

DOI: 10.1360/yc-007-0643

# 群体遗传不平衡条件下的遗传共适应现象及其遗传分析

潘庆杰<sup>1,2</sup>, 李晓林<sup>2</sup>, 闵令江<sup>2</sup>, 沈伟<sup>2</sup>, 刘娣<sup>1</sup>

1. 黑龙江省农业科学院畜牧研究中心, 哈尔滨 150086;
2. 莱阳农学院动物科技学院/动物生殖发育与基因工程研究所, 青岛 266109

**摘要:** 群体基因库的遗传共适应特性是在系统演化过程中逐渐形成的, 和各基因位点的基因频率一样, 是基因库属性的一个方面。利用群体遗传不平衡状态下的中性基因位点组合的遗传共适应特性, 能揭示群体的起源进化和系统地位; 通过对遗传共适应的认识, 可提高经济性状标记的准确性。文章对遗传共适应的概念、产生的基础和过程, 以及研究现状进行了探讨和分析。

**关键词:** 遗传不平衡; 遗传共适应; 基因; 连锁

## Genetic co-adaptability among structural genes under the condition of genetic disequilibrium

PAN Qing-Jie<sup>1,2</sup>, LI Xiao-Lin<sup>2</sup>, MIN Ling-Jiang<sup>2</sup>, SHEN Wei<sup>2</sup>, Liu Di<sup>1</sup>

1. Animal Science Center, Heilongjiang Academy of Agriculture Science, Harbin 150086, China;
2. Department of Animal Science and Technology, Institute of Animal Reproduction Development and Genetic Engineering, Laiyang Agricultural College, Qingdao 266109, China

**Abstract:** Genetic co-adaptability of colony gene bank is formed in the process of system evolution, and it is a part of the attribute of gene bank, just as the gene frequency of every locus. With the genetic co-adaptability of loci combination under the condition of genetic disequilibrium, the genesis evolution and the system status of colony could be analyzed; through the study of genetic co-adaptability, the veracity of the economy character mark could be improved. We summarized about the concept, the basic and the actuality of genetic co-adaptability.

**Keywords:** genetic disequilibrium; genetic co-adaptability; gene; catenation

群体遗传不平衡是生物体在长期自然进化过程中形成的群体特征, 是遗传资源评价、经济性状标记等研究中的重要内容。在生态系统中, 基因的流动遵循Hardy-Weinberg定律, 但由于基因突变、选择和遗传漂变等多种因素的作用, Hardy-Weinberg平衡

往往被打破, 造成基因频率和基因型频率的非随机分布(即遗传不平衡), 其中选择在这一过程中发挥主要作用<sup>[1]</sup>。而现在认为中性基因在流动过程中不受选择的影响, 造成中性基因遗传不平衡的主要原因是遗传共适应差异和连锁不平衡的独立或协同作

收稿日期: 2006-09-06; 修回日期: 2006-11-23

基金项目: 黑龙江农科院博士后基金, 山东省科技攻关项目(编号: J05K06)和莱阳农学院博士科研启动基金[Supported by the Fund for Postdoctoral Scientific Research of Heilongjiang Academy of Agriculture Science, Key Programs for Science and Technology Development of Shandong Province and the Funds for Doctoral Scientific Research Startup of Laiyang Agricultural College (No.630615 and 630515)]

作者简介: 潘庆杰(1962—), 男, 山东莱阳人, 博士, 教授, 博士生导师, 研究方向: 动物遗传育种与繁殖

通讯作者: 沈伟(1975—), 男, 山东滕州人, 博士, 副教授, 硕士生导师, 研究方向: 遗传与发育生物学。E-mail: shenwei427@163.com

