

亚热带中山地区草芦无性系种群的密度制约*

杨允菲 (东北师范大学国家草地生态工程实验室, 长春 130024)
傅林谦 (中国农业科学院畜牧研究所, 北京 100094)

【摘要】 亚热带中山立地条件下草芦无性系种群密度制约的定量分析结果表明, 不同生长时期草芦无性系种群的平均蘖重、平均蘖叶重和平均蘖茎重均随着密度的增加呈幂函数下降。在开花期, 种群的生殖生长已经受到种群的密度制约, 营养蘖的生长不仅受到其密度制约, 而且更大强度地受到种群的密度制约。不同生长时期种群的死亡率与密度之间均呈极显著负相关。

关键词 草芦 数量性状 密度制约 无性系种群

Density dependence of *Phalaris arundinacea* clonal population on middle mountain region of subtropical zone of China. Yang Yunfei (National Laboratory of Grassland Ecological Engineering, Northeast Normal University, Changchun 130024), Fu Linqian (Institute of Animal Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094). -Chin. J. Appl. Ecol., 1997, 8(1): 77 ~ 82.

The quantitative analysis on the density dependence of *Phalaris arundinacea* clonal population on middle mountain regions of subtropical zone of China shows that mean tiller weight, mean weight of leaves per tiller and mean stem weight per tiller are decreased in power function with the increase of population density at different growing stages. At flowering stage, the reproductive development is restricted by the population density, and the vegetative growth not only by the tiller density, but also strongly by the population density. The death rate of population is negatively correlated with its density at different growing stages.

Key words *Phalaris arundinacea*, Quantitative character, Density dependence, Clonal population.

1 引言

在大面积单一种植物生长中, 由于空间和环境资源所限, 植物经常发生种内竞争, 同时发生种群调节。种群调节通常是通过密度制约过程来实现的。60年代以来, 国外学者对密度制约开展了广泛研究^[9~18], 至今仍是植物种群生态学的研究热点, 而国内这方面研究较少, 除了对个别农作物^[1,5]和天然草原植物^[2~4]作过报道外, 对栽培牧草迄今尚未见报道。草芦

(*Phalaris arundinacea*) 是长根茎型多年生禾草, 无性繁殖力强, 适应性广, 在土壤 pH 4.9 ~ 8.4 范围内生长良好, 在适宜环境条件下可形成单优群落, 是我国南、北方天然草地补播的优良牧草, 也是降水量较少、土壤条件差的荒山坡地建立人工草地的理想草种之一。因此, 栽培条件下草芦无性系种群的密度制约规律研究, 可为草芦的生产、开发利用提供科学依据。

* 国家“八·五”科技攻关及国家自然科学基金资助项目。

1995年5月2日收稿, 1996年1月22日接受。

2 自然概况与研究方法

2.1 自然概况

本项研究在湖北省宜昌县百里荒亚热带中山示范牧场进行(30°51'N, 111°31'E). 海拔 1200 m. 土壤为山地黄壤, pH 值 5 ~ 6^[6].

样地设在山间平坦的试验田内, 面积为 0.2 hm². 该试验地曾在 1986 ~ 1989 年引种草芦等 12 种禾本科牧草的 25 个品种及白三叶等 5 种豆科牧草的 16 个品种, 进行了 3 ~ 4 年生物学特性和生产性能的连续观测^[6], 以后仍作某些定期的测定和定期刈割. 但近几年未作杂草防除或清除其它种侵入小区的系列管理, 任其自然演替. 目前原始的品种小区已不明显, 许多小区仅残存个别株丛. 草芦在播种小区之外已广泛生长分布形成单优小群落. 由于白三叶的广泛蔓延, 整个试验地在进入生长季后, 盖度很快达到 100%.

