



# 野生动物育种学

## YESHENG DONGWU YUZHONGXUE

主编 郑 冬 刘学东

主审 马建章



# 野生 动 物 育 种 学

主编 郑 冬 刘学东

主审 马建章

东北林业大学出版社

---

**图书在版编目 (CIP) 数据**

野生动物育种学/郑冬, 刘学东主编. —哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2004.12

ISBN 7 - 81076 - 667 - 8

I . 野… II . ①郑… ②刘… III . 野生动物-育种 IV . Q 953

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 142054 号

---

**责任编辑: 倪乃华**

**封面设计: 彭 宇**



NEFUP

**野生动物育种学**

**Yeshengdongwu Yuzhongxue**

**主编 郑 冬 刘学东**

**主审 马建章**

**东北林业大学出版社出版发行  
(哈尔滨市和兴路 26 号)**

**东北林业大学印刷厂印装**

**开本 787 × 1092 1/16 印张 11.25 字数 250 千字  
2004 年 12 月第 1 版 2004 年 12 月第 1 次印刷  
印数 1—1 100 册**

**ISBN 7-81076-667-8  
Q·112 定价: 20.00 元**

# 《野生动物育种学》编委会

主 编 郑 冬 刘学东

主 审 马建章

参编人员 (按姓氏笔画排列)

丛日辉 刘伟石 赵 琦

袁 力 夏彦玲

# 目 录

<b>1 絮 论</b> .....	( 1 )
1.1 野生动物育种和人类文明史 .....	( 1 )
1.2 野生动物育种学的理论和实践 .....	( 1 )
1.3 野生动物育种学的内容 .....	( 2 )
<b>2 育种学的基石——统计学、群体遗传学和数量遗传学</b> .....	( 4 )
2.1 统计学基础 .....	( 4 )
2.2 群体遗传学概论 .....	( 5 )
<b>3 数量性状及其遗传参数</b> .....	( 11 )
3.1 数量性状和环境 .....	( 11 )
3.2 数量性状的遗传参数 .....	( 15 )
<b>4 选 择</b> .....	( 34 )
4.1 选择的数量遗传学定义 .....	( 34 )
4.2 选择效应的分析 .....	( 35 )
4.3 动物选择试验 .....	( 38 )
4.4 选择的依据——可能育种值的估计 .....	( 39 )
<b>5 交配对数量性状的遗传效应</b> .....	( 46 )
5.1 动物交配的类别 .....	( 46 )
5.2 近 交 .....	( 48 )
5.3 杂 交 .....	( 56 )
<b>6 毛皮动物的毛色育种</b> .....	( 60 )
6.1 毛色遗传 .....	( 60 )
6.2 水貂的毛色基因和色型 .....	( 61 )
6.3 狐狸的毛色基因和色型 .....	( 76 )
6.4 北极狐的毛色基因和色型 .....	( 85 )
6.5 毛丝鼠的毛色基因和色型 .....	( 88 )
6.6 毛色色型的育种方法 .....	( 91 )
6.7 隐性有害突变基因的淘汰 .....	( 107 )
<b>7 数量性状选择育种</b> .....	( 109 )
7.1 选择(选种)方法 .....	( 109 )

---

7.2 多种性状的选择 .....	(115)
<b>8 近交和杂交育种 .....</b>	<b>(119)</b>
8.1 交配在育种中的意义 .....	(119)
8.2 以育成优良的种群或品系为目的的育种 .....	(120)
8.3 以改良现有的低质量种群为目的的育种 .....	(123)
8.4 以获得杂种优势、提高产量为目的的育种 .....	(126)
8.5 以培育新品种为目的的育种 .....	(136)
<b>9 各种数量性状的育种 .....</b>	<b>(144)</b>
9.1 毛绒质量的育种 .....	(144)
9.2 毛色深浅的育种 .....	(146)
9.3 体型的育种 .....	(147)
9.4 毛绒和毛色的其他性状的育种 .....	(148)
9.5 繁殖力的育种 .....	(150)
9.6 鹿茸的育种 .....	(154)
9.7 行为育种 .....	(155)
9.8 抗病育种 .....	(157)
<b>10 基因工程和 DNA 技术在动物育种中的应用 .....</b>	<b>(160)</b>
10.1 动物基因转移 .....	(160)
10.2 数量性状遗传标记辅助选择的研究进展 .....	(164)
<b>参考文献 .....</b>	<b>(173)</b>

