



种植密度对苜蓿生长及生物量的影响

冯银平^{1,2} 沈海花^{1,2} 罗永开^{1,2} 徐龙超^{1,2} 刘上石^{1,2} 朱言坤^{1,2} 赵梦颖^{1,2} 邢爱军^{1,2} 方精云^{1,2,3*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³北京大学城市与环境学院地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘要 种植密度作为影响作物产量和品质的重要因素, 会造成植物对于光照、水分和养分的竞争。为研究种植密度对苜蓿生长与产量的影响, 在日光温室环境下, 以紫花苜蓿(*Medicago sativa*)为材料, 设置25、100、400、800、1 500、2 000株·m⁻², 共6个种植密度, 对紫花苜蓿的种群密度和生长状况进行了观测。结果表明, 各处理播种后15天的平均种植密度分别为25、100、373、745、1 255、1 938株·m⁻²; 随着紫花苜蓿的生长, 除了低密度(25、100株·m⁻²)处理没有发生植株数量的变化外, 其余4个密度处理植株数量均有所减少, 即发生不同程度的自疏, 至第二茬收获时(播种后第187天)种群数量分别减少为297、571、759、839株·m⁻²。植株个体的株高、基径和分枝数量随着现存密度的增加呈指数下降; 个体生物量与现存密度的关系满足竞争密度效应的幂函数关系, 即随着密度的增加而减小。紫花苜蓿单位面积地上生物量符合最终产量恒定法则, 然而, 随着密度的增加, 地下生物量有先增加后减小的趋势。

关键词 种植密度; 紫花苜蓿; 生长; 生物量

冯银平, 沈海花, 罗永开, 徐龙超, 刘上石, 朱言坤, 赵梦颖, 邢爱军, 方精云 (2020). 种植密度对苜蓿生长及生物量的影响. 植物生态学报, 44, 248–256. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0157

Effects of planting density on growth and biomass of *Medicago sativa*

FENG Yin-Ping^{1,2}, SHEN Hai-Hua^{1,2}, LUO Yong-Kai^{1,2}, XU Long-Chao^{1,2}, LIU Shang-Shi^{1,2}, ZHU Yan-Kun^{1,2}, ZHAO Meng-Ying^{1,2}, XING Ai-Jun^{1,2}, and FANG Jing-Yun^{1,2,3*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims Planting density, as one of the most important factors affecting crop yield and quality, will result in plant competition for light, water and nutrients. The objective of this study is to explore the effect of planting density on growth and yield of *Medicago sativa* population.

Methods The population density experiments of *M. sativa* was conducted in a greenhouse with six planting densities, i.e. 25, 100, 400, 800, 1 500 and 2 000 plants·m⁻². At each plot, we measured plant height, basal diameter, branch number, biomass, and number of survivors.

Important findings The results showed that the average planting density was 25, 100, 373, 745, 1 255 and 1 938 plants·m⁻² in the 15 days after sowing. With the growth of *M. sativa*, except for the low density treatments (25 and 100 plants·m⁻²), the number of plant individuals under other density treatments decreased, and self-thinning occurred at some degrees. At the second harvest (187 days after sowing), the number of surviving plants decreased to 297, 571, 759 and 839 plants·m⁻², respectively. The plant height, basal diameter and branch number of individual plants decreased exponentially with the increase of existing density. The relationships between individual biomass and existing density followed the competitive density effect law, that is, individual biomass decreased with the increase of density. The results also showed that the aboveground biomass of *M. sativa* per unit area has no significant differences among different densities, but the underground biomass tended to increase first and then decrease with the increase of planting density.

Key words planting density; *Medicago sativa*; growth; biomass

收稿日期Received: 2019-06-25 接受日期Accepted: 2020-02-20

基金项目: 中国科学院科技服务网络计划重点项目(KFJ-STZ-ZDTP-004和KFJ-STZ-ZDTP-056)。Supported by the Key Program of Science and Technology Service Network Initiative of Chinese Academy of Sciences (KFJ-STZ-ZDTP-004 and KFJ-STZ-ZDTP-056).

* 通信作者Corresponding author (jyfang@urban.pku.edu.cn)

Feng YP, Shen HH, Luo YK, Xu LC, Liu SS, Zhu YK, Zhao MY, Xing AJ, Fang JY (2020). Effects of planting density on growth and biomass of *Medicago sativa*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 248–256. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0157

豆科苜蓿属(*Medicago*)全世界共有56个种(耿华珠, 1995), 分一年生和多年生两种类型。在中国, 尤其是在西北地区, 多年生苜蓿已被种植了2 000多年, 由于其适应性广, 产草量高, 且富含蛋白质、维生素和矿物质等营养物质, 是我国经济价值最高的豆科牧草。与此同时, 苜蓿具有优良的固氮功能, 可有效提高土壤肥力; 株丛密集, 可减少风沙对地面裸土的侵蚀; 根系发达、穿透力强, 有效地保持水土, 改善土壤结构(洪级曾等, 2009)。全球苜蓿种植面积稳定在约2 380万 hm^2 , 我国的苜蓿种植面积约占全球总面积的21%(李新一等, 2015)。虽然我国苜蓿的种植面积很大, 但高品质的苜蓿种植面积仅有20万 hm^2 (侯龙鱼等, 2018)。

除了优质苜蓿的种植面积偏少, 我国在苜蓿的种植方式、栽培管理等方面也比较落后, 使得苜蓿产量和质量一直处于较低的水平。有些多年生紫花苜蓿(*Medicago sativa*)人工草地不仅生产力低, 而且造成了土壤水分的严重亏缺(程积民等, 2005), 不合理的利用引起了一系列的环境问题。苜蓿作物产量和营养水平受苜蓿品种、施肥量、播种时间、种植株距和行距、刈割高度、刈割时间和次数等多种因素的影响(Chocarro & Lloveras, 2015; 都帅等, 2016; 孙万斌等, 2017; 魏永鹏等, 2017; Jáuregui *et al.*, 2019)。其中, 种植密度作为影响作物产量和品质的重要因素, 会造成植物个体对于光照、水分、养分的竞争, 这种竞争会增加个体大小之间的差异(Weiner & Damgaard, 2006; Chu *et al.*, 2009)。这种差异在个体和群体的性状上都有所体现。

