

第六章 染色体变异

Chapter 6 Chromosomal Variation

染色体上基因的重排(**rearrangement**)——
染色体结构变异；

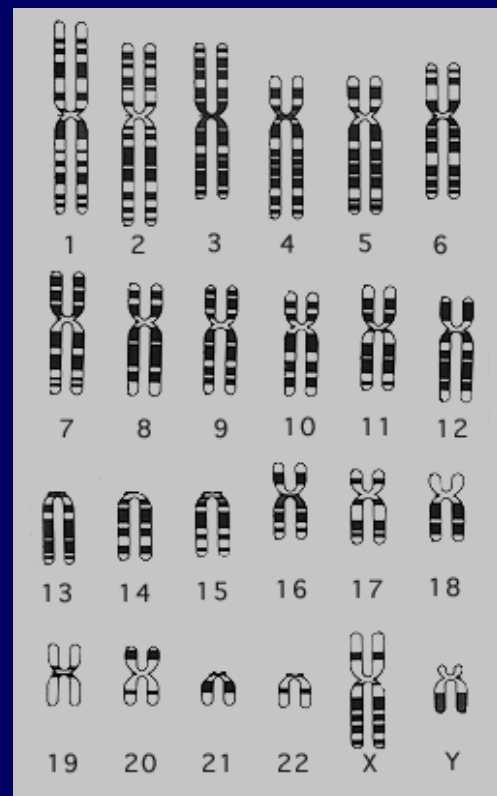
细胞内染色体组成的变化——染色体数
目变异。

(染色体变异)

第一节 染色体结构变异

第二节 染色体结构变异的应用

第三节 染色体数目变异及其应用



染色体变异 (Chromosomal Variation)

遗传的细胞学基础与基因论:

染色体是基因的载体，基因在染色体上具有特定位置、成线性排列。

染色体在细胞分裂过程中准确复制、分配、分离和组合，生物物种染色体形态、结构和数目具有一定的稳定性。

减数分裂过程中，非姊妹染色单体可发生对应片段间(精确到碱基对水平)交换，改变非等位基因间组合，但不改变染色体上基因位点间排列顺序和距离。

染色体变异:

染色体形态、结构和数目变化必将导致细胞内基因组成及其排列顺序变化。

结构变异(**Structural Change**)

——染色体重排(**rearrangement**).

数目变异(**Numerical Change**).

本章要点

四种结构变异的形成、主要生物学特征与细胞鉴定方法

结构变异的主要遗传效应及在遗传研究与育种中的应用

多倍体的生物学特征、联会及基因的染色体随机分离

多倍体的形成及其在育种中的应用

单倍体的基本特征、高等植物单倍体的获得与应用

单体、缺体、三体、四体的基本特征，利用非整倍体(单体、三体)进行基因染色体定位的基本原理与方法

补充题

同源染色体的非姊妹染色单体片段交换与染色体结构变异的形成过程中均会发生染色体断裂与重接，试对两种情况进行比较。

(请注意逻辑性，从不同的方面提出观点-论点，并作论述分析)

第一节 染色体结构变异

Section 4.1 Chromosomal Structural Change

(结构变异的形成)

- 一、缺失(**deficiency**)
- 二、重复(**duplication**)
- 三、倒位(**inversion**)
- 四、易位(**translocation**)

结构变异的形成：断裂—重接

使染色体产生折断的因素：

自然：温度剧变、营养生理条件异常、遗传因素等；

人为：物理射线与化学药剂处理等。

染色体折断的结果：

正确重接：重新愈合，恢复原状；

错误重接：产生结构变异；

保持断头：产生结构变异。

结构变异的基本类型：缺失、重复、倒位、易位。

形成、类型与特点；

细胞学特征与鉴定；

遗传效应。

一、缺失(deficiency)

(一)、缺失的类型与形成：染色体丢失了一个区段。

顶端缺失(terminal deficiency)；（少见）

中间缺失(interstitial deficiency)；（多见）

缺失的形成。

顶端缺失的“断裂—融合—桥”循环：

断头与无着丝粒断片(fragment)；

双着丝粒染色体(decentric chromosome)；

“断裂—融合—桥”循环(裂合周期)。

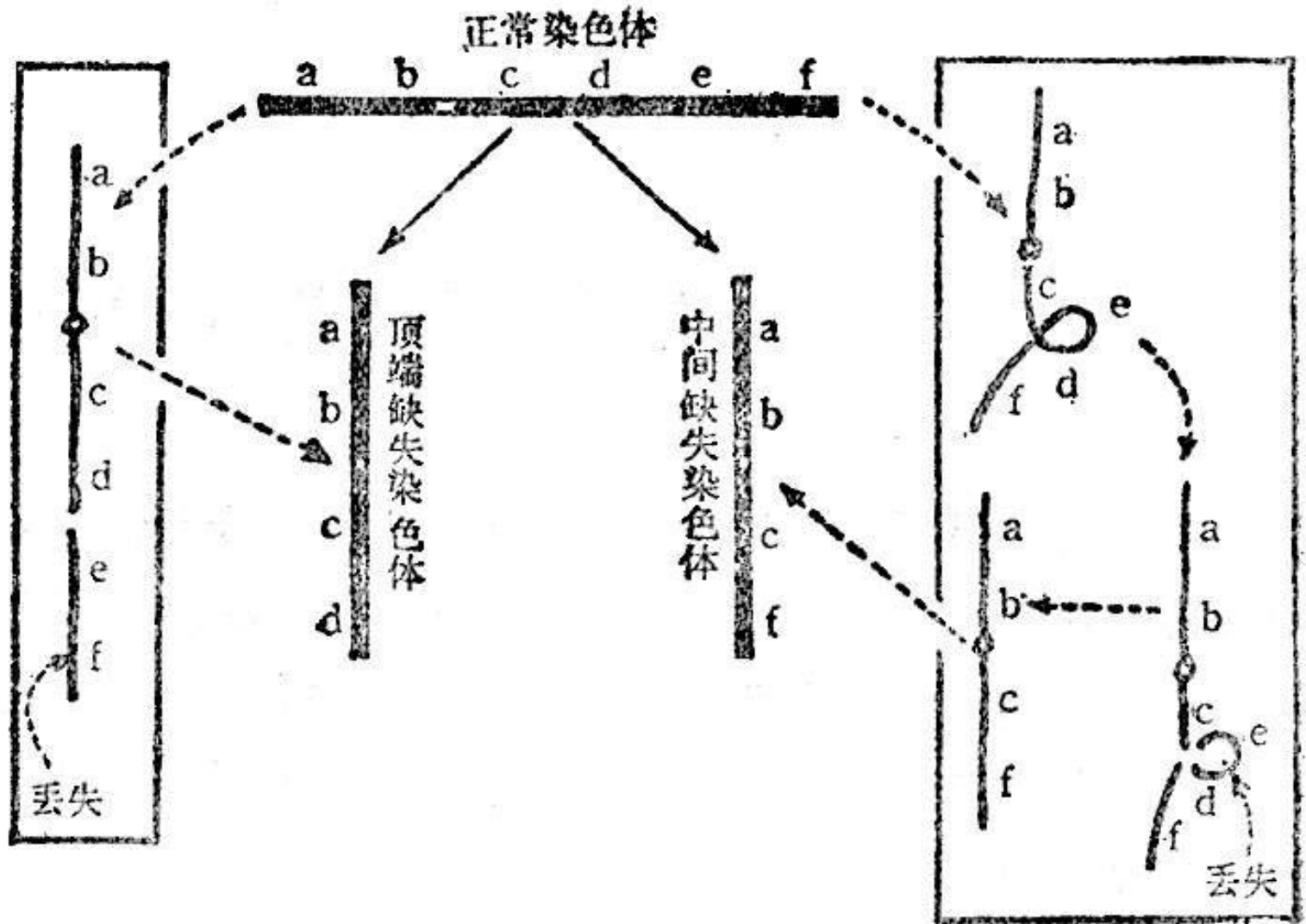
相关术语

缺失染色体

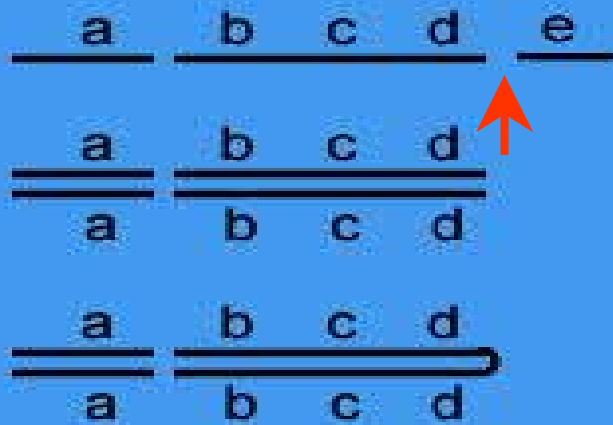
缺失杂合体(deficiency heterozygote)

缺失纯合体(deficiency homozygote)

缺失的形成



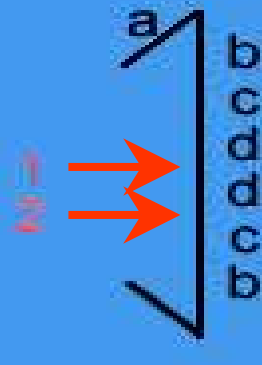
断裂—融合—桥



顶端缺失的形成(断裂)

复制

姊妹染色单体顶端断头连接(融合)



有丝分裂后期桥(桥)



新的断裂

(二)、缺失的细胞学鉴定

无着丝粒断片；

最初发生缺失的细胞在分裂时可见无着丝粒断片。

缺失环(环形或瘤形突出)；

中间缺失杂合体偶线期和粗线期出现；

二价体末端突出；

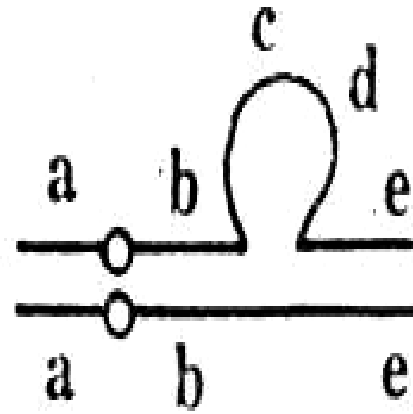
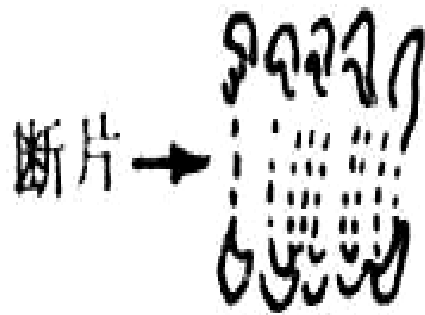
顶端缺失杂合体粗线期、双线期，交叉未完全端化的二价体末端不等长。

注意：

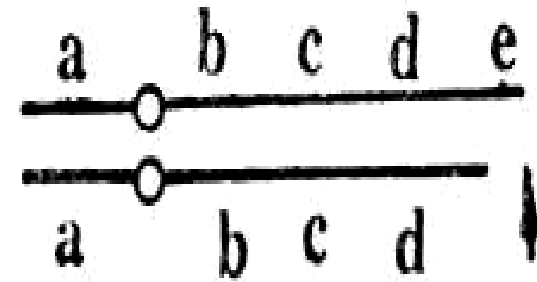
较小的缺失往往并不表现出明显的细胞学特征；

缺失纯合体减数分裂过程也不表现明显的细胞学特征。

缺失的细胞学特征



中间缺失



顶端缺失

玉米缺失杂合体粗线期缺失环



果蝇唾腺染色体的缺失圈

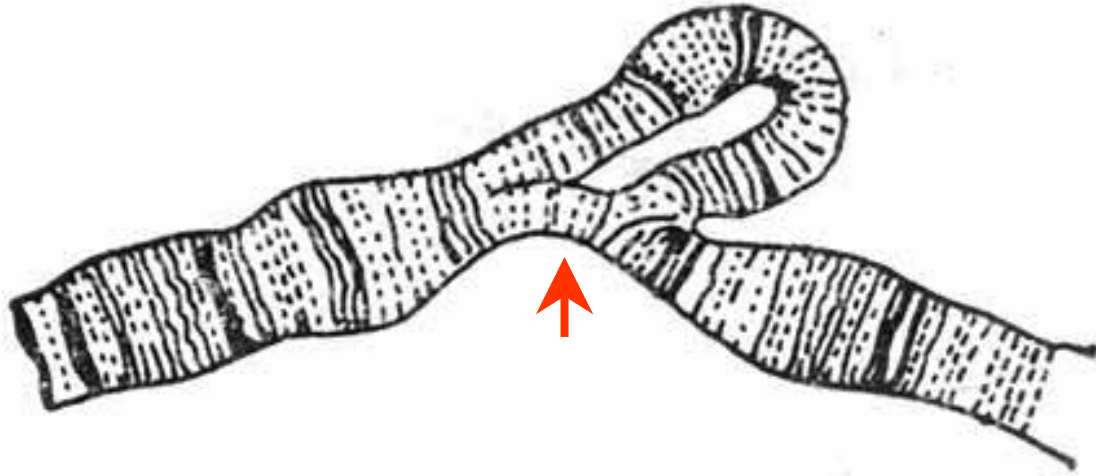
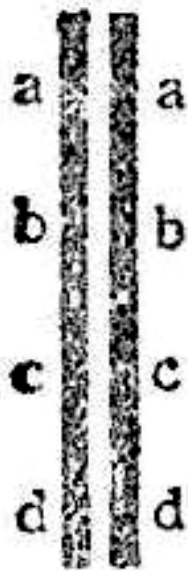


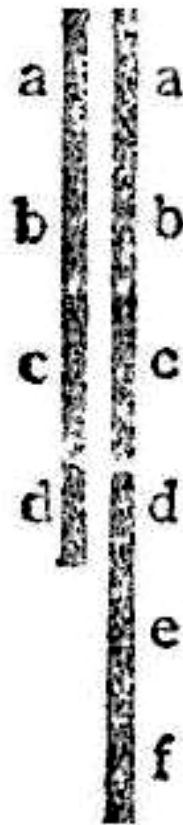
图 5-5 果蝇唾腺染色体的缺失圈

每条唾腺染色体实际上是紧密配对的一对同源染色体。图中表示同源染色体之一缺失一个片段,它的对方的这个片段没有配偶,因而向外拱出,形成缺失圈。

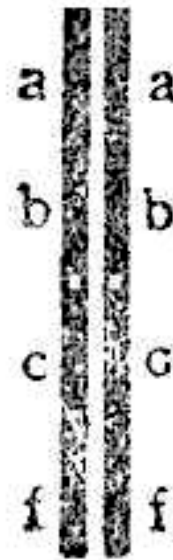
缺失染色体的联会



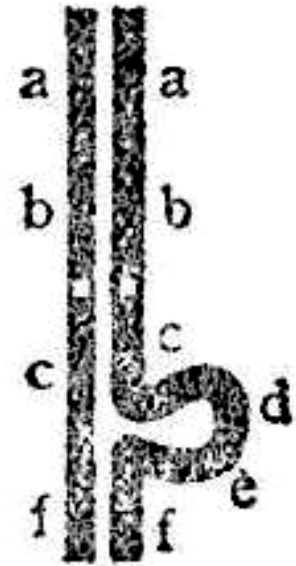
顶端缺失纯合体
及其联会



顶端缺失杂合体
及其联会



间缺失纯合体
及其联会



中间缺失杂合体
及其联会

(三)、缺失的遗传效应

缺失区段上基因丢失导致:

基因所决定、控制的生物功能丧失或异常;

基因间相互作用关系破坏;

基因排列位置关系改变。

影响缺失对生物个体危害程度的因素:

缺失区段的大小;

缺失区段所含基因的多少;

缺失基因的重要程度;

染色体倍性水平。

缺失纯合体:

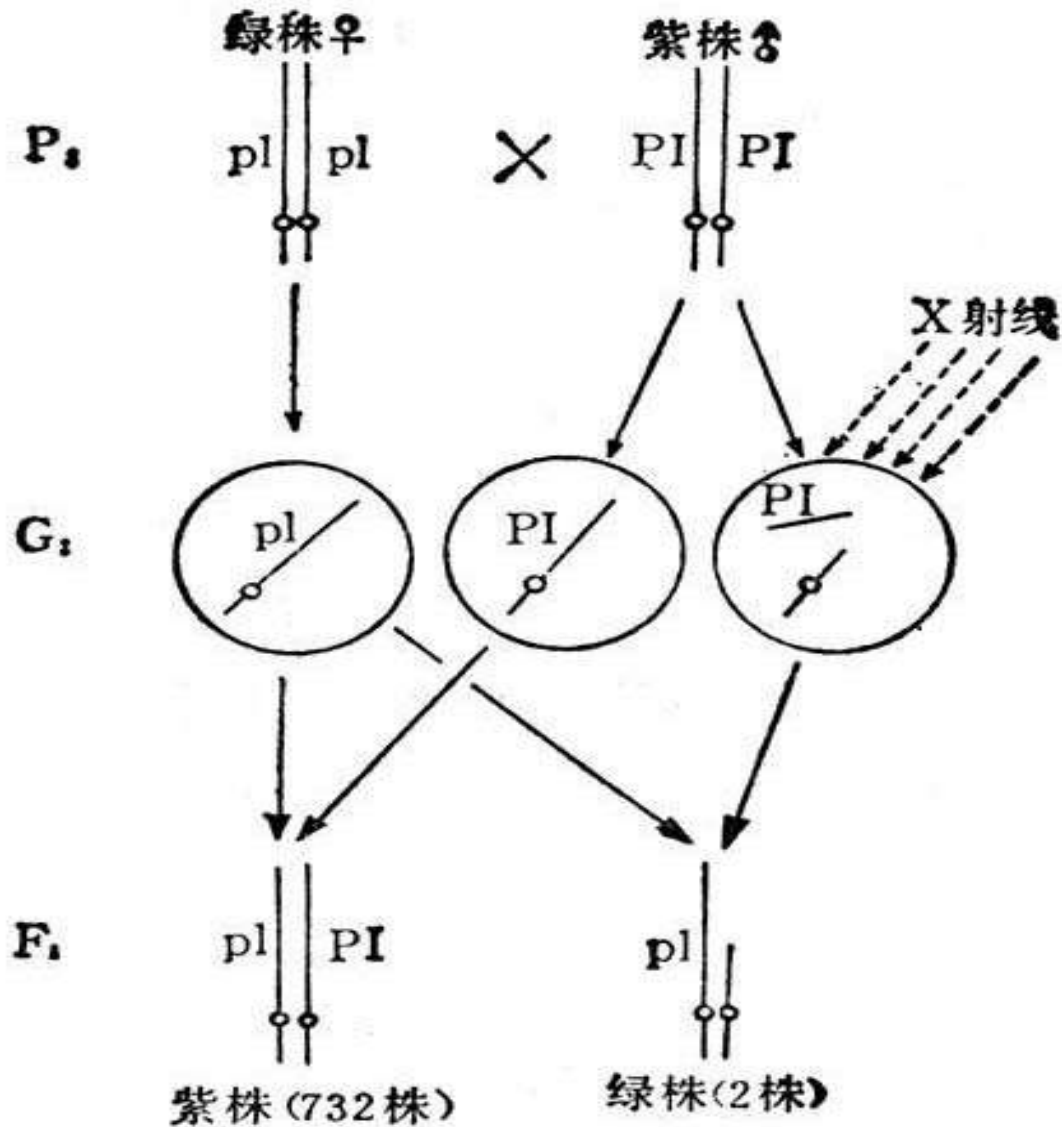
致死或半致死。

缺失杂合体:

