



# 生理育种 I : 多学科联合改良作物适应性



Physiological Breeding I :  
Interdisciplinary Approaches  
to Improve Crop Adaptation

〔英〕M. 雷诺兹  
〔英〕A. 帕斯克 编著  
〔澳〕D. 马 伦

景蕊莲 等 译



科学出版社



国际玉米小麦改良中心 (CIMMYT) 生理育种系列

# 生理育种 I： 多学科联合改良作物适应性

Physiological Breeding I：  
Interdisciplinary Approaches to Improve Crop Adaptation

〔英〕 M. 雷诺兹 〔英〕 A. 帕斯克 〔澳〕 D. 马 伦 编著

景蕊莲 等 译

科 学 出 版 社

北 京



图字：01-2014-6436 号

内 容 简 介

《生理育种 I：多学科联合改良作物适应性》为《生理育种 II：小麦田间表型鉴定指南》的姊妹篇，两本书均为满足作物研究领域的同行们对大田作物研究的需求而著，其共同主线是提供可靠的表型鉴定理论和方法，涉及的范围从育种到基因挖掘。书中内容均以作者的早期著作《生理学在小麦育种中的应用》为基础。

本书从多学科的视角阐释了作物表型分析的理论基础，包括四部分内容。第一部分是产量和其他目标性状的改良，总体讲述通过适当增强抗逆性提高作物的遗传改良潜力；第二部分着重阐述应用多元化表型分析工具的理论基础；第三部分介绍分子标记及其在生理育种中的应用；第四部分概述可持续的作物耕作制度发展原理。

本书适合从事作物种质资源、作物遗传育种、作物生理学研究的科技工作者，以及大专院校师生阅读参考。

*Physiological Breeding I: Interdisciplinary Approaches to Improve Crop Adaptation*  
Edited by Matthew Reynolds, Alistair Pask and Debra Mullan. ISBN: 978-970-648-181-8. Copyright © 2011 by International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT). All rights reserved.

This translation was made from the original version in English edited and published by the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT). CIMMYT's name and logo belong to CIMMYT.

图书在版编目（CIP）数据

生理育种 I：多学科联合改良作物适应性/（英）M. 雷诺兹（Matthew Reynolds），（英）A. 帕斯克（Alistair Pask），（澳）D. 马伦（Debra Mullan）编著；景蕊莲等译. —北京：科学出版社，2017.3

书名原文：Physiological Breeding I：Interdisciplinary Approaches to Improve Crop Adaptation  
ISBN 978-7-03-052046-3

I. ①生… II. ①M… ②景… III. ①植物生理学—应用—小麦—作物育种—研究 IV. ①S512.103

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 047513 号

责任编辑：王海光 赵小林 / 责任校对：李 影  
责任印制：张 伟 / 封面设计：刘新新

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码：100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2017 年 3 月第 一 版 开本：787×1092 1/16

2017 年 3 月第一次印刷 印张：13

字数：308 000

定价：108.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换)



# 《生理育种 I：多学科联合改良作物适应性》

## 译校者名单

译者（按姓氏汉语拼音排序）：

|     |                   |
|-----|-------------------|
| 郝转芳 | 中国农业科学院作物科学研究所    |
| 景蕊莲 | 中国农业科学院作物科学研究所    |
| 李 昂 | 中国农业科学院作物科学研究所    |
| 李 龙 | 中国农业科学院作物科学研究所    |
| 李 强 | 河北省农林科学院旱作农业研究所   |
| 逯腊虎 | 山西省农业科学院小麦研究所     |
| 毛新国 | 中国农业科学院作物科学研究所    |
| 乔文臣 | 河北省农林科学院旱作农业研究所   |
| 孙黛珍 | 山西农业大学            |
| 王景一 | 中国农业科学院作物科学研究所    |
| 肖永贵 | 中国农业科学院作物科学研究所    |
| 张跃强 | 新疆农业科学院核技术生物技术研究所 |
| 赵明辉 | 河北省农林科学院旱作农业研究所   |

校 者：

|     |                |
|-----|----------------|
| 祁葆滋 | 中国农业科学院作物科学研究所 |
| 李 昂 | 中国农业科学院作物科学研究所 |

终 审：

|     |                |
|-----|----------------|
| 景蕊莲 | 中国农业科学院作物科学研究所 |
|-----|----------------|



## 译 者 的 话

植物生理学是作物育种的重要理论基础。2012 年我们翻译出版了 M. P. Reynolds 博士等著的《生理学在小麦育种中的应用》，受到广大读者的欢迎。但是，作物生理性状受基因型和环境的影响，在不同发育阶段、不同环境条件下表现显著差异。因此，针对各种生理性状的特点，在田间检测时，发育时期、检测的时间点和天气条件的选择，以及仪器设备的正确校准和操作等，对于获得能准确反映作物基因型差异的生理性状测值至关重要。不过，在实际工作中，关于生理性状鉴定的许多方法和技术细节往往被忽视，影响了生理学在育种工作中的有效利用。在 M. P. Reynolds 博士的推荐下，我们又翻译了《生理育种 I：多学科联合改良作物适应性》和《生理育种 II：小麦田间表型鉴定指南》，以期合理利用生理学的理论和技术提高作物育种效率提供指导。

