

研究生创新教育系列丛书

数量遗传学

王建康 著

$$R = ih^2\sqrt{V_P} = ih\sqrt{V_A}$$



科学出版社

研究生创新教育系列丛书

数量遗传学

Quantitative Genetics

王建康 著



科学出版社

北京

内 容 简 介

本书系统介绍群体遗传与数量遗传的基本理论及其在动植物育种中的应用。全书分群体遗传、数量遗传、育种应用和基因定位四部分。第1~5章为第一部分,是群体遗传学基本理论,主要介绍群体遗传结构与交配系统之间的关系、群体遗传结构的定向改变、有限大小的随机交配群体、有效群体大小、系谱分析及遗传多样性的分子理论等。第6~10章为第二部分,是数量遗传学基本理论,主要介绍数量性状的遗传学和统计学基础、双亲杂交后代的遗传分析、随机交配群体的遗传分析、基因型和环境互作、遗传交配设计及其分析方法等。第11~12章为第三部分,分别介绍数量遗传学理论在随机交配群体选择和纯系品种选育中的应用。最后一章为全书的第四部分,简要介绍数量性状基因定位的群体类型、简单区间和完备区间两种定位方法,以及一个集成遗传分析软件。为便于教学和自学,每章之后附有一定数量的练习题,书后附有参考文献及中英文名词对照和索引。

本书可作为农学和生物学专业本科高年级或研究生数量遗传课程的教材,也可供广大遗传学和育种学研究者参考。

图书在版编目(CIP)数据

数量遗传学/王建康著. —北京:科学出版社,2017.3

(研究生创新教育系列丛书)

ISBN 978-7-03-051434-9

I. ①数… II. ①王… III. ①数量遗传学—研究生—教材 IV. ①Q348

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 322537 号

责任编辑:王海光 郝晨扬/责任校对:刘亚琦

责任印制:张伟/封面设计:刘新新

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京教图印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2017年3月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2017年3月第一次印刷 印张:25

字数:560 000

定价:128.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

序

中国农业科学院作物科学研究所王建康研究员从硕士、博士求学时代起便从事数量遗传的研究与创新,工作后曾在墨西哥国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)参加合作研究,积累了数量遗传与品种改良结合发展的研究经验,回国后长期从事数量遗传学的研究和教学工作,卓有建树。近来根据研究生教学工作的需要,撰写了《数量遗传学》研究生教科书。邀为作序,欣然命笔。

1865年孟德尔的“植物杂交试验”揭示了遗传因子及其显性、分离与独立分配规律,早期的遗传研究侧重在属性性状,后来控制生物性状更重要的、与动植物生产关系更密切的数量性状遗传研究,引起了人们的重视。因而,数量遗传学作为遗传学的一个分支,其形成与发展是包含在遗传学的形成与发展过程之中的。由于这类性状的特殊性,在数量遗传学的研究中必须应用数学和统计学工具,并且要从群体水平上着眼,这也是该分支学科的特色。

数量遗传学发展历史大致可以分为4个阶段。

第一阶段是从19世纪达尔文研究连续变异的进化、孟德尔规律的发现到20世纪初叶,这是数量遗传学的先期累积阶段。这期间Galton创造了回归和相关研究的方法,用以研究人类身高的遗传,发现了子代回归于亲代的遗传规律。之后Pearson用数学方法研究生物遗传和进化问题,并创建了*Biometrika*杂志。以Bateson为首的孟德尔学派和以Pearson为首的统计遗传学派在数量性状遗传问题上曾发生过一场激烈的争论。争论的焦点在于前者认为不连续变异是进化的重要因素,连续变异不能遗传;而后者则认为连续变异是进化的重要原因,孟德尔规律不适用于连续变异。1903年Johannsen的纯系学说将变异区分为可遗传的变异与不可遗传的变异,建立了基因型和表现型的概念,这为理解连续变异亦是遗传性状提供了依据。1909年Nilsson-Ehle根据小麦粒色的遗传提出了数量性状的多因子假设。这样就将数量性状的遗传纳入了孟德尔规律的轨道,从而使两个学派的争论得到统一。

