

不同因子型
植物的嫁接在
遗传上的意义

H. 柏梅 著

不同因子型植物的嫁接在 遺傳上的意义

H. 柏 梅 著

吳 仲 賢 譯

科 学 出 版 社

1957年8月

目 录

緒言.....	1
材料.....	6
方法.....	8
研究的結果.....	11
結果的討論.....	56
研究結果总结和結論.....	63
参考文献.....	64

緒 言

無性杂交,或由于嫁接获得特种遺傳变化的可能性的問題,在苏联生物学家的工作所引起的关于遺傳学的重大問題的討論中占有决定性的地位。关于在嫁接中两个被結合的成分的相互关系和它們的遺傳后果的問題并不是新的問題;經過温克勒(Winkler, 1912)、鮑尔(Baur, 1909)、布德尔(Buder, 1911)和鍾斯(Jones, 1934)关于嵌合体的形成的研究以后,就产生出自那时起,有代表性的教学見解,按照这种見解,通过嫁接,类似杂种的有机体只有在两个体細胞的細胞和核結合以后才能够产生出来(体細胞核融合杂种)。此外,在嫁接的地方,还有不定枝借着适当的方法得以形成,它們是由两个組成部分的組織所构成的(嵌合体)。杂种,或者由于嫁接的一个成分受到另一成分的影响,具有两个成分的性状的有机体(嫁接感应杂种)之形成,被認為是不可能的。

在米丘林及其后李森科和許多其他苏联生物学家关于这个問題的工作中,获得了結果使上述的見解有加以檢查的必要。然而每每还有人建議,李森科所做的工作是不必重复的,說“这样就会阻碍科学的前进”[杜布欽斯基(Dobzhansky, 1946)]。我們不同意这种看法,同时倒是觉得,这个可疑的問題應該在許多批判性的意見的考虑之下重新予以仔細的研究。

由于这些想法就产生了这篇論文。虽然在这个題材上現在有一系列的出版物和詳細的文献評論[克倫克(Krenke, 1933)、鍾斯(1934)、魏斯(Weiss, 1940)、格魯森科(1948)],我們在一开始就只預备涉及一些与苏联作者的研究直接有关的較新的著作。

現在不可能将当前所有的苏联关于無性杂交的問題的出版物

都加以討論。但是这也是不需要的，因为所有的工作对于获得嫁接杂种的可能性的問題答复都是肯定的，区别只在于研究的对象和一些方法上的問題。比較正确的似乎是，把这些試驗中所产生的导向無性杂交学說的理論上的結論予以一个簡短的概述。

由苏联的这些获得無性杂种的試驗中得到了以下的規律性和条件：

1. 由于两个在遺傳上不同的植物有机体的嫁接，在一个或同时在两个組成成分上都可以获得遺傳性的变化：

a) 可以致使一个組成成分的性状在另一个組成成分或它的繁殖后代中形成出来；

b) 两个組成成分的性状的中間型可以在同一个組成成分上出現；

c) 可以發現两个原有类型所不具有的新的性状。

2. 在 1. 下所叙述的变化或者在嫁接世代中在外表型上就已表現出来，或者在多数的情形下，在以后的种子后代里。

3. 在嫁接成分的繁殖后代里，就像在有性杂交的后代里一样，在受到改变的性状方面时常可以观察到一种分离的現象。嫁接成分的后代与有性杂交的后代之不同，往往在于：

a) 与有性杂交中同样性状的遺傳比較起来，出現有其他的显隐性比例，

b) 在第一子代中分离就已开始，而且

c) 往往可以見到無性分离的現象。

4. 在嫁接成分的种子后代中杂交优势可能出現。

5. 并非所有在嫁接年代中出現的嫁接配偶的性状和屬性的变化都可以傳遞。

6. 無性杂交的成功（出現的变化的頻率）决定于一系列的条件，

a) 要加以改变的嫁接配偶必須在它个体發育的尽可能幼小阶

段予以嫁接，而影响它的配偶則主要應該年老些；

b)要加以改变的配偶在它的生长以及在它的發育所需要的养分和同化物方面必須尽量由影响它的配偶大量供应，那就是說，对于比較幼小的配偶自己一方面的同化作用，要尽可能加以限制。这在实验方面或者是用按期除去这个配偶的叶子（格魯森科），或者是用根本遮断光照的方法（杜尔宾和查巴罗娃）来达到。