# 1 絮 论

野生动物育种的历史是同人类文明的发展史紧密地联系在一起的，但是作为一门科学的野生动物育种学则仅有短暂的历史。现代的野生动物育种学，如果以毛皮动物的毛色育种及其遗传学理论为起点，可以说开始于 20 世纪三四十年代，因而先简要地回顾一下历史是十分必要的。

## 1.1 野生动物育种和人类文明史

动物是人类生活中不可缺少的一部分。在原始社会中，多种野生动物已成为人类的重要伴侣。当时的野生动物成为人类各种各样的生活用品：有的提供食物，有的为人所役使，有的帮助人类进行狩猎，有的为人类守护和成为人的同伴。其中少数几种动物经过长期的选择和培育成为人类的家畜。这类动物有马、牛、羊、猪、狗、猫等。稍晚，鸡、鸭、鹅等成为人类饲养的家禽。这是一个漫长的过程，远远长于人类有文字记载的历史。考古的发现证明，狗的驯养开始于 12 000 年以前。牛、羊、猪等的驯养是在 8 000 ~ 9 000 年。在这样漫长的历史时期中，有相当长的时间是用于动物从野生转变为家养的过程，因此这一过程成为野生动物育种史的一部分。

野生动物要转变为家养动物必须经过重要的遗传变异。这类变异包含几个方面。首先是行为遗传上的变异。必须将野生动物在自然界中的行为改变为能在人的管理下生活的行为。例如，可以接近人，接受食物和人的训练。其次可以在人的管理的环境中生活和在一定程度上改变其食性。同时还有生殖习性的变异，由季节性生殖变为常年生殖等等。人工选择在这些遗传变异中发挥着重要的作用，虽然在科学不发达的时代中需要极长的时间。同时要看到，人工选择也使这些动物的形态发生了很大变异，特别是那些产生产品的性状，变异的幅度是所有性状中最大的。动物育种的这些成果成为达尔文提出的人工选择的事实根据之一。

上述动物育种的长期历史过程中，真正成为家畜、家禽的仅仅只有猪、马、牛、羊、鸡等几种，还有狗、猫等几种家养动物。近代以来，人类对动物产品的需要日益多样化，而野生动物资源则日益减少。这样，野生动物中的一些新的物种又成为人工饲养的对象。对这些动物的育种应当说是野生动物育种，以区别于现代的家畜育种。但也不同于远古的野生动物育种，因为现代的野生动物育种已有近代的遗传学和现代的育种理论为指导。

## 1.2 野生动物育种学的理论和实践

在历史上，经过长期的实践，人类把野生动物转变为家养，又经过长期的人工选择

和培育，形成了种类繁多的家畜品种。但是一直到 18 世纪才出现有计划的、科学的育种实践。育种家采用选择（选择亲本和后代）、近亲交配和杂交，育成了第一批家畜新品种。20 世纪，遗传学的产生和发展促进了家畜育种学的形成和发展。对家畜育种的形成和发展有特别意义的是遗传学的分支——数量遗传学的理论和应用，它阐明了家畜的各种重要经济性状的遗传规律和育种途径。因此，在数量遗传学产生后的几十年内，家畜的育种进步是极其惊人的。经过几十年的理论研究和育种实践，家畜育种学已经有了完整的理论和实践的科学体系，指导着家畜育种事业继续向前发展。由于遗传规律的共同性，家畜育种学往往也称为动物育种学。

