

生长的冗余—作物对于虫害超越补偿作用的一种解释

盛承发 (中国科学院动物研究所, 北京 100080)

【摘要】 本文阐述了作物在株高、叶面积、分枝或分蘖数、繁殖器官数量、生育期长度及生物产量对经济产量的比例等方面常存在大量冗余。这种冗余随着辅助能量输入的增加而增大。生长冗余本是生物适应波动环境的一种生态对策, 以便增大稳定性, 减小绝种的风险。但当环境条件改善或经人类支持与保护后, 作物的这种固有的冗余特性变成了一种浪费和负担, 对高产不利。通过栽培或育种手段减少冗余便可高产。在一些情形下, 昆虫取食能减少作物的冗余。这便是作物对虫害的超越补偿的基本原因。

关键词 生长冗余 超越补偿 生态对策 害虫控制

Growth tediousness as an explanation of over-compensation of crops for insect feeding.
Sheng Chengfa (Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing 100080).—J. Appl. Ecol., 1990, 1(1):26—30.

The over-compensation of crop plants for insect feedings arouses great interests, but little attention has been paid to the explanation of the phenomenon. This paper presents a concept of tediousness in growth of crops which is found frequently in plant height, leaf area, number of branches or tillers, number of reproductive organs, duration of growth stages and the ratio of biomass to economic yield. The tediousness increases with the increasing input of subsidiary energy. Essentially, the tediousness in growth is an ecological strategy of an organism to adapt itself to the fluctuating environment, increasing the stability of reproduction and decreasing the risk of extinction. However, this inherent property causes a waste of energy and is a burden on the higher crop yields when the environmental conditions are improved or when the crops are supported and protected by human being. The reduction of tediousness with practices of crop growing and breeding has increased the crop yields. Insects can reduce the tediousness in some instances, which is proposed as a basic explanation of the over-compensation of crops for insect feedings.

Key words Growth tediousness, Over-compensation, Ecological strategy, Insect pest control.

农作物遭受害虫取食后在一定条件下出现增产^[1,2,17,20,28], 这一超越补偿现象引起人们的极大兴趣, 然而目前对于发生超越补偿现象的原因却很少探讨。Harris 认为害虫取食了植株生长旺盛的顶尖, 打破顶端生长优势, 使作物能更有效地利用环境条件。并推测取食可能增加植株体内的激素水平, 从而刺激植物的代谢活动^[20]。Gutierrez等认为棉花在进化过程中形成一种特性, 即产生高数量的果节用

以承受盲蝽等害虫的取食并最终增加产量^[1,6]。盛承发认为棉花等作物生殖生长过早、繁殖器官数量过多, 对产量不利^[13]。在以上认识基础上, 本文试提出作物生长冗余的概念, 作为超越补偿作用原因的一种解释。

1 生长冗余的证据

作物在生长发育方面的冗余是大量存在的。这里仅以营养器官、繁殖器官以及生长发育期的长度来说明。

本文于1989年8月17日收到。

1.1 营养器官

在高水肥栽培条件下, 作物植株一般长得过高, 这是株高的冗余, 例如鲁棉1号棉花, 当密度为 3×10^4 株/ha时, 高水肥条件下, 其株高常达140cm, 而高产栽培要求最终株高为110cm^[6]; 其他棉花品种尤其偏晚熟品种更有此种趋势。水稻在高氮情况下节间长得过长, 如嘉农485品种, 促控不当时, 地上部第1、2、3总长度比丰产长相的多11cm, 以致造成倒伏减产^[1], 小麦、玉米、谷子、甘蔗等株高也常超过最适要求, 尤其是徒长时为然^[9]。

叶面积冗余的数据更常见, 作物生理和栽培学早已提出最适叶面积的概念。超过最适值后, 群体净同化率下降, 干物质积累变慢, 产量下降。陆地棉最适叶面积系数最大为3.5—4.5之间, 而高肥地可达6以上^[10]。小麦最大叶面积系数出现在孕穗期, 最适值一般为5或略多, 但田间最大值可达10以上。在高密度情况下甚至达到19.7, 致使净光合率下降三分之一以上^[9]。高产水稻所需的叶面积系数的峰值为6—8, 而重肥时此值可达12以上^[1,3]。玉米的叶面积系数也可超出最适值的50%^[7]。叶面积的冗余还广泛存在于大豆、甜菜、花生等作物中。

