果樹抗病育種

張龍生
臺灣大學園藝系

摘　　要

抗病育種的工作涵蓋了作物基因型／環境／病原族群相互間的交感作用；育種學家需能了解種原的抗病性，病原的致病性和環境的影響，有效地去鑑定抗病的來源以及導入抗病因子，增强作物的抗病性。果樹的抗病育種乃是經由遺傳控制植物的疾病（hereditary control to manipulate plant disease）。假若植物體群缺乏抗病因子（botanical relatives apparently no genes governing disease resistance），經由育種而達成遺傳控制是不太可能。果樹抗病育種因受限於抗病種原取得、抗病的鑑定、病原族群的了解，果樹的幼年性，環境對致病性及抗病性的影響，以及營養體系育種策略，故成效不彰。

關鍵字：抗病、果樹、育種、過敏性

前　　言

園藝作物產量和品質提昇除了需要良好的栽培、管理、處理技術外，還需歸因於引種、選拔以及系統的育種方法。例如葡萄、芒果、印度棗等優良品種的引進，鳳梨的選拔，木瓜的引進以及有效地良質基因的組合，這些方法直接或間接影響本省果樹事業。對於地區性的消費者、加工產理者以及栽培者，大家希望有一良好的栽培品種，有了良好的品種，相對地不需要太花費時間與金錢去施藥防治病虫害或控制果樹高度、疏花、疏果等，消費者也有保障可以享用安全、質美的果品。尤其現今果園經營者最迫切希望可能是抗病虫害的栽培品種。美國的農民每年因種植抗病品種可以節省數十億美元的病虫害花費（Reitz,1954）。然而我們臺灣園藝作物因爲價位高，病虫害的防治完全仰賴施藥。

Kleese和Duvick（1980）曾對Pioneer公司的育種家做過調查，幾乎所有育種學家一致承認作物品種的抗病性爲不可或缺的遺傳特質（表1）。我們急切地需要去發掘現有抗病種源的變異性，我們也迫切希望能瞭解一對或多對抗病因子的遺傳基礎，我們也需要有一更確實及迅速的方法將抗病的遺傳質導入一般的商業用質優的品種。因爲一作物新品種能否被接受須視其穩定產量、好的品質以及抗病虫害的能力。經由育種提高作物的抗病能力是唯一不需要增加生產成本的病害控制的方法；雖然抗病品種的培育是長期地投資，可能也不便宜地。

表 1. 植物育種學家認爲九種最重要遺傳需求

Genetic Need	Relative a Importance
Resistance to pests	420
High, stable yield	370
Resistance to stress conditions	212
Utilization of new germplasm	199
Maturity alteration	124
Genetic control of negtively correlated traits	122
Efficient methods of selection	115
Genetic control of individual morphological traits	115
Good standability	112

a. Product of number of responses multipled by average ratings. Highest numbers are most important.

抗病性及抗病育種

植物病害是植物在某一環境條件，病原菌在寄主植物所造成的傷害，習慣上我們常用輕微、中等或嚴重來顯示病原菌造成植物傷害程度，也相對地顯示植物體本身抵抗外來侵襲的能力，所以抗病力即是寄主植物受到某一致病因子所產生的抵抗能力，它是一種主動地，動力學（active, dynamic）的反應。一般常用兩種方式來敘述植物的抗病力。

1.Hypersensitivity：當病原侵入寄主植物，寄主細胞馬上反應，迅速死亡，切斷了寄主關係的建立，病原無法獲取能源而死亡或停滯；故感染場、感染過程均被壓抑。

2.Non-specific resistance：有些寄主植物無法於病原入侵即了斷寄主一病原關係，病原菌侵入也建立感染場，此時寄主植物可能分泌某些物質來抑制病原菌的生長與繁殖，所以病原菌增殖時期被相對地延長，孢子形成（sporulation）相對地減慢，孢子的數量，以及第二次感染源（inoculum）相對地減少；寄主植物受到的傷害程度相對地減少。一般認爲這種非專一的抗病能力是微效因子的作用。

