

1 1921 年 Columbus Clark Cockerham 出生并此后成长于美国北卡罗来纳西部山脉，1943 年获得北卡罗
2 莱纳州立学院动物生产学位¹，毕业后加入美国海军陆战队。随着两颗原子弹爆炸提前结束太平洋战
3 事，本要被投放到日本战场的 Cockerham 复员回家。短暂从事木材经营，在退伍军人法案资助下
4 Cockerham 返回校园²，1949 年在北卡罗来纳州立大学获得畜牧专业硕士，之后携家眷赴 Ames 的爱
5 荷华州立学院³，在 Jay Lush 指导下获得数量遗传学博士学位。

6
7 彼时爱荷华州立学院的数量遗传学在 Lush 领导下理论与实践都高歌猛进。Cockerham 完成于 1952
8 年的博士论文涉及 Fisher 所谓的“上位性”(Epistacy)问题，彼时在 Ames 任教后来成为名家的 Oskar
9 Kempthorne 也在对此问题展开深入研究。1954 年，两人发表了各自的独立研究(Cockerham 1954;
0 Kempthorne 1954)，奠定之后上位性研究的起点。但 Cockerham 的处理更倾向于在遗传的内蕴结构
1 上架设统计学(Kempthorne 的思路似乎正好相反)，将上位性遗传方差分解为加加、加显、显加、显
2 显四个独立的统计分量，这种处理方式需要作者具有直觉上的判断力(或者学术品味)以及极强的逻
3 辑能力，产出的公式往往简约而具有非凡灵性。在当前遗传学标记普遍采用单位点双等位基因的技术
4 特征下，Cockerham 对上位性高度代数化的处理方式明显优于 Kempthorne，不但更适宜于目前矩
5 阵化处理遗传学数据的趋势，而且在处理复杂群体结构也具有充足的发挥空间——虽然统计技术上对
6 操作者要求极高。这篇论文应该是 Cockerham 最早发表的论文，可谓一出道便是巅峰。

7
8 Cockerham 的另外一大贡献是 F_{st} 统计量的构建。如果上位性的论文承自 Fisher， F_{st} 研究思路则源
9 自遗传学另外一个先贤 Sewall Wright。Cockerham 关于 F_{st} 最早的论文发表于 1967 年(Cockerham
0 1967)，1984 年与 Bruce Weir 发表在 *Evolution* 的论文则是这一持续十几年研究工作的总结(Weir and
1 Cockerham 1984)。Cockerham 在厘清和构建 F_{st} 的过程中，主要依赖指示变量技术（通俗讲，类似
2 在统计分析中引入了“同位素示踪技术”），指示变量几乎等价于法国理论群体遗传学家 Gustave
3 Malecot 发展的 identity by descent⁴。Cockerham 将 IBD 彻底贯彻于 F_{st} 研究，将群体基因频率变异
4 剖分为个体内、群体内、和群体间三个分量。相比上位性的工作，Cockham 在 F_{st} 方面的成就目前

¹ 目前在 Raleigh 的 North Carolina State University 在 1965 年正式定名为 North Carolina State College at Raleigh，但官方文档也一般采用 North Carolina State University，其前身是 North Carolina State College，注重工程与农业方面研究；另外还有 North Carolina State College at Greensboro，传统上是所女子学校。美国的州立大学在 Morrill 法案下，能够获得州政府赠与的大量土地（类似中国古代“学田”制度），这些土地也可用于农业研究，所以传统上美国农业强校往往都集中在州立大学系统内。

² Servicemen's Readjustment Act of 1944，又称 G.I. Bill，是罗斯福总统在 1944 年 6 月 22 日签署的旨在帮助复员军人一系列福利法案，其中包括资助复员军人去高等院校深造。约 49% 参与二战的美军，近七百万士兵，参与了各类教育和培训，大大影响了美国高校之前精英化教育部署。

³ 1959 年改名 Iowa State University，是统计遗传中心之一，且在农业方面有很强实力。1951 年，李登辉也在 Ames 研读农业经济学。

