

专题综述

植物抗虫性概念的当代内涵

朱 麟* 古德祥

(中山大学昆虫所生物防治国家重点实验室 广州 510275)

生物之间的抑制效应首先于植物中发现。1937年, Molisch 用种间相克(Allelopathy)这一术语来描述生物间的抑制和刺激现象并首次被 Rice^[1]使用。生物之间的抑制和刺激作用,究其原因乃是由于相互间化学作用的结果。植物抗性(包括抗虫性和抗病性)是生物间抑制作用的直接体现。

最早关于抗虫性的记载见于我国后魏时期(公元5~6世纪)的《齐民要术》,其中记载有14种作物具有“早熟、耐旱、抗虫”的特性,之后在《吕氏春秋》中有“不蝗之麻,不虫之菽”的详细描述^[2]。国外,早在1788年美国的 Issac 就提出种植早熟品种以避免小麦瘿蚊,1729年 Havens 发表了关于小麦品种“Underhill”抗小麦瘿蚊 *Mayetiola destructor* (Say) 的第一篇研究论文,接着是苹果品种“Winter Majetin”和“Siberian Bitter-Sweet”抗苹果绵蚜 *Eriosoma lanigerum* (Hausman) 的研究^[3]。但这些早期的研究并未形成综合性理论, Snelling 和 Painter 关于这些工作的总结才奠定了抗虫性研究的理论基础。

Painter 首次系统地阐述了植物抗虫性的概念。从广泛的意义上说,抗虫性属于植物—昆虫相互关系研究的范畴。抗性概念的提出,一方面是对客观事实的概括,另一方面多少带有人为的倾向,因为人类在利用和种植多种经济作物的同时,利用抗性显然具有目的性。正因为如此,抗性的研究已经成为独立的研究领域而区别于一般的生物相互关系的研究。但是,应该看到,将植物—昆虫相互关系研究的理论应用于植物抗性研究,将会大大促进这一领域的发展。

本文的目的是希望结合近年来的研究,谈谈植物抗虫性概念的发展问题。

1 关于抗虫性的定义

许多研究者都从不同角度对植物抗虫性进行过定义,这里不可能一一加以列举,最突出的有以下几个。

Snelling(1941): 抗虫性包括避免、耐害,或在比其它同种植物受害较严重的情况下能恢复伤害等性状。

Painter(1951): 抗虫性是影响昆虫最终危害程度的可遗传的性状的相对大小。生产上表现为某一品种在相同虫口密度下比其它品种优质高产的能力。

Beck(1965): 抗虫性是一种集体的可遗传的性状。植物种、亚种、无性系或个体能以此减少昆虫的种、小种、生物型和个体成功地利用植物作为寄主的概率。

Smith(1993)^[3]: 抗虫性指使一种植物或一个品种较少遭受害虫危害的遗传性质。

Snelling、Painter 和 Beck 的定义引自霍伯^[4]。Snelling 的定义只强调植物抗虫的表面现象,限于作物本身所具有的特性,如成熟期、毛的着生、组织硬度、生长习性、生理反应、受害后的再生能力、对土壤条件的适应性等^[2]。该定义没有触及到抗性的本质问题,即抗性机制

* 现工作地址:武汉,华中师范大学农药化学研究所,邮编:430079。

收稿日期:1997-11-11。

及植物与昆虫的相互作用,因此只不过是一种宏观现象的简单概括。

Painter 在其定义中首先提出了植物抗性的可遗传性。抗虫性是一种可遗传的性状,已经达成共识。实际上,在现有的各种抗虫性分类中,遗传因素已经受到相当的重视。如水平抗性和垂直抗性都强调抗性的遗传效应。基因对基因假说虽然是从植物病原体系的角度提出的,但同样适用于植物抗虫系统。在实践中,人们总希望建立理想的抗源种质资源库,实际上是为了最大限度地获得抗性基因,如在水稻中就已鉴定了抗褐飞虱 *Nilaparvata lugens* Stål 不同生物型的抗性基因。育种学家也是通过抗性的遗传特性进行抗性品种的选育。现代分子生物学的发展,一些新的技术如重组 DNA 和分子杂交技术可以将外源的抗性基因直接转入到非抗性植物体内^[5]。国内已开始了这方面的工作。另一方面,有证据表明,植物中次生性产物的合成途径亦是受遗传控制的^[6]。