缺失区段较长时, 生活力差、配子(尤其是花粉)败育或竞争不过正常配子;

缺失区段较小时, 可能会造成假显性现象或其它异常现象(p117例: 猫叫综合症)。

*缺失杂合体的假显性现象



二、重复(duplication)

(一)、重复的类别与形成：染色体多了自己的某一区段。

顺接重复(**tanden duplication**)；

反接重复(**reverse duplication**)。

重复的形成。

*同源染色体的不等交换。

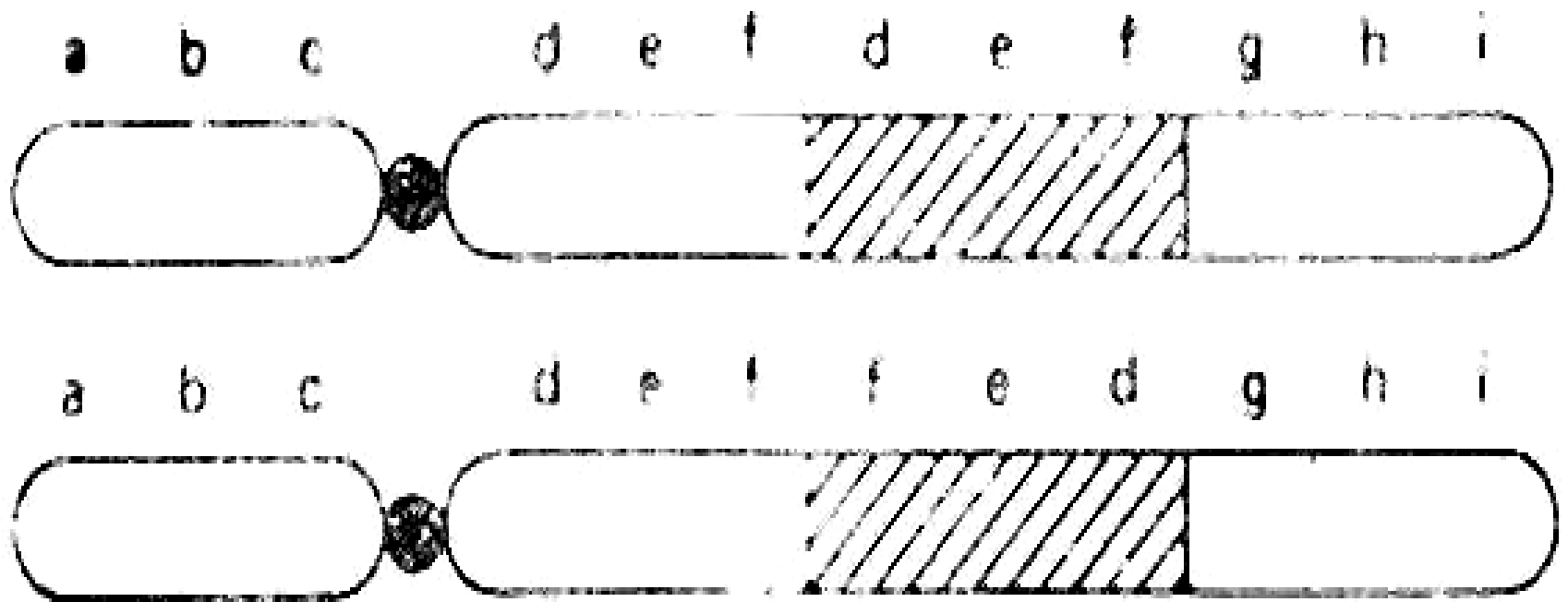
相关术语：

重复染色体；

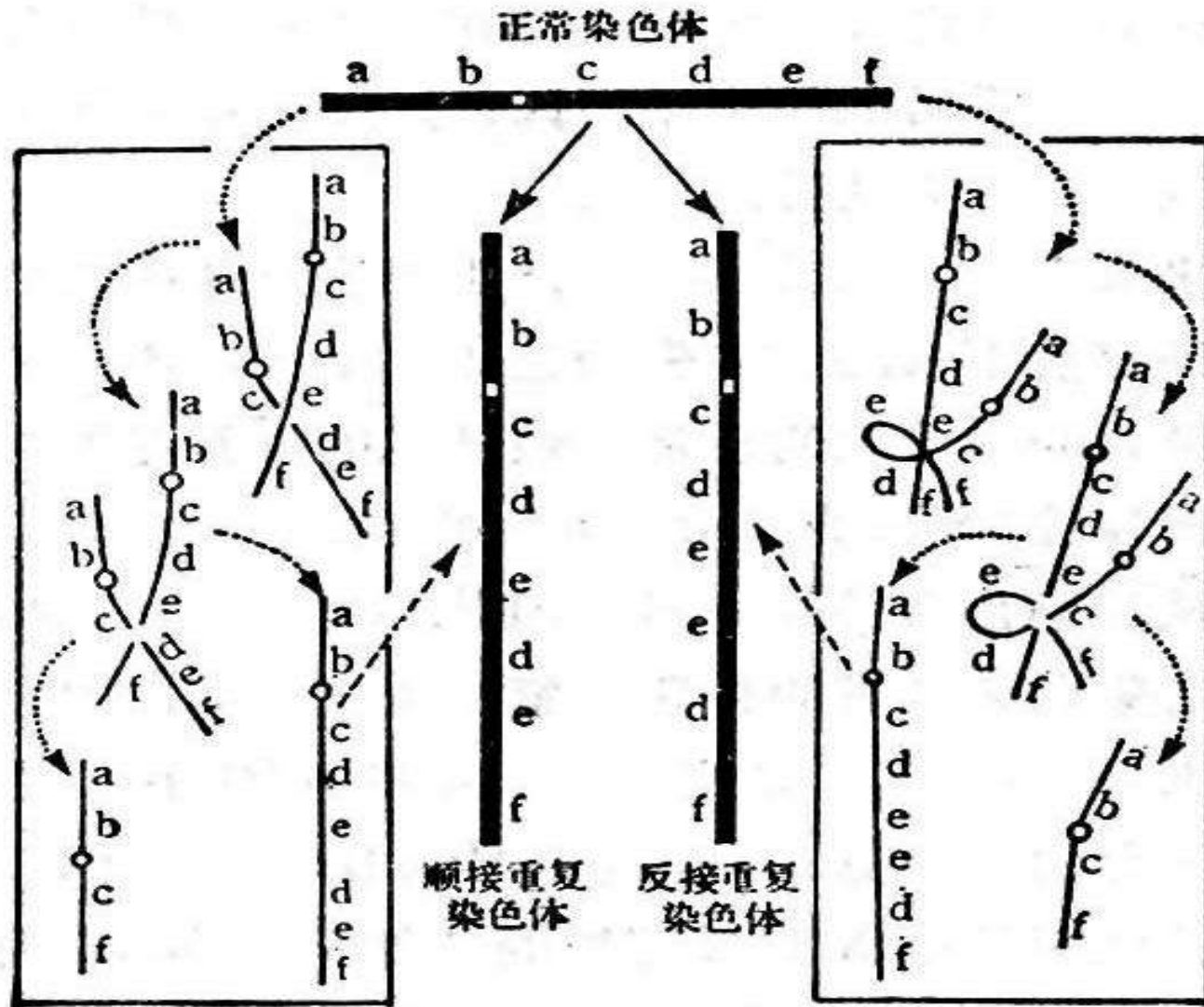
重复杂合体(**duplication heterozygote**)；

重复纯合体(**duplication homozygote**)。

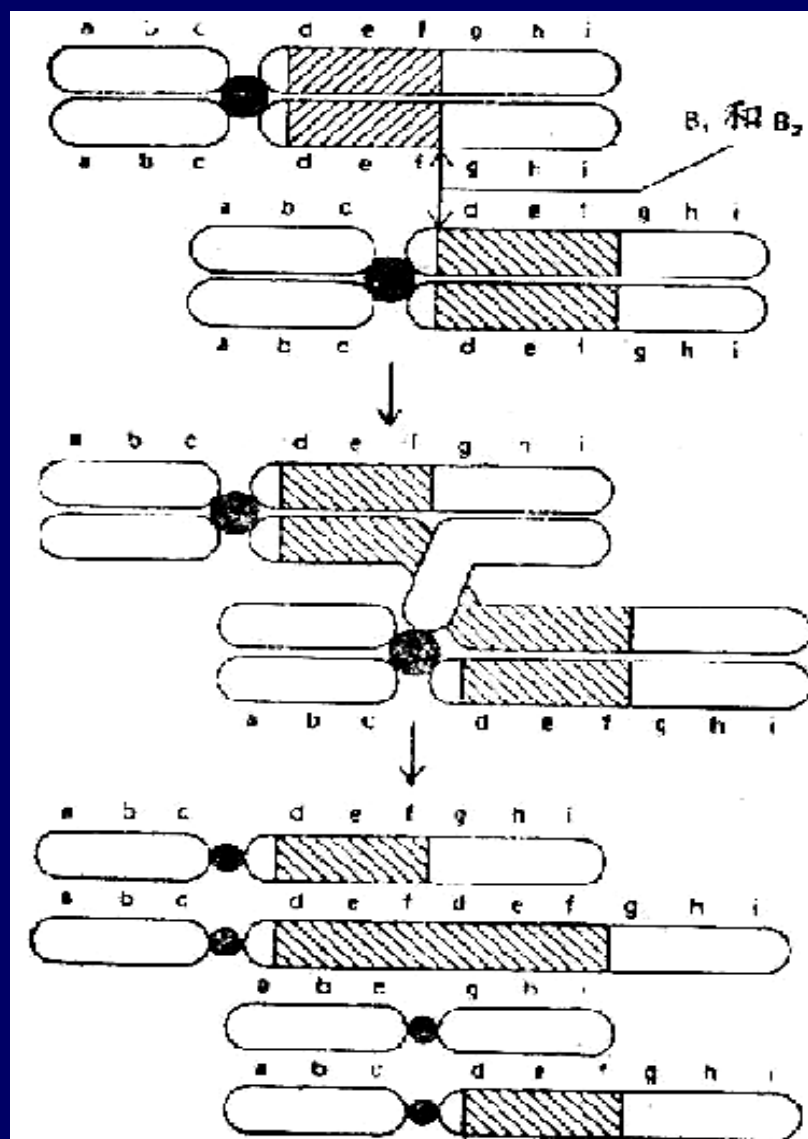
重复的类别



重复的形成



*同源染色体的不等交换



A

图6.18 由不相等交换产生的染色体重复。

A: 两个同源染色体的非姊妹染色单体上各有一次断裂: B_1 (fg之间) 和 B_2 (cd之间)。

B

B_2 : 在断裂点处发生交换后的四条染色单体。

C: 形成的四条染色体: 两条是正常的 (abc·defg hi), 一条是重复的 (abc·defdefghi), 一条是缺失的 (abc·ghi)。

C

(二)、重复的细胞学鉴定

重复圈(环);

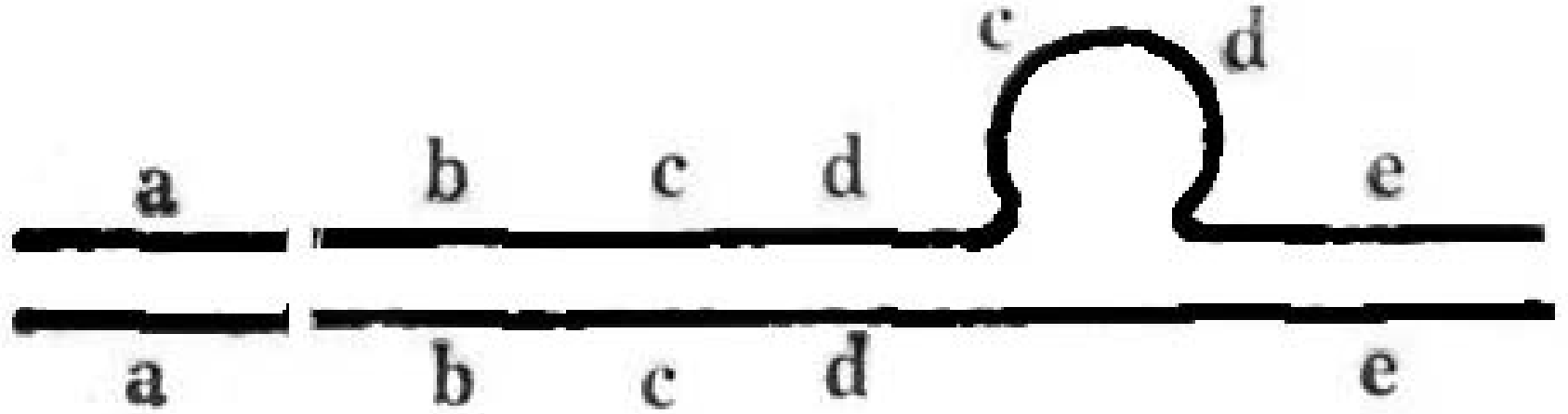
染色体末端不配对突出;

果蝇唾腺染色体的重复圈。

注意:

1. 重复圈与缺失圈的区分;
2. 当重复区段很短;
3. 重复纯合体。

重复的细胞学特征



(三)、重复的遗传效应

重复对个体综合表现的影响:

重复区段内的基因重复, 影响基因间的平衡关系;

会影响个体的生活力(影响的程度与重复区段的大小有关)。

剂量效应(dosage effect):

果蝇眼色遗传的剂量效应, 红色 (V^+) 对朱红 (V) 为显性;

杂合体 (V^+V) 表现为红色;

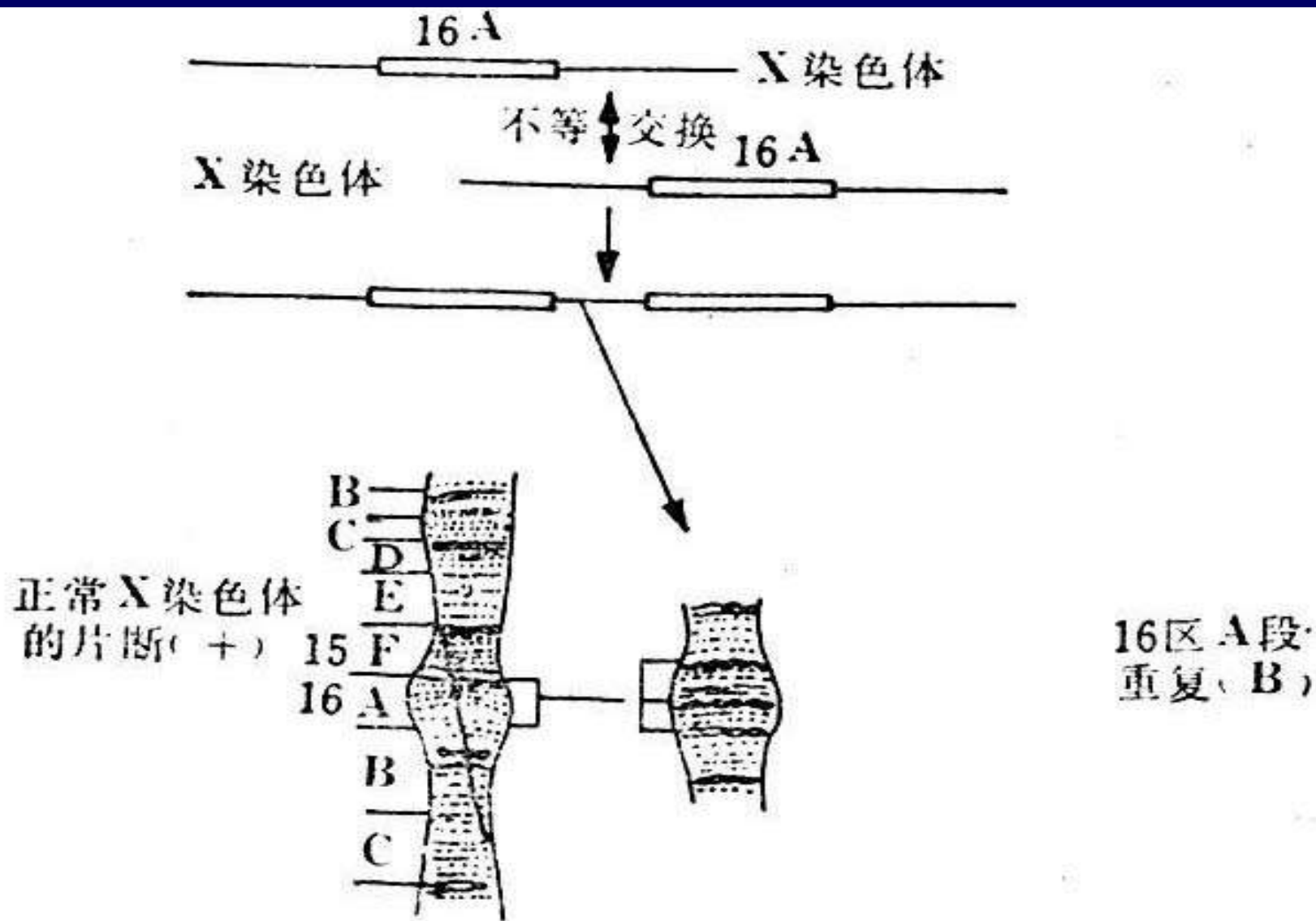
但 (V^+VV) 的表现型却为朱红色。

位置效应(position effect):

