



第12章 生殖遗传学

12.1 生命周期 (P295-301)

12.2 生殖障碍 (P302-307)

12.3 不育性 (P307-314)

12.4 性别控制 (P315-319)

12.5 不同交配方式的遗传效应 (自学)

12.6 杂种优势的遗传基础 (自学)





生物的生殖过程是指从雌、雄性器官发生起，直至产生新一代的全部历程。

生殖遗传学（*reproductive genetics*）阐述和研究生物在生殖过程中的遗传和变异规律的遗传学分支学科。

生殖遗传学的研究内容：包括配子体发生的遗传控制、性别遗传、受精和胚胎发育过程中生殖障碍、不同交配系统的遗传效应、杂种优势遗传机制等方面。





12.1 生命周期

12.1.1 高等植物的配子形成和受精

12.1.2 低等植物生命周期

12.1.3 高等植物生命周期





第12章 生殖遗传学--- 12.1 生命周期

12.1 生命周期

有性生殖生物的一个完整生命周期（life cycle），包括一个有性世代和一个无性世代，二者交替进行，称为世代交替（alternation of generation）。

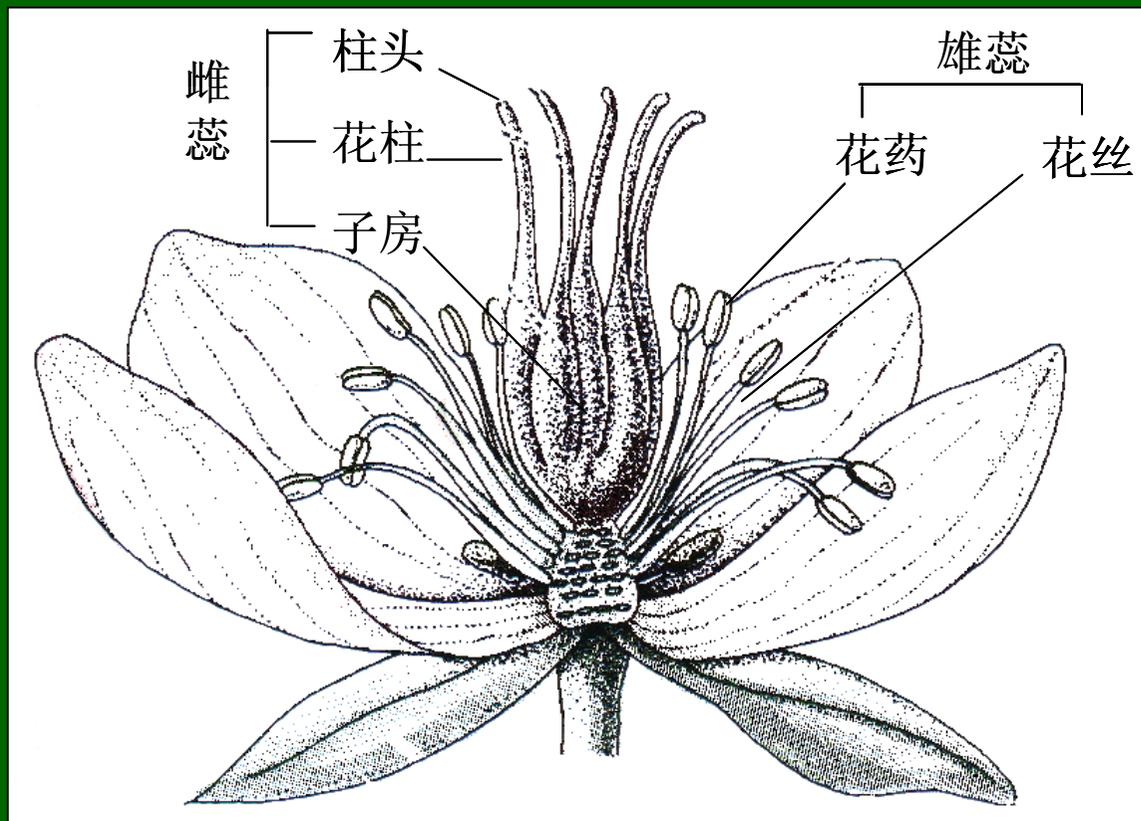
一般生命越是向高级形式发展，它们的无性世代越长，并且与此相适应的繁殖方式越复杂，繁殖器官和繁殖过程保护的越好。





12.1.1 高等植物的配子形成和受精

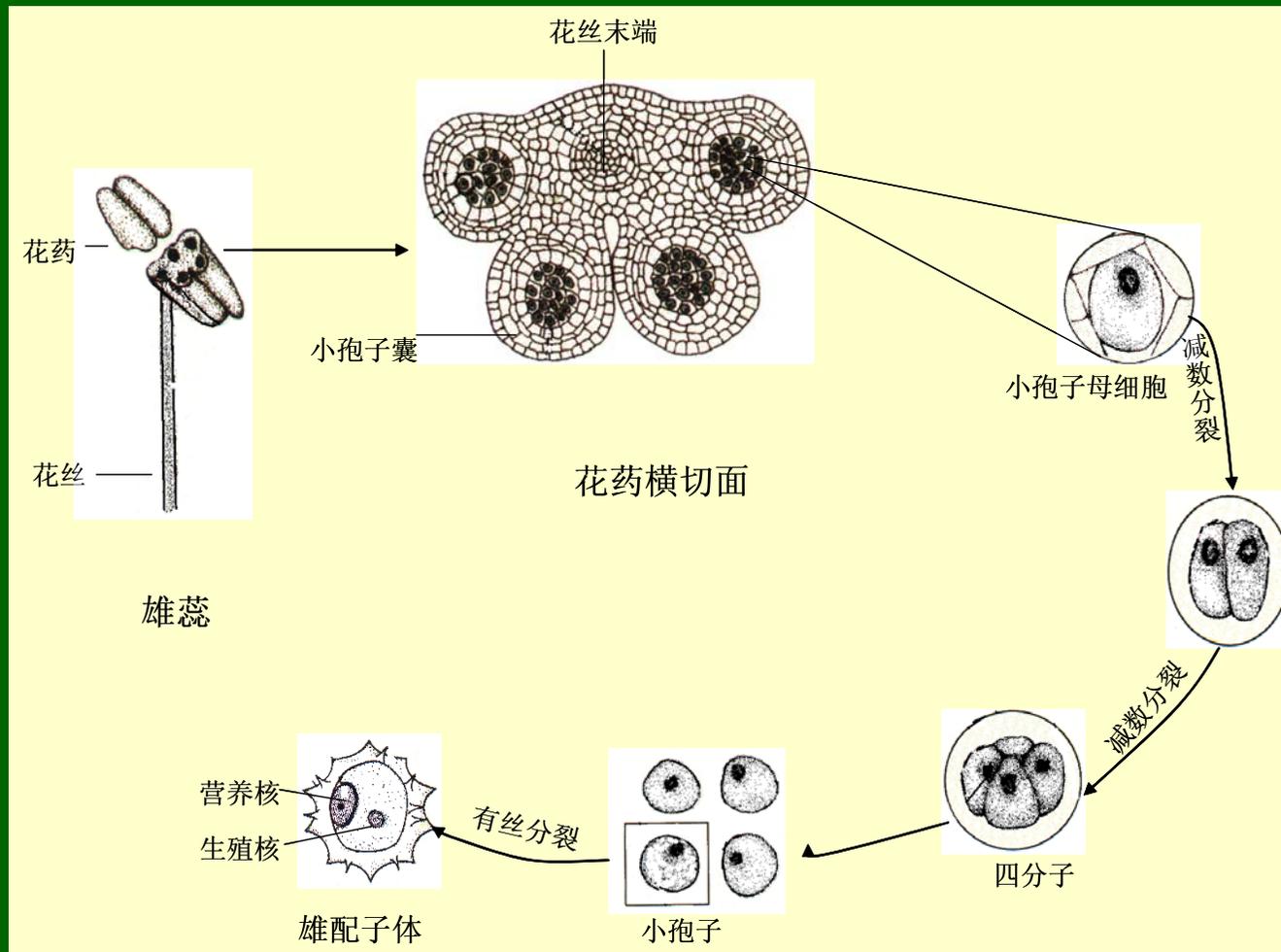
(1) 植物生殖器官的发生



植物花的一般结构

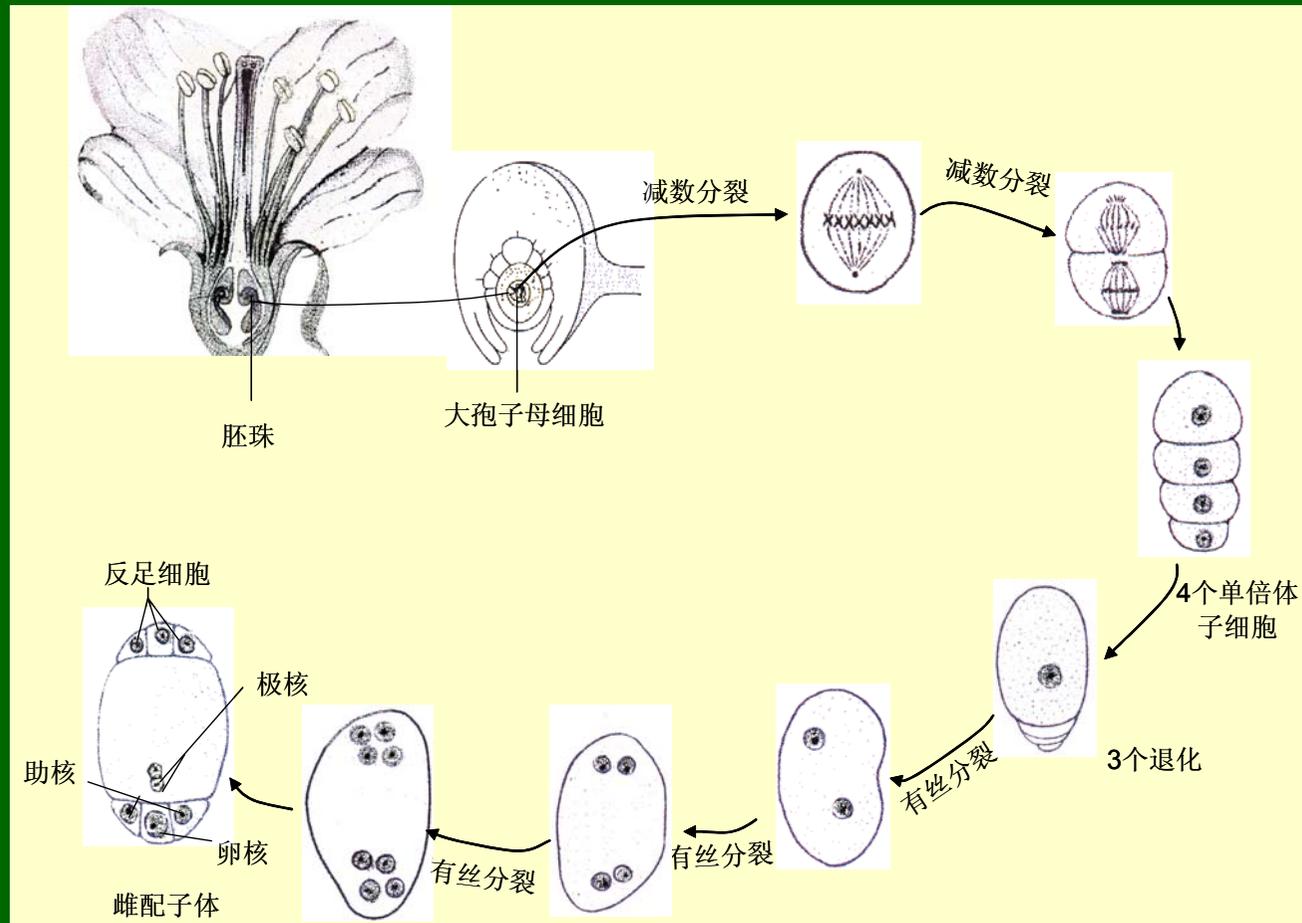


● 雄蕊和雄配子体形成





● 雌蕊和雌配子体形成



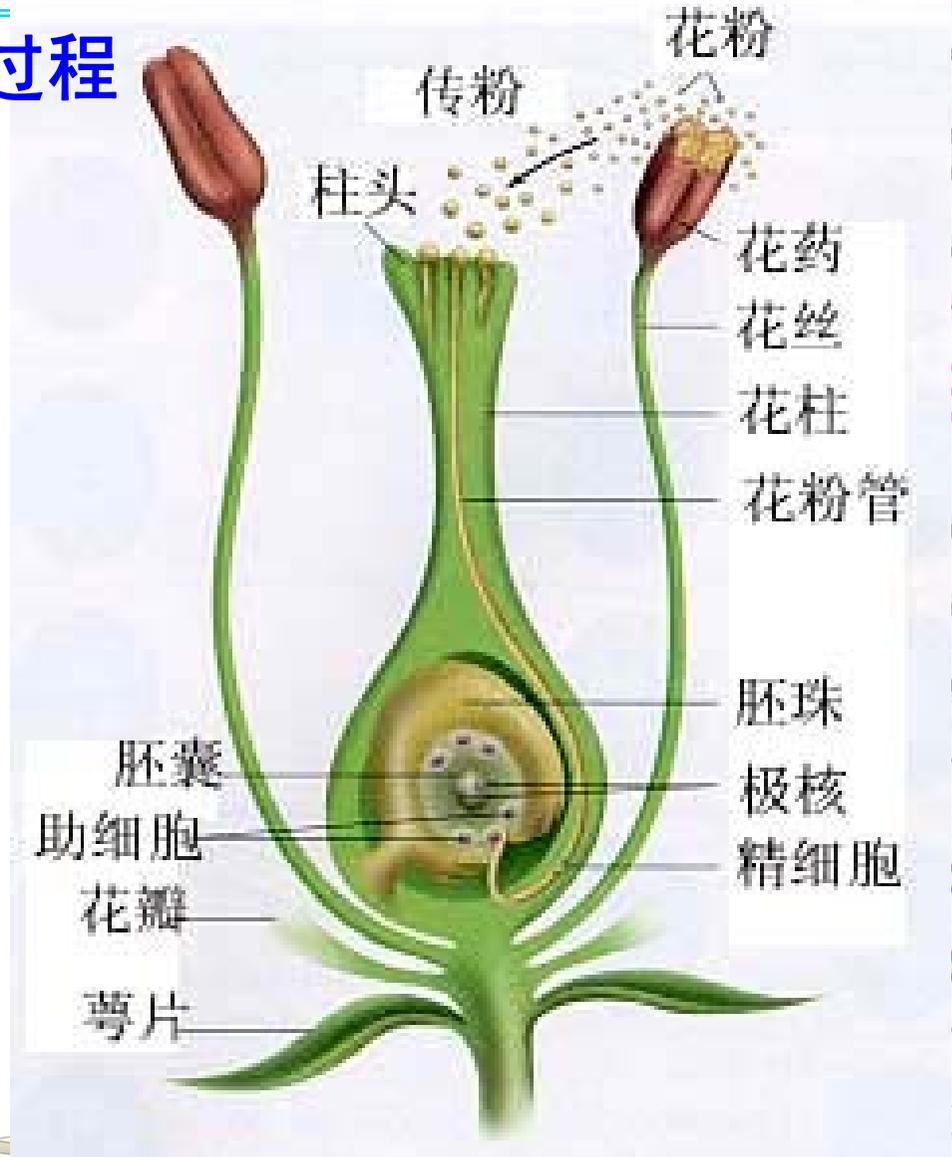


(2) 传粉 (pollination) :

