

染色體轉座對玉米結實率影響之研究¹

劉孔生² 陳成³

摘要 當玉米之染色體轉座呈異型接合時，由於產生之部分配子其染色體發生重複與缺失，而導致稔實率下降。為求探討染色體轉座對稔實率之影響，本試驗利用 $\odot 4$ 與 $\odot 6$ 轉座異型接合組合為材料，調查其稔實率，得知 $\odot 4$ 組合為50%， $\odot 6$ 組合為25%。此乃由於參與轉座異型接合之染色體在進行減數分裂時，發生同對取向方式之分離，因而產生部分無效配子導致稔實率下降。至於稔實率下降之程度則與參與轉座之染色體數目有關，稔實率 $= 2/2^n \times 100\%$ ，其中 n 為發生轉座異型接合之染色體對數。

當非同源染色體 (nonhomologous chromosome) 之間有部分染色體片段 (segment) 發生交換時，稱為染色體轉座 (chromosomal translocation)⁽¹⁴⁾。如染色體呈異型接合轉座 (heterozygous translocation)，由於產生之部分雌配子其染色體發生部分重複 (duplication) 與缺失 (deletion)，而無法繼續發育，因此導致結實率下降⁽¹⁾。關於影響結實率之機制，雖有許多文獻報導^(2,6,9,15)，但均無定論。本試驗乃以各種 $\odot 4$ (單染色體轉座, ring of four)，與 $\odot 6$ (雙染色體轉座, ring of six) 染色體轉座組合進行試驗，計算其結實率以探討可能之原因，並藉以推算 $2\odot 4$ (雙重單染色體轉座, double ring of four)， $\odot 8$ (三染色體轉座, ring of eight) 及 $\odot 10$ (四染色體轉座, ring of ten) 等轉座組合之結實率。

材料與方法

國立臺灣大學農藝系作物育種研究室曾於民國64年冬自美國愛阿華州立大學 (Iowa State University) 引進以蠟質基因 (waxy gene) 為遺傳標識之玉米全套第九對相互轉座染色體系統 (whole set reciprocal translocation stocks) (其系統名稱、代號及細胞學資料見表1)，本試驗以此九組轉座同型接合系統為親本，進行全部組合之交配，以產生81組之 $\odot 6$ 染色體轉座組合 (見表2) 之 F_1 種子。於民國71年春季將此 F_1 組合種植於田間，每組合種植一行10株，行距75公分株距30公分，按照一般玉米栽培方法進行田間管理。俟雌穗成熟後，每組合於生長正常之植株中，逢機選取四植株之果穗，計算果穗之結實率。

$$\text{結實率} = \frac{\text{全果穗之子粒數}}{\text{每行平均可著生粒數} \times \text{果穗行數}} \times 100\%$$

此外亦以九組轉座系統為母本，與 H95 自交系 (正常染色體) 交配，產生九組 $\odot 4$ 組合 F_1 ，於72年春季將九組 F_1 及九組轉座親本種植於田間，每組合種植20株，雌穗成熟後，每組合於生長正常

1. 臺灣省農業試驗所 研究報告第 1196 號。本報告為第一作者博士論文之部分。

2. 本所農藝系副研究員。臺灣省 臺中縣 霧峰鄉。

3. 國立臺灣大學教授。臺北市。

表 1 玉米第九對染色體與全套染色體相互轉座之同型接合體系統之名稱、代號及細胞學資料

Table 1. Name, code number and cytological information in whole set of chromosomal reciprocal translocation stocks.

轉座系統名稱 Name of translocation stock	代號 Code No.	相互轉座染色體對 Reciprocal translocation chromosome	斷點位置 Position of break point	標識基因 Marker gene
1-9 ₄₉₉₅	T ₁	1-9	1L 0.19 9S 0.20	wx/wx
2-9 _b	T ₂	2-9	2S 0.18 9L 0.22	wx/wx
3-9 _c	T ₃	3-9	3L 0.09 9L 0.12	wx/wx
4-9 _g	T ₄	4-9	4S 0.27 9L 0.27	wx/wx
5-9 _a	T ₅	5-9	5L 0.69 9S 0.17	wx/wx
6-9 _b	T ₆	6-9	6L 0.10 9S 0.37	wx/wx
7-9 _b	T ₇	7-9	7S 0.76 9S 0.19	wx/wx
8-9 _d	T ₈	8-9	8L 0.09 9S 0.16	wx/wx
9-10 _b	T ₉	10-9	10S 0.40 9S 0.13	wx/wx

表 2 利用第九對染色體與全套染色體相互轉座之同型接合體系統正反交配所得之72組◎6染色體組合

Table 2. Totalling 72 (9×9-9) combinations of ◎6 translocation heterozygotes from the crosses between the whole set (9-pair) reciprocal translocation stocks.

