

孟德尔群体数量性状遗传的概率论分析

贾小明¹, 张廷桢^{1*}, 张焕玲¹, 张晓龙²

(1. 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨陵 712100; 2. 同济大学, 上海 201804)

摘 要:以随机交配的孟德尔群体为对象, 用 Lyapunov 和 De Moivre-Laplace 中心极限定理证明, 当基因位点数 n 充分大时, 在一般孟德尔群体和 $p=q=1/2$ 的 Hardy-Weinberg 平衡群体中, 基因型值(G)均呈正态分布; 用 Lyapunov 中心极限定理证明, 当环境因子 n 充分大时, 以个体数众多为特点的孟德尔群体的小生境环境效应(E)呈正态分布。从概率论角度阐述 G 、 E 之间的独立性。由相互独立正态分布的可加性得出了 $P=G+E$ 呈正态分布, 即孟德尔群体的数量性状呈正态分布。从基因型和环境两方面讨论了数量性状的遗传问题。

关键词:孟德尔群体; 随机交配; 基因型值 G ; 环境效应 E ; G 和 E 的独立性; 正态分布; 数量性状遗传; 中心极限定理

中图分类号: Q348 文献标志码: A 文章编号: 1001-7461(2014)05-0106-05

Analysis on the Inheritance of Quantitative Characters
in Mendelian Population By Means of Probability Theory

JIA Xiao-ming¹, ZHANG Ting-zhen^{1*}, ZHANG Huan-ling¹, ZHANG Xiao-long²

(1. College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;
2. Tongji University, Shanghai 201804, China)

Abstract: A random mating Mendelian population was used as the research object to discuss quantitative character inheritance. In a general Mendelian population and Hardy-Weinberg equilibrium population with $p=q=1/2$, with the help of Lyapunov central limit theorem and De Moivre-Laplace central limit theorem, it was proved respectively that both genotypic value G would be submitted to the normal distribution $N(\mu_G, \sigma_G^2)$, when the number of gene locus n is sufficiently large. By means of Lyapunov central limit theorem it was certificated that the environmental effect in a niche E would be subordinated to the normal distribution $N(\mu_E, \sigma_E^2)$, when the number of the environmental factor n is sufficiently large. The independence between A and E was illustrated in the light of probability theory. According to the additivity of the independent normal distribution it was concluded that the phenotype value $P=G+E$ would be submitted to the normal distribution $N(\mu_G + \mu_E, \sigma_G^2 + \sigma_E^2)$, namely, the quantitative character in the Mendelian population would obey the normal distribution. Thus, the inheretance of quantitative character were elaborated in both genotypic and environmental aspects.

Key words: Mendelian population; random mating; genotypic value G ; environmental effect E ; independence between G and E ; normal distribution; inheretance of quantitative character; central limit theorem

数量性状, 如作物的产量、林木的直径、人的才智等有重要的经济价值, 表现在群体内的不同个体上^[1]。同一性状在不同个体上只有程度上的差异^[2], 其表现特点是大小上的连续性和分布上的正

收稿日期: 2013-11-27 修回日期: 2014-01-05
基金项目: 西北农林科技大学教改项目(JY1302032)。
作者简介: 贾小明, 男, 讲师, 研究方向: 林木生物技术。E-mail: jxm0601@163.com
* 通信作者: 张廷桢, 男, 教授, 研究方向: 林木遗传育种与栽培。E-mail: ztzshuo@163.com

态性^[3-4]。数量性状的形成取决于基因型和环境两个方面^[5],但长期以来有专家对数量性状遗传的理论只集中于基因型自身的研究,而未作遗传的全面研究,致使作为动植物育种和人类群体遗传十分重要基础理论的数量遗传,没有较大进展,出现了瓶颈现象,正期待着新方法、新思想的出现^[6]。本研究以普通遗传学为基础,在孟德尔群体水平上,从概率论角度就基因型和环境两方面来讨论数量性状的遗传问题。

