

葡萄栽培品种中多型同工酶的遗传

M.Loukas M.N.Stavarakakis C.B.Krimbas

(希腊 雅典农学院)

虽然葡萄 (*Vitis vinifera* L.)

具有重大的经济意义。但有关它的遗传学知识却知道的很少。Wolfe^[1]曾报道在60个葡萄栽培品种中7种酶系统的电泳变化; Loukas和Stavarakakis的研究扩大到37个栽培品种中13个酶系统。

在这篇论文中,我们报道了下列一些酶的由多等位基因编码的同工酶在栽培品种杂交子代中位点的分离形式。这些酶是: 肽酶 (PEP), α -磷酸甘油脱氢酶 (α -GPD), 醛缩酶 (ALD), 葡萄糖磷酸变位酶 (PGM), 四唑氧化酶 (TO), 异柠檬酸脱氢酶 (ICD), 延胡索酸酶 (FUM), 葡萄糖-6-磷酸脱氢酶 (G-6-PD) 和磷酸葡萄糖异构酶 (PGI)。阐明由多等位基因编码的同工酶遗传是必要的。因为可以用它做为一个指标去研究栽培品种的起源和系统发育, 去设计和进行选种、育种的实验。现在有关现代葡萄栽培品种的起源理论仅仅是以形态学观察为基础, 并提出这些栽培品种的大部分是单、双或复合杂种。在这篇研究报告中所阐述的遗传证据也考虑到了这个前提。

具有同一酶活性的多位点 (例如 PEP) 用不同的标志数字, 这是按照每个位点的共同等位基因从起点的距离, 数字小的表示电泳迁移短。属于同一位点的多等位基因编码的同工酶也用相对变化的数字表示, 这是按照它们和标准的多等位基因编码的同工酶的距离, 标准酶以数字 1.00 表示, 这个标准多等位基因编码以同

工酶带通常是一个共同的。

Loukas和Stavarakakis^[5]曾报道了在酶系统研究中同工酶谱带的表现型。 α -GPD, PGM, ICD和PGI的电泳表现型在图1—4中表示。因为花粉的单倍体性质, 即使是在杂合的植株中, 也不可能有多聚体的酶也是不可能的。

结果和讨论

表1是杂交实验的结果, 其内容包括: 杂交品种及酶的一般名称, 每个杂交所用的栽培品种的表现型, 杂交后代中观察到的表现型及预期的孟德尔比率, 用卡平方 (χ^2) 测得的好适度。

肽酶 (PEP) 从肽酶的表现型可看出存在两个位点, 即 PEP-1 和 PEP-2。在 PEP-1 中发现 3 个等位基因, 它们的相对迁移率分别是 1.12, 1.04 和 1.00。一个有两条带的系本 (1.12/1.00) 与一个单一条带的系本 (1.00) 杂交, 产生两种后代, 其出现频率大致相等 (表 1), 这进一步证实了在同一位点等位基因的分离。PEP-2 有 4 个等位基因, 相对迁移率分别是 1.09, 1.02, 1.00 和 0.93。表 1 表示 6 个杂交组合的亲本品种不是等位基因 1.02、1.00 或 0.93 的纯合体就是它们之间的杂合体。后代中所观测到的分离形式是与单一位点的孟德尔规律是完全一致的。在 140 Ruggeri 中看到异常表现型, 就是它显示了三条带, 0.93, 1.00 和 1.09; 等位基因 1.09 唯一来源于 140 Ruggeri