植物种群的密度效应是种群生态学研究的一个核心问题。植物种群在资源有限的情况下, 保证每个个体的存活是困难的, 种群数量会减少, 即产生种群调节作用。在植物种群密度与生物量的关系方面, 涉及很多经典的科学问题, 前人也提出了众多经典的理论, 如最终产量恒定法则、自疏法则以及最适种植密度法则等(Shinozaki & Kira, 1956; Yoda *et al.*, 1963; Harper, 1977; Deng *et al.*, 2012)。早期研究显示, 适当提高密度可以增加苜蓿的建植率和覆盖率, 是保证其高产的有效措施(欧阳延生等, 2007)。虽然在过去的几十年里, 有关种植密度对苜蓿影响的研究已有不少, 但多偏重于探究播种量对

苜蓿产量以及品质的影响(李丽等, 2012; 马克成和王秉龙, 2014); 从个体和群体两个方面研究种植密度影响苜蓿生长的报道较少。

本文通过观测紫花苜蓿在6个不同种植密度下的密度变化和生长情况, 研究了种群密度和生长之间的关系, 可为确定苜蓿生长的最佳种植密度提供参考。

1 材料和方法

1.1 实验材料

盆栽实验在中国科学院植物研究所温室内进行, 温室气温在16–28 °C之间, 空气相对湿度为30%–60%。为了模拟野外的生长条件, 本研究使用内蒙古自治区呼伦贝尔农垦特泥河实验站的表层土壤(0–20 cm)。土壤风干后, 过2 mm孔径筛后充分混匀装盆, 填土高度15 cm, 每盆26 kg土。花盆长46 cm, 宽35 cm, 高20 cm。实验开始前测定土壤理化性质, 其中pH使用pH计测定, 全碳和全氮通过元素分析仪(Vario EL III, Elementar, Hanau, Germany)测定; 全磷和全钾利用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICAP 6300 ICP-OES Spectrometer, Thermo Scientific, Cambridge, UK)测定; 有机质含量使用重铬酸钾氧化-外加加热法; 水解氮含量用碱解-扩散法; 速效磷含量利用紫外可见分光光度计(UV-2550, UV-Visible Spectrophotometer, Shimadzu, Japan)测定; 速效钾含量用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICAP 6300 ICP-OES Spectrometer, Thermo Scientific, Cambridge, UK)测定。

经测定, 土壤pH为7.58, 全碳含量为32.11 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全氮含量为2.97 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全磷含量为0.74 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全钾含量为21.22 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 有机质含量为52.96 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 水解氮含量为228.85 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 速效磷含量为41.41 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, 速效钾含量为280.89 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

实验用紫花苜蓿种子为“科育1号”, 由中国科学院植物研究所提供。种子千粒质量为2.012 5 g, 发芽率为82.75%。根据种子发芽率、千粒质量计算播种量。播种前对种子进行处理, 在浓硫酸中浸泡5 min破坏种皮, 清水冲洗干净后在4 °C低温下保存48 h。均匀地撒播在花盆中, 覆土5 mm。

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0157

1.2 实验设计

实验设A、B、C、D、E、F 6个密度水平, 分别对应种植密度为25、100、400、800、1 500、2 000株 $\cdot\text{m}^{-2}$ 。根据发芽率和千粒质量称取相应的种子, 于2017年12月13日播种, 将播种后第15天的实际平均植株数量作为初始密度, 即25、100、373、745、1 255、1 938株 $\cdot\text{m}^{-2}$ 。密度A有6次重复, 密度B有5次重复, 其他密度水平4次重复, 共27个花盆, 完全随机排列, 定期定量浇水。播种后0–87天为第一茬(2017年12月13日–2018年3月11日), 88–187天为第二茬(2018年3月12日–6月20日)。本文重点分析了第二茬植株个体性状及生物量与现存密度的关系。

1.3 测定指标和方法

(1) 现存植株数量: 记录每盆中存活的植株数量。播种后第15–87天, 每隔20天统计一次, 第87天、第187天各统计一次。

(2) 株高: 6月20日(播种后第187天)收获前测量挂牌植株的绝对高度。密度A中的植株全部挂牌, 其他密度在每盆中间部位选挂10株。

(3) 基径: 获取地上生物量后, 使用电子游标卡尺测量植物贴地面处主茎的直径, 每盆测量3–5株挂牌植株。

(4) 分枝数: 收获当天统计每盆挂牌植株的一级分枝数量。

(5) 地上生物量: 随机选择每个花盆里的挂牌植株3株, 将地上部分齐地剪下, 称取鲜质量, 将每株的茎叶分开; 然后将每个花盆里余下植株的地上部分齐地刈割, 称量鲜质量, 然后将茎、叶分开, 置于65℃烘箱中烘干至恒质量后, 称量其干质量。

(6) 地下生物量: 取出花盆中直径2 mm以上的根系, 在0.045 mm的筛子上用流水完全冲洗干净; 花盆中剩余的部分充分混合均匀, 称质量, 并取300 g土根混合样品, 在0.045 mm的筛子上用流水完全冲洗干净, 得到直径小于2 mm的细根。再把样品放入65℃烘箱中烘干至恒质量后, 称量其干质量。

1.4 统计分析

采用Excel 2013软件对数据进行整理和制图; 利用R 3.5.1软件进行单因素方差分析来分析密度对种群生物量及生物量分配的影响, 显著性水平设为0.05。方差分析前对所有数据进行方差齐性检验和正态分布检验, 对于有显著差异的数据用Tukey进行多重比较。利用线性回归分析密度与苜蓿个体平

均生物量、株高、基径、分枝数的关系。

2 结果和分析

2.1 植物种群数量的变化

除了A和B处理种群密度没有发生数量变化外, C、D、E、F处理均发生不同程度的株数减少(图1)。在第一茬, 随着时间的进行, C、D、E、F 4个密度水平下的植株数量都逐渐下降, 死亡率分别为11.97%、11.25%、26.70%和39.32% (图2), F密度水平下苜蓿经过87天的生长, 下降到1 171株 $\cdot\text{m}^{-2}$, 减少了767株 $\cdot\text{m}^{-2}$ 。在第二茬, 植株数量下降变缓, F密度处理植株数量下降为839株 $\cdot\text{m}^{-2}$, 减少了332株 $\cdot\text{m}^{-2}$, 相对于初始密度的死亡率为28.1%; 处理D、E的植株数量略有下降, 下降为571和848株 $\cdot\text{m}^{-2}$, 死亡率为13.18%和20.5% (图2)。

