



2000年马铃薯育种的新途径

S. J. 皮洛昆

(美国威斯康星大学)

除产量外, 正确预告2000年时一个成功栽培的品種的特性是困难的, 尤其是预告将在各种环境条件下种植的马铃薯。因此, 对目前遇到的挑战和未来料想不到的问题, 建立和采取具有灵活性的高效率的和适应性广的育种方法是重要的。而且, 极为重要的是这些方法必须具有这样的特点: 即在全世界范围都能应用。

对于马铃薯育种家来说, 不可避免地必定依赖可利用的最大的财富——大量的马铃薯栽培品种和与生产上种植的品种有关的野生种的种质资源。这些种质资源不仅具有我们所需要的特别可贵的大量遗传变异性, 而且同样重要的是它为育种家们提供了丰富的遗传多样性。对用来获得具有高度杂合性的高产品种来说, 利用基因位点内和位点间的相互作用是很重要的。

我们幸运的是有广阔无限的马铃薯遗传多样性的天然宝库。更幸运的是这些遗传资源能够和栽培种容易地结合。一般能通过有性杂交获得杂种, 且杂种长势强, 染色体能正常配对(由于分类上未扩大染色体分化), 染色体交换是正常的且育性好。因此, 我们可以或者把有关种的一小部分(节段)染色体合并到栽培品种中, 以获得特殊的性状, 或者把大部分(节段)染色体合并入栽培品种, 以提供数量性状或增加遗传多样性。

需要指出的很重要的一点是, 没有其他经济作物在有关的种内可利用的遗传多样性象马铃薯一样丰富, 而且容易把这些种质合并到栽培品种内。

关于育种方法可适当地分作3种形式:

1. 常规育种方法: 利用正常的有性周期, 包括 n 配子和 $2n$ 孢子体。
2. 修改的常规育种方法: 以交替利用正常的有性周期为特征, 特别是利用 n 孢子体(单倍体)和 $2n$ 配子进行育种。
3. 非常规育种方法: 包括在细胞培养和分子生物学基础上的育种方法, 通常不包含有性周期。

本文着重谈修改的常规育种方法。但是在讨论之前, 对于常规育种要做一点评论。第一, 对常规育种在过去曾做过改进, 但常规育种很可能在将来仍然是非常重要的; 第二, 与育种有关的细胞培养、分子生物学和细胞遗传学等新技术, 它们本身不会生产粮食, 除非是有强有力的育种计划。只有后者的存在才能利用新的发现, 培育, 发展更好的栽培品种(皮洛昆, 1981)。

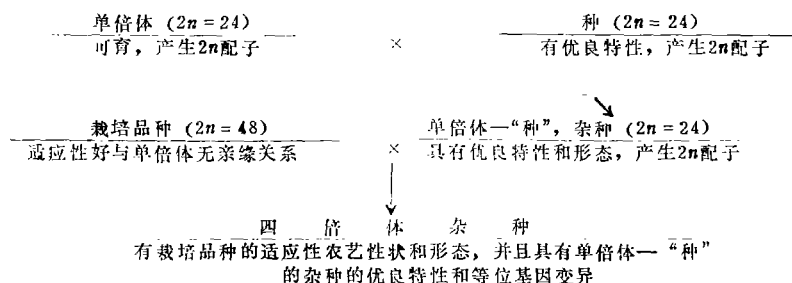
讨论修改的常规育种方案, 将强调利用种、单倍体和 $2n$ 配子。全部育种策略包括3个主要内容。种是提供遗传多样性的资源; 栽培种和安第琴那(*andigena*)的单倍体提供取得遗传多样性的方法; $2n$ 配子是一种有效的和高效率的传递遗传多样性的途径。这是说的遗

传多样性包括优良品质和数量特性两方面, 而且等位基因的变异必须是最大的杂合性。

现在提出5个育种方案。方案是基于当今的研究结果和领先情况, 按它们到时成功的可能性依次提出。全部方案对块茎育种和实生种子(TPS)利用两者都是适用的。这5个方案各有特色, 因而也恰好有所区别。不过应当承认, 有些成分是共同的。此外, 关系到用的材料, 选择的因子、繁殖的方法等特点是有些随意决定的, 因为不可能包括所有的抉择。每个方案的基本成分, 涉及到目前的研究结果和对改善一个方案或对建立一个方案的未来研究指出方向是要作讨论的。