作物的分蘖或分枝的冗余也是普遍的, 果树的营养枝一般过多^[4], 茄子第一花序直下的第3—5个分枝以下的分枝是多余的, 对产量不利。蕃茄更善分枝, 自然分枝过多, 不利于高产^[8]。禾本科粮食作物的分蘖普遍过多, 其中很大一部分成为无效分蘖, 如小麦, 栽培不当时, 分蘖数可达 2×10^7 /ha以上, 分蘖(不包括主茎)成穗率为0—5%, 最终产量显著下降。即使是促控良好的高产地块, 其分蘖成穗率也仅在25—35%左右^[2], 高肥条件下的水稻, 最大茎蘖数可达 1.5×10^7 /ha以上, 而丰产要求的适宜穗数仅 6×10^6 — 7.5×10^6 。苗数过多, 加剧稻株群体与个体间的矛盾, 造成净同化率下降, 产量降低^[1]。即使是象甘蔗

这类作物, 以收获茎秆榨糖为种植目的, 其无效分蘖也多, 徒耗养分^[5,11]。

发达的根系是当前栽培上的一般要求, 但根系不是越大越好。多数作物的根系在表层土壤中是明显冗余的。随着栽培条件的改善, 根系的冗余变得突出, 如水溶液栽培的大麦^[22]。

由于株高、叶面积、茎秆数及根系等营养器官的冗余, 导致生物产量与经济产量之比的冗余。棉花等许多作物的生物超出一定限度后, 导致经济产量、育种中矮秆或多穗品种产量较高, 栽培中徒长植株产量下降, 都是生物产量冗余的例证。

1.2 繁殖器官

作物在繁殖器官方面有惊人的浪费。陆地棉的蕾铃自然脱落率一般为60—70%甚至80%以上^[3], 表明这些蕾铃是冗余的。类似情况还见于果树、瓜类、豆类和茄科作物^[5,8]。即使是禾本科作物, 如玉米的雄花以至雌穗^[7]、小麦的小花和小穗^[9]以及水稻的颖花数^[15]都有很大比例的冗余。

1.3 生育期长度

作物的分枝或分蘖过多, 与其营养生长期过长有关。水稻的有效分蘖终止期约在拔节前15天, 但分蘖常进行到抽穗开花时才停止, 在时间上拖长1个月左右^[1]。小麦的无效分蘖期可达3个月, 理论上的无效分蘖期也在1个半月左右^[9], 甘蔗的无效分蘖可进行到生长季节的末期。早播的谷子, 由于受日照时间的限制, 营养生长期延长, 易于造成减产。许多作物有贪青和“二次生长”现象, 对产量不利, 这是营养生长期冗余的另一表现。

生殖生长期也有冗余, 水稻的早穗可在插秧后10—30天发生, 这种稻田, 始穗早, 齐穗迟, 抽穗期拉得很长。植株矮小, 叶色淡, 分蘖少, 穗小, 秕谷多, 有的穗子不能全部抽出剑叶鞘, 因而严重减产^[1,3]。小麦播种过早、冬季气温过高或前期肥水过猛等原因, 也会使其过早拔节进入光照阶段, 开始分化穗轴和穗

部器官,抗寒力显著下降,造成严重减产。人们熟知,无限开花结实的作物,后期的花、果一般不能成熟,浪费养分和水分,被称为无效花或无效果。生殖时间冗余的另一表现是,许多作物,包括棉花、秋葵、蕃茄、多种瓜类和果树,因生殖生长过早而引起总产量下降^[25]。此外,在栽培中常由于播种量或栽插密度过大,直接造成植株个体数量的冗余。

2 生长冗余的意义及代价

作物在生长发育方面的冗余是其固有特性之一,在长期的适应环境的进化过程中逐渐形成的,是这些物种的环境经历的部分反映,以遗传信息保存下来,构成其理想生态位的一部分,使其下代在未来的随机环境(现实生态位)中获得最大存活繁衍机会。

