中国生态农业学报 2013 年 12 月 第 21 卷 第 12 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Dec. 2013, 21(12): 1507−1514

DOI: 10.3724/SP.J.1011.2013.30385

不同物种和种植比例对小子蘞草表型可塑性与竞争效应的影响*

徐高峰[1†] 张 云[2†] 申时才[1] 张付斗[1**] 李天林[1] 金桂梅[1]

(1. 云南省农业科学院农业环境资源研究所 昆明 650205; 2. 云南省农业科学院粮食作物研究所 昆明 650205)

摘 要 入侵植物小子蘞草(*Phalaris minor* Retz.)为农田恶性杂草, 对其科学、有效的控制与管理是世界性难题。本文以小子蘞草为试验对象, 在温室条件下采用 de Wit 取代法, 研究了其与小麦、蚕豆和油菜 3 种农作物在不同混种比例下, 小子蘞草的表型可塑性与竞争效应, 以提高农田生态系统对该入侵物种的预警和控制能力。结果表明, 除混种比例对小子蘞草的分枝数和主穗长度影响不显著外($P \geqslant 0.05$), 作物种类、混种比例以及二者交互对小子蘞草的株高、主穗种子数、剑叶面积和生物量有显著或极显著影响($P \leqslant 0.05$ 或 0.001)。在油菜混合种群中, 小子蘞草的株高显著大于按同等比例与小麦、蚕豆的混合种群及其单一种群的株高, 但分枝数、主穗长、主穗种子数、剑叶面积和生物量则显著小于按同等比例与小麦、蚕豆混种时植株的上述指标。3 种作物按不同比例与小子蘞草混种时, 小麦、蚕豆和油菜的相对产量均小于 1.0, 表明 3 种作物与小子蘞草在田间以种间竞争为主; 小子蘞草与蚕豆以各种比例混种、与小麦以 1∶1 和 1∶2 混种时, 其相对产量均大于 1.0, 表明此时以其种内竞争为主; 油菜混合种群中小子蘞草的相对产量均小于 1.0, 表明此时以种间竞争为主。在混种比例大于 1∶1 时, 小子蘞草与油菜的竞争平衡指数显著小于 0, 表明此时油菜的竞争能力大于小子蘞草, 而供试其他条件下小子蘞草与供试作物的竞争平衡指数均显著大于 0, 说明小子蘞草对小麦、蚕豆及低密度种植条件下的油菜具有很强的竞争能力。本研究结果显示油菜对小子蘞草具有较强的竞争抑制作用, 在油菜混合种群小子蘞草的分枝数、主穗长、主穗种子数、剑叶面积和生物量显著降低, 因此在小子蘞草入侵地大面积种植油菜有抑制小子蘞草的效果。

关键词 小子蘞草 小麦 蚕豆 油菜 混种 表型可塑性 竞争效应

中图分类号: S151 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2013)12-1507-08

Effect of crop species and mixed ratios on morphological plasticity and competitiveness of *Phalaris minor* Retz.

XU Gao-Feng[1], ZHANG Yun[2], SHEN Shi-Cai[1], ZHANG Fu-Dou[1], LI Tian-Lin[1], JIN Gui-Mei[1]

(1. Institute of Agricultural Environment and Resources Research, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China; 2. Institute of Food Crops, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China)

Abstract *Phalaris minor* Retz. is considered as one of the world's most destructive weed species in farmlands and its control and management have attracted tremendous attention globally. Understanding the morphological plasticity and competitiveness of *P. minor* under different environmental conditions has been crucial for early warning and control of the weed. To study the morphological plasticity and competitiveness of the invasive *P. minor* plant, a greenhouse experiment was conducted with the de Wit replacement series method. In the experiment, *P. minor* was cultivated together with native crops of wheat (*Triticum aestivum* L.), broad bean (*Vicia faba* L.) and rape (*Brassica campestris* L.) in different mixed ratios (2∶1, 1∶1, 1∶2), respectively. Two-way

* 国家科技部国际合作项目(2011DFB30040)、云南省农业科学院专项(YAAS2012YY001)和云南省农业科学院农业环境资源研究所青年基金项目(HZ2010001)资助

** 通讯作者: 张付斗(1971—), 男, 研究员, 研究方向为杂草学。E-mail: fdzh@vip.sina.com

† 同等贡献者: 徐高峰(1979—), 男, 硕士, 助理研究员, 研究方向为入侵生态学研究, E-mail: xugaofeng1059@163.com; 张云(1981—), 女, 博士, 副研究员, 研究方向为作物生理生态学, E-mail: zhangyun507@163.com