用<sup>[2, 3]</sup>。同一个同源染色体上的基因构成一个连锁群,他们在遗传过程中不可能独立分离,而是随着这条染色体作为一个整体遗传到子代中去,这叫做完全连锁。当连锁基因在形成配子过程中发生了互换,形成重组型,就造成了连锁不平衡。遗传共适应是指同一位点上的等位基因间或不同染色体上的非等位基因间的相互协调和适应的特性。遗传共适应作用分为两个方面:一个是关于某种基因型能否存活的问题,另一个是基因型对生产性状的影响作用。第二个方面又包括等位基因间的共适应作用和非等位基因间的共适应作用,非等位基因间的共适应作用又叫非等位基因间的互作。利用不平衡状态下的中性基因位点组合的遗传不平衡系数,能揭示群体的起源进化和系统地位;通过对群体遗传不平衡的认识,可提高经济性状标记的准确性。目前的研究表明,遗传共适应是造成群体遗传不平衡的重要方面,此概念的提出及进一步的研究将对群体遗传理论做出巨大的贡献,具有深远的理论和现实意义。

## 1 遗传共适应问题的由来及概念的提出

在遗传共适应概念被提出以前,一般将群体不同位点的非等位基因间的非随机组合效应,归因于基因连锁,即使涉及不同染色体上的基因位点时亦如此<sup>[3]</sup>。如果位点间连锁,非等位基因的非随机组合会造成连锁不平衡,即非等位基因间各种可能组合不能以均等的概率形成成活合子<sup>[4]</sup>,形成的配子的概率会出现偏离Hardy-Weinberg平衡的现象。随机交配群体中,通常不会发生强烈的连锁不平衡<sup>[5]</sup>,在自然群体中,中性位点仅出现较小的连锁不平衡<sup>[6]</sup>。当群体遭遇选择、遗传漂变、基因交流,或存在突变、近交、混群等因素时,这些因素同样会造成连锁不平衡<sup>[7]</sup>。1973年,Nei首先将生物进化过程中结构基因位点表现出非等位基因间的一定程度的联合作用称为基因间的互适应<sup>[8]</sup>。Thomson和Robinson等<sup>[9]</sup>指出,除了以上导致不平衡的原因外,还应潜在地包括群体内特殊基因或整个群体进化历程的重要信息,暗示连锁不平衡只是造成遗传不平衡的一个方面。现在看来,遗传共适应就是上文提到的重要信息之一,当前的许多研究也正为此论点提供可靠的证据。

1995年,我国著名的动物遗传资源学家常洪教授首次明确提出“遗传共适应”的概念,指出群体不同结构基因位点上的非等位基因间在进化过程中形

成了高度协调和相互适应的能力,从而表现出某些特定的非等位基因间的组合比其他非等位基因组合在群体中有更多表现机会,这种非等位基因间的协调适应特性,就称为遗传共适应<sup>[2]</sup>。它在群体中可能是单独存在,也可能是与其他因素协同作用。

综上所述,遗传共适应是指位于不同染色体上的非等位基因之间的相互协调和适应的特性,它作用的结果是造成非等位基因之间的组合偏离Hardy-Weinberg平衡。比如,位于不同染色体上的A、B两个基因座,A基因座上有等位基因A和a,B基因座上有等位基因B和b。在随机交配的自然群体中,两对等位基因随机分离,自由组合产生9种组合基因型,即AABB、AABb、AAbb、AaBB、AaBb、Aabb、aaBB、aaBb、aabb。对这些合子的组合基因型分布进行 $\chi^2$ 检验,差异显著的为两基因座处于遗传不平衡状态。虽处于遗传不平衡状态的基因作组合进行 $\chi^2$ 独立分割检验,寻找造成遗传不平衡的主要组合基因型。然后,基因座组合经 $\chi^2$ 独立性分离检验,差异显著的则被认为二者存在连锁关系,否则,当连锁不平衡被排除以后,造成中性基因座组合遗传不平衡的主要原因就是遗传共适应<sup>[10]</sup>。

