

第十四章 群体遗传与进化



本章重点



1. **遗传平衡定律**：哈德—魏伯格定律、**基因型频率**和**基因频率**的概念、基因频率计算方法。
2. 改变基因频率的因素：**突变**、**选择**、**遗传漂变**和**迁移**。
3. 生物进化的特点。
4. **物种形成**的方式、隔离在物种形成过程中的作用。

遗传学 → 研究生物遗传和变异的规律和机理；

进化论 → 研究生物物种的起源和演变过程。

每个物种具有相当稳定的遗传特性，而**新种形成**和发展则有赖于**可遗传的变异**。

∴ 群体遗传学是研究进化论的必要基础。

群体遗传学的研究：

- ①. 为生物进化的研究提供更多的证据；
- ②. 解释生物进化根本原因和历史过程。



第一节 群体的遗传平衡



遗传学群体的概念：是研究一个群体内基因传递情况及其频率改变的科学。

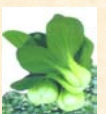
群体 ⇨ 是各个体间能互配（相互交配关系）的集合体。

个体间互配可使**孟德尔遗传因子**代代相传 ⇨ 遗传学上称为“**孟德尔群体**”或“**基因库**”。

同一群体内个体基因组合虽有不同，但群体中所有的基因是一定的 ⇨ **基因库**指一个群体中所含的**基因总数**。

有机体繁殖过程 ⇨ 并不能把各个体的基因型传递给子代，**传递给子代的只是不同频率的基因**。

一、等位基因频率和基因型频率



1. 基因型和表现型的概念：

孟德尔的杂交试验之后 → 遗传学中提出了基因型和表现型的概念。



基因型是基因的一种组合 → 个体遗传组成。

表现型指生物个体所表现出的性状 → **基因型与环境**影响共同作用的结果。



7

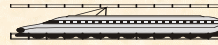
2. 基因型频率和基因频率：

①. 基因型频率 (genotype frequency):

一个群体内**某种特定基因型所占的比例**。

∴ 一个群体内由许多不同基因型的个体所组合。

基因型是受精时由父母本基因组成 → **基因型频率**需从F₂的表现型比例**推算**出来，再从F₃加以验证。



8

②. 基因频率 (gene frequency) 或 等位基因频率 (allele frequency) :

一个群体内特定基因座**某一等位基因**占该基因座等位基因总数的**比例**。基因型频率 → **推算**出基因频率。

等位基因频率 → 决定群体基因性质的基本因素；

环境条件或遗传结构不变 → 等位基因频率不会改变。

例： A₁A₁ × A₂A₂

F₁ A₁A₂

F₂ 1 A₁A₁ : 2 A₁A₂ : 1 A₂A₂



P → F₁ → F₂ **基因型频率**改变，但**基因**在各代中是复制自己，代代相传而**不改变** → 孟德尔群体的基本特征。

9

3. 基因频率的推算：

∴ 设一对同源染色体某一基因座有一对**等位基因**A₁A₂。

其中A₁频率为p、A₂频率为q，则 **p + q = 1**

由这一对基因可以构成三种不同基因型

个体数为

A ₁ A ₁	A ₁ A ₂	A ₂ A ₂
N ₁₁	N ₁₂	N ₂₂

∴ 设群体总个体数为N，即

$$N_{11} + N_{12} + N_{22} = N$$



10

∴ **二倍体生物**各基因型由两个等位基因组成 → 如A₁A₁、A₁A₂、A₂A₂，其中：**A₁基因**有2N₁₁+N₁₂，**A₂基因**有N₁₂+2N₂₂。

∴ **3种基因型**的频率见下表：

基因型频率的计算公式

基因型	群体		样本群体		
	计数	基因型频率	计数	基因型频率估计	频率估计标准差
A ₁ A ₁	N ₁₁	P ₁₁ =N ₁₁ /N	n ₁₁	$\hat{P}_{11} = n_{11}/n$	$S_{11} = \sqrt{\frac{1}{n}(\hat{P}_{11}(1-\hat{P}_{11}))}$
A ₁ A ₂	N ₁₂	P ₁₂ =N ₁₂ /N	n ₁₂	$\hat{P}_{12} = n_{12}/n$	$S_{12} = \sqrt{\frac{1}{n}(\hat{P}_{12}(1-\hat{P}_{12}))}$
A ₂ A ₂	N ₂₂	P ₂₂ =N ₂₂ /N	n ₂₂	$\hat{P}_{22} = n_{22}/n$	$S_{22} = \sqrt{\frac{1}{n}(\hat{P}_{22}(1-\hat{P}_{22}))}$
合计	N	1	n	1	

11

∴ **2种等位基因**的频率为：

等位基因频率的计算公式

基因型	群体		样本群体		
	计数	等位基因频率	计数	等位基因频率估计	等位基因频率估计标准差
A ₁	N ₁	$p_1 = \frac{2N_{11} + N_{12}}{2N}$ $= P_{11} + \frac{1}{2}P_{12}$	n ₁	$\hat{p}_1 = \frac{2n_{11} + n_{12}}{2n}$ $= \hat{P}_{11} + \frac{1}{2}\hat{P}_{12}$	$S_1 = \sqrt{\frac{1}{2n}(\hat{p}_1 + \hat{P}_{11} - 2\hat{p}_1^2)}$
A ₂	N ₂	$p_2 = \frac{2N_{22} + N_{12}}{2N}$ $= P_{22} + \frac{1}{2}P_{12}$	n ₂	$\hat{p}_2 = \frac{2n_{22} + n_{12}}{2n}$ $= \hat{P}_{22} + \frac{1}{2}\hat{P}_{12}$	$S_2 = \sqrt{\frac{1}{2n}(\hat{p}_2 + \hat{P}_{22} - 2\hat{p}_2^2)}$
合计	2N	1	2n	1	

12

一般难以分析整个群体的所有个体 → 就难以得到群体基因型频率 (P_{11} 、 P_{12} 、 P_{22}) 和等位基因频率 (p_1 、 p_2)。

在群体中抽取一些个体 → 样本群体 → 计算基因型数 (n_{11} 、 n_{12} 、 n_{22}) 和等位基因数 (n_1 、 n_2) → 估算群体的基因型频率 (\hat{P}_{11} 、 \hat{P}_{12} 、 \hat{P}_{22})、等位基因频率 (\hat{p}_1 、 \hat{p}_2) 和相应的标准差。

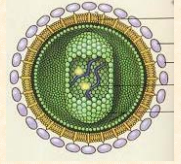
基因型频率或等位基因频率估计值的标准差 → 度量参数的抽样变异。



人类第3条染色体有一个细胞表层蛋白基因CCR5，该基因座的编码区段有一个突变等位基因 $\Delta 32$ （缺失32bp）→ 正常型等位基因CCR5+和突变型等位基因CCR5- $\Delta 32$ 。

3种基因型对爱滋病毒HIV的感染性不同，+/+易感染、发病快，+/ $\Delta 32$ 易感染、发病慢， $\Delta 32/\Delta 32$ 不易感染。

下表列出了欧洲4个地区人群中 CCR5基因型观察值和基因型频率、等位基因频率的估计值及其标准差 (Martinson 等, 1997)。



以冰岛人群CCR5基因为例，计算基因型频率和等位基因频率及其标准差：

①. +/+基因型频率估计和标准差：

$$\hat{P}_{++} = 75/102 = 0.7353$$

$$S_{++} = \sqrt{\frac{1}{102} \times 0.7353 \times (1 - 0.7353)} = 0.0437$$

②. +/ $\Delta 32$ 的基因型频率估计和标准差：

$$\hat{P}_{+-} = 24/102 = 0.2353$$

$$S_{+-} = \sqrt{\frac{1}{102} \times 0.2353 \times (1 - 0.2353)} = 0.0420$$



③. $\Delta 32 / \Delta 32$ 基因型频率估计和标准差：

$$\hat{P}_{--} = 1 - \hat{P}_{++} - \hat{P}_{+-} = 0.0294$$

$$S_{--} = \sqrt{\frac{1}{102} \times 0.0294 \times (1 - 0.0294)} = 0.0167$$

④. CCR5+等位基因频率估计和标准差：

$$\hat{p}_{+} = (2 \times 75 + 24) / (2 \times 102) = 0.8529$$

$$S_{+} = \sqrt{\frac{1}{2 \times 102} [0.8529 + 0.7353 - 2 \times (0.8529)^2]} = 0.0256$$

