

多 倍 体 育 种

(内部资料)

北京市农业科学院情报资料室

一九七六年四月

毛 主 席 语 录

什么“三项指示为纲”，安定团结不是不要阶级斗争，阶级斗争是纲，其余都是目。
外国有的，我们要有，外国没有的，我们也要有。

目 录

一、多倍体育种的意义和进展.....	(1)
二、多倍体育种原理.....	(4)
(一) 染色体组.....	(5)
(二) 同源多倍体.....	(7)
(三) 异源多倍体.....	(7)
(四) 生产上能用的新物种.....	(10)
三、多倍体育种方法.....	(14)
(一) 属间杂交.....	(15)
(二) 杂种染色体数的加倍.....	(17)
(三) 人工多倍体的杂交育种.....	(20)

多 倍 体 育 种

多倍体主要分同源多倍体和异源多倍体两大类。现在广泛栽培的普通小麦已经是异源六倍体，对它已不适用于用同源多倍体的办法，而只能用异源多倍体的办法来进行育种工作。我国的小麦异源多倍体育种的主要对象是人工制造的异源八倍体小黑麦。所以，下面要叙述的就以八倍体小黑麦为中心，而对一般的多倍体育种问题只作简要的说明。

一、多倍体育种的意义和进展

小黑麦在多倍体育种工作中的意义可以从小麦的杂交育种说起。两个普通小麦品种，通过杂交，在杂种后代中亲本品种消失了，而新的普通小麦品种选育出来了。如果杂交的两个亲本不属于同一个物种，而属于两个不同的物种，通过杂交，杂种后代将根据亲本物种的染色体组的异同，大致出现三类不同的情况：

第一类，亲本物种的染色体组完全相同。从杂种后代中可以培育出分别属于两个亲本物种的新品种，也可以培育出介于两个亲本物种之间的新品种。例如同是四倍体的二粒系小麦的种间杂交，和同是六倍体普通小麦系的种间杂交就是这类情况。在分类上，对这类物种，有一个明显的趋向：染色体组完全相同的将陆续归并为一个物种。这就是说，这一类本质上应属于种内杂交的范围。

第二类，亲本物种的染色体组部分相同。从杂种后代中可以培育出分别属于两个亲本物种的新品种，但中间类型是不稳定的，一般不能形成中间型的新品种。例如六倍体的普通小麦与四倍体的硬粒小麦，这两个物种有两个染色体组，A组和B组，是相同的，不同的是前者多了D组染色体；在它们的杂种后代可以培育出六倍体的普通小麦的新品种，也可以培育出四倍体的硬粒小麦的新品种，但一般不能培育出染色体数目在这两者之间的中间型新品种。

第三类，亲本物种的染色体组不相同。它们的杂种就是一个新物种的单倍体（实际上多倍的单倍体），它的染色体数目加倍以后就成为纯合的多倍体新物种。例如六倍体普通小麦与二倍体黑麦，它们的染色体组是各不相同的，它们的杂种第一代是四倍的

单倍体，具有A、B、D、R四个染色体组，而且每组都只有一套。单倍体是完全不育的，所以这个四倍的单倍体，小麦——黑麦杂种第一代也完全不育。杂种的染色体数经过加倍以后就成为纯合的八倍体小黑麦，它就能繁殖后代。小黑麦的多倍体育种就属于这一类。

小黑麦既然是由普通小麦与黑麦这两个物种通过杂交和杂种第一代染色体数的加倍综合而成的新物种，它就应具有新特性。在形态特性上，普通小麦的护颖短而宽，每穗的小穗较少，一般只有二十个左右，而小穗是多花的；黑麦的护颖长而窄，每穗的小穗数较多，一般可达四十个左右，或更多，但每小穗只有两朵花、结两粒种子；小黑麦的护颖稍窄而长，是偏于普通小麦的中间型，每穗小穗数可达三十个左右，而小穗仍是多花的，因此，从穗部形态上来看，小黑麦的穗子象普通小麦，但要显著地大于普通小麦。穗子大是小黑麦最为人们所注意的一个特点。种子的形状也有所不同。一般普通小麦的籽粒胖而短，黑麦的长而细，小黑麦的呈中间型，这使小黑麦比较容易培育出千粒重高达50克左右的大粒型品种，如小黑麦3号，和小黑麦72号。

对不良环境条件的抵抗力，如对瘠薄、干旱、霜冻、干热风等的抵抗能力，黑麦要显著地比普通小麦强，因此，在普通小麦由于这些严酷的自然条件的限制，产量低而不稳的所谓小麦分布的边缘地区，黑麦常常还能有相当的收成。小黑麦的抗逆能力介于两个亲本物种之间，要比普通小麦强，而不如黑麦。所以，小黑麦的分布区域就有可能比普通小麦更广一些。

抗病虫害的能力，一般地说黑麦要比普通小麦强，例如对锈病、白粉病、蚜虫等的抗性。小黑麦的抗病虫害能力一般要比普通小麦强，但也因各种抗性的遗传特点而有所不同，普通小麦不抗白粉病，而小黑麦对白粉病几乎是免疫的。两个亲本物种都不抗赤霉病，结果，小黑麦也不抗。

