

生態系分析之基本原則

貢毅紳譯

BASIC PRINCIPLES OF ECOSYSTEMS ANALYSIS

Translated

By

Ku-Sheng Kung

抽印自臺灣省立屏東農業專科學校農藝學會會報

第四卷 第一期 民國64年5月

REPRINTED FROM

BULLETIN OF THE AGRONOMY ASSOCIATION

TAIWAN PROVINCIAL PING-TUNG JUNIOR COLLEGE OF AGRICULTURE

MAY 1975.

生態系分析之基本原則

Basic principles of Ecosystems Analysis

貢穀紳譯

一、引言

爲討論方便計，生態系分析限以植物病害爲代表說明。植物病理學、昆蟲學及線蟲學等生態系分析之基本原則似乎相同，但詳情及重點自有很大差別，限定於例舉的範圍討論，自較簡易。

植物病害的普通生態系是呈三角關係的：寄主植物（Host plants），如麥、稻等；病原（Pathogens），大多爲真菌、細菌、菌質及病毒等；以及環境（Environment），雨水、溫度、其他影響病害的物理的及有機的因子。除此之外，亦與應用殺菌劑（Fungicides）或其他藥劑有關。生態系各部份，均相互作用。因此，嚴重的病害可能由於極易感染的寄主植物（Susceptible host plants），極富侵害性的病原（Aggressive pathogens），對病害發生極爲適宜的天氣（Favorable weather）或缺少有效的殺菌劑等，用於分析相互作用的模式（Model）必需避免任何如感受性寄主、強侵病原，適於發病的環境，以及有效藥劑之應用效果等相互間的重要特殊情事。

爲適合本討論的目的，其重點必需放在有關有害生物防治生態分析的部分。

一般病害防治的對策：一方面減少致病接種源（Inoculum）的數量，一方面減低其發病後的增加率，有時雙管齊下。關於一年生作物的種子傳染病害（Seed-borne disease），春播秋收，其防治方法，一面可從減少春季的可能致病接種源的數量（即減少病原附着於種子上）着手，一面也可從減少其感染率（由此而產生病原）進行。本文以初期接種源（Initial inoculum）表病害開始時接種病原，感染率（Infection rate）表病原接種後發病情形（病害發生後發展情形）。當然彼此間有很多相互關係存在。接種原不一定在開始時潛伏於種子內或存在於田間，可能從其他地區或植物上傳來。但是一般原則是：假如在感受性寄主上及適宜氣候情形下，則病害的發生，由接種源而來。

所有的防治方法在抑制初期接種源，或抑制其發病感染率，或二者並重。寄主植物之抵抗力有對初期接種源具抵抗力（減低其發病的機會），而對感染率（減低其接種生效後發病情形）則無甚影響者，亦有主要對感染率有顯著減低效果者。

環境可能對初期接種病原（如輪作等）或感染率的抑制均有作用：消毒劑（disinfectants）及燻蒸劑（fumigants）通常在抑制初期接種原；保護劑（Protectant fungicide）則多應用於生長之作物，一般爲減少其感染率。

上述問題，多屬季節性流行病害（Seasonal epidemics），但亦有風土病（Endemic disease）問題存在，特別是多年生作物如森林林木及牧場牧草是。多年生作物長期存在的病害，初期接種原的觀念並不存在，其防治工作乃直接着重於降低病害的平衡水準（equilibrium level），在長期抑低平衡水準的情況下，其感染率（infection rate）爲零（意即並不增加病害的嚴重情形，實際上不是零，而是不能大於“1”，有待商酌）。

* 譯自 J. E. Van Der Plank “Basic Principles of Ecosystems Analysis” p 109~118. In “Pest Control Strategies for the Future” National Academy of Sciences 1972.