第二阶段从20世纪初叶到20世纪40年代,这是数量遗传学的奠基时期。Fisher、Haldane和Wright为数量遗传学的形成奠定了主要基础。Fisher最早提出了数量性状遗传的加性-显性遗传模型 $g = a + d$,将基因效应及遗传方差分解为相应分量,并用以研究亲属间的相关和自然选择的遗传理论。Haldane用数学方法说明数量性状在自然和人工选择下的遗传改变。Wright概括了群体的交配制度,并提出了近交系数的概念,将不同交配制度的群体通过近交系数相沟通,并用其通径系数研究交配制度的遗传效果。Lush提出了遗传力,包括广义遗传力和狭义遗传力的概念,用于研究选择效率和遗传进度。Malécot提出了亲本系数的概念,用来自双亲的一对等位基因属于后裔同样的概率来度量双亲间的亲缘程度及该个体的近交程度,从而给出了亲属间协方差的通式。在杂种优势利用中,Sprague和Tatum提出了亲本配合力的概念。这一阶段的研究思想十分活跃,为数量遗传学的建立奠定了基础。

第三阶段从20世纪40年代末到80年代中期,是数量遗传学的建立和发展时期。这

期间, Mather 出版了 *Biometrical Genetics*, Li 出版了 *Population Genetics*, Malécot 出版了《遗传的数学》, Kempthorne 出版了 *An Introduction to Genetic Statistics*, Falconer 出版了 *Introduction to Quantitative Genetics*。这些著作的出版标志着数量遗传学已形成了相对完整的体系。但是也存在着较大的差异。以 Mather 和 Jinks 为代表的 Birmingham (伯明翰) 学派着重研究纯系亲本间杂种后代的遗传变异, 从世代平均数的分析来检测遗传模型和基因效应。以 Kempthorne、Comstock 和 Falconer 等为代表的 Iowa-North Carolina-Edinburgh (北美) 学派则着重研究随机交配群体的遗传变异, 从遗传方差的分析来检测遗传模型及各种基因效应的相对重要性, 并不考虑基因效应值的估计。这一学派与动植物的育种结合紧密, 在玉米杂种优势研究和利用上卓有贡献。两学派间的争论一度相当激烈, 北美学派认为伯明翰学派只研究了亲本近交系数等于 1 的特殊情况, 缺乏广泛的代表性。分歧和争论促进了各自的发展。这期间两学派分别发展了一套遗传交配设计检测遗传模型的方法, 各自参考了对方的思路。Cockerham 在研究亲属间的协方差时考虑到了亲本近交程度的影响, 将近交亲本杂种群与随机交配群体亲属间协方差的表达式用近交系数相联结, 归成一体。1987 年在北卡罗来纳州立大学召开了第二届国际数量遗传学大会, 不同学派的学者共同交流了数量遗传研究的进展, 其中遗传与环境互作的研究是两方面共同重视的问题, 以往存在的分歧和争论在这次大会上趋于一致。这时期的数量遗传学研究均以数量性状微效多基因假设为基础, 因而并不注重对遗传体系中个别基因的检测。由于数量遗传学的建立和发展, 20 世纪六七十年代起, 西方高等学校陆续开设了数量遗传学的研究生课程。

