

# 松嫩平原碱化草甸天然虎尾草 种群密度制约特征的研究\*

杨允菲 张宝田

(东北师范大学草地研究所, 长春, 130024)

Q949.714.2

## 摘要

本文根据对松嫩平原碱化草甸天然虎尾草种群的调查和分析, 选用相关性最好的函数关系作为虎尾草种群的种内竞争和密度制约特征。结果表明: 平均株丛重与株丛密度之间表现为幂函数  $y = ax^{-b}$  关系; 平均植株重与密度之间在拔节孕穗期为幂函数  $y = ax^{-b}$  关系, 在籽实成熟期为指数函数  $y = ae^{-bx}$  关系; 分蘖率与密度之间呈线性  $y = a - bx$  关系; 抽穗率、单位面积穗重、平均穗重、平均穗状花序数、平均小穗数和地上生物量诸数量性状的密度制约特征均表现为指数函数  $y = ae^{-bx}$  关系。根据拔节孕穗期和籽实成熟期诸相应性状参数的比较, 反映了随着虎尾草的生长发育, 因种内竞争, 各数量性状的密度制约作用增大。

关键词: 种内竞争, 密度制约, 碱化草甸, 虎尾草种群。

虎尾草; 种群密度

在单优势种植被地段, 对于环境资源和空间植物通常体现出种内竞争, 从而导致种群调节。除了个别自毒植物以外, 种群调节都是通过密度制约过程起作用<sup>[1-3]</sup>。在我国, 有关草原植物种内竞争的研究, 迄今尚未见报道。

虎尾草 (*Chloris virgata* Sw.) 是丛生型一年生禾本科牧草, 具有较强的耐碱性, 在 pH 值 9.0—9.7 的土壤上仍能生长发育良好<sup>[4]</sup>。在松嫩平原碱化草甸上, 常常形成单优势种虎尾草群落, 成为环境条件严酷的碱斑上主要先锋植物种之一。因此, 从种群水平研究分析虎尾草的密度制约特征, 不仅是种群生态学研究的重要内容, 而且对于改良碱化草地、开发利用率较低的土地资源具有一定的指导意义。

## 一、研究样地的自然概况

本研究设于松嫩平原南部、吉林省长岭种马场、东北师范大学草地生态定位研究站的天然碱化草甸上, 其地理位置在北纬 44°45', 东经 123°45' 附近。年平均降水量为 434.8mm, 主要集中在 6—9 月份; 年蒸发量为 1368mm, 约为降水量的 3 倍。≥10℃的气温积温为 2579—3144℃, 无霜期 136—163d, 属于半湿润大陆性温带季风气候<sup>[5]</sup>。

松嫩平原的羊草草甸, 土壤深层普遍潜育着较高浓度的可溶性盐碱, 植被一旦遭到过渡放牧或其它破坏以后, 深层的盐碱随毛管作用不断上升积于地表, 形成程度不同的碱化草地或面积不等的碱斑。在土壤 pH 值较高的碱斑上, 经常形成碱蓬 (*Suaeda glauca*; *S. corniculata*; *S. heteroptera*)、碱地肤 (*Kochia sieversiana*)、虎尾草等单优的或混生的一

\* 国家自然科学基金资助项目。

杨凤清老师曾给予热情帮助, 特此致谢。

本文于 1991 年 1 月 18 日收到, 修改稿于 1991 年 9 月 5 日收到。

年生先锋盐碱植物群落。在不同的土壤条件下, 羊草(*Leymus chinensis*)、星星草(*Puccinellia tenuiflora*)、朝鲜碱茅(*P. chinampoensis*)、野大麦(*Hordeum brevisubulatum*)、碱蒿(*Artemisia anethifolia*)、西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*)等多年生耐盐碱植物也能混生在先锋群落中, 或取而代之成为单优的或混生的多年生植物群落。由于不同植物所占的比例不同, 一些地段形成多群落镶嵌分布的碱地植被。虎尾草是松嫩平原不同碱化程度植被中生长分布最广泛的植物。

