

# 第8章 数量性状遗传

---

第1节 数量性状与多基因假说

第2节 基因效应和遗传率

第3节 数量性状基因定位

第4节 近亲繁殖

第5节 杂种优势

# 第1节 数量性状与多基因假说

高考试题的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问 [www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆ **质量性状(qualitative character)**: 表现不连续的(discontinuous)变异的性状。

如：豌豆花色、子叶颜色、籽粒饱满度

分析方法：

◆ **数量性状(quantitative character)**：表现是连续(continuous)变异的性状。

如：人的身高、果实大小、种子产量

分析方法：借助于数理统计的分析方法

- ◆ 性状表现为连续变异；
- ◆ 易受环境条件的影响，并表现较复杂的互作关系

表 13-1 玉米穗长的均值和标准差 (East, E. M. 1910)

长度 ( $x_i$ )	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
短穗亲本 $P_1$ 频率 ( $f_i$ )	4	21	24	8													
长穗亲本 $P_2$ 频率 ( $f_i$ )									3	11	12	15	26	15	10	7	2
$F_1$ 频率 ( $f_i$ )					1	12	12	14	17	9	4						
$F_2$ 频率 ( $f_i$ )			1	10	19	26	47	73	68	68	39	25	15	9	1		

# 玉米果穗长度遗传

精学有价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

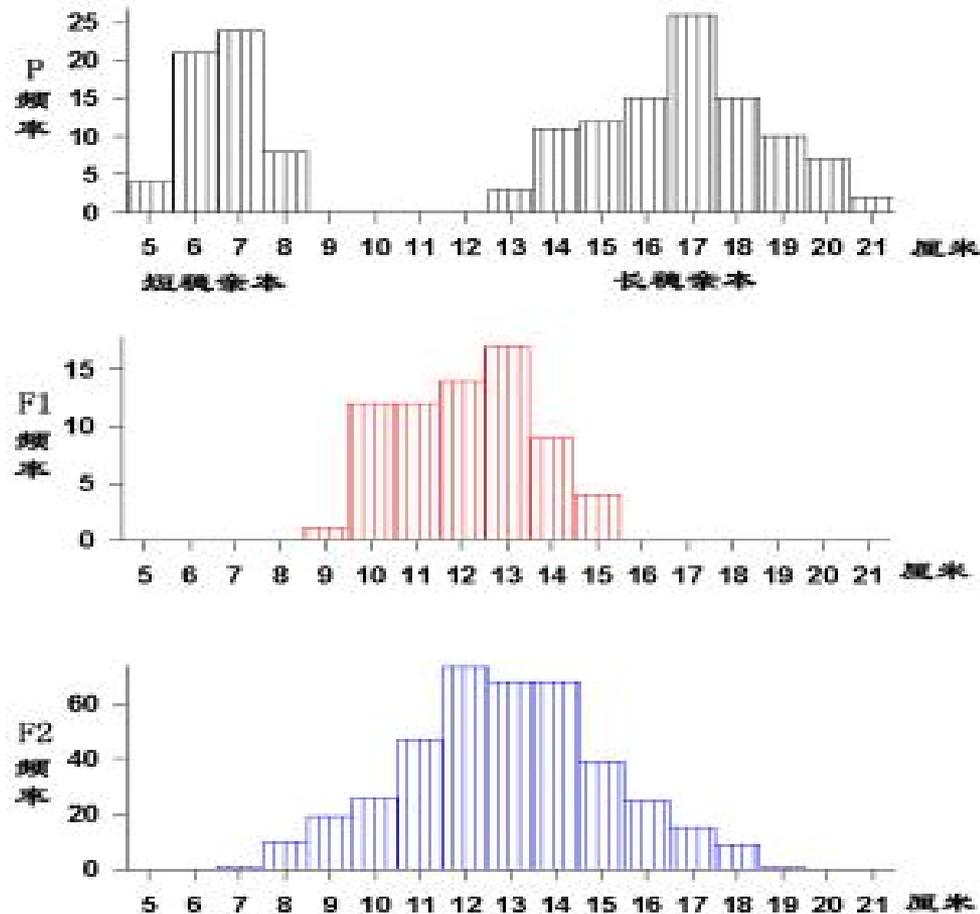


图 13-3 玉米穗长遗传的柱形图

◆  $F_1$  介于双亲之间，表现为不完全显性

◆ 不能按穗长对  $F_2$  个体进行归类

◆  $F_2$  平均值与  $F_1$  接近但变异幅度更大

## 二 多基因假说(Multiple Factor Hypothesis)

### 普通小麦籽粒色遗传

尼尔逊·埃尔(Nilson-Ehle, H. 1909)

小麦种皮颜色：红色(R)、白色(r)

#### ◆ 一对基因差异

在一对基因 $F_2$ 的红粒中：1/3与红粒亲本一致、2/3与 $F_1$ 一致，表现为不完全显性

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

# 两对基因差异

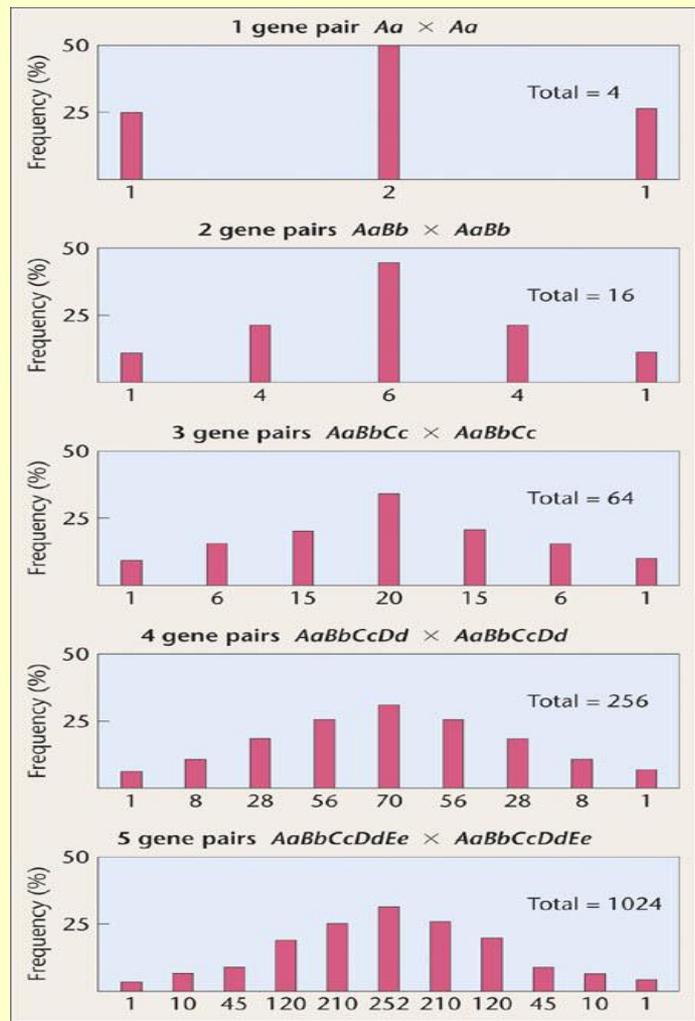
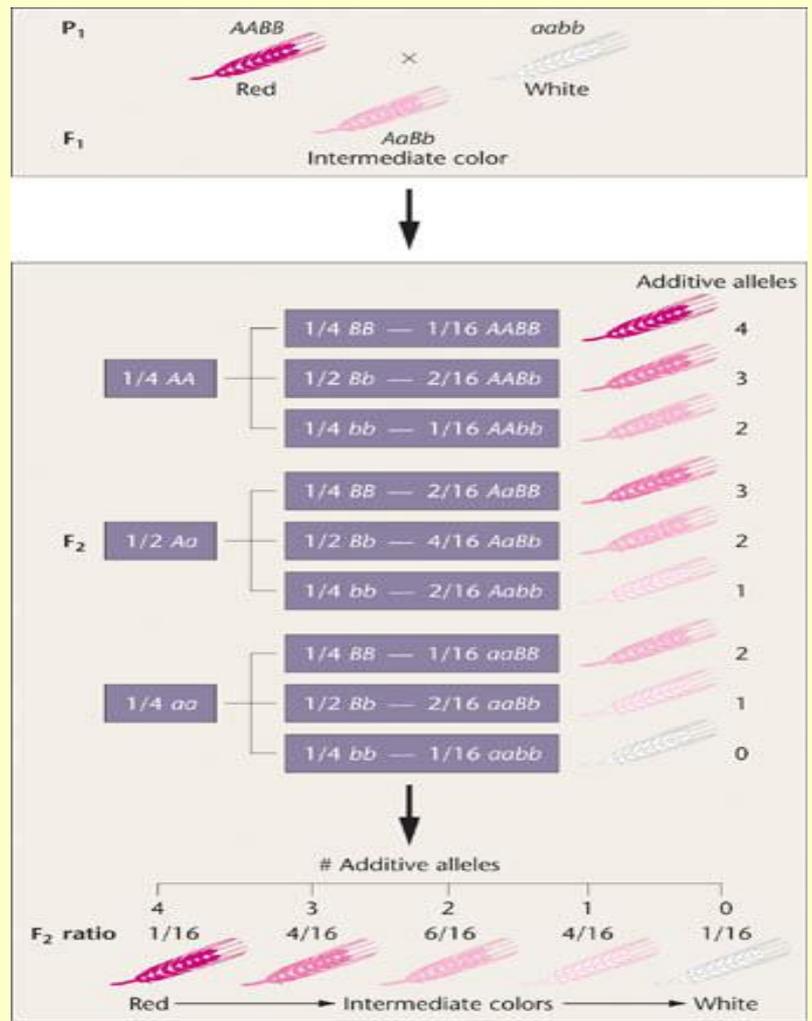
P	红粒	×	白粒		
	$R_1R_1R_2R_2$	↓	$r_1r_1r_2r_2$		
F <sub>1</sub>	红粒				
	$R_1r_1R_2r_2$				
F <sub>2</sub>		↓ ⊗			
表现型类别	红 色				白色
	深红	中深红	中红	淡红	
表现型比例	1	4	6	4	1
红粒有效基因数	4R	3R	2R	1R	0R
基因型	$1R_1R_1R_2R_2$	$2R_1R_1R_2r_2$ $2R_1r_1R_2R_2$	$1R_1R_1r_2r_2$ $4R_1r_1R_2r_2$ $1r_1r_1R_2R_2$	$2R_1r_1r_2r_2$ $2r_1r_1R_2r_2$	$1r_1r_1r_2r_2$
红粒:白粒	15:1				

