

# 杭州石芥苳(*Mosla hangchowensis*) 种群密度制约实验的统计分析\*

陆大根\*\* 葛滢 常杰

1 (杭州大学生命科学学院, 杭州 310012)

黄承才

2 (绍兴文理学院, 绍兴 312000)

**摘要** 本文研究了我国特有、分布区极狭窄的一年生草本植物——杭州石芥苳(*Mosla hangchowensis*)种群的密度制约规律。结果表明:在生长季内,种群的死亡率与密度密切相关。种群的最适密度为200~1000株/m<sup>2</sup>左右。不同密度种群的平均株高、开花数等性状随时间的动态关系均符合“logistic”模型。高密度种群中60%左右的个体能完成生活史,低密度种群中80%以上的个体能完成生活史。种群密度较高制约杭州石芥苳的植株形态和繁殖投资。

**关键词** 杭州石芥苳 种群密度制约 死亡率 繁殖投资

**The effects of population density on the mortality, growth and reproduction in *Mosla hangchowensis*/ LU Da-Gen<sup>1)</sup>, GE Ying<sup>1)</sup>, CHANG Jie<sup>1)</sup>, HUANG Cheng-Cai<sup>2)</sup>**

**Abstract** The effects of population density of *Mosla hangchowensis* was studied. The results showed: (1) In the growing season, its mortality rate depended on its population density of *M. hangchowensis*. The optimal density of *M. hangchowensis* was 200~1000 individuals/m<sup>2</sup>. (2) The relationships of the plant height or number of flowers bloomed and the dates fitted the Logistic function. (3) In the growing season, about 60% of individuals at a high density can complete their life cycle, whereas, 85% at a low density can do. Most of morphological and reproductive traits were density dependent.

**Key words** *Mosla hangchowensis*, population density effect, mortality rate, reproductive effort

**Author's address** 1) College of Life Science, Hangzhou University, Hangzhou 310012

2) Shaoxing Science and Art College, Shaoxing 312000

## 1 前言

近来由于计算机模拟、数学模拟和数量分类等手段的广泛应用,密度制约的研究仍是植物种群生态学研究的一个很活跃的分支<sup>[1]</sup>。如 Molofsky 对种群动态模型的研究<sup>[2]</sup>;杨允菲等分析了松嫩平原碱化草甸天然碱地肤(*Kochia scoparia*)种群不同数量性状的密度制约规律及其数量调节机制<sup>[3]</sup>;吕德滋等研究了升马唐(*Digitaria adscendens*)种群生态及其田间密度调控指标<sup>[4]</sup>;常杰等研究了濒危植物杭州石芥苳(*Mosla hangchowensis*)自然种群的密度制约作用,从种群调节的角度分析了该种群的生态学特性及其与致濒机制的关系<sup>[5]</sup>。

杭州石芥苳是我国特有的一年生草本植物,分布区很小。近几十年由于人类活动的影响,

其种群数量和分布面积急剧缩小<sup>[5,6]</sup>。常杰等已对自然生境下的杭州石芥苳种群动态和生存情况以及密度制约规律进行了研究<sup>[5,6]</sup>。本文试图通过对杭州石芥苳实验种群的密度制约的统计分析,为杭州石芥苳的迁地保护提供理论依据。

## 2 样地概况与研究方法

杭州市葛岭(N 120°10', E 30°15')分布着杭州石芥苳的最大种群。试验设在杭州大学生命科学学院内(距葛岭约4 km)。共计样方12个,样方土层厚30 cm,模拟葛岭山上较厚土壤生境,使各样方土质成分一致,面积为50×50 cm<sup>2</sup>。从1995年3月初起,将杭州石芥苳种植在样方内,其种群密度变幅为72~3472株/m<sup>2</sup>之间(表1),每隔15天左右记录各样方的植株存活数、株高等参数。于花期在每个样方标记典型植株3株,每隔2~3天记录它们的开花数;于收获期在每个样方标记典型植株4株,统计每株植株的株高、基茎粗、分枝数、最大分枝长、根深、根幅、果穗数等参数。

表1 不同生育期的杭州石芥苳种群密度(株/m<sup>2</sup>)

Table 1 The density of the populations of *Mosla hangchowensis* in different developmental periods (number/m<sup>2</sup>)

