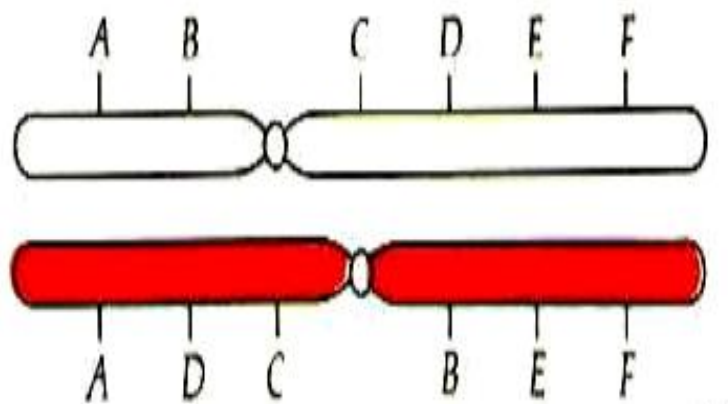
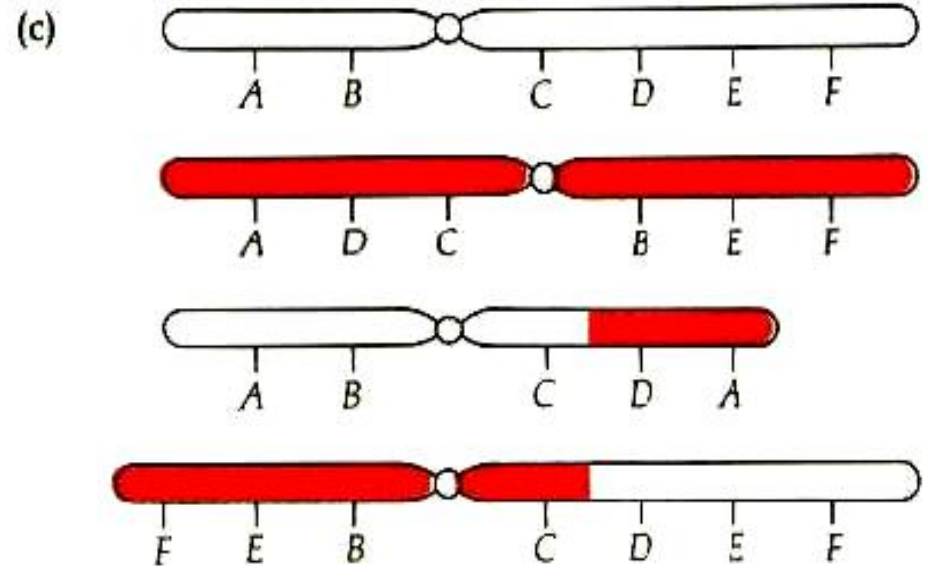
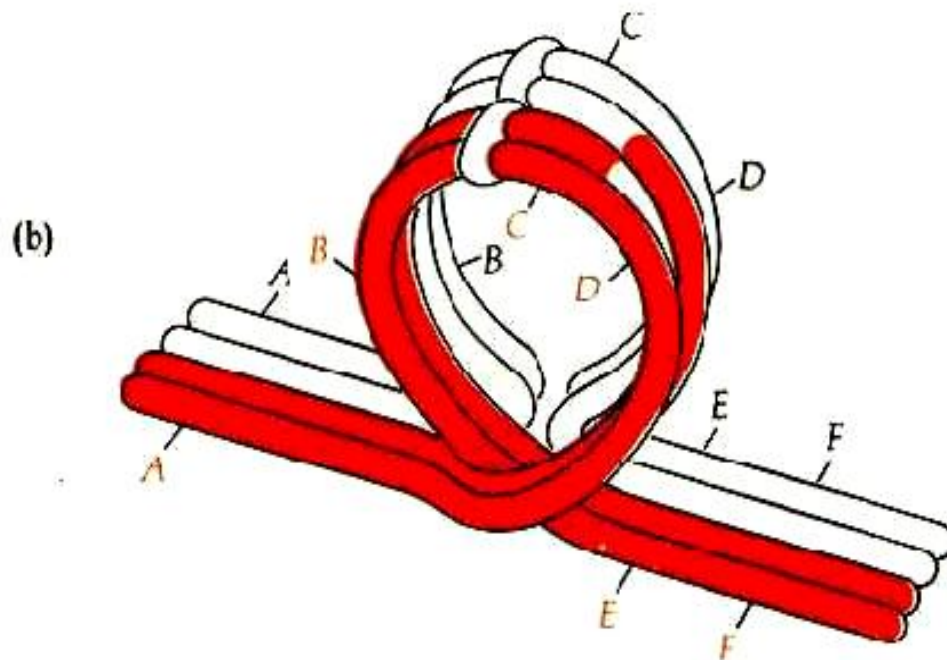
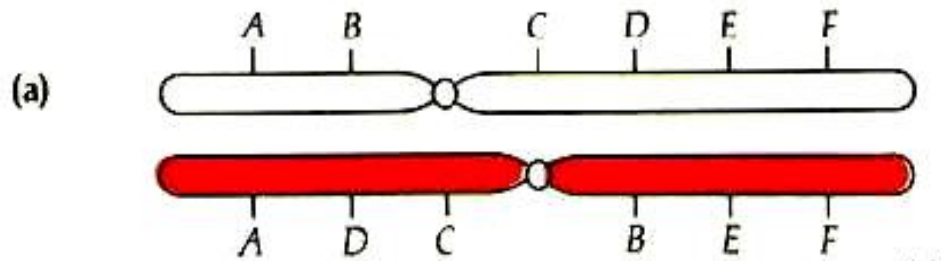


- 染色体结构变异如何鉴定？
- 利用缺失进基因定位与利用2点测验和3点测验法定位结果的差异？

臂间倒位杂合体的交换

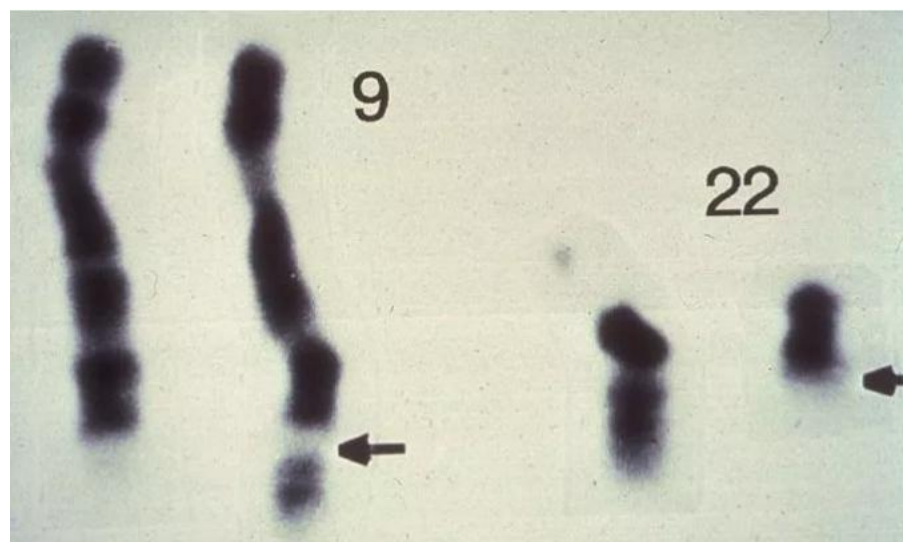
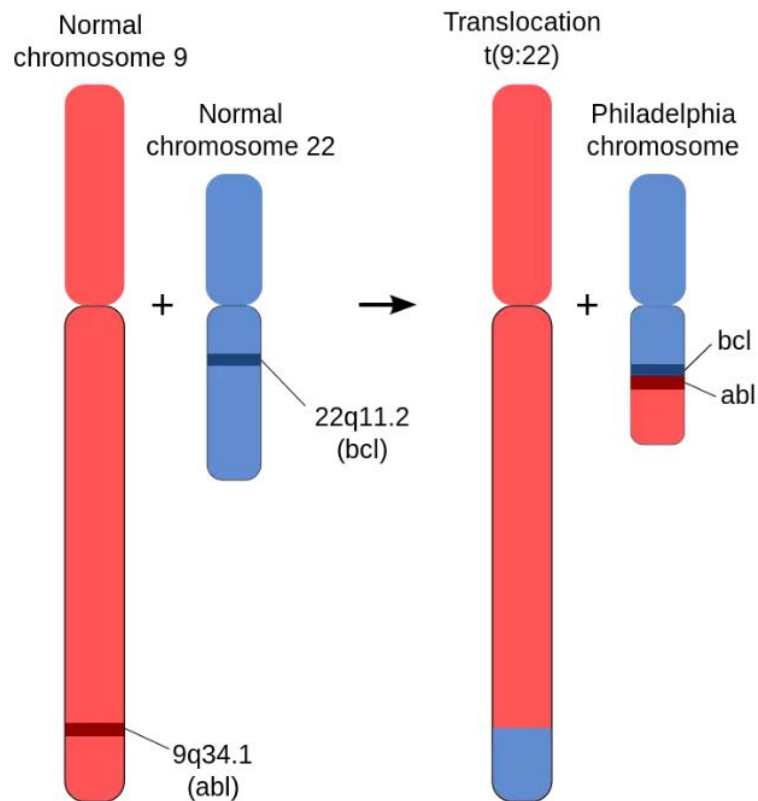


臂间倒位杂合体的交换



费城染色体

在慢性骨髓性白血病（*CML*）患者的癌细胞中，第22号染色体明显要更短。



- https://mp.weixin.qq.com/s?__biz=MzAwMDA5NTIxNQ==&mid=2649974826&idx=1&sn=d09c8b706869cee9bc604c4841bad5a5&chksm=82e9eeaab59e67bce4b55b9099a2af22f33b3e0aafb0b4f81befb048523b53dcbdbf18f4e849&mpshare=1&scene=2&srcid=0706aKItoEaUrwlb3M8ht60G&from=timeline#rd
- 费城染色体的发现是白血病研究领域的一个重要突破，但却不是终点。相反，它连新药研发道路上迈出的第一步都算不上。光靠染色体异常这一现象，我们依然不知道背后的致病机理。如果我们连疾病的根源都没搞清，又要如何去治疗它呢？
- 1973年，芝加哥大学的珍妮特·罗利（Janet Rowley）教授在彼得的发现基础上，又前进了一层。她的团队发现，费城染色体之所以短，是因为发生了染色体的易位——人类的9号染色体与22号染色体发生了一部分的交换，让22号染色体短上那么一截。她敏锐地指出，这个特殊的易位背后，一定存在着某种特殊的致癌机理。
- 为了找到这个致癌机理，我们又等待了10年的时间。1983年，美国国立癌症研究所（NCI）与Erasmus大学的学者们发现，由于两条染色体之间发生的交错易位，9号染色体上的*Abl*基因，恰好与22号染色体上的*BCR*基因连到了一块，产生了一条*BCR-Abl*融合基因。这条融合基因编码了一种奇特的酪氨酸激酶。对常规酪氨酸激酶而言，它们的活性受到了严格的控制，不会突然失控；但*BCR-Abl*蛋白则不同。它不受其他分子的控制，一直处于活跃状态。这就好像是细胞锁死了油门，导致不受控的细胞分裂，引起癌症。
- 当研究人员们将融合基因导入小鼠的体内后，小鼠果然出现了致命的白血病症状。这个发现也最终证实，*BCR*与*Abl*两条基因的融合，是此类白血病的根本原因。而这一发现距离彼得在1960年发表的论文，已经过去了整整30年。直到这一刻，人类才从未知的领域中探索到了足够多的新知，准备迎接新药研发的挑战。

- 假显性现象与隐性突变如何区分？

- 假显性现象，很容易与隐性突变混淆，二者很难区分，必须通过相应的**细胞学检查**才能确定，不能仅根据表现型来判断

“倒位圈”与“重复环”和“缺失环”的区别？

第六章 染色体结构变异 (*P123*)

染色体产生折断的因素：

自然（Spontaneous aberration）：**温度剧变、营养生理条件异常、遗传因素等；**

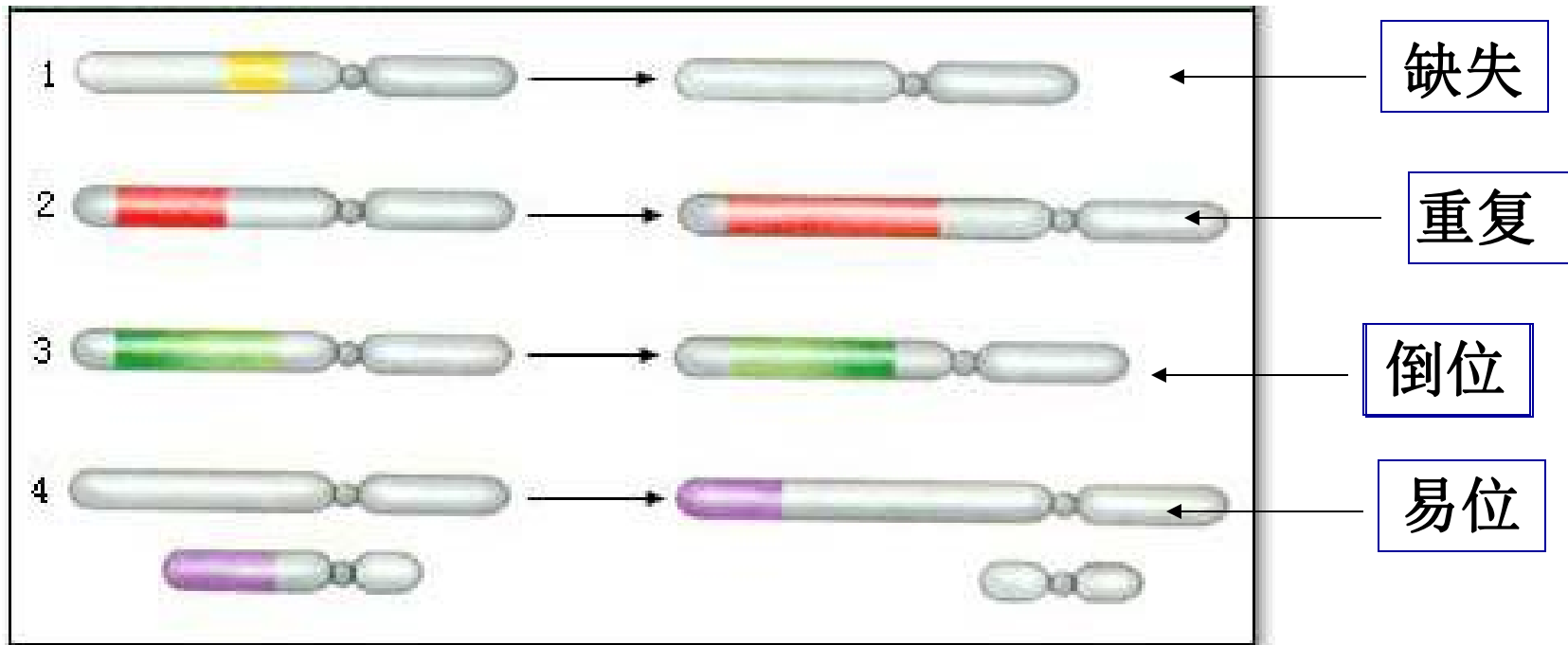
人为（Induced aberration）：**物理射线与化学药剂处理等。**

