

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2008.00801

脉孢霉两对基因顺序四分子分析

杨先泉, 赵勤, 傅体华

四川农业大学农学院, 雅安 625014

摘要: 真菌和单细胞藻类四分子分析能够利用单次减数分裂的 4 个产物进行独特的遗传分析, 是帮助人们直观地理解遗传机制的重要手段, 已被用于高等生物遗传作图。文章运用孟德尔遗传规律、遗传重组机理与遗传作图原理, 分析了两对基因杂交的子囊、子囊孢子类型间关系; 推导出了两对基因顺序四分子分析的完整步骤。

关键词: 四分子分析; 着丝粒作图; 脉孢霉; 重组率

Ordered tetrad analysis of two genes in *Neurospora*

YANG Xian-Quan, ZHAO Qin, FU Ti-Hua

College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China

Abstract: Tetrad analysis helps to determine whether or not two genes are linked by using the four products of meiotic tetrads in *Neurospora*, yeast and *Chlamydomonas*. This determination, which has been applied in genetic maps of eukaryotes, is critical to understand the mechanisms of heredity. Here, the relationship between ascus types and spore types was analyzed; a logic procedure of ordered tetrad analysis was suggested base on Mendelian laws, mechanisms of genetic recombination and mapping.

Keywords: tetrad analysis; centromere mapping; *Neurospora*; recombination frequency

1 四分子分析及其发展

多数真菌和一些藻类、苔藓植物单次减数分裂产生的 4 个孢子均正常发育, 包裹在单一结构中或保持附着状态, 可成组回收单次减数分裂的四分子进行遗传分析(四分子分析)^[1]。四分子分析可以对这些生物进行等位基因分离分析、单次减数分裂遗传交换检测以及基因间遗传作图^[2]。脉孢霉(*Neurospora*)减数分裂及其有丝分裂过程中纺锤体不发生交叠, 子囊中的 8 个子囊孢子按分裂过程顺序排列(顺序四分子)。顺序四分子分析可实现高精度着丝粒遗传作图^[2,3]。

高等真核生物雄性性母细胞减数分裂的 4 个产物分散、相互混合, 而雌性性母细胞减数分裂的 4 个

产物中仅一个正常发育, 因此传统四分子分析仅限于真菌和单细胞藻类。Preuss 等^[4,5]从拟南芥诱变群体中筛选到 *qrt* 突变体, 其小孢子母细胞减数分裂 4 个小孢子正常发育且花粉粒保持附着状态, 可用以进行四分子分析。Linder 等^[6]用辐射处理阻止细磷大马哈鱼卵母细胞减数第二次分裂, Park 等^[7]利用马铃薯 4x-2x 杂种植株小孢子母细胞减数第一次分裂复原(first division restitution, FDR), 采用分子生物学技术检测减数分裂产物进行半四分子分析(half-tetrad analysis)和着丝粒作图。

2 四分子分析在遗传学教学中的应用

四分子观察和分析有助于直观地理解减数分裂

收稿日期: 2007-11-08; 修回日期: 2007-12-21

基金项目: 四川省教育厅教改重点项目(编号: 04016400)资助[Supported by Education Reform Project of Education Bureau of Sichuan Province (No. 04016400)]

作者简介: 杨先泉(1972-), 男, 四川绵竹人, 博士, 副教授, 研究方向: 马铃薯生物技术与育种。Tel: 0835-2882460; E-mail: yangxq@sicau.edu.cn

的遗传意义、孟德尔遗传规律、遗传交换与作图,以及基因转换和染色体干扰,因此在遗传学教学中具有重要的基础性作用^[8,9]。遗传学实验教学中常用的材料是酵母(*Saccharomyces*)(非顺序四分子分析)和脉孢霉(*Neurospora*)(顺序四分子分析)。粪壳菌属的两个种*Sordaria fimicola*和*So. brevicollis*没有无性生殖和分生孢子,可以在很大程度上降低培养物污染,更便于教学应用。其中,*So. fimicola*遗传研究较深入^[10~12],具有大量遗传标记,能在完整子囊中观察到孢子颜色突变性状(褐色孢子与灰色孢子)^[10]。*So. brevicollis*为雌雄异体,所有子囊均由菌株间异配产生,更易获得适合四分子分析的子囊;但其减数第二次分裂时纺锤体重叠^[13],降低了四分子分析的直观性和展示减数分裂遗传学实质的教学效果。

