

小麦染色体组的起源与进化探讨

陈庆富

(四川农业大学小麦研究所, 四川省都江堰市 611830)

摘要 对小麦染色体组的起源及其进化进行了全面综述后, 提出了一个新的小麦进化途径, 并认为: (1) *Triticum monococcum* var. *urartu* 是多倍体小麦 A 组的原初供体, 在 A 组进入多倍体小麦后有 *T. mono.* var. *boeoticum* 的基因渗入; (2) B 和 G 组的原初供体是 *T. speltoides* 的 S 组, 在该 S 组进入多倍体小麦后有两个进化方向, 即 S 组结构分化形成 G 组和 S 组经外源染色体代换及重组等而进化成 B 组; (3) *T. turgidum* 和 *T. timopheevii* 都是来自 *T. speltoides* 为母本与 *T. mono.* var. *urartu* 杂交后并双二倍化而形成的原初四倍体小麦 (SSAA), 并由它分别经遗传渗入和结构分化而成; (4) *T. zhukovskyi* 是 *T. timopheevii* 作母本与 *T. mono.* var. *boeoticum* 杂交并双二倍化而形成, 故它具有分别来自 *T. mono.* var. *urartu* 和 *T. mono.* var. *boeoticum* 的两类 A 组; (5) *T. aestivum* 的 D 组来自 *T. tauschii*; (6) 无论 A 组、B 组、D 组、G 组在进入多倍体小麦后均有相当分化, 同时在其供体种中也有一定分化。

关键词 小麦属; 提莫菲氏小麦; 二粒小麦; 节节麦; 普通小麦; 染色体组; 起源与进化

INQUISITION ABOUT THE ORIGIN AND EVOLUTION OF WHEAT GENOMES

Chen Qingfu

(Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Dujiangyan, Sichuan 611830)

Abstract After the total review of the origin and evolution of wheat genomes, a new path of wheat evolution was suggested. That is, 1, *T. monococcum* var. *urartu* was the initial donor of the A genome of polyploid wheat, and after the A genome entered polyploid wheat, there was the introgression of *T. mono.* var. *boeoticum*. 2, *T. speltoides* was the initial donor of the B and G genome of polyploid wheat; After the S genome of *T. speltoides* entered polyploid wheat, he had two different directions of evolution, that is, the S genome changing into G genome through the differentiation of chromosomal organization and the S genome evolving into B genome through foreign chromosomal substitution and recombination etc.. 3, *T. turgidum* and *T. timopheevii* may all have been originated from initial tetraploid wheat (SSAA) through natural hybridization between *T. speltoides* as female parent and *T. mono.* var. *urartu* as male parent and amphidiploidization as well. 4, *T. zhukovskyi* was produced through natural hybridization

1996-08-28 收稿

作者简介: 陈庆富, 男, 1966年出生, 硕士, 讲师, 现四川农业大学在读博士, 从事中国特有小麦起源及其特有性状的基因定位和荞麦起源与进化研究。

between *T. timopheevii* as female parent and *T. mono.* var. *boeoticum* and amphidiploidization as well, so he had two groups of A genomes from *T. mono.* var. *urartu* and *T. mono.* var. *boeoticum* respectively. 5, The D genome of *T. aestivum* was from *T. tauschii*. 6, A, B, D, or G genomes were differentiated much in polyploid wheats and their donor species

Key words *Triticum* L.; *T. timopheevii*; *T. turgidum*; *T. tauschii*; *T. aestivum*; genome; origin and evolution wheat

自从 C. Linneaus 于 1753 年建立小麦属 (*Triticum* L.) 以来, 小麦属被认为属于禾本科 (Gramineae)、小麦族 (Triticeae)、小麦亚族 (Triticinae)。关于小麦属的分类, 归纳起来, 目前主要有传统分类法、Morris & Sears^[1] 分类法、颜济^[2] 分类法、Mac Key^[3, 4] 分类法等。其中 Morris & Sears^[1] 分类法目前已有许多学者应用。本文将采用此分类法学名。