◆ 红色基因表现为重叠作用，R基因同时表现累加效应——F<sub>2</sub>红粒中表现为一系列颜色梯度，每增加一个R基因籽粒颜色更深一些



# 普通小麦籽粒色的遗传

高考试题真题答案、辅导课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)



◆ 由于F1能够产生具有等数R和r的雌配子和雄配子，所以当某性状由一对基因决定时F1可以产生同等数目的雄配子(R+r)和雌配子(R+r)，雌雄配子受精后，得F2的表现型频率为：

$$(R/2+r/2)^2$$

◆当性状由 $n$ 对独立基因决定时，则 $F_2$ 的表现型频率为：

$$(R/2+r/2)^{2N}$$

◆当 $n = 2$ 时  $(R/2+r/2)^{2 \times 2}$

$$=1/16+4/16+6/16+4/16+1/16$$

$$4R \quad 3R \quad 2R \quad 1R \quad 0R$$

◆当 $n = 3$ 时  $(R/2+r/2)^{2 \times 3}$

$$=1/64+6/64+15/64+20/64+15/64+6/64+1/64$$

$$6R \quad 5R \quad 4R \quad 3R \quad 2R \quad 1R \quad 0R$$

- ◆ 数量性状受许多彼此独立的基因共同控制，每个基因对性状表现的效果较微，但各对基因遗传方式仍然服从孟德尔遗传规律；
- ◆ 同时还认为：
  1. 各基因的效应相等；
  2. 各个等位基因表现为不完全显性或无显性，或表现为增效和减效作用；
  3. 各基因的作用是累加的。

## ◆ 微效多基因(polygenes)或微效基因(minor gene):

- 控制数量性状遗传的一系列效应微小的基因;
- 由于效应微小，难以根据表型将微效基因间区别开来;

## ◆ 主效基因/主基因(major gene):

- 控制质量性状遗传的一对或少数几对效应明显的基因;
- 可以根据表型区分类别，并进行基因型推断

# 基因(累加效应)与环境作用

高价值的真题、答案、学硕笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

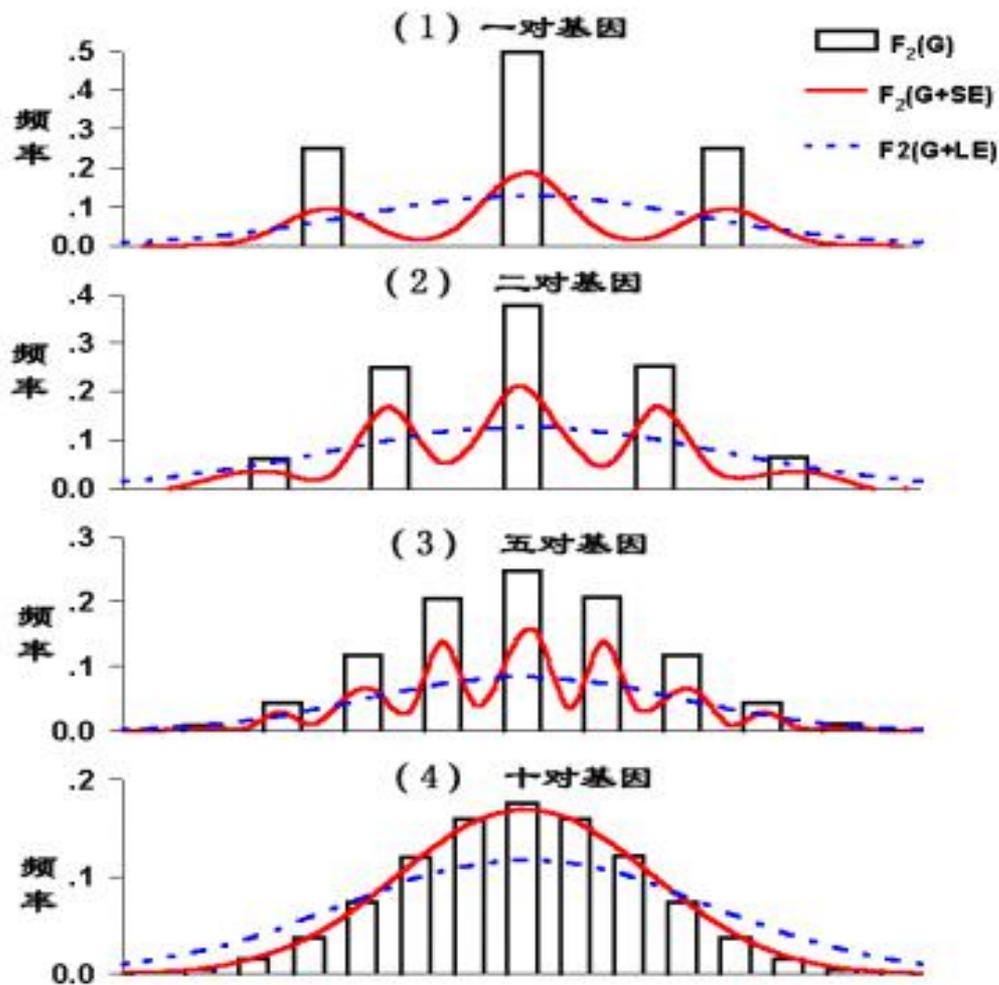


图 13-1 不同基因数目及机误效应的  $F_2$  群体表现型值频率分布

完整版，请访问[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net) 科大科院考研网，专注于中科大、中科院考研

# 多基因假说的发展

请参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆数量性状可以由少数效应较大的主基因控制，也可由数目较多、效应较小的微效多基因或微效基因 (minor gene) 所控制。

◆各个微效基因的遗传效应值不尽相等，效应的类型包括等位基因的加性效应、显性效应，以及非等位基因间的上位性效应，还包括这些基因主效应与环境的互作效应。

# 多基因假说的发展

请参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆也有一些性状虽然主要由少数主基因控制，但另外还存在一些效应微小的**修饰基因** (**modifying gene**)，这些基因的作用是增强或削弱其它主基因对表现型的作用。

◆借助于分子标记和**数量性状位点** (**quantitative trait loci, QTL**)作图技术，已经可以在分子标记连锁图上标出单个基因位点的位置、并确定其基因效应。

◆ 超亲遗传现象：植物杂交时，杂种后代的性状表现可能超出双亲表型的范围。

例如：小麦籽粒颜色遗传

浅红 × 微红

$(R_1r_1R_2r_2r_3r_3) \downarrow (r_1r_1r_2r_2R_3r_3)$   
 $F_1$

	♀ 配子			
♂ 配子				
	$R_1R_2r_3$	$R_1r_2r_3$	$r_1R_2r_3$	$r_1r_2r_3$
$r_1r_2R_3$	中红 $R_1r_1R_2r_2R_3r_3$	浅红 $R_1r_1r_2r_2R_3r_3$	浅红 $r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	微红 $r_1r_1r_2r_2R_3r_3$
$r_1r_2r_3$	浅红 $R_1r_1R_2r_2r_3r_3$	微红 $R_1r_1r_2r_2r_3r_3$	微红 $r_1r_1R_2r_2r_3r_3$	白粒 $r_1r_1r_2r_2r_3r_3$

## 质量性状和数量性状的区别

	质量性状	数量性状
变异类型	种类上的变化 (如红花、白花)	数量上的变化 (如穗长)
变异表现方式	间断型	连续型
遗传基础	少数主基因控制 遗传基础简单	微效多基因系统控制 遗传基础复杂
对环境的敏感性	不敏感	敏感
分析方法	系谱和概率分析	统计分析

# 统计方法

高价值真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

$$\bar{x} = \frac{x_1 + x_2 + x_3 + \cdots + x_n}{n} = \frac{\sum x}{n}$$

$$\bar{x} = \frac{x_1 \times f_1 + x_2 \times f_2 + \cdots + x_k \times f_k}{f_1 + f_2 + \cdots + f_k} = \frac{\sum fx}{\sum f}$$

$$V = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1} \quad V = \frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}}{n - 1}$$

## 第2节 基因效应和遗传率

### 一 遗传模型

◆ 个体的表现型值(phenotypic value, 缩写 $p$ )是基因型值(genotypic value, 缩写 $g$ )和非遗传的随机误差(random error, 缩写 $e$ , 简称机误)的总和:

$$P = G + E$$

◆ 遗传群体的表现型方差(phenotypic variance, 缩写 $V_P$ )是基因型方差(genotypic variance, 缩写 $V_G$ )和机误方差(error variance, 缩写 $V_E$ )的总和:

$$V_P = V_G + V_E$$

◆ 基因效应，主要包括：

加性效应(additive effect, 缩写*a*)

显性效应(dominance effect, 缩写*d*)