在翻译这两本书的过程中，我们得到了原书著者 M. P. Reynolds 博士和 CIMMYT 信息部主任 M. Listman 博士及其团队的大力支持。科学出版社的王海光女士是我们上一本译著的责任编辑，她又欣然承接了这两部著作的出版工作，她及其同事高度的责任心和出色的编校令人钦佩。本书出版受国家自然科学基金项目和“十三五”国家重点研发计划项目资助。我们对此表示诚挚的谢意。

本书的序、绪论、第九章由李龙译，第一、二章由毛新国译，第三章由孙黛珍译，第四章由肖永贵译，第五章由张跃强译，第六章由李强译，第七章由赵明辉、乔文臣译，第八章由李昂译，第十、十一章由郝转芳译，第十二章由乔文臣译，第十三章由王景一译，第十四、十五章由逯腊虎译。吕小平、李昂对修改稿进行了文字整理。祁葆滋、李昂校对译稿，景蕊莲对全书进行终审。

由于我们水平有限，书中难免有不妥和疏漏之处，敬请读者批评指正。

景蕊莲

2017 年 3 月于北京



# 序

“懂得如何寻找并运用信息是成功的秘诀”——阿尔伯特·爱因斯坦

关于谷类作物育种的介绍大多始于绿色革命，这次也不例外。虽然本文不试图叙述作物生理学及抗逆育种的发展历程，但是在此重要的出版物发行之际，几个标志性的事件还是应该被提及的。由于新一代研究者不习惯于阅读任何超过 3 年的文献，但是我以阅历较长为资本来提供一个简明的视角，因为回顾过往将指引你前进的方向。

20 世纪中叶的绿色革命使得小麦和水稻的籽粒产量大幅提高。此次革命是由小麦和水稻育种家推动的，他们通过降低株高以减少倒伏，进而也提高了施氮水平。高粱的“绿色革命”（当时并不是这样定义的）早在几十年前就发生了，同样是通过降低株高来推动的。但其最初目的并不是增产，而是为了使矮秆高粱适应“联合收割机高度”，以便机械收获。这些改变额外地增加了籽粒生产潜力。

## 一、育种与生理学

谷类作物的绿色革命使人们更加乐观地认识到通过育种的确能够增产，同时也激励着植物生理学家不断地去认识产量的生理基础及其改良方法。由于产量的获得依赖于生长在田间的植物群体，因此产生了作物生理学和产量生理学。人们对玉米和高粱杂种优势的浓厚兴趣及认知的需求也是推动作物生理学发展的另外一动力。

20 世纪六七十年代，作物生理学和产量生理学迅猛发展，美国、英国、荷兰、苏联、印度及澳大利亚的研究小组相继出版了大量的书籍和专著。本人学生时代最喜爱的一本书是英国诺丁汉大学伊斯特农业科学学院出版的 *The Growth of Cereals and Grasses* (Milthorpe and Ivins, 1965)。这本书为我们打开了禾谷类作物生理学的大门。

此后，不断有资金资助该类研究，其目的是继续提高谷类作物产量的遗传潜力，同时通过对非生物胁迫抗性的遗传改良来稳定产量。这起初是由澳大利亚、内布拉斯加州和得克萨斯州发起的，主要针对小麦和高粱，不涉及其他作物。1971~1978 年，担任堪培拉联邦科学与工业研究组织植物产业部首席的 Lloyd T. Evans 大力支持该组织中杰出的小麦科学家开展作物生理学研究以改良小麦 (Evans, 1975)。

洛克菲勒基金会是内布拉斯加州大学的一个综合性的高粱生理和育种研究团队，20 世纪 70 年代初，该团队为美国高粱生理和玉米育种做出了具有实际意义的重大贡献。与此同时，得克萨斯 A&M 大学作物生理和育种研究人员发现了光周期的遗传和生理基础及温度效应对高粱开花的影响。这是 J. R. Quinby 早期工作的继续，Quinby 为高粱的遗传学和杂交种研究打下了基础。此研究为得克萨斯州拉伯克市的高粱转化项目开辟了道路。该项目将非洲和亚洲的热带高粱转化为温带类型，然后用于杂交高粱的育种，达到了优质高产的目的。这些材料也为研究抗旱主要机制的渗透调节和抗衰老提供了相关



