

100-104

19626(15)

第17卷第1期
1997年1月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 17, No. 1
Jan., 1997作物生产是一个种群过程^{*}

赵松岭 李凤民 ✓ 张大勇 段舜山

(兰州大学干旱农业生态国家重点实验室, 兰州, 730000)

S314

A

摘要 从分析自然选择和人工选择在目标和方向上的重大差异入手, 指出自然选择的核心是生存竞争, 其结果产生个体优势; 人工选择的方向是群体优势, 其目标是获得较高的经济产量, 作物是典型的人工选择的产物, 研究作物的生产过程就应当以降低个体的竞争能力和提高繁殖分配为主。据此, 对小麦植株高度、根系特征以及种群生态学在农业中的应用进行了讨论。

关键词 作物生产, 种群生态, 自然选择, 人工选择, 小麦, 干旱胁迫。

作物生态学

CROP PRODUCTION IS A POPULATION PROCESS

Zhao Songling Li Fengmin Zhang Dayong Duan Shunshan

(The State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou, 73000, China)

Abstract As we know, crop production is a colony process. But how to research crop production as a colony process is still unsolved. Through analysing the orientation and results between natural selection and artificial selection, this paper indicated that both selections result in competition for the existence of the natural population, and in improving economic yield of the artificial population, respectively, and orientations of both selections are colony superiority for artificial population, and individual superiority for natural population. So researches of crop production should be made great efforts on decreasing individual competition ability and increasing reproductive allocation. On the basis mentioned above, this paper also discussed problems on wheat height, root system size and application of population ecology in agricultural practices.

Key words: crop production, population ecology, natural selection, artificial selection, wheat, water stress.

1 生态学中的尺度等级问题

生态学研究特殊性之一就是多尺度现象, 也就是说立足于不同层次水平上^[1], 比如分子、细胞、组织、器官、个体、种群、群落以至生态系统等, 尺度跨度很大。每一个等级都有区别于其它等级的独特性质, 所存在的规律和产生的模式也有本质差别, 上一级层次水平的特征并不是下一级层次水平相似特征

* 国家科委攀登计划和国家自然科学基金(39400019)资助项目。

收稿日期 1995-06-11, 修改稿收到日期: 1995-01-28。

的简单加合。众所周知,植物个体和种群是两个相邻的层次水平,然而在研究这两者的生态学问题时却是不同的思想方法和体系,如个体生态学研究个体的出生和死亡是完全确定的概念,而种群生态学则必须通过出生率、死亡率、增长率等数量特征来描述种群的变化过程。“率”这个概念是种群水平上所特有的。从个体水平上考察, C_3 和 C_4 两类作物固定 CO_2 的能力相差很大,然而在大田生产中,由于作物群体对环境资源的时空分配产生重要影响, C_4 作物光合潜力的发挥就会受到严重影响,大大缩小 C_3 和 C_4 两类作物表观光合能力的差异。另一个让人深思的例子是脯氨酸与抗旱性的关系,由于在干旱条件下几乎所有植物的脯氨酸含量都会增加,所以早期曾有人提出用脯氨酸做为抗旱性的一个指标。但后来人们又发现脯氨酸含量与抗旱性的关系比较复杂,二者之间没有什么必然的联系。作物抗旱性是指在干旱条件下作物仍能具有较高的产量,因而也就是群体的一个属性;而脯氨酸为有机分子,在生物层次上相距甚远。从分子水平,即脯氨酸含量的多少推断群体水平属性特征。可想而知,这在目前还不可能得到任何有意义的结论。那么,对某一个具体问题而言,如何选择合适的层次水平呢,这是由所研究的目标来决定的。研究内容和研究目标应当位于同一个层次水平上。如果说在相邻层次水平上的结论外推还有较好的可靠性的话,那么在尺度跨度较大时结论外推的可靠性就会迅速下降。脯氨酸和抗旱性的关系很好地说明了这一点。