2.2 个体性状与现存密度的关系

苜蓿个体的平均株高、基径和分枝数量与现存密度存在明显的指数关系(图3)。随着密度的增加, 植株平均株高呈现迅速下降的趋势, 当密度为200–400株 $\cdot\text{m}^{-2}$ 时, 株高的下降趋势逐渐减缓, 而后趋于平稳(图3A)。最低密度处理(25株 $\cdot\text{m}^{-2}$)下, 平均株高为101.6 cm, 而较高密度(739株 $\cdot\text{m}^{-2}$)下, 平均株高为34.2 cm。因此, 较高的种群密度会抑制植株的高度生长。随着密度的增加, 平均基径呈现迅速下降的趋势, 之后基径的下降趋势逐渐减缓至趋于

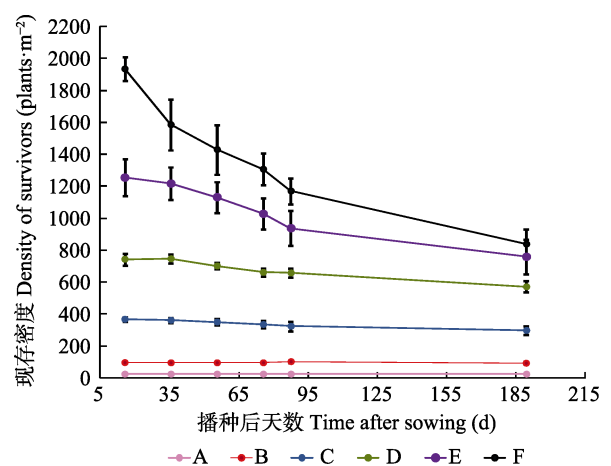


图1 不同种植密度下紫花苜蓿种群的数量变化(平均值±标准误差)。A、B、C、D、E、F分别表示种植密度为25、100、400、800、1 500、2 000株 $\cdot\text{m}^{-2}$ 。

Fig. 1 Quantity change of *Medicago sativa* population under different planting densities (mean \pm SE). A, B, C, D, E, F represents 25, 100, 400, 800, 1 500, 2 000 plants $\cdot\text{m}^{-2}$ planting densities.

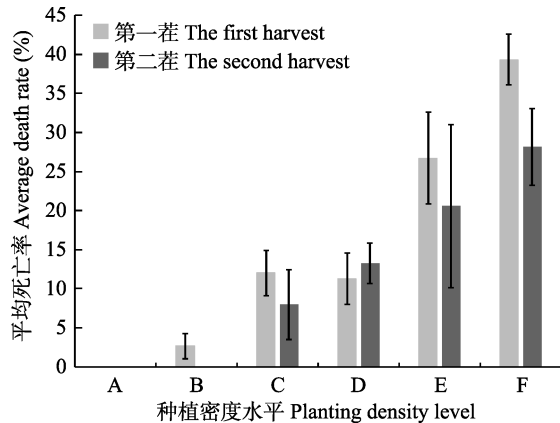


图2 不同种植密度下的紫花苜蓿种群第一茬和第二茬的平均死亡率(平均值±标准误差)。A、B、C、D、E、F分别表示种植密度为25、100、400、800、1 500、2 000株·m⁻²。

Fig. 2 Average death rate of *Medicago sativa* population under different planting densities in the first and second harvests (mean ± SE). A, B, C, D, E, F represents 25, 100, 400, 800, 1 500, 2 000 plants·m⁻² planting densities.

平稳。当密度为25株·m⁻²时平均基径最大, 为7.95 mm; 当密度为919株·m⁻²时, 平均基径最小, 为1.79 mm (图3B)。这表明密度对苜蓿基径的生长产生了明显的负调节作用。密度对于苜蓿单株平均分枝数也存在显著的影响: 密度水平为25株·m⁻²时, 苜蓿的单株平均分枝数量最大, 最高的每株平均达到21个分枝; 而随着密度的增加, 单株平均分枝数量先是急剧下降, 然后逐渐减缓, 最后稳定在每株平均有3–5个分枝(图3C)。

植物个体生物量与密度呈现幂函数的关系, 图中直线的斜率为-0.972 (图4)。随着密度的增加, 植物个体生物量显著减小, 密度最低种群的个体为密度最高种群个体的53.4倍。不同密度下, 植物个体生物量与植物的株高、基径、分枝数量有着极为密切

的关系。随着株高、基径和分枝数量的增加, 植物个体生物量呈现出指数增长的趋势(图5)。

2.3 不同种植密度下种群生物量的变化

苜蓿第二茬生物量测定结果表明, 不同种植密度水平下的单位面积干草生物量差异不显著。但单位面积鲜草生物量在不同密度下有显著差异, F密度的鲜草产量为1 139.5 g·m⁻², 显著高于密度A、B、C下的鲜草生物量, 最大密度(F密度)种群的生物量比中等密度(C密度)种群的生物量增加了约29% (表1)。种植密度对于苜蓿种群的地下生物量有显著影响, 随着密度的增加, 苜蓿种群地下生物量呈现先增加后降低的趋势。A密度的地下生物量显著低于C、D密度(表1); C密度的地下生物量最大, 为146.7 g·m⁻², 约为最低密度种群的1.5倍。

种植密度对苜蓿种群的生物量分配没有显著的影响, 不同密度下苜蓿种群的根冠比、叶茎比之间均无显著差异(表2)。

3 讨论

3.1 种植密度对植物个体的影响

种植密度能引起生长资源的强制分配, 密度的增加导致种内竞争的产生, 影响种群中植物的单株生长量和生物量(Harper, 1977; 李博等, 2000)。在很大程度上, 密度的制约作用使得种群内部个体的特征发生相应的变化。本研究, 紫花苜蓿个体的性状随密度的变化发生了很显著的变化, 表现出极显著的密度制约特性: 随着种植密度的增加, 植物个体的株高、分枝数、基径、生物量均减小(图3, 图4)。在生长空间、光照、土壤水分和养分基本相同的情况下, 不同种植密度的同一植物种群基本具有

