

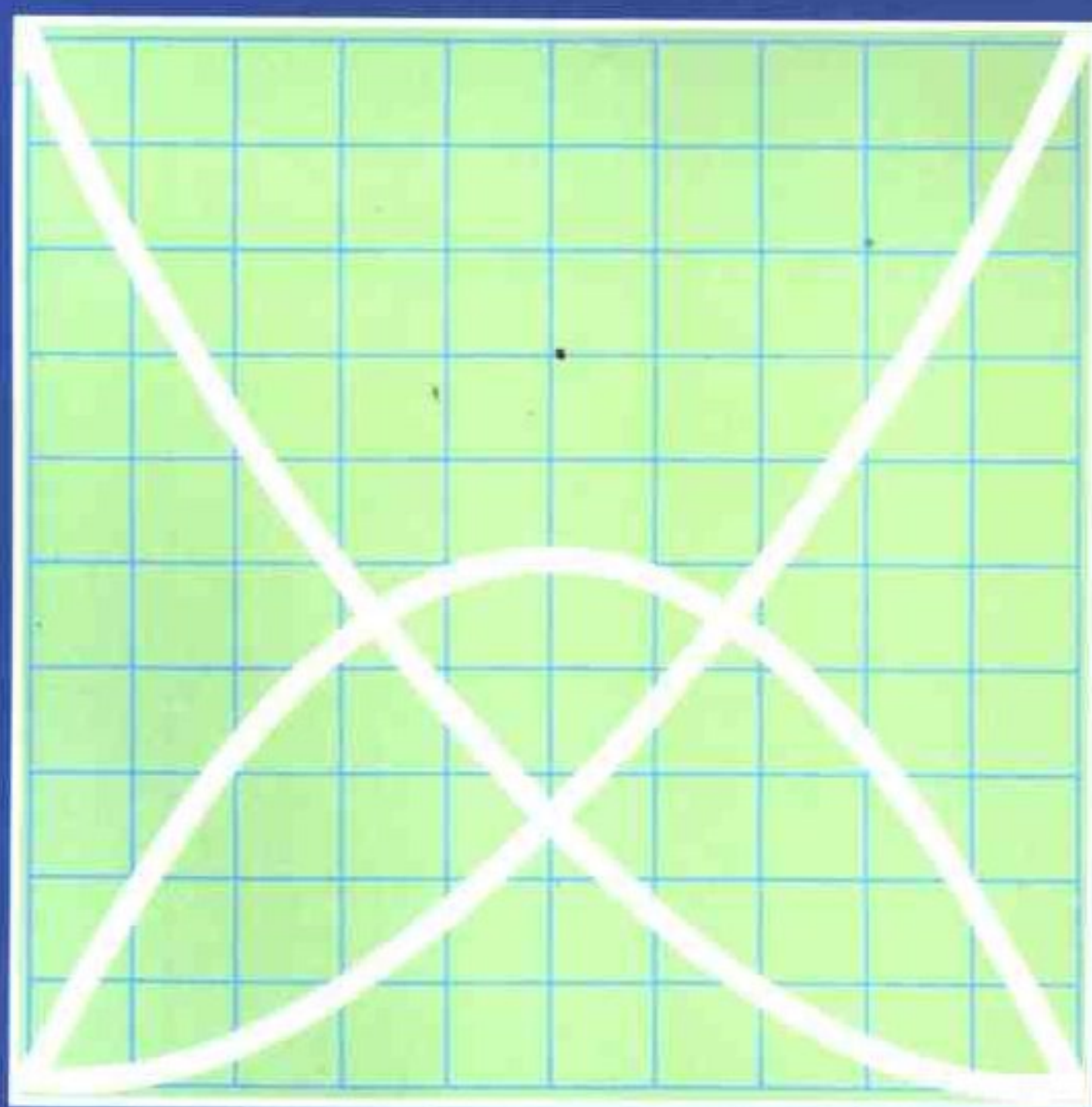
国外农业科学经典著作译丛

数量遗传学导论

(第四版)

