

成都工学院图书馆
基本馆藏

303270

第二届和平利用原子能国际会议文献

同位素在医学及 生物学上的应用

1



中国科学院原子核科学委员会编辑委员会编
科学出版社出版

374
6277;4
T.1

同位素在医学及生物学上的应用 (1)

中国科学院原子核科学委员会編輯委员会編

※

科学出版社出版 (北京朝阳門大街 117 号)

北京市书刊出版业营业登记证出字第 051 号

※

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

1960 年 10 月第 一 版 书号: 2289 字数: 56,000

1960 年 10 月第一次印刷 开本: 787×1092 1/16

(京) 0001—5,000 印张: 1 7/8 插页: 3

定价: 0.34 元

目 录

P/846	蛋白質合成机制的研究.....	(1)
P/1389	健康及害病植物中磷 (P^{32}) 的吸收和轉移	(5)
P/1391	在多基因体系中 X 射綫誘发突变.....	(11)
P/1392	酵母菌成熟分裂时輻射敏感性的变化.....	(17)
P/1603	3-氨基-和 3-羟基-1,2,4-三氮二烯吡咯在植物内的吸收和轉移	(23)
P/1844	穿透輻射对酵母細胞的作用.....	(29)

蛋白質合成机制的研究†

R. B. Loftfield, P. C. Zamecnik, L. L. Hecht, M. L. Stephenson,
M. B. Hoagland, J. L. Littlefield, E. B. Keller.

自从 C^{14} 标记氨基酸得到应用之后,本实验室即从事于蛋白质生物合成的研究。目前我们尽力集中测定活体内聚集成一个蛋白质分子所需要的时间;并确定由自由状态氨基酸到结合成蛋白质状态的过程中所存在的中间休及其本质。我们常常试图将不含细胞的体外观察和同一组织在活体内的行为联系起来,以便确定体外系统所赋有的重要生化机能。

我们^[1]以及其他研究工作者^[2-4]的早期工作曾经指出过,新蛋白质的直接前身是自由氨基酸,而非原蛋白质 (preexisting proteins) 或高分子多肽的碎片。根据这一论点就有可能测定由自由氨基酸完全地合成一个蛋白质分子所需要的时间。铁蛋白是一种含铁蛋白质,当给予超过大白鼠正常需要的铁时在大白鼠肝中即形成铁蛋白。当注射含糖氧化铁后的 10—20 小时之间,用免疫化学的方法能从少至一克的鼠肝中将铁蛋白分离并结晶出来。我们已经确定,在注射含糖氧化铁之后的头三十小时内,铁蛋白的积累是直线上升的。我们也找出在静脉注射标记亮氨酸或标记缬氨酸之后的不同时间内,测定肝中标记氨基酸比活性的方法。所有动物实验都说明,在含糖氧化铁刺激之后的 10—25 小时,铁蛋白的积累是直线上升的。在初期实验中,我们测量了当注射标记亮氨酸之后 10—80 分钟,标记缬氨酸结合到铁蛋白中去的程度。每隔 10 分钟新的铁蛋白分子都从在零时即已标记了的“缬氨酸库”(valine pool) 中得到标记缬氨酸,亦就是说,在 10—80 分钟之间,结合到铁蛋白中的量是直线上升的,结合的速率准确地等于铁蛋白积累的速率。后来,我们又观察了在更短的时间间隔内,标记缬氨酸结合到铁蛋白和沉淀蛋白质的速率。结果以图 1 表示。缬氨酸结合到总蛋白质中去是从零时起就是直线上升(图中以方形符号、短划线表示),同时也反映了蛋白质直接前身比活性的恒定性。另外,结合到铁蛋白中去的(图中以圆形符号、实线表示),在开始时较慢,几分钟之后增高。约五分钟后,结合到铁蛋白中去的速率才等于铁蛋白的合成速率(图中以点线表示)。这个实验很清楚地指出:在注射标记亮氨酸之前部分标记缬氨酸与部分缬氨酸就已结合到蛋白质中去

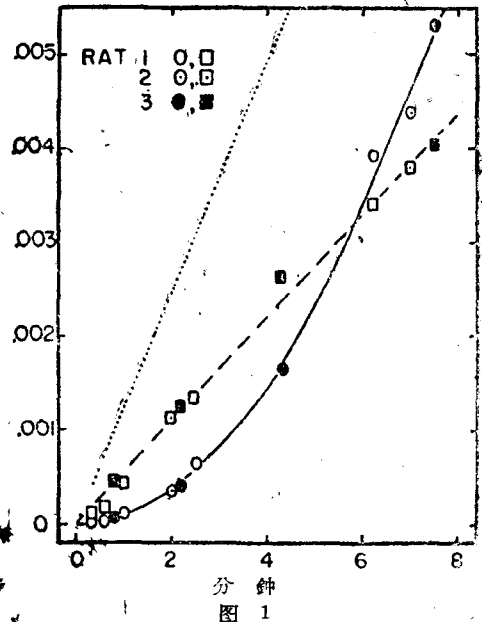


图 1

† “第一届和平利用原子能国际会议文献”编号 A/CONF. 15/P/846, 美国, 原文为英文。

了,而它們結合成新鉄蛋白分子則存在有一个几分鐘的时间間隙。

对于完全标记鉄蛋白形成阻滯的可能解释,用图 2 表示之。每一条平綫表示一个鉄蛋白的模型,其中 C^{12} -纈氨酸占据的位置用符号“—”表示,“★”表示 C^{14} -纈氨酸;未被占据的位置則用符号“…”表示。每首列表示在每一个聚合阶段中的一个鉄蛋白鏈的形成。在每間隔 Δt 时间内,每一条鏈上将加上一个 C^{14} -纈氨酸殘基。即合成一个鉄蛋白分子(用方形綫框表示)。在每間隔 Δt 的任一次时间内,鉄蛋白放射活性的增加,与时间間隔的次数成正比,也就是与

