

2021 年秋季学期

第 11 讲 种群的遗传与进化

沈显生

中国科学技术大学生命科学学院

主要内容

- 一、种群的概念与特征
- 二、种群的增长与遗传
- 三、物种进化的基本单元

一、种群的概念与特征

(一) 种群是一个重要的生命层次

- 种群（population）或称居群，是指特定时间和空间范围内、可自由交流基因的同一种物种所有个体的集群。它是介于生物个体与生物群落之间的一个客观存在的生物学基本单位，具有自己独特的结构组成、生物学特征和功能。
- **复合种群—同属不同种（2个或以上近缘种），或同种的不同种下单位组成的集合。**

达尔文种群

（R. C. Lewontin, 1970）

- ① 种群中不同个体之间，在形态、生理和行为等方面会有不同的表现型（表现型的差异）；
- ② 不同的表现型，在不同环境中具有不同的存活率和繁殖率（适合度的差异）；
- ③ 亲代对后代的影响，与子代对后代的影响存在相互关联（适合度的遗传）。
- 自然选择发生作用的种群必须符合以上3个条件，称作**达尔文种群**。这是物种进化中最理想的种群。

种群的边界问题

- 种群依靠隔离而存在。边界的形成对于种群发展非常重要。种群的领域性，家庭的领域性。

鳎鱼领域性视频

- 一些地方特有种，物种等于种群。有些物种无群居现象，仅繁殖期群居，仍然存在着种群。

研究种群有什么意义？

- 物种进化基本单元（种群遗传学）；
- 群落和生态系统的基本功能单位；
- 农业、林业、水产、畜牧业的生产对象（或群落）；
- 物种保护的理论依据；
- 疾病和疫情防控的科学基础与原理；
- 保险业——人寿保险的生命期望值；
- 人类社会——社会生物学。

种群生物（态）学的历史

- 1798年，Malthus《论人口的原理——因它影响社会未来改善，兼评葛德温、孔多塞和其他作者的思考》，人口是按几何级数增加的，而土地的生产力是按算术级数增加的（提出人口陷阱理论）。解放后，马寅初翻译了《人口论》，但受到了毛泽东的批评。
- Lotka-Volterra(1925,1926)的模型是种群生态学的一个里程碑。1957年冷泉港的国际遗传学会议有关种群调节理论的讨论，种群生态学成为生态学主流。

（二）三大基本特征

- 1、空间特征
- 2、数量特征
- 3、遗传特征

这些特征区别于物种和群落，是种群自身特征。

物种是一个分类学单元，是一个遗传繁殖单元。

种群是物种生存、物种进化、群落和生态学系统的基本单元。

1、空间特征

- 分布式样（格局）
- 生物学特征与分布式样
- 单体生物与构件生物（植物种群和少数动物具有个体的遗传单位和个体之上的构件单位——草莓、竹子、藪水螅）
- 环境质量均匀度（同质性 & 异质性）与分布

水母营养繁殖视频



空间分布型

- 通过样方调查： n 样方的总数；
 x 每个样方内某物种的个体数；
 m 所有样方中某物种的平均个体数。方差计算如下：

- $S^2 = \sum(x-m)^2 / (n-1)$

- $S^2 = 0 \sim < 1$ 均匀型

- $S^2 = 1 \sim m$ 随机型

- $S^2 > m$ 集群型

例如： $n=5$ 各样中方玉米的株数 6, 5, 6, 6, 6 $m=5.8$

$$S^2 = \sum(x-m)^2 / (n-1) = (0.04 + 0.64 + 0.04 + 0.04 + 0.04) / 4 = 0.56$$

2、数量特征

- 数量大小
- 数量变化（波动）
- 种群暴发
- 种群绝灭（不同于物种灭绝）
- **最适宜的种群大小**（生物学特性决定的）
- **环境要求的最小种群**（灭绝点）与**最大容量**
- **临界数量**：疾病传播需要一定数量的彼此密切接触的人口数量。临界数量是指疾病达到最佳毒性和传染性所需要的人口的最小数量。例如，麻疹是 50 万人；水痘仅为 100 人。

阿利氏定律

- 每个种群都有一个大小最适合的种群数量，过大或过小，都不利于种群的发展。（人类社会也符合此定律，县城生活的人幸福指数高；城市病到乡村可得到改善。中国城市规划人口密度过高不利于生育）
- **过大容易失控，过小交配机会太少……**
 - ① 蜜蜂的分箱现象证明该定律。
 - ② 野生朱鹮 7 只，人工繁殖 300 余只；2008 宁陕县首次放飞成功。2021-9 达到 4000 多只。



