

作物抗虫育种原理与方法

翟凤林 袁士畴等 编著



北京科学技术出版社

作物抗虫育种原理与方法



作物抗虫育种原理与方法

翟凤林 袁士畴 曹鸣庆
肖荧南 张发成 韩德元 编著

内 容 提 要

世界作物有万余种害虫,其所造成的损失远远大于病害和草害。实践证明,培育抗虫品种是治理害虫的最理想途径。它不污染环境,不伤害天敌,有利于保持生态平衡,而且经济、有效。专家们预计本世纪末和二十一世纪,作物的抗虫性势将成为育种工作的重要目标。本书根据八十年代特别是1984—1986年9月以来国内外抗虫育种研究的最新进展,全面、系统地论述了昆虫致害性的生理和遗传,作物抗虫性的生理、形态学基础和遗传,以及抗虫育种的具体程序和方法,各作物还列举了大量抗源。本书内容新颖、理论性强、方法可靠、实用,写法深入浅出,简洁易懂,可供作物育种,植保等农业工作者及大专院校师生参考,亦可作为大专院校专题课或选修课参考教材。

作物抗虫育种原理与方法

崔凤林 袁士畴 等编著

★

北京科学技术出版社出版

(北京西直门外南路19号)

北京农业书店总发行

北京市农林科学院科技情报所印刷厂印刷

★

787×1092毫米 16开本 12.75印张 310千字

1987年1月第一版 1987年1月第一次印刷

印数1—3,000册

统一书号16274.012 定价2.45元

序

害虫防治今天进入了一个新阶段——害虫综合治理的阶段。这是因为人们发现了在前一阶段中过分依赖杀虫药剂的化学防治有不良的副作用，它污染环境，杀死害虫天敌、破坏生态平衡，并且由于杀死害虫天敌，使很多种害虫失去了自然控制，发生得更为严重；同时害虫也对杀虫药剂产生了抗性，防治变得越来越困难了。因此人们提出了害虫综合治理，它不要求彻底消灭害虫，而只降低害虫数量到不为害水平，它强调各种防治方法的协调配合，尤其强调自然防治的作用。因此尽量不用化学防治法，因为它与自然防治有矛盾；当然目前许多害虫还必须用化学防治法，但是要尽量发展非化学防治，同时也改进化学防治法。

在发展的非化学防治法中，除了生物防治法之外，抗虫品种的利用是一种重要的方法。这种方法有许多优点：首先它与自然防治是协调的，也可以说这是一种自然防治，因为自然间有许多植物品种就是由于有抗虫性而免于受害；其次，它与其它防治方法也是协调的，包括化学防治法；再次它是最经济的，如果抗虫品种选育成功，以后的应用几乎完全不用花钱。当然，任何一种方法都有缺点和局限性，例如抗虫品种的抗性（主要是垂直抗性），很容易为害虫所克服，因而选育成功的抗性在几年后就失效；有些抗性还不够强，不能完全保护其不受害等。

但是这种方法是值得提倡的，特别是目前在害虫综合治理中强调非化学防治法时，它与其他非化学防治法（如生物防治法，其他农业技术防治法等）的综合应用，常能获得很好的防治效果，减少了用化学防治的一些不良副作用。当然目前它的应用还不广，有些十分成功的例子，如黑森瘿蚊，还有一些其他的例子（可见本书第五章表5-5）。但是目前严重的害虫估计有一万种之多，对于它们的植物抗虫性多数还没有研究，应当加强这方面的工作。

这本书就是起了这样一个作用，使人们注意到抗虫品种的利用，并说明其重要性，书中对于昆虫的致害生理，抗虫性的遗传基础等作了解释，介绍了在生物化学方面及物理与形态学方面的抗性，特别是介绍了具体选育抗虫品种的程序与方法，使人们能够进一步去深入研究及应用这一种方法。国内这方面的书还不多，这本书填补了这一空白，因此特为作序予以推荐。

北京大学生物系 张宗炳

1986年8月11日

前 言

培育抗虫作物品种是一种既能治理害虫又可减少环境污染的经济而行之有效的。这项工作在国外已取得巨大进展。美国的苜蓿和小麦，日本的板栗，菲律宾的水稻等，推广抗虫品种都已成为害虫治理的主要手段。特别是IRRI，自1962年首次开始水稻抗虫性筛选以来，只不过二十多年的时间，已经鉴定出3000个抗一种或几种害虫的抗源，育成数百个抗虫水稻品种或品系，对30多种水稻害虫创建了完善的抗性鉴定方法（E. A. Heinrichs等，1985）。我国抗虫育种工作开始不晚，但进展缓慢。可以预料，到本世纪末或二十一世纪初，抗虫育种必将成为一些主要农作物例如水稻、小麦、玉米、棉花、大豆、蔬菜以及果树和林木等的重要育种目标，而且随着育种的进展，在有些作物，推广抗虫品种亦将成为害虫防治的主要手段，犹如对许多种作物的病害那样。