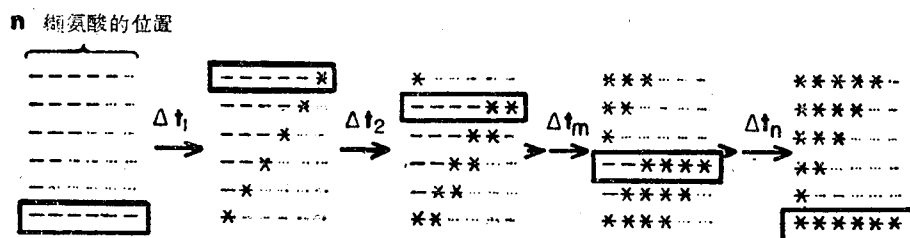


图 2

导入标记氨基酸后的时间成正比。这个反应模型的数学証明:完全合成后的鉄蛋白,其放射性按照下列方程式:

$$2Tt_{sy} = t^2.$$

其中 T 表示刺激鉄蛋白的合成后的时间, t 表示注射标记氨基酸以后的时间, t_s 表示完全聚合成一个鉄蛋白分子所需要的时间, y 对于 t^2 的依赖关系不仅是一个异常的动力学关系,同时仅有一个唯一可变的参量 t_s 。所以对于每一个实验观察到一个 t_s 值。图 3 表示在 11 只动物身上进行实验的数据,当 $t_s = 6.5$ 分时,和理論曲綫(实綫)一致。唯有用示踪方法方可証实这些动力学的报告,但不是証实图 2 中所述反应模型的正确性。

示踪方法已經成为研究从氨基酸到蛋白質途程上的中間反应与中間化合物的必要方法。我們的實驗室^[6]和其他實驗室^[7]已經确定:氨基酸可以被 ATP 与一个“激活酶”所“激活”而生成腺苷酰胺(amino acyl adenylate)。这些腺苷酰胺所具有的化学反应能力使它們成为蛋白質合成中合理的中間体。Hultin^[8,9]曾經指出,与腺苷酰胺性質相似的化合物是标记氨基酸結合到无細胞肝組織勻浆中的一个中間体。用示踪的实验証明,色氨酸腺苷(tryptophanyle adenylate)的生物合成过程中,当 O^{18} -色氨酸与 ATP、色氨酸激活酶及羧胺經過保温之后,在 5-磷酸腺苷(adenylic acid)中可以发现来自色氨酸上的 O^{18} 。

所有这些活化反应都对核糖核酸酶不敏感。几乎所有的情况下,很低浓度的核糖核酸酶就能抑制所有标记氨基酸結合到蛋白質中去。我們发现含有核糖核酸的蛋白質合成反应至少經過两步或更多的步骤,而这些步骤对核糖核酸酶的作用都是敏感的。

在細胞浆中存在分子量相当低的、分散的、并不与細胞顆粒結合的核糖核酸。这些核糖核酸与三磷酸胞嘧啶核苷(cytosine triphosphate)及一个酶起作用,而在末端加上一个胞核苷酸殘基。如果 ATP 同时存在,則胞核苷酸殘基將再与 5-磷酸腺苷的殘基相連。一个胞核苷酸和一个 5-磷酸腺苷的殘基加到每一个分子量大約 20000 的核糖核酸分子上去,在这个体系中其他核苷酸也会加上,但程度却小得多。这些末端的胞核苷酸殘基和 5-磷酸腺苷殘基的加入反应是可逆的,就是說,当同样的、連結着它們的酶存在时,过量的焦磷酸將迫使它們离开,成为相应的三磷酸核苷。

在与胞核苷酸基和 5-磷酸腺苷基相連的情况下, 这些核糖核酸能够从“激活酶”那里接收“被激活”的氨基酸^[12]。如果小心地处理这些核糖核酸的话, 氨基酸可以保持“激活”状态, 并能与羟胺反应、或能結合到蛋白质中去^[12]。由于几个氨基酸可以連結到核糖核酸上而彼此并不干涉, 因此蛋白质通过这种方式聚合的特异性, 似乎是可能的。

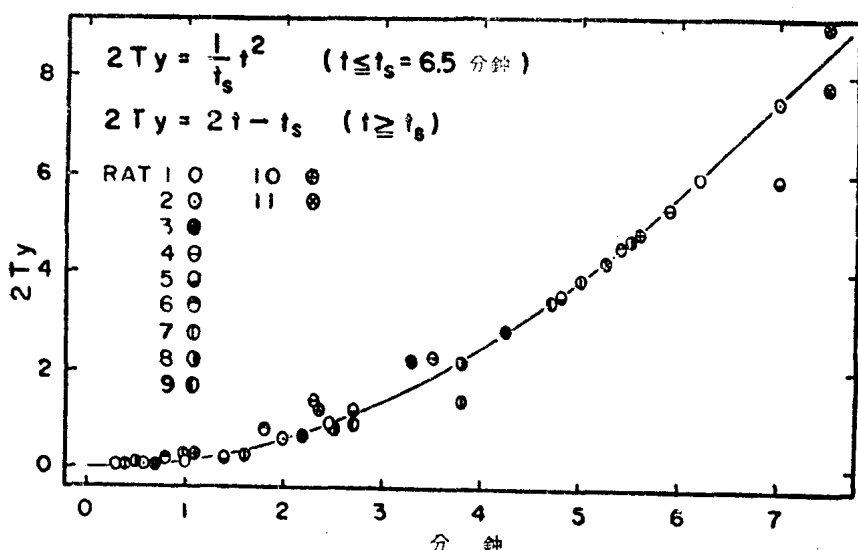


图 3

本实验室以前的工作^[14,15]已经指出, 无论在体外或活体内, 在标记氨基酸成为自由的完全蛋白质之前, 它们是結合到蛋白质上去, 并和细胞浆(微粒体)中的核糖核蛋白微粒結合起来。在体外这个反应依赖于核苷酸即三磷酸鳥嘌呤核苷。同样的依赖关系也在体外发现, 即“被激活”了的标记氨基酸由胞浆核糖核酸向核糖核蛋白微粒轉移的过程。

