

外籍学者讲学材料之十六

植 物 遗 传 学

美国堪萨斯大学 梁学礼教授

(1981.5.9—7.1)

下 册

农 业 部 科 技 局

北 京 农 业 大 学

1982年1月

第七章 远缘杂交与作物改进

I 绪 言

品种的改良或新品种的育成，是建立在遗传变异基础上的，只有在产生遗传变异的前提下，才有可能进行作物的改良。大家知道，遗传变异越大，获得成功的机会就越多，反之遗传变异越小，则育成一个新品种的机会就越少。所以获得变异是作物改进的前提。

一、产生变异的方法

产生变异的方法很多，现将几种主要方法分述如下：

（一）品种间杂交：这是一种比较常用的方法。就是先选择一个具有一定优良性状的品种，该品种在各方面基本表现较好，只在某些性状方面，表现不够理想，再选出另一个品种，该品种具有的优点，正是前者所不具备的。把这两个品种杂交，就会在后代中，选出具有双亲优良性状的个体或品系，进而培育成较为理想的新品种。这种方法简便易行，容易取得成功，因此，为育种工作所常用。

（二）远缘杂交：将不同的种、属或亲缘关系更远的两个亲本进行杂交，称为远缘杂交。远缘杂交存在很多困难，亲缘关系较近的远缘杂交，比较容易成功，而距离太远的就不易成功，通过远缘杂交，可以获得品种间杂交所得不到的变异类型。例如，小麦抗花叶病毒病这个性状，用品种间杂交无法得到，可是在小麦与鹅冠草或黑麦的远缘杂交后代中，却得到了抗病的品系。但是，在远缘杂交时，还存在很多困难，必须加以克服。

（三）利用放射线或化学药剂处理：就是利用射线或药品处理植物材料，使之产生变异。此法虽然可以得到变异，但也有缺点，由于现存的生物是经过长期进化与选择的结果，具有一定的适应性，经射线和药剂处理后，破坏了它原有的遗传平衡。因此，有利的变异出现的机会很小。只有在大量的处理材料中，才能选到有利的变异类型。此外，射线诱变，不一定是点突变，它可以打断染色体，引起结构上的变异，这些变异，一般是不够理想的，人们所希望的是点突变。

（四）原生质培养（组织培养）：这是目前新发展起来的一种方法。首先是用酶处理，去掉细胞壁，然后对去壁的原生质体进行培养，从而获得后代。例如，有人曾对马铃薯叶肉细胞进行培养结果发现，虽然由同一个叶片的细胞培养得到的后代，但表现却很不相同，出现了各种不同的变异类型。

总之，上述几种方法中，较常用的是品种间杂交，这种方法困难较少、见效快，但也有它的局限性。

二、远缘杂交的种类

所谓远缘，可分为两大类，即地理远缘和亲缘关系上的远缘。就其亲缘关系远近或从分

类学的角度大致可分以下几种：

(一) 亚科间杂交：例如萝卜和甘兰的杂交等。

萝卜	×	甘 兰
(<i>Raphanus sativas</i> 2n=18)		(<i>Brassica oleracea</i> 2n=18)
	↓	
萝卜甘兰		
(Raphaobrassica, 2n=36)		

小 麦	×	大 麦
(<i>Triticum</i> 2n=42)		(<i>Hordeum</i> 2n=14)

(二) 属间杂交：不同属间植物杂交。例如：

小 麦	×	黑 麦
(<i>Triticum aestivum</i>)		(<i>Secale cereale</i> 2n=14)
小 麦	×	鹅冠草
(<i>Triticum aestivum</i>)		(<i>Agrpyron spp</i> 2n=14)

(三) 种间杂交：是指同一属的不同种之间进行杂交。例如：栽培大麦 (*Hordeum Vulgaye* 2n=14) 和多年生大麦 (*Hordeumbulbosum* 2n=14) 杂交，不同种的烟草 (*Nicotiana glauca* 与 *N. Jangsdorfii*) 之间杂交等。

(四) 亚种间杂交：如水稻方面的梗稻 (日本型) 和籼稻的杂交。

实践证明，亲缘关系距离越大，困难越多，成功机会则越小。在进行远缘杂交时，具有一定的分类学知识是必要的。在可能的情况下，尽量采用亲缘关系较近的组合，这样成功的机会就大些。

三、远缘杂交的目的：

- (一) 创造育种的原始材料。
- (二) 直接育成新品种。
- (三) 通过远缘杂交分析染色体组之间的关系。
- (四) 用于分类与进化方面的研究。

远缘杂交后代的分离是比较复杂的，一般难以预测，其结果可能正好与愿望相反。一个最好的例子是：有个俄国人，曾设想用萝卜 (2n=18) 与白菜 (2n=18) 进行杂交，想育成一种地上长白菜、地下长萝卜的一举两得的类型。他先把萝卜与白菜杂交，并将得到的 F_1 加倍。其结果是，地上部长的性状像萝卜，地下部分像白菜，即没得到萝卜，也没有得到白菜。现在美国有人用马铃薯与蕃茄杂交，两者都是茄科，其想法与前例相似，让它地上部结蕃茄，地下部结马铃薯。是否能够成功，尚不清楚。

远缘杂交的历史是非常悠久的。1760年 Kälreuter 用不同的烟草进行远缘杂交，这是有历史记载的。在他之前，是否还有人做过，因为没有记载，就不得而知了。

II 远缘杂交的障碍及克服的方法

远缘杂交的障碍在受精前和受精后都可能发生，克服的方法因不同情况而异。

一、受精前的困难

(一) 地理上的隔离：是由于远距离或地理条件的限制，使杂交的双方无法在自然条件下进行受精，即所谓地理隔离。这种障碍由于交通的发达或人工气候室的建立等条件，很易克服。

(二) 季节上的限制：不同种的生育期，特别是花期差别很大，无法进行交配。例如：苹果与蕃茄分别于春秋两季开花，就难以进行杂交，如果一定要进行这类杂交，就要采取一定措施，调节它们的花期，才能得以进行。

(三) 传粉媒介的不同：某些植物是虫媒花，而另外一些则为风媒花，还有以鸟类或水等作媒介来传播花粉的。由于媒介之不同，发生杂交的机会也较小。

(四) 柱头与花粉形状不同：某些植物的柱头，有其特殊的形状和构造，只有本植物的花粉才能被接纳，而其它的花粉，由于形状和大小的不同则不能授粉或受精。

(五) 花粉不发芽：某些植物虽然接受了异种花粉，但由于远缘的关系，花粉在柱头上不发芽，或者发芽而不能到达胚珠，因而不能真正受精。

二、受精后的困难

某些远缘杂交组合是可以受精的，但受精并不表示杂交工作完全成功，还会遇到以下困难：

(一) 杂种不成活：受精后的合子在胚胎发育期夭亡，因而不能结实。

(二) 杂种不孕：虽然得到了杂种一代，但没有繁殖后代的能力。如驴和马杂交，可以得到骡子，但骡子没有生育能力。植物中也有很多这样的例子。不能繁殖的原因，可归纳为以下三种：

