

作物抗性生理学

〔美〕H. 马塞尔 R. C. 斯特普尔斯 编

科学出版社

作物抗性生理学

〔美〕 H. 马塞尔 R.C. 斯特普尔斯 编

张永平 译

内 容 简 介

本书共收集了22篇有关作物抗性生理的专题论文,文中较深入地分别论述了作物的抗性与丰产的关系,作物的抗病性、抗盐性、抗旱性、抗冷性、抗热性、耐铝性以及逆境对作物生理过程和解剖学方面的影响,作物对空气污染的抗逆性,抗旱作物的育种和遗传改良等。

本书可供从事农学、植物育种、植物生理学、环境生物学和植物病理学工作的科技工作者参考。

Harry Mussell and Richard C. Staples
STRESS PHYSIOLOGY IN CROP PLANTS
John Wiley & Sons, Inc. 1979

作物抗性生理学

[美] H.马塞尔 R.C.斯特普尔斯 编

张永平 译

责任编辑 洪庆文

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院植物研究所印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1985年12月第一版 开本: 787×1092 1/16

1985年12月第一次印刷 印张: 17 1/4

印数: 0001—2,600 字数: 400,000

统一书号: 13031·3039

本社书号: 4759·13—10

定价: 4.10 元

序

抗性良种的培育给世界上劣等土地的农业展现了美好前景。此问题对发展中国家尤其重要，因彼等之收入菲薄，缺乏用于改变逆境*（诸如兴修水利、改良土壤）之资金。小农及边远地区的耕民特别易受影响产量的逆境之冲击。故抗性品种对这些农民之意义甚大。如辅之以耕作制度之改良，则抗性品种之培育尤为实用。

勃伊思·汤普孙研究所对植物抗性生理感兴趣已逾五十年。建所伊始，我们的研究人员即着手研究照明气、烟道气及都市上空大气对作物之影响，而今日众所周知的各种秽气对植物之影响（即制定空气质量标准之依据）皆主要出自本所科研人员之悉心研究。近年来，由于环境污染物对植物的为害已经非常清楚，故美国各州都极注意培育抗污染的大田及园艺作物，藉以对抗遍及城乡的工业污染。

1977年6月洛克菲勒基金会及勃伊思·汤普孙研究所联合召开了一个国际作物抗性生理会议。会议的宗旨在于使研究抗性生理的植物生理学家、育种家及农艺师荟萃一堂，共商兴趣相同的题目，并使纯粹的抗性生理研究与大田育种工作者之实际要求结合起来。另外，我们还想藉此回顾一下快速抗性育种方法及用于育种的工具及仪器。

与会代表都是来自各大洲著名大学及研究机构、在抗性研究上卓有建树的学者们。本书是会议结果的汇编。各文均为著者之赠本，但在大多数情况下，它们在会议期间都以不同形式起到了解说与质疑的作用。我们衷心希望本书非但对这方面的高级研究人员，而且对那些打算研究这门复杂边缘学科的学生们均有所裨益。

H. W. Mussell

R. C. Staples

1979年1月于纽约 Ithaca

* Stress在物理学中意为应力。本书在多数情况下译作逆境，即对植物生长不利的条件。有时为了配合上下文，亦译作应力。——译者

目 录

组织与进行植物抗性研究, 提高农业生产率.....	M. N. Christiansen (1)
抗病性: 减轻发病逆境对作物产量的影响.....	H. W. Mussell M. J. Malone (8)
向触形态发生: 对植物生长的机械骚扰, 关于解剖变化, 乙烯的作用, 与其他 逆境之相互作用.....	M. J. Jaffe R. Biro (13)
作物的不同耐铝性.....	R. D. Rhue (33)
田间栽培作物对土壤溶液磷酸盐浓度的比较反应.....	R. L. Fox (45)
盐碱地区的粮食生产: 问题及前景.....	G. F. Somers (60)
农作物的抗盐性.....	D. Pasternak M. Twersky Y. De Malach (71)
冰冻及冷驯化对膜结构及功能的影响.....	P. L. Steponkus (80)
冬季谷类作物之抗寒性及冻害.....	L. V. Gusta D. B. Fowler (89)
改变冷敏感性 (作物生产中的一个限制因素) 的策略.....	J. M. Lyons R. W. Breidenbach (100)
抗寒性: 关于伤害的可能分子原因的讨论, 兼论水的高度过冷却.....	M. J. Burke C. Stushnoff (110)
抗热、抗寒马铃薯的培育.....	H. A. Mendoza R. N. Estrada (127)
抗旱及抗热高粱的选育.....	C. Y. Sullivan W. M. Ross (148)
热带条件下豇豆及大豆的干旱逆境.....	H. C. Wien E. J. Littleton A. Ayanaba (159)
水、热逆境对C ₃ 及C ₄ 植物碳代谢的影响.....	D. W. Lawlor (169)
空气污染逆境.....	L. H. Weinstein D. C. McCune (183)
作物的抗旱性与对水分亏缺的适应.....	N. C. Turner (191)
水稻的抗旱性 (一个典型研究)	J. C. O'Toole T. T. Chang (208)
气孔行为与抗旱育种.....	H. G. Jones (227)
高粱抗旱性的遗传改良.....	A. Blum (239)
小麦抗旱性试验及选种.....	T. F. Townley-Smith E. A. Hurd (249)
在水逆境逐渐加重的条件下鹰嘴豆的生长与发育.....	A. R. Sheldrake N. P. Saxena (260)

