

农业科技参考資料(十二)

植物抗虫育种 基本理論和研究方法

(譯 文)

吉林省农业科学院情报資料室

一九六三·十

本册是根据苏联外文出版社 1953 年出版的 R.Painter 所著 “Insect-resistance in crop plants” 一書的俄譯本二、三、九章摘譯的。

原作者根据他本人多年的研究，并参考了大量的文献，从理論上、实践上綜合而系統地論述了抗性机制、影响抗性的因子、培育抗虫性品种，以及研究方法諸問題。

本册由我室李心光同志編譯，并經植保所王蘊生同志审閱。

目 次

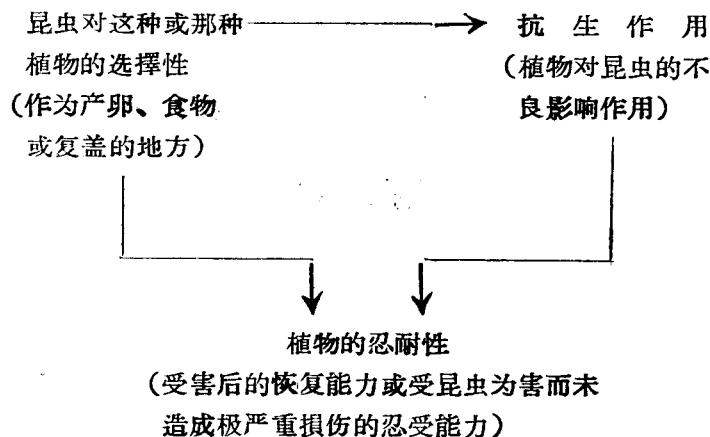
抗性机制	(1)
选择性和非选择性.....	(2)
抗生作用.....	(6)
忍耐性.....	(8)
确定抗性原因所用的指标.....	(9)
影响抗性程度和固定性的因子	(11)
直接影响植物的因子.....	(12)
直接影响昆虫的因子.....	(17)
限制利用抗性品种作为植物防虫措施的因子.....	(20)
培育抗虫植物問題及其研究方法	(21)
昆虫种群的保护.....	(21)
研究品种的方法.....	(22)
植物抗性类型的来源.....	(24)
抗性的鑑定.....	(25)
抗虫育种大綱.....	(26)

抗 性 机 制

抵抗性是怎样形成的呢？要回答这一问题，只能夠說：虽然在研究工作中业已闡明了抵抗性原因并且也取得了优秀成果，但是試驗研究人員至今对于利用这个特性来改良作物和防除害虫，并未能彻底地弄清許多起制約作用的因子。許多問題，往往都不是由一个因子，而是由若干因子（即抗性机制）所决定的。当試图培育具有抵抗性品种时，有关机制的知識有时又难以正确地运用。必須通过昆虫試驗的結果做为新品种选种材料或杂交种抵抗性的最終准則。

抗性原因分类的尝试 对于既定的抗性原因曾做过多地分类尝试。Mumford (1931) 建議將抗性原因分为“內在因子”和“外在因子”两种，这不太适合于实验目的。Snelling (1941) 將植物抗虫的特性分为十五类，这一方法提出了有关可能出现因子的多样化的概念。Painter (1936, 1941) 打算建立的那一分类法（如图）是以抗性原因为前提的，是以植物与昆虫之間的相互关系为基础的。从图就可以看出，外界环境的不同因子首先对昆虫和植物或对昆虫与植物兩者相互之間的关系起影响作用。

在大田条件下观察到的三个主要抗性因子 將在大田条件下观察到的抵抗性现象分析的最有成效的結果，划分为三个主要因子或三种抗性机制。差不多在任何一种很好地研究抵抗性的情况下，其中的任何一个因子（或与这个或与那个的結合）都起作用。这三个因子的相互关系可用如下的示意图表示出来：



如果是昆虫不喜欢的植物、只要具有較小程度的忍耐性或抗生作用，就足以起到保护作用。如果是昆虫不太喜欢的植物品种并且具有頗大程度的抗生作用，只要有較小的忍耐性就能起到保护作用。

