

抗病性的持久性

TH. JACOBS J. E. PARLEVLIET 编著

杨作民 曾士迈等 译



中国农业大学出版社

抗病性的持久性

TH. JACOBS J. E. PARLEVLIET 编著

杨作民 曾士迈等 译

中国农业大学出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

抗病性的持久性/ (荷兰) 雅各布斯 (Jacobs, T.) 等编著; 杨作民等译. —北京: 中国农业大学出版社, 1996. 11

ISBN 7-81002-813-8

I. 抗… II. ①雅… ②杨… III. 抗病性-作物育种-研究 IV. S322.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (96) 第 18740 号

北京市版权局著作权合同登记

图字: 01-95-157 号

Durability of Disease Resistance

TH. JACOBS and J. E. PARLEVLIET

Copyright © KLUWER ACADEMIC PUBLISHERS B. V. 1993

责任编辑: 冯雪梅

封面设计: 郑 川

出 版 中国农业大学出版社
发 行
经 销 新华书店
印 刷 北京丰华印刷厂印刷
版 次 1997 年 2 月第 1 版
印 次 1997 年 2 月第 1 次印刷
开 本 16 开 13.5 印张 331.60 千字
规 格 787×1092 毫米
印 数 1~2000
定 价: 15.00 元

目 录

译者序	(1)
原序	Th. Jacobs, J. E. Parlevliet (2)
前言	荷兰国际发展合作部 (DGIS) Th. J. Wessels (3)

第一部分 抗性持久性的特点及其各个侧面

第1章 抗病育种在经济上的重要性	N. G. Hogenboom (5)
第2章 部分的过去	J. C. Zadoks (9)
第3章 什么是持久抗病性: 一般性讨论	J. E. Parlevliet (19)
第4章 病原菌群体中的遗传变异及其对寄主抗性适应性的意义	J. J. Burdon (31)
第5章 通过生物技术手段能否获得对真菌的持久抗性	P. J. G. M. De Wit 和 J. A. L. Van Kan (42)
第6章 通过生物技术手段能获得对病毒和细菌的持久抗性吗?	W. J. Stiekema, B. Visser 和 D. E. A. Florack (52)
第7章 策略性地运用寄主抗病性能够保持它们原有的持久性吗?	M. S. Wolfe (61)

第二部分 一些资料较全的植病系统的持久抗性

第8章 玉米-大斑病和玉米-小斑病植病系统中的持久抗性	K. J. Leonard (71)
第9章 马铃薯对晚疫病菌的持久抗病性	L. J. Turkensteen (83)
第10章 对稻瘟病的持久抗性	J. L. Notteghem (91)
第11章 小麦-条锈病病害系统的持久抗性	C. H. Van Silfhout (99)
第12章 花生抗锈性的起源和利用	P. Subrahmanyam, D. McDonald, L. J. Reddy, S. N. Nigam 和 D. H. Smith (108)
第13章 大麦-白粉菌植病系统中抗性的持久性	J. H. Jørgensen (116)

第三部分 发展中国家的典型研究

第三部分 A DGIS/Wageningen 农业大学的持久抗性研究项目

第14章 小麦条锈病部分抗性育种	L. H. M. Broers (129)
第15章 在小麦条锈病上部分抗性是获得持久抗性的适宜方法吗?	D. L. Danial (134)
第16章 抗叶枯病 (<i>Septoria tritici</i>) 普通小麦的选育	P. F. Arama (138)
第17章 水稻稻瘟病部分抗性的选择	E. C. Roumen (141)
第18章 水稻细菌性白叶枯病部分抗性的选育	M. F. Koch (145)
第19章 花生对花生芽坏死病毒的抗性	A. A. M. Buiel (149)

第三部分 B 其他植病系统

第20章 菜豆对锈病的非专化抗性及其与叶毛的关系	H. Zaiter, D. P. Coyne 和 J. R. Steadman (152)
-----------------------------------	---

第 21 章	针对多样化病原物群体的稻瘟病持久抗病性的田间育种	F. J. Correa-Victoria 和 R. S. Zeigler (153)
第 22 章	具有持久抗瘟性水稻品种的完全和部分抗病基因的 RFLP 定位	G. L. Wang, D. J. Mackill, J. M. Bonman, S. R. McCouch 和 R. J. Nelson (156)
第 23 章	玉米持久抗性——来自印度的典型研究	R. C. Sharma, M. M. Payak 和 B. K. Mukerjee (161)
第 24 章	大麦网斑病的非小种专化抗性和超亲分离的证据	M. Harrabi, M. Cherif 和 O. Slama (163)
第 25 章	小麦对叶锈的抗病性	A. K. Gupta 和 R. G. Saini (166)
第四部分 持久抗性的选育：植物育种家的看法		
第 26 章	鹰咀豆抗病育种的经验、困难及展望	K. B. Singh (169)
第 27 章	马铃薯持久抗病性育种的经验、困难和展望	H. A. Mendoza (175)
第 28 章	小麦持久抗性育种：国际展望	M. Van Ginkel 和 S. Rajaram (182)
第 29 章	西欧小麦抗病育种的经验、困难和展望	L. J. M. Groenewegen (192)
第五部分 结束语		
第 30 章	作物抗性的持久性：有关本题材及本次会议的结束语	R. Johnson (199)
第六部分 板报摘要 53 篇（略）		
与会作者名录（略）		
作者索引（略）		
内容索引（略）		

