

水稻初级三体及其在遗传研究上的应用

卢永根

(遗传学教研室)

提 要

初级三体是一种十分重要的作物遗传测验种。作者对水稻三体的有关列问题作了评述, (1)来源; (2)形态分类; (3)细胞遗传学和(4)在遗传研究上的应用。

1975年国际水稻研究所利用形态学和细胞学建立了一套籼稻初级三体。十二类型的三体中除伪正常型外均能从外部形态加以区别, 其额外染色体的传递率(通过雌配子) 约为33%。

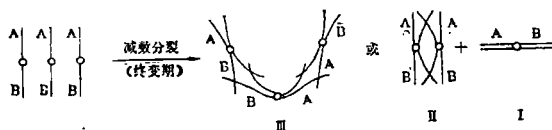
水稻初级三体在遗传研究上的用途为: (1) 检验用传统方法所得连锁遗传分析结果的可靠性; (2) 测定连锁群的独立性; (3) 对新的突变基因进行定位。

三 体 植 物 的 分 类

三体植物(trisomic plants)简称三体, 系指植物的体细胞核内增多了一个额外染色体(extra chromosome)。通常植物的体细胞核内含有两组染色体($2n$), 因此三体就成了 $2n+1$ 。细胞核的染色体是由不同的同源染色体对组成的。水稻体细胞的染色体数为 $2n=24$, 它是由十二对大小和形态各不相同的同源染色体所构成。增多了一个额外染色体, 就意味着某一同源染色体有三个。水稻三体的体细胞染色体数为 $2n+1=25$ 。既然水稻有十二对不同的同源染色体, 那么, 在理论上就应有整套的(complete set)十二种类型的三体。

Blakeslee等于1915年第一次在曼陀罗(*Datura stramonium*)发现三体, 迄今已有29个植物种被分离出整套或部分的三体。根据额外染色体的组分(component)和在减数分裂终变期的染色体构型, 三体一般可以分为四类:

1. 初级三体: 额外染色体是完整的, 它与染色体组中某一对染色体是完全同源的,



的, 因而使这类同源染色体变成三个。在减数分裂终变期常出现一个“V”形的三价体或一个二价体和一个棒状的单价体(图1)。

图1 初级三体终变期的染色体构型示意图

2. 次级三体: 额外染色体是一个

等臂染色体(isochromosome),由两个相同的染色体臂附着在一个共同的着丝点上。在终变期常常会出现一个环形的三价体或形成一个二价体和一个三角形的单价体(图2)。

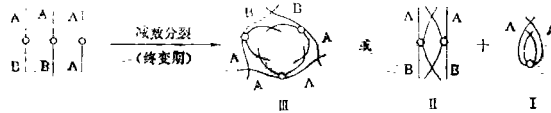


图2 次级三体终变期的染色体构型示意图

3. 三级三体: 额外染色体的两个臂来自两个非同源染色体, 它是两个正常染色体相互易位(reciprocal translocation)的产物。终变期出现由五个染色体组成的链状的五价体, 或两对染色体由一个单独染色体联结而成的五价体(图3)。

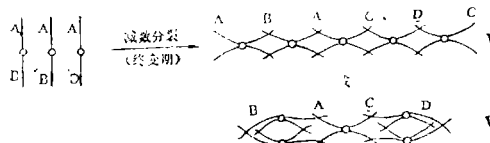


图3 三级三体终变期的染色体构型示意图

4. 补偿三体: 体细胞核的染色体组($2n$)中缺少了某一个染色体, 但由其它两个非同源的染色体所补偿。

水稻初级三体的来源

khush(1973)把初级三体的主要来源归纳为七种, 即: (1)二倍体自发出现或经理化因素(如X射线、 γ 射线、 β 射线、热中子和EMS等)处理而产生三体; (2)二倍体发生不联会(asynapsis)或联会消失(desynapsis); (3)单倍体、三倍体或四倍体的后代; (4)易位杂体的后代; (5)初级三体、次级三体、三级三体、补偿三体、复三体和四体的后代; (6)单体的后代; (7)其它染色体的异常。上述来源中, 一般公认以三倍体的后代最容易分离出各类型的三体。

