

不同水分条件下春小麦能量利用与密度的关系

邓建明¹, 张晓艳¹, 王根轩^{1,2,*}, 魏小平¹, 赵长明¹

(1. 兰州大学干旱与草地农业生态教育部重点实验室, 兰州 730000; 2. 浙江大学生命科学院, 杭州 310029)

摘要: 密度制约是植物种内竞争效应之一。叶面是植物与外界环境交换物质、能量的有效渠道之一, 叶面积指数是植物种群资源利用率和维系植物碳平衡的重要指标。以叶面积指数为测度, 测定不同土壤水分条件下叶面积指数与密度间的关系来判定春小麦有效能量利用与密度间的关系, 并得知小麦在营养生长期(抽穗期以前)各水分条件下的叶面积指数均随种植的密度递增, 而在抽穗期叶面积指数明显下降, 在高密度区(4000 ~ 10000)尤为明显, 且密度 1000 ~ 10000 的叶面积指数趋于稳定。从拔节期到成熟期水分条件正常的叶面积指数比干旱处理的明显要高, 而且主要表现在高密度区, 但是它们的变化趋势基本一致。结果表明春小麦的穗粒数、千粒重和产量的变化趋势也是和叶面积指数一致的, 这充分反映了叶面积指数与植物种群资源利用率或生物量有着密切的关系, 同时表明干旱胁迫抑制了植物群落的能量利用。因此, 对植物叶面积的研究将对探讨植物物质能量交换的平衡规律具有重要的意义。

关键词: 能量利用; 叶面积指数; 密度; 叶面积系数; 干旱; 能量守恒

文章编号: 1000-0933(2006)07-2281-07 **中图分类号:** Q142, Q945 **文献标识码:** A

The relationship between the energy use and densities of spring wheat under the different moisture levels

DENG Jian-Ming¹, ZHANG Xiao-Yan¹, WANG Geng-Xuan^{1,2,*}, WEI Xiao-Ping¹, ZHAO Chang-Ming¹ (1. Key Laboratory of Arid and Grassland Agroecology of Lanzhou University, Ministry of Education, Lanzhou 730000, China; 2. School of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2281 ~ 2287.

Abstract: The density restriction is one of population competition effects. Leaves are the critical organs for plants to exchange matter and energy with the outside environment. Therefore, the leaf area index (LAI) is an important parameter to describe how plant populations use the resources and maintain a positive carbon balance. Therefore, the present paper takes into account the density, leaf area coefficient and leaf area index of spring wheat as the major variables and measures the relationship between the density and the leaf area index under two different soil water content levels (i.e. the Drought treat and the Control). The sowing density gradient is designed as 1, 10, 100, 1000, 4000, 10000 m⁻² at each soil moisture level. Our experiment results are as follows: (1) the actual density of the populations with the sowing density of 1000 m⁻² is consistent from three-leaf stage to ripening stage under both the Drought treatment and the Control, but those with the sowing density 4000 ~ 10000 m⁻² begin to decline rapidly after elongation stage, i.e. accruing self-thinning; (2) the leaf area indexes of spring wheat increase with the increase of sowing density under two soil moisture levels during the nutritional growing period (i.e. before the heading stage); (3) but the leaf area indexes begin to drop obviously in the heading stage, especially in the high density regions (4000 ~ 10000 m⁻²), and the leaf area index curves tend to smoothen from sowing density 1000 to 10000 (the LAI is about 8 and 12 under the Drought treat and the Control, respectively); (4) from elongation stage to the ripening stage, the leaf area indexes of the Control is notably higher

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170161; 90102015)

收稿日期: 2005-03-14; **修订日期:** 2006-02-28

作者简介: 邓建明(1978 ~), 男, 重庆云阳人, 博士, 主要从事植物生理生态和理论生态研究. E-mail: dengjm02@st.lzu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wanggx@zju.edu.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30170161 and 90102015)

Received date: 2005-03-14; **Accepted date:** 2006-02-28

Biography: DENG Jian-Ming, Ph.D., mainly engaged in physiological ecology and theoretical ecology. E-mail: dengjm02@st.lzu.edu.cn

than that of the Drought, especially in the high density region, however, their trends of change are similar; (5) the trends of the number of grains per tiller, 1000-grain-weight and yield for each sowing density accord with the LAI under different moisture conditions. Our results show that the LAI can reflect the situation of the rate of resource use by plants or the biomass in plant population, at the same time. The variation in LAI also shows how the drought stress restrains the plant population from using energy. Therefore, examination of the leaf area index of plants has significance in exploring the balance law of matter and energy.