译者序

本书是1992年在荷兰 Wageningen 召开的持久抗性会议的论文集。我们在1993年得到本书之时，恰逢承担国家自然科学基金项目“小麦条锈病水稻稻瘟病抗病性微观宏观研究(39230260)”。鉴于本内容与项目研究内容很接近，当即决定组织人力译出，并着手与著者及出版者联系。几经周折，于1995年获得了翻译权。经同仁的努力及农大出版社的大力支持，终于能将译本献与读者。兹在此说几句，权作简短的内容介绍。

自1963年 Van der Plank 发表其垂直抗性与水平抗性学说以来，在植病界与育种界引起了极大震动。一时以“垂抗”“水抗”为中心议题的研究、论文、学说、议论、修正意见等纷至沓来，大有一石激起千层浪之慨。仅就“水平抗性”一词而言，就有“非小种专化抗性”、“微效基因抗性”、“成株抗性”、“田间抗性”、“一般抗性”、“数量抗性”、“部分抗性”、“慢病性”等含义相同、相似或不同的各种说法，直至1973年 Johnson 从实用观点出发提出了持久抗性的概念。

对于从事抗病育种的人而言，Van der Plank 的学说既指出了迷津，也带来了困惑。一方面，它使人们豁然开朗，知道抗性丧失的真正原因是垂直抗性的选择压力造成病原物群体组成变化所致。另一方面，水平抗性似乎只是理论上的概念，真正“水平”的抗性是否存在？如何鉴定和如何利用？存在着各种看法和办法，使有些育种家感到无所适从。

从事不同植病系统工作的人对这一学说的接受程度不同。例如马铃薯育种家因为吃了R基因的苦头，就旗帜鲜明地主张摒弃垂直抗性，改用部分抗性。而荷兰的小麦育种家则认为不能一边倒，主张主效微效基因抗性，苗期成株抗性并用。

我国在70年代亦曾有过“垂直”、“水平”抗性的讨论，记得1974年在保定的一次会议上林世成先生还提出了垂水并用、双人拦网的主张，但那时主要是从概念出发的讨论。20年过去了，国际国内有关研究究竟深入到何种地步？阐明了哪些道理？具体育种工作是怎样进行的？得到了哪些成果？从本书可以找到某些答案。

此外，本书有些篇报告是不同单位的工作总结，包括具体工作方法的细节，所用材料也和我们目前所掌握的资源材料接轨。因而可将本书视为20年来抗病育种工作进展的介绍和综述，对从事作物抗病育种的人将有很大帮助。

最后，对本书原著编者、著者 Th. Jacobs, J. E. Parlevliet 等，出版者 Kluwer Academic Publishers，译本出版者中国农业大学出版社的大力支持，德国技术合作署(GTZ)的经济援助以及国家自然科学基金委的支持致以衷心感谢。

译者

1995年7月于北京

原 序

1992年2月24~28日国际持久抗性会议在荷兰 Wageningen 国际农业中心召开。本次会议是由 Wageningen 农业大学植物育种系和 CPRO-DLO 植物育种和繁殖研究中心共同组织的,是荷兰国际合作部资助的发展中国家持久抗性项目之一部分。

没有防治或保护,几乎所有作物都会严重地或极严重地受到各种病原物的损害。在现代农业中,人类采用下列办法控制许多病害。这些办法是:1) 杀菌剂和杀虫剂;2) 采用植物卫生办法,如控制种子或其它繁殖材料,种植无病作物;3) 采用轮作制等农业措施;4) 利用抗病性。或将这些办法混合使用。

多年来杀菌杀虫剂的使用大为增长,同时因使用它们而引起的问题也日益严重,如环境污染,病原物抗、耐药性增强等。在品种抗病性的使用方面,也是逐年加强,但这里也发生了许多问题。看来病原物能够对抗性适应,人们称之为抗性丧失,即抗病性失效。病原物对抗性适应的能力不同,抗病性抵抗“丧失”的能力亦各异。换言之,抗性的持久性有很大不同。在许多寄主病原物系统中,在育种家和病原物之间展开了一场真正的武器竞赛。育种家引入一个又一个抗病基因,而病原物则产生越来越多的毒性基因以克服这些抗病基因。

现代农业的非常集约的种植业是建立在化肥、杀菌杀虫剂及非常狭窄的轮作制的基础上的,其缺点显而易见。现代农业越来越多地给环境增加负担,而杀菌杀虫剂则是负担的主要组分。看来今后杀菌杀虫剂的使用必须大大减少,因此抗病育种将来会比现在更为重要。特别是持久抗性,它将是将来之所必需。

