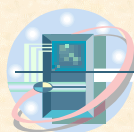


第四章 连锁遗传和性连锁



本章重点



一、连锁遗传：

二对性状杂交有四种表现型，亲型多、重组型少；
杂种产生配子数不等，亲型相等、重组型相等。

二、连锁和交换机理：

粗线期交换、双线期交叉，非姐妹染色体交换。

三、交换值及其测定：

重组配子数/总配子数；

测交法测定，也可用 F_2 材料进行估计。

本章重点



四、基因定位和连锁遗传图：

确定位置、距离，基因位于染色体上；
二点测验、三点测验；
连锁群、连锁遗传图。

五、性别决定：

与性别有关的一个或一对染色体称性染色体；
成对性染色体往往异型：XY型、ZW型；
性连锁。

1900年孟德尔遗传规律重新发现以后，生物界广泛重视，进行了大量试验。

其中有些属于两对性状的遗传结果**不符合独立分配规律**→摩尔根以**果蝇**为材料进行深入细致研究→提出**连锁遗传规律**→创立**基因论**→认为**基因成直线排列在染色体上**，进一步发展为**细胞遗传学**。



第一节 连锁与交换



一、连锁



(一)、性状连锁遗传的发现



贝特生(1861~1926):
英国生物学家,
曾经重复过孟德尔的实验

1906年, 贝特生 (Bateson W.)
和贝拉特 (Punnett R. C.) 在香豌豆
的二对性状杂交试验中 → 首先发现
性状连锁遗传现象。



第一个试验:

P 紫花、长花粉粒(PPLL) × 红花、圆花粉粒(ppll)

		↓				
F ₁		紫、长 PpLl				
		↓ ⊗				
F ₂	紫、长	紫、圆	红、长	红、圆		
	P_L_	P_ll	ppL_	ppll	总数	
实际个体数	4831	390	393	1338	6952	
按9:3:3:1推算	3910.5	1303.5	1303.5	434.5	6952	

以上结果表明F₂:

- ①. 同样出现四种表现型;
- ②. 不符合9:3:3:1;
- ③. 亲本组合数偏多, 重新组合数偏少 (与理论数相比)。

第二个试验:

P 紫花、圆花粉粒(PPlI) × 红花、长花粉粒(ppLL)

		↓				
F ₁		紫、长 PpLl				
		↓ ⊗				
F ₂	紫、长	紫、圆	红、长	红、圆		
	P_L_	P_ll	ppL_	ppll	总数	
实际个体数	226	95	97	1	419	
按9:3:3:1推算	235.8	78.5	78.5	26.2	419	

结果与第一个试验情况相同。



连锁遗传: 原来亲本所具有的两个性状, 在F₂连系在一起遗传的现象。

相引组: 甲乙两个显性性状, 连系在一起遗传, 而甲乙两个隐性性状连系在一起的杂交组合。

如: PL/pl。

相斥组: 甲显性性状和乙隐性性状连系在一起遗传, 而乙显性性状和甲隐性性状连系在一起的杂交组合。

如: Pl/pL。



(二)、连锁遗传的解释



试验结果是否受分离规律支配？

第一个试验：

紫花:红花 (4831+390):(1338+393)=5221:1731 \approx 3:1
 长花粉:短花粉 (4831+393):(1338+390)=5224:1728 \approx 3:1

第二个试验：

紫花:红花 (226+95):(97+1)=321:98 \approx 3:1
 长花粉:短花粉 (226+97):(95+1)=323:96 \approx 3:1

● 以上结果都受分离规律支配，但不符合独立分配规律。

● F_2 不符合9:3:3:1，则说明 F_1 产生的四种配子不等。

可用测交法加以验证，∴测交后代的表现型种类以及比例可反映出 F_1 配子的种类和比例。

利用测交法验证连锁遗传现象：

特点：连锁遗传的表现为：

- ♥ 两个亲本型配子数是相等，>50%；
- ♥ 两个重组型配子数相等，<50%。



1. 相引组：

玉米（种子性状当代即可观察）：

有色、饱满CCShsh × 无色、凹陷ccshsh

F_1	有色饱满 CcShsh				×	无色凹陷 ccshsh	
配子	CSh	Csh	cSh	csh		csh	
F_2	CcShsh	Ccshsh	ccShsh	ccshsh			
	有色饱满	有色凹陷	无色饱满	无色凹陷		总数	
粒数	4032	149	152	4035		8368	
%	48.2	1.8	1.8	48.2			

上述结果证实 F_1 产生的四种配子不等：

不是1:1:1:1 (25:25:25:25%)。其中(F_1)

亲本组合 = (4032+4035)/8368 × 100% = 96.4%

重新组合 = (149+152)/8368 × 100% = 3.6%



摩尔根 (Morgan T. H.) 等以果蝇为材料进行测交的结果：

红眼长翅 pr+prvg+vg+ × 紫眼正常翅 prprvgvg

F_1	红眼长翅 pr+prvg+vg				×	紫眼正常翅 prprvgvg	
配子	pr+vg+	prvg+	pr+vg	prvg		prvg	
F_2	pr+prvg+vg	prprvg+vg	pr+prvgvg	prprvgvg			
	红眼长翅	紫眼长翅	红眼正常翅	紫眼正常翅		总数	
个数	1339	154	151	1195		2839	

结果：亲本组合 = ((1339+1195)/2839) × 100% = 89.26%

重新组合 = ((154+151)/2839) × 100% = 10.74%

∴证实 F_1 所成的四种配子数不等，两种亲型配子多，两种重组型少，分别接近1:1。

亲本具有的两对非等位基因 (Cc和Shsh 或 pr+pr 和vg+vg) 不是独立分配，而是连系在一起遗传，如 C-Sh、c-sh或pr+vg+和prvg常常连系在一起。