国内遗传学教材大多只介绍了粗糙脉孢霉一对基因(赖氨酸缺陷型突变, *lys*⁻)顺序四分子分析^[14~18],遗传学实验教材也在此基础上设计实验^[19~22]。部分教材还介绍了两对、3对基因非顺序四分子分析和两对基因顺序四分子分析^[23~25]。通常两对基因顺序四分子分析都以烟酸依赖型(*nic*)和腺嘌呤依赖型(*ade*)杂交(*nic* × *ade*)形成7种基本的子囊类型为例如。由于*nic*与*ade*基因位于同一染色体臂上,不便于让学生理解当两对基因不连锁或位于着丝粒两端时的遗传学分析。文献^[25]分析了两对基因不连锁、位于着丝粒两端及位于同一染色体臂上等3种情况,但将子囊类型简化为4种;习题中又出现了7种基本子囊类型的情况,难以根据教材分析作练习。四分子分析成了遗传学教学的难点,也是遗传学教师关注的热点^[26~29]。

3 两对基因顺序四分子分析原理

3.1 一对基因着丝粒作图

一对杂合基因接合子减数第一次分裂分离(MI)与减数第二次分裂分离(MII)两种方式,产生6种子囊^[15~25](2种非交换型:++++、----++、++;4种交换型:++--++、++----++、--++++、--++--++),此时:

$$\text{基因与着丝粒间的重组率} = \frac{\text{交换型子囊数}}{\text{子囊总数}} \times \frac{1}{2} \times 100\% \quad (1)$$

3.2 两对基因杂交作图

以脉孢霉任意两对基因杂交(+ × *a b*)为例,*a*,*b*基因各两种分离方式,形成4种分离方式组合(MI_aMI_b, MI_aMII_b, MII_aMI_b和MII_aMII_b),6×6=36种子囊孢子排列顺序(表1);*a*,*b*基因间呈3种重组关系(PD_{ab}-亲本二型, NPD_{ab}-非亲本二型和TT_{ab}-四型);排除着丝粒随机定向产生的子囊孢子排列顺序差异^[23~25,27],可合并为7种基本子囊类型(表1)。

显然如果*a*,*b*完全连锁,就只产生亲本二型(PD_{ab},即①+⑤)子囊。否则*a*,*b*基因在染色体上关系可能存在3种情况:分别位于不同染色体上、位于同一染色体的两臂、位于同一染色体臂。当连锁基因间及基因与着丝粒间不表现远距离连锁时^[27],对3种情况产生的各类子囊间关系进行下列分析。

3.3 *a*, *b* 基因分别位于不同染色体上

由于染色体间分离与交换互不影响,*a*,*b*基因的分离方式也相互独立,根据概率乘法定理MI_aMI_b(①)比例应为MI_a(①+③)与MI_b(①+④)比例的乘积,即:

$$P_1 = \text{MI}_a \times \text{MI}_b = (P_1 + P_2) \times (P_1 + P_3) \quad (2)$$

同理可得:

$$P_2 = \text{MI}_a \times \text{MII}_b = (P_1 + P_2) \times (P_2 + P_4) \quad (3)$$

$$P_3 = \text{MII}_a \times \text{MI}_b = (P_3 + P_4) \times (P_1 + P_3) \quad (4)$$

$$P_4 = \text{MII}_a \times \text{MII}_b = (P_2 + P_3) \times (P_2 + P_4) \quad (5)$$

