

## Week 4

## Week 4 小麦遗传分析的传统方法

### 5.1.1 遗传分析的目的

小麦遗传分析的主要目的是了解不同性状的遗传方式，以便在育种中预测和控制性状的表现。根据性状的不同，分析方法也不同：

#### 1. 质量性状的分析（表现型不连续的性状，如花色、抗病性等）：

- ★ 需要了解的内容包括：
  - 包括多少个位点？
  - 每个位点上有多少等位基因？
  - 显性性状是什么？
  - 有无位点间互作？
- 这些信息帮助确定基因型的分离比例、表现型的分布情况、基因连锁关系和基因位点的位置，从而预测特定杂交组合的表型频率。

#### 2. 数量性状的分析（表现型连续分布的性状，如株高、产量等）：

- 使用统计分析方法，描述世代或群体的个体分布、度量尺度等。
- ★ 需要了解的内容包括：
  - 基因型和环境对表型的相对影响如何？
  - 加性效应、显性效应、上位效应和连锁对一个世代或一个群体平均表现的相对贡献，以及对一个世代或群体的个体或家系间遗传变异的贡献如何？
  - 这些遗传特性如何决定亲代和子代间的表型相关？
- 通过这些分析，能够得出性状的遗传构成，帮助预测选择效应和表现型频率，对育种方案的制定有重要意义。

### 5.1.2 育种体系的含义

育种体系影响遗传分析的类型和方法，因为它决定了植物是否更易于产生自交种子还是杂交种子。小麦是自花授粉作物，但也可以通过去雄或人工授粉实现人工杂交：

- 自花授粉的优势：自交形成的纯合品种具有明确的遗传背景，使得性状分析更为清晰。
- 系谱法的应用：小麦育种常用系谱法，最终得到的自交品种通常为纯合基因型。这些纯合品种提供了良好的起点，便于分析主基因和数量性状的遗传特性。
- 育种体系的适应性：若不考虑实际的应用，小麦的自交和异交没有遗传障碍，因此大多数遗传分析所需的试验世代都能获得。

### 5.1.3 多倍体的后果

面包小麦是一个六倍体物种，其遗传特性受到多倍体效应的影响：

### 1. 六倍体的特点：

- 理论上，小麦每个位点可以有六个等位基因的剂量（即AABBDD基因组结构）。
- 由于染色体配对控制，小麦的**细胞学行为表现得像二倍体**，重组只发生在两个同源染色体之间（如A基因组的染色体之间）。
- 这使得部分同源染色体上的等位基因相互独立分离。

### 2. 多倍体效应对基因表达的影响：

- 多倍体效应主要体现在基因表达上，而不是基因分离上。
- 同源染色体上的等位基因可能会互相影响，从而改变表型。这种效应在遗传试验中表现为**主基因的上位性干扰**，或**数量性状中的上位性方差成分**。

### 3. 性状的同源等位基因变异效应：

- 小麦中的许多性状（如春化需求、光周期反应、矮秆性等）受同源等位基因变异效应的影响。
- 不同品种组合中，这种多倍体效应会有所不同。因此，育种时需要考虑多倍体对基因表达的影响。

## 5.2 主效基因变异的分析

### 5.2.1 质量与数量变异

在性状遗传分析中，第一步是确定该性状是质量性状（离散分布）还是数量性状（连续分布）：

#### 1. 质量性状：

- 质量性状通常由一个或少数几个基因控制，表现型分组是明显可分的。
- 例如，小麦中的有芒和无芒性状就是一种典型的质量性状，可以通过表型轻松分组。
- 某些分子标记（如凝胶电泳带型）也可用于区分由单基因控制的性状。

#### 2. 数量性状：

- 数量性状（如抽穗期）通常是连续分布的，尽管有时可能也由少数主效位点控制，但区分起来较为困难。
- 判断一个性状是否受主基因控制，依赖于试验设计的敏感性，以及良好的试验环境和遗传背景，以便在分离世代中观察到清晰的表型分组。