Key words: leaf area indexes; density; drought; energy law; leaf area coefficient

叶面积指数是指单位面积上的叶面积总数。它是反映生物量的参数之一,对于作物来说它是反映作物长势和预报作物产量的一个重要参数^[1]。植物叶面也是植物与外界交换物质、能量的有效渠道之一^[2]。在国内,对于有关植物密度与产量,种内或种间竞争的报道不少,如产量-密度关系的经验模型^[3];密度制约死亡率^[4];植物能量和种群密度的异速生长比例^[5]等,还有有关叶面的计算方法和有效光合叶面的报道。但对于利用叶面积指数来明确指示植物有效能量利用与密度的关系还没见相关的报道。

植物密度和竞争的关系一直是生态学领域的研究热点之一。Shinozaki 和 Kira^[6]建立了竞争-密度($C-D$)效应的逻辑斯蒂理论方程。日本生态学家 Yoda^[7]首先提出 $-3/2$ 方植物自疏法则,即: $W = K \cdot N^{-3/2}$, 其中 W 为平均成熟个体生物量, N 为种群密度, K 为常数。这一理论假设提出后,深受广大生态学家的关注,曾被称为生态学的第一基本定律^[8,9]。而后来又有很多学者对这个自疏方程提出许多异议^[10,11]。近年来学者们利用分支结构的机械理论模型推导出自疏指数的理论值应当是 $-4/3$ 而不是 $-3/2$ ^[12,13],这已被很多论文数据所证明^[5,14]。Enquist 等^[5]列举 37 个物种的数据,证明植物个体的资源利用量(Q)大约与植物体重(M)的 $3/4$ 次方呈比例,即, $Q \propto M^{3/4}$ 。另外,在对 251 个种群自疏过程重新分析的基础上,认为最大种群密度($N_{\max}$)也与植物平均个体体重(M)的 $-3/4$ 次方呈比例,即 $N_{\max} \propto M^{-3/4}$ 。由 $N_{\max}$ 和 Q 的表达式可以推出:单位面积的种群资源利用率($N_{\max} Q$)与植物平均体重无关,即: $N_{\max} Q \propto M^{3/4} M^{-3/4} = M^0$,并指出这个植物能量模型适合于任何环境条件下的植物群落^[5,15]。但也有植物生态学家质疑其普适性^[14,16],还有人提出,决定植物自疏的主要因素不是平均个体生物量,而应该是叶面积^[17]。叶面是植物与外界环境交换物质与能量的门户^[2],那么叶面积指数的大小就能直接反映出植物种群资源利用率的情况。所以,本文以春小麦为材料,着重探讨在不同水分条件下叶面积指数与密度的关系。

1 材料和方法

本实验以春小麦为材料(*Triticum aestivum* L. New Cultivar No.3),在实验大棚中分为水分正常(即对照处理:Control)和干旱处理(Drought)两块实验地。在每个水分处理中播种有密度梯度为 1、10、100、1000、4000、10000 的小样方相间而种,每个密度梯度有 4 个重复。小样方面积为 1m^2 ($1\text{m} \times 1\text{m}$),每个样方四边播种了 0.3m 宽、密度相同的保护行。播种密度的设置是通过测定种子的出苗率(96%)和千粒重($(43.74 \pm 1.04)\text{g}$),对于播种密度 1~1000 的直接由种子的出苗率计算所需播种的种子数,而对于播种密度 4000~10000 的,是通过种子的出苗率和千粒重计算出所需播种种子的重量,然后称重进行播种。在三叶前期进行移苗、剪苗等处理,尽可能地使苗数与设置密度一致。

水分正常的实验地中在小麦的分蘖期、拔节期、抽穗期及成熟前期都灌以充足的水分(保持土壤含水量在 $26\% \pm 3\%$),而干旱处理的保持土壤含水量在 $14\% \pm 3\%$ 以满足生命需水的基本需求,并每 7d 监测一次土壤含水量。两实验地其他条件完全一致。

