

[匈] J. 莱利 著

XIAOMAIYUZHONGDE LILUNYUSHIJIAN

农业出版社

23

小麦育种的理论与实践

小麦育种的理论与实践

[匈] J. 莱利 著

庄巧生 王恒立 施森宝 译
杨作民 米景九

杨作民 校

J. Jelley WHEAT
BREEDING
Theory and Practice
Akadémiai Kiadó, Budapest 1976

小麦育种的理论与实践

[匈] J. 莱利 著

庄巧生 王恒立 施森宝 译
杨作民 米景九

杨作民 校

农业出版社出版（北京朝内大街130号）
新华书店北京发行所发行 上海南翔印刷厂印刷

850×1168 毫米 32开本 8.5印张 225千字
1982年12月第1版 1982年12月上海第1次印刷

印数 1—6,700册

统一书号 16144·2454 定价 1.10元

目 录

第一章	文献概述	1
第二章	起源	5
第三章	小麦育种在世界经济上的作用	19
第四章	分类	31
第五章	小麦的染色体	40
第六章	控制同源配对的机制	45
第七章	基因符号和基因定位	51
第八章	染色体的代换、添加和易位	62
第九章	主要数量性状及其遗传影响	75
	产量潜力	75
	抗寒性	94
	耐旱性	105
	抗倒伏性、矮生性	111
	成熟期	120
第十章	抗病育种	124
	秆锈病	124
	叶锈病	139
	条锈病	148
	白粉病	153
	其它病害	158
第十一章	品质改良	168
第十二章	育种方法	201
第十三章	选择	237
第十四章	机械化	253

第一章 文献概述

根据考古学的证明,小麦是最早的栽培植物之一。作为一种新的生活方式而出现的农业,其基础主要是建筑在大麦属和小麦属植物的栽培上。大约在8000年以前,当小亚细亚一些部落准备定居下来,过一种文明的、有文化的生活时,上述两种小粒粮食作物就成为他们能量的最重要来源。人类的管理对于小麦属植物初期栽培以后的进化起了决定性的作用。但是进一步深入干预则仅仅是从150年前,有了有意识的育种工作以后才开始的。

根据人们所知道的最可靠的资料,最早进行小麦育种工作的人是 P. Schiriff。大约在1820年左右,他在苏格兰哈丁顿(Haddington)进行小麦育种。最早一本有关小麦育种的著作《小粒作物的改良》就是他写的。在此以后的150年中出版了大量有关小麦育种和为育种服务的其它研究工作的科学论文、教课书、手册和专著。

最早一本较全面地总结有关这方面知识的著作是 Hayes 和 Garber 的《作物育种学》(Breeding Crop Plants, 纽约, 1927)。1942年, Hayes 和 Immer 出版了一本新的、更全面的书叫作《植物育种法》(Methods of Plant Breeding)。1948年德国人 Isenbeck 和 Rosenstiel 著作的《小麦研究》(Die Züchtung des Weizens)出版了。原载《植物研究手册》(Handbuch der Pflanzenzüchtung, Rommer 和 Rudolf 编)第28卷。1950年 Nosatovsky 著的《小麦生物学》和 Kuperman 著的《小麦生长的生物学原理》在莫斯科出版,两本书都非常重要。因为到了那时候,遗传学、育种学和生物学已经联合起来共同解决如何产生良种的问题了。

1954 年 Forlani 在巴维亚(Pavia)写出了他的手册《小麦》(The Wheat)。在这本书里,重点是放在育种问题上。1955 年 Hayes 等出版了他们的《植物育种方法》(Methods of Plant Breeding),其中主要部分是小麦育种。1957 年 Zhukorsky 编了一本《苏联的小麦》。在这本著作中,除小麦的生物学、育种和栽培以外,还对苏联欧洲麦区和亚洲麦区种植的小麦种和品种作了概述,特别着重邻近小麦属起源地点的南部地区。1958 年出版的再版《植物研究手册》中有关小麦育种部分是 Sears 等写的。1967 年在美国麦狄逊(Madison)出版了一本有关小麦育种的新书叫作《小麦及小麦改良》(Wheat and Wheat Improvement),Quisenberry 主编,是由许多著名专家撰写成的。1970 年 Foltyn 在布拉格出版了他的专著《小麦》。

