

家蚕多倍体的性染色体组成、 联会和分离及其性状表现

潘庆中 李红莲

(华南农业大学蚕桑系, 广州, 510642)

摘要 本文探讨了家蚕四倍体雌的性染色体的联会、分离形式及三倍体雌的染色体组成与产卵性状的关系。1) 四倍体雌在减数分裂时, 绝大多数呈Z-Z联会、分离、W不参加联会, 随机分向两极或同时进入某一极; Z-W联会、分离的频率很小。四倍体雌×二倍体雄的三倍体子代的形态性状分离符合5:1的理论值, 其染色体组成有3A+ZZ, 3A+ZZW, 3A+ZZWW, 3A+ZZZ, 3A+ZWW 5种, 呈15:67.6:15:1.2:1.2的比例。2) 限性煤斑四倍体雌×伴性赤蚁二倍体雄的三倍体子代全部是黑蚁、煤斑、雌, 染色体组成都是3A+ZZW。3) 三倍体产卵性状与性染色体数和常染色体组的平衡有关, 只有染色体组成为3A+ZWW的个体产下大型、受精率高的正形卵, 其他都产下大小不齐、受精率很低的不正形卵。

关键词 家蚕; 多倍体; 性染色体; 联会; 产卵性状

中图分类号 S882.6

对于家蚕四倍体雌(4A+ZZWW)的性染色体的联会和分离方式, 因各研究者的研究方法不同, 历来存在着不同意见(川口荣作, 1934; 桥本春雄, 1933; Kawamura, 1988)。为对家蚕多倍体有较全面的了解, 本研究同时调查了四倍体雌的常染色体、Z染色体、W染色体的联会、分离方式以及不同染色体组成的三倍体子代的产卵性状差异, 得到了一些有益的结果。

1 材料和方法

1.1 供试品种

如表1所示。其中rw、wr及Cw分别为 $re_9 \times Tw_1$ 、 $Tw_1 \times re_9$ 及 $Cre \times Tw_1$ 的缩写(表1)。

1.2 多倍体诱发:

将产下后常温保护120~150 min的卵置低温(-5°C)下处理24 h, 诱发出四倍体个体, 并对其进行验证(潘庆中等, 1990; 1987)。将体细胞核中存在2个性染色质小体的四倍体雌与纯合隐性二倍体雄杂交, 得三倍体子代。

1.3 性染色质小体观察

家蚕性染色质小体(sex chromatin body, 以下简称为SB)是处于分裂间期的体细胞核中, 由于W染色体凝缩而形成的可观察到的染色质小体。其遗传方式与W染色体相同。取幼虫腹脚细胞(不影响生命力)及产卵后的雌蛾组织细胞, 用醋酸地衣红染色后置光学显微镜下观察(潘庆中等, 1986; 1987)。并将观察到的细胞内SB个数直接记入该雌蛾产卵