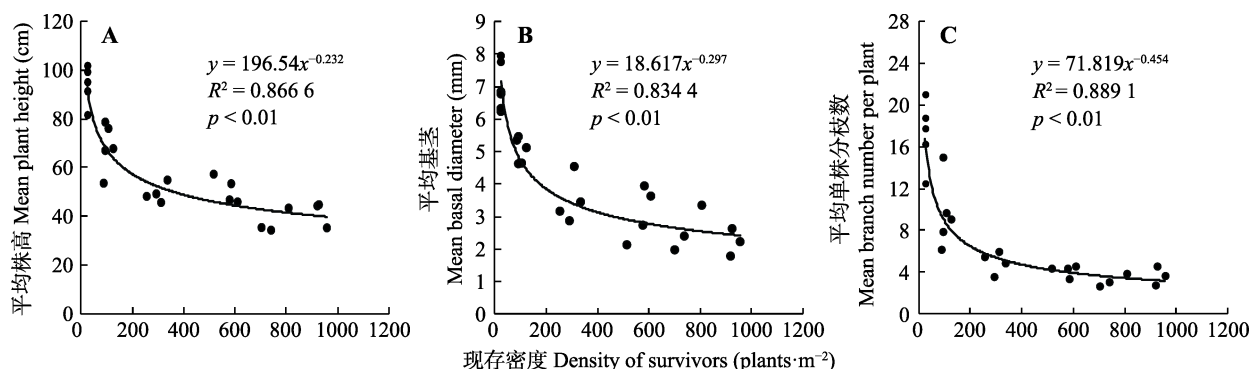


图3 现存密度与紫花苜蓿平均株高(A)、平均基径(B)和平均分枝数(C)的关系。

Fig. 3 Relationship between density of survivors and mean plant height (A), basal diameter (B) and branch number (C) for *Medicago sativa*.

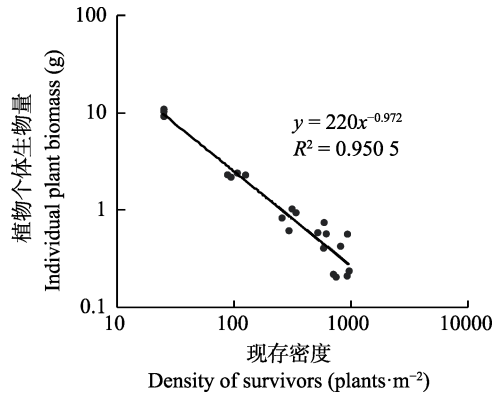


图4 紫花苜蓿植物个体生物量与现存密度的关系(横纵坐标轴均为对数坐标轴)。

Fig. 4 Relationships between individual biomass and density of survivors for *Medicago sativa*. The horizontal and vertical axes are both logarithmic scale.

相同的环境最大容纳量。当空间和资源有限时,植物个体的生长可能会被抑制,个体间产生竞争。当密度增加时,改变自身的形态和结构是植物最易采取的、最经济的适应对策(Silvertown & Lovett-Doust, 1993)。尽管有研究表明,植株高度不受密度的影响(杜汉强等, 2004),但株高随着种植密度的增加而减

小也是一种“耐受”策略,通过减缓自身的生长速度增加自身对外界胁迫的耐受力,保证现有的尽可能多的植株的存活,这与以往的研究结果(陈静等, 2017)一致。密度较小的种群在生长过程中能获得的光照、水分、养分以及空间方面的资源比较充足,个体间的竞争较弱,植物倾向于增加枝条或分蘖数量来提高个体生物量(王俊峰和冯玉龙, 2004)。而在种植密度增加,资源紧缺的环境下,植物倾向于减少枝条的数量和质量(Soleymani *et al.*, 2011),从而降低植物个体的生物量(Wang *et al.*, 2019)。另外,关于基径与种群密度的关系,Reineke (1933)针对冠层密闭且同龄的植物种群提出了“立地密度法则”,即 $N = kr^{-1.605}$ (N 为种群密度, r 为植物的平均直径, k 为常数)。也就是说,随着种群密度的增加,植物的平均单株直径会减小,两者之间存在权衡关系(Adams *et al.*, 2015)。

植物的形态发育影响个体生物量(Hecht *et al.*, 2019)。构成苜蓿生物量的主要因素有单茎质量、茎长、基径、侧枝数和叶片数(孟凯等, 2019)。本实验中,不同密度下,植物个体生物量与植物个体的平

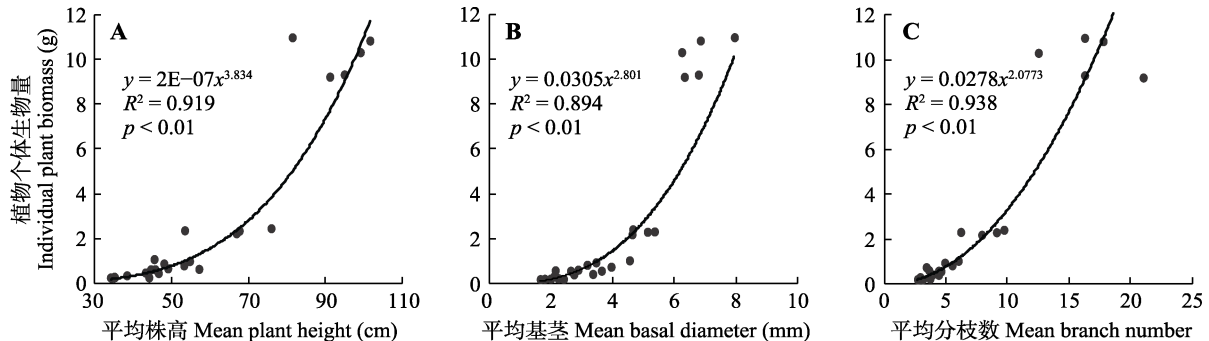


图5 紫花苜蓿植物个体生物量与平均株高(A)、平均基径(B)和平均分枝数(C)的关系。

Fig. 5 Relationships between individual plant biomass and mean plant height (A), basal diameter (B) and branch number (C) for *Medicago sativa*.

