

58-66

2522(9)

第13卷 第1期
1993年3月

生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.13, No.1
Mar., 1993

半干旱生态条件下植物个体的 综合生态效应的空间距离分布规律*

王根轩

(河南大学生物系, 开封, 475001)

赵松岭

(兰州大学生物系, 兰州)

Q948.1

摘 要 通过对有关生态因子的空间距离变化规律的测定和引入相应的生态效应系数综合分析, 得到在半干旱生态条件下植物个体的综合生态效应的空间距离分布规律为:

$$E = a_i E_{i0} (1 + (\frac{x}{h_c})^2)^{-\frac{3}{2}} + (a_N E_{N0} + a_W E_{W0}) (1 + (\frac{x}{h_r})^2)^{-\frac{3}{2}} \\ + (a_c E_{c0} + a_k E_{k0}) (1 + (\frac{x}{h_c})^2)^{-\frac{1}{2}}$$

由于具抑制效应的因子的生态效应随相对空间距离增加而减弱的速度大于具互惠效应的因子, 在一定相对空间距离处 ($\frac{x}{h} \approx 6.8$) 综合生态效应由干扰转变为互惠, 定义了生态场的概念。

关键词: 生态效应, 生态因子, 植物, 半干旱, 生态场。

植物生态学;

植物的光合、蒸腾、水分和矿质吸收将引起周围环境中的CO₂浓度、相对湿度、土壤水分和矿质含量的变化^[1]。虽然植物邻体效应的研究^[2,3]也探讨了干扰势随邻体距离的定量变化规律, 但迄今为止, 尚未见到对植物个体的生命活动所导致的生态因子变化的综合生态效应的定量分析, 而这种分析对了解植物与植物、植物与环境关系的基本规律是必要的。本文通过对有关生态因子的空间距离分析和生态效应系数的测定, 探讨了在半干旱生态条件下植物本身的生命活动所形成的综合生态效应的空间距离分布规律。

1 材料与方法

1.1 材料和条件

以春小麦(*Triticum aestivum* L.)、蚕豆(*Vicia faba* L.)和苹果(*Malus pumila* Mill)为材料。实验测定在黄河水利委员会的甘肃定西水土保持观测站的实验田进行, 据该水保站观测资料, 该地区的年平均温度6.0℃, 最高温度30℃, 最低温度-23℃, 年平均降雨量430mm, 降水日数100d, 日照时数2450h。

* 国家自然科学基金资助项目。

本文于1991年7月11日收到。修改稿于1992年1月10日收到。

1.2 测定方法

植物个体的光合、呼吸、蒸腾、水分和矿质吸收使其周围环境的 CO_2 和 O_2 浓度、相对湿度、土壤水分和矿质营养元素的浓度发生变化, 另外, 遮光度也可视为植物生长发育所形成的生命物质对环境因子的一种影响。所以本文测定了以植物着生点为圆心的不同半径距离处的遮光度、 CO_2 浓度(因 O_2 的相对变化量很小, 故从略)、相对湿度、土壤水分和氮素(为简化实验, 保持 P、K 和微量元素的平衡供应, 使 N 素处于较易受影响的临界水平)的相对变化。

以 LI-1600 型恒态蒸发仪(Steady state porometer) 测定光照强度、相对湿度、叶片温度和蒸腾速率。以土钻取样, 烘干法测定土壤含水量。根际土壤 N 素含量及其变化动态的测定参照钦绳武, 刘芷宇^[4] 的方法。

野外 CO_2 浓度以 FQ-W 型红外线 CO_2 分析仪进行标定, 为解决仪器不足之困难, 动态多点测定采用 pH 比色法: 在一定温度下达到平衡时, 空气中一定的 CO_2 浓度对应溶液的一定 pH 值。为提高此种方法的灵敏度, 反应液密封标号后在实验室内以 721 分光光度计测定反应液的光吸收(原方法有可见光吸收变化)。

为使各生态因子的生态效应相对统一并能够综合分析, 定义植物生态因子的生态效应系数为单位生态因子变化所引起的相应植物的生物量日增长率的变化率。该定义与 Gilliland 的异速增长系数^[5] 和 Sharpe 等的转换系数^[6] 的主要区别是这里主要考虑因子变化的总体结果, 而不是象 Gilliland 和 Sharpe 等人那样注意的是某一具体过程。显然, 生态效应系数随植物种类、生长发育时期和生态条件不同而不同。本文选择以上 3 种植物的幼苗在春天进行测定, 以生物量日增长率对相应的生态因子强度(其它因子保持相对不变)作图, 其斜率即为相应的生态效应系数(α)。

