

Week 3

Week 3

4. 小麦的非整倍体及其在遗传分析中的应用

染色体的丢失或剂量的增加称为非整倍性。

多倍体通常会存在**遗传重复现象**

是指**基因或染色体片段在基因组中重复出现**的现象。这个过程可以导致某些基因或序列在基因组中存在多次拷贝，**可能包含短的DNA片段、单个基因、甚至是整个染色体区域的重复**。

非整倍体包括：

- **缺体**：二体中缺少一对同源染色体的非整倍体细胞、组织或个体。表示为 $2n-2$ 。
- **单体 (Monosomy)**：缺少一条染色体，即 $2n-1$ 。例如，人类的 Turner 综合征（45, X）就是性染色体的单体。
- **三体 (Trisomy)**：多出一条染色体，即 $2n+1$ 。例如，唐氏综合征（21三体）是21号染色体多出一条。
- **四体 (Tetrasomy)**：多出两条同种染色体，即 $2n+2$ 。

小麦是六倍体(AABBDD)。每一条染色体都来自于不同的祖先，但可以大致分为A、B、D三个染色体组。另外，也可分为7个同源群，每个同源群都有AA,BB,DD这三对同源染色体(7 $3 \times 2 = 42$)

4.2 中国春小麦的非整倍体

Sears 培育了中国春小麦品种的**个别染色体剂量变化为0~4的一整套植株，以及染色体畸变**

- 单体植株通常来自于 **单倍体或者缺体的3B植株(3B在减数分裂时，染色体配对较差)**。与以上两种回交可产生大量单体，单体自交产生缺体，常常不育。可育的缺体通常**补偿**三体。

补偿作用 (Compensatory Effect) 指的是在生物学中，当一个基因、染色体或结构缺失或功能受损时，其他基因或染色体组通过增强或改变自己的功能来**弥补缺失或损伤的部分功能**，从而维持生物体的正常发育和生长。这一现象在植物育种和遗传学研究中非常重要，尤其在非整倍体（如单体、缺体等）研究中常被观察到。

在小麦研究中，**补偿作用**的典型应用如下：

1. **染色体补偿**：当某条染色体缺失时，其他同源或非同源染色体可能会通过表达相关基因来**部分或完全补偿缺失染色体的功能**。例如，在小麦的A、B、D基因组中，如果D组的一条染色体缺失，A或B组中的对应同源染色体可能会通过增加某些基因的表达，弥补部分缺失带来的功能缺陷。

2. **性状补偿**：在育种中，如果某个重要基因或性状由于突变或缺失而减弱，其他基因或性状可能会增加表达，以维持植株的总体表现。这种补偿作用有助于维持作物的产量、抗性等关键性状。
 3. **研究意义**：补偿作用可以帮助科学家了解不同染色体或基因的功能关系和互作机制，有助于基因定位和功能分析。这在非整倍体小麦的研究中尤为常见，能够揭示染色体的功能冗余性及其在生物适应性中的作用。
- **三体植株具有接近正常的表现型**。来源于大多与单体一样，部分是补偿三体。自交后会产生四体植株，出现频率与单体产生缺体频率相似。
 - **四体植株的表现型不如单体与三体，但比缺体强，同时也具有恢复至整倍体的倾向**
 - 1, 3, 7号染色体具有较好的补偿关系，能够组合产生健壮的植株。2, 4, 6群内的补偿较低，2A,4A,6B的补偿作用较为重要。5号染色体补偿作用最差，原因可能在于**染色体5A上有斯卑尔托抑制基因Q**，和**5D染色体上有降低和及控制春化要求的基因Vrn3**。
 - 一些具有不完整染色体的材料：
 - **单末端着丝体**，由单体植株中选择的，育种行为与单体相似，易于保持。
 - **双末端着丝体**，丝体系(Di-telocentric line),有8条染色体两个臂都得到了双末端着丝体，其他染色体至少有一个得到了双末端着丝体。
 - **双重双末端着丝体系**(Doubledi-telocentric line)，它的染色体中某一染色体两个臂都是双末端着丝体，除7D外其他小麦染色体都有双重双末端着丝体。**双末端着丝体系不分离，一般是高度能育的**。末端着丝点染色体在细胞学上容易辨认，因此在测验材料时，作为一个标记性状是有重要意义的。
 - **单等臂染色体植株**(Mono-isochromosome)也是单体的分离产物，其出现频率大约为1%，细胞学上能够加以辨认。在某些情况下，**其植株的表型比单体植株更接近于整倍体**。然而，**它们比单体植株分离出更多的缺体**。中国春小麦中只有10条染色体有能保持的单等臂染色体。

4.3 单体及其应用

4.3.1 单体分析

1. 单体可用来确定携带有特定基因的染色体：

- 如果**某基因**对于受体单体品种所携带的等位基因是**隐性的**，那么21种单体杂种中有一个将具有隐性表型，其余的单体杂种则有显性表型。这样，就可以把携带隐性基因的染色体识别出来。
- 如果**基因是显性**，所有F1代单体杂种都会表现出显性表型，但在F2代时，由于**卵细胞传递率**的差异，杂种后代的分离比例会不同，使得可以确定携带显性基因的染色体。**对于携带显性基因的染色体单体家系来说，大多数后代会表现出显性表型，而隐性表型的出现概率会减少，常见的分离比例为97:3**

2. 涉及两个基因的定位：

- 如果涉及两个基因，在F2代会产生特定的分离比例（如9:7或15:1），从而帮助确定携带相关基因的两条染色体的位置。
- 如果两个基因在同一染色体上且相距较远（超过50个基因图单位），分离比率会变得复杂。

★ 解释:

i. 经典分离比例的依据:

- 在二倍体生物中, 如果两个基因是**独立遗传**且位于不同的染色体上, 根据孟德尔的遗传规律, F_2 代的分离比例应该为**9:3:3:1**。这种比例反映了两个基因自由组合的情况。
- 如果两个基因存在**相互作用** (如上位效应), 则 F_2 代的分离比例会偏离9:3:3:1, 例如9:7或15:1等特定比例。

ii. 偏离的分离比例帮助识别基因位置:

- 当两个基因位于**同一条染色体上**并且距离较近时, 由于连锁的存在, 它们可能不会完全独立分离, 导致分离比例发生偏差。
- 例如, **9:7** 或 **15:1** 的分离比例, **可能说明两个基因存在关联**, 这些比例偏离经典的9:3:3:1, 提示研究者两个基因可能位于**同一条染色体上**, 或者在遗传上相互作用。
- 如果观察到 **9:7** 的分离比例, 其中有两个 F_2 单体家系产生 **3:1**的分离比例, 而其余19个家系为 **9:7** 分离, 这可以表明这两个基因可能位于**不同染色体上**且存在一定的关联性。

iii. 连锁与重组率的影响

- 如果两个基因在**同一条染色体上且相距较远** (通常大于50个基因图单位), 它们在减数分裂时发生重组的概率较高, 从而可能表现为相对独立的遗传。
- 但是, 如果两个基因**非常接近**, 重组概率低, 则会表现出强连锁, 从而导致分离比例的偏差 (比如大部分个体表现显性或隐性)。

IV. 异常分离比例的识别:

- 通过观察分离比例的偏差, 研究者可以推测某一染色体上是否携带了特定的基因, 以及基因之间的距离。例如,**15:1**的比例表明两个基因在同一染色体上, 且非常接近, 因此很少出现重组。
- 如果基因在位置和作用上独立, 那么异常家系将按**3:1**进行分离, 而其余的二倍体 F_2 代及其他19个单体家系将表现出双基因的分离特征。

3. 使用末端着丝体确定基因位置:

- 通过将已知携带关键基因的品种与特定臂为末端着丝体的品种杂交, 可以确定基因在染色体特定臂上的位置。
- 这种方法允许在下一代中观察末端着丝体染色体的分离, 并估算基因与着丝点之间的重组率, 从而确定基因的相对位置。

★ **半合** (Hemizygous) 是指生物体中某个基因或染色体只存在**单一拷贝**, 而不是通常的成对存在的状态。这种情况常见于以下几种情形:

1. 性染色体:

- 在哺乳动物中, **雄性个体的性染色体为XY**, 因此Y染色体上有的基因在X染色体上**没有对应的等位基因**。雄性个体在这些基因上表现出**半合**状态, 因为它们仅有一个

拷贝。例如，人类男性只有一条X染色体，所以X染色体上的基因在男性中通常是半合的。

2. 单体或缺失染色体的个体：

- 当个体缺少某一对同源染色体中的一条时，这些染色体上的基因也表现为半合状态。例如，在**小麦研究中，如果一个个体缺失了一条染色体（例如单体或缺体）**，那么该染色体上的基因就是半合的。

3. 基因缺失：

- 如果染色体上的某些基因发生缺失，那么只剩下拷贝的这些基因也会呈现半合状态。

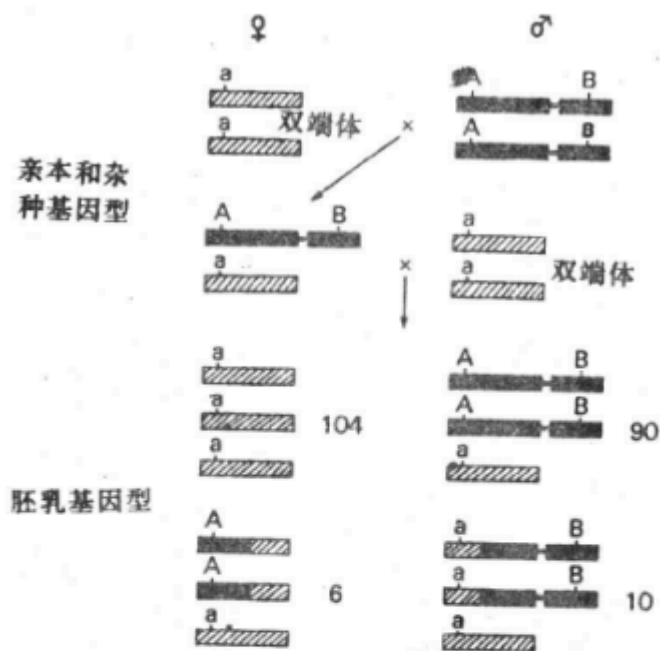


图 4.2 用双末端着丝体对控制小麦胚乳高分子量谷蛋白亚基的基因定位

注：（1）母本与中国春双末端着丝体 1A，与父本中国春 (*Triticum Spelta* 1A) 代换系杂交再与中国春双末端着丝体 1A 回交。
 （2）*T. Spelta* 的 1A 长臂上有一个控制高分子量谷蛋白亚基的 *Glu - A1*（用 A 表示）；在 *T. Spelta* 的 1A 短臂上有一个控制醇溶蛋白亚基的 *Gli - A1*（用 B 表示）；中国春的末端着丝体 1A 上有 *Glu - A1* 的等位基因用 a 表示；
 （3）104, 90...10 为种胚乳基因型的数目；*Glu - A1* 位点和着丝体的重组率为 $16/210$ 即 7.6%。

4. 数量性状的定位限制：

- 尽管上述方法对于不连续性性状（如显性和隐性基因）有效，但在数量性状定位上存在局限性

4.3.2 单倍体的培育

利用现有的单体回交培育出另一个新的单体品种

❌ 缺点:

1. 染色体不分离:

- 在回交培育单体的任何阶段, **单体杂种的染色体在减数分裂时其或者有丝分裂时期可能会发生不分离, 这会导致没有生成半合子染色体 (只有一份染色体)**。
- 这种不分离偶尔会产生带有20条染色体的雌配子, 且所缺少的染色体可能不是预期中的那一条。这种情况下, 产生的单体杂种的半合子染色体可能与目标染色体不同, 从而影响实验结果。
- 单价体移位:**

- 1. 单价体移位** (Univalent shift) 指的是在回交过程中, 由于不分离等原因导致目标单体的半合子染色体发生变化。这一现象会导致实验中的误差, 使得研究者难以保持预期的染色体配置。
- 单价体移位常常成为回交法培育和保持单体的误差来源, 因此需要进行检测 and 选择以防止其发生。

2. 检测单价体移位的方法

- 采用**中国春双末端着丝体品系**作为父本, 与适当的回交系进行杂交来检测单价体移位。通过这种杂交, 得到的后代可能具有一条末端着丝体染色体和41或40条正常染色体。其中, 后者(40条染色体)用于辨别单价体移位。
- 减数分裂中观察染色体构型。** 在关键的细胞减数分裂时, **如果没有发生单价体移位, 将会看到20个环状配对的二价体和一个未配对的末端着丝体染色体。如果发生了单价体移位, 则会出现一个异形的二价体 (由一个完整的染色体和一个末端着丝体染色体配对)**, 从而确认单价体移位的发生。