INTRODUCTION TO
QUANTITATIVE GENETICS
FOURTH EDITION

[英] D.S.Falconer [美] T.F.C.Mackay 著
储明星 译 师守堃 校



中国农业科技出版社

责任编辑 冯凌云
封面设计 孙宝林

ISBN 7-80119-787-9



9 787801 197870 >

ISBN 7-80119-787-9/S · 411
定价: 80.00 元

国外农业科学经典著作译丛

数量遗传学导论

(第四版)

[英]D.S. Falconer [美]T.F.C. Mackay 著

储明星 译 师守堃 校

中国农业科技出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

数量遗传学导论 (第四版) = Introduction to Quantitative Genetics (Fourth Edition) / (英) 法尔康纳 (Falconer, D.S.), (美) 麦凯 (Mackay, T.F.C.) 著; 储明星译. —北京: 中国农业科技出版社, 2000.5
(国外农业科学经典著作译丛)
ISBN 7-80119-787-9

I. 数… II. 储… III. 数量遗传学 IV. Q348

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (1999) 第 12785 号

丛书策划	冯志杰
责任编辑	冯凌云
出版发行	中国农业科技出版社 地址: 北京海淀区白石桥路 30 号 邮编: 100081 电话: (010) 68919711; 68975144; 传真: 68919698
经 销	新华书店北京发行所
印 刷	北京印刷学院印刷厂
开 本	787mm × 1092mm 1/16 印张: 25.25
印 数	1 ~ 1 000 册 字数: 600 千字
版 次	2000 年 5 月第 1 版, 2000 年 5 月第 1 次印刷
定 价	80.00 元

Introduction to Quantitative Genetics

(Fourth Edition)

D.S. Falconer

*Formerly with Institute of Cell, Animal and Population Biology
University of Edinburgh*

and

Trudy F.C. Mackay

*Department of Genetics
North Carolina State University*

Longman Group Limited

Edinburgh Gate

Harlow

Essex CM20 2JF

United Kingdom

©D.S. Falconer 1960, 1981, 1989

This edition © Longman Group Limited 1996

This translation of Introduction to Quantitative Genetics, Fourth Edition, is published by arrangement with Addison Wesley Longman Limited.

内容简介

本书全面系统地介绍了数量遗传学的基本原理。全书由两大部分组成。第一部分包括 1~5 章，主要描述生物群体的遗传特性，被称为“群体遗传学”；第二部分包括 6~21 章，主要描述生物数量性状变异并引入与度量的遗传特性有关的概念，被称为“数量遗传学”或“统计遗传学”。

本书内容丰富，资料翔实，既可作为高等农业院校动植物遗传育种专业本专科生、研究生的参考教材，也可作为从事有关动植物科研、教学和生产人员的参考书。

中文版序言（一）

20 世纪中叶，数量遗传学理论体系不断得到完善和发展，并指导动植物改良的实践取得了明显效果。Falconer 教授所著的《数量遗传学导论》是该领域较早系统阐述数量遗传学的学术著作之一，自 1960 年问世以来已经多次修订，为数量遗传学的完善和发展起到了重要作用。

1996 年出版的该书第四版是最新版本，内容较以往更为丰富，不仅涵盖了群体的基因频率变化、连续变异、变异分析、遗传参数估计、近交和杂交、自然与人工选择等经典数量遗传学的基本理论与方法，而且还吸收了数量遗传学领域的最新研究成果。该书第四版在对原有章节进行修订的同时，还增加了数量性状位点、数量遗传学的新理论和新方法、进化数量遗传学以及基因分子标记等较新颖的内容，使得数量遗传学以新的面貌展示在读者面前。

由中国农业科学院畜牧研究所储明星博士翻译的该书第四版中文本即将由中国农业科技出版社出版面世，这无疑是一件有意义的事情，相信该书在我国的翻译出版会对我国相关领域的科研、教学和生产起到促进作用。因此，我很高兴能为该书中文本作序。

吴常信

2000 年 1 月于北京

中文版序言（二）

数量遗传学自 20 世纪中叶诞生以来获得了很大的发展，其理论体系不断得到完善和发展，并指导着动植物改良的实践，为人类的食物生产发挥了重要作用。这在 D. S. Falconer 所著《数量遗传学导论》中有着比较全面的反映。该书系统总结了半个多世纪以来数量遗传学的发展，展示了数量遗传学理论在动植物改良中的应用成果。自 1960 年问世以来，该书迄今已再版 4 次，重印 10 余次，不仅对数量遗传学理论有所发展，而且使其得到广泛传播，在数量遗传学乃至整个遗传学领域有着广泛的影响。由储明星博士翻译本书第四版中文本即将由中国农业科技出版社出版面世，这对从事遗传学，特别是数量遗传学乃至生物学的科研、教学人员来说无疑是一件有意义的事情。