生育期* Period of duration	样方 Sample No.											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
营养期 Trophic period	3472	2480	2363	1251	1990	1023	550	367	295	200	178	72
花期 Florescence period	2847	1686	1749	1138	1512	563	523	356	283	172	160	61
果期 Fruit period	1736	1488	1489	988	1333	399	501	316	271	150	150	61

\*营养期: 种植后第0~150天;花期: 第150~200天;果期: 第200~220天

## 3 结果与分析

### 3.1 不同密度的生存分析

在自然生境中,杭州石芥苳幼苗密度变幅为24~2320株/m<sup>2</sup>。我们的实验结果如下(1)不同密度下的石芥苳种群,苗期的存活率均较高。这是由于植株个体尚小,每个个体所需的资源量较小,种群所需的资源总量低于环境最大容量,种群尚不存在生存空间和生境养分的限制(2)营养生长期种群表现出两种不同程度的死亡。高密度种群(>1000株/m<sup>2</sup>)具有明显的自疏作用,死亡率最高可达32.6%,最低为4.9%,平均死亡率为24.6%。低密度种群(<1000株/m<sup>2</sup>)基本不变化,死亡率最高的仅为15.3%,最低的为0,平均死亡率为6.3%。说明在营养期内,其种群的死亡率与密度相关。当种群的密度为200~1000株/m<sup>2</sup>时,种群个体数量基本不变(3)生殖期种群的存活率明显不同。高密度种群,花期和果期最高存活率分别为苗期的90.6%和76.0%,最低存活率分别为55.4%和38.6%,平均存活率分别为67.1%和57.0%;低密度种群,开花期和果期的最高存活率分别为苗期的97.0%和92.2%,最低存活率分别为84.7%和55.5%,平均存活率分别为92.8%和81.3%。由此说明高密度种群由于受资源、生存空间和环境最大容量的限制,苗期只有60%左右的个体能完成生活史。低密度种群中,苗期有80%以上的个体渡过7~8月的持续高温及干旱,完成生活史。

### 3.2 不同密度的形态特征

从95年3月1日开始到11月6日止,不同密度的杭州石芥苳种群的平均株高随时间的变化过程用“Logistic”模型进行回归,回归方程及参数检验(见表2)。

表 2 不同密度杭州石芥苳生长高度动态模型的适合性检验

Table 2 The suitability test on the dynamics model of height-growth of the populations of *Mosla hangchowensis* in different densities

项目 Items	样方号 Sample No.											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
密度 Density	3472	2480	2363	1251	1990	1023	550	367	295	200	178	72
参 <i>a</i>	4.549	4.554	4.425	4.342	4.152	4.302	4.279	4.392	4.615	4.309	4.855	4.579
<i>b</i>	0.0321	0.0342	0.0336	0.0361	0.0307	0.0342	0.0326	0.0308	0.0324	0.0348	0.0368	0.0363
<i>c</i>	77.10	68.76	76.15	84.73	82.17	79.39	32.63	92.33	100.4	93.54	84.34	92.42
数 <i>F</i>	177.5	179.5	163.4	176.3	185.9	204.4	219.7	172.7	206.8	189.9	258.6	221.2
$F_{0.01}$	13.74	11.26	12.25	12.25	11.26	12.25	11.26	11.26	11.26	11.26	11.26	11.26

从表 2 中适合性检验的结果都表现为  $F > F_{0.01}$ , 表明杭州石芥苳实验种群的平均株高随时间的动态, 均符合“ Logistic ”模型, 具有相同的生长规律: 初期的缓慢增长, 中期迅速生长, 最后达到生境所允许种群的最大高度。但是, 不同密度种群植株的形态特征呈现出明显的不同。现将种群的密度作为自变量, 植株的形态参数为因变量进行相关分析(表 3)。

表 3 植物地上部分和地下部分与密度间的相关分析

Table 3 Correlation analysis of some architectural parameters in above-and below-ground with population density

项目 Items	回归方程 Regression equation	<i>n</i>	<i>r</i>
株高 Plant height	$H = 82.9274 - 0.00655D$	12	-0.8734**
基茎粗 Stem diameter	$ST = 0.3725 - 0.00011D$	11	-0.8358**
分枝数 Number of branches	$NB = 12.0198 - 0.00289D$	11	-0.8734**
最大分枝长 The Max. branch length	$BL = 46.9838 - 0.01160D$	11	-0.8561**
根深 Root depth	$RD = 7.6836 - 0.00136D$	11	-0.6317*
根幅 Root range	$RR = 113.967 - 0.04055D$	11	-0.7375**