染色体折断的结果：

正确重接：**重新愈合，恢复原状；**

错误重接：**产生结构变异。**

结构变异的基本类型：**缺失、重复、倒位、易位。**



- **染色体结构或者是数目变异是否会导致新等位基因的产生？**

第一节 缺失

一、缺失（deficiency, deletion）的类型及形成（P123）

缺失：染色体的某一区段丢失了

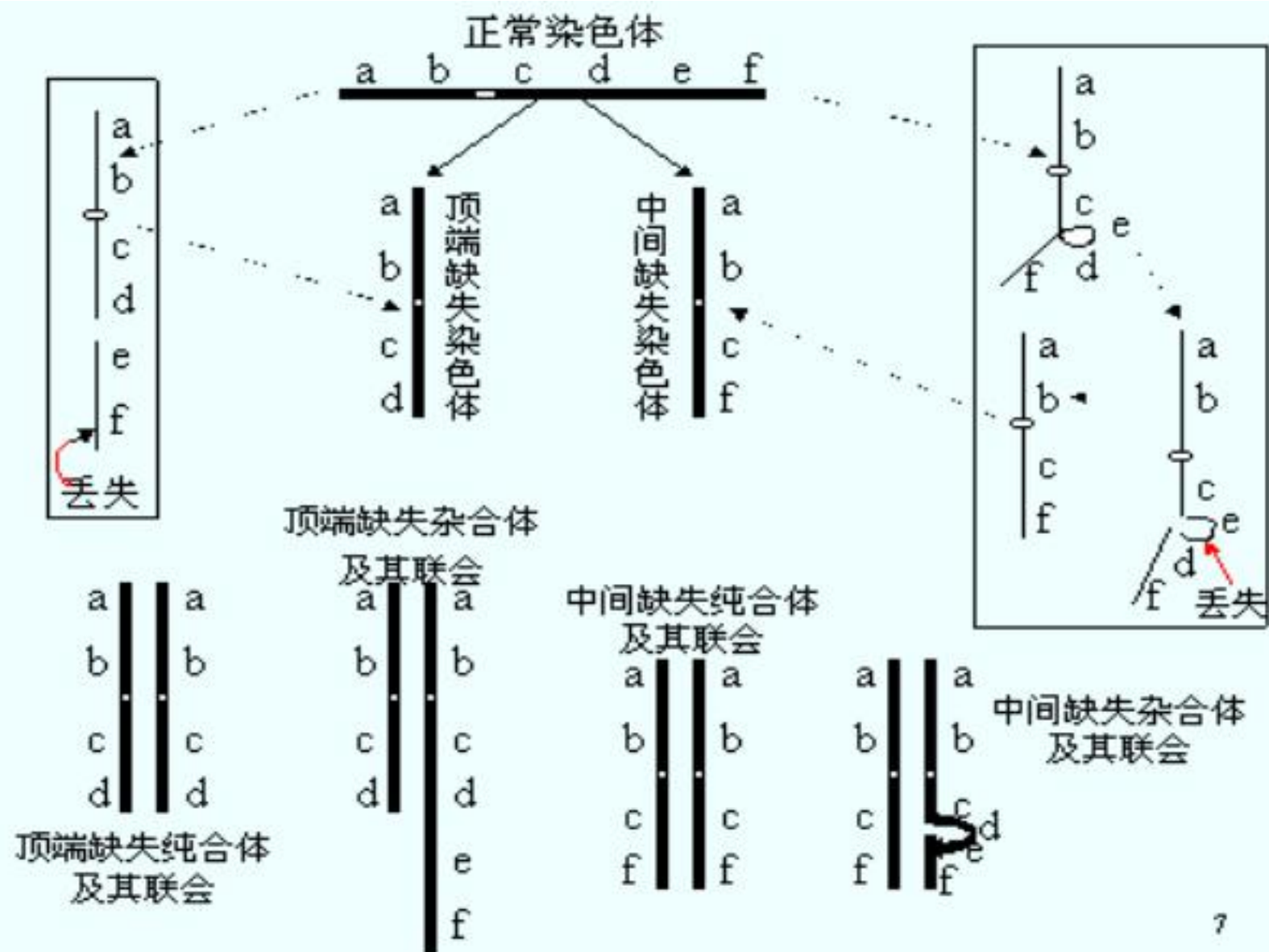
断片：缺失的区段无着丝粒

顶端缺失：缺失的区段为某臂的外端

中间缺失：缺失的区段为某臂的内段

缺失杂合体 (deficiency heterozygote) : 一对同源染色体中一条为缺失染色体而另一条为正常染色体的个体 (P124) 。

缺失纯合体 (deficiency homozygote) : 带有一对缺失相同区段同源染色体的个体 (P124) 。



顶端缺失染色体很难定型，因而较少见

(1) 断头很难愈合，断头可能同另一有着丝粒的染色体的断头重接，成为双着粒染色体。

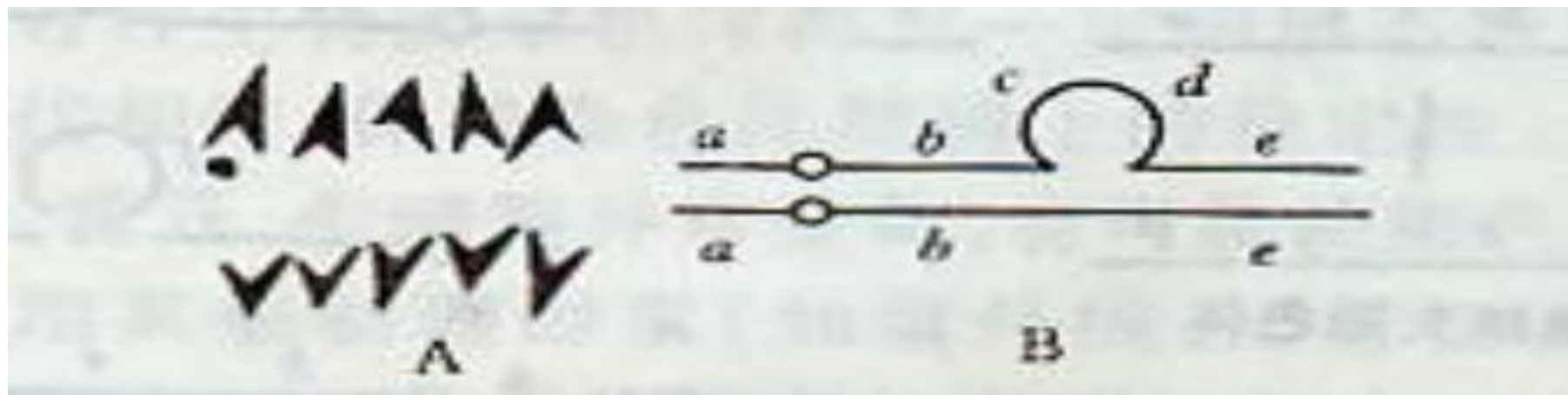
(2) 顶端缺失染色体的两个姊妹染色单体可能在断头上彼此接合，形成双着丝粒染色体。

中间缺失染色体没有断头外露，比较稳定，因而常见的缺失染色体多是中间缺失的

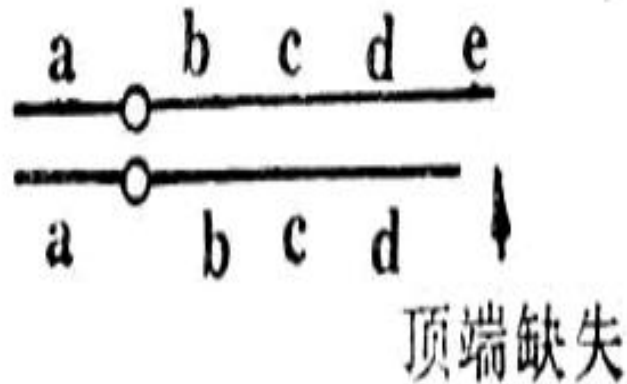
二、缺失的细胞学鉴定

1、在最初发生缺失的细胞内，可见到遗弃在细胞质里无着丝粒的断片。但随着细胞多次分裂，断片即消失。

2、**中间缺失**，且缺失的区段较长，则在缺失杂合体的偶线期和粗线期，正常染色体与缺失染色体所联会的二价体，常会出现环形或瘤形突出（与重复的不同）。



3、**顶端缺失**的区段较长，可在缺失杂合体的双线期检查交叉尚未完全端化的二价体，看非姊妹染色单体的末端是否长短等。



(三) 缺失的遗传效应

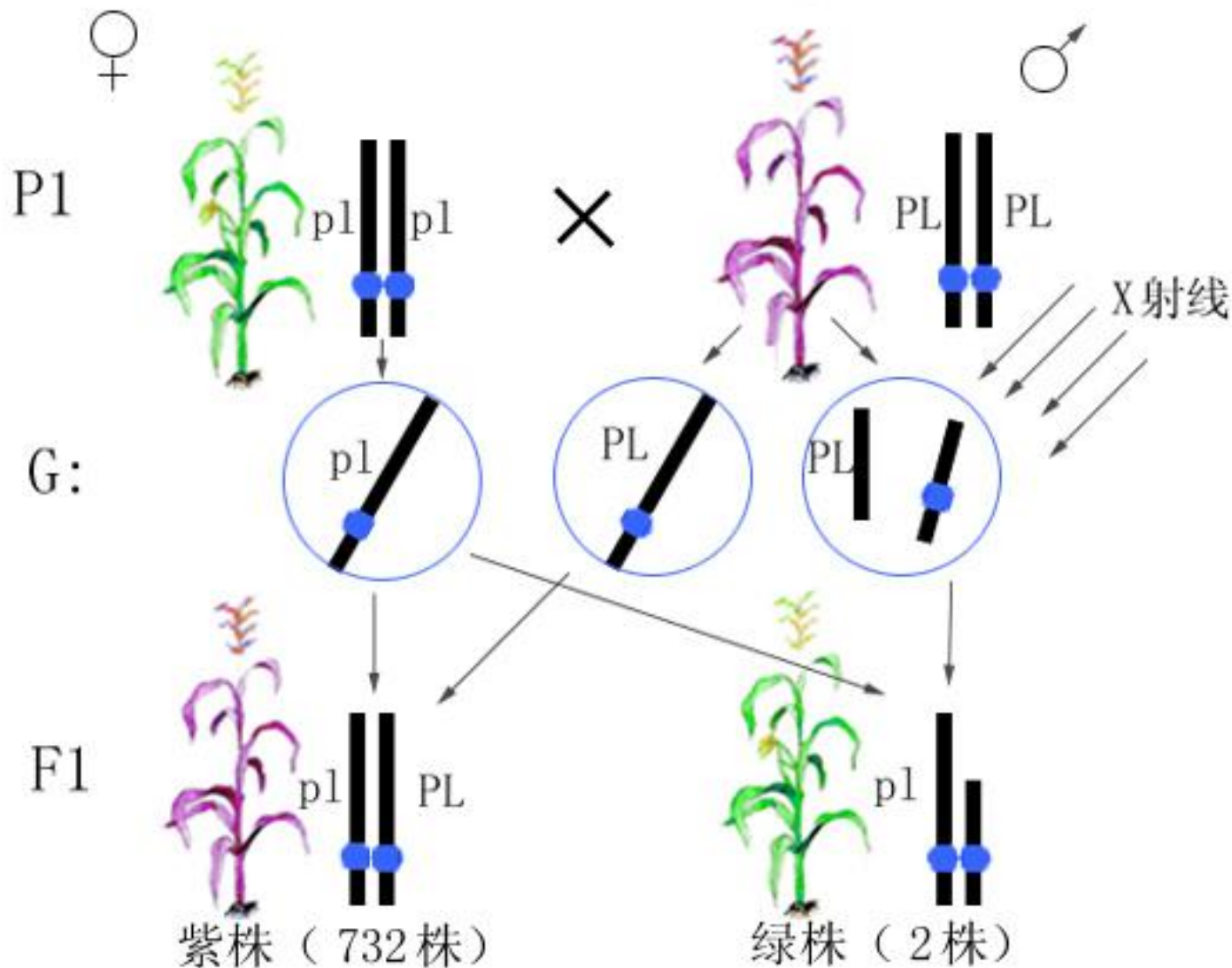
1、含缺失染色体的配子体一般是败育的，花粉尤其如此，胚囊的耐性比花粉略强。(致死 (lethal))

含缺失染色体的花粉即使不败育，在受精过程中，也竞争不过正常的雄配子，因此，缺失染色体主要是通过雌配子遗传。

缺失与致死

- 1915年，C.B.Bridges报道了关于果蝇X染色体上决定棒眼（B）性状的区段缺失。他发现该区段的缺失能引起雄性个体致死。

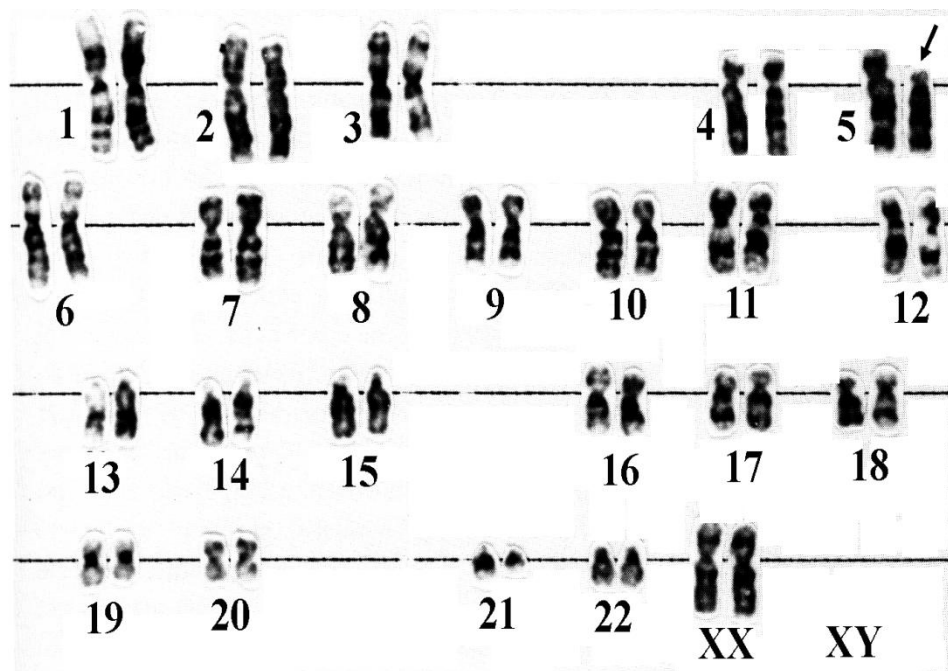
2、如果缺失的片断较小，可能会造成假显性（Pseudodominance）现象



缺失与假显性现象

- ◆ 在缺失杂合体内，如果某一隐性基因所对应的等位显性基因正好位于缺失区段内，而缺失区段又很小，不至于影响基本生命活动，则该隐性基因因处于半合状态而得以表现。
- ◆ 从表面现象上看，似乎该基因是显性的。因而称之为假显性现象（pseudodominance）。

3、表型变异：在人类中，第5染色体短臂杂合体缺失称为猫叫综合症。



猫叫综合症

一般伴随有小头症和智力迟钝

低等生物对缺失的忍受性相当强

- 有些低等生物，如细菌和噬菌体，对缺失的忍受性相当坚强，而他们却都是单倍体。
- 在基因工程上，用噬菌体作克隆基因的载体，切除了其本身的相当一部分DNA，甚至是大部分DNA，而代之以外源DNA。

第二节 重复(duplication)

