

# 不同种群密度状态下羊草地上部生态场、生态势、场梯度及其季节性变化规律研究<sup>\*</sup>

王德利、祝廷成

(东北师范大学草地研究所, 长春, 130024)

Q949.714.2

**A** **摘要** 本文通过对羊草种群与个体的定位观测与理论分析, 给出了描述植物生态场性质的场特征函数——生态势和场梯度的定义, 建立了羊草地上部生态场的生态势和场梯度模型。应用实验观测数据进行了模型运算, 分析了羊草地上部生态场随作用距离改变的生态势与场梯度变化规律。结果表明, 羊草地上部场势与场源植物的相对生长速率、资源利用效力以及种群密度相关, 场梯度能刻划生态势的空间变化速率, 生态势和场梯度均有季节性变化特征。

**关键词:** 生态场, 生态势, 场梯度, 季节变化, 羊草 (*Aeluropidium chinense*)。

## REGULARITY OF THE ECOLOGICAL POTENTIAL AND GRADIENT OF ABOVEGROUND ECOLOGICAL FIELD OF *AELUROLEPIDIUM CHINENSE* AND THEIR SEASONAL CHANGES UNDER DIFFERENT POPULATION DENSITIES

Wang Deli Zhu Tingcheng

(Institute of Grassland Sciences, Northeast Normal University, Changchun, China, 130024)

**Abstract** In the present paper, the concepts of ecological potential and field gradient, which describe the ecological field characters, were defined by means of long-term observation and measures of *Aeluropidium chinense* population and its individuals as well as relevant theoretical analysis. The models for ecological potential and field gradient of aboveground part of *A. chinense* were put forward. The models were run by using experimental data. Regularity, by which the field potential and the field gradient of the aboveground ecological field of *A. chinense* changed with varying action distance, was analyzed. The results show that the aboveground ecological potential size of *A. chinense* was related to the relative growth rate of field plants, to resource utilization efficiency in the ecological field and to population density. The ecological field gradient can be used to describe the spatial changing rate of the ecological potential. Both

<sup>\*</sup> 国家自然科学基金资助课题。

收稿日期: 1994 01 17, 修改稿收到日期: 1994 06 20。

ecological potential and field gradient varied among seasons.

**Key words:** ecological field, ecological potential, ecological field gradient, seasonal change, *Aneurolepidium chinense*.

生态场(Ecological field)是生物与生物之间以及生物与环境之间相互作用的时空范围<sup>[1,2]</sup>。植物周围都存在一定形式的生态场。生态场的分布与作用形式是以场的基本特征函数——生态势(Ecological potential)描述的<sup>[3]</sup>，用生态势能刻划生态场中任意点场的作用强度和分布形式。生态场的另一个重要性质是有梯度的存在，生态场梯度(Ecological field gradient)实际描述了植物对周围作用强度的空间变化率，反映植物生态场分布的动态变化过程。

生态场区别于经典物理场的重要特征是，形成场的场源为有自身生长发育节律的生物。因而植物生态场的某些特征呈现季节性变化。本文对羊草地上部生态场的生态势、场梯度的定义、特征及其季节性行为变化规律进行了较深入的分析探讨。

## 1 模型建立

### 1.1 羊草地上部分生态场的生态势

植物之间的相互作用过程十分复杂，具有多组分、多变量和多水平特征<sup>[4]</sup>，因而要求建立的模型，既应表征生态场性质，又能便于运算、可测。模型参数选择的原则是：① 反映形成生态场场源植物的生长变化；② 能刻划植物需要的资源状态；③ 具有实验可测性。

模型假设：植物生态场中任意点的生态势决定于 3 方面因素，第一是场源植物本身的生长状态(以相对生长速率表示)；第二是场源生态场作用的衰减(用势消减系数表示)；第三是某点的资源利用效力(以资源生成位表示)。这 3 方面因素综合作用构成了植物生态势。

显然生态势表明了植物群落或生态场中植物或某处潜在植物生长过程中受到的压力(Stress)。那么生态场可定义为：生态场中任意一点受到来自场源植物与生境因子综合作用的量度。

