

全国高等农业院校教学参考书

植物遗传学教学参考丛书

基因的重组、连锁和交换

许耀奎 编著

中国农业出版社

编 著 者 许耀奎(吉林农业大学)

审 稿 者 潘家驹(南京农业大学)

全国高等农业院校教学参考书

植物遗传学教学参考丛书

基因的重组、连锁和交换

许耀奎 编著

责任编辑 舒 薇

出 版 中国农业出版社

(北京市朝阳区农展馆北路2号)

发 行 新华书店北京发行所

印 刷 北京通县曙光印刷厂

* * *

开 本 787mm×1092mm32 开本

印 张 8.75 字数 191 千字

版、印次 1998 年 5 月第 1 版

1998 年 5 月北京第 1 次印刷

印 数 1~2,200 册 定价 9.60 元

书 号 ISBN 7-109-04844-6/Q·309

前 言

本教材是遗传学参考丛书之一。遗传学是生物学中一门基础理论科学,也是生物学中进展最迅速的一个领域。在高等农业院校的教学计划中,遗传学是一门重要的专业基础课程。为了适应遗传学的教学需要,拓宽学生专业基础知识面,我们根据自己的教学经验并参考了国内外的遗传学教科书和参考书,编写了这本教材。

本教材共分五章,内容包括染色体与基因、基因的自由组合——孟德尔的遗传因子假说、基因的连锁和交换、细菌和噬菌体的基因重组以及基因重组、连锁和交换理论在作物育种中的应用。本教材对遗传学基本教材中有关这方面内容的重要点和难点均有较深、较广的阐述和探讨,并增加了不少新的内容。我们力求从个体水平、细胞水平和分子水平的结合上,从现象到机理进行系统而又详细的介绍。在“基因的交换与重组”一节中增加了交换次数、多线交换、特殊交换等内容,并从分子水平上探讨了交换与重组的机理,详细列举了一些重要的科学假说和模型。在连锁群的测定方面,增加了利用单体,缺体和三体等非整倍体测定新基因所属连锁群的新内容。在基因定位方面,除详细介绍二点和三点测验外,增加了同工酶标记定位、RFLP 标记定位、体细胞杂交定位、原位杂交定位等。在细菌和噬菌体的基因重组方面,增加了如转座因子等新内容。

在编写过程中我们注意到教材的系统性、科学性,先进性和实用性,力求反映国内外有关的最新科技成果。

本教材适用于农业高等院校农学、园艺、植保等专业的本科生和研究生的学习以及有关教师的参考,也可供其他院校和科研单位有关教学和研究人员参考。

由于作者缺乏经验和水平有限,在编写内容上一定存在不少缺点和错误,谨请读者提出宝贵意见和批评,以便今后改政和修订。

许耀奎

目 录

一、染色体与基因	1
(一)染色体的形态与结构	1
1. 染色体的形态	1
2. 染色体的结构	6
(二)基因的概念及分子结构	9
1. 基因的概念及其发展	9
2. 基因的分子结构	14
二、基因的自由组合——孟德尔的遗传因子假说	21
(一)分离规律	21
1. 单位性状和相对性状	21
2. 孟德尔的豌豆杂交试验	22
3. 分离现象的解释	25
4. 分离和显性的条件	35
(二)自由组合(独立分配)规律	40
1. 两对相对性状的遗传实验	40
2. 自由组合现象的解释	42
3. 自由组合规律的验证	47
4. 多对相对性状的遗传规律	49
5. 基因的互作	54
三、基因的连锁和交换	61
(一)性状连锁遗传的表现	62
(二)连锁遗传的解释和验证	64
1. 连锁遗传的解释	64

