

本科遗传学教学中的遗传漂变概念探讨

王春明

兰州大学生命科学学院, 兰州 730000

摘要: 遗传漂变是遗传学教学的难点之一, 因其涉及随机性和概率, 特别容易引起误解。定义中的“抽样误差”常被误解为遗传漂变是由于“抽样”这一研究方法干扰才导致基因频率的随机变化。本文首先对国内外《遗传学》教材中的遗传漂变定义进行了分析比较, 发现“抽样误差”的定义为各教材普遍采用, 但只有少数教材对“抽样误差”概念进行了正确的解释, 多数未作进一步的说明。文章介绍了遗传漂变的研究历史, 亦即 Wright、Fisher 和 Kimura 等学者对遗传漂变研究的贡献。进而, 特别介绍了近年来国外关于本科生遗传漂变教学的两篇代表性教学研究论文, 指出本科生在学习过程中容易出现错误理解是难以避免的现象, 对此也提供了初步的解决办法。作者最后结合自己的教学实践, 提出本科生教学中遗传漂变仍然采用含有“抽样误差”概念的定义, 只是需要对“抽样误差”做进一步的解释, 指出“抽样误差”是等位基因世代传递过程中存在的、配子间的随机结合, “相当于”对整个参与交配的配子库中的配子进行的一次“随机抽样”, 而与一般遗传学研究中的人为抽样行为无关。本文旨在为本科遗传学教学中关于遗传漂变概念的讲解提供借鉴和参考。

关键词: 遗传漂变; 抽样误差; 群体; 等位基因频率

Exploration of the concept of genetic drift in genetics teaching of undergraduates

Chunming Wang

School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: Genetic drift is one of the difficulties in teaching genetics due to its randomness and probability which could easily cause conceptual misunderstanding. The “sampling error” in its definition is often misunderstood because of the research method of “sampling”, which disturbs the results and causes the random changes in allele frequency. I analyzed and compared the definitions of genetic drift in domestic and international genetic textbooks, and found that the definitions containing “sampling error” are widely adopted but are interpreted correctly in only a few textbooks. Here, the history of research on genetic drift, i.e., the contributions of Wright, Fisher and Kimura, is introduced. Moreover, I particularly describe two representative articles recently published about genetic drift teaching of undergraduates, which point out that misconcep-

收稿日期: 2015-07-26; 修回日期: 2015-11-05

基金项目: 国家基础学科人才培养基金 (编号: J1103502, J1210033, J1210077), 教育部“质量工程”项目 (编号: 222-860617) 和兰州大学教学研究项目 (编号: 201412) 资助 [Supported by Undergraduate Training Project of National Science Foundation of China (Nos. J1103502, J1210033, J1210077), “Quality Engineering” project of Minister of Education (No. 222-860617) and Teaching research project of Lanzhou University (No. 201412)]

作者简介: 王春明, 博士, 副教授, 硕士生导师。研究方向: 遗传学。E-mail: cmwang@lzu.edu.cn

DOI: 10.16288/j.ycz.15-334

网络出版时间: 2015-11-5 11:28:06

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20151105.1128.003.html>

tions are inevitable for undergraduates during the studying process and also provide a preliminary solution. Combined with my own teaching practice, I suggest that the definition of genetic drift containing “sampling error” can be adopted with further interpretation, i.e., “sampling error” is random sampling among gametes when generating the next generation of alleles which is equivalent to a random sampling of all gametes participating in mating in gamete pool and has no relationship with artificial sampling in general genetics studies. This article may provide some help in genetics teaching.