⑤. CCR5- $\Delta 32$ 等位基因频率估计和标准差：

$$\hat{p}_{-} = ((2 \times 3) + 24) / (2 \times 102) = 0.1471$$

$$S_{-} = \sqrt{\frac{1}{2 \times 102} [0.1471 + 0.0294 - 2 \times (0.1471)^2]} = 0.0256$$



欧洲不同人群中 CCR5 等位基因的频率估计值(标准差)

群体	观察值				基因型频率估计值 (标准差)			基因频率估计值 (标准差)	
	人数	+/+	+/ $\Delta 32$	$\Delta 32/\Delta 32$	+/+	+/ $\Delta 32$	$\Delta 32/\Delta 32$	CCR5+	CCR5- $\Delta 32$
冰岛	102	75	24	3	0.7353 (0.0437)	0.2353 (0.0420)	0.0294 (0.0167)	0.8529 (0.0256)	0.1471 (0.0256)
英国	283	223	57	3	0.7880 (0.0243)	0.2014 (0.0238)	0.0106 (0.0061)	0.8887 (0.0131)	0.1113 (0.0131)
意大利	91	81	10	0	0.8901 (0.0328)	0.1099 (0.0328)	0.0000 (0.0000)	0.9451 (0.0164)	0.0549 (0.0164)
希腊	63	60	3	0	0.9524 (0.0268)	0.0476 (0.0268)	0.0000 (0.0000)	0.9762 (0.0134)	0.0238 (0.0134)

欧洲4个地区不同人群CCR5基因的基因型频率和等位基因频率的95%置信区间列于下表。

其中冰岛人群CCR5基因型频率和等位基因频率的95%置信区间的估算如下：

+/+基因型： $\hat{P}_{++} - 1.96S_{++} = 0.6494 \leq P_{++} \leq \hat{P}_{++} + 1.96S_{++} = 0.8209$

+/ $\Delta 32$ 基因型： $\hat{P}_{+-} - 1.96S_{+-} = 0.1530 \leq P_{+-} \leq \hat{P}_{+-} + 1.96S_{+-} = 0.3176$

$\Delta 32/\Delta 32$ 基因型： $\hat{P}_{--} - 1.96S_{--} = 0 \leq P_{--} \leq \hat{P}_{--} + 1.96S_{--} = 0.0622$

CCR5+等位基因： $\hat{p}_{+} - 1.96S_{+} = 0.8029 \leq p_{+} \leq \hat{p}_{+} + 1.96S_{+} = 0.9030$

CCR5- $\Delta 32$ 等位基因： $\hat{p}_{-} - 1.96S_{-} = 0.0970 \leq p_{-} \leq \hat{p}_{-} + 1.96S_{-} = 0.1971$

欧洲不同人群中CCR5基因的基因型频率和等位基因频率的95%置信区间

群体	基因型 +/+		基因型 +/\Delta32		基因型 \Delta32/\Delta32		等位基因 CCR5+		等位基因 CCR5-\Delta32	
	下限	上限	下限	上限	下限	上限	下限	上限	下限	上限
冰岛	0.6497	0.8209	0.1530	0.3176	0.0000	0.0622	0.8029	0.9030	0.0970	0.1971
英国	0.7404	0.8356	0.1547	0.2481	0.0000	0.0225	0.8630	0.9144	0.0856	0.1370
意大利	0.8259	0.9544	0.0456	0.1741	0.0000	0.0000	0.9129	0.9772	0.0228	0.0871
希腊	0.8998	1.0000	0.0000	0.1002	0.0000	0.0000	0.9499	1.0025	0.0000	0.0501



置信区间的分析 → 推断群体参数值的可能区间、比较不同群体频率参数值的显著性差异。

例如，冰岛人群的+/+基因型频率上限（0.8209）大于英国人群的下限（0.7404），但要小于意大利人群的下限（0.8259）和希腊人群的下限（0.8998）→ 推断+/+基因型频率在冰岛与英国人群之间无显著差异，但冰岛人群显著低于意大利和希腊人群。



一对等位基因频率算法 → 推广到对一个遗传群体中复等位基因（multiple alleles）的分析。

如果一个基因座上有k个复等位基因，则共有k个同质基因型 $A_i A_i$ 和 $k(k-1)/2$ 个异质基因型 $A_i A_j$ 。

群体各种基因型为 N_{ii} ($i=1, 2, \dots, k$) 和 N_{ij} ($i=1, 2, \dots, k-1; j=i+1, i+2, \dots, k$)，基因型总数是：

$$N = \sum_{i=1}^k N_{ii} + \sum_{i=1}^{k-1} \sum_{j=i+1}^k N_{ij}$$

样本群体各种基因型个体数分别是 n_{ii} ($i=1, 2, \dots, k$) 和 n_{ij} ($i=1, 2, \dots, k-1; j=i+1, i+2, \dots, k$)，基因型总数：

$$n = \sum_{i=1}^k n_{ii} + \sum_{i=1}^{k-1} \sum_{j=i+1}^k n_{ij}$$



复等位基因的基因型频率计算公式

基因型	群体		样本群体		
	计数	基因型频率	计数	基因型频率估计	基因型频率估计标准误
$A_i A_i$	N_{ii}	$P_{ii} = N_{ii}/N$	n_{ii}	$\hat{P}_{ii} = n_{ii}/n$	$S_{ii} = \sqrt{\frac{1}{n}(\hat{P}_{ii}(1-\hat{P}_{ii}))}$
$A_i A_j$	N_{ij}	$P_{ij} = N_{ij}/N$	n_{ij}	$\hat{P}_{ij} = n_{ij}/n$	$S_{ij} = \sqrt{\frac{1}{n}(\hat{P}_{ij}(1-\hat{P}_{ij}))}$
合计	N	1	n	1	

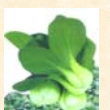


复等位基因频率的计算公式

基因型	群体		样本群体		
	计数	等位基因频率	计数	等位基因频率估计	等位基因频率估计标准误
A_i	N_i	$P_i = \frac{2N_{ii} + \sum_{j \neq i} N_{ij}}{2N}$ $= P_{ii} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq i} P_{ij}$	n_i	$\hat{P}_i = \frac{2n_{ii} + \sum_{j \neq i} n_{ij}}{2n}$ $= \hat{P}_{ii} + \frac{1}{2} \sum_{j \neq i} \hat{P}_{ij}$	$S_i = \sqrt{\frac{1}{2n}(\hat{P}_i + \hat{P}_{ii} - 2\hat{P}_{ii}^2)}$
合计	$2N$	1	$2n$	1	



二、哈德—魏伯格定律



1. 概念：在一个完全随机交配的群体内，如果没有其它因素（如突变、选择、迁移等），则基因频率和基因型频率可以保持一定，各代不变。

设：在一个随机交配群内（即一个个体与群体内其它个体交配机会相等），基因A₁与A₂的频率分别为p₁和p₂（p₁+p₂=1），三种基因型的频率为：

$$P_{11}=p_1^2, \quad P_{12}=2p_1p_2, \quad P_{22}=p_2^2$$

当3种不同基因型个体间充分随机交配 → 下一代基因型频率和亲代完全一样，不会发生改变。

这一现象由德国医生魏伯格（Weinberg W.）和英国数学家哈德（Hardy G. H.）在1908年分别发现 → 哈德-魏伯格定律。

2. 验证：

设一群体内三个基因型频率是：

$$A_1A_1 \quad A_1A_2 \quad A_2A_2$$

$$P_{11}=p_1^2, \quad P_{12}=2p_1p_2, \quad P_{22}=p_2^2$$



∴这三种基因型产生配子频率为：

$$A_1: p_1^2 + (1/2)(2p_1p_2) = p_1(p_1+p_2) = p_1$$

$$A_2: (1/2)(2p_1p_2) + p_2^2 = p_2(p_1+p_2) = p_2$$

在一个大群体中，个体间随机交配 → 配子间的随机结合 → 可得以下结果：

雌配子(频率)	雄配子(频率)	
	A ₁ (p ₁)	A ₂ (p ₂)
A ₁ (p ₁)	A ₁ A ₁ (p ₁ ²)	A ₁ A ₂ (p ₁ p ₂)
A ₂ (p ₂)	A ₁ A ₂ (p ₁ p ₂)	A ₂ A ₂ (p ₂ ²)