为了向广大读者介绍这方面的知识，我们在1982年翻译了F. G. 马克斯维尔等所著《植物抗虫育种》一书。这本书对作物抗虫育种的一些基本理论和方法作了较全面论述，对我国作物育种工作者无疑会有帮助。1982~1986年9月间，国外又相继出版了数十部涉及作物抗虫育种的著作。在理论上有很大发展，育种方法亦日臻完善。我国有些单位也先后开展了这项工作，取得一定结果。本书就是在这一基础上完成的。它有以下特点：

1. 以1983年以后的资料为主，其中约有60%以上尚未与国内读者见面。
2. 理论部分更深入和系统化，特别是昆虫致害性的生理和遗传、作物抗虫性的机制、生理和遗传，绝大部分内容为《植物抗虫育种》一书所没有。在写法上力求深入浅出，简洁易懂。
3. 对作物抗虫育种的程序和方法，以及各作物的抗源作了全面概括，便于读者借鉴。
4. 增补了国内抗虫育种资料。

本书于1986年夏完稿，并请张宗炳教授审阅作序。1986年9月又增补一些新资料。为了尽快与读者见面，北京科学技术出版社、北京市农林科学院科技情报所印刷厂给予了大力协助，保证了本书在定稿后三个月内出版发行，特表谢意。

植物的抗虫性机制一般认为有不选择性、抗性性和耐害性三种，作者根据近年来研究的进展，以及它们在害虫治理中所起的实际作用，本书中概括为七种，即不选择性、抗性、共生微生物抗性、生物学抗性、形态物理学抗性、诱导抗性和耐害性。生物学抗性是指由于作物品种的某些生物学特点例如早熟性而使其免于受害或减轻为害程度的现象，这实质上也是作物抵御害虫的一种方式，使栽培者增产、获益，故应与其它抗性因子一样对待。这些性状都是可遗传的。

作者在书中依然采用了“不选择性”一词。然而用这个词来描述植物的抗虫性机制似有不妥。因为，植物的抗虫性机制是描述植物本身抵御害虫的方式或机理，也即表示植物通过什么手段免于或减轻为害。其所描述的是植物本身的特性而非昆虫的什么行为。“不选择性”一词似给人以这样印象：它是在描述以昆虫为主体的行为特点（不去选择某某植物）。有鉴于此，作者认为如能用“排拒性”或“不引诱性”、“不诱虫性”、“拒虫性”来代替“不选择性”一词，以及用“排拒剂”或“不引诱剂”、“不诱虫剂”、“拒虫剂”来代替

“忌避剂”一词，似更能确切反映其意。但是考虑到传统用法，本书中依然采用了习惯用语。

作物抗虫育种是一门正在迅猛发展的科学领域，许多内容特别是有不少名词术语均为初见，作者水平有限，不当以至错误处在所难免，切望读者批评、指正。

崔凤林 袁士畴 1986年9月 于北京

目 录

序	张宗炳 (I)
前言	翟凤林 袁士畴 (II)
第一章 作物抗虫育种的意义与成就	翟凤林 (1)
一、作物害虫危害状况	(1)
二、害虫化学防治的不良副作用	(1)
三、抗虫育种的意义与成就	(3)
四、未来展望	(6)
第二章 昆虫致害性的生理与遗传	翟凤林 (8)
一、害虫对寄主植物的选择过程	(8)
二、昆虫的致害生理	(9)
三、促成寄主选择的化学因子	(16)
四、昆虫行为和致害性的遗传	(21)
第三章 作物抗虫性的生理学原理	韩德元 翟凤林 (27)
一、植物的利己激素	(27)
二、植物中的天然杀虫物质	(27)
三、植物中影响害虫行为的物质	(30)
四、影响昆虫生长发育的激素类物质	(34)
五、具有延迟效应的物质	(52)
六、植物抗性中的天然光敏感物质	(53)
七、植物由于害虫侵害而形成的保卫物质	(53)
八、未来展望	(56)
第四章 作物抗虫性的物理和形态学基础	翟凤林 (58)
一、影响作物抗虫性的物理和形态学因子	(58)
二、几种保卫因素的配合	(65)
三、植物形态抗性在育种中的应用	(66)
第五章 作物抗虫性的遗传	翟凤林 (67)
一、抗虫性的分类与定义	(67)
二、作物的抗虫性机制	(68)
三、作物抗虫性的遗传	(71)
四、垂直抗性与水平抗性在育种中的应用	(82)
第六章 作物抗虫育种的程序和方法	翟凤林 (85)
一、作物抗虫育种的程序	(85)
二、品种资源的收集	(86)
三、抗虫性的鉴定方法	(86)

