

群体遗传学概论

A Discourse
on General Population Genetics

张 劳 李玉奎 编著



中国农业出版社

群体遗传学概论

A Discourse on General
Population Genetics

张 劳 李玉奎 编著

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

群体遗传学概论/张劳, 李玉奎编著. - 北京: 中国农业出版社, 1999.10

ISBN 7-109-06130-2

I. 群… II. ①张…②李… III. 群体遗传学-概论
IV. Q347

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (1999) 第 62482 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 沈镇昭

责任编辑 王玉英

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

1999 年 10 月第 1 版 1999 年 10 月北京第 1 次印刷

开本: 850mm×1168mm 1/32 印张: 9.25

字数: 224 千字 印数: 1~1 000 册

定价: 38.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

内 容 提 要

本书系统介绍了群体遗传学的基本原理，以哈迪-温伯格平衡为基准，分 15 章阐述改变基因频率的主要因素：选择、突变、迁移和遗传漂变，在群体、个体、细胞和分子水平上群体遗传结构的变化机理。书中介绍有限群体、自然群体不同交配制度对群体遗传结构的影响，还从遗传与环境相互作用的角度简述生态遗传学，群体细胞遗传学及分子进化论，在研究方法方面涉及通径分析、遗传距离和野生群体的估计。

书后附有英汉对照词汇。

本书可做为高等学校动物科学、遗传育种专业本科生和研究生教材，也可供与遗传育种、动植物生产、生物多样性保护相关的科技工作者参考。

序

自我国著名学者李景均教授于 40 年代末总结了“群体遗传学”一书之后，这门学科在各方面都有了长足的发展。它不仅渗透了许多生物和社会学分支，形成了一个广大坚实的基础，也为其中诸多问题的解答提供了必要的答案。李氏原书中只略略涉及的问题已成为重要的亚学科，例如，从涉及三五代、十代八代的短期基因结构变化到涉及千万代、几十几百万代的长期变化：前者属于数量育种的范畴；后者属于进化的范畴，它们所用的概念不同而方法也各异。一般书籍采用的办法是，只阐述自己部门所需的概念和方法，不涉及其他，因而缺乏对整个群体遗传学的全面认识。张劳这本概论的优点是她综合了各方面的进展，深入浅出地阐述了衍生的各分支，并作了评论。确切地说，阅读这本书需要有基础遗传学和生物统计的初步知识，它适合于本科三四年级和研究生院初级阶段、中学生物教师及大专院校师生或研究者参考之用。显然从分子结构、密码子到种以上的分类范畴科、目等大群体，幅度的变化是巨大的，不仅扩大了我们的视野，也为深入各分支提供了必要的思路。此外，为了保存本书的整体性又对基因结构理论作了充分补充，从而形成本书的独立性。作者在编写中参阅了大量有关的专著、教材和论文，吸取其精华，并根据自己多年的教学、科研经验写成了这本书，她的毅

力和所下的工夫是惊人的，也满足了大家一种期待已久的需要。我怀着十分喜悦的心情介绍这本书，它使我增加了许多知识，也说明我们年轻一代已接近成熟了。谨祝此书成功。

吴仲贤

1999年9月4日于北京

前 言

群体遗传学作为现代生物学分支在中国的发展经历了一个艰苦的过程。先是受到前苏联所谓米丘林学派的攻击排斥，在教学科研上被取缔；只是在青岛座谈会以后，我们政府提出“百家争鸣”的英明方针才得到生存喘息的机会，接着由于国外分子生物学的飞速发展，认为分子遗传学比数量遗传先进，纷纷把经费转入核酸和 DNA 的研究，又使群体遗传遭到另一次沉重打击，因此说群体遗传学的发展是在这两门势力干扰的夹缝中发展起来的。前者已成为历史过去，后者是没有看清群体遗传学是所有生物学的基础，任何生物群体都有基因结构，都涉及大量个体，因此它的重要性是不言而喻的。在此我们对它加以强调，因为它涉及诸多具体的问题，例如数量遗传学在国外，充其量只解决了纯系育种的理论，而在杂交育种理论方面几乎没有建树。在植物育种二因子分析中用的是特殊和一般配合力，事实上这个理论根本不能比较不同源的群体。我校吴仲贤教授等在 80 年代就提出改用杂种遗传力来分析杂种优势。因为所有杂交育种其基因结构都是 $p + q = \frac{1}{2}$ ，它只是纯系育种的一个特例（纯系育种 $p + q = 1$ ）。为什么遗传力的概念就不能应用于杂交育种呢？所以配合力理论应受到质疑，关于我校这样重大的发现又得到怎样的支持

