



〔美〕 J. 爱恩斯特 著
C. 普莱特
黄 辉 白 译

葡萄育种进展

农 业 出 版 社

葡 萄 育 种 进 展

〔美〕J.爱恩斯特 著
C.普莱特

黄 辉 白 译

农 业 出 版 社

Advances in Fruit Breeding
edited by Jules Janick
and James N. Moore
Grapes
by John Einset and Charlotte Pratt
Purdue University Press
1975

葡萄育种进展

[美] J. 爱恩斯特 著
C. 普莱特
黄辉白 译

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 农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 32 开本 2 印张 43 千字
1980 年 12 月第 1 版 1980 年 12 月北京第 1 次印刷
印数 1—4,800 册

统一书号 16144·2250 定价 0.19 元

译 者 的 话

由Jules Janick 和 James N. Moore 主编的 *Advances in Frutt Breeding* 一书, 是近代果树育种的一本比较有代表性的权威著作。书中比较系统地、概括地反映了当代果树育种的进程和发展。

全书包括温带水果、坚果以及热带水果共二十章三十三个树种。各章均由该树种的著名专家、教授分别执笔, 阐述各该树种的现代化途径及其成果。资料丰富, 见解精辟, 足资果树育种工作者借鉴。为此, 我们从中选译了一些树种分册出版, 以供果树育种研究和实际工作者参考。

各章的内容, 包括一个或几个树种的起源和早期发展、品种改良的历史、现代育种目标、育种技术、育种体系、特殊性状育种、成就和展望等方面。读者不难从这些论述中, 获得育种理论和方法的基本知识, 从而为进一步研究解决所面临的实际问题, 如株型育种、抗性育种等等, 探索到借以遵循的途径。

译文根据美国 Purdue 大学出版部的1975年版本译出。

目 录

起源和早期发展·····	1
品种改良的历史·····	7
现代育种的目标·····	12
育种技术·····	14
育种体系·····	22
特定性状的育种·····	32
成就与展望·····	40

葡萄的世界产量居于各种水果的首位。葡萄主要用于酿酒和生产酒精，作生食和制干的也不在少数。

葡萄的经济价值促进了进行有关育种家遇到的葡萄基础分类和细胞遗传的问题以及要求适应不同气候条件和用途的品种等两方面的大量研究工作。本文着重阐述这些领域内，特别是1937年以来（Snyder, 1937）报道过的成就和争论，为了节省参考文献的篇幅，我们尽量利用了第二手材料，特别是有关历史和分类学的材料。但由于育种技术和细胞遗传方面的第二手材料还很贫乏，只好引用大量的第一手材料。从这些材料中，学生可以获得葡萄育种全过程的知识，提高对现有文献中生物学精确度的鉴别能力，以使葡萄育种得到更大的进展。

本文似乎过于强调非纯种欧洲葡萄，因为它们可能只占世界葡萄生产的很小部分。但是，非纯种欧洲葡萄已经和正在葡萄育种计划中发挥很大的作用。非欧洲葡萄的种质资源和欧洲葡萄相结合提供了抵御经常毁灭部分葡萄生产的病虫害和不良环境条件威胁的机会。非纯种欧洲葡萄还可把葡萄推进到由于不能防治的虫害和不良环境条件使欧洲葡萄无法栽培的地方去。

起源和早期发展

葡萄栽培是一门很古老的艺术。有关埃及的葡萄栽培和

酿酒的文字记载，使我们可以回溯到五、六千年以前。无疑，在纪元前，对于中东和地中海的人民来说，葡萄和葡萄酒已经具有相当的重要性。正如艾默林和辛格尔顿 (Amerine and Singleton, 1965) 所指出，那时不仅葡萄酒重要，而且鲜葡萄也是重要的。葡萄的热量数值高，大约含有20—25%的糖。葡萄干的含糖量高达80%，葡萄干是易于贮藏运输的少数几种甜食品之一。

在人类文明出现得最早的地区，也就是在黑海和里海之间的某个区域，至今仍有野生的葡萄。植物分类学家认为这个区域是欧洲葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 的发源地 (Snyder, 1937)。

