小麦的野生近缘植物——旱麦草属*

张继益 董玉琛

(中国农科院品种资源研究所, 北京 100081)

摘 要 旱麦草属最早提出于 1851 年。经本世纪 30 年代的形态分类研究和 50~60 年代的细胞学研究,基本确立了该属的分类地位和属下物种划分,但仍有一些分类问题未能解决。该属植物与小麦族内 6 个属的 8 个物种进行了成功的杂交,证明旱麦草属与这些属种的遗传关系较远。东方旱麦草与普通小麦已杂交成功,转移其外源种质的工作正在进行中。

关键词 旱麦草属 植物资源 小麦

Eremopyrum—The wild relatives of wheat/Zhang Jiyi ,Dong Yushen //CHINESE BIODIVERSITY. — 1997 5(1) 26 ~ 30

The genus of *Eremopyrum* was established in 1851s. After the morphological taxonomy studies in 1930s and cytological researches during 1950s ~ 1960s ,the status of the genus was admitted and the species under this genus were identified. However ,there are still some taxonomy problems existing. Some species have been hybridized with 8 taxa belonging respectively to 6 genera ,including common wheat. The results show that *Eremopyrum* has a distant evolution relationship with these all.

Key words *Eremopyrum* ,plant resources ,wheat

Author 's address Institute of Crop Germplasm Resources ,Chinese Academy of Agricultural Sciences ,Beijing 100081

旱麦草属(*Eremopyrum* (Ledeb.) Jaub. & Spach)是小麦族(Triticeae)中一个只包括一年生种的小属^[1]。该属植物主要分布于西起摩洛哥、东至中国新疆的地中海周边地区,生境多为沙丘和干旱瘠薄的山坡石滩,在平原绿洲和荒漠草原上也有少量分布,是一种优良的春季牧草^[2-4]。由于其独特的生境和所具有的一些优良特性,该属植物被认为是进行小麦改良的重要遗传资源^[4]。

1 旱麦草属的分类

最早提出“ *Eremopyrum* ”(希腊文原意为“ 荒漠小麦 ”)这一概念的是 Ledebour。他于 1829 年对小麦属进行分类时,即在其中划分了一个旱麦草系(*Sect. Eremopyrum*)。1851 年,Jaubert 和 Spach 在 Ledebour 的基础上第一次划分了独立的旱麦草属(*Eremopyrum* (Ledeb.) Jaub. & Spach),由两个种组成: *Er. orientale* (L.) Jaub. & Spach 和 *Er. squarrosus* (Roth.) Jaub. & Spach(表 1)。一直到本世纪 30 年代,前苏联分类学家 Nevski(1933、1934)才将冰草属和旱麦草属进行了界定,将一年生种划归旱麦草属。同时还将 Jaubert 和 Spach 定义的 *Er. squarrosus* 更名为 *Er. buonapartis* (Spreng.) Nevski,将该种的二倍体变种独立为一个新种,即 *Er. hirsutum* (Bertol.) Nevski^[5]。这样,Nevski 定义的旱麦草属已包括 6 个种(表 1),其属的地位从此被普

表 1 旱麦草属的分类
Table 1 Classification of *Eremopyrum*

Jaubert & Spach 1851	Nevski 1933	Sarkar 1955	Bowden 1962	Love 1984	Frederiksen 1991
	<i>triticeum</i>	<i>triticeum</i>	<i>triticeum</i>	<i>triticeum</i>	<i>triticeum</i>
	<i>distans</i>	<i>distans</i>	<i>distans</i>	<i>distans</i>	<i>distans</i>
	<i>hirsutum</i>	<i>hirsutum</i>		<i>hirsutum</i>	
<i>orientale</i>	<i>orientale</i>	<i>orientale</i>	<i>orientale</i>	<i>orientale</i>	<i>orientale</i>
<i>squarrosum</i>	<i>bonaepartis</i>	<i>bonaepartis</i>	<i>bonaepartis</i>	<i>bonaepartis</i>	<i>bonaepartis</i>
				<i>patulum</i>	
				<i>confusum</i>	
				<i>puberulum</i>	
	<i>cretens</i>			<i>cretens</i>	

