

英国 Hampsfell 蕨菜草地生态系统的 第一性生产量的研究*

陈灵芝

D. K. 林德莱

(中国科学院植物研究所)(英国, 陆地生态学研究所Merlewood研究站)

摘要

4月中、下旬出现在英国的 Hampsfell(英格兰的西北部)地面的蕨菜, 以前两个月的生长速度最快, 9月叶片达最大高度, 但其重量高峰则出现在8月。地上部分生物量也以8月为最高, 平均 $792\text{克}\cdot\text{米}^{-2}$, 其后逐渐下降, 于11月地面部分枯死。地下部分的生物量季节变化不很明显, 但随着地上部分的生长, 地下部分的生物量也有所增长。土层深度是影响蕨菜生物量的最重要因子。蕨菜草地生态系统的第一性生产量平均为 $778\text{克}\cdot\text{米}^{-2}\cdot\text{年}^{-1}$, 在土深地段平均为 $918\text{克}\cdot\text{米}^{-2}\cdot\text{年}^{-1}$, 在浅土地段为 $525\text{克}\cdot\text{米}^{-2}\cdot\text{年}^{-1}$ 。

一、引言

蕨菜(*Pteridium aquilinum*)是世界上分布最广的蕨类植物之一。它出现在温带地区, 但在荒漠和草原则无法生存。在亚洲, 蕨菜分布在温带和亚热带的森林地区。在欧洲、北美、澳大利亚和新西兰, 蕨菜被视为一种农业杂草。

蕨菜在英国分布很广, 占土地面积2.76%, 在英格兰、苏格兰和威尔士, 蕨菜分布分别占土地面积的0.3%、6.0%、5.8%(Taylor, 1978)。蕨菜的扩展速度显著。三十年来, 蕨菜草地面积在威尔士扩大了一倍, 在苏格兰有200,000公顷的山地被蕨菜所侵入(Williams, 1980)。在Cumbria, 蕨菜草地主要分布在高地边缘。根据该地区的土地分类资料(Bunce和Smith, 1978), 各土地分类级中蕨菜的覆盖度占Cumbria地区总面积的5%。

在过去, 蕨菜曾为人们提供了某些产品, 如蕨菜叶片含丰富的钾, 可作肥皂原料, 或用作牲畜的褥草。幼叶可供牲畜食用。但是蕨菜常因妨碍牧草的生长而影响放牧。牛、马吃蕨菜叶后, 会突然发生中毒现象, 常常由于引起维生素缺乏症而使马发生晕倒病, 牛常会引起血液方面的病症, 造成经济上的严重损失。羊受害现象很少。蕨菜的蔓延还会妨碍幼树的生长, 使造林困难。

由于蕨菜无休止地蔓延到英国高地的牧场和耕地, 引起了各方面的关注。蕨菜的生态学曾经过较详细地研究(Watt, 1940—1976), 对蕨菜的控制和消除也有很多探讨及措

* 本项研究承蒙Merlewood研究站站长 O. W. Heal博士提出重要建议, 并对本文提出宝贵修改意见; 野外工作由 C. G. Barr先生协助进行, 特此致谢。

施。利用机器割除和翻耕是消除蕨菜的方法之一,其目的是最大限度削弱蕨菜的生长(Berry, 1917; Braid 1947; Conway, 1959; Conway & Stephens, 1954; McCreathe & Forrest, 1958; Milne Home, 1926; Smith & Fenton, 1944; Stephens 1953)。自1960年以来,用除草剂控制蕨菜已引起广泛的研究。用于控制蕨菜的除草剂可分两类:一类是先由叶片吸收的除草剂,如Asulam等,对消除蕨菜效果较好,但必须在蕨菜叶片全部展开以后,并在蕨菜把大量有机物转移到根部、开始发黄以前使用。如果使用一次后不继续处理,那么蕨菜又会重新发展。另一类是通过土壤而进入蕨菜;如 chlorthiamid dicamba、dichlobenil 和 picloran,因为这类除草剂有持久性,有害于豆科植物的生长,对农田的利用不利(Williams, 1980)。

从另一角度来看,蕨菜作为一种有潜力的能源植物,还研究不足。蕨菜在英国的年产量为 $2.4\text{--}60\text{吨}\cdot\text{公顷}^{-1}$,现存量为 $15\text{--}153\text{吨}\cdot\text{公顷}^{-1}$ (Callaghan 等, 1980)。在世界能源需要不断增长的情况下,研究非核能源和来自植物的可恢复的资源则是十分重要的。深入研究蕨菜草地生态系统,将增加我们对来自植物能源的了解。

本项研究的目的是确定研究地区蕨菜草地的第一性生产量,地上和地下部分生物量的季节动态及蕨菜的生长特点。深入研究的场地位于Grange-over-Sands 的 Merlewood 研究站附近的Hampsfell。

二、生 境 描 述

Hampsfell 位于湖区(Lake District)的南部,为海拔238米的石灰岩山。裸露的岩面主要是下石炭纪的Urswisk石灰岩的沉积。石灰岩经常受风化和侵蚀作用而变化,岩石表面由沟和参差面所组成,沟往往比较深而宽,参差面较为平缓,顶部呈圆块状。低山具有坡度平缓的阶地,周围则被较陡而很低的岩崖所包围。石灰岩仅被薄层的土壤所覆盖,地面有大大小小的岩石裸露。地表覆盖物质是棕色、多石的壤土,它的深度很少超过1米,在很深的深沟内才有深厚土壤的覆盖。

这一带主要土壤是棕壤,在局部石灰岩露头地段有黑色石灰土。在棕壤上通常积累有3—6厘米厚的蕨菜枯枝落叶,黑棕色腐殖质层深0—5厘米,其下为多石棕色的粉沙壤土A层,B层为黄棕色到深棕色多石的土壤。石灰岩侵蚀表面的微地形是影响该地棕壤的剖面形态变化的重要因子。土壤中石块含量的不同部分是受微地形影响和石灰岩阶地的陡崖倾斜坡的自然地理作用的结果,显然,部分是随机的¹⁾。黑色石灰土剖面是由浅层的黑棕色壤土混合大量岩石碎块所组成。这类土壤,从表面到基底的深度一般为10—15厘米,有时可达20—30厘米。

