

〔英〕N. W. 西蒙兹编辑

作物进化

农业出版社

作 物 进 化

〔英〕N.W.西蒙兹 编辑

赵伟钧	周 琛	赵灿文
何瑞源	陆玲娣	杨世基
李开洋	孔德睿	蒋建平

译

陆玲娣 蒋建平 赵伟钧 校订

农 业 出 版 社

作物进化

〔英〕N.W. 西蒙兹 编辑

赵伟钧 周琛 赵灿文
何瑞源 陆玲娣 杨世基 译
李开洋 孔德馨 蒋建平

陆玲娣 蒋建平 赵伟钧 校订

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 北京市潮白印刷厂印刷

787×1092毫米32开本 22印张 510千字
1987年1月第1版 1987年4月北京第1次印刷
印数 1—2,300册

统一书号 16144·2993 定价 4.45元

编辑前言

大约在15年前，我就体会到编写这样一本书的必要性了。当时，我在试图研读作物进化方面的著作，希望获得类似香蕉和马铃薯那样有启发性的论著。但很快就清楚了，唯一简明的著作是 De Candolle 的大作 (1886)，但已过时，还是在细胞遗传学出现以前编写的。还了解到另一点，即许多作物（我对大部分都有兴趣）连一篇权威著作也没有，即使有，也往往没有回答甚至没有提出重要问题。

从那时以来，情况已有所改进，现在已有好几篇主要作物的专著和一些有价值的论文，如 Joseph Hutchinson 爵士的《作物进化论文集》(Essays on Crops Plant Evolution, Cambridge, 1965)。但是，有关次要作物（甚至某些主要作物）的论述仍然非常贫乏。此外，这些文献往往很不平衡：细胞遗传学家、考古学家、历史学家、地理学家、分类学家、农学家、园艺学家以及植物育种学家，对问题的了解都有所贡献，但看来他们很少了解（甚或阅读）彼此的著作，因而真正能验证所有论据的文章的确罕见。结果产生了一种差不多是普遍的倾向，即把作物进化看成发生于过去而在某个时候以前已经中止的东西。其实，作物进化（作物群体的遗传性变异）的速度，现在可能同过去至少一样快，而就某些作物来说，现在进化的速度则要快得多，植物育种学家就是应用进化论者（尽管他们很少注意这一事实）。这种观点，人们可能称其为作物进化“连

续论”。

因此，我断定有必要编写一本具有下述特点的书。它应该是全面的，要论述所有的主要作物，而对许多次要作物至少也要有一个介绍。它应该是有权威的，就是说由许多作者写成。它应该在叙述许可范围之内尽量简明扼要，以使图书馆和个人都想买。它还应该允许表达编者对作物进化连续论的偏爱，以及为了行文简洁而重视简图的偏爱。

所述作物的选择和篇幅的长短（2,000—6,000个英文词），自然基本上是由编者主观决定的。我曾对作物在农业上的重要性和对其进化了解的深度进行平衡，希望最后使作者和读者都感到达到了适当的平衡。

为了前后一致和叙述简洁，我决定必须统一编写格式。试验报告的标题和小标题都有一个相当精密的体系，我认为作物的历史变化多端，不易那样叙述，因而确定分六个标题叙述，既简明，又符合逻辑，让作者们按此编写他所承担的作物。文献目录当然是有选择的，目的是列出主要的和原始的参考文献即可。为此，我要求作者们尽可能援引新近的综合评论。

作物次序的编排遇到了某些问题。传统的分类系统可以采用，但要在几种分类系统中进行取舍。按经济用途编排也不可取，因为一种作物常常有多种用途，如 *Brassicas* (芸苔属) 究竟是蔬菜、饲料，还是油籽？结果，看来按科、属的字母顺序排列最为实用，因而采用了这个办法，它具有容易查阅和把植物学上有亲缘关系的作物排在一起等优点。分类学家们查不到确定拉丁文名称的权威人士，可能对这种省略不以为然。省略命名人的名字，是经过慎重考虑的。在学名后面加上命名人，不仅无补于对作物进化的了解，反而，会增加篇幅和工作量。分类学是了解进化的依据之一，但分类方法和命名上的争论则