Keywords: genetic drift; random sampling error; population; allele frequency

随着我国高等教育的发展, 本科生教学受到越来越多的重视。遗传学教学内容和方法的进展报道不断涌现^[1-3], 一些在更深层次上对基本概念的解析也持续受到关注^[4], 呈现出蓬勃的发展势头。这其中, 释疑解惑这一教师的基本职责一直激励着同行学者对教学质量提高的执着。笔者在《遗传学》教学中发现, 教材中的遗传漂变概念常令学生费解。以戴灼华、王亚馥和栗翼孜主编的遗传学教材为例, 关于遗传漂变的定义是这样描述的: 由于抽样的随机误差所造成的基因频率在小群体中的随机波动, 称为随机的遗传漂变(Random genetic drift)^[5]。随机的遗传漂变简称遗传漂变。该定义中的“抽样的随机误差”在其他版本的教材中也有出现, 有的冠以“取样误差”, 有的则以“随机抽样”、“抽样误差”和“遗传抽样”等形式出现(表 1)。多数教材关于定义中提及的“抽样”概念并没有进行深入的解释和分析, 因此很容易给初学者造成“遗传漂变现象是由于抽样导致的”印象。而抽样的概念给人的直接印象就是对研究样本进行随机抽取选择的过程, 是生物学研究的具体方法。“难道基因频率的随机波动是由于研究工作者的研究行为(抽样)干扰所致?”, 这是最容易引发的疑问。笔者比较了国内外、不同类型高等院校使用的几种不同版本的遗传学教材, 发现普遍存在这一问题。故撰写此文, 试图对此做一探讨。

1 国内外教材对遗传漂变概念的定义

表 1 列举了国内外广泛选用的 12 种《遗传学》教材, 其中选取了国内高等教育出版社、人民卫生出版社和科学出版社出版的 9 种中文教材, 还选取了分属 W. H. Freeman、McGraw-Hill 和 John Wiley & Sons 这 3 个国外出版社的 3 种英文教材。其中的中文教材又分属于普通高校^[5-7]、医学院校^[8-10]、师范院校^[11]和农林院校^[12, 13]类教材。

由表 1 可见, 在 12 本中外教材中, 抽样的概念在定义中出现了 7 次。可见, 定义中涉及抽样概念的现象具有相当的普遍性, 但是大部分教材均未对抽样概念作进一步的解释, 给充分和正确理解遗传漂变概念制造了不必要的障碍。表 1 中只有 1 次对抽样的概念进行了进一步的描述, 即徐钢标主编的《植物群体遗传学》, 编者对抽样是这样描述的: 现实植物群体可看成是来自某个理想群体的一个随机样本。如果不考虑选择、迁移和突变等进化因子影响, 群体中等位基因从一个世代传递到下一个世代, 类似于从亲本群体形成的潜在无限大配子库中一次随机抽样, 这个过程称为遗传抽样^[13]。书中特别强调群体等位基因的传递是“类似于”对配子库的“随机抽样”, 这样也就诠释了抽样这一概念在此处是“类似于”而非一般理解的概念。从该教材可以推知, 其他几种教材中提及的抽样概念, 也应该是指等位基因代间传递过程中存在的、配子间的随机结合, “相当于”对整个参与交配的配子库中的配子进行的一次随机抽样, 而与一般的遗传学研究中的人为抽样行为无关。

除表 1 所列本科教材外, 一些教学辅导书和研究专著对此问题也有论及。比如, 由科学出版社出版的生命科学辅导丛书、名师点拨系列的《遗传学》分册(梁前进主编)对此概念是这样描述的: 个体数有限的群体在世代遗传过程中, 其等位基因仅仅受机会的原因而向后代传递, 则群体中等位基因的频率将随机波动增减, 这一现象叫遗传漂变。遗传漂变的结果, 最终可使某些等位基因在群体中消失, 或取代其他等位基因而固定下来^[17]。该辅导书对遗传漂变的解释就没有涉及抽样的概念。而另一本群体遗传和进化方面的专著《群体遗传学、进化与熵》则对遗传漂变所涉及的抽样概念有较为深入的论述^[18]。作者袁志发写道: 生物的有性繁殖过程, 本质上是配偶或配子的抽样过程。因而, 有限群体中的基因

表 1 几种代表性中外教材对遗传漂变概念的描述

Table 1 Definitions of genetic drift in domestic and international genetic textbooks

