

棉花叶绿素缺失的细胞质遗传

季道藩 许馥华

(浙江农业大学遗传选种教研组)

叶绿体是绿色植物细胞中普遍存在的质体,它在阳光照射下能形成叶绿素,进行光合作用。叶绿体也能发生突变,使叶绿素缺失或削弱叶绿素的功能,因而引起植株白化、或部分白化,表现为白色和绿色嵌镶的花斑及条纹、或呈现黄绿色。许多植物都有这种突变现象。

棉花叶绿素缺失的突变早有研究和报道,最先在亚洲棉 (*Gossypium arboreum*) 中发现^[1-3],后在陆地棉 (*G. hirsutum*) 及其品种间杂交后代中发现^[4,5,8,9],另在海岛棉 (*G. barbadense*) × 陆地棉、秘鲁棉 (*G. peruvianum*) × 蓬蓬棉 (*G. purpurascens*) 和秘鲁棉 × 陆地棉等种间杂交后代中也有发现^[6,7]。以上所发现的叶绿素缺失大多数都是全株缺失,子叶期和幼苗期即表现白化,因而致死。根据他们的遗传研究,多数认为叶绿素缺失是受一对简单隐性基因控制^[1-3,8,9],或受二对或三对简单隐性基因控制的^[5-7],由于叶绿素缺失而引起棉花植株表现白色和绿色嵌镶的花斑现象,也有报道。有人认为它是由于一对纯合的隐性基因在体细胞中表现的不稳定性,因而形成不规则的花斑叶^[8];另有人认为这是由于质体通过细胞质遗传而形成的结果^[10]。

1960年我们在杭州本校农场陆地棉品种岱字棉 15 号田中发现一株叶绿素缺失的棉株。该植株大部分枝叶表现为白色和绿色嵌镶的花斑,但也有少数枝叶表现为完全白色或完全正常的绿色。花斑表现可以遍及全株各个器官,也包括雌雄蕊在内;表现最明显的是叶片(图 1)。经自交选留,保存了这一突变系。为了研究这一突变的遗传机理,1961—1964 年我们曾



图 1 叶绿素缺失的花斑棉植株

进行各种组合的杂交和自交,分析了杂种后代的性状表现。现将三年来研究的结果整理如下。

一、试验材料和方法

供试的材料有岱字棉 15 号中发现的花斑突变系(简称花斑棉);还有正常绿叶的岱字棉 15 号(简称绿叶棉)和红叶鸡脚棉。红叶是细胞中含有花青素的表现,在叶绿素缺失的白化细胞里,花青素形成的红色很容易显示出来;而且红叶对绿叶为一对简单的显隐性关系,这种关系在子叶期即可表现出来。因此,我们选用红叶鸡脚棉作为杂交亲本,有助于观测和分析后代叶绿素缺失的表现。

在试验过程中,先后进行下列一些杂交组合:

1. 品系间的杂交和回交。花斑棉 × 绿叶棉,绿叶棉 × 花斑棉(反交),花斑棉 × 红叶鸡脚棉,红叶鸡脚棉 × 花斑棉(反交),(花斑棉 × 红叶鸡脚棉) F_1 × 红叶鸡脚棉,(红叶鸡脚棉 × 花

斑棉) $F_1 \times$ 花斑棉。

2. 花斑棉同株异花间交配。白苞叶花朵与白苞叶花朵、花斑苞叶花朵和绿苞叶花朵分别杂交。

花斑苞叶花朵与白苞叶花朵、花斑苞叶花朵和绿苞叶花朵分别杂交。

绿苞叶花朵与白苞叶花朵、花斑苞叶花朵和绿苞叶花朵分别杂交。

3. 花斑棉株上叶绿素缺失不同的花朵自交 杂交获得的 F_1 、 BC_1 和自交的棉铃分别收获和轧花,然后按组合合并种子。 F_2 是 F_1 自交产生的种子。田间棉种采用营养钵育苗。每钵播一粒棉籽,待子叶出土平展后,调查各组合的白苗、花斑苗和绿苗的苗数。对于红叶鸡脚棉杂交的组合,调查红白苗(实际上是白苗。但由叶肉细胞中存在花青素而显示一定的红色),红花斑苗和红苗的苗数。然后进行资料的统计和分析。因为叶形的表现需要在真叶出现以后才能显示出来,而白苗在子叶期即死亡,难以全面观测叶形的遗传,因此,本试验没有进行鸡脚