1 基因型值 G 呈正态分布

绝大多数生物是二倍体,进行有性生殖,以群体的形式存在。在种内通过有性生殖,形成一个个孟德尔群体。每个群体是一个有机整体,各成员之间随机交配。是生殖过程将群体内个体联系起来,彼此进行基因交流。每交配成功 1 次,亲本各向群体贡献 1 个配子。因此,一个孟德尔群体就是一个享有共同基因库(gene pool)的繁殖集团^[7]。实质上,个体间成功的随机交配就相当于使每个亲本向基因库贡献相等的配子,这些雌雄配子随机结合起来^[2,8],结果形成了形形色色的基因型,发育成不同个体,表现出不同性状,包括数量遗传性状。

1909 年 Nilsson-Ehle 以小麦为材料对数量性状遗传提出了多基因假说。以后经许多专家修正,形成了比较完整的学说——微效多基因假说。该学说的要点是,数量性状遵循孟德尔遗传基本规律,不同的是这些性状由许多彼此独立的基因决定,每个基因对性状表现的效果较微,各基因效应可以累加而且相等^[1-2,9]。正是这些特质满足了在孟德尔群体中应用 Lyapunov 和 De Moivre-Laplace 2 个中心极限定理研究基因型值正态分布的充分条件。

参照 M. G. Bulmer(1980)^[4]的研究,以 G 表示孟德尔群体中具有某数量性状个体的基因型值,以 G_i 表示第 i 个基因位点对该值的贡献,在无上位和连锁时,则:

$$G=G_1+G_2+\cdots+G_n \tag{1}$$

(1)式数学模型表明,各基因位点的贡献是可加的;基因型值 G 是由不同位点贡献的,每个基因位点的贡献是较小的。据 J. F. Ayala^[3]等(1984)的进一步研究,同一基因位点或不同基因位点基因效应不一定相等。即使如此,上述数学模式仍然成立。重要的是,在这里将研究限定在随机交配的孟德尔群体中,彼此独立的基因自由组合成配子,配子随机地结合成基因型,不同位点 G_i 的贡献,在遗传和统计上必然是相互独立的^[4,9]。由于显性、部分显性

和超显性只作用于同一位点等位基因之间^[1],在它们存在时, G_i 的贡献仍相互独立。随机交配使群体的基因型多样化, n 对基因的杂合体能形成 2^n 种配子,随机结合的基因型及其基因型值种类是相当大的数字。当基因位点数 n 充分大时,按照 Lyapunov 中心极限定理,基因型值 G 服从正态分布 $N(\mu_G, \sigma_G^2)$ 。Bulmer (1980)^[4]认为,在连锁情况下依然如此,我们不能认同。因为在连锁遗传时,各基因位点贡献难以独立。

G 的正态分布在下面的群体中更是一目了然。我们知道,一般在较大的生物自然群体内雌雄比例接近 $1:1$ ^[10]。设 G_i 位点的等位基因为 g_i, G_i , 在 Hardy-Weinberg 平衡群体的一种特殊情况,即 $g_1=g_2=g, G_1=G_2=G$, 且 p, q 相等,均等于 $1/2$ 时,还可利用 De Moivre-Laplace 极限定理比较直观地证明孟德尔群体的基因型值 G 呈正态分布。

在遗传学中,等位基因如 g_i, G_i 的分离在统计上也是独立的^[9]。当某一数量性状受一对基因控制时,群体(gg, gG, GG)随机交配,若雌雄性细胞中基因 g 和 G 的频率 $q=p=1/2$, 群体中可形成 $\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)$ 的雌配子和 $\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)$ 的雄配子。雌雄配子结合形成合子,其基因型为 $\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)=\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)^2=\frac{1}{4}gg+\frac{2}{4}gG+\frac{1}{4}GG$ 。

当数量性状受 2 对基因控制时,群体中雌雄配子均为 $\left(\frac{1}{2}g_1+\frac{1}{2}G_1\right)\left(\frac{1}{2}g_2+\frac{1}{2}G_2\right)$ 。由于各基因贡献相等, $g_1=g_2=g, G_1=G_2=G$, 所以能形成的雌雄配子均为 $\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)^2$ 。雌雄配子结合,形成合子,其基因型为 $\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)^4=\frac{1}{16}gggg+\frac{4}{16}gggG+\frac{6}{16}ggGG+\frac{4}{16}gGGG+\frac{1}{16}GGGG$ 。