基因，后来这些基因在全球范围内被导入杂交高粱。

作物生理学和育种的结合被当时大部分国际农业研究磋商组织（CGIAR）的育种项目采用，不管是较早的还是之后的组织均如此。1972 年，国际半干旱热带作物研究所（ICRISAT）成立，在此之前，印度海得拉巴召开了名为“二十世纪七十年代的高粱”（Sorghum in the Seventies）的会议，作物生理及逆境问题是该会议的主要内容，会议还商榷了国际半干旱热带作物研究所的授权问题。除了一些从事育种工作的生理学家和从事生理研究的育种家之外，其他的育种和生理学研究团队成果很一般。

提高收获指数在很早以前就被认为是谷类作物绿色革命的生理基础，一般从 20%~30% 提高到 40%~50%，具体幅度由作物种类和环境而定。此外还鉴定了与收获指数提高相关的产量构成因素，其中每穗粒数最为关键。然而不幸的是，这些观点使得以增加籽粒数为直接目标的育种工作惨遭失败。例如，单茎秆巨型穗小麦或多小穗高粱等培育工作。作物生理学使育种家意识到谷物的产量形成来源于一个错综复杂的平衡，其中包括产量构成因素的发展、源与库的协调、作物同化作用与同化物运输，它们均与物候和株型相关联。

在上述内容发展的过程中，如同该书的若干章节所体现的一样，针对植物如何利用光能、水分或养分等基本资源的问题，作物生理学家提出了利用效率这一概念。因此，我们有了光能利用效率（RUE）、水分利用效率（WUE）、氮素利用效率（NUE）、磷素利用效率（PUE）。所以通常假设，提高利用效率的育种可以获得更高的产量。效率是任何生产系统中的重要组成部分。然而人们应该牢记，对于作物来讲，效率是一个比率，在给定的投入下获得高产或者在稳定产出的情况下减少投入都可以实现高效。

该书很好地阐述了目前农业研究所面临的严峻挑战，即作物改良需完成两大艰巨任务：①以更快的速度提高增产潜力；②增强对生物和非生物胁迫的抗性。此外，这些挑战以另外一个“绿色革命”为背景，旨在节约成本和减少化学药品的使用。我们知道，人们关注着提高增产潜力的育种，这就需要全面优化作物株型、收获指数、物候、既定季节的发育及作物管理系统，或者说在现代作物生产系统中基本如此。因此，任何作物生产潜力超过平均每年 0.5%~1.0% 的大幅提高都一定源于遗传生理学对光合系统的生化过程及功能的介入。植物分子生物学在育种中的重要地位可能最终将在此突显。我们已知专家正在进行将 C3 植物（如水稻）转为 C4 代谢途径的研究。另外一个例子是英国洛桑试验站于 2011 年提出的“20：20”计划，其目标是在 20 年内小麦产量达到 20t/hm<sup>2</sup>。这一雄心勃勃的计划可能主要得依靠分子生物学中先进的基因组学方法不断创新来推动。然而，以往的经验告诉我们，如此宏伟的计划有时会漂移在纯粹的分子和基因组学的领域，而遗忘了他们最初的增产目标。倘若如此艰巨的项目要付诸实践，我大胆地建议将其交予育种家和作物生理学家来领导，确保该项目朝着预期的港口前行，而不是迷失在一座美丽的岛屿中。

## 二、胁迫、干旱与抗热性

我们认识到谷类的地方品种可以作为非生物逆境抗性种质资源，我们也因此而将其利用。这些材料是经农民在田间反复筛选，并在历史的干旱年份中存活下来的。这与科



学无关，仅仅是长时间积累和他们生计所迫。这些农家种对非生物胁迫的抗性早已形成，我们现在只是试图改良它们，使其更有效。

在农业科技化时代，最初致力于抗旱研究的少数育种家，如科罗拉多州小麦育种家 Robert Gaus 和艾奥瓦州玉米育种家 M. T. Jenkins 都工作于 20 世纪早期。最早以作物生理学解析抗旱性的是来自华盛顿美国农业部谷类作物和病害办公室的 J. H. Martin (1930)。

当时为这些育种家的工作提供技术支撑的生理学知识很少。植物非生物胁迫在小麦育种项目中通常被简单地认为是众多复杂问题的集合，导致在特定年份和地区的减产。当某年某地减产时，植物表型被记录下来。当时小麦育种“圣经”的资深作者 L. P. Reitz 称：“育种家信奉田间记录簿上的产量柱” (Reitz and Quisenberry, 1967)。天平是最重要的表型分析工具。这并没有忽视丰产和抗逆的谷类作物品种仍被改良的事实。