♀ \ ♂	1-9	2-9	3-9	4-9	5-9	6-9	7-9	8-9	9-10
1-9	1-9	1-9-2	1-9-3	1-9-4	1-9-5	1-9-6	1-9-7	1-9-8	1-9-10
2-9	2-9-1	2-9	2-9-3	2-9-4	2-9-5	2-9-6	2-9-7	2-9-8	2-9-10
3-9	3-9-1	3-9-2	3-9	3-9-4	3-9-5	3-9-6	3-9-7	3-9-8	3-9-10
4-9	4-9-1	4-9-2	4-9-3	4-9	4-9-5	4-9-6	4-9-7	4-9-8	4-9-10
5-9	5-9-1	5-9-2	5-9-3	5-9-4	5-9	5-9-6	5-9-7	5-9-8	5-9-10
6-9	6-9-1	6-9-2	6-9-3	6-9-4	6-9-5	6-9	6-9-7	6-9-8	6-9-10
7-9	7-9-1	7-9-2	7-9-3	7-9-4	7-9-5	7-9-7	7-9	7-9-8	7-9-10
8-9	8-9-1	8-9-2	8-9-3	8-9-4	8-9-5	8-9-6	8-9-7	8-9	8-9-10
9-10	10-9-1	10-9-2	10-9-3	10-9-4	10-9-5	10-9-6	10-9-7	10-9-8	10-9

註：表中1-9係估算之◎6，實際測得之資料為轉座材料自交之後裔，減數分裂時染色體呈二價體而非◎6構造。

之植株中逢機選取10株之果穗，亦利用公式計算果穗之結實率，以求得⊙4與⊙6轉座組合之結實率。

結果與討論

各組轉座同型接合及⊙4 轉座異型接合組合之結實率列於表 3，轉座同型接合體在進行減數分裂時，染色體仍呈正常配對，形成之雌配子亦無染色體重複與缺失之現象（以 1—9 染色體轉座為例，列於圖 1），因此所產生之雌配子具有正常功能，結實正常。實驗結果顯示轉座同型接合體之結實率為74.40%—80.41%，略低於 100%，此乃由於同型接合體係自交系，生長較弱，使結實率下降，而且下降之程度與系統之遺傳背景有關。

轉座異型接合體於減數分裂時會進行不正常配對，參與轉座之二對染色體於粗絲期（pachytene stage）排列呈十字形之配對，並產生六種配子，其中僅有兩種可以存活（見圖 2，亦以 1—9 染色體轉座為例），其餘則因染色體發生重複及缺失而死亡，使結實率下降⁽¹³⁾。本試驗之⊙4 轉座異型接合組合之結實率亦列於表 3，各組合之結實率為 37.85%—46.42%，平均為43.63%略低於50%，但高於轉座同型接合體的二分之一。