◆下一代的3个基因型频率分别为

$$A_1A_1 \quad A_1A_2 \quad A_2A_2$$

$$P_{11}=p_1^2 \quad P_{12}=2p_1p_2 \quad P_{22}=p_2^2$$

◆三个基因型频率和上一代频率完全一样。

◆就这对基因而言，群体已经达到平衡。



3. 例如：

- ①. 初始群体基因型频率：P₁₁₍₀₎=0.6, P₁₂₍₀₎=0.4, P₂₂₍₀₎=0
等位基因频率：p₁₍₀₎=P₁₁₍₀₎+ (1/2)P₁₂₍₀₎=0.6+ (1/2)(0.4)=0.8
p₂₍₀₎=P₂₂₍₀₎+ (1/2)P₁₂₍₀₎=0+ (1/2)(0.4)=0.2
- ②. 随机交配第一代基因型频率：P₁₁₍₁₎=p₁₍₀₎²=0.8²=0.64,
P₁₂₍₁₎=2p₁₍₀₎p₂₍₀₎=2×0.8×0.2=0.32,
P₂₂₍₁₎=p₂₍₀₎²=0.2²=0.04
等位基因频率：p₁₍₁₎=P₁₁₍₁₎+ (1/2)P₁₂₍₁₎=0.64+ (1/2)(0.32)=0.8
p₂₍₁₎=P₂₂₍₁₎+ (1/2)P₁₂₍₁₎=0.04+ (1/2)(0.32)=0.2
- ③. 随机交配第二代基因型频率：P₁₁₍₂₎=p₁₍₁₎²=0.8²=0.64,
P₁₂₍₂₎=2p₁₍₁₎p₂₍₁₎=2×0.8×0.2=0.32,
P₂₂₍₂₎=p₂₍₁₎²=0.2²=0.04
等位基因频率：p₁₍₂₎=P₁₁₍₂₎+ (1/2)P₁₂₍₂₎=0.64+ (1/2)(0.32)=0.8
p₂₍₂₎=P₂₂₍₂₎+ (1/2)P₁₂₍₂₎=0.04+ (1/2)(0.32)=0.2

∴基因型频率

$$P_{11(1)} \neq P_{11(0)}, \quad P_{12(1)} \neq P_{12(0)}, \quad P_{22(1)} \neq P_{22(0)}$$

但经一代随机交配后，则

$$P_{11(1)} = P_{11(2)}, \quad P_{12(1)} = P_{12(2)}, \quad P_{22(1)} = P_{22(2)}$$

而等位基因频率则自始至终保持不变。

$$P_{1(0)} = P_{1(1)} = P_{1(2)}, \quad P_{2(0)} = P_{2(1)} = P_{2(2)}$$



4. 定律要点：这一定律可以使一个群体的遗传特性保持相对稳定。

- ①. 在随机交配的大群体中，如果没有其它因素干扰，则各代基因频率能保持不变；
- ②. 任何一个大群体内，不论原始等位基因频率和基因型频率如何，只需经过一代的随机交配就可达到平衡。
- ③. 当一个群体达到平衡状态后，基因频率和基因型频率关系是：P₁₁=p₁², P₁₂=2p₁p₂, P₂₂=p₂²。

自然界中许多群体都很大，个体间交配一般也是接近随机 → 哈德-魏伯格定律基本上是普遍适用的。

哈德—魏伯格定律适用于复等位基因的群体。

如果随机交配群体的某基因座上有 k 个复等位基因，则共有 k 个同质基因型 A_iA_i 和 $k(k-1)/2$ 个异质基因型 A_iA_j 。

平衡群体中等位基因频率和基因型频率关系：

$$P_{ii}=p_i^2 \quad (i=1, 2, \dots, k-1), \quad P_{ij}=2p_i p_j \quad (i=1, 2, \dots, k; j=i+1, i+2, \dots, k).$$

等位基因频率估计值的标准差：

$$S_i = \sqrt{\frac{1}{2n} \hat{p}_i (1 - \hat{p}_i)}$$



31

哈德—魏伯格定律对于那些不能用实验方法进行研究的群体也具有适用性。

例如，早在1900年已发现人类血型遗传，但一直到20年代哈德—魏伯格定律得到广泛应用后，才给予合理的证明。



32

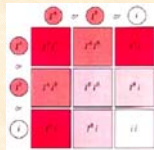
ABO血型受单基因控制，该基因座具有3个复等位基因(I^A 、 I^B 和 I^O)，其中 I^A 和 I^B 是共显性， I^A 和 I^B 对 I^O 是显性。

∴ ABO血型有6种基因型和4种表现型，其相互关系可用于估算复等位基因频率的计算公式：

等位基因 I^O 频率 $p_o = \sqrt{P_{OO}}$

等位基因 I^A 频率 $p_A = \sqrt{P_{A-} + P_{OO}} - p_o$

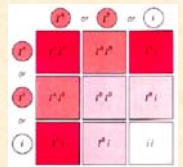
等位基因 I^B 频率 $p_B = 1 - p_A - p_o$



33

随机交配群体ABO血型的基因型和表现型关系

表现型	A		B		AB	O
基因型	$I^A I^A$	$I^A I^O$	$I^B I^B$	$I^B I^O$	$I^A I^B$	$I^O I^O$
基因型频率	p_A^2	$2p_A p_o$	p_B^2	$2p_B p_o$	$2p_A p_B$	p_o^2
表现型频率	$P_{A-} = p_A^2 + 2p_A p_o$		$P_{B-} = p_B^2 + 2p_B p_o$		$P_{AB} = 2p_A p_B$	$P_{OO} = p_o^2$



34

现以一个人群ABO血型的调查资料为例，分析血型的等位基因频率。

一个人群中ABO血型的频率分析

表现型	A	B	AB	O	合计
个体数	$n_{A-} = 227$	$n_{B-} = 91$	$n_{AB} = 48$	$n_{OO} = 134$	500
表现型频率	$\hat{P}_{A-} = 0.454$	$\hat{P}_{B-} = 0.182$	$\hat{P}_{AB} = 0.096$	$\hat{P}_{OO} = 0.268$	1

4种表现型频率的估计值：

$$\hat{P}_{A-} = n_{A-} / n = 227 / 500 = 0.454, \quad \hat{P}_{B-} = n_{B-} / n = 91 / 500 = 0.182,$$

$$\hat{P}_{AB} = n_{AB} / n = 48 / 500 = 0.096, \quad \hat{P}_{OO} = n_{OO} / n = 134 / 500 = 0.268$$

35

3个等位基因频率的估计值和标准差：

I^O : $\hat{p}_o = \sqrt{\hat{P}_{OO}} = \sqrt{0.268} = 0.518$

$$S_o = \sqrt{\hat{p}_o (1 - \hat{p}_o) / 2n} = \sqrt{0.518 \times (1 - 0.518) / 1000} = 0.016$$

I^A : $\hat{p}_A = \sqrt{\hat{P}_{A-} + \hat{P}_{OO}} - \hat{p}_o = \sqrt{0.454 + 0.268} - 0.518 = 0.332$

$$S^A = \sqrt{\hat{p}_A (1 - \hat{p}_A) / 2n} = \sqrt{0.332 \times (1 - 0.332) / 1000} = 0.015$$

I^B : $\hat{p}_B = 1 - \hat{p}_A - \hat{p}_o = 1 - 0.332 - 0.518 = 0.150$

$$S^B = \sqrt{\hat{p}_B (1 - \hat{p}_B) / 2n} = \sqrt{0.150 \times (1 - 0.150) / 1000} = 0.011$$