叶等叶形方面的分析。

二、试验结果和分析

(一) 花斑棉与绿叶棉及红叶鸡脚棉杂交的后代表现

根据花斑棉 \times 绿叶棉、花斑棉 \times 红叶鸡脚棉两个组合的试验结果,现将其正交、反交和回交的资料,分别列于表 1 和表 2。

由表 1 和表 2 资料可见, F_1 在正交和反交中所表现的叶绿素缺失性状具有明显的差异。凡以花斑棉作母本的,不论其父本为绿叶棉或红叶鸡脚棉,其 F_1 均出现有白苗、花斑苗和绿苗三种类型;或红白苗、红花斑苗和红苗三种类型。但是,在它们的反交中, F_1 只有绿苗或红苗一种类型,这足以证明 F_1 性状的表现与其母本性状具有密切的关联(图 2、3)。

F_2 群体中叶绿素缺失植株的分离情况,也正象 F_1 一样,正交和反交具有明显的差异。在表 1 花斑棉 \times 绿叶棉组合中, F_2 分离有白苗、

表 1 花斑棉 \times 绿叶棉及其反交的 F_1 和 F_2 的表现

杂交组合	世代	总苗数	白 苗 :		花 斑 苗		绿 苗	
			苗 数	%	苗 数	%	苗 数	%
花斑棉 \times 绿叶棉	F_1	145	40	27.59	30	20.68	75	51.73
	F_2	164	14	8.54	57	34.76	93	56.70
绿叶棉 \times 花斑棉(反交)	F_1	256					256	100.00
	F_2	239					239	100.00

表 2 花斑棉 \times 红叶鸡脚棉及其反交的 F_1 、 F_2 和 BC_1 的表现

杂交组合	世代	总苗数	白 苗		红白苗		花斑苗		红花斑苗		绿 苗		红 苗	
			苗数	%	苗数	%	苗数	%	苗数	%	苗数	%	苗数	%
花斑棉 \times 红叶鸡脚棉	F_1	247			23	9.31			54	21.86			170	68.83
	F_2	404	19	4.70	56	13.86	37	9.16	80	19.86	48	11.88	164	40.60
红叶鸡脚棉 \times 花斑棉(反交)	F_1	199											199	100.00
	F_2	300									83	27.69	217	72.33
(花斑棉 \times 红叶鸡脚棉) $F_1 \times$ 红叶鸡脚棉	BC_1	114			31	27.19			45	39.47			38	33.34
(红叶鸡脚棉 \times 花斑棉) $F_1 \times$ 花斑棉	BC_1	92									47	51.09	45	48.91

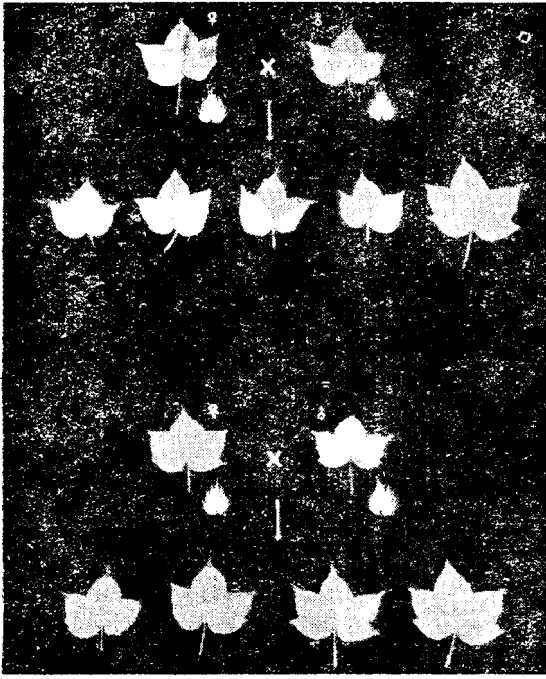


图2 花斑棉×绿叶棉及其反交的 F₁ 叶片叶绿素缺失的表现
花斑苗和绿苗三种类型。但是这三种类型，不符合于 3:1 ($\chi^2 = 29.27; n = 1; p < 0.01$)。在其反交中，由于 F₁ 均为绿苗，故 F₂ 没有分离，只有绿苗一种类型。

在花斑棉×红叶鸡脚棉组合中，F₂ 由于受核遗传控制的红叶对绿叶的分离与叶绿素缺失



图3 花斑棉×红叶鸡脚棉及其反交的 F₁ 叶片叶绿素缺失的表现

性状的分离交互地出现，因而分离有白苗、红白苗、花斑苗、红花斑苗、绿苗和红苗六种类型。如果仅从花青素这一遗传性状来分析，本资料可以简单地归并为红苗和绿苗(包括白苗、花斑苗)两种类型，二者苗数为 300:104，完全符合