选取羊草个体与种群的地上部生物量、相对生长速率、高度、叶面积、资源生态位等参数，建立生态势  $\Phi(r)$  模型：

$$\Phi(r) = k\zeta(r) R/N \quad (1)$$

(式中  $r$  为向量，表示场源植物作用距离， $\zeta(r)$  为生态势消减系数， $R$  为场源植物的相对生长速率， $N$  为  $r$  处的资源利用效力， $k$  为模型系数，无实际意义)生态势消减系数反映场源植物随空间距离其作用改变的特性，或者说场源在不同距离上形成不同的生态势值。地上部冠的势衰减依赖于光辐射强度与作用距离、植物高度、叶面积和株形(用  $g$  反映)<sup>[3,5]</sup>。羊草地上部冠的势消减系数方程：

$$\zeta(r) = f \exp(-g r^2) \quad f = H/H_{\max} \quad (2)$$

(其中  $f$  为冠的高度比， $H$  为植冠高度， $g$  为 Gaussion 参数)

那么

$$\Phi(r) = k f \exp(-g r^2) R/N \quad (3)$$

式中相对生长速率和资源利用效力分别由 Blackman 方程和 Smith 公式计测求得<sup>[6]</sup>。经检

验, 此模型有较高的灵敏性。

生态势单位是  $g/cm^2 \cdot d$ , 具有能量学意义。

### 1.2 羊草地上部生态场的场梯度

任何形式的场都有梯度存在。梯度反映场分布或作用的变化。生态场梯度定义为: 生态场中生态势沿任意方向的空间变化率。羊草地上部生态场的梯度  $\nabla$  模型:

$$\nabla = \text{grad}\Phi(r) = 2kg r\Phi(r) \quad (4)$$

由此可求得, 在  $r = \sqrt{1/2g}$  处场梯度达到最大。

## 2 方法

研究地点位于吉林省羊草草原保护区内。选择羊草单优群落, 以种群密度与土壤(养分含量)为梯度级别设固定观测样地 13 个,  $1 m^2$  样方 52 个。1989—1992 年每一生长季内逐月取样, 测定羊草的生物量、叶面积、高度、光辐射强度、湿度、温度及土壤水分与主要养分(N、P、K)含量。

为模型运算和分析方便, 对获得的数据进行了无量纲化的归一化处理, 省略其单位。

## 3 结果与分析讨论

### 3.1 羊草地上部生态势及其季节性变化分析

#### 3.1.1 羊草地上部生态势变化

羊草个体植株形成的生态势, 随与场源羊草的作用距离而发生变化(图 1)。分析结果表明:

地上部生态势同场源羊草某一时刻或一段时间的相对生长速率成正比, 即个体植株越高, 生长越旺盛, 生物量、叶面积越大, 它对周围作用越强, 也就形成较高的生态势(图 1 中 5 月 d, b)。

理论分析可见, 羊草生态场中任意点的生态势与该处的资源利用效力成反比关系。即生态场或植物群落中, 某处资源越丰富, 可利用性越高(水分、光照、营养充足), 其它相邻植物在该处形成生态势越小, 对这处作用减弱<sup>[2]</sup>。本实验测得的资源生态位值(同一季节)并无明显的规律性变化, 这主要是由于取样差异造成的, 所以羊草生态势变化曲线并不能反映资源利用效率的影响规律。

羊草地上部生态势与势消减系数密切相关。势消减系数方程表明, 场或生态势作用是随与羊草的距离增大而减弱。图 1 的所有曲线都表征随与羊草远离的势值衰减变化, 这种变化形式是 Gaussian 分布。一株羊草形成的生态势, 在作用距离  $r=0$  处最大, 为  $f \cdot R/N$ ; 在  $r \rightarrow \infty$  时逐渐减小并趋于 0(图 1)。决定势消减系数取决于场源植物的作用距离、植株高度和 Gaussian 参数。那么距离羊草越近, 势值越高; 植株越大, 势值越高。Gaussian 参数反映羊草个体的生物学形态分布特性, 它对生态势的影响体现在对势变化曲线形状上。图 1(5 月)为不同羊草个体植株, 其 Gaussian 参数不同, 势值变化速度有异, 而对势值大小(最大值)无影响。