由于*a*,*b*间自由组合,重组率(Rf_{*a-b*} = NPD_{ab} + $\frac{1}{2}$ TT_{ab})^[24,25]为50%,可得:

$$\text{Rf}_{a-b} = P_{12} + P_{42} + \frac{1}{2} \times (P_2 + P_3 + P_{43}) = 50\% \quad (6)$$

a,*b*基因间自由组合时4种子囊孢子(两种亲本型、两种重组型)比例相等。TT_{ab}型中4种孢子比例相等,因此:PD_{ab}=NPD_{ab},其中:PD_{ab}=P₁₁+P₄₁,NPD_{ab}=P₁₂+P₄₂。可得:

$$P_{11} + P_{41} = P_{12} + P_{42} \quad (7)$$

在*a*,*b*基因均为MI分离时(①)有:

$$P_{11} = P_{12} \quad (8)$$

在*a*,*b*基因均为MII分离时(④)有:

$$P_{41} = P_{42} \quad (9)$$

3.4 当*a*, *b* 基因位于同一染色体的两臂上

由于*a*,*b*基因间具有连锁关系,因此各类子囊孢子不再满足式(6)~(9);但两基因的分离方式之间

表 1 $++ \times a b$ 杂交产生的 36 种子囊
Table 1 Thirty-six ascus types produced by $++ \times a b$ zygote

分离方式组合 Combination of seg- regation	MI _a MI _b 4 (2×2)		MI _a MII _b 8 (2×4)	MII _a MI _b 8 (4×2)	MII _a MII _b 16 (4×4)											
孢子顺序 Order of spores	++ <i>ab</i> + <i>b</i> <i>a</i> +		++ + <i>b</i> ++ + <i>b</i> <i>a</i> + <i>a</i> + <i>ab</i> <i>ab</i>	++ ++ <i>a</i> + <i>a</i> + + <i>b</i> + <i>b</i> <i>ab</i> <i>ab</i>	++ ++ <i>ab</i> <i>ab</i> + <i>b</i> + <i>b</i> <i>a</i> + <i>a</i> + ++ + <i>b</i> ++ + <i>b</i> <i>a</i> + <i>ab</i> <i>a</i> + <i>ab</i>											
	++ <i>ab</i> + <i>b</i> <i>a</i> +		+ <i>b</i> ++ + <i>b</i> ++ <i>ab</i> <i>ab</i> <i>a</i> + <i>a</i> +	<i>a</i> + <i>a</i> + ++ ++ <i>ab</i> <i>ab</i> + <i>b</i> + <i>b</i>	<i>ab</i> <i>ab</i> ++ ++ <i>a</i> + <i>a</i> + + <i>b</i> + <i>b</i> <i>ab</i> <i>a</i> + <i>ab</i> <i>a</i> + + <i>b</i> ++ + <i>b</i> ++											
	<i>ab</i> ++ <i>a</i> + + <i>b</i>		<i>a</i> + <i>a</i> + <i>ab</i> <i>ab</i> ++ + <i>b</i> ++ + <i>b</i>	+ <i>b</i> <i>ab</i> + <i>b</i> <i>ab</i> ++ <i>a</i> + ++ <i>a</i> +	++ <i>ab</i> ++ <i>ab</i> + <i>b</i> <i>a</i> + <i>a</i> + + <i>b</i> + <i>b</i> ++ <i>a</i> + <i>ab</i> ++ + <i>b</i> <i>ab</i> <i>a</i> +											
	<i>ab</i> ++ <i>a</i> + + <i>b</i>		<i>ab</i> <i>ab</i> <i>a</i> + <i>a</i> + + <i>b</i> ++ + <i>b</i> ++	<i>ab</i> + <i>b</i> <i>ab</i> + <i>b</i> <i>a</i> + ++ <i>a</i> + ++	<i>ab</i> ++ <i>ab</i> ++ <i>a</i> + + <i>b</i> + <i>b</i> <i>a</i> + <i>a</i> + <i>ab</i> + <i>b</i> ++ <i>ab</i> <i>a</i> + ++ + <i>b</i>											
<i>a-b</i> 重组关系 Recombination be- tween <i>a</i> , <i>b</i> genes	PD _{<i>ab</i>}	NPD _{<i>ab</i>}	TT _{<i>ab</i>}	TT _{<i>ab</i>}	PD _{<i>ab</i>}	NPD _{<i>ab</i>}	TT _{<i>ab</i>}									
子囊类型 Ascus type	①	②	③	④	⑤	⑥	⑦									
比例 Ratio	P ₁		P ₂	P ₃	P ₄											
	P ₁₁	P ₁₂			P ₄₁	P ₄₂	P ₄₃									