成熟花粉落到雌蕊柱头上的过程

● **自花授粉**：同一朵花内或同株上花朵间进行授粉受精，这些植物通常是雌雄同花或同株。

● **异花授粉**：不同株的花朵间进行授粉受精，这些植物通常是雌雄异株。





第12章 生殖遗传学--- 12.1 生命周期

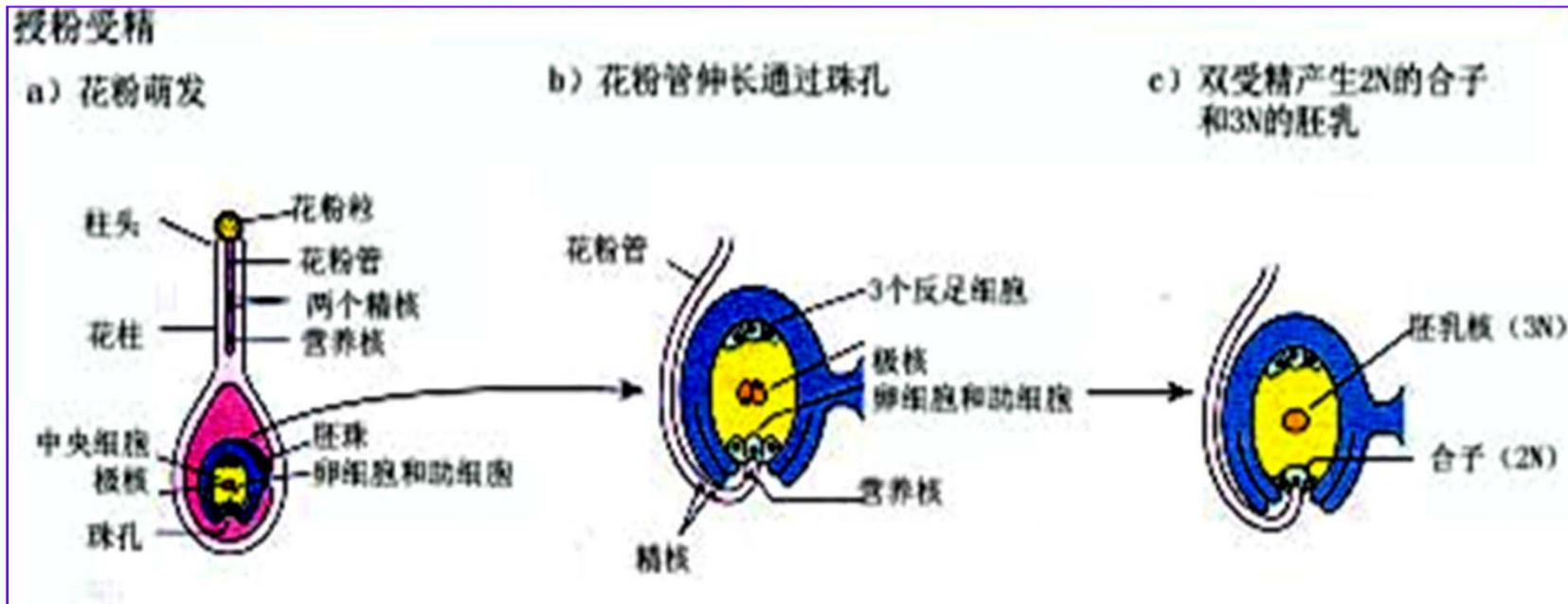
根据天然异花授粉百分率将植物分为**自花授粉植物**、**异花授粉植物**、**常异花授粉植物**。一般自花授粉植物天然异花授粉率为4%-5%，异花授粉植物为50%-100%，常异花授粉植物介于两者之间。





(3) 受精 (fertilization) :

雌配子与雄配子融合为1个合子。



双受精 (double fertilization) : 1个精核与卵细胞结合为合子，发育成胚，同时另1个精核与2个极核结合形成三倍体胚乳的过程。



第12章 生殖遗传学--- 12.1 生命周期

在被子植物中，绝大多数表现**单亲母系遗传**
(**maternal inheritance**)，少数是双亲遗传，
极少数是单亲父系遗传。

单亲母系遗传的产生是由于雄性细胞在形成和发育过程中细胞器被排除、或其DNA降解、或在配子融合时雄性细胞质被排除。





第12章 生殖遗传学--- 12.1 生命周期

(4) 直感现象

种子：胚+胚乳+母体组织

胚和胚乳是真正雌雄配子结合的产物。

种皮不是受精产物。双子叶植物的种皮是由胚珠的珠被形成；单子叶植物中禾本科植物的颖果上的种皮很薄，与果皮合生。



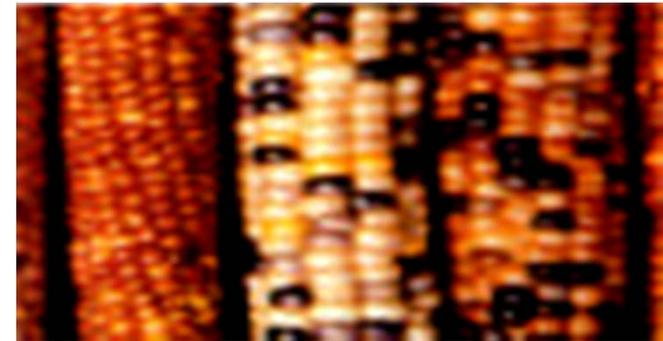


第12章 生殖遗传学--- 12.1 生命周期

(4)直感现象

●胚乳直感（花粉直感 xenia）

在 $3n$ 胚乳的性状上由于精核的影响而直接表现父本某些性状的现象。



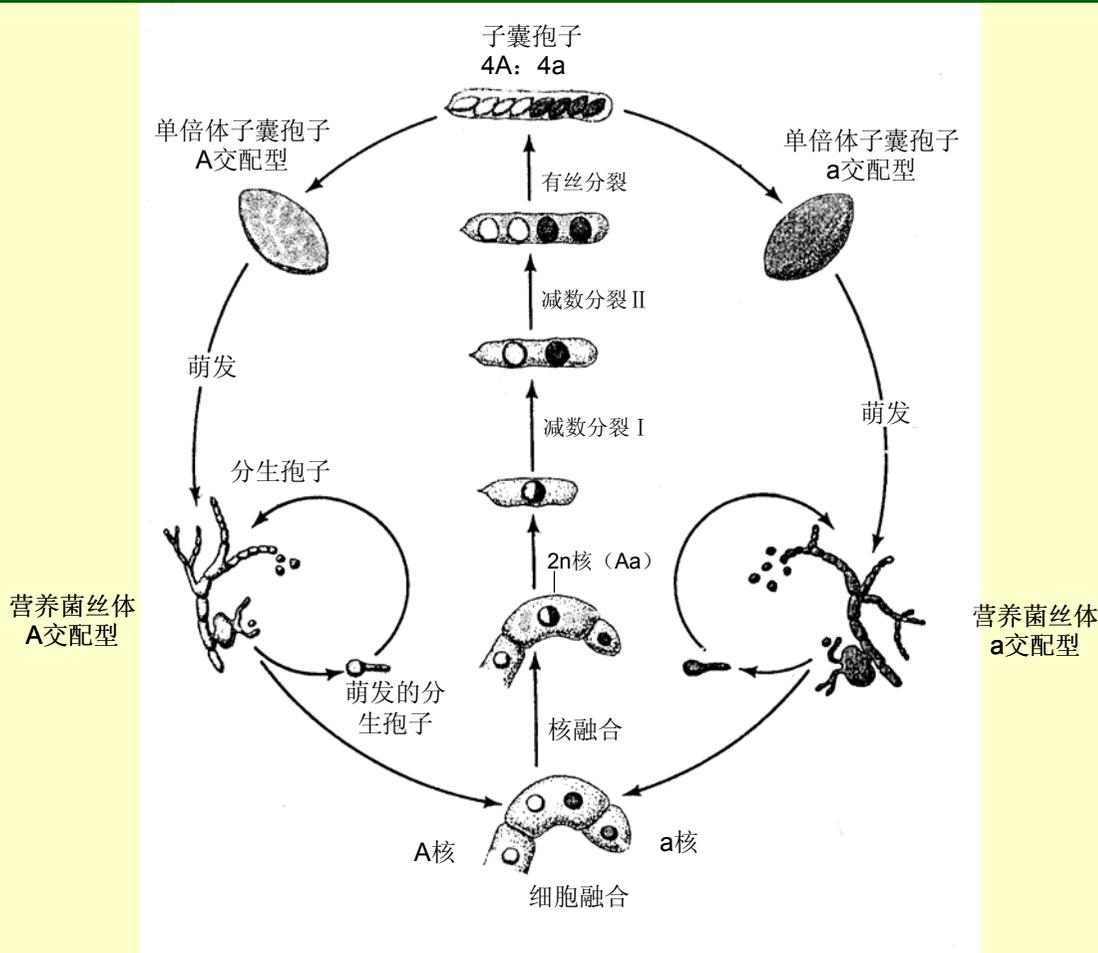
●果实直感（metaxenia）

种皮或果皮组织在发育过程中由于花粉影响而表现父本的某些性状。





12.1.2 低等植物生命周期

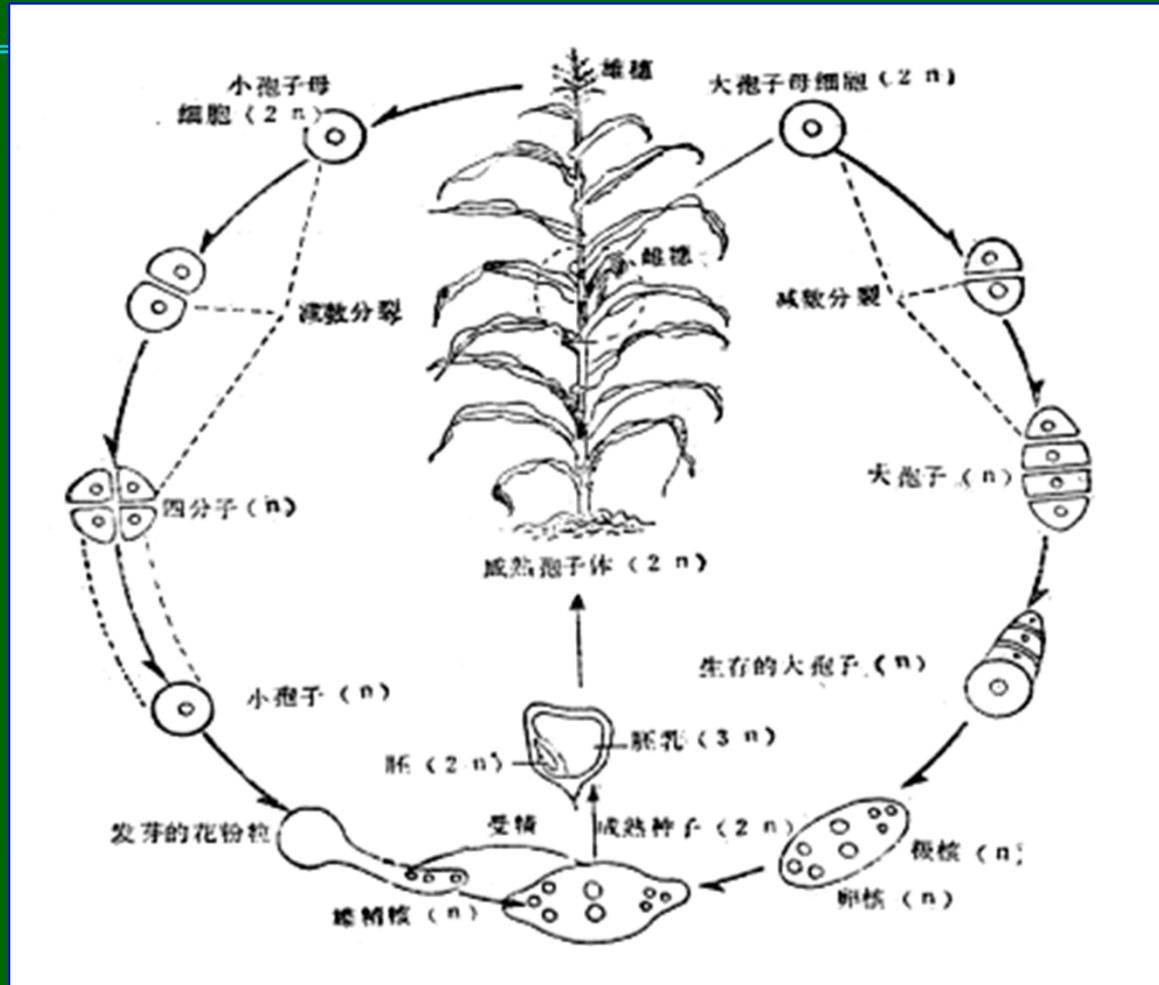


- 二倍体世代短
- 单倍体世代长
- 有性繁殖只是两个异型核（或不同交配型）的结合。

链孢霉的生活周期



12.1.3 高等植物生命周期



- 二倍体世代长
- 单倍体世代短
- 有性繁殖是两性配子的结合。

玉米的生活周期



12.2 生殖障碍

12.2.1 自交不亲和性

12.2.2 无融合生殖





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

12.2 生殖障碍

生殖障碍 (reproductive disturbance) : 具有正常功能的雌雄配子之间的受精被阻止或雌、雄配子一方发育不正常, 不能完成受精过程的现象。

生殖障碍表现:

受精前生殖障碍 (如自交不亲和性等)

受精后生殖障碍 (如无融合生殖等)





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

12.2.1 自交不亲和性 (self-incompatibility, SI)

(1) 植物的自交不亲和性及其表现

能产生具有正常功能且同期成熟的雌雄配子的雌雄同株植物，在自花授粉或相同基因型异花授粉时不能完成受精的现象。

这种不亲和性常见于雌雄同花或雌雄同株的植物，是植物在其长期进化过程中形成的有利于异花授粉的一种生殖隔离。





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

几种表现:

△花粉在柱头上根本就**不能正常萌发**，如甘蓝等；

△花粉在柱头能萌发，但萌发后**不能穿透柱头**，如白菜等；

△花粉管能穿透柱头，但花粉管**不能延伸到达胚囊**，如烟草等；

△花粉管虽能到达胚囊，但**精卵细胞不能结合**，如甜菜等。





自交不亲和性的分类

类型	异型		同型					
	二型花柱	三型花柱						
花器形态	长短柱头, 长短雄蕊	长、中、 短柱头, 长、中、 短雄蕊	柱头、雄蕊等长度					
不亲和性遗传机制	孢子体	孢子体	配子体型			孢子体型		孢子体-配子体
	单基因座	双基因座	单基因座	双基因座	多基因座	单基因座	多基因座	
不亲和性部位	花柱或柱头	花柱或柱头	花柱	花柱	花柱	柱头	柱头	受精卵
代表性植物	报春花科、 荞麦	千屈菜科	茄科、 豆科	禾本科	毛茛科	十字花科、 菊科	十字花科 芝麻菜	梧桐科 可可





