

外籍学者讲学材料之五十九

# 高級植物遺傳學

美国明尼苏达大学 B.G.京根巴赫教授

(1984.10.8—10.26)

农牧渔业部教育司

北京农业大学

1985年8月

# LECTURES IN ADVANCED PLANT GENETICS

(Plant Genetics in relation to plant improvement)

Presented by

Professor B.G. Gengenbach  
Department of Agronomy and Plant Genetics  
University of Minnesota  
St. Paul, Minnesota, U.S.A.

The lectures were given as a part of  
the agreement between  
The Beijing Agricultural University  
People's Republic of China

and

The College of Agriculture  
University of Minnesota  
St. Paul, Minnesota, U. S. A.

# 高级植物遗传学

(与植物改良有关的植物遗传学)

美国明尼苏达大学农艺和植物遗传系

B.G. 京根巴赫教授讲授

本课程是B.G. 京根巴赫教授按照

中华人民共和国北京农业大学

与

美国明尼苏达大学农学院之间的协议而开设的

## 前 言

1984年10月8日至26日,中央农牧渔业部教育司委托北京农业大学举办“高级植物遗传学”讲习班。由美国明尼苏达大学农艺和植物遗传系B.G.京根巴赫教授主讲,口译由北京农业大学农学系遗传育种专业讲师谢友菊、宋同明和凌祖铭担任。全课程共分四章,讲授时间为8周15讲,共约45小时。全国有16个省、市、自治区的20个农业院校和科研单位的讲师、助研以上职称的人员23人参加了正式学习,另有北京农业大学及在京其它单位的旁听人员30余人。

京根巴赫教授专长于植物分子遗传学。遗传学建立在分子水平上,是当前遗传学的重大发展。在研究植物性状的遗传变异规律时深入探讨其分子水平上的变化过程,这为了解性状遗传的本质及其控制方法,开辟了广阔的前景。了解这方面的最新成就,必将有力地推动我国遗传学和育种学的迅速发展。

本教材是根据课堂讲授的笔记和部分录音整理校订而成。为了便于学习,校订人员参照教授的讲授题纲,在适当部位加了标题,另外根据指定参考资料增加了一些图表和说明,并对个别部分作了核实和补充。

参加整理笔记的有:潘重光(第1章),周钟信(第2章),李浚明(第3章),何世屏(第4章)。

统编校订:凌祖铭(第1章),谢友菊(第2—3章),宋同明(第4章)。

制图:徐国权。

最后审定:米景九,吴兰佩,沈克全。

由于时间仓促,校审人员水平有限,文中难免有错误,敬希读者指正。

北京农业大学农学系遗传组

1985年5月4日

# 目 录

|                               |    |
|-------------------------------|----|
| 第一章 生理性状在植物改良中的应用.....        | 1  |
| 一、什么是生理性状.....                | 1  |
| 二、植物的发育.....                  | 5  |
| 三、作物改良的生理学方法.....             | 10 |
| 第二章 基因表达和分子生物学.....           | 11 |
| 一、基因表达的调控.....                | 11 |
| (一) 转录前调控.....                | 11 |
| (二) 转录中的调控.....               | 12 |
| (三) 转录后调控或翻译前调控.....          | 13 |
| (四) 翻译过程中的调控.....             | 14 |
| (五) 翻译后的调控.....               | 14 |
| 二、分离基因的途径.....                | 14 |
| 三、醇溶蛋白基因的定位和表达.....           | 19 |
| 四、基因转移的方法.....                | 21 |
| 五、转移基因的遗传规律研究.....            | 24 |
| 第三章 植物遗传学和遗传饰变的细胞和组织培养途径..... | 31 |
| 一、植物组织培养的一般概念.....            | 31 |
| (一) 组织培养的类型.....              | 31 |
| (二) 组织培养的利用途径.....            | 31 |
| 二、组织培养之前的变异及其选择.....          | 32 |
| (一) 对除草剂的抗性.....              | 32 |
| (二) 对病毒的抗性.....               | 33 |
| 三、组织培养期间的变异及其选择.....          | 34 |
| 四、组织培养后的选择和鉴定.....            | 42 |
| 五、原生质体培养和体细胞杂交.....           | 43 |
| (一) 杂种的鉴别方法.....              | 44 |
| (二) 原生质体融合的后果.....            | 45 |
| 六、遗传饰变.....                   | 48 |
| (一) 原生质体在饰变中的应用.....          | 48 |
| (二) 离体染色体的转移.....             | 48 |
| 七、单倍体的利用.....                 | 48 |
| (一) 单倍体的来源.....               | 48 |
| (二) 单倍体的应用.....               | 49 |