二、幾個普通的結論 (Some general conclusions)

1. 初期接種原及隨後的感染率兩者均隨寄主，病原及環境而定。亦即隨病害三角關係或生態系而定。
 2. 大量初期接種原，配合高度感染率，意味病害難於防治；少數初期接種原配合低度感染率，則意味着病害可以防治或不重要。
 3. 當初期接種原數量多，而隨後的感染率低者，如抑低初期接種原之數量，通常可隨之減少病害。在作物生長期間，抑低初期致病種原有良好效果時，防治似應有效，不應因其病害適宜環境及感染率增加而抵消。
 4. 當初期致病種原數量少，而隨後的感染率很高，如馬鈴薯晚疫病 (Potato late blight disease) 在一季節內可以增加百萬或萬萬倍，則減少初期接種原的效果，乃為延遲病害猖獗流行的開始。因此，假如病害於一週內增加一百倍，則減少初期接種原99%，病害猖獗延遲一週發生而其他情況相同，減少接種原與延遲發生時間的關係是對數的 (logarithmic) 關係。減少初期接種原 99.9999 %，將延遲時間僅為減少初期致病種原99%的三倍。減少初期接種原的防治方法並非常可信賴的。因為如果季節天氣適宜病害發生時，減少的數量極易為感染率的增加 (甚至很小的增加) 而抵消。
 5. 感染率為下列四因子所控制。此等因子不必共同存在。按病斑 (Lesions) 由真菌所引起者今以 *Mutatis mutandis* 致病情形為例說明一般病害發生如次：
 - (1) 感染之建立 (establishment of infection) : 降落於健全組織部位之孢子數有幾成能發芽並開始產生新病斑 (Lesions) 。
 - (2) 隱伏期 (Period of latency) : 感染後至新病斑能產生新孢子前所必需的時間，這也稱為世代歷時 (generation time) ，亦常不正確的稱為潛伏期 (Incubation period) 。
 - (3) 病斑 (Lesions) 產生孢子之強度 (intensity of sporulation) 。
 - (4) 感染期 (period of infectiousness) 由病斑能繼續產生孢子的期限。
 6. 流行病害的完全防治 (與初期接種原全部撲滅不同) 需要其感染率降低至零。在此過程中隱伏期變成不關相干的因子，亦即在猖獗臨界情形 (threshold condition) 的方程式中亦不存在。但其他因子不必減低至零。例如以保護劑防止病害流行的方法，不必使所有孢子殺死或停止發芽。唯一的必需條件祇是一個病斑以後所產生的病斑平均數要少於一個。所有因子 (隱伏期除外) 均相互作用。噴射防治計劃，假如孢子形成強度或感染期 (period of infectiousness) 小的情形，80% 孢子在發芽前被殺死，能停止病害猖獗，但若孢子發生強度及感染期均大的情形，就不能達到停止病害猖獗的目的。就發芽前孢子形成之強度，以及感染期 (能繼續產生孢子的時間) 乃依氣候 (天氣) 及一般環境，感染寄主，致病病原的病害生態系而定，這就是病害之三角關係，保護殺菌劑效果不僅與致死孢子百分率有關，同時與整個的病害三角或生態系有關。
 7. 風土病害 (Endemic disease) 如長期性的森林或牧場地區，在平衡狀態 (condition of equilibrium) 的情形，在長期平衡狀態中，其感染率 (infection rate) 為零。而不涉及隱伏期 (period of latency) 。在平衡時的病害平準將隨其他因子如孢子形成之強度而定。
 8. 隱伏期 (Period of latency) 於感染率為零時自無甚關係。但感染率增加，則其重要性亦隨之增加，對能預期病害猖獗發生的地區，最重要措施之一是延長其隱伏期。此常為植物育種家所重視而能做的事，因為隱伏期延長是通常抵抗性植物之一種特徵。
- 此等結論，已因發現之模式獲得答案，但根據簡單推理亦能獲得同樣適當之答案，此乃普通結論，同時，同樣適用於藥劑防治，植物育種，或環境之操縱 (控制) 。

三、測定的模式 (Deterministic Model)