跟随着多肽鏈的聚集之后是蛋白质合成的第四步, 这一步知道得很少。副鍵(如双硫鍵)的形成、盘繞、团聚 (aggregation) 等, 在“天然”蛋白质产生之前都可能是必須的。我們发现, 在活体内, 血液供給的障碍就能立刻中断氨基酸的激活作用以及它結合到多肽中去的過程。但是, 蛋白质的生成却还会繼續几分钟^[5]。我們相信, 这是表明, 蛋白质合成的最后一步反应只要求很少的, 或甚至不需要能量供給。这个最終的反应在完整細胞内是一个自发的反应。

参 考 文 献

- [1] Loftfield, R. B., and Harris, A., J. Biol. Chem., 219: 151 (1956).
- [2] Retman, B., and Spiegelman, S., J. Bacteriol., 63: 419 (1954).
- [3] Halvorson, H. O., and Spiegelman, S., J. Bacteriol., 64: 207 (1952).
- [4] Monod, J., and Cohn, M., Internatl. Cong. Microbiol., Sympos. 4 (1953), Rome, Italy.
- [5] Loftfield, R. B., and Eigner, E. A., J. Biol. Chem., in press.
- [6] Hoagland, M. B., Keller, E. B., and Zamecnik, P. C., J. Biol. Chem., 218: 345 (1956).
- [7] DeMoss, J. A., Genuth, S. M., and Novelli, G. D., Proc. Natl. Acad. Sci., 42: 325 (1956).
- [8] Hultin, T., Exp. Cell Res., 11: 222 (1956).
- [9] Hultin, T., and Beskow, G., Exp. Cell Res., 11: 664 (1956).
- [10] Hoagland, M. B., Zamecnik, P. C., Sharon, N., Lipmann, F., Stulberg, M. P., and Boyer, P. D.,

Biochim. et Biophys. Acta, 26: 215 (1957).

- [11] Hecht, L. L., Stephenson, M. L., and Zamecnik, P. C., in preparation.
- [12] Hecht, L. L., Stephenson, M. L., and Zamecnik, P. C., Federation Proc., 17 — (1958).
- [13] Hoagland, M. B., Stephenson, M. L., Scott, J. F., Hecht, L. L., and Zamecnik, P. C., J. Biol. Chem., 231: 241 (1958).
- [14] Littlefield, J. W., Keller, E. B., Gross, J., and Zamecnik, P. C., J. Biol. Chem., 217: 111 (1955).
- [15] Keller, E. B., and Zamecnik, P. C., J. Biol. Chem., 221: 45 (1956).

健康及害病植物中磷 (P^{32}) 的吸收和轉移[†]

巴耳达奇 (E. Baldacci), 貝托 (E. Betto),
佛阿 (R. Foa), 叶耳皮-意大利 (A. Volpi-Italy)¹⁾

这是一篇关于用放射性磷(P^{32}) 在健康及害病植物中做的研究报告,目的是研究在健康植物中以及在病原与寄主竞争条件下的害病植物中磷的吸收和轉移。

1. 在健康植物中通过根的吸收

在第一組試驗中^[1,4],我們用烟草 *Nicotiana tabacum* (变种 Sansum) 及辣椒 *Capsicum annuum* 培养在存有 Knop 氏溶液的玻璃容器中,每一容器(容积500毫升)仅栽培一株植物,每株給以含 30 微居里放射性磷(P^{32})的 Na_2HPO_4 ,所用的植物是有 5—7 片叶子、高度达到 15—20 厘米的植株,让植株生长在室温 (20—27°C) 中,在自然光照条件下。在用放射性物质处理后的不同时期(从 6—16 天),按照我們在另一試驗中应用的方法^[3]来测定放射性。用銳利的軟木穿孔器从叶片切下一些小的圓片;不經過另外任何的处理就用盖革計数器計数。

我們发现同組植物中吸收的程度是不稳定的。因为要压低个体植株間的变异,就必须使植物生长在严格控制的条件下,并且用生长一致的同組植物。結果发现通过根給与的磷在叶子中的分布按照叶在植物上的位置而有量的不同。推测这情况是与叶序(这問題必須經過連續的試驗研究得更彻底)及組織的分生强度有关。我們观察到頂端年輕的叶子比基部年老的叶子累积的磷多,也观察到磷的累积量大小根据叶序排列有交替的差异。这些結果指出必須有处在稳定条件下同一相当位置的叶子作比較。

另一組試驗是在 15—20 天的菜豆 *Phaseolus vulgaris* (变种短 Borlotto, Vigevano) 上面做的,它培养在存有蛭石的容器中,在人工光照(用螢光管)条件下,保持在 $23^{\circ}\pm 2^{\circ}\text{C}$ 的温度中。在試驗的过程中,每一植株只保留两片初生叶,其余的叶芽全部都去除。 P^{32} 是以自由载体正磷酸給与的,每次以 45 毫升的 0.266 微居里/毫升 P^{32} 溶液噴洒在蛭石上(每株植物 12 微居里)。对照試驗是用另一組培养在 Knop 营养液中的菜豆做的(每一容器仅栽培一株植物,其中加 450 毫升的溶液),每株植物的营养液中加 60 微居里的 P^{32} ($= 0.133$ 微居里/毫升的溶液)。测定的时候,这两組植物的每一植株都在称过鮮重后浸入硝酸中 24 小时,然后取这液体 0.1 毫升做样品,在紅外灯下干燥,用盖革計数器計数。在作一般的本底及衰变的校正后,用每

[†] “第二届和平利用原子能国际会議文献编号” A/CONF. 15/P/1389, 意大利,原文为英文。

1) 米兰大学植物病理学研究所

分钟每克鲜重的计数示于表 1, 表中亦指出了相对于所给磷的吸收百分数。

这材料指出两组植物的吸收率是不同的。我们发现, 蛭石中的植物最高吸收量是在最早的时期而营养液中的植物却不断增加磷的吸收。我们也注意到蛭石中的植物吸收大量的 P。

表 1 生长在蛭石中及营养液中的植物吸收率的比较
(脉冲数/分/克及每克鲜重吸收磷的%)