一、重复类型

重复：染色体多了自己的某一区段（P126）。

顺接重复：某区段按照自己在染色体上的正常直线顺序重复

反接重复：某区段在重复时颠倒了自己在染色体上的正常直线顺序

错位重复：重复区段并不是总是与原有区段邻接，当重复区段出现在同一染色体的其他位置称为错位重复（P126）。

重复杂合体（duplication heterozygote）：
某对同源染色体中，一条为重复染色体而另一条为正常染色体（P127）；

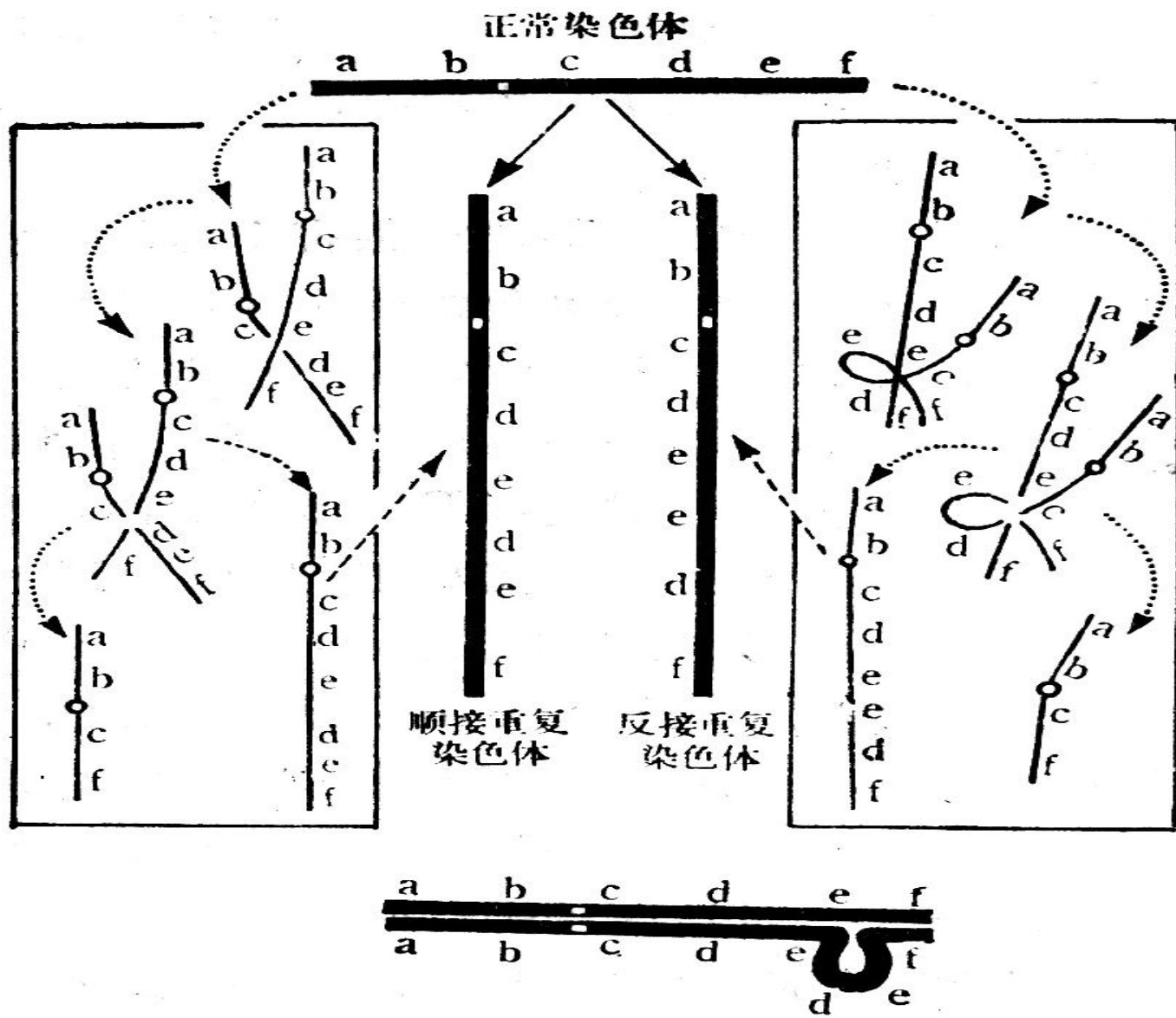
重复纯合体：含有一对发生相同重复的同源染色体（P127）。

重复区段内不能有着丝粒。

否则重复染色体就变成双着丝粒的染色体，就会继续发生结构变异，很难稳定成型。

重复和缺失总是伴随出现的。

某染色体的一个区段转移给同源的另一个染色体之后，它自己就成为缺失染色体了。



重复杂合体及其联会

重复的形成过程及其细胞学鉴定示意图

(二)重复的细胞学特点（杂合体）（P127）

1、重复区段较长时：

重复区段会形成环或瘤；

注意与缺失环或瘤的区别：

- ①．参照染色体的正常长度
- ②．染色粒和染色节的分布
- ③．着丝粒的位置

2、重复区段很短时：

环或瘤不明显,镜检时就很难

(三) 重复的遗传效应

1. 扰乱基因的固有平衡体系:

影响比缺失轻，主要是改变原有的进化适应关系。

果蝇的眼色遗传:

红色(V^+)对朱红色(V)为显性

$V^+ V$ 红色, $V^+ VV$ 朱红色

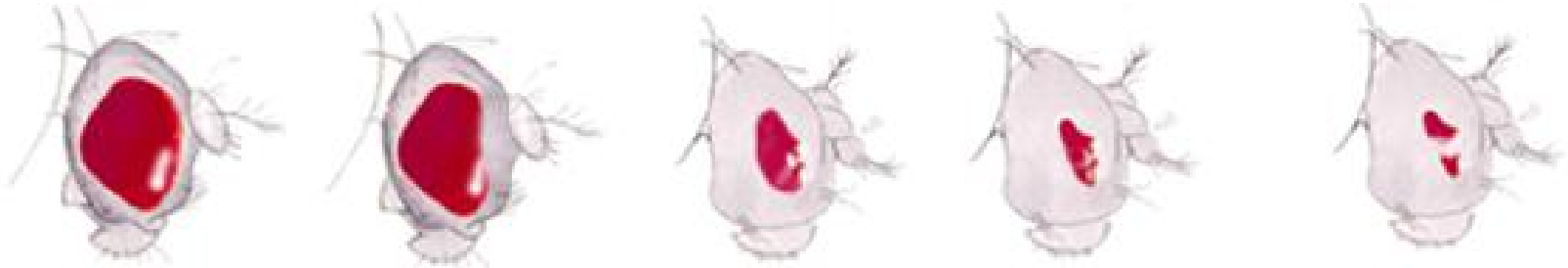
2. 重复引起表现型变异

如果蝇的棒眼遗传

果蝇棒眼

- 重复的剂量效应和位置效应
- 果蝇的棒眼性状也是伴性遗传的，棒眼的效应与Xchr上16区A段内的一个重复有关。
- 如果这个区段重复，果蝇复眼内小眼的数目就下降，形成棒眼。
- 小眼的数目与重复的次数、重复的位置有关。

果蝇眼面大小遗传的剂量和位置效应



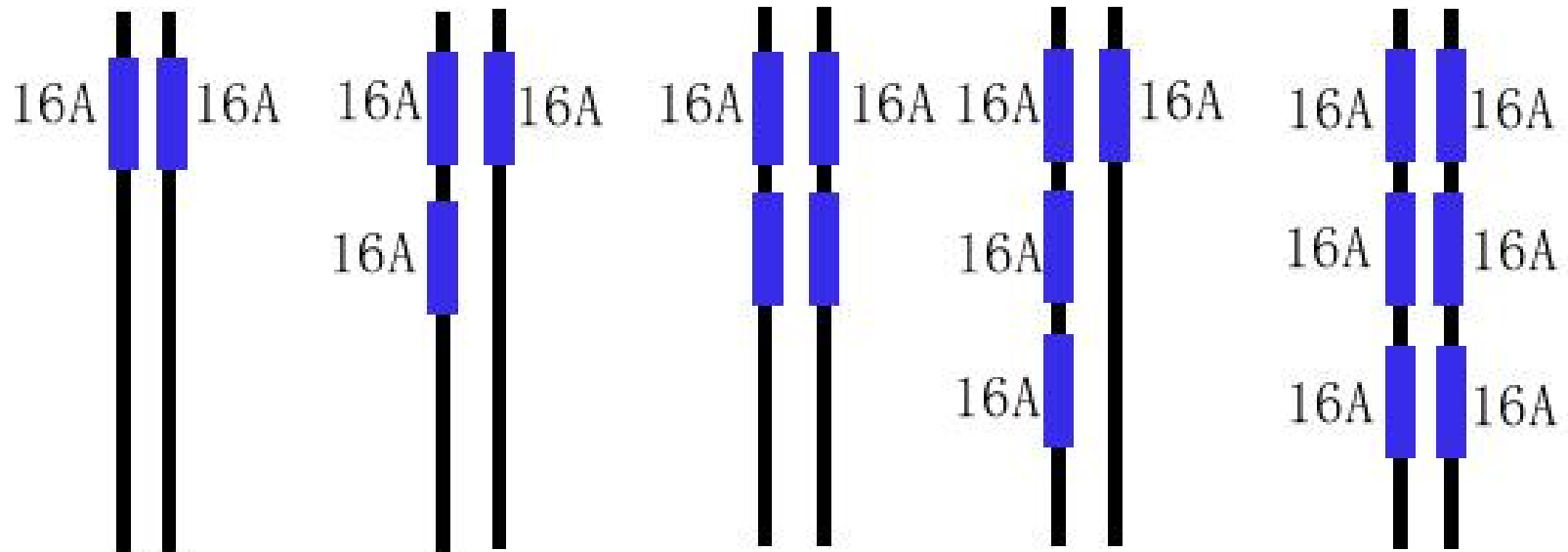
b//b

B//b

B//B

Bb//b

Bb//Bb



780

400

68

60

45

(1)基因的剂量效应(Dossage effect): 细胞内某基因出现次数越多, 表现型效应越显著。

(2)基因的位置效应(Position effect):基因的表现型效应因其所在的染色体不同位置而有一定程度的改变。

- ◆ 总体上说，重复对生物体是有害的，但其危害程度小于缺失。
- ◆ 重复导致基因在chr上的相对位置改变。
- ◆ 重复区域及其附近基因间的重组率降低。
- ◆ 重复使染色体含量增加，为积累变异提供了材料。

拟等位基因 (pseudo alleles)

- ◆ 所谓拟等位基因是指控制同一个单位性状，位置非常靠近的不同基因。
- ◆ 在互补测验中它们表现为功能上的等位性，但又可通过交换发生重组。

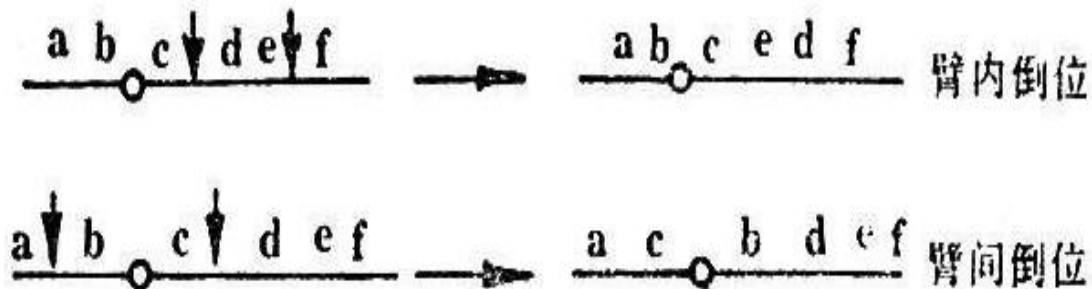
第三节 倒位 (inversion)

一、倒位类型

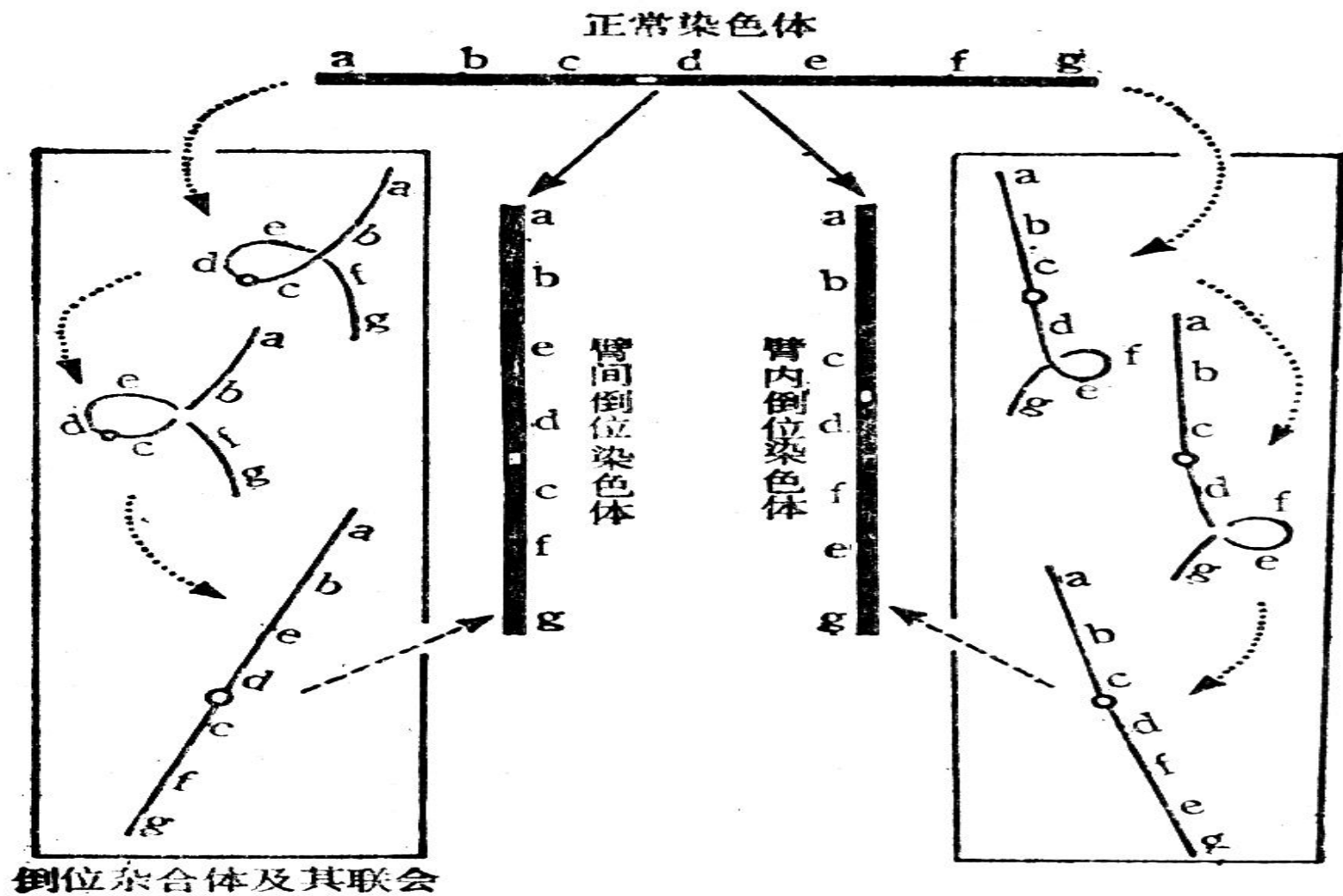
倒位：染色体中发生了某一区段倒转。(P129)

臂内倒位(一侧倒位)：倒位区段在染色体的某一个臂的范围内。(P129)

臂间倒位(两侧倒位)：倒位区段内有着丝粒，即倒位区段涉及染色体的两个臂。(P129)



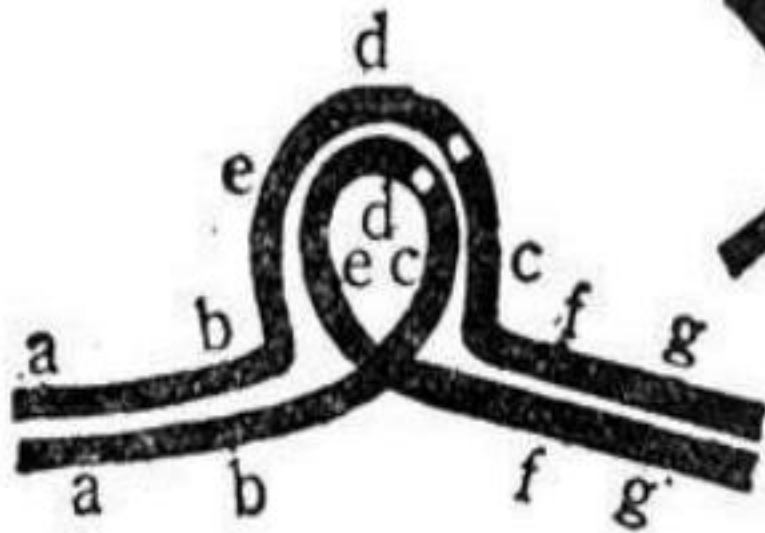
- **倒位杂合体：**某对染色体中1条为倒位染色体而另一条为正常染色体；
- **倒位纯合体：**含有一对发生相同倒位的同源染色体。