1993-10-28 收稿

圈内,以便对照雌蛾性染色体组成与其产卵性状的关系。

表 1 供试品种性状及基因组成⁽¹⁾

性 状 及 基 因 组 成								
品 种	浆膜 细胞	卵 色	蚁 色	斑 纹	产 卵 性 状	雌 蚕 SB 数	倍 数 性	染 色 体 组 成
Csch		赤 卵	伴性赤蚁	限性煤斑				2 A+ZZ.
	普 通	(re/re)	$\left(\begin{smallmatrix} Z^{sch}Z^{sch} \\ Z^{sch}W \end{smallmatrix}\right)$	$\left(\begin{smallmatrix} W^{-pSa} \\ +^p/+^p \end{smallmatrix}\right)$	普 通	1	2 n	2 A+ZW
sch		黑卵	伴性赤蚁	普通斑				2 A+ZZ.
	普 通	(+/+)	$\left(\begin{smallmatrix} Z^{sch}Z^{sch} \\ Z^{sch}W \end{smallmatrix}\right)$	(+ ^p /+ ^p)	普 通	1	2n	2 A+ZW
rw		黑卵	黑蚁	黑缟				2 A+ZZ.
wr	普 通	(re/+)	$\left(\begin{smallmatrix} Z^+Z^+ \\ Z^+W \end{smallmatrix}\right)$	(P ^s /+)	普 通	1	2n	2 A+ZW
Cw		黑卵	黑蚁	限性煤斑				2 A+ZZ.
	普 通	(re/+)	$\left(\begin{smallmatrix} Z^+Z^+ \\ Z^+W \end{smallmatrix}\right)$	$\left(\begin{smallmatrix} W^{-pSa} \\ +^p/p \end{smallmatrix}\right)$	普 通	1	2n	2 A+ZW
rw		黑卵	黑蚁	黑缟				4 A+ZZZZ.
wr	大 型	(rere/++)	$\left(\begin{smallmatrix} Z^+Z^+Z^+Z^+ \\ Z^+Z^+WW \end{smallmatrix}\right)$	(p ^s p ^s /++)	大 型 卵	2	4n	4 A+ZZWW
Cw		黑卵	黑蚁	限性煤斑				4 A+ZZZZZ.
	大 型	(rere/++)	$\left(\begin{smallmatrix} Z^+Z^+Z^+Z^+ \\ Z^+Z^+WW \end{smallmatrix}\right)$	$\left(\begin{smallmatrix} W^{-pSa}W^{-pSa} \\ +^p/+^pp \end{smallmatrix}\right)$	大 型 卵	2	4n	4 A+ZZWW

(1)SB 表示性染色质小体。

1.4 形态性状调查

调查了各蛾区的卵色;蚁蚕体色,对不能孵化的蚁蚕则剥开卵壳将其取出观察,以消除黑蚁和赤蚁间孵化能力引起的误差;三龄调查斑纹;五龄起蚕调查性比。

2 结果

2.1 二倍体杂种的性状分离

将 rw×Csch、wr×Csch 以及 Cw×sch3 个二倍体杂种的卵色、蚁色、斑纹、性比及 SB 等性状分离结果列于表 2,作为对照,所有性状都符合 1:1 的理论分离值。由于测交所用的雄亲为伴性赤蚁,故后代的赤蚁都是雌,黑蚁都是雄。所有雌蚕体细胞中均检出 1 个 SB(简称为 SB₁),雄蚕则没有 SB(简称为 SB-)。

2.2 杂种四倍体雌的性状

rw、wr 以及 Cw 的四倍体雌的各形态性状均为杂合,其体细胞核均可检出 2 个 SB(简称为 SB₂),确定染色体组成为4A+ZZWW(表 1)。

2.3 四倍体雌与二倍体雄杂交后代三倍体的性状分离

表 2 二倍体品种(对照)测交后代的性状分离⁽¹⁾

杂 交 组 合	卵 色		蚁 色		斑 纹		性染色质小体(SB)的存在状况			
	黑卵	赤卵	黑蚁	赤蚁	黑缟	素斑	雌		雄	
							SB ₁	SB ₋	SB ₁	SB ₋
rw×Csch	163	153	112	103	98	89	95	0	0	92
wr×Csch	192	198	179	189	128	143	132	0	0	139
Cw×sch	193	0	90	95	限性 煤斑 89	普通斑 38 素斑 42	89	0	0	80

(1): SB₁, 各体细胞核中存在有 1 个性染色质小体(SB);
SB₋, 不存在 SB。

2.3.1 非限性品种 rw×Csch 及 wr×Csch 的性状分离 卵色、斑纹、性比分离均呈 5:1。但蚁色分离却完全不同,1373 头蚁蚕中,黑蚁有 1359 头,伴性赤蚁仅 14 头,为 98.8:1.2。本实验的三倍体赤蚁孵化能力很低,但小心剥开卵壳,将赤蚁取出后,仍能正常生长发育。

三倍体黑蚁雌蚕中有 SB₁(体细胞中存在 1 个 SB)及 SB₂(体细胞中存在 2 个 SB)两类个体,SB₁ 与 SB₂ 的比例为 81.9%:18.1%。所有赤蚁都是 SB₂ 个体。最终羽化产卵的赤蚁仅 3 头。而雄蚕则没有 SB(SB₋),占 16.3%(表 3)。

