

西南林学院函授教育

园林植物遗传学

西南林学院成人教育学院

目 录

前言.....	(1)
绪论.....	(1)
一、遗传学研究的对象和任务	(1)
二、遗传学发展简史	(2)
三、遗传学与园林植物育种学的关系	(3)
四、园林植物在遗传学研究中的作用	(3)
第一章 遗传的细胞学基础.....	(5)
第一节 细胞.....	(5)
一、细胞的重要性	(5)
二、染色体的形态和结构	(5)
第二节 细胞分裂.....	(6)
一、有丝分裂	(6)
二、减数分裂	(7)
第三节 高等植物染色体周史.....	(9)
第二章 遗传的基本规律(一)分离定律	(12)
第一节 分离现象	(12)
一、显性性状和隐性性状.....	(12)
二、分离现象.....	(13)
三、孟德尔的假设.....	(14)
第二节 分离假说的验证	(14)
一、测交法.....	(14)
二、自交法.....	(15)
三、花粉测定法.....	(15)
四、分离律实现的条件.....	(16)
第三节 孟德尔的贡献	(16)
第三章 遗传的基本规律(二)独立分配定律	(17)
第一节 自由组合定律	(17)
一、两对相对性状的自由组合.....	(17)
二、自由组合现象的解释.....	(18)
三、自由组合规律的验证.....	(18)
四、多基因杂种的分离.....	(18)
五、孟德尔定律在育种上的应用.....	(19)
第二节 基因互作的遗传分析	(19)
一、等位基因的相互作用.....	(19)
二、非等位基因的相互作用.....	(20)
三、基因的多效性.....	(22)
四、多基因效应.....	(22)

第三节 环境的影响和基因的表型效应	(22)
第四章 遗传的基本规律(三)连锁和交换定律	(24)
第一节 遗传的染色体学说	(24)
第二节 连锁和交换	(26)
第三节 连锁遗传在园林植物上的应用	(28)
第五章 数量性状的遗传	(31)
第一节 数量性状的特征	(31)
第二节 数量性状的遗传学分析	(31)
一、数量性状的多基因假说	(31)
二、数量性状的遗传规律	(33)
三、数量性状与选择	(34)
第三节 分析数量性状的基本统计方法	(35)
第四节 遗传、变异和遗传力	(36)
第六章 细胞质遗传	(37)
第一节 母性影响	(37)
第二节 细胞质遗传	(37)
一、柳叶菜属的细胞质遗传	(37)
二、雄性不育系	(39)
第三节 细胞质遗传的物质基础	(41)
第七章 遗传物质的改变(一)染色体结构的改变	(42)
一、缺失	(42)
二、重复	(43)
三、倒位	(43)
四、易位	(45)
第八章 遗传物质的改变(二)染色体数目的改变	(46)
一、多倍体现象	(46)
二、染色体倍性变化类型及其形成原理	(46)
三、多倍体植物的遗传规律	(50)
第九章 遗传物质的改变(三)基因突变	(51)
一、突变的概念和作用	(51)
二、突变的频率	(51)
三、性细胞突变与体细胞突变	(52)
四、基因突变的一般特征	(52)
五、易变基因与增变基因	(56)
六、突变的测定方法	(56)
第十章 遗传的分子基础	(57)
第一节 DNA 是主要的遗传物质	(57)
一、DNA 是遗传物质的间接证据	(57)
二、DNA 是遗传物质的直接证据	(57)

第二节 DNA 的分子结构与复制	(61)
第三节 DNA 与蛋白质合成	(63)
第十一章 花色的遗传	(70)
第一节 自然界的花与花色	(70)
第二节 花色的化学基础	(71)
一、花卉色素的三大类群	(71)
二、色素在花瓣中的分布	(74)
三、色素的生化合成	(75)
第三节 花色变异的机理	(75)
一、花色和色素的种类	(76)
二、色素的理化性质与花色	(78)
三、花瓣组织结构对花色的影响	(81)
第四节 花色的遗传学基础	(82)
第十二章 彩斑、花叶和嵌合体的遗传	(87)
第一节 植物体上的花斑与条纹	(87)
第二节 规则性花瓣彩斑的遗传	(87)
第三节 不规则彩斑的遗传	(89)
第四节 嵌合体的遗传	(92)
第十三章 花朵大小的遗传	(95)
第一节 增加花朵直径的途径	(95)
第二节 花朵直径与多基因系统	(96)
第三节 多基因系统的作用机理	(98)
第四节 多基因系统的鉴定	(104)
第十四章 重瓣性的遗传和花型的发展	(106)
第一节 花被的发生和进化趋势	(106)
第二节 重瓣花的起源	(109)
第三节 重瓣花的遗传	(112)
第四节 花型的发展趋势	(112)
主要参考书目	(118)

绪 论

一、遗传学研究的对象和任务

(一)遗传和变异

自然界的生物种类繁多,形形色色。但无论是高等动植物或低等微生物,其共同的特征之一就是自我繁殖。老的个体成长死亡,同时繁殖新的后代。生物依靠这种自我繁殖,繁衍了种族,即不仅繁殖了后代,同时将自身的特征特性传递下去,产生和自己相似的后代。这种上下代之间性状的相似现象就是遗传(heredity)。在有性繁殖情况下,遗传传递通过性细胞实现;而在无性繁殖情况下,遗传通过体细胞实现。