雖然目前遺傳學家公認⊙4 轉座異型接合體會發生半不稔的現象，使玉米之結實率降至 50%左右^(3,5)，但對其機制則尚無定論。當細

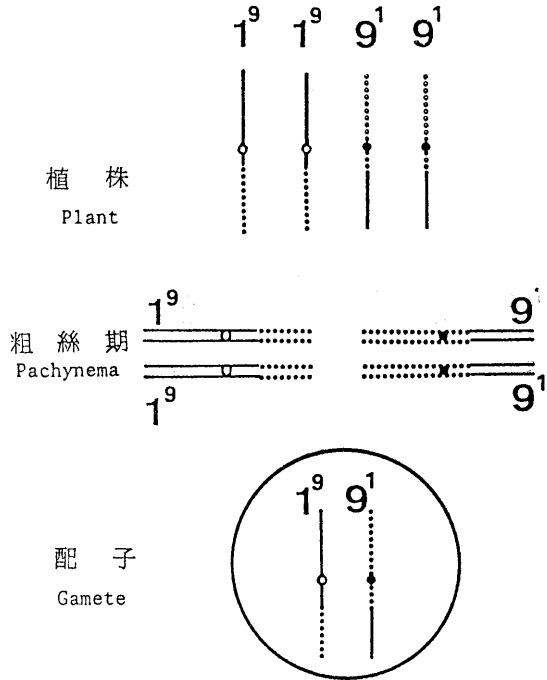


圖 1：轉座同型接合體減數分裂之行爲
Fig. 1. Meiosis of translocation homozygote.

表 3 玉米染色體轉座同型接合體（親本）與⊙4轉座異型接合組合（F₁）之結實率
Table 3. The kernel fertility of chromosomal translocation homozygotes (parents) and ⊙4 translocation heterozygotes (F₁) in corn.

轉座染色體對 Translocation chromosome	結實率 Fertility $\bar{x} \pm S. D.$	
	轉座同型接合體 Translocation homozygote	轉座異型接合體 Translocation heterozygote
1—9	80.41 ± 1.51	37.85 ± 4.95
2—9	78.92 ± 2.10	45.95 ± 3.21
3—9	78.56 ± 1.67	44.01 ± 2.58
4—9	77.55 ± 0.99	43.56 ± 2.65
5—9	75.35 ± 1.23	45.74 ± 1.99
6—9	76.39 ± 3.46	46.42 ± 3.16
7—9	77.74 ± 3.61	44.40 ± 2.56
8—9	74.40 ± 1.71	41.57 ± 3.65
10—9	78.22 ± 0.72	43.13 ± 2.98
平均 Mean	77.50 ± 2.57	43.63 ± 3.94

胞行減數分裂時，參與轉座之四條染色體會形成四價體 (quadrivalent)，並排列成 8 字形 (zig zag type)、環狀 (ring type) 或鏈狀 (chain type)。若染色體完全逢機分離，則有交互 (alternative)、鄰接 I (adjacent I) 及鄰接 II (adjacent II) 三種分離方式，產生六種配子 (見圖 2)