Hypersensitivity可能是植物體內主效因子（major gene）能辨識外來致病因子，故迅速阻斷寄生關係的建立。這也許可用Flor（1942）以及Ellingboe（1976）所提基因一基因假說（Gene-for-gene hypothesis）來討論這個現象；寄主植物有一顯性的抗病因子，相對地病原菌也具有一隱性的致病因子，顯性的抗病因子無法辨認隱性致病因子，疾病即發生，顯性的抗病因子可辨認顯性致病因子，所以寄生植物細胞馬上反應阻斷寄生關係的建立（張龍生，1991）；但這種抗病力於多年生的果樹可能因不同環境的交感作用致使抗病力消失；一般抗病能力的減弱或消失，可能因下列因素的影響：

－病原菌基因重組

－突變

－菌絲內核融合（heterokaryosis）

－環境交感作用（Genotype* Envi interaction ）

- - - - - - - - - - - - - - -

非專一性的抗病能力可能包含了多種的抗病機制，植物體受到外來病原菌侵襲後可能分泌某些有機物質抑制病原菌發育生長，延遲孢子的增殖，減少感染源的產生，但對於這種次級抗病機制（Secondary defensive mechanism） 以及主要抗病機制（Primary defensive mechanism） 的了解仍然缺乏。

作物的抗病育種乃是利用遺傳質因素來控制某些致病因子的危害，所以果樹抗病育種即是利用積聚某些抗病遺傳因素來節制（counteract）某些病害因子危害的品種改良。（Nelson,1981；簫吉雄，1990；陳炳輝，1990）

影響育種的果樹特性

果樹生物學的特性及栽培技術與其它他作物差別甚大（洪立，1990），因而果樹試驗研究具有下列特點，也相對地影響果樹的品種改良。

㈠幼年性----多數果樹爲多年生木本植物，一般幼年期長達2-10年之久，有些蘋果屬（Malus）可長達15年之久，而幼年期長短嚴重影響果樹的品種改良：

1.減少遺傳質重組（genetic recombination），相對地病原菌一年可能有數次遺傳質組合，病原菌變異性增加，病原性也相對地增加，對果樹抗病育種過程增添不少變數以及抗病育種的困難。

2.可能誤導選拔與育種方法，一般育種系統受到幼年期長短的影響，若某些潛伏感染的病原菌於幼年期寄主植物體內因受生理因素的影響植株不發病，果樹過了幼年期後病害才顯著，故導致不能及早篩選抗病後裔，導致抗病育種的失敗。

3.生產成本增加（時間、金錢、土地、管理……）

4.延誤選拔、測試、果園的建立。

㈡異質性及多倍體：果樹多爲異質的優良單株經大量繁殖所成的族群；而且大多爲多倍體，很難去預估分離後裔族群內有一良好組合的異質體；若抗病性又是微效因子的作用，更將造成選拔及遺傳分析的複雜。

㈢營養系繁殖：多數果樹採用無性繁殖，不同的繁殖方法，影響果樹生長發育也不同，砧木的選用也影響接穗的生理，這些可能影響到抗病性；而且一般良好的一代雜交組合即被選出而大量繁殖；所以不像草本的蔬菜、花卉的後代有一較完整系統去估算抗病力的遺傳資料，所以木本植物抗病機制的了解更加缺乏；遺傳背景也相對地更少。

㈣環境長期衝激：果樹體大根深入土壤，受地形、土壤管理、營養、氣候等條件不一致的影響，單株間差異很大，故抗病的表現也不同。

育種系統與抗病育種的困難

作物育種系統可能因作物授粉方式不同而影響（蔣明南，1982，1982）一般自交作物的育種是一群同質個體的植株（assembly of homozygous plants）而成的商業價值的品種，所以自交作物的育種工作是培育一良好的基因型或組合一良質的基因型。異交作物的育種的主要工作是發展最佳的良質基因庫（develop the most desirable pool of genes）；在以往育種系統內自交作物與異交作物有較明確的劃分；但爲了有效地組成有效的基因型，自交與異交作物育種系統有彼此重疊的現象。

表 2. 自交作物和異交作物的育種系統

育種系統	自交作物	異交作物
引種	是	是
純系選拔	經常	當選拔父母本做爲生產雜交品種
集團選拔	偶爾	經常
譜系法	是	是
混成選拔	是	是
回交	是	是
雜交品種	偶爾	是
輪迴選種	偶爾	是
合成品種	偶爾	是

(Biggs and Knowles,1967)

