

中国农业部科技发展中心负责翻译了题为：“Consensus Document on the Biology of *Triticum aestivum* (Bread Wheat)”, Copyright OECD, 1999 的英语文件。经济合作和发展组织不会对于相对原文内容的中文翻译质量及其一致性予以负责。

Translated under the responsibility of the Development Center for Science and Technology, Ministry of Agriculture of People's Republic of China, from the original English edition published under the title “Consensus Document on the Biology of *Triticum aestivum* (Bread Wheat)”, Copyright OECD, 1999. The OECD is not responsible for the quality of the Chinese translation and its coherence with the original text.

第二章

普通小麦 (*Triticum aestivum*) 生物学特性的共识文件*

第一节 作为作物的总体描述和应用， 包括分类和形态

普通小麦 (*Triticum aestivum*) 属于禾本目 (颖花目) [Poales (Glumiflorae)]、禾本科 [Poaceae (Gramineae)]、小麦族 (Triticeae)、小麦属 (*Triticum*)。小麦族有 18 个属，分为小麦亚族 (Triticinae) 和大麦亚族 (Hordeinae)。小麦亚族主要包括小麦属 (*Triticum*)、山羊草属 (*Aegilops*)、黑麦属 (*Secale*)、冰草属 (*Agropyron*) 以及簇毛麦属 (*Haynaldia*) (Odenbach, 1985; Zeller, 1985; Körber-Grohne, 1988)。

小麦属为春季或冬季播种的一年生作物。小麦属作物具有以下形态学特征：短的叶舌和小穗，并且有的有毛。茎秆光滑、无毛、通常为中空的，较实心秆多见。株高为 0.7~1.6 m。穗通常为四方形，穗轴易断或坚硬。每个小穗有 2~5 朵小花，每朵小花可以产生一个麦粒 (颖果)，腹面有腹沟。颖壳为龙骨状，在普通小麦等的穗上部带有锯齿状的长芒或无芒。麦粒是松散的 (裸麦) 并且容易脱落。小穗轴在成熟期的时候不容易脱落。由于斯卑尔脱小麦子粒被外壳紧紧包裹住，所以在脱粒的过程中它们不容易脱落 (Garcke, 1972; Geisler, 1991)。

普通小麦是温带作物。在欧洲，小麦种植的北部边界位于苏格兰南部 (北纬 60°)，有时会超出这个区域 (斯堪的纳维亚中部达到北纬 64°)。在北美，小麦种植区域到达北纬 55°。在南半球，小麦的种植有类似的模式。在阿尔卑斯山脉，小麦可以在海拔 1 500 m 以上的地方生长 (Körber-Grohne, 1988; Geisler, 1991)。

普通小麦种子萌发的最低温度为 3~4 °C，但开花温度要求在 14°C 以上。春小麦的营养生长周期为 120~145 d，冬小麦则为 280~350 d。一些小麦品种需要长的光周期；有些品种，尤其是欧洲南部的栽培品种对日照长度不敏感。收获的果实，即植物学上具有颖果的麦粒，含有 80%~84% 的胚乳、接近 60% 的碳水化合物 (淀粉)、大约 10%~16% 的蛋白质、约 2% 的脂肪和 13% 的水分 (Hömmö and Pulli, 1993)。小麦粉是一种重要的产品，小麦属内不同种的淀粉粒具有不同的生物学特性。例如，硬粒小麦 (*T. durum*) (制通心粉用小麦) 的面粉可用来制作意大利面和粗粒小麦粉类的面食。另一方面，普通小麦 (*T. aestivum*) (面包小麦) 的面粉中谷蛋白含量高，所以非常适合烘焙。斯卑尔脱小麦

* Originally published by OECD in English under the title: "Consensus Document on the Biology of *Brassica napus* L. (Oilseed Rape)" © 1997 OECD.

蛋白质含量高。由于遗传变异和多变的环境条件造成的差异，会出现蛋白质含量和淀粉含量都高的品种（Körber - Grohne, 1988）。

第二节 农业生产

在北半球，依据地理位置和前一茬作物的不同，可以在 8 月下旬到 12 月下旬之间播种冬小麦，一般在 9 月中旬到 10 月下旬之间。冬小麦种子需要在 $-1^{\circ}\text{C}\sim 8^{\circ}\text{C}$ 的温度下进行 40~70 d 的春化作用（Geisler, 1970、1971；Kübler, 1994）。Hömmö 和 Pulli (1993) 曾报道冬小麦的最低耐寒温度为 -25°C 。

春小麦种子只需要进行 3~5 d（Geisler, 1970）或者是 0~14 d（Reiner et al., 1992）的春化作用。光周期对春小麦萌芽具有决定性的影响。春小麦幼苗的耐寒温度为 -5°C （Hömmö and Pulli, 1993）。春小麦的播种时间在 1—5 月之间（Kübler, 1994）。

在农业生产中，普通小麦（*T. aestivum*）通常是一种轮作作物。甜菜、菜豆和玉米（*Zea mays*）或饲料玉米是小麦很好的前茬作物（Kübler, 1994）。油菜和冬播大麦的种植面积大，可以与很多作物进行轮作，其中包括冬小麦。在美国的西部大平原地区常采用小麦/休耕轮作模式。在轮作生产体系中，频繁地将小麦用作轮作作物可能会产生植物病害（见本章附录 1）问题。

随着大面积田间作物的栽培和收获，有些小麦种子可能没有被收获回来，仍然留在土壤中，直至下一季的后茬作物出苗前后才萌发。某些情况下，这些“自生植物”会与下一季播种的作物产生很强的竞争作用，需要对其进行化学或机械防治。对大多数田间作物种类而言，前茬作物种子的自生是常见问题，但这很大程度上取决于作物生产过程中的管理措施。例如，收获的速度决定了遗漏种子的多少。另外，收获后对土壤进行适当的处理可以减少自生植物问题。

据报道，在小麦生产的田间，存在大量的双子叶植物杂草和少数的单子叶植物杂草。当收获时，如果这些杂草的种子被混合到小麦子粒中，将降低面粉的品质（Wolff, 1987）。

植物育种时，为了将繁殖种子的小麦植株与其他植株分离开来，可以用防油纸袋或是玻璃纸袋套在穗部（Mandy, 1970；Saatgutverordnung/BGBl, 1986）。如果没有这些，需要采用最适当的空间隔离带来防止杂交。例如，在德国，对于小麦育种虽然没有最小隔离带的限制，但是收获脱粒时需要与临近的其他植株分开，并且要有一个最小为 40 cm 的缓冲区，以防止种子的机械混杂（Saatgutverordnung, 1986）。

第三节 起源中心、多样性和地理分布

小麦的历史

关于裸麦的最早考古发现（公元前 6 800—前 5 200 年）来自于土耳其南部、以色列、叙利亚、伊拉克、伊朗以及格鲁吉亚境内的高加索山脉南部。在那个时候，一粒小麦、二粒小麦以及大麦是小亚细亚地区的主要谷类作物，其中小麦仅限于在这些区域生长。有证

据表明,在公元前5 000年后期至公元前4 000前期的新石器时代晚期,在南高加索地区的定居点有裸麦种植。在克里米亚的一些地方发现了铜器时代晚期(约公元前1 000—前900年)的裸麦标本,这是小麦早期种植的重要区域。考古证实以色列的小麦也是始于这一时期(Körber - Grohne, 1988)。

在中欧,最古老的小麦子粒[普通小麦(*T. aestivum*),二粒小麦(*T. dicoccon*)和一粒小麦(*T. monococcum*)的混合体]来自新石器时代(公元前4 600—前3 800年)的土壤标本。在新石器时代晚期开始的时候,裸麦在一些地方开始成为重要的作物,包括内卡河及其河岸附近和阿尔斯卑北部山脚下广袤地区的居住地。到了罗马帝国时代,小麦蔓延到地势较低的莱茵河地区,较低的默兹河和斯凯尔特河口,并成为主要的谷类作物。再往南,斯卑尔脱小麦成为主要作物。在罗马后期和中世纪阿尔卑斯山北部的小麦种植减少。在考古发掘地点有证据表明,在公元800—1 200年间几乎没有小麦种植(Körber - Grohne, 1988)。

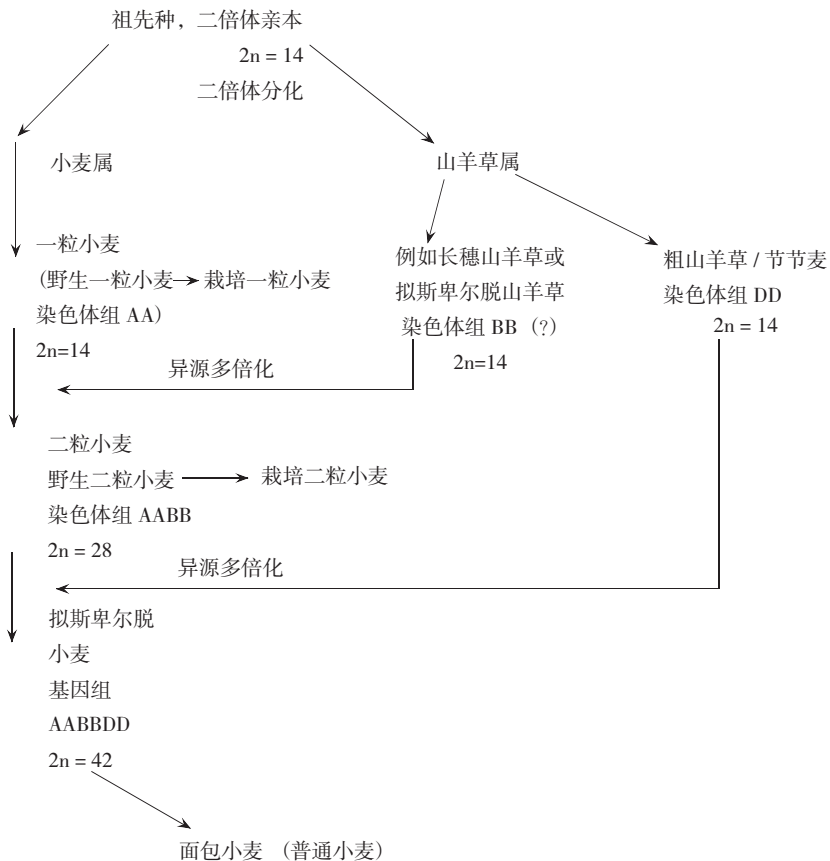


图1 二倍体一粒小麦世系概述

资料来源: Körber - Grohne, 1988; Sitte et al., 1991; Zeller and Friebe, 1991。

20世纪40年代后,人们才清楚地了解了小麦的起源,这主要归功于美国哥伦比亚密苏里大学的E. R. Sears在1939—1980年(MacFadden and Sears, 1946)的工作。小麦的

