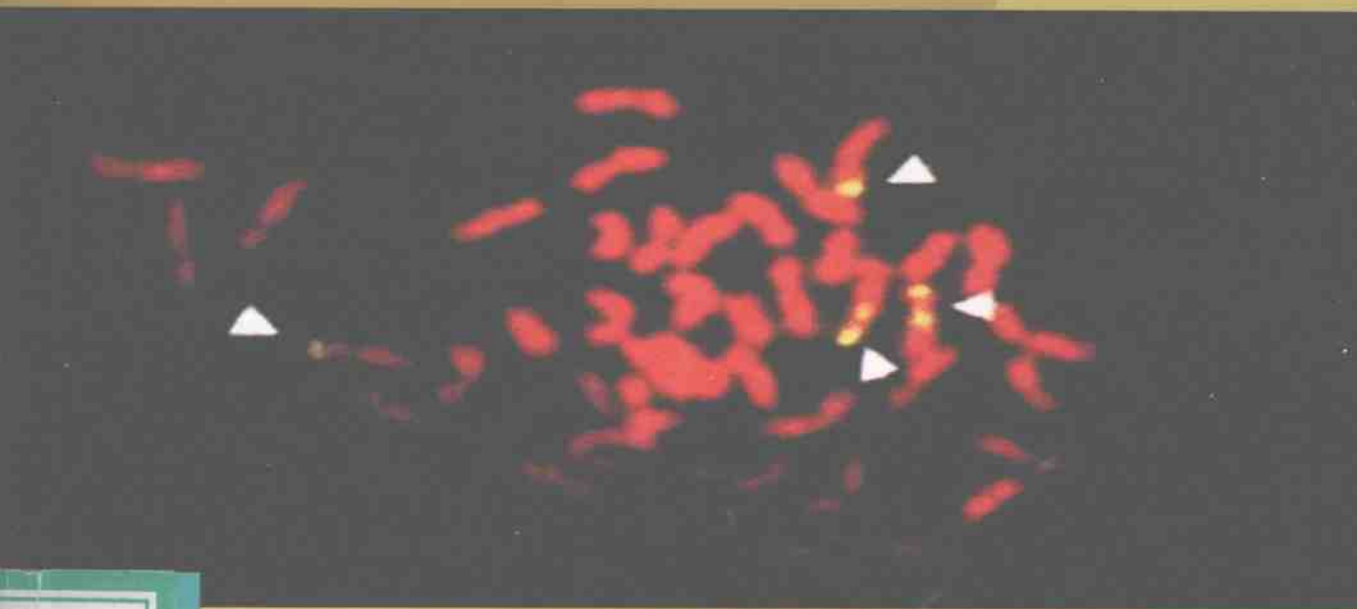


麦类远缘杂交

钟冠昌 穆素梅 张正斌 编著



科学出版社

www.sciencep.com

麦类远缘杂交

钟冠昌 穆素梅 张正斌 编著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书系统地介绍了麦类远缘杂交遗传育种研究方法和体系。全书共分七章:第一章首先介绍了麦类远缘杂交的概念、意义和小麦近缘植物的研究概况。第二章是小麦远缘杂交的技术和方法,主要介绍了远缘杂交不亲和性的原因与克服方法,远缘杂种的天亡和不育及克服方法;远缘杂种后代的分离和选择。第三章是小麦染色体工程,从染色体组转移、整条染色体转移、染色体片段转移三个层次上,介绍了染色体附加系、染色体代换系和染色体易位系的培育和改良应用。第四章是小麦种间杂交,介绍了普通小麦与一粒小麦、二粒小麦、圆锥小麦、硬粒小麦、波兰小麦、提莫非维小麦的种间及相互杂交。第五章为小麦属间杂交,介绍了小麦与黑麦属、偃麦草属、山羊草属、簇毛麦属、大麦属、赖草属、冰草属、新麦草属、鹅观草属、披碱草属、玉米、高粱和摩擦禾属的杂交。第六章是小麦核质杂种。第七章是外源遗传物质的检测。从近缘种质资源生物特性→远缘杂交技术→细胞遗传→染色体工程→分子标记→育种应用,均给予了全面、深入地阐述说明。

本书可作为麦类遗传育种工作者,大专院校及中专有关专业师生的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

麦类远缘杂交/钟冠昌,穆素梅,张正斌编著. —北京:科学出版社, 2002.11

ISBN 7-03-007875-6

I. 麦 II. ①钟…②穆…③张… III. 麦—远缘杂交 作物育种:遗传育种 IV. S512.035.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2002) 第 094395 号

责任编辑:潘秀敏/责任校对:朱光光

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新蕾印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2002 年 11 月第 一 版 开本:787×1092 1/16
2002 年 11 月第 一 次印刷 印张:9 3/4
印数:1-1 500 字数:244 000

定价:25.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(兰各))

序

远缘杂交是创造新物种和新品种的一个重要育种方法,远缘杂交育种实际上就是染色体水平上的转基因工程。利用远缘杂交技术进行作物品种改良已取得引人注目的成就,同时,利用远缘杂交方法进行作物杂种优势利用也是当前和未来作物遗传育种的一个重要方面。

我国有一批从事小麦远缘杂交的科学家,他们在各自的研究领域都取得了丰硕的成果。1985年我们曾在科学出版社出版了《小麦远缘杂交》一书,系统地介绍了80年代以前小麦远缘杂交遗传的研究成果。近20年来小麦远缘杂交育种技术和理论研究有了长足的发展,特别是在外源遗传物质的转移方法、染色体工程育种、外源遗传物质的检测等方面。钟冠昌、穆素梅和张正斌同志在长期从事小麦远缘杂交遗传育种研究的基础上编写了这本《麦类远缘杂交》,书中对已出版的《小麦远缘杂交》一书的内容进行了扩展、补充修改并予以完善提高,对近20余年来小麦远缘杂交的研究成果进行了系统总结。植物远缘杂交是一项非常重要的研究课题,有许多困难尚需要有毅力的科学家长期不懈地努力探索,我们期望在未来小麦远缘杂交理论研究与实践方面会出现更多的成果。

