

# 不同种群密度羊草生态场梯度及其变化特征\*

王德利 祝廷成 (东北师范大学草地研究所, 长春 130024)

【摘要】通过对植物个体与种群生态场定位实验研究, 提出了生态场梯度的概念, 并给出了植物与羊草个体生态场梯度的模型. 植物生态场的场梯度是, 生态场中生态势沿任意方向的变化率, 记作:

$$\nabla = \text{grad } \psi(r) = \left| \frac{\partial \psi}{\partial r} \right|$$

羊草地上部生态场(冠场)的梯度模型:

$$\nabla_1 = \text{grad } \psi_1(r) = 2k_1gr \psi_1(r)$$

羊草地下部生态场(根系场)的梯度模型:

$$\nabla_2 = \text{grad } \psi_2(r) = k_2 \psi_2(r) \left[ \beta + \frac{2re^{(r^2-\alpha^2)}}{1 + e^{(r^2-\alpha^2)}} \right]$$

羊草生态场冠场梯度变化形式符合 Rayleigh 分布, 在  $r = \frac{1}{2g}$  处有一个最大值; 羊草根系生态场梯度变化形式是一种复合分布, 在  $r = 0$  与  $r = a$  处有两个最大值, 羊草个体生态场梯度同羊草种群密度相关.

关键词 生态场 生态场梯度 生态势 羊草

**Ecological field gradient of *Aneurolepidium chinense* under different population densities and its dynamic characteristics.** Wang Deli and Zhu Tingcheng (*Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 1995, 6(1): 29- 33.

Through a fixed case study on the ecological field of plant individuals and populations, the concept of ecological field gradient is put forward, and the ecological field gradient models of plant and *Aneurolepidium chinense* individuals are established. The variation forms of *A. chinense* crown field gradient conform to the Rayleigh distribution, and there is one maximum value at the point  $r = \frac{1}{2g}$ . The *A. chinense* root system field gradient varies in a complex distribution, and there are two maximum values at the points  $r = 0$  and  $r = a$ . The ecological field gradient of *A. chinense* individuals is related to its population density.

**Key words** Ecological field, Ecological field gradient, Ecological potential, *Aneurolepidium chinense*.

## 1 引言

自 Hsin- Wu<sup>[5]</sup> 和 Walke<sup>[8,9]</sup> 等人首次提出生态场这一概念以来, 生态学家开始从植物个体与群体水平对植物生态场进行了实验与理论研究<sup>[1,6,7]</sup>. 生态场的基本特征函数是生态势. 生态场中任意一点生态势的大小能反映生态场在该点的作用强

度与形成, 但是这仅仅是从静态的观点表示场的性质. 为了更深入了解植物生态场的性质及其作用行为, 研究生态场与场源植物之间的关系, 有必要从动态变化的观点分析生态场的空间作用变化, 由此作者提出生态场梯度 (gradient of ecological

\* 国家自然科学基金资助项目.  
1993年6月3日收到, 1994年1月10日改回.

field) 这一概念。经典物理学场论认为, 梯度是场分布的基本性质之一, 有场的分布, 必然有梯度的存在<sup>[3, 4]</sup>。野外实验观测表明, 自然植物群落中生态场或生态势的分布是呈梯度变化的。可见, 场梯度的存在对生态场和物理场具有相同意义。因此, 应用场梯度可以反映实际植物作用空间分布、生态势的作用特性与变化形式。进一步可依据场梯度确定植物个体与种群的有效作用范围大小。

## 2 研究方法

### 2.1 实验样地

实验样地位于吉林省羊草草原保护区内。样地内植被为羊草单优群落。以羊草种群密度、土壤水分及营养成分含量等主要生态因子为梯度, 设立定位观测样地 13 个, 1m<sup>2</sup> 样方 52 个, 4 次重复 (密度系列分别为 1、3、4、9、16、25、49、100、500、628、752、888、988 株·m<sup>-2</sup>)。1989–1992 年连续在生长季 (4–9 月) 测定羊草个体与种群的生物量、高度、叶面积、根系半径及小气候的太阳辐射强度、水分、温度、营养成分与土壤碱化度等。将获得的数据处理后带入模型运算。