#### 3.1.2 种群密度对羊草地上部生态势的影响分析

实验表明, 种群密度对羊草个体植株生态势有明显作用。将种群密度( $X$ )与生态势(最大值)( $Y$ )做相关分析:

$$5 \text{ 月 } Y = 0.0481 e^{(-8.1372 E-5.7 X^2)} \quad R = 0.8303^{**} (P < 0.01)$$

$$6 \text{ 月 } Y = 1.0116 E-02 e^{(0.3242/X)} \quad R = 0.7157^{**} (P < 0.01)$$

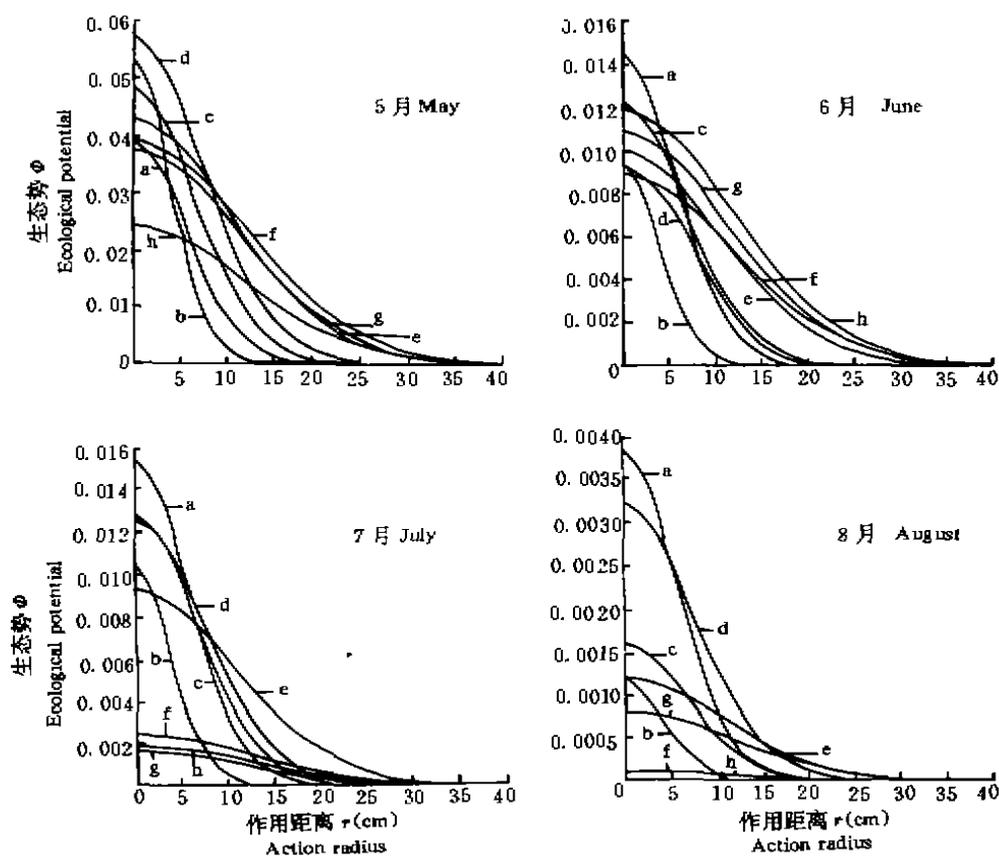


图1 不同季节羊草个体植株地上部生态势(平均值)变化曲线(1991)( $k=1.00$ )

Fig. 1 The change curves of the aboveground ecological field potential of *Aneurolepidium chinense* individual (average) in different seasons (1990) ( $k=1.00$ )

a-h 表示不同的密度(株/ $m^2$ ) a-h show follow different population density (ind/ $m^2$ )

a=1 b=4 c=9 d=25 e=100 f=500 g=682 h=888

$$7月 Y=1.2092E-02 e^{(-2.5355E-0.3X)} \quad R=0.9611^{**} (P<0.01)$$

$$8月 Y=10.0038/(1+4908.572 e^{(3.3365E-0.3X)}) \quad R=0.7210^{**} (P<0.01)$$

可见羊草种群密度与个体生态势在  $P<0.01$  的水平上均达到极显著的相关性。

随种群密度增高,羊草个体植株的高度、相对生长速率、Gaussian 参数一般呈下降趋势,产生密度制约现象,其结果是使个体生态势逐渐变小(表1)。种群密度对羊草个体生态势的影响是通过对个体大小作用而实现的。密度增高,羊草高度、生物量、生长速率都要受到密度制约与环境容纳量的限制。密度对生态势的影响还表现在对羊草 Gaussian 参数的作用,种群密度增大,Gaussian 降低,羊草植冠由宽变窄,它对周围的影响降低,生态势也减小。

植物个体形成的生态势大说明它对周围的作用强,从另一个角度又说明场源植物生长

状态好。图 1(5 月)表明,羊草种群密度极低或很高时,个体生态值势都不很高,只有达到一定密度 9—100 株/m<sup>2</sup> 才使个体生长效率最大。可见一定密度种群共建时能形成有利于植物生长发育的生物小气候。