野生动物育种学是动物育种的内容，但同家畜育种学相比，其侧重点有所不同。现代的野生动物饲养以毛皮动物为重点，而毛皮动物中则以狐狸和水貂为主。狐狸和水貂的饲养的开始时间有多种说法，有的说应追溯到 19 世纪，但是，如果将这两种毛皮动物的有规模的商业饲养作为起点，那么应当说这个时间是 20 世纪 20 年代。从这个时间上可以看到，狐狸和水貂的育种，一开始就可以有遗传学的指导，成为动物遗传和育种学的一部分。虽然野生动物育种学和家畜育种学共同以遗传学为理论基础，但应用的遗传理论却各有侧重点。在水貂和狐狸的育种中占重要位置的是毛色育种。从 20 世纪 40 年代到 20 世纪 80 年代，一直有专著出版，应用孟德尔遗传定律论述动物的毛色遗传。毛色遗传的研究不仅确定了在水貂和狐狸中控制毛色的基因，而且也掌握了它们的遗传规律。现在，毛皮动物的毛色基因及其遗传，既指导着毛皮动物的毛色育种工作，又成为在讲述孟德尔遗传定律时的在动物遗传中的最佳实例。这一部分将是野生动物育种学中的重要内容，而在家畜育种学中，质量性状的遗传学是可以简略的。野生动物育种由于其简短的历史，因而一开始即在数量遗传学及其育种理论和方法的指导下开展各种经济性状的育种工作。由于这个原因，野生动物育种学有正确的和严密的理论系统。这一理论系统来自动物育种学，结合野生动物重要经济性状的特点进行论述。

### 1.3 野生动物育种学的内容

野生动物育种学是一门以现代遗传学为指导，应用各种育种技术和现代先进的生物技术，改良野生动物的有关性状，以更好地开发和利用野生动物资源的学科。因此野生动物育种学的第一部分是统计学、群体遗传学和数量遗传学的有关内容。关于质量性状的遗传，由于在普通遗传学的教材中有较多的论述，因此本书除了结合毛色育种做必要的论述外，对此没有设立单独的章节。数量遗传学是动物育种学的重要基础，而在普通遗传学中仅有简要的介绍，故在野生动物育种学中做较多的论述是必要的。尤其对动物育种中常用的方法，如选择、近交和杂交，需要用数量遗传学的观点加以阐明，以消除在历史上形成的对这些方法的错误认识。在野生动物转变为家养的过程中，也就是人们常说的人工驯养过程中，行为遗传起着重要的作用。近年来行为遗传学这一分支已经形成。在行为育种中，需要把行为遗传学作为理论基础。

毛皮动物的毛色育种将是质量性状育种的惟一内容。经过几十年的育种工作，现在已发现有众多的毛色基因，在水貂中有 20 多个座位，在狐狸中也有 10 多个座位，而由

这些座位的基因所组成的复合基因型和组合色型多达数十种，甚至上百种。这样众多的基因都按孟德尔遗传定律遗传，因而可以有计划地育种，成为应用孟德尔遗传定律进行动物育种最富有成果的实践。

野生动物的数量性状育种将以几种主要的经济性状为内容。这几个性状有毛皮质量，即毛皮等级、毛色深浅、体型大小（体重和体长）、繁殖力和行为。这些性状将从选择、近交和杂交等育种方法说明育种过程。

野生动物育种的程序、规划和组织是育种工作的重要部分，本书将做专门的论述。先进的生物技术，如人工授精、胚胎移植、细胞培养和基因转移等，有的已在动物育种中有广泛的应用，如人工授精和胚胎移植。这些技术在其他学科如动物繁殖学中有详细的论述，因而本书不再重复。动物基因转移这样的高技术虽然现在还没有在野生动物中应用，但从实验动物到野生动物的转移并不存在不可超越的困难，仅是时间问题而已，因此本书将开辟一章讲述。

除了上述内容，近年来分子标记辅助育种技术在理论和实践领域也出现了令人瞩目的进展，结合这种情况，为了便于读者了解，本书也将安排一节予以介绍。

## 2 育种学的基石——统计学、群体遗传学和数量遗传学

育种学是统计学、数量遗传学和群体遗传学应用于数量性状研究和实践的产物。有关数量遗传学本书后续章节将给予详细的讲述，所以本章有两个目的：①将主要介绍统计学的主要知识点；②对群体遗传学将给予基本知识体系的介绍和学习。

### 2.1 统计学基础

#### 2.1.1 统计学的性质和特点

##### 2.1.1.1 性质

统计学是研究群体行为的科学。如果我们需要研究的一个群体是由或多或少相似的个体组成的，就需要利用统计学对其进行分析。统计学既包含观察，又包括实验资料，它最重要的功能是探讨群体的性质、量度和变化，这有别于个体。从这一点看，个体和群体是相对的。