◆ 表现型值分解为：

$$P = A + D + E$$

◆ 群体的表现型方差：

$$V_P = V_A + V_D + V_E$$

◆ 存在相互作用即上位性效应(epitasis effect, *I*)时：

$$P = A + D + I + E$$

$$V_P = V_A + V_D + V_I + V_E$$

◆基因在不同环境中的表达也可能不尽相同，会存在基因型与环境互作效应( $ge$ )。因此，生物体在不同环境下的表现型值可以分为：

$$P = A + D + I + GE + E$$

表现型方差：

$$V_P = V_A + V_D + V_I + V_{GE} + V_E$$

# 四个品种(G1-G4)在三个环境(E1-E3)中的产量表现

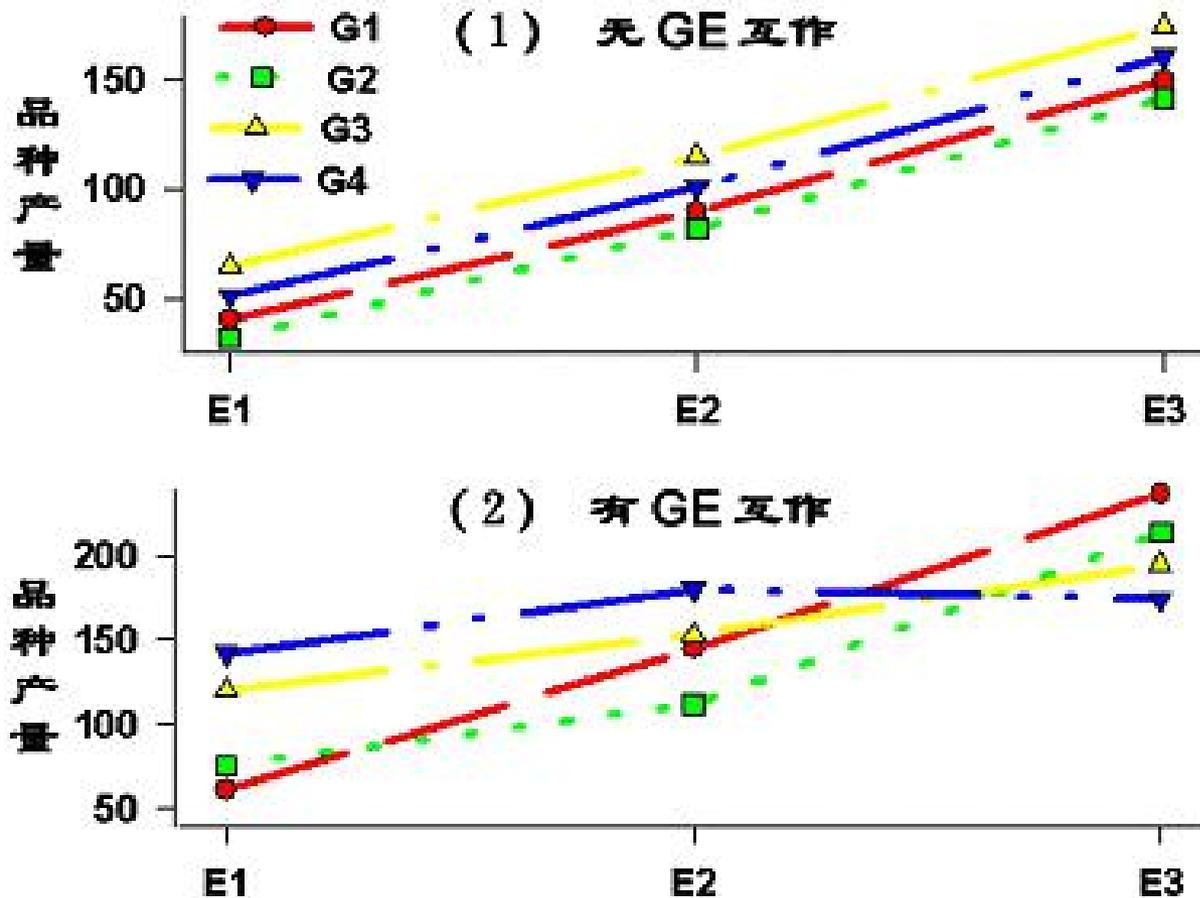
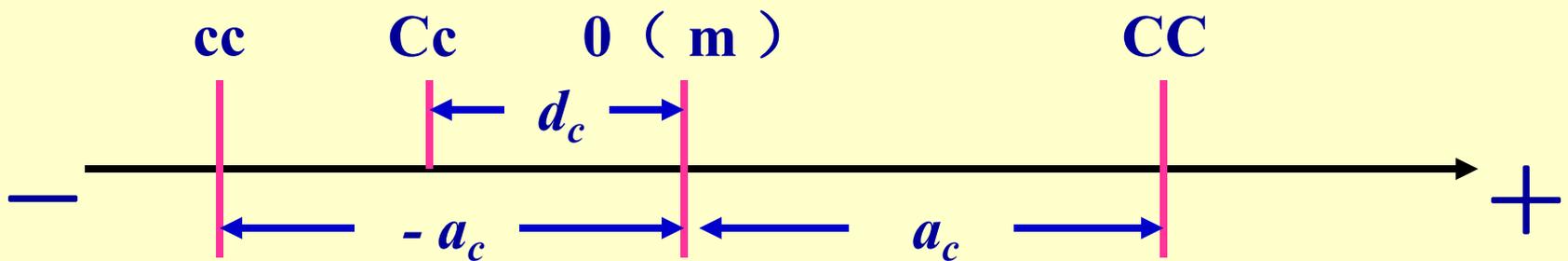


图 13-2 四个品种(G1-G4)在三个环境(E1-E3)中的产量表现

◆ 在一对基因(C, c)差异，有三种基因型：  
CC/Cc/cc;

◆ 设a表示两个纯合体CC和cc之间的表型之差  
d表示杂合体Cc与表型CC和cc平均值  
(m) 的离差，m值为原点，则：



◆有：

$CC, a_c; Cc, d_c; cc, -a_c$

◆  $a_c$  是基因的加性效应，即累加效应，可在自交纯合过程中保存并传递给子代，也称为可固定的遗传效应；

◆  $d_c$  是基因的显性效应，不能在自交过程中保持

◆ C, c 不是习惯上的显隐性含义，而是增减效基因

◆ 无显性时， $d_c=0$ ；C基因为显性时， $d_c$ 为正；c基因为显性时， $d_c$ 为负；完全显性时， $d_c = +a_c$  或  $-a_c$ ；显性度为  $d_c/a_c$

◆ 同理，对于E, e

EE,  $a_e$ ; Ee,  $d_e$ ; ee,  $-a_e$

◆ 涉及到多对等位基因时：

如：ccEEFF :  $m + (-a_c + a_e + a_f)$

CCeeff :  $m + (a_c - a_e - a_f)$

CcEeFf :  $m + (d_c + d_e + d_f)$

如k对基因：  $[a] = \sum a_+ - \sum a_-$

$[d] = \sum d$

## (一) 遗传率的概念

◆ **遗传率(heritability)**：遗传变异占总变异(表型变异)的比率。

- 度量遗传因素与环境因素对性状影响的相对重要性，是对杂种后代性状选择的重要指标。
- **遗传率曾称为遗传力，反应性状亲子传递能力**：遗传率高的性状受遗传控制的影响更大，后代得到相同表现可能性越高；反之则低。

# 三、遗传率

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆ **广义遗传率( $h_B^2$ )**：遗传方差占总方差(表型方差)的比率；

$$\begin{aligned}h_B^2 &= V_G / V_P \times 100\% \\ &= V_G / (V_G + V_E) \times 100\%\end{aligned}$$

◆ **狭义遗传率( $h_N^2$ )**：加性方差占总方差的比率。

$$\begin{aligned}h_N^2 &= V_A / V_P \times 100\% \\ &= V_A / [(V_A + V_D + V_I) + V_E] \times 100\%\end{aligned}$$

## (二) 广义遗传率的估算

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆ 根据各世代性状观察值可以直接估计各世代性状表型方差(总方差) $V_P$

◆ 在不分离世代( $P_1$ ,  $P_2$ 和 $F_1$ )中，由于个体间基因型一致，因而遗传方差为0，即：

$$V_G = 0 \quad V_P = V_E \quad (V_{P1} = V_{P2} = V_{F1} = V_E.)$$

◆ 在分离世代(如 $F_2$ )中，个体间基因型不同：

$$V_P = V_G + V_E$$

$$V_{F2} = V_{G(F2)} + V_E.$$

## (二) 广义遗传率的估算

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆用三个不分离世代的表型方差( $V_{P1}$ ,  $V_{P2}$ ,  $V_{F1}$ )来估计 $V_E$

$$V_E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1})/2$$

$$V_E = V_{F1}$$

$$V_E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1})/3$$

$$V_E = (V_{P1} + 2V_{F1} + V_{P2})/4$$

◆此时遗传方差  $V_G = V_P - V_E$

◆用分离世代方差( $V_{F2}$ )来估计总方差。

## (二) 广义遗传率的估算

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- ◆ 三个不同环境方差估计方法的应用场合：
  - ◆ 对于动物和异花授粉植物，可能存在严重的自交衰退现象，严重影响两纯合亲本( $P_1$ ,  $P_2$ )的性状表现，所以通常只用 $F_1$ 的表型方差估计环境方差；
  - ◆ 对于自花授粉植物，也可以用纯合亲本、纯合亲本与杂种 $F_1$ 的表型共同估计环境方差。

### (三) 狭义遗传率的估算

高价值真题、答案、学友笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆  $V_P$  可由  $V_{F2}$  估计：

$$V_P = V_{F2} = V_A + V_D + V_E$$

◆ 要估计狭义遗传率，还需要估计基因加性效应方差  $V_A$ ，这需要对各世代的表型方差分量进行进一步的分解

## ◆ 在 $F_2$ 群体中， $F_2$ 群体的遗传方差：

基因型	$f$	$x$	$fx$	$fx^2$
CC	$\frac{1}{4}$	$a$	$a/4$	$a^2/4$
Cc	$\frac{1}{2}$	$d$	$d/2$	$d^2/2$
cc	$\frac{1}{4}$	$-a$	$-a/4$	$a^2/4$
$\Sigma$	$1$		$\Sigma fx = d/2$	$\Sigma fx^2 = (a^2 + d^2)/2$

$$V_{F_2} = \frac{\sum fx^2 - \frac{(\sum fx)^2}{n}}{n} = \frac{1}{2}a^2 + \frac{1}{4}d^2$$

- ◆ 无环境作用、无连锁、无互作( $V_I=0$ )
- ◆ 若性状受k对基因控制，k对基因间作用具有累加性，则 $F_2$ 的方差分量为：

$$V_{F_2} = \frac{1}{2} (a_1^2 + a_2^2 + \dots + a_k^2) + \frac{1}{4} (d_1^2 + d_2^2 + \dots + d_k^2)$$
$$= \frac{1}{2} \sum a^2 + \frac{1}{4} \sum d^2$$

$\sum a^2$ 是各对基因加性效应方差的总和  $A = \sum a^2$ ;  
 $\sum d^2$ 是各对基因显性效应方差的总和  $D = \sum d^2$ .

