

一个描述多种产量-密度关系的经验模型

刘德立* I.R. Johnson J.V. Lovett

(澳大利亚新英格兰大学)

摘 要

本文提出一个新的关于产量-密度关系的经验模型,该模型具有以下主要特点:(1) 能描述低密度下不存在种内干扰的产量-密度的直线关系;(2) 能描述从直线型、渐近无极限型、渐近极限型到变型抛物型等多种产量密度类型;(3) 参数具有显著的生态学意义。

对温室和田间试验中种内干扰与产量密度关系的实例研究结果表明,该模型能很好地描述在不同程度的种内干扰下所产生的多种类型的产量-密度关系。

关键词: 经验模型, 产量密度关系。

一、前 言

通过对产量-密度关系的研究,可以确定在一定的生产条件下的最适密度和最高产量,从而为生产实践确定最佳播种密度。因此,研究产量密度关系对生产实践具有重要的指导作用。

早在60年代初,美国学者Hollida^[1]从曲线型态上将产量密度关系分为两类:渐近极限型(asymptotic)和变型抛物型(parabolic)。近三十年来,一些学者又提出了几个新的经验模型,但仍可归于这两类曲线型。

在许多情况下,以作物营养生长量作产量指标的产量-密度关系表现为渐近极限型,而以生殖生产量作产量指标的产量-密度关系则表现为变型抛物型^[2]。这样,人们在研究同一生长过程的不同收获指标的产量-密度关系时,需选择不同的经验模型。这除使用上不方便外,更大的缺点是对不同模型中的参数难以作出具有生物学意义的比较。因此,有必要研究能描述多种产量-密度关系的模型。

引起产量与密度之间的关系变化的重要原因之一是植株间相互影响。英国学者Harper^[3,4]引用‘干扰’(interference)一词来描述这种影响,并定义干扰为描述植物由于邻近植物的存在而引起生存环境的改变所产生的反应。人们通常称发生在同一品种内的干扰为种内干扰(intra-specific interference)。

本文从研究作物种内干扰出发,提出一个能描述多种产量-密度关系的经验模型,并讨论模型中的参数所表示的以种内干扰为基础的生态学意义。

二、模 型

1. 种内干扰在产量密度关系中的作用

在单一种植的植物群体中,当密度低于一定值时,植株间不发生种内干扰,单株产量不

* 国内工作单位:西南农业大学农学系。
本文于1989年1月23日收到。

随密度变化^[6]；当密度大于一定值时，由于种内干扰的作用，单株产量随密度增加而减少。设 ρ 为密度； ρ^* 为这种发生种内干扰的临界密度。因此，当 $\rho \leq \rho^*$ 时，单株产量等于一恒定常量，记为 w_m ；当 $\rho > \rho^*$ 时，单株产量小于 w_m 。上述可用数学式表示为：

$$w = \begin{cases} = w_m & \rho < \rho^* \\ < w_m & \rho \geq \rho^* \end{cases} \quad (1)$$

式中 w 为单株产量。

单位面积产量 Y 可定义为：

$$Y = w \cdot \rho \quad (2)$$

将式(1)代入式(2)得到：

$$Y = \begin{cases} w_m \rho & \rho < \rho^* \\ w \rho & \rho \geq \rho^* \end{cases} \quad (3)$$

式(3)表明，当 $\rho < \rho^*$ 时，单位面积产量随密度增加呈直线型增加；当 $\rho > \rho^*$ 时，由于受种内干扰的影响， $w < w_m$ ，因而 Y 总是小于 $w_m \rho$ 。

由于植物种类形态特征不同，生态位的宽窄以及土壤、气候条件的差异，在不同情况下种内干扰对单株产量的影响必然表现出很大的差异，因而导致单位面积产量与密度之间的关系呈小于直线 $w_m \rho$ 的多种曲线型。

2. 产量与密度之间的关系

通过分析种内干扰在产量-密度关系中的作用，不难看出，下式可用来描述在种内干扰的制约下可能出现的多种产量-密度关系：

$$w = \begin{cases} w_m & \rho < \rho^* \\ w_m \frac{K^\alpha + \rho^{*\alpha}}{K^\alpha + \rho^\alpha} & \rho \geq \rho^* \end{cases} \quad (4)$$