组织与进行植物抗性研究， 提高农业生产率

M. N. Christiansen

(马里兰州贝尔茨维尔美国农业部 农业研究服务部, 植物生理研究所)

“在二十年的农事生涯中，我从未见过正常年景。天时不是太热，就是太冷、太涝或太旱。”

——Robert Bergland,
农业部长, 1976。

1798年马尔萨斯 (Malthus) 曾预言, 当世界人口达到15亿时, 将发生饥荒。1975年前, 世界人口便达到了15亿, 现在已达40亿。由于世界卫生条件的改善以及发展中国家的出生率增加, 到公元2000年, 世界人口估计将达60—80亿 (Cochrane, 1969)。

随着人口的增长, 世界粮食产量也相应有了迅速上升; 不过由于人口爆炸及自然灾害, 也发生过局部性饥荒。Paddock及Paddock (1967) 曾预言1975年有世界性饥荒, 他的依据是印度在1965—1966发生过严重干旱, 而当时世界粮食储备又极其短缺。但由于谷物的“绿色革命”品种之推广及生产技术的提高, 这种窘况才多少有所缓和 (Barker, 1972)。不过, 随着燃料、肥料短缺、能源成本上涨, 再加上天时不利, 局部性的缺粮现象仍然存在。供不应求当前世界粮食状况的最佳写照 (FAO, 1972)。Jean Meyer (1975) 认为到公元2000年人口将达80亿, 所需粮食为今天的两倍。鉴于海产品的停滞与每况愈下, 粮食的增加仍非仰赖农业不可。

增加世界粮食之途径有二: (1) 提高单产, (2) 扩大耕地。Brown (1965) 曾发表过一篇有趣评论, 对比了发达国家与发展中国家之谷物增产情况。在1935至1960年间, 发达国家在耕地面积未变的情况下, 谷物增产51%; 发展中国家亦增产46%, 但其增产的80%来自扩大耕地面积。印度、中国及巴基斯坦的人口几占世界的60%。在1965—1980期间, 印度计划扩充耕地面积250万公顷 (每年约增0.13%), 而人口年增长率为2%。由于盐碱化与沼泽化, 巴基斯坦的耕地正日益减少, 而中国大陆的耕地面积增加得亦很有限 (Brown, 1965)。这些国家必须设法增加农产以解决民食问题。所以在短期内世界粮食状况不可能有所好转。如果全球天气继续不利于农业, 人类的麻烦便将与日俱增。Bryson (1975) 曾恰如其分地阐述过过去对世界农业发生过巨大影响的长、短期全球天气变化, 并指出, 过去发生过的事今后也有可能重演。

为了夺得较高的粮食产量并使农业少受自然灾害影响, 有几条途径可供选择。我们可以改变环境使之适应植物之需要, 亦可改变植物使之适应环境。在美国及其他发达国

家，由于采取了高能农业体制，使“玉米带-绿色革命”农业在1940—1970年代获得了高产。但能源成本及环境污染正在降低着预期的农业收入。水、矿物质及除虫措施的恶化也显著地降低往年的水平，产量也开始停滞不前。美国的棉花生产就是一个典型的例子。

如同其他作物一样，在1935—1965年，棉产量翻了一番。增产的主因是：化肥增加、灌溉及防虫措施有所改善以及采用了良种。但由于耕地面积削减，边境地区的产量有所降低。在七十年代，产量便停滞甚至下降。人们揣测其原因为：害虫对杀虫药产生了抗性，土壤含有有毒的化学残留物，农业成本增高及气候反常。也许跟其他作物一样，棉花产量已到了顶点。

不少研究者曾企图继续提高大豆产量，但都徒劳无功；不过育种工作及新的栽培技术已使大豆产量比较稳定，而过去由于气候多变，产量常有起伏。

在现代农业中，大多数作物的产量都有了很大提高。但进一步的提高很难，要克服恶劣气候的影响始有达到的希望。Bryson (1975) 曾形象地指出：朝“特大高产”射击，就好象朝被气候所摇动的靶子射击一样困难。在“绿色革命”农业中所进行的抗性研究的任务之一就是要稳定由气候变化而造成的产量波动。

到底干旱、炎热、冰霜、盐碱、矿质过多及空气污染对现代农业的产量有多大影响？用数字来回答这个问题是困难的。如所周知，美国西部存在着严重的干旱问题，美国东部则自建国以来均为严冬所窘，对农业的破坏性极大，是故欲解决世界饥饿问题就必须从气候着手。

解决世界粮食问题的第二条途径就是垦荒。潜在耕地包括由于距离居民点远及位处边陲而未被耕种的土地在内。Kellogg及Orvedal (1969) 认为世界上的潜在耕地多位于热带。Sanchez (1976) 指出，可耕地之在拉美者仅5%，在非洲为8%，在亚洲为27%。1967年，据总统咨询委员会统计，在热带尚有12亿公顷适耕地可用以生产粮食。故欲使天下黎庶丰衣足食，则热带地区之开发势在必行。Sanchez (1976) 也认为有必要加强研究，以深入了解热带土壤与气候的特点，从而使这些地区得到最大限度的利用。

限制作物产量与划分种植区域的环境因素

明显的问题是：到底什么是限制产量及划分世界作物区域从而左右世界粮产的气候因素呢？决定粮作产量的重要因素是水的可给性、温度及土壤的理化性。其他局部性灾害如空气污染、风、雹等灾害较轻。当然，对作物生产来说，害虫与环境之相互作用亦属主要因素。