## 二、研究设计及方法

1990年7月28日和8月21日, 在松嫩平原碱化草甸虎尾草种群的拔节孕穗期和种子成熟期, 选择单优种虎尾草群落作为样地, 分别随机取25cm×25cm的调查分析样方30个。为了保证样方的代表性, 避免在群落边缘设样方, 同时也兼顾在密度不同的地段设样方。在取样时, 从地表下3—5cm处挖出, 去掉根系上的土回室内记数每个样方虎尾草的株丛数、植株数, 从茎基部剪掉根系, 称其烘干至恒重的重量。对于种子成熟期的样本, 还剪下并记数每个样方抽穗株数、每个抽穗株上穗状花序数。再从每个样方中随机取20穗记数小穗数, 逐样方称烘干穗重。从以上测定的数据中, 按样方计算分蘖率、抽穗率、平均株丛重、平均植株重、抽穗株的平均穗重、抽穗株上平均穗状花序数和平均小穗数, 作为分析与密度有关的数量性状指标。经过幂函数、指数函数、对数函数、变型双曲线函数、直线函数等近10种函数关系的计算机拟合与检验, 筛选相关程度最好的函数拟合参数, 代表虎尾草种群各数量性状的密度制约特征。

## 三、结果与分析

### 1. 平均株丛重与株丛密度的关系

虎尾草种群在拔节孕穗期及籽实成熟期的平均株丛重与株丛密度间具有密切的负相关关系, 其相关程度最好的均体现在幂函数关系上, 它们的观测值及拟合的方程与拟合的曲线见图1。

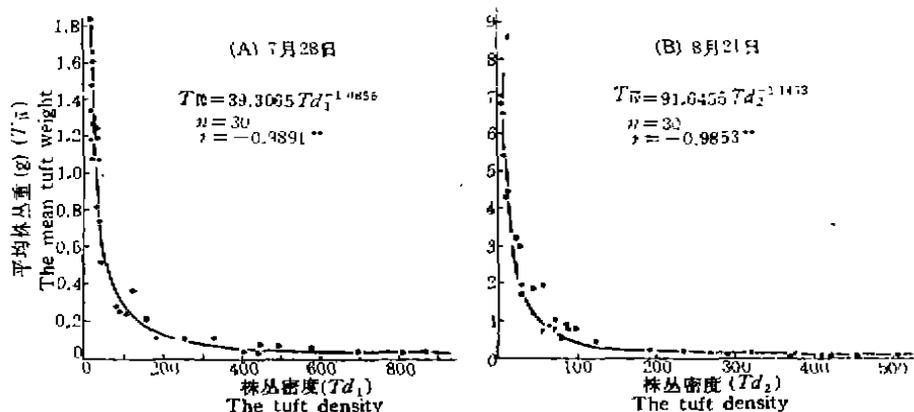


图1 虎尾草种群在拔节孕穗期(A)和籽实成熟期(B)的平均株丛重与株丛密度的关系 (吉林省长岭, 1990)

Fig.1 The relation between the mean tuft weight and tuft density of *Chloris virgata* population in the stages of both joint-booting (A) and ripening (B) (1990, Changling, Jilin)

图1及2个方程都可以反映出,在松嫩平原碱化草甸,不同生育期虎尾草种群的平均株丛重( $\bar{T}w$ )严格地受到株丛密度( $Td$ )的制约,即在拔节孕穗期和籽实成熟期,平均株丛重与株丛密度分别遵循 $-1.0856$ 幂和 $-1.1453$ 幂的规律变化。比较2方程幂值则可反映出,在虎尾草种群籽实成熟期,株丛密度对平均株丛重的制约程度,比拔节孕穗期的要大。

## 2. 平均植株重与密度的关系

据统计分析,虎尾草种群在拔节孕穗期的平均植株重与密度相关程度最好的为幂函数关系( $b = -1.1820$ , 观测值及拟合的方程与拟合的曲线见图2, A) 其次为指数函数关系( $b =$

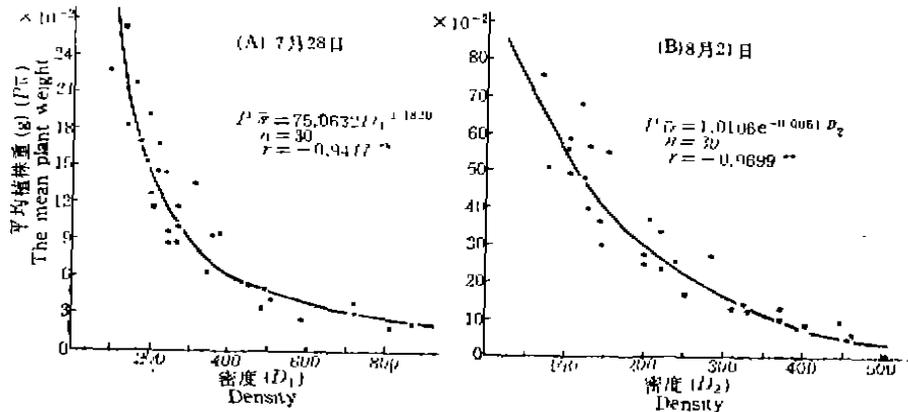


图2 虎尾草种群在拔节孕穗期(A)和籽实成熟期(B)的平均植株重与密度的关系(吉林省长岭, 1990)

