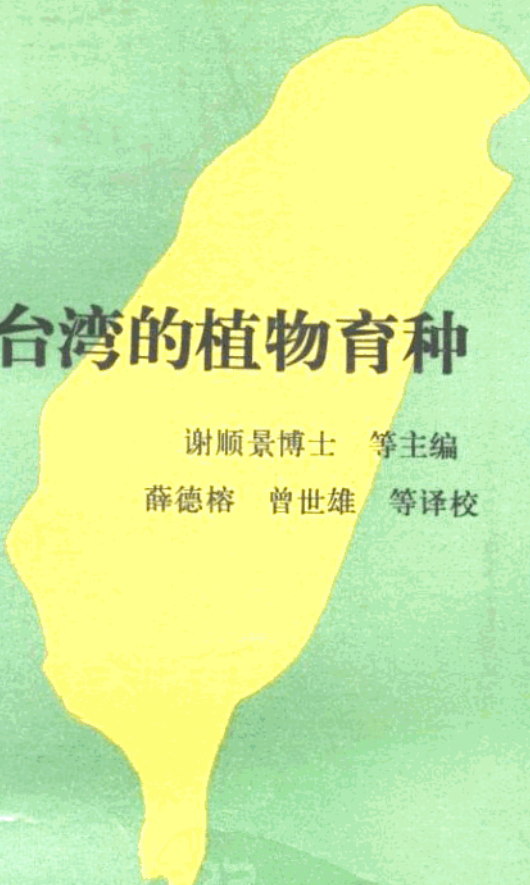




台湾的植物育种

谢顺景博士 等主编

薛德榕 曾世雄 等译校



农业出版社

原 序

植物育种方法和策略的理论与技术，早已建立，旨在提高作物产量和品质。然而，植物育种方法与策略则因不同作物、育种目标和作物所处的环境条件而异。因此，有必要回顾育种工作的成就和探讨植物育种进程中遇到的各种问题。

1981年9月23—24日，亚太育种学会台湾分会、台湾省中华农学会、农业发展委员会和台湾农业试验所在该试验所联合举行植物育种研讨会。会上共宣读论文22篇，涉及植物育种的一般问题、谷类作物、豆科作物、特用作物和林木植物，并对各个有关的问题开展热烈讨论。会议收到亚太育种学会理事长M. S. Swaminathan博士的贺词。

提交会议的论文，是关于台湾地区植物育种当前进展的有价值的资料，因而筹备公开出版。我希望通过这本学术论文集的出版，将有助于推进台湾以至亚太地区植物育种领域内的科学技术协作，从而进一步提高经济植物的生产力。

亚太地区育种学会台湾分会秘书长 黄正华
台湾省中华农学会理事长

1982年9月1日

译 序

我们十分高兴《台湾的植物育种》(原名“Plant Breeding”)一书正式同大陆的读者见面。

自从我国实行对外开放政策以来,海峡两岸的学术、体育和文化交流日益增进。近年来,广东省深圳市连续举办过两届“台湾图书展销会”,使我们有机会更广泛地了解台湾的文教和科技的进展情况,我也从中得到“Plant Breeding”一书。该书是一本论文集,由国际知名的植物遗传育种学家谢顺景博士主编。书中收集了1981年9月23日至24日在台中举行的“植物育种研究会”的全部论文,除两篇为中文外,其余均用英文撰写。出席研讨会的代表共196人,这是台湾第一次举行的以植物育种为主题的研讨会,集中地反映了当前台湾植物育种工作的进展和成就,内容相当丰富,除农作物外,还包括了园艺作物和林木的育种工作,同时还涉及遗传工程和组织培养在植物育种工作中的应用前景。毫无疑问,本书对植物育种工作将是很有参考价值的。

我们对本书特别感到兴趣,因为广东省的气候土壤条件、农作物种类和耕作制度同台湾省非常接近,植物育种工作面临的问题也十分相似,我们对台湾的经验感到更加亲切,可供借鉴的地方很多。得到农业出版社的支持,乃决定组织本校的同仁把本书翻译出版。由于大陆对英汉的科技名词由中国科学院统一拟定,故译文中均采用统一的译名。

