

# 高寒山区混播草地燕麦和毛苕子种间竞争对密度的响应\*

张静 赵成章\*\* 盛亚萍 张军霞 史丽丽

(西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070)

**摘要** 混播草地种内与种间竞争的强弱和转化受混播牧草相对密度的制约。2010年6—9月采用取代系列实验方法,在石羊河上游建立燕麦(*Avena sativa*)和毛苕子(*Vicia villosa*)混播草地,按燕麦与毛苕子相对密度设置1:0(KY)、8:2(A)、6:4(B)、5:5(C)、4:6(D)、2:8(E)和0:1(KM)7个处理,研究了密度制约下混播草地一年生牧草种间竞争的变化。结果表明:混播草地在密度影响下各物候期的种内与种间竞争发生不同程度的转化,所有混播处理中燕麦相对产量( $RY_y$ )随牧草的生长逐渐增加;混播处理A、B和C中毛苕子相对产量( $RY_m$ )随牧草的生长逐渐减小,混播处理D和E中逐渐增加;在燕麦出苗期和分蘖期除混播处理A外其余混播处理中两牧草为敌对关系( $RYT < 1$ ),在牧草生长后期所有混播处理中两牧草转化为共生关系( $RYT > 1$ ),且燕麦的竞争能力强于毛苕子( $RCC_y > 1$ 、 $RCC_m < 1$ );所有混播处理在牧草整个生长阶段的竞争偏利于燕麦( $AG < 1$ )。混播草地内种间竞争在各物候期表现出明显的密度制约现象,实现了资源协同利用目标。

**关键词** 燕麦;毛苕子;混播草地;竞争;密度制约;祁连山地

中图分类号 Q948.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2012)7-1605-07

**Inter-specific competition between *Avena sativa* and *Vicia villosa* in mixed sowing grassland in alpine region of the Qilian Mountain in response to grass density.** ZHANG Jing, ZHAO Cheng-zhang\*\*, SHENG Ya-ping, ZHANG Jun-xia, SHI Li-li (College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(7): 1605-1611.

**Abstract:** The intensity and transformation of intra- and inter-specific competitions in mixed sowing grassland is affected by the relative density of mixed sowing grass species. From June to September 2010, a replacement series experiment was conducted to establish an *Avena sativa*-*Vicia villosa* mixed sowing grassland in the upper reaches of Shiyang River. Seven treatments with the relative density of *A. sativa* and *V. villosa* being 1:0 (KY), 8:2 (A), 6:4 (B), 5:5 (C), 4:6 (D), 2:8 (E), and 0:1 (KM) were designed to study the changes of the inter-specific competition between annual grass species in mixed sowing grassland under effects of the grasses densities. Affected by the relative density of *A. sativa* and *V. villosa*, the intra- and inter-specific competitions of the grass species in different phenological periods were transformed in different degrees. In all mixed sowing treatments, the relative yield of *A. sativa* ( $RY_y$ ) increased with its growth, while the relative yield of *V. villosa* ( $RY_m$ ) decreased with its growth in treatments A, B, and C but increased in treatments D and E. At the seeding and tillering stages of *A. sativa*, the two grass species were in a hostile relationship ( $RYT < 1$ ) in all mixed sowing treatments except A, but at later growth stages of *A. sativa*, the relationship transformed to symbiotic ( $RYT > 1$ ) in all mixed sowing treatments, and the competition of *A. sativa* was stronger than that of *V. villosa* ( $RCC_y > 1$ ,  $RCC_m < 1$ ). The competition in all mixed sowing treatments was beneficial to *A. sativa* ( $AG < 1$ ) in its whole growth period. It was suggested that the intra- and inter-specific-

\* 国家自然科学基金项目(40971039和91125014)、甘肃省科技支撑计划项目(1011FKCA157)、甘肃省高校基本科研业务费项目和西北师范大学知识与科技创新工程项目(NWNU-KJCXGC-03-66)资助。

\*\* 通讯作者 E-mail: zhaocz@nwnu.edu.cn

收稿日期: 2012-01-13 接受日期: 2012-04-03

ic competitions in mixed sowing grassland in each phenological period showed an obvious density-dependent phenomenon, realizing the cooperative use of resources between the mixed sowing grass species.