2. 连锁遗传的验证	65
(三)连锁和交换的细胞学基础	68
1. 完全连锁和不完全连锁	68
2. 连锁和交换的细胞学基础	69
(四)基因的交流与重组	80
1. 交叉与交换	80
2. 交换值及其测定	86
3. 最高交换次数	98
4. 多线交换	100
5. 交换发生的时期	101
6. 干扰与符合系数	105
7. 特殊的交换	108
8. 影响交换的因素	119
9. 重组的机理	124
(五)连锁群	140
1. 连锁群及其测定	140
2. 基因定位	153
3. 连锁遗传图	168
(六)性连锁	168
1. 性别与性染色体	171
2. 性连锁	173
(七)真菌类的连锁和交换	182
四、细菌和噬菌体的基因重组	201
(一)细菌的基因重组	205
1. 转化	205
2. 接合	211
3. 性导	228
4. 转座因子	232
(二)噬菌体的基因重组	235

1. 噬菌体的结构与繁殖	235
2. 噬菌体的基因重组	241
3. 转导	246
五、基因重组、连锁和交换理论在作物育种中的	
应用	256
(一)优良性状组合创造新品种	256
1. 基因重组综合双亲优良性状	257
2. 基因互作产生新性状	263
3. 基因累积产生超亲性状	263
(二)连锁基因交换的理论在育种中的应用	265
主要参考书目	270

一、染色体与基因

染色体是细胞核中的主要成分，含量稳定，具有自我复制的能力，是遗传物质的载体。染色体在生物繁殖和遗传信息的传递上具有重要意义，在控制生物性状的遗传和变异上起着重要的作用。因此，对染色体的研究，从形态特征到结构成分上仍是遗传学研究中不可忽视的课题。现代遗传学已发展到分子水平，但作为遗传物质的 DNA，主要集中在染色体上。研究遗传物质，研究遗传现象及其机理，仍然离不开染色体，因此，对染色体的种种研究，方兴未艾。

（一）染色体的形态与结构

1. 染色体的形态 正处于分裂时期的细胞经过固定、染色，在细胞核中能看到一些着色较深的粒状、杆状小体，这就是染色体 (chromosome)。染色体是由基因聚集而成的连锁构造。每一个物种的染色体都有自己固有的形态特征。染色体的形态在有丝分裂的中期和早后期看得比较清楚。在较高倍的光学显微镜下观察，可以见到染色体的典型形态 (图 1-1、2)。

一个完整的染色体大体可分为下列几个主要部分：着丝粒 (centromere)、缢痕 (constriction) 和随体 (satellite)。

(1) 着丝粒 着丝粒是染色体细狭部位的主缢痕，亦称初缢痕，是染色体上的特殊区域，即相对不着色而直径较小的部位，呈小颗粒状，是染色体两臂会接的收缩区段，是有

丝分裂和减数分裂过程中染色体与纺锤体结合的区域,是染色体移向两极的必要结构。它在细胞分裂中对染色体的运动具有重要作用。没有着丝粒的染色体在中期赤道板上便不能正确地排列,在细胞分裂后期会成为落后染色体而被丢失。在染色体断裂和着丝粒丢失情况下,无着丝粒的那部分染色体(断片)能够自我繁殖,但不能恢复着丝

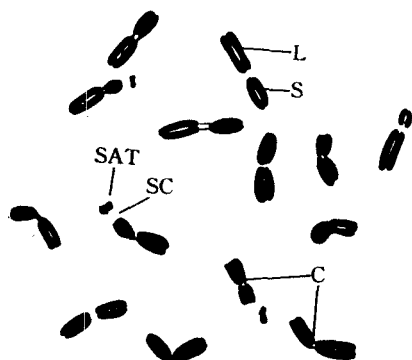


图 1-1 大麦根端细胞有丝分裂中期的染色体 ($2n=14$)

C—着丝粒 SC—次缢痕 SAT—随体
L—长臂 S—短臂



图 1-2 染色体的形态特征

左: 中期染色体的典型模式

右: 由于着丝粒位置不同,使中期染色体表现出各种不同的形态:

- 1、7. 具中间着丝粒的(对称的)
2. 亚中间着丝粒的(接近对称的)
- 3、4、5. 具近端着丝粒的(明显的不对称)
6. 顶端着丝粒的
8. 具近端着丝粒的(有次缢痕的)
9. 有随体的,着丝粒用白圈表示

粒。着丝粒也有自我复制的能力。着丝粒在染色体上的位置决定了染色体的形态。着丝粒可能位于染色体的末端、近端或中央部位，使染色体在分裂后期向两极移动时分别形成棒形、L形或V形。如果着丝粒接近染色体的端部形成一个长臂和一个极短的臂，呈棒形，叫做具近端着丝粒染色体；如果着丝粒在染色体中部偏左或偏右，形成两个不等长的臂，呈“L”形，叫做具亚中部着丝粒染色体；如果着丝粒在染色体正中部位，形成两个等长的臂，呈“V”形，叫做具中部着丝粒染色体（图 1-3）。由此可见，染色体的形态特征与着丝粒的位置有关，这是识别某一特定染色体的重要标志。染色体以着丝粒为界分成两个部分，每一部分称为染色体臂。两臂长短一样则称等臂染色体；长度不等则两臂分别称为长臂和短臂。等臂染色体的两臂有时可以根据其它特征分别称为 α 臂、 β 臂或别的名称。着丝粒的分化结构，只有当染色体处于收缩状态或着丝粒表现为纺锤丝连接点的时候才能看到。当染色体处于伸展状态时，着丝粒则难以察觉。在细胞分裂后期开始时，着丝粒便在功能上沿着染色体的纵向分裂开来并被纺锤丝拉向两极。着丝粒偶尔也能进行横向分裂，由此产生两

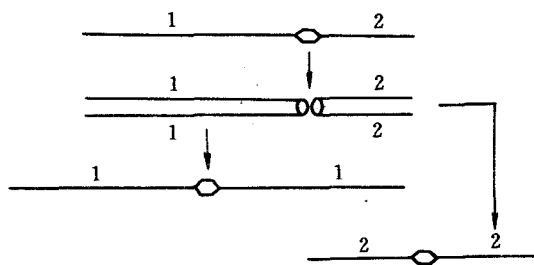


图 1-3 着丝粒错分裂及等臂染色体形成示意图

个片段，每个片段与每一臂的两个染色单体相连。

大多数植物在多数情况下每条染色体只有一个着丝粒，这称为单着丝粒染色体。但也有一些植物可能具有两个或多个着丝粒。具有双着丝粒的染色体通常是由于染色体发生结构变异而产生的。

着丝粒在各种生物之间构成不同，通常可以划分为三种主要类型。

①定位着丝粒 (localized cenfromere) 这是一种常见的着丝粒，具有易于鉴别的结构并在染色体上具有明确的永久而固定的位置。

②新着丝粒 (neocentromere) 是一种次级着丝粒，是在一定的条件下形成的，在该条件下着丝粒部位被次要的活动中心所取代。它是细胞分裂时除了正常的着丝粒外，在染色体上出现的具有类似着丝粒功能的其它区域。当新着丝粒出现时，纺锤丝不与原有正常的着丝粒结合，而与新着丝粒区结合，并且染色体提前移向细胞两极，出现定向和偏向分离。

③非定位着丝粒 (nonlocalized cenfromere) 指不局限于某个特定区域，而是沿着染色体在许多点上都有纺锤丝的附着点，纺锤丝与细胞分裂中期的整个染色体相接触，染色体彼此平行分离。非定位着丝粒又可分为多着丝粒和全着丝粒两种。

多着丝粒 (polycentromere) 亦称复着丝粒，每一个染色体上有许多位点可以与纺锤丝相连，着丝粒与着丝粒之间有无着丝粒功能的短片断相间隔。例如一些蛔虫、线虫的染色体属于多着丝粒。

