

马铃薯遗传

(英) H. W. 荷华德 著



科学出版社

马 铃 薯 遗 传

〔英〕 H. W. 荷华德 著

洪 用 林 译

内 容 简 介

本书总结了国外多年来马铃薯遗传的理论与实践。主要叙述马铃薯的细胞学、形态性状、生理性状、稔性问题、花青甙的形成，嵌合体、双单倍体及马铃薯育种。

本书可供农业科学工作者、农业技术干部、农村知识青年、农业院校师生参考。

H. W. Howard

GENETICS OF THE POTATO

Logos Press Limited

1970

马 铃 薯 遗 传

[英] H. W. 荷华德 著

洪 用 林 译

*

科学出版社出版

·北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1974 年 8 月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1974 年 8 月第一次印刷 印张 3 11 16

印数: 0001—12,250 字数 81,000

统一书号 13031·218

本社书号: 368·13—10

定 价: 0.32 元

前 言

现已有三种早先的马铃薯遗传的概述,都登载在«Bibliographia Genetica»期刊上。它们是:福罗维斯(Fruwirth, G. 1925),«马铃薯的遗传»,第1卷,315—362页;斯迈米纳生(Swaminathan, M. S.)与荷华德(Howard, H. W.) (1953),«马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 及其有关种的细胞学与遗传学»,第16卷,1—192页;荷华德(1960),«马铃薯细胞学与遗传学»,1952—1959,第19卷,87—216页。这三种都已由出版者另外发行了单行本,但第二种评论,它是最长和最广泛的,也曾作了增补,但未更迭。第三种很快就已售完,并且多年来已得不到,除非去买该期刊的整个一卷。因此,有编写新的马铃薯遗传评论的余地。

本书在三个主要方面与1953年和1960年的«Bibliographia Genetica»的评论不同。首先,它是局限在四倍体栽培种马铃薯(*Solanum tuberosum* L.) (包括秘鲁-玻利维亚薯, *S. andigena* Juz. et Bulk.), 并且只参照了与四倍体栽培种马铃薯直接有关的其他栽培与野生马铃薯种的工作。其次,是在很严格的意义上来阐述遗传学的,并且诸如野生种在抗病虫害育种中可能的用途这类题目的一般叙述已经删去。其三,参考文献的数目已大大削减——这在斯迈米纳生与荷华德(1953)的著作中有700许,在荷华德(1960)的著作中约有600。本书的编著方针是尽可能地把最易于利用的原材料,对一个论题的前人工作的充分介绍以及最近的工作放在优先的地位。此外,已删去作者认为其价值令人怀疑的或有时显然

令人误解的工作。另一方面，作者也确实感到可能遗漏了一些多少是重要的文献——这几乎是不可避免的，因为象对马铃薯这样一种在许多国家的农业经济上是非常重要的作物，发表了大量的论文。作者将乐于被告知这种遗漏以及任何误述。

在编写过程中，很快就显出马铃薯遗传的若干方面是没有被透澈研究过的。这是可以理解的，因为马铃薯作为一种主要粮食，在许多国家里虽然是重要的，但进行遗传研究，它却不是方便的生物材料。例如，它们有较多的小染色体，它需有大片土地或温室面积以栽种适当规模的植株，而且除非采取严格的预防措施，它不久就被一种或多种病毒所侵染。然而，采取诸如双单倍体的利用等现代技术，有可能在不久的将来填补马铃薯遗传知识中的许多空白点。

本书包括了简短的一章马铃薯育种，因为要充分理解任何生物的遗传，就有必要考虑它是怎样演变过来的，以及它接受了什么样的自然选择与人工选择。对于栽培作物的种，它们的进化与选择现在几乎已全部受控于植物育种工作者的活动。由于野生种被用来作为抗病虫害的原材料，所以新的基因，可能还有外来染色体的片段，正被引进到栽培种，从而改变了它们的遗传结构。

H. W. 荷华德

1969年5月于剑桥

目 录

前言	i
第一章 马铃薯的种	1
第二章 细胞学	8
第三章 稔性和不稔性问题	23
第四章 花青甙色素的形成	28
第五章 形态性状	36
第六章 生理性状	40
第七章 抵抗病虫害	48
第八章 双单倍体	56
第九章 嵌合体	67
第十章 马铃薯育种	88
校后记	97
参考文献	98

第一章 马铃薯的种

茄属(*Solanum* L.)

