

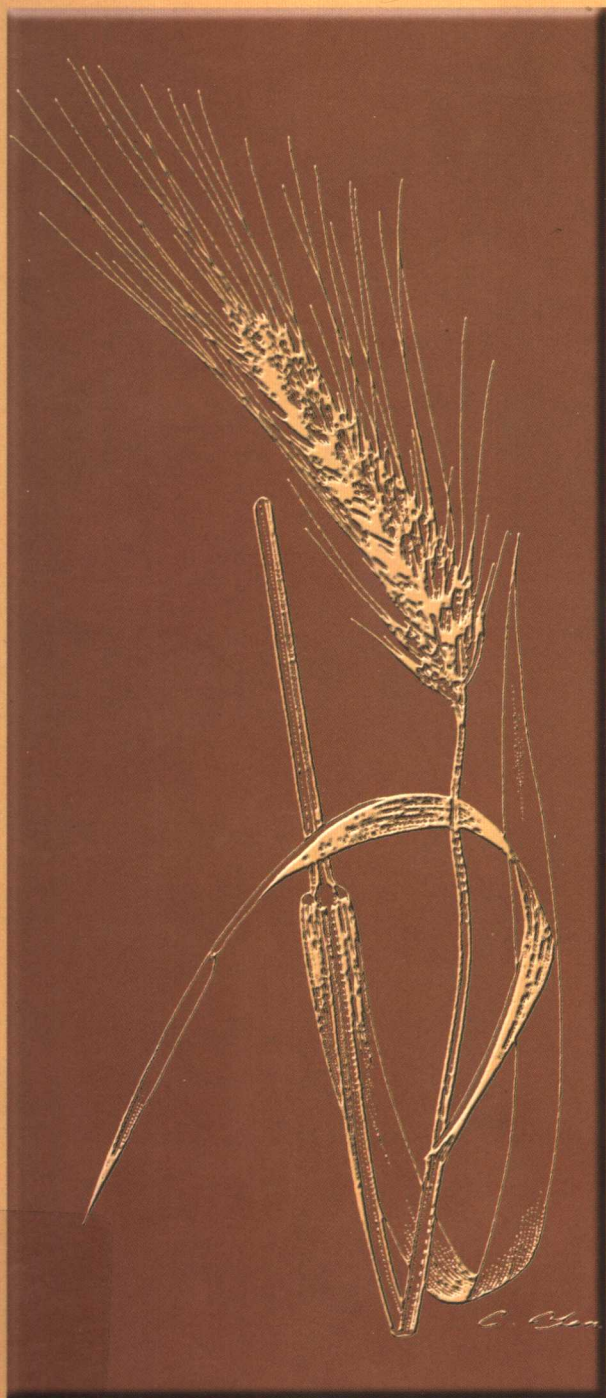


小麦族

生物系统学

第二卷

亨氏草属 黑麦属 小黑麦属 簇毛麦属 旱麦草属
带芒草属 异型花属 类大麦属 大麦属



颜济 杨俊良 编著

中国农业出版社

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

小麦族生物系统学

第二卷

黑麦属 小黑麦属 簇毛麦属 旱麦草属
亨氏草属 带芒草属 异型花属 类大麦属 大麦属

颜 济 杨俊良 编著

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

小麦族生物系统学. 第 2 卷/颜济, 杨俊良编著.
北京: 中国农业出版社, 2004. 4
ISBN 7-109-08907-X

I. 小... II. ①颜...②杨... III. 小麦属-植物生态学 IV. Q949. 71

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2004) 第 018129 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100026)

出版人: 傅玉祥

责任编辑 孟令洋

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行
2004 年 5 月第 1 版 2004 年 5 月北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 28.75 插页: 1

字数: 773 千字

定价: 150.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

序 言

本书第一卷《小麦—山羊草复合群》已于1999年8月出版。本书的编写目的与编写原则都在第一卷的序言中阐述明白，不再重复叙述。

但是在本卷的序言中要说明一个与第一卷有所不同的问题。因为不同属、种的植物其系统演化的模式、途径、种与种间遗传距离都有可能是不一样的，形成生殖隔离的机制也可能是不一样的；至于人为划分的属与属间距离更可能是不一样的。本卷所包括的属，除簇毛麦属 (*Pseudosecale*)、旱麦草属 (*Eremopyrum*) 与大麦属 (*Hordeum*) 外，都只含一个染色体组，而是以不同的亚型形成不同的种。在小麦属中不存在亚种的问题。但是在本卷的黑麦属中将看到一个真正的亚种 *Secale montanum* subsp. *africanum*，它与 *S. montanum* 的演化关系同 *Triticum monococcum* 与 *T. urartu* 的演化关系十分相似，但前者的遗传距离以及生殖隔离程度小于50%，还没有形成一个独立的基因库，一个独立的种的水平。第一卷中关于亚种的说明是针对许多植物学家在小麦—山羊草复合群中的纯形态学的亚种概念来阐述的，与本卷中基于遗传学实验验证的亚种概念是完全不同的。在小麦—山羊草复合群中不存在亚种，而在黑麦属中却有遗传系统学上的亚种存在。

