

# 普通小麦异代换系的产生和利用

张学勇 陈淑阳 李振声

(中国科学院西北植物研究所, 陕西杨陵)

本世纪 30 年代,秋水仙素抑制纺锤丝形成和移动功能的发现为人工合成多倍体提供了有力手段,小黑麦 (*Triticosecale*, wittmarck) 作为一个人工合成新物种在生产上逐渐开始发挥作用。组织培养技术在远缘杂交中的应用,使许多种、属间杂交获得成功。在小麦与多倍体亲缘种、属杂交中也产生了许多新的异源八倍体,如八倍体小偃麦 (*Tritielytrigia* or *Agrotiitricum*) 等。但这些异源多倍体新物种由于有一个完整染色体组的导入,常带来一些不利的性状,如稳定性差、晚熟、种子饱满度差、不易脱粒等,迫使育种工作者有选择地引进个别有用基因或染色体,以助于人工合成异源多倍体在生产上的直接利用。

## 一、异代换系的选育方法

Katerman 1938 年首次发现了 5R(5A) 毛颈代换系, O'Mara 和 Jenkins<sup>[23,50]</sup> 在前人及自己研究的

基础上,于 50 年代初提出了人工选育普通小麦异代换系的方案,后经 Unrau 和 Sears 及 Riley 和 Kimber<sup>[5,22]</sup> 等人的充实和完善,形成了一个系统模式: 1) 受体品种单体与相应的二体附加系杂交; 2) 在  $F_1$  选择双单体植株自交; 3) 在双单体自交后代中选择异代换系。在双单体植株自交时,小麦单体染色体与外源染色体发生激烈竞争(通过配子),使自交后代中代换植株出现频率偏低,因此 Kaltsikes 等<sup>[26]</sup> 提出对双单体植株用附加系再回交一次,在回交后代中选择  $2n = 20''W + 1'W + 1'R$  植株(以黑麦为例)自交,可提高代换植株出现频率(图 1)。但是,如果欲代换的外源染色体与相应的小麦单体染色体在形态、结构或外部性状表现上无多大差异时,代换系的初步识别鉴定就会比较困难,为克服这一缺点,Riley 和 Kimber<sup>[5,22]</sup> 曾建议用受体品种的单端体代替单体。这一选育方法的缺点是: 1) 必须选育出异附加系; 2) 细胞学工作量过

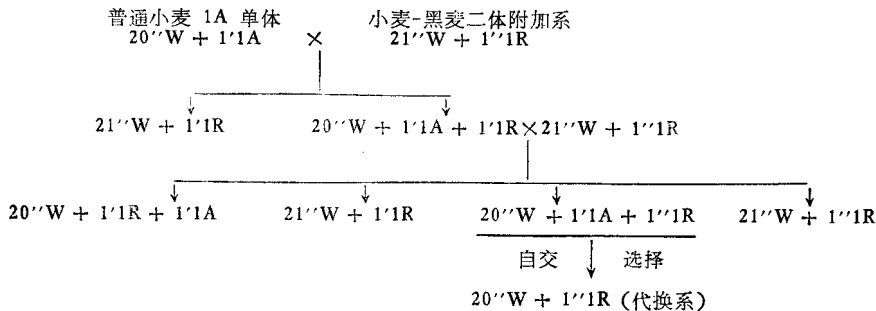


图 1 普通小麦异代换系的选育(以小偃麦代换系为例)

大; 3) 所需时间太长。

为了简化异代换系的选育过程,缩短选育时间, Kota 和 Dvorak<sup>[13,42]</sup> 提出了直接定向选育异代换系的新方法,其理论基础是外源染色体通过雄配子向后代的传递能力决定于该染色体对小麦配子所缺的小麦染色体的补偿能力<sup>[14,22,29]</sup>。基本过程是: 1) 单端体作母本与二倍体亲缘种属杂交,经染色体加倍后选择(缺)双二倍体; 2) 用单端体作母本连续回交 1—2 次; 3) 在回交后代中选择  $2n=41$  的个体,自交后可得到异代换系(图 2)。按这一方法得到了中国春-高大山羊草 (*Ac-*