## 2 遗传共适应数学模型的建立与发展

在随机交配的大群体中,若没有其他因素的影响,基因频率将一代一代下去,始终保持不变。这就是Hardy-Weinberg定律的要点。在随机交配的大群体中,对于中性基因而言,选择、突变对遗传平衡的影响,微小到可以忽略不计。这样以来,可以认为中性基因的遗传不平衡就主要是由遗传漂变、连锁不平衡、遗传共适应等因素造成的。对自然群体进行随机抽样,以样本检测推断总体的遗传结构,往往会出现基因型频率偏离随机分布的情况。在忽略抽样导致的遗传漂变的前提下,这种偏离是由基因之间的连锁不平衡、遗传共适应两种机制,独立或协同作用的结果。偏离程度以遗传不平衡系数表示。目前为止,进行遗传共适应分析所用的数学模型大体可分为两种:第一种是适合性检验,适用于单个位点上的等位基因数量较少,而且观察的个体数量较大的情况;第二种是蒙特卡罗模拟法,也叫计算机随机模拟法,适用于微卫星DNA和组织相容性复合位点,这种单个位点上的等位基因数量很大而观察的个体数较少的情况。两种数学模型具体如下:

2.1 适合性检验的数学模型

2.1.1 基因频率估计的可靠性分析

根据各群体的样本结果与规模进行估计, 分别按下式计算估计不偏离实有值 0.5 倍的可靠性( $\beta$ )以及可靠性达到 0.9545 时的相对偏差( $\eta$ )<sup>[2]</sup>:

$$\beta = \int_0^\lambda \frac{2e^{-\lambda^2/2}}{\sqrt{2\pi}} d\lambda; \quad (1)$$

$$\eta = 2[V(p)^{1/2}] \cdot P^{-1}. \quad (2)$$

式中:  $P$ 、 $V(p)$  分别为基因频率及其方差;  $\lambda$  为估计值的标准偏差, 适应于式(1)的标准偏差  $\lambda = 0.5/[V(p)^{1/2}]$ 。

2.1.2 单个基因位点遗传平衡检验

单个基因位点遗传平衡检验可以采用适合性检验:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n (O_i - E_i)^2 / E_i. \quad (3)$$

式中:  $O_i$ 、 $E_i$  分别为第  $i$  类基因型的观察数及其理论期望值。若  $\chi^2 < \chi^2_{df, 0.05}$ , 则认为该群体处于遗传平衡状态, 否则处于遗传不平衡状态<sup>[1]</sup>。

2.1.3 2 个基因位点遗传平衡检验

2 个基因位点遗传平衡检验仍按式(3)进行。

遗传不平衡系数(GUC)为:

$$GUC = \sum_{i=1}^n |O_i - E_i| / C_i \quad (4)$$

式中:  $O_i$  为组合基因型实际频率;  $E_i$  为组合基因型期望频率;  $C_i$  为组合基因型实际遗传组合数<sup>[11]</sup>。

连锁不平衡系数(D)为:

$$D = \frac{1}{n_i \cdot n_j} |X_{ij} - X_i \cdot X_j| \quad (5)$$

式中:  $X_{ij}$  为 A、B 两位点组合基因型  $A_i A_j B_j B_j$  配子  $A_i B_j$  的频率;  $X_i$ 、 $X_j$  分别为基因  $A_i$ 、 $B_j$  的频率;  $n_i$ 、 $n_j$  分别为 A、B 两位点各自的等位基因数。

连锁不平衡系数(D)的检测:

$$\chi^2_D = n \cdot D^2 / (X_{A_1} \cdot X_{A_2} \cdots X_{A_i} \cdot X_{B_1} \cdot X_{B_2} \cdots X_{B_j}) \quad (6)$$

式中:  $n$  为样本数;  $D$  为连锁不平衡系数;  $X_{A_i}$ 、 $X_{B_j}$  分别为 A、B 两座位各自的等位基因的频率。若  $\chi^2 < \chi^2_{df, 0.05}$ , 则认为该群体处于连锁平衡状态, 否则存在连锁不平衡<sup>[12]</sup>。