育种方案1, 是单方有性多倍体作用的方法(Mendiburu, Peloquin和Mok, 1974)。它包括由平行纺锤体机制控制的, 从 $4x \times 2x$ (FDR产生 $2n$ 配子)得到的 $4x$ 后代(Mok和Peloquin 1975a)。它能把 $2x$ 亲本80%的杂合性传递给后代。栽培种或改良的选系($2n = 4x = 48$)的单倍体($2n = 2x = 24$)已经得到并选出了可育的 $2n$ 配子材料。引进栽培的和野生的24个染色体的种, 在 $2n$ 配子形成、优良特性和抗病性方面作了选择。单倍体和种间的杂种($2n = 2x = 24$)已经得到, 并在优良特性、形态(蔓、花和块茎)和 $2n$ 配子方面作了选择。所选出的这些 $2x$ 杂种用来对栽培品种进行杂交。供杂交的栽培品种要适应性好并且对所杂交的单倍体包括 $2x$ 杂种在内是没有亲缘关系的。从 $4x \times 2x$ 杂交产生的 $4x$ 杂种, 其适应性和好的农艺性状来自栽培品种, 而优良特性和等位基因的变异来源于单倍体—“种”的杂种。这个方案已广泛应用。因为我们可用任何地区的适合当地栽培的品种, 同杂种优势最好的 $2x$ 杂种作杂交。

育 种 方 案 1



这个方案已经制订并且正在用来获得高产的 $4x$ 杂种(Dejong et al., 1981; Han-neman and Peloquin, 1969; Mendiburu and Peloquin, 1971; and Mok and Peloquin, 1975)。由于这种 $4x$ 杂种实生苗长势特别好而且产量高, 生长整齐一致, 所以也是生产实生种子(TPS)的一个好方法。这些杂种比从开放授粉产生种子的后代块茎产量约增产2倍, 而且在植株长势和块茎生产上显然更加整齐一致。

由于改善了 $2x$ 杂种块茎的形状, 这个方法能够显著地得到改进。过去用的最好的 $2x$ 杂种是深芽眼和节间膨大的。最近, 用由FDR产生 $2n$ 花粉的相对的没有亲缘关系的 $2x$ 杂种之间交配, 已经得到了具有PDR和优良块茎形状的 $2x$ 杂种(Okwuagwu, 1981)。用新的单倍体和选择的富利亚薯(Phureja)无性系(薯块形状好并具有FDR)之间交配, 也可能得到类似的 $2x$ 杂种。

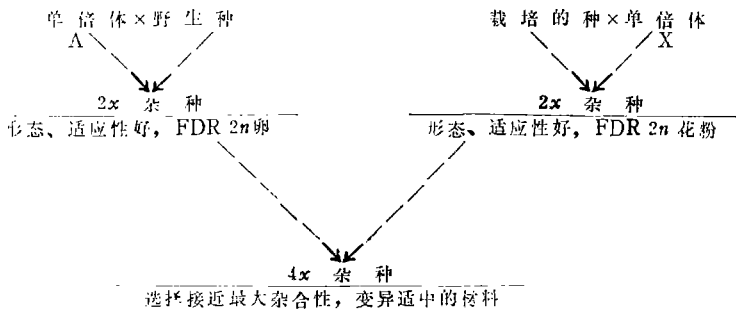
最近, 发现了一个新的减数分裂变异, 它增加了 $4x-2x$ 和 $2x-2x$ 育种方案的效力。

在减数分裂时没有染色体交换为其特征, 因此, 在中期 I 表现只有单价染色体。通常, 这种行为会导致完全雄性不育。然而, 当这种联会的变异同平行纺锤体相结合时, 产生了可育的 $2n$ 花粉突变体。减数分裂的两种变异相结合的遗传学意义是能使亲本的基因型原封不动地并入全部配子。这样, 能有一个不寻常的机会, 即亲本把杂合性和上位性 100% 地可传给后代 (Okwuagwu and Peloquin, 1981)。

最近其他方面的发现也有助于提高 $4x-2x$ 和 $2x-2x$ 育种方案的效率。这就是在漏斗薯 (*S. infundibuliforme*) 发现的修饰 (TP) 突变体 (Leue and Peloquin, 1982)。这种突变体是多效性的, 它影响分枝、匍匐茎长度、结薯时期和块茎的二次生长。大多数野生种在温暖气候的田间不结薯块, 从一个种的产量来说, 估计在基因型之内的变异是不可能的, 而这种变异肯定是存在的。用修饰突变体同别的种杂交并观察修饰型 F_2 的结薯作用, 从中能够选出块茎产量好的选系。这些选系再和单倍体投交, 可以获得大量有生产力的杂种。