### 2.2 模型

植物群落中任意一株植物形成的生态场, 沿任意方向以其作用半径或距离  $r$  为变量, 可求得不同的连续动态变化的生态势值。生态场梯度 ( $\nabla$ ) 可定义为: 生态势沿任意方向的变化率, 记作:

$$\nabla = \text{grad } \psi(r) = \left| \frac{\partial \psi}{\partial r} \right| \quad (1)$$

其中,  $\psi$  为生态势,  $r$  为作用半径或距离。

梯度是生态场的特征参数之一, 其单位经量纲运算为  $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ 。在实际梯度求导时, 为了运算方便, 本文省其单位。

引入生态场梯度概念后, 就能定量刻划植物生态场的空间作用变化率。植物个体与种群由于形态与分布的差异, 存在冠场 (地上部) 与根系场 (地下部), 场梯度变化规律亦不同。应用式 (1) 与植物地上部和地下部生态势模型, 可求导羊草个体冠、场与根系场的梯度方程。羊草冠场生态势模

型为:

$$\psi_1(r) = f_1 e^{(-gr^2)} R/N \quad (f_1 = H/H_{\max}) \quad (2)$$

其中  $f_1$  为冠影响程度,  $H$  为冠高度,  $g$  是 Gaussian 参数,  $R$  是相对生长速率,  $N$  是资源生态位。

冠场梯度 ( $\nabla_1$ ):

$$\nabla_1 = \text{grad } \psi_1(r) = 2k_1 \cdot g \cdot r \psi_1(r) \quad (3)$$

其中,  $k_1$  为模型系数, 无实际意义。求  $\nabla_1$  最大值, 即生态场空间变化率最快的点, 令  $\nabla_1 = 0$ , 则在  $r = \frac{1}{\sqrt{2g}}$  处有最大值  $2k_1 \cdot f_1 \cdot e^{-1/2} \cdot R/N$ 。

显然, 地上部场梯度和植物作用半径 ( $r$ ) 与该点的生态势之积成正比 (式 3); 对于植物生态场中任意给定点, 生态场梯度与该点的生态势成正比。Gaussian 参数 ( $g$ ) 的存在, 表明场梯度与植物本身的生物生态特性密切相关。

羊草根系场生态势模型为:

$$\psi_2(r) = f_2 \frac{e^{(-\beta r^2)}}{1 + e^{(r^2 - \alpha^2)}} R/N \quad (4)$$

$$\beta = B/a, f_2 = B/B_{\max}$$

其中,  $f_2$  为根系影响程度,  $\beta$  为根系消减系数,  $B$  是根系生物量,  $a$  为根系半径。

根系场梯度 ( $\nabla_2$ ):

$$\nabla_2 = \text{grad } \psi_2(r) = k_2 \psi_2(r) \cdot \left[ \beta + \frac{2r e^{(r^2 - \alpha^2)}}{1 + e^{(r^2 - \alpha^2)}} \right] \quad (5)$$

其中,  $k_2$  为模型系数, 无实际意义。求  $\nabla_2$  最大值, 即生态场空间变化率最快的点, 令  $\nabla_2 = 0$ , 则有

$$\beta^2 + 4\beta \frac{r e^{(r^2 - \alpha^2)}}{1 + e^{(r^2 - \alpha^2)}} + \frac{4r^2 e^{(r^2 - \alpha^2)}}{[1 + e^{(r^2 - \alpha^2)}]^2} - 2 \frac{1 + 2r^2}{1 + e^{(r^2 - \alpha^2)}} = 0$$

此方程过于复杂, 用一般常规的数学解析方法难于求解, 但可以通过计算机求得近似解。

植物地下部生态场梯度与生态势成正比 (式 5); 对于给定生态场中一点 ( $r$  确定), 场梯度随生态势增大或降低而变快或减慢。式 5 的根系消减系数 ( $\beta$ ) 反映了羊草根系的生物学形态特性 (分布), 也是根系场梯度的制约因素之一。