四、抗性机制的鉴定方法	(88)
五、抗虫育种方法	(89)
六、杂种后代的选择	(91)
七、作物品种受害等级的测量方法	(92)
第七章 水稻抗虫育种	翟凤林 (96)
一、水稻生产概况	(96)
二、水稻害虫及其危害	(97)
三、水稻抗源的收集与鉴定	(108)
四、水稻抗性机制分析	(109)
五、水稻抗虫性的遗传	(109)
六、抗虫育种方法	(114)
七、IRRI的水稻抗虫育种	(115)
八、未来展望	(118)
第八章 小麦抗虫育种	张发成 翟凤林 (119)
一、小麦生产概况	(119)
二、小麦害虫及其危害	(121)
三、小麦抗虫育种程序和方法	(123)
四、小麦抗性机制的研究	(128)
五、未来展望	(128)
第九章 玉米抗虫品种选育	曹鸣庆 (130)
一、玉米生产概况	(130)
二、玉米害虫概况	(132)
三、现代玉米育种方法概述	(132)
四、玉米抗虫性的遗传基础	(137)
五、抗虫育种的程序和方法	(140)
第十章 棉花抗虫育种	肖荧南 (145)
一、前言	(145)
二、棉花的抗虫性	(145)
三、遗传多样性种质的来源	(149)
四、几种主要筛选技术	(151)
五、抗虫性状的遗传	(152)
六、棉花抗虫育种方法	(154)
七、棉花抗虫性状在育种中的实际应用	(155)
八、未来展望	(157)
第十一章 大豆抗虫育种	翟凤林 (158)
一、大豆生产概况	(158)
二、大豆害虫及其为害	(158)
三、大豆抗虫育种程序和方法	(159)
四、大豆抗线虫育种进展	(161)

第十二章 蔬菜抗虫育种 ·····	袁士畴(166)
一、蔬菜在人民生活中的地位·····	(166)
二、蔬菜害虫·····	(166)
三、蔬菜抗虫育种的成就·····	(166)
四、蔬菜抗虫育种的生物学基础·····	(168)
五、蔬菜抗虫育种的程序与方法·····	(169)
第十三章 果树抗虫育种 ·····	翟凤林(173)
一、水果生产概况·····	(173)
二、果树害虫及其危害·····	(173)
三、果树抗虫育种进展·····	(176)
四、未来展望·····	(183)
第十四章 牧草和饲料作物抗虫育种 ·····	翟凤林(185)
一、前言·····	(185)
二、苜蓿抗虫育种·····	(185)
三、青刈大豆抗虫育种·····	(189)
四、未来展望·····	(191)
第十五章 林木抗虫育种 ·····	翟凤林(192)
一、林木育种的特点·····	(192)
二、树木害虫及其为害·····	(192)
三、林木抗虫育种的程序和方法·····	(193)
四、抗虫树木品种的育成与推广·····	(196)
五、未来展望·····	(197)

第一章 作物抗虫育种的意义与成就

一、作物害虫危害状况

害虫是作物生产的大敌。由于它的种类多,繁殖快、食量大,每年都造成巨大损失。据 D.S.Metcalf(1979)估计,世界上以作物为食的害虫可能达150万种,严重害虫约10000种。其中棉花、可可1400种,咖啡838种,水稻1300种,果树2500多种,林木1500多种。又据英国昆虫学家C.B.Williams估计,地球上生活着 10^{18} 头昆虫个体,即每1平方公里有100亿头。而每个人生活的范围有2亿头(E.L.Rice, 1983)。可见其种类、数量之多,为其它任何动物所不能匹敌。昆虫的繁殖速度比地球上其它任何动物都快,据观察和科学计算,如果一对家蝇在适宜条件下繁殖4个月,它能产生 19101^{16} 个后代(D.D.Bishop, 1982)。不少害虫的食量很大,例如一头斜纹夜蛾幼虫,一生能食20~32个棉蕾,这样,如果1000平方米棉田发生1.5万头斜纹夜蛾幼虫,即可将全部棉蕾一扫而光。1只蝗虫一昼夜能啃食2克植物活体器官。正因为如此,世界作物尽管采用了杀虫剂和其他防治手段,每年由于害虫造成的损失,依然占潜在产量的10~20%以上。各作物的损失率不同,其中水稻较高,约27%(亚洲约35%),棉花、马铃薯各约20%,玉米、糖甜菜约15%,高粱约12%,小麦较低约5%。如果把仓库害虫、传毒介体昆虫造成的损失计算进去,将更加严重。据1970年统计,美国农业生产受害虫危害造成的损失高达59亿美元(其中包括线虫造成的4亿美元损失),分别比病害(27亿美元)和草害(25亿美元)高1.2和1.4倍。美国是经济发达国家,防治手段较为先进,但依然造成如此巨大损失。如果不采取化学保护,根据国际水稻研究所(IRRI)在6个生长季于24个试点进行的专题试验,水稻平均减产45%(S.K.De Datta, 1981)。E.L.Rice(1983)报道,美国和加拿大小麦由于麦茎蜂减产80%。在不发达国家,由于防治手段落后,害虫甚是猖獗。据联合国粮农组织资料,1980年,害虫成为非洲地区粮食安全生产的最大威胁。该年年中,非洲迁移性蝗虫突然增多,从尼日利亚和尼日尔到苏丹的主要农业地区,都引起严重损失,成为非洲从1928年持续到1941年那次重大灾害以来的第一次严重灾害。

