

春小麦与野燕麦竞争的实验研究

肖瑜 周立 黄相国

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘要

从生态学的角度出发, 采用实验方法比较系统地研究了春小麦和野燕麦的种内及种间竞争对两者生长的影响, 探讨了竞争可能引起的结果。通过分析2种植物在单一群体和混合群体中的生长表现, 生物量之间的关系, 表示竞争强度及结果的几种系数, 结果表明春小麦的竞争能力强于野燕麦。随密度增加, 春小麦单株在混合群体内的生长主要受种内竞争抑制, 种间竞争的影响次之; 野燕麦的生长与此相反。混合群体中春小麦与野燕麦的生长关系和两者的密度及密度比有关, 在不同条件下春小麦的生物量有时受到抑制, 有时相对于其单一群体则会有所提高。春小麦与野燕麦的竞争, 最终结果基本上是不依赖于群体密度比的。另外, 本文还讨论了实验植物种群竞争研究中存在的一些问题。

关键词: 春小麦; 野燕麦; 代换系列实验; 种内竞争; 种间竞争; 生物量关系

一、前言

野燕麦 (*Avena fatua* L.) 是一年生禾本科草类。据调查, 野燕麦在青海省农田中出现频率高达70%, 使小麦减产10%左右 (涂鹤龄等, 1983; 1988)。另外, 野燕麦是世界广布种, 对其它作物也有不同程度影响。近几十年来, 它与许多物种的关系已受到有关国家科学家的重视, 并进行了某些研究 (Begon 等, 1982; Haizel, 1972; Marshall 等, 1969)。在以往的研究中, 往往从农学和作物保护的角度出发, 使用化学或人工拔除的方法以使野燕麦的危害和影响降至最小。但是, 植物的种内及种间竞争机制相当复杂, 仅有大量的野外调查而不辅之以必要的实验观察, 也不能达到根本认识两者之间关系进而采取最有效管理农田作物的目的。植物种群的竞争与动物种群的竞争有很大不同, 其结果不但取决于密度, 而且还取决于不同物种的相对密度, 即使在两方面确定时也会因植物的生长阶段不同而出现一定程度的改变 (Motomura 等, 1986)。针对上述情况, 本研究目的在于探讨春小麦和野燕麦的种内及种间产量关系, 了解相互作用的程度, 以弥

补野外大田调查的不足。

二、研究方法

根据农业生产中春小麦可能的栽培密度范围，我们采用代换系列实验 (replacement series experiments) 的方法 (Armstrong, 1985; Firbank 等, 1985; Harper, 1977; de Wit 等, 1965)。进行了实验设计 (图 1)。2 个坐标轴上的圆点分别代表春小麦和野燕麦在各自单群体中的密度，共有 10 个处理；坐标平面中的圆点表示在混合群体中不同密度情况下 2 个物种的密度和密度比值，共有 17 个处理。每一处理均重复 3 次。

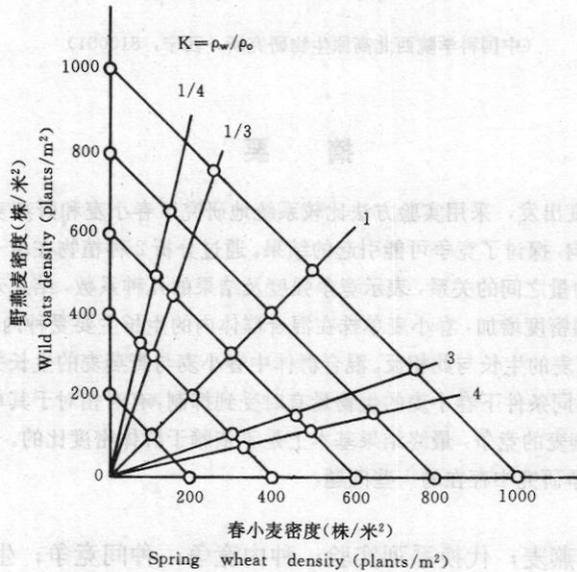


图 1 实验设计图

ρ_w 春小麦密度, ρ_o 野燕麦密度, k 密度比

Fig. 1 Experimental design diagram, showing the combinations of two species densities, spring wheat (ρ_w) and wild oats (ρ_o) in pure and mixed stands. Values of K indicate the mixing ratio (ρ_w/ρ_o) between the two species

实验于 1988 年在本所内进行 (肖瑜等, 1991)。实验结束以后，分别按茎、叶、穗在干燥箱中于 80℃ 下烘干至恒重后称取重量，其后再推算出单株重量及单位面积上的群体产量。

三、结果与分析

1. 单—群体中植物的生长分析

单—群体中单株植物平均重量与密度的关系如图 2 所示。两者之间的倒数关系反映出明显的竞争密度效应 (小川房人, 1980; Suehiro 等, 1986)，可用下式表示：

$$W_{(w)}^{-1} = A_w \rho_{(w)} + B_w \quad (1)$$

$$W_{(o)}^{-1} = A_o \rho_{(o)} + B_o \quad (2)$$

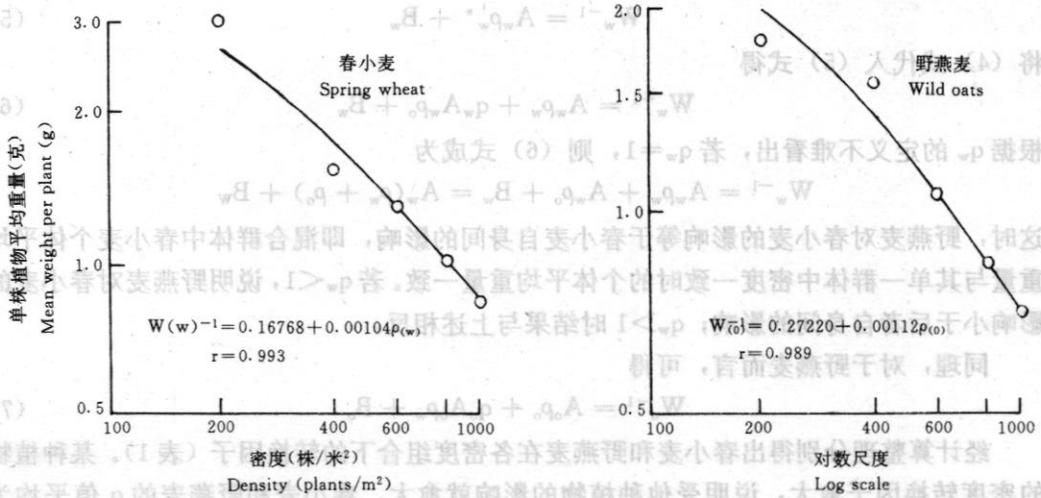


图2 单一群体内单株植物平均重量与密度的关系

Fig. 2 Relationships between mean weight per plant and sowing density in pure stands of spring wheat and wild oats