环境因子

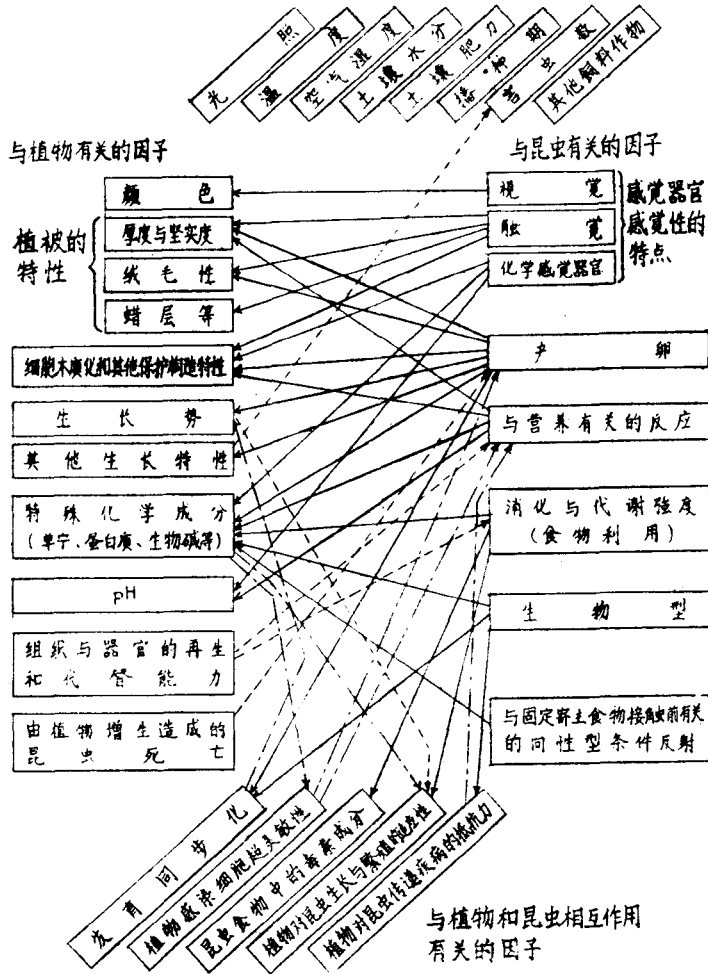


图 植物与昆虫间相互关系的不同形式是决定植物的抗性因子

选择性和非选择性

想要知道昆虫是怎样寻找做其食物，掩蔽物或产卵地方的植物，必须根据来自植物的各种各样的刺激研究该种昆虫习性。昆虫找到食用的植物，简单说来多半是偶然发现的；但是，在某种情况下，昆虫对植物的选择性，往往是噬食和误食的结果，或者昆虫偶然落到恰是其所要选择的植物寄主刺激的影响环境中造成的结果。这种刺激物通常都不是一种，并且成为条件反射链条中的组成部分 (Kennedy, 1927; Richardson 1925; Uvarov 1933)，任何一种条件反射都是由某些刺激引起的。不管怎样，寻找食物的昆虫必然要在链条的某一环节上发生脱节现象。缺少昆虫所要求的刺激物或者具有对昆虫起反作用的而使其不能接近的刺激物和具有引诱刺激物乃是选择性和非选择性因素之一。

昆虫的习性是选择性的基础 昆虫早就成为人们研究有关习性的试验与观察最喜欢使用的对象；但是，与此相似的大部分工作，对植物抗虫性问题来说，只是间接的关系。从这一观点上看来，使人最感兴趣的研究工作，是研究昆虫对植物近亲种的反应而不是研究昆虫对植物不同品种的反应。所以说，关于不同品种选择性的结论，是根据非常贫乏的材料得出来的，将其做为今后开展研究的基础，要比做为完整的说明好得多。

选择性形成的因子 昆虫是根据其对这种或那种以及不同的刺激物的反应寻找适于作食物用和在其上产卵的植物。大多数不完全变态的昆虫和一些甲虫是以这种或另一种植物作为幼虫和成虫的食物。因此，植物吸引昆虫来取食和产卵部分地全靠某种刺激。鳞翅目、膜翅目和双翅目的昆虫则完全是另一回事。这些昆虫的成虫往往与其幼虫食物完全不同或以另一种植物的汁液为食。当性腺形成之后，成虫，特别是临近产卵的雌虫，则又接近于幼虫作为营养物的那些植物。

利用植物的某些器官作复盖物，主要靠机械的刺激就能够改变其他刺激影响的一些结果。某些昆虫，例如 *Datana integerrima* 幼虫和 *Datana* 属的各种通常是集中成群取食。这样的群居性可引起其他反应的变化，其中包括引起食用植物反应的变化。

在找到食物的过程中，也影响其他反应。许多吃食叶子的昆虫都具有相反的趋性；如果使它们同食用植物隔离开，它们每次都是向上爬。有些昆虫，例如许多幼虫是在黑暗与明亮之间根据能清楚看到的范围确定方向，和对物体的轮廓和形状的反应 (Fraenkel, Gunn, 1940)。这两种反应，虽然经常对昆虫接近食物或获取食物有帮助，但是它们却与植物的抗性机制很少有连带关系的。

昆虫对颜色和光线强度的反应，昆虫同植物顶端和植物的化学成分接触的反应，是寻找寄主植物的主要方法。改变植物的有关指标就能够创造抵抗性（是以昆虫对已改变了特性的植物没有选择性为条件）。

与颜色和光线强度反应有关的选择性的差异 昆虫对光的物理特性——方向、强度、波长或颜色的反应各有不同，在某些情况下，对偏振光变换方向的反应也各不相同 (Frisch, 1949)。Weiss (1943—1945) 将有关昆虫对颜色反应所有材料做了简要评论。昆虫对波长变动幅度从 3600 (紫外光) 到 7200 Å (红光) 光的反应良好。Weiss 及其合作者 (1944) 在实验室条件下研究了属于 50 个种和不同目 15,000 个昆虫对不同波长光的反应。他们发现，当光具有相同的物理强度时，通常是紫外光波长约在 3650 Å 时敏感性极大。昆虫对波长 4,920—5,150 Å (淡绿—深绿色) 的敏感性稍差。其他光谱对昆虫的引诱力较小；而对黄色和红色光谱的反应最弱。某些种昆虫往往区分不开红色和黑色。昆虫对不同波长光线不同敏感性反应的变化决定其生理状况。例如，蚜虫数的变动是以照射在叶子上的光的不同强度为条件。还有机械的原因，昆虫数多少是以照射在有茸毛或无茸毛叶子上的光的不同强度为条件。

由植物的物理构造及其表面特性所决定的与机械刺激反应有关的选择性的变化 照射光线的不同强度和在某些情况下昆虫的不同反应造成的叶表面的特点，借机械刺激而引起一定的反应。主要地是靠昆虫体上许多部位的刺和表皮毛接受机械刺激。在植物各品种之间大多数构造上的差异是相对的，这种差异对抵抗性有直接的关系，但是想用所掌握的材料证明这些差异与昆虫习性之间的必然联系还是不够的。

植株上有或沒有昆虫能隱藏的地方有时对抵抗性有莫大的影响。昆虫寻找隱藏地方的反应，可能是与不良的向光性有关；然而，这样的昆虫急于尽可能地將其身体貼在相接触物体的表面上。

有些高粱品种的叶鞘与莖秆分离开，長蟻象大量地积聚在該处，使高粱严重受害 (Snelling, Painter, Parker, Osborn, 1937)。

昆虫学家們一致認為，味是昆虫借以寻找可食用植物的主要特征。植物对昆虫的抵抗性决定于植株各組織的硬度。組織的硬度是昆虫为害植物的机械性障碍。事实証明，在品种的抵抗性和組織硬度之間呈相关性。然而也有可能所看到了的相关性，对昆虫來說是表面上特有的比較坚硬或紧密植物組織局部地較小的适应性。看来，关于昆虫对这种表面上特点有所不同的各品种的习性，研究的还不够。