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

(2) 异型自交不亲和性

表现为同一物种内不同个体其花的形态差异比较大，

有一种以上的花器形态。孢子体基因型控制。





二型花柱型自交不亲和性

二型花柱型自交不亲和性植物的花丝有长短两种，花柱也有长短两种。

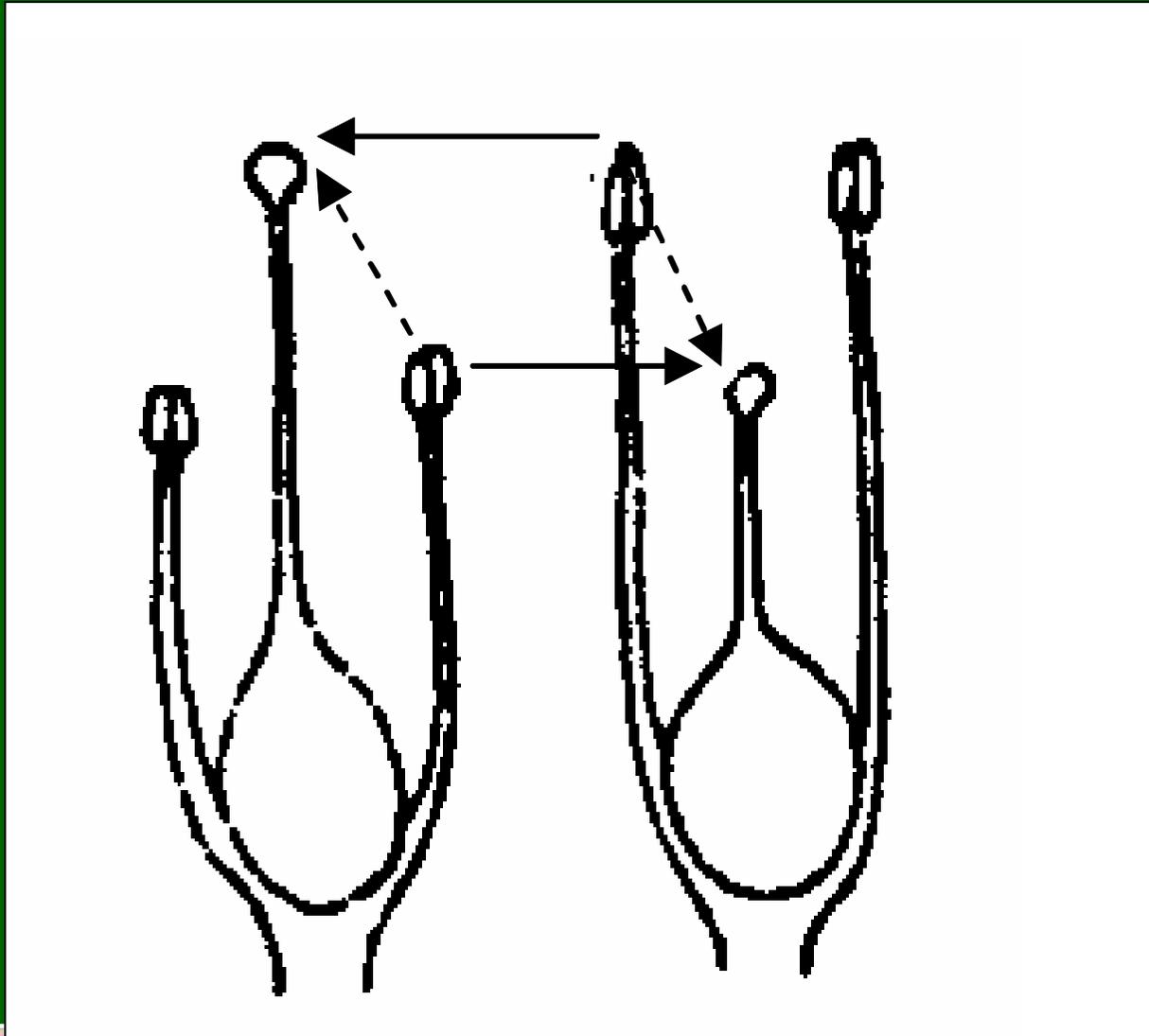
有的个体产生的花是长花丝、短花柱，有的个体产生的花是短花丝、长花柱。

只有长（短）花丝上的花药产生的花粉粒落到长（短）花柱的柱头上才能萌发完成受精作用。





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍



二型花柱

实箭头线表示自交亲和，
虚箭头线表示自交不亲和



第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

遗传分析表明，长短花柱是由6个或6个以上紧密连锁的基因组成的超基因（super gene）或基因簇（gene cluster）所控制。





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

若将紧密连锁基因复合作为一对等位基因 ($S-s$) 看待, 则:

短花柱基因 (S) 对长花柱基因 (s) 为显性;

长花柱植株为 ss , 短花柱为杂合子 Ss ;

来自短花柱型的具有 S 等位基因的花粉在长花柱 (ss) 上是亲和的, 在短花柱 (Ss) 上是不亲和的。





三型花柱型自交不亲和性

三型花柱型自交不亲和性的植物能产生三种类型的花：

长花柱（同时着生中花丝和短花丝）

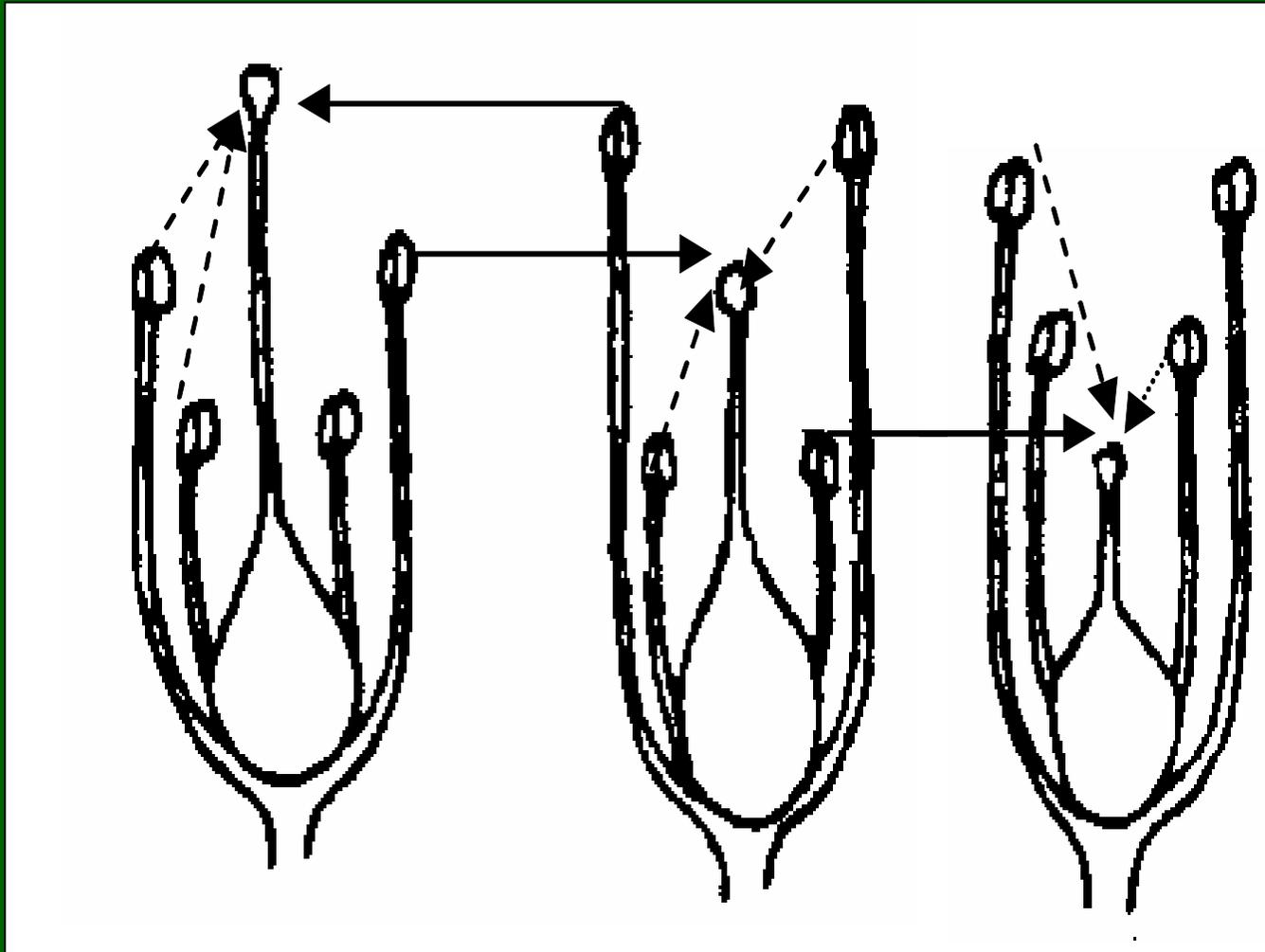
中花柱（同时着生长花丝和短花丝）

短花柱（同时着生长花丝和中花丝）

不同类型的花之间相互授粉时，**只有和雌蕊花柱同一高度水平的花丝上产生的花粉粒才能和这个雌蕊相互识别**，否则即发生自交不亲和性。



第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍



三型花柱

实箭头线表示自交亲和，
虚箭头线表示自交不亲和



第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

遗传分析表明，三型花柱是由两个独立的等位基因M-m和S-s决定。显性等位基因S控制短花柱，并对M具有上位性。

短花柱—S__MM、S__Mm、S__mm，S基因杂合显性或纯合显性，M是任何形式；

中花柱—ssM__，S基因是纯合隐性，M是杂合显性或纯合显性；

长花柱—ssmm，两个基因都是纯合隐性。





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

(3) 同型自交不亲和性

同型自交不亲和性植株的花器形态结构没有差异，依据自交不亲和遗传方式的差异分为：

○ 配子体自交不亲和性

(gametophytic self-incompability, GSI)

○ 孢子体自交不亲和性

(sporophytic self-incompability, SSI)





配子体自交不亲和性

在花粉和雌蕊的相互作用过程中，花粉的行为由花粉粒本身的单倍体基因型决定的。

当花粉管所带的等位基因与花柱中所带的等位基因相同时，花粉管生长被抑制，而在没有相匹配的等位基因时，花粉管可以生长并实现受精。

不亲和性的部位是花粉管被抑制在雌蕊的花柱。





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

烟草等植物： 复等位基因S1、S2、S3...

禾本科植物： S和Z独立复等位基因簇

藜科和毛茛科： 三个或四个基因座

甜菜： 与四个具有互补型互作的配子体型Sa, Sb,
Sc, Sd座有关。





孢子体自交不亲和性

花粉的亲亲和性表现是由产生花粉的植株基因型决定，而不是由花粉本身的基因型决定。

不亲和性表现在花粉粒及花粉壁成分与雌蕊柱头上的柱头毛或乳突细胞之间，即雌雄二倍体细胞之间的相互抑制作用，因而花粉管不能进入柱头。





孢子体 — 配子体自交不亲和性

不亲和性表现在：**花粉是配子体亲和而卵是孢子体亲和**；花粉能萌发，花粉管在花柱中也能正常生长，并可与卵受精，但**受精卵分裂几次后胚和胚乳都败育，卵被破坏**，不能再与亲和花粉受精。





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

(4) 自交不亲和性的作用机制

● **孢子体自交不亲和性**：花粉管顶部有大量的胼胝质积累，花粉只长出很短的花粉管；同时**柱头乳突细胞顶端细胞壁与质膜之间产生胼胝质**，使花粉管不能穿过柱头。

● **配子体不亲和性**：不亲和的花粉粒萌发形成的**花粉管在向前生长过程中顶部积累大量胼胝质**，使花粉管在花柱中的生长受到抑制不能达到胚囊。



第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

(5) 克服自交不亲和性的方法

生物学方法: ①蕾期授粉; ②延迟授粉; ③蒙导花粉法; ④子房内授粉; ⑤离体传粉和受精又叫试管授精。

物理的方法: X射线对花芽进行辐射; 对柱头进行热处理或电助授粉。

化学的方法: 用激素或植物凝集素处理雌蕊; 用高 CO_2 浓度处理植株; 用5%-8%浓度的盐水喷雾。

机械方法: 切除柱头或剪短花柱、钢刷授粉等方法都可有效可消除自交不亲和性的障碍。



第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

12.2.2 无融合生殖 (apomixis)

广义：指不经过雌雄配子融合的受精作用而繁衍后代的生殖方式。有人将植物中包括营养繁殖在内的一切形式的无性生殖都定义为“无融合生殖”。

本节所指的无融合生殖：植物发生在**胚珠内的、不经受精作用而产生种子**的生殖方式，包括单倍体无融合生殖 (haploid apomixes) 和二倍体无融合生殖 (diploid apomixes) 两种类型。





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

(1) 单倍体无融合生殖

由单倍体精卵细胞、助细胞、反足细胞直接发育为个体的生殖方式。其中单倍体孤雌生殖和单倍体无配子生殖是比较常见的两种形式。





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

- **配子体无融合生殖 (haploid gametophyte apomixis)** : 由**精细胞或卵细胞**不经过受精而直接发育成个体的生殖方式。孤雌生殖 (female parthenogenesis)、孤雄生殖 (male parthenogenesis)。
- **无配子生殖 (haploid apogamy)** : 由**助细胞或反足细胞**直接发育为个体的生殖方式。
- **半融合生殖 (hemigamy)** : 精子核进入卵细胞, 但并不与卵核融合, 精卵核各自独立分裂, 形成**嵌合体胚**的生殖方式。



第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

(2) 二倍体无融合生殖

●二倍体孢子生殖 (diplospory)

起始于大孢子母细胞。

减数分裂型：大孢子母细胞虽然在形式上进入减数分裂的前期，但减数分裂很快就受到抑制。

有丝分裂型 (Antennaria型)：大孢子母细胞并不进入减数分裂状态，只是细胞体积增大，然后经有丝分裂直接形成 8核未减数胚囊。



第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

- 孤雌生殖 (female parthenogenesis) : 单倍体的卵细胞在最初分裂时, 其染色体自然加倍, 发育而成二倍体的幼胚或植株。
- 无孢子生殖 (apospory) : 胚囊由珠心细胞发育形成的。
- 不定胚生殖 (adventitious embryo) : 不定胚起源于珠心组织或内珠被组织的单个细胞, 而以珠心不定胚最为多见。





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

(3) 无融合生殖的遗传机理

- 专性 (obligate) 和兼性 (facultative)

- 遗传学机理：一种观点认为植物无融合生殖是由单基因控制的；另一种观点认为植物无融合生殖是由多基因控制的。

- 孤雌生殖常常出现假受精 (pseudogamy) 或假配合情况，即孤雌生殖需要授粉刺激卵其发育，但不发生受精作用。





第12章 生殖遗传学--- 12.2 生殖障碍

(4) 无融合生殖在育种上的应用

无融合生殖植物虽经种子繁殖但不改变其基因型、能长期保持遗传结构与母体植株完全一致的特性。可以固定 F_1 代的杂种优势，育成不分离的永久杂种。





12.3 不育性

12.3.1 细胞质雄性不育性

12.3.2 细胞核雄性不育性

12.3.3 杂种不育性





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

12.3 不育性

不育性 (sterility)：是指生物个体不能产生有功能的配子或不能产生在一定条件下能够存活的合子的现象。

雄性不育性 (male sterility)：由于雄蕊退化或变形、花药异常、孢子囊退化、小孢子退化、花粉功能性缺陷等导致的不育性。





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

12.3.1 细胞质雄性不育性

(cytoplasmic male sterility, CMS)

