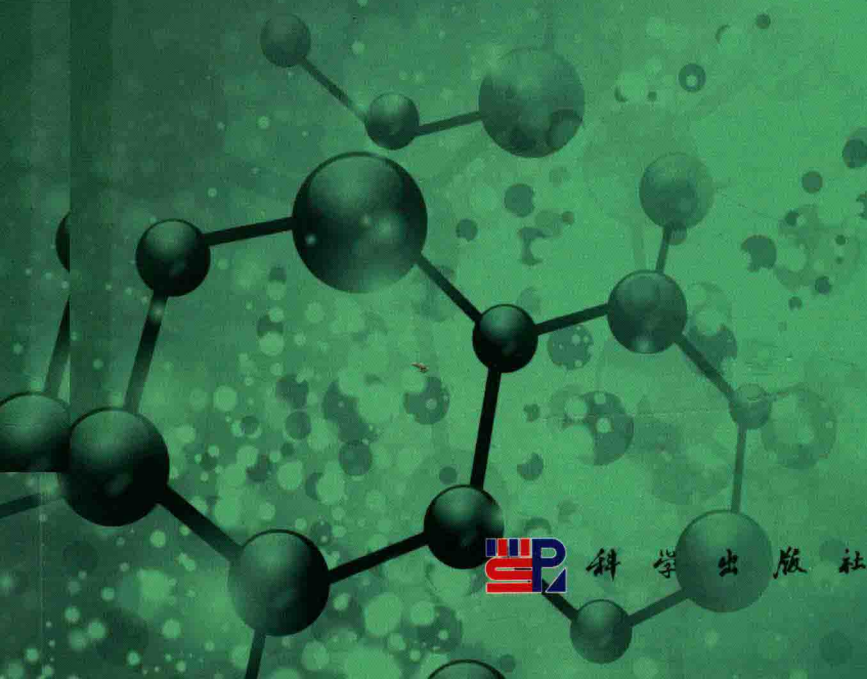




普通高等教育“十三五”规划教材

# Modern Population Genetics in Animal 现代动物群体 遗传学

孙伟 常洪◎著



科学出版社

普通高等教育“十三五”规划教材

# 现代动物群体遗传学

Modern Population Genetics in Animal

孙 伟 常 洪 著

科学出版社

北 京

## 内 容 简 介

本书共计十二个部分：导论部分介绍群体遗传学的内涵、发展状况等，第一章介绍自然突变率，第二章介绍 Hardy-Weinberg 平衡定律应用，第三章介绍基因频率的定向变化，第四章介绍基因频率的随机变化，第五章介绍基因频率分布与进化过程，第六章介绍群体中的遗传变异，第七章介绍群体结构与系统分化，第八章介绍系统分类，第九章介绍 DNA 与氨基酸序列的遗传演变，第十章介绍分子进化与“分子进化钟”，第十一章介绍动物遗传资源保种方案的制订。全书系统地总结了国际、国内这一研究领域的主要理论和研究成果，并为之配套提供了大量的数据分析和应用实例。

动物群体遗传学作为从事动物遗传资源研究的基础理论知识以及相关软件的理论基础，将提供更为全面的遗传资源评价的理论和方法，为从事动物遗传相关研究的人士拓展视野，从而推动我国动物遗传资源事业和当代动物遗传资源科学的进一步发展。

本书可作为高等农林院校、师范院校生物类专业研究生及高年级本科生和其他院校相关专业研究生的教材，也可供生物类专业教师及从事遗传多样性研究的科技工作者参考。

### 图书在版编目 (CIP) 数据

现代动物群体遗传学/孙伟, 常洪著. —北京: 科学出版社, 2016  
普通高等教育“十三五”规划教材  
ISBN 978-7-03-048753-7

I. ①现… II. ①孙… ②常… III. ①动物遗传学-群体遗传学-教材  
IV. ①Q953

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 131792 号

责任编辑: 王玉时 / 责任校对: 郑金红  
责任印制: 张 伟 / 设计制作: 金舵手世纪

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号  
邮政编码: 100717  
<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2016 年 7 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2017 年 1 月第二次印刷 印张: 12 1/4

字数: 300 000

定价: 49.80 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

## 著者名单

著者 孙伟 (扬州大学)