其次,Painter 强调了植物对昆虫的负面作用,即降低虫口的能力。虽然 Singh^[7] 将抗性的基础分为 6 类,但作为典型的植物防御反应,抗虫性是经由物理因素和化学因素直接体现出来的。早在 1888 年 Stahl 便首先提出了物理抗性和化学抗性的概念,并猜测植物中的某些化学物质之所以得以演化,其目的是为了保护自己免遭植食者的取食。近年来的研究已充分地证明了这一点。物理因素方面表现为植物被取食部分的质地、硬度以及植物表面附属物,如微绒毛、刺毛和腺状毛^[8];化学因素方面表现为营养缺乏或不适宜以及次生性化合物的存在,现已有大量可供查阅的文献。所有这些因素均受一定环境条件的严格控制,环境条件对植物及害虫的影响有时会导致抗虫性的丧失^[9]。再者,植物本身及昆虫的生理状况、年龄、物候学特征、栽培措施和人为活动均会影响抗性因子的表达^[3]。植物防御的直接后果是对昆虫生物学特性及生活史周期的影响。这些影响最终导致害虫种群数量的下降。营养缺乏或不适宜导致昆虫生长发育的迟滞,造成昆虫营养障碍。植

物次生性物质在植物抗性中起着非常重要的作用,可作为毒素而直接作用于昆虫,如生氰糖苷, L-刀豆氨酸;作为阻食剂会影响昆虫对食物的利用,如酚类物质能阻碍昆虫的消化,印楝素可防止昆虫取食;作为驱避剂,使昆虫难以接近寄主植物,如挥发性萜类;作为生长调节剂能影响昆虫的变态发育。另外,一些蛋白质类物质和生物碱可作为蛋白酶抑制剂影响昆虫体内的生理生化代谢。大部分次生性化合物还影响昆虫的行为模式。这些现象已足以说明化学因素对昆虫生存的影响及其在植物抗虫性中所起的作用。

第三,Painter 指出了抗性的相对性以及抗性在生产上的表现结果等问题。所谓抗虫性是相对于感虫植物品种而言的,即抗虫性具有相对固定的维持期和相对的稳定性。相对性有两层含义,即抗性强度的相对性和抗性时间的相对性,Painter 这里指的是强度的相对性。维持期的长短和稳定性的大小取决于植物及其品种的遗传特性及其所生长的环境,没有定论。以上讨论的是 Painter 非嗜好性(即 Kogan 和 Ortman^[10] 的忌避性)和抗生性的主要内容。但 Painter 同时指出,有的植物具有很强的生长补偿能力,尽管有害虫的危害,最终仍表现为高产,也称这种现象为耐害性,和前二者被称为植物抗虫性三机制。我们对耐害性的划分持有异议。

Beck 的定义同时兼顾了植物和昆虫,强调了昆虫与植物的相互作用,这是对植物抗虫性理解上的一大进步。一方面,植物具有抵抗昆虫取食的能力,而另一方面,昆虫具有克服抗性的能力,这种用昆虫适应能力的大小衡量植物抗性的强度,与 Snelling 和 Painter 只用植物的产量和生长特性来衡量抗性大小显然不同。抗虫性是可以克服的,也就是说抗虫性不是绝对的。这是时间的相对性,而非 Painter 的强度相对性。现已证明即使是高抗品种也不会绝对避免昆虫的危害,只是受害的程度不同而已。从害虫综合治理的角度思考,只要害虫密度不足以引起人类不可忍受的经济损失,均是可以接

受的。害虫生物型的产生、害虫体内解毒酶的存在和诱导以及一系列后天的学习行为,均会使抗虫性在一定条件下丧失。Claridge 和 den Hollander^[11]证实褐飞虱 10 代之内便可形成新的生物型,使抗性水稻品种成为非抗性品种。在 Beck 早期关于欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Hübner) 的研究中,非常强调植物形态和化学因素的作用,此处不再赘述。

Smith 的定义脱胎于 Painter 的定义。它强调害虫对抗性植物的接受程度,但重在考虑植物,实际上从定义的文字表述中看不出与 Painter 的定义有太大的区别。但 Smith 在对抗性的论述中,明确了忌避性影响昆虫的行为,抗性影响昆虫的生物学,耐害性是植物的生长特性的作用。在作用的物质基础上,和前二位的看法没有不同。

