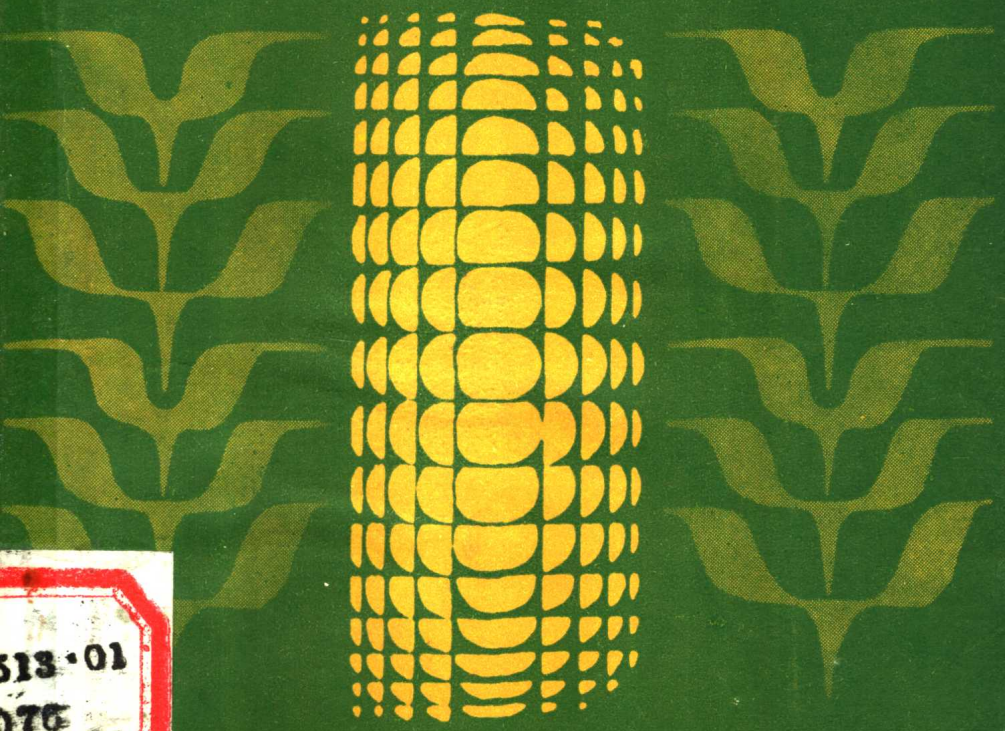


玉米遗传与玉米基因 突变性状彩图



513·01
076

宋同明 编著

科学出版社

玉米遗传与玉米基因 突变性状彩图

宋同明 编著

科学出版社

1989

内 容 简 介

本书以最新的研究成果,扼要介绍玉米的生活史,染色体形态特征、结构和数量变异,以及玉米生活史中不同发育阶段突变基因的表现和遗传方面的基本知识。同时,本书以大量生动的彩色照片阐明自玉米遗传学建立以来所累积的主要基因突变性状表现和它们在连锁图上的位置、遗传行为,以及某些基因突变性状与生物化学和形态学的相互关系。

本书可供大专院校及科研机构中从事遗传学和育种研究的科技工作者参考,对于农林技术干部和基层育种工作者亦具有一定的实用意义。

玉米遗传与玉米基因突变性状彩图

宋同明 编著

责任编辑 王伟济

科学出版社出版

北京市东黄城根北街16号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1989年7月第一版 开本:787×1092 1/32
1989年7月第一次印刷 印张:2 1/4 插页:21
印数:0001—8,000 字数:48,000

ISBN 7-03-001062-0/Q·161

定价:14.50元

前 言

玉米植株的各个部分都存在着广泛的遗传变异。对这些变异的研究有力地推动了近代遗传学和细胞遗传学的发展。本书系统而扼要地介绍了玉米遗传的各个方面内容,并有突变基因性状表现的彩色照片 78 幅,可作为农业大专院校和科研单位在教学和科研工作中的参考。

本书主要参考美国 1977 年出版的《玉米及其改良》(*Corn and Corn Improvement*) 中玉米遗传学和玉米细胞遗传学两章。基因在连锁图上的位置根据科 (Coe, E. H.) 等人 1982 年发表的《玉米遗传因子和连锁图》(*GENETIC FACTORS AND LINKAGE MAP OF MAIZE*) 一书作了调整。突变性状彩图全部是彩色照片,是编者在美国玉米遗传合作社拍摄的。