|                       |    |
|-----------------------|----|
| 第四章 植物遗传系统            | 51 |
| 一、基因内部重组              | 51 |
| (一) 互补测验              | 51 |
| (二) 测定基因精细结构的条件       | 52 |
| (三) 玉米wx基因座位内的基因重组    | 53 |
| (四) 玉米Adh座位内的基因重组     | 57 |
| 二、等位基因间的互补作用          | 59 |
| 三、复合基因座位              | 61 |
| (一) 玉米抗锈病基因座位 $R_P$   | 61 |
| (二) 亚麻抗锈病基因座位 M       | 63 |
| (三) 改良的等显性等位基因顺反测验    | 65 |
| (四) 玉米的 R 基因座位        | 67 |
| 四、副突变                 | 71 |
| 五、控制因子                | 72 |
| (一) 控制因子的概念           | 72 |
| (二) 玉米的Dt——一个因子作用系统   | 73 |
| (三) 玉米的Ac—Ds——二因子作用系统 | 74 |
| (四) 控制因子突变发生的位置       | 77 |
| (五) 控制因子突变的蛋白质产物      | 77 |
| (六) 控制因子突变的性质         | 77 |
| (七) 控制因子突变的分子学基础      | 79 |
| 六、核外遗传                | 81 |
| (一) 核外遗传性状的识别         | 81 |
| (二) 细胞器基因组            | 82 |
| (三) 细胞器与细胞核基因组互作      | 84 |
| (四) 核外基因控制的遗传变异类型     | 84 |
| (五) 核外遗传变异的来源         | 84 |

## 第一章 生理性状在植物改良中的应用

### 一、什么是生理性状

水稻、小麦的矮秆，豆科植物的氮素固定，叶片的角度以及茎的数目等等许多性状，都可称作生理性状。但育种家尚未把这些生理性状包括到育种计划中去，问题是对这些性状限制生产的效应还不很了解。尽管有这些困难，我想，了解了这些性状的遗传控制和知道如何应用这些遗传规律，那么在育种中就可以利用这些生理性状。

二年前，加拿大的马洪 (Mahon) 教授对这些性状在育种中的应用问题提出了一些想法。他对生理性状下的定义是：这是一种生理过程，其速率和持续时间长短的表现是可以度量的。他也没有更确切的定义，但他举出一些例子对这一问题作了说明，其中一个例子是等级关系 (Hierarchical relationships)。



图 1—1 一些生理和产量性状可能的等级关系示意图

图 1—1 中，低层性状的遗传控制要比高层的简单得多，但低层与产量的关系远，要是能测定与最终产物更接近的生理过程，则与所需要的性状的关系更为直接。在他的论文中也谈到植物发育（形态）和生理过程的相互作用。

马洪教授对在育种中要进行选择的生理性状提出了四条标准：（1）可遗传的变异是否存在及其变异的范围；（2）对这些性状的遗传控制了解的程度；（3）这些性状与农艺效益的关系；（4）这种性状是否容易度量，是否适合大规模试验。

#### 1. 可遗传的变异

对大多数生理性状来说，可遗传的变异是足够应用的。有些性状如光合作用效率，硝酸盐分解速率等由相当多的基因控制，也有些可能由单基因控制，如矮秆性、抗病性、酶活性的控制等。若是单基因控制的性状，利用起来就方便得多，遗憾的是许多生理性状是由多基因控制的数量性状。

#### 2. 遗传控制问题

生理性状的遗传率的范围极宽。广义遗传率从35—75%，狭义遗传率从7—85%。最大的问题是基因型与环境存在的互作，环境可以影响基因型的表达，因此，试验要在多种不同环境下进行才能得到正确的遗传率估值。

### 3. 确定这些性状与农艺效益的关系问题

一种方法是改变植物本身，如去掉叶片，或者用绳绑扎来改变叶片的角度。这种改变除这个性状本身发生变化外，还影响到其它性状的变化，由这种办法得到的数据往往很难确定最终的效果。例如正常条件下产量为100的话，改变叶片角度后产量为110，这还不能肯定是由于角度的改变而增产了10，因为叶片角度的改变也使其他方面发生了变化。

另一种方法是比较等基因系 (Isogenic lines) 的表现。这个方法可以用遗传手段来比较生理方面表现的差异，可用来估价一些简单遗传的性状的重要性。但上位性可能模糊改变某个性状的专门效应，因此，在对某种性状的效应作出结论之前，要用多种不同的遗传背景来测定等基因系的差异。许多数量性状为多基因控制，使获得等基因系非常困难，这是这种方法的另一个缺点。

也可用相关来确定农艺效益，这比较容易做到，不必繁殖许多等基因系统。如量叶片与茎的夹角大小，得到的结果表明，夹角小的比夹角大的产量高，那就可以认为小角度的基因型对产量的效益比较好。如果相关系数很高，就可用夹角大小作为选择指标。要注意，相关关系并不直接表示因果关系，但对选择很有用处。有时这种相关并不十分有用，则说明有其他因素在干扰。

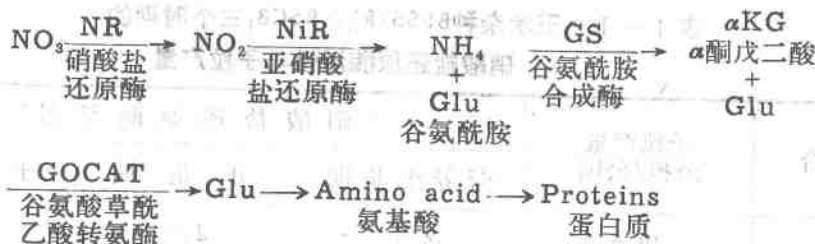
另一种方法是测定育种过程中性状表现的育种进展，这和测定相关关系非常相似。这种办法往往需要把品种种植多年才行，而且选择的环境要适当和稳定。

此外，还可对性状的直接选择法。如测定的叶片角度与产量的相关关系确实存在，则选择直立叶就可提高产量。但对很多生理性状很难直接选择。在你开始工作时就要有一个好的计划，特别在培育新品种时更需要。直接选择在育种中仍很重要。