第四阶段, 数量遗传学的发展从 20 世纪 80 年代起进入了一个新阶段, 即数量性状基因座 (QTL) 及数量性状遗传体系检测的阶段。实际上 70 年代起就有数量遗传学者注意到了数量性状遗传体系中主基因与微效多基因共同存在。盖钧镒等建立了分离分析试验统计方法, 验证了数量性状的主基因-多基因混合遗传模型。80 年代后期分子技术的发展推动了利用分子标记检测 QTL。进入 21 世纪后, 全基因组测序技术为数量性状全基因组 QTL 定位奠定了基础。大量分离群体 QTL 定位和自然群体全基因组 QTL 定位结果, 修改了数量性状微效多基因假设, 进一步发展了数量性状泛主基因-多基因遗传假设。即数量性状可以由效应大小不等的多数基因控制, 大者表现为可个别检测的主基因, 小者表现为难以在实验条件下个别检测的微效多基因, 主基因与多基因的区分是相对的, 依实验条件和实验精确性而转移, 在一种环境下表现为主基因, 在另一种条件下可表现为微效基因, 在精确实验条件下表现为主基因, 在误差干扰下不表现出主基因特点而归为微效多基因。因而主基因与多基因共同控制是数量性状遗传的基本模型或普遍模型, 而纯主基因或纯多基因的遗传模型只是其特例。数量性状由大量 QTL 控制, QTL 互作、不同性状共享 QTL、QTL 环境间波动等的发现, 以及基因注释、结构功能体系的发现, 进一步形成了数量性状基因网络体系的假设。

数量性状受多数基因控制, 每个基因可能存在多个等位变异, 通过个别个体是很难发现它们的, 必须在群体的变异中去发现它们。因而要研究群体内基因的动向, 即群体遗传学。群体遗传学是和数量遗传学相伴而发展的。国际上, 对这一学科领域, 有人曾将数量遗传学涵盖群体遗传学, 也有人曾将群体遗传学涵盖数量遗传学, 说明两者早期就相关, 目前随着学科的发展和细分, 各有所侧重。

分子技术应用于数量性状的遗传研究极大地发展了数量遗传学。同时利用一个遗传群体的分子标记和表型数据,就可以从 QTL 定位开始,继而搜索全基因组 QTL,并追踪、克隆控制数量性状的基因。这里 QTL 原本的意义是数量性状基因座位,利用分子标记检测时往往检测到一个区间,区间的范围大时,不一定只含一个基因,所以实际研究中确定了 QTL 的位置,还要进一步从中确定相应的基因。

追踪数量性状的基因体系,这是数量遗传研究的主线。数量遗传的另一方面是研究性状的表达。人们对于农作物进行遗传改良的目的是得到高产优质的表现型。数量性状既然由多数基因控制,每个基因的表达都受环境的影响,多数基因受环境的累计影响必然相对增大,这和由少数基因控制的质量性状不同。因而数量性状遗传研究的另一方面内容就是基因型表达的反应规范和基因型与环境的交互作用。

植物育种需要改良的对象少数是质量性状,大多数是数量性状;物种进化中最重要的性状也是数量性状。因而数量遗传对于物种改良和进化研究的重要性是不言而喻的。人们认识事物从简单到复杂,所以质量性状遗传研究在前,数量性状遗传研究在后。

王建康研究员的书稿包含了群体遗传和数量遗传的基本知识及其在育种中应用的主要方面,在此基础上介绍了近期发展的基因/QTL 定位方法及其应用。按照教材的要求,内容由浅入深,由推理到与实际研究相结合,与对这门学科的认知发展过程相适应。这是一部优秀的数量遗传学教材。



2016 年 11 月 4 日于南京

前 言

数量遗传学是遗传学的重要分支,是进化研究和动植物育种的重要理论基础,也是大多数高校和科研院所遗传育种专业研究生教育的学位课程。数量遗传学的研究当然离不开遗传学的基本理论,但同时还要用到较多微积分、线性代数和概率统计等高等数学的知识,有时甚至要用到矩阵论、随机过程和数值计算等现代数学的知识。在应用方面,数量遗传学离不开计算机这个重要工具。鉴于此,数量遗传学本身很重要,而且不是一门简单易学的课程。在过去十多年教学工作中,作者对此深有体会。一本优秀的教材对一门学科所起的作用不言而喻。作者正是以这样的初衷撰写本书,期望用比较通俗易懂的文字,全面系统地介绍群体与数量遗传学的基本理论及其在动植物育种中的应用。在写作过程中,尽量结合实例和育种实践来讲述重要的理论、方法和公式。同时,作者还始终抱着既让初学者读得懂、学得会,又让有一定基础的科研人员读后也能感觉到有新收获的希望撰写本书。通过本书的学习,读者可以顺利阅读群体遗传学和数量遗传学的各种经典和现代中英文文献,这是作者撰写本书的另一个目的。但限于作者的知识面和能力,本书也许未能完全实现这些目标。若果真如此,还望读者谅解和指正。