表3 花斑棉同株上叶绿素缺失不同的花朵间交配的后代表现

交配组合	总苗数	白苗		花斑苗		绿苗	
		苗数	%	苗数	%	苗数	%
白苞叶花朵 × { 白苞叶花朵 花斑苞叶花朵 绿苞叶花朵	17	17	100.00				
	21	21	100.00				
	27	27	100.00				
小计	65	65	100.00				
花斑苞叶花朵 × { 白苞叶花朵 花斑苞叶花朵 绿苞叶花朵	152	16	10.53	43	28.29	93	61.18
	175	30	17.14	46	26.29	99	56.57
	186	12	6.45	42	22.58	132	70.97
小计	513	58	11.31	131	25.54	304	63.15
绿苞叶花朵 × { 白苞叶花朵 花斑苞叶花朵 绿苞叶花朵	151					151	100.00
	153					153	100.00
	148					148	100.00
小计	452					452	100.00

表4 花斑棉自交花朵的后代表现

花朵类型	总苗数	白 苗		花 斑 苗		绿 苗	
		苗 数	%	苗 数	%	苗 数	%
白苞叶花朵	30	30	100.00				
花斑苞叶花朵	399	88	22.06	121	30.33	190	49.61
绿苞叶花朵	395					395	100.00

于3:1 ($\chi^2 = 0.12$; $n = 1$; $p > 0.70$)。但如果仅从叶绿素缺失的性状来分析,则各类型间并不存在一定的遗传比例。在这个组合的反交中, F_1 与母本红叶鸡脚棉同样地全部表现为红苗; F_2 分离的红苗和绿苗数为217:83,也符合于3:1 ($\chi^2 = 1.13$; $n = 1$; $p > 0.20$)。此外,在(花斑棉×红叶鸡脚棉) F_1 ×红叶鸡脚棉的回交试验中,由于轮回亲本具有红叶的显性性状,故 BC_1 全部带有红色,表现为红白苗、红花斑苗和红苗三种类型。而在(红叶鸡脚棉×花斑棉) F_1 ×花斑棉的回交试验中,由于轮回亲本具有绿叶的隐性性状,其 BC_1 分离红苗和绿苗的苗数分别为45:47;完全符合于1:1。($\chi^2 = 0.04$; $n = 1$; $p > 0.80$)。

综合上述资料的分析,都显然说明这一叶绿素缺失的突变性状不是通过核遗传的,而是通过细胞质遗传的。同时,也进一步证明棉花的红叶对绿叶是受一对简单的显隐性基因支配的。

(二) 花斑棉同株异花间交配的后代表现

为了进一步验证叶绿素缺失的细胞质遗传,采用花斑棉同株上叶绿素缺失不同的花朵,进行各种组合的交配。这些花朵都着生于同一棉株上,所以它们的交配实质上属于自交。这里只是以叶绿素缺失程度不同的苞叶为标准,进行相互的交配。所得的试验结果列于表3。

表3的资料与表1及表2的资料是一致的。各种组合的后代在叶绿素缺失的表现上完全取决于母本花朵的性状,从而也证明这一叶绿素缺失的突变是由于母本细胞质遗传的。

(三) 花斑棉自交花朵的后代表现

花斑棉植株上各部分叶绿素缺失的情况是很不一致的。曾将各种类型的花朵,采用粘花

冠法进行自交,其后代表现的结果列于表4。

表4资料指出,白苞叶花朵自交的后代只表现白苗;绿苞叶花朵自交的后代只表现绿苗,唯有花斑苞叶花朵自交的后代分离有白苗、花斑苗和绿苗三种类型。这些事实一方面说明了花斑棉各部分叶绿素缺失程度的不同,因而导致了细胞组织间叶绿素表现的异质性。另一方面也证明了,不论杂交或自交的后代,其叶绿素缺失所表现的情况都是取决于母本花朵本身叶绿素缺失的程度。这更进一步地证实这一突变性状不是通过核遗传的,而是通过细胞质的质体遗传的。

三、讨 论

叶绿体是植物细胞中重要的细胞器之一,它不均匀地分布于细胞质中。在细胞分裂过程中,叶绿体将随着细胞质分裂而不均匀地传递给子细胞。如果某原始的细胞中部分的叶绿体发生叶绿素缺失的突变,由于这些质体在以后的细胞分裂过程中的随机分布,就会引起细胞组织间叶绿素缺失程度的不同,表现为花斑现象。

这种叶绿素缺失的质体,如果发生于花器部分,将直接参与花粉和卵细胞的形成。因为在受精过程中,一般只有卵细胞的细胞质传递给子代,精子的细胞质是不能传递的。因此,叶绿素缺失的质体只有通过卵细胞才可能遗传。这就是同一杂交组合的正交和反交表现不同的根本原因。

棉花叶绿素缺失现象在一般大田中常可发现,但是这一突变一般仅发生于个别枝叶的体细胞组织,由于它们没有影响到花器组织参与

卵细胞的形成,所以不能遗传下去。有些虽然参与卵细胞受精而遗传给后代,但由于叶绿素缺失植株的生长不良,在栽培过程中即被淘汰。由于这一突变性状在大田里比较容易获得,是证明细胞质遗传的良好实验材料之一。

参 考 文 献

[1] 冯肇传: 1926. 中央大学农学杂志, 3(5):24—29。
[2] Yu, Chipao (俞启葆), 1939. *Jour. Genetics*, 39: (1): 61—68.

