

思考题

- 不同染色体结构变异的细胞学特点，如何鉴定？
- 利用缺失进基因定位与利用2点测验和3点测验法定位结果的差异？
- 单倍体和一倍体的区别？
- 染色体组的基本特征？

单体和三体形成配子类型，及其在基因定位中的应用

同源三倍体和同源四倍体育性差异原因？

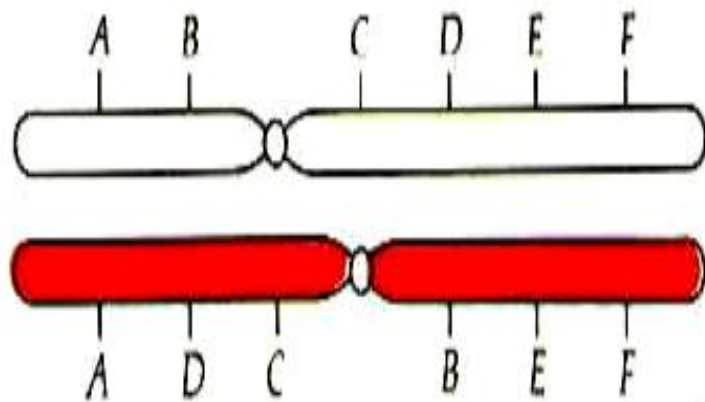
同源四倍体的基因分离：

染色体随机分离和染色单体随机分离形成配子的类型及比例？

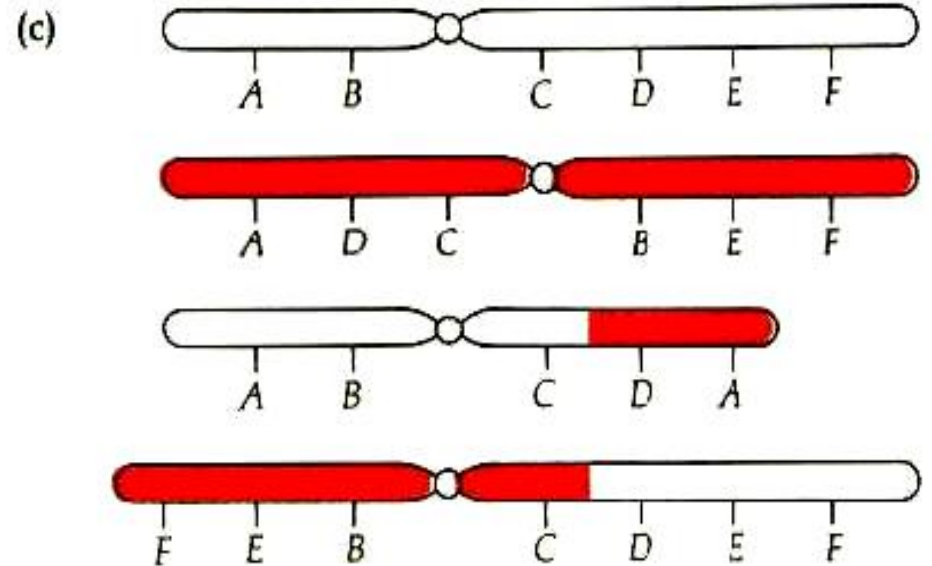
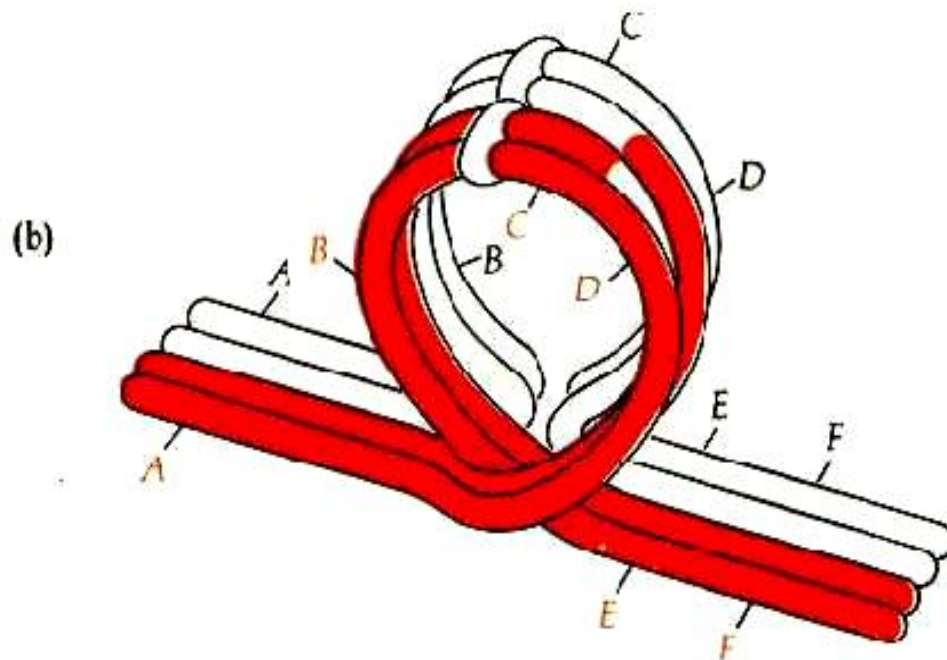
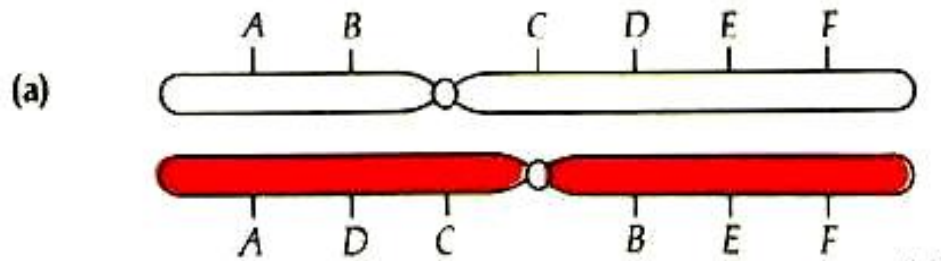
- 编号相同的三组染色体具有部分同源关系，在减数分裂时可以部分联会，并可部分代替功能，又称**同源转换群**。
- 不同染色体组之间部分同源的程度很高，这样的多倍体称为**节段异源多倍体**。
- 节段异源多倍体介于同源多倍体和异源多倍体之间。

- 染色体结构变异如何鉴定？
- 利用缺失进基因定位与利用2点测验和3点测验法定位结果的差异？
- 单体和单倍体、一倍体的区别？
- 染色体组的基本特征？

臂间倒位杂合体的交换



臂间倒位杂合体的交换



第七章 染色体数目变异 (P144)

第一节 染色体数目变异的类型

染色体数目变异的发现

- 19世纪90年代，H. de Vries在普通月见草（*Oenothera Lamarckiana*）中发现一些植株的组织 and 器官特别大。1901年命名为巨型月见草（*Oe. gigas*）。
- 1907-1909年发现，巨型月见草的体细胞中含有28个Chr，即 $2n=28$ ，而普通月见草 $2n=14$ 。
- Chr数目的成倍增减可以导致遗传性状的变异，个别Chr的增减也可以使遗传性状发生改变。

一、染色体组的概念和特征

染色体组：一种生物维持其生命活动所需要的一套基本的染色体（P144）；

染色体组（genome）：gene+chromosome

genome是生物配子中所有Chr的统称。

体细胞中的Chr一半来自母本一半来自父本，来自母本的一套Chr称为一个genome，来自父本的也是一个genome。

➤在**二倍体**中，**配子**中所含有的**全部染色体**称为染色体组

➤一般来讲，**一个染色体组**中所含的染色体称为一个属的**染色体基数**，以**x**表示。

染色体组的最基本特征

- (1) 各染色体形态、结构和连锁基因群彼此不同，它们包含着生物体生长发育所必需的全部遗传物质；**
- (2) 染色体组是一个完整而协调的体系，缺少一个就会造成不育或性状变异。**

但是，有些物种所携带的Chr并非每一条都是生存所必不可少的。

二、整倍体 (euploid)

染色体数是 χ 整倍数的个体或细胞称为整倍体。

- 一倍体 (monoploid) : 核中只含有一个染色体组(χ)
- 二倍体 (diploid) : 核中含有二个染色体组, $2n=2\chi$
- 多倍体 (polyploid) : 核中多于二个染色体组, $2n=3\chi$ 4χ 5χ 、 、 , 即三倍体和三倍体以上的整倍体。
- 单倍体 (haploid) : 含有配子染色体数的个体 (n)

二倍体

- 二倍体物种，如玉米 $2n=20$ ，水稻 $2n=24$ ，大麦 $2n=14$ 等，体细胞内含有两个genome。
- 每个genome都是由形态、结构和连锁基因群彼此不同的若干个Chr组成的完整而协调的遗传体系。
- 缺少或增加其中任何一个都会造成遗传上的不平衡，从而导致对生物体不利的性状变异。
- 这是二倍体genome的基本特征。

二倍体 diploid

- genome用 n 表示
- n 既是genome的标志符号，也是配子中Chr数目的代表。
- 体细胞中的Chr数目用 $2n$ 表示。
- n / $2n$ 不代表Chr的倍数性。

整倍体 euploid

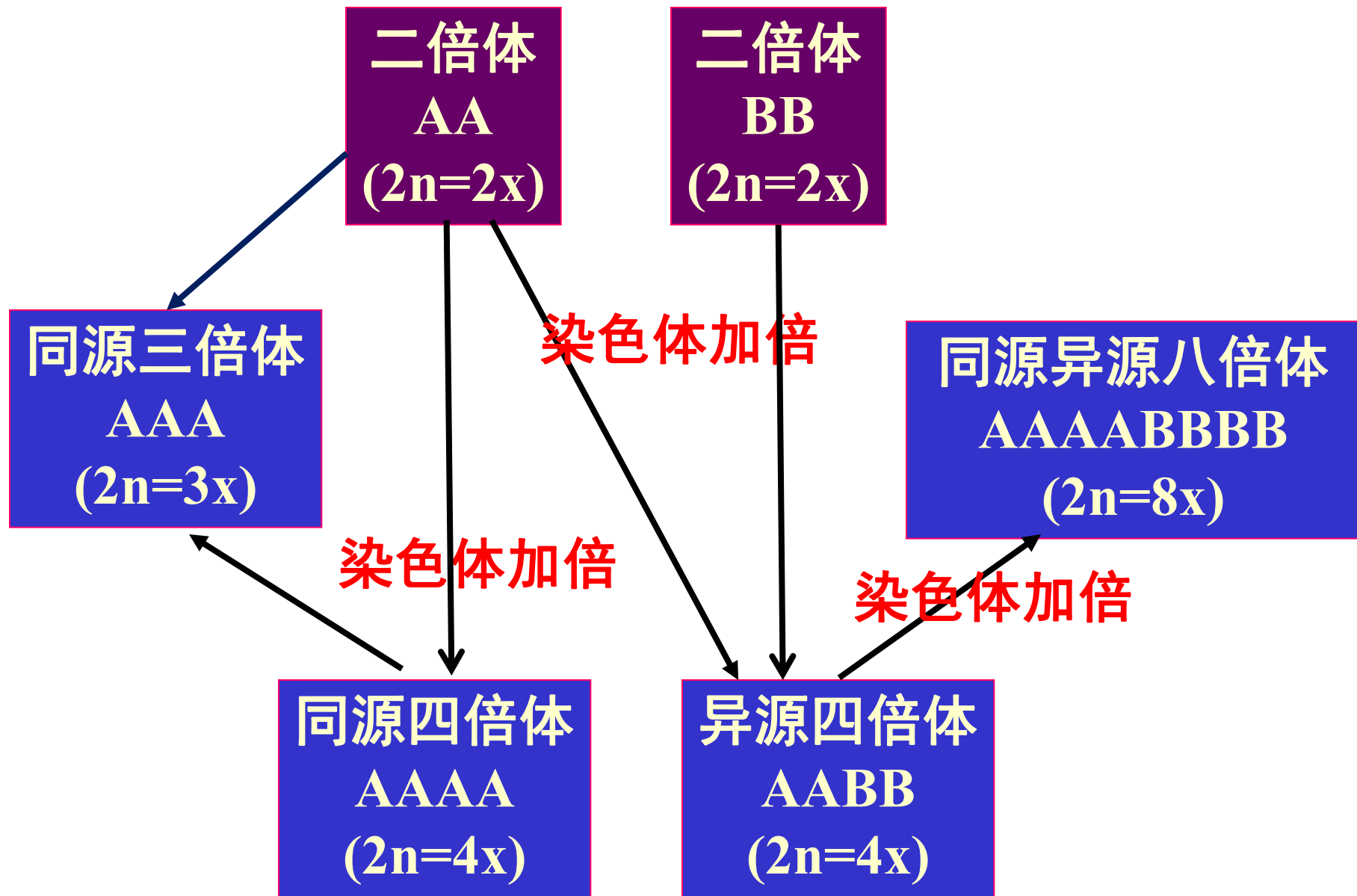
- $2n=14=2x$, $n=x=14$, 二倍体 (diploid)
- $2n=4x=28$, $n=2x=14$, 四倍体 (tetraploid)
- $2n=6x=42$, $n=3x=21$, 六倍体 (hexaploid)
- 这些种的合子染色体数都是以7为基础成倍增加的，称为整倍体。

双倍体和单倍体

- 染色体倍数为偶数的生物体称为双倍体（**amphiploid**）；
- 与双倍体对应的具有配子Chr数的生物体称为单倍体（**haploid**）。
- 对二倍体生物 $2n=2x$ ，双倍体就是二倍体，单倍体就是一倍体。
- 普通小麦， $2n=6x=42$ ，双倍体是六倍体；
- 它的单倍体实际上是一个三倍体，即 $n=3x=21$ 。

多倍体系列:

- 同源多倍体 (autopolyploid) : 增加的染色体组是性质相同的, 来自于同一物种。
- 异源多倍体 (allopolyploid) : 增加的染色体组是性质不同的, 染色体组来源于不同物种。
- 同源异源多倍体 (auto-allopolyploid) : 异源多倍体的染色体数再加倍。



甲二倍体



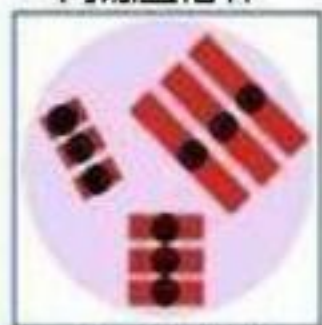
$$2n=2x=3 \text{ II}$$

乙二倍体



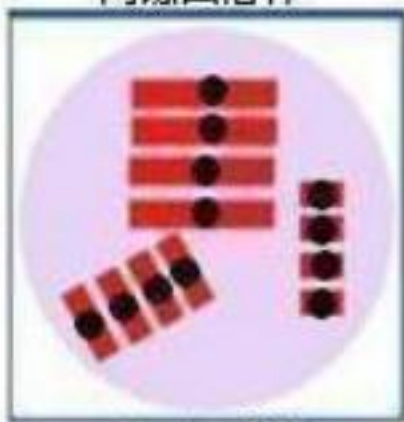
$$2n=2x=3 \text{ II}$$

同源三倍体



$$2n=3x=3 \text{ III}$$

同源四倍体



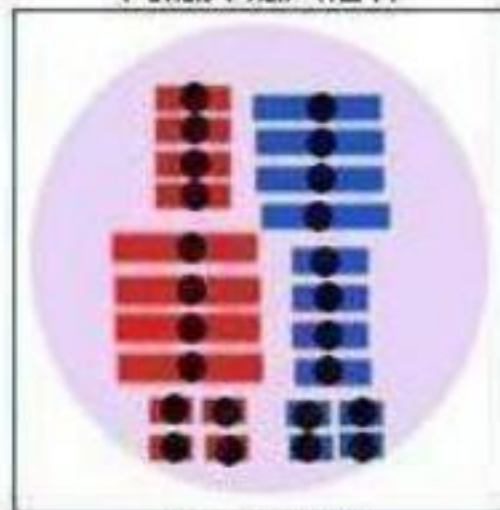
$$2n=4x=3 \text{ IV}$$

异源四倍体



$$2n=4x=6 \text{ II}$$

同源异源八倍体



$$2n=8x=6 \text{ IV}$$

三、非整倍体(*aneuploid*):

染色体数比该物种的正常合子染色体数($2n$)多或少一个以至若干个染色体的个体。
不是成倍数的增加或减少 (P149)。

- **超倍体** (hyperploid) (染色体数目多于双倍) :