互不影响(一条臂上交换, 不影响另一条臂上基因的分离方式), 因此子囊类型间仍然满足(2)~(5)各式。

3.5 当 a, b 基因位于同一染色体臂上

此时 a, b 基因间连锁, 且两基因分离方式不再独立, 因此不满足前述(2)~(9)各式。各类子囊间关系取决于两对基因与着丝粒的排列顺序。为了便于描述, 以 c 代表 a, b 基因所在染色体的着丝粒。

当 a 基因位于着丝粒与 b 基因之间(排列顺序为 cab)时, 设 b 基因与着丝粒间区域只发生 0~2 次交换, 且双交换的两次交换分别发生在 $c-a$ 与 $a-b$ 。此时 a, b 基因间不会产生非亲本二型(NPD_{ab})子囊(②和⑥), 即: $P_{12}=0, P_{42}=0$ 。

3 个基因位点间交换情况完全可以按照高等真核生物三点测验进行分析, 将资料整理如表 2。各类子囊中: 第⑤类由 $c-a$ 单交换产生; 第③类由 $a-b$ 单交换产生; 第④类由 $c-a$ 和 $a-b$ 二线双交换产生; 第⑦类包括三线双交换与四线双交换, 根据交换发生

机理: 三线双交换发生频率为四线双交换的 2 倍^[25], 因此三线双交换比例为 $2/3 P_{43}$, 四线双交换比例为 $1/3 P_{43}$ 。

分析可知: 仅当 $a-b$ 发生四线双交换, 且 $c-a$ 不发生交换时, 产生第②类子囊($P_{12} \neq 0$); $a-b$ 发生四线双交换, 且 $c-a$ 发生单交换时, 产生第⑥类子囊($P_{42} \neq 0$)。

根据交换发生机理, 二线双交换发生频率与四线双交换发生频率相等^[25], 可知:

$$P_3 = 1/3 P_{43} \quad (10)$$

同时单交换频率高于双交换频率, 由表 2 知双交换频率为: $P_3 + P_{43}$ 。可得:

$$P_2 > P_3 + P_{43} \gg P_3 \quad (11)$$

$$P_{41} > P_3 + P_{43} \gg P_3 \quad (12)$$

同理, 当 b 位于着丝粒与 a 之间(排列顺序为 cba)时, 有:

$$P_2 = 1/3 P_{43} \quad (13)$$

$$P_3 > P_2 + P_{43} \gg P_2 \quad (14)$$

$$P_{41} > P_2 + P_{43} \gg P_2 \quad (15)$$

表 2 子囊类型与交换位置

Table 2 Ascus type and crossover site

交换 Crossover	孢子顺序 Spore order	a 基因分离 a segregation	b 基因分离 b segregation	a, b 基因关系 Recombination between a and b	子囊比例 Ratio of ascus types
亲本型 Parentals	+++ +++ cab cab	MI	MI	PD_{ab}	
$c-a$ 单交换 $c-a$ single crossover	+++ $c++$ $+ab$ cab	MII	MII	PD_{ab}	P_{41}
$a-b$ 单交换 $a-b$ single crossover	+++ $++b$ $ca+$ cab	MI	MII	TT_{ab}	P_2
二线 2 - strand	+++ $+a+$ $c+b$ cab	MII	MI	TT_{ab}	P_3
双交换 Double crossover	+++ $+a+$ $c++$ cab	MII	MII	TT_{ab}	$2/3 P_{43}$
四线 4 - strand	+++ $+ab$ $c++$ $ca+$	MII	MII	TT_{ab}	$1/3 P_{43}$

4 两对基因顺序四分子分析步骤

根据上述分析, 对任意两对基因杂交(+ + × $a b$)实验结果, 剔除由于基因转换等原因产生的各基因不符合4:4比例的子囊, 按表1统计7种基本的子囊数目、比例。可按下列步骤进行两对基因着丝粒作图。

