B,\quad (i=0,1;k=0,1,\cdots,9) \tag{2}$$

一般判断不同方法的好坏，可比较实测值D_{ik}与理论值的平均误差：

$$\frac{1}{20}\sum_{k=0}^{9}\sum_{i=0}^{1}|D_{ik}-\widehat{D}_{ik}| \tag{3}$$

平均误差小的，理论值较准确。下面引入线性回归方程，也可用复相关系数或显著性检验。（表4）。

1．沈氏方法的要点是：由同类型的杂交方式进行比较，从而推算出Q、A、B的数值。

0号不含Q和A，只含基数B。因此

$$B=\frac{D_{00}+D_{10}}{2} \tag{4}$$

3、6号式子含A相同，相减后取平均便是Q。

$$Q=\frac{|D_{13}-D_{03}+D_{16}-D_{06}|}{2} \tag{5}$$

分子取绝对值，是为了使Q值为正数。

由1号，有$2B+2Q+12A=D_{01}+D_{11}$

$$\therefore A=\frac{D_{01}+D_{11}-2B-2Q}{12} \tag{6}$$

表2 后代群体持有基因及计算因子平均数

编号	交配方式	实测值	沈氏法			陆星垣法				
			Q_{ik}	A_{ik}	B_{ik}	Q_{ik}	A_{ik}	C_{ik}	L_{ik}	B_{ik}
0	$L_0 \times L_1$	D_{00}	0	0	1	0	0	0	1	1
		D_{10}	0	0	1	0	0	0	0	1
1	$H_0 \times H_1$	D_{01}	1	6	1	1	6	0	1	1
		D_{11}	1	6	1	1	6	0	0	1
2	$L_0 \times H_1$	D_{02}	1	3	1	1	0	3	1	1
		D_{12}	1	3	1	1	0	3	0	1
3	$H_0 \times L_1$	D_{03}	0	3	1	0	0	3	1	1
		D_{13}	1	3	1	1	0	3	0	1
4	$(L_0 \times H_1)_0 \times (L_0 \times H_1)_1$	D_{04}	0.5	3	1	0.5	$\frac{3}{4}$*	$\frac{9}{4}$*	1	1
		D_{14}	1	3	1	1	$\frac{3}{4}$*	$\frac{9}{4}$*	0	1
5	$(H_0 \times L_1)_0 \times (H_0 \times L_1)_1$	D_{05}	0.5	3	1	0.5	$\frac{3}{4}$*	$\frac{9}{4}$*	1	1
		D_{15}	0.5	3	1	0.5	$\frac{3}{4}$*	$\frac{9}{4}$*	0	1
6	$(L_0 \times H_1)_0 \times L_1$	D_{06}	0	1.5	1	0	0	1.5	1	1
		D_{16}	1	1.5	1	1	0	1.5	0	1
7	$(H_0 \times L_1)_0 \times L_1$	D_{07}	0	1.5	1	0	0	1.5	1	1
		D_{17}	0	1.5	1	0	0	1.5	0	1
8	$L_0 \times (L_0 \times H_1)_1$	D_{08}	0.5	1.5	1	0.5	0	1.5	1	1
		D_{18}	0.5	1.5	1	0.5	0	1.5	0	1
9	$L_0 \times (H_0 \times L_1)_1$	D_{09}	0.5	1.5	1	0.5	0	1.5	1	1
		D_{19}	0.5	1.5	1	0.5	0	1.5	0	1

*按推算，此处各数应为1.5。但文献[2]用此数，现按原数抄录。

2．铃木计算方法的特点是利用了公式（1）中（表2）较多的讯息。求Q值时，从同性别中A_{ik}相同而Q_{ik}不同的交配方式比较而求得。求A值则从同性别中，Q_{ik}相同而A_{ik}不同的交配方式比较求得。B值的计算同沈氏法。

$$Q=\frac{\sum_{K>j}|Q_{iK}-Q_{ij}|\times|D_{iK}-D_{ij}|}{\sum_{K>j}|Q_{iK}-Q_{ij}|},\begin{pmatrix}A_{iK}=A_{ij}\\Q_{iK}\neq Q_{ij}\end{pmatrix}\quad(7)$$

$$A=\frac{\sum_{K>j}|A_{iK}-A_{ij}|\times|D_{iK}-D_{ij}|}{\sum_{K>j}|A_{iK}-A_{ij}|},\begin{pmatrix}Q_{ik}=Q_{ij}\\A_{ik}\neq A_{ij}\end{pmatrix}\quad(8)$$