### 3.1.3 羊草地上部生态势的季节动态变化分析

植物个体或种群的生物量形成、能量流动和营养积累等存在着季节性变化特征<sup>[7,8]</sup>,这种季节性变化也体现在植物生态场的场行为上<sup>[2,9,10]</sup>。由图 1 可见羊草个体生态势的季节变化。

在种群密度较低,1—100 株/m<sup>2</sup>(图 1 曲线 a—d)时,羊草个体生态势的变化趋势是 5 月>7 月>6 月>8 月。5 月势值最高,6、7 月减小,8 月最小。这种季节性变化很显著。种群密度较低,个体所处的资源空间相对较大,个体间的竞争性较小。生态势的季节性主要依赖于羊草自身的生长状态变化,特别是相对生长速率对势值影响颇大(表 1)。种群密度较高,>100 株/m<sup>2</sup> 时,生态势的变化趋势是 5 月>6 月>7 月>8 月,即势值依次逐月递减(图 1 曲线 e—h)。7 月的 f、g、h 曲线明显低于 6 月;5 月与 8 月势值差别高于低密度时的差别。结果表明,随种群密度增高,羊草个体间的资源与空间竞争加剧,由此导致生态势季节差异增大。而 6 月、7 月生态势的变化又说明相对生长速率并不是决定生态势季节变化的唯一因素,其它影响因素有如周期性变化的温度、土壤水分、营养成分利用效率等,但是不能否认植物个体相对生长速率的主导性。因而生态势的季节性行为是植物生长发育节律的反映。

表 1 不同密度状态下羊草个体植株地上部生态势、场梯度(平均值)及其它生态参数的关系

Table 1 The relationships of ecological potential, field gradient of *Aneurolepidim chinense* individual aboveground (average) and other ecological parameters under different population density (1991, k=1.00)

月 份 Month		密 度 Density (株/m <sup>2</sup> )							
		1	4	9	25	100	500	628	888
5 月 May	H	9.5	15.8	12.5	14.9	12.7	8.2	11.2	12.3
	R	0.0253	0.0301	0.0294	0.0281	0.0209	0.0272	0.0195	0.0161
	N	0.336	0.484	0.414	0.397	0.336	0.309	0.315	0.304
	$\Phi_{max}$	0.0388	0.0534	0.0482	0.0573	0.0429	0.0392	0.0377	0.0244
	$\nabla_{max} (\times 10^{-2})$	40.93	81.10	43.35	46.00	24.37	19.60	19.92	11.91
6 月 June	H	17.0	30.1	23.4	27.9	20.5	16.99	18.7	16.8
	R	0.0157	0.0065	0.0082	0.0055	0.0062	0.0065	0.0073	0.0092
	N	0.608	0.689	0.519	0.551	0.420	0.409	0.411	0.427
	$\Phi_{max}$	0.0144	0.0093	0.0122	0.0092	0.0100	0.0089	0.0109	0.0119
	$\nabla_{max} (\times 10^{-2})$	15.19	14.10	10.97	7.38	5.68	4.45	5.76	6.03
7 月 July	H	29.7	37.9	32.5	33.6	25.3	21.3	23.3	24.3
	R	0.0127	0.0098	0.0117	0.0090	0.0071	0.0022	0.0014	0.0015
	N	0.656	0.939	0.795	0.646	0.510	0.489	0.507	0.500
	$\Phi_{max}$	0.0152	0.0104	0.0126	0.0124	0.0093	0.0025	0.0017	0.0019
	$\nabla_{max} (\times 10^{-2})$	16.04	15.80	11.33	9.95	5.28	1.25	0.90	0.96
8 月 August	H	36.5	45.8	39.4	39.2	28.5	24.6	27.8	27.8
	R	0.0028	0.0010	0.0013	0.0024	0.0010	0.00004	0.00003	0.00001
	N	0.564	0.819	0.603	0.618	0.484	0.390	0.436	0.407
	$\Phi_{max}$	0.0038	0.0012	0.0016	0.0032	0.0012	0.0001	0.0008	0.0001
	$\nabla_{max} (\times 10^{-2})$	4.02	1.82	1.44	2.57	0.68	0.05	0.42	0.05

