

在不同压力和干扰条件下黑麦草与其它 6种植物的竞争研究

樊江文 钟华平 梁 飏 杜占池

(中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

摘 要 对黑麦草(*Lolium perenne*)与白三叶(*Trifolium repens*)、鸭茅(*Dactylis glomerata*)、白茅(*Imperata cylindrical*)、芒(*Miscanthus sinensis*)、绣线菊(*Spiraea japonica* var. *nepalensis*)和地榆(*Sanguisorba officinalis*)等6种植物之间在不同压力和干扰条件下的竞争关系进行了试验研究,以便进一步探讨黑麦草草地群落退化演替的机理,为今后这种草地的有效管理提供科学依据。试验设置水分条件和土壤肥力两个压力因子处理及刈割频率和刈割强度两个干扰因子处理,其中,水分条件处理包括自然降水(1 800 mm)和自然降水+浇水(2 300 mm)两个水平;土壤肥力处理包括施肥 $0\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 、 $75\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 和 $150\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 3个水平;刈割频率处理包括每年刈割1、3、6次3个水平;刈割强度处理包括刈割留茬2 cm和10 cm两个水平。在专门设计的固定试验装置中,按各种植物单植和分别与黑麦草混植的方法以相同密度种植植物,通过对各处理植物产量的测定,运用de Wit提出的植物相对拥挤系数(RCC),确定在不同压力和干扰条件下黑麦草对其它6种植物的竞争关系。试验表明,黑麦草对白三叶、鸭茅、地榆、白茅、芒、绣线菊的竞争力依次增强。同时,随着刈割次数的增加、水分条件和土壤肥力的提高,黑麦草的竞争力也明显增加,其中刈割次数对黑麦草竞争力变化的影响最大。另一方面,试验还表明,黑麦草等栽培牧草的生长速度和竞争力及耐刈割干扰程度均高于大部分野生杂草植物,但它们忍受环境压力的能力明显低于野生杂草植物,在环境压力大的地区,它们对杂类草的竞争力明显减弱,使得杂类草逐渐占优势。此外,分析表明,对于黑麦草来说,在试验的其它6种植物中绣线菊是压力忍耐(S)型植物;白三叶和鸭茅属于干扰忍耐(D)型植物;其它几种植物对压力和干扰的忍耐性处于中等水平。

关键词 竞争 压力 干扰 黑麦草

A STUDY ON COMPETITION AMONG PERENNIAL RYEGRASS AND SIX OTHER SPECIES IN DIFFERENT CONDITIONS OF STRESS AND DISTURBANCE

FAN Jiang-Wen ZHONG Hua-Ping LIANG Biao and DU Zhan-Chi

(Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract The competition relationships among perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and six other species (*Trifolium repens*, *Dactylis glomerata*, *Imperata cylindrical*, *Miscanthus sinensis*, *Spiraea japonica* var. *nepalensis*, and *Sanguisorba officinalis*) were studied in different conditions of stress and disturbance. The aim was to examine the mechanism of regressive succession of ryegrass community, in order to supply a basis for efficient management of this pasture.

Two stress factors (water condition and soil fertility) and two disturbance factors (cutting frequency and cutting intensity) were included in the experiment. The water condition treatment included two levels, which were natural precipitation (about 1 800 mm) and precipitation + watering (about 2 300 mm). The soil fertility treatment included three levels at which fertilizer was applied: $0\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, $75\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ and $150\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$. The cutting frequency treatment included three levels at which plants were cut: 1, 3 and 6 times per year. The cutting intensity treatment included two levels of stubble height, 2 cm and 3 cm. The plants were planted with the same density in monoculture and in mixture with ryegrass in a fixed device. After yields of plants in different treatments were measured, the plant relative crowding coefficient (RCC), which was quantified by de Wit, was estimated. Finally the competition relationships among ryegrass and six other species under different stress and disturbance conditions were determined.

The experimental results showed that the competitive abilities of ryegrass were ordinal superior to *T. repens*, *D. glomerata*, *S. officinalis*, *I. cylindrical*, *M. sinensis* and *S. japonica* var. *nepalensis*. More-

over, the competitive ability of ryegrass increased when cutting frequency, moisture and soil fertility increased. Cutting frequency was the most important factor to affect competitive ability of ryegrass among the 4 factors studied. On the other hand, the experiment indicated that the growth rate, competitive ability and cutting disturbance tolerance of cultivated herbage (ryegrass, *T. repens* and *D. glomerata*) were higher than that of wild species. However, the stress resistance of cultivated plants was lower than that of wild species. When environmental stress increased, cultivated plant's competitive ability relative to wild species would weaken, and wild species would predominate in the pasture.

Meanwhile, the experiment implied that for ryegrass, *S. japonica* var. *nepalensis* was a plant of stress tolerance (S) in 6 studied species, *T. repens* and *D. glomerata* belonged to plants of disturbance tolerance (D), and the other species were intermediate in stress and disturbance tolerance.

Key words Competition, Stress, Disturbance, *Lolium perenne*

黑麦草(*Lolium perenne*)是目前世界上许多国家最重要的栽培植物,常与白三叶(*Trifolium repens*)和鸭茅(*Dactylis glomerata*)等优良牧草混合种植。在我国南方亚热带地区,黑麦草、白三叶和鸭茅混播草地经常出现由于栽培植物间的相互竞争而造成群落组成比例和生产力不稳定的现象(樊江文,1997)。另一方面,这类人工草地还经常受到白茅(*Imperata cylindrical*)、芒(*Miscanthus sinensis*)、狭叶绣线菊(*Spiraea japonica* var. *nepalensis*)、地榆(*Sanguisorba officinalis*)等原生低劣杂草的入侵和竞争,并逐渐发生退化演替。该地区人工草地的这种大规模快速退化问题早已引起了人们的广泛关注和忧虑(任继周等,1987;黄文惠,1992),对此,有人认为这是由于侵入杂草具有天然的强竞争能力,使栽培植物在竞争中往往处于劣势而逐渐衰退(黄文惠,1992);还有人认为是由于人工草地利用过重或过轻造成栽培牧草逐渐消失并发生逆向演替(任继周等,1987)。因此,系统研究黑麦草草地群落退化演替的机理,对于这种草地今后管理体系的制定和建立具有重要意义。