三倍体一般可通过四倍体与二倍体杂交而获得。但是, 水稻的三倍体很难用杂交方法产生(表1), 这并不是四倍体与二倍体不可交配, 而是由于受精胚中途停止发育, 导致杂种崩坏。

粳稻或籼稻的三倍体在田间自然条件下会经常自发出现, 其出现率约为 $3-5 \times 10^{-5}$ 。同二倍体原品种比较, 三倍体有明显的特点: 植株较高, 小花张开, 稃端带芒, 高度不孕, 开花时刻推迟, 且小花开放不整齐。为了提高三倍体的结实率, 可用二倍体同它连续回交, 这样既可得到更多的种子, 且以后获取的三倍体后代是同质结合的, 具有相同的遗传背景(genetic background), 更便于作遗传分析之用。

有关水稻初级三体过去有过不少报道, 但均系发现个别类型乃至数类型的三体, 未有能分离出一整套十二类型的三体的。胡兆华于1968年成功地从籼稻品种格仔分离出一整套初级三体。岩田等(1970)同样建立了一整套粳稻的初级三体。但是, 他们都仅从

表 1 水稻四倍体与二倍体人工杂交获取三倍体的研究结果

研 究 者	杂交方式	授粉小穗数	结 实		三 倍 体	
			种 子 数	%	种 子 数	%
Okura (大仓, 1940)	4x × 2x	18	11	61.8	0	0.0
Kishikawa (岸川, 1952)	4x × 2x	2020	3	0.2	0	0.0
Morinaga (威永) and	4x × 2x	427	4	0.9	0	0.0
Kuriyama (栗山) [1959]	2x × 4x	18183	131	0.7	30	0.2
Nagamatsu et al. (永松等, 1964)	4x × 2x	9822	1024	10.4	2	0.0

形态上进行归类, 只鉴定额外染色体是否存在, 并未有进行深入的细胞学研究, 以确定每一类型三体的额外染色体相应地属于哪一个染色体。

国际水稻研究所Khush于1970年从IR841—36—2品系中, 发现一株自发产生的三倍体植株, 从它的后代中分离出二十株三体。全部三体经Sur (1975) 从形态学和细胞学的精细鉴定, 第一次科学地建立起有细胞学依据的籼稻整套的初级三体。

为什么三倍体的后代能分离出三体? 这是因为三倍体多了一组染色体, 在减数分裂后期 I, 除两组染色体均匀地分配到两个子细胞外, 剩下的一组染色体以 $(\frac{1}{2} + \frac{1}{2})^{12}$ 展开, 随机分配到子细胞内, 即理论上三倍体除产生n配子外, 还可以产生 $(n+1)$ 、 $(n+2)$ 、 $(n+3)$ …… $2n$ 等类型的配子, 这些不同类型配子的结合, 导致了异倍体 (heteroploid) 的发生。各研究者从水稻三倍体后代获得具有各种染色体数目个体的结果如表 2:

表 2 水稻三倍体后代出现异倍体植株的频率

研 究 者	体 细 胞 染 色 体 数 目 (2n)															合 计
	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	44—48		
Ramanujam (1937)	6	9	8	9	11	4	3								50	
Katayama (片山,1963)		3	6	8	1	2	0	0	0	1					21	
Koga et al. (古贺等, 1967)	1	5	9	12	4	1	2	2	3	4	4	0	0	2	49	
胡兆华 (1968)	20	42	61	14	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	140	
合 计	27	59	84	43	17	7	6	2	3	5	4	0	0	3	260	
%	10.4	22.7	32.3	16.5	6.5	2.7	2.3	0.8	1.2	1.8	1.5	0	0	1.2	100.0	

由表 2 资料看出, 几位研究者所得的结果大体上是一致的。三倍体后代染色体数目的变异范围为 $2n=24-30$, 而以 $2n=25$ 和 $2n=26$ 出现的频率最高, 各为22.7%和32.3%, 后者是高度不孕的, 表明雌配子最多能忍受1—2个额外染色体。据细胞学观察, $2n=26$ 的个体多属双三体 $(2n+1+1)$, 理论上它可继续分离出三体。胡兆华(1968)