黑麦属的黑麦 (*Secale cereale*) 是人类栽培驯化最晚的谷类作物。它以其一些特有的特性，在世界上一些特定地区，至今仍有相当大的栽培面积。例如，以它的抗逆性强而在高寒、酸性或沙荒瘠地种植；作为一种“伏特加”酒专用原料而广泛种植在东北欧；作为一种特殊面包的原料在德国、俄罗斯、波兰有一定的市场，也是很好的饲料。

小黑麦属 (*Triticosecale*) 是人工合成的新植物、新属、新种，也是第一个人造谷类作物。通常以其非学名的普通名被广泛称呼为 *Triticale*。经过近一个世纪的改良研究，已有小面积的种植。它在目前看来还有许多缺点，但也有许多突出的优点，如其赖氨酸的含量比其他粮食作物都高，约为小麦、水稻的2~4倍，玉米的1~2倍。其营养价值很高，无论作为饲料或经过后加工改造供人类作为食品原料都是很有前途的。

黑麦与小黑麦对育种来说都是重要的基因资源。现代小麦育种中广泛利用这些资源，例如著名的俄罗斯品种 *Аврора* 与 *Кавказ*、墨西哥品种 *Alondra 'S'*，都有黑麦血缘，都是1B/1R代换系或局部代换系 (1BL/1RS)。我们利用黑麦的7对多小穗基因育成“10-A”多小穗小麦新种质资源，使小麦的小穗由原来的16~25个提高到26~36个，大大增加了小麦光合产物的库容，为高产育种打下新基础。四川农业大学小麦研究所利用其中的3对基因而育成的测试材料——异源2号，试种的结果表明具有每667m²稳产500kg的生产潜力，比现有品种的生产潜力提高20%左右。

黑麦属 (*Secale*)、簇毛麦属 (*Pseudosecale*)、旱麦草属 (*Eremopyrum*)，它们在形态分类学上是比较相近的属。簇毛麦 (*Pseudosecale villosum*) 与东方旱麦草 (*Eremopyrum orientale*)，C. Linné (1735) 都曾经把它们放在黑麦属 (*Secale*) 中。从遗传学与系统学上来看，它们相互间却没有直接的亲缘关系，是平行演化的。由于它们在形态上相近似，

因而我们在本卷中又把它们放在一起，便于比较识别，仅此而已。完全没有把它们看成在生物系统学上比其他属种更相近一些的特殊亲缘关系。说明这一点是为了避免对读者在基因资源利用时有任何的错误导向。

小麦族其他一些一年生属也都是些平行演化的小属，例如亨氏草属 (*Henrardia*)、带芒草属 (*Taeniatherum*)、异型花属 (*Heteranthelium*) 及类大麦属 (*Crithopsis*)，它们都是地中海生态夏季高温、无雨、干旱，秋、冬、春三季温暖潮湿的条件下演化形成的短生植物。我们也把它们列在本卷中。

大麦属 (*Hordeum*) 中也有一些一年生植物，但多年生种不在少数。大麦属是一个大属，从生物系统学来看，它实际上含有 4 个独立的类群，含 4 个独立的染色体组，虽它们在形态学上有一些共同之处，在习惯上把它们看成一个属；但从基于遗传学研究的实验生物系统学来看，把它们分为 4 个属也是合理的。据习惯，在本书中还是合为一个大麦属，只是按实验生物系统学的论据把它们分为 4 个组。栽培大麦是最古老的作物，有上万年的栽培历史。在无意识与有意识的人工选择下，形成许许多多的地方品种。不同基因组合反映出的形形色色的形态差异，在粗浅的形态分类技术方法条件下，加上在以定名为目的的腐学者手中，便形成许许多多的“变种” (*varietas* 或 *variety*) 名称。这种人为分类的等级划分，在生物系统学上是毫无意义的，在资源应用上是毫无价值的。作为基因组合，每一个个体都是不一样的，如果照这样划分下去，每一个个体都可以定为一个“变种”！物极必反，等于不划。在过去大麦属的分类中，这种形式主义的变种划分特别严重。与其用这种貌似“科学”的所谓以拉丁文命名的“变种”，不如用它本身的品种名更为确切实在。本书对这种形式主义的“变种”持否定态度。本书按遗传实验生物系统学的观点对变种界定为：在自然选择条件下形成的，性状相对一致的个体群。本书对人工选择条件下形成的品种，记录品种类群的归类，即：品种群 (*cultivar group*; *concultivar*)。对于个别的品种，则应由其他的品种志来处理。

在本卷所含的黑麦属与带芒草属中，反映出杂交亲和性上有非常强烈的特殊基因作用，是我们在系统分析时必须加以考虑的。例如在中国小麦地方品种中有含 4 对高亲和基因的，即含有 *kr1*, *kr2*, *kr3* 与 *kr4* (Luo et al., 1992; Zheng et al., 1993)。如果用这种材料与黑麦杂交，它们的结实率可以达到 95% 以上，似乎没有生殖隔离。但双亲的染色体在子代减数分裂时不配对，杂种仍然不育。而带芒草属中 *Taeniatherum asperum* 是在极度干旱的生态条件下的自然选择中形成严格的自花授粉，因而筛选出特殊的基因系统，致使不同居群间杂交也可能不亲和而造成种内高度生殖隔离 (Frederiksen and Bothmer, 1989)，但它们的形态特征，染色体组型却是一样的。虽然这都是一些极个别的特殊现象，但它们确是我们需要重视的客观存在。在本卷中将遇到这样的特殊现象。