种群数量统计：

初级参数（数量）：出生率死亡率、迁入、迁出…

次级参数（质量）：性比、年龄结构…

• 性比（sex ratio）——种群中雌性个体与雄性个体比例参数。

• 动物的性比分为：

• 第1性比——受精卵的性比

• 第2性比——幼体到性成熟时的性比

• 第3性比——充分成熟的个体的性比

人类的性比

（生命力和社会偏见影响性比）

➤ 第1性比——配子（精子）的性比 X:Y 100 : 100

➤ 第2性比——受精卵的性比 雌:雄 105 : 100

➤ 第3性比——婴儿的性比女:男 106 : 100

（我国1990第4次人口普查，女:男 100 :116.9；
2018抽查结果 100 : 104；2020第7次普查，出生人口
性别比 111.3）

动物的性别决定

性染色体决定：XX/XY型；ZZ/ZW型；X0/XX型；Z0/ZZ型；

复杂染色体型（WXY型）雌性WY，WX，XX；雄性YY，XY。

- 雌雄同体，性逆转，黄鳝和石斑鱼。
- 体型大小决定：大者雄，小者雌（日本冲绳的黄点拟砗磲）
- 密度决定（叉尾斗鱼）
- pH决定（剑尾鱼）
- 温度决定（是最多的）
- 外源激素（人工饲养激素，或通过芳香化酶把睾酮转变为雌二醇；或将雄烯二酮变为雌酮）
- 在脊椎动物中，鱼类性别决定最复杂。

动物的性别决定

爬行类性别决定

- 龟为XY型；蛇为ZW型；蜥蜴XY型或ZW型。温度有影响：龟在30°C以上多数为雌；低温为雄。
- 蜥蜴在26-27°C为雌；29°C为雄。
- 鳄鱼31°C为雌；33°C为雄。气候变化对爬行动物性别决定影响非常大。（雌雄的决定就在2-3度，气候变暖影响动物性别）

绿叉螯（*Bonellia viridis*）的性别决定

雌虫30厘米以上，雄虫3毫米，寄生在雌虫子宫中。雌雄配子排入海水，受精卵发育担轮幼虫。当幼虫落入雌虫的长吻，在体内发育为雄虫。如没有遇到雌虫的吻，发育为雌虫，等待幼虫落入体内，二年后性成熟。

种群统计的重要工具——生命表

- 生命表（life table）是描述死亡过程的有用工具。生命表开始出现在人口统计学，至今在生态学上已广泛应用。有关人的生命表文献很多，但动、植物的生命表较少。生命表能综合判断种群数量变化，也能反映出从出生到死亡的动态关系。

生命表的种类

- **动态生命表**是根据观察一群同时出生的生物之死亡或存活动态过程所获得的数据编制而成，又称同龄群生命表、水平生命表或称特定年龄生命表。
- **静态生命表**是根据某个种群在特定时间内的年龄结构而编制的。它又称为特定时间生命表，或垂直生命表。
- 例如：藤壶（*Belanus glandula*）的生命表：

藤壶的生活史 (达尔文研究 8 年)

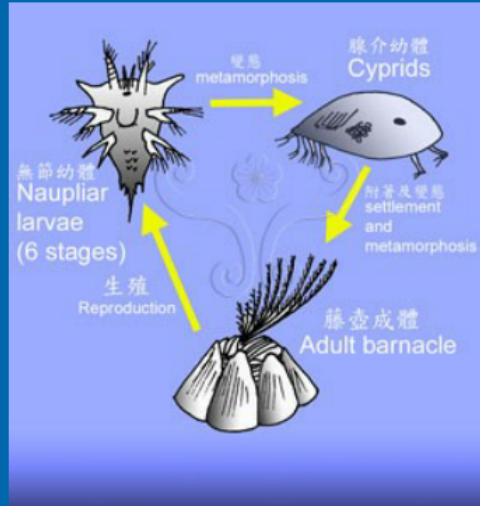
无节幼虫

- 3 对运动器官
- 1 个简单 **单眼**
- 具吻的嘴
- 捕食能力极强

成体变态

- 腿变成把握固定器官
- 1 对大复眼变成 **细小眼,点**
- 触角消失
- 发育很好的嘴
- 体外分泌塔形外壳
- 雌雄同体

藤壶属节肢动物甲壳纲



腺介幼虫

- 6 对运动游泳腿
- 1 对巨大 **复眼**
- 1 对复杂触角
- 紧闭的嘴 (不进食)
- 视力和运动能力极强
- 寻找变态场地



康内尔 (Conell, 1970 发表论文) 对藤壶 (*Belanus glandula*) 的调查资料为例, 说明生命表的编制方法。1959 年出生的藤壶幼虫, 在 1、2 个月后就固着于岩石上, 在此以后, 逐年调查其个体数利用所得数据编制成生命表。这些藤壶到 1968 年全部死光。