1.3 数据处理

为消除植物个体形态差异的影响, 引入了相对空间立地距离的概念。如图 1 所示, h_c 为冠层中心点 a 距地面的高度, 显然有空间距离 R_c 与 h_c 和 x 的关系如下:

$$R_c^2 = h_c^2 + x^2 \quad (1)$$

以 h_c 比 R_c 得冠幅相对空间距离 R_c/h_c 为:

$$\frac{R_c}{h_c} = \left[1 + \left(\frac{x}{h_c} \right)^2 \right]^{1/2} \quad (2)$$

同理, 根系相对空间距离为:

$$\frac{R_r}{h_r} = \left[1 + \left(\frac{x}{h_r} \right)^2 \right]^{1/2} \quad (3)$$

这里, h_r 表示根系分布中心的深度, x 为离

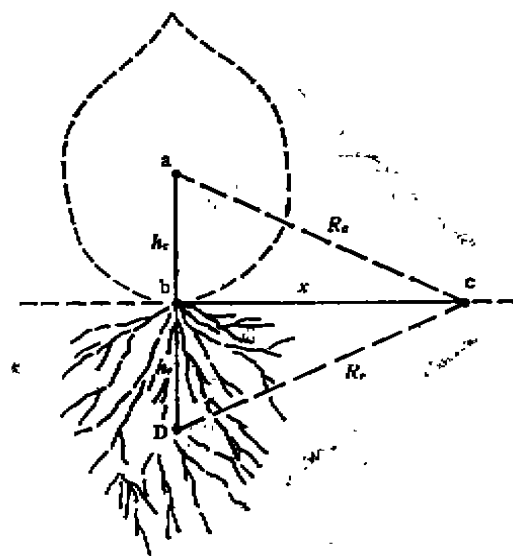


图 1 空间距离 R 与水平立地距离 x 的关系
a——植物冠层分布的几何中心, b——植株立地点
c——测点, D——根系分布中心。

Fig.1 The relationship between space distance(R) and horizontal distance

a——Crown center of tree,
b——Foothold of plant,
c——survey position,
D——center of root

植物着生点的水平距离, R_z 表示根系空间距离 ($R_z^2 = h_z^2 + x^2$)。

2. 测定分析结果

2.1 蒸腾和光合对周围空气湿度和 CO_2 浓度影响

3种植物在强烈蒸腾和光合时其周围的相对湿度和 CO_2 浓度的变化情况如图2所示。图中的曲线为拟合曲线, 若以 $E_{c,z}$ 表示植物光合(和呼吸)对 CO_2 浓度影响的相对值随立地距离 x 的变化; $E_{c,0}$ 为冠层几何中心的最大相对变化量, $E_{c,0} = \Delta C_0 / C_{\text{裸}}$ ($C_{\text{裸}}$ 为以裸地上空 1 m 高度的 CO_2 浓度为基准的对照值)。则 CO_2 浓度的变化情况可用下式描述:

$$E_{c,z} = E_{c,0} \left[1 + \left(\frac{x}{h_c} \right)^2 \right]^{-\frac{1}{2}} \quad (4)$$

(4) 式所描述的曲线符合一般的气体扩散方程, 这与植物光合消耗和呼吸产生的 CO_2 通过周围空气扩散的事实一致。

植物周围的相对湿度的变化是由蒸腾和蒸发的水分在空气中扩散引起的。以 $E_{h,z}$ 表示植物对其立地距离 x 处的相对湿度的影响, $E_{h,0}$ 为冠层几何中心处的最大相对变化