1998 年严冬，雪被沃野，颜济、杨俊良成初稿于美国南达科他州布洛金斯市寒舍

1999 年初夏至 2002 年清秋，修订于雅安四川农业大学八家村

2002 年初冬复查模式标本于加拿大渥太华 DAO 山德斯大楼

2003 年定稿于美国加利福尼亚州戴维斯

目 录

序言

一、黑麦属 (<i>Secale</i>) 的生物系统学	1
(一) 黑麦的栽培与古典形态分类学简史	1
(二) 黑麦属的实验生物系统学研究	10
(三) 黑麦属的种间关系	24
(四) 黑麦属的分类	26
二、小黑麦属 (<i>Tritiosecale</i>) 的生物系统学	46
(一) 小黑麦人工合成的历史	46
(二) 小黑麦属的分类	49
三、簇毛麦属 (<i>Pseudosecale</i>) 的生物系统学	58
(一) 簇毛麦属的形态分类学简史	58
(二) 簇毛麦属的实验生物系统学研究	62
(三) 簇毛麦属的分类	67
四、早麦草属 (<i>Eremopyrum</i>) 的生物系统学	74
(一) 早麦草属的形态分类学简史	74
(二) 早麦草属的实验生物系统学研究	80
(三) 早麦草属的分类	84
五、亨氏草属 (<i>Henrardia</i>) 的生物系统学	98
(一) 亨氏草属的形态分类学简史	98
(二) 亨氏草属的实验生物系统学研究	101
(三) 亨氏草属的分类	102
六、带芒草属 (<i>Taeniatherum</i>) 的生物系统学	106
(一) 带芒草属的形态分类学简史	106
(二) 带芒草属的实验生物系统学研究	107
(三) 带芒草属的分类	114
七、异型花属 (<i>Heteranthelium</i>) 的生物系统学	122
(一) 异型花属的形态分类学简史	122
(二) 异型花属的实验生物系统学研究	123
(三) 异型花属的分类	124
八、类大麦属 (<i>Crithopsis</i>) 的生物系统学	128
(一) 类大麦属的形态分类学简史	128
(二) 类大麦属的实验生物系统学研究	129

(三) 类大麦属的分类	130
九、大麦属 (<i>Hordeum</i>) 的生物系统学	133
(一) 大麦属的形态分类学简史	133
(二) 大麦属实验生物系统学的研究	223
(三) 大麦属的分类	291
(四) 大麦属的系统演化与起源中心	378
附录	398
(一) 大麦属种名录	398
(二) 黑麦属种名录	447
致谢	454

一、黑麦属 (*Secale*) 的生物系统学

(一) 黑麦的栽培与古典形态分类学简史

黑麦在我国是很晚才引进供作栽培的。在我国西南与西北山区推广以代替燕麦是 19 世纪以后的事。多以“洋麦”相称。西南山区追溯其历史，多为传教士引入。清代以前的著述都没有黑麦的记载。它在新疆是普遍存在的田间杂草，也有零星人工栽培。在国外，一般都赞同 Вавилов (1917) 的看法，他认为黑麦是一种田间杂草转化为栽培的次生物。由于考古学对黑麦的遗物发现较少，究竟起源于何时难于确定。目前估计大约在公元前 3000 年左右，在中亚即开始栽培于高寒山区。根据 Вавилов (1917, 1926, 1992) 的看法，黑麦作为田间杂草而在这种高寒山地具有比小麦、大麦更强的抗逆性，因而取代小麦以及大麦成为纯一的作物。引入欧洲大约是公元前 2000 ~ 2500 年左右 (Khush, 1963)。利用它抗逆性强栽培于欧洲东北部。18 世纪以后，随经济的发展，逐渐为烘烤品质与食味更好的小麦所取代。但由于所制“伏特加”酒以及黑麦面包为一些欧洲人所钟爱，因此，至今仍有一定面积的黑麦在东北欧各国栽培。另由于其所具有的抗寒、抗酸、抗沙荒、抗病，以及一些特有遗传性，如多小穗…等，因此为小麦育种家所重视，而作为重要的种质资源。

Secale (Tourn.) L. (黑麦属) 是一个很古老的属。在 Linné, C. 制定双名法以前，法国植物学家 Joseph Pitton de Tournefort 就已提出了 *Hordeum* (大麦)、*Secale* (黑麦)、*Triticum* (小麦) 等学名。Linné 建立了双名法以后，1735 年在《系统学》第 1 版 (Syst. ed. 1), 1737 年在《植物志属》(Genera Plantarum ed. 1: 17) 中正式确定为属名。*S. cereale* L. 是黑麦属的选定模式种 (Lectotype) (参阅 Hitchcock, 1929. Prop. Brit. Bot. 121)。

1753 年，Linné 在他的 *Species Plantarum* 一书中描述了 *S. cereale* L.、*S. creticum* Tournef.、*S. orientale* L. 与 *S. villosum* L. 4 个种。

根据以后的研究鉴定，只有 *S. cereale* L. 仍保留在黑麦属中，其余 3 个种都不再属于黑麦属。*S. creticum* 组合成为 *Triticum creticum* (Tournef.) Beauv.; *S. orientale* L. 组合成为 *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach; *S. villosum* L. 则组合成为 *Pseudosecale villosum* (L.) Degen [= *Haynaldia villosa* (L.) Schur = *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy]。