遗传共适应系数( $G_{ca}$ ): 根据中性基因遗传不平衡原理, 遗传共适应系数为遗传不平衡系数与连锁

不平衡系数之差<sup>[13]</sup>:

$$G_{ca} = GUC - D. \quad (7)$$

遗传共适应系数的大小反映了遗传共适应作用的大小, 遗传共适应系数越大, 遗传共适应的作用越大。

2.2 蒙特卡罗模拟法的数学模型<sup>[14]</sup>

2.2.1 蒙特卡罗模拟法检测单个位点遗传不平衡

设一群体中某一多态位点有  $m$  个等位基因:  $A_1, A_2, \dots, A_m$ ; 样本规模为  $n$  个, 此样本  $n$  个个体表示为:

$A_1$	$f_{11}$			
$A_2$	$f_{21}$	$f_{22}$		
...	...	...	...	
$A_m$	$f_{m1}$	$f_{m2}$	...	$f_{mm}$
	$A_1$	$A_2$	...	$A_m$

即  $f = (f_{11}, f_{21}, f_{22}, \dots, f_{mm})$ , 其中  $f_{ij}$  ( $1 \leq j \leq i \leq m$ ) 是  $A_i A_j$  的观察值。如果  $j > i, f_{ij} = f_{ji}, f_i$  是该样本中  $A_i$  的个数 ( $i = 1, 2, \dots, m$ )。在 Hardy-Weinberg 平衡群体中, 获得样本  $f$  的可能性用下面公式表示:

$$P_r(f) = \frac{n! \prod_{i=1}^m f_i!}{(2n)! \prod_{j>i} f_{ij}!} 2^{\sum_{j>i} f_{ij}}$$

Hardy-Weinberg 平衡检验用下式表示:

$$P = \sum_{g \in \varphi} P_r(g), \text{ 其中 } \varphi = \{g : P_r(g) \leq P_r(f), g \in \Gamma_0\}$$

具体步骤如下:

- (i) 计算  $P_r(f)$ , 设置初始  $k$  值等于零;
- (ii) 构建指数向量  $S: S_1 = S_2 = \dots = S_{f_1} = 1, S_{f_1+1} = \dots = S_{f_1+f_2} = 2, S_{f_1+f_2+\dots+f_{m-1}+1} = S_{f_m} = \dots = m$ ;
- (iii) 指定一个模拟样本, 抽样规模为  $N$ , 然后按下列步骤计算  $P$  值: 每次对  $S$  重新赋值; 在  $n$  个合子中抽取样本  $g$ , 使得  $g = \{A_{S_{2k-1}} A_{S_{2k}}, k = 1, 2, \dots, n\}$ ; 计算  $P_r(g)$ ; 如果  $P_r(g) \leq P_r(f)$ , 则  $k = k+1$ ;
- (iv) 最后计算蒙特卡罗值:  $P = K/N$ 。

2.2.2 两位点遗传不平衡和遗传共适应系数检测

遗传不平衡系数(G)为:

$$G_{ca}^{ij} = \sum_K \sum_l P_{kl}^{ij} - P_i P_j, \quad G_{ca}^i = \sum_k \sum_l P_{kl}^i - P_i P_j.$$

其中,  $P_{kl}^{ij}$  为 A、B 两位点组合基因型所产生的配子  $A_i B_j$  的频率;  $P_{kl}^i$  为 A、B 两位点组合基因型所产生

的配子  $A_i B_l$  和  $A_k B_j$  的频率;  $P_i, P_j$  分别为基因  $A_i, B_j$  的频率;  $k, l$  分别为 A, B 两位点各自的等位基因。