在发展中国家,因人口的不断增长,提高可耕地的生产力是突出问题。由于可耕地大多已被使用,只能通过提高单产来提高生产力。为了满足这一需求,目前的办法只能是使用更高产的品种和增加投入。因此发展中国家使用杀菌杀虫剂的倾向甚至比发达国家还要大。为了生产力能持续增长同时避免增施杀菌杀虫剂,加强抗病育种,特别是持久抗性育种实为当前之所必需。

抗病育种,包括持久抗性育种,不但有益于环境保护,也比较省钱,并易为农民所利用。

这种认识使我们产生了组织一个以持久抗性为中心议题的学术会议的想法,目的在于就这一领域的知识进行回顾并展开讨论,具体包括以下4个方面:1) 持久抗性的一般描述;2) 关于若干著名寄主-病原物系统的报告;3) 关于近年进行研究的报告;4) 植物育种家对今后应如何进行持久抗性育种的看法。

Th. Jacobs

J. E. Parlevliet

1992年12月, Wageningen

前 言

60年代后期，Van der Plank 把人们的注意力引向由于病原物适应而引起的抗病性丧失问题。这就使人们对于70年代目标指向选育持久抗性作物的研究更加重视。结果导致了联合国粮农组织立项支持的“国际水平抗性研究项目”，对此荷兰提供部分资助。由于水平抗性育种比一般使用的垂直抗性育种具有更大潜力，荷兰国际合作部（DGIS）对于把重点放在持久抗性技术在小型农业中实际应用的项目颇感兴趣。

由于组织很好的内部结构使得新抗病品种能够继续有效地推出，工业化国家抗病育种的轮换政策还会持续很长一段时间。但是，人们对环境方面注意的增加以及对持续生产制度的迫切需要已经影响了研究的任务。把育种工作纳入到病虫害综合治理系统中的需要也很明显。但是，即使在以投入为导向并且资源丰富的环境中，要从以最高产量为方向过渡到以持续产量为导向，其过程也是迟缓的。持续农业的必要性尚未为人们普遍接受。

大多数发展中国家一般对农业的低投入并非由于环境情况所致，只不过是缺乏资金和缺乏组织良好的内部结构。大多数小型农民承受不起上面所说的抗病育种轮换政策以及伴随而来的杀菌杀虫剂投入。小农常不得不采用一种避免风险的策略以求至少得到一些产量。即使不谈环境方面的考虑，只是由于上述原因，使得持久抗性成为对第三世界农业颇具吸引力的技术。

这些因素说服荷兰国际合作部不顾下列中肯的批评而支持持久抗性研究。这种批评认为这一项目不应由发展合作基金资助；因为研究结果不仅仅对发展中国家农业有用，它所获得的启示、方法和品种对发达国家所面对的日益增多的问题的解决也将会有贡献。可是，发展中国家的农民没有时间去等待有一天我们对环境问题的关注会迫使我们大大增强对作物保护其它选择的注意。

“发展中国家持久抗性研究项目”成功地把不同地区不同水平的研究者组织到一起。不但荷兰的“Wageningen 育种家”，其它国家级研究中心和国际研究中心也参加了这一合作项目。西方先进知识与发展中国家进行的研究两者相互结合使得两个世界的研究人员成为对等的伙伴。

这样，项目将有助于国家级研究能力的建设并能使地区级研究人员获得更多经验和高等学位。我们希望通过与国际研究机构的合作完成国际协调，并使先进的方法得以“催化剂般地”扩散。

像IRRI和CIMMYT这样的机构的参与是很重要的。因为发展中国家目前种植的水稻和小麦80%以上都直接或间接来自这两个中心的种质。也就是说，这些区域大多数的农民都依靠这两个中心的育种工作。

至今为止，“持久抗性研究项目”已得到很有价值的启示。最近的项目总结认为小麦方面的工作“从稳产和抗性持久的角度看，具有重大的国内及国际意义”。但是鉴于持久抗性研究主要集中在小麦、大麦以及水稻上，DGIS主张将两个“孤儿”作物，花生和鹰咀豆，

也包括在计划之内。希望对这两个作物的研究将在今后的岁月中得到重要成果。

“发展中国家持久抗性研究项目”是 DGIS 首次长期支持的研究项目之一，我们在项目开始时所说的意见至今仍然有效：在本项研究得出可实际应用的方法并最后得到持久抗性品种之前，需要研究人员、研究管理人员和政策制定者的长期承担与参与。

但发展并不仅仅是一个技术性问题。农业实践的非常复杂的内容常包括为可能出现的变化留有余地。因此政策制定者和研究人员必须非常关注研究成果能真正与农民的需求协调。这就需要在遴选课题，解决问题，传播结果的全过程中与农民和决策者进行充分的对话。在持久抗性研究得到农民可应用的水平的品种之前之所以需要较长时期，其本身就要求参加人员能更理解农民的需求和情况。

海牙，1992 年

Th. J. Wessels

荷兰国际合作部 (DGIS) 生物技术
及发展合作特别项目主任

第一部分

抗性持久性的特点及其各个侧面

第1章 抗病育种在经济上的重要性

N. G. Hogenboom 著

(荷兰 Wageningen 植物育种及良种繁育中心)