机械的刺激总是昆虫在植物上产卵时有效地抵抗性因子。光和味或这两种的刺激物常常形成昆虫在某种植物上产卵的反应鏈条，但是，产卵器同植物表面的接触是最后的刺激因素。如果产卵器接触的刺激物不符合于某种要求，昆虫則不产卵或者犹豫不决。味只能引誘昆虫接近植物。

相当多的昆虫在寄主植物組織上产卵，因而，产卵所需的刺激物可以列入植物內部構造的特点之中。大家都知道，与产卵有关的机械性刺激物所表現出来的差異是依植物的种或品种为轉移的。McColloch (1920) 指出，棉鈴虫在有光滑叶子的玉米植株上产卵，則比在有茸毛叶子的植株上产卵为多。Cunliffe, Hodges (1946) 通过不同燕麦品种对瑞典稈蝇抵抗性的研究确認，昆虫在抗性品种上产卵比感染品种大約少三分之二。研究影响产卵的刺激物沒有发现光的任何影响；用嗅觉計試驗得到的是負結果。发现子叶鞘与幼嫩植株分离的程度影响产卵的数量，这决定于机械性刺激的作用。

与化学刺激有关的选择性的差异 一般認為昆虫对其接近的和躲避的物質的反应，是以昆虫抵抗性因子之一的选择性作基础的。Dethier (1947) 对这个問題曾做过很詳細地論述。

有些种植物含有最能引誘昆虫的一些特殊味道物質，可是在这方面我們的知識还很欠缺。在能引誘昆虫的不同品种味道的差異方面也了解得很少。但是昆虫的习性迫我們去了解这些物質。育种学家曾培育出沒有特殊味道的甘藍等等，所以說完全有可能育成不招引昆虫的品种。

有些种昆虫时常对味道的反应並沒有多大的差異，但是它們对那些物質味道反应却与味觉一样都很敏感。实际上昆虫受接触某种物質或相似的化合物，而在自然界中是以多种物質混合味道的引誘的。昆虫是根据有味物質濃度确定活动方向的，而昆虫主要是逆着气流活动的。因此，我們就懂得了为什么昆虫能够从距离很远的地方找到食物或異性昆虫。

有些有味道的或其他特性的能吸引成虫的植物，不是經常地都能适合幼虫作为培养用。雌成虫选择幼虫所需用植物也往往发生錯誤，如豆象和豌豆象在那些幼虫不能成熟的植物种和品种上产卵；而豆象却不在幼虫能够得到很好发育的豆科植物上产卵 (Larson, Fisher, 1938)。

看来，昆虫对味道、味道与气味混合体的反应，局部地說明了玉米、高粱 (Brun-

son, Painter, 1938)和小麦对蝗虫的抵抗性。有抵抗性的高粱和玉米现在还很少,昆虫的短時間接触,不会造成多大損失。因而,产生这样的印象,在这种情况下,抵抗性决定于植株的年龄,实际上,在比較幼嫩植株与比較老的植株之間在引誘昆虫方面并没有任何差異。

Horovitz, Marchioni (1942)指出,玉米对蝗虫的抵抗性是以隱性性狀遺傳下来的。可以推想到,玉米所有的抵抗性是与選擇性現象有关。在研究選擇性之同时,在很多試驗中都发现了其他抗性机制。

選擇性作为抗性机制之一的意义 以在田間条件下观察到的抵抗性作基础,在各项詳細研究中,除研究選擇性以外还要研究其他机制。Cunliffe, Hobges (1946)指出,燕麦品种对瑞典稈蝇的抵抗性主要决定于植株上不同的产卵数,也就是以選擇性的現象为基础。因为某些燕麦品种对瑞典稈蝇的为害有一定的恢复能力,所以看不出其他抗生作用的現象。

一般都認為,若是沒有選擇性就只能保持着低的抵抗性。但是目前能証实这种說法的材料还很少。

早已指出,昆虫找到的植物,可能是它躲避的,作为食物的或产卵的地方,在对不同刺激物反应的环节中包括有的刺激物数量,在各种情况下是依昆虫和植物的种为轉移的。昆虫由飢餓或任何其他生理狀況刺激而产生新的活动帶有偶然性。当昆虫落入寄主植物味道影响的环境中,昆虫則加快活动或轉头往回飞。經常是昆虫在寄主植物附近,接近刺激物边缘时返回。昆虫是根据帶有味道的气流,或根据特殊的顏色,或根据光綫强度确定通向植物的方向。这个刺激的鏈条基本环节参与同植物接触或参与辨識气味或参与兩者共同的影响作用。

看来,在沒有選擇性条件下形成有兩种抵抗性类型:

- 1) 抗性品种在頗大程度上較之招引昆虫的感染品种缺少一种或多种特性;
- 2) 抗性品种具有排斥(拒絕)特性,这种特性能够代替引誘的刺激物,并且胜过或掩盖它們。虽然刺激物鏈条脫节昆虫仍然能够通过偶然嗜食和誤食途徑发现可接近的抵抗性植物。成功与否决定于脫节現象的程度和性質与昆虫种群的密度。偶然找到寄主植物的方法,同定向反应相比較,是白白浪費昆虫短促的生命和体内貯藏着的营养物質。在抗性品种上經常看到昆虫数量减少,可以部分地說明这一点。若是沒有适合的寄主,一些昆虫不产卵而死亡。Larson, Fisher (1938)发现,將象鼻虫裝在空容器里不产卵;將雌虫放在飼用豌豆幼嫩植株上,一定要死掉,也不产卵。裝在有种子的容器內,昆虫則大量产卵。

据推測許多抗性品种都有拒絕的特性。但是这种論点,無論在植物特性材料方面,或在昆虫习性研究方面都缺少充足的依据。

不敢接近的物質和缺少選擇性,毫無疑問地是抗性机制的主要組成部分,但是,这些因子同抗生作用和忍耐性来比較,往往被看做是次要因子。这是与大多数的意見有关的,認為選擇性在感染品种和抗性品种混合栽培时才能起其作用;然而,单独栽培昆虫躲避的品种,这样的抵抗性也就消失。在所有研究的例証之中沒有一个能証实相似的选择性。在那些适当地考虑到植物年龄,比較处理的昆虫数量和其他特点的差異研究中,