育种方案 2, 包含由 $2x-2x$ 杂交综合成的 $4x$ 杂种, 双方 (侧) 有性的多倍体作用 (Mendiburu and Peloquin, 1977)。它提供了一个具有很大潜力的较长远的育种方法。需要发展优良的没有亲缘关系的 $2x$ 杂种, 选择其在形态、适应性、由 FDR 产生 $2n$ 配子和其他方面的优良特性。这种杂种的类型包括可利用的栽培种的二倍体和富利亚薯 (Phureja)。具有适应性好和产生 $2n$ 配子的杂种, 最近从单倍体和 24 个染色体的野生种恰柯薯 (*S. chacoense*) 之间杂交已经得到 (Leue and Peloquin, 1981)。这是一个重要的步骤, 因为这个种 (恰柯薯) 来自阿根廷, 是遗传多样性、营养体生长繁茂、多花、高度可育、块茎休眠期长和抗病、虫害的种质资源。更有益的是恰柯薯不同于富利亚薯, 它不具有对栽培种细胞质互作产生雄性不育的显性基因。因此, 它能被用来对雄性不育而雌性可育的单倍体杂交获得雄性可育的杂种。所以, 大量雄性不育的单倍体也就能被用来开拓 $2x$ 杂种。

育 种 方 案 2



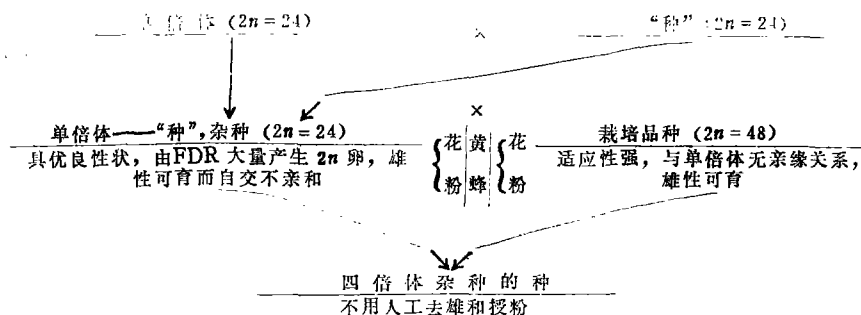
恰柯薯 (*S. chacoense*) 在长日照条件下不结薯块, 有很长的匍匐茎, 对结薯进行选择没有成效。不过, 在恰柯薯和具有短匍匐茎的特定的单倍体之间的一些第一代杂种 (F_1) 的块茎产量, 能是单倍体的 $2\sim 4$ 倍。最好的 F_1 杂种的产量和栽培品种相似。另外, 令人吃惊的和产生重要结果的是单倍体和恰柯薯的 F_1 杂种在熟性上的大量变异。有些无性系象最早熟的栽培品种一样早熟, 而另外一些无性系比晚熟的栽培品种还晚熟 (Leue, 1982)。

育种方案 3, 是从 $(2x \times 4x)$ 杂交获得 $4x$ 后代的一种方法。它主要是方案 1 的反交, 并具有方案 1 的全部优点, 而且涉及到实生种子 (TPS) 方面它更有可贵之处。它提供了一

种生产杂种实生种子 (TPS) 的经济有效的方法。因为杂种实生种子 (TPS) 的生产能够既不用去雄也不用人工授粉, 是非常经济的。大黄蜂会代替授粉, 而且这种 $2x$ 杂种是自花不亲和系统的, 能防止自花结实。

经过观察指出, 大黄蜂几乎不去采雄性不育的花。因此, 我们不可能利用简单计划, 让大黄蜂把雄性可育的无性系花粉传给雄性不育的无性系得到杂种 TPS。方案 3 用能结种子的亲本是雄性可育的, 但又是自交不亲和的, 这样就解决了这个问题。