*longissima*)  $6B^1(6B)$  代换系。

李振声等<sup>[1,40,41]</sup> 在普通小麦与长穗偃麦草 (*Agropyron elongatum*  $2n=70$ ) 的杂交后代中得到了一个  $4E(4D)$  蓝粒代换系,蓝粒基因呈显性遗传,当蓝单体代换系自交时,种子颜色以深蓝、中蓝、浅蓝、白色 4 色分离,深蓝为二体代换系,中蓝和浅蓝为单体代

Zhang Xueyong et al.: Production and Utilization of Alien Substitution Lines of Common Wheat

本文于 1988 年 11 月 5 日收到。

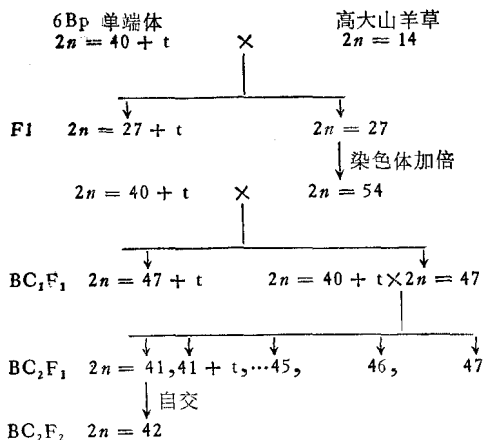


图2 单端体回交选育普通小麦异代换系<sup>[34]</sup>

换,白色为4D缺体,因此,不需要细胞学鉴定就可得到大量的4D缺体。在此基础上,提出了另一快速选育异代换系的方法——“缺体回交法”。其基本步骤是:1)缺体与供体杂交,经秋水仙素处理得到(缺)双二倍体;2)用缺体回交1—3次,自交选择即可得到异代换系(图3)。按这一方法得到了普通小麦-荆州黑麦4R(4D)代换系。值得强调的是异源染色体只能有效地代换受体品种中功能上与其相似的染色体,代换和被代换的染色体很可能由同一原始祖先的同一条染色体进化而来<sup>[38,41]</sup>。如果通过易位的方法把蓝粒基因易位到其它小麦染色体上,建立一整套蓝单体系统,进而获得许多优良品种的缺体品系,用“缺体回交法”选育大量异代换系就会成为可能。

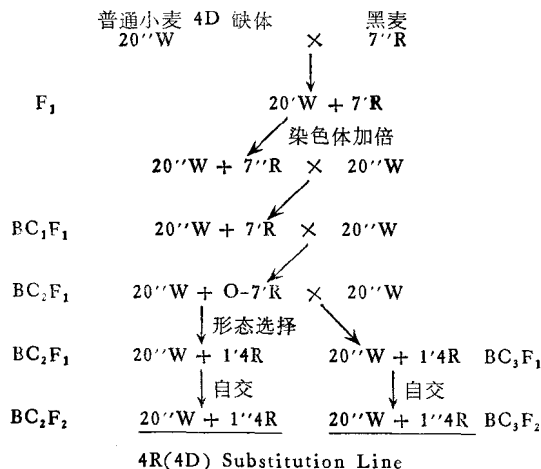


图3 缺体回交法选育普通小麦异代换系方法(未发表)

常规的选育异代换系的方法(图1)至少需要9代才能得到异代换系,而后两种方法只需4—5代就能得到异代换系,并且细胞学工作量比较小。但是这两种方法有其局限性,因为要得到小麦与某一异源种属的不同代换系,必须合成许多不同的(缺)双二倍体,如

果野生亲缘种、属与小麦杂交很困难,则后两种方法的工作量也是比较大的。

胡含等<sup>[3,22,61]</sup>对普通小麦×六倍体小黑麦、普通小麦×八倍体小黑麦及普通小麦×八倍体小偃麦的F<sub>1</sub>代进行花药培养,从花粉植株中得到了一些小麦-黑麦、小麦-偃麦草异代换系和附加系,开辟了一条选育异代换系的新途径,可以预见,随着鉴定方法的改进和完善,这一方法将显示出很大的优越性。

在小麦与小黑麦的相互杂交改良中,R组和D组染色体之间常发生代换,主要是黑麦的抗逆性向小麦转移和小麦的优良品质向小黑麦转移,而且代换的发生与单个染色体的大小和DNA含量及所处生态环境有关。Gustafson 和 Kaltsikes 等<sup>[19,20,26]</sup>对此作过详细的研究。