在确认一个性状是由单基因控制后，通常会进行F<sub>2</sub>代和回交世代的分离比例分析，以确认该性状的遗传模式是否符合单基因遗传。只有在分离结果明确显示单基因分离时，才会为新的基因位点指定正式的基因符号。如果表型分组不明显，则需采用数量性状的方法来分析变异。

### 5.2.2 传统的主基因图谱的绘制

一旦确认性状由主基因控制，将其定位到特定染色体上，并绘制出该基因与其他基因的相对位置十分重要。小麦主基因的染色体定位通常采用非整倍体分析方法：

### 1. 非整倍体方法：

- 通过 $F_2$ 代的单体分析，可以将基因定位到某些特定的染色体上。
- 通过端着丝点染色体分析可以进一步将基因定位到染色体的特定臂上，并估算基因与着丝点间的重组频率。

### 2. 传统基因图谱的局限性：

- 虽然小麦的非整倍体方法易于应用，但由于缺少适合的多标记系，小麦并没有一个详细的染色体图谱。
- 目前小麦的染色体图谱数据主要是连锁资料，即关于基因位点和着丝点距离或成对连锁位点之间的距离。

### 3. 多标记系的应用：

- 使用多标记的家系，通过与复隐性亲本的回交世代或自交世代进行分析，可以采用传统的基因图谱绘制方法。这种方法适合检测连锁和估算重组频率。从纯合的标记家系开始，再用与复隐性亲本的回交世代或自交世代来进行分析的传统的绘图方法是适宜的。

## 小麦基因定位的案例：Sr22基因

举例来说，**Sr22**基因（控制对秆锈病的抗性）是如何定位到染色体上的：  
该基因是从一粒小麦中导入的

### 1. 初步分析：

- 最初通过传统的回交和 $F_2$ 分离世代分析，发现该基因是一个单基因，且转移的抗性是由单显性基因控制。

### 2. 定位到染色体7A上：

- 使用 $F_2$ 代的单位分析，将Sr22定位在染色体7A上。
- 进一步通过端着丝点分析，发现该基因位于染色体臂7AL上，与着丝点的重组距离约为 $27 \pm 4$ 个交换单位。

### 3. 与其他基因的关系：

- 后续的 $F_2$ 和 $F_3$ 代分析Sr22与染色体7AL上其他主基因，如：Cn-A1（决定淡绿色突变表型）和Pm1（决定对白粉病某些小种抗性的基因）
  - Sr22与Cn-A1之间的重组频率为2%，说明二者距离非常近。
  - Sr22与Pm1之间的重组距离为41个交换单位。
- 根据这些数据，可以确定7AL上的基因顺序为：着丝点 - Cn-A1/Sr22 - Pm1，虽然Sr22和Cn-A1之间距离极近，具体顺序可能难以确定。

## 5.3 数量性状的遗传分析

### 5.3.1 分析的基础

小麦遗传分析的核心在于理解数量性状的遗传变异。与质量性状不同，数量性状通常由多个基因位点的累加效应控制，加上环境因素的影响，使得这些性状的变异在分离世代中无法明确地观察到各单基因的分离。应当用群体的统计特性来表示。因此，需要使用统计参数（如平均数、方差、协方差）来描述群体间的表现型差异。

- 分析方法：数量性状的分析始于Fisher的研究（1918年），之后由Mather、Jinks等人进一步发展，特别是对于小麦的组合分析。这些方法可以分解遗传变异成不同的效应类型（加性、显性、上位性效应等），以揭示基因的特定作用类型并估计其对总体变异的贡献。
- 首先揭示基因特定作用类型的效应
- 第二是估计部分成分对总体变异的贡献。
- 多数例子是一次分析能同时达到这两个目的，并且可以加以检测和估计的不同变量成分的数目决定于所种植世代的类型与数量。一般情况下，可用的统计分析参数数目越多，检测和估计不同变量组分的分析就越透彻。

