

普通群体的遗传机制

I. 1 对等位基因的遗传

许时伦^{1,2}

(1 西北农林科技大学 植保学院, 陕西 杨凌 712100; 2 河南省驻马店农业学校, 河南 驻马店 463000)

[摘要] 研究建立了普通群体遗传的系列数学模型, 系统讨论了 1 对等位基因所构成的 3 种基因型频率在群体中的动态规律、遗传趋势、频率变化与世代的关系, 以及群体平衡时的特殊性质, 并对普通群体、近亲交配群体及其参数与性质进行了对比分析和讨论。结果表明, 随机交配群体和自交群体是普通群体的两种极端; 随机交配率越大群体趋于平衡越快; 随机交配率与杂合子频率呈正相关, 与纯合子频率呈负相关; 随机交配率大于零时, 等位基因频率相等, 杂合子频率最高; 随机交配率等于 1/2 且等位基因频率相等时, 3 种基因型频率相等。

[关键词] 普通群体; 随机交配率; 基因型频率; 数学模型

[中图分类号] Q347

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2007)04-0077-04

Genetic law in general population

I. Heredity a couple of allele

XU Shi-lun^{1,2}

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

2 Zhumadian Agriculture College, Zhumadian, He'nan 463000, China)

Abstract: The paper discussed the relation between genetic law, genetic trend, generation and equilibrium population of three genotype frequency consisting of a couple allele in general population. Meanwhile, it established series mathematics model and analyzed and contrasted the general population and inbreeding population. The results showed as follows: panmixis populations and self populations are two extremes in general population. The higher the panmixis rate is, the faster the population shows tendency to equilibrium. When a population reaches equilibrium, the panmixis rate is directly proportional to a heterozygous frequency and diversely proportional to a homozygous frequency; When $r > 0$ and $p = q = 1/2$, heterozygous frequency is highest; when $r = 1/2$, $m_1 = m_2 = m_3 = 1/3$.

Key words: general population; panmixis rate; genotypic frequency; mathematics model

从 1908 年英国数学家 Hardy 和德国医生 Weinberg 发现群体的平衡定律以来, 群体遗传学以此为基础迅速发展起来^[1-2]。1930 年 Fisher 发表了《自然选择的遗传理论》, 奠定了群体遗传学的基础。1931 年 Wright 通过对近亲交配群体的研究发现了“Wright 平衡定律”, 发表了《孟德尔群体中的进化》, 构成了群体遗传的部分基础理论^[1-2]。但是, 在非平衡条件下, 近亲交配群体的近交系数, 一方面在

大群体中很难测定, 另一方面, 在不同世代是一个变量, 不同个体也不尽相同^[2-4]。因此, 在较大群体的研究受到限制。1993 年许时伦等提出了普通群体(自交与随机交配并存的群体)、普通交配(自交与随机交配并存的交配)和随机交配率(群体中的个体所产生的配子以一定比例随机交配)的概念, 并建立了在突变压力下普通群体遗传的系列数学模型^[5-6]。但对无突变因素影响的普通群体未加讨论。本研究

[收稿日期] 2005-09-28

[作者简介] 许时伦(1959—), 男, 河南西平人, 高级讲师, 在读硕士, 主要从事植物遗传育种研究。E-mail: agrixsl@yahoo.com.cn

重点讨论了普通群体的遗传机制。

1 普通群体世代间基因型频率与基因频率和随机交配率的关系

1.1 亲子代之间的关系

普通群体交配的方式是自交与随机交配并存,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。根据孟德尔规律和交配方式,1 对等位基因 Aa 所构成的 3 种基因型(AA, Aa, aa)频率在相临两代的关系可表示为:

$$\left. \begin{aligned} m_{1,(n+1)} &= (1-r)(m_{1,n} + m_{2,n}/4) + rp^2, \\ m_{2,(n+1)} &= (1-r)m_{2,n}/2 + 2rpq, \\ m_{3,(n+1)} &= (1-r)(m_{3,n} + m_{2,n}/4) + rq^2. \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