呢？国外有俗话说，要远出他邦，才能知道家里发生的事情。我提到这些并无其他奢望，无非希望有关当局对我们的科研工作多提供一些必要的支持。

其次还有湖南农业大学裴新澍教授在所著“生物进化控制论”中所提到的问题，虽然我并不完全认同其中的所有的观点，但是他明确提出 20 世纪两次世界大战起源于资本主义国家把“生存竞争、优胜劣败”的生物理论应用于人类社会，这样就把人类拖入痛苦的深渊。我们生物学家应该有更多的发言权。20 世纪生物科学日新月异，到了今天面临进入新的生物世纪时期，而新的世界也应多听到生物学家的声音，即不要把生物学的规律不加分辨地引入人类社会，何况达尔文的生物理论也有它的局限性，例如哺乳动物的发展，在进化过程中并非哺乳动物消灭了恐龙，而是环境的变化使恐龙灭绝，哺乳动物才逐渐发展起来的。在古生物学中，这样的事例很多，就不一一赘述了。我只是想强调现在的世界应当多听到一些生物学家的声音，就让前言作为其中的嘤嘤其鸣的一种声音吧。

承蒙尊敬的老师，吴仲贤教授给本书写序及对内容方面的指教，本人十分感激。吴常信院士提供许多资料，使本书增色许多，在此深表谢忱，对师守堃教授的鼓励和支持一并衷心感谢。

鉴于作者学识局限，书中难免有疏漏之处，诚望读者赐教。

张 芳

1999 年 9 月 6 日

于北京，中国农业大学

目 录

序

前言

绪论 1

第一章 个体和群体 4

第一节 个体和群体的关系 4

一、简介 4

二、空间的连续性 5

三、时间的连续性 5

四、世代更叠 6

第二节 个体和群体的性质 7

一、个体是基因的集成 7

二、群体是个体的集成 7

第三节 性状种类及特点 8

一、性状的度量 8

二、变异的分布 9

三、质量性状 10

四、阈性状 10

五、复合性状 11

第二章 群体数量	12
第一节 研究群体数量的意义	12
第二节 群体增长	13
一、算术增长	13
二、几何增长	13
三、逻辑曲线	14
第三节 群体数量减少	18
第四节 循环变化	19
第五节 后代数	22
第六节 个体间的协同作用与竞争	23
第七节 个体生长	23
第三章 群体的遗传结构	24
第一节 基因频率与基因型频率	24
一、概念	24
二、基因频率与基因型频率的关系	25
第二节 值与均数	26
一、群体的值	26
二、群体的均数	27
第三节 群体的基因结构和基因型结构	28
第四章 哈迪-温伯格定律	33
第一节 一对等位基因的平衡	33
一、配子的随机结合	33
二、平衡的建立	34
三、哈迪-温伯格平衡的性质	37
第二节 伴性基因的平衡	39
第三节 复等位基因的平衡	43
一、基因结构的平衡	43

二、基因型结构的平衡	44
第四节 伴性复等位基因的平衡	45
一、世代间的信息传递	46
二、平衡状态	46
第五章 基因频率的改变：一对等位基因的情况	48
第一节 一对等位基因的情况	48
第二节 迁移	48
第三节 突变	49
一、非频发突变	50
二、频发突变	50
第四节 选择	51
一、无显性，选择不利于 A_2	51
二、显性完全，选择不利于 A_2A_2	52
三、显性完全，选择不利于 A_1	53
四、超显性，选择不利于纯合子	53
五、选择与突变同时发生	54
第五节 随机遗传漂变	55
第六章 基因频率的改变：复等位基因的情况	61
第一节 选择	61
一、选择值	61
二、选择对群体适应性的影响	64
第二节 突变	68
第三节 迁移	70
第四节 遗传平衡	72
一、平衡的选择	72
二、突变选择平衡	73
三、突变—漂移平衡	74
第七章 通径分析	76
第一节 通径系数的定义	76

一、决定系数·····	76
二、通径系数·····	77
第二节 通径系数的性质·····	79
一、性质Ⅰ（独立原因）·····	79
二、性质Ⅱ（相关原因）·····	80
三、性质Ⅲ（间接原因）·····	82
四、性质Ⅳ（共同原因）·····	83
五、性质Ⅴ（中心定理）·····	84
六、性质Ⅵ（逆通径系数）·····	85
第三节 通径链的追溯规则·····	86
第四节 通径系数的应用·····	87
一、配子传递过程中的通径关系·····	87
二、亲属间血缘相关的通径分析·····	89
三、植物试验中的通径分析·····	90
第八章 有限群体：随机交配的情况·····	92
第一节 随机交配的情况·····	92
第二节 近亲交配的情况·····	92
一、近交系数与共亲系数·····	93
二、近交系数的计算·····	94
第三节 群体的有效大小·····	96
一、定义·····	96
二、连续世代的平均群体有效大小·····	98
三、个体间繁殖力不等·····	98
四、家系等量留种·····	99
第四节 连续世代群体的近交系数·····	99
第五节 有限群体的遗传趋向·····	101
第九章 有限群体：非随机交配的情况·····	104
第一节 近交的遗传效应·····	104
一、对基因型频率的影响·····	104