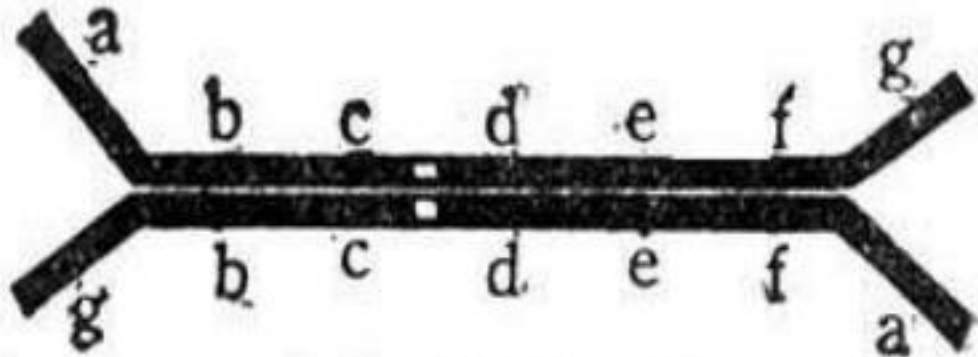
倒位的形成过程

二、倒位的细胞学鉴定

倒位杂合体及其联会

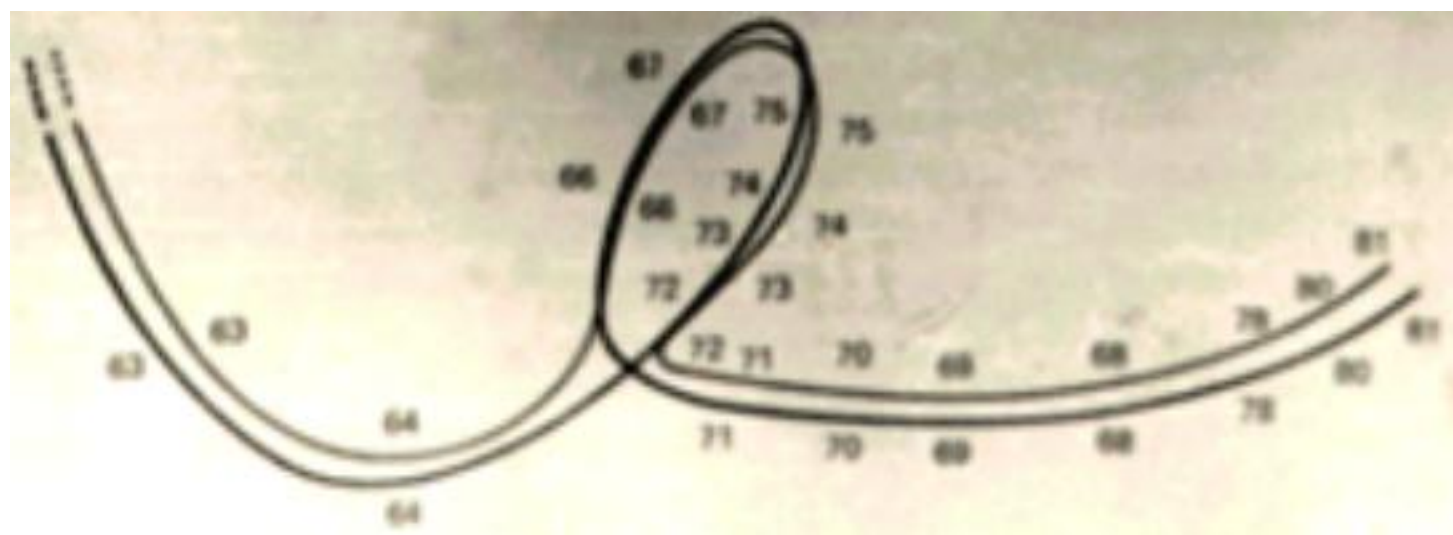
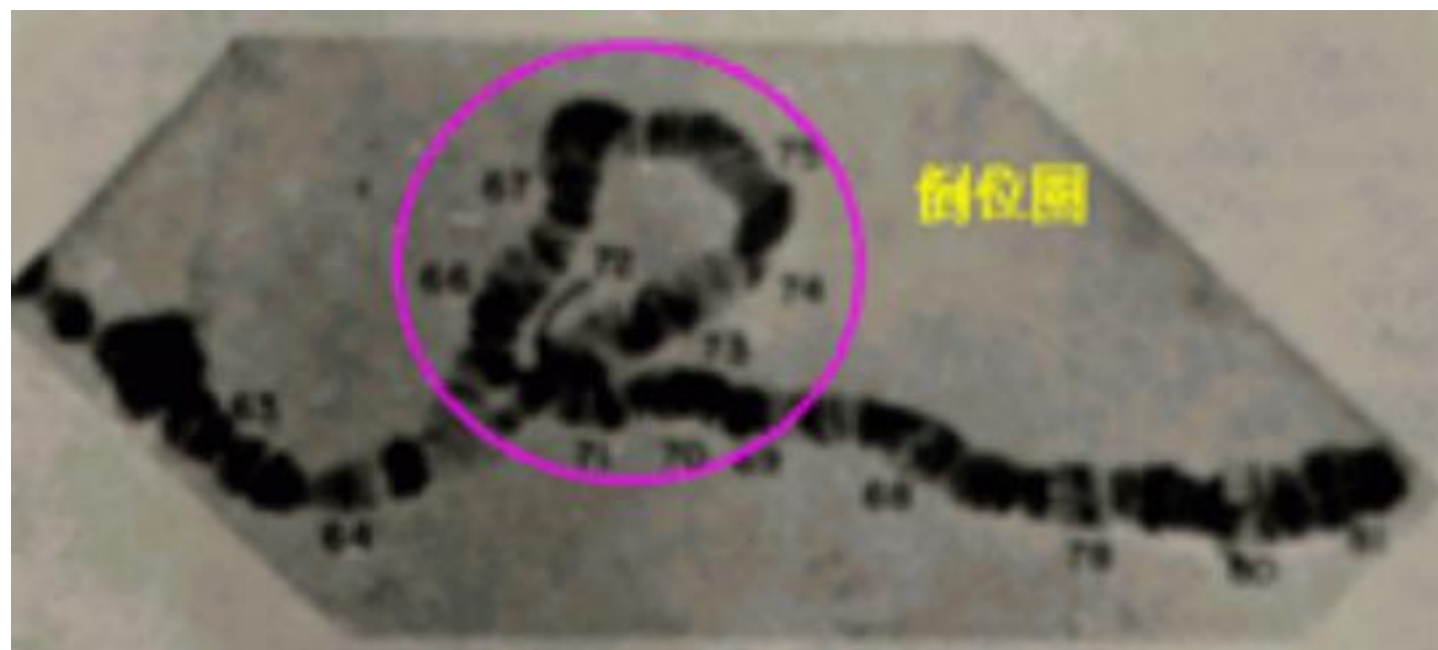


倒位圈



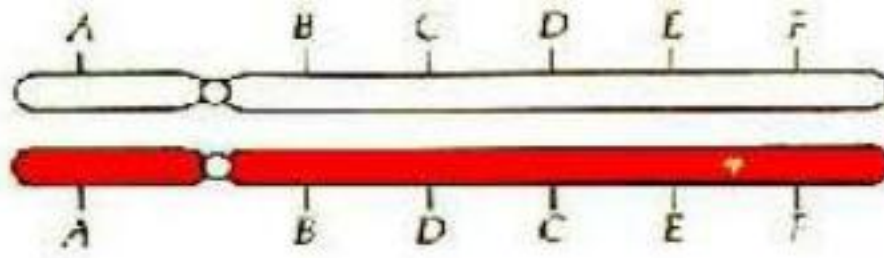
倒位区段过长的
倒位杂合体之联会

偶线期和粗线期形成的二价体会分叉

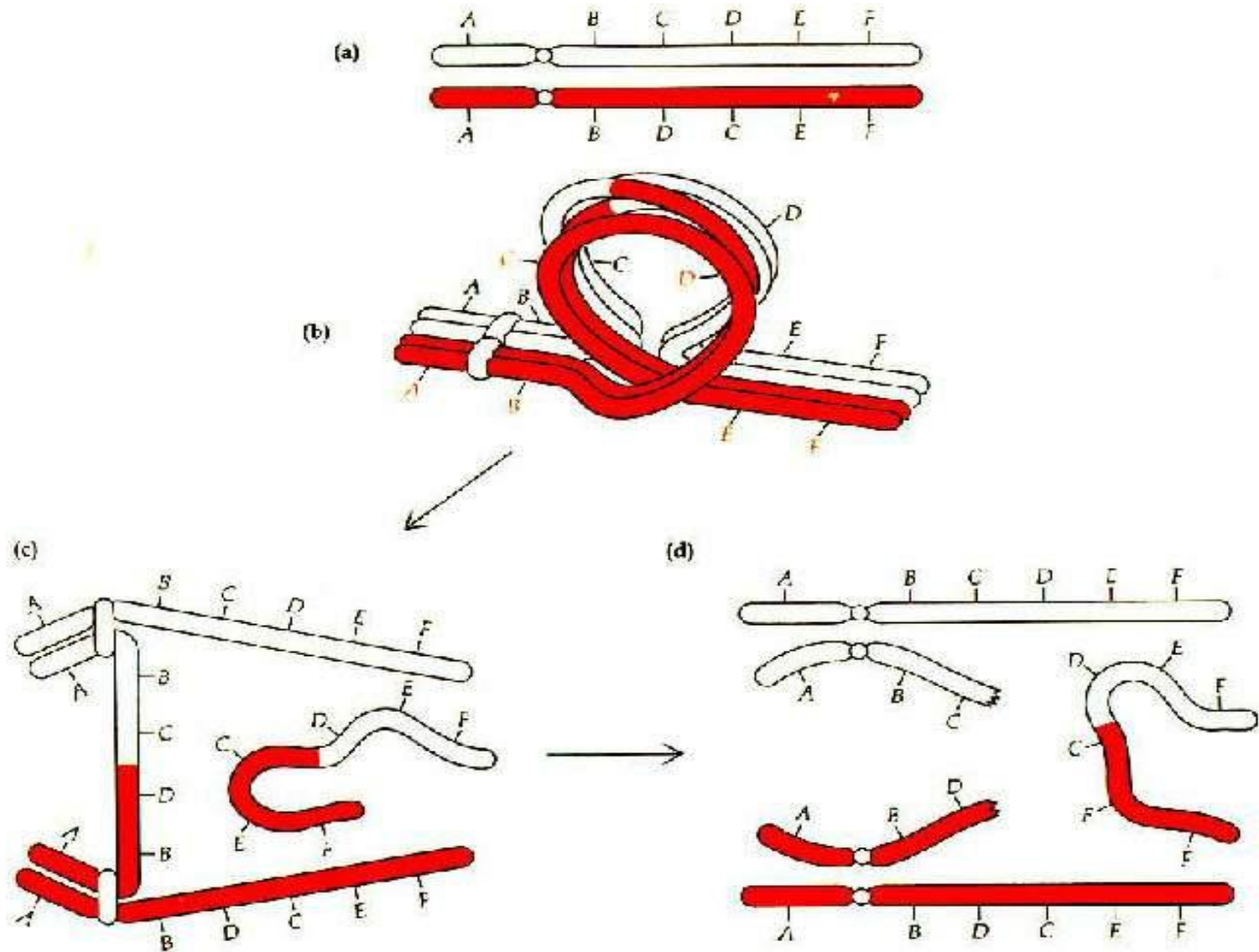


三 倒位的遗传效应

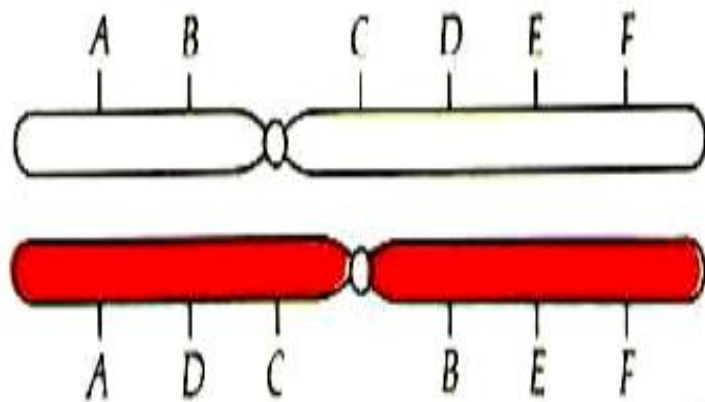
1. **位置效应**：倒位区段内、外各个基因之间的物理距离发生改变，其遗传距离一般也改变。
2. **倒位杂合体的部分不育**：含交换染色单体的孢子大多数是不育的。



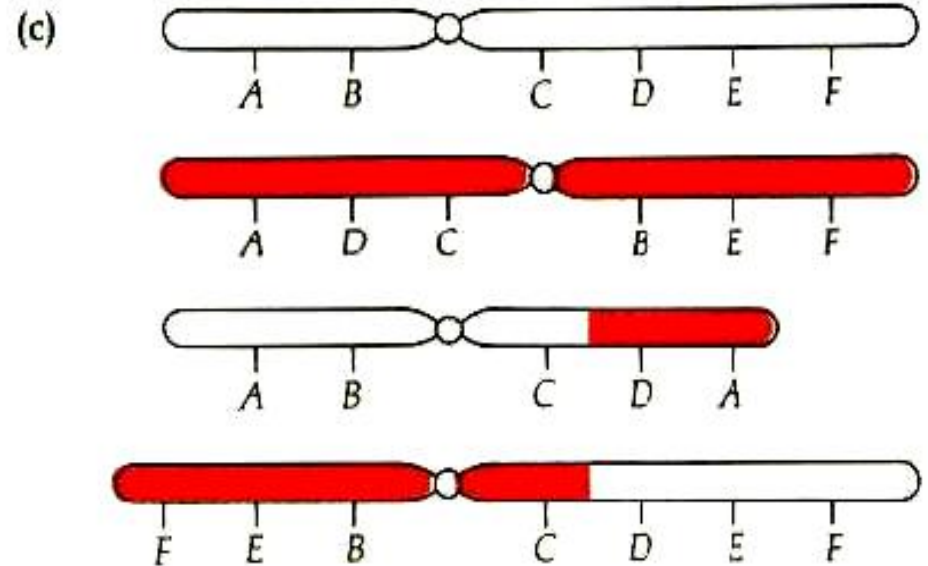
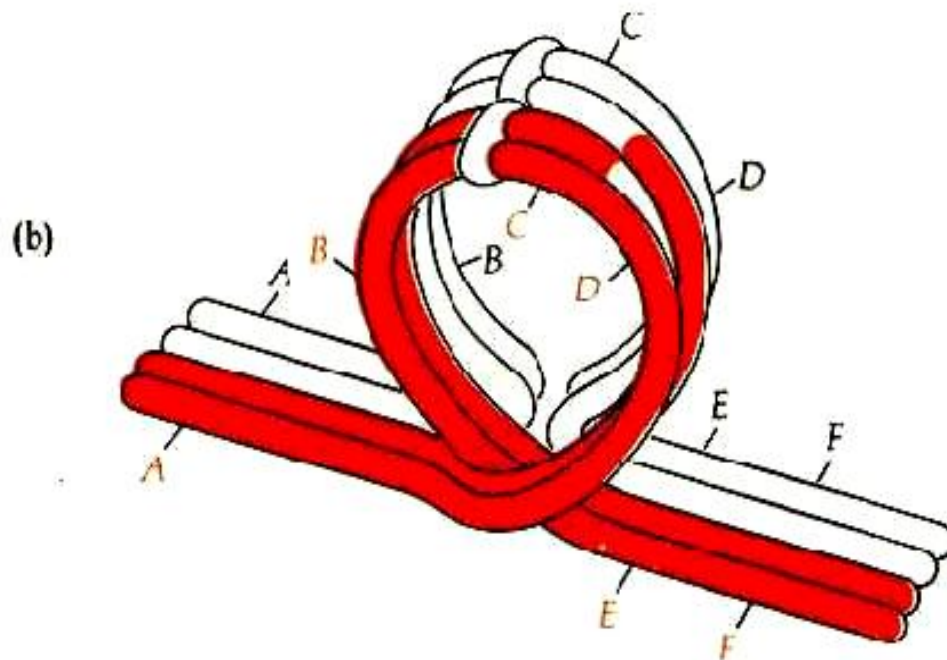
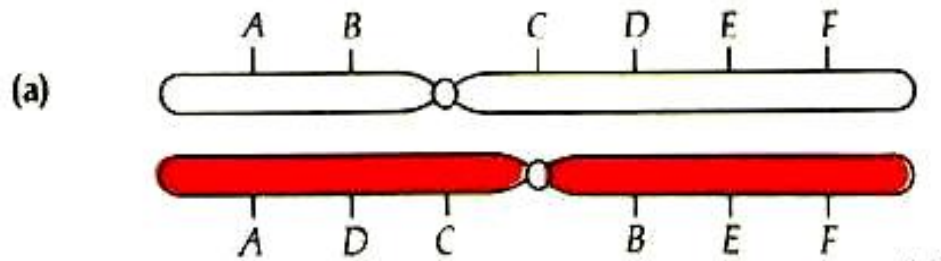
臂内倒位杂合体的交换



