

# 关于平衡多态

耿 良 玉

(中国科学院南京地质古生物研究所)

同种异形在介形类中是常见现象,外界因素(如盐度)导致的异形现象除外,内在因素导致的也许可以分为三类,亦即发育异形、两性异形及平衡多态。发育异形指的是,幼体和成体形态不一(图1)。两性异形指的是,雌体和雄体形态有别(图2)。这两种类型乃是熟知现象,

温伯格公式(或法则)。它是英国数学家哈代(Hardy)和德国医生兼遗传学家温伯格(Weinberg)分别于1908、1909年各自独立提出来的。大家知道,自然界里的动、植物,除了少数例外[达尔文介或许是其中一例(图3)],一般都具有杂种性,也就是说,自然界里的生物种群一般

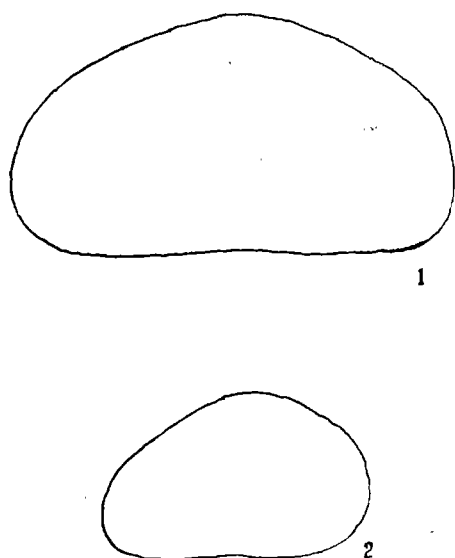


图1 *Prionocypris gansenensis* Huang  
新生代。1.成体 2.幼体

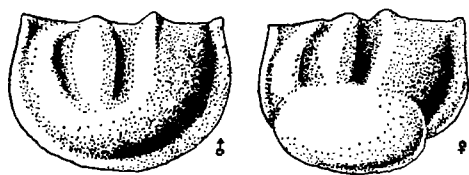


图2 *Kyammodos tricorni* Ulrich & Bassler  
晚志留世。

这里仅简略地介绍一下第三类。

遗传学上有一个种群遗传公式,称为哈代-

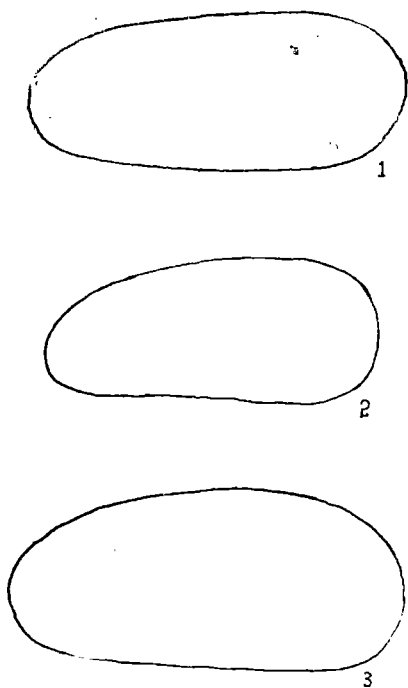


图3 *Darwinula stevensoni* (Brady & Robertson), 现代。  
*D. contracta* Mandelstam, 侏罗纪。  
*D. beflexibilis* Mandelstam, 二叠纪。  
该属始于石炭纪,迄今历时大约3亿5千万年,  
形态较为稳定。

都是遗传混杂的种群。组成种群的一个物种的每个个体都具有一定的杂种性,其遗传基础是杂型合子或杂种。比如说,某介形类有形态甲、形态乙。使该介形类形成形态甲的基因在染色