与此无关。

我曾想是否就作物进化问题写一篇绪言，后来决定还是不写了。我认为，在这方面可能已根据过少的实例写了过多的综述。因此，本书在某种意义上是想加以调整平衡，着重叙述有特色的东西，同时指出我们的知识是多么不可靠，还有多少工作需要去做，以及即使现在往往有些正当的问题还没有提出来。

对于这样一本书的编者来说，任务是不轻的。许多人士减轻了我的担子。我们——编者和作者们，都盼望本书终将证明是有用的。当然，本书企图做的事情是 De Candolle 以来无人尝试过的。读者肯定要评价我们的成就，我们当然欢迎提出意见和批评，以备将来可能修订时采纳。我们认为，本书实际上是介乎学术和实用之间的著作，可能有助于了解所述作物的过去、现在和未来。这些作物的未来，在已经饥饿和正在日趋饥饿的世界上，乃是人类的一个重大问题。本书如能建立必要的联系，把学术和实用结合起来，说明过去、现在和未来是互为启发的，我们就满意了。

N. W. Simmonds

1974年11月于爱丁堡

目 录

1. 剑麻及其亲缘植物	1	21. 水田芥	131
2. 粒用苋	8	22. 葫芦科植物	135
3. 芒果	14	23. 薯蓣属植物	146
4. 食用芋类	18	24. 油桐属植物	156
5. 爪哇木棉	25	25. 橡胶树	163
6. 凤梨	28	26. 木薯	171
7. 茶树	36	27. 蓖麻	177
8. 番木瓜	42	28. 燕麦	181
9. 甜菜	50	29. 稗子和御谷	191
10. 藜属植物	58	30. 大麦	197
11. 红花	63	31. 水稻	208
12. 除虫菊	69	32. 甘蔗	220
13. 向日葵	76	33. 黑麦	228
14. 莴苣	82	34. 高粱	235
15. 甘薯	88	35. 小黑麦	248
16. 芜菁及其亲缘植物	95	36. 小麦	253
17. 甘蓝、羽衣甘蓝等	102	37. 玉米	271
18. 芜菁甘蓝和甘蓝型欧洲 油菜	110	38. 温带牧草	289
19. 芥菜类	118	39. 热带和亚热带牧草	300
20. 萝卜	126	40. 茶藨子	306
		41. 鳄梨	315

42. 落花生	322	69. 荞麦	492
43. 木豆	328	70. 凤梨草莓	497
44. 鹰嘴豆	333	71. 李属植物	507
45. 大豆	338	72. 苹果属和梨属植物	518
46. 兵豆	345	73. 悬钩子属植物	525
47. 紫苜蓿	349	74. 金鸡纳属植物	533
48. 菜豆属	356	75. 咖啡属植物	539
49. 豌豆	364	76. 柑桔	546
50. 车轴草	369	77. 辣椒属	555
51. 蚕豆	378	78. 番茄	561
52. 豇豆	385	79. 烟草	571
53. 圆葱及其同源植物	392	80. 茄子	581
54. 亚麻	401	81. 马铃薯	584
55. 黄秋葵	408	82. 可拉属植物	593
56. 棉花	412	83. 可可	597
57. 面包树及其亲缘植物	423	84. 黄麻	607
58. 大麻	427	85. 胡萝卜	610
59. 无花果	431	86. 葡萄	616
60. 啤酒花	439	87. 材用树种	626
61. 香蕉	445	88. 附录: 次要作物	634
62. 丁子香	453	前言	634
63. 油橄榄	459	毛里求斯麻	635
64. 椰子	464	虎尾兰属植物	636
65. 油棕	471	鸡腰果	636
66. 枣椰子	479	阿月浑子	637
67. 芝麻	484	番荔枝属植物	637
68. 胡椒	489	巴拉圭茶	638