遍承认。Sarkar 最早对旱麦草属进行了细胞分类学研究^[6,7],他认为,该属应由 5 个种组成,其中 *Er. triticeum* (Gaertn.) Nevski 和 *Er. hirsutum* 为 2 个二倍体 $2n = 14$;*Er. distans* (C. Koch) Nevski(以后被证明为二倍体) ,*Er. orientale* 和 *Er. bonaepartis* 为 3 个四倍体 $2n = 28$ 。Bowden 的结果与此相同,但他同时发现,在 *Er. hirsutum* 和 *Er. bonaepartis* 中均存在二倍体和四倍体两种类型,于是,他以 Bor^[8]曾将前者作为后者的一个变种,以及这两个种的分布范围重叠等理由,将二者合并为一个种,即 *Er. bonaepartis*。但他同时又承认,二者在穗部有毛与无毛这一重要性状上的区别是明显的^[5]。

Sakamoto 和 Muramatsu^[9]首次将毛穗旱麦草(*Er. distans*)更正为二倍体,这样即将 Sarkar 关于旱麦草属为 2 个二倍体和 3 个四倍体的观点修正为包括 3 个二倍体和 2 个四倍体种。但是, Sakamoto^[10]在以后的研究中虽然也发现了 *Er. bonaepartis* 中有两种倍性,在形态上亦有明显差别,但他仍接受了 Bowden 曾对该属的划分,即维持 4 个种和 1 个变种的结构,并在以后的研究中一直沿用这一分类系统。

Love^[11]根据染色体组关系对小麦族进行重新划分时,支持旱麦草的独立,并认为该属只包含单一染色体组(haplome),并将该属的染色体符号设定为“ F ”。同时,他还总结前人的分类研究,将该属划分为 9 个种(表 1)。

丹麦植物分类学家 Frederiksen^[1]对历史上有记载的旱麦草属的蜡叶标本进行了全面的重新鉴定,经大量的形态学比较,将 Love 所公布 9 个种中的 *Er. cretens* 和 *Er. puberulum* 排除在旱麦草属之外,而将 *Er. patulum* 和 *Er. confusum* 并入 *Er. bonaepartis*,即维持 Bowden 和 Sakamoto 对该属的划分。尽管他对一个物种内包括两种倍性存有异意,但由于 Sakamoto 关于 *Er. hirsutum* 为四倍体光穗旱麦草(*Er. bonaepartis*)的一个供体亲本尚不能得到完全证实,所以仍建议将 *Er. hirsutum* 暂时合并到 *Er. bonaepartis* 中成为其中的一个细胞类型。由此可见,将该属分为 9 个种的观点已难以成立,争论集中在应该分为 4 种还是分为 5 种上。其焦点在于,是将光穗旱麦草中的二倍体类型恢复其种的地位,即 *Er. hirsutum*,还是仍将其作为该种下的一个类型。这是该属分类上急待解决的问题之一。

总结前人资料,结合笔者的观察,旱麦草属的分类学特征是:一年生草本,株高 5 ~ 50 cm ,茎秆空心,膝状直立;叶片扁平,叶鞘幼时愈合生长,后期开裂,叶耳很小或不可见;花序复穗状,椭圆形或长卵圆形,小穗形态相似,均有短的小穗柄;每穗节着生一个小穗,排列紧密;每

小穗 2~8 朵小花,每小花雄蕊 3 枚,花药黄色,长 0.4~1.4 mm;颖等长,具一条不对称的脊,一般边缘为膜状;外稃大多介于钝尖与渐尖之间,颖与外稃上的芒均难以准确测量;内稃具两脊,多少二裂;颖果很小,形态趋向于大麦类型,成熟时内外稃紧贴其上^[1,2,12]。