植物竞争是目前生态学研究的重要领域,根据 Grime (1974) 的植被策略模型(Vegetation strategies model),植被的生长状况主要受竞争(Competition)、压力(Stress,如温度、肥力、水分、光照等限制因子)和干扰(Disturbance,如放牧、刈割、践踏、病虫害、水土流失、人为影响等)的综合影响,植物竞争是决定群落性质的最主要因素,而植物的竞争能力又受到压力和干扰因子的制约。因此,研究植物间的竞争关系对系统分析植物群落的发展、演替规律和生产力的形成机制是十分重要的。

目前国外对植物竞争及其影响的研究已十分广泛和深入,特别是 Grime (1973; 1974) 对包括黑麦草、白三叶、鸭茅在内的 80 余种植物进行了潜在竞争能力的研究,发现这 3 种植物竞争能力的顺序依次为鸭茅、黑麦草、白三叶。在光照竞争研究方面,Harris

(1972)利用 de Wit (1960)的植物竞争模型对黑麦草、白三叶和酸模(*Rumex acetosa*)、Kishi (1974)对白三叶和鸭茅进行了研究,发现在水肥条件相对满足的情况下,植物主要进行光照竞争,植株的高度和遮荫以及刈割对植物间竞争的影响很大。在养分竞争研究方面,Harris (1971)对黑麦草、白三叶和酸模、樊江文 (1997)对黑麦草和鸭茅进行了研究,表明在不同土壤肥力条件下,植物间的竞争具明显差异。此外,Harris 和 Thomas (1973)还根据 de Wit (1960)的竞争模型提出了豆科和禾本科植物在不同生长阶段的竞争计算方程。在水分竞争方面,Wilkinson 和 Gross (1964)曾对三叶草和鸭茅进行了经典的竞争试验,发现在无灌溉条件下,根系竞争对三叶草产量造成的影响最大,而随着水分条件的改善,三叶草的竞争能力明显增强,同时植物的竞争也由以水分为主的根系竞争转为以光照为主的枝条竞争。Ennik (1960)也曾利用 de Wit 的竞争模型进行了不同水分条件下黑麦草与白三叶竞争关系的研究,发现当土壤含水量较高时,黑麦草能有效吸收土壤中白三叶所固定的氮,当水分条件受到限制时,白三叶的固氮能力明显下降,同时从土壤中获取的氮量也明显少于黑麦草,使之竞争力减弱。

本研究的目的是应用植物竞争的理论和方法,较系统地研究黑麦草与白三叶、鸭茅、白茅、芒、绣线菊和地榆之间在不同压力和干扰条件下的竞争关系,探讨该地区黑麦草草地群落退化演替的机理,以便为今后这种草地的有效管理提供科学依据。

1 实验方法

试验地设置在重庆市巫溪县红池坝中国科学院南方山区草地与畜牧业生态系统综合试验站(31°33' N, 109°04' E)。该地区为山间盆地,海拔 1 800 m 左右,年平均气温 5.7 ~ 7.6 °C, ≥ 0 °C 的积温 2 278 °C,多年年平均降水量为 1 800 mm。

1.1 试验装置

参考 Campbell 和 Grime (1992) 的试验方案, 本研究在 39 个 $2.6 \text{ m} \times 2.6 \text{ m} \times 0.4 \text{ m}$ 的砖框内进行 (共 13 个种植组合处理, 每处理重复 3 次, 随机排列)。每个砖框都用胶合板分割成 6 个 40 cm 宽的带状条格, 以适宜压力梯度因子的设置。胶合板与砖框间的缝隙用水泥封闭, 然后在每个砖框内充填 30 cm 深的当地土壤 (该土壤在充填前进行了充分混合, 其土壤质地为粘质沙中壤, 有机质含量 3.11%, 全氮含量 0.164%, 全磷含量 0.077%, 全钾含量 1.99%, pH 值 5.56, 土壤肥力中等)。砖框四周留 10 cm 条带作为保护行。

1.2 试验种的组合

试验共计 13 个组合处理, 即黑麦草单植、白三叶单植、鸭茅单植、白茅单植、芒单植、绣线菊单植、地榆单植、黑麦草 + 鸭茅、黑麦草 + 白三叶、黑麦草 + 白茅、黑麦草 + 芒、黑麦草 + 绣线菊、黑麦草 + 地榆。

1.3 植物的栽植

在每个砖框试验部分的 6 个 $40 \text{ cm} \times 240 \text{ cm}$ 带状条格 (不包括四周各 10 cm 的保护行) 中, 分别栽种 96 株植物 (4 株 \times 24 株), 其建植密度为 $100 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2}$, 在单植处理中该条格栽植 96 株同种植物, 在混植处理中相互交叉各栽植 48 株同种植物。因而, 在相同面积中, 同种植物在不同栽植处理中的比例分别为 1:0 和 1:1。

考虑到植物种子难以收集且发芽率和出苗率不一致的因素, 本试验借鉴 Fan 和 Harris (1996) 的栽植方法, 从建植第二年的人工草地中将重量、体积、高度、分枝 (蘖) 数相对一致的植物于 1998 年 5 月 13 日移栽到试验装置上。移栽后对死亡植株随即进行了补栽, 同时对所有植物进行了浇水, 以保证植株成活。移栽时测定的各种植物的平均干重 (g) 及标准差为: 黑麦草 5.82 ± 0.479 ; 白三叶 5.14 ± 0.647 ; 鸭茅 4.78 ± 0.481 ; 白茅 6.11 ± 0.561 ; 芒 6.37 ± 0.519 ; 绣线菊 5.71 ± 0.525 ; 地榆 3.62 ± 0.419 ($n = 10$)。

1.4 压力因子的设置

压力因子设置水分条件和土壤肥力 2 个处理, 其中水分条件为主处理, 分别设置自然降水 (在该地区年降水量约为 1 800 mm) 和浇水 (自然降水 + 浇水约为 2 300 mm (浇水量约为 $0.5 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-2}$)) 2 个水平。在 5~9 月的 5 个月中, 每半月在无雨日用容器对需浇水的处理每次定量浇水约 $0.05 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-2}$ 。施肥处理包含在每个水分水平中, 分别设置 $0 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot$

a^{-1} 、 $75 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $150 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 3 个水平, 所施肥料为云阳产复合肥, N 含量 15%, P 含量 5%, K 含量 5%。在第一年植物移栽后和以后每年植物返青时一次性施入。