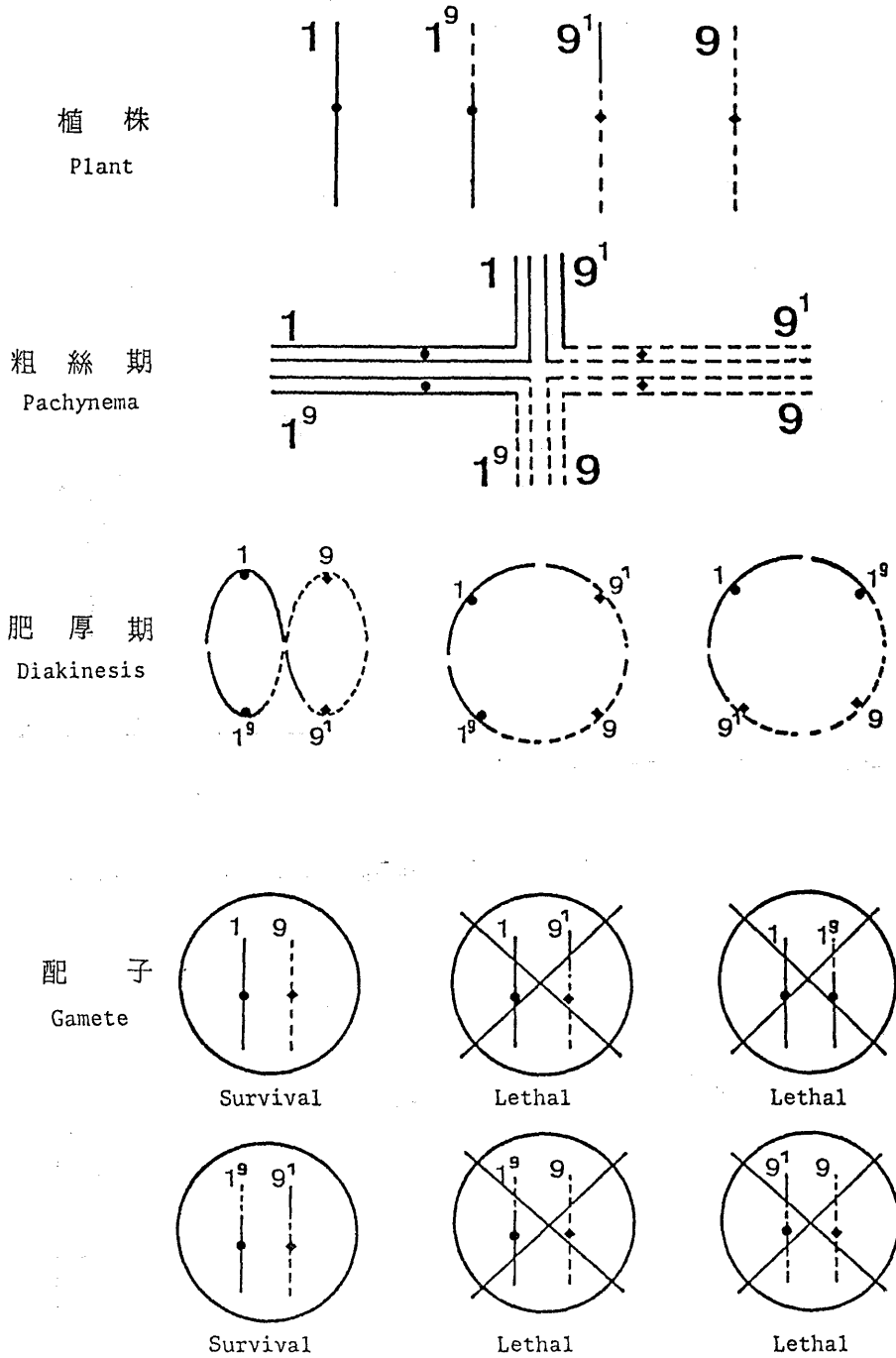


圖 2 : ④轉座異型接合體減數分裂之行爲
Fig. 2. Meiosis of ④ translocation heterozygote.

), 其中僅有兩種正常(由交互分離所產生者), 佔33%, 因此結實率應為 33%⁽¹⁰⁾。但是根據 Brink (1927)⁽⁵⁾、Burnham (1934)⁽⁷⁾ 及本試驗之結果(見表 3), 玉米 $\odot 4$ 轉座異型接合組合之結實率均接近50%, 顯示染色體並非逢機分離。

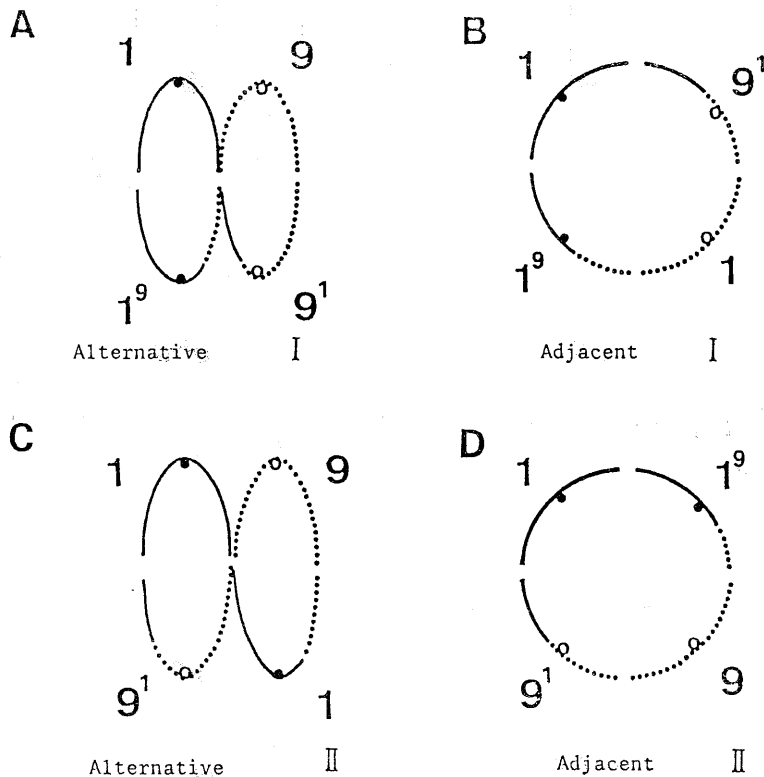


圖 3 : $\odot 4$ 染色體成對取向排列之圖形

Fig. 3. The figure of $\odot 4$ chromosomes by co-orientation segregation.