将少数双三体结实的种子播下, 结果如表 3:

表 3 水稻格仔品种双三体后代出现不同异倍体植株的频率

项 目	体 细 胞 染 色 体 数 目 ($2n$)			合 计
	24	25	26	
植 株 数	56	56	8	120
%	46.7	46.7	6.6	100

上表记录的120株双三体后代中, 二倍体 ($2n = 24$) 和三体 ($2n = 25$) 的出现率均为46.7%, 而双三体 ($2n = 26$) 仅为6.6。由此可见, 从三倍体获取三体, 可先直接从其后代分离出30%左右的三体和44%左右的双三体, 再间接地从双三体的后代分离出47%左右的三体。

水稻初级三体的形态分类

三体植物由于额外染色体的存在, 破坏了个体的基因平衡 (gene balance), 不能不引起个体细胞作用和发育节律的改变, 从而导致形态特征和生理特性的变异, 而且, 这种变异是能够真实遗传的。与二倍体相比, 初级三体的共同特点是生长缓慢, 长势弱, 出穗延迟, 种子胚乳充实度差, 使种子发芽率低, 幼苗成活率也低。

胡兆华 (1968) 从籼稻品种格仔的自发三倍体后代分离出三体98株, 根据外部形态把它们归纳为以下十二个类型, 而且这种形态特征是能够真实遗传的。

第1型 (植株开放型): 分蘖和穗枝梗散生, 成熟株倾斜, 茎细长, 株高与原种二倍体等高或稍高。

第2型 (丛生分蘖型): 分蘖数多, 穗枝梗细长而呈波浪状, 粒长, 内稃平直, 呈半月形, 不耐低温, 穗顶部颖花常退化。

第3型 (直立穗型): 株矮而穗、叶直立, 叶面具较多茸毛, 分蘖少而集生, 粒圆, 着粒密。

第4型 (粗秆大叶型): 植株粗刚, 茎叶宽大, 生育后期剑叶半卷, 茎叶弯曲易脱落, 分蘖力弱, 粒宽大。

第5型 (有芒型): 粒较宽, 两肩倾斜呈尖锐状, 稃尖附短芒, 秆较粗大, 穗枝密。

第6型 (细致型): 全株茎叶特别是谷粒较原种二倍体细长, 长势亦较弱。

第7型 (卷叶型): 叶身窄, 向内半卷, 分蘖力弱, 成熟时植株呈园杯状, 茎细, 节间细长而略坚硬, 穗枝集, 粒园。

第8型 (细长粒型): 叶身稍窄, 矮生, 成熟时穗弯垂, 粒细长。

第9型 (短秆型): 除植株较矮壮外, 与二倍体不易区别。

第10型 (强盛型): 植株的繁茂性与二倍体无法区别, 出穗后穗轴和枝梗有呈波浪

状之弯曲, 穗下部枝梗呈捻转状。

第11型(伪正常型): 除植株稍矮和粒稍大外, 其它性状与二倍体相似。

第12型(长粒型): 粒长大。

上列十二类型三体的若干农艺性状列于表 4。

表 4 水稻格仔品种十二类型三体的若干农艺性状

三体类型	株 高 (cm)	剑叶宽 (cm)	穗 长 (cm)	每穗粒数	谷 粒		
					长 (mm)	宽 (mm)	长/宽
第 1 型	110	1.35	17.8	131	7.46	2.61	2.86
第 2 型	90	1.28	18.0	120	8.05	2.59	3.11
第 3 型	81	1.36	16.0	136	6.38	2.94	2.17
第 4 型	93	1.30	20.0	165	7.57	2.89	2.62
第 5 型	97	1.40	19.0	102	6.96	2.91	2.39
第 6 型	85	1.27	16.0	126	7.01	2.26	3.10
第 7 型	108	0.89	18.2	100	6.97	2.96	2.36
第 8 型	81	1.06	17.5	118	7.03	2.47	2.85
第 9 型	88	1.28	18.0	121	7.55	2.71	2.79
第10型	92	1.25	17.6	120	7.36	2.60	2.83
第11型	93	1.29	18.0	142	7.52	2.69	2.80
第12型	92	1.30	18.2	125	8.00	2.60	3.08
二倍体 (对照)	108	1.40	17.9	154	7.24	2.77	2.61