匈牙利的小麦生产在欧洲具有特殊作用。匈牙利大平原的气候条件和土壤条件均有利于优质小麦的生产。这种优良品质是全欧洲大陆都比不上的。这样就比较容易理解为什么小麦会成为匈牙利最重要的栽培植物。我国最早有关小麦的著作是 Melius Horhi P. 在 1578 年发表的。1874 年 Kenessey 用匈牙利文写出了一本有关小麦育种的早期著作《小麦种子的改进》,次年 Mokry 发表了他的《小麦育种》。1907 年 Kosutány 写了一本叫作《匈牙利小麦和匈牙利面粉》的手册。1944 年和 1947 年 Vil-lax 出版了一套包括两卷的著作:《植物育种学》,小麦是其中主要课题之一。1958 年 Lelley 和 Rajhathy 发表了一篇《小麦及其育种》的专著。大约五年之后,Lelley, Mandy 和另外一些人又出了一本名叫《小麦》的手册。

从 1958 年开始,人们组织了有关小麦遗传的国际会议,每五年召开一次。第一次是在温尼伯(加拿大)召开的,第二次会议是在隆德(瑞典)召开的,第三、四次是在坎培拉(澳大利亚)和密苏里州(美国)举行的。每次与会的报告都编印成集出版。

除了书以外,有些杂志专门报道有关小麦研究的结果。例如《小麦通讯》(Wheat Information Service, 日本九州)和《小麦

年讯》(Annual Wheat Newsletter, 堪萨斯大学和加拿大农业部合编)等都是。

1967年在英国剑桥建立了一个欧洲小麦非整倍体合作(EWAC)协会。此协会在1967、1970和1974年三次组织了学术会议,并且每年发表有关非整倍体的报道。

EUCARPIA谷类及生理组于1967年10月24至26日在瓦根宁根(Wageningen)召开了一次会议。会议讨论的题材是小粒作物的改良、杂交品种和茎秆矮化的现状。会上发言及讨论稿在Euphytica 1968年12月份增刊上发表。

除上述书刊以外,还出版各种有关小麦研究及对小麦育种有用的资料。设在罗马的联合国粮农组织(FAO)编辑了一部《世界遗传材料目录》,其中《小麦》部分列举了世界最著名小麦新品种的重要经济性状。设在肯尼亚内华罗的植物育种站国际苗圃每年报道有关品种对叶锈病及秆锈病抗病反应的资料。美国林肯(地名——译者)奈布拉斯卡大学农学院农业试验站近年组织了国际品种比较试验,并将试验结果在《国际小麦观察圃报道》上发表。

以上列举的书刊著作很清楚地说明了有关小麦育种的文献非常广泛。但这只不过是有关小麦的资料的洪流中的一部分,各国科学刊物上登载有关小麦的文章每年数以百计,据粗略估计,过去十年中发表的有关小麦遗传、育种和有关领域的论文和报道的数目多达九千份左右。

上述专著和手册等作到了把这些源源不断的资料洪流加以系统化并作出评价。

和小麦育种直接有关的一些理论研究和实际工作方法必须经过正确的取舍后才能加以总结。在刊物上发表的文章中有相当数量其资料是人们已经知道的,或是对一些人们已经知道的东西的验证。对于这样的一些资料,本书一律从略。因为我们认为对小麦育种深入研究的人们,对这些早期文献是熟悉的,他们对生物学、遗传学、病理学和育种学之间的相互关系是知道的。

整理过去十年的文献,将它们加以系统化和分类,我们就可以

看出在这一段时间内,研究人员最经常研究的问题是什么,以及在这一段时间内,大量的资料为我们提供了目前最重要的小麦研究工作的概况。

在1962年至1973年之间,绝大多数论文是有关小麦遗传的一些基础研究。接踵而来的是有关小麦品质的课题。主要在过去五年里,很多人对和蛋白质的氨基酸组成有关的生物值问题很感兴趣。有关突变遗传的研究也走到前台来了。不少人近来在进行化学诱变原的研究。

抗寒性是一个研究得较多的课题。说明育种工作正在不断努力想征服北方地区,不是通过春麦,而是想通过冬麦作到这一点。另一个在过去十年中迅速发展的新课题是杂种小麦的生产。这是很可以理解的,因为这一问题的实质工作是从1963年以后才开始的,但前景是很有希望的。

