

作物对虫害补偿作用本质的探讨

盛 承 发

(中国科学院动物研究所, 北京)

摘 要

本文探讨了作物的补偿作用的本质、证据、产生层次和所需条件及其在农业害虫控制中的意义。生物在适应环境的长期过程中, 积累了适应性的历史经验或环境信息, 概括为遗传信息, 构成了该物种的特征特性及其需要的理想生态位。由于环境条件的不断波动, 现实生态位总是不断偏离理想生态位。环境中物质、能量和信息共同作用影响生物体内的物理及化学反应, 改变生物的生理、行为、形态以至遗传信息。遗传再现了生物物种过去适应环境的成功经验, 变异则视为生物个体本身的环境对策。其中成功的对策即补偿作用减小了理想生态位与现实生态位之差, 或曰减少了环境波动的不利影响。生命系统由此方式积累信息量, 增加有序性, 降低熵值。在农作物与害虫中, 已经查明补偿反应产生于繁殖器官、营养器官和生理生化水平。在害虫控制中, 确定作物对虫害的补偿反应类型、补偿力的大小及其变幅, 并利用和加强补偿作用, 将使害虫控制工作提高到一个新的水平。

关键词: 作物、虫害、补偿作用。

一、补偿反应的证据

补偿作用 (compensation) 在生命系统中是普遍存在的^[1]。由于补偿的本来意义应指生物在繁殖水平上 (子代的数量和质量方面) 抗干扰的能力, 而子代的状况是亲代生命活动的最终结果, 因此补偿作用必定以一系亚水平上的生命过程为基础。这里仅以植物与植食性昆虫为例, 已经查明植物对于为害或损伤的补偿反应产生于不同的层次水平。

1. 营养器官水平 番茄去除早期果实后株高增加^[2]。棉花损失早期花蕾后根重增加^[3]。水稻顶叶受稻纵卷叶螟为害后, 倒二叶叶宽、叶长及叶面积各增加10%左右^[4]。菜豆花后连续去花10至12天、根、茎、叶总重上升^[5]。另一报道中将11天日龄的菜豆切头后4天, 主茎叶鲜重和叶面积比对照分别上升40%和30%, 叶肉细胞和栅栏细胞均变大^[6]。榆全爪螨以较低密度为害李树后, 寄主的叶数及枝条长度均有增加^[7]。菊花去花后根重显著增加, 最大时为对照的4倍^[8]。辣椒去花后, 茎、根、叶的干重分别约为对照的3倍、2倍和1.5倍^[9]。

许多植物在被取食或切除部分组织后能显著延长营养体的寿命, 某些衰老发黄的叶片甚至能返绿, 如大豆^[10]、菠菜^[11]、烟草^[12]及紫苏^[13]等。

2. 繁殖器官水平 棉花损失部分早期蕾后, 现蕾总数增多, 蕾铃脱落率下降, 成铃数增多, 铃重增大^[14]。番茄去除早期果实后, 每株总果实数增加^[2]。蚕豆在花期受豆豉蚜轻度为害后, 每株结出的豆荚数增加^[15]。抱子甘蓝去除早期花蕾或上部3个伞房花序

马世骏教授审阅了本文草稿, 特此均谢。
本文于1988年5月31日收到。

后,总株总状花序数、每株总荚数及每荚籽粒数均明显增加^[16]。去除大豆植株上、中、下部位的蕾虽使结荚数分别下降17%、-2%和22%,但空瘪荚数却分别减少44%、38%和88%,结果豆粒产量分别上升26%、25%和5%^[17]。另一报道中,去除二品种大豆果荚40%以下时,籽重的增加量足以抵消荚数的减少量而使豆粒产量保持不变^[18]。类似反应还见于黄羽扇豆^[19]、豇豆^[20]、蚕豆^[21]、秋葵^[22]和西瓜^[23]等。

3. 生理生化水平 植物在生理及生化水平上对于损伤的补偿反应主要表现在有机养料的分配、有机养料的制造以及生理活性改变三方面。

棉花初花期打顶后,¹⁴C同化产物在各部位器官呈均衡状态分布,而未打顶的棉株,有78%以上的同化产物积累在上部生长最盛的器官内。另据研究,棉花打顶后叶内磷含量也显著减少而铃内的含量却显著增加。类似地,在果枝上去除叶片或蕾铃后,运向下部部位的同化产物均增加^[24]。在小麦上,去除麦穗的分蘖将同化物质输往其他分蘖^[25]。Harris认为害虫取食生长旺盛的植株顶端从而改变养料输送方向是这类为害引起增产的一个经常性的原因^[26]。