1. 花器发育不全或不能形成花器。雌雄配子不能形成或败育。也可能因授粉受精受阻，不能形成后代。

2. 染色体组之间的差异很大，造成不亲和性，染色体不能配对因而不孕。如小麦和黑麦杂交， F_1 如果不加倍，染色体就不发生配对，导致配子的败育因而不能结实。

3. 染色体虽然有的可能配对，但由于基因之间差异过大，引起代谢失调而不能结实。

三、克服方法：

(一) 受精前

1. 冷藏花粉：即将花粉置低温下保存。假如杂交的两个亲本花期不一致，将早开花的亲本的花粉冷藏起来待到母本开花时进行授粉。具体的方法是：

(1) 二核型 (Binucleate)：例如，苜蓿的花粉在散粉时只有两个核，这样的花粉可用低温干燥法 (0°C 以下) 贮存。美国有一种胡桃 (Pecan) 的花粉，用此法可保存一年之久。

(2) 三核型 (Trinucleate)：如小麦，贮存于 0°C 以上的低温下，可以保存数天时间。

(3) 用液态气，可达到 -10°C 的低温。这种方法可以保存花粉等。

2. 提前授粉或延迟授粉：某些远缘杂交，可在开花前 1—5 天，用花粉提前授粉，也有的杂交组合在开花后延迟受粉。特别是对那些不亲和的远缘杂交，延迟授粉可以降低不亲和性，使之容易受精。

3.低剂量放射线处理：照射花粉或植株，但剂量不能高，否则会杀死或杀伤花粉。

4.化学药剂处理：可用赤霉素，2,4-D (5 ppm) 喷洒叶面。除这种药外，还有的用 CPA (para chlorophenoxy acetic acid) 0.005% + lanolin (脂肪类物质) 放在花柄上，用此法解决不亲和问题。还有人把百合科的花粉放在 10% 蔗糖液 + 100ppm 硼酸 + 300ppm $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ + 200ppm MgSO_4 + 100ppm KNO_3 的混合液中，株柱头，或用注射器将花粉混合液注入柱头内使之受精。其中硼和钾是必需的，另外几种药主要是提高处理效应。

5.免疫抑制素：用100ppm 浓度 EACA (Ethyl Amino Caproic Acid) 喷洒父、母本植株，连续二、三天后进行杂交。有人曾在小麦与大麦杂交时采用了这种方法。

6.花粉蒙导法 (mentor)：在授粉时，把已往用高温或其它因素杀死的母本花粉，加到父本花粉中去，进行混合授粉。已被杀死的母本花粉，可以起到刺激诱导受精的作用。

7.嫁接法 (预先无性接近法)：把母本嫁接到父本或其他作物上，再进行杂交授粉。

8.染色体加倍：当父母本的染色体数目不一致时，可把数目少的一方加倍，然后进行杂交。

9.混合花粉授粉：把少量的母本花粉加入到大量的父本花粉中进行授粉，这样虽然有少量的母本花粉参与受精，但也可以增加父本花粉受精的机会，从而得到或增加杂交种子。

以上方法，对不同的杂交组合，可以分别情况采用。

(二) 受精后克服方法

1.胚胎培养：把受精后的幼小胚胎取下来，置培养基中进行人工培养。

2.嫁接法：如美国南部有一种甜三叶草，茎和叶中含有一种化学物质 (Coumarin)，使叶变深绿，有苦味，可使牲畜中毒，造成内出血。用普通的甜三叶草 (*melilotus alba*) 和这种化学物质含量较低的三叶草 (*m.dentata*) 杂交，所得 F_1 代都是白苗，不久就死亡。当把 F_1 嫁接到母本植株上时，得到了成活的 F_1 植株，再用母本回交，由此育成了含量低的新品种。

3.染色体加倍法：这是普遍采用而又较为行之有效的方法。 F_1 加倍后，使染色体配对，提高了杂种的育性。

4.单体附加系的放射线处理：附加系后代也表现不正常，可用射线处理，使添加的染色体发生断裂以其片段转移到母本的染色体上。附加系可用 $2n+1'a$ (单体附加系) 或 $2n+1''a$ (二体附加系) 表示。

5.体细胞溶合：第八章将讨论这个问题，在有性杂交不能进行时，可采用体细胞杂交，看其是否可以获得后代。

6.回交法：把杂种第一代 (F_1) 和母本或父本回交，逐渐克服其不孕性等缺点。

7.引诱染色体配对：小麦远缘杂交时，当 5 B 染色体存在时，部分同源染色体不发生配对，当 5 B 不存在时 (5 B 缺体) 可以诱导配对。

III 种属间基因的转移

以上具有一定亲缘关系的种和属进行杂交时，可以把一个种或属的染色体，转移到另一

* a = Alien (外来的)。

个种或属中去，达到育种的目的。但在杂交之前，需要知道亲本在分类学上的关系，因为分类学上关系越近，杂交成功的机会越多，关系越远，成功的机会就越少。所以了解亲本分类学上的关系，对远缘杂交的进行，后果的预测，是重要而必须的。