常洪 (扬州大学)

审稿人 陈宏 (西北农林科技大学)

文字校对 高雯 (扬州大学)

于嘉瑞 (扬州大学)

## 序

群体遗传学是研究群体遗传结构、遗传特性在世代传递过程中变化的原因及规律性的科学，也是探讨基因在群体中的传递和分布机理的科学，是论述基因在群体中“行为”的科学，是遗传学的一门分支科学。群体遗传学是从事动物遗传资源研究的理论基础，是探讨进化机制的重要研究内容之一，也是群体遗传学相关统计软件编程的理论依据。孙伟教授和常洪教授所著的《现代动物群体遗传学》，可以说是迄今为止我国动物遗传育种学科中关于群体遗传学领域的较为系统、全面而且实用的一部力著。

《现代动物群体遗传学》一书系统地总结了国际、国内这一研究领域的主要理论和研究成果，并与之配套提供了大量的数据分析和应用实例，深刻地阐明了动物群体遗传学所涉及的遗传学、数理统计学、进化论原理等内容，全面地提供了动物遗传资源评价与评估所涉及的群体遗传学理论及分析方法，为其他相关实践领域提供了借鉴思路和具体方法，也为从事动物遗传相关研究的人士拓展了视野，有力地推动了我国动物遗传资源事业和当代动物遗传资源科学的进一步发展。因而，该书是迄今为止国内最为全面的介绍动物群体遗传学方面的教材和专著。阅读该书需要对遗传学和生物统计学的知识有一定的掌握度，因而它适合本科高年级学生、硕士生和博士生，以及高等学校和科研院所的教学和科研人员参考之用。该书是孙伟教授和常洪教授多年的教学讲义及教学过程的总结，并且他们在编写的过程中参阅了大量的专著和教材，可见两位作者花费了大量的精力和时间，他们的治学精神和严谨的工作作风至为可贵。

我十分荣幸能为该著作题序，并希望它为我国群体遗传学领域和动物遗传资源科学的发展发挥积极作用。



2015年12月

# 前 言

近年来,遗传学的研究发展非常迅速,其分支遍布了生物科学的各个领域,是现代生物科学的中心和引领学科。群体遗传学最早起源于19世纪哈代-温伯格平衡定律的产生,它作为遗传学的一门重要分支学科,是研究生物群体的遗传结构及其变化规律的科学。群体遗传学通过应用数学和统计学的原理和方法探讨了基因在群体中的传递和变化规律,以及影响这些变化的环境选择效应、遗传突变作用、迁移及遗传漂变等因素与遗传结构的关系,由此来探讨生物进化的机制并为育种工作提供理论基础。因此动物群体遗传学在动物遗传育种教学中具有十分重要的理论和实践意义。

本书系统地介绍了国内外动物群体遗传研究领域的主要理论和研究成果,在选材上十分注意结合和引用国内外动物生产实践中的例证,并与之配套了大量的数据分析和应用实例。在内容编排上按科学的发展顺序从分子水平渐进到群体水平,即从微观到宏观的教学思路。动物遗传资源是动物育种事业和养殖业持续发展的种质基础,加强动物遗传资源的保护不仅具有重要的社会经济价值,而且具有重要的科学价值和历史文化价值。因此,本书最后一章内容着重讲述了动物遗传资源的保种方案的制订。全书配置了必要的图表,内容翔实,在文字上力求通俗易懂,重点明确。

动物群体遗传学是从事动物遗传资源研究的基础理论知识以及相关软件的理论基础。在本书中,编者力求为读者提供全面的遗传资源评价的理论和方法,为从事动物遗传相关研究的人士拓展视野。本书既可以作为高等农林院校、师范院校生物类专业研究生及高年级本科生和其他院校相关专业研究生的教材,也可供生物类专业教师及从事遗传多样性研究的科技工作者参考。

承蒙中国农业大学吴常信院士为本书做序并对有关章节内容提出了宝贵建议,承蒙西北农林科技大学陈宏教授对全文进行了认真、细致的审阅,在此一并深表谢意。同时感谢研究生高雯、于嘉瑞参与本书内容及文字的校对工作。

