

群体遗传不平衡条件下的 结构基因遗传共适应特性

沈伟¹,耿社民¹,潘庆杰²,李兰¹,秦国庆¹

(1. 西北农林科技大学动物科技学院,陕西 杨凌 712100; 2. 莱阳农学院动物科学系,山东 莱阳 265200)

摘要:本研究以柴达木山羊、柴达木绒山羊和辽宁绒山羊三个群体共 147 只山羊为材料,利用聚丙烯酰胺凝胶电泳(PAGE)技术检测了 5 种血液蛋白质(酶)基因座的遗传多态性,并进行了结构基因遗传共适应的研究,结果发现:45 个基因座组合中有 10 个基因座组合处于遗传不平衡状态,并且这些遗传不平衡皆单纯由遗传共适应差异造成;除辽宁绒山羊 *Tf-P_{A3}* 组合的遗传不平衡包含非等位基因间的遗传共适应差异外,其他基因座组合的遗传不平衡皆由等位基因间的共适应差异,即单基因座的遗传不平衡造成;*LAP-EsD* 组合的共适应差异在群体间有遗传传递现象。

关键词:山羊群体; 结构基因; 遗传共适应; 遗传不平衡

中图分类号:S813.3

文献标识码:A

文章编号:0253-9772(2003)03-0295-04

Genetic Co-adaptability Among Structural Genes under the Condition of Genetic Disequilibrium

SHEN Wei¹, GENG She-Min¹, PAN Qing-Jie², LI Lan¹, QIN Guo-Qing¹

(1. College of Animal Science and Technology, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling Shanxi 712100, China;

2. Department of Animal Science, Laiyang Agricultural College, Laiyang Shandong 265200, China)

Abstract: With the technology of PAGE, the genetic polymorphism of blood protein and enzyme was investigated, and genetic co-adaptability among structural genes was studied in three goat populations(147 goats) including Chaidamu goat(CS), Chaidamu Cashmere goat(CRS) and Liaoning Cashmere goat(LRS) in Qinghai Province, China. The results were showed that the genetic disequilibrium of 10 locus combinations was found among 45 locus combinations in the three goat populations, and these genetic disequilibria were caused only by the difference of genetic co-adaptability among genes, because there didn't exist the linkage disequilibrium among non-allelic genes. The genetic disequilibrium including the difference of genetic co-adaptability between non-allelic genes was only found at *Tf-P_{A3}* locus combinations in LRS population, the other ones were all caused by the genetic disequilibrium at a single locus. The difference of genetic co-adaptability of *LAP-EsD* locus combinations could be messaged among different populations.

Key words: goat population; structural gene; genetic co-adaptability; genetic disequilibrium

在生物进化过程中,遗传共适应差异、基因间的连锁不平衡、选择、突变和遗传漂变等共同造成了群体的遗传不平衡现象^[1,2]。但在进行群体遗传研究

中,遗传共适应特性常被忽略,且缺乏系统的遗传学理论探讨^[3~9]。鉴于此,Nei(1975)^[1]、常洪(1995)^[2]、秦国庆(1997,2000)^[3,10]、耿社民(1998)^[11]

收稿日期:2002-04-15;修回日期:2002-10-29

基金项目:陕西省自然科学基金(2000SM05)和山东省优秀中青年科学家奖励基金资助

作者简介:沈伟(1975-),男,山东滕州人,博士研究生,研究方向:分子遗传学与转基因动物。现联系地址:军事医学科学院生物工程研究所,北京 100071。Tel:010-66948841,E-mail:Shenwei427@yahoo.com.cn

和刘小林(1999)^[12]等对遗传共适应现象进行了一系列的理论探讨,他们认为:遗传共适应差异是在遗传不平衡群体中,当排除了连锁不平衡后,非等位基因间所形成的组合基因型的非随机分布现象,它区别于连锁不平衡,但二者可以单独或协同作用,且各自的效应累加。但他们以往的研究未涉及等位基因间的共适应性,以及共适应差异现象在遗传传递中的作用。本文旨在通过对柴达木山羊(CS)、辽宁绒山羊(LRS),以及它们(CS为母本,LRS为父本)的杂交选育后代——柴达木绒山羊(CRS)进行群体间遗传共适应研究,以期进一步揭示基因间的真实遗传关系,并探讨基因间的共适应特性在遗传传递中的作用机理。