同样,可以证明,当数量性状受 n 对基因控制时,群体形成的雌雄配子均为 $\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)^n$, 其合子的基因型为 $\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)^n\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)^n=\left(\frac{1}{2}g+\frac{1}{2}G\right)^{2n}$, 呈牛顿二项式,各基因型频率为 $C_{2n}^k p^k q^{2n-k}$ (k 为 G 的个数, $0, 1, 2, \cdots, 2n$)。由于各基因贡献相等,可以积加,所以 G 的数目,既与基因型对应(如 $0G—gggg, G—gggG, GG—ggGG, \cdots$), 又与基因型值对应(如 $0G, 1G, 2G, \cdots$)。也就是

说,群体中基因型值 G 是以 $2n, p = \frac{1}{2}$ 为参数的二项式的展开式, G 服从二项分布 $B(2n, p)$ 。

由于 G 的数学期望值 $\mu_G = E(G) = \sum_{k=0}^{2n} k C_{2n}^k p^k q^{2n-k}$
 $p^k q^{2n-k} = 2np; G$ 的方差 $\sigma_G^2 = E(G^2) - [E(G)]^2 = \sum_{k=0}^{2n} k^2 C_{2n}^k p^k q^{2n-k} - (2np)^2 = 2np [(2n-1)p + 1] - (2np)^2 = 2npq$ 。

根据 De Moivre -Laplace 中心极限定理 $\lim_{n \rightarrow \infty} P$
 $\left[a < \frac{G - \mu_G}{\sigma_G} \leq b \right] = \lim_{n \rightarrow \infty} P \left[a < \frac{G - 2np}{\sqrt{2npq}} \leq b \right] = \int_b^a$
 $\frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{t^2}{2}} dt$, 即二项式 $\left(\frac{1}{2}g + \frac{1}{2}G \right)^{2n}$ 的极限为正态分布, 亦即在 $g_1 = g_2 = g, G_1 = G_2 = G, p = q = 1/2$ 的孟德尔群体中基因型值 G 也呈正态分布 $N(\mu_G, \sigma_G^2)$ 。

2 小生境环境效应 E 近似地呈正态分布

小生境环境效应也叫环境离差, 用 E 表示。它是对数量性状作贡献的另一组份。

生物生长在一定环境条件中, 环境效应是由许多因素综合作用的结果。这些因素包括: 光照、温度、水分、土壤、营养物质、大气、地貌、人为措施等。各因素还可细分为许多不同小因子, 如迄今已研究的植物所必需的营养元素达 19 种之多^[11]。每个生物都生活在由这许多环境因子组成的小生境中。

就概率论来说, 小生境中的各环境因子可以认为在统计上是相互独立的, 在测量、射击等应用中心极限定理计算误差时, 对光、温度、大气及其湿度、人为因子等就是这样处理的^[12-14]。土壤及其他因子的独立性更是不言而喻的。许多数学家在说明生物的数量形状呈正态分布, 如中国人的身高是男性以 1.69 m 为众数、女性以 1.62 m 为众数的正态分布, 虽忽视了基因型这一大块组份, 而对这些环境因子均是潜在地以相互独立处理的。我们认为每一小生境环境因子贡献总和, 即小生境环境效应就是像这样的随机变量, 受着许多相互独立的小因子的影响。

环境因子对环境效应的作用实际正是这样。如, 植物是在环境效应下生长的, 1900 年 Liebig 就植物的生长受任一最小量状态的营养物质限制, 提出了“最小因子定律”。1905 年 Blackman 认为, 任何一个生态因子不足, 都可成为影响植物生长的限制因子, 被称作“限制因子定律”^[15]。这说明各生态因子都重要, 对环境效应起着不可或缺的独立作用,