限于著者水平,书中难免存在缺点和疏漏,诚望读者批评指正。

孙 伟 常 洪

2016年2月19日

于扬州大学动物科学与技术学院



# 目 录

序	
前言	
导论	1
一、群体遗传学的内涵	1
(一) 基本概念	1
(二) 基本特性	1
二、群体遗传学的发展	1
(一) 产生群体遗传学的理论前提	1
(二) 群体遗传学奠基与形成	1
(三) 当代群体遗传学的发展	2
三、群体遗传学在遗传学中的地位与意义	3
第一章 自然突变率	4
一、自然突变率的直接测定	4
(一) 常染色体座位	4
(二) 性染色体座位	6
二、自然突变率的间接估计	7
(一) 显性基因	8
(二) 隐性伴性基因	8
(三) 常染色体隐性基因	9
三、蛋白质基因的自然演变率	10
(一) 直接测定法	11
(二) 蛋白质座位突变率的间接估计	13
第二章 Hardy-Weinberg 平衡定律应用	18
一、Hardy-Weinberg 定律的内涵	18
二、Hardy-Weinberg 平衡的若干性质	19
三、斯奈德比值	21
四、母子组合频率	25
五、伴性基因的 Hardy-Weinberg 平衡	28
(一) 伴性基因频率分布的理论分析	28
(二) 对理论的检验	32
第三章 基因频率的定向变化	36
一、频发突变	36
(一) 不存在回原(反突变)的频发突变	36

(二) 存在回原的频发突变	37
二、迁移	40
三、淘汰	42
(一) 淘汰部分隐性类型	42
(二) 淘汰全部隐性类型	48
(三) 淘汰部分隐性类型和部分杂合子	50
(四) 涉及超显性的淘汰	53
(五) 关于淘汰的小结	58
四、多因素的合并效应	60
<b>第四章 基因频率的随机变化</b>	66
一、遗传漂变的度量和性质	66
(一) 遗传漂变	66
(二) 群体有效规模	70
(三) 近交增量(近交率)	71
(四) 有限群体遗传变异消失的速度	71
二、始祖效应和瓶颈效应	72
(一) 含义	72
(二) 始祖效应和瓶颈效应对家畜种群的影响	72
<b>第五章 基因频率分布与进化过程</b>	74
一、基因频率的分布函数	74
二、适应进化	75
(一) Wright 的“适应峰”学说	75
(二) 适应进化论的基本主张	77
(三) 适应进化的可能方式	77
(四) 适应进化的具体演变情况	78
三、分子进化	79
(一) 关于蛋白质分子进化速度的研究成果	79
(二) 各种生物蛋白质电泳分析揭示的大量多型现象	81
四、关于中立说-淘汰说争论的新进展	82
<b>第六章 群体中的遗传变异</b>	85
一、遗传多型的一般概念与保持机制	85
(一) 一般概念	85
(二) 有关例证统计	85
(三) 遗传多型形成的概率分析	86
(四) 保持群体遗传多型状态的遗传学机制	87
二、群体遗传变异的分析	87
(一) 若干基本概念	87
(二) 群体遗传多样性的度量方法	88



(三) 群体内孟德尔性状表型变异的鉴别	92
三、遗传负荷	97
(一) 概念	97
(二) 遗传负荷的一般度量方法	97
(三) 遗传负荷的性质	97
(四) 遗传负荷的起因	97
(五) 分离负荷度量	98
四、DNA 多型的含义及度量	98
(一) DNA 多型的含义	98
(二) 度量方法	99
五、遗传多型的进化意义	100
(一) 遗传多型研究对进化理论发展的贡献	100
(二) DNA 多型水平相对更高的遗传学基础和有关应用问题	101
第七章 群体结构与系统分化	103
一、群体结构模型	103
(一) 平面上连续分布模型	103
(二) 岛屿模型	104
(三) 2 级踏脚石模型	105
二、遗传分化的度量	105
(一) 近交度的分解	105
(二) 分化指数	106
第八章 系统分类	107
一、遗传检测的抽样方法	107
(一) 几种抽样方法	107
(二) 样本规模的影响	109
(三) 不同抽样方法的比较	114
(四) 关于抽样的实施	117
二、分类依据	118
(一) 各种遗传标记的作用	118
(二) 群体间相似性度量的基本数学根据	118
三、分类方法	120
(一) 经典聚类分析	121
(二) 模糊聚类分析	126
(三) 主成分分析——多种标记的减元并用	132
(四) 判别分析	138
第九章 DNA 与氨基酸序列的遗传演变	144
一、DNA 序列的遗传演变	144
(一) 突变	144