##### 2.1.1.2 特点

(1) 概率性。在这里概率性是和决定性相对的。首先，统计学既然是概率性的，它就不同于只进行描述而不进行计算的学科；其次，它又不同于决定性的数量学科，因为它的结果只是以某种概率出现。统计学的主要理论体系完成于 20 世纪初期。

(2) 二元性。指统计学并非一门纯理论的学科，除理论外，它还有一套来源于实践的资料。我们可以说统计学是概率论应用于物理资料，这里的物理资料具有最广泛的含义，它甚至包括生物或社会资料。

(3) 归纳性。指统计学的主要精神是归纳性的，它的功能是从现实某些资料中归纳出一般原理，并把它应用于较大的范围。用逻辑学的说法，统计学是由特殊推导一般；用统计学自己的语言来说是由样本推导出群体。例如，检测一批电灯泡的寿命，不可能对每一个灯泡都进行检验，只能进行抽样构成样本群体，再对样本群体进行寿命检测，得出样本寿命的平均值来代表这批产品的寿命。

#### 2.1.2 育种学中常用的统计学方法

研究数量性状的方法是用统计学的各个参数分析数量性状的特征值，然后根据不同世代间的遗传关系来分析其遗传规律。

##### 2.1.2.1 群体平均值 (average) ( $\bar{P}$ )

群体平均值是指可以代表群体中一个数量性状的值。该词来自阿拉伯文字 *awar* (指受损的财物)。例如，学期末各班成绩的比较，全班的平均分数 4.5 (5 分制)，比某个

同学的最高分更能代表这个班级的学习水平。

应用群体平均值进行其他参数的分析，每个个体的值都要和平均值相比较，以分析其遗传特点。群体平均值公式为

$$P = \sum X_i / n$$

式中： $X_i$  为某一个体该数量性状的值； $n$  为个体数量。

#### 2.1.2.2 样本方差 (variance) ( $\sigma^2$ )

数量性状在群体中是变异的，要分析这种变异需要利用方差，其公式为

$$\sigma_x^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})^2}{n - 1}$$

式中： $\bar{X}$  为群体平均数。

方差的一个重要特征是可以被剖分，即一个总方差可以分为组成它的各个方差之和。将方差开方得到的  $\sigma$  称为标准差。

#### 2.1.2.3 协方差 (covariance)

协方差是用以分析两个数值之间关系的参数，育种学中用它来分析性状在亲子代间的关系。协方差的公式为

$$\text{cov}(X, Y) = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})(Y_i - \bar{Y})}{n - 1}$$

#### 2.1.2.4 相关系数 ( $r$ )

相关系数用来表明两个变异数之间的关系，用公式表示为

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})(Y_i - \bar{Y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})^2(Y_i - \bar{Y})^2}}$$

相关系数是两个变数的协方差和两个变数方差的几何平均数之比。

#### 2.1.2.5 回归系数 ( $b$ )

回归系数也是说明两个变异数之间关系的参数。在两个变异数中，自行变异的数称为自变数，用  $X$  表示；随之而变的数为因变数，用  $Y$  表示。回归系数的公式为

$$b = \text{cov}(X, Y) / \sigma^2$$

## 2.2 群体遗传学概论

群体遗传学研究的对象是孟德尔群体。所谓孟德尔群体是指一群能相互繁殖的个体，它们享有一个共同的基因库。即一群多少有些不同的个体，它们在某些基因的频率上与其他类似群有所不同，可以称为一个孟德尔群体。在育种学中我们讨论的都是孟德尔群体。

### 2.2.1 群体的遗传组成

#### 2.2.1.1 基因和基因型频率

描述一个群体的遗传结构，首先应该了解组成该群体的基因型以及每个基因型所占的比率。

设某一座位 A 上有等位基因  $A_1$ 、 $A_2$ ，那么在这个群体中可能存在的基因型有  $A_1A_1$ 、 $A_1A_2$ 、 $A_2A_2$ ，同时我们还必须计算出属于某个基因型的个体数或者其占整个群体的比率。例如，我们发现在群体中  $A_1A_1$  基因型的个体占  $1/4$ ，或者说  $A_1A_1$  在群体中的基因型频率为 25%。当然所有基因型频率之和为 100%。