但每个因子都不起压倒一切的作用。这就满足了我们应用中心极限定理研究环境效应的必要条件。

孟德尔群体的先决条件之一是随机交配, 群体在“大”和“小”之间没有明显的界限, 它们有各种大小^[8], 而且有着一定的地域特点^[16-17], 就是在同一地域的同一物种也可有几个孟德尔群体^[18]。如一定面积的实生纯林、大型鸡场的鸡群、水库中的鱼群^[10]都可以认为是孟德尔群体。随机交配, 再加上微效多基因作用, 使其所产生的差异较小的不同基因型随机地分布在孟德尔群体所占据的环境场各小生境上, 环境变异也就随机化了。这样在影响不同基因型的环境因子之间没有系统误差。容易看出, 这些环境变异是来自非人为的一定自然条件下的小规模变动, 从而不同基因型所占据的小生境环境效应是独立的随机变量^[4]。

再以林木为例, 将小生境环境效应的独立性加以说明。如, 在平坦地面上的大株行距人工林和培育大苗的园林苗圃, 人们无法识别实生苗的基因型, 就基因型来说, 苗木定植是随机的。如果生产地面积充分大, 可将这种人工林和苗木看做孟德尔群体。在这里, 株行距一致, 植株间有一定距离, 根系互不交错。每株占有一定空间, 无胁迫和竞争, 对植株构成相互独立的小生境。小生境包括两部分, 其一是紧邻植株的部分, 环境因子与植株作用, 叫作作用小生境。小生境环境效应就是指作用小生境环境因子贡献总和。其二是作用小生境以外的部分, 叫作剩余小生境, 植株眼下未利用这里的环境因子。随着植株的生长和株数的变化, 这两部分会发生变化。在稀植情况下, 剩余小生境像房间的隔离段一样将一植株的作用小生境与紧邻的其他植株的作用小生境隔离, 使各个植株的作用小生境及其环境效应相互独立; 当密度合理时, 剩余小生境变得最小, 几乎整个小生境全为作用小生境, 其环境因子满足着植株的要求和需要, 小生境环境效应相对独立。

其实, 在自然情况下, 即使有竞争, 孟德尔群体所占据的环境场也会处于平衡密度或环境容纳量 (carrying capacity)^[19], 个体保持一定密度。各个体有着自己的小生境, 其环境因子满足着个体的要求和需要, 小生境环境效应仍然是相对独立的随机变量。

根据 Lyapunov 中心极限定理, 当环境因子 n 充分大时, 受诸多环境因子综合影响的随机变量小生境环境效应 E , 在理论上服从正态分布 $N(\mu_E, \sigma_E^2)$ 。孟德尔群体的另一前提是有相当多的个体数。个体数很多, 相应的小生境及其环境效应 E 很多。

这样,就使小生境环境效应的正态分布具体化了。

3 G 与 E 独立

从概率论角度来讨论这个问题。 $P=G+E$ 是通用的遗传模式。概率论认为, $P=G+E$ 中,随机变量 $G=(X\leq x)$ 与 $E=(Y\leq y)$ 的独立性,是指 G 与 E 中任一随机变量的取值对另一随机变量取值没有什么影响,用式 $P_{(G \cdot E)}=P_{(G)}P_{(E)}$ 来表示^[20-21]。

在一般孟德尔群体中基因型值 $G=G_1+G_2+\cdots+G_n$,其值取决于 G_i 和基因位点数 n ; 在 $g_1=g_2=g, G_1=G_2=G, p=q=\frac{1}{2}$ 的随机交配群体中,基因型值 G 还可追溯为以 $2n$ 和 p 为参数的二项分布,其频率为二项式的通项 $T_{k+1}=C_{2n}^k p^k q^{2n-k}$ 。当受 2 对基因控制时, $n=2$,各项的 k 值分别为 0,1,2,3,4,其基型值的频率分别为 $\frac{1}{16}, \frac{4}{16}, \frac{6}{16}, \frac{4}{16}, \frac{1}{16}$ 。可以看出,在 2 种群体中基因型值本质上像遗传学 3 大定律一样,纯由基因分离、重组形成配子,再结合为合子的遗传过程完成,与 E 无关;而环境效应 E 取决于光、温度、水分及土壤诸因子,与 G 无关, G 与 E 独立。

