

刺葡萄种内遗传多样性研究进展

程大伟^{1,2}, 张国海², 姜建福¹, 樊秀彩¹, 张颖¹, 刘崇怀¹

(¹ 中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009; ² 河南科技大学林学院, 洛阳 471000)

摘要: 刺葡萄主要分布在我国长江中下游及以南地区, 是中国野生葡萄中果粒最大的一个种, 其果实高抗炭疽病和白腐病, 在湖南、江西、福建、贵州等省的部分地区一直作为鲜食和酿酒品种栽培利用。刺葡萄种内遗传多样性较为丰富, 为了充分挖掘利用刺葡萄资源, 提高刺葡萄资源的利用效率, 本文从刺葡萄的物候学、花器类型、形态性状、果实理化性状、花粉形态、DNA 遗传水平和抗性等方面进行种内多样性的研究和综述, 以期对刺葡萄种质资源的保护、鉴定评价和发掘利用奠定基础。

关键词: 刺葡萄; 种内; 形态多样性; 遗传多样性

Intraspecific Genetic Diversity of *Vitis davidii*

CHENG Da-wei^{1,2}, ZHANG Guo-hai², JIANG Jian-fu¹, FAN Xiu-cai¹, ZHANG Ying¹, LIU Chong-huai¹

(¹ Zhengzhou Fruit Research Institute of CAAS, Zhengzhou 450009; ² College of Forestry of Henan University of Science and Technology, Luoyang 471000)

Abstract: *Vitis davidii* is mainly distributed in the middle and lower reaches of the Yangtze River and south of the Yangtze River area in China. As one of the wild *Vitis* species originated in China, *Vitis davidii* not only has larger berry size, but also presents a high resistance to anthracnose and white rot. *Vitis davidii* has been used as a table and wine grape cultivation in Hunan, Jiangxi, Fujian, Guizhou and other regions of China. This study analyzed and reviewed the intraspecific genetic diversity of *Vitis davidii*, from the point of phenology, flower types, physical and chemical property, pollen morphological characters, fruit shape, DNA levels and resistance for grape species diversity. These results will provide a basic for protection, identification and utilization of *Vitis davidii*.

Key words: *Vitis davidii* Foëx.; intraspecific; morphological diversity; genetic diversity

刺葡萄 (*Vitis davidii* Foëx.) 是葡萄科 (Vitaceae) 葡萄属 (*Vitis* L.) 东亚种群的一种野生种, 最初由戴尔斯和秘尔格于 1901 年进行描述, 因枝条上密布皮刺而得名^[1], 原产中国湖北、湖南、云南、广东、江西、浙江等省份^[2]。因刺葡萄是中国野生葡萄中果穗和果粒最大的种, 具有一定的商品生产价值, 在湖南怀化市、江西崇义县、福建福安市等地广泛引种栽培^[3-4]。仅 2008 年湖南省刺葡萄栽培面积 6800 hm², 产量 25.5 万 t, 其中 99.84% 用于鲜食, 用于酿酒、制汁等部分仅占 0.16%^[5], 但对刺葡萄的加工利用有逐渐增加的趋势^[6]。刺葡萄对黑痘病、白粉病、

炭疽病等病害的抗性极强, 但对霜霉病抗性较差^[7]。刺葡萄的花性有雌、雄和两性花之分, 栽培利用的主要为两性花类型, 有人称之为驯化类型^[8], 单性花类型生产中极为罕见。果实颜色主要为紫黑色, 但也有少量白色的果实类型。所以, 刺葡萄果实不仅可以鲜食和酿酒, 同时, 刺葡萄的两性花类型和白色果实单株在刺葡萄的起源演化研究方面具有重要意义。在参考有关研究^[9-14]的基础上, 为全面提供有关刺葡萄种内多样性的资料, 本文采用调查分析和综述前人研究结果的方法, 对刺葡萄遗传资源的多样性进行总结概述, 以期对刺葡萄种质

收稿日期: 2014-10-15 修回日期: 2014-11-22 网络出版日期: 2015-10-14

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20151014.1433.036.html>

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金 (CARS-30-yz-1); 农业部作物种质资源保护项目 (NB2012-2130135-34); 中国农业科学院科技创新工程专项 (CAAS-ASTIP-2015-ZFRI)

第一作者研究方向为葡萄种质资源。E-mail: chengdaweiceo@163.com

通信作者: 刘崇怀, 研究方向为葡萄种质资源与遗传育种研究。E-mail: liuchonghuai@caas.cn

资源保护与利用工作提供理论依据。其中田间调查以国家果树种质郑州葡萄圃内保存的刺葡萄为试材,共调查了圃内来自全国各地的 22 份刺葡萄,调查内容包括物候期、嫩梢、新梢、幼叶、成龄叶、果实和种子等,观察项目及记载标准参考《葡萄种质资源描述规范和数据标准》^[15]进行,在相关文献的基础上综述了刺葡萄的单宁含量、花粉形态、抗性和分子水平的遗传多样性。

1 物候学

不同刺葡萄株系的物候期存在着多样性。根据

2012 年的调查,在郑州地区,最早萌芽的是刺葡萄 940(♂),在 3 月 16 日;最晚萌芽的是刺葡萄 941(♀),在 4 月 17 日,种内萌芽期持续时间为 1 个月左右。最早开花的是刺葡萄 940(♂),是 4 月 25 日;较晚的是刺葡萄 941(♀)和浙江天目山刺-2,分别在 5 月 10 日和 5 月 12 日开花。果实最早达到始熟期的是福安刺,在 7 月 14 日;刺葡萄 941(♀)最晚,在 8 月 6 日。最早成熟的是洪江刺 09 在 8 月 9 日;较晚的是刺葡萄 941(♀)在 8 月 30 日;最晚的塘尾葡萄实生(♀)在 9 月 3 日成熟。果实发育期 66 ~ 94 d,浙江天目山刺-2 最短,塘尾葡萄实生(♀)最长(表 1)。

表 1 刺葡萄的主要物候期多样性(2012 年)

Table 1 Main phenophase diversity of *V. Davidii* (2012)

(月·日)

