

# 第五章

## 真核生物的基因連鎖與 定基因圖

# 大綱

一. 基因連鎖

二. 染色體互換

三. 定染色體圖

四. 麵包黴與四分體分析

五. 有絲分裂互換

# 一. 基因連鎖

## A. 連鎖基因 ( Linked genes )

例如：果蠅一個細胞內有5000個以上的基因，但卻只有8條染色體，故基因連鎖的機會相當大。

## B. 連鎖群 ( Linkage group )

一條染色體上所有的基因組成一個連鎖群

## C. 連鎖群基因的分配不符合獨立分配率

『減數分裂時，一個連鎖群內，所有的基因一起進入同一子細胞中，而不是依照孟德爾的獨立分配率。』

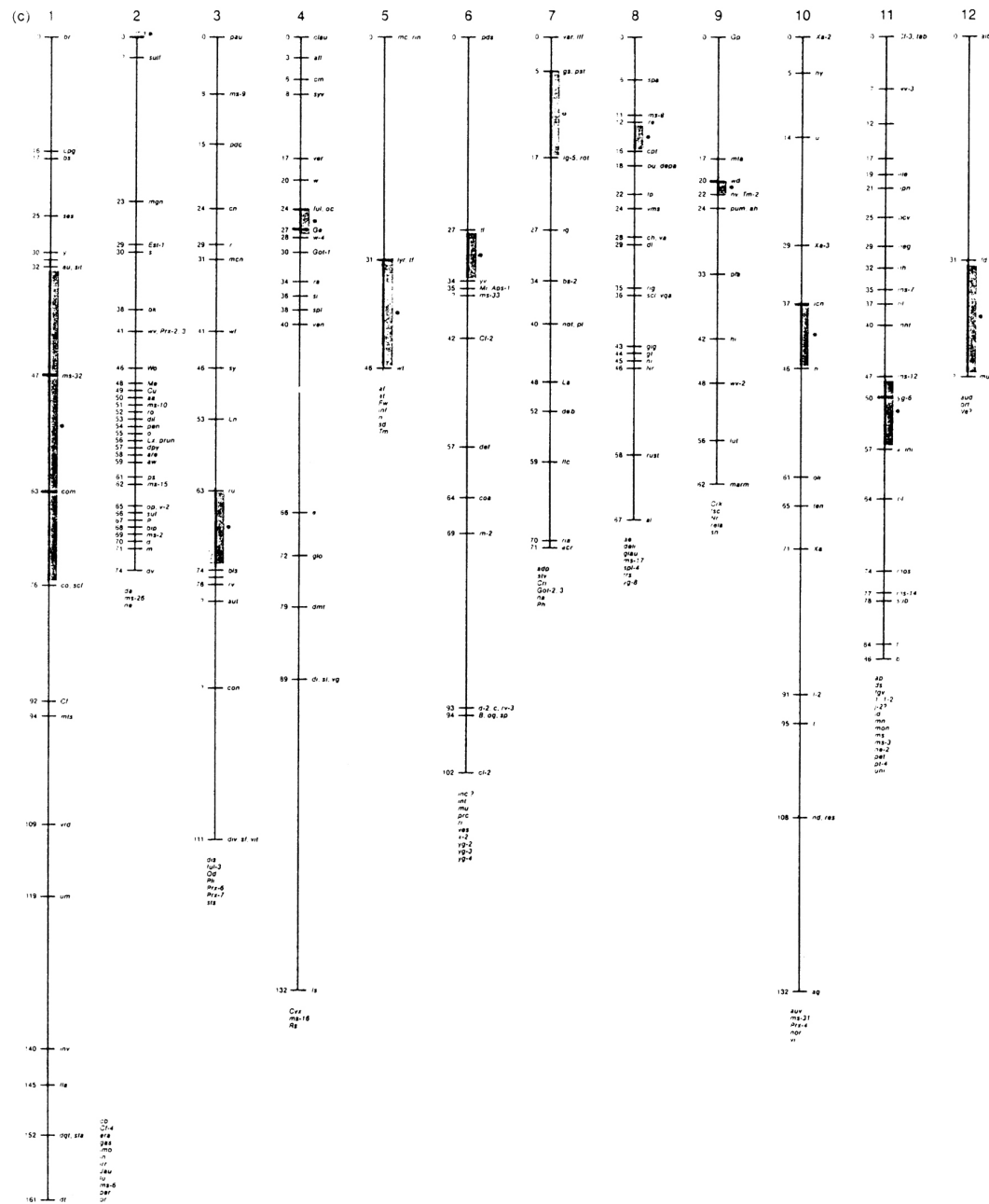


圖 5-1 蕃茄基因組 (genome) 內有 12 個連鎖群 (linkage group)

蕃茄染色體 2 N=24, 共 12 對染色體, 每一條染色體上有很多基因, 灰色部份代表異染色質, 其內基因不表現。(源自 Suzuki 等, 1989)

# 二. 染色體互換-1

## A. 定義:

減數分裂時, 非姐妹染色分體間遺傳物質互換

B. 發現歷史: 1911年Morgan, 提出連鎖、互換、定染色體圖。  
1933年得到諾貝爾獎。

觀察果蠅的兩種性狀:

翅的長短:  $s^+$ 長翅、 $s$ 短翅。

身體顏色:  $b^+$ 灰身、 $b$ 黑身。

P1 長翅灰身 ( $s^+s^+b^+b^+$ ) × 短翅黑身 ( $ssbb$ )

F1

↓

長翅灰身 ( $s^+sb^+b$ )

以 F1 做試交 (test cross) (與隱性親代交配)

F1 長翅灰身 ( $s^+sb^+b$ ) × 短翅黑身 ( $ssbb$ )

↓

F2 長翅灰身 短翅黑身 長翅黑身 短翅灰身

( $s^+sb^+b$ ) : ( $ssbb$ ) : ( $s^+sbb$ ) : ( $ssb^+b$ )

比例 41% : 41% : 9% : 9%

為何會有這種奇怪的比例?