块茎落葵	639	扁豆	661
加拉巴木	639	欧亚甘草	662
榴莲	640	木蓝属植物	662
蕉芋	640	羽扇豆属植物	663
菠菜	642	驴食草	666
菊苣和苣荬菜	642	豆薯	667
洋蓟	643	四棱豆	668
御佐子	643	罗望子	668
榛属植物	644	马岛花生	668
辣根	645	石刁柏	669
独行菜	645	洋麻	670
葫芦科植物	646	玫瑰茄	671
柿	647	蛋根蕉	672
越桔属植物	648	竹筴	672
古柯	649	桑属植物	673
栗属植物	650	肉豆蔻	673
薏苡	650	多香果	674
湖南稷子	651	番石榴	675
非洲画眉草	652	香果兰	675
黍	653	块茎酢浆草	676
谷子	653	槟榔	676
茶藨子属植物	654	糖棕和扇叶树头榈	677
倒捻子	657	西谷椰子	677
美国山核桃	657	罂粟	678
胡桃和黑胡桃	658	鸡蛋果	679
金合欢属植物	658	食用大黄	679
长角豆	659	澳洲坚果属植物	680
印度麻	660	石榴	682
瓜尔豆	660	黑儿茶	683
毛鱼藤	661	亚旗果	683

红毛丹	683	芹菜	688
荔枝	684	欧洲防风	689
牛油树脂树	684	皱叶欧芹	689
人心果	685	苎麻	690
苦木	685	郁金	691
树番茄	686	小豆蔻	691
茄属植物	686	姜	692
块茎旱金莲	688		

注：书内附图（包括地图）均按原图译印——译者

1. 剑麻及其亲缘植物

Agave (Agavaceae-Agaveae)

J. F. Wienk

荷兰 A. 万施德伦 41Ede 原单位: 苏里兰帕拉马里博 农业研究中心

(A. van S'chendelaan 41 Ede The Netherland,
formerly Centre for Agricultural Research Parama-
ribo Surinam)

1. 引言

Agave (龙舌兰属) 中有好几个种, 栽培的目的是生产叶片纤维, 这种纤维占商品硬质纤维的 90% 以上。最重要的种是 *A. sisalana*, 俗名 sisal (剑麻), 其次为 *A. fourcroydes*, 俗名 henequen (灰叶剑麻), 生产马盖麻的 *A. cantala* (马盖麻, 俗名 maguey 或 cantala) 以及 *A. letonae* (力断剑麻, 俗名 Salvador henequen) 的种植面积有限。以上四个种通常被归入长纤维龙舌兰麻, 以区别于产短纤维的 *A. lecheguilla* (抽拉剑麻) 和 *A. funkiana* (芬奇剑麻)。 *A. amaniensis*, 俗名 blue sisal (蓝剑麻) 和 *A. angustifolia* (假菠萝麻, 俗名 dwarf sisal) 虽然在商业上并不重要, 但作为培育长纤维龙舌兰麻的亲本则是有价值的。

栽培的龙舌兰属植物均为热带旱生结果一次的多年生植物, 叶大而硬, 肉质, 宿存, 叶呈基生莲座状排列。用吸芽或珠芽进行无性繁殖, 珠芽在落花后从大型花序长出。大多数栽

培种极少着果。收割 *A. sisalana*、*A. fourcroydes*、*A. cantale* 和 *A. letonae* 的含纤维的叶片，应在其最下面的叶片长到一定的最小尺寸而开始萎蔫时进行，只收割较低的叶片。此后每年割叶一次，直至开花为止。用机械剥麻法提取纤维，但 *A. cantale* 叶片的纤维大都用浸渍法提取。*A. lecheguilla* 和 *A. funkiana* 的短纤维系从中心芽长出的未成熟叶片剥得，植株六龄时割叶，以后继续抽生中心芽，一年割两次，可再割六年。1972 年世界龙舌兰麻产量估计为 76 万吨，其中 *A. sisalana* 占 60 万吨。短纤维的产量则微不足道。