式中 A 与 B 是某种植物特有的不受密度影响的常数，其大小取决于生长时间和实验条件， W 和 ρ 分别表示单株植物平均重量及群体密度，下标 w 和 o 表示春小麦和野燕麦。从图中可知，春小麦和野燕麦单株重量均随密度增加而下降，降低幅度在 600 株/米² 以上时基本一致，而在较低密度范围内，春小麦的单株重量与野燕麦相比对密度的反应更加敏感，即两者单一群体内部均存在一定程度的种内竞争。

2. 混合群体中植物的生长分析

在混合群体中，若野燕麦完全不影响春小麦的生长，则春小麦个体的平均重量应与同等密度下单一群体中其个体的平均重量相同。如果混合群体中春小麦个体的平均重量低于其在同等密度下单一群体中的平均重量，那么它的生长就受到野燕麦的阻碍；反之则从中受益。

基于上述思想，当混合群体中春小麦和野燕麦的密度分别为 ρ_w 和 ρ_o 时， $(\rho_w + \rho_o)$ 总和对春小麦个体的影响应等于春小麦单一群体中密度为 ρ_w^* 的春小麦对其个体的影响，即混合群体中密度为 ρ_o 的野燕麦个体对春小麦生长的影响可用春小麦密度为 $(\rho_w^* - \rho_w)$ 个体自身间的影响衡量。所以

$$q_w = \frac{\rho_w^* - \rho_w}{\rho_o} \quad (3)$$

式中 q_w 为野燕麦密度换算为春小麦密度的转换因子。 ρ_w^* 是将混合群体中春小麦个体的平均重量代入 (1) 式后计算出的 $\rho_{(w)}$ 。这样，通过 ρ_w^* 和 ρ_w 的比较就能了解野燕麦对春小麦的影响。

根据 (3) 式可得：

$$\rho_w^* = \rho_w + q_w \rho_o \quad (4)$$

在混合群体中，若春小麦平均重量为 W_w ，密度转换到单一群体时为 ρ_w^* ，则

$$W_w^{-1} = A_w \rho_w^* + B_w \quad (5)$$

将 (4) 式代入 (5) 式得

$$W_w^{-1} = A_w \rho_w + q_w A_w \rho_o + B_w \quad (6)$$

根据 q_w 的定义不难看出，若 $q_w=1$ ，则 (6) 式成为

$$W_w^{-1} = A_w \rho_w + A_w \rho_o + B_w = A_w (\rho_w + \rho_o) + B_w$$

这时，野燕麦对春小麦的影响等于春小麦自身间的影响，即混合群体中春小麦个体平均重量与其单一群体中密度一致时的个体平均重量一致。若 $q_w < 1$ ，说明野燕麦对春小麦的影响小于后者自身间的影响； $q_w > 1$ 时结果与上述相反。

同理，对于野燕麦而言，可得

$$W_o^{-1} = A_o \rho_o + q_o A_o \rho_w + B_o \quad (7)$$

经计算整理分别得出春小麦和野燕麦在各密度组合下的转换因子 (表 1)。某种植物的密度转换因子愈大，说明受他种植物的影响就愈大。春小麦和野燕麦的 q 值平均为 0.10 和 1.87，其差数 ($|0.10 - 1.87| = 1.77$) 大于 LSD 1% 的显著水准 (0.56)，表明两者之间的相互影响非常显著，而且在混合群体中，一般情况下总是由春小麦占据优势，野燕麦处于被支配地位。当两者密度不同而春小麦密度高时， q_w 值为负，说明混合群体中春小麦的单株重量不仅未受野燕麦抑制，而且与同等密度下单一群体中的个体相比反而有所增加，即两者生长的最终结果是春小麦从中受益，野燕麦受到抑制。

表 1 混合植物群体中每一密度组合的转换因子

Table 1 Density conversion factors for each combination of plant density in mixtures of spring wheat and wild oats

ρ_w/ρ_o	q_w	q_o	ρ_w/ρ_o	q_w	q_o
100/100	1.02	1.33	320/80	-0.60	2.32
200/200	0.46	1.77	480/120	-0.19	1.18
300/300	0.78	1.06	640/160	-0.43	2.46
400/400	0.20	1.97	80/320	-0.12	2.13
500/500	0.06	1.66	120/480	0.03	2.83
300/100	-0.08	1.02	160/640	0.18	3.38
450/150	-0.57	0.67			
750/250	-0.16	2.10	平均值	0.10	1.87
100/300	0.83	2.26	Mean		
150/450	0.12	2.18	1%最小显著差数	0.56	
250/750	0.10	1.50	1%LSD		

注：w 和 o 分别表示春小麦和野燕麦。 ρ_w 、 ρ_o 表示两者的密度， q_w 、 q_o 为两者的密度转换因子

Note: The subscripts, w and o, correspond to spring wheat and wild oats, ρ_w (ρ_o) and q_w (q_o) represent plant density and density conversion factor, respectively

虽然 q 值大小与 2 种植物的总密度及密度比没有一定关系 (Suehiro 等, 1980)，但

从表1仍能看出,春小麦和野燕麦的密度比($k=\rho_w/\rho_o$)小于1时,前者的值(q_w)一般较大,反之则较小($k<1$ 时, q_w 平均为0.19, $k>1$ 时, q_w 为-0.35)。最不利的情况是两者密度一致时, $q_w=0.50$ 。与此相似, $k>1$ 时,野燕麦 q_o 值较小(平均为1.63),反之则较大(平均为2.38)。说明春小麦在混合群体中所占比例低时,野燕麦的影响小于其自身间的影响,反之则其生长优于由春小麦单独组成群体。

将 q_w 和 q_o 分别代入方程(6)和(7)后,可分别计算出混合群体中2种植物的单株平均重量。方程预测精度较高,其中(6)式 $r^2=0.93$, (7)式 $r^2=0.90$ 。这种方法计算的结果与实测结果非常接近,相对误差一般不超出 $\pm 20\%$ 范围(图3)。