4. 最后一点是要确定这一性状是否适合大规模的试验，确定需要的设备条件、时间和人力。

生理性状可能有两种类型，一种是生化方面的，另一种是发育过程或形态方面的，但很难把二者加以截然区分。举个代谢活动方面的例子。我们知道，植物生长发育，需要从环境中吸收光、水、热、氧、无机盐、微量元素，经过许多代谢过程才能得到产量。代谢过程包括很多生化步骤和酶的活动。我们可以鉴定一系列起限制作用的步骤，可以改变过程中的速率。如果改变了一个过程，则以后的过程也可能受到影响。一般来说，这些过程是由酶控制的。因此了解酶的遗传控制很重要。利用由遗传控制的酶活性的差异可以改变代谢过程。要研究一种酶的遗传控制，那我们要对酶的特性有所了解，如酶提取出来后是否稳定，如何使它稳定，要有简便可靠的测定方法，并可对许多植物都能进行测定，要知道最理想的测定方法是什么，也要知道提取出来的酶与在体内时活性是否相同，这样才会知道体内与体外的关系。此外还要了解植株生长发育中这种酶是否经常保持不变，所以在植物发育过程中要多次取样测定。另外，这种酶对环境因素变化的反应要小。

硝酸盐还原酶 (Nitrate reductase) 是利用酶活性改变代谢过程这种方法的一个例子。



硝酸盐还原酶非常重要，它可能是限制代谢速率的一种酶，这是因为：硝酸盐还原酶在氮素同化作用中参与第一步的反应；硝酸盐还原酶的活性(Nitrate reductase activity缩写为NRA)随硝酸盐肥料用量的增加而增加，而作物产量一般也随氮肥用量的增多而增加；另外，在植物组织中积累的是 $\text{NO}_3$ ，而 $\text{NO}_2$ 和 $\text{NH}_4$ 则并不积累。

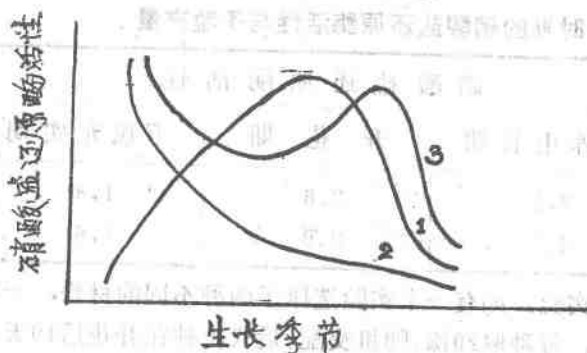


图 1—2 不同基因型在不同生长时期硝酸盐还原酶的活性

期测定其活性，表现就可能很不相同。

早期研究的另一结果表明，硝酸盐还原酶活性的差异是可以遗传的。如果比较整个生长季节中硝酸盐还原酶的活性，并比较活性与产量和种子蛋白质含量的关系，在六个玉米杂交品种中的相关系数是相当高的，与产量的相关系数为0.62，与蛋白质含量的相关系数为0.60。

玉米中，硝酸盐还原酶活性与产量之间的关系方面有许多研究工作，其中一个研究是 a) 用相互轮回选择 (Reciprocal recurrent selection) 计划中的两个材料：BSSS(R) × BSCB (R)，分别在营养生长、开花、子粒充实三个时期，取叶片测定硝酸盐还原酶的活性。玉米的产量随着轮回选择次数的增加而逐渐增加，营养生长期的硝酸盐还原酶活性与产量增加的趋势相一致，开花期酶活性的差异不明显，籽粒充实期硝酸盐还原酶活性的差异极小，且有随产量增高而活性降低的趋势，所以最终的结论是无明显的相关关系 (表 1—1)。

在另一个 b) 半姊妹轮回选择 (Recurrent half-sib selection) 计划中的群体 BS12 × B14A 中，子粒产量随轮回选择次数的增加而增加，但硝酸盐还原酶的活性反而降低，表现负相关 (见表 1—2)。

二十五年前，对硝酸盐还原酶进行过大量的研究，硝酸盐还原酶的活性在同一基因型之内相差三倍，而在不同基因型间可相差十倍。硝酸盐还原酶容易受环境影响，如氮素水平。光合作用产物的总量、光照条件以及其他环境因素。如果在整个生长季节对硝酸盐还原酶进行测定，那会有几种不同情况，如图 2。

由图 1—2 可知，在有些生长时期测定，不同基因型间的硝酸盐还原酶活性的表现可能相同，但在其他时

表 1—1 玉米杂种BSSS(R) × BSCB<sub>1</sub>三个时期的  
硝酸盐还原酶活性与子粒产量

| 杂种组合                               | 子粒产量<br>公担/公顷 | 硝 酸 盐 还 原 酶 活 性* |       |       |
|------------------------------------|---------------|------------------|-------|-------|
|                                    |               | 营养生长期            | 开 花 期 | 子粒充实期 |
| C <sub>0</sub> ** × C <sub>0</sub> | 39.5          | 2.5              | 2.7   | 1.8   |
| C <sub>5</sub> × C <sub>5</sub>    | 48.4          | 2.7              | 2.7   | 1.7   |
| C <sub>7</sub> × C <sub>7</sub>    | 54.4          | 3.4              | 2.6   | 1.5   |

