

普通群体的遗传机制 . 复等位基因的遗传^{*}

许时伦^{1,3}, 王永义², 张新民^{3,4}, 韩 昀³

(1 西北农林科技大学 植保学院, 陕西 杨凌 712100; 2 吉首大学 资源与环境管理学院, 湖南 吉首 416000;

3 河南省驻马店农业学校, 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 3 个及 3 个以上复等位基因的基因频率、基因型频率和随机交配率的关系及其数学模型,讨论了复等位基因及其频率,以及由复等位基因所构成的各种基因型频率在世代中的动态规律、遗传趋势、群体平衡及其性质。结果表明,在普通群体遗传中,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。在普通群体遗传平衡时,当 3 个复等位基因频率相等且随机交配率等于 3/5 时,群体各种基因型频率相等。

[关键词] 普通群体;遗传机制;复等位基因;基因型频率

[中图分类号] Q347

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2007)05-0077-04

Genetic law in general populations . Genetic of multiple alleles

XU Shi-lun^{1,3}, WANG Yong-yi², ZHANG Xin-min^{3,4}, HAN Jun³

(1 College of Plant Protection, Northwest A & F University, Yangling, Shanxi 712100, China; 2 College of Biology and Environmental Science, Jishou University, Jishou, Hunan 416000, China; 3 Zhumadian Agricultural College, Zhumadian, He 'nan 463000, China 4 College of Economics and Management, Agricultural University of China, Beijing 100094)

Abstract : This article established the relation among gene frequency , genotypic frequency and the rate of random mating for three and more than three multiple alleles as well as its mathematics model in a general population. Multiple alleles rate and dynamic rule , the trend of genetic , the population equilibrium and related characteristics of all kinds of genotypic frequencies composed of multiple alleles in generations were discussed. The results show that the model of the disequilibrium population i. e. (4) can be transformed into the mathematics models of the random mating population and disequilibrium mating population in a general population's genetic; the 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. All kinds of genotypic frequencies are equal when three multiple alleles' frequencies are equal and the rate of random mating is three-fifth.

Key words : general population ; genetic mechanism ; multiple alleles ; genotypic frequency

表型多态性是生物界的普遍现象,复等位基因 是表型多态性的内在因素^[1-2]。因此,复等位基因在

* [收稿日期] 2006-04-04

[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

群体遗传研究中具有重要的地位。遗传学家对复等位基因在随机交配群体、近亲交配群体和自交群体中的遗传规律进行了系统研究,形成了群体遗传的理论^[3-9]。普通群体、普通交配和随机交配率等概念的提出,为群体遗传学的研究开拓了一个新的研究领域^[10]。本文对普通群体中 3 个及 3 个以上复等位基因的基因频率、基因型频率和随机交配率的关系及其数学模型,以及群体遗传结构在世代传递中的变化趋势和性质进行了研究。

1 等位基因和基因型及其频率的关系

在普通群体中,某一位点的 3 个复等位基因 A_1, A_2, A_3 , 其频率分别以 p, q, h 表示, 则基因频率之和为:

$$p + q + h = 1^{[3]}。 \quad (1)$$

由复等位基因 A_1, A_2, A_3 所构成的基因型分别为 $A_1A_1, A_2A_2, A_3A_3, A_1A_2, A_1A_3, A_2A_3$, 其频率分别以 $m_{1n}, m_{2n}, m_{3n}, m_{4n}, m_{5n}, m_{6n}$ 表示, 则基因型频率之和为:

$$m_{1n} + m_{2n} + m_{3n} + m_{4n} + m_{5n} + m_{6n} = 1。 \quad (2)$$

从而得群体某一世代基因频率与基因型频率的关系:

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

2 非平衡群体世代间基因频率与基因型频率的关系

用 r 表示随机交配率, 群体中的个体所产生的配子以 $(1 - r)$ 比例自交, 以 r 比例随机交配, 根据孟德尔规律及普通交配方式, 基因频率与基因型频率在世代间的动态关系可表示为:

$$\left. \begin{aligned} m_{1,(n+1)} &= (1 - r)(m_{1n} + m_{4n}/4 + m_{5n}/4) + rp^2, \\ m_{2,(n+1)} &= (1 - r)(m_{2n} + m_{4n}/4 + m_{6n}/4) + rq^2, \\ m_{3,(n+1)} &= (1 - r)(m_{3n} + m_{5n}/4 + m_{6n}/4) + rh^2, \\ m_{4,(n+1)} &= (1 - r)m_{4n}/2 + 2rpq, \\ m_{5,(n+1)} &= (1 - r)m_{5n}/2 + 2rph, \\ m_{6,(n+1)} &= (1 - r)m_{6n}/2 + 2rqh. \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