1.5 干扰因子的设置

干扰因子选用刈割强度和刈割频率 2 个处理, 刈割活动是在与压力水平方向垂直的 40 cm 宽的条带中进行的 (无胶合板隔开)。刈割强度处理设置 2 个水平, 即留茬高度分别为 2 cm 和 10 cm。刈割频率处理包含在每个刈割强度水平中, 分别设置每年刈割 1 次、3 次和 6 次 3 个水平。刈割 1 次者规定在 10 月 15 日刈割; 刈割 3 次者分别在 6 月 15 日、8 月 15 日和 10 月 15 日刈割; 刈割 6 次者分别在 5 月 15 日、6 月 15 日、7 月 15 日、8 月 15 日、9 月 15 日和 10 月 15 日刈割 (阴雨天推迟)。由于试验第一年 (1998 年) 受栽种时间的影响, 植物的刈割时间有所变化。

1.6 测定方法

按试验设计, 每砖框都包括 36 个压力 \times 干扰矩阵亚处理小区 (2 个水分处理 \times 3 个土壤肥力处理 \times 2 个刈割强度处理 \times 3 个刈割频率处理)。在测产时, 按 36 个亚处理小区分别测定植物地上部分的产量 (每小区 16 株植物, 混植处理分种测定, 连续进行 3 年)。在每次刈割时, 立即称取各种植物的鲜重, 同时立刻随机抽取 0.5 kg 左右的各种植物样品, 进行精确称重, 然后放入 80°C 烘箱中烘干 24 h, 称重并确定植物的干鲜比, 最后用此干鲜比确定植物的干物质产量。

1.7 数据统计和分析方法

对各亚处理小区的各种植物分别计算产量, 然后对当年重复和 3 年重复数据进行平均计算。采用 Excel 2000 对各种种植组合中的植物种和处理因子 (水分、肥力、刈割强度和刈割频率), 进行双因子方差分析。

运用 de Wit 的植物竞争理论, 在不同压力和干扰条件下, 根据黑麦草在单植和混植处理中产量的差异, 计算其对其它种的竞争能力。

$$RCC_{ij} = (Y_{ij}/pY_i) / (Y_{ji}/qY_j)$$

RCC_{ij} 为 i 种对 j 种的相对拥挤系数 (Relative crowding coefficient), Y_{ij} 为 i 种和 j 种混植时 i 种的产量, Y_i 为 i 种在单植时的产量, p 为 i 种的混植比例; Y_{ji} 为 j 和 i 种混植时 j 种的产量, Y_j 为 j 种在单植时的产量, q 为 j 种的混植比例;

如果 $RCC_{ij} > 1$, 则表明 i 种对 j 种的竞争力大; 如果 $RCC_{ij} < 1$, 则表明 i 种对 j 种的竞争力小。

2 实验结果

2.1 黑麦草与其它植物种的竞争关系

试验结果表明,黑麦草对其它 6 种植物竞争力由强至弱的排序是绣线菊、芒、白茅、地榆、鸭茅、白三叶;相反,其它 6 种植物对黑麦草竞争力的大小排序是白三叶>鸭茅>地榆>白茅>芒>绣线菊(图 1)。

2.2 不同压力和干扰条件对黑麦草与其它植物竞争的影响

2.2.1 刈割次数对黑麦草与其它植物竞争的影响

从图 1 可以看出,当黑麦草与白三叶混植时,一般黑麦草的 *RCC* 均小于 1,同时,在其它条件相同的情况下,刈割次数越多,黑麦草的 *RCC* 越大,这表明黑麦草对白三叶的竞争力较小,而刈割次数越多,越有利于黑麦草对白三叶的竞争。