2. 背景变异问题

- 当使用回交法培育单体时, 由于新单体系列是通过与不同品种的单体系列回交得到的, **因此回交品种中的一些基因可能会遗留在新单体的背景染色体中。**
- 这些遗留的基因可能影响遗传分析的准确性, 尤其是在进行精确的基因定位或功能分析时。如果这种变异未被识别, 就会使得实验结果不可靠, 导致分析误差。

1. 克服背景变异问题的方法

1. 培育单体重复系:

- 对于每一个染色体的单体, 都培育**重复系**, 即每个单体品系的每次回交都要进行两次。
- 在单体重复系中, **目标染色体 (半合子染色体) 是相同的, 而背景染色体上的基因可能会不同, 因为它们可以继续分离。**
- 通过**比较成对的单体重复系**, 可以观察到背景效应的存在与否, 并判断是否需要进一步回交来纯化背景染色体。
- 此外, **单体重复系还能作为一种保险措施**, 防止“单价体移位”误差, 因为两份重复系不太可能同时发生单价体移位。

2. 衍生整倍体系:

- 在完成足够的回交次数后, 可以让每一个单体系产生相应的整倍体系。
- 如果回交次数足够, **衍生出的整倍体应当与原品种或对照整倍体基本一致, 这表明背景染色体的纯化已经充分完成。**

- 通过比较衍生的整倍体系与对照品种，可以验证背景染色体是否一致，从而确保遗传背景不会干扰目标基因的研究。

4.3.3 不同单倍体系列的比较

方法概述

通过将**同一染色体的单体与整倍体在不同品种间的表现差异**进行比较，可以获得关于该染色体上等位基因差异或背景效应的信息。如果两个不同品种的同一条染色体单体与整倍体之间的差异大小不同，则可能由以下原因造成：

1. **等位基因的差异**：两个品种的单体染色体上存在不同的等位基因，从而导致表现性状（如株高）的差异。
2. **背景基因互作**：虽然两个品种的等位基因相同，但它们的遗传背景不同，不同的背景基因互作会导致表现性状差异。
3. **两种因素的结合**：等位基因差异和背景基因互作的双重作用也可能共同影响性状差异。

案例分析

以**品种Bersee和Hobbit 'sib'的4D染色体单体**为例，通过比较它们的单体4D与整倍体的株高差异，来分析等位基因的影响：

- **Bersee的单体4D**比其整倍体株高要矮一些。
- **Hobbit 'sib'的单体4D**比其整倍体株高要高很多。

这种差异是由于Hobbit 'sib'的4D染色体上携带一个已知的**矮秆基因Rht2**。当Hobbit 'sib'的4D染色体减半时（即单体状态），Rht2的剂量减少，对株高的抑制作用减弱，因此植株变高。而Bersee品种的4D染色体上不含有Rht2基因，因此其单体4D没有这种株高增加的表现。

4.3.4 正反交单体分析

方法概述

- 当有两套或更多的单体系列时，可以采用一种**正反交**的方法来检测不同品种间的等位基因差异。这种方法通过将两个不同品种的同源单体进行正反交，使得生成的F₁单体杂种具有**相同的遗传背景，但半合子染色体来源不同**。
- 这种正反交产生的**两种F₁单体杂种间的差异**能够直接反映**半合子染色体的等位基因差异**，排除了背景和染色体剂量效应的干扰。

具体步骤

1. **正反交生成F₁单体杂种**：
 - 将两个不同品种的同源单体进行正反交，得到两种F₁单体杂种（例如，A品种的单体×B品种和B品种的单体×A品种）。

- 这两种 F_1 单体杂种具有相同的遗传背景，但半合子染色体来自不同的亲本。

2. 比较 F_1 单体杂种：

- 比较这两种 F_1 单体杂种的表现性状差异，能够识别出半合子染色体之间的等位基因差异，而不受背景和染色体剂量的影响。
- 为确保没有**细胞质效应或母体效应**，可以通过比较正反交产生的 F_2 代二体（两条染色体成对）来验证。

3. 连续自交产生家系：

- 将 F_1 单体杂种自交产生 F_2 代，再自交得到 F_3 和 F_4 代家系，形成两个类型的家系：
 - 一种家系在某关键染色体上来自一个亲本的纯合等位基因。
 - 另一种家系则来自另一个亲本的纯合等位基因。
- **将这两种家系的性状平均值进行比较，以反映同源染色体等位基因的差异。**

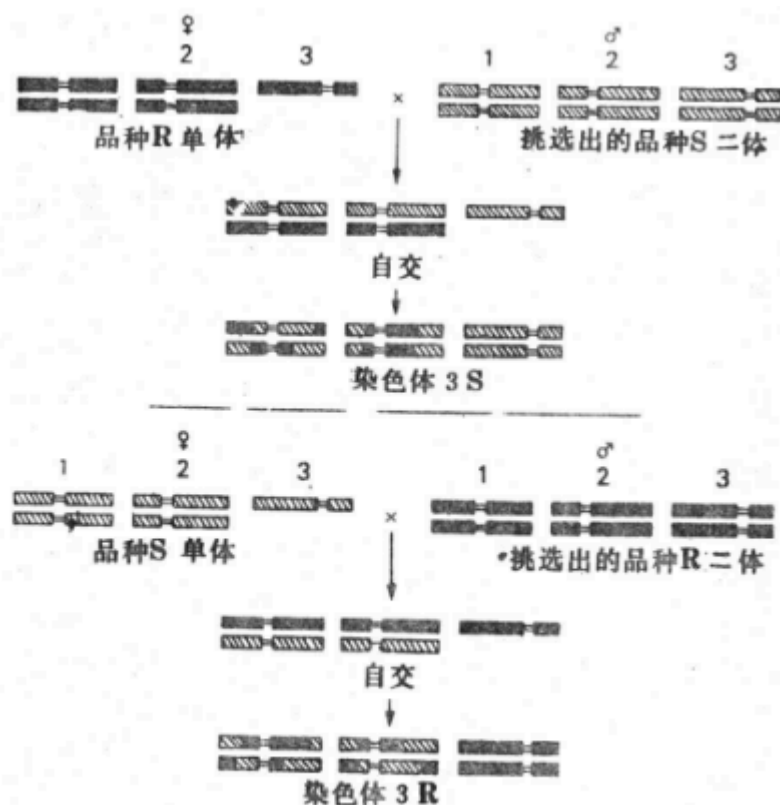


图 4. 6 两个不同品种的同源单体间正反交示意图。

方法的优点

- **消除背景和染色体剂量效应**：通过正反交方法，使 F_1 单体杂种具有相同的背景，从而有效排除背景基因的互作干扰。
- **适用于田间试验**：在田间管理条件一致的情况下，可以直接观察性状差异，通过后代家系的性状分析更精确地确定等位基因的作用差异。