表1总结了世界各国获得的一些主要的普通小麦异代换系。一般来说亲缘种属与普通小麦进化上关系愈近,则愈容易得到代换系,并且代换系生长发育愈正常。

## 二、普通小麦异代换系的鉴定方法

常用的小麦异代换系的鉴定方法有:1)观察染色体大小、形态、结构的变化,如随体的有无,臂比的大小等;2)观察异代换系与中国春杂交F<sub>1</sub>的减数分裂行为;3)用染色体分带技术鉴定异代换系;4)利用标记性状和生化手段鉴定异代换系<sup>[15]</sup>。

## 三、小麦异代换系的理论和应用价值及其改良

小麦异代换系的理论价值在于:1)进行亲缘种属的基因定位,研究亲缘种属各个染色体在小麦背景下的遗传作用;2)研究小麦及其亲缘种属之间的进化关系;3)作为向小麦转移外源有用基因片段的基本材料。

一个代换系要在生产上推广,必须满足如下条件:1)细胞有丝分裂和减数分裂稳定性强;2)外源染色体对被代换的普通小麦染色体补偿良好;3)外源染色体必须载有受体品种或小麦其它品种所没有的优良性状基因,如抗病基因;4)异源染色体携带优良性状基因的同时,不带入或很少带入不良性状基因。

生产上推广的“Zoba”,“Salzmude”,“Barewiltzn”“Orlando”,“Sladin”,以及我国先后引进的“山前麦”,“洛夫林”系统都是1R(1B)代换系<sup>[2,63]</sup>。这些品种遗传稳定性好,对三锈及白粉病有很强的抗性,西欧、东欧各国已大面积推广,我国作为锈病及白粉病抗源已育成许多抗病品种,在生产上发挥了很大作用。从这一点上来看,代换系的前途是光明的。遗憾的是大部分代换系都不能满足这些要求,随着完整的一对染色体被代换,常常带来一些不良性状,或者补偿能力差,这些缺点严重妨碍着代换系在生产上的直接利用。

表1 普通小麦异代换系

供体种属及染色体	被代换的小麦染色体	参考文献	供体种属及染色体	被代换的小麦染色体	参考文献
小伞山羊草 <i>Ae. umbellulata</i>			载有 Lr 基因的染色体	7A	[18,54,62]
1U 黑色颖壳	1A, 1B, 1D	[38,51]	载有 Lr 基因的染色体	3A, 3D	[11,18,54]
2U	2A, 2B, 2D	[51]	载有 Sr 基因的染色体	7D	[11,18]
5U	5A,5B,5D	[11]	对花叶病毒免疫	4B	[11]
7U	7A,7B,7D		7Ag Sr	5Bs/7Bs	[11]
易变山羊草 <i>Ae. variabilis</i>			载有 Sr 基因的染色体	7A, 7B, 7D	[11]
A 黑色颖壳	1A,1B,1D	[11]	大麦 <i>Hordeum vulgare</i> . CV. Betze		
G 芒变长	2A, 2B		6H	6A, 6B, 6D	[48,60]
E	5B		4H	4A	
尾状山羊草 <i>Ae. caudata</i>			3H	3A, 3B, 3D	[11]
代换后穗部变黑	未确定	[11]	5H	5A	
5C	5A, 5D		智利大麦 <i>Hordeum chiele</i>		
高大山羊草 <i>Ae. longissima</i>			7H	7A, 7B, 7D	[48]
C	1B	[11]	7H <sup>a</sup>	7A, 7D	
D	4B		国王二号黑麦 <i>Secale cereale</i> CV. King II.		
A	6B		1R	1A	[11,47]
6B <sup>1</sup>	6B	[34]	2R	2A, 2B, 2D	[47]
二角山羊草 <i>Ae. bicornis</i>			6R	6A, 6B, 6D	[47]
3S <sup>b</sup>	3A	[11]	6RL	6B,6D	[47]
7S <sup>b</sup>	7B		帝国黑麦 <i>Secale cereale</i> CV. Imperial		
沙融山羊草 <i>Ae. sharonesis</i>			1R	1A	[11,47]
4S 优先传递	4A, 4B, 4D	[38,45]	2R	2B, 2D	
顶芒山羊草 <i>Ae. comosa</i>			3R	3A, 3B, 3D	[7]
2M	2A, 2B, 2D	[38,51]	5R	5A, 5B, 5D	[7]
长穗偃麦草 <i>Agropyron elongatum</i> 2n = 14			5RL	5A, 5D	[7]
1E	1A,1B,1D	[12,13]	<i>Secale cereale</i> CV. Dakold		
2E	2A,2B, 2D		1R	1B	[11]
4E	4A,4B, 4D		1R	3B	
6E	6A,6B, 6D		4R/7R	4B,7B, 4D	[23]
7E	7A,7B,7D	[11]	5R	5A, 5D	
3E/5E	3A, 3B		6R	6A, 6D	
长穗偃麦草 <i>Agropyron elongatum</i> 2n = 70			高山黑麦 <i>Secale monatum</i>		
载有 Lr19, Sr25 基因的染色体	7A, 7B, 7D	[6,7,54]	1R	1B	[11]
载有抗锈基因的染色体	1D	[18]	2R	2A, 2B, 2D	[47]
载有抗锈基因的染色体	3D	[18,54]	6R	6A, 6B, 6D	[11]
载有 Sr 基因的染色体	6A, 6B, 6D	[18,24]	7R	7A,7B	[33]
载有 Lr 基因的染色体	7D	[18]	1R Sr, Lr, Yr	1B	[33,45]
载有对条状花叶病毒免疫基因的	4D, 5D, 6D	[18,36]	5R	5A	[11]
4E 蓝粒 3条染色体	4D	[1,18,31,36,40,41]	5RL	5A	[11]
中间偃麦草 <i>Agropyron intermedium</i> 2n = 42					