测定日期	蛭石中的植物		营养液中的植物	
	脉冲数/分/克	% P	脉冲数/分/克	% P
第 4 天	56,989	3.78	69,191	0.86
第 8 天	56,116	3.72	142,802	1.73
第 11 天	—	—	162,253	2.03
第 15 天	74,447	4.94	196,623	2.46

在第 8 及第 15 天达到营养液中吸收的两倍, 然而也必须考虑到营养液中 p^{32} 的浓度是蛭石中的一半。

2. 磷在健全植物茎上的吸收情形

我们用两种方法研究 p^{32} 在茎上的吸收情形。换句话说, 就是用羊毛脂法及注射法。为了把这个试验简单化, 对于后者我们采用了熟悉的 Roach 方法: 在靠近注射点的地方, 我们装了一只指形瓶, 用一根针将一小段棉纱引进植物的茎中, 棉纱的末端浸在充满放射性溶液的指形瓶中。用这方法, 磷的吸收很完全而且也很快, 在较短的时间, 换句话说, 只在 5—6 天内就达到最高吸收量。不过, 这方法有些缺点, 最主要的是在相等的时间内溶液的吸收量不同, 特别是在不同的植物间相差更大。另外, 要放置棉纱常在正确的位置上, 使之能够碰着同样的维管束, 这也是有困难的。在任何情况下, 当需要吸收磷很快而不需要比较不同的植物时, 这方法是实际的和有用的。

磷与羊毛脂混合施用的试验是在培养于蛭石中的菜豆上面做的; 应用第一节中所讲的方法培养。磷溶液(以正磷酸为载体)是混合在羊毛脂中的。它被用在两片叶子的附着点及基部第一个节中间的茎上。也研究了一种具有扩展性的物质, Twen 80 的作用。每克羊毛脂中加 0.25 克的 Twen 80 进行研究。为了说明给与磷的吸收量, 就要在用制备品处理的前后连着容器一起称重, 这样测定用掉的制备品重量。从得到的重量(以毫克计)可以计算(在决定每毫克制备品的比放射性后)每株植物的总放射性。所有的测定都象上面讲的那样在浸过硝酸后进行。两片初生叶、茎的非处理部分及每株植物的芽都分别分析, 相对结果示于表 2。

表 2 磷与羊毛脂混合施用于茎上的吸收
(脉冲数/分/克及每克鲜重吸收 % P)

植物分析的部位	磷 + 羊毛脂		磷 + 羊毛脂 + Twen 80	
	脉冲数/分/克	% P	脉冲数/分/克	% P
叶	4,274	0.04	17,517	1.87
茎	1,846	0.17	12,138	1.30
芽	12,683	1.20	67,706	7.24
整株植物	3,073	0.29	20,425	2.18

从表上的结果说明, 加进 Twen 80 显明地有利于磷的吸收。当磷与羊毛脂混合施用(比

单独用羊毛脂的約高七倍),从植物个别部分看,較大量的运输是向着芽及初生叶的方向而較少的量輸送到处理部位的下方。

3. 单独施用或与其他物质混合施用的磷通过叶子的吸收

在另一組的試驗^[1]中,我們以下列各种磷的混合物施用在菜豆的一片初生叶上进行試驗,用磷:磷 + 多乙烯乙二醇 400 + 吲哚乙酸;磷 + 甘油研究磷的吸收及轉移。植物应用第一节中所提出的方法培养。每株植物仅保留两片初生叶。混合物的施用总是以 0.5 毫升固定量的水溶液噴洒在叶子的上表面,以 20 微居里/毫升的磷保持在“自由载体”正磷酸中。多乙烯乙二醇及甘油的浓度为 1%,吲哚乙酸(IAA) 用 100—20—10 p. p. m. 的浓度。

每株植物初生第二片叶及莖中的吸收与轉移都分別进行測定。所有的測定都是在混合物給与的第 11 天进行的。象上面指出的方法,用盖革計数管測定浸在硝酸中的植物及硝酸溶液的放射性强度。这試驗是連續地进行的,每一結果都示于表 3。

表 3 磷通过叶子的吸收
(脉冲数/分/克及每克鮮重轉移的 % p)

試驗号数	应 用 的 混 合 物	脉冲数/分/克	% P
1	磷	20,361	2.15
	磷 + 乙二醇	29,772	3.14
	磷 + 乙二醇 + IAA 100 p. p. m.	26,899	2.84
2	磷	21,342	1.91
	磷 + 乙二醇 + IAA 20 p. p. m.	31,741	2.85
	磷 + 乙二醇 + IAA 10 p. p. m.	37,979	3.41
3	磷	22,486	1.80
	磷 + IAA 10 p. p. m.	23,340	1.86
4	磷	37,815	3.15
	磷 + 甘油	62,274	5.19

从上表的材料說明吸收 11 天的时候 P^{32} 轉移的总量,每克鮮重約为給与量的 2—3%,在根吸收的試驗中也观察到与这多少有点接近的数量。我們也观察了放射性溶液中加入多乙烯乙二醇 400 或甘油的,在这情形下可能引起 P^{32} 的吸收量增加 50%。反之,单独加入吲哚乙酸或与乙二醇混合应用的,并未見到磷的吸收与轉移有明显的增加。

另一組在菜豆上的試驗是培养在营养液中做的,磷是通过叶子給与的。我們发现有一部分磷从根渗出。营养液中酸越多,渗出量越大。在磷給与的 14 天后, pH 3.5 的溶液中含磷量高于 pH 6.5 的 10 倍。在任何情况下,分泌的磷占施用总量的极小百分数,至少在我們試驗的植物种类及我們工作的条件下是这样的。