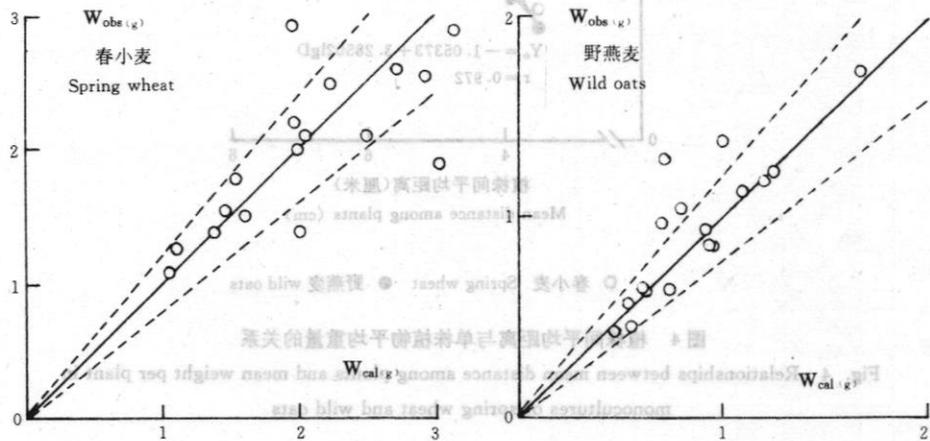


图3 混合群体中春小麦和野燕麦个体平均重量实测值(W_{obs})与计算值(W_{cal})的比较
Fig. 3 Comparisons between observed values (W_{obs}) and calculated values (W_{cal}) of mean weight per plant in mixtures of spring wheat and wild oats. Dashed lines show relative error range of $\pm 20\%$

3. 植物生长中的种内竞争

在植物的生长过程中,不仅植物种间存在对光和养分等生活必需因子的竞争,而且同种植物的个体因生态习性等方面非常相似,有时种内竞争比种间竞争更为剧烈。从图2和方程(1)和(2)可知,组成春小麦和野燕麦单一群体的植物个体间发生了种内竞争(若不存在这种竞争,则群体密度与单株植物平均重量无关)。由于混合群体内植物的种内竞争因种间竞争的存在而变得十分复杂,分析困难,本文在此仅考虑单一群体中植物的种内竞争问题。

一般来说,若出现种内竞争,组成群体的单株植物重量必然与其所占面积或距离因子有关(Ross等,1972)。在研究中,发现植株间平均距离与单株植物平均重量之间存在着密切的相关关系(图4)。若以 D 表示植株间平均距离, Y 表示个体平均重量,两者之间关系如下:

$$Y = a + b \lg D \quad (8)$$

式中, a 和 b 是受实验时间影响的系数, b 能反映出某种植物受植株间距离影响的程度。

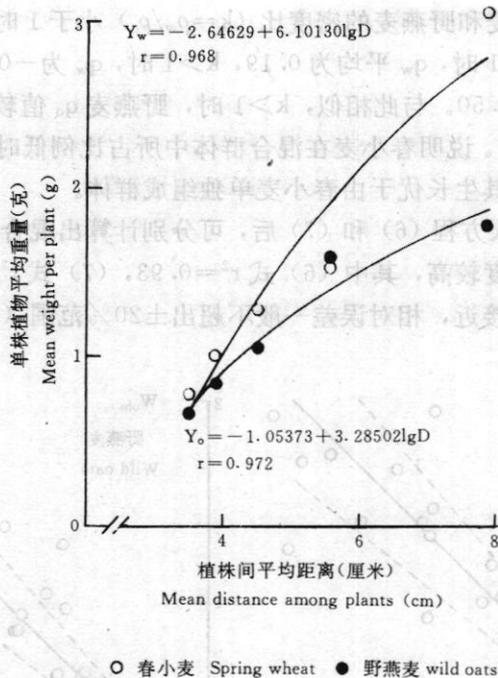


图 4 植株间平均距离与单株植物平均重量的关系

Fig. 4 Relationships between mean distance among plants and mean weight per plant in monocultures of spring wheat and wild oats

比较图 4 中的曲线及方程，可以认为随着密度增大（即单株间平均距离减小）春小麦的种内竞争比野燕麦的种内竞争更为强烈。另外，既然植株平均重量受距离影响，那么距某一单株（或称为目标植物）愈近的个体对它的影响也就愈大，两者的相互影响也就愈激烈；超过一定距离之后，更远处的个体对目标植物的直接或间接影响就会减小，直至全部消除。

4. 混合群体中春小麦与野燕麦的生物量关系

组成群体的 2 种植物，由于相互作用与影响而在两者之间存在某种内在联系，其中最明显的表现反映在植物种间的生物量关系上。混合群体中组成种类的生物量构成比，能反映出竞争结果与发展趋势。另外，生物量的高低也是植物对光照、水分、养分等生活资源竞争和有效利用程度的最终衡量指标。

若群体生物量为个体平均重量与密度之积，即春小麦和野燕麦各自生物量为 $y_w = W_w \rho_w$ ， $y_o = W_o \rho_o$ 时，根据式 (6) 和 (7) 可得：