遗传不平衡系数(G)的检测:

$$\chi^2_G = \frac{\sum_i \sum_j \left[ \frac{2N(2N-2)}{2N-1} G_{ij}^i \right]^2}{\left[ 2N \cdot P_i \cdot P_j - \frac{2N}{2N-1} \cdot G_{ij}^i \right]}$$

其中,  $N$  为样本数;  $G_{ij}^i$  为配子  $A_i B_j$  之间产生的遗传不平衡系数;  $G_{ij}^i$  为配子  $A_i B_l$  和  $A_k B_j$  之间产生的遗传不平衡系数;  $P_i, P_j$  分别为 A, B 两位点等位基因  $A_i, B_j$  的频率。若  $\chi^2_G < \chi^2_{df, 0.05}$  则认为处于遗传平衡状态; 否则, 存在遗传不平衡。

根据中性基因遗传不平衡原理, 遗传共适应性系数是遗传不平衡系数与连锁不平衡系数之差,  $G_{ca} = G - D$ 。

### 2.2.3 相关软件

TFPGA(version 1.3)<sup>[15]</sup>, MEGA(version 1.1)<sup>[16]</sup>和 POPGENE32<sup>[8]</sup>。

## 3 动物群体遗传共适应的研究进展

遗传共适应一经提出, 便受到了诸多关注。秦国庆等<sup>[17]</sup>利用人工选择程度非常低的藏山羊群体验证了遗传共适应现象的存在, 认为由于中性基因位点上某些非等位基因的共适应程度不同, 使非等位基因间各种可能组合的随机性受到干扰, 导致基因型频率的非随机分布。耿社民等<sup>[11]</sup>研究发现遗传共适应区别于连锁不平衡, 两者对遗传不平衡的作用为独立或协同。刘小林等<sup>[13]</sup>进一步确证了遗传共适应现象, 并以共适应系数构建了中国地方山羊群体的系统聚类图。姜勋平等<sup>[18]</sup>以绵羊的中性结构基因为对象进行遗传共适应研究, 发现遗传共适应差异是造成非等位基因间遗传不平衡的原因之一, 配子间遗传共适应概率可以作为动物遗传资源检测、遗传结构评价和遗传标志选择的理论参考。孙伟等<sup>[19]</sup>为探讨多位点基因型非随机分布的形成机制, 利用绵羊血钾与其他 13 种蛋白基因座位进行了遗传共适应和连锁不平衡检测。

然而, 遗传共适应的概念和模型从数学意义上还没有严密的逻辑证明, 虽然从遗传学的角度上可将它与连锁不平衡相区别。并且, 以往的研究一直忽略了等位基因间的共适应差异。沈伟<sup>[20]</sup>的研究通

过对遗传共适应成因的进一步剖析发现, 当排除了非等位基因间的共适应差异后, 有的基因座上还存在等位基因间的共适应差异。沈伟在利用多标记基因间的互作效应预测不同种群杂交产生的杂种优势效应时发现经济性状与遗传共适应差异的相关, 并在亲缘群体间具有遗传传递性。

此后, 常国斌等<sup>[10]</sup>以微山湖野生日本鸣鹤群体的中性结构基因为对象进行遗传共适应研究, 结果证明遗传共适应是影响群体遗传不平衡的重要原因之一, 反映了群体进化历程中的重要信息, 适用于种群系统分化、遗传结构评价和亲缘关系的研究。鲁生霞等<sup>[18]</sup>以小尾寒羊 Alp、Lap、Hb、ME、Cat 等 6 个多态结构基因位点上的频率分布为研究对象, 进行了遗传共适应分析。徐亚欧等<sup>[22]</sup>对若尔盖县草地藏系绵羊选育基础群的中性结构基因 Tf、HP 进行了遗传共适应的研究, 并对草地藏系绵羊遗传平衡性进行了研究。