本书的特点是理论联系实际,通俗易懂,实用性强;可以作为各级科研单位的小麦遗传育种工作者,以及大、中专院校的师生们的参考资料。

中国科学院院士 李振声

前 言

远缘杂交是创造新物种和选育新品种的一个重要育种技术和方法,远缘杂交育种实际上就是染色体水平上的转基因工程。近年来,由于小麦种内的遗传资源日趋贫乏,严重地影响着小麦品种改良与发展。而小麦近缘种、属中有许多优良基因,是小麦改良的巨大基因库。因此,小麦远缘杂交作为遗传改良中优良性状的来源早已引起人们的极大关注,并成为近代小麦遗传育种研究的一个热点,目前已取得了引人注目的成就。

我国有一批从事小麦远缘杂交的科技工作者,他们在各自的研究领域都取得了丰硕的成果。李振声院士领导的小麦远缘杂交课题组,其中包括本书的两位作者,1985年在科学出版社曾出版了《小麦远缘杂交》一书,主要内容包括:植物远缘杂交概述,小麦与偃麦草的杂交,小麦与黑麦的杂交,小麦与山羊草的杂交,小麦与簇毛麦的杂交,小麦与滨麦草的杂交,以及小麦与大麦的杂交,系统介绍了20世纪80年代以前小麦远缘杂交育种的研究成果。

近20年来小麦远缘杂交育种技术和理论研究有了长足地发展,特别是在外源遗传物质的转移方法方面,染色体工程方面,外源遗传物质的检测方面,即远缘杂交在细胞遗传学和分子遗传学研究应用方面有了快速深入的发展,但日前还未见有人对近20余年来小麦远缘杂交的研究成果进行总结。我们在长期从事小麦远缘杂交遗传育种研究的基础上,编写了这本《麦类远缘杂交》,目的是对已出版的《小麦远缘杂交》一书的内容进行扩展、补充修改并予以完善、提高。主要章节有:小麦远缘杂交与近缘植物,小麦远缘杂交的技术与方法,小麦染色体工程,小麦的种间杂交,小麦的属间杂交,小麦核质杂种,以及外源遗传物质的检测与标记。

本书是按照小麦远缘杂交遗传育种研究的发展趋势和技术体系编写成的,介绍了麦类远缘杂交研究的已有成果和最新研究进展,可以作为各级科研单位的小麦遗传育种工作者,以及大、中专院校师生们的参考资料。由于我们掌握的资料和研究工作范围有限,可能在某些方面还存在不足,希望同行专家学者批评指正。

在此非常感谢李振声院士的作序,李振声院士、陈漱阳等先生和其他同事在长期工作中的指导和帮助,以及王彦梅同志的部分校稿。

作者

2001.11

目 录

序

前言

1 小麦远缘杂交与近缘植物	(1)
1.1 远缘杂交的概念	(1)
1.2 远缘杂交的意义	(1)
1.2.1 远缘杂交是研究生物进化及亲缘关系的主要途径之一	(1)
1.2.2 利用远缘杂交人工合成新物种	(3)
1.2.3 利用外源遗传物质丰富小麦遗传基础	(4)
1.3 小麦及其近缘植物的分类	(6)
1.3.1 小麦属的分类	(6)
1.3.2 小麦的近缘植物	(7)
1.3.3 与小麦杂交成功的属、种	(9)
1.4 小麦远缘杂交亲本的征集与选择	(12)
2 小麦远缘杂交技术与方法	(15)
2.1 远缘杂交不亲和性的原因与克服方法	(15)
2.1.1 远缘杂交不亲和性的原因	(15)
2.1.2 克服远缘杂交不亲和性的方法	(15)
2.1.2.1 调节花期,克服花期不遇	(15)
2.1.2.2 广泛测交,选用具有易交配基因的亲本	(15)
2.1.2.3 正反杂交,确定适当母本	(16)
2.1.2.4 采用不同的授粉方法	(17)
2.1.2.5 通过桥梁植物杂交	(17)
2.1.2.6 杂交亲本之一的染色体加倍	(18)
2.1.2.7 化学药剂和射线处理	(18)
2.2 远缘杂交的夭亡和不育及其克服的方法	(18)
2.2.1 夭亡和不育现象及产生的原因	(18)
2.2.1.1 合子和胚早期夭亡	(18)
2.2.1.2 杂交种子发育不健全	(18)
2.2.1.3 杂种植株在生长发育过程中夭亡	(19)
2.2.1.4 杂种植株正常,但雌雄配子不育或部分不育	(19)
2.2.2 克服夭亡的方法	(19)
2.2.2.1 幼胚的离体培养	(19)
2.2.2.2 用生长调节剂增加胚的存活数	(19)
2.2.3 克服远缘杂种不育的方法	(19)
2.2.3.1 回交法	(19)