4.1 基因间连锁关系与排列顺序推断

1) 如果仅有两种亲本二型(PD_{ab} , ①+⑤), 表明 a, b 基因完全连锁, 可用式(1)计算它们与着丝粒间的重组率。

2) 如果资料基本符合式(6)~(9), 表明 a, b 基因分别位于不同染色体上, 可用式(16)、(18)分别计算 a, b 与着丝粒间重组率并作图; 如果不符合, 表明 a, b 基因连锁, 继续进行后述分析。

3) 如果资料基本符合式(2)~(5), 表明 a, b 基因位于同一染色体的两臂上, 可用式(17)、(19)分别计算 a, b 与着丝粒间重组率并作图; 如果不符合, 表明 a, b 基因位于同一染色体臂上, 继续进行后述分析。

4) 如果资料基本符合式(10)~(12), 表明 a 基因位于着丝粒与 b 基因之间, 可用式(16)计算 a 与着丝粒间重组率、用式(20)或(21)计算 $a-b$ 重组率; 反之, 如果资料基本符合式(13)~(15), 表明 b 基因位于着丝粒与 a 基因之间, 可用式(18)计算 b 与着丝粒间重组率、用式(20)或(21)计算 $a-b$ 重组率。

4.2 重组率计算公式

1) 当 a 基因与着丝粒间无遗传标记且 a, b 基因分别位于不同染色体上时, a 与着丝粒间重组率:

$$Rf_{c-a} = \frac{1}{2} \times MII_a = \frac{P_3 + P_4}{2} \quad (16)$$

当 a, b 基因位于同一染色体的两臂上, 第②组非亲本二型(NPD_{ab})产生于 a, b 间四线双交换, 式(16)未考虑其中可能包含的 a 与着丝粒间的交换类型^[27, 29]。但是双交换可能发生在 a 与着丝粒间、 b 与着丝粒间、两个区域各发生一次交换, 根据已有资料无法分解。侯占铭将其归到着丝粒的一端计算遗传距离^[27]; 而李友勇和赵元增建议将其分别计入两个区域的交换^[29], 按后者方法得到 a 与着丝粒间重组率:

$$Rf_{c-a} = \frac{P_{12} + P_3 + P_4}{2} \quad (17)$$

2) 当 b 与着丝粒间无遗传标记且 a, b 基因分别位于不同染色体上时, b 与着丝粒间重组率:

$$Rf_{c-b} = \frac{1}{2} \times MII_b = \frac{P_2 + P_4}{2} \quad (18)$$

当 a, b 位于同一染色体的两臂上, 考虑到四线双交换类型, 可得 b 与着丝粒间重组率:

$$Rf_{c-b} = \frac{P_{12} + P_2 + P_4}{2} \quad (19)$$

3) 当 a, b 相邻连锁, 且未发生双交换时($P_{12}=0, P_{42}=0$), 表2中 $a-b$ 单交换及双交换子囊中均有一半孢子产生于 $a-b$ 交换, a, b 间重组率:

$$Rf_{a-b} = \frac{1}{2} \times \left(P_2 + P_3 + \frac{2}{3} P_{43} + \frac{1}{3} P_{43} \right) = \frac{1}{2} \times (P_2 + P_3 + P_{43}) \quad (20)$$

如果 $P_{12} \neq 0, P_{42} \neq 0$, 表明 $a-b$ 间发生四线双交换, 同时也意味着四型(TT_{ab})中有部分由 $a-b$ 间发生三线双交换产生^[25]。此时可用两对基因非顺序四分子分析方法^[23~25]计算 a, b 间重组率:

$$\begin{aligned} Rf_{a-b} &= \frac{1}{2} \times (TT_{ab} + 6NPD_{ab}) \\ &= \frac{1}{2} \times (P_2 + P_3 + P_{43} + 6 \times (P_{12} + P_{42})) \end{aligned} \quad (21)$$

5 两个问题讨论

5.1 两对基因杂交实验结果可靠性检验

按4.1进行两基因间连锁关系及排列顺序推断时, 第2)~4)步均有多个表达式可用, 根据前述分析可知: 理论上同一分析中多个表达式是等效的, 分析可选其中最简便的表达式进行推断。

