

山羊草属核型分析 及其与小麦属的进化关系*

安祝平 宋文芹 李秀兰 陈瑞阳

(南开大学生物系)

提 要

作者研究了山羊草属(*Aegilops*)中的新疆节节麦(*Ae. squarrosa*)、拟斯卑尔脱山羊草(*Ae. speltoides*)、沙融山羊草(*Ae. sharonensis*)、尾状山羊草(*Ae. caudata*)、卵圆山羊草(*Ae. ovata*)、偏凸山羊草(*Ae. ventricosa*)、钩状山羊草(*Ae. triuncialis*)、三芒山羊草(*Ae. triaristata*)、欧山羊草(*Ae. biuncialis*)、柱穗山羊草(*Ae. cylindrica*)、可兹山羊草(*Ae. kotschy*)和肥厚山羊草(*Ae. crassa*)的核型和部分材料的Giemsa N-带,结果表明山羊草属的C组核型为: $4sm + 3st$; D组核型为: $6m + 1sm$; S组的核型为: $6m + 1sm$; M组的核型为: $4m + 1sm + 2t$ 。在四倍体、六倍体中,各染色体组保持着相对稳定。山羊草属S、D染色体组的核型与带型表明它们是小麦B、D染色体组的可能供体, C、M染色体组的一部分染色体带型亦与小麦B组带型相似。

关键词: 山羊草属; 核型; N-带

前 言

山羊草属(*Aegilops*)约有20多种,广泛分布在欧洲、非洲、亚洲帕米尔高原至中亚的广大地区。该属形态多样,在分类学上是较复杂的类群。山羊草属的重要意义在于它与小麦属有很密切的亲缘关系,迄今为止,小麦属的两个祖先即D染色体组和B染色体组都来自山羊草属[1,4,5,8-11],人类改良小麦抗病基因,山羊草属亦是一个重要的种质资源。

Zhukovsky等人[4]将*Aegilops*属分为9组(section)20种,后人又补充3种,现在该属共23种。山羊草属染色体基数为 $n=7$,分二倍体、四倍体和六倍体,这与小麦属完全相同。Kihara[4]将*Aegilops*属染色体组(genome)分为3群(C、M、S)6亚群[C^a、C^b

*中国科学院科学基金资助的课题

Projects Supported by the Science Fund of the Chinese Academy of Sciences

M(M^b, M^c, M^d, M^e, M^f, M^g, M^h, Mⁱ), M^t, D, S(S^b, S^c, S^d)。关于 *Aegilops* 染色体组与体细胞核型的对应关系研究的则很少[4]。

本文目的在于研究 *Aegilops* 属 C、D、M、S 染色体组的核型特征, 并通过 Giemsa 分带进一步证明该属与小麦属 (*Triticum*) 之间的亲缘关系。

材 料 和 方 法

山羊草属材料大部分由中国农科院品种资源研究所提供, 少数由中国科学院遗传研究所张炎同志赠送。材料见表 1。

表 1 供试材料的名称及来源

Table 1 The name and origin of experimental materials

种 Taxon	名	染色体数目 Chromosome number	来源与代号 Origin and Symbol
拟斯卑尔托山羊草	<i>Ae. speltoides</i> Tausch.	14	中国农科院 Ae48
沙融山羊草	<i>Ae. sharonensis</i> Eig.	14	中国农科院 Ae32
尾状山羊草	<i>Ae. caudata</i> L.	14	中国农科院 Ae15
新疆节节麦	<i>Ae. squarrosa</i> L.	14	中国农科院 Ae38
可兹山羊草	<i>Ae. kotschy</i> Boiss.	28	中国农科院 Ae19
偏凸山羊草	<i>Ae. ventricosa</i> Tausch.	28	中国农科院 Ae64
卵圆山羊草	<i>Ae. ovata</i> L.	28	中国农科院 Ae24
钩状山羊草	<i>Ae. triuncialis</i> L.	28	中国农科院 Ae53
欧山羊草	<i>Ae. biuncialis</i> Vis.	28	中国农科院 Ae6
柱德山羊草	<i>Ae. cylindrica</i> Host.	28	中国农科院 Ae7
三芒山羊草	<i>Ae. triaristata</i> Willd.	42	中国农科院 Ae58
肥厚山羊草	<i>Ae. crassa</i> Boiss.	42	中国农科院 Ae12