抗倒性和与它有关的矮生性也是近年来风行的课题之一。

有关抗病性的文献所占比例清楚地反映出病原菌的重要性。占第一位的无疑是有关对秆锈病的抗病性的研究。但对叶锈病的抗病性几乎是同等重要。在另一方面,有关对条锈病的抗病性的研究则较少。在过去五年中,白粉病和赤霉病引起很多研究人员的注意。与此同时,黑穗病的问题则很不重要。

有关方法的研究虽然是实际育种工作的主要支柱,但却少得可怜。同样,和实验室及试验地试验操作机械化改进有关的一些技术研究工作与其重要性比起来也是很少的;尽管国际田间试验机械化协会(IAMFE)曾在 Vollebek (1964), Braunschweig (1968)和 Brno (1972)组织学术会议,并在会上作了有关小麦育种过程中各阶段机械化问题的重要报告,但是还存在有一定的问题。

进展很快的小黑麦研究在过去十年中占有特殊地位。现在这一课题已经发展成为一门单独的研究领域。它有一套文献,与小麦联系甚少,因此在本文中对于小黑麦的文献一概从略。

第二章 起 源

为了获得一个正确的分类学的分类，应该仔细地研究小麦属 (*Triticum*) 的进化。这对于遗传学的研究以及实际的育种工作也是有用的，但是当着手解决起源问题时，也揭示了有关人类进化以及欧洲史前时期的新的相互关系。

小麦属和大麦属 (*Triticum* 和 *Hordeum*)，小麦和大麦在人类文明和文化的发展上起过决定性的作用。通过进化遗传学的研究，这一事实也得到了公认。已经证明，欧洲古代文化的起源地点与小麦属的进化地区是吻合的。因此，小麦进化的速度和在地理上的扩展就决定了小亚细亚文明和文化起源的地点和时间 (Kuckuck 1959, Braidwood 和 Howe 1960, Gökgöl 1961, La Baume 1961)。

小麦亚族 *Triticinae* 的进化，在好几千年以前，约在湍母 (Wurm) 冰川时期就开始了。大麦属 (*Hordeum*)、山羊草属 (*Aegilops*)、偃麦草属 (*Agropyron*)、簇毛麦属 (*Haynaldia*)、黑麦属 (*Secale*)、小麦属 (*Triticum*) 可能是从一个共同祖先分化而来的。很可能就连那些已经绝种的物种也在进化中起过一定的作用 (Kimber 和 Athwal 1972)。

自从小麦属的种系发生通过木原和 Lilienfeld (1932) 的发现而成为一个时尚的问题以来，为了给予这个问题以完美的答案曾进行了坚持不懈的努力，这是可以理解的。

根据进化遗传学的研究，毫无疑问，四倍体和六倍体小麦物种是异源多倍体的和异源细胞质的 (Suemoto 1968)。这一发现证明了把小麦属分成不同的种群或组是完全合理的。

二倍体类群中最原始的物种 *T. thaoudor* Reut., 经鉴定认为

是A染色体组的祖先(Mettin 1964, Riley 1965b)。B染色体组可以追踪到拟斯卑尔脱山羊草 *Aegilops speltoides* Tausch (Pathak 1940)。其后, Sears (1956b) 认为二角山羊草 (*Ae. bi-cornis*) 是B染色体组的供体。然而在谈到形态的特征时, Sarkar 和 Stebbins (1956) 又回到拟斯卑尔脱山羊草。根据核型分析以及地理上的考虑, Riley 等 (1969) 也支持拟斯卑尔脱山羊草的说法。D 染色体组被认为是来源于方穗山羊草 (*Ae. squarrosa*) (Mc Fadden 和 Sears 1944, Riley 和 Chapman 1960, Kerber 1963, Zohary 1963, Galzy 1964, Mettin 1964, Riley 1965a)。

到了六十年代中期, 人们认为小麦物种的三个组成部分的来源已经澄清, 因为已经知道了三个染色体组的可能的祖先。然而在重新合成时, 产生了某些困难。但是这种进化遗传学的解释并不适用于占有特殊位置的四倍体提莫非维小麦 *T. timopheevi* Zhuk. 和六倍体茹可夫斯基小麦 *T. zhukovskyi* Men. et Er.。

随着对比方法的进步, 关于四倍体组的起源所作的解释产生了困难。例如, 杂种的减数分裂的观察, 蛋白质的组成分离, 免疫生物学分析以及 DNA 的研究, 在某些情况下, 并不能完全证实这种假定的种系发生的关系。虽然几千年的自然进化对于这些矛盾的情况给予了一定的解释, 然而它仍然不能消除怀疑。