龙舌兰属植物原产热带，热带以外极少商业性种植园。*A. sisalana* 主要生产国有巴西、坦桑尼亚、莫桑比克、安哥拉、肯尼亚、马达加斯加和海地。*A. fourcroydes* 仅有中美洲和加勒比地区的一些国家种植，而墨西哥和古巴的产量则占总产量的 95% 以上。*A. cantale* 主要种于菲律宾，*A. letonae* 种于萨尔瓦多，*A. lecheguilla* 和 *A. funkiana* 则种于墨西哥。*A. sisalana*、*A. fourcroydes*、*A. cantale* 和 *A. letonae* 的纤维是制绳原料，最重要的是制农业用绳。

关于龙舌兰麻经济植物学方面的综述，可参见 Purselove (1972) 的著作。

2. 细胞分类学基础

含纤维的龙舌兰属植物仅是一个复杂大属内的小类群。长纤维类型归入 *Euagave* 亚属 *Rigidae* 组。短纤维类型则归属于 *Littaea* 亚属。龙舌兰属的最大变异性出现在中墨西哥，而分布最广的是 *Euagave* 亚属的各个种。*Rigidae* 组则在一定程度上限于北纬 15° — 25° 之间 (图 1.1)。

龙舌兰属的染色体基数为 $x = 30$ 。存在因非整倍性而复杂化的多倍体系，体细胞染色体数在 $2n = 58$ 至 $2n = 180$ 之间。

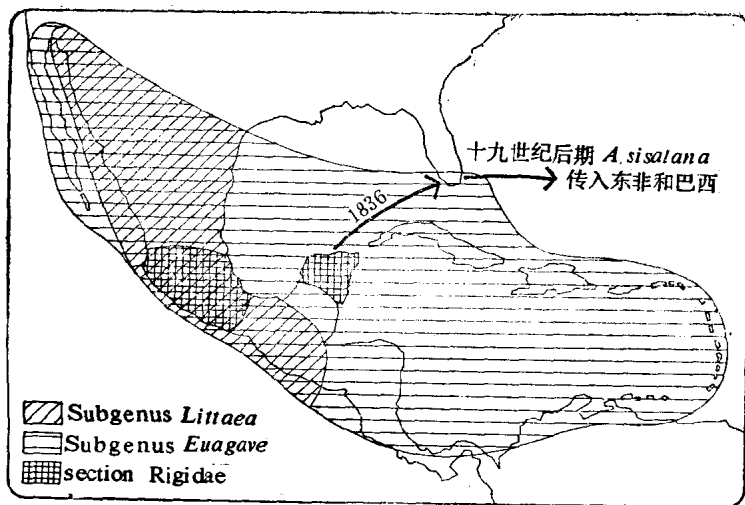


图 1.1 龙舌兰属植物的分布

Rigidae 组的野生和栽培类型有二倍体、三倍体、四倍体和五倍体。这种细胞学的复杂性，加上无性繁殖，使得形态上多少不同的分类单位数量很大。为了生产纤维或培育长纤维杂交种而栽培的最重要的一些种的染色体数如下：

名	称	2n
<i>A. sisalana</i>	(剑麻)	5x = 约 138—149
<i>A. fourcroydes</i>	(灰叶剑麻)	5x = 约 140
<i>A. cantala</i>	(马盖麻)	3x = 90
<i>A. amaniensis</i>	(蓝剑麻)	2x = 60
<i>A. angustifolia</i>	(假菠萝麻)	2x = 60