Hampsfell 位于海岸,属海洋性气候。生长季由4月初到10月底,约7—8个月。年平均气温(百叶箱内)为 9.5°C 。在仲夏(7月和8月)月平均气温达 15.6°C 。2月的平均气温下降到 3.6°C (气温资料是根据离Hampsfell 3.2公里的Meathop的记录)²⁾。全年雨量均匀,年降水量1,200毫米,2月降水量最小(75毫米),秋季雨量最大(137毫米)。通常月降水量很

1) Ball, D. F. geology, Physiography and soil series. In: The ecology of Meathop wood.(将发表)

2) White, E. J. Climate. In: The ecology of Meathop wood. (将发表)

少低于50毫米，空气中湿度很高(Merlewood 研究站 1959—1979年资料)。积雪的天数很少。在Merlewood 附近约有 $5.6\text{天}\cdot\text{年}^{-1}$ 积雪。自5月至10月几无霜冻。风速3月($3.6\text{米}\cdot\text{秒}^{-1}$)和11月($4.1\text{米}\cdot\text{秒}^{-1}$)为最大，年平均风速约 $3.2\text{米}\cdot\text{秒}^{-1}$ 。

这一带植被是由蕨菜和各类草本植物所组成。在土层厚的蕨菜草地上，蕨菜覆盖度达80—100%，下层几乎无其他草本。生长较稀疏的蕨菜草地，下层有很多禾草和双子叶草本植物，主要的禾草有 *Agrostis tenuis*, 羊茅 *Festuca ovina*, *Sieglungia decumbens*, *Sesleria caerulea*, 黄花茅 *Anthoxanthum odoratum*, 紫羊茅 *Festuca rubra*, *Nardus stricta*。双子叶草本植物以 *Galium saxatile*, *Potentilla erecta*, 白车轴草 *Trifolium repens*, *Campanula rotundifolia* 为常见。有相当面积被草本植物所占，没有蕨菜。此外还有一些乔木如 *Quercus petraea*, *Fraxinus excelsior*, *Ilex aquifolium*, *Taxus baccata*, *Larix decidua*, *Acer pseudoplatanus* 和 *Corylus avellana* 散布在岩缝间。

三、蕨菜草地生态系的第一性生产量

单株植物的净生产量是单位时间内组织中所合成的有机物质的量，是植物的总生产量减去呼吸所消耗的物质量。植物净生产量的某些部分，可能由于死亡和组织的凋落而损失，在生产量的测定过程中，这些损失都要加以考虑。在地球表面单位面积上所有个体植物的净生产量的总和即净第一性生产量。

(一) 方法

第一性生产量的测定方法主要有以下几种：(1)收获技术是以连续地从样地收割植物，并确定其增长量为基础。在草地的研究中，通常从研究的开始和它的终了时期测定植物群落的生物量，以此来计算其增长量，在此基础上求得地上部分的净第一性生产量。(2)还可用气体交换的技术来测定净生产量。测定净光能合成率的方法很多，主要以 CO_2 吸收为基础，分析植物群落和分离的植物或组织，由于光合作用而吸收的 CO_2 含量的红外分析。(3)放射性标记物技术的应用，近年来有很大的增长。 C^{14}O_2 被应用于光合作用和植物中碳水化合物转移的研究(Milner & Hughes, 1968; Whittaker & Marks, 1975)。确定多年生草本植物地下部分年生产量，比确定地上部分的更为困难，主要是由于很难把根茎和根的当年生长量与过去多年积累的生长量区分开来。地下部分的年生产量通常根据整个根系一年的生物量的增长来计算。多年生植物在一年生长期问，整个根系的净增长量可能是很小的；这是由于不断有老根系的死亡和新根系的形成。除了测定整个根系的年变化外，还可选择某些部分，测定其生物量的增长，从而计算多年生草本植物根系的年生产量。测定方法是：(1)测定当年生的母根茎或球茎及其附生的根系生物量。(2)测定当年生长季节中新形成的子根系或球茎及其附生的根系的生物量。(Iwaki & Midorikawa, 1968)。根系的取样一年至少进行二次，第一次是在春季植物发芽以前。第二次可在生长季的末期。

在这项研究中，采用了收获法以测定生物量。每次取 $1\times 1\text{m}^2$ 样方10个。利用标准统计法随机地把样方分布在蕨菜草地上。地上部分生物量在生长季节每月测定一次。每个

样方中测定单位面积叶片的数量及重量。此外，在每个样方中取一定数量的叶片，测定各植株叶柄的直径、高度及重量，其目的是找出各因子的相关性，以便用简便的方法计算生物量。

单位面积地下部分的现存量，同样用收获法进行。取样深度为30厘米，在1979年11月、1980年2、3、5、7、9月及1981年4月进行7次。蕨菜地下部分年生产量是根据全根系的年增长量来计算。蕨菜的地上和地下部分分别在温度80°C的烘箱中，烘干至衡重后称重。

(二) 蕨菜的生长

蕨菜的叶片4月长出地表。温度是蕨菜生长的限制因素之一。蕨菜的死亡是由春季霜冻所造成。这是由于幼嫩叶片很脆弱，容易受冻而死。冬季的霜冻会使土壤表层的嫩芽死亡(Watt 1950)。蕨菜是对水分条件适应幅度较大的一种蕨类，它的气孔特征与其他蕨类植物有所不同(Tinklin 1969)，因此它的生长虽需要有足够的雨量，分布在潮湿而具一定遮蔽的生境。但是在相对较干燥的草地和开阔的山坡上，也有大面积的分布。但是它不能生长在沼泽化或淹水的土壤上。为了健壮地生长，它需要排水良好的土壤，土壤中气体不足，也是限制蕨菜生长的因子之一(Poel, 1960, 1961)。在Hampsfell的一个小水池内和水池边缘，蕨菜没有出现，是土壤通气不良所造成的。通常蕨菜被认为是原生的森林植物，它能适应于一定范围的光照强度，在森林中通常在郁蔽度小的林冠或林窗下占有优势，所需光照强度大于全光下的30% (Burke, 1953)。当森林砍伐后，蕨菜就成片生长，特别是在开阔的草地上，生长十分茂盛。它常见于酸性的(pH3—5.5)棕壤、棕色灰化土，有时则生长在灰化土上，偶然也出现在酸度较小(pH7—7.8)的土壤上。