这里所叙述的規律性是从一系列不同科的植物对象中所做的多次試驗里得到的。这样，似乎不同的形态性状以及內含物，如生物鹼、相对含糖率和其他的生化性質方面的变化也都得到了証实。在一部分为嫁接所改变的类型里也进行了核的研究，并观察了染色体数目的变化和有絲以及减数分裂中的混乱〔頗尔雅科瓦 (Pol-jakowa, 1946)、格魯森科 (1948)、美德委节瓦 (Medewedewa, 1948)]。

当苏联生物学家的見解和这些試驗工作的出版物問世之后，在一系列的国家里对于这个问题进行了研究。

例如，关于一个番茄突变型（萎縮短小）在其原有类型之上，以及相反方向的嫁接，瑞克(Rick, 1952)这样报导。突变型，由于节間的数目較少、較短，叶較小，枝較細，由于叶綠素的顏色和其他的性状与原有的类型不同，在嫁接于正常类型上之后，在叶长和莖粗的性状方面表现了强烈的正常化的趋势，而其他的性状則保持不变。在相反的組合中，在其中正常的类型是用来作接穗的，瑞克观察到了莖粗和叶长的縮减，就像用来作砧木的突变型的特点一样。然而，两种組合的被改变成分的第一代种子后代仍然是完全正常的，那就是說，符合于它們的因子型。

瑞克的研究也說明砧木对于接穗有一种强烈的使其变动的影响，但是沒有遺傳上的变化。两个方法上的缺点必須指出：第一，在进行嫁接时，接穗已經相当老，初期的花已經形成（瑞克 1952, 176 面），而苏联的作者一再指出，遺傳上的变化只有在把植物在

極其幼小的情況下嫁接時才可以期望得到。第二，對於我們來說，這個試驗里所進行的嫁接的數字似乎太小了。關於 1951 年所進行的嫁接，它們的種子後代曾經被測驗過的，也沒有提到任何數字。在 1952 年，這些嫁接又“以較大的規模”重複了一次，在這種情形下每一種組合中有 5—7 個嫁接體存活了下來！

薩黑斯 (Sachs) 在一篇短的報導里也報告了同樣在番茄上所進行的試驗 (薩黑斯, 1951)。將一種馬鈴薯葉型和紅果實的種類與一種正常葉型和黃果實的種類以相反的組合嫁接在一起之後，無論在嫁接年代或是在第一種子世代里，在果實的顏色和葉型方面都沒有証實有什麼變化。

與此有關的，還必須提起威爾遜 (Wilson) 和威什勒爾 (Withner) 的工作 (1946)。不同種類的番茄，在果實的顏色、形狀和大小方面都有區別的，用相反的組合被嫁接在一起。但是這些研究，在上述的性狀方面沒有證明起了什麼變化的，只限於嫁接的一代，此外加上其他方法上的缺陷 (作接穗用的植物較老)，從它們不能作出什麼有關這裡所討論的問題的結論。

同時在德國，在最近年代里，也發表了一系列關於這個問題的研究結果。布里克斯 (Brix) 進行了廣泛的番茄嫁接和這些嫁接的第一子代的測驗 (布里克斯, 1952)。作為他的試驗結果，布里克斯提到，“兩個嫁接配偶中原來就已經不穩定的性狀有數量和質量上的變化” (286 面) 是可能的，但是這些變化不是由另一嫁接成分的特种影響所引起，而是由於嫁接得以被解放出來。所謂“原來就已經不穩定的性狀”，這位女作者指的是一些性狀，如同羽狀葉鋸齒的數目、葉柄的長度和羽狀小葉的着生式。然而另一些性狀，如同果實的顏色和果實的形狀，在這個工作所利用的多數品種里面變異性這樣大，以致在試驗和對照植株之間，在出現的變化頻率方面，不能肯定有什麼差異。例如，關於黃的果實顏色，布里克斯作出以下的論斷：“黃的果實顏色的變化是由於一定因子型的外表顯