生长冗余的生态适应意义是显而易见的,例如棉花,由于营养生长和生殖生长长时间并存,它的害虫种类多且数量大,其中棉铃象甲、棉铃虫、盲蝽象、红铃虫等蕾铃害虫占有显要地位。在长期的共同进化中,棉花逐渐调整自己的理想生态位,使之接近现实生态位。通过产生大量的蕾,尽量减小蕾铃被伤害造成的绝种风险,同时亦减小物质、能量方面的随机波动造成的绝种风险。这类作物拉长繁殖时间也有类似作用。当前期花蕾或果实被杀死后,其后的生殖生长加快,可使一部分本来无效的果实提前成熟^[24]。

作物分枝分蘖方面的冗余同样是一种生态对策,可以减少外界环境不利变化对其繁殖的影响,小麦在遭受冻害或冰雹损害后的反应便是一例。此作物在无效分蘖开始期与有效分蘖终止期之间有个重迭时期,其间的分蘖有效与否随条件变化很大,其中的有效分蘖在正常情况下对产量无甚贡献,但在冻害等不正常情况下,这种分蘖数量增多,穗头变大,可减轻灾害损失^[9]。另据山东资料,冬小麦扬花前遭冰雹砸后,一般4—6天内潜伏的分蘖芽即萌发,10—12天新蘖大量出土,20—24天新蘖数

达高峰并开始孕穗,30天就能大量抽穗,50天即可成熟。4月中旬左右90%以上麦株被砸断的地块,由于这种分蘖的作用,也可获原产量的3—4成以上^[19],从而在一定程度上稳定子代的数量,大大减小绝种风险。

宿根栽培的甘蔗和再生水稻可收获一定产量。第一次收割可视为环境因素对植株的严重损伤(类似于蝗灾或风灾等),但分蘖冗余使植株再度分蘖,并能在较短时间内形成成熟的茎或种子,从而减小绝种风险。

作物的生长冗余当然是有代价的,首先是建成这些冗余部分要消耗物质、能量、时间和空间资源,其次是维持这些冗余的生物量需要额外的生物能,表现为群体的暗呼吸上升,净同化率下降,造成经济产量下降,其三是现有的冗余,激化植株个体或不同部分之间的竞争,往往导致产生新的冗余,如棉花的叶面积过大时,引起株间郁蔽,造成弱光环境,刺激植株进一步上窜,增大株高和生物产量的冗余,这便是常见的徒长现象。

3 减少冗余可以增产

一切作物都有漫长的进化历史,在野生阶段,它们必须依靠自身的力量在波动的环境中求得生存与繁衍。生长发育的冗余是一种常见的对策,尽管这种保险对策有一定代价,但仍不失为续种的最佳对策,自然选择倾向于保存具备最佳生态对策的物种。

然而,现在人们通过灌溉、施肥、防治有害生物、驱雹、防风、防冻等措施,可将自然灾害损毁作物的可能性减至很小,在此条件下,作物通过生长发育的冗余减小绝种风险的必要性就变得很小。实际上,这种冗余变成了高产栽培中的巨大浪费和负担,也就是说,冗余是对过去环境的适应,但当环境改变后,原来的适应就变得不适应了,这乃是生物界的一种普遍现象。在棉花生长发育的模拟模型研究中也发现,无害虫取食时,该作物的生长参数对产量不是最优的,一旦加进虫害后,这些

参数就变得优化了^[16,25]。

减少冗余是农业生产的一般的增产措施, 高产栽培的玉米、甜菜、大豆等作物在生长前期要求蹲苗, 以减少地上部的冗余而达到增产的目的。在有徒长征象时, 小麦、水稻经适度割叶可明显提高产量, 我国南、北麦区广泛采用压麦和耙麦措施, 对过早拔节的麦苗和旺长苗加以抑制, 以利增产。许多作物适时打顶显著增产, 包括棉花^[10]、花生、芝麻及蚕豆等^[6]。去除冗余的分枝和分蘖能使果树、蕃茄、茄子、辣椒、甘蔗、谷子、高粱等作物增产, 水稻栽培也要求通过灌深水或烤田以减少分蘖数量冗余。繁殖器官数量冗余的作物经人工疏蕾、花、幼果或去除后期无效花蕾可显著增产并提高产品质量, 这些作物常见的有果树、棉花、蕃茄、瓜类、某些豆类^[21]及油菜^[24]等。对于生殖生长期过长的作物, 经适当推迟或中止生殖生长能够提高产量和质量。所有这些都是减少生长冗余而增产的例证, 至于普遍进行的间苗措施, 则是直接减少作物个体数量的冗余而获得增产。