式中: $m_{1,n}, m_{2,n}, m_{3,n}$ 分别表示 AA, Aa, aa 第 n 代 3 种基因型频率; $m_{1,(n+1)}, m_{2,(n+1)}, m_{3,(n+1)}$ 分别表示第 $n+1$ 代基因型频率; r 表示随机交配率; p, q 分别表示 A, a 的基因频率。

式(1)中 $(1-r)(m_{1,n} + m_{2,n}/4), (1-r)m_{2,n}/2, (1-r)(m_{3,n} + m_{2,n}/4)$ 为自交部分的基因型频率,其中 $m_{2,n}/4$ 是因亲代自交分离使子代纯合子频率增加的量, $m_{2,n}/2$ 是因亲代自交分离使子代杂合子频率减少剩余的量。 $rp^2, 2rpq, rq^2$ 分别为随机交配部分的基因型频率,在世代间为定值。3 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,世代间有下降的趋势;当纯合子频率低于群体平衡点的频率时,世代间有升高的趋势;当纯合子频率等于群体平衡点的频率时,世代间保持不变。杂合子频率具有类似的趋势。式(1)反映了普通群体 1 对等位基因遗传过程中,世代间基因型频率的动态关系。

当 $r = 1$ 时,式(1)转化为随机交配群体的数学模型^[2]:

$$\left. \begin{aligned} m_{1,(n+1)} &= p^2, \\ m_{2,(n+1)} &= 2pq, \\ m_{3,(n+1)} &= q^2. \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

当 $r = 0$ 时,式(1)转化为自交群体的数学模型^[6]:

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

式(2),(3)是普通群体的两种特殊状态。

1.2 初始基因型频率与第 n 代基因型频率的关系

初始的普通群体并非为平衡的群体,但经过一定世代后,群体杂合子频率由初始的 $m_{2,0}$ 转变为 $m_{2,n}$,需要经过的世代是可以估算的。根据式(1)递推可得:

$$\left. \begin{aligned} m_{1,n} &= p - \{[(1-r)/2]^n \times [m_{2,0} - 4rpq/(1+r)] + 4rpq/(1+r)\}/2, \\ m_{2,n} &= [(1-r)/2]^n \times [m_{2,0} - 4rpq/(1+r)] + 4rpq/(1+r), \\ m_{3,n} &= q - \{[(1-r)/2]^n \times [m_{2,0} - 4rpq/(1+r)] + 4rpq/(1+r)\}/2. \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

式(4)反映了初始状态与第 n 代基因型频率的关系

当 $r = 1$ 时,式(4)转化为随机交配群体的数学模型^[2]。

当 $r = 0$ 时,式(4)转化为自交群体的数学模型^[5]:

$$\left. \begin{aligned} m_{1,n} &= p - [(1-r)/2]^n \times m_{2,0}/2, \\ m_{2,n} &= [(1-r)/2]^n \times m_{2,0}, \\ m_{3,n} &= q - [(1-r)/2]^n \times m_{2,0}/2. \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

根据式(4)进一步推导出:

$$n = \{ \lg[m_{2,n}(1+r) - 4rpq] - \lg[m_{2,0}(1+r) - 4rpq] \} / \lg[(1-r)/2], \quad (6)$$

式(6)中,当 $m_{2,0} > 4rpq/(1+r)$ 时, $m_{2,n} > 4rpq/(1+r)$; 当 $m_{2,0} < 4rpq/(1+r)$ 时, $m_{2,n} < 4rpq/(1+r)$, 说明基因型频率从 $m_{2,0}$ 变化到 $m_{2,n}$

所需要的世代。从而,已知初始的基因型频率可推出任一世代基因型频率。已知两个不同世代的基因型频率可推算出所经历的世代数。如已知 $n = 3, r = 0.6, p = 0.6, q = 0.4, m_{2,0} = 0.8$, 则:

$$m_{2,n} = [(1-r)/2]^n \times [m_{2,0} - 4rpq/(1+r)] + 4rpq/(1+r) = (1-0.6)/2^3 \times [0.8 - 4 \times 0.6 \times 0.6 \times 0.4/(1+0.6)] + 4 \times 0.6 \times 0.6 \times 0.4/(1+0.6) = 0.36352.$$