染色体标本系采用植物有丝分裂染色体标本制备新技术[2], Giemsa 分带为 1 M NaH₂PO₄N-带法[6], 88 ± 1℃ 处理 10 分钟, 核型分析按 Levan(1964)[7] 标准, 山羊草属染色体组的划分参考 Kihara、Skujaninova-Korczagina 的报告[4]。以二倍体中染色体组的核型为标准, 确定相应的多倍体中的染色体组核型。

结 果

一、山羊草属核型分析

作者测量分析了山羊草属 4 组 12 种核型, 其中二倍体种 4 个, 包括 C、S、D 三个染色体组; 四倍体种 6 个, 包括 C^aM^b、C^aM^c、C^aS^d、C^aC、CD、DM^e 染色体组; 六倍体种 2 个, C^aM^t 和 DD²M^e 染色体组。结果表明 D、S 染色体组全部为中部或次中部着丝点染色体, 而含 C、M 染色体组的种则均具不对称核型(表 2)。

表2 山羊草属植物的核型分析
Table 2 The Data of karyotype analysis of *Aegilops* plants

材 料 Materials	卵 圆 山 羊 草 <i>Ae. ovata</i>	三 芒 山 羊 草 <i>Ae. triaristata</i>	欧 山 羊 草 <i>Ae. biuncifolia</i>	可 兹 山 羊 草 <i>Ae. bialotensis</i>	钩 状 山 羊 草 <i>Ae. triuncifolia</i>	柱 穗 山 羊 草 <i>Ae. cylindrica</i>	尾 状 山 羊 草 <i>Ae. caudata</i>	拟 斯 卑 尔 托 山 羊 草 <i>Ae. spelioides</i>	沙 麓 山 羊 草 <i>Ae. sharonensis</i>	新 疆 节 节 麦 <i>Ae. squarrosa</i>	偏 凸 山 羊 草 <i>Ae. ventricosa</i>	肥 厚 山 羊 草 <i>Ae. crassa</i>
	CuMo	CuM1M1M2	CuMb	CuSv	CuC	CD	C	S	S'	D	DMv	DD2Mor
染色体组成 Chromosome constitution	RL(1) AR(2)	RL AR	RL AR	RL AR	RL AR	RL AR	RL AR	RL AR	RL AR	RL AR	RL AR	RL AR
染色体数 Chromosome number	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20
第一染色体组 1st genome	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20	1 7.75 2.30 5.20
	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44	2 7.71 2.40 4.44
	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36	3 7.01 2.14 4.36
	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53	4 6.97 2.02 4.53
	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56	5 6.65 2.09 4.56
	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03	6 6.97 1.44 4.03
	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06	7 5.95 4.24 4.06
第二染色体组 2nd genome	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03	1 8.26 1.32 5.03
	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16	2 8.18 1.07 5.16
	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36	3 8.06 1.31 5.36
	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17	4 7.16 1.35 4.17
	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86	5 6.46 1.23 4.86
	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28	6 5.91 1.16 5.28
	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89	7 6.89 2.09 4.89
第三染色体组 3rd genome	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03	1 4.69 1.33 5.03
	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94	2 5.03 1.14 4.94
	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73	3 4.94 1.36 4.73
	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59	4 4.73 1.45 4.59
	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53	5 4.59 1.62 5.53
	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39	6 5.53 7.00 4.39
	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69	7 4.39 9.05 4.69

(1) RL=相对长度 Relative Length (2) AR=臂比 Arm Ratio

* 植本染色体 Satellite chromosome

在钩刺山羊草、欧山羊草、柱穗山羊草、三芒山羊草核型中都有一组尾状山羊草所具有的不对称的C组染色体($4sm+3st$)，在柱穗山羊草、三芒山羊草核型中有一个M组染色体($4m+1sm+2t$)，这与山羊草属染色体组分析结果^[4]基本是一致的。同时我们观察到，同一染色体组，在不同种内核型表现一定差异，例如：M染色体组在偏凸山羊草、柱状山羊草和三芒山羊草中均为 $4m+1sm+2t$ ，而在卵圆山羊草核型($6m+1sm$)中则减少了2t，却多出2m染色体，又如C染色体组，在尾状山羊草、欧山羊草、三芒山羊草核型中均为 $4sm+3st$ ，而在可兹山羊草($2m+4sm+1st$)、卵圆山羊草核型($1m+5sm+1st$)中都减少了2st，相应的多出了两条m或sm染色体(表3)，这些结果表明，种间核型差异在山羊草属中是比较普遍的，它们可能是由于易位产生的，山羊草属四个染色体组相比，S、D染色体组种间差异较小，而C、M染色体组种间核型变异较大，这与其染色体组分化为很多亚群^[4]亦是一致的。

