

植物育种中的示踪技术

FAO/IAEA 原子能联合应用处



科学出版社

植物育种中的示踪技术

FAO/IAEA 原子能联合应用处

马昌麟 温贤芳 等 译

内 容 简 介

本书系论文集，内容包括植物育种中应用示踪技术的必要性及其前景；示踪技术用于测定植物根系活性、植物光呼吸生理及其对产量的影响；示踪技术用于研究植物生理生化过程、植物病理及作物产量的构成等方面理论和实验方法。

本书可供应用同位素示踪技术研究植物育种的科学工作者和农业大专院校有关专业师生参考。

The Joint FAO/IAEA Division of Atomic
Energy in Food and Agriculture

TRACER TECHNIQUES FOR PLANT BREEDING

International Atomic Energy Agency
Vienna 1975

植物育种中的示踪技术

FAO/IAEA 原子能联合应用处

马昌燧 温贤芳 等译

责任编辑 王爱琳

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1981年9月第一版 开本：787×1092 1/32

1981年9月第一次印刷 印张：4 3/8

印数：0001—3,120 字数：97,000

统一书号：13031·1677

本社书号：2300·13—10

定 价：0.70 元

译 者 的 话

同位素示踪技术在生物学和农学研究中起着重要的作用，成为研究生命活动不可缺少的重要工具。随着我国农业生产和农业科学的研究发展，同位素示踪技术已广泛地应用于农业科学的各个领域，并取得了十分可喜的成绩。

为了向我国科学技术工作者介绍国际原子能农业应用的新技术，我们翻译了这本书。本书较全面的介绍和评价了应用同位素示踪技术在植物育种中鉴定和筛选优良基因型的方法和前景，对从事原子能在农业中应用的科学工作者有一定的参考价值。

参加本书翻译的有马昌麟、温贤芳、余雅福、郝心仁、刘拓元。

在翻译过程中承徐冠仁教授的热情支持，并审校了部分译稿，特此致谢。

由于我们业务水平所限，译文有错误之处，希望读者批评指正。

译者

1979年8月

前　　言

植物育种中应用示踪技术的专业会议于 1974 年 12 月 2—6 日在维也纳举行。这次会议的目的是评价示踪技术帮助植物育种学家鉴定和选择优良基因型的前景，并提出相应的建议。

参加会议的科学家来自十个不同的国家，他们是在利用同位素示踪技术方面有经验的植物育种学家、生物化学家、植物生理学家和植物病理学家。

由于这是由联合国粮食及农业组织 (FAO) 和国际原子能机构 (IAEA) 联合召集的第一次会议，因而讨论的问题很广泛。许多可能有效地应用示踪技术的领域仅仅提到一下，应该进一步探索。结论和建议要求人们注意植物育种学家已经应用可行的示踪技术进行研究的那些领域。

本书的内容包括会议上的报告和讨论、结论和建议等。

目 录

前言.....	iii
引言.....	A. Micke 1
需要有更好的选择方法.....	
一个植物育种学家的意见.....	H. Hänsel 4
果树育种中应用示踪技术的必要性及其前景.....	
.....	S. W. Zagaja 11
应用同位素研究光呼吸的生理学和生物化学及.....	
其对作物产量的影响	A. J. Keys 等 17
在植物细胞壁多糖生源学中的酶.....	
用示踪技术观察酶的特性.....	D. B. Dickinson 26
用于研究植物生理特性的一些核技术.....	R. Antoszewski 35
植物育种工作中的示踪技术.....	F. G. H. Lupton 43
应用示踪技术研究种子作物的产量构成.....	V. Stoy 60
应用核方法测定根系的活性.....	V. Haahr 76
饲料牧草的生理选择标准.....	J. P. Cooper 85
利用示踪技术研究寄主与寄生菌的关系.....	K. Mendgen 95
测定生物产量、蒸发和蒸腾、根生长和营养价值的核技 术.....	E.-G. Niemann等 102
应用小麦胚转移核糖核酸(tRNA)氨基酰化-同位素 稀释法筛选改进了蛋白质含量和质量的基因型...	
.....	M. Denić 109
结论和建议.....	121