从近东开始，葡萄首先传播到环绕地中海沿岸地区。之后，葡萄栽培从沿海地区扩展到了内陆地区。在古罗马时代已传播到法国的罗纳河流域，并往北进而扩展到了莱茵河和马斯河流域。十五世纪，在马德拉群岛和加那利群岛已经开创了葡萄栽培业。后来，葡萄栽培又扩展到了南非、澳洲和南美。第一批酿酒葡萄从墨西哥被带到加利福尼亚去是在十八世纪末期。在十九世纪的前半叶，美国加利福尼亚州已经建立起葡萄栽培业和葡萄酒酿造业，于1860年至1900年之间获得了迅速的发展。

葡萄科 (Vitaceae) 系由11个属和大约600个种所组成，广泛分布于热带和亚热带，并伸展到温带地区中去。最有经济价值和唯一包含食用植物的属是葡萄属 (*Vitis*)。这个属又可分为两个亚属：圆叶葡萄亚属 (*Muscadinia* Planch.) ——其中的种具有40个体细胞染色体；真葡萄亚属 (*Euvinis* Planch.) ——其中所有的种都具有38个体细胞染色体。在圆叶葡萄亚属中，圆叶葡萄 (*V. rotundifolia* Michx.) 原产于佛罗里达州和美国南部沿海地区。关于圆叶葡萄将在

后文中讨论。

德拉坦 (De Lattin, 1939) 在—项葡萄属的起源及其世界分布的研究中, 实际上是根据早期的分类法, 把真葡萄亚属中的许多个种, 分别归入到九个组中去。他在一幅世界地图上标出了这些组的分布界限 (图 1)。德拉坦在他的组中包括了北美的真葡萄亚属的 18 个种。贝利 (Bailey, 1934) 则归入了 28 个美洲的葡萄种, 他的分组和命名与德拉坦不同。盖尔特 (Galet, vol. 1, 1956) 指出, 在美国和墨西哥

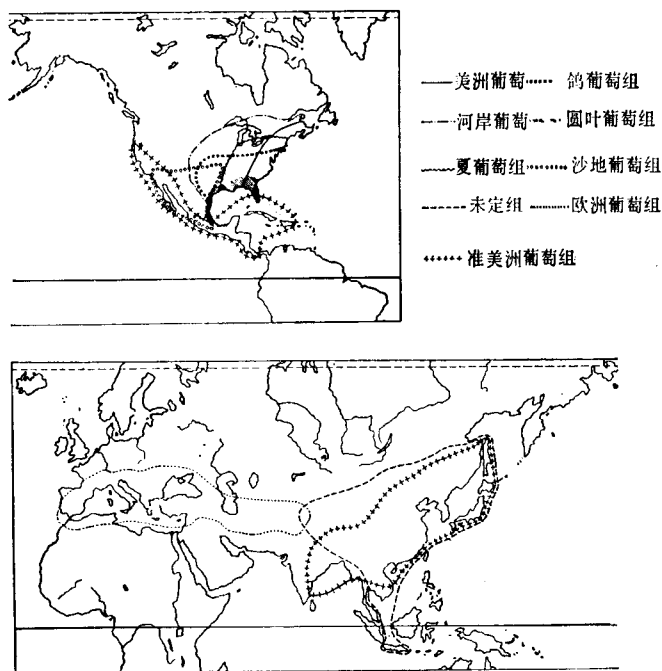


图 1 葡萄属各组的分布 (de Lattin, 1939)

可以找到葡萄属中的大约 20 个种。有些分歧是由于植物分类学家和葡萄学家之间在什么是真正的种、极端变异体 (extreme variants) 以及杂种类型等方面的看法不一致的缘故 (Barrett et al., 1969; Levadoux et al., 1962)。真葡萄亚属的各个种之间是互交可育的, 它们仅仅是由于地理的、物候的以及生态的界限而区分的; 列瓦道赫等 (Levadoux et al., 1962) 把这些种归到具有 38 个体细胞染色体的单一近群种中去。