表3 山羊草属核型公式
Table 3 Karyotype formulae of *Aegilops* plants

编号 Number	种名 Taxon	染色体组 Genome	核型公式 Karyotype formulae
	Sect. <i>Polyeides</i>		
Ae24	<i>Ae. ovata</i>	CuMo	$7m+6sm+1t$
Ae58	<i>Ae. triaristata</i>	CuMt ¹ Mt ²	$7m+7sm+7st$
Ae6	<i>Ae. biuncialis</i>	CuMb	$4m+5sm+3st+2t$
Ae19	<i>Ae. kotschyi</i>	CuSv	$7m+6sm+1st$
Ae53	<i>Ae. triuncialis</i>	CuC	$2m+8sm+3st+1t$
	Sect. <i>Cylindropyrum</i>		
Ae7	<i>Ae. cylindrica</i>	CD	$9m+2sm+3st$
Ae15	<i>Ae. caudata</i>	C	$4sm+3st$
	Sect. <i>Sitopsis</i>		
Ae48	<i>Ae. speltoides</i>	S	$6m+1sm$
Ae32	<i>Ae. sharonensis</i>	S'	$6m+1sm$
	Sect. <i>Vertebrata</i>		
Ae38	<i>Ae. squarrosa</i>	D	$6m+1sm$
Ae64	<i>Ae. ventricosa</i>	DM ∇	$10m+2sm+2st$
Ae12	<i>Ae. crassa</i>	DD ² M ^e r	$20m+1sm$

另外我们发现，肥厚(粗厚)山羊草的核型($20m+1sm$)与其染色体组(DD²M^er)构成核型不完全相符(图版V-14)。

二、部分山羊草属植物N-带特征:

Giemsa N-带表明，山羊草属的Cu、M、Mt¹、Mt²、Mb、Mt^r染色体组均显带(图版I-4, III-8, 10, V-15)。D染色体组则只显很浅的着丝点带(图版V-15)，这与

小麦属D染色体组N-带很相近。C染色体组为分散型的点状带(图版I-4), M染色体组,特别是M^{t1}、M^{t2}带纹明显,异染色质化程度较高,其中部分染色体的带纹与小麦属B染色体组的带纹很相似(图版Ⅲ-8)。

肥厚山羊草(DD²M^{cr})的M^{cr}染色体组N-带比较特殊,与其它M染色体组亚群显著不同,带纹很少(图版V-15)。

讨 论

1. 肥厚山羊草是一个六倍体种,由DD²M^{cr}三个染色体组构成,核型与带型分析结果均证明其只有2个D染色体组(图版V-15),但另一个染色体组,不论核型或带型都与M染色体组有显著差别,核型全部为具中部着丝点染色体,带纹数目与分布与其它M染色体组亚群都不相同,因此,我们认为肥厚山羊草的第三个染色体组不是M染色体组群,它可能属于另外一个新的染色体组。

2. 核型分析结果表明,山羊草属S染色体组与小麦B染色体组是基本一致的。其中沙融山羊草核型中有两对带大随体染色体(1s, 6s),一对是次端着丝点染色体,其它是近中着丝点染色体,这与小麦B组核型完全一致,说明沙融山羊草是小麦B染色体组最大的可能供体。

3. 新疆节节麦核型公式为12m + 2sm(SAT)与中国春小麦D组核型基本一致,两者N-带结果亦相同,因此,它是小麦属D组的供体观点是正确的[4],它的第7对染色体具随体,而小麦D组无具随体染色体,这可能表明D组的随体受到抑制或者处于隐性状态。

4. 迄今为止,多数人都集中在研究*Aegilops* S组染色体是小麦B组的供体,然而据作者分析,*Aegilops*的C^a、M^{t1}、M^{t2}染色体组的部分染色体也可能是小麦B、G组的来源,例如, M^{t1}染色体组的第2、3, M^{t2}组的第1、2, C组的第3、4染色体带型与小麦B、G组1、2、3、5、6染色体的带型有很多相似之处,另外, M^{t1}组的第1、5, M^{t2}的第4、5染色体近着丝点处都有二条明显的带,这与小麦属4A带型相近(图版VI)。小麦属B组与山羊草属C、M组是否有部分同源,尚待研究。