引　　言

A. Micke

考查目前世界的食品状况后表明：

- (1) 在将来很长时间内，我们需要有更多的食品。
- (2) 我们需要有最经济的利用输入能量、水分和矿物养分生产食品的方法。
- (3) 我们需要有从营养观点和工艺观点看来质量都很好的食品。
- (4) 我们需要有安全生产食品的措施，以防止害虫、疾病和环境毒物的危害以及对生产系统的有害影响。

这意味着完成这些任务涉及到农业科学的各个分支，而植物育种将起主要的作用；然而它的进一步发展将越来越取决于与其它农业学科的相互影响，主要是植物营养、植物生理和植物保护方面。植物育种学家通过杂交、近亲繁殖和诱发突变能够控制作物的遗传结构，控制的目的在于选择生产力高的、抗性强的和有经济价值的基因型，而只有掌握合适的方法才能完成这样的选择。目前植物育种学家采用的所有筛选和选择方法的效力有限，对于完成未来的任务是不能胜任的。新技术的发展导致产生更快的、更便宜的和更精确的分析方法以测定重要的植物成分，这样的技术将不断发展，未来的植物育种学家必需熟悉更复杂的方法，并求得与有专门技术专家的团体协作。

在这方面，我们想研究示踪技术和有关的核技术作为植物育种中的工具的前景及其可能性。

在基础植物学和应用植物学中，已广泛使用同位素标记示踪物来研究吸收过程、同化过程、生产过程、转移过程、贮藏过程以及各种有机和无机化合物的排泄过程。虽然在许多情况下，研究者观察到了由遗传决定的这些生命过程的差异，但是很少利用这样的知识创造高产、高效、抗性强或质量好的植物栽培品种。

首先是由于植物育种学家认为，这些研究植物生理特性的技术用于大规模的植物育种工作中是太烦琐和太费钱。此外，似乎是多数植物育种学家既不知道根据基础生物过程估计遗传差异的可能性，也不知道通过遗传控制这些过程以改善植物产量的前景。所以看来有必要收集和分发这样的资料：即关于借助示踪技术通过基因型的鉴定，首先是某些重要生理过程的测定，以改进植物产量的可能性及其前景的资料。

为使育种工作取得成功，需要有有效的选择方法。目前在选择高产品种时主要限于在田间试验以测定作物的经济产量。毫无疑问，由此而得的最终产物的产量和质量会受到许多遗传因素的影响，如果遗传学家和植物育种学家在他们的手中有适当的方法，能确定和估计导致最终产量的步骤，则有可能个别的或在某些组合中控制遗传因素。对植物育种学家有用的方法应当是便宜的，并易于应用到成百或成千的个体植株中。对目的在于通过遗传改善谷物营养价值的育种工作，目前已研制出或正在研制在很大程度上满足了这个条件的核技术或非核技术的分析方法，但对其它重要植物育种目标仍然大量地需要有适当的方法。然而我们很想知道在什么情况下需要新的和更好的选择方法，以及在什么范围应用示踪技术可能是有帮助的。

谷类育种学家在育种圃中采用的选择方法，对许多重要

的经济作物是不能采用的，因为它们的生命周期长，个体植株需要大的空间，或者它们缺乏有性繁殖。为此需要有能迅速地和定量地评价个体以及群体植株重要生命过程的新方法，这些方法如果用于整体植株或在另一些情况下用于分离的植株的一部分应是非破坏性的，可以认为在这样的情况下应用示踪技术将有重要的作用。在无性繁殖育种的植株中，要鉴定和分离由诱变剂引起的植株扇形体的遗传变异时，采用这种方法帮助估计植株不同部分的遗传差异将有特殊价值。

在今后，植物育种学家可能越来越借助于利用试管内培养的单细胞群体或营养组织，研究试管内植物的潜在能力是利用示踪技术很有希望的一个方面。另一个要考虑的重要方面，是利用示踪技术研究植物与微生物（如病原菌或固氮细菌）的相互影响。可以预料研究这样的相互影响，将使我们获得新的和实用的利用同位素示踪技术或不利用同位素示踪技术的选择方法。

