

糖甜菜的倍数性育种

李树贤 编著



中国科学技术出版社

糖甜菜的倍数性育种

李树贤 编著

中国科学技术出版社

· 北 京 ·

图书在版编目(CIP)数据

糖甜菜的倍数性育种/李树贤编著. - 北京:中国科学技术出版社,1999.10

ISBN 7-5046-2721-6

I. 糖… II. 李… III. 甜菜-育种,倍性 IV. S566.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(1999)第 38281 号

中国科学技术出版社出版

北京市海淀区白石桥路 32 号 邮政编码:100081

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

北京地质印刷厂印刷

开本:850 毫米×1168 毫米 1/32 印张:3.875 字数:99 千字

1999 年 10 月第 1 版 1999 年 10 月第 1 次印刷

印数:1—1 000 册 定价:5.00 元

内 容 提 要

本书简要地回顾了糖甜菜育种发展史，对糖甜菜的倍数性育种进行了全面系统的阐述。其中包括四倍体及其选育、普通多倍体杂交种的选育、雄性不育性的利用、单胚品种的选育、抗丛根病品种的选育等。对糖甜菜单倍体及三体 and 单体异附加系的选育和利用，也进行了简要介绍。作者还对拓宽种质资源，提高我国糖甜菜育种水平阐明了自己的观点。本书广泛收集了国内外有关糖甜菜倍数性育种的资料，特别是对国内的情况做了比较全面的介绍，基本上反映了糖甜菜倍数性育种的当前水平和发展动向。本书可供高等院校、科研与生产单位的科技工作者参考。

目 录

一、甜菜的种质	1
(一)普通甜菜组群	2
(二)碗状花甜菜组群	3
(三)白花甜菜组群	4
(四)矮生甜菜组群	5
二、糖甜菜的几个重要特征特性	5
(一)生长发育习性	5
1. 糖甜菜的块根	5
2. 糖甜菜的一般开花习性	6
(二)糖甜菜生殖特性的变异型	9
1. 自交不亲和性	9
2. 雄性不育性	9
(三)糖甜菜的标志性状	10
三、糖甜菜倍数性育种的基本概念	13
四、糖甜菜育种发展史回顾	14
五、糖甜菜育种目标	19
(一)产量育种	19
(二)抗病育种	20
(三)抗虫育种	23
(四)关于品质育种	24
六、四倍体及其选育	26
(一)四倍体的获得	26
1. 秋水仙素诱导	26

2. 原生质体融合·····	27
3. 减数分裂四倍体·····	29
(二)四倍体选育·····	30
1. 倍数性的选择·····	30
2. 经济性状的选育·····	30
3. 四倍体及其杂种优势·····	33
七、普通多倍体杂交种的选育·····	35
八、雄性不育系的利用·····	38
(一)甜菜雄性不育性的遗传机制·····	38
(二)雄性不育系的转育及其保持系的获得·····	40
1. 引进不育材料的回交转育·····	40
2. 远缘杂种后代雄性不育株的回交转育·····	41
3. 利用田间突变雄性不育株回交转育·····	42
(三)雄性不育系选育的相关问题·····	42
1. CMS 保持系的筛选·····	42
2. 保持系亲本的预选·····	43
3. 做好成对杂交与隔离繁殖·····	43
4. 不须专门选育恢复系·····	44
(四)利用雄性不育系配制三倍体杂交种·····	44
1. 杂交亲本的选配·····	45
2. 不育系的配合力测定·····	47
3. 授粉系的早代配合力选择·····	48
4. 同时进行不育系与授粉系的配合力选择·····	51
5. 单交种、三交种及双交种配制·····	54