表 3 四倍体雌与纯合隐性二倍体雄测交产生的三倍体子代的性状分离⁽¹⁾

杂 交 组 合	卵 色		蚁 色		斑 纹		性 比		黑蚁雌蚕的SB 的存在状况	
	黑卵	赤卵	黑蚁	赤蚁	黑缟	素斑	雌	雄	SB ₁	SB ₂
rw×Csch	635	127	729	10	502	104	431	90	223	52
wr×Csch	545	102	630	4	462	79	407	73	144	29
合 计	1180	229	1359	14	964	183	838	163	367	81
百分率/ %	83.7	16.3	98.8	1.2	84.0	16.0	83.7	16.3	81.9	18.1
Cw×sch	219	0	214	0	煤斑 212	其他 0	212	0	212	0
百分率/ %	100	0	100	0	100	0	100	0	100	0

(1) SB₁, 各体细胞核中存在有1个SB; SB₂, 各体细胞核中存在有2个SB。

黑蚁雌蛾无论是 SB₁ 还是 SB₂ 个体均产下大小不正形,受精率很低的卵。而赤蚁则产下类似四倍体所产的大型卵,其形状整齐,受精率高(表 4)。

另外,所有三倍体雄与正常二倍体雌杂交,均产下不受精卵。

2.3.2 限性煤斑品种 Cw×sch 的三倍体性状分离 如表 3 所示,两个实验区共 212 头蚕均为黑蚁、煤斑、雌蚕,全部都是 SB₁ 个体。

表 4 三倍体雌的染色体组成与产卵性状的关系⁽¹⁾

杂 交 组 合	蚁 色	供 试 蛾 数	SB 的存 在 状 况	蛾 数	染色体组成	产卵性状
rw × Csch	黑 蚁	193	SB ₁	145	3A + Z ^{sch} Z ⁺ W	产下大小不一
			SB ₂	47	3A + Z ^{sch} Z ⁺ WW	的不正形卵
wr × Csch	黑 蚁	173	SB ₁	144	3A + Z ^{sch} Z ⁺ W	受精率很低。
			SB ₂	29	3A + Z ^{sch} Z ⁺ WW	
rw × Csch	赤 蚁	2	SB ₂	2	3A + Z ^{sch} Z ⁺ WW	产下形状整齐的
wr × Csch	赤 蚁	1	SB ₂	1	3A + Z ^{sch} Z ⁺ WW	大型卵,受精率高。

(1): SB₁, 各体细胞核中存在有 1 个 SB; SB₂, 各体细胞核中存在有 2 个 SB; A, 常染色体组; Z,W, 性染色体。

3 讨论

3.1 非限性品种的四倍体雌的性染色体联会、分离及其三倍体子代的性染色体组成

川口荣作(1934)根据四倍体雌与二倍体雄杂交后代的雌雄性比有 3:1 及 5:1 两种类型,推论四倍体雌的性染色体联会有 Z-W 联会、分离方式及 4 个性染色体间随机联会、分离方式两种。桥本春雄(1934;1935)则根据伴性油蚕杂合体的四倍体雌(4A + Z⁺Z^{od}WW)与纯合隐性二倍体雄(Z^{od}Z^{od})杂交后代的正常蚕与油蚕分离比为 1:1 的事实,认为四倍体雌的性染色体只有 Z-Z 联会,而 2 个 W 染色体则不参加联会。分离时 2 个 Z 染色体各自分向相反两极,而 2 个 W 染色体则随机地分向相反两极或同时进入某一极。结果所有三倍体子代个体均有来自四倍体雌亲的 1 个 Z 染色体,个体间性染色体组成比呈 1ZZ:4ZZW:1ZZWW。对上述两人的理论,田岛弥太郎(1944)曾重新探讨。而Ito(1977)则通过对三倍体蚕丝腺细胞的 SB 的研究,推论四倍体雌的性染色体联会、分离方式有 Z-Z、W-W 方式及 Z-W、Z-W 方式 2 种,呈 1:2 的比例。

