

小麦族遗传资源的多样性及其保护

卢宝荣

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放实验室, 北京 100093)

摘要 禾木科小麦族中包含了三种世界最重要的粮食作物,即:小麦、大麦和黑麦以及许多具有重要经济价值的牧草种类。小麦族植物种类繁多、分布广泛、生态多样,具有极其丰富的形态和遗传变异类型。作为巨大的基因资源库,小麦族植物在通过现代生物技术而导入外源有益基因的麦类作物育种程序中,具有重要和特殊的价值。然而对于小麦族植物的生物多样性的研究和了解还远远不足。同时在全球环境的不断改变和遭到破坏的今天,一些小麦族的物种已处于濒危的状态而面临灭绝,因此对于小麦族丰富的遗传多样性制定有效的措施进行保护是摆在我们面前亟待解决的课题。

关键词 小麦族,遗传资源,基因库,种质保护

Diversity and conservation of the Triticeae genetic resources/Lu Baorong//CHINESE BIODIVERSITY. —1995, 3(2):63~68

The tribe Triticeae Dumort. in the grass family (Poaceae) contains three of the world most important cereal crops, namely, wheat (*Triticum aestivum* L.), barley (*Hordeum vulgare* L.), and rye (*Secale cereale* L.), as well as many economically valuable forage grasses. Because the tribe Triticeae comprises a great number of species, covers a remarkably wide distribution area in the world, and inhabits various ecological environments, tremendous morphological and genetic variations are found between and within species in this tribe. As a vast reservoir of genetic resources, species in the Triticeae have a great potential for the improvement of wheat, barley, and rye varieties in the plant breeding programmes through transferring useful genes from wild to cultivated species. However, the present knowledge and investigation of biodiversity in the Triticeae is considerably insufficient, which largely affects the appropriate utilization of the genetic resources in the tribe. Nowadays, the change of the global environments makes some species of Triticeae in an endangered state. Therefore, it is very important and urgent to strengthen the further investigation of the genetic diversity in the Triticeae and to have effective strategy to the conservation of this vast genetic reservoir.

Author's address Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. Beijing 100093

Key words Triticeae, genetic resources, genebank, conservation

小麦族(Triticeae Dumort.)是禾木科(Poaceae)植物中具有最重要的经济价值的一大植物类群。它包含着与人类生活密切相关的三种重要粮食作物,即:小麦(*Triticum aestivum* L.)、大麦(*Hordeum vulgare* L.)及黑麦(*Secale cereale* L.)。人工合成的新作物小黑麦(\times *Triticale*)在全世界也有一定的栽培面积,它不仅可直接用于粮食生产,而且在改良麦类作物的现代育种中也有着特殊

的意义^[1,2]。由于麦类作物均为小麦族成员,它们与野生小麦族物种有着一定的亲缘关系,故小麦族遗传资源作为巨大的基因库,在以遗传操纵为手段导入外源有益基因的麦类作物改良中具有重要的潜在价值。事实上,已有不少利用小麦族野生近缘种所含的有益基因来改良小麦品种的例子。如从中间偃麦草(*Elytrigia intermedia* (Host) Nevski)、高大偃麦草(*Et. elongata* (Host) Nevski)、拟斯卑尔脱山羊草(*Aegilops speltoides* Tausch)、长穗山羊草(*Ae. Longissima* Schwein. et Muschl.)以及从黑麦中将抗不同锈病和白粉病以及抗虫害的基因转移到普通小麦中^[1,3-5]。原产于澳洲的六倍体 *Elymus scabrus* (R. Br.) Love, 含有无融合生殖基因型,如果能把该性状导入麦类作物,将在固定杂种优势、培育杂交麦类作物新品种的育种实践中作出突破性的贡献^[6]。

小麦族还包含着许多具有重要经济价值的牧草种类,如老芒麦(*Elymus sibiricus* L.),加拿大披碱草(*E. canadensis* L.),北美披碱草(*E. trachycaulus* (Link) Gould ex Shinn.),冰草(*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.),沙生冰草(*A. desertorum* (Fisch. ex Link) Schultes)、新麦草(*Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski)、中间偃麦草、斯皮卡它草(*Pseudoroegneria spicata* (Parsh) Love)及羊草(*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev)等等。很多其它的小麦族物种还能够较容易地与上述牧草进行种间或属间杂交,以便提高这些牧草的产量及质量^[7]。此外,还有一些小麦族的多年生物种如海滩赖草(*L. arenarius* (L.) Hochest)、大赖草(*L. racemosus* (Lam.) Tzvelev)和偃麦草(*Et. repens* (L.) Nevski)具有很发达的地下茎和很强的耐旱能力,它们在保持水土和固沙等方面也具有一定的价值。