九、单胚品种的选育·····	58
(一)糖甜菜单胚突变类型的发现·····	58
(二)单胚性状的遗传·····	59
(三)单胚性状的利用·····	60
1. 单胚材料的二环系选择·····	61
2. 单胚材料的转育·····	63
3. 对单胚种不育系及其0型系的改良·····	65
4. 利用雄性不育系配制单胚三倍体杂交种·····	67
十、糖甜菜抗丛根病品种选育·····	70
(一)从根病毒菌原及其研究·····	70
(二)丛根病的抗性遗传·····	71
(三)丛根病的抗病性鉴定·····	72
1. 病田鉴定选择·····	73
2. 温室病土鉴定·····	74
3. 其他鉴定技术·····	74
(四)抗丛根病的种质资源·····	75
(五)抗丛根病育种方法·····	77
1. 强化选择育种法·····	77
2. 回交育种法·····	77
3. 轮回选择法·····	78
4. 多倍体及杂种优势育种法·····	78
5. 远缘杂交法·····	79
6. 品种多抗性的组合与抗性持久性·····	79
十一、糖甜菜单倍体的利用·····	80

(一)花粉(花药)培养诱导单倍体	80
(二)胚珠培养诱导单倍体植株	82
十二、糖甜菜染色体工程的研究与展望	85
十三、糖甜菜倍数性的鉴定	87
(一)形态学鉴定	88
(二)细胞学鉴定	88
1. 染色体制片观察	88
2. 核型分析	93
3. 染色体分带技术的应用	93
(三)生物化学方法鉴定	94
(四)分子生物学鉴定	95
十四、拓宽种质资源,提高育种水平	95

远在金字塔建设时期，甜菜根就是埃及普通食品的一部分，但是糖甜菜 (*Beta vulgaris* L.) 作为食糖来源的潜力，一直到 18 世纪中叶以前，还未被开发出来。19 世纪 50 年代初，植物育种家才把饲用甜菜转化成为糖料作物。当前，糖甜菜已提供世界食糖的 45%。甜菜糖工业集中在欧洲、美国、加拿大和独联体国家的温带气候区，南美、北非、日本、中国和近东的部分地区。

糖甜菜栽培在上述国家和地区是重要的农业生产经营项目之一，糖甜菜育种不仅为农业生产所必须，而且也是提高甜菜制糖工业水平的重要基础工作之一。

一、甜菜的种质

甜菜 (*Beta vulgaris* L) 属于藜科 (Chenopodiaceae) 甜菜属 (*Beta*)。按 Coons (1975) 的意见，甜菜 (*Beta*) 属分为 4 个组 14 个种 (表 1)。

表 1 甜菜属、种和正常染色体数

(1) 普通甜菜组 (Section <i>Vulgaris</i>) 普通甜菜 (<i>Beta vulgaris</i> L. $2n=18$) 沿海甜菜 (<i>B. maritima</i> L. $2n=18$) 大果甜菜 (<i>B. macrocarpa</i> Guss. $2n=18$) 盆根甜菜 (<i>B. patula</i> Ait $2n=18$) 滨藜叶甜菜 (<i>B. atriplicifolia</i> Roy. $2n=18$) (2) 碗状花甜菜组 (Section <i>Patellares</i>) 小碗花甜菜 (<i>Beta patellaris</i> Moq. $2n=18$) 平伏甜菜 (<i>B. procumbens</i> Chr. Sm. $2n=18$) 维比纳甜菜 (<i>B. webbiana</i> Moq. $2n=18$)	(3) 白花甜菜组 (Section <i>Corollinae</i>) 大根甜菜 (<i>B. macrorhiza</i> Stev. $2n=18$) 三蕊甜菜 (<i>B. trigyna</i> Wald. et Kit. $2n=36, 45, 54$) (<i>B. foliosa</i> (sengu) Haussk. $2n=18$) 单果甜菜 (<i>B. lomatogona</i> Fisch. et Ney. $2n=18, 36$) 白花甜菜 (<i>B. corolliflora</i> $2n=36$) (4) 矮生甜菜组 (Section <i>Nanac</i>) 矮生甜菜 (<i>Beta nana</i> Bois et H. $2n=18$)
---	---

(一) 普通甜菜组群 (Section *Vulgaris*)

Vulgaris 群包含普通栽培的糖甜菜。这个群的所有 5 个种都是二倍体 ($2n = 18$)，复果型。它们与栽培甜菜杂交时，全都能产生可育杂种。所有栽培甜菜全部起源于 *Beta maritima*，它是这个群最值得注意的成员 (Mefarlane, 1971)。 *Vulgaris* 群内各物种之间，杂交的分离世代中，几乎所有性状都有广泛的变异性，说明它们有相当大的遗传差异。