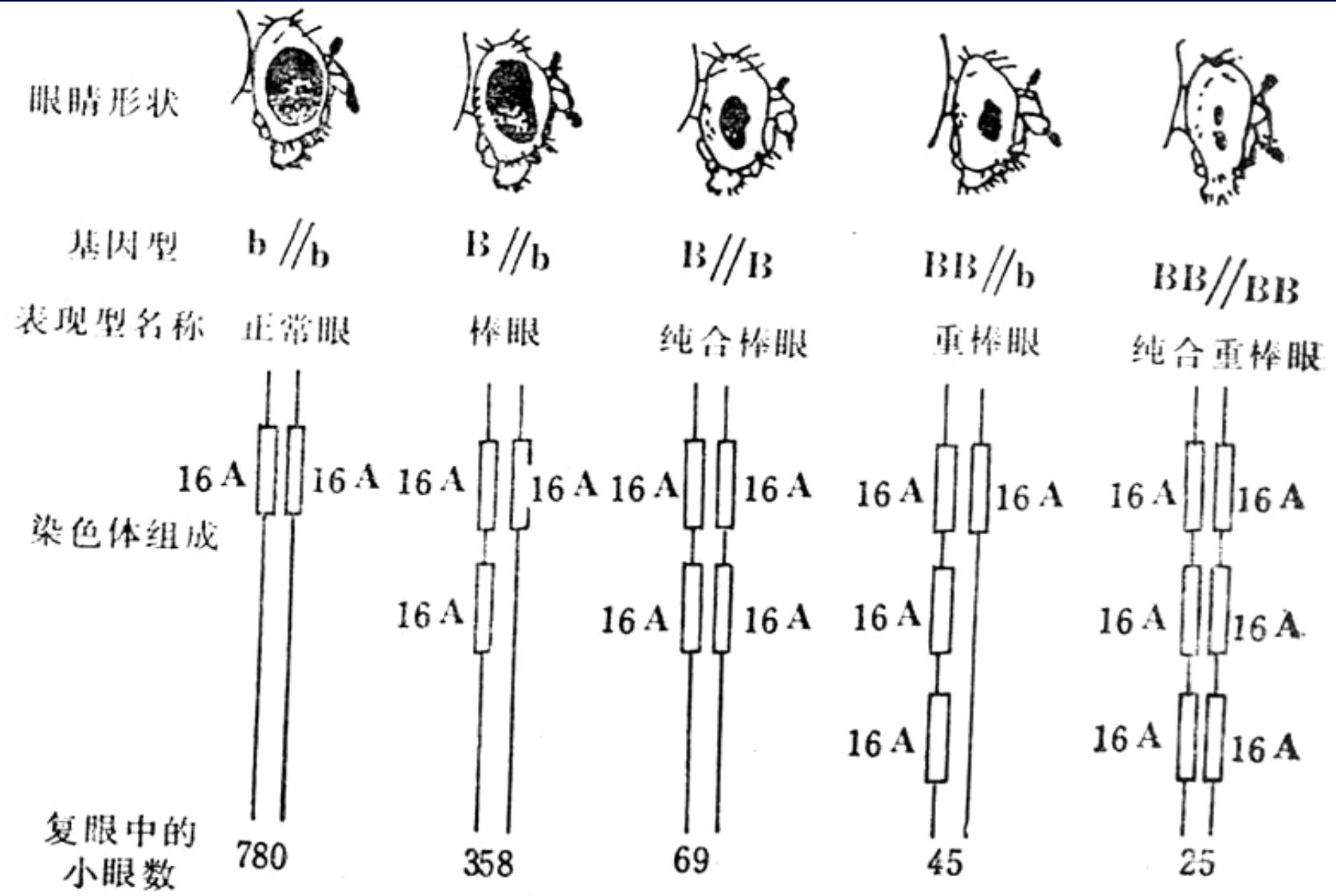
果蝇眼面大小遗传的位置效应;

位置效应的意义。

果蝇X染色体上16A区段重复的形成



果蝇眼面大小遗传的位置效应



三、倒位(inversion)

(一)、倒位的类别与形成:

臂内倒位(**paracentric inversion**);

臂间倒位(**pericentric inversion**)。

倒位的形成。

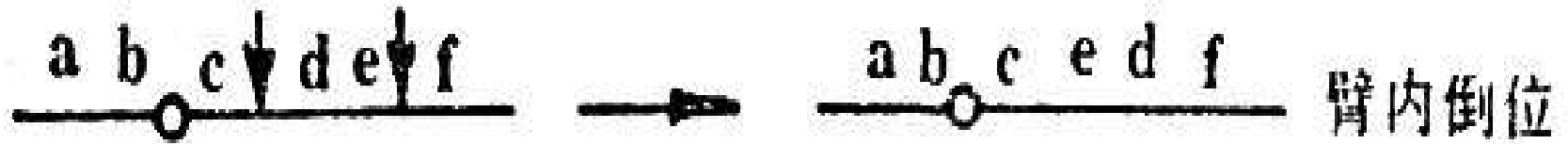
相关术语

倒位染色体

倒位杂合体(**inversion heterozygote**)

倒位纯合体(**inversion homozygote**)

臂内倒位与臂间倒位



(二)、倒位的细胞学鉴定

倒位杂合体减数分裂前期

倒位区段过长

倒位区段较短时——倒位圈

臂内倒位杂合体

后期 I 桥和染色体断片

倒位圈内的交换

臂间倒位

臂内倒位

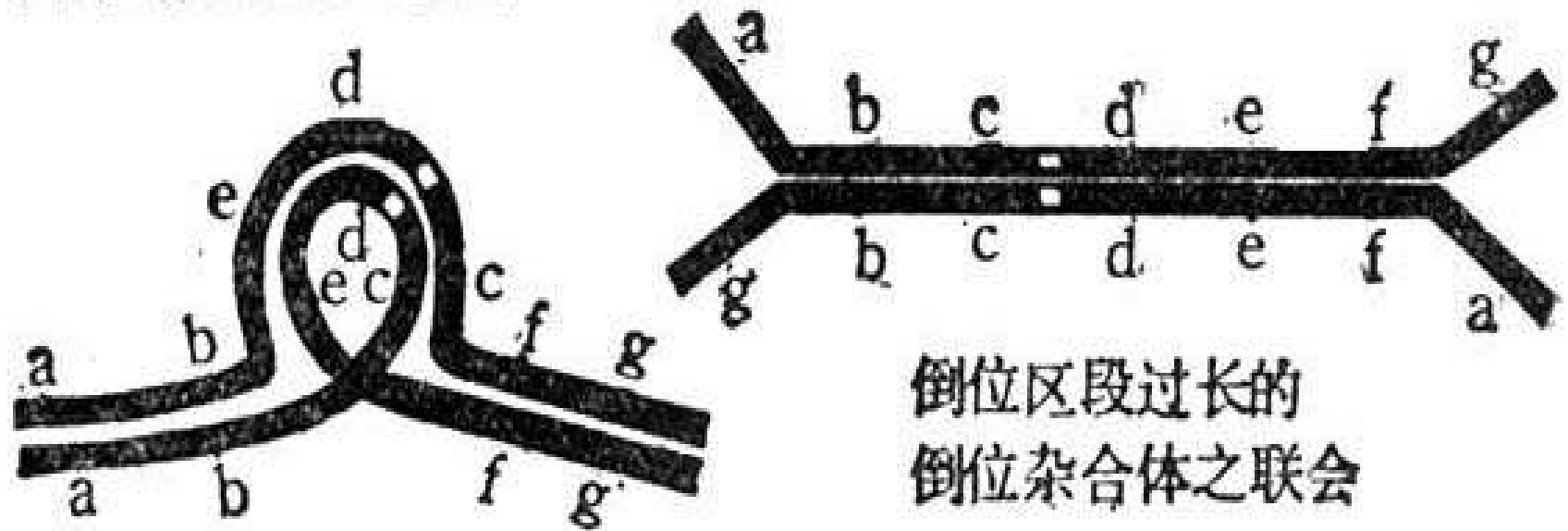
注意

区分倒位圈与缺失、重复圈的结构差异

倒位纯合体无明显细胞学特征

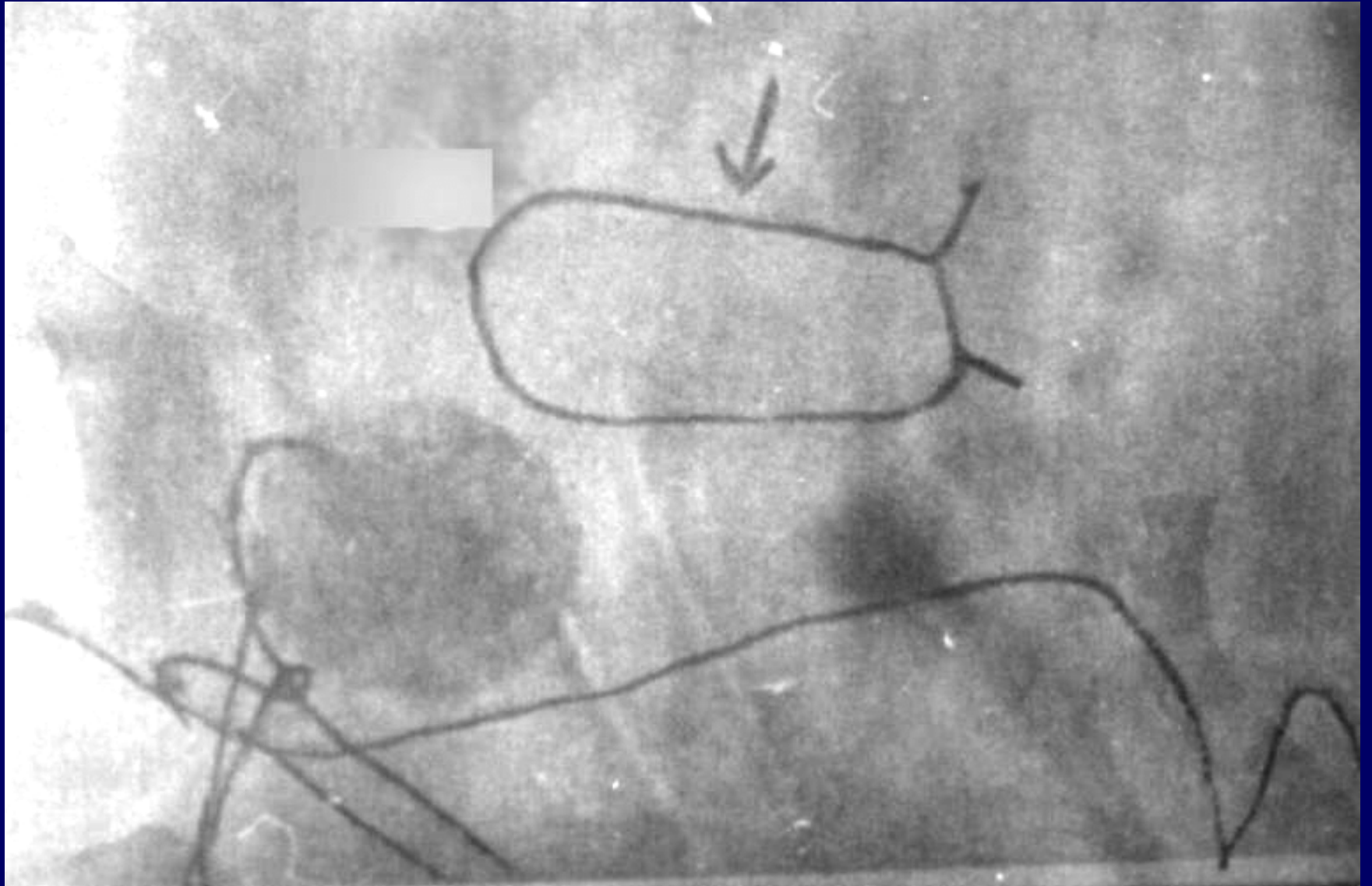
倒位杂合体的联会

倒位杂合体及其联会

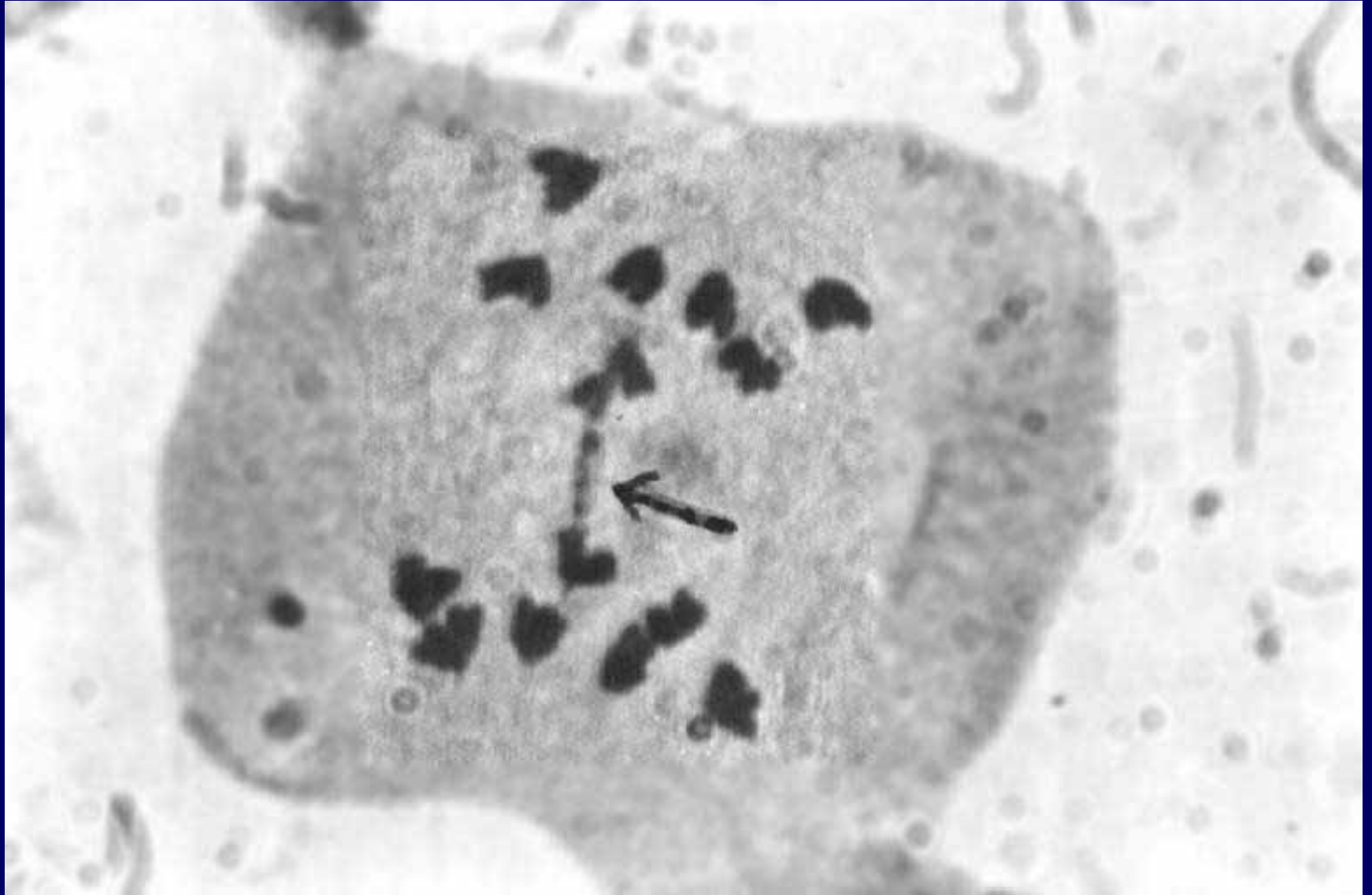


倒位区段过长的
倒位杂合体之联会

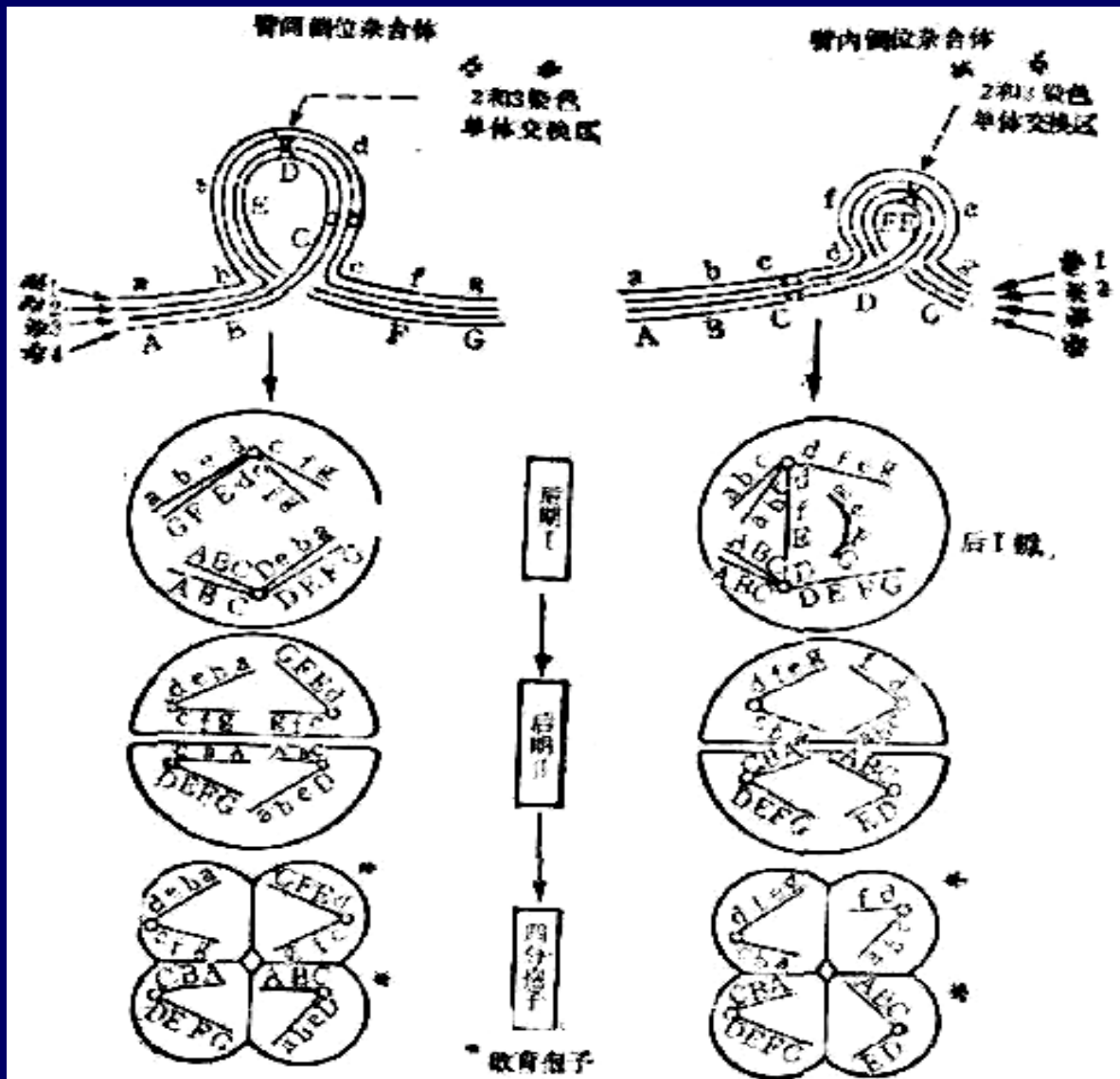
倒位杂合体的“倒位圈”