杨作民 沈克全 译

提要 所有农作物在受不到防病保护时都会遭受重大损失。对不同保护手段进行比较的结果表明,利用植物的抗病性防病是非常可取的。育种办法既能节约资金,在生物学上又是安全的,因而在作物生产的各个领域中的经济价值是显而易见的。抗病性的持久性是一种高度变化的现象。目前人们对持久性的基础是什么,了解尚不充分。生物技术可以增进抗病育种的经济重要性。它给我们带来了新的可能性。使我们不但能够重组遗传信息,而且能够分析寄主-病原物关系和改进抗病性的持久性。

对于世界所有国家,特别是对发展中国家而言,抗性及其持久性在生产上的重要性表明抗病育种是当务之急的首要问题。

引言

植物和病原物的协同进化是一普遍现象。其结果是如不采取针对病原物的保护措施,农作物就会遭受损失。在大多数情况下,损失惨重。因此,需要对作物进行保护,不但要保持稳产,而且要保证优质。

保护可通过各种途径来实现:包括药剂防治、田间卫生、生物防治和利用植物抗病性等。其中利用抗病性最为可取。它不但省钱,而且对农民、消费者、加工者及环境均有好处。因此不难理解为什么在众多育种项目中,抗病育种位居前列。

保护作物的重要性是显而易见的。不进行保护,就无法向世界人口提供食物。关于抗病育种的重要性,我们打算用这种保护手段与其它办法进行对比,以说明它已经起的和可能起的作用(在本会议范围内),以及它与发展中国家农业生产的关系。

利用作物抗病性与其它保护途径的比较

由于世界作物生产的经济价值巨大和造成损失的病原物数目众多,保护的重要性是显而易见的。鉴于抗病育种已取得的成就,这一领域研究和发展的潜在经济价值不可限量。但要对抗病性在经济上的重要性进行更精确的分析却也并非易事。这需要与其它办法进行代价和效益上的对比。它与特定的作物-病害-地区-季节组合有关,而这些数字常不具备,或只有有关个别特定组合的数据(参见 Clifford 和 Lester, 1988)。此外,防止了损失以后,作

物所增加的产量会影响市场。并且抗性育种不但能限制病虫害所造成的损失，而且能限制药剂对生产者、消费者和环境的危害。有关这些方面的数据并不容易得到。因此，在这篇短文中，只能介绍有限情况。但有一事是明确的：即在许多国家里，正确运用植物抗性是一件价值成十亿美元的大事。

运用抗性防治病虫害一般被认为是重要的和成功的。它比较省钱，在生物学上安全，农民使用方便。而其它办法对农民则不太有利，因为运用它们需要投资、药械、劳力和培训。

抗性育种大都是一个积累过程。具有抗性的品种是以后多抗品种的基础。抗性的正效应是随时间的推移在生长季节内和季节之间逐步积累的。而植物保护中所用某些药剂对环境所产生的负效应也是逐步积累的，其中有些对非目标生物具有很高的毒性。

抗病性和抗虫性可作为“病虫害综合治理”的组成部分使用。它可以与其它生物防治或药剂防治办法结合起来运用。药剂防治的作用大多是治疗，而运用抗性则是预防。对于某些病毒病而言，运用抗性防治病害如果不是唯一的，也是最好的防治办法。

药剂防治的一个缺点与其施用有关。一般作法是常在病情尚低时即使用药剂，这样用药量及次数常较实际需要的为高，从而产生更多经济上和环境上的负效应。当然，运用抗性防治也有其不足或低效之处，虽然真正的缺点却有限。例如获得抗源和把它们转育到栽培作物中去可能是困难的。抗性几乎全都是寄生物专化性的。而由于每一作物都受几种寄生物侵袭，为了获得足够的防治效果，常需把几种抗性综合到一起使用。此外，不同抗性需要一个一个地转育到品种中去，这就要求育种家一再投入人力物力。抗性的导入也常会打乱品种的基因型，当然，这种打乱也常会形成在产量上或品质上新的遗传基础。抗性的另一不足之处是抗源常来自野生种，因而具有在引进抗源的同时，引进对消费者有害的不利性状的危险。为了避免这种危险，必须进行适当的试验。

有关抗性育种成效的关键问题是抗性的持久性。关于持久抗性的定义，我或许可以这样说：当一个品种从开始引用至其抗性丧失这一段时间应长于或至少不短于该品种在生产上成功使用的时间时，这种抗性即可称为持久抗性。

可以举例说明存在着很多长期充分控制许多病原物的持久抗性。但在另外一些事例中，抗性的持久性则不足。这一缺点可在很大程度上通过正确运用现有抗性而得以减轻。

要想列举出所有抗性育种的成就几乎是不可能的。有些综述给人以非常深刻的印象（如 Shaner, 1981），人们业已证明，抗性能在各种栽培条件下有效地控制各种类型的病原物。在过去，抗性育种努力大多集中于一年生作物，而在今天，利用抗病品种防治病害已在许多作物上应用。