在 *Vulgaris* 组群中，滨藜叶甜菜 (*Beta atriplicifolia* Roy.) 于 1883 年发现，二年生或多年生。

盆根甜菜 (*Beta patula* Ait) 于 1789 年发现，一年生或多年生，植株矮小，高约 20~25cm；当年抽薹结实，果实大，含有 3~5 粒种子，千粒重 40~50g；抗线虫病和黄化病毒病。

大果甜菜 (*Beta macrocarpa* Guss.) 于 1827 年发现，一年生，植株矮小，高 10~25cm；生育期短，当年抽薹结实，果实特大，复果型，千粒重 50~60g。

沿海甜菜 (*Beta maritima* L.) 于 1762 年发现，一年生或多年生，植株较大，有明显的茎；抗褐斑病 (*Cercospora*)，耐寒，抗旱。

普通甜菜 (*Beta vulgaris* L.) 野生群分布在西亚、地中海沿岸以及西欧一带。在人工选择的作用下，野生普通甜菜被逐步改良成了栽培甜菜。现在，栽培甜菜已布及世界各国。

Knapp(1954)把栽培甜菜分为 4 个变种。

(1) 叶用甜菜 (*B. vulgaris* L. var. *ciela* L.)。

叶用甜菜俗称牛皮菜，叶子肥大柔嫩，供人食用，根小且多岔。

(2) 食用甜菜 (*B. vulgaris* L. var. *cruenta* Alef.)。

食用甜菜又称红甜菜，俗称火焰菜，根和叶紫红色，肥大直根，供人食用，色美味甜。

(3) 饲用甜菜 (*B. vulgaris* L. var. *crassa* Joh.)。

饲用甜菜的根产量和茎叶产量均较高,根最大重可达5~10kg,但含糖率低,约为5%左右,作饲料用。

(4) 糖用甜菜 (*B. vulgaris* L. var. *saccharifera* Alef.)。

糖用甜菜的根产量和含糖率均较高。含糖率可达18%左右,有的高达21%以上,是制糖工业的原料。

此外,还有半糖用甜菜,观赏甜菜等类型。

糖用甜菜根据根色可分为以下两个类型:

Var. *alba* Mog. 根白色。

Var. *lutea* DC. 根黄色。

根据糖用甜菜类型的多样性和植株形态、细胞学和遗传学特性所出现的明显差异,И. Я. 巴尔科夫建议,将其进行如下分类:

Var. *digamocarpa* m 二倍体 ($2n=18$), 复果、花粉可育;

Var. *dichoricarpa* m 二倍体 ($2n=18$), 单果、花粉可育;

Var. *tetragamocarpa* m 四倍体 ($2n=36$), 复果、花粉可育;

Var. *tetrachoricarpa* m 四倍体 ($2n=36$), 单果、花粉可育;

按经济性状,糖甜菜品种类型可分为:丰产型品种(E)、高糖型品种(Z)和标准型品种(N)。此外,还有特高糖型(ZZ)及一些中间类型。其中以丰产高糖型(EZ)、标准偏高糖型(NZ)和标准偏丰产型(NE)最为重要,糖甜菜育种,根据不同地区的要求,主要应育成这几种类型的品种。

(二) 碗状花甜菜组群 (Section *Patellares*)

Patellares 群中包括3个物种,其特点是具有硬果皮单粒种和蔓生生长习性。这个群的植株含有对育种家有价值的抗病和抗线虫的基因源。*Patellares* 群的物种对 *Vulgaris* 群物种很难进行成功的杂交和基因转移。在 *B. vulgaris* L 和 *Patellares* 群的物种间,已经进行了充分的杂交,因为只有这个群的几个物种对糖甜菜的线虫 (*Heterodera schachtii* Schm.) 是免疫的或高抗。通常这些杂种不能生长,因为其 F_1 幼苗不能形成次生根系,存活的少数 F_1 幼苗

