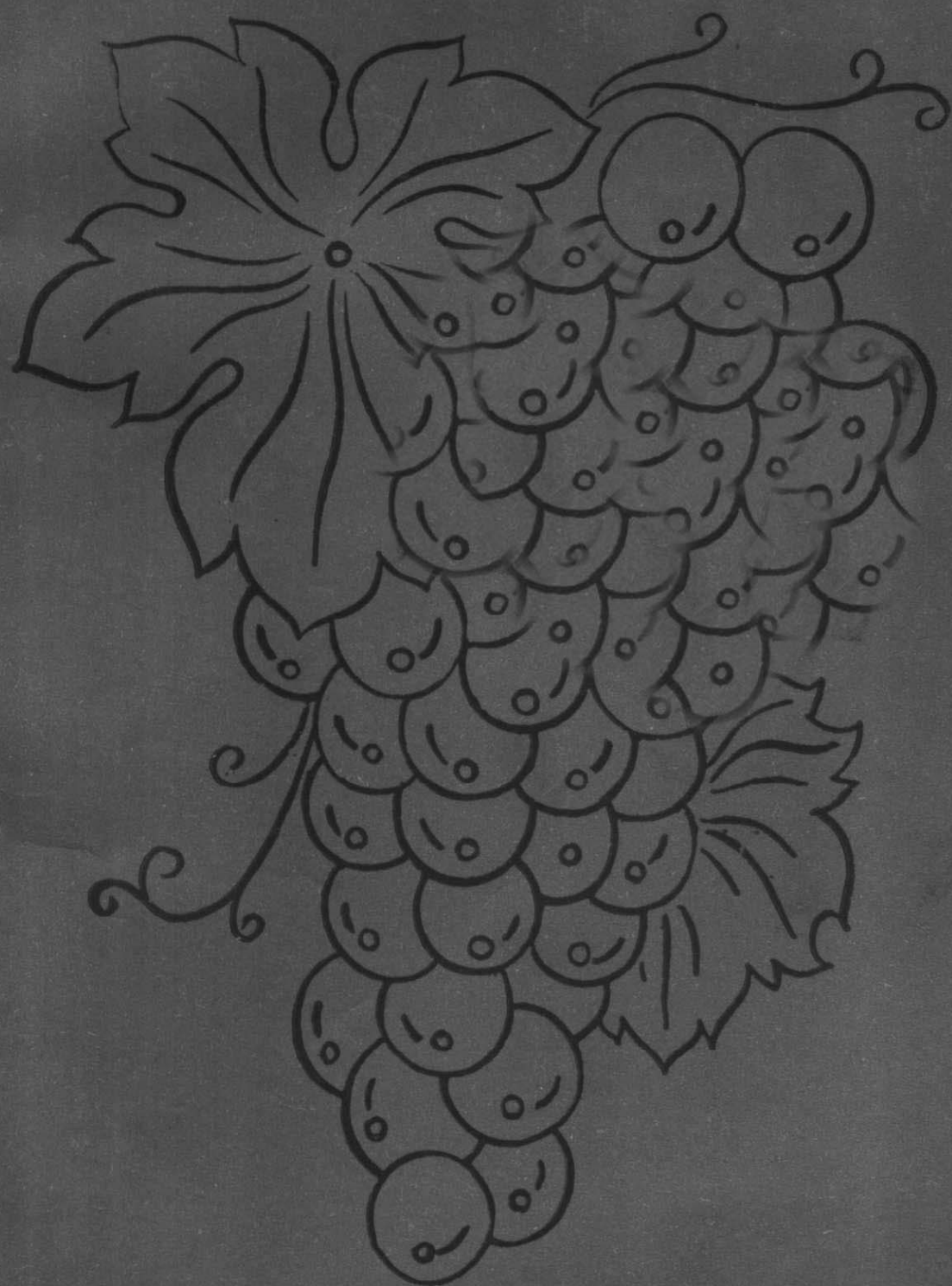


葡萄的遗传和育种

—第二届国际葡萄育种会议论文选译

罗国光 文丽珠 李耶波译



葡萄的遗传和育种

——第二届国际葡萄育种会议论文选译

罗国光 文丽珠 李耶波 译

葡萄的遗传和育种
——第二届国际葡萄育种会议论文选译

罗国光 文丽珠 李耶波 译

* * *

责任编辑 魏丽萍 张本云

农业出版社出版 (北京朝阳区枣营路)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092mm.32 开本 5.75 印张 1 插页 117 千字