2.2.3.2 杂种染色体加倍法	(20)
2.2.3.3 组织培养法	(20)
2.2.3.4 延长杂种 F_1 的生育期	(20)
2.3 远缘杂种后代的分离与选择	(20)
2.3.1 远缘杂种后代的分离特点	(20)
2.3.2 单价体数目与后代分离类型	(21)
2.3.2.1 含 1 个单价染色体的杂种分离表现	(21)
2.3.2.2 含 7 个单价染色体数目的杂种分离表现	(22)
2.3.2.3 含 14 个单价染色体数目的杂种分离表现	(22)
2.3.3 远缘杂种后代的选择	(23)
2.3.3.1 在远缘杂种的早期世代中应注意选择兼有双亲特点的中间类型	(23)
2.3.3.2 注意具有某一优良性状的偏材或新类型	(23)
2.3.3.3 结合细胞学鉴定和分子标记新技术提高选择效率	(23)
3 小麦染色体工程	(24)
3.1 染色体组转移	(24)
3.1.1 完全异源双二倍体	(24)
3.1.2 不完全异源双二倍体	(25)
3.2 整条染色体转移	(26)
3.2.1 异附加系与选育方法	(26)
3.2.1.1 普通法	(26)
3.2.1.2 桥梁亲本法	(27)
3.2.1.3 回交法	(27)
3.2.1.4 双(多)重附加单体法	(27)
3.2.1.5 单倍体法	(27)
3.2.1.6 双二倍体回交法	(27)
3.2.2 异代换系与选育方法	(31)
3.2.2.1 常规方法	(31)
3.2.2.2 单端体回交法	(32)
3.2.2.3 缺体回交法	(32)
3.3 染色体片段的转移	(38)
3.3.1 通过染色体重组导入外源基因	(38)
3.3.1.1 同源染色体间的外源基因导入	(38)
3.3.1.2 部分同源染色体间的外源基因导入	(39)
3.3.1.3 外源染色体中间片段的导入	(41)
3.3.2 通过诱导转移外源染色体片段	(42)
3.3.2.1 利用辐射诱导染色体易位	(42)
3.3.2.2 利用组织培养诱导染色体易位	(43)
3.3.2.3 利用杀配子基因诱发易位	(44)

3.3.2.4 利用着丝点融合诱发易位	(44)
4 小麦的种间杂交	(46)
4.1 一粒小麦的种间杂交	(46)
4.1.1 野生一粒小麦的主要特征特性	(47)
4.1.2 栽培一粒小麦的主要特征特性	(47)
4.1.3 一粒小麦的种间杂交	(47)
4.2 二粒小麦的种间杂交	(47)
4.2.1 野生二粒小麦	(47)
4.2.2 栽培二粒小麦	(48)
4.3 圆锥小麦的种间杂交	(49)
4.3.1 圆锥小麦的生物学特性	(49)
4.3.2 圆锥小麦的种间杂交	(49)
4.4 普通小麦与硬粒小麦杂交	(50)
4.4.1 硬粒小麦的生物学	(50)
4.4.2 普通小麦与硬粒小麦杂交	(51)
4.5 普通小麦与波兰小麦杂交	(52)
4.5.1 波兰小麦的生物学特性	(52)
4.5.2 波兰小麦与普通小麦杂交	(52)
4.6 普通小麦与提莫非维小麦杂交	(53)
4.6.1 提莫非维小麦的生物学特性	(53)
4.6.2 提莫非维小麦与普通小麦杂交	(53)
5 小麦的属间杂交	(54)
5.1 小麦与黑麦属杂交	(54)
5.1.1 黑麦的生物学特性	(54)
5.1.2 小黑麦	(55)
5.1.2.1 小黑麦的分类与形态特征	(55)
5.1.2.2 小黑麦育种简史	(55)
5.1.2.3 小黑麦的利用价值	(56)
5.1.3 小黑麦的选育方法	(59)
5.1.3.1 杂交不亲和性及克服方法	(59)
5.1.3.2 杂种夭亡及其克服方法	(60)
5.1.3.3 杂种不育及其克服方法	(61)
5.1.4 八倍体小黑麦	(62)
5.1.4.1 八倍体小黑麦的创制	(62)
5.1.4.2 八倍体小黑麦的主要问题及改良途径	(62)
5.1.5 六倍体小黑麦	(64)
5.1.6 四倍体小黑麦	(65)
5.1.7 黑麦基因向小麦中的转移	(66)

5.1.7.1 小麦-黑麦异附加系	(66)
5.1.7.2 小麦-黑麦异代换系	(68)
5.1.7.3 小黑麦易位系	(69)
5.2 小麦与偃麦草属杂交	(70)
5.2.1 偃麦草的生物学特性	(70)
5.2.1.1 偃麦草的分类	(70)
5.2.1.2 偃麦草染色体组型及其与亲缘种属染色体组的关系	(72)
5.2.1.3 偃麦草的特征特性	(74)
5.2.2 小麦与偃麦草的杂交	(75)
5.2.2.1 小麦与偃麦草的杂交方法	(75)
5.2.2.2 小麦与偃麦草杂交后代的主要特征特性	(79)
5.2.3 小麦与偃麦草杂交育种	(80)
5.2.3.1 小麦与长穗偃麦草杂交育种程序	(80)
5.2.3.2 小麦与中间偃麦草杂交育种程序	(83)
5.2.3.3 八倍体小偃麦	(85)
5.2.3.4 小偃麦系列新品种	(92)
5.2.4 蕨粒单体小麦的创制及自花结实缺体小麦的选育	(97)
5.3 小麦与山羊草属杂交	(99)
5.3.1 山羊草的分布及生物学特性	(99)
5.3.2 小麦与山羊草杂交转移抗病性等优良基因	(101)
5.3.3 将山羊草的细胞质导入普通小麦	(103)
5.4 小麦与簇毛麦属杂交	(104)
5.4.1 簇毛麦的生物学特征与特性	(104)
5.4.2 小麦与簇毛麦的杂交	(105)
5.4.2.1 克服杂交不亲和性的方法	(105)
5.4.2.2 克服杂种夭亡和不育的方法	(105)
5.4.2.3 杂种后代的性状表现及细胞遗传分析	(106)
5.4.3 小麦-簇毛麦异附加系的选育	(106)
5.4.4 小麦-簇毛麦异代换系(或易位系)的选育	(106)
5.4.5 小麦-簇毛麦多倍体的培育	(108)
5.4.6 小麦-簇毛麦外源遗传物质的检测	(109)
5.5 小麦与大麦属杂交	(109)
5.5.1 中国大麦的分类及地理分布	(110)
5.5.2 大麦的优良特性	(110)
5.5.3 小、大麦的可杂交性	(110)
5.5.3.1 小、大麦杂交不亲和性机制	(111)
5.5.3.2 克服杂交不亲和性及获得杂种幼苗的方法	(112)
5.5.4 小、大麦双二倍体的产生	(112)