育 种 方 案 3

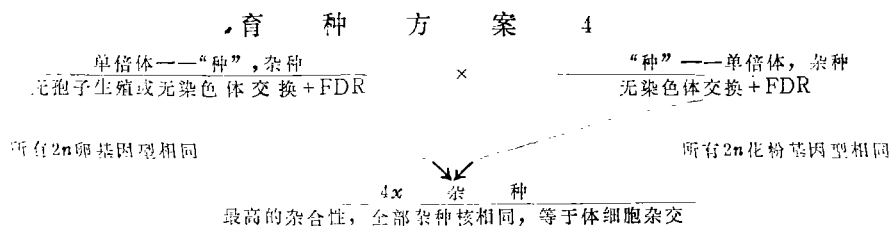


这个方案的要求是需要单倍体——“种”的杂种, 具有下列特性: ①有优良性状; ②由 FDR 产生 $2n$ 卵的频率很高; ③雄性能育; ④自交不亲和。 $4x$ 无性系应当是和 $2x$ 无性系的单倍体没有亲缘关系, 对该地区适应性强。这样产生的杂种 TPS 能被利用且雄性的育性好。 $2x$ 和 $4x$ 无性系在一个隔离的杂交区内要交互种植, 大黄蜂会被引诱到 $2x$ 和 $4x$ 无性的两方面来, 因它们都是雄性可育的, 而 $4x$ 杂种的种子会在 $2x$ 无性系植株上产生。

扩大应用这个方法, 需要解决两个问题: 第一, 由 FDR 产生高频率的 $2n$ 卵的 $2x$ 杂种必须进行鉴定。当前, 具有由 FDR 产生 $2n$ 卵频率低的或高的 (在 $2x \times 4x$ 杂交中, 每浆果结 50~100 粒种子) 无性系都可利用, 但是 $2n$ 卵形成的方式尚未被鉴定 (Leue, 1982)。有 4 种办法可用来确定 $2n$ 卵形成的方式: 直接利用细胞学法; 遗传学分析, 即用电泳标记作半四联体分析法; 由 $2x \times 4x$ 杂交产生的 $4x$ 后代的花粉染色力分布情况; $2x \times 4x$ 杂交后代 $4x$ 的产量和整齐一致性 (Iwanaga 和 Peloquin, 1980)。第二, 包括 $2x$ 和 $4x$ 无性系的种植方式, 要使大黄蜂把 $4x$ 无性系的花粉最大量地授给 $2x$ 无性系。方案 3 的效果关系到 TPS 杂种的生产, 我们必须尽力解决这些问题。肯定的结果所得到的经济效益用于解决问题所需要的研究投资方面, 是微不足道的。

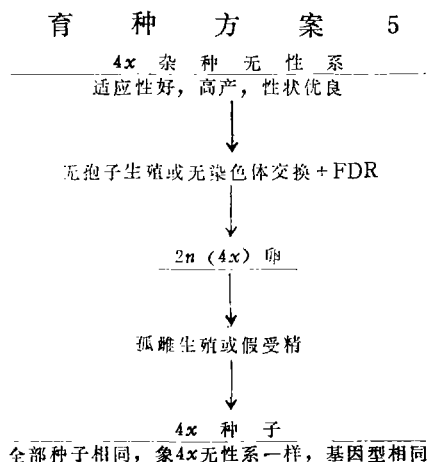
育种方案 4, 是一项更长远的方法。在这个方案中, 具有最大杂合性的相同的 $4x$ 杂种, 是由 $2x-2x$ 杂交产生的。这是方案 2 的具有 Hermesen 乌托邦方案成分的一个理想的意见 (Hermesen, 1980)。两个类型的 $2x$ 杂种都需要从这个方案的最大利益产生。一个 $2x$ 杂种必须产生全部基因型完全相同的高度杂合的雄配子, 包含没有染色体交换的减数分裂系统, 随着 FDR 产生 $2n$ 配子的作用达到此目的。另一个 $2x$ 杂种必须产生高频率的 $2n$ 卵, 所有的基因型完全相同并且是高度杂合的。这种情况或者通过无孢子生殖, 雌配子体由体细胞发育成, 或者通过减数分裂, 接着没有染色体交换随后产生 FDR 才能出现 (Iwanaga 和 Peloquin, 1979)。在这两个类型的 $2x$ 杂种内, 所有的 $2n$ 花粉和所有的 $2n$ 卵会具有象各自孢子体

一样的相同的基因型。



这个方案的雄性方面解决了减数分裂的联会变异 SY³ (在第一次减数分裂时全为单倍体) 和在第二次减数分裂时的 PS (平行纺锤体) 相结合, 结果把亲本的基因型百分之百地传给了所有的雄配子。雌性方面存在一个需要进一步研究的问题。当前, 或者由没有染色体交换随着进行 FDR 产生 $2n$ 卵, 或者由无孢子生殖产生。一个形成 $2n$ 卵的系统性的方法还没有进行鉴定, 但我们相当乐观的是, 只要适当的努力研究, 就会得到圆满的成果。方案 4 的细胞核和体细胞杂交的细胞核是相等的, 指出这一点很重要。而且, 这个方案可能在较短的时间内完成, 对于用细胞培养得到同样的结果所需要的研究投资来说, 这个方案用款只不过是其中的一小部分。