教材名称	主编	出版社	出版年	定义
遗传学	戴灼华 王亚馥 栗翼玖	高等教育出版社	2008	由于抽样的随机误差所造成的基因频率在小群体中的随机波动, 称为随机的遗传漂变 ^[5]
遗传学	刘祖洞	高等教育出版社	1991	由群体较小和偶然事件而造成的基因频率的随机波动, 称为随机遗传漂变, 简称遗传漂变 ^[6] 。
现代遗传学	赵寿元 乔守怡	高等教育出版社	2001	由于群体较小和偶然事件所造成的基因频率的随机波动称为遗传漂变。遗传漂变是取样误差的一个特例, 取样误差的程度与样本大小成反比, 样本越小, 效应越大。对生物体而言, 这意味着群体中生殖的个体越少, 遗传漂变引起等位基因频率的变化越大 ^[7] 。
医学遗传学	左伋	人民卫生出版社	2008	在大群体中, 正常适合度条件下, 繁衍后代数量趋于平衡, 因此基因频率保持稳定; 但是在小群体中可能出现后代的某基因比例较高, 在一代代传递中基因频率明显改变, 破坏了 Hardy-Weinberg 平衡, 这种现象称为随机遗传漂变 ^[8] 。
医学遗传学	陈竺	人民卫生出版社	2011	由于配子间的结合可能为随机抽样的结果, 必然会导致随机偏离, 使下一代的基因频率在上一代基因频率的附近随机摆动。这种由于群体样本容量的有限性和基因在世代传递中的随机抽样作用造成的基因频率的随机波动被称为随机遗传漂变 ^[9] 。
医学遗传学	傅松滨	人民卫生出版社	2013	在一个小的隔离群体中, 由于所生子女的数目较少, 可导致基因频率随机增减的现象, 称为随机遗传漂变 ^[10] 。
普通遗传学	张飞雄	科学出版社	2004	当群体很小时, 抽样误差就会很大, 导致群体中基因频率的随机波动, 称为随机遗传漂变 ^[11] 。
遗传学	刘庆昌	科学出版社	2007	在一个小群体内, 由于抽样误差造成的群体基因频率的随机波动现象, 称为随机遗传漂变 ^[12] 。
植物群体遗传学	徐钢标	科学出版社	2009	有限群体中等位基因频率可能偏离理想群体的期望值, 在世代间随机波动, 这种现象称为遗传漂移。产生遗传漂移的实质是有限群体遗传信息在世代间传递过程中遗传抽样 (Genetic sample) 造成的。现实植物群体可看成是来自某个理想群体的一个随机样本。如果不考虑选择、迁移和突变等进化因子影响, 群体中等位基因从一个世代传递到下一个世代, 类似于从亲本群体形成的潜在无限大配子库中一次随机抽样, 这个过程称为遗传抽样 ^[13] 。
An Introduction to Genetic Analysis	Griffiths 等	W. H. Freeman	2004	If a population consists of a finite number of individuals (as all real populations do) and if a given pair of parents has only a small number of offspring, then even in the absence of all selective forces, the frequency of a gene will not be exactly reproduced in the next generation, because of sampling error. Each generation is an independent event. This random change in allele frequencies is known as genetic drift ^[14] .
Genetics: from Genes to Genomes	Hartwell 等	McGraw-Hill	2011	Unpredictable, chance fluctuations in allele frequency that have a neutral effect on fitness of a population ^[15] .
Principles of Genetics	Snustad DP, Simmons MJ	John Wiley & Sons, Inc.	2012	Changes in allele frequency in small breeding populations due to chance fluctuations ^[16] .

频率,在传代过程中会受抽样误差影响而发生随机变化,其变化方向是不可预测的,在群体遗传学中称为随机遗传漂变,是一种离散作用(Dispersive process)。研究随机遗传漂变的数学模型是 1931 年 Sewall Wright 提出的 Wright 模型^[19]。因此,遗传漂变也叫莱特效应(Wright effect)。这是一个分析有限群体中基因频率随世代随机变化的数学模型,这个模型所描述的随机遗传漂变过程或离散过程可以看作一个抽样过程。可见,抽样误差这个概念引入遗传漂变概念中,是源于其数学模型描述,因此在保留和使用上要格外注意,以免引起误解。

那么,为什么有的教材在定义中提及了抽样的概念,而有些教材却没有涉及呢?这就需要从遗传漂变概念的缘头去探寻。

2 遗传漂变研究的由来

遗传漂变属于群体遗传学范畴,是影响等位基因频率世代间变化的重要因素之一。其他的影响因素还包括突变、选择和迁移等。要厘清遗传漂变概念中出现的抽样误差问题,还需要从最初的数学模型去探寻。