$$y_w^{-1} = (q_w A_w \rho_o + B_w) \rho_w^{-1} + A_w \quad (9)$$

$$y_o^{-1} = (q_o A_o \rho_w + B_o) \rho_o^{-1} + A_o \quad (10)$$

一般来说，群体生物量与密度的关系表现为双曲线形式，而 y^{-1} 和 ρ^{-1} 的关系却是直线形式（穗积和夫，1973）。

根据实验结果，我们用方程估计了春小麦和野燕麦的单一及混合群体中的单株植物

平均重量和单位面积上的群体生物量(图5)。结果表明,春小麦个体平均重量随密度增

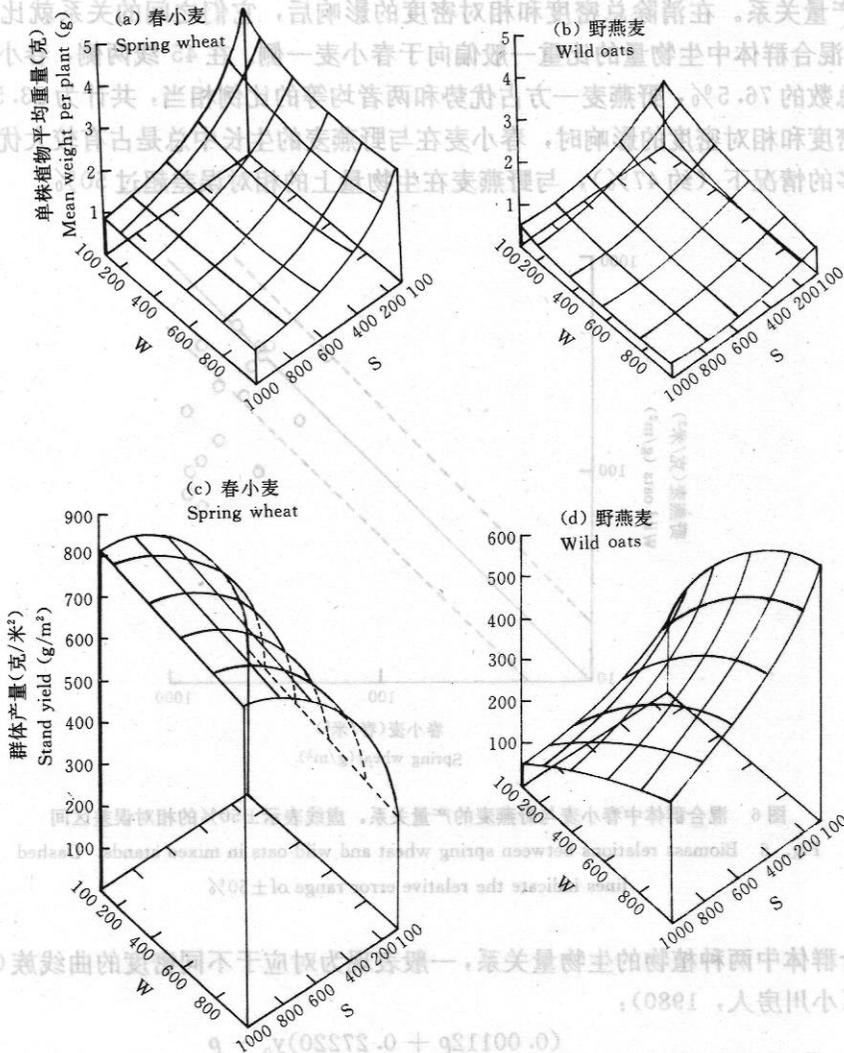


图5 春小麦和野燕麦单株平均重量 [(a) 和 (b)] 和群体产量 [(c) 和 (d)] 与密度的关系

Fig. 5 Response of mean shoot dry weight per plant and stand yield of spring wheat (a) and (c), respectively) and wild oats (b) and (d), respectively) to the density at harvest

注: W 表示野燕麦密度 (株/米²), S 表示春小麦密度 (株/米²)

Note: W and S represent density of wild oats (plants/m²) and spring wheat (plants/m²), respectively

大而降低,主要是由春小麦自身在单一或混合群体中的相互影响引起,与野燕麦的关系不大(图5a);在较高密度下,野燕麦和春小麦均对前者单株平均重量无明显影响(图5b)。就群体产量而言,混合群体中春小麦的生物量在某些情况下高于同密度下的单一群体,与野燕麦密度几无关系,主要随春小麦密度降低而下降(图5c);但是,春小麦的存

在对野燕麦生物量的降低就有明显的抑制作用（图 5d）。

由于混合群体中同时存在总密度和相对密度的双重变化，所以有时不易把握两种植物间的产量关系。在消除总密度和相对密度的影响后，它们之间的关系就比较清楚了（图 6）。混合群体中生物量的比重一般偏向于春小麦一侧。在 45°线两侧，春小麦一方的点数占总数的 76.5%，野燕麦一方占优势和两者均等的比例相当，共计为 23.5%。在不考虑总密度和相对密度的影响时，春小麦在与野燕麦的生长中总是占有较大优势，并且在相当多的情况下（约 47%），与野燕麦在生物量上的相对误差超过 50%。

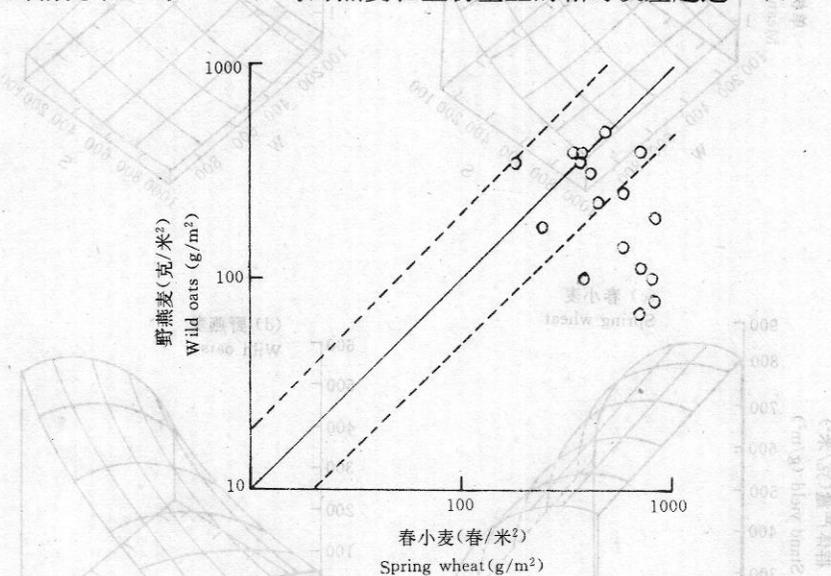


图 6 混合群体中春小麦与野燕麦的产量关系。虚线表示±50%的相对误差区间

Fig. 6 Biomass relations between spring wheat and wild oats in mixed stands. Dashed lines indicate the relative error range of ±50%

混合群体中两种植物的生物量关系，一般表现为对应于不同密度的曲线族（图 7），满足下式（小川房人，1980）：

$$y_w = \frac{(0.00112\rho + 0.27220)y_o - \rho}{(9.47 \times 10^{-7}\rho + 9.14 \times 10^{-5})y_o - (0.00104\rho + 0.16768)}$$

式中， ρ 为总密度， y_w 、 y_o 意义同前，其余系数是分别针对春小麦和野燕麦而计算出来的。

在图 7 所示的曲线中，若 $q_w q_o > 1$ ，曲线向下凸，共同生长形成较剧烈的竞争关系，群体的总生物量低于单一群体的生物量；若 $q_w q_o < 1$ ，则曲线向上凸，混合群体中至少有 1 种植物从中获益，总生物量高于各自单一群体的生物量。图 7 表明，随密度增高曲线的曲率略有增大并且上凸，即春小麦和野燕麦的共同生长可给一方带来促进作用。在同一密度条件下，两者产量高低完全取决于各自的相对密度。春小麦密度高时有利于春小麦，反之则有利于野燕麦。在农业生产中，春小麦密度一般高于野燕麦，所以就总生物量而言，总是前者高于后者。