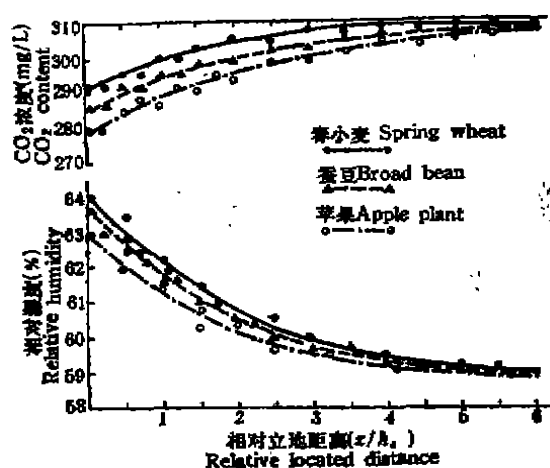


图2 3种植物强烈光合和蒸腾时对 CO_2 浓度和相对湿度的影响

测定时温度 $23 \pm 2^\circ\text{C}$, 光照强度 $1200 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 相对湿度 $68\% \pm 1\%$, CO_2 浓度 300mg/L 。

Fig. 2 The effects of the plants which photosynthesising and transpiring sharply to the relative humidity and CO_2 content

Temperature: $23 \pm 2^\circ\text{C}$,
Luminosity, $1200 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,
Relative humidity, $68\% \pm 1\%$,
 CO_2 content, 300mg/L .

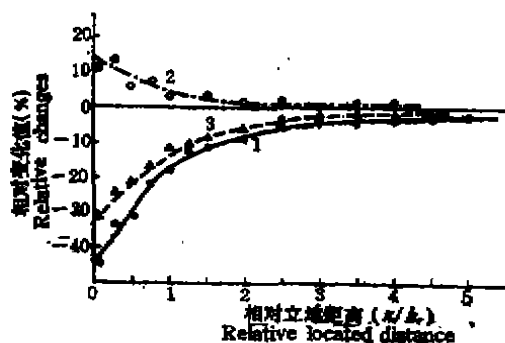


图3 土壤可溶性氮素随相对立地距离的变化
春小麦(1, 拔节期), 蚕豆(2, 具25—30个节位), 苹果(3, 座果期)。

Fig. 3 Changes of the dissolved nitrogen in the soils with the relative located distance

Spring wheat (1, jointing stage),
Broad bean (2, stages with 25—30 nodes),
Apple plant (3, fruiting stage).

量, 则:

$$E_{h,z} = E_{h,0} \left[1 + \left(\frac{x}{h_c} \right)^2 \right]^{-\frac{1}{2}} \quad (5)$$

2.2 根系周围土壤可溶性N素的迁移分布规律

对不同立地距离的耕作层土壤可溶性N素的测定结果(图3)表明, 非固氮植物春小麦和苹果都使土壤可溶性氮素含量下降, 而固氮植物蚕豆在具25—30个节位的成熟期则使立地点附近的可溶性氮素稍有升高。若以 $E_{N,0}$ 表示植物分布中心处的氮素相对变化值, $E_{N,z}$ 表示在立

地距离 x 处氮素的相对变化值, 则变化动态可描述为:

$$E_{N_s} = E_{N_0} \left[1 + \left(\frac{x}{h_r} \right)^2 \right]^{-\frac{3}{2}} \quad (6)$$

这里, $\frac{x}{h_r}$ 被称为根系相对立地距离以区别于(4)式和(5)式中的冠幅相对立地距离 $\frac{x}{h_s}$ 。

2.3 根系周围土壤含水量的迁移分布规律

土壤水分的下降(图4)主要在根系稠密分布区之内(相对立地距离小于1的范围), 这与土壤N素的吸收情况(图3)类似, 随着立地距离的加大这种影响迅速减弱。若以 E_{w_s} 表示在立地距离 x 处的土壤含水量的相对变化, 以 E_{w_0} 表示根系分布中心处的相对变化量, 则 E_{w_s} 随相对根系立地距离 $\left(\frac{x}{h_r}\right)$ 的变化可描述为:

$$E_{w_s} = E_{w_0} \left[1 + \left(\frac{x}{h_r} \right)^2 \right]^{-\frac{3}{2}} \quad (7)$$

2.4 遮光度随相对立地距离的变化

单株春小麦、蚕豆和苹果周围地面的相对遮光度的测定是在忽略太阳高度角的年变化,

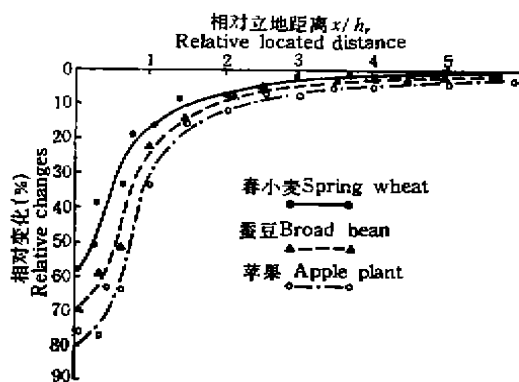


图4 根系周围土壤含水量随相对立地距离的相对变化

Fig.4 The changes of the water content in the soil around the roots with the distance apart from the isolated plant