热带地区之灾害

热带地区的作物生产受制于热、旱、土壤理化性及冷。Kellogg及Orvedal (1969) 及Sanchez (1976) 认为，在热带农业中，土壤状况是主要限制因素。土壤pH图证实了他们的论点；该图指出亚洲热带地区的绝大部分、南美的一半以上、中非的多数地区均属酸性土。热带作物，特别是水稻的冻害是常见的减产因素。在秘鲁及印度的高海拔

地带,马铃薯亦常蒙受霜害。在热带地区,热也是限制植物生长的常见因素,并且常与干旱一起助虐。在西非的砂壤区,热也是减产因素(Lal, 1974, 1975);在该处,高温往往抑制大豆及玉米萌发与山药之抽芽。干旱及土壤持水力对大部分非洲地区是一个限制因素,而地中海气候的周期性干湿或季候风每年都使农作期短于半年。

温带地区之不利因素

在温带地区,低温是一个主要不利因素。如同南美洲南部一样,加拿大南部、苏联北部、中国东北、挪威、瑞典、芬兰及日本的农业受低温影响甚大。美国西部平原之分作冬作与春作二区就是低温影响的一个明证。温度对水果生产亦至关重要,因春天开花需要一定温度,而春霜又往往损花坏果。无霜期的长短决定了大多数一年生作物(如玉米、大豆、水稻、高粱、花生及许多蔬菜)的种植面积。在温带,水分的可给性在决定作物之分布与产量上亦甚重要。长期干旱(如过去三年美国大平原及山区所经受者)对可用于农田灌溉的地下水及融雪量均有巨大影响。

要计算出短期(10—20天)干旱对世界农业之影响是不可能的。首先是因为对大多数作物的缺水临界期我们知之甚少;其次因为世界性资料(可通过遥感获得者)目前又不可得。农产受低雨量决定的主要温带地区为苏联东南部、中国西部及东北、美国西部及南非。

在温带,土壤的理化性是左右农产的第三因素。酸性土在西欧及美国东部占优势,它会通过阻碍根系生长及吸收的有毒铝离子而降低作物品种的适应性与产量。缺Fe的碱土则以另一逆境姿态出现于世界各地。北美的多数碱土是在受干旱条件支配的亚湿、半干旱及干旱气候下形成的。碱土一般尚可种植小粒作物及牧草。如果水位接近土表或灌溉系统失修,盐碱度亦可能成为问题。碱土的含氮量一般较低;铁多为氧化铁,难于利用;硼则可能达到有毒水平。碱土中大量的钠会改变土壤结构,妨碍水的流动。

与世界粮产增加有关的问题

提高世界粮产的途径有下列两条:

(1) 开垦11亿公顷热带荒地 with 5 亿公顷温带荒地。

(2) 提高全球现有14亿公顷耕地之单产。

扩大耕地。在开发利用处女地时,农业科学将面临新的逆境。在温带地区,多数潜在的适耕地都位于边陲,会呈现水、土、温方面的逆境,需要新的栽培技术与育种工作去与之适应。在热带地区,那些用于温带土壤与作物的经营方法将不适用。出于社会、经济与文化上的原因,贫苦农民将不能适应发达国家的大规模生产技术。不管是对贫苦农民还是大规模生产,对所有新开垦的土地来说,利用低能耗(low-energy cost)技术去追求最高的粮食产量将是唯一的途径。

但在扩大耕地时也会碰到一些拦路虎。例如多数热带垦区的交通条件极差,生产资料与农产品之交流诸多不便。劳动力也有问题,因垦区多远离居民点。为了修筑道路,要耗去大笔资金。所以,在不发达地区开垦荒地需要相当多的投资。为了提供资金、技

术及刺激移民，政府及私营公司的合作与介入诚属必要。

提高现有耕地之产量。在谈论世界农业灌溉的潜在利益的《农业之损失》(1965)一书中有一些有趣的资料。在总的可耕地面积中，有3.45亿公顷需要灌溉一造。其余可耕地至少可以维持一造不需灌溉。在非灌溉土地上，多造种植可增加栽培作物达40亿公顷，而多造种植兼灌溉则可使每年种植面积增加到163亿公顷。换言之，设有丰富水源可资利用，则世界粮食问题自可迎刃而解。但要落实这一点是不可能的，因已知水源尚不足使60%的世界可耕地得到灌溉。设有充足资金用于贮水与灌溉，则单凭灌溉便可达到大增产的目的。

培育适应当地土壤、温度与水分状况之良种可以大大提高产量，并且可以做到投资少，收效大。

植物抗性研究在未来农业生产中的应用

冷、热、旱、盐、风、荫、营养缺乏、离子毒害、空气污染、辐射以及在不同相互作用水平及不同时间的气体缺乏构成了植物的普通环境。逆境之危害有时是骇人听闻的，例如意外的霜害往往会使满园水果化为乌有。在苏联，一阵干热风会使处于扬花期的大部分小麦颗粒无收；有时，逆境在外表上不露声色，但亦能造成大面积减产，例如刚带铝毒的微酸性土壤就是。不利的环境因素有时可以逆料，有时则无从预知。在主要的气候条件中，温度及水是不可预知的，而土壤（第三个主要环境因素），即使不可预知，其变化亦较小。

从穴居野人开始选种时起，人类即与植物的逆境接上关系。从遗传上改进作物适应性的任何努力或旨在改善栽培习性的种植实践，实质上都不外是为了消弱不利环境因素对植物的影响。