色非常易于改变”(286面)。在生长形态和叶型等性状方面沒有証明有什么变化。

与上述的工作相反,阿諾德(Arnold)在一篇番茄嫁接的試驗报导(阿諾德,1953)里作出了結論,認為在果室、果形和开花期等性状方面,用一定品种的組合,一个嫁接配偶由于另一嫁接配偶的特种影响而产生定向的变化是可能的。再者,阿諾德还肯定,在嫁接成分的第一代繁殖后代里,“嫁接年代的特种环境的遺留影响”这样得到表現,以致在果色、果室数和果形方面都出現了定向的变化。在我們試驗的討論中,对于阿諾德和布里克斯的工作,还要加以更深切的研究。

关于近年来所进行的把遺傳性不同的植物予以嫁接的遺傳后果的研究的簡單鳥瞰,說明这些工作的結果彼此間有强烈的矛盾。虽然多数非俄罗斯的工作有一个否定的結果,但是从这些工作中只能作出極其狹隘的肯定結論,因为在这些試驗的一部分里,某些条件沒有得到注意,它們根据苏联作者的主張是导致嫁接成分的遺傳影响的。

由于这一种情况,在1951年就开始了这个問題的研究,它的結果我們將报导于下。

首先,用来嫁接的是不同品种的番茄植株,它們有遺傳上相当熟悉的性状差异。其次,研究的是与無性杂交密切有关的由于将第一子代杂种嫁接于亲本植株之上所产生的显隱性改变和第二子代分离比例的定向变化的問題。这方面进行的試驗提供了严肃的启示,因为借助于一个肯定的結果,对于这些現象的原因的广泛研究,例如,嫁接后选择受精的有無發生的試驗等等,應該得到进行。

这些研究是在柏林葛特斯勒本(Gatersleben)德国科学院栽培植物研究所遺傳系进行的。对于工作进行时的經常注意,以及我之得以利用研究所的大量設備,我甚願特別感謝 H. 司徒博(Stubbe)博士教授先生。

材 料

作为試驗的原始材料,有以下的六个番茄品种和 *Lycopersicon pimpinellifolium* 的一个品系。

1. 番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.), 品种 *commune* Bail. 商名“上等波恩” (LYC 104)

“上等波恩”是一种較老的栽培品种,生长不受限制、寬松、半直立。植株具有一种正常不連續的羽状复叶和三对或三对以上的羽状小叶。茸毛是简单的,有些部分有简单的分叉。果实紅、大、光滑,平均重量为 40—50 克。果室平均数在 3 与 4 之間,平均长/寬指数为 0.76。果皮不透明而且为黃色。因而这种番茄在果实顏色方面属于遺傳上的 RRY Y 型。

2. 番茄, 品种 *commune* Bail. 商名 “金皇后” (LYC 202)

“金皇后”品种的植株生长直立,不受限制。叶也是不連續的羽状复叶。花序是单型的,在少数的情形下有简单的分叉。果实黃色、大而光滑,平均重量为 30—40 克。果室数在 2 与 3 之間,平均值为 2.1。平均长/寬指数約 0.89。果皮不透明、黃色(rrYY)。

3. 番茄, 品种 *pyriforme* Alef. s. l. 商名“紅梨形”及

4. 番茄, 品种 *pyriforme* Alef. s. l. 商名“黃梨形”

这两个品种的植株都有直立、不受限制的生长。叶是不連續的羽状复叶,并有三对以上的羽状小叶。叶比 *commune* 型的品种要小,生长型較为寬松。这两个品种差不多純然只有简单的茸毛。

“紅梨形”的果实光滑、紅色,并有梨的形状。果皮黃色而且不透明(RRY Y)。两室果实的长/寬指数約为 1.6, 而平均重量为 15

—20 克。

“黃梨形”的果实是黃色的。果实光滑而有梨形，并有不透明的黃色果皮(rrYY)。长/寬指数約为1.7。果实是两室的，平均重量为 10—15 克。

5. 番茄, 品种 *cerasiforme* Alef. “Baccis
Luteis”(LYC 15)