式(4)中 K 、 α 和 w_m 为待定参数； ρ^* 为预先给定值。

将式(4)代入式(2)，得到单位面积产量与密度的关系式：

$$Y = \begin{cases} w_m \rho & \rho < \rho^* \\ w_m \rho \frac{K^\alpha + \rho^{*\alpha}}{K^\alpha + \rho^\alpha} & \rho \geq \rho^* \end{cases} \quad (5)$$

由式(4)所确定的单株产量和式(5)所确定的单位面积产量与密度之间的关系的范围如图1所示。

3. 模型中参数的生态学意义

(1) w_m 和 ρ^* (w_m 和 ρ^* 的生态学意义如前所述)。

ρ^* 的选取值得注意。在多数情况下，只要试验中的密度设置恰当，可以取试验中的最小密度作 ρ^* 。

(2) K 和 α

①当 $\alpha = 0$ 时，式(4)，式(5)分别变成：

$$w = w_m \quad (6)$$

$$Y = w_m \rho \quad (7)$$

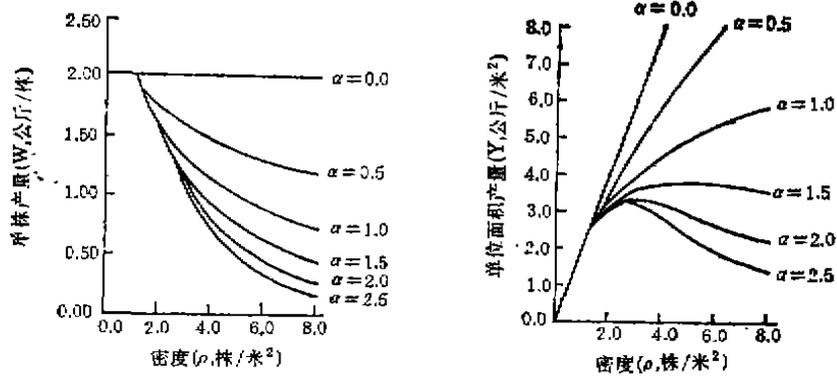


图 1 式(4)所示的单株产量(w)和式(5)所示的单位面积产量(Y)与密度的关系 $\rho^*=1, w_m=2, k=3,$
 α 如图所示。

Fig. 1 Illustration of the ranges of the responses of the individual yield plants, w by equation (4) and crop yield m, Y, by equation (5) to density where $\rho^*=1.0, w=2.0, k=3.0$ and as shown

表明单株产量在群体中不受邻株的影响，即不发生种内干扰。比如，在植株出土后的短时期内，植株个体小，彼此不争光、争肥或争水，这时的‘产量’与密度之间的关系表现为直线型。

②当 $0 < \alpha < 1$ 时，式(5)中 $Y(\rho \geq \rho^*)$ 随密度的增加而增加，当 $\rho \rightarrow \infty$ 时， $Y \rightarrow \infty$ 。因此，Y 无极值。但随着密度的增加，Y 总是低于 $w_m \rho$ ，且与 $w_m \rho$ 的差值亦越来越大：当 $\rho \rightarrow \infty$ 时， $w_m \rho - Y \rightarrow \infty$ 。故称这类产量-密度关系为渐近无极限型。这种类型代表种内干扰小的一类产量-密度关系，属于弱型种内干扰。在这类种内干扰下，即使密度相当高，植物群体内也不会发生自行稀疏(selfthinning)。

③当 $\alpha = 1$ 时，式(4)和式(5)分别成为：

$$w = \begin{cases} w_m & \rho < \rho^* \\ w_m \frac{K + \rho^*}{K + \rho} & \rho \geq \rho^* \end{cases} \quad (8)$$

$$Y = \begin{cases} w_m \rho & \rho < \rho^* \\ w_m \rho \frac{K + \rho^*}{K + \rho} & \rho \geq \rho^* \end{cases} \quad (9)$$