2.2 研究方法

表 1 不同生长时期草芦无性系种群的数量特征 (n= 20, 25 cm × 25 cm)

Table 1 Quantitative characters of clonal population of <i>Phalaris arundinacea</i> in different growth stages						
项 目	月 份	最大值	最小值	平均值	标准差	标准误
Item	Month	Max.	Min.	Mean	SD	SE
密 度 Density(D)	6	110	46	73.1	19.56	4.37
	8	188	48	111.3	36.34	8.12
枯死蘖数 Dead tillers	6	102	12	43.1	21.96	4.91
	8	75	6	41.5	15.59	3.49
生殖蘖数 Sexual tillers	6	50	11	30.3	10.44	2.33
营养蘖数 Vegetative tillers (DVT)	6	85	0	42.8	21.68	4.85
生产量 Yields (g, Y)	6	215.3	66.7	106.3	33.75	7.55
	8	74.4	31.9	57.7	16.93	3.78
生殖蘖生产量 Yields of sexual tillers (g)	6	200.5	38.9	85.4	38.94	8.71
营养蘖生产量 Yields of vegetative tillers(g)	6	54.8	0	20.8	12.18	2.72
叶生产量 Yields of leaves (g, YL)	6	39.0	15.2	22.7	4.88	1.09
	8	43.3	12.3	26.7	8.48	1.90
茎生产量 Yields of stems (g, YS)	6	176.3	45.2	83.5	29.91	6.69
	8	45.6	14.2	31.1	9.77	2.18
平均蘖重 Mean tiller weight (g, MW)	6	3.473	0.607	1.579	0.751	0.168
	8	1.148	0.258	0.574	0.260	0.058
平均蘖叶重 Mean leaf weight per tiller (g, MLW)	6	0.630	0.196	0.333	0.119	0.027
	8	0.489	0.119	0.262	0.113	0.025
平均蘖茎重 Mean stem weight per tiller (g, MSW)	6	2.970	0.411	1.247	0.648	0.145
	8	0.659	0.126	0.312	0.154	0.035
平均生殖蘖重 Mean weight per sexual tiller (g, MWST)	6	4.009	1.685	2.821	0.549	0.123
平均营养蘖重 Mean weight per vegetative tiller (g, MWVT)	6	1.459	0.233	0.548	0.321	0.074
死亡率 Percent of dead tillers (% , DP)	6	61.45	9.16	33.86	13.33	2.98
	8	53.45	20.51	34.96	9.70	2.17
抽穗率 Earing percent (% , EP)	6	100	15.73	44.44	20.80	4.65

注: 最大和最小观测值是反映实际测定的数值范围; 平均值可作为样本的代表值, 也可看作位于样本中间位置的数值; 标准差反映性状在样本内的变异度; 标准误是估计置信度在 95% 时性状指标所波动的幅度.

供试材料为 1986 年引种的草芦 2 个品种, 从美国引进的 Vantage 和 Rise. 由于几年来种子的交叉传播, 每年总有一些种子萌发并存活下来, 而品种之间在形态上又难以识别, 所以, 本研究将其 2 个品种作为同一种群广泛取样.

1994 年 6 月 10 日, 在草芦开花期进行第 1 次取样; 8 月 24 日对在 5 月 10 日于草芦孕穗期所刈割的再生草进行第 2 次取样. 在单优小群落内随机布样方, 20 次重复. 取样面积为 25 cm × 25 cm. 齐地面剪下, 回室内逐样方计数活的蘖数和死亡蘖数. 第 1 次取样按生殖蘖、营养蘖和当年死亡蘖分别计数, 第 2 次取样的死亡蘖为刈后再生死亡蘖. 将各样方的生殖蘖及营养蘖的叶与茎均分置烘干称重.