在实践中,独立性常根据实际意义来判断。 G 、 E 之间没有关联或关联很弱,那就认为它们之间是相互独立的^[20]。这里要强调的是,独立性限定在 G 与 E 之间,而不是 G 与 P ,或 E 与 P 之间。很多争论就在于将这三者关系混淆。基因型和环境之间的关系,其交互作用方差只能在相当人为的状况下才能予以分离和衡量。上面讨论过,由于微效多基因的作用和随机交配,孟德尔群体中个体的基因型是一个差异较小而随机分布的有序系列;而群体所占据的环境又是自然环境,不是按各自特有的环境个体不能类集的“特殊环境”。群体的地域性使各基因型所处的小生境性质还不止是数理统计中所谓的“处理”的性质,因为一个孟德尔群体一般在环境上不大会遇到像不同的处理所提供的那样大的范围。从而,基因型值和环境效应的关联和交互作用很弱,可予以忽略,二者相互独立^[22-23]。

事实上,许多其他专家也持有这种观点。Bulmer(1980)^[4]、马育华(1980)^[24]、刘来福^[25]等(1984)也主张在一定条件下 G 与 E 无关。几乎所有的遗传学著作都通用着 $P=G+E$ 的遗传模式,这意味着 G 与 E 在一般情况下无关。

4 结论与讨论

在孟德尔群体中决定数量性状遗传的基因型值

G 呈正态分布 $N(\mu_G, \sigma_G^2)$,小生境环境效应 E 呈正态分布 $N(\mu_E, \sigma_E^2)$ 。

因为 $P=G+E$,且 G 、 E 独立。

根据相互独立正态分布的可加性 $P=G+E\sim N(\mu_G+\mu_E, \sigma_G^2+\sigma_E^2)$ 。由于 $P=G+E, E=P-G$,像测量误差的补偿性一样,在作为一个整体看待的群体里的平均环境离差取作为 0^[24],即孟德尔群体的环境效应期望值 $\mu_E=0$,则: $E\sim N(\mu_E, \sigma_E^2)=N(0, \sigma_E^2), P=G+E\sim N(\mu_G, \sigma_G^2+\sigma_E^2)$ 。

说明只要各位点贡献独立,不论基因效应是否相等,等位基因是否存在显性和什么样的显性,孟德尔群体数量性状的表现型和表现型值 P 均服从正态分布。从而,从基因型和环境两方面阐述了孟德尔群体数量性状的遗传问题。这样,它的应用范围就超过了微效多基因假说,而且其更全面和科学。由于各孟德尔群体相互独立,根据相互独立正态分布的可加性,就几个孟德尔群体,甚至就 1 个种来说,数量性状仍呈正态分布,自然界生物数量性状呈正态分布就相当普遍。

由该结论推知,杂居的不同种生物,只要生殖隔离,则杂居者按物种各自形成一个孟德尔群体,各自的数量性状呈正态分布。如,马尾松(*Pinus massoniana*)、大头茶(*Gordonia kwangsiensis*)的天然复层异龄林,各种树树高、直径均近似正态分布^[26]。

人工林由于种子来源于孟德尔群体,其数量性状也呈正态分布。如自然稀疏前幼林中的思茅松(*Pinus kesiya* var. *langbinaensis*)直径的分布^[27]。

基因型一致的作物品种和无性系人工林,它们的数量性状亦呈正态分布。如尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)无性系 6 号人工林的直径分布^[28]。

由于同一基因型不同个体基因型值 G 为常数,设为 c ,则 $P=G+E=c+E$,因为 $E\sim N(0, \sigma^2 E)$,所以 $c+E\sim N(0+c, \sigma_E^2)$,得 $P=G+E=c+E\sim N(c, \sigma_E^2)$ 。