参 考 文 献

- [1] 陈似度, 1984: 四倍体小麦染色体4A和B、G染色体组的起源。作物学报, 10(3): 144—153.
- [2] 陈瑞阳等, 1979: 植物有丝分裂染色体标本制备新方法。植物学报, 21(3): 297—298.
- [3] 吕 萍, 1984: 不同倍性的核型、带型及进化。植物学报, 26: 227—234.
- [4] 木原均, 1954: 小麦の研究。養賢堂発行、东京, p.542—545, 490—491.
- [5] D.G. Jewell, 1979: Chromosome banding in *Triticum aestivum* cv. Chinese Spring and *Aegilops variabilis*. Chromosoma (Berl), 71: 129—134.
- [6] Funaki, K., Matsui, S., Sasaki, M., 1975: Location of nucleolar organisers in animal and plant chromosomes by means of an improved N-banding technique. Chromosoma (Berl), 49: 357—370.
- [7] Levan, A.K. Fredga and A. A. Sandberg, 1964: Nomenclature for Centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52: 197—200.
- [8] Natarajan, A. T. & N. P. Sarma, 1974: Chromosome banding patterns and the origin of the B genome in wheat. Genet. Res. Camb., 24: 103—108.
- [9] Riley et al., 1958: Evidence on the origin of the B genome of wheat. The Journal of Heredity.
- [10] Sarkar P. and G. L. Stebbins, 1956: Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat. Am. J. Bot., 42: 297—304.
- [11] Vardi, A., 1974: Introgression from tetraploid durum wheat to diploid *Aegilops longissima* and *Aegilops speltoides*. Heredity, 32(2): 171—181.

THE KARYOTYPE ANALYSIS OF AEGILOPS WITH SPECIAL REFERENCE TO THE RELATIONSHIP BETWEEN THE GENUS AND TRITICUM

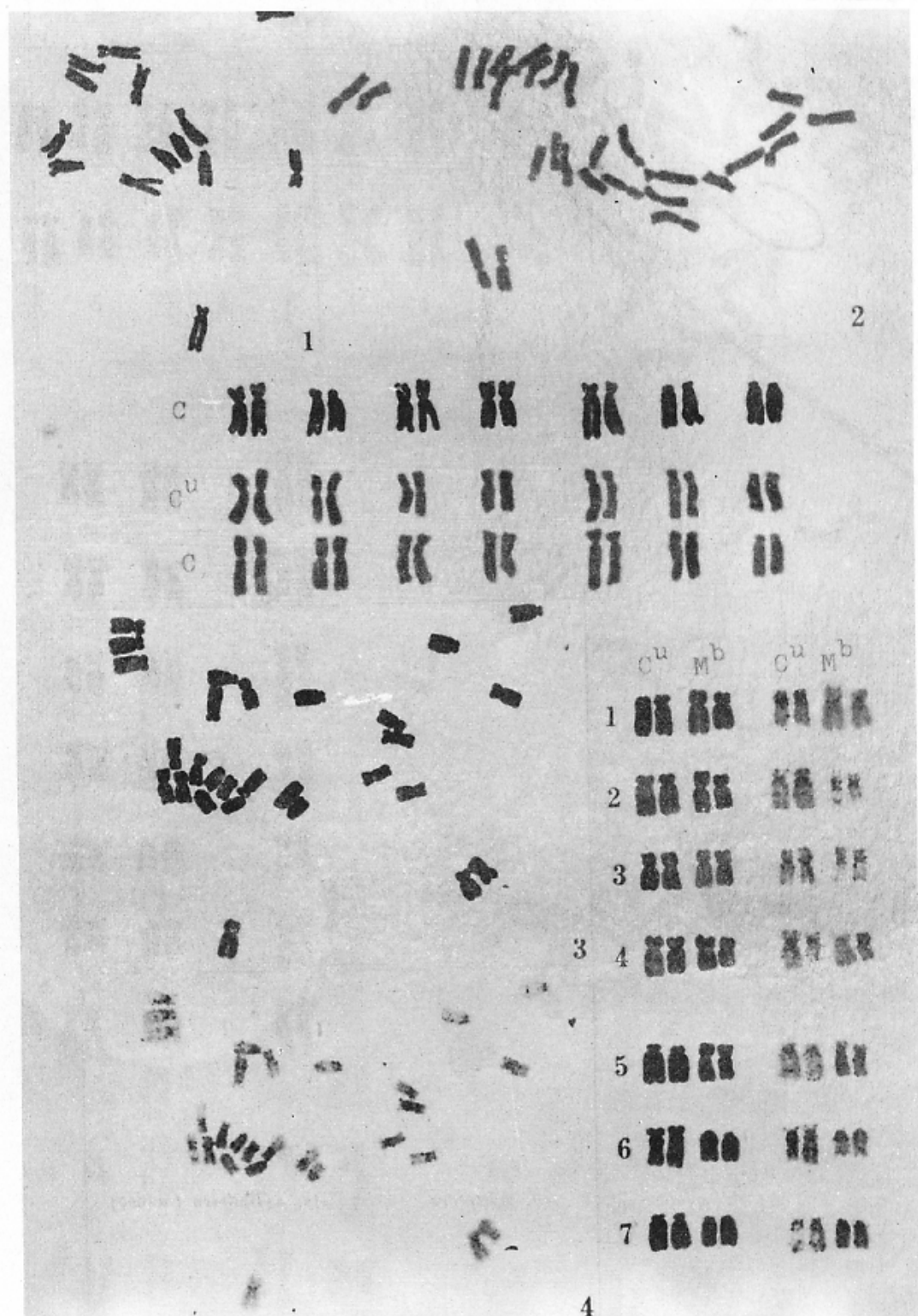
An Zhuping Song Wenqin Li Xiulan and Chen Ruiyang