“Baccis luteis”的植株有半直立、不受限制的生长。叶为不連續的羽状复叶，并在三对以上第一級羽状叶的附近有很多的羽状小叶，它們的邊緣多少是完整的。叶的表面泡沫状的生长物比各品种中都要多些。茸毛是单型的，果实黃色、光滑、圓形，并有不透明的黃色果皮(rrYY)。它的两室果实平均果重約为 10 克。

6. 番茄, 品种 *cerasiforme* Alef. 商名
“淺髮小孩”(LYC 31)

“淺髮小孩”品种的植株有半直立的形态，生长不受限制。叶为不連續的羽状复叶，表面有泡沫状生长物，并为黃綠色。茸毛分叉極多。黃色果实有不透明的黃色果皮(rrYY)，为光滑、圓形的，并有两室。果实的一端在花柱痕处向外突出；平均的果实重量約为 10 克。

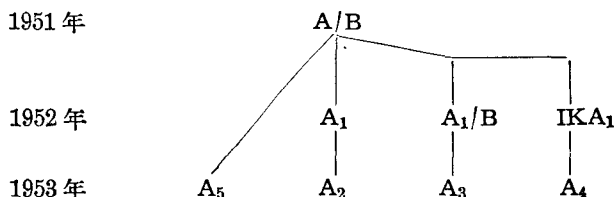
7. *Lycopersicon pimpinellifolium* (Jusl. Mill.)
(LYC 1)

L. pimpinellifolium 的这一品系的植株結構很纖細，莖臥于地面，尖端向上，有不連續的羽状叶，邊緣几乎是完整的。整个植株只稀疏地有毛。叶的表面几乎是平滑的，色深綠，因毛稀疏故放光。茸毛多半是单型的，在較少的情形下常有簡單的分叉。紅色、平滑的圓形果实有不透明的黃色果皮(RRYY)，并且是两室的。平均的果实重量在 1—2 克之間。

試驗中所用的所有七种类型都是由阿謝斯勒本 (Aschersleben) 专区葛特斯勒本 (Gatersleben) 柏林德国科学院栽培植物研究所的选种样品中得来的。

方 法

下述的圖样是本試驗的基础。



在 1951 年結合了品种 A 与品种 B, 而 1952 年从加以影响的配偶(接穗或砧木)中把第一代种子后代(A_1) 种在地里, 以測驗所产生的变化。同样又把这第一代种子后代的一部分植株重新再嫁接在已經用作基本嫁接的配偶上(A_1/B)。在这些重复嫁接中, 50% 的接穗是在極其幼小的情况下嫁接的, 其余的接穗按照以后将要說明的方式做了个别的对照 (IKA_1)。在 1953 年, 从第一代后代的几个基本植株栽培了第二代后代 (A_2), 并对可能出現的变化的遺傳性作了測驗。用栽培 1952 年所进行的重复嫁接的第一代后代 (A_3) 和个别对照的后代 (A_4) 的方法就研究了再次嫁接的影响。最后, 在 1953 年, 在进行了平均果室数測定和果形测量的后代中, 又用剩余的貯藏种子进行了一次基本嫁接的第一代后代的栽培 (A_5), 以考驗所确定数值的可靠性。

作为試驗的基本嫁接的有表 1 中所列的一些組合。

在这七个品种或品系的每一个中都做了对照嫁接, 那就是說, 1. 同一品种的植株被嫁接在彼此之上, 及 2. 在正常的嫁接中作接穗用的枝条部分在分开以后又重新嫁接在原来的基础部分之上。

