

植物 抗虫 育种

等译

等校

翟凤林
袁士畴
张发成
赵来顺

周明群
张宗炳

[美] F.G. 马克斯维尔等著

农业出版社

植物抗虫育种

〔美〕 F. G. 马克斯维尔等著

翟凤林 袁士畴等译
张发成 赵来顺

周明牂 张宗炳等校

农业出版社

封面设计 尚佩芸

**Breeding Plants Resistant
to Insects**

Edited by

Fowden G. Maxwell and Peter R. Jennings

A WILEY-INTERSCIENCE PUBLICATION

JOHN WILEY & SONS

New York Chichester Brisbane Toronto

1980

植 物 抗 虫 育 种

〔美〕 F.G. 马克斯维尔^等 著

翟凤林 袁士畴^等 译
张发成 赵来顺^等 译

周明群 张宗炳^等 校

农业出版社出版（北京，朝内大街130号）

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印

850×1168 毫米 32 开本 18 印 4 插页 498 千字

1985 年 5 月第 1 版 1985 年 5 月北京第 1 次印刷

印数 1—4,500 册

统一书号 16144·2971 定价 4.40 元

内 容 简 介

本书是由美国、墨西哥玉米小麦改良中心、国际水稻研究所、英国和荷兰等国三十多位作物抗虫育种家所写的专著，较全面地总结了世界作物抗虫育种所取得的最新成就。全书分两部分，第一部分十二章，论述植物抗虫育种的基本理论与概念。包括植物抗虫性的遗传、生物化学及形态学基础，环境条件对抗虫性的影响，昆虫行为与植物抗性，昆虫与植物病原、植病体系概念，有害生物群体消长动态，植物和昆虫模型的应用以及种质资源等；第二部分九章，分别介绍小麦、水稻、玉米、高粱、棉花、苜蓿、木薯、林木等抗虫育种的途径与方法。本书既有较全面、系统的理论，又有切实可行的技术，可供育种、植保工作者、大专院校师生及有关人员参考。

翻 译 说 明

世界上以作物为食的害虫达一百万种之多。其中造成经济损失者约万余种，严重害虫千余种。由于害虫种类多、繁殖快、食量大，使产量和品质造成巨大损失，往往超过病害和草害。

害虫防治有物理防治、化学防治、生物防治等方法。长期以来多以化学防治为主，在生产中发挥了巨大作用。今后在相当长时期内，化学防治将依然是主要手段。但是，众所周知，化学防治容易引起害虫抗药性增强，造成环境污染、杀死天敌、破坏生态平衡等不良副作用。因此，各国都在探索新的防治途径，其中包括低毒高效杀虫剂的开发和抗虫品种的选育。

三十多年来，国外抗虫育种工作取得巨大进展。已有数十种作物育成抗虫品种，例如美国的小麦和苜蓿，菲律宾的水稻等，推广抗虫品种已成为害虫防治的主要手段。在理论研究和育种技术的开发上，也取得很大成就。本书就是在这一基础上写成的。它全面总结了抗虫育种的理论与经验，是一部比较完整的著作。我国的作物抗虫育种工作尚处于起步阶段，为了进一步推进这一工作，我们将此书翻译出版，供有关人员参考。

本书是由中国农业科学院植物保护研究所齐兆生所长推荐的。参加翻译的有翟凤林、袁士畴、张发成、赵来顺、蒋有绎、韩德元、曾晓光、肖莹南、张美庆、姜立荣、赵明坤。翟凤林对全书作了初校和译名统一，袁士畴初校部分章节。周明群、张宗炳、齐兆生、管致和、汪可宁分章校订，周明群对全书进行统校。

植物抗虫育种是一个新的科学领域，限于译者水平，不妥或错误之处在所难免，望读者批评、指正。

译 者

1982年12月

目 录

第一部分 植物抗虫性理论与概念

第一章	引言	3
第二章	抗虫性的类型与分类	14
第三章	抗虫性的生物化学和形态学基础	21
第四章	影响抗虫性表现和稳定的遗传因素	61
第五章	环境因素对抗虫性大小和表现的影响	84
第六章	昆虫行为与植物抗虫性	109
第七章	昆虫与植物病原物	129
第八章	植病体系概念	149
第九章	有害生物的变异问题	174
第十章	植物和昆虫模型的应用	202
第十一章	抗虫品种在害虫治理系统中的应用	216
第十二章	种质资源和需要	234