常国斌等<sup>[14]</sup>采用蒙特卡罗模拟法检验群体遗传不平衡, 运用微卫星 DNA 标记对两种野生鹤鹑和家鹑群体的遗传共适应特性进行分析, 在 3 个鹤鹑群体中证实了遗传共适应特性的存在; 同时构建中性位点遗传共适应的统计模型, 分析了遗传共适应特性在分子水平上的效应。针对群体中存在较小频率甚至为零的等位基因情况, 传统的检验遗传平衡的方法会导致较大的误差, 甚至错误的结论。为此, 研究认为, 这种情况下, 真实性检验是唯一适合的方法。其通过 TFPGA 软件, 进行 100 组, 每组 1,000 次, 共 100,000 次模拟随机抽样, 使得得出的概率之精确度显著的提高, 更能反映群体真实的遗传状况, 特别是存在稀有基因的情况下。

## 4 遗传共适应研究目前存在的问题

近 30 年来, 与应用各种遗传标记计算各单个位点基因频率分布为根据来解释群体分化和生态遗传特性的状况相比, 遗传共适应特性研究还是一个冷清的领域; 目前还没有创造出多位点基因型频率非随机分布现象的两个原因——连锁不平衡和遗传共适应——成熟的数理统计模型, 至今大多数文献仍将混为一谈, 不能真正意识到遗传共适应在群体遗传结构中所起到的作用。到目前为止, 关于遗传共适应分析的数学模型, 只有一个和两个位点的检验方法, 对于多个位点之间的遗传共适应分析, 一直没有创造出合适的检验方法。

共适应模型用于自然群体和人工群体的当代,并忽略遗传漂变的影响。其中的理论和方法远未成熟,需要逐步加以完善。遗传共适应的概念和模型是从遗传学意义上与连锁不平衡相区别的,以两者单独或协同作用造成非等位基因间基因型频率的非随机分布入手,从数学意义上还没有严密的逻辑证明。

遗传共适应系数与连锁不平衡系数相似,随畜群交配世代的更替,其估计值也会发生变化。需要多个世代的遗传检测资料来拟合计量模型。遗传漂变是以基因频率标志的群体遗传结构变化的重要因素,同样会干扰基因型频率的随机分布,其导致的不平衡程度应予以充分的估计。样本规模是限制遗传共适应系数估计精确度和可靠性的主要因素,其间存在着某种计量关系,应从多个群体,多个样本,多个座位综合考察,提出共适应水平估计值的误差范围。适应性检验用于判断基因型频率的非随机分布显得粗疏。虽然不平衡是连锁和共适应两种机制独立或协同作用的结果,但在何种计量水平上能明确区分哪一种或两种机制的作用,还需要深入研究<sup>[23]</sup>。

从1995年至今,常洪教授领导的课题组一直进行遗传共适应的研究,但由于群体遗传共适应研究刚刚起步,很多理论需要发展和完善,尤其需要在分子水平上进一步探讨遗传共适应的成因以及作用机理。随着动物基因组研究的逐步开展,很多中性基因位点将被阐明,利用位于不同染色体上的结构基因进行遗传共适应研究将是该领域研究的一大趋势。

## 5 结束语

一般认为中性基因在群体中流动不受选择的影响,造成中性基因遗传不平衡的主要原因是连锁不平衡和遗传共适应,在不同的染色体上,位点间的连锁无从谈起,所以表现在不同染色体上的非等位基因组合比另外的非等位基因组合在群体中有更多的表现机会,这种特性就是遗传共适应。它与群体的整个进化历程有关,携带着群体的重要遗传信息。在家畜的遗传资源保护方面,着眼于畜种——基因库里不应该仅仅有基因,而且要有体现于品种或生态类型的基因组合体系;基因型和遗传共适应性,甚至任何有利基因的鉴别都不能抛开其遗传共