二、对群体均值的影响	106
第二节 非随机交配的近交速度	108
一、自体受精	109
二、全同胞交配	110
三、半同胞交配	112
四、亲仔交配	113
第三节 保种的原理与方法	115
一、足够数量的保种群	116
二、实行完全或不完全随机交配制度	117
三、增加品种内结构	117
第十章 遗传距离	119
第一节 遗传距离定义	120
第二节 数量性状的遗传距离	122
第三节 质量性状的遗传距离	125
一、反三角函数法	126
二、 χ^2 法	128
第四节 密码子数的距离	129
一、统计方法	129
二、三种方法	130
三、族间、种间的基因差异	132
四、系统树	134
五、密码子或核苷酸替换数据	134
六、同源蛋白质的系统发育	136
七、免疫学数据	137
第十一章 自然群体的遗传多态性	138
第一节 遗传多态性	138
一、工业黑化现象	138
二、人类血红蛋白的多态性	141
三、红虎蛾的斑纹多态性	142

第二节 遗传多态性保持的机制	144
一、选择平衡假说	145
二、多态过渡相假说	147
三、中心突变假说	148
第三节 遗传负荷	150
一、基因座位的负荷	150
二、分离负荷	151
第十二章 野生群体的动态	153
第一节 野生群体的性质	153
一、个体的分布	153
二、密度	154
第二节 群体数量的变化	160
一、影响群体数量变化的因素	160
二、群体扩增	162
第三节 成活率曲线和年龄金字塔	164
一、成活率曲线	164
二、年龄金字塔	165
第四节 在自然条件下群体数量的变化	166
一、生物生存势能和分布能力	166
二、非周期性及少见的数量变化	166
三、周期性的数量变化	167
第五节 群体数量变化的原因	168
一、实验室模拟研究	168
二、在自然界中调查	170
三、竞争	172
四、捕食和寄生	172
五、营养	173
六、疾病	174
七、气候	174
八、密度	174

九、高等动物间的竞争和自我调节	175
十、植物种群与动物种群的区别	175
第六节 群体与生态系统	176
一、结合类型	176
二、生态系统	177
三、生物群落分类	177
四、边缘效应	178
第七节 生物群落	178
一、生物群落的划分	178
二、生物群落的特性	179
三、生物群落多样性的原因	181
四、生物群落的发展	183
五、演替	184
第八节 生态、进化和适应	187
第九节 遗传因素和生态因素	189
第十节 某些进化实例	189
一、岛屿	189
二、大陆	190
三、植物的生活型	190
第十一节 自然平衡	191
一、失衡	191
二、自然保护区	192
三、指示种	193
四、保护生态系统	193
第十三章 群体遗传学与生态遗传学的联系	196
第一节 生态遗传学概述	196
第二节 生物变异的检测	197
一、生物变异	197
二、检测方法	197
第三节 生化变异	200

一、分子遗传学的作用	200
二、凝胶电泳法	200
三、对群内等位基因的数量和频率估计	201
第四节 多态现象	202
一、杂合有利	203
二、频率制约选择	203
三、强制异体受精	203
四、相反的选择压力	204
五、减数分裂分离比例偏移	204
六、性比率	205
七、时空异质性	206
第五节 种的概念	207
一、概念的发展	207
二、生殖隔离	208
三、隔离机制	211
第六节 小种的起源	219
一、小种	219
二、生态型	220
三、渐变群	220
第七节 种间相互作用	222
一、类型	222
二、定义	223
三、竞争取代	224
四、竞争排斥	225
五、对数学模型的评价	229
第十四章 细胞群体遗传学	231
第一节 研究内容和方法	231
第二节 自然群体中染色体的变异	233
一、数量变异	233
二、结构变异	236

三、倒位多态现象	238
四、易位杂合性	239
五、染色体变异模式	240
第三节 群体内的基因多样性	243
一、基因多样性	244
二、血型位点和其他位点	245
第四节 进化的分子水平研究	246
一、遗传信息	247
二、DNA 变化方式	247
三、自发突变的分子模型	247
四、结构基因	248
第十五章 分子进化论——中性论	251
第一节 中性论产生的背景	251
一、对群体中的遗传变异的争论	251
二、中性突变随机漂变说	252
第二节 中性等位基因	254
一、定义	254
二、被固定的可能性	255
三、替换率	255
四、中性概念的理解	256
第三节 中性突变的本质	258
一、从分子水平的研究	258
二、有关突变类型的争论	259
第四节 控制蛋白质多态座位的实验证据	260
一、对自然群体中异构多态酶的研究	260
二、果蝇的 <i>Adh</i> 座位是否存在中性等位基因	260
第五节 不同群体和不同种的变异	262
一、群体变异	262
二、种的变异	263
第六节 突变平衡理论	264