∴ F_1 配子中总是亲本型配子 (CSh和csh或pr+vg+和prvg) 数偏多，重新组合配子 (Csh、cSh或pr+vg和prvg+) 数偏少。



2. 相斥组：

玉米：

有色、凹陷CCshsh × 无色、饱满ccShSh

F_1	有色饱满 CcShsh				×	无色凹陷 ccshsh	
配子	CSh	Csh	cSh	csh		csh	
F_2	CcShsh	Ccshsh	ccShsh	ccshsh			
	有色饱满	有色凹陷	无色饱满	无色凹陷		总数	
粒数	638	21379	21096	672		43785	
%	1.5	48.5	48.5	1.5			

结果：亲本组合 = (21379+21096)/43785 × 100% = 97.01%

重新组合 = (638+672)/43785 × 100% = 2.99%

∴ 相斥组的结果与相引组结果一致，同样证实 F_1 所成的四种配子数不等，C-sh、c-Sh连系在一起的配子为多。

果蝇（相斥组）：

红眼正常翅 $pr+pr+vgvg$ × 紫眼长翅 $prprvg+vg+$

↓

F₁ 红眼长翅 $pr+prvg+vg$ × 紫眼正常翅 $prprvgvg$

↓

配子	$pr+vg+$	$prvg+$	$pr+vg$	$prvg$	
Ft	$pr+prvg+vg$	$prprvg+vg$	$pr+prvgvg$	$prprvgvg$	
	红眼长翅	紫眼长翅	红眼正常翅	紫眼正常翅	总数
个数	157	1067	965	146	2335

结果：亲本组合 = $((1067+965)/2335) \times 100\% = 87.02\%$
 重新组合 = $((157+146)/2335) \times 100\% = 12.98\%$

∴ 证实F₁所成的四种配子数不等。



♥上述结果均说明重组型配子数占总配子数的百分率 < 50%。

重组率（交换值）：重组型的配子百分数称为重组率。

♥当两对基因为连锁遗传时，其重组率总是 < 50。

∴相引组或相斥组中一对同源染色体的四条非姐妹染色单

体，两个基因之间的染色体区段内

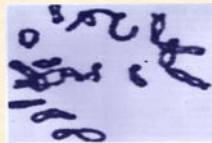
仅有两条非姐妹染色单体发生交换

（crossing over）。

∴重组型配子数目只是少数。



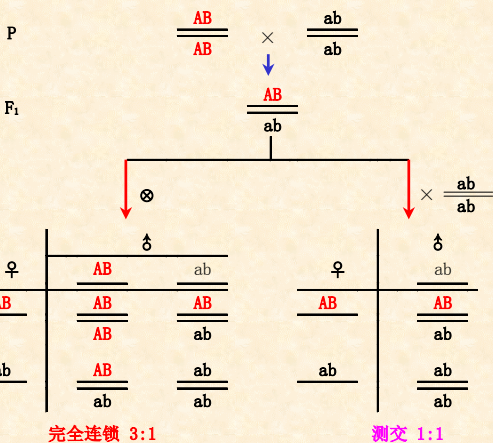
（三）、完全连锁与不完全连锁：



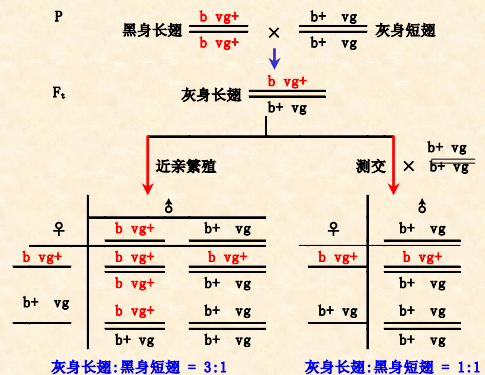
生物性状很多，控制这些性状的基因自然也多，而生物的染色体数目有限 → 必有许多基因位于同一染色体上 → 引起连锁遗传。

♣ **连锁：**若干非等位基因位于同一染色体而发生连系遗传的现象。

♣ **完全连锁：**同源染色体上非等位基因间不能发生非姐妹染色单体之间的交换 → F₁只产生两种亲型配子、其自交或测交后代个体的表现型均为亲本组合。



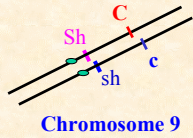
如1910年摩尔根在果蝇试验中也发现：



非等位基因完全连锁的情形很少，一般是不完全连锁。

不完全连锁（部分连锁）：F₁可产生多种配子，后代出现新性状的组合，但新组合较理论数为少。

如玉米颜色基因C_c和籽粒饱满度基因Sh_{sh}是位于玉米第9对染色体上的两对**不完全连锁**的非等位基因。

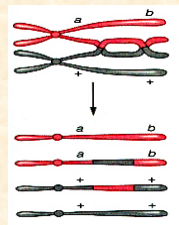


♥ 由连锁遗传例证中可见**两个问题**：

1. 相引组和相斥组都表现为不完全连锁，后代中均出现重组类型，且重组率很接近 → 其**重组型配子**是如何出现的？
2. 为何重组型配子数<亲型配子数，其**重组率<50%**？



二、交 换：

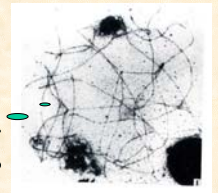


1. **交换**：成对染色体**非姐妹染色单体**间基因的互换。
2. **交换的过程**：杂种减数分裂时期(**前期I的粗线期**)。
3. 根据**染色体细胞学行为**和**基因位置上的变化关系** → 可以说明连锁和交换的实质。

