

農025~10

世界农业
丛刊

北京农业大学分校
资料室

小麦译丛

(一)

农业出版社

小麦译丛

(一)

蔡旭 王在德 主编

《世界农业》丛刊

小麦译丛（一）

蔡旭 王在德 主编

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 天津市红旗印刷厂印刷

787×1092毫米 16开本 6印张 139千字
1980年8月第1版 1980年8月天津第1次印刷
印数 1—3,100册

统一书号 16144·2226 定价 0.66元

前 言

小麦是我国主要粮食作物之一。建国以来，小麦生产有了很大的发展，与解放初期相比全国小麦单产增加了二倍，总产提高了三倍。它在粮食作物中增长幅度最大。但是小麦生产仍不能满足国民经济迅速发展的需要。小麦产量仅占粮食总产的17%左右。每年还有相当数量的进口，与先进国家比，我国的小麦单产还不高，特别是地区之间很不平衡。

近二十年来，国外不少国家的小麦育种工作有了长足的进展，促使小麦单产和总产迅速提高。如墨西哥国际玉米小麦改良中心所育成的丰产潜力大的半矮秆品种，具有高产、耐肥、抗倒和抗多种锈病生理小种和对日照不敏感、适应性广等特点。现已广泛推广于东南亚20多个国家，种植面积达4.41亿亩，被人们赞誉为“绿色革命”。

另一方面，有的先进国家还建立了一套严格的良种繁育制度和高产栽培技术，这些行之有效的成功经验都值得我们借鉴。

为了进一步提高我国小麦产量，努力为农业现代化做出贡献，我们编辑、出版不定期“小麦译丛”，供广大农业科技工作者和高等农业院校师生参考。

本期共选译十六篇近期的国外文献，其中遗传育种八篇，栽培技术七篇，研究方法一篇。由于时间仓促，译文中的错误或不妥之处，请读者批评指正。

编 者

1979年12月

目 录

小麦及其亲缘·····	E. R. Sears (1)
诱变剂和突变在小麦育种和遗传研究中的应用·····	C. F. Konzak (19)
关于麦类突变育种的研究——小麦辐射育种过程中	
观察到的染色体变异·····	中田猛 户田正行 (24)
利用诱发易位将异源种的抗病基因转移到小麦上·····	D. R. Knott (33)
小麦条锈病成株抗病育种工作·····	F. C. H. Lupton等 (40)
矮秆小麦的产量育种·····	H. K. Jain等 (46)
普通小麦的矮化基因·····	G. N. Fick等 (50)
普通小麦叶面积的遗传·····	M. Kraljević - Balalić (56)
半矮秆和高秆冬小麦在旱地栽培条件下的扎根方式·····	F. A. Cholick等 (60)
高秆和矮秆冬小麦品种间的水分关系·····	M. B. Kirkham等 (64)
冬小麦越冬抗寒性的变化·····	C. J. Andrews等 (70)
栽培措施对灌溉小麦产量的影响·····	A. D. Day等 (74)
麦田土壤水分与根的关系——在干旱或湿润条件下	
生长发育的小麦根的吸水率·····	R. B. Sharma 等 (79)
矮壮素对大麦、燕麦和小麦品种的植株高度、发病情况	
与化学成分的影响·····	R. V. Clark 等 (83)
冬小麦叶面积与干物质之间的关系·····	J. K. Aase (87)
测定小麦幼苗生长势的非破坏性方法·····	L. E. Evans 等 (90)

小麦及其亲缘

E.R.Sears*

一、分 类

小麦属 (*Triticum* L.) 属于禾本科小麦族小麦亚族。小麦亚族中还有冰草**属 (*Agropyron*), 黑麦属 (*Secale*) 和簇毛麦属 (*Haynaldia*)。直到最近, 才公认另有一个属, 即山羊草属 (*Aegilops*)。但是, 当发现六倍体小麦或普通小麦的三个染色体组 (基数是 7 对染色体) 中至少有一组来源于山羊草之后, 就再也无法坚持山羊草是一个分离的属, 因而仍将它所有的种都归在小麦属 (*Triticum*) 里。四倍体小麦, 如果它是一个二倍体小麦和一个二倍体山羊草的双二倍体, 那么就不能称之为小麦属; 六倍体小麦——四倍体小麦和另一个二倍体山羊草的双二倍体——也不能包含在同一个属里, 因为它的亲本中只有一个是这个属。

由于山羊草属是一个小属, 它的大多数原始种与原始小麦极相似, 所以 Bowden (1959) 采取了一个最简单而又合理的办法, 即将山羊草属的那些种划到小麦属里。而 Mac Key (1968) 则建议保留山羊草属, 将二倍体小麦从小麦属中划出去 (称为 *Cri-thodium*), 并提出小麦属为杂种属, 它由多倍体小麦和包括多倍体小麦在内的双二倍体所组成。Morris 与 Sears (1967) 采用了 Bowden 的习惯分类法, 并列列表 1。

通常所称的小麦, 即从前组成全部小麦属的小麦, 可分成三个自然群: 二倍体、四倍体和六倍体。在每种倍数性水平里, 其差异只是表面上的, 只有比较罕见的提莫非维小麦 (*T. timopheevii*) 例外, 它与其他四倍体小麦杂交产生几乎不育的、配对不良的杂种。六倍体变种茹可夫斯基小麦 (*zhukovskyi*) 与提莫非维小麦相似。

从前属于山羊草属的种也包括二倍体、四倍体和六倍体三群。最初划分到山羊草属里的大多数的组 (section) 不能保留在该属里, 因为组间的双二倍体作为一个亲本种也被放在同一组里。