在有机养料制造方面,当水稻顶叶受稻纵卷叶螟为害后,倒二叶的光合强度增加112%,尽管呼吸强度也增加43%,净光合强度仍有显著增加^[4]。去除棉花蕾铃使每株只留下二铃时,棉株的叶、茎、根中的淀粉含量分别增加5—29%、53—107%、68—121%,总糖分别增加9—20%、20—45%、30—60%,蛋白质含量也倾向于增加^[27]。在12天日龄时切除黄瓜的一片子叶,经3天充足光照后可使另一片子叶的CO₂固定率达到对照的2倍,18天苗龄时切除一片真叶使二子叶的光合作用增强42%^[28]。去除多花黑麦草的分蘖,8天后主茎第8和第10叶的CO₂净交换率增加倍以上^[29]。8叶期苍耳去头后8天,8小时和16小时日照下的净光合效率分别上升11.6%和23.5%,CO₂补偿点分别下降10.8%和20.5%^[30]。大豆结荚初期去荚80%后增加叶与茎中的糖、淀粉及蛋白质含量,40%以下去荚可增加豆籽与茎中的蛋白质含量、叶与茎中的淀粉含量^[18]。

在许多报道中,人工切除模拟虫害能显著增强植株的生理活性。例如菜豆切头后,根及主茎中的细胞激动素水平显著高于对照^[31],DNA含量在切头后4天即上升20%,RNA含量高于对照的1倍以上^[6],更大的上升幅度见于另一试验^[32]。切除烟草嫩叶后,下部老叶可返绿10至14天,此期间RNA含量可达到切除时的4倍以上,DNA含量亦为切除时的1.6倍^[11]。大豆于开花中期去除蕾、花、果荚及顶尖后,叶片中,1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RuBPCase)活性几乎加倍^[33]。桑树枝条切头后也有类似反应^[34]。

这些仅是在生物个体体内发生的补偿性反应,而在种群和群落水平上的补偿反应更易见。农作物群体通常可以占据早期受害株因死亡或个体变小而留下的空间。栽培上每公顷棉株在1.5至10万株密度范围内对最终产量影响不大,便是群体补偿的突出例子。生态学教科书中常见群落水平上的补偿反应,表现了高层次水平的整合作用。

二、补偿作用所需的条件

影响作物补偿力的因素可分为内因和外因。已有证据表明,作物本身的种系特性和生长发育阶段是主要内因。外因中,物质和能量通常是主要的。物质以水分及氮肥为例。春小麦

损失茎叶后，水分能明显增强补偿作用，减少受害损失^[35]。棉花损失早期蕾后，七、八月干旱严重削弱植株补偿力^[36]。番茄、棉花去除早期果实后，氮肥充足时补偿力大大增强^[2,37,38]。氮、磷不足时，棉叶螨在桃、苹果、草莓及梨的幼苗上增殖虽然不快，但为害造成的损失却比正常氮、磷条件下的严重得多^[39]。

能量对补偿力的影响也很明显。在同一块地每株去除 8 个早期棉蕾后，去蕾株的大铃数赶上对照（完全补偿）的日期在日照充足的年份要比在日照不足的年份早。日照与光能及热能密切相关。

时间与物质、能量及信息相连。用于补偿的时间加长，受害株可从环境中获取较多的物质、能量和信息，补偿力也随之增强。受害时间包含着许多方面的信息，如作物的发育阶段。昆虫的种类和世代以及有关的周期与节律。又由于时间直观，因此往往更多地报道时间对补偿力的作用^[36,40,41]。