Riley 和 Chapman<sup>[8,22]</sup>指出,黑麦的一些重要特征特性通过简单的染色体附加或代换是很难转移到小麦中去的,这一点在小麦-偃麦草附加系及代换系中表现也比较突出,说明许多有用性状受复杂的遗传系统所

控制,当把单个的外源染色体通过附加或代换的手段分离出来时,原有的遗传系统被破坏,从而使附加系和代换系表现不出原亲缘种属的理想性状。另一方面,植物在自身的进化过程中,自然选择与人类的选择有许

多方面是相矛盾的,从而使普通小麦与其野生亲缘种属发生质的差异,因此要从它们的杂交后代中得到各方面都十分理想的材料是很困难的。另外,由于代换系的选育受材料的局限性比附加系和易位系(的选育)更大,对外来整条染色体的强烈排斥以及鉴定手段上的困难,使代换系在数量上受到很大限制。造成异代换系不理想的另一些可能原因是:1)外源染色体没有携带某些特定的重要基因,从而随着小麦的某一对染色体被代换,这对染色体所带的某些重要基因在代换系中就不复存在了;2)外源染色体带有一些有害基因;3)外源染色体与小麦细胞核或细胞质发生不良互作。根据这些可能的原因,人们提出了一些代换系改良的可能途径:1)设法突破材料的局限性,选育大量的异代换系,从中选择优良类型;2)将同一外源染色体代入不同的小麦品种,以期找到更有利的互作基因型;3)用同一外源染色体代换同一部分同源群的其它小麦染色体,期望能代换不影响产量和品质的小麦染色体;4)用来源于同一亲缘种属不同变种或品种的不同异源染色体代换系间相互杂交,或用来源于不同种属的同一小麦染色体异源代换系间相互杂交,通过交叉重组形成一条新的理想的异源染色体,进一步应用于异代换系及易位系的选育;5)用着丝点融合的方法改良异代换系。如果外源染色体和与其部分同源的某一小麦染色体同处于单价体状态,着丝点在断裂融合过程中可能会产生错误的结合,重建一条新的染色体,其中一个臂来自普通小麦,而另一个臂来自外源染色体,这样有可能产生理想类型,许多生产上推广的抗病品种都是1B/1R着丝点融合体;6)用诱发易位的方法转移有用的异源染色体片段, Sears<sup>[55,56,57]</sup> 对此作过详细的研究,在此不再赘述。