$$\therefore V_{F_2} = A/2 + D/4$$

◆ 在考虑环境效应方差时：

$$V_{F_2} = A/2 + D/4 + E \quad (E = V_E)$$

◆ 可见：

◆ 要估计 $F_2$ 代加性方差，必需剔除 $V_{F_2}$ 中的 $D$ 和 $E$ ；

◆ 三个不分离世代均只能估计环境效应方差( $V_E$ )，而无法进一步剔除 $V_D$ ；

◆ 因此，仅有 $P_1, P_2, F_1, F_2$ 四个世代还不够，需要引入 $B_1, B_2$ 两个世代

# 两个回交世代的方差分量

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- ◆ 回交与回交世代：
  - ◆ 回交(back cross)：杂种 $F_1$ 与两个亲本之一进行杂交的交配方式。
  - ◆ 回交世代：回交获得的子代群体。通常将杂种 $F_1$ 与两个亲本回交得到的两个群体可分别记为 $B_1, B_2$ （回交一代）。
- ◆ 在后述分析中：
  - ◆  $B_1$ 为 $F_1$ 与纯合亲本CC回交子代群体；
  - ◆  $B_2$ 为 $F_2$ 与纯合亲本cc回交子代群体。
- ◆ 回交世代方差分量

# 两个回交世代的方差分量

高参考价值的真题答案 学长笔记 辅导课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

基因型	f	x	fx	fx <sup>2</sup>
B <sub>1</sub> :CC	1/2	a	a/2	a <sup>2</sup> /2
Cc	1/2	d	d/2	d <sup>2</sup> /2
∑	1		∑fx=(a+d)/2	∑fx <sup>2</sup> =(a <sup>2</sup> +d <sup>2</sup> )/2
B <sub>2</sub> :Cc	1/2	d	d/2	d <sup>2</sup> /2
cc	1/2	-a	-a/2	a <sup>2</sup> /2
∑	1		∑fx=(d-a)/2	∑fx <sup>2</sup> =(a <sup>2</sup> +d <sup>2</sup> )/2

$$V_{B1} = (a^2 + d^2)/2 - [(a+d)/2]^2 = (a^2 - 2ad + d^2) / 4$$

$$V_{B2} = (a^2 + d^2)/2 - [(d - a)/2]^2 = (a^2 + 2ad + d^2) / 4$$

### (三) 狭义遗传率的估算

高价值真题、答案、学友笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

则：
$$V_{B1} + V_{B2} = (a^2 - 2ad + d^2) / 4 + (a^2 + 2ad + d^2) / 4$$
$$= (a^2 + d^2) / 2$$

◆ 若k对基因并考虑到环境：

$$V_{B1} + V_{B2} = A/2 + D/2 + 2E$$

因为：
$$V_{F2} = A/2 + D/4 + E$$

显然：
$$2V_{F2} - (V_{B1} + V_{B2})$$
$$= 2(A/2 + D/4 + E) - (1/2A/2 + D/2 + 2E)$$
$$= A/2$$

◆ 所以：
$$h_N^2 = V_D / V_P \times 100\%$$
$$= [2V_{F2} - (V_{B1} + V_{B2})] / V_{F2} \times 100\%$$

# 遗传率的估算实例

有参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

表13—2小麦抽穗期及其表现型方差

世代	平均抽穗日(从某一选定日期开始)	表现型方差估计值
$P_1$ (红玉3号)(Ramona)	13.0	11.04
$P_2$ (红玉7号)(Baart)	27.6	10.32
$F_1$	18.5	5.24
$F_2$	21.2	40.35
$B_1$	15.6	17.35
$B_2$	23.4	34.29

$$V_E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1}) / 2 = 10.68$$

$$h_B^2 = 73.5\%$$

$$V_E = V_{F1} = 5.24$$

$$h_B^2 = 87.0\%$$

$$V_E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1}) / 3 = 8.87$$

$$h_B^2 = 78.0\%$$

$$V_E = (V_{P1} + 2V_{F1} + V_{P2}) / 4 = 7.96$$

$$h_B^2 = 80.3\%$$

$$h_N^2 = [2 \times 40.35 - (17.35 + 34.29)] / 40.35 \times 100\% = 72.0\%$$

◆ 第一年： $(P_1 \times P_2) \rightarrow F_1$

◆ 第二年： $(F_1 \times P_1) \rightarrow B_1$

$(F_1 \times P_2) \rightarrow B_2$

$F_1 \rightarrow F_2$

◆ 第三年：将世代作为处理因素，设计试验，并考察各世代性状表现。

◆ 种植 $F_2$ 与 $F_1$ (或3个不分离世代)，可估计广义遗传率；

◆ 同时种植 $B_1$ 、 $B_2$ 、 $F_2$ ，可估算狭义遗传率。

# 遗传率的应用

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆如前所述，遗传率可作为杂种后代性状选择指标的指标，其高低反映：性状传递给子代的能力、选择结果的可靠性、育种选择的效率；

◆通常认为遗传率：

$>50\% \rightarrow$ 高；  $=20\sim50\% \rightarrow$ 中；  $<20\% \rightarrow$ 低

几种主要作物遗传率的估算资料 (%)

作物	性状	子粒产量	株高	穗数	穗长	每穗粒数	千粒重
水稻			52.6—85.9	10—84	57.2—69.1	55.6—75.7	83.7—99.7
小麦			51.0—68.6	12.0—27.2	60.0—78.9	40.3—42.6	36.3—67.1
大麦		43.9—50.7	44.4—74.6	23.6—29.5			21.2—38.8
玉米		15.5—29	42.6—70.1		13.4—17.3		

◆一般来说，狭义遗传率较高的性状，在杂种的早期世代选择，收效比较显著；而狭义遗传率较低的性状，则要在杂种后期世代选择才能收到较好的效果。

◆相关选择：对遗传率比较低的性状可以利用与之相关程度高(相关系数高)且遗传率较高的性状进行间接选择。

## 标记辅助选择 (MAS)

◆基于作物的分子标记连锁图谱, 采用数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)的定位分析方法, 可以估算数量性状的基因位点数目、位置和遗传效应。

◆QTL只是一个统计的参数, 它代表染色体(或连锁群)上影响数量性状表现的某个区段, 它的范围可以超过10cM, 在这个区段内可能会有一个甚至多个基因。

➤ **遗传标记 (genetic marker)** 指一些可以直接或间接观察到的反应个体基因型差异的生物学特征。

包括形态标记、细胞学标记、生化标记、DNA标记等。

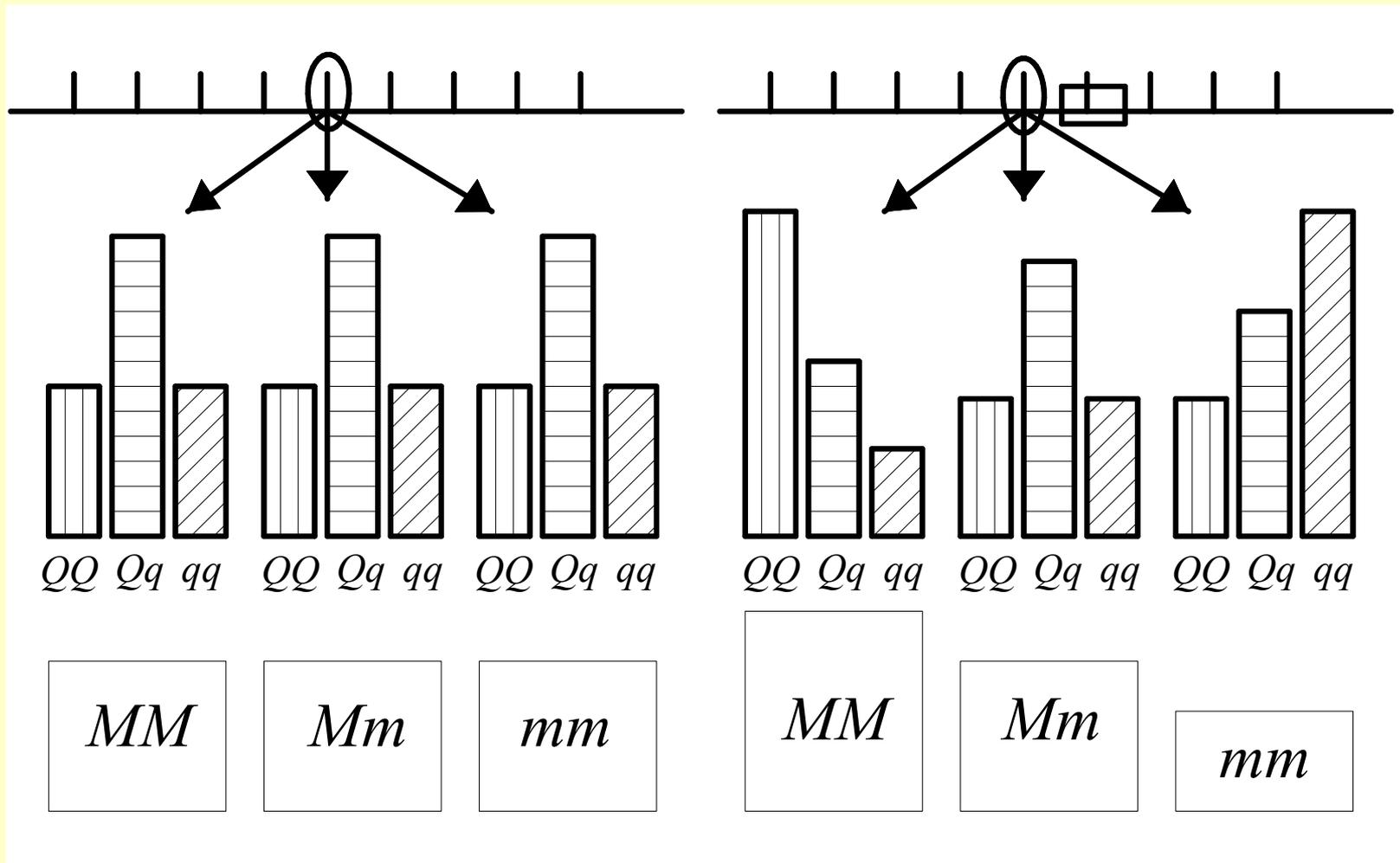
➤ **DNA标记**指显示个体基因型差异的DNA片段。这些差异片段可以用核酸电泳的谱带特征来反映。

◆利用特定遗传分离群体中的遗传标记及相应的数量性状观测值，分析遗传标记和性状之间的连锁关系。

◆QTL定位需要有分子标记连锁图谱。如果分子标记覆盖整个基因组，控制数量性状的基因( $Q_i$ )两侧会有相连锁的分子标记( $M_{i-}$ 和 $M_{i+}$ )。这些与数量性状基因紧密连锁的分子标记将表现不同程度的遗传效应。