依照孟德爾的遺傳,  $s^+sb^+b$  與  $ssbb$  交配應該會產生四種外表型:

$s^+sb^+b$  :  $s^+sbb$  :  $ssb^+b$  :  $ssbb$  = 1 : 1 : 1 : 1。

原因:

$s^+ b^+$  在同一條染色體上

$s b$  在同一條染色體上

## 二. 染色體互換-II

互換重組的特色：

- 1.沒有任何互換的子代稱為親代型，反之為重組型
- 2.產生重組型的機率遠比親代型低
- 3.由重組型所佔的比例，可以推估染色體互換的頻率。
- 4.兩個野生型在同一條染色體、兩個突變型在另一條，稱之“順式構型”
- 5.反之一條染色體上有野生型又有突變型稱之“反式構型”。

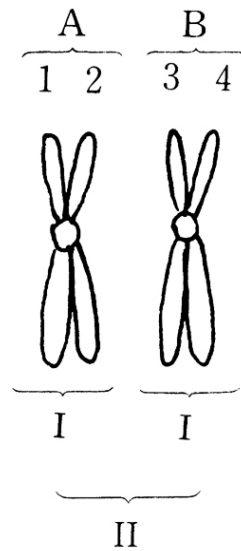


圖 5-2 互換可能生在染色分體 1 & 3、1 & 4、2 & 3、或 2 & 4 間。  
 染色體 A 或 B 各稱為一個單價體 (I)，染色體 A、B 配對形成一個二價體 (II)。

### C: 專有名詞

1. 姐妹染色分體: 1&2, 3&4 互稱為姐妹染色分體
2. 非姐妹染色分體: 1&3, 2&4, 1&4, 2&3 稱之
3. 二價體: 染色體A, B配對形成“二價體”
4. 單價體: 染色體A或B單獨存在稱之。

# D. 染色體互換的特性

1. 非姐妹染色體遺傳物質的互換
2. 互換是發生在減數分裂，同源染色體配對時，產生交叉

## 的現象

前期I: 細絲期 → 偶絲期(同源染色體配對) → 粗絲期 → 雙絲期 → 肥厚期  
(基因互換發生在偶絲與粗絲之間)

1. 互換的位置不一定，可能一處，也可能多處。
2. 兩基因的距離愈遠，產生互換的機率愈大。
3. 互換的結果產生“重組型”的子代。



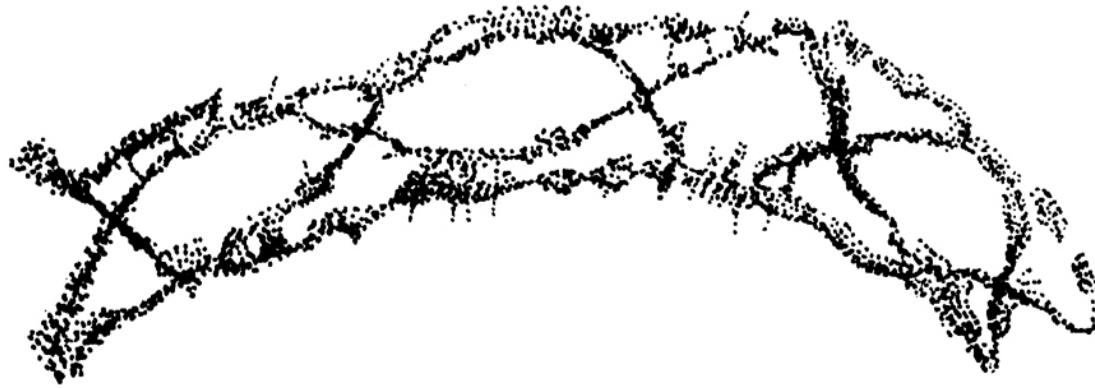


圖 5-3 一個雙絲期細胞 (diplotene) 在兩條配對的同源染色體間出現五個交叉 (chiasmata) 。

# 三. 定染色體圖

## A. 何謂基因座 (gene locus / loci)

基因座是指基因在染色體上的位置。

例如基因A在染色體上的位置叫locus A

B. 兩基因之間任何一處都有可能發生互換  
兩基因的距離愈遠, 互換的機率愈大。

## C. 基因間距離的單位

Morgan的學生A.H Sturtevant提出『基因之間的距離』可以用『子代重組型的機率』來代表。以map unit來表示

1 map unit = 1%的重組 = 1 分摩 (cM, centi-morgan)

# D. 三點交配-1

## D. 三點交配 (Three point cross)

利用三對基因雜種 (trihybrid) 做試交 (test cross)，例如以 ABC/abc 與 abc/abc 交配，分析三個基因座 (loci) 上對偶基因 (allelic gene) 分離的情形，以決定三基因排列的順序。這是決定基因順序 (mapping) 一個很好的方法。

1). 假設以 ABC/abc 與 abc/abc 交配：

1. 親代 I. ABC/abc 會產生幾種配子？

a. 無互換產生：

$$\begin{array}{ccc} A & B & C \\ \hline \hline \dots\dots\dots & & \\ a & b & c \end{array}$$

產生的配子：ABC、abc

b. 一次互換 (single crossing over)

(1) AB 之間發生互換

$$\begin{array}{ccc} A & B & C \\ \hline \hline & \times & \\ \dots\dots\dots & & \\ a & b & c \end{array}$$

