

三个遗传系统 及其相互渗透

李继耕 著

中国

出版社

SAN GE YI CHUAN XI TONG JI QI XIANG

EN TOU

三个遗传系统及其相互渗透

李继耕著

中国科学院
图书馆 存
作者赠
2000年11月

中国农业大学出版社

图书在版编目 (C I P) 数据

三个遗传系统及其相互渗透/李继耕著. —北京: 中国农业大学出版社, 2000. 8

ISBN 7-81066-241-4

I. 三… II. 李… III. ①核液-关系-线粒体②核液-关系-叶绿体③线粒体-关系-叶绿体 IV. Q244

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2000) 第 34678 号

责任编辑 鸣 源 王燕华

出 版 行 中国农业大学出版社

经 销 新华书店

印 刷 北京市社科印刷厂

版 次 2000 年 8 月第 1 版

印 次 2000 年 8 月第 1 次印刷

开 本 32 6.5 印张 168 千字

规 格 850×1168 毫米

印 数 1~1000

定 价: 17.00 元

序

本书收集的九篇文章，读后明显的一个感觉就是文章写作的时间跨越了将近 50 年。这实际上包括了作者从事遗传学教学与研究的整个历程。同时，从文章的内容看，除具有早期的细胞学、生理学方面的内容外，还有数篇分子遗传学方面的论述，且具有一定的深度。这充分反映了作者在近 50 年的长时间里，紧跟遗传学的发展，勤于学习，勇于实践，永不停止于一个水平的科学进取精神。对于一个科学工作者来说，这是十分难能可贵的。

其次，文章写作的初衷，或源于研究工作的需要，在总结前人经验的基础上，学习前人，超越前人；或基于自己工作中的感受，参考国际学术动态，针对某一问题，及时总结，加以评论，甚至有一些发挥。这是一种难能的科学方法，需要具备一定的实践基础和广泛的知识素养。这正是作者所具有的一个特点，也是这些文章的价值所在。

第三，关于三个遗传系统相互关系的论述，无疑是近代理论遗传学的一个中心议题，由于它涉及范围广泛，不易组织掌握，看来只好由不同分支学科分散自发地发展，

待到一定时期后再加以总结，可能是一条可行的途径。这里，我同作者一样相信今后会有愈来愈多的材料，不断地对此加以充实验证。

最后，在我同作者的相识过程中，深深感到作者胸襟坦白，待人诚恳，平易近人，从不隐晦自己的学术观点，也从不强加于人。今读其文，文笔流畅，论点明确，逻辑性强，能够把貌似深奥的学术问题，叙述得一清二楚，特别是近几年写的几篇，尤能引人入胜。我想，这大概不是过誉之词。

中国科学技术协会副主席

中国科学院院士

李振声

2000.6.6

前 言

这里收集了我从1948至1993年将近50年的时间里写就的九篇文献评述。其中除“多倍体及其应用”一文外，均已公开发表。

1957年我留苏回国后，在北京农业大学从事遗传学的教学工作；同时，在中国科学院遗传研究所主要从事花粉及受粉受精生理的研究。为了在前人经验的基础上开展工作写就了“论花粉蒙导”。

“十年动乱”后我从北京农业大学调至中国科学院遗传研究所。为了弥补这十年时光的流逝与业务的荒疏，我急切地一方面着手植物同工酶的研究，同时探索叶绿体遗传的道路，有关的两篇综述就是这时写的。从此，围绕着细胞质雄性不育性我开创了自己的高等植物叶绿体分子遗传研究。经过十年努力，我意外地发现：与细胞质雄性不育性有关的叶绿体DNA片段，竟然和线粒体DNA片段有惊人的同源性，而后者已经确定是与玉米雄性不育性有关的。联想到叶绿体基因与核基因对组分1蛋白质联合编码的事实，从而启发了我对三个遗传系统之间相互关系的浓厚兴趣。1988年第16届国际遗传学大会上有关线粒体系统与核质系统、叶绿体系统与核质系统以及叶绿体系统与线粒体系统的讨论中，以及1991年我第