以下列方程式作為模式，可用於達到上述多數結論之目的：

$$\frac{dx(t)}{dt} = R [x(t-p) - x(t-i-p)] [1 - x(t)]$$

$$\frac{dx}{dt} = rx(1-x)$$

此處： x 為罹病組織之比較（或，系統性病害，以發病植物所佔之比數計）；

t 為時間；

$x(t)$ 為 x 在 t 時之值。

$x(t-p)$ 為 x 在 $t-p$ 時之值；

R 直接與散落在健全組織之孢子，發芽並形成感染發生病害的孢子百分率成正比，亦與孢子形成強度成正比；

p 為隱伏期 (period of latency)

i 為感染期 (period of infectiousness)

r 為相對感染率 (Relative infection rate)

此等方程式 Van der Plank (1963, 1968) 曾有討論。

第一個方程式與由於感染組織部分及仍屬健全可資感染部分而使病害增加有關。

流行病開始發生的臨界條件（從小的開始）

即 $iR > 1$ ，因 $r > 0$

這模式乃適用於連續感染進行而日夜並無間斷者。事實上並非如此。因為感染的發生常是在不連續的情況下進行。一般僅在葉面具露水或雨天潮濕時才發生。在不連續感染的模式中，一天中某特殊時間才發生。 R 以 a (Van der Plank, 1963)，及乘數率 m (Corsten, 1964 ; Oert 1968) 替代，具有 a 同樣意義。但於進一步分析顯示 a 與 m 是與 R 相同的。為適應用於不連續感染的實際情形的修正，可不必改變已敘述過的普通結論。

上述方程式主要是為適用於發現的目的 (Heuristic purposes)：發現可能被遺忘的有關關係。可被應用的模式可能為數甚多，Waggoner 及 Horsfall (1969) 曾為電腦 (電子計算機) 而大胆設計一模擬的猖獗預測方程式，讀者可能對此亦深具興趣。

四、知識與知識之鴻溝

State of knowledge and knowledge gaps

生態系分析的原則，即為分析所有生物間（包括病毒 Viruses）個體與群體間及與環境間之相互作用的原則。對於相互作用的知識，考慮到質的方面，包括很多有關植物病理學，昆蟲學及相關科學。當開始探討量的方面時，就感到資料缺乏的嚴重，尤其是在植物病理學方面，甚至有關最基本的相關知識亦感迷糊與不適。

例如：在病害的整體生態系，可能最簡單的關係而我們必需知道的是接種原與病害間的關係，假如 100 個孢子散落於健全葉面而產生 N 個病斑，200 個孢子散落於同面積之健全葉面時，該有多少病斑？還有比此問題更簡單而其答案對病害系統的數量分析 (Quantitative analysis) 更基本的嗎？但我們不能回答，甚至將純屬可能性複雜情形擺在一邊。有些學者認為病害與接種原間的關係是算術式的。有些學者則認為其間關係是對數式的；並有感染數量臨界 (Numerical threshold of infection) 理論之存在。資料並不缺乏，但很多係純人工控制下所得的結果。例如，很多文獻述及有關感染植物汁液中之病毒濃度與用此汁液塗抹葉片上發生病斑數量間的關係。文獻資料的來源乃由於塗抹汁液在適宜的葉面為檢驗病毒濃度標準方法之一。但用於此等檢定的葉面其單位面積之感染數量 (濃度) 有時比田間自然界發生

猖獗病毒病害的濃度大百萬倍。以此種檢定的文獻資料來解決實際問題，是很不適合的。詳為研討真菌、細菌及病毒病害之文獻後，Van der Plank認為接種原在低濃度時，病害的發生與接種原成正比。但他不能經常肯定的為“低濃度”下一個明確的定義。換言之，因不知距離猖獗發生的路程多遠處，來假定接種原與病害間之比率（Proportionality）。

五、適宜目標 (Appropriate goals)

為生態系分析，需要適宜的模式，以用於此等模式的介量 (Parameters) 與變數的估計，同時擴大田間與森林等之觀察。

所伴有關介量及變數的必須資料僅為集體的。例如，從孢子落定於健全葉面至病斑發生的全部經過，由孢子發芽時間，(germination time)，侵入時間 (penetration time)，葉組織內蔓延時間再至孢子分散開始時間等，現代研究示明，每一過程是非常複雜的。每一個過程中有其獨特的酵素複合體 (Complex of enzymes)，甚至如發芽實際上即包括多種過程。但是所有如此詳細過程，並非一般生態系分析所必要的。其所需要者乃為自感染至孢子分散開始之總時間：隱伏期，在正常模式中，此隱伏期資料是必要的，但並非用組成隱伏期各部分的資料。