**Key words:** *Avena sativa*; *Vicia villosa*; mixed sowing grassland; competition; density-dependent; Qilian Mountain.

竞争是自然群落中普遍存在的现象,是塑造植物形态、生活史以及植物群落结构和动态特征的主要动力之一(杜峰等,2004)。密度制约使植物个体生长形态发生变化,植物个体生长形态与其对可利用资源吸收能力密切相关,而竞争是在可利用资源的控制之下产生的,因此混播草地中种内与种间竞争的强度与转化受密度的制约(Kazuharu, 2005)。认识植物表现对密度制约的反应是了解植物种群调节以及植物种群随时间动态变化的关键,也是认识植物种植密度对其竞争能力影响的核心(Watkinson, 1980)。在众多植物性状与竞争能力的关系上,产量或者说生物量是竞争能力最好的估计量(盛亚萍等,2011),绝大多数的竞争指标都是在生物量的基础上衍生出来的,通过生物量的变化来反映植物的竞争能力。取代系列实验(replacement series experiment)是在单位面积总密度保持恒定的前提下,两种植物的密度比在0~1(李博,2001),从而实现混生种群的密度调节,优化植物本身的竞争能力与植物所占比例之间的关联性,被称赞为是用来比较两个混播种竞争输出非常有效的设计(Joliffe, 2000),且能较好地反映两种植物的种间关系(Firbank & Watkinson, 1990),常常被用来研究植物竞争(王刚和张大勇,1996)。

高寒山区气候寒冷,牧草生长季短、产量低(李秋娜,2007),发展优质高产的人工草地是解决冷季草畜供求矛盾、保障草地畜牧业可持续性的重要途径,研究密度制约下混播草地牧草的种内种间竞争关系及其转化规律,探讨混播草地牧草的最佳搭配模式,对于提高草地干物质产量和资源利用效率具有重要意义。目前,国内外学者对物种种间竞争关系(蒋国梅等,2010)、立地条件对种间关系的影响(Connolly *et al.*, 2001; 王平等,2009)、物种共存机制(张晓爱等,2001)、密度对植物竞争的制约机制(顾梦鹤等,2008; Li & Akio, 2008)等方面展开了深入研究,但对高寒山区密度变化下混播草地种内种间竞争关系的差异及其动态变化的研究尚不清楚。鉴于此,本文采用取代系列试验方法,在石羊河上游

高寒山区建立一年生禾本科牧草燕麦和豆科牧草毛苕子混播草地,研究密度对混播草地种内和种间竞争强度的影响,以及种内种间竞争在时间序列上的转化,探讨混播牧草生长形态对其竞争力强弱调控的响应机制。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

实验地位于石羊河上游的甘肃省肃南县皇城镇绵羊育种场(37°58'26"N, 101°47'34"E),海拔2530 m,具有大陆性气候和山地垂直气候特征。年均温0℃,最热和最冷月气温分别为12~15℃和-13~11℃,≥0℃的年积温2450~2600℃。年均降水量350 mm左右,主要集中在6—9月,年蒸发量1500~1800 mm,相对湿度65%。年日照时数2200~2800 h,无霜期80 d左右。土壤以山地栗钙土为主,有机质36.5 mg·g<sup>-1</sup>,全氮2.2 mg·g<sup>-1</sup>,全磷0.6 mg·g<sup>-1</sup>,全钾28.3 mg·g<sup>-1</sup>,代换量15.1 m·e·100 g<sup>-1</sup>土。试验区地处山地荒漠草原与干旱草原过渡带,具备发展人工草地的气候和灌溉条件,已经形成了以禾本科牧草为主的人工饲草料种植模式,但是人工草地品种单一、生产能力低下,具有进一步提升的空间和潜力。

### 1.2 试验设计

实验选用1年生牧草燕麦和毛苕子,所有小区总密度为300株·m<sup>-2</sup>,浓硫酸处理打破毛苕子种子硬实,根据种子纯净度、千粒重和发芽率确定两种牧草单播和混播的播种量。按燕麦与毛苕子相对密度设置1:0(KY)、8:2(A)、6:4(B)、5:5(C)、4:6(D)、2:8(E)和0:1(KM)7个播种密度,3次重复,随机区组排列。实验小区面积2 m×5 m,小区纵横间距均为0.50 m,共21个小区。2010年6月5—12日整理实验小区,去除地面植被,深翻30 cm内土层,平整地面。2010年6月15日播种,播种采用行播,行距20 cm,每行均匀播种燕麦与毛苕子,播种深度2~4 cm,实验过程中不施肥,分别于7月10日,8月5日,8月20日人工除草3次,8月