產生的重組型配子：Abc、aBC

(2) BC 之間發生互換

$$\begin{array}{ccc} A & B & C \\ \hline \hline & & \times \\ \dots\dots\dots & & \\ a & b & c \end{array}$$

產生的重組型配子：ABc、abC

c. 兩次互換 (double crossing over)

$$\begin{array}{ccc} A & B & C \\ \hline \hline & \times & \times \\ \dots\dots\dots & & \\ a & b & c \end{array}$$

產生的重組型配子：AbC、aBc

產生 8 種配子，其中親代型：ABC，abc 佔的比例最高，一次互換型：Abc、aBC、ABc、abC、佔其次。

兩次互換型：AbC、aBc 佔的比例最低。

# D. 三點交配-2

- 親代 II.  $abc/abc$  產生的配子？  
只有一種： $abc$
- 以上兩親代交配產生子代的基因型與比例？  
親代型： $ABC/abc$ 、 $abc/abc$  佔的比例最多。  
一次互換型： $Abc/abc$ 、 $aBC/abc$ 、 $ABc/abc$ 、 $abC/abc$  佔其次。  
兩次互換型： $AbC/abc$ 、 $aBc/abc$  佔的比例最低。  
以上所討論的是當二基因排列順序是 A-B-C 的情況。  
假設三基因排列順序未知，我們可由三點交配 (three point cross) 產生的後代數目，推出三基因的順序

**例 1** 果蠅親代 I. 是三對基因雜種 (trihybrid)  $ABC/abc$ ，  
親代 II 是同型隱性結合子  $abc/abc$ 。

A：紅眼，B：灰身，C：長翅

a：白眼，b：黑身，c：短翅

二者交配產生的後代數目如下表，請問 ABC 三基因在染色體上的排列順序及基因之間的距離？

(\* 基因型  $ABC/abc$  只表示 A、B、C 三基因在同一條染色體上，並未表示三基因的排列順序)

子代表型	數量
1. 紅眼、灰身、長翅	370
2. 白眼、黑身、短翅	385
3. 紅眼、黑身、短翅	45
4. 白眼、灰身、長翅	50
5. 紅眼、灰身、短翅	2
6. 白眼、黑身、長翅	3
7. 紅眼、黑身、長翅	75
8. 白眼、灰身、短翅	70

題解：1. 親代 II 產生的配子只有  $abc$  一種，故子代的外表型全由親代 I 的配子決定，我們由子代表型可推知子代基因型：

# D. 三點交配-3

子代表外型	數量
1. 紅眼、灰身、長翅	370
2. 白眼、黑身、短翅	385
3. 紅眼、黑身、短翅	45
4. 白眼、灰身、長翅	50
5. 紅眼、灰身、短翅	2
6. 白眼、黑身、長翅	3
7. 紅眼、黑身、長翅	75
8. 白眼、灰身、短翅	70

題解：1. 親代 II 產生的配子只有 abc 一種，故子代的外表型全由親代 I 的配子決定，我們由子代表外型可推知子代基因型：

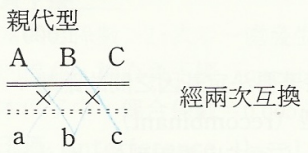
子代基因型	數量
1. ABC/abc	370
2. abc/abc	385
3. Abc/abc	45
4. aBC/abc	50
5. ABc/abc	2
6. abC/abc	3
7. AbC/abc	75
8. aBc/abc	70

二次互換

依照數量多寡，可以斷定：  
 子代 1、2 數目最多為親代型。  
 子代 3、4、7、8 數目其次，為一次互換型  
 子代 5、6 數目最少，為二次互換型。

根據子代基因型，我們可以推測基因排列順序：

a). 假設基因排列順序：A-B-C

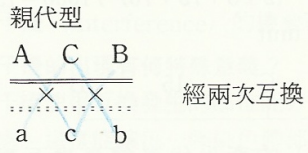


產生的重組型配子有 AbC、aBc；再與 abc/abc 交配產生的子代基因型：

AbC/abc、aBc/abc

與表中二次互換型 5 & 6 的基因型不符合，表示此假設錯誤。

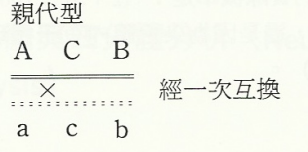
b). 假設基因排列順序：A-C-B



產生的重組型配子有 AcB、aCb；再與 acb/acb 交配產生的子代基因型：

AcB/acb、aCb/acb

與表中二次互換型 5 & 6 的基因型相符合，表示假設正確，為了確定假設正確，再檢查一次互換。



# D. 三點交配-4

產生的重組型配子是  $Acb$ 、 $aCB$ ；再與  $acb/acb$  交配產生的子代基因型：

$Acb/acb$ 、 $aCB/acb$  與一次互換型 3 & 4 相符，表示基因排列順序確實是  $A-C-B$ 。

- 3). 為了便於計算基因間的距離，可將子代基因型，以  $C$  基因為中央，改寫如下：

子代基因型	數目
1. $ACB/acb$	370
2. $acb/acb$	385
3. $Acb/acb$	45
4. $aCB/acb$	50
5. $AcB/acb$	2
6. $aCb/acb$	3
7. $ACb/acb$	75
8. $acB/acb$	70
	<hr/>
	1,000

基因順序為  $A-C-B$ ，接著要決定基因之間的距離：

1 map unit = 1% 重組型 (recombinant)