本校的前身是原国立中山大学农学院和私立岭南大学农学院，目前台湾的农业科技界前辈中，有不少出身于这两所学院。在出席研讨会的代表名单中，我们喜悦地发现中山大学农学院抗日战争时期的校友黄正华博士和郁宗雄博士，郁博士的业师黄昌贤老教授至今仍健在并执教于本校。如果本书的出版能有助于促进海峡两岸植物育种界同行的接触和交流的话，那么，我们就算是做了一件很有意义的工作，特为之序。

华南农业大学校长 卢永根 谨识

1986年8月于广州石牌

目 录

一、植物育种特殊问题

- 病虫害管理之策略与作物育种.....欧世璜(1)
- 遗传工程在作物改良上所扮演之角色
.....郭宗德 林碧玉(8)
- 农业生态体系中作物遗传变异性之利用.....冈彦一(23)

二、谷类作物之品质及抗病虫性

- 玉米蛋白质品质之改良.....万雄 吕宗佳(47)
- 嫩玉米的遗传改良..... James L. Brewbaker(69)
- 台湾玉米的抗霜霉病育种.....张新吉(81)
- 利用花药培养法之稻育种研究.....陈其昌(97)
- 梗稻抗褐飞虱之育种
.....黄真生 卜瑞雄 郑清焕 刘清(107)
- 稻品质性状之评估及其遗传研究.....谢顺景 郭益全(120)
- 高粱籽粒品质与抗蚜虫之研究.....毕中本 谢兆枢(139)
- 小黑麦之遗传育种研究.....陈成刘景平(149)

三、豆科作物之种子休眠性、基因型对环境之反应

- 大豆无限型生长习性在育种上之重要性.....曾富生(171)
- 不同基因型大豆对最大与最小栽培管理投入量之反应
.....S. Shanmugasundaram 颜昌瑞 童通雄(191)

花生种子之休眠性育种.....黄明得(201)

四、特用作物之品质、抗病性及组织培养

烟草抗病育种.....张恩雨(217)

利用组织培养法之甘蔗育种研究.....刘明欽 陈文辉(231)

利用组织培养法之芦笋全雄株之育种

.....蔡新声 赖本智 陈良筑(247)

五、杂种蔬菜之育种及生产

蔬菜一代杂交品种之育种及生产.....邵宗雄(261)

十字花科蔬菜自交不亲和性之研究.....沈再发(271)

马铃薯以种子生产栽培之研究.....曹幸之 张有明(286)

六、林木种质之引进、遗传及育种

台湾林木遗传研究.....胡大维 吕锦明 钟永立(295)

外来相思树类引种研究之初步结果

.....郑宗元 杨政川 章乐氏 陈振荣 朱成本(313)

七、综合讨论

综合讨论.....(325)

一、植物育种特殊问题

病虫害管理之策略与作物育种*

欧世璜

(台湾省农业试验所植物病理系)

病虫害管理观念的形成与发展

Muller 氏发明了 DDT, 这个万能的杀虫剂, 自二次大战以来, 得到普遍的赞扬与应用, 也获得了诺贝尔奖。跟着农药界发明了其他的有机烃氟化物以及很多有机磷化合物及氨基甲酸盐类, 农药研究光辉千丈。这些农药用来防治病虫害, 简单、经济、效果立见。在 1940—1960 年的二十年间, 植物保护一面倒依赖农药, 毫无顾虑的施用结果, 造成了许多环境污染及对其他生物及非生物的祸害。所以在 1962 年有 R. Carson 著的《寂静的春天》(“Silent Spring”) 一书的出版, 叙述美国大量施用农药杀害了鸟、鱼及其他动物, 以

* “病虫害管理”系英文 Pest management 的译词。Pest management 之原意, 除病虫之外, 更包括杂草及其他为害农林作物的生物。本文所用“病虫害管理”系指其广义而言, 又美国 Pest management 与 Integrated control 二名词同义, 常互换应用, 由各个人喜恶而取舍。近又有 Integrated pest management (IPM) 一词, 似合二为一, 渐多采用。

及破坏了原野的平衡生态体系，她也提到可用其他自然方法来除去病虫害，一般人们对新农药的应用才有警觉，想到病虫害是农田及作物生态中的一部分，不可仅以农药消灭为目的，防治病虫害应使用各种方法，并考虑各种方法对农田中其他生物及非生物的影响及后果。病虫害管理的观念也由此具体形成，而以昆虫学界因用药多，警觉尤早。