注 *D*: 苗期密度(株/m<sup>2</sup>) Note: *D* is seedling density (number/m<sup>2</sup>)

上述结果表明: 平均根深与密度间的关系为显著的线性负相关; 株高、基茎粗、分枝数、最大分枝长、根幅与密度间的关系较根深更为密切, 相关方程均达到极显著水平。根深、根幅与密度间的相关系数较低的原因是由于收获时, 植株的根部受到不同程度的机械损伤所致。但总的来说, 随着种群密度的增加, 杭州石芥苳的根深、根幅、株高、基茎粗、分枝数、最大分枝长均明显减少。直线  $\ln(K - N)/N = a - bt$  中的 *K* 值为环境允许种群生长的最大平均高度, *N* 是种群生长的平均高度。其中, 参数 *b* 为斜率, 它可以反映杭州石芥苳种群的平均株高的瞬时增长速率。不同密度的杭州石芥苳实验种群的平均株高的瞬时增长速率与密度之间进行相关分析, 尽管收获时植株叶片几乎全部干枯, 顶端也有一定程度的机械损伤, 但两者仍呈显著的负对数关系:

$$V_b = 0.0402 - 0.0011 \ln D \quad (n = 12, r = -0.5756^*)$$

式中,  $V_b$ : 平均株高的瞬时增长速率, *D*: 苗期密度(株/m<sup>2</sup>)。

由上式可知, 随着种群密度的增加, 由于受到生存空间(横向和纵向)和生境养分的限制, 每个个体的构件数(分枝单元)减少, 种群的平均株高降低, 其结果为平均株高的瞬时增长率与密度的自然对数之间呈显著的线性负相关。

### 3.3 不同密度的开花数和果穗数

不同密度的杭州石芥苳种群的开花数的“ Logistic ”动态模型的适合性检验均出现  $F >$

$F_{0.01}$  表明不同密度杭州石芥苳开花数随时间的动态具有相同的规律 8 月中旬缓慢增长 9 月上旬迅速增长 9 月底 10 月初又呈现缓慢增长 最后达到环境所能容纳的最大开花数(表 4)。

表 4 不同密度杭州石芥苳种群的开花动态模型

Table 4 The model of blooming dynamics of the populations of *Mosla hangchowensis* in different densities

项目 Item	样方号 Sample No.											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
密度 Density	3472	248	2363	1251	1990	1023	550	367	295	200	178	72
参 $a$	7.334	3.761	7.256	6.887	4.831	5.169	4.489	5.029	4.372	4.408	5.408	4.533
$b$	0.117	0.098	0.188	0.112	0.108	0.118	0.101	0.107	0.109	0.126	0.123	0.116
Parameter $K$	64.41	210.8	249.0	483.3	44.08	56.64	119.1	195.3	328.0	152.5	653.7	161.8
$F$	136.4	296.5	72.17	248.5	206.9	81.70	222.4	309.1	256.1	237.5	328.1	237.0
数 $F_{0.01}$	13.74	11.26	12.25	12.25	11.26	12.25	11.26	11.26	11.26	11.26	11.26	11.26

杭州石芥苳的花果期很长,可持续近 2 个月左右。常出现穗上部尚在开花时,下部的花和已成熟的果开始脱落,使统计每株开花数和果穗数比实际值偏低,因而造成一定的误差,但是,将种群密度作为自变量,开花末期的平均植株开花数和结实期的果穗数的实际观察值作为因变量,计算发现二者仍与密度间呈显著的负相关:

$$Nb_m = 330.7253 - 0.09795 D (n = 11, r = -0.6137^*)$$

$$Nt_1 = 441.9125 - 0.1514 D (n = 11, r = -0.8079^{**})$$

式中  $Nb_m$ :平均植株开花数  $Nt_1$ :平均植株果穗数,  $D$ :苗期密度(株/ $m^2$ )。

由上述两式可知,杭州石芥苳种群的平均植株开花数和果穗数具有明显的密度制约效应。即在其它环境因子相同的情况下,在密度较低时,种群由于没有受到可利用资源的限制,从而分配给每个个体的生物量较高,用于繁殖投资的平均植株开花数和果穗数也较高;反之,随着种群密度的增加,由于可利用资源没有增加,但分配给每个个体的生物量降低,从而制约杭州石芥苳种群的平均植株开花数和果穗数,最终影响杭州石芥苳的繁殖投资。