将 2 次取样测定的结果分别进行多重的相关性分析, 在直线 $y = a + bx$ 、指数 $y = ae^{bx}$ 、幂 $y = ax^b$ 、变形双曲线 $y = a + b/x$ 4 种函数关系中, 选择有普遍意义的一个作为各性状之间相互联

系的定量化描述模型。

3 结果与分析

3.1 不同生长时期无性系种群数量特征

3.1.1 诸数量性状的统计分析 从表 1 可见, 2 个生长时期的密度有明显差异, 以平均值估计, 6 月比 8 月减少 34. 3%, 但生产量却比 8 月增加 84. 2%, 其中叶生产量的差异不明显, 茎生产量则为 8 月的 2. 68

表 2 不同生长时期草芦无性系种群诸数量性状的相关系数

Table 2 Correlation coefficients of quantitative characters on clonal population of *Phalaris arundinacea* in different growth stages (n= 20)

项 目 Item	D	Y	YL	YS	MW	MLW	MSW
密度 D	1	0. 139	0. 174	0. 091	-0. 684	-0. 642	-0. 681
生产量 Y	-0. 121	1	0. 916	0. 937	0. 553	0. 591	0. 498
叶生产量 YL	0. 063	0. 815	1	0. 718	0. 429	0. 573	0. 303
茎生产量 YS	-0. 147	0. 996	0. 756	1	0. 585	0. 526	0. 599
平均蘖重 MW	-0. 653	0. 797	0. 536	0. 812	1	0. 962	0. 980
平均蘖叶重 MLW	-0. 720	0. 627	0. 617	0. 607	0. 886	1	0. 887
平均蘖茎重 MSW	-0. 624	0. 809	0. 508	0. 829	0. 996	0. 844	1

注: 对角线下方为 6 月取样, 对角线上方为 8 月取样。

叶与茎的生长产生制约作用。

3.2 不同生长期无性系种群的密度制约

3.2.1 平均单蘖重的密度制约 不同生长时期草芦无性系种群的平均单蘖重与其密度之间呈幂函数关系(表 3、图 1)。从表 3 可见, 草芦无性系种群的平均单蘖重在 6 月和 8 月分别随着密度的增加, 以幂值 $b_6 = -1. 1173$ 和 $b_8 = -0. 8458$ 规律地下降。若以 b 值来反映其制约强度, 则不难发现,

表 3 不同生长时期草芦无性系种群诸数量性状之间相关模型的参数及其显著性检验(n= 20)

Table 3 Parameters of correlation models among quantitative characters of clonal population of *Phalaris arundinacea* in different growth stages and the significance tests(n= 20)

X	Y	月份 Month	方程 Equation	a	b	r	F
密度 D	平均单蘖重 MW(g)	6	P	168. 3739	-1. 1173	-0. 6858	15. 97
		8	P	26. 9245	-0. 8458	-0. 7111	18. 42
	平均蘖叶重 MLW(g)	6	P	16. 0480	-0. 9227	-0. 7424	22. 14
		8	P	8. 3724	-0. 7626	-0. 6322	11. 99
	平均蘖茎重 MSW(g)	6	P	122. 4998	-1. 1294	-0. 6866	16. 05
		8	P	20. 3230	-0. 9202	-0. 7303	20. 57
	抽穗率 EP(%)	6	H	-3. 1936	3242. 85	0. 6310	11. 91
	平均生殖蘖重 MWST(g)	6	L	3. 9425	-0. 0154	-0. 5467	7. 67
	死亡率 DP(%)	6	L	65. 5406	-0. 4337	-0. 6366	12. 26
		8	L	55. 1932	-0. 1819	-0. 6815	15. 61
营养蘖密度 DVT	平均营养蘖重 MWVT(g)	6	H	-0. 0939	44. 8472	0. 5295	6. 62
		6	H	0. 2591	9. 9924	0. 5805	8. 64