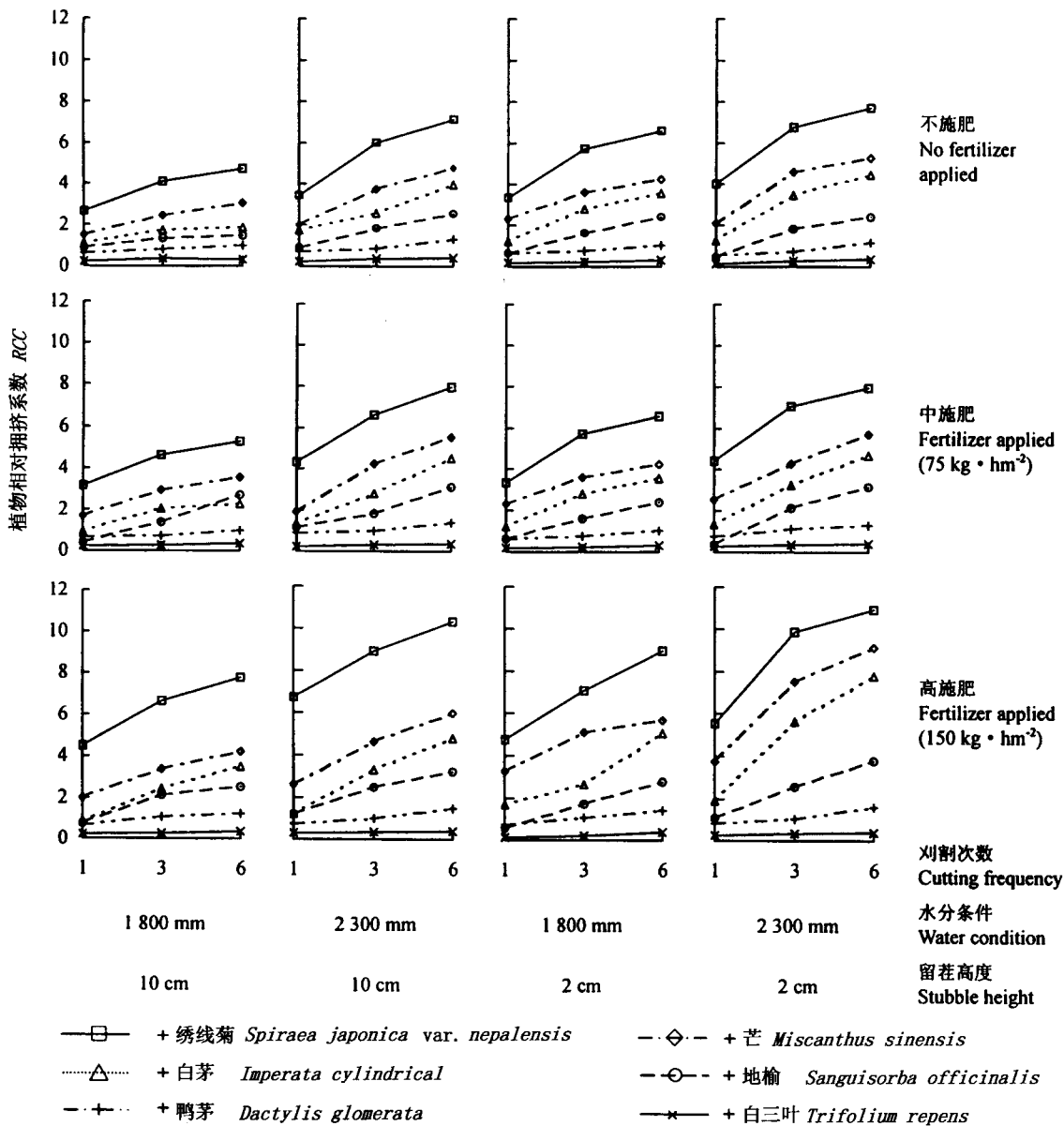


图 1 不同压力和干扰处理黑麦草的 *RCC* 值

Fig.1 *RCC* of *Lolium perenne* in different stress and disturbance

植物种间差异极显著 ($p \leq 0.01$) The species effect significant at $p \leq 0.01$ 刈割次数处理间差异极显著 ($p \leq 0.01$) Cutting frequency effect significant at $p \leq 0.01$; 水分条件处理间差异显著 ($p \leq 0.05$) Water effect significant at $p \leq 0.05$; 土壤肥力处理间差异显著 ($p \leq 0.05$) Fertilizer effect at $p \leq 0.05$; 留茬高度处理间差异不显著 Stubble height effect no significant

RCC: 植物相对拥挤系数 The plant relative crowding coefficient + : 黑麦草 *Lolium perenne*

当黑麦草与芒、白茅、绣线菊等植物混植时,黑麦草的 RCC 通常都大于 1,这表明黑麦草对这几种植物的竞争力较强。同时,随刈割次数的增加,黑麦草的 RCC 也增加,说明刈割次数越多,黑麦草对这几种植物的竞争力越强。

当黑麦草与地榆混播时,一般刈割 1 次,黑麦草的 RCC 小于 1;而刈割 3 次和 6 次,黑麦草的 RCC 均大于 1,同时随着刈割次数的增加,黑麦草的 RCC 也明显增加,这表明刈割次数越多,黑麦草对地榆的竞争力也越强。

当黑麦草与鸭茅混播时,一般刈割 1 次和 3 次的处理,黑麦草的 RCC 小于 1;而刈割 6 次的处理,黑麦草 RCC 均大于 1。这表明刈割次数多,有利于草地中黑麦草对鸭茅的竞争,而刈割少于 3 次,则黑麦草对鸭茅的竞争力小于它对其本身的竞争力。

2.2.2 留茬高度对黑麦草与其它植物竞争的影响

对图 1 进行分析可知,在刈割次数、土壤肥力和水分条件相同的情况下,当黑麦草与白茅、芒、地榆、绣线菊等植物混植时,一般留茬 2 cm 处理黑麦草的 RCC 大于留茬 10 cm 的处理,这表明留茬低,较有利于黑麦草对这些植物的竞争,而留茬高,这些植物对黑麦草的竞争力增强。当黑麦草与白三叶和鸭茅混植时,留茬 10 cm 处理的黑麦草 RCC 大都大于留茬 2 cm 的处理,这表明一般留茬高,则较有利于黑麦草与这两种植物的竞争。

2.2.3 水分条件对黑麦草与其它植物竞争的影响

在其它因子相同的情况下,一般水分条件好,黑麦草的 RCC 明显较大,黑麦草的竞争力强;水分条件差,黑麦草的 RCC 小,黑麦草的竞争力弱(图 1)。

2.2.4 土壤肥力对黑麦草与其它植物竞争的影响

图 1 显示,在其它因子相同的情况下,一般随土壤肥力增高,黑麦草的 RCC 均有所增加,这表明土壤肥力条件的改善,有助于提高黑麦草的竞争力。

2.2.5 压力和干扰因子与黑麦草 RCC 的相关关系

通过对各压力和干扰因子与黑麦草 RCC 的相关分析(表 1)可以看出,刈割次数与黑麦草 RCC 间有极明显的相关关系。除此以外,水分条件与大部分种植处理中黑麦草的 RCC 有较明显的相关关系,土壤肥力与一些处理中黑麦草的 RCC 也有较明显的相关。