然而,由于生态环境的不断变化和遭到破坏,一些小麦族物种已受到了绝灭的威胁。如原产于我国内蒙的多叶披碱草(*E. foliosus* (Keng) Chen),已在原产地消失,有的物种如华山新麦草(*Psathyrostachys huashanica* Keng)和大披碱草(*E. grandis* (Keng) Love)也仅分布于极狭小的范围而处于濒危状态,如不加以有效的保护便有丧失的危险。而对于许多小麦族的广布种的地理分布范围、遗传多样性及其与生态环境关系等方面的了解也非常缺乏甚至没有。因而对于这样一个巨大而又具有重要经济价值的小麦族基因库,有必要进行深入的研究以便了解其生物多样性并采取有效的措施加以保护。

1 小麦族植物种及生态的多样性

小麦族共包含约 350 个物种,广泛地分布于全球各地,但主要集中在北半球温带地区和地中海区域。在欧亚大陆、南北美洲、澳洲及非洲的北部均有其分布。小麦族植物的生态环境也极为多样,它们可以生长在森林边缘、灌丛中、湖边沼泽、草原、河谷、荒漠和戈壁、以及山地和农田等环境中。从沿海海平面直至海拔 5000 米以上的高山之巅均有小麦族植物的踪迹。由于物种繁多、生态环境又非常复杂,故在小麦族植物的不同物种之间以及同一物种的不同居群之间存在着很大的形态变异。同时,在小麦族的不同种、属之间天然杂交现象较为频繁,多倍体系列也存在于同一属的不同物种之间,甚至同一物种之内。上述种种因素造成了小麦族的属一级分类的巨大困难。对于这 350 多个种的归属,有将整个小麦族合并为一个属的处理,也有将小麦族划分为 38 个属以上的不同分类^[8,9]。这也反映了小麦族植物形态变异的丰富程度和遗传基础的多样性。基于不同学者的不同处理,作者将较为广泛接受的属的划分系统列于表 1,并给出不同属的大概物种数目、习性、细胞学及地理分布等资料,以便对小麦族的全貌有一个较为概括的了解。

表 1 小麦族的分属及各属植物的习性、细胞学及地理分布

Table 1. Generic classification of the tribe Triticeae and the habit, cytology, and geological distribution of different genera.

属名 Genus	种的数量 Approx. No. of species	习性 Habit	染色体数目 Chromosome number	基本染色体组 Basic genome	原产地 Origin
<i>Aegilops</i>	30	—*	14, 28, 42	S, C, D, M, U	亚洲、欧洲
<i>Agropyron</i>	10	+	14, 28, 42	P	欧亚内陆
<i>Australopyrum</i> +	1	+	14	W	澳洲
<i>Crithopsis</i>	1	—	14	K	欧洲、亚洲
<i>Dasyphyrum</i>	2	—	4, 28	V	欧洲
<i>Elymus</i>	150	+	28, 42, 56	Sn, H, Y, P, W	亚洲、欧洲、北美洲 澳洲、非洲北部
<i>Elytrigia</i>	>10	+	42, 56	Sn, H, X	欧洲、亚洲、北美洲
<i>Eremopyrum</i>	5	—	14, 28	F	亚洲
<i>Festucopsis</i>	3	—	14	G	欧洲
<i>Henrardia</i>	1	—	14	0	亚洲
<i>Heterantherlium</i>	1	—	14	Q	欧洲、亚洲
<i>Hordelymus</i>	1	+	28	T, H**	欧洲
<i>Hordeum</i>	35	—, +	14, 28, 42	H, I, X, Y***	欧洲、亚洲、北美洲
<i>Leymus</i>	30	+	28, 42, 56, 70, 84	J, N	欧洲、亚洲、北美洲
<i>Pascopyrum</i>	1	+	56	Sn, H, J, N	北美洲
<i>Psathyrostachys</i>	10	+	14, 28	N	欧洲、亚洲
<i>Pseudoroegneria</i>	15	+	14, 28	Sn	亚洲、欧洲、北美洲、非洲
<i>Secale</i>	10	—, +	14	R	亚洲、欧洲、北美洲
<i>Taeniatherum</i>	2	—	14	T	亚洲、欧洲
<i>Thinopyrum</i>	20	+	14, 28, 42, 56, 70	J, E**	欧洲、亚洲、非洲南部
<i>Triticum</i>	10	—	14, 28, 42	A, B, D	亚洲、欧洲

* —: 为一年生, +: 为多年生. —: Annual, +: Perennial.