注: \* 硝酸盐还原酶活性的单位为:  $\mu\text{MNO}_3^-/\text{克鲜重/小时}$ 。

\*\* C<sub>0</sub>为轮回选择中的第0轮, C<sub>5</sub>为第五轮, C<sub>7</sub>为第七轮。

表 1—2 BS12 × B14A 三个时期的硝酸盐还原酶活性与子粒产量

| 选择轮数           | 子粒产量<br>公担/公顷 | 硝 酸 盐 还 原 酶 活 性 |       |       |
|----------------|---------------|-----------------|-------|-------|
|                |               | 营养生长期           | 开 花 期 | 子粒充实期 |
| C <sub>0</sub> | 37.4          | 2.6             | 2.6   | 1.8   |
| C <sub>5</sub> | 50.9          | 2.2             | 2.0   | 1.6   |

除上述结果外, 还有一些其他方面的实验。如有一个实验选择了两种不同的材料, 一种是硝酸盐还原酶活性高的, 另一种是低的, 每种取20株, 随机交配, 后代植株在开花后10天、20天从果穗上、下各一叶取样分析, 直接根据酶的活性分高、低两个方向进行选择, 共进行了四轮。向高活性方向选择四个轮次后, 硝酸盐还原酶活性增高, 向低酶活性方向选择四轮后酶活性降低, 两类材料的茎秆产量并无变化, 酶活性高的子粒产量没有变动, 而酶活性低的子粒产量增高; 酶活性高的植株比活性低的在子粒蛋白质含量方面要高(表 1—3)。

表 1—3 硝酸盐还原酶活性向高、低两个方向选择后  
的茎秆、子粒产量和子粒的蛋白质含量

| 选择轮次 | 硝酸盐还原酶活性 |    | 茎秆产量 |     | 子粒产量 |    | 子粒蛋白质含量(%) |     |
|------|----------|----|------|-----|------|----|------------|-----|
|      | 高        | 低  | 高    | 低   | 高    | 低  | 高          | 低   |
| 0    | 31       | 31 | 188  | 188 | 73   | 73 | 9.5        | 9.5 |
| 4    | 37       | 17 | 220  | 220 | 73   | 82 | 10.0       | 9.7 |

总之, 到目前为止, 硝酸盐还原酶活性与玉米产量的关系还不十分确定。有时候, 硝酸盐还原酶活性低的基因型, 在高氮素水平或低氮素水平下其产量均比活性高的基因型要高。有时高活性的基因型在高氮素水平下产量比低活性的要高, 而在低氮素水平下就没有什么差别。

在大麦中, 对硝酸盐还原酶的突变体进行了研究。当用叠氮化钠处理时, 可得到硝酸盐还原酶活性很低的突变体。可以直接测定植株体内的硝酸盐还原酶, 因此可以测定大量植

株。

筛选突变体时可用 $\text{ClO}_3$ ，植株体内有硝酸盐还原酶时， $\text{ClO}_3 \rightarrow \text{ClO}_2$ ， $\text{ClO}_2$ 对植物有毒害，表现受害症状。缺乏硝酸盐还原酶或酶活性很低的突变体则不受毒害，因此可以识别。

现在大麦中已获得十种以上突变体，其中九种是由与nar 1基因等位的基因所控制，他们与对照种杂交时表现累加作用 (additive effect)。有证据表明，这些突变体可能是硝酸盐还原酶结构基因内部发生突变产生的。另一个突变体与上述九个突变体非等位，由nar 2控制，认为是编码硝酸盐还原酶含 $\text{M}_0$ 的辅助因子。nar 2基因为隐性。

遗传控制的酶活性差异可以利用。如：A) 由基因控制的甜玉米，基因可把碳水化合物转化成糖；B) 玉米的糯性基因，可控制尿苷二磷酸葡萄糖转移酶 (UDP—Glucose—Transferase) 把碳水化合物转变成枝链淀粉；C) 甜三叶草 (Melilotus) 中有两个基因控制合成香豆素 (Coumarin)，其过程是：苯丙氨酸 (Phenylalanine)  $\xrightarrow{\text{Cu/cu}}$  中间产物  $\xrightarrow{\text{B/b}}$  香豆素 (Coumarin)。其中B/b 控制 $\beta$ -葡萄糖苷酶 ( $\beta$ -glucosidase)。如果基因型是cucu bb，则香豆素的含量低，这种三叶草当饲料就好。

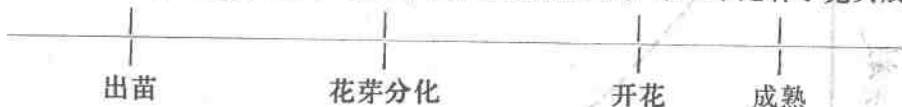
上面这些例子告诉我们，可以通过改变酶的活性直接改变植物类型，但这种改变只涉及某些性状，如糖分、糯性等等。这些酶的改变并不提高产量，但在植物改良中也很重要。改进和提高植物产量是很难的，利用改变1—2种酶而企图提高产量也很难，因为产量是由综合因素决定的，但酶的特性与其他因素一起对产量的提高确很重要。