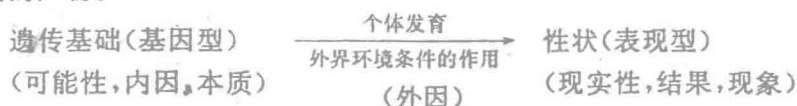
生物通过遗传,不仅传递了与亲代相似的一面,同时也传递了与亲代相异的一面。我们称同种生物亲代与子代间及不同个体之间的差异为变异(variation)。

遗传变异是有机体在繁殖过程中同时出现的两种普遍现象,是对立统一的一对矛盾。两者相互依存,相互制约,贯穿于个体发育与系统发育的始终,在一定的条件下又可以相互转化,矛盾对立统一的结果,使生物向前发展。遗传和变异现象在生物界普遍存在,是生命活动的基本特征之一,是生物进化发展和品种形成的内在原因。在生命运动过程中,遗传是相对的、保守的;而变异是经常的、发展的。没有变异,生物界就失去了进化的材料,遗传只能是简单的重复。没有遗传,不可能保持性状和物种的相对稳定,变异不能积累,变异失去意义,生物也就不可能进化。

遗传学(Genetics)就是研究生物体遗传与变异的科学。

(二)遗传和环境

所谓遗传现象,简单说就是上代和下代性状相似的一面。人们往往认为遗传的是性状。其实生物的任何性状都是不能直接遗传的。生物所遗传的是一整套遗传物质,这些物质具有与特殊环境因素发生特殊方式反应的能力。亦既子代从亲代所获得的遗传物质具有一种潜在的能力,能够按照一定的方式对外界环境条件产生一定的反应。在环境条件适合时,遗传物质与环境条件共同作用,发育成特定的性状。通常把具有发育成性状潜在能力的遗传物质称为遗传基础,为便于分析,一般称之为遗传型或基因型(genotype)。遗传基础得到必需的环境条件发育成具体的性状称为表现型(phenotype)。因此表现型是基因型和环境条件共同作用的产物。



基因型是生物性状遗传的可能性,表现型是遗传基础在外界环境条件的作用下最终表现出来的现实性。

在一般条件下,生物的遗传特性具有相对的稳定性,不容易受环境条件的影响而改变,同一种基因型在不同的环境条件下能保持相同的表现型。由于遗传上这种相对稳定的特性,

物种才能保存下来,一个优良品种才能保持它们的优良特性而在生产上长期应用。(但数量性状则很容易受环境条件影响)。

(三)变异的类型

遗传和变异是生物界两种普遍现象,在个体发育过程中,如果遗传物质发生改变或由于外界环境条件的影响,引起新陈代谢的改变,都会引起性状的改变,这就是变异产生的原因。根据变异能否遗传,分成遗传的变异和不遗传的变异两大类。

1. 遗传的变异

- (1)基因的重组和互作;
- (2)基因分子结构或化学组成上的改变(基因突变);
- (3)染色体结构和数量的改变;
- (4)细胞质变异。

2. 不遗传的变异

生物在生长发育过程中,受到环境条件的作用,影响体内新陈代谢,引起性状的改变。但这种影响程度较轻,没有引起遗传物质的变化。因此变异只限于当代,不遗传给后代。如果引起变异的条件消失,变异也就消失,这类变异称不遗传的变异。

通常情况是基因型改变,表现型随着改变;环境条件改变时,有时表型也随着改变。环境改变所引起的表型改变有时与某些基因引起的变化很相似,这种现象叫做表型模写或称饰变(phenocopy)。

研究表型模写的意义主要有两点:

- (1)什么时候进行处理,可以引起表型改变,由此可以推测基因在什么时候起作用。
- (2)用什么物理条件或化学药剂处理,可以引起哪些表型,类似哪一类突变型,由此可以推测基因是怎样在起作用的。

3. 如何区分两类变异

在自然界里,上述两类变异往往同时存在,或者同时影响一个性状,有时容易区分清楚,有时比较困难。育种工作者必须善于区分这两类变异:一种方法是控制外界环境条件,把试验材料栽培在尽可能一致的环境条件下,由此观察到材料之间的差异是属于遗传基因的不同。另一种方法是用遗传基础比较一致的材料,栽培在不同环境条件下,由此获得的差异往往是不遗传的,属于不遗传的变异。

掌握了变异的种类和实质,就可以准确地选取自然界出现的能遗传的变异,做为育种的原始材料或直接培育成新品种,对那些不遗传的表型变异,就不必花费过多精力进行选择。

二、遗传学发展简史

与所有的科学一样,遗传学也是在人们的生产实践活动中发展起来的。我国是世界上最早的作物和家畜的起源中心之一,在新石器时代的遗址中发现了粟、小麦和高粱的种子以及家畜猪、羊、狗等骨头的化石。古巴比伦人和亚细亚人早就学会了人工授粉的方法,但并未形成一套遗传学理论。十九世纪中叶,达尔文(Darwin)对野生和家养的动植物进行了研究,总结出以自然为中心的进化学说,使生物学有了突破性发展。同期(既 1805 年)孟德尔(Mendel)根据前人的工作和他自己进行了 8 年的豌豆杂交试验提出了遗传因子分离和重组的假设。孟德尔应用统计方法分析和验证这个假设,将遗传学研究从单纯的描述推进到数