与小麦亲缘关系远一点的是黑麦属和簇毛麦属。然而普通黑麦 (*Secale cereale*) 容易与某些小麦杂交, 杂交可能性是遗传上决定的。包括四倍体小麦在内的, 在商业上现在种在与小麦很少竞争的地方的双二倍体小黑麦 (*Triticale*) 也是这样。簇毛麦 (*Haynaldia villosa*) 的一个二倍体种 (此属另外只有一个四倍体种), 能与小麦属的种杂交。

大属冰草属里, 只有几个种与小麦近缘能与小麦杂交。常用的二个是中间冰草 (*Agropyron intermedium*) ($n = 21$) 和长穗冰草 (*Agropyron elongatum*) ($n = 7$ 和 35)。

* 美国农业研究局、米苏里大学农学系。

** 或称鹅管草、偃麦草。

表1 小麦属的种及其染色体组公式

种 名	公 式	过 去 名 称
一、二倍体		
一粒小麦 (<i>T.monococcum</i>)	A	野生一粒小麦 [<i>T.boeoticum</i> (<i>T.Aegilopoides</i>)] + <i>T.thaoudar</i> + 一粒小麦 (<i>T.monococcum</i>)
拟斯卑尔脱小麦 (<i>T.speltoides</i>)	S	拟斯卑尔脱山羊草 [<i>Ae.speltoides</i> (东方山羊草 <i>Ae.aucheri</i> + 当归山羊草 <i>Ae.ligustica</i>)]
二角小麦 (<i>T.bicorne</i>)	S ^b	二角山羊草 (<i>Ae.bicornis</i>)
高大小麦 (<i>T.longissimum</i>)	S ^l	高大山羊草 [<i>Ae.longissima</i> (+ <i>Ae.sharonensis</i> ?)] ①
<i>T.tripsacoides</i>	M _t	无芒山羊草 (<i>Ae.mutica</i>)
<i>T.tauschii</i>	D	节节麦 (<i>Ae.squarrosa</i> , <i>T.aegilops</i>)
顶芒小麦 (<i>T.comosum</i>)	M	顶芒山羊草 (<i>Ae.comosa</i>) + 粗齿山羊草 (<i>Ae.hel-dreichii</i>)
单芒小麦 (<i>T.uniaristatum</i>)	M ^u	单芒山羊草 (<i>Ae.uniaristata</i>)
歧伞小麦 (<i>T.dichasians</i>)	C	尾状山羊草 (<i>Ae.caudata</i>)
小伞小麦 (<i>T.umbellulatum</i>)	C ^u	小伞山羊草 (<i>Ae.umbellulata</i>)
二、异源多倍体小麦		
圆锥小麦 (<i>T.turgidum</i>)	AB	野生二粒小麦 (<i>T.dicoccoides</i>) + 二粒小麦 [<i>T.dicoccon</i> (<i>T.dicoccum</i>)] + 硬粒小麦 (<i>T.durum</i>) + 圆锥小麦 (<i>T.turgidum</i>) + 波兰小麦 (<i>T.polonicum</i>) + 波斯小麦 [<i>T.carthlicum</i> (<i>T.persicum</i>)]
提莫非维小麦 (<i>T.timopheevii</i>)		
提莫非维变种 (var. <i>timopheevii</i>)	AG	提莫非维小麦 (<i>T.timopheevi</i>) + 阿拉拉特小麦 [<i>T.araraticum</i> (<i>T.armeniicum</i>)] + 野生二粒小麦变种裸颖小麦 (<i>T.dicoccoides</i> var. <i>nudiglumis</i>)
茹可夫斯基变种 (var. <i>zhukovskiyi</i>)	AAG	茹可夫斯基小麦 (<i>T.zhukovskiyi</i>)
普通小麦 (<i>T.aestivum</i>)	ABD	普通小麦 [<i>T.aestivum</i> (<i>T.vulgare</i>)] + 密穗小麦 (<i>T.compactum</i>) + 印度矮生小麦 (<i>T.sphaerococcum</i>) + 斯卑尔脱小麦 (<i>T.spelta</i>) + 瓦维洛夫小麦 (<i>T.vavilovi</i>)
三、其他异源多倍体		
偏凸小麦 (<i>T.ventricosum</i>)	DM ^{ab} ②	偏凸山羊草 (<i>Ae.ventricosa</i>)
粗厚小麦 (<i>T.crassum</i>)	DM, DDM	粗厚山羊草 (<i>Ae.crassa</i>)
叙利亚小麦 (<i>T.syriacum</i>)	DMS ^l	粗厚山羊草亚种瓦维洛夫 (<i>Ae.crassa</i> ssp. <i>vavilovi</i>)
壮小麦 (<i>T.juvenale</i>)	DMC ^u	壮山羊草 (<i>Ae.juvenalis</i>)
粘果小麦 (<i>T.kotschyi</i>)	C ^u S ^l	易变山羊草 (<i>Ae.variabilis</i>) + 粘果山羊草 (<i>Ae.kotschyi</i>)
三芒小麦 (<i>T.triaristatum</i>)	C ^u MC ^u , MM ^u	三芒山羊草 (<i>Ae.triaristata</i>)
大刚毛小麦 (<i>T.macrochaetum</i>)	C ^u M	欧山羊草 (<i>Ae.biuncialis</i>)
小亚小麦 (<i>T.columnare</i>)	C ^u M	小亚山羊草 (<i>Ae.columnaris</i>)
离果小麦 (<i>T.triunciale</i>)	C ^u C	离果山羊草 (<i>Ae.triuncialis</i>)
柱穗小麦 (<i>T.cylindricum</i>)	CD	柱穗山羊草 (<i>Ae.cylindrica</i>)