3．陆星垣计算方法特点是再引进限性基因L。雌体均具有一个数量基因L，雄体没有。（表2中$L_{0k}=1$，$L_{1k}=0$；$k=0，1，\cdots，9$）。对常染色体基因，则区分为纯合型A（指AABBCC类）和杂合型C（指AaBbCc类）。各方式持有A和C的平均个数A_{ik}、C_{ik}用基因的分离组合规律算出列于表2的陆星垣法一栏。（注：陆原文用A_{ho}表示纯合型基因，用A_{he}表示杂合型基因。这里为使公式简便，改用A表示纯合型，C表示杂合型）。除Q、A、C、L外，再加上基数B，用作推算数量指标理论值的量共有五个。写成计算式，和公式（2）类似，便是：

$$\hat{D}_{ik}=Q_{ik}\cdot Q+A_{ik}\cdot A+C_{ik}\cdot C+L_{ik}\cdot L+B \quad (i=0，1；k=0，1，\cdots，9) \qquad (9)$$

关于Q的计算，同铃木法，用公式（7）。

B的计算，直接由0号雄体表示。

$$B=D_{10} \qquad (10)$$

A与C的计算，从基因型为纯合或杂合的同类方式比较算出。

L的计算，从两性基因型相同的方式比较算出。因为对下面讨论关系不大，我们不列出A、C、L的公式了，（详见参考文献[2]）。

比较上述三种方法，容易看出，公式（1）用表2数值分别可写出共20个方程。沈氏法只用少数几个方程去推算Q、A；铃木法用了较多的方程；陆星垣法用更多的方程，并增加了变量个数，使计算更为细致。通过实例验算，三个方法中，后面比前面的好[2]。但从计算方法来看，后面的方法比前面的更加复杂。下文我们将提供简化计算的方法。

二、假设的简化和计算的简化

从沈氏的计算法看出，常数基因A、B、C的数值相同。为了简化，我们假设只有两对基因控制这些数量性状。一对伴性基因Qq和沈氏法相同；而在常染色体上有另一对等位基因A′a′控制数量性状，用A′表示常染色体的基因值。则后代各交配方式的基

表 8　　两对基因的遗传结构及持有基因个数统计*

编号	交配方式	性别	后代基因结构 基因型	持有基因及因子平均个数 沈氏法 Q_{ik}	沈氏法 A'_{ik}	沈氏法 B_{ik}	陆星垣法 Q_{ik}	陆星垣法 A'_{ik}	陆星垣法 C'_{ik}	陆星垣法 L	陆星垣法 B
0	$L_0 \times L_1$	雌	$aaWZ^q$	0	0	1	0	0	0	1	1
		雄	aaZ^qZ^q	0	0	1	0	0	0	0	1
1	$H_0 \times H_1$	雌	$AAWZ^Q$	1	2	1	1	2	0	1	1
		雄	AAZ^QZ^Q	1	2	1	1	2	0	1	1
2	$L_0 \times H_1$	雌	$AaWZ^Q$	1	1	1	1	0	1	1	1
		雄	AaZ^QZ^q	1	1	1	1	0	1	1	1
3	$H_0 \times L_1$	雌	$AaWZ^q$	0	1	1	0	0	1	1	1
		雄	AaZ^QZ^q	1	1	1	1	0	1	0	1
4	$(L_0 \times H_1)_0 \times (L_0 \times H_1)_1$	雌	( ) $\{WZ^Q, WZ^q$	0.5	1	1	0.5	0.5	0.5	1	1
		雄	( ) $\{Z^QZ^Q, Z^QZ^q$	1	1	1	1	0.5	0.5	0	1
5	$(H_0 \times L_1)_0 \times (H_0 \times L_1)_0$	雌	( ) WZ^Q, WZ^q	0.5	1	1	0.5	0.5	0.5	1	1
		雄	( ) Z^QZ^Q, Z^QZ^q	0.5	1	1	0.5	0.5	0.5	0	1
6	$L_0 \times H_1)_0 \times L_1$	雌	( ) $\{WZ^q$	0	0.5	1	0	0	0.5	1	1
		雄	( )—Z^QZ^q	1	0.5	1	1	0	0.5	0	1
7	$(H_0 \times L_1)_0 \times L_1$	雌	( )—WZ^q	0	0.5	1	0	0	0.5	1	1
		雄	( )—Z^qZ^q	0	0.5	1	0	0	0.5	0	1
8	$L_0 \times (L_0 \times H_1)_1$	雌	( )- $\{WZ^q, WZ^q$	0.5	0.5	1	0.5	0	0.5	1	1
		雄	( )— $\{Z^QZ^q, Z^qZ^q$	0.5	0.5	1	0.5	0	0.5	0	1
9	$L_0 \times (H_0L_1)_1$	雌	( )— $\{WZ^Q, WZ^q$	0.5	0.5	1	0.5	0	0.5	1	1
		雄	( )— $\{Z^QZ^q, Z^qZ^q$	0.5	0.5	1	0.5	0	0.5	0	1