亚洲的几个组 (图 1) 系由原产于东亚的广大地区、中国和日本, 以及往南到爪哇的 10 个至 15 个种所组成。山葡萄 (*V. amurensis* Rupr.) 也许是最为人熟知的一个种。这个种不是栽培的, 但在中国的东北的某些地区, 其可食的果实被采集来供鲜食、制汁和制作果冻 (Pieniazek, 1967) ①。在俄国, 这个种曾被用作抗寒材料与欧洲葡萄进行杂交 (Negrul', 1969; Snyder, 1937)。

欧洲和中亚组包含一个种——欧洲葡萄, 关于这个种将在下文中详述。

在美洲的葡萄种之中, 育种家感兴趣的是参与了穗状葡萄 (bunch grape) ② 的栽培品种的起源的一些种。这一类栽培品种中有所谓美洲型的离皮葡萄, 如“康可”、“卡托巴”、“玫瑰露”, 还有法国杂种葡萄, 其中多数品种系以 Seibel, Seyve-Villard, Landot, Ravat 以及另外几位杂交育种家所选的编号株系为名。美洲的葡萄种的另一个用处是可用作抗各

① 本种在我国已作为育种材料育成一系列抗寒新品种。原种在我国东北地区已少量引入栽培——译者。

② bunch grape 系指属于真葡萄亚属所有的种, 暂译为穗状葡萄——译者。

种土壤害虫和耐受不良的土壤条件，特别是耐受高石灰含量的砧木和砧木亲本。盖尔特 (vol. 1, 1956) 认为值得描述的一些种现列举于下：

沙地葡萄 (*V. rupestris* Scheele, the sand grape) ——分布于密苏里州南部和伊利诺斯州、阿肯色州、肯塔基州、田纳西州、俄克拉何马州以及得克萨斯州的东部和中部。它的特点是生长势强、抗根瘤蚜和插条易于生根。它的缺点是对重石灰质土敏感，这种土壤会使沙地葡萄发生失绿病。

河岸葡萄 (*V. riparia* Michx. 或 *V. vulpina* L., the river-bank grape) ——分布地域广，从加拿大到得克萨斯州，往西分布到大盐湖。高度抗根瘤蚜和抗大多数的真菌病害，抗寒性很强。发根良好，故易于繁殖，但不能耐受重石灰质土。

甜山葡萄 (*V. monticola* Buckl., the sweet mountain grape) ——得克萨斯州原产。因为它对土壤石灰质的抗性强，所以引起葡萄栽培学家们的注意。它能抗根瘤蚜和某些病害。但繁殖困难，很少在杂交中应用。

心叶葡萄 (*V. cordifolia* Michx., the frost grape) ——分布广，从大湖 (Great Lakes) 到佛罗里达州都有。生长势强且抗根瘤蚜，但不耐重石灰质土，因此在法国的许多地区不适于用作砧木。

夏葡萄 (*V. aestivalis* Michx., the summer grape) ——发现于从新英格兰到佐治亚州，往西到密西西比河等地。许多美国的栽培品种都来源于它。不抗根瘤蚜，但抗真菌病害，具有合乎要求的果实性状。作为砧木其用处不大。

松林葡萄 (*V. Linsecumii* Buckl., 或 *V. Linsecumii*)

Buckl., [Bailey, 1934], the post oak grape) ——原产于美国西南部。根据盖尔特 (vol.1, 1956), 它是夏葡萄的一个大果型的西南方类型。据报道, 其叶幕茂盛, 抗根瘤蚜能力中等。

蓝叶葡萄 (*V. bicolor* Lenconte, 也称 *V. argentifolia* Bailey) ——发现于北美的东北部、从加拿大到佐治亚州的北部。植株的特性与夏葡萄相似。

白亮葡萄 (*V. candicans* Engelm., the mustang grape) ——分布于得克萨斯州、阿肯色州、俄克拉何马州、路易斯安那州和墨西哥。对根瘤蚜的抗性良好, 且适应于干热条件。本种不直接用作砧木, 因为嫁接时成活率低, 发根不良, 且对土壤中的高石灰含量敏感。

鸽葡萄 (*V. cinerea* Engelm., the pigeon grape) ——分布于美国的中部和东南部, 对根瘤蚜和真菌病害的抗性良好, 但对重石灰质土的适应性差。另一个缺点是发根能力差和嫁接死亡率高。