应用与限制

- 这种方法已经被用于研究**抽穗期、株高、籽粒大小和产量**等性状的染色体控制。

- 方法的有效性依赖于单体系列的可获得性。如今，由于已有许多小麦品种的单体系列，因此这项技术可以应用于许多现代小麦种质和性状的染色体差异研究。

4.3.5 正反回交单体分析

方法应用背景

- 当一个特定品种没有现成的单体系列时，可以将该品种与已有的一套单体系列进行杂交，然后再对产生的F₁单体杂种与原受体单体进行正反回交。
- 正反回交生成的单体具有不同的半合子染色体，并且背景染色体发生了分离。通过选择足够数量的单体，可以得到两个群体，这两个群体的遗传背景较为相似。

具体步骤

1. 初始杂交：

- 将目标品种与现有单体系列杂交，得到F₁单体杂种。

2. 正反回交：

- 将F₁单体杂种与原始受体单体进行正反回交，产生具有不同半合子染色体的后代单体。
- 因为背景染色体在正反回交后发生分离，所以选出的单体样本背景接近，但半合子染色体的来源不同。

3. 群体平均值比较：

- 选取足够数量的单体，形成两个群体。由于背景染色体的相似性，这两个群体的平均性状值可以反映半合子染色体的遗传差异。
- 通过比较这两个群体的性状平均值，可以评估两条半合子染色体上的遗传差异。

4. 二体植株的生成与分析：

- 将选出的单体自交，以产生二体植株，这些植株的同源染色体是纯合的。
- 保存这两个品系的群体，可以对同源染色体的遗传差异进行深入研究，特别是在研究不同品种间的同源染色体差异时非常有用。

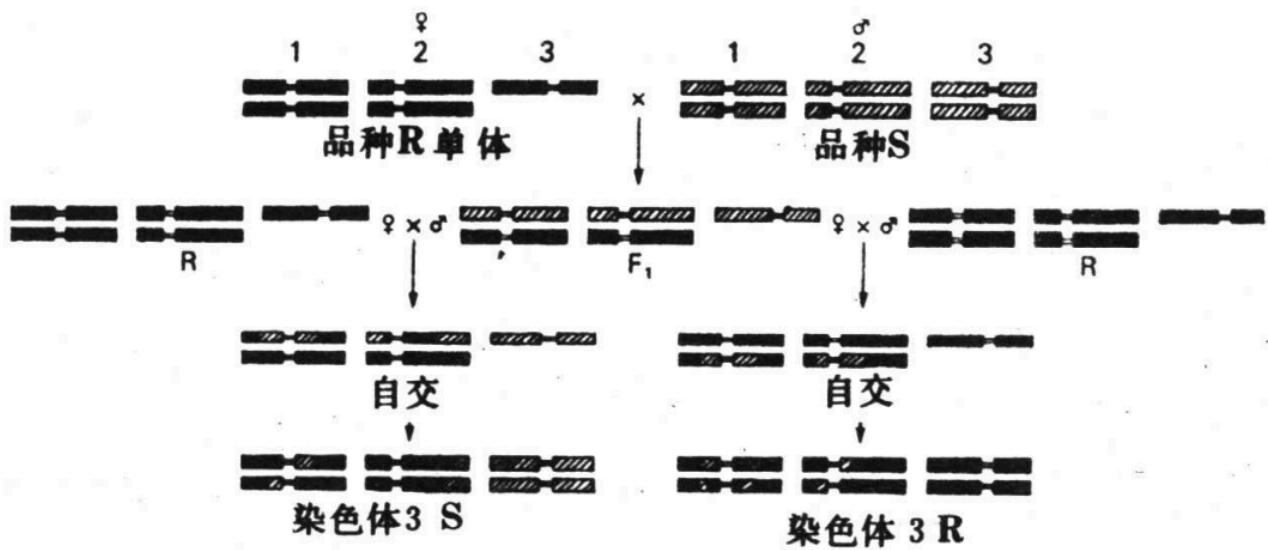


图 4.7 产生正反回交单体杂种的方法

应用实例

例如，研究染色体5A对小麦株高的控制时（Snape和Law, 1980），正反回交单体分析法可以帮助揭示5A染色体对株高性状的作用。这种方法在分析多个品种的染色体差异时具有显著优势。

扩展应用

- 该方法还可以用于**两个不同品种与同一单体系列杂交**所产生的F₁单体的正反交分析。在这种情况下，两个F₁杂种的亲本之一是共同的，因此生成的背景相对稳定。
- 为确保结果可靠，需要对多个杂种及其后代家系进行测试。