(二) 基因表达过程中密码子的使用频率 .....	145
(三) 两个 DNA 序列间的核苷酸差异 .....	147
(四) 核苷酸取代数的数学模型 .....	149
二、氨基酸序列的遗传演变 .....	155
(一) 两个氨基酸序列间差异的度量 .....	155
(二) 序列间差异度量值的卜瓦松校正 .....	156
(三) 对 PC 距离的讨论—— $\Gamma$ 距离 .....	158
第十章 分子进化与“分子进化钟” .....	160
一、生物大分子进化的基本特点与有关学术争论 .....	160
(一) DNA 高分子进化机制的研究成果 .....	160
(二) 分子进化“中立论”与“新达尔文主义”争论 .....	160
二、“分子钟”假说的意义和当前有关实验证据一览 .....	161
(一) “分子钟”假说 .....	161
(二) 实验证据一览 .....	161
三、分子进化相对速率检验方法 .....	162
(一) 以统计学模型为基础的检验 .....	162
(二) 非参数检验 (不依据统计模型的检验) .....	164
(三) 以系统发育检验“分子钟”假设的方法简介 .....	166
第十一章 动物遗传资源保种方案的制订 .....	169
一、动物遗传资源保护的内涵 .....	169
二、群体遗传多样性保持的原理及保种方案的制订 .....	170
参考文献 .....	181