从遗传学的角度看，一个群体为一个繁殖群，因此我们除考虑一个群体的遗传组成外，还要看种群繁衍中基因的传递。应当注意的是基因型是不能传递的，所以我们还要根据基因型计算出相应的基因频率（表 2-1）。

表 2-1 基因和基因型频率

类型	基因		基因型		
	$A_1$	$A_2$	$A_1A_1$	$A_1A_2$	$A_2A_2$
频率	$p$	$q$	$P$	$H$	$Q$

$$\because p + q = 1, P + H + Q = 1, \therefore p = P + (1/2)H, q = Q + (1/2)H.$$

例：人的 MN 血型由一个座位上的两个等位基因决定，三种基因型 MM、MN、NN 对应三种血型 M、MN、N。1954 年 Mourant 对居住于 Iceland 和 East Greenland 的爱斯基摩人的血型进行了统计（表 2-2）。

表 2-2 爱斯基摩人的血型统计

类型	血型			统计个体数
	M	MN	N	
频率	Greenland	83.5	15.6	0.9
	Iceland	31.2	51.5	17.3
				747

根据上述等式，由于 M、N 分别代表纯合的基因型，因此有表 2-3 中的基因频率。

表 2-3 基因频率

类型	基 因 / %	
	M	N
Greenland	91.3	8.7
Iceland	57.0	43.0

#### 2.1.2.2 Hardy - Weinberg 定律

子代的基因型由形成合子的配子决定，而这又决定于交配的亲本。我们首先提出随

机交配的概念。所谓随机交配就是群体中任何一个个体都有等同的机会和任何其他个体配种。重要一点是没有基因型相似的个体或通过共同祖先而相关的个体之间交配的特殊倾向。在实际育种工作中，相对于我们采用的近交、远交、杂交，随机交配总是一个参照标准。

由 Hardy 和 Weinberg 1908 年分别独立提出的 Hardy - Weinberg 定律指在一个大而随机交配、无选种、无基因变异或迁移的群体中，每个世代基因及基因型的频率是个常数，即在基因和基因型频率之间存在一个简单的关系；反之，当一个群体中不同世代间基因和基因型频率为常数时，这个群体就处于 Hardy - Weinberg 平衡状态，可应用表 2 - 4 表示出来。此定律的重要性在于它使群体遗传学的数学分析模型得以简化。另外，性连锁基因不适用于此结论。

表 2-4 应用基因频率表示的 Hardy - Weinberg 定律

亲代基因		子代基因型		
A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>
频率	p	q	p <sup>2</sup>	2pq
				q <sup>2</sup>

关于此定律的证明可用交配表格法的两张表格表 2 - 5、表 2 - 6 简单说明。

假设表 2 - 5 中条件成立。

表 2-5 Hardy - Weinberg 定律的假设条件

亲代基因		亲代基因型		
A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>
频率	p	q	P	H
				Q

$$p + q = 1, P + H + Q = 1.$$

则有表 2 - 6 的结果。

表 2-6 子代基因型频率

亲代交配	类型	子代基因型和频率		
		频率	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>
A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	P <sup>2</sup>	P <sup>2</sup>		
A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	2PH	PH	PH	
A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> × A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	2PQ		2PQ	
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	H <sup>2</sup>	(1/4)H <sup>2</sup>	(1/2)H <sup>2</sup>	(1/4)H <sup>2</sup>
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	2HQ		HQ	HQ
A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> × A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	Q <sup>2</sup>			Q <sup>2</sup>
总和	1	(P + 1/2H) <sup>2</sup>	2(P + 1/2H)(Q + 1/2H)	(Q + 1/2H) <sup>2</sup>
		p <sup>2</sup>	2pq	q <sup>2</sup>