在本书编写过程中,李竞雄教授曾提出许多宝贵意见,并对图谱的有关部分进行了审查和修改,在此谨致谢意。

由于水平所限,本文欠妥或错误的地方一定不少,个别照片在反映突变性状典型性和色彩真实性方面也不够理想,希望使用的同志原谅,并提出宝贵意见。

编者

1986年6月

目 录

前言

一、玉米生活史	1
(一) 世代交替与花粉直感	1
(二) 剂量作用与异受精	3
(三) 基因多效性与细胞自主性	4
二、玉米染色体	5
(一) 染色体的形态	5
(二) 异10染色体	6
(三) B染色体	9
(四) 减数分裂过程	11
三、玉米染色体结构变异	15
(一) 染色体缺失	16
(二) 染色体重复	16
(三) 染色体易位	17
(四) 染色体倒位	20
四、玉米染色体数量变异	23
(一) 整倍体	23
(二) 非整倍体	25
五、玉米遗传因子与基因连锁图	26
(一) 遗传因子	26
(二) 基因连锁群与连锁图	45
六、玉米突变基因的类别和功能	46
(一) 种子的结构和形态	46
(二) 花青素、叶绿素和胡萝卜素的产生和变化	49
(三) 植株形态	55

(四) 繁殖器官的形态结构	57
(五) 对光周期的反应	57
(六) 叶面角质层的变化	57
(七) 幼苗和花药的荧光特性	58
(八) 影响酶特性的生化突变	58
(九) 对病害的反应	59
(十) 对雌雄配子体的发育和育性的影响	60
七、玉米基因表达与突变的调节控制系统	60
(一) Dt 系统	62
(二) Ac-Ds 系统	62
(三) Spm 系统	63
八、玉米副突变	64
九、玉米核外遗传	65

彩色图版

在高等植物中，对玉米的遗传研究是最充分的。作为遗传研究材料，玉米具有许多其它植物难以相比的优点。它的遗传变异十分丰富，特点鲜明。它的雌雄花序又是分别着生，便于控制授粉；每个授粉果穗可以产生几百个子粒，有利于后代的遗传分析。除此之外，玉米的染色体数目相对较少，减数分裂粗线期各条染色体的个体性清楚，适合于细胞学分析。因此，玉米的遗传研究，在阐明一些基本的遗传原理方面，曾做出过重要贡献。以玉米作材料进行分子遗传学研究，也有许多方便之处。生物界普遍存在的、对遗传变异和个体发育过程有重要控制作用的转座控制因子，也是首先在玉米中发现的。

一、玉米生活史

(一) 世代交替与花粉直感

玉米生活史被看作被子植物的典型代表。它包括一个二倍染色体数 ($2n$) 的孢子体世代和一个一倍染色体数 ($1n$) 的配子体世代。两个世代轮番交替 (图 1)。从授精作用完成产生受精卵和胚乳核，进而发育为玉米种子，由种子再长成一个玉米植株，都属于孢子体世代，染色体数为 $2n$ 。在植株发育到一定的阶段，分化出雌雄花序。雄花花药中的小孢母细胞和雌花胚珠中的大孢母细胞进行减数分裂，产生出具有单倍染色体数目的小孢子和大孢子，进入配子体世代。小孢子进