总之,小麦染色体操作是一项艰巨而有趣的研究工作,它需要植物分类学、遗传学、生理学、病理学及育种工作者的密切合作,共同探索,不断开辟和应用新的研究方法和手段,为更有效地进行小麦改良而努力。

## 参 考 文 献

- [1] 李振声等: 1982. 遗传学报, 9(6): 431—439.
- [2] 李振声等: 1985. 小麦远缘杂交, 科学出版社, 第1—51页.
- [3] 王敬驹等: 1975. 遗传学报, 2: 72—77.
- [4] Badave, N. S. et al.: 1985. *Theor. Appl. Genet.*, 70: 536—541.
- [5] Barber, H. N. et al.: 1968. *In Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 147—150.
- [6] Bielig, L. M. and C. J. Driscoll: 1970. *Genetic Research*, 16: 317—323.
- [7] Bielig, L. M. and C. J. Driscoll: 1973. *In Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 147—150.
- [8] Chapman, V. et al.: 1970. *Nature*, 226: 376.
- [9] Darvey, N. L.: 1973. *In Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp.* pp. 155—159.
- [10] Driscoll, C. J.: 1981. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 292: 135—146.
- [11] Driscoll, C. J.: 1983. *Third copendium of wheat-alien chromosome lines. (Supplement to the Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp.)*.
- [12] Dvorak, J.: 1980. *Can. J. Genet. Cytol.*, 22: 237—259.
- [13] Dvorak, J. and K. C. Chen: 1984. *Can. J. Genet. Cytol.*, 26: 128—132.
- [14] Endo, J. R.: 1982. *Can. J. Genet. Cytol.*, 24: 201—206.
- [15] Figuerias, A. M. et al.: 1986. *Theor. Appl. Genet.*, 72: 826—832.
- [16] Gill, K. S.: 1984. *Crop Improvement (Indian)*, 11: 76—87.
- [17] Gupta, P. K.: 1968. *Indian J. Genet. Plant Breeding*, 29: 163—172.
- [18] Gupta, P. K.: 1979. *In "Ann. Rev. Plant Sci."*, Edited by Malic, C. P. (Indian), pp. 183—193.
- [19] Gustafson, J. P.: 1983. *In "Cytogenetics of Crop Plants"*, Edited by swaminathan, M. S. et al., pp. 225—250.
- [20] Gustafson, J. P. and M. D. Bennett: 1976. *Crop Sci.*, 16: 688—693.
- [21] Hart, G. E.: 1979. *Stadler Genet. Symp.*, 11: 9—29.
- [22] Hu Han: 1981. *In "Plant Cell Culture in Crop Improvement"*, Edited by S. K. Sen & Keneth. L. Giles. Pub. Indian, pp. 145—157.
- [23] Jenkins, B. C.: 1966. *Hereditas (Suppl.)*, 2: 279.
- [24] Johnson, R.: 1966. *Can. J. Genet. Cytol.*, 8: 279—292.
- [25] Johnson, R. and G. Kimber: 1967. *Genetic Research*, 10: 63—71.
- [26] Kaltsikes, P. J. et al.: 1984. *Can. J. Genet. Cytol.*, 26: 105—110.
- [27] Kimber, G.: 1968. *In Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 62—68.
- [28] Knott, D. R.: 1961. *Can. J. Plant Sci.*, 41: 103—123.
- [29] Knott, D. R.: 1964. *Can. J. Genet. Cytol.*, 6: 500—507.
- [30] Knott, D. R.: 1968. *In Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 201—211.
- [31] Knott, D. R.: 1958. *Can. J. Botany*, 36: 571—574.
- [32] Knott, D. R.: 1978. *In Proc. 4th Int. Wheat Genet.*