1809 年，Nicolaus Thomas Host 在他的 *Icones et Descriptions Graminum Ausytriacorum* 一书中发表了一种野生黑麦——*Secale. sylvestre* Host，是一种自花授粉的一年生植物。具有 2~3 倍于颖的长芒，与栽培黑麦 *S. cereale* L. 有较大的差异。

1819 年，俄国植物学家 Friedrich August Marschall von Bieberstein 在《托瑞科—高加索植物志》增篇 (Fl. Taur. Cauc. Suppl.) 93 页上发表了一种分布于俄国中亚南部的脆穗

野生黑麦——*Secale. fragile* Bieb.。

1821年，德国植物学家 Ernest Gottlieb Steudel 在他的《植物学命名》(Nomenclator Botanicus) 的第一版中发表了 E. L. Fischer 定名的 *Secale. spontaneum* Fischer。

1822年，法国植物学家 J. S. C. Duumot D' Urville 把黑海与地中海间的博斯普鲁斯地区的一种带白色蜡粉的黑麦定名为 *Secale. glaucum* D' Urville。

1827年，意大利植物学家 Giovannt Gussone 在 Fl. Sci. Prod. 1: 146 页上发表他定名为 *Secale. montanum* Guss. 的新种，它是一种多年生异花授粉的脆穗野生黑麦。这种野生黑麦从北非一直分布到伊朗，在形态上它有很多的变异，其中一种宽叶大穗的变种在 1842 年为意大利植物学家 Roberto de Visiani 定名为 *Secale. dalmaticum* Vis.，发表在《达尔马提亚植物志》(Flora Dalmatia)，第 1 卷，97 页上。

1844年，瑞士植物学家 Edmond Boissier 把产于土耳其安那托利亚的一种野生黑麦定名为 *Secale. anatolicum* Boiss.，发表在他的《东方新植物简介》(Diagnoses Plantarum Orientalium Novarum)，I 辑，5 卷，76 页上。

1899年，Otto Stapf 在 W. J. Hooker 编辑的《植物图说》(Icones Plantarum)，T. 2601 中发表了一种采自南非，他定名为 *Secale. africanum* Stapf 的多年生野黑麦。有人从植物地理学概括的角度来看而认为南部非洲只有这一种小麦族植物孤零零地分布（另外还有一种大麦属植物 *Hordeum capense* Thunb. ——编者注），可能不是原产，而是逸生。但它与其他多年生野生黑麦又有所不同，它是一种自花授粉植物，而其他多年生黑麦都是异花授粉植物。其他自花授粉的黑麦又都是一年生。

1917年，Н. И. Вавилов 在《栽培黑麦的起源》(Опроисхождении культурной ржи, Труды Бюро по прикл. Бот. 1: 561~590) 一文中认为栽培黑麦由杂草型黑麦选育而来，在西南亚它是大麦与小麦的田间杂草。由于它的麦粒大小、重量与大麦、小麦十分相近，因此很难在收获时把它清选出去，即使在现代的机械收获时也很难把它清除。由于混合在麦类作物中同时收获，无意识的选择使它的熟期也变得一致。而在小亚细亚到帕米尔以西的高寒山区，当它同麦类作物混种时，它往往更为适应高寒气候，长得比大麦、小麦更好、更多，逐渐成为纯一的作物。从语言学、各国历史资料，包括马可波罗以及其他旅行家的游记来考察，认为古代印度、中国、埃及都没有黑麦的栽培。Вавилов 认为杂草型黑麦由 *S. montanum* 演变而来，因为“它们二者之间可以杂交并获得可育的杂种，它们感染相似的特殊真菌（褐锈病、黄锈病、白粉病等）而最后——它们形态学上的相似性”。他认为黑麦属只有一个种，即 *S. cereale*。十分显然，Вавилов 的这个论点是由于当时对黑麦的研究还不深入，黑麦属的细胞遗传学的研究还未开展，受历史的局限带来的错误。

1924年，А. А. Гроссгейм (A. A. Grossheim) 在 Тр. прикл. Бот. Ген. и Сел. 13 (2): 473 页上发表了 *Secale. ciliatoglume* Grossheim 与 *Secale. vavilovii* Grossheim 两个新种。前者分布于土耳其，是果园与葡萄园中的特有杂草；后者是分布在伊朗北部、外高加索、亚美尼亚南部，海拔 1000m 左右，稀树干草原的蒿属灌丛的一年生自花授粉植物。

1925年，Майсуриян 也认为黑麦属只有一个种，即 *S. cereale* L.，但它是一个多型性的种，含有 38 个变种。

1926年，Н. И. Вавилов 在他的《栽培植物起源的研究》一文中仍然认为黑麦属只有

一个种, 即 *S. cereale* L., 其中含有许多变种。Вавилов 前后所定的变种就有以下 18 个。在这篇文章中由他本人发表的共计 8 个 (注有*), 先后由他人代为发表的有 10 个 (注有年份)。

Secale cereale L.