由于常数的方差为 0,这样的正态分布是由环境效应 E 引起的,只是沿 OX 平移了 c 个单位,而不改变其形状。这就是可用基因型一致的材料,如无性系林木来估算环境效应的原因。

许多数学家从中心极限定理出发,所谈的生物数量性状呈正态分布实际只适用于上述例证中的最后一类,这仅是一个特例。他们是由随机变量受大量相互独立随机因素的综合影响而得出的结论。实际上要说数量性状都如此那是不对的,因为很多数量性状遗传还包含着不容忽视的基因型值 G 这一大块组份,如在果蝇(*Drosophila melanogaster*)遗

传混合群体里有 49% 的胸部长度方差,是基因型差异决定的^[22],而他们并未加以考虑^[29-30],或充其量将其视为与环境诸因子一样的“小因子”^[14],这种做法遗传学家是不能接受的。

迄今为止,许多遗传学家根据 Nilsson-Ehle 的研究认为,基因型和表现型一致的小麦粒色数量性状遗传呈二项分布,其实,根据中心极限定理,其极限为正态分布,但对环境效应 E 均未作科学的解释^[2,9,31-33]。为了讨论这个问题有必要简略回忆一下 Nilsson-Ehle 的试验。1900 年他在位于 Svalot 的“Sveriges Utsadesforening”植物育种站开始的调查发现,瑞典北部的一种种皮深红的小麦受 3 对独立等位基因控制。用它与白粒品种杂交,由 64 株 F_2 推断的 F_3 理论期望分别为:37 株的 F_3 植株继续结红粒种子,8 株的 F_3 植株种子红粒和白粒分离为 63 : 1、12 株的为 15 : 1、6 株的为 3 : 1、1 株的继续为白粒;而实际获得的 78 株 F_2 中相应为 50、5、15、8、0 株^[34]。我们作了 χ^2 检验,其 $\chi^2 = 8.110 < 9.488_{(0.05, 4)}$,与期望值符合,小麦粒色确系 3 对等位基因控制。这是一个伟大的发现,是它揭开了数量遗传新的一页。但 H. Nilsson-Ehle 认为没有环境影响,Ayala^[6]等(1984)认为,环境对小麦颜色变异的影响极小,在 H. Nilsson-Ehle 试验中环境的影响可忽略不计^[3],这是不真实的。我们认为,它们同样受着环境的影响,只是给予了各基因型同样的影响。作为小麦 F_2 原始生命体的胚以包被着母体 $F_1 2n$ 组织的种子存在于 F_1 植株上,环境一致。由这些胚发育的 F_2 植株的基因型和环境决定着其所结种子的颜色,胚及植株的基因型值成二项分布,其极限为正态分布。78 株 F_2 植株所处的环境很小, E 的分布对所有基因型基本都相同, G 和 E 相互独立^[35],设其环境效应 E 为常数 c ,仿基因型一致生物数量遗传的推导,则 $P = G + E = G + c \sim N(\mu_G + c, \sigma_G^2)$ 。

由于常数的方差为 0,粒色 P 的正态分布是由基因型值决定的,环境对各基因型相同的影响,使基因型值正态曲线沿 OX 轴平移了 c 个单位,而不改变其形状。这与绝大多数数量性状遗传,如森林中的树木,个体处在不同的小生境环境下是有区别的。从这里可以看出用小麦粒色来讨论数量遗传,就微效多基因来说是有优点的,而就环境效应来说,是有缺点的。

用图形来说,基因型一致生物数量性状讨论的是环境效应 E 的钟形曲线;小麦粒色遗传讨论的是二项分布曲线,其极限是基因型值 G 钟形曲线。本

研究指出,这二者只是特例,更多的数量遗传表现的是将这两曲线合成在一起的另一钟形曲线。从理论上证明了一百多年前丹麦遗传学家 Johannsen 所说,是基因型和环境的紧密结合决定着个体的数量性状^[5]。

致谢:感谢邵崇斌和徐钊对本研究概论应用的启发和在随机变量独立性方面的提示。

参考文献:

[1] 沈德绪,林佰年. 园艺植物遗传学[M]. 北京:农业出版社, 1985:155-177.