此后农药研究续有改进，及由多目标至专一性，由表面性的再改进为有系统性农药等。从农药研究立场来看，进步虽大，但应用以后，其缺点也愈多，愈为明显。于是美国总统在1972年命令19个大学及联邦政府的研究所成立一个计划称为“The Principles, Strategies, and Tactics of Pest Population Regulation and Control in Major Crop Ecosystems”，简称为“Huffaker IPM Project”，指定特别研究经费。联合国粮农组织也曾成立“Panel on Integrated Control”，同时对病虫害管理的观念，推向发展中国家。欧洲方面也有“International Organization for Biocontrol in Western Europe”，病虫害管理的观念变成十分普遍，已成为农业界人士的口头禅。

病虫害管理的观念，虽早有人偶然提出，但大量农药施用的不良后果，实促成其形成及发展。

病虫害管理之理论与策略

现在的病虫害管理与过去的病虫害防治 (Control)，主要仅是观念的改变，其所用方法是与以前相似的。过去的防治是用单独一种方法，希望除尽一种害虫或病菌，是一时举动，没有恒久或继续性，没有考虑到这种方法对于农田内其

他生物及非生物的影响。现时病虫害管理是以农田整个生态体系着想,用各种方法,管理病虫害的发生在经济指标以下,维持生态的均衡,所以是一种持久性的工作,是作物生产上的一环。过去防治是希望除贼务尽,现在是只要不超过经济指标为准,使生态得以保持。

病虫害管理主要的原则,是尽量利用自然力量的策略,那就是天敌与植物的抵抗性,在农作损失达到一定程度时,也利用其他方法,但以不影响生态为目标。三个基本策略是:

(1) 全部依赖自然力量;(2) 预防与清除;(3) 包容与纠正。各种策略的应用宜就特种情况下,经多方考虑以后,始可决定最有利的策略。第一种策略对一般农田内有多种病虫害情况下不合实用,但对于某一、二种病虫害很合用。在某种情况下预防或清除农田环境,不使某种病虫的存在是必需的。譬如美国纽约州对苹果蛆及疮痂病的彻底预防,认为是必需的措施,如不能全部预防,留着少数害虫或病菌,将会引起很大的损失。他们说,“留着稍微一些虫或病菌,是和一个女人稍微怀孕一样不可能”。在另外一种情况下,病虫害发生不规则,少数存在亦属无妨,如蚜虫和螨类。但数量增多则用适当方法纠正之。

病虫害管理的目标与要求比较容易说明,但依理想的实行是很困难的。这种研究需要不同学科的人才协作研究,一种病或虫在农田里是农田生态体系的一部分,这需要用电脑以系统分析方法,才能知道这个十分复杂的生态体系,更进一步要制造模式的探求,都是很花钱、花时。就以简单的经济指标一项来说,每种病虫害在不同情况下,来找这指标已是不易,在农田中复杂病虫害情况尤为困难。因此病虫害管理一词虽很普遍,但实际上要彻底研究的还是不多,目前在先

进国家还是感到研究费用之不足，了解不够，以及利害关系与传统的教学观念的困扰。不过有了管理的观念，从单一的定时方法，改为综合的、整体的方法，已是一大进步。

病虫害管理之方法及检讨

上面读过病虫害管理是一种新的观念，实质上，从个别方法而言，与以前的方法并无多大不同。但各种方法对于病虫害管理的观念而言，其作用颇有差异。在原始的农田里，病虫害与其他生物及物理环境，有一种机动性的平衡，一种防治方法对于这种平衡的冲击愈少，则愈适合于病虫害管理的原则。

病虫害管理的方法很多，主要是用耕作方法，植物抵抗性，生物防治及化学药剂。其他也包括植物检疫，昆虫的不孕性，荷尔蒙（即外激素）、生长素等，虽然有时十分有用，但大多仅应用于特殊情况而已。各种方法也可相互配合，二种或多种方法作综合性的管理。

1. 耕作方法 包括田间卫生、中耕、除去中间寄主、栽培时间的提早或延迟、轮作、选择无病虫害种子、改变种植地点、修剪、水及肥料的控制、休闲等。用耕作方法来减少病虫害是很古老的方法，从病虫害管理的观点来看，这种方法易与其他方法配合，对于农田生态影响甚少，不至污染环境，是比较理想。可是就现代紧密的耕作方式而言，许多方法都不实用而放弃。