量化的分析。但是孟德尔的工作在当时并未引起重视,直到1900年,三个植物学家:De Vries、Correns 和 Tschermak,经过大量的植物杂交工作,在不同的地点,不同的植物上,得出跟孟德尔相同的遗传规律,并重新发现了孟德尔那篇被忽视的重要论文。此时,遗传学作为独立的科学分支诞生了。

1903年 Sutton 和 Boveri 首先发现了染色体的行为与遗传因子的行为存在平行关系,提出了染色体是遗传物质的载体的假设。1909年 Jonannsen 称遗传因子为基因(gene)。1910年, Morgan 和他的学生 Sturtevant, Bridges 和 Muller 用果蝇做材料,研究性状的遗传方式,得出连锁交换定律,确定基因排列在染色体上。与此同时, Emerson 等在玉米研究工作中也得到同样的结论。这样,就形成了一套经典的遗传学理论体系——以遗传的染色体学说为核心的基因论。在基因决定性状问题上, Muller 用射线处理果蝇,研究基因的本质,以后 Beadle 和 Tatum 又研究了链孢霉的生化突变型,于1941年提出“一基因一酶”学说,把基因与蛋白质的功能结合起来,这又把遗传学向前推进了一步。

1944年 Avery, Macleod 和 McCarty 等从肺炎双球菌的转化试验中发现,转化因子是 DNA(脱氧核糖核酸),而不是蛋白质,接着又积累了大量事实,证明 DNA 是遗传物质。特别是1953年 Watson 和 Crick 提出了 DNA 双螺旋结构模型,用来阐明基因论的核心问题——遗传物质的自体复制,从而开创了分子遗传学这一新的科学领域。六十年代,蛋白质和核酸的人工合成,以及突变的分子基础的揭示等,已使遗传学的发展走在了生物学科的前面了。随着人工合成基因时代的到来,利用细胞融合、转化、遗传工程等新技术,人类正朝着定向地改造生物的遗传结构的新水平迈进。目前遗传学已成为自然科学中进展快、成果多的最活跃的学科之一,其无限广阔的发展前景已越来越清晰地展现在我们面前。

三、遗传学与园林植物育科学的关系

遗传学是在育种学和良种繁育学的基础上发展起来的,而遗传学研究的深入发展,又促进了育种学与良种繁育学的研究进展,同时为育种学提供了强大的理论基础,指导育种学实践不断取得新成就。随着育种技术的飞速发展,新品种不断产生,植物进化的速度加快,这不仅为遗传学研究提供了更为丰富的材料,而且使遗传学理论在育种实践中得到反复验证,从而促进了遗传学的发展。

我国是个历史悠久的文明古国,素有“园林之母”的盛誉,古代劳动人民在农业生产和园艺栽培实践中给我们留下了宝贵的遗产。继承和发扬古老的文化传统,使我国的“花文化”重新放射出异彩,并使我国的园艺水平赶上和超过世界先进水平,是摆在我国园林工作者面前的任务。

我国虽有丰富的野生花卉种质资源,但必须对其进行遗传学的研究和育种实践,才能将它们培育成具有经济价值的商品花卉,从而使我国花卉跻身于国际市场。

由于遗传学是现代生物学科中发展最为迅速的学科之一,因而在研究和实践工作中,利用遗传学原理及现代生物技术改良及创造花卉品种,是园林工作者的责任。掌握遗传学基本原理,为育种工作打下坚实基础是本课程的基本目的。

四、园林植物在遗传学研究中的特殊作用

园林植物有着许多特点,在遗传学研究的历史发展过程中,包括许多遗传规律的发现,

若干学说和假说的建立等方面,许多是应用园林植物做为试验材料,并且进行深入研究和总结。

由于园林植物具有特殊的应用价值和重要的经济意义,其受到广泛的重视。

(一)园林植物种类繁多

从物种的意义上说,据估计,目前在园林上应用的植物种约 2000 种,园林植物涉及裸子植物和被子植物(双子叶植物和单子叶植物)等;从生态习性上看,既有一、二年植物又有多生年植物,既有草本植物也有木本植物。它们除了在自然界通过自然选择和进化而形成稳定的物种以外,在种内的品种类型上,由于经过长期的人工选择和培育,形成了极其丰富的类型。园林植物种、品种的多样性和特异性,以及产生变异的普遍性为园林植物的遗传和变异的研究提供了极其丰富的素材和内容。因此园林植物遗传学的研究也必将在指导园林植物的育种和生产实践中发挥其重要作用。