1 材料与方 法

1.1 材料来源

利用典型群随机抽样法在青海省德令哈自治州、莫河和英德良种羊场抽取柴达木山羊(CS)、柴达木绒山羊(CRS)和辽宁绒山羊(LRS)共147只;颈静脉采血。采用聚丙烯酰胺凝胶电泳(PAGE)技术,检测前白蛋白-3(P_{A_3})、脂酶-D(EsD)、淀粉酶(Amy)、运铁蛋白(Tf)和亮氨酸氨肽酶(LAP)等5个血液蛋白质(酶)基因座的多态性,并采用国际标准判型。

1.2 资料的统计处理与理论依据

1.2.1 基因座组合的遗传平衡检验

设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、aaAb、aabb。对这些合子的组合基因型分布进行 χ^2 检验,差异显著的为两基因座处于遗传不平衡状态。对处于遗传不平衡状态的基因座组合进行 χ^2 独立分割检验,寻找造成遗传不平衡的主要组合基因型。

1.2.2 基因的连锁分析

基因座组合经 χ^2 独立性分离检验,差异显著者认为二者存在连锁关系。群体遗传不平衡的原因包含连锁不平衡、遗传共适应差异、选择和突变等,由于蛋白质基因座在长期进化过程中受人工选择的影响较小,作为中性基因座,其突变也属中性突变(电泳检测突变率为 10^{-7}),故当排除了基因间的连

锁不平衡后,即可推测遗传不平衡的主要原因是遗传共适应差异^[4]。

1.2.3 遗传共适应分析

配子间在形成成活合子时,由于基因间的共适应差异,造成了群体基因型的非随机分布,那么基因间的遗传共适应可以配子间的遗传共适应概率(probability of genetic co-adaptation, PGC)来表示,PGC即成活合子中组成配子的两基因频率之乘积^[4]。基因间的共适应差异可由等位基因和非等位基因单独或协同作用造成,当应用 χ^2 独立性检验排除了配子非等位基因间的遗传共适应差异后,则推测遗传共适应差异主要是由等位基因间的共适应差异造成。

2 结果与分析

2.1 遗传不平衡检验

在对3个山羊群体结构基因座多态性检测的基础上^[11],进行了遗传平衡检测,其结果见表1。

表1 山羊群体基因型随机分布的 χ^2 检验

Table 1 The Chi-square (χ^2) Test about Random Distribution of Genotypes in Goat Populations

基因座组合 locus combination	种群 populations		
	CS	CRS	LRS
$Tf-P_{A_3}$	8.1779*	0.4988	10.6769*
$Tf-LAP$	0.2936	1.2650	2.9175
$LAP-Amy$	0.2049	0.4034	6.5793*
$LAP-P_{A_3}$	5.6556	0.3514	15.9850**
$P_{A_3}-Amy$	6.0117*	0.2764	4.5304
$Tf-EsD$	10.1122*	5.5033	0.2048
$Tf-Amy$	0.1867	0.7674	0.9015
$LAP-EsD$	5.0784	9.2559*	13.2166**
$P_{A_3}-EsD$	16.9663**	4.0284	12.4417*
$Amy-EsD$	5.8139	5.6112	1.4723

注: * 示 $P < 0.05$; ** 示 $P < 0.01$ 。

CS群体的 $Tf-P_{A_3}$ 、 $P_{A_3}-Amy$ 、 $Tf-EsD$ 和 $P_{A_3}-EsD$ 4个基因座组合,CRS的 $LAP-EsD$ 组合,LRS的 $EsD-LAP$ 、 $Tf-P_{A_3}$ 、 $P_{A_3}-LAP$ 、 $Amy-LAP$ 和 $P_{A_3}-EsD$ 5个基因座组合经 χ^2 检验差异显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$),说明这些基因座组合处于遗传不平衡状态。对这些基因座组合内的各组合基因型进行 χ^2 分割检验发现:在CS群体中,对4个基因座组合的遗传不平衡起主要作用的是