- var. *afghanicum* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)
阿富汗变种 (穗全断落)
- var. *articulatum* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)
脆穗变种 (穗上部 2/3 断落)
- var. *asiaticum* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)
亚细亚变种 (穗上部 2/3 断落, 被短柔毛)
- var. *auriculatum* Vav. 长叶耳变种*
- var. *clausopaleatum* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)
包壳变种
- var. *compactum* Vav. ex Mayss. (1925) 密穗变种
- var. *eligulatum* Vav. ex Mayss. (1925) 无叶舌变种
- var. *epruinatum* Vav. 无蜡粉变种*
- var. *laxum* Vav. ex Mayss. (1925) 疏穗变种
- var. *longiaristatum* Vav. 长芒变种 (> 5 cm)*
- var. *muticum* Vav. 短芒变种 (芒长 0.8~1 cm)*
- var. *nigrescens* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)
黑穗变种
- var. *persicum* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)
波斯变种 (穗褐色, 被短柔毛)
- var. *scabriusculum* Vav. 糙稃变种 (内稃上端粗糙, 膨大)*
- var. *subarticulatum* Vav. 亚脆穗变种 (穗上部断落不到 2/3)*
- var. *unauriculatum* Vav. 无叶耳变种*
- var. *velutinum* Vav. ex Mayss. (1925) 绒毛变种
- var. *vivide* Vav. 矮绿变种*

1928 年, А. А. Гроссгейм 在《高加索植物志》(Флора Кавказа), 1 卷, 136 页发表了产于高加索的一种黑麦, 他把它定为一个新种, 名为 *Secale. kuprijanovi* Grossheim。它是多年生异花授粉野生黑麦, 与 *S. montanum* 相类似。

1928 年, П. М. Жуковский 在 Тр. Прикд. Бот. Ген. и Сел. 19 (2) : 43 ~ 58 上发表题为《Дикорастущая новая форма ржи из Анатолии и предварительные критические заметки о виде *Secale cereale* L.》的文章, 把 *S. cereale* L. 种以下分为 3 个亚种; 在 subsp. *ancestrale* 下又分了 5 个变种。其分类如下:

Жуковский 的分类

Secale cereale L.

A. subsp. *cereale* Zhuk. 成熟小穗着生在坚韧不断折的穗轴上。栽培作物。

B. subsp. *ancestrale* Zhuk. 成熟小穗着生在逐节全部断折的穗轴节上。

1. var. *afghanicum* Vav.

2. var. *arenosum* Zhuk.

3. var. *aidinum* Zhuk.

4. var. *meandreum* Zhuk.

5. var. *spontaneum* Zhuk.

B. subsp. *segetale* Zhuk. 成熟小穗只在穗上部 1/3~2/3 处断落。

6. var. *articulatum* Vav.

7. var. *asiaticum* Vav.

8. var. *sub-articulatum* Vav.

1929 年, В. Ф. Антроповы 与 В. Н. Антроповы 在《应用植物学、遗传学与选种学》杂志增刊 36: 1~300 发表一篇题为《苏联及其邻国的黑麦》的文章, 持有与 Майсурия 相同的看法, 也认为黑麦属只有一个种, 即 *S. cereale* L., 他列了 105 个变种的名录, 但认为它只应含有 46 个变种。其中他们新定名的有 13 个, 由他们新发表 Вавилов 定的变种有 8 个, 新发表 Жуковский 定的变种有 4 个。其所列 105 个变种如下:

В. Ф. Антроповы 与 В. И. Антроповы 所列变种名录

Secale cereale L.

var. *aestivum* Schrank (1789)

var. *afghanicum* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)

var. *aidinum* Zhuk. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)

var. *albicans* Mayss. (1925)

var. *albivelutinum* Mayss. (1925)

var. *alborubrum* Mayss. (1925)

var. *armeniicum* Zhuk. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)

var. *articulatum* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)

var. *asiaticum* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)

var. *aureum* Mayss. (1925)

var. *auriculatum* Vav. (1926)

var. *bodium* V. F. et V. E. Antrop. (1929)

var. *biceps* Mayss. (1925)

var. *brunneum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)

var. *caducum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)

var. *cinnamomeum* Mayss. (1925)

var. *clausopaleatum* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)

var. *coloratum* Mayss. (1925)

var. *compactum* Vav. ex Mayss. (1925)

var. *compositum* S. F. Gray (1821)

var. *compositum* Schur. (1821)

- var. *depauperatum* Cogniaux (1873)
- var. *eligulatum* Vav. ex Mayss. (1925)
- var. *epruinatum* Vav. (1926)
- var. *ferrugineum* Mayss. (1925)
- var. *fuscum* Koern. (1885)
- var. *georgicum* Mayss. (1925)
- var. *hepaticum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *hybernum* L. (1753)
- var. *laeve* Mayss. (1925)
- var. *laxum* Vav. ex Mayss. (1925)
- var. *longiaristatum* Vav. (1926)
- var. *luteum* Mayss. (1925)
- var. *meandrium* Zhuk. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *mediusculum* Mayss. (1925)
- var. *melanospermum* Mayss. (1925)
- var. *monstrosum* Koern. ex Koern. et Wern. (1885)
- var. *montanum* (Guss.) Podpera (1926)
- var. *multiflorum* Spenner (1825)
- var. *muticum* Vav. (1926)
- var. *nigrescens* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *patans* Peters (1838)
- var. *pectinatum* C. Koch (1848)
- var. *perennans* Dekapr. ex Grossh. (1928)
- var. *persicum* Vav. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *piliferum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *pilosum* Schur. (1866)
- var. *pilosum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *pseudo - luteum* Mayss. (1925)
- var. *pseudo - vulgare* Mayss. (1925)
- var. *pubesens* Mayss. (1925)
- var. *pullum* Mayss. (1925)
- var. *rubellum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *rubidum* Mayss. (1925)
- var. *rubiginosum* Mayss. (1925)
- var. *rubrolaxum* Mayss. (1925)
- var. *rubrum* Mayss. (1925)
- var. *rufescens* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *rufum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)