Sur (1975) 经过细致的形态学观察和细胞学鉴定, 使每一类型三体与相应的染色体相对应, 完成了有细胞学依据的三体十二类型的配套, 按三体—1 (triplo—1)、三体—2 (triplo—2) ……三体—12 (triplo—12) 命名。不同研究者对各类型三体主要形态特征的描述是不完全一致的, Singh和Khush (1978) 将Sur、胡兆华、岩田等以及渡边和古贺等所划分的三体类型进行了比较, 凡完全一致的在其下画一双行线 (表 5)。

从表 5 可见, 尽管不同研究者的描述和概括不同, 经过Singh和Khush的 细心比较, 发现在十二类型三体中, 四个研究者的分类完全一致的占六型。可见, 在三体情况下, 不管遗传背景如何 (不同品种或不同亚种), 额外染色体一般能引起相同的形态学变化。谷粒有芒、不孕性、卷叶、丛生、伪正常等性状是完全一致的。可以认为, 从生长习性、颖花的大小和形状以及结实性等是鉴定不同类型三体最重要的依据。从形态上, 不仅三体可以同二倍体原种区别开来, 而且不同类型三体间也可以区别开来, 只有伪正常型三体要经过计数染色体才能确定其是否三体。

表5 不同研究者划分的三体类型的比较

Sur (1975)		胡兆华 (1968)		岩田等 (1970)		渡边和古贺等 (1975)	
类 型	特征特性	类 型	特征特性	类 型	特特征性	类 型	特征特性
1	草丛状			I	迟出穗	I	弯垂
2	矮秆			D	直立状		
3	有芒	第5型	有芒	B	带芒	E	有芒
4	不孕					J	不孕
5	扭曲	第3型	直立穗	L	短穗	C	密穗
6	丛生分蘖	第2型	丛生分蘖	A	灰白色	B	大粒
7	窄叶	第8型	细长粒	F	卷叶	K	长粒
8	卷叶	第7型	卷叶			D	直立
9	粗壮	第4型	粗秆大叶	H	大粒	F	易落粒
10	直立			C	细粒	A	细长
11	伪正常	第11型	伪正常	G	粗糙	H	伪正常
12	高秆	第1型	植株开放	E	散生		
		第6型	细致	J	带斑点的叶片	G	麻点稈
		第9型	短秆	K	伪正常	L	次正常
		第10型	强盛				
		第12型	长粒				

水稻初级三体的细胞遗传学

1. 水稻的核型

核型是每一个物种的体细胞染色体组的特征,一般由各染色体成员的下列特征来表示:(1)染色体的相对长度;(2)着丝点和其它染色粒(chromomere)的位置;(3)常染色质区和异染色质区的位置;(4)长短臂的比率;(5)副缢痕和随体的有无。Yao等(1958)较早开始研究一些水稻品种间杂种粗线期的核形态学。Shastry等(1960)首先在粗线期分析了水稻的核型,根据长度、臂比率和异染色质粒的有无等鉴定了每一个染色体成员,并按长度减少的顺序编号,最长的为第1染色体,最短的为第12染色体,作出了明晰的染色体模式图。Sur(1975)参照Shastry的方法和标准,鉴定了IR3265—193—3品系的染色体组,除核仁组成中心(nucleolar organizer)不一致外,其它观察结果相同,他将各染色体的特征作了描述和图示(表6,图4),并以此作为鉴定三体额外染色体的标准。