描述遗传漂变的数学模型是 Wright-Fisher 模型^[20],在许多教科书中也介绍为 Wright 模型,这是因为该模型最早由美国学者 Sewall Wright 于 1931 年明确提出^[19]。当年 3 月,Wright 在 *GENETICS* 杂志上发表了题为“Evolution in Mendelian Population (孟德尔群体的进化)”的论文,系统论述了孟德尔群体进化的理论,全面涉及了突变、选择、迁移和遗传漂变等影响基因频率的各种因素及相关数学模型,并单辟一节对遗传漂变进行了详细的论述,是群体遗传学最重要的文献之一。Wright 认为,群体的规模对于理解孟德尔系统的进化具有非常重要的作用。在有限规模的群体中,即便在没有选择、突变和迁移的情况下,也并不能绝对保证基因频率在世代间的恒定不变。实际情况是一对等位基因中的任何一个的频率都有可能仅仅由于配子间的随机抽样而占据绝对优势(频率为 1,即被固定)。此处的“random sampling among the gametes”就是后来遗传漂变定义中抽样误差的来源。可见,Wright 文中的随机抽样指的就是配子间的随机结合现象,随机交配相当于

从小群体的所有可能产生的配子种类中随机抽取两种结合成合子并最终发育成后代。由于群体较小,配子间的随机抽样就会存在较大的误差,最终影响到等位基因的频率。

既然抽样误差是遗传漂变发生的根本原因,为什么有些教材中的遗传漂变定义却没有涉及呢?这可能是考虑到本科生对抽样误差概念的理解难度,为了避免误解,干脆不提及这个概念。由于遗传漂变的特点主要体现在随机性和波动方向的不确定性,而且遗传漂变在小群体中表现得尤为明显,因此,在介绍遗传漂变时,把小群体和随机性这些特征交代清楚,也基本上讲清楚了遗传漂变就是描述小群体中等位基因频率有时存在较大变化这一现象。由于本科生普通遗传学教材内容丰富,其遗传漂变部分仅是群体遗传学中一个小节下面的部分内容,所占课时非常有限,多数教材因此也未安排遗传漂变的详尽数学模型等内容,而是仅从一般的概念上进行介绍,从这个角度看,也就不难理解为什么教材中遗传漂变概念介绍的比较简单了。

早在 Wright 经典论文发表的 9 年前,Fisher 就曾在论文中论及遗传漂变现象,只是当时对这一现象的描述还没有遗传漂变这个称谓^[21],这可能就是后人将 Wright 模型也称为 Wright-Fisher 模型的原因。Fisher 发表于 1922 年的论文主要是关于选择对遗传平衡的影响,研究了新出现的突变能否在世代间传递下去的问题,发现一个新的突变能否延续下去,取决于机会而非选择,而且幸存几率非常小。因此,Fisher 认为大群体就像是遗传变异的储备库,在这些储备库里,频率很低的、重复出现的突变幸存几率将大大提高。他计算了在一个有限的群体里等位基因被随机消除的可能性(后来称为随机遗传漂变),认为在包含一万个个体的中等规模群体中选择的作用要远远大于随机漂变^[21, 22]。Fisher 对群体遗传学最根本的贡献是最先提出群体的进化可以用简单的数学方法来描述,而 1922 年发表的这篇论文则有力地证明了通过对群体遗传学的数学分析确实可以实现对生物进化的定量研究^[21]。与 Wright 和 Fisher 同时代的群体遗传学奠基人还有 J. B. S. Haldane,他的主要贡献在于自然和人工选择的数学理论^[23],但并未涉及遗传漂变的问题。他们 3 位的工作在 20 世纪 30 年代初期共同明确了群体遗传学的研究范

围,建立了自然和人为选择的定量分析方法^[22]。

最初的 Wright-Fisher 模型论述的是简单条件下的遗传漂变规律,还没有把自然选择、迁移和突变引入其中,后来的许多学者对此相继进行了扩展,其中 Kimura 的贡献最为突出。Kimura 在 20 世纪 40 年代后期开始涉足群体遗传学,当时, Fisher 和 Wright 二人正就遗传漂变在自然群体的进化中是否发挥作用进行着激烈的争论。Fisher 认为遗传漂变只发挥很小的作用,而且并不重要,而 Wright 却认为遗传漂变在生物进化过程中发挥着重要的作用,遗传漂变促使某个基因频率发生随机变化,这为自然选择提供了新的着力点^[22]。Wright 对群体遗传学的特殊贡献正是在于他强调了群体结构的重要性,认为世界上并不存在真正无限大的群体(这类群体中的任何雄性个体都有与群体中的任何雌性个体交配的机会),现实中存在的群体反而常常被分割为许多部分隔离的组织,即同类群(Demes),因此随机事件发挥着重要的作用。相反, Fisher 却认为大多数群体已经足够大了,因此遗传漂变的作用将会被选择的作用所掩盖。二人的争论在随后的几十年间一直以 Fisher 的观点为学术界的主流。直到 1968 年, Kimura 采用扩散近似法对有限群体中的突变基因提出了中性突变-随机漂变假说,也称分子进化中性论^[24];该理论认为在大多数情况下,基因频率在一个群体内的变化主要是由遗传漂变引起的,这有力地支持了 Wright 的观点。