该书作为数量遗传学领域的一部经典学术著作，理论系统性强是其一个突出特点。数量遗传学的理论基础最早是由 Fisher 等在 20 世纪 20 年代创立的，以后不断得到完善和发展。而 Falconer 所著的《数量遗传学导论》是该领域较早系统阐述数量遗传学的著作之一，自 1960 年问世以来已经多次修订，为数量遗传学的完善和发展起到了重要作用。该书的最新版更加系统和全面，不仅涵盖了群体的基因频率变化、连续变异、变异分析、遗传参数估计、近交和杂交、自然与人工选择等经典数量遗传学的基本理论与方法，而且还吸收了数量遗传学领域的最新研究成果，使本书更加系统和完善。

注重吸收新的研究成果，不断丰富和发展数量遗传学理论和方法是本书的第二个特点。在 20 世纪，科学技术的发展日新月异，数量遗传学也不例外。应当说，目前的数量遗传学理论体系自诞生以来，日趋完善，但另一方面，科学的发展又是无止境的。这一点通过《数量遗传学导论》一书的不同版本也可略见一斑。该书作者 Falconer 教授紧紧抓住数量遗传学发展的新动向，通过吸收新的研究成果完善并发展数量遗传学理论，也为数量遗传学这一学科保持旺盛的生命力起到了应有的作用。这也是本书具有极强生命力的原因所在。本书第四版在对原有的章节进行修订的同时，增加了数量性状位点 (QTL)、数量遗传学的新理论和新方法、进化数量遗传学、计算机在数量遗传学中的应用以及基因分子标记等全新的内容。其中，数量性状位点是当前数量遗传学与分子遗传学相结合的最新成果，连同基因分子标记，已成为当前数量遗传学中研究的热点问题。作者紧紧跟踪遗传学的发展，吸收分子生物学的最新成果，使数量遗传学以新的面貌展示在读者面前。

理论与实践相结合是本书的又一个特点。尽管本书的重点是讨论数量遗传学理论，但同时也注重数量遗传学理论在动植物改良中的应用。该书作者在写作过程中引用了大量新的应用成果和典型实验实例，做到了理论与实践相结合，引导读者把数量遗传学理论应用于动植物改良实践，指导育种工作，从而获得最佳的育种效果。翻译出版经典的数量遗传学理论著作，借鉴国外在该领域的理论和应用成果，对于在我国开展动植物改良具有重要意义。

Falconer 教授自 20 世纪 50 年代初便开始发表数量遗传学研究论文，说明他从事数量遗传学的研究工作迄今已有半个世纪，是数量遗传学领域颇有影响的学者之一，为数量遗传学的发展作出了很大贡献。他的新版《数量遗传学导论》中译本的出版，将有利于我国遗传育种界借鉴和参考。

冯志杰

2000 年 1 月于北京

第三版序言

本书写作目的是提供一本导论性的教科书，重点放在一般原理而不是实际应用上。作者努力使本书尽可能适用于更多的读者，尤其是生物学家，他们和我本人一样都只具备普通范围内的数学才能。所用数学不超出简单的代数，未列入微积分和矩阵方法，但采用了一些统计学知识，特别是方差分析以及相关和回归等方面的知识。

保持了与第二版相同的结构，但是由于包括了 20 年来的新发展并且植物方面的内容有所增加，故全书略有扩展。因此，对只把数量遗传学当成普通遗传学课程的部分内容的读者而言，本书包含了更为丰富的素材。而且，章节标题也方便了对有关内容的选择。现在的主要遗憾是未能更多地引用本书初版以来那些用以说明主题的实验研究。

新版的修订未增加太多的篇幅，对新进展不做详细论述，更多地是指明文献来源，但对第 12 章做了较大修订，因为已证明突变对数量遗传学是不可忽视的。同时对第 15 章和第 20 章作出较多的修订。