表1 不同种植密度对紫花苜蓿单位面积生物量的影响(平均值±标准误差)
Table 1 Effect of planting density on biomass for *Medicago sativa* (mean ± SE)

处理 Treatment	单位面积干草生物量 Dry matter biomass (g·m ⁻²)	单位面积鲜草生物量 Fresh matter biomass (g·m ⁻²)	单位面积地下生物量 Below-ground biomass (g·m ⁻²)
A	236.9 ± 41.9 ^a	924.7 ± 62.2 ^a	100.0 ± 23.6 ^a
B	256.5 ± 26.4 ^a	902.9 ± 97.6 ^a	125.8 ± 12.9 ^{ab}
C	243.7 ± 8.0 ^a	886.1 ± 81.9 ^a	146.7 ± 16.4 ^b
D	246.8 ± 10.1 ^a	968.0 ± 70.2 ^{ab}	144.5 ± 14.2 ^b
E	255.0 ± 19.0 ^a	1 074.3 ± 139.9 ^{ab}	129.6 ± 7.5 ^{ab}
F	248.4 ± 16.4 ^a	1 139.5 ± 65.8 ^b	133.2 ± 21.6 ^{ab}

第二茬测定结果。同列数字右上角不同小写字母(a, b)表示不同种植密度处理间差异显著($p < 0.05$)。A、B、C、D、E、F分别表示种植密度为25、100、400、800、1 500、2 000株·m⁻²。
Results based on data from the second harvest. Different lowercase letters (a, b) in the same column indicate significant difference among different planting density at $p < 0.05$ level. A, B, C, D, E, F represents 25, 100, 400, 800, 1 500, 2 000 plants·m⁻² planting density.

表2 不同种植密度对紫花苜蓿生物量分配的影响(平均值±标准误差)
Table 2 Effect of planting density on biomass allocation for *Medicago sativa* (mean ± SE)

处理 Treatment	根冠比 Root-shoot ratio	叶茎比 Leaf-stem ratio
A	0.45 ± 0.20	0.82 ± 0.05
B	0.49 ± 0.10	0.95 ± 0.12
C	0.60 ± 0.08	0.97 ± 0.13
D	0.58 ± 0.04	0.77 ± 0.05
E	0.53 ± 0.10	0.74 ± 0.07
F	0.53 ± 0.06	0.88 ± 0.11

第二茬测定结果, A、B、C、D、E、F分别表示种植密度为25、100、400、800、1 500、2 000株·m⁻²。

Results based on data from the second harvest. A, B, C, D, E, F represents 25, 100, 400, 800, 1 500, 2 000 plants·m⁻² planting density.

均株高、基径、分枝数量联系密切。随着密度的降低, 植物个体株高、基径和分枝数量增加, 植物个体生物量逐渐增长。这是因为苜蓿可在根的基部产生根冠芽并成长为分枝, 在外界环境竞争压力较小的情况下, 单株植物可以增加分枝的数量形成一个小的“种群”(Cain *et al.*, 1991), 进而提高单株个体的生产力(Kays & Harper, 1974)。植物生长过程中会争夺有限的资源, 当种内竞争日趋激烈时, 植物个体之间彼此干扰, 许多个体陆续死亡, 种群密度降低(方精云, 1992)。在自疏过程中植物的平均个体质量与种群密度间的关系通常符合-3/2 (Yoda *et al.*, 1963)或-4/3 (Enquist *et al.*, 1998)自疏法则。本研究中, 个体平均生物量与密度关系为-1.0, 符合最终产量恒定法则(Kira *et al.*, 1953)。一方面, 自疏法则中存活个体数量与生物量的关系是在种群密度由大变小的过程中得到的; 另一方面, 苜蓿根基部可产生根冠芽, 发育成枝条后会有水平方向的伸展, 出现匍匐生长的情况。该情况下, 植株几何形状发生变化, 会出现平均个体生物量-密度关系的斜率接近-1的情况(王刚, 1993), 即形成最终产量恒定的状态。

3.2 种植密度对现存密度和生物量的影响

密度是自然界的重要选择压力(Japhet *et al.*, 2009)。在密度的作用下, 植物种群内的植株互相竞争可以获得的资源, 主要包括光照、水分、矿物质等(黎磊等, 2011)。Hakl等(2011)对高密度下的苜蓿种群数量动态进行了观测, 7年间植株数量由5 000株·m⁻²降至57株·m⁻²。有研究表明, 苜蓿植株数量在第一生长年急剧下降, 第二生长年缓慢下降, 第三生长年趋于平稳(王彦华等, 2017)。本实验的研究结果显示, 初始密度对紫花苜蓿种群数量的动态

变化有显著的影响, 前期随着生长时间的增长, 较高密度(1 255、1 938株·m⁻²)水平下的植株数量迅速下降, 随后缓慢下降; 中等密度(373、475株·m⁻²)水平下的植株数量一直较缓慢下降, 而较低密度(25、100株·m⁻²)水平下的植株数量则基本不变。随着生长时间的延长, 初始密度对于植物种群数量的影响有减弱的趋势。产生这种动态变化的原因可能是: 较高密度下当植物种群生长到一定阶段, 种内竞争日趋激烈(方精云, 1992), 植物个体之间彼此相互干扰, 许多个体陆续死亡(张泽浦等, 2000); 而密度处于较低水平时, 植株个体的生存压力较小, 在外界条件没有较大波动的情况下, 种群数量维持着较为平稳的状态, 死亡率为0 (方精云, 1991; 朴顺姬等, 1997)。