蛋白质的含量，一般普通小麦在13%左右，黑麦在10%左右，而小黑麦显著地高于亲本物种，达到16%左右。赖氨酸的含量是蛋白质的一个重要质量指标，黑麦高于普通小麦，小黑麦呈中间型，也就是说要高于普通小麦。

黑麦的发酵品质差，不适于做馒头和面包，而且食用品质也差，一般反映，吃了胀肚子。普通小麦有优良的发酵品质，食味也好；小黑麦在这两方面都同普通小麦不相上下。

收获种子以后的普通小麦和黑麦的干茎叶，牲口都不爱吃，因此，很少作为饲料

用，但是小黑麦的干草有较好的适口性，山区试验结果表明，牛、羊都爱吃，这对发展山区的畜牧业和试种、推广小黑麦是一个新的有利因素。

目前在各地试种的小黑麦品种是属于春性，或半性的高秆、较晚熟类型。高秆特性主要是从黑麦来的。小黑麦秆高一般在140厘米左右，在北京个别选系可达190厘米。虽然小黑麦的茎秆较粗，弹性较好，但在肥水条件充足的情况下，倒伏就成了进一步提高产量的限制因素。这就使目前小黑麦在平原地区的产量局限在亩产六、七百斤的水平上，再高就有倒伏的危险。许多普通小麦的推广良种都已超过了这个产量水平，这就使目前的这些小黑麦高秆品种在主产小麦的平原地区的产量不突出，再加上晚熟缺点，就更不能满足生产上的要求。但在高寒山区，高秆和晚熟却不是起限制作用的因素，这样，小黑麦的优点就充分地显示出来了。贵州威宁三年来试种的结果不但对小黑麦在高寒山区迅速推广起了促进作用，而且从1975年起开始为生产上用的小黑麦提供大量种子。

威宁地处乌蒙山区，海拔在二、三千米之间，山坡地土壤瘠薄，普通小麦产量低而不稳定，1968年自云南引入黑麦，不但产量显著高于普通小麦，而且也比较稳定，栽培面积迅速扩大，四年后即达15万亩。但是由于黑麦品质差，到第五年栽培面积不但未再扩大，却反而开始缩减，群众迫切需要抗逆性如黑麦而品质象小麦的新作物来代替黑麦。1972年秋在威宁县农业科学研究所的山坡地区上和坝地上进行小黑麦的种植试验，试验结果，十个小黑麦品种在山坡地上有八个品种的产量超过黑麦对照，有九个品种超过普通小麦对照。坝地条件较好，一般不种黑麦，所以试验的对照也只用小麦，结果有三个小黑麦品种的产量超过了小麦对照。在这一试验结果的基础上，1973年秋播时，在县内13个区的生产队里进行多点试验，42个试点，种了54亩小黑麦，1974年夏收时小黑麦的平均亩产达到285斤，产量不但超过了小麦，而且在绝大多数的试点上，也超过了黑麦。其中最突出的是勺属公社红旗大队，海拔2,600米，小麦对照金红早因晚霜为害，颗粒无收，而小黑麦3号的亩产仍达到146.7斤。产量最高的是大街公社，戛几生产队，半凉山地区（海拔在2,000—2,400米之间），小黑麦3号亩产达618.2斤。这样，小黑麦在威宁就以每年近20倍的速度迅速扩大栽培面积，到1975年秋除调出三万余斤小黑麦种子支援各地外，县内播种面积已达一万六千余亩。而且试种也有了新的发展。如在观风海区现正以千亩以上的面积，试验以小黑麦与秋种马铃薯一年两熟来代替一年一熟的玉米的可能性。如果这一试验获得成功，则小黑麦在这类高寒山区不仅仅是代替黑麦，和一部分

荞麦、燕麦的问题，而是有可能使这些本来缺乏细粮地区发展成为新的商品粮基地。

几年来北京中阿公社企业大队试种结果表明，小黑麦是一个有希望的乳牛的青饲料作物。作为青饲料，大麦的鲜草亩产量一般在三、四千斤之间，而小黑麦的亩产可以达到五千多斤，并同样可以青喂或青贮。从1975年起小黑麦已开始在北京市的乳牛场逐渐普及开来。

从这里就可以看到，培育新品种与培育新物种有何不同。当一个新品种培育出来：开始在生产上试种、推广的时候，对这个品种的培育工作可以算是已经基本结束，育种工作就可以转到培育另外的新品种上去了。但当一个新物种培育出来，开始在生产上试种、推广的时候，则对这个新物种的培育工作不但不能算是基本结束了，而且只能说是刚刚开始。道理很简单。因为普通小麦已经种了三千多年，也选育了三千多年，老品种不断地被更好的新品种所代替，而育种工作到现在还继续以更大的规模在进行着。而小黑麦呢？它刚在高寒山区试种成功。为了适应各种自然条件和栽培制度，就需要各种各样的小黑麦品种。但这只能对小黑麦进行不断的育种工作以后才能实现。所以，小黑麦的育种工作将随着它在生产上的发展而迅速地发展起来。