注 ①: Waines 和 Johnson (1972) 坚持应将 *Sharonensis* 列为一个独立的种。

②: 字母下的线表示染色体组的实质性改变。

二、起源和亲缘关系

将小麦属和山羊草属合为一个属的理由：最原始的小麦属，即二倍体小麦的一粒小麦 (*T. monococcum*) 与山羊草属原始 *Sitopsis* 群的成员差别不是很大。大概一粒小麦和 *Sitopsis* 群 (二倍体的拟斯卑尔脱山羊草 (*T. speltoides*)，高大山羊草 (*T. longissimum*) 和二角山羊草 (*T. bicornis*)) 有一个共同的祖先，而现在绝了种。

从 *Sitopsis* 二倍体或其祖先来的六个其他的二倍体向不同的方向进化了，在穗和小穗特性方面产生了一系列的变化，其变化至少和大麦族 (*Hordeae*) 里所有其他的种一样大 (Eig, 1929)。二倍体小麦在倍数性方面相对来说变化较小，当增加近缘二倍体的一组染色体 (或从二个或二个以上衍生而来的一个混合染色体组) 就变为圆锥小麦 (*T. turgidum*)。引入栽培之后，这个四倍体小麦又增加了另一个山羊草的染色体组，即一个高度进化的二倍体节节麦 *T. tauschii* (*Ae. squarrosa*) 的染色体组，形成了六倍体小麦，普通小麦 (*T. aestivum*)。

二倍体山羊草除了贡献一组染色体给六倍体，或许也给四倍体小麦以外，它们自己之间还结合成十种四倍体和三种六倍体。

四倍体 (二粒小麦) 圆锥小麦 (*T. turgidum*) 的原始确切类型还很不清楚，主要的是第二组，即 B 组染色体的来源问题。随后，Sarkar 与 Stebbins (1956) 观察到拟斯卑尔脱小麦 (*T. speltoides*) 具有特定的形态学性状，使一粒小麦 (*T. monococcum*) 强烈地向圆锥小麦方向改变，现已逐渐广泛地认为拟斯卑尔脱小麦是 B 组染色体的唯一来源。遗憾的是：拟斯卑尔脱 (*Speltoides*) 染色体与该 B 组染色体的同源程度不能直接测定出来，因为有拟斯卑尔脱染色体组的存在，只能引起同源转化染色体 (有亲缘关系的) 配对。Kimber 与 Athwal (1972) 终于发现了拟斯卑尔脱的某些品系不能引起同源转化染色体配对，还发现了这些品系的染色体与那些 B 组染色体不是同源的。现在看来，B 组似乎可能是来源于一个现在绝了种的二倍体，也可能是象 Sarkar 与 Stebbins (1956) 所提出的和 Zohary 与 Feldman (1962) 所详细说明的，它来源于两个或两个以上的物种，很可能是 *Sitopsis* 群的混合染色体或部分染色体。后面的二位作者相信：两个或两个以上不同的异源四倍体，各带一 A 组染色体，使之杂交，其不同的第二组染色体重新组合、重新分类，产生了有特色的四倍体小麦的 B 组染色体。Johnson (1972) 却不同意，他在种子蛋白质研究的基础上提出，一粒小麦 (*T. monococcum*) 的一个变种提供了 B 组染色体。

经过长时间考虑，四倍体小麦提莫菲维有一个与 B 组不同的第二组染色体。然而，Wagenaar (1961) 提出，它和其他四倍体小麦一样，有同样多的染色体组，但有一种遗传机制使它与圆锥小麦和普通小麦的杂种染色体不联会。Feldman (1966a) 用这个事实来反驳：普通小麦 A 组大多数染色体与提莫菲维染色体的配对，比含有 B 组染色体时要好得多。Shands 与 Kimber (1973) 推断提莫菲维是 AS，它的第二组染色体来源于拟斯卑尔脱小麦 (*T. speltoides*)。

六倍体提莫菲维小麦变种茹可夫斯基明显地是一粒小麦 (*T. monococcum*) 和四倍

体提莫非维小麦的双二倍体。

从圆锥小麦和节节麦人工合成的六倍体小麦 (McFadden 与 Sears, 1946), 穗子长而疏松, 颖坚韧, 穗轴稍易断, 与现今的斯卑尔脱小麦很相似, 因此可以假设原始的六倍体是斯卑尔脱类型。普通类型的普通小麦的进化, 主要需要基因 q 突变为 Q (方头穗控制基因——译注)。另一个突变, 即 c 突变为 C (密穗), 进一步缩短了穗。印度和巴基斯坦的圆粒球形小麦与普通小麦的差异, 大概也是从突变而来的一个单基因的差异。

世界食用小麦, 主要是普通小麦, 即密穗的普通类型。硬粒小麦也是重要的粮食。硬粒小麦是一个容易脱粒的四倍体, 它明显的是从栽培二粒小麦进化而来 (栽培二粒小麦与原始或野生二粒小麦的差异, 主要是穗轴不易折断), 不是由于 q 变为 Q , 而是一系列其他基因的突变。硬粒小麦可用于做通心粉, 在某些地区还用于做不发酵的面包。

小麦遗传学家能够完全超越一般的标准, 即表型的相似性、杂交可能性、杂种染色体配对的能力和杂种可孕性, 来决定亲缘关系。他们能够确定每条单个染色体细胞学和遗传学的同源关系。