果樹品種改良大都來自選種（實生選拔、芽條變異選種）以及雜交育種兩個方面。臺灣果樹品種的來源可能爲引種以及選拔的成就。果樹品種大多來源於優良異質單株的選拔，再經營養繁殖所組成的族群；若雜交兩個不同的果樹品種，雜交第一子代將是一遺傳質分離分佈於實生後裔的族群內，我們也許可能於第一雜交世代即有機會選取良質的遺傳組合而大量營養系繁殖做品系比較試驗；然而，大多數異質體的雜交組合出現一良質雜交後裔機會非常少，所以要得到一優良的雜交組合的後裔的先決條件乃是創造數目繁多的雜交子代來增大其良質後裔組合的機會。所以果樹雜交育種工作不外可分做四個步驟：

1.Evaluation of genetic diversity and parent selection. 遺傳種源搜集、研究利用及評估、父母本的選定。

2.Hybridization （雜交）

3.Progeny selection （後裔評估及選拔）

4.Genotype*environment interaction（基因*環境交感作用的評估）。

我們的果樹雜交育種工作的研究也盼望能隨著選育工作的深入而不斷有新的發展；也許我們可以利用不同的配對設計（例如全互交，半互交，N. C. Desisn Ⅰ,II,III等），再斜對，性狀的遺傳特性以及基因型的分析並進一步的研究與分析，如此才能較爲有效地選擇親本及性狀的控制從事抗病育種，果樹抗病育種工作也正如其它性狀的改良，然而在育種過程內乃是探討果樹植株基因型（host plant genotype）／病原族群（pathogen population）／環境三者間的交感作用，也相對地增加果樹抗病育種工作的複雜性。下列各點即爲抗病育種幾個難題：

1.病害的發生、發展及流行病理的研究瞭解不夠：果樹抗病育種大多是藉雜交組合抗病的遺傳特質於優良但不抗病的商業品種；果樹育種工作者從分離的第一子代選拔優良且有抗病的個體基因型，馬上大量營養繁殖構成新的族群，而後田間接種評定新品系間抗病能力的表現。然而小樣本族群空間抗病性的評估以及其病害流行情形實不足以表現大族群受到病害侵襲的情形，尙且園藝作物的抗病育種也缺乏對流行病學資訊的搜集及探討。

2.微生物病原族群的演化情形缺乏認知：自然界中，病原族群受到溫度、土壤、雨量、光度、濕度、日照、植物群相等因素影響病原族群的分佈以及變異，這些不同的分佈以及病原生理小種不同基因型的變異以及對演化的情形缺乏研究及了解，影響抗病育種的成效。若植物的抗病能力是來自主效因子的作用，則任何植物抗病因子的改變都會影響病原族群的致病因子，而任何病原族群內致病因子的改變也將影響果樹抗病因子的作用，導致抗病能力的消失或減弱。果樹抗病育種工作乃是於第一子代優良抗病基因型大量繁殖的結果，此種基因型於自然界缺乏遺傳重組等機會，故被固定來抵抗外來病因的侵襲，病原菌受到果樹族群新抗病因子的作用，它必須試圖生存；然而病原菌的世代一年可有數代的後裔，故致病因子重組機會大，有效地改變致病因子也導致抗病因的作用消失或能力降低。這也是很多主效因子抗病能力於數年內即消失，而導致該品種被淘汰。

3.環境長期地及漸進地影響果樹的病害：如濾過性病毒的危害於營養系繁殖作物可能是隨年代的增加，栽培管理方式不同，終致危及樹體，而且果樹於幼年期對病毒反應表現和開花結果期的反應可能不一致；抗病育種的試驗研究田地範圍小也不足以代表整個大面積耕作的果園，栽培管理方式等也有可能不同，這些因素足以影響到整個抗病育種工作，有些病原菌可能潛伏不發病，於幼年期檢定評估其抗病力，並不能代表成株的反應，故誤導了抗病因了的篩選。

4.抗病性狀的基困作用模式的瞭解缺乏：植物的抗病能力大概可區分成兩類--非專一性以及主效因子的抗病；而遺傳基因的作用可分成－加性因子效應（Additive gene effect），顯性子效應（intraallelic effect），基因間效應（interallelic effect）或包全部均涵的基因作用。若抗病力來自加性因子的作用，可能抗病力於後裔分離世代因分離而消失；基因彼此相互作用將導致抗病性研究更爲複雜，也相對增加了後裔世代的數目及族群數量，增長時間與金錢的投資。