[3] Balasubrahmanyam, R., 1947. *Pro. 3rd. Conf. Cott. Gr. Prob.*, India, 79—99.
[4] Bhat, N. R. and K. B. Desai, 1958. *Indian J. Genet. and Pl. Breed.*, 18(1): 54—56.
[5] Butany, W. T., and Munshi Singh, 1965. *Indian J. Genet. and Pl. Breed.*, 25(1): 85—90.
[6] Harland, S. C., 1932. *J. Genetics*, 25: 217—280.
[7] ———, 1934. *J. Genetics*, 28: 181—195.
[8] Lewis, C. F., 1958. *J. Hered.*, 6: 267—271.
[9] ———, 1960. *J. Hered.*, 51: 209—212.
[10] Nasyrov, Yu. S. and Z. Sestak, 1975. *Genetic Aspects of Photosynthesis*, p. 134—140, 263—269.

新 书 简 介 《 遗 传 学 》 一 书 介 绍

《遗传学》一书,作为高等学校统编教材,即将于本学期开始时,由人民教育出版社出版。

遗传学是生物学领域中一门重要的基础学科。这是因为自然界里,哪里有生命,哪里就有遗传和变异,而遗传学就是研究遗传和变异的科学。近几十年来,遗传学的进展十分快,本世纪初才建立起来的学科,现在已能在分子水平上阐述遗传物质的结构与功能,探讨遗传信息的传递和表达。这些方面的研究,不仅打开了遗传的奥秘,同时也有助于揭开物质代谢、能量转换、光合作用、神经传导、激素作用、免疫现象和细胞通信等多方面的秘密。正因为这样,各高等院校生物系和其他有关学科,现在已把遗传学作为必修的基础课,受到了普遍的重视。

学习遗传学,首先要掌握基本概念,但也要了解发展趋势,我们在编写《遗传学》一书的过程中,考虑到下述几个方面:

1. 根据学科发展历史来安排内容。从遗传现象讲起,再经过细胞水平,逐步转入分子水平。这样,从现象到本质,由浅入深,便于理解。

2. 比较系统地介绍了形式遗传学。对孟德尔的分离定律和自由组合定律,摩尔根的连锁重组定律都作了详细说明。尤其是在三点测交和四分子分析方面,增加了许多内容。这对分析遗传和变异现象,理解遗传学概念,都是很必要的。

3. 扩大和加深了分子遗传学方面的内容。说明了细菌和噬菌体的遗传物质,讨论了它们的传递方式和调节控制,介绍了大家比较感兴趣的遗传工程和一些实验方法,此外还提到了一些有启发意义的理论假说。我们希望通过这些内容,能反映出遗传学发展的现代

水平。

4. 在生命科学领域中,遗传学可以说是中心学科了,它研究的对象包括从最“简单”的噬菌体到万物之灵的人,所以,我们所举的例子,各方面的材料都有,但是只要有合适的材料,尽可能用人作为例子,这是为了使对于我们自己有更清楚的了解。

5. 一门富有生命力的学科,不仅在理论上是在不断地发展着,而且在实践上应有广泛应用。为了表明遗传学就是这样的一门学科,我们在有关遗传学理论后面,尽可能都用举例方式,说明这些理论如何在生产实践上起着指导性作用。这样做不仅可以加深对遗传学理论的了解,而且还可以增加对遗传学的学习兴趣。

6. 书中配有大量插图,有助于理解教材内容,也便于自学。每章后面附有习题,是为了复习课程内容,并想通过习题,启发思想,训练分析能力。

为了配合遗传学教学,我们还同时编写了“遗传学实验”。一共编写了二十一个实验,内容分几个方面:有的实验是验证遗传学原理的,如果蝇的单因子试验,性连锁试验,链孢霉的分离和交换试验,细菌的杂交、重组、转导等。有的实验是属于遗传学研究的基本方法,如染色体标本制作,细菌营养缺陷型筛选,人外周血培养,植物单倍体培养等。同时还编写了一些新的实验方法,如检测化学物质诱变作用的实验等。上述这些实验,虽然大都属于细胞水平的研究方法,但是目前仍是遗传学研究中常用的基本方法。不过从遗传学发展的要求来看,这些内容当然很不够,分子遗传学的实验没有编进去,这就是不足的地方。

(刘祖洞 江绍慧)