表1 在10个位点中单一位点分离型的好适度试验

酶位点	杂 变	亲本表现型	子代表现型	予期比率	x^2	P
PEP-1	Savvatioano × 140Ruggeri	1.00/1.00 × 1.12/1.00	1.12/1.00(8):1.00/1.00(7)	1:1	0.07	0.79
	Savvatioano × Kotsifali	1.00/1.00 × 1.04/1.04	1.04/1.00(10)			
PEP-2	Sideritis × Gold	1.00/0.93 × 1.00/1.00	1.00/1.00(9):1.00/0.93(7)	1:1	0.25	0.62
	Savvatioano × Athiri	0.93/0.93 × 1.00/1.00	1.00/0.93(9)			
	Savvatioano × Assyrtilco	0.93/0.93 × 1.00/0.93	1.00/0.93(9):0.93/0.93(3)	1:1	3.00	0.08
	Savvatioano × Kotsifali	0.93/0.93 × 1.00/0.93	1.00/0.93(10):0.93/0.39(6)	1:1	1.00	0.32
	Savvatioano × Mavroromeiko	0.93/0.93 × 1.02/1.00	1.02/0.93(6):1.00/0.93(4)	1:1	0.40	0.52
	Sideritis × Razaki	1.00/0.93 × 1.00/0.93	1.00/1.00(4):1.00/0.93(12): 0.93(8)	1:2:1	1.33	0.51
a-GPD	Savvatioano × 140Ruggeri	0.93/0.93 × 1.09 1.00/0.93	1.09/0.93(6):1.00/0.93(9)	1:1*	0.60	0.44
	Savvatioano × 140Ruggeri	1.00/1.00 × 1.54/1.00	1.54/1.00(6):1.00/1.00(9)	1:1	0.60	0.44
	Savvatioano × Assyrtilco	1.00/1.00 × 1.54/1.54	1.54/1.00(7)			
	Sideritis × Razaki	1.25/1.00 × 1.00/1.00	1.25/1.00(7):1.00/1.00(3)	1:1	1.60	0.21
ALD	Savvatioano × Kotsifali	2.09/1.52 × 2.09/1.52	2.09/2.09(3):2.09/1.52(10)	1:2:1	1.00	0.32
	Savvatioano × 140Ruggeri	2.09/1.52 × 1.09/1.09	1.52/1.52(6)			
PGM	Savvatioano × 140Ruggeri	2.09/1.52 × 2.09/2.09	2.09/1.09(7):1.52/1.09(6)	1:1	0.08	0.78
	Sideritis × Razaki	2.09/1.52 × 1.52/1.00	2.09/1.00(6):2.09/2.09(5)	1:1	0.09	0.76
	Savvatioano × Mavroromeiko	2.09/1.52 × 1.52/1.00	2.09/1.52(2):2.09/1.00(3): 1.52/1.52(2):1.52/1.00(4)	1:1:1:1		
	Savvatioano × Athiri	1.40/1.00 × 1.40/1.00	1.40/1.00(8):1.00/1.00(3)	1:1*	2.27	0.13
TO	Savvatioano × Kotsifali	1.40/1.00 × 1.40/1.00	1.40/1.00(9):1.00/1.00(4)	1:1*	1.92	0.71
	Savvatioano × Mavroromeiko	1.40/1.00 × 1.00/1.00	1.40/1.00(6):1.00/1.00(6)	1:1	0.00	1.00
	Sideritis × Razaki	1.40/1.00 × 1.00/1.00	1.40/1.00(5):1.00/1.00(3)	1:1	0.50	0.48
	Savvatioano × 140Ruggeri	1.40/1.00 × 1.00/0.74	1.40/1.00(4):1.40/1.00/0.74(4) 1.00/1.00(5):1.00/0.74(2)			
ICD	Savvatioano × Mavroromeiko	1.00/0.77 × 1.00/1.00	1.00/1.00(6):1.00/0.77(4)	1:1	0.40	0.52
	Savvatioano × 140Ruagsri	1.00/0.77 × 0.77/0.77	1.00/0.77(7):0.77/0.77(8)	1:1	0.07	0.79
FUM	Soderitis × Gold	1.50/1.50 × 1.50/1.00	1.50/1.50(8):1.50/1.00(2)	1:1	3.60	0.06
	Savvatioano × Mavroromeiko	1.20/1.00 × 1.00/1.00	1.20/1.00(6):1.00/1.00(3)	1:1	1.00	0.32
G-6-PD	Savvatioano × 140Ruggeri	1.00/0.70 × 0.45/0.45	1.00/0.45(6):0.70/0.45(10)	1:1	1.00	0.32
	Savvatioano × Mavroromeiko	1.00/0.70 × 0.70/0.70	1.00/0.70(5):0.70/0.70(2)	1:1	1.29	0.26