三、补偿作用与害虫控制

在大量应用化学杀虫剂之前，已有研究者注意到植物对于虫害的抵抗能力、忍耐能力、自我调节能力即补偿能力。Pierce 曾明确指出果树、甘蔗、椰子等对虫害的恢复能力，认为大自然本身具有控制和平衡能力^[42]。高效方便的杀虫剂出现以后，人们一度忽视了植物的补偿作用。抗虫育种也仅限于减少害虫的数量或取食量。六十年代以来，化学杀虫剂的副作用越来越突出，迫使人们重新认识控制害虫的自然因素。然而直至最近，提到这种自然因素，一般指的是害虫天敌。只有少数研究者论及作物本身对于为害的补偿作用。马世骏指出农田生态系统的中心是作物群体，强调作物生理生态特性在综合防治中的重要性^[43]。周明群指出作物栽培管理条件好，生长势强，有可能提高对于某些害虫的抵抗或耐害力^[44]。盛承发等通过灵敏性分析，发现在 7 个通常认为重要的因素中，以棉株对于为害的补偿力为最重要，其重要性甚至超过了棉铃虫的为害量。这为上述论点提供了证据^[39]。由于补偿力的差异，棉铃虫的经济阈值在不同的产量水平地块之间以及在不同的世代之间可能有高达 10 倍之差。对补偿反应类型的研究还促进了经济阈值概念的发展。使挽回的产值损失等于防治代价的害虫密度是经济阈值，这一原理适用于我们过去熟悉的不足补偿（为害减产）和完全补偿（低密度为害后产量不变）两种类型，但却不适用于超越补偿（低密度为害引起增产）类型。而且在前二类型中，经济阈值大于产值损失阈值，然而在超越补偿情形下，经济阈值却小于产值损失阈值^[45]。以棉作物的补偿力大小及变动规律为主要依据，我们提出了防治棉铃虫的新策略，即提高第二代经济阈值辅以合理去蕾，加强防治第三代，充分利用并促进棉株的补偿作用。这一策略强调优化棉田生态系统的整体功能，打破了重点防治第二代、力保伏前桃和相对忽视防治第三代的传统策略，同时也改进了植棉技术。各地自 1983 年以来进行了大面积验证、示范和推广，取得了省工、省药、治虫、防病、增产的良好效果，在国内外产生了有力影响。看来，研究补偿作用在制定害虫控制决策中具有重要意义。

四、结论与讨论

补偿，即因子补偿，是生物对环境条件变化的一种适应性。生物在适应环境的长期过程

中,积累了适应性的历史经验,这种经验以遗传信息的形式保存下来,形成该生物的特征、特性,使之对环境条件有一定的要求,或环境条件的某一组合对它是最适的,可称为理想生态位。未来的、客观的环境条件是现实生态位。环境条件是不断改变的,亦即不断偏离最适状态,于是现实生态位与理想生态位之间产生差距。这种差距打破了生物的生长发育与环境之间现有的平衡,对其生命活动产生暂时不利影响。存活下来的生物,必然不断缩小两种生态位之间的差距,抵抗此种差距对其生长发育的不利影响,这就是补偿作用。补偿能力足够大的生物,在环境条件的一定幅度的变化中得以生存与发展。如果补偿力过弱,那么它在与环境的博弈中就会败北。客观环境的变化保存和发展了生物的补偿能力。在不同环境条件中的生活经验即环境经历,就是生物遗传信息的累积过程。此过程与生命系统的有序性增大、熵值减小的过程密不可分。补偿作用乃生物的本质特性之一。

前人已从不同角度奠定了这一认识的基础。在论及达尔文主义基本原理时,方宗熙指出,不同的遗传性反映出该生物种类本来所联系的环境条件的性质。在新的环境条件的影响下,生物的表现型可以不断发展变化,遗传基础可以不断更新、不断丰富,环境的影响有累积作用^[40]。竺可桢等说,在生物进化的漫长时期中,几千万世代的无数个体死亡而细胞内部的机制能把生命经历牢牢记住,遗传下来,并对这些经验或信息分别加以废置、应用或进化^[47]。Simpson说自然选择是遗传信息的制定者,而DNA、RNA、酶和其他的分子仅仅是其信使而已^[48]。张作人^[1],无论植物或动物,都有掌握外界信息的功能,将信息制成密码登记在生物体上伴同生理功能使生物生活得更好,这是生物特有的调节补充能力,在生物与环境之间建立一个平衡。信息是生物与事物接触而产生的一种物质现象^[1]。这些论述表明,遗传信息是环境信息的反映,是物种适应环境的成功经验或智慧。个体从上代继承了这些经验,使它在此环境中存活繁衍下去的机会最大。这可看作是遗传的生态学意义。然而环境是随时变化的,因此个体自出生后不得不在物种适应过去环境的成功经验中加进自己的环境对策即对环境变化的反应。这就联系到变异。如果某一变异性状有利于该个体在新环境中存活与繁殖,那么这一环境对策就被认为是补偿作用。由于获得性可能遗传,故此补偿性能就可能写进遗传信息,成为物种的适应性经验的一部分,进而产生新的生态型以至新种,实现选择进化。进化的结果是使理想生态位更接近现实生态位。由此可见补偿作用与生命系统的信息积累的本质联系。