冬葡萄 (*V. berlandieri* Planch., the Spanish grape or Winter grape) ——分布于得克萨斯州和墨西哥北部。对根瘤蚜的抗性强, 对石灰质失绿病的抗性也高, 接近于欧洲葡萄和甜山葡萄。它的主要缺点是嫁接成活率低和插条生根差。

美洲葡萄 (*V. labrusca* L., the fox grape) ——发现于从新英格兰到佐治亚州的北部, 往西则到印第安纳州和与俄亥俄河毗邻的地区。本种具抗寒性, 浆果大, 有浓烈的特殊风味, 但不抗根瘤蚜。

斯尼德 (Snyder, 1937) 曾经把这些种和其它一些种的育种特性, 以表格的形式列述出来。

品种改良的历史

欧洲葡萄是现今世界上大多数葡萄栽培地区所栽培的几个栽培无性系的渊源。植物学家把野生的欧洲葡萄分为两个亚种。第一个是森林葡萄亚种 (*ssp. sylvestris* Gmel.), 分布于南欧及中欧、西北非、土耳其西部和巴勒斯坦。第二个是高加索葡萄亚种 (*ssp. caucasica* var.), 据德拉坦(1939)报道, 发现于比萨拉比亚、俄罗斯南部、亚美尼亚、高加索、安那托利亚、伊朗、土耳其斯坦和克什米尔。在这两个亚种中出现变化甚多的果实特征。这些特征可见诸于世界上属于纯种欧洲葡萄的酿酒葡萄、生食葡萄和制干葡萄中。栽培的葡萄被划归栽培葡萄亚种 (*ssp. sativa* D. C.)。

俄国的研究者涅格鲁里 (Negrul') 又进而把栽培葡萄亚种划分为“群” (“proles”), 即原生于不同地理区域的品种群 (groups of cultivars), 即原产于黑海流域的黑海品种群 (*proles pontica* Negr.) 和原生于亚洲的东方品种群 (*proles orientalis* Negr.)。后者包括原产于中亚的里海品种亚群 (*subproles caspica* Negr.) 和大果型生食葡萄的南亚品种亚群 (*subproles antasiastica* Negr.) (Peliakh, 1963)*。

-
- 涅格鲁里把栽培葡萄亚种划分为三个品种群, 作者在这里只叙述了黑海和东方两个品种群, 而显然把原生于西欧的西欧品种群 (*proles occidentalis* Negr.) 遗漏了——译者。

列瓦道赫 (1956) 总结了这些品种群的地理分布及其形态学与生物学特性, 并将某些法国品种也归入这些品种群。他还列出了一个同物异名表。由于东方种群和西方种群在冰川时期的隔离的结果, 也由于各个种群在史前时期 (新石器时代) 对气候的适应, 以及由于人类进行栽培的结果, 本来发源于栽培类型但现在已变回到野生的种群, 与那些始终都是野生的种群是有所区别的。

欧洲葡萄的许多最为重要的品种, 起源悠久, 已不可考。盖尔特 (1956—1964) 的详尽无遗的四卷本总共描述了 229 个酿酒葡萄品种, 还附有 1500 多个同物异名。这些品种包括了法国和其他国家生产上的主要品种。其中的 60 个品种, 每个品种都占法国葡萄园的面积达 1000 公顷 (15000 亩) 以上。在这些品种中, 大多数品种被记述为起源于古代、上古以至史前。“小白玫瑰” (Muscat Frontignan) 这个品种, 古希腊人和古罗马人早已知晓; “小西拉葡萄” (Syrah 或 Petite Sirah) 大概是古罗马军团从锡腊库扎 (Syracuse) 带到罗纳河流域的; “白喜年” (Chenin Blanc) 在公元 845 年时, 在翁热 (Anjou) 肯定已为人所知。欧洲葡萄的酿酒类型, 很少有属于较近代起源的。看来, “穆勒—图高” (Müller-Thurgau) 是一个稀有的例外, 这个品种主要种植在阿尔萨斯和德国, 系由瑞士人穆勒—图高于 1891 年, 用“里斯林”×“西万尼”育成。阿尔萨斯的杂交育种家奥布赖恩 (C. Oberlin) 也育成了一些“里斯林”型的栽培品种。其中最著名的是在 1919 年以前在某些地区种植的“金色里斯林” (Goldriesling)。