Schulz (1913) 最早根据杂交结实正常与否和形态归纳分析将小麦分为 3 个自然类群即一粒系、二粒系、普通系。以后, 坂村 (1918、1920)、Kihara (1919、1921) 从细胞学角度证明这 3 个自然类群分别为二倍体、四倍体、六倍体, 其染色体数都是 7 的倍数。

多方面的研究^[2, 5, 6] 基本达成以下结论: (1) 多倍体小麦的 A 组来自一粒小麦 (*T. monococcum*); 普通小麦 D 组来自节节麦 (*T. tauschii*); 多倍体小麦 B、G 组可能来自山羊草 *Sitopsis* 组; 普通小麦是 *T. turgidum* 作母本与节节麦天然杂交后经双二倍化过程而形成, *T. zhukovskyi* 是 *T. timopheevii* 作母本与 *T. mono.* var. *boeoticum* 杂交后双二倍化而形成; *T. timopheevii*、*T. turgidum*、*T. aestivum* 细胞质相同, 都与 *T. speltoides* 胞质一致。

随着研究的深入, 人们对小麦起源的细节有了更深入的了解, 也增加了更多的疑问。其中主要问题是: *T. aestivum*、*T. turgidum*、*T. timopheevii*、*T. zhukovskyi* 的 A 组是否来自同一供体? 多倍体小麦 B、G 组起源如何? *T. aestivum* 的 D 组与其供体的 D 组完全一致吗? 下面将根据已有国内外资料对上述问题分别进行分析。

1 关于多倍体小麦中 A 组的起源与进化

染色体配对分析、RFLP、RAPD、克隆探针等多种分析^[7~12] 都表明, 一粒小麦 A 组是有分化的, 主要可分为 2 类, 即 *T. monococcum* var. *boeoticum* 和 *T. mono.* var. *urartu*, 并认为 *T. aestivum* 和 *T. turgidum* 的 A 组来自 *T. mono.* var. *urartu*。

但是, 对于 *T. timopheevii* A 组供体则有不同看法。以前许多研究^[7, 9, 13~15] 认为, *T. timopheevii* A 组来自 *T. mono.* var. *boeoticum* (传统分类法的 *T. monococcum*), *T. zhukovskyi* 的两种 A 组均来自 *T. mono.* var. *boeoticum* (分别为传统分类法的 *T. monococcum* 和 *T. boeoticum*; 由于这两个种亲缘关系近, *T. monococcum* 来自 *T. boeoticum*, 故 Yen Yang 等^[16] 1996 年将其合并为一个亚种, 即 *T. mono.* var. *boeoticum*)。最近研究^[12] 认为, *T. timopheevii* A 组来自 *T. mono.* var. *urartu*、*T. zhukovskyi* 的两种 A 组分别来自 *T. mono.* var. *urartu* 和 *T. mono.* var. *boeoticum*。

许多研究表明, 多倍体小麦中 A 组已有相当分化。已发现^[17~20] 在 *T. turgidum* 和 *T. aestivum* 中有涉及 4A、5A、7B 的易位—倒位—易位环, 即现在的 4A 是以前的 4A 与原 5A

交互易位后倒位, 再与 7B 发生易位而形成的, 它具有原 5A 和原 7B 的部分片段, 现 5A 带有原 4A 的部分片段, 现 7B 比原 7B 变短了。在 *T. timopheevii* 中也发现^[20] 类似易位环, 它涉及 6A、1G、4G, 而且还发现在 *T. monococcum* 中存在的 4AL/5AL 易位也存在于 *T. timopheevii* 中。值得注意的是, 这种涉及 4、5、7 同源群的易位环在小麦族中相当普遍, 它存在于 *T. tauschii* 和 *Secale cereale*^[18] 中。这可能是这几个同源群有一定亲和性或对环境都较为敏感所致^[16]。rDNA 研究、C 带及原位杂交分析^[20 21] 表明, *T. aestivum* 1、5 同源群 (1AS、1BS、1DS、5AS、5BS、5DS) 上都有 5 s rRNA 基因位点, 1B、6B、1A、5D 上有 18 s + 26 s rRNA 基因位点, 在 *T. monococcum* 中 1A、5A 上均有 5 s 和 18 s + 26 s rRNA 基因位点。显然, 在多倍体小麦中 5A 上的 18 s + 26 s rRNA 基因位点已丢失。