在Hampsfell，幼芽在4月中或4月底开始长出于地面。最初两个月蕨菜生长迅速(图1、表1)。9月，蕨菜生长达最高，但此时，叶片的重量已下降。叶片重量的高峰出现在

表1 蕨菜叶片的高度、干重和叶柄的直径在生长季节的变化

月份	叶片高度 (厘米±se)	叶柄直径 (毫米±se)	叶片重量 (克±se)	样本数 n
5月	40.57±2.32	7.25±0.36	2.73±0.29	81
6月	79.69±3.01	7.29±0.18	14.55±1.02	107
7月	102.33±9.12	7.86±0.18	28.35±1.49	95
8月	121.28±4.5	8.20±0.22	29.91±1.61	80
9月	127.98±4.9	8.05±0.20	27.71±1.33	88

(±se标准误差)

8月。在整个生长季节，叶柄的直径没有明显的季节变化。

这一带蕨菜叶片生长明显受到土壤深度的影响(图2)。在浅土(10—20厘米)，上的蕨菜常与其他草本植物混杂生长，它们之间的竞争是可能存在的。在浅土上蕨菜叶片的高度生长率为0.75厘米·天⁻¹，重量生长率为0.12克·天⁻¹。它们的生长率比土层较厚的生境下蕨菜生长率(高度生长率1.66厘米·天⁻¹，重量生长率0.52克·天⁻¹)显然较低。生长了三个月后生长率逐渐下降，但在浅土上生长的蕨菜重量增长在6—7月为最高(表2)。

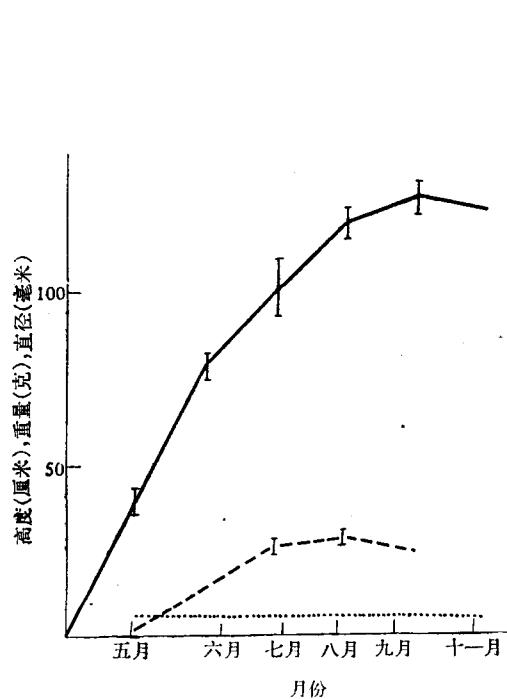


图 1 蕨菜的生长

—— 叶片高度
---- 叶片重量
…… 叶柄直径

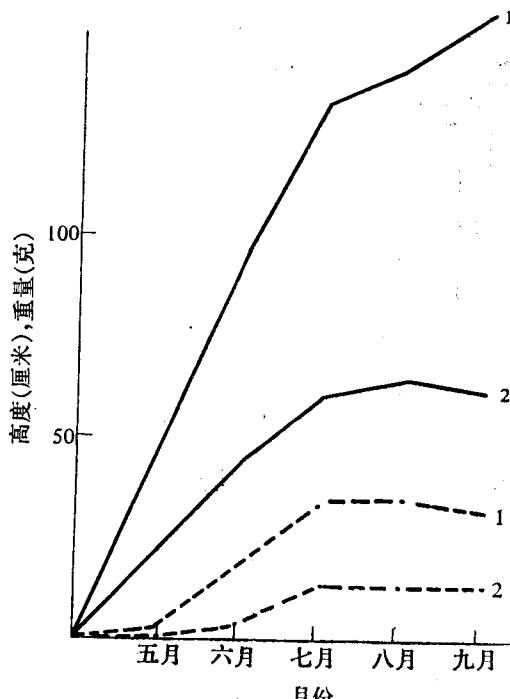


图 2 在不同生境下蕨菜的生长

—— 叶片高度
---- 叶片重
1. 深土； 2. 浅土。

应用逻辑斯蒂模型(logistic model)可以看出,不同场地、不同土层深度的条件下,蕨菜的生长曲线(图3—5)。在深层土壤上生长的蕨菜由于在场地1与场地2的不同条件下,蕨菜的年龄差别,生长速率也略有差异。在场地2,蕨菜大面积覆盖在缓坡上,几无人为干涉和牲畜的影响,蕨菜的年龄较大。在场地I,由于地形起伏明显,地面有大大小小的岩石裸露,土层厚度变化大,有或多或少人类的影响,蕨菜呈块状分布,在这样生境下的土层深的地段,蕨菜的年龄和生长状况与场地Ⅱ有所差异。

表 2 蕨菜叶片高度和重量的生长速率

日 期	土 壤	高 度 (厘米·天 ⁻¹)	重 量 (克·天 ⁻¹)
5月20—6月18日	深 土	1.66	0.52
	浅 土	0.75	0.12
6月19日—7月29日	深 土	0.93	0.39
	浅 土	0.39	0.24
7月30日—8月27日	深 土	0.34	0.04
	浅 土	0.17	0.005
8月28日—9月30日	深 土	0.42	-0.06
	浅 土	-0.06	0.001