单位面积生物量是评价植物种群生产力的重要指标, 国内外在种植密度对苜蓿产量的影响方面有很多的研究, 但结果有所不同。有研究证明, 增加植株密度, 可以提高作物的产量(Deng *et al.*, 2012), 有效地抑制杂草生长(Bybee-Finley *et al.*, 2017; Gibson *et al.*, 2017)。王彦华等(2017)的研究则表明, 不同密度水平下苜蓿的产量没有差别。最近的研究结果发现, 当苜蓿的播种量低于10 kg·hm⁻²时, 播种量增加可以提高产量, 而当播种量高于10 kg·hm⁻²时, 产量并不随着播种量的增加而增加(Berti & Samarappuli, 2018)。在本实验中, 随着种植密度的增加, 单位面积干草产量间差异不显著, 种群地上与地下的最终产量都保持恒定, 符合最终产量恒定法则。这表明了在外部条件一致的情况下, 苜蓿种群经过充分的生长后, 群体达到了最大的资源利用率, 单位面积生物量保持恒定, 而与初始种植密度无关。此前有大量的以作物为研究对象的实验证明, 在一定密度范围内, 最终产量恒定的法则是适用的(Kira *et al.*, 1953; 方精云等, 1991; 樊星等, 2016)。

苜蓿是以收获茎叶为主的牧草, 并且叶片中蛋白质的含量远高于茎, 因此, 叶茎比是衡量苜蓿品质的重要指标(刘东霞等, 2015)。苜蓿作为多年生植物, 根的基部产生根冠芽发育为分枝, 具有表型可塑性(Benedek & Englert, 2019), 可通过改变植株的形态特征(如: 叶茎比、根冠比等)适应环境, 进一步改变植物生产力和其生物量分配。以往关于种群密度是否影响植物生物量分配的研究结果尚无定论。

范高华等(2017)认为,植物各器官生物量均受种群密度的显著影响,并且茎和地上生物量分配均随种群密度的增大而减小。但在本研究中,不同密度下苜蓿种群的根冠比、叶茎比均无显著差异,各器官生物量分配比例不受种群密度影响。同一种植物不同密度水平下,种群的根冠比主要受环境因素影响(平晓燕等, 2007),与密度无关(方华和孔凡斌, 2003; Deru *et al.*, 2016)。

4 结论

本研究通过对紫花苜蓿在6个不同初始密度水平下的温室生长情况的观测,探讨了种植密度对苜蓿生长及单位面积生物量的影响。结果发现,种植密度对于苜蓿种群的植株数量有显著的影响:初始密度为25和100株·m⁻²处理的植株数量保持不变;初始密度越高,苜蓿生长前期植株数量的变化越大,随着生长时间的延长,初始密度为1 938和1 255株·m⁻²的处理植株数量趋于一致。生长后期,植物种群对资源的利用达到最大化,密度对苜蓿单位面积的生物量没有显著影响,符合最终产量恒定法则。

从个体水平上看,植物个体的株高、基径、分枝数量随着密度的降低呈现增加的趋势,植物个体平均质量也随着株高、基径、分枝数量的增加而增加。另外,植物个体平均质量与密度的关系满足竞争密度效应的幂函数关系。本研究为温室中苜蓿生长第一年第二茬的数据,温室条件下很难反映自然界真实而复杂的状况,要确认不同的种植密度对苜蓿多年生长的影响及在野外种植中的效果还有待进一步探究。此外,本实验没有进行生长季内植物生长动态跟踪和生物量取样,因此,需要进一步完善。

致谢 感谢中国科学院植物研究所张文浩研究员、潘庆民研究员,呼伦贝尔生态产业技术研究院郝建奎副院长、武海明站长在实验前期工作中给予的帮助。

参考文献

- Adams CB, Erickson JE, Campbell DN, Singh MP, Rebolledo JP (2015). Effects of row spacing and population density on yield of sweet sorghum: applications for harvesting as billets. *Agronomy Journal*, 107, 1831–1836.
- Benedek V, Englert P (2019). The effect of ramet mortality on clonal plant growth. *Theory in Biosciences*, 138, 215–221.
- Berti MT, Samarappuli D (2018). How does sowing rate affect

- plant and stem density, forage yield, and nutritive value in glyphosate-tolerant alfalfa? *Agronomy*, 8, 169. DOI: 10.3390/agronomy8090169.
- Bybee-Finley KA, Mirsky SB, Ryan MR (2017). Crop biomass not species richness drives weed suppression in warm-season annual grass—Legume intercrops in the northeast. *Weed Science*, 65, 669–680.
- Cain ML, Pacala SW, Silander JA (1991). Stochastic simulation of clonal growth in the tall goldenrod, *Solidago altissima*. *Oecologia*, 88, 477–485.
- Chen J, Zhao CZ, Wang JW, Zhao LC (2017). Canopy structure and radiation interception of *Salix matsudana*: stand density dependent relationships. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 661–669. [陈静, 赵成章, 王继伟, 赵连春 (2017). 不同密度旱柳的树冠构型与光截获. 植物生态学报, 41, 661–669.]
- Cheng JM, Wan HE, Wang J (2005). Alfalfa growth and its relation with soil water status in loess hilly and gully region. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 435–438. [程积民, 万惠娥, 王静 (2005). 黄土丘陵区紫花苜蓿生长与土壤水分变化. 应用生态学报, 16, 435–438.]
- Chocarro C, Lloberas J (2015). The effect of row spacing on alfalfa seed and forage production under irrigated Mediterranean agricultural conditions. *Grass and Forage Science*, 70, 651–660.
- Chu CJ, Weiner J, Maestre FT, Xiao S, Wang YS, Li Q, Yuan JL, Zhao LQ, Ren ZW, Wang G (2009). Positive interactions can increase size inequality in plant populations. *Journal of Ecology*, 97, 1401–1407.
- Deng JM, Ran JZ, Wang ZQ, Fan ZX, Wang GX, Ji MF, Liu J, Wang Y, Liu JQ, Brown JH (2012). Models and tests of optimal density and maximal yield for crop plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 15823–15828.
- Deru J, Schilder H, Van der Schoot J R, Van Eekeren N (2016). No Trade-off Between Root Biomass and Aboveground Production in *Lolium perenne*. *Breeding in a World of Scarcity*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland. 289–292.
- Du HQ, Niu YC, Zhao XL, Chen SE (2004). Sowing density effects on the major characteristics of alfalfa. *Pratacul-tural Science*, 21, 42–45. [杜汉强, 牛一川, 赵晓玲, 陈双恩 (2004). 不同播种密度对紫花苜蓿主要性状的影响. 草业科学, 21, 42–45.]
- Du S, You SH, Liu Y, Sun L, Gegentu, Jia YS (2016). Effect of different clipping periods and heights on alfalfa quality. *Acta Agrestia Sinica*, 24, 874–878. [都帅, 尤思涵, 刘燕, 孙林, 格根图, 贾玉山 (2016). 不同刈割时期与刈割高度对苜蓿品质的影响. 草地学报, 24, 874–878.]
- Enquist BJ, Brown JH, West GB (1998). Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 395, 163–165.