在小麦的三叶期 分蘖期 拔节期 抽穗期,分别对小麦的叶面系数、平均叶面积及相应的实际密度进行测定;在成熟期分别对植株的穗粒数、千粒重和产量分别进行了测定。测定时,在每个样方随机测定 30 株小麦。用干重法测定、计算叶面积系数(在测定叶面积系数时,在不同土壤水分处理的相应密度中随机取样,计算其平均值,而没有进行水分区别);叶面积是运用叶面系数和所测叶片的长、宽计算而得。并对小麦在不同水分条件下各时期的实际密度和叶面积指数进行比较。在测定叶面系数和叶面积时,没有对已死亡或发黄

的叶片进行测定。

2 结果与分析

2.1 小麦各时期各叶位的系数

三叶期及其以前各密度梯度及各水分条件下的小麦长势基本相同,所以对小麦各叶位的系数进行测定时,没有进行密度和水分区别。而在分蘖期以后,密度 1~1000(低密度区)的小麦长势基本一致,而 4000~10000(高密度区)的长势基本一致,但与低密度有着明显区别。所以在分蘖期时对密度 1~1000 和密度 4000~10000 的叶面系数分别进行了测定。但并没有明显的水分条件的差异。在拔节期,低密度的 1~3 叶位的叶片已完全成熟,而高密度的已完全发黄,甚至有的已死亡。中间几个叶位的叶片只是正相关的长大,并没什么形状的突变,顶端两片叶(4~5 叶位)突然长得很宽大,且由叶基部到叶尖部宽度的变化很大。所以叶位 4~5 的叶面系数与其它叶位叶面系数有较大差别;同样在抽穗期只是叶位 6~7 的变化较大(表 1)。而到成熟期时,各叶片都已成熟、枯萎,因此没有进行叶面系数的测定;在计算叶面积时,取的抽穗期相应密度相应叶位的叶面系数的平均值。

表 1 有关小麦各时期各叶位的叶面系数

Table 1 The leaf area coefficient of each leaf-location in the each growth stage

	三叶期 Three-leaf stage		分蘖期 Tillering stage		拔节期 Elongation stage		抽穗期 Heading stage	
密度 Density	1~1×10 ³	4×10 ³ ~1×10 ⁴	1~1×10 ³	4×10 ³ ~1×10 ⁴	1~1×10 ³	4×10 ³ ~1×10 ⁴	1~1×10 ³	4×10 ³ ~1×10 ⁴
叶位 1 leaf-1	0.960±0.08	0.960±0.11	0.869±0.06	0.980±0.13	0.817±0.02	faded	faded	faded
叶位 2 leaf-2	0.874±0.05	0.876±0.12	0.789±0.03	0.922±0.07	0.725±0.01	faded	faded	faded
叶位 3 leaf-3	0.756±0.01	0.756±0.01	0.786±0.01	0.807±0.04	0.812±0.01	faded	faded	faded
叶位 4 leaf-4	—	—	0.825±0.03	—	0.809±0.03	0.913±0.01	faded	faded
叶位 5 leaf-5	—	—	—	—	0.806±0.08	0.905±0.05	0.799±0.05	faded
叶位 6 leaf-6	—	—	—	—	0.804±0.15	0.901±0.07	0.798±0.11	faded
叶位 7 leaf-7	—	—	—	—	—	0.776±0.18	0.901±0.14	0.903±0.08

a 在三叶期以后,低密度区(1~1000)和高密度区(4000~10000)之间的叶面系数有着显著差异($p < 0.01$) The differences between the low density area(1~1000) and the high density area(4000~10000) were significant($p < 0.01$) after the three-leaf stage;—: 表示叶片还没生长出来 The leaf of spring wheat do not develop yet

2.2 小麦在不同水分条件下各时期密度的变化

结果表明各密度梯度样方的实际密度在三叶期与播种密度基本一致。在分蘖期,密度 1~100 的有明显的分蘖现象,平均每株有三株到四株分蘖,导致密度增加。而密度 1000~10000 的基本上没有分蘖现象。但都没有自疏现象的出现,这主要是小麦冠层还没密集闭合,而没达到自疏的条件^[7,18]。到了拔节期以后,低密度(1~1000)的密度没有什么变化,而高密度(4000~10000)的有明显的递减趋势,即出现自疏现象,特别在拔节期至成熟期,小麦死亡现象很严重,又以干旱处理的最为突出(图 1)。不论是干旱处理的还是水分正常的,从三叶期到成熟期播种密度 1000 的既没分蘖现象也没自疏发生,而一直保持不变。到成熟期小麦种群通过自疏,密度急剧下降;干旱处理的播种密度 4000~10000 的实际密度分别只有:2225、2945,水分正常的分别为:2336、2720。而且在密度 10000 的种群中,干旱处理的实际密度比水分正常的实际密度还高。