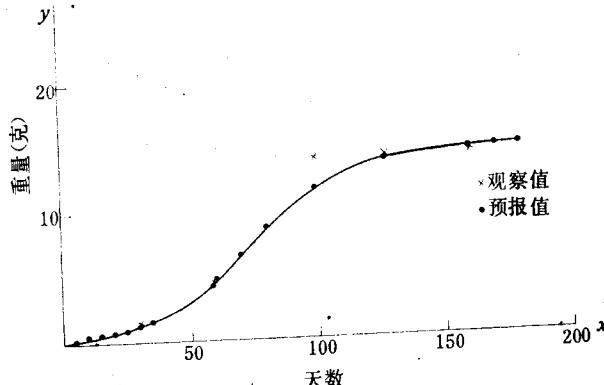


图 3 场地 I 浅土上蕨菜重量增长的逻辑斯蒂模型

土层厚度、叶片高度有显著相关，而与单位面积叶片数关系不明显。用土壤深度与叶片高度作因子，与地上部分生物量之间的多重回归系数是高的（表 4），再结合每平方米的叶片数，用三个因子来计算，多重回归系数仅略高于以 2 个因子为基础的，这意味着土壤深度与叶片高度是决定地上部分生物量的最重要的二个因子。叶片高度的变化又是反映了土层的厚度。随着生物量的变化，我们获得不同月份的多重回归方程，以预报不同条件、不同时期的地上部分生物量。

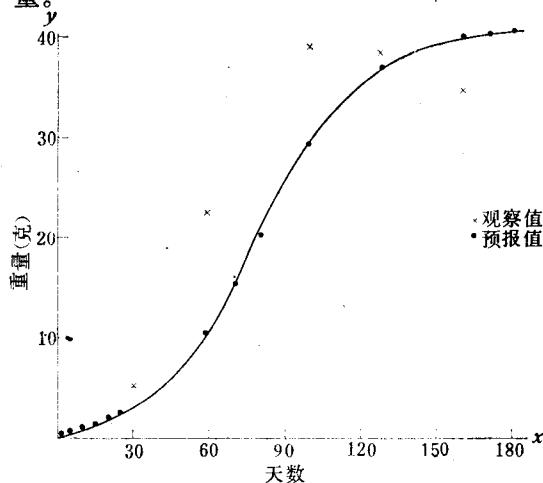


图 5 场地 I 深土上蕨菜重量增长的逻辑斯蒂模型

(三) 蕨菜草地地上部分的生物量

蕨菜草地地上部分生物量在生长期每月用收获法加以测定。这一带蕨菜草地，每平方米有 28—38 株叶片，在数量上没有明显的季节变化。叶片的高度和生境的土层厚度对蕨菜草地的生物量变化有很大作用（表 3）。线性回归分析表明，地上部分生物量与

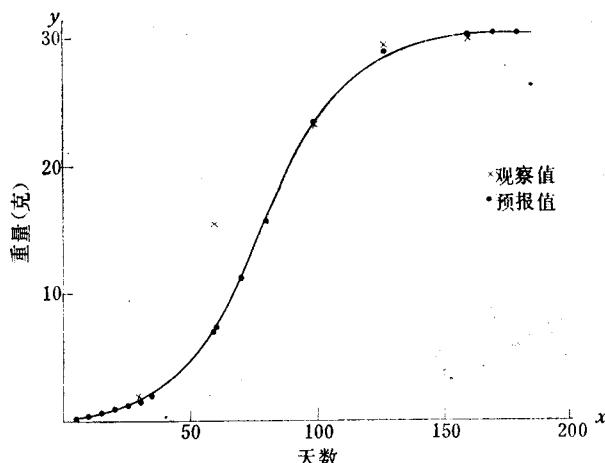


图 4 场地 I 深土上蕨菜重量增长的逻辑斯蒂模型

在 Hampsfell，蕨菜草地最高生物量出现在 8 月，平均值为 $792 \text{ 克} \cdot \text{米}^{-2}$ ，然后逐渐下降（图 6）。在土层厚的地段，地上部分生物量比土层浅的地段高出 1—2.5 倍，在土深地段的蕨菜草地最高生物量为 $940 \text{ 克} \cdot \text{米}^{-2}$ ，但在土浅地段，仅 $430 \text{ 克} \cdot \text{米}^{-2}$ （图 7）。

我们还根据环境因子的变量，应用数量化模型¹⁾来预报地上部分的生物量。这三个环境因子的自变量为土层深度、反映气温变化的月份和蕨菜

1) 数量化模型是在中国科学院林业土壤研究所崔启武同志协助下建立的。

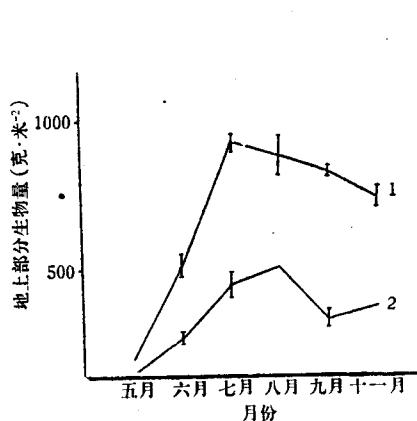


图 6 蕨菜群落地上部分生物量(克·米⁻²)

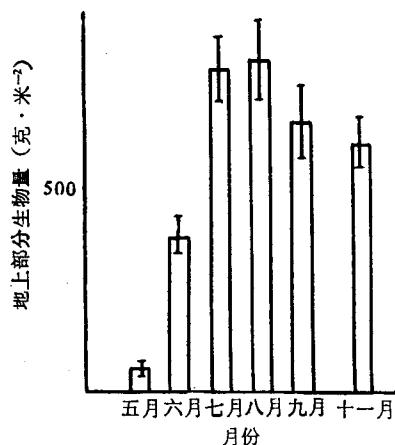


图 7 在深土和浅土上蕨菜地上部分生物量的变化

1. 深土； 2. 浅土。

表 3 蕨菜草地地上部分生物量(克·米⁻²)(y)与土层深度(厘米)(x₁)；与每平方米叶片数(x₂)；与叶片高度(厘米)(x₃)之间的线性回归方程

线 性 回 归	回 归 系 数 (<i>r</i>)	样 本 数 (<i>n</i>)
$y = 72.20 + 12.22x_1$	0.406**	54
$y = 363.40 + 3.62x_2$	0.140	54
$y = -166.74 + 7.18x_3$	0.917***	54