* 计算结构式：1．沈氏法：$Q_{ik} \cdot Q + A'_{ik} \cdot A' + B = \widehat{D}_{ik}$

2．陆星垣法：$Q_{ik} \cdot Q + A'_{ik} \cdot A' + C'_{ik} \cdot C' + L_{ik} \cdot L + B = \widehat{D}_{ik}$

因型结构式和持有基因及计算因子的平均数A'_{ik}等亦可写出，见于表3。在新假设下，用沈氏法计算理论值的公式（2）便是：

$$\hat{D}_{ik}=Q_{ik}\cdot Q+A'_{ik}\cdot A'+B \quad (i=0,\ 1;\ k=0,\ 1\cdots,\ 9) \quad (2')$$

用陆星垣法计算理论值的公式（9）则是（i，k取值同上）

$$\hat{D}_{ik}=Q_{ik}\cdot Q+A'_{ik}A'+C'_{ik}\cdot C'+L_{ik}L+B \quad (9')$$

将我们新假设的一对常染色体基因的计算过程和上述三对常染色体基因的计算比较，易知A'_{ik}、C'_{ik}分别为A_{ik}、C_{ik}的三分之一，而A'、C'则分别为A、C的三倍。即

$$A'_{ik}=\frac{1}{3}A_{ik} \qquad C'_{ik}=\frac{1}{3}C_{ik}$$

$$A'=3A \qquad C'=3C$$

因此，$A'_{ik}\cdot A'=(\frac{1}{3}A_{ik})\cdot 3A=A_{ik}\cdot A$，

同理，$C'_{ik}C'=C_{ik}\cdot C$

由此可见，用（2′）计算$\hat{D}_{ik}$和公式（2）一致，（9′）和（9）一致。就是说，两对基因控制数量性状的假设和四对基因控制数量性状的假设是一致的。

值得指出的是，新假设可以简化A_{ik}、C_{ik}的计算。因为一对常染色体基因分离结合后只有四种合子。而三对基因分离组合便有六十四种合子，再从中分出纯合型的不同配对（三对基因都纯结合；两对基因都纯结合；一对基因为纯结合）然后求含A的平均值A_{ik}。两者比较，可见新的假设可以简化计算。

除假设简化外，还可以在计算方法方面来进行简化。前述各种方法可以用统一的数学模型来认识。沈氏法及铃木法是用三个变量Q、A、B的线性方程来计算指标值。实验结果，提供二十个等式：$Q_{ik}\cdot Q+A_{ik}\cdot A+B_{ik}\cdot B=D_{ik}$，$(i=0,1;\ k=0,1,\cdots,9)$（上式就是公式（1），$B_{ik}=1$，为了算式完整，仍写出$B_{ik}$）。从数学的角度提出的问题是：Q、A、B应取何值，才能使由（2）式计算的理论值$\hat{D}_{ik}$的误差达到最小？