作为不加处理的对照的, 在 1951 年在所有后代用为嫁接成分的每

一品种中取出了十株同父母的植株,作为基本植株;把它们的后代在以后的两代里在可能出现的品种性质的差异方面作了考验。

表 1 1951 年所进行的基本嫁接的组合

上等波恩/金皇后 ¹⁾	浅髮小孩/上等波恩
金皇后/上等波恩	上等波恩/浅髮小孩
<i>Lyc. pimpinellifolium</i> /金皇后	金皇后/ <i>Baccis luteis</i>
金皇后/ <i>Lyc. pimpinellifolium</i>	<i>Baccis luteis</i> /金皇后
<i>Lyc. pimpinellifolium</i> /上等波恩	紅梨形/金皇后
上等波恩/ <i>Lyc. pimpinellifolium</i>	金皇后/紅梨形
黃梨形/上等波恩	黃梨形/ <i>Lyc. pimpinellifolium</i>
上等波恩/黃梨形	黃梨形/ <i>Baccis luteis</i>
紅梨形/黃梨形	紅梨形/ <i>Baccis luteis</i>
黃梨形/紅梨形	金皇后/黃梨形

在 1953 年,用一个改进的方法在那些在后代里面出现了一定变化的品种组合中进行了新的基本嫁接。总计在试验的范围里共进行了 1,063 次嫁接。

为了和嫁接的后代作比较,在表 1 所列的各种组合的品种之间也同样用番茄中所习惯的方法作了杂交,并且这些杂交的第一和第二子代也都栽培了出来。

嫁接的方法:在每个个别的嫁接组合里,在嫁接成分的日龄差异方面,在 1951 年的基本嫁接中,有三种不同的形式。

1. 接穗和砧木有同样的日龄;
2. 日龄的差异为 27 天;
3. 日龄的差异为 43 天。

为了获得这些日龄上的差异,下种是在三个不同的日期作的: I. 1951 年 4 月 22 日; II. 1951 年 4 月 19 日; III. 1951 年 5 月 4 日。

1) 按照组合的代表方式,斜线前面的种类是指接穗,斜线后面的指砧木。

嫁接是在 1951 年 5 月 18 至 28 日的期內作的。

嫁接本身按照劈开嫁接的方法进行：在砧木的頂端所作的一个裂縫中，把一个两面削尖了的接穗插进去。嫁接的地方用皮包起来，并将这样处理过的植株保留在一个潮潤的房間里，直至两个成分愈合的时候。在 3、4 天之后就开始透風，而 8 至 10 天之后直至种出，这些植株都被培养于温室的情况下。在 1951 年 6 月 30 日至 7 月 4 日的几天內，所有的試驗植株都种在露天的温床箱里，在这里一直保留到生长期的末尾。

在 1952 年所进行的重复嫁接中，在成分的日齡差异方面，只存在两种方式。作嫁接的砧木是在 1952 年 3 月 5 日，而接穗則是在 1952 年 4 月 17 日种的。每种組合中 50% 的嫁接是在接穗約 13 天日齡的时候进行的，那就是說，当子叶完全展开了的时候。在其余 50% 的嫁接中，接穗約有 22 天的日齡。从这些第一批叶子还没有完全展开的接穗上，把莖从剛好子叶的上面切下来，把基部削成尖劈状，并且按照所述的方法予以嫁接。从留在梗上的子叶腋芽中很快就长出一两个籽苗来，其中之一可以留作个别对照。

在 1953 年所进行的嫁接中采用了以下的方法：作接穗的种子并非照例种在地中，而是放在 Petri 培养皿中的吸水紙上，关在恒温器的 21°C 之下，直至萌發的时候（1953 年 4 月 15 日）。过了 8 至 10 天，就把幼芽按照所述的方法予以嫁接。这样，由于萌發是在遮除光綫的情形下进行的，子叶变得只有輕微的綠色（見圖 1）。作这些嫁接用的砧木是在 1953 年 3 月 19 日种下的。

嫁接体和后代的培养

一般說，在所有嫁接的砧木和接穗上都要留下一个枝条。为了增加接穗对于砧木的依賴性，在所有組合的 75% 的嫁接体上，所有現成的叶子除了两个最幼小的以外都要去掉。开花的部位要在初期的芽开花以前用透明紙隔离。