2 旱麦草属属下类群的进化关系

Sakamoto^[10,13]对采自中东地区的旱麦草属 4 个种和 1 个变种之间的遗传关系进行了长时间的系统研究,并根据种间杂种 F_1 的花粉母细胞中期染色体配对情况绘制了该属的遗传进化关系,如图 1。

图 1 旱麦草属种间进化关系(引自 Sakamoto,1979)

Fig.1 Phylogenetic relationships of *Eremopyrum* (according to Sakamoto,1979)

由此可得出以下结论:

- (1)旱麦草属中 3 个二倍体种的染色体组互不相同,这一点可从核型上的差别和杂种染色体互不配对得到证实。3 个染色体组暂以 A',B',C'命名,以示与小麦和山羊草的 A,B,C 相区别(Sakamoto 曾以 A,B,C 命名)。
- (2)东方旱麦草是异源四倍体,两个染色体组分别来自毛穗旱麦草和旱麦草。
- (3)光穗旱麦草亦为一个异源四倍体,是二倍体光穗旱麦草类型和毛穗旱麦草杂交的产物。
- (4)两个四倍体间杂交的 F_1 有平均 6.6 个 II 价体,也证明它们至少有一个共同的染色体组。

以上推论尚无更多的证据和进一步的证明,有待深入研究。但是,作为染色体符号 A,B,C 已被用于小麦属和山羊草属,以 A,B,C 或以 A',B',C'作为旱麦草属染色体符号显然是不适宜的。是否接受 Love 单一染色体组“F”这一命名,以及该染色体组在旱麦草属内的进一步分化都需进一步研究。这是该属分类中急待解决的另一个问题。

3 旱麦草属与近缘属的属间遗传关系

在形态上,旱麦草属与小麦属(*Triticum*)、冰草属(*Agropyron*)较为相似,都是每节穗轴着生一个小穗。该属植物在颖上具有一条龙骨瓣突起,所以,早期多被分在冰草属中。但是,现在定义的冰草属为多年生,植株高大,而旱麦草植物株形矮小,全部为一年生,二者的区别是比较明显的^[1]。

在细胞学特征上,旱麦草的核型以端部和近端部着丝点为主^[1,6,7]。在小麦族中只有无芒草属以及山羊草属的一些种具有这种核型。所以,Kellogg 认为,旱麦草的这种染色体核型是小麦族中的一种进化类型^[14]。

根据现有资料,旱麦草属植物共与小麦族内的 7 个属进行过成功地杂交,并对其进行了细

胞学及育性的研究 ,结果列入表 2。从中可以看出 ,旱麦草属的染色体组与这 7 个属的染色体组(分别为 A ,B ,D ,I ,O ,Q ,T ,S ,Y)有明显的区别。至于光穗旱麦草与平展大麦杂种 F₁ 中的 5.5 个 II 价体可能是由于该大麦草为一个同源四倍体所致 ;而东方旱麦草与普通小麦杂种 F₁ 中具有平均 4.4 个 II 价体则可能是东方旱麦草中存在一种抑制普通小麦 Ph 基因作用的控制因子或者是一种强促进部分同源染色体配对的促进因子造成的 ,因为二者在核型上的差别是明显可见的。所以 ,Love 给予该属独立的染色体组符号是有根据的^[11]。

表 2 旱麦草属与小麦族内 7 个属 9 个组合的杂交结果
Table 2 Chromosome pairing and fertility of 9 cross combinations concerning *Eremopyrum* and 7 other genera in Triticeae