1115

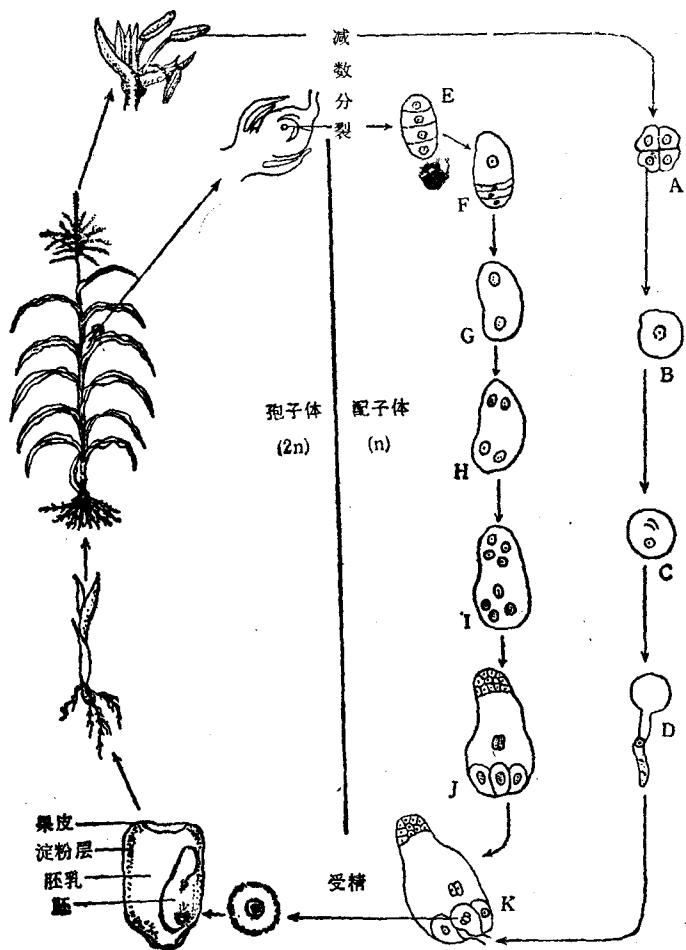


图1 玉米生活史

行一次有丝分裂,产生一个营养核(花粉管核)和一个生殖核。生殖核再进行一次有丝分裂产生两个精子。包括上述三个单倍体细胞核的花粉粒,是一个成熟的雄配子体。大孢母细胞

减数分裂后产生的四个大孢子，呈直线排列。靠近珠孔的三个大孢子退化萎缩，只有靠近胚珠基部合点处的一个大孢子继续发育，经过连续三次有丝分裂，变成一个具有八个单倍体核的胚囊，进而发育为雌配子体。

成熟花粉粒散落在雌穗花丝(柱头)上之后，就开始发芽，花粉管从芽孔伸出，穿入花柱，最后进入胚囊，释放出两个精子。一个精子与卵融合，形成二倍染色体数($2n$)的合子幼胚；另一个精子与两个极核结合，形成 $3n$ 胚乳核，完成双受精作用。

对于胚的遗传组成来讲，由父、母本各提供一套染色体。每一个基因座位都有两个等位基因，一个来自母本，一个来自父本。如果来自父本的基因带有显性性状，并且可以在种胚部分表达，那么在受过粉的子粒上，父本性状就会表现出来，这种现象叫花粉直感。 $3n$ 胚乳核包括三套染色体，两套来自母本，一套来自父本。同样，每个基因座位有三个等位基因，两个来自母本，一个来自父本。胚乳性状的表现决定于它们之间的相互作用。如果来自父本的基因表现显性，则受粉当代的胚乳性状象父本，表现花粉直感或胚乳直感。玉米胚乳包括糊粉层和淀粉层两个组成部分。紧挨果皮的一层或数层细胞叫糊粉层，因为它们的蛋白质含量比较丰富，故也叫蛋白质层。糊粉层里面为淀粉层。玉米的糊粉层和淀粉层都存在着许多遗传变异，这部分变异大都表现花粉直感。

(二) 剂量作用与异受精

由于胚乳的三倍染色体性，一部分基因的表达取决于相对基因的剂量，这种现象叫剂量效应。例如，决定玉米淀粉层黄白色泽的Y基因，在胚乳中可能有四种基因型，即YYY、YYy、Yyy和yyy，它们的表现型各不相同，可从黄色表达

的程度进行区分。它们的维生素 A 含量也不同，与 Y 基因的剂量呈直线关系。决定玉米胚乳粉质特性的一个基因 $f12$ ，与它的等位基因 $F12$ 之间也不存在通常的显隐性关系。胚乳性状的表达取决于它们之间的比数，具有 $f12 f12 f12$ 和 $F12 f12 f12$ 基因型的表现粉质胚乳，具有 $F12 F12 F12$ 和 $F12 F12 f12$ 基因型的表现非粉质的硬粒或马齿型胚乳。所以， $F12 F12 \times f12 f12$ 与 $f12 f12 \times F12 F12$ 的杂交组合， $F1$ 子粒表现型是不相同的。 $F2$ 子粒分离比例是 1:1 而不是 3:1。引起糊粉层中 $a1 \rightarrow A1$ 回复突变从而产生有色斑点的 Dt_1 、 Dt_2 和 Dt_3 基因也有剂量作用，回复突变频率与 Dt 的剂量呈指数关系。