陆星垣法多选一些变量，用五个变量Q、A、C、L、B的线性方程来表示D_{ik}，实验结果也得到二十个等式：

$$Q_{ik}\cdot Q+A_{ik}\cdot A+C_{ik}\cdot C+L_{ik}\cdot L+B_{ik}\cdot B=D_{ik} \quad (i=0,\ 1;\ k=0,\ 1\cdots,\ 9)$$

现在要从这二十个式子中找出Q、A、C、L、B的值，使由（9）式算得的理论值$\hat{D}_{ik}$与实测值D_{ik}的平均误差（3）为最小。

沈氏方法是从二十个实验式子中选取部分同类型的少量式子推算Q、A、B，铃木和陆星垣的方法则用了较多的实验式子来推算五个变量的值。数理统计中的多元线性回归法则可以用上全部讯息，找到使误差达到最小的近似公式。应用多元线性回归的最小二乘法原理[3]，知道五个变量要满足下面的正规方程：

$$\begin{pmatrix} \sum Q_{ik}^2 & \sum Q_{ik}A_{ik} & \sum Q_{ik}C_{ik} & \sum Q_{ik}L_{ik} & \sum Q_{ik}B_{ik} \\ \sum Q_{ik}A_{ik} & \sum A_{ik}^2 & \sum A_{ik}C_{ik} & \sum A_{ik}L_{ik} & \sum A_{ik}B_{ik} \\ \sum Q_{ik}C_{ik} & \sum A_{ik}C_{ik} & \sum C_{ik}^2 & \sum C_{ik}L_{ik} & \sum C_{ik}B_{ik} \\ \sum Q_{ik}L_{ik} & \sum A_{ik}L_{ik} & \sum C_{ik}L_{ik} & \sum L_{ik}^2 & \sum L_{ik}B_{ik} \\ \sum Q_{ik}B_{ik} & \sum A_{ik}B_{ik} & \sum C_{ik}B_{ik} & \sum L_{ik}B_{ik} & \sum B_{ik}^2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} Q \\ A \\ C \\ L \\ B \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum Q_{ik}D_{ik} \\ \sum A_{ik}D_{ik} \\ \sum C_{ik}D_{ik} \\ \sum L_{ik}D_{ik} \\ \sum B_{ik}D_{ik} \end{pmatrix} \quad (11)$$

公式(11)是一种对称的数学模型，很易记忆。求和符号是二十个乘积之和。如变量个数有增减，也可仿照（11）式写出。例如，沈氏法只有三个变量Q、L、A，则它们应满足的正规方程（线性方程组）是：

$$\begin{pmatrix} \sum Q_{ik}^2 & \sum Q_{ik}A_{ik} & \sum Q_{ik}B_{ik} \\ \sum Q_{ik}A_{ik} & \sum A_{ik}^2 & \sum A_{ik}B_{ik} \\ \sum Q_{ik}B_{ik} & \sum A_{ik}B_{ik} & \sum B_{ik}^2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} Q \\ A \\ B \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum Q_{ik}D_{ik} \\ \sum A_{ik}D_{ik} \\ \sum B_{ik}D_{ik} \end{pmatrix} \quad (12)$$

公式（11）、（12）采用矩阵形式写出。左边的系数矩阵可由表2（四对基因控制）或表3（两对基因控制）查照计算。

下面采用浙农大茧层量资料[2]计算一实例。为便于比较，仍采用原假设的四对基因方法。计算结果列于表4。前三种方法的理论值和误差抄录文献[2]的数据，回归方程法用公式（11）计算。由表2的数据，获得计算Q、A、C、L、B的方程组是：

$$\begin{cases} 8.75Q+13.875A+19.125C+4L+10.5B=3406.5 \\ 13.875Q+74.25A+6.725C+7.5L+15B=5431.5 \\ 19.125Q+6.725A+74.25C+16.5L+33B=9685.5 \\ 4Q+7.5A+16.5C+10L+10B=2719 \\ 10.5Q+15A+33C+10L+20B=5555 \end{cases}$$