生命表这些符号的生态学 含义如下:

x = 按年龄分段;

n_x = 在 x 期开始时存活数目;

l_x = 在 x 期开始时存活的分率;

d_x = 从 x 到 $x+1$ 期的死亡数目;

q_x = 从 x 到 $x+1$ 期的死亡率;

$L_x = (n_x + n_{x+1})/2$ 平均存活数;

$lx = -\ln n_x - \ln n_{x+1}$ 为消生率 或称死亡效应数。

表4. 藤壶的生命表

年龄 (表)	各年龄开始的存活数目	各年龄开始的存活分数	各年龄死亡个体数	各年龄死亡效应	生命期望平均余年
x	n_x	l_x	d_x	k_x	e_x
0	142	1.000	80	0.36	1.58
1	62	0.437	28	0.26	1.97
2	34	0.239	14	0.23	2.18
3	20	0.141	4.5	0.11	2.35
4	15.5	0.109	4.5	0.15	1.89
5	11	0.077	4.5	0.23	1.45
6	6.5	0.046	4.5	0.51	1.12
7	2	0.014	0	0	1.50
8	2	0.014	2		0.50
9	0	0	-		

年固着的种群，进行逐年观察，到1968年全部死亡，资料根据康内尔 (Conell, 1970) (引自Krebs

各书不同：① 1959---1968，观察9年；② 设2个月为一个年龄段，18个月全部死亡。经过查资料：藤壶一般成体寿命3-7年。（观察9年是正确的）

生命期望的计算

T_x / n_x

根据表4-1的数据计算平均生命期望值

x	n_x	L_x	T_x	e_x
0	142	102	224	1.58
1	62	48	122	1.97
2	34	27	74	2.18
3	20	17.75	47	2.35
4	15.5	13.25	29.25	1.89
5	11	8.75	16	1.45
6	6.5	4.25	7.25	1.12
7	2	2	3	1.50
8	2	1	1	0.50
9	0	0	0	—

平均存活数 $L_x = (n_x + n_{x+1})/2$

(三) 人工种群 ----- 动物驯化综合症

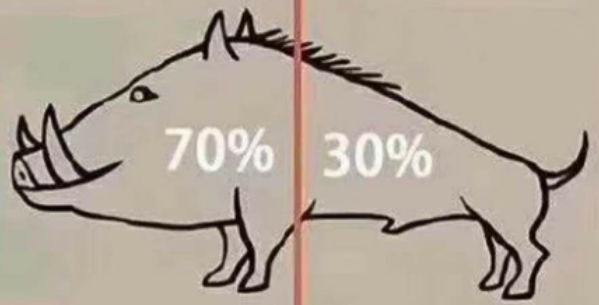
人类驯养了约 110 种动物，完全驯化成功变成家养 14 种。

猫是半自主驯化，尚未达到完成成功。

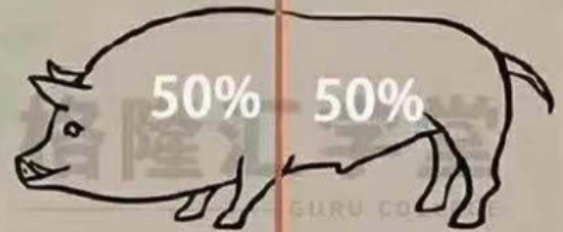
综合症表现：大脑变小，智力变差（如野猫比家猫聪明），听觉迟钝等，许多器官功能退化。