20 世纪初以来，许多大田育种家假设，高产潜力可获得持续的产量，且这一假设在所有的逆境条件下均适用。基因型与环境互作被认为是一件令人烦恼的事情。当环境引起的育种材料的变异难以说清时，多年多点的产量数量遗传学和大田试验的统计分析成为旱地作物育种最重要的工具。为了鉴定在所有环境中均表现良好的高产基因型，增加多年多点的大田试验次数是旱地作物育种非常必需的。因此这充分解释了为什么植物育种经常被描述成“数字游戏”。在付出了巨大的代价后，数量就以某种方式转变为质量。直到后来，植物育种家开始探寻基因型与环境互作的可能原因，并与生理学家一起寻求特定逆境下的基因型改良方法。Kenneth J. Frey 在艾奥瓦州立大学主要从事燕麦研究，其研究得出了颇具影响力的论点，即抵御不同的逆境可能需要特定的品种，而全生育期均表现抗性的品种是罕见的。我相信他的工作和出版物是转变当时植物育种观念的范例。现在我们承认高产潜力对逆境下的产量具积极作用，但却是有限的。

Ashton (1948) 发表的植物生理学在抗旱育种中的应用可能是第一次具有现实意义的尝试，书中包含很多详细的方法，尽管有些在今天看来不太现实。Jacob Levitt 出版的第一本书是非生物逆境胁迫生理和育种领域的总体飞跃 (Levitt, 1972)，书中汇编了该领域科学研究的成果，并首次提出了衡量逆境和植物抗逆性的相关逻辑定义及有效方法。之后又相继出版了许多书籍和综述。植物非生物胁迫和抗性的扩展研究包括一些里程碑式的会议，例如，汤普森研究所于 1977 年组织的会议 (Mussell and Staples, 1979)，汇集了当时世界范围内该领域的专业知识，并对那个时期的抗旱及改良问题交换了意见。渗透调节首次在小麦育种中被发现之后，其对抗旱性的价值受到了人们的关注。该书告诉我们，对小麦及其他作物的非生物胁迫抗性育种正在逐步形成广泛共识。

### 三、结 语

该书已经在之前版本的基础上发展成熟，前一版也得到了国际玉米小麦改良中心的赞助 (Reynolds et al., 2001)。虽然新的版本有了长足的进步，但是早期版本仍然值得小麦育种家借鉴，因此也应被保留下来。

针对该主题，我在自己所写的书 (Blum, 2011) 中指出，许多育种家在将抗旱育种纳入其育种项目上表现出明显的欠缺。他们中的大多数人不清楚目标环境下的理想株



型、干旱表型分析的方案及选择所用的方法。简言之，许多人感到无法胜任水分亏缺条件下的抗旱育种工作。我们也清楚地看到，尽管目前植物基因组学和分子标记技术取得了长足的进步，但许多育种家仍然热衷于在田间对整个植物体进行研究。因此，该书是对当代小麦乃至其他谷类作物育种工作的卓越贡献。

同时，对于那些有时被错误的抗逆表型鉴定方法所困惑的分子生物学家来说，该书也具有一定的参考价值。该书还阐明了通过盆栽检测已改良的基因型及转入大田试验的正确途径。因此，该书是所有作物改良工作者的指南手册。

生理学家认为生理学方法在育种中的应用有时是不完善的，理解这一点非常重要。例如，利用压力室评估叶片水势会因特殊叶片样品的渗透调节速率而产生偏差。该方法的大多数使用者在田间并不考虑这一点。用于估测叶片水分状况的冠层温度会因不同品种的冠层结构而产生偏差。我们很少把这些因素考虑进去。然而，严谨的生理学家应该意识到，在大群体的筛选工作中远离核心的考虑，除了精确性以外，便是方案的简便快捷。育种家最感兴趣的是在合理的概率和成本条件下缩小群体，从而得到理想的基因型，即便这样的方案在完美主义的生理学家眼里还是有缺陷的。例如，用红外测温仪测定小麦冠层温度，由于冠层结构的影响而产生的差异可能在 1℃ 左右，而在中午，因干旱胁迫而产生的差异可以达到 5℃ 以上。

最后，该书的重要性不仅在于其对小麦育种的生理学基础和方法论进行了详细讲解，而且还将生理学与可能的理想株型关联起来，然后再与筛选所需的方法相联系。这恰恰是育种学家针对特殊环境进行育种工作的困难所在。

Abraham Blum  
Plantstress.com  
PO Box 16246, Tel Aviv, Israel  
Email: ablum@plantstress.com

参 考 文 献

Ashton, T. (1948) *Techniques of breeding for drought resistance in crops*. Cambridge; Commonwealth Bureau of Plant Breeding and Genetics, Technical Communication No.14.

Blum, A. (2011) *Plant breeding for water limited environments*. New York; Springer.

Evans, LT. (1975) *Crop Physiology: Some Case Histories*. Cambridge University Press.

Levitt, J. (1972) *Responses of plants to environmental stresses*. New York; Academic Press.

Martin, JH. (1930) The comparative drought resistance of sorghums and corn. *Agronomy Journal* 22, 993–1003.

Milthorpe, FL. and Ivins, JD. (1965) *The growth of cereals and grasses*. London; Butterworths.

Mussell, H. and Staples, RC. (1979) *Stress physiology in crop plants*. New York ; John Wiley & Sons Inc.