因为在多倍体小麦和其他多倍体小麦亚族里, 大概已获得抑制同源转化 (有亲缘关系的) 染色体配对的遗传学方法, 所以在小麦群里, 染色体配对常导致不明确的结果。因此, 所有的不能彼此正常配对的两条染色体, 在遗传学上可能是非常近缘的, 实际上只要将配对抑制基因除掉或抑制, 就能高频率配对。既然这个配对抑制基因基本上是由一个单基因决定的, 那么只要除掉有关染色体 (5B), 就可以确定任一染色体与小麦的那些染色体配对的潜在能力。通过增加拟斯卑尔脱小麦或无芒山羊草 *T. tripsacoides* (*Ae. mutica*) 的某些生物型的染色体组, 以抑制配对基因的方法, 就能获得同样的结果。

当同源转化染色体配对抑制基因不存在时, 为了确定非同源小麦染色体彼此配对的能力, Riley 与 Chapman (1964) 用了具端着丝点 (一条臂的) 染色体。将其中的二个结合在同一株里, 并与拟斯卑尔脱小麦染色体一起作为同源转化染色体配对的条件。具端着丝点染色体能用细胞学方法鉴定, 因而记录了相互 (还与其他染色体) 配对的频率。

如果可以获得适当的代换系 (用一对外来染色体代换小麦的一对染色体), 那么就能很容易地确定外来染色体与其相应的小麦同源转化染色体配对的能力。此组合经过 2—3 个世代的选择, 将产生 5B 缺体和外来染色体及其小麦同源转化染色体。它们都是单体的植株。然后可以记录下两个同源转化染色体相互配对的情况。如果外来染色体携带一个标记基因, 就能够用确定具有一条部分小麦-部分外来染色体的后代数目来核对配对的总数 (Sears, 1972a)。

如果具端着丝点染色体可能代换附加系或代换系里外来染色体的一个臂, 那么在拟斯卑尔脱小麦 (导致同源转化染色体配对) 染色体存在的情况下, 能用它测定与任一期望的小麦具端着丝点染色体配对 (Johnson 与 Kimber, 1967)。但是这个结果可能低估了配对的潜力, 因为具端着丝点染色体的存在, 使配对明显减少 (Sears, 1972c)。

一条特定的外来染色体和一条小麦染色体的遗传亲缘关系, 可由外来染色体代换小麦染色体的程度来确定。此研究方法和用两条小麦染色体的方法, 即用增加一条染色体的额外剂量以补偿缺失染色体的程度来确定。实际上, 这个方法就是合成缺体——四体

组合，并观察是否比单纯的缺体生长更旺盛、更能育。

用缺体——四体测验的方法，小麦的21条染色体可分成7个同源转化染色体群，每群3条，即每一染色体组中1条（Sears, 1965）。虽然此结果并不排除群间某些染色体之间有微小的同源关系的可能性，但是它确定了群内染色体的主要亲缘关系。基于小麦21条染色体分属于7个同源转化染色体群和3个染色体组，可称之为1A—7A, 1B—7B, 1D—7D。

在小麦亲缘中，至今只对黑麦（*S. cereale*）深入地研究到足以提出黑麦与小麦有亲缘关系的可靠意见。遗传学上证明黑麦是接近于小麦的，它的染色体发生了出人意外的小的改变，7条染色体中有6条与相应的小麦同源转化染色体群一致。看来这6条染色体中每一条与小麦染色体第二群的关系是微小的（Lee等，1969）。虽然黑麦染色体不能完全成功地代换小麦同源转化染色体，但是某些代换了的黑麦染色体提供了重要的补偿作用。小麦和黑麦染色体之间不发生同源配对，而部分同源染色体能否与黑麦染色体配对，还有一些疑问（Riley与Kimber, 1966; Siddiqui, 1972）。Bielig与Driscoll（1970）观察到5R有时配对，但是，是在5B缺体的材料里。而Riley等（1959）相信：5B缺体已经引起小麦与黑麦染色体的某些配对。关于小麦基础上的黑麦染色体通常不联会，使配对困难达何种程度还不知道。但是，完全同源的黑麦染色体，经常不能象小麦附加系那样有规律的配对（见附加系部分），这是真实的。

经过测验发现中间冰草和长穗冰草只有几个染色体能够很好地代换小麦染色体，因而能与小麦同源转化染色体大量配对。

非小麦种（山羊草属）中，小伞山羊草（*T. umbellulatum*）在核型及形态学里是高度进化的二倍体之一。然而，被测验的二个染色体中，5C⁺能适当地补偿小麦同源转化染色体5B的作用（Chapman与Riley, 1970）。另一个6C⁺则补偿差些（Athwal与Kimber, 1972）。顶芒山羊草（*T. comosum*）的染色体2M非常好地补偿2A, 2B或2D（Riley等，1966a），歧伞山羊草（*T. dichasians*）被称为1C的染色体至少是很好地补偿了1D（Kihara, 1963）。

三、非整倍体

六倍体小麦是由三个近缘的二倍体相加构成的。这些二倍体的染色体与它们的共同祖先只有微小的变化，由于这个原因，所以六倍体小麦有许多二次重复和三次重复的基因。21对染色体中容易发现的连锁是如此之多，以致用常规方法做小麦遗传分析非常困难。可是，这也使得非整倍体的建立和利用成为可能，已获得的小麦各种非整倍体比任何其他有机体多，而且它们的应用，在小麦遗传分析方面也获得了重大的进步。

（一）单体和缺体

单体和缺体是很有价值的。自1954年（Sears, 1954）以来，“中国春”品种的全部单缺体都是可利用的，现已将它们转移到许多其他品种中去。

缺体即缺失一对完整的染色体，是所有非整倍体中有潜在用途的。特定染色体上的一切基因都有其表现型，因缺失该染色体而显示出来。不同缺体间的相似点是最先分配

染色体到同源转化群的基础。

然而缺体的用途也是有限的，因为实际上大多数缺体是不育的，雄性不育或雌性不育。因此不能保持为缺体品系，但可从每代单体里重新恢复。那些能育的染色体，相对来说是稳定的，但它们有一个倾向，使同源转化染色体之一成为三体或四体。这个补偿的附加染色体的产生是由于有额外同源转化染色体的雄配子的传递率增加，这个额外同源转化染色体又是由于随机不联会的结果而偶然发生的；或者是因为有丝分裂时不分裂，所携带的额外同源转化染色体片段过分生长所造成。