三体 (trisomic) : $2n+1$

双三体 (double trisomic) : $2n+1+1$

四体 (tetrosomic) : $2n+2$

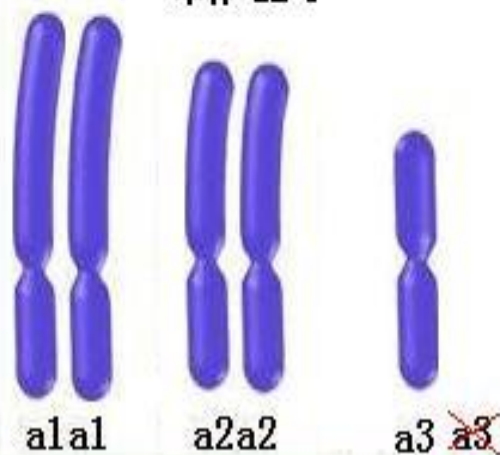
- **亚倍体** (hypoploid) : 染色体数目少于双倍。

单体 (monosomic) : $2n-1$

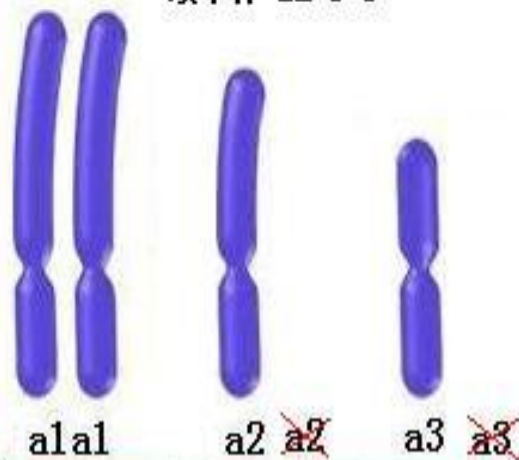
双单体 (double monosomic) : $2n-1-1$

缺体 (nullisomic) : $2n-2$

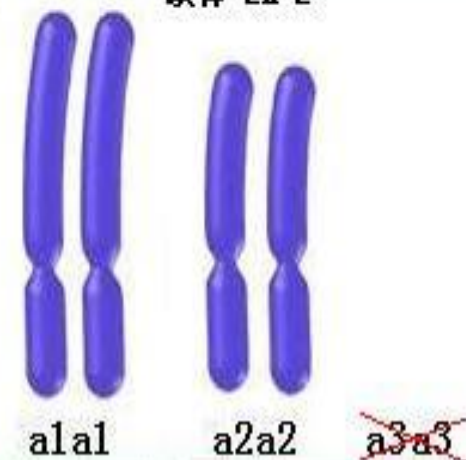
单体 $2n-1$



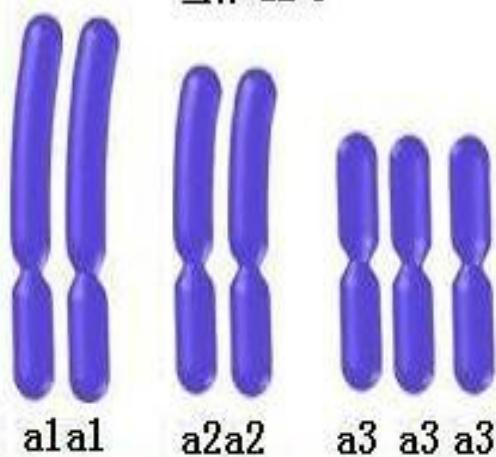
双单体 $2n-1-1$



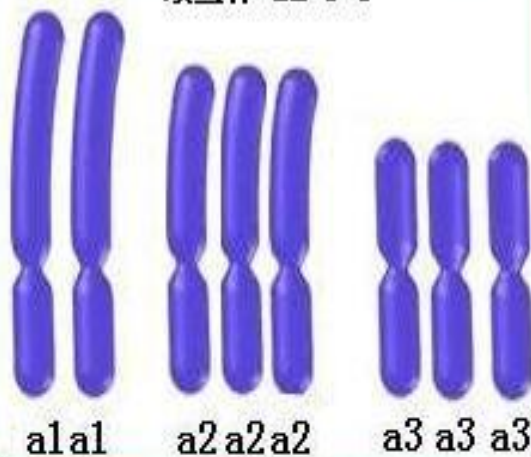
缺体 $2n-2$



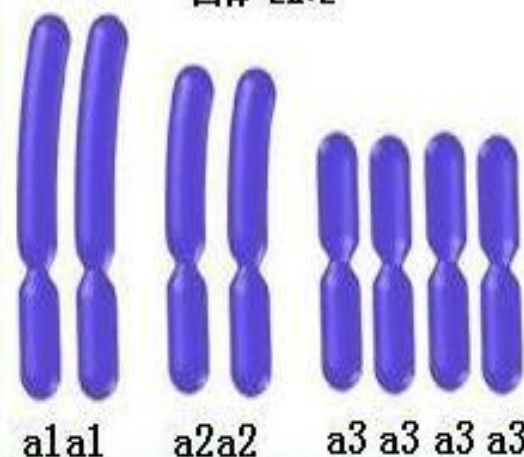
三体 $2n+1$



双三体 $2n+1+1$



四体 $2n+2$



第二节 整倍体

一、同源多倍体

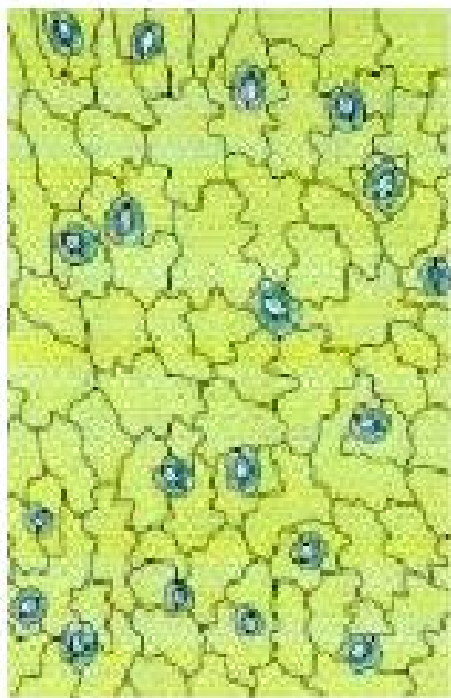
(一) 同源多倍体的形态特征

- **巨大性**
- 生长发育缓慢，开花，成熟较迟、适应性较强
- 基因的剂量增加，基因型的种类增加
- 成熟期延迟、生育期延长。



葡萄二倍体(左)和四倍体(右)的比较

不同倍数甜菜叶片气孔大小的比较



二倍体 (2x)



四倍体 (4x)



八倍体 (8x)

同源多倍体自然出现的频率：

- ①多存在于植物中，动物中极少。
- ②多年生植物高于一年生植物。
- ③自花授粉植物高于异花授粉植物。
- ④无性繁殖植物高于有性繁殖植物。

(二) 同源多倍体的基因剂量效应

在**同源多倍体**的细胞中，**同源染色体**不是成对的，而是成组的。由**3个或3个以上**的**同源染色体**组成的一组染色体叫**同源染色体组**或**同源组**。

1 基因型种类增加

2x	3x	4x
AA	AAA 三显式	AAAA 四显式
Aa	AAa 复显式	AAaA 三显式
aa	Aaa 单显式	AAaa 复显式
	aaa 零显式	Aaaa 单显式
		aaaa 零显式

随着同源染色体数目的增加，其基因剂量也随之增加

2 性状表现更明显

➤ 由于基因剂量效应，同源多倍体的生化反应与代谢活动加强；许多性状的表现更强。

◆ 大麦同源四倍体籽粒蛋白质含量比二倍体原种增加10-12%；

◆ 玉米同源四倍体籽粒胡萝卜素含量比二倍体原种增加43%。

3 同源多倍体改变了二倍体固有的基因平衡关系，不同基因反应有差异

- 大麦4x白化基因a7，复、三和四显式均绿色，但四显式植株矮小，结实率低
- 西葫芦的果形变异：二倍体(梨形)→四倍体(扁圆)；
- 菠菜的性别决定：XY型性别决定，四倍体水平只要具有Y染色体（XXXXY、XXYY、XYYY、YYYY）就为雄性植株。

(三) 同源多倍体的联会和分离 (P147)

联会特点: **同源组的同源染色体常联会成多价体。**

但是, 在任何同源区段内只能有两条染色体联会, 而将其他染色体的同源区段排斥在联会之外 (P151)。

因此, 每两个染色体之间的只是局部联会, 交叉较少, 联会松弛, 就有可能发生提早解离。

同源染色体组的联会：



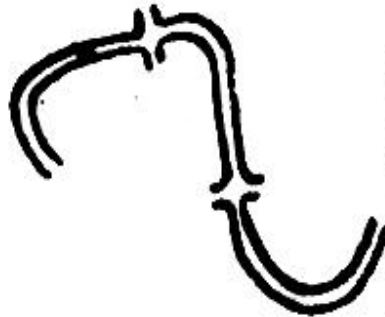



- ◆ 同源染色体组大多联会成多价体
- ◆ 局部联会
- ◆ 联会松弛，常常提前解离，造成染色体分离不均衡。

◆在细胞内，具有同源关系的一组染色体合称为一个**同源组（群）**

◆二倍体生物同源组有两条同源染色体，减数分裂前期I每对同源染色体联会形成一个**二价体(II)**

◆同源多倍体的每个同源组含有三条或三条以上同源染色体，减数分裂前期I往往同时有三条以上的染色体参与形成联会复合体，形成**多价体(multivalent)**。三价体(III)、四价体(IV)

1、同源三倍体的联会和分离

联会形式	偶线期形象	双线期形象	终变期或中期 I	后期 I 分离
III				2/1
II + I				2/1或1/1 (单价体丢失)

同源三倍体的联会和分离：

◆ 每一个同源染色体组主要有两种联会方式：

- 联会成III
- 联会成II+I

◆ 2/1分离，或1/1分离

同源三倍体减数分裂产物绝大部分是遗传不平衡的。

同源三倍体减数分裂产物绝大部分是遗传不平衡的

1	2	3	4	5	6
2	1	2	1	1	2
1	2	1	2	1	1

曼陀罗同源三倍体 ($2n=3x=36$) 的分离

%	12/24	13/23	14/22	15/21	16/20	17/19	18/18
大孢母细胞		3.5	9.0	14.0	21.5	34.5	17.5
小孢母细胞	0.8	4.5	8.5	14.5	22.9	30.8	18.0

同源三倍体是高度不育的。

◆ 染色体分离紊乱

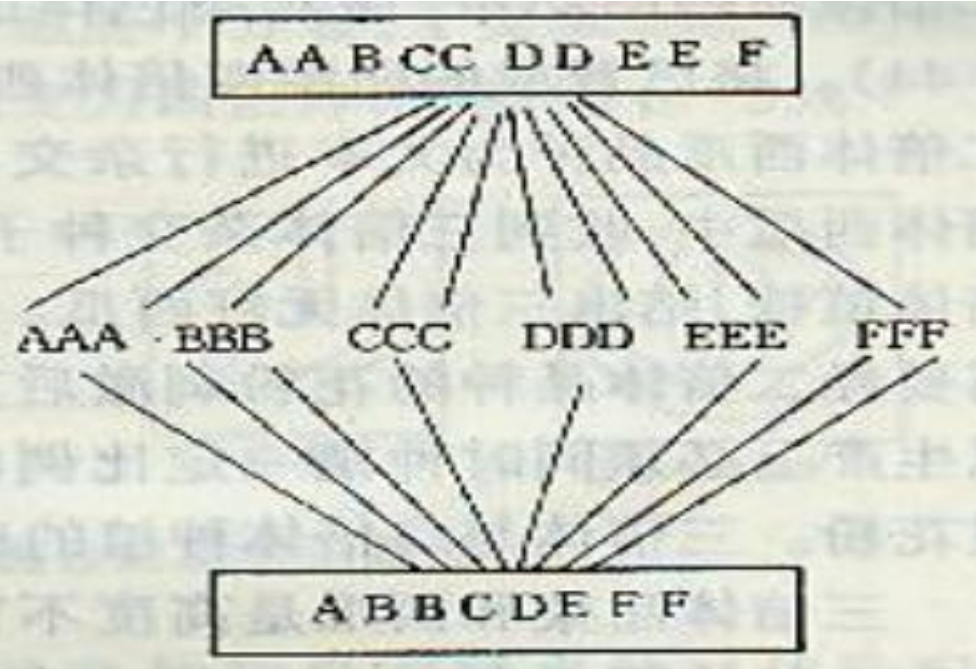
◆ 高度不育

没有必要讨论其基因分离

同源三倍体的应用：

◆应用其不育性。

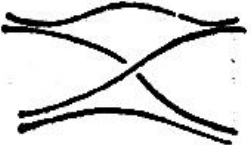
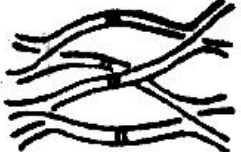
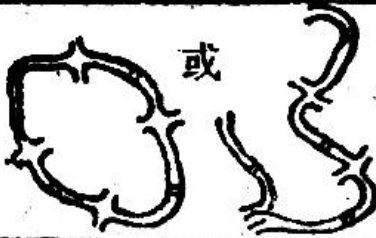
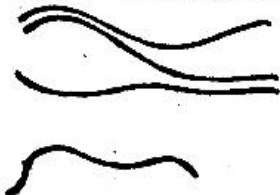
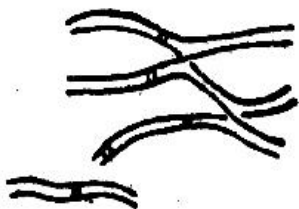
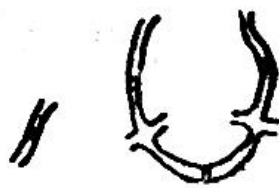

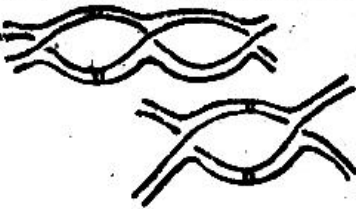
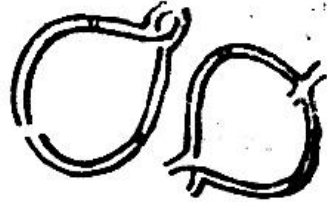

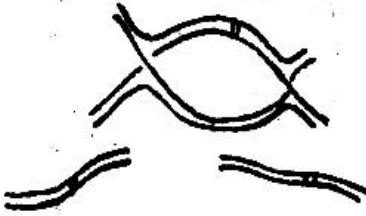
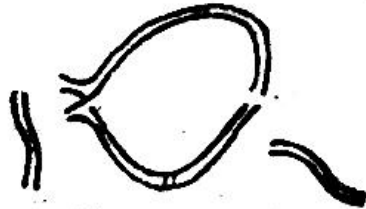
无籽西瓜



∴同源三倍体的染色体分离是一种**不均衡的分离**，各配子中的染色体数目高度紊乱。

由于这种染色体数目的紊乱，结果导致同源三倍体所形成**配子的高度不育**（P152）。

2、同源四倍体的联会和分离

前期联会	偶线期形象	双线期形象	终变期形象	后期 I 分离
<u>IV</u>			 或	<u>2/2</u> 或 3/1
III + I				2/2 或 3/1 或 (2/1)
<u>II + II</u>				<u>2/2</u>
II + I + I				2/2 或 3/1 (或2/1) (或1/1)

同源四倍体的联会以**四价体 (IV)** 和**2个二价体 (II + II)** 为主，后期 I 分离也主要是**2/2式**。

玉米4x小孢子:

333个中, $n=20$ 为143个, 占 42.16%。

其它 $n=21\sim24$

$n=14\sim19$

同源四倍体产生的配子大部分是可育。

◆大多联会成IV和II + II，2/2分离。

◆玉米同源四倍体， $2n=4x=40=10\text{ IV}$ ，20/20 分离的占2/3。

◆自交后代中， $2n=40$ 50-60%，

$2n=37\sim39$ 、 $2n=41\sim47$ 30%±

$2n>47$ 、 $2n<37$ 比例很小

3、同源四倍体基因的分离

同源四倍体的染色体分离主要是2/2式的均衡分离，其染色体上的基因分离方式取决于基因与着丝粒的距离

- 染色体随机分离：如果 (A-a)基因距着丝粒的距离较近，以致非姊妹染色单体在该基因与着丝粒之间难以发生交换时，则该基因就随着染色体的随机分离而分离。

以三式AAAa为例

- 染色单体随机分离

同源四倍体的基因分离：

染色体随机分离

染色单体随机分离

染色体随机分离

random chromosome segregation

基本假定：

1、2/2分离

2、所研究的基因与着丝粒相距很近，其间不发生交换

基因随染色体的分离而分离。

同源四倍体基因分离

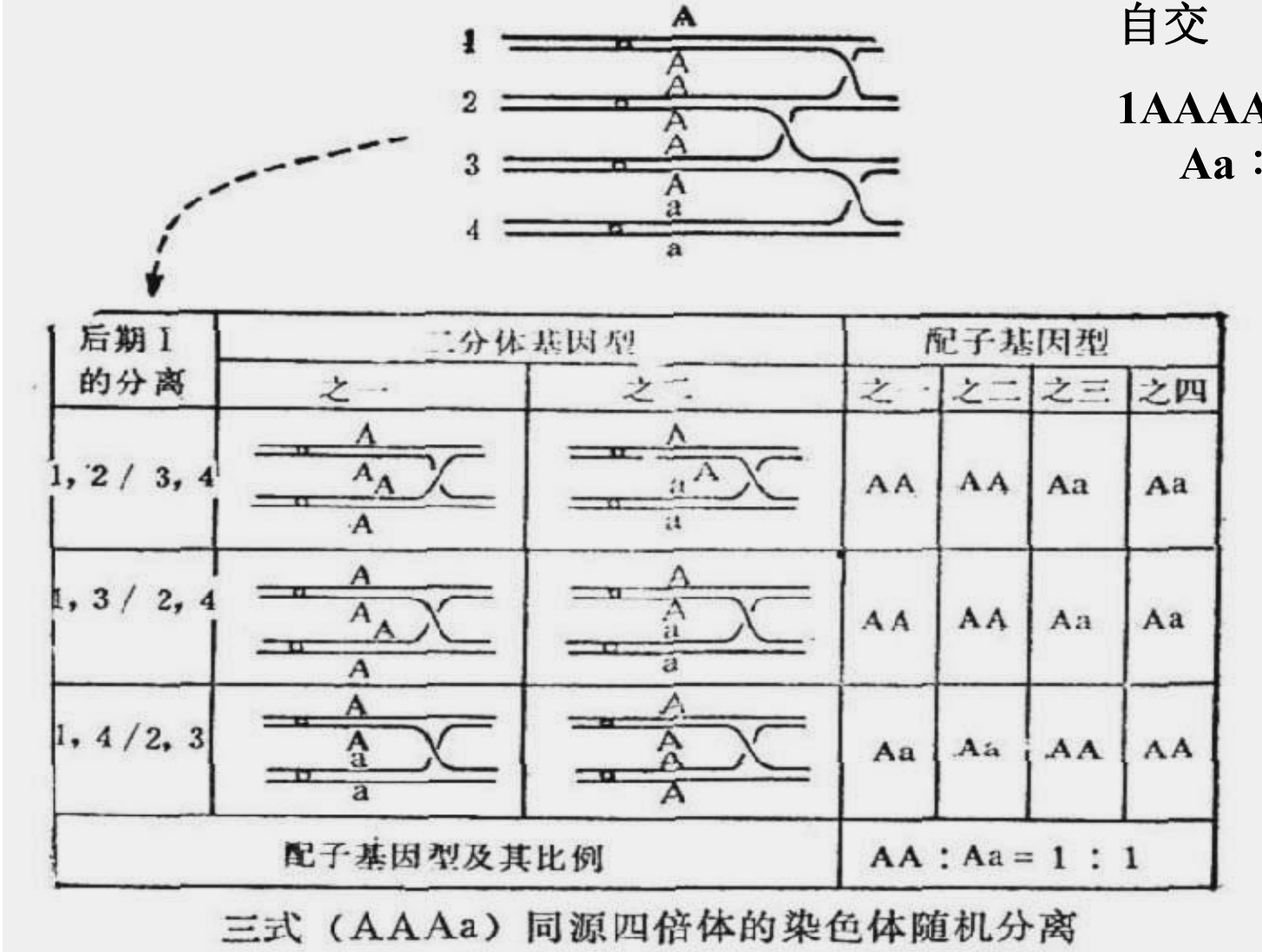
三式(AAAa) 染色体随机分离

以AAAa为例：

测交 AAAa： Aaa
=1： 1

自交

1AAAA： 2AA
Aa： 1Aaaa



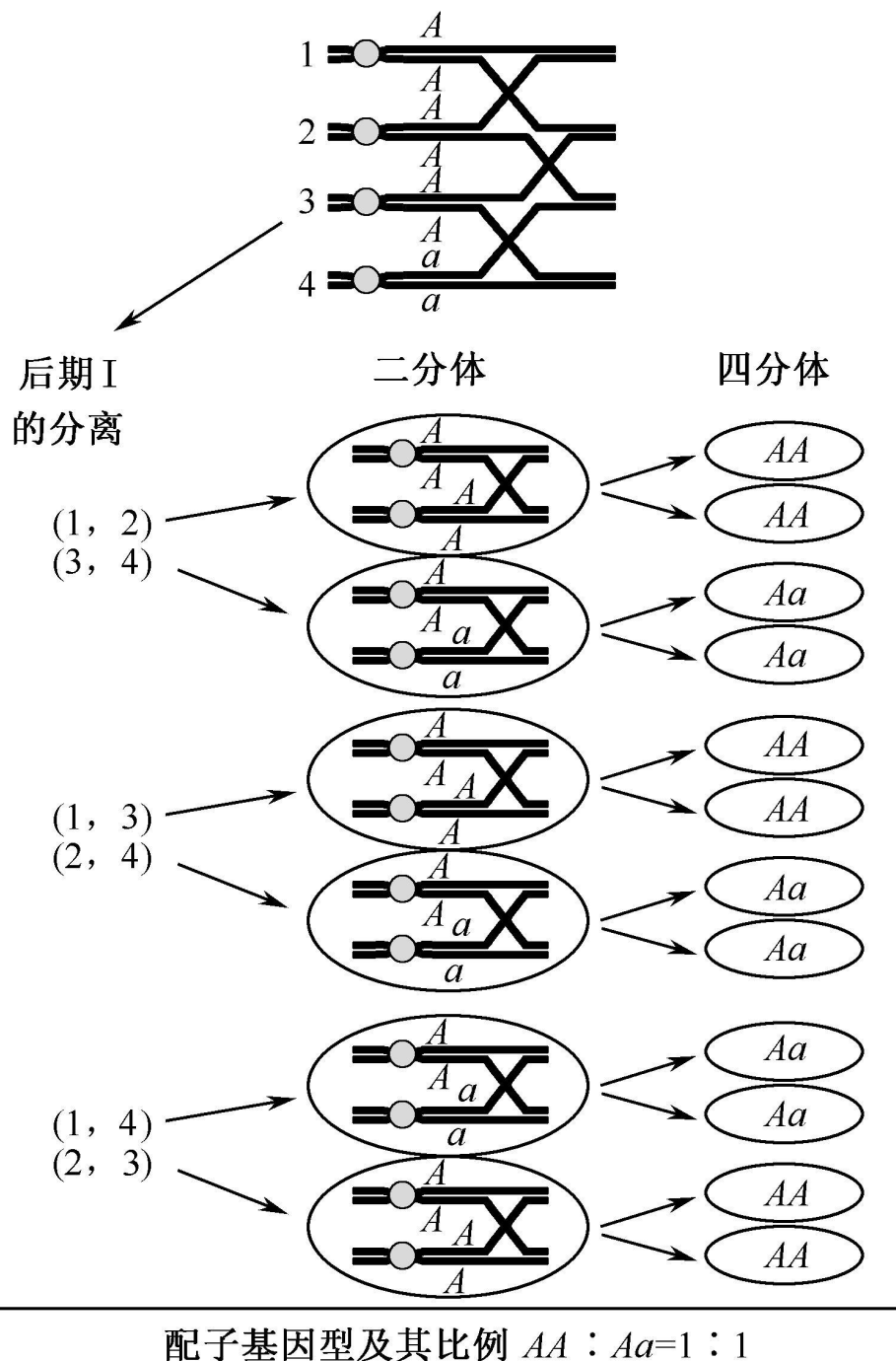
以AAAa为例：

测交 $AAa : Aaa$
 $= 1 : 1$

自交

$1AAAA : 2AA$
 $Aa : 1Aaaa$

同源四倍体的染色体随机分离



假定这各种精子和卵子都以同样的比率参与受精，则其自交子代的基因型种类和比例为：

同源四倍体等位基因的染色体随机分离结果

基 因 型	配子比例			自交后代基因型比例					表现型比例	
	AA	Aa	aa	A ⁴	A ³ a	A ² a ²	Aa ³	a ⁴	显性 [A]	隐性[a]
AA ³ Aa	1	1		1	2	1			1	0
AA ² Aaa	1	4	1	1	8	18	8	1	35	1
Aaaa		1	1			1	2	1	3	1