注: L 为线性函数 $y = a + bx$, H 为变形双曲线函数 $y = a + b/x$, P 为幂函数 $y = ax^b$ 。

倍. 这主要是在 6 月种群的生殖蘖占有较大比重的缘故。

3.1.2 诸数量性状的相关性分析 从表 2 可见, 不同生长时期草芦无性系种群的生产量及其叶、茎生产量与密度之间均无明显的相关性, 表明不同生长时期的密度对种群生产量的影响均较小, 而平均蘖重、平均蘖叶重、平均蘖茎重与密度之间均呈极显著负相关, 说明密度对单蘖乃至单蘖的

平均单蘖重所受到密度制约, 在 6 月上旬开花期为 8 月下旬再生草的 1. 3 倍。

3.2.2 光合器官和非光合器官的密度制约

不同生长时期草芦无性系种群的平均蘖叶重及平均蘖茎重与其密度之间均呈幂函数关系(表 3、图 2)。从表 3 中的 b 值可见, 不同生长时期平均蘖茎重的密度制约强度均比平均蘖叶重的大, 6 月和 8 月分别增加月 22. 4% 和 20. 7%。由此表明, 无论是处

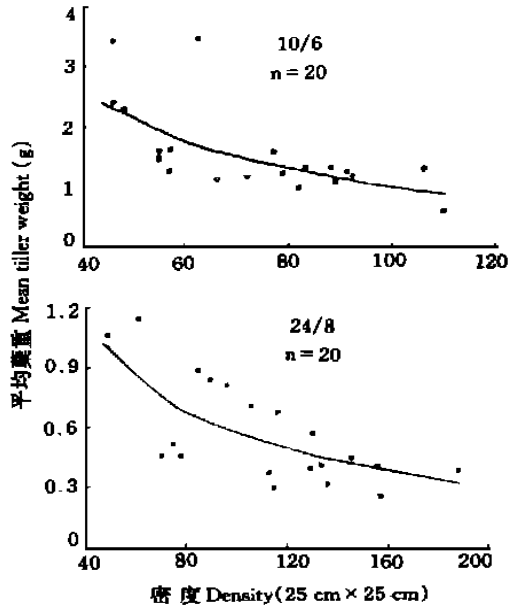


图 1 不同生长期草芦无性系种群的平均单蘖重与密度的关系
Fig. 1 Relationship between mean tiller weight and density of clonal population of *Phalaris arundinacea* in different growth stages.

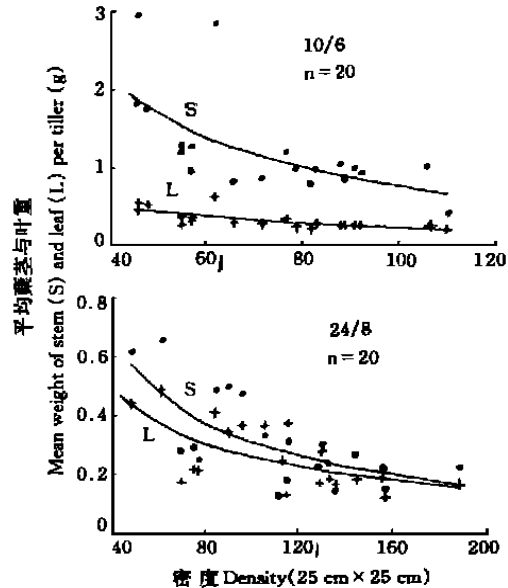


图 2 不同生长期草芦无性系种群的平均单蘖叶及茎与密度的关系
Fig. 2 Relationship between mean weight of leaves and stems per tiller and density of clonal population of *Phalaris arundinacea* in different growth stages.