收稿日期: 2013−04−22 接受日期: 2013−09−05

ANOVA results indicated that the planting ratio of the native and invader species had no effect on *P. minor* branch number and main spike length ($P \geqslant 0.05$), while plant species, mixed ratio and their interaction significantly affected *P. minor* plant height, seed number of main ear, flag leaf area and biomass ($P \leqslant 0.05$ or 0.001). When planted with rape, *P. minor* plant height was significantly higher than when planted with wheat, broad bean or monoculture. The number of branches, length of main spike, seed number of main ear, flag leaf area and biomass significantly decreased when *P. minor* was planted with rape than when planted with wheat or broad bean at the same mixed ratio. When planted with *P. minor*, wheat, broad bean and rape had significantly decreased relative yields (*RY*) (below 1.0), indicating inter-specific competition between *P. minor* and native species was dominant. *RY* of *P. minor* was larger than 1.0 when planted with broad bean at all three mixed ratio, and with wheat with 1∶1 and 1∶2, indicating that intra-specific competition was dominant. *RY* of *P. minor* was below 1.0 when planted with rape, indicating competition between two species was dominant. Competitive balance index (*CB*) between *P. minor* and native species was significantly greater than 0, implying that *P. minor* had a stronger competitive ability than native crops. However, when *P. minor* was planted together with rape under mixed ratio greater than 1∶1, *CB* between *P. minor* and rape was less than 1, rape became stronger than *P. minor*. Consequently, rape had a higher competitive ability than *P. minor*. The branch number, length of main spike, seed number of main ear, flag leaf area and biomass of *P. minor* significantly dropped when planted with rape. This suggested that it was possible to use rape to inhibit the expansion and outbreak of *P. minor*.

Key words *Phalaris minor* Retz., Wheat, Broad bean, Rape, Mixed planting, Morphological plasticity, Competitiveness
(Received Apr. 22, 2013; accepted Sep. 5, 2013)

生物入侵导致生态系统的破坏和生物多样性资源的丧失, 并造成巨大的经济损失, 受到国际社会的广泛关注[1−3]。在入侵地, 外来物种成功入侵需要不断适应新生境各种环境因素(生物因素和非生物因素)的变化。表型可塑性是指物种个体通过改变其化学、生理、发育、形态或者行为性状来适应环境条件的改变[4]。具有较高水平的表型可塑性是外来物种成功入侵的重要机制之一, 其能够扩大物种生态位, 显著提高物种在抑制生境中的适合度及其竞争能力[5−6]。

小子蘹草(*Phalaris minor* Retz.)为禾本科(Gramineae)蘹草属(*Phalaris*)一年生杂草, 原产于地中海地区, 现广泛分布于欧洲、亚洲、非洲、美洲和大洋洲的100多个国家和地区[7]。小子蘹草具有强繁殖能力和竞争能力, 与共存农作物激烈竞争光、肥和水等资源, 对农作物的产量和品质造成严重影响, 为世界公认冬春农田恶性杂草[8−11]。20世纪70年代小子蘹草随麦类引种传入中国, 现主要分布于我国云南省温带地区, 2002年被中华人民共和国国家环境保护总局列入我国主要外来入侵物种名录[12−13]。近年来小子蘹草在云南省中、东部地区呈现进一步扩散趋势, 并造成巨大的经济损失, 引起政府的高度关注[14−15]。为控制小子蘹草在入侵地的蔓延与危害, 国外学者针对小子蘹草的生物学特性、生态学特性以及防控技术等进行了大量研究, 但至今尚不能从根本上对其进行科学、有效地控制与管理[16−20]。

外来种入侵过程中, 表型可塑性提高了其环境的适应性, 使其能够充分利用入侵地的环境条件, 从而能在竞争中占据主导地位, 是外来种在入侵地成功入侵的重要因素之一[21−22]。在入侵地, 小子蘹草广泛分布于农田、荒地和林地等不同生境, 因此研究不同生境条件下小子蘹草的表型可塑性和种间关系, 对探索有效控制小子蘹草具有重要科学意义, 但国内目前尚少见相关文献的报道。本研究在温室条件下, 以云南省温带地区主要冬春农作物小麦、蚕豆和油菜作为供试作物, 采用de Wit法, 研究了小子蘹草分别在3种农作物及不同种植比例条件下, 其株高、分枝数、主穗长、主穗种子数、剑叶面积和生物量的变化以及种间竞争关系, 以期为农田生态系统提高对该物种的预警能力和控制能力奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验样地概况与试验材料特性