全着丝粒 (holocentromere) 又称散漫着丝粒，是指整个染色体的每一点上都表现出着丝粒活性，亦即这种着丝粒的

位置在整个染色体长度上变化不定，因而不能把染色体分成可以辨别的两个臂。具有这种着丝粒的染色体在中期的排列几乎与赤道板平行。如果在 X 射线作用下而使染色体断裂成一些断片，不管断片大小都能平行分裂，带到小细胞中去。由于每一个断片都具有着丝粒物质而可成为小染色体，这种小染色体就可以保持在同一物种的细胞中。这种着丝粒已在半翅目、目翅目昆虫、线虫类的马蛔虫和高等植物的地杨梅属中观察到。

由着丝粒的位置而形成的染色体的臂，可用不同方式测量。根据 1966 年国际芝加哥会议确定，短臂用“p”表示，长臂用“q”表示，则臂比： $A = \frac{p}{q}$ ，或用着丝粒的指数： $c = \frac{p}{p+q} \times 100$

(2) 次缢痕、核仁组成区和随体 除着丝粒外，在有的染色体臂上还有另一种不着色或收缢的部分，称为次缢痕 (secondary constriction)，它通常出现在染色体末端的近旁，其位置和范围是相对恒定的，这对鉴别染色体的个别性是一个重要指标。

某些植物染色体的次缢痕常常是核仁组成区 (nucleolus organizer region, 简称 NOR)。如果核内的全部染色体中有多多个次缢痕，往往只有一对染色上的次缢痕有组成核仁的特殊功能。例如，玉米第六染色体短臂上的次缢痕就明显地联系着一个核仁，在细胞分裂的某些时期，核仁就在它的附近出现。也有些生物在一个核中有两个或几个核仁。例如，人的第 13、14、15、21 和 22 对染色体的短臂上都各联系着一个核仁。

在有的染色体末端有一个棒状或球状的结构，其直径可

能和染色体臂一样，也可能很小，称为随体 (satellite, SAT)。具有随体的染色体称为 SAT 染色体。随体一般由异染色质组成，它与染色体臂之间往往有一个次缢痕相隔。随体可分为末端随体和中间随体，一般以末端随体为常见。末端随体又可细分为小随体、大随体、线形随体、串联随体等。随体的有无和形状是识别染色体的重要特征之一。

2. 染色体的结构

(1) 染色质的基本结构 染色质是细胞有丝分裂间期内被碱性染料染色的物质，它在细胞分裂时就形成染色体。染色体到细胞分裂间期又变成染色质。因此可以说染色质与染色体是细胞周期中不同时期同一物质的不同表现形式。在间期核内的染色质，经常伸展成非光学显微镜所能看到的网状细纤丝，在分裂期间，染色质进一步高度螺旋化，就形成了光学显微镜能看到的染色体，有丝分裂结束进入间期，染色体能螺旋后，又回到染色质状态。

染色质在细胞分裂间期由于呈纤细的丝状结构，亦称为染色质线。它是脱氧核糖核酸 (DNA) 和蛋白质的复合物，其中 DNA 的含量约占染色质重量的 30%—40%，是最重要的遗传物质。组蛋白是与 DNA 结合的碱性蛋白，它与 DNA 的含量比率大致相等，是很稳定的，在染色质结构上具有决定性作用。

奥林斯 (Olins A. L., 1974, 1978)、柯恩伯格 (Kornberg R. D., 1974, 1977) 和钱朋 (Chambon P., 1978) 等人通过电子显微镜的观察和研究，提出了染色质结构的串珠模型 (或称绳珠模型)。这个模型认为染色质的基本结构单位是核体 (nucleosome) (亦称核小体或核粒) 和连接丝 (linker) 两部分组成。其中核体是由四种组蛋白 (H_2A 、 H_2B 、 H_3 和