表 1 竞争能力测度指标

Table 1 Indices to quantify the ability of competition

指标名称	缩写	公式	来源
相对产量	$RY^*$	$RY_a = Y_{ab} / (p_a Y_a)$	Fowler(1982)
相对产量总和	$RYT_{ab}$	$RYT_{ab} = RY_a + RY_b$	de Wit(1960); de Wit & van den Bergh(1965)
竞争攻击力	$AG$	$AG = 0.5(RY_a - RY_b)$	McGilchrist & Trenbath(1971)
相对拥挤系数	$RCC^*$	$RCC_a = P_b Y_{ab} / P_a (Y_a - Y_{ab})$	Freckleton & Watkinson(1999)

\*表示公式中的  $a$  可以互换为  $b$ ,  $Y$  表示单位面积产量,  $a, b$  代表两物种,  $p_a, p_b$  表示在混合种植中  $a, b$  各自的比例 ( $p = d/d_{ab}$ ),  $Y_{ab}$  表示在有物种  $b$  存在下物种  $a$  的生物量,  $Y_{ba}$  表示在有物种  $a$  存在下物种  $b$  的生物量,  $Y_a$  表示物种  $a$  单独种植时的生物量,  $Y_b$  表示物种  $b$  单独种植时的生物量。

2 日采用喷灌方式对供试草地进行一次  $3000 \text{ m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$  的灌溉。

### 1.3 试验方法

从 2010 年 7 月 17 日开始, 间隔 10 d 田间观测取样, 记录牧草的物候期, 各小区取样面积  $50 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$ , 齐地面刈割, 收获样品分别记录燕麦和毛苕子的植株高, 然后按区组顺序将材料分别置于  $65 \text{ }^\circ\text{C}$  烘箱 8 h 至恒重后记录 2 个物种干重。

### 1.4 竞争量化参数

以生物量为基础的竞争指标的研究, 能够揭示竞争格局的阶段性和时空规律性, 发现密度制约机制的生态位优化协调模式与机理。根据取代系列实验竞争指标 (Williams & McCarthy, 2001; Weigelt & Jolliffe, 2003), 本研究选取以下 4 项指标测度两物种的竞争能力 (表 1)。利用 Excel 和 SPSS 16.0 数据分析软件对数据进行统计分析。

## 2 结果分析

### 2.1 竞争量化指标

**2.1.1 相对拥挤系数 (RCC)** 燕麦相对拥挤系数大于 1 且毛苕子相对拥挤系数小于 1 时燕麦的竞争能力强于毛苕子; 燕麦相对拥挤系数小于 1 且毛苕子相对拥挤系数大于 1 时毛苕子的竞争能力强于燕麦; 燕麦和毛苕子相对拥挤系数均大于 1 或小于 1 时不能辨别毛苕子与燕麦哪个竞争能力更强。方差分析表明, 牧草整个生长阶段密度梯度对燕麦相对拥挤系数 ( $F = 5.777, n = 10, P < 0.01$ ) 和毛苕子相对拥挤系数 ( $F = 5.352, n = 10, P < 0.01$ ) 有显著性影响。在出苗期和分蘖期, 混播处理 A 中燕麦相对拥挤系数大于 1, 其余混播处理中燕麦相对拥挤系数小于 1; 从拔节期到成熟期, 所有混播处理中燕麦相对拥挤系数大于 1。各混播处理毛苕子相对拥挤系数在不同物候期均小于 1 (表 2)。

**2.1.2 相对产量 (RY)** 燕麦相对产量大于 1 指燕

麦种内竞争的影响大于毛苕子对燕麦种间竞争的影响, 即种内竞争 > 种间竞争; 燕麦相对产量小于 1 指燕麦对毛苕子种间竞争的影响大于毛苕子种内竞争的影响, 种间竞争 > 种内竞争; 毛苕子相对产量与燕麦相对产量恰恰相反。方差分析表明, 牧草整个生长阶段密度梯度对燕麦相对产量 ( $F = 6.201, n = 10, P < 0.01$ ) 和毛苕子相对产量 ( $F = 5.683, n = 10, P < 0.01$ ) 均有显著性影响。在出苗期和分蘖期混播处理 A 中燕麦相对产量大于 1, 其余混播处理中燕麦相对产量小于 1; 从拔节期到成熟期, 所有混播处理中燕麦相对产量大于 1。各混播处理中毛苕子相对产量在不同物候期均小于 1 (表 2)。