试验地位于昆明北郊云南省农业科学院日光温室(102°17′E, 25°48′N, 海拔1 964 m)。试验地土壤类型属于南方红壤, 肥力中等, 播前底肥施用量: 普钙750 kg·hm^{-2}, 尿素150 kg·hm^{-2}。土壤0~20 cm化学性质为: 有机质7.13 g·kg^{-1}, 全氮1.54 g·kg^{-1}, 全磷1.23 g·kg^{-1}, 全钾2.21 g·kg^{-1}, 速效氮93.48 mg·kg^{-1}, 速效磷70.88 mg·kg^{-1}, 速效钾121.67 mg·kg^{-1}, pH 7.61。后期追肥2次, 分别施尿素225 kg·hm^{-2}和150 kg·hm^{-2}, 浇水按正常田间管理。

供试小麦品种为“云选 2 号”, 弱春性; 蚕豆品种为“凤豆 6 号”; 油菜品种为“云油杂 2 号”; 均购于云南省农业科学院粮食作物研究所。小子蘹草种子 2012 年 4 月采自云南省保山市麦田, 室温保存至备用。2012 年 10 月在温室苗圃中分别播种小麦、蚕豆、油菜和小子蘹草种子, 播后 30 d 作为移植苗备用。

1.2 试验设计

2012年11月至2013年3月, 在昆明日光温室按de Wit [23]取代试验方法, 分别设置3种农作物(小麦、蚕豆和油菜)与小子蘵草混种, 种植密度为2∶1、1∶1、1∶2的混种试验及小子蘵草单种试验。试验采用完全随机设计, 各小区面积均为2.0 m^2(1 m×2 m), 每个小区种植总物种数量为120株, 每处理重复4次。小区之间设有1.5 m的隔离带。单种处理小区为同一物种种植方式, 混种处理小子蘵草与共生物种在小区中均匀分布。2012年11月上旬, 按照试验设计要求将供试的作物(小麦、蚕豆和油菜)与小子蘵草幼苗进行同期移植, 并保证每小区内同类物种的大小基本一致。幼苗移栽后的1周内每天10:00—15:00打开遮阴网和滴灌装置以保持土壤湿润, 提高幼苗植株的存活率, 并对未成活的幼苗及时补充移栽大小一致的植株。在生长过程中, 人工拔除其他植物。

1.3 测定项目及方法

2013年3月中旬, 于小子蘵草种子成熟期, 分别在各单一和混合种群中随机选取10株小子蘵草和共存物种植株, 将其连根挖出, 用水润湿后将根部泥土去除。测定小子蘵草的主茎长度与主穗长度(直尺, 精确度1 mm), 主穗种子数和分枝数(茎秆长度大于5 cm), 并用Li-3000A型叶面积仪测定主穗的剑叶面积。之后在80 ℃烘箱中将小子蘵草和小麦、蚕豆和油菜植株烘干至恒重, 用电子天平(精确度0.000 1 g)称量, 测定小子蘵草、小麦、蚕豆和油菜的生物量。

1.4 数据分析

采用相对产量(RY)[24]和竞争平衡指数(CB)[25]测量作物种类与小子蘵草间资源竞争利用效能和竞争影响, 生物量产量为整株植株干物质质量, 计算公式如下:

$$RY_a=Y_{ab}/Y_a \quad (1)$$

$$RY_b=Y_{ba}/Y_b \quad (2)$$

$$CB_a=\ln(RY_a/RY_b) \quad (3)$$

式中, a、b分别代表两物种名称, RY_a、RY_b分别为物种a和b在混种时的相对产量, Y_a、Y_b分别为物种a和b在单种时的单株产量(或单位面积产量), Y_{ab}、Y_{ba}分别为混种时物种a和b的单株产量。

RY值表明不同物种所经历竞争的类型, 通常单种种群的RY值为1.0。RY=1.0, 说明两物种种内、种间竞争相等, 即2个物种竞争力相同; RY>1.0, 表示种内竞争大于种间竞争; RY<1.0, 表示种间竞争大于种内竞争。

CB_a>0, 说明物种 a 的竞争能力比物种 b 强; CB_a=0, 说明物种 a 和物种 b 竞争能力相等; CB_a<0, 说明物种 a 的竞争能力比物种 b 弱; CB_a越大, 说明物种 a 的竞争能力越强。