矮秆、多穗或杂交品种一般能得到更高的产量, 主要原因之一是这种品种的经济系数高, 生物产量与经济产量之比的冗余小, 如矮秆水稻的经济系数一般为0.50—0.63, 而高秆的则为0.44—0.47。杂交水稻或常规优良品种的经济系数大, 在生物产量达到一定限度后, 增产途径是提高经济系数^[14]。减少生物产量的冗余, 是绿色革命以来育种的主要目标之一。

农作物害虫大多喜食寄主作物生长旺盛的嫩绿部分, 这些部分往往是或将要成为冗余的部分, 此类例子甚多。在华北棉区, 第2代棉铃虫主要取食早期棉蕾, 在目前一般栽培条件下, 每株2—10个早期蕾是冗余的^[12]。第4代一般取食无效蕾铃, 可减少寄主繁殖器官数量和生殖生长期长度方面的冗余, 在美国棉花种植带, 第1代墨西哥棉铃象和蕾期的几种盲蝽也能减少早期棉蕾的冗余^[27]; 豇豆蚜在

开花期为害蚕豆嫩尖能增加蚕豆产量^[16], 这种“自然修剪”可减少株高等方面的冗余; 马铃薯叶甲取食马铃薯叶片, 可减少叶面积冗余^[26]; 棉叶螨取食黄瓜^[23]和两种叶甲取食三叶期西葫芦^[18]也能减少叶面积冗余; 蚜虫刺吸棉花等幼苗, 有蹲苗效应, 当地上部生长过旺时, 便减小了这方面的冗余。这些是害虫取食减少作物的生长冗余而引起增产的部分例证。

4 结果与讨论

探讨作物对于虫害的超越补偿现象的原因是害虫综合防治研究中的一个新的重要课题。这种探讨有助于寻找超越补偿作用的产生范围、确定其幅度大小以及强化这种作用的措施, 可能显著提高防治的经济生态效益。本文认为作物在营养器官、繁殖器官及生育期长度方面广泛存在着冗余, 这种冗余在高能量输入的栽培条件下得以扩大。冗余的本来意义是一种生态适应对策, 以减少环境条件的不利变化对植物繁殖的影响, 因而是一种保险对策, 然而在人类的支持与保护下, 波动环境造成作物绝种的风险变得很小, 因此作物固有的冗余特性变成了巨大的浪费和负担, 不利于提高经济产量。通过各种方式减少冗余便可增产, 在某些情况下, 昆虫取食正是减少冗余的方式之一, 这便是作物遭受虫害后能增产(超越补偿)的基本原因。

作物的冗余随着外界能量输入的增加而增大, 现代栽培中的水、肥、农药等使用量已达高度水平。作物在株高、叶面积、分枝或分蘖数、繁殖器官数以及生育期长度等方面的冗余大量存在, 因此超越补偿具有广泛的基础。

作物生长的冗余不仅于上述营养器官、繁殖器官和生育期长度方面, 在生理生化水平上也存在冗余, 例如在氮肥过多时, 植株体内的氨基酸、蛋白质等含量过高, 造成碳代谢失调, 最终经济产量下降。

不同的作物或同一作物的不同生长发育阶

段的冗余部分是不同的,产生冗余不仅是作物自身的性状,还与人类的种植目的有关,但冗余总是存在的;当某些方面不成为冗余时,另一些方面即出现冗余。

生长发育的冗余并非农作物所仅有,在生物界可能是普遍存在的。个体死亡率高的昆虫和其他 r 对策的动物,它们的生殖数量是极大的,一旦环境变好或经人类保护,如此巨大的生殖数量对于维持种群平衡就成了惊人的浪费。个体死亡率低的 K 对策动物,包括高等哺乳类,脂肪积聚是广泛存在的。积聚脂肪,储存生物能,本来是对食物和热能周期不足的一种适应性对策,但当生活条件改善时,这种积聚就成了一种浪费和负担,甚至损害个体健康。

一般说来,一随机因子对生物种群平衡数量的影响越大,作用时间越持久,那么该生物针对此因子而形成的冗余就越大。这一原理同样适用于非生命的组织系统:某一结构对系统功能作用越大,该结构就越应加强。如此增大冗余,才能稳定系统功能,减小失效的风险。概言之,任何实际存在的组织系统,在其复杂的功能耦合网中必有一个维持自身稳定性的结构或子系统,组织的生长和功能的加强,必有这种结构的进一步扩张,在不同层次水平上的冗余就属于这种维持系统稳定性的结构。