于旺盛生长阶段的开花期, 还是刈割后经过 100 d 的再生生长过程, 密度增加均不利于单蘖茎的生长。

3.2.3 开花期营养生长的密度制约 开花期草芦无性系种群的平均营养蘖重与种群密度及营养蘖密度之间相关程度最高的均为变形双曲线函数关系(表 3、图 3)。在此, 变形双曲线 a 值的生物学意义是平均营养蘖重将渐近的最小数值。从表 3 拟合的参数可见, 当种群密度充分大时, 营养蘖将难以生长(a 为负值), 而当营养蘖密度充分大时, 平均营养蘖重将降至 0.2591 g。由此表明, 开花期草芦无性系种群平均营养蘖重的密度制约强度远远大于营养蘖的密度制约强度。

3.2.4 开花期生殖生长的密度制约 开花期草芦无性系种群的抽穗率及平均生殖蘖重与密度之间分别为变形双曲线函数和直线函数关系(表 3、图 4)。从表 3 的方程参数可见, 随着密度的增加, 平均生殖蘖重以

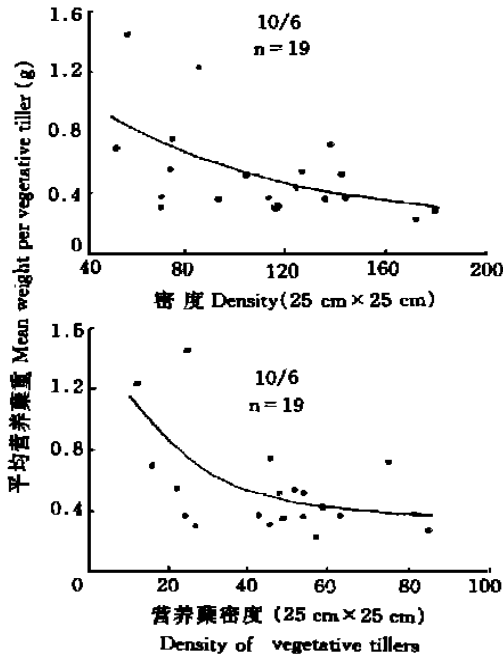


图 3 开花时期草芦无性系种群平均营养蘖重与种群密度及营养蘖密度的关系
Fig. 3 Relationship between mean weight per vegetative tiller and density of both total and vegetative tillers of clonal population of *Phalaris arundinacea* in flowering stage.

= - 0.0154 g 的速率直线下降; 变形双曲线 a 出现负值表明, 在理论上, 当密度增大到 900 个蘖/ 25 cm × 25 cm 以上时种群将

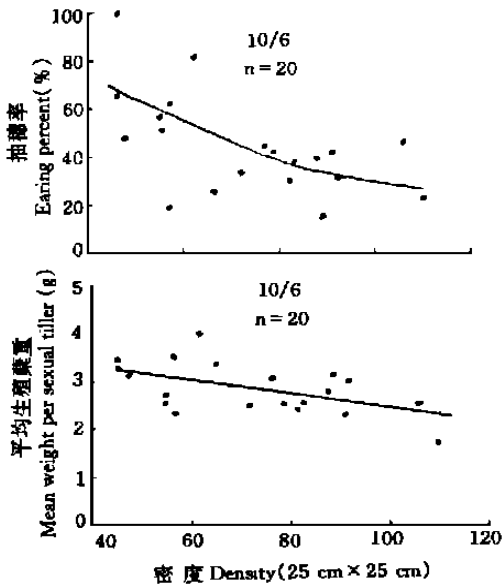


图 4 开花时期草芦无性系种群的抽穗率和平均生殖蘖重与密度的关系
Fig. 4 Relationship between earing percent and mean weight per sexual tiller and density of clonal population of *Phalaris arundinacea* in flowering stage.