有趣的是, 同工酶分析^[8 15, 22] 发现, 无论 *T. turgidum*、*T. aestivum* 还是 *T. timopheevii* 都同时有来自 *T. mono.* var. *urartu* 和 *T. mono.* var. *boeoticum* 的一些特征带, 因而有人认为 *T. turgidum* 和 *T. aestivum* 的 3A 可能来自 *T. mono.* var. *boeoticum*, 而 6A、7A 可能来自 *T. mono.* var. *urartu*, *T. timopheevii* 中 7A 可能来自 *T. mono.* var. *urartu*, 而 6A 可能来自 *T. mono.* var. *boeoticum*。也就是说, 很可能, *T. monococcum*. var. *urartu* A 组在进入多倍体小麦后与 *T. mono.* var. *boeoticum* 有一定的基因交流。

从上述分析可知, *T. aestivum* 和 *T. turgidum* A 组来自 *T. mono.* var. *urartu*。对于 *T. timopheevii* 的 A 组来源尚有不同看法, 但很可能, 其 A 组原初供体是 *T. mono.* var. *urartu*, 在它进入 *T. timopheevii* 后有 *T. mono.* var. *boeoticum* 遗传渗入。

2 关于 D 组的进化

自从 Kihara 1944 年发现 *T. tauschii* D 组与 *T. aestivum* D 组有一般同源关系并认为 *T. tauschii* 是 *T. aestivum* D 组供体以来, 人们几乎不怀疑 D 组是供体染色体组在多倍体小麦中保存最完整的染色体组。但是, 随着研究进展, 人们相继在 *T. aestivum* 和 *T. tauschii* 中发现 D 组的广泛分化。许多研究^[23 24] 发现 *T. aestivum* D 组有分化和易位, 即 1D/6D、3D/5D、3D/4D、6D/7D 等易位, 已不同于 *T. tauschii* 的 D 组。在 *T. tauschii* 中, 也发现^[24 25] 有易位, 即 1D/7D、1D/3D、4D/5D/7D 易位, 它们不同于 Kihara 等 1965 年报道的 *T. tauschii* var. *typica*, 而且在 2D、6D 上有多态位点, 3D、4D、5D 上有修饰 C 带。此外, 还发现^[26] 有其它染色体重排如倒位、重复、缺失。

从上述分析可知, D 组在普通小麦及节节麦中均有相当分化。在这个分化过程中, 染色体结构变异如易位等起了很大作用。也正因为如此, 要识别出供体种中最原始 D 组将十分困难。

3 关于多倍体小麦中 B、G 组的来源

这是国内外争议最多的问题。不少研究表明^[27 28], B、G 组彼此亲缘关系密切, 其供体都是作为母本而进入多倍体小麦中的, 而多倍体小麦细胞质均相同, 并与 *T. speltoides* 一致, 故认为 B、G 组都起源于 *T. speltoides*。

目前已有大量研究支持 B 组来自 *T. speltoides*。如: 形态学研究^[29], 核型及染色体配对^[13 30], 免疫化学^[13], 核基因控制和叶绿体基因控制研究^[31]。从地理分布上看^[6], *T. monococcum* 的野生类型与 *T. speltoides* 在地中海东岸的土耳其、叙利亚、约旦、黎巴嫩、

巴勒斯坦一带共同组成一年生植物群落,有天然杂交的可能性。*T. speltoides* 是小麦中唯一异花传粉种,这种异花传粉特性增加了天然杂交的可能性,也使 *T. speltoides* 的 S 组从进入多倍体小麦一开始就与其供体种 S 组有所不同。