进化始于未知的二倍体亲本，此后因二倍体小麦的分化出现了小麦属和山羊草属。小麦属的演化（见图 1）始于一粒小麦系（*T. monococcum*，染色体组 AA），由野生一粒小麦（*T. boeoticum*）驯化为栽培一粒小麦（*T. monococcum*）。野生一粒小麦（AA）与拟斯卑尔脱山羊麦（*Ae. Speltoides*）后代（染色体组 BB）经杂交和加倍产生了四倍体二粒小麦 [圆锥小麦（*T. turgidum*），染色体组 AABB]，其中野生二粒小麦（*T. dicoccoides*）驯化为栽培二粒小麦（*T. dicoccon*）。对于 B 染色体组的起源目前还有争议，拟斯卑尔脱山羊草（*Ae. Speltoides*）、高大山羊草（*Ae. Longissimum*）、二角山羊草（*Ae. Bicornis*）、西尔斯山羊草（*Ae. Searsii*）和沙融山羊草（*Ae. Sharonense*）都可能是 B 染色体组的祖先。四倍体二粒小麦（AABB）与粗山羊草（*Ae. Squarrosa/Ae. Tauschii*）（染色体组 DD）杂交和加倍后产生了染色体组为 AABBDD 的斯卑尔脱小麦系（Körber - Grohne, 1988; Sitte et al., 1991; Zeller and Friebe, 1991）。现在小麦属植物的分类可以参见 Slageren (1994) 的专著，也可以到堪萨斯州立大学小麦遗传研究中心（Wheat Genetics Research Center, Kansas State University）网站首页查看（<http://www.ksu.edu/wgrc>，以“小麦”为关键词进行检索）。最近关于小麦起源问题的参考文献有 Cauderon (1994)、Zohary 和 Hopf (1994) 及 Feldman 等 (1995)。

1. 一粒小麦系的起源

一粒小麦系包括一粒小麦（*T. Boeoticum*）的野生种和各种山羊草（见表 1）。山羊草以前被认为是山羊草属，但是现在一些遗传学家把它们归类为小麦属。这个群中一粒小麦（*T. monococcum*）是唯一被驯化的物种。该物种每个小穗上可能有一朵或者两朵小花，但通常仅有一朵是可育的，为二倍体（ $2n=14$ ，染色体组为 AA）（Körber - Grohne, 1988; Sitte et al., 1991; Zeller and Friebe, 1991）。

表 1 二倍体一粒小麦系的地理分布

有壳子粒

野生一粒小麦（*T. boeoticum*，AA）

单粒变种（var. *aegliopoides*，AA）
分布于巴尔干地区、希腊北部和土耳其西部

双粒变种（var. *thaouidar*，AA）
分布于土耳其东部、伊拉克北部、伊朗

两个种后代（AA）
分布于土耳其中部、外高加索地区

山羊草（*T. tauschii*）[粗山羊草（*Aegilops tauschii*）= 节节麦（*Aegilops squarrosa*）]（DD）
分布于地中海、中亚、伊朗、伊拉克、外高加索地区

山羊草的其他 5 个种（类似于 B 基因组）
分布于小亚细亚和中亚

栽培一粒小麦（*T. monococcum*，AA）

2. 二粒小麦系的起源

二粒小麦系只包括染色体组为 AABB 的异源四倍体小麦（见表 2）。二粒小麦（*T. dicoccon*）栽培种由野生二粒小麦演化而来。现在，在小亚细亚和中亚发现有 3 种野生二粒小麦（*T. dicoccoides*）。在 6 个驯化种中，只有二粒小麦在成熟的时候保留有自己的壳。这些物种的每个小穗有 2~3 朵小花，但通常仅有两朵是可育的（Körber - Grohne, 1988; Sitte et al., 1991; Zeller and Friebe, 1991）。

表 2 四倍体二粒小麦系的地理分布

有 壳	无 壳
野生二粒小麦（ <i>T. dicoccoides</i> ）（AABB） 土耳其东南部，以色列，美国，叙利亚东部，伊拉克北部、伊朗西部	
野生二粒提莫非维小麦（ <i>T. timopheevi</i> ）（AAGG） 高加索、亚美尼亚、伊拉克北部、伊朗西部	
野生二粒阿拉拉特小麦（ <i>T. araraticum</i> ）（AAGG）	
栽培二粒小麦（ <i>T. dicoccon</i> ）（AABB）	硬粒小麦（ <i>T. durum</i> ）（AABB） 分布于非洲东北部、地中海、西班牙
	圆锥小麦（ <i>T. turgidum</i> ）（AABB） 分布于葡萄牙、英国、西班牙
	波斯小麦（ <i>T. carthlicum</i> ）（AABB） 分布于高加索、伊朗、伊拉克
	东方小麦（ <i>T. turanicum</i> ）（AABB）
	波兰小麦（ <i>T. polonicum</i> ）（AABB） 分布于欧洲南部、土耳其、伊拉克、伊朗、亚美尼亚、印度西北部

资料来源：Körber - Grohne, 1988。

3. 斯卑尔脱小麦系的起源

已证实染色体组 A 来自一粒小麦（*T. monococcum*），染色体组 D 来自粗山羊草（*T. tauschii* / *Ae. squarrosa* / *Ae. tauschii*）。但是第 3 个染色体组 B 的来源仍然不清楚，可能是拟斯卑尔脱山羊草的后代或是祖先（见第 3 节：起源中心、多样性和地理分布）。

六倍体小麦（ $2n=42$ ，染色体组 AABBDD）与斯卑尔脱小麦、马卡小麦以及裸粒小麦具有较近的亲缘关系（见表 3）。六倍体小麦基因库中的遗传差异比较小，不过这种差异会产生很大的影响，既可产生有壳小麦（例如，斯卑尔脱小麦），又可产生裸粒小麦（普通小麦）。

所有六倍体小麦类型（AABBDD）被认为是同一个种，包括普通小麦和斯卑尔脱小麦等亚种，但在实际应用中，仍频繁应用早期的分类标准（Körber - Grohne, 1988）。

表 3 六倍体斯卑尔脱小麦系的地理分布

有壳	裸麦
马卡小麦 (<i>T. macha</i>) (AABBDD) 分布于乔治亚/外高加索	
瓦维洛夫小麦 (<i>T. vavilovii</i>) (AABBDD) 分布于亚美尼亚	
斯卑尔脱小麦 (<i>T. spelta</i>) (AABBDD)	矮秆/密穗小麦 (<i>T. compactum</i>) (AABBDD) 分布于阿富汗山区、阿韦斯卑山脉
	蛋糕小麦/印度圆粒小麦 (<i>Kugelweizen</i>) (<i>T. sphaerococcum</i>) (AABBDD) 分布于阿富汗、布哈拉、印度西北部
	普通小麦 (<i>T. aestivum</i>) (<i>aestivum</i>) (AABBDD) 分布于温带地区

资料来源: Körber - Grohne, 1988。

第四节 生殖生物学

只有在栽培环境下才可以了解普通小麦 (*T. aestivum*) 的生殖特性 (Garke, 1972)。种子的收获和繁殖完全依靠人力。小麦主要通过自花授粉繁殖。尽管异花授粉率可能低于 1%，但有时也高达 1%~2% (Poehlmann, 1959)。风介导的异花授粉主要取决于物理因素。在高湿情况下，异花授粉率非常低 (0.1%)，但是在温暖干燥的条件下可以达到 3.7%~9.7%。分支茎 (通常成为分蘖) 上的穗更容易发生异花授粉 (Mandy, 1970)。异花授粉率因品种而异 (例如 Stoner 品种的异花授粉率为 24%~37%)。Hucl (1996) 对加拿大 10 个春小麦栽培品种的研究发现，异花授粉率因基因型不同而异，但通常低于 9%。几乎没有孤雌生殖 (Mandy, 1970)。

小麦开花的时间取决于地理位置。例如，在德国和瑞典，开花期为 5 月下旬至 6 月下旬 (Mandy, 1970; Garke, 1972)。在位于地中海的欧洲国家以及小麦的起源和多样性中心，小麦的开花时间为晚冬和早春 (Galun)。晴朗的天气和至少 11~13℃ 的温度对开花有利 (Mandy, 1970)。小麦是穗状花序，主茎上的麦穗先开花。从麦穗中间第 3 个小穗开始开花，然后向顶部和底部发展。在麦穗顶部和底部的花最后开 (Mandy, 1970)。在小麦田中，通常有麦穗 400~650 个/m²，麦穗最后的种子数因穗发育的好坏而异，平均每个麦穗有 30~35 粒种子 (平均每个麦穗有 80 朵小花) (Kübler, 1994; 德国的平均数据)。

开花时外稃和内稃张开 20~35° 的角度。花粉囊 4~6 min 后露出，且处于水平位置。在有利的气候条件下，一朵小花在 13~18 min 内完成一个开花周期。生殖器官的雄蕊有些早熟 (花粉囊早熟 1~3 d)。未授粉的小花可处于张开状态数小时或是数天 (Mandy, 1970)。

一个完整小麦穗的开花时间持续 101~120 h，平均每天有 23 朵小花开放。小麦每天早上 4—5 点开始开花，在上午 9—10 时达到高峰，在下午 2:30 到 3:30 出现第 2 个高

峰。一株小麦的花期为 4~15 d (Mandy, 1970; 德国的平均数据)。

一个花药产生花粉数量较少, 大约每个花粉囊产生 2 700 粒花粉粒。据测算, 在花药产生的花粉粒中, 平均有 80% 的花粉粒从小穗扩散到空气中。因此可以推测, 具有大量外露花药的小麦品种可以产生足量的花粉粒完成异花授粉。在实验室条件下 (一般每秒 10 g/cm 的中等物质流量, 3 m/s 的风速), 花粉可以在 1 m 的高度传播 60 m (D' Souza, 1970)。在大田试验中, Wilson (1968) 发现, 供体植株的花粉从 30 m 外传到雄性不育植株上, 产生 10% 的结实率。

花粉落在柱头上 15 min 后开始萌发 (D' Souza, 1970), 花粉的授粉能力只能保留很短的时间。即使是在 5°C 和 60% 相对湿度的最优条件下, 也不会超过 3 h。在 20°C 和 60% 相对湿度的大田条件下, 花粉只能存活 30 min 以下。在 30°C 和空气湿度低的条件下, 花粉只有 15 min 的时间可以发挥作用。因此在高温天气条件下, 即使出现异花授粉, 短暂的授粉期也将严重降低花粉的萌发 (D' Souza, 1970)。

第五节 异花授粉

1. 种间/属间杂交

数百年来的选择育种和现代更多种的传统杂交育种显著提高了普通小麦的性状。生物技术是这些传统技术的一种潜在补充方法。体外培养方法首次应用于小麦育种至今已经有 20 年的历史了 (Picard and de Buyser, 1973)。那时, 花药培养出的第一个小麦品种“京花 (Jinghua)”在中国通过审定。1985 年, “Florin”成为欧洲 (法国) 采用体外培养方法培育出的第一个品种 (de Buyser et al., 1987; Henry and de Buyser, 1990)。

在普通小麦之间及普通小麦和上面提到的不同种/属之间, 有许多采用杂交育种成功的例子 (见图 1)。所有六倍体小麦之间都能成功进行杂交, 这是因为它们的染色体组相同, 所以产生的后代是可育的, 并且经常表现出杂种优势。

普通小麦 (*T. aestivum*) 通常被用作属间和种间杂交的母本。虽然为了获得可育的后代, 通常需要采取诸如胚挽救之类的方法, 但是许多杂交已经获得成功。研究表明, 不同的普通小麦 (*T. aestivum*) 品种在接受其他物种 (如黑麦) 进行异花授粉时, 结实率存在很大差异 (Zeven, 1987), 原因之一可能与基因 *Kr1* 和 *Kr2* 存在潜在的控制作用 (或者缺失) 有关 (Gale and Miller, 1987)。人们已经围绕小麦的远缘杂交开展了很多工作, 但是这些工作都很少涉及自然环境的天然杂交。