2.3 黑麦草对其它植物的竞争策略

由于黑麦草 RCC 与刈割次数、水分条件和土壤肥力间有相对较高的相关性,因此计算了它们之间的偏回归系数(表 2)。从中可以看出,在不同压力

和干扰条件影响下,黑麦草与其它植物的竞争力会发生相应的变化,其中刈割次数对黑麦草 RCC 的影响最大,其次为水分条件(以各因子间的相应标准单位进行比较)。

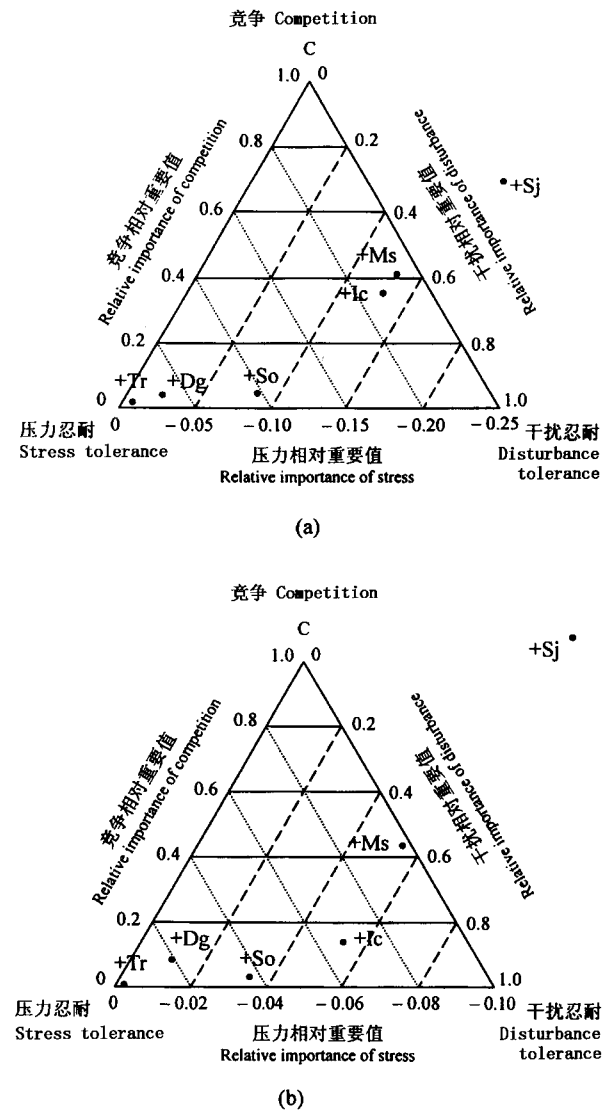


图 2 在干扰(刈割次数)和压力(a. 水分条件;b. 土壤肥力)条件下黑麦草与其它植物的竞争关系
Fig.2 The competition relationship among ryegrass and other species under different disturbance (cutting frequency) and stress
(a. Water condition; b. Soil fertility)

根据黑麦草 RCC 与刈割次数、水分条件及土壤肥力之间的偏回归系数绘制。黑麦草 RCC 与水肥丰富程度呈正相关,则与水肥压力呈负相关,因此压力相对重要值采用负数。It was drawn according to partial correlation coefficient of ryegrass RCC with cutting frequency, water condition and soil fertility, respectively. The relative importance of stress was expressed with negative because RCC of ryegrass shows negative correlation with the stresses of water and fertility

+Sj: + 绣线菊 + *Spiraea japonica* var. *nepalensis* + Ms: + 芒 + *Miscanthus sinensis* + Ic: + 白茅 + *Imperata cylindrical* + So: + 地榆 + *Sanguisorba officinalis* + Dg: + 鸭茅 + *Dactylis glomerata* + Tr: + 白三叶 + *Trifolium repens* (+: 同图 1 See Fig.1)

—: 竞争 Competition - - -: 干扰 Disturbance ···: 压力 Stress
 RCC : 同图 1 See Fig.1

表 2 显示,随着干扰水平的增加(即刈割次数增加)和压力水平的减小(即水分和肥力条件的改善),+ 绣线菊处理中黑麦草的 *RCC* 在 6 个处理中的增加幅度最大,说明干扰和压力因子对黑麦草与绣线菊竞争关系的影响相对最大。同时,对于绣线菊来说,黑麦草具有很强的耐刈割特性,但对低水肥压力的忍耐适应性很差。相反,对于黑麦草来说,绣线菊在 6 种植物中最不耐刈割干扰,而对低水肥压力的适应性最强。随着干扰的增加和压力的减小,+ 白三叶和 + 鸭茅处理中黑麦草的 *RCC* 在 6 个处理中变化最小,说明干扰和压力因子对黑麦草和白三叶、鸭茅间竞争关系的影响程度最小。同时,在 6 种植物中,黑麦草的耐刈割干扰特性对于白三叶和鸭茅来说最不明显,但它对低水肥压力的忍耐特性却最为突出。相反,对于黑麦草而言,白三叶和鸭茅在

6 种植物中最能忍耐刈割干扰,而对压力的忍耐适应性最差。干扰和压力因子对 + 地榆、+ 芒和 + 白茅等植物组合中黑麦草 *RCC* 的影响作用程度介于前两类组合之间,属于中等水平。

利用上述偏回归系数作为干扰和压力因子对黑麦草竞争力影响的相对重要值,绘制出图 2 和图 3,从而可以对黑麦草与其它植物的竞争策略进行分析。在试验的 6 种植物中,对于绣线菊而言,黑麦草可看作是干扰忍耐型(D 型)植物,并具有很强的竞争力;对于白三叶和鸭茅而言,黑麦草可看作是压力忍耐型(S 型)植物,但对它们的竞争力在 6 种植物中最低。相反,对于黑麦草而言,绣线菊是压力忍耐(S)型植物;白三叶和鸭茅可看做是强竞争(C)型或干扰忍耐(D)型植物;芒、白茅、地榆为对压力和干扰具中等忍耐性(S-D)的植物。

表 1 黑麦草 *RCC* 与压力和干扰因子的相关系数
Table 1 Correlation coefficient of *RCC* with stress and disturbance factors of *Lolium perenne*

项 目 Item	+ 白三叶 + <i>Trifolium repens</i>	+ 白茅 + <i>Imperata cylindrical</i>	+ 芒 + <i>Miscanthus sinensis</i>	+ 地榆 + <i>Sanguisorba officinalis</i>	+ 绣线菊 + <i>Spiraea japonica</i>	+ 鸭茅 + <i>Dactylis glomerata</i>
刈割次数 CF	0.734 77**	0.712 64**	0.668 26**	0.851 14**	0.654 76**	0.744 90**
留茬高度 SH	0.118 94	- 0.254 67	- 0.315 37	- 0.003 31	- 0.141 44	0.056 75
水分条件 WC	0.327 78*	0.364 97*	0.362 96*	0.264 56	0.410 62*	0.320 45
土壤肥力 SF	0.068 18	0.273 85	0.367 34*	0.257 20	0.501 39**	0.426 10*

** : $p \leq 0.01$ * : $p \leq 0.05$ CF:Cutting frequency SH:Stubble height WC:Water condition SF:Soil fertility *RCC*, + : 同图 1 See Fig. 1

表 2 黑麦草 *RCC* 与压力和干扰因子间的偏回归系数
Table 2 The partial correlation coefficient of *Lolium perenne* *RCC* with stress and disturbance factors