序号 No.	株系 Clones	萌芽始期 Beginning time of bud burst	开花始期 Beginning date of flowering	盛花期 Time of full flowering	浆果始熟期 Beginning date of ripening	浆果完熟期 Date of berry ripe	果实发育期(d) Berry growth period
1	刺葡萄 940(♂)	3. 16	4. 25	4. 27	—	—	—
2	刺葡萄 941(♀)	4. 17	5. 10	5. 12	8. 6	8. 30	86
3	塘尾葡萄 942(♂♀)	3. 25	5. 4	5. 6	7. 20	8. 21	75
4	高山一号(♂♀)	3. 20	4. 29	5. 1	7. 21	8. 16	81
5	高山二号(♂♀)	3. 20	4. 29	5. 1	7. 16	8. 11	76
6	湖南刺	3. 25	4. 30	5. 2	7. 16	8. 10	75
7	白果刺葡萄	4. 1	5. 9	5. 11	7. 24	8. 28	74
8	洪江刺 09	3. 21	4. 30	5. 2	7. 16	8. 9	75
9	黑珍珠	3. 23	5. 3	5. 4	7. 24	8. 18	81
10	洪江(岩垄)刺 05	4. 1	5. 7	5. 9	7. 18	8. 12	70
11	湘珍珠(红叶)	3. 26	5. 3	5. 4	7. 23	8. 20	80
12	湘珍珠(绿叶)	3. 26	5. 3	5. 5	7. 23	8. 20	79
13	洪江(桐木)刺 07	3. 27	5. 3	5. 5	7. 24	8. 22	78
14	芷江刺 01	3. 28	5. 5	5. 6	7. 18	8. 13	73
15	洪江刺 08	3. 28	5. 3	5. 4	7. 21	8. 18	78
16	浙江天目山刺-2	—	5. 12	5. 14	7. 19	8. 14	66
17	福安刺	—	5. 3	5. 5	7. 14	8. 10	70
18	洪江刺 10	—	5. 4	5. 6	7. 17	8. 10	72
19	洪江刺 07	—	5. 3	5. 4	7. 23	8. 12	80
20	洪江刺 04	3. 26	5. 4	5. 6	7. 16	8. 10	70
21	会同刺	3. 27	5. 3	5. 4	7. 17	8. 14	74
22	塘尾葡萄实生(♀)	—	4. 28	5. 1	8. 3	9. 3	94

— 表示没有数据 — means no data

2 花器类型

一般原产我国的野生葡萄为雌雄异株,目前科技工作者只在山葡萄、刺葡萄和毛葡萄中发现了两

性花类型^[16-18]。通过调查,刺葡萄种内除了雄花、雌能花外,大多数刺葡萄植株都是两性花类型。黄乐等^[19]也对刺葡萄的两性花、雌能花、雄能花等花器官的形态特征进行了观察,结果表明:雄能花子房

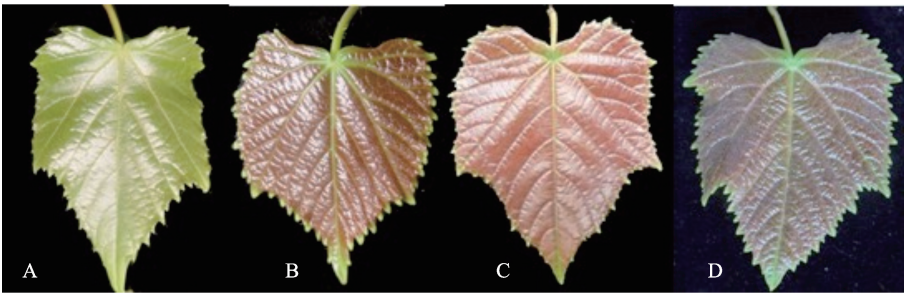
明显退化,雌能花花丝短,花药低于柱头;刺葡萄种内不同株系的花期长短差异较小,但是雌雄株之间相比,雄株的始花期较早,并且花期结束晚。由于野生种花期和栽培品种差异较大,因此育种上要注意花期的调节和花粉的贮藏。

3 叶片

3.1 幼叶

刺葡萄的幼叶通常不被匍匐绒毛和直立绒毛,或

只有极疏的直立绒毛,形态上差异也较小,但幼叶的颜色却存在明显差异。通过刺葡萄种内不同株系之间的比较发现,刺葡萄雄株的幼叶上表面是黄绿色,雌株幼叶上表面是红棕色,两性花类型的株系幼叶着色深,多为酒红色,十分鲜艳(图 1)。此外,雄株整个植株都着色弱,叶柄和叶脉花青素着色极浅或无,刺葡萄雌株和两性花株系的叶柄红紫色,成龄叶叶脉也有中等着色。白果刺葡萄的幼叶为紫红色,是白刺葡萄与其他类型的刺葡萄距离较远的又一证据。



A:刺葡萄 940(♂),B:刺葡萄 941(♀),C:洪江刺 09,D:白果刺葡萄
A: *V. davidii* 940, B: *V. davidii* 941, C: *V. davidii* ‘Hongjiang 09’, D: *V. davidii* ‘Baiguo’

图 1 刺葡萄幼叶上表面颜色多样性

Fig. 1 Diversity of upper side color of young leaves of *V. davidii*

3.2 成龄叶

刺葡萄的叶片成卵状椭圆形,但一些两性花株系的叶片宽度较大,叶片两边主脉延伸的大锯齿突出,成楔形。刺葡萄叶片长宽比例为 1.12~1.46,叶片大小为 218.8~711.8 cm²,其中刺葡萄 940(♂)成龄叶片大小是 229.1 cm²,刺葡萄 941(♀)大小是 269.8

cm²,是刺葡萄种内叶片较小的株系(表 2)。刺葡萄的叶柄长度多集中在 7~13 cm 之间,比较刺葡萄的叶柄长度,除了洪江刺 08 叶柄 6.8 cm 较短外,刺葡萄 940(♂)和刺葡萄 941(♀)的叶柄长度与其他两性花植株的叶柄长度比起来相对较短(表 2)。