McClintock (1930) 認為 $\odot 4$ 之染色體會發生成對取向 (co-orientation) 式的分離, 於減數分裂之肥厚期 (diakinesis) 會產生圖 3 中四種排列情形, 其中 B 為鄰接 I, D 為鄰接 II 形式之分離, 形成的配子不能成活。A 與 C 呈 8 字形排列, 行交互形式之分離, 產生正常配子, 其中由於 A 與 C 之中節 (centromere) 排列不同, 因此分別稱之為交互 I 與交互 II。由於上述四種排列方式出現之機率相等, 故結實率為 50%⁽¹²⁾。Boussy (1982) 亦認為會出現圖 3 之排列, 但交互 I 與交互 II 實際上為相同排列, 僅由於觀察時角度不同, 乃造成相異之圖形⁽⁴⁾。

Burnham (1950) 則認為中節與斷點之間的區域 (interstitial region) 發生染色體交換 (crossing over) 時, 會改變交互, 鄰接 I 與鄰接 II 之比例, 如交換率高, 則鄰接 II 之比例下降, 但交互之比例仍佔 50%⁽⁸⁾。因此 $\odot 4$ 轉座異型接合體行減數分裂時, 由於參與轉座之染色體發生成對取向排列, 而非逢機分離, 使交互分離佔 50%, 形成之配子其稔實率亦為 50%。

至於四鏈體 (chain of four) 則由於某一染色體轉座之片段較短, 於粗絲期不易配對, 至複絲期 (diplotene stage) 時交叉移端化 (chiasma terminalization) 速度較快, 造成缺口, 因此形成鏈狀。Burnham (1950) 研究此種四鏈體, 認為不會產生鄰接 II, 但稔實率仍為 50%⁽⁸⁾。因此即使發生四鏈體, 對稔實率並不發生影響, 亦即凡兩對染色體進行相互轉座時, 其異型接合體之稔實率皆為 50%。