编 号 No.	杂 交 组 合 Combination	F ₁ 染色体配对数 Chromosome pairing		花粉 育性 % Pollen fer.	杂种 育性 % Seed set	资料来源 References
		二价体 II	单价体 I			
1	光穗旱麦草 × 鹅观草* <i>Er. bonaepartis</i> <i>A. tsukushiense</i> 4X 6X A'A'B'B' SSHHY	0.7 (0 ~ 5)	33.6 (25 ~ 35)	0	0	Sakamoto ^[15] 1967
2	东方旱麦草 × 鹅观草* <i>Er. orientale</i> <i>A. tsukushiense</i> 4X 6X B'B'C'C' SSHHY	0.5 (0 ~ 4)	34.0 (27 ~ 35)	0	0	Sakamoto ^[15] 1967
3	东方旱麦草 × 粗山羊草 <i>Er. orientale</i> <i>Ae. tauschii</i> 4X 2X B'B'C'C' D D	0.1 (0 ~ 2)	20.8 (17 ~ 21)	0	0	Sakamoto ^[16] 1968
4	东方旱麦草 × 波斯无芒草 <i>Er. orientale</i> <i>He. persica</i> 4X 2X B'B'C'C' O O	0.4 (0 ~ 4)	20.2 (13 ~ 21)	1.0	0	Sakamoto ^[17] 1972
5	光穗旱麦草 × 平展大麦 <i>Er. bonaepartis</i> <i>H. depressum</i> 4X 4X A'A'B'B' IIII	5.5 (1 ~ 8)	10.0 (5 ~ 19)	1.0	0	Sakamoto ^[18] 1974
6	异形花草 × 光穗旱麦草 <i>Het. piliferum</i> <i>Er. bonaepartis</i> 2X 2X QQ A'A'	0.2 (0 ~ 2)	13.9 (10 ~ 14)	0	0	Sakamoto ^[18] 1974
7	东方旱麦草 × 棱轴草 <i>Er. orientale</i> <i>Ta. crinitum</i> 4X 2X B'B'C'C' T T	0.2 (0 ~ 3)	20.6 (15 ~ 21)	0	0	Sakamoto ^[19] 1977
8	东方旱麦草 × 冠状棱轴草 <i>Er. orientale</i> <i>Ta. captu-medusae</i> 4X 2X B'B'C'C' T T	0.16 (0 ~ 3)	20.66 (15 ~ 22)	0	0	Frederiksen 1989 ^[20]
9	普通小麦 × 东方旱麦草 <i>T. aestivum</i> <i>Er. orientale</i> 6X 4X AABBDD B'B'C'C'	4.36 (0 ~ 7)	26.09 (21 ~ 35)	0	0	刘建文 ^[21] 1995

* *Agropyron taskushiense* = *Roegneria tsukushiense* var. *transiens* (Syn. *R. kamoji*)即鹅观草

旱麦草是小麦族内一个特殊的一年生属。其分布范围广泛 ,生境多为荒漠草原 ,其生长周

期特殊,为典型的短命植物,生长速度较快,自身分蘖能力很强,利用于小麦品种改良的潜力有待深入研究。

经初步鉴定,该属植物还蕴含对小麦白粉病、条锈病、叶锈病和黄矮病的良好抗性^[21-23]。刘建文首次获得了普通小麦与东方旱麦草的属间杂种,为该属植物的优异性状向栽培小麦转移开辟了道路^[21]。张继益等^[24]通过幼胚拯救和花药培养技术获得了多个回交组合的 BC₁-BC₄ 材料和一批花培后代,为旱麦草属优异种质的利用进一步奠定了材料基础。