对式(8)中的 $\rho \geq \rho^*$ 部分作适当变换得到：

$$\frac{1}{w} = \frac{K}{w_m(K + \rho^*)} + \frac{1}{w_m(K + \rho^*)} \rho = A + B\rho \quad (10)$$

其中： $A = K/w_m(k + \rho^*)$ ， $B = 1/w_m(k + \rho^*)$ 。式(10)与美国学者 Hollida^[6]、日本学者 Shinozaki and Kira^[7] 和荷兰学者 de Wit^[8] 分别推导出的渐近极限型一样，说明人们通常使用的渐近极限型是式(4)在 $\alpha = 1$ 的一个特例。即，当 $\alpha = 1$ 时，式(4)代表渐近极限型。

令 $w = \frac{1}{2} w_m$ ，并代入式(8)得到：

$$\rho = K + 2\rho^* \quad (11)$$

即, 当密度在 $K + 2\rho^*$ 时, 单株产量受种内干扰的作用减少了一半。因此, K 值反映了这种减半产量的密度。

④当 $\alpha > 1$ 时, 式(5)代表变型抛物型。对式(5) ($\rho \geq \rho^*$) 取一阶导数, 并令 $\frac{dY}{d\rho} = 0$ 求解得最适密度, 记为 ρ_{opt} , 即:

$$\rho_{opt} = K \sqrt[\alpha]{\frac{1}{\alpha-1}} \quad (12)$$

当植物群体达到最适密度时, 单位面积产量取得最大值, 记为 Y_m 。将式(12)代入式(5) ($\rho \geq \rho^*$) 得到:

$$Y_m = \frac{w_n K(\alpha-1)(K^\alpha + \rho^{*\alpha})}{\alpha K^\alpha \sqrt[\alpha]{\alpha-1}} \quad (13)$$

最适密度是植物群体对种内干扰所能容忍的极限密度。超过该密度, 种内干扰会对群体的生长产生质的影响, 表现在导致单位面积产量随密度的再增加而下降, 或者导致植物群体内发生自行稀疏。因此, 最适密度的大小反映了植物群体内种内干扰的强弱趋势: ρ_{opt} 大, 种内干扰相对较小; 反之亦然。

从式(12)中可知, ρ_{opt} 完全由 K 和 α 的函数 $\sqrt[\alpha]{\frac{1}{\alpha-1}}$ 决定。函数 $\sqrt[\alpha]{\frac{1}{\alpha-1}}$ 具有如下性质:

I) 当 $1 < \alpha < 2$ 时, $\sqrt[\alpha]{\frac{1}{\alpha-1}}$ 取 $(\infty, 1)$, $\rho_{opt} > K$ 。这类产量密度关系出现较大的最适密度。在这种情况下, 种内干扰导致密度大于 ρ_{opt} 的产量呈缓慢下降趋势, 属于较强型种内干扰。

II) 当 $\alpha = 2$ 时, $\sqrt[\alpha]{\frac{1}{\alpha-1}} = 1$, 从而 $\rho_{opt} = K$, 即 K 代表最适密度。

III) 当 $2 < \alpha < 4.6$ 时, $\sqrt[\alpha]{\frac{1}{\alpha-1}}$ 取值 $(1, \frac{3}{4})$ 。因而, $K > \rho_{opt} > \frac{3}{4}K$, 即 K 基本上表示最适密度。这类产量密度关系出现较小的最适密度。在这种情况下, 种内干扰导致密度大于 ρ_{opt} 的产量呈迅速下降趋势, 属于强型种内干扰。

IV) 当 $\alpha \approx 4.6$ 时, $\sqrt[\alpha]{\frac{1}{\alpha-1}}$ 取得极小值约 $\frac{3}{4}$ 。因此, $\rho_{opt} = \frac{3}{4}K$ 。

V) 当 $\alpha \rightarrow \infty$ 时, $\sqrt[\alpha]{\frac{1}{\alpha-1}} \rightarrow 1$ 。因此, 当 $\alpha > 4.6$ 之后, $\sqrt[\alpha]{\frac{1}{\alpha-1}}$ 取值 $(\frac{3}{4}, 1)$ 。这时, 随着 α 增大, $\sqrt[\alpha]{\frac{1}{\alpha-1}}$ 将出现回升趋势, 但这种回升的速度十分缓慢, 如 $\alpha = 10$ 时,