此外,据H.Martin(1983)报道,目前已鉴定出的传播病毒的昆虫(主要有蚜虫、叶蝉和飞虱、粉虱、甲虫、蓟马、粉蚧、木虱和角蝉等)约有500种,传播的病毒病达450种之多。它们还作为类菌原体、类立克次体、真菌和细菌的介体,传播多种病害。其损失是难以估计的。正因为如此,害虫防治自古以来就受到很大重视。

二、害虫化学防治的不良副作用

人类自开始农耕以来,始终存在着与害虫的斗争。这种斗争迄今尚未终息,而且越来越尖锐、复杂和深化。人类为了获得较多、较好的农产品以维持其生存,很久以来就采取种种

手段,进行害虫防治。我国早在2600年前即有治蝗、治螟记载,1800年前即采用砒剂、汞剂等杀虫。到现在已经发展了耕作栽培、物理、化学、生物等防治害虫的方法。这些方法对于治理作物害虫,都起了积极的作用。特别是化学防治,具有高效、方法简便、易行,能及时用药、很少受地区和环境因素限制等优点,长期来一直是害虫治理的主要手段,对于确保农作物高产、稳产、优质、做出了巨大贡献。今后在相当长的时期内,还会发挥其重要作用。但是,各种方法也都存在不同程度的缺点。特别是化学防治,害虫抗药性、污染环境、杀死天敌、需不断花钱等,是其难以克服的弱点。据报道,自1946年开始使用DDT以来,到1980年为止,已有428个虫种产生了抗药性(表1-1,图1-1),其中卫生害虫168种,农业害虫260种,包括昆虫纲及蜘蛛纲(龚坤元,1982;D.S.Metcalf,1982)。

表1-1 已发生抗药性的害虫

虫种	杀虫剂类型						卫生害虫 (含家畜)	农业害虫	总计	%
	666 狄氏剂等	DDT	有机磷	氨基甲酸酯	拟除虫菊酯	其它				
双翅目	107	106	60	11	6	1	130	23	153	35.8
鳞翅目	40	40	31	14	8	2	—	64	64	14.9
鞘翅目	55	24	26	9	3	19	—	64	64	14.9
同翅目	15	13	28	9	3	4	—	42	42	9.8
半翅目	16	8	6	—	—	—	4	16	20	4.7
其它昆虫	21	21	7	2	1	2	19	13	32	7.5
蜘蛛纲	15	17	42	6	1	30	15	38	53	12.4
总计	269	229	200	51	22	58	168	260	428	
%	62.9	53.5	46.7	11.9	5.1	13.6	39.3	60.7		100

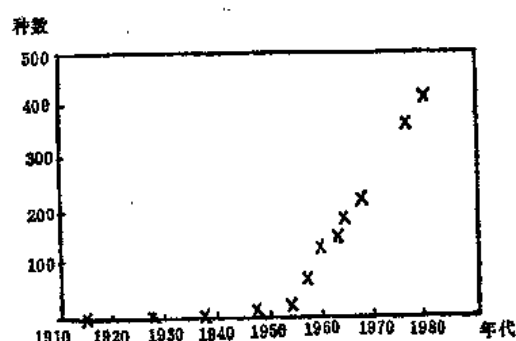


图1-1 抗一种或一种以上农药的害虫种的增长率

害虫对农药抗性的发展是不平衡的,有的已达到十分严重的程度。例如烟草夜蛾,在尼加拉瓜棉田需喷药(甲基对硫磷)达50次之多。又如美国的胡萝卜茎潜蝇(*Psila rosae*),对艾氏剂的抗性高达5600倍;我国北方棉区的棉蚜对对硫磷及内吸磷的抗性,也高达近千倍,等等。在意大利,由于梨木虱对久效磷的抗性大增,又没有适当农药替换,使得一些梨园受害致毁。

农药防治的另一个不良副作用,是杀死天敌,造成一些本来不严重的害虫流行。

施用杀虫剂的第三个不良副作用是造成环境污染,破坏生态平衡,甚至对人畜造成健康上的威胁,这是众所周知的事实。表1-2所示是美国环境中的平均农药残留量。可以认为,这与美国农田大量施用农药有密切关系。

