arXiv:2611.29703v1 [math.ST] 22 Nov 2026

择偶同类性的高维视角：定义、动力学与极限结果

预印本

KáriHlynsson数学系 伦敦帝国学院 伦敦，SW7 2AZ，英国
kari.hlynsson26@imperial.ac.uk

摘要

择偶同配，即配偶对之间性状的系统性相似或相异，会产生广泛影响。主要而言，它通过亲本中遗传的性状相关位点之间的耦合，调节后代的遗传方差。经过许多世代，这种累积效应会在性状层面变得显著，并可能混淆统计遗传学技术，例如关联分析和遗传力估计。在单变量情形下，即配偶基于单一性状配对时，这一效应的理论刻画已经较为完善。然而，越来越多的实证研究表明，择偶不仅是多变量的，而且还是高维的；换言之，配偶之间呈现的相关结构无法由构成性状的单个或少数几个线性组合表示。尽管如此，随着人们对这一事实认识的加深，择偶的数学理论却未能相应扩展。本文将建立这样一种推广。我们首先推导估计量不受择偶影响的充分条件，随后研究择偶条件下平衡态的存在条件和极限行为。最后，将涉及性状遗传力和近亲遗传相关的单变量结果推广至多变量情形。

关键词：择偶同配 · 数量遗传学 · 遗传力 · 遗传相关

1 引言

统计遗传学领域中，一个由来已久且日益受到重视的混杂因素，是人类群体中非随机的择偶选择。这一现象表现为配偶对之间性状的相关；由于亲本共同遗传了这些相同的基因座，后代性状相关位点的遗传方差会因此增大，而且这种影响在性状层面上变得显著。经过世代累积，这种额外的方差和位点间协方差会导致性状遗传力、个体内及亲属间遗传相关等估计产生偏差。重要的是，择偶的影响不会随着样本量增大而减弱（Young 2019），也无法仅靠遗传主成分完全校正；遗传主成分常用于处理祖源效应（Border,

O’Rourke 等，2022）。关于单变量情形的择偶理论文献十分丰富，且形式化程度很高。在这种情形中，配偶在单一性状对上进行择偶。相关研究始于 Fisher 1919 和 Wright 1921 的开创性探索，随后 Crow 和 Felsenstein 1968、Crow 和 Kimura 1970、Feldman 和 Cavalli-Sforza 1977、Bulmer 1980 以及 Nagylaki 1982 对其进行了进一步完善。Karlin 1979a 和 Karlin 1979b 对多变量情形作出了部分刻画，但这些研究的知名度较低。

现代研究已牢牢扎根于后一种情形，并日益借助计算方法和模拟予以拓展（Hartwig、Davies 和 Davey Smith 2018；Border、O'Rourke 等，2022；Border、Wang 等，2024；Fan 等，2025；Tan 等，2025）。改变研究环境的必要性显而易见：多项调查已表明，择偶不仅普遍存在，而且涉及高维特征，其相关的配偶间交叉相关也十分复杂（Nordsletten 等，2016；Yengo 等，2018；Fan 等，2025；Border、Athanasiadis 等，2022），涵盖人体测量、精神病学、行为以及社会经济领域。然而，据作者所知，这种研究方法尚未同样扩展至理论研究。本文旨在将若干经典结果推广至多变量情形。

本文的结构如下。第2节将综述支撑我们研究工作所需的符号、工具和既有研究。接下来，第3.1节给出高维情形下择偶的定义，并刻画择偶类型的可行性与模态；可行性描述哪些择偶结构是可行的，而模态则将其划分为正（同类相吸）、负（异类相吸）、随机（随机交配）或不定的特征。最后一种情形在单变量情形下前所未有。第3.2节详细推导在无穷小多基因模型下，基因组中恒定大小或原子片段对择偶的不变性；这一结果在后续处理中似乎是一项便捷的工具。随后，第3.3节研究遗传方差矩阵的极限轨迹和动力学。在一个充分但非必要的正则条件下，该递推趋于一个极限；利用这一极限，可以恢复广义性状遗传力的平衡形式，并且在适当条件下精确恢复 Fisher 1919 和 Gimelfarb 1984 的经典形式。在平衡状态下，第3.4节推导亲属间协方差。最后，第3.5节使用模拟方法验证这些恒等式。

2 方法

2.1 数学模型与定义

我们研究一个发生择偶、进行异交的群体，该群体由 $n \in \mathbf{N}^*$ 个体组成，这些个体都源自一个由无亲缘关系创始个体构成的随机交配群体。每个个体表现出 $p \in \mathbf{N}^*$ 个定量连续性状，这些性状可分解为加性遗传成分与环境贡献之和。此外，我们假设这些性状的相关基因座并非性连锁。

基因型与表型。从数学上讲，群体中存在的 m 个常染色体遗传基因座构成集合$\mathcal{G} = \{G_1, \ldots, G_m\}$。进一步记 $\Omega_m = \{0,1,2\}^m$ 为这些基因座的构型集合。我们也可以取其一个子集 $\mathcal{G}^s \subseteq \mathcal{G}$，此时用 Ω_m^s 表示仅针对 $\mathcal{G}^s$中所含基因座的 Ω_m 中的构型。特别地，如果某个集合的大小不随基因座数量增长（即数学上满足 $|\mathcal{G}^s| = O(1)$），则称其为原子 集合。Ω_m和 Ω_m^s中的对象分别用 $\boldsymbol{g}$和 $\boldsymbol{g}^s$表示；若将其视为随机变量，则分别用 $\boldsymbol{G}$和 $\boldsymbol{G}^s$ 表示。记号 μ 表示基因型概率分布，μ^s 表示局部片段 $\mathcal{G}^s$的概率分布。

表型被建模为随机变量 $X_1, \ldots\ldots, X_p$，我们主要将在向量层面处理这些变量$\boldsymbol{X} = (X_1, \ldots\ldots, X_p)$。它们取值于$\mathbf{R}^p$，并分解为加性遗传成分 $\boldsymbol{\Gamma}$与环境成分 $\boldsymbol{E}$之和，记为 $\boldsymbol{X} = \boldsymbol{\Gamma} + \boldsymbol{E} = \boldsymbol{G}\Lambda + \boldsymbol{E}$。其中，$\boldsymbol{G} \in \Omega_m$, $\Lambda = (\boldsymbol{\lambda}_1, \ldots\ldots, \boldsymbol{\lambda}_p) \in \mathbf{R}^{m\times p}$是效应矩阵，其列向量 $\boldsymbol{\lambda}_j \in \mathbf{R}^m$指定了性状 j的因果位点，且 $\boldsymbol{E} \sim N(\mathbf{0}, \Sigma_E)$。本文不考虑间接成分，即涉及亲本基因型间接传递的成分，例如通过养育（Kong 等，2018）或文化传递（Cavalli-Sforza 和 Feldman，1981）实现的传递。矩阵 Σ_E 是环境成分的协方差矩阵，并假设其非奇异且正定。假设性状相关位点的效应是均匀的，即位点对遗传成分的边际方差贡献为m^{-1}，这等价于逐元素意义下的 $\boldsymbol{\lambda} = O(m^{-1/2})$。$\boldsymbol{\lambda}_j$中非零元素对应的位点集合记为$\mathcal{G}_j$，因此 $m_j = |\mathcal{G}_j|$。进一步假设 $m_j = O(m)$，使得每个性状都随所考虑的位点总数进行缩放；因此，通过令 m 足够大，我们可以确保所考虑的所有性状都是无限小多基因的。

为建立局部性结果，将可接受的性状值空间从欧几里得空间$\mathbf{R}^p$限制在某个紧集 $\mathcal{X}$内会非常方便。这样的假设并不像最初看起来那样难以接受；毕竟，尽管数学模型是如此表述的，人们通常认为性状值具有某种生物学下限和上限。本文提出了两种对此限制的替代性解释。一方面，如果从生物学角度看，每个组成性状 X_j都可以被赋予一个可接受值的紧集 $\mathcal{X}_j \subset \mathbf{R}$，我们可以将定义域取为这些集合的笛卡尔积，从而形成一个紧集。若不希望作出这一假设，另一种做法是将定义域定义为对某个 $\delta > 0$而言的高概率密度区域 $\Pr(\boldsymbol{X} \in \mathcal{X}) \geq 1 - \delta$。该区域可以表示为连续函数在$\mathbf{R}$ 中某个闭区间的原像，因而同样是紧集。本文将采用后一种形式化方法。不希望遵循任何此类假设的读者，也可以将本文提出的渐近结果理解为：当 δ 足够小时，且性状支持位点的数量足够大或为无穷时，这些结果以极高概率成立。

择偶建模。 在全文中，符号 σ 和 φ 将用于表示相对于某一性别的配偶或亲本性状或基因型，二者的顺序任意。为对择偶进行建模，我们采用交叉相关矩阵$R_{\sigma\times\varphi} \in [-1,1]^{p\times p}$，即同配矩阵。于是，交叉协方差为 $\Sigma_{\sigma\times\varphi} = \Sigma_X^{1/2}{}_{,\,\sigma} R_{\sigma\times\varphi} \Sigma_X^{1/2}{}_{,\,\varphi}$其中 $A^{1/2}$用于表示半正定矩阵 A的主平方根。在此模型下，任一性别的性状向量都可以分解为：基于其配偶性状所预测的期望性状向量，与相对于这种偏好的独立偏差之和，即

$$\boldsymbol{X}_\varphi = \Sigma_{\sigma\times\varphi}\Sigma_X^{-1}\boldsymbol{X}_\sigma + \boldsymbol{\varepsilon}_\varphi, \tag{1}$$

其中 $\boldsymbol{\varepsilon}_\varphi \sim N(\mathbf{0}_p,\ \Sigma_X - \Sigma_{\sigma\times\varphi}^\top \Sigma_X^{-1}\Sigma_{\sigma\times\varphi})$。利用该模型，可以在保持两个性别类别的边际方差—协方差结构不变的同时，恢复配偶之间所需的交叉协方差结构。该算子的对称化形式$\Sigma_{\sigma\times\varphi} = \frac{1}{2}(\Sigma_{\sigma\times\varphi} + \Sigma_{\sigma\times\varphi}^\top)$更便于分析，并在文中被广泛使用。类似地， $R_{\sigma\times\varphi}$用于表示交叉相关矩阵 $R_{\sigma\times\varphi}$的同一导数。第3.1节将讨论同配矩阵的可行性与刻画。全文始终假设存在主要表型同配，即在给定表型的条件下，配偶基因型相互独立。

时间与祖源。 模型组成部分对时间的依赖关系用上标（t）表示，其中 $t \in \mathbf{N}$ 是世代的索引。期望和协方差等对象通常带有上标，以表示相关量对应的世代。重要的是，在初始随机交配世代 $t = 0$中，$\mu^{(0)}$ 是在哈代-温伯格平衡群体中成立的二项分布，而 $\Sigma_G^{(0)}$ 是$\mathbf{R}^{m\times m}$中的创始者遗传方差—协方差矩阵。

为表示个体之间的亲缘关系，我们引入有向系谱图 $\mathcal{P}(t)$，其顶点为第0、.....、t世代的个体。如果两个个体之间有一条边相连，则其中一个（例如 j）属于第 $t-1$ 世代，另一个 k属于第 t 世代，并且 j 是 k的父母。借助这一工具，可以通过无向版本的图中是否存在一条路径，将个体 j 与 k 之间的亲缘关系确定为：该路径连接这两个个体，并经过最近共同祖先（MRCA）。这个最近共同祖先可以是一对配偶，此时这两个个体是兄弟姐妹的后代；也可以是兄弟姐妹本身。沿着这样的路径，记 $a^d(j)$，其中 $1 \leq d \leq d_j$表示从这条路径上的 j移除 d条边后得到的个体，而 $a^{d_j}(j)$是其最近共同祖先，且 k。显然，这种记法对应于迭代应用映射 $a(j)$，该映射返回路径上 j的父母。同样，用 $m^d(j)$表示个体$a^d(j)$的配偶。最后，个体 $a^d(j)$的性别由映射 $s(a^d(j))$给出，其取值为两个标记 σ或 φ之一。

单变量结果概述。在进一步讨论之前，先简要概述单变量文献。该情形涉及一对表型 $X = \Gamma + E$ 和 $X' = \Gamma' + E'$，其中 $X = X'$ 可能成立，此时择偶表现为相关性 $r = \mathrm{cor}(X_\sigma,\ X'_\varphi)$。可以证明，性状中加性遗传方差在

各世代之间的变化为

$$\sigma^2_{\Gamma,(t+1)} = \left(1 + \frac{r h^2_{(t)}}{2}\right)\sigma^2_{\Gamma,(t)},$$

其中 $h^2{}_{(t)} = \sigma^2_{\Gamma,(t)}/\sigma^2_{X,(t)}$ 为狭义遗传力。在极限 $t \to \infty$ 下，若该极限存在，上式给出隐式解

$$\frac{\sigma^2_{\Gamma,(\infty)}}{\sigma^2_{\Gamma,(0)}} = \frac{1}{1 - r h^2_{(\infty)}}. \tag{2}$$

这一结果最初由 Wright 于 1921 年使用路径追踪模型推导出来，随后 Crow 和 Felsenstein 于 1968 年、Bulmer 于 1980 年以及 Nagylaki 于 1982 年对其进行了扩展和形式化。Gimelfarb 于 1984 年证明了极限遗传力的存在性和稳定性，该极限遗传力满足二次方程

$$r(1 - h^2_{(0)})\left[h^2_{(\infty)}\right]^2 - h^2_{(\infty)} + h^2_{(0)} = 0,$$