2. 植物抵抗性 利用抵抗性是最经济，也是最配合病虫害管理的原则。在植物病害方面的利用尤为普遍。Horsfall氏等指出自Carson的《寂静的春天》发表以后，关于农药方面

的研究报告，急速减少，而抗病育种的研究迅速增多，这表示Carson一书对研究方面的影响，也可说明抗病育种的重要性。在抗虫方面，抗麦秆蝇是很早的例子。近来水稻方面对于褐飞虱、叶蝉及其他病虫的抗性，亦十分显著。在杂草方面，目前也有人认为可借作物育种，增强作物对杂草的竞争能力。利用抵抗性虽然有其优点，但其本身常有若干困难，以及长期遗传上对病虫害的一种危机，详见后节。

3. 生物防治 生物防治也是利用一种天然力量。这种力量的重要性直到近来农药施用太多，把田间害虫的天敌毁灭以后，才使人们了解，例如施用 DDT，就使苹果园的螨害暴增。生物防治对于农田生态体系的影响也较少，是一种颇为理想的方法，可是利用这种方法并不容易，普通利用天敌，除了解当地生态以外，大多都要饲养、释放及引入国外益虫等工作。但一旦在农田立足，求得一种平衡，则可以一劳永逸，这种成功的例子不少。利用微生物来减少害虫，也有成功的例子。土壤中微生物可以抑制病菌，目前也有很多研究。杂草也已利用病菌来防治。

4. 农药 用农药是病虫害管理的一种基本方法，有时甚至是唯一的方法。迅速、有效、可靠、而且经济。民间企业的研究与推广，使近代农药有辉煌的成就。可是过去由于偏重农药，造成许多祸害，有的是无法弥补的。从病虫害管理的立场而言，农药对农田生态的冲击力最大，生物及非生物均受影响。农药造成的主要问题为：环境污染，食物上残毒，影响到非目标生物，有益昆虫的被害（天敌、蜜蜂），促进新的病虫害的产生，用药后目标害虫的暴增，以及病菌及害虫对农药产生了抵抗性。据报告24种棉花害虫，对一种或多种农药均有抵抗性。

农药很可以与植物抗性二种方法配合应用，作物稍具抗性，可以减少用药次数。农药与生物防治方法的配合较难，但如时间配合得当，也可合用。

作物育种在病虫害管理上之应用及限度

以作物育种求得抵抗病虫害的品种，在农田生态体系观点看来，是比较和谐的方法。这种方法在病虫害管理上应用尤多。抗病虫的品种有时易于获得，但若干重要病虫害，因虫或病菌的变化，抵抗品种十分难得，或不能长久利用，所以抵抗性品种的育种有方法上的困难，也有长久性的隐患。

从病虫害方面来说，原始的作物与病菌之间有一种平衡，因为寄主（作物）有多基因（polygenic）的抗病性，而病菌也有多基因的致病性，更有植株间非寄主的存在，缓冲病害的蔓延。有人说一个有效的寄生物，是不会把寄主全部消灭的。人类把原始作物加以选择，抛弃了若干基因，病菌也逐渐专门化，重复的演变与选择以后，寄主与病菌间的反应，发生二种情况：一种是专一性或选择性的，很多人称为垂直抗性，一个品种对某一部分的病菌（生理小种）是有抗性而对另外的病菌小种是没有抗性。另一种是一般性或阻碍性的抗性（水平抗性），有些品种有较高的抗性，病的发生较慢、较少，有的则抗性较低。作物育种是运用或管理各种抗病基因（management of genes）以达到减少病害为目的。

植物的抗病性可从二个观点来看，除上述由遗传上的观点（选择性与一般性之不同）而外，还可从病害流行病学上的观点来看，二种抗性也有区分。选择性的抗病对进犯之病菌数，可有选择性的减少，但一旦病害发生，其进度不能阻

止，也不能延缓病害的发生，病害程度以及下一代病菌之传染源均不会减少。一般性的抗病对进犯的病菌不能减少，但对于病害的进展可以缓慢，延迟病害之发生，及减少病害的总程度及下一代病菌之传染源。假使能把二种抗病性连合起来，则可得到理想的抗病性，有人用disease cone图形说明二种观念对病害发生的关系。