为适应不同专业、不同层次研究生和科研人员的知识背景,本书第1章的第1节首先介绍了遗传学的一些基本概念和经典孟德尔遗传学定律,希望遗传学基础比较薄弱的人,也能通过本书学习并掌握数量遗传学。与概率统计有关的基础知识,则分散在不同的章节里。这样安排的初衷是想在讲解理论和方法最需要的地方,再来介绍概率统计的相关背景知识。基于这种考虑,离散型随机变量的基础知识,在第3章介绍小群体的随机漂变时给出;连续型随机变量、抽样分布、参数估计和回归分析等方面的知识,在第6章介绍数量性状的遗传统计学基础时给出;单环境表型数据方差分析的知识,在第7章介绍双亲杂交后代的遗传分析时给出;多环境表型数据方差分析的知识,则在第9章介绍基因型和环境互作时给出。为便于教学和学习,每章都编写了一定数量的练习题,以考察学生对基本知识点的掌握情况。除第10章和第13章的少数练习需要使用一些专业软件外,其他所有计算方面的练习题都可利用微软 Excel 电子表格来完成。作者还将在适当的时候,在 <http://www.isbreeding.net> 网站上公布所有练习题的答案。

2004年年底,作者从墨西哥国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)回国,在中国农业科学院作物科学研究所的支持下,成立了数量遗传课题组。课题组的定位是围绕作物遗传和育种研究中存在的重大方法学问题,利用经典和现代遗传学、分子和系统生物学、现代数学和统计学,以及计算机等学科的理论和方法,开展数量遗传学、群体遗传学、生物信息学及其育种应用等相关领域的基础和应用基础研究。具体从事遗传分析方法、遗传育种软件工具研发、应用数量遗传和育种新方法等方面的研究。同时,课题组还承担了中国农业科学院研究生院研究生学位课程《植物数量遗传》和留学生学位课程《试验设计与统计分析(英文)》的教学工作。课题组至今已走过十多个年头,如果把2014年出版的《基因定位与育种设计》看

作课题组科研工作的产出,那么本书则可看作十多年教学工作结出的一个果实。

数量遗传课题组的各方面工作,得到国家自然科学基金、国家重点基础研究发展计划(973 计划)、国家高技术研究发展计划(863 计划)、科技部对欧盟科技合作专项、国际 GCP 挑战计划、国际 HarvestPlus 挑战计划、欧盟第七框架计划、CIMMYT 等研究项目或研究机构的资助。本书的出版得到国家自然科学基金、973 计划、科技部对欧盟科技合作专项等研究项目的经费支持,谨致谢忱!

王建康

2016 年 4 月 23 日于北京

章 目

序

前言

第 1 章	群体结构与交配系统	1
第 2 章	群体遗传结构的定向改变	35
第 3 章	有限大小的随机交配群体	53
第 4 章	有效群体大小和系谱分析	81
第 5 章	遗传多样性的分子理论	108
第 6 章	数量性状的遗传统计学基础	129
第 7 章	双亲杂交后代的遗传分析	161
第 8 章	随机交配群体的遗传分析	196
第 9 章	基因型与环境间的互作	219
第 10 章	遗传交配设计及其分析方法	243
第 11 章	随机交配群体中的选择与遗传进度	261
第 12 章	纯系品种选育与杂种优势利用	293
第 13 章	数量性状基因定位	332
主要参考文献		352
中英文名词对照和索引		357
后记		377