1989 年 5 月第 1 版 1989 年 5 月北京第 1 次印刷

印数 1—3,070 册 定价 2.20 元

ISBN 7-109-00294-2/S·212

前 言

《葡萄的遗传和育种》一书系1978年法国巴黎出版的第二届国际葡萄育种会议的论文集。这次会议是1977年6月在法国波尔多市举行的，有28个国家的120位学者和专家参加。原书共有61篇论文和报告，集中反映了法国、意大利、苏联、美国、联邦德国、匈牙利、罗马尼亚、南斯拉夫等世界主要葡萄栽培国家在葡萄育种方面的研究成果和最新进展，包括基本原则、系统实验，还有运用电镜和组织培养等手段取得的新成果。译者从本书中选译了23篇文章介绍给我国读者，主要供葡萄育种工作者借鉴，也可供果树科研人员和农业院校果树专业师生参考。其中11篇英文由罗国光翻译，10篇法文由文丽珠翻译、李耶波校对，另2篇法文由李耶波翻译，全部译稿由罗国光整理。由于我们的水平有限，译文中的错误和不妥之处，热诚欢迎读者批评指正。

译 者

1984年1月

目 录

I、葡萄育种的遗传问题和方法

1. 葡萄育种的遗传问题和一般方法…H. P. 奥尔莫 (1)
2. 由珠心胚组织培养的赤霞珠幼苗……………
……………M. G. 马林斯, C. 斯里尼瓦桑 (13)
3. 二倍体和四倍体葡萄植株产量组成的研究……………
……………G. 斯陶特, M. 卡斯拉威 (20)
4. 多倍体葡萄的细胞遗传学特性……………
……………P. Ia. 戈洛德里加, L. A. 基雷耶娃 (28)
5. 花序在新梢上的位置对葡萄胚珠发育和种子
质量的影响……………J. 鲍尔德 (32)
6. 对爱彼乐及其体细胞突变无核爱彼乐的无籽性
原因的比较研究……………A. 伊斯塔尔 (41)
7. 比坎品种的配合力……………Gr. 戈罗德, M. I. 尼久 (47)
8. 葡萄数量性状的遗传……………
……………P. Ia. 戈洛德里加, L. P. 特罗钦 (60)
9. 葡萄育种中选择亲本的原则…E. N. 道库恰耶娃 (65)
10. 葡萄果实和枝条成熟的遗传研究 ……St. 奥普克 (72)

II、抗病育种

11. 抗霜霉病的丰产品种的选育……………
……………N. J. 贝克尔, H. 齐梅曼 (79)

12. 匈牙利选育抗霜霉病品种的研究 … J. 西兹马恰 (87)

13. 葡萄实生苗对白粉病的抗性筛选
..... H. S. 阿尔德温克尔 (94)

III、对土壤、气候和栽培条件的适应性

14. 不同整形方式的光合作用研究及其在
葡萄育种中的应用 A. 卡尔博诺 (100)

15. 葡萄不同抗寒品种的光合作用最适温度
..... G. 罗伊德 (110)

16. 从人工气候室的试验来判断几个葡萄品种
露地的抗寒性 Anna 埃弗特 (119)

17. 在苏联南方明显大陆性气候条件下葡萄高干
整形的可能性 K. S. 波戈相 (125)

18. 适于炎热气候的酿酒葡萄育种
..... A. J. 安特克里弗 (131)

19. 新品种的比较试验 H. 斯赫弗林 (135)

IV、品质的工艺标准

20. 优质育种的标准 … G. 阿莱韦尔特, W. 凯普申 (146)

21. 对欧洲葡萄重要挥发性芳香成分的遗传
研究的初步结果 R. 瓦格纳 (158)

22. 葡萄育种中的小规模酿酒法 H. 贝克尔 (165)

23. 葡萄品种间杂交第一代中, 决定鲜食葡萄
品质的主要因素的变异性 St. 奥普勒 (172)

I、葡萄育种的遗传问题和方法

葡萄育种的遗传问题和一般方法

H. P. 奥尔莫

加利福尼亚大学

葡萄栽培和酿造系 (美国)

提 要

由于人类对自然环境的改变,许多葡萄种的基因库正受到限制或损失掉。国家贮藏库搜集天然的葡萄属植物的计划已有充分进展。对搜集和保存天然种时可能使用的方法进行了讨论。介绍了现有野生群体的遗传变异实例。大多数种之间容易自然杂交,并产生许多可育的生长强盛的杂种。这使许多产地的葡萄变异惊人地增加。