## 3 结果与讨论

### 3.1 羊草地上部生态场 (冠场) 梯度变化 通过实验测得的参数与模型运算可获

得羊草冠场的场梯度变化值(图 1). 对于羊草个体或单一羊草植株形成的生态场, 随着与场源植物作用距离的增大, 冠场势逐渐降低, 而场梯度则出现不同的变化规律. 研究表明, 羊草地上部场梯度变化随与场源植物的距离增大而呈规律性变化: 首先梯度由小( $\nabla_1 = 0$ ) 变大, 达到场梯度的最大值( $\nabla_{1max}$ ) 后, 又逐渐由大变小并趋近于零( $\nabla_1 \rightarrow 0$ ).

羊草冠场梯度的变化形成符合 Rayleigh 分布(图 1). Rayleigh 分布属于 Weibull 分布的一种特殊形式<sup>[2]</sup>. 根据 Rayleigh 分布的性质可知, 羊草冠的最大影响程度( $f_1$ ), 相对生长速率( $R$ ) 和资源生

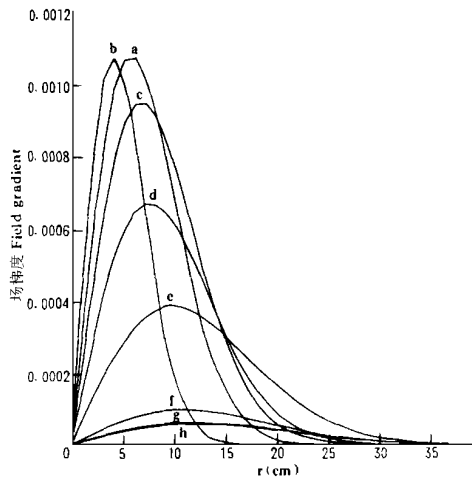


图 1 不同羊草种群密度状态下个体植株的地上部场梯度(平均)变化(1990. 7)

Fig. 1 Change of aboveground field gradient of *A. neurolepidium chinense* (average) under different population density.

a) 密度 Density (1 株 · m<sup>-2</sup>), b) 密度 Density (4 株 · m<sup>-2</sup>), c) 密度 Density (9 株 · m<sup>-2</sup>), d) 密度 Density (25 株 · m<sup>-2</sup>), e) 密度 Density (100 株 · m<sup>-2</sup>), f) 密度 Density (500 株 · m<sup>-2</sup>), g) 密度 Density (628 株 · m<sup>-2</sup>), h) 密度 Density (888 株 · m<sup>-2</sup>). (下同)

态位 ( $N$ ) 决定场梯度变化曲线的高低; Gaussian 参数( $g$ ) 决定场梯度变化曲线形状的宽窄.

从实验与理论分析可见, 在作用距离一定的情况下, 场梯度大小与冠的最大影响程度(或冠高度)、相对生长速率成正比;

与生态位大小成反比; Gaussian 参数呈负指数关系.

实验测得羊草植株在 1- 25 株 · m<sup>-2</sup> 时生长速率大、株冠高, 因而其场梯度最大值较大. Gaussian 参数是反映羊草生物学形态特性的一个参数, Gaussian 参数越小, 株形越窄, 场梯度变化越慢, 其曲线形状愈宽(图 1).

羊草冠场变化的另一个特点是, 种群密度对个体场梯度有很大影响. 例如, 种群密度分别是 1、4、9、25、100、500、628 和 888 株 · m<sup>-2</sup>, 个体场梯度最大值(平均) 分别为 10. 76、10. 78、9. 49、6. 74、3. 89、0. 96、0. 61 和  $0. 58 \times 10^{-4}$ , 而且达到场梯度最大值的作用距离( $r$ ) 亦不同, 分别在 6. 15、4. 10、7. 179、7. 18、10. 256、10. 26、11. 28 和 12. 31 cm 处. 显然, 种群密度越大, 羊草个体场梯度变化越缓慢, 其原因是随着种群密度的增加, 个体高度、冠径与叶面积都呈降低趋势, Gaussian 参数也逐渐下降, 从而导致冠场梯度变化缓慢.