4. 在損伤組織中磷的吸收

为了研究磷在損伤組織中的吸收,我們用生长在 Knop 氏营养液中的烟草做了一系列的試驗,用金刚砂輕擦引起損伤,就象引起实验性的病毒傳染一样;以正磷酸为“自由载体”的 P^{32} 在摩擦前的不同時間及当摩擦的时候加进营养液中。供試的植物仅在放射性溶液中放 4 天,而全部試驗的时间都保持在温度 $18 \pm 2^\circ\text{C}$, 相对湿度 $60 \pm 5\%$, 用螢光管人工照光的条件下。摩擦仅在叶子的一半施行,使叶子沿着主脉分为两个部分。在損伤发生的第 3、6、10 及 12 天,按照已經講过的方法,从处理的叶子切下几个小的圓片,用盖革計数器測定放射性强度。根据

計数值計算损伤的一半及未损伤一半的比值，指出較大量的磷累积在损伤的部位。比值的变化从 1.3 到 2.7，它們随着 P^{32} 的給与和叶子的磨擦中間經過的时间减少而增加。这意思就是說，就我們所能告訴的，在损伤叶子的恢复过程中需要的磷大部分是由培养液供給的。实际上，我們不得不推断，在磷的給与及损伤的产生中間經過的时间很短而植物中游离的放射性磷离子却較多。最后，在短時間內向损伤部位方向轉移的量較高，然而；这中間的时间增加时，利用率就較小。

另一組試驗^[5,7]也証实了摩擦增加磷的需要，我們用菜豆做了自动摄影， P^{32} 是在损伤产生前 48 小时給与的。这試驗象普通一样，在叶子的一半用金刚砂摩擦組織形成损伤；另外的一半，在表皮层与叶肉部分造成一些更深更集中的损伤。自动摄影中（在损伤产生 4 天后）（图 1）可能观察到一些累积磷的部位，它符合于金刚砂摩擦的斑点。在較重的损伤部位沒有累积，因此仅在輕伤部分有磷的需要。显然，較重的损伤經過另外一种疗伤程序。

第三組試驗是在菜豆上面做的。在試驗时期，一組植物保持在相对湿度 $60 \pm 5\%$ 的环境中，另一組保持在相对湿度 95% 中，都給与磷 48 小时，当 P^{32} 給与的第 2 及第 12 天后兩組植物都造成损伤。产生伤害 3 天后进行自动摄影。保持在一般情况下的相对湿度（在这湿度中，伤害发生在两天后）中的植物，一般都看到在它的叶子损伤部位有 P^{32} 的累积，保持在相对湿度 95% 中的沒有累积，这說明损伤部位磷的需要与叶面蒸騰有关。在給与磷的 12 天后引起损伤的植物，甚至是保存在一般情况下的相对湿度中，也沒有磷的累积。我們的意見，这事实說明，损伤叶子恢复过程中需要的磷絕大部分由培养液供給非由植物供給。

5. 在感染病毒的組織中磷的吸收

我們比較了局部感染病害的同一叶片兩半之間的吸收程度（只有一半用病毒感染）。为了进行試驗，我們用馬鈴薯 X 病毒感染蔓陀蘿 *Datura stramonium*，把它培养在营养液中。在

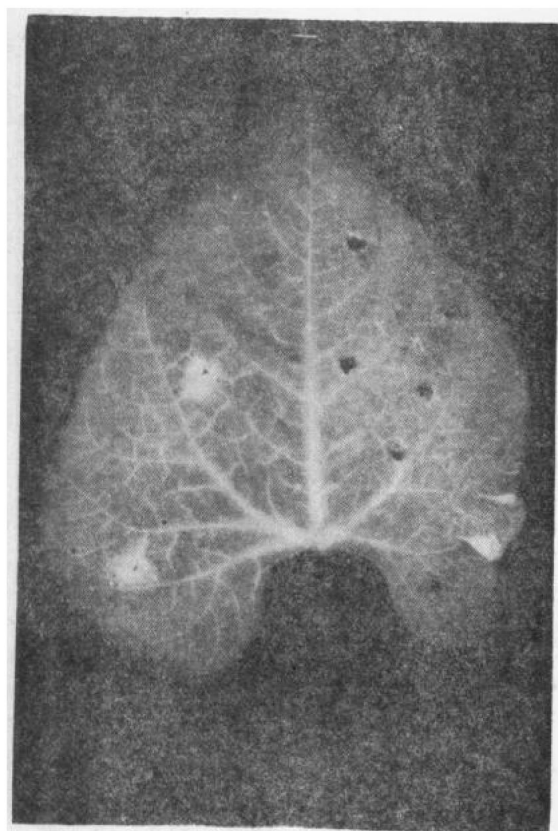


图 1 一菜豆叶子的自动摄影：右边：用金刚砂引起的伤害；左边：用針引起的伤害。

感染的时候加 P^{32} 到营养液中。感染的半片中累积的比对照的多 4 倍。累积不能完全归之于病毒的存在，另外的因素亦同时发生作用的。象上面所講的，在这些因素中，损伤引起感染，感染本身带来恢复的过程及細胞的坏死。当然，要区别损伤、感染、恢复、細胞坏死等因素对病毒累积磷的关系的大小是极困难的。

6. 在专性病原菌感染的叶中磷的吸收

在用菜豆单孢锈菌 *Uromyces appendiculatus* 感染菜豆的試驗中，我們研究了当发生最典型的病害时寄主植物与病原菌对磷的競争。試驗的第一組^[4]， P^{32} 是通过根給与的，每株植物都是在两片初生叶的一半引起感染时給与的。放射性強度是用盖革計数器測定的：結果，在

感染的叶子中磷的量比健全的多。在这种情况下，不需要损伤組織来引起感染。随着感染日期到寄生物孢子堆形成孢子中間的时间增加，害病組織与健全組織間磷含量的比值变化从 1.12 到 1.44。在感染的組織中有較大量的磷累积，这可归因于病原菌或者寄主細胞或这两者的需要增加。