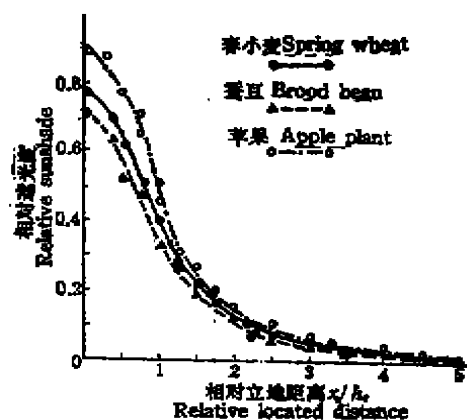


图5 春小麦、蚕豆和苹果单株周围地面的遮光度

Fig.6 The levels of sunshade around the isolated plant
Values are given for the means of 12 measurement.

仅沿东西方向注意太阳高度角的日变化的条件下进行的, 测定结果如图5所示。在此条件下相对遮光度随相对冠幅立地距离 $\left(\frac{x}{h_s}\right)$ 的变化可描述为:

$$E_{I_s} = E_{I_0} \left[1 + \left(\frac{x}{h_s} \right)^2 \right]^{-\frac{3}{2}} \quad (8)$$

式中 E_{I_s} 为在立地距离 x 处的相对遮光度, E_{I_0} 为在植物立地点处的相对遮光度, h_s 为植物冠幅分布中心的高度。

2.5 有关生态因子的生态效应系数

在上述生态因子变化的幅度内测得的有关生态因子的生态效应系数如表1所列,可见在此条件下各因子的生态效应系数均为正值,这表示随这些生态因子强度的增加所测植物的生物量日增长率(平均)也有所增加。对于同一植物各因子的生态效应系数之间可以有很大差异,对于同一因子不同种类植物间的生态效应系数也有明显差别,例如, N素对小麦的效应系数明显大于蚕豆,显然,固氮植物对外界氮素的效应不如非固氮植物那样强烈。各因子的生态效应系数的总和在0.85—0.87之间,说明测定的生态因子只是主要的,尚未测定的各类因子的效应系数之和约为0.13—0.15。

表1 3种植物5个因子的生态效应系数*

Table 1 The ecological coefficients of five factors in three plants*

植 物 Plant	光 照 Light α_L	氮 素 Nitrogen α_N	土壤水分 Water in Soil α_W	CO ₂ 浓度 CO ₂ content α_c	相对湿度 R.H. α_h	Σ
春 小 麦 Spring wheat	0.2±0.08	0.25±0.08	0.2±0.05	0.12±0.06	0.10±0.03	0.87
蚕 豆 Broad bean	0.25±0.10	0.10±0.08	0.25±0.10	0.10±0.04	0.15±0.04	0.85
苹 果 Apple plant	0.2±0.07	0.15±0.06	0.25±0.08	0.15±0.05	0.10±0.04	0.85

* 表中数值是在本文测定的5个生态因子的变化幅度范围内,由植物生物量的日增长率对相应生态因子数值作图的斜率求得。

* The coefficients was obtained by the methods of pluralistic regression analysis to the influences of related factor on the increasing rate of the biomass within the change range of 5 factors examined in this paper.