(Department of Biology, Nankai University, Tianjin)

Abstract

The authors have studied the karyotype and Giemsa N-banding patterns of some species of *Aegilops*, i.e. *Ae. squarrosa*, *Ae. speltoides*, *Ae. sharonensis*, *Ae. caudata*, *Ae. ovata*, *Ae. ventricosa*, *Ae. triuncialis*, *Ae. triaristata*, *Ae. biuncialis*, *Ae. cylindrica* and *Ae. kotschy*. The result shows that karyotype of C genome is $4sm + 3st$; D genome $6m + 1sm$; S genome $6m + 1sm$ and M genome $4m + 1sm + 2t$ in *Aegilops*. Every genome remains relatively stable at the tetraploid and hexaploid levels. The karyotypes and the banding patterns of S and D genomes in *Aegilops* show that they are the possible donors of B and D genomes in *Triticum*. The banding patterns of C and M genomes are similar in some aspects to that of B genome in *Triticum*.

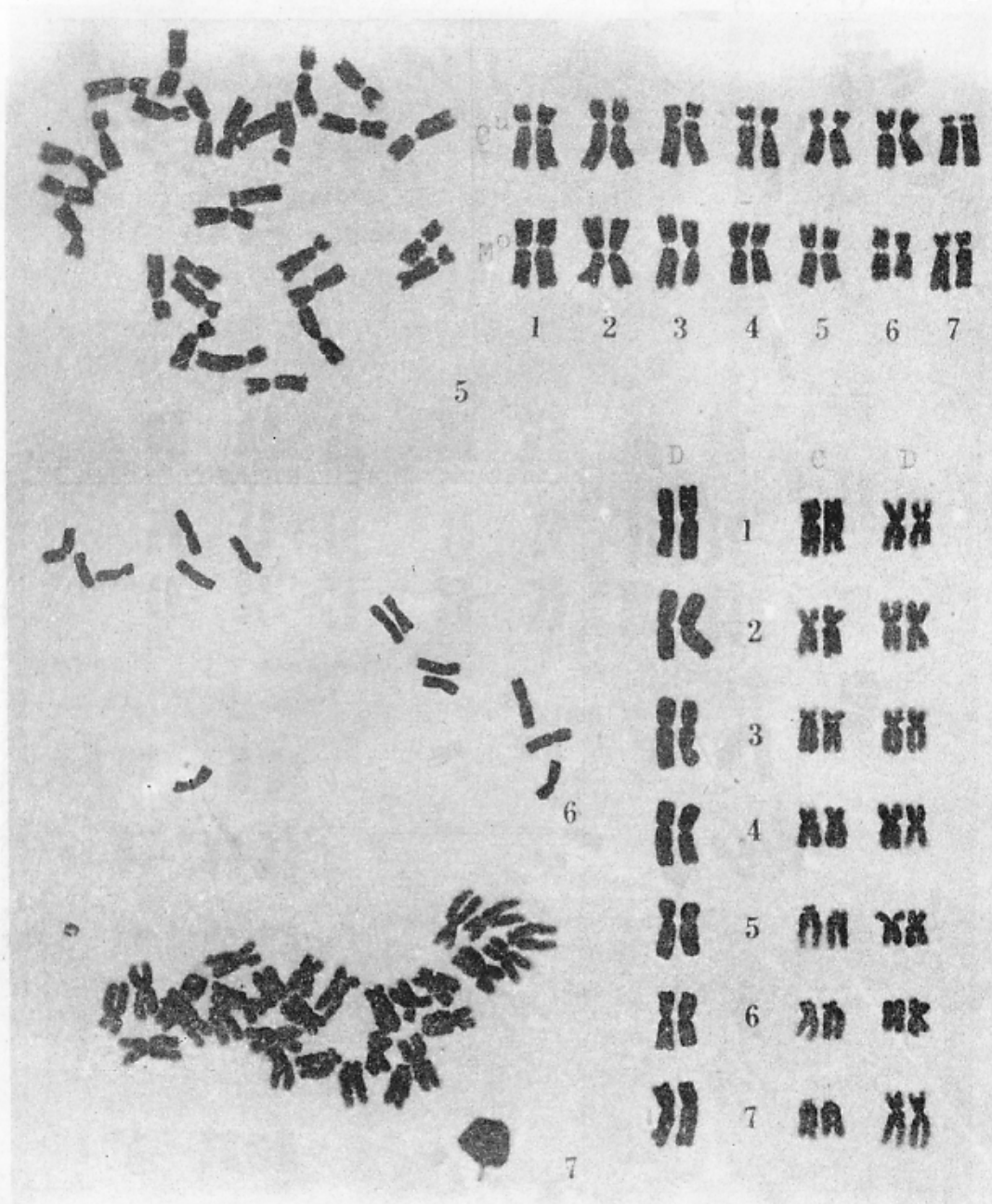
Key words: *Aegilops*; Karyotype; N-banding