生食葡萄的栽培品种的起源则有些不同。人类在开始酿制葡萄酒之前, 肯定已经把葡萄当作鲜果食用了。欧洲最早

的葡萄园中栽种着各种不同品种。那时一些较合乎鲜食要求的品种是和酿酒葡萄种植在一起的。这些品种为葡萄园主一家人提供了鲜果,另外也许还可能在当地出售一些。现在,在欧洲仍然有那么几个葡萄品种,它们既是主要的酿酒品种,同时又是最主要的生食品种。其中突出的例子是“金色沙斯拉”

(Golden Chasselas)、“仙索”和“亚历山大”。但临近十九世纪末,生食葡萄的生产也已变成更为专业化和更为商品化的实业了。法国人和英国人是选育生食葡萄品种的早期先驱者。在法国, Vibert, Moreau-Robert, Courtiller, P. Besson和P. Giraud等人的名字应予以表彰。匈牙利的研究者如J. Mathiasz, Stark, Krasznay, P. Kocsis和意大利人如A. Pirovano, Bogni, B. Bruni, G. Dalmasso, F. Paulsen和V. Prosperi 选育了许多生食品种,这些品种已经投入商品生产。

盖尔特记载生食葡萄品种 (vol. 4, 1964) 约 175 个。其中共有 53 个品种是皮若瓦那 (Pirovano) 选育的。皮若瓦那当时是罗马的果树栽培研究所的所长。其中多数品种是在二十世纪头 25 年中育成的。盖尔特的名录中也包括斯尼德从美国农业部在加利福尼亚州弗雷斯诺 (Fresno) 的育种计划中推广的三个品种“绯红” (Cardinal) 于 1939 年推广;“黑玫瑰” (Blackrose), 于 1940 年推广;“卡美利亚” (Calmeria), 于 1939 年由斯尼德推广。由奥尔摩 (Olmo) 于 1936 年从在戴维斯的加州大学育种计划中推广的“小珍珠” (Perlette) 也包括在内。在二十世纪里,从有计划的育种计划中推广的而在商品生产中占居最重要地位的生食葡萄品种是“意大利” (Muscat-Italia), “绯红”和“小珍珠”。

美国本地葡萄的早期改良工作

关于早期的殖民者在北美洲东部建立欧洲葡萄栽培业的尝试,已有大量文字记述。从十七世纪初叶起便已付出了坚毅的努力,而且一直持续到下一个世纪的后半叶。现在我们知道,当时的失败是由于欧洲葡萄对于当地的病害和土壤害虫以及对于较北部地区的冬季低温缺乏抗性的缘故。后来人们逐渐认识到,当地的野生种可以抵抗这些不良条件。读者可以参阅赫德里克(Hedrick, 1908)和斯尼德(1937)的著作,以便广泛了解有关美国本地葡萄大量的早期改良工作。这些葡萄种现在是大湖、指湖(Finger Lakes)和美国西北部等地区的葡萄业的基础。

在1800—1850年之间,“卡托巴”、“伊沙贝拉”(Isabella)和“康可”等栽培品种问世。这些品种以及在这个期间推荐于生产的其它许多品种,若非由业余育种家育成的,就是来自机遇实生苗,或者是从野生种中选出的。它们之中的大多数是种间杂种,而且含有欧洲葡萄的血统。最常用来杂交的是当地原产的美洲葡萄这个种。最早期的杂交育种者之一是马萨诸州的杂交育种家罗杰斯(E. S. Rogers, 1826—1899)。他把红色大果型的美洲葡萄同欧洲葡萄的两个栽培品种‘黑汉’和‘白沙斯拉’进行杂交,获得了所谓罗杰斯杂种。这些杂种中有好几个已经命名,其中之一叫做“阿加旺姆”(Agawam),至今仍作为商品栽培。得克萨斯州的芒森(T. V. Munson)在葡萄的植物学研究和杂交育种上做出了卓著的工作。他给许多特别适于南方条件的栽培品种进行命名,并把它们推广于生产。在他推广的许多品种的亲本之中有松林葡萄,还有美洲葡萄、夏葡萄、河岸葡萄、沙地葡萄、钱平氏葡萄(*V. Champini* Planch.)、鸽葡萄和欧