H₁) 和 DNA 双螺旋组成的扁平形球状体。这个球状体的核心是上述四种组蛋白各以两个分子所组成的八聚体, DNA 双螺旋就盘绕在这八聚体的表面(图 1-4)。这部分 DNA 称为核心 DNA, 由 140 个碱基对组成。核体的直径约为 $100 \times 10^{-1} \text{nm}$ 。DNA 在八聚体上盘绕 1.75 周后, 其延伸部分继续以同样方式盘绕另一个八聚体, 这样继续伸展下去, 就构成八聚体为

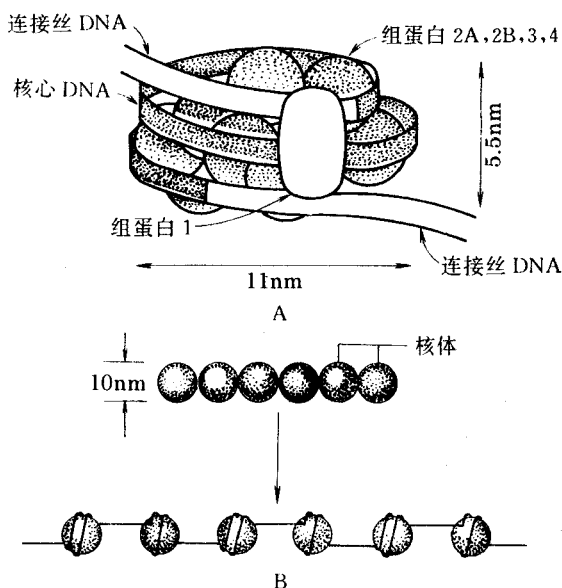


图 1-4 染色质的基本结构

上: 一个核体的结构模式图: 核体内部由 8 个组蛋白分子组成, 包括 H₂A、H₂B、H₃ 和 H₄ 各两个分子, 组蛋白的八聚体由核心 DNA 缠绕, 核心 DNA 的延伸部分为连接 DNA, 两端的连接 DNA 由组蛋白 1 (H₁) 所连接

下: 6 个核体连接在一起 (即染色质片段) 的模式图

珠粒的一长串“念珠”。连接每两个八聚体之间的一段 DNA 称为连接丝 DNA，大约含有 15~100 个碱基对。在每个扁平形组蛋白八聚体核心的外部，还有一个组蛋白分子 (H_1)，它的首尾连接在核心 DNA 两端的连接丝上。组蛋白 H_1 的任务是在两个相邻的核体之间起连接作用，并能使染色质更紧密。如果连接丝上的组蛋白 H_1 被除去，其核体的结构并不会因此而改变。这个模型已被电镜观察和生物化学实验所证实，但有一个不足之处，就是没有标明非组蛋白在这个模型中占有的位置。

染色质如何高度螺旋化形成染色体的过程，自 1973 年以来，经过不少人的共同努力，已经有所突破，下面介绍贝克 (Bak A. L., 1977) 等人提出的染色质螺旋化的四级结构模型 (图 1-5)。一级结构就是染色质基本单位核体。二级结构是指核体的长链呈螺旋化的盘绕并形成超微螺旋，称为螺线体 (solenoid)。这种螺线体的直径为 30nm，内径为 10nm，相邻螺旋间距为 11nm，为中空呈管状的结构。这种螺线体的每一转由 6 个核体组成。三级结构是螺线体进一步螺旋化和卷缩，形成一条直径为 400nm 的圆筒状结构，称为超螺线体 (super-solenoid)。这种超螺线体再次折叠和螺旋化，就可形成染色体，这就是四级结构。

从上述的四级结构模型中可以看出，约长 200 个碱基对 (约 70nm) 的 DNA，缠绕在直径约为 10nm 的核体，此时 DNA 的长度被压缩了 7 倍。直径为 30nm、螺距为 11nm 的中空螺线体的每一圈，由 6 个核体组成，此时 DNA 的长度被压缩了 6 倍。直径为 30nm 的螺线体又盘绕成直径为 400nm 的中空超螺线体，DNA 被压缩了约 40 倍，这时纤丝长约 11~60 μ m，再经过一次折叠就形成了染色体。它的长度为 2~