不同倍性材料之间的杂交 (如二倍体与六倍体, 四倍体与六倍体杂交) 会大大降低 F_1 代的育性。如果杂交中用染色体数目较多的亲本作为母本, 则杂交成功的可能性大。不过, 需要指出的是, 当大麦 (14 条染色体) 作为杂交亲本时, 小麦与大麦可以进行有效杂交。大部分六倍体与二倍体杂交得到的 F_1 杂交种是不育的。只有采用人工杂交获得的普通小麦 (*T. aestivum*) × 一粒小麦 (*T. monococcum*) F_1 种子能够发芽。反交产生的 F_1 种子则不能发芽。当四倍体与六倍体进行人工杂交时, 只有普通小麦 (*T. aestivum*) 与圆锥小麦 (*T. turgidum*)、硬粒小麦 (*T. durum*)、提莫非维小麦 (*T. timopheevi*) 或

波斯小麦 (*T. carthlicum*) 获得成功 (Mandy, 1970; Sharma and Gill, 1983)。普通小麦 (*T. aestivum*) 和圆锥小麦 (*T. turgidum*) 杂交产生的杂交种是可育的。在小麦与其近缘种或近缘种属进行杂交时, F_1 代植株经常高度不育或胚夭亡。只有通过人工介入才能成功, 并实现不同物种之间的基因转移, 这些措施包括人工授粉、 F_1 代胚挽救或利用雄性不育的雌性植株。在自然界中通过天然杂交实现基因转移的几率是很小的。关于转基因普通小麦 (*T. aestivum*) 的生产, 以及小麦转化过程中克服的技术障碍等情况参见本章附录 2。

小麦属可以与山羊草属、黑麦属、冰草属、簇毛麦属、大麦属和披碱草属进行人工杂交 (见表 4)。在一些实例中已经发现了三属之间的杂交 (见表 5)。

已经证明, 小麦属 (*Triticum*) 与披碱草属 (*Elymus*) 人工杂交的成功率最低 (Poehlmann, 1959; Sharma and Gill, 1983; Zeller, 1985; Maan, 1987; Jiang et al., 1994)。普通小麦 (*T. aestivum*) 可与山羊草属 (*Aegilops*) 各物种 [柱穗山羊草 (*Ae. Cylindrica*)、无芒山羊草 (*Ae. Triticoides*)、*Ae. Neglecta*、*Ae. Triuncalis*、偏凸山羊草 (*Ae. Ventricosa*)、*Ae. Genicularia*、*Ae. bluncalis*、粗厚山羊草 (*Ae. Crassa*)、牡山羊草 (*Ae. Juvenalis*)、拟斯卑尔脱山羊草 (*Ae. Speltoides*)、粗山羊草 (*Ae. Tauschii*) 和小伞山羊草 (*Ae. umbellate*)] 发生天然杂交 (*van Slagern*, 1994)。普通小麦 (*T. aestivum*) 与四倍体山羊草 (*Aegilops*) 杂交也可产生杂交种, 并选育出含有抗病基因的附加系、代换系和易位系 (Spetsov et al., 1997; Petrova 和 Spetsov, 1997)。小麦与披碱草属的杂交育种可参考 Dewey (1984), Plourde 等 (1989) 和 Koebner 等 (1995); 小麦与偃麦草的杂交, 可参考 Dewey (1984)、Sharma 和 Baezinger (1986); 小麦与中间偃麦草的杂交, 可参考 Dewey (1984) 和 Cauderon (1994); 小麦与拟鹅观草的杂交, 可参考 Dewey (1984)。小麦也可以与高粱 (*Sorghum*) 和狗尾草 (*Setaria*) 杂交 (Laurie et al., 1990)。

为了使小麦同时具有高产、高蛋白质含量以及具有黑麦的抗病和抗土壤贫瘠的性状, 人们进行了大量的小麦与黑麦 (*Secale cereale*) 的人工杂交育种。由此产生的后代称为“小黑麦”。关于小麦和黑麦在自然条件下杂交的报道较少。Müntzing (1979) 报道了发生在 1918 年的大量天然杂交。在周围种植有黑麦隔离行的小麦小区中, 产生了高达 20% 的小麦与黑麦的杂种 F_1 代, 但这些植株表现为雄性不育。在干燥的陆地条件下, 发生天然杂交的栽培小麦具有风媒花的特点。在多数的实验中, F_1 杂种是完全的雄性不育; 为了得到遗传后代, 就不得不用小麦、大麦或可育的小黑麦进行人工授粉。克服小麦和大麦杂交后代花粉不育的另一个方法是将其后代的染色体进行加倍。现在以重组为基础的六倍体小黑麦育种已经解决了作物育种中最重要的问题, 即育性差、子粒不饱满、高秆、晚熟等 (Wolski et al., 1996)。小黑麦可以作为将黑麦基因导入小麦的桥梁, 如通过产生 1B/1R 易位染色体。第一个欧洲的小黑麦品种是在法国培育的 [1982 年开始办理, 从 1983 年公开登记 (Bernard and Guedes Pinto, 1980, Cauderon and Bernard, 1980)]。

采用体外培养方法, 通过小麦与球茎大麦 (*Hordeum bulbosum*), 小麦与玉米杂交获得了双单倍体植株 (Blanco et al., 1986; Cauderon and Cauderon, 1956; Stich and

Snape, 1987; Kisana et al., 1993)。上述研究中, 大麦和玉米的染色体在胚胎发育的早期丢失 (Barclay, 1975; Laurie and Bennett, 1988、1989)。获得的单倍体植株经过加倍以后, 小麦的纯合子材料可用于 RFLP 分析、基因定位和基因分离。

Mandy (1970) 报道了第一例人工属间杂交 [小麦 (*Triticum vulgare*) × 簇毛麦 (*Haynaldia villosa*) × 黑麦 (*Secale cereale*)], 杂合子的染色体数目为 35。反向杂交的成功率很低。据报道, 自然条件下发生种间杂交的例子非常少 (Gotsov and Panayotov, 1972)。

表 4 与山羊草属、黑麦属、冰草属、簇毛麦属、大麦属和披碱草属进行的人工属间杂交

小麦亲本	同一属内用于杂交的种
二倍体小麦: 一粒小麦 (<i>Triticum monococcum</i>)	二角山羊草 <i>Ae. bicornis</i> , 尾状山羊草 <i>Ae. caudata</i> , 小亚山羊草 <i>Ae. columnaris</i> , 顶芒山羊草 <i>Ae. comosa</i> , 柱穗山羊草 <i>Ae. Cylindrica</i> , 高大山羊草 <i>Ae. longissima</i> , 无芒山羊草 <i>Ae. mutica</i> , 卵穗山羊草 <i>Ae. ovata</i> , 拟斯卑尔脱山羊草 <i>Ae. speltoides</i> , 新疆节节麦 <i>Ae. Squarrosa</i> , 三芒山羊草 <i>Ae. Triaristata</i> , 钩状山羊草 <i>Ae. triuncialis</i> , 小伞山羊草 <i>Ae. Umbellulata</i> , 单芒山羊草 <i>Ae. uniaristata</i> , 易变山羊草 <i>Ae. variabilis</i> , 偏凸山羊草 <i>Ae. Ventricosa</i> , 黑麦 <i>S. cereale</i> , 长穗偃麦草 <i>Ae. elongatum</i> , 中间偃麦草 <i>Ae. intermedium</i> , 簇毛麦 <i>Ha. Villosa</i> , 大麦 <i>H. vulgare</i>
四倍体小麦: 圆锥小麦 (<i>T. Turgidum</i>) 包括硬粒小麦 <i>durum</i> , 波斯小麦 <i>carthlicum</i> , 二粒小麦 <i>dicoccum</i> 和野生二粒小麦 <i>dicoccoides</i>	二角山羊草 <i>Ae. bicornis</i> , 欧山羊草 <i>Ae. biuncialis</i> , 尾状山羊草 <i>Ae. caudata</i> , <i>Ae. dichasians</i> , 柱穗山羊草 <i>Ae. cylindrica</i> , 小亚山羊草 <i>Ae. columnaris</i> , 顶芒山羊草 <i>Ae. Comosa</i> , 粗厚山羊草 <i>Ae. crassa</i> , <i>Ae. heldreichii</i> , 粘果山羊草 <i>Ae. kotschyi</i> , 高大山羊草 <i>Ae. longissima</i> , 无芒山羊草 <i>Ae. mutica</i> , 卵穗山羊草 <i>Ae. ovata</i> , 沙融山羊草 <i>Ae. sharonensis</i> , 拟斯卑尔脱山羊草 <i>Ae. speltoides</i> , 新疆节节麦 <i>Ae. Squarrosa</i> , 三芒山羊草 <i>Ae. Triaristata</i> , 钩状山羊草 <i>Ae. triunciales</i> , 小伞山羊草 <i>Ae. Umbellulata</i> , 单芒山羊草 <i>Ae. uniaristata</i> , 易变山羊草 <i>Ae. variabilis</i> , 偏凸山羊草 <i>Ae. Ventricosa</i> , 非洲黑麦 <i>S. africanum</i> , <i>S. ancestrale</i> , 黑麦 <i>S. cereale</i> , 蒙塔黑麦 <i>S. montanum</i> , 瓦维洛夫黑麦 <i>S. vavilovii</i> , <i>Ae. campestre</i> , <i>Ae. dasystachyum</i> , 柱状山羊草 <i>Ae. distichum</i> , 长穗偃麦草 <i>Ae. elongatum</i> , 中间偃麦草 <i>Ae. intermedium</i> , 长穗薄冰草 <i>A. Junceum</i> 4×, <i>A. obtusiusculum</i> , <i>A. repens</i> , <i>Ha. hordeace</i> , 簇毛麦 <i>Ha. Villosa</i> , 短芒大麦 <i>H. brevisubulatum</i> , 智利大麦 <i>H. chilense</i> , 大麦 <i>H. vulgare</i> , 沙丘野麦 <i>E. arenarius</i> , <i>E. giganteus</i>
四倍体小麦: 提莫非维小麦 (<i>T. Timopheevi</i>)	二角山羊草 <i>Ae. bicornis</i> , 尾状山羊草 <i>Ae. caudata</i> , <i>Ae. dichasians</i> , 顶芒山羊草 <i>Ae. comosa</i> , 柱穗山羊草 <i>Ae. Cylindrica</i> , 粘果山羊草 <i>Ae. kotschyi</i> , 高大山羊草 <i>Ae. longissima</i> , 无芒山羊草 <i>Ae. mutica</i> , 卵穗山羊草 <i>Ae. ovata</i> , 拟斯卑尔脱山羊草 <i>Ae. speltoides</i> , 新疆节节麦 <i>Ae. Squarrosa</i> , 三芒山羊草 <i>Ae. triuncialis</i> , 小伞山羊草 <i>Ae. Umbellulata</i> , 单芒山羊草 <i>Ae. uniaristata</i> , 偏凸山羊草 <i>Ae. Ventricosa</i> , 非洲黑麦 <i>S. africanum</i> , 黑麦 <i>S. cereale</i> , 瓦维洛夫黑麦 <i>S. vavilovii</i> , <i>A. campestre</i> , 冰草 <i>A. cristatum</i> , 长穗偃麦草 <i>Ae. elongatum</i> , 中间偃麦草 <i>Ae. intermedium</i> , <i>A. junceum</i> 4×, <i>A. repens</i> , 簇毛麦 <i>Ha. Villosa</i> , 布顿大麦草 <i>H. bogdani</i> , 大麦 <i>H. vulgare</i> , 二棱大麦 <i>H. vulgare ssp. distichon</i>

(续)