除非对基因和酶的关系了解得更清楚，否则我们无法在遗传工程中将某个基因进行转移。因此为了在遗传工程中转移某个基因，我们必须研究这方面的问题。

生理遗传学中的第二个题目是植物的发育过程。

## 二、植物的发育

大多数植物是一年生的，如小麦、玉米、大豆，其发育过程可分为三个主要阶段：从出苗到花芽分化（禾本科为穗分化），第二个阶段是开花阶段，第三个是种子充实成熟。



多数植物对种植地区是适应的，正常条件下，各个阶段都能完成。如果要了解这些阶段的遗传控制上的差异，可以用改变某一阶段来达到改变整个进程的目的。多数适应其生长地区的植物，其生活周期较为固定，但三个阶段的长短可以改变。有时候其中某一发育阶段对作物特别重要。例如西非洲雨季和旱季分得十分清楚，如果高粱在雨季生长，结实时正好转为旱季，那就会得到好的结果。如果结实阶段提早到雨季，则气候太湿，种子可能霉烂或遭虫害；但如果开花太晚，则因旱季中气候太干旱而不能产生种子。所以在这里适期开花这一特性非常重要。

发育阶段的差异往往受环境的影响很大，多数变化是在出苗到花芽分化这一阶段，但第二阶段和开花到子粒充实阶段也能因环境影响而改变。在生长周期中，开花习性受到几个环境因子的影响，主要是：光周期 (Photoperiod)，这是最重要的因子，温度 (Temperatu-

re), 营养因素 (Nutrition) 和不利因子 (Stresses)。

光周期中日照长短很重要, 如果研究日照长短与出苗至开花的关系, 就会得到如图 1—3 这样两种情况。

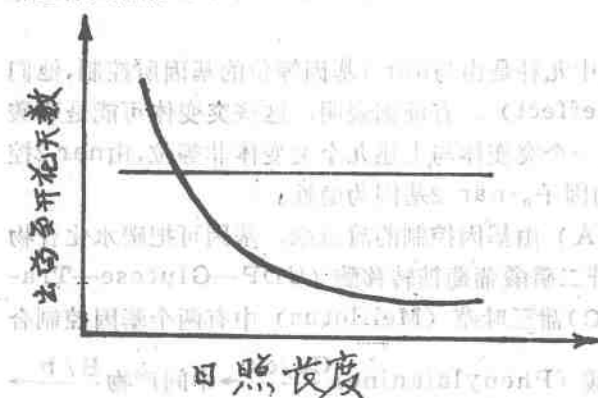


图 1—3 日照长度与出苗至开花天数示意图

从图 1—3 可知, 有些植物不管日照是长是短, 出苗至开花天数没什么变化。有些植物在短日下, 出苗至开花天数很长, 随日照增长而逐渐缩短, 小麦就属于这一类型。大多数北半球的小麦 (如明尼苏达和中国北部) 在长日条件下, 出苗至抽穗的天数缩短, 这种植物叫长日照植物 (Long day plant, 缩写为 LDP)。另一类植物如大豆, 在短日下开花早, 长日照下开花延迟, 这种植物叫短日照植物 (Short day plant, 缩写为 SDP)。

有些植物在花芽分化前要经过低温阶段或用低温处理, 这叫做春化作用 (Vernalization), 很多冬麦需要低温处理 (春化)。小麦中有 1—4 个基因控制春化要求。春麦不要求低温, 当然也不要求春化, 冬麦要求低温, 要求春化。冬性对春性来说是隐性。决定冬春性的基因是 *Vrn1*, *Vrn2*, *Vrn3*。春麦可以是三种基因均为显性, 但至少要有其中的一个显性基因。*Vrn1* 基因本身或和别的基因一起时, 对低温处理无反应 (即低温处理不会提早开花)。*Vrn2* 和 *Vrn3* 两个基因本身对低温处理有点反应, 但不大。*Vrn1* 的剂量也影响开花时间, 当基因型为 *Vrn1/Vrn1* 时比杂合体 *Vrn1/Vrn1* 要早开花。

虽然春麦有三对不同基因, 但有些春麦品种在低温下显然比其它一些春麦品种开花要早一些。

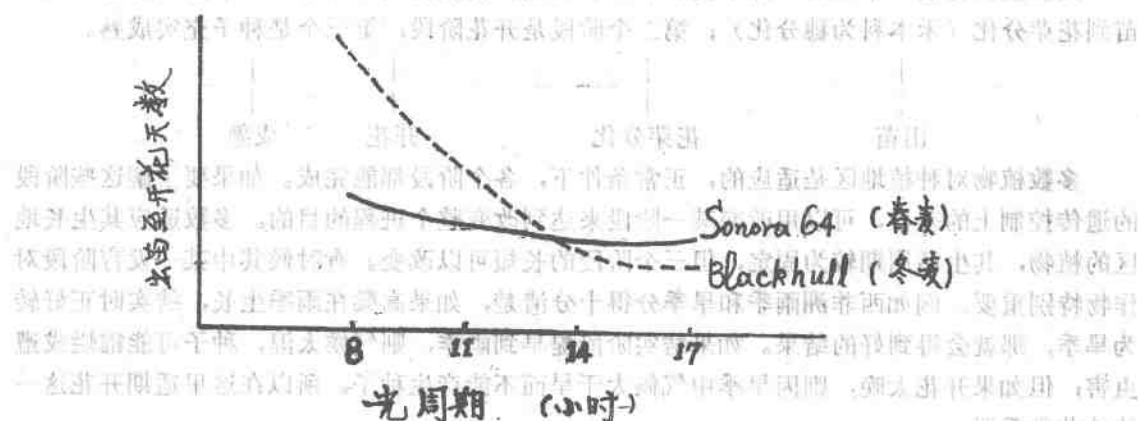


图 1—4 两个小麦品种出苗至开花天数与光周期

再举一个营养条件对开花影响的例子, 这种例子在作物方面是少见的。有两种浮萍 (Duckweed), 即 *Lemna perpusilla* 和 *L. gibba*, 它们对  $\text{Cu}^{++}$  浓度的反应不同。在低