为了进一步进行試驗，我們还是用自动摄影方法做了第二組試驗^[7]。在試驗时，感染了整片的叶子。在感染前 48 小时，用 Roach 氏方法給与 P^{32} 。自动摄影是在感染后第 3 天，也就是处理后第 5 天进行的(图 2, A)，磷仅在叶脉中有相当的累积；但然后(感染后第 5 天)在叶脉間也观察到了有累积的小斑点(图 2, B)。它符合于以后将变成过敏性斑点的部位。在过敏性斑点出現前 24 小时，磷的累积已經很明显。当病害发展时，特別在感染后 7 天，观察到叶脉中磷的减少(图 2, C)。在第 20 及 30 天，病原孢子中累积的磷多于已經形成孢子堆的叶組織部分。在第 20 天，孢子中磷的数量高于叶組織的 16 倍，第 30 天时 22 倍。

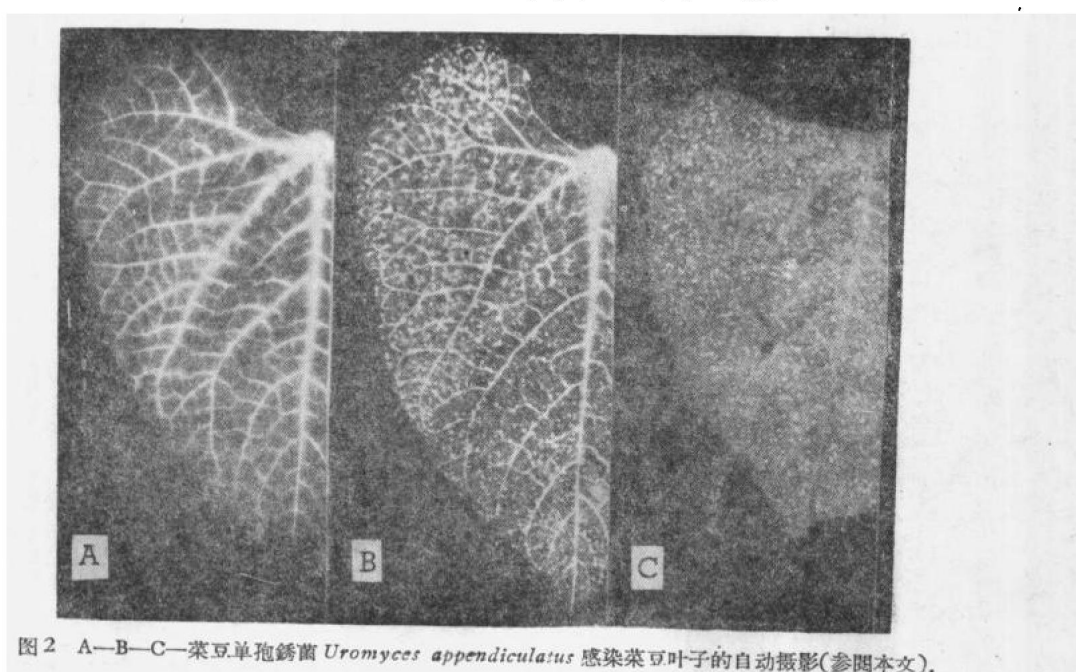


图 2 A—B—C—菜豆单孢锈菌 *Uromyces appendiculatus* 感染菜豆叶子的自动摄影(参阅本文)。

在这結果的基础上，我們相信，当病害开始时，叶子被感染部位磷的累积主要是由于寄生物的侵入及吸器的形成，是由于它們引起了叶組織細胞对磷需要的結果。我們想可能是磷从叶脉轉移到了被感染的柔軟細胞組織部分。因此，当病害发生时，看到在这些地方 P^{32} 含量的改变。在孢子堆形成后一直到孢子成熟时，病原菌总是把磷轉移到叶肉細胞中貯藏起来。病害发生时，过敏性斑点累积的磷与金刚砂摩擦引起损伤的情况相同。

参 考 文 献

- [1] Baldacci E., Betto E., Amici A. — Ricerche sull' impiego del P^{32} nella fisiologia e patologia dei vegetali. Nota 1^a. Bollettino Società Italiana Biologia Sperimentale, XXIX, 7: 1357—9, (1953).
- [2] Baldacci E., Betto E., Amici A. — Il metabolismo del fosforo nei tessuti verdi lesionati studiato con P^{32} . Phytopathologische Zeitschrift, 23, 3: 335—40, (1955).
- [3] Betto E. — Sui metodi di analisi diretta della radioattività da P^{32} nei tessuti vegetali. Il Laboratorio Scientifico, III, 6: 173—8, (1955).
- [4] Baldacci E., Betto E. — L'impiego del P^{32} in biologia vegetale, come tracciante. Difficoltà metodologiche e valutazione dei risultati. La Ricerca Scientifica, 26, 5: 1425—32, (1956).
- [5] Baldacci E., Betto E., Foa R., Volpi A. — La richiesta di fosforo nei tessuti di piante invase da funghi o da virus, esaminata con l'impiego del P^{32} . La Ricerca Scientifica, 27, 9: 2674—6, (1957).
- [6] Betto E., Foa R., Volpi A. — L'assorbimento e la traslocazione del P^{32} su piante di *Phaseolus vulgaris* in presenza di glicole polietilenico e dell'acido indolacetico. Atti Congresso Scientifico IV^a Rassegna Internazionale Elettronica Nucleare, Roma, 451—6, (1957).
- [7] Betto E., Foa R., Volpi A. — La competizione per il fosforo fra *Uromyces appendiculatus* (Pers.) Link e *Phaseolus vulgaris* L. studiata con P^{32} . Phytopathologische Zeitschrift, 32, 3: 283—92, (1958).