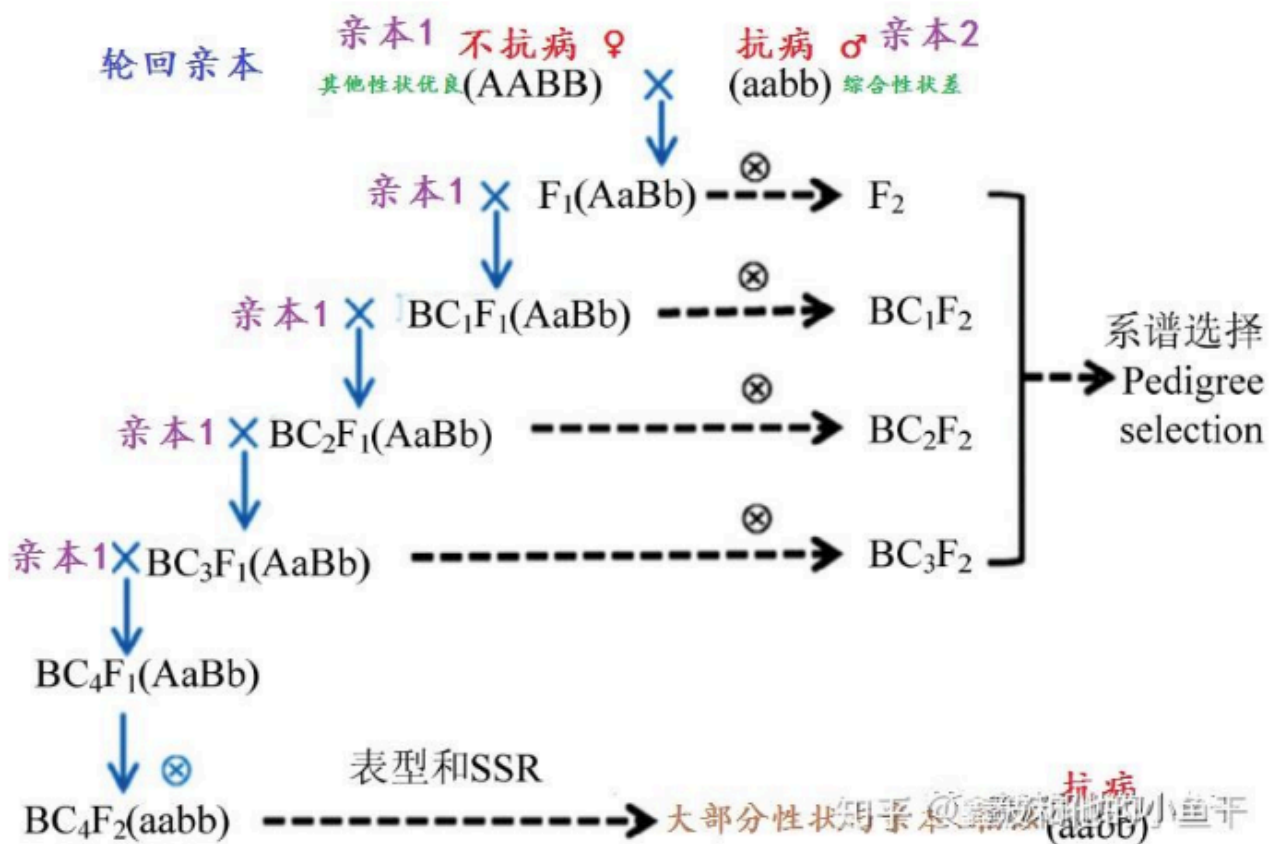
方法的局限性

- 该方法的一个主要缺点是**需要大量的杂交种子**，因此操作上比较繁琐，尤其是在田间管理上需要更多的资源和时间。

4.4 品种间染色体代换系的培育

回交：子一代与两个亲本中的任意一亲本进行杂交，这种方法叫做回交。在育种工作中，常利用回交的方法来加强杂种个体中某一亲本的性状表现。用回交方法所产生的后代称为回交杂种。被用来回交的亲本称为**轮回亲本**，未被用来回交的亲本称为**非轮回亲本**。

- 如果选育的是显性基因，每次回交后的世代都要对杂合体加以选择
- 如果为隐性基因，每次回交后自交一代，以便选择纯合的隐性基因型



单体性在回交中的应用优势

1. 加速隐性基因的选择：

- 如果受体品种是非整倍体（即带有单体染色体），则隐性基因可以在半合子状态下表现出来。
- 由于隐性基因在单体状态下即可表现，这使得每一代都可以选择具有该隐性基因的植株。具体来说，这种方法可以将完成回交计划的时间缩短一半。

2. 显性和隐性基因的选择：

- 在单体条件下，无论是显性基因还是隐性基因都可以在每代中进行选择。
- 这是因为单体使得目标基因无论是显性还是隐性，都可以通过选择获得，而不需要等待基因纯合。

3. 完整染色体和供体基因的转移：

- 使用单体性不仅可以加速目标基因的转移，还可以将完整的供体染色体及其上所有的基因一起转移到受体品种中。
- 这意味着可以完整保留染色体上的基因组信息，而不仅仅是单一基因的转移。因此，这种方法适用于将供体品种的整条染色体替代受体品种对应的染色体。

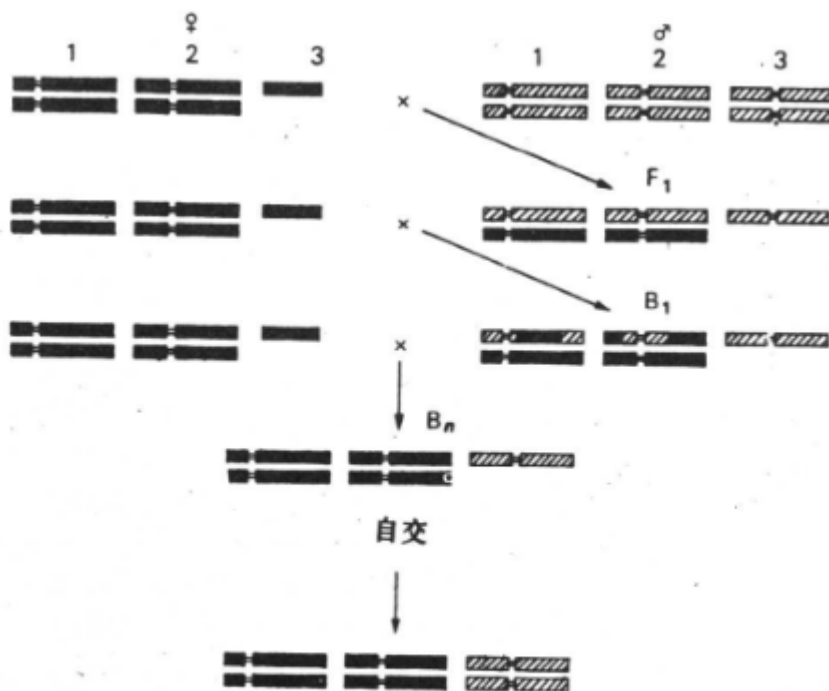


图 4.8 利用单末端着丝体培育品种间染色体代换系

在小麦染色体代换技术中，**由于大多数染色体缺乏基因标记，因此利用细胞学染色体标记（如末端着丝点染色体和等臂染色体）成为一种有效的方法。** 这些标记与单体条件的结合，**可以在整个回交过程中对供体染色体进行精确追踪和保存**，使得染色体代换研究能够顺利进行。