第二部分 抗虫育种体系

各种作物的抗虫育种

第十三章	苜蓿育种途径	257
第十四章	木薯育种途径	291
第十五章	棉花抗虫育种	313
第十六章	玉米抗虫育种	346
第十七章	水稻育种途径	395
第十八章	高粱抗虫育种	426
第十九章	林木抗虫育种	454
第二十章	小麦育种途径	474
第二十一章	展望和发展方向	494
文献目录		498

第 一 部 分

植物抗虫性理论与概念

第一章

引言

E.E. 奥特曼 (E. E. Ortman)

(普渡大学昆虫系, 印第安纳州西拉法耶特)

D.C. 彼得斯 (D. C. Peters)

(俄克拉何马州立大学昆虫系, 俄克拉何马州斯蒂尔华特)

1. 历史的回顾.....	3
2. 寄主-植物抗性在害虫治理中的作用	5
3. 植物抗虫育种计划.....	6
3.1. 成员.....	6
3.2. 昆虫生物学.....	7
3.3. 害虫种群.....	7
3.4. 遗传资源.....	8
3.5. 抗源的鉴定和测定技术.....	9
3.6. 抗性水平.....	11
3.7. 重点, 多抗性.....	11
3.8. 生物型.....	12
3.9. 致害因素.....	12
4. 育种的要求.....	13

1. 历史的回顾

早在应用昆虫学发展的初期, 就已开始植物抗虫性的研究。在

早期的文献中有一些例子表明栽培品种对昆虫侵害的反应有显著不同。一般认为,Havens(1792)报道的抗黑森麦瘿蚊品种“Underhill”是抗虫品种最早的记载。抗虫性的经典事例是美洲种葡萄。它与易感虫的欧洲种葡萄比较,对葡萄根瘤蚜表现高抗。葡萄根瘤蚜对法国的葡萄生产和酿酒业带来了灾害性影响。十九世纪后期法国引进这种抗虫的葡萄,才拯救了酿酒业。所以它对法兰西帝国力量的恢复起了重要作用,成为历史上一个重要转折点。另一个关于抗虫性的早期报道(Lindley, 1831)是发现苹果品种“Winter Majetin”能抗苹果绵蚜。

植物抗虫性的知识已从这些早期的观察发展成为应用昆虫学的一个重要部分。植物抗虫性科学的发展大体分为三个阶段:第二次世界大战前、战后、以及近年来对环境加深认识的时期。第二次世界大战前,科学家们的早期研究促进了植物育种家与昆虫学家的合作,去培育抗虫的改良品种。战后,从昆虫生物学和昆虫-寄主相互作用的研究明显地转向对新发展的有机化学农药的开发。新农药的鉴定和合成并用之于实践,对昆虫种群产生了惊人的影响。研究和防治的策略转向新的化学防治途径。这一时期昆虫生物学和抗虫植物的研究和发展很不景气。直到六十年代后期,研究方向进而转向发展害虫的综合防治体系。主要有两种因素促成这种转化:其一是昆虫对农药产生了抗性,其二是由于使用化学农药引起环境污染。基于对早期研究途径的认识,又导致重新努力来研究控制害虫的各种手段,其中包括植物抗虫性。

从植物抗虫性研究的历史来看,必须认识到要有几种学科同时发展才行,主要是遗传学、植物育种学和昆虫学。随着昆虫和植物长期地协同进化,也就有了研究它们对人类粮食和纤维的根本作用的科学,植物育种本身可看作是控制进化过程的一种手段。

我们也可以从已发表的材料中积累的有关知识看到植物抗虫性研究的发展。在一些评论文章中对这一领域的动态陆续进行了评述。Snelling(1941)的第一篇评论列出了567篇参考资料,其中只有37篇有关抗虫性的文章是在1920年以前发表的,以后发表的文章

显著增加。第一部关于作物抗虫性的书是Painter在1951年出版的。这本书对当时已发表的文献作了综述，并讨论了植物抗虫性的一般原理。它参考了1000多篇著作，成为研究植物抗虫性的经典参考书。此后，Painter(1958)、Beck(1965)、国家科学院(1971)、Maxwell等(1973)和Gallun等(1975)又发表了一些重要的评论文章。这些文章讨论了各种作物抗虫性的发展以及抗性的特殊问题，如抗虫性本质的特点。还出版了几卷关于昆虫与植物相互关系的理论与实践方面的书，其中包括由Jermy(1976)和van Emden(1973)编辑的著作。