小麦属的二倍体和两个异源多倍体阶段在数千年期间先后出现在一个气候和土壤条件已经实质上发生改变的地区。在此期间, 这些成分经历了许多突变, 这些突变是不能用人工方法完善地复制出来的。

在长时期的种系形成过程中, 不同野生小麦种的遗传结构发生了显著的改变, 而且经过栽培以后, 这些改变一定会变得更加剧烈。作为染色体组供体的有关物种, 在多倍体物种发展的同时也发生了改变。肯定地说, 作为假说中的染色体组供体的现存物种, 其遗传和生化成分在重新的人工合成中, 与一万年或一万五千年以前那些参与小麦种群发展的物种是不相等的。而且我们还必须

估计到这种可能性，即有些被假定作为染色体组供体的成分早已绝种。

根据Mac Key (1963) 的意见，从进化的观点看，小麦属是属于较年轻的属。他是从这个属中各个物种间的遗传差异不大而获得这一结论的。在他看来，种系形成中导致各种群的原始类型形成的杂交和多倍体化过程，大约不超过一万年。从那时起到现在，小亚细亚的气候发生了巨大的改变，因此，某些过渡类型或有关物种不复存在是不值得惊异的。

随着调查研究的日趋广泛以及方法的更加精细，甚至可以鉴定出较为隐晦的差别。对小麦起源解释的正确性的怀疑不断增长：四倍体小麦的A染色体组是否来源于二倍体小麦，并且，如果确是如此，来自哪一个二倍体祖先的问题应该重新加以修订。B染色体组是否真的是来源于拟斯卑尔脱山羊草或者是另外一个山羊草属的物种，还需要审查B染色体组实际上是不是改变了的A染色体组。因为在那种情况下，就连四倍体种群的异源多倍体起源也是不能被接受的。也需要审查六倍体组是否和四倍体组有同样的来源；审查六倍体小麦的B和A染色体组是否和四倍体小麦中的相一致，或者是从另一系统分支而来的。最后，D染色体组的来源是什么，也成了问题。

因此，对比方法的发展——以其自相矛盾的方式——使得对上述问题给予答案就变得更加困难。染色体的形态分析在这个领域中还没有产生更多的结果；对揭露染色体组主要差异上重要的减数分裂的不规则行为的研究则好得多。在蛋白质组成部分的分离上，愈来愈大的精确性使得相互关系的建立更加可靠，但是同时也揭露了微小的差异。虽然可以假定，在进化过程中不同的遗传背景以及染色体组中的外来原生质引起了改变，以致在电泳的检查中使假定的相互关系不能肯定下来。此外，还应该考虑到，不断改进的调查方法是否会使进化过程的细节变得如此复杂，以至它们易于将人们引入歧途。

反复的核实检查，确认在二倍体小麦类群的物种中，A染色体

组是相同的;在这些种间没有根本的遗传差异。换言之,二倍体组的物种具有共同的起源。然而最近的某些发现,甚至对这一假定也抱有怀疑,因为在某些电泳检查中发现 A 染色体组并不是完全相同的(Lelley,私人通讯)。但是这些调查目前还不十分完善,因此,目前对二倍体小麦组中的 A 染色体组的共同起源不应该提出异议。

属于四倍体组物种的 A 染色体组,也被认为与二倍体类群中的 A 染色体组有相同的起源,因而四倍体物种的 A 染色体组起源于二倍体类群 (Morris 和 Sears 1967)。如果上述的调查揭示出甚至 A 染色体组也表现出差异,那么,就需要确定是否四倍体组的染色体组间也存在差异。这一假定由于下述的事实而成为可能,即在四倍体小麦中的 A 染色体组是在异源的原生质中。因为业已证明在最初产生四倍体小麦的天然杂交中,携带 B 染色体组的成员是母本(木原 Kihara 1966)。