表 2 刺葡萄成龄叶测量值

Table 2 Measured value of mature leaf of *V. davidii*

株系 Clones	叶片长(cm) Mature leaf length	叶片宽(cm) Mature leaf length	叶片长宽比 Leaf length/ leaf width	叶片大小(cm ²) Mature leaf size	叶柄长(cm) Petiole length	锯齿长(cm) Teeth length	锯齿宽(cm) Teeth width	锯齿长宽比 Teeth length/ teeth width
刺葡萄 940(♂) <i>V. davidii</i> 940	17.9	12.8	1.40	229.1	7.4	0.14	0.93	0.15
刺葡萄 941(♀) <i>V. davidii</i> 941	19.0	14.2	1.34	269.8	7.3	0.12	1.12	0.11
塘尾葡萄 942(♂♀) Tangwei 942	22.1	19.8	1.12	437.6	9.3	0.28	1.13	0.25
白果刺葡萄 <i>V. davidii</i> ‘Baiguo’	23.3	20.3	1.15	473.0	8.4	0.43	1.02	0.42
湖南刺 <i>V. davidii</i> ‘Hunan’	22.1	18.0	1.23	397.8	12.1	0.26	1.45	0.18
洪江刺 08 Hongjiang 08	17.5	12.5	1.40	218.8	6.8	0.31	0.43	0.75

表 2(续)

株系 Clones	叶片长 (cm) Mature leaf length	叶片宽 (cm) Mature leaf length	叶片长宽比 Leaf length/ leaf width	叶片大小 (cm ²) Mature leaf size	叶柄长 (cm) Petiole length	锯齿长 (cm) Teeth length	锯齿宽 (cm) Teeth width	锯齿长宽比 Teeth length/ teeth width
黑珍珠 Heizhenzhu	19.1	13.6	1.40	259.8	8.3	0.42	0.81	0.52
洪江刺 09 Hongjiang 09	19.1	13.7	1.39	261.7	7.9	0.48	0.86	0.56
会同刺-1 Huitong-1	19.3	16.4	1.18	316.5	13.5	0.32	0.86	0.37
湘珍珠 (绿叶) Xiangzhenzhu (green)	21.8	14.9	1.46	324.8	9.3	0.35	1.05	0.33
高山二号 (♂♀) Gaoshan No. 2	22.4	16.8	1.33	376.3	12.1	0.34	0.93	0.37
高山一号 (♂♀) GaoshanNo. 1	22.6	18.1	1.25	409.1	13.11	0.69	1.27	0.54
洪江双溪刺 13 Hongjiang shuangxi 13	22.8	17.3	1.32	394.4	10.2	0.70	1.27	0.55
湘珍珠 (红叶) Xiangzhenzhu (red)	23.6	18.8	1.26	443.7	10.1	0.33	1.12	0.29
洪江岩垄刺 05 Hongjiang yanlong 05	25.4	21.5	1.18	546.1	8.7	0.72	1.27	0.57
芷江刺 01 Zhijiang 01	26.0	19.2	1.35	499.2	10.7	0.42	0.69	0.61
洪江桐木刺 07 Hongjiang tongmu 07	28.7	24.8	1.16	711.8	11.5	0.59	1.31	0.45

叶片锯齿长、宽,以及长宽比存在明显差异。刺葡萄雌株与雄株在锯齿长度上远远小于其他两性花类型,锯齿长宽比刺葡萄 941 (♀)为 0.11,刺葡萄 940 (♂)为 0.15,是比例中最小的两种。白果刺葡萄锯齿

长宽比为 0.42,与其他两性花类型比较相似(表 2)。

刺葡萄种内成龄叶片的横截面形状有平、V 形、外卷和波状,成龄叶叶柄洼开张程度从极开张到开张均有(表 3)。

表 3 刺葡萄种内成龄叶多样性

Table 3 Mature leaf diversity of *V. davidii*

性状 Characters	类别 Group	株系 Clone
成龄叶片横截面形状 Profile of mature leaf	平	湘珍珠 (绿叶), 湘珍珠 (红叶), 黑珍珠, 高山一号 (♂♀), 会同刺-1, 洪江刺 08, 洪江桐木刺 07, 湖南刺, 白果刺葡萄
	V 形	塘尾葡萄 942 (♂♀), 洪江岩垄刺 05, 洪江双溪刺 13
	外卷	刺葡萄 940 (♂), 刺葡萄 941 (♀), 洪江刺 09
	波状	高山二号 (♂♀), 芷江刺 01
成龄叶叶柄洼开叠类型 Shape of petiole sinus	极开张	洪江刺 08
	开张	刺葡萄 940 (♂), 洪江刺 09, 高山一号 (♂♀), 高山二号 (♂♀)
	半开张	塘尾葡萄 942 (♂♀), 白果刺葡萄, 刺葡萄 941 (♀), 湖南刺, 洪江桐木刺 07, 湘珍珠 (红叶), 湘珍珠 (绿叶), 会同刺-1, 芷江刺 01
	轻度开张	洪江双溪刺 13, 洪江岩垄刺 05
	闭合	黑珍珠
成龄叶锯齿形状 Shape of teeth	双侧凸	高山二号 (♂♀), 塘尾葡萄 942 (♂♀), 白果刺葡萄, 湖南刺, 黑珍珠, 洪江刺 09, 洪江桐木刺 07, 洪江刺 08, 洪江岩垄刺 05, 湘珍珠 (绿叶), 芷江刺 01
	两侧直与两侧凸皆有波状	高山一号 (♂♀)
		刺葡萄 940 (♂), 刺葡萄 941 (♀), 洪江双溪刺 13, 会同刺 1 号, 湘珍珠 (红叶)

成龄叶锯齿形状在刺葡萄种内不同植株间有很大差异(图2)。刺葡萄雌、雄株的叶缘锯齿两边无明显的凸、凹、直的特征,如波状,以至于较难利用现行的葡萄资源描述规范来判断锯齿

形状,这一特征与野生葡萄多数种类叶缘锯齿较小的特征相似。然两性花株系的成龄叶锯齿较粗大,多双侧凸,高山一号(♂♀)两侧直与两侧凸皆有(表3)。



A: 雌株, B: 两性花植株 A: Female, B: Bisexual

图2 刺葡萄锯齿形状

Fig. 2 Shape teeth of *V. davidii*

4 枝条皮刺

中国野生葡萄中只有刺葡萄及其变种枝条有皮刺,皮刺成为刺葡萄分类的重要依据,以至于在分类上忽略了其他的性状特征,所以要探讨刺葡萄的起源演化还要与其他性状相结合。通过查阅标本,瘤枝葡萄作为刺葡萄变种的典型特征是小枝上勾刺极疏,老枝上瘤状突起密度中等,所以皮刺的疏密程度在刺葡萄种内也存在着变化^[20]。