解出：$Q=95.11$　$A=21.69$　$C=37.32$　$L=12.08$　$B=143.93$

从表4可以看出，回归方程法计算带来的平均误差为8.20，是各种方法中最小的。因为四种方法均用线性方法近似表示理论值，再作回归方程显著性检验，计算出复相关系数R及F值列于表4最后两行。这里自变量个数$m=5$（第一自由度），第二自由度为$20-m-1=14$　取$\alpha=0.01$　临界值$F_\alpha(5,14)=4.69$后面两种方法都极显著。以回归方程法最好。

三、进一步提高计算精度的探讨

一般，增加变量个数可以提高近似程度。另一方法是合理调整计算结构式。从浙江

表 4　浙农大茧层量资料的不同理论值比较

编号	交配方式	性别	茧层量实测值 (mg)	沈敦辉法		铃木法		陆星垣法		回归方程法	
				理论值 (mg)	误差	理论值 (mg)	误差	理论值 (mg)	误差	理论值 (mg)	误差
0	$L_0 \times L_1$	雌	150	148	2	148	2	158	8	156	6
		雄	146	148	2	148	2	146	0	144	2
1	$H_0 \times H_1$	雌	381	373	8	420	39	379	2	381	0
		雄	366	373	7	420	54	367	1	369	3
2	$L_0 \times H_1$	雌	357	303	34	318	39	354	3	363	6
		雄	356	303	53	318	38	342	14	351	5
3	$L_0 \times H_1$	雌	250	261	32	250	0	286	36	268	18
		雄	349	303	46	318	31	242	7	351	2
4	$(L_0 \times H_1)_0 \times (L_0 \times H_1)_1$	雌	320	261	59	284	36	307	13	304	16
		雄	350	303	47	318	32	329	21	339	11
5	$(H_0 \times L_1)_0 \times H_0 \times L_1)_1$	雌	313	261	52	284	29	307	6	304	9
		雄	283	261	22	284	1	295	12	292	9
6	$(L_0 \times H_1)_0 \times L_1$	雌	228	183	45	199	29	222	6	212	16
		雄	300	269	31	267	33	278	22	295	5
7	$(H_0 \times L_1)_0 \times L_1$	雌	214	183	31	199	150	222	8	212	2
		雄	213	183	30	199	140	210	3	200	13
8	$L_0 \times (L_0 \times H_1)_1$	雌	243	226	17	233	10	256	13	260	17
		雄	235	226	9	233	2	244	9	247	12
9	$L_0 \times (H_0 \times L_1)_1$	雌	263	226	37	233	30	256	7	260	3
		雄	238	226	12	233	5	244	6	247	9
平均误差					29.8		22.1		9.85		8.2
复相关系数R				0.8635		0.9196		0.9826		0.9898	
显著性检验，F值 $\alpha = 0.01$ 临界值 $F_\alpha = 4.69$				$F = 1.047$		$F = 1.958$		$F = 9.99^{**}$		$F = 17.22^{**}$	

农大茧层量数据（表4）分析，发现交配方式3、6中，雌性比雄性的茧层量显著偏低，这和陆星垣等引入限性基因L的原意（认为雌性数值偏高）是矛盾的。为了使理论值更接近实际，我们再将L基因分为两类，一类为WQ型，仍用L表示基因数值。另一类是Wq型，用M表示，持有这两类基因的个数用L_{ik}、M_{ik}表示。（这时雌体的Q值被合并到L去了，因而当$i=0$时，$Q_{ik}=Q_{ok}=0$），仿照前面方法，写出持六个变量Q、L、M、A、C、B的个数及结构式，解含六个变量的正规方程，得出：

$Q=96.99\quad A=66.3\quad C=109.3\quad L=108.65\quad M=13.14\quad B=146.02$

上面增加变量，可提高理论值的近似程度。另一方面，对子二代（交配方式4.5）的纯结合型基因A和杂合型基因C的比重，即它们所占的权，亦即A_{ik}与C_{ik}的比例，还可以调整。设A_{ik}为α，C_{ik}为β；将方式4、5四个结构式相加，得：

$$1.5Q+L+M+4\alpha\cdot A+4\beta\cdot C+4B\sum_{k=4}^{5}\sum_{i=0}^{1}D_{ik}$$

注意到$\alpha+\beta=1$。便有：

$$\begin{cases}d=\dfrac{\left(\sum\limits_{k=4}^{5}\sum\limits_{i=0}^{1}D_{ik}-1.5Q-L-M-4B-4C\right)}{4(A-C)}\\ \beta=1-\alpha\end{cases}\qquad(13)$$