适应的背景<sup>[14]</sup>。

遗传共适应研究是遗传资源评价的重要内容之一,与基因种类、基因频率一样,都属于群体基因库的重要一翼,也是更全面揭示起源系统和确定资源开发战略的方法论基础。但遗传共适应涉及许多概念,其内涵和外延尚未确定,其特性和成因未被完全揭示,应着眼于重要因素,忽略次要因素,使研究工作相对简化,研究结果更加清晰明了。作为一个正在建立和完善的理论体系,有着广泛的研究内容。毫无疑问,遗传共适应理论的建立和完善对于资源评价、系统研究、标记选择等具有重要的理论价值<sup>[24]</sup>。

## 参考文献(References):

- [1] MAO Sheng-Xian. Population Genetics and its Programme. Beijing: Beijing Normal University Press, 1991. 毛盛贤. 群体遗传及其程序设计. 北京: 北京师范大学出版社, 1991.
- [2] CHANG Hong. Animal Genetic Resource Compendium. Beijing: Agriculture Publisher in China, 1995, 28-135. 常洪. 家畜遗传资源学纲要. 北京: 中国农业出版社, 1995, 28-135.
- [3] Masatoshi N. Wang Jia-Yu Translated. Molecular population genetics and evolution. Beijing: Agriculture Publisher in China, 1985, 15-154. 根井正利著. 王家玉译. 分子群体遗传学与进化论. 北京: 中国农业出版社, 1985, 15-154.
- [4] Fuanklin I, Clewontin R. Is the gene the unit of selection? *Genetics*, 1970, 65: 707-743.
- [5] Mukai T, Watanabe TK, Yamaguchi O. The genetic structure of nature population of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 1974, 77: 771-793.
- [6] Lewontin RC. On measures of gametic disequilibrium. *Genetics*, 1998, 120: 849-852.
- [7] Thomson CE, Ferreira ME, Camargo LEA. Comparison of RFLP and RAPD markers estimating genetic relationships within and among cruciferous species. *Theor Appl Genet*, 1994, 88: 973-980.
- [8] Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided population. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1973, 70: 3321-3323.
- [9] Robinson WP, Asmussen MA, Thomson G. Three-locus systems impose additional constraints on pairwise disequilibrium. *Genetics*, 1991, 129: 925-930.
- [10] CHANG Guo-Bin, CHANG Hong, LIU Xiang-Ping, XU Wei, WANG Hui-Ying, DU Lei, LU Sheng-Xia. Study on genetic coadaptability of wild Japanese quail populations in Weishan Lake area. *Journal of Yangzhou University*, 2002, 23(3): 29-32.