茄属是一个大属,它包括大约两千个种,可是其中只有约150个种是能结薯块的,它们与栽培马铃薯有关。本属被分为两个亚属:肥药(*Pachystemonum*)亚属(花药厚短,植株无刺)和瘦药(*Leptostemonum*)亚属(花药狭长,茎和叶有刺)。

肥药亚属包含五个组,它们是:

(1) 马铃薯组(*Tuberarium*),花梗有关节;通常叶羽状;包括所有结薯块的种。

(2) 龙葵组(*Morella*),单叶;花冠白色而小;包括龙葵(*S. nigrum*)。

(3) 千年不烂心组(*Dulcamara*),单叶;花冠白色或紫色,包括千年不烂心(*S. dulcamara*)。

(4) 小花茄组(*Micranthes*),灌木和小灌木,全缘叶。

(5) 新番茄组(*Neolycopersicum*),这部分包括很有趣味的种,潘氏薯(*S. penellii*),因为它与番茄属(*Lycopersicon*)杂交已成功(参阅 Rick, 1960)。

马铃薯组(*Tuberarium*)

马铃薯组又被分为两个亚组,即基节亚组(*Basarthrum*)和基上节亚组(*Hyperbasarthrum*)。它们是依花梗关节的部位来区分的;在基节亚组中关节是在花梗的基部,而在基上节亚组中关节至少与花梗基部有一定距离,一般接近花梗中部。

或刚在花萼下面。在基节亚组中的种具有可作为特征的二细胞的“刺刀”毛，它们没有能结薯块的；它们与结薯块的种所属的基上节亚组不象有密切关系。

基上节亚组(*Hyperbasarthrum*)

基上节亚组包括所有能结薯块的种，近年对它有两个较详细的分类处理，在系的数目上有所不同。根据柯莱尔(Correll, 1962)的分类，有 26 个系，包含 159 个种；霍凯斯(Hawkes, 1963)则认为是 17 个系，包括 158 个种，而这些种并不全与柯莱尔所描述的相同。所有这些种的原产地都是拉丁美洲，但在拉丁美洲还有一些地区对野生马铃薯没有充分调查，所以每年还不断有新种的描述报导。另一方面，由于对过去已描述的种研究得逐渐充分，现在已认识到在有些系内存在着同物异名，因此所识别的种的数目常被减少。

栽培的马铃薯属于马铃薯系(*Tuberosa* Rydb.系)。霍凯斯(1963)识别其中大致 50 个野生种，7 个栽培种。这个系主要分布在南美洲的安第斯山及其附近沿海一带的温带和亚热带地区。它从委内瑞拉向南扩展通过哥伦比亚，厄瓜多尔，秘鲁，玻利维亚，阿根廷的西北部和智利，一直到南纬45°。这些种最集中地区是秘鲁，玻利维亚和阿根廷的西北部。

大多数其他系，它们许多只包含少数种，与马铃薯系似乎没有什么密切关系，但是在这些系中，有些野生种已成功地和栽培种杂交。例如，野生墨西哥种落果薯(*S. demissum*) (落果系，*Demissa*)已被广泛应用在抗晚疫病育种；另一墨西哥种匍枝薯(*S. stoloniferum*) (长梗系，*Longipedicellata*)正应用在抗病毒 Y 育种；南美种无茎薯(*S. acaule*) (无茎系，*Acaulia*)已经被用在对病毒 X 免疫育种，它还可能是抗霜性的资源。

栽培的马铃薯种

栽培的马铃薯种可能是二倍体，三倍体，四倍体或五倍体。它们相应的体细胞染色体数目是 $2n=24, 36, 48$ 或 60 。不孕的三倍体和五倍体“种”当然能够存在下去，因为它们是无性繁殖的。