臂间倒位杂合体的交换



臂间倒位杂合体的交换



3. 降低倒位杂合体上连锁基因的重组率

(1) 联会紧密程度降低  交换减少

(2) 大多数含交换染色单体的孢子不育

连锁基因重组率下降幅度与倒位区段的长短有密切的关系

- 倒位区段越短，重组率下降越多，甚至可以表现为完全连锁。
- 因为，当倒位区段很短时，根本不与正常区段联会，不形成倒位圈，当然不会发生交换，更不会有重组。

4. 倒位可以形成新种，促进生物进化

倒位可以作为重组抑制因子

- 倒位能抑制重组，称为交换抑制因子（crossover supressor）
- 实际上是抑制重组，而不是抑制交换！
- 早在1928年，倒位就被当作一个抑制Xchr重组的显性标志。

第四节 易位(Translocation)

易位(Translocation):染色体一个区段移接在非同源的另一个染色体上 . (P133)

一、易位的类别

简单易位 (simple translocation) (**转移**): 某染色体的一个臂内区段, 嵌入非同源染色体的一个臂内 (**少见**)



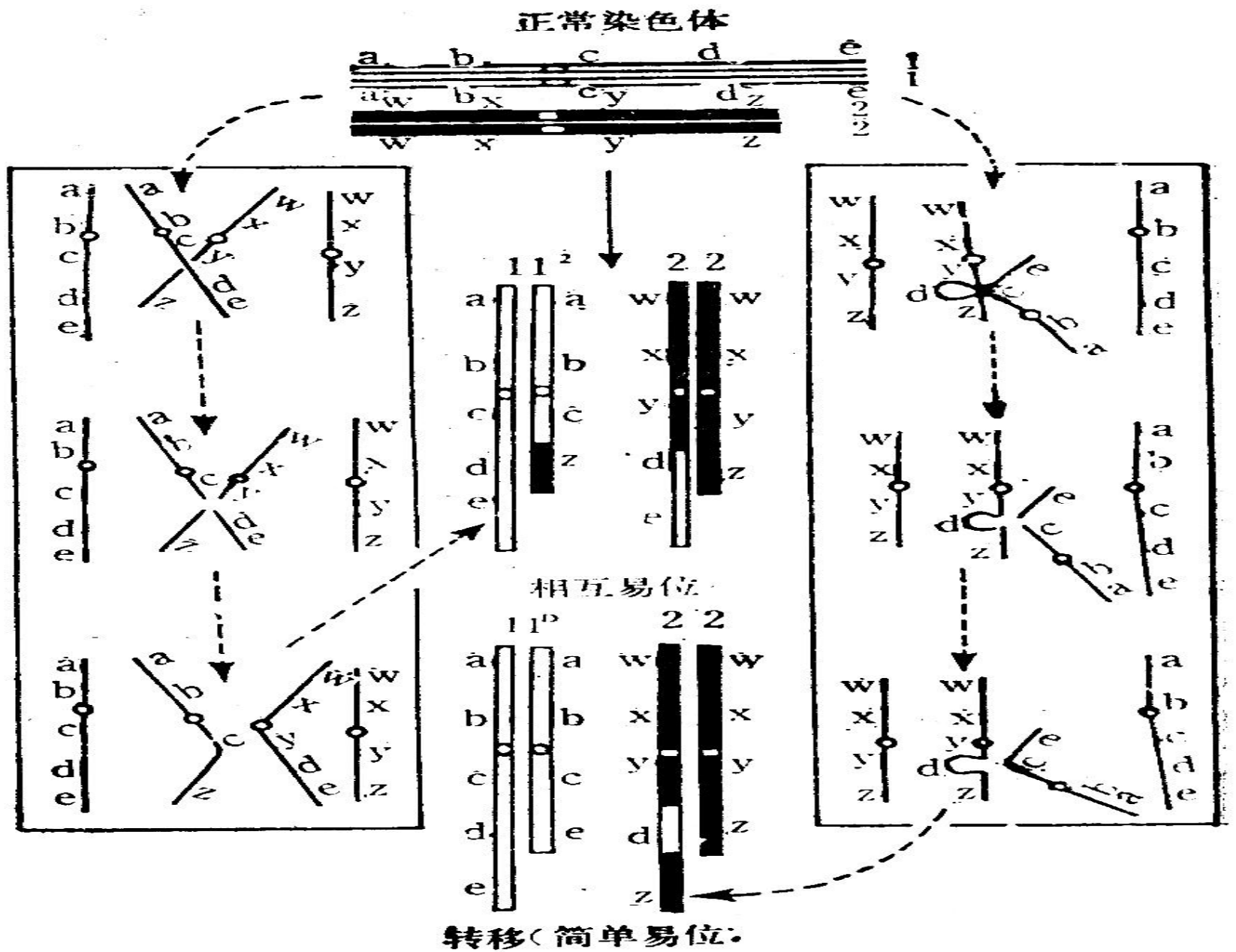
相互易位 (reciprocal translocation): 两个非同源染色体都折断, 而且这两个折断的染色体及其断片交换地重接 (**常见**)



复杂易位 (complex translocation) 涉及三对非同源染色体的易位。

- 相关术语

- 易位杂合体 (Translocation heterozygote) :
指其染色体中易位涉及的2对同源染色体各含有1条易位染色体和1条正常染色体；
- 易位纯合体 (Translocation homozygote) :
带有两对易位染色体。



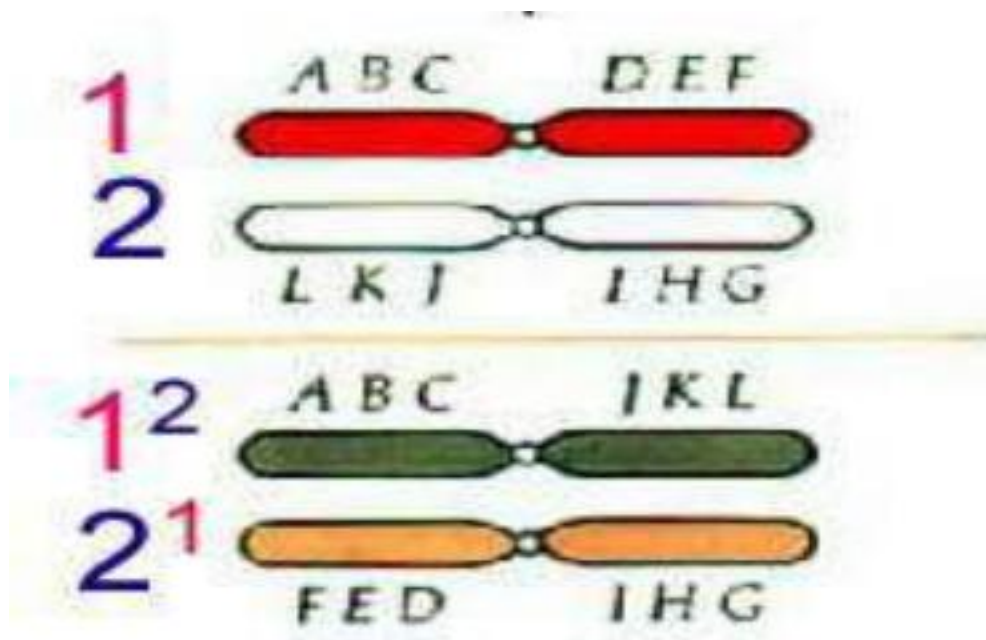
易位的各种类型及其形成过程

二、易位的细胞学鉴定

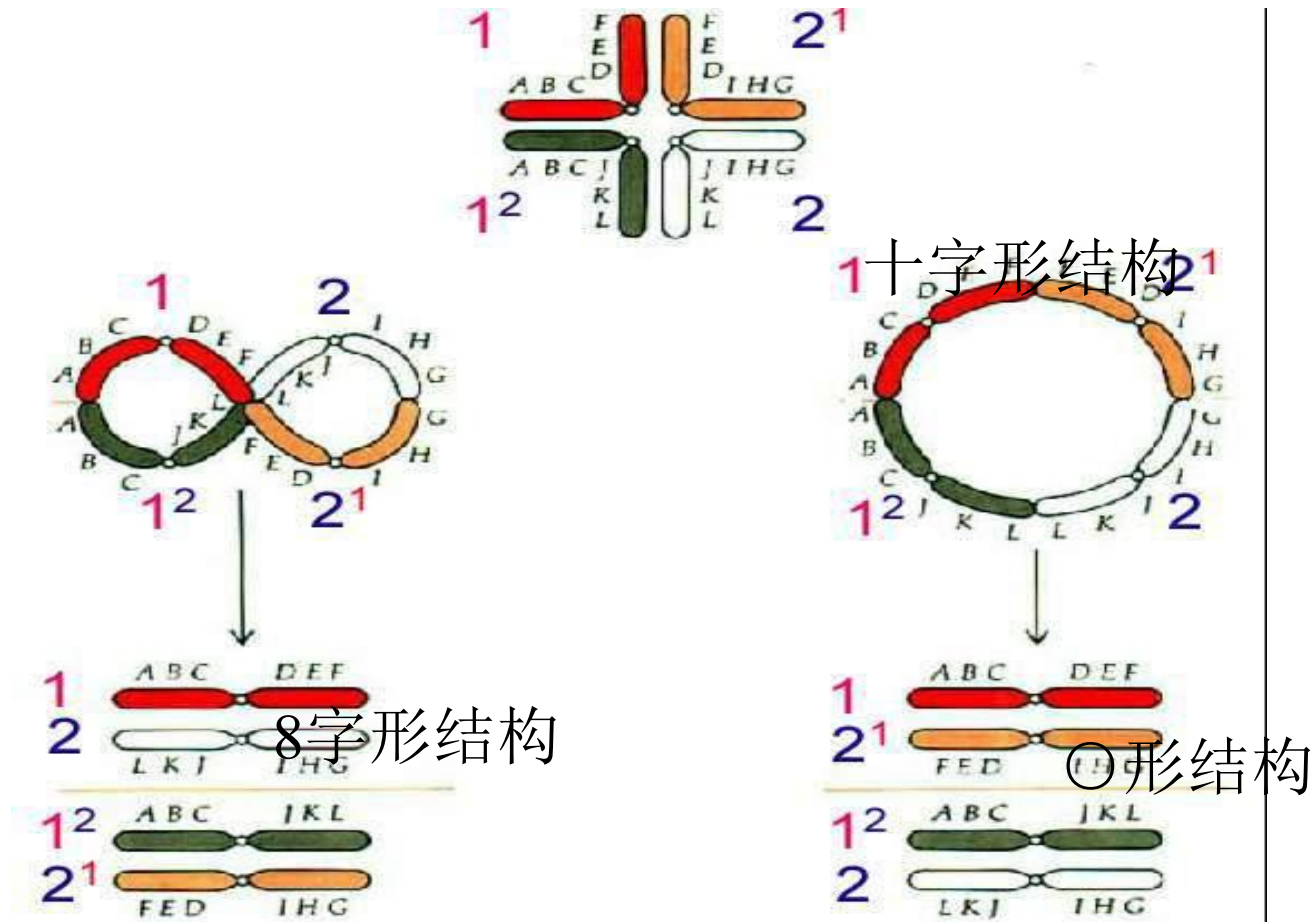
➤ 相互易位涉及两对chr，前期I都能形成四联体（quadruple）。

1和2代表两个非同源正常染色体

1^2 和 2^1 代表两个相互易位染色体



1-1²-2-2¹的“+”字联会形象



交替式分离(全部可育)

相邻式分离(全部不育)

三、易位的遗传效应

1、半不育性

易位的断点相当于一个半不育的显性基因 T，
正常的隐性基因 t

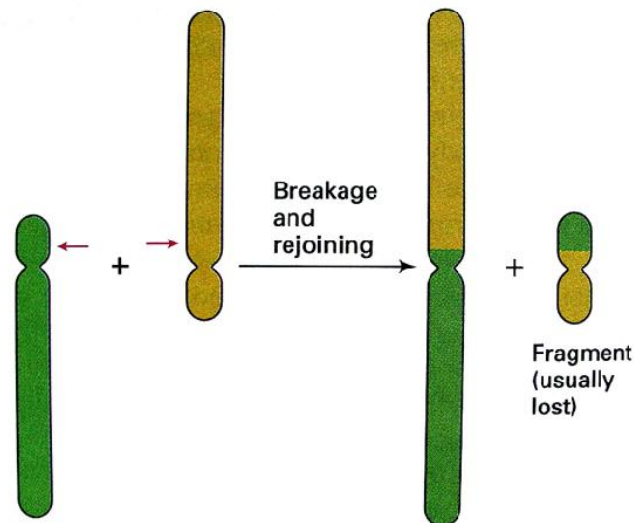
2、重组值下降(联会不紧密)

3、物种进化的因素之一

连锁关系的变化、核型改变
染色体数目的变化

还阳参属，出现 $n=3$ 、4、5、6、7、8 等染色体
数目不同的种

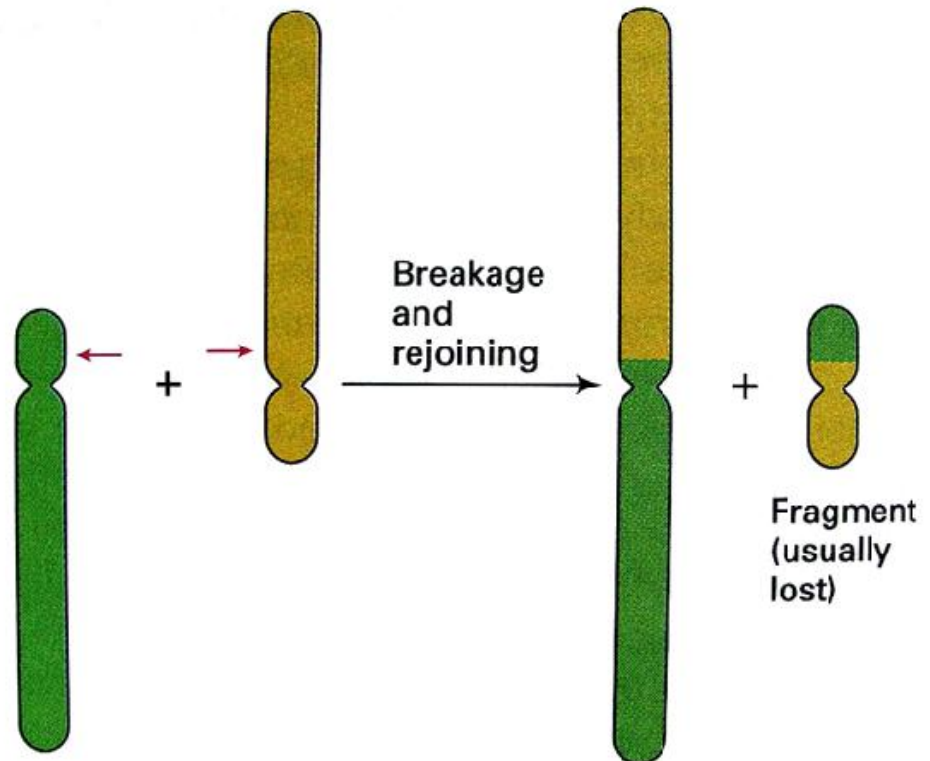
人类中称罗伯逊易位



罗伯逊易位 (Robertson translocation)