1. *Ae. caudata*,

2. *Ae. triuncialis*,

3, 4. *Ae. biuncialis* (×1000)



5. *Ae. ovata*,

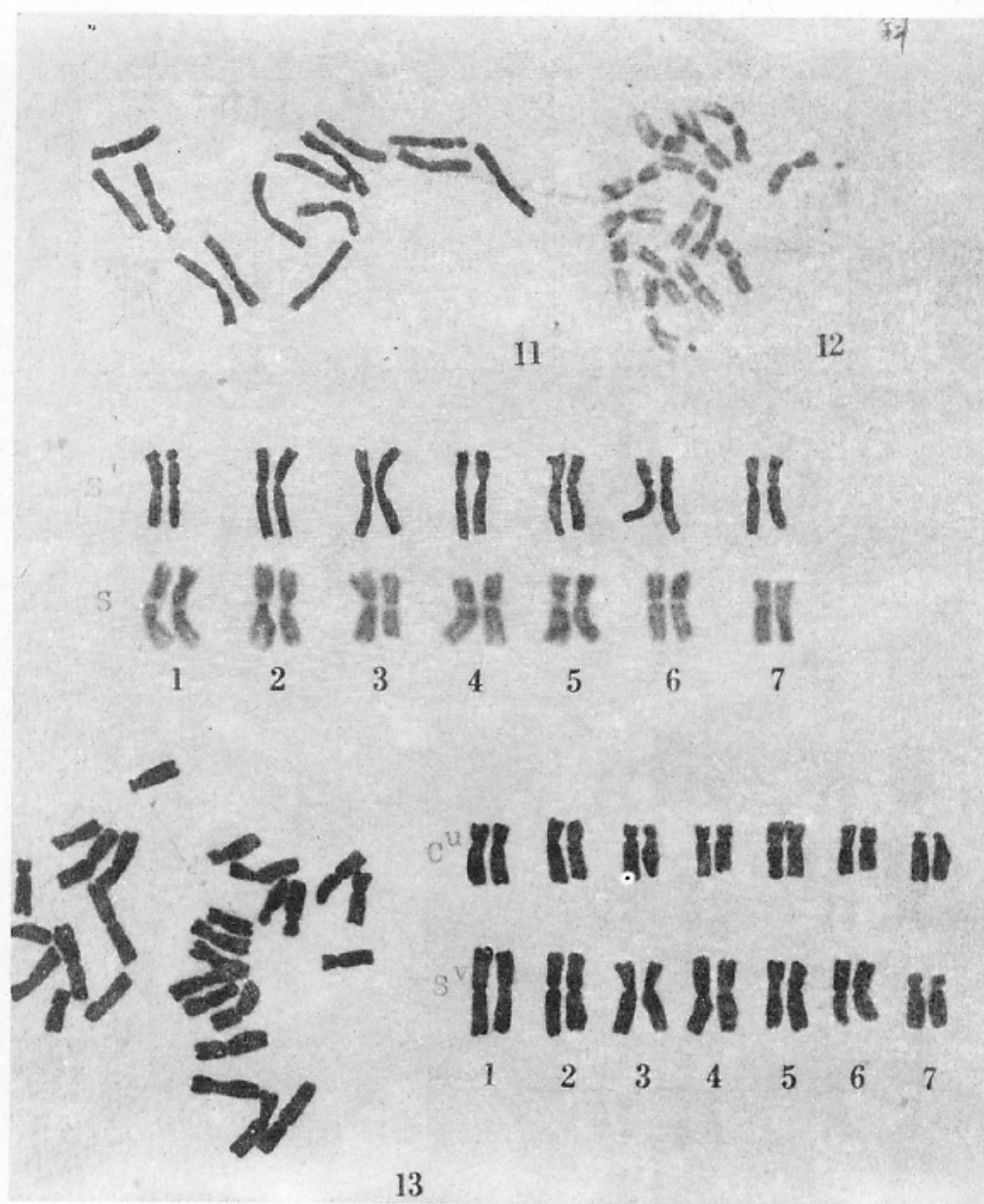
6. *Ae. squarrosa*,