3. 2 羊草地下部生态场(根系场) 梯度变化

羊草个体或单一植株形成的地下部生态场, 其生态势的变化同地上部形式相似. 但是, 两者的变化速度是不同的. 实验结果表明, 根系场梯度变化形式同冠场梯度变化形式迥然不同.

羊草根系场梯度的变化比冠场梯度复杂. 随与场源植物作用距离的增大, 羊草根系场梯度的变化规律是: 作用距离很小时( $r \rightarrow 0$ ), 即在羊草极近处, 场梯度较大; 随羊草作用距离的增大, 场梯度单调递减到最小值( $\nabla_{2min}$ ), 但是这种递减速率极小, 几乎呈直线关系; 而后, 随作用距离的继续增大, 场梯度迅速上升, 达到场梯度的最大值( $\nabla_{2max}$ ); 然后又陡然下降, 趋近于零(图 2). 由图 2 可见, 羊草根系场梯度的变化形

式,不同于地上部梯度的 Rayleigh 分布,它是一种十分复杂的复合分布.冠场梯度只出现一个峰值,即在  $r = \sqrt{1/2g}$  处,而根系场梯度在  $r = 0$  和  $r = a$  (根系半径) 处有两个峰值.

羊草根系场梯度大小除与场源植物作用距离有直接关系外,还同生态势、根系半径、根系消减系数( $\beta$ )相关.对于根系场中任意给定点,该处的场梯度与生态势成正比比例变化,生态势越大,场梯度越大;生态势越小,场梯度越小.当然,决定根系生态势的各种因素,例如根系生物量、相对生长

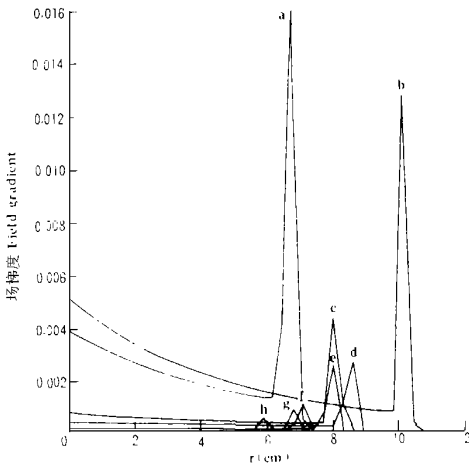


图2 不同羊草种群密度状态下个体植株的地下部场梯度(平均)变化(1990.7)

Fig. 2 Change of underground field gradient of *Aneurolepidium chinense* (average) under different population density.

速率、根系消减系数和资源生态位均影响场梯度的大小,其影响效果同地上部冠场有相似的变化趋势.

实验分析表明,羊草根系场梯度的变化对根系半径( $a$ )反应敏感.在场源植物作用距离等于根系半径处(根系边际),场梯度值最大.例如,不同种群密度状态下,羊草个体根系场梯度值达到最大时的作用距离分别是 6.77、10.15、8.00、8.62、8.00、7.08、6.77 和 5.85cm( $r = 0$  除外),其梯度值分别是 158.95、126.85、43.14、26.14、

10.29、25.44、8.43 和  $5.35 \times 10^{-4}$ .由此说明,根系场梯度在植物根际处变化最大,这一区域的高梯度值又反映羊草地下部根系生态势在该处的最大变化率.影响羊草根系场梯度的另一个重要参数是根系消减系数(以根系生物量与根系半径之比,  $\beta = B/a$  表示), $\beta$ 体现了羊草根系的形态分布特性,它的大小同场梯度的峰值及整体高低呈间接正比例关系.

种群密度对羊草个体根系场梯度的影响十分明显.密度增高,场梯度值有降低的趋势.从图2可看出,密度高于 25 株  $\cdot m^{-2}$  时,即出现这种变化趋势.种群密度对根系场梯度的影响,主要是由于种群密度增加而使羊草个体的根系生物量和根系半径降低所致.实验结果也说明,种群密度对场梯度的作用,对地上部与地下部效果相似.