3. 植物个体综合生态效应的空间距离分布规律

对(4)—(8)式所描述的各生态因子的变化动态用相应的生态系数效应校正后,得到植物的综合生态效应的空间距离分布规律如下式:

$$E = \alpha_L E_{L_0} \left[1 + \left(\frac{x}{h_L} \right)^2 \right]^{-\frac{1}{2}} + (\alpha_N E_{N_0} + \alpha_W E_{W_0}) \left[1 + \left(\frac{x}{h_r} \right)^2 \right]^{-\frac{1}{2}} + (\alpha_c E_{c_0} + \alpha_h E_{h_0}) \left[1 + \left(\frac{x}{h_c} \right)^2 \right]^{-\frac{1}{2}} \quad (9)$$

式中 E 表示综合生态效应(取Ecology的第一个字母),其它符号的含义同前述。

按(9)式计算出的3种不同类型植物的综合生态效应(E)随立地距离(x)的分布特征如图6所示。植物在立地点附近对同生态位的其它个体有强烈抑制作用,随着距离的加大,这种抑制作用迅速减弱,而在立地点处所占比例很小的互惠效应的减弱速度较慢,在相对立地距离6—8的范围内,抑制效应与互惠效应基本相等,在此距离之外, E 表现为微弱的互惠效应,并在无穷远处收敛为零。

图6还显示出综合生态效应的分布与植物个体的大小有关。就由于干扰向互惠的转变点而言,小麦、蚕豆的个体较小,其分布也较近,而苹果植株的个体大,其分布就较远,以至于超出了图6所示的范围。

借助于M-340型计算机绘出的综合生态效应强度随相对立地距离(x/h_L 或 x/h_r)变化的

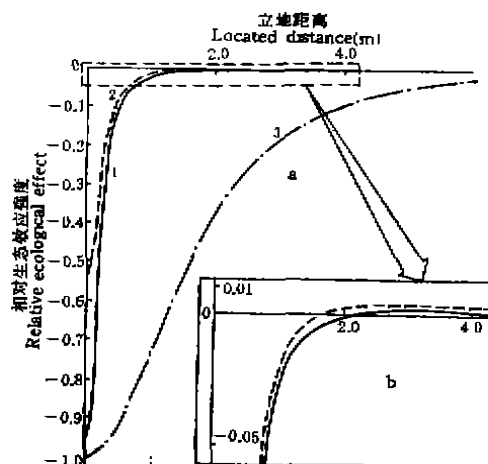


图 6 3 种不同类型植物的综合生态效应强度的分布特征

b 图为 a 图在横轴附近的局部放大，以显示生态效应性质的转变点。

Fig. 6 The distributions of the synthetical ecological effect for three plants belong to different families.

Fig. b was the fig. a enlarged partly to display the transform point of the effect.

1: 春小麦 Spring wheat; 2: 蚕豆 Broad bean;

3: 苹果 Apple plant.

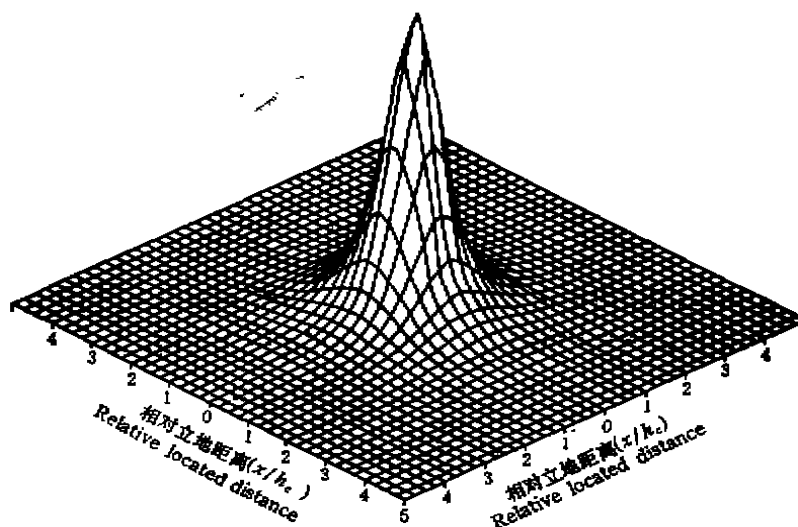


图 7 植物综合生态效应强度随相对立地距离变化的三维图形

相对立地距离以 h_c 为基准计算

Fig. 7 The three dimensional changes of the plant synthetical ecological effect with the relative located distance

The reative located distance was calculated on the base of height of the crown center.