农药防治的另一个问题是其开发和使用的耗资巨大。据J. J. Menn(1983)报道,1977

表1-2 美国环境中的平均农药残留量

农药名称	表面水 (ppb)	农田土壤 (ppm)	饮食摄取 (mg/天)	人脂肪 (ppm)
六六六	0.003~0.022	—	0.007	0.20~0.60
氯丹	—	0.04	—	—
DDT—Te	0.008~0.144	0.31	0.077	10.3~11.1
狄氏剂	0.008~0.122	0.03	0.006	0.15~0.31
异狄氏剂	0.008~0.214	0.01	微量	0.03
环氧七氯	0.001~0.008	0.01	0.003	0.10~0.24
毒杀芬	—	0.07	—	—
开乐散	—	0.01	0.008	—

注：引自R.L.Meicalf(1982).《Introduction to Insect Pest Management》(第二版), 233

年美国筛选了92000多种化合物, 仅有3种产品登记注册。在1976和1977年登记注册的7种农药品种中, 每一种试制费平均2160万美元, 耗时100个月。J.R.Primmer(1985)报道, 美国市场每开发和登记注册一种农药需交费2000万美元。再加上生产费、使用费等, 会给农民带来很大负担。D.L.Whitehead(1983)作过统计, 1977年世界仅20个大公司生产的农药, 销售额即达74亿美元。这一笔巨大开支必然取之于民。而且, 投产农药必具有能在几种主要作用上应用的广谱性, 世界上仅有少数几家公司具备从事这种活动的人力和财力, 这无疑给农药生产带来不利。

此外, 在农药生产和使用中, 以及施药后的接触中, 都会给人类带来直接危害, 影响人体健康。据G.J.Turbull(1985)报道, 1973~1978年, 加利福尼亚每年就有800人患农药职业病, 有1324人由于接触农药而致病, 其中患内吸性病545人, 皮肤病422人, 眼病311人。若以世界计, 每年农药中毒致病者, 不下百万人。

鉴于上述原因, 人们对使用杀虫剂提出一些疑虑是可以理解的。从某种意义上说, 这可以促使人们寻求新的害虫治理途径, 其中包括开发新的低毒、高效杀虫剂, 开展生物防治以及通过遗传方式——培育抗虫作物品种等治理害虫。

三、抗虫育种的意义与成就

抗虫育种是近年来发展起来的一种害虫治理的新途径, 具有经济、有效、不污染环境等特点, 是一种治本的方法。它利用自然因子来达到或维持生态平衡, 因而是最理想的。而药剂防治则只能在施药后的短期内造成一种新平衡, 药效解除后, 此种平衡即不复存在, 因而是一种治标的方法。

抗虫育种的另一大特点是经济效益很高。除育种过程中需要一定的经费外, 农民不需花防治费用。例如根据Metcalf(1971)计算, 假如抗蚜虫的品种(目前已育成这种品种)能持续使用10年, 其利润率将超过300:1, 而使用农药仅为5:1左右。抗虫育种的经济效益是显而易见的。

抗虫的品种大大减少杀虫剂的使用量, 这有着深远的意义。因为这样既可减轻农药对环

境的污染, 和对人畜健康造成的威胁, 又可以保护害虫天敌。天敌的存在不至于使本来次要的害虫大发生, 形成象施农药那样的恶性循环。

二十多年来, 国际玉米小麦改良中心、国际水稻研究所, 以及美国、苏联、日本和印度等国家的一些研究单位, 大力开展了植物抗虫育种工作, 取得很大成就。许多作物都已育成抗虫品种, 在生产中发挥了很大作用。例如小麦, 到1974年, 美国已育成42个抗黑森瘿蚊品种, 8个抗麦茎蜂品种, 栽培面积达850万公顷。过去, 堪萨斯州每年由于黑森瘿蚊为害损失500~2500万美元, 现在由于推广抗虫品种, 黑森瘿蚊已降为次要害虫, 损失率降至1%以下, 年增产值达23,800万美元。苏联也已育成“Белоцерковская 198”、“Ауэлянка 4”等抗黑森瘿蚊小麦品种, 在生产上发挥了作用。水稻有1300多种害虫, 已对30多种重要害虫鉴定出抗源, 育成了“IR26”、“IR36”等数百个抗虫品种和品系, 在菲律宾等国家的水稻生产中做出很大贡献。目前国际水稻研究所已把水稻品种的抗虫性作为重要的育种目标之一。

玉米主要害虫玉米螟*Ostrinia nubilalis*的防治也有赖于抗虫品种。1949年, 美国由于欧洲玉米螟造成的损失达3.5亿美元。用杀虫剂和栽培措施防治玉米螟一般不能令人满意, 于是抗虫育种便成为主要研究方向。目前已推广几个抗一代玉米螟的杂交种, 面积达1,210万公顷。据估计, 美国在1962~1969年期间, 抗虫性的价值每年超过1.5亿美元。现在的方向是培育抗第二代玉米螟的品种, 如果把对第一代和第二代玉米螟的抗性结合在一起, 抗虫品种作为防治玉米螟的手段, 其价值将大为增加。