目 录

序

前言

第 1 章 群体结构与交配系统	1
§1.1 遗传学基本理论	1
§1.1.1 基因座位、等位基因和基因型	1
§1.1.2 基因 (基因型) 到性状 (表型)	3
§1.1.3 分离定律	4
§1.1.4 自由组合定律	5
§1.1.5 连锁和交换定律	7
§1.2 群体的遗传结构	10
§1.2.1 群体的基因频率和基因型频率	10
§1.2.2 群体的杂合度和多样性	10
§1.2.3 双亲群体中基因型的期望分离比及其适合性检验	11
§1.3 自交和回交对群体结构的影响	13
§1.3.1 交配系统及其分类	13
§1.3.2 自交对群体结构的影响	14
§1.3.3 回交对群体结构的影响	16
§1.4 随机交配与随机交配群体	18
§1.4.1 随机交配的定义	18
§1.4.2 Hardy-Weinberg 平衡定律	18
§1.4.3 Hardy-Weinberg 平衡定律的应用	20
§1.4.4 Hardy-Weinberg 平衡的检验	21
§1.4.5 复等位基因	22
§1.5 连锁对群体结构的影响	23
§1.5.1 杂种 F_1 产生配子的连锁不平衡	23
§1.5.2 随机交配群体中的连锁不平衡	25
§1.5.3 两个座位间不平衡的显著性检验	27
§1.5.4 多代随机交配与连锁不平衡	28
§1.5.5 群体结构与连锁不平衡	30
§1.5.6 多代随机交配后的累积重组率	30
练习题	32
第 2 章 群体遗传结构的定向改变	35
§2.1 突变和迁移对基因频率的影响	35

§2.1.1 突变	35
§2.1.2 非逆突变	36
§2.1.3 可逆突变	37
§2.1.4 迁移	39
§2.2 选择对基因频率的影响	40
§2.2.1 适合度和选择系数	40
§2.2.2 不利隐性基因的部分选择	42
§2.2.3 不利隐性基因的完全选择	44
§2.2.4 有利于杂合子的选择	44
§2.2.5 选择的有效性	45
§2.3 突变和选择的联合效应	46
§2.3.1 突变和选择的平衡基因频率	46
§2.3.2 基因突变频率的估计	47
§2.4 基因的多态性和选择的连锁效应	48
§2.4.1 自然群体中基因的多态性	48
§2.4.2 选择的连锁效应	49
§2.4.3 遗传平衡及其分类	50
练习题	51
第 3 章 有限大小的随机交配群体	53
§3.1 离散型随机变量及其遗传应用	53
§3.1.1 离散型随机变量	54
§3.1.2 二项分布和多项分布	54
§3.1.3 精确检验	57
§3.1.4 泊松分布	59
§3.2 近交和近交系数	61
§3.2.1 小群体中基因的随机漂移	61
§3.2.2 祖先关联和近交	62
§3.2.3 状态相同基因和后裔同样基因	63
§3.2.4 共祖先系数和近交系数	63
§3.3 理想有限大小群体的遗传构成	65
§3.3.1 理想的有限大小随机交配群体	65
§3.3.2 随机漂移的 Wright-Fisher 模型	67
§3.3.3 理想群体中的近交	70
§3.3.4 理想群体中基因频率的波动	72
§3.3.5 理想群体中基因型频率的波动	73
§3.4 自然群体的分化	74
§3.4.1 群体的阶梯结构	74
§3.4.2 分化程度的度量	75

§3.4.3 隔离拆除效应	77
练习题	77
第 4 章 有效群体大小和系谱分析	81
§4.1 非理想群体的有效大小	81
§4.1.1 有效群体大小的定义	81
§4.1.2 常见非理想情况下的有效群体大小	83
§4.1.3 建立者效应和瓶颈效应	85
§4.2 系谱群体中的共祖先系数和近交系数	86
§4.2.1 系谱群体	86
§4.2.2 共祖先系数和近交系数的关系	87
§4.2.3 常见系谱的共祖先系数和近交系数	89
§4.2.4 系谱群体共祖先系数的列表计算	90
§4.3 规则近交交配系统的近交系数	93
§4.3.1 自交系统的近交系数	93
§4.3.2 回交系统的近交系数	95
§4.3.3 全同胞系统和亲子系统	96
§4.3.4 半同胞系统	97
§4.3.5 混合自交和异交系统	99
§4.3.6 自交系系谱的共祖先系数	100
§4.4 群体遗传学在植物遗传资源保护中的应用	102
§4.4.1 植物遗传资源的搜集	102
§4.4.2 植物遗传资源的再生繁殖	103
练习题	105
第 5 章 遗传多样性的分子理论	108
§5.1 遗传变异的分子基础	108
§5.1.1 DNA 序列的多态性	108
§5.1.2 无限等位基因模型	109
§5.2 基因融合和基因树	110
§5.2.1 几何分布及其性质	110
§5.2.2 基因融合模型	111
§5.3 中性突变理论	115
§5.3.1 中性突变与有限随机交配群体	115
§5.3.2 等位基因个数的估计	118
§5.3.3 中性突变理论的 Tajima D 检验	120
§5.3.4 迁移和突变的联合作用	121
§5.4 近交系数计算方法小结	123
§5.4.1 近交系数计算方法	123
§5.4.2 近交系数应用中需要注意的一些问题	124