细胞学染色体标记的两种类型

为了解决这个问题，可以使用显微镜下可识别的细胞学标记，这些标记可以帮助识别并追踪特定染色体。主要有两种标记：

1. 末端着丝点染色体 (Telocentric Chromosome)：

- **特点**：着丝粒位于染色体末端，只有一个臂，通常呈“棒状”。
- **识别方法**：在**有丝分裂和减数分裂**的细胞制片中都能容易识别，因为其形态特殊，显微镜下清晰可见。
- **应用**：末端着丝点染色体的标记特性使得它可以在细胞分裂的不同阶段都被检测到，有助于在回交育种过程中持续跟踪目标染色体。

2. 等臂染色体 (Isochromosome)：

- **特点**：着丝粒位于染色体中央位置，两臂等长，通常呈“X”字形或对称形状。
- **识别方法**：等臂染色体只能在**减数分裂**时精确识别，因为在此时它的形态最为明显。
- **应用**：等臂染色体可以用于追踪减数分裂过程中特定染色体的传递和分离情况，帮助确保染色体完整性。

4.4.1 背景效应

背景效应指在品种间染色体代换过程中，遗传背景的差异可能会影响对目标染色体的遗传作用的准确判断。具体内容包括：

- **背景变异的影响**：在研究某一性状的遗传时，如果该性状是由少数基因控制，那么少量回交通常就足以分析出差异。但如果该性状受多基因控制，且部分基因的作用较小，就需要多次回交来尽可能地纯化背景染色体，以更好地了解目标染色体的作用。
- **确定回交次数的方法**：每个代换系都培育两个系。可以通过培育**重复代换系**，即每对重复系携带相同的代换染色体，但背景染色体不同。对比重复系间的差异，即可测量背景效应的大小，从而确定是否需要进一步回交来纯化背景。如果重复系之间的差异大于实验误差，则表明背景染色体的影响尚未完全消除。

4.4.2 遗传标记

理想的受体：半合子染色体上带有一个显性主基因的单体

在染色体代换过程中，遗传标记可以显著简化实验：

- **标记基因的作用**：如果代换的染色体上含有易于鉴别的标记基因，则可以用该基因直接跟踪染色体的转移过程，而无需借助细胞学标记。
- **显性和隐性标记的差异**：但如果标记基因是隐性的，则无法通过表型区分单体和二体，必须通过细胞学检查来确认染色体的状态。

4.4.3 缺少标记时的代换系培育

在没有细胞学和遗传学标记的情况下，使用单体作为轮回亲本进行染色体代换会面临以下问题：

1. 单价染色体移位的风险：

- 在雌性系中，可能会发生“单价染色体移位”，**即生成的卵细胞缺失的染色体不是原来单体那条染色体。**
- 这种情况会导致形成的合子对目标染色体是杂合的，从而导致代换染色体上的基因发生分离，产生含有重组染色体的代换系。

2. 单体花粉的染色体缺失问题：

- 虽然大多数单体花粉具有21条染色体，但也可能产生20条染色体的花粉，缺少代换染色体。
- 这种20条染色体的花粉与21条染色体的卵细胞结合，会生成41条染色体的合子。**它会把代换进来的染色体转换为它的同源染色体**，以至经数代回交后在再自交，会产生与受体品种一样的系。
- **克服办法**：将中选的每个单体系自交，挑选出二体植株。再继续与受作品种的单体回交，在这种情况下，就不可能发生“转换”，但是这个方法使花费在进行代换的时间增加一倍

4.5 染色体检定

1. 代换系和重复系的定义和区别

特点	代换系	重复系
定义	是指在一个受体品种的遗传背景中，用供体品种的特定染色体替换掉受体品种的相应染色体，从而生成的植株系。	携带相同代换染色体，但背景染色体不同的多个植株系
染色体来源	目标染色体来自供体品种，其余来自受体品种	代换染色体相同，但背景染色体存在分离
主要用途	研究目标染色体对性状的作用	控制和测量背景效应，确保实验结果准确性
作用	分析特定染色体对表现型的影响	排除背景基因对目标性状的干扰
实验稳定性	遗传背景相对稳定，适合多次重复试验	背景染色体分离，适合在不同重复系间比较背景效应
常见应用场景	小麦、玉米等作物的产量、抗病性、株高研究	研究环境适应性、抗性等性状时控制背景干扰

1. 背景效应和染色体代换系的准确性

- 在品种间染色体代换中，如果背景效应没有被充分控制，代换系的实验结果可能受到干扰，特别是在涉及复杂性状（如产量、株高等）的研究中。
- 例如，Kuspira和Unrau（1957）利用Sears培育的中国春染色体代换系进行研究，发现一些代换系在田间试验中表现出明显的性状差异，如产量、株高等。**携带Thatcher染色体1B的代换系产量比中国春高出56%。**
- 但是，这些代换系仅进行了少数次回交（3-5次），没有重复系，因此部分观察到的差异可能是由于**背景染色体的遗传变异，例如产量性状**，而不是代换染色体本身的作用。

2. 重复系的必要性

- 为了**准确评估染色体的遗传效应和消除背景干扰**，科学家建议使用**重复代换系**。**重复系包含相同的代换染色体，但其他背景染色体存在分离。**
- Law和Jenkins（1970）在研究小麦苗期抗冻性时使用了重复代换系，发现重复系在不同试验中表现出一致性，表明这种方法可以有效减小背景效应的干扰。
- 在第一试验中，4D、5D和7A代换系的抗冻性比中国春好，第二试验中也是这三个代换系表现较好，但4B代换系在两个试验中的抗冻性表现不一致，这可能是因为背景染色体中存在抗冻基因的变异。

3. 标记基因和染色体标记的作用

- 在没有显性标记基因或细胞学标记的情况下，染色体代换可能会出现误差。例如，Endo和Gill（1984）使用N分带染色技术发现中国春染色体代换系中存在可疑染色体，这表明背景效应或标记基因不足可能导致实验结果不准确。

- 使用现代技术，如胚乳蛋白和同工酶标记，有助于提高染色体代换的准确性。如果某个代换系在背景基因分离过程中发生了错误，可以通过重做回交来纠正该错误。

4. 不同受体品种的染色体代换系应用

- 虽然大多数染色体代换系以中国春作为受体，但其他品种的代换系也用于特定性状的研究。
 - 例如，Cadet和Rescue的**相互代换系**被用于抽穗期遗传控制的研究。
 - 剑桥植物育种研究所使用了Cappelle Desprez和Hobbit sib等品种作为受体，对春化、日长反应、株高、烘烤品质、抗病性等性状的遗传控制进行了研究。