发生于近端着丝粒染色体之间的特殊易位方式。

断点位于着丝粒附近，两条染色体的长臂粘接成一条较大的衍生染色体，短臂粘接成一条小染色体（往往丢失）。



易位能改变染色体的结构和数目

- ▶ 易位常常导致染色体的形态变化，改变着丝粒的位置，改变臂比。
- ▶ **Robertson** 易位是交互易位中的一种特殊类型，在人类中最为常见。

人类的2号染色体

- ▶ 据研究，人类的2号染色体就是由巨猿的两条近端着丝粒染色体经Robertson 易位而形成的。

易位在进化中的意义

易位是新物种起源的重要途径。

大熊猫与熊染色体的比较

大熊猫的1号染色体可能是熊的2、3号染色体
罗伯逊易位的产物；

2号染色体可能是熊的1、9号易位；

3号染色体可能是熊的6、16号易位。

易位与进化

- 易位与生物进化的关系较其他染色体结构变异更为密切。
 - 易位可以改变基因间的连锁关系
 - 易位可以改变染色体的形态
 - 易位可以改变染色体的数目
- 这些都可能導致变种和新种的形成。
- 易位也可以杂合体的形式传递。
- 易位与植物进化的关系则更为密切。

易位的致死效应

- 在形成易位的过程中，处于断裂点附近的DNA会受到不同程度的损伤，使某些基因伤失功能。
- 在果蝇中，人工诱发或自发产生的易位纯合体是不能存活的（隐性致死）。
- 在玉米中，大多数易位都会伴随缺失，致死。
- 在大麦中，隐性致死突变也常常和易位相联系。

第五节 染色体结构变异的应用

一、利用缺失进行基因定位

利用假显性现象，杂合体表现隐性性状，进行基因定位，其关键为：

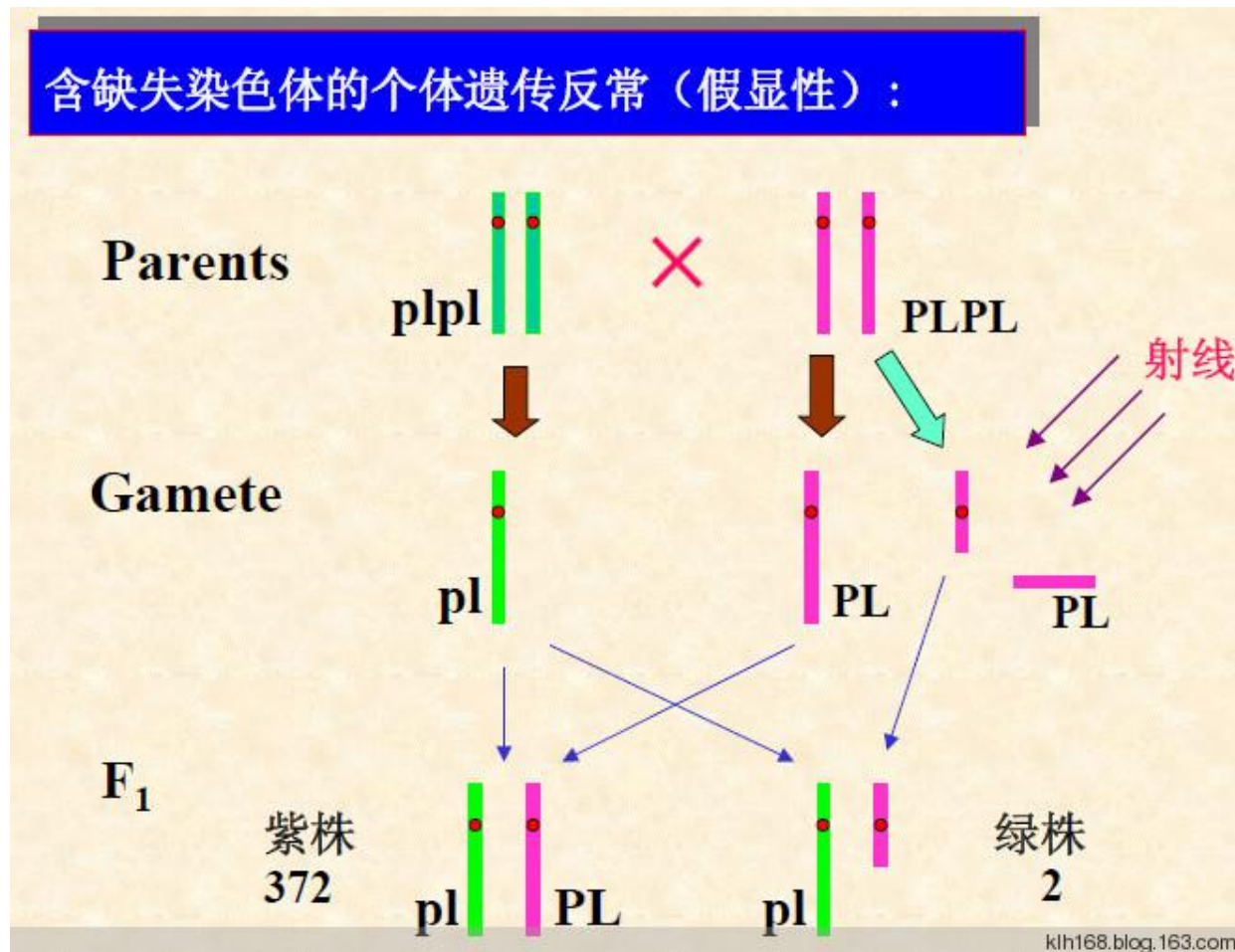
1. 使载有显性基因的染色体发生缺失,隐性等位基因有可能表现“假显性”；
2. 对表现假显性现象的个体进行细胞学鉴定,鉴定发生缺失某一区段的染色体。

假显性现象，很容易与隐性突变混淆，二者很难区分，必须通过相应的细胞学检查才能确定，不能仅根据表现型来判断。

1、利用缺失造成的假显性现象，可以进行基因定位

- 使载有显性基因的染色体发生缺失，让其隐性等位基因表现“假显性”
- 对表现假显性个体进行细胞学鉴定，发现某染色体缺失了某一区段，就说明该显性基因位于该染色体的缺失区段上

含缺失染色体的个体遗传反常（假显性）：



胞学鉴定： 玉米的紫株和绿株由
第6染色体长臂的外段 一对等位基因控制

2、利用易位进行基因定位

易位杂合体自交子代群体内，

1/4正常可育个体

2/4半不育易位杂合体

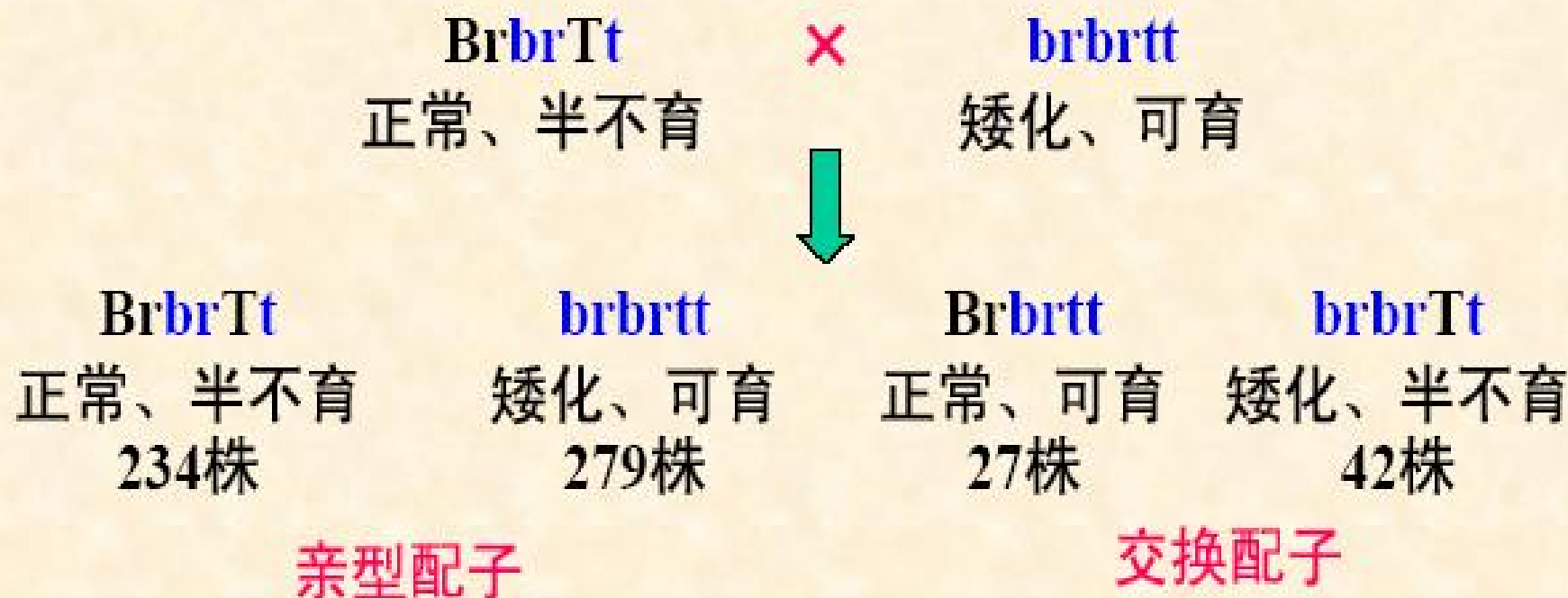
1/4可育易位纯合体

易位染色体的易位接合点相当于一个半不育的显性遗传基因(T)，正常染色体与易位接合点相对的等位点，则相当于一个可育的隐性遗传基因(t)。用两点或三点测验，根据T-t与某邻近基因之间的重组率，确定易位接合点在染色体上的位置

已知玉米长节间正常基因 (**Br**) 对短节间 (**br**) 为显性, **Br** 基因位于玉米第1染色体上; 某玉米第1染色体、第2染色体易位杂合体的株高正常、配子半不育 (**Br T// Br t**)。它与完全可育的矮生品系 (**br t// br t**) 杂交得到F1 (**Br T// br t** 与 **Br t// br t**), 再用半不育F1 (**Br T// br t**) 与矮生亲本品系 (**br t// br t**) 测交。考察测交子代株高与配子育性得到: 株高正常、完全可育的25株, 株高正常、半不育的350株, 植株矮化、完全可育的281株, 植物矮化、半不育的26株。求Br基因与第1染色体上易位点间的重组率是多少?