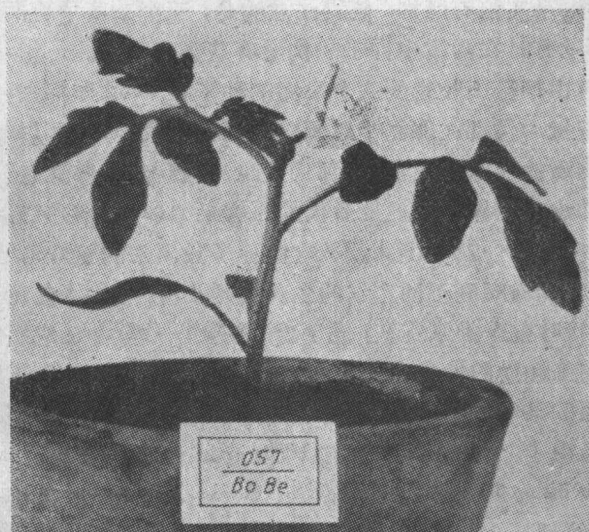


圖 1 8 天日齡的幼芽之嫁接

嫁接的后代要在番茄所習慣的栽培条件〔貝克-狄林更 (Bec-ker-Dillingen) 1943〕下培养起来,并栽种在地里。

研究的結果

嫁接后代品种性質的变化

在嫁接后代的測驗中,观察到了一系列的变化,这我們在下面就要講到。有少数的例子只是在較广泛的測驗和可能繁殖之后才予以叙述的。

例如,后代 145/52 是由“上等波恩”品种嫁接在“黄梨形”品种的植株之上所产生的。这个后代的基本嫁接的接穗与砧木之間的日齡差异为 28 天。在嫁接的一年,这两个成分与相应的品种对照之間沒有差异。从接穗上收得了三个果实,它們与正常“上等波

恩”品种的果实沒有区别；值得注意的是，三个果实中有两个是四室的，不过有时在两室中种子的构造有些發育不全。

所有由接穗上收得的三个果实的种子在 1952 年都被种下了，并且这三批后代都在地里予以測驗。两批后代(144 和 146/52)的 60 个被測驗的植株是正常的，那就是說，它們与“上等波恩”品种的对照植株沒有差异。第三批后代的原有果实(145/52)只有十一粒种子，其中只有一粒發了芽。从这粒种子长出来的植株与“上等波恩”的正常植株頗有不同。它的生长要矮小些，叶的綠色比正常的陰暗，羽状叶整个都厚实些，几乎像“皮革”一样，并且它們的邊緣有强烈向上和向內的卷曲。果实的蒂是正常的，但是所形成的果实比对照的果实基本上要小，而有典型平、圓的形状。种子的数目大大地减少了，它約在每果含有 10 粒至 20 粒种子之間。

从 1952 年所收得两个果实(038 和 039/53)中又作了第二次的后代測驗。两批的后代植株又重新表现了生长类型、叶的綠色、羽状叶的结构和果实大小的同样差异，就像它們的亲本植株一样。只有种子的数目在这第二代后代中被提高了，它在第一代后代和对照的数值之間。

在 1953 年，在种植第二代后代的园地附近，把后代 038 和 039/53 的 11 个植株嫁接在品种“黄梨形”的植株上，以及 10 个植株在“上等波恩”上。这样应当可以証明，經又一次嫁接于“黄梨形”上之后，是否会产生更大的变化，或者在嫁接于“上等波恩”的砧木上后，那就是說，改变了的类型的原有品种上后，是否会發生正常化的現象。在嫁接的年代里，在两种組合的任何一种中，与后代 038 和 039/53 的沒有嫁接的植株比較起来，都沒有發生什么差异。

在 1953 年所收得的后代 038 和 039/53 的种子中进行了細胞学的研究。这样就証明了，在所观察到的变化中，問題是有关于多倍体之形成。与原有类型的二倍体数相比，体細胞的染色体数是四倍的。