# Contents

**Preface**

**Foreword**

**Introduction** ..... 1

**I . The connotation of population genetics**..... 1

A. Basic concept ..... 1

B. Basic characteristics ..... 1

**II . Development of population genetics** ..... 1

A. The theoretical premise of population genetics ..... 1

B. Foundation and formation of population genetics ..... 1

C. The development of modern population genetics ..... 2

**III . The position and significance of population genetics in genetics** ..... 3

**Chapter 1 Spontaneous Mutation Rate** ..... 4

**I . The Direct Measurement of Spontaneous Mutation Rate** ..... 4

A. Autosomal Loci ..... 4

B. Sex Chromosome Loci ..... 6

**II . Indirect Estimation of Spontaneous Mutation Rate** ..... 7

A. Dominant Gene ..... 8

B. Recessive Sexlinked Gene ..... 8

C. Autosomal Recessive Gene ..... 9

**III . The Spontaneous Mutation Rate of Protein Gene** ..... 10

A. Direct Measurement ..... 11

B. Indirect Mutation Rate Estimation of Protein Gene Loci ..... 13

**Chapter 2 The Application of Hardy-Weinberg Equilibrium Principle** ..... 18

**I . The Connotation of Hardy-Weinberg Equilibrium Principle** ..... 18

**II . Several Properties of Hardy-Weinberg Equilibrium** ..... 19

**III . Snyder Ratio** ..... 21

**IV . Rife-Buranamas Combination Frequencies of Mother and Offspring** ..... 25

**V . The Hardy-Weinberg Equilibrium of Sexlinked Gene** ..... 28

A. The Theoretical Analysis of Sexlinked Gene Frequency Distribution ..... 28

B. The Theory Testing ..... 32

<b>Chapter 3 Directed Change of the Gene Frequency</b> .....	36
<b>I. Recurrent Mutation</b> .....	36
A. Not the Reverse Mutation.....	36
B. Reverse Mutation.....	37
<b>II. Migration</b> .....	40
<b>III. Selection</b> .....	42
A. Selecting Some Recessive Types.....	42
B. Selecting All Recessive Types.....	48
C. Selecting Some Recessive Types and Some Heterozygotes.....	50
D. The Selection Involved in Overdominance.....	53
E. Summary.....	58
<b>IV. Combinative effects</b> .....	60
<b>Chapter 4 Random Fluctuation of the Gene Frequency</b> .....	66
<b>I. The Measurement and Property of Genetic Drift</b> .....	66
A. Genetic Drift.....	66
B. Population Effective Size.....	70
C. Rate of Inbreeding.....	71
D. The Disappearing Speed of Limited Population Genetic Variation.....	71
<b>II. Founder Effect and Bottleneck Effect</b> .....	72
A. Concepts.....	72
B. Influences of Founder Effect and Bottleneck Effect on Livestock Population.....	72
<b>Chapter 5 Distribution of Gene Frequency and Evolution Process</b> .....	74
<b>I. The Distribution Function of Gene Frequency</b> .....	74
<b>II. Adaptive Evolution</b> .....	75
A. Adaptive Peaks.....	75
B. Basic Opinions of Adaptive Evolution.....	77
C. Possible Ways of Adaptive Evolution.....	77
D. Several Specific Process Related with the Adaptive Evolution.....	78
<b>III. Molecular Evolution</b> .....	79
A. Research Findings about the Speed of Protein Molecular Evolution.....	79
B. A Large Number of Polymorphism Revealed by Various Biological Protein Electrophoresis Analysis.....	81
<b>IV. New Progresses about The Neutralist-Selectionist Controversy</b> .....	82
<b>Chapter 6 Genetic Variability in Population</b> .....	85
<b>I. Concept and Maintain Mechanism of Genetic Polymorphism</b> .....	85

A. General Concept.....	85
B. Statistics of Relevant Examples .....	85
C. Probability Analysis of Genetic Polymorphism Formation .....	86
D. Genetic Mechanism of Population Genetic Polymorphism.....	87
<b>II . Analysis of Population Genetic Variation.....</b>	<b>87</b>
A. Several Basic Concepts.....	87
B. Measures of Population Genetic Diversity.....	88
C. Identification of Mendelian Traits Phenotypic Variation in Populations .....	92
<b>III . Genetic Load .....</b>	<b>97</b>
A. Concepts.....	97
B. General Measures of Genetic Load .....	97
C. Property of Genetic Load .....	97
D. Cause of Genetic Load.....	97
E. Measurement of Separation of Load .....	98
<b>IV . Concept of DNA Polymorphism and Measure.....</b>	<b>98</b>
A. Concept of DNA Polymorphism .....	98
B. Measure of DNA Polymorphism.....	99
<b>V . Significance of Genetic Polymorphism.....</b>	<b>100</b>
A. Contributions of the Study of Genetic Polymorphism to Evolutionary Theory .....	100
B. Genetic Basis of DNA High Polymorphism and Relevant Applications .....	101
<b>Chapter 7 Population Structure and Phylogenetic Differentiation.....</b>	<b>103</b>
<b>I . Population Structure Model.....</b>	<b>103</b>
A. Continuous Distribution Model.....	103
B. Island Model.....	104
C. 2-Dimensional Stepping-Stone Model .....	105
<b>II . Measurement of the Genetic Differentiation .....</b>	<b>105</b>
A. Decomposition of Inbreeding Level.....	105
D. Differentiation Index.....	106
<b>Chapter 8 Phylogenetic Classification .....</b>	<b>107</b>
<b>I . Sampling Methods of Genetic Testing.....</b>	<b>107</b>
A. Several Sampling Methods .....	107
B. Sample Scale Influences.....	109
C. The Comparison of Different Sampling Methods .....	114
D. The Implementation of Sampling.....	117
<b>II . The Basis of Classification.....</b>	<b>118</b>
A. Roles of Various Genetic Markers.....	118