一、小麦属的分类

关于小麦属的起源与分类问题，多年来很多科学家做了大量的工作，根据他们的研究成果，列于表 7—1。

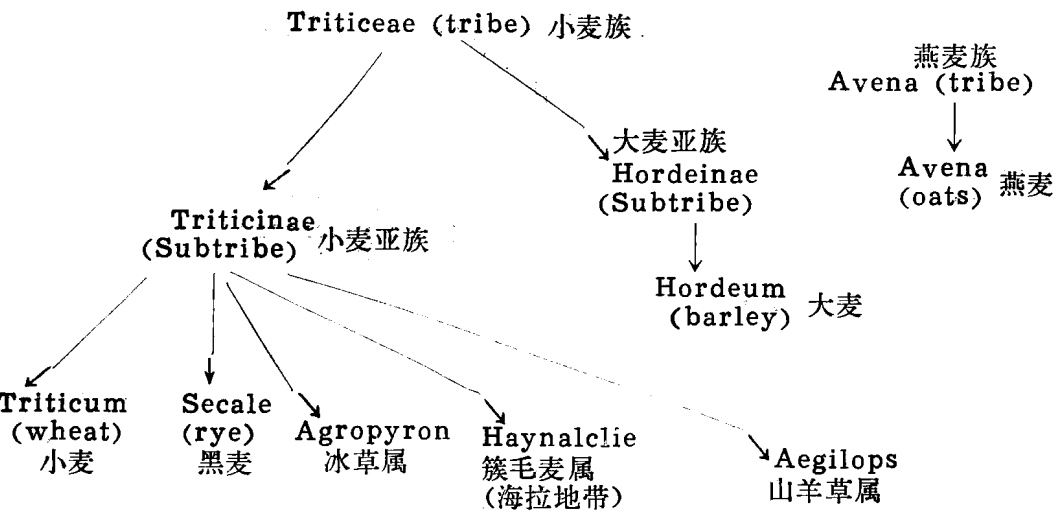


图 7—1 禾本科中小麦与小麦近缘种之间的分类学关系

上述分类是通过植物学，细胞学和生物化学等资料所得的结果。

(一) 细胞学方法：

综合本原均及 Kihara、Sears、Riley 的研究资料分析如下：

普通小麦是六倍体种 (AAAADD) $2n = 6X = 42$ 有三个染色体组，每个染色体组有七条染色体，小麦的三个染色体组分别来自不同的二倍体种。研究证明，A 染色体组是来自野生一粒小麦 (*Triticum boeoticum*)，由野生一粒小麦经驯化成栽培一粒小麦 (*T. monoccoccum*) 假使把一粒小麦与四倍体小麦或六倍体小麦杂交，可以结实，其染色体配对从理论上应为七对，而实际观察是 5 对到 7 对，这表示 A 组是六倍体小麦染色体的一部分。D 组则来自另一个二倍体种，节节麦 (*Aegilops Squarrosa* $2n = CC = 14$ 。现已发现，节节麦与小麦属关系很近，用节节麦与普通小麦杂交，发现有 6 到 7 个二价体。而与四倍体小麦 ($2n = AABB = 28$) 杂交，则没有配对发生。表明节节麦的染色体组不包含在四倍体小麦的染色体组之中，若以这种四倍体小麦与六倍体，小麦杂交，可观察到 14 个二价体，说明六倍体小麦的染色体中包含有四倍体小麦的两个染色体组。目前还没有解决的是 B 染色体组。1956 年美国有人报告，B 染色体组是来自拟斯卑尔脱小麦 (*Ae speltoides*)，但还没有找到细胞学方面的证明，即没得到其与四倍体或六倍体小麦杂交配对的资料。只是从植物学方面的小花构造推断出来的。B 组染色体到底来自那一个二倍体还不清楚。通过小麦与其亲属关系的研究，推断小麦的进化过程是：

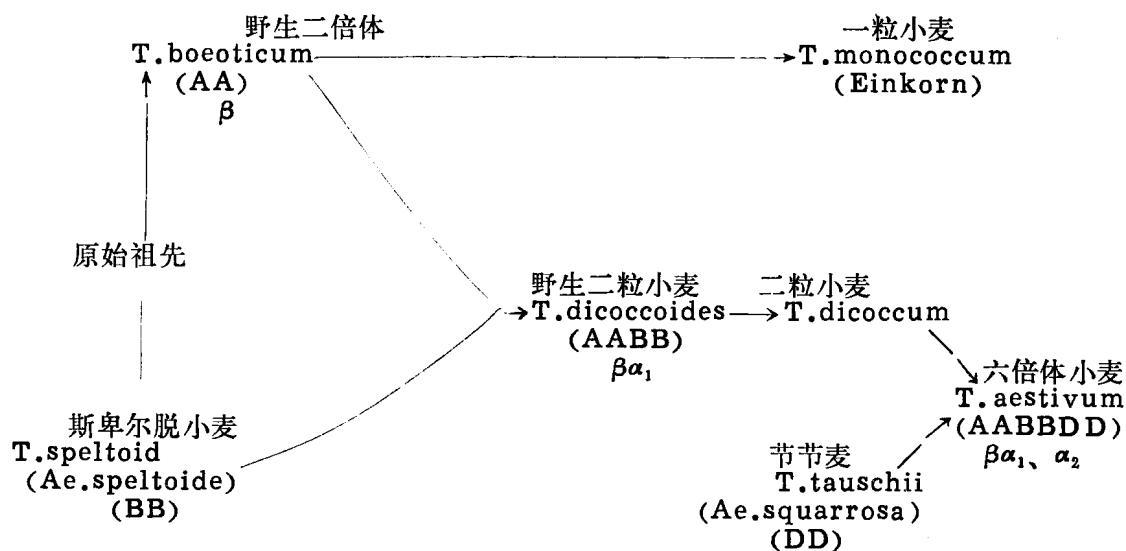


图 7—2 六倍体小麦的可能起源

他们认为普通小麦大约出现在八千年前，而野生二粒小麦则大约在一万年前。

(二) 生化方法：用生化方法也可以证明 AABBDD 三组染色体的关系。这种方法是把不同的DNA 与 DNA 联会（杂交）。

1970年 Bendich 和 Mcarthy报导了这方面的试验结果：

1. 小麦 DNA 与黑麦 DNA 联会，联会的数量较多。
2. 黑麦 DNA 与大麦DNA 联会的比较少。

联会情况表明，小麦和黑麦的关系较近，而黑麦与大麦的关系较远。

3. 用小麦 DNA，燕麦DNA 及大麦DNA 三者相互联会，发现它们之间很少发生，这说明小麦、大麦与燕麦三者的相互关系都较远。而以黑麦的DNA 与小麦、大麦及燕麦的DNA 联会比较多，相对来说，黑麦与这三者的关系反而较近。由此可见，黑麦是比较原始的，其染色体的变化较小。

(三) Giemsa 染色法：1974年 G. ll 与 Vimber 用 Giemsa 染色显带法来分析小麦与其亲属的关系。发现一粒小麦 (T. monococum) AA 的带型与普通小麦的A组带型相似，所以，认为普通小麦的A组可能来自一粒小麦。另外，他们分析了节节麦根尖的C带与普通小麦某些染色体的带型相似，说明节节麦的DD染色体组，是普通小麦D组的来源。

对斯卑尔脱小麦根尖染色，发现它的带型和小麦的带型不同，所以不同意小麦B组染色体是来自斯卑尔脱小麦的说法。

4. 蛋白质 (Purothionin) 的分析：最近 Jonps 和 Lookhard, L. hercdity 的试验，发现小麦中含有一种蛋白质 (Purothionin) 是小分子量 (MW = 70,000) 的实性蛋白质，只有45个氨基酸，它只存在于 Triticum 属。在六倍体小麦中它又分为三类，以 β 、 α_1 和 α_2 表示，三者排列顺序极为相似。经分析证明：二倍体小麦 T. durum ($2n = 4x = 28, AABB$) 含有 β 和 α_1 两种蛋白质，他们认为 β 可能为A组所含有，因为在六倍体小麦中也有。而 α_1 可能为B组所有，但 α_2 的分析有困难，虽然在理论上它可能来自节节麦，但要做这种分析时，需要从节节麦中得到10到20磅面粉，这几乎是做不到的。可是也有人做了电泳分析 (1969年