Wright 生于 1889 年,卒于 1988 年 3 月 3 日,享年 99 岁。他终其一生致力于群体遗传学研究、著述颇丰,最早的论文发表于 1912 年,最后一篇则发表于他去世前两个月即 1988 年 1 月。在他去世后的很短时间内,即有多篇纪念文章发表,介绍他的生平,总结他的贡献,追忆他的为人为学点滴^[25-30],作为一个学者,身后获得如此的怀念,实不多见。

3 遗传漂变数学模型简介

在统计学中,总体随机抽样(Random sampling)的方法可分为返置抽样和不返置抽样两种。前者指每次抽出一个个体后,这个个体应返置回原总体;后者指每次抽出的个体不返置回原总体。对于无限总体,返置与否都可保证各个个体被抽到的机会相

等;而对于有限总体,就应该采取返置抽样,否则各个个体被抽到的机会就不相等。很明显,在群体遗传学研究的有限群体里,后代形成过程中类似的随机抽样不可能是返置抽样,因为雌雄配子一旦结合成合子(后代),就没有办法再返置回原群体。因此,对有限群体的不返置抽样的结果就是,各个配子被抽到的机会是不相等的,于是影响到配子所携带的等位基因频率发生随机变化,且变化方向是不可预测的,这就是随机的遗传漂变。

戴灼华等主编的《遗传学》教材中介绍了造成遗传漂变的抽样误差与群体大小的关系,通过比较含有 50 个个体与 5000 个个体的群体中抽样误差的不同,展示了群体规模越大抽样误差越小的结果,较为直观地说明了遗传漂变对小群体基因频率的影响更为明显这一现象。结果显示,如果假设等位基因 A 、 a 的频率分别为 p 、 q ,群体的个体数为 N ;在 p 、 q 均为 0.5 的情况下,随机抽样造成的 A 基因频率的标准差在 50 个个体的群体中为 0.05,而在 5000 个个体的群体中仅仅是前者的十分之一,即 0.005。教材介绍的标准差计算公式如下:

$$\sigma = \sqrt{\frac{pq}{2N}}$$

Wright-Fisher 模型是最早建立的遗传漂变数学模型。该模型是建立在理想小群体的基础上,假设世代间没有交叉重叠,群体内没有突变和选择发生,理想小群体的 N 个繁育个体是由初始世代基因库中随机抽取携带等位基因 A 、 a 的 $2N$ 个配子结合而成。依据该模型,假设在个体数为 N 的群体里,一对等位基因 A 、 a 的频率分别为 p 、 q ,那么经过多个世代的进化,群体内等位基因 A 的数目为 k 的概率可用下面的公式计算出来^[18, 31]:

$$\frac{(2N)!}{k!(2N-k)!} p^k q^{2N-k}$$

Wright 运用理想小群体研究随机遗传漂变,是基于抽样过程、利用二项分布实现的,上面的两个公式都是通过二项分布方程推导得出。1955 年, Kimura 又运用马尔可夫(Markov)过程分析,扩展了 Wright-Fisher 模型,将突变、选择和迁移引入了理想小群体^[32]。分析结果不但能给出各世代基因频率分布,而且能给出各世代基因固定或消失的概率。1968 年, Kimura 的分子进化中性论的提出就得益于

他对遗传漂变的深入研究。中性突变或中性基因中的“中性”一词是指这样的突变或基因对个体的生存和繁殖能力没有影响。Kimura 认为, 进化不是由选择作用于有利突变而引起的, 而是在连续的突变压力之下, 由选择中性或非常接近中性突变的随机固定造成的^[18, 33]。