2.3 小麦在不同水分条件下各个时期叶面指数的变化

根据所测结果可知小麦在三叶期和分蘖期不同水分处理的差别要相对小些(图 2a、b),密度 1~10 的叶面积指数在各个生长期也没明显的水分差异($p < 0.05$)。但在拔节期、抽穗期和成熟期密度 100~10000 的有明显的水分条件的差异性,水分正常的比干旱处理的叶面指数明显要高($p < 0.01$)。在拔节期以后高密度的叶面指数突然下降,尤其是在正常水分条件下(图 2、图 3),水分正常的,从拔节期到成熟期播种密度 4000~10000 的叶面积指数分别从 31.85 降到 5.39,和从 40.82 降到 2.78;干旱处理的分别从 18.43 降到 2.87,和从 31.80 降到 0.87。并在抽穗期各密度的叶面积指数趋于平稳(水分正常和干旱处理的平均叶面积指数分别为 12.80 和 8.76),说明到抽穗期因竞争引起的自疏基本完成,种群结构趋于稳定状态。水分正常小麦的冠层更

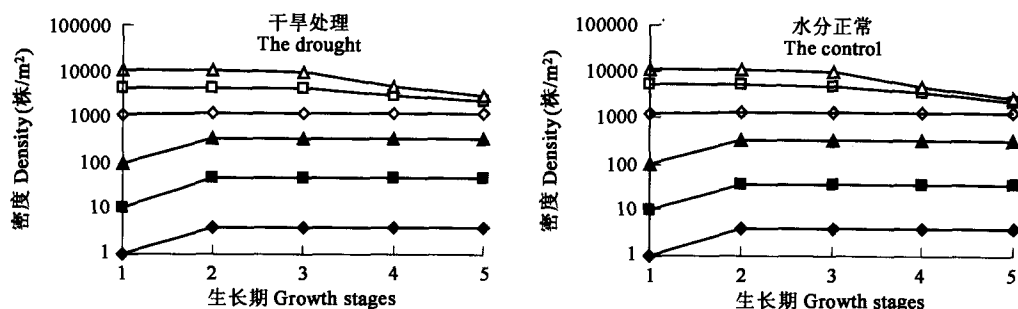


图1 不同水分处理的小麦种群密度随生长期变化

Fig.1 The densities of populations varied with growth stages under the different moisture levels

1, 2, 3, 4, 5 分别表示三叶期、分蘖期、拔节期、抽穗期和成熟期 Express: three-stage, tillering stage, elongation stage, heading stage and ripening stage; ◆、■、▲、◇、□、△ 分别代表种植密度 1、10、100、1000、4000、10000 Express: the sowing densities 1, 10, 100, 1000, 4000, 10000

加密集,空间更加拥挤,所以竞争也更加激烈,导致更多个体死亡,同时表明水分正常的对自然资源的利用率更高。从时间动态来看,各水分条件下小麦的最适结构为密度 1000 左右(密度 1000 的叶面积指数在抽穗期以后均为最高,最后产量也是密度 1000 的最高,见表 2)。从图 1 中的密度变化可知,密度的变化和叶面积指数的变化趋势基本一致。把叶面积指数的变化和相应的密度变化结合分析,可以得知,种群密度的下降正是由于叶面积指数达到一定程度时,矮的个体被遮光,并因遮光而低于光的补偿点,因低于光的补偿点导致个体的同化作用和异化作用失衡,进而导致个体的死亡,即自疏。这也证实了 Westoby & Howell 认为^[19]植物的自疏是由叶面积驱动的观点。实验结果显示高密度的小麦种群密度在拔节期以后迅速下降(即发生自疏),而叶面积指数在拔节期以后同样迅速下降并在抽穗期趋于平衡(图 1~图 3),这与叶面积指数在植物自疏过程中是不变的观点是一致的^[20-22]。