二、多倍体育种原理

普通小麦是一个物种：在这个物种里，人们根据芒的有无，壳的红白，籽粒的颜色等明显的外表特性分成许多变种，在每一个变种里又可以有许多栽培品种，它们在植株高矮，成熟迟早，穗子大小，产量高低等等的特性上各不相同。由于这一系列的特性是会遗传下去的，因此，人们可以根据这些特性来认识品种，变种和物种。控制这些特性的遗传物质基础，就是基因。成百上千个基因组织成为基因集团，这就是在普通显微镜下看得见，有一定的形状，又特别容易为某些染料染上颜色的染色体。几个或甚至于二十几个染色体，组成一个染色体组。在高等植物里至少要有一个整套的染色体组，才能使这个生物正常地生长，而且至少要有同样两个染色体组才能使这个生物不但正常地生长，还能正常地进行有性生殖。

一个物种内，不论它包含了多少变种和品种，它们都具有同样的染色体组。但是，它们的染色体组虽然相同，而染色体组内的基因却可以是各不相同的。变种之间的差别，和品种之间的差别，实质上是基因之间的差别。因此，变种之间的杂交，和品种之间的杂交，在它们杂种后代广泛出现的特性、特征的分离，和重新组合，也就是它们的

遗传物质基础，基因之间的分离和重新组合。这就是在杂交育种中所表现出来的性状或基因的分离规律。由于基因的分离和重组只有在杂交亲本的染色体组是相同的条件下才产生，所以，遗传上的分离和重组规律，是一个种内的遗传规律，不能用于染色体组各不相同的两个不同物种之间的杂交。因此，凡杂交后代出现性状分离和重组现象的，这个杂交组合所用的两个亲本就必然是属于同一物种的两个品种。可能有人会提出疑问。例如普通小麦与密穗小麦属于两个不同的物种，为什么它们的杂交后代也出现性状的分离和重组？原因是：不是上述的原则发生了问题，而是由于仅仅根据形态特性在分类上造成的错误。这两个物种现在已经合并在一起。这就是为什么在小麦属里原来分了二十几个物种，而现在根据染色体组的异同将它们合并成五个物种的道理。

总起来说，品种之间的差别所反映的是基因之间的差别，而它们的染色体组则是相同的；物种之间的差别则是染色体组之间的差别，当然，不同染色体组也包含着不同的基因。

(一) 染 色 体 组

一个染色体组所包含的染色体数目称为基数。通常有两种办法用来确定基数的数目。一种是根据这一属里染色体数目最少的物种来确定。因为一般能正常有性生殖的物种，至少要有二套同样的染色体组，所以，染色体数目最少的物种就有很大的可能只含有两套同样的染色体组，因此，将这个最少染色体数被 2 除，就得到这个染色体组所包含的染色体数，也就是基数。例如小麦属里染色体数目最少的物种是一粒小麦，它只含有 14 个染色体，14 被 2 除，得到 7，也是一个染色体组包含有 7 个染色体，小麦属的基数就是 7。另一种办法就是将一个属里的几个物种的不同染色体数目列出来，而后计算出这几个不同数目的最大公约数，这个最大公约数被 2 除所得的数目一般就是所要知道的基数。例如普通小麦有 42 个染色体，硬粒小麦有 28 个染色体，这两个数目的最大公约数 14（意思就是：这是可以用来除尽这两个数目的最大数字）被除以 2 得到 7，也就是小麦属的基数。用这两个办法所得出的基数应该是相同的。

对绝大多数的植物属来说，只有一个基数。不仅如此，而且有亲缘关系的属，它们的基数也常常是相同的。例如小麦属的基数是 7，同它相近的一些属如山羊草属，鹅观草属，冰草属，黑麦属，大麦属，滨麦属等，它们的基数也都是 7。但也有例外，就是一个属里有几个基数。如大家所熟悉的芸苔属，其中黑芥的染色体数是 16，它的基数是 8，甘蓝菜的染色体数是 18，它的基数是 9，油菜的染色体数是 20，它的基数是 10，这

样，一个属里就有8、9、10三个基数。

两个染色体组，它们虽然可以具有同样的基数，但在性质上可以是不相同的。相同的基数，仅仅表明这两个染色体组有可能是从一个共同的祖先演化出来的。要区别两个染色体组是相同的，或基本上相同的，还是不相同的，或完全不同的，一般采用两种办法：一种是间接的办法，就是比较两组各个染色体的形态，如果它们可以一个个地对等起来，或某几个对等起来，或完全不能对等，则它们分别为相同的，部分相同的，和完全不同的。这个办法的技术要求较高，而且可靠性较差。另一种是直接的办法，就是通过有性杂交将两个物种的染色体组置于同一个杂种的细胞核中，而后观察它们在花粉母细胞减数分裂的时候，这两组之间的相当染色体的配对情况。如果都能配成对，则这两个染色体组是相同的，一部分染色体能配对，则是部分相同的，完全不能配对，则是完全不同的。这后一种方法，既简便，可靠性又高，所以给它起了一个专门的名称，叫染色体组分析。

一个生物，在它的细胞核中，如果只包含一个染色体组，这个生物就称它为单倍体。凡是单倍体，都不能进行有性生殖，雌性和雄性都是完全不育的，原因是在减数分裂时染色体都是单个的（即所谓单价体），无法将染色体数减半，结果单价体随机分配，形成的配子常常因没有完整的染色体组而退化、死亡。