Fig.2 The relation between the mean plant weight and density of *Chloris virgata* population in the stages of both joint-booting (A) and ripening (B) (1990, Changling, Jilin)

$-0.0032$ ,  $r = -0.9387$ ); 而籽实成熟期的平均植株重与密度相关程度最好的则为指数函数关系( $b = -0.0061$ , 观测值及拟合的方程与拟合的曲线见图2, B), 其次为幂函数关系( $b = -1.3332$ ,  $r = -0.9420$ )。

图2及其方程均可反映出,在松嫩平原碱化草甸,不同生育期虎尾草种群的平均植株重( $\bar{P}w$ )严格地受到密度( $D$ )的制约。比较上述2组幂函数和指数函数拟合的 $b$ 值则可以反映出,虎尾草种群籽实成熟期的密度制约作用比拔节孕穗期的要大。由此表明,随着虎尾草的生长发育,因个体间的竞争而使个体大小所受到的制约作用变得更大。

## 3. 分蘖率与密度的关系

据统计分析,2个生育期虎尾草种群的分蘖率与密度相关程度最好的均为直线关系,它们的观测值及拟合的方程与拟合的曲线见图3。

图3及其方程可以表明,在松嫩平原碱化草甸上,虎尾草种群的分蘖率严格地受到密度的制约。在拔节抽穗期和籽实成熟期,分蘖率( $Rt$ )随着密度( $D$ )的增加分别遵循着斜率 $b_1 = -0.1374$   $b_2 = -0.2372$ 直线下降。比较2个斜率值也可反映出,虎尾草种群在籽实成熟期的密度制约作用比拔节孕穗期的要大。由此表明,随着虎尾草的生长发育,因个体间的竞争而使分蘖所受到的制约作用变得更大。

## 4. 抽穗率与密度的关系

据统计分析,虎尾草种群的分蘖率与密度相关程度最好的为指数函数关系,其观测值及

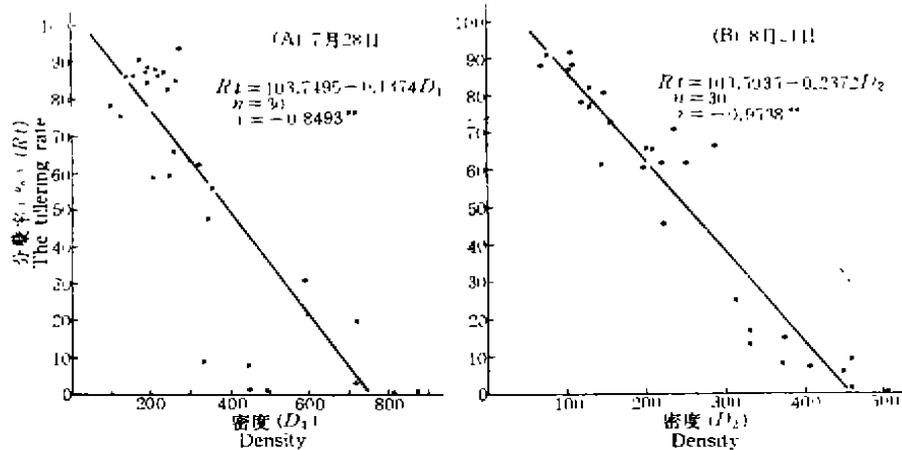


图 3 虎尾草种群在拔节孕穗期(A)和籽实成熟期(B)的分蘖率与密度的关系 (吉林省长岭, 1990)

Fig.3 The relation between the tillering rate and density of *Chloris virgata* population in the stages of both joint-booting (A) and ripening (B) (1990, Changling, Jilin)