### 5.3.2 试验群体的类型

小麦数量性状遗传分析中，研究数量性状的试验群体类型分为两大类：

#### 1. 成对纯合亲本的组合及其后代：

- 设计原理：两个表现型差异较大的亲本配成组合，F1和以后的世代再经过自交或杂交产生不同世代的后代。
- 优点：每个世代中的等位基因分离频率是已知的，简化了对遗传变异的检测和解释。
- 适用范围：这种方法适合特定组合的详细遗传分析，但结果仅适用于该组合，不太适用于整个物种的遗传变异解释。

#### 2. 多亲本组成的随机样本：

- 设计原理：选择多个小麦品种构成一个群体，以覆盖性状的广泛变异。这些群体作为小麦所有基因型的随机样本，提供整体物种的遗传信息。
- 优点和局限：适用于估计整个物种的遗传结构，但由于基因频率未知，分析复杂。且实际群体可能偏向某些极端表型，使得遗传结构的解释可能发生偏差。

### 5.3.3 单个组合的分析

#### 分析基础：Mather和Jinks的方法

Mather和Jinks（1982年）的方法适用于分析由两个纯合亲本组合形成的世代。该方法通过计算期望平均数和方差来描述不同基因效应的影响，包括：

1. 孟德尔分离：在分离世代中，基因型频率的计算基于孟德尔遗传规律。每个位点对平均数和方差的贡献可通过为每种基因型分配统计值来估算。
2. 遗传模型的适合度检验：分析时先假设简单的加性-显性模型，如果不适合，则增加上位性和连锁效应的参数。

#### 小麦遗传分析的基本世代设计

通常在小麦遗传分析中使用以下六个基本世代：

- $P_1$ 和 $P_2$ ：高值和低值亲本。

- **F<sub>1</sub>**: 两个亲本的杂交后代。
- **F<sub>2</sub>**: F<sub>1</sub>代自交产生的世代。
- **B<sub>1</sub>和B<sub>2</sub>**: F<sub>1</sub>分别与高值亲本和低值亲本的回交后代。
- 这些世代的组合可以生成更复杂的试验群体，从而提供**21个不同**的分离世代。
- 通常仅是**F<sub>3</sub>和将回交世代自交**。
- **F<sub>2</sub>的三重测交**是对最初六个世代一个特别有用的补充。

F<sub>2</sub>的三重测交是用F<sub>2</sub>代植株的随机样本与其亲本和F<sub>1</sub>进行回交。

这种设计的分析与传统的世代结合提供了一个解释遗传控制和预测组合表现的最有力的方法

分别进行世代平均值和方差分析可提供互相补充的信息。然而一般情况下由于试验设计和供试材料数量的问题，平均值要比方差精确的多，并形成遗传解释的最好基础、遗传方差只能在分离世代进行测定。

## 世代平均值和方差分析

世代平均值分析主要用于检测加性效应、显性效应以及上位性效应，并使用联合尺度检验来估测各个效应对方差的贡献。

### 1. 上位性效应的剖分：

- 用联合尺度检验不仅检测上位性效应的存在与否而且还可以估测加性和显性效应对方差相对贡献的大小。
- 如果上位性效应存在，可以进一步分解为不同类型的互作效应，例如：纯合子×纯合子，纯合子×杂合子，杂合子×杂合子的互作。
- 如果分析不符合简单的加性、显性和双因子上位性模型，则表明存在更高级的互作或连锁位点间的互作。

### 2. 统计检验的自由度：

- 当统计量较多时，可拟合的参数也增加，从而能够更准确地解释遗传模型。

## 遗传效应的解释

世代平均值分析的一个问题是，所**估计的效应是所有分离位点的平均效应**，因此：

- 加性效应：估值较小时，可能是由于增值基因离差太大，而不是因为变异小。
- 显性效应：在某些小麦性状（如产量）中，常常观察到显性效应较大并表现出超显性，而上位性效应不明显。此现象通常是F<sub>1</sub>杂种优势的体现。