本书的习题以前都是单独出版，现在和正文放在一起，紧跟在它们所属的各章之后。这些习题有难有易，我想，对于所有学生来说，一些习题能立即解答，而另一些则需绞尽脑汁去完成。有些习题还基于前面习题的数据和答案。因此，建议学生们保留他们的计算结果供以后使用；这将避免重复计算。我尽力使习题以真实数据为基础，从而使其更富于趣味性和现实性。这样一来，计算很少能简单地解答出来，大多数习题需要一个袖珍计算器来解答。有些习题在这一版中已作修订。答案列在本书的最后，顺序安排与习题不同，以避免无意中看到下一个习题的答案。答案不仅仅是习题的最终结果，而且给出了怎样解答这些习题的较为全面的解释。

毫不夸张地说，没有 Alan Robertson 教授的帮助，本书不可能最初写成。我对这个学科的理解得益于同他的经常性讨论。我同样要感谢 W.G. Hill 教授在第二版和本版的准备过程中所给予的指导。没有他的建议，很多修订不可能做到。R.C. Roberts 博士阅读了第一版和第二版的手稿，他的建议使本书作出很多改进。Paul M. Sharp 博士核对了所有习题的解答并提出了很多有价值的建议。作者还得到很多其他同事的帮助，他们曾对某些问题提出建议。我深深感谢他们以及我的妻子，他们在很多方面给作者以帮助。如果书中还存在错误和疏漏的话，那完全是自己所为。对所有建议当致诚挚谢意。

Department of Genetics
West Mains Road
Edinburgh, EH9 3JN
Scotland

D. S. Falconer
1988 年 2 月

第四版序言

数量遗传学现在正与分子遗传学相结合，与前一版相比需要更多考虑本学科中这一非常活跃的领域。因此，增加了新的一章，它是关于数量性状位点（QTL）的——引起数量变异的基因的定位和特性描述。关于自然选择的第20章，作了大量的重写，对突变和遗传变异的保持作了更全面的论述；我们希望这些增加将使本书对进化数量遗传学的学生们更有用。在较前各章中，扩展了多态性和中性突变的论述，有关近交的各章中一些部分压缩了。

我们对 James D. Fry 博士、W.G. Hill 教授、Peter D. Keightley 博士、Mark Kirkpatrick 博士和 Michael Turelli 博士的帮助表示衷心的感谢。Richard Lyman 博士制作了图21-3和图21-4, Hartwig H. Geiger 博士指出了等式 [15.8] 中的一个错误，现已改正过来。对二位的热情帮助，作者表示深深谢忱。最后，第一作者非常感谢 Hill 教授实验室提供的友好合作和支持。

D.S. Falconer

T.F.C. Mackay

1995年3月

译者的话

让我们回顾一下《数量遗传学导论》的出版发行情况。本书前三版由 D. S. Falconer 教授独著。第一版由 Oliver & Boyd 于 1960 年出版,到 1972 年已第 5 次重印,1975 年和 1976 年又由英国 Longman Group Limited 两次重印。我国著名学者杨纪珂和汪安琦翻译了本书第一版并由科学出版社于 1965 年出版。1981 年由英国 Longman Group Limited 重新出版第二版,1982 年和 1983 年(修正了错误)两次重印,1985 年两次重印,1986 年由英国 Longman Scientific & Technical 重印。1989 年再次由英国 Longman Group Limited 出版第三版,1990 年和 1993 年两次重印。1996 年又由英国 Longman Group Limited 出版第四版,第四版由英国爱丁堡大学 D. S. Falconer 教授和美国北卡罗来纳州立大学 T. F. C. Mackay 教授合著。

本书的翻译工作实际上始于 1993 年底,我那时在攻读博士学位,利用课余时间翻译本书第三版。正当我快译完时,本书第四版又于 1996 年面世了。本书第四版新增的内容有:①数量遗传学中新理论和新方法及其在动物和植物育种以及人类疾病中的潜在应用,②阐明了对理解和使用用于数量性状分析的计算机程序必要的概念,③进化数量遗传学的内容,④数量性状位点分子标记的识别和应用,⑤第四版有参考文献 468 篇,比第三版新增 122 篇。为了对读者负责,把最新科技介绍到国内,我决定继续翻译本书第四版。1996 年 7 月 5 日我毕业分配到中国农业科学院畜牧研究所工作,在工作之余仍挤出时间坚持翻译。现在,本书第四版中译本就要由中国农业科技出版社出版发行了,希望数量遗传学领域内的这部经典著作在我国的翻译出版能对我国相关领域的科研、教学和生产起到促进作用。