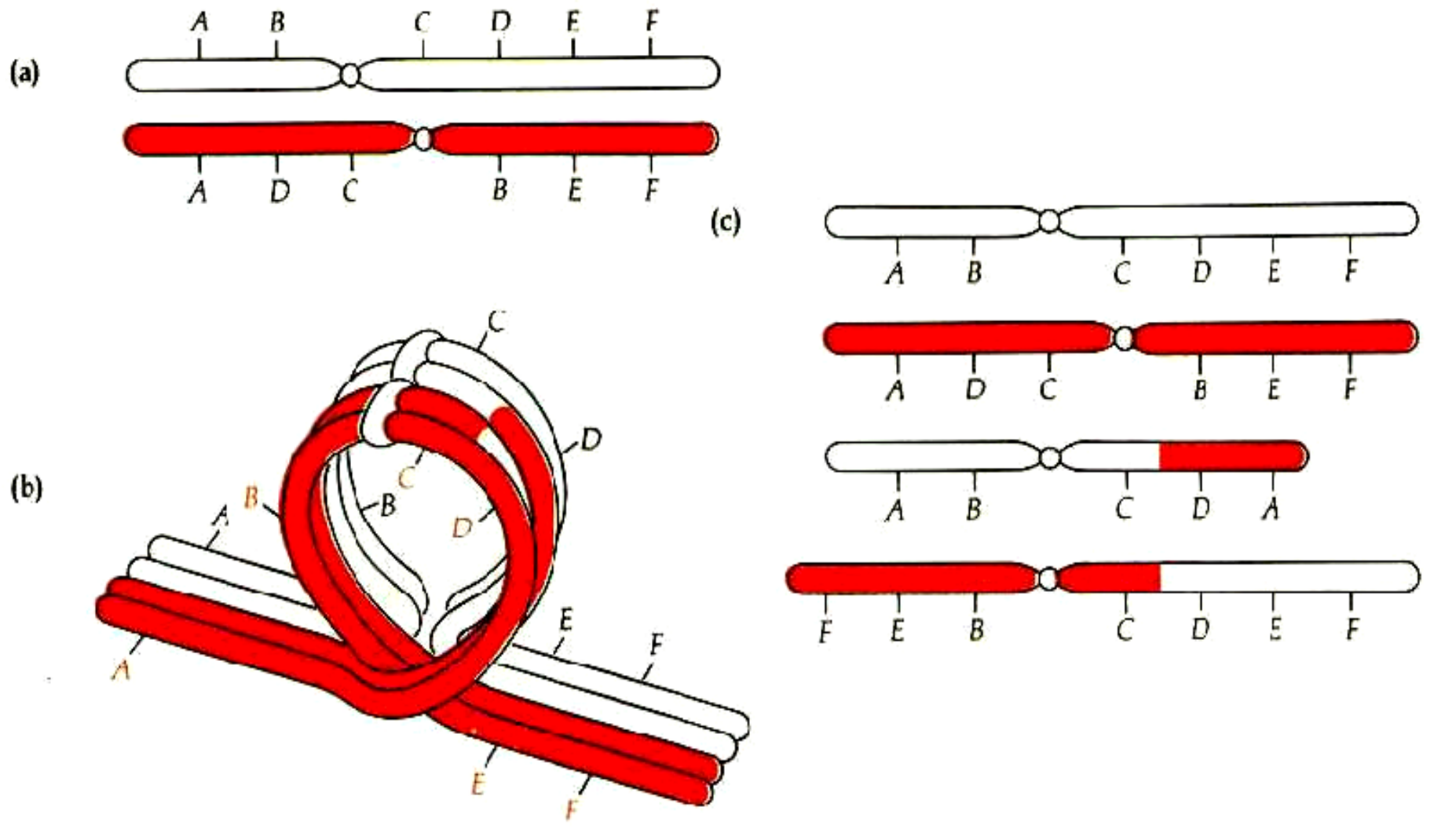
臂内倒位形成的“后期 I 桥”



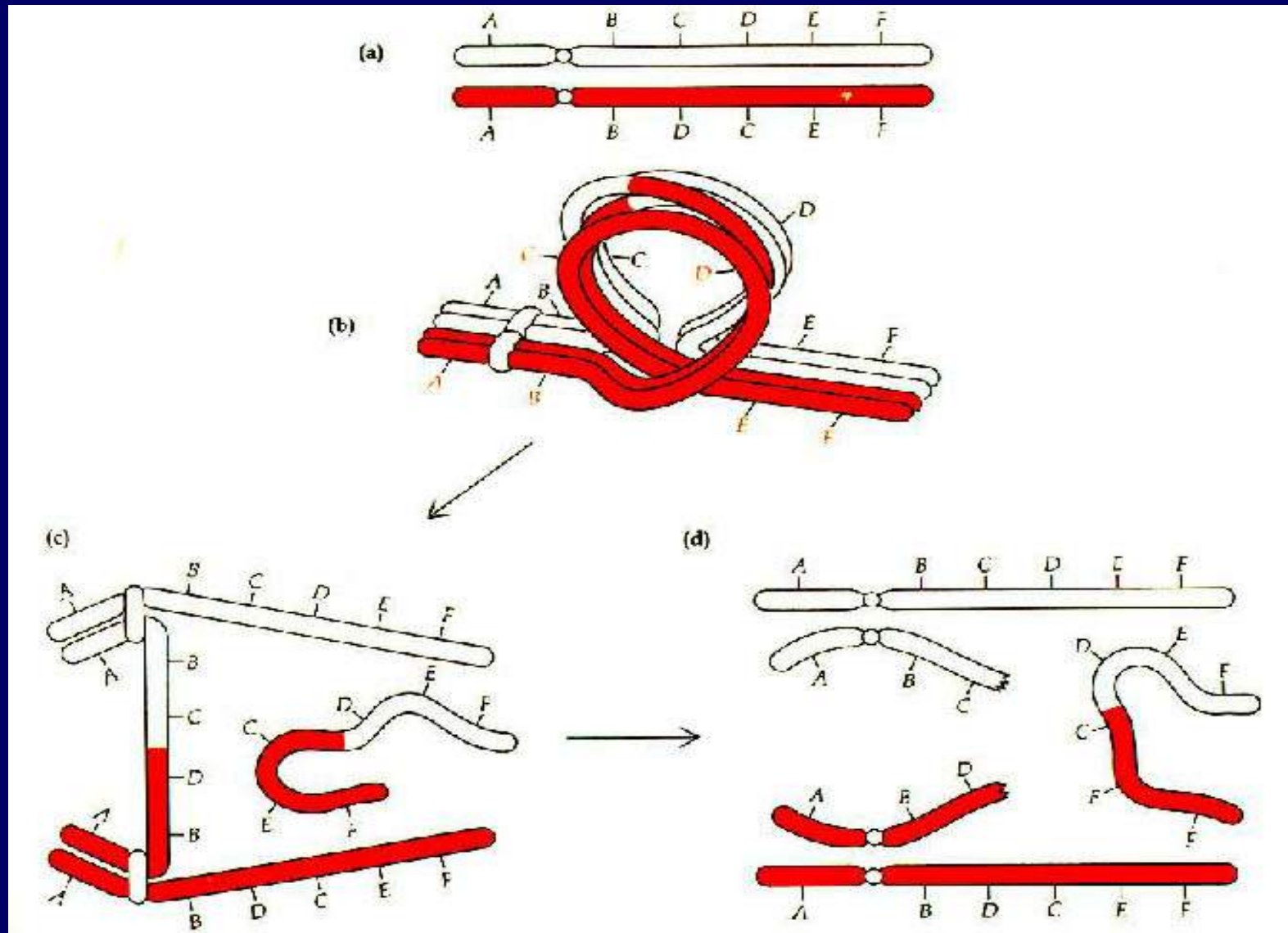
倒位杂合体的交换



臂间倒位杂合体的交换



臂内倒位杂合体的交换



(三)、倒位的遗传效应

倒位杂合体的部分不育现象:

倒位圈内发生交换后,产生的交换型配子(50%)含重复缺失染色单体,这类配子是不育的;

只有部分孢母细胞在减数分裂时倒位圈内会发生非姊妹染色单体间的交换;

倒位点可以当作一个显性基因位点看待,其性状表现就是倒位杂合体部分不育。

倒位改变了基因在染色体上的排列:

基因间距离关系发生改变;

可能引起倒位区段基因的位置效应;

倒位杂合体的基因间交换值降低:

倒位圈的结构影响联会复合体的正常形成;

倒位圈内发生交换后产生的交换型配子是不育的。

是物种进化的重要因素之一。

倒位可能导致新物种的产生。

四、易位(translocation)

(一)、易位的类别与形成

相互易位(**reciprocal translocation**)

简单易位(**simple translocation**)(转移)

易位的形成

相关术语

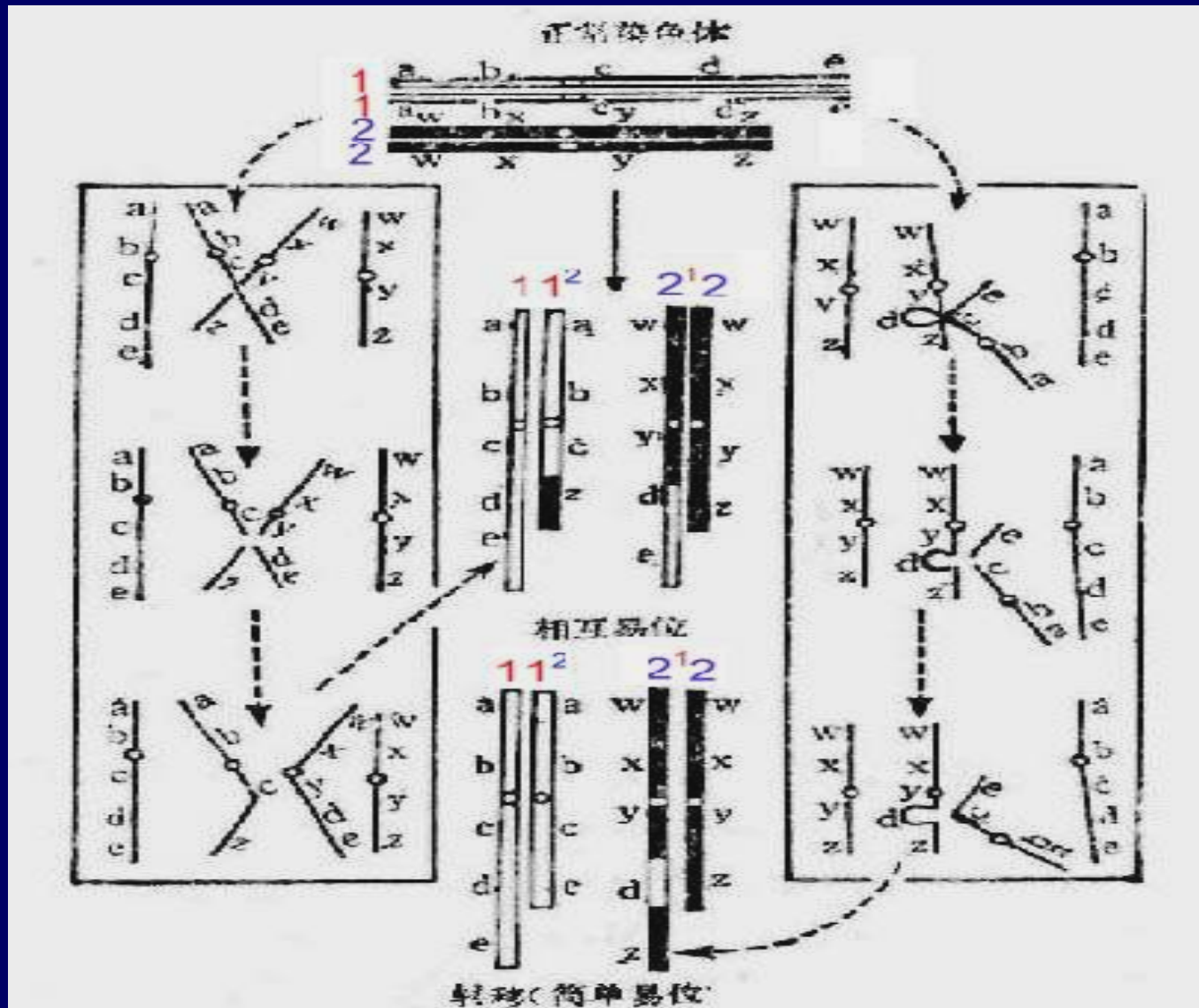
易位染色体

易位染色体的表示方法

易位杂合体(**translocation heterozygote**)

易位纯合体(**translocation homozygote**)

易位的形成



(二)、易位的细胞学鉴定

易位纯合体与简单易位

相互易位杂合体:

粗线期的十字形配对

教材p122图6-10(图)

细胞学图

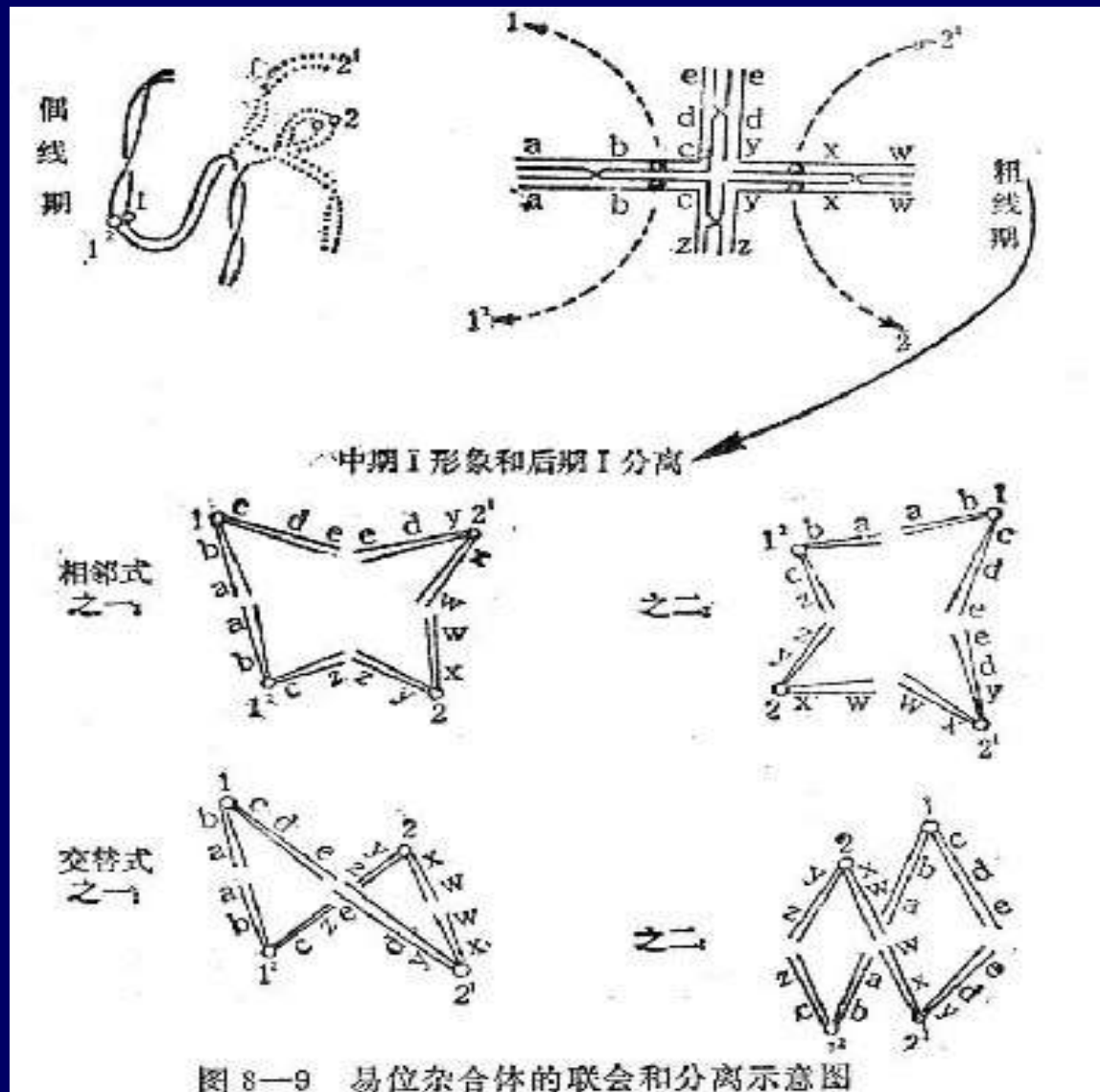
终变期的四体环或四体链

十字形配对结构发生交叉端化后所形成的大环结构(常用 O_4 表示), 或链状结构(用 C_4 表示)