小麦亲本	同一属内用于杂交的种
六倍体小麦: 普通小麦 (<i>T. aestivum</i>)	二角山羊草 <i>Ae. bicornis</i> , 欧山羊草 <i>Ae. biuncialis</i> , 尾状山羊草 <i>Ae. caudata</i> , <i>Ae. dichasians</i> , 小亚山羊草 <i>Ae. colummaris</i> , 顶芒山羊草 <i>Ae. comosa</i> , 粗厚山羊草 <i>Ae. crassa</i> , 柱穗山羊草 <i>Ae. Cylindrica</i> , 牡山羊草 <i>Ae. juvenalis</i> , 粘果山羊草 <i>Ae. kotschyi</i> , 高大山羊草 <i>Ae. longissima</i> , 无芒山羊草 <i>Ae. mutica</i> , 卵穗山羊草 <i>Ae. ovata</i> , 沙融山羊草 <i>Ae. sharonensis</i> , 拟斯卑尔脱山羊草 <i>Ae. speltoides</i> , 新疆节节麦 <i>Ae. Squarrosa</i> , 三芒山羊草 <i>Ae. Triaristata</i> , <i>Ae. tripsacoides</i> , 钩状山羊草 <i>Ae. truncialis</i> , 小伞山羊草 <i>Ae. Umbellulata</i> , 单芒山羊草 <i>Ae. uniaristata</i> , 易变山羊草 <i>Ae. variabilis</i> , 偏凸山羊草 <i>Ae. Ventricosa</i> , 非洲黑麦 <i>S. africanum</i> , <i>S. ancestrale</i> , 黑麦 <i>S. cereale</i> , 蒙塔黑麦 <i>S. montanum</i> , 瓦维洛夫黑麦 <i>S. vavilovii</i> , <i>A. caespitosum</i> , <i>A. distichum</i> , 长穗偃麦草 <i>Ae. elongatum</i> , 中间偃麦草 <i>Ae. intermedium</i> , <i>A. junceum</i> 2×, <i>A. podperae</i> , <i>A. scirpeum</i> , <i>A. smithi</i> , <i>A. trachycaulum</i> , <i>A. yezoense</i> , 簇毛麦 <i>Ha. Villosa</i> , 智利大麦 <i>H. chilense</i> , <i>H. pusillum</i> , 野生二棱大麦 <i>H. spontaneum</i> , 大麦 <i>H. vulgare</i> , 二棱大麦 <i>H. vulgare ssp. distichum</i> , <i>E. giganteus</i>

资料来源: Sharma and Gill, 1983。

表 5 小麦属、山羊草属、大麦属、冰草属、
毛麦属、黑麦属之间的人工三属杂交

三属杂交	参考文献
(提莫非维小麦 <i>T. timopheevi</i> × 布顿大麦草 <i>H. bogdani</i>) × 黑麦 <i>S. cereale</i>	Kimber 和 Sallee, 1979
(大麦 <i>H. vulgare</i> × 普通小麦 <i>T. aestivum</i>) × 黑麦 <i>S. cereale</i>	Claus 1980; Fedak 和 Armstrong, 1980
(大麦 <i>H. vulgare</i> × 普通小麦 <i>T. aestivum</i>) × 蒙塔黑麦 <i>S. montanum</i>	Claus, 1980
(大麦 <i>H. vulgare</i> × 长穗偃麦草 <i>Ae. elongatum</i>) × 粗厚山羊草 <i>Ae. crassa</i>	Pedigree of Sando's collection, USDA, Beltsville
(普通小麦 <i>T. aestivum</i> × 黑麦 <i>S. cereale</i>) × 普通小麦 <i>T. aestivum</i> × 长穗偃麦草 <i>Ae. elongatum</i>	USDA, Beltsville
六倍体小黑麦 <i>Triticale</i> (6x) × (硬粒小麦 <i>T. durum</i> × 中间偃麦草 <i>Ae. intermedium</i>) 双二倍体	amphidiploid Nowacki et al., 1979
(偏凸山羊草 <i>Ae. ventricosa</i> × 黑麦 <i>S. cereale</i>) × 普通小麦 <i>T. aestivum</i>	Dosba 和 Jahier, 1981
(粗厚山羊草 <i>Ae. crassa</i> × 波斯小麦 <i>T. persicum</i>) × 黑麦 <i>S. cereale</i>	Knobloch, 1968
(偏凸山羊草 <i>Ae. ventricosa</i> × 二粒小麦 <i>T. dicocum</i>) × 中间偃麦草 <i>A. intermedium</i>	Knobloch, 1968
(偏凸山羊草 <i>Ae. ventricosa</i> × 圆锥小麦 <i>T. turgidum</i>) × 黑麦 <i>S. cereale</i>	Knobloch, 1968
(偏凸山羊草 <i>Ae. ventricosa</i> × 二粒小麦 <i>T. dicocum</i>) × 黑麦 <i>S. cereale</i>	Siddiqui, 1972
(普通小麦 <i>T. aestivum</i> × 簇毛麦 <i>Ha. villosa</i>) × 黑麦 <i>S. cereale</i>	Knobloch, 1968

(续)

三属杂交	参考文献
(二粒小麦 <i>T. dicoccum</i> × <i>Ha. hordeacea</i>) × 黑麦 <i>S. cereale</i>	Knobloch, 1968
(二粒小麦 <i>T. dicoccum</i> × 蒙塔黑麦 <i>S. montanum</i>) × 簇毛麦 <i>Ha. villosa</i>	Knobloch, 1968
(圆锥小麦 <i>T. turgidum</i> × 簇毛麦 <i>Ha. villosa</i>) × 黑麦 <i>S. cereale</i>	Knobloch, 1968

资料来源: Sharma and Gill, 1983。

2. 基因渗入

自然条件下极少发生种间杂交 (Gotsov 和 Panayotov, 1972), 并且环境条件的作用还必须考虑在内。例如, 某些情况下, 天气反常可能对雄性不育有一定影响, 另外一些情况下, 天气反常可能导致花期相遇。这两个因素可以打破物种间有效的隔离屏障。新基因的渗入也依赖于基因能否使受体在特定环境下具有生态优势。即使这样, 潜在杂交事件的数据, 有助于评估转基因普通小麦 (*T. aestivum*) 的新性状渗入到野生近缘种的潜力。如果普通小麦 (*T. aestivum*) 在相关地理区域中发生潜在的“交配”, 则应当将基因渗入考虑在内。

Rimpau 报道, 21 世纪初他在自己的苗圃中观察到普通小麦 (*T. aestivum*) 和黑麦 (*S. cereale*) 之间的天然杂交。由于这些植株不育, 并且无法收集到种子, 他称这些天然植株为“骡子小麦 (mule - wheat)”。尽管如此, 他继续进行人工杂交 (von Broock, 个人交流)。

小麦及其近缘物种的细胞质存在种间和种内变异, 这对小麦育种家具有很重要的意义。细胞质雄性不育 (CMS) 已成功用于多种作物。通过种间和属间杂交, 已经将细胞质雄性不育引入到了普通小麦中。目前, 叶绿体和线粒体是分子遗传研究和遗传操作的材料, 将来这些技术可能用在小麦中。目前胞质细胞器 DNA 的所有遗传信息都是通过母系遗传, 相比于核基因, 其基因转移的机会要少。

3. 与其他生物的相互作用

大约有 50 种主要的病害可以导致小麦产量降低, 这些病害可以导致小麦总产 (包括储藏过程的产量损失) 减少 20% (Spaar 等, 1989)。真菌病害是最大的问题。动物如鸽子、乌鸦和野鸡啄食种子, 挖掘毁坏植株, 或者用其他方式毁坏植株。老鼠、兔子和鹿也对小麦植株产生严重损坏。

本章附录 1 中的表格旨在作为与普通小麦 (*T. aestivum*) 发生相互作用生物类别的鉴定指南。显然, 列出的生物只是例子, 其发生程度因普通小麦 (*T. aestivum*) 生长的地理区域而不同。

第六节 杂草特征/杂草化

小麦是一种竞争能力弱的作物。除了田间种植外, 没有自然栖息地 (Garcke, 1972; Tutin 等, 1980)。小麦不具有很强的杂草化潜力 (Keeler, 1989)。在没有或很少有其他

杂草竞争的“人为干扰的地方”（例如荒地、休耕地、路边），有时会发现小麦植株，但是小麦在这些地方只能短暂存活（Janssen 等，1995）。没有迹象表明小麦可以作为一个长期自我维持的群体而存在（Sukopp 和 Sukopp，1993；Newman，1990）。

◆ 参考文献

- Barclay I. R. (1975) High frequencies of haploid production in wheat (*Triticum aestivum*) by chromosome elimination. *Nature* 256, 410 - 411.
- Bernard M. and Guedes Pinto H. (1980) Analysis of the genotype - environment interactions in Triticale breeding. *Hod. Rosl. Aklim. Nasien* 24 (5), 645 - 660 C. R. Congrès Eucarpia, Warsaw.
- Blanco A. C., Fracchiolla V. and Creco B. (1986) Intergeneric wheat x barley hybrid. *J. Hered.* 77, 98 - 100.
- de Buyser J., Lonnet P. and Hespel A. (1987) “Florin”: A doubled haploid wheat variety developed by the anther culture method. *Plant Breeding* 98, 53 - 56.
- Cauderon Y. (1994) Cytogénétique et amélioration des plantes : l'exemple des hybrides entre *Triticum* et *Elytriga*. *C. R. Soc. Biol.* 188, 93 - 107.
- Cauderon Y. and Bernard M. (1980) Yield improvement from (8x x 6x) crosses, and genetic and cytoplasmic diversification in Triticale. *Hod. Rosl. Aklim. Nasien*, 24 (4), 329 - 338 Congrès Eucarpia, Warsaw (complete text) .
- Cauderon Y. and Cauderon A. (1956) Etude des hybrides F₁ entre *Hordeum bulbosum* et *Hordeum secalinum*. *Ann Inst Rech Agron. Paris, serie B.* 6, 307 - 317.
- Cook R. J., Johnson V. A. and Allan R. E. (1993) Wheat. In: OECD (ed.) Traditional crop breeding practices: An historical review to serve as a baseline for assessing the role of modern biotechnology. 27 - 36.
- Dewey D. R. (1984) The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticaceae*. *Stadler Genetic Symposium* 16, 209 - 279.
- D' Souza L. (1970) Untersuchungen über die Eignung des Weizens als Pollenspender bei der Fremdbefruchtung, verglichen mit Roggen, Triticale und Secalotricum. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 63, 246 - 269.
- Feldman M., Lupton F. G. H. and Miller T. E. (1995) Wheats. *Triticum* spp. (*Graminae, Triticinae*). In: Smart J. and Simmonds N. W. (eds.) *Evolution of crop plants*. Longman Scientific and Technical, 2nd edition, 184 - 192.
- Gale and Miller (1987) *Wheat breeding - its scientific basis*. Lupton F. G. H. (ed.) Pub. Chapman and Hall.
- Garcke A. (1972) *Illustrierte Flora*. Paul Parey Verlag, Berlin.
- Geisler G. (1970) *Pflanzenbau in Stichworten. Teil 1: Die Kulturpflanzen*. Hirth - Verlag, Kiel, Germany.
- Geisler G. (1971) *Pflanzenbau in Stichworten. Teil 2: Ertragsphysiologie*. Hirth - Verlag, Kiel, Germany.
- Geisler G. (1991) *Farbatlas Landwirtschaftlicher Kulturpflanzen*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, Germany.
- Gotsov K. and Panayotov I. (1972) Natural hybridization of male sterile lines of common wheat x *Ae. cylindrica* Host. *Wheat Inform. Service* 33 - 34, 20 - 21.
- Henry Y. and de Buyser J. (1990) Wheat anther culture; agronomic performance of doubled haploid lines and the release of a new variety “Florin” . In: Bajaj Y. P. S. (ed.) *Wheat. Biotechnology in Agriculture and Forestry* 13, 285 - 352.