单体较之缺体更接近于正常体，在良好条件下更难与正常体区别。但是，染色体5A上的不完全显性基因Q使识别这个特殊单体容易些，如果仔细研究也能识别各个其他的单体。

因为单价染色体在减数分裂时常常消失，所以只有约25%的配子分配有单价体，这个比例依不同的染色体而有某些变化(Tsunewaki, 1964)。在雌配子里对于有缺陷的卵细胞没有选择，而在雌配子里具有21条染色体的花粉粒比具有20条染色体的要多得多，大约1—10%的花粉粒是20条染色体的类型，其结果是缺体常在1%以下到7%以上(Sears, 1954)。(其他品种的某些单体，其缺体频率实际上可能高些，见Bhowal 1964)。后代中20—25%是双体，单体约占75%。

“中国春”品种的大多数单体最初是从单倍体和不联会的染色体两个来源获得的。但是大多数品种天然发生单体的频率是很高的，分析几百个或几千个植株可能重新获得全部21个不同的单体。电离辐射可提高此频率，但同时产生其他的变异体。

单体分析，即利用单体将基因定位于染色体上，是根据有关基因的性质——显性、活跃隐性和钝性隐性，而采用不同的方法进行。

对于单基因显性，有利条件是位于单体上的基因，能在下一代除了缺体以外的所有植株里表现出来，即在93—99%的后代里表现出来。因此确定一个显性基因只要与21个单体杂交，鉴定 F_1 单体，观察其 F_2 群体是否明显地不符合3:1的比例，在第二代关键家系里，隐性基因都是缺体时，这种检查是有效的。

钝性隐性基因是一个这样的基因：它的行为好象是一个有缺陷的或无效的等位基因，也就是说，象二倍体植物的绝大多数突变体那样。它的作用在半合子(或甚至于不存在)时和纯合子时是一样的。当这种基因的纯结合植株与21个单体杂交时，其20个 F_1 代只表现显性表型，而在第21个 F_1 代里所有的单体(约占群体的75%)都是隐性表型。如果 F_2 是此关键组合的单体植株的后代，那么全部 F_2 个体都是隐性的。

活跃隐性基因，在二倍体里是罕见的，而在六倍体小麦里倒是常见的。正如半合子-无效等位基因那样也能了解到它们是活跃基因，其作用大部或全部依赖于其剂量。尤其是半合子象杂合子一样，或至少与纯合子比较更象杂合子一些。由于这种类型的典型基因，其关键家系 F_1 单体与任何一个其他的 F_1 的差异很小或全无差异，为了确定那一个是关键染色体，通常需要种植21个不同的 F_2 代。因为关键家系的 F_2 代分离约75%显性(单体和缺体)，25%隐性(双体)，正如其他的20个 F_2 代一样，细胞学的研究是需要的。在这个关键家系里，隐性性状都是双体，而在其余20个家系里大约只有25%是双体。

不管有关基因的性质是什么，只要鉴定几个 F_2 的双体和观察测定其 F_3 代，就可以很好地确定它的位点。在关键染色体家系里，每个 F_2 双体对于所研究的基因都是纯结合

的,而且 F_3 也不分离。其余20条染色体的每个 F_2 双体对于有关的等位基因,在四个纯合子中只有一种机会。因此,对从21个 F_2 群体中得来的每一个,仅有三个双体的 F_3 进行测试,是揭示哪条染色体携带所研究的基因的好机会。

随着代换系的产生可能进一步运用前述技术。在此程序里,经几次回交 F_1 里染色体单体被保留,成为轮回亲本的特定单体,然后自交,最后获得双体。因为在整个回交过程中,此染色体可保持为单体,它就没有机会与任何其他的染色体交换,因而恰似在非轮回品种里一样。如果回交次数够,实际上位于非轮回亲本其余20条染色体上的全部基因都已被排除。例如,经八次回交,这些基因的99.6%都将被排除,然后可以预期非轮回亲本的每个可辨认的基因将只在21个代换系中的一个,也是唯一的一个代换系里出现。

在代换系的培育里,有利条件是单体里的90—99%有功能的花粉粒有整倍体的全部21条染色体,而约75%的卵细胞只有20条染色体。因此当轮回亲本的单体接受相应的 F 或者回交单体的花粉时,达75%的后代有一条从非轮回亲本来的所要求的单体。然而,根据所涉及的染色体,1%以上的后代可能有一条单体是来自轮回亲本(母本),而不是来自非轮回亲本。因此用某些方法标记轮回亲本的单体是必要的,以便当它成为单体时能够识别并排除之。

虽然细胞学或遗传学标记的单体都能用来保证不留下它们,但几乎只用细胞学标记。这些标记单体是等臂或是具端着丝点染色体,在减数分裂时能够很容易识别出来。Anderson与Driscoll(1967)和Bielig与Driscoll(1973)提出利用异种,如黑麦或冰草属衍生而来的单体,每个这样的染色体携带一个以上的遗传标记。这种外来单体品系在细胞学上能够很容易地觉察出单价体的变迁(见下段),因为当存在单价体变迁时,外来染色体不能与同源转化小麦染色体配对。