育种方案 5, 在某些方面与其说是一项育种方案, 不如说是对无融合生殖潜力开拓的一项尝试。这个概念是发展一种无性生殖的体系, 在这个体系中, 从一个非常有希望的无性系得到的全部 $4x$ 种子是相同的, 并且具有象 $4x$ 杂种无性系一样的基因型。为此, 需要用别的办法取代减数分裂和受精作用。取代减数分裂能用无孢子生殖或是无染色体交换加上 FDR 产生 $4x$ 卵的办法。取代受精作用可用孤雌生殖或是假受精的方法, 无论由于授粉作用本身或者由于授粉和中心细胞受精作用, 都需要胚乳发育。



诱导无孢子生殖的 (无融合生殖的) 种子的发育, 对马铃薯研究和生产均有很大的潜力。例如, 为了用实生种子 (TPS) 种植马铃薯, 在实生苗家系中能够得到完全的遗传学上的一致性。最近有两个初步的结果表示这个方案是值得努力研究的。第一, 一个无性系经过鉴定, 其中有 5% 以上的胚珠具有扩大的珠心细胞, 在这种细胞内, 核分裂而细胞质不分裂 (Iwanaga 和 Peloquin, 1980)。这些类似多核的细胞在其他无融合生殖 (下转 32 页)

生产弹性系数 $EP < 0$ 。说明土壤中氮素已经过量, 继续增施势必造成减产。

5. 当亩施纯氮 11.10125 公斤时, 边际产量等于氮肥与马铃薯的价格比, 亩利润达最大值。虽然亩施纯氮 12.1320 公斤时马铃薯产量最高, 但仅增产 11.15 公斤, 亩利润却减少了。

(二) 性状结果

1. 氮素与株高呈指数回归关系; 施氮量按等差数列增加时, 株高按等比数列增加 (如图 2)。

2. 单株分枝与氮素高度正相关, 呈线性回归关系。每增施 0.5 公斤氮素, 单枝分枝增加 0.0725 个分枝 (见图 3)。

3. 单株薯块数与氮素呈现一定的负相关 ($r = -0.2566$)。氮素与单株薯块重则有一定的正相关 ($r = 0.5019$)。

总之, 在氮肥不足的情况下, 个体发育受到限制, 增施氮素利于个体生长; 施足一定量时, 土壤中氮素饱和, 增施氮素则会激化个体与群体、地上部与地下部之间的矛盾, 致使产量受到影响。

四、结 论

根据以上讨论与分析, 我们认为, 在山

西省高寒山区瘠薄土壤上种植马铃薯:

1. 亩施纯氮 6.3 公斤以下时, 为扩大再生产阶段, 投施量停止于 0~6.3 公斤是不经济的。

2. 亩施纯氮 12.15 公斤以上时, 总产量减少, 显然是不合理的。

3. 根据欧阳辉“投入产出合理阶段的数理分析”^[2], 氮肥投施的合理阶段在 6.3~12.15 公斤范围内。化肥短缺时, 氮肥投施点可放在 6.3~9.45 公斤之间, 以便以有限的肥料获得最大的经济效益; 化肥充足时, 为使其发挥增产潜力, 获得最大亩利润, 氮肥投施点可放在 9.45~12.15 公斤之间。

4. 因为获得最大利润取决于边际产量等于氮肥与马铃薯价格比, 所以氮肥的最佳投施点为 11.1 公斤。

参 考 文 献

- [1] 莫惠栋: 《农业试验统计》, 1984, P306—325, P419—423, P487—496。
- [2] 欧阳辉: 投入产出合理阶段的数理分析——对艾尔文·莱施等教授关于合理阶段的结论的修正, 《农业技术经济》, 1983, 10, P45—48。

(上接57页)的种内对产生雌配子体提供了基础 (Gustafsson, 1974)。第二, Irikura (1981) 报道用多种浓度的 2,4-D 溶液喷在花上杀雄, 能够诱导形成无融合生殖的种子。两个4x栽培品种和三个无性系处理后产生了具有孢子体染色体数目的无融合生殖的后代。有趣的是, 这些实生苗在表现型上全象它们的亲本。这两个线索加上无孢子生殖 (无融合生殖) 的巨大潜力, 证明加强对方案5的探讨、研究是正确的。

(参考文献略)

中国农科院蔬菜所程天庆译自 CIP 1983;

“Research for the Potato in the Year 2000”