含有两个染色体组的生物称为二倍体。一般的二倍体，它的两个染色体组是一样的，这样的二倍体，能进行正常的有性生殖，在减数分裂时，两个染色体组的相同染色体就各自配成对（称为二价体），由此形成的配子都含有一个染色体组，有生活力，雌、雄配子结合后形成下一代的种子。如果两个染色体组是不同的，例如由两个不同的物种经杂交后所产生的杂种，则这个形式上的二倍体实际上具有单倍体的性质，因此，更确切地说，应当称它为二倍体的单倍体，它也是雌、雄全不育的。

含有三个、四个染色体组的生物，就分别称为三倍体，四倍体。组数更多的，就依此类推。含有三个或三个以上染色体组的生物就统称为多倍体。多倍体所含的染色体组如果都是相同的，则这类多倍体就称为同源多倍体，意思是说，染色体组的来源是相同的。如果是各不相同，或两、两各不相同的，则这类多倍体就称为异源多倍体，意思是说，染色体组的来源是不相同的。

染色体组的质的不同，或数目的不同都是物种不同的重要指标。这就是为什么多倍体育种所培育出来的都是新物种的道理。

(二) 同 源 多 倍 体

同一个染色体组的单纯的数目变化，看起来，好象是一个简单的量变，但是由于每个染色体组包含着成千上万个基因，所以，这个组数的量变一般都要引起形态，生长，发育，以至于有性生殖等方面极为明显的质变。从形态和生长方面来说，一般是单倍体的器官，如叶、茎、花果等都较小，而且生长也差，二倍体的器官就要大得多，生长也要好得多，三倍体就更大，更好，但到四倍体，器官虽继续增大，而生长则开始下降到二倍体水平上下。倍数再高，对一般植物来说均不适宜。从发育是有性生殖方面来说，凡是单数的同源多倍体，由于减数分裂的不正常，都是不育的。例如单倍体是完全不育的，三倍体几乎是完全不育的。结实的情况，一般以二倍体为最好，四倍体不同程度的存在育性问题。

在自然界里同源多倍体的物种并不多，在作物中为大家所知道的，一个是香蕉，因为它是同源三倍体，所以只有果子而无种子，另一个是马铃薯，它是同源四倍体，主要以块茎进行无性繁殖。

在育种上具有重要意义的是同源三倍体和同源四倍体。在应用时，有一个重要的条件，就是实验的植物本身必须是个二倍体物种。同源三倍体具有生长快而又不育的特点，所以，凡是三倍体，栽培它的主要目的不是为了获得种子，而是为了茎、叶、根、花或果的植物，三倍体是可以应用的一种见效快而成果突出的育种方法。目前在生产上已广为应用的如三倍体无子西瓜和三倍甜菜。其他如三倍体苹果、茶、桑，白杨、黄瓜等也已开始在生产上普及开来。在瓜果、蔬菜、林木、花卉等植物上，已有的成果表明三倍体育种是很有发展前途的。

对以收获种子为目的的二倍体植物，如水稻、谷子、玉米、大麦等，同源四倍体能使它们的种子增大30—50%，而且蛋白质含量也有显著提高，但由于四倍体的结实率问题尚有待于解决，所以在谷类作物中这个育种办法还处于实验阶段。

普通小麦是异源六倍体，硬粒小麦是异源四倍体，同源多倍体的育种办法，对它们都不适用。对小麦来说，重要的是异源多倍体。

(三) 异 源 多 倍 体

异源多倍体的形成一般要通过两个步骤：第一是，两个物种发生天然杂种；第二是，形成的不育杂种经染色体数加倍后成为可育的、综合两个亲本物种染色体组的新物种。这两个步骤，在自然界里必须是连续发生的，缺少任何一个都不行。一般种间杂交不易成功，在自然条件下发生的机会也不多，而且由此产生的不育杂交种还会由于染色

体数的未能自然加倍而绝灭。所以，在自然界里异源多倍体新种并不经常产生。因此，人们对异源多倍体的认识并不是从它在自然界中的发生过程了解到的，而是通过对多倍体植物的分析和科学实验才逐步明确起来的。

在二十世纪初期，当染色体数目资料积累到一定程度时，在植物界中就发现了一个现象：同一属里的许多物种，它们在染色体的数目上常常存在明显的倍数关系。小麦属就是一个例子。一粒系的物种，如一粒小麦，有7对染色体，是7的二倍；二粒系的物种，如硬粒小麦，圆锥小麦，有14对染色体，是7的四倍；普通小麦系的物种如普通小麦，斯卑尔脱小麦，有21对染色体，是7的六倍。分析这一客观事实而提出的一个理论是：多倍体物种是由不同的二倍体物种综合而成的。要证明这个理论是否符合实际，首先就得将二倍体亲本物种找出来。组成小麦属多倍体系列的二倍体亲本物种有三个，当初可以肯定的只有二倍体一粒系小麦这一个，它的染色体组称为A期。那末，其他两个染色体组所代表的二倍体物种在那里呢？从染色体组分析的初期结果就明确地指出这两个染色体组存在于同小麦属有亲缘关系的冰草属和山羊草属里。通过三个属里的物种之间的杂交，和杂种第一代的染色体组分析，最后在山羊草属里找到了具有B染色体组的二倍体物种拟斯卑尔脱山羊草，和具有D染色体组的另一个二倍体山羊草物种——节节麦。通过二粒系小麦与节节麦的杂交，和杂种第一代的染色体数的加倍，人工合成了普通小麦系的一个物种，它在形态上和染色体组的组成上同已经存在的斯卑尔脱小麦完全一样。这样，就充分证实了多倍体物种是通过异源多倍体这一自然规律形成的理论。