利用抗性防病的另外一些潜力

抗性的运用 抗性的持久性变化极大。有些抗性的持久性水平极低；如莴苣对霜霉病的抗性和小麦对条锈病的抗性。有些则是引入一个抗病基因即足以消灭某一种病害；例如甘蓝黄化病和黄瓜的疮痂病和褐斑病。许多因素能影响抗性的持久性，如遗传因素、进化因素、环境因素等。其中最具影响力的可能是抗性的机制和病原物在进化上的弹性。

正确运用抗性可以改进其持久性。在这里，其经济上的重要性取决于我们如何节约地使用抗性。在未来的生态上安全的农业中，有效地运用已有抗病基因将是寻找新的抗病基

因的重要补充。为了长期控制病害而有效地运用抗性的办法包括抗病基因布局、多系品种、混合品种、抗病基因积累和多基因抗性利用等。亦即正确运用抗病基因，使之成为综合治理因素之一，并为特定地区、特定类型病害和特定栽培时期选用适用的基因组合。这种抗性的运用也可包括业已丧失的抗性。有些例子说明有些抗性在这一地区持久，在另一地区却不持久。如豌豆枯萎病和亚麻锈病。又如番茄和马铃薯的病毒病，虽然能破坏其抗性的毒系已经存在，但其抗性却仍持久。

生物技术途径 如果肯花足够力量去寻找，常能从地方种和有关野生种中找到抗性。运用重组遗传材料的新技术和新方法为这一领域带来了几乎无限的可能性。这些育种研究中的分子生物学和细胞学方法为加深对寄主-病原物关系的理解，以及打乱这种关系开辟了新的前景。

分子水平的抗病育种使得我们能从植物科属以外，甚至植物界以外，引入抗真菌、抗虫、抗线虫、抗细菌等特性。目前分离出抗性因子的可能性仍很有限，但却在不断进步之中。非寄主抗性的导入因而也许是可能的。也有可能导入某种免疫系统，使植物自身产生针对病原物的抗体（Hiatt 等，1989）。

导入由病原物引发的过敏坏死反应是另一有趣途径。把真菌的无毒基因导入植物染色体组中将会得出持久的非寄主抗性。把一个由病原物引发的由启动子调节的无毒基因与一个和它相匹配的抗病基因组合在一起，在遭到真菌侵袭时可立即产生过敏坏死反应。由于调节无毒基因的启动子可由各种病原物引发，这种所谓的二成分传感系统抗性丧失的可能性估计会很低（De Wit，1993）。

细胞培养、组织培养以及活体外选择在抗性育种上有潜力，但在目前其价值仍很有限。应用毒素进行体外选择有可能选到较高频率的抗病植株和提高抗性，但在很多研究中，应用有毒物质进行抗性选择并未获得成功。而体细胞变异系的选择却得到几个推广品种或种质（Van der Bulk，1991）。

与发展中国家农业生产的关系

在本会议的范围之内，上述途径也可在发展中国家的农业生产上应用，其中一部分甚至可以在更大范围内应用。病虫害在这些地区一般发生严重，因而植物保护是不可缺少的。能抵抗为害最严重病原物的抗性非常需要。它既不需额外投入和培训，又对农民和消费者无害。

对发展中国家而言，持久抗性极其重要。由于发展中国家承受能力低，缺乏缓冲机制，因抗性丧失所造成的产量不稳在那里所引起的市场混乱要比在发达国家所造成的更为严重。

鉴于抗性和持久性的重要，发展中国家政府应对有关研究及开发给与优先考虑。至于有关抗性育种的生物技术途径以及有关知识产权方面可能产生的权益问题，建议可以制定一些规定。

结论

抗性育种的历史是一部成功史。没有一个研究开发领域能像它那样在投入和产出上达

到那样有利的比例。特别是结合社会效益和经济效益一起考虑时，更是如此。这一有效保护作物途径的进一步发展必须建立在广泛研究计划的基础上。虽然许多单位对它给予高度重视，要充分开发利用其各种可能性，还需要全世界都把它置于最优先位置。特别是应对有关抗性运用和抗性机制方面的研究增加投资 (Hogenboom, 1983)。此外，还有许多病虫害尚未得到应有的重视。

抗性在经济上很重要。随着今后新途径研究方面的进展，其重要性将更为增大。分子生物学和细胞生物学方面的研究为抗性的导入带来更多的可能性，对寄主-病原物关系的分析将更为精确。随着对抗性持久性认识的深入和改进，抗病育种的重要性将进一步提高。在很多情况下，缺乏持久性仍是问题。因此，抗性的持久性在所有国家都很重要。这也是本次会议所针对的重要议题。我在此希望，并且相信会议将获得成功。

参 考 文 献

- Clifford, B.C. and E. Lester, 1988. Control plant diseases: costs and benefits. Blackwell Scientific Publications.
- De Wit, P.J.G.M., and J.A.L. van Kan, 1993. Is durable resistance against fungi attainable through biotechnological procedures. In: Th. Jacobs and J.E. Parlevliet, (Eds): Durability of disease resistance. Kluwer Academic Publishers.
- Hiatt, A., R. Cafferkey and K. Bowdish, 1989. Production of antibodies in transgenic plants. *Nature* 342: 76-78.
- Hogenboom, N.G., 1983. Bridging a gap between related fields of research: pistil-pollen relationships and the distinction between incompatibility and incongruity in non-functioning host-parasite relationships. *Phytopathology* 73(3): 381-383.
- Shaner, G., 1981. Genetic resistance for control of plant disease. In: CRC Handbook of Pest Management in Agriculture, p.495-540.
- Van den Bulk, R.W., 1991. Application of cell and tissue culture and in vitro selection for disease resistance breeding - a review. *Euphytica* 56: 269-285.