在四倍体和六倍体组中的 B 染色体组的起源也变得不肯定了。根据细胞核的 DNA 含量分析, Ress 和 Walters (1965)认为应该肯定 B 染色体组来源于拟斯卑尔脱山羊草。但是,1966 年,当 Kimber 研究 B 染色体组的减数分裂时,认为它来源于拟斯卑尔脱山羊草之说是值得怀疑的。还有, Chapman (1966)在研究由拟斯卑尔脱山羊草与一个四倍体小麦杂交所获得的 F_1 代的减数分裂时,发现比他预期的二价体要少。其后, Sears (1969 b)通过表型的观察也指出,拟斯卑尔脱山羊草不可能是 B 染色体组的供体,因为形态上的相似是不够充分的。Johnson 和 Hall (1966)所作的电泳研究,也认为 B 染色体组来源于拟斯卑尔脱山羊草的说法是有问题的。当 B. Giorgi 和 Bozzini (1969 a, b) 观察由拟斯卑尔脱山羊草与野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 杂交,人工合成一个四倍体小麦的染色体时,发现它们在形态上是与圆锥小麦 (*T. turgidum*) 不同的。Kimber 和 Athwal (1972) 通过杂交证明,拟斯卑尔脱山羊草的 B 染色体组是与四倍体小麦的 B 染色体组不同的。Rubenstein 和 Sallee (1973)对于这种说法的可能性

提供了进一步的证据。虽然如此,在血清试验的基础上,Aniol (1973),坚持认为 B 染色体组可能来源于拟斯卑尔脱山羊草或一个亲缘接近的物种。Suemoto(1973)也把四倍体和六倍体小麦的原生质追踪到拟斯卑尔脱山羊草。

Hadlaczky 和 Belea (1974) 利用 C-分带技术指出,在四倍体和六倍体小麦的染色体组中,总有一条所谓标记染色体——可能是 6B 或者是 1B——在它的长臂上可以观察到一个立即着色的异染色质点。而在拟斯卑尔脱山羊草的染色体组中是看不到这条染色体的。这进一步证实 B 染色体组是和 S 染色体组不相同的。另外,用吉姆沙技术染色的拟斯卑尔脱山羊草的染色体与 B 染色体组表现出大不相同的图象。

这样,关于 B 染色体组来源的不肯定性增长了。Kimber 和 Athwal (1972)作出结论说,目前 B 染色体组的供体是未知的。他们所研究的两个拟斯卑尔脱山羊草没有一个和它相同。他们认为可能甚至没有一个拟斯卑尔脱山羊草的衍生物可以被接受认为是 B 染色体组的供体。同时,Hillel 和 Simchen (1973)强调说,拟斯卑尔脱山羊草的变异性相当低,因为如果不是这样的话,由于它的异花授粉特性,它本来会是更容易地进行杂交的。Larson (1973)提请注意这样一事实:即进化中所发生的易位频率在各染色体组中是不平衡的。D 染色体组在这方面受到的影响最小,A 染色体组的改变较多,而 B 染色体组的改变最为频繁。这就是为什么今天很难找到 B 染色体组的供体的原因。Kimber 和 Athwal(1972)并不排除 B 染色体组的供体不复存在或者它是正在进化那一时刻的一个杂种的衍生物,因而今天已经找不到的可能。这种情况颇令人遗憾,不仅是因为它使四倍体、六倍体组进化的这一重要方面捉摸不定,而且也因为正如 Mac Key (1968)指出的,B 染色体组的重要性由于 5B 染色体的特殊重要作用而显得特别突出。这个染色体组控制类似二倍体的配对行为,而且 1B 和 6B 具随体的染色体据认为在 RNA 的合成中起着特殊的作用。

因此, B 染色体组的来源就变得不能肯定。它可能来源于山

羊草属。它也可能或者通过一个现存但未知的物种，或者通过一个已绝迹的物种引入小麦。这是一个重要的肯定，因为提供 B 染色体组的山羊草属物种一定同携带 A 染色体组的二倍体小麦一样是生长在同一地区的当地植物。否则，这一进化步骤所需要的天然杂交是不可能实现的。根据考古学证据证明，早在耕种开始以前就有野生二粒小麦 (*T. dicoccoides*) 存在。并且在人类开始种植一粒小麦 (*T. monococcum*) 以前，它与一粒小麦生存在同一地域 (Rudolf 1968)。Dennel (1973) 主张这一理论，并且认为二粒小麦 (*T. dicoccum*) 比野生二粒小麦起源更早。