细胞质基因与细胞核基因相互作用导致的雄性不育性，又称核质互作雄性不育性 (cytoplasmic-nucleic male sterility)。细胞质雄性不育性在植物中广泛存在。





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

(1) 细胞质雄性不育性的遗传方式

质核型不育性是由不育的细胞质基因和相对应的核基因所决定的。当胞质不育基因S存在时，核内必须有相对应的一对(或一对以上)隐性基因rr，个体才能表现不育。

不育基因型： S (rfrf)

可育基因型： [N (RfRf) 、 N (Rfrf) 、 N (rfrf) 、 S (RfRf) 、 S (Rfrf)] 。



第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

杂交或回交时，只要父本核内没有R基因，则杂交子代一直保持雄性不育，表现了细胞质遗传的特征。



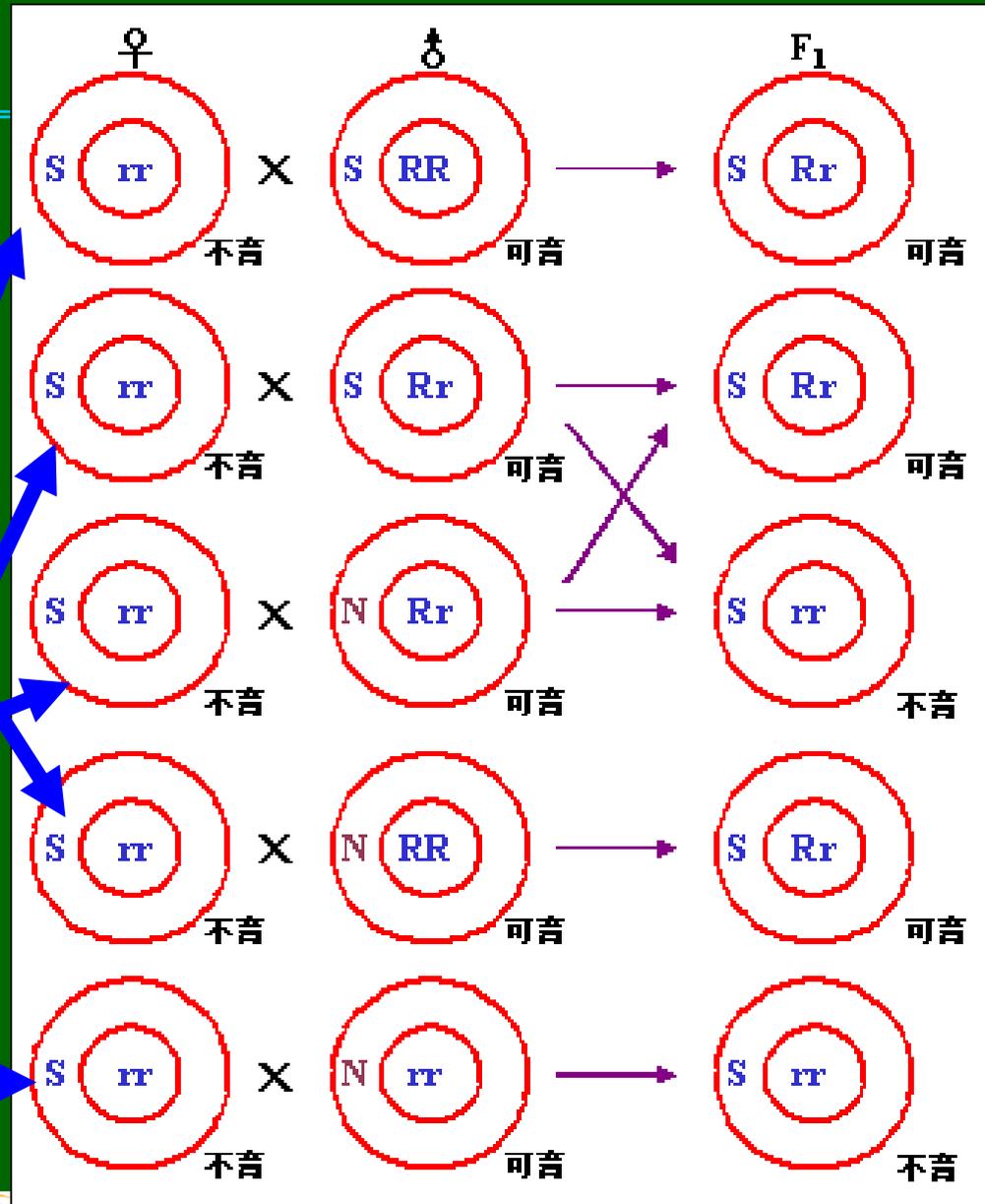


以不育个体为母本， 分别与五种能育型杂交

(2) $S(rr) \times N(RR) \rightarrow S(Rr)$
 $S(rr) \times S(RR) \rightarrow S(Rr)$

(3) $S(rr) \times N(Rr) \rightarrow S(Rr) + S(rr)$,
 $S(rr) \times S(Rr) \rightarrow S(Rr) + S(rr)$

(1) $S(rr) \times N(rr) \rightarrow S(rr)$

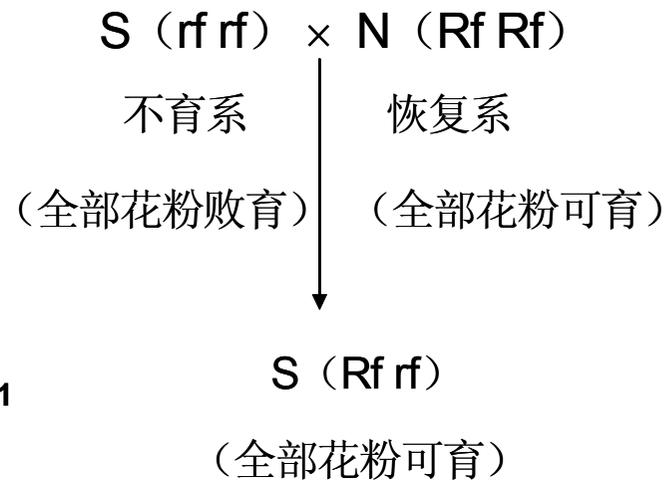




(2) 细胞质雄性不育性的遗传特点

● 孢子体不育和配子体不育

孢子体不育是指花粉的育性受孢子体（植株）基因型控制，与花粉本身所含基因无关。水稻的野败不育系、玉米T型和C型不育系属于这种类型。



		精核	
		Rf	rf
F ₂ 卵细胞	Rf (可育)	Rf Rf (可育)	Rf rf (可育)
	rf (可育)	Rf rf (可育)	rf rf (不育)

F₂花粉的育性表现株间分离



配子体不育是指花粉的育性受雄配子体（花粉）本身的基因所决定。玉米M型不育系属于这种类型

S (rf rf) × N (Rf Rf)
 不育系 恢复系
 (全部花粉败育) (全部花粉可育)

F₁ S (Rf rf)
 (1/2 花粉可育, 1/2 花粉不育)

		精核		
		Rf (可育)	rf (不育)	
F ₂	卵细胞			
	Rf (可育)	Rf Rf (可育)	—	} 无法受精
rf (可育)	Rf rf (1/2 可育, 1/2 不育)	—		

F₂有一半植株的花粉育性表现穗上分离



第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

●花粉败育的形式和时期是多种多样的。雄性不育花粉的败育因不育遗传基础不同而不同。属于孢子体不育遗传型的花粉败育时间较早，多在四分体至单核花粉期，为**单核败育型**；而属于配子体不育的花粉败育发生时间较迟，多在二核花粉期，为**双核败育型**。





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

● **多种核质基因对应的遗传。** 同一植物内可以有多种核质不育类型。对于每一种不育类型而言，都需要某一特定的恢复基因来恢复，而恢复基因在某种程度上对不育基因有**专效性和对应性**。

在细胞质中存在多个可育基因 N_1 、 N_2 、 N_3 、... N_n ，它们不育性的变异便对应为 S_1 、 S_2 、 S_3 、... S_n ；在核内染色体上相对应的不育基因分别为 rf_1 、 rf_2 、 rf_3 、... rf_n ，其育性恢复基因则相应为 Rf_1 、 Rf_2 、 Rf_3 、... Rf_n 。



第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

玉米自交系对三组雄性不育细胞质的恢复性反应

自交系名称	细胞质组别						按恢复性能分类
	T		C		S		
Ayx187y-1	恢	复	恢	复	恢	复	能恢复三组不育类型
Oh43	不	育	恢	复	恢	复	能恢复两组不育类型
NyD410	恢	复	不	育	不	育	能恢复一组不育类型
Co150	不	育	恢	复	不	育	能恢复一组不育类型
Oh51A	不	育	不	育	恢	复	能恢复一组不育类型
SD10	不	育	不	育	不	育	保持三组不育类型



第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

●单基因不育和多基因不育。单基因不育性是指一个细胞质基因与相对应的一对核基因共同决定不育性，一个恢复基因就可恢复。但有些不育系则有两对以上核基因与相对应的细胞质基因共同决定，恢复基因间的关系则比较复杂，其效应可能是累加的也可能是其他互作形式。





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

● 环境条件影响不育性和育性的恢复。

开花时的温度、湿度等常常可以改变不育率，如高粱3197A不育系在高温季节开花时常出现正常的黄色花药。

育性的恢复也同样易受环境条件影响，像法国小麦品种“Pr imepi”对提莫菲维不育系的育性恢复能力在瑞士可达百分之百，而在前苏联地区仅达百分之八十。





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

(3) 细胞质雄性不育性的假说

- 核质互作的操纵子假说

- “锁配钥匙”假说

- 细胞毒素假说

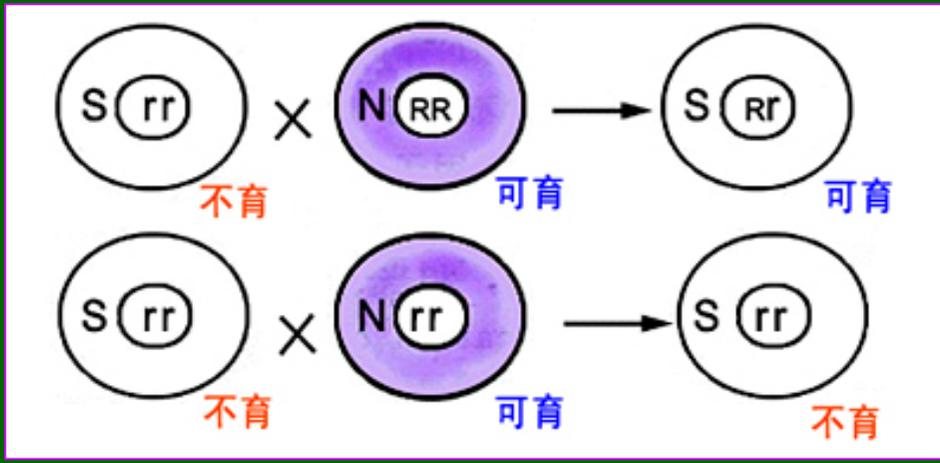
- 线粒体功能缺陷假说

无论是那种假说，都没有得到确切证明。雄性不育的原因是多样的、复杂的，其发生的机理，还有待今后的研究。

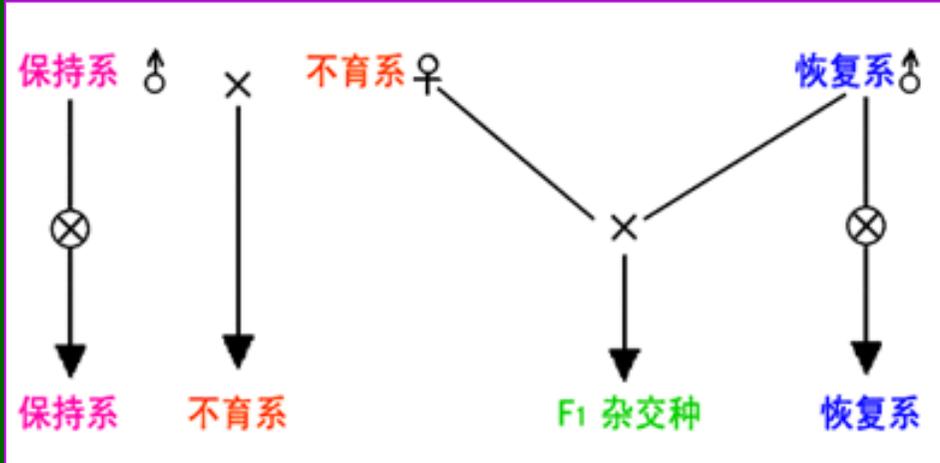


(4) 细胞质雄性不育性的利用

● 利用雄性不育“三系”培育杂交种。



中国工程院院士、“杂交水稻之父”袁隆平先生



应用三系法配制杂交种示意图



中国工程院院士、“玻里马”细胞质雄性不育发现者傅廷栋先生



第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

●**应用于常规育种**: 在自花授粉植物轮回改良群体中应用雄性不育性, 可以避免人工去雄的困难。通过进行双亲到多亲的复合杂交, 构建遗传基础丰富复合杂交群体或培育综合品种和品系。

●**评价自交系或品种的配合力**: 用一个雄性不育系作为测验种与需要测定配合力的自交系或品种杂交, 对 F_1 代杂交种做出评价。当测交数量较大时, 这一方法特别简便适用。



第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

12.3.2 细胞核雄性不育性

(1) 细胞核雄性不育性的遗传特点

这种类型的雄性不育性受核基因控制，与细胞质基因无关。

核不育基因大多数是隐性的（80%），只有少数是显性的（10%）。





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

隐性核不育类型中，大约64%是由隐性单基因控制的，有14%是由隐性多基因控制的。

隐性核不育与任何育性正常材料的杂交第一代均是正常可育的。隐性核不育测交 F_1 代全部可育， F_2 代出现育性分离。





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

显性核不育多数情况由**单基因控制**，属**孢子体不育**。不育株为杂合基因型，纯合基因型在多数物种中不存在。

育性没有中间类型，**不育彻底**，对环境条件一般不敏感。一般说，显性核不育**既无恢复系，又无保持系**。在甘蓝型油菜等物种中的少数品种中发现了显性核不育的恢复基因。