浓度 $\text{Cu}^{++}$ 的水溶液中：*L. perpusilla*为短日性(SDP)

*L. gibba* 为长日性(LDP)

当水溶液的 $\text{Cu}^{++}$ 浓度升高时，*L. perpusilla*即使在长日下也开花快，而*L. gibba*则不能开花。还有其他因素会影响开花，这里不再论述。

现在再回到光周期这个题目上来。正常条件下，出苗至花芽开始分化的长短，常表现为数量性状。为了进行遗传研究，我们常用不正常的光周期条件，如对长日性植物用短日照，对短日性植物用长日照，在这种情况下，不同基因型的差异，表现就非常明显。如春麦 Sonora64 在日照从8小时增至17小时时，抽穗期几乎无变化，因为它对日照长短无反应，所以叫做不敏感的。另一个是冬麦 Blackhull，对日照长短变化的反应大，而且表现为数量性状（见图4）。

在另一个用对光周期敏感与不敏感的小麦作的遗传研究中，发现有两对基因与这对性状有关，不敏感的由两对显性控制基因（XXYY），高度敏感的则由两对隐性基因（xxyy）控制。如果我们把这两对基因的不同基因型的植株种在短日条件下，出苗至开花的天数就表现不同（表1—4）。

表1—4 不同基因型在短日条件下出苗至开花天数

| 基 因 型 | 出苗至开花天数 |
|-------|---------|
| XXYY  | 59      |
| XXyy  | 65      |
| xxYY  | 91      |
| xxyy  | 129     |

当我们来测定X和Y基因的作用时，发现当基因型为XXyy时，出苗至开花天数比xxyy少64天，xxYY比xxyy缩短38天，XXYY比xxyy缩短70天。

在用Sonora（不敏感）×Lancer（高度敏感）作的试验中，发现当具有Ppd<sub>1</sub>和Ppd<sub>2</sub>这两个显性基因时，开花就早，当基因型为Ppd<sub>1</sub>—ppd<sub>2</sub> ppd<sub>1</sub>时开花亦早，从这里可以知道Ppd<sub>1</sub>更为重要。ppd<sub>1</sub> ppd<sub>1</sub> Ppd<sub>2</sub>—时开花晚，ppd<sub>1</sub> ppd<sub>1</sub> ppd<sub>2</sub> ppd<sub>2</sub>则开花很晚。因此，可看出Ppd<sub>1</sub>显性基因对Ppd<sub>2</sub>有上位作用。

我们看整个发育过程。第一阶段从出苗到花芽分化，容易受光周期的影响而发生较强烈的改变，第二阶段从花芽分化至开花，受光周期的影响相对少些。

光周期有时也会影响穗部性状的变化，如小麦小花的育性和穗的大小。在短日情况下，穗会变小，可育小花数降低。

再来讨论温度对小麦的影响，这是一个非常复杂的问题。实验开始时，选用5个春麦品种和5个冬麦品种，冬麦均经春化处理，把他们种在10小时光照14小时黑暗的条件下，每经三周光照增加一小时，最后至14小时光照10小时黑暗。处理过程如下：

冬麦品种 10小时光照/14小时黑暗 → 11/13 → 12/12 → 13/11 → 14/10

春麦品种 8周 8周 8周 8周

这种光周期的改变与田间光照变化相似。同时把这些冬麦和春麦再用两种温度处理。一个处理用较温暖的温度，光照时21℃，黑暗时12.7℃；另一是凉爽处理，分别为15.5℃和7.2℃。这里举其中两个春麦品种为例加以说明，除用播种至抽穗的天数衡量外，还应用了度、小时

(Degree hours) 来衡量。度、小时等于每天白天光照时的温度减去4.4℃,再乘以白天光照小时数,即:度、小时 = (白天温度 - 4.4) × 白天光照小时。结果见表1—5。

表1—5 两个小麦品种两种温度处理下播种到抽穗天数和度、小时数

| 品 种           | (I) 15.5℃/7.2℃ | (II) 21℃/12.7℃ | (II) - (I) |
|---------------|----------------|----------------|------------|
| 播 种——抽 穗 天 数  |                |                |            |
| Sonora 64     | 91             | 68             | -23        |
| Era           | 114            | 96             | -18        |
| 播 种——抽 穗 度、小时 |                |                |            |
| Sonora 64     | 11,873         | 12,701         | + 838      |
| Era           | 15,439         | 18,730         | + 3,291    |

从表1—5上半部可以看出, Sonora 64和Era对光周期的反应有些差异, 而二者对温度的反应却很相似, 温度高时抽穗早。从表的下半部可以看出, Sonora 64在两种温度下差异不大, 而敏感型Era在温暖情况下的度、小时, 要比凉爽条件下高, 这说明有某种原因使Era在温暖条件下的反应不及Sonora 64那样快。