每次回交之后再自交,以获得双体用于下次回交,这种染色体代换方法,在培育真正的代换系时含有某些失败的危险,不大可靠。因为会偶然发生“单价体变迁”(Person, 1956)。由于六倍体小麦二价体配对不完全有规律,以致单体植株的后代单体错换了染色体。虽然品种间不联会的倾向很不相同,但都存在,因而在一个单体传递的同时另一个单体就缺失,这是由于单体代换了除亲本里单体以外的另一个染色体的结果。如果不测定它的单体可靠性,则单价体变迁是会被察觉出来的。

现存的许多代换系,其中存在时间最长、研究得最多的是那些代换到“中国春”(有一整套首先可利用的单体系列)里的几个不同品种全部染色体的代换系(Sears等, 1957; Sheen与Snyder, 1964、1965)。许多附加系已经产生或即将产生,特别是因为它们数量效应的基因发现和研究方面有很大作用。Law(1967、1968)的可能以代换系进行遗传分析的精密论证,促使欧洲建立了小麦非整倍体合作机构,其主要目的是培育和最后利用大量的代换系。最初由Unran(1958)提出的基本利用步骤是:代换系及其非轮回亲本(仅仅只有一条染色体的差异)的杂种 F_1 与有关染色体单体回交。下一世代的单体植株就是 F_1 关键染色体的单体,而那些单体不能经受任何进一步的交换。自交的后代都是双体,因而是完全的纯合子。随后种植此群体,其中没有遗传变异,通过精确估价交换值,可能获得各关键染色体无论什么样的基因组合的效应。

在四倍体里也能获得单体,但保存时有一个严重的问题,即它们倾向于雄性不育和单体状况的雌性传递不良。然而Mochizuki(1970)发现大多数类型的单体种子倾向于

皱缩，他利用这种现象在一个硬粒栽培品种里获得了全部14个可能的单体。

(二) 三体 and 四体

三体象单体一样，大部分是从单倍体和3B缺体得来的，也有一些来自三倍体，有几个第一次在一些缺体里出现(Sears, 1954)。缺体里的三体能补偿缺失了的染色体，经鉴定，是它们的同源转化染色体。Kihara与Wakakuwa(1935)和Matsumura(1952)首先报道了他们所收集的D组染色体里发生这样的“巨型”类型。

三体与正常体的差异甚至比单体与正常体的差别还小，然而某些三体能从增加特殊基因剂量的效应里辨认出来。例如5A上的Q，2A、2B和2D上芒的促进基因。

三体的传递率在雌配子一方稍有降低(大约降到40%)，因为三价体形成的偶然失败，随之而来单价染色体经常丢失。在雄配子一方选择有利于排除额外染色体的花粉粒，结果产生约1—10%的四体，约45%的三体，其余为双体(Sears, 1954)。

曾获悉，四体大多数比缺体生长较旺而能育。然而除7A缺体患雌蕊败育外，第7群的四体单株粒数比缺体少。4B四体因叶坏死而长势弱、育性差(但仍比缺体好)。

减数分裂时，四体有时形成一个三价体和一个单价体，单价体常丢失，因而四体的某些配子只有21条染色体。此频率随有关染色体而变化，有利于雄配子选择的量变化很大，使某些四体如最著名的第三群的四体，自交的后代里三体频率高(约50%)，而大部分其他四体后代则有80%以上的四体。

三体和四体主要是提供染色体及其携带基因的剂量变化，便于研究每条小麦染色体0—4的剂量效应。

四体在确定染色体亲缘关系上也很有用。当一个特定四体补偿一条缺失染色体时，可以确定这两条染色体是同源转化的。在某种情况下，尤其是缺体不育时，可用补偿缺体四体代替缺体。例如5B染色体(常抑制同源转化染色体配对)缺失时，5B缺体5D四体常用作花粉的来源。当然缺体-四体不能很好地代替缺体，因为常常有这种情况，如果所研究的一个或几个基因在两个染色体上都存在，这对于产生各种纯合子里所涉及的一些基因，则似乎是真实的(Brewer等, 1969)。

(三) 次级非整倍体

除了整条染色体缺失和重复的原始非整倍体外，那些可称为次级非整倍体的，包括由着丝点错误分裂衍生而来的染色体的各种剂量或组合——即具端着丝点染色体和等臂染色体。既然对非整倍体和整倍体之间本质差异的看法可能有某些不一致，所以在这里明确规定非整倍体是染色体、染色体臂或着丝点数目变化的个体，或者是染色体臂在减数分裂时不能正常配对和分离的个体(例如在双重单等臂体里，即染色体的两个臂都是等臂的)。

减数分裂时未配对的一个染色体，通常到达中期赤道板较迟(如果都是这样)，则可能分裂或不可能分裂。在小麦里，如果它能到达赤道板，就会分裂，但可能是横向分裂而不是纵向分裂，结果是二个等臂的染色体各移向一极；或者是这样的分裂：三个臂移向一极，只有一个臂移向另一极。单价体这样错误分裂的频率因基因型而变化；根据报道，还因染色体而变化，“中国春”5A染色体约达40%(Sears, 1952)，还观察到

小麦体内的黑麦染色体甚至有更高的频率。

小麦染色体42个臂中的41个具端着丝点染色体是可以利用的 (Sears, 1954, 未发表), 只缺少7D的一个臂, 很少有理由怀疑这一个也能获得。如果知道一个染色体的二个具端着丝点染色体的相对长度, 则可称为L (长臂) 和S (短臂), 或称为 α 和 β (Kimber与Sears, 1968)。