参 考 文 献

- 1 上海师范大学生物系. 1978. 水稻栽培生理. 上海科学技术出版社, 上海, 423.
- 2 中国农业科学院. 1978. 小麦栽培理论与技术. 农业出版社, 北京, 505.
- 3 中国农业科学院. 1986. 中国稻作学. 农业出版社, 北京, 746.
- 4 中国农业科学院郑州果树研究所等. 1987. 中国果树栽培学. 农业出版社, 北京, 1230.
- 5 李竞雄等. 1959. 作物栽培 (修订本). 高等教育出版社, 北京, 766.
- 6 庞居勤等. 1983. 鲁棉一号. 科学普及出版社, 北京, 80.
- 7 吴绍骥等. 1980. 玉米栽培生理. 上海科学技术出版社, 上海, 360.
- 8 赵荣琛. 1958. 蔬菜栽培学. 高等教育出版社, 北京, 514.
- 9 金善宝. 1961. 中国小麦栽培学. 农业出版社, 北京, 626.
- 10 郑泽荣等. 1980. 棉花生理. 科学出版社, 北京, 348.
- 11 轻工业部甘蔗糖业科学研究所等. 1985. 中国甘蔗栽培学. 农业出版社, 北京, 568.
- 12 盛承发. 1985. 华北棉区第二代棉铃虫的经济阈值. 昆虫学报, 28:382—389.
- 13 盛承发. 1987. 防治棉铃虫的新策略. 科学出版社, 北京, 114.
- 14 潘瑞炽. 1979. 水稻生理. 科学出版社, 北京, 477.
- 15 松岛省三著 (庞诚译). 1979. 稻作的理论与技术 (增订本). 农业出版社, 北京, 359.
- 16 Banks, C.J. et al. 1967. Effects of *Aphis fabae* Scop. and of its attendant ants and insect predators on yields of beans (*Vicia faba* L.). *Ann. Appl. Biol.*, 60:445—453.
- 17 Bardner, R. et al. 1974. Insect infestations and their effects on the growth and yield of field crops: a review. *Bull. Ent. Res.*, 64:141—160.
- 18 Brewer, M.J. et al. 1987. Development of summer squash seedlings damaged by striped and spotted cucumber beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Econ. Entomol.*, 80:1004—1009.
- 19 Gutierrez, A.P. et al. 1979. The interaction of cotton and boll weevil (Lepidoptera: Gelichiidae) — a study of co-adaptation. *Can. Ent.*, 111: 357—366.
- 20 Harris, P. 1974. A possible explanation of plant yield increases following insect damage. *Agro-Ecosystems*, 1:219—225.
- 21 Hick, D.R. et al. 1969. Effect of floral bud removal on performance of soybeans. *Crop Sci.*, 9:435—437.
- 22 Humphries, E. C. 1958. Effect of removal of the root-system of barley on the production of ears. *Ann. Bot.*, 22:417—422.
- 23 Hussey, N. W. et al. 1963. The effect of glasshouse red spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) on the yield of cucumbers. *J. Hort. Sci.*, 38:255—263.
- 24 Pechan, P.A. et al. 1985. Defoliation and its effects on pod and seed development in oil seed rape (*Brassica napus* L.). *J. Exp. Bot.*, 36(164):458—468.
- 25 Sheng, C.F. 1987. Economic threshold of cotton bollworm in cotton. Ph.D dissertation. Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing. 150pp.
- 26 Skuhravy, V. 1968. Einfluss der Entblätterung und des Kartoffelkäferfraßes auf die Kartoffelernte. *Anz. Schädlingssk.*, 41:180—188.
- 27 Sterling, W.L. et al. 1988. Economics of early-season fleahopper control in Texas. *Proc. Belt-wide Cotton Prod. Res. Conf. New Orleans, Louisiana, USA*, pp. 374—379.
- 28 Wilson, L.T. 1986. Developing economic thresholds in cotton. in R.E. Frisbie (eds.) *Integrated Pest Management on Major Agricultural Systems*. *Tex. Agr. Exp. St. MP 1616*:308—344.