可以看出, 光周期反应是不同品种间差异的主要决定因子。改变温度也可以改变表型反应, 但只能在光周期反应所规定的范围之内。

这个研究中, 冬麦和春麦类型对光周期和温度的反应相似, 但冬麦必须在春化要求得到满足之后才如此。

我们再进一步来讨论豌豆光周期的遗传控制。豌豆和小麦相比, 生长习性上差异很大。豌豆开花涉及两个方面: 出苗到开花的天数和第一朵花着生的节位, 第一朵花节位高, 开花就迟。豌豆对光周期的反应和第一朵花着生节位由4对基因控制, 即E/e、Sn/sn、Hr/hr、Lf/lf。四种基因型的表型如表1—6。

表1—6 豌豆不同基因型的开花习性

| 基 因 型         | 第一花节位 | 开 花 早 晚 | 光 周 期 反 应     |
|---------------|-------|---------|---------------|
| e, sn, hr, lf | 早 节 位 | 早       | 不敏感           |
| E, Sn, hr, lf | 早 节 位 | 迟       | 敏感, 长日性, 数量性状 |
| e, Sn, hr, lf | 迟 节 位 | 迟       | 同上            |
| e, Sn, Hr, lf | 很 迟   | 迟       | 同上            |

从上表可知, E对Sn在开花节位上起上位性作用, 显性基因Sn在光周期反应中最重要, 在短日条件下, Sn使植株开花迟, 开花节位变高。

Hr和Sn互作的情况见表1—7。

从表1—7可以看到, 当sn基因存在时, 对光周期无反应, Hr也不改变第一朵花的节位。在长日下, 当有一个Sn或有Sn和Hr这两个显性基因时, 开花节位就升高, 而在短日条件下开花节位比长日下升得更高。

还有一些对光周期反应的研究, 其中植物激素可能是很重要的因素。对激素我了解得不

表 1—7 Hr 和 Sn 的互作

| 基 因 型  | 第 一 花 着 生 节 位 |         |
|--------|---------------|---------|
|        | 8 小时日照        | 18 小时日照 |
| sn, hr | 11            | 11      |
| sn, Hr | 11            | 11      |
| Sn, hr | 25            | 15      |
| Sn, Hr | 50            | 15      |

多, 只能讲些大概情况。

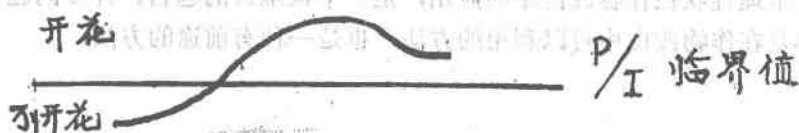
有一种意见认为 Sn 能产生一种抑制开花的物质, 这种物质可以对花芽分化和花芽发育这两方面都起抑制作用。产生抑制物质的部位还不太清楚。认为早期的子叶 (Cotyledon) 可能是产生抑制物的地方, 以后的生长阶段中, 植株顶端可能与抑制物的产生有关。

另一种意见是显性基因 E 可降低 (分解) 来自子叶的抑制物, 所以当 E 存在时, 可分解 Sn 产生的抑制物, 从而使开花提早, 即 eSn 开花迟, ESn 开花早。

Sn 在短日条件下, 活性更高, 延缓花芽的发育。长日下开花提前一些, 所以存在光照与 Sn 基因间的相互作用。

Hr 显性基因在短日下大概可以阻碍抑制物质随时间进展而发生的减少。

在研究豌豆光周期中有一个比较有趣的例子, 即外显率 (Penetrance) 问题。当 e、Sn、hr、lf 都是纯合的个体连续自交十四代后, 在 8 小时光照下,  $\frac{1}{2}$  植株开花早,  $\frac{1}{2}$  植株开花晚。这种结果说明, 基因型虽然相同, 但表型却很不相同。有一种解释, 认为开花激素起着重要作用, 开花激素中有的抑制开花的抑制物质 (Inhibitor, 缩写为 I), 有的是促进开花的促进物质 (Promotor, 缩写为 P), 最重要的是二者的比值  $P/I$ 。假定  $P/I$  为一定值时能开花, 低于这个值就不能开花, 这个值就叫临界值 (Critical threshold)。同一基因型的不同植株上  $P/I$  值虽然相差不大, 但有的已超过临界值, 满足了开花的要求, 有的尚未到达临界值, 这样就产生两种截然不同的表型结果。



有一种看法, 认为促进物来自子叶, 如把子叶切除, 开花就晚, 这就是子叶产生促进物的证据。

以上就是控制豌豆光周期的一些意见。

有关遗传差异的研究在许多植物上作了大量工作。现在我想就开花一成熟作一小结。

1. 植物在适应地区, 生育期上表现的差异常属数量性状, 表型分布常围绕一个平均值, 但这种差异可由一个或几个基因控制。

2. 为了要了解遗传差异, 最好是改变光周期, 常用扩大不同基因型反应差异的条件, 如对短日植物用长日照, 对长日植物用短日照。

3.花芽开始分化与花的发育时期常由不同的遗传和环境因子所控制,所以需要确切了解花芽开始分化的状态和时间,否则花芽分化常与花芽发育混淆不清。

4.外显率问题。基因型范围之内的轻微变异,有的可能超过决定开花的 $P/I$ 临界值,有的可能没有超过,从而产生开花早晚的不同表现型。

在环境条件的限制范围内,利用遗传差异,可以改变植物的营养生长、生殖生长、子粒充实等各个时期。对光周期不敏感的类型便于在不同纬度间的种质交流,但重要的是要确定这种不敏感型的稳定性和与其他环境因素间是否存在相互作用。对光周期敏感的植物往往对当地是适应的。植物发育既受生理因素,又受环境因素以及两者的相互作用的控制,利用遗传差异有助于研究、了解这些复杂问题。