采用**二点测验**：计算Tt与邻近基因之间的重组率，确定易位结合点在染色体上的位置。

例：玉米长节间基因Br（株高正常）为短节间基因br（植株矮化）的显性。



重组率： $(69/592) \times 100\% = 11.85\%$

● Br-br位于第一染色体 → 确定交换发生在该染色体上。

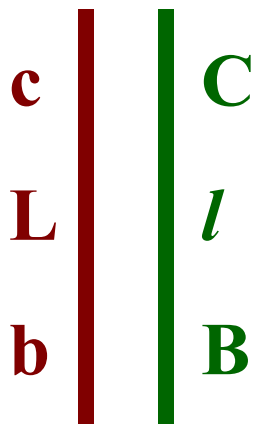
3. 倒位的应用

果蝇的C/B测定法

——鉴别果蝇X染色体上的隐性和致死突变

果蝇的C/B品系

♀
性
杂
合
体



C: 倒位

倒位杂合体产生配子中无重组配子

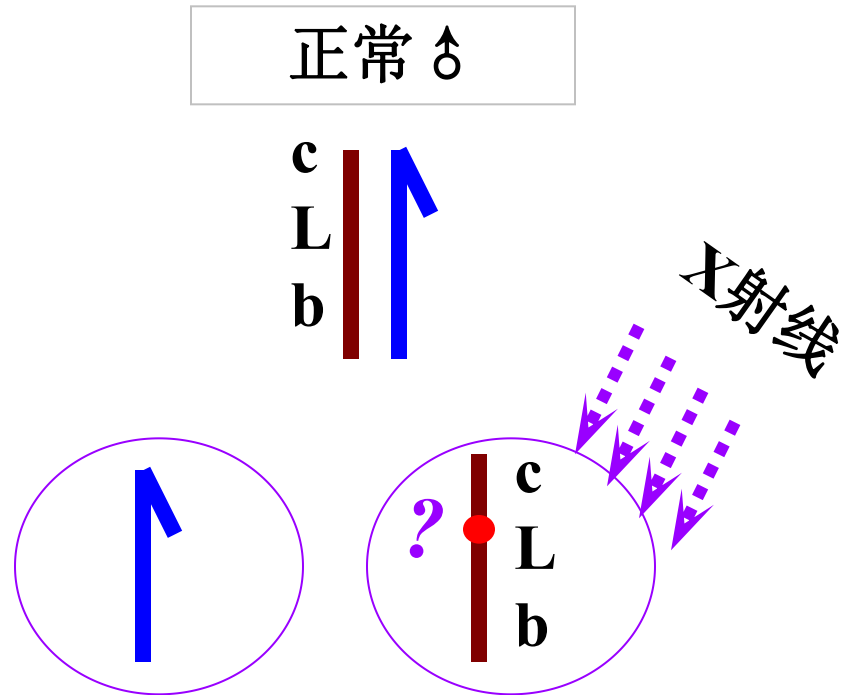
***l*: 隐性致死基因**

B: 显性棒眼基因

16区A段的重复——表型上的鉴别标记

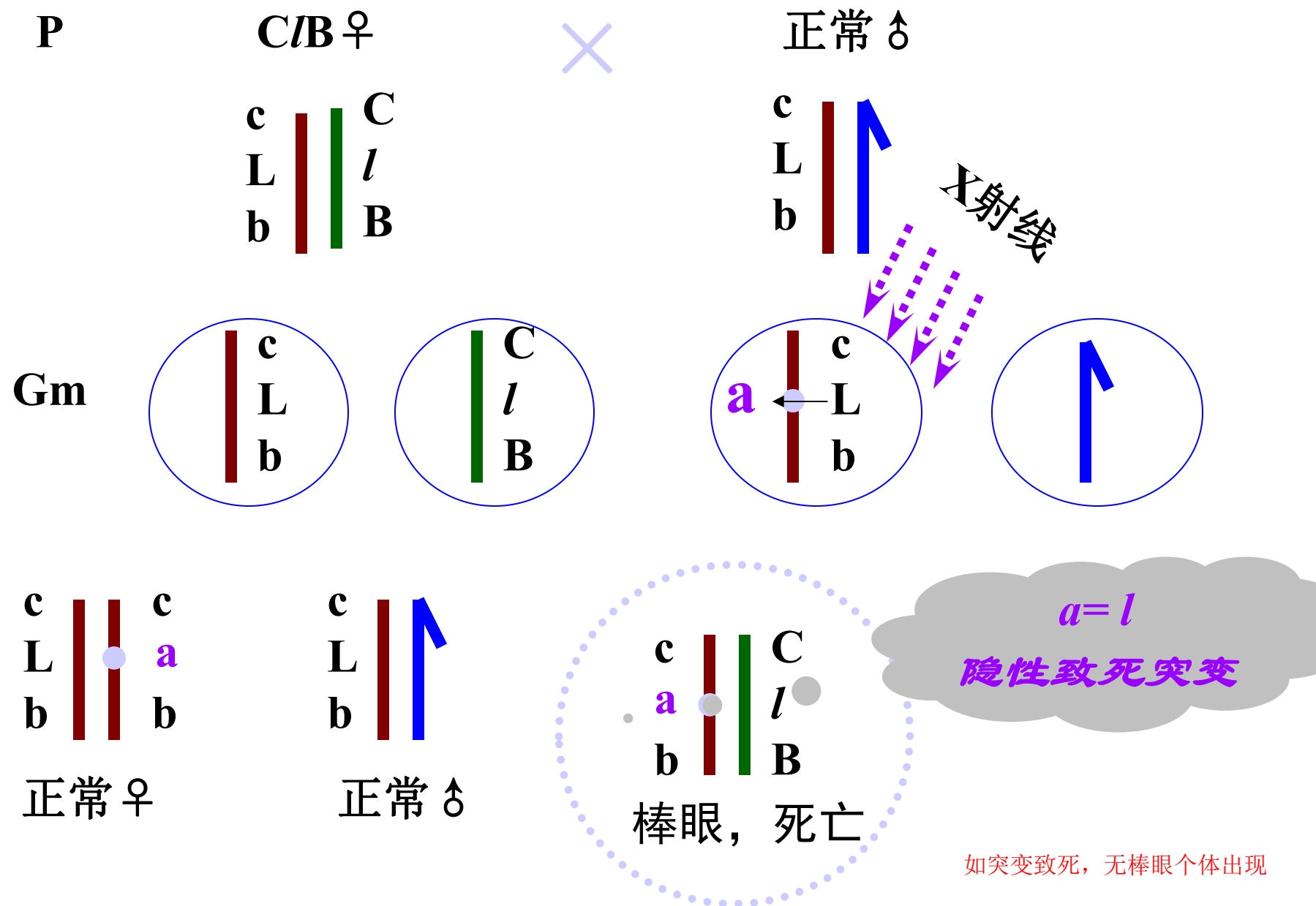
均位于X染色体

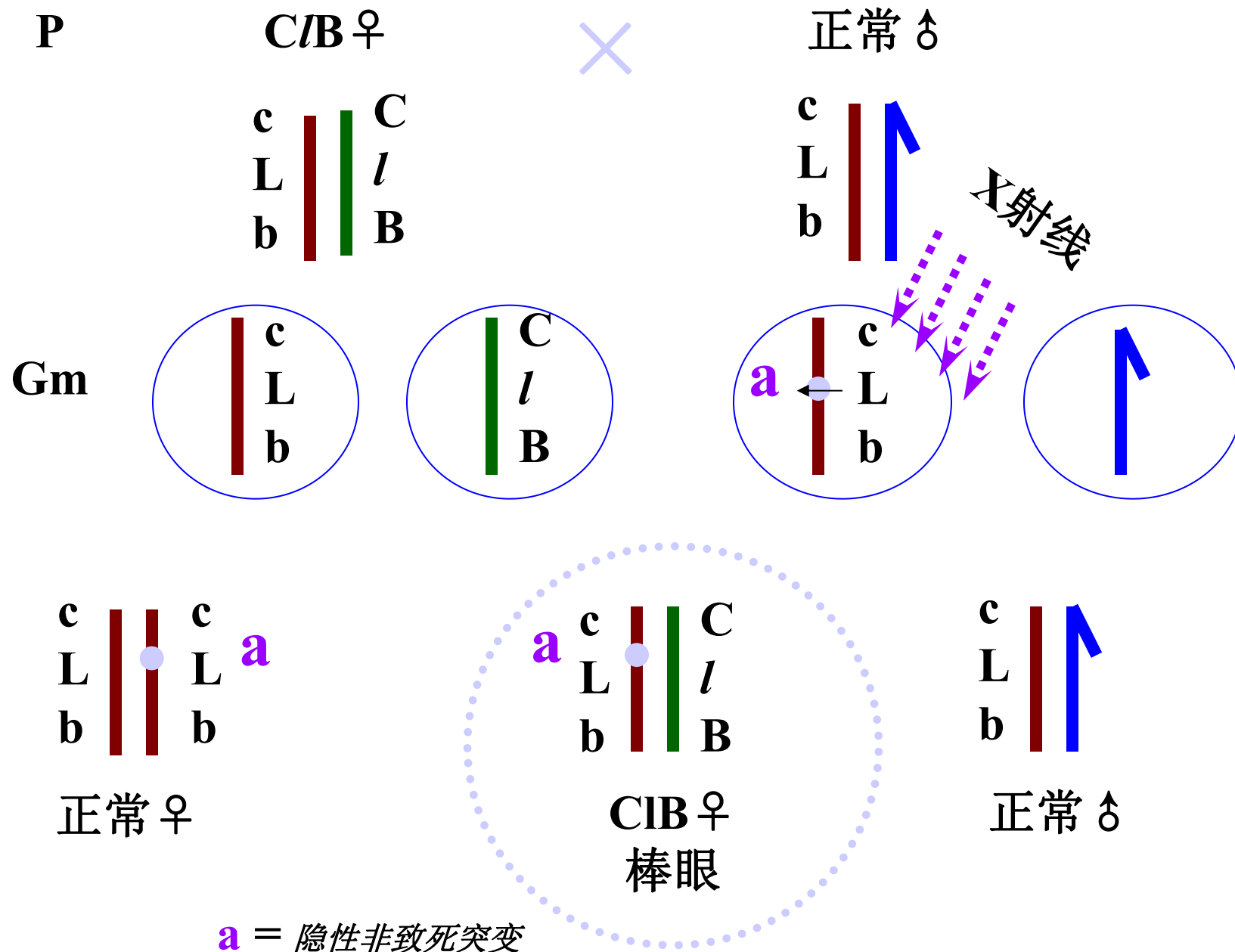
1, X射线照射过的雄果蝇



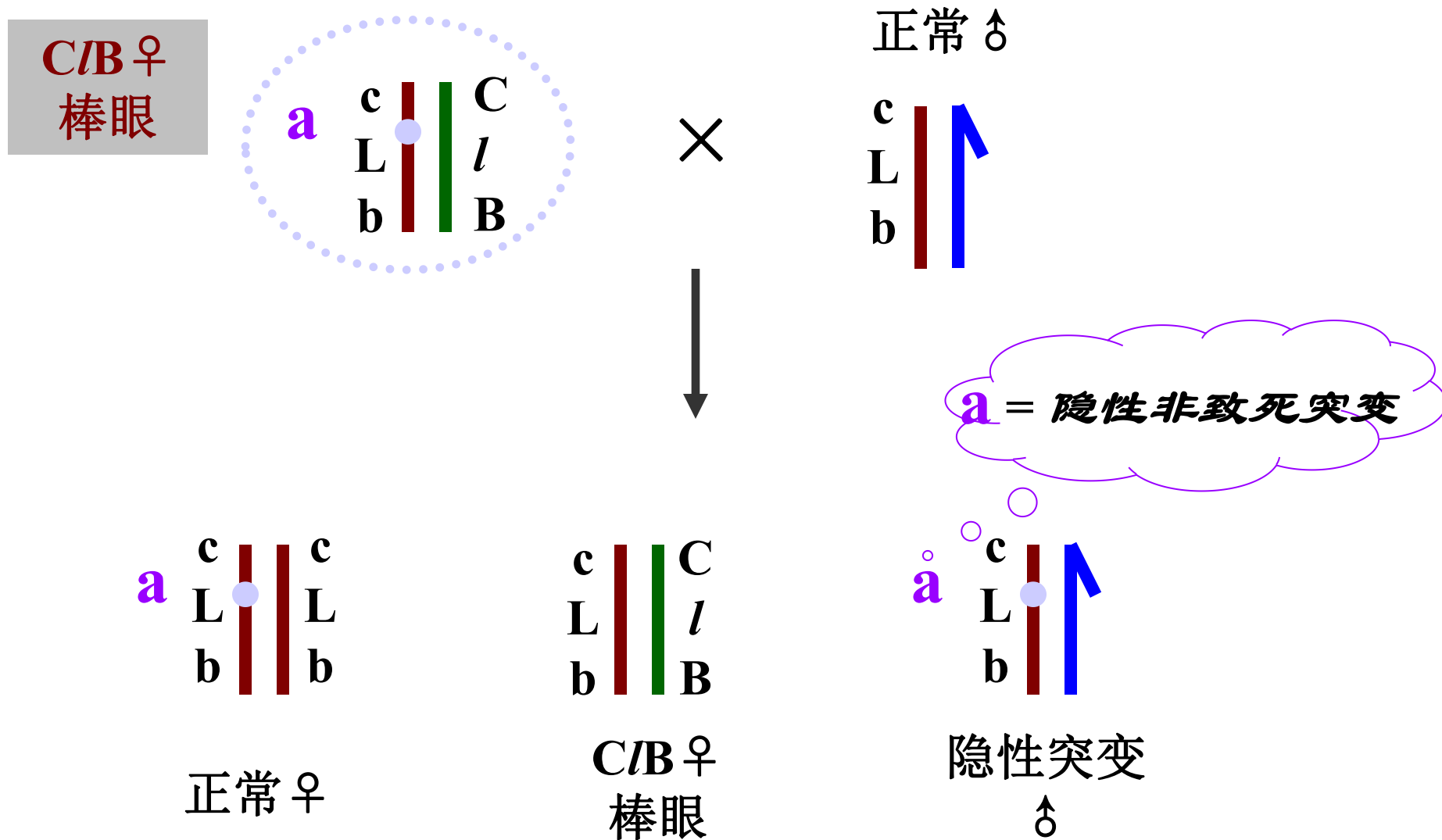
雄果蝇X染色体
上的隐性突变?

2, 果蝇的C/B品系与X射线照射雄果蝇交配





3, 后代中的棒眼果蝇与正常雄果蝇交配



后代雄果蝇中隐性个体的比例即为Xchr上的隐性突变的频率

C1B检验法

- C: 倒位, 交换抑制者cross-over suppressor。
- l: lethal, 倒位区段内有一个隐性致死基因, 使果蝇在胚胎发育的最初阶段死亡。
- B: 棒眼, 倒位区段外侧16A区段重复, 提供了识别的依据。
- 这样的Xchr被称为C1B chr。
- $X^{C1B} // X^+$ 杂合体♀蝇被称为C1B系 (C1B stock)。

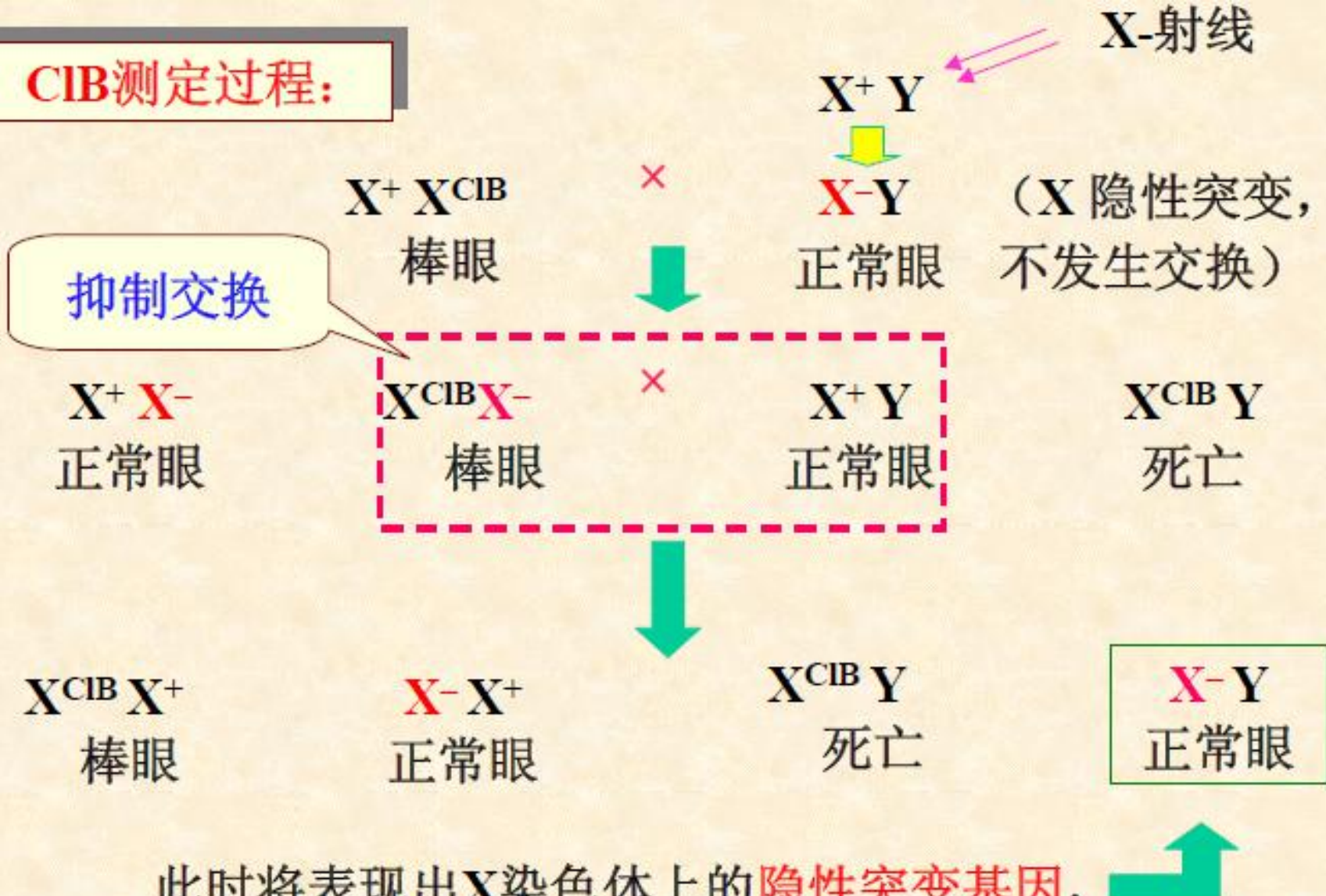
- 正常XChr上的“L”是抑制致死的显性基因。
 -
- $[X^{C1B}/X^{C1B}]$ ♀ 蝇和 $[X^{C1B}/Y]$ ♂ 蝇，都受隐性致死基因的作用而死亡。
- 只有 $[X^{C1B}/X^+]$ ♀ 才能存活， X^{C1B} 染色体才能得以保存和传递。

$[X^{C1B}/X^+]$ 用于检测Xchr上的隐性突变及其频率

方法与步骤:

- ① X-ray处理野生型 ♂ 蝇。由于 ♂ 蝇只有一条Xchr，X-ray可能使精母细胞的Xchr上的基因发生突变。发生了突变的Xchr以X⁻代表。
- ② 经X-ray处理过的 ♂ 蝇与C1B系杂交。
- ③ 子代群体内的棒眼 ♀ 蝇与正常 ♂ 蝇杂交

CIB测定过程:



此时将表现出X染色体上的隐性突变基因，
因而可检验X染色体上的隐性突变频率。

klh168.blog.163.com

$[X^{CIB}/X^+]$ 用于检测Xchr上的隐性突变及其频率

- ◆ 如果当初X-ray处理确使XChr上的某个基因或某些基因发生了突变，则突变基因的表现型即可在X-//Y个体中表现出来。
- ◆ 通过计数可以获得突变频率。
- ◆ 因为X-//Y中的X-chr上的各个基因从未因交换而转移过。

易位的应用

利用易位连锁分析

利用易位创造玉米核不育系的双杂合保持系
(P138)

利用易位鉴定家蚕的性别 (P138)