Tanaka & Ichikawa 等 1972 年^[6]根据野生二粒小麦 (*T. tur. var. dicoccoides*) 与阿拉拉特小麦 (*T. timopheevii*) 之间很容易杂交和染色体配对,而且形态相似,这两个类群在土耳其南部有重迭分布并与其可能的原始祖先种即 *T. speltoides* 和 *T. mono. var. boeoticum* 等混杂生长在一起等证据,提出四倍体小麦(野生二粒小麦和阿拉拉特小麦)是由 *T. speltoides* 和 *T. mono. var. boeoticum* 天然杂交并双二倍化后发生染色体结构分化而成。

但是,由于野生二粒小麦与阿拉拉特小麦种间杂种有部分不联合和高的不育性,尤其是 *T. speltoides* 的 S 组与 B 组配对率低, Feldman 1976 年^[32]提出反对意见,认为 B、G 组可能来自不同供体。Belea 等 1980 年^[33]用异染质染色技术发现 *T. speltoides* 每一对染色体均有强的异染色质染色,而圆锥小麦染色体着色不强,也反对 *T. speltoides* 是 B 组的供体。rRNA 基因簇研究^[34]及用 cp DNA 分析^[35]都表明, G 组与 *T. speltoides* 的亲缘关系比 B 组与 *T. speltoides* 更近缘。 α -淀粉酶抑制基因、种子蛋白^[7, 9]、 α -淀粉酶谱带分析^[8, 22]以及 N 带分析^[36]均认为, *T. timopheevii* 的 G 组来自 *T. speltoides*。

除了上面所述的 *T. speltoides* 是可能的 B 组供体外,人们认为可能的 B 组供体还有 *T. searsii*、*T. longissimum*、*T. sharonense* 等。

T. searsii 是从高大山羊草 (*T. longissimum*) 种中独立出来的种。其形态与高大山羊草近似,但二者染色体在其杂种中彼此不能正常配对,表现高度不育。*T. searsii* 在以色列、伊朗、叙利亚、黎巴嫩等地与野生二粒小麦混生,并在地理上与 *T. mono. var. boeoticum* (或 *T. mono. var. urartu*) 有重迭分布,而且其核型最类似于 B 组,都含有相似的两对随体 (1B、6B)。故 Feldman 等^[32, 37]人认为 *T. searsii* 很可能是 B 组供体。这一点得到了 Konarev 和 Nath 等人^[9, 38]的支持。但是, Hirai、Tsunewaki 及 Ogihara 等^[35, 39, 40]都发现, *T. searsii* 的细胞质不同于 *T. turgidum* 和 *T. aestivum* 的细胞质。因此,我们认为 *T. searsii* 不是 B 组的最初供体。

除了上述两种 B 组可能供体外,还有人从种子蛋白电泳、重复 DNA 序列分析、种子蛋白免疫化学等方面^[7, 9, 41]支持 *T. sharonense* 为 B 组供体。