其解为

$$h^2_{(\infty)} = \begin{cases} \dfrac{1 - \sqrt{1 - 4r h^2_{(0)}(1 - h^2_{(0)})}}{2r(1 - h^2_{(0)})}, & r \neq 0, \\ h^2_{(0)}, & r = 0, \end{cases} \tag{3}$$

其中选取二次根的负分支，以确保通过洛必达法则与随机交配情形 $r = 0$ 连续。最后，源自 Fisher 1919 的平衡状态下亲属的遗传成分协方差可表示为

$$\operatorname{cov}(\Gamma_j, \Gamma'_k) = k^{d_j + d_k - 1}\sigma^2_{\Gamma,(\infty)}, \tag{4}$$

其中 $k = (1 + r h^2)/2$， d_j和 d_k分别表示到达这对个体j， k的共同祖先所需的步数。如果他们是通过单一祖先产生亲缘关系的，例如半同胞，那么公式应改为

$$\operatorname{cov}(\Gamma_j, \Gamma'_k) = k^{d_j + d_k}\sigma^2_{\Gamma,(\infty)}. \tag{5}$$

3 结果

3.1 将同类相吸择偶推广到高维

本小节探讨如何将单变量情形下的两个属性推广到当前语境：模态和可行性。第一个属性涉及如何描述群体中的择偶，即正、不定、负或随机。第二个属性则确定了元素取值位于 $[-1, 1]$ 、且其元素可作为择偶配对矩阵的矩阵类别。

择偶配对模式。 由于 $R_{\sigma\times\varphi}$ 不一定是对称的，因此确定择偶的特征并非易事；逐元素分类无法准确描述该算子所诱导的作用，而定性等概念仅适用于对称算子。因此，为了在 $R_{\sigma\times\varphi}$ 及其对称化形式之间建立联系，令$\boldsymbol{x} \in \mathbf{R}^p$，执行奇异值分解 $R_{\sigma\times\varphi} = U\Sigma V^\top$，并注意到

$$\boldsymbol{x}^\top \overline{R}_{\sigma\times\varphi}\boldsymbol{x} = \frac{1}{2}\boldsymbol{x}^\top\left(R_{\sigma\times\varphi} + R^\top_{\sigma\times\varphi}\right)\boldsymbol{x} = \frac{1}{2}\boldsymbol{x}^\top\left(U\Sigma V^\top + V\Sigma U^\top\right)\boldsymbol{x} = \sum_{j=1}^{p}\sigma_j(\boldsymbol{x}^\top\boldsymbol{u}_j)(\boldsymbol{x}^\top\boldsymbol{v}_j), \tag{6}$$

其中，σ_j 是 Σ的第 j个对角元素，而 $\boldsymbol{u}_j$ 和 $\boldsymbol{v}_j$ 分别是 U 和 V的第 j个列向量。上述内容可理解为：交配制度在多大程度上奖励性状向量相同的配偶对。若 $\boldsymbol{x}$ 是一个位于 $R_{\sigma\times\varphi}$的第 k个特征子空间 $\mathcal{E}_k$ 中的单位向量，则方程（6）的表达式为

$$\lambda_k = \sum_{j=1}^{p} \sigma_j (\boldsymbol{x}^\top \boldsymbol{u}_j)(\boldsymbol{x}^\top \boldsymbol{v}_j). \tag{7}$$

注意到 $\sigma_j \geq 0$，可以得出第 k 个特征值的符号与方程（7）右侧的和之间存在对应关系；若 $\lambda_k < 0$，则这意味着至少有一个求和项满足 $(\boldsymbol{x}^\top \boldsymbol{u}_j)(\boldsymbol{x}^\top \boldsymbol{v}_j) < 0$，而这些负求和项的贡献必然对该和产生主导影响。换言之，沿着来自 $\mathcal{E}_k$ 的向量，性别各自的线性组合的载荷向量“总体上为负”。对于 $\lambda_k > 0$，则有相反的解释；若 $\lambda_k = 0$，则会出现抵消，也就是说，在由相应同配强度加权的典型性状变换上，择偶效应的平均值为零。

若 $R_{\sigma\times\varphi}$ 是对称的，则其奇异向量与特征向量除符号外相同，即 $\boldsymbol{u}_k = \mathrm{sgn}(\lambda_k)\boldsymbol{v}_k$，因此我们得到的不是方程（6），而是 $\lambda_k = |\lambda_k|(\boldsymbol{x}^\top \boldsymbol{u}_k)(\boldsymbol{x}^\top \boldsymbol{v}_k)$。这种情形有一种更简单得多的几何解释。若 $\lambda_k < 0$，则乘积 $(\boldsymbol{x}^\top \boldsymbol{u}_k)(\boldsymbol{x}^\top \boldsymbol{v}_k)$ 必为负，因此这些向量在几何上方向相反。反之，$\lambda_k > 0$ 则意味着它们必然对齐。鉴于以上讨论，将择偶定义为：若 $R_{\sigma\times\varphi} \succ 0$，则为正；若 $R_{\sigma\times\varphi} \prec 0$，则为负；若两者皆不成立，则为不定。当然，如果同配矩阵恒为零，则称该群体为随机交配。

择偶配对矩阵的可行性。现给出可行交叉相关矩阵 $R_{\sigma\times\varphi}$ 的集合描述。为此，考虑堆叠性状向量 $\boldsymbol{X}_{\sigma+\varphi} = (\boldsymbol{X}_\sigma,\ \boldsymbol{X}_\varphi) \in \mathbf{R}^{2p}$。该向量的方差可表示为分块矩阵

$$\begin{pmatrix} \Sigma_\sigma & \Sigma_{\sigma\times\varphi} \\ \Sigma_{\sigma\times\varphi}^\top & \Sigma_\varphi \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \Sigma_{X,\sigma} & \Sigma_{X,\sigma}^{1/2} R_{\sigma\times\varphi} \Sigma_{X,\varphi}^{1/2} \\ \Sigma_{X,\sigma}^{1/2} R_{\sigma\times\varphi}^\top \Sigma_{X,\varphi}^{1/2} & \Sigma_{X,\varphi} \end{pmatrix},$$

该矩阵必然是半正定矩阵，因此满足舒尔补条件

$$\Sigma_{X,\varphi}^{1/2}(I - R_{\sigma\times\varphi}^\top R_{\sigma\times\varphi})\Sigma_{X,\varphi}^{1/2} \succeq 0,$$

这要求 $R_{\sigma\times\varphi}^\top R_{\sigma\times\varphi} \preceq I$。等价地，同配矩阵的奇异值必须位于单位区间$[0,1]$内。为了解释这一约束，考虑 $R_{\sigma\times\varphi}$ 的奇异值分解，该分解确定了 p 正交轴，有时称为典型轴，择偶作用沿这些轴彼此独立。左、右奇异向量分别定义了性别类别内性状空间到各自性别轴的变换，而每条轴的奇异值则是相应的一对白化潜变量之间的（无符号）相关。要使这种分解有效，这些轴上的相关不得超过 1，因此必须满足上述要求。

在本节中，性状协方差矩阵 $\Sigma_{X,\sigma}$ 和 $\Sigma_{X,\varphi}$ 被视为可能因性别而异；尽管本文不考虑这种一般情况，但旨在说明，该判据与不同性别的协方差结构无关，也不要求它们完全相同。

3.2 择偶下的不变量

理解择偶会扰动哪些量对我们的研究至关重要。同样重要的是明确哪些量不会受到影响。本节将探讨对择偶不变性的充分条件。尽管早期工作（Barton、Etheridge 和 Véber，2017）已经提出了这种刻画，但本文给出了另一种刻画：假设存在一级表型选配，建立相应条件，使得局部或原子性（其定义见前文）的基因组片段的联合概率律可以被视为仿佛源自一个随机交配群体。具体而言，附录 A.1 证明了，给定性状向量后，一个原子性

片段 $\mathcal{G}_s \subset \mathcal{G}$ 的条件概率分布具有如下形式

$$\Pr(\boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{X} = \boldsymbol{x}) = \big(1 + O(m^{-1/2})\big) \Pr(\boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s).$$

因此，在第 t代（其中 $t = o(m^{1/2})$），基因型概率律 $\mu_s^{(t)}$满足

$$\mu_s^{(t)}(\boldsymbol{g}^s) = \big(1 + O(m^{-1/2})\big)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}^s).$$

关于 $t \in \mathbf{N}^*$ 的这一渐近界，可理解为将该结果限制在有限时间范围内；直观而言，这段时间内，用亲本的基因型律迭代近似后代基因型律所累积的误差仍可忽略。对 t 的这一限制可以通过先取极限 $m \to \infty$ 来解除，即令基因座数趋于无穷；在这种情况下，这一渐近界显然成立。此外，在这种设定下，该近似是精确的。相应地，在极限情况下，由边缘律或原子基因组片段导出的量在择偶下保持不变。例如，对于等位基因频率为 f的基因座 G，方差可表示为

$$\mathrm{var}^{(t)}(G) = \mathrm{var}^{(0)}(G) = 2f(1-f),$$

这是因为该量只涉及一个边缘律；从哈代-温伯格平衡出发，该边缘律仍服从指数为 2、事件概率为 f的二项分布。这一结果同样重要的一个应用是分离方差，它是一个矩阵，其元素涉及两个基因座的边缘律，因此

$$\Sigma_S^{(t)} = \Sigma_S^{(0)} = \frac{1}{2}\Sigma_G^{(0)}.$$

因此，在下文中省略上述随时间变化的记号，改写为 Σ_S。

3.3 动力学与极限行为

在理解多变量情境下的择偶之后，接下来将考察择偶群体随时间的演化。按照使 Σ_S 对择偶具有完全不变性所需的规范，这些结果可以理解为：在考虑世代索引 $t \in \mathbf{N}^*$ 的任何极限之前，先将位点数视为无穷大。因此，更冗长的记号将涉及 m 和 t 中的嵌套极限，前者先于后者。

遗传方差的调节。考虑世代 $(t+1)$ 和 t 世代中的个体，其后代基因型向量 $\boldsymbol{G} \in \Omega_m$ 及其亲本的 $\boldsymbol{G}_\sigma$, $\boldsymbol{G}_\varphi \in \Omega_m$。根据全协方差公式，并利用上一节的不变性结果，

$$\begin{aligned}
\Sigma_G^{(t+1)} &= \mathrm{E}[\mathrm{var}(\boldsymbol{G}) \mid \boldsymbol{G}_\sigma, \boldsymbol{G}_\varphi] + \mathrm{var}(\mathrm{E}[\boldsymbol{G} \mid \boldsymbol{G}_\sigma, \boldsymbol{G}_\varphi]) \\
&= \Sigma_S + \mathrm{var}(\tfrac{1}{2}\boldsymbol{G}_\sigma + \tfrac{1}{2}\boldsymbol{G}_\varphi + \boldsymbol{\mu}) \\
&= \frac{1}{2}\Sigma_G^{(0)} + \frac{1}{2}\Sigma_G^{(t)} + \frac{1}{4}\big(\mathrm{cov}(\boldsymbol{G}_\sigma, \boldsymbol{G}_\varphi) + \mathrm{cov}(\boldsymbol{G}_\varphi, \boldsymbol{G}_\sigma)\big).
\end{aligned} \tag{8}$$

记作 $\boldsymbol{G} = B_{G|X}^{(t)}\boldsymbol{X} + \boldsymbol{\varepsilon}$，其中 $B_{G|X}^{(t)} = \Sigma_G^{(t)}\Lambda\big[\Sigma_X^{(t)}\big]^{-1}$ 在给定 $\boldsymbol{X}$ 的条件下预测 $\boldsymbol{G}$，而 $\boldsymbol{\varepsilon} \in \mathbf{R}^m$ 是残差。于是，

$$\mathrm{cov}(\boldsymbol{G}_\sigma, \boldsymbol{G}_\varphi) = \mathrm{cov}(B_{G|X}^{(t)}\boldsymbol{X}_\sigma + \boldsymbol{\varepsilon}_\sigma, B_{G|X}^{(t)}\boldsymbol{X}_\varphi + \boldsymbol{\varepsilon}_\varphi) = B_{G|X}^{(t)}\Sigma_{\sigma\times\varphi}^{(t)}\big[B_{G|X}^{(t)}\big]^\top.$$

由对称性，$\mathrm{cov}(\boldsymbol{G}_\varphi, \boldsymbol{G}_\sigma) = B_{G|X}^{(t)}\Sigma_{\sigma\times\varphi}^{\top}\big[B_{G|X}^{(t)}\big]^\top$。将这些代入公式（9）并化简，得到

$$\Sigma_G^{(t+1)} = \frac{1}{2}\Sigma_G^{(0)} + \frac{1}{2}\Sigma_G^{(t)} + \frac{1}{2}B_{G|X}^{(t)}\overline{\Sigma}_{\sigma\times\varphi}^{(t)}\big[B_{G|X}^{(t)}\big]^\top. \tag{9}$$