式(4)中等式右端, 加号前的因式为自交部分的频率。其中, $m_{4n}/4, m_{5n}/4, m_{6n}/4$ 是亲代自交分离使子代纯合子频率增加的量; $m_{4n}/2, m_{5n}/2, m_{6n}/2$ 是亲代自交等位基因分离使子代杂合子频率减少后剩余的量。加号后的因式 $rp^2, rq^2, rh^2, 2rpq, 2rph,$

$2rqh$ 是随机交配部分的频率, 在基因频率不变的情况下世代间为定值。纯合子频率 $m_{1(n+1)}, m_{2(n+1)}, m_{3(n+1)}$ 在普通群体世代间存在 3 种情况: 当纯合子频率高于平衡点的频率时, 在世代间呈下降趋势; 当纯合子频率低于平衡点的频率时, 在世代间呈上升趋势; 当纯合子频率等于平衡点的频率时, 在世代间保持不变。杂合子频率 $m_{4(n+1)}, m_{5(n+1)}, m_{6(n+1)}$ 在普通群体世代间的情况与纯合子频率相似。

当 $r = 1$ 时, 式(4)转化为随机交配群体的数学模型^[5]:

$$\left. \begin{aligned} m_{1,(n+1)} &= p^2, \\ m_{2,(n+1)} &= q^2, \\ m_{3,(n+1)} &= h^2, \\ m_{4,(n+1)} &= 2pq, \\ m_{5,(n+1)} &= 2ph, \\ m_{6,(n+1)} &= 2qh. \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

当 $r = 0$ 时, 式(4)转化为自交群体的数学模型:

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

式(6)表明非平衡自交群体世代间杂合子频率逐代下降, 纯合子频率逐代上升, 群体平衡时, 杂合子频率为零。

3 平衡群体基因型频率与基因频率之间的关系及其性质

3.1 基因型频率与基因频率之间的关系

在普通群体遗传过程中, 无论初始的基因型频率如何, 随着世代的推移, 群体中各种基因型频率将逐渐趋于平衡。以 $m_1, m_2, m_3, m_4, m_5, m_6$ 分别表示基因型 $A_1A_1, A_2A_2, A_3A_3, A_1A_2, A_1A_3, A_2A_3$ 平衡时的频率。根据式(4), 群体平衡时, 各种基因型频率不再发生变化, 从而可得:

$$\left. \begin{aligned} m_1 &= p[p + (1 - r)(1 - p)/(1 + r)], \\ m_2 &= q[q + (1 - r)(1 - q)/(1 + r)], \\ m_3 &= h[h + (1 - r)(1 - h)/(1 + r)], \\ m_4 &= 4rpq/(1 + r), \\ m_5 &= 4rph/(1 + r), \\ m_6 &= 4rqh/(1 + r). \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

式(7)反映了普通群体平衡时各种基因型频率与基因频率的关系。显然,群体平衡时各种基因型频率仅由基因频率和随机交配率所决定,与初始基因型频率无关。

3.2 基因频率与基因型频率之间的关系

根据式(7)可进一步求得:当 $0 < r \leq 1$ 或 $r = 0$ 时,

$$\left. \begin{aligned} p &= \left[- (1-r) \pm \sqrt{(1-r)^2 + 8r m_1 (1+r)} \right] / 4r, \\ q &= \left[- (1-r) \pm \sqrt{(1-r)^2 + 8r m_2 (1+r)} \right] / 4r, \\ h &= \left[- (1-r) \pm \sqrt{(1-r)^2 + 8r m_3 (1+r)} \right] / 4r; \end{aligned} \right\} \quad (8)$$