- Fan GH, Huang YX, Zhao XY, Shen XJ (2017). Effect of population density on the allometric growth of *Agriophyllum squarrosum*. *Acta Prataculturae Sinica*, 26(3), 53–64. [范高华, 黄迎新, 赵学勇, 神祥金 (2017). 种群密度对沙米异速生长的影响. *草业学报*, 26(3), 53–64.]
- Fan X, Cai J, Liu JP, You MH, Fan X, Wang SS (2016). Module traits and biomass allocation of *Humulus scandens* seedlings during population self-thinning. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 2926–2934. [樊星, 蔡捡, 刘金平, 游明鸿, 范宣, 王思思 (2016). 葎草种群自疏过程中幼苗构件性状及生物量分配变化. *生态学杂志*, 35, 2926–2934.]
- Fang H, Kong FB (2003). Study on biomass and its allocation of different density loblolly pine. *Journal of Fujian College of Forestry*, 23, 182–185. [方华, 孔凡斌 (2003). 不同密度火炬松林生物量及其分配. *福建林学院学报*, 23, 182–185.]
- Fang JY (1991). *A Theoretical Approach to the Change of Density in Plant Populations*. *Transactions of the Ecological Society of Chinese Youth (1)*. Science and Technology Press of China, Beijing. 183–190. [方精云 (1991). 植物种群密度变化的理论. *青年生态学者论丛(一)*. 中国科学技术出版社, 北京. 183–190.]
- Fang JY (1992). Self-thinning rule in plant population. *Rural Eco-Environment*, 8(2), 7–12. [方精云 (1992). 植物种群的自然稀疏法则. *农村生态环境*, 8(2), 7–12.]
- Fang JY, Kan M, Yamakura T (1991). Relationship between population growth and population density in monocultures of *Larix leptolepis*. *Acta Botanica Sinica*, 33, 949–957. [方精云, 菅诚, 山仓拓夫 (1991). 日本落叶松模拟种群的生长与密度的关系. *植物学报*, 33, 949–957.]
- Geng HZ (1995). *China Alfalfa*. China Agriculture Press, Beijing. 334–338. [耿华珠 (1995). 中国苜蓿. 中国农业出版社, 北京. 334–338.]
- Gibson DJ, Young BG, Wood AJ, Bardgett R (2017). Can weeds enhance profitability? Integrating ecological concepts to address crop-weed competition and yield quality. *Journal of Ecology*, 105, 900–904.
- Hakl J, Fuksa P, Šantrůček J, Mášková K (2011). The development of lucerne root morphology traits under high initial stand density within a seven year period. *Plant Soil and Environment*, 57(2), 81–87.
- Harper JL (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, London. 151–236.
- Hecht VL, Temperton VM, Nagel KA, Rascher U, Pude R, Postma, JA (2019). Plant density modifies root system architecture in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) through a change in nodal root number. *Plant and Soil*, 439, 179–200.
- Hong FZ, Lu XS, Gao HW (2009). *Alfalfa Science*. China Agriculture Press, Beijing. 13–23. [洪绶曾, 卢欣石, 高洪文 (2009). 苜蓿科学. 中国农业出版社, 北京. 13–23.]
- Hou LY, Yang J, Zhang QQ, Mao XT, Song SH, Bai WM, Pan QM, Zhou QP, Zhang WH (2018). Establishment and management of alfalfa pasture in cold regions of China. *Chinese Science Bulletin*, 63, 1–13. [侯龙鱼, 杨杰, 张强强, 毛小涛, 宋世环, 白文明, 潘庆民, 周青平, 张文浩 (2018). 高寒地区苜蓿人工草地建植技术. *科学通报*, 63, 1–13.]
- Japhet W, Zhou DW, Zhang HX, Zhang HX, Yu T (2009). Evidence of phenotypic plasticity in the response of *Fagopyrum esculentum* to population density and sowing date. *Journal of Plant Biology*, 52, 303–311.
- Jáuregui JM, Mills A, Black DBS, Wigley K, Ridgway HJ, Moot DJ (2019). Yield components of lucerne were affected by sowing dates and inoculation treatments. *European Journal of Agronomy*, 103, 1–12.
- Kays S, Harper JL (1974). The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *The Journal of Ecology*, 62, 97–105.
- Kira T, Ogawa H, Sakazaki N (1953). Intraspecific competition among higher plants. I Competition-density-yield interrelationship in regularly dispersed population. *Journal of the Institute of Polytechnics, Series D*, 4, 1–16.
- Li B, Yang C, Lin P (2000). *Ecology*. Higher Education Press, Beijing. [李博, 杨特, 林鹏 (2000). 生态学. 高等教育出版社, 北京.]
- Li L, Li N, Sheng JD, Wang H (2012). Effects of nitrogen fertilizer and planting density on alfalfa growth and seed yield. *Acta Agrestia Sinica*, 20, 54–57, 62. [李丽, 李宁, 盛建东, 王皓 (2012). 施氮量和种植密度对紫花苜蓿生长及种子产量的影响. *草地学报*, 20, 54–57, 62.]
- Li L, Zhou DW, Sheng LX (2011). Density dependence-determined plant biomass allocation pattern. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 1579–1589. [黎磊, 周道玮, 盛连喜 (2011). 密度制约决定的植物生物量分配格局. *生态学杂志*, 30, 1579–1589.]
- Li XY, Luo J, Tian SX, Zhang SY (2015). Analysis of the overall situation of alfalfa production in China. *China Dairy Cattle*, (16), 58–64. [李新一, 罗峻, 田双喜, 张书义 (2015). 我国苜蓿生产总体形势分析. *中国奶牛*, (16), 58–64.]
- Liu DX, Liu GH, Yang ZM (2015). The effects of planting and harvesting factors on hay yield and stem-leaf ratio of *Medicago sativa*. *Acta Prataculturae Sinica*, 24(3), 48–57. [刘东霞, 刘贵河, 杨志敏 (2015). 种植及收获因子对紫花苜蓿干草产量和茎叶比的影响. *草业学报*, 24(3), 48–57.]
- Ma KC, Wang BL (2014). The effects of row spacing and sowing rates on seed yield and quality of *Medicago sativa*. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, 60(8), 6–8. [马克成, 王秉龙 (2014). 不同行距及播量对紫花苜蓿种子产量和质量的影响. *陕西农业科学*, 60(8), 6–8.]
- Meng K, Li XY, Jia ZY, Jin HQ, Mi FG (2019). Effects of