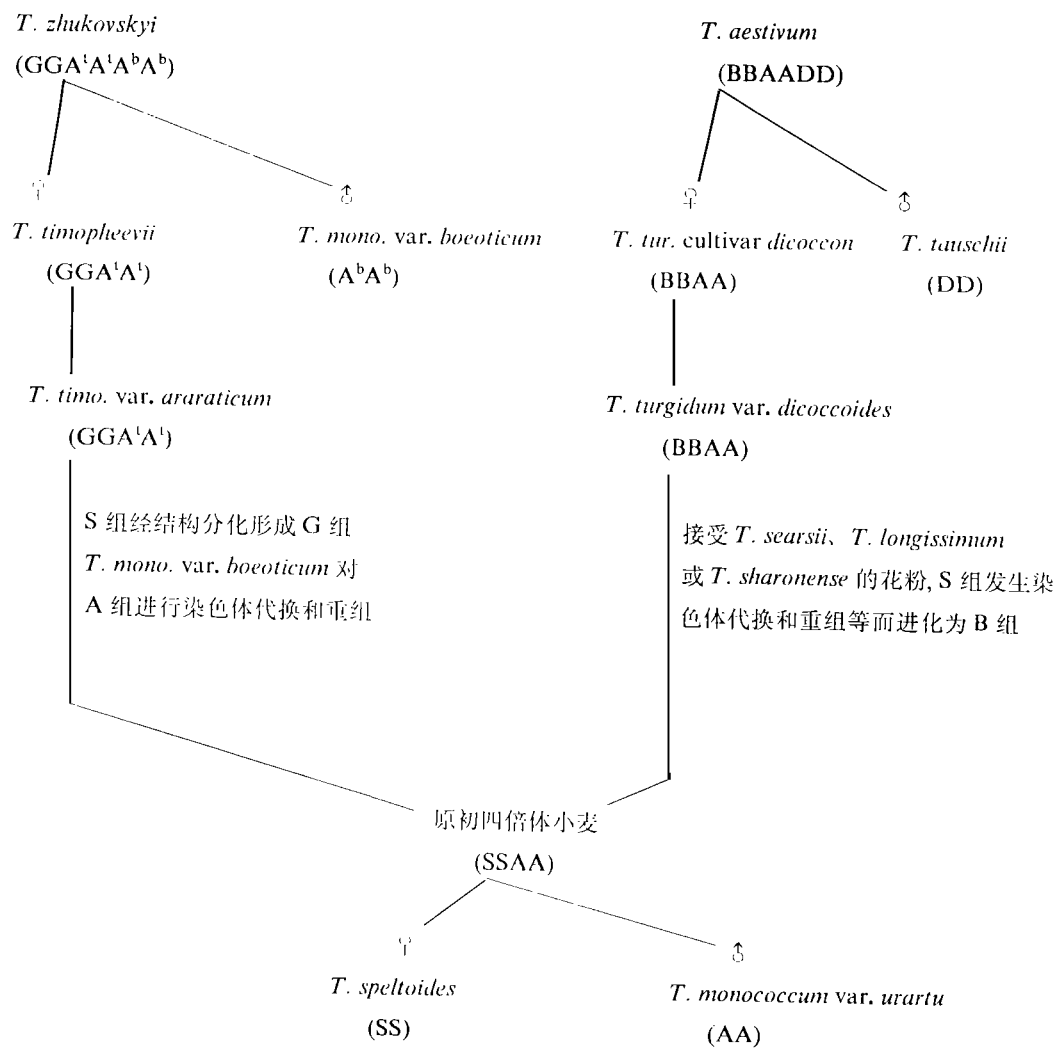
从上面的分析可以看出,对于 B 组而言,目前尚无任何一个供体能提供 B 组的所有特性。但是, *T. speltoides* 可提供细胞质和许多多倍体小麦特性,完全可以认为它是 B 组的原初供体。在 S 组进入多倍体小麦后,是否有其它种基因的渗入呢?

用卫星 DNA 进行原位杂交的分析认为^[41], 2B、3B、5B、6B 可能来自 *Ae. longissima* S. L. (包含 *T. longissimum*、*T. searsii*、*T. sharonense*)。 α -淀粉酶分析、脂酶同工酶分析认为^[8, 14, 15, 22], 3B、6B、7B 来自 *T. speltoides*。C 带分析^[42]及重复 DNA 分析^[43]支持 4B 来自 *T. speltoides*。 α -淀粉酶分析^[22]还认为, 6G、7G 来自 *T. speltoides*。这些结果表明,最初供体 S 组进入四倍体小麦后很可能有其它种染色体或基因的渗入。

从上述分析,我们认为, *T. speltoides* 是 B 组的原初供体。*T. speltoides* 作为母本与 *T. mono. var. urartu* 天然杂交并双二倍化形成原初四倍体小麦 (SSAA)。该原初四倍体小麦遗传不稳定,有一定不育性,并向着两个方向进化:(1) S 组经结构分化而形成 G 组,即形成 *T. timopheevii* (GGAA); (2) 接受外源花粉如 *T. searsii*、*T. longissimum* 等花粉,使 S 组染色体发生代换、重组等,从而 S 组进化为 B 组,即形成 *T. turgidum* (BBAA)。