5.5.5 小、大麦异附加系的获得	(112)
5.5.6 普通小麦与球茎大麦杂交产生单倍体	(112)
5.6 小麦与赖草属杂交	(112)
5.6.1 赖草的分类与分布	(112)
5.6.2 赖草属与小麦可交配性	(113)
5.6.2.1 普通小麦与赖草属不同种可杂交性	(113)
5.6.2.2 杂交方法	(113)
5.6.2.3 杂种 F_1 的特征特性和育性恢复	(113)
5.6.3 小麦与赖草杂种后代的利用前景	(114)
5.7 小麦与冰草属杂交	(114)
5.7.1 冰草属的生物学特性及分布	(114)
5.7.2 冰草属与小麦族内其他属间的可杂交性	(115)
5.7.3 冰草属与小麦属的可杂交性	(115)
5.7.4 冰草染色体组与普通小麦染色体组的关系	(116)
5.8 小麦与新麦草属杂交	(116)
5.9 小麦与鹅观草属杂交	(117)
5.10 小麦与披碱草属杂交	(118)
5.11 小麦与玉米、高粱和摩擦禾属间的杂交	(119)
6 小麦核质杂种	(121)
6.1 核质杂种及其产生	(121)
6.2 核质杂种中的细胞质效应	(122)
6.2.1 细胞质分类及主要特征特性	(122)
6.2.2 细胞质的多效性	(123)
6.2.2.1 对生长发育的影响	(123)
6.2.2.2 对籽粒品质的影响	(124)
6.2.2.3 对抗病性的影响	(124)
6.2.2.4 对生理生化特性的影响	(124)
6.3 特定染色体与细胞质相互作用	(125)
6.4 核质杂种的利用	(125)
6.4.1 细胞质雄性不育系	(125)
6.4.2 核质杂种优势	(128)
7 外源遗传物质的检测与标记	(129)
7.1 形态标记	(129)
7.2 细胞学标记	(129)
7.3 染色体原位杂交	(130)
7.4 蛋白质和同功酶生化标记	(131)
7.5 分子标记	(132)
主要参考文献	(134)

1 小麦远缘杂交与近缘植物

1.1 远缘杂交的概念

生物学上的“种”(或称物种)是构成生物界的一个独立的、基本的自然单位。整个生物界是由 200 多万种组成的,其中植物界约有 30 多万种。不同种间和种以上的属间,以及亲缘关系更远的生物个体之间的杂交,统称远缘杂交。

小麦属中的其他物种和小麦族中其他各属的物种,一般称为普通小麦的近缘植物。普通小麦与其近缘植物的杂交,一般都称为远缘杂交。如小麦与硬粒小麦杂交,小麦与黑麦杂交,小麦与偃麦草杂交等。小麦的远缘杂交也包括普通小麦与小麦族以外的种、属之间的杂交,如小麦与玉米的杂交。反之,种以内的不同变种或品种间的杂交,统称近缘杂交,即通常所讲的品种间杂交。

生物界种内和种间的关系完全不同,种内可以自由杂交,而种间一般不易杂交,即是偶尔杂交结实,后代通常是夭亡或不育,这种现象叫“生殖隔离”。生殖隔离的主要表现:① 由于性反射和性器官等不符合而不能交配;② 亲本能交配,但性细胞不结合;③ 能受精,但杂种胚胎不发育;④ 杂种能正常生存,但不能自由繁殖等等。生殖隔离是维持物种之间差别及物种形成的一个重要条件。它对生物的保存和发展是有利的和必要的。否则,如果没有不同生物种间的生殖隔离,小麦、玉米、高粱、大豆等均可自由杂交,那么也就不存在我们今天农业生产上种植的各种作物了。

自然界各种各样的生物之所以不同,主要是由于遗传物质基础不同,即基因型的差异。不同种之间的差异,主要表现为染色体结构和数目的差异。例如,小麦有 42 条染色体,水稻有 24 条染色体,玉米有 20 条染色体等。此外种间的差异还牵涉到细胞质的差异。这一点在某些种间杂交中,细胞核与细胞质的不协调现象已充分证明了。

与任何其他事物一样,不同植物种间的生殖隔离不是绝对的,一成不变的,在某些特定的条件下是可以打破的,这就为种间或属间以上的远缘杂交提供了成功的可能性。不过这种杂交困难很多,成功的机率也很低。

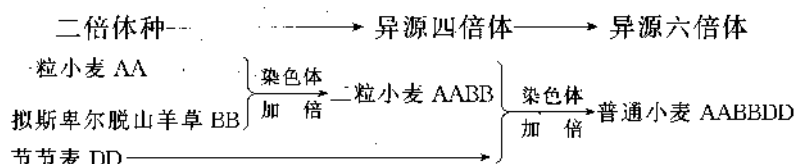
远缘杂交存在的困难问题主要包括三个方面:一是杂交不易成功;二是杂种出现夭亡和不育;三是杂种后代性状分离幅度大、时间长和不易稳定。这就是通常所说的远缘杂交的“三大特点”。

1.2 远缘杂交的意义

1.2.1 远缘杂交是研究生物进化及亲缘关系的主要途径之一

许多栽培作物如小麦、棉花、烟草、甘蓝等都是通过远缘杂交形成的新物种。物种形成的历史是无法重演的,但物种发展的规律都可以用科学的实验来证明。现在,对于植物的异源多倍体种,只要把组成它们的原始物种分析清楚以后,就可以根据异源多倍体的物

种形成规律,用其原始亲本,人工地加以重新合成。例如,根据考古学、植物分类学、细胞遗传学和小麦育种学的综合分析和实验,已经弄清我们现今种植普通小麦(*Triticum aestivum* L.)的进化过程是通过两次远缘杂交,加上自然变异和人工选择而逐渐形成的。其合成的程序如下:



根据古墓中炭化小麦的鉴定,第一次远缘杂交,即野生一粒小麦(*Triticum boeoticum*, AA)与拟斯卑尔脱山羊草(*Aegilops speltoides*, BB)天然杂交在公元前 7000 年以前。杂交后,染色体发生了自然加倍,形成了具有“AABB”染色体组型的四倍体小麦新物种——野生二粒小麦(*T. dicoccoides*)。它一般每个小穗上结两粒种子,生产力比一粒小麦有较大程度的提高。在人工栽培驯化条件下通过自然变异和人工选择,形成了多种不同的四倍体小麦类型,如“硬粒小麦”、“圆锥小麦”、“东方小麦”、“波兰小麦”、“波斯小麦”等。至今“硬粒小麦”仍在局部地区小麦生产中应用。据统计,它在全世界的播种面积约为 1.8 亿亩¹⁾,占世界小麦总播种面积的 6%~7%。

近年来,许多研究者利用不同实验途径如核型、染色体配对和显带、叶绿体和线粒体 DNA 限制性图谱,以及形态学性状等获得的结果进行综合分析,对小麦 B 染色体组的起源进行大量的研究,提出小麦 B 基因组多起源的学说,并将 6 个种:双角山羊草、高大山羊草、西尔斯山羊草、沙融山羊草、拟斯卑尔脱山羊草和乌拉尔图小麦,看作是多倍体小麦 B 染色体的供体。李树龙(2000)的最新研究表明,利用小麦 B 基因组特异引物的 RFLP 和 SSR 分子标记对山羊草属 *Sitopsis* 组的 5 个种进行的遗传相似性分析表明,对小麦 B 基因组 7 个染色体总体分析时,拟斯卑尔脱山羊草与小麦 B 基因组的遗传相似性较大。对单条染色体进行分析时发现,不同 B 基因组染色体上是特异位点在 *Sitopsis* 组的 5 个种中有不同程度的分布,其中,双角山羊草和西尔斯山羊草与小麦 6B 染色体,拟斯卑尔脱山羊草与小麦 1B、7B 染色体,高大山羊草与小麦 2B 染色体具有相对较大的相似性。

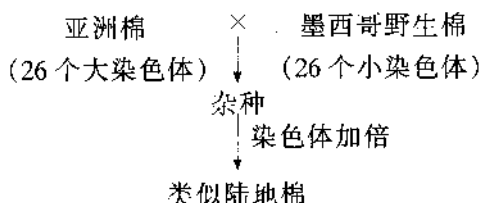
普通小麦进化过程中的第二次远缘杂交发生在公元前 5000 年左右的时间。野生二粒小麦或其衍生种与山羊草属的另一个种“节节麦”(*Aegilops squarrosa*, DD)两者共生在一起,有机会发生了天然杂交,再经染色体自然加倍形成了具有“AABBDD”染色体组型的六倍体小麦新物种——普通小麦。普通小麦比二粒小麦具有更丰富的遗传基础,因而有更高的丰产性和更强的适应性。它每个小穗一般可结 3 粒或多粒(最多 6~7 粒)的种子;加工成的面粉具有良好的烤面包和做馒头的品质,因而成为人类最重要的粮食作物之一。普通小麦在地球上分布最广,遍及地球上各大洲,几乎自北极圈到非洲和美洲的南端,播种面积占世界小麦总播种面积的 90% 以上。现在世界各国小麦的高产记录都是利用普通小麦创造的。

日本遗传学家木原均等(1944)用实验的方法,将 3 个原始种人工合成了与现在小麦非常相似的具有 42 条染色体的普通小麦(也叫人工合成六倍体小麦),从而得到了重复性

1) 1 亩 = 1/15 公顷。(下同)

验证。

另外,经过遗传学分析了解到栽培的陆地棉(*Gossypium hirsutum*)是一个异源四倍体种,它是由亚洲棉和墨西哥野生棉两个原始种结合而成的。通过实验,合成出来的异源四倍体,的确和现存的陆地棉十分相似。其合成步骤如下:



以上这些例证说明,通过远缘杂交能够形成新的类型,产生新物种。

通过两个物种的可交配性、杂种的可育性、特别是杂种 F_1 减数分裂中期 I 染色体配对情况来研究分析小麦族的进化和亲缘关系,并能确定它们的染色体组构成及符号 (Kimber, 1983, 1993)。

经过长期研究,小麦族的主要进化因素包括:种间、属间杂交后的多倍化;同源染色体的多倍化;染色体结构的改变;非整倍体某些染色体的缺失与获得;染色体着丝点的分裂、拼合和罗伯逊易位;基因突变导致的配对模式的改变;不同基因中 DNA 序列的改变与旋转等。

1.2.2 利用远缘杂交人工合成新物种

远缘杂交的重要成就之一是人工合成新物种。如小麦与黑麦合成的小黑麦(*Triticale*)、小麦与偃麦草合成的小偃麦(*Trititelytrigia* 或 *Agrotriticum*)、小麦与山羊草合成的小山麦(*Aegilotriticum*)、小麦与簇毛麦合成的小簇麦(*Haynaldtriticum*)等。在我国已先后合成了八倍体和六倍体小黑麦、八倍体小偃麦、六倍体小簇麦、八倍体小滨麦、提莫菲维小麦与节节麦的双二倍体、节节麦与乌拉尔图小麦的双二倍体, 偏凸山羊草与波斯小麦的双二倍体、波斯小麦与节节麦的双二倍体, 1993 年, Cabrera 完成了大麦(*Hordeum*) × 山羊草(*Aegilops*) × 黑麦(*Secale*) 三属杂交, 创造了一个具有 HHDDRR 染色体组的新物种。