注：A. letonae, A. lecheguilla 和 A. funkiana 的染色体数不详。

3. 早期史

栽培的龙舌兰属植物起源于中美洲和墨西哥的野生祖先，但其确切的植物学起源则不详。*A. fourcroydes*和*A. letonae*早在哥伦布时代以前就有利用，玛雅族印第安人在墨西哥的尤卡坦半岛曾广泛种植*A. fourcroydes*。

关于*A. sisalana*、*A. foureroydes*和*A. cantala*栽培的多倍体种的原始祖先尚一无所知，它们的倍数性(同源或异源)也不清楚。此外，*Agave*属的种的概念也还有许多缺点。传统的分类学根据对叶片变异的贫乏认识已经定了不少种名(Gentry, 1970)。因此，不可避免地会有很多混乱和误解，所列举的种实际上可能有不少都是同物异名。

虽然墨西哥阿兹台克人的古书抄本对龙舌兰麻的许多基本的和奇特的用途有所描述，但人们还不认为有龙舌兰属植物的化石。另一方面，龙舌兰属自然生境的干旱或半干旱条件及其只开花一次的习性，可能严重减慢了进化的进程。有性世代时间长，且结果不确定，幼株仅在有利的多雨期才能存活。如果结一次果的亲本只开花和着果一次而没有留下后代，则仅吸芽还有另一次产生有性后代的机会。在此情况下，有性世代的生活周期可能比只结一次果的生活周期长二、三倍甚至更多。这样则很少发生基因的分配与重组。在墨西哥中部见到有些龙舌兰可能丛生已有数百年，但仍然没有明显的种子后代。然而，零星的分布可能有助于区分这些集群。就其他作物而言，在孤立情况下基因的突变和再分配已产生一些新的基因型，它们迟早会变成在遗传上不同于过去的同代类型，丧失了遗传一致性而演化为独特的种。但这是否适用于龙舌兰属，颇值得探讨。

自花授粉和异花授粉是可能发生的。粘而重的花粉在柱头能接受之前就散落，而开花则一直向上进行，过几星期以后，

大型花序顶部的花才开放，因此，从含苞未放的花蕾到有接受能力的柱头各个阶段都有。花筒在花期分泌出的花蜜引来大量昆虫（尤其是黄蜂和蜜蜂，可能是最常见的传粉者），蝙蝠也会是一种传粉者。由于重力关系，花粉也会自行落到较低花的裸露的柱头上。

4. 近期史

A. sisalana 1836年由尤卡坦半岛引入佛罗里达，种植这个种的许多国家正是从这个来源获得原始材料的。1893年，*A. sisalana*的珠芽经汉堡运到当时德属东非的坦噶（即现在的坦桑尼亚），成为东非剑麻业的基础。十九世纪末，*A. sisalana*引入（现今最大的剑麻生产国）巴西（图2.1）。

不少热带国家均已引进了 *A. fourcroydes*，但除了尤卡坦以外，其他地方的种植都很不成功。

A. cantala 在西班牙殖民时期的初期引入菲律宾，随后到了印度尼西亚。在墨西哥西海岸发现一个野生类型，其植株比目前远东种植的栽培种小，这一定是人工选择的结果。

A. letonae 在萨尔瓦多之外，是不为人们所了解的。*A. funkiana* 只在墨西哥乔马乌（Jaumave）峡谷中极有限的地区生长。*A. leeheguilla* 野生于墨西哥和美国得克萨斯州，并未在商业上使用。

第一次世界大战后，发现 *A. amaniensis* 生长在坦桑尼亚阿马尼（Amani）东非农业研究站的次生植被中，来源不详，可能是在德国统治时期引进的，是一个未经描述过的种。

A. angustifolia 在许多热带国家都有，当作观赏植物种植，在印度业已归化。

不少国家都曾试图通过育种来改良长纤维龙舌兰麻。阿尔及利亚、巴西、印度尼西亚、菲律宾、波多黎各、肯尼亚和坦

桑尼亚等国都曾着手进行此项工作，但除了东非，育种工作至今还未得出有价值的成果，看来已不再继续进行了。坦桑尼亚于1929年开始了一项育种计划。肯尼亚的育种工作开始得很晚，因而要谈成果为时尚早。