36

利用等位基因频率的估计值和标准差，可计算基因频率的95%置信区间 → **推断群体基因频率的真值范围**：

$$I^O: \hat{p}_O - 1.96S_O = 0.487 \leq p_O \leq \hat{p}_O + 1.96S_O = 0.549$$

$$I^A: \hat{p}_A - 1.96S_A = 0.303 \leq p_A \leq \hat{p}_A + 1.96S_A = 0.361$$

$$I^B: \hat{p}_B - 1.96S_B = 0.128 \leq p_B \leq \hat{p}_B + 1.96S_B = 0.172$$



5. 定律意义：



哈德-魏伯格定律在群体遗传学中的重要性 → **揭示** 基因频率和基因型频率的**规律**。

◎只要群体内个体间能进行随机交配 → 该群体能够保持平衡状态和相对稳定。

◎即使由于突变、选择、迁移和杂交等因素改变了群体的基因频率和基因型频率 → 但只要这些因素不再继续产生作用而进行随机交配时，则该群体仍将保持平衡。

6. 打破平衡的意义：

在人工控制下通过选择、杂交或人工诱变等途径，就可以打破这种平衡 → 促使生物个体发生变异 → 群体(如亚种、变种、品种或品系)遗传特性将随之改变。

为动、植物**育种**中选育新类型提供了有利的条件。

∴ **改变**群体基因频率和基因型频率，**打破**遗传平衡 → 是目前动、植物育种中的主要手段。



例：我国某人群中测定了1050人对**苯硫脲**的尝味能力，其中410人(TT)有尝味能力、杂合的有500人(Tt)、味盲者有140人(tt)。

问是否是达到Hardy-weiberg平衡？

$$T \text{ 的基因频率 } p = (410 \times 2 + 500) / (1050 \times 2) = 0.63$$

$$t \text{ 的基因频率 } q = (140 \times 2 + 500) / (1050 \times 2) = 0.37$$

	TT	Tt	tt	总计
实际频数 (O)	410	500	140	1050
预计频数 (C)	(Np^2) 416.75	(N^2pq) 489.51	(Nq^2) 143.74	N 1050
$(O-C)^2 / C$	0.109	0.225	0.097	0.431

$\chi^2 = 0.431 < 3.841$ ，符合Hardy-weiberg平衡群体。

第二节 改变基因频率的因素



在自然界或栽培条件下，许多因素可以影响群体遗传平衡，如**突变**、**选择**、**迁移**和**遗传漂变**等，这些因素都是促进生物进化的原因。

其中**突变**和**选择**是主要的。



一、突变 (mutation) :



1. 基因突变对于改变群体遗传组成的作用:

- ①. 提供自然选择的原始材料;
- ②. 影响群体等位基因频率。

如: 一对等位基因, 当 $A_1 \rightarrow A_2$ 时, 群体中 A_1 频率减少、 A_2 频率则增加。

长期 $A_1 \rightarrow A_2$, 最后该群体中 A_1 将被 A_2 代替

→ 这就是由于突变而产生的突变压。

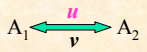


43

2. 当一个群体内正反突变压相等即平衡状态时:

设: $A_1 \rightarrow A_2$ 为正突变, 速率为 u ;

$A_2 \rightarrow A_1$ 为反突变, 速率为 v 。



某一世代中 A_2 的频率为 q , 则 A_1 的频率为 $p = 1 - q$ 。

平衡时, $qv = pu = (1 - q)u$

$$qv = u - uq$$

$$qv + uq = u$$

$$q(v + u) = u$$

$$\therefore q = u / (v + u)$$

同理可得: $p = v / (v + u)$



44

3. 当基因频率未达到平衡时:

群体中 A_1 频率的改变值 (Δp) → 是基因 A_2 的突变频率 (qv) 减去基因 A_1 的突变频率 (pu), 即: $\Delta p = qv - pu$ 。

例如: $A_1 \rightarrow A_2$ 突变率为 $1 / 100$ 万, 突变频率 $u = 0.000001$

$A_2 \rightarrow A_1$ 突变率为 $0.5 / 100$ 万, 突变频率 $v = 0.0000005$

则按上式可算出

$$pA = v / (v + u) = 0.0000005 / (0.0000005 + 0.000001) = 0.33$$

以上说明, 在群体中 A_1 基因占 33%, A_2 基因占 67%。

当 $\Delta p = 0$ 时, 即 $qv = pu$ 时, 群体达到平衡;

当一对等位基因的正反突变速率相等 (即 $v = u$), 则 q 和 p 的平衡值为 0.5。

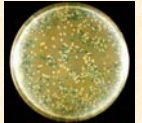
4. 当 $A_1 \rightarrow A_2$ 的突变不受其它因素的阻碍, 该群体最后将达到纯合性的 A_2 :

设: 基因 A_1 的频率在某一世代是 p_0 , 则在 n 代之后, 其频率 p_n 将是:

$$p_n = p_0 (1 - u)^n$$

多数基因的突变率很小 ($1/10^4 \sim 1/10^7$), 仅靠突变压使基因频率明显改变, 需要经过很多世代。

有些生物世代很短, 突变压可能成为一个重要因素。



46

二、选择 (selection) :

1. 基因突变对于改变群体遗传组成的作用:

例如: 玉米致死基因:

设: 正常绿色基因 C 和等位白苗基因 c 的基因频率为 0.5。

经过一代繁殖, 子代群体中将出现 $1/4$ 隐性纯合体白苗, 死亡。

则: 子代群体中的 C 频率变为 $2/3$ 、 c 频率只有 $1/3$ 。

由此形成的下一代个体的频率为:

$$\left(\frac{2}{3}\right)^2 CC : 2 \times \left(\frac{2}{3}\right)\left(\frac{1}{3}\right) Cc : \left(\frac{1}{3}\right)^2 cc$$

其中 $(1/3)^2 cc$ 的白化苗个体又被淘汰。



经 n 代淘汰后, 群体内三种基因型的频率为:

$$\frac{n^2}{(n+1)^2} CC : \frac{2n}{(n+1)^2} Cc : \frac{1}{(n+1)^2} cc$$

例如淘汰至第十代时:

$$\frac{10^2}{(10+1)^2} CC : \frac{2 \times 10}{(10+1)^2} Cc : \frac{1}{(10+1)^2} cc$$

$$= 0.8264 CC : 0.1653 Cc : 0.0083 cc$$

∴ 第十代时, 在 100 株苗中的白化苗个体已不到 1 株 (0.83%)。



48

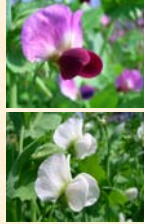
2. 选择可把某些性状选留下来，使这些性状的基因型频率增加，基因频率朝某一方向改变：

①. 淘汰显性性状可以迅速改变基因频率：

只需自交一代，选留具有隐性性状的个体即可成功。

例如：红花 × 白花

↓
红花
↓ ⊗
红花3/4 : 白花1/4



选留白花 → 迅速消除群体中的红花。

红花基因频率为0，白花基因频率升至1。

49

设：在一个随机交配群体中：

红花株占84%、白花株占16%。



∴ 白花基因频率 $p_2 = 0.4$

红花基因频率 $p_1 = 1 - p_2 = 1 - 0.4 = 0.6$

如果把16%的白花植株选留下来，下一代都是白花植株。

这时 $p_2 = 1$ 、 $p_1 = 0$ ，基因频率迅速发生改变。

50

②. 淘汰隐性性状，改变基因频率较慢：

设：未加选择一代的隐性基因频率为 $p_{2(0)}$ 。

淘汰 A_2A_2 ，下一代隐性基因频率 ($p_{2(1)}$) 可从杂合子所占的比值中求出 (∵ A_2 只占杂合体基因的一半)。

∴ A_2 在总个体中所占的比值为：

$$p_{2(1)} = \frac{p_{1(0)}p_{2(0)}}{p_{1(0)}^2 + 2p_{1(0)}p_{2(0)}} = \frac{p_{2(0)}}{p_{1(0)} + 2p_{2(0)}} = \frac{p_{2(0)}}{1 + p_{2(0)}}$$