在玉米授精过程中，一般来说，与同一个胚囊中的卵核结合的精子和与极核结合的精子都是来自同一个花粉粒，因而二者的遗传组成是一致的。但在个别情况下，与卵核和极核结合的精子可以来自不同的花粉粒，这种现象叫做异受精。若这些花粉粒带有决定不同遗传性状的基因，则胚和胚乳的性状表达就会有所不同。

(三) 基因多效性与细胞自主性

有一些玉米突变基因可以影响两个或多个似乎互不相关的遗传性状。例如，母株发芽基因 $vp2$ 、 $vp5$ 和 $vp9$ 等，不仅能够阻止玉米种子的休眠，使其在未成熟的果穗上发芽，而且带有这些突变基因的种子都是白色的，长出的幼苗也是白色的。一组玉米矮生基因如 $d1$ 、 $d2$ 、 $d3$ 、 $d5$ 、 $D8$ 和 $an1$ 等，不仅可以使植株高度大为降低，而且能使雌花变成两性花。

从现象上看，绝大部分已知玉米突变基因都是细胞自主性的。也就是说，突变基因的功能只表现在带有突变基因的

细胞,并不向外扩散它的代谢产物,因而对邻近细胞和组织并无影响。与花青素合成、叶绿素合成和类胡萝卜素合成有关的基因以及影响胚乳淀粉性质的大部分基因都属于这一类。但也有极少数突变基因是非细胞自主性的,特别是对激素敏感的突变类型,如对赤霉素敏感的矮生系统就属于这一类。它们的基因代谢产物可以在细胞和组织间传递和扩散。

二、玉米染色体

(一) 染色体的形态

细胞遗传学的许多重要发现是通过通过对玉米的研究获得的。玉米的基本染色体组只包括 10 条染色体。这 10 条染色体,不仅在体细胞有丝分裂中期可以根据染色体的形态特点加以区分,而且在其它生物难于进行观察的减数分裂粗线期,对玉米的 10 条染色体也可以根据染色体的相对长度、着丝粒的位置、染组的特点和位置、染色粒的分布样式以及紧靠着丝粒的染色体异染质化的程度等特点进行区分。由于粗线期染色体为 4 价体,同源染色体进行着紧密联会,并且已经纵裂为二,所以对许多涉及同源染色体配对和交换的细胞学和遗传学现象都可以进行有效的观察研究。玉米粗线期各条染色体鲜明的特点为细胞遗传学的研究提供了一个有效工具,它们的形态如图 2 所示。大部分特征,如染色体长度、着丝粒位置等,在不同玉米品系中表现是一致的,但是由异染质组成的染组在数目、大小和位置上有较大的变化。有些品系不存在染组,而另一些品系则每条染色体上都可能出现一个或几个染组。同一位置上的染组,不同品系间在大小上差别也很大。所以,一个特定品系的核型被确定之后,染组便成为识别染色体的重要细胞学标志。