在东非，育种的目标在于培育一种速生的长纤维龙舌兰麻，其产叶量比剑麻大，其他方面的性状多数要和剑麻相似，包括：

- (1) 叶缘光滑(无刺)；(2) 叶片长、重、硬，叶形良好；
- (3) 平均单叶纤维产量不低于剑麻；(4) 对病虫害有适应性和抗性；(5) 纤维质量与剑麻相当 (Lock, 1969)。

多倍体种 *A. sisalana*、*A. fourcroydes* 和 *A. cantala*，无性系的遗传基础狭窄，育种的余地不多。它们的能育性很低，即使产生有性后代，叶缘必然多刺。此外，生长率和产叶量的变异太小，难以选出更高产的植株类型。

虽然东非的研究表明不同的种间杂交是成功的，但很快就看出双倍体 *A. amaniensis* 和 *A. angustifolia* 之间的杂交种极有希望。正反交的结果证明，*A. angustifolia* 高的产叶速率和高产叶量能与 *A. amaniensis* 叶片长而无刺的性状结合起来。绝大多数的 F_1 杂种都是能育的，可进行自交、杂交或与其他种回交，进一步繁育之后也不会丧失能育性。首批杂交实生苗于1936年定植。为了增加叶片长度，将生长较久的植株与 *A. amaniensis* 回交，有些进行了自交或与 *A. angustifolia* 回交。从第二代杂种选出来的植株绝大多数是自交式与 *A. amaniensis* 回交产生的。迄今所得结果表明，获得叶片坚硬和叶缘无刺的高产杂种并非难事。最大的困难在于叶片的大小与形状，常常不是太轻就是过短，不是有皱纹就是不合要求。曾用入选的第二代杂种与 *A. amaniensis* 回交和杂交的方法来研究叶片性状的改进。尽管看来有可能获得改进，但进一步回交就

意味着降低叶片的展开率和产叶量。

至今选育出来的最突出的，能符合大部选择指标的是杂种 11648，它是 (*A. amaniensis* × *A. angustifolia*) × *A. amaniensis* 回交而得的 (Wienk, 1970)。

5. 展望

迄今选育出来的一些长纤维龙舌兰属杂种尚不理想，还需进行更多的工作来克服其缺点。一个严重缺点是易感染疫霉病 (*Phytophthora*)，这是 *A. sisalana*、*A. fourcroydes* 或 *A. cantala* 所没有的一种病害。*A. amaniensis* 和 *A. angustifolia* 均易感病，其后代也是如此。虽然它们的杂种在感病性上有一些差异，但如不从其他种获得抗性，就不大可能获得抗性强的无性系。*Agave decipiens* (狄斯平麻) 是 $2n = 120$ 的四倍体，迄今似乎完全能够抗病。它是能育的，但叶片极短并有刺，而且至少要经过两代才能获得令人满意的叶形。在某一阶段，染色体可能需要加倍。抗病性也可能传给 *A. sisalana*。

坦桑尼亚的育种计划是否将继续更久一些，必然取决于龙舌兰纤维的经济前景。由于合成纤维的介入，最近看来龙舌兰纤维的前景颇为黯淡。坦桑尼亚一度曾为世界上唯一最大的剑麻生产国，但它在 1965 年至 1972 年间的年产量已从 21.8 万吨降至 15.7 万吨。近来价格上升不少，然而涨价是否足以刺激人们投资执行这样旷日持久的龙舌兰育种计划，还需要看一看再说。以往，类似的波动总是短暂的，以致引起产量上升而价格再次下跌。

如果育种工作继续下去，那么，目前分布范围有限的非整五倍体剑麻无性系很可能要被复合“种间”杂种所替代，这些杂种在结构上或许是二倍体，也可能是多倍体。