Reitz, LP. and Quisenberry, KS. (1967) *Wheat and wheat improvement* (Agronomy No. 13). Madison; American Society of Agronomy.

Reynolds, MP., Ortiz-Monasterio, JI. and McNab, A. (2001) *Application of physiology in wheat breeding*. Mexico, D.F.: CIMMYT.

(李 龙 译)



# 前 言



《生理育种 I：多学科联合改良作物适应性》和《生理育种 II：小麦田间表型鉴定指南》这两本书的问世是为了满足全世界作物研究领域的同行对大田作物的研究需求，所涉及的范围从育种到基因挖掘。其共同主线是提供可靠的表型鉴定方法，可应用于以下领域：

- 表征具有潜力的亲本以便进行更多的战略性杂交
- 筛选早期的后代以使群体富含理想等位基因
- 探索种质资源中有价值的生理性状以扩大作物育种中常用的基因库
- 设计较大的试验群体并进行表型分析，促进基因挖掘
- 在机械研究中实现试验控制（如组学平台）
- 设计表型组学平台

笔者依据所列出的这些想法撰写了这两本书，提供了一些育种家及其他作物研究人员力图在自己的项目中应用的可靠表型鉴定方法及有用信息。本书描述了作物必须适应的环境因素关系中表型鉴定方法的选择标准，以及最适宜的有效工具。它们以国际玉米小麦改良中心的早期著作《生理学在小麦育种中的应用》中所讲述的知识和方法为基础。

A handwritten signature in black ink, which appears to read "Matthew Reynolds".

M. 雷诺兹  
国际玉米小麦改良中心  
小麦生理学带头人



## 致 谢

作者衷心感谢如下机构/部门/项目等对生理育种计划的大力支持：

- 澳大利亚谷物研究与开发公司（GRDC）
- 美国国际开发署（USAID）
- 墨西哥传统农业可持续现代化项目（MasAgro）
- 南亚粮食系统计划（CSISA）
- 德国联邦经济合作与开发部（BMZ）
- 墨西哥世代挑战项目（GCP）

国际玉米和小麦改良中心以其西班牙语首字母缩写 CIMMYT® ([www.cimmyt.org](http://www.cimmyt.org)) 而闻名，是一个非营利的研究和培训组织，在 100 多个国家拥有合作伙伴。该中心致力于可持续地提高玉米和小麦系统的生产力，从而确保全球粮食安全并减少贫困。该中心的产出和服务包括改良的玉米和小麦品种与种植制度，保存玉米和小麦遗传资源，以及能力建设。CIMMYT 隶属于国际农业研究磋商组织（CGIAR）([www.cgiar.org](http://www.cgiar.org))，并由其资助，同时也得到来自国家政府、基金会、开发银行和其他公共和私营机构的支持。CIMMYT 特别感谢这些慷慨持续的资助，使本中心多年来保持高效良好的运行。

封面照片（从左上角开始）：

- 诺曼·布劳格坎波试验站（CENEB），亚基河谷，索诺拉，新墨西哥（Matthew Reynolds 提供）
- 新墨西哥小麦产量联盟“MEXPLAT”实验平台（Gemma Molero 提供）
- 使用 Ntech “Greenseeker” NDVI 仪测量光谱辐射度（Mary Attaway 提供）
- 用于标记辅助选择的叶片取样（Tania Nuñez Rios 提供）
- 保护性农业的秸秆覆盖（Jesús Mendoza 提供）
- 红外测温仪演示（Julian Pietragalla 提供）



目 录

绪论 ..... 1

    一、表型分析方法研究背景..... 1

    二、表型分析方案的选择..... 1

    三、生理育种 ..... 2

    参考文献 ..... 3

    推荐阅读 ..... 4

第一篇 产量和其他目标性状的改良

第一章 大环境育种 ..... 7

    一、引言 ..... 7

    二、多环境（点）试验：评价作物适应性的工具..... 8

    三、小麦大环境及全球气候变化的影响..... 9

    四、广适应品种：缓冲气候变化的影响比以往任何时候更重要 ..... 13

    五、作物 ME 作为育种工具的前途..... 15

    参考文献 ..... 16

第二章 生理学在耐热和抗旱育种中的应用..... 17

    一、引言 ..... 17

    二、基于性状的杂交..... 18

    三、早代筛选 ..... 19

    四、新遗传资源的鉴定..... 22

    五、遗传资源潜能的量化..... 24

    六、战略性生理研究..... 25

    七、通过设计试验认识非生物逆境适应性状的遗传基础 ..... 27

    八、生理学应用的总结..... 31

    参考文献 ..... 31

第三章 氮磷利用效率..... 34

    一、引言 ..... 34

    二、氮 ..... 35

    三、磷 ..... 39

    四、养分吸收效率的计算..... 42

    五、养分利用效率的计算..... 43

    六、结论 ..... 43

    参考文献 ..... 43



|                      |    |
|----------------------|----|
| 第四章 小麦产量潜力遗传改良的机遇    | 45 |
| 一、引言                 | 45 |
| 二、概述提高小麦产量潜力的研究方法    | 46 |
| 参考文献                 | 51 |
| 第五章 寻找生理性状有益变异的遗传资源  | 53 |
| 一、引言                 | 53 |
| 二、小麦遗传资源的获取          | 57 |
| 三、利用小麦遗传资源作为新遗传变异的来源 | 57 |
| 四、遗传资源在育种中的成功应用      | 59 |
| 五、筛选遗传资源的分子途径        | 60 |
| 参考文献                 | 60 |