大多为不育。为了使与 Patellares 群的各物种杂交得来的杂种植株能够生长，已经利用了两种方法。Coe(1954)和 Johnson(1956)提出了将幼小的种间 F_1 幼苗嫁接到甜菜幼苗根上的成功技术。克服种间 F_1 幼苗致死的第二个方法是利用中间或桥梁杂种。例如，Swiss Chard (*Beta vulgaris* L.) 是糖甜菜极近缘种，对它易于杂交，杂种有生活力并且是可育的。把 Patellares 群的野生种与 Swiss Chard 之间进行杂交，然后就可与糖甜菜进行杂交。饲料甜菜和红甜菜 (*Beta vulgaris* L.) 也可以做为成功的桥梁品种。

Oldemeyer(1970)从 (*B. maritima* $\times$ *B. promcumbens*) 杂种对二倍体糖甜菜杂交中，获得了大约 10% 有生命力的种子。这种可育性是由不减数卵细胞贡献的，它产生可存活的三倍体 ($2n = 27$) 胚。这些植株中有些看来是抗线虫的，但其对糖甜菜第二次回交的子代全部感染。Savitsky(1960, 1975)报道，与四倍体交配获得的 F_1 植株，与二倍体交配相比，有较高的生活力和较少的不育现象。不用桥梁杂种或嫁接，就可以从四倍体交配中获得一些有生命力的幼苗。

(三) 白花甜菜组群 (Section Corollinae)

Corollinae 群包括 5 个物种，其特点是具有花冠状花被。其中，花边果甜菜 (*B. lomalogona* Fisch. et Ney) 具有自交可育性高的特点。大根甜菜 (*B. macrorrhiza* Stev.) 含有的染色体很大，能形成大种球并可发育成重达 10kg 的块根。Corollinae 组群对栽培糖甜菜亲缘关系较远。一般来说，Corollinae 群的每个物种与栽培糖甜菜之间的杂种，染色体之间很少显示同源性，并且是不育的。然而，Savitsky(1969)把抗曲顶病 (Curl top) 四倍体物种 *B. corolliflora* 与糖甜菜杂交，在对糖甜菜第二次回交中，获得了高度抗性或免疫的非整倍体植株。如果染色体非同源性能予以成功解决的话，Corollinae 群有几个性状，对育种来说是有利用价值的，如单粒种，无融合生殖，以及抗曲顶病特性等。

在 Corollinae 组群中，从匈牙利和克里米亚收集来的 *Beta trigyna* 是六倍体。在高加索收集的一份材料， $2n = 36$ ，Zosimovitch 将其定名为 *corolliflora*，但 Coons 认为它还是 *B. trigyna*。另外，也发现了五倍体类型的 *B. trigyna*，被鉴定为无融合产物。

(四) 矮生甜菜组群 (Section Nanae)

Nanae 群只有一个代表物种 —— *B. nana*，其特点为小植株，莲座叶直径一般不超过 10 cm。植株为单花，果实坚硬，单粒种，耐寒。尚未见与糖甜菜杂交的报道。

二、糖甜菜的几个重要特征特性

(一) 生长发育习性

栽培糖甜菜为双子叶草本植物，正常情况下其生活周期于两年内完成，为二年生作物。在某些条件下，植株可以有一年生机的机能，甚至有多年生机能。当作为二年生栽培时，第一年以收获肉质块根为目的，块根冬季贮存后，第二年早春定植，后抽薹、开花结实。

1. 糖甜菜的块根

糖甜菜的块根——肥大直根，是糖甜菜栽培的收获产品，块根的形态、品质不仅影响农业的利益而且直接关联着制糖工业的效益。糖甜菜块根在形态构造上分为根头（茎盘）、根颈、根体、根尾四部分（图 1）。

收获时糖甜菜块根含水量约占

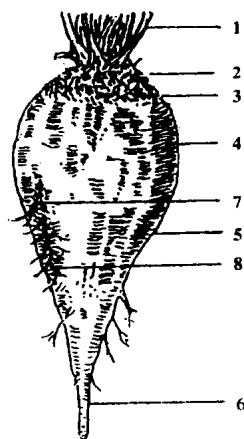


图 1 糖甜菜的根

1 叶柄；2 叶痕；3 根头；4 根颈；
5 根体；6 根尾；7 根沟；8 侧根

根总重量的 $\frac{3}{4}$, 干物质约占 $\frac{1}{4}$ 。干物质的主要成分是蔗糖, 约占干物质重的 $\frac{3}{4}$, 占总鲜重的 $\frac{1}{6} \sim \frac{1}{5}$, 最高可达 $\frac{1}{4}$ 左右。