$\sqrt{\frac{1}{\alpha-1}} \approx 0.8$ ，而在实际应用中，很难观察到 α 超过5。因此 α 大于4.6的 ρ_{opt} 基本上稳定在0.77K左右。在这类产量-密度关系中，种内干扰十分强烈，导致密度大于 ρ_{opt} 的产量出现急剧下降趋势，故属于极强型种内干扰。

由此可见， α 值的大小反映了种内干扰的强弱趋势。 α 越大种内干扰越强。

三、模型的应用实例

1. 资料来源及试验方法

(1) 温室试验 本试验为温室盆栽试验，盆钵直径15厘米。以大麦和芥子作单一种植试验材料。试验中，每周浇入100—200毫升Hoagland全营养液，每日补充自来水，自然日照。

试验设计为四重复随机区组试验，5个单一种植密度和3次收获期。密度为1、4、8、16和24株/盆。播后40天和63天(当大部分植株开花时)收获地上部分，烘干称重为两次收获的营养生长量；播后151天收获种子，烘干称重为生殖生长量。

(2) 田间试验 本文以英国学者Bleasdale and Thompson^[9]的五重复随机区组田间试验资料，作产量-密度关系的回归分析，测试该模型对不同来源资料的可信度。该试验以欧洲萝卜(parsnip)的Avonresister和Offenham两品种作单一种植试验材料。收获块根，按块根直径分级为>0厘米(即总块根)，>3.81厘米和>5.08厘米，称取鲜重。

(3) ρ^* 的确定 回归分析 温室试验：由于该试验是盆栽试验，播种40天之后，植株的生长已受到盆体空间的限制，即使在单株条件下，再增加密度也会导致种内干扰的发生。因此取 $\rho^* = 1$ 。田间试验：对田间试验资料^[9]作初步分析表明：确定该试验中的最小密度(6.45株/米²)为 ρ^* 是比较合适的。因此取 $\rho^* = 6.45$ 。

利用新英格兰大学计算机中心的DEC-20计算机中现有的SHAZAM非线性回归程序，对上述资料作式(5)的回归分析，并对参数的显著性作t-测验。

2. 结果

回归分析结果列于表1和表2；观察值和回归曲线绘于图2和图3。

表1 温室试验资料的回归值 w_n 、K和 α 的假设测验及最适密度与最大产量预测值
Table 1 Hypothetical test of the fitted values of w_n , K, and α for the glasshouse experiment and the calculated optimum plant densities and maximum yields

假 设	参 数	大 麦			芥 子			
		营养生长		种子	营养生长		种子	
		40天	63天	151天	40天	63天	151天	
≤ 0	> 0	w_n	3.24**	9.87***	2.45**	4.60***	14.54***	2.66**
≤ 0	> 0	K	1.15*	0.83**	9.16*	1.15**	0.57**	0.93*
≤ 0	> 0	α	0.96**	0.99***	1.60**	1.01***	0.94***	1.15***
≤ 1	> 1	α	0.96NS	0.99NS	1.60*	1.01NS	0.94NS	1.15*
最适密度(株/盆)			12.61			4.84		
最大产量(克/盆)			11.90			3.50		

* 者为差异显著， *号越多表示显著程度越强。

结果表明,不同品种、不同生长环境以及不同的收获量与密度之间的关系都能很好地用式(5)来描述。对参数的假设测验表明,回归参数都与零有显著的差异(表1和表2)。这说明该模型拟合效果比较理想。对 α 作 $\alpha \leq 1$ 的无效假设测验表明,大麦和芥子的两次营养生长量与密度的关系渐近极限型;大麦和芥子的种子产量以及两种欧洲萝卜的各级块根鲜重与密度的关系都表现为变型抛物型。

从表1和表2中 α 值的大小可以得出,种内干扰对大麦和芥子的营养生长小于生殖生长;对欧洲萝卜的小块根的形成小于大块根。

表2 田间试验资料^[9]的回归值 w_m , K 和 α 的假设测验及最适密度与最大产量的预测值
Table 2 Hypothetical test of the fitted values of w_m , K , and α for the field experiment^[9] and the calculated optimum plant densities and maximum yields