4 国(内)外本科生遗传漂变教学研究现状及相关成果

遗传漂变与突变、选择和迁移一样, 是影响群体进化的重要因素之一, 它不仅仅出现在小群体中, 而是存在于任何有限的群体中, 并且始终发挥作用, 是遗传学知识体系中的重要一环。因其随机性的特点和数学概率概念较难理解, 在本科生遗传学教学中往往成为学习的难点。对此, 国内相关研究尚未见报道, 国外则多有关关注。在此简要介绍近年国外发表的两篇本科遗传漂变教学相关论文, 供同行参考。

2012 年秋, 美国蒙大拿州立大学的 Andrews 等^[34]学者发表了他们关于生物专业本科生对遗传漂变概念存在错误理解的教学研究论文。作者用定性和定量方法研究了学生对遗传漂变定义的掌握情况, 发现学生中普遍存在有 5 大类 16 种不同的错误理解。这 5 大类错误理解既包括初学者将遗传漂变与遗传学和进化论相关概念的混淆, 也包括具有一定群体遗传学知识的学生将遗传漂变与其他进化机制和群体遗传学相关概念的混淆, 最后还包括经过系统学习指导之后仍然会出现的对遗传漂变概念的误解。作者发现学生在学习的各个阶段都存在着对遗传漂变的不同错误理解。在接受调查的学生当中, 几乎所有的学生(99%)在接受针对遗传漂变的专门辅导之前都存在着理解错误, 即便是接受了明确的辅导之后, 仍有高达 75% 的学生的错误仍然存在。那些已经完成了初级生物学课程, 并且继续研修高级生物学课程的生物专业本科生, 对遗传漂变的理解还仍然存在着严重的错误。可见遗传漂变概念确实不容易准确掌握, 需要给予更多的关注。这篇论文指出了本科生在学习遗传漂变中普遍存在的问题, 对这些问题的关注有助于提高遗传漂变的教学效果。

另一篇相关教学研究论文发表于 2014 年春季^[35], 与上一篇一样都发表在 *CBE-Life Sciences Education* 杂志上。如果说上一篇论文针对本科生遗传漂变教

学提出了存在的问题, 那么这篇论文则给出了此类问题的具体解决办法。论文作者分别来自美国华盛顿大学、佐治亚大学、密歇根州立大学、加利福尼亚州州立大学福尔顿分校、威斯康星大学-拉克罗斯分校等 5 所大学和加利福尼亚大学古生物博物馆, 上述 5 所大学的共 1723 名学生参与了该文的相关研究测试, 文章针对 4 个关键概念和 6 个错误概念最终列出了 22 个判断题, 用以具体评价本科生对遗传漂变知识的掌握程度。这 4 个关键概念分别是: (1) 随机抽样误差在每个世代都会发生, 并导致等位基因频率的随机变化, 即遗传漂变; (2) 随机抽样误差降低群体内部的遗传变异, 增加群体间的遗传变异; (3) 随机抽样误差在世代间作用的大小取决于群体的大小, 有效群体越小作用越大, 而在大群体中一般作用较小或检测不到; (4) 在小群体中, 遗传漂变能够掩盖自然选择、突变和迁移的作用, 因此, 本来由于选择的力量应该促使一个等位基因频率增加, 却有可能因为遗传漂变而表现出下降。6 个错误概念分别是: (1) 由于具有随机性, 所以遗传漂变是不可预测的; (2) 遗传漂变可能是迫于生存的需要, 而对自然选择或环境的适应; (3) 因为遗传漂变并不会导致定向变化以增加适合度, 所以它与进化无关; (4) 自然选择永远是进化的最强大机制, 也是进化的最主要媒介; (5) 遗传漂变是随机突变; (6) 遗传漂变是基因流或迁移。具体的 22 个判断题及其标准答案请读者自己参考该文的附录 2 和 3^[35], 相信会对遗传漂变教学有所帮助。

这些教学研究成果有助于我们在教学中准确把握遗传漂变的概念和学生理解掌握情况, 建议相关教师参考提高。

5 正确把握遗传漂变概念, 提高教学质量

遗传漂变不单因涉及随机概念而容易导致误解, 而且正如文献指出的那样, 即便是在专家中间, 遗传漂变本来就有着多个显著不同的定义在同时使用^[36]。因此, 抽样误差并非是定义遗传漂变的唯一方法, 抽样误差也不是等位基因随机变化的唯一原因。然而, 从表 1 可见, 涉及抽样误差概念的定义在 9 本中文教材中占据了 6 本, 是相对被广泛采用的形式; 从相关研究论文中也能发现, 最常用的定