具端着丝点染色体的一个重要用途就象单体一样, 可与其他完整染色体相区别。它的作用是排除未被发现的单价体变迁的危险, 恢复母系的而不是父系的单体。

等臂染色体象单体一样有用, 在同样方法里就象是具端着丝点染色体。实际上有时还好些, 因为具有二个剂量有关臂的单等臂体植株, 在遗传上较相应的单末端体更接近于正常体。这一点可能是重要的, 即单具端着丝点染色体勉强能育, 如单末端4A α ; 或迟熟, 如单末端5DL。现在只有约 $1/4$ 的染色体臂是等臂体。

42个臂中约有 $3/4$ 的单末端体 (或单等臂体) 是能育的, 就足以保持它们。双末端体全部能保持, 成为相当稳定的品系, 并用作具端着丝点染色体的来源, 以鉴定新的或有怀疑的非整倍体, 还可用于连锁试验。

在双末端体或单末端体条件下, 不能保持的具端着丝点染色体, 可以因第二个臂是一个单末端体而保持为双末端体。因此, 所有的雌配子携带有关的臂, 约 $3/4$ 缺失另一臂。有些具端着丝点染色体和同源的整条染色体一起保留下来。

有些染色体, 如2A和2B, 其中没有一个单末端体是容易保留下来的。对此, 用一个剂量的二个具端着丝点染色体的植株就更方便些。这些双重单末端体, 只产生约 $9/16$ 的20条染色体的配子, 而不是 $3/4$, 但是除此以外它们有单末端体的全部优点。双重单等臂体甚至会更有用, 因为它们在遗传学上是正常的, 但还没有获得它们。

对于非整倍体的检验, 双重双末端体 (即有关染色体的二个具端着丝点的每个都是一对) 甚至比双末端体好些。虽然它们有22对而不是21对, 但它们在遗传学上是正常的, 因而很有活力, 又是能育的。它们的配子包含二个具端着丝点染色体。

具端着丝点染色体、等臂染色体和整条染色体的不同组合, 都已偶然地或有计划地获得了, 有些已用于实用目的。例如, Muramatsu (1963) 将一个qqq基因5A三体自交得到一个四体后代。其四体中一条是一个携带q基因的等臂染色体。因而此植株是qqqqq, 与QQ相似。Feldman (1966b) 在5A、5B和5D的二个等臂染色体的后代里, 获得了三个等臂染色体的植株, 还观察到影响配对基因六个剂量的效应。产生这样的植株是因为二个等臂染色体常常相互配对失败, 然后偶然地移向同一极。

具端着丝点染色体在基因图研究中有很大的用途 (Sears, 1966)。从有关染色体的二个双具端着丝点的品系杂交得来的, 其上定有特定基因的这个臂很容易确定下来 (提供对着丝点的连锁不是太困难), 因为可能恢复携带该基因的分离者末端体的只有一个臂。而且该末端体重新恢复的频率就是此基因距着丝点的距离。

在确定与着丝点的连锁里, 大多数具端着丝点染色体的花粉竞争不过整条同源染色体的花粉, 这一点是有利的。如果具端着丝点染色体没有传递, 则在具端着丝点染色体上有一个等位基因的杂合子, 与纯结合隐性基因杂交时可作父本用。从具端着丝点染色体携带的等位基因恢复的百分比里可以直接读出交换值, 但总有一些传递, 所以至少对一个样本的关键组进行细胞学检查是必需的, 以便发现有多少携带着不是为了交换值的

具端着丝点染色体。如果此标记是在完整染色体的另一臂上，则不需要做细胞学分析。如果愿意的话，实际上可以利用杂结合作母本。

当一对染色体中有一个是具端着丝点染色体时，有理由怀疑靠近着丝点的交换值减少了。支持这种理论的证据，主要是从Endrizzi与Kohel（1966）的工作中用一个棉花染色体研究得来的；从小麦里也获得了一定程度的证实（Sears, 1972c）。

四、基因和图

小麦工作者所得到的基因，约有一半是抗病基因，特别是抗锈病基因。McIntosh（1973）从合适的家系里经过清晰的鉴定得到了如表所列的100多个位点，其中有17个抗秆锈，15个抗叶锈，8个抗条锈（表2）。另外，在分析过的大多数二倍体里，虽然叶绿素的位点很多，但只在4个位点上鉴定出有突变。可能由于育种者在病害抗性方面有极大的兴趣，对抗源进行了深入的研究，所以鉴定出大量的抗性基因。这些抗性基因通常不互作，不管小麦其他基因型如何，它们各是一个有效的抵抗真菌的特定致病性基因。叶绿素突变体之所以少，可能是由于叶绿素的产生通常需要三重基因，所以任何一个位点的缺失或突变，对叶绿素发育都没有明显的效应。

表中所列的基因中，约有 $\frac{2}{3}$ 已定位于染色体上，其中约有 $\frac{1}{2}$ 定位于染色体臂上，对于有些染色体用已知的着丝点位置可得到连锁图（见13页，）。

五、异附加系

六倍体小麦在遗传学上有很好的缓冲能力，容易容纳其他种、属的附加染色体。异附加系，即增加一对外来染色体。增加黑麦（7条）、小伞山羊草（7条）、顶芒山羊草（1条）、中间冰草（至少3条）、长穗冰草（2条）中任何一条染色体的异附加系都是可能的。

小麦与一个外来种杂交之后，或多或少会偶然发生一些附加系。通常与小麦一次或多次回交，然后几次自交，可对性状进行选择，例如选择非小麦亲本的抗病性。采用O'Mara（1940）技术的分类方式产生了其他一些附加系。这包括培育小麦—外来染色体的双二倍体，将它与小麦杂交培育外来染色体各单体，与小麦回交选择具有单独一条外来染色体的植株。这些植株表型的差异或附加染色体形态上的差异，通常就足以区别不同染色体的附加系。双体附加系（即附加系）是单体自交的产物，其有特色的表型性状更加显著。