(二)园林植物的繁殖方式多样

园林植物即可以通过种子进行有性繁殖(如金鱼草、三色堇和半枝莲等),也可以用其它营养器官进行无性繁殖。人工条件下可通过扦插、嫁接、分株、压条等方法进行无性繁殖;有些植物本身具有无性繁殖器官如鳞茎、球茎、根茎、假珠芽等。此外,随着现代生物技术的发展,很多园林植物可通过细胞和组织培养以及原生质体培养等方法进行繁殖。

凡此种种都足以说明园林植物繁殖方式的多样性。这一方面增加了发生广泛变异的可能性,另一方面也为保存各种类型的变异提供了条件。因此,用园林植物进行遗传学研究较其它作物更为方便。

(三)园林植物的变异多种多样

园林植物的变异来源于多方面,其即可来源于经过有性过程形成的种子,又可来源于植物体其它营养器官和生殖器官。在园林植物生长过程的任何时期都有可能发生变异。诱导园林植物变异的手段也是多种多样的。一些畸形变异的植物在自然选择中将被淘汰,但在人类花园中由于其具有奇特的观赏价值而被繁殖保存,甚至人们还会有意识地去创造特殊的变异,以增加新类型。这些变异有可能是花型、花色的改变,也可能是叶型、叶色、株型等等,除了观赏性状上的变化外,其生物学特性,生态习性等方面也会发生变异;如花期、产花量、开花持久期、抗寒、抗旱、耐荫、耐水涝等等。

总之,园林植物的观赏特性是多方面的,变异也是多种多样的。我们必须从其所具有的特点和园林应用的要求来进行研究。

园林植物具有许多不同于其它作物的特性,其为遗传学研究提供了极其丰富的可取素材,且其中还有许多重要的遗传变异规律尚未被人们发现和认识,这就要求从事园林植物遗传育种学研究的科学家和生产者们,注意发现园林植物的遗传和变异现象,深入研究其内在规律,为丰富和发展园林植物遗传学做出贡献。

第一章 遗传的细胞学基础

第一节 细胞

一、细胞的重要性

细胞是生命存在的基本结构单位和功能单位,既是生物结构中的一个形态学单位和生理学单位,又是生物个体发育和系统发育的基础,是生物遗传变异的基本单位。因此,要了解植物的遗传变异规律,就必须了解植物的基本结构单位——细胞。

植物细胞具有极为复杂的精微结构。首先具有一层硬而厚的细胞壁,然后是一层薄的原生质膜,膜内有细胞核,细胞质。细胞质里常含有线粒体、中心球、核糖体、高尔基体、溶酶体、质体等。细胞核具有核膜、核仁、核质、染色质。染色质在细胞分裂时呈现为一定数目和形态的染色体。

一个植物细胞(体细胞),包含植物体生长发育的全部遗传信息,具有在适宜条件下发育成完整个体的潜在能力,这就是植物细胞的全能性。

一个细胞不是闭关自守的,它不断与外界环境进行物质交换,摄入一些原材料,合成其生长和繁殖所需要的有机物质,同时排除废物,这就是细胞的新陈代谢。因此细胞是生命最基本的单位。

生物的繁殖也是以细胞为单位的。细胞内遗传物质 DNA 准确地复制自己,并有规律地分配到子细胞中去。这就是保证了生命现象在世代间的连续性。因此细胞是生物遗传的基本单位。细胞(受精卵或植物体细胞)从外部吸收物质,其内部发生一系列代谢变化,结果导致细胞的生长、分化和增殖。这些变化在时间上空间上严格有序,保证了细胞沿一定途径发育成一定的个体,具有一定的结构和功能,并与外界环境保持一定联系。生物的这种结构和功能互有差异,这取决于最初那个细胞遗传结构的不同和随之而来的代谢过程的差别。可见,细胞也是遗传过程中产生变异的基本单位。

正因为细胞在生命过程中具有重要作用,现代遗传学已逐渐转向以细胞为基本研究单位。

二、染色体的形态、结构

染色体(chromosome)是细胞分裂中期出现的结构,因其极易被碱性染料染色,故称染色体。现代遗传学的观点认为:细胞核内的染色体是遗传物质的主要载体。

染色体在复制以后,含有纵向并列的两条染色单体(chromatids),只有在着丝粒的地方联在一起。着丝粒在染色体上的位置是固定的。由于着丝粒位置的不同,染色体被分成大致相等或长短不等的两条臂(arms)。着丝粒所在的部分往往表现为一个缢痕,所以着丝粒又称初级缢痕(primary constriction)。有些染色体除了具有初级缢痕外,还有一个次级缢痕(seconary constriction),连上一个叫做随体(satellite)的远端染色体小段。次级缢痕也叫核

仁组织者(nucleolar organizer)(图 1-1)。

染色体主要由 DNA、蛋白质及核糖核酸(DNA)这类化学物质组成。每条染色体单体的骨架是一个连续的 DNA 大分子,许多蛋白质分子结合在这个 DNA 骨架上,成为 DNA-蛋白质纤丝。细胞分裂中期所看到的染色单体就是一条 DNA-蛋白质纤丝重复折叠而成的。