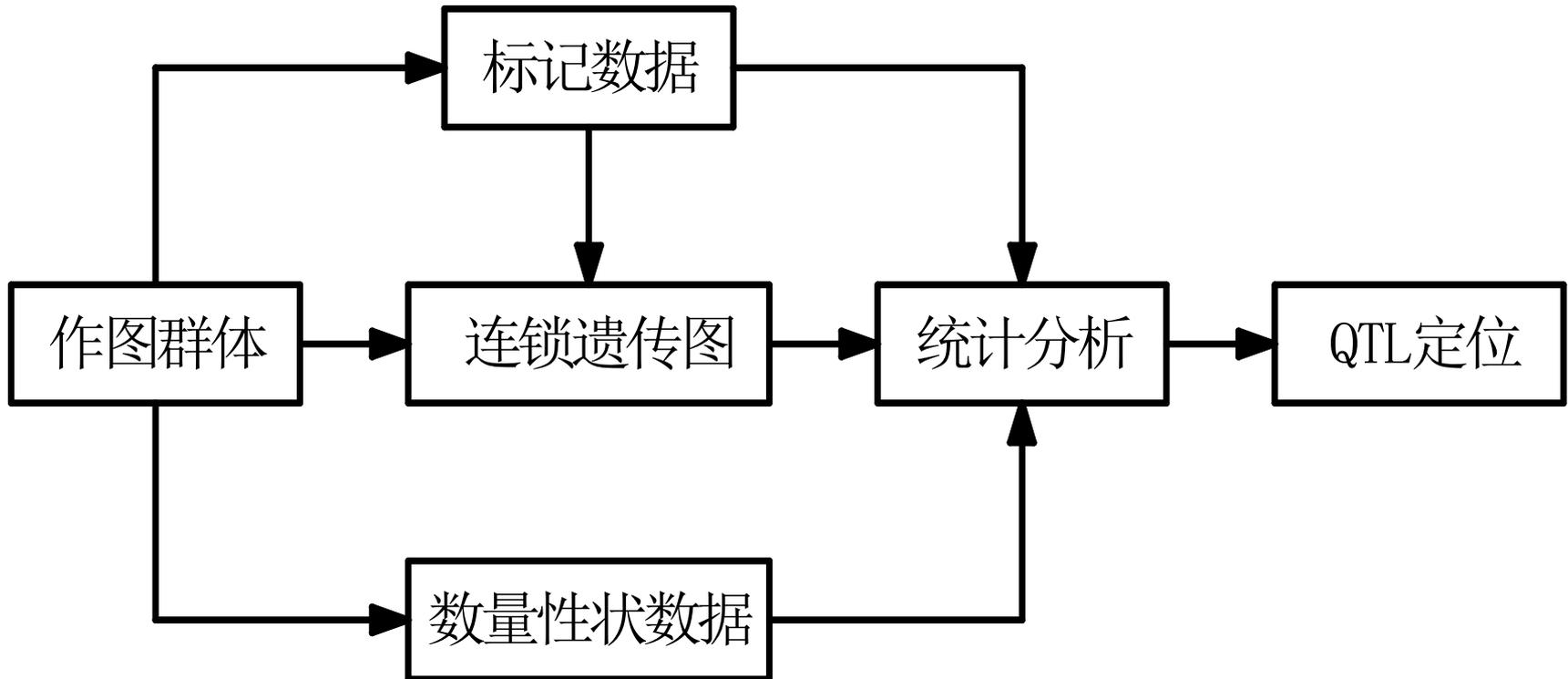
# 一、QTL作图原理

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)



## 单标记和单基因

## 二、QTL作图一般步骤



## QTL定位流程

## 二、QTL作图一般步骤

### ◆ 构建作图群体

适于QTL作图的群体是待测数量性状存在广泛变异，多个标记位点处于分离状态的群体。一般是由亲缘关系较远的亲本间杂交，再经自交、回交等方法构建。

常用的群体有F<sub>2</sub>群体、回交（BC）群体、双单倍体（doubled haploids, DH）群体，重组近交系（recombinant inbred lines, RIL）群体等。其中DH群体和RIL群体可以永久使用。

## 二、QTL作图一般步骤

### ◆ 分子标记分析

- 用群体的双亲检测分子标记的多态性。
- 用多态性分子标记检测分离世代群体中每一个体（系）的标记基因型值。

各种分子标记最后显示的都是电泳分离的带谱，所以个体的标记基因型需要将每个标记的带纹与亲本比较并赋值来记录，例如在共显性情况下，作图群体中应含有P1，P2和杂合型3种带型，这3种带型即代表某一分子标记的3种基因型。

- 构建分子标记连锁图谱（单标记分析法除外）

## 二、QTL作图一般步骤

### ◆ 测量数量性状

测定作图群体的每个个体（系）数量性状值。

### ◆ 统计分析

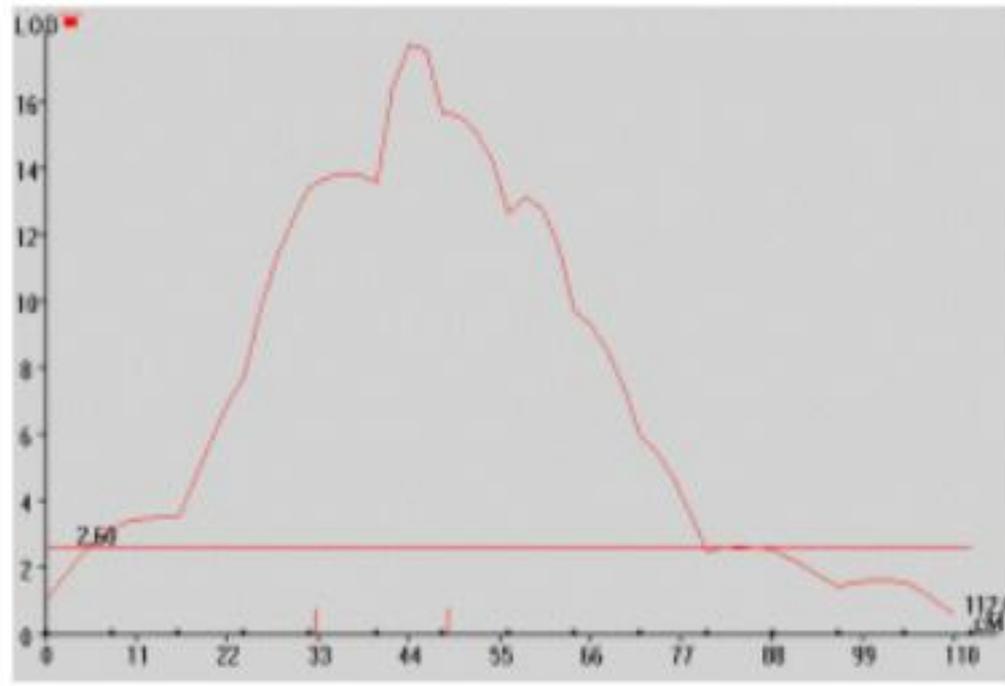
用统计方法分析数量性状与标记基因型值之间是否存在关联，确定QTL在标记遗传图谱上的数目、位置，估计QTL的效应。

## 1 单标记分析法

- ◆ 单标记分析法通过方差分析、回归分析或似然比检验，比较单个标记基因型 ( $MM$ 、 $Mm$  和  $mm$ ) 数量性状均值的差异。
- ◆ 如存在显著差异，则说明控制该数量性状的QTL与标记有连锁。
- ◆ 单一标记分析法不需要完整的分子标记连锁图谱。

(A) 区间作图法定位 QTL

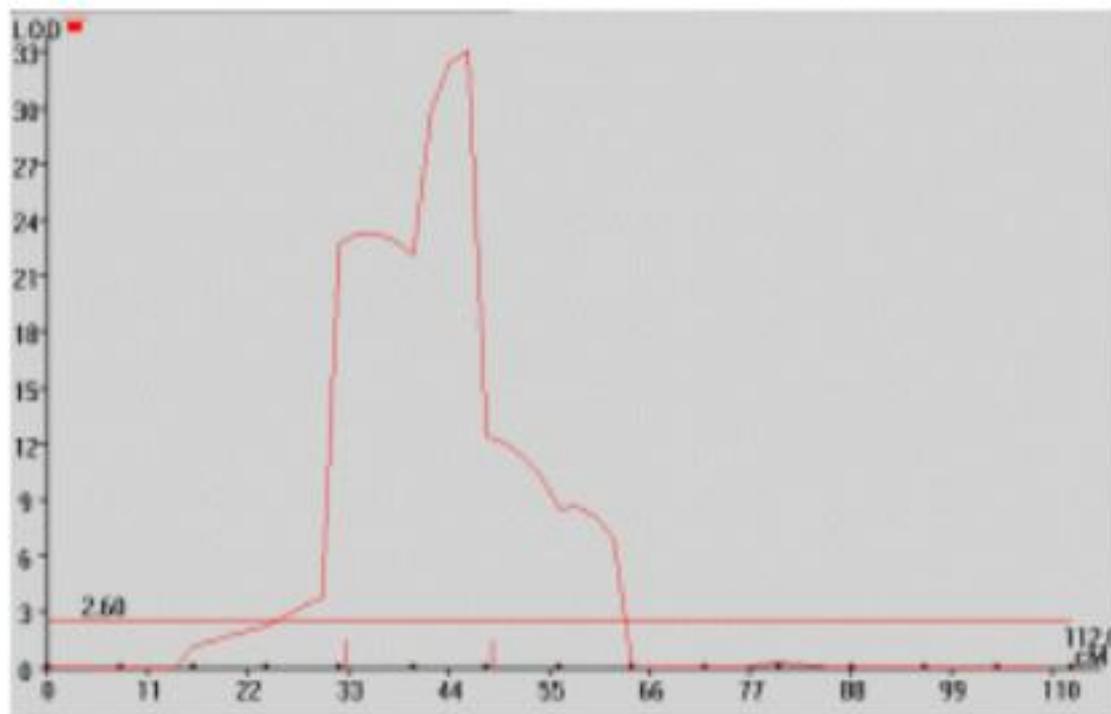
◆ 以正态混合分布的最大似然函数和简单回归模型，借助于完整的分子标记图谱，计算基因组的任一相邻标记( $M_{i-}$ 和 $M_{i+}$ )之间存在和不存在QTL( $Q_i$ )的似然函数比值的对数(LOD值)。