- a. 要推  $A-C$  間的距離，必須求出重組型%，即必須求出  $Ac$ 、 $aC$  型佔全部的比例。

$$A-C \text{ 間的重組型}\% = (45 + 50 + 2 + 3) / 1000 = 10\%$$

故  $A-C$  相距 10 map unit

- b. 同理  $C-B$  間的距離，必須先求  $Cb$ 、 $cB$  型佔全部的比例：

$$C-B \text{ 間的重組型}\% = (2 + 3 + 75 + 70) / 1000 = 15\%$$

故  $C-B$  相距 15 map unit



- 4). 重組型 (recombinant) 的產生代表曾發生互換 (crossing over)。

$A-C$  產生互換的機率：0.1

$C-B$  產生互換的機率：0.15

理論上，兩次互換的機率： $0.1 \times 0.15 = 0.015$

但由此例中，兩次互換的實際機率是： $(2 + 3) / 1000 = 0.005$

實際值比理論值小很多，這是因為染色體內有干擾現象 (chromosome interference)。

# D. 三點交配-5

4). 重組型 (recombinant) 的產生代表曾發生互換 (crossing over)。

A-C 產生互換的機率：0.1

C-B 產生互換的機率：0.15

理論上，兩次互換的機率： $0.1 \times 0.15 = 0.015$

但由此例中，兩次互換的實際機率是： $(2+3) / 1000 = 0.005$

實際值比理論值小很多，這是因為染色體內有**干擾現象 (chromosome interference)**。

E. 干擾 (interference)

1916年，H. J. Muller 發現在染色體上某處發生互換，會影響鄰近地區再發生互換的機會。

F. 偶合係數 (coefficient of coincidence, c.o.c.)

$$\text{coefficient of coincidence} = \frac{\text{兩次互換的實際}\%}{\text{兩次互換的理論}\%}$$

偶合係數可代表干擾 (interference) 的程度

1. 無干擾時

兩次互換的實際 % = 兩次互換的理論 %

偶合係數 = 1

2. 正干擾

當偶合係數 < 1，表示一處發生互換會「降低」另一處發生互換的機會，稱為正干擾 (positive interference)。

3. 負干擾

當偶合係數 > 1，表示一處發生互換會「增加」另一處發生互換的機會，稱為負干擾 (negative interference)。

本例子中，偶合係數 =  $0.005 / 0.015 = 0.33 < 1$ 。

\* 干擾 (interference, I) = 1 - 偶合係數

在完全干擾情況下，完全無兩次互換出現，c.o.c. = 0, I = 1。通常 I 是介於 0 與 1 之間。

特殊情況下，二次互換的實際% > 理論%，造成負干擾，此現象在微生物或噬菌體中常見。

一般而言，一條染色體上接近中心節或染色體尖端的部份產生干擾 (interference) 的機會最大。

\* 干擾的出現有何特殊意義？

干擾使得互換發生的部位能分散在染色體中，不會集中在某一處。這樣能讓每一條染色體都有互換的機會，即使是最小的染色體也有互換產生。

\* 每一條染色體都有互換的機會，有何特殊意義？

因為互換可以產生重組型的子代 (除親代型之外)，增加子代基因型的種類，增加生物適應環境的機會。

# 練習5-1

異型結合灰身長翅F1果蠅( $s^+sb^+$ )與黑身捲翅( $ssbb$ )的果蠅交配, 子代如下:

灰身長翅: 23

灰身捲翅: 127

黑身長翅: 124

黑身捲翅: 26

Q1: 請問這兩性狀是否為連鎖?

Q2: 若是, 互換的機率為何?



# 解答5-1

**A1: 是連鎖 (否則F2應為1:1:1:1)**

**A2:  $(23+26) / (23+26+127+124) = 16.3\%$**

## 練習5-2

1. 雄果蠅 ( $PpQqRr$ ) 與母果蠅 ( $ppqqrr$ ) 交配，子代如下：

子代基因型	數量
$PQR/pqr$	71
$pqr/pqr$	62
$pqR/pqr$	27
$PQr/pqr$	36
$pQR/pqr$	4
$Pqr/pqr$	3
$pQr/pqr$	405
$PqR/pqr$	392
	1,000

- 1). 請問親代雄果蠅的基因型？
- 2). 請問三基因的排列順序及基因間的距離？
- 3). 實際二次互換的機率？
- 4). 請算出偶合係數 (coefficient of coincidence) ？
- 5). 若  $p, q, r$  三基因不是連鎖，而是分別在三條染色體上，請問此二親代交配，產生的子代基因型有幾種？外表型有幾種？

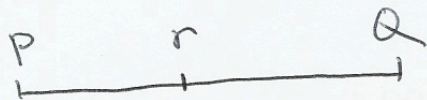
# 練習5-2: 解答

1) 看數量最多的 pQr 與 PqR (405 與 392)

若是  $\begin{matrix} pQr \\ \diagdown \quad \diagup \\ PqR \end{matrix}$  兩次互換後為  $\begin{matrix} pqr \\ PQR \end{matrix}$ , 與表格中數量最少的不符。

若是  $\begin{matrix} prQ \\ \diagdown \quad \diagup \\ PRq \end{matrix}$  兩次互換後為  $\begin{matrix} PRA \\ Prq \end{matrix}$ , 與表格數量最少的相符。

2)



pr 之間, 亦即找出 pR 或 Pr  $(27+36+4+3)/1000 = 0.07 \therefore \begin{matrix} P & \underline{7} & r \end{matrix}$   
 rQ 之間, 亦即找出 RA 或 rq  $(71+62+4+3)/1000 = 0.14 \therefore \begin{matrix} r & \underline{14} & Q \end{matrix}$