科学证明：
猪的历史，就是屁股疯长脑袋萎缩的历史。

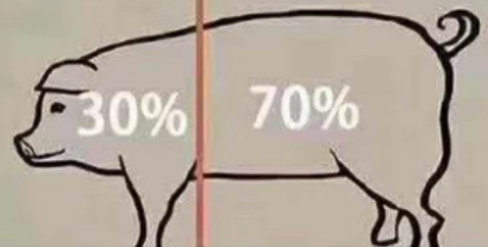
亚洲野猪



原始家猪



现代家猪



人工种群

机械化养殖场

用光选出的雄鸡和
残疾小鸡做肥料！

传送带上的生命，人
类对动物太冷漠！

--- 引自《人类简史》，2018

1921 挪威的动物学家发现两脚动物啄序的管理模式。分啄羽和啄肛。通过啄序决定等级。

养鸡场的鸡密度大，容易缺甲硫氨酸，羽毛中含有硫，喜欢啄羽毛。对于重点保护的种鸡特地穿马甲。或断喙，昏暗灯光或红灯光照明。

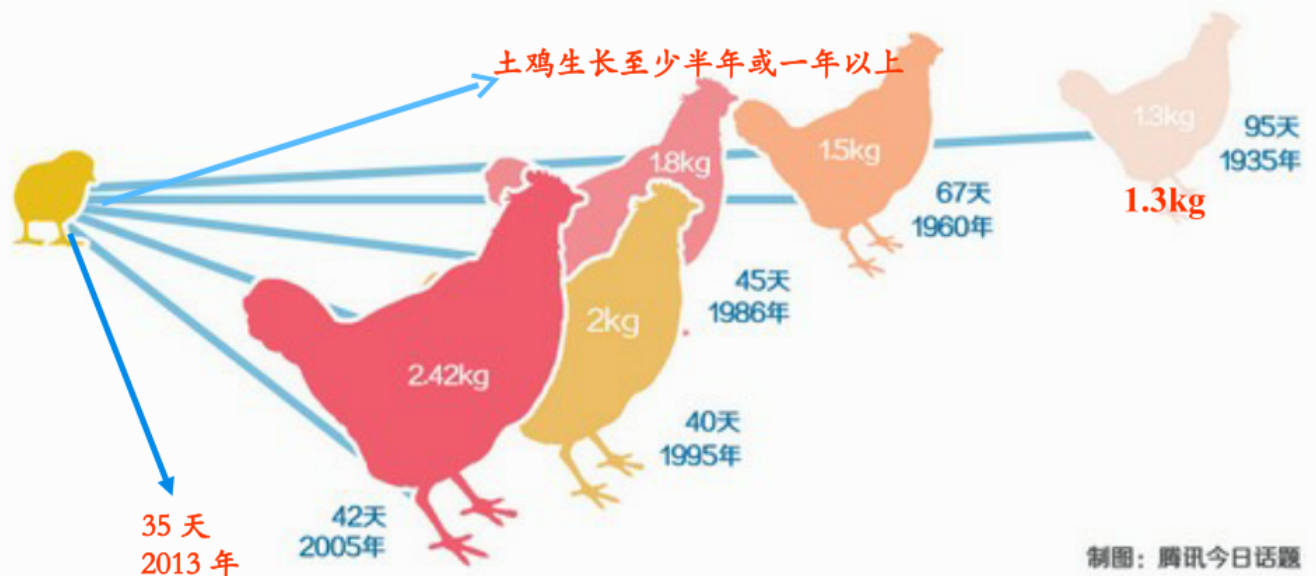


正是发明挤奶器和集蛋器的科学家们，最近却赤裸裸地指出，这些哺乳动物和鸟类同样有复杂的感觉和情绪，既能感受到生理上的痛苦，也能感受到心理上的痛苦。

人类不能过于追求畜牧产品产量，而应追求质量适当兼顾动物福利

1935-2005年全球肉鸡生长性能概况

数据来源：楼梦良《家禽育种》；《国外畜禽生产新技术》中国农业大学出版社2003年版；2005年修订的《商品肉鸡生产技术规程》



要说家畜家禽的命运特别悲惨，重点不在于它们死的方式，而是它们的活的方式。

一只肉鸡的“科学”一生

《科学与文化》2008-2期

- 第1天。电灯光会在几个小时内，将它的绒毛烘干，不需要阳光。食用玉米粉和复合维生素B液混合的饲料。
- 第2天。饲养员会给它注射一针马立克氏疫苗，这基本上可以确保它的短暂的一生远离瘟疫的威胁。
- 第3天。雏鸡们的翅膀已将被折断。
- 第4天。饲养员给雏鸡们打一支名叫一针肥的针剂。
- 第6天。雏鸡的食物开始发生变化，喂混合成的“高效保健促长液”。
- 第8天。给它们断喙的时候。
- 第20天。鸡进入了青春期，对小公鸡就地阉割。
- 第25天。肉鸡鸡翅上的长管羽毛拔掉，以将能量集中在长肉出膘上。
- 第30-35天。肥硕的肉鸡们，出栏了。



关于动物伦理

目前，欧洲和美国关注动物福利和动物伦理，已经禁止这样饲养母猪（只有产仔和喂奶期4周时间换到大圈里），尽量考虑母猪的情感需求。达尔文1872《人类和动物的表情》：**喜悦、悲伤、恐惧、愤怒、厌恶、惊讶**。现在增加：**嫉妒、骄傲、同情、内疚**。