葡萄育种中的主要障碍集中于欧洲葡萄 (*Vitis vinifera*) 的复杂性,而它是优质果实的主要来源。欧洲葡萄并不是一个单一的实体,它无疑是来自许多亚种的混合物。在地球的许多地区,由于引进欧洲葡萄与当地其它葡萄的基因渗入现象,使变异进一步复杂化。为了培育纯合的葡萄并简化遗传分析工作,应当加速寻找单倍体。利用组织培养,继之以整个植株的更新,可能是一种解决办法,但也可通过利

用双生实生苗的方法获得单倍体植株。

为解决分类和遗传亲缘方面的困难问题，通过电泳法对许多同功酶系统进行分析，可能是最有希望的努力领域之一。我们实验室正开展这方面的研究，它表明在实生苗阶段就进行分类是有希望的，这使得可以对很大的群体进行遗传分析，从而大大节约时间和空间。

就世界范围来说，实际培育新品种的最紧迫需要，是生产出抗病毒病和抗类病毒病的葡萄，对这类病害现在尚无任何实用的防治办法。随着不断加强所有栽培措施的机械化，需要有新的葡萄，以便能重新结构而使栽培措施达到最高的效率。

一、基因库

为改进或创造新品种所需之许多优良特性，在天然或野生群体中应能找到。特别是抗病性和抗虫性更是如此，在同寄生物的长期进化过程中，自然选择已淘汰了不合格的类型。但是这些种质贮藏库，由于人类改变古老环境的活动不断增加而正受到损害或完全丧失。最初这些变化可能纯粹是机械的，如由于放牧过度、森林砍伐、燃烧、土地开垦、水淹及污染而使自然植物被破坏。甚至更为重要的是，在不自觉地引进有关植物或毁灭性的竞争者（动物或植物）以后，很快改变了自然群体及其遗传组成，而引起一系列的生物和遗传变化。对许多自然植物，尤其是禾谷类来说，可以采集种子，并在低温下干藏很多年。经过生活力鉴定后，种子可以再行生长以补充原种。在科罗拉多州的福特科林斯建立了国家贮藏总部，为育种家保存这类原种及方便其他研究者利用。然而，大多数水果和坚果种类的种子，在数年内即丧失生活力，而且常常并不再现母本的优良特性。因此，需要利用优良单

株的芽或插条通过营养的（无性的）方法来繁殖。现在，唯一可行的方法是在种质圃内保存这类植物。种质圃作为供将来需要时提取用的材料库，国内外的许多实验站都维持有大型的葡萄种质圃。这类种质圃有双重作用，并通常由两个单独的种质圃组成：一个正为育种家在育种计划中积极利用，另一个是可能有潜在用途的材料，是将来未可预见的需要的保证。维持果树或葡萄的种质圃是很费钱的，需要相当面积的土地，需要进行耕作、修剪和治虫以保其存活。对自然材料开始搜集、鉴定、运输、繁殖和编制目录，要花相当的功夫，特别是当自然群体处在遥远而又难于到达的地方时更是如此。大多数的实验站免费供应国内外对繁殖材料的需要，但这是额外的耗费，现在不断缩减。

葡萄的许多地方种之间存在着广泛的自然杂交，甚至当一个群体在表现型上相似时，它们在生理反应上却有很大变异。例如，1964年在堪萨斯州和俄克拉何马州建立了索隆尼氏葡萄（*Vitis solonis*）的种质圃，一些无性系相互杂交，并对实生苗进行抗根瘤线虫（*Meloidogyne incognita* var. *acrita*）性能测定。实生苗的反应是，从有抗性到极易感染，显著不一样，反应出有关无性系的基因型不相同（Olmo, 1975）。

欧洲葡萄品种有复杂的世系，高度杂合，带有大量的有害隐性基因。在中亚，欧洲葡萄是由许多亚种发生基因渗入发展而来。在印度喜马拉雅山麓及阿富汗和巴基斯坦的欣都库什范围，还可发现这种古老的发展过程的痕迹，而向西在伊朗和伊拉克，这种异质性即减小。在亚种重迭、和自然杂交的地区开始出现新的变异高潮，创造了新的基因库，当地居民从其中选择出最有用的类型。当这些新类型被带到其