7. *Ae. cylindrica* (×1000)



8. *Ae. triaristata*.

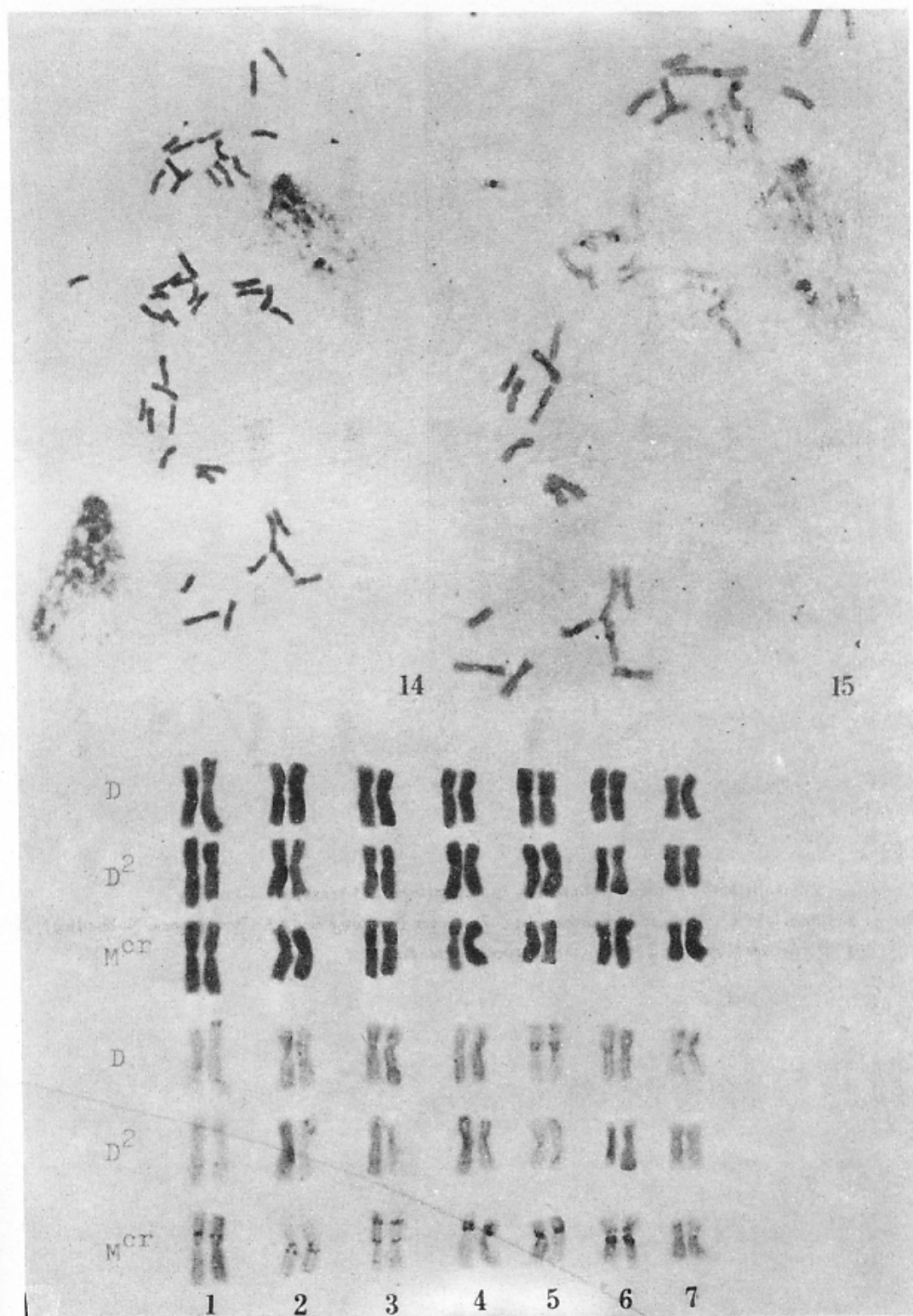
9. 10. *Ae. ventricosa* ($\times 1000$)