Carbenaro)，发现节节麦中含有与 α_2 非常相似的蛋白质，说明 α_2 可能受 D 组所控制，而且可能是来自节节麦。（图 7—3）

从染色体组和蛋白质分析等结果来源，六倍体小麦的 A、B 和 D 三组染色体，是来自不同的二倍体。现图示如下：（图 7—4）

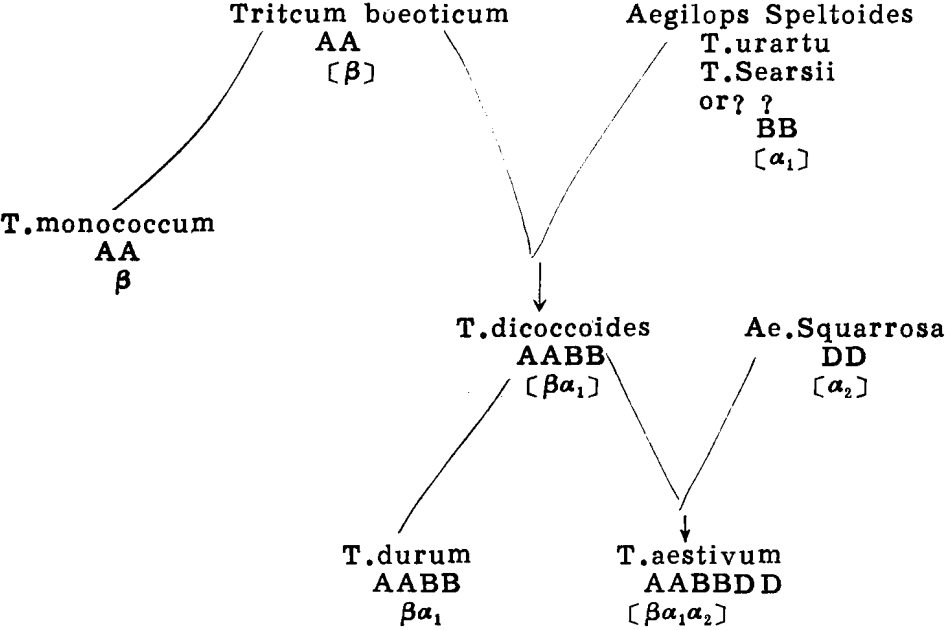


图7—3

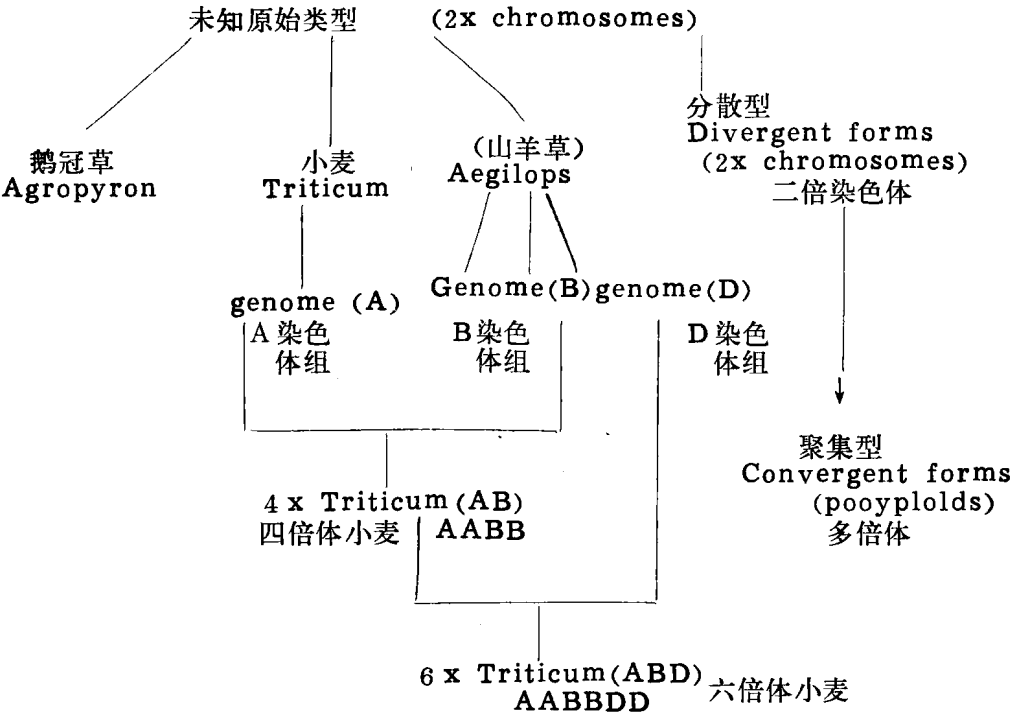


图 7—4 小麦多倍体种类的起源

上述结果表明，二倍体小麦是原始的，六倍体小麦则是进化的产物。

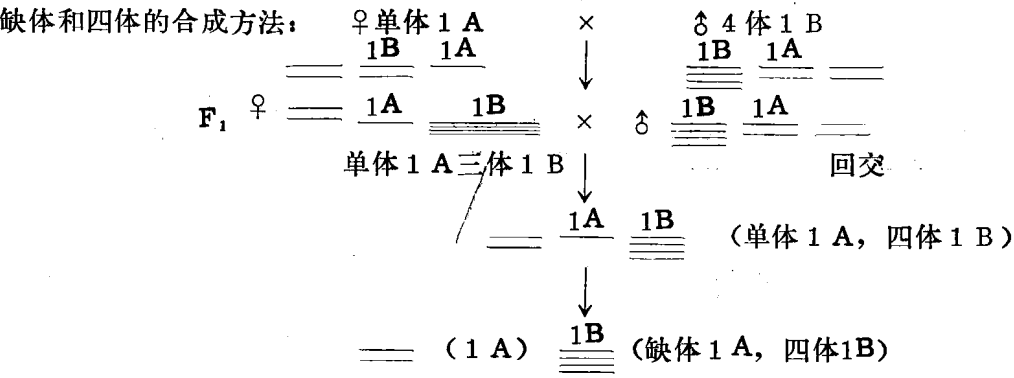
二、小麦种内染色体的类似性

1965年 Riley 阐述小麦进化过程时，曾提出：“二倍体分散和多倍体集中程序假说。”所谓分散，是指小麦的祖先，曾在进化过程中分化出不同的二倍体；而所谓集中：是指进化过程中，多倍的出现又把分化了的二倍体集中于一个新种之中。六倍体小麦的染色体组就是由来自同一原始二倍体所分化出来的三个不同的二倍体种的染色体组合并起来的。正因为A、B、D三个染色体组是来自同一祖先，虽然在进化过程中产生一定的差异，但它们之间仍有一定程度的同源性。所以，Sears 能把这21条染色体分为7个类似染色体组，每组有三个染色体，彼此可以互补。当然，各组的互补程度是不同的。

图 7—5 (略)

图中1A、1B、1D三者不是同源染色体，它们之间的关系是类似的关系，虽有很多基因相同，但不是百分之百相同，称这三条染色体为第一类似组；2A、2B、2D则为第二类似组；直到7A、7B、7D为第七类似组。每个类似组中，三条染色体可以互补。例如，缺体1A表现植株矮小，雄性不孕等，但把1B或1D变成四体与缺体1A结合起来，上述不良性状就会消失，也就是四体1B或1D补偿了缺体1A的损失。同理2A 2B 2D或3A 3B、3D各自也可以互相补偿。但是1A不能补偿2B或2D；2B也不能补偿3A或3D，即不同类似组不能互补。划分类似组的分类方法较原来的1—21的编号法明确多了。例如：1A（原号为14）、1B（原编为1）、1D（原号为17）我们难以从14、1、17三个号中看出三者的关系，而新的分类法，使三者的关系一目了然。