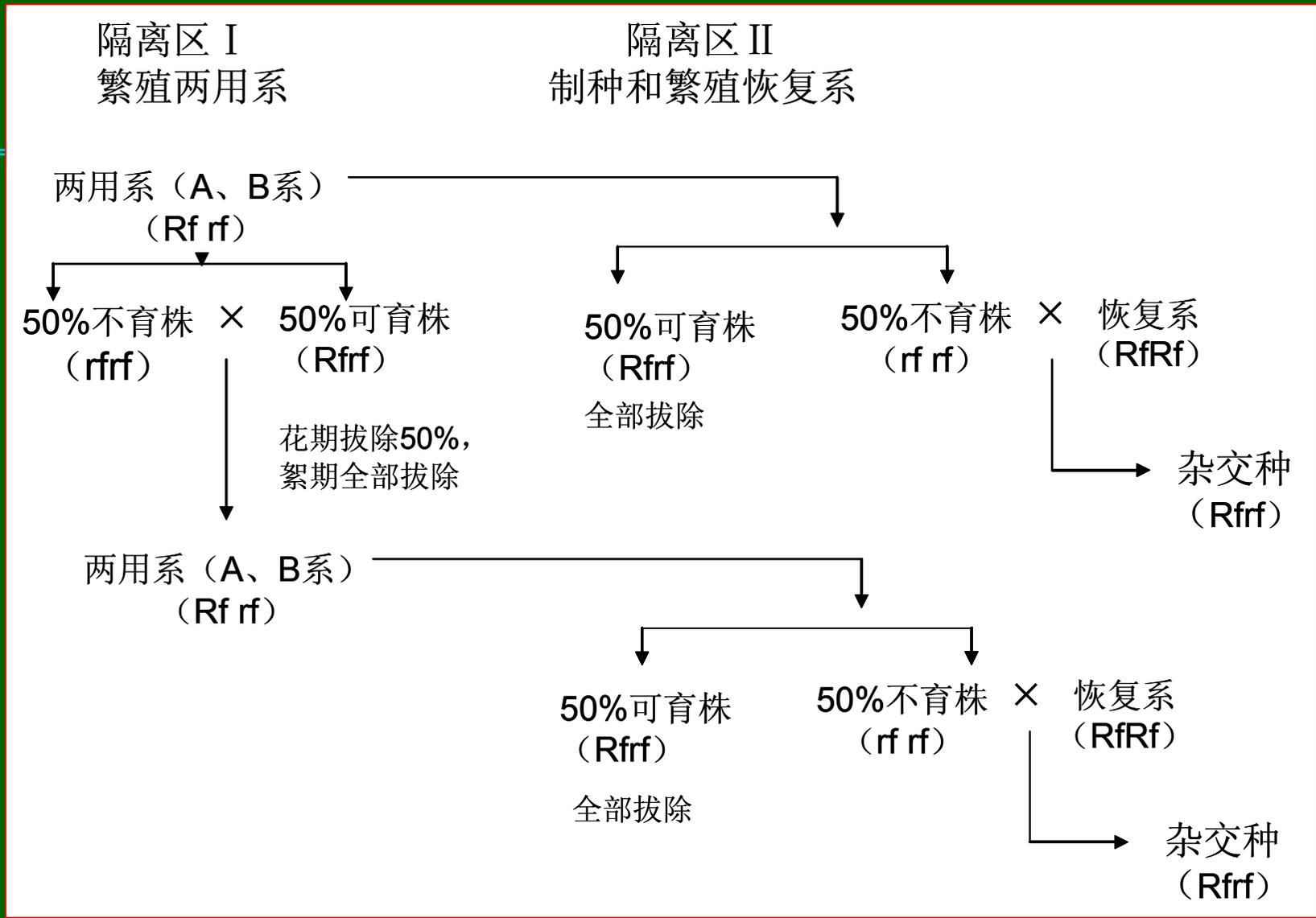


第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

(2) 细胞核雄性不育性的利用

●不育系可一系两用。油菜、棉花、水稻、向日葵等植物，不育系既能自交结实繁殖自身，又能表现完全雄性不育用作制种工具，和恢复系配制杂交种。



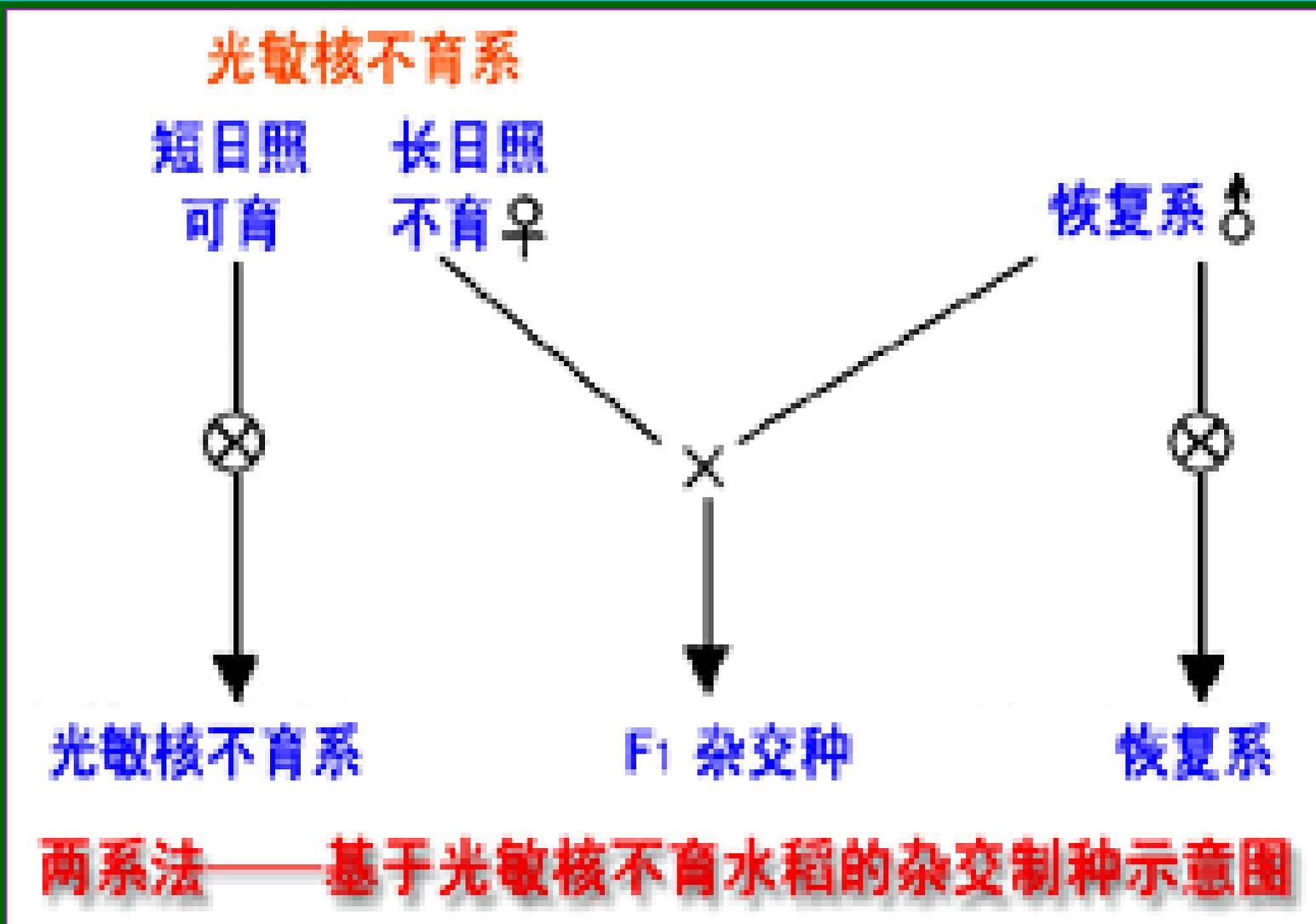


二系法生产棉花杂交种子





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

- 有利于建立核不育基因库。核不育性由1-2对隐性（或显性）基因控制，遗传行为简单，因而容易转育和稳定。
- 核不育基因的应用，便于基因累加。
- 核不育基因的应用，可避免不育细胞质的负效应和细胞质单一化的潜在威胁。





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

12.3.3 杂种不育性 (hybrid sterility)

不同物种间杂交有时虽能完成受精过程形成合子，但因**受精不完全**而不能正常生长；或虽能长成植株，但**不能受精结实获得杂种后代**的现象。

杂种不育是**种间生殖隔离**的主要机制之一，可以部分地甚至完全地阻断了种间的基因交流。





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

(1) 杂种不育性的遗传学原因

杂种不育是由于亲本种间核质互作系统、染色体系统和基因系统间的不平衡性被打破造成的。





第12章 生殖遗传学--- 12.3 不育性

(2) 克服杂种不育性的方法

- 幼胚的离体培养。改善杂种胚、胚乳和母体组织间的生理不协调性。
- 杂种染色体加倍法。获得双二倍体。
- 回交法。利用杂种少数可育的配子，获得少量杂种种子。
- 延长杂种的生育期。促使其生理机能逐步趋向协调，生殖机能及育性得到一定程度的恢复。
- 亲和性基因的利用。



12.4 性别决定

12.4.1 动物性别决定

12.4.2 植物性别决定

12.4.3 性别分化

12.4.4 与性别有关的遗传





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

12.4 性别决定 (sex determination)

- △性别和其他性状一样受遗传物质控制。
- △自然条件下，两性生物中雌雄个体数比是1:1。
- △一定的内外环境条件影响到性别的表现。
- △高等动植物雌雄性别决定方式有：性染色体性别决定、性染色体和常染色体比例性别决定、染色体倍性性别决定，基因型性别决定以及环境因素性别决定等。





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

12.4.1 动物性别决定

(1) 性染色体决定性别

性染色体 (sex chromosome)：在二倍体动物以及人的体细胞中，一对与性别决定有明显而直接关系的染色体，用X或Y表示。其余各对染色体则统称为**常染色体 (autosome)**，通常以A表示。

常染色体的每对同源染色体一般在形态、大小和结构等方面基本相似，而成对的性染色体在形态、大小、结构以至功能都有所不同。





● 雄杂合型

XY型： 人、果蝇等

♂ XY → X, Y

受精 → XX (♀), XY (♂)

♀ XX → X, X

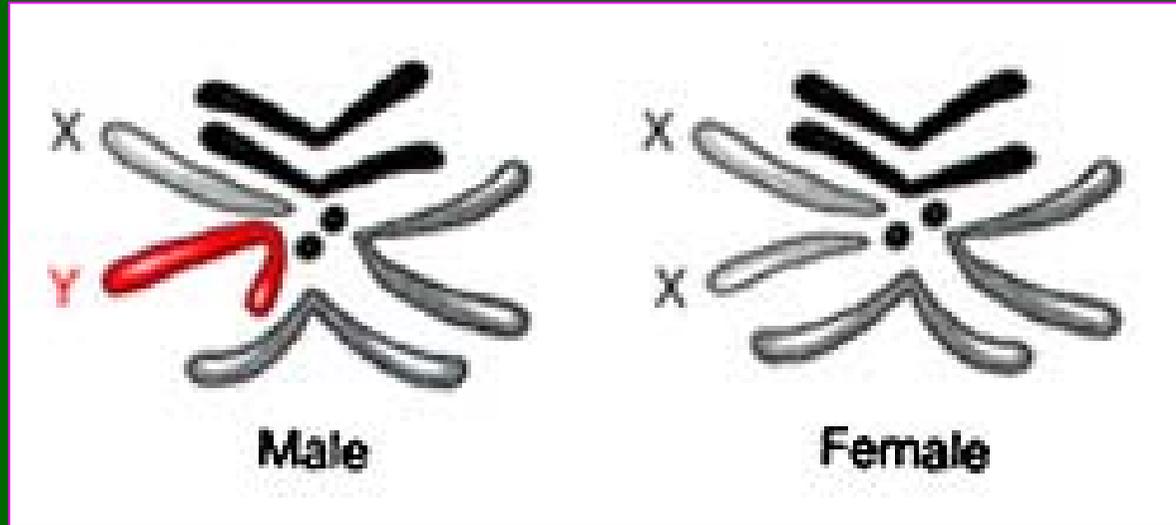
XO型： 蝗虫、蟋蟀等

♂ XO → X, O

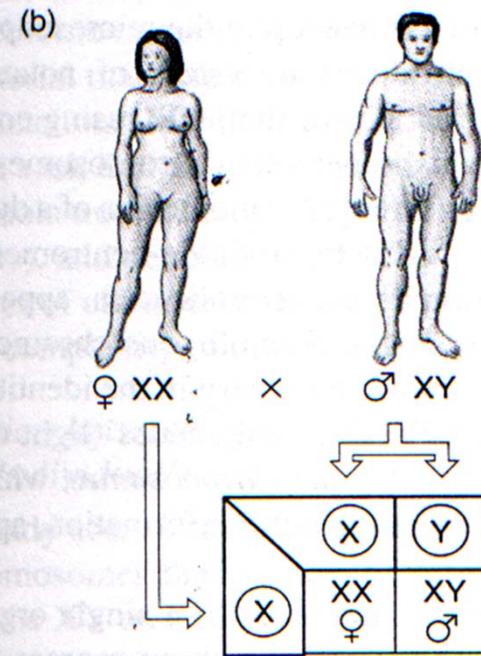
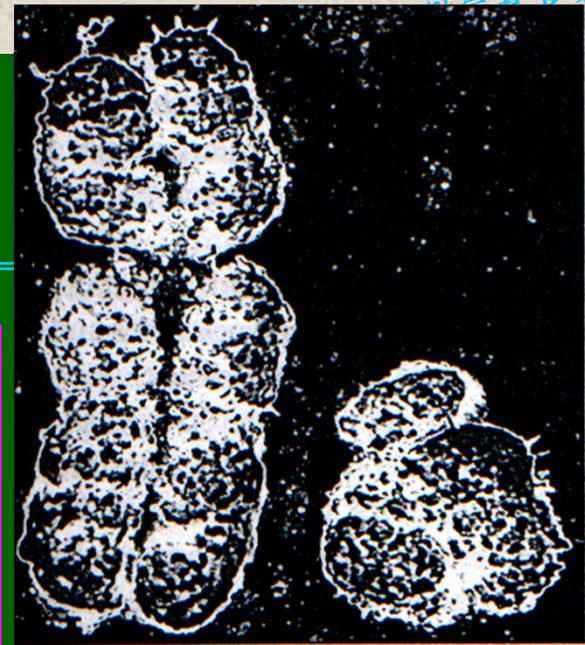
受精 → XX (♀), XO (♂)

♀ XX → X, X





果蝇的常染色体和性染色体





● 雌杂合型 ZW型、ZO型

♀: ZW 、 ZO ♂: ZZ

鸟类、 蛾类、 蝶类， 鸡鸭等





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

(2) 遗传平衡与性别决定

有些动物如果蝇受精卵的性别发育方向取决于**性染色体和常染色体平衡**。

$$X:A=1$$

正常雌性或多倍体雌性

$$X:A>1$$

超雌性

$$X:A=0.5$$

正常雄性或多倍体雄性

$$X:A<0.5$$

超雄性

$$X:A=0.5\sim 1.0$$

中间性





性染色体和常染色体平衡决定果蝇的性别

性染色体组成	常染色体组成	X: A	性别
XX	AA	1.00	雌
XY	AA	0.50	雄
XXX	AAA	1.50	超雌（不育）
XXY	AA	1.00	雌
XXX	AAAA	0.75	中间性（不育）
XX	AAA	0.67	中间性（不育）
XY	AAA	0.33	超雄（不育）