上述公式（9）在单变量情形下有时被称为布尔默效应，它描述了亲本之间的性状相关如何传递到后代的遗传方差中。展开这一递推可得

$$\begin{aligned}\Sigma_G^{(t+1)} &= \frac{1}{2^{t+1}}\Sigma_G^{(0)} + \sum_{j=0}^{t}\frac{1}{2^{j+1}}\Sigma_G^{(0)} + \sum_{j=0}^{t}\frac{1}{2^{j+1}}\overline{\Sigma}_{\sigma\times\varphi}^{(t-j)} \\ &= \Sigma_G^{(0)} + \sum_{j=0}^{t}\frac{1}{2^{j+1}}\overline{\Sigma}_{\sigma\times\varphi}^{(t-j)}.\end{aligned}$$

取极限 $t \to \infty$，暂且假设极限形式存在，可得

$$\Sigma_G^{(\infty)} = \Sigma_G^{(0)} + \overline{\Sigma}_{\sigma\times\varphi}^{(\infty)},$$

因此，择偶通过对称化配偶选择矩阵，以加性方式提高或降低遗传方差。从上述公式可以清楚地看出，前文围绕择偶模式的讨论；若同配矩阵为负，则上述极限对称化配偶选择协方差为负定，结果是方差降低。同样，若其为正，则加性项为正，从而导致方差提高。

极限动力学。 本节探讨公式（9）所描述的系统收敛至极限的条件；不过，此处仅尝试给出一种充分（但非必要）的刻画。定义映射 $\mathcal{B}$ 为矩阵函数

$$\mathcal{B}(\Sigma) = \frac{1}{2}\Sigma_G^{(0)} + \frac{1}{2}\Sigma + \frac{1}{2}B_{G|X}(\Sigma)\overline{\Sigma}_{\sigma\times\varphi}B_{G|X}(\Sigma)^{\top}, \tag{10}$$

遗传方差矩阵序列可表示为 $\Sigma_G^{(t)} = \mathcal{B}^t(\Sigma_G^{(0)})$，其中 $\mathcal{B}^t$ 表示将此映射迭代应用于其自变量 t 次。在附录 A.2 中，我们证明，只要满足充分条件，矩阵迭代序列就可以由矩阵 μI 从上方统一界定，其中 $\mu > 0$

$$\overline{\rho}_{\sigma\times\varphi}\theta\|\Sigma_G^{(0)}\| \le \frac{1}{4},$$

成立，其中 $\theta = \lambda_{\max}(\Sigma_\Gamma^{(0)})/\lambda_{\min}(\Sigma_E)$ 且 $\rho_{\overline{\sigma\times\varphi}} = \|R_{\overline{\sigma\times\varphi}}\| \le 1$。然后，利用映射 $\mathcal{B}(\Sigma)$ 的连续性，以及其将紧集 $\{0 \preceq \Sigma \preceq \mu I\}$ 映射到自身这一性质，布劳威尔不动点定理可推出存在一个满足 $\mathcal{B}(\Sigma_G^{(\infty)}) = \Sigma_G^{(\infty)}$ 的（不一定唯一的）矩阵。该条件可能较为保守；在类似情形下，Karlin 1979a 证明了这一极限形式是唯一的，并且从任意初始值出发都能达到收敛，尽管其所考虑的择偶模型与本文存在显著差异。在该不动点处对方程（10）的形式求值并重新整理，

$$\Sigma_G^{(\infty)} = \Sigma_G^{(0)} + \Sigma_G^{(\infty)}\Lambda\big(\overline{R}_{\sigma\times\varphi} \oslash_{\mathfrak{c}} \Sigma_X^{(\infty)}\big)\Lambda^{\top}\Sigma_G^{(\infty)} \tag{11}$$

其中，引入记号 $A \oslash_{\mathfrak{c}} B = B^{-1/2}AB^{-1/2}$和 $A \otimes_{\mathfrak{c}} B = B^{1/2}AB^{1/2}$是为了简化论述。由于上述表达式关于协方差矩阵是非线性的，因此难以得到闭式解。然而，通过仔细变换，可以将不动点方程提升到性状层面，在那里这一工作要容易得多。

遗传力。 从公式 (11) 出发，在左侧乘以 Λ，在右侧乘以 $\Lambda^{\top}$，得到性状层面的恒等式

$$\Sigma_\Gamma^{(\infty)} = \Sigma_\Gamma^{(0)} + \Sigma_\Gamma^{(\infty)}\left(\overline{R}_{\sigma\times\varphi} \oslash_{\mathfrak{c}} \Sigma_X^{(\infty)}\right)\Sigma_\Gamma^{(\infty)}. \tag{12}$$

在 A.2节中表明，上述内容给出了矩阵相似关系

$$\Sigma_\Gamma^{(\infty)}\big[\Sigma_\Gamma^{(0)}\big]^{-1} = \overline{R}_{\sigma\times\varphi}^{1/2}\big(I - \overline{R}_{\sigma\times\varphi}H^{(\infty)}\big)^{-1}\overline{R}_{\sigma\times\varphi}^{-1/2},$$

要求 $R_\sigma{}^{-}\ {}_{\times\varphi}H_{(\infty)} \preceq I$。假设这些矩阵 $(\Sigma_\Gamma^{(0)}, \Sigma_E, R_{\sigma\times\varphi})$ 具有两两交换性，则恒等式

$$\frac{\lambda_{\gamma,j}^{(\infty)}}{\lambda_{\gamma,j}^{(0)}} = \begin{cases} \dfrac{1}{1-\bar{r}_j h_{j,(\infty)}^2} & \bar{r}_j \neq 0, \\ 1 & \bar{r}_j = 0, \end{cases}$$

还可以进一步确定，这正是公式（2）的形式。由此得到判据 $r_j h_{j,(\infty)}^2 < 1$，直观而言，这意味着对于遗传性绝对的任何择偶轴，择偶都并非完全。最后，定义广义遗传力矩阵为 $H^{(t)} = \Sigma_\Gamma^{(t)} \oslash_{\mathfrak{c}} \Sigma_X^{(t)}$，将公式（12）的两边乘以 $\Sigma_X^{-1/2}$ 并重新整理，可得

$$H^{(\infty)} \overline{R}_{\sigma\times\varphi} H^{(\infty)} - H^{(\infty)} + \Theta_{(\infty)}^{(0)} = 0,$$

其中，$\Theta^{(0)}{}_{(\infty)} = \Sigma_\Gamma^{(0)} \oslash_{\mathfrak{c}} \Sigma_X^{(\infty)}$ 可解释为极限群体中性状 X 的遗传力中源自随机交配状态的比例。关于该方程的解，参见 A.2节。若同配矩阵 $R_{\sigma\times\varphi}$ 为严格正定、严格负定或不定，且满足 $(\Sigma_\Gamma^{(0)},\ \Sigma_E,\ R_{\sigma\times\varphi})$ 的两两交换性，则其解为

$$H^{(\infty)} = \frac{1}{2}\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})\left[\left(I - \left[I - 4\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})\left(\Theta_{(\infty)}^{(0)} \otimes_{\mathfrak{c}} |\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|\right)\right]^{1/2}\right) \oslash_{\mathfrak{c}} |\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|\right] \tag{13}$$

这要求 $\Theta^{(0)}{}_{(\infty)} \oslash_{\mathfrak{c}} |R_{\sigma\times\varphi}| \preceq \frac{1}{4} I_{\infty}$。在不定且不可交换的情形下，判别式 $\operatorname{sgn}(R_{\sigma\times\varphi})(\Theta^{(0)}{}_{(\infty)} \otimes_{\mathfrak{c}} |R_{\sigma\times\varphi}|)$ 可能不是对称的，因此涉及该量的平方根没有明确定义，也就要求具备可交换性才能进行运算。将（$\Sigma_\Gamma^{(0)}$，Σ_E，$R_{\sigma\times\varphi}$）的两两可交换情形展开，可证明极限广义遗传力矩阵 $H^{(\infty)}$ 的特征值等于

$$h_{(\infty),j}^2 = \begin{cases} \dfrac{1 - \sqrt{1 - 4\bar{r}_j h_{(0),j}^2 (1 - h_{(0),j}^2)}}{2\bar{r}_j (1 - h_{(0),j}^2)} & \bar{r}_j \neq 0, \\ h_{(0),j}^2 & \bar{r}_j = 0, \end{cases} \tag{14}$$

whi这正是公式（3）中所报告的形式。重要的是，此解对任意 r_j 和 $h^2{}_{(0),\ j}$ 均成立 .

3.4 血缘加性遗传协方差

以下分析假设在择偶作用下已达到平衡。假设世代 t_j，$t_k \in \mathbf{N}^*$ 的个体 j 和 k 有亲缘关系，且系谱 $\mathcal{P}$ 中存在一条路径（t），其中 $t = \max(t_j,\ t_k)$，使二者通过一个最近共同祖先（MRCA）或一对配偶相连。前一种情形如图1的面板（a）所示，后一种情形如面板（b）所示。记这条路径上连接 j 与最近共同祖先的末段长度为 d_j，另一侧相应部分的长度记为 d_k。例如，在图1中，两个面板均有 $d_j = 3$ 和 $d_k = 3$。我们对 j 与 k 之间加性遗传协方差的探讨从以下协方差开始:

$$\operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_j, \boldsymbol{\Gamma}_k) = \mathrm{E}\big[\operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_j, \boldsymbol{\Gamma}_k) \mid \mathcal{P}(t)\big] + \operatorname{cov}\big(\mathrm{E}[\boldsymbol{\Gamma}_j \mid \mathcal{P}(t)], \mathrm{E}[\boldsymbol{\Gamma}_k \mid \mathcal{P}(t)]\big).$$

假设群体为异交群体，则第一个求和项为零。给定系谱 $\mathcal{P}(t)$ 时，协方差项的期望可用于写出 $\boldsymbol{\Gamma}_j = \frac{1}{2}\boldsymbol{\Gamma}_{a(j)} + \frac{1}{2}\boldsymbol{\Gamma}_{m(j)} + \boldsymbol{\mu}_j$，$\boldsymbol{\Gamma}_k$ 也同理。因此，

$$\operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_j, \boldsymbol{\Gamma}_k) = \frac{1}{4}\Big(\operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_{a(j)}, \boldsymbol{\Gamma}_{a(k)}) + \operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_{a(j)}, \boldsymbol{\Gamma}_{m(k)}) + \operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_{m(j)}, \boldsymbol{\Gamma}_{a(k)}) + \operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_{m(j)}, \boldsymbol{\Gamma}_{m(k)})\Big). \tag{15}$$

与自身的关系	一般情形	可交换、对称	单变量
父母	$\mathcal{K}(j)\Sigma_\Gamma^{(\infty)}$	$\mathcal{K}\Sigma_\Gamma^{(\infty)}$	$k\sigma^2_{\Gamma,(\infty)}$
祖父母	$\mathcal{K}^2(j)\Sigma_\Gamma^{(\infty)}$	$\mathcal{K}^2\Sigma_\Gamma^{(\infty)}$	$k^2\sigma^2_{\Gamma,(\infty)}$
半同胞	$\mathcal{K}(j)\Sigma_\Gamma^{(\infty)}[\mathcal{K}(k)]^\top$	$\mathcal{K}^2\Sigma_\Gamma^{(\infty)}$	$k^2\sigma^2_{\Gamma,(\infty)}$
亲兄弟姐妹	$\frac{1}{2}\left[\Sigma_\Gamma^{(\infty)}+\overline{\Sigma}_{\Gamma,\sigma\times\varphi}^{(\infty)}\right]$	$\mathcal{K}\Sigma_\Gamma^{(\infty)}$	$k\sigma^2_{\Gamma,(\infty)}$
堂/表兄弟姐妹	$\frac{1}{2}\mathcal{K}(j)\left[\Sigma_\Gamma^{(\infty)}+\overline{\Sigma}_{\Gamma,\sigma\times\varphi}^{(\infty)}\right][\mathcal{K}(k)]^\top$	$\mathcal{K}^3\Sigma_\Gamma^{(\infty)}$	$k^3\sigma^2_{\Gamma,(\infty)}$
第二代表亲	$\frac{1}{2}\mathcal{K}^2(j)\left[\Sigma_\Gamma^{(\infty)}+\overline{\Sigma}_{\Gamma,\sigma\times\varphi}^{(\infty)}\right][\mathcal{K}^2(k)]^\top$	$\mathcal{K}^5\Sigma_\Gamma^{(\infty)}$	$k^5\sigma^2_{\Gamma,(\infty)}$
第三代表亲	$\frac{1}{2}\mathcal{K}^3(j)\left[\Sigma_\Gamma^{(\infty)}+\overline{\Sigma}_{\Gamma,\sigma\times\varphi}^{(\infty)}\right][\mathcal{K}^3(k)]^\top$	$\mathcal{K}^7\Sigma_\Gamma^{(\infty)}$	$k^7\sigma^2_{\Gamma,(\infty)}$

表***1.*** 特定亲属关系的血亲遗传成分协方差恒等式。表中列出的亲属均以个体 k 为参照，而 j 用作参考对象。

涉及个体 $(a(j), m(k))$ 和 $(m(j), a(k))$ 的交叉项（图1中以红线表示）不能预期为零；事实上，由于择偶偏好与祖先 $a(j)$ 和 $a(k)$ 的遗传相似性共同作用，我们可以预期，了解 $a(j)$ 的性状值及其与 $a(k)$ 的亲缘关系，会让我们对其配偶 $m(k)$ 有一定了解。形式上，可以写作 $\mathbf{\Gamma}_{m(j)} = P_{s(j)}\mathbf{\Gamma}_{a(j)} + \boldsymbol{\varepsilon}_{m(j)}$，其中 $P_{s(j)}$ 是配偶回归矩阵之一

$$P_{s(j)} = \begin{cases} \Sigma_{\Gamma,\sigma\times\varphi}^{(\infty)}[\Sigma_\Gamma^{(\infty)}]^{-1} & s(j)=\sigma, \\ [\Sigma_{\Gamma,\sigma\times\varphi}^{(\infty)}]^\top[\Sigma_\Gamma^{(\infty)}]^{-1} & s(j)=\varphi. \end{cases} \tag{16}$$