Johnson 和 Hall (1966a) 以及 Waines (1971) 认为可能 B 染色体组也许是在进化过程中遭受改变的 A 染色体组的一种类型，因而四倍体小麦可能是一个同源多倍体。Johnson (1975) 最近的观察暗示，乌拉尔特小麦 *T. urartu* 是失踪的 B 染色体组的供体。鉴于 B 染色体组来源的不定性，不能完全排除这种可能性，但是还需要进一步的证据。

最近，Dover 和 Riley (1972 a) 调查研究了 B 染色体组是否可以追踪到无芒山羊草 *Ae. muticao* Mello-Sampayo (1972) 研究高大山羊草 *Ae. longissima* 作为染色体 B 可能的供体。但是这些假设也需要进一步的证据。

关于 D 染色体组的来源是没有疑问的。已经反复地证明，它来源于方穗山羊草 (*Ae. squarrosa*)。Nishikawa (1973) 的 α -淀粉酶同工酶试验也支持这一说法。自从 Siddiqui 和 Jones (1968, 1969) 指出方穗山羊草与偏凸山羊草 *Ae. ventricosa* 的 D 染色体组是不一致的之后，人们否定了偏凸山羊草可能是 D 染色体组的供体的理论。Alston (1970) 通过染色体代换试验也证实了同一结论。从遗传学的观点看来，不论在杂交育种或诱变处理的过程中，异源多倍体都具有极大的优越性。它可以增加遗传信息的储存能力、遗传解决的可能性以及适应能力。在基因之间，可以存在多重互作。而且剂量的作用和超显性的可能也增大许多 (Mac Key 1970)。

为了理解四倍体和六倍体小麦的进化,人们必须知道 A 染色体组带来了高度的生态学上的适应能力。这可由下列事实推断出来:即古代的二倍体小麦在小亚细亚分布的范围同大麦一样宽。它之所以与小伞山羊草 *Ae. umbellulata* 和方穗山羊草不同,能够成为一个栽培植物,是由于它的更为有利的穗部结构 (Mac Key 1968/69)。

A + B 染色体组的组合,从许多方面说都是更为有利的,但是特别有利之处在于能发生一种耐热性的超亲遗传转变 (Jain 和 Rana 1963)。营养部分和生殖部分的发育也大为改善。这就是古代四倍体小麦传播如此迅速的原因 (Kranz 1967)。

D 染色体组在进化上的重要性也极为巨大,六倍体小麦在面粉品质方面的优越性是由这个染色体组造成的。这大大有助于小麦作为人类不可缺少的食物而广泛地分布。同时, D 染色体组的缺点是把感病性导入小麦 (Pisarev 和 Zhilkina 1963)。

克服脆穗轴和厚颖片的 Q 因子,虽然也存在于四倍体的波斯小麦 *T. carthlicum* 中,但从易于脱粒的观点看来,六倍体中却具有最有效的因子,在这里 D 染色体组也有着重要作用 (Mac Key 1954, 1963)。由于这一染色体组的存在,具有脆的穗轴的小麦在栽培过程中消失了,而多倍体的山羊草属物种则仍停留在杂草阶段 (Zohary 1965)。耐寒性的增加也与 D 染色体组有关,在这里, D 染色体组决定了六倍体小麦对四倍体和二倍体小麦以及山羊草属物种的优越性。

按照 Mac Key (1968) 的意见,由于山羊草属和小麦属进化趋势的不同,二者不能包含在同一个分类单位中。而 Bowden (1959), Morris 和 Sears (1967) 则认为二者可以包括在同一分类单位内。

1923 年, Zhukovsky 在小麦属的提莫非维小麦 *T. timopheevi* 中发现了另外一个染色体组。这个染色体组也存在于 Jakubziner (1958) 1957 年在西乔治亚所发现的茹可夫斯基小麦 (*T. zhukovskiyi* Men. et Er.) 中。提莫非维小麦的染色体组公式是 AA GG,