**2.1.3 相对产量总和 (RYT)** 相对产量总和等于 1 指两物种实际产量与期望产量相等, 对环境资源有共同需要, 但种间具体关系不明; 相对产量总和大于 1 指两物种对资源有不同需求, 避免竞争或称为共存关系; 相对产量总和小于 1 指两物种相互敌对。混播处理 A 在牧草整个生长阶段的相对产量总和大于 1, 其余混播处理在出苗期和分蘖期的相对产量总和小于 1; 从拔节期到成熟期的相对产量总和大于 1 (表 2)。

**2.1.4 竞争攻击力 (AG)** 竞争攻击力指燕麦和毛苕子相对产量的差值。竞争攻击力大于 0 指两物种间的竞争偏利于毛苕子, 毛苕子拥有较强的竞争力; 竞争攻击力小于 0 指两物种间的竞争偏利于燕麦, 燕麦拥有较强的竞争力。方差分析表明, 牧草整个生长阶段密度梯度对竞争攻击力有显著性影响 ( $F = 4.275, n = 10, P < 0.01$ )。混播处理 E 在出苗期和分蘖期的竞争攻击力大于 0, 从拔节期到成熟期的竞争攻击力小于 0; 其余混播处理在牧草整个生长阶段的竞争攻击力均小于 0 (表 2)。

### 2.2 取代系列实验图表模型

混播草地实际生物量与理想状态下 (物种种内竞争 = 种间竞争) 按照种植密度比例所得的预期值

表2 燕麦和毛苕子竞争能力测度指标

Table 2 Indices to quantify the ability of competition of *Avena sativa* and *Vicia villosa*

指标	时间(物候期)	密度设置				
		A(8:2)	B(6:4)	C(5:5)	D(4:6)	E(2:8)
RCC <sub>y</sub>	7-17(出苗期)	1.62±0.08	0.51±0.01	0.95±0.05	0.93±0.02	0.44±0.01
	7-27(分蘖期)	1.63±0.03	0.64±0.01	0.92±0.01	0.93±0.08	0.81±0.03
	8-07(拔节期)	1.44±0.03	2.19±0.05	1.84±1.04	4.69±0.22	3.24±0.08
	8-17(开花期)	3.21±0.12	4.41±0.16	2.44±0.15	5.40±0.28	7.30±1.44
	8-27(成熟期)	1.42±0.03	1.45±0.07	2.22±0.61	5.09±0.14	3.24±0.08
RCC <sub>m</sub>	7-17(出苗期)	0.85±0.04	0.27±0.07	0.31±0.03	0.39±0.25	0.12±0.01
	7-27(分蘖期)	0.92±0.12	0.15±0.03	0.36±0.02	0.12±0.00	0.07±0.00
	8-07(拔节期)	0.89±0.02	0.15±0.02	0.22±0.01	0.16±0.03	0.12±0.01
	8-17(开花期)	0.48±0.03	0.07±0.00	0.13±0.01	0.13±0.00	0.13±0.04
	8-27(成熟期)	0.47±0.04	0.07±0.01	0.12±0.00	0.18±0.01	0.09±0.00
RY <sub>y</sub>	7-17(出苗期)	2.00±0.08	0.70±0.03	0.95±0.03	0.98±0.12	0.49±0.05
	7-27(分蘖期)	1.94±0.15	0.81±0.12	0.90±0.01	0.96±0.02	0.85±0.03
	8-07(拔节期)	2.34±0.12	2.27±0.07	2.07±0.04	3.46±0.12	2.18±0.07
	8-17(开花期)	2.71±0.14	1.73±0.11	3.11±0.13	3.11±0.21	4.69±0.28
	8-27(成熟期)	3.10±0.23	2.49±0.21	2.35±0.08	3.24±0.13	4.47±0.12
RY <sub>m</sub>	7-17(出苗期)	0.86±0.05	0.34±0.05	0.44±0.04	0.32±0.04	0.32±0.03
	7-27(分蘖期)	0.95±0.05	0.25±0.01	0.54±0.02	0.24±0.02	0.28±0.01
	8-07(拔节期)	0.83±0.08	0.24±0.01	0.34±0.02	0.28±0.01	0.35±0.02
	8-17(开花期)	0.54±0.01	0.32±0.00	0.24±0.03	0.28±0.01	0.34±0.03
	8-27(成熟期)	0.52±0.03	0.16±0.04	0.20±0.01	0.36±0.02	0.34±0.01
RYT	7-17(出苗期)	1.84±0.15	0.52±0.03	0.69±0.09	0.62±0.06	0.43±0.06
	7-27(分蘖期)	1.46±0.18	0.55±0.06	0.77±0.28	0.69±0.10	0.48±0.05
	8-07(拔节期)	1.60±0.18	1.21±0.15	1.23±0.05	1.82±0.13	1.23±0.16
	8-17(开花期)	1.63±0.06	1.03±0.15	1.63±0.16	1.57±0.24	2.43±0.13
	8-27(成熟期)	1.93±0.10	1.49±0.05	1.20±0.17	1.88±0.06	2.37±0.09
AG	7-17(出苗期)	-0.37±0.36	-0.23±0.05	-0.05±0.03	-0.03±0.01	0.51±0.01
	7-27(分蘖期)	-0.90±0.16	-0.17±0.02	-0.02±0.00	-0.08±0.01	0.13±0.01
	8-07(拔节期)	-1.45±0.05	-1.24±0.06	-1.17±0.08	-2.50±0.07	-1.25±0.02
	8-17(开花期)	-1.68±0.21	-0.83±0.08	-2.21±0.1	-2.07±0.16	-4.93±0.21
	8-27(成熟期)	-2.35±0.11	-1.78±0.11	-1.42±0.05	-2.32±0.103	-3.37±0.09