义还是抽样误差造成的世代间基因频率的随机变化这个描述^[34, 36]；特别是追溯遗传漂变研究的原始文献，发现这一概念的提出本身就源自对有限群体的研究，后代形成类似于随机抽样的过程在小群体中的抽样误差较大^[19]。因此，笔者建议在本科遗传学的教学中仍然采用这个定义，只不过需要对定义中的抽样误差做进一步的解释，以减少误解。

正如部分教材中交代的那样，遗传漂变定义中的“抽样”概念应该是指所有参与交配活动的配子间的行为，类似于从整个群体的配子库中随机抽取雌雄配子结合成合子，在有限群体中，不返置抽样会造成各个配子被抽到的机会不相等，因此就会出现较大的抽样误差，这类抽样误差有时会对配子携带的等位基因的遗传率产生决定性的影响。又因为抽样误差方向的不确定性，进而体现在基因频率变化上也表现出方向的不确定性，有时可能被完全淘汰，有时又会在群体中占据主导地位，甚至基因频率为 1，即被固定。

总之，遗传漂变是生物进化的基础之一，它与突变、选择和迁移这些我们熟知的因素一样对生物进化发挥着重要作用，尤其是在有限群体中的作用更为明显，但却常常会被忽视^[34]。正确掌握这一概念对于群体遗传学和生物进化的研究和理解非常重要，在本科生教学中应该给予足够的重视。

参考文献(References):

- [1] Liang L, Liang SQ, Qin HY, Ji Y, Han H. Improvement of genetics teaching using literature-based learning model. *Hereditas (Beijing)*, 2015, 37(6): 599–604.
梁亮, 梁世倩, 秦鸿雁, 冀勇, 韩骅. 利用文献精读教学新模式优化遗传学教学. *遗传*, 2015, 37(6): 599–604. [DOI]
- [2] Li G, Chen FG. Advances in understanding *Drosophila* salivary gland polytene chromosome and its applications in genetics teaching. *Hereditas (Beijing)*, 2015, 37(6): 605–612.
李刚, 陈凡国. 果蝇唾腺多线染色体研究进展及其在遗传学教学中的应用. *遗传*, 2015, 37(6): 605–612. [DOI]
- [3] Wang HY. The study of tomato fruit weight quantitative trait locus and its application in genetics teaching. *Hereditas (Beijing)*, 2015, 37(8): 837–844.
王海燕. 番茄果重数量性状基因的研究进展及在遗传学教学中的应用. *遗传*, 2015, 37(8): 837–844. [DOI]
- [4] Xing WJ, Mo RG. Understanding the cellular and molecular mechanisms of dominant and recessive inheritance in genetics course. *Hereditas (Beijing)*, 2015, 37(1): 98–108.
邢万金, 莫日根. 遗传学教学中在细胞与分子水平上理解等位基因的显性与隐性. *遗传*, 2015, 37(1): 98–108. [DOI]
- [5] Dai ZH, Wang YF, Su YW. *Genetics* (2nd ed.). Beijing: Higher Education Press, 2008.
戴灼华, 王亚馥, 粟翼玫. 遗传学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2008. [DOI]
- [6] Liu ZD. *Genetics, volume two* (2nd ed.). Beijing: Higher Education Press, 1991.
刘祖洞. 遗传学下册(第二版). 北京: 高等教育出版社, 1991. [DOI]
- [7] Zhao SY, Qiao SY. *Modern genetics*. Beijing: Higher Education Press, 2001.
赵寿元, 乔守怡. 现代遗传学. 北京: 高等教育出版社, 2001. [DOI]
- [8] Zuo J. *Medical genetics* (5th ed.). Beijing: People's Medical Publishing House, 2008.
左伋. 医学遗传学(第五版). 北京: 人民卫生出版社, 2008. [DOI]
- [9] Chen Z. *Medical genetics* (2nd ed.). Beijing: People's Medical Publishing House, 2010.
陈竺. 医学遗传学(第二版). 北京: 人民卫生出版社, 2010. [DOI]
- [10] Fu SB. *Medical genetics* (3rd ed.). Beijing: People's Medical Publishing House, 2013.
傅松滨. 医学遗传学(第三版). 北京: 人民卫生出版社, 2013. [DOI]
- [11] Zhang FX. *General genetics*. Beijing: Science Press, 2004.
张飞雄. 普通遗传学. 北京: 科学出版社, 2004. [DOI]
- [12] Liu QC. *Genetics* (2nd ed.). Beijing: Science Press, 2007.
刘庆昌. 遗传学(第二版). 北京: 科学出版社, 2007. [DOI]
- [13] Xu GB. *Plant population genetics*. Beijing: Science Press, 2009.
徐刚标. 植物群体遗传学. 北京: 科学出版社, 2009. [DOI]
- [14] Griffiths AJF, Wessler SR, Lewontin RC, Gelbart WM, Suzuki DT, Miller JH. *Introduction to Genetic Analysis* (8th ed.). New York: WH Freeman, 2004. [DOI]
- [15] Hartwell LH, Hood L, Goldberg ML, Reynolds AE, Silver LM. *Genetics: from genes to genomes* (4th ed.). New York: McGraw-Hill, 2011. [DOI]
- [16] Snustad DP, Simmons MJ. *Principles of Genetics* (6th ed.). NY, USA: John Wiley & Sons, 2012. [DOI]

