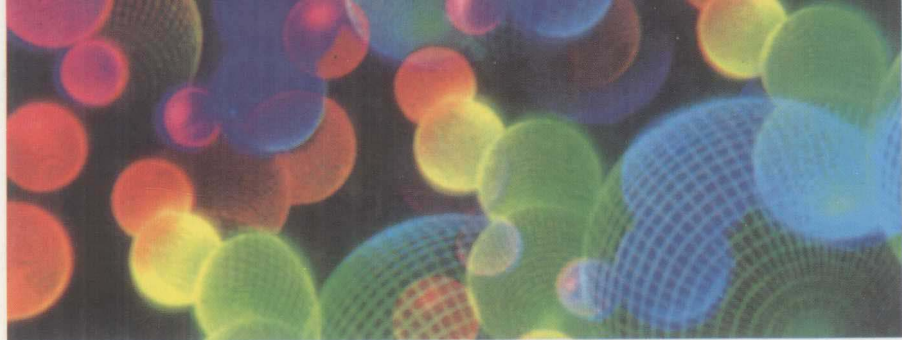




# 族群遺傳學導論

李學勇·著

大·學·科·學·叢·書

⑧



# 族群遺傳學導論

李學勇 著

大學出版社

李學勇著

# 族羣遺傳學導論

大學科學叢書⑧

大學科學叢書編審委員會

劉廣定(召集人)

|     |     |     |     |
|-----|-----|-----|-----|
| 王 鑫 | 王亢沛 | 呂助增 | 李國偉 |
| 游復熙 | 黃仲嘉 | 黃良平 | 黃啓穎 |
| 蔡清彥 | 蔡義本 |     |     |

大學科學叢書⑧  
族羣遺傳學導論

78.9.0961

中華民國七十八年九月初版  
保有版權・翻印必究

定價：新臺幣三〇〇元

著 者 李 學 勇  
發行人 王 必 成

出版者 聯 經 出 版 事 業 公 司  
臺北市忠孝東路四段561號  
電 話：7 6 3 1 0 0 0—7 0 6  
郵政劃撥帳戶第0100559-3號

行政院新聞局出版事業登記證局版臺業字第0130號

ISBN 957-08-0081-X

・ 33015-8 ・

## 叢書弁言

數學、物理學、化學、生物學、地球科學及天文學等純粹科學是應用科技的基礎。但在我國，多年來這些基礎科學一直不如應用科技那樣受到政府及民間的重視。由於一些有識之士不斷地呼籲和鼓吹，從民國七十一年起，政府才漸漸認識基礎科學的重要，開始增加有關的研究發展及教育方面的經費，也訂定了一些鼓勵學者積極從事研究及優秀青年攻讀基礎科學的辦法。然而，其他方面的配合卻仍顯著不足，尤其是科學參考書之出版，幾付闕如。

國立臺灣大學前校長虞兆中先生，為著名之工程學家，一向對基礎科學十分重視，於推動科學中文化也極為熱心。自公職退休後，於民國七十四年擔任聯經出版事業公司董事長期間，鑑於坊間缺乏適當的大學程度之中文科學參考書，對初學、進修及自習者均有所不便，實有礙我國科學之發展，乃倡議出版「大學科學叢書」，邀請國內從事科學教學與研究、且對科學教育素具熱誠之學人，就教學研究心得，配合我國學生程度及需要，撰寫涵蓋基礎科學各個領域的中文書籍，提供最新素材，以供大學在校學生及社會人士參考利用。七十四年初，廣定邀中央研究院李國偉、蔡義本，臺灣大學王鑫、王亢沛、游復熙、黃仲嘉、黃良平、黃啓穎、蔡清彥及清華大學呂助增各位先生組成本叢書編審委員會，與聯經出版事業公司編輯委員會共同規劃出版事宜。於

是年九月邀定作者，開始撰著工作。

本叢書計有數學三種、物理學四種、化學三種、生物學八種、地球科學七種、及天文學一種，分由三十餘位學有專精之有關學人撰寫。兩年來，承虞先生多方鼓勵，聯經出版事業公司充分支援，廣定謹代表本叢書編審委員會各同仁，致由衷的謝意。現各書即將開始陸續出版，謹誌始末，並祈科學界先進及海內外讀者，對本叢書的內容不吝指教是幸。