对以上作者的观点,我们在以下几个方面持不同的看法:

(1)概念必须反映本质,因此一个定义必须包括反映对抗虫性本质的陈述。以上几位作者在其定义中都只强调了其中的某一个因素。随着来自各方面研究的进展,一些新的内容应纳入抗虫性定义之中。

(2)抗虫性一词只能用于同种植物的不同品种间,不同种之间只有横的差别,只有在不同的品种间才可作纵向的比较。生产上,人们一般也只关注作物的品种差异,而很少关心不同作物之间的抗性差别,如很少直接比较玉米与水稻的抗性差异。这种比较虽然对植物防御理论有帮助,但于生产上却没有太大的价值。

(3)植物生活于一个受物理环境调控的多种生物相互作用的系统之中,植物抗性不是植物本身的一种孤立现象,而是多种生物联系的结果。Kogan^[12]认为从演化上看,抗性是植物的一种预适应特征,这类植物抵抗了草食昆虫种群的选择压力而增加了生存和繁殖的机会,从而为演化准备了条件。因此,植物抗性是一种演化现象。植物抗性的研究历史远远长于植物防御研究的历史。如前所述,人类很早就认识并利用了植物抗性,但一直是孤立地研究

其目标作物,直到如今也很少注意到其它现象与抗性的联系。1910 年, Verschaffelt 率先开始了植物—昆虫关系的研究,从那时以来的整个研究经历了三个发展阶段:植物—昆虫协同演化、植物—昆虫—天敌协同演化以及多级营养层系统的协同演化^[13]。这些研究成果应该应用于植物抗虫性领域的研究,因此,我们理解的植物抗虫性是一个综合的防御体系,受控于植物遗传因子和环境条件。

(4)可利用性是人类育种的目的,人们利用抗性品种是为了得到优质高产。其作用是减少或杜绝杀虫剂的使用,降低生产成本和减少环境污染,对害虫获得持续的防效,而且不需要复杂的技术即可达到防治目的^[5]。这是抗虫性研究得以长期坚持并取得实质性进展的关键所在。以上作者均忽略了这一特性。

为此,我们试给抗虫性作如下定义:

植物抗虫性是由遗传决定,以植物物理、化学因子为基础,对昆虫行为和生物学产生成负面影响,且可诱导和可利用的包括天敌和微生物作用在内的在一定时间内随环境条件而相对稳定的多级营养层协同演化的防御体系。

2 植物抗虫性的类型

Painter 按作用机制将植物抗性分为非嗜好性、抗生性和耐害性三种类型,而按有无遗传控制分为寄主避免、诱导抗性和逃避。Horber^[4]沿袭了这一分类,并称之为功能分类。Kogan^[12]、Panda^[14]按决定抗性的因子将抗性分为生态抗性和遗传抗性,其中,Kogan 将生态抗性又分为物候异步(相当于寄主避免)和诱导抗性,将遗传抗性又分为 4 类:影响行为的因素、抗生因素、表型因素和耐害性。Panda 在分亚类时,基本沿袭了 Painter 的分类,即将生态抗性分为寄主避免和诱导抗性,而遗传抗性则完全按 Painter 的分类,即抗性三机制。

van Emden^[15]将植物抗性分为不为害、为害(包括内在抗性和辅助抗性)两大类。其中不为害(相当于忌避性)决定于植物引诱力,适口性和是否存在毒素,内在抗性(相当于抗生性)主

要是次生性物质、毒素、营养及植物过敏反应等的作用。另外,他把植物对天敌的作用称作辅助抗性,这是一种新的划分方式。他还把作物各种生理机能也作为植物抗性的组成部分,相当于耐害性。这样 van Emden 实际上将抗性划分为 4 种类型。

关于抗虫性的类型,我们的看法如下:

1. 耐害性不是真正的抗性,它只是植物生长特性所表现出来的最终结果。耐害性植物可以补偿昆虫危害所造成的损失,和感性品种相比似乎具有同等的刺激昆虫种群增长的作用,但至少无负作用,这与抗性标准相违背。在这种情况下,我们不认为耐害性是抗虫性,这一看法和 Painter 的看法相反,因为昆虫可以自由取食植物而不受影响,这不是抗虫性本身所具有的特性。植物所以能补偿损失,是由其生长势决定的。