表6 水稻粗线期各染色体的特征

染色体号	着丝点位置	用以鉴定的明显特征
1	SM	最长染色体。浅染色区位于长臂末端的地方，短臂有两个染色粒。
2	SM	长臂近着丝点处有两个大的染色粒。
3	M	在长臂有两个相邻近的大染色粒，两边为浅染色区所分隔。
4	SM	长臂染色浅而短臂染色深。
5	SM	短臂有五个明显的染色粒，长臂着丝点处有两个特别的染色粒。
6	ST	短臂有明显的端粒 (telomere)，长臂末端有三个染色粒。
7	M	中央着丝点。着丝点两边以及接近臂的末端存在明显的染色粒。
8	SM	长臂末端存在明显的端粒。
9	M	核仁染色体。短臂末端有三染色粒，短臂近着丝点处有一染色粒，长臂末端有四个染色粒。
10	SM	弱的核仁组成中心。在短臂的末端有明显的端粒。
11	SM	短臂有五个染色粒，在末端的最大，其它的体积向着丝点渐次变小。
12	SM	最短染色体，长臂中部有一个浅染色区。

注：M = Median (具中央着丝点)；
 SM = Submedian (具近中央着丝点)；
 ST = Subtelocentric (具近端着丝点)

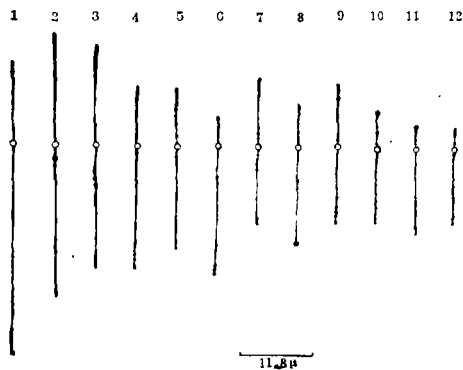


图4 水稻(IR3265—193—3)粗线期的核型示意图

常会发现异源配对(nonhomologous pairing)，导致偶然出现环状的三价体，这样很易错认为次级三体，增加了鉴定额外染色体的困难，因此，需要根据同源配对的区域进行鉴定。大量粗线期三价体的分析表明，配对对手(pairing partner)沿染色体长度可以在任何地方发生，但更经常发生在着丝点，因此，着丝点必须在三价体的配对区域直接鉴定。

在终变期三价体的联会将出现 $12\text{II} + 1\text{I}$ 、 $11\text{II} + 1\text{III}$ 和 $11\text{II} + 3\text{I}$ 等三种情况，并可观察到六种主要的染色体构型(表7)。

Sur(1975)根据观察，认定第9

染色体和第10染色体是核仁染色体。三体植物的共性是苗期长势减弱，但三体—10在苗期表现特别茁壮，可能由于它是核仁染色体，核仁组成中心染色体的额外剂量，将大大提高核仁的活力，从而导致更强的核糖体活力，因为核糖体是在核仁内合成的。

2. 染色体构型

在粗线期分析三价体的联会时，

表7 水稻初级三体终变期的联会情况和染色体构型

三体类型	观察花粉母细胞数	占细胞%			观察三价体数	三价体构型出现的类型和频率(%)						
		12 I + 1 I	11 I + 1 II	11 I + 3 I		---	X	∨	⊖	Y	⊙	其他
三体—1	96	33.3	64.6	2.1	58	19.0	19.0	5.2	39.7	5.2	5.2	6.7
三体—2	100	28.0	72.0	—	54	9.2	31.5	13.0	27.8	1.9	14.8	1.8
三体—3	114	53.5	46.5	—	50	32.0	14.0	20.0	28.0	2.0	4.0	—
三体—4	100	36.0	62.0	2.0	51	11.8	23.8	33.3	17.6	3.9	9.8	—
三体—5	124	46.0	51.6	2.4	59	23.7	13.6	23.6	15.4	16.9	6.8	—
三体—6	110	46.4	51.8	1.8	59	38.9	10.2	15.3	20.3	11.9	—	3.4
三体—7	101	53.5	44.5	2.0	52	7.7	34.6	23.1	17.3	1.9	5.8	9.6
三体—8	118	47.4	51.7	0.9	52	28.9	11.5	11.5	36.5	11.5	—	—
三体—9	141	51.1	48.2	0.7	52	19.2	13.5	15.4	19.2	21.2	1.9	9.6
三体—10	140	75.0	23.6	1.4	50	44.0	18.0	22.0	12.0	2.0	2.0	—
三体—11	96	54.2	43.8	2.0	50	30.0	24.0	20.0	22.0	2.0	2.0	—
三体—12	117	57.3	39.3	3.4	50	30.0	40.0	6.0	18.0	4.0	—	—