采用 two-way ANOVA 法分析作物种类、混种比例以及作物种类×混种比例对小子蘵草的株高、分枝数、主穗长、主穗种子数、剑叶面积等的影响, 并采用 Tukey 法进行多重比较, 采用单一样本 t 测验分别比较了 RY 与 1、CB 与 0 的差异性, 测验各处理间的差异显著性情况。所有试验数据采用 DPS v9.01 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 作物种类及混种比例对小子蘵草株高的影响

研究结果表明, 混种种群中小子蘵草的株高均大于其单种种群; 同等条件下, 小子蘵草的株高在油菜混合种群中最大, 且显著大于小麦、蚕豆混合种群, 而小麦混合种群小子蘵草株高最低, 当小麦与小子蘵草的种植比例为 1∶1 与 1∶2 时, 小子蘵草株高与对照差异不显著。混合种群作物与小子蘵草的混种比例对小子蘵草的株高也产生不同影响, 小子蘵草的株高随其在混种种群中种植比例的增加而降低, 其中除蚕豆混合种群外, 小麦和油菜混种种群在最高和最低种植比例条件下小子蘵草的株高差异显著(图 1A)。二因素方差分析结果显示, 作物种类和种植比例对小子蘵草的株高产生明显影响, 其中作物种类和混种比例对小子蘵草株高的 P 值分别为 0.019 1 和 0.035 5, 影响显著, 但二者互作对小子蘵草株高的影响极显著(P<0.001)(表 1)。

2.2 作物种类及混种比例对小子蘵草分枝数的影响

研究结果表明, 混种种群小子蘵草的分枝数均小于其单种种群; 单种时, 小子蘵草的平均分枝数达 43.02 个·株$^{-1}$; 混种时, 随着小子蘵草种植密度的增加, 其分枝数逐渐增大。另外不同伴生物种对小子蘵草的分枝数也存在影响, 同等条件下小子蘵草的分枝数分别为: 与蚕豆混种>与小麦混种>与油菜混种。当伴生作物小麦和蚕豆与小子蘵草混种比例为 1∶1 与 1∶2 时, 其与单种时小子蘵草的分枝数差异不显著, 但显著大于油菜混合种群小子蘵草的分枝数, 而当蚕豆与小子蘵草的混种比例为 1∶1 时, 小子蘵草的分枝数最大, 但与对照差异不显著(图 1B)。通过二因素方差分析表明, 作物种类对小子蘵草的分枝数影响显著(P=0.036 8), 而混种比例对小子蘵草分枝数则无显著影响(P=0.066 1), 但作物种类与混种比例互作对小子蘵草分枝数的影响极显著(P<0.001) (表 1)。

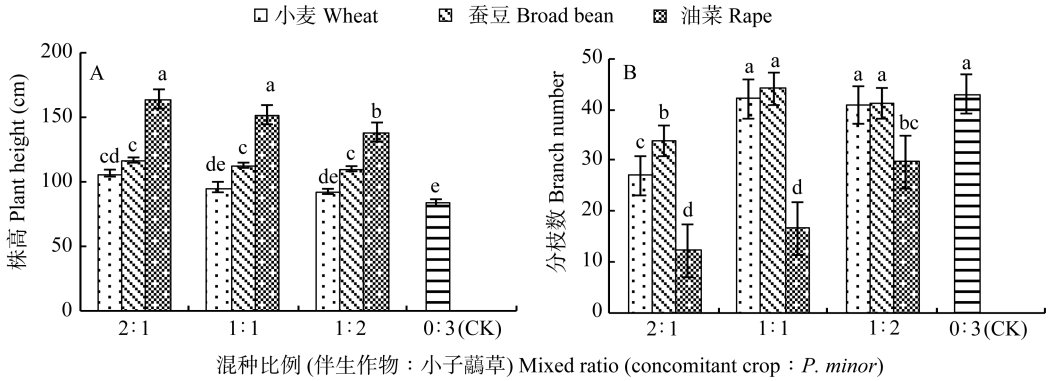


图 1 混种作物种类和混种比例对小子蘞草株高**(A)**和分枝数**(B)**的影响

Fig. 1 Plant hight (A) and branch number (B) of *Phalaris minor* Retz. planted with different crops under different mixed ratios

图中不同小写字母表示在 5%水平上差异显著，下同。Different small letters mean significant difference at 0.05 level. The same below.