我非常感谢本书作者 D. S. Falconer 教授和 T. F. C. Mackay 教授无偿提供中文版权,也感谢本书版权所有英国 Longman Group Limited 授权中国农业科技出版社出版该书,中译本在中国大陆发行。本书第四版中译本之所以能与读者见面,还在于得到中国农业科学院、中国农业科学院畜牧研究所和中国农业科技出版社领导的大力支持。中国科学院院士、中国农业大学吴常信教授以及中国农业科技出版社冯志杰副总编为这个中译本撰写了序言,中国农业大学师守望教授和辽宁省农业科学院大连生物技术研究所以王富德研究员审校了全部译文。对所有这些支持与鼓励,我谨表示衷心感谢!

由于译者水平所限,书中定有不妥和错误之处,深望同行专家和广大读者不吝赐教!

储明星

2000 年 1 月于北京

鸣 谢

对下列组织和个人允许我们复制其版权材料表示感谢:

美国数学协会,图 4-2 引自 S.Wright 的论文: 'Statistical genetics and evolution' pp.223 ~ 246 *Bulletin of the American Mathematical Society* (1942) Vol.48; 剑桥大学出版社,图 4-1 引自 S.Wright 的论文: 'The genetic structure of populations' pp.323 ~ 354 *Annals of Human Genetics* (1951) Vol.15; J.W.Dudley 教授,图 12-3(a)引自他的论文: '76 generations of selection for oil and protein percentage in maize' in *Proceedings of the International Conference on Quantitative Genetics*: August 16 ~ 21, 1976 by E.Pollak, O.Kemphorne and T.Bailey Jr © 1977 by Iowa State University Press; 美国遗传学协会,图 15-2 引自 A.Robertson 的论文: 'The effect of inbreeding on the variation due to recessive genes' pp.189 ~ 207 *Genetics* (1952) Vol.37,图 17-2 引自 J.W.MacArthur 的论文: 'Selection for small and large body size in the house mouse' pp.194 ~ 209 *Genetics* (1949) Vol.34,图 21-3 引自 A.E.Shrimpton and A.Robertson 的论文: 'The isolation of polygenic factors controlling bristle score in *Drosophila melanogaster*. II. Distribution of third chromosome effects with chromosome sections' pp.445 ~ 459 *Genetics* (1988) Vol.118,图 21-4 引自 M.C.de Vincente and S.D.Tanksley 的论文: 'QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross' pp.585 ~ 596 *Genetics* (1993) Vol.134; 生物科学国际联合会,图 2-2 和 2-3 引自 D.S.Falconer 的论文: 'Asymmetrical responses in selection experiments' pp.16 ~ 41 *Symposium on Genetics of Population Structure* Series B No.15; Pergamon Journals Ltd,图 15-1 引自 M.Rasmuson 的论文: 'Variation in the bristle number of *Drosophila melanogaster*' *Acta Zoolog.* No.33; A.Robertson 教授和 Cold Spring Harbor Laboratory,图 12-3(c)引自论文: 'Selection in animals: synthesis' pp.225 ~ 229 *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* Vol.20; 芝加哥大学出版社,图 2-4 引自 B.Wallace 的论文: 'The elimination of an autosomal lethal from an experimental population of *Drosophila melanogaster*' pp.65 ~ 66 *American Naturalist* No.97(1963); B.H.Yoo 和剑桥大学出版社,图 12-3(b)引自论文: 'Long-term selection for a quantitative character in large replicate populations of *Drosophila melanogaster*' pp.1 ~ 17 *Genetical Research* No.35.