在这里可以用图解的方式来表示小麦属物种的演化过程。图1表示二倍体物种的演化。从这些二倍体物种的形态特性和各个染色体的相互比较结果说明，A，B，和D三个染色体组是起源于同一个共同祖先X。二倍体物种的演化是通过遗传变异的长期积累这一量变过程而达到质的飞跃，成为在形态特性上各不相同的独立物种。染色体组在这个演

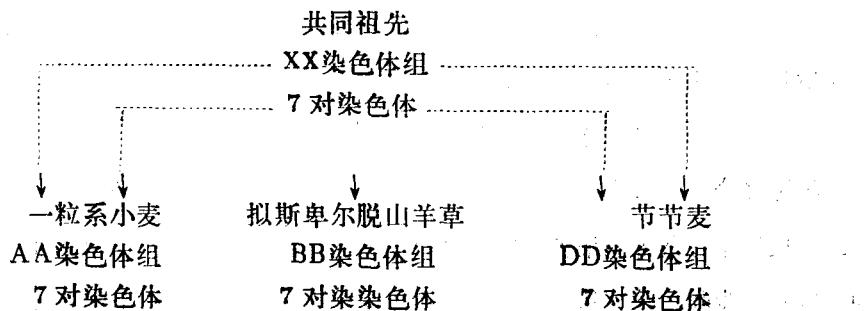


图1：二倍体物种的演化

化过程中也随着不断地发生变化，最后分化成为不同的染色体组。当分化出来的二倍体物种之间还有可能发生天然杂交，而杂种由于两个染色体组之间已不能配对，成为完全不育的时候，就为产生异源多倍体新物种创造了必要条件。

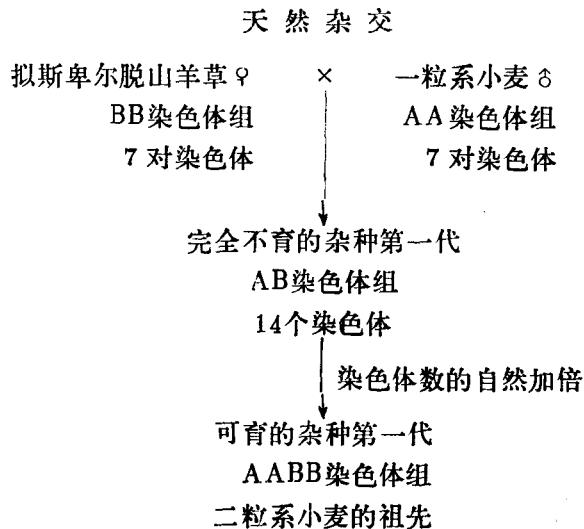


图 2：二粒系小麦的发生过程。小麦演化的第一次飞跃。

一粒系小麦是人类最早栽培的小麦。拟斯卑尔脱山羊草估计是同一粒小麦生长在一起的野草。近来发现这种山羊草的细胞质具有同二粒系小麦同样的性质，而细胞质是由母体遗传下来的，因此推断，当与一粒系小麦发生天然杂交时，拟斯卑尔脱山羊草是母本（图 2）。但是它们的杂种第一代是完全不育的。因为 A、B 两个染色体组各有一套而又不能相互配对，形式上虽然具有二倍体的染色体数目，实际上具有单倍体的本质。只有当这个杂种的某些细胞因自然条件的某种变化而发生染色体数的自然加倍以后，由这部分细胞发育成的小花才能散出花粉，授粉结实，繁殖后代，成为具有 AABB 染色体组的、14 对染色体的二粒系小麦的祖先。这是小麦演化的第一次飞跃，由二倍体阶段，进化到四倍体阶段。

二粒系小麦是古代栽培的小麦。山羊草的另一个物种，节节麦与它发生了天然杂交，和杂种第一代染色体数的自然加倍，而成为具有 AABBDD 染色体组的、21 对染色体的普通小麦的祖先（图 3）。这是小麦演化的第二次飞跃，由四倍体阶段，进化到六倍体阶段。