在人工合成的新物种中,小黑麦起的作用最大,已被公认为全世界人工合成的第一种新作物,在国外广泛推广于生产的为六倍体小黑麦,而在我国合成、选育和推广的则是八倍体小黑麦。原苏联齐津用小麦与偃麦草杂交,最早获得了不完全的双二倍体多年生小麦和谷物饲用小麦。我国育成的八倍体小偃麦,大都具有抗逆性强、适应性广、抗病、优质等特点。孙善澄等利用中间偃麦草与小麦杂交育成的八倍体小偃麦中4、中5,抗秆、叶、条三种锈病,抗小麦黄矮病和小麦丛矮病,是小麦黄矮病的新抗源。

虽然这些新物种具有许多优良性状,但同时也存在一些不及小麦的缺点,主要是结实率低,籽粒不饱满,有的还特别晚熟。因此,大部分新物种暂时还不能大面积推广,像其他生物的进化过程一样,除了质的飞跃外,还要在漫长的自然界变异、自然选择或人工选择的过程中,克服其不利生长发育的缺点。中国农业科学院作物栽培育种研究所鲍文奎院士,在改良八倍体小黑麦的研究中已经取得了可喜的进展。他抓住小黑麦结实率低和籽粒不饱满两个主要缺点,通过大量创制小黑麦原始品系,选其优者进行品系间杂交,并结

合系统选择的方法,使现有的八倍体小黑麦的结实率达到80%以上,籽粒饱满度达到二级标准,接近了普通小麦水平,并且有一些小黑麦新品种已在贵州威宁县、宁夏的固原、陕西的商洛等山区大面积推广种植。

1.2.3 利用外源遗传物质丰富小麦遗传基础

通过远缘杂交,除了将近缘植物的整组染色体转移到小麦中,人工合成新物种外,还可以将近缘植物的部分或单个染色体和染色体片段或基因转移到小麦中,同时还可以将外缘物种的细胞质(基因组)转移到小麦中,从而选育出带有外源优良性状的新种质或新品种。

将异种属的个别染色体添加到小麦中,选育小麦异附加系已有很多报道,但由于添加的染色体常常带有一些有害基因,而且很不稳定,在生产上不能直接利用。将异种属的个别染色体置换小麦中的相应染色体,选育小麦异代换系,虽然稳定性比异附加系好一些,但整条染色体携带的有害基因仍无法消掉,因此异代换系在生产上直接利用价值也不大。

利用异种属的染色体片段与小麦染色体发生交换,选育小麦易位系是转移外源基因较理想的方法。由于易位系的异源染色体片段较小,再加上人工选择,大大减少了异源染色体的有害基因的不利影响,而且也比较稳定,可直接用于生产。应用最多的是前东德获得的兼抗三锈和白粉病的小黑麦 1RS/1BL(S,染色体短臂;L,染色体长臂)易位系“牛朱特”(Neuzucht)。这个易位系在原苏联和东欧等国家的小麦杂交育种中,被广泛采用。并选育出一大批抗病、高产的小麦新品种。如高加索、尤芒2号、阿夫乐尔、山前麦等。在20世纪70年代初,小黑麦 1RS/1BL 易位系引入我国,大大地缓解了我国小麦杂交育种抗源不足的困难。利用这些材料,很快选育出了一批具有小黑麦 1RS/1BL 易位系的新品种。如中国农业科学院作物育种栽培研究所培育的丰抗系列小麦,陕西农业科学院粮食作物研究所培育的7859小麦等。西尔斯(Sears, 1956)通过电离辐射将小伞山羊草(*Ae. umbellulata*)的抗叶锈基因转移到中国春小麦,育成易位系 Transfer。英国的 Riley (1968)将顶芒山羊草(*Ae. comosa*)的染色体 2M 片段转移到小麦染色体 1D 上,获得了抗条锈病而且蛋白质含量高的 2D/2M 易位系“Compair”。加拿大 Knott(1961)把偃麦草染色体携带有抗秆锈病基因 *Sr26* 的片段转移到普通小麦染色体 6A 上。西北植物研究所利用小麦与长穗偃麦草(*E. elongata*, $2n=70$)杂交,先后选育出小偃4号(1974)、小偃5号(1976)、小偃6号(1978)等品种在生产上推广,小偃6号经细胞学鉴定为易位系(李万隆、李振声等,1990)。小偃6号表现耐条锈,抗叶枯、雪霉、根腐病,抗干热风,早熟优质,高产稳产。从1980年推广以来,已连续十多年为陕西关中的骨干品种,最大年推广面积1000万亩以上。开创了小麦远缘杂交育种在生产上大面积推广的先例,因此,在1985年获得了国家发明奖一等奖,1988年获得陈嘉庚农业科学奖。南京农业大学细胞遗传研究所(1994)利用普通小麦与簇毛麦杂交,育成了抗白粉病的 6VS/6AL 易位系,将来自簇毛麦的抗白粉病的基因命名为 *Pm21*。

在小麦种间杂交中,通过同源染色体配对与重组转移外源基因,在小麦抗病育种中起了一定的作用。如 Mcfadden 将二粒小麦品种 Yaraslav 的抗锈基因转移到 Marquis 中,选育出抗秆锈和叶锈病的小麦品种 Hope 和 H44,从而使美国出现了一个最长的无锈病时期(1938~1949)。这些品种又被广泛地用作抗源亲本,培育出一系列抗病的优良品种。

如新萨奇(New thatcher)、克瑞斯(Chris)等。印度利用硬粒小麦 *Ctiza* 作为叶锈病抗源,育成春小麦品种 Np890 等等。

已正式命名的抗白粉病基因中有 4 个来自普通小麦的亲缘种中,即 *Pm4*、*Pm5* 来自二粒小麦,*Pm2* 和 *Pm6* 来自提莫菲维小麦。有 5 个来自小麦的亲缘属,即 *Pm7* 和 *Pm8* 来自黑麦,*Pm12* 和 *Pm13* 来自山羊草,*Pm21* 来自簇毛麦。在 20 个抗条锈病基因中,有 4 个来自小麦的亲缘种属,即 *Yr5*、*Yr8*、*Yr9*、*Yr15* 分别来自斯卑尔脱小麦、顶芒山羊草、黑麦和野生二粒小麦。来自小麦亲缘种属的抗叶锈基因共 11 个。二粒小麦(*Lr14a*)一个,山羊草属(*Aegilops* L.)有 5 个,来自偃麦草属 3 个(其中 *Lr19* 是来自长穗偃麦草)、黑麦 2 个(其中 *Lr25* 来自黑麦的 2R 染色体)。