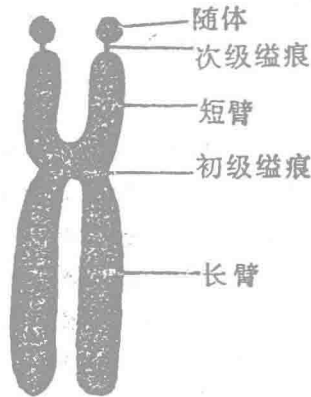


图 1-1 染色体模式图

各种生物的染色体不仅形态、结构相对稳定,而且数目恒定。一个二倍体生物的体细胞中含有两组同样的染色体,其中形态、结构、功能相同的一对染色体称为同源染色体(homologous chromosomes),而这一对染色体与另一对形态、结构不同的染色体互称为非同源染色体。一对同源染色体中的两条染色体,一条来自父本,另一条来自母本。

第二节 细胞分裂

细胞是靠分裂而增殖的。在高等生物中,由两个配子结合而成的合子是一个细胞。一个细胞长成胚,最后长成一个成熟的个体,就是由一个细胞分成两个,两个分为四个,最后成为具有亿万个细胞的个体。

一、有丝分裂

有丝分裂(mitosis)的过程是把遗传物质从一个细胞均等地分向两个新形成的细胞。有丝分裂过程是一个连续的过程,但为说明方便起见,通常分为间期、前期、中期、后期和末期。

1. 间期(interphase)

通常讲的细胞核的形态和结构,都是指的间期核。间期是指两次分裂的中间时期。间期时细胞核中一般看不到染色体结构,这时细胞核在生长增大,所以代谢很旺盛,贮备了细胞分裂时所需的物质。很多实验证明,DNA 在间期进行复制合成。因而以 DNA 为主体的染色体也由原来的一条成为两条并列的染色体。间期又可细分为三个时期,即合成前期(G_1),这时 DNA 尚未合成,进入合成期时(S)DNA 才开始合成,也就是说染色体开始复制;然后是合成后期(G_2)。这三个时期的长短因各种生物而不同。

2. 前期(prophase)

间期核内的染色体细丝开始螺旋化。染色体缩短变粗。染色体逐渐清晰起来,着丝粒区

域也变得相当清楚了。每一染色体有一个着丝粒和纵向并列的两条染色单体。在动物和低等植物细胞中，核旁的两个中心粒向相反方向移动而形成纺锤体。高等植物细胞内看不到中心粒，但仍可看到纺锤体的出现。到了前期快结束时，染色体缩得很短。同时，核仁逐渐消失，最后核膜也崩解。

3. 中期(metaphase)

这时染色体开始向赤道面移动，最后染色体排列在赤道面上。所谓排列在赤道面上，并不是所有染色体都平铺在一个平面上，而是每一染色体的着丝粒基本上排列在一个平面上，至于染色体的两臂则仍可上下，左右地分布在细胞的空间内。这时染色体的着丝粒和纺锤体的细丝——纺锤丝——连接起来。

4. 后期(anaphase)

每一染色体的着丝粒分裂为二，着丝粒分开后，即被纺锤丝拉向两极，同时纵列的染色单体也跟着分开，分别向两极移动。这时染色体又是单条了，也可以叫做子染色体。

5. 末期(telophase)

两组染色体到达两极，染色体的螺旋结构逐渐消失，又出现核的重建过程。这正是前期的倒转，最后两个子核的膜重新形成，核旁的中心粒又成为两个，核仁重新出现，纺锤体也跟着消失。

从前期到末期合称分裂期。分裂期经过的时间，也随生物的种类而异。

6. 胞质分割(cytokinesis)

两个子核形成后，接着便发生细胞质的分割过程。植物细胞由两个子核中间残留的纺锤丝形成细胞板，最后成为细胞膜，把母细胞分隔成两个子细胞。这样细胞分裂结束。

有丝分裂前期时，每个染色体的两条染色单体在体积和形态上一模一样，所以末期时两个子细胞内的染色体在数目和形态上也完全一样。由于这个缘故，有丝分裂是保证细胞内染色体精确地分配到子细胞的机理。

二、减数分裂(meiosis)

减数分裂是一种特殊方式的细胞分裂，在配子形成过程中发生。这一过程的特点是，连续进行两次核分裂，而染色体只复制一次，结果形成四个核，每个核只含有单倍数的染色体，即染色体数减少一半。另外一个特点是，前期特别长，而且变化复杂，其中包括相同染色体的配对、交换与分离等。两个经过减数的配子(n)结合成合子后，染色体数恢复为 $2n$ 。

整个过程可分为下列各个时期

第一次减数分裂

前期 I

细线期(leptotene)

偶线期(zygotene)

粗线期(pachytene)

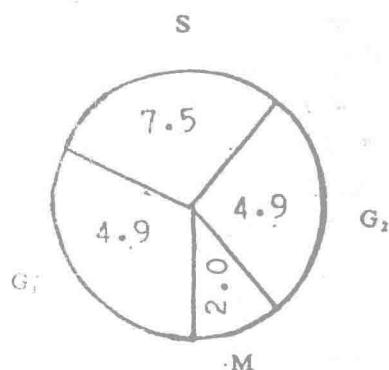


图 1-2 蚕豆根细胞的细胞史

双线期(diplojene)