普通小麦已经栽培了三千多年，有极为丰富的地方品种，和用近代育种方法培育出来的推广品种，所以，可称它是近代小麦。

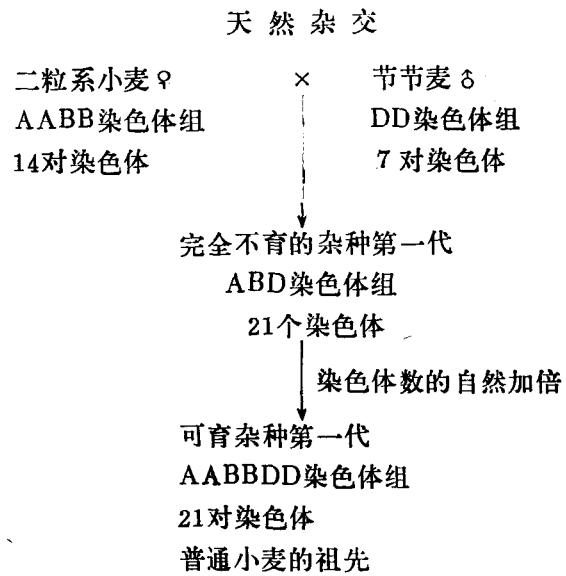


图 3：普通小麦的发生过程。小麦演化的第二次飞跃。

在稻麦所属的禾本科植物里多倍体物种所占的比数高达四分之三，但是多倍体物种的演化同栽培物种的演化象小麦属这样的步调一致，则是不多的。近于小麦属的是燕麦属，相反的是粟属。在燕麦属的物种中有二倍体，四倍体和六倍体物种，而栽培的是六倍体。粟属里有二倍体四倍体六倍体和八倍体的物种，但现在栽培的谷子仍然是一个二倍体物种。这一客观现实明确地告诉人们，一个栽培作物向多倍体方向发展时，从人们的需要角度来衡量，它既可以使其向前发展，如小麦属，也同样可以使其倒退，如粟属。所以，从育种的角度来说，仅讲异源多倍体是不够的，同时必须使它同这一作物的发展方向密切地结合起来，才能成为一个有效的育种途径。

(四) 生产上能用的新物种

从现代技术来说要制造一个自然界尚未存在过的异源多倍体新物种，并无多大困难，只要通过不同物种间的人工杂交，和不育杂种染色体数的人工加倍，就能达到目的，但是，要使制造出来的多倍体新物种成为一个有发展前途的新作物，则问题就要复杂得多。其中有两个问题是关键性的：一个是亲本物种的选择，另一个是新物种如何使之成为新作物。

1. 亲本物种的选择

一般的杂交育种，在一个物种的范围内选择品种作为杂交的亲本。异源多倍体育种的亲本选择范围，不但超越了物种，而且常常超越了属。禾本科在植物分类中是一个比

较大的科，下面分为两个亚科，再下面分为族，族下分属，属下才是物种。例如小麦属分在大麦族里。大麦族包括大麦属，小麦属，黑麦属，山羊草属，冰草属，鹅观草属，滨麦属等十几个属。杂交的难易与分类上的亲缘远近有密切的关系。一个物种内的品种之间杂交，一般都容易成功；而一个属内的物种之间的杂交就要困难得多；属间杂交就更困难，能够成功的，一般就限于一个族的范围内。这就是说，小麦的异源多倍体育种的亲本物种的选择范围以目前杂交技术水平有可能达到的是大麦族内各属的物种。

大麦族内有这许多属，每一属又包含许多物种，其中有栽培的，而更多的是野生的，所以，从单纯的合成人工异源多倍体来说，可能性是非常广阔的。但要合成的新物种有可能成为新作物，那范围就小得多。这就是为什么从1926年到1950年在大麦族里人工合成的新物种里已经多达79个（表1），而至今有可能成为新作物的却只有小黑麦。除小黑麦外，经到进一步的育种工作以后，可能还会有几种，但绝大多数的新物种将达不到这个要求，是无疑的。

[表1] 从1926到1950年大麦族内人工制造的异源多倍体新物种

亲本属	异源多倍体 (染色体数目)					总数	年份
	四倍体 (28)	六倍体 (42)	八倍体 (56)	十倍体 (70)	十二倍体 (84)		
小麦属与山羊草属	6	23	10		1	40	1926—1950
小麦属与冰草属				2	1	3	1937—1942
小麦属与海纳尔地属	1	1				2	1937—1948
小麦属与黑麦属		1	1			2	1931—1950
山羊草属与海纳尔地属	2					2	1941—1848
山羊草属的物种间	17					17	1937—1948
小麦属的物种间		3	6	3	1	13	1939—1946
总数	26	28	17	5	8	79	1916—1950

小黑麦是由小麦与黑麦人工合成的异源的多倍体。小麦属有三个主要染色体组，即A, B和D，黑麦的染色体组是R。所从，以理论上说。可以人工合成三种四倍体小黑麦，即AARR, BBRR和DDRR，三种六倍体小黑麦即AABBRR, AADDRR, 和BBDDRR, 和一种八倍体小黑麦，即AABBDDRR。现在人工合成的小黑麦还有两种，即二

粒系小麦与黑麦合成的六倍体小黑麦AABBRR，和普通小麦系与黑麦合成的八倍体小黑麦AABBDDRR。

从小麦的发展史来看，由一粒系小麦的AA，经二粒系小麦的AABB到普通小麦系的AABBDD，三个染色体组A，B，D都是重要的。为使小麦的这个多倍体发展方向再前进一步，则包含四个染色体组AABBDLRR的八倍体小黑麦可能是最有希望的。这次加到小麦属里的新的染色体组，不象前两次都来自山羊草属的野生二倍体物种，而是黑麦属的二倍体栽培物种。黑麦有许多优点，是小麦所不及的，如每穗小穗数多，耐瘠，抗不良自然条件的能力强，抗病虫害的能力也强，而且种子中的赖氨酸含量较高，等等。所以，初期的小黑麦工作主要集中在八倍体类型上。到1950年以后，由于八倍体小黑麦的结实率和种子饱满度问题得不到解决，国外的工作就相继转移到六倍体类型上去，目前已成为小黑麦工作的主流。但是我国的小黑麦工作并未受到这一国际思潮的影响，一直坚持在八倍体类型上，并已开始在生产上试种、推广。