2. 现在的研究表明,忌避性和抗生性均是由植物形态与化学因素引起的,二者不能从结果上分开,却能从作用因子上划分。次生物既有忌避作用也有抗生作用,但都同属于化学因子。营养因素表现形式多样,受立地条件和耕作方式的影响较大,在作物品种间也有关于营养差异对害虫影响的报道,如水稻品种对飞虱的作用。所有昆虫对营养的需求表现相对一致性,而所有绿色植物的光合作用及其原初代谢过程也是基本一致的,因而在提供满足昆虫生长所需的主代谢产物方面,本质上没有太大的差别。但由于品种原因导致关键成分的匮乏、成分比例不协调,营养与品种次生物的相互作用,还有植物在生长过程中的营养动态反应均会对昆虫生长发育产生影响,因而是一种抗性因子。但只能放在化学因子的一个亚类,而不能独立出来作为单独的一类。

3. 生态抗性不属于真正的抗性。生态因子只影响最终的结果和抗性的强度,并不会影响抗性的本质。另外,生态因子不能遗传,只能限制遗传因子的表达形式。

4. 诱导抗性是一类真正的抗性,它相当于高等动物的免疫系统,只有在外物入侵的情况

下才起作用。以上一些作者的所谓诱导抗性,只不过是植物在生态因子作用下的生长反应。在一个相同或相似的气候带具有相对的一致性,反映在群体的共同反应;而真正的诱导抗性则是一植物群体内的部分个体由于外部因子入侵或干扰而引起的组织化学变异,是个体水平的反应。因此,虽然同为诱导抗性,但却具有完全不同的内容,二者不能混淆。近年来,关于植物诱导抗性的研究已经形成了较为完善的理论,但对其变异性机制尚存在普遍的争论^[16]。

有多种因子可以诱导植物抗虫性,除一些物理因子外,生物因子如微生物、害虫本身均可进行诱导,但目前研究较多的是机械损伤和害虫的产卵与取食作用。

抗虫性之所以可以诱导,是因为一些次生性物质在植物体内是以前体的形式存在,在遇到刺激的情况下,这种无害的前体在一系列生理生化反应下转变为有害的物质^[17];另一方面,由于损伤或昆虫的取食,启动了植物体内某些合成次生性物质的生物合成途径,使代谢过程发生改变^[18]。实际上,植物抗虫性总是存在的,只不过是否表现或表现的水平高低而已,因为即使在感性品种中也存在对害虫的防御机制^[19]。可以说,诱导抗虫性是对抗性是一个综合防御体系观点的最好证明。

5. van Emden^[15]认为植物对天敌的作用是一种辅助抗性。我们认为,天敌不仅仅起辅助作用,而是植物抗性的一个组成部分,是植物扩展了的抗虫性。

植物次生性物质在三级营养水平的作用,近年来受到普遍重视。天敌对害虫寄主的搜寻行为和搜寻效率在很大程度上取决于植物挥发性次生物质的作用^[20~21]。当然,也有的次生性物质对天敌有负作用^[22]。

由于植物次生性物质的作用而提高天敌对害虫的控制能力,从而减少其对植物的危害,提高产量。因此植物对天敌的诱集作用应视为植物抗虫性的一种类型,但却是一种间接的抗虫性。因为次生性物质起到一个中间信使的作用,与直接作用于害虫的一些次生性物质具有

同等的作用,即都能使害虫种群数量下降。近年来国际上开展了植物求救信号的研究,出发点即是植物挥发性次生物质对天敌的招引作用^[22]。但在目前的植物抗虫育种中尚未考虑到这一问题。

基于以上考虑,我们对植物抗虫性作如下分类:

1. 物理抗性:对昆虫行为和生物学有负面作用的所有植物形态、组织和生长特性。

2. 化学抗性:由所有植物化学成分及其变动所引起的对昆虫行为和生物学有负面作用的特性,它包括如下内容:

(1)植物次生代谢产物;

(2)营养障碍,如必需成分、必需成分量不足、营养不平衡等;