体上,可用符号表示为 A。形成形态乙的基因也在染色体上,可用符号表示为 a。Aa 这样的基因型便是杂型合子,AA、aa 这样的基因型是纯型合子。

我们假定,在某一湖泊中,栖居着某种介形类,其形态甲 AA 和形态乙 aa 数量相等,在该种群内带有基因 A 和 a 的个体间随机交配,可能的结合方式是:

$$AA \times AA, AA \times aa \text{ 及 } aa \times aa$$

子<sub>1</sub>代仍含有 50% A 和 50% a。

表 1

	母	本
父	.50AA	.50aa
	.50AA	.25AA .25Aa
本	.50aa	.25Aa .25aa

由表 1 可知:子<sub>1</sub>代包括 .25AA, .50Aa 和 .25aa, 由于 AA、Aa 在表现型是相同的(形态甲),种群内形态甲便占 .75,形态乙占 .25,而基因 A 和 a 各占 .50。

设每个个体产生有作用的配子数量相等,AA 和 aa 将只各自产生配子 A 和 a; Aa 产生等量配子 A 和 a。子<sub>2</sub>代的 A 和 a 的频率将是

表 2

	卵	子
精	.50AA	.50aa
	.50A	.25AA .25Aa
子	.50a	.25Aa .25aa

即

$$A = .25 \text{ (来自 AA)} + .25 \text{ (来自 Aa)} = .50;$$

$$a = .25 \text{ (来自 aa)} + .25 \text{ (来自 Aa)} = .50.$$

所以子<sub>2</sub>代, A 和 a 的频率,与子<sub>1</sub>代相同。子<sub>1</sub>、子<sub>2</sub>、……、子<sub>n</sub>代的种群组成总是

$$.25AA(\text{形态甲}) + .50Aa(\text{形态甲}) + .25aa(\text{形态乙})$$

如果原来种群中形态甲与形态乙的数量不等,比如说,形态乙多于形态甲,设为 3aa:1AA。该种群中基因 A 和 a 的频率各为 .25 和 .75。子<sub>2</sub>代将是

表 3

	卵	子
精	.25A	.75a
	.25A	.0625AA .1875Aa
子	.75a	.1875Aa .5625aa

即子<sub>2</sub>代基因 A 和 a 的频率如下:

$$A = .0625 \text{ (来自 AA)} + .1875 \text{ (来自 Aa)} = .25;$$

$$a = .5625 \text{ (来自 aa)} + .1875 \text{ (来自 Aa)} = .75.$$

由此可知,每一代重复出现基因频率.25A:.75a。

将上述结果一般化,则是: 设 q 是基因 A 的配子部分,下一代表现型的分配将是:

$$q^2AA:2q(1-q)Aa:(1-q)^2aa$$

如果一个种群数量很大,个体间随机交配,基因 A 突变为 a 或基因 a 突变为 A 极少,基因型 AA, Aa 和 aa 的个体的生存力和繁殖力相等则基因 A 和 a 在这个种群中的频率会累代保持恒定,表现平衡现象。这就是哈代-温伯格公式的一般叙述。

现在知道,自然界里各生物物种都会有一些等位基因,各等位基因在上述条件下大多可以保持相对稳定的频率。

下面举几个古生物门类的实例。

海南岛儋县长坡新生界长坡组中,有一段地层,含有 *Cyprinotus (Hemicypris) changpoensis* Geng 共有 377 个个体,拱形背缘者 283 个,弧形背缘者 94 个(图 4)。前者代表显性纯型合