考察植物育种中利用示踪技术的可能性及其前景，需要估计在什么情况下，它是测定某些重要植物特性的较便宜的、更精确的、更有效的或唯一可能的方法，和在什么情况下与其它可取得的方法相比较，它是更费钱的、更不精确的和过于复杂的方法。如在不同的情况下每种方法有它的优点一样，用示踪方法实际代替其它方法的情况是很少的，因此植物育种学家在选择方法时，最重要的是要明确规定是在什么情况下使用这种方法。

在这次会议上不可能对每一种作物和每一问题都提出详细的意见，然而希望详尽讨论的例子能引起一些想法，并促进关心这一问题的研究所的工作得到发展和增加必要的设备。

需要有更好的选择方法

一个植物育种学家的意见

H. Hänsel

摘要

文中叙述了主要的育种目标，提出了从理论上考虑可能的遗传组合与任一植物特征产量的相关性，列举了在选择产量以及品质时，植物育种学家所需要的理想型的特征以及植物育种学家要求有更多资料的问题。

在本文中我想介绍一个植物育种学家的意见，他多少是熟悉用遗传方法和生理方法分析育种目标或合乎需要的种的特征的现代趋势。

我们的主要育种目标是产量以及产品的物理特性和化学特性。对于许多植物不是生物产量而是经济产量，即被人们利用的生物产量这部分特别受人重视。

这个经济产量是一个中间产物，在禾谷类作物则是植物生长的最终产物，它取决于许多基因和随不同基因型而变化的基因之间的相互影响，也取决于随不同季节及不同地点而变化的许多环境因素和环境因素之间的相互影响。尽管如此，植物育种学家还是在单一的环境条件下从单株开始，选育在不利环境条件下的稳定高产品种。但是他知道根据单株或单株后代的性能预言其品种的生产能力和适应性是不可能的，

由于这个原因，他宁愿研究有高度遗传力并且产量呈现正相关的易测量的产量亚特征。

从理论上考虑，遗传力大小与任一特征产量相关性的可能组合表示如下：

遗传力 (H)	与产量的相关性 (C)
高	高
高	低
低	高
低	低

(为了简化起见，遗传力和相关性表现为“零”和“中”的未加考虑)。

在植物种内，理想组合即“高 (H)-高 (C)”特性是很难实现的，否则整个问题就立刻解决了。然而不能否认，在特殊杂交中可能发生罕有的例外(例如将农林 10 号矮秆基因引入较原始的高秆品种中时)。

当在个体之间或在它们的后代之间进行选择时，低 (H)-低 (C) 组合是没有价值的，所以我们选取高 (H)-低 (C) 组合(例如在禾谷类作物是成熟期、穗重、秆高、专性抗病性)和低 (H)-高 (C) 组合。对后一组合我不能给出可靠的例子，但我认为在某些禾谷类作物的杂交后代中根据收获指数(谷粒占植株总重的%)可以证明这样的特征，或至少是中 (H)-中 (C) 组合的特征。

当打算生产高产品种时，也可将与产量相关性低的和来源于不同亲本的两个或两个以上的特征结合到一个基因型中，但成功的前提条件是这两个或两个以上的特征不发生相互影响或对产量有正的相互影响。然而经验表明几乎所有单个产量组分彼此会发生相互影响(从广义上讲)，这在经典的形

态产量组分内以及在现代生理产量组分内是正确的，并且在多数情况下(但不是在所有情况下)一个组分表现度高则使另一组分的表现度范围降低[例如较高的穗重——较低的有效分蘖数/米²，较大的叶面积(旗叶)——较低的层间透光度]。

由于导致经济产量过程的复杂性使影响产量的许多特征相互关联，植物育种学家关心的可能是下述影响产量的特征组合：

- (1) 干物质产生的数量和速度；
- (2) 干物质在产量器官中及在产生和贮藏同化产物的其它器官中的分布；
- (3) 发育的适应性；
- (4) 对不良气候的抗性(也包括抗倒伏特征和防止在穗上发芽的特征)；
- (5) 抗病性。