上述两个过程均可增加遗传稳定性和适应性，从而使新的四倍体小麦（*T. turgidum* 和 *T. timopheevii*）很快代替了原初四倍体小麦。这个过程中最先形成的类型是阿拉拉特小麦（*T. timopheevii*, GGAA）和野生二粒小麦（*T. tur.* var. *dicoccoides*, BBAA）。

总之，我们认为小麦染色体组的起源与进化最可能的途径如下：



参 考 文 献

1 Quisenberry K S. Wheat and wheat improvement. Agronomy Monograph No 13. Madison, WI, USA: ASA, 1967. 19~87

2 颜 济. 小麦属的分类. 植物分类学报, 1988, 6 (2): 187~194

3 Mac Key J. The taxonomy of hexoploid wheat. Svensk Bot Tidskv, 1954, 48: 579~590

4 Mac Key J. The boundaries and subdivision of the genus *Triticum*. Proc 12th Intl Bot Congr, Leningrad, 1975. (2): 1~23

5 Kihara H. Discovery of the DD- analyses one of the ancestors of *Triticum vulgare* (Ja.). Agric Hortic, 1944, 19: 889~

- 6 徐乃瑜. 小麦分类、起源与进化. 武汉植物学研究, 1988, **6** (2): 187~194
- 7 Caldwell KA, Kasarda DD. Assessment of genomic and species relationship in *Triticum* and *Aegilops* by PAGE and differential staining of seed albumins and globulins. *Theor Appl Genet*, 1978, **52**: 273~280
- 8 Nishikawa K. Species relationship of wheat and its putative ancestors as viewed from isozyme variation. Proc 6th Intl Wheat Genet Symp, Kyoto, 1983. 59~63
- 9 Konarev V G. The nature and origin of wheat genomes on the data of grain protein immunochemistry and electrophoresis. Proc 6th Intl Wheat Genet Symp, Kyoto, 1983. 65~75
- 10 Takumi S *et al.* Nuclear genome differentiation between species of einkorn wheat as revealed by RFLP analyses. *Jpn J Breed*, 1991, **41**, suppl Vol 1: 464~465
- 11 Dvorak J *et al.* Apparent sources of the A genomes of wheats inferred from polymorphism in abundance and restriction fragment length of repeated nucleotide sequences. *Genome*, 1988, **30**: 680~689
- 12 Dvorak J *et al.* The evolution of polyploid wheats: identification of the A genome donor species. *Genome*, 1993, **36**: 21~30
- 13 Aniole A. A serological investigation of wheat evolution. *Z Pflanzenzuchtg*, 1974, **73**: 194~203
- 14 Vittozzi L, V Sikana. The phylogenesis of protein- amylase inhibitors from wheat seed and speciation of polyploid wheat. *Theor Appl Genet*, 1976, **48**: 279~284
- 15 Jaaska V. Electrophoretic survey of seedling esterases in wheats in relation to their phylogeny. *Theor Appl Genet*, 1980, **56**: 273~284
- 16 Prem P Jauhar. Methods of Genome Analyses in Plants. USA: CRC Press, 1996. 359~373
- 17 Naranjo T *et al.* Ann homoeology of wheat and rye chromosomes. *Genome*, 1987, **29**: 873~882
- 18 Liu C J *et al.* Nonhomoeologous translocations between group 4, 5 and 7 chromosomes within wheat and rye. *Theor Appl Genet*, 1992, **83**: 305~312
- 19 Mukai Y *et al.* Simultaneous discrimination of the three genomes in hexaploid wheat by multicolor fluorescence in situ hybridization using total genomic and highly repeated DNA probes. *Genome*, 1993, **36**: 489~494
- 20 Jiang J M, Gill B S. Different species-specific chromosome translocations in *Triticum timopheevii* and *T. turgidum* support the diphylectic origin of polyploid wheats. *Chromosome Res*, 1994, **2**: 59~64
- 21 Mukai Y *et al.* Physical mapping of the 5s rRNA multigene family in common wheat. *J Hered*, 1990, **81**: 290~295
- 22 Nishikawa K *et al.* Genetic studies of α - amylase isozymes in wheat, VII. variation in diploid ancestral species and phylogeny of tetraploid wheat. *Jpn J Genet*, 1992, **67**: 1~15
- 23 Dvorak J. Cytogenetical and molecular inferences about the evolution of wheat. Proc 7th Intl Wheat Genet Symp, 1988. 187~192
- 24 Friebe B *et al.* C-banding Polymorphisms in several accessions of *Triticum tauschii*. *Genome*, 1992, **35**: 192~199
- 25 Lagudah E S *et al.* The molecular genetic analyses of *Triticum tauschii*, the D genome donor to hexaploid wheat. *Genome*, 1991, **34**: 375~386
- 26 Futura Y *et al.* Intraspecific variation in nuclear DNA content in *Aegilops squarrosa*. *Jpn J Genet*, 1975, **50**: 257~263
- 27 Feldman M. Identification of unpaired chromosomes in F1 hybrids involving *Triticum aestivum* and *T. timopheevii*. *Can J Genet Cytol*, 1966, **8**: 144~151
- 28 Dvorak J, Zhang H B. Variation in repeated nucleotide sequences sheds light on the phylogeny of the wheat B and G genomes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1990, **87**: 9640~9644
- 29 Sarkar P, Stebbins G L. Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat. *Am J Bot*, 1956, **43**: 297~304
- 30 Riley R *et al.* Evidence on the origin of the B genome of wheat. *J Heredity*, 1958, **49**: 91~98
- 31 Jaaska V. Aspartate aminotransferase isozymes in the polyploid wheats and their relatives on the origin of tetraploid wheats. *Biochem physiol Pflanzen*, 1976, **170**: 159~171
- 32 Feldman M. Evolution of crop plants. London: Longman Group Limited, 1976. 120~128
- 33 Belea A *et al.* *Acta Agron Acad Scient Hungar*, 1980, **29**: 306~316
- 34 Dvorak J *et al.* Organization and evolution of the 5s ribosomal RNA gene family in wheat and related species. *Genome*, 1989,