假 设	参 数	Avonresister 品种			Offenham 品种		
		块根直径分级			块根直径分级		
		>5.08cm	>3.81cm	>0.00cm	>5.08cm	>3.81cm	>0.00cm
H_0 H_1							
≤ 0 > 0	w_m	0.24***	0.26***	0.31***	0.39***	0.41***	0.55***
≤ 0 > 0	K	25.00***	26.54***	16.27***	20.90***	17.26***	4.73**
≤ 0 > 0	α	3.03***	1.72***	1.19***	2.47***	1.67***	1.10***
≤ 1 > 1	α	3.03***	1.72***	1.19***	2.47***	1.57***	1.10*
最适密度(株/米 ²)		19.79	32.05	61.08	17.88	24.82	36.76
最大产量(公斤/米 ²)		3.30	3.82	4.20	4.33	4.45	4.55

*者为差异显著, *号越多表示显著程度越强。

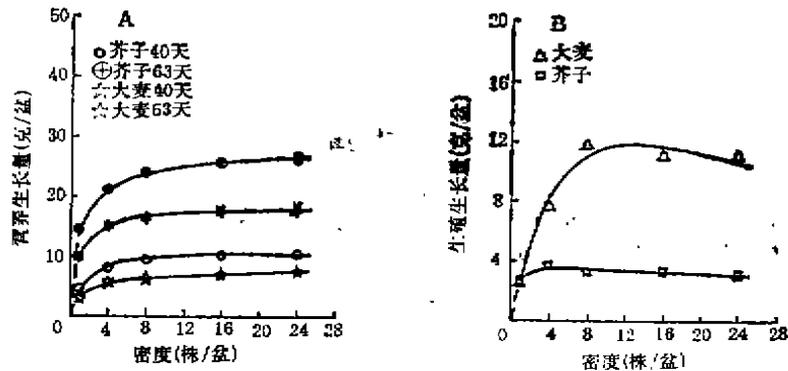


图2 温室试验的产量与密度关系的回归曲线和观察值
A, 营养生长; B, 生殖生长。图中虚线表示 $\alpha < \alpha^*$ 的产量Y
Fig. 2 Regression results of glasshouse experiment, regression curves of yield-density relationships and observed data are shown
A: vegetative yield; B: reproductive yields. The broken lines for Y where

四、讨 论

温室和田间试验资料的回归分析表明本文所讨论的模型能很好地描述由不同程度的种内

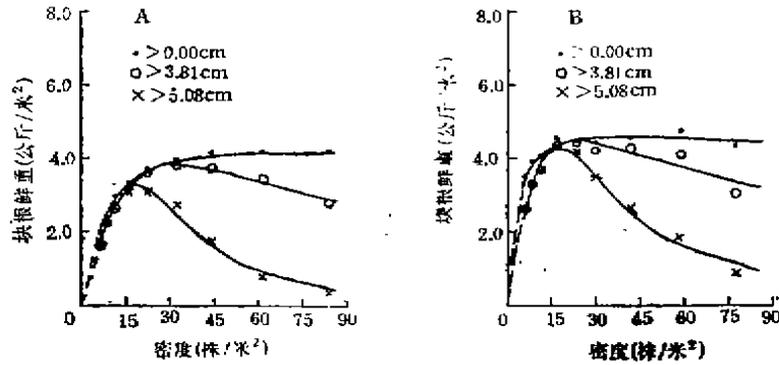


图 3 欧洲萝卜块根重^[9]与密度关系的回归曲线和观察值

A, Avonresister品种; B, offenham品种。图中虚线表示 $\rho < \rho^*$ 的产量 Y

Fig. 3 Regression results of field experiment, regression curves of two parsnip species and observed data are shown

A, var. avonresister; B, var. offenham. The broken lines for where $\rho < \rho^*$