3) 實際兩次互換即表格中  $(4+3)/1000 = 0.007$

4) 偶合係數 = 實際 / 理論 =  $\frac{0.007}{0.07 \times 0.14} = 0.714$

5) ~~pQR, pRr, pRq, pqr, PqR, Pqr, pQR, pqr 共 8 種, 外表型亦有 8 種。~~

## 練習5-2: 解答, 第5題

親代	子代1	子代2	基因型種類	外表型種類
Pp*pp	Pp	pp	2	2
Qq*qq	Qq	qq	2	2
Rr*rr	Rr	rr	2	2

故基因型有 $2*2*2=8$ 種  
外表型有 $2*2*2=8$ 種

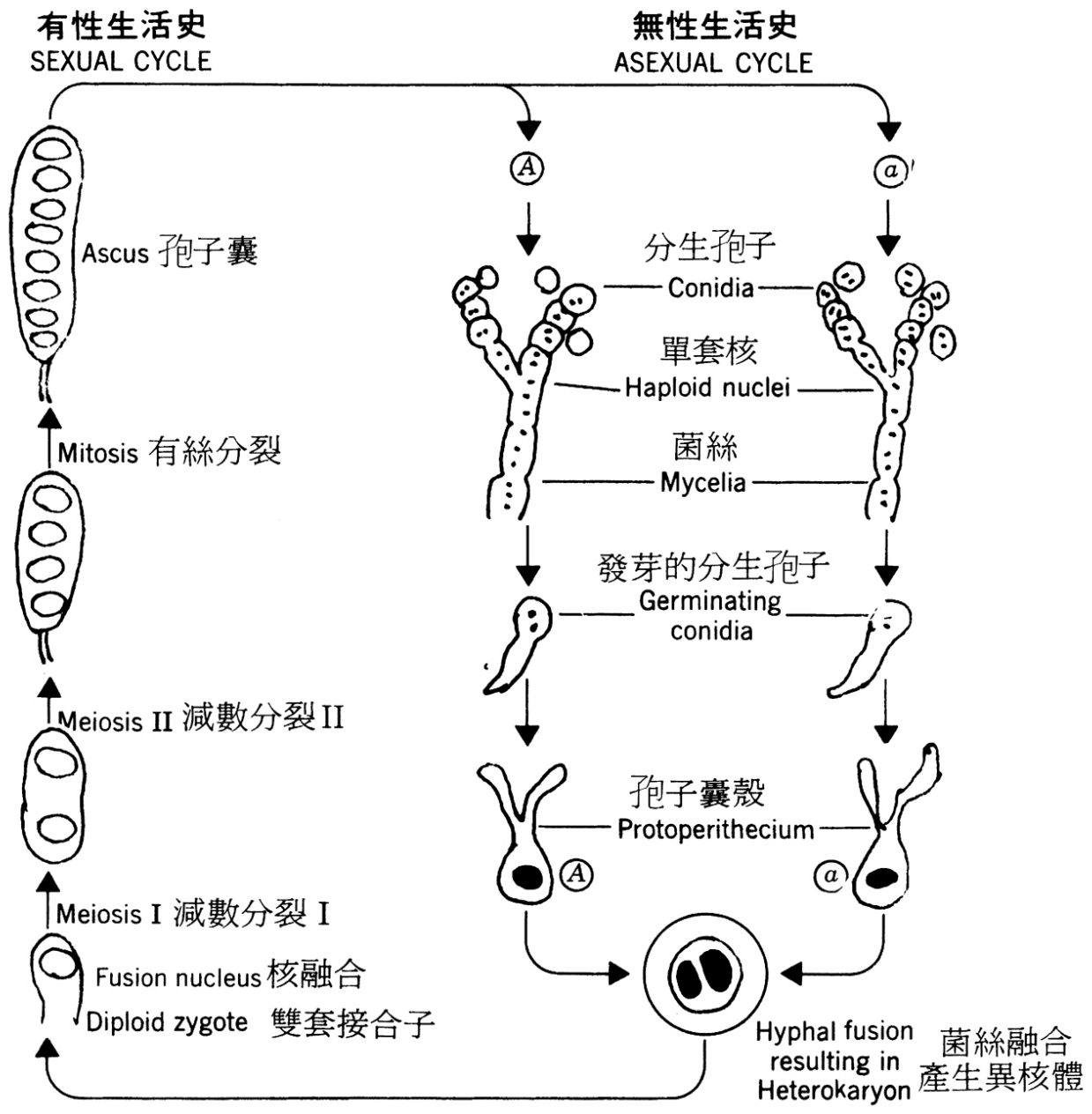
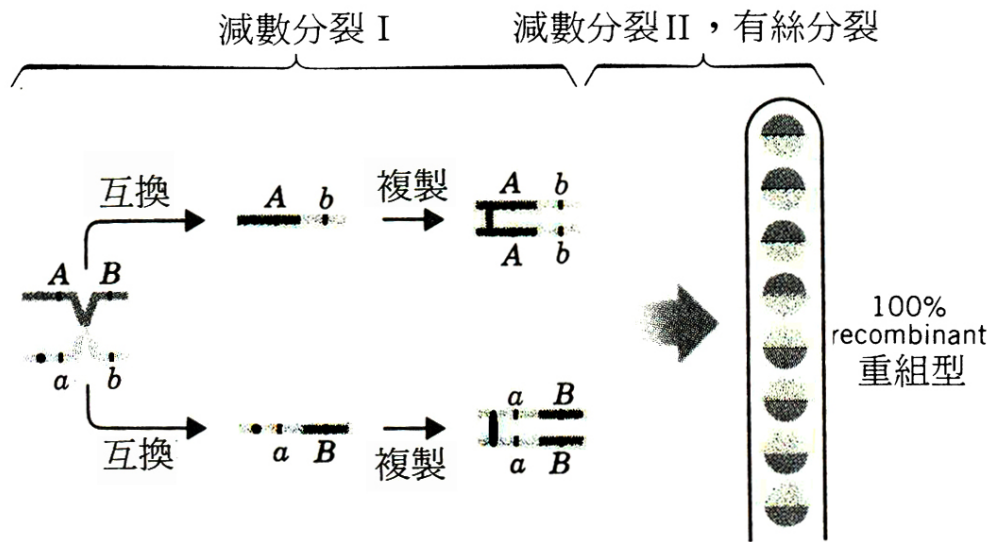