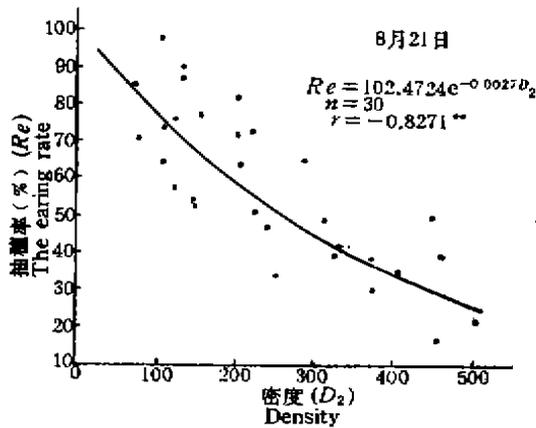


图 4 虎尾草种群的抽穗率与密度的关系 (吉林省长岭, 1990)

Fig.4 The relation between the earing rate and density of *Chloris virgata* population (1990, Changling, Jilin)

拟合的方程与拟合的曲线见图 4。

图 4 及其方程均可表明, 在松嫩平原碱化草甸, 虎尾草种群抽穗率的密度制约特征表现为随着密度 ( $D$ ) 的增加, 抽穗率 ( $Re$ ) 呈指数函数 ( $b = -0.0027$ ) 减少。

### 5. 结实器官的数量性状与密度的关系

据统计分析, 虎尾草种群单位面积穗重, 抽穗植株的平均穗重、平均穗状花序数、平均小穗数与密度之间相关程度最好的均为指数函数关系, 它们的观测值及拟合的方程与拟合的曲线见图 5。图 5 及其诸方程均可以反映出, 在松嫩平原碱化草甸, 虎尾草种群的单位面积穗重 ( $Ew$ )、

抽穗植株的平均穗重 ( $E\bar{w}$ )、平均穗状花序数 ( $\bar{N}s$ ) 及平均小穗数 ( $\bar{Nst}$ ) 均随着密度 ( $D$ ) 的增加而呈指数函数形式减少, 说明虎尾草种群各结实器官数量性状的密度制约特征。

### 6. 地上生物量与密度的关系

据统计分析, 虎尾草种群 2 个生育期的地上生物量与密度相关程度最好的均为指数函数关系, 它们的观测值及拟合的方程与拟合的曲线见图 6。

图 6 和 2 个方程均可表明, 在松嫩平原碱化草甸, 不同生育期虎尾草种群的地上生物量均受到密度的制约, 即在拔节孕穗和籽实成熟期, 地上生物量 ( $Ma$ ) 随密度 ( $D$ ) 的增加, 分别以指数函数  $b_1 = -0.0006$  和  $b_2 = -0.0018$  规律地减少。比较 2 个  $b$  值也可反映出, 虎尾