代入已求得各数，算得$\alpha=0.13$，$\beta=0.87$。

上面调整工作可以重复迭代下去，用新系数代入正规方程组解出六个因子的值，再用公式（13）调整比值$\alpha:\beta$，……，继续到前后两次差别不大便停止。本例再迭代一次，算出：

$Q=96.44\quad A=63.55\quad C=107.76\quad L=108.2,\quad M=12.85\quad B=144.16$代入(13)式，算出$\alpha=0.04$，$\beta=0.96$。采用本结果利用结构式，可计出：

$\hat{D}_{00}=M+B=157$	$\hat{D}_{10}=B=144$
$\hat{D}_{01}=2A+L+B=379$	$\hat{D}_{11}=Q+2A+B=368$
$\hat{D}_{02}=C+L+B=360$	$\hat{D}_{12}=Q+C+B=348$
$\hat{D}_{03}=C+M+B=265$	$\hat{D}_{13}=Q+C+B=348$
$\hat{D}_{04}=\alpha\cdot A+\beta\cdot C+0.5L+0.5M+B=311$	$\hat{D}_{14}=Q+\alpha\cdot A+\beta\cdot C+B=347$
$\hat{D}_{05}=\alpha\cdot A+\beta\cdot C+0.5L+0.5M+B=311$	$\hat{D}_{15}=0.5Q+\alpha\cdot A+\beta\cdot C+B=298$
$\hat{D}_{06}=0.5C+M+B=211$	$\hat{D}_{16}=Q+0.5C+B=294$
$\hat{D}_{07}=0.5C+M+B=211$	$\hat{D}_{17}=0.5C+B=198$
$\hat{D}_{08}=0.5C+0.5L+0.5M+B=259$	$\hat{D}_{18}=0.5Q+0.5C+B=246$
$\hat{D}_{09}=0.5C+0.5M+0.5L+B=259$	$\hat{D}_{19}=0.5Q+0.5C+B=246$

作回归方程显著性检验，复相关系数为：$R=0.9993$
取$\alpha=0.01$，临界值$F\alpha(6,13)=4.62$；算出$F=366.55$远大于F_α。由此可知求得的回归方程非常显著。

参 考 文 献

〔1〕浙江农业大学主编：《家蚕良种繁育与育种学》，农业出版社1982年第159—160页。

〔2〕陆星垣等：家蚕数量性状遗传规律研究Ⅰ 数量性状的部分性连锁遗传及其理论值计算方法的商讨，《浙江农业大学学报》，（1）1981：27—39。

〔3〕复旦大学编：《概率论（第二册）》数理统计第一分册，人民教育出版社1980年第89—112页。

〔4〕铃木简一郎、一丸学：家蚕にすける茧层量の遗伝，（IV），《日本蚕丝学杂志》29卷6号1960：501—505。

〔5〕T. H. Shen, On the Inheritance of some Ouantitative Characters in Bombyx mori L. Jour. College of Agri·Imp·Univ. of Tokyo, 10（1）, p39—66, 1928.

A DISCUSSION ON THE CALCULUS OF THE INHERITANCE OF QUANTITATIVE CHARACTER IN THE SILKWORM

Tang Weiliu
(Department of Sericulture)

Xu Mingzhao
(Department of Fundamental Sciences)

ABSTRACT

A hypothesis that two pairs of Mendelian factors can control the quantitative Characters of silkworm is given. And this hypothesis to shorten the work of numerical computation may replace the hypothesis of " Four Pairs of Mendelian Factors " raised by professor Shen Tan-Hui（沈敦辉）.

In this paper we will give a linear method of mathematics so that such problems could ultimately be reduced to the solution of a set of simultaneous linear equations.