不管怎样，当我们急于达到特大高产时，我们已经同时在跟剧变的环境与具有特殊要求的作物遗传型打交道了。当高能输入（energy-rich inputs）削减时，产量便不呈比例地下降，因这些超级遗传型缺乏适应环境的能力。所以，当农学家研究作物的营养、温度或水分要求时，他就已经跟植物的逆境挂上了钩。同样，当遗传学家及育种学家选育田间条件下作物的优良性状时，他们的方向也就是要培育作物的抗逆性。

有关植物对逆境之物理、生化反应的研究已进行了一个世纪以上，积累了大量有关温度、水、光、营养等改变植物理化过程之资料。但是在利用这批资料去选育抗逆品种以及制定抗逆栽培技术方面，则成效甚微。有关抗逆的研究大部分是零碎不全的，缺少国内及国际间的交流。而且在基础研究、整体植物反应研究与田间试验（特别是有关环境因子相互作用之试验；谈到人，则如低温专家、营养专家等）之间缺少应有的协作。

由于田间仪器及遥感之逐渐普遍使用，越来越需要对植物及环境进行直接田间监视，以便更好地掌握植物与当地复杂变化之间的关系。用于遥感“作物与环境”的技术与仪器正在日新月异，这将大大有助于了解农作物对自然灾害之反应。在研究植物对特殊气候条件的反应以及整理受控变数之相互关系方面，受控环境的研究仍属必须。

在植物抗性研究中，需要耗资甚大的人工气候室及遥感设备，这一点强烈说明了需要建立一支齐全的科研队伍，使设备的利用率达到最大。另外，在植物抗性研究中，需要

土壤学家、病理学家、生理学家、生化学家、遗传学家、工程师、农艺师及园艺师之通力合作。在日益增强的协作中，科学家们在环境因素互相影响方面做出了一些有趣的研究成果。

旨在改良农业的植物抗性研究计划应考虑到影响作物产量的主要因素。在贝尔茨维尔，我们强调温度、水分关系及营养。计划包括一个空气污染研究小组，因为美国的污染问题相当严重。目前我们正在大力开展有关日益严重的UV-B辐射影响的研究，UV-B是氟利昂等因子破坏平流层臭氧壳而引起的。

植物抗性研究计划首先应涉及下列问题：

- (1) 鉴别改变植物功能的环境因子。
- (2) 测定受逆境影响的植物之基本化学及物理过程。
- (3) 发展以植物的化学、功能及物理反应为基础的遗传筛选方法，确定遗传变异的存在。
- (4) 为探讨耐逆性与遗传模式而筛选有用的栽培及野生种质时，要跟遗传学家及育种学家进行合作研究。
- (5) 利用基础知识发展栽培技术，以避免或削弱逆境的影响。
- (6) 测定逆境为害与害虫感染性之关系。

最好是跟研究种质源 (germplasm resources) 的单位合作，例如在贝尔茨维尔的植物分类实验室，他们正在进行世界性的植物勘探并绘制环境与植物的相互关系图。James Duke (1976) 已制订出一套在恶劣环境中鉴别种质 (此种质具有容纳耐逆遗传质的巨大潜力) 的方法。

为了改进抗逆性，尚可采用大有希望的组织培养法，以便通过DNA的重新组合扩大抗逆性的遗传基础。

抗性研究的关键问题就是要把实验室、生长室及田间的研究成果拿到田间去试验。把大量有关植物对逆境起反应的基础知识应用到实际过程中的障碍之一，就是缺少田间的“中间人” (interpreters)。我们要求受过农艺及园艺训练的研究人员有深厚的理化及生理基础，才能把基础知识应用于田间。

应付主要植物逆境之途径

矿质逆境。Brown (1976)、Foy (1976)、De Silva (1976) 等人长期建议用育种法解决酸碱土之矿质逆境问题；利用此法似可无污染及低成本地克服世界范围的植物营养逆境。巴西的De Silva (1976) 曾培育出一种小麦品种，它能很好地适应塞拉多的极酸且多铝的土壤。在最近一次会议 (Brown, 1976; Foy及Fleming, 1976) 的某报告中总结出来的经验指出：在很多种作物的肥料利用率及对离子及盐的忍受性方面，存在着遗传变异。作物育种家正与研究矿质营养与抗盐性的专家合作，以冀培育出新品种去适应世界上那些有问题的土壤。由于产量上升、肥料利用率增大、由肥料流失与氮素挥发而造成的污染减轻，人们所获利益是不小的。

Epstein (1976) 在培育番茄及大麦的耐盐品种方面获得了优异成绩，这件事将鼓励人们从事抗盐性研究，以便开发盐碱土和用海水或其他浓盐水进行灌溉。

根功能。在植物学中，对根功能的研究很少，这可能是由于在研究技术上存在着困

难。在抗性研究中,土中的植物器官是不容忽视的。许多理、化、生物因子都能改变根的增生 (proliferation) 与功能。这一点也反映在输送到植物顶端的养分与水以及在根部合成又输送到其他部位的有机物之间的平衡上。植物根部与土壤的相互作用是很有希望的研究领域。尤其是当处境恶劣时,植物会通过pH、化学可给性、生物群体及品种变异去改变根际 (rhizosphere)。在某些种,为了吸收磷盐,根与菌根的联合是必需的。环境对寄主及细菌的影响会大大改变固氮效率,但对抗重金属、不良pH、气体缺乏或反常温度的豆科植物与固氮菌的根瘤菌属 (*Rhizobium*) 的联合,则知之甚少。