劉廣定 謹識

中華民國七十六年九月十六日  
於臺灣大學化學系

# 大學科學叢書系列

- ①海洋地質學
- ②雷射原理及應用
- ③近世代數
- ④近代光學
- ⑤大氣輻射
- ⑥地形學
- ⑦實驗物理法
- ⑧族群遺傳學導論
- ⑨天氣學原理

- 周 瑞 燉 著
- 呂 助 增 著
- 康 明 昌 著
- 李 冠 卿 著
- 曾 忠 一 著
- 王 鑫 著
- 呂助增、鄭伯昆 著
- 李 學 勇 著
- 陳 泰 然 著

# 目次

## 叢書弁言

### 第一章 緒論

- 第一節 模式的生物族羣..... 1
- 第二節 生物的變異..... 4

### 第二章 孟德爾遺傳原理

- 第一節 一對基因的遺傳..... 7
- 第二節 小型家族的分離比率.....10
- 第三節 不完全表現率.....15
- 第四節 不同對基因의 交感作用.....17
- 第五節 基因重組的可能性.....20
- 第六節 超過兩條同質染色體的基因分配方式.....21

### 第三章 自由族羣中的基因頻率及接合子比率

- 第一節 自由族羣中的遺傳組成.....27
- 第二節 遺傳平衡狀態的達成.....31
- 第三節 天然族羣基因頻率的估算.....46

### 第四章 改變生物族羣基因頻率的因子

- 第一節 單一基因突變.....57

|                                 |                           |     |
|---------------------------------|---------------------------|-----|
| 第二節                             | 續發性基因突變·····              | 60  |
| 第三節                             | 天然淘汰對基因頻率的影響·····         | 65  |
| <b>第五章 天然淘汰與基因突變的制衡現象</b>       |                           |     |
| 第一節                             | 天然淘汰與基因突變的聯合作用·····       | 89  |
| 第二節                             | 異質基因型遭受淘汰時之制衡作用·····      | 93  |
| 第三節                             | 性連基因的制衡現象·····            | 95  |
| 第四節                             | 近親婚配對生物族羣平衡的影響·····       | 96  |
| 第五節                             | 禁止近親婚配之影響·····            | 99  |
| 第六節                             | 生物雜種優勢的解釋·····            | 100 |
| <b>第六章 生物族羣的分裂及遷徙</b>           |                           |     |
| 第一節                             | 華倫氏公式·····                | 103 |
| 第二節                             | 族羣分裂與近親交配之關係·····         | 105 |
| 第三節                             | 生物遷徙之影響·····              | 107 |
| 第四節                             | 遷徙與淘汰的聯合效應·····           | 110 |
| <b>第七章 交配（婚配）體系對生物族羣遺傳組成之影響</b> |                           |     |
| 第一節                             | 親屬間不同婚配方式對後代基因型比率之影響····· | 113 |
| 第二節                             | 近親交配的簡單分析·····            | 116 |
| 第三節                             | 以機率法分析近親係數·····           | 124 |
| 第四節                             | 不規則親屬間的親系係數·····          | 127 |
| 第五節                             | 近親交配的體制·····              | 132 |
| 第六節                             | 由族羣個體數所造成的近親交配·····       | 139 |
| 第七節                             | 遺傳浮動與變方的遞減·····           | 142 |
| 第八節                             | 阻止異質比率降低的遺傳體系·····        | 146 |

|                     |     |
|---------------------|-----|
| 第九節 相同外表型之選擇交配····· | 149 |
|---------------------|-----|

## 第八章 數量性狀的遺傳

|                         |     |
|-------------------------|-----|
| 第一節 測量的尺度·····          | 157 |
| 第二節 生物族羣的變異成分·····      | 159 |
| 第三節 親屬間的相關·····         | 170 |
| 第四節 複基因或多對基因之變方成分·····  | 174 |
| 第五節 從親屬間的相關計算遺傳率·····   | 178 |
| 第六節 上位性遺傳的變方成分·····     | 179 |
| 第七節 親屬間多對基因遺傳的相關·····   | 186 |
| 第八節 以同等親屬間的相關估算遺傳率····· | 187 |
| 第九節 用純系及雜交後代區分變方成分····· | 190 |