第二篇 表型分析

|                            |    |
|----------------------------|----|
| 第六章 冠层温度和植株水分相关性状          | 63 |
| 一、引言                       | 63 |
| 二、冠层温度                     | 63 |
| 三、气孔导度                     | 66 |
| 四、叶片水势和相对水分含量              | 67 |
| 五、根系                       | 68 |
| 六、渗透调节                     | 69 |
| 七、碳同位素分辨率                  | 69 |
| 八、结论                       | 70 |
| 参考文献                       | 70 |
| 第七章 光谱辐射度量学                | 73 |
| 一、引言                       | 73 |
| 二、电磁波谱                     | 73 |
| 三、光谱反射的原理和应用               | 74 |
| 四、方法与技术                    | 75 |
| 五、光谱反射指数                   | 78 |
| 六、结论                       | 83 |
| 参考文献                       | 84 |
| 第八章 气体交换和叶绿素荧光的原理及应用       | 86 |
| 一、引言                       | 87 |
| 二、光合作用的基础知识                | 88 |
| 三、光合作用测量                   | 91 |
| 四、气体交换测量                   | 92 |
| 五、叶绿素荧光                    | 94 |
| 六、气体交换和叶绿素荧光在研究中和作为筛选标准的应用 | 98 |



|                                 |     |
|---------------------------------|-----|
| 七、结论 .....                      | 100 |
| 参考文献 .....                      | 100 |
| 第九章 根系性状遗传多样性鉴定策略.....          | 104 |
| 一、引言 .....                      | 104 |
| 二、根系性状的基因型变异.....               | 104 |
| 三、根系性状测量方法.....                 | 107 |
| 四、高通量策略 .....                   | 111 |
| 五、根系性状模拟.....                   | 112 |
| 六、结论 .....                      | 112 |
| 参考文献 .....                      | 113 |
| 第十章 小麦发育及其对表型鉴定和提高作物适应性的作用..... | 117 |
| 一、引言 .....                      | 117 |
| 二、小麦对不同环境的适应性.....              | 118 |
| 三、控制发育响应的遗传因素.....              | 124 |
| 四、对某些关键物候期的鉴定.....              | 126 |
| 五、适应性的提高.....                   | 126 |
| 六、可否通过控制发育性状进一步提高产量潜力.....      | 127 |
| 参考文献 .....                      | 129 |
| 第十一章 田间和可控环境下的表型分析.....         | 132 |
| 一、引言 .....                      | 132 |
| 二、可控环境与田间试验.....                | 132 |
| 三、可控环境下的限制因素.....               | 134 |
| 四、结论 .....                      | 138 |
| 参考文献 .....                      | 138 |
| 第十二章 农业田间试验设计.....              | 140 |
| 一、引言 .....                      | 140 |
| 二、关于试验单元需要考虑的重要事项.....          | 142 |
| 三、设计程序 .....                    | 142 |
| 参考文献 .....                      | 148 |

第三篇 分子标记及其应用

|                            |     |
|----------------------------|-----|
| 第十三章 小麦育种中的遗传标记系统.....     | 151 |
| 一、引言 .....                 | 151 |
| 二、遗传标记的定义及理解.....          | 151 |
| 三、小麦育种中使用的遗传标记类型.....      | 155 |
| 四、高通量的标记系统.....            | 159 |
| 五、选择标记类型的注意事项.....         | 162 |
| 六、分子标记在植物基因组分析和育种中的应用..... | 163 |



|                                  |     |
|----------------------------------|-----|
| 参考文献 .....                       | 164 |
| 第十四章 为改良作物优化标记辅助选择策略.....        | 166 |
| 一、引言 .....                       | 166 |
| 二、一个育种周期进展的限制.....               | 167 |
| 三、分子标记辅助等位基因富集策略.....            | 168 |
| 四、显性和共显性标记.....                  | 174 |
| 五、改良系谱和集团育种法的使用.....             | 174 |
| 六、目标位点间的连锁、标记和目标等位基因的不完全连锁 ..... | 174 |
| 参考文献 .....                       | 175 |