2012.7.7 全球神经生物学和认知科学专家在剑桥大学签署《剑桥意识宣言》，承认非人类动物（哺乳、鸟类、章鱼）具意识的神经结构基础，具情感。

2015.5 新西兰通过《动物福利法修正案》，适当维护动物福利。一些西方国家跟着效仿。

三、种群的增长与遗传

繁殖方式：

- 植物的繁殖——营养繁殖、无性生殖、有性生殖。
- 动物的繁殖——营养繁殖、孤雌生殖（无性生殖）、卵生、卵胎生、胎生。

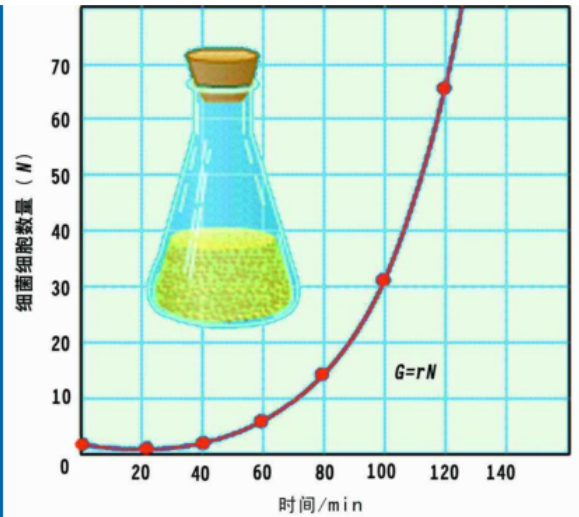
增长类型：

- 不连续增长——同龄级种群（一化螟，17年蝉）
- 连续增长——异龄级种群
- 增长模型：指数式增长；逻辑斯蒂增长

(一) 种群增长的模型

● 指数增长模型 (略)

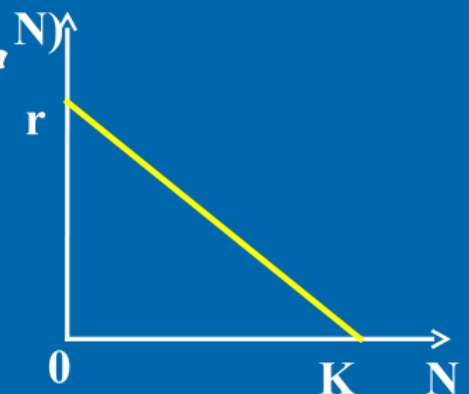
- 在没有限制的指数增长中，增长速度 (G) 与个体数量 (N) 成正比，也就是说，个体数量越大，增长速度越快。
- 指数增长模型只是一种理想的状态



时间/min	细胞数
0 min	$=2^0$
20	$=2^1$
40	$=2^2$
60	$=2^3$
80	$=2^4$
100	$=2^5 = 32$
120	$=2^6 = 64$
180	$=2^9 = 512$
240	$=2^{12} = 4096$
480	$=2^{24} = 16\ 777\ 216$
720	$=2^{36} = 68\ 719\ 476\ 736$

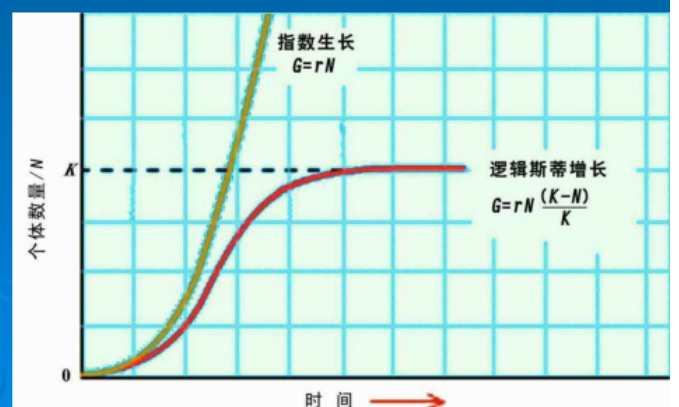
逻辑斯蒂增长模型

- 在细菌实际增长的曲线中分为 3 段：最初起始阶段，个体数量的增长在加速；对数增长阶段；减速阶段。
- 种群生长限制因子、环境限制因子在指数增长方程中考虑环境容纳量 K 时：