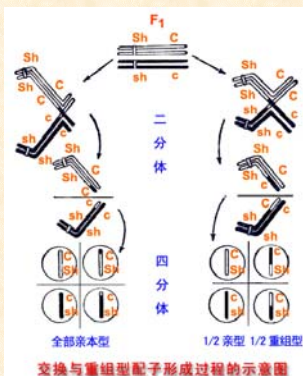
例如玉米有色饱满基因：



玉米粗线期



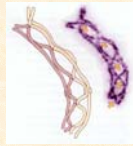
- (1). 基因在染色体上呈**直线排列**；
- (2). **等位基因**位于一对同源染色体的两个不同成员上；
- (3). 同源染色体上有两对处于不同位置上的**非等位基因**；
- (4). 减数分裂前期I的偶线期中各对**同源染色体配对(联会)** → **粗线期**已形成四合体 → 双线期同源染色体出现交叉 → **非姐妹染色单体粗线期时发生交换** → 随机分配到子细胞内 → 发育成配子。



在全部孢母细胞中，各联会的同源染色体在C与Sh基因间不可能全部都发生交换，故**重组率<50%**；
 例如玉米F₁的100个孢母细胞中，交换发生在Cc和Shsh相连区段之内的有**7个**，则重组率为**3.5%**。
亲本组合 = ((193+193)/400) × 100% = 96.5%
重新组合 = ((7+7)/400) × 100% = 3.5%
 ∴ 两对连锁基因间发生交换的孢母细胞的百分率，恰是**交换配子(重组型配子)百分率的一倍**。

	亲型配子		重组型配子	
	CSh	csh	Csh	cSh
93个孢母细胞不发生交换 93 × 4 = 372个配子	186	186		
7个孢母细胞发生交换 7 × 4 = 28个配子	7	7	7	7
总配子数	193	193	7	7

第二节 交换值及其测定



一、交换值（重组率）：



交换值（重组率）：指同源染色体非姐妹染色单体间有关基因的染色体片段发生交换的频率，一般利用重新组合配子数占总配子数的百分率进行估算。

$$\text{交换值}(\%) = (\text{重新组合配子数} / \text{总配子数}) \times 100$$



二、交换值的测定：



(一)、测交法：

上例玉米测交：

相引组 交换值为3.6%，两种重组配子各**1.8%**；

相斥组 交换值为2.99%，两种重组配子各**1.5%**。

用测交法测定交换值的难易不同：

玉米、烟草较易：去雄和授粉容易，可结大量种子；

麦、稻、豆较难：回交去雄难，种子少，故宜用自交测定法（F₂资料）。



烟草种子

(二)、自交法：

例如第一节中的**香豌豆**资料：

F₂有四种表现型 紫长 紫圆 红长 红圆

F₁有四种配子 PL Pl pL pl

设各配子的比例为 a b c d

F₂组合为 (aPL bPl cpL dpl)²

其中F₂中纯合双隐性ppll个体数即为d²；

既组成F₂表现型ppll的F₁配子必然是pl，其频率d。



已知香豌豆ppII个体数为1338株（相引数）；

∴ 表现型比率= $d^2 = 1338/6952 \times 100\% = 19.2\%$ 。

F_1 pI 配子频率= $\sqrt{d^2} = 0.44$ 即44%

- 亲本型配子（pI - PL）的频率相等，均为44%；
- 重组型配子（PI - pL）的频率各为（50 - 44）%=6%。

∴ F_1 形成的四种配子比例为

44PL : 6pI : 6pL : 44pl 或 0.44 : 0.06 : 0.06 : 0.44

交换值=6% × 2=12% → 两种重组型配子之和。



三、交换值与连锁强度的关系：



交换值的幅度经常变化于0 → 50%之间：

□ 当交换值 → 0%，连锁强度越大，两个连锁的非等位基因之间交换越少；

□ 交换值 → 50%，连锁强度越小，两个连锁的非等位基因之间交换越大。

∴ 交换值的大小主要与基因间的距离远近有关。



四、影响交换值的因子：



1. **性别**：雄果蝇、雌蚕未发现染色体片断发生交换；

2. **温度**：家蚕第二对染色体上P^S-Y（P^S黑斑、Y幼虫黄色）

饲养温度（℃） 30 28 26 23 19

交换值（%） 21.48 22.34 23.55 24.98 25.86

3. **基因**位于染色体上的部位：

离着丝点越近，其交换值越小，着丝点不发生交换。

4. **其它**：年龄、染色体畸变等也会影响交换值。

- 由于交换值具有相对稳定性，常以该数值表示两个基因在
同一染色体上的相对距离（遗传距离）。

例如：3.6%即可称为3.6个遗传单位。

- 遗传单位值愈大，两基因间距离愈远，愈易交换。



第三节 基因定位与连锁遗传图



一、基因定位:



基因定位: 确定基因在染色体上的位置。

基因在染色体上各有其一定的位置 → 确定基因的位置主要是确定基因间的距离和顺序 → 基因之间的距离是用交换值来表示的。

准确地估算出交换值 → 确定基因在染色体上的相对位置 → 把基因标志在染色体上。

两点测验和**三点测验**是基因定位可以采用的两种方法。



1. 两点测验:

先用**三次杂交**、再用**三次测交**（隐性纯合亲本）**分别测定**两对基因间是否连锁，然后根据其交换值确定它们在同一染色体上的位置。

A B C

----- 分别测出**Aa-Bb**间重组率 → 确定是否连锁；

a b c 分别测出**Bb-Cc**间重组率 → 确定是否连锁；

分别测出**Aa-Cc**间重组率 → 确定是否连锁。

如果上述3次测验确认3对基因间连锁 → 根据交换值大小 → 确定这三对基因在染色体上的位置。

如：玉米C（有色）对c（无色）、Sh（饱满）对sh（凹陷）、Wx（非糯性）对wx（糯性）为显性。

为证实三对基因**是否连锁遗传**，分别进行3个试验：

第一组试验: CCShSh × ccshsh

F₁ CcShsh × ccshsh

第二组试验: wxwxShSh × WxWxshsh

F₁ WxwxShsh × wxwxshsh

第三组试验: WxWxCC × wxwxcc

F₁ WxwxCc × wxwxcc

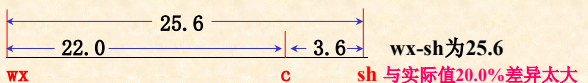
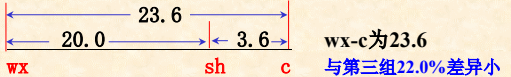
这三个试验的结果如下表:



表4-1 玉米两点测验的三个测交结果

试验类别	亲本和后代	表现型及基因型		种子粒数	重组型配子(%)
		种类	亲本组合或重新组合		
第一相引组试验	P ₁	有色、饱满(CCShSh)			
	P ₂	无色、凹陷(ccshsh)			
	测交(F ₁)后代	有色、饱满(CcShsh)	亲	4032	3.6 T=8368
		无色、饱满(ccShsh)	新	152	
		有色、凹陷(Ccshsh)	新	149	
	无色、凹陷(ccshsh)	亲	4035		
第二相斥组试验	P ₁	糯性、饱满(wxwxShSh)			
	P ₂	非糯性、凹陷(WxWxshsh)			
	测交(F ₁)后代	非糯性、饱满(WxwxShsh)	新	1531	20.0 T=14985
		非糯性、凹陷(Wxwxshsh)	亲	5885	
		糯性、饱满(wxwxShsh)	亲	5991	
	糯性、凹陷(wxwxshsh)	新	1488		
第三相引组试验	P ₁	非糯性、有色(WxWxCC)			
	P ₂	糯性、无色(wxwxcc)			
	测交(F ₁)后代	非糯性、有色(WxwxCc)	亲	2542	22.0 T=6714
		非糯性、无色(Wxwxcc)	新	739	
		糯性、有色(wxwxCc)	新	717	
	糯性、无色(wxwxcc)	亲	2716		

根据第一、二组交换值，三个基因的排列顺序可能:

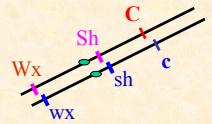


现在第三组交换值为22.0%，与23.6%较为接近，故以**第一种较为正确**。

- 如此可测定第四、五对等基因，**逐步定位**。
- 但两对连锁基因间距离超过5个遗传单位，则两点测定法就不够准确，且必须进行三次杂交和三次测交，工作量大，故**多用三点测验法**。



2. 三点测验:



- 通过一次**杂交**和一次用隐性亲本**测交**，同时测定三对基因在染色体上的位置，是基因定位最常用的方法。

特点:

- 纠正两点测验的缺点，使估算的交换值更为准确；
- 通过一次试验可同时确定三对连锁基因的位置。

(1). 确定基因在染色体上的位置:

以玉米Cc、Shsh和Wxwx三对基因为例:

P 凹陷、非糯、有色 × 饱满、糯性、无色

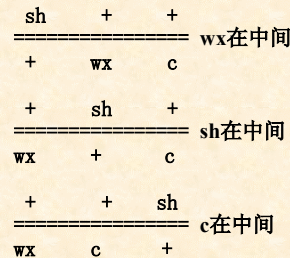
shsh ++ ++ ↓ ++ wxwx cc

F₁ 饱满、非糯、有色 × 凹陷、糯性、无色

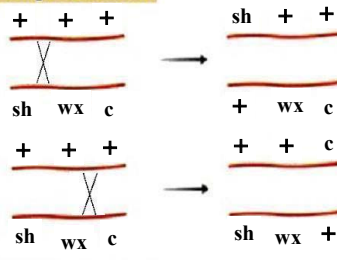
+sh +wx +c ↓ shsh wxwx cc

F ₂ 表现型	根据F ₂ 表现型推知F ₁ 配子基因型	粒数	交换类别
饱满 糯性 无色	+ wx c	2708	亲型
凹陷 非糯 有色	sh + c	2538	亲型
饱满 非糯 无色	+ + c	626	单交换
凹陷 糯性 有色	sh wx +	601	单交换
凹陷 非糯 无色	sh + c	113	单交换
饱满 糯性 有色	+ wx +	116	单交换
饱满 非糯 有色	+ + +	4	双交换
凹陷 糯性 无色	sh wx c	2	双交换
总数		6708	

根据F₁的染色体基因型有三种可能性:

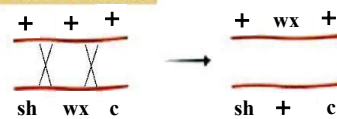


Single crossover



单交换:
在三个连锁基因之间仅发生了一次交换

Double crossover



双交换:
在三个连锁区段内，每个基因之间都分别要发生一次交换

F₂中**亲型最多**，发生**双交换**的表现型

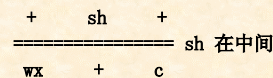
个体数应该**最少**。

∴ **+ wx c** 和 **sh + +** 亲型配子类型

+ + + 和 **sh wx c** 双交换配子类型

其它均为单交换配子类型

第②种排列顺序才有可能出现双交换配子。



∴ 这三个连锁基因在染色体的位置为 **wx sh c**。

①	sh	+	+
	+	wx	c
	+	sh	+
②	wx	+	c
	+	+	sh
③	wx	c	+



关键是确定中间一个基因：可以最少的双交换型与最多的亲型相比→只有sh基因发生了位置改变。

∴ sh一定在中间。

F ₂ 表现型	根据F ₂ 表现型推知F ₁ 配子基因型	粒数	交换类别
饱满 糯性 无色	+ wx c	2708	亲型
凹陷 非糯 有色	sh + +	2538	亲型
饱满 非糯 无色	+ + c	626	单交换
凹陷 糯性 有色	sh wx +	601	单交换
凹陷 非糯 无色	sh + c	113	单交换
饱满 糯性 有色	+ wx +	116	单交换
饱满 非糯 有色	+ + +	4	双交换
凹陷 糯性 无色	sh wx c	2	双交换
总数		6708	

(2). 确定基因之间的距离:

估算交换值确定基因之间的距离。

● 由于每个双交换都包括两个单交换，估计两个单交换值时，

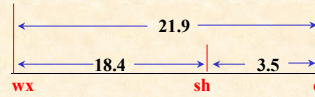
应分别加上双交换值:

$$\text{双交换值} = ((4+2)/6708) \times 100\% = 0.09\%$$

$$\text{wx-sh间单交换} = (((601+626)/6708) \times 100\%) + 0.09\% = 18.4\%$$

$$\text{sh-c间单交换} = (((116+113)/6708) \times 100\%) + 0.09\% = 3.5\%$$

∴ 三对连锁基因在染色体上的位置和距离确定如下:



浙江大学

遗传学第四章

56



3. 干扰与符合:

① 在染色体上，一个交换的发生是否影响另一个交换的发生?