** 该染色体组符号还需进一步证实. The genomic designation needs to be redetermined.

*** *Hordeum* 中的 X \neq *Elytrigia* 中的 X; *Hordeum* 中的 Y \neq *Elymus* 中的 Y. The X genome in *Hordeum* \neq the X genome in *Elytrigia*, and the Y genome in *Hordeum* \neq the Y genome in *Elymus*.

2 小麦族植物的遗传多样性

小麦族植物不仅种类繁多、形态变异多样性而生态环境复杂,其遗传基础也极为丰富多样。小麦族植物的染色体基数均为 $x=7$,在此基数水平上染色体数目成倍增加形成了该族植物从二倍体 ($2n=2x=14$)到不同倍性的多倍体系列。到目前为止在小麦族中发现的最高倍性为十二倍体 ($2n=12x=84$)。据统计,小麦族中约有 25~30%的物种为二倍体,这些二倍体物种中含有 30 余个不同的基本染色体组(Haplome 或 Basic genome)。如:冰草属具有 P 染色体组,大麦属含 I 和 H 染色体组,拟鹅观草属含有 S 染色体组,而黑麦的染色体组为 R(见表 1)。这些基本染色体组在遗传上相对独立,在一般情况下各基本染色体组之间能正常进行基因交流。含不同基本染色体组的二倍体小麦族植物不仅具有独特的外部形态特征和特定的地理分布区,而且其遗传组成也有程度不同的差异。这表现在不同的基本染色体组之间仅有程度较低的部分同源关系(Homoeology),而且含不

同染色体组的二倍体植物具有特定的同工酶谱、贮藏蛋白电泳谱、限制性内切酶片段多态性(RFLP)以及分子标记的独特性。由这些不同的基本染色体组构成了小麦族众多植物的基本骨架。小麦族中还有70~75%的多倍体物种,而绝大多为异源多倍体。这些多倍体起源于含不同基本染色体组的二倍体物种的一次或多次天然杂交和染色体加倍。如四倍体二粒小麦(*T. dicoccoides* Korn. ex Schweinf.)就是由含AA染色体组的乌拉尔图小麦(*T. urartu* Thumanian)和含BB染色体组的拟斯卑尔脱山羊草经天然杂交并杂种染色体自然加倍而形成。含AABB染色体的二粒小麦再与含DD染色体组的节节麦(*Ae. tauschii* Cosson)经天然杂交而合成了六倍体的普通小麦($2n=6x=42$, AABBDD)^[10]。老芒麦也是由含Sn染色体组的拟鹅观草属和含H染色体组的大麦属植物而合成的四倍体物种($2n=4x=28$, SnSnHH)^[11]。由于小麦族的这种进化方式,即在丰富基本染色体组的基础上不断合成含不同染色体组构成(Genomic constitution)的多倍体物种系列^[12],极大地增加了遗传重组类型,同时特定的染色体组构成也在不同的物种之间发生着分化和变异^[13]。这种网状进化的模式(Reticulate pattern of evolution),加之在不同地理、生态环境下的选择和适应,便形成了小麦族植物丰富的遗传背景而在各个层次表现出其丰富的遗传多样性。

3 小麦族遗传资源的保护及存在问题

由于当今世界人口迅速而持续增长,人们对包括麦类作物在内的粮食的需求量越来越大。但由于麦类作物的现代育种操作方式,造成大量基因的流失,使得麦类作物越来越不能经受病、虫害和逆境的危害而造成减产。这对矛盾的解决亟待对野生遗传资源进行开发和利用。除了其它方面的重要经济价值,小麦族巨大的遗传资源库仅在改良麦类作物中就占据着十分重要的位置。因此,小麦族植物直接或间接地影响着人类对食物的要求。然而,由于近代工业化的发展导致全球性的环境改变和生态系统遭到破坏,小麦族植物的生存和发展也和其它生物类群一样受到了威胁。因此,保护小麦族植物及其环境,使其丰富的物种、遗传和生态多样性不致丧失,是摆在我们面前亟待研究的重要课题。

对于小麦族物种和遗传多样性的保护,已引起了国际范围的极大重视。虽然,保护小麦族植物的生存环境,防止生态系统的破坏和退化,是保护小麦族生物多样性最有效的途径,但由于客观条件的限制,目前对小麦族遗传资源的保护主要是采取移地保护(*ex-situ* conservation)的方法,即采集和贮存小麦族植物的种子材料。隶属于联合国粮农组织的国际植物遗传资源委员会(IBPGR)曾多次组织世界范围内小麦族遗传资源的考察和收集,各地方机构也进行了规模不等的小麦族资源的采集。包括我国在内的世界各大小种质资源库(Genebank)已贮藏了大量的小麦族各种、属的种子样本,而且对这些采集的材料进行了各方面的大量研究^[13-15]。可以说全球对小麦族遗传多样性的移地保护已初具规模。