干扰作用下所反映的产量-密度关系。利用式(5)来描述多种型态的产量密度关系,不仅回归曲线能给观察值以最佳的拟合,而且参数所反映的生态学意义与实际情况一致。

有三条基本原则可以作为评价一个生物学模型的基本标准。首先,数学关系符合生物学规律。在生态学研究,一类最常见的问题是研究环境因素与生物之间的关系。在许多情况下,生物在所研究的环境因素变化的不同区间的反映规律完全不同。在建立这类问题的数学模型时,一个最有效的方法是分段函数,根据生物对不同的环境因素区间的反映规律,建立不同的数学分析式,这样的数学模型就能更准确地反映所研究的问题。其次,数学模型中的参数具有一定的生物学意义。应用数学方法研究生物学现象的目的是为了提炼生物学问题,从而定量解释生物学现象。因此,只有当数学模型中的参数有了明确的生物学意义,这一目的才有可能实现。最后一点是,数学模型能够普遍地适用于所研究的一类生物学问题。经验模型与机制模型相比,缺点之一是只能适用于较窄的实际问题。因此,一个较完善的经验模型应该是同时包含较多的描述该类问题的特殊经验模型。这样的经验模型才具有更广泛的实用范围。

本文应用分段函数方法,建立的产量-密度关系,能区别开不存在种内干扰的低密度下的产量-密度的直线型与高密度下发生种内干扰的非直线型。现有的产量-密度关系无法解决这一问题。因此,这些模型所反映的低密度下的产量-密度关系往往是不可靠的^[6]。

种内干扰在产量-密度关系中的作用是具有一定实践意义的理论问题。许多学者已提出不少描述这类问题的经验,但很少有人建立一个模型去同时描述不同类型的产量-密度关系^[2]。本文所提出的模型不仅能描述多种产量-密度关系,而且参数能直接反映出这些关系的生态学意义。温室和田间试验资料^[9]的实例应用表明该模型所描述的产量-密度关系具有很高的可信度。因此,用来研究受种内干扰制约的产量-密度关系,具有普遍的适用性。

参 考 文 献

- [1] Holliday, R., 1960, Plant population and crop yield. *Field Crop Abstr.* 13: 159—167.
- [2] Willey, R.W. and S.B. Heath, 1960, The quantitative relationships between plant population and crop yield. *Advan. Agron.*, 21: 281—321.
- [3] Harper, J. L., 1960, Factors controlling plant numbers. In *«The Biology of Weeds»*, Oxford, pp. 119—132.
- [4] Harper, J.L., 1977, *«Population Biology of Plants»*. Academic Press. London. p. 892.
- [5] Jolliffe, P.A., A.N. Minjas and V.C. Runeckles, 1984, A reinterpretation of yield relationships in replacement series experiments. *J. Ecol.* 21: 227—243.
- [6] Holliday, R., 1960, Plant population and crop yield. *Nature*, 186: 22—24.
- [7] Shinozaki, K. and T. Kira, 1968, Intra-specific competition among higher plants. V. Logistic theory of the C-D Effect. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ.* D7: 35—72.
- [8] de Wit, C.T., 1960, On competition. *Verslag. Landbouwk. Onderzoek.* 66: 1—82.
- [9] Bleasdale, J. K. A. and R. Thompson 1960, The effects of plant density and the pattern of plant arrangement on the yield of parsnips. *J. Hort. Sci.* 41: 371—378.

AN EMPIRICAL MODEL TO DESCRIBE YIELD-DENSITY RELATIONSHIPS

Liu Deli, I.R. Johnson and J.V. Lovett

(Department of Agronomy and Soil Science, University of New England, Armidale
NSW 2351, Australia)

An empirical model of yield-density relationships is discussed. The model has three main features: 1) it can provide a satisfactory theoretical description of the yield-density curve at low densities where there is no intra-specific interference, 2) it can describe a wide range of yield-density types, including linear, non-asymptotic, asymptotic and parabolic relationships, and 3) the parameters in the model are ecologically meaningful. The model is applied to analyse the intra-specific interference stress and the yield-density relationships of glasshouse and field experiments. The results show that the model can provide a good fit to the yield-density relationships under different degrees of intra-specific interference.

Key words: empirical model, yield-density relationship.