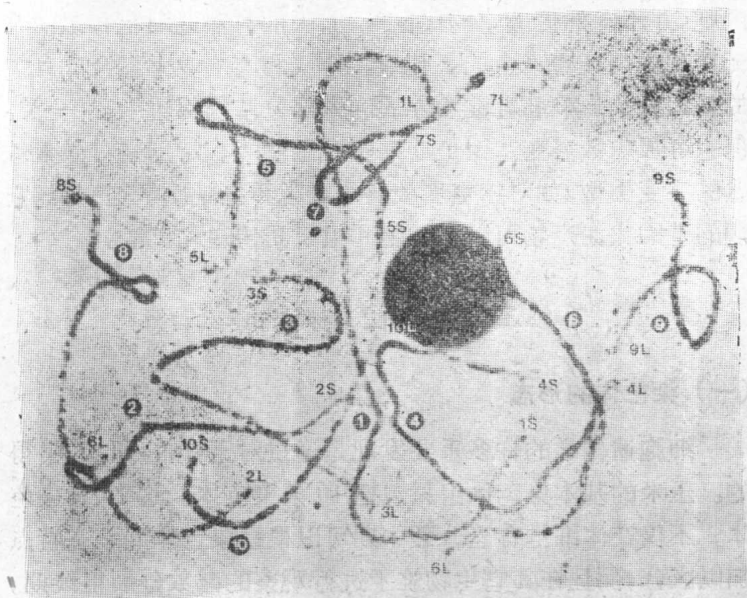
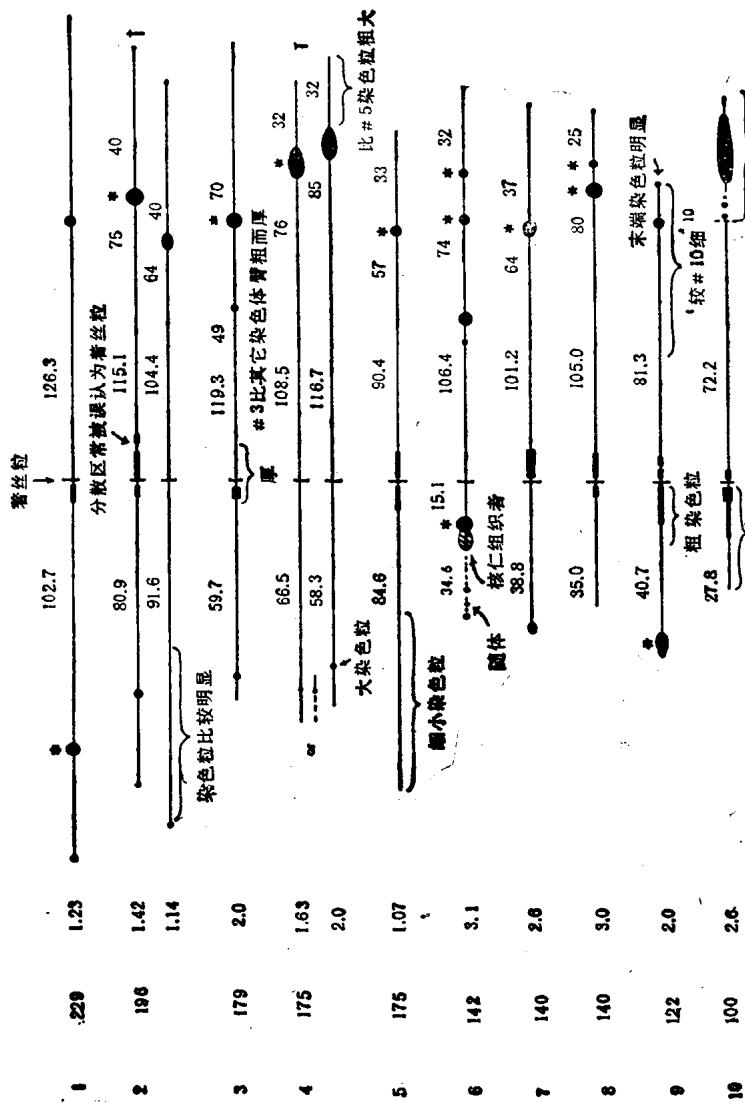


图2 玉米染色体

染组是由额外的结构异染质所组成，它不含有通常意义上的基因，在遗传上是惰性的。图3是根据粗线期的特征而绘制的染色体直线图，所示的染组是根据对大多数品系观察结果得来的。

(二) 异10染色体

对全世界的玉米资源广泛的研究表明，尽管不同来源的品系在外部形态上差别很大，染组组成也可能很不相同，但是10条染色体基本形态是相同的。只有一个例外，就是第10染色体有两种类型，一种普通的正常第10染色体和一种很少出现的异常第10染色体。它们的主要区别在于异10染色体的长臂末端有一个粗大的异染质区(图4)。当正常10与异10



表示明显的染色粒
 * 发现染细超过50 μ 玉米旗
 † 第二、四染色体的更一般形细小鼠
 只有某些材料具有(如异10)

图 3 玉米染色体直线图

染色体的杂合体进行减数分裂时,异 10 染色体的异染质部分不能进行正常联会。异 10 染色体也引起一些不正常的细胞学现象和遗传行为。它可以使带有异染质的染色体在减数分裂后期产生新生着丝粒而提前趋向两极,并在遗传上引起雌配子的偏分离现象,从而使杂合体后代出现异常的分离比率。

(三) B 染色体

玉米的基本染色体组为 10, 这 10 条染色体是任何有生



图 4 玉米异 10 染色体粗线期

活力的配子所不可缺少的。同样,只有具有 20 条染色体的植株才能正常地生长发育。不过,有些玉米品系,体细胞染色体在 20 条以上。这些基本染色体组以外的染色体,称为额外染色体或超数染色体。为了便于区别,把基本染色体组中的染色体称为 A 染色体,把超数染色体称为 B 染色体。