- Hömmö L. and Pulli S. (1993) Winterhardiness of some winter wheat (*Triticum aestivum*), rye (*Secale cereale*), triticale (\times *Triticosecale*) and winter barley (*Hordeum vulgare*) cultivars tested at six locations in Finland. *Agric. Sci. Finl.* 2, 311 - 327.
- Huel P. (1996) Out - crossing rates for 10 Canadian spring wheat cultivars. *Can. J. Plant Sci.* 76, 423 - 427.
- Janssen I., Geissler S. and Müller W. (1995) Analyse ökologischer Auswirkungen von land - und forstwirtschaftlichen Nutzpflanzen und eingeführten Arten als Basis für die Risikoabschätzung gentechnisch veränderter Pflanzen. Bericht des Österreichischen Ökologie - Institutes im Auftrag des Umweltbundesamtes Österreich.
- Jiang J., Friebe B. and Gill B. (1994) Recent advances in alien gene transfer in wheat. *Euphytica* 73, 199 - 212.
- Keeler K. H. (1989) Can genetically engineered crops become weeds? *Bio/Technology* 7, 1134 - 1139.
- Koebner R. M. D., Martin P. K. and Ananthawat - Jonsson K. (1995) Multiple branching stems in a hybrid between wheat (*Triticum aestivum*) and lymegrass *Leymus mollis*. *Can. J. Bot.* 73, 1504 - 1507.
- Kisana N. S., Nkongolo K. K., Quick J. S. and Johnson D. L. (1993) Production of doubled haploids by anther culture and wheat x maize method in a wheat breeding programme. *Plant Breeding* 110, 96 - 102.
- Körber - Grohne U. (1988) Nutzpflanzen in Deutschland - Kulturgeschichte und Biologie. Theiss Verlag, Stuttgart, Germany.
- Kübler E. (1994) Weizenanbau. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, Germany.
- Laurie D. A. and Bennett M. D. (1988) The production of haploid wheat plants from wheat x maize crosses. *Theor. Appl. Genet.* 76, 393 - 397.
- Laurie D. A. and Bennett M. D. (1989) The timing of chromosome elimination in hexaploid wheat x maize crosses. *Genome* 32, 953 - 961.
- Laurie D. A., O' Donoughe L. S. and Bennett M. D. (1990) Wheat x maize and other wide sexual hybrids, their potential for genetic manipulation in crop improvement. In: Gustafson J. P. (ed.) *Gene manipulation in crop improvement II*. Stadler Genetics Symposium, Columbia, Missouri, USA, Plenum Press, New York, London, 95 - 126.
- Maan S. S. (1987) Interspecific and intergeneric hybridization in wheat. In: Heyne E. G. (ed.) *Wheat and wheat improvement*. Agronomy Series No. 13, American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Publishers, Madison Wisconsin, 2nd edition, 453 - 461.
- MacFadden E. S. and Sears E. R. (1946) The origin of *Triticum spelta* and its free - threshing hexaploid relatives. *J. Hered.* 37, 3, 81 - 89 and 4, 107 - 116.
- Mandy G. (1970) Pflanzenzüchtung - Kurz und bündig. VEB Deutscher Landwirtschafts - verlag, Berlin.
- Muntzing (1979) Triticale - results and problems. *Fortschritte der Pflanzenzüchtung* 10.
- Newman (1990) Pollen transfer from transgenic plants; Concept for risk assessment and data requirements. AAAS/EPA Environmental Science and Engineering Fallow, 1 - 40.
- Odenbach W. (1985) Weizen - Zuchtziele, Hybridzüchtung, Genreserven, Abstammungslinien in der deutschen Weizenzüchtung. In: Hoffman W., Mudra A. and Plarre W. (eds.) *Lehrbuch der Züchtung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen*. Bd. 2; Paul Parey Verlag, Berlin, 51 - 67.
- Petrova N. and Spetsov P. (1998) Utilization of *Aegilops ovata* L. (UUMM) in Wheat (*Triticum aestivum* L.) improvement. I. Crossability and selection in early hybrid generations. In: Machev M. (ed.) *Scientific Works of Agricultural Academy*, Vol. 5, 1; 89 - 91.
- Plourde A., Comeau A., Fedak G. and St - Pierre C. A. (1989) Intergeneric hybrids of *Triticum aestivum* X *Leymus multicaulis*. *Genome* 32, 282 - 287.

- Picard E. and de Buyser J. (1973) Obtention de plantules haploïdes de *Triticum aestivum* L. à partir de cultures d'anthères in vitro. C. R. Acad. Sci. Paris 277, 1463 - 1466.
- Poehlmann M. (1959) Breeding of field crops. Henry Holt and Company, New York.
- Reiner L., Buhlmann V., Graser S., Heißenhuber A., Klasen M., Pfefferkorn V., Spanakakis A. and Straß F. (1992) Weizen aktuell. DLG - Verlag, Frankfurt am Main, Germany.
- Saatgutverordnung vom 21.01.1986. BGBl. Jahrgang 86, Teil 1 vom 28.01.1986.
- Sharma H. C. and Baezinger P. S. (1986) Production, morphology and cytogenetic analysis of *Elymus caninus* (*Agropyron caninum*) x *Triticum aestivum* F1 hybrids and backcross 1 derivatives. Theor. Appl. Genet. 71, 750 - 756.
- Sharma H. and Gill B. S. (1983) Current status of wide hybridisation in wheat. Euphytica 32, 17 - 31.
- Sitte P., Ziegler H., Ehrendorfer F. and Bresinsky A. (1991) Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York, 33. Auflage, 514 - 115.
- Spaar D., Kleinhempel H. and Fritzsche R. (1989) Getreide, Mais und Futtergräser. Springer Verlag, Berlin.
- Spetsov P., Mingeot D., Jacquemin J. M., Samardjieva K. and Marinova E. (1997) Transfer of powdery mildew resistance from *Aegilops variabilis* into bread wheat. Euphytica 93, 49 - 54.
- Stich L. A. and Snape J. W. (1987) Factors affecting haploid production in wheat using the *Hordeum bulbosum* system. 1. Genotypic and environmental effects on pollen grain germination, pollen tube growth and the frequency of fertilization. Euphytica 36, 483 - 496.
- Sukopp U. and Sukopp H. (1993) Das Modell der Einführung und Einbürgerung nicht einheimischer Arten. GAIA 5, 268 - 288.
- Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M. and Webb D. A. (1980) Flora Europaea. Vol. 5, Cambridge University Press, UK.
- van Slageren M. W. (1994) Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub & Spach) Eig. (*Poaceae*). Agricultural University, Wageningen, the Netherlands.
- Wilson J. A. (1968) Problems in hybrid wheat breeding. Euphytica 17, 13 - 34.
- Wolff J. (1987) Schädliche Unkraut- und Grassamen. Die Mühle und Mischfuttertechnik 87, 579 - 584.
- Wolski T., Szolkowski A., Gryka J., Jarzabek B., Banaszak Z. and Pojmaj M. S. (1996) Vorträge für Pflanzenzüchtung 34, 14 - 23.
- Zeller F. (1985) Weizen - Bedeutung und Verbreitung, Systematik und Abstammung, Cytogenetik. In: Hoffman W., Mudra A. and Plarre W. (eds.) Lehrbuch der Züchtung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Bd. 2; Paul Parey Verlag, Berlin, 39 - 50.
- Zeller F. and Friebe B. (1991) Evolution und Züchtung des Saatweizens (*Triticum aestivum* L.). Biologie in unserer Zeit 5, 248 - 254.
- Zeven A. C. (1987) Crossability percentages of some bread wheat varieties and lines with rye. Euphytica 36, 299 - 319.
- Zohary D. and Hopf M. (1994) Domestication of plants in the old world. The origin and spread of cultivated plants in West Asia, Europe and the Nile Valley. 2nd edn. Clarendon Press, Oxford, UK.

附 录

附 录 1

普通小麦 (*Triticum aestivum*) 中最常见的病虫害

普通小麦在其生活史中与其他生物可能发生的相互作用 (Wiese, 1987; Spaar et al., 1989; Wolff 和 Richter, 1989; Chelkowski, 1991; Cook 和 Veseth, 1991; Wolff, 1992) 可见 Brunt 等 (1996)。详细情况也可见 VIDE 数据库: <http://www.csu.edu.au/viruses/virus.html>。

病毒、支原体

病 害	病 原 体
冰草花叶病毒病	冰草花叶病毒 (AgMV) 在不同地理区域发生, 如欧洲、加拿大、美国
大麦条纹花叶病毒	大麦条纹花叶病毒 (BSMV) 在不同地理区域发生, 如欧洲、北美、太平洋地区
大麦黄矮病毒	大麦黄矮病毒 (BYDV) 在全球范围内发生; 小麦品种对这种病毒表现出不同的抗性 (Baltenberger et al., 1987); 通过与有抗性的冰草属 <i>Agropyron</i> 品种杂交已经增加了小麦对这种病毒的抗性 (Ohm et al., 1989, Gonlart et al., 1993)
大麦黄条纹花叶病毒	大麦黄条纹花叶病毒在不同地理区域发生, 如加拿大和美国
大麦黄条纹花叶棒状病毒	大麦黄条纹花叶棒状病毒 (BYSMV) 在不同地理区域发生, 如亚洲、欧洲、中东和太平洋地区
雀麦花叶病毒	雀麦花叶病毒 (BMV) 在不同地理区域发生, 如欧洲、澳大利亚、南非和美国
欧洲小麦条纹花叶病毒	可能是支原体
美国小麦条点花叶核型弹状病毒	美国小麦条点花叶核型弹状病毒 (WASMV) 在不同地理区域发生, 如加拿大和美国
小麦矮化病毒	小麦矮化病毒 (WDV) 在不同地理区域发生, 如保加利亚、前捷克斯洛伐克、匈牙利、前苏联、法国和瑞典
小麦欧洲条纹花叶纤细病毒	小麦欧洲条纹花叶纤细病毒 (EWSMV) 在不同地理区域发生, 如捷克斯洛伐克共和国、波兰、丹麦、芬兰、德国、英国和西班牙
小麦土传花叶病毒	小麦土传花叶病毒在不同地理区域发生, 如中国、日本、意大利、美国和加拿大
小麦纺锤条纹花叶病毒	小麦纺锤条纹花叶病毒 (WSSMV) 在不同地理区域发生, 如法国、德国、意大利、印度、日本、中国和美国
小麦纺锤条纹病毒	小麦纺锤条纹病毒
小麦条纹花叶病毒	小麦条纹花叶病毒 (WSMV) 在不同地理区域发生, 如加拿大、美国、罗马尼亚和约旦

病 害	病 原 体
小麦条点花叶病毒	小麦条点花叶病毒
小麦黄叶病毒	小麦黄叶病毒 (WYLV) 在不同地理区域发生, 如日本和意大利
小麦黄花叶线状病毒	小麦黄花叶线状病毒在不同地理区域发生, 如中国、日本、韩国、加拿大和法国
小麦黄花叶病毒	