然而在对于小麦族遗传多样性的收集和贮藏中也存在着不少的问题。按已经收集并贮藏于世界各大种质库的小麦族植物种子样本的份数(Accession)来看,对该族遗传资源的收集贮藏量似乎是非常大的了。但必须指出两个不容忽视的问题:第一,对某一个物种的采集往往集中于一个狭小的范围,并未包括该物种所有的地理分布区,被贮藏的种子样本也不代表该物种的所有生态类型和遗传变异类型。如生长于南美的野生大麦 *H. muticum* Presl 其分布地从阿根廷西北部、沿玻利维亚、智利西部和秘鲁一直南到厄瓜多尔,但是在各大种质库记载的采集样本之中,几乎没有种子来自玻利维亚、智利和秘鲁北部,所有采集的样本均集中于厄瓜多尔的西部。第二,由于对采集的种子样本仅注重于该样本的系统分类的正确性和最多是细胞学方面的资料,而对于其遗传多样性的研究均未予以重视,没有以物种遗传多样性的知识来指导采集中的取样决策,因而在对某一物种的收

集中即使考虑了该物种的地理分布,但所收样本并不一定能代表该种的遗传多样性。A. Agafonov 等对采集于中国和前苏联近百份缘毛披碱草(*E. pendulinus* (Nevski) Tzvelev)的种子贮藏蛋白的电泳谱进行了细致深入的研究和比较,发现采自前苏联的材料中具有较单一的变异类型,而采自中国样本的种子贮藏蛋白却有着丰富的遗传变异性。这表明分布于不同地区的缘毛披碱草具有不同程度的遗传多样性,这很难从该物种的地理分布和形态变异看出。因此,对于应予以移地保护的小麦族物种的采集样本进行充分的遗传多样性研究,如:对其同工酶、种子贮藏蛋白及其它分子水平遗传标记变异模式进行分析,并将其研究结果与该物种的地理分布资料相结合而应用于采集策略的制定。这样将极大地有利于在采集数量有限的种子样本中包括该物种尽可能多的遗传多样性或变异类型。

根据对全世界 21 个国际和国家级种质库进行的咨询和对所得到的不完全的资料进行分析统计的结果表明,对世界各地小麦族各种、属遗传资源的采集贮藏种子样本约在 60 000 份以上。仅对小麦属和山羊草属的野生近缘种的采集样本份数就在 30 000 份上^[16],对于野生型的普通大麦(*H. vulgare* subsp. *spontaneum*)的采集样本数也有 1600 份以上^[17],对野生黑麦的贮藏样本也有 2000 份以上^[17]。因此,从各大种质库的数据库所提供的资料来看,对于小麦族植物的采集和移地保护似乎具有了相当的规模。然而通过对这些种质库提供的各材料的入库资料(Passport data)作进一步分析和对各种质库的样本管理方法进行实地考察之后发现,小麦族遗传资源的保护仍面临着不少困难和存在着许多问题而亟待解决。

3.1 由于到目前为止仍没有一个统一并能广为接受而正确的小麦族分类系统,以致造成在各大种质库中所贮藏样本现有种名的不断更改和操作上的混乱,这大大地影响了对小麦族资源的有效保护和准确性。因此,建立一个能为学者们所接受且稳定的小麦族分类系统是十分必要的。

3.2 对于许多小麦族样本的采集并没有包括各物种的地理分布区和生态环境而仅限于某一窄小区域(一般是由于采集的行动受限及有些地理区域的难于接近)。这往往造成所收集保护的种子样本并不能代表该物种的地理和生态变异类型。同时由于对这些物种的地理分布及遗传多样性的研究还远远不够,很难对所采集样本所包括的该物种的遗传多样性作出估价。因此,解决上述问题并以进一步的研究结果对小麦族植物进行指导性的补充采集,对于保持其多样性不致丧失具有重要的意义。

3.3 各采集贮藏样本的入库资料,包括种名及其基本形态变异特征、采集地及日期、地理分布、生境、海拔高度、土壤类型、经纬度等等,往往是不够而且在各个种质库之间有较大的差异。由于这些资料的不完全甚至缺乏,往往给这些样本的利用和进一步研究带来了很大的困难。也就是说入库资料不充分和详尽的贮藏样本,其价值会被大大地降低。