玉米 B 染色体在形态上与 A 组染色体有所不同。它主要由结构异染质所组成,体积较小,在粗线期,它只有 A 组染色体中最小的染色体,即第 10 染色体的 $1/2$ 多一点。它的着丝粒近于顶端,有一个完全由异染质组成的非常微小的短臂,而这个短臂又经常向长臂方向折叠,所以从外表上看,象是顶端着丝的。在长臂方向,紧挨着丝粒区域由异染质围绕,之后有一段常染色质,接着是几大段粗大的异染色质和一段很短的常染色质终端(图 5)。在体细胞中, B 染色体也很容易辨认,因为它最小,而且是顶端着丝的。

B 染色体与 A 组染色体没有任何同源性,在遗传上是近于惰性的,不带有孟德尔式基因,对个体生长发育也没有影响。但当 B 染色体在一个个体积累过多,例如超过 10 个,就能够引起一些异常现象,如减少育性、降低生长势等。

在减数分裂中, B 染色体的配对行为与 A 组染色体相同。但如果只有一条 B 染色体存在时,就有可能在减数分裂中丢失,或者靠机会进入后期 I 的一个细胞核。B 染色体在小母细胞第二次分裂行为是正常的,在小孢子第一次有丝分裂中,行为也是正常的,但是在小孢子第二次分裂时,两个 B 染色单体常常发生不分离,而进入其中一个精子细胞,产生一个有两个 B 染色体的超倍体精子和一个没有 B 染色体的亚倍体精子(图 6)。无论超倍体或亚倍体精子都是有功能的。但以这种花粉粒授粉,就会产生胚与胚乳染色体组成不一致的种子。具有 2 B 的精子与卵核结合的机会远远超过无 B 的



图5 玉米B染色体

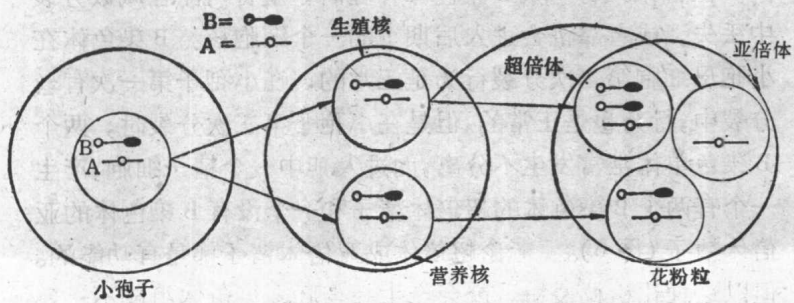


图6 小孢子第二次分裂中B染色体不分离

精子，这种竞争上的优越性叫做定向授精。定向授精使 B 染色体增加的作用弥补了 B 染色体在减数分裂中的落后消失作用和对个体的有害作用，从而保持 B 染色体在自然群体中的平衡。

(四) 减数分裂过程

减数分裂发生在小孢母细胞和大孢母细胞。现以小孢母细胞为例说明如下：

整个减数分裂包括两个相互衔接的细胞分裂过程。每一次分裂都包括前期、中期、后期和末期四个阶段。

其中第一次分裂前期比较复杂，持续的时间也长。这个时期又可人为地分为细线期、偶线期、粗线期、双线期和终变期 5 个时期：

细线期，染色质线开始在细胞核中出现，但很细很长，也可以看到染色丝上大量而细小的染色粒。由异染质组成的染组清晰可见，从它的特征性的位置可以判断某些染色体臂的存在。DNA 和染色体的复制，很可能在染色体出现以前已经完成。

偶线期，这一时期的主要细胞学事件是同源染色体进行联会。如果每一条同源染色体已经完成复制，产生了两条姊妹染色单体，则每对联会中的同源染色体就包括 4 条染色单体，叫做 4 价体。在偶线期，染色体节段互换和基因交换可能也已经发生。这时的染色线仍旧相当长而且缠的很紧，因而进行细胞学分析十分困难。

粗线期，在同源染色体完成配对之后，就开始进入减数分裂最主要的时期——粗线期。由于染色体的缩短加粗，玉米粗线期染色体的个体性非常清楚。可以根据它们的相对长度，着丝粒的位置，染色粒的分布，染组的大小和位置以及紧挨着