第2章 部分的过去

对有关植物抗虫、线虫、真菌及其它有害媒介的 想法的历史的一些评论

J. C. Zadoks 著

(荷兰 Wageningen 农业大学病理系)

杨作民 沈克全 译

提要 用今天的眼光看,过去农业生态系统所表现的稳定性可能比它们实际具有的为多。目前仍可从主流的旁边看到一些过去的残余。总起来说,它们主要是与部分抗性有关正向混合选择,混合品种和混合作物所提供的稳定性。其后人们发现了R-基因抗性并研究它和利用它。一时所有的目光都注视同一方向。但是高额外界投入农业导致了单基因抗性的失败,因而有些目光转向了其它方向。人们对过去的潜在结果给以明确的科学含义。人们提出各种新的办法并创造出令人眼花缭乱的丰富的名词。正确运用抗性可以保持持久性。其中选择部分抗性可能是获得持久性的最容易办法。而对农业生态系统稳定性的选择,加强生物防治(寄生生物和天敌)则可能是第二步。

前言

会议请我作为最先发言者之一,就抗性育种的历史谈谈。这对我是莫大荣幸,但我能否胜任却值得怀疑。我觉得自己转过身来,面对过去,谈一些久已过去的事。我离开抗性研究领域已有些年。因此感谢会议组织者请我在此作此引言报告。

科学的发展往往是循环式的,每一循环常需一代到两代人的时间。目前,老祖母的家具又时兴起来了。同样,老的思想被发掘出来或再一次被发明,加上一层新的抛光,并再一次被推出。因此,我想回顾一下思想发展的历史或许是有用的。

我的主要题材是农业生产的稳定性,它的丧失及可能的恢复。特别强调植物育种的贡献。我想先谈谈稳定性丧失的原因,然后再讨论稳定性育种。

农业生产中稳定性的丧失

我们倾向于认为早期农业生产之所以是持续的,其部分原因在于持久抗性。认为早期农业生产之不稳定是一般性灾害,如干旱或杂食性昆虫,例如蝗虫造成的。圣经是我们的记录。如果我们的这种信念是正确的,稳定性的明显丧失,必然有其原因。

流行病学方面的研究列举了导致稳定性丧失的原因(Zadoks及Schein,1979)如下:

田块密集程度的提高;田块面积的增大;寄主植物密度的加大;遗传单一性的增加——作物水平;遗传单一性的增加——品种水平;农民专业化程度的增加(轮作减少);机械化程度的增加;国际种子苗木交换的加强;最后是植物育种工作。

加大田块密集程度所带来的不稳定效果是可以直觉地得出的结论,但却缺乏证据。空

间-时间模型 (Kampmeijer 和 Zadoks, 1977; Zawolek 和 Zadoks, 1989) 证明了这一点。田块之间相距越远, 病原物从一块田传到另一块田也越困难。

加大田块面积的不稳定效应也是直觉感受的结论, 但 Van der Plank (1963) 的直觉是错的, 而 Waggoner (1962, 1977) 的直觉则是对的 (Zadoks 和 Kampmeijer 1977)。大块田可以促进病害流行, 但非坚持性的 (non-persistent) 病毒病是例外 (Thresh, 1982)。

加大植株密度的不稳定效应看来有道理, 但道理有可能会欺骗我们。最重要的效应是它能导致小气候变化, 使它变得更潮湿, 从而更有利于叶部真菌。但有时却更不利于昆虫。如果植株密度超过一定限度, 真菌和病害的传播反而会减少, 至少小麦条锈病是如此 (Zadoks, 未发表)。在虫传病毒病上亦有类似现象 (Thresh, 1982)。

在田间, 植株密度效应与氮肥效应是分不开的。文献中有关增施氮肥防病效应的记载不够完善。我自己的一些未发表结果表明, 任何一种病原物都有其自己的最适氮肥水平。小麦颖枯病的最适氮肥水平低, 这也许是因为这一病害在英国及荷兰为害减少的原因 (Royle 等 1986)。小麦条锈病和叶枯病病原菌的最适氮肥水平高。在水稻上, 稻瘟病菌的最适水平高 (Zadoks 1971), 而胡麻斑病原菌的这一水平低 (Klomp 1977)。增施 N 肥可以改变许多作物上病虫害种类的分布, 同时也向植物育种家提出挑战 (Buddenhagen 1983)。