参 考 文 献

- [1] 张作人, 1986, 《生物哲学》, 华东师范大学出版社。
- [2] Murneek, A.E., 1926, Effects of correlation between vegetative and reproductive functions in the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) *Plant Physiol.* 1: 3—56.
- [3] Eaton, F.M., 1931, Root development as related to character of growth and fruitfulness of the cotton plant. *J. Agric. Res.* 43(10): 875—883.
- [4] 金德锐, 1984, 水稻对稻纵卷叶螟危害补偿作用的测定. *植物保护学报*: 11: 1—7.
- [5] Wien, H. C. et al., 1973, The influence of flower removal on growth and seed yield of *Phaseolus vulgaris* L. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 98(1): 45—49.
- [6] Katagiri, K. et al., 1980, Increase in DNA content of primary leaves of *Phaseolus vulgaris* upon decapitation. *J. exp. Bot.* 31: 209—222.
- [7] Avery, D.J. et al., 1968, The aetiology and development of damage in young fruit trees infested with fruit tree redspider mite, *Panonychus ulmi* (Koch.). *Ann. appl. Biol.* 61: 277—288.
- [8] Cockshull, K. E. et al., 1968, Accumulation of dry matter by *Chrysanthemum morifolium* after

- flower removal. *Nature* 217:979—980.
- [9] Hall, A. J., 1977, Assimilate source-sink relationships in *Capsicum annum* L.J. The dynamics of growth in fruiting and deflorated plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 4:623—626.
- [10] Ciba, A.J. et al., 1978, Effect of pod removal on nonstructural carbohydrate concentration in soybean tissue. *Crop Sci.* 18:773—776.
- [11] Leopold, A.C. et al., 1959, Experimental modification of plant senescence. *Plant Physiol.* 34:570—573.
- [12] Thomas, H. et al., 1980, Leaf senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:83—111.
- [13] Callow, M.E. et al., 1973, Changes in nucleic-acid metabolism in regreening leaves of *Perilla*. *J. exp. Bot.* 24:285—294.
- [14] 盛承发, 1988, 对于棉花早期蕾损失的补偿作用分析, *生态学报*, 8:97—103.
- [15] Barks, C.J. et al., 1967, Effect of *Aphis fabae* Scop. and of its attendant ants and insect predators on yields of field beans (*Vicia faba* L.). *Ann. appl. Biol.* 60:445—453.
- [16] Winfield, A. L., 1962, Effect of early flower-bud removal on subsequent development of some *Brassica* seed plants. *Plant Path.* 11(1):17—22.
- [17] Hicks, D. R. et al., 1989, Effect of floral bud removal on performance of soybeans. *Crop. Sci.* 9:435—437.
- [18] McAlister, D.F. et al., 1958, Response of soybean to leaf and pod removal. *Agron. J.* 50:674—677.
- [19] Van Steveninck, R. F. M., 1957, Factors affecting the abscission of reproductive organs in yellow lupins (*Lupinus luteus* L.). I. The effect of different patterns of flower removal. *J. exp. Bot.* 8:373—381.
- [20] Khanna hopra, R. et al., 1988, Regulation of leaf senescence by reproductive sink intensity in cowpea (*Vigna unguiculata* L. Wal.). *Ann. Bot.* 61:655—658.
- [21] Hodgson, G.L. et al., 1967, Analysis of the influence of plant density on the growth of *Vicia faba*. I. The significance of competition for light in relation to plant development at different densities. *J. exp. Bot.* 8:195—219.
- [22] Harvey, E. M., 1931, A preliminary report on the vegetative growth of okra (*Hibiscus esculentus* Linn.) in relation to the production of varying amounts of reproductive tissue. *Oreon Agric. Exp. St. Bull.* 284, 19pp.
- [23] Cunningham, C. R., 1939, Fruit setting of watermelons. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 37:811—814.
- [24] 郑泽荣、倪普山等, 1980, 《棉花生理》, 科学出版社,
- [25] Austin, R.B. et al., 1975, Effects of ear removal on photosynthesis, carbohydrate accumulation and on the distribution of assimilated ^{14}C in wheat. *Ann. Bot.* 39:141—152.
- [26] Harris, F. H., 1974, A possible explanation of plant yield increases following insect damage. *Agro-Ecosystems* 7:201—226.
- [27] Eaton, F. M. et al., 1952, Fiber properties and carbohydrate and nitrogen levels of cotton plants as influenced by moisture supply and fruitfulness. *Plant Physiol.* 27:541—562.
- [28] Mayoral, M. L. et al., 1985, Effect of sink-source manipulations on the photosynthetic rate and carbohydrate content of cucumber cotyledons. *J. exp. Bot.* 36:1551—1558.
- [29] Gifford, R.M. et al., 1973, Photosynthesis and assimilate distribution in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation. *Aust. J. Biol. Sci.* 26:517—526.
- [30] Meidner, H., 1970, Effects of photoperiodic induction and debudding in *Xanthium pennsylvanicum* and rate of net photosynthesis and stomatal conductance. *J. exp. Bot.* 21:164—169.
- [31] Van Staden, J. et al., 1982, The effect of decapitation on the distribution of cytokinins and growth of *Phaseolus vulgaris* plants. *Physiol. Plant.* 55:39—44.
- [32] Phillips, D. R. et al., 1969, Ribonuclease and chlorophyllase activities in senescing leaves. *Physiol. Plant.* 22:1050—1054.
- [33] Mondel, M. H. et al., 1978, Effects of sink removal on photosynthesis and senescence in leaves of soybean (*Glycine max* L.) plants. *Plant Physiol.* 61:394—397.
- [34] Yamashita, T., 1986, Mobilization of carbohydrate, amino acids and adenine nucleotides in hardwood stems during regrowth after partial shoot harvest in mulberry trees (*Morus alba* L.). *Ann. Bot.* 57:237—244.
- [35] Weiss, M. J., 1987, Influence of simulated grasshopper damage on yield and quality components of spring-planted wheat, barley, and oats. *J. Kans. Entomol. Soc.* 60(1):77—82.
- [36] 盛承发、丁岩件等, 1983, 华北棉区药剂防治二代棉蚜虫的经济生态学效益分析, *生态学报* 3:25—46.
- [37] Malik, M.N.A. et al., 1981, Effects of flower bud removal and nitrogen supply on growth and development of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Aust. J. Plant Physiol.* 8:285—291.