(黄惟讓译 王鳴岐校)

在多基因体系中X射线诱发突变[†]

A. A. Buzzati-Traverso, R. E. Scossiroli

在突变方面,如突变的自发率与诱发率,突变与所用电离辐射的定量关系,和突变有害于物种等的近代看法是全部建立于我们对主要基因的知識。由于突变效应的显著性,因此突变很容易检查出,这事实已经集中了遗传学家的注意力去寻找按照孟德尔图案遗传的相对性状。这在动植物和人都是这样,但从关于定量性状的遗传研究看来,在染色体許多主要基因之間,可能还有为数更多的多基因,它們共同控制着定量性状。这些多基因体系已经表明了它們在决定动植物具有经济价值的性状中起重要作用。可能,这些多基因体系对性状的控制,如大小、外形等也起着重大作用,这些性状肯定在动植物的进化中也是很重要的。

多基因体系的自发或诱发突变率的近代資料实际上是没有的。人們只能利用基于起源于单元体染色体加倍的原始同质結合子品系中遗传变异数目而得的有限的間接估計的材料。East (1935)确定在烟草中一定有一个影响計量性状的微小突变的很高的发生率。长期的选择实验也提供了估計多基因突变发生的某些証据。Castle (1951)提出在老鼠头中性状修飾的基因突变率是1/7000。鉴于估計属于多基因体系基因数目的困难,如上述的尝试势必是不精确的,多基因体系中用电离辐射诱发突变率的材料,除了由 Timofeeff-Ressovsky (1934)在果蝇中得到的关于诱发成活力突变种(viability mutants)可能性的原有材料而外,完全缺乏。目前有关突变过程知識,似乎还在迫切地去积累在多基因体系中自发突变率和诱发突变率問題上的証据的阶段。由于这个原因最近十年来在我們实验室中已经做了几个实验以試驗:(1)X射线能否诱发形态上和生理上的多基因突变;(2)对于多基因体系自发突变种是否自然发生的;(3)自然选择能否利用诱发“有利”突变种产生“更好的”遗传型;(4)在羣体中增加突变率能否增加适应特殊环境的速率;(5)用电离辐射人工选择多基因突变种的诱发可否改变主要的数量性状的平均数,这个数量性状在新诱发的遗传变种性不存在时对选择是不再起反应的。

我們扼要地說明上述几点获得的証据。

1. 在果蝇(*Drosophila melanogaster*)的人工羣体中多基因突变的诱发

当果蝇羣体在有效食物和空間的恒定条件下保持許多代,它們充滿了四周环境并达到了很恒定絲毫沒变化的平衡数。在这个实验中羣体的密度达到了极端的水平,动物变得十分拥挤,十分強化的自然选择有利于更好适应实验条件的遗传型。这說明了,如果遗传变异性是存在于基本原种之中,被多基因体系控制的性状在如此拥挤的条件下在几十世代內起着可以辨認的改变。这些改变可以包括不孕性、发育的速率、寿命和体重。影响这些多因子性状的多基因頻率的改变,是在产生对于羣体來說具有更高适合性的新的平均遗传型的方向上发生的。于是不孕性将消失,生殖力将提高,发育速率加快,寿命增长,体重增加,以及翅的大小将减小。

[†] “第二届和平利用原子能国际会议文献”编号 A/CONF. 15/P/1391, 意大利,原文为英文。

假如用最初不具有或具有很微小遗传变异的果蝇来着手相似的实验,那就可以推断,除非有影响上述适应因素的多基因起了突变,因而得到新的遗传性变异,那么在时间进程中上述性状才可能起改变,而达到更高的适应性。按照这样的看法,假如电离辐射产生多基因突变,那

表I 无刚毛缺失果蝇的百分数

实验开始后的天数	群体 1 控制	群体 2 控制	群体 3 2000 r	群体 4 2000 r	群体 5 4000 r	群体 6 4000 r
360	0.00	0.00				
363			54.13			
367				2.03		
370					20.57	
374						45.06
433						78.24
437					67.80	
451			68.59			
458		0.00				
474	1.31					
483						99.18
497					83.93	
503				7.98		
509			83.16			
523		0.00				
528	2.01					
552						100.00
591					96.92	
593				9.49		
598		2.93	88.62			
605	7.06					
610	12.91					
615		9.69				
617			90.31			
619				24.91		
620					99.16	99.92
696	30.37					
706		34.82				
710			93.44			
718				59.16		
724					95.57	
736						100.00
851	80.38	93.18		84.21	100.00	100.00
859			94.55			
892	89.86					
902		97.09				
906			92.49			
908				89.13	100.00	100.00
943	96.99					
957		98.41				
963			91.34			
972				97.74	100.00	100.00

么在照射羣体中可测的改变将高于对照的或未經照射的羣体。

这样的实验在我們实验室中已經完成了,在每一个实例中都得到了正面的結果,这說明X射线能增加影响果蝇生理和形态性状的遗传变异;以及在实验条件下,自然选择能积累这些給予个体以更大适应性的遗传变异。所以才能观察到經处理过的羣体适应的速度是較未經处理的羣体为快。某一些这种实验的資料以前在別处已經叙述过。表 I 以图表說明这些实验之一所得結果的类型,在这实验中所用一种特殊品系是以无刚毛突变种的純質結合子所登記的,这在是成年果蝇身上产生显著縮短的主要刚毛突变种。为了排除其他实验品系可能污染它的机会,所以把这突变包括在品系中。此外这品系对三个长染色体将是基因純化的。

这个实验开始了将近 24 代后,羣体的每一代受到 2000 r 或 4000 r 剂量X射线处理后,及在X射线照射的羣体已經比未經X射线照射的羣体达到較好的平均适合度以后,可注意到在經处理过的羣体中个体具有刚毛的长度比本来无刚毛品系长一些,可用一种假設来解释这事实,那就是X射线或者是在无刚毛位置上誘导了回复突变或者是誘发了影响刚毛长度的修飾因子,而誘发突变种比无刚毛突变种具有更高的选择值。