作物水平上的遗传单一性的增加能导致稳定性的降低是毫无疑问的。实际上这一点在某些情况下是不言自明的。但是, 经验性证据极少, 并且自相矛盾 (Van Rheenen 等 1981)。间作要求定向育种配合。对于杂食性昆虫如蝗虫、行军虫等, 物种混作无能为力, 但对某些虫传病毒病的证据却是成败参半 (Thresh 1982)。作物混播缩短了轮作期, 因而招致麻烦。过去西北欧曾经混播种植小粒禾谷类作物, 叫作“密铁龙” (原文为拉丁文 *Mixtel-lum*), 从中世纪一直到 1900 年单作再度盛行为止。1957 年我在德国威斯特伐利亚 (Westphalia) 看到一块小麦、大麦、黑麦混作的密铁龙。也许密铁龙可以部分解释为什么西北欧长期以来很少有发生毁灭性流行病害记录的原因 (Zadoks 和 Koster 1974)。在一次于 1766 年在意大利 Tuscany 发生的小麦秆锈病流行中, 小麦-Vedge 混播的好处曾被记录在案 (Tozzetti 1952)。

一个特殊案例发生于瓦津宁津 (Wageningen) 北面砂性易旱地区威娄威 (Veluwe)。那里过去一直进行大麦燕麦混播。这种混作对耐旱的好处曾被仔细地研究过 (De Wit 1960), 但其对叶部病害可能起到的防护作用当时未引起重视。从 1952 年到 1970 年的“荷兰品种名录”中都包括有混合品种。

加强品种水平上的遗传单一性的不稳定效应, 在某些情况下看来也是不言自明的。但在后面可以看到, 实际情况有所不同。而其反证, 即混合品种可以增加稳定性, 却很充足 (Jeger 等, 1982; Mundt 1989; Suneson 1949; Wolfe 1985; Van der Bosch 等 1990)。许多模式也支持这一说法 (Kampmeijer 和 Zadoks 1977; Luo 和 Zadoks 1992; Zawolek 和 Zadoks 1989)。植物保护方面的理由可以部分地解释为什么小麦混合品种具有产量上的优势。最后的后果是 Jensen (1952) 提出并得到 Borlaug (1953) 支持的多系品种设想, 但这一作法在经济上是没有前途的 (Groenewegen 和 Zadoks 1979)。

农民专业化是经济上的必需, 但也是造成农业生产不稳定的一个主要原因。这里有两个相互联系的效应。一是因种植业和养殖业分家而造成的混合农业的消失。二是因强调现

钐作物而造成的缩短轮作周期。Kühn (1881) 记载了德国甜菜减产情况, 现在知道这主要是由孢囊线虫病造成的。1878 年 Woronin 报道描述了俄国园艺作物农户因甘蓝根肿病 (*Plasmodiophora Brassicae*) 危害而遭受的损失。当前荷兰正面临的作物保护问题是由 *Globodera rostochiensis* 和 *G. pallida* 引起的马铃薯孢囊线虫病 (Oostenbrink 1950; MJPG 1991)。

作为不稳定因素的**机械化**以前一直被人们所忽略, 文献记载也不多。我个人的例子是本世纪 60 年代荷兰马铃薯黑痣病 (*Rhizoctonia solani*) 的增加。我记得很清楚, 用人工掘薯, 即使在一瞬间, 每个薯块都看得见, 这样即可把病薯挑出另放, 而机械收获却做不到这一点。此外机收还会伤害块茎, 使之易被晚疫病 (*Phytophthora infestans*) 侵染。马铃薯收获机也被指责是 70 年代中叶英国马铃薯卷叶病和 Y 病毒病的罪魁祸首。

近些年来, 由于农业机械的流行, 导致了 *rhizomanias* 的扩展。这种病害是由保存在一种土传真菌 *Polymyxa betae* 的休眠孢子囊堆中的病毒所引起的。它能很容易地随粘附在机械上的土壤而传播 (Tuitert 和 Hofmeester 1989)。

通过植物或植物器官的**国际交换**传播病害是众所周知的 (Zadoks 1967), 包括育种、商贸、旅游等。1960 年前后我曾鉴定过一些从 CIMMYT 得到的小麦材料, 发现它们曾染有散黑穗病 (*Ustilago tritici*)。国际研究单位由于涉嫌传播病害而有受到指控的危险。如墨西哥的小麦粒黑穗病 (*Neovossia indica*) 和委内瑞拉的玉米疯顶病 (*Perenosclerospora sorghi*)。这些单位已加强了他们的检疫措施。

通过商业活动传播病害的经典例子是马铃薯晚疫病菌 A1 交配型的引入欧洲, 它带来了 1845 年的大流行和令人心碎的后果。近年的例子则有 1976 左右马铃薯晚疫病 A2 交配型的引入欧洲 (Spielman 等 1991)。

最后, **植物育种**本身有时也会有不稳定效应。垂直抗性引发了无数次兴衰循环 (Van der Plank 1963)。此外, 育种家易受潮流的影响。1955~1961 年间, 条锈病是小麦的主要病害, 相对无害的叶锈病则被人忽视, 其结果是荷兰育成了许许多多抗条锈品种却在 70 至 80 年代中遭受了一系列严重叶锈病流行。