栽培的二倍体马铃薯广布在南美洲，产生在北自委内瑞拉南至玻利维亚的安第斯山区。分布最广和变异最大的种是窄刀薯 (*S. stenotomum*)，虽然其他种如阿江惠薯 (*S. ajanhuiri*)、富利亚薯 (*S. phureja*)、和角萼薯 (*S. goniocalyx*) 已被认可 (Hawkes, 1963)，但从遗传学观点而论，所有二倍体栽培种可能被包括在窄刀薯一个种中 (Dodds 和 Paxman, 1962)。

有两类不同的栽培三倍体马铃薯，*S. × chaucha* 和 *S. × juzepczukii*。所谓三倍体种，*S. × chaucha* 几乎可以肯定是一群四倍体 *Andigena* 和二倍体窄刀薯的杂种。另一三倍体种 *S. × juzepczukii*，它有一定程度抗寒性，是野生四倍体无茎薯和窄刀薯的一系列杂种。唯一的五倍体种，*S. × curtii*，它也有一些抗寒性，显然是几次从 *S. × juzepczukii* (非减数的配子) $\times$ *Andigena* 产生出来的 (Hawkes, 1962)。

最重要的栽培马铃薯是四倍体。1925—1928 年进行的，首次重要的马铃薯资源搜集远征队的苏联植物学家们认为，栽培的四倍体马铃薯主要有两种：马铃薯 (*S. tuberosum*) 和秘鲁—玻利维亚薯 (*S. andigena* Juz. et Bul.). 可是多数工作者 (如 Hawkes, 1963) 目前只承认一个种，*S. tuberosum* L.。除此，他们可能将此种分为二个亚种，*tuberosum* 和 *andigena*，或者不顾正统分类学的命名法，可将栽培的四倍体分为两个类型：*Tuberosum* 和 *Andigena*。

马铃薯(*S. tuberosum*)

关于西班牙人在十六世纪末将那一个栽培的南美四倍体马铃薯引入欧洲这件事,曾有两种不同的假设。目前,世界上的栽培马铃薯大都是由这些引入种衍生的。苏联植物学家朱齐尔斯修克和布卡索夫(Juzepczuk, Bukasov, 1929)认为首先是由智利南部沿海引入欧洲的,主要理由是这一纬度地区的马铃薯块茎能在长日照下发育良好,这种条件在欧洲夏季也存在。可是沙拉曼(Salaman, 1946)却指出西班牙在1570年已知有马铃薯,但当时智利还没有被西班牙人侵入。所以他认为最初引入欧洲的栽培马铃薯是来自秘鲁或哥伦比亚的安第斯山区。在这些地区的马铃薯——*Andigena* 马铃薯——结薯要求短日照条件;另一方面,从智利来的和在欧洲选择出来的马铃薯——*Tuberosum* 马铃薯——能够忍受长日照而形成块茎,虽然它们在短日照条件下块茎经常能形成得快些。

在欧洲早期栽培马铃薯的描述,与短日照的 *Andigena* 型是一致的(Hawkes, 1967)。它们是晚熟的,茎多而很细长。最初的欧洲马铃薯是 *Andigena* 型的三个隔离的马铃薯类群提供的,从历史观点来看它们是早期欧洲马铃薯未改变的孑遗。在巴苏陀兰(Basutoland)(Van der Plank, 1946; Brücher, 1966), 印度(Swaminathan, 1958; Sinha 和 Puskarnath, 1964)和加那利群岛(Canary IS)(Zubeldia, Lopez 和 Sanuda, 1955), 这三个孑遗群体是明显的 *Andigena* 型。很有趣味的是在卡内里群岛的马铃薯,除了四倍体以外,还有一个三倍体。

霍凯斯(1956)和西蒙斯(Simmonds, 1964 a)曾试图估计在欧洲经选择而由 *Andigena* 型改变为 *Tuberosum* 型的时期。西蒙斯(图1)从观察标本室中的标本及老品种,并采用