练习题	126
第 6 章 数量性状的遗传统计学基础	129
§6.1 数量性状的遗传学基础	129
§6.1.1 质量性状和数量性状	129
§6.1.2 数量性状遗传的纯系理论	133
§6.1.3 数量性状遗传的多基因假说	135
§6.2 数量性状的概率论基础	139
§6.2.1 概率加法和乘法定律	139
§6.2.2 连续型随机变量	141
§6.2.3 连续型随机变量的数字特征	142
§6.2.4 正态分布	144
§6.3 数量性状的数理统计基础	146
§6.3.1 样本统计量	146
§6.3.2 抽样分布	148
§6.3.3 总体参数的估计	152
§6.3.4 一元回归与相关分析	155
§6.3.5 多元回归及其假设检验	156
练习题	158
第 7 章 双亲杂交后代的遗传分析	161
§7.1 单环境多基因型表型数据的方差分析	161
§7.1.1 表型观测值的线性分解	161
§7.1.2 表型离差平方和的分解	162
§7.1.3 遗传效应的差异显著性检验	164
§7.1.4 基因型值预测和广义遗传力估计	166
§7.2 6 个基本世代均值和方差的构成	168
§7.2.1 单基因座位的加显性遗传模型	168
§7.2.2 多基因座位的加显性遗传模型	170
§7.2.3 分离世代的均值与遗传方差	171
§7.2.4 遗传方差和遗传力的估计	173
§7.2.5 有效因子个数的估计	175
§7.2.6 加显性模型的检验与实例分析	175
§7.3 自交后代均值和方差的分解	178
§7.3.1 F_3 世代均值和方差的构成	178
§7.3.2 F_3 世代中的环境方差	180
§7.3.3 任意自交世代衍生的后代家系群体	181
§7.4 基因间的上位互作	185
§7.4.1 两个座位间的上位互作	185
§7.4.2 上位性模型的遗传方差分解	187

§7.4.3 上位互作对育种的重要作用	191
练习题	193
第 8 章 随机交配群体的遗传分析	196
§8.1 随机交配群体中遗传效应的分解	196
§8.1.1 表型值和基因型值的分解	196
§8.1.2 等位基因的平均效应	198
§8.1.3 基因替代效应及其回归解释	199
§8.1.4 育种值和显性离差	201
§8.2 随机交配群体的遗传方差和亲子相关	203
§8.2.1 加性方差和显性方差	203
§8.2.2 半同胞家系间的方差与亲子间的协方差	206
§8.2.3 全同胞家系间的方差与亲子间的协方差	207
§8.3 上位互作模型的遗传方差分解	209
§8.3.1 两个座位的互作模型和上位性方差	209
§8.3.2 上位性对保持加性方差的作用	211
§8.4 亲属间协方差的一般表示与遗传力估计	212
§8.4.1 亲属间协方差的一般表示方式	212
§8.4.2 随机交配群体的遗传力估计	213
练习题	215
第 9 章 基因型与环境间的互作	219
§9.1 宏环境、微环境和目标环境群体	219
§9.1.1 环境的定义和类型	219
§9.1.2 基因型与环境的互作模式和利用途径	221
§9.2 多环境表型鉴定试验的方差分析	224
§9.2.1 表型值的线性分解	224
§9.2.2 多环境表型数据的方差分析	225
§9.2.3 多环境基因型值和广义遗传力的估计	227
§9.2.4 异质误差方差条件下的最优线性无偏估计	229
§9.2.5 评价基因型的适宜环境数和重复数	230
§9.3 基因型的环境稳定性分析	232
§9.3.1 目标环境群体 (TPE) 的分类	232
§9.3.2 基因型和环境双向表	234
§9.3.3 基因型环境稳定性的 Finlay-Wilkinson 分析方法	236
§9.3.4 基因型环境稳定性的 Eberhart-Russell 分析方法	237
§9.3.5 基因型和环境互作的乘积模型	238
练习题	240
第 10 章 遗传交配设计及其分析方法	243
§10.1 遗传交配设计的作用	243