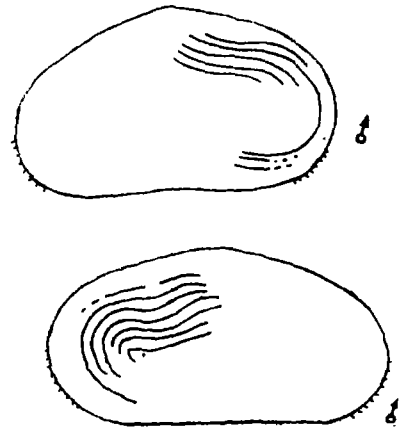


图 4 *Cyprinotus (Hemicypris) changpoensis* Geng 上新世。

子 AA 和杂型合子 Aa, 后者代表隐性纯型合子 aa。

由式

$$AA:Aa:aa = q^2:2q(1-q):(1-q)^2$$

可得

$$q^2 = aa = 94/377 = .2493, q = .4993;$$

$$2q(1-q) = 2 \times .4993 \times (1 - .4993) = .4979;$$

$$(1-q)^2 = (1 - .4993)^2 = .2507.$$

即

$$AA:Aa:aa = .2493:.4979:.2507$$

也即 A、a 各占 .4997 和 .4983。

同一物种有两种壳形，在现代介形类中也有过记载。比如瑞典人 Stig Lindroth (1952) 报道过坦桑尼亚马扎尔山麓 Rudolf 湖的 *Potamocypris worthingtoni*，作者认为有高型、低型两种 (图 5)。这两种类型中各有雌、雄体，不可能

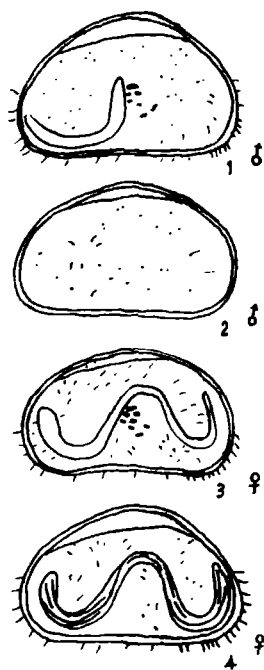


图 5 *Potamocypris worthingtoni* (Lowndes), 现代。

1、4. 为高型, 2、3. 为低型。

是两性异形; 由于均为成体, 也不可能是发育异形。

这里应该指出, 平衡多态并不一定总是表现在壳形形态方面, 也可能表现在壳饰或其它方面。如英国人 J. W. Taylor 曾报道, 英国更新统中有一种陆生蜗牛 *Helix (Cepoea) hortensis* 有两种类型: 一类在螺环上有 5 条彩带, 一类没有彩带 (图 6)。这两种类型数目大致相等。

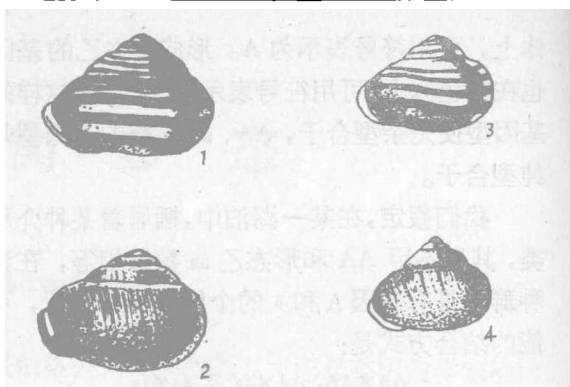


图 6 1、2. 为 *Helix (Cepoea) nemordis* Linne, 现代。

3、4. 为 *Helix (Cepoea) hortensis* Miill, 现代。

该种一直延续至今, 也即是说, 经历了 2—3 百万年, 该种一直具有这两种类型, 并且数量仍然近于相等, 表现出遗传平衡。他还证明: 有彩带的是隐性, 无彩带的是显性。另外一种 *H. (Cepoea) nemordis* 的情况相同。

其次, 个体间杂交的子代, 不同基因型经常以一定的比率, 如 1:2:1 或 1:1 出现, 与此相反, 种群内的基因和基因型可以出现任何频率。

第三平衡是相对的, 即平衡是有条件的。已如前述, 这些条件是: 种群数量大, 个体间随机交配, 基因突变少, 基因型 AA, Aa, aa 的个体的生存性和繁殖力相等, 等等。

当然, 对于一组地层, 甚至同一样品中的化石, 到底是不同种的共生还是同一种的不同表现型这一问题, 古生物学由于种种限制, 不如现代生物学那样易于鉴别。本文不是说凡两种形态上有所差异的个体群, 一定就是同种, 更不是说, 它们必定处于平衡状态。本文只是说明一个事实: 平衡多态在古生物中确实是存在的。哈代-温伯格公式已创立 80 年了, 迄今尚未引起古生物学者应有的重视, 无疑它是应当受到足够重视的。