八倍体小黑麦的合成过程同自然界的异源多倍体发生过程是一样的，所不同的，只是杂交和染色体数的加倍是在人工控制下完成的。以普通小麦作母本，人工去雄后，授以黑麦的花粉，所得的杂种第一代经秋水仙精或富民隆药剂处理后，染色体加倍部分形成的小穗就能正常散粉，自交，结实，成为稳定的八倍体小黑麦而繁殖后代(图4)。

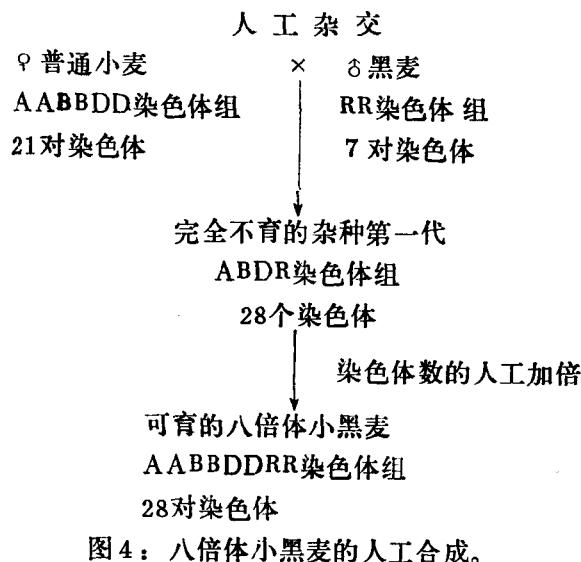


图4：八倍体小黑麦的人工合成。

从上述情况可以清楚地看到，异源多倍体育种的亲本物种的选择包含着许多科学工

作者的大量的工作。而且由于绝大多数的人工异源多倍体从育种角度看来，没有直接用于生产实践的可能性，而对这个育种方法的实用价值发生怀疑。为什么在植物的物种演化中表现得那样丰富多采的异源多倍体，而人们运用起来，竟是这样困难重重，缺乏成果？现在看来，主要的原因是人们将新物种和新作物等同起来，主观上总是希望人工制造出来一个新物种，在生产实践上就能够应用，成为一个新的作物，而没有想到在这两者之间还必须经历一个可能更为困难的过程，这就是人工异源多倍体的再加工。

2. 人工异源多倍体的再加工

人工制造的异源多倍体所以不能直接应用于生产的原因，常常是由于存在着某些严重的缺点，使已经出现的优点也不能发挥作用。再加工的目的就是要设法克服缺点，发展优点，使它成为在生产上有用的新作物。所以，从这个意义上说，人工制造出来的异源多倍体，还仅仅是原始材料，而并不是成品。

例如用普通小麦与黑麦合成的八倍体小黑麦，虽然具有穗子大，生长势好，抗病能力强等的明显优点，但由于存在着结实率不高，种子不饱满的严重缺点，而不能直接用于生产。所以，加工的第一个目的就是要首先克服这些具有关键性的严重缺点。这两个缺点，在制造出来的小黑麦中都不同程度的存在着，有相当的普遍性，因此，解决起来也特别困难，甚至于有人认为是不能克服的难题。现在，事实已证明这两个缺点是可以克服的。

做到这一步，还仅仅做到小黑麦有可能在某些地区成为一个有用的新作物。但要使这个新作物在更多的地区适应各种自然条件和栽培制度，还必须要对它作进一步的再加工，培育出更多的小黑麦品种来满足各种不同的要求。

对小黑麦这个新物种的再加工，实际上就是小黑麦育种。现在对普通小麦育种中所采用的许多方法，如杂交育种，突变育种，杂种优势利用等都同样的可以用到小黑麦育种工作中来。但在小黑麦育种初期，以杂交育种的成效最为显著。这是由于人工制造的小黑麦的下面一些特殊情况造成的。

从八倍体小黑麦制造过程中可以看到，普通小麦与黑麦经人工杂交所得到的不育的杂种第一代，事实上就是八倍体小黑麦的单倍体（更确切的名称应该是四倍的单倍体），具有A, B, D, R四个不同的染色体组各一个。杂种第一代的染色体数经药剂处理加倍后，所得到的小黑麦是一个不分离的纯种。在纯种的后代中进行选种是无效的，至少也是效率极低的，实际结果也证明是这样。同时，间接的事实已初步显示出影响结实率不

高和种子不饱满这两个重要缺点的，不是个别基因，而是由相当数目的基因控制的。我们知道，突变育种在解决个别基因问题上，效率是高的，而在解决相当数目的基因问题时，效率就因基因数的增加而大大下降。杂种优势的利用不过是杂交育种的一种特殊形式，在小黑麦上，还必须首先解决雄性不育问题，这对小黑麦育种来说，也不是迅速解决问题的办法。所以，在这种情况下，杂交育种就成为初期小黑麦育种的重要方法。