重要的是，在可交换情形下，我们有

$$P_{s(j)} = \begin{cases} \overline{R}_{\sigma\times\varphi}H^{(\infty)} & s(j)=\sigma, \\ \overline{R}_{\sigma\times\varphi}^\top H^{(\infty)} & s(j)=\varphi. \end{cases}$$

利用这一回归矩阵，并结合一级表型选配和异系交配假设，方程（15）的各求和项都可以仅用祖先遗传成分协方差来表示，因此

$$\begin{aligned}\operatorname{cov}(\mathbf{\Gamma}_j,\mathbf{\Gamma}_k) =& \frac{1}{4}\Big(\operatorname{cov}(\mathbf{\Gamma}_{a(j)},\mathbf{\Gamma}_{a(k)}) + \operatorname{cov}(\mathbf{\Gamma}_{a(j)},\mathbf{\Gamma}_{a(k)})P_{s(k)}^\top + \\ & P_{s(j)}\operatorname{cov}(\mathbf{\Gamma}_{a(j)},\mathbf{\Gamma}_{a(k)}) + P_{s(j)}\operatorname{cov}(\mathbf{\Gamma}_{a(j)},\mathbf{\Gamma}_{a(k)})P_{s(k)}^\top\Big).\end{aligned}$$

这表明可以进行如下因式分解

$$\operatorname{cov}(\mathbf{\Gamma}_j,\mathbf{\Gamma}_k) = \left(\frac{I+P_{s(j)}}{2}\right)\operatorname{cov}(\mathbf{\Gamma}_{a(j)},\mathbf{\Gamma}_{a(k)})\left(\frac{I+P_{s(k)}}{2}\right)^\top.$$

Rep在谱系两端分别将上述分解应用 d_j-1 次和 d_k-1 次，可得 ins

$$\operatorname{cov}(\mathbf{\Gamma}_j,\mathbf{\Gamma}_k) = \left(\frac{1}{2^{d_j-1}}\prod_{d=1}^{d_j-1}(I+P_{s^d(j)})\right)\operatorname{cov}(\mathbf{\Gamma}_{a^{d_j}(j)},\mathbf{\Gamma}_{a^{d_k}(k)})\left(\frac{1}{2^{d_k-1}}\prod_{d=1}^{d_k-1}(I+P_{s^d(k)})\right)^\top.$$

为简化起见，将祖先协方差左右两侧的矩阵分别记为 $\mathcal{K}^{d_j}(j)$ 和 $\mathcal{K}^{d_k}(k)$，例如，

$$\mathcal{K}^{d_j}(j) = \left(\frac{1}{2^{d_j-1}}\prod_{d=1}^{d_j-1}(I+P_{s^d(j)})\right).$$

如果 j 和 k 共享同一个最近共同祖先时，我们可以再次应用相同的分解，从而得到最终的 m

$$\operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_j, \boldsymbol{\Gamma}_k) = \mathcal{K}^{d_j}(j)\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}\left[\mathcal{K}^{d_k}(k)\right]^{\top}.$$

然而，如果 j 和 k 是（亲）兄弟姐妹的后代，或彼此是兄弟姐妹，那么他们的共同祖先就是他们的父母，此时边界项的形式为

$$\operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_{a^{d_j}(j)}, \boldsymbol{\Gamma}_{a^{d_k}(k)}) = \frac{1}{2}(\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)} + \overline{\Sigma}_{\Gamma,\sigma\times\varphi}^{(\infty)}).$$

利用全协方差，并引用一级表型选配来消去期望协方差，

$$\begin{aligned}\Sigma_{\Gamma,\sigma\times\varphi}^{(\infty)} &= \mathrm{E}[\operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_\sigma, \boldsymbol{\Gamma}_\varphi \mid \boldsymbol{X}_\sigma, \boldsymbol{X}_\varphi)] + \operatorname{cov}(\mathrm{E}[\boldsymbol{\Gamma}_\sigma \mid \boldsymbol{X}_\sigma], \mathrm{E}[\boldsymbol{\Gamma}_\varphi \mid \boldsymbol{X}_\varphi]) \\ &= \operatorname{cov}(\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}[\Sigma_X^{(\infty)}]^{-1}\boldsymbol{X}_\sigma, \Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}[\Sigma_X^{(\infty)}]^{-1}\boldsymbol{X}_\varphi) \\ &= \Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi} \oslash_t \Sigma_X^{(\infty)})\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}.\end{aligned} \tag{17}$$

表1展示了与现有单变量结果相比的多变量推广。尽管这种多变量形式看起来颇为复杂，但它隐藏着与单变量形式的紧密联系；这一联系在前文讨论的两两可交换情形中得以揭示。在该情形下，将公式（17）的表达式代入协方差中，我们可以写成

$$\begin{aligned}\operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_j, \boldsymbol{\Gamma}_k) &= \frac{1}{2}\mathcal{K}^{d_j-1}(j)\left[\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)} + \overline{\Sigma}_{\Gamma,\sigma\times\varphi}^{(\infty)}\right][\mathcal{K}^{d_k-1}(k)]^{\top} \\ &= \frac{1}{2}\mathcal{K}^{d_j-1}(j)\left[\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)} + \Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}[\Sigma_X^{(\infty)}]^{-1}\overline{\Sigma}_{\sigma\times\varphi}[\Sigma_X^{(\infty)}]^{-1}\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}\right][\mathcal{K}^{d_k-1}(k)]^{\top} \\ &= \frac{1}{2}\mathcal{K}^{d_j-1}(j)\left[\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)} + \overline{\Sigma}_{\sigma\times\varphi}[H^{(\infty)}]^2\right][\mathcal{K}^{d_k-1}(k)]^{\top} \\ &= \frac{1}{2}\mathcal{K}^{d_j-1}(j)\left[I + [\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}]^{-1}\overline{\Sigma}_{\sigma\times\varphi}[H^{(\infty)}]^2\right]\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}[\mathcal{K}^{d_k-1}(k)]^{\top} \\ &= \frac{1}{2}\mathcal{K}^{d_j-1}(j)\left[I + \overline{R}_{\sigma\times\varphi}H^{(\infty)}\right]\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}[\mathcal{K}^{d_k-1}(k)]^{\top} \\ &= \mathcal{K}^{d_j}(j)\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}[\mathcal{K}^{d_k-1}(k)]^{\top},\end{aligned}$$

这与一元形式非常相似。如果交配制度具有对称性，即 $R_{\sigma\times\varphi} = R_{\sigma\times\varphi}^{\top}$，则还可以进一步简化。在这种情况下，$P_\sigma = P_\varphi$，沿谱系的递推不依赖于性别。在这种设定下，这些恒等式可化为矩阵 $\mathcal{K}$ 的幂与边界项的乘积；在可交换情形下，这将得到熟知的恒等式

$$\operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_j, \boldsymbol{\Gamma}_k) = \mathcal{K}^{d_j+d_k-1}\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}$$

对于亲兄弟姐妹或其后代，类似于公式（4），以及

$$\operatorname{cov}(\boldsymbol{\Gamma}_j, \boldsymbol{\Gamma}_k) = \mathcal{K}^{d_j+d_k}\Sigma_{\Gamma}^{(\infty)}$$

对于通过单个共同祖先产生亲缘关系的个体，如公式（5）所示。

3.5 数值研究

为评估本文所述理论结果的有效性，我们将解析恒等式与使用正向时间模拟框架 `knoop` (Hlynsson 2026)生成的模拟数据进行了比较。在所有同配类型下，均验证了可交换和不可交换情形的结果；为方便起见，同配矩阵设为对称。由于公式（9）的遗传方差恒等式仅涉及对称化形式 $R_{\sigma\times\varphi}$，因此不失一般性：事实上，可以用同配矩阵的对称化对应项替换非对称同配矩阵，且会观察到

相同的动力学。一个例外是血亲遗传成分协方差，它涉及公式（16）的性别依赖回归矩阵，并取决于连接亲属的直系路径上各个体的性别。初始矩阵量 $\Sigma_\Gamma^{(0)}$、Σ_E 和 $R_{\sigma\times\varphi}$ 是相对于一个共同的正交矩阵 U生成的，或用数学形式表示为，

$$\begin{cases}\Sigma_\Gamma^{(0)} = UD_\Gamma^{(0)}U^\top,\\ \Sigma_E = UD_EU^\top,\\ R_{\sigma\times\varphi} = UD_{\sigma\times\varphi}U^\top,\end{cases}$$

其中，$D_\Gamma^{(0)}, D_E,$和 $D_{\sigma\times\varphi}$分别是相应矩阵的谱。不可交换情形涉及为这些相应的矩阵参数分别生成不同的正交矩阵。模拟采用了一个由 100,000 个个体组成的性别平衡群体，基因组由 50,000 个非连锁遗传位点构成，且不存在突变。每种模拟情景均重复 50 次，以衡量估计中的不确定性。模拟了五种性状，每种性状均由总计 10,000 个基因座支持，从而提供足够的多基因性，以近似无穷小模型设定。位点效应大小从正态分布中抽取，并缩放至目标遗传力 h_j^2。互补的环境成分从多元正态分布中抽取，并进行缩放，使得所得性状在创始代的边际方差为单位方差。在此后的每一代中，配偶被分配以最小化

$$\|\tfrac{1}{n}W_\sigma^\top P(s)W_\varphi - R_{\sigma\times\varphi}\|_F^2,$$

其中，$W_\sigma = X_\sigma\Sigma_X^{-1/2}$ 和 $W_\varphi = X_\varphi\Sigma_X^{-1/2}$ 是白化表型，s 表示配偶分配，使得$s(j)$给出与性别类别 φ的个体配对的个体 j（性别为 σ）的索引，并且 $P(s) = (\boldsymbol{e}_{s(1)},\ldots,\boldsymbol{e}_{s(n)})^\top$是由该配偶分配诱导的置换矩阵。矩阵 $R_{\sigma\times\varphi}$ 在每一代均根据公式（1）的概率模型从矩阵正态分布中抽取；这一点很重要，因为不能忽略有限规模择偶同类性群体中预期会出现的差异，尽管真实的同配矩阵在各代之间保持不变。在每一代理解这一分配后，计算了若干群体数量，例如边际性状遗传力，以及个体内部和亲属之间的遗传成分协方差，并将其与本文建立的理论进行比较。在所有重复试验中，均观察到遗传成分协方差及其导数收敛，这表明在性状层面极限形式具有唯一性。此外，违反充分判据 $\rho_{\sigma\times\varphi}\theta\|\Sigma^{(0)}\| \le 1/4$ 的构型仍然实现了收敛，这表明本文建立的条件实际上是保守的。

—

为了与模拟结果进行对比，使用 R 4.6.1 版本计算理论预测。在可交换情形下，通过公共特征基中的公式（24）计算极限广义遗传力，随后通过简单计算恢复性状在平衡时的总协方差矩阵和遗传成分协方差矩阵，并求得边际遗传力。在不可交换情形下，不存在闭式形式；因此，对公式（9）的递推进行迭代以近似求得平衡，并在后续计算中用该隐式形式进行替代。使用这一近似不动点评估公式（13）中的平衡广义遗传力矩阵。

图2和图3展示了模拟数据中性状遗传力和遗传成分协方差的演变。所有性状均在约20个世代内收敛至平衡，其极限值通过计算公式（3）并进行代数运算得到，从而得出各性状的边际遗传力。图3展示了模拟协方差与预测协方差之间的一致性，以及不可交换情形下的逐元素差异；两者吻合良好。对于大多数元素，根据重复模拟计算的95%置信区间包含零，这表明该差异与抽样误差相符；但在某些情况下，误差会明显偏离原点，尤其是在正向择偶条件下。不过，这些误差仍可忽略不计，对于初始边际方差为单位值的性状，误差量级为 10^{-3}。最后，图4展示了亲属间遗传交叉协方差的预测值与模拟值之间的一致性，以及相应的

逐元素差异。其模式与图3类似：误差很小，且其置信区间大多与零相交；只有少数元素的误差略高，但总体上仍可忽略不计。

与前文讨论一致，模拟中择偶配对矩阵的类型可根据择偶效应是使性状遗传力上升还是下降来判定。在图 2 中，在正同配矩阵作用下，所有性状遗传力都单调增加并趋近平衡；而在负向情形下则呈现相反趋势。相比之下，不定矩阵会同时呈现这两种趋势；在图 2 中，只有一个表型的方差下降，其余表型的方差均增加，但增幅较小。这是因为择偶的负潜在轴主要以负向载荷作用于该方差下降的性状，导致负相关不断累积；而方差增加的性状则受到正负成分的混合载荷作用，其中正向成分占主导。