第四篇 为可持续种植制度的发展提供基础

|                                          |     |
|------------------------------------------|-----|
| 第十五章 保护性农业的原理.....                       | 179 |
| 一、引言 .....                               | 179 |
| 二、保护性农业（CA） .....                        | 180 |
| 三、CA 技术的基本原理 .....                       | 180 |
| 四、CA 产生可持续的种植制度 .....                    | 185 |
| 五、育种家和生理学家的 CA .....                     | 187 |
| 六、综合的、多学科及跨学科开发的策略和推出基于 CA 的作物管理措施 ..... | 187 |
| 七、结论 .....                               | 189 |
| 参考文献 .....                               | 189 |



# 绪 论

Matthew Reynolds<sup>1</sup>

## 一、表型分析方法研究背景

植物改良很大程度上一直依赖于作物表型的改造且今后依然如此，直至我们对优良品种适应性的遗传基础有了更深入全面的认识。改变作物的物候类型以避免逆境就是一个非常成功的措施 (Ludlow and Muchow, 1990)。另外一个成功的例子是在干旱发生时，通过良好的根系发育摄取深层土壤水分 (Lopes and Reynolds, 2010)，高温时，使蒸腾速率更好地匹配蒸发需求 (Amani et al., 1996)，进而将逆境胁迫最小化。在“多余”水分不可用的环境下，逆境适应策略包含一系列降低辐射负荷的性状，如蜡质、色素组成、叶夹角和卷叶等，同时提高蒸腾效率可以更有效地利用水分 (Richards, 2006)。生理育种在澳大利亚 (Richards, 2006; Rebetzke et al., 2009) 和国际玉米小麦改良中心的玉米小麦育种项目中的影响力与日俱增。例如，通过选育抽雄吐丝间隔较短的热带玉米，使得干旱环境下的产量显著提高 (Bänziger, 2006)。在小麦中，通过综合各种适应逆境的性状培育出新一代适应干旱的品系，并于 2010 年作为第二十七届国际玉米小麦改良中心半干旱小麦筛选圃的一部分被发布。使用高效的筛选方法，在大量的地方品种中鉴定出优异种质资源，用于战略性杂交 (Reynolds et al., 2009)。表型分析方法的细微调整也促进了基因挖掘，首先构建可控物候的试验群体，同时施用快速筛选方法（如冠层温度的测量），可使在测量不受环境波动干扰的一定时间内对大量基因型进行精确的表型分析 (Pinto et al., 2010)。

## 二、表型分析方案的选择

表型分析方法的选择取决于 3 个主要的交互作用因子：目标环境及与其相适应的特定性状，试验规模，评估性状所需的精确程度 (图 1)。例如，需大量资源测量的目标性状不能在大规模试验中应用，而依据精确度或复等位基因表达的事实，高通量的方法可能不够精确。