三次应邀赴日本参加的小麦细胞质工程国际会议的讨论中，与会者的发言以及他们所提供的书面材料，均无可辩驳地证明：至少在高等植物细胞中，三个遗传系统在系统发育过程中的相互渗透、与个体发育过程中的相互制约是具有普遍意义的。我相信：随着时间的推移，必将会有更多的事实证明这一点。



作者简介 李继耕，1923年生于河南省林县（今林州市）。1948年毕业于西北农学院（今西北农林科技大学），1953~1957年留学苏联莫斯科季米里亚席夫农业大学，从事遗传学研究，获生物科学博士学位。归国后在北京农业大学从事教学工作，任副教授兼遗传Ⅱ教研室主任；同时，在中国科学院遗传研究所从事杂种优势研究。“十年动乱”后，1978年从北京农业大学调至中国科学院遗传研究所工作，任第四研究室主任，研究员。

作者先后从事植物杂种优势，受粉受精生理，同工酶以及高等植物叶绿体分子遗传研究。发表中、英、俄文研究论文、报告50余篇。多次被资助邀请赴日本、美国、加拿大、德国参加国际学术会议。被邀而因故未成行的有印度、意大利和以色列三国。曾任第一、第二届中国遗传学会理事。著有《高等植物叶绿体分子遗传学》一书。1988年离休。

目 录

叶绿体、线粒体与多倍体小麦的形成·····	(1)
细胞质雄性不育性的分子机理·····	(14)
1 线粒体与细胞质雄性不育·····	(14)
2 叶绿体与细胞质雄性不育·····	(18)
三个遗传系统以及它们之间的相互渗透·····	(24)
1 三个遗传系统·····	(24)
2 线粒体系统与核质系统·····	(26)
3 叶绿体系统与核质系统·····	(27)
4 叶绿体系统与线粒体系统·····	(30)
叶绿体分子遗传与遗传工程研究进展·····	(35)
1 叶绿体 DNA (ctDNA) 的基因定位及物理图·····	(35)
2 核糖体蛋白质和 RNA·····	(37)
3 类囊体膜蛋白质·····	(40)
4 叶绿体遗传工程·····	(43)
叶绿体遗传工程·····	(49)
1 叶绿体基因库的建立·····	(49)
2 RuBPC 酶大亚基和 rRNA 基因定位·····	(50)
3 叶绿体基因的转录和表达·····	(55)
植物同工酶及其在作物遗传研究中的应用·····	(59)
1 检验同工酶的原理与方法·····	(60)
2 同工酶的分类·····	(63)
3 同工酶的遗传控制·····	(64)

4 发育与分化中的同工酶.....	(65)
5 同工酶在作物遗传研究中的应用.....	(67)
高等植物叶绿体遗传	(75)
1 前言.....	(75)
2 叶绿体 DNA	(76)
3 叶绿体 RNA	(78)
4 叶绿体基因组的产物.....	(81)
5 研究叶绿体遗传的途径.....	(84)
6 结束语.....	(88)
论花粉蒙导	(92)
1 米丘林理论中的混合花粉授粉及花粉蒙导的含义.....	(92)
2 花粉蒙导在不同作物中的效果.....	(95)
3 花粉蒙导的生理生化基础	(106)
多倍体及其应用.....	(117)
1 绪论	(117)
(1) 近代遗传学之演进	(117)
(2) 多倍体之形成	(118)
(3) 多倍体的重要性	(120)
(4) 名词释义	(121)
2 多倍体之来源 (The origin of polyploids)	(124)
(1) 天然突变 (Natural mutation)	(124)
(2) 人工引变 (Induced mutation)	(128)
3 多倍体之类别 (Types of Polyploids)	(136)
(1) 整倍体 (Euploid)	(138)
(2) 非整倍体 (Aneuploid)	(156)
(3) 单倍体 (Haploid)	(161)
4 多倍体在作物育种中之应用 (The application of	

polyploids on plant breeding)	(164)
(1) 棉属 (Gossypium)	(165)
(2) 小麦属 (Triticum)	(170)
(3) 烟草属 (Nicotiana)	(176)
5 多倍体与演化 (Polyploids and Evolution)	(184)
(1) 同源多倍体与演化 (Autopolyploid in relation to evolution)	(185)
(2) 异源多倍体与演化 (Allopolyploid in relation to evolution)	(186)
6 结束语 (Conclusion)	(189)