本实验杂合四倍体雌与纯合隐性二倍体雄测交,其三倍体子代的受常染色体基因控制的形态性状分离均符合 5:1 的理论值。3 类 SB 个体的分离即 SB-(雄):SB₁:SB₂ 在总体上也符合 1:4:1 的理论值。但黑蚁:伴性赤蚁的比例却为 98.8:1.2。说明本实验的四倍体雌的性染色体分离方式与前人推论的有所不同。从伴性遗传规律可知,上述三倍体子代的黑蚁,带有来自父母双方的 Z 染色体,赤蚁则只带 1 个来自父亲的 Z 染色体。故从蚁色可判断其 Z 染色体数。SB 数则直接反映该个体所带的 W 染色体数。通过蚁色、性别和 SB 数,即可判断某一个体的性染色体组成(表 4)。根据实验结果,作者认为四倍体雌的性染色体的联会、分离方式的绝大部分是 Z-Z 互相联会,各自分向相反两极,两个 W 染色体则不参加联会,完全随机地分向相反两极或同时进入某一极。其结果按 1:4:1 的比例产生 Z、ZW、ZWW3 种卵核。这一点与桥本的结论相同,但也没有发现与此同时还存在 Z-W、Z-W 联会、分离方式,理论上按 1:2:1 的比例产生 ZZ、ZW、及 WW3 种卵核。因此,四倍体雌经减数分裂形成的卵核的染色体组成不是 3 种,而是下述 5 种: Z、ZW、ZWW、ZZ、WW, 呈 15:67.6:15:1.2:1.2 的比例。由于 ZZ 和 WW 卵核所占比例很小,所以表面上 Z:ZW:ZWW 的比例还是符合 1:4:1 的理论值。

此外,根据结果知道,非限性品种的四倍体雌 × 二倍体雄的三倍体子代并非都是整倍体,其雄蚕的绝大多数是 3A + ZZ 的非整倍体(3n-1),黑蚁雌 SB₂ 个体则是 3A + ZZWW 的

非整倍体($3n+1$);只有黑蚁雌 SB_1 和赤蚁雌 SB_2 以及与赤雌频率相当的少数黑蚁雄才是真正的三倍体。

3.2 限性品种的四倍体雌的性染色体联会、分离及其与二倍体雄杂交子代三倍体的性染色体组成

限性煤斑品种 Cw 的四倍体雌与二倍体 sch(伴性赤蚁)雄测交,其三倍体子代所有个体均为黑蚁、限性煤斑、雌蚕。桥本春雄(1953)亦曾经得到类似结果,他认为造成这种性比异常的原因是转座于 W 染色体上的常染色体片段在减数分裂过程中互相联会、分离,从而导致 2 个 W 染色体随之行动而分向相反两极。但桥本没有从细胞学上进行证明。本实验调查了所有个体的蚁色和体细胞的 SB 数,都是 SB_1 ,证明 100% 的个体都含有 1 个 W 染色体,又由于 100% 的个体都是黑蚁,即持有 1 个来自四倍体雌亲的 Z 染色体。由此确认所有个体的性染色体组成都是 ZZW。即其雌亲所形成的卵核只有 ZW1 种,因而从细胞学上为上述假说提供了证据。

3.3 雌蛾的染色体组成与产卵性状的关系

与普通二倍体相比,四倍体雌蛾产下明显的大型卵,而三倍体雌蛾则产下大小不齐的不正形卵,受精率低,不能孵化(桥本春雄,1933;玉沢亨等,1977;Astaurov,1967)。Kawamura(1988)发现具有 ZWW 性染色体组成的三倍体雌蛾产下类似四倍体所产的大型卵。她认为是此类三倍体雌与四倍体雌($4A+ZZWW$)一样持有 2 个 W 染色体,而 W 染色体上各载有 1 个卵体积决定基因(Esd),由于 2 个 Esd 基因的剂量效应而产下大型卵。

本实验中的三倍体赤蚁 SB_2 雌蛾(ZWW)也产下了大型、形状整齐的正形卵,受精率相当高。但三倍体黑蚁, SB_1 (ZZW) 和 SB_2 (ZZWW) 雌蛾却产下大小不齐、受精率很低的不正形卵。其中 ZZWW 个体虽同样持有 2 个 W 染色体,却产下非大型卵(表 4)。基于本实验的结果,认为三倍体雌产下大型卵,除了必须持有 2 个 W 染色体外,还要求其性染色体个数与常染色体组数间保持平衡。至于 W 染色体上是否存在 Esd 基因及该基因的作用,以及多倍体雌产下大型卵的原因,还有必要进行更详细的研究。