按照上述方法确认理论与模拟结果令人满意地一致后，我们进一步考察了公式（9）递推的动态特性。为探究其唯一性，我们开展了一项数值研究：生成一个涉及分量（$\Sigma_G^{(0)}$、Σ_E、$R_{\sigma\times\varphi}$）的随机配置模型，并使用 R 中的 `nleqslv` package，从若干随机初始值 $\tilde{\Sigma}_G^{(0)}$ 出发，对公式（11）所隐含的极限基因型协方差不动点方程进行数值求解。重要的是，这些初始值不必与 $\Sigma_G^{(0)}$ 相同。分量 $\Sigma_G^{(0)}$ 和 Σ_E 通过从 $[0,1]$,上的均匀分布抽取特征值，再分别配以随机正交矩阵来生成，并组装为 $A = UD_AU^\top$；其中 A 表示二者之一，D_A表示各自谱的对角矩阵，U 表示 A的正交矩阵。通过生成两个正交矩阵 U 和 V，并令 $R_{\sigma\times\varphi} = U\Sigma V^\top$（其中 Σ 表示所需的奇异值对角矩阵），使择偶配对矩阵 $R_{\sigma\times\varphi}$ 可以是不对称的。为便于处理，这些研究在小规模下进行，其中$m = 25$；尽管规模很小，但这并无妨碍，因为在这一层面无需假设无穷小尺度，而当前设置足以探究该映射的唯一性。

上述过程重复进行了1,000次，每个构型均根据50个初始值进行评估。在所有构型中，两两之间的最大弗罗贝尼乌斯距离为 10^{-7}量级，而通过对递推进行正向迭代所获得的极限形式也同样接近。值得注意的是，收敛判据$\rho_{\sigma\times\varphi}\theta\|\Sigma_G^{(0)}\| \le 1/4$在所有情况下均未满足，有些情况下偏离了几个数量级，然而始终观察到了收敛性和唯一性。尽管这些结果并不能排除存在某种违反状态的可能性，即在该状态下收敛性或唯一性中的至少一项失效，但它们有助于评估前文讨论的收敛判据的保守性，并表明方程（11）的递推的不动点通常是唯一的。

4 讨论

长期以来，择偶一直被认为是一种复杂且高维的现象；近年来，作为一种会混淆性状遗传和共同遗传病因推断的力量，它逐渐成为研究的重点。据作者所知，尽管如此，将整个20世纪提出的经典单变量结果扩展到多变量情境的工作尚未完成。本文对此进行了尝试。

自然会想知道，单变量平衡恒等式（例如极限遗传力以及亲属间的遗传成分协方差）能否为多变量情形提供合适的近似。一般而言，不能。本文分析中使用的若干核心量，包括广义遗传力和亲缘回归矩阵，与单变量情形中的对应量并无区别，但在其他方面则大不相同，这可能会误导直觉。这种差异源于维度，而非本文所采用模型的某种特殊性：考察性状联合系统时，存在一些在数学研究中不可忽视的交叉依赖关系。此外，诸如择偶模式这样的概念——即根据同配矩阵沿潜在性状轴的抑制或放大作用，为其赋予正、负或不定等特征——可能并不符合直觉。例如，人们可能会直观地尝试推广同类相吸和异类交配的定义，

将这些概念逐项对应到同配矩阵上，以与单变量定义相匹配。然而，即使逐项相关性很强，也未必意味着方差增加或降低，因此前一种定义更为可取。本文旨在严谨地构建这些概念，为涉及择偶的应用与理论研究提供适用于这一情形的工具。

矩阵量（$\Sigma_\Gamma^{(0)}$、Σ_E、$R_{\sigma\times\varphi}$）在可交换性条件下所带来的简化值得一提，这既关乎其生物学意义，也关乎这一假设在实践中是否站得住脚。在这种情形下，性状可以相对于一个共同基底分解为正交特征分量；直观而言，这些分量可视为潜在遗传与环境性状，它们通过线性组合形成各项实际性状。此外，同配矩阵的对齐使这种几何结构得以在代际间保留，因此，相同的潜在性状仍是观测性状的基础，但潜在遗传分量的贡献会受到遗传协方差矩阵的谱调节。尽管理论上颇具吸引力，在这种框架下或许也直观上似乎成立，但尚无证据表明这一假设成立，而且它很可能只能通过实证研究加以验证。

本文未考虑间接性状效应，例如养育（Kong 等，2018）和文化传递效应（Cavalli-Sforza 和 Feldman，1981）。作者预计，这类扩展总体上与本文采用的策略相容，但本文的讨论范围经过限定，不包括这些效应。原因有二。首先，本文所拓展的单变量文献大多只纳入加性遗传效应与环境效应，因此遵循这一惯例似乎是恰当的。其次，总体而言，本文对讨论范围的限定旨在与其所拓展的单变量情形相匹配，从而为进一步推广奠定基础，包括扩展维度和提高模型复杂度。不过，这些效应可以通过加入一个加性项纳入本文提出的框架，该项的形式为（$\boldsymbol{G}_\sigma + \boldsymbol{G}_\varphi$）$\Psi$，其中 Ψ是一个效应矩阵，用于表示亲本基因型对后代表型的贡献，无论是否发生传递。若假设亲本之间的影响程度存在差异，则可将这一项替换为复合项 $\boldsymbol{G}_\sigma\Psi_\sigma + \boldsymbol{G}_\varphi\Psi_\varphi$，其中 Ψ_σ和 Ψ_φ分别表示双亲的间接传递效应。这些矩阵的元素可以设为与效应矩阵 Λ的对应元素成比例，也可以采用完全不同的形式。加入这一项后，基因型协方差递推中会引入二阶依赖，涉及后代的祖辈基因型。这将成为未来研究的主题。

本文始终假设群体不受选择力作用。具体而言，假定生育力与参与择偶的性状无关。然而，现实中很可能存在这类动力学（Conley 等人，2016），因此这些结果可能无法捕捉其影响。省略这类影响的理由仍与上文所述相同，但这一省略也指出了本研究可进一步拓展的一个方向。将理论推广至性连锁基因型，也将显著提升本文理论在应用场景中的适用性。此外，本文还假设同配矩阵在各世代之间保持不变，但现实中未必如此（Schwartz，2013；Conley 等人，2016）。事实上，外部因素很可能会随时间改变择偶结构，社会规范便是其中一例。在此情形下允许这种一般性，意味着以时间索引矩阵取代恒定的同配矩阵；届时，公式（9）中的夹积项将被替换为一个求和式，其中包含回归矩阵与各个时序同配矩阵所涉及的共轭变换。从形式上看，这一表达式与本文所呈现的形式差别不大，但要讨论收敛性，就必须要求该级数的部分和趋于一个稳定且定义良好的极限。

群体的祖先组成也是一项需要进一步考虑的因素。在具有混合群体特征、且各亚群内部择偶结构各异的群体中，单一的同配矩阵可能过于受限。一种自然的扩展方式是分别设置群体内和群体间的择偶配对矩阵，从而形成一个耦合递推系统。未来的研究可以探讨这类扩展以及上述其他扩展，并先开展实证研究，以了解这些因素中哪些会对本文提出的模型产生实质影响。

5 声明

5.1 致谢

作者谨向牛津大学的 Augustine Kong 教授致谢，与他的讨论帮助塑造了本研究的早期版本。作者也感谢伦敦帝国学院的 Heather Battey 教授给予的支持。

5.2 代码可用性

knoop 依据 GNU Public License v3 发布，可通过 https://doi.org/10.5281/zenodo.24446743获取。数值研究中使用的脚本可通过 https://doi.org/10.5281/zenodo.24447072获取。

参考文献

Barton, N.H.、A.M. Etheridge 和 A. Véber（2017年12月）。《无穷小模型：定义、推导及其影响》。载于：理论种群生物学 118，页码 50–73。issn：00405809。doi：10.1016/j.tpb.2017.06.001。Border, Richard、Georgios Athanasiadis 等（2022年11月18日）。《跨性状择偶同类性广泛存在，并夸大遗传相关估计值》。载于：《科学》378.6621，页码 754–761。doi：10.1126/science.abo2059。Border, Richard、Sean O'Rourke 等（2022年2月3日）。《择偶同配会使基于标记的遗传力估计量产生偏倚》。载于：《自然·通讯》 13.1，第 660 页。issn：2041-1723。doi：10.1038/s41467-022-28294-9。Border, Richard、Jeremy Wang 等（2024年10月18日）。非随机婚配和环境传递偏倚的简单模型会使标准人类遗传学统计方法产生偏倚。页码：2024.10.16.618755；栏目：新结果。doi：10.1101/2024.10.16.618755。Bulmer, M. G.（1980年）。《数量遗传学的数学理论》。牛津：牛津大学出版社。266 页。isbn：978-0-19-857530-6。Cavalli-Sforza, L. L. 和 M. W. Feldman（1981年）。《文化传递与进化》（*MPB-16*），第 *16* 卷：一种数量方法。（*MPB-16*）。普林斯顿大学出版社。isbn：978-0-691-08280-6。doi：10.2307/j.ctvx5wbt8。Conley, Dalton 等（2016年6月14日）。《20世纪按表型和基因型划分的择偶同配与差异生育率》。载于：《美国国家科学院院刊》 113.24，页码 6647–6652。doi：10.1073/pnas.1523592113。Crow, James F. 和 Joseph Felsenstein（1968年6月1日）。《择偶同配对群体遗传组成的影响》。载于：《优生学季刊》 15.2，页码 85–97。issn：0097-2762。doi：10.1080/19485565.1968.9987760。Crow, James F. 和 Motoo Kimura（1970年）。《群体遗传学理论导论》。纽约州纽约市：Harper and Row。isbn：978-0-8087-2901-3。Fan, Chun Chieh 等（2025年12月）。《九种精神障碍的配偶相关在不同文化中保持一致，并跨世代持续存在》。载于：《自然·人类行为》 9.12，页码 2539–2547。issn：2397-3374。doi：10.1038/s41562-025-02298-z。Feldman, M. W. 和 L. L. Cavalli-Sforza（1977年4月1日）。《连续变异的进化。II. 复杂传递与择偶同配》。载于：理论种群生物学 11.2，页码 161–181。issn：0040-5809。doi：10.1016/0040-5809(77)90024-7。Fisher, R. A.（1919年1月）。《XV——在孟德尔遗传假设下的亲属间相关》。载于：《爱丁堡皇家学会地球与环境科学汇刊》 52.2，页码 399–433。issn：2053-5945，0080-4568。doi：10.1017/S0080456800012163。Gimelfarb, A.（1984年6月1日）。《择偶同配下的数量性状：配子模型》。载于：理论种群生物学 25.3，页码 312–330。issn：0040-5809。doi：10.1016/0040-5809(84)90012-1。Hartwig, Fernando Pires、Neil Martin Davies 和 George Davey Smith（2018年10月）。《择偶同配导致的孟德尔随机化偏倚》。载于：《遗传流行病学》 42.7，页码 608–620。issn：0741-0395。doi：10.1002/gepi.22138。

Hlynsson, Kári（2026年11月22日）。《knoop-dev/knoop：v0.5.0》。载于：doi：10.5281/zenodo.24446743。Karlin, Samuel（1979年6月1日a）。《多因素遗传模型：I，多变量表述与基本收敛结果》。载于：理论种群生物学 15.3，页码 308–355。issn：0040-5809。doi：10.1016/0040-5809(79)90044-3。——（1979年6月1日b）。《多因素遗传模型：III，选择性择偶同配下亲属协方差的计算》。载于：理论种群生物学 15.3，页码 394–423。issn：0040-5809。doi：10.1016/0040-5809(79)90046-7。Kong, Augustine 等（2018年1月26日）。《养育的本质：亲本基因型的影响》。载于：《科学》 359.6374，页码 424–428。doi：10.1126/science.aan6877。Nagylaki, Thomas（1982年12月1日）。《数量性状的择偶同配》。载于：《数学生物学杂志》16.1，页码 57–74。issn：1432-1416。doi：10.1007/BF00275161。Nordsletten, Ashley E. 等（2016年4月）。《11种主要精神障碍内部及相互之间的非随机婚配模式》。载于：《美国医学会杂志·精神病学》73.4，页码 354–361。issn：2168-622X。doi：10.1001/jamapsychiatry.2015.3192。Schwartz, Christine R.（2013年）。《择偶同配的趋势与变异：原因及后果》。载于：《社会学年度评论》 39，页码 451–470。issn：1545-2115。doi：10.1146/annurev-soc-071312-145544。Tan, Tammy 等（2025年10月14日）。家系全基因组关联研究揭示环境和婚配对遗传关联的影响。doi：10.1101/2024.10.01.24314703。Wright, Sewall（1921年3月1日）。《婚配系统。III. 基于体细胞相似性的择偶同配》。载于：《遗传学》6.2，页码 144–161。issn：1943-2631。doi：10.1093/genetics/6.2.144。Yengo, Loic 等（2018年12月）。《择偶同配在人类基因组中的印记》。载于：《自然·人类行为》2.12，页码 948–954。issn：2397-3374。doi：10.1038/s41562-018-0476-3。Young, Alexander I.（2019年6月24日）。《解决遗传力缺失问题》。载于：《公共科学图书馆·遗传学》 15.6，e1008222。issn：1553-7404。doi：10.1371/journal.pgen.1008222。