它地区时，与许多栽培种或野生种类的基因渗入再次开始。

在与沙漠邻接的山区，天然葡萄属的遗传变异性最大。例如，对欧洲葡萄来说，伊朗的北部和阿富汗，对葡萄属的好几个种来说，墨西哥的中部和北部。沙漠地区的地质起源最近，在葡萄属的分离和初期的分类中可能更为重要。另一方面，热带的种类如 *V. caribea* 分布相当连续而较少变异。热带种类有用之不竭的抗病虫基因源泉。

虽然对许多种类的抗病虫性进行过检验，但对这些种类的果实品质实际上毫不了解。因此，在许多情况下，葡萄有抗性，但果实品质和葡萄酒质却非常低劣。需要对各地方种的果实品质因子进行生化研究，以便在选择自然群体时对这些重要的因子加以考虑。

在美国，计划以联邦合作项目建立两个永久性的国家葡萄贮藏库。第一个将位于戴维斯（加利福尼亚州），那里已建立了最大的原始材料圃。第二个地点是纽约州的吉尼瓦，那里将主要保存美洲品种和抗寒的种类。这项计划需要扩大对自然种的搜集、鉴评和保存。种质资源库将不仅为各类植物育种家服务，而且也为所有对葡萄属感兴趣的科学家服务。在单独的种质圃内将保持两类材料，一类是已证明没有有害病毒的，另一类是尚未经过检验的。这项计划需要在1978年建立机构和设立基金。

在搜集自然的葡萄属时，以下的方法颇为有效。在大范围及交通不便的地区，有效办法是用直升飞机或轻型飞机对该地区进行勘察并绘出略图。虽然我们过去一度是采集插条，但这一方法已由于检疫的限制和可能引入潜在的有害病菌而予以放弃。使插条保持良好的状况也是一个问题。最好的方

法是选择生长和结实均好的葡萄植株。采收两磅左右的果实，这通常借助于一种能伸长的修枝剪，达到能伸入葡萄或果树之中的高度。记下地点，并给果实样本编号，将其放入塑料袋中。在每天采收之末，将种子在清水中洗净并干燥过夜，然后放入种子袋中。在采集时取葡萄的腊叶标本样本。这些标本晚些时进行熏蒸并保存以供参考。

从同一株葡萄上采集的约 200 粒种子中，栽培 100 株，并用较密的株行距 2×10 或 2×12 英尺（约 0.6×3 或 $0.6 \times 3.6\text{m}$ ）定植于葡萄园中。从这一群体中选择有代表性的两个雌性和两个雄性的无性系。然后对其编号，保持作为活的种质资源库的一部分，并尽可能行自根栽植。有些种类，其休眠插条不易生根，也可借助于绿色茎尖繁殖。通过对授粉进行控制以排除异型杂交。植株可以提供大量的种子以进行有关种的遗传研究。如果自然群体的变异很大，则取较多的种子样本，以便更有效地进行种质取样。在永久性的种质圃中将葡萄整成头状形，这样可将其罩起来，使授粉和种子生产得以控制。

二、种间杂交

迄今试验过的葡萄属 (*Vitis*) 的所有种都容易杂交，并产生出生长强而丰产的 F_1 杂种。戴维斯得出的 133 个种间杂种的名单示如表 1。在这一基础上曾假定染色体的配对和分布是有规则的和整齐的。近来，根据比较细致的组织学研究，我们有理由对这一推断提出疑问。例如，山葡萄 $\times$ 美洲葡萄 (*V. amurensis* $\times$ *V. labrusca*) 的 F_1 杂种，表现染色体结构有差异。显然，关于染色体重新排列的较为关键性研究可导致对葡萄属各种类的进化有更好的了解。