5. 代换系列实验分析

在进行实验分析时，一次可了解一种密度下两种植物的竞争结果。分析时，混合群

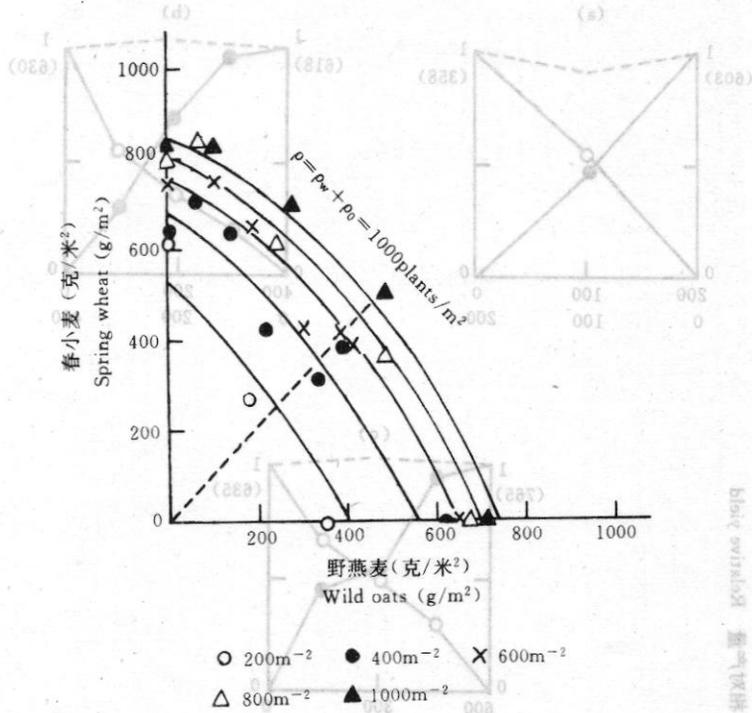


图 7 春小麦-野燕麦混合群体中对应每一总密度的产量关系
 Fig. 7 Spring wheat-wild oats biomass relations corresponding to each total density in their mixed stands

体中某种植物的总产量和其在单一群体中的总产量，或者混合群体中某种植物的总产量相对于它在单一群体中的总产量，共同绘制在一张图上（图 8）。从图中可以清楚地了解两种植物在单一和混合群体内的生长效果，这对分析竞争的发展趋势非常重要。随后的竞争结果分析，即以这种生长效果为主要依据。

从描述种间竞争特性的相对产量出发，可以获得一系列有用的参数。本文仅根据相对总产量（relative yield total，略为 RYT）对实验进行分析。它的定义如下：

$$RYT = \frac{O_w}{M_w} + \frac{O_o}{M_o} \quad (11)$$

式中 O_w 、 M_w 为春小麦在混合及单一群体中的生物量， O_o 、 M_o 为野燕麦在混合及单一群体中的生物量。RYT 一般是按物种的不同资源利用进行解释（de Wit 等，1965）。若混合群体的 RYT 大约为 1，表明群体中植物对资源利用有一致需求，利用环境资源比较充分，1 种植物生物量的增加伴随着另 1 种植物生物量的相应减少；若 $RYT > 1$ ，表明组成群体的两种植物对资源利用有不同的需求，1 种植物生物量的增加伴随着另 1 种植物生物量的略微减少，其结果是对双方或一方有利，混合群体比两种植物的单一群体利用环境资源更加充分。反之，若 $RYT < 1$ ，说明群体中双方互相影响对方生长。但也有例外情况，如有研究表明，实验周期加长，群体的 RYT 增大（Martin 等，1982）。

据此从图 8 可知，在 200 株/米² 的混合群体中， $RYT < 1$ ，说明群体内发生了竞争（Harper，1977；Khan 等，1975）。随着密度从 400 株/米² 增加到 1000 株/米²，RYT 也

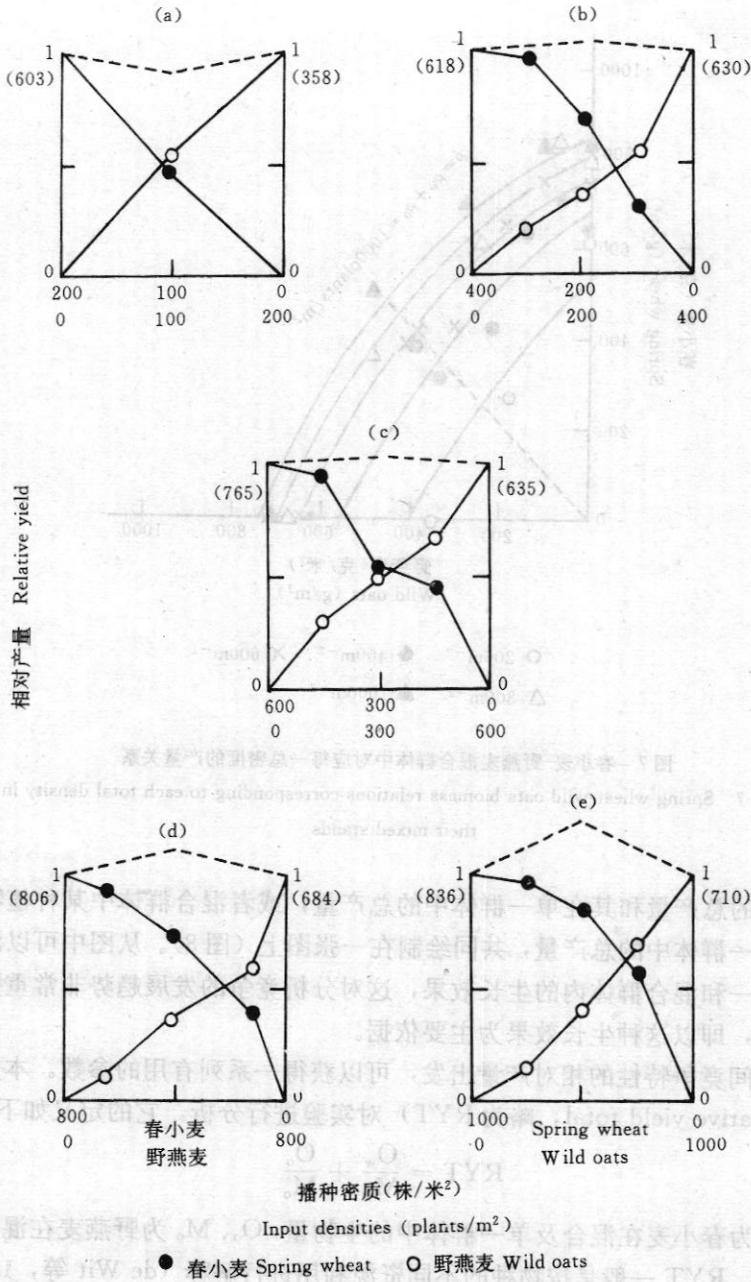


图 8 不同密度下春小麦和野燕麦的代换系列图

Fig. 8 Replacement series diagrams for spring wheat and wild oats at five total growing densities