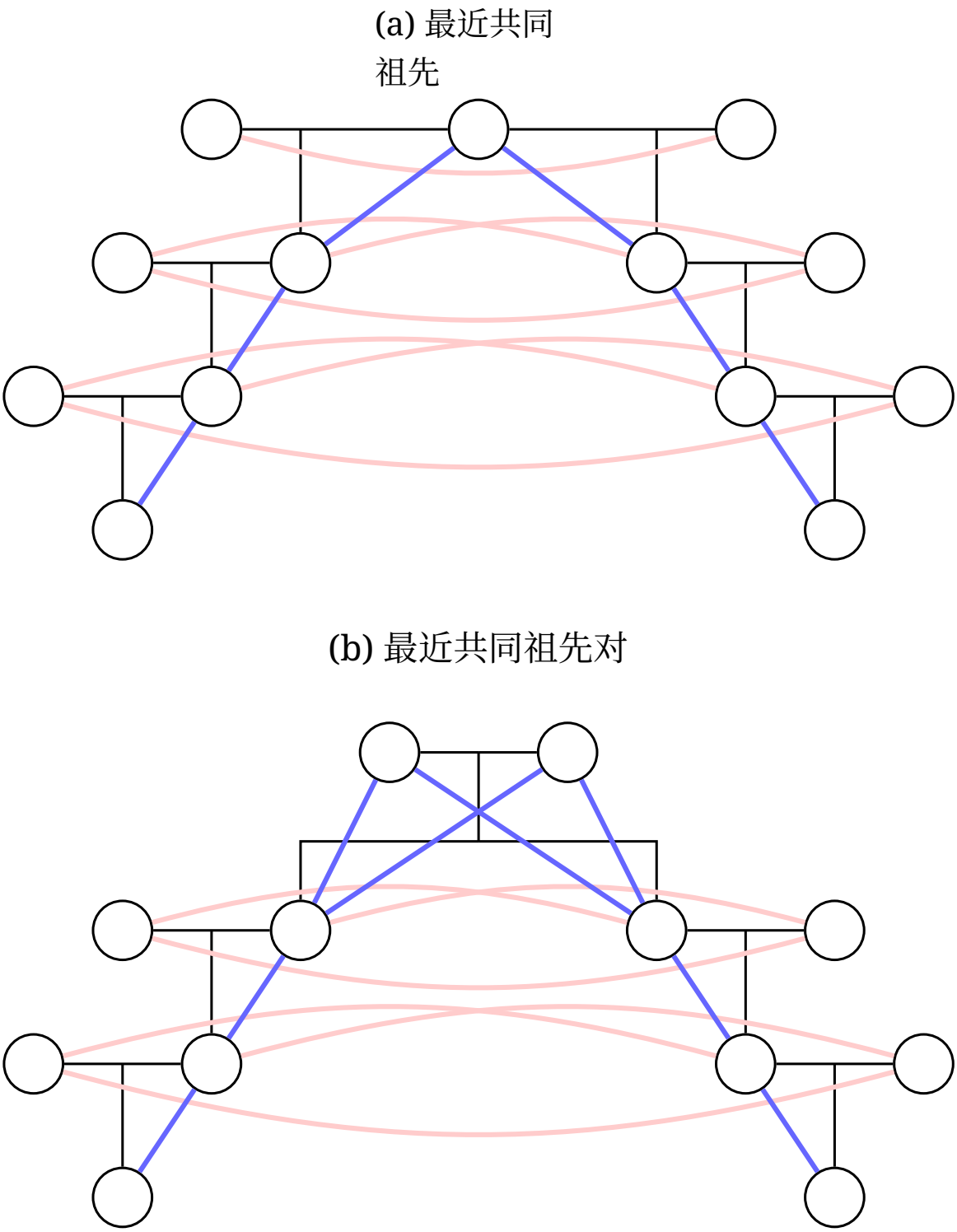


图*1*。 通过单个最近共同祖先和最近共同祖先对产生亲缘关系的个体之祖先谱系示意图。蓝线表示系谱底部的两个个体如何通过 *(a)* 单个最近共同祖先（*MRCA*）或 *(b)* 最近共同祖先对相互关联。浅红色线条突出显示了择偶同类性群体中沿连接亲属的路径产生的非平凡配偶间协方差。

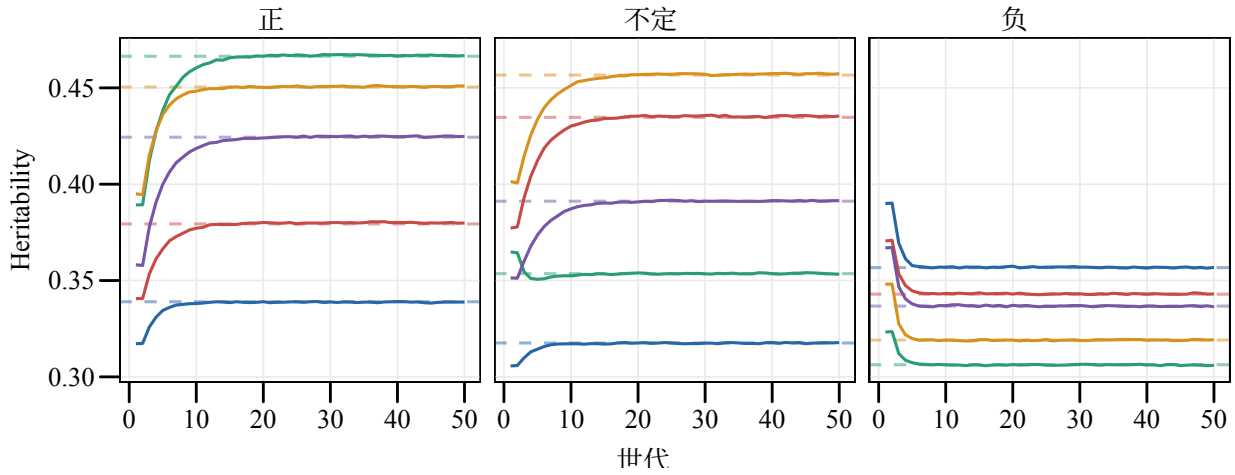


图 ***2.*** 可交换情形下择偶对遗传力的影响。实线表示择偶条件下五种性状的模拟遗传力；理论极限值则通过在公共特征基中应用方程(14)的标量恒等式计算得出，边际性状遗传力以透明虚线表示，颜色与对应性状一致。

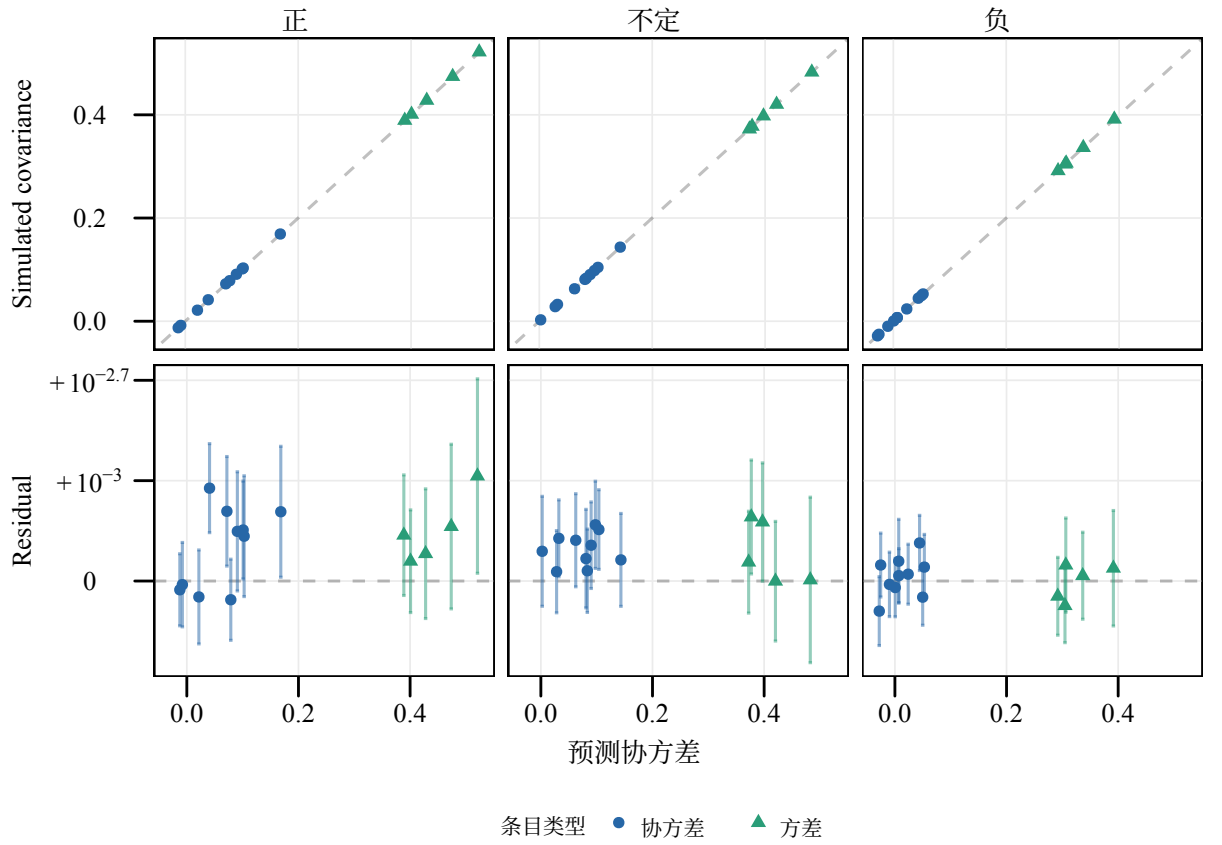


图 ***3.*** 不可交换情形下择偶时的平衡遗传成分协方差。上图展示了模拟所得平衡协方差矩阵的各个不同元素，以及通过迭代方程(9) 的递推直至收敛所得到的预测矩阵中对应的元素。下图显示模拟值与预测值之间的残差，并给出了基于 *50* 次重复试验计算的 *95%*置信区间。

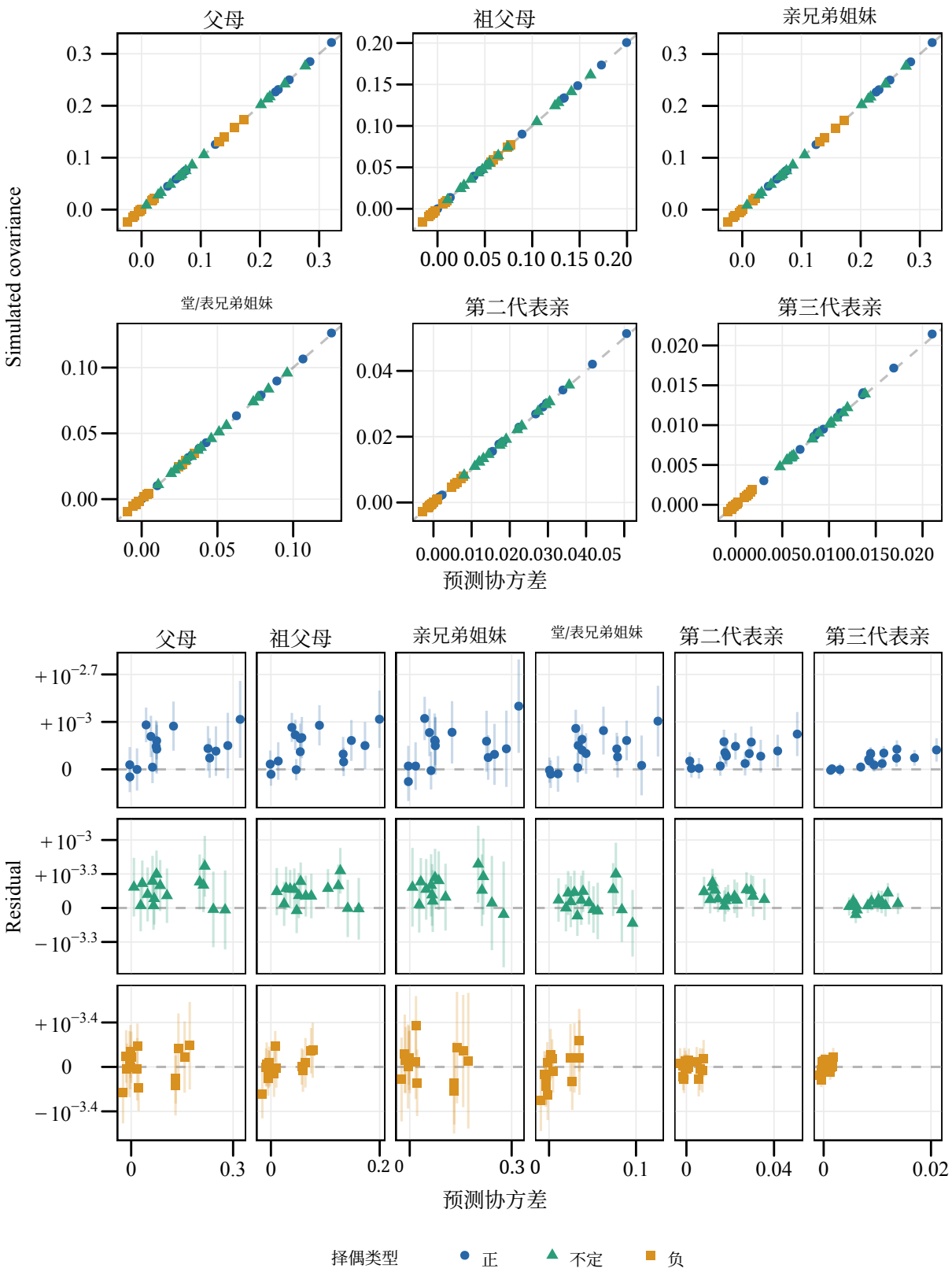


图*4*。 择偶下的血亲遗传成分协方差。上图中，将亲属间模拟的交叉协方差与表*1*在平衡状态下的理论预测进行比较，涵盖三种择偶模式下的六种亲属关系。每个点代表相应协方差矩阵中的一个唯一条目。下图显示残差及基于*50*次重复试验得出的*95%*置信区间。