在两个梨形品种“紅梨形”/“黃梨形”的嫁接組合的一个后代中，观察到了一个完全新的构造。在1951年的基本嫁接上没有証实有任何的变化。从接穗（紅梨形）上收得有两个梨形的果实，它們沒有完全成熟，以致果实的顏色不能判断。在1952年，两个果实后代都在栽培中作了考驗（155和156/52）。155/52的后代是正常的，所有30个植株都是品种的典型类型。第二个加以考驗的果实有40粒种子，其中只有一粒發了芽。从长出的植株中收得了六个果实，它們是平、圓和紅的。果实的大小中等，除一个特例之外都是二室的。植株与它們的原有类型“紅梨形”之不同是它們的生长較低。从四个收得的果实中在1953年又将后代在栽培里作了考驗（053至056/53）。这些后代的植株在生长类型方面是一致的，并且与原有类型的各种性状，以及与番茄品种中所習見的的所有其他品种和品系的性状都有所不同。这个新的类型有一种相当紧密的生长，比对照品种“紅梨形”較寬的羽状叶和因而較大的叶的面积。特別值得注意的是奇特的四果果序，其中第二果序有时特別突出（圖2）。果实的数目在这里在11与23之間。果实本身是平、圓，并且三至四室的。紅色并不均匀，多数的果实在上三分之一（圖3）有鮮明的黃色。这种黃色即使在較长期的貯存之后也并不消失。这个新形成的类型在我們証明了1953年所出現的类型在遺傳上是稳定的，并且我們有了与各种类似品种杂交的結果以后，将予以精确的敘述。

果实顏色影响的一个令人注意的事例，出現在用櫻桃形的黃果品系“*Baccis luteis*”作为接穗与正常的黃果品种“金皇后”作为砧木的嫁接組合里。在嫁接84/51的接穗上收得了一个果实，它是正常而黃色的，但是有一个約占 $\frac{1}{5}$ 面积的显然紅色的扇形部分，这部分与果实的黃色部分是截然分明的。这个接穗的所有其他果实，以及这个組合的其余嫁接体的果实都是正常的，那就是說，它們与“*Baccis luteis*”品种的对照植株沒有区别。在1952年，

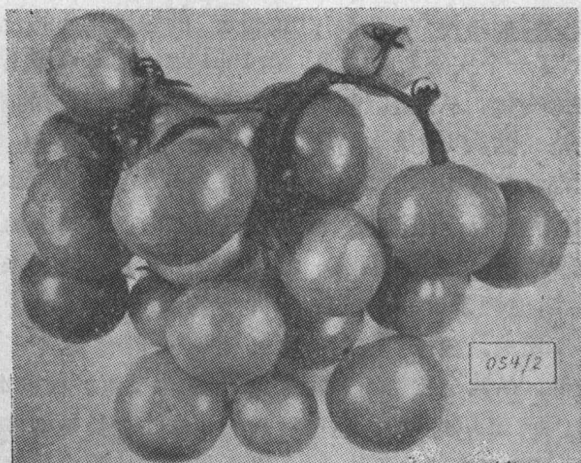


圖2 后代 054 的一个植株的果序(見主文)

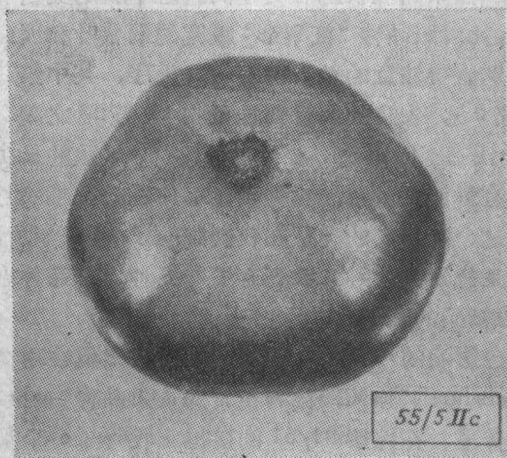


圖3 后代 55 的一个植株的成熟果实(見主文)

把这个黄而且紅的果实作了考驗。从这个果实的种子所种出的39个植株中,有 30 个被作为第一代后代种在地里 (191/52), 另 9 个