10 μ m, DNA 又被压缩了 5 倍, 所以在染色体的形成过程中 DNA 总共被压缩约 8 000~10 000 倍, 以核体为基础的一至四级结构目前已得到较为广泛的承认 (图 1-5)。

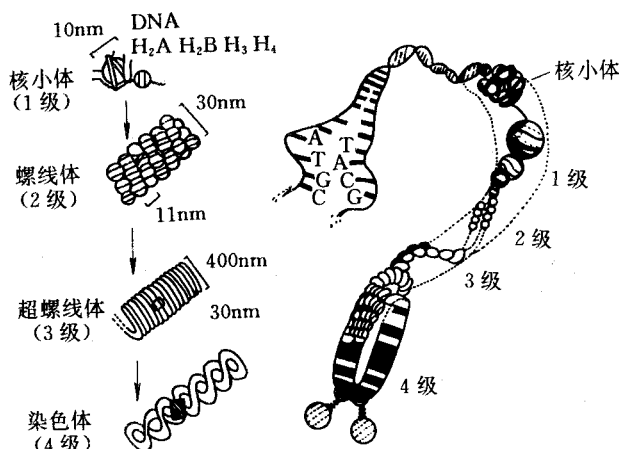


图 1-5 从核小体到染色体的四级结构模型
(引自 Bostock 等, 1978; 仿自郑国昌, 1980)

(二) 基因的概念及分子结构

1. 基因的概念及其发展 遗传学上通常把控制生物性状遗传的物质单位叫基因 (gene)。例如小麦植株的高矮、芒的有无等均受一定的基因所支配。孟德尔 (Mendel G., 1866) 首先在他的豌豆杂交试验论文中提出了遗传性状是由遗传因子控制的假说, 以后由丹麦学者约翰逊 (Johannsen W. L., 1909) 的基因一词取代了孟德尔的遗传因子。摩尔根 (Morgan T. H., 1911) 等人对果蝇、玉米等的大量研究, 证明基因在染色体上呈直线排列, 建立了以基因—染色体为主体的经典遗传学。

经典遗传学把基因看作是一个不可分割的结构单位和功能单位，认为基因具有下列共性：

①基因具有染色体的主要特性：自我复制与相对稳定性，在有丝分裂和减数分裂过程中有规律的进行分配。

②基因在染色体上有固定的位置而且呈直线排列，是交换的最小单位，不能再被分割。

③基因是以一个整体进行突变的，故它又是一个突变单位。

④基因是一个功能单位，它控制着正在发育的有机体的某一个或某些性状，如红花、白花等。

由此可见，经典遗传学认为基因是一个具有自我繁殖能力的重组、突变和功能的基本单位。如果把重组单位和突变单位统称为结构单位，这样基因既是一个结构单位，又是一个功能单位。

从孟德尔定律的发现到现在，一百多年来人们对基因的认识在不断地深化。1944年，美国化学家埃弗里（Avery O. T.）通过肺炎双球菌的转化试验证明基因的化学成分为DNA，从而阐明了基因的遗传物质基础。后来本泽（Benzer S., 1955）用基因重组分析方法，根据侵染大肠杆菌的T₄噬菌体rⅡ区基因微细结构的分析，证明了基因的可分性，其剖析重组的精细程度达到DNA多核苷酸链上相隔3个核苷酸的水平。原来认为是一个完整实体的结构基因还可以再分割为许多亚单位。本泽提出了突变子、重组子和顺反子的概念。现在可以认为，基因是一个化学实体，是具有遗传效应的DNA分子中的一定的核苷酸顺序，相当于DNA分子上的一定区段。在有些病毒中基因乃是一种RNA顺序，它编码一种功能性蛋白或RNA分子。基因的主要特性是由DNA决定