附录

A.1 择偶下的不变量

首先，考虑性状向量 $\boldsymbol{X}$ 的概率分布。由于 $\boldsymbol{X} = \boldsymbol{\Gamma} + \boldsymbol{E} = \boldsymbol{G}\Lambda + \boldsymbol{E}$，该分布由卷积 $f_{\boldsymbol{X}} = f_{\boldsymbol{\Gamma}} * f_{\boldsymbol{E}}$ 给出。现在，由于 $f_{\boldsymbol{E}}$ 是 $N(\mathbf{0},\ \Sigma_E)$，结果是一个光滑函数，$f_{\boldsymbol{X}} \in C^\infty(\mathbf{R}^p)$，因为可测函数与高斯分布的卷积是光滑的。

引理 A.1. 设 $\boldsymbol{x} \in \mathcal{X}$ 和 $\boldsymbol{g}_1^s,\ \boldsymbol{g}_2^s \in \Omega_m^s$。那么

$$\frac{f_{X|G^s}(\boldsymbol{x} - \boldsymbol{g}_1^s\Lambda)}{f_{X|G^s}(\boldsymbol{x} - \boldsymbol{g}_2^s\Lambda)} = 1 + O(m^{-1/2}).$$

证明。为方便起见，记 $\boldsymbol{\xi} = \boldsymbol{x} - \boldsymbol{g}_1^s\Lambda$ 和 $\boldsymbol{\eta} = \boldsymbol{x} - \boldsymbol{g}_2^s\Lambda$。利用 $f_{X|G^s}$ 的光滑性，在 $\boldsymbol{\eta}$ 附近对分子作泰勒级数展开，得到

$$\begin{aligned}\frac{f_{X|G^s}(\boldsymbol{\xi})}{f_{X|G^s}(\boldsymbol{\eta})} &= 1 + \frac{\nabla f_{X|G^s}}{f_{X|G^s}}(\boldsymbol{\eta})(\boldsymbol{g}_2^s - \boldsymbol{g}_1^s)\Lambda + O(\|(\boldsymbol{g}_2^s - \boldsymbol{g}_1^s)\Lambda\|^2) \\ &= 1 + \nabla \log f_{X|G^s}(\boldsymbol{\eta})(\boldsymbol{g}_2^s - \boldsymbol{g}_1^s)\Lambda + O(\|(\boldsymbol{g}_2^s - \boldsymbol{g}_1^s)\Lambda\|^2) \qquad (18)\end{aligned}$$

由于 $\boldsymbol{\eta}$ 包含在紧集 $\mathcal{X}$ 中，且 $\nabla\log f_{X|G^s}$ 因 $f_{X|G^s}$ 光滑而连续，前一个函数可取得最小值和最大值，因此我们将其对方程（18）的贡献视为常数。最后请注意，构型 $\boldsymbol{g}_1^s$ 和 $\boldsymbol{g}_2^s$ 至多相差 $|\mathcal{G}^s| = O(1)$ 个基因座分配，而效应贡献 Λ 的阶为 $O(m^{-1/2})$。因此，$\|(\boldsymbol{g}_2^s - \boldsymbol{g}_1^s)\Lambda\| = O(m^{-1/2})$。重新考察方程（18），

$$\begin{aligned}\frac{f_{X|G^s}(\boldsymbol{\xi})}{f_{X|G^s}(\boldsymbol{\eta})} &= 1 + \nabla \log f_{X|G^s}(\boldsymbol{\eta})O(m^{-1/2}) + O(m^{-1}) \\ &= 1 + O(m^{-1/2}),\end{aligned}$$

这正是所要证明的。 □

值得注意的是，随着 $\mathcal{X}$ 扩展，定义域上的得分函数 $\nabla\log f_{X|G^s}$ 的最大值可能会无限增大。当位点数 m 被视为足够大或无限时，这并无问题；但这确实意味着，支撑此处所考察性状的位点数必须随定义域 $\mathcal{X}$ 缩放。

引理 A.2。设 $\boldsymbol{g}^s \in \Omega_m^s$ 和 $\boldsymbol{x} \in \mathcal{X}$。则

$$\Pr(\boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{X} = \boldsymbol{x}) = \left(1 + O(m^{-1/2})\right)\Pr(\boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s).$$

证明。 根据贝叶斯定理可得

$$\begin{aligned}\Pr(\boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{X} = \boldsymbol{x}) &= \frac{\Pr(\boldsymbol{X} = \boldsymbol{x} \mid \boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s)}{\Pr(\boldsymbol{X} = \boldsymbol{x})}\Pr(\boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s) \\ &= \frac{f_{X|G^s}(\boldsymbol{x} - \boldsymbol{g}^s\Lambda)}{\sum_{\boldsymbol{g}_1^s \in \Omega_m^s} f_{G^s}(\boldsymbol{g}_1^s) f_{X|G^s}(\boldsymbol{x} - \boldsymbol{g}_1^s\Lambda)}\Pr(\boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s) \\ &= \frac{f_{X|G^s}(\boldsymbol{x} - \boldsymbol{g}^s\Lambda)}{\mathrm{E}_{G_s}\left[f_{X|G^s}(\boldsymbol{x} - \boldsymbol{G}^s\Lambda)\right]}\Pr(\boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s) \\ &= \mathrm{E}_{G_s}\left[\frac{f_{X|G^s}(\boldsymbol{x} - \boldsymbol{G}^s\Lambda)}{f_{X|G^s}(\boldsymbol{x} - \boldsymbol{g}^s\Lambda)}\right]^{-1}\Pr(\boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s).\end{aligned}$$

应用引理 A.1，并注意到期望是对常数个元素求和，即可得到结果。

□

定理 A.1。令 $\mu_s^{(t)}$ 表示世代 $t \in \mathbf{N}$ 内大小恒定的基因型 $\mathcal{G}^s \subset \mathcal{G}$ 的概率分布，其中 $\mu_s^{(0)}$ 是随机交配群体的分布。则，对于 $t = o(m^{1/2})$ 和 $\boldsymbol{g}^s \in \Omega_m^s$,

$$\mu_s^{(t)}(\boldsymbol{g}^s) = \big(1 + O(m^{-1/2})\big)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}^s).$$

证明。证明采用归纳法，从基础情形 $t = 1$开始。根据全概率定律,

$$\begin{aligned}\mu_s^{(1)}(\boldsymbol{g}^s) &= \sum_{\boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{g}_\varphi^s \in \Omega_m^s} \Pr(\boldsymbol{G}^s = \boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{G}_\sigma^s = \boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{G}_\varphi^s = \boldsymbol{g}_\varphi^s) \Pr(\boldsymbol{G}_\sigma^s = \boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{G}_\varphi^s = \boldsymbol{g}_\varphi^s) \\ &= \sum_{\boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{g}_\varphi^s \in \Omega_m^s} \psi(\boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{g}_\varphi^s) \Pr(\boldsymbol{G}_\sigma^s = \boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{G}_\varphi^s = \boldsymbol{g}_\varphi^s) \qquad (19)\end{aligned}$$

其中，ψ 是一个孟德尔遗传传递核，其形式与群体结构无关。对亲本基因型的联合分布进行条件化,

$$\begin{aligned}&\Pr(\boldsymbol{G}_\sigma^s = \boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{G}_\varphi^s = \boldsymbol{g}_\varphi^s) \\ &\quad= \sum_{\boldsymbol{x}_\sigma, \boldsymbol{x}_\varphi \in \mathcal{X}} \Pr(\boldsymbol{G}_\sigma^s = \boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{G}_\varphi^s = \boldsymbol{g}_\varphi^s \mid \boldsymbol{X}_\sigma = \boldsymbol{x}_\sigma, \boldsymbol{X}_\varphi = \boldsymbol{x}_\varphi) \Pr(\boldsymbol{X}_\sigma = \boldsymbol{x}_\sigma, \boldsymbol{X}_\varphi = \boldsymbol{x}_\varphi) \\ &\quad= \sum_{\boldsymbol{x}_\sigma, \boldsymbol{x}_\varphi \in \mathcal{X}} \Pr(\boldsymbol{G}_\sigma^s = \boldsymbol{g}_\sigma^s \mid \boldsymbol{X}_\sigma = \boldsymbol{x}_\sigma) \Pr(\boldsymbol{G}_\varphi^s = \boldsymbol{g}_\varphi^s \mid \boldsymbol{X}_\varphi = \boldsymbol{x}_\varphi) \Pr(\boldsymbol{X}_\sigma = \boldsymbol{x}_\sigma, \boldsymbol{X}_\varphi = \boldsymbol{x}_\varphi) \qquad (20) \\ &\quad= \sum_{\boldsymbol{x}_\sigma, \boldsymbol{x}_\varphi} \Big[\big(1 + O(m^{-1/2})\big)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}_\sigma^s)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}_\varphi^s)\Big] \Pr(\boldsymbol{X}_\sigma = \boldsymbol{x}_\sigma, \boldsymbol{X}_\varphi = \boldsymbol{x}_\varphi) \qquad (21) \\ &\quad= \big(1 + O(m^{-1/2})\big)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}_\sigma^s)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}_\varphi^s).\end{aligned}$$

公式（20）运用了一级表型选配，随后在（21）中应用引理 A.2。最后，我们注意到，对配偶表型值求和与基因型分布无关，因此该项恒等于一。重新考察公式（19），可得

$$\begin{aligned}\mu_s^{(1)}(\boldsymbol{g}^s) &= \sum_{\boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{g}_\varphi^s \in \Omega_m^s} \big(1 + O(m^{-1/2})\big)\psi(\boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{g}_\varphi^s)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}_\sigma^s)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}_\varphi^s) \\ &= \big(1 + O(m^{-1/2})\big)\mathrm{E}_{\mu_s^{(0)} \otimes \mu_s^{(0)}}\big[\psi(\boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{G}_\sigma^s, \boldsymbol{G}_\varphi^s)\big] \\ &= \big(1 + O(m^{-1/2})\big)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}^s).\end{aligned}$$

在最后一步，我们认出 $\mu_s^{(0)} = \mathrm{E}_{\mu_s^{(0)} \otimes \mu_s^{(0)}}[\psi(\boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{G}_\sigma^s, \boldsymbol{G}_\varphi^s)]$。要理解其中的原因，请注意，创始群体源自随机交配，因此其亲本与后代具有相同的随机交配基因型分布，而公式（19）的分解由此得出这一恒等式。验证了基础情形后，我们考虑任意的 $t \in \mathbf{N}$。使用相同的分解,

$$\begin{aligned}\mu_s^{(t)}(\boldsymbol{g}^s) &= \sum_{\boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{g}_\varphi^s \in \Omega_m^s} \big(1 + O(m^{-1/2})\big)\psi(\boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{g}_\varphi^s)\mu_s^{(t-1)}(\boldsymbol{g}_\sigma^s)\mu_s^{(t-1)}(\boldsymbol{g}_\varphi^s) \\ &= \sum_{\boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{g}_\varphi^s \in \Omega_m^s} \big(1 + O(m^{-1/2})\big)^{2t-1}\psi(\boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{g}_\sigma^s, \boldsymbol{g}_\varphi^s)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}_\sigma^s)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}_\varphi^s) \\ &= \big(1 + O(m^{-1/2})\big)^{2t-1}\mathrm{E}_{\mu_s^{(0)} \otimes \mu_s^{(0)}}\big[\psi(\boldsymbol{g}^s \mid \boldsymbol{G}_\sigma^s, \boldsymbol{G}_\varphi^s)\big] \qquad (22) \\ &= \big(1 + O(m^{-1/2})\big)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}^s),\end{aligned}$$

其中，通过将公式（22）的渐近项展开为二项式求和，可以证明省略其指数项是合理的；其中 $t = o(m^{1/2})$ 受 $O(m^{-1/2})$ 标度律支配。□

下一个推论表明，原子估计量在渐近意义下对择偶保持不变，即其矩在极限 $m \to \infty$ 下不受影响。

推论 A.1. 设 $h : \Omega_m^s \to \mathbf{R}^d$ 是某个局部片段 $\mathcal{G}_s \subset \mathcal{G}$ 上的可测函数，且满足 $|\mathcal{G}_s| = \mathcal{O}(1)$。那么对于所有 $k \in \mathbf{N}$，

$$\mathrm{E}_{\mu_s^{(t)}}\left[h(\boldsymbol{G}^s)^k\right] = \left(1 + O(m^{-1/2})\right) \mathrm{E}_{\mu_s^{(0)}}\left[h(\boldsymbol{G}^s)^k\right].$$