### 3.3 羊草生态场的收敛性

对羊草个体生态场生态势,特别是场梯度的分析表明,羊草生态场具有收敛性.羊草种群中,场源植物的生长处都具有各自最大的生态势值.随着场源植物作用距离的增大,无论是冠场还是根系场,生态势都呈单调递减趋势,并以  $\psi(r) = 0$  为渐近线趋近于零.从地上部生态势函数(Gaussian 分布)和地下部生态势函数(Fermi-Dirac 分布)的函数性质分析, $r$  增大时, $\psi(r)$  逐渐降低,说明场势的作用与分布具有收敛特点.

虽然羊草冠场与根系场中生态势随作用距离增大呈递减趋势,但是,即使是同一株羊草其冠场与根系场生态势减小的速率也不一样,减小速度的变化差异更大.本文提出用生态场梯度刻画生态势的动态变化形式,因此,场梯度的大小直接反映了场的收敛速度.

羊草冠场与根系场收敛速度差异较大.例如,单株羊草形成的生态势,距离羊

草(茎轴与根系轴处) 0cm 处, 地上部  $102.00 \times 10^{-4}$ , 地下部  $161.78 \times 10^{-4}$ ; 距离羊草 1.00cm 处, 地上部  $100.45 \times 10^{-4}$ , 降低 1.52%, 地下部  $133.65 \times 10^{-4}$ , 降低 17.39%; 距离羊草 7.00cm 处, 地上部  $48.20 \times 10^{-4}$ , 降低 52.75%, 地下部  $0.42 \times 10^{-4}$ , 降低 99.74%; 距离羊草 14.00cm 处, 地上部  $5.08 \times 10^{-4}$ , 几乎降低 95.02%, 地下部  $2.64 \times 10^{-69}$ , 降低 100%。可见, 地下部生态势虽然较地上部高(场源处), 但是地下部降低的速度或收敛速度快, 地下部在 6.90cm 处与地上部 14.00cm 处的势值近似。这些比较结果可由两者场梯度对比直接得到。

从理论上分析(式 2、4), 植物生态场势, 当  $r$  时,  $\psi(r) \rightarrow 0$ 。这说明植物生态场的作用可以波及到无限远处, 这对理解植物群体(如一片草原或森林), 以及对一定地域的环境影响很有意义。然而植物生态场的收敛特点, 又表明植物生态场或生态势存在一定的有效作用范围。由此证明植物作用范围的有效性与植物群体分布的

间断性。

研究羊草生态场梯度的变化规律及场作用的收敛性, 可以从植物相互作用的角度, 深入揭示种群中个体的作用范围、空间配置格局及其变化机制。

#### 参考文献

- 1 王德利. 1991. 生态场理论——物理生态学的“生长点”. 生态学杂志, 10(6): 39–43.
- 2 方开泰、许建伦. 1987. 统计分布. 科学出版社, 北京.
- 3 欧维义. 1983. 场的数学描写方法. 吉林人民出版社, 长春, 19–22.
- 4 张秋光. 1983. 场论(上册). 地质出版社, 北京.
- 5 Hsin-I Wu, Sharpe, P. J. H. et al. 1985. Ecological field theory: a spatial analysis of resource interference among plants. *Ecol. Modelling*, 29: 215–243.
- 6 Penridge, L. K., Walker, J. et al. 1987. RESCOMP: A resource competition model to simulate the dynamics of vegetation cover. CSIRO Div. of Water & Land Resource Tech. Memorandum 87/5, Canberra.
- 7 Sharpe, P. J. H., Walker, J. et al. 1986. Spatial consideration in physiological models of tree growth. *Physiology*, 2: 403–421.
- 8 Walker, J., Crapper, P. F. et al. 1988. The crown-gap ratio (C) and crown cover the field study. *Aust. J. Ecology*, 13: 101–108.
- 9 Walker, J., Sharpe, P. J. H. et al. 1988. Ecological field theory: the concept and field tests. *Vegetatio*, 83: 81–95.