## 第九章 族羣遺傳的實際問題

|                        |     |
|------------------------|-----|
| 第一節 輻射線對人類族羣遺傳的影響····· | 195 |
| 第二節 數量性狀的淘汰作用·····     | 204 |

|            |     |
|------------|-----|
| 參考文獻 ····· | 225 |
|------------|-----|

|           |     |
|-----------|-----|
| 索 引 ····· | 227 |
|-----------|-----|

## 第一章

# 緒論

早期的遺傳學研究都是建立在假想的遺傳基因之上；而當時所假想的基因只是一個抽象的名詞。遺傳學上的「基因」就好像是物理學中的「原子」。雖然大家都知道確實有原子的存在，可是我們無法看到它，更無法摸到它。人們只能用間接的方法來證明基因的存在。時至今日，我們雖然已經知道生物遺傳物質（*DNA*）的基本構造及性質，可是遺傳的方式和原理（除了少數例外，如跳躍基因）仍然可用早期的孟德爾定律加以解釋。

近代遺傳學的研究有兩個完全不同的方向。生物化學家及遺傳工程的研究，目標越來越小。從細胞本身縮小到染色體，再從染色體縮小到核酸及核酸上的鹽基單元（嘌呤及嘧啶）。另一方面，族羣生物學家及生物統計學家所研究的對象卻越來越大。從生物個體擴大到族系，再由族系擴大到族羣。從生命的觀點來看，自然界中的生物個體，不論是下等的單細胞生物或是高等的多細胞生物，絕對不可能單獨生存。任何生物都必須用族羣做單位，才能生存在地球表面。生物化學及遺傳工程的研究只是要探究生物生存的原理。嚴格的說，只是要研究個體的生理原理。但個體卻必須參加到族羣中，才能經遺傳而永久生存。因此，要想對自然界生物的生命獲得真實的了解，就必須對生物族羣加以研究。

族羣生物學的內容可以大致分成兩支。研究特定時期中生物

族羣的科學，叫做族羣生態學。研究親代族羣與後代族羣間遺傳關係的科學，就是本書所討論的族羣遺傳學。前者可說是做空間上的研究，後者則是做時間上的研究。

族羣遺傳學所探討的遺傳現象雖然並不只限於抽象的孟德爾基因（即所謂的主效基因），但是若先以這些容易捉摸的性狀基因作為分析的對象，可能更易於處理。當然所有以主效基因所獲致的原理，同樣可以應用於分子遺傳學，只是分析的技術稍為複雜而已。

## 第一節 模式的生物族羣

族羣一詞的含義常因觀點的不同而有相當大的差異。若按美國俄裔遺傳學家道布然斯基（Dobzhansky）根據遺傳學所下的定義說：生物族羣就是一羣生活在一起而能自然交配生殖的生物。當然此一定義只能適用於具有雌雄兩性的生物。有些學者就把這樣的一羣生物叫做“孟德爾族羣”。那倒不是說孟德爾氏曾經研究過這些族羣，也不是孟德爾氏所給的定義，而是由於此種族羣中的遺傳方式可以用孟德爾的遺傳原理加以說明。孟德爾遺傳定律本只能解釋親本個體與後裔個體間的遺傳關係，可是也能用來說明親代族羣與後代族羣間遺傳基因的傳遞方式。因此，就把這種理想的族羣叫做“孟德爾族羣”。

在一般生物族羣中，理論上各雌性個體與各雄性個體的交配應該是完全逢機的自由行為。可是在人類族羣中卻由於習慣及文化背景常有門當戶對的選擇條件。不過這些人為的選擇在遺傳上並無重大影響。我們很難由人們的財勢而猜測他們的遺傳組成；甚至無法以外表的形式（如身高及體重）以判斷他們的遺傳成分。至於達爾文所倡議的性擇，更難具有遺傳上意義。孔雀的尾羽並不能代表遺傳質的優劣；何況孔雀尾羽也不一定能導致雌鳥

選擇配偶的決定。因此，在自然狀況下，生物族羣內大部分遺傳因子的配合機會應該是完全自由的。因此，也有些學者把這種理想的模式族羣叫做“自由族羣”。除非族羣太小（即族羣中個體數太少），或有其他人爲的控制，否則都應有自由的交配機會。（註：人類用婚配。）

有些生物只能在小族羣中互相交配，結果常會發生一些分化現象。例如在人類族羣中，就會因階級不同，宗教不同，或其他障礙而使族羣中的個體分成不同的羣體。不過關於小族羣對於後代遺傳的影響會在後章中再加討論。此處僅以假設的未分化大型族羣作為討論族羣基本性質的基礎，應該是易於着手的工作。