迄今为止,从异种属中导入的基因,以抗病性为最多,成效也最大,特别是秆锈和叶锈的抗性。这些抗病种质或品种在抗病育种中得到了广泛的利用,在小麦育种中产生了深远的影响。Sharma 和 Gill(1983a)列举了一些从野生亲缘植物转移到六倍体小麦中的基因(表 1.1)。从表 1.1 中可以看出,大多数是抗锈病基因,其次是抗白粉病基因。

表 1.1 从野生亲缘植物转移到六倍体小麦栽培品种的基因

基 因	供体亲缘种	小麦栽培品种(洲、国别)
<i>Lr9</i>	小伞山羊草	Abe, Arthur 71, McNair701, Riley67(美国)
<i>Lr19</i>	长穗偃麦草	Agrus(加拿大)
<i>Lr24</i>	长穗偃麦草	Agent. Cloud, Ossage, Parker76 Blueboy 11, Tecwon sib, Payne(美国), SST 23, T4R(=SST44)(南非)
<i>Lr26</i>	黑 麦	Aurora, Kavkaz(欧洲)
<i>Lr29</i>	长穗偃麦草	
<i>Sr5</i>	黑 麦	Zebra(欧洲)
<i>Sr24</i>	长穗偃麦草	Agent(美国) Gamka, SST 23, SST 102, T4R(=SST44)(南非)
<i>Lr24</i> , <i>Sr24</i>	长穗偃麦草	KS79H69(美国)
<i>Sr25</i>	长穗偃麦草	Marquis(美国)
<i>Sr26</i>	长穗偃麦草	Thatcher(加拿大) Eagle, Kite, Gaberic, Terre, Hybrid Titan, Jabiru, Avocet(大洋洲)
<i>Sr27</i>	黑 麦	Aurora(欧洲)
<i>Sr31</i>	黑 麦	Aurora(欧洲)
<i>Sr32</i>	拟斯卑尔脱山羊草	
<i>Yr9</i>	黑 麦	Clement(欧洲)
<i>Yr10</i>	黑 麦	Aurora(欧洲)
<i>Lr26</i> , <i>Sr31</i>	黑 麦	Orlando, Saladin, Salzmuender, Almus, Winnetou(欧洲); Burgas 2(保加利亚);
<i>Yr9</i> , <i>Pm7</i>		Clement(比利时); Mildress, Perseus, Benno Weique, Wentzel, Zorba(欧洲)
		Salmon*(日本); Lovrin10, Lovrin12, Lovrin13(罗马尼亚); Mironovskaja 10, Kavkaz, Predgornaja2, Besostaja 2, Skorospelka 35(原苏联) Amardus, Disponent, Goertz, Granada, Helios, Kronjuvel, Merkur(欧洲)
抗秆锈、条锈、叶锈病	中间偃麦草	Weique(欧洲)
抗秆锈病	黑麦(?)	Est Mottin72, Virest, Ovest, Elia(欧洲)
抗小麦条纹花叶病毒(?)	卵穗山羊草	S. Marino(欧洲)
抗眼斑病	偏凸山羊草	Roazon(欧洲)
抗寒性	黑 麦	Terminillo(欧洲)
高蛋白质	卵穗山羊草	Plainsman V, Plainsman IV, Encore, Frontiersman(美国)

* 也携带抗小麦条纹花叶病毒的媒介者——郁金香瘿蚜,(Martin 等,1976)

多基因控制的外源优良性状,例如耐旱、耐盐碱、高蛋白、抗干热风等,通过远缘杂交染色体易位的方法导入普通小麦是完全可能的,而通过分子生物学转移基因技术则比较困难,主要是存在基因互作和基因表达两方面的问题(Jiming. et al., 1994)。Feldman 和 Goerze 利用远缘杂交已经分别把由多基因控制的高蛋白基因从 *T. dicoccoides* 和 *Ae. ovata* 导入到普通小麦(Jiming et al., 1994; Mujeeb et al., 1987)。

1.3 小麦及其近缘植物的分类

1.3.1 小麦属的分类

普通小麦属于禾本科(Gramineae)、小麦族(Griticeae)、小麦亚族(Triticinae)、小麦属(*Griticum*)的一个种(*T. aestivum*)。由于生物学和植物分类学的不断发展,小麦属内种的划分迄今还没有统一意见。传统的小麦分类主要以形态特征为依据,在小麦属内先后曾定名 20 多个种,如一粒小麦、二粒小麦、硬粒小麦、普通小麦等等。后来经过对各个种详细的形态学比较和细胞学的观察研究,将所有小麦种归并为三个系统:一粒系、二粒系、普通系。三系之间染色体数目不同,成倍数性关系,都是以 7 为基数。一粒系的体细胞染色体数是 14 条,称为二倍体($2 \times 7 = 14$);二粒系 28 条,称为四倍体($4 \times 7 = 28$);普通小麦 42 条,称为六倍体($6 \times 7 = 42$)。遗传学和细胞学的进一步发展表明,按传统分类学的划分,