虽然我们尽一切努力寻找版权材料的持有者,但对少数材料并未做到,我们尽一切可能向诸位版权持有者表示歉意,我们并非故意侵犯版权持有者的权利。

绪 论

数量遗传学所涉及的是那些个体间差异的遗传性，这些差异是程度上的而不是种类上的，是数量的而不是质量的。正如达尔文所说，这些个体差异“用人类对家畜生产中一定方向的个体差异积累的同样方式，为自然选择提供可作用和可积累的材料”。因此，了解和认识这些差异的遗传特性对于进化研究以及遗传学在动植物育种方面的应用具有重要意义。正是这两个领域的需要，使数量遗传学才获得发展的主要动力。

事实上，任何物种的每一个器官和机能都表现出这种性质的个体差异，人类本身或家畜个体之间的大小差异就是大家熟悉的一个例子。个体大小从一个极端到另一个极端的一个连续等级系列，并不自然地归入界限分明的类型中。与此相反，质量差异将个体分为截然不同的类型，很少或根本没有中间过渡类型。例如，蓝眼和棕眼个体之间、血型之间、正常颜色和白化个体之间的差异就是如此。大家熟悉的反映遗传机制的孟德尔比率，只有当单个位点上的一个基因差异引起该生物体某种特性产生很容易检测的差异时才能表现出来。数量差异，就其遗传而言，取决于微效基因，它们的效应较变异的其他成因的为小。而且，数量差异通常虽然不总是受很多位点上的基因差异的影响。因此，单个基因无论是很少的几个或者很多，都不能通过它们的分离来识别，并且也不显示孟德尔比率，因而不能应用孟德尔分析方法。

然而，数量遗传学的一个基本前提就是数量差异的遗传取决于那些与表现质量差异的基因具有相同的传递法则和相同的一般特性的基因。因此，数量遗传学是孟德尔遗传学的拓展，直接以孟德尔原理为基础。

数量遗传学的研究方法在两个方面不同于孟德尔遗传学所使用的方法。第一，既然不能观察到比率，单个后裔就不能提供足够的信息，于是研究的单元必须扩展到“群体”，也就是说，由很多后裔组成的较大的个体群。第二，要研究的数量差异的性质需要对个体进行度量，不仅仅是分类。因此，将孟德尔遗传学扩展到数量遗传学可能分两步进行，第一是引入与“群体”遗传特性有关的新概念，第二是引入与度量的遗传性有关的概念。本书就是这样进行的。第一部分，包括第1章到第5章，借助于容易引起可识别（因而是质量）差异的基因来描述群体的遗传特性。数量差异直到第二部分才讨论，第二部分从第6章开始，两个部分经常通过不同的名称来区分，第一部分被称为“群体遗传学”，第二部分被称为“数量遗传学”或“统计遗传学”。

数量遗传学的理论基础是在1920年前后通过Fisher (1918)、Haldane (1932年总结)和Wright (1921)的工作而奠定的。在以后的年代中，数量遗传学的发展主要是他们和许多其他遗传学家、统计学家的详尽阐述、解释以及补充，发展成了今天我们所见到的一个为大多数人所接受且充实有效的理论体系。

当将遗传学扩展到群体特性和多位点上的基因同时分离时，其理论便由孟德尔遗传结果的推导组成。进行推导所依据的前提是数量差异的遗传借助基因，这些基因服从孟德尔的传递法则并可能具有孟德尔遗传学已知的任何特性。“可变表现”的特性被认为极其重

要并且可能成为另一个前提：表型中基因型的表达会被非遗传原因所修饰。显性、上位、基因多效性、连锁和突变特性的后果也需加以考虑。如果基因具有这些特性，那么数量遗传学理论可使我们推导一个群体的遗传特性。还可使我们预测任何特定育种计划的结果，包括自然选择的后果。因此，数量遗传学理论成为理解进化的基础。该理论的主要实际用途在于比较各种动植物改良方法的价值。

作为对理论方面的补充，数量遗传学有三个实验方面的作用。第一，群体的实验研究有利于我们推导与数量变异有关的基因特性。第二，实验育种有利于我们验证理论的有效性。第三，有一些育种方法的结果不能依理论来预测，有关这些方法的问题只有通过实验才能回答。现在大量的实验资料比较详细地证实了这一理论，表明与数量变异有关的基因确实具有孟德尔遗传学特性，而且在一定的置信度上能够预测大多数育种方法的结果。目的是要描述所有已经合理稳固建立起来的材料，并且为清晰起见，在不引起误解的情况下尽可能地加以简化。因此，我们重点放在理论方面。虽然从实验资料中经常可以直接得出结论，但这个学科的实验方面主要以实例的形式出现，以例证理论上的结论为目的来选择例子。但是并非所有这些例子都能证明它们要例证结论的有关假设。实验结果常常可以有多种解释。所提及的实验工作只是已做实验工作的一个很小的并且往往也不是随机的样本。特别在植物和家畜方面，已有的实验工作比本书所引用的要多得多。