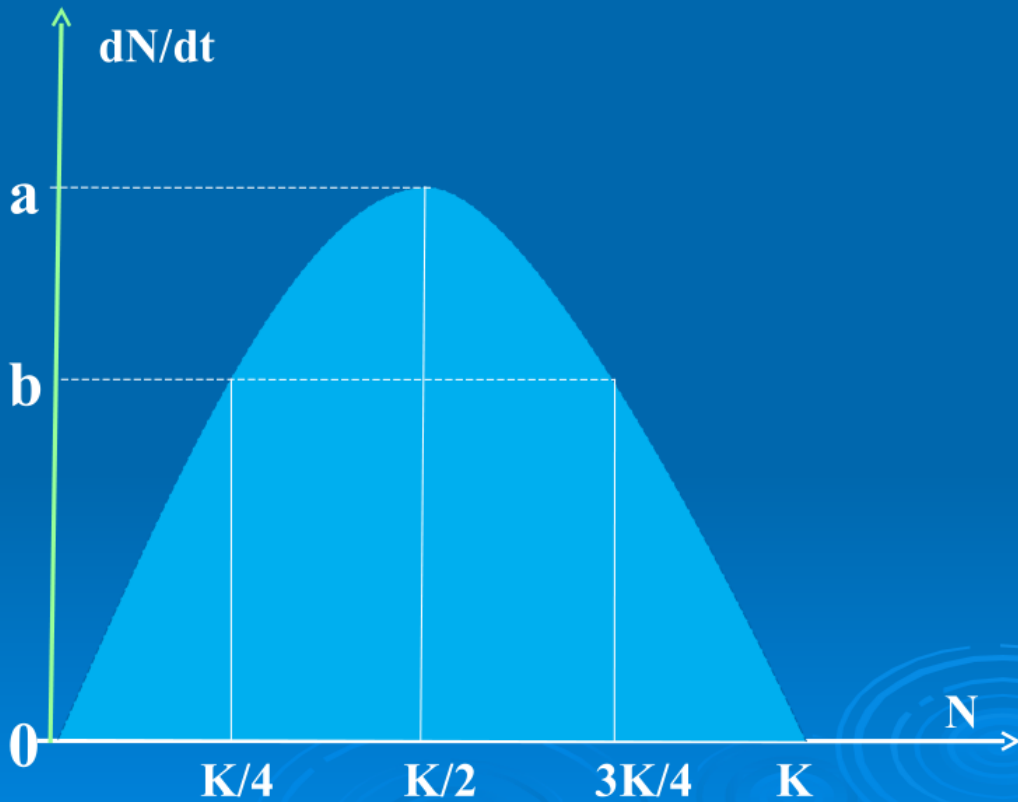


$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right)$$

- $N > K$ 种群数量下降
- $N < K$ 种群数量上升
- $N = K$ 种群数量不变



种群最大持续增长速率： $dN/dt = rK/4$



(二) 种群数量的调节

- 种群数量的变动因素来自外因和内因。
- 外源性调节理论

非密度制约的气候学说 (例子：玫瑰花上的蓟马)

密度制约的生物学派 (例子：西北灭田鼠，1960年)

动物的种群密度与环境资源通过约定性限制达到平衡，以保证种群数量的最优化。(W. Edwards, 1962)

洞庭湖人鼠大战
2007



蓟马



内源性调节理论

➤ (1) 社会性交互作用调节学说 (社群等级, 领域性等行为, 使资源合理分配, 排除一些个体, 种群稳定。)

(2) 病理效应调节学说 (种群上升, 个体压力大, 代谢紊乱, 器官病变多, 死亡增加。)

(3) 遗传调节学说 (环境宽松时, 变异增加, 弱个体存活; 环境正常, 选择加大, 淘汰弱个体。)