即经过 3 代杂合子频率由 0.8 变化到 0.36352。

2 群体平衡及性质

2.1 群体平衡时基因频率与基因型频率的关系

根据式(1),当群体平衡时,基因型频率不再发生变化,由此可得平衡时的基因型频率:

$$\left. \begin{aligned} m_1 &= p^2 + (1-r)pq/(1+r), \\ m_2 &= 4rpq/(1+r), \\ m_3 &= q^2 + (1-r)pq/(1+r). \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

式中: m_1, m_2, m_3 分别表示 AA, Aa, aa 基因型平衡

时的频率。显然, 群体平衡时基因型频率受随机交配率、基因频率所决定, 而与亲代基因型频率无关。

依据式(7)可得基因频率与基因型频率的关系:

$$q = \begin{cases} [- (1-r) \pm \sqrt{(1-r)^2 + 8 \times r \times m_3 \times (1+r)}] / (4 \times r) & 0 < r \leq 1, \\ m_3 & r = 0. \end{cases}$$

2.2 平衡公式的转换

当 $r = 1$ 时, 式(7)转化为 Hardy-Wienberg 平衡群体的数学模型^[2]。

$$\left. \begin{aligned} m_1 &= p^2, \\ m_2 &= 2pq, \\ m_3 &= q^2, \end{aligned} \right\} \quad (8)$$

当 $r = 0$ 时, 式(7)转化为平衡自交群体的数学模型^[3]:

$$\left. \begin{aligned} m_1 &= p, \\ m_2 &= 0, \\ m_3 &= q. \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

式(8), (9)表明随机交配群体和自交群体是普通群体的两种极端。

2.3 平衡状态的特殊情况

根据式(7), 当 $r = 1/2, p = q = 1/2$ 时, $m_1 = m_2 = m_3 = 1/3$, 这是普通群体 3 种基因型频率的特

$$\begin{array}{llll} (1) r=1, & m_{2.5}=1/2, & m_2=1/2, & m_{2.5}-m_2=0; \\ (2) r=3/4, & m_{2.5}=0.428\ 588\ 9, & m_2=3/7, & m_{2.5}-m_2=0.000\ 017\ 44; \\ (3) r=1/2, & m_{2.5}=0.334\ 798\ 17, & m_2=1/3, & m_{2.5}-m_2=0.001\ 464\ 84; \\ (4) r=1/4, & m_{2.5}=0.205\ 932\ 62, & m_2=1/5, & m_{2.5}-m_2=0.005\ 932\ 62; \\ (5) r=0, & m_{2.5}=0.031\ 25, & m_2=0, & m_{2.5}-m_2=0.031\ 25. \end{array}$$

从上面设定结果的对比可以看出, 当初始杂合子频率为 1, 基因频率相等时, 其后代是 r 越大, $m_{2,n}$ 就越大, 说明杂合子频率与随机交配率呈正相关。经过 5 代后, 基因型频率接近平衡的程度: 当 $r=0$ 时为 0.031 25; 当 $r=1$ 时为 0, 即经过 1 代基因型频率即达到平衡。所以 r 较大时, 需经过 1~5 代群体的基因型频率即达到平衡或接近平衡; r 较小时, 经过 5~10 代群体即接近平衡。因此, 可以把自然群体作为平衡群体。

4 普通群体与近亲交配群体的比较

普通群体将群体作为随机交配和自交两部分的合成, 以随机交配率的大小表示随机交配的程度, 其值在 0~1 变化; 近亲交配群体将群体作为近交和随

殊关系。

当 $r > 0, p = q = 1/2$ 时, m_2 值最大。

证明: $m_2 = 4rpq/(1+r) = (4rq - 4rq^2)/(1+r)$,
 $(m_2)' = (4r - 8rq)/(1+r)$,

令 $(m_2)' = 0$, 得到 $q = 1/2$, 此点为 m_2 的极大值^[7]。

$m_2 = 4rpq/(1+r) = 4 \times r \times 1/2 \times 1/2 / (1+r) = r/(1+r)$ 。

3 趋于平衡时基因型频率与随机交配率和世代的关系

根据式(4), 显然当 n 趋于无穷大时, $m_{2,n}$ 趋于式(7)中的 m_2 。

设 $m_{2,0} = 1, p = q = 1/2, n = 5$, 则:

机交配两部分的合成, 以近交系数表示近交的程度, 其值在 0~1 变化。平衡的普通群体和近亲交配群体 3 种基因型频率, 在 $F = 0$ 和 $r = 1$ 时, 均是 $p^2, 2pq, q^2$; 在 $F = 1$ 和 $r = 0$ 时, 均是 $p, 0, q$; 一般情况下在其之间。这是两者的相似之处, 而不同之处如下。

第一, 普通群体非平衡时, 上下代之间自交部分的基因型频率:

$$\begin{aligned} m_{1,(n+1)} &= (1-r)(m_{1,n} + m_{2,n}/4); \\ m_{2,(n+1)} &= (1-r)m_{2,n}/2; \\ m_{3,(n+1)} &= (1-r)(m_{3,n} + m_{2,n}/4). \end{aligned}$$

亲代基因型频率影响子代基因型频率。近亲交配群体非平衡时, 上下代之间基因型频率的动态变化与近交系数的变化相关^[2]。

第二,群体平衡时的基因型频率,普通群体如式(4);Wright 平衡定律^[2-3]:

$$AA, p^2 + Fpq; Aa, 2pq - 2Fpq; aa, q^2 + Fpq.$$

两者的形式不一样,结果也不一样。例如:若基因频率 $p = q = 1/2$,则在普通群体中 $r = 1/2$ 时,3 种基因型频率相等,各为 $1/3$;对 Wright 平衡定律, $F = 1/3$ 时,3 种基因型频率相等,各为 $1/3$ 。所以,两者在概念和研究方法上都是不同的。

第三,在非平衡条件下,近交系数在不同世代其值不同^[2]。随机交配率无论群体平衡与否,对于一个品种在不同的世代是一个常数。

5 结论与讨论

(1)普通群体是既广泛又具有代表性的群体,尤其是在植物界,常异花授粉植物(often cross pollination)较多,严格的自交群体和随机交配群体较少,一般群体都是自交与随机交配并存。随机交配群体和自交群体仅是普通群体的两种极端。

(2)普通群体依据随机交配率大小的不同,趋近平衡的时间不同。一般情况下,无论随机交配率大或小,经过 1~10 代群体接近平衡,自然条件下的群体可认为是平衡群体。因此,在群体遗传研究中,遗传结构不吻合 Hardy-Weinberg 平衡的群体,可以用普通群体的平衡来解释。

(3)随机交配率是普通群体的一个重要参数。它与杂合子频率正相关,与纯合子频率负相关;两个等位基因频率相等时,杂合子频率最高;当 $r = 1/2$ 且两个等位基因频率相等时,3 种基因型频率相等;已知随机交配率和基因频率,即可定量分析群体遗传结构。

传结构。

(4)植物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着自然异交率。育成的品种及育成的亲本自交系,一方面存在着等位基因的差异;另一方面繁育过程中,隔离不严和机械混杂、自然杂交影响基因频率和基因型频率的改变,造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指导意义。

(5)本研究建立了普通群体遗传机制的一系列数学模型,是对普通群体遗传机制的数学描述,使群体遗传学所研究的群体由随机交配群体、近亲交配群体、自交群体扩展到普通群体。将开有助于创群体遗传研究的新领域和促进群体遗传学的进一步发展。

(6)本研究所讨论的群体为二倍体群体,不受突变、选择、迁移和遗传漂变等因素的影响。

[参考文献]

- [1] [日]大 羽. 群体遗传[M]. 北京:科学出版社,1983: 2-32.
- [2] [日]向井辉美. 群体遗传学[M]. 隋文彬,译. 吉林:吉林科学技术出版社,1984:1-4,28-50.
- [3] [美]Li C C. 群体遗传学[M]. 北京:农业出版社,1981:155-167.
- [4] 顾万春. 统计遗传学[M]. 北京:科学出版社,2004:20-60.
- [5] 许时伦,李方奇,杨德来. 突变对普通植物群体遗传的影响[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.
- [6] 杨青岭,许时伦,池振中. 突变压与群体遗传[J]. 信阳师范学院学报,1996,9(4):385-388.
- [7] 樊映川. 高等数学讲义[M]. 北京:人民教育出版社,1964:305-313.