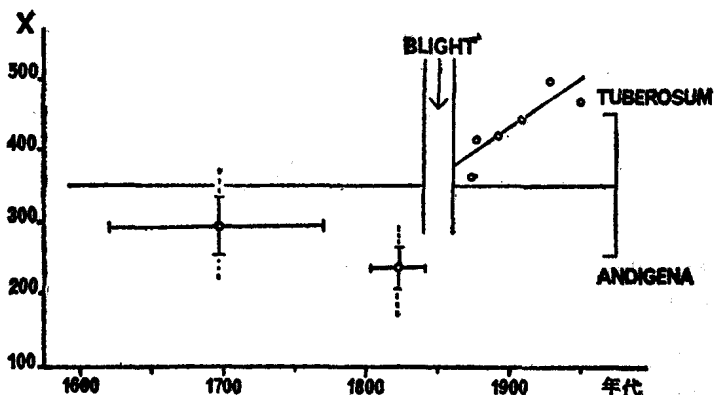


图 1 Tuberosum 群的进化: 以年代为横座标的三叶测量的区别函数 (X)。水平线代表二个早期群体的范围; 垂直实线是平均数的基准限; 垂直点线是 X 的范围。在 $X=350$ 处的长水平线是Tuberosum/Andigena的近似界线。引自Simmonds (1964 a)。

基于测量三叶的区别函数法, 建议大致在 1850 年, 即在晚疫病 (*Phytophthora infestans*) 大流行的 1840 年以后。霍凯斯认为这过程是在较早时期, 即在 18 世纪中叶, 当马铃薯成为欧洲的一种普通栽培作物时, 有较快的进展 (Salaman, 1949)。霍凯斯还指出“最初的早熟”品种一直到 19 世纪后半期才出现的。这些早熟品种与那些块茎生长主要在日照渐短的夏末的主栽品种相反, 适应于在北欧夏季很长的日照下迅速结薯。这些最初的早熟品种全都是“早玫瑰” (Early Rose) 的杂交后代, 而“早玫瑰”是“粗紫智利” (Rough purple Chile) 的孙女。“粗紫智利”顾名思义可能是从智利引入的, 可能是一个结薯能耐长日照的类型, 即一个 Tuberosum 马铃薯。

西蒙斯 (1966 a) 曾企图仿效马铃薯在欧洲从 Andigena 型转变为 Tuberosum 型的选择过程 (设想在很早时期在智利也发生过类似的过程)。通过在长日照条件下对结薯性的选择,

他声称从南美移来的仅仅经过二代的材料，在五年内就进展到这过程的一半，而且在这批材料中，还有足够的变异性可供继续选择以完成整个过程。在晚近的报告中 (Simmonds, 1968)，曾指出选择使叶形从 *Andigena* 的小型向 *Tuberosum* 的大型增进。

前面已经指出，世界各地的栽培马铃薯除南美外，主要都是最初从南美引入欧洲后经选择的后代。在 18 世纪初期殖民者从欧洲把马铃薯带到北美、非洲南部和澳大利亚。马铃薯是在 1719 年由一群爱尔兰长老会教徒带到北美的 (Stevenson 和 Clark, 1937; Salaman, 1949)。在美国南部各州马铃薯仍经常叫做爱尔兰马铃薯 (Irish potato)，以区别于甘薯 (*Sweet potato*, *Ipomoea batatas*)。可是，在较后时期至少有一批是直接由南美引入的，这就是 1851 年纽约的强西·戈德里西牧师 (Chauncey Goodrich) 获得的一小批薯块。它们是美国领事在巴拿马市场上得到的，其中之一，戈德里西名为“粗紫智利”，他还从这品种培育出一些自交实生苗，其中的“智利宝石” (Garnet Chile) 曾经是一个广泛栽培多年的品种。较后的育种者利用戈德里西的材料与欧洲起源的材料杂交，许多北美品种能追溯到“智利宝石”的起源。它们包括“希勃弄美丽” (Beauty of Hebron)、“赤褐布班克” (Russet Burbank)、“俄亥俄早熟” (Early Ohio)、“早玫瑰” (Early Rose)、“绿山” (Green Mountain)、“丰产” (Prolific)、“凯旋” (Triumph) (Stevenson 和 Clark, 1937)。“早玫瑰”曾经是选育欧洲和北美早熟品种的一个重要亲本。