这一点就非常清楚。

抗 生 作 用

有些研究栽培植物对昆虫抵抗性的人员，仅将表现出抗生作用的品种叫做抗性品种，另一些人则不同意这种看法。对于在田间所观察到的在品种间昆虫密度和感染性的差异的原因尚不清楚。现在认为，抗生作用是抵抗性的最主要形式，已奠定最稳固的基础。

Painter 于 1936 年首次提出的关于昆虫食物起作用的概念，是可抵抗性因子之一作为基础的。同一种寄主植物的不同品种或某些样本，对昆虫可能有显著不同的食用价值。如豌豆蚜吃食苜蓿，长蠊象吃食高粱，小麦癭蝇吃食小麦等这些是大家都知道的。仅注意到了招引昆虫这种情况，而对寄主植物种类和属于单食性或多食性昆虫的生理学特性还没有什么论述。

抗生作用可用来部分地鉴定植物对昆虫的抵抗性。

由抗生作用形成的抗性的遗传 用许多不同作物研究了由抗生作用形成的抵抗性的遗传。就抵抗性程度来说，杂种是逐渐地从完全免疫转变为高度感染。在感染的近亲类型之间的若干杂交后代中会出现数量不多的抗性高的植株，呈抵抗性的隐性存在。

长蠊象雌虫在隔离了的抗性高粱植株上产卵，远比在感染品种植株上产卵少得多。Dahms, Martin (1940) 引用的材料表明，在植株上产卵的数量改变着抵抗性，在 F_1 作为显性性状遗传下来。在大田条件下，以感染品种或杂种品种作为食物的长蠊象雌虫，在这种植株上产卵数至少比在抗性品种上多到二倍。高粱品种对长蠊象的抵抗性不只是根据抗生作用，而且也受选择性和忍耐性的影响。

在其他一些情况下证明，由抗生作用形成的抗虫性能遗传给后代，然而这方面的研究较少。抗虫品种的抗生作用完全可能具有不同的程度。一些害虫在某些品种仅能够生活很短的时期而不生殖，当在另种情况下，要阐明抗生作用需进行详细的试验研究和统计分析 (Harrington, 1941; Patch, Holbert, Everly, 1942; 等等)。

抗生作用对昆虫及其生活史的影响 抗性植物品种上昆虫数的减少，或者是由抗性品种和感染品种具有同样的食用价值而缺少选择性所决定；或者是由于具有相同的选择性而食用价值不同所决定。为了确定用选择性或抗生作用在田间所观察到的昆虫数的差异有否联系，一般地必须做专门试验。如果昆虫数量是根据植株大小的差异计算的话，能够很容易的在获得抗生作用或选择性的时候得到忍耐性，因为昆虫种群在这种情况下，是根据较强的忍耐性植物分布的，而不是根据较小的敏感性植物分布的。

抗性植株上昆虫的死亡延续到一龄。这大概是最普遍而最容易看到的抗生作用现象。某些种蚜虫，小麦癭蝇，玉米螟，马铃薯蚜虫，大豆豆象，长蠊象和麦莖蜂利用抗性植物作食物时，可以看到最幼小的若虫或幼虫相似的死亡。这种年龄昆虫不大的体积有碍研究其生理学。上面所谈到的幼龄昆虫之中的一些个体，不是以该种老龄昆虫个体所需的植物组织作为营养。由于植物器官增生的结果，幼虫的死亡 (Hinds, 1906) 和某些其他昆虫的死亡可作为抗生作用的另一范例。

对于吃食高粱的長蝽象 (Dahms, 1948), 可以看到以抗性品种为食物的生命持續期的变化, 較之以感染品种为食物的变化明显。若虫的阶段持續时期一般地在抗性品种上長, 而在感染品种上短; 产卵期中雌虫生命持續時間, 一般地在感染品种上比在抗性品种上为長。有些材料認為可能有第二个轉变期存在: 对此指出, 至若虫或幼虫阶段末期会有大量死亡。Isely (1935) 指出, 繁殖在不同植株上的棉鈴虫幼虫, 在这个时期內死亡率增高, 其他一些人的研究与此相似。

有时吃食抗性品种的昆虫經常处于不安状态, 蚜虫往往就是这样。皮下腺分泌作用暂时停止, 一些幼虫在吃过抗性植物之后反胃。这些現象是由飢餓或是由有毒物質所引起, 尚未肯定。

除极少数以外, 性未成熟阶段昆虫以抗性植物作食物必然减小昆虫个体的大小和重量。昆虫体大小的差異, 往往引起在抗性植物上繁殖的或在产卵期的抗性植物作食物的雌虫, 繁殖力最低。当以抗性植物作食物时, 后代增殖数的减少是蚜虫的特征。仅仅繁殖力减少的程度就有很大差别。以抗性豌豆作食物, 豌豆蚜的繁殖力减少 12.5% (Harrington, 1941), 而以抗性苜蓿作食物, 豌豆蚜几乎完全停止繁殖 (Dahms, Painter, 1940)。以高粱抗性品种作食物的長蝽象, 要比以感染品种作食物减少产卵, (Dahms, 1948)。

抗生作用可能的生理学基础 現在只能提出抗生作用形成的相对原因的假設, 因为我們对食植物昆虫所需的营养物質实际上还不清楚。看来, 食植物幼虫之中只玉米螟幼虫可以有成效地用合成食物繁殖 (Bottger, 1942; Beck, Lilly和Stauffer, 1949)。以抗性植物作食物对昆虫起不良影响作用的原因, 可能是由于食物缺少特有的成分, 例如缺少維生素或与維生素作用相似的物質。大家都知道, 不同自交系玉米植株的胡蘿卜素含量各不相同, 但是, 业已肯定, 胡蘿卜素含量和抗玉米叶蚜的自交系玉米之間具有相关性 (Coon, Miller, Aurand, 1948)。Hodge (1933) 报导, 当特种蚜吃某些种缺少維生素的食物会引起变化。Pepper和Hastings (1943)。发现, 在某些食用植物 (如糖用甜菜和艾屬) 中含有低量的亞麻油二稀酸, 幼虫吃这样的植物, 長成的草地螟雌虫发生不育。濱藜屬含有大量的亞麻油二稀酸, 幼虫吃这样的植物, 雌虫的繁殖力高。在某种情况下, 植物的抗虫性是由于缺少特有的蛋白質或礦物質造成的。