附加系单体自交后代的双体频率比小麦单体自交后代的双体频率少得多。母本传递率多少是相同的，约25%〔虽然Riley等（1966a）发现顶芒山羊草2M染色体约为50%〕，但花粉粒却强烈地有偏向小麦单体排斥外来附加系单体的选择性；也就是21条染色体的雄配子在两种情况下都是有利的。相反，排斥外来染色体的花粉粒选择性有很大变化。对一些冰草属染色体的排斥能力是很小的，因为冰草属染色体的传递像25%花粉粒那样多；排斥黑麦染色体的能力稍大一点（Riley, 1960; Evans与Jenkins, 1960; Sears, 1967）；而严格排斥小伞山羊草6C^u染色体（传递率1.3%，Sears, 1956）。

表2 小麦已定基因、符号及其染色体位置(这里是已知的)

基因名称 ^①	符 号	染 色 体 位 置
总形态特征:		
方穗(或普通穗)	Q	5AL
密穗(或棒穗)	C	2D
圆粒	s1	3D
拟圆粒	S2	
短秆:		
矮生	Sd1, Sd2	
大姆指矮		4A
杂种缺陷:		
杂种坏死	Ne1, Ne2	5BL, 2BS
杂种缺绿	Ch1, Ch2	2A, 3D α
草丛矮缩	D1, D2, D3, D4	2D α , 2BL, 4BL 2D
腐烂	col, co2	6BS, 6D
异常叶绿素:		
厄特拜氏绿	v1a	3BS
翠绿508	v2a	3A
赫姆生氏绿	v1b, v2b	3BS, 3A
绿色素—1	cn-A1a	7AL
黄色	cn-A1b	7AL
绿色素—448	cn-A1c	7AL
绿色素—214	cn-D1	7DL
多毛的:		
茎节多毛	Hn	5AL
穗颈多毛	Hp, Hp(Tp5B), Hp(Tp6D)	4AB, 5BS, 6D
颖壳多毛	Hg	1AS
腊质的:		
腊质—1	w1	2BS
腊质—1 抑制	w1'	2BS
腊质—2	w2	2D α
腊质—2 抑制	w2'	2D α
缺叶舌:		
无叶舌	lg1, lg2	2B, 2D
有色的:		
紫芽鞘	Rc1, Rc2, Rc3	7A, 7BS, 7DS
紫秆	Pc	7BS
红颖	Rg1, Rg2	1BS, 1DL
红粒	R1, R2, R3	3A, 3B, 3D α
黑颖	Bg	1AS
拟黑颖	Pbc	3B
芒性状:		
顶芒—1 抑制	B1	5AL

(续)

基因名称 ^①	符 号	染 色 体 位 置
顶芒—2抑制	B2	6BL
冠状芒	Hd	4BS
减数分裂修饰基因:		
部分同源染色体配对	Ph	5BL
低温配对	ltp	5D
生理特性:		
早熟	e1	7BS
春化感应	Vrn3	5D
	Vrn1, Vrn2, Vrn4	
光周期感应	Pfd1, Pfd2	
与黑麦杂交能力	kr1, kr2	5B, 5A
花粉致死	Ki	6BL
育性恢复	Rf1, Rf2, Rf3, Rf4, Rf	1A, 7D, 1B, 6B, 6D
拟斯卑尔脱基部不实	bs	5D
蛋白质:		
乙醇脱氢酶	Adh-A1, Adh-B1, Adh-D1	4A α , 4BL, 4DS
胺肽	Amp-A1, Amp-B1, Amp-D1	6A α , 6BS, 6D α
对Puccinia graminis 反应:		
对秆锈反应	Sr5; Sr6; Sr7a, b; Sr8; Sr9a, b, d; Sr11; Sr12; Sr13; Sr14; Sr15; Sr16; Sr17; Sr18; Sr19; Sr20; Sr21; Sr22; Sr23; Sr2; Sr10.	6D; 2D α ; 4BL; 6A α ; 2BL; 6BL; 3B; 6A β ; 1BL; 7AL; 2BL; 7BL; 1D; 2B; 2B; 2A; 7AL; 4A.
对Puccinia recondita 反应:		
对叶锈反应	Lr1; Lr2a, b, c; Lr3; Lr9; Lr10; Lr11; Lr12; Lr14a, b, ab; Lr15; Lr16; Lr19; Lr20; Lr21; Lr22; Lr13; Lr17; Lr18.	5DL; 2D α ; 6BL; 6BL; 1AS; 2A; 4A; 7BL; 2D α ; 4A; 7D; 7AL; 1D; 2D α .
对Puccinia glumarum 反应:		
对条锈反应	Yr1; Yr7; Yr8; Yr2; Yr3a, b, c; Yr4a, b; Yr5; Yr6.	2A; 2B; 2D.
对Erysiphe graminis 反应:		
对白粉病反应	Pm1; Pm2; Pm3a, b, c; Pm4; Pm5; Pm6.	7AL; 5DS; 1AS; 2A; 7BL; 2B.
对Tilletia spp.反应:		
对腥黑穗病反应	Bt1; Bt4; Bt5; Bt6; Bt7; Bt2; Bt3; Bt8; Bt9; Bt10.	2B; 1B; 1B; 1B; 2D.
对Mayetiola destruc- tor的抗性:		
抗小麦瘰蚊	H1; H2; H3; H4; H5; H6.	
对Toxoptera grami- num的抗性:		
抗麦二叉蚜	g ^b	
颖壳韧度:		
坚韧	Tg	2D α

注①: 只包括这些已知其家系存在的基因。来源和出处参考McIntosh(1973)。