2. 寄主-植物抗性在害虫治理中的作用

作物抗虫性研究的主要目的是培育对某种害虫具有抗性的栽培品种，同时保持或改进它们的基本农艺性状。抗虫性应该成为植物育种家和遗传学家进行作物改良工作的一项基本目标。同样对昆虫学家来说，发展植物对害虫侵袭的抗性应该成为害虫治理战略中的一个不可缺少的部分。在育种或昆虫治理工作中，植物抗虫性的作用因不同作物及不同害虫而异。它在治理战略中的重要性取决于其他防治措施的有效性和效用。抗虫性可能仅仅起辅助作用，而有时则可成为控制害虫的主要手段。Luginbill(1969)证明了采用抗虫品种的效果，并使生产者节省数百万美元。

抗虫性很可能成为其他防治措施的一种辅助手段。抗虫品种可减少使用杀虫剂或病原物，也可以减少采用其他防治措施。在作物生产受虫害威胁大的地方，植物抗虫性的研究应该成为育种计划的一个不可缺少的组成部分。在最初阶段，植物抗虫育种一般都集中在一种作物的关键害虫上，如果对育种计划中的所有种质都进行关键害虫感虫性的评价，并与生产上的推广品种相比较，将会作出很大的贡献。虽然培育能抗同时发生的几种害虫的品种是十分困难的，但对一种以上的害虫进行研究以探索对几种害虫的多抗性潜力，并避免可能增加对其他害虫的易感性，则是非常重要的。

在育种和农业生产工作中，必须注意在主要作物或重要产区不要过分强调那些具有共同遗传基础的品种，即使该种质可能是抗虫性的基础。当在广阔的地理区域的一种作物上达到遗传的或细胞质的同质性时，犹如美国的玉米小斑病那样，就会造成灾难性后果。

在许多作物上，抗虫性已经成为害虫防治的主要方法，例如抗虫葡萄依然是控制葡萄根瘤蚜的主要手段。而且，在不能或很难采用其他防治方法的特殊地区，抗虫性就成为唯一的控制手段。植物抗虫性在以下情况更能显示出其优越性：（1）有严格的时间性，害虫仅在生活史中很短的一段时期才暴露在外；（2）作物的经济价值较低；（3）害虫连续存在，而且是该作物大面积生产的最重要的限制因素；（4）其他措施无效。黑森麦瘿蚊和麦茎蜂是利用植物抗虫性作为主要控制手段的典型例子。对采用其他控制措施例如农药，时间对这些害虫是一个很严格的因素，因为它们暴露在外的时间很有限。此外，黑森麦瘿蚊在一个广泛的地理区域里是连续出现的，美国中西部主要是种抗虫小麦品种，随着种植面积的扩大，黑森麦瘿蚊的危害率从90%下降至10%。在大面积上种植高抗品种可以使主要害虫虫口显著减少。Holmes 和 Peterson (1957) 证明了在抗虫小麦上连续饲养麦茎蜂的抑制作用。不久 Luginbill 和 Knipling (1968) 也证实，当栽培抗虫小麦时，麦茎蜂就会受到抑制。Dahms (1969) 利用蚜虫繁殖力资料说明了抗生作用对虫口动态的理论效应。

3. 植物抗虫育种计划

3.1. 成 员

植物抗虫育种工作作为害虫治理计划中的重要内容，其发展过程取决于多学科协作的概念。它要求昆虫学家和植物育种家之间密切合作和相互联系。他们通常是植物抗虫研究工作最早的组织者。在工作进行中，很可能出现一些复杂的问题，为了解决这些问题，需要其他方面的帮助，其他一些科学家也认识到有必要加入这一队

伍以发挥作用。历史证明当昆虫学家和植物育种家认识到抗虫育种工作是自己首要的责任而不是次要活动时，抗虫品种的培育就会取得较大的进展。长期以来，在植物科学领域里，植物病理学与育种学之间已经进行了广泛交流，而与昆虫学的交流则很少 (Russell, 1975)。必须积极纠正这种情况。

昆虫学家必须致力于鉴定抗源，而植物育种家通常向昆虫学家提供种子来源。一旦抗源被鉴定出来，植物育种家的担子就变得很重了。确定重点是很重要的，这样昆虫学家和育种家两者都能针对已鉴定的抗源进行工作，因为，育成一个品种需要许多步骤。

3.2. 昆虫生物学

从事植物抗虫研究必须有一个关于生物的和非生物的因素对害虫生物学影响的资料库。它应该包括关于行为，特别是食性、产卵、活动、生长和生殖力参数的确定，环境对种群影响的资料。这种资料必须对设计关于害虫行为和活动的试验是有用的。设计试验是严密的，不应排除害虫或寄主主要性状或特性的生物学表现。一般说来，害虫和（或）寄主反应是根据它们与平均数的差异分类的。害虫生物学深入研究的重要性已通过对玉米螟的第一和第二代的抗性所证实，因为它与寄主植物相应的生育期是同时发生的，这种害虫的取食部位和取食行为皆取决于它和寄主的发育阶段。最初，在玉米长出5—10片叶时，幼虫以叶片为食，当玉米和害虫都成熟时，便钻入茎秆危害。