叶绿体、线粒体与多倍体小麦的形成*

李继耕

(中国科学院遗传研究所, 北京, 100101)

Chloroplast, Mitochondria and Formation of Polyploidsof Wheat

Li Jigeng

(*Institute of Genetics, Academia Sinica, Beijing 100101*)

1991年7月3—6日, 我应邀参加了在日本札幌北海道大学召开的国际小麦细胞质工程学术讨论会。会上围绕着小麦核质杂种优势利用与多倍体小麦的形成问题, 进行了广泛而深入的讨论。本文根据大会发言及有关文献加以综述, 供国内学术界参考。

(一)

有关小麦核质杂种的研究, 最早始于木原均 (kihara, H.) 有关细胞质对核基因表达影响的工作。早在1951年, 木原就在小麦属 (*Triticum*) 与其近缘属山羊草属 (*Aegilops*) 中发现了细胞质的遗传变异性^[13]。在此之后, 木原^[11-13], Fukasawa^[7], Tsunewaki^[27]等在日本, Mann^[14,15]等在美国, Panayotov^[23]等在保加利亚, 分别利用这两个属的不同种为材料, 通过杂交转移、核质代换, 构

* 本文于1991年11月25日收到。

成不同的核质杂种，借以比较在相同与不同核背景下不同细胞质对核基因表达的遗传效应。先后发表了大量研究报告。以 Tsunewaki^[27]为例，他在“小麦属与山羊草属中细胞质的遗传异质性”这一总题目之下发表了多篇研究报告，充分阐述了细胞核与不同外源细胞质相互作用的表型效应。例如，雄性不育性、延迟抽穗、生长势降低、单倍体与双胚的发生、花斑叶片以及光合与呼吸速率等。对其中的每一方面都进行了详尽的论述。至1980年，又将小麦属与山羊草属中33个种的细胞质，按照它们对12种普通小麦 (*T. aestivum*) 的各种形态、生理、生殖性状的影响加以总结，从而奠定了这两个属细胞质遗传的基础。

关于核质杂种的研究成就，大会主席 Kinoshita^[9]教授在发言中指出，核质杂种优势可以在 *Ae. squarrosa* 细胞质影响下，在核质杂种 F_1 农艺性状方面表现出来，因而预言，带有 *Ae. squarrosa* 细胞质的核质杂种是可以得到的。花药培养技术现已应用于核质杂种研究中。Konzak^[10]的工作表明，不同的异源细胞质对普通小麦核供体的影响是广泛存在的。其中一部分对愈伤组织诱导与再生绿色植株百分率表现为正效应。很多细胞质特异的核基因，如育性恢复基因、生活力有关的基因、孤雌生殖诱发基因，利用小麦核质杂种已被检出。Mukai^[18]利用两种不同的核基因作图方法，将 *Ae. kolschyi* 的细胞质育性恢复基因 *Rfv1* 定位在1B染色体随体上，约占随体长度的三分之一，并且给出1BS臂上着丝点基因的基因次序： $-Nor-B1-Rfv1-Rf3-5S-BRna-B1-Gli-B1$ 。Watanbe^[34]比较了异源细胞质系的光合能力，发现两个代换系较对照“中国春”小麦具有较高的叶绿素 $a:b$ 值，但对代换系中类囊体膜蛋白很少直接影响，而对高的 P_{max} (单位叶面积最高光合效率) 似乎仅仅是通过对叶绿素浓度的影响而间接发生的。Allan^[1]评价了美国西北部利用异源细胞质改良冬小麦的研究结

果, 共用 49 对外源细胞质与正常细胞质回交 5—6 代群体进行比较, 最常见的差异发生在粒重、穗粒数与抽穗期, 约有 5% 外源细胞质增强了产量或产量成分。Murai^[16]介绍了一种杂种小麦生产利用的两系法。一个带有 *Ae. crassa* 细胞质的普通小麦品种 Norin26, 在 15 小时以上长光照下表现为雄性不育, 而在 14.5 小时以下的短光照条件下则表现为雄性可育。据此, 就可以在长日照条件下利用受粉系生产杂交种子, 另一方面可通过短日照条件下自花授粉而保持。Toriyama^[26]发现来自八倍体小黑麦的品种 Salmon 的 S^v 细胞质表现雄性不育, 而普通小麦的细胞核具有 S^v 细胞质的育性恢复基因。因此设想, 利用 S^v 细胞质与 1BL—1RS 染色体之间的相互作用诱导雄性不育, 发展杂种小麦。

