

普通群体的遗传机制

III 两对等位基因的遗传

许时伦^{1,3}, 杨晓明², 张新民^{3,4}, 李方奇³

(1. 西北农林科技大学 植保学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 河南农业大学 园林学院, 河南 郑州 450002;

3. 河南驻马店农业学校, 河南 驻马店 463000; 4. 中国农业大学 经济管理学院, 北京 100094)

[摘要] 在普通群体中建立了两对等位基因遗传的数学模型, 讨论了基因型频率在世代间的动态变化、遗传趋势、群体平衡及其性质, 以及随机交配率、基因频率与基因型频率的关系。结果表明, 在普通群体两对等位基因的遗传中, 非平衡群体的数学模型(4)可以转换为随机交配群体的数学模型和非平衡自交群体的数学模型; 平衡群体的数学模型(7)可以转换为随机交配群体的数学模型和平衡自交群体的数学模型。在群体平衡时, 当两对等位基因频率均相等时, 杂合子频率达到极大值。杂合子频率随 r 增大而增加, 当 $r = 1$ 时达到最大值; 当 $r = 0$ 时达到最小值。

[关键词] 普通群体; 遗传机制; 等位基因; 基因型频率

[中图分类号] Q347

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2007)06-0069-04

Genetic law in general populatilns

III Genetic of two pairs of alleles

XU Shi-lun^{1,3}, YANG Xiao-ming², ZHANG Xin-min^{3,4}, LI Fang-qi³

(1 College of Plant Protection, Northwest A & F University, Yangling Shanxi 712100, China;

2 College of Forestry and Horticulture, Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan 450002, China;

3 Zhumadian Agricultural College, Zhumadian, Henan 463000, China;

4 College of Economics and Management, Agricultural University of China, Beijing 100094, China)

Abstract : This article established the genetic mathematical model for two pairs of independent genes in a general population. The dynamic change, the trend of heredity, the population equilibrium and relevant characteristics of genotypic frequency among different generations were discussed. The relation among the rate of random mating, gene frequency and genotypic frequency was also discussed. The results show that in a general population's genetic for two pairs of alleles, the mathematics model of the disequilibrium population i. e. (4) can be transformed into the mathematics models of the random mating population and disequilibrium mating population; the mathematics model of the equilibrium population i. e. (7) can be transformed into the mathematics models of the random mating population and the equilibrium mating population. The frequency of the heterozygote is maximum when the frequencies of two pairs of alleles are equal. With the increase of r , the frequency of the heterozygote increases. When $r = 1$, the frequency of the heterozygote reaches maximum; When $r = 0$, the frequency of the heterozygote reaches minimum.

Key words : general population; genetic mechanism; allele; genotypic frequency

[收稿日期] 2006-03-07

[作者简介] 许时伦(1959 -), 男, 河南西平人, 高级讲师, 在职硕士, 主要从事细胞遗传学及群体遗传学研究。

E-mail: agrixsl@yahoo.com.cn

对两对等位基因的遗传规律,在随机交配群体中已进行了详细的论述^[1-5],且近年来仍有报道^[6-8],它们补充和丰富了群体遗传学理论。普通群体概念的提出,使群体遗传学进入了一个新的研究领域。许时伦等^[9-11]讨论了一对等位基因及复等位基因在普通群体中的遗传规律,为研究普通群体的遗传奠定了基础。本文对普通群体中两对等位基因情形下,基因频率、基因型频率和随机交配率之间的关系,以及群体遗传结构在世代遗传中的变化趋势及性质进行了研究。

1 两对等位基因、基因型及其频率的关系

两对等位基因 A ,a ,B ,b ,其频率分别以 p, q, u, v 表示,则基因频率之和为

$$\left. \begin{aligned} p + q &= 1; \\ u + v &= 1. \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

两对等位基因所构成的基因型: AABb , AAbb ,

$$\left. \begin{aligned} m_{1,(n+1)} &= (1-r)(m_{1n} + m_{5n}/4 + m_{7n}/4 + m_{9n}/16) + rp^2u^2, \\ m_{2,(n+1)} &= (1-r)(m_{2n} + m_{6n}/4 + m_{7n}/4 + m_{9n}/16) + rp^2v^2, \\ m_{3,(n+1)} &= (1-r)(m_{3n} + m_{5n}/4 + m_{8n}/4 + m_{9n}/16) + rq^2u^2, \\ m_{4,(n+1)} &= (1-r)(m_{4n} + m_{6n}/4 + m_{8n}/4 + m_{9n}/16) + rq^2v^2, \\ m_{5,(n+1)} &= (1-r)(m_{5n}/2 + m_{9n}/8) + 2rpqu^2, \\ m_{6,(n+1)} &= (1-r)(m_{6n}/2 + m_{9n}/8) + 2rpqv^2, \\ m_{7,(n+1)} &= (1-r)(m_{7n}/2 + m_{9n}/8) + 2rp^2uv, \\ m_{8,(n+1)} &= (1-r)(m_{8n}/2 + m_{9n}/8) + 2rq^2uv, \\ m_{9,(n+1)} &= (1-r)m_{9n}/4 + 4rpquv. \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