根据概率理论，如单交换的发生是独立的，则

$$\text{双交换} = \text{单交换} \times \text{单交换}$$

$$= 0.184 \times 0.035 \times 100\% = 0.64\%$$

实际双交换值只有0.09%，说明存在干扰。

② 表示干扰程度通常用符合系数表示:

$$\text{符合系数} = \text{实际双交换值} / \text{理论双交换值}$$

$$= 0.09 / 0.64 = 0.14 \rightarrow 0, \text{干扰严重。}$$

符合系数常变动于0→1之间。

③ 符合系数等于1时，无干扰，两个单交换独立发生;

符合系数等于0时，表示完全干扰，

即一点发生交换后其邻近一点就不交换。



浙江大学

遗传学第四章

57

二、连锁遗传图:



浙江大学

遗传学第四章

58

① 通过连续多次二点或三点测验，可以确定位于同一染色体基因的位置和距离→可绘成连锁遗传图。

② 连锁群: 存在于同一染色体上的全部基因。

③ 一种生物连锁群数目与染色体对数一致:

如: 水稻 n=12、玉米 n=10、大麦 n=7

连锁群数 12 10 7

④ 绘制连锁遗传图:

以最先端基因为0，依次向下，不断补充变动。

位于最先端基因之外的新发现基因→应

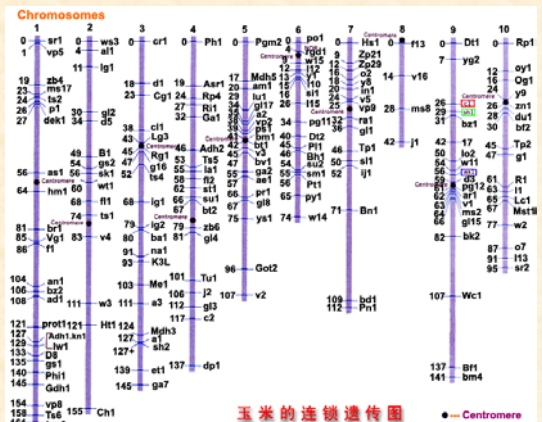
把0点让给新基因，其余基因作相应变动。



浙江大学

遗传学第四章

59

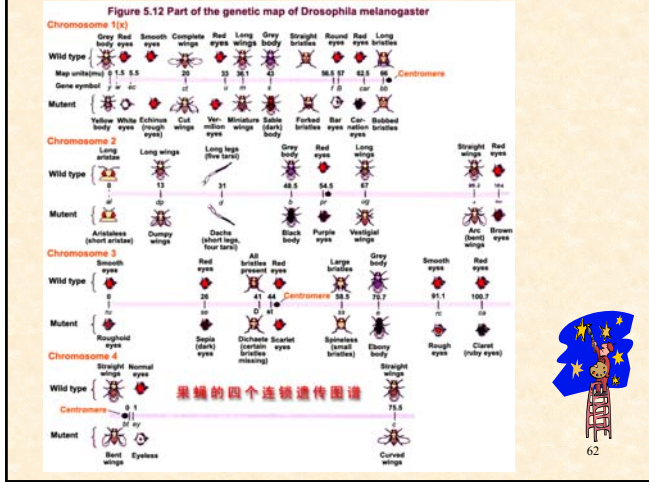
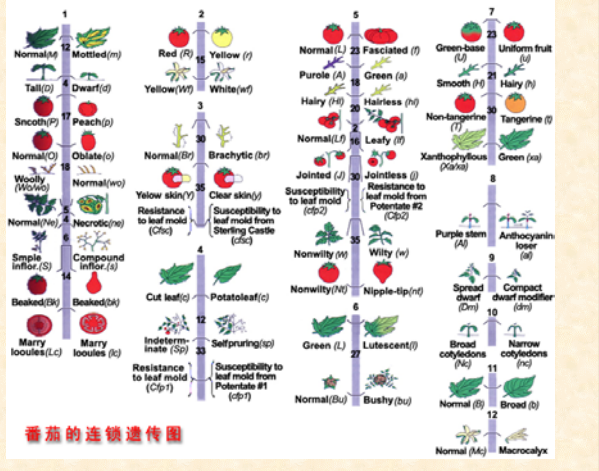


玉米的连锁遗传图

浙江大学

遗传学第四章

60



第四节 真菌类的连锁和交换

比德尔在红色面包霉的生化研究中取得杰出成果而获诺贝尔奖



George Beadle, distinguished researcher, teacher of genetics, and avowed administration. Dr. Beadle, along with E. L. Tatum and J. Lederberg, was Nobel Laureate in medicine and physiology in 1958. (Photo courtesy G. W. Beadle.)