§10.2 随机交配群体的遗传设计	244
§10.2.1 NC I 双因素巢式交配设计	244
§10.2.2 NC II 双因素交叉交配设计	247
§10.2.3 随机配对交配设计	249
§10.2.4 遗传交配设计中的一些问题	251
§10.3 双亲后代群体的遗传设计	252
§10.3.1 NC III 回交交配设计	252
§10.3.2 TTC 三重测交交配设计	253
§10.3.3 NC III 和 TTC 模拟数据分析	254
§10.3.4 永久 F_2 群体的设计	256
练习题	259
第 11 章 随机交配群体中的选择与遗传进度	261
§11.1 个体选择与遗传进度	261
§11.1.1 选择差和遗传进度	262
§11.1.2 选择比例和选择强度	263
§11.1.3 选择强度和遗传进度	266
§11.1.4 选择对等位基因频率的影响	267
§11.2 利用亲缘关系的选择与遗传进度	269
§11.2.1 亲缘关系与选择方法	269
§11.2.2 亲缘关系群体中的遗传力和遗传进度	271
§11.2.3 利用亲缘关系的选择方法	272
§11.2.4 多种亲缘关系的选择指数	275
§11.2.5 指数选择的遗传进度	279
§11.3 性状相关和相关遗传进度	280
§11.3.1 遗传相关及相关系数的分解	280
§11.3.2 相关遗传进度的估计	282
§11.3.3 多个相关性状的选择指数	284
§11.3.4 相关遗传进度的育种应用	285
§11.4 多性状同时选择	286
§11.4.1 多性状同时选择的最优指数	286
§11.4.2 最优选择指数的遗传进度	288
§11.4.3 选择指数的应用及其他类型的指数	290
练习题	291
第 12 章 纯系品种选育与杂种优势利用	293
§12.1 自交过程中的选择与纯系品种选育	293
§12.1.1 纯系品种选育的一般过程	293
§12.1.2 重组近交家系的群体均值与亲本选择	296
§12.1.3 自交过程中的选择	297

§12.2 近交衰退与杂种优势	300
§12.2.1 杂种优势与植物育种	300
§12.2.2 近交对群体均值和遗传方差的影响	301
§12.2.3 杂交群体的均值和遗传方差	303
§12.2.4 杂种优势的遗传基础	306
§12.3 配合力与双列杂交设计	309
§12.3.1 一般配合力和特殊配合力	309
§12.3.2 双列杂交遗传交配设计	310
§12.3.3 不完全双列杂交设计	313
§12.3.4 包含正反交 (有或无自交) 的完全双列杂交	315
§12.3.5 包含正交 (有或无自交) 的完全双列杂交	320
§12.4 轮回选择与群体改良	324
§12.4.1 轮回选择育种方法与群体改良	324
§12.4.2 群体内轮回选择的遗传进度	325
§12.4.3 群体间轮回选择的遗传进度	327
§12.4.4 杂种优势预测与配合力选择	328
练习题	328
第 13 章 数量性状基因定位	332
§13.1 QTL 作图群体和作图原理	332
§13.1.1 QTL 作图的遗传群体和数据类型	332
§13.1.2 QTL 作图的基本原理	335
§13.2 简单区间作图方法	337
§13.2.1 标记区间中 QTL 基因型的频率	337
§13.2.2 QTL 基因型均值和方差的极大似然估计	338
§13.2.3 QTL 存在的假设检验与遗传参数估计	340
§13.2.4 大麦 DH 群体中粒重的简单区间作图	342
§13.2.5 简单区间作图方法的局限性	343
§13.3 具有背景控制的 QTL 作图方法	344
§13.3.1 单个 QTL 的标记回归模型	344
§13.3.2 多个加性 QTL 的标记回归模型	345
§13.3.3 完备区间作图的背景控制	346
§13.3.4 大麦 DH 群体中粒重的完备区间作图	347
§13.4 集成软件 QTL IciMapping 简介	349
练习题	350
主要参考文献	352
中英文名词对照和索引	357
后记	377