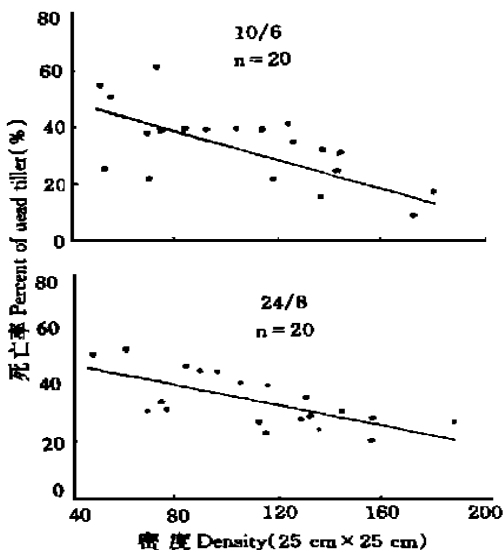


图 5 不同生长时期草芦无性系种群的死亡率与密度的关系
Fig. 5 Relationship between percent of dead tillers and density of clonal population of *Phalaris arundinacea* in different growth stages.

难以进入生殖生长。
3.2.5 死亡与密度的关系 在 6 月上旬开花期和 8 月下旬再生草的样本调查中, 草芦无性系种群死亡的绝对数量指标(死亡蘖数)与密度之间均无明显的相关性, 而死亡的相对数量指标(死亡率)则与密度之间呈极显著的负相关。经进一步回归分析, 2 次样本调查中的死亡率与密度之间相关程度最高的均为直线函数关系(表 3、图 5)。从表 3 的方程参数可反映出, 随着密度增加, 6 月和 8 月调查样本中的死亡率分别以 $b_6 = - 0.4337\%$ 和 $b_8 = - 0.1819\%$ 的速率直线下降。从 2 个 b 值看, 6 月的下降速率是 8 月的 2.4 倍。由此表明, 密度增大将导致死亡率下降, 这种密度越小死亡率越高现象在草芦无性系种群的开花期比 8 月再生草中更为突出。

4 讨 论

根据经典的密度制约原则^[8], 当幂值 $b = - 1$ 时, 种群恰好达到环境容纳量, 此时在各种密度下种群的总生产量均相同; 当 $b > - 1$ 时, 种群尚未达到环境容纳量, 种群的总生产量将随着密度的增加而增加; 当 $b < - 1$ 时, 种群已超过环境容纳量, 此时种群的总生产量将随着密度的增加而减少。草芦无性系种群平均单蘖的密度制约, 在开花期的幂值 $b_6 = - 1.1173$, 表明此时种群已经超过了环境容纳量, 密度对其总生产量已经产生了抑制性作用。而 8 月再生草的幂值 $b_8 = - 0.8458$, 表明此时种群尚未达到环境容纳量, 密度的增加将有利于总生产量提高。然而, 相关分析的结果反映出这 2 次取样的生产量与密度之间均无明显的相关性, 表明这 2 个时期种群均处于接近环境容纳量的生长阶段。

草芦无性系种群的死亡, 也是种群自我调节的结果。从表 1 可见, 平均单蘖重的

最大和最小值之间在 6 月相差 4.7 倍, 8 月相差 3.5 倍, 反映样方之间有较大差异; 至开花期, 平均生殖蘖重的最大值与平均营养蘖重的最小值之间相差 16.2 倍, 反映生殖蘖的生产力更加悬殊地高于营养蘖生产力的; 在开花期, 个别样方中仅有生殖蘖存活, 反映了在种内竞争中其营养蘖已全部死亡. 从死亡率与密度之间拟合方程参数 b 值所携带的信息看, 6 月为 8 月的 2.4 倍, 反映种群调节的死亡现象在 6 月开花期尤为突出. 开花期种群的抽穗率与密度之间呈显著负相关. 密度越小, 生殖蘖所占的比重就越大, 从而引起各蘖之间的竞争力增大, 导致弱小营养蘖大量死亡. 草芦为长根茎型禾草, 大多相邻的蘖均有着较为密切的内在联系. 根据植物的营养物质具有优先供应的原则^[7], 特别是在开花期, 种群的生殖蘖正处于旺盛的生长与养分积累时期, 通过根茎所输送的大量养分将不断地优先向生殖蘖转移, 致使弱小营养蘖大量死亡. 这可能就是草芦无性系种群调节的死亡在 6 月开花期尤为突出的生物学和生理学根源. 有关草芦根茎的无性繁殖策略以及在种群调节中的养分运输过程尚有待进一步研究.