5. Cappelle Desprez代换系对株高的研究

- Cappelle Desprez相比，Mara品种的染色体2D和易位染色体5BL-7BL与矮秆性状有关。
- **由于该实验使用了重复系，因此能够有效排除背景效应对结果的干扰，使得观察到的株高差异确实来源于特定染色体的作用。**

★ 实验设计中必须控制背景效应，确保染色体代换的准确性。

★ 使用标记基因或细胞学标记、培育重复系等方法，可以有效减少背景染色体的干扰，提高实验结果的可靠性。

4.6 整条染色体作用的分析

1. 染色体检定与背景效应的不足

- **染色体检定**的结果可以提供染色体所携带的基因和它们在特定遗传背景下的作用。**然而，不同背景可能产生相互作用，这种相互作用会影响实验结果的解读。**
- 如果存在明显的背景效应，就无法仅通过一种特定遗传背景来推断其他基因型的表现。

2. 三亲本杂交方法

为了更好地分析染色体的作用，研究者提出了**三亲本杂交方法**，分为两种类型：

- **第一种三亲本杂交**：将两个代换系与它们的共同受体品种进行所有可能的杂交组合，以研究染色体间及染色体内的相互作用。
- **第二种三亲本杂交**：将一个代换系与其受体品种及供体品种进行杂交，以分析该染色体在不同遗传背景下的作用。

这些杂交组合可以通过**尺度测定**方法分析(Mather & Jinks, 1971)，测定染色体的加性效应、染色体间和染色体内的相互作用。这种方法使研究者能够更加细致地了解染色体在不同组合中的表现。**或者采用扩大的实验设计：**

3. 扩大的三亲本杂交设计

为了进一步探索染色体间的相互作用，扩大的三亲本杂交设计被引入：

- **试验设计**：包括原始的三亲本杂交组合和三个原始亲本的交配，以产生21个不同的世代。
- **应用示例**：Snape等人（1979）使用这种方法研究了小麦的抽穗期和由第五同源群染色体控制的相关基因。研究发现染色体5D在控制抽穗期方面的作用主要归因于**春化基因 Vnn3**，而染色体5A和5D之间的显著相互作用也影响该性状。

4. 复杂性状的多参数模型

分析杂交结果的最有效的方法或许是利用加权或者不加权的最小二乘法估算各种参数，以描述不同染色体的作用。

- 三体分析每次只涉及两个染色体的关系和差异。
- 某些杂交特别是在第二种的三亲本杂交分析中，要把背景染色体的作用与所研究的染色体的作用区分开是不可能的。
- 克服这种困难的办法是，把某一套染色体代换系全部或全体都进行分析，以测定这些染色体对背景作用的贡献(这些背景作用是用较为简单的方法测定出来的)。
- 对于一些复杂性状（如株高和籽粒重），**简单的加性-染色体模型可能不足以解释表型变异**，因此引入了多参数模型：
 - **籽粒重**：使用加性模型可以很好地解释21个染色体的加性贡献，与观察结果非常吻合。
 - **株高**：对于株高，简单的加性模型和加性-染色体间互作模型都无法完全解释其变异，因此需要引入**染色体间相互作用的参数**。通过加入这些参数，最终构建了一个有57个参数的模型，更好地描述了株高的遗传变异。

5. 染色体间相互作用的模式

在分析染色体间的相互作用时，研究者发现不同染色体间的作用存在重复和互补效应：

- **重复作用**：当**染色体内互作估算量为正**时，**染色体间的重复作用往往导致负的相互作用量**；而当**涉及互补基因**时，**两个染色体间的相互作用量通常为正**。
- **同源染色体的相互作用**：同源染色体（即属于同一同源群的染色体）之间的**相互作用通常表现为重复作用**，因为这些染色体通常携带相似的基因位点，并构成一个剂量系列。

6. 第一同源群和第五同源群的特殊作用

分析发现第一同源群和第五同源群在株高控制方面有显著差异：

- **第一同源群染色体**：主要通过相互作用影响株高。其作用不是线性的，随着株高增加，其作用逐渐减弱。
- **第五同源群染色体**：对株高也有显著影响，但是在这种情况下，由于染色体间的互作估算值不显著，似乎在株高尺度的上限不存在作用减小的证据，这也暗示染色体内的互作是负的。其控制株高的机制与第一同源群不同。第五同源群可能通过不同的生理机制调控株高。



- **三亲本杂交**和**扩大三亲本杂交设计**提供了深入分析染色体间相互作用的有效工具。
- **多参数模型**能够更准确地描述染色体对复杂性状（如株高、籽粒重）的贡献，尤其是在简单加性模型无法解释表型变异的情况下。
- **同源群染色体的相互作用模式**揭示了不同染色体间的相互作用特征，如重复和互补效应。
- 第一同源群和第五同源群对株高的控制表现出显著差异，表明它们可能涉及不同的生理调控途径。

4.7 染色体代换系和预测

1. 许多性状的染色体和染色体间作用的估算量不但可以对每性状的表型分别地进行预测，而且也能将不同性状结合起来进行预测。
2. 现有的一些模型是以染色体为单位而进行的
3. 局限性：如果以染色体为单位进行预测，就难以精准的考虑到染色体的连锁作用。

4.8 遗传因子的定位

1. 整条染色体作用分析中的连锁检测

染色体代换系的研究可以揭示特定染色体携带的基因及其在遗传背景中的作用，但要确定其中是否存在连锁基因，还需要进一步的分析：

- **世代平均值分析**：通过对自交代换系、代换系间杂交或代换系与其受体或供体品种杂交的世代平均值进行分析，可以检测染色体上基因的连锁情况。
- **连锁检测的要求**：如Aksel和Shupe提出的分析方法，要求基因之间存在**上位性效应**，否则无法检测连锁关系。确定多个连锁基因的存在仍然比较困难。

2. 利用代换系和杂交变异分析连锁

在特定遗传背景一致的情况下，代换系可以简化连锁检测：

- 如果背景效应可以忽略，则**代换系与受体品种杂交后代的变异**可以归因于**代换染色体与受体染色体之间的基因差异**。这种方法提供了一种检测连锁的方法。
- 如果变异是不连续的，则连锁分析较为容易；若变异是连续的，可以利用**受体品种已有的非整倍体产生纯合的重组系**进行分析。