- planting density on the growth, yield and nutritional quality of alfalfa in central Inner Mongolia. *Acta Prataculturae Sinica*, 28(7), 73–81. [孟凯, 李星月, 贾振宇, 靳慧卿, 米福贵 (2019). 种植密度对内蒙古中部地区苜蓿生长、饲草产量及营养品质影响. 草业学报, 28(7), 73–81.]
- Ouyang YS, Yu XG, Xu GH, Li XH, Liu SH, Dai ZH (2007). The effect of sowing rates and cutting frequency on the fresh yield of the alfalfa. *Acta Agrestia Sinica*, 15, 196–198. [欧阳延生, 于徐根, 徐桂花, 李翔宏, 刘水华, 戴征煌 (2007). 播种量与刈割对紫花苜蓿产草量的影响. 草地学报, 15, 196–198.]
- Piao SJ, Yang C, Huang SF, Song MH (1997). Density and growth dynamics of *Leymus chinensis* population. *Acta Phytoecologica Sinica*, 21, 60–66. [朴顺姬, 杨持, 黄绍峰, 宋明华 (1997). 羊草种群密度与生长动态研究. 植物生态学报, 21, 60–66.]
- Ping XY, Jia BR, Yuan WP, Wang FY, Wang YH, Zhou L, Xu ZZ, Zhou GS (2007). Biomass allocation of *Leymus chinensis* population: a dynamic simulation study. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 12, 2699–2704. [平晓燕, 贾丙瑞, 袁文平, 王凤玉, 王玉辉, 周莉, 许振柱, 周广胜 (2007). 羊草种群生物量分配动态模拟. 应用生态学报, 12, 2699–2704.]
- Reineke LH (1933). Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research*, 46, 627–638.
- Shinozaki K, Kira T (1956). Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect. *Journal of the Institute of Polytechnics*, 12, 69–82.
- Silvertown J, Lovett-Doust J (1993). *Introduction to Plant Population Biology*. 3rd ed. Blackwell Science, London, UK.
- Soleymani A, Shahrajabian MH, Naranjani L (2011). Determination of the suitable planting date and plant density for different cultivars of barley (*Hordeum vulgare* L.) in Fars. *African Journal of Plant Science*, 5, 284–286.
- Sun WB, Feng GG, Ma HL, Liu Q, Hou XY, Mu HB (2017). Nutrition characteristics of different alfalfa varieties in different growth stages. *Grassland and Turf*, 37(2), 63–68. [孙万斌, 冯刚刚, 马晖玲, 刘强, 侯向阳, 穆怀彬 (2017). 不同紫花苜蓿品种在不同生育期营养品质特性的比较. 草原与草坪, 37(2), 63–68.]
- Wang G (1993). The general model in the self-thinning process of plants. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 29(4), 215–218. [王刚 (1993). 关于植物自疏过程的一般模型. 兰州大学学报(自然科学版), 29(4), 215–218.]
- Wang JF, Feng YL (2004). The effect of light intensity on biomass allocation leaf morphology and relative growth rate of two invasive plants. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 781–786. [王俊峰, 冯玉龙 (2004). 光强对两种入侵植物生物量分配、叶片形态和相对生长速率的影响. 植物生态学报, 28, 781–786.]
- Wang JF, Shi YJ, Ao YN, Yu DF, Wang J, Gao S, Knops JMH, Mu CS, Li ZJ (2019). Summer drought decreases *Leymus chinensis* productivity through constraining the bud, tiller and shoot production. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 205, 554–561.
- Wang YH, Wang CZ, Li DF, Zheng AR, Qi SL, Li GZ (2017). Effects of seeding rate on plant number, production performance, and quality of alfalfa. *Acta Prataculturae Sinica*, 26(2), 123–135. [王彦华, 王成章, 李德锋, 郑爱荣, 齐胜利, 李冠真 (2017). 播种量和品种对紫花苜蓿植株动态变化、产量及品质的影响. 草业学报, 26(2), 123–135.]
- Wei YP, Nan LL, Yu C, Fu SJ (2017). Effect of row spacing and planting density on the yield and quality of *Medicago sativa*. *Pratacultural Science*, 34, 1898–1905. [魏永鹏, 南丽丽, 于闯, 付双军 (2017). 种植密度和行距配置对紫花苜蓿群体产量及品质的影响. 草业科学, 34, 1898–1905.]
- Weiner J, Damgaard C (2006). Size-asymmetric competition and size-asymmetric growth in a spatially explicit zone-of-influence model of plant competition. *Ecological Research*, 21, 707–712.
- Yoda K, Kira T, Ogawa H, Hozumi K (1963). Self-thinning in over-crowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology of Osaka City University*, 14, 107–129.
- Zhang ZP, Fang JY, Kan M (2000). Effects of competition on growth rate and probability of death of plant individuals: a study based on nursery experiments of *Larix leptolepis* populations. *Acta Phytoecologica Sinica*, 24, 340–345. [张泽浦, 方精云, 菅诚 (2000). 邻体竞争对植物个体生长速率和死亡概率的影响: 基于日本落叶松种群试验的研究. 植物生态学报, 24, 340–345.]

责任编辑: 邓建明 责任编辑: 李 敏