5 结 论

5.1 至 6 月开花期和刈割再生草经过了 100 d 的生长过程, 草芦无性系种群的密度对其生产量均无明显影响, 但对单蘖乃至单蘖的叶与茎的生长均产生了制约作用, 平均单蘖重、平均蘖叶重、平均蘖茎重均随着密度的增加呈幂函数下降.

5.2 至 6 月开花期, 草芦无性系种群的生殖生长已受到种群的密度制约, 营养蘖的生长不仅受其营养蘖的密度制约, 而且更大强度地受到种群的密度制约.

5.3 草芦无性系种群的死亡率是随着密

度的增加呈直线函数下降, 这种密度越小死亡率越高的种群调节, 在 6 月开花期比 8 月再生草中更为突出.

致谢 承蒙张坚中研究员大力帮助, 特此谢忱.

参考文献

- 1 王天铎、雷宏淑. 1961. 密植田中水稻、小麦蘖数消长规律的分析. 实验生物学报, 7(3): 207 ~ 226.
- 2 杨允菲、张宝田. 1992. 松嫩平原碱化草甸天然虎尾草种群密度制约特征的研究. 生态学报, 12(3): 266 ~ 272.
- 3 杨允菲、张宝田、张宏一. 1993. 松嫩平原碱化草甸天然角碱蓬种群密度制约的分析. 草业学报, 2(4): 1 ~ 6.
- 4 杨允菲、张宏一、张宝田. 1994. 松嫩平原碱化草甸天然碱地肤种群的密度制约规律. 植物生态学报, 18(1): 23 ~ 33.
- 5 莫惠栋. 1980. 种植密度和作物产量——产量和密度的数量关系及其分析. 作物学报, 6(3): 147 ~ 160.
- 6 夏亦莽、刘海泉、黄文惠. 1992. 百里荒示范牧场牧草引种试验报告. 亚热带地区中高山草地开发研究. 北京: 中国农业科学技术出版社, 33 ~ 38.
- 7 潘瑞炽、董惠得. 1979. 植物生理学(上册). 北京: 人民教育出版社, 194 ~ 209.
- 8 Silvertown, J. W. (祝宁等译). 1987. 植物种群生态学导论. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 150 ~ 169.
- 9 Briske, D. D. and Butler, J. L. 1989. Density-dependent regulation of ramet populations within the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*: interclonal versus intracolonial interference. *J. Ecol.*, 77: 963 ~ 974.
- 10 Fowler, N. A. 1986. Density-dependent population regulation in a Texas grassland. *Ecology*, 67: 545 ~ 554.
- 11 Hutchings, M. J. 1979. Weight density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the $-3/2$ power law. *J. Ecol.*, 67: 21 ~ 33.
- 12 Kays, S. and Harper, J. L. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Ecol.*, 62: 97 ~ 105.
- 13 Pitelka, L. F. 1984. Application of the $-3/2$ power law to clonal herbs. *Am. Nat.*, 123: 442 ~ 449.
- 14 Taylor, D. R. and Aerssen, L. W. 1989. The density dependence of replacement series competition experiments. *J. Ecol.*, 77: 975 ~ 988.
- 15 Watkinson, A. R. 1980. Density-dependence in single species population of plants. *J. Theor. Biol.*, 83: 345 ~ 357.
- 16 Weller, D. E. 1987. A reevaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning. *Ecol. Monogr.*, 57: 23 ~ 43.
- 17 White, J. and Harper, J. L. 1970. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *J. Ecol.*, 58: 467 ~ 485.
- 18 Yoda, K. et al. 1963. Self-thinning in over-crowded pure stands under cultivated and natural condition. *J. Biol. Osaka City Univ.*, 14: 107 ~ 129.