三维图形如图 7 所示，显示出综合生态效应强度向各个方向的变化趋势是基本一致的。图 7 所示的立体图形好似以植物的立地点为峰顶耸立的金字塔，这形象地反映出植物对环境（包括同种的其它个体）的生态效应强度随着相对立地距离的增加而迅速减弱。

4 讨论

上述植物综合生态效应规律能否从其它角度进行检验呢? 让我们用两个种群生态定律来验证和回答问题。

4.1 $-\frac{3}{2}$ 自疏规律是植物综合生态效应分布规律在高密度条件下的特例

$-\frac{3}{2}$ 自疏规律^[7]是在高密度条件下适用的一条实验规律, 而在邻体间的相对立地距离较小(高密度)时, E 表现为强烈的抑制作用, 而互惠项 ($\alpha_c E_{c0} + \alpha_s E_{s0}$) 在此所占的比重很小, 故舍去(9)式中的最后一项, 并令 $h_c = h_r = h$, 得到:

$$E' = (\alpha_l E_{l0} + \alpha_N E_{N0} + \alpha_W E_{W0}) \left[1 + \left(\frac{x}{h} \right)^2 \right]^{-\frac{3}{2}} \quad (10)$$

在只考虑最近邻体效应的条件下, x 为邻体间的平均距离, 密度 d 与 x 的关系为:

$$x^2 = \frac{1}{d} \quad (11)$$

当 h 一定时, 有:

$$\left[1 + \left(\frac{x}{h} \right)^2 \right] \approx k_1 \frac{1}{d} \quad (12)$$

在正常生理状态下, 植物对光、水、肥等资源的获得能力的相对值 (E_{l0} , E_{W0} 和 E_{N0}) 与植物个体的生物量 (W) 成正比, 即:

$$(\alpha_l E_{l0} + \alpha_N E_{N0} + \alpha_W E_{W0}) = k_2 W \quad (13)$$

将(12), (13)式代入(10)式得:

$$E' = k W d^{\frac{3}{2}} \quad (14)$$

(14)式中, k_3 为包括 k_1 和 k_2 的复合常数, E' 为在近距离条件下经过简化的综合生态效应的平均强度, d 为平均密度。设当 E 值超过一定的阈值 K 时发生自疏, 即在发生自疏时:

$$\begin{aligned} k_3 W d^{\frac{3}{2}} &= E \geq K \\ W &\geq \frac{K}{k_3} d^{-\frac{3}{2}} \end{aligned} \quad (15)$$

这里, W 为植物个体的平均生物量, d 为单位面积内的植物个体的平均数, K 和 k_3 均为常数。(15)式正是 $-\frac{3}{2}$ 自疏规律的表达式之一。

4.2 恒定终产量定律是植物综合生态效应分布规律在“适当密度”条件下的特殊形式

恒定终产量定律^[7]的先决条件是在资源一定的条件下和适当密度的范围内, 分析(9)式可知, 当相对立地距离 $\frac{x}{h} = 2$ 时 E 值就降到不足立地点处的 9%, 所以在很大的密度范围内 $E \approx 0$, 故令 $E = 0$, $h_c = h_r = h$, (9)式可简化为:

$$(a_1 E_{10} + a_N E_{N0} + a_W E_{W0}) = -(a_c E_{c0} + a_k E_{k0}) \left[1 + \left(\frac{x}{h} \right)^2 \right] \quad (16)$$

将(12)和(13)式代入(16)式得:

$$Wd = \frac{-k_1 (a_c E_{c0} + a_k E_{k0})}{k_2} \quad (17)$$

由图 2 所示的 E_{c0} 和 E_{k0} 值及表 1 所列的 a_c 和 a_k 值可求出 $-(a_c E_{c0} + a_k E_{k0})$ 在 3 种不同类型植物中均为正值, 而在一定资源和环境条件下, $(a_c E_{c0} + a_k E_{k0})$ 又基本上是恒定的, 故令:

$$\frac{-k_1 (a_c E_{c0} + a_k E_{k0})}{k_2} = k_4$$

则有:

$$Wd = k_4 \quad (18)$$

式中, W 表示在资源一定的条件下和最终存活密度 (d) 时的平均个体生物量, k_4 为常数, (18) 式正是恒定终产量定律的表达式之一。

以上对两个生态学经典规律的重新解释从不同的侧面检验了植物综合生态效应分布规律。由于这种综合生态效应是随物种、生长发育时期和生态条件的不同而变化的, 所以要了解在不同生态条件下各类生物的综合生态效应规律还需要进行大量的研究。根据其空间效应的分布特征, 将这种综合生态效应的空间分布形象地称为生态场^[8], 鉴于 Wu 等在使用生态场一词时没有给出明确的定义, 这里定义生态场为生物的生命活动所产生的综合生态效应的空间分布。有生命活动就有生态场, 它不象“邻体效应”那样依赖邻体的存在而存在^[2]。容易与生态场混淆的“生态位”尽管有许多不同角度的定义, 但总的是指生物种群在空间、资源或时间上所占据的相对位置或范围^[9]; 而生态场和引力场、电场等其它场理论一样都主要是为了解决“非直接接触的相互作用”问题, 并且具有可叠加性(不同的场可位于同一空间), 与生态位是两个完全不同的概念。生态场与物理学中的各种场的根本区别在于它与生命过程相联系, 具有抑近助远的特性(见图 6, 公式(9)), 与生物的生长发育过程对应具有特有的时间变化动态, 在复杂性上远远超出了非生命的各种场。这里并没有排除生物作为物质的一种高级存在形式所应具有的一般物理属性。

参 考 文 献

- [1] Slatkin, M. and D. Anderson, A model of competition for space, *Ecology*, 1984, 65:1840—1845.
- [2] Weiner, J., Neighborhood interference amongst *Pinus rigida* individuals, *J. of Ecology*, 1984, 72:183—197.
- [3] 张大勇、赵松岭、张鹏云、陈庆诚, 青杆林恢复演替过程中的邻体竞争效应及邻体干扰指数的改进模型, *生态学报*, 1989, 9(1):58—58.
- [4] 铁锡武、刘正宇, 土壤根系微区养分状况的研究. I: 水稻根际氮素的变化, *土壤学报*, 1984, 21:238—248.
- [5] Gilliland, M.W., Systems models for phosphorus management in Florida. In *Mineral Cycling in Southeastern Ecosystems*, F. G. Howell, J. B. Gentry and M. H. Smith, Eds. Energy Research and Development Administration, 1976, 179—208.
- [6] Sharpe, P. J. H., Walker, J., Penridge, L. K. and Wu, H. I., A physiologically based continuous-time markov approach to plant growth modelling in semi-arid woodlands, *Ecological Modelling*, 1985, 29:189—213.

- [7] Harper, J. L., The concept of population in modular organisms. In: May, R. M. (ed). *Theoretical ecology (principles and applications)*, Blackwell Scientific Publications, Second Edition 1981, 86—70.
- [8] Wu, H. I., Sharp, P. J. H., Walker, J. and Penridge, L. K., Ecological field theory: Aspatial analysis of resource interference among plants, *Ecological Modelling*, 1985, 29:215—243.
- [9] Pianka, E. R., Competition and niche theory. In: May, R. M. (ed) *Theoretical ecology (principles and applications)*, Blackwell Scientific Publications, Second Ed. 1981, 187—198.

THE SPATIAL DISTRIBUTION OF THE SYNTHETICAL ECOLOGICAL EFFECT OF PLANT INDIVIDUALS UNDER SEMI-ARID ECOLOGICAL CONDITIONS

Wang Gen-Xuan

(Department of Biology, Henan University, Kaifeng, 475001)

Zhao Song-Ling

(Department of Biology, Lanzhou University, 730000)

The changes in air humidity, CO₂ content, light availability, water and nitrogen (N) content in the soil around isolated plants were determined and analyzed in spring wheat, broad bean and apple plant. The coefficient (α) of ecological effect of each factor, which was defined as a rate of biomass increase per day due to the change in an ecological factor, was measured. The law of distribution of synthetical ecological effect in the spacial distance away from the plant studied was obtained as follows:

$$E = \alpha_1 E_{10} \left[1 + \left(\frac{x}{h_c} \right)^2 \right]^{-\frac{3}{2}} + (\alpha_N E_{N0} + \alpha_W \alpha_{W0}) \left[1 + \left(\frac{x}{h_c} \right)^2 \right]^{-\frac{3}{2}} \\ + (\alpha_c E_{c0} + \alpha_h E_{h0}) \left[1 + \left(\frac{x}{h_c} \right)^2 \right]^{-\frac{1}{2}}$$

It inhibited strongly to the plant of same ecological niche around the location. The effect was transformed from inhibition into mutual promotion at a relative spatial distance because the inhibition decreased quicker than the promotion.

Key words: ecological effect, plant individual, semiarid, ecological factor, ecological field,