糖甜菜块根中除蔗糖而外, 还含有一些妨碍制糖加工的有害化学物质, 如: 非蛋白质态有机氮化物、硝酸盐、钾盐、钠盐、果胶质和转化糖等。甜菜制糖工业把非蛋白质态的有机氮化物和硝酸盐称为“有害氮”; 把钾盐和钠盐称为“有害灰分”。有害氮、有害灰分、果胶质和转化糖在制糖加工过程中能产生胶体物质。这种胶体物质能吸收蔗糖颗粒而形成可溶性化合物, 妨碍蔗糖结晶和分离。不能结晶的蔗糖便流失于糖蜜中, 从而降低了甜菜的出糖率。

糖甜菜块根的产量及含糖率与块根的形状有很强的相关性。糖甜菜块根的形状通常有楔形、圆锥形、纺锤形、锤形等 (图 2), 纺锤形块根多趋向于丰产, 圆锥形块根含糖率较高。

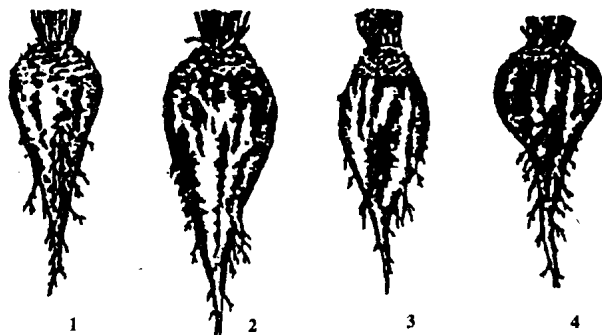


图 2 糖甜菜块根的形状
1 楔形; 2 圆锥形; 3 纺锤形; 4 锤形

2. 糖甜菜的一般开花习性

糖甜菜为完全花, 一般由 3 心皮雌蕊, 外包 5 个雄蕊和 5 个细长萼片的花被所组成, 无花冠。花着生在主茎末端和侧枝上。花无

柄,以单个或2~7个聚生在一起。子房形成果实,着生在花被基部。子房一般于花丛的花托处密接,两个花以上聚合形成甜菜的多粒种。当出现单个花时,则形成单粒种。这种一般概念上的单粒种和多粒种,从植物学概念看,实为果实,其形状从圆形变化到肾形,每个果实含有一个种子。多粒种即多果聚合种(图3)。

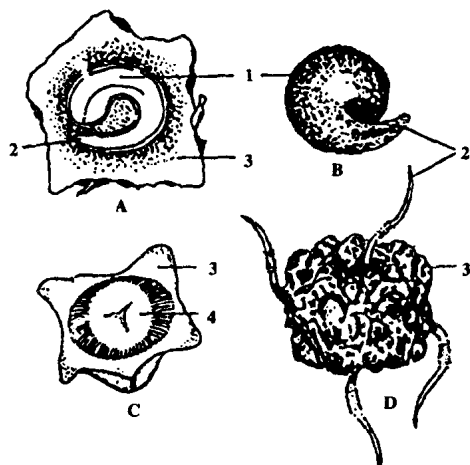


图3 糖甜菜果实及种子

- A 糖甜菜果实的切面; B 糖甜菜种子的外形;
C 单果果实外形; D 复果果实外形及萌芽;
1. 子叶; 2. 胚根; 3. 木质化萼和果皮; 4. 果盖

糖甜菜的栽培种原来都是多胚种子,即每个果实(称为种球或球果)含有几粒种子。它的缺点是会长出几个芽,不仅间苗困难,而且间苗的适期短,错过间苗适期就会引起幼苗竞争危害。单胚种子每个果实只结一个种子,每个种子只长出一个芽,容易间苗,幼苗间的竞争小,适于间苗的时间也比多胚种子长。