同源四倍体染色单体随机分离



$$AA \text{ 的组合数} = C_6^2 = \frac{6!}{(6-2)! \times 2!} = 15$$

$$Aa \text{ 的组合数} = C_6^1 \times C_2^1 = \frac{6!}{(6-1)! \times 1!} \times \frac{2!}{(2-1)! \times 1!} = 12$$

$$aa \text{ 的组合数} = C_2^2 = 1$$

染色单体随机分离:

- ◆ 基因型AAAa, 复制以后成为AAAAAaa
- ◆ 每一个减数分裂产物获得8个染色单体中的两个, 组合数为:

$$C_8^2 = 8! / (8-2)! 2! = 8 \times 7 / 2 = 28$$

① AA的组合数 $= C_6^2 = 6! / (6-2)! 2! = 15$

② Aa组合数为 $= C_6^1 \times C_2^1 = 12$

③ aa组合数为 $= C_2^2 = 1$

染色单体随机分离产生aa配子

◆ $AA : Aa : aa = 15 : 12 : 1$

◆ 出现了1/28隐性纯合的aa配子！

◆ 自交： $(15AA : 12Aa : 1aa)^2$
 $= 225A_4 : 360A_3a : 174A_2a_2 : 24Aa_3 : 1a_4$
 $= 783[A] : 1[a]$

假定各种精子和卵子都以同样的比率参与受精，则其自交子代的基因型种类和比例为：

同源四倍体等位基因的染色单体随机分离结果

基因型	配子比例			自交后代基因型比例					表现型比例	
	AA	Aa	aa	A ⁴	A ³ a	A ² a ²	Aa ³	A ⁴	显性 [A]	隐性 [a]
AAAa	15	12	1	225	360	174	24	1	783	1
AAaa	3	8	3	9	48	82	48	9	20.8	1
Aaaa	1	12	15	1	24	174	360	225	2.44	1

二、异源多倍体 (152)

● 异源多倍体(**allopolyploid**)是生物进化、新物种形成的重要因素之一

◆ 被子植物纲中 30-35%

◆ 禾本科植物 70%

◆ 许多农作物:

小麦、燕麦、甘蔗、烟草、甘蓝型油菜、棉花、草莓、苹果、梨

◆ 菊花、水仙、郁金香



异源多倍体的地位：

- 在显花植物中，多倍体的比重与进化程度密切相关
- Darlington等，1955年：

裸子植物中	13%的种是多倍体
双子叶植物	42.8%
单子叶植物	68.6%
- 分类地位越高，多倍体所占的比重越大
- 禾本科 (*Gramineae*) 中有64%的种是多倍体，竹亚科 (*Bombazine*) 中100%是多倍体
- 龙舌兰科 (*Agaceae*) 100%是多倍体

植物中多倍体的比重与其生长环境有密切关系：

- A. Love 和 D. Love (1949) :
- 亚非丁布克 17°N 单子叶植物中多倍体占 67.0%
双子叶中 31.1%
- 美国 50°-60°N 单子叶植物中多倍体占 75%
双子叶中 49.8%
- 斯匹次卑尔群岛 77°N-81°N 单子叶植物中多倍体占 95%
双子叶中 61.4%
- Reese (1958) 和 Gatl shalk (1967) 等：
从撒哈拉北部经欧洲到格陵兰岛北部，多倍体由37.8%增加到85.9%。

在栽培植物中，多倍体种更为常见

常见的异源多倍体作物			
名称	学名	x	2n
烟草	<i>Nicotiana tabacum</i>	12	48
陆地棉	<i>Gossypium hirsutum</i>	13	52
海岛棉	<i>Gossypium baradense</i>	13	52
小麦	<i>Triticum aestivum</i>	7	42
燕麦	<i>Avena sativa</i>	7	42
甘蔗	<i>Saccharum officinarum</i>	10	80
草莓	<i>Fragaria grandiflora</i>	7	56
苹果	<i>Malus sylvestris</i>	17	34, 51
梨	<i>Pyrus communis</i>	17	34, 51

异源多倍体的分类：

◆ 染色体组异源多倍体：

genome来自不同的祖先物种，相互之间没有亲缘关系。

◆ 节段异源多倍体（部分异源多倍体）：

genome之间有部分的亲缘关系。

1、偶倍数的异源多倍体

指各染色体组都是**成对出现**的异源多倍体。

●自然界中能正常繁殖的异源多倍体物种几乎都是偶倍数

●细胞内的染色体组成对存在，同源染色体能正常配对形成二价体，并分配到配子中去，因而其遗传表现与二倍体相似

(1) 偶倍数异源多倍体的形成及证明(人工合成)

◆ 普通烟草(*Nicotiana tabacum*)

◆ 普通小麦(*Triticum aestivum*)

拟茸毛烟草
($2n=2x=TT=24$
 $=12II$)

×

美花烟草
($2n=2x=SS=24$
 $=12II$)

种间杂种
($2n=2x=TS=24$
 $=24I$)

加倍

双二倍体
($2n=4x=TTSS$
 $=48=24II$)

演化

普通烟草
($2n=4x=TTSS$
 $=48=24II$)

一粒小麦
($2n=2x=AA=14=7 \text{ II}$)



拟斯卑尔脱山羊草
($2n=2x=BB=14=7 \text{ II}$)

种间杂种
($2n=2x=AB=14=14 \text{ I}$)

加倍

双二倍体
($2n=4x=AABB=28=14 \text{ II}$)



方穗山羊草
($2n=2x=DD=14=7 \text{ II}$)

演化

双二倍体
($2n=4x=AABB=28=14 \text{ II}$)

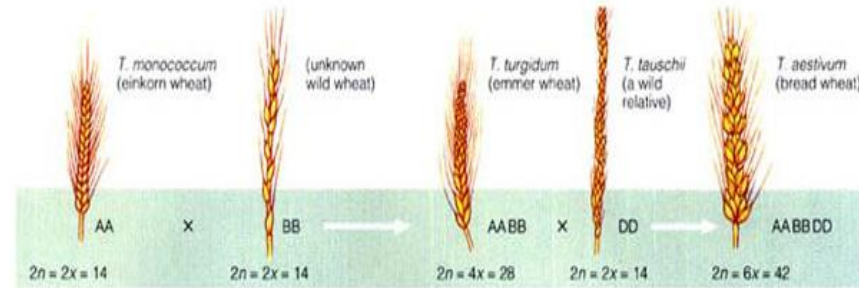
种间杂种
($2n=3x=ABD=21=21 \text{ I}$)

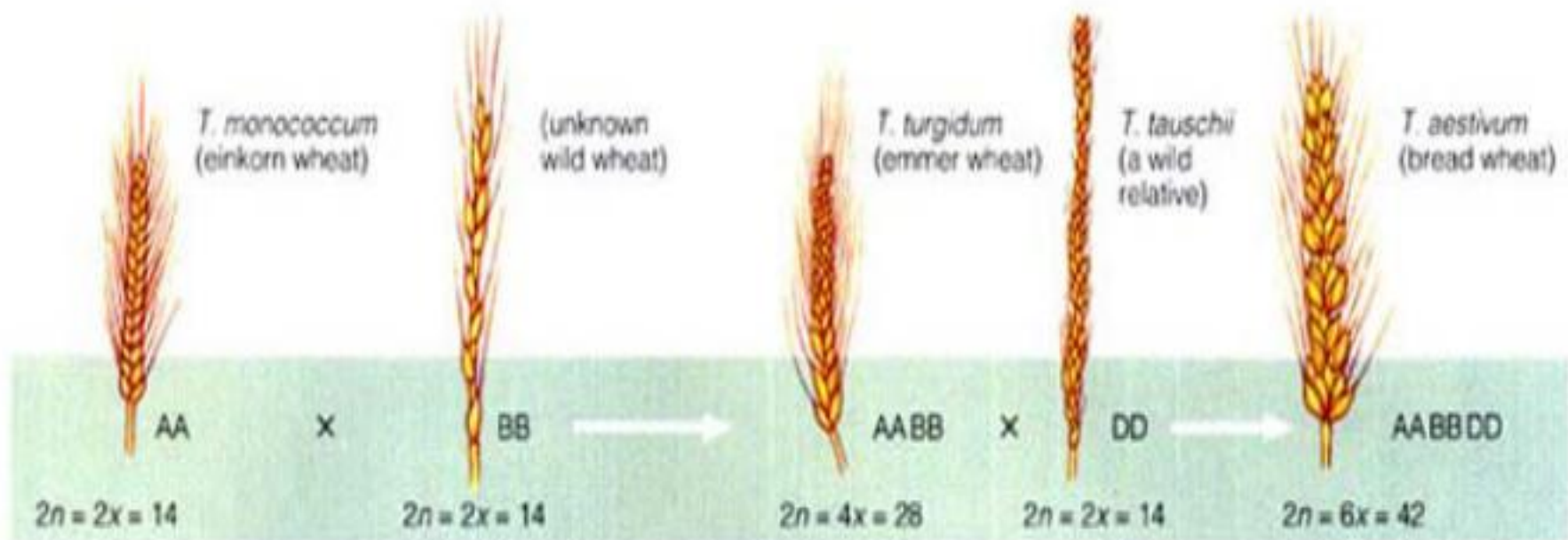
加倍

($2n=6x=AABBDD=42=21 \text{ II}$)

演化

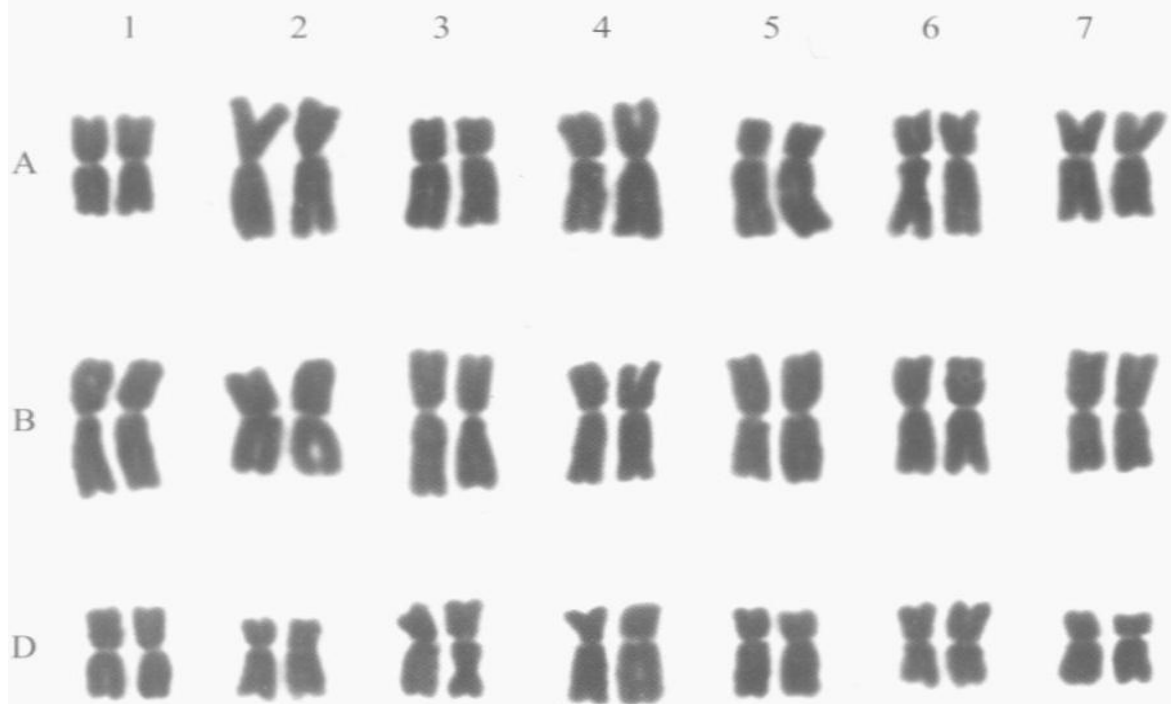
普通小麦
($2n=6x=AABBDD=42=21 \text{ II}$)







普通小麦
(*T. aestivum*)
的染色体



(2) 染色体的部分同源性——部分同源群

- ◆ 小麦属染色体的部分同源群
- ◆ 部分同源染色体间可能具有少数相同基因(控制同一性状，表现为多因一效)
- ◆ 有时可能相互代替(补偿效应)
- ◆ 减数分裂过程中可能发生异源联会(allosynapsis)

普通小麦染色体组的部分同源关系

染色体组	A	B	D	黑麦R	大麦H
部分同源组	1A	1B	1D	1R	1H
	2A	2B	2D	2R	2H
	3A	3B	3D	3R	3H

	7A	7B	7D	7R	7H

普通小麦粒色遗传

- 普通小麦粒色
 - 红色对白色为
 - 显性
- 受三对基因控制
 - R_1, r_1 3D
 - R_2, r_2 3A
 - R_3, r_3 3B

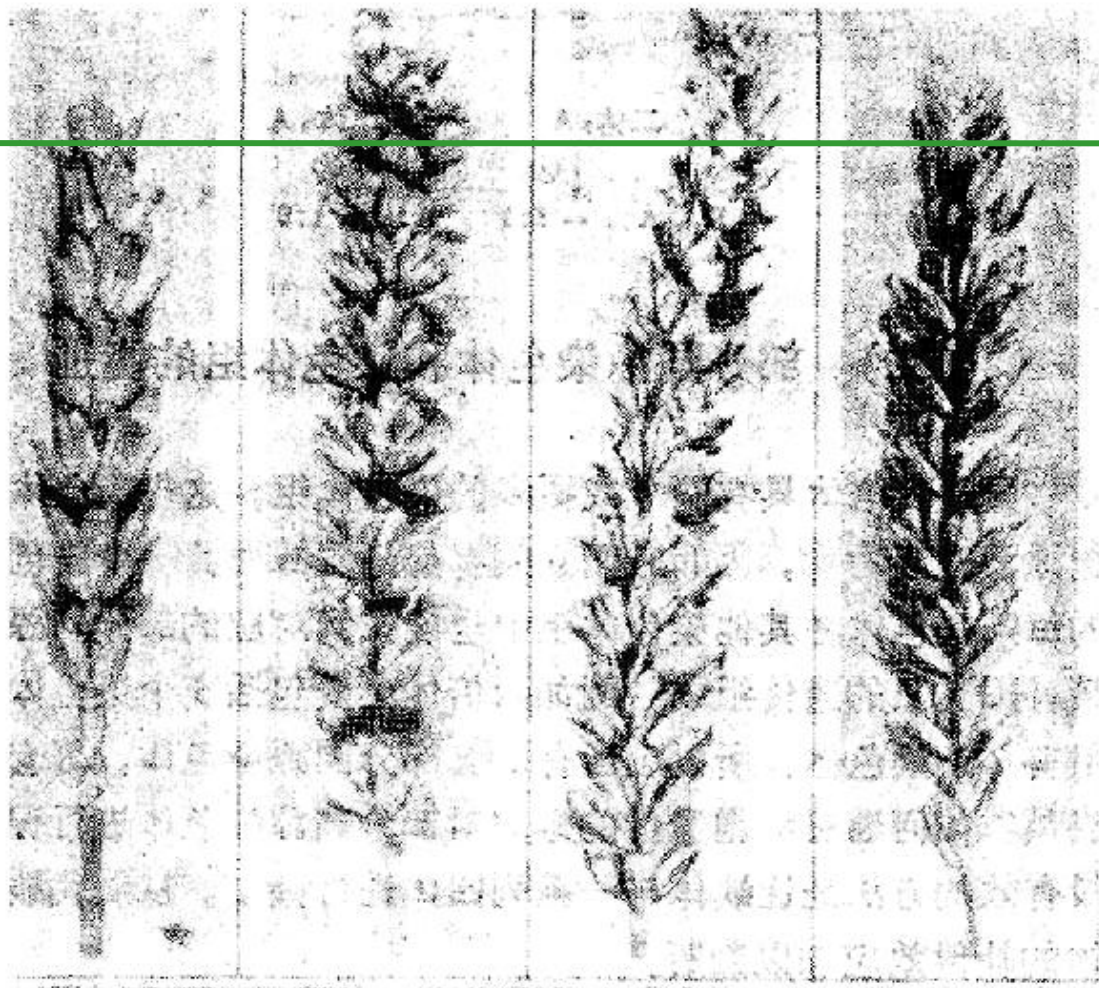


图 8-11 小麦四体 2D 对缺体 2B 的补偿效应自左至右：缺体 2D、正常、缺体 2D-四体 2B、四体 2B (引自 E. R. Sears 1944)