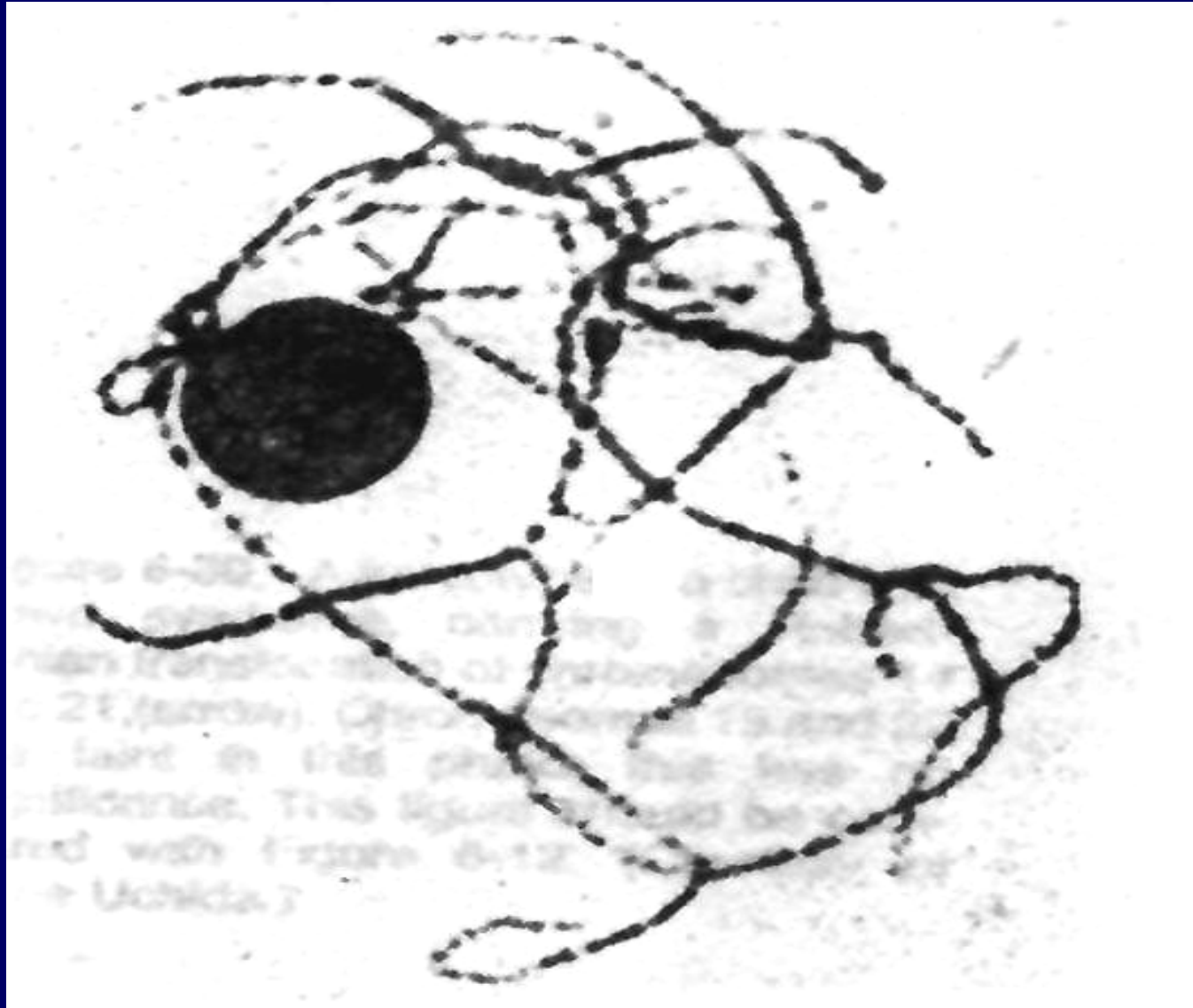
中期I的8字形或圆环形

十字形配对结构的交替式和相邻式分离

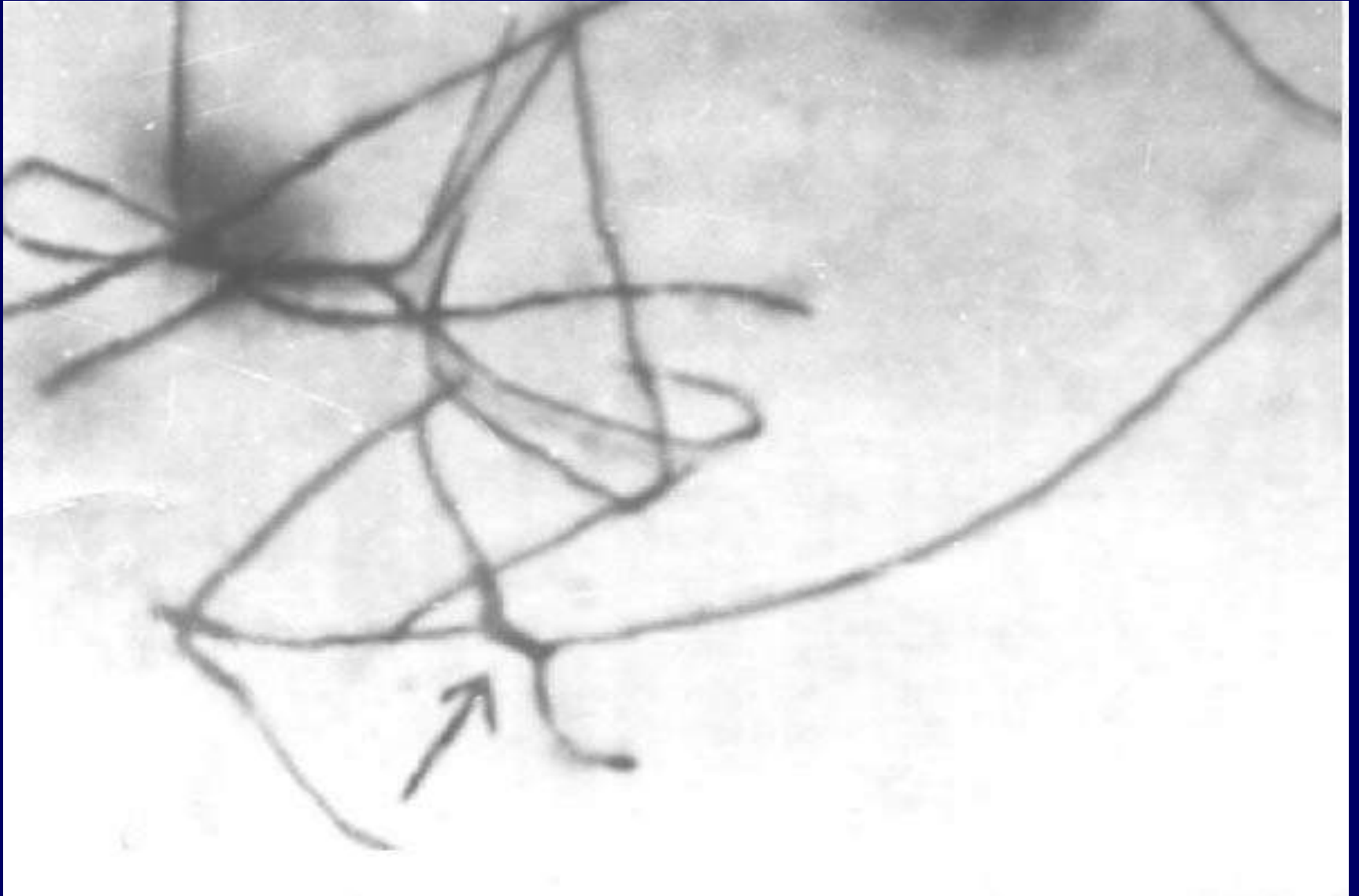
易位杂合体的联会和分离



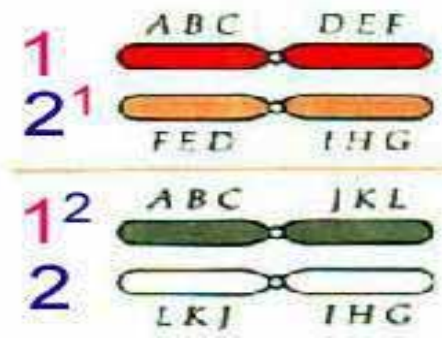
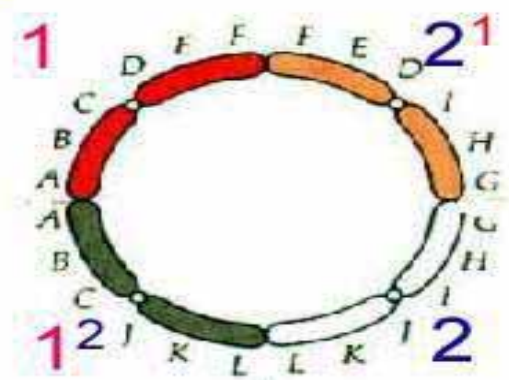
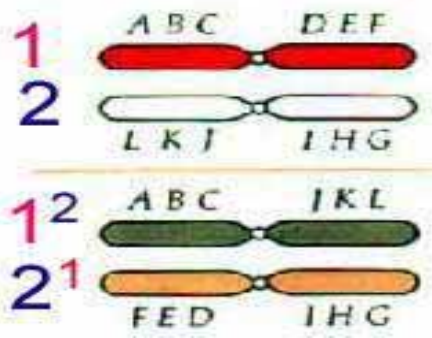
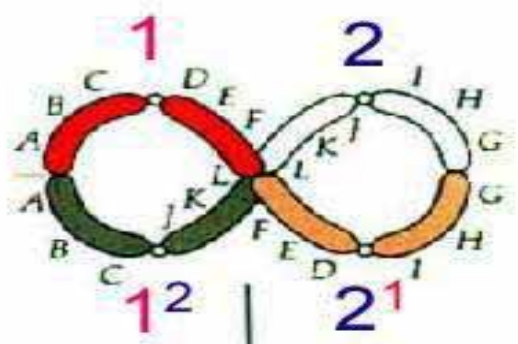
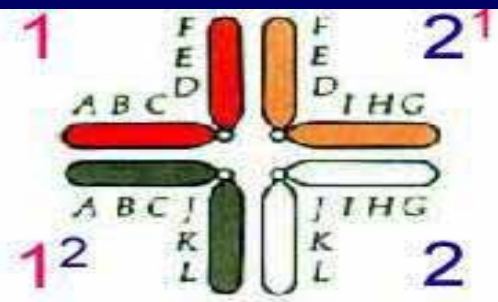
易位杂合体粗线期十字形配对



易位杂合体粗线期十字形配对



易位杂合体的联会和分离



(三)、易位的遗传效应

易位杂合体半不育现象

易位杂合体十字形配对进行交换式分离所产生的配子是可育的，而进行相邻式分离产生的配子是不育的

玉米型：相邻式与交换式各占50%，配子半不育，可视为一个半不育显性基因看待

月见草型：全部采用交替式分离，所有配子都可育

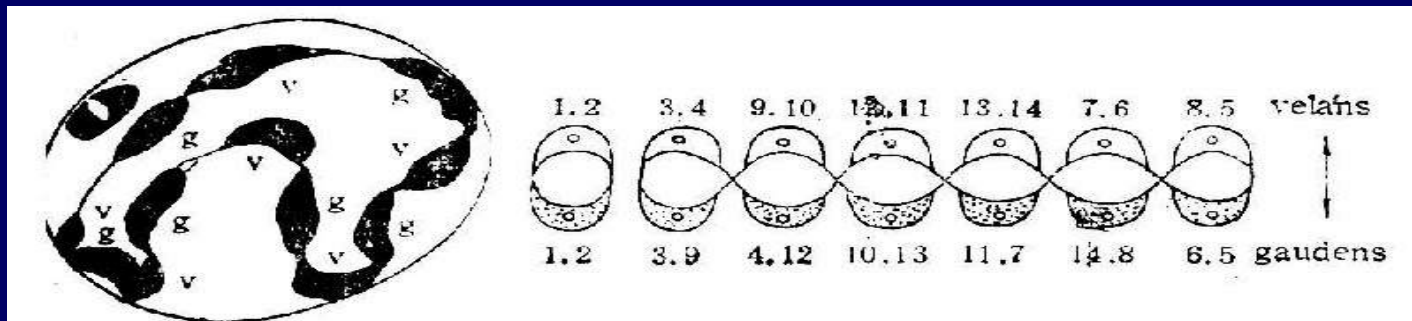


图 6-11 普通月见草减数分裂中染色体的联会 ($O_{12} + 111$) 与分离

易位改变了生物的连锁群

基因间连锁关系和位置效应变化

易位杂合体的基因重组值降低

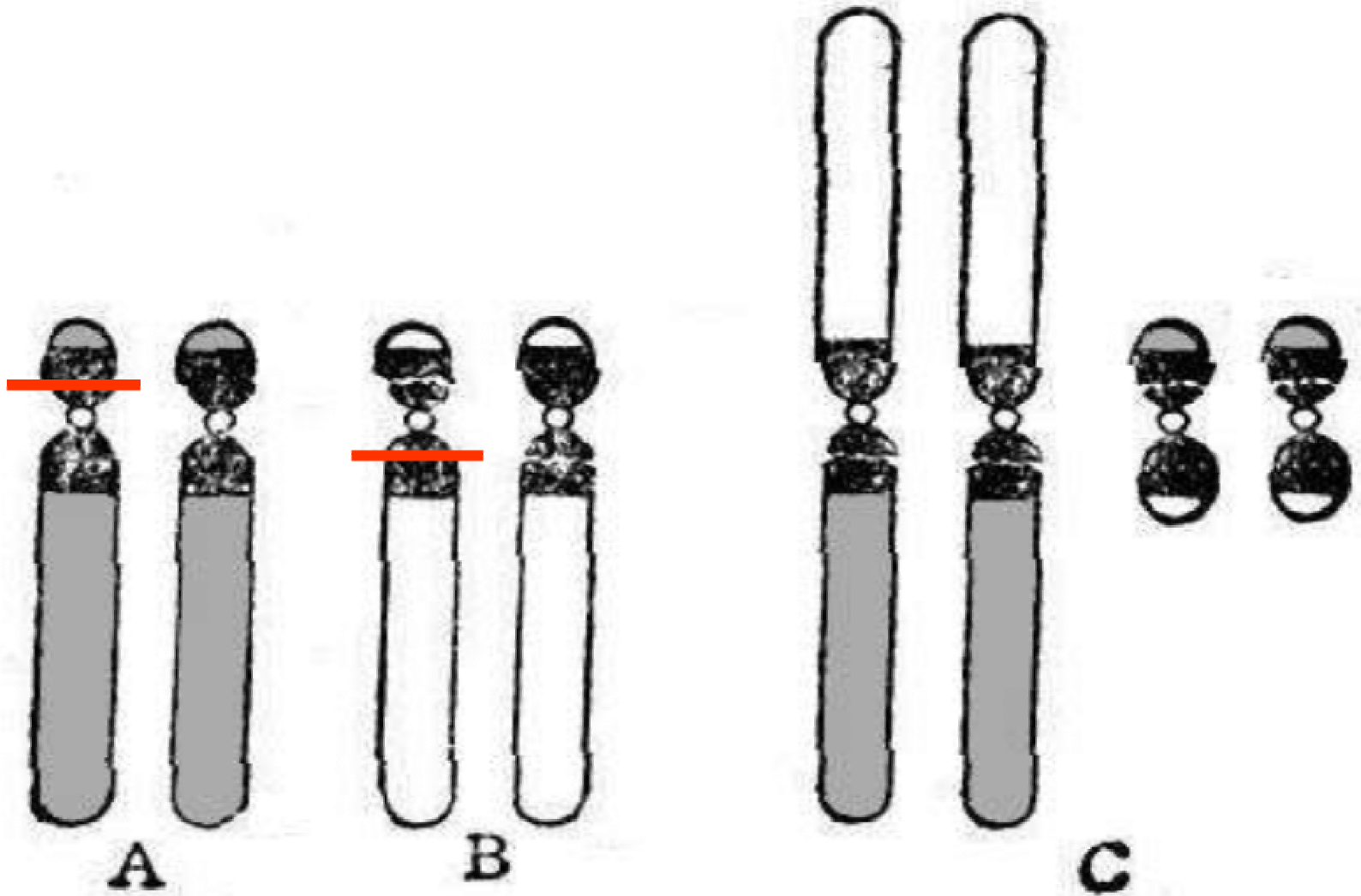
十字形结构影响联会复合体中交换的正常形成

易位与生物进化和新物种形成

相互易位纯合体可以保存形成的新的连锁群关系

易位可能导致染色体融合，引起染色体数目变异

染色体融合



第二节 染色体结构变异的应用

一、利用结构变异进行基因定位

利用缺失的假显性现象将基因定位到染色体某一个区段

以易位点为遗传标记(半不育)进行连锁分析

*二、果蝇的CIB测定

*三、利用易位创造玉米不育系的保持系

*四、易位在家蚕生产上的应用

五、结构变异在植物育种中的应用

染色体重复与基因剂量效应的应用

利用易位转移栽培作物的野生近缘种的遗传物质

染色体数目变异现象的发现

狄·弗里斯(1901)发现普通月见草 (*Oenothera lamarckiana*, $2n=14$) 中存在一些组织和器官巨大化的变异型，认为是基因突变产生的新种，并将之命名为巨型月见草 (*O. gigas*)。

以后的研究发现这些类型并不是由于基因突变产生，而是由于染色体数目变异造成 ($2n=28$)。

第三节 染色体数目变异

一、染色体组及其倍数性

二、同源多倍体

三、异源多倍体

四、多倍体的形成途径及其应用

五、单倍体

六、非整倍体及其应用

一、染色体组及其倍数性

(一)染色体组(genome)及其基本特征:

生物一个属中二倍体种配子中具有的全部染色体称为该生物属的一个染色体组。

染色体基数(x): 一个物种染色体组的染色体数目。

染色体组的基本特征:

不同属往往具有独特的染色体基数;