内源性理论特征: 调节是物种对环境的适应性反映; 强调个体间的差异对种群的作用; 种群的初级参数是受密度制约的。

影响种群密度是综合因素

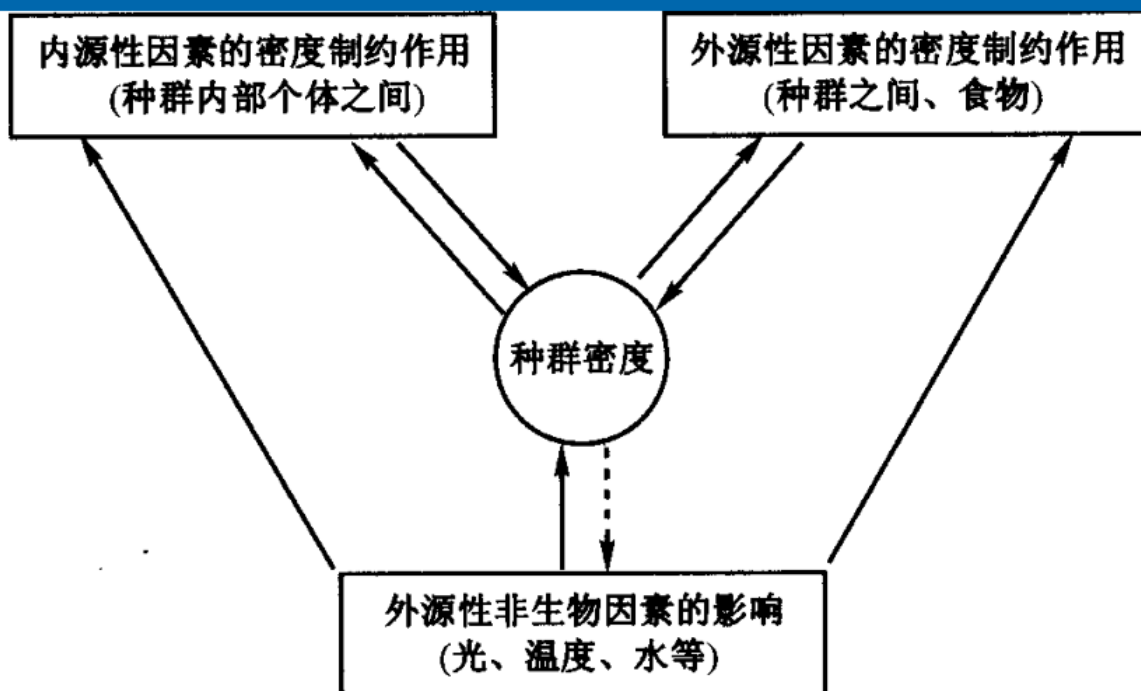


图 3-7 种群密度与内、外源性因素的相互作用 (虚线表示较弱的关系)

(三) 遗传结构

- 遗传结构（基因库概念）种群的基因组成与多样性
- 基因频率；基因型频率
- 哈迪-魏伯格定律（大种群）
- 遗传漂变（小种群）
- 瓶颈效应
- 奠基者效应

群体遗传学的研究范畴

- **Population biology = popul. ecology + popul. genetics**
- 基因库——指种群中所有个体的全部基因的总和。
- 基因频率——种群中某等位基因的其中一个基因数，占该等位基因总数的百分比。 $a/(a+A)$, $A/(a+A)$
- 基因型频率——在种群某等位基因的所有基因型中，其中一个基因型个体数，占总个体数的百分比。 $Aa/(aa+AA+aA)$
 $aa/(aa+AA+aA)$
 $AA/(aa+AA+aA)$

Hardy-Weinberg law

哈迪 - 魏伯格定律

Hardy-Weinberg 1908: 在一个足够大的种群里, 自由交配, 没有干扰, 那么, 基因频率和基因型频率在各代中始终保持不变。(即种群遗传平衡)

例如: 1 对显隐性基因 (A,

a)

$$(P + q)^2 = P^2 + 2pq + q^2 = 1$$

AA Aa aa

3 个基因型的频率 (AA, Aa, aa)