抗生作用的影响, 即与所获得食物总量的差異有关, 也与所获得食物的某些成分的数量有关。食植物性昆虫时常吃或开始吃有某些大量蛋白質的分生組織要多于其他部分。确認豌豆蚜在苜蓿花芽上繁殖比在其营养芽上繁殖較快 (Dahms, Pairen, 1940)。玉米螟幼虫吃食玉米花序或花粉在存活率提高上作用相似。以植物繁殖器官作食物的棉鈴虫 (Isely, 1935) 和以植物生殖器官和营养器官作食物的其他昆虫, 生長比較迅速而且存活率也較高。Beck和Lilly (1949) 报导, 刚从卵孵出不久幼虫, 吃食 10—15 厘米高的玉米植株 生長快和存活率高, 人工喂飼这种幼虫葡萄糖或蔗糖, 生長速度与存活率还会提高。这就为营养物質的数量和成分是抗生作用的主要因素提供了依据。

忍 耐 性

忍耐性与选择性和抗生作用的区别在于植物本身发挥抵抗性的作用。选择性和抗生作用是昆虫的有效反应或没有这种反应有关；实质上，这种反应在昆虫和植物之间存在着一定的相互关系。但是，要利用忍耐性作为抗虫因子，必须详细研究昆虫使植物受害的方法和植物避免昆虫为害的方法。看来，忍耐性是比较选择性或抗生作用受外界环境条件变化的影响较大。植物的年龄或大小和用它作食物的昆虫数量，与其他品种相比较，对某几个品种所表现的忍耐性的程度有严重的影响。确实能适应其他因子的品种，更能比耐虫品种经得住昆虫的为害，但是不太适应其他生存条件。例如，伊利诺抗长蝽象为害的玉米品系，种植在较干旱的堪萨斯它那抗性就表现不出来了。所以，不是经常很容易地能够确定任何一个缺少适应能力的异地品种对昆虫的真正忍耐性，及使这种忍耐性实际存在的話。

忍耐性同一般生长能力与杂种优势的关系 植物一般生长能力对耐虫性有强烈影响。受害的高粱品种杂种一代，当其亲本品系受长蝽象为害死亡之后，仍保持着绿色而生长旺盛 (Snelling, Painter, Parker, Osborn, 1937)。如果当受害亲本杂交的杂种一代不具有杂种优势时，它们对长蝽象不会有任何的忍耐性。用玉米自交系和杂交种比较也有类似的结果 (Painter, Snelling, Brunson, 1935)。杂种优势并不是测定玉米对长蝽象的忍耐性和抵抗性的唯一因子；无论是自交系间或是杂种间都具有显著的差异。全部试验用的玉米自交系较之在同样条件下试验的杂交种受害的更为严重。

越是茁壮的玉米植株越能引诱玉米螟雌虫产卵，但是，杂交种平均产量的降低并不多。杂交种的这样增高了的忍耐性一部分是杂种优势造成的结果。光滑叶大豆生长能力不旺盛（同有茸毛大豆比较），受 *Empoasca fabae* (Harris) 为害较重可能是原因之一 (Johnson, Hollowell, 1935)。在忍耐性和一般生长能力或杂种优势之间所发生的关系，大部分与吸吮口器昆虫的寄主有关。

器官和组织的恢复（再生） 咀嚼口器昆虫使植物部分地受损伤，受害植株忍耐性的唯一形式就是器官的恢复。恢复能力往往决定于受害植株适值某一成熟阶段。大豆品种对日本甲虫的抵抗力是一个典型例子 (Coon, 1946)。因为某些品种对一些成虫具有抵抗力，由于器官的恢复不论对于草产量或对籽实产量有时都没有显著影响；所以恢复能力首先在很大程度上决定于品种的成熟期。晚熟品种对损坏了的部分叶子具有恢复能力。

根系发育的玉米、小麦和其他作物品种遭受土壤昆虫为害后有不同的恢复能力。

吸吮口器昆虫对植物的损害并不明显，有时不易鉴定出来。譬如蚜虫，必须是达到非常多的时候，根据数量评定其为害程度。有时也可根据昆虫分泌的唾液物评定引起的为害 (Johnson, 1934; Painter, 1928)。吸吮昆虫，尤其是蚜虫的营养往往对植物生长有各种各样的影响作用，其特点是造成生长停滞。豌豆蚜也使感染苜蓿生长停滞；而对具有忍耐性的植物的生长不起阻碍作用。阐明植物激素和耐虫性之间的关系有待进一步研究。

組織的強度是與忍耐性有關的特性之一。一些使植株受害的昆蟲（玉米蚜和麥莖蜂）穿透莖稈往往造成莖稈折斷。這就需要不同的組織完全具備所需要的強度，確保對玉米蚜和麥莖蜂的忍耐性。在幼蟲通道的周圍有時形成木質化組織，實際上使莖稈硬化起來。有彈性的和柔軟的莖稈比粗的和硬而脆的莖稈更具有耐蟲性；如果不受蟲害，這些莖稈完全一樣地挺立得很好。因此說，莖稈對昆蟲的忍耐性不僅決定於它的機械硬度，而且也決定於其他特性。

忍耐性有時被看作是具有某種昆蟲時獲得產量能力的同義詞。雖然說在單位面積產量和忍耐性之間確實存在着密切的互相關系，但是，這是不對的。如果在正常條件下，將高產品種栽培在有昆蟲的地方，必然由於不具有忍耐性而獲得最低的產量。如果將一般地低產品種栽培在有昆蟲的地方，將可獲得較好的收成，那麼就有可能，這個品種較之其他試驗品種有高的忍耐性。以自交系玉米雜種作為親本之一，可將忍耐性傳遞給後代。各種不同的耐性因子在防治害蟲之中具有重大的經濟意義。