或

$$p = m_1, q = m_2, h = m_3。$$

式(8)反映了群体平衡时各种基因频率与基因型频率的关系。

3.3 平衡群体的性质

根据式(7),当 $r = 1$ 时,群体转化为随机交配群体的数学模型。

$$\left. \begin{aligned} m_1 &= p^2, \\ m_2 &= q^2, \\ m_3 &= h^2, \\ m_4 &= 2pq, \\ m_5 &= 2ph, \\ m_6 &= 2qh \end{aligned} \right\} \quad (9)$$

当 $r = 0$ 时,转化为完全自交群体的数学模型。

$$\left. \begin{aligned} m_1 &= p, \\ m_2 &= q, \\ m_3 &= h, \\ m_4 &= m_5 = m_6 = 0 \end{aligned} \right\} \quad (10)$$

当 $r = 3/5$, $p = q = h = 1/3$ 时,群体中各种基因型频率相等。

证明:将上述值代入式(7)得:

$$m_1 = p[p + (1-r)(1-p)/(1+r)] = 1/3[1/3 + (1-3/5)(1-1/3)/(1+3/5)] = 1/6。$$

同理可得:

$$m_1 = m_2 = m_3 = m_4 = m_5 = m_6 = 1/6。$$

这个结果与普通群体 1 对等位基因遗传平衡 $r = 1/2$ 、 $p = q = 1/2$ 时,3 种基因型频率相等的结果相似。说明普通群体遗传平衡时,一个基因位点上的 3 个复等位基因的频率与基因型频率和随机交配率 3 个参数特殊的数量关系。

根据式(7)还可以发现,当群体平衡时, r 越大杂合子频率越高,纯合子频率越低。反之则相反。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。当 $r = 1$ 时,杂合子频率达到最大值;当 $r = 0$ 时,杂合子频率达到最小值。结果与 1 对等位基因在普通群体中的遗传规律相同。

4 多个复等位基因平衡群体基因型频率与基因频率的关系

分子标记技术的应用研究表明,DNA 分子的多态性具有普遍性,一个基因位点可能存在几个或几十个复等位基因^[1-2]。设一个位点上 K 个复等位基因分别为 $A_1, A_2, A_3, \dots, A_K$, 相应的复等位基因频率分别为 $P_1, P_2, P_3, \dots, P_K$ 。

4.1 纯合子频率与基因频率及随机交配率的关系

若一个位点上存在 K 个复等位基因,则群体中共有 K 种纯合的基因型。根据(7)式进一步推理可得:

$$m_i = P_i [P_i + (1-r)(1-P_i)/(1+r)] \quad (i = 1, 2, 3, \dots, k), \quad (11)$$

式中: m_i 为某一纯合子频率。

$$\sum_{i=1}^k m_i = \sum_{i=1}^k P_i [P_i + (1-r)(1-P_i)/(1+r)] \quad (i = 1, 2, 3, \dots, k), \quad (12)$$

式中: $\sum_{i=1}^k m_i$ 为各纯合子频率之和。

4.2 杂合子频率与基因频率及随机交配率的关系

若一个位点上存在 K 个复等位基因,则群体中共有 $K(K-1)/2$ 种杂合基因型,根据(7)式进一步推理可得:

$$m_{kij} = 4rP_i P_j / (1+r) \quad (i = 1, 2, 3, \dots, k; i \neq j), \quad (13)$$

式中: m_{kij} 为某一杂合子频率。

$$\sum m_{kij} = 4r/(1+r) \sum_{i=1}^k P_i \sum_{j=1}^k P_j \quad (i = 1, 2, 3, \dots, k; i \neq j), \quad (14)$$

式中: $\sum m_{kij}$ 为各杂合子频率之和, $P_i \sum_{j=1}^k P_j$ 为某一复等位基因频率与各复等位基因频率和的积。

5 结论和讨论

(1) 本文讨论了多个复等位基因频率及基因型频率,在普通群体中的遗传动态和群体平衡时的性质及其它们之间的关系,其实质是 1 对等位基因遗传的推广。

(2) 普通群体复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)在普通群体遗传平衡时,如果 3 个复等位基因频率相等,并且随机交配率等于 $3/5$,此时群体中各种基因型频率相等。