苜蓿斑点蚜是通过抗虫品种防治的另一个事例。这种蚜虫于1954年在北美首次发现, 以后在美国迅速蔓延, 仅苜蓿每年损失即达数百万美元, 成为美国最严重的害虫之一。最初以杀虫剂为主要防治手段, 由于成本高、农药残毒以及蚜虫抗药性迅速增加, 未收到满意效果。1975年发现品种“Lahontan”及其无性系对苜蓿斑点蚜高抗, 不久便育成“Моара”、“Zia”等30多个抗蚜品种。叶片受害约为感虫品种的4.5~7%, 增产50%以上, 在一些害虫严重的地区, 增产3~4倍, 而且品质好, 成为控制苜蓿斑点蚜的主要方法。仅在苜蓿主产区, 由于减少为害和降低防治成本, 每年增加收益约1亿美元。

此外, 法国利用从美国引进的根砧防治葡萄根瘤蚜, 非洲利用抗虫棉花品种防治棉微叶蝉, 利用抗虫苹果品种“Northern Spy”防治苹绵蚜, 以及日本育成的高抗栗瘿蜂板栗品种等, 都是著名事例。抗虫品种在害虫治理中的应用日益增加。

在抗虫性的遗传研究方面, 已对几十个作物和昆虫进行了抗虫性的遗传分析, 供试验品种达数百个。通过这些分析, 查明了抗源的基因数目及其行为和特点, 为作物抗虫育种工作提供了理论基础。美国小麦抗虫育种所以取得卓著成效, 与深入、广泛的遗传研究是分不开的。

对一些害虫还研究了其寄生力的遗传。例如黑森瘿蚊, 已经查明有5个致害力位点, 定名为t, g, m, k, 和d。鉴定出GP、A、B、C、D、E、F和G 8个生物型。植物的抗性与害虫的致害力间, 与病害一样, 有的表现为基因对基因关系。即植物中每有1个抗虫的主基因, 在昆虫中都有一个相应的对手致害力基因。寄主植物具有抗虫基因时显示抗性反应, 害虫在相应位点上有一个非致害力的等位基因。如果害虫在相应位点上有一个致害力基因, 则植物易感。黑森瘿蚊已鉴定出4个致害力基因, 而且它们都与小麦植株中的4个抗虫基因对应。因此, 害虫生物型对每一个小麦品种的致害力, 皆由特定位点上的隐性致害力基因的纯合性

决定,这些致害力基因都与控制抗虫性的小麦特定显性基因相对应。可见,黑森瘦蚊的生物型,只有与小麦抗虫的显性基因相对应的所有位点上的隐性致害力基因纯合时,才对特定的小麦品种表现致害力。

近年来对昆虫的致害生理学进行了大量研究工作,证明昆虫对寄主的发现、识别与接受,以及取食、产卵等机制,都是借助其视觉、嗅觉、触觉、味觉等感官进行的,皆与寄主植物的特定化合物有关。通过对昆虫与植物相互关系的研究,已出现了一个崭新的科学领域,即生态化学。这对于了解昆虫的致害特点,探索其防治途径,有重要意义。

植物抗虫性生理学的研究是近年来进展最迅速、成效最显著的领域之一。八十年代以来,国内外出版的涉及这方面的专著不下百种。其中除对植物血球凝集素、酶抑制剂、多糖类、生氰物质、皂角苷、生物碱、异常氨基酸、萜烯类、乙酰精宁以及油分等植物有毒物质进行了大量研究以外,对影响害虫行为的物质,例如拒食剂、阻止剂和忌避剂的研究,进展尤为迅速。目前至少已查明了数千种拒食剂、阻止剂和忌避剂类物质,为开展作物抗虫育种工作奠定了基础。

关于植物脱皮素、植物保幼激素和早熟素的研究也已取得卓著成效。现在至少已经分离出69种植物脱皮素,37种植物保幼素类物质和一些早熟素,并查明了它们的化学结构。过去曾认为,激素不能引起机体间的生物化学作用,在天然条件下,激素只是生产者本身所利用的化学调节物质。可是经过近几年的研究,证明这些物质能破坏昆虫的生长、发育、产卵、繁殖和变态,影响昆虫的生命过程,在植物抗虫性中具有重要意义。而且据报道,世界上许多植物中含有植物脱皮素、植物保幼激素和早熟素,为开展抗虫育种展现出广阔前景。

更加令人鼓舞的是通过这几年的研究,在一些植物中发现了植物保卫素。植物保卫素在植病防治方面已经引起普遍重视。抗虫植物保卫素的发现为植物抗虫育种提供了一条新的途径。众所周知,植物保卫素只有在植物器官受害时才立即产生,解除侵害后短期内便自行消失。由此可见,具有这种诱导抗性的品种对人体健康有较大的安全性。