一个染色体组的各个染色体间形态、结构和载有的基因均彼此不同, 并且构成一个完整而协调的整体, 任何一个成员或其组成部分的缺少对生物都是有害的(生活力降低、配子不育或性状变异)。

(二)、整倍体(euploid)

1. 整倍体：染色体数目是x的整倍的生物个体

| | | |
|---------------------|---------|--------|
| 一倍体(monoploid, x) | $2n=x$ | |
| 二倍体(diploid, 2x) | $2n=2x$ | $n=x$ |
| 三倍体(triploid, 3x) | $2n=3x$ | |
| 四倍体(tetraploid, 4x) | $2n=4x$ | $n=2x$ |
| ⋮ | | |

● 例：

玉米：二倍体($2n=2x=20$, $n=x=10$)

水稻：二倍体($2n=2x=24$, $n=x=12$)

普通小麦：六倍体($2n=6x=42$, $n=3x=21$, $x=7$)

2. 一倍体减数分裂——

单价体(**univalent**)的形成与行为:

- (1). 后期I单价体随机分配，后期II染色单体分离；
- (2). 后期I染色体单体分离，后期II染色体随机分配；
- (3). 后期I单价体丢失。

3. 多倍体(**polyploid**):

具有三个或三个以上染色体组的整倍体。

即：三倍体及以上均称为多倍体。

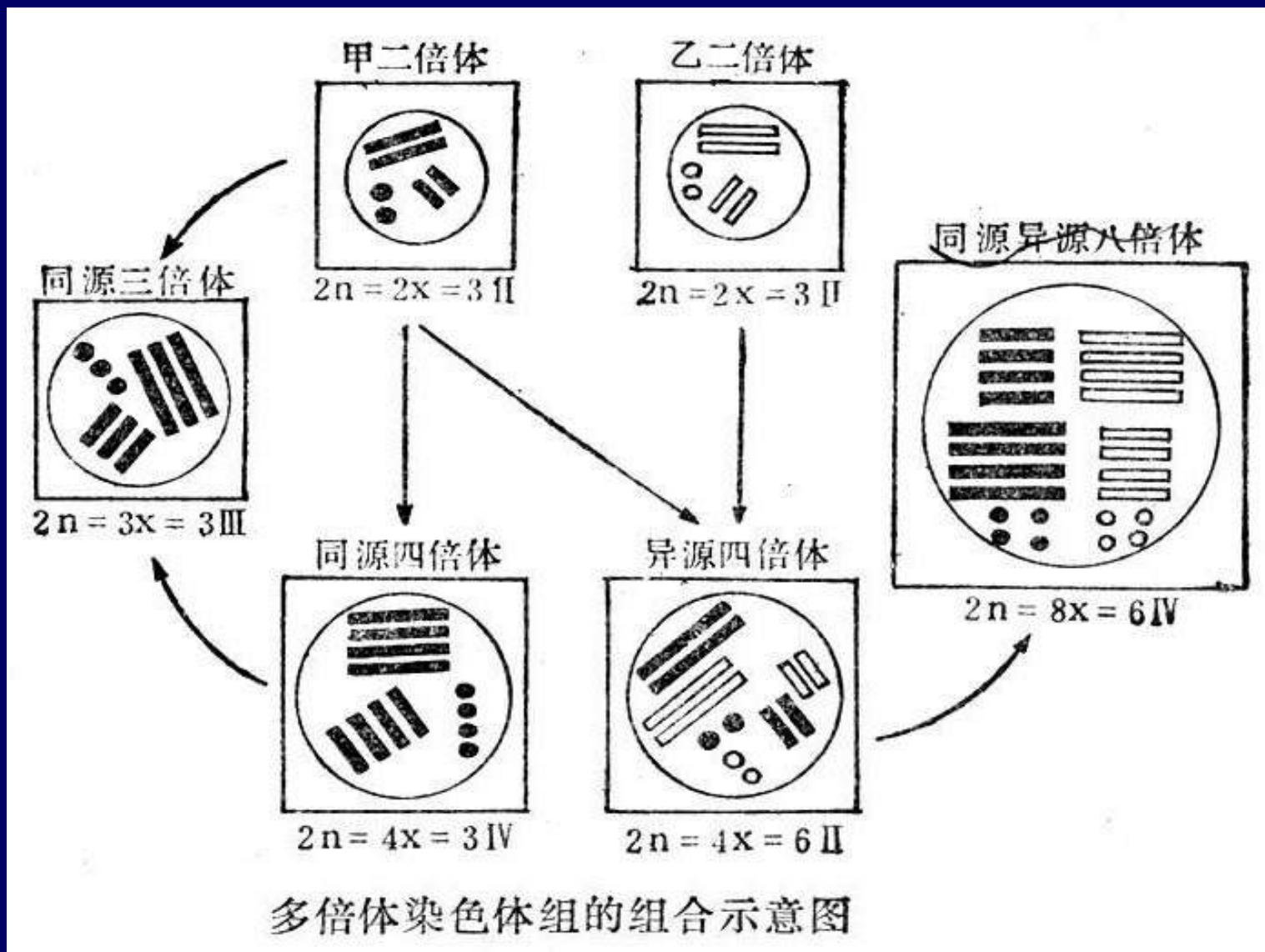
4. 多倍体的同源性与异源性同源多倍体 (autopolyploid)

同源多倍体是指增加的染色体组来自同一物种，一般是由二倍体的染色体直接加倍得到。

● 异源多倍体(allopolyploid)

异源多倍体是指增加的染色体组来自不同物种，一般是由不同种、属间的杂交种染色体加倍形成的。

多倍体的形成及染色体组构成示意图



整倍体和非整倍体

整倍体和非整倍体的染色体组(x)及其染色体的变异类型

| 染色体数目的变异 | | 染色体组(x) 及其染色体 | 合子染色体数(2n)及其组成 | | | 联会 | |
|----------|-----|--|--|---|---|---|------------|
| | | | 染色体组数 | 染色体组类别 | 染色体 | | |
| 整倍体 | 二倍体 | A = a ₁ a ₂ a ₃ | 2x | AA | a ₁ a ₂ a ₃ a ₁ a ₂ a ₃ | 3 II | |
| | | B = b ₁ b ₂ b ₃ | 2x | BB | b ₁ b ₂ b ₃ b ₁ b ₂ b ₃ | 3 II | |
| | | E = e ₁ e ₂ e ₃ | 2x | EE | e ₁ e ₂ e ₃ e ₁ e ₂ e ₃ | 3 II | |
| | 同源 | 三倍体 | A = a ₁ a ₂ a ₃ | 3x | AAA | a ₁ a ₂ a ₃ a ₂ a ₃ a ₁ a ₂ a ₃ | 3 III |
| | | 四倍体 | 同上 | 4x | AAAA | a ₁ a ₂ a ₃ a ₂ a ₃ a ₁ a ₂ a ₃ a ₁ a ₂ a ₃ | 3 IV |
| | 异源 | 四倍体 | A = a ₁ a ₂ a ₃ B = b ₁ b ₂ b ₃ | 4x | AA ¹ BB | (a ₁ a ₂ a ₃ a ₂ a ₃ a ₁) (b ₁ b ₂ b ₃ b ₂ b ₃ b ₁) | 6 II |
| 六倍体 | | A = a ₁ a ₂ a ₃ B = b ₁ b ₂ b ₃ E = e ₁ e ₂ e ₃ | 6x | AAB ¹ B ¹ E ¹ E ¹ | a ₁ a ₂ a ₃ a ₂ a ₃ a ₁ b ₁ b ₂ b ₃ b ₂ b ₃ b ₁ e ₁ e ₂ e ₃ e ₂ e ₃ e ₁ | 9 II | |
| 三倍体 | | 同上 | 3x | A ¹ B ¹ E ¹ | (a ₁ a ₂ a ₃) (b ₁ b ₂ b ₃) (e ₁ e ₂ e ₃) | 9 I | |
| 非整倍体 | 亚倍体 | 单倍体 | A = a ₁ a ₂ a ₃ | 2n - 1 | AAB(B - 1b ₃) | (a ₁ a ₂ a ₃ a ₂ a ₃ a ₁) (b ₁ b ₂ b ₂ b ₃) | 5 II + I |
| | | 缺体 | 同上 | 2n - 2 | AA(B - 1b ₃)(B - 1b ₃) | (a ₁ a ₂ a ₂ a ₃ a ₃ a ₁) (b ₁ b ₂ b ₂ b ₂) | 5 II |
| | | 双单体 | 同上 | 2n - 1 - 1 | AAB(B - 1b ₂ - 1b ₃) | (a ₁ a ₂ a ₂ a ₃ a ₃ a ₁) (b ₁ b ₁ b ₂ b ₃) | 4 II + 2 I |
| | 超倍体 | 三倍体 | A = a ₁ a ₂ a ₃ | 2n + 1 | A(A + 1a ₁) | a ₁ a ₂ a ₂ a ₃ a ₃ a ₁ | 2 II + III |
| | | 四倍体 | 同上 | 2n + 2 | A(A + 2a ₁) | a ₁ a ₂ a ₂ a ₃ a ₃ a ₁ a ₁ | 2 II + IV |
| | | 双三倍体 | 同上 | 2n + 1 + 1 | A(A + 1a ₁ + 1a ₂) | a ₁ a ₂ a ₂ a ₃ a ₃ a ₁ a ₂ | II + 2 III |

(三)、非整倍体(aneuploid)

●非整倍体：指体细胞核内的染色体不是染色体组的完整倍数，与该物种正常合子($2n$)多或少一个以至若干个的现象。

超倍体(hyperploid):染色体数多于 $2n$;

亚倍体(hypoploid):染色体数少于 $2n$ 。

●非整倍体的类型

三体(trisomic): $2n+1$

单体(monosomic): $2n-1$

双三体(double trisomic): $2n+1+1$

双单体(double monosomic): $2n-1-1$

四体(tetrasomic): $2n+2$

缺体(nullisomic): $2n-2$

二、同源多倍体

(一)、同源多倍体的特征

(二)、同源多倍体的联会与分离

(包括：染色体的联会和分离与基因的分)

(一)、同源多倍体的特征

●形态特征

一般情况下，在一定范围内，随染色体组数增加：(也有另外)

细胞与细胞核体积增大；

组织器官(气孔、保卫细胞、叶片、花朵等)巨大化，生物个体更高大粗壮；

成熟期延迟、生育期延长。

●生理特征

由于基因剂量效应，同源多倍体的生化反应与代谢活动加强；许多性状的表现更强。如：

大麦同源四倍体籽粒蛋白质含量比二倍体原种增加**10-12%**；

玉米同源四倍体籽粒胡萝卜素含量比二倍体原种增加**43%**。

(一)、同源多倍体的特征

●生殖特征。

配子育性降低甚至完全不育。

●特殊表型变异。

基因间平衡与相互作用关系破坏而表现一些异常的性状表现；

西葫芦的果形变异：二倍体(梨形)→四倍体(扁圆)；

菠菜的性别决定：XY型性别决定，四倍体水平只要具有Y染色体就为雄性植株。

(二)、同源多倍体的联会与分离

●同源组与多价体

在细胞内，具有同源关系的一组染色体合称为一个同源组

二倍体生物细胞内每个同源组有两条同源染色体，减数分裂前期 I 每对同源染色体联会形成一个二价体(II)

同源多倍体的每个同源组含有三条或三条以上同源染色体，减数分裂前期 I 往往同时有三条以上的染色体参与形成联会复合体，形成多价体(**multivalent**)，如：三价体(III)、四价体(IV)

1.同源三倍体

●同源组三条染色体的联会

(1)三价体: III

(2)二价体与单价体: II + I

●后期 I 同源组染色体的分离

(1)2/1

(2)2/1 (单价体随机进入一个二分体细胞)



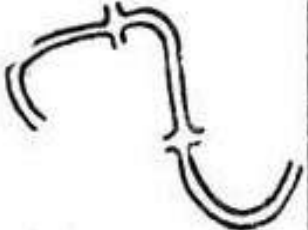


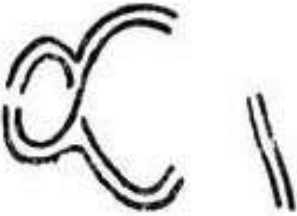
1/1 (单价体丢失)

●分离结果与遗传效应

(1)配子的染色体组成极不平衡

(2)高度不育

同源三倍体染色体的联会与分离

| 联会形式 | 偶线期形象 | 双线期形象 | 终变期或中期 I | 后期 I 分离 |
|--------|--|--|--|--------------------|
| III |  |  |  | 2/1 |
| II + I |  |  |  | 2/1或1/1 (单价体丢失) |

同源三倍体每个同源组的三个染色体的联会和分离

2.同源四倍体

(1)染色体的联会和分离

染色体联会

后期I同源组染色体的分离

(1)IV

2/2, 3/1

(2)III+ I

2/2, 3/1 (2/1)

(3)II + II

2/2

(4)II + I + I

2/2, 3/1 (2/1, 1/1)

分离结果与遗传效应

(1)配子的染色体组成不平衡

(2)配子育性明显降低

同源四倍体染色体的联会与分离

| 前期联会 | 偶线期形象 | 双线期形象 | 终变期形象 | 后期I分离 |
|------------|-------|-------|-------|-------------------------------------|
| IV | | | | 2/2 或 3/1 |
| III + I | | | | 2/2 或 3/1 或 (2/1) |
| II + II | | | | 2/2 |
| II + I + I | | | | 2/2 或 3/1 (或2/1) (或1/1) |

同源四倍体每个同源组染色体的联会和分离

2.同源四倍体

(2)基因分离

- 多倍体的基因型

- 以染色体为单位随机分离

三式杂合体(AAAa)

联会时全部形成四价体

后期I都按2/2式分离

- *以染色单体为单位随机分离

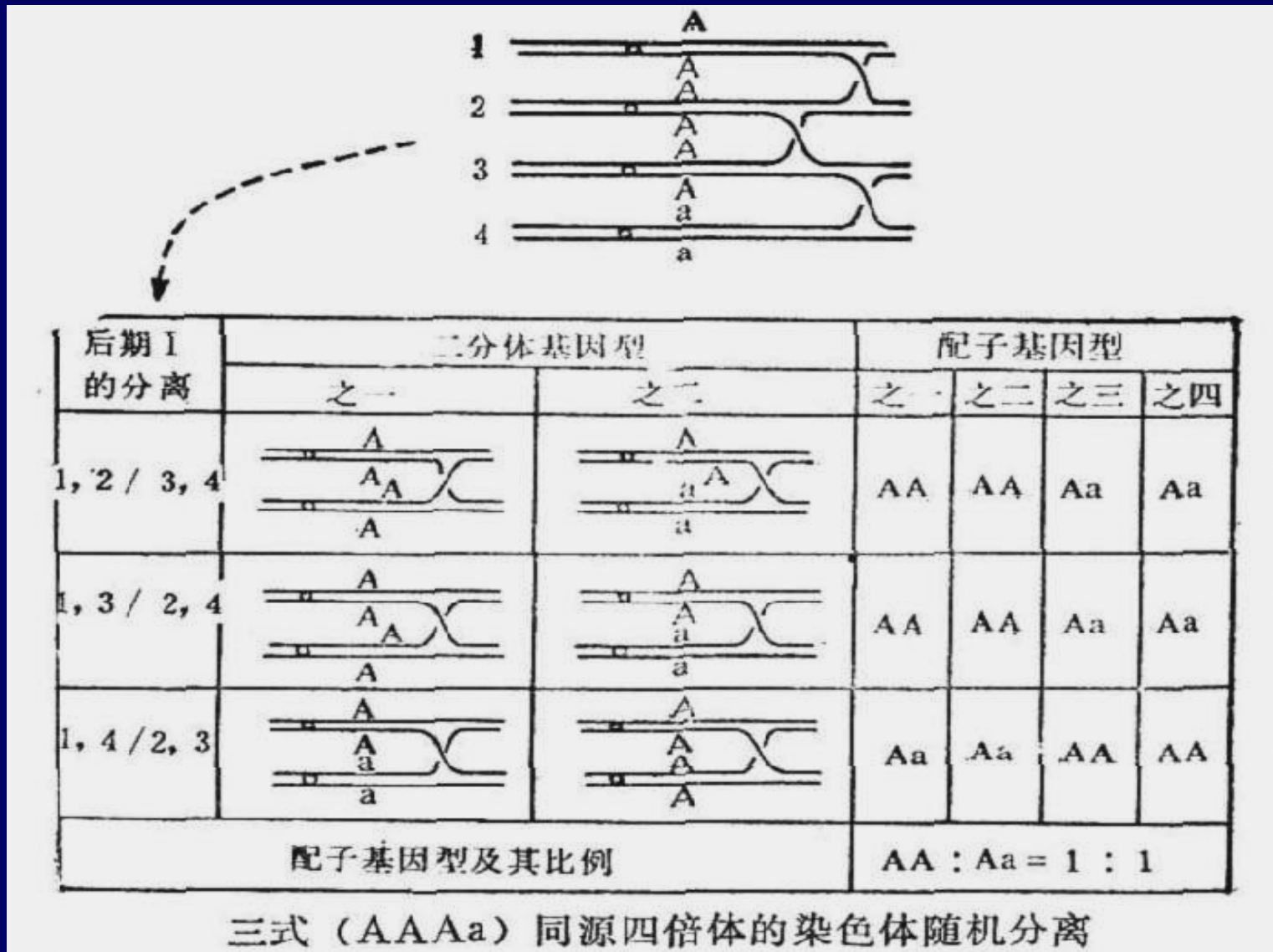
(条件同上)

- 同源四倍体基因分离的实际情况

多倍体的基因型

| 倍性水平 | 基因型 |
|------|--------------------------|
| 二倍体 | aa Aa AA |
| 三倍体 | aaa Aaa AAa AAA |
| 四倍体 | aaaa Aaaa AAaa AAAa AAAA |
| | 零式 单式 复式 三式 四式 |