(4)在普通群体中,复等位基因遗传模型的建立补充和丰富了普通群体遗传的理论,为进一步研究多基因的遗传,以及其他因素对普通群体的影响奠定了基础。

(5)复等位基因是表型多态性的内在因素,表型多态性是生物界的普遍现象。因此,讨论复等位基因在普通群体中的遗传规律,对研究生物的遗传、变异与进化具有重要意义。

(6)本文所讨论的群体为理想的普遍群体,不受突变、选择、迁移和遗传漂变等因素的影响。

[参考文献]

- [1] 徐小林,徐立安,黄敏仁,等. 栓皮栎天然群体 SSR 遗传多样性研究[J]. 遗传,2004,26(5):683-688.
- [2] 邓志辉,吴国光,张 旋. 中国南方汉族人群 Y-STR 基因座遗传多样性及法医学应用[J]. 遗传,2004,26(4):446-450.
- [3] [美] Li C C. 群体遗传学[M]. 吴仲贤,译. 北京:农业出版社,1981:51-72.
- [4] [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,1984:1-4;27-118.
- [5] 张 芳,李玉奎. 群体遗传学概论[M]. 北京:中国农业出版社,1999:43-47.
- [6] 张宏礼,郭满才,杜俊莉,等. 复等位基因群体完全自交下母间基因型联合分布的熵性质[J]. 黑龙江八一农垦大学学报,2003,2:34-38.
- [7] 张宏礼,刘海泉. 近亲繁殖下复等位基因平衡群体的熵性质[J]. 黑龙江八一农垦大学学报,2002(4):94-98.
- [8] 张宏礼. 复等位基因平衡群体的熵性质[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2002,30(2):119-122.
- [9] 杜俊莉,郭满才,张宏礼. 复等位基因平衡群体中亲属关系的信息学研究[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2005,33(2):155-158.
- [10] 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.

(上接第 76 页)

- [5] Evange L, Danae C, Irene V, et al. An analytical techniques for determining biotin [J]. Journal of Chromatography A, 2000, 881:331-343.
- [6] 张西锋,张炜炜,杨明明,等. 生物素生物合成的研究[J]. 生物技术,2006,16(4):82-84.
- [7] 肖 晶,杨大进,张馨之. 高效液相色谱法测定保健食品中的生物素[J]. 中国食品卫生杂志,2006(3):18-22.
- [8] 石 磊,杨晓莉,王国栋,等. 食物和饲料中生物素的测定方法[J]. 营养学报,2002,24(2):181-184.
- [9] 余林梁,黄晓兰,吴惠勤. 饲料中生物素的高效液相色谱测定[J]. 分析测试学报,2003,22(5):102-103.
- [10] 冯建文,王风麟. 高压液相色谱法测定生物素方法的探讨[J]. 饲料工业,2002,23(7):37-38.
- [11] 邓富良,周 平,陈本美,等. HPLC 测定注射用水溶性维生素中生物素,叶酸及对羟基苯甲酸甲酯[J]. 中国新医药,2004,3(8):46-48.
- [12] Anthony E, Charlene H. Liquid chromatographic determination of biotin in multivitamin-multimineral tablets[J]. Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis, 1988(16):1311-1315.
- [13] 王福荣,俞津婷,张 琳. 利用异硫氰酸荧光素标记亲合素荧光法测定生物素含量[J]. 氨基酸和生物资源,1994(03):47-49.
- [14] 徐幼平,陈正贤,吴建祥,等. 微生物发酵液中生物素含量的 ELISA 测定[J]. 微生物学通报,2000,27(1):47-50.
- [15] Sharon L, Crivelli F, Quick L, et al. A reversed-phase high-performance liquid chromatographic (HPLC) assay for the determination of biotin in multivitamin-multimineral preparations[J]. Pharmaceutical Research, 1987,3(4):261-262.
- [16] Przyjazny A, Hentz N, Bachas L, et al. Sensitive and selective liquid chromatographic postcolumn reaction detection system for biotin and biocytin using a homogeneous fluorophore-linked assay [J]. Journal of Chromatography A, 1993(654):79-86.
- [17] Bowers, Perkins J, Yocum R, et al. Biotin biosynthesis in bacillus subtilis: United States, 6303377 [P/OL]. 2001-10-16 [2006-3-15]. <http://WWW.patentstorm.us/patents/6303377.html-19k-cached-similar-pages>.