证明。 这是定理 A.1 的直接推论：

$$\mathrm{E}_{\mu_s^{(t)}}\left[h(\boldsymbol{G}^s)^k\right] = \sum_{\boldsymbol{g}^s \in \Omega_m^s} h(\boldsymbol{g}^s)\mu_s^{(t)}(\boldsymbol{g}^s) = \sum_{\boldsymbol{g}^s \in \Omega_m^s} \left(1+O(m^{-1/2})\right)h(\boldsymbol{g}^s)\mu_s^{(0)}(\boldsymbol{g}^s) = \left(1+O(m^{-1/2})\right) \mathrm{E}_{\mu_s^{(0)}}\left[h(\boldsymbol{G}^s)^k\right].$$

A.2 收敛至平衡与极限形式

引理 A.3. 如果$\neg \rho_{\sigma\times\varphi}\theta\|\Sigma_G^{(0)}\| \le 1/4$，那么存在一个常数 $\mu > 0$，使得方程 (9)所定义系统的迭代序列一致有界，且上界为 μI。

证明。 我们证明 $\|\Sigma\| \le \mu$ 蕴含 $\|\mathcal{B}(\Sigma)\| \le \mu$。注意到

$$\|\mathcal{B}(\Sigma)\| \le \frac{1}{2}\left(\|\Sigma_G^{(0)}\| + \|\Sigma\| + \|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}\|\|\Lambda\|^2\|\Sigma_E^{-1/2}\|^2\|\Sigma\|^2\right),$$

其中我们用到了次可乘性 以及范数的三角不等式。若 $\|\Sigma\| \le \mu$，则我们所需的是

$$\frac{1}{2}\left(\|\Sigma_G^{(0)}\| + \mu + \|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}\|\|\Lambda\|^2\|\Sigma_E^{-1/2}\|^2\mu^2\right) \le \mu.$$

这给出了二次不等式

$$\|\Sigma_G^{(0)}\| - \mu + \theta\overline{\rho}_{\sigma\times\varphi}\mu^2 \le 0.$$

因此，可容许半径的集合是区间

$$\mu \in \left[\frac{1 - \sqrt{1 - 4\theta\overline{\rho}_{\sigma\times\varphi}\|\Sigma_G^{(0)}\|}}{2\theta\overline{\rho}_{\sigma\times\varphi}\|\Sigma_G^{(0)}\|}, \frac{1 + \sqrt{1 - 4\theta\overline{\rho}_{\sigma\times\varphi}\|\Sigma_G^{(0)}\|}}{2\theta\overline{\rho}_{\sigma\times\varphi}\|\Sigma_G^{(0)}\|}\right].$$

我们取该区间的下端点作为不变集的最小半径，从而得到所需结论。□

引理 A.4. 对于 $j,\ k \in \mathbf{N} \cup \{\infty\}$，$(I - H(\ j))\ \otimes_{\mathfrak{c}} \Sigma^{(j)}\ x\ = (I - H(k)\ )\ \otimes_{\mathfrak{c}} \Sigma_X^{(k)}$。

证明。 该结论由 Σ_E 的假定恒定性以及

$$\begin{aligned}(I - H^{(t)}) \otimes_{\mathfrak{c}} \Sigma_X^{(t)} &= I \otimes_{\mathfrak{c}} \Sigma_X^{(t)} - H^{(t)} \otimes_{\mathfrak{c}} \Sigma_X^{(t)} \\ &= \Sigma_X^{(t)} - \Sigma_\Gamma^{(t)} \\ &= \Sigma_E.\end{aligned}$$

□

引理 A.5. 在 $(\Sigma_\Gamma^{(0)}, \Sigma_E, R_{\sigma\times\varphi})$ 可交换的条件下，

$$\Theta_{(\infty)}^{(0)} = \Sigma_\Gamma^{(0)} \oslash_{\mathfrak{c}} \Sigma_X^{(\infty)} = H^{(0)}(I - H^{(0)})^{-1}(I - H^{(\infty)}).$$

证明。从引理 A.4 出发，利用所涉及分量的可交换性，可写为

$$(I - H^{(\infty)})\Sigma_X^{(\infty)} = (I - H^{(0)})\Sigma_X^{(0)},$$

求解该式可得

$$\Sigma_X^{(\infty)} = (I - H^{(\infty)})^{-1}(I - H^{(0)})\Sigma_X^{(0)}.$$

现在我们可以写成

$$\begin{aligned}\Theta_{(\infty)}^{(0)} &= \Sigma_\Gamma^{(0)}[\Sigma_X^{(\infty)}]^{-1} \\ &= \Sigma_\Gamma^{(0)}[\Sigma_X^{(0)}]^{-1}(I - H^{(0)})^{-1}(I - H^{(\infty)}) \\ &= H^{(0)}(I - H^{(0)})^{-1}(I - H^{(\infty)}),\end{aligned}$$

这正是我们想要证明的。 □

如果群体表现出完全或部分的负向择偶，也就是说，同配矩阵 $R_{\sigma\times\varphi}$ 的任意数量特征值为负，那么求其主平方根时就需要格外谨慎，因为这会涉及对负数开方。在继续进行极限遗传力证明之前，我们先介绍一些工具，以阐明这些情形。对于谱为 D的厄米矩阵 A，我们用 $|A| = U|D|U^\top$ 表示其对应的非负谱矩阵，直观而言，其特征值是 D的特征值的绝对值。我们通过 $\operatorname{sgn}(A) = U\operatorname{sgn}(D)U^\top$ 保留符号信息，其中符号函数逐元素作用于对角矩阵 D的元素。显然，$\operatorname{sgn}(A)^2 = I$。最后，注意到我们可以写成

$$\begin{aligned}A &= UDU^\top \\ &= U\operatorname{sgn}(D)|D|U^\top \\ &= U|D|^{1/2}\operatorname{sgn}(D)|D|^{1/2}U^\top \\ &= (U|D|^{1/2}U^\top)[U\operatorname{sgn}(D)U^\top](U|D|^{1/2}U^\top) \\ &= |A|^{1/2}\operatorname{sgn}(A)|A|^{1/2}\end{aligned}$$

或采用此处的记号 $\operatorname{sgn}(A) \otimes_{\mathfrak{c}} |A|$。

定理 A.2。 若 $R_{\sigma\times\varphi}^-$ 为正定、负定或不定，且$(\Sigma_\Gamma^{(0)}, \Sigma_E, R_{\sigma\times\varphi})$ 两两可交换，则矩阵方程

$$H^{(\infty)}\overline{R}_{\sigma\times\varphi}H^{(\infty)} - H^{(\infty)} + \Theta_{(\infty)}^{(0)} = 0 \tag{23}$$

有解

$$H^{(\infty)} = \frac{1}{2}\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})\left[I - \left(I - 4\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})(\Theta_{(\infty)}^{(0)} \otimes_{\mathfrak{c}} |\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|)\right)^{1/2}\right] \oslash_{\mathfrak{c}} |\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|.$$

若$(\Sigma_\Gamma^{(0)}, \Sigma_E, \mathcal{R}_{\sigma\times\varphi})$ 两两可交换，则

$$H^{(\infty)} = \frac{1}{2}\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})\left[I - \left(I - 4\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|H^{(0)}(I - H^{(0)})\right)^{1/2}\right]\left[|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|(I - H^{(0)})\right]^{-1}, \tag{24}$$

在此情况下，$H^{(\infty)}$的特征值 $h^2{}_{(\infty),\,j}$ 可确定为

$$h_{(\infty),j}^2 = \frac{1 - \sqrt{1 - 4\bar{r}_j h_{(0),j}^2(1 - h_{(0),j}^2)}}{2\bar{r}_j(1 - h_{(0),j}^2)}.$$

证明：我们首先考虑一般情形。首先对左侧进行配方，得到

$$(H^{(\infty)} - \tfrac{1}{2}\overline{R}_{\sigma\times\varphi}^{-1})\overline{R}_{\sigma\times\varphi}(H^{(\infty)} - \tfrac{1}{2}\overline{R}_{\sigma\times\varphi}^{-1}) = \frac{1}{4}\overline{R}_{\sigma\times\varphi}^{-1} - \Theta_{(\infty)}^{(0)},$$

我们可以将其改写为

$$(H^{(\infty)} - \tfrac{1}{2}\overline{R}_{\sigma\times\varphi}^{-1})|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|^{1/2}\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|^{1/2}(H^{(\infty)} - \tfrac{1}{2}\overline{R}_{\sigma\times\varphi}^{-1}) = \frac{1}{4}\big(\overline{R}_{\sigma\times\varphi}^{-1} - 4\Theta_{(\infty)}^{(0)}\big).$$

为了使左边得到一个二次方程，这表明应左乘 $\operatorname{sgn}(R_{\sigma\times\varphi})|R_{\sigma\times\varphi}|^{1/2}$，并右乘 $|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|^{1/2}$，从而得到

$$\left[\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})\left(H^{(\infty)} - \tfrac{1}{2}\overline{R}_{\sigma\times\varphi}^{-1}\right)\otimes_{\mathfrak{c}}|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|\right]^2 = \frac{1}{4}\big(I - 4\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})(\Theta_{(\infty)}^{(0)}\otimes_{\mathfrak{c}}|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|)\big).$$

对两边开平方，

$$\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})\left[\big(H^{(\infty)} - \tfrac{1}{2}\overline{R}_{\sigma\times\varphi}^{-1}\big)\otimes_{\mathfrak{c}}|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|\right] = -\frac{1}{2}\big(I - 4\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})(\Theta_{(\infty)}^{(0)}\otimes_{\mathfrak{c}}|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|)\big)^{1/2},$$

选择负分支以确保符合一元形式。展开左边括号中的项并重新排列，

$$\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})H^{(\infty)}\otimes_{\mathfrak{c}}|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}| = \frac{1}{2}\left[I - \big(I - 4\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})(\Theta_{(\infty)}^{(0)}\otimes_{\mathfrak{c}}|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|)\big)^{1/2}\right].$$

A fi左乘 $\operatorname{sgn}(R_{\sigma\times\varphi})|R_{\sigma\times\varphi}|^{-1/2}$ 并右乘 $|R_{\sigma\times\varphi}|^{-1/2}$ 得到

$$H^{(\infty)} = \frac{1}{2}\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})\left[I - \big(I - 4\operatorname{sgn}(\overline{R}_{\sigma\times\varphi})(\Theta_{(\infty)}^{(0)}\otimes_{\mathfrak{c}}|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|)\big)^{1/2}\right]\oslash_{\mathfrak{c}}|\overline{R}_{\sigma\times\varphi}|.$$

由于矩阵平方根存在的必要条件是判别式 $I - 4\operatorname{sgn}(R_{\sigma\times\varphi})(\Theta^{(0)}{}_{(\infty)}\otimes_{\mathfrak{c}}|R_{\sigma\times\varphi}|)$ 为正，因此我们推导出条件 $\operatorname{sgn}(R_{\sigma\times\varphi})(\Theta^{(0)}{}_{(\infty)}\otimes_{\mathfrak{c}}|R_{\sigma\times\varphi}|) \preceq \frac{1}{4}I$。当 $R_{\sigma\times\varphi}$ 为不定矩阵时，$\operatorname{sgn}(R_{\sigma\times\varphi})(\Theta^{(0)}{}_{(\infty)}\otimes_{\mathfrak{c}}|R_{\sigma\times\varphi}|)$ 可能不是对称矩阵，此时上述形式定义不当。这仅在不定情形下会造成问题，因为在其他情况下 $\operatorname{sgn}(R_{\sigma\times\varphi}) = \pm I$。然而，在 $(\Sigma_\Gamma^{(0)},\ \Sigma_E,\ R_{\sigma\times\varphi})$ 两两交换的条件下，$\operatorname{sgn}(R_{\sigma\times\varphi})(\Theta^{(0)}{}_{(\infty)}\otimes_{\mathfrak{c}}|R_{\sigma\times\varphi}|)$ 的所有因子均可交换，这等价于该矩阵为对称矩阵。因此，只有在可交换情形下，不定择偶矩阵才存在闭式形式。现在转而更一般地考察这一特殊情形，我们重新审视公式（23）；根据引理 A.5，该式可写为

$$\overline{R}_{\sigma\times\varphi}[H^{(\infty)}]^2 - H^{(\infty)} + H^{(0)}(I - H^{(0)})^{-1}(I - H^{(\infty)}) = 0.$$

两边乘以 $I - H^{(0)}$ 并化简后，得到

$$\overline{R}_{\sigma\times\varphi}(I - H^{(0)})[H^{(\infty)}]^2 - H^{(\infty)} + H^{(0)} = 0.$$

由于所涉及矩阵的可交换性，求解该方程大致可以采用求解标量二次方程的相同思路。如此推导即可得到方程（24）的所需形式。最后，我们可以根据公共特征基 U对该形式中的所有矩阵进行特征分解，以 $\mathcal{R}$、$\mathcal{H}^{(0)}$和 $\mathcal{H}^{(\infty)}$分别表示 $R_{\sigma\times\varphi}$、$H_{(0)}$和 $H_{(\infty)}$的对角谱。于是，方程（24）可写为

$$\mathcal{H}^{(\infty)} = \frac{1}{2}U\left[I - \left(I - 4\mathcal{R}\mathcal{H}^{(0)}(I - \mathcal{H}^{(0)})\right)^{1/2}\right]\big[\mathcal{R}(I - \mathcal{H}^{(0)})\big]^{-1}U^{\top}.$$

读取上式的对角线元素，即可得到所需恒等式。 □