浓缩期(diakinesis)

中期 I

后期 I

末期 I

间期

第二次减数分裂

前期 II

中期 II

后期 II

末期 II

1. 细线期

第一次分裂开始时,染色质浓缩为几条细而长的细线,但相互间往往难以区分。虽然染色体已在上一间期时复制,每条染色体应该已有两条染色单体,但在细线期的染色体上还看不出双重性。

2. 偶线期

染色体的形态与细线期相比变化不大。两个相同染色体,即同源染色体(homologous chromosomes)这时开始配对,在两端先行靠拢配对,或者在染色体全长的各个不同部位开始配对。这种配对是专一性的,只有同源染色体才会配对,配对最后扩展到染色体的全长上。

3. 粗线期

两条同源染色体此时配对完毕。因此,原来是 $2n$ 条染色体,经配对后形成 n 组染色体,每一组含有两条同源染色体,这种配对的染色体叫做双价体(bivalent),每个双价体有两个着丝粒。染色体继续短缩变粗。

到了粗线期末期,双价体除更加粗短外,已可看到每条染色体的双重性。这时除着丝粒的地方仍旧未分外,每条染色体含有两条染色单体(姊妹染色单体 sister chromatids),因此,双价体就含有 4 条染色单体了。每一双价体中 4 条染色单体相互绞扭在一起。

4. 双线期

双价体中的两条同源染色体开始分开,但分开又不完全,并不形成两个独立的单价体,而是在两个同源染色体之间仍有若干处发生交叉而相互连接。后经实验知道,交叉的地方是染色单体发生了交换的结果,而且交换只发生在两条染色单体之间。

在双线期中,交叉数目逐渐减少,在着丝粒两侧的交叉向两端移动。这种现象称为交叉端化(terminalization of chiasmata),或简称端化。同时,染色体也跟着缩短变粗,螺旋化程度加深,也就是 DNA·蛋白质纤维的折叠程度不断加强。

5. 浓缩期

亦称终变期,两条同源染色体仍有交叉联系,所以仍为 n 个双价体。染色体变得更为粗短,螺旋化达到最高程度,以致有时每条染色体中的两条染色单体都看不清了。交叉的端化仍旧继续进行。这时核仁和核膜开始消失,双价体开始向赤道面移动,纺锤体开始形成。分裂进入第一次中期。

6. 中期 I

各个双价体排列在赤道面上,纺锤体形成,纺锤丝把着丝粒连向两极。两个同源染色体上的着丝粒逐渐远离,双价体开始分离,但仍有交叉联系,不过交叉数目已大为减少,一般都移向端部。

7. 后期 I

双价体中的两条同源染色体分开,分别向两极移动,每条染色体有一个着丝粒,带着两条染色单体(相当于有丝分裂前期的一条染色体)。这样,每一极得到 n 条染色体,所以说在后期 I 时染色体发生减数了。至于双价体中哪一条染色体移向哪一极,则完全是随机的。

8. 末期 I

核膜重建,核仁重新形成,接着进行胞质分裂,成为两个子细胞。染色体渐渐解开螺旋,纤丝折叠程度降低,又变成细丝状。

末期 I 与有丝分裂末期的区别在于末期 I 的染色体只有 n 个,但每个染色体具有两条染色单体,而有丝分裂末期的染色体有 $2n$ 个,每个只有一条染色单体(子染色体)。

9. 减数间期

在第二次分裂开始以前,两个子细胞进入间期,这时细胞核的形态与有丝分裂间期没有区别。但有许多生物进行成熟分裂时,末期 I 结束后并不进入间期,而立刻进入第二次分裂,有的则间期很短。

10. 前期 II

前期 II 的情况完全和有丝分裂前期一样,也是每条染色体具有两条染色单体。所不同的是只有 n 个染色体了。但每条染色体的两条染色单体并不是在减数间期进行复制,而是在减数分裂开始前的间期中已复制好了。

11. 中期 II 至末期 II

中期 II、后期 II 和末期 II 的过程完全和有丝分裂一样,因此不再细述。所不同的就是染色体在第一次分裂过程中已经减数,所以第二次分裂时只有 n 条染色体。

一次成熟分裂结果形成四个细胞,每个子细胞中只有 n 条染色体,细胞分裂两次,染色体只复制一次。

第三节 高等植物染色体周史

现在从染色体数目的变化($2n \rightarrow n$),来看植物个体发育的周史。

植物的生活史比较复杂,现以玉米为例说明。

玉米的同一植株上着生雄花序和雌花序,它们分别产生小孢子和大孢子,所以玉米植株是雌雄同株的,是孢子体。

雄花序着生在茎的端部。在雄花里,雄蕊花药的表皮下出现孢原细胞。孢原细胞经过几次分裂,成为小孢子母细胞(microsporocytes)($2n$)。小孢子母细胞经过两次减数分裂,形成四个小孢子——花粉粒(n)。小孢子经过一次有丝分裂,产生两个单倍体核。其中一个核不再分裂,成为管核或营养核(n),另一核再进行一次有丝分裂,成为两个雄核(n)。这样,雄配子体——成熟花粉粒——含有三个单倍体核。