项 目 Item	+ 白三叶 + <i>Trifolium repens</i>	+ 白茅 + <i>Imperata cylindrical</i>	+ 芒 + <i>Miscanthus sinensis</i>	+ 地榆 + <i>Sanguisorba officinalis</i>	+ 绣线菊 + <i>Spiraea japonica</i>	+ 鸭茅 + <i>Dactylis glomerata</i>
刈割次数 CF	0.028 73**	0.530 16**	0.536 49**	0.368 90**	0.663 62**	0.104 86**
水分条件 WC	0.010 53**	0.223 17**	0.239 50**	0.094 24**	0.342 07**	0.037 08**
土壤肥力 SF	0.000 89	0.068 36**	0.098 96**	0.037 41**	0.170 52**	0.020 138**

** : $p \leq 0.01$ * : $p \leq 0.05$ CF,WC,SF:同表 1 See Table 1 *RCC*, + : 同图 1 See Fig. 1

3 讨 论

3.1 黑麦草与其它植物的竞争关系

试验表明,在参试的 6 种植物中,白三叶和鸭茅对黑麦草的竞争力相对较强,而绣线菊、白茅、芒和地榆等对黑麦草的竞争力相对较弱,这显然是由于作为栽培植物的白三叶和鸭茅的分枝(蘖)多,生产力高,生长速度快,适于密集生长,且生长的适宜环境和条件与黑麦草接近;而绣线菊、白茅、芒、地榆等植物较为适宜野生条件下相对高压、少遮荫、低干扰的生长环境,而在栽培和干扰利用条件下的竞争力相对较弱。Grime(1974)的研究也表明,鸭茅的竞

争力高于黑麦草,而白三叶的竞争力也和黑麦草较为接近,在他所研究的约 80 种植物中,这 3 种植物的竞争力均处于较高水平。

在以往的研究报道中,许多人认为黑麦草的竞争力要比白三叶强(Grime, 1974),这是因为在正常条件下,高大直立的黑麦草往往会对低矮匍匐的白三叶造成遮荫,同时白三叶的固氮作用也会促进黑麦草竞争力的提高。另外也有一些相反的结论(Harris, 1973; Harris & Thomas, 1973a; 1973b),主要是由于试验地点的生态条件及黑麦草和白三叶不同生态型或品种的差异造成的。Goldberg 和 Landa (1991)运用回归系数作为参数对不同种植密度条件

下几种植物进行竞争研究发现,竞争力大小的排列顺序是白三叶、红三叶(*Trifolium pratense*)、黑麦草、猫尾草(*Phleum pratense*)、酸模、藜(*Chenopodium album*)、短苞反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)。在本试验中,当地水分条件较好,土壤偏酸性和含氮量较低的生态环境,可能是使白三叶占优势,并具有较高竞争力的重要原因。目前普遍认为当白三叶与较稀疏的黑麦草在一起生长时,其竞争力会比与其它类型的植物在一起生长时大(Harris, 1987)。

对于黑麦草和鸭茅,一般认为由于鸭茅的强耐遮荫特性,使其竞争力比黑麦草强(Grime, 1974),但也有人认为黑麦草的竞争力强(Holmes, 1986),事实上它们之间的竞争关系也极易受环境和干扰条件的影响而发生改变。本试验表明刈割是造成这两种植物竞争关系发生变化的最重要因素之一,在刈割次数较少的情况下,鸭茅以其极强的耐遮荫优势具较高竞争力,而在刈割次数较多的情况下,黑麦草的竞争力则较高。

3.2 环境压力对黑麦草竞争力的影响

在本试验中,黑麦草与其它植物的竞争力均随着环境压力的减弱(或水肥条件的趋优)而增加。对于黑麦草和白三叶,在很早以前人们就发现,黑麦草对氮肥反应明显,而白三叶对磷肥较为敏感。同时,在黑麦草和白三叶混播草地中,随着施氮肥量的增加,黑麦草的竞争力提高,而白三叶的固氮能力降低,比例减少,竞争力下降(Ennik, 1960; Harris, 1971; Jackman & Mouat, 1972; Crush *et al.*, 1982)。本试验的研究结果也支持这一结论,虽然在本试验中施用的是复合肥,但肥料的含氮量大于含磷量,因此施肥量越多,相对于黑麦草更加有利,提高了黑麦草的竞争力,增加了黑麦草的叶量和株高,从而进一步对白三叶造成遮荫和抑制影响。

一般认为作为豆科植物的白三叶比黑麦草更喜湿润环境(Harris, 1987; Ennik, 1960),因此随着水分条件的改善,白三叶的竞争力有所提高,应该会对黑麦草产生一定的竞争影响。但在本试验中,高水分处理中的黑麦草对白三叶的竞争力与低水分处理并无明显的差异,这可能是由于当水分条件改善时,白三叶的固氮能力有所提高,从而有利于与之混植的黑麦草的生长,使其竞争力提高,并超过由于白三叶竞争造成的影响。另一方面,南方地区丰富的降水使得两种植物的水分需求都相对满足。

对于黑麦草和鸭茅,一般认为鸭茅比黑麦草更耐干旱和瘠薄土壤(Holmes, 1986; Langer, 1990),因

此在土壤养分或水分条件较差的情况下,鸭茅的竞争力高,而在水肥压力较小的情况下,则黑麦草的竞争力明显提高,樊江文(1997)的研究也有此结论。

相对于黑麦草来说,绣线菊、白茅、芒、地榆显然都是对环境压力忍耐性较强的植物,它们更多地生长在黑麦草不宜生长或生长不良的地段,因此随着环境条件的改善,黑麦草对它的竞争力也不断增加。Holmes(1986)曾指出,野生杂草大都出现在土壤贫瘠的草地中,经过施肥和加强管理,这些杂草大部分都逐渐消失。同时,在条件适宜、管理较好的黑麦草-白三叶混播的草地中,其它植物的生长受到很大的限制。

3.3 干扰因素对黑麦草竞争力的影响

对于黑麦草和白三叶,一般认为它们都是相对耐刈割的植物,有些研究表明,由于白三叶较为低矮而受黑麦草的遮荫影响,因此频繁和强度(低留茬)刈割对提高白三叶的竞争力和在草群中的比例更为有利(Bland, 1967; Clark & Kat, 1974)。但Harris(1987)指出,刈割对黑麦草与白三叶的竞争力和生长造成的影响并不相同,由于白三叶为匍匐型植物,相对于直立高大的黑麦草,它在每次刈割时被割下的比重相对较小,因此当白三叶在草群中占劣势时,频繁和强度刈割可能会增加白三叶的比重和竞争力;而当白三叶占优势时,频繁和强度刈割可能对黑麦草更有利。本试验的研究结果也支持这一观点。