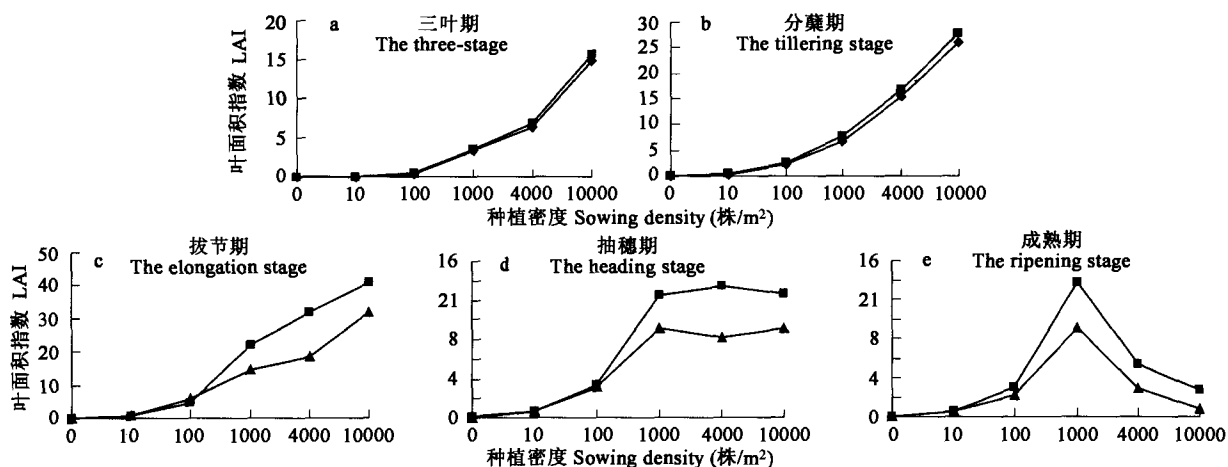


图2 从三叶期到成熟期春小麦在不同条件下叶面积指数

Fig.2 Leaf area indexes (LAI) of spring wheat under the varied moisture levels at different stages

从三叶期到成熟期,从播种密度 100~10000 水分正常的叶面积指数明显地高于干旱处理的 ($p < 0.01$) From the three-leaf stage to the ripening stage, the leaf area indexes of the Control (■) were higher than that of the Drought (▲) in the sowing density 100~10000, especially after the tillering stage ($p < 0.01$)

而从干旱处理和水分正常条件下各时期叶面指数的比较来看,干旱处理的叶面积指数在拔节期以前各时期都随密度的增加而递增。但在抽穗期各水分条件下,密度 1000 的叶面积指数趋近最大值,并和高密度的很接近(图 2d、图 3)。拔节期各密度的叶面积指数均在其它各生长期之上,而抽穗期高密度的还远远在分蘖期之下。这不仅与小麦个体的死亡有关,而且与随着小麦生长,低叶位(叶位 1~3)的叶片已成熟死亡也有关,

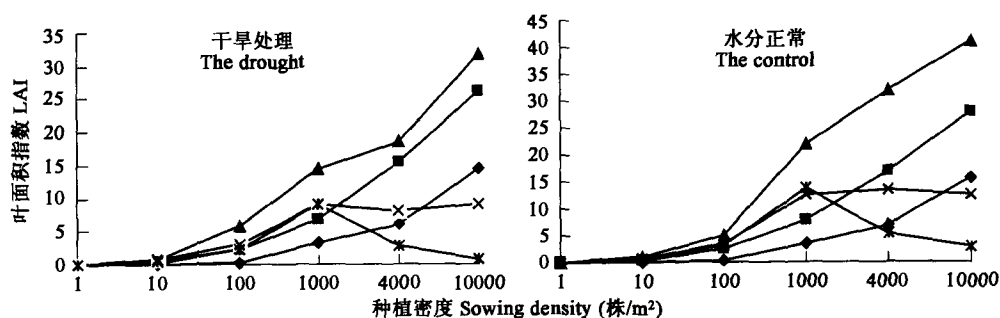


图3 干旱处理和水分正常条件下各时期春小麦叶面积指数的比较

Fig.3 The leaf area indexes of various stages were compared with one another under the Control and the Drought treat

◆, ■, ▲, x, * 分别代表三叶期、分蘖期、拔节期、抽穗期和成熟期 Represent separately the three-stage, the tillering stage, the elongation stage, the heading stage and the ripening stage