(a) 200 株/米² (b) 400 株/米² (c) 600 株/米² (d) 800 株/米² (e) 1000 株/米²

括号内数字为单群体生物量, 虚线表示相对总产量

(a) 200 plants/m² (b) 400 plants/m² (c) 600 plants/m² (d) 800 plants/m²

(e) 1000 plants/m²

The numbers in brackets are absolute biomass (g/m²) of monocultures. Relative yield totals are indicated by dashed lines

相应增大并总是大于1,这是两种植物有一方或双方从中受益的结果。按照该项实验的传统解释,原因可能是由于密度增大后,两种植物产生竞争从而导致重新使用不同生活资源 (Helgadóttir 等, 1985; Martin 等, 1982), 这种情形与植物生活习性有关。

密度较大时,春小麦在对有限资源的利用方面,也许与野燕麦产生了差异。即使在春小麦单一群体中,其种内竞争对个体生长的影响也很明显;野燕麦群体中虽然也发生了种内竞争,但强度远不如春小麦群体(图4)。若以两者单一群体生物量计算,在密度为200, 400, 600, 800和1000株/米²的情况下,春小麦对野燕麦的比率分别如下(图8):

1.68 0.98 1.20 1.18 1.18

即两者单一群体生物量的关系是阻尼振荡式的。但是,在1:1混合群体中,以上总密度下春小麦与野燕麦的生物量之比分别为:

2.11 2.32 2.43 2.50 2.55

由此可见,两者在混合群体内的生物量比值是单调增加而逐渐趋于稳定的,说明随着密度增大,混合群体中野燕麦的生长相对于春小麦而言有一定程度的减弱;春小麦的生长与单一群体内的个体相比长势更强,即春小麦与野燕麦相比是一个优良的竞争者。从图8中春小麦的相对产量总是向上凸,野燕麦的相对产量曲线稍微向下凸的实际情况也可看出这一点。上述结论在图9的输入-输出比率图中更清楚地表现出来,它反映了竞争结果及发展趋势。春小麦的生物量一般总是超过野燕麦,实际竞争结果的比率线与2种植物均不占优势的竞争结果,线基本保持平行。也就是说,在实验所涉及的密度范围内,无论如何配置输入密度比例经过多少次的重复竞争,最终结果总是向着箭头预示的方向发展。它基本上是一种不依赖于群体密度比例的竞争过程 (Begon 等, 1982; Harper, 1977; Khan 等, 1975; Krebs, 1978)。因为春小麦与野燕麦之比的生物量输出率总是大于种子输入率,所以春小麦总会在竞争中获胜。

四、讨 论

两种植物组成的混合群体,每一种类的竞争能力及收获的生物量取决于群体的总密度、该种类的相对密度和生长生活习性。在实验中,春小麦的竞争能力强于野燕麦。两种植物各自组成的单一群体中,由于种内竞争的影响,春小麦和野燕麦的个体平均重量均随密度增加和植株间距离缩短而降低,但春小麦的递减率高于野燕麦。据此可以认为,在各自单一群体中春小麦的最适生长密度低于野燕麦。至于混合群体中的种内竞争问题,情况比较复杂,文中虽未分析,但根据结果(图5a与b)可以看出,混合群体中春小麦单株重量的降低主要是其自身间影响的结果,野燕麦的竞争虽然存在但影响较小。相反,野燕麦单株重量的降低主要是种间竞争的结果,种内竞争的干扰次之。两者群体生物量方面反映出的结果与此相似(图5c与d)。从这里是否可以认为,因为竞争双方的不平衡,所以种内竞争较剧烈的一方若与另一种种内竞争比较缓和的植物生长在一起,而且前者种间竞争能力又较强并最终获胜时,那么这一胜利应是克服了剧烈种内竞争和部分种间竞争的结果;反之对于竞争能力较弱的一方,在混合群体中受到种间竞争的压力必然大于种内竞争的影响。由于目前未见有关这方面的报道,本文仅针对春小麦和野燕麦种间

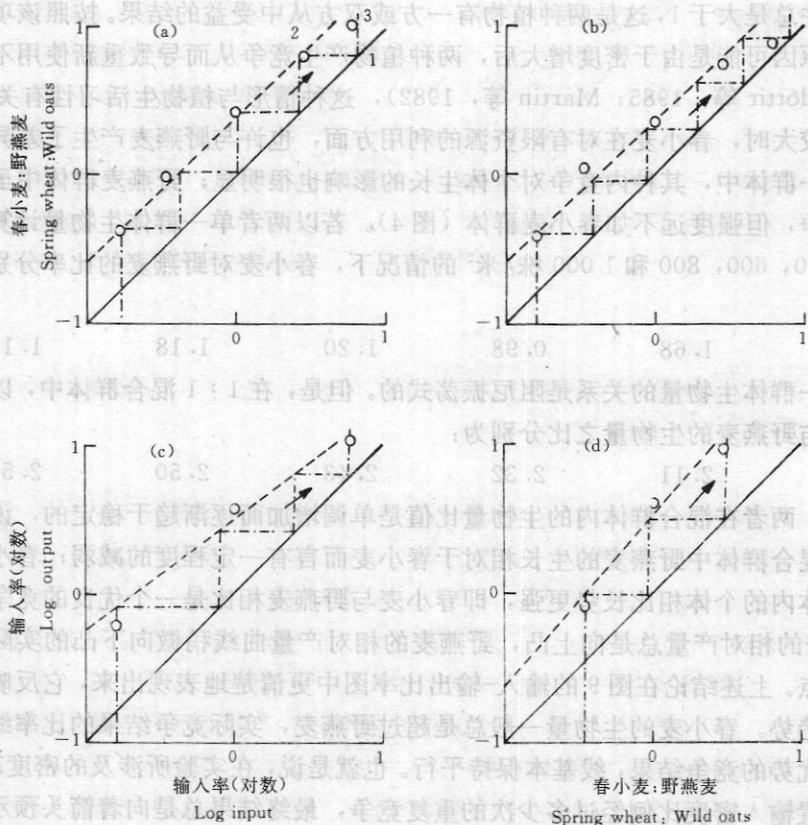


图9 春小麦-野燕麦混合群体不同密度状态下输入-输出比率图

Fig. 9 Input-output ratio diagrams for mixtures of spring wheat and wild oats at four total densities