第 1 章 群体结构与交配系统

§1.1 遗传学基本理论	1	§1.4 随机交配与随机交配群体	18
§1.1.1 基因座位、等位基因和基因型	1	§1.4.1 随机交配的定义	18
§1.1.2 基因 (基因型) 到性状 (表型)	3	§1.4.2 Hardy-Weinberg 平衡定律	18
§1.1.3 分离定律	4	§1.4.3 Hardy-Weinberg 平衡定律的 应用	20
§1.1.4 自由组合定律	5	§1.4.4 Hardy-Weinberg 平衡的检验	21
§1.1.5 连锁和交换定律	7	§1.4.5 复等位基因	22
§1.2 群体的遗传结构	10	§1.5 连锁对群体结构的影响	23
§1.2.1 群体的基因频率和基因型频率	10	§1.5.1 杂种 F_1 产生配子的连锁不平衡	23
§1.2.2 群体的杂合度和多样性	10	§1.5.2 随机交配群体中的连锁不平衡	25
§1.2.3 双亲群体中基因型的期望分离比 及其适合性检验	11	§1.5.3 两个座位间不平衡的显著性检验	27
§1.3 自交和回交对群体结构的影响	13	§1.5.4 多代随机交配与连锁不平衡	28
§1.3.1 交配系统及其分类	13	§1.5.5 群体结构与连锁不平衡	30
§1.3.2 自交对群体结构的影响	14	§1.5.6 多代随机交配后的累积重组率	30
§1.3.3 回交对群体结构的影响	16		

群体遗传学主要研究遗传群体中基因和基因型频率的大小、不同交配世代中基因和基因型频率的变化规律、引起基因和基因型频率变化的条件和原因,以及由此变化而产生的结果等 (Falconer and Mackay, 1996; Hartl and Clark, 2007)。特定座位上所包含等位基因的数目、各种等位基因在群体中的频率、群体中所包含基因型的数目、各种基因型在群体中的频率等是定义遗传群体结构的主要参数。群体遗传学不仅研究群体的遗传组成,还要研究群体在上下代之间的遗传及变化规律,这便是本书前 5 章的主要内容。第 1 章中,§1.1 介绍经典遗传学的基本理论,§1.2 介绍群体结构的定义及双亲群体中的基因型期望分离比及其适合性检验,§1.3 和 §1.4 介绍各种交配系统对群体结构的影响,§1.5 介绍连锁对随机交配群体结构的影响。第 2 章主要介绍突变、迁移、选择等因素对群体结构的定向影响。第 3 章主要介绍抽样对群体结构的随机影响。第 4 章介绍亲缘关系和近交,以及其在常见育种群体中的度量方法。第 5 章简单介绍遗传多样性的分子基础和分子理论。

§1.1 遗传学基本理论

§1.1.1 基因座位、等位基因和基因型

基因一词泛指在生物繁殖过程中,能够由亲代传递给子代的实体遗传物质,这些遗传物质和环境一起决定着生物的各种表型性状。人类有 2 万 ~ 2.5 万个基因,基因影响发色、眼色、肤色、身高、体重等性状,以及各种行为性状,这些性状同时又或多或少地受到环境的