有充分理由将圆叶葡萄 (*V. rotundifolia*) 及其相近

表 1 葡萄属的

	<i>aestivalis</i>	<i>afghan</i>	<i>amurensis</i>	<i>arizonica</i>	<i>berlandieri</i>	<i>caribea</i>	<i>californica</i>	<i>candicans</i>	<i>champini</i>	<i>cinerea</i>	<i>coignetiae</i>	<i>cordifolia</i>	<i>doaniana</i>	<i>flexuosa</i>	<i>gigas</i>	<i>girdiana</i>
<i>aestivalis</i>										+						+
<i>afghan</i>									+					+		
<i>amurensis</i>								+	+		+			+		
<i>andersonii</i>									+					+		
<i>arizonica</i>								+			+	+		+		
<i>berlandieri</i>											+					
<i>caribea</i>																
<i>californica</i>																
<i>candicans</i>																
<i>champini</i>								+			+			+		+
<i>cinerea</i>																
<i>coignetiae</i>																
<i>cordifolia</i>										+						
<i>doaniana</i>								+	+					+		+
<i>flexuosa</i>																
<i>gigas</i>																
<i>girdiana</i>																
<i>labrusca</i>								+	+		+			+		
<i>lincecumii</i>										+						+
<i>longii</i>								+	+		+			+		
<i>monticola</i>								+			+			+		
<i>norae-angliae</i>								+	+							
<i>piasezkii</i>																
<i>riparia</i>								+						+		+
<i>rubra</i>								+						+		
<i>rufotomentosa</i>					+											
<i>rupestris</i>																
<i>shuttleworthii</i>																
<i>simpsonii</i>																
<i>slarinii</i>								+	+		+			+		
<i>smalliana</i>																
<i>treleasei</i>								+	+		+	+		+		
<i>vinifera</i>							+									

种间杂交种

<i>labrusca</i>	<i>linceumii</i>	<i>longii</i>	<i>monticola</i>	<i>novae-angliae</i>	<i>piasezkii</i>	<i>riparia</i>	<i>rubra</i>	<i>rufolomentosa</i>	<i>rupestris</i>	<i>shuttleworthii</i>	<i>simpsonii</i>	<i>slavini</i>	<i>smalliana</i>	<i>treleasei</i>	<i>vinifera</i>
+	+	+	+		+	+			+						
+		+			+	+			+						
+		+			+	+			+						
+			+		+	+	+		+						
					+	+									
+		+	+		+	+	+								
		+	+												
+					+	+			+						
					+	+									
					+	+									
		+	+		+	+	+		+						
			+		+	+	+		+						
					+	+	+		+						
						+									
		+	+		+	+			+						
		+			+	+			+						
+		+	+			+									
+		+	+		+	+			+						

的种类鸟葡萄 (*V. munsoniana*) 和波佩诺氏葡萄 (*V. popenoei*), 像 Small 所建议的那样, 放入一个单独的属圆叶葡萄属 (*Muscadinia*) 中。葡萄属在形态、解剖、生理方面的多样性, 与其它一些属一样大, 但比较重要的是染色体数目和染色体同源方面的差异。

与圆叶葡萄相组合的某些例子, 产生矮化和畸变的 F_1 植株。与香槟尼葡萄 (*V. champini*) 的组合就是如此。

三、单倍体诱导

我们实验室曾试图通过种间和属间的杂交以增进多胚性和诱导单倍体, 但是未获成功, 虽然萌发的种子数比较少, 每一组合由 7—378 粒。在恒温箱培养皿内发芽的 1334 粒种子, 未产生任何多胚的实生苗 (Nadel, 1977)。

然而, 从纽约州自然植株上采集的一批河岸葡萄 (*V. riparia*) 的种子中, 双生实生苗的数目曾占到百分之几。这些植株的染色体数目正在测定中以证实是否有单倍性。如果能使单倍体恢复, 则多胚性的特征就可培植入其它品种或种之中。

通过愈伤组织再生, 由花粉或植物其它部分来生产植株, 在葡萄上一直是很难实现的。适宜的条件尚未被发现。

日本研究者曾试图由花粉粒诱导单倍性。利用 Nitsch 培养基, 将处在四分体和单细胞阶段的蓼蓼 (*V. thunbergii*) 一雄株的花药, 于 28℃ 下在黑暗中培养一个月, 只观察到有愈伤组织形成。在实验室变温 (0—30℃) 情况下又过了六个月后, 在 Nitsch 培养基中见到了新梢和根的分化, 而在 MS 培养基中却无此种分化。移入连续光照 (5000lx) 下后, 一些叶片变成绿色。这些植物是否活下来, 或是否是单倍体, 未见报道 (Hirabayashi, Kosaki, Akihama,

1976)。

四、同功酶分析

通过电泳分离蛋白质的方法，早已用于许多植物和动物群体的遗传变异的研究中。同功酶是同一种酶的不同形态，具有相同的催化功能。

同功酶的一些变种已成功地用于鉴别葡萄品种 (Wolfe, 1976)。早期曾试图从赤霞珠叶片中由通常的浸提技术以重复获得可溶性酶，未能成功。曾发现单宁通过氢键络合物使葡萄酶类沉淀，而聚乙烯乙二醇 (PEG) 或特里通 X-100 之类的药剂可使这一过程逆转。