3.4 世界各大种质库中贮存了大量的复份种子样本(Duplicates)。原因是由于各种质库以及单位之间不具完备入库资料种子样本的多次交换,这就造成了同一份样本在不同的种质库甚至是同一个种质库以不同贮存号多次出现的现象。这样就降低了对小麦族遗传资源贮存统计数据的准确性。因而建立每一份贮存样本详尽的入库数据,检查并淘汰不需要的重复样本,会大大地有利于提高贮存小麦族遗传多样性的效率和数据的准确性。

3.5 由于贮存于种子库的种子样本必须保持生命力和进行利用及交流,因而需对贮存种子样本进行定期的繁殖和扩大样本的贮量。但是在这一过程中,往往由于对样本的隔离措施不完善而造成混杂,特别是对异花传粉和具有发达根茎的种类,更易造成样品的纯度降低,而且,经繁殖扩大的样本仅来源于少量的种子,使得贮存样本的遗传基础愈变狭窄。同时,由于对贮藏种子样本的繁殖和扩大本身就是一个非常耗费劳力和经费的过程,因而探索种子样本的长期贮存方法和有效繁殖手段,

仍是目前尚待解决的问题。

小麦族遗传多样性的保护与人类的生活有着极其密切的关系,特别是在全世界人口仍不断增长和全球环境遭受破坏的今天更具有十分重要和特殊的意义。如何探索更有效的方法对小麦族各物种进行就地保护(*in-situ* conservation)和移地保护,使这一丰富的遗传基因库不致丧失和遭到破坏,是摆在每一个研究小麦族的学者面前亟待解决的课题和意義重大的任务。

参 考 文 献

- 1 Sharma H C, B S Gill, Current status of wide hybridization in wheat. *Euphytica*, 1983, 32:17~31
- 2 Sears E R, Transfer of alien genetic material to wheat. In: Evans L T, W J Peacock (eds.), *Wheat Science Today and Tomorrow*. Cambridge University Press, 1981, 75~89
- 3 Zeller F J, M Heun, The incorporation and characterization of powdery mildew resistance from *Aegilops longissima* in common wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 1985, 71:513~517
- 4 Kerber E R, P L Dyck, Transfer to hexaploid wheat of linked genes for adult-plant leaf rust and seeding stem rust resistance from an amphiploid of *Aegilops speltoides* × *Triticum monococcum*. *Genome*, 1990, 33:530~537
- 5 Friebe B, J H Hatchett, R G Sears et al., Transfer of hessian fly resistance from Chaupon rye to hexaploid wheat via a 2Bs/2RL wheat-rye chromosome translocation. *Theor. Appl. Genet.*, 1990, 79:385~389
- 6 Crane C F, J G Carman, Mechanisms of apomixis in *Elymus rectisetus* from eastern Australia and New Zealand. *Amer. J. Bot.*, 1987, 74:477~496
- 7 Asay K H, Breeding potential in perennial Triticeae grasses. *Hereditas*, 1992, 116:167~173
- 8 Stebbins G L, Taxonomy and the evolution of genera, with special reference to the family Gramineae. *Evolution*, 1955 10:235~245
- 9 Love A, Conspectus of the Triticeae. *Feddes Repert.*, 1984, 95:425~521
- 10 Kihara H, I Nishiyama, Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. I. Genomaffinitäten in tri-, tetra- und pentaploiden. *Weizenbastarden Cytologia*, 1930, 1:263~284
- 11 Dewey D R, Cytogenetics of *Elymus sibiricus* and its hybrids with *Agropyron tauri*, *Elymus canadensis*, and *Agropyron caninum*. *Bot. Gaz.*, 1974, 135:80~87
- 12 Dewey D R, The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. In: Gustafson J P (ed.), *Gene Manipulation in Plant Improvement*, Columbia; Proc. 16th Stadler Genetics Symp., 1984, 209~279
- 13 Lu Baorong, B Salomon, Differentiation of the SY genomes in Asiatic *Elymus*. *Hereditas*, 1992, 116:121~126
- 14 Lu Baorong, Genomic relationships within the *Elymus parvigianis* group (Triticeae: Poaceae). *Pl. Syst. Evol.*, 1993, 187:191~211
- 15 Bothmer R von, J Flink, T Landstrom, Meiosis in interspecific *Hordeum* hybrids. I. Diploid combinations. *Can. J. Genet. Cytol.*, 1986, 28: 525~535
- 16 Hodgkin T, Y J Adaham, K S Powell, A preliminary survey of wild *Triticum* and *Aegilops* species in the world's genebanks. *Hereditas*, 1992, 116:155~162
- 17 Bothmer R von, O Seberg, N Jacobsen, Genetic resources in the Triticeae. *Hereditas*, 1992, 116: 141~150