3. 额外染色体的传递率

由于三体在配子发生 (gametogenesis) 过程中染色体的行为与二倍体不同, 它的自交后代将出现二倍体、三体和四体, 在理论上它们的比例可以作如下计算: 设携有额外染色体雄配子 ($n+1$) 传递于后代的频率为 S , 则携有正常染色体数雄配子 n 的传递率应为 $1-S$; 同理, 设携有额外染色体雌配子的传递率为 T , 则携有正常染色体数雌配子的传递率为 $1-T$ 。那么, 三体自交后代具有不同染色体数个体的出现频率如下:

$$[S + (1-S)] [T + (1-T)] = ST + S(1-T) + T(1-S) + (1-T)(1-S)$$

这里, ST 为具有两个额外染色体 ($2n+2$, 即四体) 的出现频率。

$S(1-T) + T(1-S)$ 为具有一个额外染色体 ($2n+1$, 即三体) 的出现频率。

$(1-S)(1-T)$ 为具有正常染色体数 ($2n$, 即二倍体) 的出现频率。

但是, 实际上 n 配子比 ($n+1$) 配子占的比率高, 因为额外染色体在减数分裂后期 I 常常成为落后染色体而丢失掉, 从而增加了 n 配子的比率。另外, ($n+1$) 花粉由于花粉管伸长缓慢, 能达到胚囊完成受精作用的往往比 n 花粉少。

根据胡兆华 (1968) 观察, 水稻十二类型三体各自交后代额外染色体的传递率大致相同 (26.7—47.5%), 平均为 36.7%。Sur (1975) 发现额外染色体的传递率同染色体的长度有关, 长、中、短染色体的传递率分别为 25.5%、30.2% 和 31.7%, 长染色体的传递率最低, 可能因为它引起的基因不平衡更为严重。他还比较了雌配子和雄配子的

传递率, 前者 $[(2n+1) \text{♀} \times 2n \text{♂}]$ 变动于 20.9—39.4%, 平均 29.8%; 后者 $(2n \text{♀} \times (2n+1) \text{♂})$ 变动于 0—15.4%, 平均 3.2%。因此, 可以大体上确定水稻初级三体额外染色体通过雌配子的传递率为 $\frac{1}{3}$, 即 33%。

水稻初级三体在遗传研究上的应用

水稻遗传学的研究远落后于如玉米、番茄、大麦和小麦等其它作物, 这与迟迟未有完成基因的定位有关。日本北海道大学长尾、高桥和森村 (1964) 花了近 30 年时间, 通过常规的遗传学分析方法, 初步建立了粳稻十二个连锁群, 但其中半数仅为二至三个基因的连锁群, 比较详细的为三至四个连锁群。不同研究者和不同试验材料得到的结果又不太一样。利用初级三体进行连锁遗传研究在一些作物已证明是成功的, 它的作用有三: (1) 用以验证用常规的或易位杂合体的方法进行连锁分析所得的结果; (2) 测定连锁群的独立性; (3) 确定新突变基因的位置。

利用三体作连锁遗传分析的基本原理, 在于它后代的分离比例与二倍体的截然不同。一般, 二倍体同源染色体上的等位基因是成双存在的, $AA \times aa$ 时, F_2 的显、隐性分离比例为 3 : 1, 回交一代 (BC_1) 的显、隐性分离比例为 1 : 1。但是, 如 A 基因位于三体的额外染色体上, 由于有三个同源染色体, 故等位基因有三个 (AAA)。 $AAA \times aa$ 时, AAA 可产生 AA 和 A 两类型配子, F_1 为 AAa 或 Aa , 当 AAa 与 aa 回交, 由于 AAa 可产生 $1 AA : 2 Aa : 2 A : 1 a$ 比例的四类型配子, 故 BC_1 可得的显、隐性分离比例为 5 : 1, F_2 是 $(1 AA : 2 Aa : 2 A : 1 a)^2$ 的产物, 其显、隐性分离比例为 15 : 1。