而茹可夫斯基小麦则是 AA AA GG。染色体组 G 与染色体组 B 是不相同的。Bozzini 和 Giorgi (1969) 在比较提莫非维小麦与圆锥小麦 (*T. turgidum*) 时,发现它们近中着丝点染色体和中着色点染色体的数目是不同的。通过比较阿拉拉特小麦——提莫非维小麦的一个亚种——与圆锥小麦,也发现了同样的差异。通过免疫生物学的观察,也看到这两个染色体组间的差异 (Bozzini 等 1970)。Wagenaar (1963) 认为 G 染色体组与 B 染色体组是相同的,只是其中存在有一种使两个染色体组的杂种不联会的机制而已。产生这一机制的改变,据认为是发生在一个隔离山区内的阿拉拉特小麦的一个变种 *T. araraticum* var. *nachitschevanicum* 上的。本书作者相信由于遗传的隔离,提莫非维小麦的进一步进化已经停顿。Wagenaar (1970) 发现在圆锥小麦 × 提莫非维小麦的 F_1 代所观察到的减数分裂的不正常现象,在以后的世代中发生分离。按照他的意见,这也证明了不亲和性是由遗传所决定的。因此在四倍体中所看到的 B 和 G 染色体组的不亲和性,是在进化过程中所产生的突变型基因的影响下出现的。所以这两个染色体组间的差异并非本质上的。这一理论得到 Beridze 和 Georgidze (1969, 1970) 的支持,他们声称在起源于乔治亚的 Zanduri 群体中发现某个一粒小麦 (*T. monococcum*) 的后代在辐射和多倍体化的影响下,变成类似提莫非维小麦的类型。Mac Key (1963, 1968) 不顾这一点,认为提莫非维小麦和茹可夫斯基小麦的 G 染色体组在实质上是如此不同,以至将它们的携带者分类为不同的物种。Aniol (1973) 根据血清试验有一次作出结论说, G 染色体组只不过是圆锥小麦中的 B 染色体组的改变了的类型而已。

G 染色体组的分布地点和真正起源至今尚未弄清。B 染色体组和 G 染色体组的差异可能只是由少数基因造成的。然而由染色体形态和免疫生物学所提供的证据表明不亲和性有更为深刻的原因。提莫非维小麦的特殊地位由于某种细胞质的差异而进一步复杂化了,正如经验所证明的那样,把六倍体的核置换入提莫非维小麦的细胞质内会产生雄性不育性 (Wilson 和 Ross 1962)。

根据 Upadhyya 和 Swaminathan (1963) 的研究, 茹可夫斯基小麦的 G 染色体组的染色体形态与提莫非维小麦中的相似。它有两对随体染色体在形态上接近提莫非维小麦, 有一对随体染色体接近一粒小麦。它与斯卑尔脱小麦 (*T. spelta*) 杂交, 可产生活的杂种; 与莫迦小麦 (*T. macha*) 和瓦维洛夫小麦 (*T. vavilovi*) 杂交的结果则有所不同。茹可夫斯基小麦则更少为人所知, 其首次详细的描述是由 Menabde 和 Eritzian (在 Mac Key 的著作中, 1963) 在 1960 年发表的。其细胞质可以象提莫非维小麦的细胞一样用来作为雄性不育的来源。自从在六倍体类群中发现 G 染色体组以后, 它的重要性已在增加, 因此, 近年已开展研究以澄清它的来源。

根据 Shands 和 Kimber (1973) 以及 Kimber (1973) 最近发表的资料, 提莫非维小麦 × 拟斯卑尔脱山羊草的杂种, 比硬粒小麦 × 拟斯卑尔脱山羊草的杂种在减数分裂时出现的同源性高得多。因此, 他们的结论认为提莫非维小麦和茹可夫斯基小麦的 G 染色体组可能来源于拟斯卑尔脱山羊草, 所以应该用 S 来代替 G 作为该染色体组的符号。Kimber 支持这种看法。

从上述的资料可见 B 和 G 染色体组间的差异还需要澄清, 而且 G 染色体组的来源还需要更多的证据。按照 Hadlaczky 和 Belea (1974, 私人通讯) 的意见, 通过吉姆沙染色法对染色体的比较, 不能确证 G 染色体组和 S 染色体组的共同来源。

可以假设提莫非维小麦和茹可夫斯基小麦的细胞质并非来源于小麦属, 而是可以追溯到山羊草属, 追溯到 B 染色体组以及可能还有 G 染色体组的供体。

为了建立小麦染色体组间的相互关系, 在减数分裂的第一中期研究它们的同源性、染色体配对以及联会和不联会的频率。然而, 在这些方法以外, 还有其他对比方法加以补充。

比较核型分析的可靠性是有疑问的。在镜检过程中, 同一植株的不同细胞, 在染色体的大小、两臂比例以及其他形态特征上可能有差异 (Lelley 1973 a)。按照 Matter 和 Simak (1968) 的意