RCC代表相对拥挤系数,RY代表相对产量,RYT代表相对产量总和,AG代表竞争攻击力;数值为平均值±标准误。下同。

表3 不同物候期燕麦与毛苕子株高(cm)

Table 3 Plant heights of *Avena sativa* and *Vicia villosa* at different phenological phases

物种	时间	密度设置						
		KY(1:0)	A(8:2)	B(6:4)	C(5:5)	D(4:6)	E(2:8)	KM(0:1)
燕麦	7-17	36.5±1.8 <sup>a</sup>	34.2±2.0 <sup>a</sup>	26.8±2.7 <sup>bc</sup>	20.8±1.8 <sup>b</sup>	16.5±1.9 <sup>c</sup>	15.7±2.1 <sup>c</sup>	-
	7-27	47.2±2.4 <sup>a</sup>	41.4±3.1 <sup>a</sup>	31.3±1.5 <sup>ab</sup>	26.7±2.8 <sup>a</sup>	23.3±2.4 <sup>c</sup>	22.1±1.7 <sup>cb</sup>	-
	8-07	63.7±3.2 <sup>a</sup>	59.7±3.8 <sup>a</sup>	49.7±3.6 <sup>b</sup>	40.4±3.6 <sup>ac</sup>	42.1±4.3 <sup>bc</sup>	48.0±2.5 <sup>c</sup>	-
	8-17	91.4±4.6 <sup>a</sup>	83.3±6.2 <sup>a</sup>	55.2±6.1 <sup>b</sup>	44.2±8.2 <sup>bc</sup>	60.9±6.1 <sup>c</sup>	62.0±4.9 <sup>c</sup>	-
	8-27	130.5±6.5 <sup>a</sup>	97.8±3.7 <sup>ab</sup>	68.3±8.3 <sup>c</sup>	60.8±1.2 <sup>bc</sup>	89.7±3.9 <sup>a</sup>	90.8±5.4 <sup>bc</sup>	-
毛苕子	7-17	-	15.6±0.5 <sup>a</sup>	13.8±1.1 <sup>b</sup>	11.9±2.5 <sup>b</sup>	9.8±0.1 <sup>b</sup>	9.4±0.3 <sup>b</sup>	9.1±0.5 <sup>b</sup>
	7-27	-	21.6±2.4 <sup>a</sup>	20.4±0.5 <sup>a</sup>	17.1±3.4 <sup>a</sup>	14.9±2.3 <sup>a</sup>	14.4±0.9 <sup>a</sup>	13.8±1.0 <sup>a</sup>
	8-07	-	39.4±4.5 <sup>a</sup>	33.2±1.8 <sup>a</sup>	27.4±2.1 <sup>a</sup>	29.3±2.7 <sup>a</sup>	31.2±2.6 <sup>a</sup>	23.6±1.2 <sup>a</sup>
	8-17	-	55.1±1.0 <sup>a</sup>	37.6±3.5 <sup>b</sup>	33.5±5.4 <sup>ab</sup>	42.2±5.8 <sup>ab</sup>	45.2±5.6 <sup>ab</sup>	28.9±1.5 <sup>ab</sup>
	8-27	-	86.3±1.2 <sup>a</sup>	42.4±5.7 <sup>b</sup>	36.5±8.6 <sup>b</sup>	60.3±4.6 <sup>ac</sup>	65.9±6.3 <sup>bc</sup>	35.3±1.8 <sup>bc</sup>