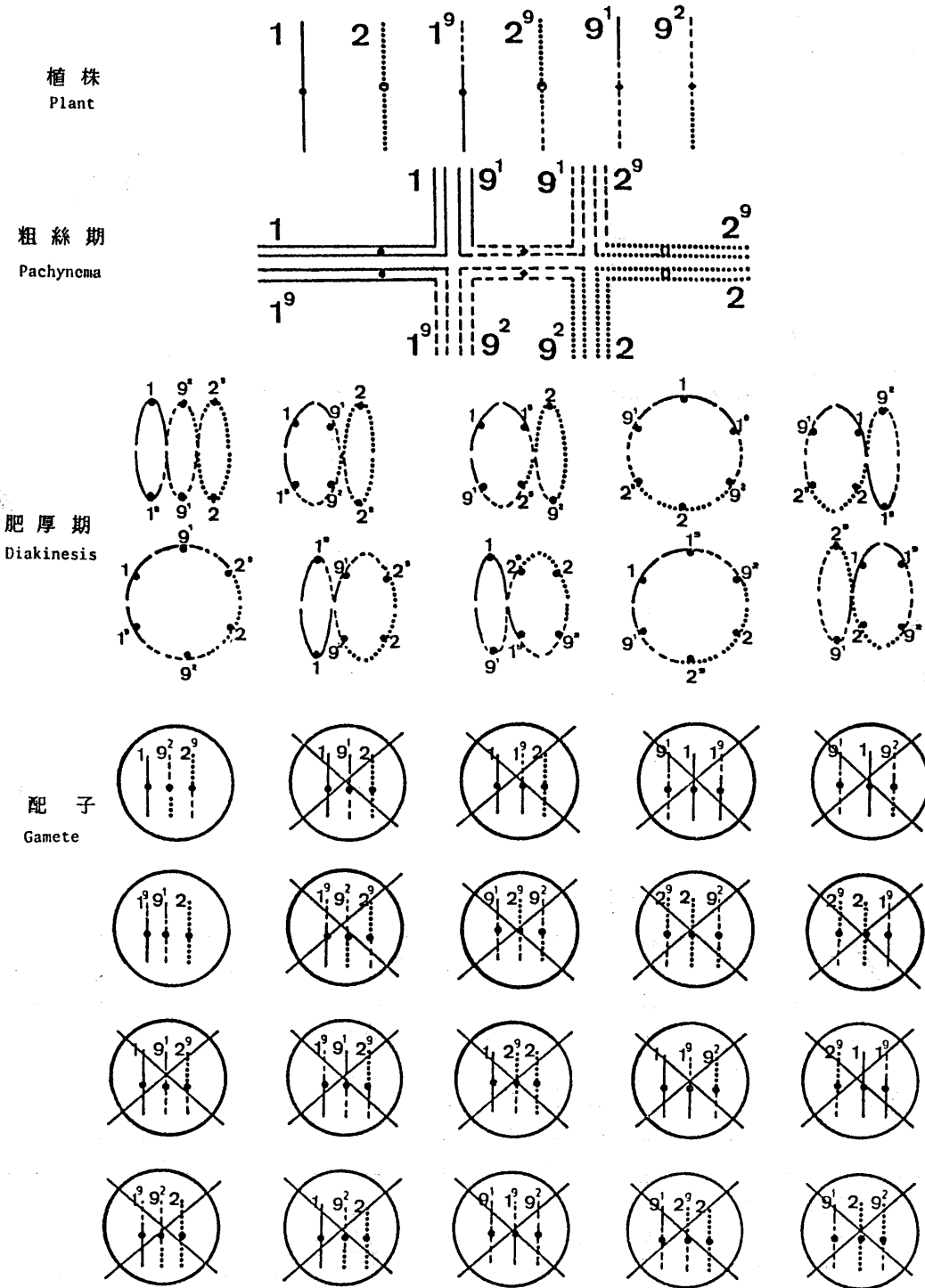


圖 4 : 6/6轉座異型接合體減數分裂之行爲
 Fig. 4. Meiosis of 6/6 translocation heterozygote.

◎6 轉座異型接合體之染色體於肥厚期如行逢機分離，則可能出現之排列組合為 ${}_6C_3$ ，共計10種（見圖4），其中僅有交互排列可產生有效配子，因此結實率應為10%。但 Garber (1972)認為並非全部之組合均會出現，由於粗絲期之染色體會呈現固定之雙十字排列（見圖4），因此僅產生四種染色體排列之圖形 $(1, 9^1, 2^9/1^9, 9^2, 2)$ ， $(1, 9^1, 2/1^9, 9^2, 2^9)$ ， $(1, 9^2, 2/1^9, 9^1, 2^9)$ 及 $(1, 9^2, 2^9/1^9, 9^1, 2)$ 。其中 $(1, 9^2, 2^9/1^9, 9^1, 2)$ 之組合會出現交互排列，產生有效配子，其餘則不能成活，因此結實率應為25%⁽¹¹⁾。如依照 McClintock (1930) 的假說⁽¹²⁾，◎6 轉座染色體之中節亦發生成對取向，則同源染色體 (homologous chromosomes) 之中節於中期 I (metaphase I) 會分至不同細胞，則亦產生上述四種染色體組合，稔實率仍為25%。

本試驗所獲得之各種◎6 染色體轉座異型接合體之結實率列於表4（其轉座之染色體請與表2互相對照），其中結實率之平均約23.06%，各組合則分布于 20.86%—24.08%之間，視親本之來源及何對染色體轉座而有少許差異。由於各組合之結實率離10%均相距甚遠，而與25%較接近，顯示各染色體於減數分裂時並非逢機分離，Garber 之理論較為可信，結實率應為25%。

對於◎6 組合之結實率，Garber (1972) 雖提出假說⁽¹¹⁾，却未說明其機制。如依照 Burnham (1950) 於◎4 染色體排列之理論⁽⁸⁾，則參與◎6 轉座之染色體於斷點與中節之間發生交換時，染色體即無法逢機分離，各對互相配對之中節必須分別移動至兩極，不同對染色體之中節則獨立分離。在◎6 組合中，共有三對中節分別配對，因此分離之方式共有 2^3 種組合，產生 8 種配子其中僅兩種可以存活，故稔實率為25%。