◆ 根据整个染色体上各点处的LOD值可以描绘出一个QTL在该染色体上存在与否的似然图谱。QTL的可能位置用LOD支持区间表示出来。QTL的效应由回归系数估计值推断。

◆对某一特定标记区间进行检测时，将与其它QTL连锁的标记也拟合在模型中以控制背景遗传效应。

(B)复合区间作图法定位 QTL



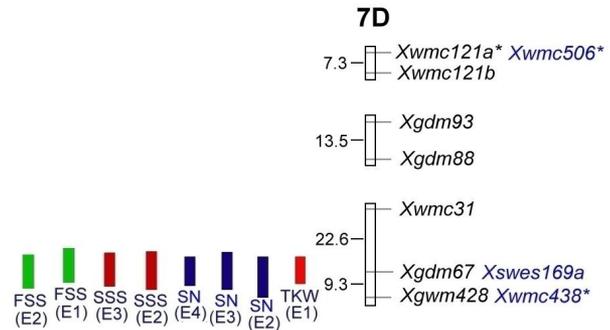
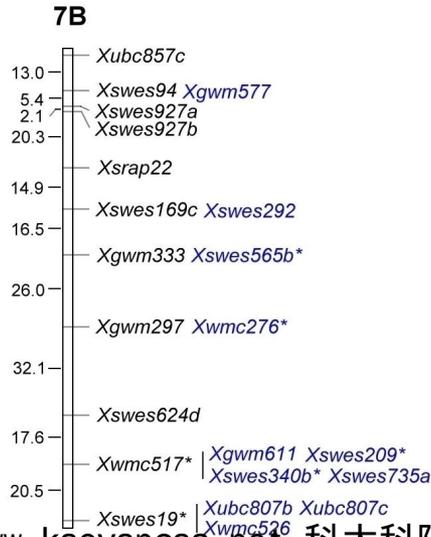
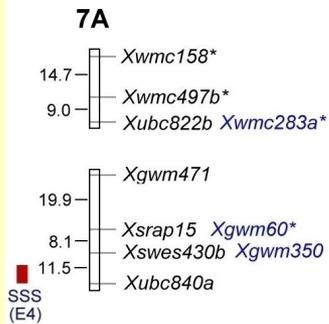
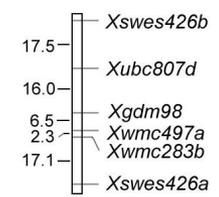
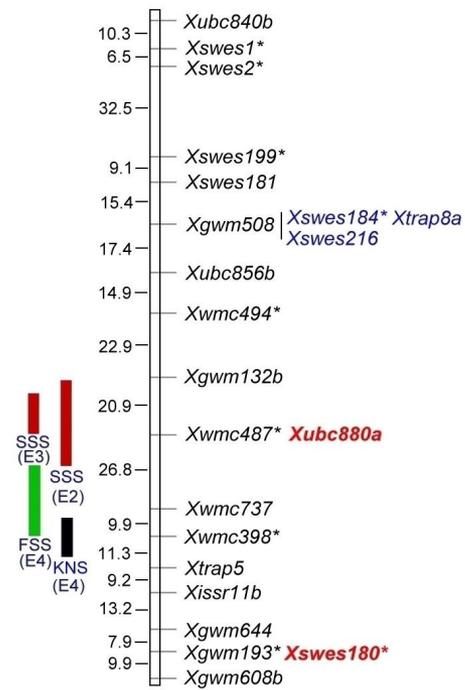
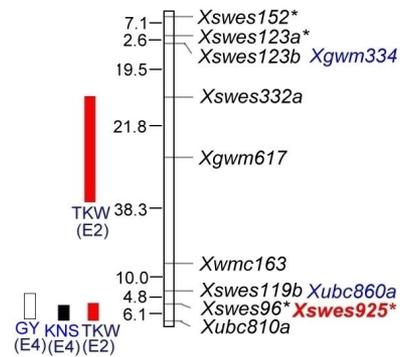
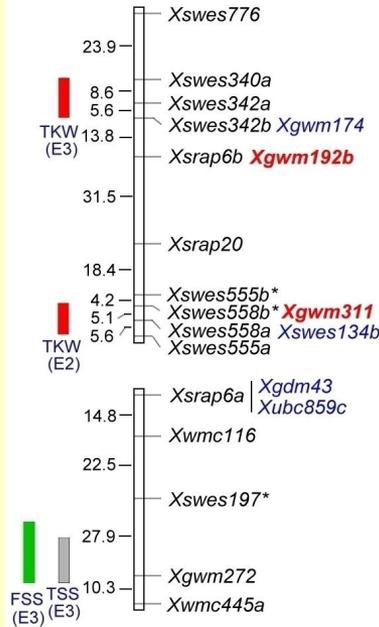
## QTL 性质

- **QTL与基因** QTL可能是一个基因，也可能包含多个基因，还有可能是一个区段。
- **QTL的数目和效应** QTL与多基因假说关于数量性状的基因数目与效应的假定有区别。
- **QTL群体特征** 根据不同群体确定的QTL会有差异。注意把QTL与具体的群体相联系。
- **QTL有统计学特征** 统计分析确定的QTL的位置也并非物理上的位置。所以QTL位置与效应均有概率上的含意。

# QTL分析的应用前景

- ◆由QTL定位得到的遗传图谱可以进一步转换成物理图谱，对QTL进行克隆和序列分析。
- ◆用于标记辅助选择。
- ◆可以提供与杂种优势有关的信息，预测杂种优势。





## 一 近交与杂交的概念

亲缘关系由近到远交配方式：

自交（自花授粉或自体受精）



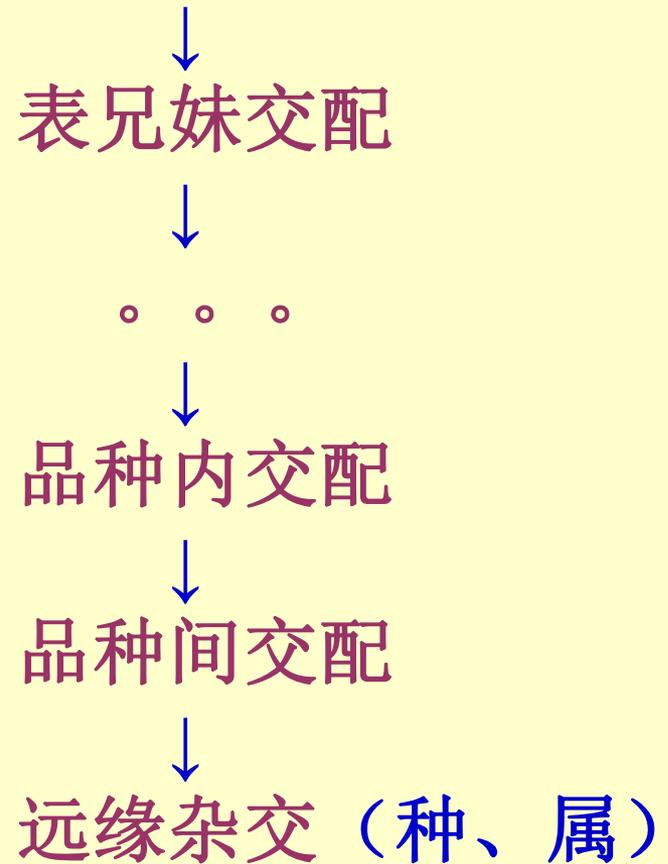
回交（父女或母子）



全同胞交配（同父母兄妹）



半同胞交配（同父或同母兄妹）



# 一 近交与杂交的概念

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆ 亲缘关系较远的个体之间交配，称为异交 (outbreeding)。亲缘关系相近的个体间杂交称为近亲交配，或称近交 (inbreeding)。

◆ 近交系数 ( $F$ ) 是指个体的某个基因位点上两个等位基因来源于共同祖先某个基因的概率。

# 一 近交与杂交的概念

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- ◆植物群体在自然条件下往往同时存在**自花授粉**与**异花授粉**，为区别不同植物近亲繁殖程度，常按群体**天然杂交率**将植物分为三类：
  - ☆自花授粉植物：1~4%。小麦、水稻、大豆等约1/3栽培植物都是自花授粉植物；
  - ☆常异花授粉植物：5~20%。如棉花、高粱等；
  - ☆异花授粉植物：20~50%以上。如玉米、黑麦、白菜型油菜等。

# 二 近交的遗传效应

高参考价值真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

## (一) 自交的遗传效应

### 1. 导致杂合基因型的纯合

◆ 如一对基因 A, a

$AA \times aa \rightarrow Aa \rightarrow \frac{1}{4} AA \quad \frac{1}{2} Aa \quad \frac{1}{4} aa$

↓

$\frac{1}{4} AA \quad \frac{1}{2} Aa \quad \frac{1}{4} aa$

↓

$\frac{1}{4} AA \quad \frac{1}{2} Aa \quad \frac{1}{4} aa$



◆ **一对基因时：** 高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

杂合体频率：

$$(1/2)^r \times 100\% \quad (r \text{ 自交代数})$$

纯合体频率：

$$[ 1 - (1/2)^r ] \times 100\%$$

◆ **n对基因时：**

纯合体频率：

$$\begin{aligned} x\% &= \left(1 - \frac{1}{2^r}\right)^n \times 100\% \\ &= \left(\frac{2^r - 1}{2^r}\right)^n \times 100\% \end{aligned}$$