尤其是成熟期。如果从能量角度来考虑,那么说明小麦种群在拔节期以前能量的供需关系没有达到平衡,供大于需。促使能量和物质不断积累的过程,也就是同化作用大于异化作用,从而使植物从内在生理上促使个体不断生长,叶面积不断增加。当增加到一定程度时,种群过于密集,空间过于拥挤,以致植物个体的有效光合率(同化作用)不能满足呼吸所耗能量,进而导致大量个体死亡或个体的部分组织器官(如叶片)死亡,直到植物种群中能量达到平衡。水分正常的变化趋势与干旱处理的基本一样(图3)。以上这两个图也反应出各密度小麦在拔节期以前没有明显的自疏现象(即在三叶期和分蘖期没有个体死亡);在时间动态上,反应出密度1000的资源有效利用率最高,也很稳定,即小麦的最适结构为密度1000左右。

2.4 不同土壤水分和种植密度对春小麦产量、千粒重和穗粒数的影响

如表2所示水分正常小麦的穗粒数、千粒重和种群产量在各种种植密度都要比干旱处理的高,同时在水分水平中小麦的穗粒数和千粒重随密度增加而减少。而不同土壤水分小麦种群产量在密度(1~100)明显地随密度增加而增加,从 $13.32 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 增加到 $834.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,但在密度(1000~10000)小麦种群的产量基本上趋于稳定,约 $930 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,没有明显的密度变化,这与叶面积指数的变化趋势是一致的(图2、图3)。这也进一步说明了植物叶面积指数与生物量或产量是密切相关的^[2,23]。从两个不同水分处理的比较来看,表明水分胁迫相当程度地抑制了植物个体的生长,但是它们的变化趋势是一致的,因此这并不影响以叶面积指数作为研究植物群落能量规律的指标。这或许是因为干旱胁迫还不够严重,因为干旱处理小麦种群的冠幅在密度100~10000都是密接状态。

表2 春小麦在不同水分条件下各种种植密度的穗粒数、千粒重和产量

Table 2 The number of the grains of a tiller (N), 1000-grain-weight (W) and yield (Y) of spring wheat for each sowing density under different moisture conditions

密度 Density (m^{-2})	水分正常 Control			干旱处理 Drought		
	N	W (g)	Y ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	N	W (g)	Y ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)
1	78.28 ± 2.48	49.45 ± 1.36	13.32 ± 1.39	76.50 ± 1.39	43.52 ± 1.23	11.72 ± 0.863
10	76.07 ± 3.15	47.85 ± 1.29	135.1 ± 8.78	72.00 ± 3.26	40.78 ± 1.35	125.5 ± 8.965
100	48.33 ± 2.15	45.19 ± 1.69	834.4 ± 43.21	47.78 ± 2.36	41.01 ± 2.37	776.2 ± 43.26
1000	28.46 ± 1.07	38.33 ± 1.23	935.5 ± 75.65	25.50 ± 0.95	35.81 ± 1.98	917.9 ± 87.39
4000	15.66 ± 0.24	34.15 ± 1.06	929.4 ± 62.24	13.42 ± 0.18	31.34 ± 0.97	920.8 ± 86.23
10000	9.000 ± 0.28	29.15 ± 0.31	926.1 ± 48.68	8.929 ± 0.57	31.03 ± 0.57	912.4 ± 36.26

3 讨论

在实验过程中,影响实验结果的因素是多种多样的。而播种的春小麦种子本身及出苗数(最初密度)就有一定的差别,而且各样方的其它生态因子并不能保证是完全一致,如土壤肥力、光照、水分等等。在种群内,这些生态因子的细小差别随着个体生长而被连锁放大,进而导致自疏,即环境引起自疏,在种群间,就会导致种

群的形态、生理指标等产生巨大的差异,这就是《混沌生物学》中讲的所谓“蝴蝶效应”^[24]。结果中,干旱处理的叶面积指数、穗粒数、千粒重和产量与水分正常之间相应的差别主要是由土壤含水量的不同而引起。所以植物种群自疏发生的早与迟,强与弱也和种群所处的环境是密切相关的。同时引申出了自疏的发生究竟是植物的基因引起的还是由环境驱动的问题。作者认为二者兼有。