- Symp., pp. 354—357.
- [33] Koller, D. L. and F. G. Zeller: 1976. *Genet. Res.* (Cambridge), 28: 177—188.
- [34] Kota, R. S. and J. Dvorak: 1985. *Can. J. Genet. Cytol.*, 27: 549—588.
- [35] Krush, G. S.: 1973. In *Cytogenetics of Anuploids*, Edited by Krush, G. S. pp. 238—258.
- [36] Larson, R. I.: 1973. In *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 173—177.
- [37] Larter, E. N. and K. Koda: 1981. *Can. J. Genet. Cytol.*, 23: 679—688.
- [38] Law, C. N.: 1983. In "Ann. Report Plant Bre. Inst. Camb.", pp. 58—73.
- [39] Lee, Y. H. et al.: 1970. *Crop Sci.*, 10: 144—145.
- [40] Li Zhensheng et al.: 1983. *Z. Pflanzenzüchtg.*, 90: 265—272.
- [41] Li Zhensheng et al.: 1986. *Cereal Res. Communication*, 14: 133—136.
- [42] Lukaszewski, A. J. et al.: 1982. *Theor. Appl. Genet.*, 63: 49—55.
- [43] Maan, S. S.: 1975. *Crop Sci.*, 15: 287—292.
- [44] May, C. E. and R. Apples: 1982. *Can. J. Genet. Cytol.*, 24: 285—291.
- [45] Mettin, D.: 1973. In *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 180—184.
- [46] Miller, F. G. et al.: 1982. *Theor. Appl. Genet.*, 61: 27—33.
- [47] Miller, T. E.: 1984. *Can. J. Genet. Cytol.*, 26: 578—589.
- [48] Miller, T. E.: 1985. *Can. J. Genet. Cytol.*, 27: 101—104.
- [49] Muramatsu, M. and N. Kawada: 1983. In *Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 341—347.
- [50] O'Mara: 1946. *J. G. Res. Genet. Soc. Am.*, 15: 62.
- [51] Riley, R. and C. N. Law: 1984. In *16th Stadler Symp. genet.*, pp. 301—322.
- [52] Riley, R. and G. Kimber: 1966. In *Ann. Report Plant Breed. Inst. Camb.*, pp. 6—36.
- [53] Sandha, G. S. et al.: 1984. *Crop Improvement* (Indian), 11: 119—122.
- [54] Sears, E. R.: 1968. In *Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 53—59.
- [55] Sears, E. R.: 1972. *Stadler Symp.*, 4: 23—38.
- [56] Sears, E. R.: 1981. In "Wheat Science-Today & Tomorrow", Edited by Evans, L. T. Pub. London Camb. University Press, pp. 78—89.
- [57] Sears, E. R.: 1983. In "Gene Structure & Function in Higher Plants", Edited by Reddy, G. M. et al., Oxford & Ibh Pub. Co. (New Delhi), pp. 149—155.
- [58] Sears, E. R.: 1983. In *Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 5—12.
- [59] Shchapova, A. I. et al.: 1982. *Cereal Res. Communication*, 10: 33—39.
- [60] Shepherd, K. W. and A. K. M. R. Islam: 1981. In "Wheat Science-Today and Tomorrow", Edited by Evans, L. T. Pub. London Camb. University Press, pp. 107—128.
- [61] Wang Xingzhi and Hu Han: 1985. *Theor. Appl. Genet.*, 70: 92—96.
- [62] Wienhus, A.: 1973. In *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 201—207.
- [63] Zeller, F. J.: 1973. In *Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp.*, pp. 209—221.

## 欢迎订阅《中国畜牧杂志》

《中国畜牧杂志》系中国畜牧兽医学学会主办、北京农业大学畜牧系编辑、出版的唯一全国畜牧综合性科技和学术期刊；也是我国创办最早的科技刊物之一。

本刊具有提高与普及、面向生产、面向基层、注重实用，讲究效益等特点。融科学性、理论性、实用性为一体，蜚声中外，备受广大读者欢迎。主要内容：畜禽的饲料、饲养、遗传、育种、繁殖技术，牧草等方面的科研成果和生产试验。设有实验研究、调查报告、经验交流、信息动态、国外畜牧、畜牧兽医站、专业户园地、文献综述、基础知识讲座等栏目。适合全国广大畜牧兽

医院校师生、科研、生产技术人员及农村专业户、农村知识青年订阅。

本刊为双月刊，64页。敬请广大读者务于10月底前后向当地邮局(所)从速办理订购。

邮订代号：82—147

本刊同时经办国内外有关畜牧、兽医方面的广告业务。欢迎刊用。

欢迎订阅！欢迎赐稿！  
《中国畜牧杂志》编委会