同行不同字母表示不同密度处理间差异显著( $P < 0.05$ )。

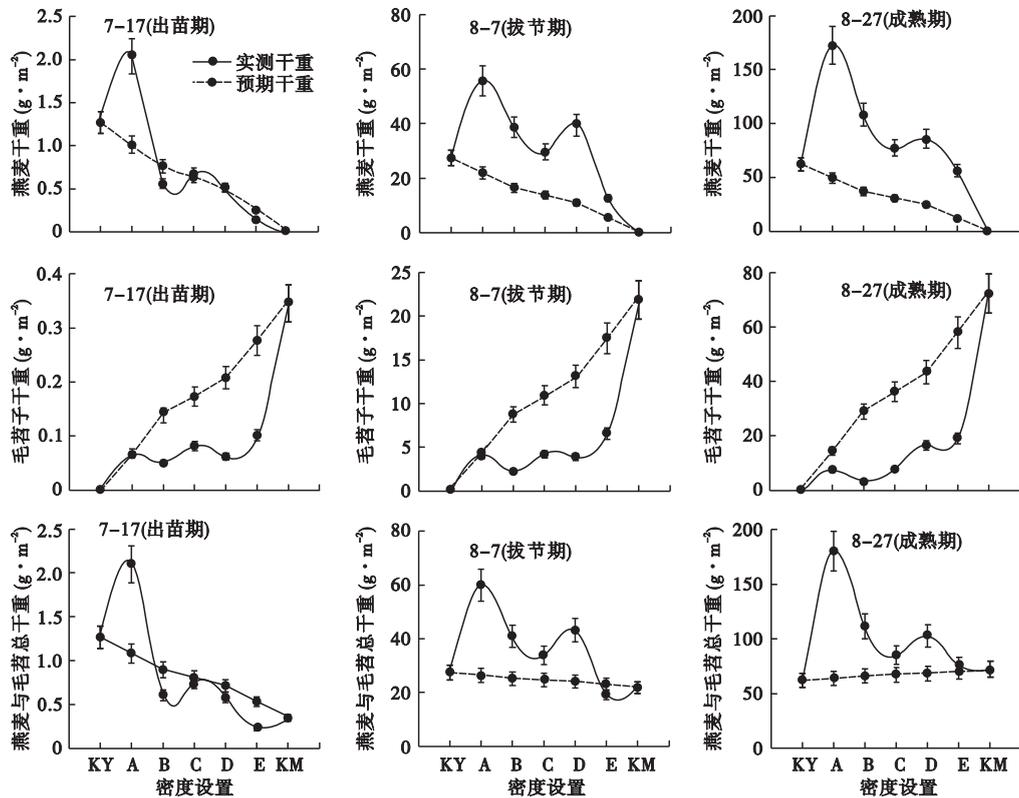


图1 混播草地不同物候期的生物量

Fig. 1 Biomass of mixed sowing grassland at different phenological phases

相比,具有明显的竞争优势(图1)。

由图1可知,各混播处理中组成种对混生种群生物量的贡献值并不相同,与其播种比例也不成正比关系。各混播处理中毛苕子在牧草整个生长阶段对混生种群生物量的贡献值小于预期值。在出苗期和分蘖期,混播处理A中燕麦对混生种群生物量的贡献值大于预期值,混生种群总生物量比预期值高;其余混播处理中燕麦对混生种群生物量的贡献值小于预期值,混生种群总生物量比预期值小。在拔节期,混播处理E中燕麦对混生种群生物量的贡献值大于预期值,混生种群总生物量比预期值低;其余混播处理中燕麦对混生种群生物量的贡献值大于预期值,混生种群总生物量比预期值大。在开花期和成熟期所有混播处理中燕麦对混生种群生物量的贡献值大于预期值,混生种群总生物量比预期值大。

### 2.3 不同物候期燕麦与毛苕子株高

在出苗期和分蘖期,混播组A中燕麦株高远高于毛苕子,其余混播组燕麦与毛苕子株高差小于密度组A。在拔节期,燕麦株高增长迅速,毛苕子横向扩展,使各密度组燕麦与毛苕子株高差增大。在开