第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

果蝇：XX + XO 两性嵌合体。

由受精卵第一次分裂，丢失一条X染色体所产生的。

红眼位于性染色体上。

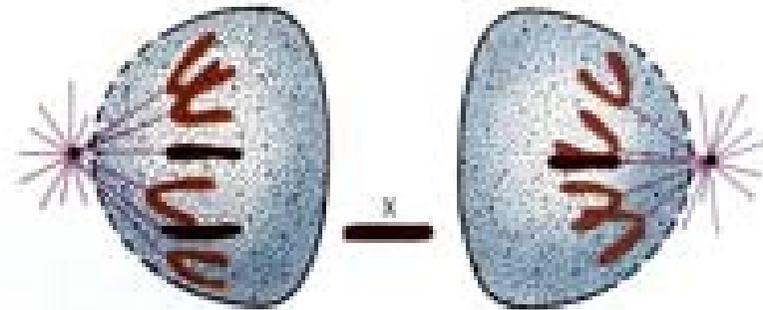
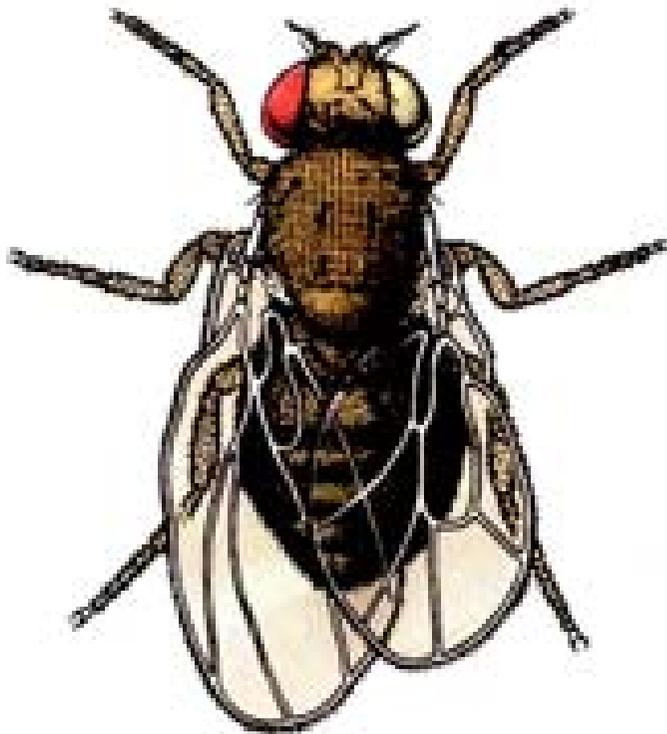


Figure 4.8 A lagging X chromosome in the first cleavage of *Drosophila* illustrating the origin of a bilateral gynandromorph. (After Morgan and Bridges, 1916.)

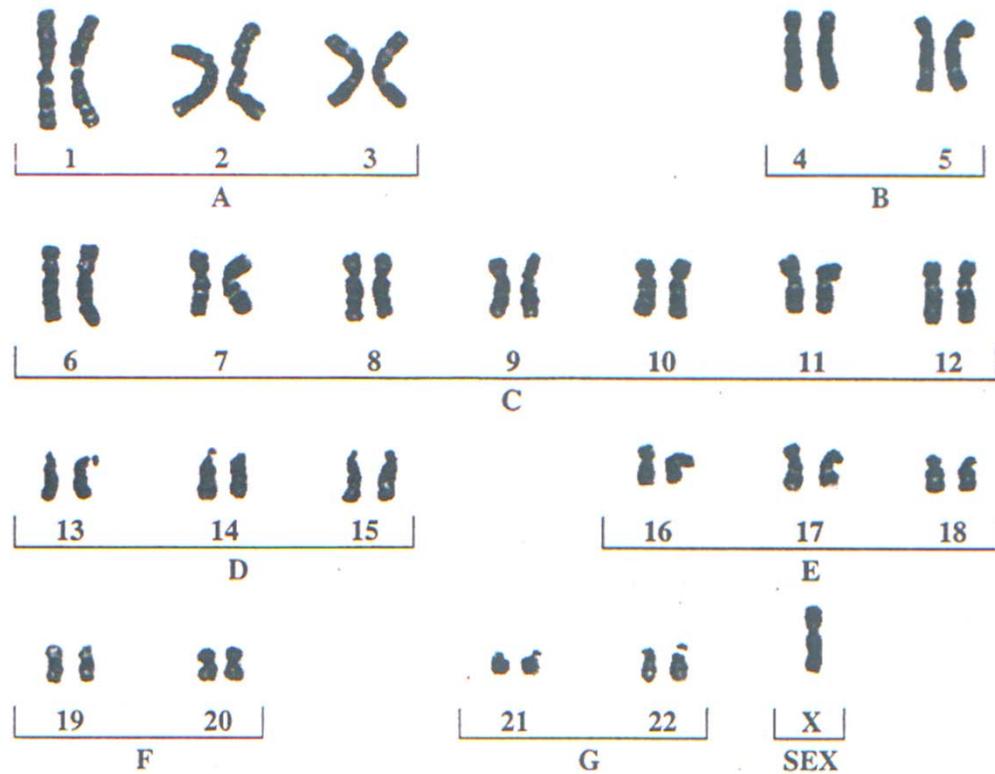
giving rise to wasps with such peculiar arrangements as male heads with female abdomens and female heads with male abdomens.



第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

XO

人类中性别畸形的现象



特纳氏综合征：体矮、卵巢发育不全、智力低下、无生育能力



第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

(3) 染色体倍数与性别决定

蚂蚁、蜜蜂、黄蜂和小蜂等膜翅目昆虫中，它们没有性染色体，其性别与染色体的倍数有关。

雌性：受精卵发育而成为二倍体 ($2n$)

雄性：未受精的卵发育而成为单倍体 (n)





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

(4) 性别决定基因

Y染色体上存在着性别决定基因区域（sex-determining region of Y chromosome），在小鼠中也有类似的同源序列，称为SRY。在人类已发现包括SRY在内至少6种基因（SRY、SOX9、AMH、WT-1、SF-1及DAX-1）参与了胚胎中性别决定直至两性内生殖器官形成整个过程。





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

12.4.2 植物性别决定

单个植株性别表现:

雌雄同花 (hermaphroditic)

雌雄异花同株 (monoecious)

雌株 (gynoecious)

雄株 (androecious)

雄花两性花同株 (andromonoecious)

雌花两性花同株 (gynomonoecious)

雄花雌花两性花同株 (trimonoecious)





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

(1) 性染色体决定性别

自Allen在钱苔属 (*Sphaerocarpus*) 植物中发现性染色体的存在以来, 又在许多植物中发现了性染色体。

XY型: 大麻雌性个体 $XX+18A$, 雄性个体 $XY+18A$ 。

XO型: 薯蓣和秦椒

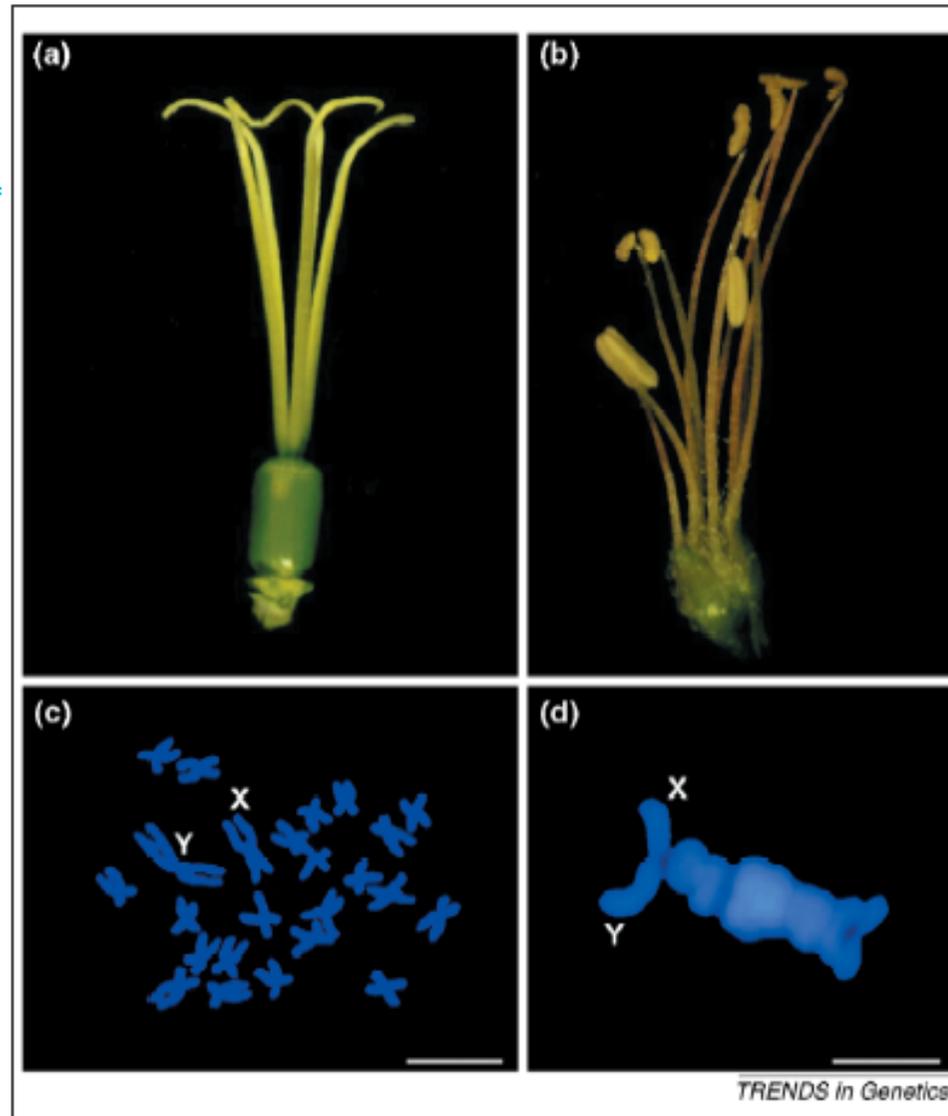
ZW型: 草莓雌性个体 $ZW+40A$, 雄性个体 $ZZ+40A$ 。

XnY型: 马陆苔、管藻、葡萄藻等属;

XYn型: 酸模雌株 $XX+12A$, 雄株 XY_1Y_2+12A

XnYn: 葱布和唐花草属型。





宽叶麦瓶草

Figure 2. The dioecious model plant *Silene latifolia*. (a) Female and (b) male flowers; the calyx and corolla were removed to display pistils and stamens, respectively. (c) Mitotic root tip male metaphase with $2n = 22 + XY$. (d) Pollen mother cells in metaphase I of meiotic division indicating a restricted pairing region of the X and Y chromosomes. Bars represent 10 μm .



(2) 性别决定基因

玉米几种可能的性别表现与基因型间关系

基因型	表现型
Ba-Ts-	正常雌雄同株
Ba-tsts	雌株，顶端和叶腋都生长雌花序
babaTs-	雄株，仅有雄花序，雌花序只有外形，没有胚珠和花丝
babatsts	雌株，顶端有雌花序，叶腋雌花序只有外形

Ba: 控制雌花序；

ba: 植株没有雌穗只有雄花序；

Ts: 控制雄花序；

ts: 植株雄花序发育成为雌花序。



babatsts:
仅顶端有
雌花序





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

(3) 性染色体X与Y比例决定性别

有些植物性别取决于X染色体和Y染色体之间的平衡，如石竹科女娄菜属中的植物，论是二倍体、三倍体还是四倍体：

X/Y 为0.5、1.0和1.5时，植株仅开雄花

X/Y 为2.0和3.0时，是雄株，偶尔出现两性花

$X/Y=4.0$ （四倍体）多为两性花，偶尔夹有雄花。



第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

12.4.3 性别分化

性分化这一表现型是由生物自身遗传物质与内外界诸多因素相互作用的结果。





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

(1) 激素与性分化

动物：“牝鸡司晨”（内源性激素影响）

植物：雌雄异株的大麻，生长素、吲哚乙酸可使雄株大麻变成中间性或雌性（外源激素）。

这种由雌性变成雄性，或雄性变成雌性的现象称为性反转（sex reversal）。





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

激素：如母鸡打啼

母鸡卵巢退化，促使精巢发育并分泌出**雄性激素**，但其性染色体仍是ZW型。



图 切除公鸡睾丸的实验
1. 正常的公鸡 2. 阉割后的公鸡

“牝鸡司晨”



图 切除母鸡卵巢和注射雄性激素的实验
1. 正常的母鸡 2. 阉割后的母鸡 3. 阉割后又注射雄性激素的母鸡



(2) 环境与动物性分化

营养条件: 如蜜蜂

雌蜂(2n) + 蜂王浆 → 蜂王(有产卵能力)

雌蜂(2n) + 普通营养 → 普通蜂(无产卵能力)

孤雌生殖 → 雄蜂(n)

正常受精卵 → 2n为雌蜂

雌蜂孤雌生殖 → n为雄蜂

喂普通蜂蜜

喂蜂王浆

假减数分裂

蜂王

♀ (n)

♂ (n)

正常减数分裂

工蜂

2n为雌蜂





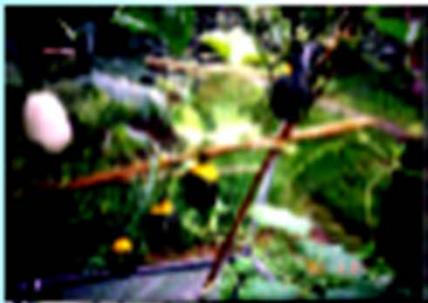
(3) 环境与植物性分化

氮素影响:

早期发育时使用较多氮肥或缩短光照时间,可提高黄瓜的雌花数量。

温度、光照:

降低夜间温度,可增加南瓜雌花数量;
缩短光照 → 增加雌花。



对瓜类可采用多施氮肥、适时早播（使之在短日低温下进行花芽分化）、外施生长素等提高雌花的比例，增加坐果。



第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

12.4.4 与性别有关的遗传

(1) 伴性遗传

(性连锁遗传, sex-linkage inheritance) :

决定遗传性状的基因位于性染色体上, 从而使性状表现与性别有关的特殊遗传方式。由X染色体上的基因决定的性状的遗传称为X连锁遗传 (X-linked inheritance)

伴性基因 (sex-linked gene)





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

X染色体的交叉遗传

(crisscross inheritance) :