在玉米植株上部叶腋间着生几个雌花序。在雌花里,雌蕊基部的子房中出现孢原细胞,这个孢原细胞发育成为大孢子母细胞(macrosporocytes)($2n$)。大孢子母细胞经过两次减数分裂,产生四个单倍体核(n),其中三个退化。留下来的大孢子又经过三次有丝分裂,形成有



图 1-3 减数分裂图解

8 个单倍体核的胚囊(雌配子体)。在这 8 个核中,位于顶端的三个核继续分裂,为反足细胞(antipodal cells),两个核移至中部,成为极核(endosperm nuclei),还有三个核移至胚囊底部,构成两个助核和一个卵核(female gametes nucleus)。

授粉后,花粉发芽,花粉管沿着花柱长到胚囊。在那里,一个雄核跟卵核结合,产生二倍体核($2n$),另一雄核跟两个极核结合,产生一个三倍体核($3n$)。两个雄核分别跟胚囊中的卵核和极核结合的过程,叫做双重受精(double fertilization)。

通过很多次的有丝分裂,二倍体核形成了胚,三倍体核成了胚乳。胚和胚乳合在一起,就构成种子。种子萌芽,长成新的植株。

学习这一章,要求大家理解:细胞是生命繁殖的基本单位,是传递遗传信息的基本单位,染色体是遗传物质的主要载体。

经典的遗传学理论体系是以遗传的染色体学说为核心的基因论。

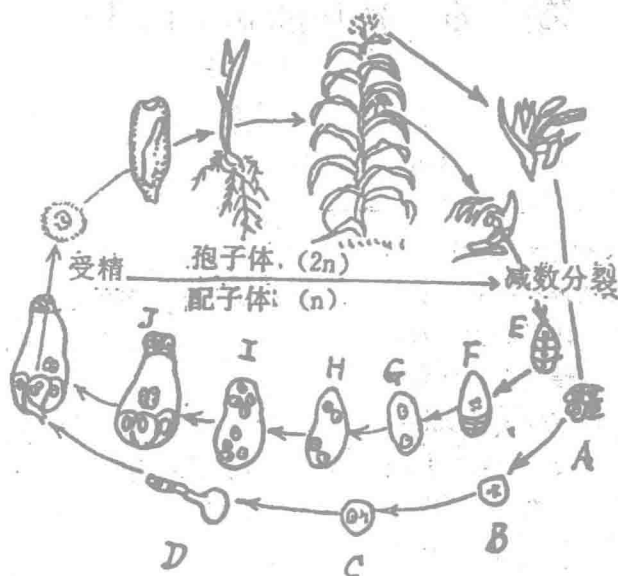


图 1-4 玉米的生活史

细胞分裂是植物进行繁殖的基础。植物的生长也是由于细胞数量增多和体积增大的结果,植物世代间物质与机能上的连续性必须依赖细胞的分裂。在无性繁殖的情况下,子代直接来源于细胞或细胞群的分裂。细胞及其主要内含物的均等分裂机制,保证了世代之间遗传上的相似性。

在无性繁殖和体细胞增长的情况下,染色体通过有丝分裂准确而有规律地分配到子细胞中去,从而保证了世代之间以及生物体内各细胞组织之间染色体数目的恒定性。细胞的有丝分裂过程也保证了细胞中其它重要成份向子细胞中的分配,因此,有丝分裂从根本上保证了无性繁殖的生物体世代间物质上、功能上的连续性。

减数分裂过程对于有性繁殖生物的遗传具有重要意义。首先,减数分裂严格按照一定规律进行,因而保证了每个子细胞具有相等的染色体数。由这些子细胞发育成的性细胞(无论雌雄)都具有单倍数的染色体数。这样两性细胞的融合,保证了合子以及由之发育成的个体都具有二倍的染色体数,也就是说子代与亲代具有相等的染色体数目。由此可以得出结论:减数分裂机制保证了有性生殖个体世代之间染色体数目的恒定性。这种恒定性是物种相对稳定的重要原因之一。

其次,同源染色体在中期 I 的排列是随机的,每对同源染色体中的两个成员在后期 I 分向两极时也是随机的,这就是说一对染色体的分离与任何另外一对的分离不发生关系,这就使得每个新产生的子细胞之间在染色体组成上出现许多差异。如果考虑到非姊妹染色单体间各种形式的交换,那么就更增加了这种差异的复杂性。这是有性生殖情况下,生物丰富多彩的变异的重要来源之一。

第二章 遗传的基本规律(一)

分离定律

Law of Segregation

孟德尔(Gregor Mendel, 1822—1884)是奥国布隆(Brünn)地方(现在是捷克的 Brno)的神父,他利用部分时间进行生物学试验。他看到当时杂交育种方法已在园艺方面广泛应用,且有相当成就,但还未能总结出一种“杂种形成与发展的普遍适用的规律”。他想提供一些精密可靠的实验基础,以便找到这些规律。