杂交育种的基础是品种资源。这是育种工作者都知道的。一种作物栽培愈久，分布区域愈广，它的品种资源也就愈丰富。但对一个人工制造的新物种来说，它还没有在自然界存在过，所以，也就说不上有什么资源。因此，这个资源问题就只有通过制种的办法来解决。小黑麦的品种资源要靠用各种不同的普通小麦与黑麦来制造各种不同的大量小黑麦原始品系才能解决。有了大量的小黑麦品系，才有可能从中选择较好的作为亲本，进行小黑麦品系间的杂交，和杂种后代的选育，选出在生产上可用的小黑麦品种。当这些品种在数量上和类型上逐渐丰富起来，小黑麦的杂交育种对制种的依赖程度也就逐渐下降，这个育种工作也就从异源多倍体育种转变成为小黑麦的常规育种。

三、多倍体育种方法

多倍体育种方法一般是分两个步骤进行的，第一步是制种，就是制造育种的原始材料，或品种资源。如果做的是同源多倍体，则将原来二倍体物种的染色体数进行人工加倍，制造同源多倍体原种；如果做的是异源多倍体，一般先进行种间或属间杂交，而后将不育杂种第一代染色体数进行人工加倍，制造异源多倍体新物种。但当种间或属间杂交所用的亲本物种是二倍体的时候，这个程序可以倒过来，即先将二倍体物种的染色体数加倍，制造出同源四倍体，而后在四倍体水平上再进行种间或属间杂交，所得的杂种第一代就成为可育的异源四倍体，不必再对它进行染色体数的加倍工作。这后一种，先加倍后杂交的办法，对杂交亲本物种为四倍体的时候，还可以用，但当倍性更高时，一般就不适用。例如对六倍体普通小麦，不但加倍比较困难，而且加倍后所得异源十二倍体的普通小麦（染色体组为AAAABBBBDDDD）生长和发育都不正常，难以用作杂交亲本。所以在小黑麦工作中一般都采用先杂交后加倍的办法。第二步是从制种所得的人工多倍体中选择亲本进行杂交育种，培育能用于生产实践上的多倍体新品种。

当多倍体育种工作开始的时候，制种这一步是起决定性作用的，因为这是原材料的准备，是下一步的基础。原始材料准备得愈丰富，类型愈多，也就是基础愈雄厚，不但对

多倍体新物种的杂交育种工作的进展愈有利，而且也可以愈早脱离或基本上脱离制种工作。

但制种在将来仍有可能再度成为小黑麦育种的一个主要手段。如果我们有办法使制造出来的，又是很纯的小黑麦品系，其中能够有相当的数目是同通过杂交育种后所改进的小黑麦一样好，可以直接用于生产实践，那末，大量制种将是一个更快、更好的育种办法。要做到这点，就要有三个条件：第一，要有效力较高的制种技术，例如说，在一个季节里能制造成千上万个品系；第二，有丰富的小麦“桥梁”品系或品种，并且用它们作亲本所产生的小黑麦品系的重要农艺特性有相当一部分是好的；第三，有好的黑麦品种，由它们所组成的小黑麦，结实率和饱满度是比较好的。目前的情况是：第一个条件是具备的；第二个条件做到了一部分，如一定数量的“桥梁”品系或品种，但不够丰富，同时对它们的性能尚未进行深入的分析；第三个条件还没有

现就属间杂交，染色体数加倍，和人工多倍体的杂交育种这三部分，分述如下：

（一）属 间 杂 交

小麦属里的二倍体物种都具有A染色体组，而且它是这个属里所有多倍体物种的一个共有的染色体组，这就使在小麦属里再也没有第二个二倍体物种可以用来合成新的异源多倍体。所以，以小麦属为基础的异源多倍体工作就必须从别的属里引入新的染色体组，这就需要进行属间杂交。属间杂交一般是比较困难的，常常不易得到杂种种子。当杂交的亲本物种染色体数目不相同的时候，以染色体数目多的物种用作母本较易成功，而且获得的杂种种子的饱满度和发芽率也较好。由于杂交的结实率低，故要尽可能的多做。杂交的结实率也常常因母本物种所用的品种不同而不同，因此，尽可能用不同的各种品种作母本进行杂交试验，是一项很重要的措施，有时可以得到很好的效果。普通小麦与黑麦的属间杂交就是一个突出的例子。

普通小麦是六倍体，有42个染色体，用作母本，与14个染色体的二倍体黑麦杂交，对绝大多数的普通小麦品种来说，都极不容易成功。大约在1916年美国发现从中国引进的“中国春小麦”极易与黑麦杂交，结实率同普通小麦品种间杂交的一样高。由于这一特点，国内外做小黑麦的工作者就都熟识这个品种。我国的小黑麦工作者在杂交试验中又发现了具有同样特点的品种二十多个，如江东门、奇台金包银、红星春麦、Penkop、Sputnik、蚂蚱麦、碧蚂一号、石特14号、河南白、辛石三号、小吉野薯、石槐、咸矮一号等等。