提到各類模式，從病害猖獗的早期一直至嚴重發生，所知之知識並不很多，大概祇有 5 %。除此外，資料隨經驗而增加。最佳目標為能完成整個猖獗過程作業模式，但並非易事。

關於田間觀察，在植物病理方面的數量流行病學 (quantitative epidemiology) 及昆蟲方面的棲群動態 (population dynamics) 正在加強，但吾人仍需更多的測定病害繁殖之測定，病害傳播的測定，從地面的測定，由空中照相測定，有關整個猖獗或棲群動態自始至終過程之測定。除非有實際資料足資分析，否則所有模式，所有方程式，所有介量，結局都是無意義的。

六、大而重要的問題

Magnitude and relative importance of problems

因為本討論題目為病害及蟲害的防治，生態系分析之討論應與防治有關。

首須考慮的是經濟因素。高價作物 (通常為園藝作物) 防治普通以藥劑為之，消費結構可支持使用藥劑。藥劑支配生態系，生態系分析必定與藥劑應用有密切相關。病害大發生的預測及因此必要開始應用藥劑是其關鍵，但大面積的穀類作物，森林種植地區及牧場，必須更經濟更注意於生態系之工作，特別在選擇適宜環境與抵抗性寄主植物。

下列問題，多少有相互關係，且特別重要：病蟲害發生的預測，病蟲害損失的測定，應用藥劑之時間的決定，以及寄主抵抗力與藥劑聯合防治效果之運用。

病害預測，不是包括初期接種源，就是包括感染率，或二者兼顧，當病原在生長季節，增加很多時，其感染率宜特別注意，例如馬鈴薯晚疫病原真菌 (Potato late blight fungus) 在一生長季內可增加百萬倍甚至更多，對此病害預測，主要基於天氣，因天氣控制其感染率，病原繁殖數量較少時，則對初期接種原宜多注意。在溫暖氣候，已知根瘤線蟲 (root-knot nematode) 存在的土壤，不宜種植易於感染的作物，因為已可能相當精確的預測將可能發生的事。

由於天氣的預測，並不十分完善，而病害的預測一般又基於過去的天氣，換言之，預測的病害發生在經過一段適宜天氣以後。有較好的天氣預測資料，在未來的天氣中病害發生情形，將可預測。果真如此，則病害預測將在生態系分析的優先尺度上佔據很高的位置。

病害防治的執行，僅在假定深信由於病害的損失能證明防治工作為正當的行動。當損失是由於減少產量 (顯然不同的，各從不可見的表面污損等是)，則在全季節的病理生活史必

須有所瞭解，換言之，必須對病害進展曲線有所瞭解。因此，有關病害發生情形有疑問者，必須詳為分列；如小麥葉銹病 (Wheat leaf rot) 須注意觀察銹病在第一葉 (flag leaf) 及第二葉發生情形。一旦能預測病害發展曲線，並能依據曲線正確說明損失情形，則對廣潤種植相對價值低廉的作物，所應採取的防治方案將有進一步的發展。

經濟因素及安全程度嚴重的限制殺菌劑或其他藥劑在一季節裡的施用次數 (對於毒性能造成公害者，尤宜注意)，必須在適當時間 (properly timed) 應用藥劑。藥劑使用太早，可能是浪費；太遲，則可能損失已經造成。應用藥劑的適宜時間，建立於良好的預測工作；良好的病害進展曲線智識；藥劑應用如何改變曲線，以及曲線如何改變將可減少病害的損失。