与植物的抗病性相比,物理和形态学性状在植物抗虫性中有着更为重要的意义。它们影响昆虫的寄主发现,选择和接受,干扰昆虫的接触、运动、取食和产卵。这些物理和形态学性状可以单独或几种性状结合在一起发挥作用。特别是当它们与化学保卫相结合时,会产生更明显的效果。已经查明,株形、颜色、细胞壁厚度、组织韧度、茎秆强度、毛状体、表面蜡质、矿质结壳(硅化作用)等,都与抗虫性有关。

此外,据报道,已经在棉株中发现了一种新的抗虫机制,即微生物抗虫性。Bird和Benedict等(1980)在利用TAM-MAR系统的抗多种不良因子进行棉花遗传改良时发现,棉株中的一种粗糙白色细菌能影响棉铃象甲的饲食和产卵,在SP-3上接种这种细菌,棉铃象甲减少产卵,棉花获得增产。他们还指出,这种细菌是大部分商业棉花品种正常植物群体的一个共同组成部分。TAM-MAR系统是由栽培棉花的遗传变异中得到的,它并不依赖野生类型。这一发现为微生物抗虫性机制的研究和探索新抗源的发生中心,提供了广阔前景。

我国的抗虫育种工作开始不晚,例如早在1952年前,陕西关中地区小麦吸浆虫为害小麦,平均减产30%以上,1953年推广的“西农6028”良种能抗吸浆虫,至1955年被害率已降至2%以下。连续4年栽培这一品种的地区,土内吸浆虫平均虫口密度降低到22.5头/米²,相反,在栽培不抗虫的“302”品种地区则高达2088头/米²。与此同时,北京农业大学周明群等,对春小麦品种的抗麦秆蝇性及其机制进行了研究,他们与内蒙古自治区协作,通过杂交育成

了“6410”、“6407”、“6528”、“6532”和“6548”等抗虫春小麦良种。但是后来在化学防治为主的浪潮冲击下停顿下来,走了一段弯路。近年来又大力开展研究,取得很大成绩。据不完全的资料,在近代文献中,我国有关品种抗虫性方面已有报道的除上述两种小麦害虫外,还有危害冬小麦的麦蚜;为害水稻的稻螟虫、稻褐飞虱和稻瘿蚊;为害玉米、高粱、谷子的玉米螟,高粱条螟、粟灰螟和高粱蚜;为害棉花的棉叶蝉、棉蚜,棉红蜘蛛、盲蝽象、棉大卷叶螟;为害甘蔗的甘蔗螟及蔗蚜;为害大豆的大豆食心虫和豆荚螟;为害苹果的苹绵蚜、食心虫和葡萄根瘤蚜等。

抗虫性机制研究方面,北京农业大学查明了麦秆蝇的产卵选择性与小麦生育期、叶毛的长度和密度以及叶片的颜色有明显的关系,江苏农学院从水稻的形态性状、解剖学特性和硅酸的含量等方面研究了水稻抗大螟的机制;河北省植保土肥所查明棉铃虫成虫的产卵选择性与棉株蜜腺的有无、叶片绒毛的长短、株型的高矮以及成熟期早晚等有关;西北农学院研究查明,棉花叶背绒毛浓密的程度与蚜害轻重密切相关,多毛的品种比较抗蚜;全国玉米协作组发现,螟蛾对抗性品系有明显的爬散现象;吉林省农科院发现大豆食心虫在裸大豆型大豆上产卵少,虫食率低,在铁荚四粒黄大豆上,由于荚皮组织硬,幼虫入荚死亡率高,虫食率也低;南京农学院和灌云县研究了豆秆黑潜蝇成虫产卵与大豆生育期的关系,初步查明,成虫在营养生长期和花期的植株上产卵多,在膨粒期植株上产卵少。在生物型研究方面,华南农学院确定广东、南京、杭州、福州等地的稻褐飞虱都属于生物型Ⅰ。在供试昆虫饲养方法方面,中国农科院对玉米螟的人工饲养技术已有突破。

抗虫性的筛选和鉴定方面,这些年来,不少单位分别对水稻、小麦、玉米、谷子、大豆、棉花和蔬菜等进行了抗虫性筛选,发现大量抗源,为全面开展抗虫育种工作奠定了基础。

四、未来展望

如前所述,世界上大规模地开展作物抗虫育种工作仅仅经过二十多年的时间,便取得如此显著进展。在一些作物,诸如美国的小麦、苜蓿,和菲律宾的水稻,日本的板栗等,抗虫品种已成为控制害虫的主要手段。众所周知,在植物病害方面,经过了大约半个多世纪的努力,所育成的抗病品种控制了许多作物病害的发展。抗虫育种尽管难度较大,但现代的基础科学手段已大大提高,经过大约半个世纪,达到目前病害那样的普遍控制程度,不是不可能的。当然这需要科学家们的协作与努力。