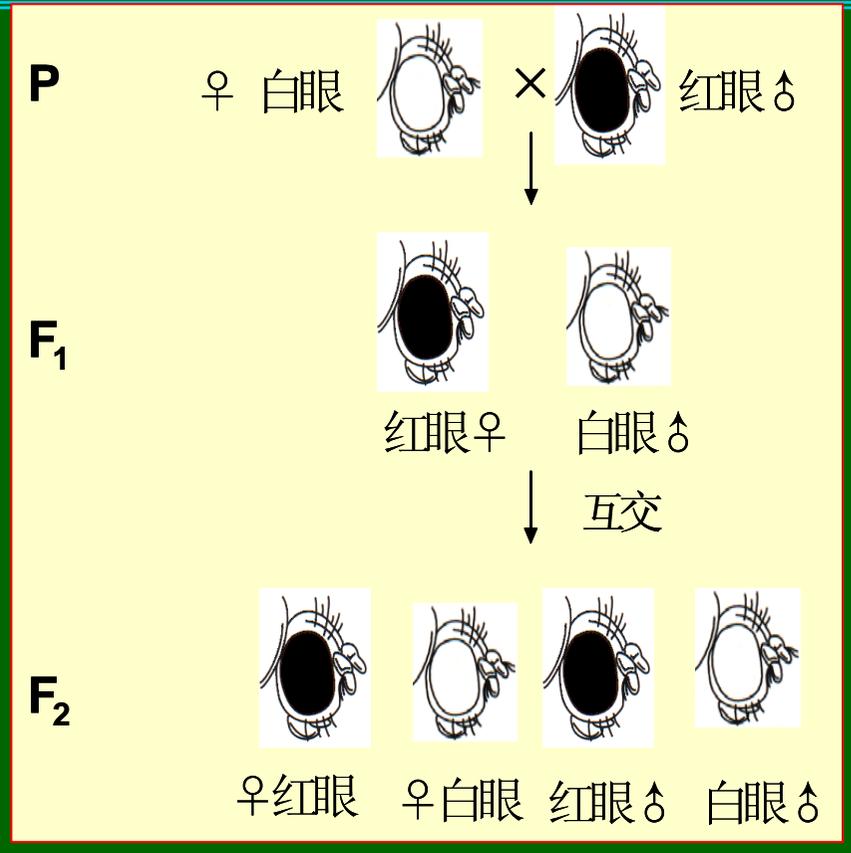
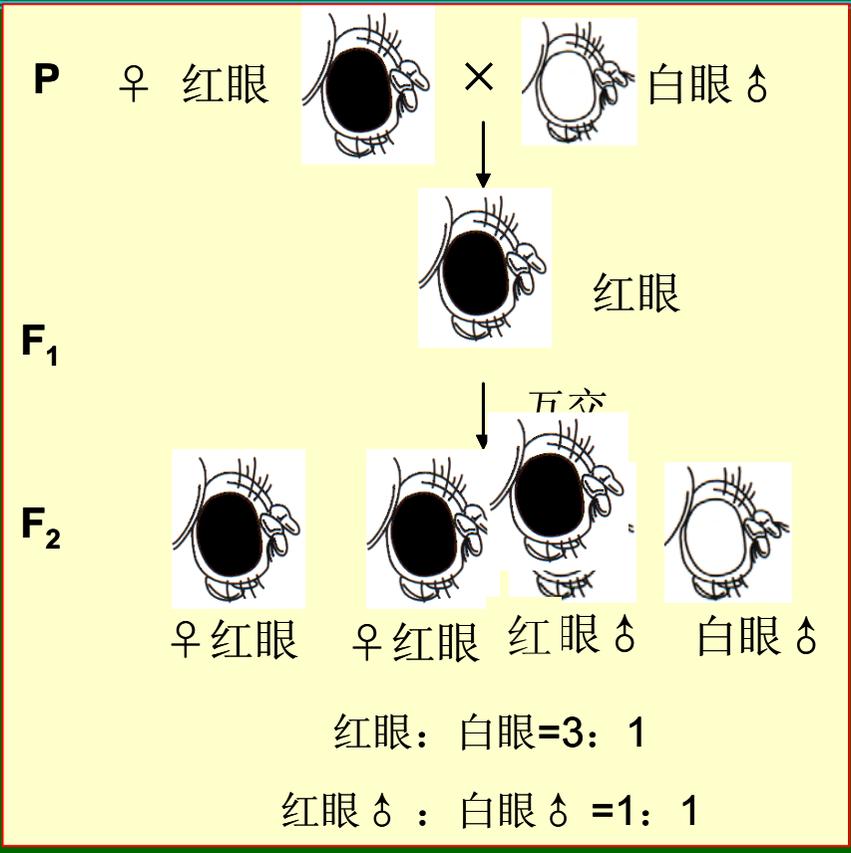
雌性个体：既可以把X染色体及X染色体上的基因传给雌性后代，又可以把X染色体及X染色体上的基因传给雄性后代；**雄性个体**：传递给雄性后代的一定是Y染色体，它的X染色体只能遗传给雌性后代。**雄性后代的X染色体**只能从母亲（或母本）那里得到的，父亲（或父本）的X染色体只能传递给雌性后代。





动物的伴性遗传

X染色体的交叉遗传； 眼色基因为伴性基因，X连锁遗传



推测果蝇的白眼基因（w）在X性染色体上，而Y染色体上不含有它的等位基因。



第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

目前已知人类X染色体上有100多个基因，其中有些是致病基因

人类的色盲遗传

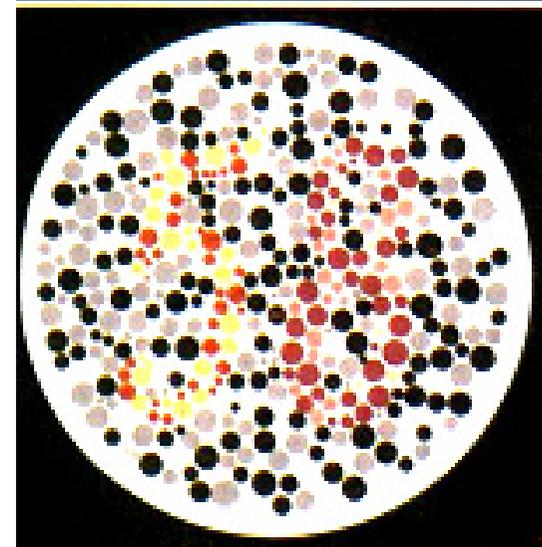
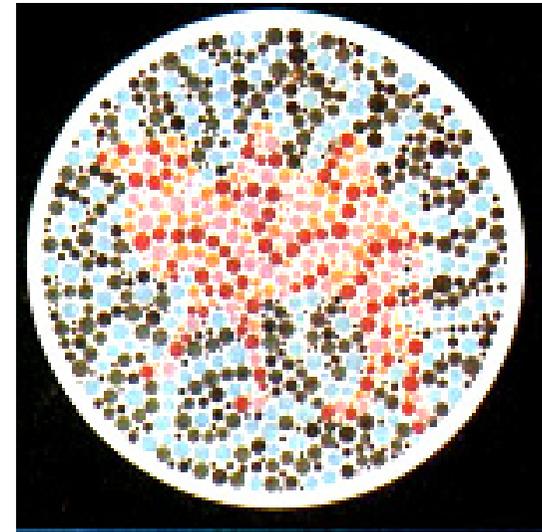
已知控制色盲的基因是隐性c，位于X染色体上，Y上不携带其等位基因。

$X^B X^B$, $X^B X^b$, $X^B Y$ 不色盲

$X^b X^b$ 才色盲

$X^b Y$ 也色盲

所以男性比较容易患色盲





P 色盲♀ × 正常♂
 X^cX^c × X^CY

F₁ X^CX^c × X^cY
♀ 正常 × ♂ 色盲

P 正常♀ × 色盲♂
 X^CX^C × X^cY

F₁ X^CX^c × X^CY
♀ 正常 × ♂ 正常

P 正常♀ × 色盲♂
 X^CX^c × X^cY

F₁ X^CX^c ♀ 正常
 X^cX^c ♀ 色盲
 X^CY ♂ 正常
 X^cY ♂ 色盲

P 正常♀ × 正常♂
 X^CX^c × X^CY

F₁ X^CX^C ♀ 正常
 X^CX^c ♀ 正常
 X^CY ♂ 正常
 X^cY ♂ 色盲

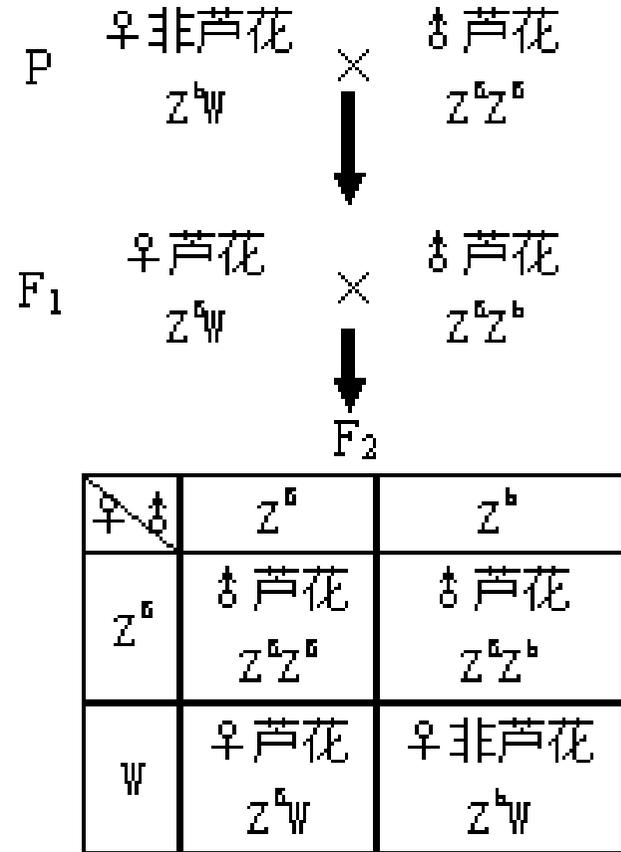
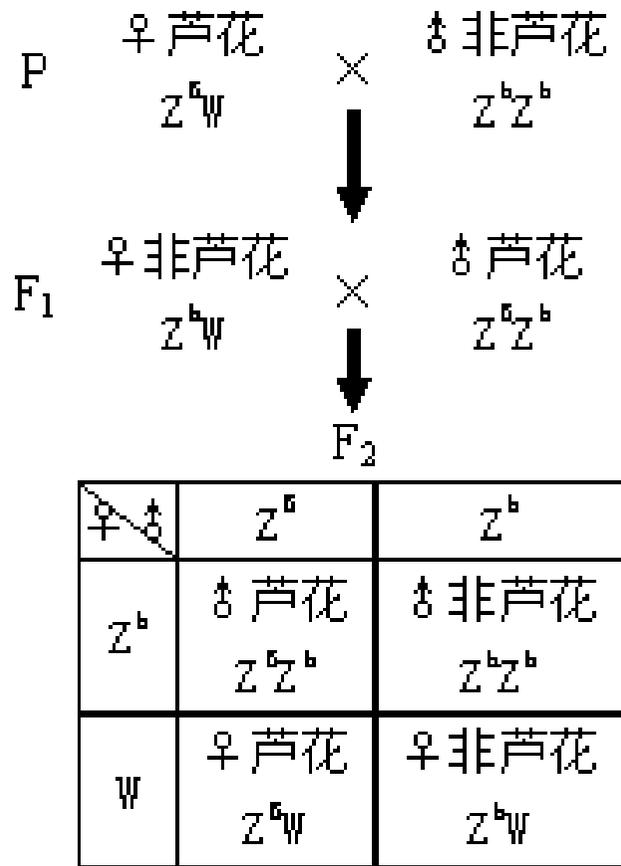
人类各种婚配下的色盲遗传





鸡的性连锁（性连锁基因在Z染色体上）

F_1 公鸡的羽毛全是芦花，而母鸡全是非芦花。 F_2 公鸡和母鸡中各有半数是芦花，半是非芦花。



F_1 公鸡和母鸡的羽毛全是芦花。 F_2 的公鸡全是芦花，母鸡同正交的一样，半数是芦花，半是非芦花。

鸡的芦花条纹的遗传



家禽生产上用于雏鸡雌雄鉴别是很有用的



植物伴性遗传实例

因自然界中雌雄异株的植物不多，所以仅在枣椰树和石竹科女娄菜属的一些种中发现伴性遗传的性状。这类植物，雄株为XY，雌株为XX。异株女娄菜 (*Melandrium album*)，有**宽叶和窄叶**两种类型，而且宽窄叶与性别有关，宽叶由显性基因 B 控制，窄叶由隐性基因 b 控制，而且基因 b 使花粉致死。 $B-b$ 位于X染色体上。





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

(2) 限性遗传

生物有些性状仅局限于某一性别，例如母鸡下蛋、母畜产子、母牛泌乳、男人长胡须等，这样的性状称为**限性性状**（sex-limited character），限性性状的遗传方式称为**限性遗传**（sex limited inheritance），控制限性性状的基因称**限性基因**（sex-limited gene）。





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

限性性状仅在一个性别中表现出来，但并不是说另一性别不带有控制该性状的基因。

例如母牛能分泌乳汁，公牛不能分泌乳汁，但控制泌乳的基因公牛同样具有，这从有些公牛的女儿普遍产奶量高，有些公牛的女儿普遍产奶量低中可以看出。





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

(3) 从性遗传

从性遗传 (sex-controlled inheritance) 又称性影响遗传 (sex-influenced inheritance) 或性控遗传 (sex-controlled inheritance)，是常染色体上的等位基因杂合时，雌、雄个体不同表型的遗传现象。决定从性遗传的基因称为从性基因 (sex influenced gene)，一般位于常染色体，所以在两个性别中均可以得到表达，但同一基因的表达在不同的性别中其显隐性关系不同。





第12章 生殖遗传学--- 12.4 性别决定

人类遗传性秃发症，由常染色体隐性基因a决定。

aa: 男、女都表现秃发；

Aa: 男性表现秃发，女性不秃发；

AA: 男、女都不表现秃发。

可见基因的显、隐性因男女性别有不同表现。





第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

12.5 不同交配方式的遗传效应

生物体个间的交配方式有近交和杂交。

- **近交 (inbreeding) 或近亲交配:** 有亲缘关系的个体间的交配或配子的结合。
- **杂交 (hybridization):** 无亲缘关系或亲缘关系较远的个体间交配。**远交 (outbreeding):** 亲缘关系较远的个体间的交配。





第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

近交包括:

自交 (selfing, 自体受精)

亲表兄妹 (first cousin, 同祖 (或外) 父母的兄妹)

半同胞 (half-sib, 同父或同母的兄妹)

全同胞 (full-sib, 同父母的亲兄妹) 交配

回交 (back cross, 亲子交配)





第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

近交可使原本是杂交繁殖的生物群体纯合性 (homozygosity) 增加, 基因的稳定性提高, 但同时会出现近交后代生活力下降, 适应能力减弱等近交衰退现象 (inbreeding depression)。