式(4)中等式右端,加号前的因式为群体自交部分的频率,加号后的因式为群体随机交配部分的频率。其中 $m_{5n}/4, m_{6n}/4, m_{7n}/4, m_{8n}/4, m_{9n}/16$ 是亲代自交等位基因分离使子代纯合子频率增加的量; $m_{5n}/2, m_{6n}/2, m_{7n}/2, m_{8n}/2$ 是因亲代自交,一对等位基因分离,使子代杂合子频率减少所剩余的量; $m_{9n}/8$ 是亲代两对等位基因的自交分离,使子代一对杂合的基因型频率增加的量; $m_{9n}/4$ 是亲代两对等位基因自交分离,使子代两对杂合基因型减少所剩余的量。

各种基因型频率在世代间的动态趋势存在以下关系:当纯合子频率高于群体平衡点的频率时,世代间呈下降趋势;当纯合子频率低于群体平衡点的频率时,世代间呈上升趋势;当纯合子频率等于群体平衡点的频率时,世代间不变。同理,杂合子频率与其规律相似。式(4)反映了普通群体遗传过程中,世代

aaBB , aabb , AaBB , Aabb , AABb , aaBb , AaBb ,其频率分别以 $m_{1n}, m_{2n}, m_{3n}, m_{4n}, m_{5n}, m_{6n}, m_{7n}, m_{8n}, m_{9n}$ 表示,则各种基因型频率之和为 1。

$$m_{1n} + m_{2n} + m_{3n} + m_{4n} + m_{5n} + m_{6n} + m_{7n} + m_{8n} + m_{9n} = 1. \quad (2)$$

基因频率与基因型频率的关系分别为:

$$\left. \begin{aligned} p &= m_{1n} + m_{2n} + m_{7n} + m_{5n}/2 + m_{6n}/2 + m_{9n}/4, \\ q &= m_{3n} + m_{4n} + m_{8n} + m_{5n}/2 + m_{6n}/2 + m_{9n}/4, \\ u &= m_{1n} + m_{3n} + m_{5n} + m_{7n}/2 + m_{8n}/2 + m_{9n}/4, \\ v &= m_{2n} + m_{4n} + m_{6n} + m_{7n}/2 + m_{8n}/2 + m_{9n}/4. \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

2 世代间基因频率与基因型频率的关系

在遗传过程中,普通群体中的个体所产生的配子以 $(1-r)$ 的比例自交,以 r 的比例随机交配,根据孟德尔规律及交配关系,基因型频率与基因频率在世代间的动态关系可表示为:

间基因型频率的动态关系。

当 $r = 1$ 时,式(4)转化为随机交配群体的数学模型:

$$\left. \begin{aligned} m_{1,(n+1)} &= p^2u^2, \\ m_{2,(n+1)} &= p^2v^2, \\ m_{3,(n+1)} &= q^2u^2, \\ m_{4,(n+1)} &= q^2v^2, \\ m_{5,(n+1)} &= 2pqu^2, \\ m_{6,(n+1)} &= 2pqv^2, \\ m_{7,(n+1)} &= 2p^2uv, \\ m_{8,(n+1)} &= 2q^2uv, \\ m_{9,(n+1)} &= 4pquv. \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

式(5)表明,世代间各种基因型频率保持不变,即只要经过一代随机交配,群体就达到了平衡。

当 $r = 0$ 时,式(4)转化为自交群体的数学模型:

$$\left. \begin{aligned} m_{1,(n+1)} &= m_{1n} + m_{5n}/4 + m_{7n}/4 + m_{9n}/16, \\ m_{2,(n+1)} &= m_{2n} + m_{6n}/4 + m_{7n}/4 + m_{9n}/16, \\ m_{3,(n+1)} &= m_{3n} + m_{5n}/4 + m_{8n}/4 + m_{9n}/16, \\ m_{4,(n+1)} &= m_{4n} + m_{6n}/4 + m_{8n}/4 + m_{9n}/16, \\ m_{5,(n+1)} &= m_{5n}/2 + m_{9n}/8, \\ m_{6,(n+1)} &= m_{6n}/2 + m_{9n}/8, \\ m_{7,(n+1)} &= m_{7n}/2 + m_{9n}/8, \\ m_{8,(n+1)} &= m_{8n}/2 + m_{9n}/8, \\ m_{9,(n+1)} &= m_{9n}/4. \end{aligned} \right\} \quad (6)$$