5 果实理化性状

5.1 果穗和浆果大小

刺葡萄种内不同株系存在较大的差异,果穗大小分布在59.8~210.7 cm²,刺葡萄941(♀)果穗最小,黑珍珠果穗最大。果穗重量分布在45.2~283.3 g,同样刺葡萄941(♀)是最轻的类型。刺葡萄果粒大小2.3~4.1 cm²,刺葡萄种内果粒重量最小平均为1.9 g,最大平均粒为4.8 g(表4)。大果粒者经济利

表4 刺葡萄果实的主要性状

Table 4 Main fruit characters of *V. davidii*

株系 Clones	果穗长度 (cm) Bunch length	果穗宽度 (cm) Bunch width	果穗大小 (cm ²) Bunch size	果穗重量 (g) Bunch weight	果梗长度 (cm) Berry length of pedicel	果粒大小 (cm ²) Berry size	果粒重量 (g) Berry weight	可溶性固形 物含量(°Brix) Soluble solid content
刺葡萄 941(♀) <i>V. davidii</i> 941	13.9	4.3	59.8	45.2	0.7	2.3	1.9	11.0
塘尾葡萄 942(♂♀) Tangwei 942	16.3	7.9	128.8	124.3	0.8	2.4	2.0	16.0
白果刺葡萄 <i>V. davidii</i> 'Baiguo'	14.1	7.2	101.5	120.1	0.5	2.5	2.3	13.6
湖南刺 <i>V. davidii</i> 'Hunan'	16.2	8.3	134.5	148.6	0.7	2.9	2.4	13.2
会同刺-1 Huitong - 1	15.7	6.4	100.5	113.6	0.5	3.5	3.6	14.0
洪江刺 09 Hongjiang 09	20.4	9.1	185.6	283.3	0.6	4.1	4.8	11.0
高山二号(♂♀) Gaoshan No. 2	18.5	8.7	161.0	216.3	0.6	3.1	3.0	11.4
黑珍珠 Heizhenzhu	22.9	9.2	210.7	167.0	0.7	2.9	2.7	14.0
湘珍珠(红叶) Xiangzhenzhu (red)	14.6	6.3	92.0	85.2	0.7	2.8	2.6	13.2

表 4(续)

株系 Clones	果穗长度 (cm) Bunch length	果穗宽度 (cm) Bunch width	果穗大小 (cm ²) Bunch size	果穗重量 (g) Bunch weight	果梗长度 (cm) Berry length of pedicel	果粒大小 (cm ²) Berry size	果粒重量 (g) Berry weight	可溶性固形 物含量(°Brix) Soluble solid content
湘珍珠(绿叶) Xiangzhenzhu(green)	17.8	8.0	142.4	117.6	0.6	3.2	3.3	14.0
洪江桐木刺 07 Hongjiang tongmu 07	18.5	8.7	161.0	216.3	0.7	3.1	3.0	11.2
洪江刺 10 Hongjiang 10	17.3	6.1	105.5	88.9	0.5	2.5	2.2	14.2
洪江刺 08 Hongjiang 08	16.5	7.7	127.1	122.3	0.7	3.1	3.1	11.2
芷江刺 01 Zhijiang 01	13.9	6.2	86.2	232.0	0.5	2.9	2.7	13.0

用价值较高,刺葡萄的这一点优于毛葡萄、桑叶葡萄、华东葡萄和变叶葡萄等野生葡萄。罗彬彬等^[21]对湖南省部分地区刺葡萄调查认为,浏阳刺葡萄的果穗和果粒较其他类型刺葡萄小,可溶性固形物含量也较低,与其他类型刺葡萄有较大差异。

5.2 果实品质性状

刺葡萄成熟的果实果肉有肉囊,果粉有中、有厚。刺葡萄不同株系间在可溶性固形物含量上的变异幅度较大,为 11%~16%,其中刺葡萄 941(♀)最低,为 11%;最高的是塘尾葡萄 942(♂♀),为 16%,其他种类主要集中在 13%~14%(表 4)。周俊等^[22]认为除涩刺葡萄肉囊不明显外,其他类型刺葡萄果实都有肉囊,压榨汁为紫红色,无酸涩感。白刺葡萄果实为淡绿色,有肉囊,有酸涩感。

刺葡萄的种子单宁含量和果皮单宁含量与复叶葡萄、华东葡萄、秋葡萄、山葡萄和毛葡萄等野生种相比均是最低的,刺葡萄种子单宁含量平均为 31.5 mg/g,果皮单宁含量为 16.4 mg/g,但都有一定的变异幅度^[23](表 5)。

表 5 刺葡萄的种子及果皮的单宁含量

Table 5 Seed and berry skin tannins of *V. davidii*

株系 Clones	种子(mg/g) Seed	果皮(mg/g) Skin
雪峰 Xuefeng	35.8	19.8
塘尾 Tang wei	34.3	12.7
宁强-6 Ningqiang-6	30.8	24.2
济南-1 Jinan-1	33.6	13.0
福建-4 Fujian-4	23.0	12.3

5.3 果穗形状和松紧度

刺葡萄种内不同株系的穗形有一定变异,但大部分为圆柱形,个别为圆锥形,部分带有副穗。果穗松紧度有变异,极松、松、中均有,刺葡萄雌株果穗的果粒最为稀疏,两性花刺葡萄果穗均要比雌株要紧密些(表 6,图 3)。

5.4 果粒形状和果皮颜色

刺葡萄的果粒形状和果皮颜色是野生葡萄资源中较特殊的类型。果粒形状有圆形和椭圆形,还有在椭圆形演变的钝卵圆形、倒卵形、梭形(表 6)。果皮多为蓝黑色,但白果刺葡萄为黄绿色,洪江刺 09 果皮紫红色(图 3)。几乎所有的葡萄属野生种果粒均为黑色圆粒,所以刺葡萄椭圆形、黄绿色或紫红色果粒的株系是种内比较特殊的类型。

5.5 种子性状

通过调查发现,刺葡萄种内不同类型的种子长度变异幅度较大,变异范围为 5.6~7.2 mm。长度最小的是刺葡萄 941(♀),长度最大的是洪江刺 08(表 7)。从种子的长度来看,明显地把刺葡萄雌株划分为一类。种子粒数的范围为 2~6 粒,多数为 4 粒(表 7)。野生葡萄种子粒数多为 2~4 粒,大于 5 粒的种质较少^[20],但刺葡萄种内的洪江刺 09 和洪江刺 10 有部分果实大于 5 粒。