### 三、作物改良的生理学方法

下面就个人意见谈谈作物改良方面的生理学方法。

1.关于生理性状的总概念是可靠的,有根据的。

2.任何性状都存在遗传差异。通常遗传差异很复杂,如果我们能花更多时间加以研究,就可加以利用。度量生理性状的遗传差异要很细心,有耐性。现在利用生理性状还受到如何度量和测知这些性状的限制。

3.要研究、发展测定遗传差异的生理学工具。

4.利用遗传差异来度量某种性状的价值,并且可以得到对生理性状的更好理解。

5.查明什么生理过程的速率可能不受限制,这样有可能更好设想什么过程更重要。

6.育种计划中直接利用生理性状的方法还很少。

7.1970年有人提出,选择亲本时是否要考虑优越的生理特性。我认为,如果我们根据生理性状选择有遗传差异的材料作亲本,那这种亲本的价值在于其遗传差异究竟有多大,这种性状是否容易鉴定,在选择其他性状时这种性状是否还保持。如果这种性状是简单遗传,后代中就容易稳定,至少出现的频率高。如果这种性状的遗传控制相当复杂,那么,除非在选择时一直保持这种基因,否则这种基因在以后的选择中很易丢失。

总之,生理性状在作物改良中的应用,是一个很难讲题目,许多问题并不十分肯定。但我认为这是在作物改良中可以利用的方法,也是一种有前途的方法。

## 第二章 基因表达和分子生物学

### 一、基因表达的调控

基因表达调控的研究对于基因转移和其他遗传学及育种方面的应用是有益的。

基因表达包括转录和翻译两个过程。前者是DNA信息转变成RNA信息的过程，后者是由RNA信息到蛋白质的过程。整个基因表达过程有几个不同水平的调控：（一）转录前调控；（二）转录中调控；（三）转录后调控或翻译前调控；（四）翻译过程中的调控；（五）翻译后的调控。

（一）转录前调控 在这个水平上的调控首先要考虑染色体结构。染色体上多数基因不是用来转录的。其原因是因为DNA是极高度地浓缩和包装在一起的，浓缩的基本单位是核小体结构。核小体的“核”是由四种类型的组蛋白的构成。每一种组蛋白有2个分子，共计8个分子。一般来说140 bp（碱基对）的DNA围绕组蛋白缠绕1 $\frac{1}{2}$ 圈。许多核小体排列成线型。核小体相互之间为90—100 bp的DNA。这个线性结构不是很浓缩的，包装比大约为25:1，这相当于细胞间期的染色体包装比。在这种情况下也只有部分基因可以转录。在结构更紧凑的染色体中这种线状结构还可以排列成更紧的包装，包装比可达2500:1。在细胞有丝分裂时，如此浓缩的染色体可转录的基因很少，其原因还不清楚。对活跃和非活跃染色质的研究说明了二者之间的差异。活跃的染色质具有转录的潜力，但也不是全部基因都转录。有人曾经认为组蛋白与两种染色质的不同有关。但后来的研究表明情况并不如此，在两种染色质间组蛋白是相似的。因此有更多的调控机理并不是组蛋白。组蛋白在一定阶段的变化可能影响调控，但这在目前还是个不很清楚的问题。另外一组蛋白质现在称为高迁移率组的蛋白质（high mobility group proteins—HMG）。这种蛋白分子不大，分子量小于30,000，在其头部含有强酸性和碱性的氨基酸，可与活跃的核小体相结合（在使分散的核小体再结合的研究中发现有这种蛋白）。这种结合似乎影响染色质对DNA酶的敏感性。HMG与核小体结合与否决定于染色质所处的状态和条件，而与组织类型无关。

这一水平上另一种可能的调控发生在蛋白质的修饰上，包括磷酸化、乙酰化及糖基化。染色体蛋白质的修饰被发现与基因调控有关。DNA也有修饰，一种是胞苷的甲基化产生甲基胞苷，另一种是腺苷的甲基化产生甲基腺苷。前者常发生于非活跃的染色质中，后者常发生于活跃的染色质中。相反的情况有时也可见到。两种甲基化修饰似乎直接与转录有关。当甲基腺苷与胸苷配对（MA $\rightleftharpoons$ T）时比腺苷与胸苷配对时结合得较松，使DNA双链容易打开而与RNA多聚酶相结合。活跃的染色质还具有对核酸酶敏感的性质。以上的变化或性质使活跃染色质对RNA多聚酶更容易亲和。对RNA多聚酶敏感性的增强，使某些活跃的染色质容易被单链特异的S<sub>1</sub>核酸酶切割，一些DNA可能是单链的。

小麦的一个例子可以说明植物活跃染色质对DNA酶的敏感性。在这个例子中，首先从麦胚中分离完整的细胞核，于H<sub>2</sub>O中3小时后提取总DNA。用DNA酶对分离的总DNA作不同时间的处理，鉴定出抗DNA酶的DNA。与此同时，从小麦多核糖体上分离具有PotyA