在孟德尔之前, Kölreuter 和 Gärtner 等人也做过这种植物杂交试验,但孟德尔指出,他们的试验都有缺点:(1)没有对杂种子代中不同类型的植株进行计数;(2)在杂种后代中没有明确地把各代分别统计,看每一代不同类型的植株数;(3)也没有明确肯定每一代中不同类型植株数之间的统计关系。他认为真正要解决杂交中的遗传问题,必须克服前人的这些缺点,他在 1858—1865 年间进行了大量的试验工作,以豌豆为主要材料,辅以菜豆、石竹等其它材料。

他选豌豆(*Pisum sativum*)为主要材料,有两个理由:

(1)豌豆具有稳定的可以区分的性状。豌豆各品种间有着明显的差异,如有些品种的植株开红花,有些开白花,有些结黄色种子,有些结绿色种子,有些是顶生花序,有些是腋生。这些品种在这些性状上都很稳定,都能真实遗传(breeding true)。就是说,亲本怎样,它们的子代个体也都是这样,更主要的是,这些性状都是一清二楚,在区分时毫无困难,使研究者能进行简明直接的分析。

(2)豌豆是自花授粉植物,而且是闭花授粉的,因此没有外来花粉混杂,但人工去雄,用外来花粉授粉也容易。孟德尔对花粉混杂问题特别注意。他指出,如果忽略了这个问题,有外来花粉混入,而试验者却不知道,那就会得出错误的结论。

第一节 分离现象

一、显性性状和隐性性状

豌豆品种中,有开白花的和开红花的。开红花的植株自花授粉,后代都是开红花的;开白花的植株自花授粉,后代都是开白花的。

如把开红花的植株与开白花的植株杂交,那么这两个植株就叫做亲代(parent generation),记作 P。实验时在开花植株上选一朵或几朵花,在花粉未成熟时,把花瓣仔细掰开,用镊子除去全部雄蕊,套袋一天后,从开另一颜色花的植株上取下成熟花粉,授到去雄植株花朵柱头上。继续套上袋,待豆荚成熟后取下。这个豆荚中结的种子就是子一代(first filial generation, F_1)的种子。把这种种子种下,长成的植株就是子一代植株。孟德尔发现,无论用红花做母本,白花做父本,还是反过来(即反交, reciprocal cross),以红花为父本,白花为母本,子一代植株都是全部开红花,没有开白花的,也没有开其它颜色的花。这样,红花对白花

来讲,是个显性性状(dominant character),因为红花的性状在子一代中显示出来;白花对红花来讲,是个隐性性状(recessive character),因为白花之子一代中没有显示出来,红花和白花是一对相对性状。

二、分离现象

子一代的红花植株自花授粉,所得的种子和由这些种子成长的植株叫做子二代(F₂)。子二代中,除红花植株外,又出现了白花植株,这种白花植株和亲代的白花植株是一样的。在子二代中,隐性的白花性状又出现了,这种现象叫做分离(segregation)(图 2-1)。

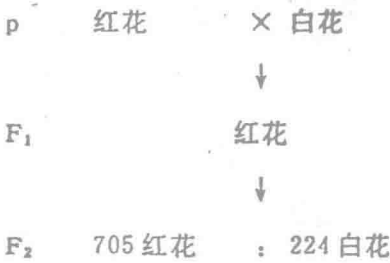


图 2-1 分离现象

表 2-1 孟德尔豌豆杂交试验主要结果

性 状	杂交的相对性状	F ₁ 性状	F ₂ 性状		F ₂ 比例
			显 性	隐 性	
种子形状	圆×皱	圆	5474 圆	1850 皱	2.96 : 1
子叶颜色(或花色)	黄(红)×绿(白)	黄(红)	6022 黄	2001 绿	3.01 : 1
种皮颜色	灰×白	灰	705 灰	224 白	3.15 : 1
荚果形状	饱满×不饱满	饱满	882 饱满	299 不饱满	2.95 : 1
荚果颜色	绿×黄	绿	428 绿	152 黄	2.85 : 1
着花位置	腋生×顶生	腋生	651 腋生	207 顶生	3.14 : 1
株高	高×矮	高	787 高株	277 矮株	2.84 : 1

从这个事实可以看到:子二代植株虽然表现为红花而没有表现出白花亲本的性状,但显然从白花亲本得到了白花的遗传因子,而这个遗传因子在体内没有起变化,在这个个体的整个生活中始终没有和代表红花的遗传因子相混合,未受红花因子的“沾染”,因为子二代中的白花跟亲本的白花一样白,完全不带红色。这说明遗传决不是“混合式”的,由此得出“颗粒式遗传”(particulate inheritance)的一个重要概念:代表一对相对性状(如红花对白花)的遗传因子在同一个体内各别存在,而互不沾染,不相混合。这个概念与混合式遗传的概念尖锐对立,以后遗传学的发展愈来愈显示出这个概念的正确和重要性。

孟德尔在豌豆试验中除了研究红花和白花这一对相对性状外,还对其它六对相对性状进行了研究,发现它们的遗传方式和上述实验很相似。在子一代中可以看到显性性状,在子二代中出现分离现象。他的试验结果如表 2-1 所示。在这七对性状中,每对相对性状间都可相互区分,在子二代中的分离比都为 3 : 1,很有规律。怎样来说明这个现象呢?