** $P < 0.01$ *** $P < 0.001$

草地所在的场地，应变量即地上部分的生物量，它组成了下列向量(表 5)。自变量的系数是由以下公式计算而得

$$y = \sum_{j=1}^M \sum_{k=1}^{r_j} C_{jk} \delta_{t(jk)} \quad M = \text{项} \quad r = \text{小项}$$

表 4 生长季节的蕨菜草地地上部分生物量(克·米⁻²)(y)与土层深度(厘米)(x₁)、每平方米叶片数(x₂)、叶片高度(厘米)(x₃)之间的多重回归方程

日 期	回 归 方 程	(R) 相关系数	样 本 量
全生长期	$y = -1.39x_1 + 7.36x_3 - 136.34$	0.918**	56
全生长期	$y = -1.33x_1 + 4.95x_2 + 7.43x_3 - 306.18$	0.938**	56
5 月	$y = 0.12x_1 + 1.12x_2 + 2.16x_3 - 65.36$	0.901**	15
6 月	$y = 0.57x_1 + 5.89x_2 + 6.57x_3 - 389.84$	0.936**	11
7 月	$y = 0.36x_1 + 5.14x_2 + 8.46x_3 - 390.49$	0.967**	10
8 月	$y = 4.17x_1 + 18.13x_2 + 7.22x_3 - 792.69$	0.954**	10
9 月	$y = 1.35x_1 + 4.12x_2 + 5.99x_3 - 286.09$	0.982**	10

** $P < 0.01$ y_i 应变量 C_{jk} 自变量 $\delta_{t(jk)}$ 在矩阵中每个样本的反应

$$\delta_{ik(jk)} = \begin{cases} 1 & \text{存在} \\ 0 & \text{不存在} \end{cases}$$

或

$$Y = XC$$

如下所示有一个正规方程可以得到最好的拟合值

$$X^T X \hat{C} = X^T Y$$

$$\therefore \hat{C} = (X^T X)^{-1} X^T Y$$

 X 是由每个样本的反应所构成的矩阵 X^T x 的转置矩阵 Y 由每个样本中应变量所构成列向量 \hat{C} 为得分 \hat{C}_{jk} 所形成的列向量

表 6 说明了反映温度变量的月份对地上部分生物量的作用最大，其他的变量也影响地上部分的生物量。表 7 即蕨菜草地地上部分生物量的数量化模型，在观察值与应变量之间的多重相关系数为 0.901, $P < 0.001$ 。

在 Hampsfell 蕨菜草地地上部分生物量的研究结果，是与大不列颠其他地区的结果

表 5 环境因子与蕨菜草地地上部分生物量关系的反应表

项 小项	土壤深度(厘米)				月份						场 地		地上部分				
	<20	20—30	30—40	40—50	C ₁₁	C ₁₂	C ₁₃	C ₁₄	C ₂₁	C ₂₂	C ₂₃	C ₂₄	C ₂₅	C ₂₆	C ₃₁	C ₃₂	生 物 量
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	346
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	782
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	629
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	168
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	328
变 量	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	878
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	764
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	465
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	610
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	902
	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4
	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	13
	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	133
	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	29
	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	61
	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	31
	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	17
	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	66
	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	21
	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	47
	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	164
	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	56
	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	52
	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	106
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	175
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	132
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	496
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	395
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	198
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	105
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	456

续表5

项 小项	土壤深度(厘米)				月份						场 地		地上部分	
	<20	20—30	30—40	40—50	5	6	7	8	9	11	C ₃₁	C ₃₂	生 物 量	
	C ₁₁	C ₁₂	C ₁₃	C ₁₄	C ₂₁	C ₂₂	C ₂₃	C ₂₄	C ₂₅	C ₂₆				
变 量	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	610	
	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	478	
	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	363	
	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	670	
	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	478	
	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	917	
	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	420	
	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	217	
	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	957	
	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	975	
	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	951	
	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	812	
	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	900	
	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1,064	
	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	328	
	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	634	
	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	480	
	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1,310	
	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	583	
	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1,019	
	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	730	
	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	979	
	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	808	
	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1,153	
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	735	
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	125	
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	253	
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	279	
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	653	
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	952	
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	854	
	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	934	
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	811	
	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	857	

C₂₁ C₃₁ 假设为 0, 因为它们和其他变量呈线性相关

表 6 环境因子与蕨菜草地地上部分生物量关系的得分表

项 目	类 目				得 分	得 分 范 围
土 层 深 度	C ₁₁	<20厘米			3.3	
	C ₁₂	20—30厘米			281.5	
	C ₁₃	30—40厘米			269.4	
	C ₁₄	>40厘米			294.7	291.4
月 份	C ₂₁	5 月			0	
	C ₂₂	6 月			296.4	
	C ₂₃	7 月			671.6	
	C ₂₄	8 月			697.3	
	C ₂₅	9 月			573	
	C ₂₆	11 月			514.9	697.3
场 地	C ₃₁	1			0	
	C ₃₂	2			140.3	140.3

表 7 蕨菜地上部分生物量的数量化方程

方 程	R 多重相关系数
$\hat{Y} = 3.3\delta_{(11)} + 281.5\delta_{(12)} + 269.4\delta_{(13)}$ $+ 294.7\delta_{(14)} + 296.4\delta_{(22)} + 671.6\delta_{(23)}$ $+ 697.3\delta_{(24)} + 573\delta_{(25)} + 514.9\delta_{(26)}$ $+ 140.3\delta_{(32)} - 200$	0.901***