代谢功能。光合作用效率是农业生产的关键,对这一点今天已谈得很多。热、冷、旱、空气污染及矿质不平衡都直接或间接限制光合作用。影响气孔关闭与气体交换的因素 (如缺水或空气污染) 的作用已经弄清,但关于长短期温度、矿质及生物逆境对光合作用及光合产物运输的影响则需要进一步研究。

研究起因于逆境的代谢失调有助于探明受改变之机理,不过,在很多情况下,逆境会产生迥然不同的代谢紊乱,以致无法断定究是何种代谢伤害。冻害是一明例。Lyons (1973) 等人曾指出,最初蒙受冻害影响者是膜形及其透性,随之而来的是溶质泄漏及进一步的代谢失调。此理论后被若干试验证实,有人发现冻害确能使溶质从各种植物组织泄出 (Pantastico等, 1968; Christiansen等, 1970)。人们还发现热或缺氧亦能导致膜泄 (membrane leakage)。

锻炼。对锻炼植物抗逆的机理,我们需要进一步探讨其理化性质。关于抗逆锻炼机理中的交互免疫作用 (cross-protection), 我们知之甚少; 而可以肯定的是,在长期抗逆锻炼中会产生遗传变异,但在急速锻炼中则无遗传变异可言。现在已知,许多环境因素均能培养植物的抗逆能力,但人们从未根据植物营养贮备状况来说明这些现象。St. John 及 Christiansen (1976) 已经证明在植物锻炼过程中有化学变化发生,从而开辟了一个新的研究领域。

激素。现已充分证明,许多逆境都能扰乱激素系统。有几种逆境,包括干旱与盐碱性在内,都能引起脱落酸 (abscisic acid) 的变化。受逆境影响后,一般会放出乙烯,这可能与出现衰老有关。脱落酸通过乙烯形成、叶子衰老与落叶而施展其影响。细胞分裂素 (cytokinins) 是衰老的抑制剂,并且肯定与抗逆有关; 也许它可以防止叶的衰老。因此利用激素也许可以减轻气候的影响。

组织培养。利用细胞的DNA及细胞器可以提高植物的抗逆性。在田间筛选耐逆植物的缺点是时间长、浪费大和不保险,还不如把抗逆试验应用到许多细胞身上去,然后把经受住了考验的幸存者培养成小植株。当前大规模利用组织培养的问题就是诱发许多作物品种的未分化细胞变成小植株的能力如何。对有些品种 (如烟草、葡萄) 已无问题,对其他品种也有可能成功。

小 结

今天,世界人口与粮食供应正处于微妙的平衡之中。气候稍有反常往往就会引起庄稼歉收及严重的平衡失调。据估计,再过二十或三十年,世界人口几将翻番。要解决未来人口的肚子问题,就只有提高现有耕地的产量并继续开发目前尚未耕种的处女地。要

• • •

提高现耕地的产量就要克服不良气候的影响。开发边区也会遇到新的逆境问题。一批由植物生理学家、遗传学家、害虫防治家及农艺师组成的专家队伍，正在研究植物对严峻气候的抗性、逆境对植物之影响以及提高抗性的栽培及育种方法等等。

参 考 文 献

- Barker, R. (1972). In *Rice, Science and Man*, pp.115-126. International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines.
- Brown, L.R. (1965). *Am.Soc.Agron.Spec.Pub.* 6, 3-22
- Brown J.C. (1976). In *Proc.USDA-ARS-State Department-AID-Cornell University Workshop, "Adaptation of Plants to Mineral Stress in Problem Soils."*
- Bryson, R.A. (1975). In *Crop Productivity-Research Imperatives*, pp. 109-132. Proc. Inter. Conf., East Lansing, Michigan.
- Christiansen, M.N., Carns, H.R., and Slyter, D.J. (1970). *Plant Physiol.* 46, 53-56.
- Cochrane, W.W. (1969). *The World Food Problem-A Guardedly Optimistic View*, New York, Crowell.
- DeSilva, A. (1976). In *Proc.USDA-ARS-State Department-AID-Cornell University Workshop, "Adaptation of Plants to Mineral Stress in Problem Soils."*
- Duke, J. (1976). In *Proc ASA Symposium, "Crop Tolerance to Suboptimal Land Conditions."* Houston, Texas.
- Epstein, E. (1976). In *Proc.USDA-ARS-State Department-AID-Cornell University Workshop, "Adaptation of Plants to Mineral Stress in Problem Soils."*
- FAO (1972). *The State of Food and Agriculture*. Food and Agricultural Organization of the United Nations, Rome.
- Foy, C., and Fleming, A.L. (1976). In *Proc.ASA Symposium, "Crop Tolerance to Sub-Optimal Land Conditions,"* Houston, Texas.
- Kellogg, C.E., and Orvedal, A.C. (1969). *Adv.Agron.* 21, 109-170.
- Lal, R. (1974). *Plant and Soil* 40, 129-143.
- Lal, R. (1975). *Role of Mulching Techniques in Tropical Soil and Water Management*. IITA Tech.Bull.1.
- Losses in Agriculture* (1965). Agricultural Research Service Handbook 291. Washington, D.C., Gov.Printing Office.
- Lyons, J.M. (1973). *Ann.Rev.Plant Physiol.* 24, 445-466.
- Meyer, J. (1975). In *Crop Productivity-Research Imperatives*, pp. 97-108. Proc. Inter. Conf., East Lansing, Michigan.
- Paddock, P., and Paddock, W. (1967). *Famine 1975 America's Decision-Who Will Survive?* Boston, Little, Brown.
- Pantastico, E.B., Sovle, J., and Grierson, W. (1968). *Proc.Am.Soc.Hort. Sci.Trop.Reg.* 12, 171-183.
- Sanchez, Pedro A. (1976). *Properties and Management of Soils in the Tropics*, p.35. New York, Wiley.
- St. John, J.B., and Christiansen, M.N. (1976). *Plant Physiol.* 57, 257-259.