类似组的具体划分方法是：先得到不同的缺体和四体，然后检查它们的补偿关系，根据补偿关系确定各染色体的所属组别。



如果1A和1B可以互补，则缺体1A四体1B的个体中，虽然1A缺失，但由于得到四体1B的补偿将表现生长正常。Sears 通过大量的试验，归纳整理出染色体新的编号。但是，这也只是一种大概的决定。在研究中还发现虽然不同组之间不能互补，为1A和2A之间，也有一定的相似基因，他们的解释是：尽管1A与2A有一定的相似基因，可是大多数是不相同的，正是由于基因的差异过大，反而有害。他们还发现就是同一类似组之内，它们之间的补偿作用也不相同。例如：

- 第二类似组中：2B可以补偿2A或2D的缺失，而2A或2D不能补偿2B的缺失。
- 第四类似组中：4A可补偿4B或4D的缺失，而4A的缺失则不能为4B或4D所补

偿，因而表现不孕。

第六类似组中：6 B可补偿6 A和6 D，反之则不能。

各类似组比较，补偿作用也并不相同。如以结实率为指标来看，3 A、3 B和3 D之间互补，结实率很高；而4 A、4 B和4 D互补时，其结实率很低，是互补作用表现最差的一组。缺体4 A以四体4 B或四体4 D来补偿时，表现完全不孕，也就是说不能补偿。由此可见，各组的互补情况是不同的。

类似组内不能互补的原因，可能是由于进化过程中，A、B、D三组染色体的结构和基因发生了变化，主要是发生了倒位现象。其次，则是发生了易位。例如：把2 A、2 B和2 D加以比较，可以发现2 B比2 A短，而2 B与2 D长度相似；4 A也长于4 B和4 D；6 B长于6 A和6 D。其原因在于4 A获得了6 B的一段易位染色体，6 B又获得了2 B的一段，但2 B失去了较长的一段，只获得了较短的一段，所以2 B短于2 A。由于这种结构的变异，导致不能发生互补的现象。由于A、B、D三个染色体组，都是来源于共同的祖先，它们既有相同又有差异存在，所以Sears认为，不能把小麦算作异源多倍体，而应称为部分同源六倍体。但也有人不同意这种提法，因为这种提法难以区别所谓节段异源多倍体。但事实上二者还是有差别的，其差别在于，部分同源多倍体相似的地方大于节段异源多倍体。

三、小麦与其亲属间染色体的类似性

前面的分析证明，小麦与其亲属鹅冠草，山羊草和黑麦等有密切的关系，而且来自共同的祖先。假使这种说法是正确的，那么它们染色体之间的关系也一定很密切，黑麦、鹅冠草和山羊草的染色体组与小麦染色体组之间也应该有一定的补偿作用。

（一）小麦与黑麦的关系

黑麦（Secale）是二倍体 $2n=14$ ，染色体组为R，不同人曾把这七条染色体给予不同的代号：

Riley: I、II、III……………IV

Sears: A、B、C……………G

Jenkins: I、II、III……………IV

其中Riley与Jenkins虽然编号相同，但内容是不同的。

黑麦的七条染色体与小麦A、B、D 7个类似组的关系如下：

小麦第一类似组与1 R的关系：这里的1 R相当于Riley—v、Sars—E。决定1 R为第一类似组，仍是采用互补的方法。试验表明，1 R可以补偿小麦的第一和第三类似组。即把小麦1 A、1 B和1 D或3 A、3 B、和3 D变为缺体，以1 R置换后可以起到补偿作用。1 R可以补偿1、3两个类似组的原因在于这两个染色体之间曾发生过易位。根据大量研究分析，把它定为1 R。有人曾想用一种黑麦（S. montanum）来加以验证，此种黑麦没有发生1 R和3 R易位，但这个试验很困难，目前还没有成功的报导。

第二类似组与2 R（Riley—III；Sears—B）的关系：分析的步骤是：用小麦的2 R附加系21 “W + 1” 2 R与小麦2 A、或2 B或2 D各自的四体分别加以比较，其外表型很相似。这说明2 R带有与2 A、2 B或2 D相同的基因。1968年Sears用2 R取代2 B或2 A，不但成功地得到了置换系，而且还观察到2 R与2 A或2 B的作用类似。

第三类似组与3 R（Riley—VI或I，二者发生了易位；Jpnkins—I；Sears—G）

的关系；3 R可以补偿3 B和3 D，1968年发现3 R和1 D也可以互补，说明3 R和1 R之间发生了易位。

第四类似组与4 R (Riley—IV) 的关系：4 R也较特殊，也可取代小麦第一类似组中的任一条。Driscall 和 Sears 的研究认为应划为4 R。

第五类似组与5 R (Riler—I, Jenkins—VI)：小黑麦带有一个茸毛基因 (Hairy Neck) 在5 R上，5 R可以取代小麦的5 A、5 B和5 D，但不能补偿5 B的(长)臂上的控制染色体配对的基因的功能。

第六类似组与6 R (Riley—II, Jenkins—IV) 的关系：可以取代6 A、6 B和6 D。

第七类似组与7 R (Sears—C) 的关系：现在还没有找出它的补偿作用，由于其它六条都已决定，因此把它暂定为7 R。

新的编号与60年代Sears 编号的关系是：

A	B	C	D	E	F	G
5	2	7	4	1	6	3

这种新的编号，使黑麦的七条染色体与小麦的7个类似组互相对应起来，进一步明确了黑麦与小麦的密切关系。正是由于这种相似性的存在，才能把黑麦的基因转入到小麦上去。但目前还有困难。

(二) 小麦与鹅冠草 (*Agropyron spp*) 的关系：

鹅冠草与小麦的染色体更容易配对。鹅冠草有许多种，其中有两个种的染色体编号已初步决定：*A.intermediunl* (中间鹅冠草) 和 *A.elongatum*，这两种鹅冠草的研究都有些成功的试验报导。例如中间鹅冠草携带有抵抗一种由过滤性病毒所造成的小麦花斑病 (wheat streak mosaic virus) 病的基因；而 *A.elongatum* 虽然不直接抗花斑病，但能抵抗传播这种病毒的中间媒介螨 (mite)。现在加拿大有一个抗病品种 *Aceia tulipae*，是 R—Ae、6 D，即小麦6 D染色体，被鹅冠草所取代的一个抗病品种。到目前为止，鹅冠草的染色体并不都很清楚。法国曾报导过3 A、7 D可被鹅冠草染色体取代或置换。美国加州大学做了6 E和6 D及7 E和7 D的取代试验。这说明小麦与鹅冠草有密切关系，因而也就能把鹅冠草的染色体划为7组。德国有一个品种叫 “Weique” 就是以鹅冠草染色体取代小麦一对染色体的 “置换系” 类型的品种，其表现与一般品种很类似。