现举例说明此定律的应用。

例：利用 Hardy – Weinberg 定律计算杂合率。

苯丙酮尿症（PKU）是由一个隐性基因突变而造成的人类代谢性疾病。隐性纯合体在出生后几天内即可检测出来，而且通过抽样可以计算出隐性纯合体的基因型频率。对于杂合体，根据公式  $H' = Aa/(Aa + AA)$  可以计算出表现正常的人群中杂合子的频率。1972 年，Raine 等人对英国 Birmingham 地区 3 年内出生的 55 715 个婴儿进行了检测，发现有 5 例 PKU。根据上述公式有：

隐性纯合体基因型频率  $Q = q^2 \approx 1/11000$ 。

设群体处于 Hardy – Weinberg 平衡状态，则

$$q = 0.0095$$

根据公式

$$H' = Aa/(Aa + AA) = 2q/(1 + q) = 0.019$$

上述结果表明，在表现正常的人群中 PKU 基因的携带者约为 2%。

例：应用定律解决复等位基因频率问题。

人 A、B、O 血型由一个座位上的 3 个复等位基因决定，其中 O ( $r$ ) 对 A ( $p$ )、B ( $q$ ) 都呈隐性。Race 和 Sanger 1954 年对 190 177 个英国空军士兵的检测结果如表 2-7。

表 2-7 英国空军士兵血型检测及结果分析

血型	基因型	频 率	
		期望值	观测值
A	AA + AO	$p^2 + 2pq$	41.716
B	BB + BO	$q^2 + 2qr$	8.560
O	OO	$r^2$	46.684
AB	AB	$2pq$	3.040

下面给出关于各基因频率的简单求解方法。

$$\therefore r^2 = 0.46684, \therefore r = 0.6833。$$

设群体处于平衡状态，则有

$$p + q + r = 1。$$

$$\therefore q^2 + 2qr + r^2 = (1 - p)^2,$$

$$\therefore p = 1 - \sqrt{B + O}.$$

$$\therefore p = 0.2567。$$

$$\text{同理 } q = 0.0598 \quad p + q + r = 0.9998 \neq 100\%.$$

基因频率之和不为 1，原因主要有两方面：①群体并不处于平衡状态；②数据的处理方法不精确，数据提供的信息有丢失，可用更精确的方法，如最大似然法。

## 2.2.2 基因频率的变异

当 Haldane 1924 年发表他的巨著《自然和人工选择的数学理论》的时候，他清楚地

在书中表明他理解基因频率的重要性。事实上，无论是从进化角度还是从育种的角度来看，也无论是长期还是短期，基因频率的变化都是关键。这样说并不排除新基因的产生或旧基因的消失，因为前者不过是基因频率由 0 增至某个数值，后者不过是基因频率由某值减退为 0 而已。改变基因频率主要存在两类作用，一类是系统性作用，它有可预测的量和作用方向；另一类是发散性作用，它有可预测的量，却无法预测其作用方向。在这里，我们将主要学习系统性作用中的迁徙和选择。

### 2.2.2.1 迁徙

在育种中常见的迁徙就是引种。

设一个大群体每代有比例  $m$  的迁入者，比例  $1 - m$  的土著个体。再设某基因在迁入者中频率为  $q_m$ ，在土著中为  $q_0$ ，于是在混合群中有

$$q_1 = mq_m + (1 - m)q_0, \quad \therefore \Delta q = q_1 - q_0 = m(q_m - q_0)$$

因而，基因频率的变化决定于迁入率以及土著与迁入者基因频率的差异。

### 2.2.2.2 选择

先前，我们假设群体中所有个体对下个世代的贡献都是相等的。现在我们来考虑一下由于个体在生活力和繁殖力上的差异，因而对下一代贡献不同的情况。对下一代的贡献被称为个体的适应性或适应值。如果选择系数 ( $s$ ) 和个体基因型中某个基因存在与否相联系，那么选择就作用在那个基因上。在这种情况下，亲子代中这个基因的频率因为不同基因型的亲代传递基因时的不等同而不同。这样选择造成子代基因乃至基因型频率的变化。

选择的强度在这里用选择系数  $s$  表示。它是在配子贡献中，某特定基因型和标准基因型相比的比例性减少量，这里的标准基因型常指最需要的基因型。设其贡献为 1，则被选择的基因型的贡献为  $1 - s$ 。若  $s = 0.1$ ，那么被选择基因型的适应性为 0.9，就表示最需要的基因型每产生 100 个合子，而被选择的基因型只产生 90 个。