圖 5-4 紅麵包黴 (*Neurospora crassa*) 的有性與無性生殖。  
(依 Gardner, 1991)

(a) 若互換發生在染色體複製之前



(b) 若互換發生在染色體複製之後

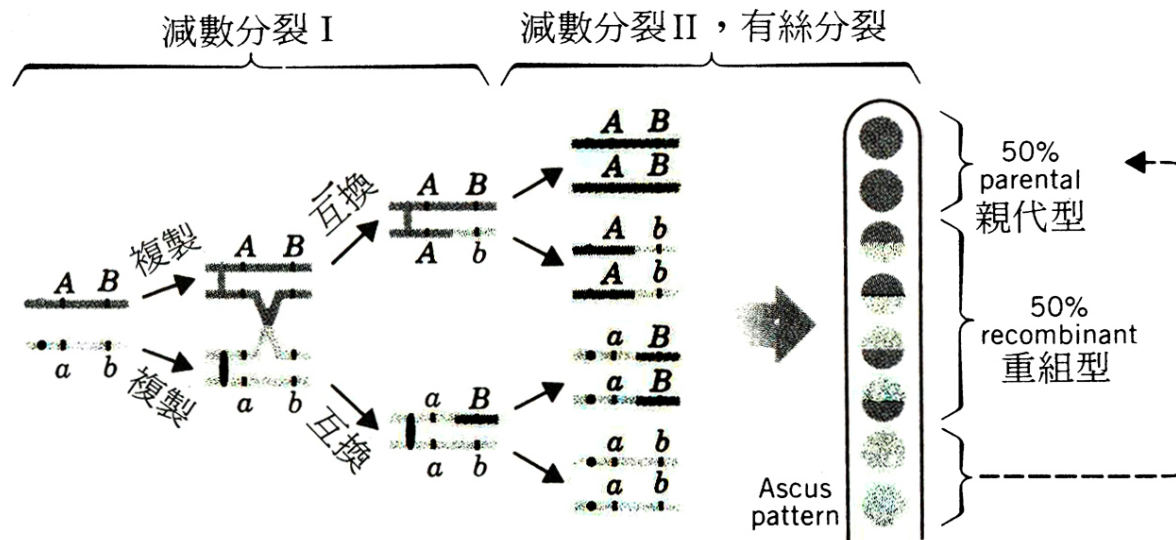
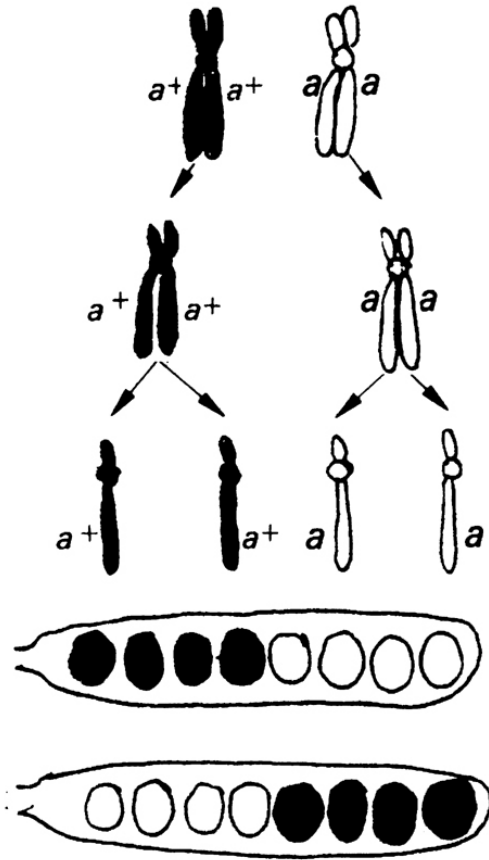


圖 5-5 麵包黴孢子囊內可能產生的 spore

(a) 若染色體複製前，發生互換，產生的 spore 100% 為重組型。

(b) 若染色體複製之後，才發生互換，產生的 spore 50% 為親代型，50% 為重組型 (依 Gardner, 1991)

第一次分裂分離，  
基因座 a 與中心節  
無互換



若基因座與中心節間無互換發生，產生的8個孢子，其排列順序是：

$a^+a^+a^+a^+ a a a a$  或

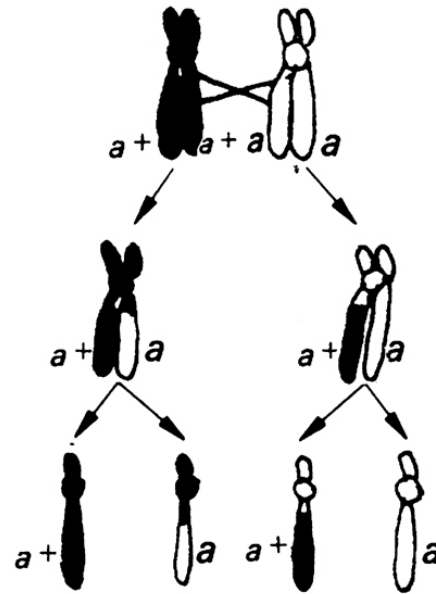
$a a a a a^+a^+a^+a^+$

這稱為第一次分離 (FDS)