结果显示:成熟期密度 10000 的实际密度,干旱处理的(2945)比水分正常的(2720)要高。这是由于小麦在这些生长期,不但有密度依赖死亡率或拥挤度依赖死亡率的结果^[4],也有干旱胁迫的作用。也就是种内竞争的效应及其强度不仅依赖于该种群的数量,而且依赖于该种群的空间分布图式^[4]。换句话说,在成熟期密度 10000 的,由于水分正常的个体比干旱处理的个体更大,导致群体空间更拥挤,这样因空间资源胁迫导致水分正常的实际密度比干旱处理的还低。另外,在拔节期以后小麦的病虫害比较严重,尤其是蚜虫;而且水分正常的比干旱处理的要严重些。这在很大程度上影响了小麦的生长,包括小麦的存活率,生长状况等,进而影响了实验结果。

自疏法则的实质就是研究竞争效应,从实验结果看出,不论是密度还是叶面积指数的变化,都是植物竞争效应的体现,也是植物自疏法则的体现。实验中叶面积指数随密度的变化也体现了植物种群的竞争效应,而且叶面积指数大小与产量或生物量的关系很密切^[2,23]。因此,假设 $L = K \cdot N^a$ (L 为成熟植物个体的平均叶面积, K 为常数, N 为密度)为植物新的自疏法则,其中 a 为植物个体平均叶面积与密度间的异速比例指数,趋于或等于常数。Westoby^[19]研究表明 a 为 $-3/2$ 。但是由 Enquist、Damuth 等^[5,25] 提出植物最大种群密度 ($N_{\max}$) 与植物个体生物量 (M) 的 $3/4$ 次方呈比例。West 等^[2] 利用分支结构的机械理论模型推导出光合有效叶面积 (L) 与个体生物量 (M) 的比例关系为: $L \propto M^{3/4}$ 。由上面的关系可以推出植物个体平均叶面积与密度的等式关系为: $L \propto N_{\max}^{-1}$ 。反之,如果在实验研究中能有关系式: $L \propto N_{\max}^{-1}$, 则 Enquist 的植物种群能量守恒定律将得到验证。那么上式中的 a 的值究竟应该是多少呢? 这还有待于生态学家们进行具体的实验研究,和理论上的进一步论证。但在实验中至少体现了冠层密接(密度 1000 ~ 10000)的成熟群落能量利用率是趋于平衡的。

从利用资源角度看,叶片的光合作用是维持植物碳平衡的主要途径^[22],叶面积是植物与外界进行物质与能量交换的门户,所以叶面积指数的大小能够反映植物单位面积资源利用的情况,叶面积指数 A (leaf area index) 与单位面积的种群资源利用率 ($N_{\max} Q$) 成正比,即 $A \propto N_{\max} Q$ 。如果是单位面积的种群资源利用率 ($N_{\max} Q$) 与植物个体平均生物量无关,则叶面积指数在 $N_{\max}$ 处的值应该比较稳定。而从本实验的结果看,各水分条件下的叶面积指数在密度 1000 是比较稳定的,而且在抽穗期密度 1000 以上的叶面积指数趋于平滑。也就是自疏植物种群的叶面积指数是恒定的^[20~22],由上面能量关系式可知,此时每个土壤水分处理的密度 1000 ~ 10000 小麦种群的资源利用率都是相等的。从三叶期到成熟期的时间动态分析,在满足冠幅密闭的小麦种群 (1000 ~ 10000) 中叶面积指数的变化波动幅度最小的是密度 1000 (图 2),在植物种群结构没达到稳定状态前,不论是它的叶面积指数还是单位面积总生物量都处于一个不规则的震荡状态。因此,在实验中春小麦种群的最适结构为密度 1000 左右。反之,也可以通过在相对高的密度区看是否有叶面积指数变化相对很平缓来验证 Enquist (1998) 的能量守恒定律,并确定种群的最适结构。在实验中,密度 1000 ~ 10000 的春小麦种群,不论是干旱处理还是水分正常的都从叶面积指数角度证明了 Enquist 的能量守恒定律。不过水分正常的叶面积指数明显地高于干旱处理的,表明了水分正常的能量利用率要高于干旱胁迫的。但是他们都是在种群冠幅高度密接的情况下,即以竞争光为主,如果植物种群在以竞争地下资源为主,以至冠层不能达到闭合时(比如在严重干旱胁迫情况下),这能量守恒规律还适合吗? 这还得有待于生态学家们继续研究论证。

References:

- [1] Xue L H, Cao W X, Luo W H, et al. Relationship between spectral vegetation indices and LAI in rice. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(1): 47 ~ 52.
- [2] West G B, Brown J H, Enquist B J. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 1999, 284: 1677 ~ 1679.
- [3] Liu D L, Johnson I R, Lovett J V. An Empirical Model to Density Yield-density Relationships. *Acta Ecologica Sinica*, 1990, 10(3): 195 ~ 202.