#### 4 结语与讨论

常杰等对杭州石芥苳自然种群数量动态和生存情况进行了分析,发现杭州石芥苳自然种群在生长季内,存在着苗期和开花前期两个环境筛;自然种群的最适生境是光照条件较好、土层相对较厚的林缘<sup>[6]</sup>。不同密度种群的实验统计表明,高密度种群由于受生境养分、生存空间的限制,苗期只有 60% 左右的个体能完成生活史;低密度种群,苗期有 80% 以上的个体能渡过苗期和 7~8 月夏季的持续高温、干旱这两个环境筛,并完成生活史。

Silvertown 认为,当种群密度增加时,变化结构是植物最易采取的、最经济的适应对策<sup>[7]</sup>。不同密度的杭州石芥苳种群,由于生境养分、生存空间和光照强度基本一致,也即具有一致的环境最大容量,因而,随着种群密度的增加,种群受到生存空间(横向和纵向)和资源的限制,其结果表现为种群植株的根深、根幅、株高、基茎粗、分枝数、最大分枝长呈线性形式显著下降,与上述观点相吻合。

许多研究表明,在有密度制约的情况下,植物在生育力方面的适应往往是减少种子数量而不是减少种子重量,这有利于种子萌发和幼苗在竞争中取胜,是一种有利于生存的生态对策。在给定的繁殖资源分配的限制下,很明显存在着种子数量和大小之间的对抗关系,并且与种群所处的生境有关的现象<sup>[8]</sup>。尽管杭州石芥苳每个小果穗在正常情况下能产生 4 个种子,在给定的有限的环境资源下,植株往往存在较为普遍的败育现象。但是,不同密度杭州石芥苳种群

的平均植株果穗数,在一定程度上仍可以粗略地反映其种群成熟时所能产生的种子数量。实验统计表明,种群的平均植株开花数和果穗数具有密度制约效应。这一点,说明杭州石茅苳种群与其它植物是一致的。

杭州石茅苳种群的密度变化及植株的形态特征与密度的关系均有一定的规律,透过这些规律,可以进一步发现种群的某些行为和机能。依靠种子繁殖作为补充的杭州石茅苳种群,当植株的形态特征受到密度制约时,个体的开花数和果穗数也要发生连锁影响。如果粗略地以平均植株开花数和果穗数作为种群的繁殖投资,不难发现,种群在低密度时通过繁殖投资的增加,来扩大种群的种子数量;而在高密度时,种群则以减少开花数和果穗数,即最终减少种群的种子数量来控制种群的数量,尽可能地增加每株植株的种子重来适应种群密度的增加。这些生殖对策体现了杭州石茅苳种群的调节机能。

由于杭州石茅苳种群有濒危的趋势,如不加以保护,很有可能灭绝<sup>[5,6]</sup>。本研究表明,当其密度介于200~1000株/m<sup>2</sup>之间时,死亡率较低,苗期的80%以上的个体能完成生活史,因此可以通过种子或移苗的方法,根据自然种群的最适生境的要求选择实验区,进行合理密植,人为地扩大其生存范围,从而达到迁地保护的目的。

## 参 考 文 献

- 1 方精云等. 日本落叶松模拟种群的生长与密度的关系. 植物学报, 1991, 33(12): 949~957
- 2 Molofsky J. Population dynamics and pattern formation in theoretical populations. *Ecology*, 1994, 75(1): 30~39
- 3 杨允菲, 张宏一, 张宝田. 松嫩平原碱化草甸天然碱地肤种群的密度制约规律. 植物生态学报, 1994, 18(1): 23~33
- 4 吕德滋, 白素娥, 李香菊等. 升马唐种群生态及其田间密度调控指标的研究. 植物生态学报, 1995, 19(1): 55~63
- 5 常杰, 葛滢, 陆大根等. 濒危植物杭州石茅苳的种群密度制约与致濒机制的研究. 生物多样性研究进展, 北京: 中国科学技术出版社, 1995, 201~207
- 6 常杰, 葛滢, 陆大根等. 杭州石茅苳的种群动态和生存分析. 见: 钱迎倩, 甄仁德主编. 生物多样性研究进展——首届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集, 北京: 中国科学技术出版社, 1995, 208~214
- 7 Silvertown J W. Introduction to plant population ecology( third edition ). New York, 1993, 60~98
- 8 钟章成. 植物种群的繁殖对策. 生态学杂志, 1995, 14(1): 37~42