假定要测定的基因是隐性的, 可以之作父本, 分别同十二类型三体进行杂交, 然后将 F_1 自交或与隐性亲本回交, 检查 F_2 或 BC_1 的显、隐性分离比例。如得到 3 : 1 或 1 : 1 的比例, 则可排除这个基因位于额外染色体上, 反之, 如得到的比例为 35 : 1 或 5 : 1, 则可肯定该基因位于额外染色体上。这种比例变化受分离的类型、额外染色体的传递率和基因的性质所制约。现将单显性 (Simplex, Aaa) 和双显性 (duplex, AAa) 组合杂合个体回交和自交后代的分离比例列于表 8。

表 8 单、双显性杂合个体回交和自交后代分离情况

三体基因型	二倍体基因型	F_1 基因型	n 配子与 $(n+1)$ 配子均能育		只 n 配子能育		n 雄配子可育, n 和 $(n+1)$ 雌配子均可育	只 n 雄配子可育, $(n+1)$ 雌配子传递率为 33%
			BC_1 $A : a$	F_2 $A : a$	BC_1 $A : a$	F_2 $A : a$	F_2 $A : a$	F_2 $A : a$
AAA	aa	AAa	5 : 1	35 : 1	2 : 1	8 : 1	17 : 1	12.5 : 1
aaa	AA	Aaa	1 : 1	3 : 1	1 : 2	5 : 4	2 : 1	1.7 : 1

Singh 和 Khush (1978) 利用属于十二个连锁群的十六个形态上有明显区别的质量性状的标记基因 (marker gene), 供作初级三体分析连锁遗传之用。它们是, $C1$ (簇

生小穗)、Ws(白色条纹)[属I连锁群],lg(缺叶舌、叶耳)[属II连锁群],
el(额外稃片)、lax(松散穗)[属III连锁群],g(长护颖)[属IV连锁群],ps

表9 不同标记基因与三体杂交 F_2 的分离情况

三体类型	标记基因	显性个体数	隐性个体数	总 计	χ^2	
					3 : 1	12.5 : 1
三体一1	× bc	149	38	187	2.18	
	× chl	71	19	90	0.72	
	× dl	76	25	101	0.00	
	× g	113	27	140	2.43	
	× gl	65	23	88	0.06	
	× la	86	20	106	2.13	
	× nl	165	20	185	19.86	3.1 *
	× ws	68	33	101	3.17	
三体一2	× bc	35	32	67	14.83	15.9
	× chl	12	5	17	0.02	
	× g	44	12	56	0.42	
	× gl	38	29	67	11.94	125.8
	× lg	51	20	71	0.38	
	× tri	167	13	180	30.35	0.01 *

* 表示符合 自由度为 1, $p=0.05$, $\chi^2=3.84$

表10 染色体和连锁群的对应关系

染色体号	标 记 基 因	所 属 连 锁 群
1	nl	Ⅱ
2	tri	X
3	wx, ws, Cl	I
5	gh, gl	Ⅵ, Ⅷ
7	g	Ⅳ
9	dp ₂	Ⅵ
11	la	Ⅶ
12	lg, dl	I, Ⅴ

(紫柱头)〔属V连锁群〕, *gh1*(金稈色)〔属VI连锁群〕, *dp₂*(凹陷和不发育内稃)〔属VII连锁群〕, *la*(缓慢和匍伏生长习性)〔属VIII连锁群〕, *nl*(颈状叶)〔属IX连锁群〕, *tri*(三角形谷粒)〔属X连锁群〕, *bc*(脆秆)、*dl*(弯垂叶片)、*chl*(叶绿素缺失)〔属XI连锁群〕和 *gl*(光叶)〔属XII连锁群〕。现将他们的分析举例列入表9。