普通小麦2D与2B的补偿效应

染色体组的染色体基数

◆偶倍数的异源多倍体是二倍体物种的双二倍体，因此其染色体数是其亲本物种染色体数之和。

◆两亲本物种的染色体组的基数可能相同，也可能不同。

- 普通烟草($x=12$)、普通小麦($x=7$)
- 芸苔属各物种的染色体基数

普通小麦

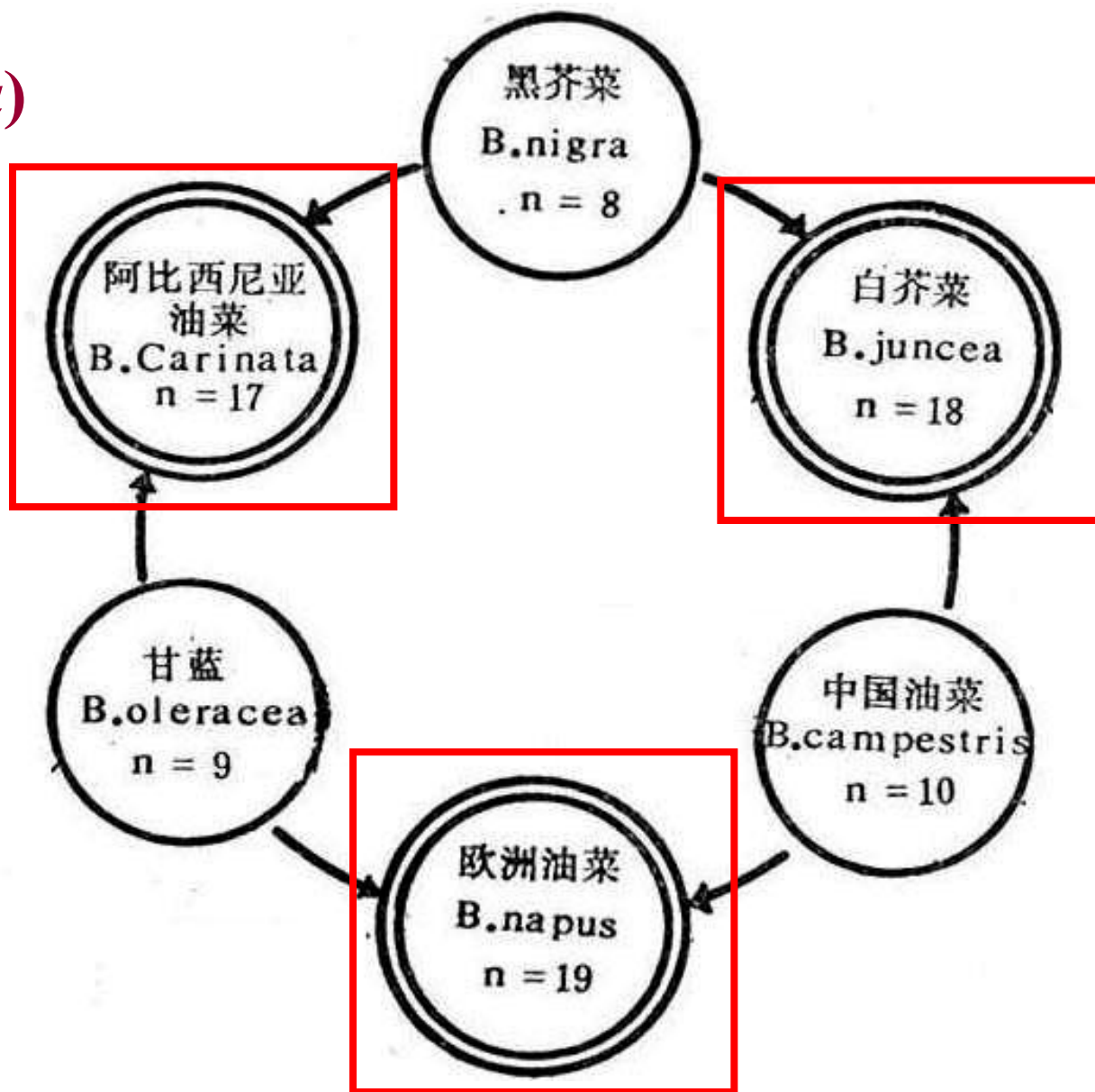
- A组: A1、A2、 、 、 、 A7来自于一粒小麦
- B组: B1、B2、 、 、 、 B7来自于拟斯卑尔脱山羊草
- D组: D1、D2、 、 、 、 D7来自于方穗山羊草

- 编号相同的三组染色体具有部分同源关系，在减数分裂时可以部分联会，并可部分代替功能，又称**同源转换群**。
- 不同染色体组之间部分同源的程度很高，这样的多倍体称为**节段异源多倍体**。
- 节段异源多倍体介于同源多倍体和异源多倍体之间。

(3) 并非所有异源多倍体中各染色体组中的染色体数相同

$$\begin{array}{ccc} \text{黑芥菜} & \times & \text{中国油菜} \\ 2n=2X=16=8\text{II} & \downarrow & 2n=2X=20=10\text{II} \\ & \text{白芥菜} & \\ & 2n=4X=36=8\text{II}+10\text{II}=18\text{II} & \end{array}$$

芸苔属(*Brassica*) 各物种的关系



2、奇倍数的异源多倍体（P156）

即染色体组是奇数

奇倍数异源多倍体的产生及其特征

- ◆偶倍数异源多倍体物种间杂交

- ◆奇倍数异源多倍体在联会配对时形成众多的单价体，染色体分离紊乱，配子中染色体组成不平衡，因而很难产生正常可育的配子

倍半二倍体(sesquidiploid)

普通小麦

二粒小麦

AABBDD

×

AABB

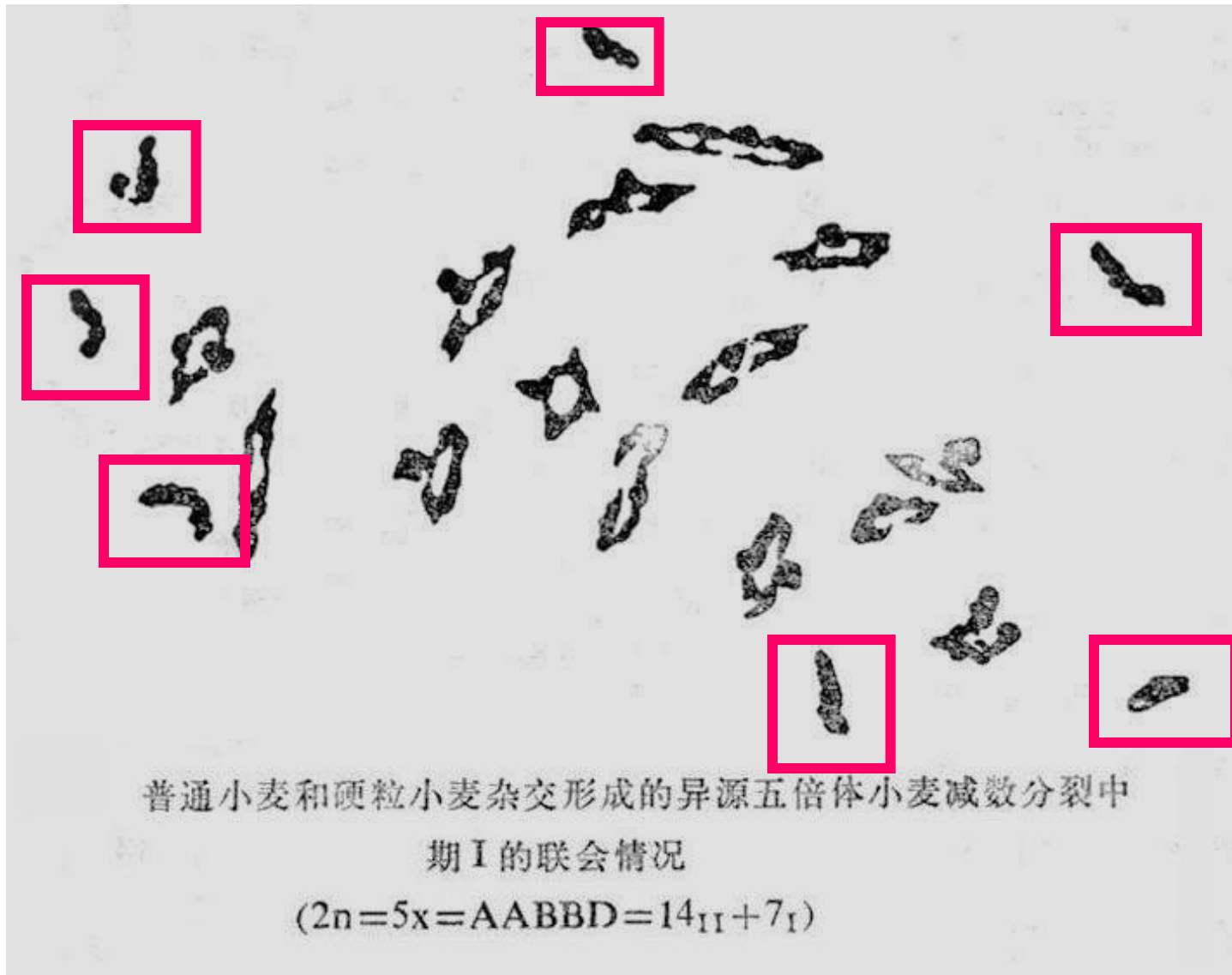


AABBD 异源五倍体 (倍半二倍体)

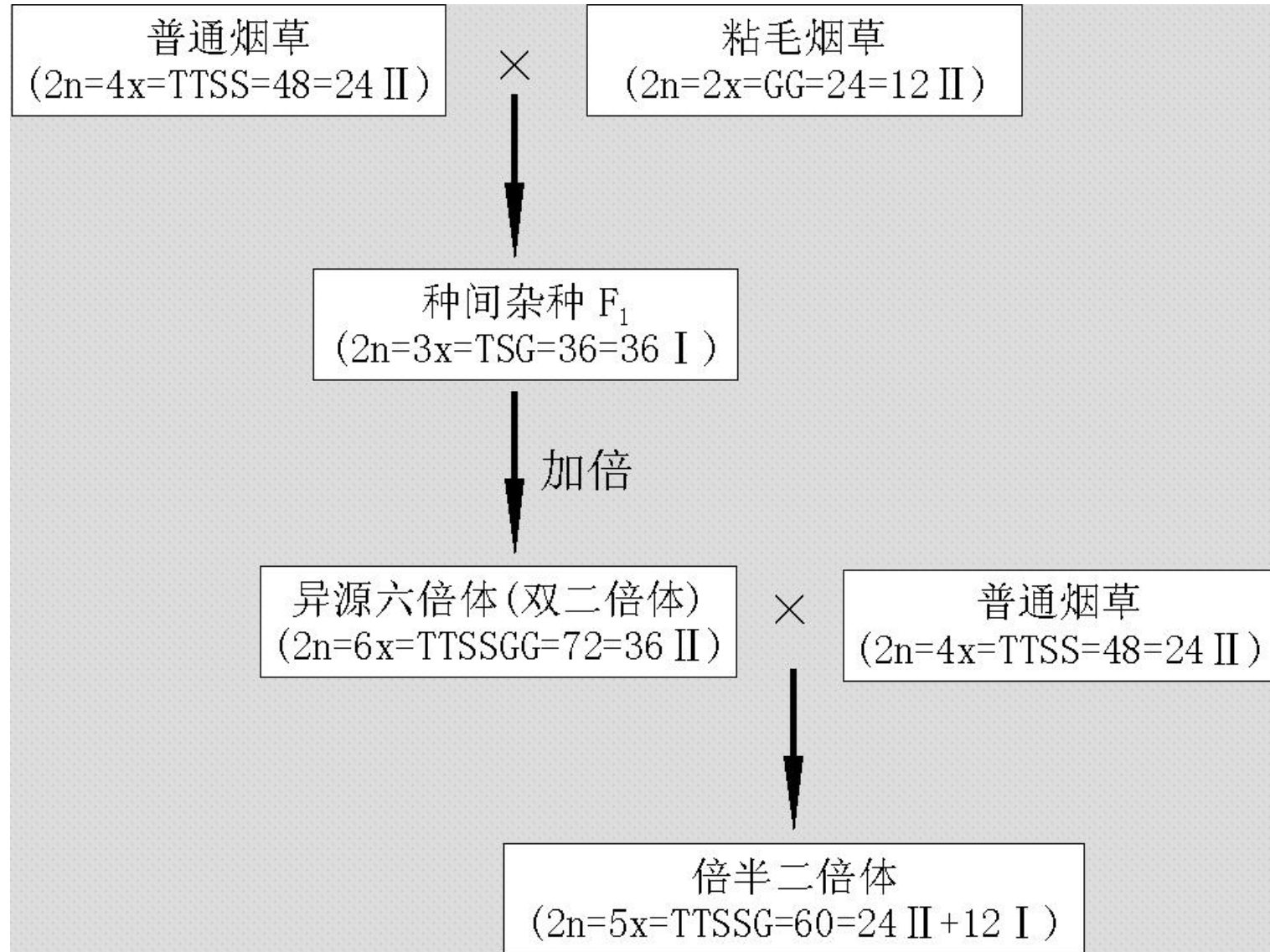
由于单价体的出现，导致形成的配子染色体组成的不平衡，致使不育或部分不育

所以自然界的物种很难以奇倍数的异源多倍体存在，除非它可以无性繁殖

异源五倍体小麦的联会

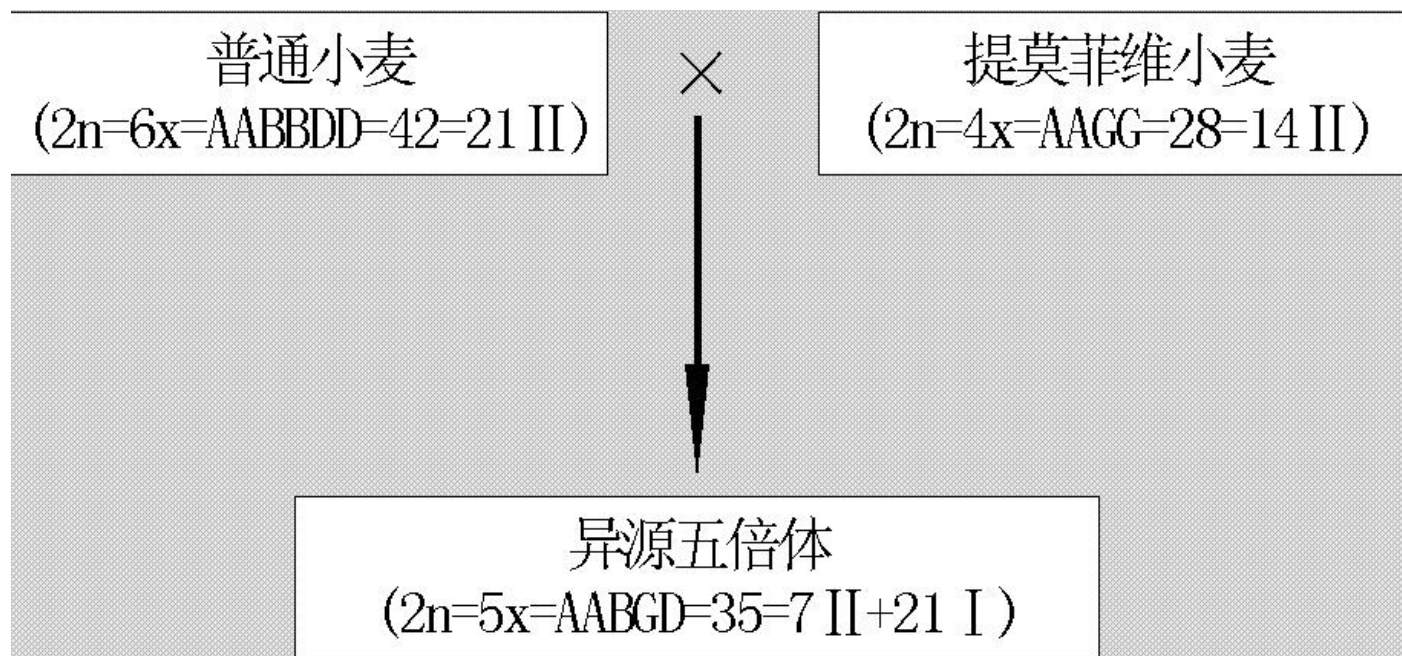
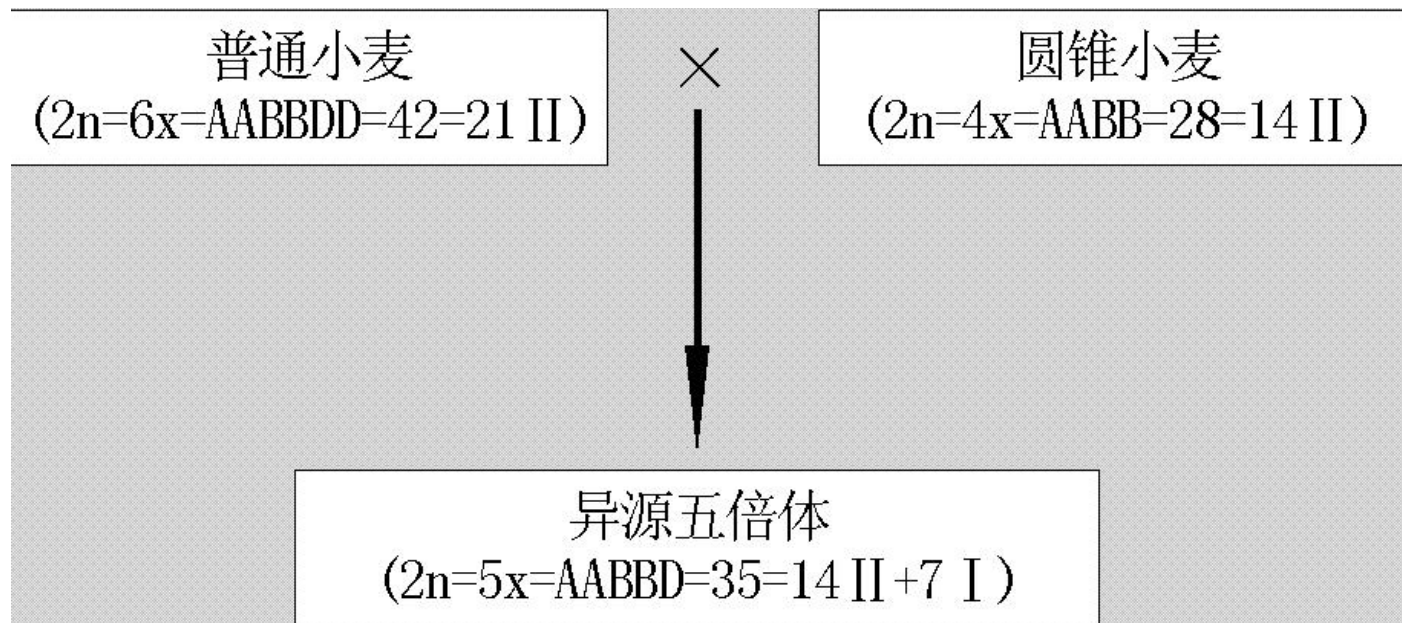