- [38] 盛承发、马世骏, 1986, 棉铃虫二代期模拟为害蕾的经济生态学效益, 生态学报: 6:148—158.
- [39] Harries, F. H., 1966, Reproduction and mortality of the two-spotted spider mite on fruit seedlings treated with chemicals, *J. Econ. Entomol.* 59:501—506.
- [40] Tanskii, V. I., 1969, The injuriousness of the cotton bollworm, *Heliothis obsoleta* F. (Lepidoptera, Noctuidae), in Southern Tadzhikistan. *Ent. Obozr.* 48(1):44—56.
- [41] Wilson, L. T. et al., 1982, Responses of Delta 16 cotton *Gossypium hirsutum* L. to simulated attacks by known populations of *Heliothis* larvae (Lepidoptera: Noctuidae) in a field experiment in Queensland, Australia. *Prot. Ecol.* 4:371—380.
- [42] Pierce, W. D., 1934, At what point does insect attack become damage? *Entomol. News* 45(1):1—4.
- [43] 马世骏, 1976, 谈农业害虫的综合防治, 昆虫学报19:129—141.
- [44] 周明群, 1979, 《农业防治》, 中国主要害虫综合防治, 第22—40页, 科学出版社.
- [45] 盛承发, 1987, 《防治棉铃虫的新策略》, 科学出版社.
- [46] 方宗熙, 1959, 《达尔文主义》, 高等教育出版社.
- [47] 竺可桢、宛敏渭, 1975, 《物候学》, 科学出版社.
- [48] Simpson, G. G., 1964, Organisms and molecules in evolution. *Science* 146:1535—1538.

AN APPROACH TO THE NATURE OF COMPENSATION OF CROPS FOR INSECT FEEDINGS

Sheng Chengfa

(Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing)

This paper approaches to the nature and evidences of compensation, its levels occurred and conditions required, and its strong implications for agricultural pest control. In the long process of adaptation, an organism acquires adaptative experience or environmental information, generalizing the genetic information, and constituting the property or ideal niche of the species. As environment fluctuates continuously, the realistic niche is deviating continuously from the ideal niche. The combination of material, energy, and information from environment affects the physical and chemical reactions in the bodies of living things, changing the physiological processes, behaviour, morphogenesis or even genetic information. Heredity reflects the successful experience of adaptation of a species in the past; and variation is the environmental strategies of an individual organism. Those successful strategies, i.e., compensations, reduce the difference of the ideal niche from the realistic niche. By means of this, a life system cumulates information, increases order and decreases entropy. In crops and insect and mite pests, it has been evident that compensatory responses occur at the levels of reproductive and vegetative organs, and of physiology and biochemistry. Determination of the pattern, the magnitude and variance of a crop's compensation for the insect attacks, utilization and enhancement of compensation will raise the level of pest control.

Key words, compensation of crops, insect feedings.