* 偏离的予期比率验证了文中所述的假设

eri140Ruggeri 是北美种 *Ber—landieri* 和 *Rupestrisdu Lot*^[1] 的一个 F_1 杂种。140*Ruggeri* 和 *Savviano* (其表现型是 0.93/0.93) 之间杂交, 产生 1.09/0.93 和 1.00/0.93 两种表现型的后代, 其数量也大致相等。这个结果可用几个假设来解释, 其中有两个最大可能性, 一是基因成对, 这是 140*Ruggeri* 中 1.00 和 0.93 带能分离的原因。这种解释支持了 *PEP—2* 是四个等位基因在一个位点的假设。另一假设是 *PEP—2* 的表现型是有两个位点的结果, 其中每一位点都有一无意义的等位基因。后一假设是更复杂的, 但由于无意义等位基因在植物群体中已有报道, 故不能排除这种可能性。就现有资料来判断哪种解释是正确的, 还是不可能的, 我们愿意在今后的杂交试验中继续进行这方面的研究。

α -磷酸甘油脱氢酶 (α -GPD)

α -GPD 的表现型可以用一个位点有两个等位基因解释。如图 1 所示的 1.54 和 1.00。这个证据可从两个杂交得到, 其一是不同等位基因的两个纯合体之间的杂交, 其二是一个纯合体和—个杂合体之间的杂交。

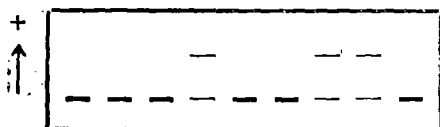


图1 α -GPD 的酶谱, 表现型自左至右为:

1.00/1.00, 1.00/1.00, 1.00/1.00, 1.54/1.00, 1.00/1.00, 1.00/1.00, 1.54/1.00, 1.54/1.00, 1.00/1.00。以上全部是 1.00/1.00 \times 1.54/1.00 杂交子代的表现型 (见表 1)。箭头指向正极。(电泳方向, 下同。)

醛缩酶 (ALD) 在这个位点上仅仅有两个相对迁移率为 1.25 和 1.00 的变种分离。在 1.25/1.00 \times 1.00/1.00 (表 1) 的杂交后代中, 可观察到两种表现型, 这与孟德尔规律的预期数是一致的。

葡萄糖磷酸变位酶 (PGM) 在 37 个葡萄栽培品种中, 我们观察到迁移率为 2.09,

1.65, 1.52, 1.09 和 1.00 五种多等位基因编码的同工酶 (图 2) 除 1.65 外, 这些等位基因都在表 1 中表示。从每个杂交观察到的后代数目来看, 符合这些等位基因属于同一位点的假设。

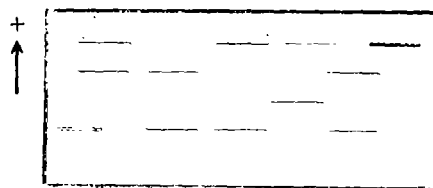


图2 PGM 的酶谱, 表现型自左至右为:

1.00/1.00, 2.09/1.65, 1.65/1.00, 2.09/1.00, 2.09/1.09, 1.65/1.00, 2.09/2.09 箭头指向正极。

四唑氧化酶 (TO) 在表 1 所列的五个杂交结果中, 我们研究有四唑氧化酶活性的多等位基因编码的同工酶的分离。它们的活性表现在 4 个迁移率上: 1.40, 1.21, 1.00 和 0.74, 其中的 4 个杂交使用一个共同亲本 '*Savviano*'。 '*Savviano*' \times '*Mavroromeiko*' 杂交产生的表现型是符合假设一个位点的预期比率, 但是 '*Savviano*' \times '*Athiri*' 和 '*Savviano*' \times '*Kotsifali*' 杂交不能产生预期的一种表现型 (1.40/1.40), 而且表现型 1.40/1.00 超过所期待的 1:1 比率, 在每个杂交中, 这种超过量是没有统计学意义的, 但当两个杂交被结合时, 它是有意义的 ($\chi^2 = 4.17$, $df = 1$, $0.02 < P < 0.05$) 在结合的样品中, 两种表现型 1.40/1.00 和 1.00/1.00 比例是 3:1 ($\chi^2 = 0.22$, $df = 1$, $0.50 < P < 0.70$)。 '*Savviano*' \times '140*Ruggeri*' 杂交不能产生 1.40/0.74 的表现型, 代替它的是产生新的 1.40/1.00/0.74 表现。