抗病性：减轻发病逆境对 作物产量的影响

H.W. Mussell M.J. Malone

(康奈尔大学, 勃伊恩·汤普孙研究所)

长久以来,减轻发病作物损失的策略就是防止病原体感染并在寄主身上蔓延。作为这些策略之补充的就是把抗病原的基因加到寄主身上去。这些策略的部分成功已大大提高了以往几十年的农业生产率。但是当人们认真分析了利用基因防病的效果之后指出,这个策略并不理想。由于病原菌具有适应性,故引进更多的抗病品种就不可避免地会导致更顽固的病原菌之出现与蔓延。这种人为选择压力 (anthropogenic selection pressure) 之最终结果就是抗病基因的效力下降。

防病的最终目的在于减轻由于疾病所引起的减产,而不在于消灭病原菌本身。所以在本文内我们将讨论旨在减轻植病对作物产量的影响的经营策略。这里的策略不外是减轻罹病作物的损失与减少对病原的选择压力。

长期以来人们便知道有抗病作物,这种作物即使罹病亦有收成 (Schafer, 1971)。因此我们不妨认为:感病性跟产量下降无直接关系,作物减产毋宁说是病菌对寄主施加不良影响的结果。本文将讨论一些减轻病害损失的成功(或有可能成功)的农业方法;这些方法利用降低寄主对病原体刺激物之敏感性,而不是阻止病菌去感染植物。本文将谈到感病过程中的两种明显的互相作用类型:一种决定染病之成败,另一种则决定病原刺激物对寄主影响的型式与程度。

为了讨论方便,我们采用下列定义去说明可能存在的寄主-病原相互关系:

· **抗性 (resistance)**: 寄主阻碍病原感染与蔓延的能力。

· **感病性 (susceptibility)**: 即缺乏抗性。

易感性 (vulnerability): 即寄主对病原刺激物之极度敏感性。也就是决定病害程度大小与产量受损多少的特征。

耐病性 (tolerance): 对病原刺激物的不敏感性。寄主不受或微受病原刺激物的有害影响。

我们作这样的分类,并不意味着凡是病害都包括这四种寄主-病原相互作用形式。在有些病害中,感病性与易感性结合紧密;另一方面,如在超敏抗性 (hypersensitive resistance) 的情况,易感性与抗性又难解难分。虽然,耐性 (tolerant) 一词之最终定义必须以经济效果为准绳 (Daly, 1976),但现在已有足够的资料去描绘那些构成耐病植物的生理特性。寄主如能与病原进行生理共存,寄主亦必然较能耐病。对病原刺激物较不敏感的寄主,决不会支出营养物质去弥补由于发病而造成的损失。

在许多作物身上都可以找到应用减轻寄主之易感性以降低病害损失这一策略之成功

范例。以下范例可用来说明作物类型与策略（不对病原施加过分的选择压力而减轻损失的策略）形式之多样性。

也许证明寄主与病原间四个可能相互作用之最佳例证就是南方玉米叶凋萎病 (Southern corn leaf blight)，此病由玉蜀黍长蠕孢 [*Helminthosporium (Bipolaris) maydis*] 的两个小种所引起。1970年，一次严重的凋萎病在美国的玉米带毁灭了 25% 的庄稼。此凋萎病是一个合并产物：一方是出现了玉蜀黍长蠕孢的新小种（记以T小种），它产生对寄主的刺激物，另一方是含有得克萨斯雄性不孕细胞质因子 (Texas male sterile cytoplasmic factor, 简称Tmsc) 的杂交玉米对这种刺激物十分敏感。几年前，这种Tmsc因子就被放进玉米的种质内以省掉雌株去雄的麻烦（去雄的目的是产生杂交种）。没成想，Tmsc因子的加入却产生了植物对T小种刺激物之敏感性。过去流行的玉蜀黍长蠕孢的无毒小种（O小种）并不产生这种刺激物，因而对普通玉米及Tmsc玉米未造成什么危害。这种寄主-病菌相互作用的遗传学虽然复杂 (Johnson, 1976; Yoder, 1976)，但这种病可以作为寄主-病菌相互作用具有二重性的范例。对玉蜀黍长蠕孢的抗性是有效的和可遗传的，对两种病原体都起作用。缺少核基因抗性 (nuclear-gene resistance) 的植物都易感染这两种病原体；如在N态（耐性细胞质状态），则两种病原体对产量都不会有大影响。反之，含有Tmsc易感性的植物则受T小种为害，而不管核基因抗性之是否存在 (Yoder, 1976, 图1B)。Tmsc易感性的存在是病害影响产量的主要决定因素。因为这是寄主对毒质（毒质主要决定病害损失）存在的反应，所以对这种病，不对病原施加过分的选择压力而减轻作物损失也是可能的。