*** $P < 0.001$

相似。Callaghan等¹⁾(付印中)指出,在Pennines的Chisworth和Lake District 的 Lowick 蕨菜草地地上部分最大生物量变化在8.7吨·公顷⁻¹和8.9吨·公顷⁻¹,衰老的叶片产量为4.6和8.0吨·公顷⁻¹。在苏格兰仲夏时期的成熟叶产量为2.43—31.6吨·公顷⁻¹(Braid, 1960)。根据Watt的观察,在 Breckland 8月的产量每平方米为4—1243克。在联合王国,蕨菜草地地上部分平均生产量为 9.82吨·公顷⁻¹·年⁻¹(Callaghan等, 1980)。

(四) 蕨菜草地地下部分的生物量

蕨菜草地地下部分生物量的季节变化不明显。研究结果表明,从11月至第二年2月,地下部分生物量下降,而在生长季节则生物量上升(图8)。1980年9月的蕨菜草地地下部分生物量明显高于1979年11月和1980年5月(F 值=6.067, $P < 0.05$; F' 值=6.699, $P < 0.05$)(表9)。9月蕨菜草地的地上部分生物量的下降,认为是由于物质由植物地上部分转移到地下部分的结果。越冬后的地下部分生物量虽有部分因根系死亡而下降,但很大部分的有机物被本身呼吸作用所消耗,在1981年4月初,地下部分生物量又下降到上一年春季的相似水平。(Whittle, 1964a & b)用放射性标记碳,来说明物质的转移。当蕨菜叶片尚未展开前,碳水化合物是由根茎输入到幼芽,而当羽状叶的每一对小叶展开时,碳水化合物是由羽状叶的较低的几对小叶输入。输入延续了一定时间,一直到开始输

表 8 各生长期地下部分生物量的方差分析

日 期	方 差 来 源	平 方 和	自 由 度	均 方	统 计 量 (F)
1980年 5月 7月	组 间	408.935	1	408.933	0.515
	组 内	18.275.600	23	794.591	
1980年 5月 9月	组 间	9.391.010	1	9.391.010	6.689*
	组 内	32.289.500	23	1.403.890	
1980年 7月 9月	组 间	4.900.500	1	4.900.500	3.776
	组 内	23.361.900	18	1.297.880	
1979年 9月 11月	组 间	8.570.020	1	8.570.020	6.066*
	组 内	25.427.800	18	1.412.650	

* $P < 0.05$

1) Callaghan, T. V., Scott, R., Lawson, G. J. & Whittaker, H. A. (付印中) An experimental assessment of native and naturalised species of plants as renewable sources of energy in Great Britain. In: EEC energy programme-Energy from biomass. 4th Contractors meeting. Amsterdam, 18—19 September 1980. Brussels: EEC.

向叶片的顶端。叶片的碳水化合物逐渐地以输出为主，从已展开的叶片内的碳水化合物向上输向顶端，向下输向蕨菜的其他部分。当整个叶片展开后，输出仅向下通向根茎。标记碳向侧面传播是很有限的(Hamilton & Canny, 1960)。蕨菜内的扩散常数是与其他植物一样，决定于温度。对于物质转移的最适温度为25—30°C之间。物质转移可能达到的最高速率是在晴天的中午，那时温度高，羽状叶中的碳水化合物的水平也是达到最高(Whittle, 1964 a & b)。

蕨菜地下部分生物量是与土壤深度和地上部分生物量紧密相关。蕨菜的根与根茎大部分分布在土壤表层0—15厘米。场地的土层厚度显然影响着地下部分生物量(图8)。

Hampsfell 地下部

分生物量在浅土上最低，为 250 克·米⁻²，在土层深处高达3825克·米⁻²。在 Breckland 的灰化土上，8月蕨菜草地地下部分干重为 1443 克·米⁻²，在棕壤上为 1064 克·米⁻² (Watt, 1964)。Braid指出，蕨菜草地地下部分重量为 12.15—121.5 吨·公顷⁻¹(图8)。

多重回归方程指明，蕨菜草地地下部分生物量是与土壤深度、每平方米叶片数、叶片高度和地上部分生物量显著相关(表9)。这类模型，通过对蕨菜的地上部分和土层厚度的测定可以预报地下部分的生物量。同样，根据环境因子(土层深度、月份、

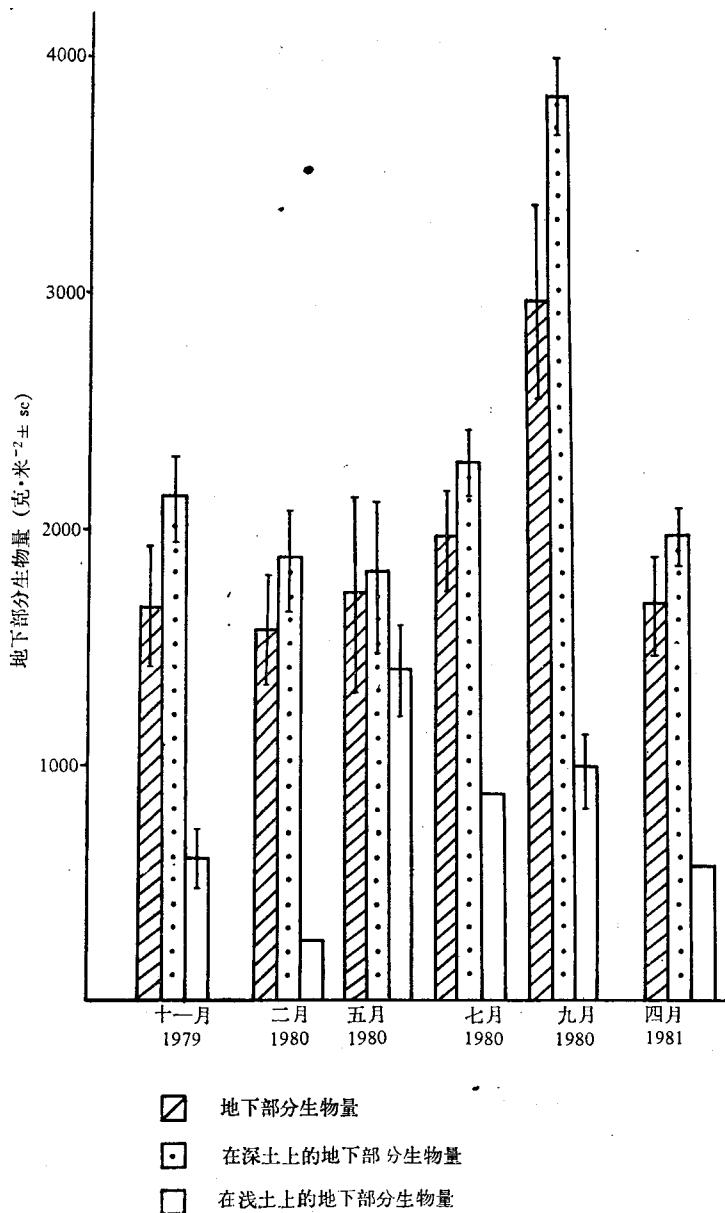


图 8 蕨菜草地生态系统地下部分生物量(克·米⁻²)