在差不多二年以上、相当于 50 代的时期中,测定在六个羣体中出現的无刚毛缺失果蝇的个体証实了这解释。如在表 I 中所看到的,无刚毛缺失果蝇增加数目的級数所揭示的适应过程,在X光照射的条件下比在未用X光照射有較快的进行速度。在处理过的羣体中观察到第一批有刚毛果蝇以后几个月,具有相似表型的果蝇也出現在对照的羣体中,当实验不再繼續时,六个羣体或者是新产生的性状的个数已經达到 100%,或 90% 以上的果蝇具有改变的表型。

从六个羣体分离出来的有刚毛果蝇的遗传分析,表明刚毛的延长并不是刚毛缺失位置回复突变的结果,而仅是由于影响刚毛长度的几个修飾因子的效应。統計六个品系間的差异以及六个有刚毛型間的杂交分析,六个羣体的每一个羣体中的不同修飾因子体系已經被选择出来。由这以及有很相似結果的其它报告(Buzzati-Traverso, 1954)所得出的結論,即在這些实验中电离辐射确实在多基因体系中誘发突变,以及相类似的过程仅仅是以較緩慢的速度发生在对照的羣体中。

在多基因体系的情况下,电离辐射的效应与对于主要的基因的效应是相似的,也就是使自发突变过程加强。可以被我們所試驗証明的多基因突变,很显然只是那些使羣体中个体增加了合适性的突变,这能确定X射线誘发了更多的有害多基因突变种以及它們已通过自然选择过程被清除了。同样的过程以較慢速度发生在未經处理的羣体中。这些材料促进了目的在于测定多基因体系中自发突变率和誘发突变率以及估計这样的遗传性改变的加倍剂量的当前研究。

2. 在人工选择的品系中多基因突变的誘发

动植物育种家的經驗表明了,当在杂交育种方式中着手选择数量性状时,开始时对于选择的反应是很显著的,但是随后漸漸向上达到最后似乎得不到更多进展的平稳状态。現在可以提出問題:如拿一品系,这个品系的某些性状已經經過了好几代的选择。以及这种不能为进一步的选择所改变的性状已达到了平均值,是否可能用电离辐射来誘发新的遗传变异性突破頂点,使性状的平均数达到一个較高的水平,从而提供选择新性状的条件。

为了回答这問題,在果蝇(*Drosophila melanogaster*)中用伯明翰大学 Kenneth Mather 教授所提供的特殊品系完成了数量性状——硬胸刚毛(sternopleural hairs)的人工选择实验。从两

个亲緣不同的果蝇品系間杂交得到的第一代,刚毛数的平均值是 18。对較高的刚毛数选择了六代以后, Mather 教授得到的值在 26 左右。虽然繼續嘗試去改变这个平均数却没有得到更大的进展,已达到了顶点。这个材料似乎很适合于檢驗在探测硬胸膈刚毛数目的多基因体系中誘发新的遗传突变性的可能性。

应用 16.7% 选择压力选择差异为 1.45 标准偏差的这些性状的象系选择,是在 Mather 教授的品系 (Scossiroil, 1954 a, 1954 b) 所遗传下来四个族系着手的。采用家系选择的方法是因为它提供了較个体选择更高的效率,因为在后一代中应用了人工选择,在随而发生的新一代中对于选择性状,不用人工选择,自然选择亦能发生。

选择消除不孕性和恢复能育性的結果,也能从这样的培育方法而得到。

四个品系中的两个族系每隔二代周期地用 X 射綫处理,对处女雌雄蝇每次剂量是 3000 r,而其他二个族系不处理为对照。

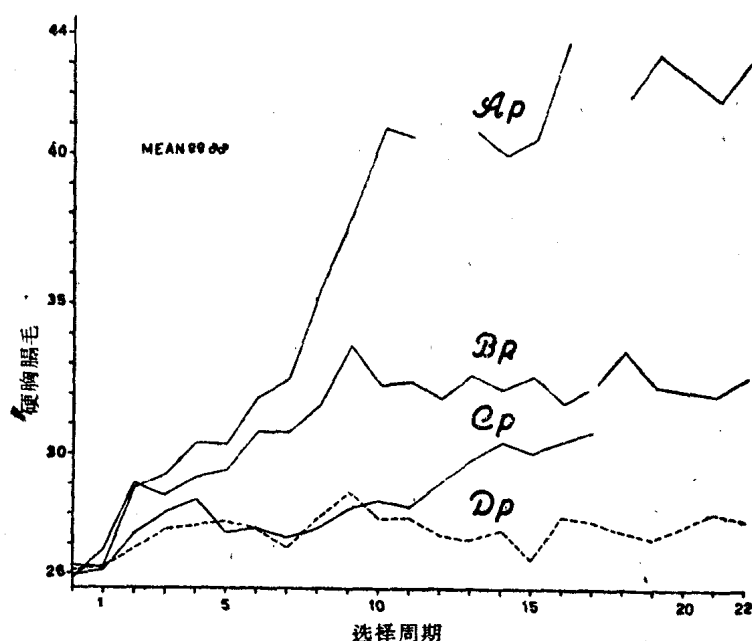


图1 在二个經X射綫处理的族系(Ap 和 Bp)以及未經X光处理的族系(Cp 和 Dp)中人工选择高数量的硬胸膈毛的級数

如图 I 所示,对照族系沒有发生任何可識別的变化时,經X光照射的两个族系对于选择有了明显的反应,遗传分析表明了X光照射的族系中已发生了变异性的显著增加,以及在遗传型和表型上均已显示出来。选择已經利用了新发生变异性成功地突破了顶点和把两个处理过的群体的平均数改变到显著的高度。

在这实例中和以前試驗一样,我們的資料可这般解释,假定新变异性是由于誘发了影响选择性状的多基因突变而产生的。除非是在少数世代反应后达到了新的顶点而外,进展不能无限繼續的事实可以用这样的事实来解释:进展是伴同不孕性的增加和可育性的减少而获得的,在选择性状的进展与降低合适性中間的平衡似乎是二元体的遗传結構所固有的,或許在X光照射过的选择較低刚毛数的其他族系中,缺少反应是由于同样的机制。在X光照射过的族系中也发现了遗传变异性的增加。