参 考 文 献

- 潘庆中,李红莲.1990.家蚕真皮细胞及生毛细胞的性染色质小体.华南农业大学学报,11(2): 62~67
- 川口荣作.1934.カイコのテトラプロイド雌における性染色体の分れ方.蚕试报,8:481~503
- 玉沢亨,滝沢義郎.1977.蚕卵の過冷却処理とよる倍数体の出献—漿液膜細胞の大型化と倍数性との關係について—.北海道大学農学部邦文記要,10:272~273.
- 田島弥太郎.1944.蚕の染色体突然変異に關する研究.Ⅱ 蚕のW染色体を含む転座に關する研究.日本蚕试报,12:109~181
- 桥本春雄.1934.蚕のテトラプロイド雌の遺伝学的研究.Ⅱテトラプロイド雌にねけるZ染色体の行動.日本遺伝雜誌,8:515~520
- 桥本春雄.1933.蚕にねけるW染色体の性決定に対する役割.日本遺伝雜誌,8:245~247
- 桥本春雄.1935.蚕のテトラプロイド雌にねける性染色体の別ね方.日本植物及动物,3:1121~1127
- 桥本春雄.1953.カイコにねける性比の異常,雄のけい場合.日蚕雜誌22:175~179
- 潘庆中,须贝悦治,黄色俊一.1986.力コの腹脚細胞核の性クロマチン.日蚕雜誌,55:483~487
- 潘庆中,须贝悦治,黄色俊一.1987.力コ蛾の組織細胞核にねける性クロマチン.日蚕雜誌,56:436~439

- Astaurov, B L 1967. Experimental alteranations of the developmental cytogenetic mechanisms in mulberry silkworms (artificial parthenogenesis polyploid, gynogenesis and androgenesis). *Adv Morphog*, 6:199~252
- Ito S. 1977. Cytogenetical studies on the chromosomes of silkworm with special reference to the structure and bihavior of the sex chromosomes. *Jpn J Genet*, 52:327~340
- Kawamura, N. 1988. The egg size determining gene, *Esd*, is a unique morphological marker on the W chromosome of *Bombyx mori*. *Genetica*, 76:195~201

THE COMPOSITION, PAIRING AND SEPARATION OF THE SEX CHROMOSOMES AND THE PHENOTYPE OF THE POLYPLOID SILKWORM *Bombyx mori*

Pan Qingzhong Li Honglian

(Dept. of Sericulture, South China Agr.Univ., Guangzhou, 510642)

Abstract

The pairing and separation of the sex chromosomes of the tetraploid female of the silkworm *Bombyx mori* and the relationship between the ovipositional character and the chromosome formula of the triploid females were investigated. 1) Most of the pairing and disjunction of the sex chromosomes in the meiosis of the tetraploid females were Z-Z, the two W chromosomes did not take part in any pairing, each W chromosome may move to each pole like the Z chromosomes, or the two W chromosomes move to only one pole by chance, and the proportion of the Z-W, Z-W types were very low. The phenotypic segregation of the characters of the triploid progeny produced by teraploid female of the non-sex-limited strain $\times$ diploid male corresponded to the theoretical ratio of 5:1, and the chromosome formulae of the triplolid progeny and their percentage were: 3A+ZZ (15%), 3A+ZZW (67.6%), 3A+ZZWW (15%), 3A+ZZZ (1.2%), 3A+ZWW (1.2%). 2) The larvae of tetraploid female of the sex-limited sable strain $\times$ diploid male of the sex-linked chocolate strain all showed black body color when newly hatched, and were all females with sable marking, their chromosome formulae being all 3A+ZZW. 3) The ovipositional character of the triploid were closely related with the balance of the sex chromosomes and autosome sets of the moth, only the moth of the 3A+ZWW type could lay normal eggs with high fertility rate, but all of others laid eggs extremely varied in shape and size and the fertility rates were very low.

Key words Silkworm *Bombyx mori*; polyploid; sex chromosome; pairing; ovipositional character