平衡多态这一现象对于古生物学有什么意义呢? 对于古生物鉴定这一基本工作来说, 一定要考虑遗传因素, 比如说基因型、表现型, 等等。对于同层、甚至同一块标本里的化石来说, 如果总有两种不同形态或壳饰的个体存在, 不一定总是不同的种, 也可能是同一种的不同表

现型。遗憾的是,过去有些古生物工作者,往往一概定成不同的种,以致于“新种成灾”。例如,据不完全统计,最近 14 年来,腕足类增加了 1,200 多个新属。长此,新种就不计其数了。换句话说,目前所定的那么多的种,实际上可能有许多是重复的。比如介形类中,将叠覆的正反,壳饰的有无,内板的宽窄等,一律视作种间差异,似乎不无可容商榷之处。

### 参 考 文 献

方宗熙,1973: 生物的进化。科学出版社。

- 辛诺特、邓恩、杜布赞斯基,1958: 遗传学原理。奚元龄译,科学出版社。  
 福特,1964: 多形现象与分类。新系统学。郑乐怡译,科学出版社。  
 Diver, C. 1929: Fossil Records of Mendelian Mutants. Nature, vol. 124.  
 Lindroth, S. 1952: Taxonomic and Zoogeographical Studies of the Ostracod Fauna in the Inland Waters of East Africa. Zoologiska Bidrag Fran Uppsala. Band 30, 1953—1956.

[1979 年 11 月 28 日收到]

## ON GENETIC BALANCED POLYMORPHISM

Geng Liang-yu

(Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica)

### Abstract

The dimorphism is a rather common phenomenon in ostracode. Apart from outside factors (such as salt and others), dimorphisms influenced by inside factors may be divided into three kinds: sexual dimorphism, ontogeny-dimorphism and balanced polymorphism. Here special discussion of the last case is made. As is known, there is a famous formula in Genetics—Hardy-Weinberg Formula. Its general expression is as follows:

$$q^2AA:2q(1-q)Aa:(1-q)^2aa$$

Where  $q$  is gametes of gene  $A$ ,  $a$  is allele of  $A$ . With this formula in mind, the following conditions must be satisfied, namely, larger mother population, panmixia, infrequent mutation of  $A$  to  $a$  and vice versa, and carriers of genotypes  $AA$ ,  $Aa$  and  $aa$  being of equal viability and reproductive power. It is simply exemplified in the following case. Two morphologic varieties are seen in specimens, 377 in total, of *Cyprinotus (Hemicypis) changpoensis* from the Changpo Formation (probable Pliocene) of Hainan Island. Among them, 283 are  $A$  type with arched dorsal

margin, 94 are a type with round margin. By using the formula, we have

$$.2493AA:.4979Aa:.2507aa$$

It is quite easy to give a proof that this result fits well into the simple Mendelian segregation (1:3). An astonishing example provided by Diver (1929) was a terrestrial snail *Helix (Cepoea) hortensis* from the Pleistocene of England. Such an animal possesses two sorts of shell: one with 5 coloured streak in shell, the other without. These two kinds of shell are approximately equal in number. So is it today. In other words, the genetic equilibrium remains unchanged after a lapse of two to three million years. So does another snail *H. (Cepoea) nemordis*.

In short, the genetic balanced polymorphism does exist in fossils. What is the meaning of this formula to us?

While identifying fossils, we should bear it in mind. As regards specimens having two sorts of shape or ornamentation, which occur in the same layer, even in the same sample

rock, individuals are not necessarily different species and sometimes they might be different phenotypes of the same species if they always co-exist together. Unfortunately, some paleontologists often refer them to different species, or even different genera. The increase of new species in number, as a consequence, are so rapid as to become calamitous indeed — a huge amount of synonyms were accumulated year by year. Based on rough estimate, for example, new genera of brachio-

pods have been established since 1965 and exceed 1200 in number, and far more new species at the same time. Where is an outlet? The Hardy-Weinberg Formula is worth noting. It has been published for eight-odd years, but some paleontologists have not paid sufficient attention to it. We hope it will obtain a wide attention in the paleontological field, so that not too many new-species will appear hereafter.