近期育成品种

需要指出，许多新品种是通过有野生种或新引入的 *Andigena* 参与而杂交育成的。特别是现在有大量品种是由野生

六倍体种落果薯(*S. demissum*)育成的,这个种被用作抗晚疫病的原始材料。虽然这些品种具有四倍染色体数 (Marks, 1960),但可期望它们除了具有抗晚疫病的基因外,还带有来自落果薯(*S. demissum*)的另外一些基因,并且还可能存在染色体重组。因此,用这些品种得到的遗传结果可能与用源自马铃薯(*S. tuberosum*)的 Andigena 型和 Tuberosum 型的较老品种的结果不同。

第二章 细胞学

染色体基数

茄属的染色体基数是 $X=12$ 。但是有些作者曾经认为这是一个衍生数目,真正的基数应该是 $X=6$ 。主张这一说法的主要证据是在二倍体种的减数分裂时,观察到染色体的次级联会(图2)。倘使同意劳兰斯 (Lawrence, 1931) 的假设,即

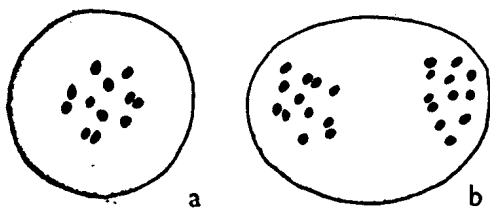


图2 牵刀薯(*S. stenotomum*)的花粉母细胞涂片,减数分裂的第一次与第二次中期的极面观: a. 三个二价体次级联会与 b. 三个和二个次级联会。

次级联会是一种真实的现象,它们是染色体间存在着比从来表现于初级联会更远的亲缘关系的证据,那就无疑地可说茄属远祖的原始染色体基数是比12少,可能曾经是6。然而,这就应该是一个很远的祖先,因为茄族的其他属(枸杞属,颠茄属,酸浆属,辣椒属,番茄属,树番茄属, *Jaborosa* 属, *Salpichroa* 属,莨苳属, *Saracha* 属和 *Withania* 属),包括马铃薯属在内的茄科的组,也都具有12个染色体基数〔这一组的其他属,天仙子属(*Hyoscyamus*)具有14与17的基数〕。

奇里斯(Gilles, 1955)在二倍体种多腺薯(*S. polyadenium*)中找到一单倍体植株($2n=12$),但是并没有研究它的减数分裂情况。在相近的属中,单倍体($2n=12$)已经被研究的曼陀罗(*Datura stramonium*) (Belling 和 Blakeslee, 1923),辣椒(*Capsicum frutescens*) (Campos 和 Morgan, 1958)和番茄(*Lycopersicon esculentum*) (Rick 和 Butler, 1956);它们大致都呈 12 个单体。所以假定比 12 还低的染色体基数是没有充分证据的。

马铃薯(*S. tuberosum*)的体细胞染色体

斯迈米纳生(Swaminathan, 1954 a)曾经对马铃薯的体细胞染色体进行区分(如表 1)。这个分类的要点是只有两根染色体具有随体,和只有两根有次生缢痕。塞匹力娃(Sepeleva, 1937)和兰姆(Lamm, 1945)也和斯迈米纳生一样,发现只有两根染色体具有随体。爱立松(Ellison, 1935)的图示也指出只有一对有随体的染色体。因此,马铃薯似乎不是一个真正的同源四倍体,因为同源四倍体的染色体是四个成群的,当然,它可能起源于一个同源四倍体,以后染色体结构发生改

表 1 马铃薯(*S. tuberosum*)的体细胞染色体

(引自 Swaminathan, 1954 a)

类 型	染 色 体 的 描 述	呈现数目
1	长,着丝点在近中,随体在短臂上	2
2	长,着丝点在近中,次生缢痕在长臂上	2
3	长,着丝点在近端	8
4	中等长度,着丝点在近端	8
5	中等长度,着丝点在正中	4
6	短,着丝点在正中	4
7	有各种不同长度,着丝点在近中	20