作者并不想在这个学科的任何部分把所有发表过的文献都加以罗列；也不试图标明那些观点来源或追溯其历史。假使这样做，则需要写一本厚得多的书，也就不能做到言简意赅。本书大部分取材于下面列出的一些著作，但并非经常加以引用。当表述任何一个结论而对它的推导没有给出充分的解释时，则在书中列出文献出处。这些参考文献虽非总是原始的论文，但均是较新的文献，读者从中将易于找到所讨论的主题。其中包括一部对数量遗传学发展产生过重大影响的论文集《遗传学论丛》（第15卷），文集中附有 Hill（1984）的详尽评述。

主要参考书目

（全部参考书目见所列“参考文献”）

Becker (1984) *Manual of Quantitative Genetics*.

Bulmer (1985) *The Mathematical Theory of Quantitative Genetics*.

Crow (1986) *Basic Concepts in Population, Quantitative, and Evolutionary Genetics*.

Crow and Kimura (1970) *An Introduction to Population Genetics Theory*.

Hartl and Clark (1989) *Principles of Population Genetics*.

Hedrick (1985) *Genetics of Populations*.

Jacquard (1974) *The Genetic Structure of Populations*.

Kempthorne (1957) *An Introduction to Genetic Statistics*.

Kimura (1983) *The Neutral Theory of Molecular Evolution*.

Li (1976) *First Course in Population Genetics*.

Mather and Jinks (1977) *Introduction to Biometrical Genetics*, (1982) *Biometrical Genetics*.

Mayo (1987) *The Theory of Plant Breeding*.

Weir (1990) *Genetic Data Analysis*.

Wright (1968 ~ 1978) *Evolution and the Genetics of Populations*, Vols 1 ~ 4.

目 录

中文版序言 (一)

中文版序言 (二)

译者的话

第四版序言

第三版序言

鸣 谢

绪 论

第 1 章 群体的遗传组成	(1)
基因和基因型的频率	(1)
自然群体中的孟德尔变异	(3)
变化的原因	(3)
哈迪—温伯格平衡	(4)
哈迪—温伯格法则	(4)
哈迪—温伯格法则的应用	(6)
交配频率和哈迪—温伯格法则的另一种证明	(9)
复等位基因	(10)
性连锁基因	(11)
多于一个位点	(13)
非随机交配	(16)
选型交配	(16)
习 题	(17)
第 2 章 基因频率的变化	(19)
迁 移	(19)
突 变	(19)
非频发突变	(19)
频发突变	(20)
选 择	(21)
选择下基因频率的变化	(22)
选择的有效性	(24)
需要的世代数	(26)
平均适合度和负荷	(27)

平 衡	(27)
突变和选择之间的平衡	(27)
平衡的改变	(29)
有利于杂合体的选择	(30)
多态性	(33)
习 题	(36)
第 3 章 小群体：I . 简化条件下基因频率的变化	(38)
理想群体	(39)
抽样	(40)
基因频率的方差	(40)
固 定	(43)
基因型频率	(44)
近 交	(45)
理想群体中的近交	(46)
基因频率的方差	(48)
基因型频率	(48)
习 题	(50)
第 4 章 小群体：II . 较少简化条件	(52)
有效群体大小	(52)
极近亲交配的排除	(52)
雄性和雌性数目不同	(53)
连续世代中数目不等	(53)
家系大小的非随机分布	(54)
最低程度的近交	(55)
世代重叠	(55)
突变、迁移和选择	(57)
非频发中性突变	(57)
频发突变和迁移	(58)
选 择	(60)
自然群体中的随机漂变	(60)
多态性	(61)
中性理论	(62)
习 题	(63)
第 5 章 小群体：III . 系谱群体和近亲近交	(65)
系谱群体	(65)
一个个体的近交系数	(65)