式(6)表明,随着世代的推移,纯合子频率逐代

$$\left. \begin{aligned} m_1 &= pu\{pu + (1-r)[(3+r)(qu+pv) + (3-r)qv]/[(3+r)(1+r)]\}, \\ m_2 &= pv\{pv + (1-r)[(3+r)(qv+pu) + (3-r)qu]/[(3+r)(1+r)]\}, \\ m_3 &= qu\{qu + (1-r)[(3+r)(pu+qv) + (3-r)pv]/[(3+r)(1+r)]\}, \\ m_4 &= qv\{qv + (1-r)[(3+r)(pv+qu) + (3-r)pu]/[(3+r)(1+r)]\}, \\ m_5 &= 4rpqu\{(1-r)v/[(3+r)(1+r)] + u/(1+r)\}, \\ m_6 &= 4rpqv\{(1-r)u/[(3+r)(1+r)] + v/(1+r)\}, \\ m_7 &= 4rpuv\{(1-r)q/[(3+r)(1+r)] + p/(1+r)\}, \\ m_8 &= 4rquv\{(1-r)p/[(3+r)(1+r)] + q/(1+r)\}, \\ m_9 &= 16rpquv/(3+r). \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

式(7)中, m_1, m_2, m_3, m_4 分别为 AAbb, AAbb, aaBB, aabb 4 种纯合基因型平衡时的频率; m_5, m_6, m_7, m_8 分别为 AaBB, Aabb, AABb, aaBb 4 种一对杂合基因型平衡时的频率; m_9 表示 AaBb 两对杂合基因型平衡时的频率。显然,群体平衡时,基因型频率仅受基因频率和随机交配率决定,这与一对等位基因的遗传相似。

3.2 两对等位基因遗传群体平衡时的性质

(1) 当 $r = 1$ 时,式(7)转化为随机交配群体的平衡数学模型。

$$\left. \begin{aligned} m_1 &= p^2 u^2, \\ m_2 &= p^2 v^2, \\ m_3 &= q^2 u^2, \\ m_4 &= q^2 v^2, \\ m_5 &= 2pq u^2, \\ m_6 &= 2pq v^2, \\ m_7 &= 2p^2 uv, \\ m_8 &= 2q^2 uv, \\ m_9 &= 4pq uv. \end{aligned} \right\} \quad (8)$$

(2) 当 $r = 0$ 时,式(7)转化为自交群体的平衡数学模型。

$$\left. \begin{aligned} m_1 &= pu, m_2 = pv, \\ m_3 &= qu, m_4 = qv, \\ m_5 &= m_6 = m_7 = m_8 = m_9 = 0. \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

增加,杂合子频率逐代减少,最终达到群体平衡。平衡时,杂合基因型在群体中消失。

3 普通群体两对等位基因的遗传平衡

3.1 平衡时基因频率与基因型频率的关系

普通群体无论初始各种基因型频率如何,经过若干代后,群体即达到平衡。以 $m_1, m_2, m_3, m_4, m_5, m_6, m_7, m_8, m_9$ 表示平衡时各种基因型频率。根据式(4)递推可得:

(3) 当 r 为定值, $p = q = u = v = \frac{1}{2}$ 时,杂合

子频率值最大。这与一对等位基因的情况相似^[12]。此时,

$$m_9 = 16rpquv/(3+r) = r/(3+r)。$$

(4) 当基因频率为定值,杂合子频率随 r 增大而增加,当 $r = 1$ 时达到最大值,当 $r = 0$ 时达到最小值。

4 结论和讨论

(1) 本文讨论了两对等位基因在普通群体中各种基因型及其频率的动态规律,以及基因频率、基因型频率、随机交配率之间的关系和平衡群体的性质,其实质是一对等位基因在普通群体遗传中的推广。

(2) 普通群体两对等位基因遗传的数学模型(4)是一个非平衡群体的数学模型。它可以转换为随机交配群体的数学模型和非平衡自交群体的数学模型。因此,对于非平衡的植物群体它具有一般的代表性。数学模型(7)是一个平衡群体的数学模型。它可以转换为随机交配群体的数学模型和平衡自交群体的数学模型。因此,对于平衡的植物群体它具有一般的代表性。所以,普通群体是一个具有代表性的群体。