表 1.2 小麦属分类

组 别	染色体组	形 态 分 类	染色体组分类
二倍体 ($2n = 14$)	A	野生一粒小麦 <i>T. boeoticum</i>	一粒小麦 <i>T. monococcum</i>
	A	栽培一粒小麦 <i>T. monococcum</i>	
	A	乌拉尔图小麦 <i>T. urartu</i>	
四倍体 ($2n = 28$)	AB	野生二粒小麦 <i>T. dicoccoides</i>	圆锥小麦 <i>T. turgidum</i>
	AB	栽培二粒小麦 <i>T. dicoccum</i>	
	AB	硬粒小麦 <i>T. durum</i>	
	AB	圆锥小麦 <i>T. turgidum</i>	
	AB	波兰小麦 <i>T. polonicum</i>	
	AB	东方小麦 <i>T. turanicum</i>	
	AB	波斯小麦 <i>T. persicum</i>	
	AB	科尔希二粒小麦 <i>T. paleokolchicum</i>	
	AB	伊斯帕汗小麦 <i>T. ispananicum</i>	
	AB	埃塞俄比亚小麦 <i>T. aethiopicum</i>	
	AG	提莫菲维小麦 <i>T. timopheevii</i>	提莫菲维小麦 <i>T. timopheevii</i>
	AG	阿拉拉特小麦 <i>T. araratium</i>	
	AG	密利提奈小麦 <i>T. militinae</i>	
六倍体 ($2n = 42$)	ABD	普通小麦 <i>T. aestivum</i>	普通小麦 <i>T. aestivum</i>
	ABD	密穗小麦 <i>T. compactum</i>	
	ABD	斯卑尔脱小麦 <i>T. spelta</i>	
	ABD	莫迦小麦 <i>T. macha</i>	
	ABD	印度圆粒小麦 <i>T. sphaerococcum</i>	
	ABD	瓦维洛夫小麦 <i>T. vavilovi</i>	
	ABD	彼得巴夫洛夫小麦 <i>T. petropavlovskyi</i>	
	AAG	茹可夫斯基小麦 <i>T. zhukovskyi</i>	茹可夫斯基小麦 <i>T. zhukovskyi</i>

不少的种之间存在着一系列形态上的过渡类型,而且有些种间相互杂交能得到正常的后代,如普通小麦与密穗小麦、印度矮生小麦、斯卑尔脱小麦等相互杂交,都能结实并得到正常的后代。这些种间能互相杂交并产生正常后代的原因是它们具有相同的染色体组。因此,马肯(J. Mac Key, 1966)等主张按染色体组异同分类,染色体组相同的就是一个种。这样他把小麦属内分别具有 A、AB、AG、AAG 和 ABD 染色体组划分为 5 个种。这种新的分类体系不仅以形态学为依据,并且从遗传学和细胞学上反映了种与种之间的关系,对育种工作尤其是远缘杂交育种具有指导意义。但由于传统习惯,原有的分类体系至今仍为一般人所沿用。我们将这两种分类体系一并列出,以供对照参考(表 1.2)。

由于四倍体小麦和六倍体小麦的染色体除 A 组外都来源于山羊草属(*Aegilops*), Bowden(1959)主张把山羊草属并入小麦属, Sears(1967)接受了 Bowden 的观点,提出了包括有山羊草属的小麦属分类系统。后来 Kimber 和 Sears(1983)作了进一步的修订,列出一个小麦属的种及其染色体组符号表(1.3),在这个表里把小麦属各个种的原来名称和山羊草属的相互学名都列了出来。

表 1.3 小麦属的种及其染色体组符号

种 名	符号	同 义 名 称
I 二倍体种		
一粒小麦 <i>T. monoxocum</i>	A	<i>T. boeoticum</i> (野生一粒小麦) <i>T. urartu</i> (乌拉尔图小麦)
斯卑尔脱小麦 <i>T. speltoides</i>	S	<i>Ae. speltoides</i> (斯卑尔脱山羊草)
二角小麦 <i>T. bicornis</i>	S ^b	<i>Ae. bicornis</i> (二角山羊草)
高大小麦 <i>T. longissimum</i>	S ^l	<i>Ae. longissima</i> (高大山羊草) <i>Ae. sharonensis</i>
<i>T. searsii</i>	S ²	<i>Ae. searsii</i>
摩擦禾状小麦 <i>T. tripsacoides</i>	M ^t	<i>Ae. mutica</i> (无芒山羊草)
<i>T. tauschii</i>	D	<i>Ae. squarrosa</i> (节节麦)
顶芒小麦 <i>T. comosum</i>	M	<i>Ae. comosa</i> (顶芒山羊草) <i>Ae. heldreichii</i> (粗齿山羊草)
单芒小麦 <i>T. uniaristatum</i>	U _n	<i>Ae. uniaristata</i> (单芒山羊草)
歧伞小麦 <i>T. dichasians</i>	C	<i>Ae. caudata</i> (尾状山羊草)
小伞小麦 <i>T. umbellulatum</i>	U	<i>Ae. umbellulata</i> (小伞山羊草)
II 多倍体种		
圆锥小麦 <i>T. turgidum</i>	AB	<i>T. carthlicum</i> (波斯小麦), <i>T. dicoccoides</i> (野生二粒小麦), <i>T. dicoccum</i> (二粒小麦), <i>T. durum</i> (硬粒小麦), <i>T. polonicum</i> (波斯小麦)
提莫菲维小麦 <i>T. timopheevii</i>	AG	<i>T. araraticum</i> (阿拉拉特小麦)
茹可夫斯基小麦 <i>T. zhukovskyi</i>	AAG	<i>T. timopheevii</i> var. <i>zhukovskyi</i> (茹可夫斯基变种)

迄今国际上对于这两个属的合并或分列还没有一致的看法,所以原山羊草属的各种学名仍然被分别采用。但是从进化、细胞遗传学,以及远缘杂交和染色体工程技术上看,这样的分类还是比较合理的。当然,不能因此否定原来各个种的相对独立和特定含义。

1.3.2 小麦的近缘植物

普通小麦的近缘植物系指小麦属中的其他物种和小麦族中的其他各属的物种。

禾本科中亲缘较近的属归为一族。按传统的分类方法,小麦族各属的共同形态特征是:①穗状花序;②小穗具多花(个别种单花);③护颖排列的方向与穗轴垂直(图 1.1)。