[2] CROW J F. Genetics Notes[M]. 7th ed. Minneapolis:Burgess publishing company, 1976: 161-202.

[3] AYAIA F J, KIGER J A . 现代遗传学[M]. 蔡武城,蒋成山,顾大年,等译. 长沙:湖南科学技术出版社,1988: 600-629.

[4] BULMER M G. The mathematical theory of quantitative genetics[M]. Oxford: Glarendon Press, 1980: 1-128.

[5] JOHANNSEN W. Heredity in populations and pure lines——a contribution to the solution of the outstanding questions in selection[C]//Translated from *Ueber Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien*, published by Gustav Fischer Jena,1903. In *Classic Papers in Genetics*. Edited by Peters J A. Prentice-Holl, Inc. 1959: 20-26.

[6] 徐晋麟,徐沁,陈淳. 现代遗传学原理[M]. 修订本. 北京:科学出版社,2004: 97-100.

[7] DOBZHANSKY T. Genetics and the origin of species[M]. 3 版. NewYork: Columbia Unixersity Press,1951: 1-18.

[8] LI C C. 群体遗传学[M]. 吴仲贤,译. 北京:农业出版社,1981: 6-8.

[9] 季道藩,米景九,许启风,等. 遗传学[M]. 北京:农业出版社, 1987:34-98.

[10] 郭平仲. 群体遗传学导论[M]. 北京:农业出版社,1993:158-191.

[11] 王沙生,高荣孚,吴贯明. 植物生理学[M]. 2 版. 北京:中国林业出版社,1991:211-215

[12] 胡细宝,孙洪祥,王丽霞. 概率论 数理统计 随机过程[M]. 北京:北京邮电大学出版社, 2004: 188-203.

[13] 林少宫. 基础概率与数理统计[M]. 北京:人民教育出版社, 1978:12-130.

[14] 叶鹰,李萍,刘小茂. 概率论与数理统计[M]. 武汉:华中理工大学出版社,2000:158-161.

[15] 梅尔 B S,安德逊 D B,波恩宁 R H,等. 植物生理学导论[M]. 黎盛隆,译. 北京:农业出版社,1979:462-464.

[16] 张根发,周宜君. 遗传学[M]. 北京:化学工业出版社(生物医学出版分社),2006:181-201.

[17] 张建民. 现代遗传学[M]. 北京:化学工业出版社(教材出版中心),2005:324-335.

[18] 同桂琴,部刚. 遗传学[M]. 北京:科学出版社,2001:227-254.

[19] MACKENZIE A,BALL A S,VIRDEE S R. Ecology[M]. 2 版. 北京:科学出版社,2004: 11-95.

[4]

DANIEL TC, RS BOSTER. Measuring landscape aesthetics: the scenic beauty estimation method[J]. Forest Service Research Paper RM,1976.

[5]

翁殊斐,陈锡沐,黄少伟. 用 SBE 法进行广州市公园植物配置研究[J]. 中国园林,2002(5):84-86.

[6]

钟素飞. 长沙市公园绿地典型园林植物群落美景度与偏好度评价研究[D]. 长沙:中南林业科技大学,2011.

[7]

邵锋,宁惠娟,包志毅,等. 城市公园植物景观量化评价研究[J]. 浙江农林大学学报,2012,29(3):359-365.

SHAO F,NING H J,BAO Z Y, *et al.* Quantified estimates of plant landscapes in urban parks[J]. Journal of Zhejiang A&F University,2012,29(3):359-365. (in Chinese)

[8]

王海峰,彭重华. 园林石景美景度评价的研究[J]. 中南林业科技大学报,2011,31(12):124-132.

WANG H F,PENG Z H. Evaluation of scenic beauty of garden rock landscape[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2011,31(12):124-132. (in Chinese)

[9]

林清. 基于 SBE 法的福州郊区乡村景观调查及评价[D]. 北京:中国农业科学院,2012.