(3) 群体平衡时,两对等位基因频率均相等时杂合子频率达到极值,且 $r = 1$ 时达到最大值, $r = 0$

时达到最小值。说明随机交配率与杂合子频率呈正比,与纯合子频率呈反比。

(4) 在自然界中,完全随机交配的群体和完全自交的群体几乎不存在,且它们是普通群体的两种极端情况。因此,研究普通群体的遗传更具有普遍性意义。

(5) 育种上所涉及的群体,多数是普通群体。严格的自花授粉植物也存在一定比例的随机交配,育成的品种及育成的亲本自交系仍存在等位基因的差异。如果在繁育过程中隔离不严或机械混杂,造成部分配子随机交配导致基因频率和基因型频率的改变,形成品种或自交系的混杂退化。因此,普通群体的遗传研究对育种及良种繁育具有一定的指导意义。

(6) 本文仅讨论了两对等位基因在普通群体中的遗传规律,涉及的群体是二倍体群体。对于多对等位基因,以及突变、选择、迁移、遗传漂变等因素对普通群体的影响有待进一步研究。

[参考文献]

- [1] [日] 大羽滋. 群体遗传[M]. 赵敏,孙勇如,李良材,译. 北京:科学出版社,1983:23-32.
- [2] [美] Li C C. 群体遗传学[M]. 吴仲贤,译. 北京:农业出版社,1981:106-116.
- [3] [日] 向井辉美. 群体遗传学[M]. 隋文彬,译. 长春:吉林科学技术出版社,1984:15-26.
- [4] 张 劳,李玉奎. 群体遗传学概论[M]. 北京:中国农业出版社,1999:92-94.
- [5] 顾万春. 统计遗传学[M]. 北京:科学出版社,2004:18-50.
- [6] 解小莉,郭满才,张宏礼,等. 两对等位基因群体熵的性质[J]. 生物数学学报,2003,18(4):482-486.
- [7] 潘沈元,屈 艾,彭 会,等. 两个基因座的平衡原理[J]. 遗传,2004,26(2):215-218.
- [8] 张鸿雁,张宏礼,郭 英. 两对等位基因群体连锁平衡的遗传分析[J]. 黑龙江八一农垦大学学报,2005,17(3):18-21.
- [9] 许时伦,李方奇,杨德来. 突变对普通植物群体的影响[C]. 遗传学基础理论问题讨论文集. 北京:北京师范大学出版社,1993:195-210.
- [10] 许时伦. 普通群体的遗传机制 I. 1 对等位基因的遗传[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2007,35(4):77-80.
- [11] 许时伦,王永义,张新民,等. 普通群体的遗传机制 II. 复等位基因的遗传[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2007,35(5):77-80.
- [12] 樊映川. 高等数学讲义[M]. 北京:人民教育出版社,1964:305-313.

(上接第 68 页)

[参考文献]

- [1] Caldwell, Kraybill R M H R, Sullivan J F, et al. Effect of leaf rust (*Puccinia triticina*) on yield, physical characters, and composition of winter wheat[J]. J Agric Res, 1934, 48:1049-1071.
- [2] Cox T S, Bequetle R K, Bowden R L, et al. Grain yield and breadmaking quality of wheat line with leaf rust resistance gene Lr41[J]. Crop Sci, 1997, 37:154-161.
- [3] Johnson, Baenziher P S, Yamazaki W T, et al. Effect of powdery on yield and quality of isogenic lines of 'Chancellor' wheat[J]. Crop Sci, 1979, 19:349-352.
- [4] Sunder, Wise. Influence of stripe rust of wheat upon plant development and grain quality of closely related lemhi derivatives[J]. Crop Sci, 1964, 4:374-565.
- [5] 商鸿生. 植物免疫学实验[M]. 北京:农业出版社,1994:30-58.
- [6] Payne P I, Lawrence G J. Catalogue of alleles for the complex gene loci, Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1 which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat[J]. Cer Res Commun, 1983, 11:29-35.
- [7] Payne P I, Nightingale M A, Krattiger A F, et al. The relationship between HMW glutenin subunit compositions and the breadmaking quality of British-grown wheat varieties[J]. J Sci Food Agric, 1987, 40:51-65.
- [8] 陈 熙. 植物免疫学[M]. 上海:科学技术出版社,1989:100-135.
- [9] Shewry P R, Halford N G, Tatham A S. Critical review article-high molecular weight subunits of wheat glutenin[J]. J Cereal Science, 1992, 15:105-120.
- [10] 朱金宝, 刘广田, 张树榛, 等. 小麦籽粒高、低分子量谷蛋白亚基及其与品质关系的研究[J]. 中国农业科学, 1996, 29(1):34-39.
- [11] 舒焕麟, 杨足君, 李光蓉, 等. 几个高抗条锈病的优质四川小麦新品系选育研究[J]. 四川农业大学学报, 2001, 19(4):394-397.