5.疾病／寄主／環境三者的交感作用以及名詞常被誤用：有些研究工作者常把作物的抗病能力當作如遺傳的矮性因子，然而矮性因子於不同環境的表現常較抗病力穩定，而且抗病力仍須考慮寄生病原族群的影響，通常可視爲一種複雜的性狀。（張龍生，1991）

果樹抗病育種策略

果樹抗病育種除了一般育種、遺傳原理方法的了解外，還須對病原的種類、生態、接種方法、病原的遺傳變異、流行病害等有所認知。然而育種工作最基本、最重要也是最難的可能是育種目標的擬定，育種家若針對某一個主效因子的抗病能力來選拔抗病的基因型，相對地可能使某些微效因子所控制抗病基因型於選拔世代中流失，造成Vertifolia effect（Vanderplank,1968）馬鈴薯的抗病育種實例中常發現以往針對主效因子的抗病選拔的新抗病品種於育種期間即遭受其它生理小種的危害，現今馬鈴薯的育種於後裔選拔包涵了：

1.四個不同環境

2.15種生長栽培性狀、品質、採收後性狀的調查比較分析

3.5種不同的眞菌病害

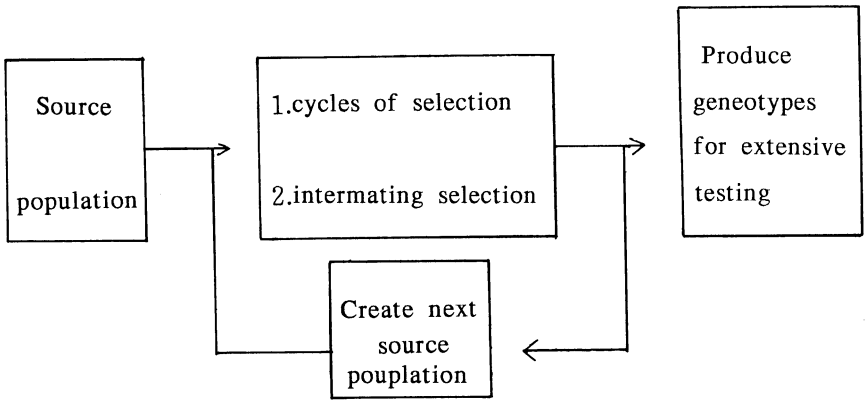
4.各種的濾過性病毒、細菌性病害及蟎類危害（Martin, 1979）。

果樹育種策略有兩個大基本項目:

1.漸進式種質資源族群的改良（Continuous source population improvement)：種質資源的搜集、保存、發掘以及建立爲首要，種質資源族群內的基因型種類、分佈及頻率的研究須有系統地調查與研究。若能有效地掌握我們可能需要的良質基因而加以組合成的基因型，由此種基因型所構成族群才能有效地做果樹的品種改良，故Anderson（1970）稱育種族群的建立乃是Source of genotypes embodying an even increasing concentration of desirable genes.

2.最後評鑑（final testing）即是優良後裔選拔以及基因型與環境的交感作用評估。我用下列圖1來顯示果樹育種的策略：

圖 1.果樹的育種策略簡示



育種改良策略的主要目的是組合良好的基因型，並迅速地有效地測驗這些基因型，長程的主要目的在於良質基因頻率的增加於種質資源族群，如此才能更爲有效地組合良好的基因型供作後裔的評估。所以多年生果樹品種改良的關鍵在於有效地漸進改良種質資源敷群，也就是良質基因頻率的增加。所以果樹品種改良的目標不外乎：

(1)穩定良質的田間生產力。

(2)病原族群／果樹群體／環境三者交感作用的評估考慮也須包涵在育種過程。達成上述兩種目標的品種改良須群估下列項目：

1.不同環境生產力的穩定度與豐產性

2.須有良好的品質

3.能相對降低感染源以及病原變異的程度

4.讓濾滯病原菌增殖世代延續

5.儘量減少因疾病所造成的傷害效應

6.穩定病原的演化

上述除了第六項於品種改良過程中無法由設計好的試驗去偵測病原菌的演化，其它皆可以由性狀改良過程中有效地得到正確的資訊。這些數據資料分析有助於整個果樹抗病育種計劃。

結　論

寄主植物的抗病性須仰賴主效因子以及微效因子作用來有效地減低病源致病因子的作用，果樹的抗病性狀的改良須植基於抗病種質資源族群內有良質的基因型，而且育種家能有效地積良質基因的頻度，若能達成此目的，我們即可有效地去馴化良好的水平式的抗病族群，如此抗病的優良品種可適應長期的環境衝激以及病原族群演化變異。而且抗病品種的改良是保存與研究，然後有系統地統籌安排與分工合作，如此才能有效地掌握果樹抗病性的品種改良工作。