普通烟草与粘毛烟草的倍半二倍体



◆奇倍数异源多倍体在联会配对时形成众多的单价体，染色体分离紊乱，配子中染色体组成不平衡，因而很难产生正常可育的配子

异源五倍体小麦的形成



三、多倍体的形成途径（P153）

- 未减数的配子结合形成多倍体（自然界中产生多倍体的主要方式）--减数分裂
- 体细胞染色体或受精的合子加倍产生多倍体--有丝分裂

原始亲本加倍后再进行交配

二倍体亲本正常的配子受精后加倍

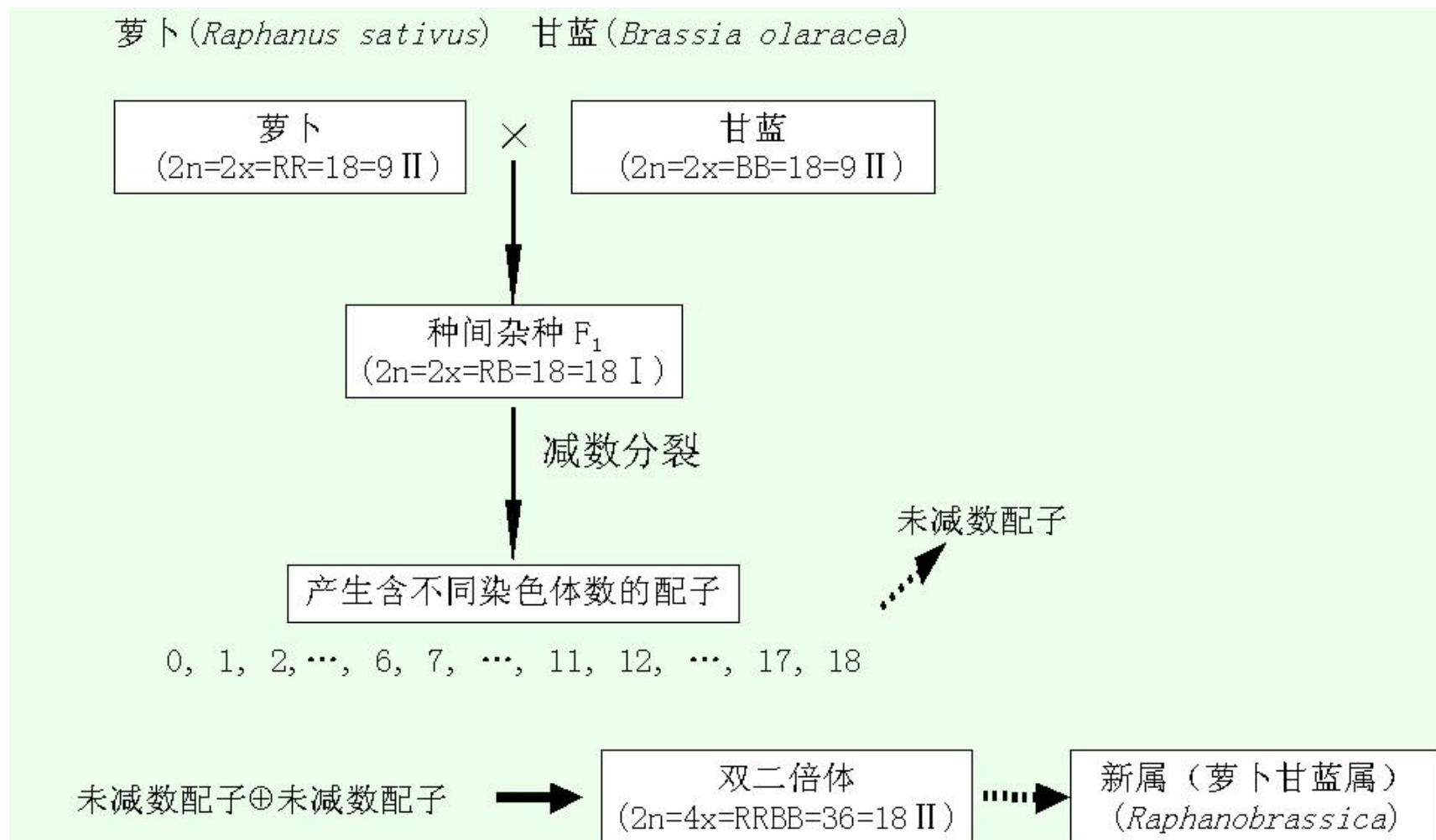
未减数配子结合

◆ 桃树($2n=2x=16=8\text{II}$)的未减数配子
($n=2x=16$)融合形成同源多倍体

- 未减数配子 \times 未减数配子——四倍体($2n=4x=32=8\text{IV}$)
- 未减数配子 \times 正常配子——三倍体($2n=3x=24=8\text{III}$)

未减数配子结合

◆ 种间杂种F₁未减数配子融合形成异源多倍体



体细胞染色体数加倍

●体细胞染色体加倍的方法

- 最常用的方法：秋水仙素处理分生组织

- ◆阻碍有丝分裂细胞纺锤丝(体)的形成

●同源多倍体的诱导

- 诱导二倍体物种染色体加倍→同源多倍体(偶倍数)

●异源多倍体的诱导

- ◆诱导杂种 F_1 染色体加倍→双二倍体

- ◆诱导二倍体物种染色体加倍→同源多倍体
→杂交→双二倍体

四、人工诱导多倍体的应用



1. 克服远缘杂交的不孕性
2. 克服远缘杂种的不实性
3. 创造种间杂交育种的中间亲本
4. 人工合成新物种、育成作物新类型

人工合成同源多倍体

直接加倍，如同源四倍体芥麦

人工合成异源多倍体

◆方法：物种间杂交，杂种F1染色体数目加倍。八倍体小黑麦、六倍体小黑麦

多倍体的应用

- 1、克服远缘杂交的不孕性
- 2、克服远缘杂种的不育性
- 3、创造远缘杂交育种的中间亲本
- 4、育成新作物

1、克服远缘杂交的不孕性

◆ 白菜 *Brassica chinensis*, $2n=2x=20=10\text{ II}$

◆ 甘蓝 *B. oleracea*, $2n=2x=18=9\text{ II}$

◆ 杂交不孕

◆ 将甘蓝加倍成 $2n=4x=36=9\text{ IV}$

再与白菜杂交，获得了杂种

2、克服远缘杂种的不育性

- ◆ 远缘杂交的 F_1 是多元单倍体，高度不育
- ◆ F_1 染色体加倍，就得到异源多倍体
- ◆ 小黑麦

3、创造远缘杂交育种的中间亲本

- ◆ 利用远缘有利基因

- ◆ 伞形山羊草 *Aegilops umbellulata*

$2n = C^u C^u = 14 = 7 \text{ II}$ 中有抗叶锈病基因 R

- ◆ 野生二粒小麦 $2n = 4x = AABB = 28 = 14 \text{ II}$

- ◆ 先将伞形山羊草与野生二粒小麦杂交得到 F_1 ($2n = 3x = ABC^u = 21 \text{ I}$)

- ◆ F_1 加倍，得 $2n = 6x = AABB C^u C^u = 42 = 21 \text{ II}$

- ◆ 将新合成的异源六倍体与普通小麦杂交

八倍体小黑麦的人工合成

普通小麦
($2n=6x=AABBDD=42=21 II$)

×

黑麦
($2n=2x=RR=14=7 II$)

种间杂种
($2n=4x=ABDR=28=28 I$)

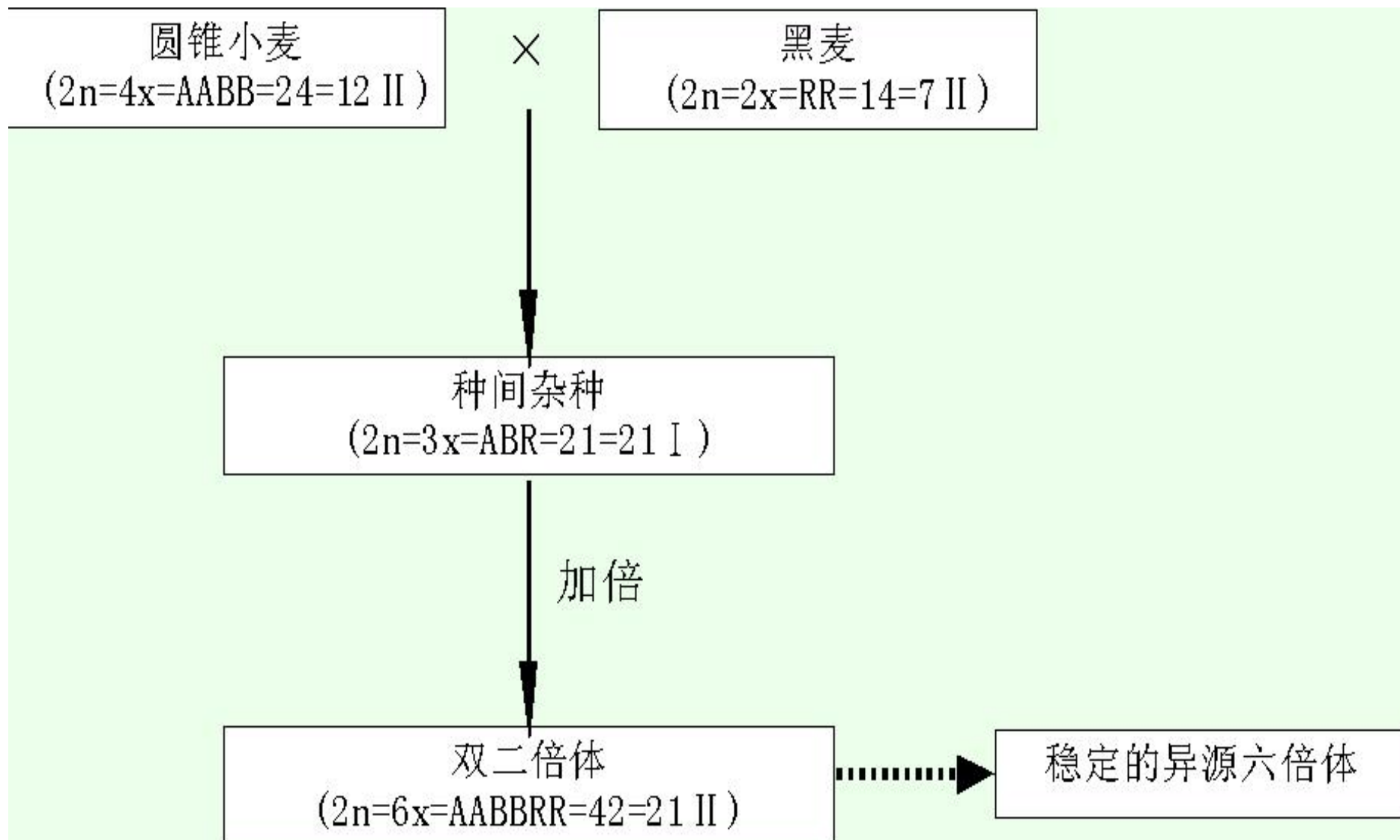
加倍

双二倍体
($2n=8x=AABBDDRR=56=28 II$)

稳定的异源八倍体



六倍体小黑麦的人工合成与应用



五、单倍体（P155）

1、概念

单倍体：具配子染色体数的个体（ n ）

- **一倍体（单元单倍体）：带有一个染色体组的个体（ x ）**
- **多元单倍体：**

四倍体及其以上的偶倍数多倍体所产生的单倍体(具有两个及两个以上的染色体组)。例如：六倍体小麦的单倍体具有三个染色体组($n=3x=ABD=21$)；四倍体烟草的单倍体具有两个染色体组($n=2x=TS=24$)。

单倍体的分类:

◆ 根据所含基本染色体组数目。

◆ 单元单倍体 (monohaploid), 又叫一倍体 (monoploid):

由二倍体物种产生, $2n=2x \rightarrow n=x$, 如玉米、水稻等的单倍体。

◆ 多元单倍体 (polyhaploid), 由多倍体物种产生:

- $2n=4x \rightarrow n=2x$, 陆地棉
- $2n=6x \rightarrow n=3x$, 普通小麦
- $2n=8x \rightarrow n=4x$ 等。

多元单倍体又可以分为：

- ◆ 同源多元单倍体 (autopolyploid)，来源于同源多倍体， $AAAA \rightarrow AA$ 。
- ◆ 异源多元单倍体 (allopolyploid)，来源于异源多倍体， $AABB \rightarrow AB$ 。
- ◆ 一倍体是单倍体，单倍体却不一定是
一倍体！

2、单倍体的遗传特征

(1) 弱小

(2) 染色体成单存在，减数分裂不正常，
高度不育

1. 动物： 一般不存在单倍体。

例外： 雄性单倍体

2. 低等生物： 生命的主要阶段

3. 高等植物： 高度不育性

◆ 染色体组成单存在，前期I染色体不能正常联会配对，以单价体形式存在。最后形成的配子中很少能够得到整套
(x) 完整的染色体组。

单价体在减数分裂过程中的表现

- 在后期I随机趋向纺锤体的某一极，在后期II姊妹染色单体进行正常的均衡分离；
 - 提早在后期I进行姊妹染色单体的均衡分离，后期II染色单体再随机地趋向某一极；
 - 不迁往中期纺锤体的赤道面，被遗弃在子核之外，最终在细胞质中消失。
- ◆ 同源四倍体($2n=4x$)的单倍体($n=2x$)育性水平要高于其它类型

一倍体的减数分裂行为：

- 单倍体的有丝分裂过程是正常的。
- 单倍体的减数分裂过程因每个Chr没有同源的配对伙伴而变得十分不正常。

一倍体的减数分裂行为：

- 染色体不配对，只形成 I，分散在细胞内，不形成赤道板，不出现中期I图象，从终变期直接进入后期I。
- 后期I单价体随机分往两极，
- 有的Chr因落后而丢失。
- 产生的二分子细胞内含有Chr数目不等。

单倍体是高度不育的。

- 得到不同染色体数目的二分子细胞的频率符合二项式分布。
- 玉米 $n=10$ ，后期I 10个单价体同往一极的频率为 $(1/2)^{10} \times (1/2)^0 = 1/1024$ 。
- 由于有单价体的丢失，实际频率更低。

曼陀罗 (n=12) 一倍体花粉母细胞后期 I 染色体的分离

	11-1	10-2	9-3	8-4	7-5	6-6	
观察数	1	3	12	19	38	27	100
预期数	1	3	11	24	39	23	100

自然界中有些单倍体是正常的生命个体。

- ◆ 蜜蜂、蚂蚁、白蚁的雄性个体。
- ◆ 在产生精子时，精母细胞减数分裂的第一次分裂，所有染色体进入二分子的一极。
- ◆ 称为假减数分裂。

多元单倍体的减数分裂

- 同源双单倍体的减数分裂是正常的，与二倍体相同，最后产生正常的一倍性 ♀ ♂ 配子。
- 异源多元单倍体与一倍体情况相似，Chr 不能配对。

单倍体的应用

- 1、加速基因的纯合速度
- 2、研究基因的性质和作用
- 3、研究染色体之间的亲缘关系

●玉米单倍体($n=x=10$):

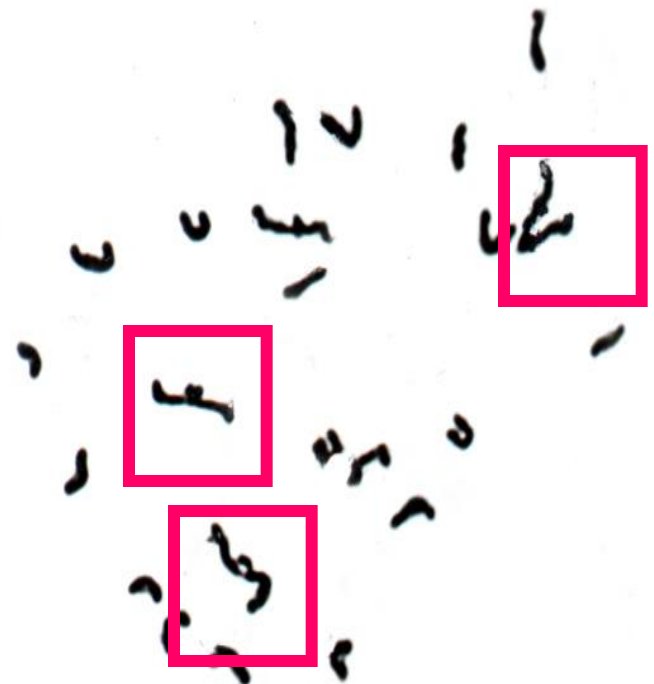
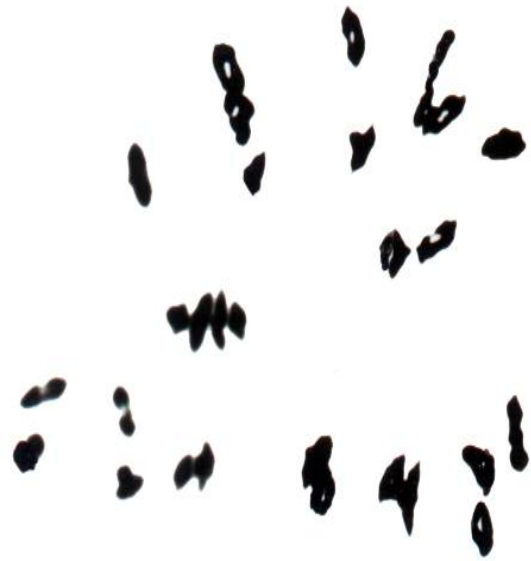
- 主要是5/5、4/6的方式分离
- 3/7、2/8、1/9的分离很少
- 没有观察到0-10的分离方式。

普通小麦单倍体 ($n=3x=21=ABD$)

减数分裂: 产生各种染色体组成的配子(0-21)(其中仅具有20, 21条染色体的配子具有育性)

配子融合: 双体($2n=42$), 单体($2n=41$), 缺体、双单体($2n=40$)

双倍体和单倍体的联会特点



单倍体的产生

1. 自然产生：由单性生殖产生。

- 未受精的雌、雄配子，甚至助细胞、反细胞等直接发育形成单倍体胚。
- 部分动物，如膜翅目昆虫(蜂、蚊)和某些同翅目昆虫(白蚁)的雄性个体都是孤雌生殖形成的自然单倍体。