3.3. 害虫种群

获得经常一致的虫口是开展工作的必要条件。要注意确定最适的害虫种群，使不同的遗传型能够辨别。最适群体不一定是最大群体。昆虫群体的获得可以通过：(1) 集约管理田间存在的群体；(2) 在养虫室、温室或生长箱里的天然寄主上饲养的群体；(3) 人工饲养的群体，例如许多鳞翅目的害虫。许多因素支配着用来发展和保持昆虫群体的方法。昆虫学家在抗虫性协作研究中的主要作用是了

解目标昆虫的生物学并控制其群体，以便使侵害水平在遗传型之间产生最适差异。在昆虫营养 (Rodriguez, 1972; Dadd, 1973)，人工饲料 (Vanderzant, 1974) 和大群培养 (Chambers, 1977) 方面已经取得重要的进展，使研究用昆虫的大量生产成为可能。关于人工饲料的资料已编入几种参考书中，其中包括 Singh (1972) 和 House 等 (1971) 编著的书籍。Guthrie 等 (1965) 用玉米螟论述了在人工饲料上培养昆虫种群的价值。Huettel (1976) 讨论了维持高级实验室昆虫种群的标准。必须注意昆虫种群的生物学和行为特性，并与田间自然群体加以比较。要不断交替使用在温室或实验室筛选人工饲养的害虫和用田间筛选的天然的或增殖的害虫。有关昆虫饲料、营养和群体培养等方面的进展已经对植物抗虫育种工作产生了巨大的影响。

3.4. 遗传资源

抗源鉴定工作的成败直接决定于可利用种质的多样性和寄主群体中产生抗虫性的可能性。抗源的探找应按一定的逻辑程序进行：首先是适应性强的品种，然后是引进的植物和外来种质，最后是栽培种的近缘种。抗源鉴定后的工作是杂交、分离世代的选择和后代性状的测验。专用苗圃和植物繁殖设施对推进工作是很重要的。热带苗圃可用来繁殖种子和非生长季节的杂交，例如冬季在南方进行玉米的加代，加快了工作进度。在原始品种和近缘种中经常发现抗性，从外引抗源转移抗虫性必须采用特殊的遗传操作，如细胞培养方法。把抗虫性从一个种转移到另一个种的最好例子是把黑麦对麦二叉蚜的抗性转移到小麦。基础学科例如细胞学和胚培养学的发展已经对抗虫育种应用科学产生了显著影响。

现在又重新对植物收集产生了兴趣，Leon (1974) 出版的关于热带作物的书对一般方法作了很好的介绍。在科罗拉多大学已经建立了一个资料服务和遗传资源材料库，贮有世界各地的遗传种质。国际植物遗传资源委员会 (1976) 出版了一本植物和地区的重点名录，重点地区的标准是：(1) 由于土地利用的变化而存在着各种各

样的遗传材料丢失的危险；(2) 搜集的材料具有经济和社会的重要意义；(3) 植物育种家需要的各种遗传材料；(4) 现有收集材料的多少，范围和质量。

植物的考察和搜集是科学家们继续寻找和利用自然抗源的一项重要活动。Allard(1970) 证明每一个种包含了几百万甚至几亿个变异体，所以搜集样品是非常必要的。遗憾的是Harlan(1972) 正确地提出的“那些最可能抗病和抗虫的自发抗源却没有搜集到足够的样品”。在植物考察活动中经常存在的一个缺点是在考察队中没有昆虫学家参加。

因此，成功的可能性在于昆虫和寄主两者的变异机能，并与群体中植物变异体的出现频率及其后对变异体的鉴定和利用有关。

3.5. 抗源的鉴定和测定技术

一个测定和研究方法的设计应该使其可能鉴定出寄主植物中量的差异。除了测定寄主反应的差异外，重要的是估计变量的来源和性状的遗传力。植物的抗虫性可以用昆虫或植物的反应来描述，或作为一种影响或是一种结果。因此，植物抗虫性要从两个方面来研究，一个是寄主的变异，另一个是害虫群体的变异。研究设计以及测定的标准，都要随供试昆虫或植物的情况而变化。