(三) 小麦与山羊草 (*Aegilops spp*) 的关系：

山羊草中有两个重要品系，其中一个为 *Ae.comosa* (MM)，含M染色体组。已知2 M上带有抗条诱病基因，2 M可以取代2 A、2 B和2 D，可以用它作为抗条诱病育种的原始材料，将其抗条诱病基因转移到小麦上来。另一个是 *Ae umbellata* (C^uC^u)，含C^u染色体组，这个种与小麦染色体关系较密切，但还没得到稳定的置换系，可是却得到了二体附加系 (21 “W + 1” C^u)，这个二体附加系与小麦的四体很相似。如果用5 C^u取代5 B，除5 B控制染色体配对功能不能取代外，其它性状都可以。在5 C^u取代5 B时，发现有染色体桥出现，不同于5 A或5 D，这可能是因为发生倒位的结果。还有一个最重要的种，即所谓节节麦 (*Ae squarrosa*.DD) 与小麦的关系非常密切，可以取代小麦的D组染色体。美国堪萨斯州用它作为抗小麦蝇 (*Hession Fly*) 的育种材料。

Ae. squarrosa DD × AABB

↓
ABD

↓ 加倍
AABBDD (抗麦蝇)

即用人工合成了一个六倍体小麦，从中选出了抗麦蝇品种。

(四) 小麦和海拉地草 (*Haynaldia*, VV) 的关系：

海拉地草与小麦杂交还有很多困难不能克服，所以，很难得到 F_1 代。Sears 曾以一个二倍体品种作为桥梁品种 (Bridging Species)：

T. dicoccoides × *Haynaldia*
2n = 4 X = AABB = 28 2n = 2 X = VV = 14

↓
 F_1 2n = 3 X = 21

↓ 加倍

2n = 6 X = AABBVV = 42 × 小麦

↓
得到结实后代

与海拉地草杂交，然后加倍，合成一个六倍体，再用这个六倍体与小麦杂交，从而得到了结实后代。直接用小麦和海拉地草杂交时难以成功。

通过上述试验，可以看出小麦与其亲属的关系是较密切的。虽然它们在进化过程中发生了变异，但由于是来自同一祖先，所以仍保持有一定的类似性。正因为如此，我们一旦发现其亲属中带有有利基因，就有可能将它转移到小麦品种上，以育成所需要的品种。

四、小麦与其亲属间的基因转移

(一) 增加一组亲属的染色体

1970年加拿大的 Larter 曾用四倍体小麦 (AABB) 和黑麦 (RR) 杂交，育成了一批六倍体小黑麦品种，其中两个品种 “Rosnev” 与 “Welsh” 已应用于生产。

AABB × RR

↓
 F_1 ABR

↓ 加倍

AABBRR (六倍体小黑麦)

这种小黑麦存在以下问题：

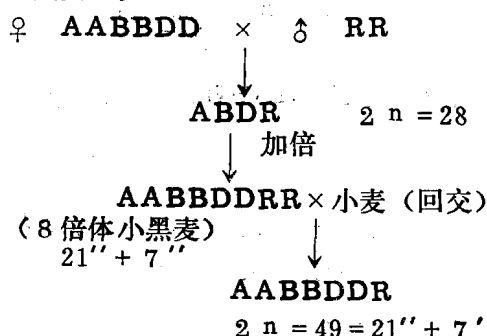
1. 种子不饱满，千粒重 (或实重) 较低。
2. 结实率较低并随温度不同而发生变化，在 30°C 时，结实率远低于小麦；在 15°C 时，基本上与小麦相同。
3. 面粉质量不好，烤出的面包品质差。
4. 饲用价值，相当于小麦和大麦的混合饲料。
5. 减数分裂时，染色体不稳定，30% 的花粉母细胞产生单价体，而这种单价体大多数是黑麦染色体，少数是小麦的。单价体易遗失而使配子不正常，这是结实率低的重要原因之一，并且小黑麦每自交一代产量就降低一些，一代不如一代。

“Welsh”，是由春性的黑麦和四倍体小麦杂交得到的，与前者表现相似。所以，从实用的角度来看，把整个黑麦的染色体组加到小麦中去的这种方法，不是一个很成功的方法。一方面是因为这种方法常常带入不利性状；另一方面是后代的染色体数目不稳定，因而实用价值不高。

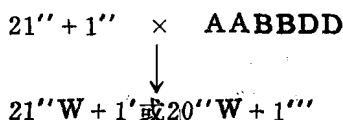
(二) 增加一条或一对外来染色体—附加系 (Addition line) :

所谓附加系，就是在保持小麦原有染色体的基础上，(21 “W”) 增加一条 (1’a) 或一对 (1’’a) 外来染色体 (W 表小麦染色体；a 代表外来染色体)。增加一条是单体附加系 (monosomic addition) 增加一对为双体附加系 (disommic addition) 用 $21''W + 1'a$ 或 $21''W + 1''a$ 表示。

其方法是以六倍体小麦与黑麦杂交：

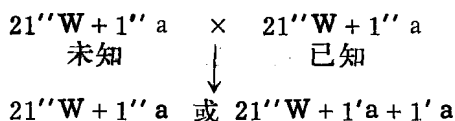


将 AABBD 再与小麦回交或自交，从其后代中可以分别选出不同类型的 $21''W + 1'$ 或 $21''W + 1''$ 的个体。但增加的染色体，不一定是黑麦染色体，也可能是小麦染色体。需要进行鉴别，其方法是与小麦杂交：



如果获得单体，则证明附加的是黑麦染色体；若是三体时，则说明附加的是小麦染色体。

另一种方法是用已知附加系测定未知的附加系：



前者 $21''W + 1''a$ 表明被测附加系与已知附加系相同，而后者 $21''W + 1'a + 1'$ 附加系不配对，则说明不同于已知的附加系。

由小麦和黑麦杂交后代，可以选出七种不同的单体附加系或七种不同的二体附加系。但是，单体附加系很难保持，染色体容易丢失；二体附加系虽然较单体附加系稳定，但也常发生染色体缺失现象。

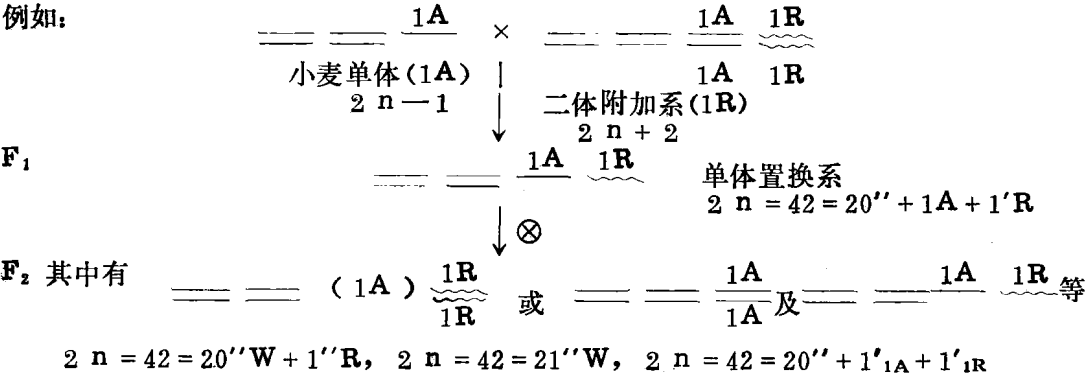
(三) 置换系 (Substitution line)