单倍体的产生

2. 人工获得单倍体

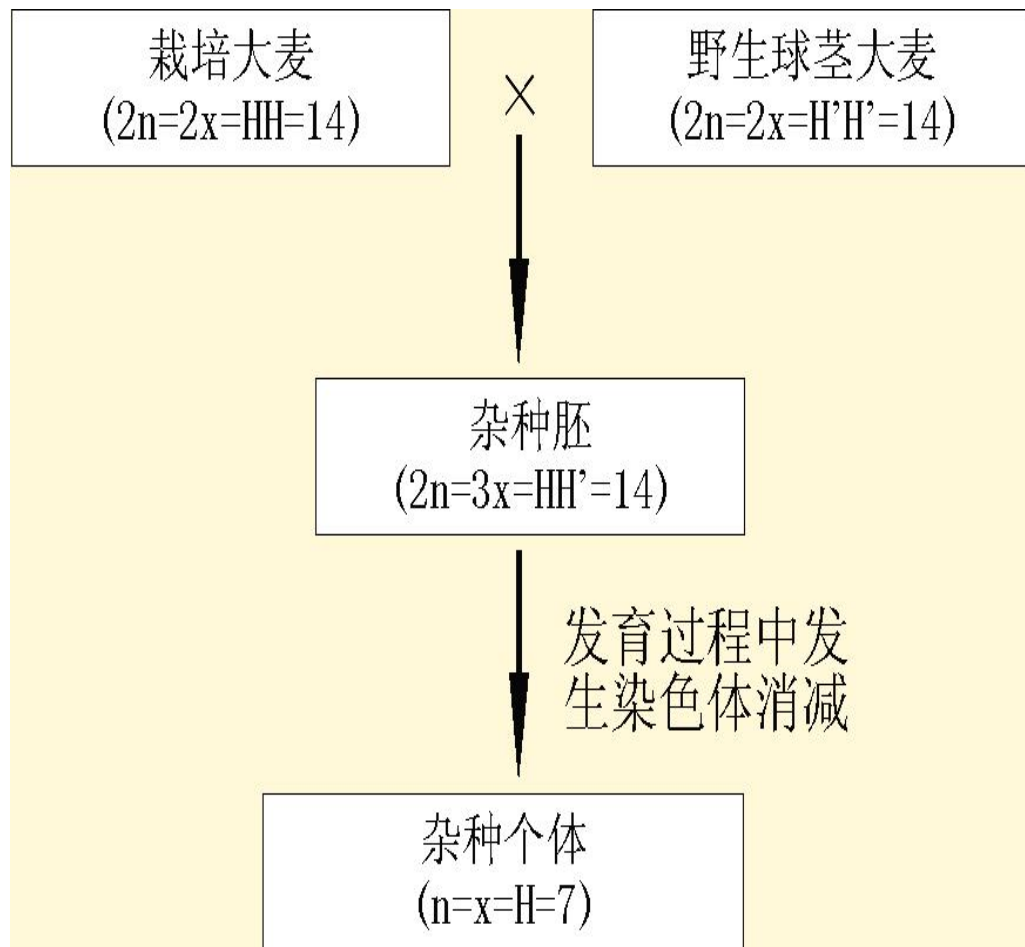
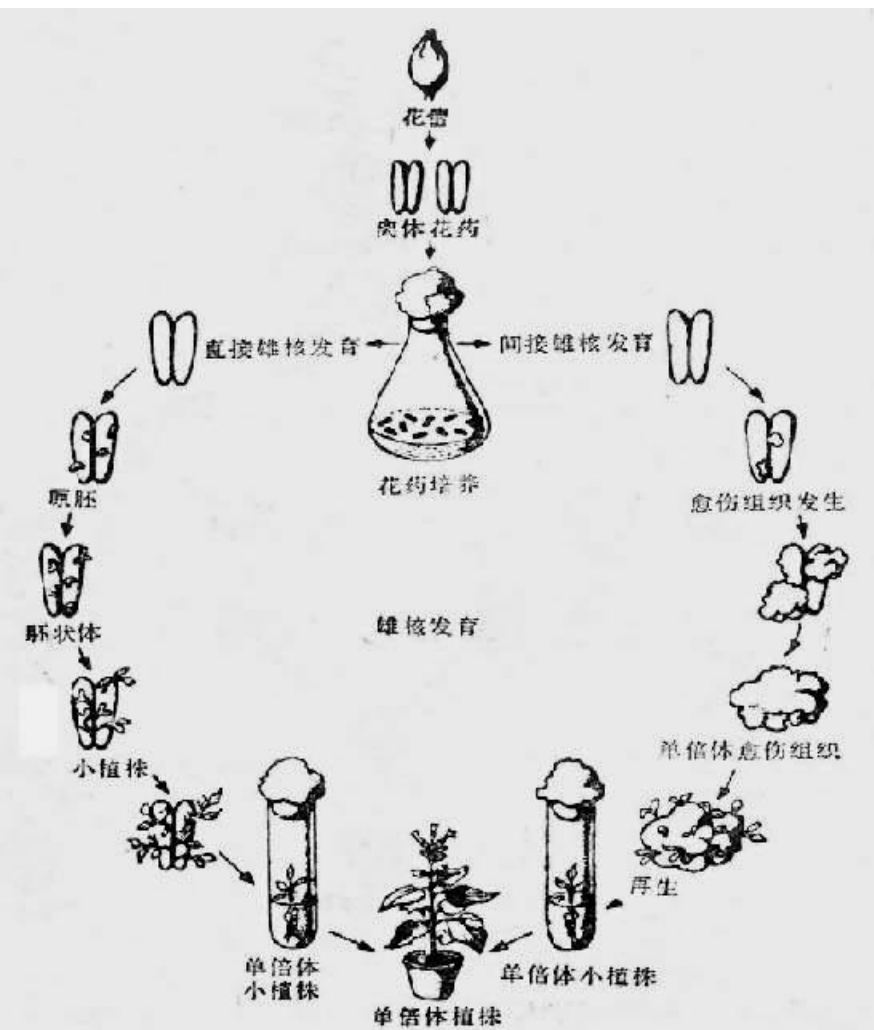
- 花药培养（或子房培养）：花药离体培养诱导配子体中花粉（或子房中的单倍性细胞）发育形成单倍体植株。

花药培养是应用最为广泛、成功的人工方法

- 种间或属间远缘杂交

栽培大麦($2n=2x=14$)与野生球茎大麦($2n=2x=14$)杂种胚发育过程中，两物种染色体的行为不协调可导致球茎大麦的染色体逐渐丢失(称为染色体消减现象)，可获得大麦的单倍体植株

花药培养获得单倍体



染色体消减获得单倍体大麦

3、单倍体在遗传育种研究的应用

- 加速育种进程：基因成单，加倍，纯合体
- 研究基因性质和作用：基因成单，每个基因都发挥作用
- 基因定位的研究：用分子生物学标记基因探针(马铃薯, 同源四倍体)。
- 分析染色体组间同源关系：部分同源关系
- 离体诱导非整倍体：在离体培养条件下，诱导单倍体可以获得非整倍体。

第三节 非整倍体

●非整倍体aneuploid的类型

- 超倍体hyperploid：多一条或几条染色体，遗传组成不平衡
- 亚倍体hypoploid：少一条或几条染色体，遗传物质缺失

●非整倍体的形成

- 减数分裂不正常，产生 $n+1$ 或 $n-1$ 配子，后代为非整倍体
- 植物有丝分裂不正常，产生非整倍体后代

●非整倍体的存在

二倍体、同源多倍体、异源多倍体均可能

非整倍体的分类

亚倍体 hypoploid

单 体 $2n-1$ monosomic

双单体 $2n-1-1$ dimonosomic

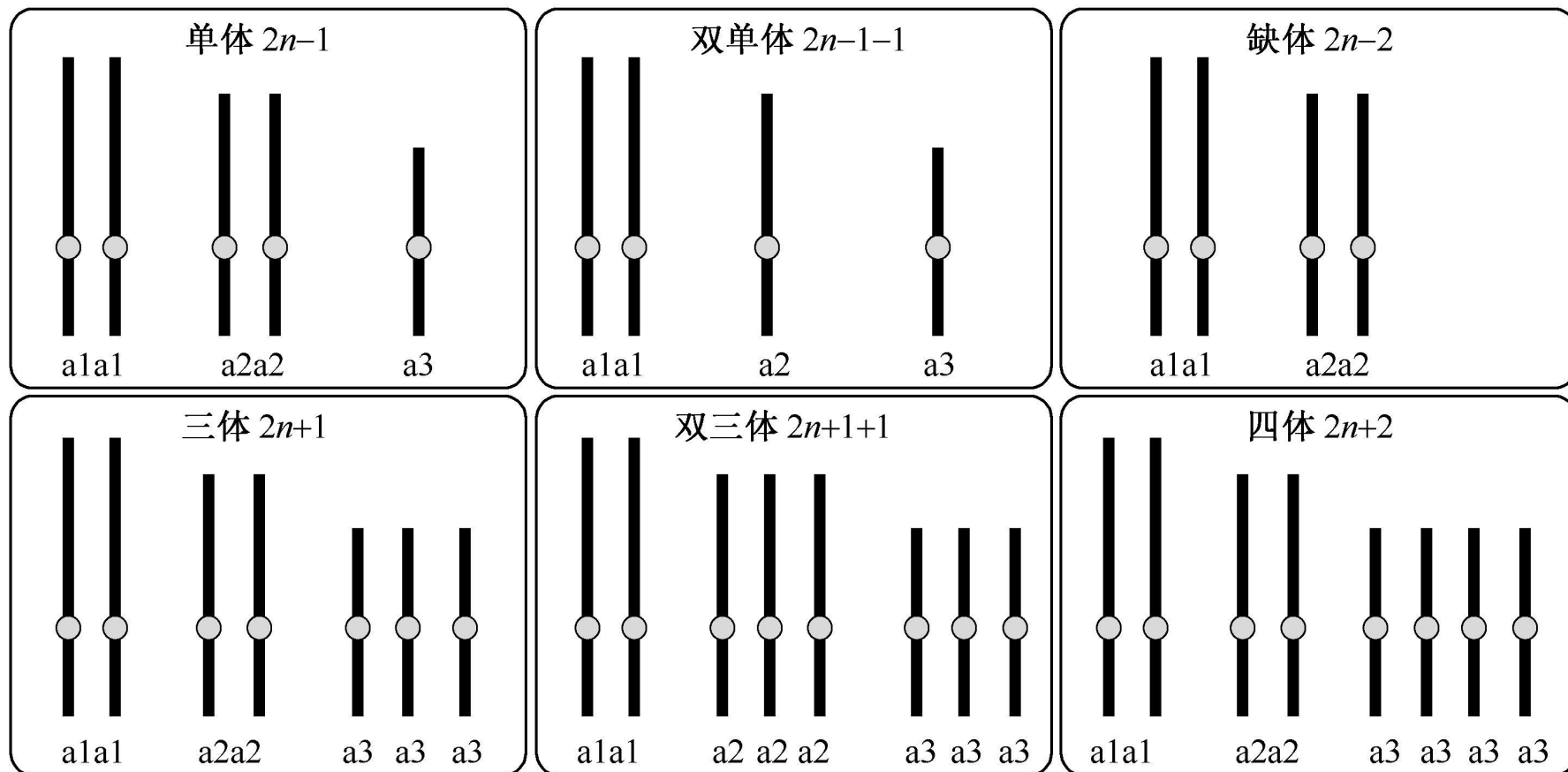
缺 体 $2n-2$ nullisomic

超倍体 hyperploid

三 体 $2n+1$ trisomic

双三体 $2n+1+1$ ditrisomic

四 体 $2n+2$ tetrasomic



常见的非整倍体类型

一、亚倍体

(一)、单体

1.单体的特点

- 动物：某些物种的种性特征，XO型
- 植物：不同植物的单体表现有所不同
 - 二倍体的单体：一般生活力极低而且不育
 - 异源多倍体的单体：具有一定的生活力和育性

普通烟草($2n=4x=TTSS=48$)的单体系列

普通小麦($2n=6x=AABBDD=42$)的单体系列

普通烟草($2n=4x=TTSS=48$)具有24种单体。

● 分别用A, B, C, ..., V, W, Z字母表示24条染色体；

● 24种单体的表示为：

$2n-I_A, 2n-I_B, 2n-I_C, \dots, 2n-I_W, 2n-I_Z$ 。

● 各种单体具有不同的性状变异，表现在：花冠大小、花萼大小、蒴果大小等性状上。

普通小麦($2n=6x=AABBDD=42$)具有21种单体。

●普通小麦的按ABD染色体组及部分同源关系编号为：

●A组：1A, 2A, 3A, ..., 6A, 7A;

●B组：1B, 2B, 3B, ..., 6B, 7B;

●D组：1D, 2D, 3D, ..., 6D, 7D。

●21种单体对应的表示方法为：

● $2n-I_{1A}$, $2n-I_{2A}$, ...

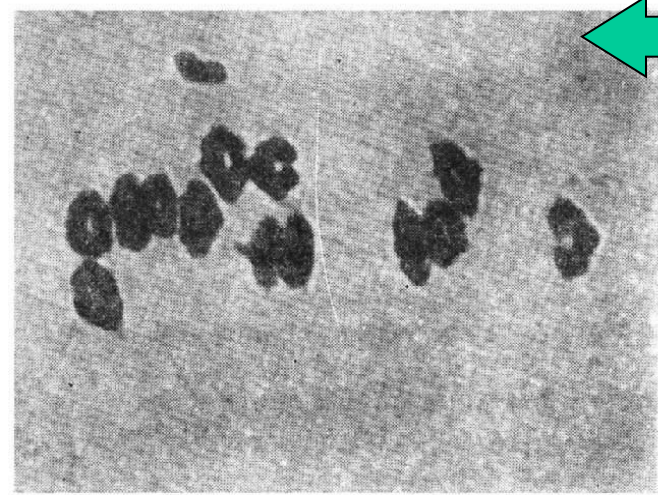
● $2n-I_{1B}$, $2n-I_{2B}$, ...

● $2n-I_{1D}$, $2n-I_{2D}$, ...

2. 单体染色体的传递

硬粒小麦

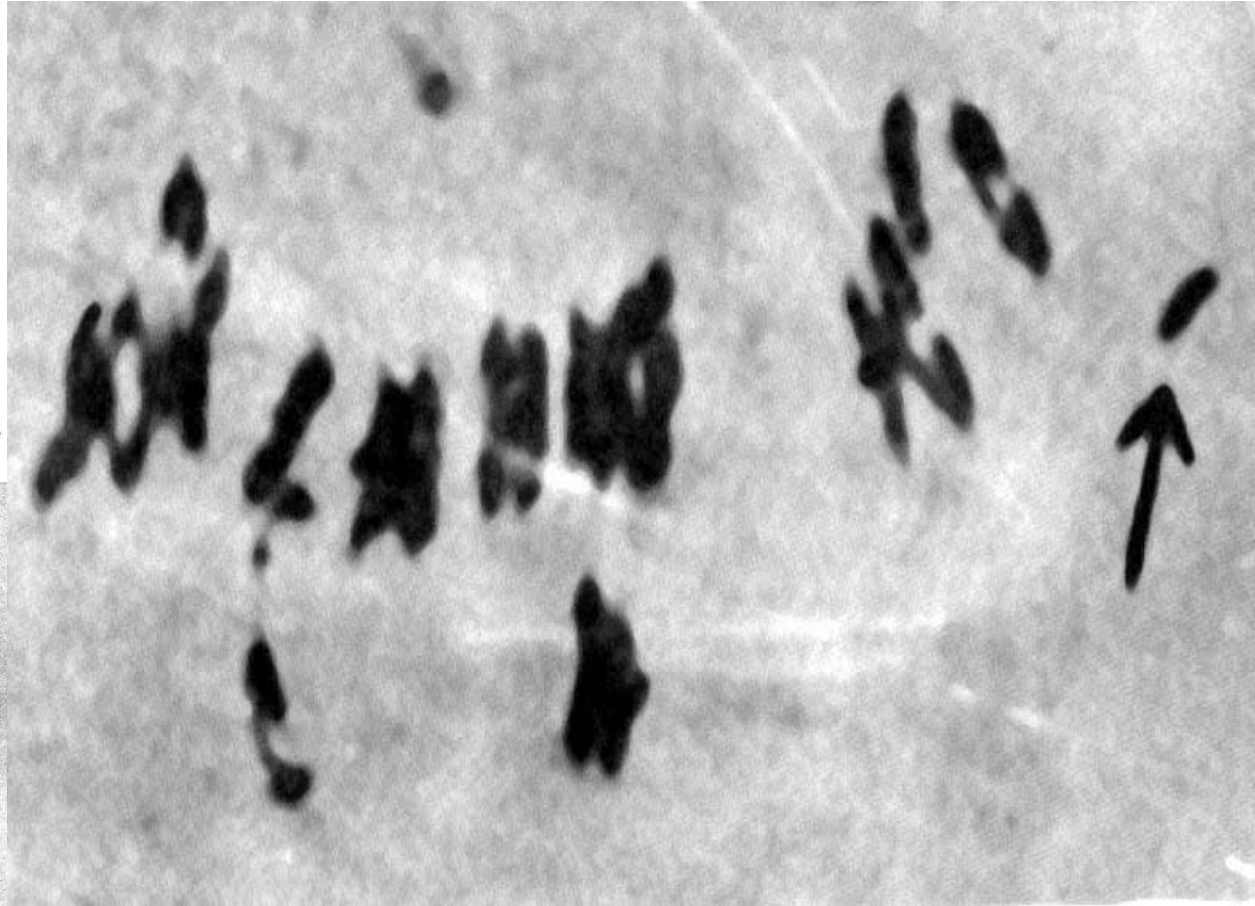
$(2n=4x=AABB=28)1A$ 单体



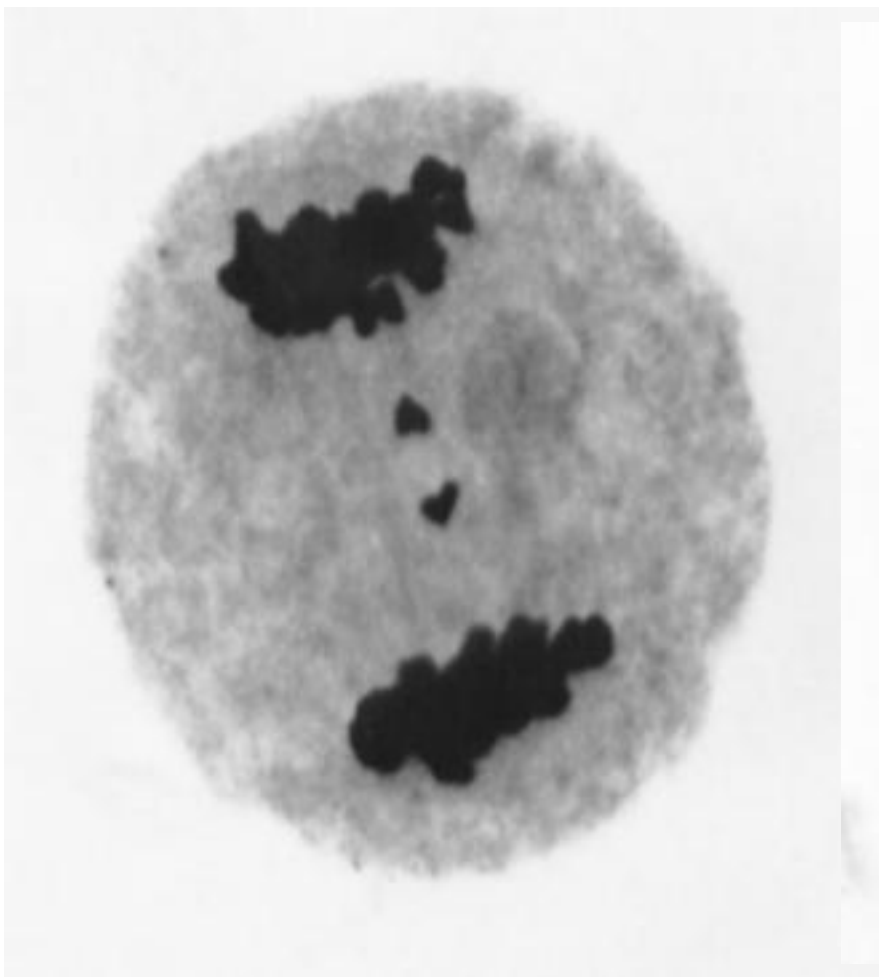
硬粒小麦 (*T. durum*) 单体1A在减数分裂中期 I, 出现 13 个二价体和一个落后的单价体(引自 E. R. Sears 1952a)



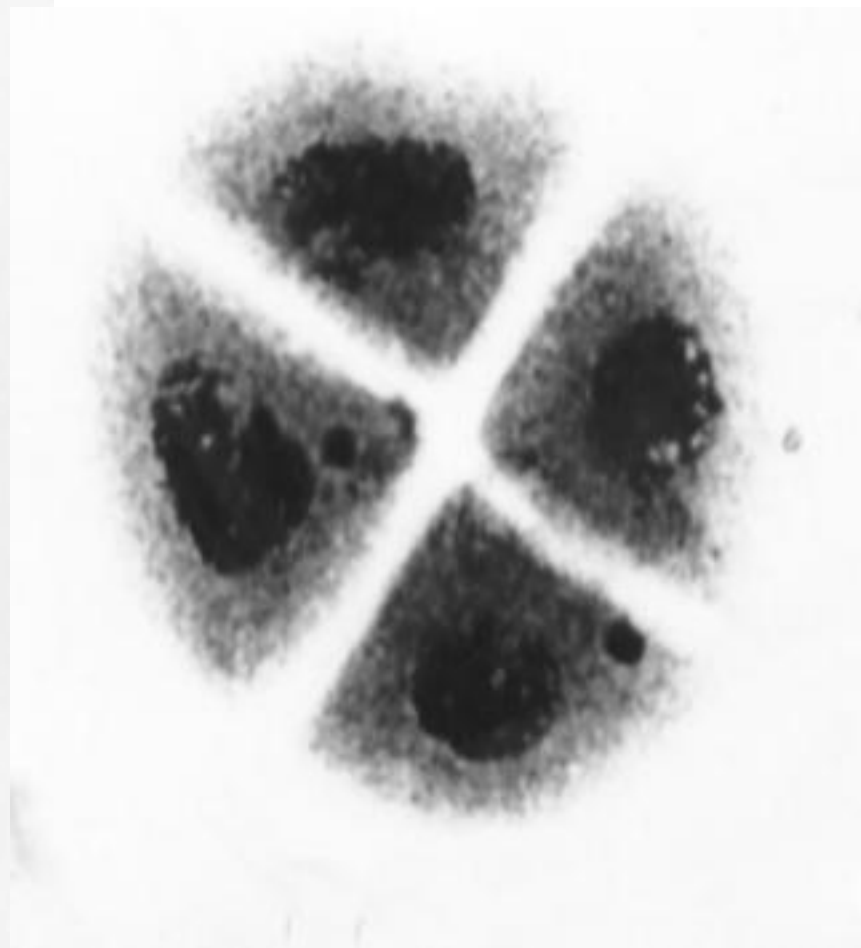
普通小麦单体：终变期



普通小麦单体：中期



普通小麦单体：第一后期



普通小麦单体：四分体

单体自交后代

普通小麦单体染色体的传递

●理论上:

◆配子 $n: (n-1)=1:1$

◆双:单:缺= $1:2:1$

●影响因素:

◆单体被遗弃

◆ $n, (n-1)$ 参与受精
不同

◆ $2n-I, 2n-II$ 成活率
不同

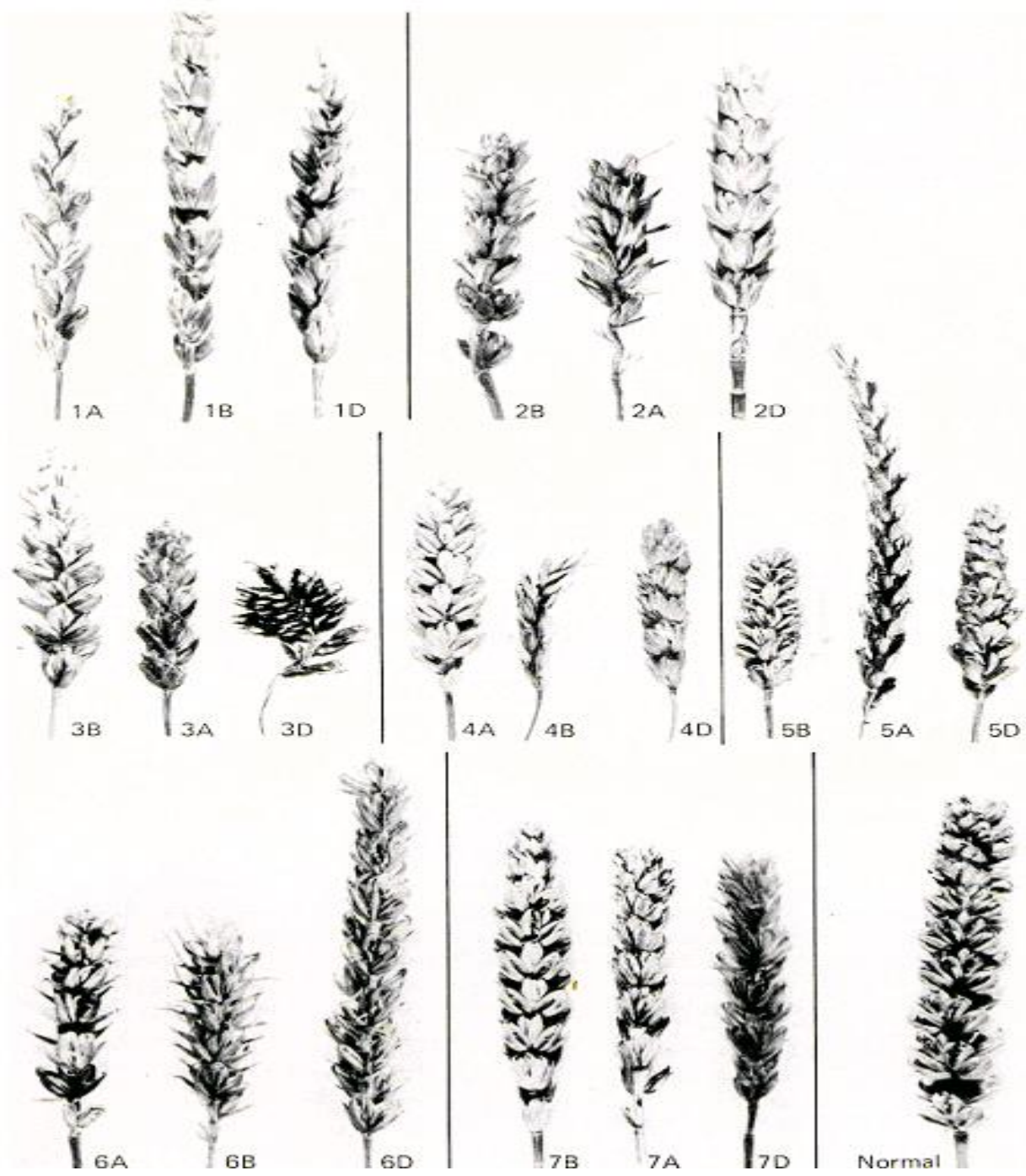
不符合理论比例

♂	n	$n-1$
	96%	4%
♀		
n	$2n$	$2n-1$
25%	24%	1%
$n-1$	$2n-1$	$2n-2$
75%	72%	3%

(二)、缺体

- 缺体一般都通过单体自交产生
- 在异源多倍体生物中可以存在
 - ◆由于缺失一对染色体，对生物个体的性状表现的影响更大，生活力更差
 - ◆普通烟草的缺体在幼胚阶段即死亡
 - ◆普通小麦21种缺体都能够生存
- 遗传效应
 - ◆表现广泛的性状变异
 - ◆通过缺体的性状变异，可能确定位于该染色体上的基因

普通小麦缺体系列的穗形



二、超倍体

(一)、三体 $2n+1$

1.三体的性状变异

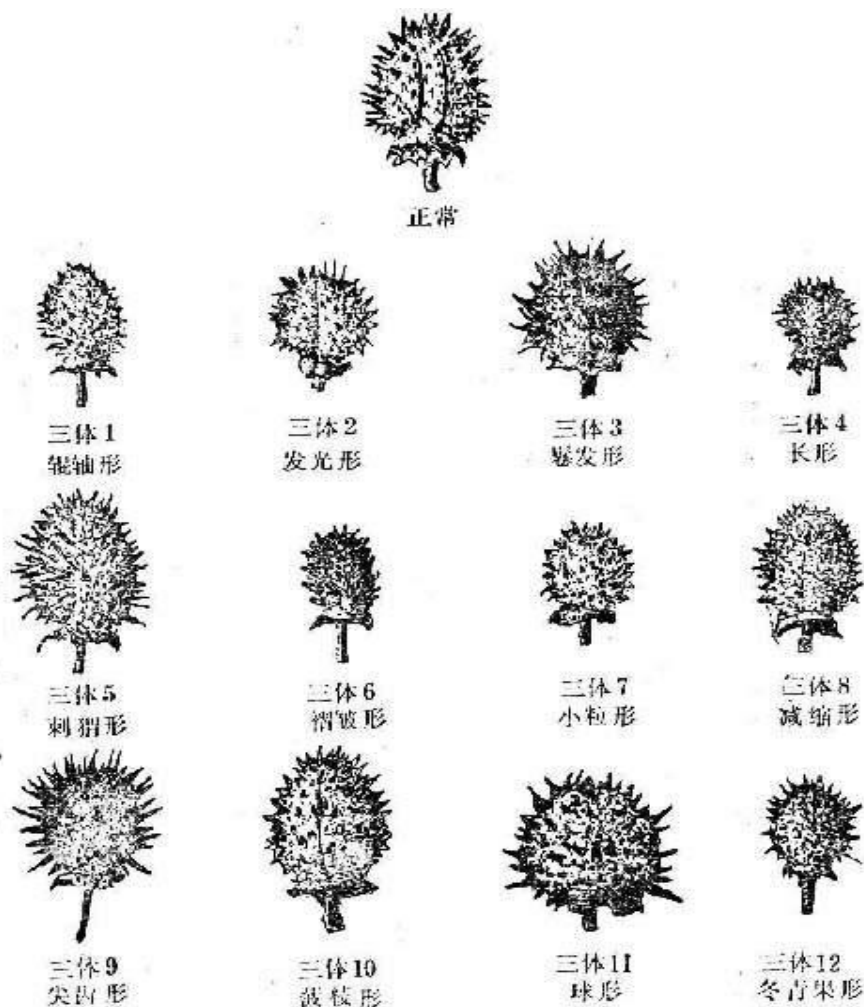
不同物种，不同染色体的三体的变异性状及程度不同

◆直果曼陀罗($2n=2x=24$)的果型变异

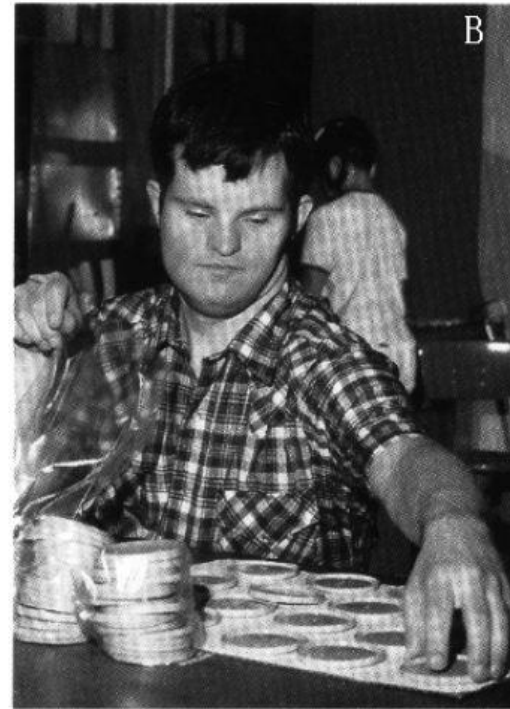
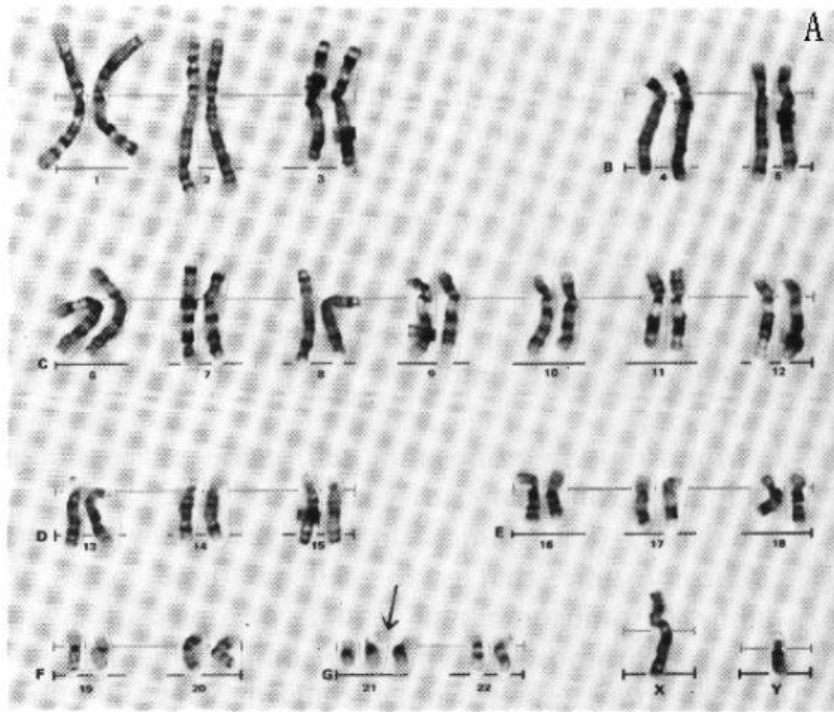
◆玉米($2n=2x=20$)有10个不同的三体

◆普通小麦($2n=2x=42$)具有21个三体，性状变异较小

◆ XXY XYY



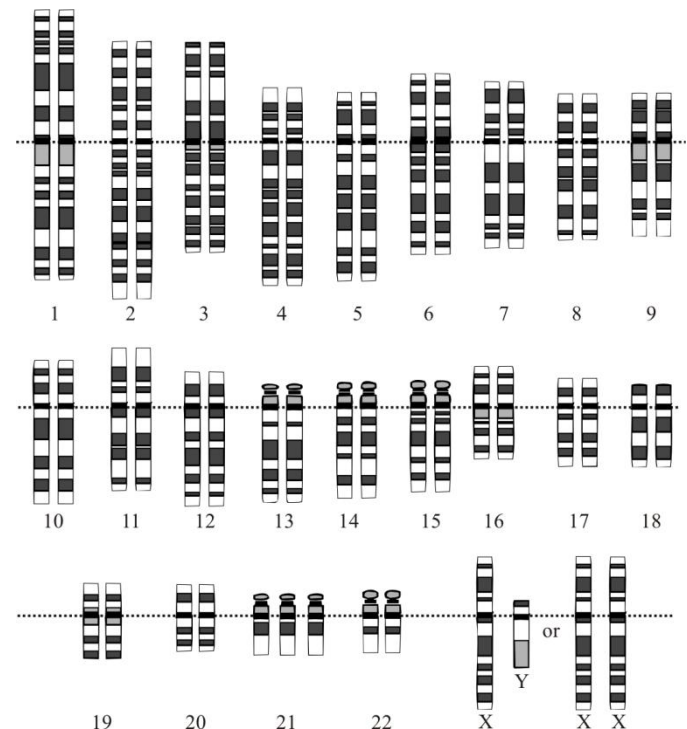
21三体Down氏综合症

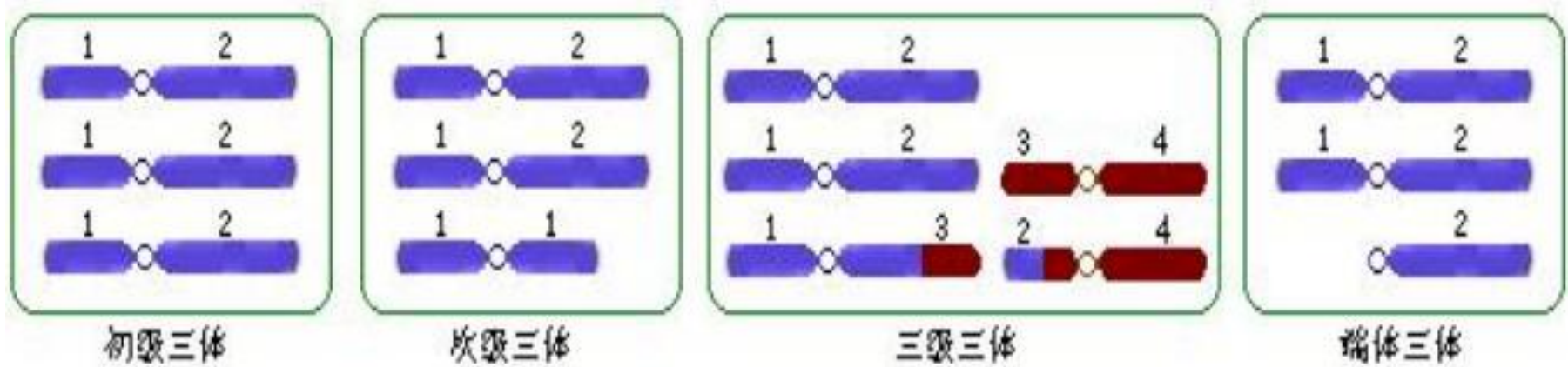


A: 核型; B: 患者

又称先天愚型、Down综合征。新生儿发病率为1 / 800，男女之比为3: 2，占小儿染色体病的70%—80%，发病率随母亲生育年龄的增高而增高，尤当母亲大于35岁时发病率明显增高。

- 21-三体综合征(21-trisomy syndrome)又称先天愚型或Down综合征，是常染色体疾病中最常见的一种遗传性疾病。唐氏综合征






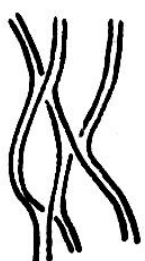
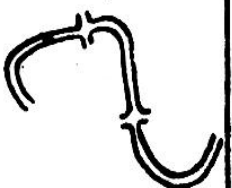



- **初级三体 (primary trisomic)** 外加的染色体与其余两条染色体完全相同。
- **次级三体 (secondary trisomic)** 外加的染色体是一个等臂染色体。
- **三级三体 (tertiary trisomic)** 外加的染色体与另一对非同源染色体发生了相互易位，带有非同源染色体的一个片段。或者说，外加的染色体是由两个非同源染色体的各一段所组成。
- **端体三体 (telotrisomic)** 而外加染色体只有一个臂。

三体的染色体联会与分离

◆ 三体染色体联会与分离

(1) III 2/1

(2) II+I 2/1、1/1(单价体丢失)

联会形式	偶线期形象	双线期形象	终变期或中期 I	后期 I 分离
III				2/1
II + I				2/1或1/1 (单价体丢失)



三体终变期：
链式三价体

三体的染色体联会与分离

◆ 三体染色体联会与分离

(1) III 2/1

(2) II+I 2/1、1/1(单价体丢失)

◆ 形成四分体细胞: $n > n+1$

◆ 配子育性与受精结合

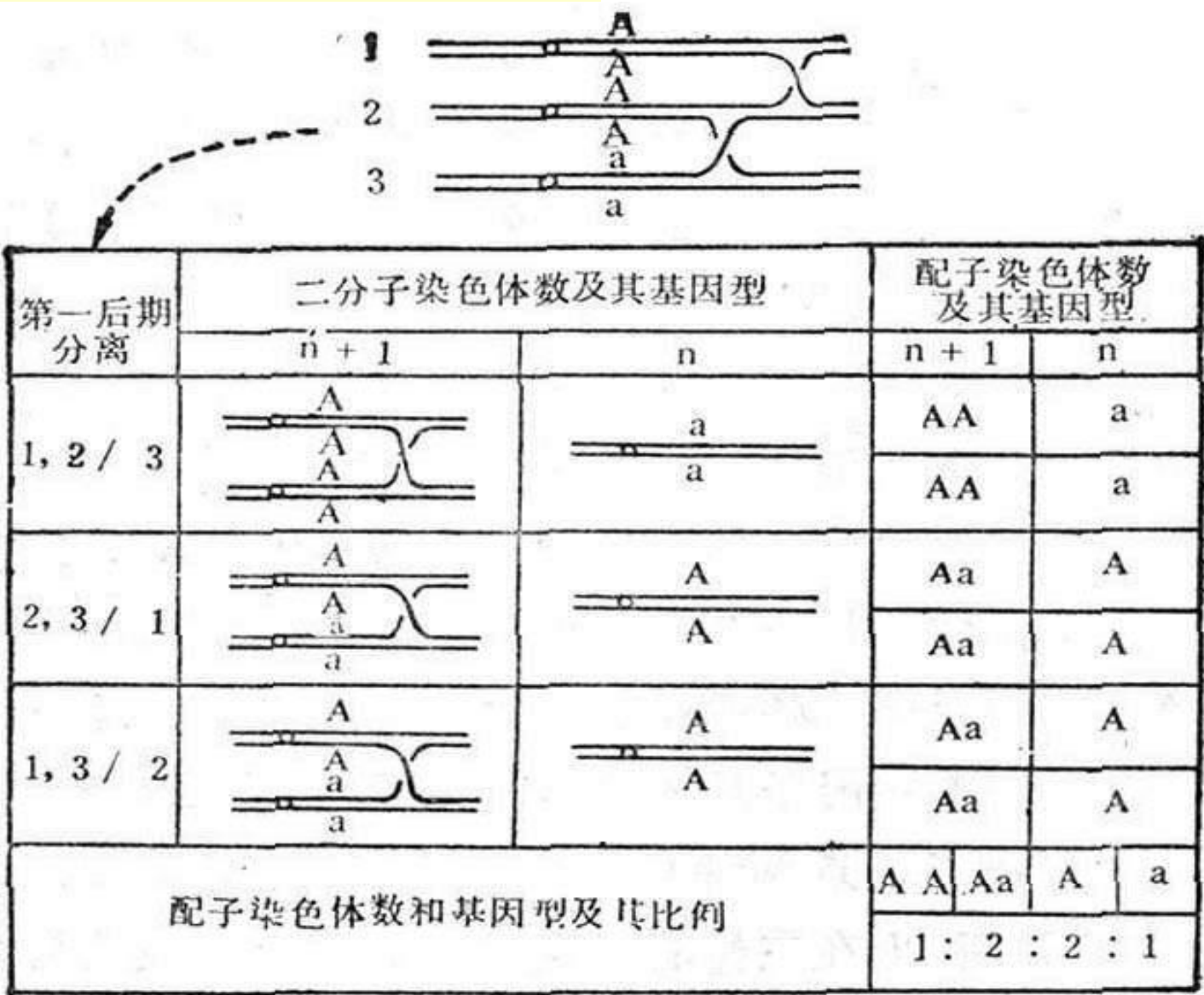
配子育性: $n > n+1$, 尤其是在花粉中。 $n+1$ 配子主要通过雌配子传递