以代换系与其受体的杂种，或以两个同源代换系间的杂种作为父本，与要研究的那条染色体为单价体的受体单体杂交，就可能得到其半合了染色体为非重组或重组染色体的单体后代，将这些选出的单体自交，就可以得到一整倍体。此时，不论是非重组的或是重组的染色体都是纯合的(图4.11)

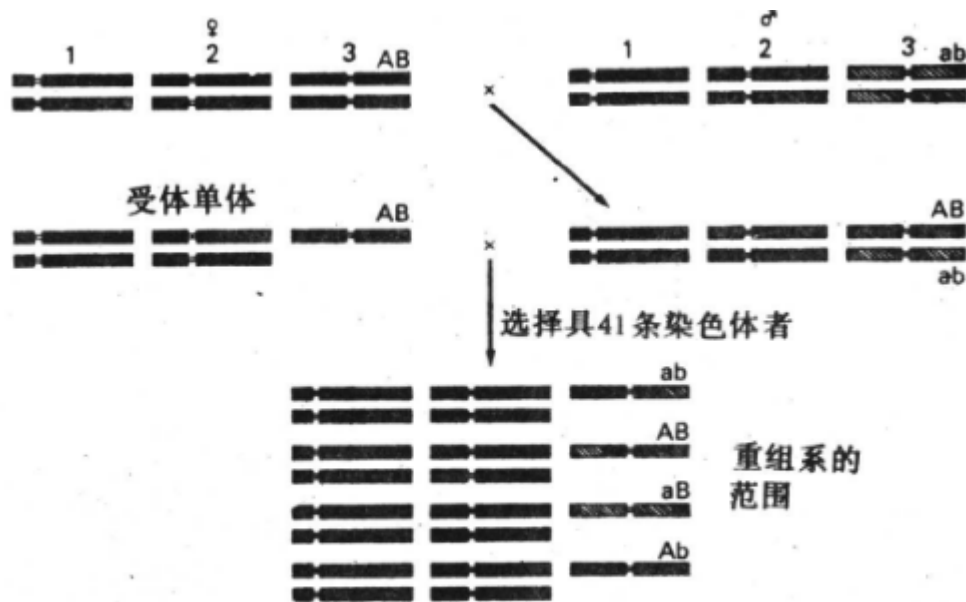


图 4.11 以代换系与受体的杂种为父本再与受体品种相应的单体杂交产生纯合重组系的方法。

3. 纯合重组系的培育

通过代换系与其受体的杂交，或两个同源代换系之间的杂交，再与单价体受体单体杂交，可以获得带有非重组或重组染色体的单体后代：

- 将这些单体自交，得到纯合的重组体，可以对其基因型进行精确描述。
- **这种方法允许连续重复实验，通过比较 F_2 和亲本世代的变异，确定是否存在重组并推测连锁基因的数量和位置。**

原文理解：

- **“如同代换系本身一样，将这些纯合的重组产物繁育，就能容许进行多次的重复，对其基因型可以进行更精确的描述。”**
 - 纯合的重组系（即已确认重组后的基因型是纯合的植株）可以像代换系一样，通过自交来保持其遗传稳定性。这样可以在不同的实验中重复使用这些重组系，以便在不变的遗传背景下更准确地分析和描述它们的基因型和表现型。
- **“在 F_2 产物中可能出现一些不连续性，但是这些不连续性在 F_3 和回交世代中将不复存在。”**
 - 在 F_2 代次中，由于基因分离的关系，可能会看到表型上明显的**不连续性**（例如某些个体显示不同的表型类别）。然而，在接下来的 F_3 代或进一步的回交世代中，这种不连续性会消失，因为这些代次中的个体已经趋于纯合，不会再出现表型的剧烈分离。
- **“此外 F_2 产物中出现的变异不含显性成分。因为所有 F_2 产物都是纯合的。”**
 - F_2 代中的变异不再有显性或隐性成分的影响，因为所有 F_2 个体都是纯合的。这意味着表型的差异仅由纯合基因型的不同引起，而不是显隐性关系导致的表型差异。
- **“把代换系，受体，以及代换系和他的受体与受体单体杂交的产物种在一起，可以较容易地辨认 F_2 产物的不连续性或重组体的基因型。”**

- 通过将代换系、受体品种及其与受体单体杂交的后代一起栽培，可以更容易地识别出F₂代中那些表型上不连续的个体，进而辨别这些个体的重组基因型。这样可以通过对比不同个体的表型，推断哪些是重组体。
- **“亲本产物提供了一个判断重组染色体作用的标样。”**
 - 亲本（即供体和受体）作为对照，可以用来评估和判断重组染色体的作用。如果F₂代或其他后代的个体表现不同于亲本，就表明发生了重组。
- **“如果任何一个F₂产物与这标样不同，那么，必然发生了重组，并且至少有两个以上连锁的基因负责控制所研究的性状。”**
 - 解释：如果F₂代中的某个个体表型与亲本不同，说明在该个体的染色体上发生了重组。这种情况下，可以推断至少有**两个或更多的连锁基因**共同控制这个性状，因为如果只有一个基因，重组不会引起这种显著的表型变化。
- **“相反，如果F₂产物与他们的亲本产物没有显著的差别，但仍有不同，那么，可能只有一个位点仍在分离。”**
 - 如果F₂代的个体与亲本的表型相似，但仍有些微的差异，说明可能仅有一个位点在分离，而不是多个连锁位点。这表明性状差异可能由单一基因的分离引起，而不是复杂的连锁基因的重组效应。

4. 纯合重组系在单基因定位中的应用

在已建立的重组系中，可以通过杂交实验和表型分析来识别和定位单基因。例如：

- Worland和Law（1986）通过Cappelle Desprez与其代换系Cappelle Desprez (MarazD)的杂交，研究了控制日长不敏感性基因Ppd1和控制株高基因Rht8。
- 结果表明，F₁产物的分布形成了两个类别，说明这两个性状受单基因控制。F₂产物中分离的基因Ppd1可以解释抽穗期的全部变异，但株高的双峰分布则表明存在Rht8和其他基因的重组。

5. 应用重组系

纯合重组系的培育耗时，但一旦建立，就能反复使用，**非常适合研究遗传力低的性状**。纯合重组系的优势包括：

- **适应性实验**：可以在不同的环境条件或地点种植，以研究基因-环境互作。
- **长期保存和利用**：一旦发现新的基因，可以使用已建立的重组系对其进行定位和绘图。
- **数量性状研究的可靠性**：纯合重组系的分离模式清晰，有助于分析基因的连锁和位置。