以前的研究(Langer, 1990; 樊江文, 1997)表明,鸭茅的耐刈割特性相对低于黑麦草,因此,强度和频繁刈割会使鸭茅的竞争力降低,黑麦草的竞争力增加;而在刈割干扰程度较低的情况下,鸭茅的强耐遮荫特点使其在对黑麦草的竞争上明显占优势,黑麦草对其的竞争力明显较小。这与本试验的研究结果相同。

本试验显示,绣线菊、白茅、芒、地榆等植物的耐刈割干扰特性远比黑麦草等栽培牧草差,王淑强(1992)曾对绣线菊和地榆等进行了刈割除杂试验,发现在多次刈割后,这些杂草的密度、高度和生产力明显降低,对栽培牧草的竞争力大幅度下降。

3.4 关于黑麦草的竞争策略

根据r-K选择理论和Grime的植被策略理论,植物的种内和种间关系及自然选择过程都可以作为不同的竞争策略加以研究,植物的这种策略是对它所处生存环境条件的不同适应方式。根据Grime(1974)、Grime和Hunt(1975)的观点,强竞争(C)型植物往往具有较强的光照截获能力,具有较高的潜

在生长速度,并且对环境压力的忍耐能力相对较弱;压力忍耐(S)型植物对环境压力有很强的适应性,但对干扰的忍耐性较差;干扰忍耐(D)型植物具有与S型植物相反的特性。需要指出的是,在本研究中,我们并没有简单和直接地把黑麦草或其它植物划分归结为某个类型,而是采用了相对比较的方法,我们认为这样可以更好地反映出植物在不同种间和不同环境条件下动态的竞争策略。尽管如此,本研究的结果与 Grime 等人的观点是相吻合的,试验表明黑麦草、白三叶、鸭茅等高竞争植物对环境压力的忍耐能力的确要比绣线菊、白茅、芒等植物弱。另一方面,绣线菊、白茅、芒等野生植物的耐压力特性均强于抗干扰特性。

3.5 关于植物竞争系数

目前确定竞争系数的方法很多,除较为公认和经典的 de Wit (1960) 的“相对拥挤系数(Relative crowding coefficient, *RCC*)”和“相对产量(Relative yield, *RY*)”外,还有 Snagdon (1989; 1991) 提出的“Log₁₀相对拥挤系数”、Grime (1974) 提出的“竞争系数”。此外,还有人根据 r-K 选择理论确定竞争系数(Tukington, 1978);有人利用 Lotka-volterra 竞争方程或 Logistic 方程确定竞争系数(May, 1980);有人将生态位重叠值作为竞争系数(May, 1980);还有人利用偏回归系数确定竞争力(Goldberg & Landa, 1991; 熊利民等, 1991)。但我们认为,将竞争系数看作是一个常数显然是不合理的,一方面一种植物对其它不同植物的竞争力是不相同的,另一方面两种植物间的竞争关系会受到干扰和压力因子的影响而发生明显变化,因此,植物间的竞争关系应该是动态的,而非恒定的。我们在研究中发现,用 de Wit 的相对拥挤系数与不同环境因子之间的偏回归系数作为竞争系数的修正值,既能比较客观地反映植物竞争力在不同条件下的变化情况,又能使 Grime 的植被策略理论模型更加具体和实用。

4 结 论

1) 本研究结果表明,黑麦草等人工草地发生退化演替的原因并不是由于侵入的杂类草具有天然、持久的强竞争力;事实上,在正常情况下,黑麦草等栽培牧草的竞争力远比绣线菊、白茅、芒、地榆等野生杂类草强,对于这些杂类草而言,黑麦草等栽培牧草具有明显的潜在的强竞争特性。

2) 虽然黑麦草等栽培牧草的生长速度和竞争力远比野生杂类草高,但它们的竞争力受环境条件的

明显影响,在环境压力大的地区,它们对杂类草的竞争力明显减弱,使得杂类草逐渐占优势。因此,黑麦草等栽培牧草对杂类草竞争力发生变化的原因主要是由于适宜环境条件的改变造成的。

3) 以往许多人认为人工草地发生退化演替的原因主要是由于利用过度,进而造成黑麦草等栽培牧草衰退、杂类草植物旺盛,然而本研究表明,在相同条件下的频繁和强度利用并不会导致黑麦草等栽培牧草对白茅、芒、地榆、绣线菊等野生杂类草竞争力的下降,反而会导致杂类草植物竞争力的降低。在利用上使草群中栽培牧草衰退和竞争力下降的主要原因可能是由于利用方式造成的,放牧利用时家畜对优良栽培牧草的选择性采食是造成栽培牧草衰退和竞争力下降的最重要原因。

4) 本研究表明,干扰(仅指刈割,而非放牧时家畜的选择性采食)对黑麦草等栽培牧草衰退造成的影响并没有环境压力大,因此,在杂类草很少的栽培草地中,如果水肥条件很好,频繁刈割利用并不会导致杂类草的蔓延,而这种草地如果管理不足,则更易引起杂类草的爆发。同时还应该指出的是,改善水肥条件,并不会更有利于杂类草。

5) 根据试验结果,对于杂类草较多的栽培草地,可通过多次强度刈割和改善水肥条件,降低野生杂类草的竞争力。另一方面,适宜的改变水肥条件和干扰程度,也可有效地调节栽培牧草之间的竞争和比例关系。在黑麦草-白三叶混播人工草地中,如果黑麦草占优势,并对白三叶造成明显的遮荫抑制,可通过多次刈割,改善白三叶的光照环境,并适当施用磷肥,进而提高白三叶的竞争力;如果白三叶占优势,并对黑麦草造成明显的竞争抑制,也可通过适时刈割和施用氮肥及适当减少灌溉量等手段,减轻白三叶对黑麦草的竞争压力。在以黑麦草和鸭茅为主的人工草地中,如果土壤肥力较差,应特别注意加强黑麦草的管理,可通过施肥等措施提高黑麦草的竞争力;但当鸭茅的生长处于劣势时,施肥并不一定能有效地改变它对黑麦草的竞争关系,即施肥并不一定能缓解鸭茅竞争劣势的状况,反而有可能加强黑麦草的竞争力。