高等生物和单倍体低等生物，均具有连锁和交换现象。

红色面包霉属于子囊菌，具有核结构，属真核生物。

特点：个体小、生长迅速、易于培养；可进行无性生殖或有性生殖。

红色面包霉的无性世代是单倍体 → 染色体上各显性或隐性基因均可从表现型上直接表现出来，便于观察和分析。

一次只分析一个减数分裂产物，方法简便。



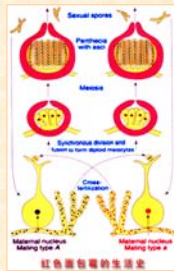
(1). 红色面包霉的遗传 (n=7) :

①. 有性生殖过程:

+、- 接合型菌丝接合受精 → 子囊果的子囊菌丝细胞中形成二倍体合子 (2n) → 减数分裂 → 形成4个单倍子的子囊孢子 (四分孢子) → 有丝分裂 → 形成8个子囊孢子、按严格顺序直线排列在子囊内。

(四分子分析: 对四分孢子进行遗传分析)

②. 通过四分子观察, 可直接观察其分离比例, 检验其有无连锁。



(2). 方法:

• 以着丝点为位点, 估算某一个基因与着丝粒的重组值, 进行着丝点作图。

• 红色面包霉赖氨酸缺陷型 lys^- 遗传:

基本培养基上正常生长的红色面包霉菌株 → 野生型 lys^+ 或 + 成熟后呈黑色;

由于基因突变而产生的一种不能合成赖氨酸的菌株 → 赖氨酸缺陷型 lys^- 或 -, 其子囊孢子成熟后呈灰色。

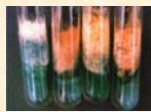
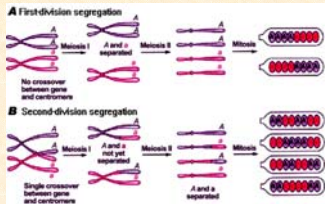
lys+ × lys-
 子囊孢子 黑色 ↓ 灰色
 8个子囊孢子

按黑色、灰色排列顺序，可有6种方式。

- 非交换型 (1) . + + + + - - - -
 (2) . - - - - + + + +
 交换型 (3) . + + - - + + - -
 (4) . - - + + - - + +
 (5) . + + - - - - + +
 (6) . - - + + + + - -

其中:

- (1)、(2) 非交换型;
 (3)~(6) 交换型, 都是由于着丝点与+/-等位基因之间发生了交换, 其交换均发生在同源染色体非姐妹染色单体间, 即发生于四线期(粗线期)。



- 在交换型子囊中, 每发生一个交换后, 一个子囊中就有半数孢子发生重组:

$$\text{交换值} = \frac{\text{交换型子囊数}}{\text{交换型子囊数} + \text{非交换型子囊数}} \times 100\% \times \frac{1}{2}$$

如: 试验观察发现有9个子囊对lys-基因为非交换型, 5个子囊对lys-基因为交换型。

$$\text{交换值} = \frac{5}{5+9} \times 100\% \times \frac{1}{2} = 18\%$$

说明lys+/lys-与着丝点间的相对位置为18。

上述基因定位方法, 称着丝点作图。

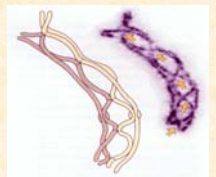
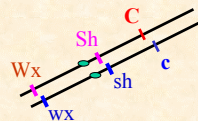


第五节 连锁遗传规律的应用



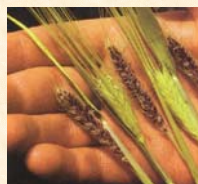
理论上:

- 把基因定位于染色体上, 即基因的载体染色体;
- 明确各染色体上基因的位置和距离;
- 说明一些结果不能独立分配的原因, 发展了孟德尔定律, 使性状遗传规律更为完善。



实践上:

- 可利用连锁性状作为间接选择的依据, 提高选择结果: 例如大麦抗秆锈病基因与抗散黑穗病基因紧密连锁, 可同时改良。
- 设法打破基因连锁: 如辐射、化学诱变、远缘杂交,
- 可以根据交换率安排工作:



交换值大 重组型多 选择机会大 育种群体小
 交换值小 重组型少 选择机会小 育种群体大

例如: 水稻抗稻瘟病 (Pi-z') 与迟熟 (Lm) 均为显性。二者连锁遗传、交换率为2.4%。如希望在F₃选出抗病早熟纯合株系 (PPII) 5个, 问F₂群体至少种多大群体?

$$\begin{array}{l} P \text{ 抗病迟熟} \frac{Pi-z' Lm}{Pi-z' Lm} \times \text{感病早熟} \frac{pi-z' lm}{pi-z' lm} \\ \downarrow \\ F_1 \text{ 抗病迟熟} \frac{Pi-z' Lm}{pi-z' lm} \end{array}$$

♀	♂			
	PL 48.2	PI 1.2	pL 1.2	pl 48.8
PL 48.8	PPLL	PPLl	PpLL	PpLl
PI 1.2	PPLl	PPII 1.44	PpLl	Ppll 58.56
pL 1.2	PpLL	PpLl	ppLL	PpLl
pl 48.2	PpLl	Ppll 58.56	ppLl	ppll

由上表可见：抗病早熟类型为

$$P_{II} + P_{pII} + P_{pll} = (1.44 + 58.56 + 58.56) / 10000 = 1.1856\%$$

其中纯合抗病早熟类型(P_{II}) = $1.44 / 10000 = 0.0144\%$

∴要在 F_2 中选得5株理想的纯合体，则按

$$10000 : 1.44 = X : 5$$

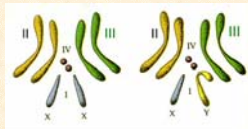
$$X = 10000 \times 5 / 1.44 = 3.5 \text{ 万株, 群体要大。}$$