- [4] Xue R M. "Density-dependent mortality" vs. "Crowding-dependent mortality". *Acta Ecologica Sinica*, 1985, 5(8):257 ~ 265.
- [5] Enquist B J, Brown J H, West G B. Allometric scaling of plants energetics and population density. *Nature*, 1998, 395:163 ~ 165.
- [6] Shinozaki K T Kira. Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the of the C-D effect. *J Inst Polytech Osaka City Univ.*, 1956, 12:35 ~ 72.
- [7] Yoda K T, Kira H, Ogawa K H. *Intraspecific competition among plants XI Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivation and natural conditions*. *J. Biol. Osaka City University*, 1963, 14:107 ~ 129.
- [8] Hutchings M J, Budd C S. Plant self-thinning and leaf area dynamics in experimental and natural monocultures. *Oikos*, 1981, 36:319 ~ 325.
- [9] Lonsdale W M. The self-thinning rule: dead or alive? *Ecology*, 1990, 71: 1373 ~ 1388.
- [10] Weller D E. A reevaluation of the $-3/2$ power rule of plant self-thinning. *Ecological Monographs*, 1987, 57: 23 ~ 43.
- [11] Dirzo R J, Harper L. Experimental studies on slug- plant interactions II, the effect of grazing of slugs on high density monocultures of *capsella buesa-pastoris* and *poa annua*. *Journal of Ecology*, 1980, 68:999 ~ 1011.
- [12] Wes G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276:122 ~ 126.
- [13] Brown J H, Gillooly J F, Allen P A, *et al.* Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771 ~ 1789.
- [14] Dewar R C. Plant energetics and population density. *Nature*, 1999, 398:572.
- [15] Enquist B J, Brown J H, West G B. Plant energetics and population density. *Nature*, 1999, 398:573.
- [16] Magnani F. Plant energetics and population density. *Nature*, 1999, 398:572.
- [17] Mark W. Self-thinning driven by leaf area not by weight. *Nature*, 1977, 256:330 ~ 331.
- [18] White J, Harper L. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *Journal of Ecology*, 1970, 58:467 ~ 485.
- [19] Westoby M, Howell J. Self-thinning in *Trifolium subterraneum* populations transferred between full daylight and shade. *Journal of Ecology*, 1982, 70:615 ~ 621.
- [20] White J. Generalization of self-thinning of plant populations. *Nature*, 1977, 268:373.
- [21] Osawa A, Allen R B. Allometric theory explains self-thinning relationships of mountain beech and red pine. *Ecology*, 1993, 74:1020 ~ 1032.
- [22] Sackville Hamilton N R, Matthew C, Lemaire G. In defence of the $-3/2$ boundary rule: a re-evaluation of self-thinning concepts and status. *Annals Botany*, 1995, 76:569 ~ 577.
- [23] Zhang L Q. Study on LAI and constitution of LAI and their relationship with yield in early stage of rice. *Journal of Huaiyin Institute of Technology*, 2004, 13(1):71 ~ 76.
- [24] Zhang J S. *Chaos Biology*. Shanxi Scientific and Technology Press, 1998.
- [25] Damuth J D. Common rules for animals and plants. *Nature*, 1998, 395:115 ~ 116.

参考文献:

- [1] 薛利红,曹卫星,罗卫红,等. 光谱植被指数与水稻叶面积指数相关性的研究. *植物生态学报*, 2004, 28(1):47 ~ 52.
- [3] 刘德立, Rjohnson I, Lovett J V. 一个描述多种产量-密度关系的经验模型. *生态学报*, 1990, 10(3):195 ~ 207.
- [4] 徐汝梅. "密度制约死亡率"抑或"拥挤度制约死亡率". *生态学报*, 1985, 5(8):257 ~ 265.
- [21] 张林青. 水稻生育前期叶面积指数及其组成与产量关系的研究. *淮阴工学院学报*, 2004, 13(1):71 ~ 76.
- [22] 张建数. *混沌生物学*. 西安:西安科学技术出版社, 1998.