① 在早期研究阶段中，测定大量多样性材料是最重要的。这种研究对于区分影响寄主或害虫的主要差异是必要的。采用了具有不同精确度和辨别力的评级方案。评级方案中一个有用的工具是采用成套图片标准，后期评定研究时应允许对抗性的水平和表现有更精确的规定。重要的是鉴定技术要能代表田间发生的昆虫-寄主的相互关系。要注意比较同一生长阶段或成熟期的植物材料以及在昆虫侵害寄主时的生长阶段进行研究。如果在苗期对植物进行筛选，出苗不一致就成为主要问题。假如营养生长的植株与结种子的植株相比较，通常后者的再生和补偿力均较低。强调试验程序标准化但不允许一个科学家不考虑某一特殊的情况。必须考虑苗期抗性与成株抗性的相互关系。幼苗期鉴定对集团选择在整个生育期都能危害的苗

猪斑点蚜的抗性是很有用的，然而对玉米茎管蚜进行幼苗抗性筛选就非同样有用。苜蓿在整个生育期都显示抗虫性，而玉米对玉米茎管蚜的抗性则不然。

Dahms (1972)提出了16条可能采用的评价植物抗虫性的指标，现简述如下：

①对被侵害品种进行一般观察评价，例如生长变慢、倒伏、伤害和失绿。

②受害后定期调查存活株数。

③测定受害和不受害区的产量差异。

④在自由选择条件下调查各品种招引的成虫或幼虫数目。

⑤观察比较强制昆虫取食（罩饲）对植株或栽培品种的影响。例如测定昆虫生活周期的长短、死亡率、繁殖率或蜕皮情况等。

⑥测定不同品种上定期饲养后的虫体重量。

⑦测定着卵数目。

⑧测定存活昆虫和繁殖的后代数。

⑨测定昆虫的取食量。

⑩测定被昆虫利用的食料量。

⑪模拟昆虫危害和观察恢复情况。

⑫间接评价方法，如通过拔起植株用力大小测定根系损伤情况。

⑬利用嗅觉计测定植物叶片或花的诱虫力。

⑭植物的化学因素与昆虫反应的相互关系。

⑮用不同栽培品种配制的植物饲料饲喂昆虫，测定其生长和繁殖潜力。

⑯形态因素与受害的相互关系。

前四条对筛选大量收集材料是最有用的。相对评价等级通常用于初期筛选过程，而不是统计虫数。必须尽快确定有利用价值的材料，并把中等的和感虫材料区分开来。传统的评价等级是从0到3级或由0到5级，大的数字表示感虫性。但由于经常需要进行统计评价，故应避免用0。对植物引种材料和分离世代的评价必须通过

鉴定植物对植株间变异的方式进行。单一的小区评价会造成误差。在进行抗虫性状的遗传研究时，测定抗虫性的等级或水平在量的要求应严格一些。Chesnokov(1962) 出版了《抗虫性研究方法》一书。

3.6. 抗性水平

在抗虫性鉴定中经常提出一个问题：“在寄主植物抗虫性的发展过程中，多大的增值是有用的呢？”确定这样的问题需要用统计学。几十年来，生物学家认为显著水平 $P = 0.05$ 可能作为利用的标准。Badahur和Robbins(1950)提出了数学推理即采用任意两个平均数中的较大值而不管它们之间的增值。然而，以个体为基础精确回答多大的抗性增值才是有用的这个问题，首先必须考虑：(1) 把抗源导入商业栽培品种所需工作量；(3) 在整个害虫治理中各环节的相互关系。关键在于长期提供与整个生产效率相一致的可预测产量。

3.7. 重点，多抗性

研究程序首先要确定特定作物的重点害虫。害虫可以分为几类：关键性害虫，经常限制作物的生产力；间歇性害虫，仅出现在有些年份，但发生时会造成严重危害；偶发性害虫是一种经常存在但很少危害的昆虫；潜在性害虫是一种随着作物和栽培措施变化可能发生的害虫。在培育抗某一害虫的品种时，重要的是评价育成品系对其他间歇性的，偶发性的和潜在的害虫的抗性，以防止对另外害虫感虫性的发展。“frego型^①”棉花苞叶就是一个很好的例子。这种性状控制对主要害虫的抗性，但对另一种害虫产生较大的易感性。当我们将希望的特殊植物性状进行遗传操作时，照例应该测定可能造成相等或更大威胁的其他害虫的感虫性。

抗虫性几乎总是对单一的害虫的，然而多抗性也能结合到一个种之中。如苜蓿对苜蓿斑点蚜和豌豆蚜的抗性便如此。偶而也能鉴

译注^① “frego”为陆地棉的一个突变型。