### 3.2 羊草地上部生态场梯度及其季节性变化分析

#### 3.2.1 羊草地上部生态场梯度的变化规律

羊草地上部生态场梯度随作用距离改变的变化曲线如图 2。羊草个体场梯度的变化规律与生态势迥异，因为场梯度刻划了生态场分布或生态势的空间变化率，也就是说场梯度只反映随作用距离改变的生态势变化。随与场源羊草的作用距离增大，场梯度由小陡然增大，并在  $r = \sqrt{1/2}g$  处达到最大值，而后又逐渐降低，并趋近于 0。羊草个体场梯度的变化形符合 Rayleigh 分布，这是植物地上部场梯度的重要特征。

羊草场梯度的 Rayleigh 分布(图 2, 5 月)说明羊草对周围的影响是呈逐渐减小趋势，但是在距羊草附近减小(或势变化)不大，在一定位置( $r = \sqrt{1/2}g$ ) 减小的速度最快，在这点之外的区域场源羊草作用就已经很小了。这对确定植物作用范围很有意义。

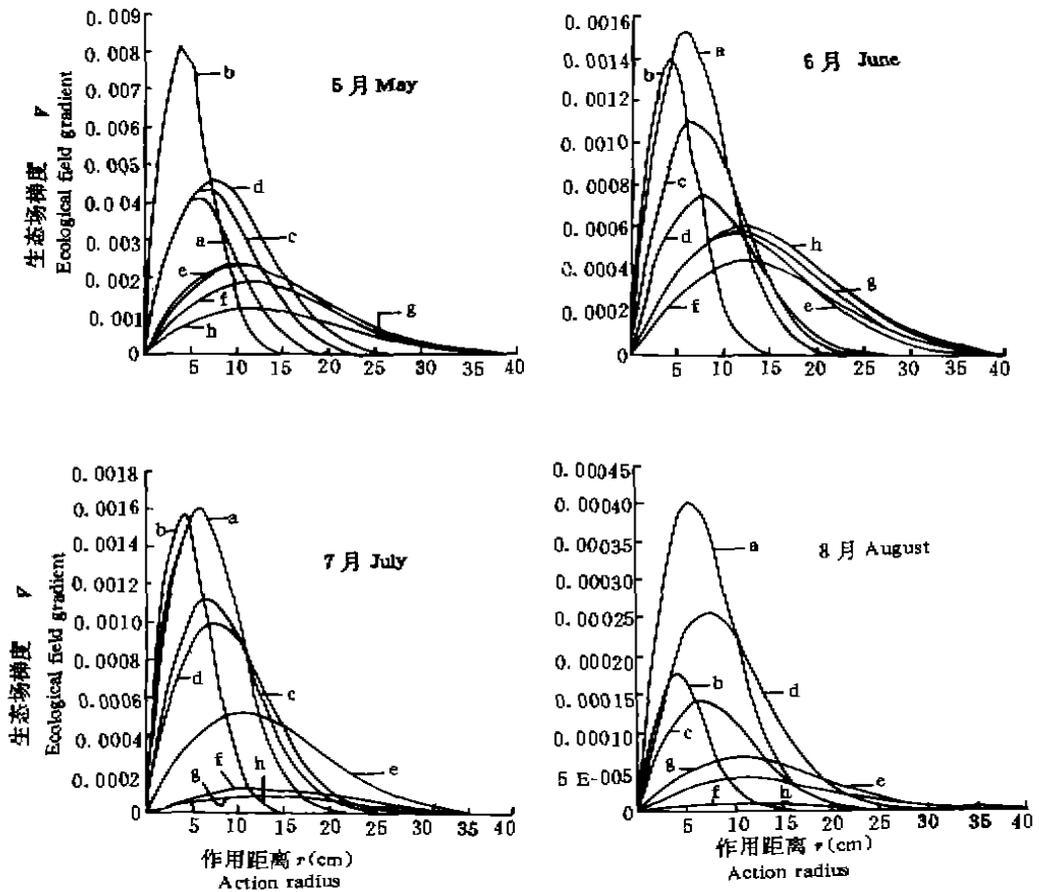


图 2 不同季节性羊草个体植株地上部生态场梯度(平均值)变化曲线(1991)( $k=1.00$ )。

Fig. 2 The change curves of the aboveground ecological field gradient of *Aneurolepidium chinense* individual (average) in different seasons (1990)( $k=1.00$ )