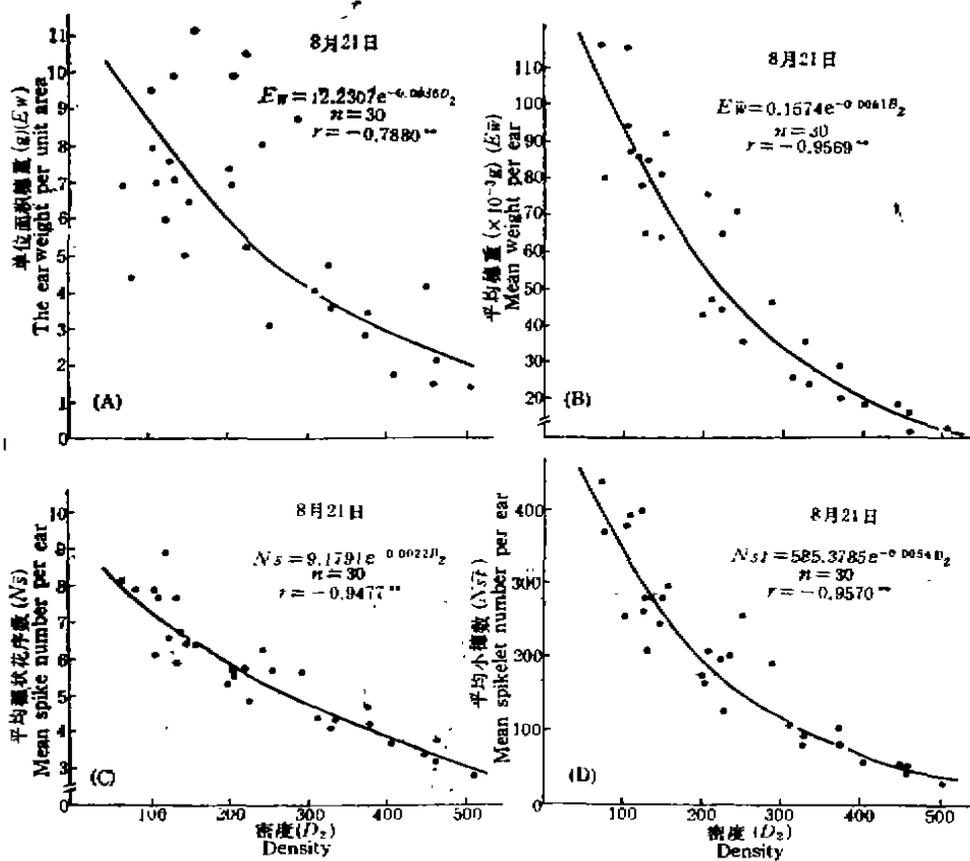


图 5 虎尾草种群的单位面积穗重(A)、平均穗重(B)、平均穗状花序数(C)和平均小穗数(D)与密度的关系 (吉林省长岭, 1990)

Fig. 5 The relation between the ear weight per unit area(A), mean weight per ear(B), mean spike number per ear(C), mean spikelet number per ear(D) and density of *Chloris virgata* population (1990, Changling, Jilin)

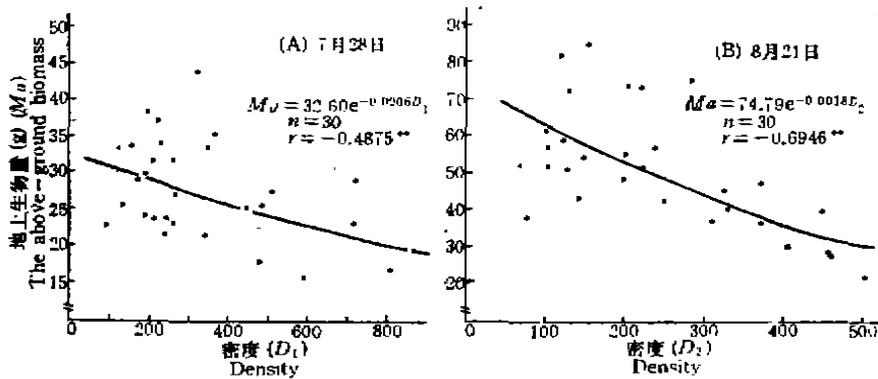


图 6 虎尾草种群在拔节孕穗期(A)和籽实成熟期(B)的地上生物量与密度的关系 (吉林省长岭, 1990)

Fig. 6 The relation between the above-ground biomass and density of *Chloris virgata* population in the stages of both joint-booting (A) and ripening(B) (1990, Changling, Jilin)

草种群地上生物量的密度制约作用, 籽实成熟期比拔节孕穗期要大。由此表明, 随着虎尾草的生长发育, 由于种内的竞争, 高密度对地上生物量的制约影响变得更加严重。

#### 四、结论与讨论

在拔节孕穗期的所有样方中, 没有发现死亡的虎尾草分蘖株, 而在籽实成熟期的样方中, 除了部分抽穗植株的上部有绿叶片外, 其它均已枯萎。由于籽实成熟期时至虎尾草种群的生育后期, 这些枯萎不能视为是竞争引起的, 故本文未涉及死亡率的分析。

在同一组变量之间可能符合几种函数的拟合, 筛选相关程度最好的函数关系代表虎尾草种群某一性状的密度制约特征, 既能更准确地反映客观事实, 又可减少预测误差。

株丛的大小严格地受到株丛密度的制约, 在虎尾草种群的拔节孕穗期及籽实成熟期, 平均株丛重均随着株丛密度的增加呈幂函数  $y = ax^{-b}$  形式下降, 并且随着虎尾草的生长发育, 株丛间的竞争变得更加激烈。

植株的大小与密度之间存在着相对立的关系,  $-3/2$  幂自然稀疏定律已得到广泛验证<sup>[3-8]</sup>。但就最佳拟合函数看, 虎尾草种群的平均植株重, 在拔节孕穗期是随着密度的增加呈幂函数  $y = ax^{-b}$  形式减少, 在籽实成熟期则呈指数函数  $y = ae^{-bx}$  形式减少, 如果将 2 个生育期幂函数拟合的参数  $b$  值 ( $b_1 = -1.1820$ ,  $b_2 = -1.3332$ ) 加以比较, 既可反映随着虎尾草的生长发育, 个体间的竞争变得更大, 也反映了该种群至生育后期尚未达到  $-3/2$  幂自然稀疏线, 或者表征为该种群尚未产生密度制约的死亡。