三式(AAAa)同源四倍体染色体随机分离



同源四倍体染色体随机分离结果

同源四倍体某位点的等位基因的染色体随机分离

| 同源四倍体 杂合基因型 | 配 子 | | | | 自交子代基因型和比例 | | | | | 自交子代表现型 | | |
|----------------|-------|----|----|--------------|----------------|------------------|-------------------------------|-----------------|----------------|---------|---|------|
| | 种类和比例 | | | 纯合隐性 配子的% | A ⁴ | A ³ a | A ² a ² | Aa ³ | a ⁴ | 种类和比例 | | a% |
| | AA | Aa | aa | | | | | | | A | a | |
| AAAa | 1 | 1 | | 0 | 1 | 2 | 1 | | | 全部 | | 0 |
| AAaa | 1 | 4 | 1 | 16.7 | 1 | 8 | 18 | 8 | 1 | 35 | 1 | 2.8 |
| Aaaa | | 1 | 1 | 50.0 | | | 1 | 2 | 1 | 3 | 1 | 25.0 |

*染色单体随机分离情况下配子基因型比例

$$AA \text{ 的组合数} = C_6^2 = \frac{6!}{(6-2)! \times 2!} = 15$$

$$Aa \text{ 的组合数} = C_6^1 \times C_2^1 = \frac{6!}{(6-1)! \times 1!} \times \frac{2!}{(2-1)! \times 1!} = 12$$

$$aa \text{ 的组合数} = C_2^2 = 1$$

*同源四倍体染色单体随机分离结果

同源四倍体某位点的等位基因的染色单体随机分离

| 同源四倍体 杂合基因型 | 配子 | | | | 自交子代基因型和比例 | | | | | 自交子代表现型 | | |
|----------------|-------|----|----|--------------|----------------|------------------|-------------------------------|-----------------|----------------|---------------|------------|-------|
| | 种类和比例 | | | 纯合隐性 配子的% | A ⁴ | A ³ a | A ² a ² | Aa ³ | a ⁴ | 种类和比例 | | a% |
| | AA | Aa | aa | | | | | | | A | a | |
| AAAa | 15 | 12 | 1 | 3.57 | 225 | 360 | 174 | 24 | 1 | 783 | 1 | 0.127 |
| AAaa | 3 | 8 | 3 | 21.43 | 9 | 48 | 82 | 48 | 9 | 187 (20.8) | 9 (1) | 4.59 |
| Aaaa | 1 | 12 | 15 | 53.57 | 1 | 24 | 174 | 360 | 225 | 559 (2.44) | 225 (1) | 28.7 |

三、异源多倍体

●异源多倍体是生物进化、新物种形成的重要因素之一

被子植物纲中 30-35%

禾本科植物 70%

许多农作物：小麦、燕麦、甘蔗等

其它农作物：烟草、甘蓝型油菜、棉花等

●自然界中能正常繁殖的异源多倍体物种几乎都是偶倍数

细胞内的染色体组成对存在，同源染色体能正常配对形成二价体，并分配到配子中去，因而其遗传表现与二倍体相似

(一)、偶倍数的异源多倍体

●1.偶倍数异源多倍体的形成及证明(人工合成)

普通烟草(*Nicotiana tabacum*)

普通小麦(*Triticum aestivum*)

●2.染色体的部分同源性——部分同源群

小麦属染色体的部分同源群

部分同源染色体间可能具有少数相同基因(控制同一性状，表现为多因一效)

有时可能相互代替(补偿效应)

减数分裂过程中可能发生异源联会(**allosynapsis**)

普通烟草(*Nicotiana tabacum*)的起源

烟草属 (*Nicotiana*, $x=12$)

拟葶毛烟草
(*N. tomentosiformis*)
($2n=2x=TT=24=12 \text{ II}$)

×

美花烟草
(*N. sylvestris*)
($2n=2x=SS=24=12 \text{ II}$)

种间杂种
($2n=2x=TS=24=24 \text{ I}$)

加倍

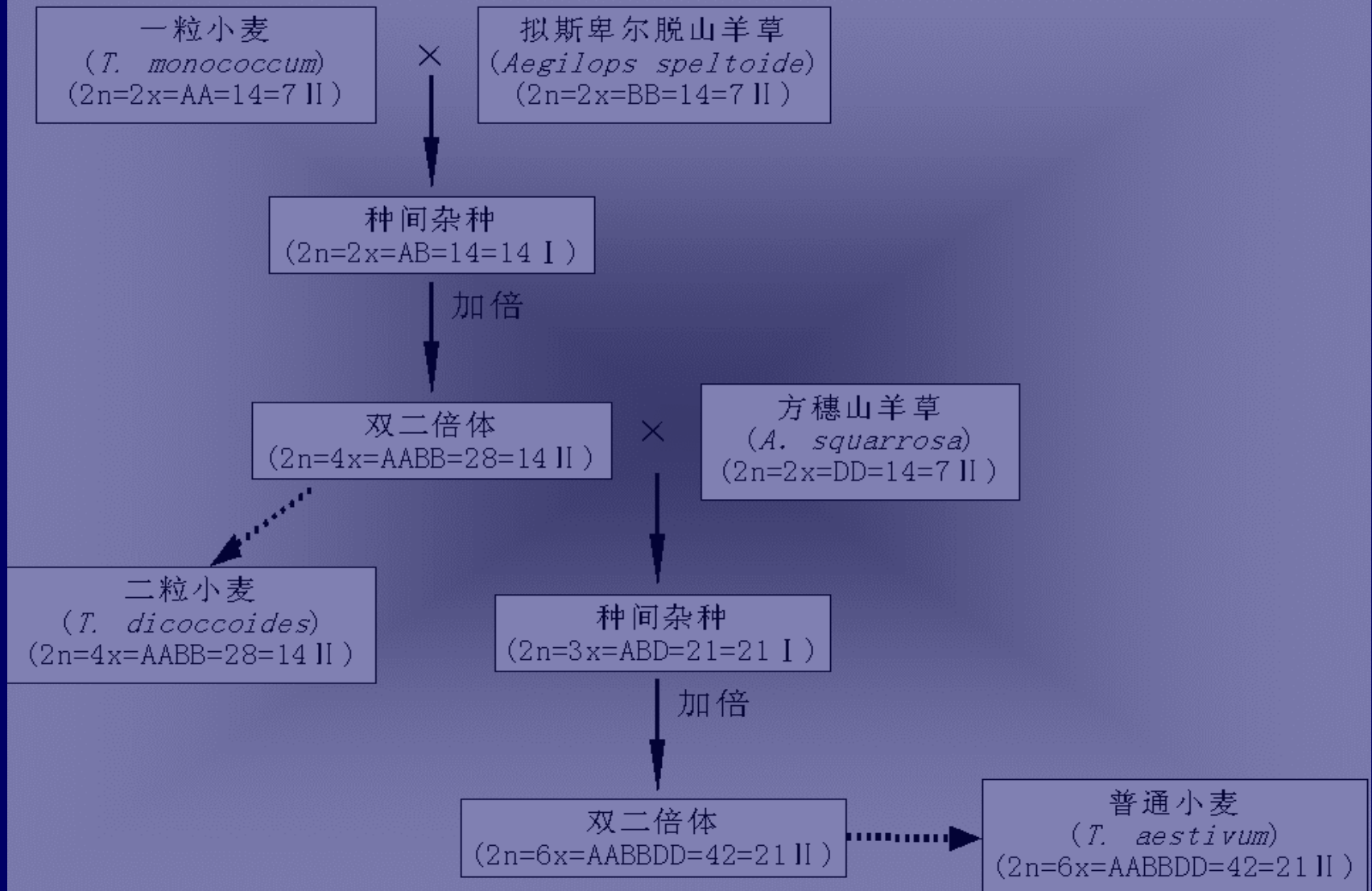
双二倍体
($2n=4x=TTSS=48=24 \text{ II}$)

普通烟草
(*N. tabacum*)
($2n=4x=TTSS=48=24 \text{ II}$)



普通小麦(*Triticum aestivum*)的起源

小麦属 (*Triticum*, $x=7$)



普通小麦(*T. aestivum*)的染色体



普通小麦染色体组的部分同源关系

| 染色体组 | A | B | D | 黑麦R | 大麦H |
|-------|----|----|----|-----|-----|
| 部分同源组 | 1A | 1B | 1D | 1R | 1H |
| | 2A | 2B | 2D | 2R | 2H |
| | 3A | 3B | 3D | 3R | 3H |
| | • | • | • | • | • |
| | • | • | • | • | • |
| | 7A | 7B | 7D | 7R | 7H |

普通小麦粒色遗传

● 普通小麦粒色

红色对白色为显性

● 受三对基因控制

R_1, r_1 **3D**

R_2, r_2 **3A**

R_3, r_3 **3B**

普通小麦2D对2B的补偿效应

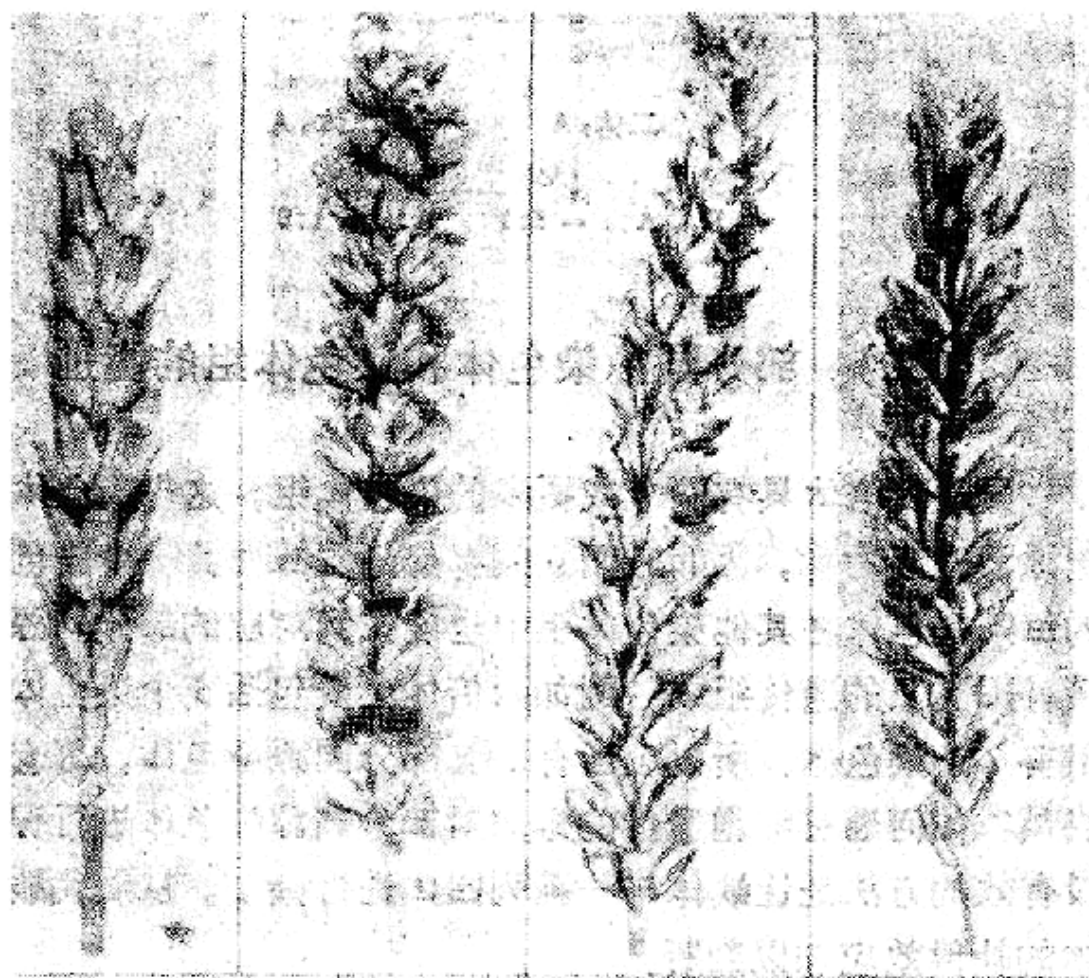


图 8-11 小麦四体 2D 对缺体 2B 的补偿效应自左至右：缺体 2D、正常、缺体 2D-四体 2B、四体 2B (引自 E. R. Sears 1944)

(一)、偶倍数的异源多倍体

●3. 染色体组的染色体基数

偶倍数的异源多倍体是二倍体物种的双二倍体，因此其染色体数是其亲本物种染色体数之和。

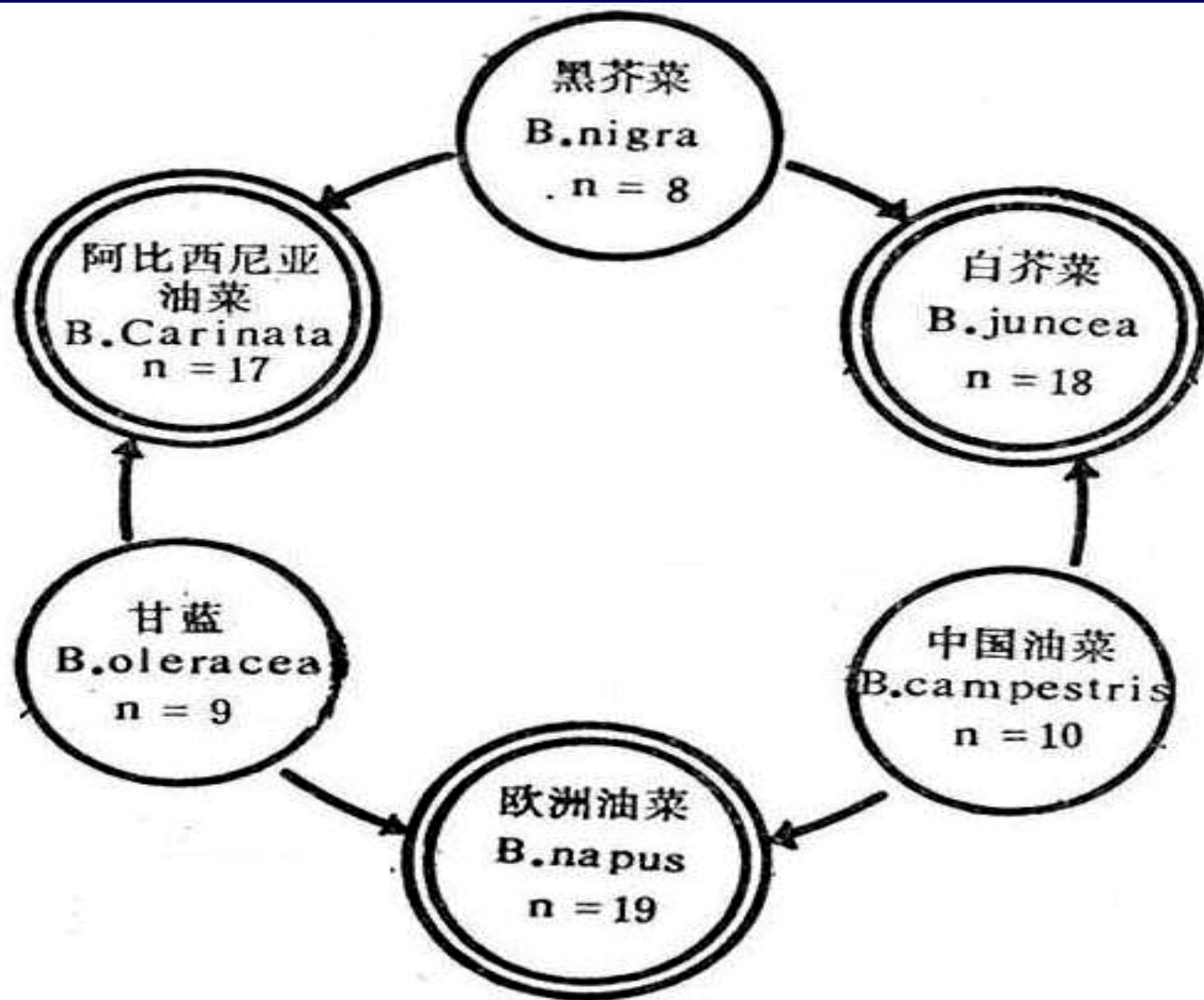
两亲本物种的染色体组的基数可能相同

如：普通烟草 ($x=12$)、普通小麦 ($x=7$)

也可能不同

如芸苔属各物种的染色体基数

芸苔属(*Brassica*)各物种的关系



(二)、奇倍数的异源多倍体

1.奇倍数异源多倍体的产生及其特征

偶倍数异源多倍体物种间杂交

奇倍数异源多倍体在联会配对时形成众多的单价体，染色体分离紊乱，配子中染色体组成不平衡，因而很难产生正常可育的配子

2.倍半二倍体(**sesquidiploid**)

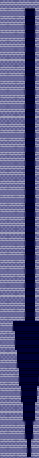
形成与用途

异源五倍体小麦的形成之一

普通小麦
($2n=6x=AABBDD=42=21 \text{ II}$)

×

圆锥小麦
($2n=4x=AABB=28=14 \text{ II}$)



异源五倍体
($2n=5x=AABBD=35=14 \text{ II}+7 \text{ I}$)

异源五倍体小麦的形成之二

普通小麦

($2n=6x=AABBDD=42=21 II$)

×

提莫菲维小麦

($2n=4x=AAGG=28=14 II$)



异源五倍体

($2n=5x=AABGD=35=7 II+21 I$)

异源三倍体小麦的形成

一粒小麦
($2n=2x=AA=14=7 \text{ II}$)