另一方面, 同一分析中多个表达式的符合情况应该一致, 同时应用多个表达式还可以对试验资料的可靠性进行推断。如果多个表达式符合情况一致, 表明资料的可靠性高; 否则在杂交实验或子囊类型检测过程中可能存在差错。

5.2 关于遗传距离矫正

在4.2计算重组率的过程中, 当 a, b 基因分别位于不同染色体上时, 用式(16)、(18)计算两个基因与着丝粒间重组率时均只能考虑基因与着丝粒间发生一次交换的情况。当基因与着丝粒间距离大于5 cM时, 发生两交换的可能性增大, 应该参考文献^[24, 25, 30]用作图函数对遗传距离进行矫正。

当 a, b 基因位于着丝粒的两侧时, 用式(17)、(19)计算两基因与着丝粒间重组率, 部分考虑到 a, b 间双交换的情况, 但单个基因与着丝粒间的双交换类型仍然无法分析, 也应根据情况加以矫正。

当 a, b 基因位于同一染色体臂上且 a, b 间未发生双交换时, 用式(20)计算 a, b 间遗传距离无需进行矫正。

正; a , b 间发生双交换时用式(21)计算 a , b 间遗传距离, 也无需进行遗传距离矫正。但着丝粒与邻近基因间双交换情况仍然无法检测, 应根据情况加以矫正。

参考文献(References):