进行染色体置换的基本条件是：外来的染色体只能取代小麦中与其对应的部分同源染色体，即 1 R 只能取代 1 A、1 B 或 1 D。如果不知道附加系所属染色体时，则必须用不同的

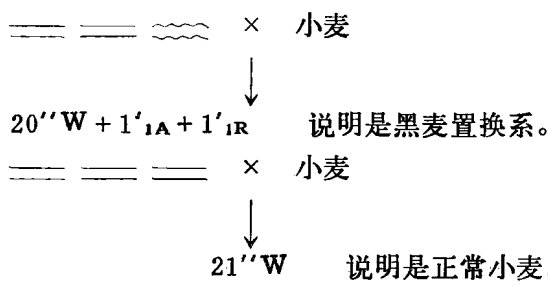
单体进行杂交，才能得到互补的置换系。

若为已知的 R 染色体的附加系，则可直接利用与其对应的小麦单体杂交，即可得到置换系。

例如：



区别 $2n=42$ 的个体是属于黑麦置换系还是小麦双体的方法是将它与小麦杂交：



另外，从外表型也可鉴别，即观察是否有黑麦性状出现。单体置换系，可用镜检鉴定，也可看其生长发育是否正常及黑麦性状的有无加以区别。

单体置换系不稳定，生长发育不良，减数分裂不正常，结实率低；二体置换系较稳定，表现基本正常，但目前尚未育成生产上应用的品种。其原因同附加系一样，也会带入黑麦的不利性状。

以二体置换系做育种材料也有困难，它与小麦杂交时，仍会形成单价体，造成染色体遗失。目前只有法国的“Weique”置换系品种，表现较好，这是一个特殊类型。在遗传研究方面，置换系还是较为可贵的材料，可以用它来研究小麦与其它亲属的关系。

无论是附加系还是置换系，由于整条染色体的转入，都会带进来不利基因，并且也不稳定。较理想的结果是：只转入有利基因片段，而不是转入一条、或一组、一对外来染色体。

(四) 置换部分小麦染色体

可有两种方法：一种是诱导部分同源染色体配对，使之产生交换；另一种方法是用放射线处理，使染色体断裂重接而发生易位。

1. 诱导部分同源染色体配对法：

这里首先介绍小麦 5 B 染色体的效应。小麦 B 组的 5 B 染色体有长臂 (5 BL) 和短臂 (5 Bs)。这个染色体与染色体配对有直接关系。小麦是含有 A、B、D 三个染色体的六倍体，其突变率较黑麦、大麦都低。这并不是突变本身发生的等，而是由于类似组的染色体之间有补偿作用，虽然有突变，但不表现出来。黑麦和大麦是二倍体，没有补偿作用，一旦

突变发生，就会表现出来。因此仅根据表现型来统计小麦的突变率，其结果将低于实际产生的突变率。另外，小麦的某些性状往往表现出 15:1 或 63:1 的分离比例，并且，小麦的核仁也不是一个而是三个，这些也都是多倍体的标志。可是，虽然小麦是个多倍体，而减数分裂时配对非常正常，都是二价体，并没有三价体和四价体。尽管 1 A、1 B、1 D 都有同源基因存在，1 A、2 A 等也有同源基因存在，但它有并不联会成三价体或四价体。有人认为这是因为 1 A 和 1 A 的同源性大于 1 A 和 1 B 或 1 D 之间的同源性的所致。但这种说法不能令人信服，因为在 1 A、1 B 或 1 D 的双单体中也没有 1 A 与 1 B 或 1 B 与 1 D 这种配对现象发生。如何来解释这个现象？1957 年 Kamoto 的报告中阐明了这个问题。他用四倍体 (AABB) 小麦的一个单体 (monotelo) 做试验材料，而这个单体是 5 B 染色体的一个臂 (当时还不清楚是长臂还是短臂)，用这个单体与一个人工合成的双二倍体小麦 (AADD) 杂交：

$$\begin{array}{rcl}
 \text{AABB} \text{ ——— } \text{5B} \text{ o} & \times & \text{AADD} \\
 (2n-1_{5B}) & & 2n=28 \\
 & & n=14 \\
 \text{配子} \left\{ \begin{array}{l} n \text{ (包括 } \text{5B} \text{ o)} \\ n-1 \text{ (不包括 — o)} \end{array} \right. & & \\
 & \downarrow & \\
 \text{F}_1 \quad 2n-1 \text{ (没有 } \text{5B} \text{ o)} & & 2n \text{ (包括 } \text{5B} \text{ o)}
 \end{array}$$

检查这两种类型后代的减数分裂过程，差别很明显，含有 5 B 染色体的个体配对正常，AA 配对，而且 B 或 D 不配对，形成单价体；不含有 5 B 染色体的个体，配对不正常，有二价体和单价体，也出现有三价体，A、B 和 D 发生了不正常配对。他认为 5 B 染色体 (尽管只是一个臂) 对小麦染色体的配对行为发生重要影响。当其存在时，配对就正常，不存在时就失常。

1958 年 Riley 和 Chapman 以不同的材料，得出同样的结论。他们从 “Holdfast” 小麦中获得 $n=21$ 和 $n-1=20$ 的两个单倍体， $n-1$ 的单倍体不包括 5 B 染色体，研究两者的配对情况。 $n=21$ 的单倍体都以单价体的形式存在，而 $n-1$ 的单倍体不仅有单价体还有二价体和三价体。两者之所以不同，就在于有没有 5 B 的存在。当 5 B 不存在时，配对就不正常，也就是部分同源染色体发生配对。这种现象，称为 5 B 效应。现已查明，控制染色体配对的基因，是在 5 B 染色体的长臂上。它的存在，可以抑制和减少部分同源染色体间的配对。只使同源染色体配对。这是进化上的一个重要现象。我们知道，如果配对不正常，则会造成高度不孕，从而使物种消亡。正因为有 5 B 效应的存在，才保证了四倍体和六倍体小麦等物种的稳定，不为进化过程所淘汰。