⁴ 目前群体遗传学最强大的框架 Coalescent 理论是 IBD 技术的加强版。

5 更为所知，发表在 Evolution 的论文也是他最为引用的论文，至今任然是群体遗传学研究的一个
6 热点，成为研究群体结构方面有着不可替代的基础工具。

7

8 Cockerham 古朴的研究方式和深邃认知往往导致他并不十分清楚其实学生并不具备“基本常识”和“基
9 本技能”，一般的授课、入门型的教科书编撰非其志趣。他获得博士学位后曾在 Chapel Hill 的北卡
0 大学教授医学生统计课程，但一年后就感到厌倦，匆匆迁往北卡州立大学——同时也从助理教授提升
1 为副教授，热情高涨地投入到 Cockstom 和 Robinson 的双列杂交研究。虽不以授课著称，但
2 Cockerham 突出的逻辑能力和学术鉴别力，使他在面对更高级别成员的讨论班中充分展现领袖风
3 范，而每月在他家中举办的讨论会在北卡的 Research Triangle Park 地区有很强的辐射力⁵。纵其一
4 生，Cockerham 的学生并不是特别多，但由于 Cockerham 坚实的工作基础具有发挥空间，为数不多
5 的学生群体中却走出了好几位有影响力的人物。他的博士生 Bruce Weir 很大程度上继承了
6 Cockerham 的学术成果，特别在 DNA 鉴定的法医学领域享有盛名，曾深度介入 90 年代轰动美国的
7 辛普森案件审理。作为 Cockerham 的博士后，1993 年曾昭邦发现了 QTL 精细定位的理论基础，在
8 Cockerham 推荐下迅速发表(Zeng 1993)，并在此后发展出了影响深远的复合区间作图法，延续了北
9 卡州立大学在数量遗传学的领导地位。朱军虽然跟随 Bruce Weir 攻读博士学位，但在北卡州立大学
0 期间深受 Cockerham 影响，此后在估算复杂性状上位性方面做了大量工作，将“北卡学派”带到中
1 国，开枝散叶。

2

3 不向世俗妥协、不跟门外汉宣讲，只投入到自己选定的研究方向，正是 Cockerham 的高度专注，感
4 染和引领了几代学人。纵观 Cockerham 经历，虽然离不开时代浪潮助力，比如二战之后各国对研究
5 的高度重视，以及军人权利法案的颁布；特殊的个人际遇，在爱荷华州立与北卡州立两大统计遗传
6 学派的蓬勃发展时期恰逢其时地参与其中，且获得成长机会；长期稳定的基金资助，NIH 对其研究
7 资助从 1963 年直至其退休。但最主要还是 Cockerham 本人刚毅的性格和不懈的探索，在研究方向
8 上几乎破釜沉舟的一往无前精神。Cockerham 的研究朴拙而极少技巧，其并无所谓大猜想、大理论
9 式样的虚张声势，而是从近乎信屈聱牙的方式下催生了宝石般坚硬而剔透的解析结果，却又最适合
0 当世数字化技术和高通量生物学技术下的演绎。

1

2 1974 年 Cockerham 被选为美国科学院院士，表彰其在数量遗传学方面的成就。1986 年，在其 65 岁
3 之际，北卡州立大学召开的第二届数量遗传学国际大会，是学界同仁为对其贡献的集体致敬。多年
4 高强度的脑力工作且大量抽烟，Cockerham 晚年诸疾缠身。1996 年，75 岁的 Cockerham 在 Raleigh
5 辞世。

6

7 参考文献

⁵ 位于 Raleigh 的北卡州立大学、Durham 的杜克大学、Chapel Hill 的北卡大学所构成三角区域内的高科技集中地。

- 8 Cockerham C. C., 1954 An extension of the concept of partitioning of hereditary variance for analysis of
9 covariances among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39: 859 – 82.
- 0 Cockerham C. C., 1967 Group inbreeding and coancestry. *Genetics* 56: 89 – 104.
- 1 Kempthorne O., 1954 The correlation between relatives in a random mating population. *Proc. R. Soc.*
2 *London. Ser. B, Biol. Sci.* 143: 102 – 13.
- 3 Laurie C. C., Laurie C. a, Rice K., Doheny K. F., Zelnick L. R., McHugh C. P., Ling H., Hetrick K. N.,
4 Pugh E. W., Amos C., Wei Q., Wang L., Lee J. E., Barnes K. C., Hansel N. N., Mathias R., Daley D.,
5 Beaty T. H., Scott A. F., Ruczinski I., Scharpf R. B., Bierut L. J., Hartz S. M., Landi M. T., Freedman
6 N. D., Goldin L. R., Ginsburg D., Li J., Desch K. C., Strom S. S., Blot W. J., Signorello L. B., Ingles S.
7 a, Chanock S. J., Berndt S. I., Marchand L. Le, Henderson B. E., Monroe K. R., Heit J. a, Andrade M.
8 de, Armasu S. M., Regnier C., Lowe W. L., Hayes M. G., Marazita M. L., Feingold E., Murray J. C.,
9 Melbye M., Feenstra B., Kang J. H., Wiggs J. L., Jarvik G. P., McDavid A. N., Seshan V. E., Mirel D.
0 B., Crenshaw A., Sharopova N., Wise A., Shen J., Crosslin D. R., Levine D. M., Zheng X., Udren J. I.,
1 Bennett S., Nelson S. C., Gogarten S. M., Conomos M. P., Heagerty P., Manolio T., Pasquale L. R.,
2 Haiman C. a, Caporaso N., Weir B. S., 2012 Detectable clonal mosaicism from birth to old age and
3 its relationship to cancer. *Nat. Genet.* 44: 642 – 50.
- 4 Weir B. S., Cockerham C. C., 1984 Estimating F-statistics for the analysis of population structure.
5 *Evolution* 38: 1358 – 70.
- 6 Zeng Z. B., 1993 Theoretical basis for separation of multiple linked gene effects in mapping quantitative
7 trait loci. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 90: 10972 – 6.
- 8