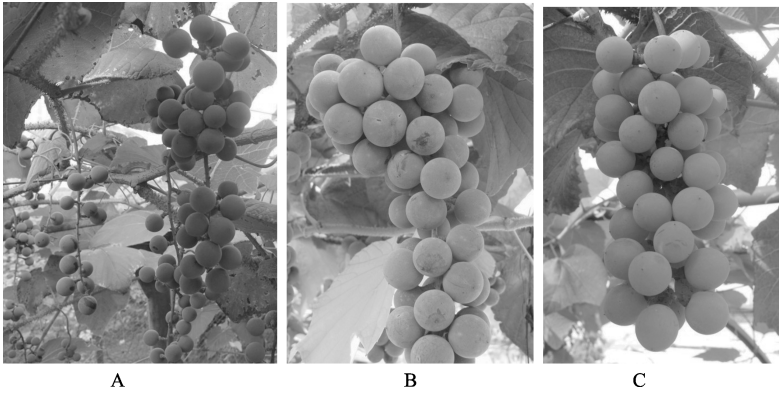
6 花粉形态

刺葡萄花粉形态具有丰富的多样性。雌能花花粉形状为不规则形、无萌发沟,经培养后仍不萌发,雄能花和两性花花粉形状为长椭圆形,均具有 3 条萌发沟,培养后能萌发,但萌发率、萌发速度等雄能

表 6 刺葡萄果实多样性

Table 6 Fruit diversity of *V. davidii*

性状 Characters	类别 Group	株系 Clones
果粉厚度	中	高山二号(♂♀),白果刺葡萄,黑珍珠,洪江刺 09,湘珍珠(绿叶),芷江刺 01
Thickness of bloom	厚	刺葡萄 941(♀),洪江刺 08,洪江刺 10,洪江桐木刺 07,湖南刺,会同刺-1,塘尾葡萄 942(♂♀),湘珍珠(红叶)
果粒形状	圆形	刺葡萄 941(♀),黑珍珠,湘珍珠(红叶),湘珍珠(绿叶),会同刺-1,洪江桐木刺 07,洪江刺 09,洪江刺 08
Berry shape	椭圆形	塘尾葡萄 942(♂♀),高山二号(♂♀),白果刺葡萄
	顿卵圆形	芷江刺 01
	倒卵形	湖南刺
	梭形	洪江刺 10
果皮颜色	黄绿	白果刺葡萄
Berry skin color	紫红色	洪江刺 09
	蓝黑色	刺葡萄 941(♀),黑珍珠,湘珍珠(红叶),湘珍珠(绿叶),会同刺-1,洪江桐木刺 07,洪江刺 08,塘尾葡萄 942(♂♀),高山二号(♂♀),芷江刺 01,湖南刺,洪江刺 10
果穗紧密度	极疏	刺葡萄 941(♀)
Bunch density	疏	塘尾葡萄 942(♂♀),会同刺-1,黑珍珠,湘珍珠(红叶),湘珍珠(绿叶),洪江桐木刺 07,洪江刺 10
	中	高山二号(♂♀),洪江刺 09,洪江刺 08,芷江刺 01,湖南刺,白果刺葡萄



A:刺葡萄 941(♀);B:洪江刺葡萄 09;C:白果刺葡萄
A: *V. davidii* 941, B: *V. davidii* ‘hongjiang 09’, C: *V. davidii* ‘baiguo’

图 3 刺葡萄果实

Fig. 3 Berry of *V. davidii*

表 7 刺葡萄种子的多样性

Table 7 Seed diversity of *V. davidii*

株系 Clones	种子长度(mm) Length of seed	种子粒数 Seed number of berry	株系 Clones	种子长度(mm) Length of seed	种子粒数 Seed number of berry
刺葡萄 941(♀) <i>V. davidii</i> 941	5.6	4	黑珍珠 Heizhenzhu	6.3	3~4,3 多
塘尾葡萄 942(♂♀) Tangwei 942	6.2	2~4,3 多	湘珍珠(红叶) Xiangzhenzhu(red)	6.2	3~4,4 多
白果刺葡萄 <i>V. davidii</i> ‘Baiguo’	6.3	2~4,4 多	湘珍珠(绿叶) Xiangzhenzhu(green)	6.2	3~4,4 多
湖南刺 <i>V. davidii</i> ‘Hunan’	6.2	4	洪江桐木刺 07 Hongjiang tongmu 07	7.0	3
会同刺-1 Huitong - 1	6.8	3~4,3 多	洪江刺 10 Hongjiang 10	7.0	2~6,4 多
洪江刺 09 Hongjiang 09	6.6	3~5,4 多	洪江刺 08 Hongjiang 08	7.2	2~4,4 多
高山二号(♂♀) Gaoshan No. 2	7.0	3~4,3 多	芷江刺 01 Zhijiang 01	6.2	3~4,4 多

花与两性花相比还是存在较大差异。王美军等^[24]通过观测比较 25 份野生刺葡萄花粉形态特征,结果表明:花粉粒极轴长变化范围 23.05 ~ 31.95 μm ,变异系数 7.71%,赤道轴长变化范围 12.85 ~ 20.60 μm ,变异系数 10.36%;花粉极面外壁纹饰特征雌能花属于 I 类型,雄能花属于 II 类型,两性花兼有 I、II、III 类型。这些特征存在不同程度的差异性,可作为研究刺葡萄遗传多样性、亲缘关系与演变进程的依据。

7 抗性

刺葡萄的抗逆性和适应性均强,对黑痘病有较强的抗性,尤其对炭疽病的抗性极强,几乎免疫,刺葡萄可作为真菌病害抗性育种的资源和砧木育种材料^[25]。但研究发现刺葡萄种内不同株系的抗性差异是不同的,存在着多样类型,这同时启