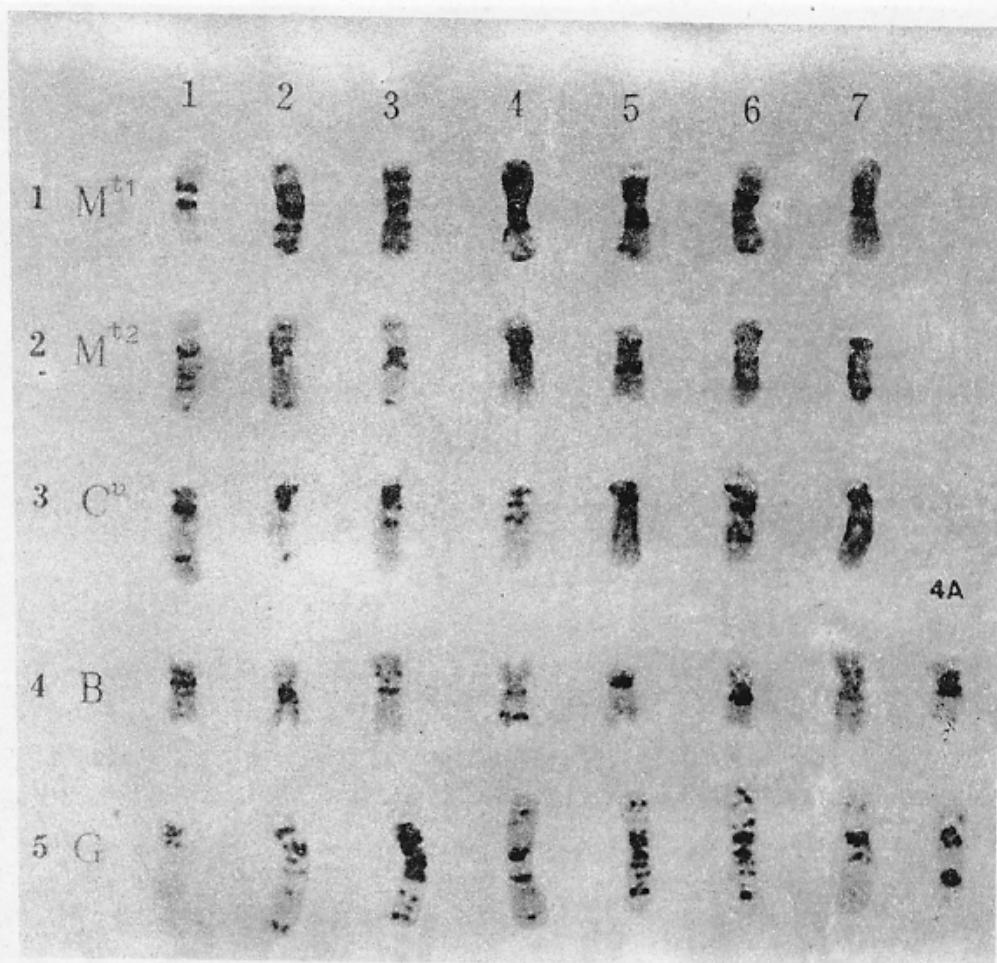


11. *Ae. sharonensis*,

12. *Ae. speltoides*,

13. *Ae. koeschyi* ($\times 1000$)





1. *Aegilops* Mt^1 genome N-banding; 2. *Aegilops* Mt^2 genome N-banding
3. *Aegilops* Cu genome N-banding; 4. *Triticum* B genome and 4A Chromosome N-banding
5. *Triticum* G genome and 4A Chromosome N-banding