[10]

俞孔坚. 自然风景景观评价方法[J]. 中国园林,1986(3):39-40.

YU K J. The natural scenery landscape's evaluation method [J]. China Landscape Archit, 1986(3): 39-40. (in Chinese)

[11]

宁惠娟,邵锋,孙茜茜,等. 基于 AHP 法的杭州花港观鱼公园植物景观评价[J]. 浙江农业学报,2011,23(4):717-724.

NING H J, SHAO F, SUN X X, *et al.* AHP-based evaluation on plant landscape of Huagangguanyu park in Hangzhou [J]. Acta Agric. Zhejiang, 2011, 23(4): 717-724. (in Chinese)

[12]

VODAK MC, ROBERTS PL, WELLMAN JD, *et al.* Scenic impacts of eastern hardwood management[J]. Forest Science, 1985, 31: 289-301.

[13]

BROWN TC, DANIEL TC. Predicting scenic beauty of timber stands[J]. Forest Science, 1986, 32: 471-487.

[14]

CLAY GR, DANIEL TC. Scenic landscape assessment: the effects of land management jurisdiction on public perception of scenic beauty[J]. Landscape and Urban Planning, 2000, 49:1-13.

[15]

李效文,贾黎明,郝小飞,等. 森林景观 SBE 评价方法的步骤及应用[J]. 中国城市林业,2007(3):267-274.

(上接第 110 页)

[20]

盛骤,谢式千,潘承毅. 概率论与数理统计[M]. 4 版. 北京:高等教育出版社,2011: 20-126.

[21]

廖照懋,杨文理. 概率论与数理统计[M]. 北京:北京师范大学出版社,1988: 147-153.

[22]

FALCONER D S. Introduction to Quantitative Genetics[M]. Edinburgh & London: Oliver and Boyd Ltd. 1960: 1-140.

[23]

FALCONER D S. Introduction to Quantitative Genetics[M]. 2nd ed. Lond & New York: Longman Group Ltd,1981: 1-133.

[24]

马育华. 植物育种的数量遗传学基础[M]. 南京:江苏科学技术出版社,1980:76-77.

[25]

刘来福,毛盛贤,黄远樟. 作物数量遗传[M]. 北京:农业出版社,1984:74-78.

[26]

周立江,蔡凡隆,潘发明. 马尾松、大头茶针阔混交林森林结构的研究[J]. 四川林业科技, 1993,14(1):16-25.

[27]

张文勇. 思茅松人工幼龄林和中龄林直径分布规律的研究[J]. 安徽农业科学,2011,13:7736-7737,7740.

ZHANG W Y. A study on diameter distribution in young and middle-aged plantation of *Pinus kesiya* var. *longbinaensis* [J]. Anhui Agriculture Science, 2011, 13: 7736-7737,7740. (in Chinese)

[28]

陈永福. 短周期桉树人工林直径分布模型的研究[J]. 林业科学研究,2008,21(增刊):50-54.

CHNE Y F. A study on diameter distribution model in fast-growing eucalypt plantation[J]. Forestry Science Research, 2008, 21 (Extra ed): 50-54. (in Chinese)

[29]

李贤平. 概率论基础[M]. 2 版. 北京:高等教育出版社,2010: 345-356.

[30]

叶尔骅,张德平. 概率论与随机过程[M]. 北京:科学出版社, 2005: 105-136.

[31]

盛志廉,陈瑶生. 数量遗传学[M]. 北京:科学出版社,2001: 9-13.

[32]

刘庆昌. 遗传学[M]. 北京:科学出版社,2009:182-186.

[33]

温特 P C,希基 G I,弗莱彻 H L. 遗传学[M]. 2 版. 谢雍. 译. 北京:科学出版社,2006: 182-193.

[34]

NILSSON-EHLE H. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen[M]. Lunds Universitets Arsskrift. N. F. Afd. Z. Bd. 5, Nr. 2 1909. S. 1-122 (East E M. Referate 280-291)

[35]

蔡旭,郭平仲. 植物育种学[M]. 2 版. 北京:科学出版社, 1988:206-246.