參考文獻

1. 洪立 1976 臺灣園藝作物育種概況. pp. 1-17. 臺灣農業研究中心專刊。
2. 洪立 1990 園藝作物育種之方法. pp. 1-28. 杜金池 蕭吉雄 楊偉正編. 園藝作物育種講習會專刊. 臺灣省農業試驗所.
3. 徐信次 1990 果樹育種概論. pp. 359-380. 杜金池 蕭吉雄 楊偉正編. 園藝作物育種講會專刊. 臺灣省農業試驗所.
4. 萬　雄 1971 作物之抗病育種. 科學農業. 19：75-83.
5. 蔣明南 1982 園藝育種之重要及其應循之方法. 臺灣農業. 18：6-15.
6. 蔣明南 1982 近代育種觀在本省園藝上之應用. 臺灣農業. 18：1-16.

7. 蔣明南 1982 園藝作物的變異及其選拔. 臺灣農業.
8. 蕭吉雄 1990 園藝作物抗病育種之理論與實際. pp. 2940.杜金池 蕭吉雄 楊偉正編. 園藝作物育種講習會專刊. 臺灣省農業試驗所.
9. 顏昌顏 1990 果樹育種策略及臺灣果樹育種常見之問題 pp. 381-394. 杜金池 蕭吉雄 楊偉正編. 園藝作物育種講習會專刊. 臺灣省農業試驗所.
10. Chang, L. S. 1990. Susceptability and resistance in the host pathogen gene for gene system.中國園藝 (in press).
11. Anduson, R. L. 1970. Some quantitative genetic considerations pertinent to breeding asexully propagated crops. Ph. D. thesis Minnesota University.
12. Briggs, F. N. and P. F. Knowles. 1967. Introduction to plant breeding. Reinlold Publishing Corporation. N. Y.
13. Buddenhagen, I. W. 1981. pp. 221-234. Conceptual and practical considerations when breeding for tolerance or resistance in plant disease control. Minnesota Univeristy Press.
14. Crag, R. 1968. Implication of the new genetics in horticultural plant breeding. HortScience 3 : 243-249.
15. Flor, H. H. 1942. Inheritance of pathogenecity in Melampsora lini. Phytopathology 32 : 653-659.
16. Flor, H. H. 1971. Current status of the gene-for-gene concept. Ann. Rev. Phytopathology 9 : 275-296.
17. Martin, M. W. 1978. Use of mass selection in early stages of potato breeding. Am. Potato. J. 55 : 38
18. Nelson. R. R. 1984. Strategy of breeding for disease resistance. In Vose, P. B. and S. G. Blixt. Crop Breeding. Chapter 2, Pergamon Press.
19. Reitz, L. P. 1954. Wheat breeding and our food supply. Econ. Bot. 8 : 251-268.
20. Van der Plank, J. E. 1968. Disease resistance in plants. Academic press, N. Y.

Fruit Breeding for Disease Resistance

by
Loong-sheng Chang
Department of Horticulture
National Taiwan University

ABSTRACT

Breeding for resistance to pathogen in fruit is to manage host genotypes／environment pathogen interaction. Thus any knowledge for breeders gained to reduce losses must affect population／environmental interaction over time to favor yield and inhibit disease development or effects of disease. Fruit breeding for disease resistance is thru hereditary control to manipulate plant disease. Thus botanical relatives apparently no gene governing disease resistance, it is not possible to manage disease via hereditary control. Attempts were made as follows : (1)to manage the interaction of host／pathogen／environment,(2)dynanmics of pathogen population, (3)strategies to manage fruit tree breeding population, (4)limitations for fruit breding. Plant breeders should utilize the best approaches and methods for selection to ensure the maximum levels and durability of disease resistance.

Key Words : Disease resistance, fruit tree, breeding, hypersensitivity