甘蔗眼点病的病原菌甘蔗长蠕孢 (*Helminthosporium sacchari*)，也能产生对寄主有害的毒质。据分析，这种毒质的化学名称是 2-羟基环丙基 α -D-吡喃半乳糖苷 (Steiner及Strobel, 1971)，普通名叫长蠕孢菌质 (helminthosporoside)。这种毒质与易感寄主质膜中特种蛋白质受体起相互作用，从而造成与此病有关的病状 (Strobel, 1975)。蛋白质受体中的小小变化就会减轻与此病有联系的危害，从而抵销了此病对蔗糖产量的威胁。所以，蛋白质受体可视为左右易感性的因子，可以用遗传方法来操纵它，以减轻疾病对作物的危害。最近，在甘蔗中又发现了另一种左右易感性的因子。在易感的无性系 (clone) 叶表面有丝氨酸 (2-amino-1,3-propanediol)，会刺激病原产生长蠕孢菌质 (Pinkerton及Strobel, 1976)。所以在甘蔗中，至少有两种左右易感性的因子，可操纵它们来减轻眼点病造成的损失，而不必把抗性基因引入寄主。

在燕麦的维多利亚凋萎病方面，可以举出第三个例子，说明控制病害减产的易感性因子。对 *H. victoriae* 产生的毒质（可为害寄主）敏感的显性基因，与Pc-2（抗燕麦冠锈病的基因）呈多效性 (pleiotropic) 关系或密切相关 (Day, 1974)。广泛使用Pc-2基因防治冠锈病的结果是，维多利亚凋萎病造成的损失严重 (Day, 1974)。从燕麦栽培种内除去这个基因就全部控制住了维多利亚凋萎病造成的损失。Yoder及Scheffer (1969) 曾获得一种对寄主不产生毒质的 *H. victoriae* 变种。把此变种接种到易感性植物身上，真菌生长正常并深入寄主细胞，但由于它们的侵入而造成的损失则很小甚至没有。把对寄主有毒的毒质加到感染部位就会造成病害，损坏寄主组织。试验证明：这种真菌能感染燕麦（受感型），但仅当真菌的刺激物与易感组织相互作用时，才出现病害。如真菌无毒，或寄主对此毒不敏感，则病害轻微。故从燕麦身上除去对毒物敏感之

基因无助于抗病品种之培育，但会除去燕麦对维多利亚凋萎病病害之易感性。

不管与抗冠锈病的Pc-2基因有关的易感性如何，在另一个旨在减轻病害对作物产量影响的経営策略中，这个基因还是有用的（Jensen, 1952; Browning及Frey, 1969）。此策略旨在降低整块田的灾害，而非对个别植株而言；采取的手段是寄主群体内部的抗病因子之遗传镶嵌法（genetic mosaic）。在燕麦的多系育种中，当Pc-2被用作抗冠锈病基因之一时，可以减轻冠锈病造成的损失。不过，由于此基因在全田中的百分比甚低，故不出现来自维多利亚凋萎病之植株损失。多系研究与应用于其他小粒作物之有关策略（Browning及Frey, 1969）说明这个事实：改变寄主植物群体的易感性（而不是单改变群体中每个植株的易感性及感病性），常有可能降低病害损失。因而实质上，多系策略创造了这样一种局面：作物尽可以染上某种病原的大部或全部小种，但却不致遭到病害损失。

在上述例子中通过有无局部组织坏死或表面有无病原子实体，较易知道有无病原存在。在这些例子中，通过对比病害对产量的影响，较易选出耐病植株。但是在许多病害场合，辨别耐病植株较难，因群体中之耐病株并不表现什么病征，而病菌寄生于寄主组织内，亦看不见其存在。轮枝孢属（*Verticillium*）及镰孢属（*Fusarium*）所引起的维管束萎蔫病就是耐病株不易发现之例。

我们过去和现在都在研究棉花轮枝孢萎蔫病（棉花之主要真菌病害）的发病机理（Crawford, 1976）。我们的研究发现，此菌能在“感病”及“抗性”寄主上繁殖（Mussel及Green, 1970），而且病征的出现是由病原产生的内前列腺素（endopolygalacturonase, 即endoPG）开头的（Mussel及Green, 1970; Mussel, 1973）。我们还发现，把纯粹的endoPG喷洒在易感性棉株上，会出现为此病所特有的叶病征（Mussel, 1973; Mussel及Strand, 1977）。尽管果胶酶参与腐烂病一事已很明显（Bateman及Millar, 1966），但这些酶参与（不发生组织离析的）症候群的过程则不清楚。为了摸清endoPG在病征形成中的可能作用，我们曾研究过endoPG与寄主细胞壁之间的某些相互作用。我们发现，把endoPG接种到寄主及非寄主植物的胞壁内，会造成与胞壁结合的蛋白质溶解，后者之中有些具有过氧化物酶活性（Strand及Mussel, 1975; Strand等人, 1976）。我们又发现被溶蛋白质的性质随有关植物的种及用于消化的endoPG之来源而异（Strand等, 1976）。

把来自轮枝孢属及镰孢属的纯endoPG接种到各种棉花的各组研究证明：来自病原大丽花轮枝孢（*Verticillium dahliae*）的酶只有接种到易感植株时才会引起典型病征。接种于耐病株上的endoPG即使比易感植株多200倍，也不会引起病征。来自尖镰孢（*Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*）（不是棉花的病原菌）的endoPG会引出银白色病征，与Naef-Roth等人（1963）报道的相似。在所有被试棉株上都出现了这种“银白色”，而不管其是易感还是耐病植株。

寄主对病原endoPG的反应之明显专性以及胞壁蛋白质研究中看到的量变，均使我们相信，出现病征（因而也是与病有关的灾害）的根本原因，可能在于病原endoPG从寄主胞壁内释放出来的蛋白质之专性。尽管轮枝孢endoPG释放出来的过氧化物酶的量及过氧化物酶制品的稳定性跟寄主组织的易感性及耐病性无关，但用凝胶等电聚焦法释放出来的过氧化物酶混合物的性质却指出，在某同功酶的存在与寄主组织的易感性间存在着