(3)一些特殊的酶,如抑制剂、凝集素等。

3. 诱导抗性:植物群体中某些个体由于外界因子,包括昆虫本身所引起的植物组织化学变异而产生的对昆虫的抗性。

4. 扩展抗性:由于植物向外释放挥发性化学物质而对天敌的招引所引起的抗性。

3 结论

从以上讨论可以看出,随着近几十年对植物抗虫性研究的深入,植物抗虫性的内涵得到了极大的丰富,即从宏观概括上升到对抗虫性的物质基础和作用机制乃至天敌在其中的重要性的认识和研究。植物抗虫性是植物防御系统的综合体现,只不过前者注重实践而后者偏重理论。长期以来二者互不交流,因而形成了各自发展的局面。近年来,从植物防御的研究理论或假说中已演绎出了许多用于指导植物抗性研究的理论与假说,同时,植物防御研究者也正在用来源于植物抗性研究的实例来验证自己的理论与假说^[23]。这种融合既反映了植物抗性与植物防御的共同本质,也反映了一种学科间认识的趋同现象。

抗虫性本质上是一个由遗传和环境控制的物理、化学问题。认识不到这一点,在抗虫性理论和应用研究方面均不可能取得突破性进展。

当代化学、物理学、遗传学、分子生物学等学科的研究方法已广泛融入抗虫性这一研究领域,极大地拓宽了研究的内容,同时为深入理解抗虫性的本质提供了必要的研究手段。

天敌作为作物—害虫—天敌系统的一个重要组成部分,其活动除受一些物理性生态因子的影响外,植物次生性物质的作用是一个极为重要的方面,这种作用在某些情况下能极大地加强对害虫的控制。因此,就植物本身而言,这是一种扩展了的抗虫性,而不能仅仅视为传统生物防治研究的内容,但却是生防的一个基本要素。长期以来,植物抗虫性的设计只注重植物和植食者本身,很少考虑到育成的品种对第三级营养者的潜在影响,这种现象是导致在生物防治中缺乏主动性的主要原因。因此,应将天敌的作用也视为植物防御的一个重要组成部分。可以认为,抗虫性是一个包括植物、害虫及天敌在内的一个和谐却又处于动态之中的防御体系。

参 考 文 献

- 1 Rice, E. L. Allelopathy (2nd). Orlando: Academic Press., Inc., 1984. 1 - 2.
- 2 培克, S. D. 等著. 作物抗虫性的研究 (译文集). 夏康基等译. 上海: 上海科学技术出版社, 1965. 3 ~ 8.
- 3 Smith, C. M. 植物抗虫性的研究与应用. 冯明光译. 北京: 中国农业出版社, 1993. 3, 10, 152 ~ 178.
- 4 霍伯, E. 见: 马克斯维尔, F. G. 等著. 植物抗虫育种. 翟凤林, 袁士畴, 张发成, 等译. 北京: 农业出版社, 1982. 14 ~ 20.
- 5 Hedin, P. A. In: Green, M. B., Hedin, P. A. eds. Natural Resistance of Plants to Insects-Roles of Allelochemicals. ACS Symp. Series 296. Washington, D. C.: ACS, 1986. 2 - 14.
- 6 Waller, G. R., Nowacki, E. K. Alkaloid Biology and Metabolism in Plants. New York: Plenum Press, 1978. 49 - 83.
- 7 Singh, D. P. Breeding for Resistance to diseases and Insect Pests. Berlin: Springer-Verlag, 1986. 19 - 25.
- 8 Levins, D. A. *Ouat. Rev. Biol.*, 1973. 48: 3 - 25.
- 9 廷基, W. M., 星, S. R. 见: 马克斯维尔, F. G. 等著. 植物抗虫育种. 翟凤林, 袁士畴, 张发成, 等译. 北京: 农业出版社, 1982. 84 ~ 108.
- 10 Kogan, M., Ortman, E. E. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 1978. 24: 175 - 176.