专一性或选择性的抗性（垂直抗性）育种，手续上比较方便，过去应用甚多，但病菌变化甚易，所以抗性也易失去，近年来遭受很多批评。但有人说这种专一性的抗性基因，本身并无不好，是人们利用不当而已。譬如利用基因部署方法（gene deployment）来控制小麦锈病，在美国中西部用不同专一基因的品种，部署在锈病孢子经过路线的各州里，削减锈病的为害。最近许多人也主张用所谓多系品种（multiline），利用外形相似而抗性基因不同的品系混合种植，如有11个品系的燕麦多系品种，可以保持抗病性的长期应用，一个病菌小种可以侵害一个品系，但不能侵害其他10个品系。

目前国际农业机构育成很多小麦及水稻的高产新品种，现代农业又必需整齐的性状与品质，这样少数品种，单纯的遗传基因，栽培极广大的面积，带来了一种隐患或危机。某种性状常常控制于一个基因，假使这个基因可为病虫害为害，即可能造成极大危害。一个例子是美国杂交玉米都含一种“T”型细胞质。1970年叶枯病侵害含有此种细胞质的品种，以致全国杂交玉米遭殃。美国的科学委员会为此特别召开“Genetic Vulnerability of Major Crops”会议，商讨防御对策。因此从病虫害管理立场看，依赖任何单独一种方法，都不妥当。

遗传工程在作物改良上所扮演之角色

郭宗德 林碧玉

(台湾省中央研究院植物研究所)

摘 要

遗传工程的技术，可以假借限制性酶的剪切，连接酶的连接，把遗传因子连接到载体 (vector) 上，转移到生物细胞中。新移入的基因，能将其遗传特性表现出来。到目前为止，基因的转移已很普遍，但是植物方面，成功的例子还很少。然而，植物癌肿病的分子生物学研究，显示遗传工程在作物育种上的可行性。研究由 *Agrobacterium tumefaciens* 引起的植物癌肿病，发现转化细胞能自行合成植物生长素 (auxin) 和细胞分裂素 (cytokinin) 等植物生长素而无限制生长，也能制造章鱼碱 (octopine)、lysopine 和胭脂碱 (nopaline) 之类的氨基酸衍生物。病菌在正常植物细胞内，既能诱导产生肿瘤，使肿瘤细胞产生这些化合物，也能分解利用这些化合物。这些特性都与癌肿病菌体内的 Ti 质粒有关。是自然界中，原核生物的遗传物质转移到真核生物，且能稳定遗传下去的第一个例子。由于这些发现，引起利用 Ti 质粒做为载体，改良高等植物遗传性状的兴趣。最近的研究发展，已有在试管内，Ti 质体进入植物细胞，引起肿瘤，又在肿瘤细胞找到外来 DNA，以及植物的原形体与质粒在适当条件下作用，直接把质粒移入植物细胞的证明。虽然，目前还有许多遗传上、生化上的复杂问题需要克服，Ti 质粒还是有它潜在的能力，成为改良高等植物遗传性状的基因载体。

绪 言

育种最理想的方法是把想要的遗传基因直接加入原本已经具有各种优良性状的作物品种中，使它获得更多优良特性而不干扰其他已有的性状。这种育种学家梦寐以求的理想将于不久的将来实现。依目前的估计，1983年可以完成学术上的第一个例子，再过15年，就能够普遍地应用到一般作物上，产生这种奇迹的科技就是现在所谓的遗传工程。

目前，遗传工程已经把遗传基因的碱基顺序排列出来，还可以用化学方法将其合成。合成的基因借限制性酶、连接酶的作用，加以剪切，再连接在载体上，然后经由载体移到不同种的生物细胞中，并且表达它们的遗传特性。现在不但可以使原核生物细胞的基因互换，也可以把真核生物细胞的基因移入原核生物细胞中，又可把原核细胞的基因移入真核生物的细胞中。到目前为止，不同的遗传基因移来移去已经很普遍，尤其是原核生物，因为其分子生物学的了解较清楚，做起来比较容易，而真核生物的体制较复杂，做起来较难，但已有不少成功的例子。至于植物，因为对其分子生物学的了解很少，所以成功的例子更少。在植物方面，最大的关键之一是载体（vector）的问题。现在被认为可以做为载体的，一个是癌肿病上发现的Ti质粒，另一种是植物病毒，由于对植物病毒的了解不够，无法做深入的探讨；而癌肿病的Ti质粒已有突破性的发现，本报告将以此为主题加以介绍。