- [1] Pascher A. Ueber die beziehung der reduktionsteilung zur Mendelschen spaltung. *Ber Dtsch Bot Ges*, 1918, 36: 163–168.
- [2] Mather K, Beale GH. The calculation and precision of linkage value from tetrad analysis. *J Genet*, 1942, 43: 1–30.
- [3] Whitehouse HLK. Crossing-over in *Neurospora*. *J Genet*, 1942, 41: 23–62.
- [4] Preuss D, Rhee SY, Davis RW. Tetrad analysis possible in *Arabidopsis* with mutation of the *Quartet (QRT)* genes. *Science*, 1994, 264: 1458–1460. [\[DOI\]](#)
- [5] Copenhagen GP, Keith KC, Preuss D. Tetrad analysis in higher plants. A budding technology. *Plant Physiol*, 2000, 124(1): 7–15. [\[DOI\]](#)
- [6] Lindner KR, Seeb JE, Habicht C, Knudsen KL, Kretschmer E, Reedy DJ, Spruell P, Allendorf FW. Gene-centromere mapping of 312 loci in pink salmon by half-tetrad analysis. *Genome*, 2000, 43(3): 538–549. [\[DOI\]](#)
- [7] Park TH, Kim JB, Hutten RC, van Eck HJ, Jacobsen E, Visser RG. Genetic positioning of centromeres using half-tetrad analysis in a 4x–2x cross population of potato. *Genetics*, 2007, 176: 85–94. [\[DOI\]](#)
- [8] Cassell P, Mertens TR. A laboratory exercise on the genetics of ascospore color in *Sordaria fimicola*. *Am Bio Teacher*, 1968, 30(5): 367–372.
- [9] Fincham JRS. Using Fungi to Study Genetic Recombination. In: Oxford Biology Reader. London: Oxford University Press, 1971, 2: 16.
- [10] Olive LS. Genetics of *Sordaria fimicola*. I. Ascospore color mutants. *Am J Bota*, 1956, 43: 97–107. [\[DOI\]](#)
- [11] El-Ani AS, Olive LS. Genetics of *Sordaria fimicola*. IX. Linkage group II. *Am J Bota*, 1975, 62: 166–171. [\[DOI\]](#)
- [12] El-Ani AS, Olive LS, Kitani K. Genetics of *Sordaria fimicola*. IV. Linkage group. *Am J Bota*, 1961, 48: 716–723.
- [13] Chen KC, Olive LS. The genetics of *Sordaria brevicollis*. II. Biased segregation due to spindle overlap. *Genetics*, 1965, 51: 761–766. [\[DOI\]](#)
- [14] Klug WS, Cummings MR. Essentials of Genetics(4th ed.,), Beijing: Higher Education Press, 2002, 157–158.
- [15] Hartwell LH, Hood L, Goldberg ML, Reynolds AE, Silver LM, Veres RC. Genetics, From Genes to Genomes. Beijing: Science Press, 2003, 131–133.
- [16] ZHU Jun. Genetics(3rd Ed.). Beijing: China Agricultural Press, 2002, 104–105.
朱军. 遗传学(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2002, 104–105.
- [17] LIU Qing-Chang. Genetics. Beijing: Science Press, 2007, 99–101.
刘庆昌. 遗传学. 北京: 科学出版社, 2007, 99–101.
- [18] DING You-Fang, CHEN Ning. Genetics of Microorganism. Tianjing: Nankai University Press, 1990, 230–236.
丁友芳, 陈宁. 普通微生物遗传学. 天津: 南开大学出版社, 1990, 230–236.
- [19] JI Dao-Pan. Genetics Experiment. Beijing: China Agricultural Press, 1992, 42–45.
季道藩. 遗传学实验. 北京: 中国农业出版社, 1992, 42–45.
- [20] SHUAI Su-Rong. Textbook of General Genetics Experiment. Chendu: Sichuan Science and Technology Press, 2003, 56–60.
帅素容. 普通遗传学实验教程. 成都: 四川科学技术出版社, 2003, 56–60.
- [21] YANG Da-Xiang. Genetics Experiment. Beijing: Science Press, 2004, 111–120.
杨大翔. 遗传学实验. 北京: 科学出版社, 2004, 111–120.
- [22] LI Ya-Xuan, ZHAO Xin. Integrated experiment of genetics. Beijing: Science Press, 2006, 133–139.
李雅轩, 赵昕. 遗传学综合实验. 北京: 科学出版社, 2006, 133–139.
- [23] LIU Zu-Dong. Genetics(2nd ed., I). Beijing: Higher Education Press, 1990, 177–188.
刘祖洞. 遗传学(第二版, 上册). 北京: 高等教育出版社, 1990, 177–188.
- [24] WANG Ya-Fu, DAI Zhuo-Hua. Genetics. Beijing: Higher Education Press, 1999, 77–85.
王亚馥, 戴灼华. 遗传学. 北京: 高等教育出版社, 1999, 77–85.
- [25] YANG Ye-Hua. General Genetics. Beijing: Higher Education Press, 2000, 100–104, 110–111.
杨业华. 普通遗传学. 北京: 高等教育出版社, 2000, 100–104, 110–111.
- [26] HOU Wan-Ru, HE Yi-Kun. The meaning of gene recombination studied by tetrad analysis of fungi. *Journal Natural Science of Chengdu University*, 1991, 1: 1–10.
侯万儒, 何奕昆. 试论真菌四分子分析在基因重组研究上的意义. 成都大学自然科学学报, 1991, 1: 1–10.
- [27] HOU Zhan-Ming. Outline of teaching method for genetics analysis of fungi. *Hereditas(Beijing)*, 1997, 19(3): 30–33.
侯占铭. 真菌类遗传学分析教学概论. 遗传, 1997, 19(3): 30–33.
- [28] LUO Gui-Hua. Teaching of theory of cognitive structure of genetic analysis of fungi. *Hereditas(Beijing)*, 2002, 24(3): 349–350.
罗桂花. 真菌类遗传学分析的知识结构教学. 遗传, 2002, 24(3): 349–350.
- [29] LI You-Yong, ZHAO Yuan-Zeng. A simple method to correct genetic distance between linked genes and a correction of calculating data in tetrad analysis in *Neurospora crassa*. *Hereditas(Beijing)*, 2003, 25(3): 330–332.
李友勇, 赵元增. 链孢霉四分体分析连锁基因距离矫正的一种简便方法和计算数据的修正. 遗传, 2003, 25(3): 330–332.
- [30] Suzuki DT. An Introduction to Genetic Analysis. New York: W.H. Freeman and Company, 1989, 134–136.