- var. *scabriusculum* Vav. (1926)
- var. *setoso - brunneum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *setoso - caducum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *setoso - cinereum* Tum. (1929)
- var. *setoso - clausopaleatum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *setoso - fuscum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *setoso - hepaticum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *setoso - nigrum* Tum. (1929)
- var. *setoso - rufum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *setoso - vulpinum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *setosum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *spontaneum* Zhuk. ex V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *subalbicans* Mayss. (1925)
- var. *subarticulatum* Vav. (1926)
- var. *subcompactum* Mayss. (1925)
- var. *subferrugineum* Mayss. (1925)
- var. *sublutum* Mayss. (1925)
- var. *submelanospermum* Mayss. (1925)
- var. *subrudrum* Mayss. (1925)
- var. *subvelutinum* Mayss. (1925)
- var. *subvulgare* Mayss. (1925)
- var. *subvulpinum* Mayss. (1925)
- var. *triflorum* Peterm. (1838)
- var. *tuberculato - articulatum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *tuberculato - brunneum* Tum. (1929)
- var. *tuberculato - caducum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *tuberculato - cinereum* Tum. (1929)
- var. *tuberculato - fuscum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *tuberculato - nigrum* Tum. (1929)
- var. *tuberculato - rufum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *tuberculato - vulpinum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *tuberculatum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *typicum* Piori (1923)
- var. *uniarticulatum* Vav. (1926)
- var. *vavilovi* Mayss. (1925)
- var. *velutino - compactum* Mayss. (1925)
- var. *velutino - rullum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)
- var. *velutino - rufum* V. F. et V. E. Antrop. (1929)

- var. *velutinum* Vav. ex Mayss. (1925)
- var. *vernum* L. (1753)
- var. *vernum* S. F. Gray (1821), (= L. 1753)
- var. *virescens* Mayss. (1925)
- var. *viride* Vav. (1926)
- var. *vulgare* Koern. (1873)
- var. *vulpinum* Kcke. ex Koern. et Wern. (1885)
- var. *zhukovskyi* Mayss. (1925)

以上这些形式主义的变种无论在生物系统学上, 或者在种质资源的应用上都是毫无意义的。这种形式主义的“变种”定名游戏在黑麦属中还没有大麦属中那样泛滥成灾。在大麦属中我们还将更充分地来讨论这个问题。

1933 年, П. М. Жуковский 在他的《土耳其农业》〔Земледельческая Турция (La Turquie agricole)〕一书中把分布于黑海西岸、土耳其东南部、亚美尼亚的一种完全脆穗的黑麦提升为种, 定名为 *Secale. ancestrale* Zhuk.。已如前述, 1928 年他曾把这种野生黑麦作为 *S. cereale* L. 的一个亚种, 在这个种下他又分出以下 4 个变种:

1. *S. ancestrale* var. *arenosum* Zhuk.
2. *S. ancestrale* var. *aydinense* Zhuk.
3. *S. ancestrale* var. *karaburum* Zhuk.
4. *S. ancestrale* var. *spontaneum* Zhuk.

这 4 个变种与前述栽培黑麦的“变种”有所不同, 它是合法的, 合乎国际植物命名法规的。

同年, M. Bensin 在 Bulletin of the Torrey Botanical Club, 60: 155~160 上发表了一个新种, 定名为 *Secale. turkestanicum* Bensin. 俄罗斯的 Рожевич (1947) 曾认为“Bensin 这个新种与 *S. cereale* L. 很难区别”。就形态学而言, 确是如此。但它是一种自花授粉的栽培品种而与 *S. cereale* L. 不相同。

1938 年, М. Г. Туманян 把亚美尼亚的一种黑麦定名为 *Secale. daralagesi* Tuman., 发表在 Советск. Бот. 6: 101 页上。

1939 年, А. А. Федоров 发表了一个新种名为 *Secale. chaldicum* Fed. (Not. Syst. Geogr. Inst. Bot. Tphilis., Acad. Sci. URSS, sect. Georgica, Fasc. 8: 5)。

1947 年, Р. Ю. Рожевич 在苏联科学院科马罗夫植物研究所学报〔Труды Ботанического Института имени К. Л. Комарова Академии Наук СССР, сер. I, выпуск 6 (Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS, Ser. I, Fasc. 6)〕发表了他的黑麦属专著《Монография дикорастущих и сорно-полевых видов ржи—*Secale* L.》。在这一专著中, 他把黑麦属分为 3 个组 (Section), 14 个种, 2 个亚种, 16 个变种。其中有 3 种是他新定立的, 即 *Secale. afghanicum* (Vav.) Roshev., *Secale. dighoricum* (Vav.) Roshev. 与 *Secale. segetale* (Zhuk.) Roshev., 前两个种是 Вавилов (1926) 定的变种, 后一种是 Жуковский (1928) 定的亚种。他把它们都升为种。他承认 *S. africanum* Stapf 是一个独立的种, 他认为 *S. africanum* Stapf 是多年生, 断穗轴, 特别是具根茎这一性状与其他种有