確定抗性原因所用的指標

抗性原因可能有很多。已如前述，最常用的抗性機制分為三種：選擇性（preference）、抗生作用（antibiosis）和忍耐性（tolerance）。這三種機制，就在植物與昆蟲之間相互作用的最終結果來看，彼此間有聯繫。選擇性是依植物的一種或若干種特性對昆蟲視覺的、觸覺的和化學的感受器的影響作用為轉移的。昆蟲在其生活史的不同階段時常以植株的各種器官作為食物。在植物與昆蟲之間的任何一個接觸點都對昆蟲的生命存在着有害的影響。棉鈴蟲第一世代吃食玉米葉；以後各世代則吃食果穗。尚未能完全查明，抵抗性在這種條件下是否同選擇性或抗生作用有關，或是否同兩者都有關；然而，不管在任何情況下，這兩種感染類型的抵抗性生理學基礎都不會一樣（Painter, Brunson, 1940）。

假如昆蟲使植物遭受到不同形式的危害，那麼有可能發現各種類型的忍耐性。例如小麥對小麥癭蠅有抵抗性時，一些品種的忍耐性則表現在大田中植株的死亡數較少。另一些品種的忍耐性則表現在春天受小麥癭蠅為害時莖稈損傷數較少。可見，農作物遭受昆蟲在各個時期所造成的損害，都有獨立的抵抗性。此外，由抵抗性形成的特性，在植物生活史的不同階段具有不同程度的表現。直到現在，在大部分試驗研究中，植物與昆蟲間表現出的一種或兩種相互關係，並非是唯一的抵抗性機制。

過去所談到的許多相對肯定的抗性原因，缺少足夠的依據。以統計學可靠的正相關作為唯一的指標為最多。但是，即使高的相關系數也只能作為假說的基礎，它並不是証據。有時這一相關只是在某些類型的若干品種試驗中偶然發現的結果。因此，沒有對更多的類型開展研究。

提出有利於某種抗性原因的實際材料，必須首先涉及到植物與昆蟲間相互關係（不論是選擇性、抗生作用或忍耐性）的發展特性和發展程度。缺少一種或兩種相互關係的否決材料同樣地具有重大意義。要證明抗性原因必須提出如下材料：

（1）實驗的證明應該是估計的抗性原因同昆蟲的生理學，同植物的生理學或同昆

虫的习性有紧密的关系；

(2) 关于估计的抗性原因同那些遗传因子(由抗性植株同感染植株杂交发现的)不可分的关系；

(3) 大田试验结果的统计学分析资料，也就是估计的原因与抗性之间的相关程度。(1)与(2)最为重要。

提出抗性原因和昆虫与植物的生理学或昆虫习性之间密切关系材料的意义 在研究植物抵抗性和植物的形态学、生理学或化学特性之间的关系时，必须研究那些遭受昆虫危害的植物器官。当然，进行这种研究必须考虑被研究器官的所在部位。已往所做试验的大部分是关系到所有植物全部品种的抵抗性或感染性研究结果。如果昆虫是从顶芽鑽入莖稈之中，那么测定穿透莖稈中间部位节间的作用力，显然，根本说明不了植物对该种昆虫抵抗性的程度。尤其是在经常发生这种情况的时候，抗性是以抗生作用形式表现出来并使幼虫在一龄时就死亡。另一方面，测定老龄的幼虫和若虫的消化酶，仅能间接地指出在一龄幼虫就有这种消化酶，在一龄幼虫方面，与消化特性有关的抗性机制常常表现出效果。这样一来，对老龄的幼虫和若虫吃食抗性植株的能力还不清楚，但是这种昆虫当从卵刚孵出的时候就能停留在抗性植株上。抗性植株具有某种物质或构造，而感染植株则没有或相反地这种物质或构造根本不能作为抗性原因的证明。如果不足以表明对昆虫在生命上有重要意义的話。

抗性原因与某些遗传性状的全面关系 通过抗性植株与感染植株杂交所获得的分离种群的研究，有时可取得有关抗性原因的具体材料。昆虫学家一般地都忽视这种材料的来源，而育种学家对它又估计过高。某些性状和抗性之间的关系必须是全面的。但是，的确难以说明，这种遗传性状就是抗虫性的原因。

根据目前现有材料证明，象这样的性状可能与抵抗性完全有关：

- 1) 性状的影响实际上是以抵抗性为条件的；
- 2) 与以抵抗性为条件的性状仅是相关的关系。

Anderson (1949) 报导过，育种学家通过玉米的两个自交系杂交，要比通过具有综合性状的两个亲本类型杂交，更容易从杂交世代中选出与某一亲本相似的类型。

(Brown, Anderson, 1947)。通过两个种杂交要比用具有综合性状的两个种容易在后代中获得与亲本相似的类型。这样一来，根据遗传性状选择的有时是与抵抗性有紧密关系，能够培育出植物的抵抗性。

必须记得，各种各样的遗传性状以抵抗性为条件可能有不同的方式。小麦对小麦瘿蝇的抵抗性是以一系列地遗传性状为条件的，其中的一些性状引起幼虫死亡；而另一些性状则造成所有的幼虫在任何试验条件下在感染植物上都会死亡。其他抵抗性因子引起幼虫和部分成虫死亡。

抗性原因统计学分析材料 统计学分析结果，即植物的某种特性和抗性之间的材料，可普遍用于确定抗性原因。在所有的证明方法之中，这种材料如果只是相关性而不是绝对的话，看来具有最低限度的可靠性。在这方面的研究，Painter 完全同意 Anderson (1944) 的观点：“最经常被人们忽视的基本原则，就是在应用数学方法研究生物学现象之前，对这种现象必须从一开始就以 Anderson 的观点慎重地分析生物学的内