(a) 400 株/米² (b) 600 株/米² (c) 800 株/米² (d) 1000 株/米²

注: 坐标平面中1表示两种植物各不占优势的竞争结果, 2为实际竞争结果, 3表示竞争发展趋势

(a) 400 plants/m² (b) 600 plants/m² (c) 800 plants/m² (d) 1000 plants/m²

Note: 1 represents theoretical outcome of no advantage, 2 actual ratio outcome, and 3 future trends of competition

竞争中存在的种内竞争问题, 进行了上述初步讨论, 希望能够在种间竞争结果分析及今后的研究工作中给予重视, 在实验中提出更加适合衡量种间竞争结果的公式。

研究表明, 春小麦与野燕麦在生长上存在着比较复杂的关系。就种内或种间竞争的影响结果来看, 春小麦和野燕麦对后者个体生长的作用几乎是相等的, 春小麦的影响稍大; 即春小麦个体间的相互影响程度要远远大于野燕麦个体对它的影响。上述论点也可从两者密度转换系数的变化中得到证实。但是, 总体来看, 春小麦在与野燕麦的共同生长中, 总生物量有所降低。在所有 17 种处理中, 春小麦生物量在 7 种处理中与同密度的单一群体相比表现增加, 在 10 种处理中下降, 这其中包括了密度比的效应。群体中春小麦的相对密度高时与其单一群体相比生物量增加, 反之则降低。在不考虑各种影响时, 混合群体中春小麦生物量与其单一群体相比平均下降 29.1%。

本研究完全是从生态学角度出发的, 最终测定结果未转化为经济(籽粒)产量, 但从对春小麦穗重的测定可以看出, 它对竞争的敏感程度要高于单株重量。例如, 在 200, 400, 600, 800, 1 000 株/米² 的密度状况下, 混合群体中的密度比为 1:1 时, 野燕麦对每平方米面积上春小麦穗产量的影响分别如下:

-51.8% -31.4% -31.0% -8.5% +23.1%

即随着两者密度的同步增加, 野燕麦对春小麦穗生长的影响愈来愈小, 春小麦的穗产量逐渐增大直至超过其在单一体中的穗产量。结果还表明, 密度一定时, 春小麦在群体中的相对密度较高则穗产量超过其在同等密度下单一体中的穗产量, 反之则低。这一结果向我们提出一个问题, 即是否将野燕麦拔除愈多春小麦就生长的愈好? 从植物保护的角度出发自然是消灭掉愈多愈好, 但由此也引发许多问题, 如杂草成分的变化(Chancellor, 1977), 杂草对除草剂的耐性增加而加大耗费(LeBaron 等, 1982)。根据农田杂草控制和系统生态学的研究成果(户刘义次主编, 1979; 岛津康男, 1973), 适当保留一些杂草有降低农药残毒对土壤地力的破坏、维持农田生态系统稳定的作用。而且在实际生产过程中, 也根本不可能将杂草全部消灭, 只要将其密度控制在一定阈值以下即可。至于将野燕麦密度控制在多大最为适宜春小麦的生长, 还需进一步研究与调查, 本文难以确定。这是因为这项实验采用的作物栽培及管理方法与大田作物的实际情况有所差别, 例如, 供实验用的砂土养分较贫瘠; 为保证实验结果的可用性在整个过程中无死亡现象, 两种植物都能到达成熟期; 光照一般不受到限制等等。所以, 某一密度下的实验结果不能完全应用于同等密度下的大田作物。这些问题都是有待今后研究和完善的。

输入-输出比率图在植物竞争中的应用, 表达方式上与动物种间竞争的表达方式趋于一致。本实验中的结果(图 9) 仅是植物种间竞争 5 种可能发展趋势中的一种类型(Harper, 1977; Krebs, 1978)。至于在怎样的密度和相对密度下, 1 种植物生物量超过它种或两者达到动态平衡, 组成一个和谐的群体, 则完全取决于环境条件、实验条件和植物的生长特性(Harper, 1977)。

在植物种群竞争的研究中, 至今尚未有一种与 Lotka-Volterra 方程中的竞争系数相比很有效的表达竞争效果的方式。目前常用的代换系列实验, 每次只能说明 1 种密度状况下两种植物在各密度比例时的竞争情形, 而 Lotka-Volterra 方程却能同时表示密度和密度比的效果。其它研究竞争的实验方法和分析技术也同样具有代换系列实验的性质(Connolly, 1986; Goldberg 等, 1983; Hill 等, 1973; Norrington-Davies, 1968; McGilchrist 等, 1971; Snaydon 等, 1986)。因此, 植物竞争的实验研究, 最终只能说明植物在某一生长时期的竞争能力, 而还不能使用特定参数了解植物整个一生竞争能力的变化。某些衡量竞争能力的参数, 如方程(1)、(2)、(6)、(7)中的系数, RYT, RCC(肖瑜等, 1991)等, 都与植物生长阶段有关。由于上述原因, 致使某些相同的实验, 在植物的不同生长时期进行研究时得到的结果也不同(Martin 等, 1982)。另外, 两种植物的竞争, 也会因环境条件的改变而出现相反的结果(Eagles 等, 1971; Jørgensen, 1992)。所以, 影响竞争结果的因素很复杂, 解释实验结果时, 需仔细说明实验及竞争双方的情况。

物种间关系的简单分类, 在考虑到食物网结构时不太适宜(Holt, 1977)。同理, 春小麦和野燕麦之间的关系, 不仅是在实验还是在野外条件下, 都不可能只用一种简单的方式就能描述清楚。通过控制实验条件, 本文获得了一些在野外不可能取得的结果, 但