发我们在利用野生种质资源的抗病性时,不仅要注意种间的差异,也要注意种内不同株系之间的抗性差异。

7.1 抗寒性

贺普超等^[26-27]对包括刺葡萄在内我国葡萄属野生种进行了抗寒性研究,认为刺葡萄属于低抗寒类型,但不同株系之间抗寒性差异较大。张文娥等^[28]通过测定刺葡萄枝条的电导率、萌芽率及失水率,利用隶属函数法分析认为刺葡萄种内不同株系间抗寒性差异明显(表 8)。吴行昶等^[29]通过对 6 个刺葡萄不同株系的评价发现,济南-2 和雪峰是刺葡萄中抗寒性较强的两个株系,其平均隶属度分别为 0.46、0.42。塘尾、福建-4 和济南-1 属于低抗株系,其平均隶属度分布 0.34 ~ 0.38 之间。而略阳-4 的平均隶属度为 0.29,属于不抗株系(表 9)。

表 8 刺葡萄不同株系间抗寒性差异^[28]

Table 8 Variance analysis of cold resistances in accessions of *V. davidii*

株系 Clones	电导率(%) Electrical conductivity	失水速率(%) Water loss rate	萌芽率(%) Germination rate	平均隶属度 Subordinative level	抗寒级别 Cold resistance
略阳-4 Lveyang-4	71.1	1.73	0	0.32	低抗
塘尾 Tangwei	58.79	1.73	37.50	0.57	中抗
雪峰 Xuefeng	78.02	1.57	0	0.31	低抗
福建-4 Fujian-4	71.53	1.82	0	0.29	不抗
宁强-6 Ningqiang-6	80.27	1.56	0	0.29	不抗
济南-2 Jinan-2	80.37	1.66	0	0.26	不抗
济南-1 Jinan-1	79.12	1.55	0	0.30	低抗

表 9 刺葡萄不同株系的抗寒性综合评价^[29]

Table 9 Comprehensive analysis of cold resistances in accessions of *V. davidii*

株系 Clones	冻害指数 (%)CI	相对电导率 (%)RC	可溶性糖 (%)SS	可溶性蛋白质 (mg/gFW)SP	丙二醛 ($\mu\text{mol/gFW}$) MDA	游离脯氨酸 ($\mu\text{g/gFW}$) PRO	平均隶属度 Subordinative Level	抗寒类型 Cold resistance
塘尾 Tangwei	39	76.45	9.77	2.2	5.4	29	0.35	低抗
福建-4 Fujian-4	38	73.98	9.69	2.0	4.9	28	0.38	低抗
略阳-4 Lveyang-4	42	77.48	8.41	1.9	5.3	26	0.29	不抗
雪峰 Xuefeng	35	70.19	9.38	2.0	5.4	27	0.46	中抗
济南-1 Jinan-1	40	80.26	8.77	2.0	5.5	25	0.34	低抗
济南-2 Jinan-2	39	72.19	9.69	2.1	5.1	28	0.42	中抗

7.2 抗黑痘病

王跃进等^[30]通过对野生葡萄抗黑痘病情况研究表明,刺葡萄在田间自然鉴定条件下,不同株系的抗黑痘病性表现出一定的差异(严重程度从2.54%~5.49%),属于抗性强的有宁-5和略-4,宁-6、宁-7、江西-4和济南-1均属高抗类型,其中济南-1的抗病力最强。

7.3 抗霜霉病

段慧等^[31]对4个刺葡萄资源进行叶片田间接种霜霉病的试验结果表明不同株系的刺葡萄发病率、病情指数、抗病级和反应型有所差异(表10)。室内接种霜霉病结果发病率刺葡萄1号最高为83%,抗病级为7级;刺葡萄2号、3号分别为72%、

69%,抗病级分别为7级、6级;刺葡萄4号最低为61%,抗病级为6级,与刺葡萄1号差异显著。该试验结果表明4份刺葡萄资源中存在霜霉病的中感与感病类型。

贺普超等^[7]对我国野生葡萄属中的19个种和变种,共82个株系的研究表明,瘤枝葡萄为抗霜霉病强类型,刺葡萄为感病类型。瘤枝葡萄属于刺葡萄的一个变种,这也说明了刺葡萄种下级别抗霜霉病的差异性。由于地理位置的阻遏作用,一些基因缺乏交流,在相应的地理环境条件下经过长期的自然选择而产生抗逆性变异^[32]。因此,研究刺葡萄种内资源的抗病性,发现较抗病的资源,对刺葡萄的开发和利用具有重要意义。

表 10 刺葡萄叶片霜霉病田间接种试验结果^[31]

Table 10 The results of field inoculation by downy mildew with leaves of *V. davidii*

株系 Clones	接种叶 Inoculated leaves	发病叶 Leaves of the disease	发病率(%) Morbidity	病情指数 Disease index	抗病级 Cold resistance	反应型 Reaction type
刺葡萄 1 号 <i>V. davidii</i> No. 1	45	38	84.4	51.7	6	感病
刺葡萄 2 号 <i>V. davidii</i> No. 2	42	31	73.8	40.3	5	中感
刺葡萄 3 号 <i>V. davidii</i> No. 3	40	26	65.0	35.0	5	中感
刺葡萄 4 号 <i>V. davidii</i> No. 4	30	16	53.3	32.2	5	中感

7.4 抗灰霉病

刺葡萄对灰霉病抗性较强,但还是有所差别。段慧等^[31]对湖南芷江、怀化、长沙县青山铺、浏阳4个刺葡萄资源的灰霉病抗性进行了研究,叶片室内接种灰霉病认为刺葡萄的发病率和抗病级有差别(表11)。叶片田间接种灰霉病的试验结果刺葡萄1、2、3、4号发病率分别为13.3%、11.1%、7.1%和10.0%,病情指数分别为5.3、4.4、2.9和3.4。

7.5 抗白腐病

李峰等^[33]的研究认为,在田间接种白腐病条件下,刺葡萄种内的不同株系对白腐病的抗性差异明显,表现出抗病与感病两种类型。通过对白腐病的在刺葡萄种内的发病情况统计(表12),刺葡萄中的塘尾葡萄实生(♀)与高山二号(♂♀)的发病率分别为9.7%、16%,表现出高抗白腐病的性状。而洪江刺04、湖南刺等株系则表现

出高感白腐病的性状,其中湖南刺发病率高达90%。可见刺葡萄种内对白腐病的抗性存在着差异多样性。

表 11 刺葡萄叶片灰霉病室内接种试验结果^[31]

Table 11 The results of indoor inoculation by botrytis cinerea with leaves of *V. davidii*