假設上述推論正確，則染色體轉座異型接合體之稔實率可由公式導出：

$$\text{稔實率} = \frac{2}{2^n} \times 100\%$$

n：參與轉座異型接合之染色體對數

此乃由於每增加一對轉座染色體，其分離之組合方式即增加一倍，但其中僅有行交互分離者能够成活，因此每多一對染色體發生轉座，結實率即減半。由此即可推算得◎8 之結實率為 12.5%，◎10 為 6.25%，其餘各種轉座組合亦可依此類推。

至於具有兩個及兩個以上之轉座複合體 (interchange complex) 時（例如2◎4）之結實率為何？Garber (1972) 利用 1—2 及 3—4 染色體轉座進行研究，認為應將 1—2 與 3—4 轉座視為獨立事件，分別計算其稔實率，而2◎4之稔實率應為兩組◎4稔實率之乘積（見表5），亦即25%⁽¹¹⁾，因此亦可獲得含有多個轉座複合體之稔實率的公式為：

$$\text{稔實率} = \prod_{i=1}^n \frac{2}{2^{m_i}} \times 100\%$$

n 轉座複合體之數目

∏ 連乘符號

m_i 第 i 項轉座複合體內參與轉座之染色體對數

由於本試驗所使用之轉座材料均與第九對染色體進行轉座，受材料特性之限制，僅能研究◎4 與◎6 轉座組合之結實率，對於上列結實率之公式無法提供有力的支持，因此僅能提出假說。而目前國立臺灣大學農藝系育種研究室已著手利用兩套轉座同源系（分別與第六對，第九對染色體進行轉座）互相交配，並獲得2◎4，◎8，◎4+◎6 與◎10等轉座組合。將來如能調查這些組合之結實率，即可加以驗證結實率之公式，以進而明瞭染色體轉座後對結實率確實之影響。

表 4：玉米 $\odot 6$ 轉座異型接合組之結實率
Table 4. The kernel fertility of $\odot 6$ translocation heterozygotes in corn.

\odot	1-9	2-9	3-9	4-9	5-9	6-9	7-9	8-9	10-9	平均 Mean
♀										
1-9	23.30±0.50	23.58±1.92	23.73±1.67	23.41±0.88	23.58±1.11	23.31±1.76	23.45±2.00	22.52±1.22	22.96±1.08	23.32±1.31
2-9	23.62±1.65	23.40±0.80	23.50±0.88	23.41±1.00	22.85±1.42	23.34±1.59	23.18±1.50	22.81±1.32	23.77±1.13	23.32±1.17
3-9	23.52±1.49	23.62±1.51	23.06±0.52	22.99±1.35	21.91±1.45	22.81±2.15	23.02±1.78	22.85±1.30	23.65±1.49	23.05±1.42
4-9	23.12±2.00	23.26±1.24	23.17±1.16	23.09±0.45	22.91±1.35	23.14±1.51	23.02±1.68	22.44±1.37	23.44±1.28	23.06±1.27
5-9	23.06±1.28	23.10±1.27	22.87±1.33	23.27±1.72	22.89±0.83	22.79±2.28	23.43±1.31	22.47±2.13	23.44±1.18	23.03±1.39
6-9	23.26±1.49	23.00±1.96	23.15±1.66	22.94±1.41	22.84±1.23	22.99±0.23	23.04±2.26	23.50±1.90	23.44±0.98	23.13±1.41
7-9	23.43±1.17	23.04±1.00	22.87±1.41	22.73±1.89	22.64±1.30	22.47±0.95	22.87±0.71	20.86±0.66	23.09±1.65	22.78±1.38
8-9	23.54±0.60	23.32±1.44	22.47±0.96	23.02±1.06	22.02±1.83	22.33±1.81	22.37±1.39	22.73±0.58	24.08±0.43	22.87±1.25
10-9	22.76±1.18	24.04±1.05	22.85±1.18	23.11±2.00	23.10±1.60	22.49±1.18	22.30±1.53	23.14±1.45	23.23±0.33	23.00±1.28
平均 Mean	23.29±1.21	23.48±1.28	23.07±1.15	23.11±1.24	22.75±1.30	22.85±1.45	22.96±1.49	22.59±1.42	23.45±1.07	23.06±1.32

註：表中對角線之轉座組合，其結實率係利用下列公式估算而來

$$i-9\text{-之結實率} = \left(\sum_{j=1}^9 (T_i \times T_j) \right) + \sum_{j=1}^9 (T_j \times T_i) / 16 \quad i=1, 2, 3, \dots, 9, j \neq i$$

表 5 : 2⊙4轉座異型接合體產生配子之理論結實率

Table 5. The gametes and fertility of 2⊙4 translocation heterozygote.