2 研究作物生产应当立足于种群水平

作物生产中的“群体概念在农民中是早就有了的”,殷宏章教授在1960-06-13人民日报上发表的“关于农业生产中的群体概念”,标志着学术界也已经产生了群体概念,当时还由此引发出了一系列有益的讨论,1991年还出版了《作物高产群体生理》专著^[2]。由此可见,作物生产是一个群体过程,这已经成为大家的共识。

众所周知,作物群体一般以单一农作物为主,但它又决不是一个单种群体,它还有杂草、土壤微生物和植食性生物,因此它首先是一个群落。由于人们管理作物群体的最终目标是获取经济产量,因此所关心的核心是作物群体本身,其它生物的和非生物的因素只是作物群体的环境。因此,可以进一步认为,作物生产是一个种群过程,是作物种群同生物环境和物理环境相互作用的过程。无疑这应当归属于种群生态学问题。所以,根据上面提到的等级尺度的概念,研究作物生产应当立足于种群水平,尽管农业研究可以有多种目标,如了解某一品种的遗传机制、光合潜力等等,可以从不同层次水平上着手。但是,一旦涉及到作物的生产过程和产量形成,就必然是种群问题。

3 研究作物种群问题的基本出发点

作物种群是长期以来人工选择的结果,虽然也经常处在自然选择的压力之下,但它所具有的性状已经远离自然种群而向着有利于人类的方向发展。所以,应当首先对人工选择和自然选择有一个基本的了解,这是研究作物种群问题的基本出发点。

自然选择的一个核心就是生存竞争。在这个竞争过程中,同一物种中的不同个体所携带的遗传基因并不完全相同,有的就可能由于不能有效地利用资源而未完成生活史,因而被淘汰,有的个体因为具有较强的竞争能力,可以有效利用资源而成功地完成生活史,从而得到延续。所以,自然选择所保留的性状全部有利于个体^[3]。也就是说,自然选择是一种个体选择,只有具有较强竞争能力的个体,才能够保存下来。在热带雨林地区,植物竞争的有限资源是光照,所以人们看到在这里树木高大挺拔,攀缘和附生植物丰富,植物以各种各样的对策进行光竞争。在干旱地区光照丰富,水是植物竞争的有限资源。所以,这里的植物都比较矮小,而根系却非常庞大,有的植物为充分利用季节性降雨而采取短命或类短命的对策,在雨季来临时迅速生长,在较短的时间内完成生活史。

相对于自然种群的生态环境,作物种群的生态环境经过人们的较大改造,资源的限制性已经大大缓解,基本上消灭了资源的极端性。如在干旱地区人们可通过各种工程措施和耕作方式缓解水资源短缺;在热带雨林地区的经济林带,人们通过有意识的稀植和改良品种,而改善光照条件,使光资源短缺的矛盾得到缓解。相对于自然选择而言,人工选择的目的是获得较高的经济产量。所以,它要求的不是个体具有较高的竞争能力,而是具有较高的繁殖分配(reproductive allocation,指以种子作为产量的作物种类),以

使群体有较高的产量。如果个体都具有较高的竞争能力,那么,这个作物品种注定不会得到较高的产量。因为植物任何一种能力的提高都必须付出代价,这种代价又必然以牺牲植物本身的光合产物为前提。一定量的光合生产能力如果向非经济成分转移较多,就必然使经济产量下降。所以,自然种群一般种子(果实)较小,而人工种群种子(果实)一般较大^[1]。

人工生态环境的改善使人工种群已经不再需要较高的竞争能力即可顺利完成生活史(有的甚至根本不需要完成生活史,如无籽果实和叶菜类作物等)。同时,人类对高产的期望也必然要求降低个体的竞争能力。由此可见,人工种群和自然种群由于各自所处的生态环境、选择压力和目标的不同就决定了二者具有完全不同的进化方向,自然种群的进化方向是发展个体优势,人工种群的进化方向是降低个体优势,发挥群体优势。人工选择和自然选择反映在植物性状方面的主要差异见表1。