参 考 文 献

- Bland, B. F. 1967. The effect of cutting frequency and root segregation on the yield from perennial ryegrass-white clover associations. *Journal of Agricultural Science*, **69**: 391 ~ 397.
- Campbell, B. D. & J. P. Grime. 1992. An experimental test of plant strategies theory. *Ecology*, **73**: 15 ~ 29.
- Clark, J. & C. Kat. 1974. The effects of changes in heights of

- cutting and growth on the digestible organic matter production and botanical composition of perennial pasture. *Journal of the British Grassland Society*, **29**: 269 ~ 273.
- Crush, J. R., G. P. Cosgrove & W. M. Williams. 1982. The effect of nitrogenous fertilizers on clover nitrogen fixation in an intensively grazed Manawatu pasture. *New Zealand Journal of Experimental Agriculture*, **10**: 395 ~ 399.
- Ennik, G. C. 1960. The competition between white clover and perennial ryegrass under different conditions of light intensity and moisture supply. *Mededeling, Instituut voor Biologisch en Scheikundig Onderzoek van Landbouwgewassen*, **109**: 37 ~ 50.
- Fan, J. W. (樊江文). 1997. A study on competition between ryegrass and orchardgrass under different stress and disturbance. *Acta Prataculturae Sinica (草业学报)*, **6**(3): 23 ~ 31. (in Chinese with English abstract)
- Fan, J. W. & W. Harris. 1996. Effects on soil fertility and cutting frequency on interference among *Hieracium pilosella*, *H. praeraltum*, *Rumex acetosella* and *Festuca novae-zealandiae*. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **36**: 1 ~ 36.
- Goldberg, E. D. & K. Landa. 1991. Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of Ecology*, **79**: 1013 ~ 1030.
- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**: 344 ~ 335.
- Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**: 26 ~ 31.
- Grime, J. P. & R. Hunt. 1975. Relative growth rate, its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology*, **63**: 393 ~ 422.
- Harris, W. 1971. The effects of fertilizer and lime on the competitive interaction of *Rumex acetosella* with *Trifolium repens* and *Lolium* spp. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **14**: 185 ~ 207.
- Harris, W. 1972. Shading, defoliation, temperature, growth stage, and residual fertility effects on competition between *Rumex acetosella*, *Trifolium repense*, and *Lolium (multiflorum × perenne)*. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **15**: 687 ~ 705.
- Harris, W. 1973. Ryegrass genotype-environment interactions in response to density, cutting height, and competition with white clover. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **16**: 207 ~ 222.
- Harris, W. 1987. Population dynamics and competition. In: Baker, M. J. & W. M. Williams eds. *White clover*. Wallingford: Farnham Royal Commonwealth Agricultural Bureaux International. 205 ~ 297.
- Harris, W. & V. J. Thomas. 1973a. Competition among pasture plants. III. Effects of frequency and height of cutting on competition between white clover and two ryegrass cultivars. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **16**: 49 ~ 58.
- Harris, W. & V. J. Thomas. 1973b. Competition among pasture plants II. Effects of frequency and height of cutting on competition between white clover and two ryegrass cultivars. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **16**: 49 ~ 58.
- Holmes, W. (translated by Tang, W. Q. (唐文青)). 1986. Grass: its production and utilization. Urumqi: Xinjiang People's Press. 40 ~ 42, 47 ~ 48, 70 ~ 71. (in Chinese)
- Huang, W. H. (黄文惠). 1992. The rejuvenation of artificial pasture in the mountain areas of southern China. *Grassland of China (中国草地)*, (1): 17 ~ 21. (in Chinese)
- Kishi, H. 1974. Studies on competition between grasses and legumes in a mixed sward. 4. Influence of light intensity on growth of cocksfoot and Ladino clover mixtures. *Proceedings of the Crop Science Society of Japan*, **43**: 505 ~ 509.
- Jackman, R. H. & M. C. H. Mouat. 1972. Competition between grass and clover for phosphate. II. Effect of root activity, efficiency of response to phosphate, and soil moisture. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **15**: 667 ~ 675.
- Langer, R. H. M. 1990. Pasture plants. In: Langer, R. H. M. ed. *Pastures, their ecology and management*. Auckland, New Zealand: Oxford University Press. 39 ~ 76.
- May, R. M. (translated by Sun, R. Y. (孙儒泳)). 1980. Theoretical ecology. Beijing: Science Press. 49 ~ 70, 188 ~ 204. (in Chinese)
- Ren, J. Z. (任继周) & W. L. Jiang (蒋文兰). 1987. A study on degraded reason of artificial pasture and its improvement method in the mountain areas of Guizhou province. *Pratacultural Science (草业科学)*, (6): 13 ~ 17. (in Chinese)
- Snagdon, R. W. 1989. Bivariate diagrams for plant competition data: modifications and interpretation. *Journal of Applied Ecology*, **26**: 1043 ~ 1057.
- Snagdon, R. W. 1991. Replacement for additive design for competition studies? *Journal of Applied Ecology*, **28**: 930 ~ 946.
- Tukington, R. 1978. Reproduction strategies and growth patterns in four legumes. *Canadian Journal of Botany*, **56**: 413 ~ 416.
- Wang, S. Q. (王淑强). 1992. A study of weeds control in improved pasture. In: Liao, G. F. (廖国藩) ed. *Experimental study of feeding livestock on improved pasture in mountain areas of subtropical region*. Beijing: Wenjin Press. 75 ~ 84. (in Chinese)
- Wilkinson, S. R. & C. F. Gross. 1964. Competition for light, soil moisture and nutrients during Ladino clover establishment in orchardgrass sod. *Agronomy Journal*, **56**: 389 ~ 392.
- de Wit, C. T. 1960. On competition. *Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen*, **668**: 1 ~ 81.
- Xiong, L. M. (熊利民) & Z. C. Zhong (钟章成). 1991. A preliminary discussion of succession mechanism of forest community on Jinyun Mountain. *Journal of Southwest China Normal University (西南师范大学学报)*, **16**(1): 89 ~ 95. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 高玉葆 责任编辑: 张丽赫