株系 Clones	接种叶 Inoculated leaves	发病叶 Leaves of the disease	发病率(%) Morbidity	抗病级 Cold resistance
刺葡萄 1 号 <i>V. davidii</i> No. 1	100	17	17	4
刺葡萄 2 号 <i>V. davidii</i> No. 2	100	19	19	4
刺葡萄 3 号 <i>V. davidii</i> No. 3	100	11	11	3
刺葡萄 4 号 <i>V. davidii</i> No. 4	100	14	14	3

表 12 刺葡萄不同株系间白腐病抗性田间接种调查^[33]Table 12 Field investigation of resistant of *Vitis davidii* to white rot

株系 Clones	发病率(%) Incidence rate	株系 Clones	发病率(%) Incidence rate
塘尾葡萄实生(♀) Tangwei	9.7	黑珍珠 Heizhenzhu	64
高山二号(♂♀) Gaoshan No. 2	16	洪江桐木刺 07 Hongjiang tongmu 07	68
刺葡萄 941(♀) <i>V. davidii</i> 941	32	湘珍珠(绿叶) Xiangzhenzhu(green)	78
洪江刺 09 Hongjiang 09	49	芷江刺 01 Zhijiang 01	81
福安刺葡萄 Fu'an	50	湘珍珠(红叶) Xiangzhenzhu(red)	82
洪江岩垄刺 05 Hongjiang yanlong 05	60	洪江刺 04 Hongjiang 04	86
洪江刺 10 Hongjiang 10	61	湖南刺 <i>V. davidii</i> 'hunan'	90

8 分子水平

为了对刺葡萄的遗传多样性进行更深入和系统的研究,部分研究者开展了分子水平的遗传多样性分析。张旭彤^[34]通过 mtDNA 和 SRAP 标记研究均认为瘤枝葡萄和裂叶刺葡萄与刺葡萄的差异大,亲缘关系较远,因此不能作为刺葡萄变种,而应看作 2 个独立种。徐丰等^[35]对 21 份刺葡萄种质资源的遗传多样性进行 SRAP 分子标记分析,从 84 对 SRAP-PCR 引物组合中共筛选出具有明显差异并能重复差异带的引物 7 对,并扩增出清晰分辨条带 61 条,特异性条带 34 条,多态性比率为 55.7%。UPGMA 聚类分析结果反映出湖南省分布的刺葡萄主要是 7 个基本类型。刺葡萄种群相似系数在 0.82 以上,用 SRAP 标记的方法对刺葡萄亲缘关系分析被认为比较有效。刘昆玉等^[36]也用 SRAP 标记对分布在湖南省内的 21 份刺葡萄资源进行遗传多样性与亲缘关系分析。结果表明 21 份材料的成对遗传相似系数为 0.80~0.99,在遗传相似系数 0.92 处可将全部材料划分为 3 个类群;UPGMA 聚类分析将湖南省境内分布的刺葡萄分 6 个基本类型。

张萌^[37]利用 8 对 SSR 分子标记引物分析了安徽黄山地区 40 份野生刺葡萄资源的遗传多样性,结果表明:8 对 SSR 引物扩增的等位基因数(N_a)为 36 个,每个引物扩增等位基因数(N_a)为 2~10 个,有效等位基因数(N_e)为 1.285~5.378 个;Shannon 多样性指数(I)为 0.417~1.884;多态性信息含量(PIC)为 0.202~0.789。通过 UPGMA 对黄山地区 40 份刺葡萄和湖南、福建的 3 份刺葡萄进行聚类,在遗传相似系数为 0.62 时,黄山地区刺葡萄聚为一类,湖南、福建的刺葡萄聚为一类。这些结果表明,刺葡萄群体中存在一定的遗传多样性。

通过对刺葡萄种内不同株系的物候学、花器类型、形态性状、花粉形态、分子水平和抗性等的调查和资料汇总,反映出刺葡萄种内存在较为丰富的遗传多样性。刺葡萄雄株萌芽、开花早,雌株萌芽晚,开花和果实成熟也较晚,其他两性花类型的物候期居中。刺葡萄雄株幼叶上表面为黄绿色,雌株为红棕色,两性花株系多为酒红色,白果刺葡萄为紫红色,雄株和白果刺葡萄幼叶颜色较为特殊。雄株和雌株成龄叶叶形、大小和锯齿形状、大小等均与两性花类型存在较大差异。雌株果粒小、圆形、果穗稀疏、可溶性固形物含量低、种子小。两性花株系果穗紧密,果粒除有圆形外,也有椭圆形存在。刺葡萄种内的白色果、椭圆形果粒、两性花等特殊类型,不符合野生葡萄的典型特征。在对葡萄的 *VvmyBA1a* 基因研究过程中发现,仅欧亚种葡萄存在 *VvmyBA1a* 基因,其纯合体才会出现白色果实,中国野生葡萄和北美野生葡萄均无 *VvmyBA1a* 基因,所以果皮多表现为紫黑色,而刺葡萄种内的白色果和两性花类型含有 *VvmyBA1a* 基因^[38]。刺葡萄中白果和两性花类型到底是种内变异产生还是混进欧亚种的血缘,有待进一步研究。

资源的遗传多样性是育种工作的基础,育种家越来越注重提高育种材料的遗传多样性,以丰富育成品种的遗传变异^[39]。刺葡萄虽具备优良的抗性和广泛的适应性,但也存在果粒小、种籽多、糖度低、无香气和不抗霜霉病等不足。刺葡萄作为我国一种优良的野生种质资源,对其研究和利用还远远不够。若能对其充分认知,对于我国葡萄种质资源的开发与利用,以及推动刺葡萄产业化发展具有重要的意义。刺葡萄种内多样性研究,不仅有助于了解刺葡萄种内分化定型的过程和原因,也可为研究其进化、种内评价等级划分、优良类型筛选等提供理论依据。