细菌、真菌、动物

病 害	病 原 体
小麦基颖锈病 (Basal glume blotch)	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>atrofaciens</i> (McCulloch)
小麦黑颖病 (Black glume)	<i>Xanthomonas campestris</i> pv. <i>translucens</i> (Jones, Johnson et Reddy) dye 只有寄主专一性不同的各种已知致病变种有: <i>undulosa</i> , <i>cerealis</i> , <i>hordei</i> , <i>secalis</i> , <i>oryzicola</i> , <i>phleipratensis</i>
麦角病	<i>Claviceps purpurea</i> : 会侵染小花, 产生含有毒枝菌素的颗粒状菌核 (麦角碱); 这些真菌颗粒随麦粒一起收获, 如果不除去, 会出现毒枝菌素感染
眼斑病 (Eyespot)、茎折病 (stembreak)、秆折病 (straw breaker)	<i>Pseudocerosporella herpotrichoides</i> (Fron.) Deight., Syn.: <i>Cerosporella herpotrichoides</i> (Fron.), 抗性育种; 矮秆和稳定性好的小麦基因型
茎镰刀菌 (根、秆腐, 部分赤霉病)	很多种镰刀菌引起了谷物镰孢霉的产生。主要包括: —— <i>Fusarium nivale</i> (Ces., Syn.: <i>Gerlachia nivalis</i>) —— <i>Fusarium culmorum</i> (W. G. Smith) Sacc. var. <i>culmorum</i> —— <i>Fusarium avenaceum</i> (Fr.) Sacc. var. <i>avenaceum</i> —— <i>Fusarium graminearum</i> Schwabe [理想形状: <i>Gibberella zeae</i> (Schw.) Petch]; 广泛分布, 不仅对小麦极为有害而且对玉米极为有害 —— <i>Fusarium poae</i> (Peck) Wollenw.; 零星发生, 经常与禾草蒲螨 <i>Sitotroptes graminum</i> [Reuter] 一起发生, 取食真菌且有助于真菌繁殖 ——小麦中的其他物种有 <i>Fusarium acuminatum</i> Ell. et Kellerm. (<i>Gibberella acuminata</i> Wollenw.), <i>Fusarium dimerum</i> Penzig, <i>Fusarium equiseti</i> (Corda) Sacc. (<i>Gibberella intricans</i> Wollenw.), <i>Fusarium porotrichoides</i> Sherb., <i>Fusarium tricinctum</i> (Corda) Sacc. and <i>Fusarium moniliforme</i> Sheldon sensu Wollenw. et Reinking, 小麦抗性提高; 化学处理产生了不理想的结果 (Maurin et al., 1996)
颖枯病 (Septoria disease)	<i>Leptosphaeria nodorum</i> (E. Müll.), conidial form <i>Septoria nodorum</i> Berk., Syn.: <i>Phaeospheria nodorum</i> (E. Müll.) Hejarude, 小麦只对它们具有部分抗性 (Jeger et al., 1983, Bostwick et al., 1993)
小麦黄斑病	<i>Drechslera tritici - repentis</i> (Died.) Shoem., 理想型为: <i>Pyrenophora trichostoma</i> (Fr.) Fckl., Syn.: <i>Pyrenophora tritici - repentis</i> (Died.) Drechsl.
霉病	<i>Aspergillus</i> ssp. / <i>Penicillium</i> ssp. 可在贮存期间增殖; 两者都可能产生毒枝菌素 (赭曲霉毒素 A)
叶斑病	<i>Phoma glomerata</i> (Cda.) Wr. et Hochaf.

(续)

病 害	病 原 体
眼斑病 (Eyespot)、茎折病 (stem-break)、秆折病 (straw breaker)	<i>Rhizoctonia</i> spp., <i>Thanatephorus cucumeris</i> (Frank) Donk.
小麦白粉病	<i>Erysiphe graminis</i> DC. f. sp. <i>tritici</i> March, 可在不同小麦品种以及近缘种中发现这一病菌的抗性基因 (如 <i>Mlk</i> , <i>Pm1</i> ~ <i>Pm9</i> , <i>M1Ax</i> , <i>U1</i> , <i>U2</i>) (Heun 和 Fischbeck, 1987; 1989; Hovmoller, 1989; Zeller et al., 1993)
锈病	<i>Puccinia striiformis</i> (West., Syn.: <i>Puccinia glumarum</i> Erikss. et Henn)
条锈病	小麦或大麦中特有的病変型; 特殊情况下, 小麦秆锈菌株可能对大麦品种十分敏感, 反过来亦然
小麦叶锈病	<i>Puccinia recondita</i> Rob. ex Desm. f. sp. <i>tritici</i> , Syn.: <i>Puccinia triticina</i> Erikss., Syn. <i>Puccinia rubigovera</i> Wint. 致病性的形成, 转到寄主 <i>Thalictrum</i> spp.
小麦黑茎病	<i>Puccinia graminis</i> Pers. f. sp. <i>Tritici</i> 在黑麦、大麦、燕麦、小麦和禾本科植物中形成专业化型; 形成大量的致病型
壳针孢叶枯病	<i>Mycosphaerella graminicola</i> (Fekl.) Sanderson 分生孢子形式为: <i>Septoria tritici</i> Rob. ex Desm.
黑穗病	<i>Ustilago tritici</i> (Pers.) Rostr.
小麦散黑穗病	具有不同芽胞囊群的黑粉菌属 (<i>Tilletia</i>) 物种, 包括 —— <i>Tilletia caries</i> (DC.) Tul. Syn.: <i>Tilletia tritici</i> (Bjerk.) Wint. —— <i>Tilletia foetida</i> (Wallr.) Liro, Syn.: <i>Tilletia laevis</i> Kühn or <i>Tilletia foetens</i> (Bjerk. et Curt.) Schroet. —— <i>Tilletia intermedia</i> (Gassner) Savul. Syn.: <i>Tilletia tritici</i> f. sp. <i>intermedia</i> Gassner
小麦坚黑穗病	<i>Tilletia controversa</i> Kühn
小麦矮腥黑粉菌	<i>Neovossia indica</i> (Mit.) Mund
小麦条纹 / 旗叶黑粉病	<i>Urocystis agropyri</i> (Preuss.) Schroet
全蚀病	<i>Gaeumamomyces graminis</i> (Sacc.) v. Arx. et Olivier var. <i>tritici</i> Walker 几个变种具有共同的寄主, <i>tritici</i> 变种侵染小麦、黑小麦、大麦和黑麦, 小麦对这种病没有抗性

动物

害 虫	致 害 因 子
除以上提到的蚜虫之外, 以下各种蚜虫可能也对麦类作物、玉米和禾本科植物产生危害	雀麦草蚜 (<i>Diuraphis bromicola</i> [H. R. L.]), 猫尾蚜 (<i>Diuraphis mühleii</i> [Börn.]), 玉米蚜 (<i>Rhopalosiphum maidis</i> [Fitch.]), 櫻桃瘤額蚜/草芦蚜 (reed canary grass aphid) (<i>Rhopalomyzus lonicerae</i> [Siebold]), <i>Rhopalomyzus poae</i> [Gill.]), 鸡脚草蚜 (cocksfoot aphid) (<i>Hyaloapteroides humilis</i> [Walk.]), 沙赖毛蚜 (<i>Laingia psammae</i> [Theob.]), <i>Schizaphis nigerrima</i> H. R. L., <i>Metopolophium festucae</i> (Theob.), 麦二叉蚜 (<i>Schizaphis graminum</i> [Rond.]), 麦长管蚜 (<i>Sitobion granarium</i> [Kirby]), 玉米伪毛蚜 (cob aphid) (<i>Sipha maydis</i> [Pass.]), <i>Sipha glyceriae</i> [Kalt.]), 蚕豆蚜 (<i>Aphis fabae</i> Scop.), 桃蚜 <i>Myzus persicae</i> [Sulz.]

(续)

害 虫	致害因子
蚜虫	蚜虫于5月上旬抵达麦田(此时小麦正在出苗),首先在浆叶和叶鞘上生活下来,随着麦穗的延长转移到幼穗。温暖和干燥条件促进蚜虫的世代发育;蚜虫每一世代的周期(generation cycle)为8~10 d。每头蚜虫可孵化出30~50头幼虫(单性生殖)。大约在7月中旬,由于取食条件差以及寄生蜂和捕食性昆虫(瓢虫)的出现,蚜虫的大量增殖暂时停止。麦长管蚜经历一个循环(holocycle),即在秋天时进行性别分化,冬天将卵产于草中;麦长管蚜1年产生十多代
麦长管蚜虫	<i>Macrosiphum avenae</i> (Fabr.), Syn.: <i>Sitobion avenae</i> (Fabr.) 这些害虫也可见于大麦、燕麦、黑麦、玉米和饲料牧草中;这些蚜虫不转变寄主
谷缢管蚜	<i>Rhopalosiphum padi</i> (L.) 转主寄生蚜虫,具有广泛的寄主范围,可以寄生于麦类作物和禾本科作物如大麦、燕麦、玉米、饲料牧草中
蔷薇长管蚜	<i>Metopolophium dirhodum</i> (Walk.) 转主寄生蚜虫(这些害虫也可见于大麦、燕麦、黑麦、玉米和饲料牧草中)
小麦胞囊线虫,小麦茎线虫	<i>Heterodera avenae</i> Woll. 也侵染大麦、燕麦、黑麦、饲料牧草 几种生物型的寄主范围不同 胞囊从根中落下,在土壤中生存;幼虫于春天孵化,并侵染根部;在根中进行性别分化;雌虫携带近600粒卵;雌虫死亡时,身体变褐色,并变成柠檬状胞囊;小麦对胞囊线虫只有一定的抗性(染色体2B上Cre 1基因)(Slootmaker et al., 1974)
小麦叶甲虫	小麦红猴叶甲虫(<i>Oulema melanopus</i> [L.]), Syn.: <i>Lema melanopa</i> [L.], 小麦蓝叶甲虫(<i>Oulema lichenis</i> [Voet], Syn.: <i>Lema lichenis</i> [Voet]) 甲虫于4月中旬离开越冬所(winter quarters),迁移到麦田中;5月下旬在叶片上部产卵;产卵需要6~8周。每一雌虫产卵50~100粒;卵的发育持续7~14 d
玉米铁甲虫	<i>Zabrus tenebroides</i> Goeze 玉米步甲虫于7月下旬至7月上旬出现;8月和9月产卵;每头雌虫在土壤中产80~100粒卵;14 d后第一批幼虫孵化,并经历3个龄期;1龄和2龄幼虫期越冬;春天土壤温带-1℃时,幼虫重新取食;此时产生很大的危害;5月在土壤中化蛹;玉米步甲虫的生活史持续1年;这些害虫也可见于大麦、燕麦、黑麦、玉米和饲料牧草中
长脚虫幼虫	大蚊幼虫(<i>Pales (Tipula) paludosa</i> Meig.), 普通长脚虫 [<i>Pales (Tipula) oleracea</i> L.], 秋长脚虫 [<i>Pales (Tipula) czizeki</i> de Jong]。危害最大的是: <i>Pales paludosa</i> 这些害虫也可见于大麦、燕麦、黑麦、玉米和饲料牧草中
毛蚊幼虫	<i>Bibio hortulans</i> (L.), <i>Bibio marci</i> (L.), <i>Bibio johannis</i> (L.), <i>Bibio clavipes</i> (Meig.) 这些害虫也可见于大麦、燕麦、黑麦、玉米和饲料牧草中
多足类	各种多足类尤其是常见的千足虫 <i>Cylindroiulus teutonicus</i> (Pocock) 和 <i>Blaniulus guttulatus</i> (Bosc.) 也可见于大麦、燕麦、黑麦、玉米和饲料牧草中
根蚜	<i>Anoecia corni</i> (Fabr.), <i>Anoecia vagans</i> (Koch), <i>Aploneura graminis</i> (Buckt.), <i>Aploneura lentisci</i> Pass., <i>Byrsocrypta personata</i> Börner, <i>Forda marginata</i> Koch, <i>Forda formicaria</i> V. Heyden, <i>Geoica discreta</i> Börner, <i>Tetraneura ulmi</i> (L.); 这些害虫也可见于大麦、燕麦、黑麦、玉米和饲料牧草中
鼻涕虫	各种鼻涕虫,尤其是大田中的鼻涕虫(field slug) (<i>Deroceras reticulatum</i> O.F. Müll., <i>Deroceras agreste</i> L.), 菜园中的鼻涕虫/黑田(blackfield)中的鼻涕虫(<i>Arion hortensis</i> [Fér.], <i>Arion rufus</i> [L.]), 也可见于大麦、燕麦、黑麦、玉米和饲料牧草中