表1 自然选择和人工选择的差异

Table 1 The differences between natural selection and artificial selection

选择性状 Selected natures	自然选择 Natural selection	人工选择 Artificial selection
小而多的种子 Small but many seeds	+	-
高大的植株 Large and high plant	+	-
宽大柔软的叶片 Broad and soft leaves	+	-
大量的分蘖 Many tillering	+	-
发达的根系 Large root system	+	-

4 作物种群生态研究中的几个问题

4.1 关于矮秆小麦

矮秆小麦的出现使小麦产量大幅度提高,曾经被誉为是一场绿色革命。在农学家看来,矮秆小麦的高产主要是抗倒伏和提高了收获指数。但是,在高秆小麦和矮秆小麦都没有发生倒伏的情况下,矮秆小麦同样可以大幅度增产。看来,仅仅用抗倒伏是不能说明问题的。矮秆小麦的确提高了收获指数,这是高产的重要因素,是经过大量研究已经充分证明了的。但是,矮秆小麦株高下降了,长势降低了,其产量不仅没有相应下降,相反却提高了,矮秆小麦为什么会提高收获指数,它又是如何进行这样的调整的呢?

在育种学家还没有意识到矮秆品种的早期,增加个体高度的选择贯穿了小麦栽培的全过程,因为高大的植株在截获光量方面具有显然的竞争优势。Jensen和Federer(1964)的研究表明^[4],当把一种高秆小麦

(122 cm)行播在矮秆小麦(112 cm)旁边时,高秆小麦品种的产量比单播时增加了9%,而矮秆小麦产量却下降了5%。另一个试验是把高秆小麦和矮秆小麦杂交后代由F₂到F₆一直混合种植,结果,矮秆植株的比例由F₂代的21.9%下降到了F₆代的9.4%。显然高秆品种有较大的竞争优势。由于植物具有一种进化稳定性对策,植株高度的增加不可能无限地持续下去。超常生长的高大植株,必然与向籽粒中运送较少光合同化产物的事实联系在一起,这就必然会降低收获指数。

从种群进化来看,高秆小麦预示着个体对光照具有较强的竞争能力。根据生活史对策理论,有限资源向某一功能分配的增多,就必然使分配到其它功能的资源相应减少。也就是说,每一种能力都要付出代价。从农业生产角度来看,增加这种能力是不必要的,它是一种浪费,在作物生长过程中减少这种“冗余”(unnecessary),就有可能增加繁殖分配的比例,从而提高收获指数,达到提高产量的目的。矮秆小麦的成功就是一个非常好的例证。培育者的初衷是想培育抗倒伏的小麦品种,而实际上矮秆小麦的高产却是因为降低了个体对光照的竞争能力,使整个小麦群体不再为提高对光的竞争能力而支付代价,这样节约下来资源就可以提高繁殖分配的合理性,也就是提高了收获指数。这是一个从一种单纯的目的出发得到多种意外效益的范例。

这里还有另一个问题,即小麦降低株高是有限度的。因为株高的作用除了可以提高个体对光的竞争能力以外,还有一个重要功能,那就是支持一定的光合能力。小麦高产的必要条件首先必须具备一定的光合能力,合理的株高应当以能够支持一定产量所需要的光合能力为度。如果株高太低,势必会降低光合能力,最终影响产量,在矮秆小麦的选育过程中,如果单从抗倒伏来看,显然是越矮越好。但实际上,小麦株高降低到一定程度后,产量却又下降了。最后确定下来的高产小麦品种一般都是半矮秆,再配以

叶片小而挺直的株形。正是这样的小麦选育过程给农业带来了划时代的进步。

4.2 关于小麦抗旱品种的选育

小麦是我国主要的粮食作物,其栽培地区都程度不同地存在着干旱问题,因此,在农业研究中,选育小麦抗旱品种一直都受到特别的重视。在半干旱的雨养农业地区,干旱胁迫更是限制作物高产的重要因子,国内外在这方面都作过大量的研究工作。但是,由于这项研究的难度较大和缺乏正确的理论指导,这方面的研究似乎带有较大的盲目性^[6]。