从目前情况看,我国的抗虫育种工作比其它一些先进国家大为落后,是不利的一面;但是我国地域广阔,地方种和野生种资源极为丰富,可能蕴藏着不少可利用的抗源,这是有利的一面。只要我们充分认识这项工作的重要性,把它作为一项战略性任务来抓,利用现有的优势,在较短时间内赶上国外先进水平,为生产提供高产、优质、抗病虫、适应性强的优良品种,不是不可能的。编写本书的目的就是为了向读者系统介绍关于作物抗虫育种的一般理论与方法,供读者借鉴。本书如能给这方面的人员以点滴帮助,作者将感到高兴。

(翟凤林)

主要参考文献

- (1) D.S. Metcalf等(1979),《Crop Production and Practices 303-311.
- (2) D.S. Hill(1983),《Agricultural Insect Pest of the Tropics and Their Control》,72.
- (3) D.D. Bishop(1982),《Crop Science and Food Production》,111-133.
- (4) J.W. Rosenblum等(1983),《Agriculture in the Twenty-First Century》,111.
- (5) 翟凤林, 张发成(1982), 世界植物抗虫育种研究进展,《世界农业》,(1982), 8, 57-59.
- (6) H. Martin(1983),《The Scientific Principles of Crop Protection》,70-71.
- (7) S.K. De Datta(1981),《Principles and Practices of Rice Production》, 420-459
- (8) 全国农业昆虫学术讨论会资料10篇(未发表)。
- (9) F.G. Maxwell(1980),《Breeding Plants Resistant to Insects》.
- (10) P.A. Hedin(1985),《Bioregulators for Pest Control》,323-344.
- (11) E.L. Rice(1983),《Pest Control with Nature's Chemicals》,65-109.
- (12) G.J. Turnbull (1985),《Occupational Hazards of Pesticide Use》,51-71.
- (13) 周明群、曾上迈(1982), 植物抗虫性的研究和利用,《北京农业大学资料汇编》, 1982年6月

第二章 昆虫致害性的生理与遗传

大部分食植昆虫都表现特殊的取食习性，它们以有限的植物种为食，甚至特化到以植物的某些特定器官，例如叶片、茎、花、果实或根为食。在昆虫与植物的相互作用中，昆虫为了更有效地为害不断变化的寄主植物，产生了一系列行为适应性。这些适应性包括形态特点，例如昆虫的口器，以及行为和代谢上的变化，以便克服植物的物理和化学抗性特征。这样，食植昆虫在进化中便适应了此种植物。已经证明，植物间的化学异质性是决定食植昆虫的寄主特异性的主要因素。

取食习性不同的各种昆虫，例如食腐昆虫，寄生性昆虫，捕食性昆虫和食植昆虫，为了完成其发育，都要求在食物中含有特定数量的营养物质。植物中毒性物质和次生代谢产物的存在，使食植昆虫只有通过特异化才能克服取食的障碍。由此可见，食植昆虫必须能忍耐或解除植物中次生代谢物质的毒性。昆虫能区分寄主和非寄主植物，根据这种区分来选择植物并进行取食、生长和繁殖。昆虫借助各种感器也能避开毒物或非寄主植物的营养。事实证明，目前昆虫借助化学感器，能完成“装备精良”的分析化学家所难以完成的一项任务，即鉴定昆虫所能遇到的植物化合物。

长期以来，昆虫与植物在生活上的相互依赖，已经形成一种特定的生态体系。本章将讨论近年来生态化学方面研究的某些进展。昆虫致害性生理学，其中包括昆虫选择寄主植物的过程、化学感器、致害性生理以及这些行为和致害性的遗传学，对于抗虫育种工作是必不可少的。

一、害虫对寄主植物的选择过程

害虫对寄主植物的选择过程大体可以分为三个主要步骤（图2-1）：（1）寄主的发现；（2）寄主的识别和接受；（3）寄主的适合性。在这些过程中，都有特定的化合物在起作用。

1. 寄主的发现：

害虫群体借助趋光性、趋风性、趋地性以及趋温、趋湿性发现寄主场所，并借助感觉、视觉、嗅觉、味觉等机制接触植物。有些蚜虫和粉虱喜欢在绿色或黄色物体表面降落；有些甲虫则喜欢生活在垂直的物体上；蝗虫和马铃薯甲虫喜欢迎风飞行（正趋风性），增加寻找寄主的机会。昆虫与寄主接触后，通过触角和嗅觉的感觉输入，阻止本身进一步移动；同时腹节和跗节上的化学感器，收到降落在适宜的植物上发出的信号刺激，昆虫便停留于该植物。已对蚜虫的寄主发现行为进行过许多研究，均证明与上述机制是一致的。

2. 寄主识别与接受：

幼虫和成虫都具有识别寄主的能力。有些蝗虫在产卵前咬食某些植物，促使植物细胞内的化合物刺激蝗虫的味觉感器。植物中的化合物不同，对昆虫的选择和取食过程有不同影响。桑叶中分泌的许多化合物都与昆虫开始取食、进食和持续饲食有关，只有存在适当感觉刺激