容……。統計学分析在生物学中具有有益的作用，但是这种分析必須在生物学分析之前进行”。

沒有可靠抗性原因的知識抗性育種的成功 美国在用抵抗性防除害虫所研究方面的大部分工作，不靠抗性原因的实际知識。形成抵抗性的遺傳特性是靠試驗用材料在昆虫对照感染条件下表現出来。抵抗性与其他理想性狀的結合能获得結果。抗性原因的知識是最需要的，但是它不是育種工作永远不可缺少的。如果測定抵抗性要求复杂的化学分析，必須对分离种群的各个植株进行化学分析，那么借助于对照昆虫种群的人工感染測定抵抗性程度时，能节省大量的时间和財力。农学家为了根据抵抗性性狀进行大田作物育種不必充分掌握高度的抗性原因*。認為从事抗性育種时，抗性原因的知識也不是最必需的。（参考文献145篇 略）

影响抗性程度和固定性的因子

在这里談談植物与昆虫有关遺傳特性外部表現的可能变态問題。研究植物抗虫須了解昆虫习性的变化范围以及生物型和种的可能变化速度。除此之外，还必须鉴定植物遺傳性狀外部表現的可能性变化。

研究植物与昆虫之間相互关系表明，不同的外界因子直接地或通过植物能够影响昆虫数量和由每一个别个体所引起的为害程度。因为昆虫数量增加一般是与植物遭受为害程度相并发生的，所以这两种因素难于加以区别。干燥天气一般是适合于長蝽象数量的增加，部分地說明了寄生在这种昆虫上的真菌效果降低。干燥天气經常伴随着发生感染程度的增大，这不仅是因为長蝽象数量的增加，而且也由于昆虫吸出植物在該种条件下所缺乏的水分所致。在严寒的冬天，由于小麦癭蠅的为害，某些小麦品种植株的死亡通常都要增多。因此，那些品种經過温暖的冬天，要比經過严冬对小麦癭蠅表現有較高的忍耐性。冬天的温度对小麦癭蠅的数量几乎没有影响。

研究抵抗性因子应注意些什么？ 外界条件对遺傳特性的表現沒有明显地影响。遺傳学家和育種学家早就清楚，研究的不是这种或哪种个别性狀，而是研究有机体的趋向以某种形式对一定的外界环境条件的反应。至于說植物对昆虫的抵抗性，就是在該情况下，研究植物的性能在一定的外界环境条件下对昆虫的数量的影响或者較广地受昆虫为害。当外界条件有变化时，昆虫与測定抵抗性用植物間的相互关系，或者有变化或者沒有变化。

Yarnell (1942) 提出許多外界环境对遺傳性狀表現的影响实例；我們在这里仅分析二个实例。大家都知道，中国櫻草的形态，栽培在 20℃ 下花是紅色；栽培在 30℃ 下花

* 育種實踐証明，“事实上，培育新的高产品种可以不具备高度的抗性原因的充分知識”。但是米丘林育種学同样是實踐証明，具有这方面的知識，可以更有计划地、全面地和成功地进行育種工作。因而，是不能同意 painter 的意見的。
——俄譯本編者注。

則是白色。另一种形态是栽培 20℃ 下开白花，在 30℃ 下开紅花。在研究小麦对小麦癭蝇的抵抗性时观察到相似的情况。某些具有抵抗性的小麦品种在高温下严重地受昆虫为害，而另一些品种具有对小麦癭蝇抵抗性的遺傳性，受溫度变化的影响很少。有时小麦癭蝇幼虫不能吃食和抵抗性品种增多，这就表現出来了抵抗性。这样看来，抵抗性在这里帶有抗生作用的特性。

外界环境“微小条件”的意义 一般說来，昆虫兴旺的最主要原因在于許多昆虫在外界环境中占很小的位置。每一个研究植物对昆虫抵抗性的人必須清楚地懂得外界环境“微小条件”的意义，因为昆虫受植物賴以生存的完全不同条件的影响。例如，能促进植物发育的外界条件，几乎不能对在莖內殘食的昆虫有影响作用(Allen和Painter(1937)通过研究不同小麦品种上 *Meromyza americana* Fitch 的数量与播种时期的关系，肯定了由于三年之間的气候因子对植物发育和昆虫生活史的不同影响造成植株的差異。干旱时期和雨季，对小麦植株有莫大的影响，而对莖內的虫蛹仅有很小的影响。靠近叶子气孔生存的昆虫，也能在比平均湿度(測定植株附近的外界环境)高很多的相对湿度条件下生存。植株上有否茸毛同样地对外界环境“微小条件”的相对湿度有影响。

直接影响植物的因子

土壤因子和气候因子 生态学因子对昆虫的数量和分布的直接影响与外界环境对植物的直接影响一样，引起了研究人員的特別注意。昆虫学家早已注意到不同气候的因子和土壤因子能直接地影响植物，同时也能間接地影响昆虫的发育史。关于贊成土壤肥力影响昆虫問題的一些概念，仅有个別文献談到了这方面的試驗研究，能找到很少地肯定材料。获得抵抗性的某些問題在 Felt 和 Bromley (1931) 的著作中曾提到过。現將获得抵抗性的一些主要試驗材料列于下表。

土壤成分通过植物对昆虫影响的一些材料

昆 虫	植 物	反 应	材 料 来 源
在高度肥沃土壤或大量配合肥料影响下昆虫数量增加或受害程度加重 (或者是由于肥力降低昆虫数量减少等)			
<i>Aphis rumicis</i> L.	菜 豆	稍有提高	Davidson J. (1925)
玉 米 螟	玉 米	選擇性	Huber L. L. (1928)
<i>Diabrotica duodecimpunctata</i> (F.)	玉 米	—	Bigger J. H. 等(1938)
温 室 粉 蝨	撞羽朝顏	—	Haseman L. (1946)
麦 二 叉 蚜	小麦(?)	—	Haseman L. (1946)

昆 虫	植 物	反 应	材 料 来 源
-----	-----	-----	---------

在高度肥沃土壤或大量配合肥料影响下昆虫数量减少或受害程度减轻
(或者是由于肥力提高昆虫数量增多等)