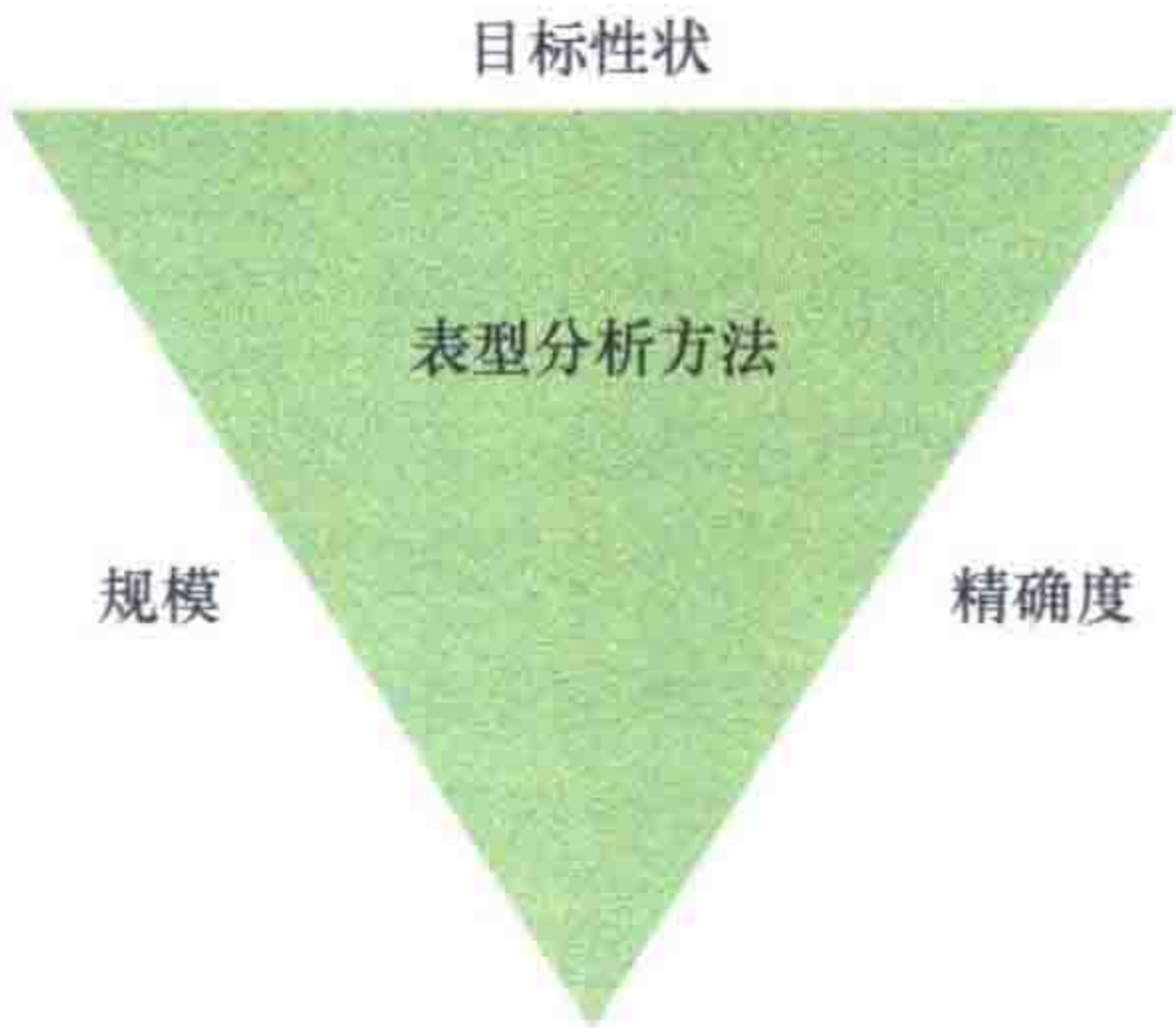


图 1 选择小麦表型鉴定方法的决定因子：  
①目标环境及与其相适应的特定性状；  
②需筛选的基因型数目（可能从几十到数万不等）；③所要求的精确程度

<sup>1</sup> CIMMYT, 墨西哥



### 三、生理育种

本书阐释了表型分析的理论基础，并简明地讲解了分子育种和农作物管理——这两个补充问题具有表型分析的应用、表达及生理性状影响的含义。下面分别依照小标题简述各章节。

#### 第一篇：产量和其他目标性状的改良

依靠向广适和高产的农艺背景中引入适宜的抗逆特性来提高作物遗传改良的潜力。大环境育种（第一章）一文为这些工作建立了全球视角。国内外的研究项目都意识到，针对特定目标区域的育种更为高效，这些区域一般根据水分状况、环境温度、纬度、种植制度和生物逆境等因素而界定。

生理学在耐热和抗旱育种中的应用（第二章）旨在选择有助于作物适应高温和干旱（世界最主要的两大非生物胁迫）的一般目标性状，而且提供了成功应用生理学方法的研究案例。由于发展中国家养分的可用性及成本限制了生产力，并且一些耕作制度中养分的不合理利用对环境造成了危害，因此，氮磷利用效率（第三章）变得愈发重要。提高小麦产量遗传潜力的机遇（第四章）对上述主题具有暗示意味，因为遗传上的产量潜力与提高养分利用效率及非生物胁迫抗性有关。凭借自身能力提高产量潜力也非常重要，因为发展中国家 70% 的小麦生长于适宜的环境中(Reynold et al., 2011)。为了能在任意环境下取得遗传改良的进展，搜寻生理性状有益变异的遗传资源（第五章）十分必要，并且该文成功应用的实例叙述了可利用的策略。

#### 第二篇：表型分析

本篇讲述应用多元化表型分析工具的理论基础。冠层温度和植株水分相关性状（第六章）一文谈到了其相关工具在澳大利亚和国际玉米小麦改良中心（Rebetzke et al., 2009; Reynolds et al., 2009）的小麦抗逆育种中应用最为成功。在适宜的条件下测量气孔开度相关特征（如冠层温度、气孔导度和碳同位素分辨力）可以有效估测固碳速率，从而代替对光合作用的直接测量。例如，在缺水条件下，这些特征能够估测扎根能力或蒸腾效率，而在适宜条件下，它们与光能利用效率或库容量等产量潜力的限制因素有关。光谱辐射度量学（第七章）可能是在高通量应用方面具有最大潜力的新兴技术，因为它包含众多与生长相关的性状，如作物产量、生物量、水合状况、氮素状况、冠层温度、光合能力及一系列与光合有关色素的估测指数（Babar et al., 2006; Gutierrez-Rodriguez et al., 2010）。

气体交换和叶绿素荧光（第八章）是测量光合作用的直接方法；后者具有高通量应用的潜力，而前者具有精确的优点。两者均可用于估测植物个体和特定组织器官的光合速率，例如，估测穗部对冠层光合作用的贡献。根系性状遗传多样性鉴定策略（第九章）一文认为，根系可能在决定作物产量中发挥作用，传统研究没有对该领域进行深入的探索。其重点集中在提高干旱适应性和养分吸收能力的根部性状遗传变异上。同时考虑了