区别。而这一点也是原定名人没有注意到的。他的分类系统可以从他的检索表中反映出来。其检索表如下：

Рожевиц 的 *Secale* L. (黑麦属) 分种检索表

(按 Рожевиц 的原检索表内容没有改动, 为了更加醒目, 格式上稍稍作了调整)

1. 颖具长芒, 为颖长的 2~3 倍; 花药长 25~35 mm; 沙生植物。组 1. *Silvestria* Roshevitz 1. *S. silvestria* Host
1. 颖无芒或只具短芒, 花药长 5~14 mm 2
2. 多年生, 具短根茎。山地植物。组 2. *Kuprijanovia* Roshevitz 3
3. 穗在成熟时不断落, 或仅上部的 2~4 个小穗断落 2. *S. daralagesi* Tum.
3. 穗成熟时大都逐节断落 4
4. 植株纤细, 密被纤毛。仅分布于库尔吉斯坦 3. *S. ciliatoglume* (Boiss.) Gross.
4. 植株粗壮, 无毛, 或仅叶鞘下部被毛 5
5. 植株具浅紫色花青色素。仅分布于达尔马西亚 4. *S. dalmaticum* Vis.
5. 植株没有紫色色素 6
6. 小穗大, 长 12~16 mm (除芒) 7
7. 植株高大, 150~200 cm; 茎柔韧, 茎径 5~6mm; 叶宽 10~12mm, 叶舌长 2~4mm。生长于山地草原 5. *S. kuprijanovii* Gross.
7. 植株较小, 高 100 cm; 茎径 2~3 mm; 叶宽通常 4 (8) mm。生于地中海西部石质山坡 6. *S. montanum* Guss.
6. 小穗小, 长 9~12mm (除芒) 8
8. 第 1 与第 2 颖近均等, 外稃龙骨上具很细小的纤毛。分布于南非 7. *S. africanum* Stapf
8. 第 1 与第 2 颖不均等, 外稃龙骨纤毛较粗大, 仅分布于亚洲西部 8. *S. anatolicum* Boiss.
2. 一年生, 不具根茎。组 3. *Cerealia* Roshevitz 9
9. 成熟时穗不断落。栽培作物 9. *S. cereale* L.
9. 成熟时穗或多或少都要断落。田间杂草 10
10. 成熟时穗轴节除基部 1~2 节外全都断落 11
11. 植株非常粗大, 高可达 300 cm; 颖果瘦小, 长仅 5 mm 左右, 两侧强烈扁压。仅见于安那托里亚 10. *S. ancestrale* Zhuk.
11. 植株 100 cm 左右; 颖果较大, 两侧稍扁压 12
12. 植株矮小, 高 30~60 (100) cm; 颖果长 7 mm 左右; 穗与芒粗糙。分布于阿富汗 11. *S. afghanicum* (Vav.) Roshev.
12. 穗柔软, 具细芒; 裸粒极易散落。仅见于奥塞特 (Осетии) 北部 12. *S. dighoricum* (Vav.) Roshev.
10. 成熟时穗上部 1/3~2/3 穗轴节断落 13
13. 植株高 20~50 cm; 叶宽 5 mm; 花药长 5.5 mm 左右。沙生植物 13. *S. vavilovii* Grossh.
13. 植株高 60~100 (120) cm; 叶宽 7~8 mm; 花药长 7~8mm。田间杂草

..... 14. *S. segetale* (Zhuk.) Roshev.

Рожевиц 把 *S. avilovii* 放在 *Cerealina* 组中是错误的。因为 *S. avilovii* 的穗部形态以及染色体结构组成与同组的其他种差异很大。而 Рожевиц 把它归于这个组仅仅是因为他具有一年生的生长习性。

1976 年, G. M. Evans 认为 Рожевиц 的一些种不够种的级别。他认为黑麦属只有 5 个种, 即 *S. cereale* L., *S. sylvestre* Host, *S. avilovii* Grossh. 与两个复合群, 一个是 *S. montanum* Guss., 其中包含过去定立的 *S. ciliatoglume* Grossh., *S. dalmaticum* Vis. 与 *S. kuprijanovii* Grossh.; 另一个是杂草型的 *S. cereale* L., 其中包括 *S. ancestrale* Zhuk., *S. afghanicum* (Vav.) Roshev., *S. dighoricum* (Vav.) Roshev. 与 *S. segetale* (Zhuk.) Roshev. 等类群。前一复合群是多年生的, 后一复合群是一年生的, 它们都是异花授粉植物。前者分布于属的分布区的西南部, 从北非到伊朗; 后者分布于属的分布区的东北部。

同年, Н. Н. Чвелев 也持有与 Evans (1976) 多少相类似的看法。他在他的《苏联禾草》(Злаки СССР) 一书中把黑麦分为两个组, 即:

1. Sect. *Secale* Tzvelev

- S. montanum* Guss. sensu lato
 - subsp. *kuprijanovii* (Grossh.) Tzvelev
 - subsp. *chaldicum* (An. Fed.) Tzvelev
 - subsp. *anatolicum* (Boiss.) Tzvelev
- S. segetale* (Zhuk.) Roshev. sensu lato
 - subsp. *dighoricum* (Vav.) Tzvelev
- S. cereale* L.