连续 n 代淘汰后，隐性等位基因频率为：

$$p_{2(n)} = \frac{p_{2(0)}}{1 + np_{2(0)}}$$



51

设：原来白花基因频率 $p_{2(0)} = 0.4$ 。

当连续淘汰10代后，白花植株的基因频率：

$$p_{2(10)} = \frac{p_{2(0)}}{1 + np_{2(0)}} = \frac{0.4}{1 + 10 \times 0.4} = 0.08$$



∴ 至第十代时，隐性基因频率还保持0.08。

在上例中，隐性基因频率逐代下降：

0.400 ($p_{2(0)}$) → 0.286 ($p_{2(1)}$) → 0.222 ($p_{2(2)}$) → 0.182 ($p_{2(3)}$) → 0.154 ($p_{2(4)}$) → → 0.08 ($p_{2(10)}$)。

∴ 从表现型上淘汰隐性性状的速度很慢，效果随着世代的增加而变差，以0.5时为最好。

52

3. 选择对基因频率的影响：

①. 基因频率接近0.5时，选择最有效。

基因频率 > 或 < 0.5 时，选择有效度就降低很快；

②. 当隐性基因很少时，对一个隐性基因的选择或淘汰有效度很低。此时隐性基因几乎完全存在于杂合体中而得到保护。

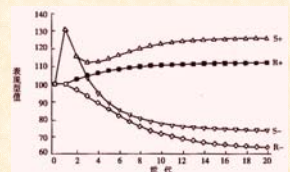


53

4. 选择影响群体质量性状的基因频率和数量性状遗传改良。

下图是对一个具有5000个个体的遗传群体的模拟结果，该群体有10个非连锁的基因座，每个基因座有2个等位基因。

自交群体(S)和异交群体(R)
表现型在正向(+)和负向(-)选择
压下(平均适合度 $\bar{w} = 0.5$)，群体
的平均表现型值随世代递增(正
向选择)或递减(负向选择)。



自交群体(S)和异交群体(R)在正向(+)和负向(-)选择压下的表现型值与世代的的关系

5. 适者生存, 通过突变和自然选择的综合作用而形成新生物类型:

- 如新变异类型更适应环境条件, 就能繁殖更多后代而逐渐代替原有类型 → 新种。
- 如新产生类型和原有类型都能生存, 则不同类型就分布在它们最适宜的地域 → 成为地理亚种。
- 新类型不及原有类型 → 则消失。

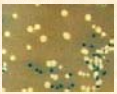
∴ 自然选择是生物进化的主导因素, 而遗传和变异则是其作用的基础。

例如: 大量使用DDT毒杀苍蝇 → 逐渐发现一些抗DDT新类型 → 突变和自然选择的结果。

55

又如: 在微生物中也发现类似现象。

一般情况下, 许多细菌如肺炎双球菌遇到青霉素就受到抑制 → 有些细菌经突变和后代选择后能够形成抵抗这些抗生素的新类型。



∴ 新的生物类型可以通过突变和自然选择的综合作用而产生出来:

有害突变被自然选择所淘汰
有利突变被自然选择所保存 } 适者生存。

∴ 自然选择的长期作用 → 生物发展。



三、遗传漂变 (genetic drift, 亦称随机遗传漂变):

1. 概念:

在一个小群体内, 每代从基因库中抽样形成下一代个体的配子时, 会产生较大误差, 由这种误差引起群体基因频率的偶然变化, 叫做遗传漂变。



57

2. 引起遗传漂变的原因:

遗传漂变一般发生于小群体中。



∴ 在一个小群体中, 由于一个小群体与其它群体相隔离, 不能充分地随机交配 → 在小群体内基因不能达到完全自由分离和组合, 使基因频率容易产生偏差。但这种偏差不是由于突变、选择等因素引起的。

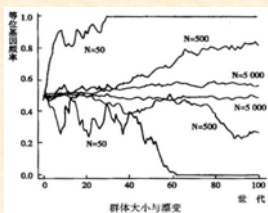
一般群体愈小 → 就愈易发生遗传漂变作用。

下图为群体大小与遗传漂变的关系, 3种群体个体数分别是50、500和5000, 初始等位基因频率约为0.5。

58

漂变使随机交配小群体 (50个个体) 的等位基因在30~60代就被固定。群体增大至500个体以后, 经过100代随机交配等位基因频率逐渐偏离0.5。

个体数达5000群体至100代, 等位基因频率仍接近初始值0.5。



小群体的遗传漂变不仅能够改变等位基因频率, 还会增加群体内的近交程度。

59

3. 遗传漂变的作用:



许多中性或不利性状的存在不一定能用自然选择来解释, 可能是遗传漂变的作用 → 进化。

∴ 遗传漂变作用 → 可以将那些中性或无利的性状在群体中继续保留下来, 而不被消灭。

例如: 人类不同种族所具有的血型频率差异在实际中并没有适应上的意义, 可能同类人猿一样将血型差异一直传下来, 可能是遗传漂变的结果。

60

进化论认为**形成一个新种**需在遗传、变异和自然选择、隔离等因素作用下，从一个旧物种逐渐形成。

物种在自然界进化的途径 → **认识**有机界在系统发育中的遗传和变异的规律 → **人工创造**和综合新物种、新品种。

例如，远缘杂交和细胞遗传分析结果表明 → **小麦属、棉花、烟草和芸薹属**许多复合种的进化，是由低级二倍体物种经过杂交和染色体加倍后形成的多倍体种。



浙江大学



遗传学第十四章

67

二、达尔文的进化学说及其发展：

拉马克：《动物学哲学》。

提出**用进废退**和**获得性状遗传原理** → 解释生物进化

→ 认为**动植物生存条件的改变**是引起遗传特性发生变异的根本原因。



浙江大学



68

遗传学第十四章

外界环境条件对生物的影响有两种形式：

①. 对于植物的影响是直接的：

如**水生毛茛**，生长在水面上的叶片呈掌状、而生长在水面下的叶片呈丝状；



②. 对于具有发达神经系统的高等动物则是间接的：

当外界环境条件改变时 → 动物习性和行为改变 → 某些器官的加强和减弱。

用进废退和**获得性状的遗传** → 生物逐渐得以发展。

浙江大学

遗传学第十四章

69

达尔文的进化学说：

核心是选择 → 作为选择材料的基础是种内个体间的微小差异。

自然选择 → 自然条件下个体微小差异的选择和积累。

∴ 种和变种内存在着个体差异和繁殖过剩现象 → 生存斗争 → 自然选择，这是物种起源和生物进化的主要动力。

人工选择 → 人类对这些变异进行多代的选择和积累、选育出新的品种。



浙江大学

遗传学第十四章

70

新拉马克主义：

拥护获得性状遗传；

否定选择在形成中的作用。



浙江大学



遗传学第十四章

71

新达尔文主义：魏斯曼（首创者，德国生物学家）。

认为选择是新种形成的主导因素，否定获得性状遗传。

新拉马克主义和新达尔文主义的**争论中心** → **生物进化的动力**问题 → 遗传特性如何发生变异和形成物种。

上世纪初，生物科学中出现了三个突出事件：

① **孟德尔遗传规律的重新发现**：

结果是从试验中推导出来，能够进行重复和检验 → 很快得到生物界的认同。



浙江大学

遗传学第十四章

②. 狄·费里斯的突变论:

1886年起, 普通月见草的多年观察 → 发现有一些新类型是突然发展的, 而且只要一代即可达到稳定遗传 → 提出突变论。

认为自然界新种的产生不是长期选择的结果, 而是突然产生的。



③. 丹麦植物学家约翰生的纯系学说:

通过对商用菜豆品种进行连续选择 → 分离出19个纯系 → 提出纯系学说。

约翰生认为商用菜豆是多个纯系的混合体, 在该混合体内选择有效, 但仅能分离出不同纯系, 若继续在纯系内进行选择无效。

纯系学说试图阐明两个问题:

①. 选择作用只是隔离变异 → 认为达尔文的选择学说不能说明生物进化的动力问题;

②. 环境条件引起的变异不能遗传 → 认为拉马克提出的获得性状遗传也无根据。

孟德尔提出遗传因子假说以后, 遗传学家认识到:

①. 魏斯曼提出的“种质”并不是单指生物细胞而言, 而是包括所有细胞核内的染色体及其所载基因;