- 32: 1003~1016
- 35 Ogiwara Y, Tsunewaki K. Diversity and evolution of chloroplast DNA in *Triticum* and *Aegilops* as revealed by restriction fragment analyses. *Theor Appl Genet*, 1988, **76**: 321
- 36 Gill BS, Chen PD. Role of cytoplasm-specific introgression in evolution of the polyploid wheats. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1987, **84**: 6800~6804
- 37 Feldman M. New evidence on the origin of the B genome of wheat. *Proc 5th Intl Wheat Genet Symp*, 1978. 120~132
- 38 Nath J *et al*. Additional evidence implicating *Triticum searsii* as B genome donor to wheat. *Biochem Genet*, 1984, **22**: 37~50
- 39 Hirai A, Tsunewaki K. Genetic diversity of the cytoplasm in *Triticum* and *Aegilops*. V111, Fraction I Protein of 39 cytoplasm. *Genetics*, 1981, **99**: 387~493
- 40 Tsunewaki K, Ogiwara Y. The molecular basis of genetic diversity among cytoplasm of *Triticum* and *Aegilops*. II on the origin of polyploid wheat cytoplasm suggested by chloroplast DNA restriction fragment patterns. *Genetics*, 1983, **104**: 155~171
- 41 Gerlach WL *et al*. Evolution and analyses of wheat genomes using highly repeated DNA sequences. *Proc 5th Intl Wheat Genet Symp*. New Delhi, 1978. 81~91
- 42 Dvorac J. The origin of wheat chromosomes 4A and 4B and their genome reallocation. *Can J Genet Cytol*, 1983, **25**: 210~214
- 43 Rayburn AL, Gill BS. Molecular evidence for the origin and evolution of chromosome 4A in polyploid wheats. *Can J Genet Cytol*, 1985, **27**: 246~250