图注同图 1 Note same Fig. 1

生态场中任意点的场梯度与该点的势值和 Gaussian 参数成正比,进而可知场梯度与个体高度、相对生长速率也呈正比关系,而与资源生态位呈反比。羊草个体场梯度变化正反映了羊草分布形态与环境资源的不均匀性。

### 3.2.2 种群密度对羊草地上部生态场梯度的影响

种群密度对羊草生态场梯度的影响是显而易见的,因为种群密度作用于生态势。将种群密度( $X$ )对羊草个体场梯度( $Y$ )(最大值)做相关分析:

$$5 \text{ 月 } Y = 62.0307 - 6.7760 \ln X \quad R = 0.7779^{**} \quad (P < 0.01)$$

$$6 \text{ 月 } Y = 14.5389 - 1.5153 \ln X \quad R = 0.9291^{**} \quad (P < 0.01)$$

$$7 \text{ 月 } Y = 17.3959 - 2.5105 \ln X \quad R = 0.9880^{**} \quad (P < 0.01)$$

$$8 \text{ 月 } Y = 3.2587 - 0.4868 \ln X \quad R = 0.8930^{**} \quad (P < 0.01)$$

可见种群密度( $X$ )与场梯度( $Y$ )在  $P < 0.01$  的水平上均达到极显著的相关性。

种群密度对羊草场梯度的影响较大。例如种群密度由  $1 \rightarrow 888$  株/ $m^2$ , 场梯度最大值分别为 40.93, 81.10, 43.35, 46.00, 24.37, 19.60, 19.92,  $11.91 \times 10^{-2}$ (图 2.5 月); 而且达到场梯度最大值的作用距离不同, 分别为  $r = 6.15, 4.10, 7.18, 7.18, 10.26, 10.26, 11.28, 13.31$  cm 处。种群密度升高使个体场梯度下降, 其原因是决定场梯度的植株高度、冠径、叶面积和相对生长速率等参数逐渐下降所致。另一方面, Gaussian 参数随密度升高而减小, 导致场梯度变化缓慢, 曲线变宽。

### 3.2.3 羊草地上部生态场梯度的季节性变化分析

羊草地上部生态场梯度也存在季节性变化特征(图 2)。一般地, 场梯度的变化是随季节推移逐渐减小。即 5 月最大, 8 月最小, 6、7 月较大; 低密度时 7 月  $>$  6 月, 高密度时 6 月  $>$  7 月。这种季节性变化同地上部生态势是一致的, 实验观测结果与理论分析一样。随季节的推移, 种群密度对羊草个体场梯度影响差异较大。5 月羊草场梯度有 3 个密度变化范围, 曲线 b 最高, 其次为曲线 a、c、d, 曲线 e、f、g、h 最低; 6 月, 曲线 a、b、c、d 依次降低, 曲线 e、g、h 最低; 7、8 月各个曲线均依次降低。由此说明, 种群密度不同, 个体场梯度的季节性变化有较大差别, 也说明羊草个体生态场作用强度改变的速率不同。

羊草个体地上部场梯度与生态势的季节性变化规律的形成, 都是由于场源植物的生长发育节律与生物群落小气候的季节性变化所致。

## 参 考 文 献

- 1 王德利. 生态场理论——物理生态学的“生长点”. 生态学杂志, 1991, 10(6), 39—43
- 2 王德利. 植物生态场导论. 吉林科学技术出版社, 1994.
- 3 Hsin-I W, Sharpe P J H *et al.* Ecological Field Theory: A spatial analysis of resource interference among plants. *Ecol. Modelling* 1985, 29: 215—243
- 4 Lenore F. Nature of the ecological theories. *Ecol. Modelling* 1988, 43, 129—132
- 5 McMurtrie R, Wolf L. A model of competition between trees and grasses for radiation, water and nutrients. *Annals of Botany*, 1983, 52: 449—458
- 6 Smith E P. Niche breadth, resource availability and inference. *Ecology* 1982, 63(6), 1675—1681
- 7 李月树, 祝廷成. 羊草种群地上部生物量形成规律的探讨. 植物生态学与地植物学丛刊, 1983, 7(4), 289—297  
 赵元刚, 祝廷成. 羊草种群能量流动及其稳定性分析. 植物学报, 1987, 29(1), 95—103  
 Walker J, Sharpe P J H *et al.* Ecological field theory: The concept and field test. *Vegetatio*. 1989, 83: 81—95  
 王德利, 刘兴华等. 羊草地下部生态场二维行为的特征分析. 植物研究, 1994, 14(2), 154—159