洲葡萄等种。

美洲葡萄种在欧洲的改良工作

由于根瘤蚜在十九世纪最后25年间猖獗成灾，使欧洲葡萄必需采用抗性砧进行嫁接，此时，用美洲原产的葡萄种进行杂交育种便在法国显得重要 (Snyder, 1937)。葡萄根瘤蚜是一种昆虫 (*Phylloxera vitifolia* Fitch.) 原产于美国的东部和中部，寄居在葡萄的根上，并在某些葡萄种的叶子上形成虫瘿。这种昆虫可能是1860年以前在进口葡萄苗木时被一起带进了法国，因为这些苗木抗葡萄白粉病 (*Uncinula necator* Burr.)。为了把不同的葡萄种的最合乎需要的特性结合在一起，于是在美国的不同葡萄种之间和在欧洲葡萄与美洲的葡萄种之间进行了种间杂交。有些育种工作系由官方的研究机构进行的，但多数却是由私人育种家和育苗家进行的，如M. Contassot, G. Couderc和A. Seibel等人。早期工作的开展导致培育和生产所谓直接生产者或所谓法国杂种，它们结合了美洲的葡萄种的抗性同欧洲葡萄的果实品质。致力于此的许多育种家中有F. Baco和M. Baco, Bertille Seyve, P. Castel, F. Gaillard, V. Ganzin, Humbert, A. Jurie, E. Kuhlmann, V. Malègue, A. Millardet, C. Oberlin, Peage, A. Roy-Chevrier, V. Rouget等等。这项工作一直延续到了近年，而且已经有更多的人参加进去，如Burdin, A. Galibert, Joannès Seyve, P. Landot, Meynieu, A. Perbos和M. Perbos, J.-F. Ravat, Rudelin和Seyve-Villard (Barrett, 1956)。直接生产者对于法国的葡萄业所具有的某种重要性可以从以下事实中看出：1961年直接生产者约占370000公顷，而欧洲葡萄则占900000公顷 (Galet, vol. 3, 1962)。

现代育种的目标

大多葡萄育种计划的共同目标是育成适应于当地条件的，合乎特定用途所要求的品质的高产栽培品种。有一项重要的特殊目标是把对于不良环境条件的适应能力同优良的果实品质结合起来。葡萄一般栽培在北半球北纬 20° — 51° 之间 (Snyder, 1937)。属于欧洲葡萄品种的栽培北限是德国的莱茵河流域。栽培的南界伸展到了印度。在南半球，葡萄主要栽培于南纬 20° — 40° 之间。欧洲葡萄的生产朝向两极方向扩展的主要限制因子是生长季的长度，必须足以保证果实和枝蔓成熟和冬季低温。对于欧洲葡萄，低于 -20°C 的温度，即使时间比较短暂，也会引起冻害。朝向赤道方向扩展的限制因素，可能是病害、缺乏足够的低温诱发休眠，和生长期中的温度太高。但是在印度的某些地区，欧洲葡萄和源于美洲的葡萄杂种也都能够栽培，而没有真正的休眠期。

北方的一些葡萄种，特别是河岸葡萄和美洲葡萄是生长期短和抗寒类型的主要来源。南方的一些葡萄种，如松林葡萄、夏葡萄 (var. *bourquiniana*)，特别是圆叶葡萄能够提供对炎热条件的耐受性。

危害性最大的葡萄害虫发源于美洲。因为欧洲葡萄对于这些害虫的先天抗性很弱或者不抗，所以当十九世纪这些害虫被带到欧洲的葡萄园时，造成了巨大破坏。根瘤蚜造成的危害、抗性的来源以及如何把这种抗性融合到根砧和直接生产者杂种中去，在本章前文已经论及。

最为严重的病害问题，可能也是目前在所有的葡萄栽培地区中最为普遍的病害是由 *Uncinula necator* Burr. 真菌引