- 11 Claridge, M. F., den Hollander, J. *Entomol. Exp. Appl.*, 1980. **27**: 23 – 30.
- 12 Kogan, M. 见: 梅特卡夫 R. L., 勒克曼 W. H. 主编. 中山大学昆虫所译. 害虫管理引论(第四章). 北京: 科学出版社, 1984. 84 ~ 120.
- 13 Schoonhoven, L. M. *Exp. Appl. Entomol.*, 1996. **80**: 1 – 5.
- 14 Panda, N. *Principles of Host-Plant Resistance to Insect Pests*. Hindustan Publishing Corporation (India), Delhi. 1979. 112 – 171.
- 15 曹骥编著. 作物抗虫育种原理. 北京: 科学出版社, 1984. 34 ~ 35.
- 16 Karban, R. *Ecology*, 1997, **78**(5): 1351 – 1355.
- 17 曼, J. 次生代谢作用. 曹日强译. 北京: 科学出版社, 1983. 23 ~ 276.
- 18 Bergamasco, R., Horn, D. H. S. In: Roger, G. H. Downer, H. Laufer. eds. *Invertebrate Endocrinology*, Vol. 1: *Endocrinology of Insects*. New York: Alan R. Liss, Inc., 1983. 627 – 656.
- 19 Reese, J. C. In: Paul A. Hedin. ed. *Plant Resistance to Insects*. ACS Symp. Series 208. Washington, D. C.: ACS, 1983. 231 – 244.
- 20 Vinson, S. B. *Ann. Rev. Entomol.*, 1976, **21**: 109 – 133.
- 21 姜永根, 程家安. 昆虫学报, 1997, **40**(3): 320 ~ 331.
- 22 Kennedy, G. G., Farrar, R. R., Jr. Kashyap, R. K. In: Hedin, P. A. ed. *Naturally occurring Pest Bioregulators*. Washington, D. C.: ACS, 1991. 150 – 165.
- 23 Kogan, M. In: *Ecological Theory and Integrated Pest Management Practice*. Marcos, Kogan. ed. New York: John Wiley & Sons, 1986. 83 – 134.

绢蝶属 *Parnassius* 述评

刘文萍

(重庆自然博物馆 重庆 400013)

绢蝶以其美丽婀娜而闻名于世。由于其分布区较窄,且海拔高,标本难以获得,显得更为珍贵。也因在种类不多的绢蝶中,留下较多亚种的分类问题,使绢蝶属在蝶类中成为研究得较多的类群。它既与凤蝶有着许多相似的形态特征,又有许多独有的特点,因此,分类地位至今仍未解决。作者试图就绢蝶属 *Parnassius* 作一述评,以便推动蝶类的研究。

1 绢蝶属的分类地位

自 Latreille 于 1840 年将绢蝶属 *Parnassius* Swainson 1804 作为一族 Parnisini 与 Zerythini 族共同建立绢蝶亚科 Parnassiinae 以来^[1],其归属一直有两种意见:一是将它和凤蝶亚科 Papilioninae, Baroniinae 并列,归入凤蝶科 Papilionidae^[2];二是将 Parnisini 和 Zerythini 分别提升为亚科,组成绢蝶科 Parnassiidae。迄今,仍有些东亚学者这样处理^[3]。经研究,26 种绢蝶的卵壳很厚,具有凹凸不平的表面,有别于凤蝶薄的卵壳和光滑的表面,所以,一些专家依此作为支持

绢蝶成为独立科的证据^[4]。

但是,将绢蝶作为凤蝶科 3 个亚科之一的意见得到越来越多学者的支持^[2,5]。其证据有:(1)绢蝶具有的衍征(apomorphy)凤蝶亚科成员都有;(2)曾被认为是绢蝶独有的交配栓(shragis)在凤蝶某些类群也已观察到;(3)作为绢蝶独征(autapomorphy)的阳茎细长、较弱、端部尖硬的特点,在凤蝶的 Troidini 和 Graphium 也已见到;(4)原认为仅绢蝶亚科幼虫体具小突,现发现 Troidini 凤蝶幼虫体也有小突^[2]。Weller^[6]根据 50 个形态特征数据集和核糖体 RNA、线粒体 RNA、蛋白编码基因等的序列分析数据集,所作支序分析的结果认为,绢蝶属应作为亚科归属凤蝶科。以后的 103 个形态特征的支序分析结果^[7]都支持这一观点。

按照新的分类系统,绢蝶亚科与凤蝶亚科 Papilioninae, Baroniinae 组成凤蝶科。绢蝶亚科由 *Parnassius* Swainson 1804, *Zerythia* Ochsenheimer 1816, *Archon* Hübner 1822, *Hypermnastrea*

收稿日期:1998-02-09。