场地), 应用数量化模型来预报蕨菜地下部分生物量(表10)。由此计算得出的得分表如表11所示。所建立的蕨菜草地地下部分生物量的数量化方程式为

$$\begin{aligned}\hat{Y} = & 555.7\delta_{t(1)} + 1636\delta_{t(2)} + 1171.1\delta_{t(3)} \\ & + 1890.8\delta_{t(4)} + 30\delta_{t(21)} + 0.3\delta_{t(22)} + 228\delta_{t(23)} \\ & + 208.5\delta_{t(24)} + 1255.6\delta_{t(25)} + 828.2\delta_{t(32)} - 30\end{aligned}$$

观察值与应变量之间的多重相关系数为 0.79, $P < 0.001$ 。

表 9 生长季节的蕨菜草地地下部分生物量(克·米⁻²)(y)与土层深度(厘米)(x₁)、每平方米的叶片数(x₂)、叶片高度(厘米)(x₃)、地上部分生物量(克·米⁻²)(x₄)

日 期	回 归 方 程	多重相关系数 <i>R</i>	样 本 数 <i>n</i>
5 月	$y=0.51x_1+19.26x_2+52.14x_3-7.74x_4-437.95$	0.656	15
7 月	$y=19.88x_1+16.38x_2+28.39x_3-1.89x_4-1108.98$	0.899**	10
9 月	$y=11.17x_1+3.50x_2+10.95x_3+2.49x_4-515.83$	0.989**	10
全 生 长 季	$y=25.11x_1+16.77x_2+35.74x_3-3.17x_4-863.19$	0.849**	35
全 生 长 季	$y=26.77x_1+28.63x_3-2.17x_4-211.61$	0.822**	35

** $P = < 0.01$

表10 环境因子与蕨菜草地地下部分生物量关系的反应表

项 小项	土壤深度(厘米)				月 份					场 地		地下部分	
	<20 20~30 30~40 >40				C ₂₁	C ₂₂	C ₂₃	C ₂₄	C ₂₅	C ₃₁	C ₃₂	生 物 量	
	C ₁₁	C ₁₂	C ₁₃	C ₁₄									
变 量	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0		956
	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0		868
	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0		288
	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0		1,548
	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0		1,784
	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0		240
	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0		216
	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0		1,352
	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0		1,356
	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0		2,340
	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1		2,272
	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1		1,820
	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1		3,692
	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1		2,524
	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1		2,204
	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1		356
	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1		1,496
	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1		796
	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1		660
	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1		483
	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1		336
	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1		1,024
	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1		936

续表10

项 变 量	土壤深度(厘米)				月 份					场 地		地下部分	
	<20 20—30 30—40 >40				2	3	5	7	9	1	2	生 物 量	
	C ₁₁	C ₁₂	C ₁₃	C ₁₄	C ₂₁	C ₂₂	C ₂₃	C ₂₄	C ₂₅	C ₃₁	C ₃₂		
	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	2,533	
	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	564	
	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1,080	
	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1,148	
	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1,900	
	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1,892	
	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1,196	
	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1,020	
	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	932	
	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	3,624	
	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1,656	
	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	3,660	
	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2,664	
	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	768	
	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1,336	
	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2,584	
	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1,712	
	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	3,096	
	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	756	
	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1,000	
	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1,828	
	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2,020	
	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2,744	
	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2,376	
	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	2,100	
	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2,328	
	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	3,360	
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	612	
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1,080	
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1,280	
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	3,216	
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	4,392	
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	3,564	
	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3,984	
	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	3,932	
	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	4,440	

C₂₁, C₃₁ 由于与其他变量有线性相关, 因此被假设为 0

表11 环境因子与蕨菜草地地下部分生物量关系的得分表

项 目	类 目				得 分	得 分 范 围
土层深度	C ₁₁	<20厘米			555.7	
	C ₁₂	20—30厘米			1,636	
	C ₁₃	30—40厘米			1,171.1	
	C ₁₄	>40厘米			1,890.8	1,335.1
月份	C ₂₁	2	月		30	
	C ₂₂	3	月		0.3	
	C ₂₃	5	月		228	
	C ₂₄	7	月		208.5	
	C ₂₅	9	月		1,255.6	1,255.3
场地	C ₃₁	1			0	
	C ₃₂	2			828.2	828.2

(五) 年第一性生产量

蕨菜草地的净生产量是由蕨菜地上部分和地下部分生物量计算而得。蕨菜地上部分的生物量在8月最高，在秋季，部分物质则由地上部分转运到地下部分。地下部分的生物量从2月(t_1)到9月都有变化，在越冬后4月初(t_2)生物量又恢复到类似与上一年相应月份的地下部分生物量。地下部分的年生产量是根据2月到第二年4月的生物量的年增长量($B_2 - B_1$)计算而得。在生长季节，蕨菜由于死亡或被生物所消耗的量甚微，因此可以不予计算。蕨菜草地净年生产量是由 $t_1 - t_2$ 的地下生物量的增长量+地上部分生物量高峰-秋季地上部分所减少的重量。