设一个群体在未被选择前处于平衡状态。座位  $A$  上  $A_1$  对  $A_2$  完全显性，对  $A_2$  的选择系数为  $s$ ，那么经过一代的选择， $A_2$  基因频率变化情况如表 2-8。

表 2-8 经过选择后基因频率变化

基因型				
$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$	总和	
初始频率	$p^2$	$2pq$	$q^2$	1
选择系数	0	0	$s$	
适应性	1	1	$1 - s$	
配子贡献	$p^2$	$2pq$	$q^2(1 - s)$	$1 - sq^2$

$A_2$  在子一代中的频率  $q_1 = [q^2(1 - s) + pq]/(1 - sq^2)$ 。

以  $p = 1 - q$  带入，

$$\therefore q_1 = (q - sq^2)/(1 - sq^2),$$

$$\therefore \Delta q = q_1 - q = sq^2(1 - q)/(1 - sq^2)。$$

以  $s$  为常数, 可以看出每代基因频率的变化决定于该代的基因频率。设  $s$  很小,  $sq^2$  与 1 相比可以忽略, 令  $\Delta q = dq/dt$  ( $t$  为时间), 于是对  $dq/dt = sq^2(1 - q)$  求积分可以计算出。

当  $s = 0.01$  时,  $p$  从 0.000 1 增至 0.001 需要 230 代;  $p$  从 0.999 增至 0.999 9 需要 900 230 代。

可见, 即使选择系数很小, 选择也可以改变一个群体, 尽管速度很慢。

## 3 数量性状及其遗传参数

### 3.1 数量性状和环境

#### 3.1.1 数量性状的表型特征

动物表型上的各种性状根据其遗传规律的不同可以分为两大类：一类为质量性状，动物毛色性状主要属于这一类。另一类为数量性状，即用数值来表示其特征，而在一个群体的不同个体上数值是变异的，呈正态分布。任何能度量的性状都是数量性状。它又包括两类型状：①表现连续变异的性状，如泌乳量；②可以计数的，如每胎产仔数。这两类型状没有严格的区别，虽然处理的方法略有不同。研究它们的遗传的学科称为数量遗传学。数量性状具有如下主要表型特征。

##### 3.1.1.1 连续变异

对质量性状来说在群体中可以只有一种表型，如一群水貂的毛色可以都是黑褐色的或者都是灰色的，或者是界线分明的两种或几种毛色。

数量性状的表型的数值（称为表型值）在一个群体中是变异的，可以有许多不同的值。如果把一个数量性状在一个群体中各个个体的表型值收集和加以排列，可以得到一个数列，这一特点称为连续变异。因此数量性状的表型不可能区分为界线明确的相对性状。

数量性状的区分只能用数值表示，对它们的划分很大程度上是人为的，如体重或身长这类数量性状在群体中是变异的。如果测一个狐狸或水貂群体的身长，得到的表型值都可以排列成一个数列，如狐狸为 55~81 cm，水貂为 32~48 cm。需要特别指出的是，这类变异（variation）不同于遗传学中的突变（mutation）。突变是 DNA 的变异，而数量性状的表型值的变异是基因型的组合和表达中的变异。

##### 3.1.1.2 正态分布

一个数量性状的表型值在一个群体中出现的频率是有规律的。位于中间的数值出现的频率最高，向增加和减少的方向降低，频率最低的是最高和最低的表型值。以表型值为横坐标、以频率为纵坐标作图将得到一个正态曲线。这种正态分布决定于作用于数量性状的基因的特点。例如，狐狸的体长的幅度为 55~81 cm，在一个群体中频率最高的体长为 65~68 cm，最低的将是 55 cm 和 81 cm 附近的值。

##### 3.1.1.3 子代表型值为亲代的中间值

从孟德尔遗传定率可以知道，当两个相对性状杂交时， $F_1$  的表型为其中的显性性状， $F_2$  将按 3:1 的比例分离。数量性状的遗传则不是这样。当两个不同表型值的个体杂交时， $F_1$  的表型值是它们的中间型， $F_2$  呈正态分布状的分离。如果把体长的狐狸和