与核质杂种利用直接相关的一个问题, 就是多倍体小麦的起源。根据核基因的组成, 小麦属可以分为 4 个种群: 栽培一粒小麦 Einkorn 种群 (AA, $2n=14$); 栽培二粒小麦 Emmer 种群 (AABB, $2n=28$); Dinkel 种群 (AABBDD, $2n=42$); 以及 Timopheevi 种群 (AAGG 及 AAAAGG, $2n=28$, $2n=42$)。后 3 个种群所具有的染色体数均为第一种群的倍数, 故称之为多倍体小麦。

山羊草属所包含的各个种中, 核基因组的组成比较复杂, 本文中多次引用, 为简便计, 将小麦属与山羊草属中各代表种的基因组组成及染色体数列入表 1。

根据木原^[11,12,13]等人的研究, 小麦属中的 A 基因组来源于栽培一粒小麦中的 *T. monococcum*。D 基因组来源于山羊草属中的 *Ae. squarrosa*。但是, 关于 B 基因组与 G 基因组的供体, 却存在不同的意见。不少人认为, *Ae. speltoides*, *Ae. bicornis*, *Ae. urartu*, *Ae. searsii* 及 *Ae. sharonensis* 可能是 B 基因组的供体, 而另一些人则认为, *Ae. speltoides* 及 *Ae. aucherii* 为 G 基因组的供体。换句话说, 有关 B 基因组与 G 基因组的来源, 仍然是一个待解决的问题。

众所周知,近代分子遗传学的发展已经充分证实,真核植物细胞中存在3个相对独立的遗传系统:核质系统,叶绿体系统与线粒体系统。这里核质系统中的“质”,英文为 cytosol,指除去叶绿体与线粒体以外的细胞质(cytoplasm)。而上文中提到的核质杂种中的“质”,则指的是包括叶绿体与线粒体在内的细胞质(cytoplasm)。这样,自然就产生一个问题:上述不同细胞质对核基因的表达效应,究竟是来源于叶绿体还是线粒体?为了回答这一问题,分别研究这两个细胞器的遗传效应,就变得十分必要了。

(二)

针对多倍体小麦细胞质与B基因组的起源问题,Vcdcl^[32]等人最早从叶绿体与线粒体的角度进行研究。通过比较叶绿体DNA与线粒体DNA的限制性内切酶裂解图式,他们发现六倍体小麦 *T. aestivum*, 四倍体小麦 *T. turgidum* 及 *T. timopheevi* 以及二倍体的 *Ae. speltoides* 的叶绿体DNA的限制酶图式是相同的。因而设想, *Ae. speltoides* 可能是小麦细胞质的供体。但是,线粒体DNA的限制酶图式又表明 *Ae. speltoides* 又与上述供试种不相同。这说明当代的 *Ae. speltoides* 可能不是小麦细胞质基因组的供体。按照同样的思路, Bowman^[2,3] 除构建了一个小麦叶绿体基因组的物理图并将少数基因定位其上外,还采用同样技术将小麦与山羊草两个属14个种的叶绿体DNA变异划分为7个不同的类型。虽然在供试材料中几乎包括了全部被认为可能是普通小麦细胞质与B基因组供体的二倍体在内,但是,所得结果中除去四倍体 *T. dicoccoides* 外,没有一个材料具有和 *T. aestivum* 相同的细胞质,亦即没有一个供试的二倍体是普通小麦的细胞质供体。