Hampsfell 蕨菜草地净年第一性生产量平均为778克·米⁻²·年⁻¹，在土层深处，生产量为918克·米⁻²·年⁻¹，在浅土上为525克·米⁻²·年⁻¹。在联合王国蕨菜群落的净第一性生产量为14吨·公顷⁻¹·年⁻¹(Callaghan等，1980)。

参 考 文 献

- (1) Berry, R. A. 1917: A report on the results of experiments on bracken utilisation and eradication. *Bull. W. Scottl. Agric. Coll.*, №80:181—193.
- (2) Braid, K. W. 1947: Bracken control-artificial and natural. *J. Br. Grassld. Soc.*, 2:181—189.
- (3) Braid, K. W. 1960: The role of bracken in Highland ecology. *J. Inst. Biol.*, 7(1):13—16.
- (4) Bunce, R. G. H. & Smith, R. S. 1978: An ecological survey of Cumbria (Working Paper 4). Kendal: Cumbria County Council & Lake District Special Planning Board.
- (5) Burke, D. P. T. 1953: A study of the influence of light and soil properties on the growth of bracken. *Mag. Blundell's Sch. Sci. Soc.*, 8:13—17.
- (6) Callaghan, T. V., Millar, A., Powell, D. & Lawson, G. J. 1980: A conceptual approach to plants as a renewable source of energy, with particular reference to Great Britain. *Annu. Rep. Inst. terr. Ecol.*, 1979:23—34.
- (7) Conway, E. 1959: The bracken problem. *Outlook on Agriculture*, 2(4): 158—167.
- (8) Conway, E. & Stephens, R. 1954: How the bracken plant reacts to treatment. *Nat. Agric. Adv. Service Quarterly Review*, №25:1—15.
- (9) Hamilton, S. & Canny, M. J. 1960: The transport of carbohydrates in Australian bracken. *Aust. J. Biol. Sci.*, 13(4):479—485.
- (10) Iwaki, H. & Midorikawa, B. 1968: Principles for estimating root production in herbaceous perennials. In: Methods of productivity studies in root system and rhizosphere organisms, 72—78. Leningrad: Nauka.
- (11) McCreath, J. B. & Forrest, J. D. 1958: Bracken control: Machinery trials-West Perthshire, 1952—55. *Res. Bull. W. Scottl. agric. Coll.*, №24.
- (12) Milne Home, J. H. 1926: The eradication of bracken. *Scott. J. Agric.*, 9:123—129.
- (13) Milner, C. & Hughes, R. F. 1968: Methods for the measurement of the primary production of grassland (IBP Handbook no. 6). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- (14) Poel, L. W. 1960: A preliminary survey of soil aeration conditions in a Scottish hill grazing. *J. Ecol.*, 48:733—736.
- (15) Poel, L. W. 1961: Soil aeration as a limiting factor in the growth of *Pteridium aquilinum*. *J. Ecol.*, 49:107—111.
- (16) Smith, A. M. & Fenton, E. W. 1944: The composition of bracken fronds and rhizomes at different times during the growing season. *J. Soc. chem. Ind.*, Lond., 63:218—219.
- (17) Stephens, R. 1953: Experimental work on the control of bracken in the West of Scotland. *Proc. 1st Br. Weed Control Conf.*, Margate, 1953:249—255.
- (18) Taylor, J. A. 1973: The British upland environment and its management. *Geography*, 63:338—353.
- (19) Tinklin, R. & Bowling, D. J. F. 1969: The water relations of bracken: a preliminary study. *J. Ecol.*, 57:669—671.
- (20) Watt, A. S. 1940: Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*). 1. The rhizome,

- New Phytol.*, 39: 401—422.
- (21) Watt, A. S., 1943: *Ibid.*, 2. The frond and the plant. *New Phytol.*, 42: 103—126.
- (22) Watt, A. S., 1945: *Ibid.*, 3. Frond types and the make-up of the population. *New Phytol.*, 44: 156—178.
- (23) Watt, A. S., 1950: *Ibid.*, 5. Bracken and frost. *New Phytol.*, 49: 308—327.
- (24) Watt, A. S., 1954: *Ibid.*, 6. Frost and the advance and retreat of bracken. *New Phytol.*, 53: 117—130.
- (25) Watt, A. S., 1964: Some factors affecting bracken in Breckland. *J. Ecol.*, 52: 63—77.
- (26) Watt, A. S., 1976: The ecological status of bracken. *Bot. J. Linn. Soc.*, 73: 217—239.
- (27) Whittaker, R. H. & Marks, P. L. 1975: Methods of assessing terrestrial productivity. In: Primary productivity of the biosphere, edited by H. Lieth & R. H. Whittaker, 55—118. Berlin: Springer.
- (28) Whittle, C. M. 1964a: Translocation in *Pteridium*. *Ann. Bot.*, N. S., 28: 331—338.
- (29) Whittle, C. M. 1964b: Translocation and temperature. *Ann. Bot.*, N. S., 28: 339—344.
- (30) Willians, G. H. 1980: Bracken control. A review of progress 1974—1979. *The West of Scotland Agricultural College Research and Development Publication* № 12.

STUDIES ON PRIMARY PRODUCTION IN HAMPSFELL BRACKEN GRASSLAND ECOSYSTEM OF ENGLAND

Chen Lingzhi

D. K. Lindley

(Institute of Botany, Academia Sinica) (The Institute of Terrestrial Ecology
Merlewood Research Station United Kingdom)

Abstract

Bracken young shoots on Hampsfell in England appeared above ground in the middle or end of April and grew rapidly in the first two months. The maximum height of fronds was reached in September and the peak weight of fronds appeared in August.

The peak biomass of bracken aerial part on Hampsfell averaged 792g.m^{-2} in August and then declined. The bracken aerial part died in November. The seasonal variation of bracken below ground biomass was not marked but the below ground biomass more or less increased with the growth of aerial part.

The depth of soil was the most important factor influenced on the bracken biomass of Hampsfell. The primary production of bracken ecosystem averaged $778\text{g.m}^{-2}\text{yr}^{-1}$, with maximum yield of $918\text{g.m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ on deep soil and minimum yield of $525\text{g.m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ on shallow soil.