自从农业上栽培糖甜菜以来,间苗长期以来都是人工进行的。间苗用工达到糖甜菜全部作业用工量的10%。又因为间苗工作劳

累，也影响了农民种植的积极性。为了解决这个问题，曾进行过各种试验，其中使种子单胚化就是一个办法。这有两个途径，一个是对多胚种子进行机械处理，使每粒种子的芽数减少；另一个是在遗传上培育每个果实含一粒种子的单胚品种。前者称为“碎粒种子”（或“精密种子”、“机械单粒种”等），不能彻底解决问题，而且发芽率也得不到保证。1935年乌克兰人 Bordonos 和 Savitsky 最早发现了单胚变种，但直到 1947 年才进行进一步的研究，并开始在育种中加以利用。

糖甜菜为异花授粉植物，一般为风媒花，偶而也借助于昆虫传粉。根据栽培和环境条件，于生殖生长开始之后 5~6 周，开始开花，并持续几周。开花从每个茎的基部开始，随着茎的加长而继续向上开花。花主要是在早晨开，但可延续至全天。花药开裂前约 6 天柱头成熟，开花 12 天之后柱头仍有接受花粉的能力。这就是说，糖甜菜雌蕊在开花和花药成熟之前，胚囊就已完全成熟，卵细胞在花药开裂前 5 天就能受精 (Kharetechko - Savitskaya, 1931)，授粉后一般 20 小时以内花粉管即可到达胚囊并完成受精 (Artschwager 和 Starrett, 1933)。

授粉后大约 1 周，子房膨大，授粉成功。如柱头依然开裂以及柱头明显有毛，即说明受精失败。与此相比较，授粉成功的花，柱头没有明显的毛。

开花前 3~4 天花粉无生活力；开花前一天花粉生活力为 75%~84%；开花的当天，花粉生活力为 94%~99% (Kharetechko - Savitskaya, 1931)。花粉于室温下可以存活几小时到 20 天；于 0~10℃干燥罐中密封贮存 5 年仍能达到正常受精结实 (Hogaboam, 1977)。

杂种种子生产中，最关心的是种子不受外源花粉污染。糖甜菜花粉水平传播至少可达 4 500m，垂直距离 5 000 处也已观察到花粉 (Archimowitch, 1949)。种子田，近缘类型种子的种植要有

1.6km 以上的隔离；不同类型种子的田块，根据地形和主风向，一般距离应在 3.2km 以上（Cambell 和 Mast, 1971）。

糖甜菜为二年生作物，但在甜菜中还有具一年生生长习性的类型，可用作标志性状，来加速繁殖世代。具有显性等位基因 B 的植株，在 18~24 小时光周期和 24~27℃ 环境中，抽薹、开花、结籽；纯合的 bb 植株，在同样条件下，仍然处于营养生长状态。附加的修饰基因，有时会影响抽薹，对一年生生长习性的利用带来一定的困难。

（二）糖甜菜生殖特性的变异型

1. 自交不亲和性

糖甜菜常显示高度自交不亲和性（self-incompatibility）。这种自交不亲和系统，包括有互补作用的 4 个基因位点，由花粉中 4 个 S 基因，与雌蕊互相配合，引起不亲和（Larsen, 1977）。相反，在自交可育等位基因存在下，即可产生高度自交亲合的自交系（Owen, 1942）。另外，利用人工的方法也能诱发自交不亲和植株自花授粉。同一品种植株互相传粉，也可以达到不太严格的自交（兄妹交）。兄妹传粉的优点是减少自交退化，并可为产量试验和病害鉴定提供足够数量的种子。

2. 雄性不育性

雄性不育性（male sterility）对育种和遗传研究是一个有用的性状。利用雄性不育和自交可育系配制杂交种，可以大幅度提高杂种率，并降低种子生产成本，而且由于糖甜菜的经济产品不是种子，因而在利用雄性不育性时不需要选育恢复系，相对而言比较简单。现在糖甜菜杂种优势育种中，雄性不育性特别是细胞质雄性不育（cytoplasmic male sterility, CMS）已被广泛采用。

雄性不育性根据雄性的可育程度可分为：

（1）雄性全不育型

雄性全不育型甜菜，雌蕊发育正常，雄蕊明显退化。雄蕊的花药乳白色，或黄白色、绿白色，半透明状，小而瘪，或干枯呈褐色。花药