B. Basic Mathematical Foundations of Similarity Measure in Populations .....	118
<b>III. Classification Methods</b> .....	120
A. Classical Clustering Analysis .....	121
B. Fuzzy Clustering Analysis .....	126
C. Principal Component Analysis — With Various Genetic Markers .....	132
D. Discriminant Analysis .....	138
<b>Chapter 9 The Genetic Evolution in DNA and Amino Acid Sequences</b> .....	144
<b>I. Genetic Evolution of DNA Sequence</b> .....	144
A. Mutation .....	144
B. The Codon Usage Frequency in the Process of Gene Expression .....	145
C. Differences of Nucleotide between Two DNA Sequences .....	147
D. Mathematical Model of Nucleotide Substitution Numbers .....	149
<b>II. Genetic Evolution in Animo Acid Sequences</b> .....	155
A. Measurement of Differences between Two Amino Acid Sequence .....	155
B. Poisson Correction of Different Metric between Sequences .....	156
C. Discussion on <i>PC</i> Distance, $I(\text{Gama})$ Distance .....	158
<b>Chapter 10 Molecular Evolution and the “Molecular Clock”</b> .....	160
<b>I. Basic Characteristics of Biomacromolecule Evolution and Relevant Academic Debates</b> .....	160
A. Research Findings of DNA High Molecular Evolutionary Mechanism .....	160
B. Molecular Evolution “Neutral theory” and “New Darwinism” Arguments .....	160
<b>II. The Meaning of “Molecular Clock” and Evidences in Current Experiments</b> .....	161
A. “Molecular Clock” Hypothesis .....	161
B. Evidences in Current Experiments .....	161
<b>III. Test Method of Molecular Evolution Relative Velocity</b> .....	162
A. Test Based on Statistical Model .....	162
B. Nonparametric Test .....	164
C. Brief Introduction of Methods to Test “Molecular Clock” by Phylogeny .....	166
<b>Chapter 11 Conservation of Animal and Poultry Genetic Resource</b> .....	169
<b>I. The Connotation of Animal Genetic Resources Protection</b> .....	169
<b>II. The Principle of Keeping Population Genetic Diversity and Establishment of Breed Conservation Project</b> .....	170
<b>References</b> .....	181

# 导 论

## 一、群体遗传学的内涵

### (一) 基本概念

(1) 群体遗传学。群体遗传学是在群体水平上揭示遗传规律性的科学。进一步而言，它是研究群体遗传结构、遗传特性在世代传递过程中变化的原因及规律性的科学；也是探讨基因在群体中的传递 (transmission) 和分布 (distribution) 机理的科学，是论述基因在群体中行为的科学；也可以说群体遗传学是揭示进化 (evolution) 的遗传机理的科学。

(2) 群体。群体是存在于同一生活空间、彼此之间具有生殖联系的多数个体的总称，是基因重组的空间范围。

(3) 生殖联系。生殖联系包含两方面含义：一是以往世代的联系，体现于个体间的亲缘关系；二是当代的联系，体现于交配的概率。

### (二) 基本特性

(1) 计量性。群体遗传学主要探讨基因如何传递、如何分布的统计学规律。群体遗传学在其形成之初，就已经首先形成了相关的数学理论，是整个生命科学领域最早应用近代数学的领域。

(2) 宏观性。群体遗传学以揭示群体集团中的遗传规律性为目标，而限于个体和家系，这是与孟德尔经典遗传学最根本的区别。

## 二、群体遗传学的发展

### (一) 产生群体遗传学的理论前提

(1) 19 世纪中叶达尔文的进化论 (1859 年《物种起源》为始)，从生物与环境相互作用的观点出发，认为生物的变异、遗传和自然选择作用能导致生物的适应性改变，为遗传学的产生奠定了理论基础。

(2) 19 世纪高尔顿 (Francis Galton) 首次将概率统计原理等数学方法应用于生物学，创立了生物统计学，为群体遗传学的产生及发展提供了理论前提。

(3) 1900 年孟德尔学说 (“植物实验”) 的重新发现是群体遗传学产生和发展的理论支柱。

### (二) 群体遗传学奠基与形成

(1) 1908 年，Hardy-Weinberg 平衡定理的发现为群体遗传学的研究奠定了基础。

(2) 20 世纪 30 年代至 60 年代出现了一系列遗传学的重大发展。R.A.Fisher (费雪，



英, 数理统计学家)、J.B.Haldane (霍尔登, 英, 生理生化学家)、S.Wright (怀特, 美, 遗传学家) 分别以孟德尔学说和达尔文学说相结合的方法从理论上阐明了影响基因频率变化的各种因素, 论证突变率、选择压、迁移率和群体有效规模 ( $N_e$ ) 4 个基本概念, 使群体遗传学形成了基本框架。

第二次世界大战后, 又有一些重大贡献者和学说出现。H.T. Muller、J.F. Crow、李景均、木村资生 (M. Kimura) 等人的研究, 在 20 世纪 50 年代至 70 年代进一步推动群体遗传学成为一个完整的、成熟的、科学的体系。