②. 突变是染色体和基因发生变异的结果 → 染色体变异包括数目和结构变异, 基因突变则是基因化学结构发生改变。

自然界主要以微小突变为主, 必须通过选择~~的~~积累过程才能形成新种。

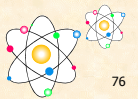


19世纪末, 细胞学发展促进了细胞分裂、受精过程和染色体行为等的了解。

孟德尔遗传规律与魏斯曼的“种质论”很快结合 → 形成细胞遗传学 → 完整的基因学说 → 是新达尔文主义的继续。

后来, 实例和数学分析方法把遗传学和进化论结合 → 群体遗传学;

近代分子水平的发展又使进化论得到进一步的了解 → 分子遗传学。



遗传学与进化论紧密联系 → 群体遗传学发展。

实验和数学分析方法 → 对生物进化的认识已从描述科学跃进到精确的数量分析。

分子遗传学发展 → 进化论从分子水平上得到进一步的了解。

∴人类对生物进化的认识, 通过遗传学的研究在不断向前发展。



生物的“进化综合理论”: 将达尔文的自然选择学说和新达尔文主义的基因论结合起来。

以杜布赞斯基 (Dobzhansky T.) 于1937年发表《遗传学与物种起源》一书为标志。

1970年杜布赞斯基出版了《进化过程的遗传学》。

他论证了突变、基因重组、选择和隔离等因素在生物进化中的作用 → 认为物种形成和生物进化的单位是种群 (或称孟德尔群体), 而不是单个个体。

∴生物的进化是群体在遗传结构上的变化。



自然界生物种群基本上是**遗传混杂**的，群体里不同个体中的等位基因，**多数位点也是多态的**。

这些多态位点的存在，使基因结构维持一定的平衡
→ **增强群体的适应性**。

不同个体的**杂合性**，可使群体适应不同环境条件，而不被淘汰 → ∴ 自然界选择作用是多方向，一个单纯遗传结构的群体难以适应复杂的环境条件。

由于**突变**，基因才成为多态的。这就是个体或基因处于高度杂合或多态的优越性。



杜布赞斯基“**进化综合理论**”的特点：

从群体和分子水平上阐述**突变等因素**在物种形成和生物进化的遗传机理 → 丰富达尔文**选择论**和狄·弗里斯**突变论**。

存在问题：

✦ **未能很好地解释**生物进化中一些重要问题。

如：生物体的新结构、新器官的形成，适应性的起源及生活习性和生活方式的改变等。

✦ **未说明产生变异的原因**。

✦ **如何从分子水平上揭示生物进化的规律**，“进化综合理论”也未能作出解释。

三、分子水平的进化：

1. **生物科学** → 生物学、分类学、胚胎发生学、比较解剖学、生物地理学、生理学和遗传学知识可以证明生物进化的过程。

近来分子生物学兴起，生物学家开始在分子水平研究生物的进化，已取得显著的发展。

2. **生物进化的遗传信息** → 蕴藏在核酸和蛋白质分子组成的序列中。

不同物种间的核酸和蛋白质组成成分差异 → 估测相互之间的亲缘关系 → 彼此间所具有的核苷酸或氨基酸愈相似，其亲缘关系也就愈近。

3. 从分子水平上研究生物进化的优点：

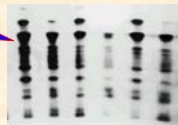
根据生物**核酸和蛋白质结构上差异程度**：

- ①. **精确估计**生物种类的进化时期和速度；
- ②. **估计**结构简单的微生物进化；
- ③. **比较**亲缘关系极远类型之间的进化信息。



4. 蛋白质进化：

蛋白质多态性



蛋白质 → **直接或间接影响**生物进化。

DNA **核苷酸**序列 → **氨基酸**序列 → **蛋白质**主体结构
和理化性质。

比较生物之间同一蛋白质的组成 → 估计其**亲缘关系**
和**进化程度** → 发现生物进化中**遗传物质**变化情况。

有些蛋白质在各类生物进化中执行**同一任务**，例如**细胞色素C**是一种呼吸色素、在氧化代谢中担任转移电子的作用。

根据蛋白质中**氨基酸变化数目**和**各类生物相互分歧的时间**对比，可计算进化时蛋白质变化速率。

细胞色素C是由**104个氨基酸**组成。

人与不同生物**细胞色素C氨基酸差异数**和**最小突变距离**的比较

生物	氨基酸差异数	最小突变距离	生物	氨基酸差异数	最小突变距离
人类	0	0	狗	10	13
黑猩猩	0	0	马	12	17
恒河猴	1	1	企鹅	11	18
兔子	9	12	蛾	24	36
猪	10	13	酵母菌	38	56

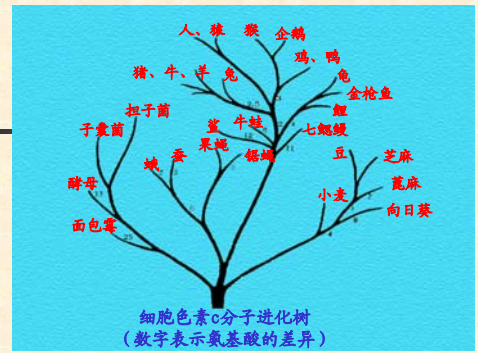
从上表可见：

- 黑猩猩细胞色素C中的氨基酸和人完全一样；
- 恒河猴和人的细胞色素C也只有一个氨基酸不同。
- ∴ 恒河猴和黑猩猩与人的亲缘关系较近。

- 人——**陆生动物**的亲缘关系较近 → 细胞色素C氨基酸差异无或很小；
- 人——**水生动物**的差异较多；
- 人——**植物**的差异很多；
- 人——**微生物**的差异最多。



根据不同生物细胞色素C的氨基酸差异 → 估测**各类生物相互分化**的大致时间。



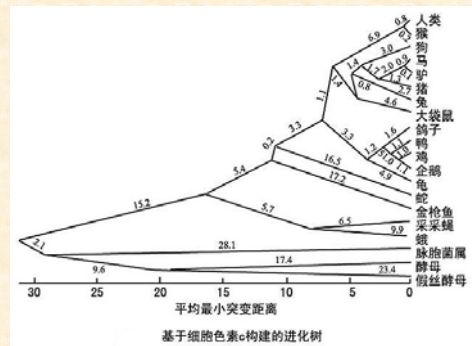
细胞色素C的进化速率是 0.3×10^{-9} ，可计算人类与其它物种的分歧时间：

- 人—恒河猴：约为0.16亿年；
- 人—兔子、猪、狗、马和企鹅等哺乳动物：约在2-3亿年；
- 人—蛾等昆虫：约在7亿年前；
- 人—酵母曲等真菌：约13亿年前。

基于细胞色素C估算的人类和其它一些物种的分歧时间

物种	与人类的分歧时间 (10^9)	物种	与人类的分歧时间 (10^9)	物种	与人类的分歧时间 (10^9)
人类	—	猪	0.223	蛾	0.708
黑猩猩	0.000	狗	0.223	酵母菌	1.289
恒河猴	0.016	马	0.297		
兔子	0.204	企鹅	0.317		

采用物种之间的最小突变距离 → **构建进化树** (evolution tree) 和 **种系发生树** (phylogenetic tree)。



根据20种不同生物细胞色素C氨基酸碱基序列差异 → 计算平均最小突变距离 → **构建物种进化树**列于左图。

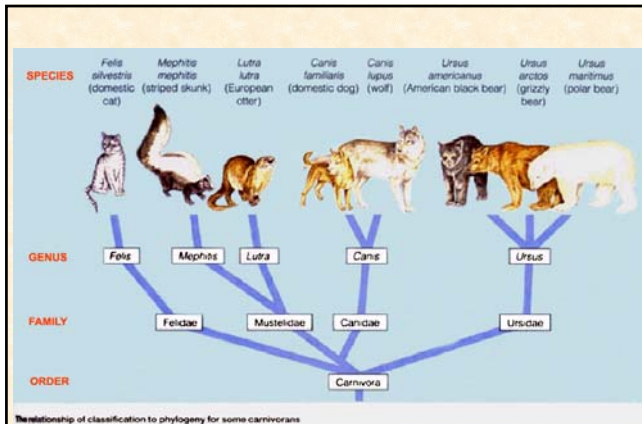
例如上述方法估测到原核生物和真核生物的分化比动物和植物的分化大约早1.5-2.0倍时间，其中：