以上讨论的绝大多数导致不稳定的原因是现代农业所固有的。育种家接受了消除不稳定性的任务并着手进行稳产育种。他们在不同时期探索了不同途径。我将讨论植物育种的前孟德尔时期, 提到 R-基因混乱, 谈及植物育种的近期, 并试图对将来的植物育种窥视一眼。

前孟德尔时期

实际上, 目前栽培植物上所有的病虫害都是和这些植物本身一起协同进化而来的。他们大都和原始野生亲本上的寄生物完全相同或几乎完全相同。毫无疑问, 农民们从一开始就有过不同基因型有着不同抗性的经验, 但他们怎样把这种经验归纳为概念则不得而知。

1988 年, 我在马里问一位农民他是怎样选择谷子的种子的。回答是他用有色线标记最好的谷穗, 收获前先收这些穗, 并用特殊方法单独储藏。正向混合选择似乎是全世界都使用的标准办法。此外, 系统选择为了各种目的, 为了营养, 为了宗教, 以及为了抗性的目的而进行着。从无性生殖的野芋 (*Colocasia esculenta*), 到异花授粉的玉米都是如此 (Anderson

1952; Putter 1978)。Van der Plank (1963) 曾举过一个非洲热带玉米锈病 (*Puccinia polysora*) 的例子。当这一病害于 1949 年 (或之前) 引入西非时, 它曾造成饥谨。但在 5 年之内农民却选出了具有一定抗性的材料 (Cammack 1960)。当然, 这里一定有自然界强烈的负向选择, 但也可能有农民的正向混合选择。

另一个引人入胜的例子是 Van der Plank (1949) 提供的。他从南非的 Natal 和 Tristan da Cunha 采集马铃薯无性系。它们应是在 1845 年晚疫病大流行之前就在那里种植, 因而未经受过欧洲所发生的一切。马铃薯专家 Van der Plank 发现这些无性系高度感染晚疫病, 并结论认为我们现在所谓的感病品种, 其中包括从 1906 年就种植的 Bintje, 一定已经经受过强烈选择压力。

小麦杂交自 1800 年以前即已进行 (Knight 1799, 据 Day 1974)。马铃薯杂交至少在 1800 年左右即已在英国进行 (Van der Plank 1949), 主要是为了防御马铃薯病毒卷叶病。小麦系统选育的证据见于 19 世纪中叶的科学刊物。1857 年, Hallet 在英国开展系统选育, 他用的材料是一个叫作 Red Nursery Wheat 的品种, 结果大大提高了产量 (无名氏 1864/5)。

选种工作直到第一次世界大战之前获得稳定结果, 品种具有我习惯称之为“中度抗性”的抗性 (Zadoks 1972)。在印度尼西亚 (当时称荷属东印度) 进行了重要工作。当时那里橡胶树 (*Hevea brasiliensis*) 的白粉病 (*Oidium heveae*) 严重。荷兰人选出了 LCB 870 系, 它后来成为东南亚大多数橡胶的亲本 (Young 1950)。它的抗性是不完全的。它是由于它的小叶的角质层成熟早而表现抗病的。由于白粉菌只能在角质层尚未成熟时侵入, 它所面临的侵染机会很窄。

1882 年甘蔗病毒 (Sereh) 病突然在印尼的爪哇发生, 严重威胁着甘蔗种植园。引用了一个种间杂种 (P. O. J. 系) 以后, 这一病毒病即从地球上消失了 (Butler 和 Jones 1955)。其抗性是稳定的。谈到抗性的稳定性, 许多马铃薯具有一定水平的对晚疫病的抗性, 早熟时少一些, 晚熟时多一些, 这样似乎已有多数 (Thurston 1979; Toxopeus 1958)。

R-基因时期

第一次世界大战之后, 前孟德尔时期为 R-基因时期所接替。这一时期一直持续到今天。这是一个不管是好是坏, 全力投入地应用单基因 (即 R-gene) 抗性的时期。其序曲是 Biffen (1905, 引自 Day 1974) 发现的小麦抗条锈病隐性单基因。真正突破则是在一战期间或战后的小麦抗秆锈病显性单基因和通过杂交转入马铃薯的 demissum 抗晚疫病基因。

对抗性不稳定的研究导致 Eriksson 和 Henning (1896) 发现小粒谷类作物锈菌的“特异型” (*formae speciales*)。Stakman 和 Piemeisel (1917) 发现的“生理型” (后被称为生理小种) 解释了在 R-基因水平上的抗性的不稳定性。

25 年之后, 人们通过杰出的研究揭示了 R-基因与生理小种的对应关系, 即现在人们所知道的具有普遍可靠性的“基因对基因假说”。

最早试行提出一个基因对基因假说的是荷兰人 Oort 于 1944 年作出的, 他当时在二战期间进行小麦散黑穗方面的研究。这一企图由于战争动乱和语言问题 (荷文) 而夭折了。真正的学说是与 Oort 同时进行这项工作的 Flor 提出的, 并于 1946 年正式发表。这一学说的分子背景则是由 Oort 现在的接班人 De Wit 及其合作者建成的 (De Wit 等 1991)。