## 方差分析与模式拟合

**遗传方差不受平均效应的影响，因为它是个各位点的平方效应和。**

方差分析的目的是剖分包括加性效应和显性效应在内的总变异。通常会逐步增加模式的复杂性来解释观察到的方差：

- 如果只有F<sub>2</sub>和回交世代，方差只能用于适合度检验。
- 包含F<sub>3</sub>代时，可以获得两个世代以上的方差



## 特殊设计与高级分析

一些时代的特殊组合会更适合于研究特殊形式的基因效应。

某些特定世代设计（如 $F_2$ 的三重测交）可以直接检测上位性效应的不同成分。在特定情况下，通过比较 $F_2$ 、 $F_2 \times F_1$ 和 $F_1 \times F_1$ 的世代平均值和方差，可以检测连锁和上位性效应。此外：

- 纯合子重组系的随机样本：通过单粒传和加倍单倍体技术，可以产生纯合重组系，这种方法适合于分析不存在显性效应时的加性效应成分。
- 双列杂交设计：允许在不同环境下测试遗传模型的适合度，有助于获得数量性状遗传结构的全面信息。

### 5.3.4 近交系群体的分析

#### 近交系群体的遗传分析背景

在小麦遗传分析中，针对近交系群体，有多种设计可用，其中双列杂交是最常见的设计。这些设计的主要目的是检测和估计加性方差和显性方差，有些设计还涉及上位性效应和连锁平衡的检测。

- 基因频率未知：近交系群体中的基因频率通常未知，因此世代平均值的遗传分析意义不大。加性和显性方差的期望值定义与单个组合分析有所不同，更接近于随机交配群体的参数，与异花授粉植物或动物育种中的参数相似。
- 方差分析：通过家系平均的方差分析，可以分解总平方和，以检测加性、显性和其他遗传组分的方差，确保期望均方与观察均方的相等，从而估计各成分。

#### 常用的近交系设计方法

##### 1. 完全双列杂交设计：

- 设计原理：双列杂交设计通过让一个小样本亲本作所有可能的杂交组合，提供了丰富的遗传信息。所有组合的 $F_1$ 代与亲本一起种植在相同试验环境中。
- 分析方法：使用Hayman方法，检测加性和显性变异，将显性方差分解为定向和双向效应。
  - **WR-VR**分析：如果显性变异存在，WR（列内家系平均与共同亲本的协方差）和VR（列内家系的方差）关系用于检测加性-显性模型的适合度。
  - 图型分析：在显性效应不存在上位性或相关基因分布时，可以通过图型分析来评估显性和隐性基因的分布，并估计每个遗传参数。
- 优点：双列杂交设计提供了较为详细的遗传结构信息。
- 应用：双列杂交设计在小麦近交系分析中应用广泛，因为它能满足遗传模型假设的检验需求，尤其适合检测加性和显性效应。

##### 2. 三重测交设计：

- 设计原理：三重测交设计使用一个基因型的随机样本与两个具有极端表型的测验系进行杂交。相比于双列杂交，三重测交设计不需要那么多的杂交组合，适合大规模亲本研究。

- 分析方法：通过家系平均的正交分解来检测加性、显性和上位性变异，使得加性和显性方差能够独立估计。这在双列杂交中难以实现。
- 优点：三重测交设计简化了杂交过程，可有效地估计加性和显性效应，适合研究大量亲本。
- 缺点：要求测验系在所有性状上具有极端表型，否则方差估计可能产生偏差。
- 改进方法：为克服该方法的局限性，研究人员发展了一些改进方法，如引入 $F_2$ 或扩展的自交或回交家系。