Tsunewaki 与 Ogihara^[20,21,28,30] 等曾就同样性质的问题发表

了多篇研究报告,通过分析比较用7—13种内切酶裂解的来自小麦属与山羊草属几乎全部代表种的叶绿体DNA片段图式,试图找出多倍体小麦的细胞质与B基因组的供体来。根据他们以前的研究,带有*T. dicoccoides*, *T. dicoccum*, *Ae. speltoides*, *Ae. longissima*及*Ae. bicornis*细胞质的普通小麦异质系,从形态、生理、育性等判断,都与它们的同质对应体没有区别。因此设想,3种山羊草属中的任何一种可能是Emmer与普通小麦的细胞质供体。但是,叶绿体DNA的分析结果表明,在所有供试的8个二倍体种中,仅只有*Ae. longissima*的叶绿体DNA限制酶片图式同一个Emmer种和普通小麦的叶绿体DNA片段图式相同。所有其余种的叶绿体DNA,包括*Ae. speltoides*, *Ae. sharonensis*, *Ae. bicornis*, *Ae. searsii*及*T. urartu*在内,都与Emmer及普通小麦的叶绿体DNA有2至12个片段的差异。如此看来,很明显,Emmer和普通小麦的细胞质来自于*Ae. longissima*,而不是山羊草属中的其他供试种或*T. urartu*。

至于B基因组的起源,根据上述*Ae. longissima*是Emmer与普通小麦细胞质供体的结论,Tsunewaki等认为这个种也是B基因组的供体。许多其他方面的试验资料,如关于蛋白质 α -淀粉酶抑制剂,染色体配对,核DNA含量,核质相互作用,组分1蛋白质和重复DNA序列资料等,均充分或部分地支持这一建议。唯一的问题是,*Ae. longissima*与Emmer小麦具有相同的叶绿体基因组和不同的核基因组,如何解释这一矛盾呢?

Tsunewaki等^[28]认为,这种不一致可以用核与叶绿体基因组的分子进化来解释。小麦与山羊草这两个属中细胞器的遗传是绝对经过母本传递给后代的,考虑到细胞器在细胞分裂时的不均等分配,即使是杂合的细胞质,在经过若干世代后也可以被消除而变为同质的,进而导致它们在进化上的保守性。而核基因组,借

助于两亲传递形成杂种，容易发生改变。故而设想：Sitopsis 种的核基因组，自从整合到 Emmer 小麦起，已经发生改变，而它们的叶绿体基因组仍然保持不变。

表 1 小麦属与山羊草属中部分种的基因组与染色体数目

属	部	种	基因组	2n
<i>Triticum</i>	Einkorn	<i>T. monococcum</i>	AA	14
		<i>T. boeoticum</i>	AA	14
		<i>T. urartu</i>	AA	14
	Emmer	<i>T. durum</i>	AABB	28
		<i>T. dicoccum</i>	AABB	28
		<i>T. dicoccoides</i>	AABB	28
		<i>T. turgidum</i>	AABB	28
		<i>T. aestivum</i>	AABBDD	42
	Dinkel Timopheevi	<i>T. araraticum</i>	AAGG	28
		<i>T. timopheevi</i>	AAGG	28
		<i>T. zhukovskyi</i>	AAAAGG	42
<i>Aegilops</i>	Polydes	<i>Ae. umbellulata</i>	C ^u C ^u	14
		<i>Ae. triuncialis</i>	CCC ^u C ^u	28
		<i>Ae. biuncialis</i>	C ^u C ^u M ^b M ^b	28
		<i>Ae. ovata</i>	C ^u C ^u M ^o M ^o	28
		<i>Ae. triaristata</i>	C ^u C ^u M ^u M ^u M ¹² M ¹²	42
		<i>Ae. kotschvi</i>	C ^u C ^u S ^v S ^v	28
		<i>Ae. variabilis</i>	C ^u C ^u S ^v S ^v	28
	Cylindropyrum	<i>Ae. caudata</i>	CC	14
		<i>Ae. cylindrica</i>	CCDD	28
	Sitopsis	<i>Ae. speltoides</i>	SS	14
		<i>Ae. sharonensis</i>	S ^l S ^l	14
		<i>Ae. bicornis</i>	S ^b S ^b	14
		<i>Ae. searsii</i>	S ^l S ^l	14
		<i>Ae. aucheri</i>	SS	14
		<i>Ae. longissima</i>	S ^l S ^l	14