◆ **应用前提：**

☆ 各对基因应是符合自由组合规律，即基因间不连锁；

☆ 各种基因型后代繁殖能力相同，并不存在任何形式的自然选择

另一计算公式，可以计算纯合体的频率，并知道多少对为纯合的：

$$x = [1 + (2^r - 1)]^n \times (1/2)^{rn}$$

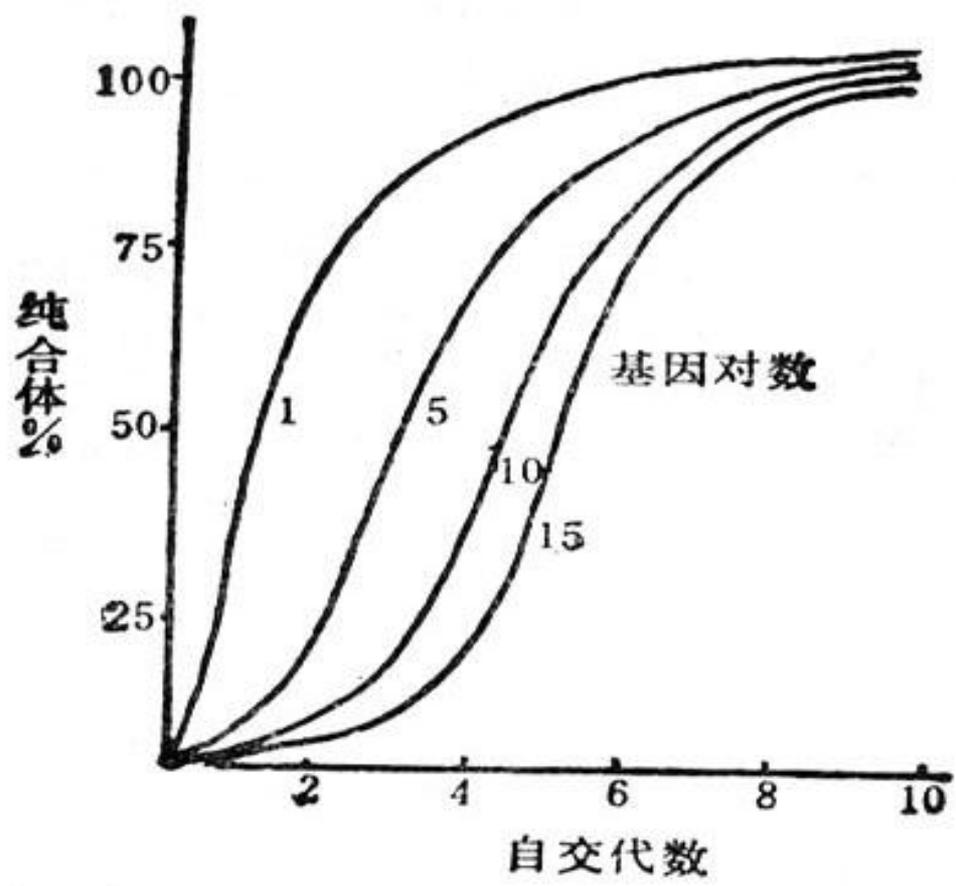
例如， $r=5$ ， $n=3$ 时

$$\begin{aligned} x &= [1 + (2^5 - 1)]^3 \times (1/2)^{5 \times 3} \\ &= (1 + 93 + 2883 + 29791) \times (1/32768) \end{aligned}$$

- 三对基因纯合： $29291/32768=0.9091$ ；
- 三对基因杂合： $1/32768$ ；
- 两对基因杂合： $93/32768$ ；
- 一对基因杂合： $2883/32768$

# 基因对数与自交后代纯合率

高参考价值的真题、答案、学长笔记 辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)



杂种所涉及的基因对数与自交后代纯合率的关系

## 2. 淘汰有害隐性基因, 改良群体遗传组成

◆ 自交导致基因纯合、隐性基因(性状)表现, 自然、人工选择淘汰有害个体(基因), 导致群体有害基因比例下降。

➤ 白花授粉植物天然群体: 长期自交、经过自然和人工选择, 大多数有害隐性基因已被淘汰;

➤ 异花授粉植物天然群体: 经常性天然杂交, 基因处于杂合状态, 隐性有害基因大量存在。

- ◆ 自交后代中纯合体的类型是多种多样的。  
如：**AaBb** ( $n=2$ )个体自交后代的纯合基因型有四种( $2^n$ ): **AABB, AAbb, aaBB, aabb**.  
其中各种纯合基因型的比例相等。
- ◆ 遗传研究和育种工作中都需要获得纯合的材料；自交对品种保纯和物种稳定性保持均具有重要意义。

◆ **回交(back cross)**是近亲交配的一种方式。指杂种后代与其两个亲本之一的再次交配。

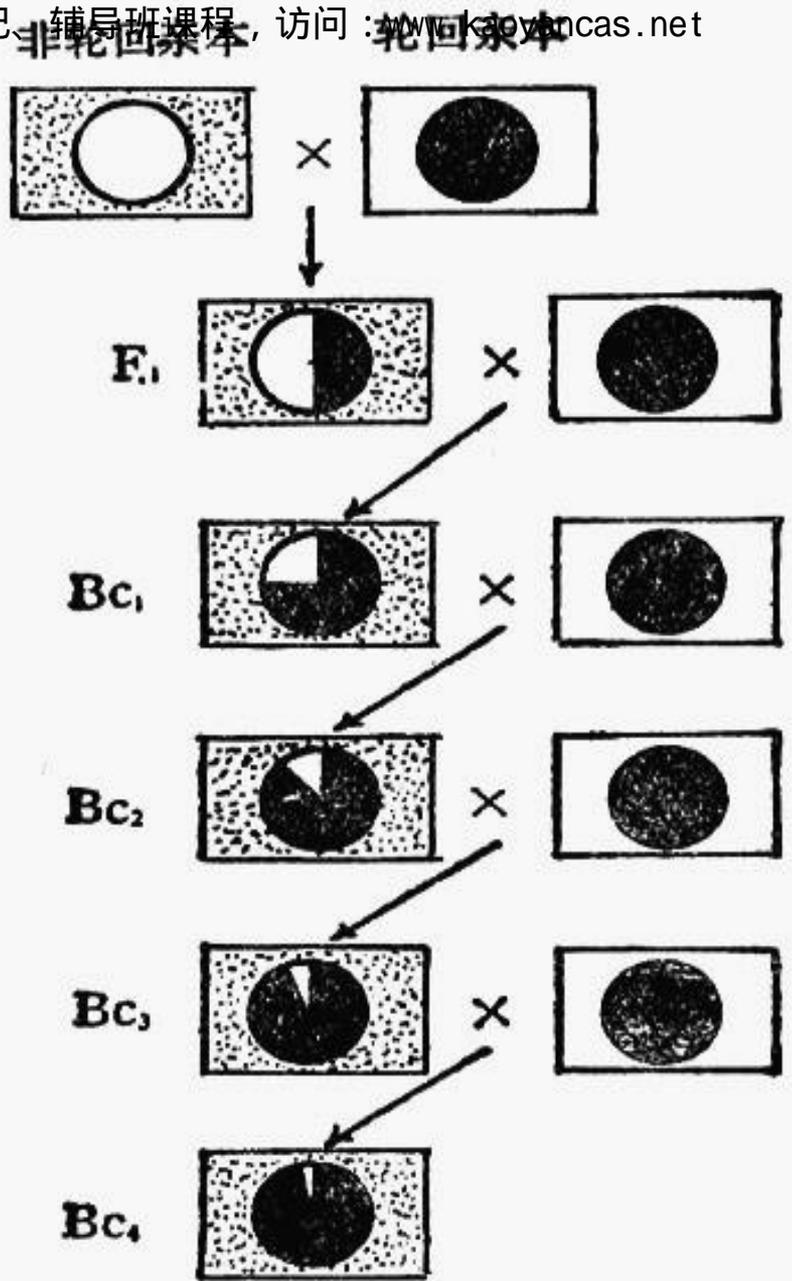
$$\begin{aligned} P_1 \times P_2 &\rightarrow F_1 \\ F_1 \times P_1 &\rightarrow BC_1 \\ BC_1 \times P_1 &\rightarrow BC_2 \\ BC_2 \times P_1 &\rightarrow BC_3 \dots\dots\dots \end{aligned}$$

**$P_1$ : 轮回亲本;  $P_2$ : 非轮回亲本**

◆ 回交与自交具有类似的遗传效应：后代基因型纯合

世代	交配方式	基因型频率	
		AA	Aa
P	AA × aa		
F <sub>1</sub>	Aa × Aa		
BC <sub>1</sub>	(1AA+1Aa) × AA	1/2	1/2
BC <sub>2</sub>	[2AA+ (1AA+1Aa)] × AA	3/4	1/4
BC <sub>3</sub>	[6AA+ (1AA+1Aa)] × AA	7/8	1/8
BC <sub>4</sub>	[14AA+(1AA+1Aa)] × AA	15/16	1/16
.....			
BC <sub>r</sub>		1-(1/2) <sup>r</sup>	(1/2) <sup>r</sup>

# 三、回文及其遗传效应



◆回交群体的纯合比例与自交后代纯合率公式相同，回交后代的纯合又与自交有不同：

★回交后代基因型纯合受轮回亲本控制。轮回亲本遗传成分逐代增加，非轮回亲本遗传成分减少；多代回交后代将回复轮回亲本基因组成；

★回交后代中纯合基因型只有一种，并与轮回亲本一致，而自交后代的纯合个体有 $2^n$ 种；

★回交的基因纯合进度大于自交。一般回交5-6代后，杂种遗传组成已大部分为轮回亲本置换

# 四、纯系学说及其发展

高考试题真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

将菜豆天然混杂群体按粒重分类播种，从中选择19个单株自交得到19个株系(line)；株系间平均粒重有明显差异

收获年份	小粒株系 (1901年种子重 35.1 cg)				大粒株系 (1901年种子重 64.2 cg)			
	当选植株的种子平均重/cg		后代植株的种子平均重/cg		当选植株的种子平均重/cg		后代植株的种子平均重/cg	
	轻粒种子	重粒种子	轻粒种子	重粒种子	轻粒种子	重粒种子	轻粒种子	重粒种子
1902	30	40	35.8	34.8	60	70	63.2	64.9
1903	25	42	40.2	41.0	55	80	75.2	70.9
1904	31	43	31.4	32.6	50	87	54.6	56.9
1905	27	39	38.3	39.2	43	73	63.6	63.6
1906	30	46	37.9	39.9	46	84	74.4	73.0
1907	24	47	37.4	37.0	46	81	69.1	67.7
平均	27.8	42.8	36.8	37.4	51.7	79.2	66.7	66.2