同时也丧失了部分真实性和实际信息。如何寻找两者之间的关系,使理论研究和应用研究更紧密的结合,将是未来研究工作的重点。

参 考 文 献

- 户莉义次主编, 1979, 作物的光合作用与物质生产, 科学出版社。
- 肖 瑜、黄相国, 1991, 春小麦与野燕麦竞争群体的光合作用特征, 高原生物学集刊, (10): 189—197。
- 涂鹤龄、沈秋兴、王焕民, 1983, 农田野燕麦与化学防除, 农业出版社。
- 涂鹤龄、辛存岳、陈照礼、赵景寅、邱学林, 1988, 青海农田草害调查研究, 青海农林科技, (1): 4—20。
- 小川房人, 1980, 个体群の構造と機能, 植物生態学講座 5。朝倉書店。
- 岛津康男, 1973, システム生態学, 共立出版。
- 穗積和夫, 1973, 植物の相互作用, 共立出版。
- Armstrong, R. A., 1985, Field experimnts on competition between three foliose lichens using the de Wit experimental design. *Environmental and Experimental Botany*, 25: 369—374.
- Begon, M. and Mortimer, M., 1982, Population ecology: a unified study of animals and plants. Blackwells, New York.
- Chancellor, R. J., 1977, A preliminary survey of arable weeds in Britain. *Weed Research*, 17: 283—287.
- Connolly, J., 1986, On difficulties with replacement-series methodology in mixture experiments, *J. Appl. Ecol.*, 23: 125—137.
- Eagles, C. F. and Williams, D. H., 1971, Competition between natural populations of *Dactylis glomerata*. *J. Agric. Sci., Camb.*, 77: 187—193.
- Firbank, L. G. and Watkinson, A. R., 1985, On the analysis of competition within two-species of mixtures of plants. *J. Appl. Ecol.*, 22: 503—517.
- Goldberg, D. E. and Werner, P. A., 1983, Equivalence of competitors in plant communities; a null hypothesis and a field experimental approach. *Amer. J. Bot.*, 70: 1089—1104.
- Haizel, K. A., 1972, the canopy relationship of pure and mixed populations of barley (*Hordeum vulgare* L.), white mustard (*Sinapis alba* L.) and wild oats (*Avena fatua* L.). *J. Appl. Ecol.*, 9: 589—600.
- Harper, J. L., 1977, Population biology of plants. Academic press. London.
- Helgadóttir, A. and Snaydon, R. W., 1985, Competition interactions between populations of *Poa pratensis* and *Agrostis tenuis* from ecologically-contrasting environments. *J. Appl. Ecol.*, 22: 525—537.
- Hill, J. and Shimamoto, Y., 1973, Methods of analysing competition with special reference to herbage plants. I. Establishment. *J. Agric. Sci., Camb.*, 81: 77—89.
- Holt, R. D., 1977, Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor. Popul. Biol.*, 12: 197—229.
- Jørgensen, S. E., 1992, Exergy and ecology. *Ecol. Modelling*, 63: 185—214.
- Khan, M. A., Putwain, P. D. and Bradshaw, A. D., 1975, Population interrelationships, 2. Frequency-dependent fitness in *Linum*. *Heredity*, 34: 145—163.
- Krebs, C. J., 1978, Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row, London.
- LeBaron, H. M. and Gressel, J., 1982, Herbicide resistance in plants. Wiley, New York.
- Marshall, D. R. and Jain, S. K., 1969, Interference in pure and mixed populations of *Avena fatua* and *A. barbata*. *J. Ecol.*, 57: 251—270.
- Martin, P. L. D. and Snaydon, R. W., 1982, Root and Shoot interactions between barley and field beans when intercropped. *J. Appl. Ecol.*, 19: 263—272.
- McGilchrist, C. A., and Trenbath, B. R., 1971, A revised analysis of plant competition experiments. *Biometrics*, 27: 659—671.
- Motomura, S., Shinozaki, K. and Yoda, K., 1986, Competition between two similar plant varieties, green shrunk

- perilla and red shrunk perilla, in a mixed cultures. *Bot. Mag. (Tokyo)*, 99: 395-405.
- Norrington-Davies, J. , 1968, Diallel analysis of competition between grass species. *J. Agric. Sci., Camb.* , 71: 223-231.
- Ross, M. A. and Harper, J. L. , 1972, Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol.* , 60: 77-88.
- Snaydon, R. W. and Howe, C. D. , 1986, Root and shoot competition between established ryegrass and invading grass seedlings. *J. Appl. Ecol.* , 23: 667-674.
- Suehiro, K. and Ogawa, H. , 1980, Competition between two annual herbs, *Atriplex gmelini* C. A. Mey and *Chenopodium album* L. , in mixed cultures irrigated with seawater of various concentrations. *Oecologia* , 45: 167-177.
- Suehiro, K. , Ogawa, H. and Hozumi, K. , 1986, Competition between naturalized dandelions, *Taraxacum officinale* Weber and *Taraxacum laevigatum* DC. , in mixed cultures with different levels of soil moisture. *Bot. Mag. (Tokyo)* , 99: 1-14.
- de Wit, C. T. and Van Den Bergh, J. P. , 1965, Competition between herbage plants. *Neth. J. Agric. Sci.* , 13: 212-221.

Key words: Spring wheat; Wild oats; Replacement Series Experiments; Intraspecific competition; Interspecific competition; Biomass Relationships

EXPERIMENTS ON COMPETITION BETWEEN PURE AND MIXED POPULATIONS OF SPRING WHEAT AND WILD OATS

Xiao Yu, Zhou Li and Huang Xiangguo

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

The study, from the view of ecology, dealt with the intra and inter-specific competition between spring wheat and wild oats and their influences on the growth performance by using de Wit's replacement series experiments, the probable results from competition were discussed. After systematically analyzing the growth performance of spring wheat and wild oats in monocultures and mixtures, biomass relations of two plants, and some coefficients which were utilized to show competition intensity and outcome, the results showed that, spring wheat is a superior competitor to wild oats. The growth of spring wheat individuals in the mixtures was retarded by intraspecific competition to a greater extent with increasing total densities, and the interspecific competition from wild oats come up to the second place; and the opposite was true for the wild oats situations. The growth relationships between the two plants in mixtures were closely related to their respective densities and frequencies, the biomass of spring wheat was sometimes hindered, and sometimes improved when intercropped with wild oats in different conditions. The ultimate outcome of interspecific competition between spring wheat and wild oats was fundamentally independent of their frequencies in the mixtures. The biomass relationship between the two plants was damped oscillation in monocultures and monotonic damping towards equilibrium in mixtures. In addition, some problems in the study of plant competition were explored.

Key words: Spring wheat; Wild oats; Replacement Series Experiments; Intraspecific competition; Interspecific competition; Biomass Relationships