2. Sect. *Optismenolepis* Nevski

- S. sylvestre* Host

同时他认为除上述苏联的种以外, 本属共有 6 ~ 8 个种。

1957 年, A. R. Kranz 认为本属所有类群, 无论叫作种, 或是叫作亚种, 或是叫作变种, 它们相互间的界线都是十分不清楚的。如果按照 В. Ф. Антроповы 与 В. И. Антроповы (1929, 1936) 的分类检索表来考查, 实际上没有一个变种是独立的。因为作为分类划分的标准性状, 例如多年生或一年生, 异花授粉或自花授粉, 冬性或春性, 断穗轴或不断穗轴, 粒大或粒小, 以及粒色……。所有这些性状在一群体中都不是等级清楚的, 而是呈现出一种连续变异。变种间没有截然的界线。他认为人为地把变种升为种, 仍然不能改变黑麦属这样一种客观现实。他认为所有这些类群都不是独立的, 它们都是同一 R 染色体组的二倍体植物, 相互间基本没有生殖隔离。从细胞遗传学的资料来看, 一些变种群间曾发生过染色体间易位, 因而彼此间稍有不同。他认为“要把他们升为种一级是十分牵强, 显然不恰当的”。但是从我们即将在后面引证的遗传学的实验数据资料看来, Kranz 的这种观点却正是脱离现代实验生物学客观实际的极端主义的见解。虽然确有那么一些形态分类学者对黑麦属的一些变种主观地升为所谓的“种”, 这种“种”间, 确有界线不清的中间过渡类型的存在。但也不能由此而推论全属就只有一个种, “攻其一点, 不及其余”, 不顾事实走向极端。

1985 年, 苏格兰爱丁堡大学 P. H. Davis 主编的《土耳其及东爱琴群岛植物志》(Flora of

Turkey and the East Aegean Islands) 一书中, Kit Tan 所写的黑麦属 (*Secale* L.) 一节, 她承认在土耳其分布有 5 个种, 即:

1. 一年生或二年生
 2. 颖芒短, 1~3 mm 4. *cereale*
 2. 颖芒长, 23~50 mm (颖的 2 倍以上) 5. *sylvestre*
2. 多年生
 3. 叶鞘全部密被柔毛 2. *ciliatoglume*
 3. 叶鞘无毛, 微生柔毛或仅基部疏生柔毛
 4. 茎疏生柔毛或穗下茎节间密被柔毛; 如无毛, 则稃芒等于或短于稃长 1. *montanum*
 4. 茎全部无毛; 稃芒长 (1.5) 2~3 cm 3. *anatolieum*

上述这些分类学的研究也都是基于形态学特征进行的分类, 而不是基于遗传演化系统中独立基因库 (independent gene pool) 作为种的概念来划分的。

(二) 黑麦属的实验生物系统学研究

Longley 与 Sando (1930) 曾经报道 *S. cereale* L. 与 *S. montanum* Guss. 之间杂交, 一般减数分裂近于正常, 形成一般的二价体, 但偶见单价体。KOSTOFF, D. (1937) 却在同样的杂交试验中得出完全不同的结果! 他观察到杂种结实率非常低。而 KOSTOFF 观察到的这一现象为 Schiennann 与 Nurnberg-Kruger (1952) 所证实。他们观察到 *S. cereale* L. 与 *S. montanum* Guss. 之间的杂种, 以及 *S. cereale* L. 与 *S. africanum* Stapf 之间的杂种结实率之所以非常低, 是因为杂种减数分裂出现许多多价体引起减数分裂不正常所造成的。Longley 与 Sando (1930) 的观察材料完全可能是一个假杂种。

Riley (1955) 又进行了研究, 他以 *S. cereale* L. 品种 King II. *S. montanum* Guss., 以及 *S. dalmaticum* Vis. 为材料进行细胞遗传学的研究。*S. cereale* L. 以其一年生生长习性, 穗轴坚韧不断, 大型裸粒, 与后两种多年生, 脆穗, 小型包壳麦粒相对应; *S. montanum* Guss. 以其细窄的叶片, 穗与小穗细小而与 *S. dalmaticum* Vis. 宽叶, 穗与小穗较大相对应进行研究。从这三种材料的正反并列杂交组合都获得了杂种种子。其结果如表 1-1 所示。

表 1-1 黑麦属种间杂交亲合性

(根据 Riley, 1955)

采	料	授粉小花数	结实数	结实率 (%)	萌芽率 (%)
<i>S. montanum</i>	× <i>S. cereale</i>	258	18	6.97	0.0
<i>S. cereale</i>	× <i>S. montanum</i>	162	18	11.11	90.0
<i>S. dalmaticum</i>	× <i>S. cereale</i>	248	5	1.86	0.0
<i>S. cereale</i>	× <i>S. dalmaticum</i>	130	12	9.23	100.0
<i>S. dalmaticum</i>	× <i>S. montanum</i>	42	1	2.38	100.0
<i>S. montanum</i>	× <i>S. dalmaticum</i>	56	16	28.57	100.0
<i>S. dalmaticum</i>	× <i>S. dalmaticum</i>	58	3	5.17	100.0
<i>S. montanum</i>	× <i>S. montanum</i>	60	12	20.00	100.0