继淀粉凝胶电泳之后，分析成熟浆果浸提液中的酸性磷酸酶 (HP)、儿茶酚氧化酶 (CO)、谷氨盐-草醋酸盐氨基移转酶 (GOT)、鞣酚氧化酶 (IPO)、亮氨酸氨肽酶 (LAP)、乙醇脱氢酶 (ADH)、酯酶 (EST) 和过氧化物酶 (PER)。

利用自花授粉的实生苗进行遗传分析，表明每一种酶有一个基因位点，有 1—6 个变体。

酶 的 名 称	位 点 数	变 体 数
酸性磷酸酶 (HP)	1	4
谷氨盐-草醋酸盐氨基移转酶 (GOT)	1	2
鞣酚氧化酶 (IPO)	1	2
亮氨酸氨肽酶 (LAP)	1	2
酯酶 (EST)	1	3
儿茶酚酶 (CAT)	1	1
过氧化物酶 (PER)	1	6

浆果、实生苗组织和花粉，提供对鉴别有用的酶类。发芽后不久取样的、处在子叶期的黄化实生苗，对群体的遗传分析特别有用。

北美的几个自然种和杂种的同功酶变异，即使在比较大的地区范围内也是非常一致的。它们常常与欧洲葡萄是一样的，曾得到某些新的变体。在河岸葡萄中常见一种独特的EST变体。由加州葡萄 (*V. californica*) 与欧洲葡萄自然杂交得出的群体中，根据只在欧洲葡萄中发现过的一些变体的有无，可以对杂种型植株进行确实的鉴定。

当一些重要化合物的生物合成途径一旦得到阐明后，就可期望在早期选择实生苗方面取得重要的进展。显然，随着对更多的酶类和变体进行研究，可能得出更为肯定和客观的分类。未来的一个研究领域，应尝试发现一定的同功酶与抗病性和抗虫性之间的相关性。对一些大群体的分析可以容易实现，对有希望的实生苗可以在取过“指纹”后加以保留，因为对伸展开的子叶的一部分进行取样，不需要牺牲植株。

五、结实和产量

对某些早期的北塞 (Bouschet) 杂种进行的实验，及新近对法国杂种的实验，充分表明高产选种可能对果实品质和植株寿命有不利的影晌。在那些一贯结实过多的法国杂种上，产生无数花序的倾向，可追溯至早期曾利用了沙地葡萄的雄株。结实过度的倾向，只有通过疏除花序或果穗而加以消除，这是栽培这些品种时的一笔额外花费。增产而不能保持品质的育种工作，不能称之为改进。

葡萄不同品种所固有的光合生产率变异极大，这是普通常识。在几种一年生作物上为提高光合能力的育种和选种工作一直令人失望，大概是因为调节过程受多基因的控制，且

与环境有显著的相互作用。Loomis 和其他一些人曾论述过,这一过程本质上是光合产物用于营养生长和果实生长,后者最终决定产量。葡萄植株是有效的糖分生产者,毫无疑问,选择性的育种工作能够提高产量。佳利酿的产量高,但糖低;赤霞珠的产量低、含糖量中等;格列纳什则高产和高糖兼而有之。

六、抗病性和抗虫性

对防治病虫害时使用化学药剂的日益增长的担心,无疑会导致培育抗性植物。由引进的种传递抗性,是一种有效的方法。

在欧洲葡萄的真菌病害中,白粉病是分布最广和危害最大者之一种。在加利福尼亚州试验过的圆叶葡萄的所有品种和选系都有抗性而不需要任何防病处理。欧洲葡萄的所有品种都是感病的。 F_1 杂种是抗病的。通过与欧洲葡萄的一系列回交,已获得欧洲葡萄型的一些抗病选系。由圆叶葡萄中将整个染色体或其一部分转移、结合入新的品系中,并假定带有抗性基因。抗病品系 $\times$ 感病品系的一些杂种后代于是产生 1:1 的分离。

正如 Shtin 和 Filippehko 所报道(1974),在山葡萄 $\times$ 欧洲葡萄的杂种中,对白粉病的抗性决定于一个单独的显性基因。这类抗性可能因病原物的变异而不能持久。Boubals (1961) 曾发现,在欧洲葡萄 $\times$ 美洲葡萄的几个杂种后代中,对白粉病的抗性是多基因抗性。

参 考 文 献

BOUBALSD., 1961. Étude des causes de la résistance des Vitacées à l'Oïdium de la Vigne—Unci-