抗旱育种针对的是干旱,其中主要是土壤干旱。因此,作物个体间竞争最强烈的环境资源是土壤水分。而竞争土壤水分最直接的器官就是根系。已有的大量研究均主张抗旱品种要具备发达的根系,并以根系的大小作为小麦品种抗旱性强弱的指标^[8~9]。但是,如前面所述,植物在干旱环境下长期自然选择所产生的庞大根系,显然是个体选择产生的个体优势,它与人工选择的方向和目标是完全不同的。同矮秆性状类似,作物种群追求的是产量,产量是群体目标。所以,它必然要求其种群行为符合这个目标。这就是说,作物种群的人工选择过程必须向着增强群体优势的方向发展,其目标就是提高繁殖输出(reproductive output),而繁殖输出的提高必然要求作物群体中的个体具有较低的竞争能力。现在的抗旱育种原则要求具有庞大的根系,这显然是与人工选择的方向相悖,它实际上是在模拟自然条件下植物生长繁衍的特点,完全忽视了人工选择和自然选择的重大差异,在农业研究中导致了一种几乎完全相反的方向。

按照人工选择的原则,抗旱育种要求作物个体对土壤水分具有较低的竞争能力,这是提高收获指数的重要前提。作物个体对土壤水分竞争能力的降低是否就意味着作物对土壤水分不能充分利用了呢?显然不是!个体对土壤水分竞争能力的降低意味着土壤中根系所占的比例下降了,虽然如此,笔者认为根系仍然可以比较充分地吸收土壤水分,理由有3:①因为植株根系变小了,营养供应(有机物和矿质元素)相对比较充足,所以根系活力有可能得到提高;②土壤水分是可移动的,大部分矿质元素也是可以随水移动的(溶解态);③根系的缩小为进一步密植提供了空间,在越干旱的地区,单位面积株数就越少,这是人所共知的事实,所以,密植对于地上部空间来讲更不会有问题。

根据以上思路,笔者在甘肃省农业科学院定西试验基地上进行了初步试验研究^①,这里属典型的半干旱雨养农业地区,平均年降水量415 mm,在该院粮食作物研究所旱地小麦育种研究室的大力配合下,选择了3个不同产量水平的品种(分别为8275,79157,8832)进行对比研究。结果发现,3个品种开花期在1~120 cm土体中的根密度分别为71,105和155 $\mu\text{g}/\text{cm}^3$,3品种的产量分别为380.45,339.20和248.43 g/cm^2 。经检验,品种间差异显著或极显著,表明结果可靠。由此可见,产量与根量之间的确存在有明显的负相关关系,初步证明了以上的看法。总之,在雨养农业地区,选育抗旱品种的目标仍然是提高收获指数。在实现过程中所依据的原则首先是明确人工选择和自然选择的重大差异,选育个体竞争能力较弱的品种,也就是具有较小根系的品种,同时采取相应措施,使土壤水分得以充分利用。这可能是小麦抗旱育种工作在理论指导上的一个飞跃,当然,这种观点的完全确立和发展还有很多问题需要深入研究。

5 结语

早在50年代初,我国的许多育种专家已经在不自觉地考虑群体的作用了。以选育茎秆硬直、叶片挺拔、株高适中以适合于密植和增加单位面积株数、提高群体数量、增大群体库容量为目标,成功地选育出了不少优良品种,这就是所谓的株形育种(breeding of plant type)或理想株形育种(breeding of ideal plant type)^[2]。60年代初我国科学家就已经认识到作物生产是一个群体过程,并展开过一场比较热烈的讨论,作过大量研究。进行这些研究的主要是一些植物生理学家。由于没有合适的理论指导,而且后来也没有能继续下去,所以,尽管农业植物生理学的研究已经相当广泛和深入,但在群体水上似乎还没有得到突破性进展。Passioura也曾指出^[10],作物生理学家和育种学家的合作之所以没有成功,也正是因为生理学家是在很微观的层次水平上来预测种群行为的。近年来,我国以高产高效抗逆为目标的农业植物生理研

