

遗传学教学

自交率对 Hardy-Weinberg 平衡的效应

罗 庆

(江苏省扬州农业学校)

1908年,德国医生魏伯格(Weinberg)和英国数学家哈德(Hardy)分别发现随机交配群体遗传平衡规律,它已成为群体遗传学、也是数量遗传学的基石。但是 Hardy-Weinberg 定律只是群体遗传学规律中的一条特殊规律,它并不适应于许多类型自然群体的遗传平衡。

Hardy 与 Weinberg 先后独立地证明,如果一个群体符合下列条件:(1)是个无限大的群体;(2)随机交配,就是说,每一个体与群体中所有其他个体的交配机会相等;(3)没有突变、选择、迁移等,那么就有如下要点:(1)各代基因频率保持不变;(2)在群体内,不论其基因频率和基因型频率如何,只要一代的随机交配,这个群体就达到平衡;(3)群体在平衡状态时,基因频率和基因型频率的关系是: $D = p^2$, $H = 2pq$, $R = q^2$ 。

在一个自然群体中,自交的机会与个体之间的相互交配机会或许相等或许不相等。如果相等时,则群体就是完全随机交配群体,如水稻、小麦、大豆、棉花、玉米等群体,而只能适用于完全随机交配群体,随机交配群体有许多现象,Hardy-Weinberg 定律是无法解释的,如在自花授粉作物群体中很难找到杂合个体,而在异花授粉作物的群体中就比较易找到杂合个体。

对于随机交配群体,运用下面的公式就可得到准确的答案。

$$H = \frac{4pq(1-i)}{2-i}, \quad D = p^2 + \frac{pqi}{2-i},$$

$$R = q^2 + \frac{pqi}{2-i}$$

i 为自交率, $1-i$ 为异交率。

$$A \text{ 表现型的频率为: } D + H = p^2 + \frac{pq(4-3i)}{2-i};$$

$$a \text{ 表现型的频率为: } R = q^2 + pqi \frac{1}{2-i}。 \text{ 公式的推}$$

导过程为:假设一个符合 Hardy-Weinberg 条件的群体,其异交率为 10%,当代(第一代)基因型频率为 $D_1 = 0.64$, $H_1 = 0.32$, $R = 0.04$ 。基因频率为: $p_1 = 0.8$, $q_1 = 0.2$ 。则第二代,由于有 90% 自交率,所以各种基因型都有 90% 的个体自交,10% 的个体混合组成完全随机交配群体进行完全随机交配。因而后代的每

一种基因型都有两方面的来源即来自自交群体和异交群体。在自交的部分群体中得到的 Aa 、 AA 、 aa 3 种基因型频率为:

$$\begin{array}{ccc} Aa & & AA \\ (0.32 \times 0.9) \div 2 & 0.64 \times 0.9 + (0.32 \times 0.9) \div 4 & \\ & aa & \\ & 0.04 \times 0.9 + (0.32 \times 0.9) \div 4 & \end{array}$$

异交的部分群体 3 种基因型频率为:

$$\begin{array}{ccc} Aa & & AA & & aa \\ 0.1 \times (2 \times 0.8 \times 0.2) & 0.1 \times 0.8^2 & & & 0.1 \times 0.2^2 \end{array}$$

因此,第二代中,总的 $H_2 = 0.32 \times 0.9 \div 2 + 0.1 \times (2 \times 0.8 \times 0.2) = 0.176$, $D_2 = 0.64 \times 0.9 + 0.32 \times 0.9 \div 4 + 0.1 \times 0.8^2 = 0.712$, $R_2 = 0.04 \times 0.9 + 0.32 \times 0.9 \div 4 + 0.1 \times 0.2^2 = 0.112$ 。以后各代重复此过程,逐渐接近平衡。

从上可以看出,群体平衡时,必须新增加的 Aa 和失去的 AA 基因型频率相等。同样基因型 AA 、 aa 失去的必须和增加的相等。而杂合个体 Aa 的自交分离是造成不平衡的主要因素,只要 Aa 的减少和增加相等达到表现静止, AA 和 aa 必然达到表现静止。所以得到等式:

$$2pq(1-i) = x \times \frac{i}{2} + x(1-i)$$

即

$$2pq(1-i) = x(1-i/2)$$

$x = \frac{2pq(1-i)}{1-i/2} = \frac{4pq(1-i)}{2-i}$ 。 x 为基因型 (Aa) 的频率, i 为自交率, $x(1-i)$ 为组成完全随机交配群体的杂合个体。

按照完全随机交配模型, Aa 的频率应为 $2pq$, 由于自交作用将 $2pq - x$ 比率的个体纯合到基因型为 AA 、 aa 的纯合体中,因而得到: $D = p^2 + \frac{pqi}{2-i}$

$$R = q^2 + \frac{pqi}{2-i}。$$

Luo Qing: The Effect of the Rate of Selfing to Hardy-Weinberg's Equilibrium

如果已知 A 的表现频率为 K_A , a 的表现频率为 K_a , $c = \frac{1-i/2}{1-i}$, 则 $D + H - R$ 得: $p^2 - q^2 + \frac{2pq}{c} = K_A - K_a$, 将 $q = 1 - p$ 代入, 得 $2q^2 + 2(c-1)q - c(K_a - K_A + 1) = 0$ 。根据求根公式, $q = \frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}$, 求得 q_0 。由于 $(1 + K_a - K_A)$ 总是大于 0, 因此 $-c(1 + K_a - K_A)$ 总是负数, 所以 K_a 愈大, $-4ac$ 愈大, 即 $8c(1 + K_a - K_A)$ 愈大, q 值也愈大, 但并不成直线相关。