- [11] GENG She-Min, CHANG Hong, QIN Guo-Qing. Genetic coadaptability between structural gene loci of Cashmere goat. *Animal Biotechnology Bulletin*, 1998, 6(1): 189–195.
- [12] Masatoshi N. *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Cokumbia University Press, 1987, 151–175.
- [13] LIU Xiao-Lin. Study on goat population and genetic co-adaptation along the middle and lower yellow river valley[Dissertation]. Yangling: Northwest A&F University, 1999.  
刘小林. 黄河中下游流域固有山羊群体的系统地位及遗传共适应特性研究[学位论文]. 杨凌: 西北农林科技大学, 1999.
- [14] CHANG Guo-Bin, CHANG Hong, LIU Xiang-Ping, YANG Zhang-Ping, CHEN Guo-Hong, ZHAO Wen-Ming, XUE Yan, HUANG Feng. Study on genetic coadaptability of Wild Chinese quail populations. *Science in China Series-C Life Sciences*, 2005, 35(5): 452–461.  
常国斌, 常洪, 刘向萍, 杨章平, 陈国宏, 赵文明, 薛燕, 黄峰. 中国野生鹌鹑群体遗传共适应特性研究. *中国科学(C 辑) 生命科学*, 2005, 35(5): 452–461.
- [15] Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 1989, 123: 585–595.
- [16] Kumar S, Tamura K, Nei M. M. *Molecular Evolutionary Genetics Analysis*. Version 1.01. University Park: the Pennsylvania State University, 1993.
- [17] QIN Guo-Qing. Study on genetic marker and genetic adaptation of Tibetan goat [Dissertation]. Yangling: Doctoral Degree (Graduation) of Northwest University of Agriculture, 1997.  
秦国庆. 藏山羊遗传标记及其遗传共适应研究[学位论文]. 杨凌: 西北农林科技大学, 1997.
- [18] JIANG Xun-Ping, DING Jia-Tong, QIAN Yun, ZHO Meng-Jin. Study on difference of genetic co-adaptation in sheep. *China Herbivores*, 1999, 1(6): 10–12.  
姜勋平, 丁家桐, 钱云, 朱猛进. 绵羊中性基因遗传共适应性差异的研究. *中国草食动物*, 1999, 1(6): 10–12.
- [19] SUN Wei, CHANG Hong, YANG Zhang-Ping, GENG Rong-Qing, Tsunoda K. Analysis on genetic coadaptation between erythrocyte potassium and 13 blood protein loci of sheep. *Journal of Nanjing Agriculture University*, 2002, 25(4): 57–62.  
孙伟, 常洪, 杨章平, 耿荣庆, Tsunoda K. 绵羊血钾与其他 13 种蛋白基因座位遗传共适应的分析. *南京农业大学学报*, 2002, 25(4): 57–62.
- [20] SHEN Wei, GENG She-Min, PAN Qing-Jie, LI Lan, QIN Guo-Qing. Genetic Co-adaptability among structural genes under the condition of genetic disequilibrium. *Hereditas (Beijing)*, 2003, 25(3): 295–298.  
沈伟, 耿社民, 潘庆杰, 李兰, 秦国庆. 群体遗传不平衡条件下的结构基因遗传共适应的研究. *遗传*, 2003, 25(3): 295–298.
- [21] LU Sheng-Xia, CHANG Hong, DU Lei, Jiaotian Jiansi, SUN Wei, YANG Zhang-Ping, CHANG Guo-Bin, MAO Yong-Jiang, WANG Qing-Hua, XU Ming. Study on genetic coadaptability of small tail sheep. *Journal of Huazhong Agriculture University*, 2003, 22(6): 578–583.  
鲁生霞, 常洪, 杜垒, 角田健司, 孙伟, 杨章平, 常国斌, 毛永江, 王庆华, 许明. 小尾寒羊遗传共适应的初步研究. *华中农业大学学报*, 2003, 22(6): 578–583.
- [22] XU Ya-Ou, WANG Yong, HU Yu, LI Shi-Dan, XIONG Yong, ZHAO Shu-Rong, ZHONG Hong-Mei, ZHOU Chun-Bing. Study on genetic coadaptability between TF and HP loci of Grassplot-Tibetan sheep. *Journal of Southwest National University*, 2003, 29(6): 705–708.  
徐亚欧, 王永, 胡瑜, 李世丹, 熊永, 赵署容, 钟红梅, 周纯兵. 草地藏系绵羊中性基因 TF 和 HP 遗传共适应的研究. *西南民族大学学报*, 2003, 29(6): 705–708.
- [23] QIN Guo-Qing, GENG She-Min, LIU Xiao-Lin, CHANG Hong. Study on genetic coadaptability and its problems. Yangzhou: Corpus of the symposium about animal and plant quantity genetics and breeding, 2000.  
秦国庆, 耿社民, 刘小林, 常洪. 遗传共适应研究及存在的问题. 扬州: 全国动植物数量遗传与育种学术讨论会文集, 2000.
- [24] XU Wei, CHANG Hong, WANG Hui-Ying, CHANG Guo-Bin. Study on genetic coadaptability in wild and domestic quail populations. *Journal of Shandong Agriculture University (Natural Science Edition)*, 2005, 36(1): 57–62.  
徐伟, 常洪, 王惠影, 常国斌. 野生鹌鹑与家鹌群体遗传共适应性研究. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2005, 36(1): 57–62.