$$(D+H+R)^2=D^2+H^2+R^2+2DH+2DR+2HR=1$$

请看例子

➤ 当显性基因 A 频率 0.7, 隐性基因 a 频率 0.3

➤ 则: $(0.7+0.3)^2=$

$$0.7 \times 0.7 + 2 \times 0.7 \times 0.3 + 0.3 \times 0.3$$

$$= 0.49 + 0.42 + 0.09 = 1$$

➤ 基因型频率 AA=49%, Aa=42%, aa=9%

➤ 则: $(0.49+0.42+0.09)^2=$

$$0.49 \times 0.49 + 0.42 \times 0.42 + 0.09 \times 0.09 + 2 \times 0.49$$

$$\times 0.42 + 2 \times 0.49 \times 0.09 + 2 \times 0.42 \times 0.09 = 1$$

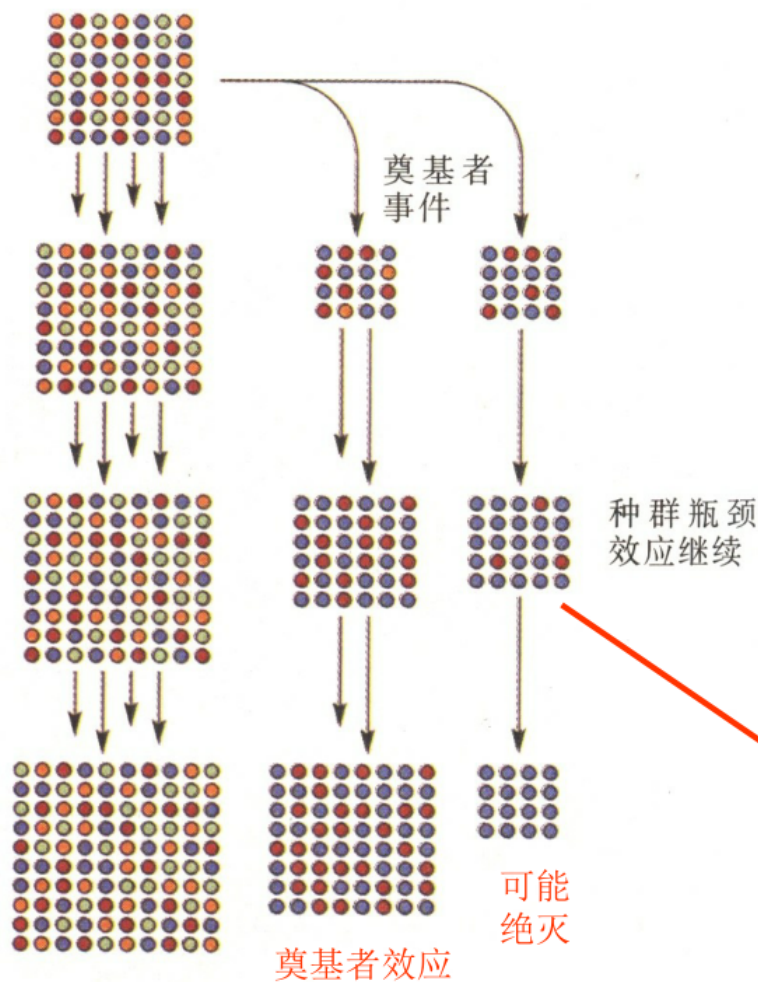
遗传漂变

遗传漂变（genetic drift）——在较小的种群中，遗传结构很可能发生不定向的偶然变化，或使得某基因或基因型从种群中消失，导致基因频率发生随机增减的现象。

变异是自然选择的基础——如果生物个体在形态、生理、行为上没有区别，也就没有存活能力和生育能力的差别，自然选择没有基础。

奠基者事件

南非白人的舞蹈病是奠基者事件



瓶颈效应

也可能恢复到新的水平

(病原菌为何会产生耐药性?)

图 16.5 奠基者事件常常导致遗传多样性下降。当少数

三、物种进化的基本单元

1、对环境因子的趋异适应——生态型

- 生态型——一个物种的一群个体对某一特定生态因子发生基因型反应而产生新的遗传类群。是趋异适应结果。
- 表现形式：（1）种内的差异与特定的环境相联系；
（2）形态学上的变异是有遗传学基础的。

生态型——是生态适应，对环境的反应，可以有形态差异，也可没有形态差异，具生理差异，是生态学概念。

例如：稻的生态型

- 水分生态型：水稻；旱稻
- 温度生态型：籼稻；粳稻（分类学亚种）
- 光照生态型：早稻；中稻；晚稻

生态型在分类学中是亚种和品种，具遗传稳定性。水稻具近1万个品种。（亚种和品种是分类学的概念）

我国水稻的光照生态型

野生型水稻 → 栽培型水稻



水稻幼穗分化的临界日长

12—15.5 小时

我国水稻的温度生态型

籼稻 *Oryza sativa* subsp. *indica*

粳稻 *Oryza sativa* subsp. *japonica*

2018-4-25 Nature 正式更名为：

Oryza sativa subsp. *xian*

Oryza sativa subsp. *geng*



粳（geng）稻

《新华词典》新版要改了 2021

水稻的土壤生态型——水稻，旱稻

2、环境的空间差异导致地理变异（渐变群） 与地理亚种

- 地理变异（geographical variation）——广布种的形态、生理、行为和生态习性，往往在不同地区或不同种群间有显著差异。例如，Bergman定律，Allen定律。
- 亚种——是形态、地理、历史的分类学概念，有地理隔离和形态学上的区别。
- 地理亚种（geographical subspecies）——环境选择压力的变化有时是连续的，有时是不连续的，生物对这种选择压力的生态适应也有2类，前者是渐变群，而后者则是**地理亚种，是物种的前身。**

3、种群隔离的因素是多样

- 新物种形成方式：异域、同域、邻域、杂交、多倍化
- 地理隔离
- 行为隔离——英国的**尖音库蚊**和**骚扰库蚊**的进化
- 食物隔离
- 季节隔离
- 结构隔离
- 生理隔离
- 信息隔离——**亚洲玉米螟**和**欧洲玉米螟**是以顺（Z）-十四碳烯醇乙酸酯为性信息素。但当分布区重叠时，亚洲玉米螟反（E）-12-十四碳烯醇乙酸酯，欧洲玉米螟反（E）-11-十四碳烯醇乙酸酯。

种群是一个重要的生命层次

- 种群具有数量大小、遗传结构和空间分布 3 个基本的特征。种群的逻辑斯蒂增长模型是能客观反映真实环境下种群动态的数学模型。
- 种群生物（态）学在农、林、牧、渔生产，以及自然保护和社会发展中，具有重要的实践意义。
- 种群是物种进化的基本单位，是基因库的基本单元（广布种），是群落和生态系统的基本功能单位。同时，它也是自然选择的最高级单位。——黄翔，《自然选择单位与层次》，2015，复旦大学出版社

主要内容回顾

- 一、种群的概念与特征（数量、空间、遗传）
- 二、种群的增长与遗传（逻辑斯蒂方程）
- 三、物种进化的基本单元