现在我们谈一谈 5 B 效应的利用。1957 年 morris 和 sears 二人提出两种利用 5 B 效应的方法：

第一种方法，是以品种与品种杂交：

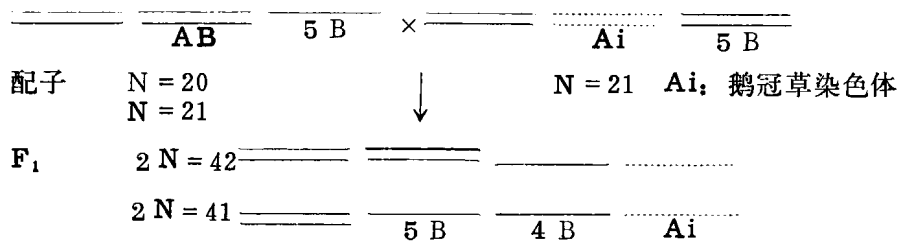
$$\begin{array}{ccc}
 \text{甲} & \times & \text{乙} \\
 & \downarrow & \\
 & \text{F}_1 &
 \end{array}$$

当没有 5 B 存在时，就有可能由于部分同源染色体配对而发生重组，重组后会造成新的连锁群，从中选出好的重组个体，进一步育成新的品种。但是，这种方法虽然在理论上是可能的，在实际上却很难实现。原因在于当 5 B 不存在时，配对很混乱，这样就会高度不孕，难以达到预想的目的。所以直到目前还没有成功的事例。

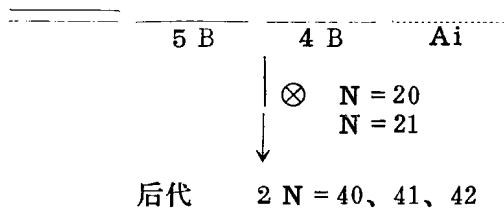
第三种方法是种间或属间杂交：例如，把小麦和山羊草、鹅冠草或黑麦杂交，当 5 B 不存在时，引诱部分同源染色体配对。这种方法存在三个问题：（1）需要很多时间；（2）要从大量材料中筛选；（3）有的后代即使 5 B 不存在，染色体也不配对。

下面我向各位介绍一下我们在堪萨斯试验工作的部分程序：

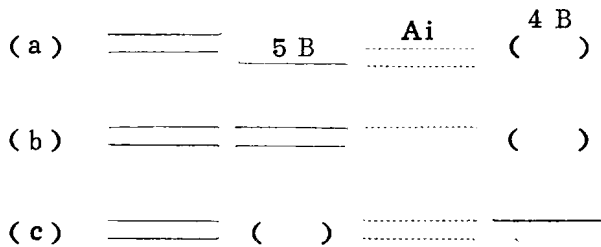
（1）以小麦的 5 B 单体为母本与小麦的鹅冠草置换系15092为父本杂交。（15092是鹅冠草的 4 E 取代了 4 B，4 E 染色体上带有抗过滤性病毒基因）。



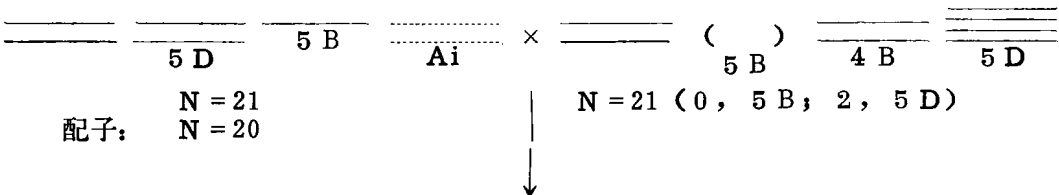
（2）从两种类型的后代中，选出 $2n-1$ 的三单体类型的使其自交：



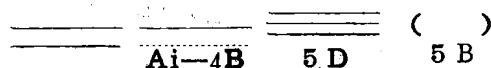
（3）将所得到的后代在苗期用过滤性病毒接种，淘汰不抗病个体（表示没有鹅冠草染色体）抗病个体将有三种类型：



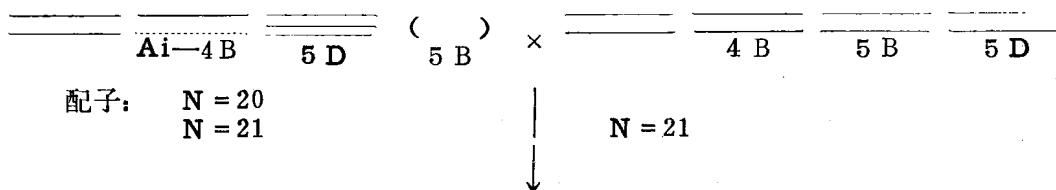
（4）用（a）和 5 B 缺体 5 D 四体的小麦杂交



(5) 从4的后代中, 选出具有19个二价体和1个三价体的类型

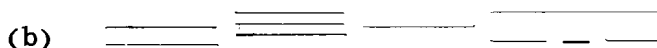
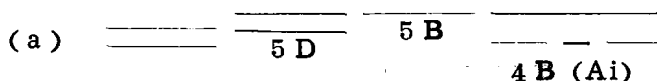


(6) 用上述类型植株与正常小麦杂交:

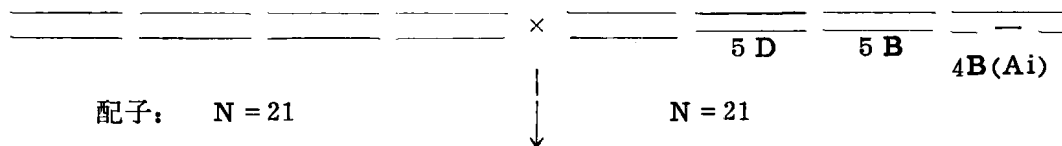


由于母本个体中5 B不存在, 可以引诱Ai与4 B配对, 进而重组成4 B (Ai) 型染色体, 即Ai的一个片段替换了4 B的一部分。

(7) 从(6)的后代中选出20''+1'或19''+1''' +1' 类型的抗病植株:



(8) 以正常的小麦与7中的(a)或(b)杂交, 使其恢复为正常的六倍体。



(9) 观察上面的杂交后代, 选出育性正常的抗病植株, 再让其自交, 形成 $2n = 42 = 21''$ 的4 B (Ai) 纯合的抗病类型, 这就达到了我们预想的目的, 使小麦4 B染色体获得了鹅冠草抗过滤性病毒的有利基因。

上述试验中, 要进行抗病鉴定, 具体的方法是:

(1) 人工接种, 看其是否抗病, 保留抗病后代。

(2) 抗病的植株有两种可能: 一是真正抗病; 二是虽不发病, 但可能有潜伏性的过滤性病毒。因此, 还需进一步鉴定, 做法是: 将接种后不发病苗的叶取下来磨碎, 用此再接种到易感病品种的个体上, 看是否发病。如果发病, 说明有潜伏病毒, 也应淘汰, 如果不发病才表明真正抗病。

(3) 也可用免疫法鉴别: 用提取液接种到兔子血液中, 血清反应呈黄色为有病毒, 无色时为无病毒。

通过一系列的抗病鉴定, 证明我们所得到的具有4 B (Ai) 材料, 确实是抗病的新品系。

上述试验从1972年开始到1977年结束, 用了五年时间, 而且是在很多单位和同事的合作下完成的。如果没有Sears教授供给我们5 B单体、5 B缺体和5 D四体等材料, 试验时