若基因座與中心節間發生互換，  
產生的8個孢子，可能有4種排列

稱之：第二次分離 (SDS)

假設基因座a與中心節的SDS佔  
40%，則基因座a與中心節的距離  
為 $1/2(40\%) = 20 \text{ mu}$  (map unit)



第二次分裂分離，  
基因座 a 與中心節  
間發生互換

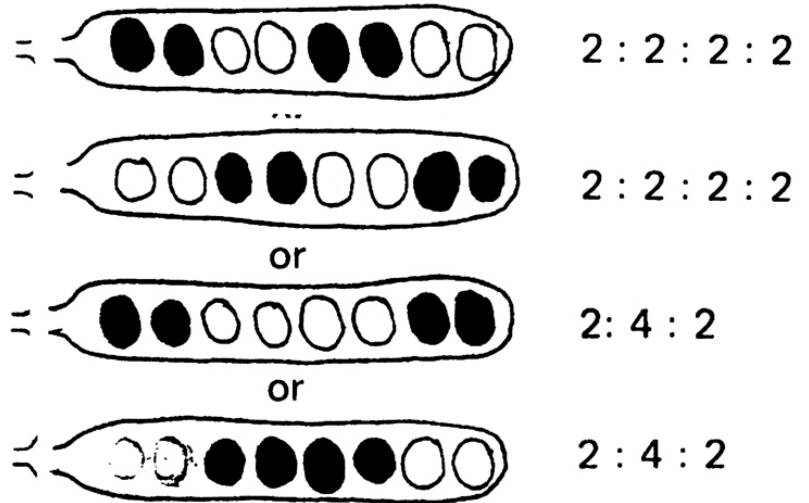




表 5-1 二基因雜種麵包黴  $ab/a^+ b^+$  減數分裂產生的七種孢子囊型

		孢 子 囊						
孢子	1	2	3	4	5	6	7	
1	ab	ab <sup>+</sup>	ab	ab	ab	ab <sup>+</sup>	ab	
2	ab	ab <sup>+</sup>	ab	ab	ab	ab <sup>+</sup>	ab	
3	ab	ab <sup>+</sup>	ab <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	
4	ab	ab <sup>+</sup>	ab <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	
5	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b	a <sup>+</sup> b	
6	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b	a <sup>+</sup> b	
7	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b	a <sup>+</sup> b	ab <sup>+</sup>	ab	ab <sup>+</sup>	ab <sup>+</sup>	
8	a <sup>+</sup> b <sup>+</sup>	a <sup>+</sup> b	a <sup>+</sup> b	ab <sup>+</sup>	ab	ab <sup>+</sup>	ab <sup>+</sup>	
	729	2	101	9	150	1	8	
基因座 a 的 SDS				9	150	1	8	
基因座 b 的 SDS			101		150	1	8	

**a與中心節距離:**  $\frac{1}{2} (9+150+1+8) / 1000 = 8.4 \text{ mu}$

**b與中心節距離:**  $\frac{1}{2} (101+150+1+8) / 1000 = 13.0 \text{ mu}$

表 5-1 二基因雜種麵包黴  $ab/a^+b^+$  減數分裂產生的七種孢子囊型

孢子	孢子囊						
	1	2	3	4	5	6	7
1	$ab$	$ab^+$	$ab$	$ab$	$ab$	$ab^+$	$ab$
2	$ab$	$ab^+$	$ab$	$ab$	$ab$	$ab^+$	$ab$
3	$ab$	$ab^+$	$ab^+$	$a^+b$	$a^+b^+$	$a^+b$	$a^+b^+$
4	$ab$	$ab^+$	$ab^+$	$a^+b$	$a^+b^+$	$a^+b$	$a^+b^+$
5	$a^+b^+$	$a^+b$	$a^+b^+$	$a^+b^+$	$a^+b^+$	$a^+b$	$a^+b$
6	$a^+b^+$	$a^+b$	$a^+b^+$	$a^+b^+$	$a^+b^+$	$a^+b$	$a^+b$
7	$a^+b^+$	$a^+b$	$a^+b$	$ab^+$	$ab$	$ab^+$	$ab^+$
8	$a^+b^+$	$a^+b$	$a^+b$	$ab^+$	$ab$	$ab^+$	$ab^+$
	729	2	101	9	150	1	8
基因座 a 的 SDS				9	150	1	8
基因座 b 的 SDS			101		150	1	8

$a$  --- 8.4 --- 中心 ---- 13.0 -----  $b$  或是  
 ----- 中心 --- 8.4 ---  $a$  ----- 13.0 -----  $b$  (應該是這個，因為  
 除了孢子1之外，都是互換型的，表示互換的機率相當高，所以  $a$ - $b$  之間的距離應該不遠)