<i>Melanotus</i> sp.	—	忍 耐 性	Hawkins J. H. (1930)
造 桥 虫	草 果 树	—	Roach W. A. (1939)
桔 紫 蚜 蚧	—	—	Thompson W. L. (1941, 1942)

土壤中含有大量氮时昆虫数量增多或受害程度加重
(或者含氮量少时昆虫数量减少与受害程度减轻)

<i>Cactoblastis</i>	仙 人 掌	—	Dodd A. P. (1936)
<i>Empoasca terra-reginae</i> Paoli	棉 花	—	Sloan W. J. S. (1938)
<i>Bombyxmori</i> (L.)	桑 树	—	Bergmann W. (1940)
长 蠕 象 一 种	高 粱	忍 耐 性	Dahms R. G. 等(1940)
康 氏 粉 蚧	苹 果 树	—	Schoene W. J. (1940, 1941)
棉 蚜	棉 花	—	McGarr R. L. (1942, 1943)
棉 蚜	棉 花	—	Isely D. (1946)
麦 二 叉 蚜	小 麦	—	Haseman L. (1946)
长 蠕 象 一 种	高 粱	抗 生 作 用	Dahms R. G. (1947)

土壤中含氮量低时昆虫数量增多或受害程度加重
(或者含氮量高时昆虫数量减少和受害程度减轻)

<i>Phorbia brassicae</i> Bch.	甘 藍	—	Богданова-Каткова (1918)
茶 枝 小 蠹	茶 树	忍 耐 性	Джепсон, Гэдд (1926)
瑞典麦稈蝇	大 麦	—	Щепкина (1930)
<i>Aleurolobus barodensis</i> Mask.	甜 蘆 屬	—	Mathur R. N. (1941)
长 蠕 象 一 种	玉 米	—	Haseman L. (1946)
温 室 菊 馬	新 西 蘭 菜	选 擇 性	Winter J. D. Haseman L. (1945, 1946)

土壤中含有大量磷时昆虫数量减少或受害程度减轻

瑞典麦稈蝇	大 麦	—	Щепкина (1930)
长 蠕 象 一 种	高 粱	忍 耐 性	Dahms R. G. Fenton F. A. (1940)
长 蠕 象 一 种	高 粱	抗 生 作 用	Dahms R. G. (1947)

土壤中含有大量钾时昆虫数量增加或受害程度加重

<i>Aphis rumicis</i> (L.)	菜 豆	—	Dayidson J. (1925)
---------------------------	-----	---	--------------------

土壤中含有大量钾时昆虫数量减少或受害程度减轻

茶 角 盲 蠕	茶 树	—	Andrews E. A. (1914, 1919, 1921, 1923)
大 麦 黄 潜 蝇	大 麦	—	Frew J. G. (1924)

其他因素对昆虫数量的影响

各种因素——Creighton (1938); Thompson (1941)

钙——Carter (1939); Emery (1946)

Wittwer, Haseman (1945, 1946)

铜——Delong (1934)

硒——Hurd-Karrer, Poos (1936); Mason, Phillis (1937);

Fox (1943) 及其他文献

铁——Thompson (1942)

这些材料对于昆虫学家和其他方面专家们广泛流行的土壤肥力能增强植物对昆虫抵抗性的概念,并未得到充分地证明。每一个昆虫种,尤其是植物寄主的每一个种或品种,在这里则成为一个个别问题。限于我们的知识现在还不能做出任何另外的结论。

土壤条件影响着植物,而从植物中吸取的营养物质影响着昆虫。昆虫数量增多首先影响着植物中含有的营养物质,甚至也能影响着植物从土壤中吸取的营养物质。West (1945) 部分地研究了栽培在不同营养液中番茄感染马铃薯长管蚜的相互关系。在那些缺少钙、锰、钾、磷或氮的溶液中能最快的看到结果。感染的类型决定于植物发育阶段和昆虫侵袭时间。感染程度决定于植物生长速度。不论是对植物发育或植物生长速度,靠肥料都能起到影响作用。增施过磷酸钙减轻春大麦害虫的感染性。施少量的氮也能减轻感染,增施大量氮没能得到这样的结果;肥料还能延迟植物生长,同时也能增大植物的感染性。

不管土壤条件以某种形式影响昆虫和植物寄主的互相关系,都可涉及到一个或几个抗性因子(选择性、抗生作用和忍耐性)。因而表明,往往忍耐性的变化虽然是外表上的变化,却能决定昆虫数量的变化。土壤是通过植物细胞的化学成分或细胞构造(Lutman, 1934)对抵抗性表现出影响。在研究一种长蜡象(*Blissus leucopterus*)和各种高粱品种间的相互关系时证明,不论是抗性品种(Atlas)或感染性品种(Dwarf yellow milo) (Dahms, Fenton, 1940),氮过多时植物的忍耐性则降低。增施过磷酸钙在多数情况下能提高忍耐性。(Dahms (1947) 曾确认长蜡象在多氮和少磷的溶液中所栽培的植物上产卵多于在少氮和多磷的溶液中栽培的同样品种的植物。在这种或那种溶液中栽培的两个品种植物上产卵数的差异,是依增施某种肥料为转移的。Haseman (1946) 通过长蜡象与玉米相互关系的研究,得出长蜡象与高粱完全相反的结果。但是,Haseman 并没有提出详细材料,也没有说明他所用的玉米品种。知道是啥品种非常重要,大家都很清楚,玉米品种对长蜡象的抵抗性和吸收某些营养物质的能力各有不同(Harvey, 1939)。在其他一些文献中谈到不同的昆虫种(Huber, Neiswander, Salter, 1928; Wittwer, Haseman, 1946),同时指出,植物对昆虫的不同引诱性决定于施用的各种肥料。相近的昆虫种对于受不同条件影响而发生着变化的寄主植物的敏感性也是不同的。昆虫对于栽培在含钾与磷不足的红壤土的植物也是敏感的。可见,土壤、植物和昆虫三者之间的相互关系形成同一的抵抗性变动的来源。

植物品种和种,就其利用土壤的无论那种营养物质的特点来看,常常有很大的差异。