花期和成熟期,各密度组燕麦与毛苕子株高差减小(表3)。

### 3 讨论

密度制约调节是植物种群调节的重要机制之一(Kazuharu, 2005)。单播草地中牧草生态位相同,种内竞争对个体生长有强烈的制约作用(蒋国梅等, 2010),随着种群密度的增加和植物的生长,种内竞争逐渐激烈,在可获得性资源比率限制下个体大小发生可塑性调整(Li *et al.*, 1996),形成单播种群特有的资源分配模式。燕麦属于直立生长的禾本科牧草,单播种植密度较大时,资源生态位重叠较大,植株对光资源的竞争激烈,促使植株增加高度来获得更多资源空间。毛苕子属于匍匐蔓生的豆科牧草,在单播状态下,拥挤的生存空间不利于毛苕子茎干的发育,难以提供植株直立的支撑条件,牧草生长后期毛苕子整个植株大部分处于匍匐状态。在燕麦与毛苕子混播草地中,牧草生长初期燕麦与毛苕子个体较小,资源需求强度较弱,燕麦对毛苕子荫蔽度较小,毛苕子依赖自身生长特性横向扩展;在拔节期,混播牧草个体变大,资源需求增强,促使燕麦株高迅

速增加,对毛苕子的荫蔽度增强,行间光照已不能满足毛苕子生长,毛苕子为了获得生存所需光资源以燕麦直立茎秆为攀援体向上生长,增强植物顶端对光资源的竞争。毛苕子株高的增加促进燕麦向更高处生长,燕麦与毛苕子株高变化具有趋同现象,导致混播牧草的种内种间竞争关系趋于复杂化。混播草地种间关系表现为互惠与竞争的动态平衡,燕麦成熟期混播草地总的实际生物量大于预期值,因此在高寒山区环境的胁迫下,混播草地植物间的净相互作用表现为互惠(Brooker & Callaghan, 1998)。

混播草地中种内、种间竞争的激烈程度不仅与植物本身的竞争能力有关,也与植物相对密度密切相关(Li & Akio, 2008)。混播草地的牧草为了充分高效地利用资源,在生长过程中种内与种间竞争会发生不同程度的转化(盛亚萍等, 2011)。在出苗期和分蘖期,各密度处理间种内种间竞争强度差异明显,混播处理 A 中燕麦株高远高于毛苕子,燕麦的竞争能力强于毛苕子,空间生态位分离,竞争较弱,两牧草为共生关系;燕麦种内竞争限制了毛苕子的生长,导致燕麦对混生种群的贡献值高于预期值,毛苕子少于预期值,总的生物量高于预期值。其余混播处理中毛苕子的相对密度大于混播处理 A,毛苕子对燕麦种间竞争增强,燕麦种内竞争减弱,制约燕麦生长,燕麦与毛苕子株高相近,空间生态位重叠,两牧草为敌对关系,但不能辨别燕麦与毛苕子竞争能力强弱;较强的种间竞争影响混播种生长,导致燕麦和毛苕子对混生种群的贡献值均小于预期值,总生物量也小于预期值。在拔节期,牧草个体变大,燕麦株高迅速增加,对毛苕子荫蔽度增加,毛苕子为了获得更多光资源,依赖自身匍匐蔓生的生长特性横向扩展,使燕麦株高远高于毛苕子,燕麦竞争能力强于毛苕子。各混播处理中燕麦的种内竞争迅速增加,尤其是混播处理 B、C、D 和 E 中由  $RY_y < 1$  变为  $RY_y > 1$ ,即由初始的种间竞争大于种内竞争变为种内竞争大于种间竞争。混播处理 A、B、C 和 D 中毛苕子对燕麦种间竞争的减弱有利于燕麦的生长,导致总生物量高于预期值;混播处理 E 中毛苕子对燕麦种间竞争的增强制约了燕麦的生长,导致总生物量低于预期值(图 1)。在开花期和成熟期,燕麦对毛苕子的荫蔽度增强,毛苕子为了获得所需的光资源,以燕麦的直立茎秆为攀援体向上生长,增强了植

物顶端对光资源的竞争,促使燕麦向更高处生长。因此,在燕麦相对密度大于或等于毛苕子的混播组(A、B 和 C)中燕麦的荫蔽作用对毛苕子的影响较强,毛苕子对燕麦种间竞争较弱;在燕麦相对密度小于毛苕子的混播组(D 和 E)中毛苕子种内竞争较强,促使毛苕子对燕麦种间竞争增强。