## 其他设计方法

除了双列杂交和三重测交设计外，还有一些遗传设计用于数量性状分析，但这些方法通常涉及更多杂交过程，在小麦中的应用较少。这些设计没有显著优势，通常不如前述两个方法高效。

## 总结

- 双列杂交设计和三重测交设计是小麦近交系遗传分析中最常用的两种方法。双列杂交适用于详细分析加性和显性方差，而三重测交设计则适合大规模研究亲本，尤其适用于估计加性和显性效应。
- 方差分析在这些设计中起关键作用，用于分解遗传效应并提供遗传结构信息。
- 这些方法的选择依赖于试验目标和亲本数量。在需要详细遗传信息的情况下，双列杂交设计更为适合；在需要处理大量亲本的情况下，三重测交设计更为高效。

## 5.4 不同性状关系的测定

### 5.4.1 主基因的多效性

主基因多效性指的是一个基因对多种性状的影响。在小麦中，许多重要的农艺性状（如产量、株高等）是数量性状，但其中也包含主基因的作用。

1. 多效性的重要性：在育种中了解主基因是否具有多效性，能帮助育种者判断该基因的价值和最佳应用策略。例如，选择矮化基因时，需要考虑该基因是否影响其他性状。
2. 等基因系的使用：为了准确评估主基因的多效性，通常需要使用近等基因系。这种系通过回交获得，最终保留一个特定主基因或等位基因的不同，而其遗传背景基本相同。这样可以排除其他背景基因的影响，确保多效性分析的准确性。
  - 缺点：培育近等基因系耗时且工作量大，尤其是当等位基因为隐性时，需要对子代进行测验。
3. 随机系的使用：相比于等基因系，随机系是较快的选择。随机系通常从两个差异较大的基因型杂交产生，通过自交得到纯合体。但由于背景分离，随机系可能存在“搭车效应”，即主基因附近的连锁基因也会影响分析结果。

### 5.4.2 数量性状之间的相关

在遗传研究中，不同性状间的关系通常通过遗传协方差或相关系数来表示。这种相关可以帮助预测一个性状对另一个性状的影响，有助于选择目标性状。

1. 遗传相关的来源：数量性状间的相关可能来自于基因的多效性（一个基因影响多个性状）或连锁效应（不同性状由紧密连锁的基因控制）。
2. 协方差的测定：可以通过适当的交配设计和试验结构，计算不同世代的协方差并将其分解为加性、显性及环境成分。协方差的分解有助于了解基因对相关性的贡献。
3. 研究数量性状相关的不同方法：
  - 使用高、低表现的纯合系：选择在目标性状上表现极高或极低的纯合系，研究其对其他性状的影响。这种方法常用于动物育种，类似于分析主基因多效性。
  - 分离基因多效性与连锁效应：当发现两个性状有遗传相关时，研究者需要区分这种关系是否由基因多效性引起，还是由于连锁关系所致。通过对不同世代分析，可以检验连锁是否存在。
4. 多变量分析：当性状间存在复杂的关联时，采用多变量分析可以简化问题。常用的方法包括：
  - 多元回归分析和通径分析：这些方法用回归方程解释一个性状对其他性状的变异贡献，可以确定每个性状的重要性。
  - 因子分析：因子分析可以简化相关矩阵，将多个相关性状归结为少数几个“因子”，每个因子代表控制一组性状变异的潜在遗传因素。

## 关键总结

- 主基因多效性：在小麦育种中了解主基因的多效性非常重要，可以通过近等基因系或随机系进行研究，但近等基因系更为精确。
- 数量性状间的遗传相关：通过分析数量性状间的协方差或相关系数，可以评估不同性状间的关系，有助于育种选择。多变量分析提供了对复杂性状关联的全面理解，特别适用于遗传结构复杂的性状分析。
- 数据解读的慎重性：在进行因子分析或多元分析时，需谨慎解释结果，理解方法的局限性，以确保分析结论的准确性。