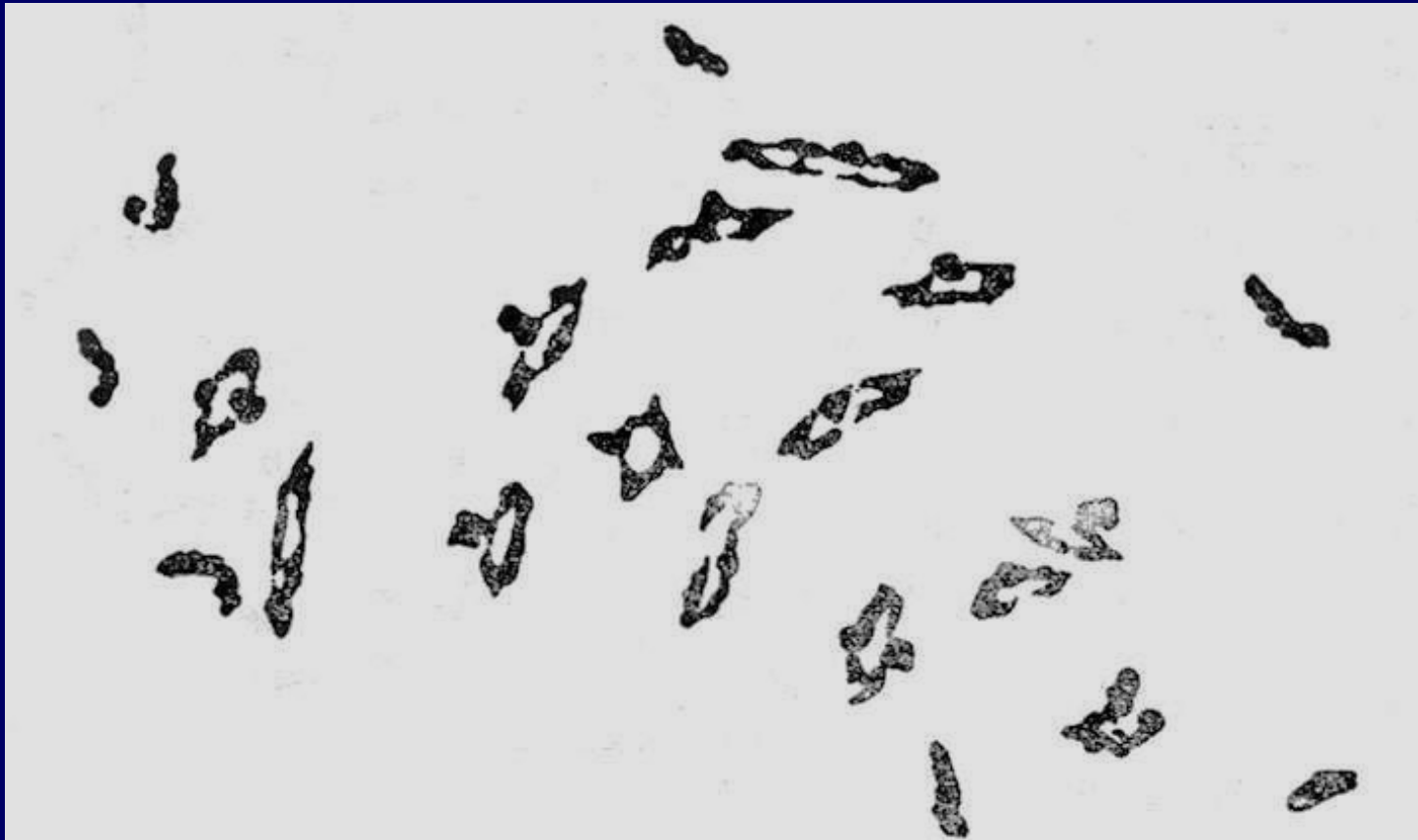
×

圆锥小麦
($2n=4x=AABB=28=14 \text{ II}$)



异源三倍体
($2n=3x=AAB=21=7 \text{ II} + 7 \text{ I}$)

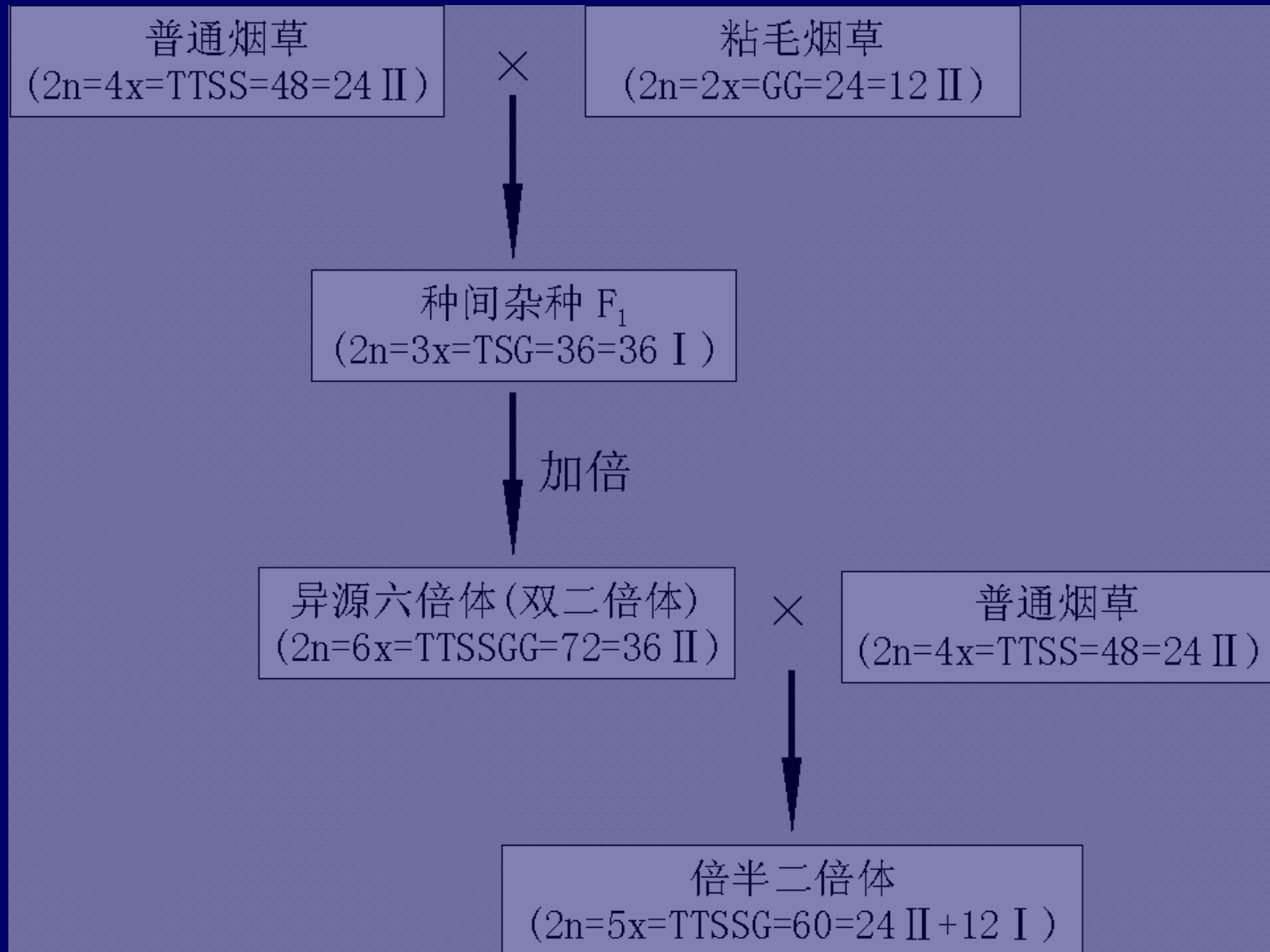
异源五倍体小麦的联会



普通小麦和硬粒小麦杂交形成的异源五倍体小麦减数分裂中
期 I 的联会情况

$$(2n=5x=AABBBD=14_{II}+7_I)$$

普通烟草与粘毛烟草的倍半二倍体



四、多倍体的形成途径及其应用

(一)、未减数配子结合——减数分裂

(二)、体细胞染色体数加倍——有丝分裂

(三)、人工诱导多倍体的应用

(一)、未减数配子结合——减数分裂

●1.未减数配子的形成

减数第一分裂复原

减数第二分裂复原

●2.未减数配子融合

桃树($2n=2x=16=8\text{ II}$)的未减数配子($n=2x=16$)融合形成同源多倍体

未减数配子 \oplus 未减数配子——四倍体($2n=4x=32=8\text{ IV}$)

未减数配子 \oplus 正常配子 ——三倍体($2n=3x=24=8\text{ III}$)

种间杂种 F_1 未减数配子融合形成异源多倍体

例：(萝卜 \times 甘蓝) F_1 未减数配子融合

(萝卜 × 甘蓝)F₁未减数配子融合

萝卜 (*Raphanus sativus*) 甘蓝 (*Brassica oleracea*)

萝卜
($2n=2x=RR=18=9 \text{ II}$)

×

甘蓝
($2n=2x=BB=18=9 \text{ II}$)

种间杂种 F₁
($2n=2x=RB=18=18 \text{ I}$)

减数分裂

产生含不同染色体数的配子

未减数配子

0, 1, 2, ..., 6, 7, ..., 11, 12, ..., 17, 18

未减数配子 ⊕ 未减数配子



双二倍体
($2n=4x=RRBB=36=18 \text{ II}$)



新属 (萝卜甘蓝属)
(*Raphanobrassica*)

(二)、体细胞染色体数加倍——有丝分裂

●体细胞染色体加倍的方法

最常用的方法：秋水仙素处理分生组织

阻碍有丝分裂细胞纺锤丝(体)的形成

处理浓度：**0.01-0.4%(0.2%)**

处理时间：视材料而定

间歇处理效果更好

●同源多倍体的诱导

诱导二倍体物种染色体加倍——同源多倍体(偶倍数)

●异源多倍体的诱导

诱导杂种 F_1 染色体加倍——双二倍体

诱导二倍体物种染色体加倍——同源多倍体——杂交——双二倍体

(三)、人工诱导多倍体的应用

1.克服远缘杂交的不孕性

远缘杂交

远缘杂种的不孕性

亲本之一染色体加倍可能克服不孕性

2.克服远缘杂种的不实性

杂种不实的原因(配子不育)

解决办法

杂种 F_1 染色体加倍(双二倍体)

亲本物种加倍后再杂交

3.创造种间杂交育种的中间亲本

实质是克服远缘杂交不育性

(三)、人工诱导多倍体的应用

4.人工合成新物种、育成作物新类型

●人工合成同源多倍体

方法：直接加倍

考虑的问题：

生产性能是否增强

染色体联会配对是否正常

产生配子是否正常、可育

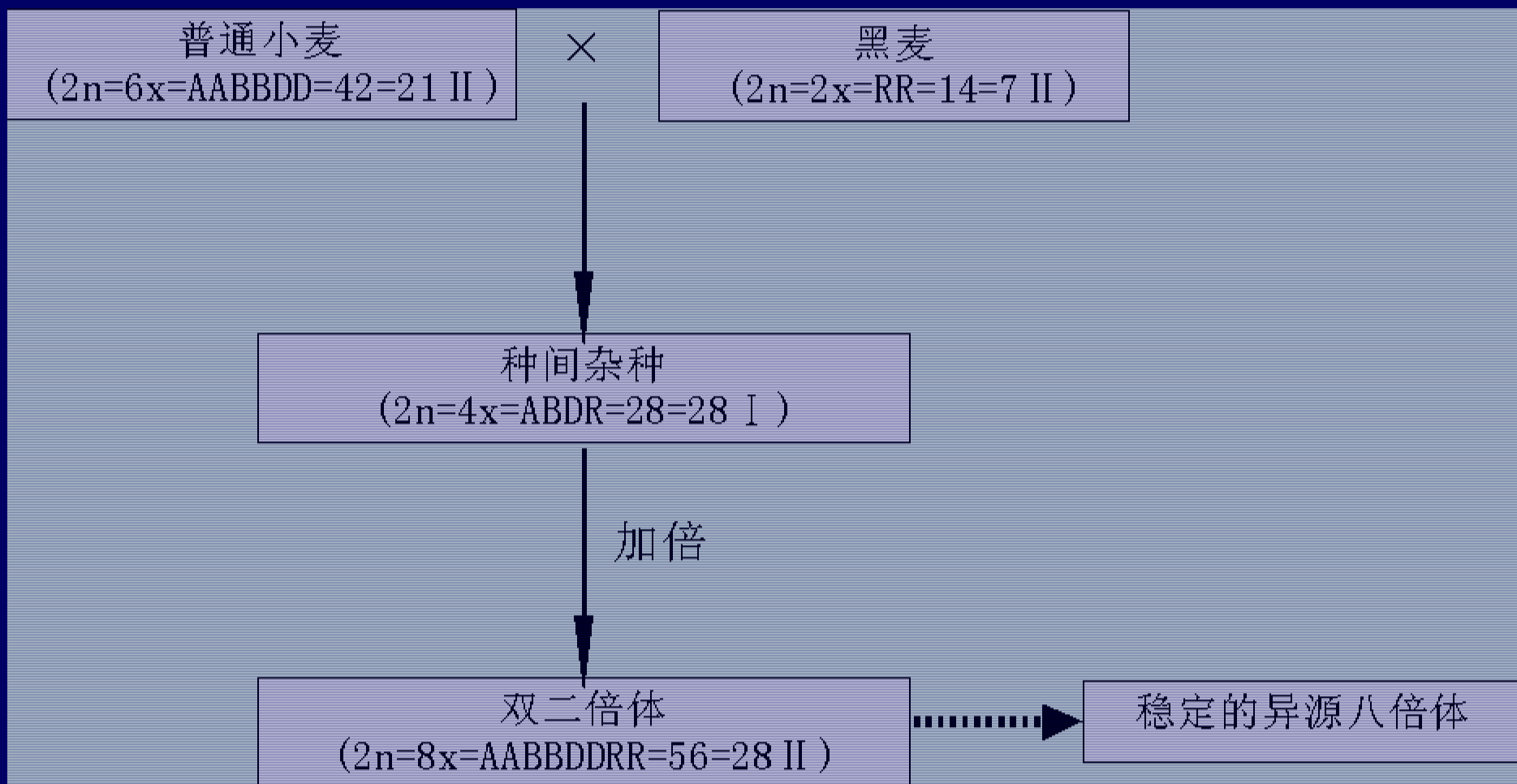
例：同源四倍体芥麦、同源三倍体甜菜

●人工合成异源多倍体

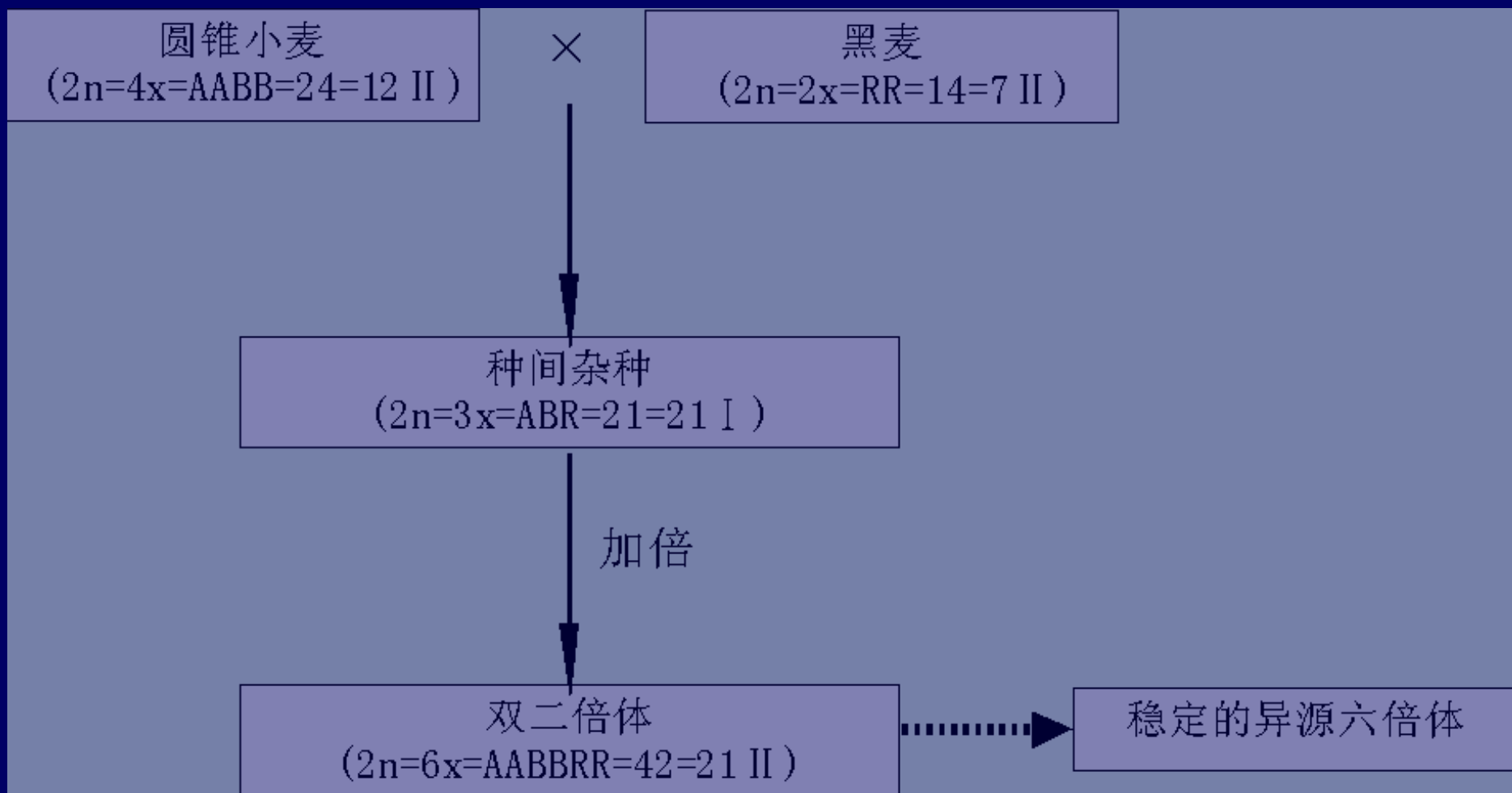
方法：物种间杂交——杂种 F_1 染色体数目加倍

实例：八倍体小黑麦、六倍体小黑麦

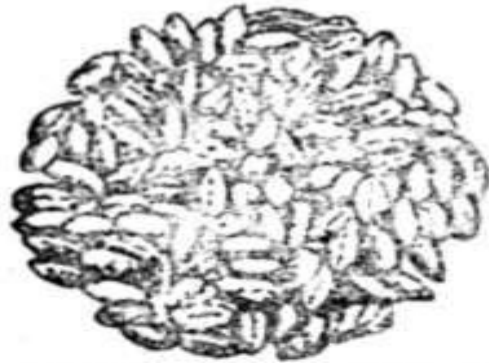
八倍体小黑麦的人工合成与应用



六倍体小黑麦的人工合成与应用



六倍体小黑麦



A、普通小麦北京10号
的种子
团粒型



B、小黑麦3号
的种子
中间型



C、黑麦Marien
的种子
细长型