第六节 性别决定与性连锁



一、性染色体与性别决定：



生物染色体可以分为两类：

♣ **性染色体**：直接与性别决定有关的一个或一对染色体。成对的性染色体往往是异型，即形态、结构和大小和功能都有所不同。

♣ **常染色体**：其它各对染色体，通常以A表示。

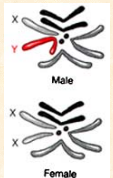
常染色体的各对同源染色体一般都是同型，即形态、结构和大小基本相同。

如：果蝇 $n = 4$

雌 $3AA+1XX$ 雄 $3AA+1XY$



♀	♂	
	X	Y
X	XX	XY



由性染色体决定雌雄性别的方式主要有：

① 雄杂合型：

- **XY型**：果蝇、人 ($n=23$)、牛、羊、…
- **X0型**：蝗虫、蟋蟀、…，仅1个X、不成对；



② 雌杂合型：

- **ZW型**：家蚕 ($n=28$)、鸟类（如鸡、鸭等）、鹅类、蝶类等；



③ 雌雄决定于**倍数性**：如蜜蜂、蚂蚁。

正常受精卵 $\rightarrow 2n$ 为雌、
孤雌生殖 $\rightarrow n$ 为雄。



◎ **性别决定的畸变**：

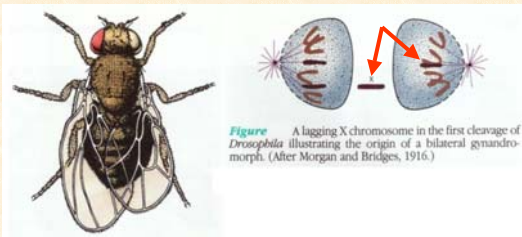
性别决定也有一些畸变现象，通常是由于性染色体的增减而破坏了性染色体与常染色体两者的**正常平衡关系**而引起的：
如蜜蜂、蚂蚁： $n = \text{雄性}$ 、 $2n = \text{雌性}$ 。

表 4-3 果蝇染色体组成与性别的关系

X	A	X/A	性别类型	X	A	X/A	性别类型
3	2	1.5	超雌	3	4	0.75	间性
4	3	1.33	超雌	2	3	0.67	间性
4	4	1.0	雌(4 倍体)	1	2	0.5	雄
3	3	1.0	雌(3 倍体)	2	4	0.5	雄
2	2	1.0	雌(2 倍体)	1	3	0.33	超雄

果蝇: XX + X0 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。



植物的性别决定:

植物的性别不如动物明显:

* 种子植物虽有雌雄性的不同, 但多为雌雄同花、雌雄同株异花;

* 有些植物属于雌雄异株, 如大麻、石刁柏、番木瓜、蛇麻、菠菜、银杏、香榧、红豆杉等。

其中蛇麻、菠菜: 雌XX, 雄XY; 银杏: 雌ZW, 雄ZZ。



* 玉米是雌雄同株异花植物, 其性别决定是受基因支配。

ba 基因使植株无雌穗, 只有雄穗;

ts 基因使植株雄花序 → 雌花序, 并能结实。

* 基因型不同, 植株花序也不同:

①. Ba_Ts_ 正常雌雄同株

②. Ba_ts_ 顶端和叶腋都生长雌花序

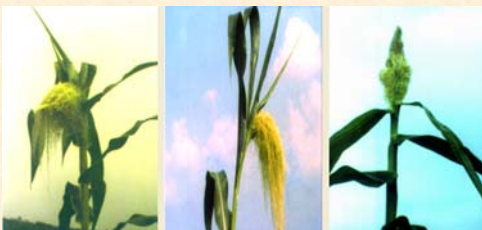
③. babaTs_ 仅有雄花序

④. babatsts 仅顶端有雌花序

babatsts(♀) × babaTsts(♂)

(仅有雄花序) babaTsts : babatsts (顶端有雌花序)

1 : 1



玉米雄穗上长果穗



性别分化与环境关系:

1. 营养条件: 如蜜蜂

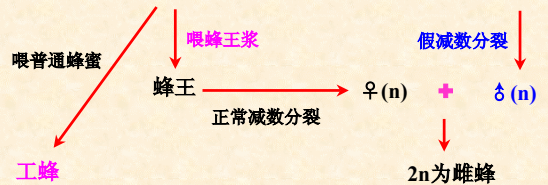
雌蜂(2n) + 蜂王浆 → 蜂王(有产卵能力)

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



2. 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 摘除公鸡睾丸的实验
1. 正常的公鸡 2. 阉割后的公鸡



图 摘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. 阉割后又施用睾丸素的母鸡

浙江大学 遗传学第四章

85

3. 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。



4. 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。



浙江大学

遗传学第四章

86

总之：

● 性别受遗传物质控制：

- 通过性染色体的组成；
- 通过性染色体与常染色体二者之间的平衡关系；
- 通过染色体的倍数性等。



● 环境条件可以影响甚至转变性别，但不会改变原来决定性别的遗传物质。

● 环境影响性别的转变，主要是性别有向两性发育的特点（如上图玉米雌雄穗的形成）。

浙江大学

遗传学第四章

87

二、性连锁：



摩尔根，美国遗传学家，在果蝇的遗传学研究中取得重大发现获诺贝尔奖

浙江大学

遗传学第四章

88

◎ 摩尔根等人（1910）以果蝇为材料进行试验时发现性连锁现象。

性连锁（sex linkage）：指性染色体上基因所控制的某些性状总是伴随性别而遗传的现象。

∴ 又称**伴性遗传**（sex-linked inheritance）。

性连锁是连锁遗传的一种特殊表现形式。



浙江大学

遗传学第四章

89

(一)、果蝇眼色的遗传：

摩尔根等在纯种红眼果蝇的群体中发现个别白眼个体（突变产生）。

试验结果表明白眼性状的遗传与雄性相联系，同X染色体的遗传方式相似。

假设：果蝇的白眼基因在X性染色体上，而Y染色体上不含有其等位基因 → 可合理解释上述遗传现象。



浙江大学

遗传学第四章

90

正交 红眼 白眼
 $X^W X^W \times X^w Y$

♀	♂	
	X^W	Y
X^W	$X^W X^W$	$X^W Y$

↓ 近亲繁殖

♀	♂	
	X^w	Y
X^W	$X^W X^w$	$X^W Y$
X^w	$X^w X^w$	$X^w Y$

红:白=3:1

红眼(雌):白眼(雄)=3:1, 白眼全为雄性, 说明白眼性状的遗传与雄性有关。

反交 白眼 红眼
 $X^w X^w \times X^W Y$

♀	♂	
	X^W	Y
X^w	$X^W X^w$	$X^w Y$

↓ 交叉遗传

♀	♂	
	X^w	Y
X^W	$X^W X^w$	$X^W Y$
X^w	$X^w X^w$	$X^w Y$

红:白=1:1 (♀♂各半)