变,产生两根具有随体的染色体,而另外两根有次生缢痕。也可能,马铃薯是从二个非常相似的二倍体杂交成的一个异源四倍体,其中一个二倍体具有一对有随体的染色体,和另一个具有一对次生缢痕的染色体。对马铃薯的双单倍体及其衍生物的染色体粗线期观察,显示与核仁相联的两染色体有一定程度的分化,这和体细胞的染色体分析是一致的。

马铃薯(*S. tuberosum*)的减数分裂

对马铃薯减数分裂行为的观察可能是重要一环,来决定这个种是一个或多或少的同源四倍体呢,还是源自二个二倍体种的异源四倍体。前一种情况中,可能发现高频率的四价染色体;后者的频率则可能较低,随两个二倍体祖先的染色体相似程度而定。

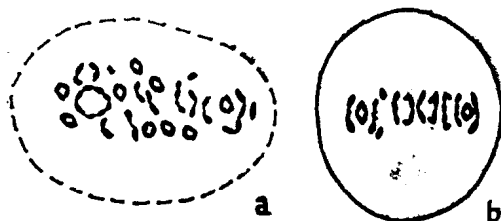


图 3 花粉母细胞压片: a. *S. tuberosum*, Ulster Knight 品种;染色体已被压散,两个四价体(一个链状,一个环状),十九个二价体和二个单价体。b. *S. tuberosum* 双单倍体,十一个二价体,两个单价体。

关于马铃薯的四价染色体频率的数据是有些矛盾的(表2)。第一,即使由同一个人进行的研究,在不同品种间就有很大的差异。例如,斯迈米纳生(1954 b)发现在“G.P.C. 1384”中,平均每一细胞的四价染色体频率是1.37,而在“七百万”(Chippewa)中是4.40。在研究同一品种的不同分裂时期时,也有不同的频率(假定由于不同环境条件的影响,较诸错

误的观察要切实些),例如“36/209”在终变期和第一次中期就是这样。再者,虽然兰姆(1945)和斯迈米纳生(1953)对同源四倍体鲁彬薯(*S. rybinii*)(二倍体栽培种富利亚薯 *S. phureja* 的同物异名)记录了相似的每细胞中四价体的频率,但皮米虚(Beamish),柯配尔(Cooper)和虎夏斯(Hougas)(1957)得到的频率是很低的。

在“七百万”和“富尔威”(Phulwa)品种中很高的四价体频率,与在同源四倍体鲁彬薯(由秋水仙素处理所产生的)中发现的相似,这显示马铃薯(*S. tuberosum*)可能是一个同源四倍体。另一方面,在“G.P.C. 1384”和“男爵”(Gobbler)品种中的相对低频率,则与它可能是源自两个有相似染色体的二倍体的异源四倍体较为相符。所有由两个二倍体马铃薯种产生的杂交种,有12个二价体的细胞的比例是很高的(Howard与Swaminathan, 1952; Dodds与Paxman, 1962);这意味着在不同二倍体种的进化过程中染色体的分化是很细微的。

但是有另一可能性。在某些种中,曾发现一个多倍体在它起源以后,它的细胞学和遗传的特性可能发生相当大的改变。奇里斯和伦道夫(Randolph)(1951)在人工产生同源四倍体玉米的时候,已经观察到四价染色体的频率逐渐从高向低变动,斯迈米纳生和苏尔倍(Sulbha)(1959)在野油菜(*Brassica campestris*)也发现同样情况。在异源六倍体的普通小麦(*Triticum aestivum*)中,在一根染色体(5B染色体)上的一个基因或一组基因,控制正常二价体形成,并阻止多价体的形成(Riley与Chapman, 1958)。

所以从观察马铃薯的四价体频率,是不可能得出四倍体属于何种类型的判断的。但是,形成几个四价体的事实,必然意味着能发现至少某些性状是四体遗传的(当然,四体遗传并不依赖于四价体的形成,而只依赖于不表现配对偏爱的四个