在植物病理學，防治方面很有趣的分為兩部，一部份為太深信於以藥劑防治病害，另一部份則利用抵抗力寄主 (host resistance) 任何一方均排除另一方 (昆蟲學方面，假如在一般情形，以生物防治，在特殊情形，以寄主抵抗力。在理論上則更有利於平衡的綜合防治，縱使在實際上不盡如是) 此可能與從事研究工作不是致力於藥劑防治的就是致力於抗病寄主的，極少兩者兼顧。就整個防治體系言，藥劑與寄主抵抗力，為相輔相成者，並非競爭或對抗者，假如藥劑與寄主抵抗力兩者均能減低孢子發芽及建立新感染 (infection) 則抵抗力愈強，藥劑需要量愈少。寄主抵抗力與藥劑間的共同作用的利益，實際上早就知道，目前所樂於瞭解的是更為詳細分析與應用。

七、研究需要，新機會與新方向

Research needs, new opportunities, and directions

在生態系中植物病理學研究的趨勢，已呈分析 (Analysis) 較綜合 (Synthesis) 為重的趨向：細胞生物學 (Cellular biology) 與分子生物學 (Molecular biology) 的研究較病原棲群的研究為重的趨向。在植物病理學系的生物化學人員遠較數學人員為多，同時在較高學位的課程安排上，化學的分量亦較數學為重。對化學的重視，並無怨言，這不過指出一個不平衡現象而已。在物理科學 (Physical sciences) 中極端細小如核子科學 (Nuclear Science)，極端龐大為宇宙學 (Cosmology) 研究者興趣在其中之一者對另一方面是不極感興趣的。但在任何情形，彼此均極協調。農業方面，也有其“宇宙學”，在此吾人稱之謂生態系分析 (Analysis of ecosystems)。

以“宇宙學”同語來說明，深信是不難的。在生態系分析，試圖瞭解廣大漫延的田間，森林以及整個農業區域病害進行的意味說，其範圍自然遠較在電子顯微鏡下觀察或在試管中試驗研究的範圍為大。同時，二者間並無相抗衡作用存在。在試管中的研究成果，常可協助瞭解在田間將可能發生的事物，當然，二者間研究工具，多少是不同的。

研討密西西比河流域的小麥桿銹病 (Wheat stem rot) 的生態系，需要其附近地區的連續有關的圖片；空中照相的特殊底片；地面調查數量紀錄資料；準確可靠的天氣預測工作；環境因子及其變化如何影響病原，寄主及感染進行的知識 (由田間及實驗室取得)；空氣流動情形；藉空氣及水而達孢子分散 (spore dispersal) 的各種形式；寄主植物之抗性，天氣如何影響植物，寄主如何影響生態氣候 (Ecoclimate) 等知識；標示分布，形狀，大小的田間圖；在適當環境病原菌及其小種的多寡、致病力 (virulence) 及在某些環境的侵襲力 (Aggressiveness) 等知識；依據上述全部資料，以模式聯合起來，並用電子計算機測知其間詳情，以冀望生態系將有更好的分析，寄主抵抗力有更好的發展及藥劑應用於更好的時候。

八、未來的展望 (The outlook for the future)

生態系分析 (包括植物病原及流行病學及昆蟲棲群動態) 在很多植物病理學系及昆蟲學系並不多見。在化學與數學間基礎科學的不平衡，可能協助造成此一地步 (此處所言數學，

與試驗設計及顯著測定等無關) 基礎研究是必要的。有些研究機構的長遠基本研究已被解釋為，並非為農友需要的研究，對農業說，並無預期的應用價值。此等觀念，深信將有改變。經驗顯示，通常為解決直接的實際的重要問題，比一個以科學文章為主的所花費的智力要更多。

生態系分析之進展與其他科學有着密切的關聯，其與天氣預測之關係至為明顯。若天氣預測能夠改進，則植物病害預測精確度亦將增加，同時為預測系統的發展，則需要基本知識與研究。生態系分析的進展與儀器設計之進展也有密切關係：如電子計算機 (Computors) 及為各種不同目的用的自動記錄儀 (Automatic recorders) 等。如今，有關部份進展極為迅速，很多將是有利於生態系之分析。

很多理由說明未來的結果，至為樂觀，為了更多食物的需要，為了得來的食料無超量的污染，必需強制注重生態系的分析，並在準確的方向加強研究。