在拔节孕穗期及籽实成熟期, 虎尾草种群分蘖率的密度制约特征均表现为线性  $y = a - bx$  关系, 并且随着虎尾草的生长发育, 密度对分蘖的影响变大。而抽穗率则随密度的增加呈指数函数  $y = ae^{-bx}$  形式减少。

虎尾草种群结实器官数量性状的密度制约特征表现为一致的规律性变化, 即单位面积穗重、抽穗植株的平均穗重、平均穗状花序数和平均小穗数均随着密度的增加呈指数函数  $y = ae^{-bx}$  形式减少。

在拔节孕穗期和籽实成熟期, 虎尾草种群地上生物量数均随密度的增加呈指数函数  $y = ae^{-bx}$  形式减少, 并且随着虎尾草的生长发育, 密度对地上生物量的制约作用增大。

松嫩平原碱化草甸的天然虎尾种群, 通过密度制约抽穗率和各结实器官数量性状所表现的生育力等连锁过程实现着种群调节。

综上所述, 在碱化草地改良中, 为了避免浪费种子和获得更高的地上生物量, 种植虎尾草时, 播种量不宜过大。在松嫩平原, 地上生物量密度以  $1,600-4,800$  株/ $m^2$  为宜, 如果按平均分蘖率为 80% 计, 保证  $320-960$  株/ $m^2$  实生苗, 其播种量以  $10-30$  kg/ $hm^2$  为最佳。

#### 参 考 文 献

- [1] Harper J.L., Approaches to the study of plant competition, *Soc. Exp. Biol. Symp.*, 1961, 15:1-39.
- [2] Harper J.L. and Gajic, D., 1961, Experimental studies of the mortality and plasticity of a weed, *Weed Res.*, 1961, 1:91-104.
- [3] Hutchings M. J., weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the  $-3/2$  power law, *J. Ecol.*, 1979, 67:21-33.
- [4] Kays S. and Harper J.L., The regulation of plant and tiller density in a grass sward, *J. Ecol.*, 1974, 62:79-103.

- [5] Palmblad I.G., Competition studies on experimental populations of Weeds emphasis on the regulation of population size, *Ecology*, 1968, 49:26—34.
- [6] White J., The allometric interpretation of the self-thinning rule, *J. Theor. Biol.*, 1989, 89:475—500.
- [7] White J. and Harper J.L., Correlated changes of plant size and number in plant population, *J. Ecol.*, 1970, 58:467—485.
- [8] Yoda K, Kira T, Ogawa H, and Hozumi K., Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions, *J. Biol. Osaka City Univ.*, 1963, 14:107—129.
- [9] 李建东, 虎尾草, 中国饲用植物志, 农业出版社, 1987, 1:59—62.
- [10] 杨允菲, 祝延成, 羊草种群种子生产的初步研究, 植物生态学与地植物学学报, 1989, 13(1):73—78.

## STUDY ON SPECIFICITIES OF THE DENSITY DEPENDENCE TO NATURAL *CHLORIS VIRGATA* POPULATION OF ALKALIZATION MEADOW IN THE SONGREN PLAIN OF CHINA

Yang Yun-Fei Zhang Bao-Tian

(Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun, 130024)

*Chloris virgata* is an annual tuft grass which is more alkali tolerance. According to the investigation and the analysis of natural *Ch. virgata* population of alkalization meadow in the Songren plain of China, the best correlations among simulated functions were selected to be the specificities of intraspecific competition and density dependence of the population in this paper. The results showed that there were the power function  $y = ax^{-b}$  between mean tuft weight and the tuft density; the power function  $y = ax^{-b}$  in joint-booting stage, and the exponential function  $y = ae^{-bx}$  in ripening stage, between mean plant weight and the density; the linear function  $y = a - bx$  between tillering rate and the density; the exponential function  $y = ae^{-bx}$  between earing rate, ear weight per unit area, mean weight per ear, mean number of spike per ear, mean number of spikelet per ear, or above-ground biomass, and the density of the population. Through comparisons of the parameters to corresponding specificities in both growth periods of joint-booting stage and ripening stage, the results showed that due to intraspecific competition, all the quantitative specificities of the population had their effects of density dependence increased along with growth and development of *Ch. virgata*.

**Key words:** intraspecific competition, density dependence, alkalization meadow, population of *Chloris virgata*.