- [17] Liang QJ. Genetics. Beijing: Science Press, 2010.
梁前进. 遗传学. 北京: 科学出版社, 2010. [DOI]
- [18] Yuan ZF. Population genetics, evolution and entropy. Beijing: Science Press, 2011.
袁志发. 群体遗传学、进化与熵. 北京: 科学出版社, 2011. [DOI]
- [19] Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 1931, 16(2): 97–159. [DOI]
- [20] Tran TD, Hofrichter J, Jost J. An introduction to the mathematical structure of the Wright-Fisher model of population genetics. *Theory Biosci*, 2013, 132(2): 73–82. [DOI]
- [21] Fisher RA. On the dominance ratio. *Proc R Soc Edinb*, 1922, 42: 321–341. [DOI]
- [22] Provine WB. Discussion: population genetics. *Bull Math Biol*, 1990, 52(1–2): 201–207. [DOI]
- [23] Haldane JBS. A mathematical theory of natural and artificial selection–1. *Bull Math Biol*, 1990, 52(1–2): 209–240. [DOI]
- [24] Kimura M. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 1968, 217(5129): 624–626. [DOI]
- [25] Smith JM. Sewall Wright (1889–1988). *Nature*, 1988, 332(6164): 492. [DOI]
- [26] Crow JF. Sewall Wright (1889–1988). *Genetics*, 1988, 119(1): 1–4. [DOI]
- [27] Russell ES. Sewall Wright's contributions to physiological genetics and to inbreeding theory and practice. *Annu Rev Genet*, 1989, 23: 1–18. [DOI]
- [28] Hill WG. Sewall Wright and quantitative genetics. *Genome*, 1989, 31(1): 190–195. [DOI]
- [29] Dronamraju KR. Sewall Wright (1889–1988). *Jpn J Genet*, 1990, 65(1): 25–31. [DOI]
- [30] Dickerson GE, Chapman AB. Sewall Wright, 1889–1988: a brief biography. *J Anim Sci*, 1992, 70(11): 3281–3285. [DOI]
- [31] Hartl DL, Clark AG. Principles of Population Genetics. Sunderland (MA): Sinauer Associates, 2007. [DOI]
- [32] Kimura M. Stochastic processes and distribution of gene frequencies under natural selection. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 1955, 20: 33–53. [DOI]
- [33] Kimura M. The neutral theory of molecular evolution and the world view of the neutralists. *Genome*, 1989, 31(1): 24–31. [DOI]
- [34] Andrews TM, Price RM, Mead LS, McElhinny TL, Thanukos A, Perez KE, Herreid CF, Terry DR, Lemons PP. Biology undergraduates' misconceptions about genetic drift. *CBE Life Sci Educ*, 2012, 11(3): 248–259. [DOI]
- [35] Price RM, Andrews TC, McElhinny TL, Mead LS, Abraham JK, Thanukos A, Perez KE. The genetic drift inventory: a tool for measuring what advanced undergraduates have mastered about genetic drift. *CBE Life Sci Educ*, 2014, 13(1): 65–75. [DOI]
- [36] Masel J. Rethinking Hardy-Weinberg and genetic drift in undergraduate biology. *Bioessays*, 2012, 34(8): 701–710. [DOI]

(责任编辑: 陈德富)