轉 座 染 色 體 對 Translocation chromosome		配 子 Gamete	理 論 百 分 比 %
1—2	3—4		
alternative	alternative	存 活	25 %
alternative	adjacent	死 亡	25 %
adjacent	alternative	死 亡	25 %
adjacent	adjacent	死 亡	25 %

參考文獻

1. 陳成、劉孔生 1978 轉座染色體在遺傳分析上之應用。科學農業 26 : 380—383。
2. 黃懿秦、陳成 1980 玉米不同轉座染色體組合對結實率之影響。中華農學會報 新110 : 23—37。
3. Anderson, E. G. 1934. A chromosomal interchange in maize involving the attachment to the nucleolus. Amer. Nat. 68 : 345-350.
4. Boussy, I. A. 1982. "Alternate-2" disjunction does not exist. Genetics 100 : 505-509.
5. Brink, R. A. 1927. The occurrence of semi-sterility in maize. J. Hered. 18 : 266-270.
6. Brown, M. S., M. Y. Menzel, C. A. Hasenkampf, and S. Naqi. 1981. Chromosome configurations and orientations in 58 heterozygous translocations in *Gossypium hirsutum*. J. Hered. 72 : 161168.
7. Burnham C. R. 1934. Cytogenetics studies of an interchange between chromosomes 8 and 9 in maize. Genetics 19 : 430-447.
8. ————. 1950. Chromosome segregation in translocations involving chromosome 6 in maize. Genetics 35 : 446-481.
9. Endrizzi, J. E. 1973. Alternate-1 and alternate-2 disjunctions in heterozygous reciprocal translocations. Genetics 77 : 55-60.
10. Garber, E. D. 1948. A reciprocal translocation in *Sorghum versicolor* Anderss. Amer. J. Bot. 35 : 295-297.
11. ————. 1972. Cytogenetics and introduction. McGraw-Hill Book Company. Inc.
12. McClintock, B. 1930. A cytological demonstration of the location of an interchange between two non-homologous chromosomes of *Zea mays*. Proc. Natl. Acad. Sci. 16 : 791-796.
13. Reddi, V. R. and E. V. V. BhaskaraRao. 1975. Chromosome associations at pachytene in the interchange heterozygotes of *Sorghum bicolor*. Can. J. Genet. Cytol. 17 : 651-654.
14. Strickberger, M. W. 1968. Genetics. 2nd ed. The Macmillan Company, New York.
15. Swanson, C. P., T. Merz, and W. J. Young. 1981. The chromosome in division, inheritance, and evolution. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.

Study on Chromosomal Translocation to the Fertility of Cron¹

Kong-Sheng Liu² and Cheng Chen³

Summary

The fertility of translocation heterozygote would decrease because of some gametes were aborted at gametogenesis due to chromosome segments duplication and deletion. To investigate the effect of chromosomal translocation on fertility, we examined the fertilities of translocation homozygotes and heterozygotes of ⊙4 and ⊙6 combinations. The results showed that: Fertilities of ⊙4 combinations were about 50% and ⊙6 were about 25%. Because of translocated chromosomes were separated by co-orient segregation in meiosis of translocation heterozygotes so that some gametes would be aborted and fertility decreased. The decreament of fertilities were positively correlated with the number of translocated chromosomes involved in translocation heterozygotes, that fertility should be calculated by $2/2^n \times 100\%$, n: denote the number of pairs of translocated chromosomes.

-
1. Contribution No. 1196 from Taiwan Agricultural Research Institute. Part of a thesis submitted by the senior author in partial fulfillment of the requirement for the Ph. D. degree at National Taiwan University.
 2. Agronomist, Department of Agronomy. TARI, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 431, ROC.
 3. Professor, Department of Agronomy. National Taiwan University, Taipei, Taiwan, ROC.