研究由 *Agrobacterium tumefaciens* 引起的植物肿瘤（plant crown-gall tumor），发现在自然状况下，这种细菌会利用遗传工程的方法改变植物细胞，它们利用一个特

殊的DNA分子 (Ti plasmid) 诱导正常细胞转变成肿瘤细胞，又在肿瘤细胞中产生一些化学物质，细菌可以有效地利用这些化学物质做为唯一的氮素源。过去几年，从形成植物肿瘤的分子生物学基础研究上，获得很多关于Ti质粒 (Ti plasmid) 方面的知识，如果能够好好地应用这些知识，对于全人类将有莫大的益处。有关植物肿瘤的生理，分子生物学及遗传学上的研究详情，请查阅最近的综合性介绍文章^[3, 11, 22]。

植物癌肿病

(plant crown-gall tumor disease)

植物癌肿病是由 *Agrobacterium tumefaciens* 感染寄主的受伤部位引起的，其最大特征是细胞失去控制能力而无限分裂繁殖。此病原菌为革兰氏阴性的细菌，常存在于土壤中，寄主范围很广，几乎所有的双子叶植物都可以被受害，而单子叶植物对于病原菌诱导肿瘤的刺激似乎没有反应，除茎的接近地面部分以外，几乎所有罹病植物的器官都可以被感染。在天然状况下，植物靠近地面的组织受伤时（受伤为肿瘤形成的必备条件^[21]），细菌进入细胞间隙，再侵入充满分泌物的受伤细胞^[19]，并开始繁殖。虽然病菌不能侵入邻近的健全细胞，但可附在它们的细胞壁上，把引起肿瘤的物质转移到细胞内。肿瘤的诱导必需在细胞分裂发生以前完成，细胞分裂发生以后就没有办法被诱导成为肿瘤。Braun^[2] 曾在 *Kalanchoe daigremontiana* 的茎部试验，表示在25℃下，肿瘤的诱导20小时内可以完成，此时细菌虽被杀死，仍然发生无限分裂。

肿瘤细胞的特性

1. 植物癌肿细胞最具代表性的特点，就是产生外形上很易辨认的肿瘤，无论做无菌的肿瘤组织培养或将无菌外植体嫁接到健康植物上，都能表现肿瘤组织快速但无组织能力 (disorganized) 的生长型态。

2. 组织培养过程中，正常细胞在细胞分裂时需要植物生长素和细胞分裂素等植物生长素的供应，而肿瘤细胞不需要，也就是说肿瘤细胞有合成植物生长素的能力。利用肿瘤细胞在培养基中不加植物生长素就能自主生长 (autonomous growth) 的特性，可以从很多正常细胞中选择肿瘤细胞。但有些正常细胞常夹杂在肿瘤组织中，利用肿瘤细胞产生的生长素行细胞的分裂繁殖。由于这种相互供养 (cross feeding) 现象的存在，仍然无法在不供给植物生长素的培养基中把正常细胞完全除去。不过，若把愈合组织变成原生质或单一细胞，就可用此法来选择肿瘤细胞。

3. 另外一个特性就是肿瘤细胞能合成不正常的氨基酸衍生物，如章鱼碱 octopine [N^2 -(D-1-carboxyethyl)-L-arginine] 及胭脂碱 nopaline [N^2 -(1,3-dicarboxypropyl)-L-arginine] 等。这些衍生物的合成并不决定于原来的寄主植物而是由诱导肿瘤形成的细菌所引起的，由于细菌会利用这些化合物做为唯一的氮素源，这些化合物的存在对于细菌的生存就有所助益。不同细菌菌株引起的肿瘤产生的化合物也不一样。诱导产生章鱼碱的肿瘤的菌株，能分解利用章鱼碱，但不能利用胭脂碱，称为章鱼碱型菌株，如 B6 strain；引起产生胭脂碱的肿瘤的菌株，能利用胭脂碱但不能分解章