① 段舜山,半干旱区春小麦根冠配比模式与产量的关系,兰州大学博士学位论文,1995。

究,把研究对象放在个体水平上进行研究,并且十分强调个体的自我调节和对产量形成的作用。这是在指导思想上的一个重要进展。如前面所述,个体是群体的相邻层次水平,从个体水平研究作物生产过程,结论的可靠性是比较高的。如果在更为微观的层次水平上研究作物生产过程,结论外推的可靠性太低,如果直接在种群水平上研究,则完全属于经验性的探索,缺乏机理上的解释。所以,鉴于植物生理学科的特殊性,把研究对象放在个体水平是合理的。

种群生态学研究种群问题,它与作物生产所要求的层次水平正好吻合。应当说,利用种群生态学理论,尤其是生活史对策理论研究作物生产过程是非常合适的。但实际上,目前的研究现状却与此相去甚远,二者基本上还处在相互脱节的状态。究其原因,可能有两条:一是因为人们没有对作物生产是一个种群过程的性质作深入的理解,种群生态学没有引起农业专家的重视,因而不能自觉地应用种群生态学的理论来研究农业问题;第二,由于传统上对纯理论研究和应用研究的界定,生态学家很少涉足农业问题,尽管他们对作物生产过程可能会有一些很好的见解,有助于解决农业问题,但他们没有象农业专家那样有一些特定的实际问题(如高产高效等)需要解决,和由此产生的直接压力,所以他们关心的主要还是自然种群。

在对种群生态学和作物生产的密切关系有所认识之后,应当对种群生态学原理在农业中的应用给予足够的重视。可以预言,农业研究借助于种群生态学可以从实践上升到理论,种群生态学以农业为背景,可以将理论应用于生产实践,二者的结合将为有关学科的发展和农业生产跃上新台阶展示出诱人的前景。兰州大学生态学集体作为国家在干旱农业生态方面的一个重点实验室,目前正在围绕着这样一个目标开展多方面的相关研究。资源分配的生活史对策理论将作为研究的基本出发点和指导原则。

参 考 文 献

- 1 Weiner J. Plant population ecology in agriculture. In *Agroecology*. (Eds. C. Ronald Carrol et al) McCraw-Hill Publishing Company, New York 1990. 235~262
- 2 王永锐. 作物高产群体生理. 北京: 科学技术文献出版社, 1991. 1~10
- 3 Donald C M. Competitive plant, communal plants, and yield in wheat crops. In *Wheat Science — Today and Tomorrow* (Eds. L T Evans and W J Peacock) Cambridge University Press, Cambridge, England. 1981. 223~247
- 4 Jensen N F & Federer W T. Competing ability in wheat. *Crop Sci.* 1965, 5, 449~452
- 5 Evans L T. Yield improvement in wheat; empirical or analytical? In *Wheat Science — Today and Tomorrow*. Cambridge University Press, Cambridge, England. 1981, 203~222
- 6 山 仑. 黄土高原主要作物对干旱的适应性. 见“黄土高原旱地农业的理论与实践”. 北京: 科学出版社, 1993. 115~127
- 7 马瑞昆等. 供水深度与冬小麦根系发育的关系. 干旱地区农业研究, 1991, (3): 1~9
- 8 王德轩等. 高产小麦合理群体和个体动态结构. 中科院西北水保所集刊, 1988 (8): 94~104
- 9 李建国. 冬小麦三个生育阶段的耐旱性研究. 干旱地区农业研究, 1991 (4): 53~59
- 10 Passioura J B. The interaction between the physiology and the breeding of wheat. In *Wheat Science — Today and Tomorrow*, 1981, 191~201