$TfAA-P_{A_3}1 \sim 2$ 、 $TfAA-EsD1 \sim 2$ 、 $P_{A_3}1 \sim 1-EsD1 \sim 1$ 和 $P_{A_3}1 \sim 2-Amy1 \sim 1$, CRS 群体为 $LAPAA-EsD1 \sim 2$, LRS 群体为 $TfAA-P_{A_3}1 \sim 1$ 、 $LAPBB-Amy1 \sim 1$ 、 $LAPAB-EsD1 \sim 1$ 、 $P_{A_3}1 \sim 1-EsD1 \sim 2$ 和 $P_{A_3}1 \sim 2-LAPAB$ 。

2.2 基因的连锁分析

在基因座间进行连锁不平衡分析,结果如表 2。所有基因座组合都未出现连锁不平衡现象,即排除了连锁不平衡是遗传不平衡主要可能性。因此可推测,三个群体的遗传不平衡主要是由基因的遗传共适应差异造成。同时也表明,由于不完全连锁与遗传共适应差异的可能存在,即使处于遗传不平衡状态的基因座组合在进行连锁分析时,其 χ^2 值并不一定大于处于平衡状态的基因座组合。

2.3 遗传共适应分析

基因的适应性差异可分为等位基因间、非等位基因间两种情况,利用 χ^2 独立性分离检验对非等位基因间的共适应进行分析,结果如表 3。

表 2 基因座组合各基因型独立分配的 χ^2 检验

Table 2 Chi-square (χ^2) Test about Genotype Independent Distribution in Site Combination

种群 population	基因座组合 locus combination	χ^2 值 χ^2 value	概率 probability
CS	$P_{A_3}-EsD$	6.8272	0.1~0.25
	$Tf-EsD$	6.2705	0.1~0.25
	$LAP-P_{A_3}$	3.3403	0.5~0.75
	$P_{A_3}-Amy$	2.7750	0.5~0.75
	$LAP-EsD$	2.4293	0.5~0.75
	$Tf-P_{A_3}$	0.6503	0.95~0.975
CRS	$LAP-EsD$	6.9508	0.1~0.25
	$Amy-EsD$	2.0000	0.5~0.75
LRS	$EsD-LAP$	8.2301	0.05~0.1
	$Tf-P_{A_3}$	8.1993	0.05~0.1
	$P_{A_3}-LAP$	6.9749	0.1~0.25
	$P_{A_3}-Amy$	5.6469	0.1~0.25
	$Tf-LAP$	5.6092	0.1~0.25
	$Amy-LAP$	4.8658	0.25~0.5
	$P_{A_3}-EsD$	4.7055	0.25~0.5

(Note: $df=4$)

表 3 非等位基因间的遗传共适应概率及独立分配的 χ^2 检验

Table 3 Probability of Genetic Co-adaptation within Non-allelic Genes and Chi-square (χ^2) Test about Independent distribution

群体 Population	基因座组合 locus combination	遗传共适应概率 probability of genetic co-adaptation				χ^2 值 χ^2 value
		A-A	A-B	B-A	B-B	
CS	$Tf-P_{A_3}$	0.4865	0.3784	0.0811	0.0540	0.004
	$Tf-EsD$	0.4527	0.4122	0.1014	0.0338	2.239
	$P_{A_3}-EsD$	0.3108	0.2568	0.2432	0.1892	0
	$P_{A_3}-Amy$	0.5405	0.0270	0.4324	0	1.583
CRS	$LAP-EsD$	0.6161	0.3304	0.0179	0.0357	3.663
LRS	$Tf-P_{A_3}$	0.5098	0.4020	0.0784	0.0098	6.069*
	$P_{A_3}-LAP$	0.4216	0.1667	0.3137	0.0980	0.313
	$P_{A_3}-EsD$	0.4559	0.1324	0.3083	0.1029	0.061
	$EsD-LAP$	0.5392	0.2255	0.1961	0.0392	2.476
	$Amy-LAP$	0.7059	0.2549	0.0294	0	0.980

注: * 示 $P < 0.025$ 。

除 LRS 的 $Tf-P_{A_3}$ 组合外,其他基因座组合均处于遗传平衡状态,说明 Tf 基因座的 B 基因与 P_{A_3} 基因座的 A, B 基因共适应程度较弱,而其他基因座组合的非等位基因间则没有表现出较强的共适应差异。因而推测,基因的遗传共适应可能主要由等位基因间的共适应差异造成。在对 3 个山羊群体单基因座各基因型的 χ^2 适合性检验中发现, LRS 的 LAP (9.9903)、 P_{A_3} (6.3206), CRS 的 EsD 基因座(6.6009), CS 的 P_{A_3} 基因座(7.5433), 皆为