从表9看出, 经测定的八个基因, 仅*nl*基因被证实位于三体-1上, 另外经测定的六个基因, 仅*tri*基因被证实位于三体-2上。

通过初级三体分析, 到目前为止, 他们已确定八个染色体同连锁群的关系, 并发现第5染色体和第12染色体同时存在两个连锁群, 这些连锁群亟需加以矫正(表10)。

结 束 语

自本世纪初最先在曼陀罗发现三体植物以来, 至今已有29个植物种被分离出整套的或部分的三体。水稻的初级三体主要来源于自发三倍体植株的后代, 其额外染色体通过雌配子的传递率约为33%。经形态学观察和精细的细胞学鉴定, 国际水稻研究所已于1975年建立起一整套水稻的初级三体, 每一类型三体均与相应的染色体相对应。十二类型的三体中除伪正常型需经计数染色体才能确定外, 其余十一类型均能从外部形态加以区别。

整套的水稻初级三体是水稻细胞遗传学研究的重要手段, 根据它们的杂种后代的分离比例, 可用以: (1) 检验用常规方法进行连锁遗传分析所得的结果; (2) 测定连锁群的独立性; (3) 对突变基因进行定位。

参 考 文 献

〔1〕胡兆华: 1968, 水稻十二型三染色体之育成兼论其在遗传育种上之应用。《中华农学会报》, 新63: 53—71。

〔2〕华北农业大学等编: 植物遗传育种学。《科学出版社》, 1976年, 91—95页。

〔3〕长尾正人、高桥万右卫门、森村克美: 1964, 稻の交雑に关する研究, 第XⅧ报, 主として外国稻より导入された数種の形态的形質とそれらに关与ある遺伝子, 并にその連鎖关系。《北大农邦文纪要》, 5(2): 89—95。

〔4〕岩田伸夫、大村武: 1971, 相互转座法によるイネの連鎖分析。I 染色体1, 2, 3, 4に対応する連鎖群。《育种学杂志》, 21(1): 19—28。

〔5〕Iwata, N., T. Omura and M. N. Kagahara: 1970, Studies on the trisomics in rice plants (*Oryza sativa* L.). I Morphological classification of trisomics. *Japan J. Breeding*, 20 (4): 230—236。

〔6〕Katayama, T.: 1963, Study on the progenies of autotriploid and asynaptic rice plants. *Japan J. Breeding*, 13: 15—19。

- [7] Khush, G. S., *Cytogenetics of aneuploids*. Academic press, New York, 1973, P.1—9.
- [8] Rieger, R., A. Michaelis and M.M. Green (ed.), 1976, *Glossary of genetics and Cytogenetics* (4 th revised edition) . Spring-Veglag, P.556—559.
- [9] Sen, S. K., 1965, Cytogenetics of trisomics in rice. *Cytologia*, 30 : 229—238.
- [10] Singh, R. J. and G. S. Khush, 1978, Cytogenetics of primary trisomics in rice and their usefulness in genetics and breeding. IRRI Saturday Seminar.
- [11] Sur, S. C., 1975, Identification and cytogenetic studies of primary trisomics in rice (*Oryza sativa* L.) . Thesis of Ph. D. degree, University of the Philippines at Los Banos, PP.71.

Primary Trisomics in Rice and Their Application to Genetical Researches

Lu Yung-Ken

(Teaching Research Laboratory of Genetics)

Abstract

Primary trisomic is one of the most important genetic tester in crops. The following aspects concerning primary trisomics in rice have been reviewed by the author: (1) sources; (2) morphological classification; (3) cytogenetics and (4) application to genetical researches.

A complete set of primary trisomics in Hsien rice (i.e. Indica rice) has been established both morphologically and cytologically by IRRI in 1975. All eleven types of primary trisomics except the pseudonormal one can be distinguished from each other by major morphological characters. The transmission rate of extra chromosome (through female gamete) is about 33%.

Their usefulness in genetical researches is: (1) examining the reliability of results of linkage analysis by traditional methods; (2) testing the independence of linkage groups and (3) locating the new mutation genes.