# 四、纯系学说

高价值考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

## ◆ 纯系与纯系学说：

约翰生把菜豆这类严格自花授粉植物一个植株的后代(株系)称为一个纯系，即：纯系是一个基因型纯合个体自交后代，其后代群体的基因型也是纯一的。并认为：

★ 自花授粉植物天然混杂群体，可以(选择)分离出许多纯系。因此，在一个混杂群体内选择是有效的。

★ 纯系内个体间差异由环境影响造成，不能遗传。所以在纯系内继续选择是无效的。

# 四、纯系学说

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

## ◆纯系学说意义：

★区分了遗传变异和不遗传的变异，指出选择遗传变异的重要性。

★直接指导自花授粉植物的育种，即：可以在混杂群体(如地方品种群体)内进行单株选择得到不同的纯系；但是在纯系中继续选择是无效的。

# 四、纯系学说

高参考价值真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

## ◆纯系学说补充：

★纯系的纯是相对的、暂时的。纯系繁育过程中，由于突变、天然杂交和机械混杂等因素必然会导致纯系不纯。

★纯系继续选择可能是有效的。纯系中可能由于突变和天然杂交产生遗传变异，出现更优个体。

## 五、近亲繁殖在育种上的利用

高参价值真题 答案 学霸笔记 辅导班课程 访问: www.kaoyancas.net

- 自花授粉作物：天然自交。杂种后代逐代种植，选择分离个体，育成纯合而稳定的品种。推广品种，保持品种纯度。
- 异花授粉作物：天然杂交率高，异质结合。生产的品种要隔离，控制传粉，防止自交系或品种间杂交混杂。
- 杂种优势利用，不论自花授粉作物和异花授粉作物，都要重视亲本的纯合性和典型性，使F1具有整齐一致的优势。  
玉米育种上普遍采用自交系间杂种。在家畜或家禽的近交系。

## (一) 杂种优势的表现

- ◆ 杂种优势(heterosis/hybrid vigor) 指两个遗传组成不同的亲本的杂种第一代，在生长势、繁殖力、抗逆性、产量和品质上比其双亲优越的现象。
- ◆ 杂种优势是生物界的普遍现象

# (一) 杂种优势的表现

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆ 杂种优势所涉及的性状大都为数量性状，故以性状数量值来表示优势表现程度：

★  $F_1$  超过其双亲平均数的百分率表示其优势强度，称为**平均优势(heterosis over mean of parents)**；

★  $F_1$  超过其双亲中最优亲本的百分率表示，称为**超亲优势(heterosis over better of parents)**。

◆  $F_1$ 的杂种优势表现是多方面的、综合的。往往杂种的生长势、抗逆性等多方面同时表现杂种优势。

- 异花授粉植物比常异花授粉和自花授粉植物优势强。
- 亲缘关系远、遗传差异大、双亲优缺点互补的组合，杂种优势强。
- 双亲基因型纯合程度高的优势高。
- 在适宜的环境条件下种植种植的优势大。

- ◆ 杂种 $F_1$ 具有很高的杂合性， $F_2$ 必然出现性状分离和重组，产生 $F_2$ 代衰退现象——与 $F_1$ 相比较， $F_2$ 代在生长势、生活力、抗逆性和产量等各方面均显著下降的现象。
- ◆  $F_2$ 代衰退的原因：
  - ★ 由于基因分离重组导致 $F_2$ 群体性状分离，从而降低群体的生产性能；
  - ★ 性状分离使得隐性有害基因纯合；

# 杂种 $F_2$ 产量性状的衰退表现(玉米)

杂交类型	杂交组合	世代	产量 (kg/hm <sup>2</sup> )	后对于 $F_1$ 的比率/%
品种间杂交	金皇后×华农一号	$F_1$	4 750	100
		$F_2$	4 249	88.2
双交种	(WF×Hy)×(L289×CI7)	$F_1$	5 241	100
		$F_2$	4 508	83.8
单交种	L289×CI7	$F_1$	5 252	100
		$F_2$	3 463	65.9

## 1. 显性基因假说

### ◆ 显性基因互补假说

★ 多数显性基因比隐性基因更有利于个体的生长和发育，不同纯系(自交系)杂交，双亲的显性基因全部聚集在杂种中产生互补作用，从而导致杂种优势。

★ 例：豌豆株高受两基因控制，一对基因控制节间长度(长/短, L/l)，另一对基因控制节数(多/少, M/m)。杂种既表现为节间长，节数多，因而株高高于双亲，表现杂种优势。

$$\begin{array}{l} P \\ \\ F_1 \end{array} \quad \frac{A \quad b \quad C}{A \quad b \quad C} \quad \frac{D \quad e}{D \quad e} \quad \times \quad \frac{a \quad B \quad c}{a \quad B \quad c} \quad \frac{d \quad E}{d \quad E}$$
$$(2+1+2+2+1=8) \quad \downarrow \quad (1+2+1+1+2=7)$$
$$\frac{A \quad b \quad C}{a \quad B \quad c} \quad \frac{D \quad e}{d \quad E}$$
$$(2+2+2+2+2=10)$$

## ◆ 存在问题：

★ 依据显性基因互补假说，按照独立分配规律， $F_1$ 自交获得的 $F_2$ 应该按符合 $(\frac{3}{4} + \frac{1}{4})^n$ 展开式的理论比例，表现为偏态分布；但是事实上 $F_2$ 一般仍表现为正态分布。

★ 从理论上讲 $F_2$ 及其以后的世代可以分离出象 $F_1$ 一样结合两个亲本显性基因的杂合体与纯合体。但是事实上许多生物的许多性状很难从后代选育出与 $F_1$ 表现相近的纯合稳定个体。

◆ Jones(1917)，提出了显性连锁基因假说，认为：

控制某些有利性状的显性基因数目很多。因而一些显性基因与另一些隐性基因形成连锁关系，那么：

★当基因数目增大时载将呈正态分布

★并且从后代中选育完全纯合显性的个体也几乎不可能

也称等位基因异质结合假说(shull&East, 1908)

◆超显性假说认为：等位基因间没有显隐性关系；双亲基因异质结合，等位基因间互作大于纯合基因型的作用。

★设 $a_1/a_2$ 为一对等位基因， $a_1$ 控制代谢功能A， $a_2$ 控制代谢功能B。

$a_1a_1$ 具有A功能，设其作用为10个单位；

$a_2a_2$ 具有B功能，设其作用为4个单位；

$a_1a_2$ 杂合体具有A、B两种功能，可产生10个以上单位作用，超过最优亲本。

即： $a_1a_2 > a_1a_1$ ； $a_1a_2 > a_2a_2$ 。

◆ 上述假说得到了许多试验资料的支持，同时也能够从生化水平得到一些支持。但是它否认等位基因间的显隐性关系，忽视了显性基因的作用。

$$\begin{array}{l} P \quad \frac{a_1 \quad b_1 \quad c_1}{a_1 \quad b_1 \quad c_1} \quad \frac{d_1 \quad e_1}{d_1 \quad e_1} \quad \times \quad \frac{a_2 \quad b_2 \quad c_2}{a_2 \quad b_2 \quad c_2} \quad \frac{d_2 \quad e_2}{d_2 \quad e_2} \\ \quad \quad (1+1+1+1+1=5) \quad \quad \downarrow \quad \quad (1+1+1+1+1=5) \\ F_1 \quad \quad \quad \frac{a_1 \quad b_1 \quad c_1}{a_2 \quad b_2 \quad c_2} \quad \frac{d_1 \quad e_1}{d_2 \quad e_2} \\ \quad \quad \quad (2+2+2+2+2=10) \end{array}$$

### 3 基因效应与杂种优势

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

➤ 基因效应：加性效应、显性效应、互作效应。

★ 超显性假说：主要指是显性效应。

★ 显性假说：主要指非等位基因的加性效应。

★ 上位性假说：非等位基因间的相互作用即上位性效应对杂种优势具有明显影响。

➤ 杂种优势可能是由于上述某一个或某几个遗传机制造成的。即可能是由于双亲显性基因互补、异质等位基因互作和非等位基因互作的单一作用，也可能是由于这些因素的综合作用和累加作用所引起的。

➤ **QTL**的作用方式与杂种优势有关，分别得到了支持显性假说、超显性假说和上位性假说的结论。杂种优势可能是**QTL**多种作用方式的综合作用结果。

例如，水稻**QTL**分析，支持显性假说和上位性假说；玉米**QTL**分析，支持超显性假说；

# 4 杂种优势的分子机理

高参考价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

- 杂种的全部基因来自双亲，并未产生新的基因，却产生杂种优势。
- 从基因组到性状表现，基因表达和调控起了重要的作用。在基因表达调控水平上解释杂种优势形成的机理显得更为直接和科学。
- 许多学者利用玉米、水稻和小麦等证明了杂交种和亲本之间存在明显的基因表达差异。

玉米：从杂交种cDNA文库中筛选出了3个克隆，其中1个克隆在F1的表达介于双亲之间，另外2个克隆接近高效表达亲本。

对杂交种和亲本的PolyA RNA进行了离体翻译，有33%的差异表达产物在杂交种中更丰富或特异表达。

- ▶ 转录调控是基因表达调控的一种重要机制，转录因子是参与调控的重要反式作用因子。而基因家族则是编码转录因子的一系列功能和结构相似的基因。
- ▶ 研究基因家族在亲本与杂交种间的差异，有可能从基因表达方面揭示杂种优势的分子机理。
- ▶ 杂种优势与不同基因家族不同差异表达模式相关：  
总趋势是杂种优势和双亲共沉默类型呈显著负相关，和杂种特异表达类型呈显著正相关。这意味着杂种优势的形成是因为对杂种优势具有正效应基因的表达和具有负效应基因的抑制所造成的。

### (三) 杂种优势利用

考研价值的真题、答案、学长笔记、辅导班课程，访问：[www.kaoyancas.net](http://www.kaoyancas.net)

◆ 农作物利用杂种优势的方法和难易程度也因其繁殖方式和授粉方式而异。

◆ **无性繁殖作物**：杂种优势利用最容易，通过有性繁殖获得优良杂种，通过无性繁殖保持杂种优势。

◆ **有性繁殖作物**的杂种优势利用必须具备：

杂种优势要明显，增产效果明显；

制种的成本要低，用种量要小。

◆ 在杂种优势利用时必须注意三个问题：

杂交亲本的纯合度和典型性；

选配强优势组合(互补性及其它)；

制种技术与播种技术。

## ◆ 杂种优势的固定

- 无性繁殖法
- 无融合生殖法 控制无融合生殖的基因
- 多倍体法 双二倍体
- 平衡致死法 “易位”突变 “易位”突变的配子，在纯合时会致死，故其后代全为异质结合体，永远保持杂合性。
- 人工种子 人工种子是用组织培养方法产生胚状体，然后在胚状体外部包上一层种衣，代替生产上用的天然种子。

## 本章重点

- 多基因假说
- 基因效应
- 遗传力及其估算
- 近亲繁殖的遗传效应
- 杂种优势及其理论

## 作业