根据上述公式, 可求得上述假设群体的 $H = 0.0582$, $R = 0.1309 + 0.04 = 0.171$ 。如果测知一个平衡群体的 $R = 0.171$, $H = 0.0582$, $i = 90\%$, 同样可求得 $q = 0.2$ 。由一个不平衡的群体达到平衡, 需 n 代, n 可按下式解出: 第一代杂合个体频率为 $2kpq$, 则:

$$\left\{ - \left[k \cdot 2pq \times \frac{i}{2} + 2pq(1-i) \right] \times \frac{i}{2} + 2pq(1-i) \right\} \times \dots \times \frac{i}{2} + 2pq(1-i) = \underbrace{H(1 \pm 1\%)}_n$$

即

$$k \cdot 2pq \left(\frac{i}{2} \right)^n + 2pq(1-i) \left(\frac{i}{2} \right)^{n-1} + \dots + 2pq(1-i) = H(1 \pm 0.01)$$

一个群体由不平衡达到平衡, 固定在一个理论数值上是不可能的, n 每增加一次就是向理论值逼近一步。而且异交率本身也不是固定不变的, 它受各种因素的影响。因此群体平衡不是绝对的, 而是相对的, 各种基因型的频率可以在一定的范围内变动。在这里变化的幅度是理论值的 1%。当 $i = 0$ 时, 是完全随机交配群体, n 可取等于 1、大于 1 的任何正整数, 总是 $2pq = H(1 \pm 1\%)$, 即: $2pq = 2pq(1 \pm 0.01)$ 。一代以后就可达到平衡。当 $i \neq 0$ 时, 根据几何级数求和公式简化, 得到:

$$k \cdot 2pq \left(\frac{i}{2} \right)^n + 2pq(1-i) \left[\frac{1 - (i/2)^n}{1 - i/2} \right] = \frac{2pq(1-i)}{1 - i/2} \times (1 \pm 0.01)$$

即:

$$\left(\frac{i}{2} \right)^n \left[k \left(1 - \frac{i}{2} \right) - 1 + i \right] = \pm 0.01(1 - i)$$

最后可求得 n 。当 $k(1 - i/2) - 1 + i$ 无限接近于 0 时, 即 $k \rightarrow \frac{2-2i}{2-i}$, 也就是 $H \rightarrow 4pq \frac{1-i}{2-i}$ (平衡理论值) 时, $n = 0, 1, 2, \dots$, 表示群体达到平衡。

自然随机交配的群体遗传平衡, 可归纳如下: (1) 与 Hardy-Weinberg 相同。(2) 自交率愈高达到平衡所需的代数愈多,

$$\left(\left(\frac{i}{2} \right)^n = \pm 0.01 / (R - 1), k = R \frac{2-2i}{2-i} \right)$$

当自交率为 0 时。经过一代的随机交配就可达到平衡; 当原始群体杂合个体的频率为 0 时: $\left(\frac{i}{2} \right)^n = \pm 0.01$ 。(3) 基因频率相同的群体, 异交率愈高, 杂合个体的频率也就愈高; 当 $i = 0$ 时, 杂合频率为 $2pq$; 此时如 $p = q$, 杂合性最高。当 $i = 1$ 时, $D = p^2 + pq = p$; $H = 0$, $R = q^2 + pq = q$; 此时平衡群体中杂合个体频率为 0, 基因频率就是基因型频率。(4) 在遗传平衡群体中, 基因频率和基因型频率后代保持不变, 而且它们之间的关系为:

$$D = p^2 + pqi \frac{1}{2-i}, H = 4pq \frac{1-i}{2-i}, R = q^2 + \frac{pqi}{2-i}$$

$i = 0$ 时有: $D = p^2$, $H = 2pq$, $R = q^2$ 。

遗传平衡在育种工作中是具有指导意义的。杂交亲本以及杂交种亲本的选择, 处理方法因自交率不同而不同, 杂交后代的处理方法也不完全相同。异花授粉作物杂交后代选择, 如玉米, 往往不用系谱法。在混合选择, 集团混合选择中, 运用遗传平衡可提高选择效率。强迫异花授粉作物自交, 淘汰不良基因, 改良群体。在良种繁育中根据不同作物不同世代采用不同的良种繁育方法: 并不是每一个品种, 每一代都要“提纯复壮”。在数量遗传学中的某些部分应得到相应的改变。为什么人类、玉米常有“返祖”现象, 而水稻、小麦等几乎没有返祖现象, 这些同样能得到圆满的解释。

参 考 文 献

- [1] 刘祖洞, 江绍慧: 1982.《遗传学》, 人民教育出版社 257-261。
- [2] 张效先等: 1982.《无穷的数》。
- [3] 大羽滋著(赵敏等译): 1983.《群体遗传》, 科学出版社。