### (三) 当代群体遗传学的发展

遗传学和生命科学其他领域的新成就在以下四个方面推动当代群体遗传学进入一个全新的蓬勃发展的时代。

(1) 20 世纪 60 年代后期, 莱文廷 (R. C. Lewontin) 发现许多 DNA 初级产物蛋白质和酶广泛存在多型现象, 其变异之丰富出乎当时之意料。在生物化学—分子遗传学成就的基础上, 木村资生认为“既然群体遗传学研究的最终目的是阐明进化遗传规律, 因此蛋白质和酶的分子结构 (即氨基酸的排列序列)、DNA 的分子结构 (即碱基的排列顺序) 就是一个最值得关注的问题”, 他以蛋白质分子、DNA 分子结构的个体间的差异作为遗传标记 (genetic marker) 论证了“分子进化中立论”以及分子进化与时间近似的对应关系, 建立了“分子进化钟”学说 (进化与物种、世代长短无关)。该理论作为达尔文学说的补充, 成为进化论研究的内容之一, 是进化论的新分支。

(2) 群体遗传学的理论研究对象由经典孟德尔学说的等位基因扩大到现代可以检测的各种层次的遗传物质, 如染色体特征、体液 (眼泪、血液、唾液) 生化特征、抗原性的编码基因、DNA 核苷酸序列、“DNA 指纹” (DNA 核苷酸链非编码区特定序列的有无以及重复次数等) 等, 也就是从细胞水平到亚分子水平再到分子水平, 在世代传递中具有对偶、复制、分离、重组行为的遗传性粒子结构, 比经典的遗传学中基因的概念更为丰富, 从而形成许多群体遗传学的分支, 如群体细胞遗传学、群体免疫遗传学、分子群体遗传学等。

(注: 2001 年人类基因组计划测得人类基因组有 31.674 亿个碱基对, 其中共有 3 万~3.5 万个结构基因, DNA 链上与蛋白质有关的基因只占 2%。)

(3) 生化分子群体遗传学的发展, 将物种以外 (以上) 的生物进化研究推上了试验、分析、测定的阶段。因为蛋白质的氨基酸成分、DNA 碱基水平的物种之间差异是客观的、可测的, 而以往的群体遗传学关于系统进化的研究仅限于物种以内 (即种内的分化过程), 对于物种以外的分化仅限于类推的水平。

(4) 动物胚胎工程 (指胚胎转移、分割)、动物克隆及其他无性生殖技术的发展, 将原限于孟德尔群体为研究对象的范围扩大, 也必然将群体遗传学着重阐述“孟德尔群体”内遗传变异的局面推向更丰富的研究范围, 将有更多方面的研究内容。其原因在于:

- ① 上述新技术在畜牧业的应用是大势所趋的。
- ② 最初的遗传学本来就存在关于单倍体生殖、单性生殖等非孟德尔群体的理论探讨。

### 三、群体遗传学在遗传学中的地位与意义

目前,遗传学按不同的区分角度已有 30 个分支,其发展有两大主流:

(1) 从个体角度,揭示遗传物质基础的实质,以及亲子个体间遗传物质传递、表达的过程。

从经典遗传学以来,细胞遗传学、免疫遗传学、生化遗传学、分子遗传学等均属于这个范畴。目前的遗传工程学是其应用的一个方面。

这些学科的共同点是从个体到家系的角度来认识遗传现象。

(2) 从群体角度,揭示遗传物质在世代过程中在群体中的分布规律和总体表现。

这就是群体遗传学的研究范畴,也可以说群体遗传学是揭示进化遗传学的科学,其派生的应用科学有进化论、育种学、遗传资源学等。

这些学科的共同点是从群体与宏观角度揭示遗传规律。

遗传学的这两大主流历来是两者相互依存、促进,彼此渗透和交叉的,但两大主流研究对象截然不同,不能互相取代。

从学科的发展而言,个体角度研究的各个领域,在不同时期可能有兴衰之别和取代现象,但任何分支的发展都不能取代群体遗传学的研究。

群体遗传学的科学意义和应用价值在于:群体遗传学是进化论、育种学(人工控制下的进化)、生物遗传资源学、医学这四门学科的理论基础,有力地支撑并推动其发展。