正反交不一样 (3:1或1:1) 也说明眼色与性遗传有关, 因为Y染色体上不带其等位基因。

(二)、人类的性连锁:

如色盲、A型血友病等表现为性连锁遗传。

色盲性连锁:

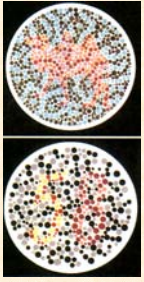
① 控制色盲的基因为隐性c, 位于X染色体上,

Y染色体上不带其等位基因;

② 由于色盲基因存在于X染色体上, 女人在基因杂合时仍正常; 而男人Y基因上不带其对应的基因, 故男人色盲频率高。

∴ 女: $X^C X^c$ 杂合时非色盲, 只有 $X^c X^c$ 纯合时才是色盲;

男: Y染色体上不携带对应基因, $X^C Y$ 正常、 $X^c Y$ 色盲。



人类不同婚配下色盲遗传的情况

P ♀色盲 × 正常♂
 $X^c X^c \times X^C Y$

♀	♂	
	X^C	Y
X^c	$X^c X^C$	$X^c Y$
	♀正常	♂色盲

①

P ♀正常 × 色盲♂
 $X^C X^c \times X^c Y$

♀	♂	
	X^c	Y
X^C	$X^C X^c$	$X^C Y$
	♀正常	正常♂
X^c	$X^c X^c$	$X^c Y$
	♀色盲	色盲♂

②

♀正常 × 色盲♂
 $X^C X^c \times X^c Y$

♀	♂	
	X^c	Y
X^C	$X^C X^c$	$X^C Y$
	♀正常	♂正常

③

♀正常 × 正常♂
 $X^C X^c \times X^C Y$

♀	♂	
	X^C	Y
X^C	$X^C X^C$	$X^C Y$
	♀正常	正常♂
X^c	$X^c X^c$	$X^c Y$
	♀正常	色盲♂

④

(三)、芦花鸡的毛色遗传:

① 芦花基因B为显性, 正常基因b为隐性, 位于Z性染色体上。

② 染色体上不带它的等位基因。

③ 雄鸡为ZZ, 雌鸡为ZW。



$Z^B W \times Z^b Z^b$
 芦花(雌) 正常(雄)

↓ 交叉遗传

$Z^b W \quad Z^B Z^b$
 正常(雌) 芦花(雄)

↓ 近亲繁殖

$Z^B Z^b \quad Z^b Z^b$
 芦花(雄) 正常(雄)

$Z^B W \quad Z^b W$
 芦花(雌) 正常(雌)



雌:雄
 或
 芦花:正常
 = 1:1

$Z^b W \times Z^B Z^B$
 正常(雌) 芦花(雄)

$Z^B W \quad Z^B Z^b$
 芦花(雌) 芦花(雄)

↓ 近亲繁殖

$Z^B Z^B \quad Z^B Z^b$
 芦花(雄) 芦花(雄)

$Z^B W \quad Z^b W$
 芦花(雌) 正常(雌)



公鸡
 全部
 芦花
 母鸡
 半数
 芦花

♥ 生产实践上:

$Z^B W \times Z^b Z^b$
芦花(雌) × 正常(雄)
↓
 $Z^B Z^b$ $Z^b W$
芦花(雄) 正常(雌)



全部饲养母鸡 → 多生蛋

四、限性遗传和从性遗传:

限性遗传 (sex-limited inheritance): 指Y染色体(XY型)或W染色体(ZW型)上基因所控制的遗传性状, 只局限于雄性或雌性上表现的现象。

限性遗传的性状多与性激素有关。例如, 哺乳动物的雌性个体具有发达的乳房、某种甲虫的雄性有角等等。

限性遗传与伴性遗传的区别: 限性遗传只局限于一种性别上表现, 而伴性遗传则可在雄性也可在雌性上表现, 只是表现频率有所差别。



从性遗传 (sex-controlled inheritance) 或称为性影响遗传

(sex-influenced inheritance): 不是指由X及Y染色体上基因所控制的性状, 而是因为**内分泌及其它关系**使某些性状只出现于雌、雄一方; 或在一方为显性, 另一方为隐性的现象。

例如, 羊的有角因品种不同而有三种特征:

- ①. 雌雄都无角;
- ②. 雌雄都有角;
- ③. 雌无角而雄有角。

以前两种交配, 其 F_1 雌性无角, 而雄性有角。反交结果和正交相同。



本章小结

1. 连锁遗传:

二对性状杂交, 四种表现型, 亲型多、重组型少; 杂种产生配子数不等, 亲型相等、重组型不等。

2. 连锁和交换机理:

粗线期交换, 双线期交叉, 非姐妹染色单体交换。

3. 交换值及其测定:

交换值=重组型配子数/总配子数×100%, 可用测交法或自交法估计。



本章小结

4. 基因定位和连锁遗传图:

确定基因位置及距离、顺序, 二点测验、三点测验, 连锁群, 绘连锁遗传图, 连锁群数≤染色体数目(配子)。

5. 性别决定:

直接决定性别有关的一个或一对染色体称性染色体, 其它称常染色体, 性染色体成对, 则往往异型: XY型、ZW型, 性连锁。



第一章 绪言
第二章 遗传的细胞学基础
第三章 孟德尔遗传
第四章 连锁遗传和性连锁
第五章 数量性状遗传
第六章 基因突变
第七章 染色体变异
第八章 细胞质遗传
第九章 细菌和病毒的遗传
第十章 遗传物质的分子基础
第十一章 基因表达与调控
第十二章 基因工程与基因组学
第十三章 遗传与发育
第十四章 群体遗传与进化
返回首页