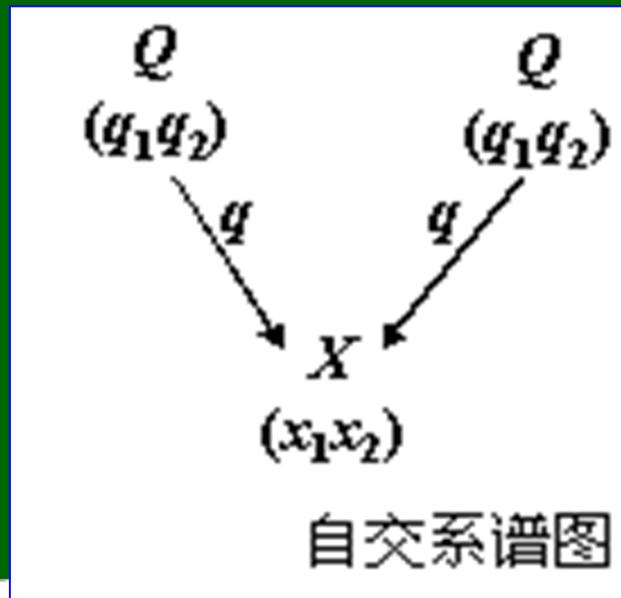
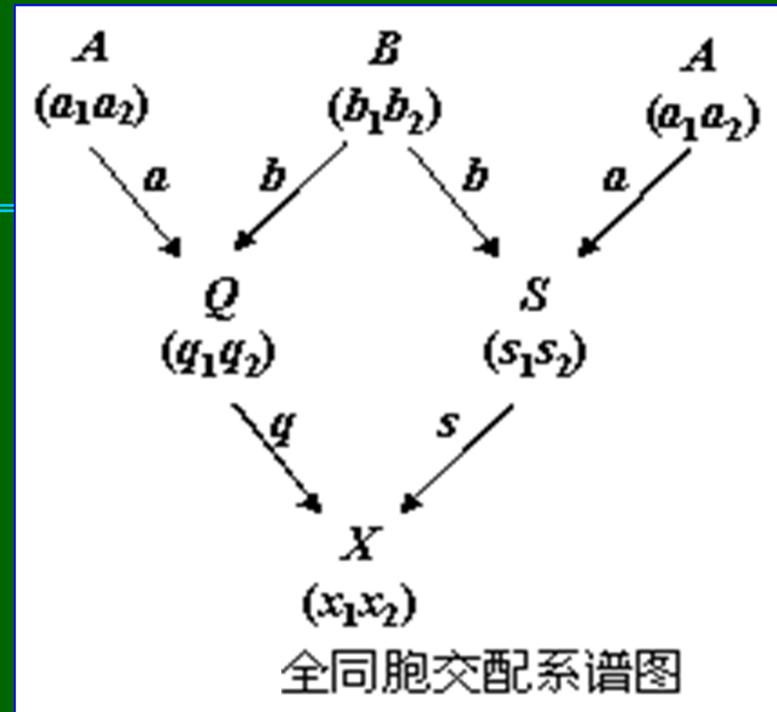
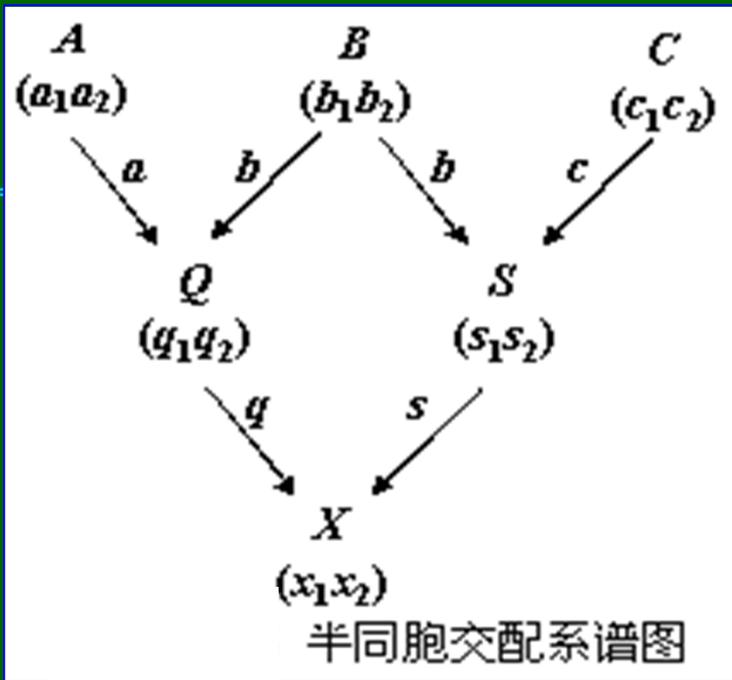


第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

杂交可使原本近交的生物体增加杂合性

(heterozygosity)，出现杂种优势 (heterosis)。







第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

12.5.1 杂交 (hybridization)

远缘杂交 (wide cross或distant hybridization) : 同一个属内的两个种之间的交配, 甚至属间、科间的两个种之间的交配。

近缘杂交或种内杂交 (简称杂交, hybridization) : 同一种内不同品种之间的交配。





第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

(1) 单交 (single cross)

两种基因型个体之间只进行一次交配，如甲×乙。甲和乙在杂种后代遗传组成中各占1/2。





第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

(2) 复交 (multiple cross)

三种或三种以上基因型个体间进行两次或两次以上的交配。复交杂种的遗传基础比较复杂，变异类型多且 F_1 就表现性状分离。

复交方式又因参与交配个体数目和杂交方式不同有多种。





第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

●三交 (three way cross) 是指三种不同基因型个体进行两次交配, 如 (甲×乙) ×丙。

●双交 (double cross) 是指两个单交的F1再杂交, 参加杂交的可以是三个亲本或是四个亲本。如 (甲×乙) × (丙×甲) 或 (甲×乙) × (丙×丁)。

●四交 (four way cross) 是指四个亲本的序列杂交, 如 [(甲×乙) ×丙] ×丁。

●复交还可以采用五交 [(甲×乙) ×丙] ×丁} ×戊, 六交, 七交以及依此类推的各种方式。



第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

12.5.2 自交 (selfing)

来源于同一个体的雌、雄配子间的受精结合。植物中的自花授粉和同一植株花间的授粉，以及动物的自体受精都属于自交。

自交对于天然自花授粉植物来说是一种正常的繁殖方式。对于异花授粉植物和高等动物通常会带来不利的影响，使后代生活力衰退，产量和品质下降，减弱对病虫害的抵抗力，甚至出现畸型和早期死亡等现象。



第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

● 遗传组成杂合的个体通过连续自交，其后代纯合基因型比例迅速增加。

一对基因为例，即 $AA \times aa$

F_1 100%都是杂合体

自交1代（ F_2 ）有1/2杂合体和1/2纯合体

自交2代（ F_3 ）有1/4杂合体和3/4纯合体

自交 r 代（ F_{r+1} ）有 $(1/2)^r$ 杂合体， $1 - (1/2)^r$ 纯合体。

每自交一代，杂合体所占比例即减少一半，并逐渐接近于0，但是存在，而不会完全消失。



第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

多对基因的情形，设n对异质基因自交r代

△群体中纯合体所占百分率：

$$\left(1 - \frac{1}{2^r}\right)^n \times 100\%$$

△群体中杂合个体所占百分率为：

$$1 - \left(1 - \frac{1}{2^r}\right)^n \times 100\%$$



第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

举例 3对异质基因自交5代后代

群体中纯合率估算：

$$n=3, r=5$$

$$P = [(2^r - 1) / 2^r]^n \times 100\%$$

$$= [(2^5 - 1) / 2^5]^3 \times 100\%$$

$$= 90.91\%$$





第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

12.5.3 回交 (backcross)

回交是指杂种后代与其两个亲本之一的再次交配，用BC表示，其中 BC_1 表示回交一代， BC_2 表示回交二代，以此类推。如甲 \times 乙的 $F_1 \times$ 甲 $\rightarrow BC_1$ 。若进行连续回交，如 $BC_1 \times$ 甲 $\rightarrow BC_2$ ， $BC_2 \times$ 甲 $\rightarrow BC_3 \dots$ 。

其中被用来连续回交的亲本甲称为**轮回亲本** (recurrent parent)，未被用来连续回交的亲本乙称为**非轮回亲本** (non-recurrent parent)。





● 连续回交，同样会使后代群体纯合个体比例增加，杂合个体比例下降。

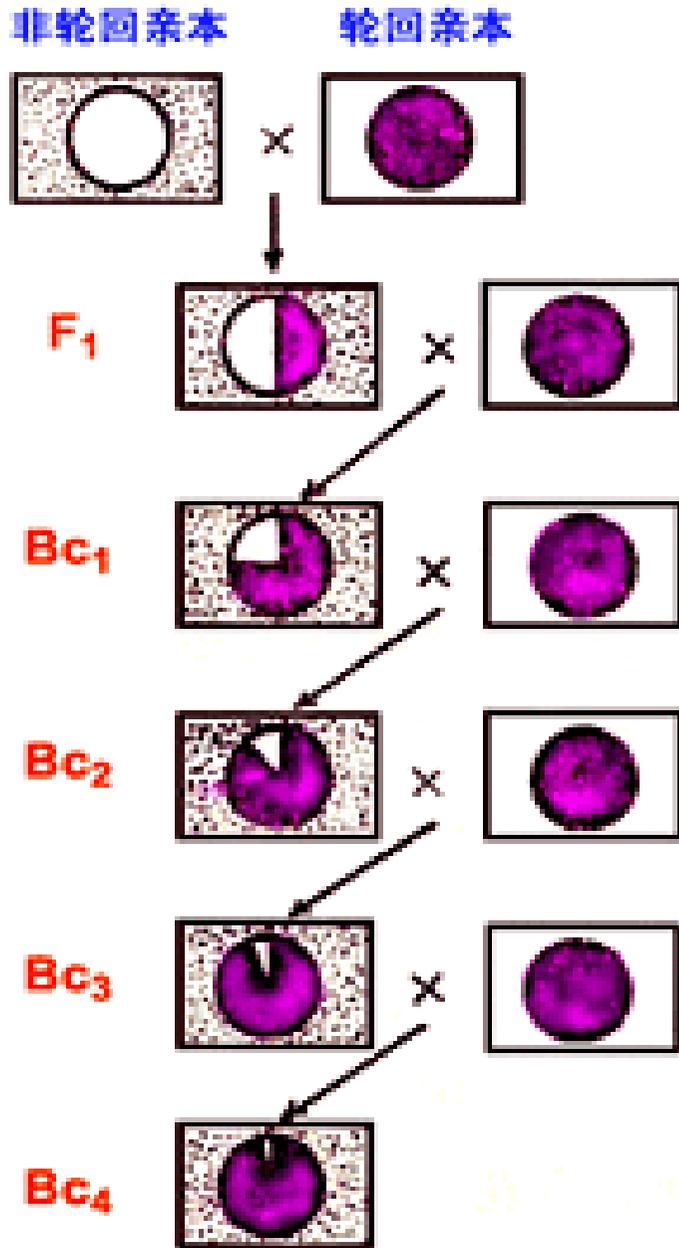
当回交到r代时，核内轮回亲本的遗传成分所占比例

$$\frac{2^{r+1} - 1}{2^{r+1}}$$

杂合体若包含n对杂合基因，回交后代纯合率为

$$\left(1 - \frac{1}{2^r}\right)^n$$

与连续自交群体不同的是回交后代纯合体只有轮回亲本基因型一种。



回交遗传效应的示意图

BC_1 : 轮回亲本提供1/2, F_1 也提供1/2 (其中一半来自轮回亲本, 另一半来自非轮回亲本), 因此, 轮回亲本的基因组成占3/4。

BC_2 : 轮回亲本的基因组成占7/8。依次类推....



第12章 生殖遗传学--- 12.5 不同交配方式的遗传效应

- 利用回交消除与不利基因连锁的效率大于自交。
如果非轮回亲本的某一优良性状基因与不利性状基因相连锁，与轮回亲本回交，不通过选择，消除和优良性状基因连锁的不利基因的概率为：

$$1 - (1 - P)^{r+1}$$

式中 r 为回交次数， P 是连锁基因的重组率



自交与回交后代消除不利性状基因的概率

重组率	消除不利性状基因的概率	
	回交5次	自交5代
0.50	0.98	0.50
0.20	0.74	0.20
0.10	0.47	0.10
0.02	0.11	0.02
0.01	0.06	0.01
0.001	0.006	0.001





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

12.6 杂种优势的遗传基础

杂种优势 (heterosis)：指两个性状不同的亲本杂交产生的杂种，在生长势、生活力、繁殖力、抗逆性、产量或品质等方面优于其亲本的现象。





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

- 超亲优势 (heterosis over better of parents) : 杂种一代超过较好亲本的优势表现
- 平均优势 (heterosis over mean of parents) : 超过双亲之平均值的优势表现
- 以上两者统称为正优势 (positive heterosis) 。
- 负优势 (negative heterosis) 或杂种劣势 (under-parent heterosis) : 杂种的表现比较差亲本还差。





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

12.6.1 杂种优势表现

(1) 杂种F1表现

综合性状表现突出。

双亲间的遗传差异影响杂种优势强弱。

双亲基因型的纯合度决定杂种群体的优势。

优异的环境条件保证了杂种优势实现。





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

(2) F₂的衰退表现和特点

- **衰退 (depression)** : F₂和F₁相比较, 生长势、生活力、抗逆性和产量、品质等方面都显著地下降的现象。
- F₁表现的优势愈大, F₂衰退现象就愈加明显。
- F₂表现优势衰退原因: F₂群体中出现分离, 个体间差异很大, 参差不齐。





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

12.6.2 杂种优势的遗传机理

(1) 显性学说 (dominance hypothesis) 最先由 Davenport (1908) 提出, 后经 Bruce, A. B. (1910) 及 Jones, D. F. (1917) 等人的发展成为解释杂种优势的一个重要的理论。

基本论点: 多数显性基因比隐性基因更有利于生物个体的生长和发育; 杂种 F_1 集中了控制双亲有利性状的显性基因; 由于双亲显性基因的互补作用, 从而产生杂种优势。





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

(2) 超显性学说 (over dominance hypothesis)

又称等位基因异质结合学说 (hypothesis of allelic heterozygosity)，是由1908年Shull, G. H和East, E. M分别提出的，

基本论点：杂合等位基因相互作用大于纯合等位基因的作用，杂种优势是由于双亲基因型的异质结合所引起的等位基因间的互作的结果。





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

(3) 杂种优势遗传学说的评价

育种实践表明，显性学说、超显性学说均在一定程度上解释了杂种优势现象，但又都有一定片面性和不足之处。





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

△显性学说仅强调了显性杂合子中显性基因的作用，**忽视了显隐性关系不明显**的情况。而超显性学说只强调了基因杂合的效应，**忽视了基因的显性效应对杂种优势的贡献。**





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

△两种假说都只重视了基因水平上的杂种优势，**没有**考虑到染色体组及其它基因组在杂种优势表现上的**整体作用**，忽视了不同核基因组间的互作、细胞质基因组间的互作、细胞质组与细胞核组间的互作对杂种优势的作用。





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

△按显性学说，如果所涉及的显隐性基因只有少数几对， F_2 及以后世代应能选出同 F_1 一样的个体，事实上难以达到如此目的。





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

△显性学说过分地强调**隐性基因的不利性**。群体遗传学证明，并不是所有隐性基因都是不利的，只是当它们处于纯合状态时才表现出有害性。超显性学说中关于“**杂种优势不能固定**”的观点亦有争议。一些试验表明，杂种优势至少可以部分地被固定。





第12章 生殖遗传学--- 12.6 杂种优势的遗传基础

纵观生物界杂种优势的各种表现，在**基因水平上**的杂种优势应当是由于双亲有利显性基因的互补、异质等位基因间及非等位基因间的互作作用的综合结果。

近年来，通过对分子标记的QTL效应检测以及不同基因座的互作效应的研究显示，杂种优势可能来源于**QTL的上位效应和超显性的共同作用**。





小结

有性生殖生物的生命周期，都是交替进行着无性世代和有性世代。

生物的性别通常是由性染色体决定的，但性染色体和常染色体比例、染色体倍性，基因型以及环境因素等也会影响到高等动植物雌雄性别的决定。

自交不亲和性、无融合生殖和不育性是生物的非正常生殖现象。

连续自交或回交能够使后代群体的遗传组成迅速趋于纯合，为选择和鉴定稳定的纯合个体提供可能。

遗传背景不同的个体杂交，有可能在 F_1 产生杂种优势。杂种优势产生的遗传机理十分复杂。