参考文献

- [1] Staudt G, 罗方梅. 葡萄育种的一个新种质资源[J]. 国外农学—果树, 1985(3): 37
- [2] 贺普超. 葡萄学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999
- [3] 石雪晖, 杨国顺, 刘昆玉, 等. 湖南省刺葡萄种质资源研究进展[J]. 中外葡萄栽培与酿酒, 2014(4): 47-49
- [4] 刘崇怀, 姜建福, 樊秀彩, 等. 中国野生葡萄资源在生产和育种中利用的概况[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(4): 720-727
- [5] 石雪晖, 杨国顺, 熊兴耀, 等. 湖南省刺葡萄种质资源的研究与利用[J]. 湖南农业科学, 2010(19): 1-4
- [6] 周俊, 石雪晖, 秦丹, 等. 湖南刺葡萄酿酒试验研究[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2008(3): 14-16, 20
- [7] 贺普超, 晁无疾. 我国葡萄野生种的抗病性研究[J]. 中国果树, 1982(4): 17-20
- [8] 万文豪. 江西葡萄属(VITIS)植物种类[J]. 江西科学, 1985, 3(4): 55-60
- [9] 黄宏文, 龚俊杰, 王圣梅, 等. 猕猴桃属(Actinidia)植物的遗传多样性[J]. 生物多样性, 2000, 8(1): 1-12
- [10] 王发松, 朱长山, 张宏达, 等. 河南葡萄属分类研究[J]. 河南农业大学学报, 2000, 34(11): 73-57
- [11] 王发松, 朱长山, 杨得坡, 等. 中国葡萄属(Vitis L.)的系统研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2000, 8(1): 1-10
- [12] 张永辉, 刘崇怀, 樊秀彩, 等. ISSR 标记在中国野生葡萄分类中的应用[J]. 果树学报, 2011, 28(3): 406-412
- [13] 侯鸿敏, 李慧娥, 肖欢, 等. 葡萄属植物种质资源遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 西北农业学报, 2010, 19(3): 154-158
- [14] 刘崇怀, 冯建灿, 姜建福. 中国葡萄属植物形态学聚类分组研究[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(6): 847-852
- [15] 刘崇怀, 沈育杰, 陈俊, 等. 葡萄种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006: 16-46
- [16] 林兴桂. 我国两性花山葡萄资源的发现和利用[J]. 作物品种资源, 1982(2): 36-38
- [17] 张浦亭, 范邦元, 余烈, 等. 刺葡萄品种‘塘尾葡萄’[J]. 中国果树, 1985(1): 32-34
- [18] 邹瑜, 林贵美, 韦华芳, 等. 两性花野生毛葡萄单株 Y17 的发现及选育初报[J]. 广西农业科学, 2006, 37(5): 563-564
- [19] 黄乐, 王美军, 蒋建雄, 等. 刺葡萄花器官形态特征研究[J]. 湖南农业科学, 2013(15): 31-33
- [20] 程大伟, 姜建福, 樊秀彩, 等. 中国葡萄属植物野生种多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(6): 996-1012
- [21] 罗彬彬, 石雪晖, 杨国顺, 等. 湖南省部分地区刺葡萄调查及植物学性状观测[J]. 中外葡萄栽培与酿酒, 2010(3): 17-23
- [22] 周俊, 石雪晖, 秦丹, 等. 湖南刺葡萄酿酒试验研究[J]. 中外葡萄栽培与酿酒, 2008(3): 14-20
- [23] 王怡震, 乔飞, 贺普超. 中国野生葡萄种子及果皮单宁的研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2001, 29(6): 43-45
- [24] 王美军, 黄乐, 蒋建雄, 等. 刺葡萄花粉形态观察[J]. 果树学报, 2014, 31(4): 610-616
- [25] 阮仕立, 李记明. 野生葡萄种质资源的抗性及其利用研究进展[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2002(4): 30-33
- [26] 贺普超, 晁无疾. 我国葡萄属野生种质资源的抗寒性分析[J]. 园艺学报, 1982, 9(8): 17-21
- [27] 贺普超, 牛立新. 我国葡萄属野生种抗寒性的研究[J]. 园艺学报, 1989, 16(2): 81-87
- [28] 张文娥, 王飞, 潘学军. 葡萄属 12 个种 45 份种质资源抗寒性综合评价[J]. 中国南方果树, 2009, 38(3): 17-19
- [29] 吴行昶. 葡萄种质资源的抗寒性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011
- [30] 王跃进, 贺普超. 中国葡萄属野生种抗黑痘病的鉴定研究[J]. 果树科学, 1987, 4(4): 1-8
- [31] 段慧, 石雪晖. 刺葡萄对霜霉病与灰霉病的抗性机理初探[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2013
- [32] 李洪雯, 刘建军, 何健, 等. 四川及其周边地区野生草莓资源调查、收集与评价[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(6): 946-51
- [33] 李峰. 中国野生葡萄抗白腐病性状调查与研究[D]. 洛阳: 河南科技大学, 2012
- [34] 张旭彤. 中国野生葡萄种质资源的亲缘关系研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012
- [35] 徐丰, 石雪晖, 杨国顺, 等. 湖南省不同类型刺葡萄植物学性状研究[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2010(3): 8-12
- [36] 刘昆玉, 徐丰, 石雪晖, 等. 基于 SRAP 标记的刺葡萄亲缘关系分析[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2012, 38(6): 607-611
- [37] 张萌. 基于 SSR 分子标记的葡萄种质资源遗传多样性分析及品种鉴定[D]. 南京: 南京农业大学, 2012
- [38] 焦健, 刘崇怀, 樊秀彩, 等. 中国野生种葡萄 mybA 转录因子 SNP 特征分析[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(5): 885-891
- [39] 王述民, 李立会, 黎裕, 等. 中国粮食和农业植物遗传资源状况报告(I)[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(1): 1-12

欢迎订阅 2016 年《湖南农业科学》

《湖南农业科学》是由湖南省农业科学院、湖南省科技厅星火促进会和湖南农业大学联合主办的国内外公开发行的综合性农业技术类期刊, 是中国科技核心期刊、湖南省一级期刊, 曾获全国优秀农业科技期刊技术类壹等奖。

本刊主要刊登遗传育种、作物栽培、土壤肥料、植保、园艺、畜牧、生物技术、农产品加工等能体现湖南农业科研特色的应用技术研究方面的论文、领先水平的科研成果以及有新意的文献综述等, 适于农业科研、教学、推广、管理人员和农民朋友阅读。

月刊, 每期定价 12 元, 全年 144 元。邮发代号 42-20。全国各地邮局均可订阅, 也可直接汇款至本杂志社邮购。

地址: 长沙市芙蓉区远大二路 892 号湖南省农科实验大楼《湖南农业科学》杂志社邮编: 410125

电话: (0731) 84691322/84693060

E-mail: hnnykx@vip.163.com

网址: www.hnnykx.com