后代: 小麦: 双体(54.1%), 三体(45%), 四体(1%)

玉米 ♂ 三体1.4% 双体98.6%

♀ 三体24.5% 双体75.5%

复式三体的基因分离-染色体随机分离



n配子: A: 4; a: 2 (10:5)

n+1配子:

AA:	$C_4^2 = 6;$	
Aa:	$C_4^1 C_2^1 = 8;$	
aa:	$C_2^2 = 1$	(14:1)

6AA:8Aa:1aa:10A:5a

复式三体染色体随机分离

复式三体和单式三体染色体随机分离的基因型和表现型比例

杂合基因型	配子基因型及比例	受精配子比例及自交子代表现型比例			
		雌配子 (n+1) : n=1:1 雄配子 (n+1) : n=1:1		雌配子 (n+1) : n=1:3 雄配子 (n+1) : n=0:1	
		显性[A]	隐性[a]	显性[A]	隐性[a]
AAa	1AA:2Aa:2A:1a	35	1	11	1
Aaa	2Aa:1aa:1A:2a	3	1	11	7

复式三体和单式三体染色单体随机分离的基因型和表现型比例

杂合基因型	配子基因型及比例	受精配子比例及自交子代表现型比例			
		雌配子 (n+1) : n=1:1 雄配子 (n+1) : n=1:1		雌配子 (n+1) : n=1:3 雄配子 (n+1) : n=0:1	
		显性[A]	隐性[a]	显性[A]	隐性[a]
AAa	6AA:8Aa:1aa:10A:5a	24	1	10.3	1
Aaa	1AA:8Aa:6aa:5A:10a	2.5	1	1.5	1

(二)、四体

●与同源四倍体相比

◆只有一个同源组具有四条染色体

◆后期 I 2/2式分离的比例更高

四体小麦自交:四体73.8%, 三体23.6%, 双体1.9%

◆基因的分离与同源四倍体一个同源组类似

◆生活力和配子的育性均更高

三、非整倍体的应用

主要在理论研究中应用，可进行基因定位

1、确定基因所在的染色体

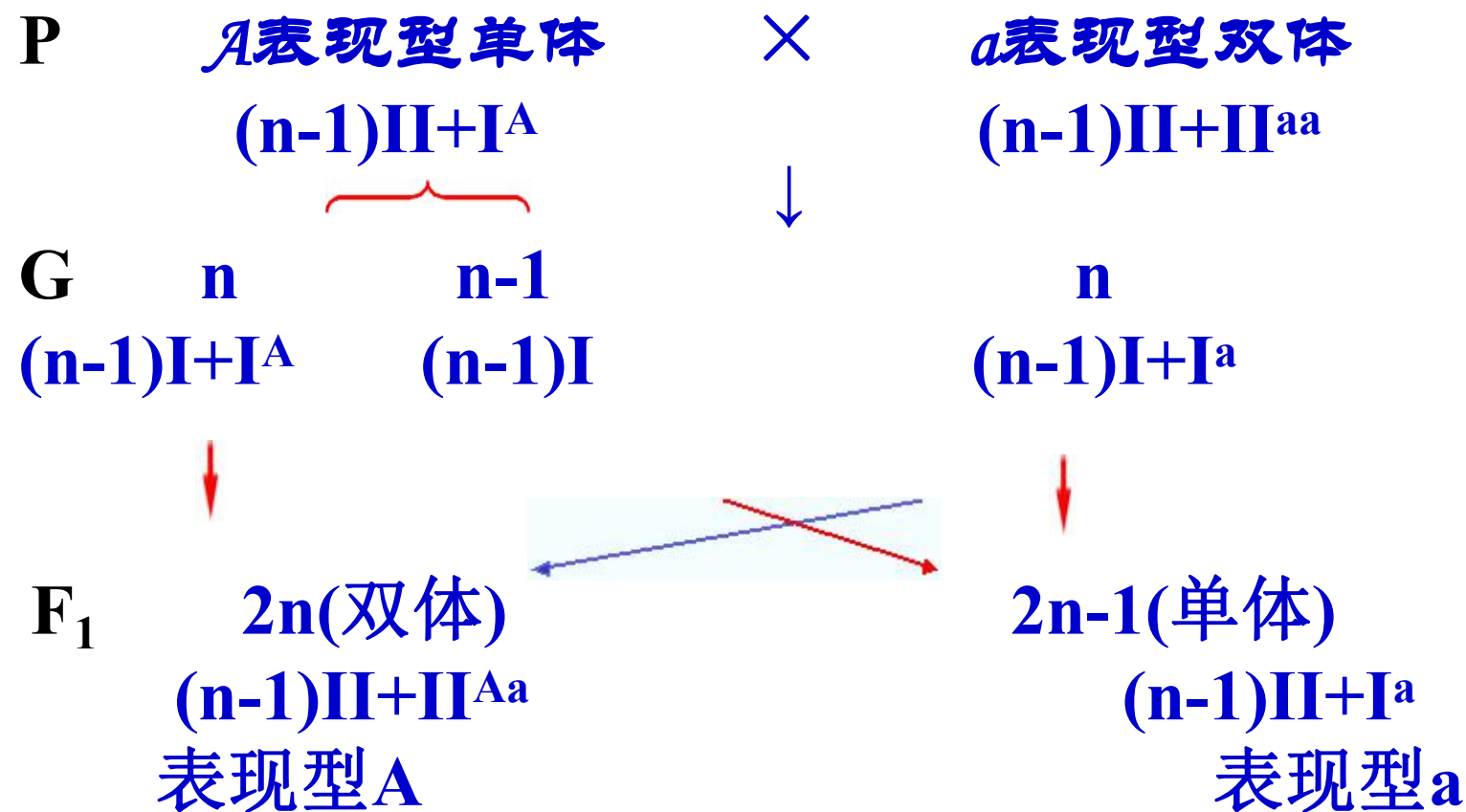
- 单体测验

当隐性基因(a)在某染色体上时，则

P A 表现型单体 \times a 表现型双体
 $(n-1)II + I^A$ $(n-1)II + II^{aa}$

$$\begin{array}{ccc}
 \mathbf{P} & \mathcal{A}\text{表现型单体} & \times & a\text{表现型双体} \\
 & \underbrace{(n-1)\text{II} + \text{I}^{\text{A}}} & & (n-1)\text{II} + \text{II}^{\text{aa}}
 \end{array}$$

$$\begin{array}{ccc}
 \mathbf{G} & \begin{array}{cc} \mathbf{n} & \mathbf{n-1} \end{array} & \mathbf{n} \\
 (n-1)\text{I} + \text{I}^{\text{A}} & (n-1)\text{I} & (n-1)\text{I} + \text{I}^{\text{a}}
 \end{array}$$



F_1 性状发生分离。

当隐性基因(a)不在某染色体上时，则

$$\begin{array}{ccc} \text{P} & \text{A表现型单体} & \times & \text{a表现型双体} \\ & (n-1)\text{II}^{\text{AA}} + \text{I} & & (n-1)\text{II}^{\text{aa}} + \text{II} \end{array}$$

P **A表现型单体**
(n-1)II^{AA} + I

×

a表现型双体
(n-1)II^{aa} + II



G

n **n-1**
(n-1)I^A + I **(n-1)I^A**

n
(n-1)I^a + I

P A表现型单体 × a表现型双体
 $(n-1)II^{AA} + I$ $(n-1)II^{aa} + II$



G

n
 $(n-1)I^A + I$

n-1
 $(n-1)I^A$

n
 $(n-1)I^a + I$



F1 2n
 $(n-1)II^{Aa} + II$
 表现型A

2n-1
 $(n-1)II^{Aa} + I$
 表现型A

F1表现型未出现分离。

三体测验（以隐性基因的测定为例）

AAA × aa



F₁

AAa



F₂

所要测验的基因不在三体染色体上，

那么 F₂ 应该出现 3A:1a

所要测验的基因在三体染色体上，

那么 F₂ 应该出现其他比例

复式三体和单式三体染色体随机分离的基因型和表现型比例

杂合基因型	配子基因型及比例	受精配子比例及自交子代表现型比例			
		雌配子 (n+1) : n=1:1 雄配子 (n+1) : n=1:1		雌配子 (n+1) : n=1:3 雄配子 (n+1) : n=0:1	
		显性[A]	隐性[a]	显性[A]	隐性[a]
AAa	1AA:2Aa:2A:1a	35	1	11	1
Aaa	2Aa:1aa:1A:2a	3	1	11	7

复式三体和单式三体染色单体随机分离的基因型和表现型比例

杂合基因型	配子基因型及比例	受精配子比例及自交子代表现型比例			
		雌配子 (n+1) : n=1:1 雄配子 (n+1) : n=1:1		雌配子 (n+1) : n=1:3 雄配子 (n+1) : n=0:1	
		显性[A]	隐性[a]	显性[A]	隐性[a]
AAa	6AA:8Aa:1aa:10A:5a	24	1	10.3	1
Aaa	1AA:8Aa:6aa:5A:10a	2.5	1	1.5	1

2、有目标地替换染色体：

(1)同一物种内的染色体替换

(2)远缘物种染色体的替换

(1)同一物种内的染色体替换



- ①. 进一步选择；
- ②. 作为杂交亲本与其它优良品种进行杂交，可获得载有抗病基因R染色体的个体。

(2)远缘物种染色体的替换

小黑麦

AABBDDRR

2n=21II+7II^{RR}

小麦

x AABBDD

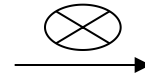
2n=21II



F₁

AABBDDR

2n=7 x =21II+7I^R



♂

21I+I

21I

♀

21I+I

21II+II

21II+I

21I

21II+I

21II+I

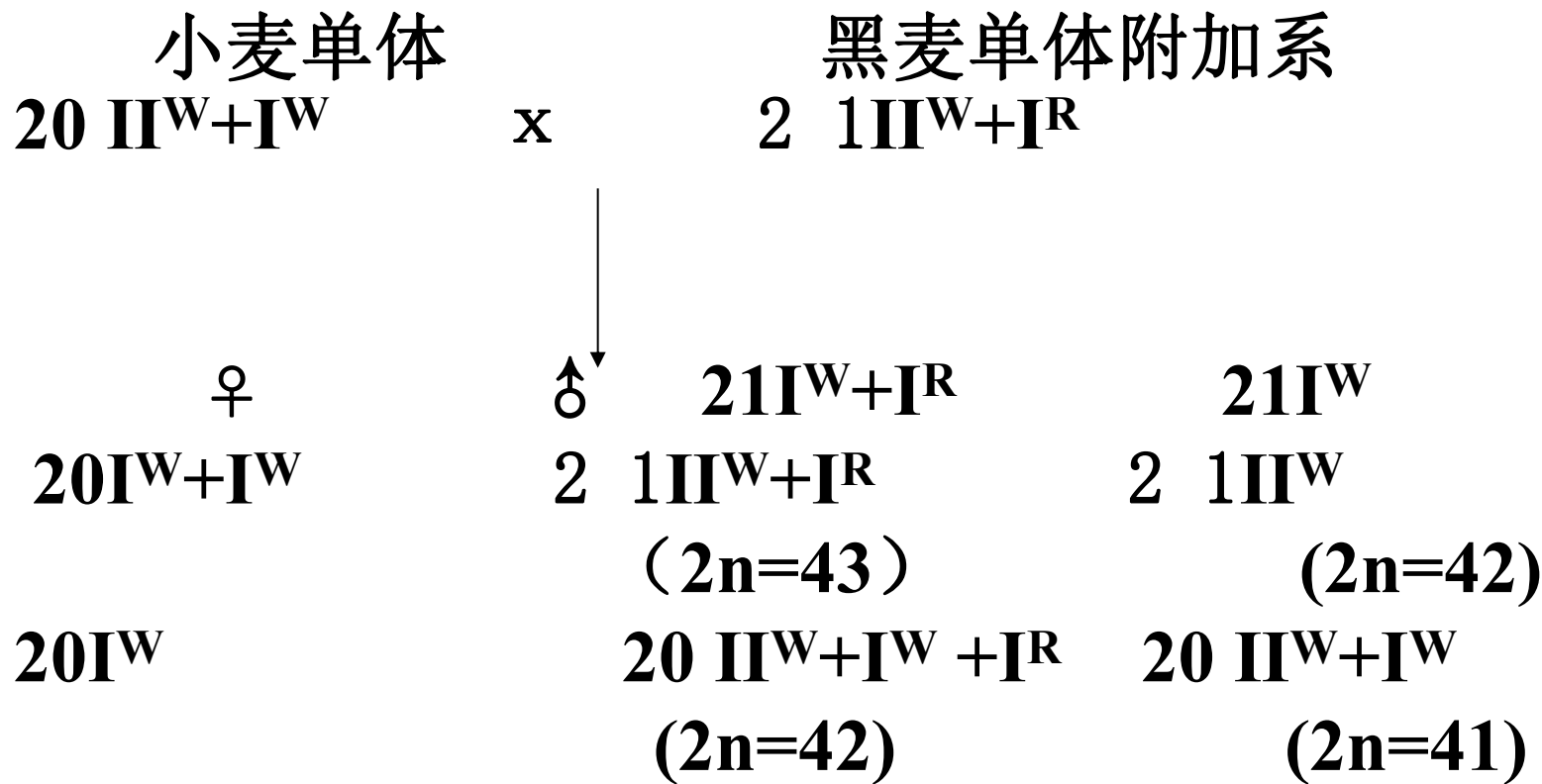
这样，在F₂中就可能得到附加一个黑麦染色体的小麦

,

即**21II+I=2 n+1**

2 n+1=AABBDD+I_{1R},I_{2R},-----,I_{7R}

即**2 1II^W+I^R**



对F₁进行细胞系检查，取 $20 II^W + I^W + I^R$ 的个体自交。

$20I^W + I^W + I^R$ $20I^W + I^R$ $20I^W + I^W$ $20I^W$
 $20I^W + I^W + I^R$
 $20I^W + I^R$ $20 II^W + II^R R$
 $20I^W + I^W$ 双体
 $20I^W$

即得到了换取一对黑麦染色体的小麦
 ($2n = 20 II^W + II^R = 21 II$)
 它可以带进黑麦的一些优良性状。

第七章 染色体数目变异 (P144)

第一节 染色体数目变异的类型

一、染色体组的概念和特征

二、整倍体

三、非整倍体

二、超倍体

三、非整倍体的应用

第二节 整倍体

一、同源多倍体

二、异源多倍体

三、多倍体的形成途径

四、人工诱导多倍体的应用

五、单倍体

第三节 非整倍体

一、亚倍体

(一)、单体

(二)、缺体

本章重点：

- (1) 染色体组的概念及其基本特征;染色体数目变异的类型;
- (2) 非整倍性变异的产生机制和遗传特点 ;
- (3) 同源多倍体的产生机制、遗传特点及其在遗传育种中的应用;
- (4) 异源多倍体的来源及其在生物进化中的地位。

本章重点：

- (1) 非整倍性变异的产生机制和遗传特点；
- (2) 非整体在遗传育种中的应用

思考题1:

- (1) 染色体组的概念及其基本特征;染色体数目变异的类型;
- (2) 非整倍性变异的产生机制和遗传特点 ;
- (3) 同源多倍体的产生机制、遗传特点及其在遗传育种中的应用;
- (4) 异源多倍体的来源及其在生物进化中的地位。

思考题2:

同源三倍体和同源四倍体育性差异原因？
同源三倍体和三体育性差异原因？

同源四倍体的基因分离：染色体随机分离和染色单体随机分离形成配子的类型及比例？

单体和三体形成配子类型，及其在基因定位中的应用

思考题2:

非整倍性变异的产生机制和遗传特点；

非整体在遗传育种中的应用

同源三倍体和三体育性差异原因？

单体和三体形成配子类型，及其在基因定位中的应用

作业:

P166

6, 9, 12, 13, 14, 15

20 15 20 15 10 20

6. 在小麦中发现 1 个叶绿素异常的隐性基因 a ，纯合体为黄绿色叶，试用单体分析法确定 a 基因座位于哪个染色体上。

9. 在某物种中，红花缺体与白花双体杂交， F_1 全为红花， F_2 呈现 3 : 1 分离。试分析花色基因是否位于缺失的同源组染色体上？若 F_1 为白花，该基因是否位于缺失的同源组上？

12. 假设单式三体 (Aaa) 产生 $n+1$ 和 n 两种配子，比例相等。参与受精的 $n+1$ 雌配子和 n 雌配子为 1 : 4， $n+1$ 雄配子均不能参与受精，分别计算染色体随机分离和染色单体随机分离情况下该三体自交子代的表现型类型及其比例。

13 一般都认为烟草是两个野生种 ***Nicotiana sylvestris*** ($2n=24=12II=2X=SS$) 和 ***N. tomentosiformis*** ($2n=24=12II=2X=TT$) 合并起来的异源四倍体 ($2n=48=24II=SSTT$)。某烟草单体 ($2n-1=47$) 与 ***N. sylvestris*** 杂交的 F_1 群体内，一些植株有 36 个染色体，另一些植株有 35 个染色体。细胞学的检查表明，35 个染色体的 F_1 植株在减数分裂时联会成 11 个二价体和 13 个单价体，试问：该单体所缺的那个染色体属于 **S** 染色体组，还是属于 **T** 染色体组？如果所缺的那个染色体属于你所解答的那个染色体组的另一个染色体组，上述的 35 个染色体的 F_1 植株在减数分裂时应该联会成几个二价体和单价体？

14 三体的 $n+1$ 胚囊的生活力一般远比 $n+1$ 花粉强。假设某三体植株自交时参与受精的有 50% 为 $n+1$ 胚囊，而参与受精的花粉中只有 10% 是 $n+1$ ，试分析该三体植株的自交子代群体里，四体所占的百分数、三体所占的百分数和正常 $2n$ 个体所占的百分数。

15. 白肋型烟草的茎叶都是乳黄绿色，基因型是 $y^{b1}y^{b1}y^{b2}y^{b2}$ 的隐性纯合体。只要有一个显性等位基因 Y^{b1} 或 Y^{b2} 存在，茎叶即正常绿色。曾使白肋型烟草与 9 个不同染色体（从 M 到 U）的单体杂交得到 9 个杂交组合的 F_1 ，再使 9 个 F_1 群体内的单体植株与白肋型烟草分别回交，得到下列 9 个的回交子代：

F_1 单体的单体染色体	回交子一代的表型种类和株数	
	绿 株	白肋株
M	36	9
N	28	8
O	19	17
P	33	9
Q	32	12
R	27	12
S	27	4
T	28	8
U	37	8

试问 Y^{b1} - y^{b1} 或 Y^{b2} - y^{b2} 可能在哪些染色体上？为什么？