综上所述,混播草地各处理间燕麦和毛苕子的种间与种内竞争强度存在明显差异,燕麦相对密度大于或等于毛苕子的处理中燕麦种内竞争较强;而燕麦相对密度小于毛苕子的处理中燕麦种内竞争和毛苕子对燕麦的种间竞争均较强。在牧草生长过程中混播牧草种内与种间竞争发生不同程度的转移,种间相互关系表现为互惠与竞争的动态平衡(Brooker & Callaghan, 1998)。混播草地牧草生长后期燕麦与毛苕子总的实际生物量大于预期值,燕麦与毛苕子间净相互作用为互惠关系,表现出适应高寒环境的较高资源利用效率。本文初步探索了密度制约下高寒山区禾豆混播草地中种内与种间竞争的强度,及其在牧草生长过程中的转化,关于混播牧草的稳定性和适合度的变化还有待进一步了解。

#### 参考文献

- 杜 峰, 梁宗锁, 胡莉娟. 2004. 植物竞争研究综述. 生态学杂志, **23**(4): 157-163.
- 顾梦鹤, 杜小光, 文淑均, 等. 2008. 施肥和刈割对垂穗披碱草、中华羊茅和羊茅种间竞争力的影响. 生态学报, **28**(6): 2472-2479.
- 蒋国梅, 孙 国, 张光富, 等. 2010. 濒危植物宝华玉兰种内与种间竞争. 生态学杂志, **29**(2): 201-206.
- 李 博. 2001. 植物竞争——作物与杂草相互作用的实验研究. 北京: 高等教育出版社.
- 李秋娜. 2007. 石羊河上游一年生人工草地种间关系及杂草群落动态研究(硕士学位论文). 兰州: 甘肃农业大学.
- 盛亚萍, 赵成章, 高福元, 等. 2011. 高寒山区混播草地燕麦和毛苕子种间竞争的竞争关系. 生态学杂志, **30**(11): 2437-2441.
- 王 刚, 张大勇. 1996. 生物竞争理论. 西安: 陕西科学技术出版社.
- 王 平, 周道玮, 张宝田. 2009. 禾-豆混播草地种间竞争与共存. 生态学报, **29**(5): 2560-2567.
- 张晓爱, 赵 亮, 康 玲. 2001. 生态群落物种共存的进化机制. 生物多样性, **9**(1): 8-17.
- Brooker RW, Callaghan TV. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: A model. *Oikos*, **81**: 196-207.

- Connolly J, Wayne P, Bazzaz FA. 2001. Interspecific competition in plants: How well do current methods answer fundamental questions? *The American Naturalist*, **157**: 107–125.
- de Wit CT, van den Bergh JP. 1965. Competition between herbage plants. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, **13**: 212–221.
- de Wit CT. 1960. On competition. *Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen*, **66**: 1–82.
- Firbank LG, Watkinson AR. 1990. On the Effects of Competition from Monocultures to Mixtures. *Perspective on Plant Competition USA*, San Diego: Academic Press.
- Fowler N. 1982. Competition and coexistence in a North Carolina grassland. III. Mixture of component species. *Journal of Ecology*, **70**: 77–92.
- Freckleton RP, Watkinson AR. 1999. The mis-measurement of plant competition. *Functional Ecology*, **13**: 285–287.
- Jolliffe PA. 2000. The replacement series. *Journal of Ecology*, **88**: 371–385.
- Kazuharu O. 2005. Relationships between mean shot and root masses and density in an overcrowded population of hinoki (*Chamaecyparis obtuse* (Sieb. Et Zucc.) Endl.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, **213**: 391–398.
- Li B, Watkinson AR, Hara T. 1996. Dynamics of competition in populations of carrot (*Daucus carota*). *Annals of Botany*, **78**: 203–214.
- Li X, Akio H. 2008. Density effects on organs in self-thinning *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. stands. *Ecological Research*, **23**: 689–695.
- McGilchrist CA, Trenbath BR. 1971. A revised analysis of plant competition experiments. *Biometrics*, **27**: 659–671.
- Watkinson AR. 1980. Density-dependence in single-species populations of plants. *Journal of Theoretical Biology*, **83**: 345–357.
- Weigelt A, Jolliffe P. 2003. Indices of plant competition. *Journal of Ecology*, **91**: 707–720.
- Williams AC, McCarthy BC. 2001. A new index of interspecific competition for replacement and additive designs. *Ecological Research*, **16**: 29–40.

---

作者简介 张 静,女,1988年生,硕士研究生,主要从事生物地理学研究。E-mail: zhangjing19860913@163.com

责任编辑 刘丽娟

---