(续)

害 虫	致害因子
小麦和禾本科作物 蚜 (bugs)	小麦和禾本科蚜类是没有同源性的害虫, 引起最大经济为害的是小麦中的扁盾蚜 (<i>Eurygaster</i> spp.), 这些害虫也可见于大麦、燕麦、黑麦、玉米和饲料牧草中
小麦线虫	<i>Anguina tritici</i> (Steinbuch) Filipjev 生活在胆汁中的幼虫可在干燥状态下存活数年

注: 美国小麦害虫的完整列表可见于美国植物病理学协会 (American Phytopathology Society) 网页的首页上。
<http://www.scisoc.org/resource/common>。

◆ 资料来源

- Baltenberger D., Ohm H. W. and Forster J. (1987) Reactions of oats, barley and wheat to infection with barley yellow dwarf virus isolat. *Crop Science* 27, 195 - 198.
- Borstwick D. E., Ohm H. W. and Shane G. (1993) Inheritance of *Septoria* glume blotch resistance in wheat. *Crop Science* 33, 439 - 443.
- Brunt A. A., Crabtree K., Dallwitz M. J., Gibbs A. J. and Watson L. (1996) *Viruses of Plants*. Cab International.
- Chelkowski J. (ed.) (1991) *Cereal Grain. Mycotoxins, Fungi and Quality in Drying and Storage*. Elsevier Science Publishers, The Netherlands.
- Gonlart L. R., Mackenzie S. A., Ohm H. W. and Lister R. M. (1993) Barley yellow dwarf virus in wheat x wheatgrass population. *Crop Science* 22, 595 - 599.
- Heun M. and Fischbeck G. (1987) Genes of powdery mildew resistance in cultivars of spring wheat. *Plant Breeding* 99, 282 - 288.
- Heun M. and Fischbeck G. (1989) Inheritance of powdery mildew resistance *Mlk* in wheat. *Plant Breeding* 103, 262 - 264.
- Hovmoller M. S. (1989) Race specific powdery mildew resistance in 31 north - west European wheat cultivars. *Plant Breeding* 103, 228 - 234.
- Jeger M. J., Jones D. G. and Griffiths E. (1983) Components of partial resistance of winter wheat seedlings to *Septoria nodorum*. *Euphytica* 32, 575 - 584.
- Maurin N., Sant L. and Capron G. (1996) Stem and head reaction of winter wheat cultivars to artificial inoculation by *Microdochium nivale* under controlled environment and field conditions. *Euphytica* 92, 359 - 366.
- Ohm H. W., Lister R. M., Forster J. E. and Shukle R. H. (1989) Response of wheatgrasses and wheat x wheatgrass hybrids to barley yellow dwarf virus. *Theor. Appl. Genet.* 77, 369 - 374.
- Slootmaker L. A. J., Lange W., Jochemsen G. and Schepers J. (1974) Monosomic analysis in bread wheat of resistance to cereal root eelworm. *Euphytica* 23, 497 - 503.
- Spaar D., Kleinhempel H. and Fritzsche R. (1989) *Getreide, Mais und Futtergräser*. Springer Verlag, Berlin.
- Wiese M. V. (1987) *Compendium of Wheat Diseases*. American Phytopathological Society Press, Minnesota.
- Wolff J. and Richter W. (1989) Chemische Untersuchungen an Mutterkorn. *Getreide, Mehl und Brot* 43, 103 - 108.
- Wolff J. (1992) Mutterkorn in Getreide und Getreideprodukten. In: Ocker H. D. (ed.) *Rückstände und Kontaminanten in Getreide und Getreideprodukten*. Behr's Verlag, Hamburg, Germany, 113 - 137.
- Zeller F. J., Lutz J. and Stephan U. (1993) Chromosome location of genes for resistance to powdery mil-

dew in common wheat (*Triticum aestivum* L.) 1. Mlk and other alleles at the Pm3 locus. Euphytica 68, 223 - 229.

附 录 2

普通小麦 (*Triticum aestivum*) 的转化

在过去的 50 年里, 谷类作物 (包括小麦) 的遗传改良一直是植物育种的主攻方向。它显著提高了作物产量, 改善了作物品质。不过, 植物育种是一个缓慢的过程, 有很多生物学限制因素。快速涌现的植物细胞和分子生物学技术由于可以使人们利用更广泛的基因库, 因此引起了人们的广泛关注, 它可以为植物育种提供强有力的新工具, 弥补了传统植物育种的不足。

现代植物生物技术的基础是将已知功能的外源基因转移、整合到植物细胞中, 并在植物细胞中表达, 然后这些植物细胞可在体外再生植株。从原生质体有效再生出正常可育的植株是这一技术的基本前提。就禾本科植物而言, 植物细胞的体外培养很难再生出表型正常的可育植株 (Vasil 和 Vasil, 1992)。需要克服的最大难题是在特定的培养基上培育特定发育阶段的未成熟和未分化的组织和器官的外植体。现在, 所有的重要谷类作物 (如小麦、大麦、水稻) 都能通过培养的组织 and 单个细胞再生 (Vasil, 1994)。人们最早尝试进行的谷类作物转化受到了全能愈伤组织原生质体应用的限制, 愈伤组织原生质体培养基很难制备和保存。通过幼穗和微孢子 (体细胞胚胎发生和配子胚胎发生) 的未成熟胚在体外再生小麦植株已有一段时间了。不过, 为了使细胞最大限度与转化的目的基因接触, 并保持细胞培养基的一致性, 似乎有必要用单个分离细胞来对谷类作物进行遗传转化。即使这样, 有人认为也应当避免嵌合基因转化体的出现。这一策略在很多植物 (既包括双子叶植物又包括水稻和玉米等单子叶植物) 中取得了成功。如今, 所有谷类作物的主要物种 (包括小麦) 均可再生出正常可育的植株 (Vasil *et al.*, 1990)。不过, 这一过程仍是一个低效率且费时的步骤 (Vasil 和 Vasil, 1992)。

外源基因导入到植物有几种方法 (见综述: Nehra *et al.*, 1995)。最著名且常用的首选方法——土壤根癌农杆菌 (*Agrobacterium*) 介导的转化, 却不十分适合于谷类作物。与大多数单子叶植物一样, 小麦通常不在土壤根癌农杆菌的自然寄主范围之内。用小麦和玉米进行的试验表明, 土壤根癌农杆菌可以将病毒基因组序列转移到谷类作物的细胞中而引起系统病毒侵染, 称为“农杆菌侵染” (Smith 和 Hood, 1995)。这种系统病毒侵染不必将病毒基因整合到植物基因组中。因此, 这一技术的主要难题不是 DNA 的转移, 而是 DNA 的整合 (Grimsley *et al.*, 1987; Dale *et al.*, 1989)。近来用水稻 (Hiei *et al.*, 1994)、玉米 (Ishida *et al.*, 1996)、大麦 (Tingay *et al.*, 1997) 和小麦 (Chen *et al.*, 1996) 进行的试验表明, 土壤根癌农杆菌介导的基因转化具有高效性, 能使转化基因在这些植物中稳定整合、表达而且遗传 (Chen *et al.*, 1997)。

渗透压冲击破碎 (聚乙二醇处理) 和电击两种方法已用于基因转化中, 并使导入的基因 (如玉米基因) (Fromm *et al.*, 1986) 瞬时表达和稳定表达 (综述 Lörz *et al.*,

1985)。有人采用基因枪方法进行小麦的转化 (Vasil et al., 1992; Weeks et al., 1993; Becker et al., 1994; Nehra et al., 1994)。这一方法的基础是通过基因枪电荷或高压氮气, 将包被 DNA 的微粒高速轰击植物细胞 (Sanford et al., 1991; Klein et al., 1992), 其主要优点是它可将 DNA 传递到完整的再生植物细胞, 不必要应用原生质体, 从而将组织培养基的潜在影响降低到最小, 并最低限度减少异常情况的发生 (Vasil et al., 1993; Vasil, 1994)。

基因在靶细胞中的最适表达是获得稳定转化的重要因素。为了开发合适的小麦基因表达载体, 人们开展了大量的研究工作 (Nehra et al., 1995)。在启动子和编码区之间加入一个内含子有助于增强基因在小麦中的瞬时表达 (Chibbar et al., 1991)。此外, 克隆的单子叶植物基因启动子有时可使基因表达频率提高, 如水稻肌动蛋白基因 (*Act1*) 启动子 (McElroy et al., 1991) 或玉米泛素 (*Ubi1*) 启动子 (Christensen et al., 1992), 人们已用这两个启动子获得了转基因小麦 (Weeks et al., 1993; Nehra et al., 1994)。

要从获得的少数稳定转化细胞中得到转基因植株, 需要采用合适的选择系统。通常应用具有抗生素抗性 or 除草剂抗性的选择标记基因。在各种抗生素抗性标记基因中, 卡那霉素抗性基因不能进行小麦转化细胞的选择, 原因是这些细胞以及小麦组织自身都对卡那霉素具有高水平的内在抗性。另一个问题是利用这一抗生素作为选择因子会干扰植株的再生 (Hauptmann et al., 1988; Peng et al., 1992)。不过, 应用另一种氨基糖苷类抗生素——遗传霉素 (G 418) 可对小麦进行有效选择。Hauptmann 等 (1988) 用潮霉素选择得到了阳性结果, 但是 Nehra 等 (1995) 的试验却没有成功。可以应用除草剂 [如草铵膦 (1-膦丝菌素)] 抗性基因代替抗生素抗性标记基因 (Nehra et al., 1995)。在 Wilmlink 和 Dons (1993)、McElroy 和 Brettell (1994) 的综述中, 详细介绍了目前可用的单子叶植物选择性标记基因。

近年来, 很多转基因小麦已经投入了应用 (见表 1)。在欧洲, 关于转基因小麦释放的详细介绍可见 RKI、SNIF 数据库 (<http://www.rki.de>), 在 90/220/EEC XI/559/94-Rev 6 指令 Directive 第 9 条列出了 SNIF 的名录。在美国, James 和 Krattinger (1996)、de Kathen (1996) 以及 APHIS ISB 环境释放数据库 (<http://www.aphis.usda.gov/bbep/bp>) 也有类似情况的介绍。OECD BioTrack 数据库有关于转基因植物和微生物从实验室释放到环境中的介绍 (<http://www.olis.oecd.org/biotrack.nsf>)。