参 考 文 献

- 1 Frederiksen S. Taxonomy studies in *Eremopyrum*. *Nordic J. Bot.* ,1991 **11** :271 ~ 285
- 2 郭本兆主编. 中国植物志 **9**(3). 北京 :科学出版社 ,1987 :116 ~ 118
- 3 毛祖美,冯慧兰. 新疆短命植物区系的研究. 中国科学院生物沙漠土壤研究所编著,新疆植物研究论文集,1992 :93 ~ 101
- 4 吴锦文,陈仲荣. 新疆小麦种质资源:新疆的小麦. 乌鲁木齐 :新疆人民出版社 ,1989 :53
- 5 Bowden W M. Cytotaxonomy of the native and adventive species of *Hordeum* ,*Eremopyrum* ,*Secale* ,*Sitanion* and *Triticum* in Canada. *Can. J. Bot.* ,1962 **40** :1675 ~ 1711
- 6 Sarker P. A karyomorphological study on the genus *Eremopyrum*. *Wheat Inform. Serv.* ,1953 **2** :17 ~ 19
- 7 Sarker P. Cytotaxonomic studies on the *Eremopyrum*. *Can. J. Bot.* ,1958. **36** :539 ~ 546
- 8 Bor N L. Grasses of Burma ,Ceylon ,India and Pakistan. London :Pergamon Press ,1960
- 9 Sakamoto S ,M Muramatsu. Preliminary studies on the relationship of diploid *Eremopyrum distans* and *Er. triticeum*(Gramineae). *Can. J. Genet. Cytol.* ,1963. **5** :433 ~ 436
- 10 Sakamoto S. Genome analysis of the genus *Eremopyrum*. *Wheat Inform. Serv.* 1967 **23** ~ 24 **21** ~ 22
- 11 Love A. Conspectus of the Triticeae. *Feddes Repertorium* ,1984 **95** :425 ~ 521
- 12 新疆八一农学院主编. 新疆植物检索表. 乌鲁木齐 :新疆人民出版社 ,1982 :170 ~ 172
- 13 Sakamoto S. Genetic relationship among four species of the genus *Eremopyrum* in the tribe triticeae ,Gramineae. *Memo. Coll. Agr. Kyoto Univ.* ,1979 **114** :1 ~ 27
- 14 Kellogg E A. Comments on genomic genera in the Triticeae (Poaceae). *Amer. J. Bot.* ,1989 **76** :796 ~ 805
- 15 Sikamoto S. Cytogenetic studies in the tribe Triticeae :V. Intergenetic hybrides between two *Eremopyrum* species and *Agropyron tsukushiense*. *Rep. Kihara Inst. Bid.* ,1967 **19** :19 ~ 27
- 16 Sakamoto S. Cytogenetic studies in the tribe Triticeae :VI. Intergenetic hybrid between *Eremopyrum orientale* and *Aegilops squarrosa*. *Japan. J. Genet.* ,1968 **43** :167 ~ 17
- 17 Sakamoto S. Intergenetic hybridization between *Eremopyrum orientale* and *Henrardia persica* an example of polyploid species. *Heredity* ,1972 **28** :109 ~ 115
- 18 Sakamoto S. Intergenetic hybridization among three species of *Heteranthelium* ,*Eremopyrum* and *Hordeum* and its signification for the genetic relationship within the tribe Triticeae. *New phytol.* ,1974 **73** :341 ~ 350
- 19 Sakamoto S. Intergenetic hybridization in the tribe Triticeae ,Gramineae ,*Eremopyrum* × *Taeniatherum* and *Agropyron* × *Taeniatherum*. *Jap. J. Breed.* 1977 **27**(Suppl. 1) :162 ~ 163
- 20 Frederiksen S. Intergenetic hybridization between *Taeniatherum* and different genera of the Triticeae ,Poaceae. *Nordic J. Bot.* 1989 **9** :229 ~ 240
- 21 刘建文,董玉琛. 普通小麦 × 东方旱麦草属间杂种的产生及无性系的建立. 遗传学报 ,1995 **22**(2) :116 ~ 121
- 22 李隆业,杨家秀. 小麦野生近源植物抗白粉性和抗锈性研究. 西南农业大学学报 ,1992 **14**(6) :496 ~ 499
- 23 张继益,董玉琛. 旱麦草属植物的收集、抗性评价及利用. 农作物抗病虫性研究及利用研讨会论文(摘要)集 ,1995a :36
- 24 张继益,董玉琛,周荣华,贾继增. 普通小麦 × 东方旱麦草属间杂种的研究. 中国的遗传学研究(1991 ~ 1994) ,1995b :15