用几种假设能解释这些结果。*Savviano* 可能包含一对 TO 位点其中之一为 $TO^{1.00}$, 这个假设可以解释如下事实: 由 *Savviano* \times 140*Ruggeri* 杂交所得结果的表现型, 1.00 带的染色深度在单一带

表型中很深，在两条带表型中是中等深度，在三条带表型中很浅。再一假设是在第二位点处含有一无效等位基因，这能解释分离的论据，但它与带的染色深度是不一致的。

异柠檬酸脱氢酶(*ICD*)，延胡索酸酶(*FUM*)和葡萄糖—6—磷酸脱氢酶(*G6PD*)这三种酶中的每一个都可用一个位点有几个等位基因来解释。如*ICD*我们观察到4个等位基因：1.04，1.00，0.92和0.77(图3)。*FUM*的4个等位基因是1.79，1.50，1.00和0.71。*G6PD*的两个等位基因是1.20和1.00。在表1中，*ICD*和*FUM*杂交组合中仅显示出两条带，这是不确切的。不过，所有分离的论据还是与上面所给予的说明是一致的。



图3 *ICD*的酶谱。表现自左至右为：
0.92/0.92，0.77/0.77，1.00/0.77，0.77/0.77
1.00/0.77，0.92/0.92。从第二至第五是1.00/
0.77 × 0.77/0.77杂交子代的表现型(见表1)。箭头指向正极。

磷酸葡萄糖异构酶(*PGI*)这个酶的电泳表现型有两个位点需要阐述，即*PGI*-1和*PGH*-2。*PGI*-2在所有供研究的栽培品种中都是单型的，而*PGI*-1则显示5种相对迁移率的电泳变化：1.00，0.80，

0.70，0.60和0.45(图4)。表1中列出的两种杂交的分离证据有3条不同的带。这些结果是与同一位点有几个等位基因的假设相一致的。

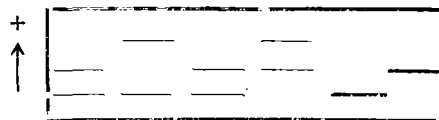


图4 *PGI*酶谱：表现型自左至右为：
0.70/0.45，1.00/0.45，0.70/0.45，1.00/0.70。
0.45/0.45，0.70/0.70第一至第三是1.00/0.70 ×
0.45/0.45杂交子代的表现型。(见表1)箭头指向
正极。

几种酶多型态的遗传基础的确立，估价了葡萄栽培品种中的杂合程度。在所研究的22个栽培品种中，10个位点的杂合性从0.20排列到0.70，其平均值约为0.43。这些资料是很重要的，并且也附合这样的观点：即这些栽培品种是亲缘关系较远的品种或个体的杂种，这个假设比形态学观察进步多了。再需要说明的是，在具有高度杂合性的栽培品种中，要选择合适的农业特性。这两种假设不是相对独立的，二者也不能在遗传和论据基础上相互排斥。

这些对于今后确立现代葡萄栽培品种起源的工作是很有帮助的，就某种情况而言，至少有助于鉴别亲本品种。由此可以搞清楚栽培品种的历史，也可以阐明在葡萄栽培中人类干涉的详细情况。

(汪清胤 黄永芬)

译自 "The Journal of Heredity"

乌克兰契尔卡塞省姆利耶夫地区П.П.西米连柯果树试验站，自1972年以来一直从事苹果无性系砧木的综合研究，其中包括蒐集母株园和竞争试验母株园内砧木的研究，以及苗圃内作为根砧



苹果矮化砧

和中间砧使用的砧木的研究。同时对果园各种砧木上的植株状况和产量不断进行鉴定。

在此期间，研究了母株园中来自国内外的80多个苹果无性系砧木类型、苗圃内