小麦和其他植物分子改良技术的未来发展取决于具有重要农艺性状基因的应用, 而非任何其他因素。目前正在建立小麦的 DNA 图谱, 可用于重要目的基因的鉴定、特征分析和克隆。例如 Gill 等 (1991) 提供了普通小麦的标准染色体组和命名系统来描述各染色体的带型, Hohmann 等 (1994) 绘制了 7 个染色体组的遗传图谱/物理图谱。Devos 和 Gale (1992) 测试了随机扩增多态性 DNA (RAPD) 标记的应用。由于他们获得的 RAPD 产物不一致、不具有剂量效应而且表现显性, 因此这一试验没有成功。Vaccino 和 Metakovsky (1995) 应用麦谷蛋白等位基因的 RFLP 带型作为标记, Devos 等 (1995) 应用微卫星序列作为标记。目前正在应用或正在开发遗传图谱、基因标记和 QTL 等技术。1985 年, 英国植物育种研究所与 John Innes 中心, 美国的各个大学, 法国的 INRA 已经

开始着手进行这项工作 (Nelson et al., 1995a、1995b; Cadalent et al., 1996)。

小麦多基因性状 (如产量) 的分子改良是一个难度大且费时的过程 (Vasil, 1994)。不过, 谷类作物染色体上基因序列保守, 基因组成相似, 基因图谱具有共线性。这在重要基因的鉴定和克隆方面具有很大优势 (Bennetzen 和 Freeling, 1993; Kurata et al., 1994)。

表 1 转基因小麦的有意释放

国 家	最初释放时间	主要性状
英 国	1994	标记
英 国	1994	除草剂抗性 (草铵膦)
英 国	1995	除草剂抗性 (草铵膦)
英 国	1995	淀粉品质改良
英 国	1996	抗虫 (抗叶片真菌病害)
西班牙	1996	除草剂抗性 (草铵膦)、淀粉品质改良
英 国	1997	烘焙品质改变
比利时	1997	雄性不育/恢复
阿根廷	1993	品质改良、雄性不育
阿根廷	1995	除草剂抗性
智 利	1995	除草剂抗性
美 国	1994	除草剂抗性
美 国	1994	除草剂抗性 (草铵膦)
美 国	1994	除草剂抗性 (草甘膦)
美 国	1995	真菌抗性
美 国	1995	除草剂抗性
美 国	1995	病毒抗性
美 国	1995	品质改良
美 国	1996	真菌抗性
美 国	1996	品质改良
美 国	1996	真菌抗性
美 国	1996	真菌抗性
美 国	1996	品质改良
美 国	1996	除草剂抗性
美 国	1996	病毒抗性
美 国	1996	除草剂抗性
美 国	1996	真菌抗性
美 国	1996	真菌抗性

◆ 资料来源

Becker D., Brettschneider R. and Lörz H. (1994) Fertile transgenic wheat from microprojectile bombardment of scutellar tissue. *Plant J.* 5, 299 - 307.

Bennetzen J. L. and Freeling M. (1993) Grasses as a single genetic system: genome composition, colinearity and compatibility. *Trends Genet.* 9, 259 - 261.

Cadalent T., Boëuf C., Bernard S. and Bernard M. (1996) Intervarietal molecular map in *Triticum aestivum* L. Em Thell and comparison with a map from wide cross. *Theor. Appl. Genet.* 94, 367 - 377.

Chen M., Hironaka C., Arrowsmith J., Conner T. and Fry J. E. (1996) In Vitro Cellular Develop. Bi-

ol. 32 (3), 1170.

- Chen M. , Fry J. E. , Pang S. Z. , Zhou H. P. , Hironaka C. , Duncan D. R. , Conner T. W. and Wan Y. C. (1997) Genetic transformation of wheat mediated by *Agrobacterium tumefaciens*. *Plant Physiol.* 115, 971 - 980.
- Chibbar R. N. , Kartha K. K. , Leung N. , Qureshi J. and Caswell K. (1991) Transient expression of marker genes in immature zygotic embryos of wheat (*Triticum aestivum*) through microprojectile bombardment. *Genome* 34, 453 - 460.
- Christensen A. H. , Sharrock R. A. and Quail P. H. (1992) Maize polyubiquitin genes: structure, thermal perturbation of expression and transcript splicing, and promoter activity following transfer to protoplasts by electroporation. *Plant Mol. Biol.* 18, 675 - 689.
- Dale P. J. , Marks M. S. , Brown M. M. , Woolston C. J. , Gunn H. V. , Mullineaux P. M. , Lewis D. M. , Kempt J. M. , Chen D. F. , Glimour D. M. and Flavell R. B. (1989) Agroinfection of wheat; inoculation of in vitro grown seedlings and embryos. *Plant Sci.* 63, 237 - 245.
- de Kathen A. (1996) *Gentechnik in Entwicklungsländern - EinÜberblick*. Federal Environmental Agency, Germany (ed.) UBA - Texte 15/96, Germany.
- Devos K. M. and Gale M. D. (1992) The use of random amplified polymorphic DNA markers in wheat. *Theor. Appl. Genetics* 84, 567 - 572.
- Devos K. M. , Bryan G. J. , Collins A. J. , Stephenson P. and Gale M. D. (1995) Application of two microsatellite sequences in wheat storage proteins as molecular markers. *Theor. Appl. Genetics* 90, 247 - 252.
- Fromm M. E. , Taylor L. P. and Walbot V. (1986) Stable transformation of maize after gene transfer by electroporation. *Nature* 319, 791 - 793.
- Gill B. S. , Friebe B. and Endo T. R. (1991) Standard karyotype and nomenclature system for description of chromosome band and structural aberrations in wheat (*Triticum aestivum*) . *Genome* 34, 830 - 839.
- Grimsley N. , Hohn T. , Davies J. W. and Hohn B. (1987) *Agrobacterium* - mediated delivery of infectious maize streak virus into maize plants. *Nature* 325, 177 - 179.
- Hauptmann R. M. , Vasil V. , Ozaias - Aikins P. , Tabaeizadeh Z. , Rogers S. G. , Fraley R. T. , Horsch R. B. and Vasil I. K. (1988) Evaluation of selectable markers for obtaining stable transformation in the *Gramineae*. *Plant Physiol.* 86, 602 - 606.
- Hiei Y. , Ohta S. , Komari T. and Kumashiro T. (1994) Efficient transformation of rice (*Oryza sativa* L.) mediated by *Agrobacterium* and sequence analysis of the boundaries of the T - DNA. *Plant Journal* 6 (2), 271 - 282.
- Hohmann U. , Endo T. R. , Gill K. S. and Gill B. S. (1994) Comparison of genetic and physical maps of group 7 chromosomes from *Triticum aestivum* L. *Mol. Gen. Genet.* 245, 644 - 653.
- Ishida Y. , Saito H. , Ohta S. , Hiei Y. , Komari T. and Kumashiro T. (1996) High efficiency transformation of maize (*Zea mays* L.) mediated by *Agrobacterium tumefaciens*. *Nature Biotechnology* 14, 745 - 750.
- James C. and Krattinger A. F. (1996) Global review of the field testing and commercialization of transgenic plants; 1986 to 1995. The first decade of crop biotechnology. ISAAA Briefs No. 1.
- Klein T. M. , Arentzen R. , Lewis P. A. and Fitzpatrick - McElligott S. (1992) Transformation of microbes, plants and animals by particle bombardment. *Science* 230, 1299 - 1302.
- Kurata N. , Moore G. , Nagamura Y. , Foote T. , Yano M. , Minobe Y. and Gale M. (1994) Conservation of genome structure between rice and wheat. *Bio/Technology* 12, 276 - 278.
- Lörz H. , Baker B. and Schell J. (1985) Gene transfer to cereal cells mediated by protoplast transforma-

- tion. Mol. Gen. Genet. 199, 178 - 182.
- McElroy D. , Zhang W. , Cao J. and Wu R. (1991) Isolation of an efficient actin promoter for use in rice transformation. Plant Cell 2, 163 - 171.
- McElroy D. and Brettell R. I. S. (1994) Foreign gene expression in transgenic cereals. Trends in Biotechnology 12, 62 - 68.
- Nehra N. S. , Chibbar R. N. , Leung N. , Caswell K. , Mallard C. , Steinhauer L. , Baga M. and Kartha K. K. (1994) Self - fertile transgenic wheat plants regenerated from isolated scullar tissues following microprojectile bombardment with two distinct gene constructs. Plant J. 5, 285 - 297.
- Nehra N. S. , Chibbar R. N. and Kartha K. K. (1995) Wheat transformation; methods and prospects. Plant Breeding Abstracts 65 (6), 803 - 808.
- Nelson J. C. , Van Deynze A. E. , Autrique E. , Sorrells M. E. , Lu Y. H. , Negre S. , Bernard M. and Leroy P. (1995a) Molecular mapping in Bread Wheat - homoeologous group 3. Genome, 525 - 523.
- Nelson J. C. , Van Deynze A. E. , Autrique E. , Sorrells M. E. , Lu Y. H. , Negre S. , Bernard M. , Leroy P. , Faris J. and Anderson J. A. (1995b) Molecular mapping in Wheat - homoeologous group 4, 5 and 7. Genetics 141, 721 - 731.
- Peng J. , Kononowicz H. and Hodges T. K. (1992) Transgenic *indica* rice plants. Theor. Appl. Genetics 83, 855 - 863.
- Sanford J. C. , De Vit M. J. , Russell J. A. , Smith F. D. , Harpending P. R. , Roy M. K. and Johnson S. A. (1991) An improved helium - driven biolistic device. Technique 3, 3 - 16.
- Smith R. H. and Hood E. E. (1995) *Agrobacterium tumefaciens* transformation on monocotyledons. Crop Science 35, 301 - 309.
- Tingay S. , McElroy D. , Kalla R. , Fieg S. , Wang M. , Thornton S. and Brettell R. (1997) *Agrobacterium tumefaciens* - mediated barley transformation. The Plant Journal 11 (6), 1369 - 1376.
- Vaccino P. and Metakovsky E. V. (1995) RFLP patterns of gliadin alleles in *Triticum aestivum* L. : implications for analysis of the organization and evolution of complex loci. Theor. Appl. Genetics 90, 173 - 181.
- Vasil I. K. (1994) Molecular improvement of cereals. Plant Mol. Biol. 25, 925 - 937.
- Vasil I. K. and Vasil V. (1992) Advances in cereal protoplast research. Physiol. Plant. 85, 279 - 283.
- Vasil V. , Redway F. A. and Vasil I. K. (1990) Regeneration of plants from embryogenic suspension culture protoplasts of wheat. Bio/Technology 8, 429 - 433.
- Vasil V. , Castillo A. M. , Fromm M. E. and Vasil I. K. (1992) Herbicide resistant fertile transgenic wheat plants obtained by microparticle bombardment of regenerable embryogenic callus. Bio/Technology 10, 667 - 674.
- Vasil V. , Srivastava V. , Castillo A. M. , Fromm M. E. and Vasil I. K. (1993) Rapid production of transgenic wheat plants by direct bombardment of cultured immature embryos. Bio/Technology 11, 1553 - 1558.
- Weeks I. T. , Anderson O. D. and Blechl A. E. (1993) Rapid production of multiple independent lines of fertile transgenic wheat (*Triticum aestivum*) . Plant Physiol. 1102, 1077 - 1084.
- Wilnink A. and Dons J. J. M. (1993) Selective agents and marker genes for use in transformation of monocotyledonous plants. Plant Mol. Biol. Reporter 11, 165 - 185.