我们知道这些组合中的每一组合其本身是很复杂的，并且在每个组合内以及在不同组合之间存在着许多相互影响的过程，这些相互影响对遗传上的差异和环境条件的差异是很敏感的。现仅考虑(1)干物质的产生和(2)它的分布，在这些复杂的过程中没有一个单独的亚组分对一个物种的所有基因型起同等程度的决定产量的作用。因为可以把植物看成是一个平衡系统和缓冲系统——也是一个器官可在某种程度上代替其它器官的缓冲系统和在某些情况下对于同化能力、生长能力和贮藏能力的缓冲系统，以及在不同程度上取决于基因型的缓冲系统。虽然在贮藏器官中有主要决定于发育阶段的某些明显组织，但即使在不同的基因型中，这个特征因受不良条件的影响和受天然及人工突变的植物器官的影响而可能发生变化。

毫无疑问，研究的目的首先要分析一个复杂的系统，所以

这个研究主要是说明控制原始基因生成物到经济产量方向的整个网路过程，例如酶的过程。到目前为止我们已经知道总网路的一部分，并且正如我们认为是一些重要的部分。我们虽然找到了能在某种程度上决定产量并比测定产量更简单的若干可测量的亚产量特征，但是对于许多杂交种的分离子代，其允许的遗传产量差异为 15% 或更小，当在单株上或在 20 株一组同基因的植株上测定时，我们找到了以高的机率预言产量的组分特征吗？

我愿意再次指出，在选择产量和品质时，植物育种学家希望采用的理想型的特征应该是：

- (a) 有高的 BS- 和 NS- 遗传力；
- (b) 与经济产量以及品质有显著的相关性；
- (c) 可在单株上进行测定；
- (d) 能直观检查或用简单的方法检查。

如果这是不可能的，有相应于作为亲本的栽培品种的说明书则总是有许多优点。在这种情况下测到的每个生理产量组分将有：

- (a) 遗传力较低；
- (b) 与作物的生产能力相关性较低。

如果要结合两个或两个以上这样的产量组分特性到一个基因型中，则

- (a) 它们对产量的影响应基本上彼此无关，或
- (b) 它们对产量应有正的相互影响。

在进行越亲产量育种时，将使植物育种学家能够选择具有互补优点的亲本。

在禾谷类作物中，这种类型的某些有用的特征组合，除少数成熟的和很有效的特征组合如较强的抗倒伏性-较高的抗病性组合之外，似乎是较小的旗叶-较高的同化速度，较高的

同化速度-较高的收获指数，较大的木质部-较高的贮藏能力。

我要编辑一个植物育种学家希望对它有更多了解的问题的目录，特别是对产量或品质的影响以及植物育种学家能进行选择的特征的目录。我列出了与禾谷类作物有关、其中某些是正在进行广泛研究的问题：