明显的相关性 (Mussell及Strand, 1977)。

所以,棉花对轮枝孢萎蔫病的耐性与病原endoPG从寄主胞壁中释放出来的蛋白质之特性有关,而与寄主对病菌的抗性无关。

虽然上述(通过对病原刺激物易感性的调整而获得的)耐病例子并不多见,但它们在性质上有所不同,而且我们认为,通过这些事例,说明有可能通过耐病性去减轻病害造成的损失。

在寄主及寄生菌联合的自然进化过程中,出现了两种倾向:一种是从病菌甚毒、有致死性到病菌毒性下降;另一倾向是寄主与寄生菌共生。当谈及植病情况(Harlan, 1976)及真菌寄生联合(Barnett及Binder, 1973)时,人们都曾介绍过这两种倾向,不过在澳大利亚的兔子-粘液瘤病(rabbit-myxomatosis)联合的自然历史中,可以看到毒性及易感性弱化现象的范例。最初在澳大利亚,由于引进粘液瘤病病毒,对兔子头数的控制相当成功,其死亡率常在95%以上(Marshall及Fenner, 1958)。可是,不几年,作为控制手段的病毒之效果大大下降,这显然是由于自然选择,产生了较耐病的兔子群和毒性较轻的病毒品系所致。

这种自然选择(选择出上述非致死性的寄主-寄生菌联合)经常发生于植物及其病原菌共同进化的过程中。而最先进、特殊和复杂的寄主-寄生菌联合,往往也就是对寄主最安全的。当人们怀着用防感染法去控制植病的企图,把特殊抗性引入作物群时,他实质上就是逆自然选择压力而行事。实质上也就是给病原菌留下两条选择的道路:或者是适应新环境,或者是灭亡。而病菌是一定要适应下去的。结果就象上述那样,出现“新的”或“更有毒的”品系。

上文谈及的耐病策略之唯一且经常忽略的利益就是,采用此策略不会破坏病原菌生活史的完成。由于创造了病菌能完成其生活史而又不致变得更有毒的条件,我们就不但在寄主-寄生菌相互作用过程中会超过自然进化倾向,而且会加强病原菌群体遗传的稳定性和延长作物的有用生长期。于是由于创造了病原菌能完成其生活史又不变得更毒的前提,就使作物有可能接近其遗传性决定的潜在生产率。

最后,我们再次强调这个事实:农业减产一般是作物蒙受毒害的结果,而不单纯由于病菌的入侵与蔓延。由于有一个降低寄主对病害易感性的经营策略,我们就有可能使农业生产率日趋稳定而不受病害之干扰。

参 考 文 献

- Barnett, H. L., and Binder, F. L. (1973). *Ann. Rev. Phytopath.* 11, 273-292.
Bateman, D. F., and Millar, R. L. (1966). *Ann. Rev. Phytopath.* 4, 119-146.
Browning, J. A., and Frey, K. J. (1969). *Ann. Rev. Phytopath.* 7, 355-382.
Crawford, J. L. (1976). *Pl. Dis. Repr.* 60, 862.
Daly, J. M. (1976). In *Encyclopaedia of Plant Physiology*, Vol. 4. Physiological Plant Pathology (ed. R. Heitefuss and P. H. Williams), pp. 27-50. New York: Springer-Verlag.
Day, P. R. (1974). *Genetics of Host-Parasite Interaction*, pp. 17-19. San Francisco: W. H. Freeman and Co.
Harlan, J. R. (1976). *Ann. Rev. Phytopath.* 14, 31-51.
Jensen, N. F. (1952). *Agron. J.* 44, 30-34.
Johnson, G. R. (1976). *Crop Sci.* 16, 340-343.
Marshall, I. D., and Fenner, F. (1958). *J. Hygiene* 56, 288-302.

- Mussell, H. W. (1973). *Phytopathology* 63, 62—70.
- Mussell, H. W., and Green, R. J., Jr. (1970). *Phytopathology* 60, 192—195.
- Mussell, H., and Strand, L. L. (1977). In *Cell Wall Biochemistry Related to Specificity in Host-Plant Pathogen Interactions*. (ed. B. Solheim and J. Raa), pp. 31—70. New York, Columbia University Press.
- Naef-Roth, S., Kern, H., and Toth, A. (1963). *Phytopath. Zeitschr.* 48, 232—239.
- Pinkerton, F., and Strobel, G. (1976). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 73, 4007—4011.
- Schafer, J. F., (1971). *Ann. Rev. Phytopath.* 9, 235—252.
- Steiner, G. W., and Strobel, G. A. (1971). *J. Biol. Chem.* 246, 4350—4357.
- Strand, L. L., and Mussell, H. W. (1975). *Phytopathology* 65, 830—831.
- Strand, L. L., Rechteris, C., and Mussell, H. (1976). *Plant Physiol.* 58, 722—725.
- Strobel, G. A. (1975). *Sci Amer.* 232, 80—88.
- Yoder O. C. (1976). In *Biochemistry and Cytology of Plant-Parasite Interaction* (ed. K. Tomiyama, J. M. Daly, I. Uritani, H. Oku, and S. Ouchi), pp. 16—24. Tokyo, Kodansha Ltd.
- Yoder, O. C., and Scheffer, R. P. (1969). *Phytopathology* 59, 1954—1959.