依照孟德爾學說可以假定每一生物體都是若干遺傳基因的組合。由族羣中全部個體的基因總和構成族羣的“基因庫”。親代族羣中各個體所能產生的配子數（每一配子可以自由分配到親體基因的半數）的總和，就叫做“配子庫”。次一代生物族羣的個體都是由親代雌雄配子接合所形成。每一個二元體生物可對族羣中每一性狀的基因庫提供兩個基因。族羣的基因組成就要看各個體對族羣提供基因的數目。如果有一些個體不能進行生殖，或遷移到族羣空間以外，下一代族羣中的基因就會因而減少。族羣遺傳基因的組成也可能受突變而發生增減。族羣遺傳學的本質就是要研究生物各世代之間基因組成的變化和促使發生這些變化的原因。

依照孟德爾遺傳原理，任何二元生物個體的每一性狀都由兩個基因所構成。假若這兩個存在於同型染色體上同一基因點上的兩個基因，遺傳性完全相同時，就稱為“同質個體”；假若這兩個相對基因的遺傳性不同，就叫做“異質個體”。然而在一個生物個體中，具有多種遺傳性狀；每一性狀各自的相對基因，可能具有不同的組合狀態；也許為同質，也許為異質。此一個體，也就是那些不同組合的無數基因的總和。就某一個體的全部性狀來

說，可以估算出異質基因的比率。此一比值可以叫做“異質度”。異質度也可應用於估算整個族羣中的異質基因比率，但卻只指特定性狀的基因而已。也即代表生物族羣中某一性狀具有異質基因組合的個體比率。此外，尚可用全部相對基因的“平均異質度”以代表族羣的異質程度。某一性狀的異質度機率也依此一性狀相對基因的數目及各基因的頻率而有不同。生物族羣中同質個體與異質個體的比率可以達到平衡狀態，各世代均可保持平衡比率。而此種比率因各個性狀的性質而各不相同。例如近親交配或其他各種促使選擇交配的作用，都會擾亂平衡比率而使異質個體減少；而不同族羣間的雜交或限制選擇交配等現象，卻可增加異質個體的比率。各種交配型對異質度影響的理論估算早已為遺傳學家所熟知。本書中所討論者，偏重於生物個體適應力的異質性，以及自然族羣中的實際異質性。

## 第二節 生物的變異

族羣遺傳學所研究的主題都是探求生物各種性狀的變異及這些變異遺傳給後代的方法。任何生物的個體之間都有變異。分類學家的研究偏重在種與種間的差異，屬與屬間的差異，以及科或其他更高層分類單元之間的差異。他們的目的是在找尋同類之間的相似性及不同類間的差異性。例如所有脊椎動物都具有脊索，而無脊椎動物都沒有脊索；不同菌類各具有不同的孢子囊；節足動物中的各綱具有不同的生殖器官。但是族羣遺傳學家所研究的變異多只限於同一物種或同一族羣內各個體之間的變異與各世代間的關係。生物族羣中，各個體的變異也有不同的形式。最常見的變異就是所謂的“連續性變異”。如各個體的形狀、大小，以及其他那些能用尺度測量的性狀都會有些微而連續的差別。此種變異的特徵就是有多數個體具有中等程度，太大或太小的極端個

體數目較少，而且距離中間值愈遠的個體也愈少。另一種叫做“非連續性變異”。此種變異可以依截然不同的標準把族羣中的生物個體分成不相連續的等級。各等級間並無模稜兩可的中間型。例如農家種植的豌豆，有白色花與紫色花兩種個體，中間沒有淡紫色的花。此種不連續的性狀尤其在家畜、家禽及農作物中更是常被注意到。

早期遺傳學家多只注意到這些非連續性變異。遺傳學啓蒙者孟德爾（奧國教士）就從未提及生物的連續性變異。他所觀察研究的植物性狀都只限於非連續性變異。而這些不連續的性狀已可達成孟德爾分析遺傳原理的目的。他所選的豌豆性狀都是可以清楚分成不同階段的特性，他才能用統計方法獲得後代的分離比例。自從1900年孟德爾定律重新由三位遺傳學家分別發現以來，在本世紀初期的許多研究都是選用非連續性變異，才發現這些研究都能與孟德爾遺傳定律非常符合。