利用易位鉴别家蚕的性别

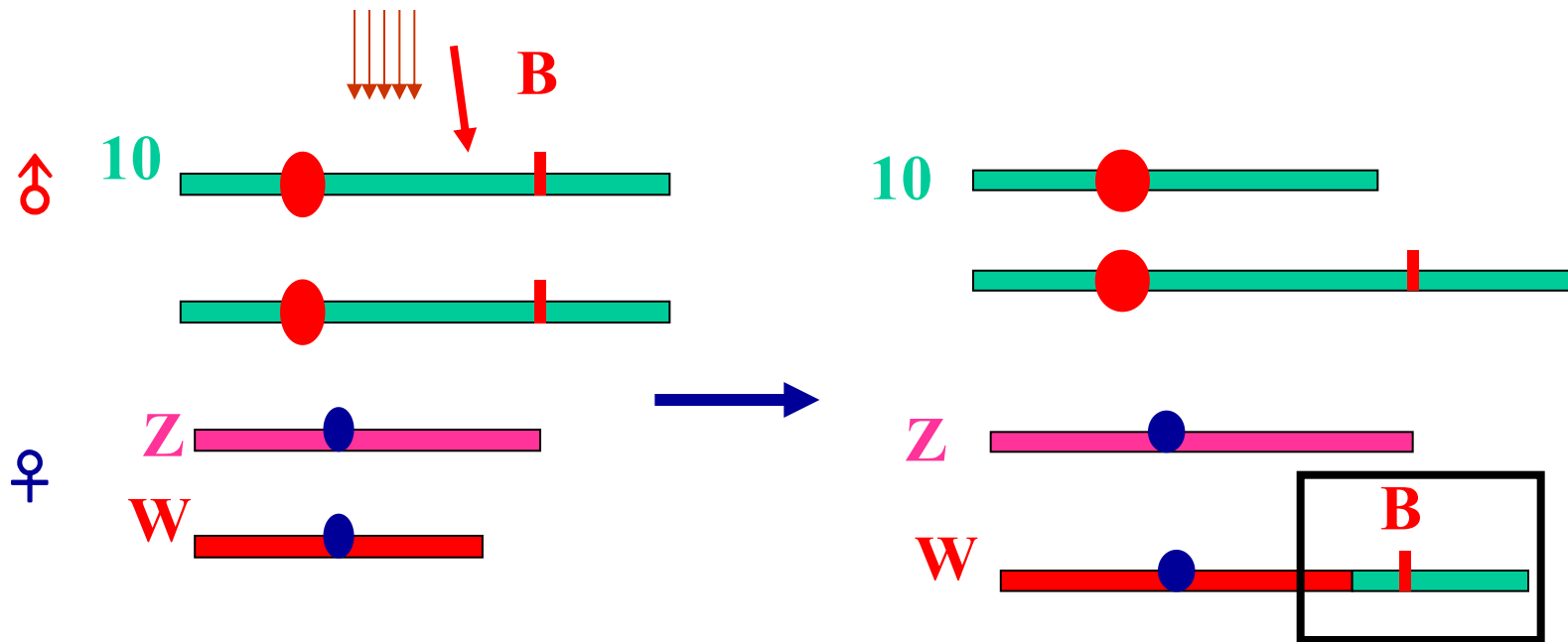
- ◆ 在家蚕养殖中，雄蚕食量小，吐丝早，出丝率高，丝的质量也高，经济价值明显高于雌蚕。
- ◆ 家蚕ZW型性别决定。
- ◆ 家蚕卵壳颜色受Chr10上的*B*基因控制，野生型卵壳为黑色（*B*）。
- ◆ 诱导突变可以获得隐性基因（*b*），表现为白色卵壳。
- ◆ 用X射线处理→第10染色体载有斑纹基因的片段易位到决定雌性的W性染色体上，成为限性遗传→幼蚕期鉴别♀、♂。
- ◆ 利用带有W-10易位染色体（含*B*基因）的雌蚕品系与白卵雄蚕杂交，后代中黑卵均为雌蚕，白卵全为雄蚕，采用光学仪器就能够自动鉴别蚕卵的性别。

利用易位鉴定家蚕的性别（P141）

将控制家蚕卵颜色的基因**B**（黑卵壳）易位到**W**染色体上，用这样的雌

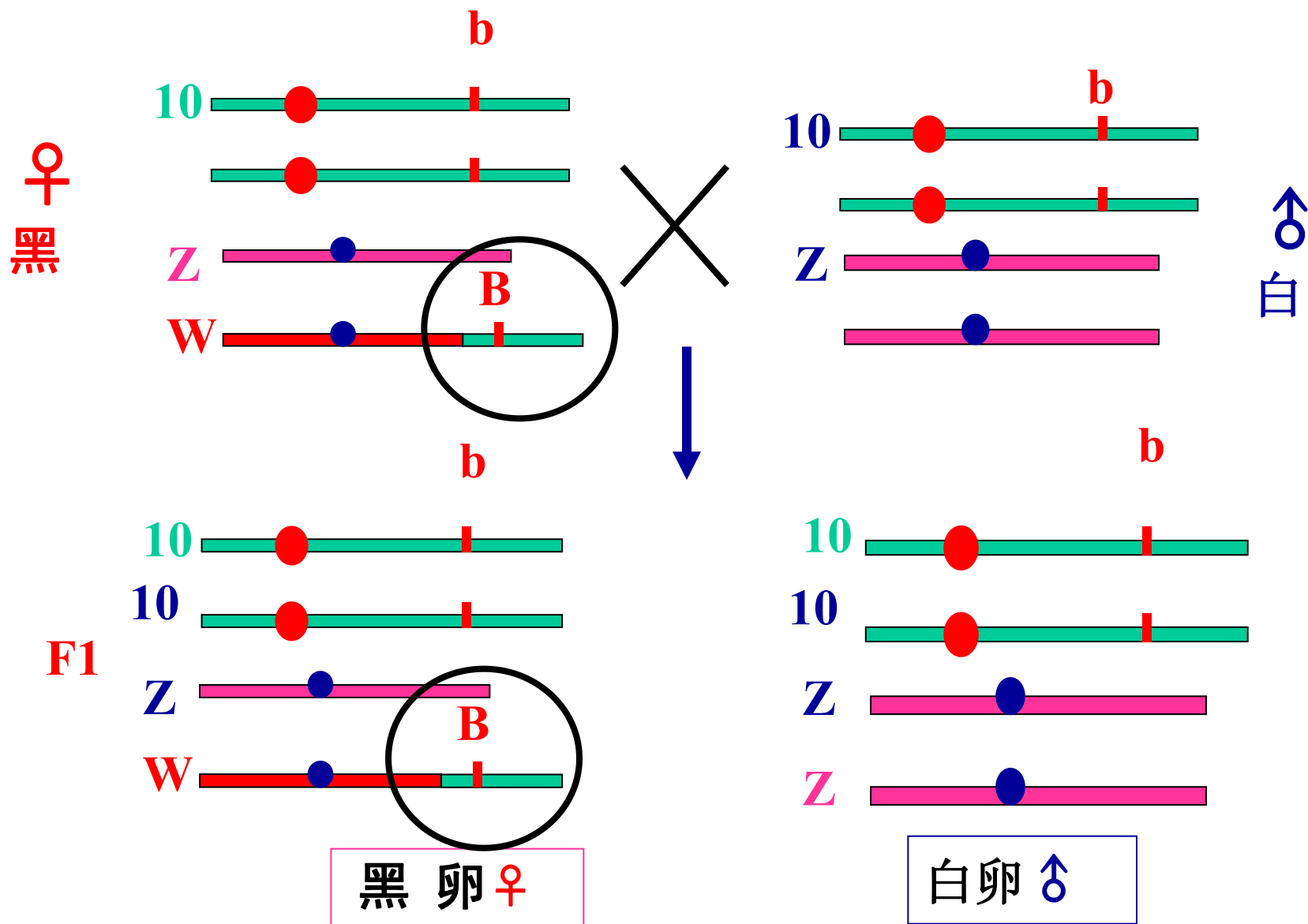
家蚕与白卵雄家蚕杂交，后代中**黑卵**的全部为**雌蚕**，**白卵**全部是**雄蚕**，

鉴别家蚕的雌雄性别。



养蚕人喜欢多养雄蚕，是因为雄蚕比雌蚕产丝量多，丝的质量好,而消耗的桑叶又比雌蚕少

利用易位鉴别家蚕性别



利用易位创造玉米核不育系的双杂合保持系

雄性不育的核基因（**ms**）对可育基因（**Ms**）为隐性。

雄性不育株（**msms**） × 雄性可育株（**MsMs**）



F1 雄性可育（Msms）

说明雄性不育株的不育性未能在杂种中得到保持。

∴ 采用各种途径研究解决核雄性不育系的保持系问题。

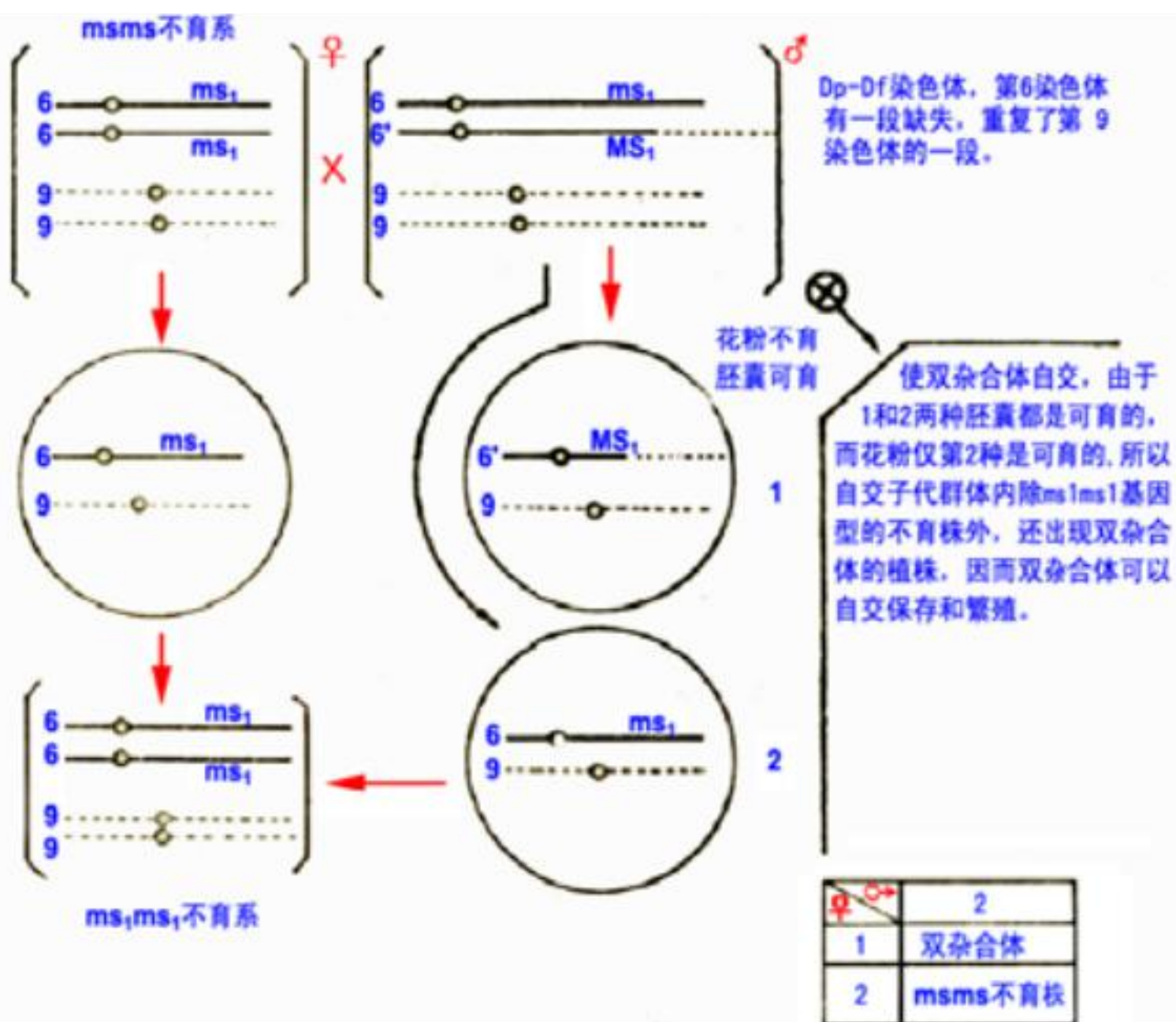
含有重复—缺失（**Dp-Df**）染色体的玉米花粉一般败育，不能参与受精结实，胚囊一般可育或大部分可育。

利用特殊易位杂合体，创造可保持核雄性不育性的特殊**Dp-Df**杂合体（双杂合体）。

- 双杂合体：指某一对染色体中有一条是带**Ms**的**Dp-Df**染色体、另一条是带**ms**正常染色体个体（**Ms**和**ms**、**Dp-Df**染色体和正常染色体均是杂合）

本节重点：

- 易位的细胞学特点和遗传学效应；
- 染色体结构变异在遗传学和育种学中的应用；
- 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？



双杂合体的形成过程及其成为核不育系的保持系的机理示意图

本章重点：

- (1) 染色体结构变异的基本类型和形成原因；
- (2) 不同染色体结构变异类型的细胞学特点和遗传学效应；
- (3) 染色体结构变异在遗传学和育种学中的应用

P142

3, 8, 9, 15, 16

20 20 10 25 25

3. 某玉米植株是第9染色体的缺失杂合体，同时也是 Cc 杂合体，糊粉层有色基因 C 在缺失染色体上，与 C 等位的无色基因 c 在正常染色体上。玉米的缺失染色体一般不能通过花粉而遗传。在一次以该缺失杂合体植株为父本与正常 cc 纯合体为母本的杂交中，得到 10% 有色的杂交子粒。试解释发生这种现象的原因。
8. 某个体的一对同源染色体的区段顺序有所不同，一个是 $abcde \cdot fg$ ，另一个是 $adcbe \cdot fg$ （“ \cdot ”代表着丝粒）。试回答下列问题：
- (1) 这对染色体在减数分裂时怎样联会？
 - (2) 如果在减数分裂时， $b-c$ 之间发生一次非姊妹染色单体的交换，图解说明二分体和四分体的染色体结构，并指出所产生配子的育性。
 - (3) 如果在减数分裂时，着丝粒与 e 之间和 $b-c$ 之间各发生一次交换，但两次交换所涉及的非姊妹染色单体不同，图解说明二分体和四分体的染色体结构，并指出所产生配子的育性。
9. 某生物有 3 个不同的变种，各变种的某染色体区段顺序分别为： $ABCDEFGHIJ$ ， $ABCHGFIDEJ$ ， $ABCHGFEDIJ$ 。试分析这 3 个变种的进化关系。

15. 玉米第 6 染色体的 1 个易位点 (T) 距离黄胚乳基因 (Y) 较近, T 与 Y 之间的重组率为 20%, 以黄胚乳的易位纯合体与正常的白胚乳纯系 (yy) 杂交, 再以 F_1 与白胚乳纯系测交, 试解答以下问题:

(1) F_1 和白胚乳纯系分别产生哪些可育配子? 图解分析。

(2) 测交子代 (F_1) 的基因型和表现型 (黄粒或白粒, 完全可育或半不育) 的种类和比例如何? 图解说明。

16. 用叶基边缘有条纹 (f) 和叶中脉棕色 (bm_2) 的正常玉米品系 ($ffbm_2bm_2$) 与叶基边缘和中脉色都正常的易位纯合体 ($FFBm_2Bm_2TT$) 杂交, F_1 植株的叶边缘和脉色都正常, 但为半不育。检查发现该 F_1 的孢母细胞内在粗线期有十字形的四重体。再用隐性纯合亲本与 F_1 测交, 测交子代 (F_1) 的分离见下表。已知 $F-f$ 和 Bm_2-bm_2 本来连锁在染色体 1 的长臂上, 问易位点 (T) 与这两对基因的位置关系如何?

叶基边缘有无白条纹	中脉色	育 性	
		半不育	全 育
无	正常	96	9
有	棕色	12	99
无	棕色	2	67
有	正常	63	3