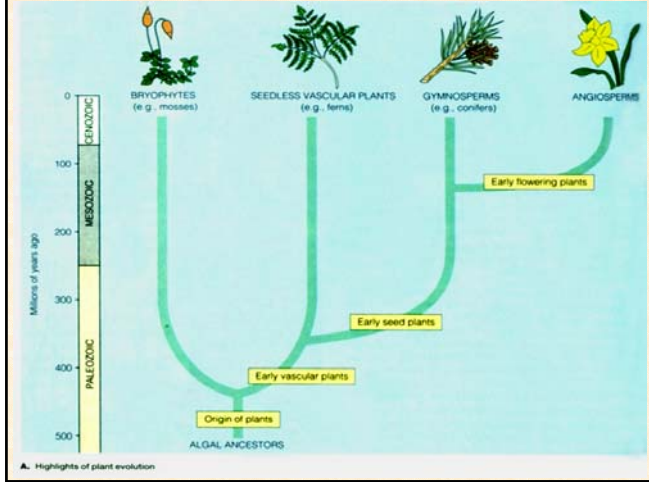
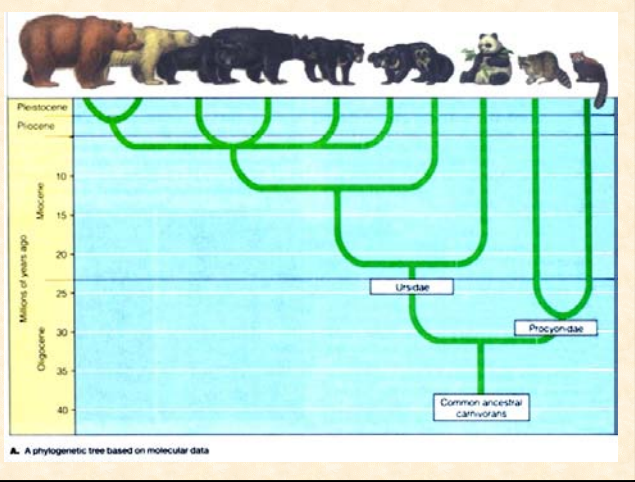
- 动物和植物的分化约在12亿年前；
- 原核生物和真核生物的分化大约在20亿年以前。
- 这些同化石记录的分析十分相似。

利用分子水平估算方法测定的鲤鱼与人、马、牛的相对进化时间相差约4.8倍。

而从地质历史上估算，鱼类起源于3.5-4.0亿年之间，哺乳动物起源于0.75-0.8亿年之前，即鱼类对哺乳动物的相对进化时间约为5倍。

分子水平估算与地质估算数据十分接近。





5. 核酸进化:



核酸的分子结构中包含了丰富的**进化信息**。
要在分子水平上探讨进化，需要直接**分析遗传物质**（核酸），而不是由核酸编码的蛋白质。



(1). DNA量的变化:



一般生物由简单到复杂 → DNA含量由少到多。
分子遗传学表明:
复杂生物种类需要更多的基因来传递和表达较为复杂的遗传信息。
例如 λ 噬菌体有9个基因、SV40病毒有6~10个基因，而“人类基因组计划”研究表明人（2n=46）染色体上约有3~4万个基因。
有许多基因如血红蛋白基因、免疫球蛋白基因等**只存在于比较高等的生物**。

各类生物的 DNA 含量

生物	每基因组的核苷酸对	生物	每基因组的核苷酸对
哺乳动物	3.2×10^9	果蝇	0.1×10^9
鸟	1.2×10^9	玉米	7.0×10^9
蜥蜴	1.9×10^9	链孢霉	4.0×10^7
蛙	6.2×10^9	大肠杆菌	4.0×10^6
大多数硬骨鱼	0.9×10^9	T ₄ 噬菌体	2.0×10^5
肺鱼	111.7×10^9	λ 噬菌体	1.0×10^5
棘皮动物	0.8×10^9	φ × 174	6.0×10^3

许多生物体中存在着大量的DNA**重复序列** → DNA含量不一定与生物的复杂程度成正比。如：
肺鱼DNA含量几乎是哺乳动物的40倍；
玉米DNA含量是哺乳动物的2倍。



DNA序列多态性

分子标记: RFLP, AFLP, RAPD, SSR

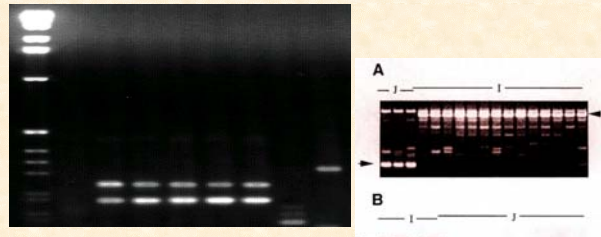


Fig. 1. Subspecies-specific alleles by QPW42 (A) and CT206 (B). *E. japonensis*, *E. indica*; arrows, subspecies-specific bands.



染色体变异

(2). DNA差异用于估算分子的进化速率:



用分子进化速率可以推断**分子进化钟** (molecular evolutionary clock), 简称**分子钟**。

分子进化速率的计算方法 (以**氨基酸为例**):

$$k = \frac{-\ln(1-d/n)}{2T}$$

其中: k 是每年各位点上氨基酸的置换率, \ln 是自然对数, d 是氨基酸置换数 (最小突变距离), n 是所比较的氨基酸总数。

众多物种的氨基酸分子进化速率计算结果表明, k 值一般都在 10^{-9} 。

∴日本**木村资生**(Kimura M.)建议将 10^{-9} 定为**生物分子进化钟的速率**。如果已知进化速率(k), 便可以估算不同物种进化分歧的时间:

$$T = \frac{-\ln(1-d/n)}{2k}$$



第四节 物种的形成



一、物种的概念



1、物种 (Species) 的概念:

物种: 具有一定形态和生理特征以及一定自然分布区的生物类群。是生物分类的基本单元、生物繁殖和进化中的基本环节。



(1). **达尔文**: 认为物种就是比较显著的变种。

物种之间一般有明显的界限, 但这个界限不是绝对的, 所以**物种和变种**并没有本质上的区别, **前者是后者逐渐演变而来的**。



不同植物物种

不同动物物种



(2). 现代生物学界定物种的主要标准:



①. 可杂交性:

- ✦ 能够相互杂交并产生可育后代的种群或个体 → 属于同一物种;
- ✦ 不能相互杂交、或者能够杂交但不能产生可育后代的种群或个体 → 属于不同的物种。

遗传学: 遗传差异、染色体变异。

分子生物学: DNA序列的变异、物种指纹图谱。



104

②. 同时考虑形态结构和生物地理上的差异:

目前分类学上仍以形态上的区别为分类的标准,但应注意生物地理的分布区域。

∴ 每一物种在空间上有着一定的地理分布范围,超过这一范围就不能存在,或是产生新的特性和特征而转变为另一个物种。



2. 引起物种间差异的原因:

✦ 不同的物种具有较大的遗传差异:

- 一般涉及一系列差异基因;
- 涉及到染色体数目和结构上的差别。
- ✦ 它们之间不能相互杂交或其杂种不能进行正常减数分裂 → 产生不育性和生殖隔离,不能产生后代。



例如: 两个果蝇物种 (*Drosophila pseudoobscura*和*D. miranda*) 在一些染色体的结构上相似,但有一些部位已产生倒位或易位 → 它们之间就出现不育性、彼此不能杂交 → 成为两个不同的物种。

在不同的个体或群体之间,由于遗传差异逐渐增大 → 生殖隔离 (reproductive isolation)。



生殖隔离机制是防止不同物种个体相互杂交的环境、行为、机械和生理的障碍。

生殖隔离 → 达到阻止群体间基因交换之目的。

生殖隔离分为两大类:

- ①. 合子前生殖隔离: 阻止不同群体成员间交配或产生合子;
- ②. 合子后生殖隔离: 降低杂种生活力或生殖力的一种隔离。

生殖隔离机制的分类



1. 合子前生殖隔离:

- ①. 生态隔离: 群体占据同一地区,但生活在不同的栖息地
- ②. 时间隔离: 群体占据同一地区,但交配期或开花期不同
- ③. 行为隔离: 动物群体雌雄间不存在性吸引力
- ④. 机械隔离: 生殖结构的不同阻止了交配或受精

2. 合子后生殖隔离

- ①. 杂种无生活力: F_1 不能存活或不能达到性成熟
- ②. 杂种不育: F_1 不能产生有功能的配子
- ③. 杂种衰败: F_1 有活力并可育,但 F_1 世代表现活力减弱或不育

二、物种形成的方式



109

物种的形成：量变 → 质变。主要有两种不同方式：

1. 渐变式：

长时间内旧物种逐渐演变成为新的物种，这是物种形成的主要形式。

渐变式的形成方式：

亚种 → 逐渐累积变异成为新种。

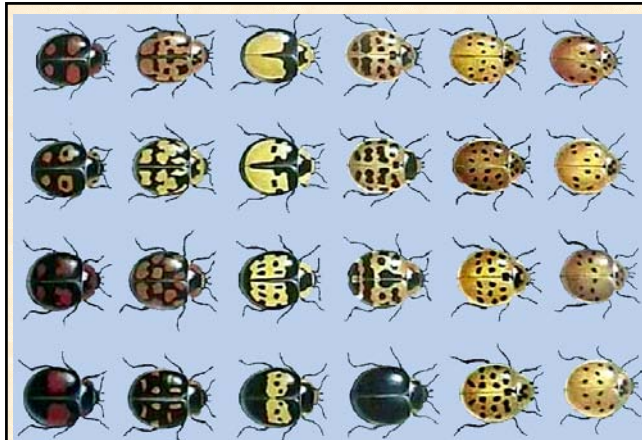
渐变式又可分为二种方式：**继承式**和**分化式**。



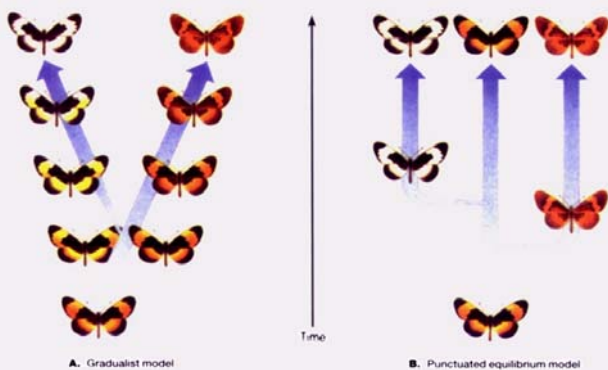
110

(1) **继承式**：指一个物种可通过逐渐累积变异的方式，经历悠久的地质年代，由一系列的中间类型过渡到新种。

例如马等动物的进化历史。



112



113

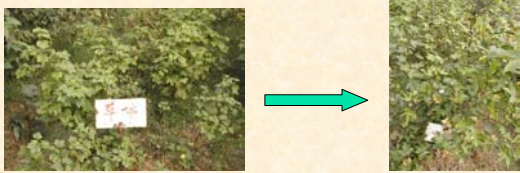
(2) **分化式**：指同一物种不同群体，地理隔离或生态隔离 → 逐渐分化成不同新种。由少数种变为多数种。

特点：地理隔离（如海洋、大片陆地、高山和沙漠等）
 → 许多生物不能自由迁移、相互不能自由交配、不同基因间不能交流 → 遗传变异 → 自然选择 → 变种或亚种 → 分化 → 生殖隔离 → 新种。



例如棉属中一些种的变化，就属于这种形式。其中亚洲棉来源于草棉。

渐变式的物种形成方式，在地球历史是一种常见的形式 → 可通过突变、选择和隔离等过程形成若干地理族或亚族 → 因生殖隔离而形成新种。



浙江大学 遗传学第十四章 115

例：南美热带果蝇 *D. willistoni* 包含 15 个种，其中一个种的二个亚种：



① *D. W. quwchua* 和 *D. W. willistoni* 分别生活在南美洲的安第斯山的西面和东面。

正交： $D. W. willistoni \times D. W. quwchua$

↓
雌雄均可育

反交： $D. W. quwchua \times D. W. willistoni$

↓
雌性可育，雄性不育

② 另一种 *D. equinoxialis* 两个亚种分别分布在加勒比群岛和南美大陆，正交和反交的雌雄个体均不育。

浙江大学 遗传学第十四章 116

2. 爆发式：不一定需要悠久的演变历史，在较短时间内即可形成新种。

一般不经过亚种阶段 → 通过远缘杂交、染色体加倍、染色体变异或突变等方法 → 在自然选择的作用下逐渐形成新种。

远缘杂交结合多倍化 → 主要见于显花植物。

栽培植物中多倍体比例 > 野生植物。例如：

普通小麦的形成：远缘杂交试验

→ 证明普通小麦是起源于不同亲缘属，逐步通过属间杂交和染色体数加倍 → 异源六倍体普通小麦。



浙江大学 遗传学第十四章 117

已经用人工的方法合成了与普通小麦相似的新种。

例如：普通小麦的演化过程

野生一粒小麦 \times 拟斯卑尔脱山羊草
 $2n=AA=14$ ↓ $2n=BB=14$
 F_1 $2n=2X=AB=14$
 ↓ 加倍
 野生二粒小麦 \times 方穗山羊草
 $2n=4X= AABB=28$ ↓ $2n=2X= DD=14$
 F_1 $2n=3X= ABD=21$
 ↓ 加倍
 斯卑尔脱小麦 (异源六倍体)
 $2n=6X= AABBDD=42$
 ↓ 基因突变、长期演化
 普通小麦
 $2n=6X= AABBDD=42$



这种由人工合成的斯卑尔脱小麦与现有的斯卑尔脱小麦很相似，两者可相互杂交而产生可育后代。



浙江大学 遗传学第十四章 118

另外，棉属的进化、普通烟草的形成、芸苔属中各个栽培种的起源也充分说明了这种爆发式形成物种的作用。



浙江大学 遗传学第十四章 119

本章小结

1. 群体遗传的平衡：

遗传学中的群体指不是由一些个体的简单集合体，而是各个体间有相互交配关系的集合体。

- ① 等位基因频率和基因型频率的推算、公式；
- ② 哈德—魏伯格定律的要点(3个)；
- ③ 哈德—魏伯格定律的意义。

2. 达尔文进化学说及其发展：

认为自然条件下新种是通过遗传、变异、自然选择，在隔离因素下形成的，旧种 → 新种。

浙江大学 遗传学第十四章 120

本章小结

3. 生物进化的基本过程:

- ①. 非生物 → 生物; 简单 → 复杂;
原核生物 → 真核生物; 水生 → 陆生。
- ②. 自然进化经过漫长岁月。

4. 分子进化:

能够比较物种间DNA、蛋白质的差异 → 区别不同的物种, 明确不同物种间的亲缘关系。

121

本章小结

5. 隔离在进化中的重要意义:

发生优良变异的个体或群体任其进行自由交配 → 则得到的优良性状很快消失, 也就不可能形成新种。
没有隔离或阻止杂交繁殖, 生物界进化难以进行。
隔离 → 地理、生态、生殖隔离等。

6. 物种的概念和形成方式:

- ①. 渐变式: 继承式、分化式;
- ②. 爆发式。



122

谢谢各位同学对《遗传学》

教学工作的支持!

祝大家取得好成绩!



123

第一章 绪言
第二章 遗传的细胞学基础
第三章 孟德尔遗传
第四章 连锁遗传和性连锁
第五章 数量性状遗传
第六章 基因突变
第七章 染色体变异
第八章 细胞质遗传
第九章 细菌和病毒的遗传
第十章 遗传物质的分子基础
第十一章 基因表达与调控
第十二章 基因工程与基因组学
第十三章 遗传与发育
第十四章 群体遗传与进化
返回首页