至於連續性變異卻難於與孟德爾遺傳原理相符。英國演化論者達爾文首先認為生物個體間的一些微差異就是天擇發生效果的基本對象，這也就是達爾文演化學說的基礎。他認為這些連續性的差異可以遺傳給後代。此一假說，經過英國幾位生物統計學家像高登（達爾文的表弟1822～1911）及後來的皮爾森與威爾頓等人的研究分析，證明生物的連續性變異確實可以遺傳，但演化論中的天擇卻並不能造成新種。這些生物統計學家在十九世紀的末葉，為要證明他們所認知「天擇只對突變發生作用」的假說，大家致力於各種連續性變異的研究，如人類身材高矮及頭部各種尺寸的比例等。他們雖然最後並未能推翻達爾文「漸進遺傳學說」，但卻因此而發展出分析數量性狀的數學方法。用這些方法分析的結果，顯示出親屬之間（如父子、母女、姐妹兄弟，表親等）特徵的相關的確比其他個體間的關係更為密切。由此說明生物的連續性變異（即數量性狀）至少也有一部分可以遺傳給後代。

可是在數量性狀的研究中，很難獲得具有顯性與隱性的孟德爾遺傳比例，也就是說無法預測後代性狀的出現機率。因此在二十世紀開始時，孟德爾遺傳定律再被發現而加以證實之後，在英國就引起了生物統計學家與孟德爾遺傳學家的激烈論戰。英國由於有幾位生物統計學的先進，所以爭論也特別熱烈。如當時英國的生物學家貝特森和普內特就是贊同孟德爾遺傳的學者。此一論爭延續了十幾年，才由於遺傳學的實驗報告日有進步，最後反而調和了連續性變異與非連續性變異的巨大不同，興起了本書所討論的族羣遺傳學。也有兩位北歐的學者提供相當重要的研究報告。一位是丹麥的約翰生，他用實驗證明連續性變異的兩個獨立因素，即遺傳成分與環境成分。另一位是瑞典的尼爾森艾，提供多基因性狀的分析方法。雖然已有許多學者加以研究，但是直到二次大戰之後，才對連續性變異有了比較深切的認識。

非連續性變異在族羣中的分布只要依照相對性狀的比率就可加以研究，但是連續性變異就必須應用統計學的方法，研究族羣中的平均值及變方，更要利用相關及回歸才能分析親代與子代的遺傳關係。本書除先討論非連續性變異的遺傳外，也會在最後一章討論連續性變異。

不論是非連續性變異或是連續性變異，都能用孟德爾的基本遺傳概念加以解釋。前者所牽涉的遺傳基因較少，而後者只由於基因數目太多，才構成連續性的變異。在十九世紀末期及二十世紀初期，學者們爲了澄清這兩種變異的異同，曾經作過許多努力。直到1950年以後才使這兩種變異的基本性質合而爲一。由於這兩種變異的遺傳方式都不能脫離孟德爾遺傳原理，所以先在下章中詳細討論一下孟德爾的遺傳原理。

## 第二章

# 孟德爾遺傳原理

孟德爾（1822～1884）為奧地利一位教士，曾於1865年發表他用豌豆所作的遺傳實驗結果。但是直到1900年，經荷蘭人德佛里斯（1848～1935），奧國人柴馬克（1871～1962）及德國人克倫斯（1864～1933）三位學者分別在同一年重新發現後，才為世人所重視。孟德爾原理的基本觀念在於解釋生物遺傳因子從親代傳遞給後代的方式，以及這些遺傳因子在子代各個體中的分配方式。緒論中也已述及族羣遺傳學就是要討論孟德爾原理中所稱的基因在生物族羣中各個體間的分布方式和親代族羣與子代族羣間的關係。當然也應該包括多基因性狀的遺傳方式。本章中先來討論孟德爾遺傳原理的基本觀念。

### 第一節 一對基因的遺傳

在孟德爾遺傳原理中所假設的遺傳基因，都具有完整的獨立特性；所以在異質個體的子代中，各基因可以自由分離。此一原理可用二元性生物的體染色體基因作最清晰的說明。所謂二元性生物是說在體細胞中的染色體都有兩組同型染色體。此處所指體染色體，僅指除性染色體以外的其他染色體。而且只有在同型染色體的同一基因座上的兩個基因要能發生不同的性狀，才可做遺傳分析。也就是說在生物族羣中此一對基因必能從外表性狀加以