以上是以麵包黴作為例子，可以算出基因與中心節的距離。

若以酵母菌而言，孢子囊為圓形，是以PD, NPD, TT來代表

**PD: 親代型**

**NPD: 非親代型**

**TT: 四異型**

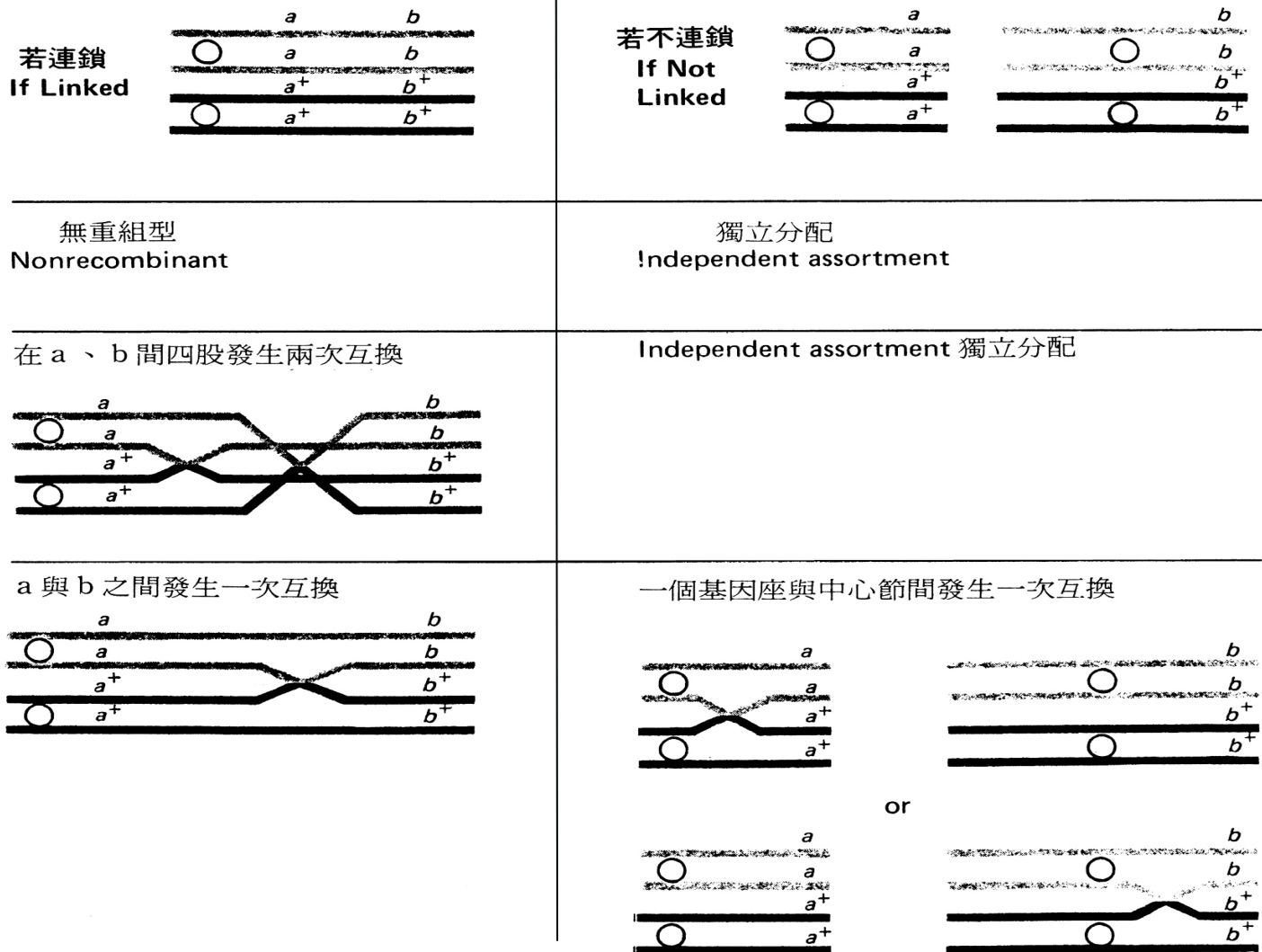


圖 5-7 酵母菌二基因連鎖或非連鎖情況下，經減數分裂產生的親代型 (PD)。非親代型 (NPD) 與四異型 (TT)。(依 stickberger, 1985)

**PD=NPD(非連鎖), PD>NPD(連鎖)**

**表 5-2 酵母菌二基因雜種  $a^+ab^+b$  經減數分裂產生的三種孢子囊型**

1 (PD)	2 (NPD)	3 (TT)
ab	$ab^+$	ab
ab	$ab^+$	$ab^+$
$a^+b^+$	$a^+b$	$a^+b$
$a^+b^+$	$a^+b$	$a^+b^+$
75	5	20

**1.  $PD > NPD$ , 故為連鎖基因**

**2. a.b之間的距離:**

$$[(1/2)TT + NPD] / \text{全部的孢子囊} = [(1/2)20 + 5] / (75 + 5 + 20) = 15\% = 15 \text{ mu}$$

## 練習5-3

3. 兩種類似麵包黴的黴菌，假設一種是野生型 ( $al^+$ ) 會製造氨基酸 alanine，一種是突變型 ( $al$ )，不會製造 alanine。兩者交配，產生的孢子囊，取出每一個孢子囊內的孢子，檢查其基因型，500 個孢子囊中，400 為  $al^+al^+al^+al^+al$   $al$   $al$   $al$  其餘為  $al^+al^+al$   $al$   $al^+al^+al$   $al$ 。求基因座  $al$  與中心節間的距離？
4. 同上題，假設基因  $ly^+$  代表能製造氨基酸 lysine， $ly$  表突變種。將  $ly^+$  與  $ly$  交配，所有的孢子均為  $ly^+ly^+ly$   $ly$   $ly^+ly^+ly$   $ly$ ，求基因座  $ly$  與中心節間的距離？

## 解答5-3

1. 這400/500個即為FDS (第一次分離), 故SDS為  
 $500-400=100$  ( $100/500=20\%$ )

故aI與中心節間的距離 =  $\frac{1}{2}$  SDS =  $\frac{1}{2}$  (20%) = 10% = 10mu

2. 這種孢子全為SDS (100%), 故ly與中心節  
=  $\frac{1}{2}$  (100%) = 50% = 50mu