$P < 0.05$, 都处于非平衡状态。又知,处于遗传不平衡的各组合基因型中除 CS 的 $Tf-EsD$ 组合外,都包含 LAP 、 P_{A_3} 或 EsD 基因座,即使 CS 的 EsD 基因座,其 χ^2 值(5.8734)也十分接近 $\chi_{0.05}^2$ (5.990) 值^[13]。这恰好证明了由于等位基因间的共适应差异,造成了单基因座基因型的非随机分布,单基因座的遗传不平衡又进一步影响了基因座组合中组合基因型的随机分布,从而造成了群体的遗传不平衡。

3 讨论与结论

群体遗传不平衡是遗传资源评价、经济性状标记等研究中的重要内容,是生物体在长期自然进化过程中形成的群体特征。利用不平衡状态下的中性基因座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。但国内外学者对此研究得很少,即使在有的研究中提及,也仅用基因的连锁不平衡来解释。为此,常洪(1995)提出了“遗传共适应”的概念,认为遗传不平衡的原因或是非等位基因在配子形成过程中的随机组合受到连锁的干扰,或是某些非等位基因不能共适应^[2]。基于此,秦国庆等于1997年利用藏山羊验证了遗传共适应现象的存在,认为由于中性基因座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^[3]。耿社民等于1998年认为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^[4]。刘小林等在1999年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^[12]。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。本研究通过对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,在有的基因座上还存在等位基因间的共适应差异。因而认为,在逐一排除了选择、突变和基因连锁等因素对遗传不平衡的影响后,造成本研究中群体遗传不平衡的主要原因是基因的遗传共适应差异,而基因间共适应差异又有等位基因和非等位基因之分。基因间的共适应差异影响了配子在形成成活合子时的随机性以及成活合子

的生存适应性,经过生物的长期进化也就成为种群的遗传特征。

参考文献(References):

- [1] 根井正利著(王家玉译). 分子群体遗传学与进化论[M]. 北京: 农业出版社, 1985: 15~154.
- [2] 常洪主编. 家畜遗传资源纲要[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 28~135.
- [3] 秦国庆, 耿社民, 刘小林, 等. 遗传共适应研究及存在的问题[A]. 全国动植物数量遗传与育种学术讨论会文集[C]. 扬州, 2000.
- [4] Mukai T, T K Watanabe, O Yamaguchi. The genetic structure of natural population of *Drosophila melanogaster*[J]. *Genetics*, 1974, 77: 771~793.
- [5] Lewontin R C. On measures of genetic disequilibrium[J]. *Genetics*, 1988, 120: 849~852.
- [6] Thomson C E, Ferreira M E, Camargo L E A, *et al.* Comparison of RFLP and RAPD markers estimating genetic relationships within and among cruciferous species[J]. *Theor Appl Genet*, 1994, 88: 973~980.
- [7] Wendy P R, Marjorie A. Three-locus systems impose additional constraints on pairwise disequilibrium[J]. *Genetics*, 1991, 129: 925~930.
- [8] Hill M G. Disequilibrium among several linked neutral genes in finite population[J]. *Theor Popul Biol*, 1974, 5: 366~392.
- [9] Hill M G. Estimation of linkage disequilibrium in randomly mating population[J]. *Heredity*, 1974, 33(2): 229~239.
- [10] 秦国庆. 藏山羊遗传标记及其遗传共适应研究[D]. 西北农林科技大学博士学位论文. 陕西杨凌, 1997.
- [11] Geng She-Min, Chang Hong, Qing Guo-Qing, *et al.* Genetic coadaptability between structural gene loci on Cashmere goat[J]. *Animal Biotechnology Bulletin*, 1998, 6(1): 189~195.
- [12] 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[D]. 西北农林科技大学博士学位论文. 陕西杨凌, 1999.
- [13] 沈伟, 秦国庆, 耿社民, 等. 三个山羊群体间遗传分化的研究[J]. *中国畜牧杂志*, 2001, 37(6): 20~21.