光合作用的同化速度；

叶片大小对同化速度有影响吗？

暗呼吸速度；

叶片、茎节、节间和芒的传输能力；

同化产物在根、茎和下部叶片中的贮存及它们对生长和灌浆的重激活（reactivation）；

芒对谷粒累积碳水化合物和蛋白质的影响、以及对内胚乳结构的影响；

收获指数的早期测定；

光周期响应的估计；

非破坏性测定原始小穗的产生速度；

非破坏性测定谷类作物胚的大小；

胚根系统的大小，对不良条件的抗性以及受不良条件影响后的恢复能力（干旱、低温等）；

植株对不良条件的反应和恢复能力：预言这些反应的方法（抗寒能力、抗枯萎能力等）；

可测定的生物化学特性，例如专性酶有较宽的最佳温度范围是生长势强和适应性较宽的特征吗？

如何选择非专性（横向）抗病性。

讨 论

R. Robson： 对我们的讨论看来你向我提供了一个很好

的出发点，在今后营养品质的育种设计中如何应用它？

A. Hänsel：营养价值不是一个与主要产量无关的组分，至少就蛋白质的百分含量而论，当然不是与产量本身无关的，也存在由原始基因生成物导致一定质量特征的复杂层次，我们也研究这些过程中的关键选择阶段。

V. Haahr：如某些较新的研究结果表明，新品种的每米²总产量不大于老品种的每米²总产量，提高了收获指数就是提高了谷类作物的经济产量吗？

A. Hänsel：在禾谷类作物中它似乎主要是提高了经济产量，但不排除由于是提高了收获指数。我想虽然很少有意识的选择高收获指数的植株，但有意识的选择矮秆和谷粒产量高的植株，同时也就提高了收获指数。Syme¹⁾ 在温室试验中测定了少数植株的收获指数，并与 Iswyn 各个品种的平均产量进行了比较，找到相关系数 $r = +0.84$ ，甚至在分离的子代群体内，也许收获指数是比我们想象更有价值的选择判据。

K. Meudgen：矮秆和经济产量之间有正相关性吗？

F. Lupton：也许我能回答你的问题，我们发现秆高和产量有关，但矮秆株系的回归线高于高秆株系的回归线，所以育种学家应当选择“高矮秆”株系。

J. P. Cooper：禾谷类作物新品种和老品种之间总干物质产量相似，可能与 Sibma²⁾ 在瓦赫宁根的发现有关，他发现光合面积近似的许多 C₃ 植物有相似的生长速度（毫克干物质·米⁻²·天⁻¹）。因此我们需要有更多的关于在遮光下发生遗传变异的资料和作物不同层间的光合强度的资料。

-
- 1) Syme, J. R. Single-plant characters as a measure of field plot performance of wheat cultivars, *Aust. J. Agric. Res.* **23** 5 (1972) 753.
 - 2) Sibma, L., Growth of closed green crop surfaces in the Netherlands, *Neth. J. Agric. Sci.*, **16** (1968) 211.

A. Micke: 你提到了光周期响应的问题，你能略微详细的解释一下吗？

H. Hänsel: 许多小麦品种的开花时间对生态的适应能力很强，受日照长短的影响很小，多数墨西哥春小麦以及 Bezos-taja、Kavkas 等冬小麦的情况就是这样。对 47° 以南的地区，在分离的后代中选择对日照长度不敏感的组合：长日照 X 不敏感型可能是有利的。

H. Brunner: 个体基因型对解决你报告中指出的产量参数是有效的吗？

H. Hänsel: 构成植物种的通用个体基因型对我们来讲似乎是不可能的。对特殊气候和对特殊农业措施(水肥供应、除草剂的应用等)的模式个体基因型可用来启发植物育种学家的思想和想象力。我打算模拟因不同变量(例如光照强度、光合效率、日照长短、昼夜温度制度、生长期长短、水分和营养供应制度或因病害或年龄而使叶、茎面积减少的时间和部位)而变化的各种个体基因型，我认为这已经能够产生在干湿条件下对根和叶的生长有最佳反应机制的不同种苗的个体基因型。

果树育种中应用示踪技术的必要性及其前景

S. W. Zagaja

摘要

同主要粮食作物和饲料作物相比，果树作物的商品价值在更大程度上取决于它的质量而不是它的产量，所以在改进果树作物时需要有修改过的方法。对改进果树作物的下述方面可利用示踪技术以加速其进程：评价砧木特别是它对生长势和产量的影响；估计突变体的生产能力；评价栽培品种和砧木对不同地区的适应性；研究果树幼年期以缩短幼年阶段。对这些问题的每一方面提出了它的背景材料，并对需要进行研究的方面提出了建议。

温带果树是与它们的分类学、育种制度和其它几个特性有关的异源植物种群，在栽培条件下它们中的多数用无性繁殖，常常是用嫁接法进行繁殖，这意味着一株正常的果树是由两个不同遗传组分单元——接穗和砧木组成的有机体，它们两者都影响果树的最终特性，特别是影响它的生长势、结果期和生产能力。另一方面，少数果树是直接使不同的植物器官生根进行繁殖，所以这个整体植株实际上是单一的实体。

多数果实不是作为主要的食品，它们的营养价值主要在于平衡的含有多种单糖、维生素、矿物元素和芳香族物质。所以果树栽培品种的商品价值同大田作物的栽培品种比较，在更大程度上决定于它的果实的品质而不是它的生产能力，更