表 1 混种作物种类和混种比例对小子蘞草生物学参数两因素方差分析

Table 1 Results of two-way ANOVA about effects of crop species and mixed ratio on biological parameters of *Phalaris minor* Retz.

参数 Parameter	差异来源 Source	*df*	均方 Mean square	*F*	*P*
株高 Plant height	混种作物种类 Mixed crop species	2	8 461.372	8.235	0.019 1
	混种比例 Mixed ratio	3	5 768.243	5.614	0.035 5
	混种作物种类×混种比例 Mixed crop species × mixed ratio	6	1 027.458	24.117	0.000 1
分枝数 Branch number	混种作物种类 Mixed crop species	2	1 344.049	6.016	0.036 8
	混种比例 Mixed ratio	3	921.524	4.125	0.066 1
	混种作物种类×混种比例 Mixed crop species × mixed ratio	6	223.420	28.728	0.000 1
主穗长 Main ears length	混种作物种类 Mixed crop species	2	26.146	7.759	0.021 7
	混种比例 Mixed ratio	3	14.522	4.309	0.060 8
	混种作物种类×混种比例 Mixed crop species × mixed ratio	6	3.370	19.460	0.000 1
主穗种子数 Seed number of main ear	混种作物种类 Mixed crop species	2	219 777.641	2 151.792	0.000 1
	混种比例 Mixed ratio	3	53 815.476	526.895	0.000 1
	混种作物种类×混种比例 Mixed crop species × mixed ratio	6	25 214.641	246.871	0.000 1
剑叶面积 Flag leaf area	混种作物种类 Mixed crop species	2	52.544	1 015.184	0.000 1
	混种比例 Mixed ratio	3	35.696	689.667	0.000 1
	混种作物种类×混种比例 Mixed crop species × mixed ratio	6	6.721	129.862	0.000 1
生物量 Biomass	混种作物种类 Mixed crop species	2	17.723	583.490	0.000 1
	混种比例 Mixed ratio	3	5.366	176.660	0.000 1
	混种作物种类×混种比例 Mixed crop species × mixed ratio	6	2.795	92.014	0.000 1

2.3 作物种类及混种比例对小子蘞草主穗种子数的影响

混种时，随着小子蘞草混种比例的增加，其主穗种子数也在逐渐增大。在小麦和蚕豆与小子蘞草的混种比例为 1∶2 时，其主穗种子数均大于对照，且蚕豆混合种群小子蘞草的主穗种子数与对照差异显著。同等条件下，油菜混合种群小子蘞草的主穗种子数显著小于小麦和蚕豆混合种群小子蘞草的种子数(图 2A)。研究结果表明，作物种类、混种比例及其二者互作对小子蘞草主穗的种子数均存在极显著影响(P<0.001) (表 1)。

2.4 作物种类及混种比例对小子蘞草主穗长度的影响

研究结果表明，混合种群除蚕豆与小子蘞草混种比例为 1∶2 外，其他不同比例混合种群小子蘞草的主穗长度均小于单种种群。小子蘞草的主穗长度随着其在混种种群中种植比例的增加而增大，且不同作物间也存在显著差异。同等条件下，蚕豆混合种群小子蘞草的主穗长度最大，而油菜混合种群小子蘞草的主穗长度最小。当小麦、蚕豆与小子蘞草的混种比例为 1∶1 和 1∶2 时，小子蘞草的主穗长度与对照差异不显著，但显著大于油菜混合种群和其他种植比例下的主穗长度(图 2B)。通过二因素方差分析表明，作物种类及作物种类与混种比例互作对小子蘞草的主穗长度具有显著和极显著影响(P<0.05 或 P<0.001)，但混种比例对小子蘞草主穗长度的影响不显著(P=0.060 8) (表 1)。

2.5　作物种类及混种比例对小子蘾草剑叶面积的影响

当小麦和蚕豆与小子蘾草混种比例为 1∶1 与 1∶2 条件下, 混种种群小子蘾草的剑叶面积与对照差异不显著, 但显著大于油菜混合种群小子蘾草的剑叶面积。同等条件下, 油菜地小子蘾草的剑叶面积显著小于小麦和蚕豆混合种群(图 3A)。由表 1 可知, 作物种类、混种比例及其二者互作对小子蘾草的剑叶面积均存在极显著影响(P<0.001)。二因素方差分析表明, 小子蘾草的剑叶面积也随着其在混种种群中种植比例的增加而增大, 且不同作物间也存在显著差异。

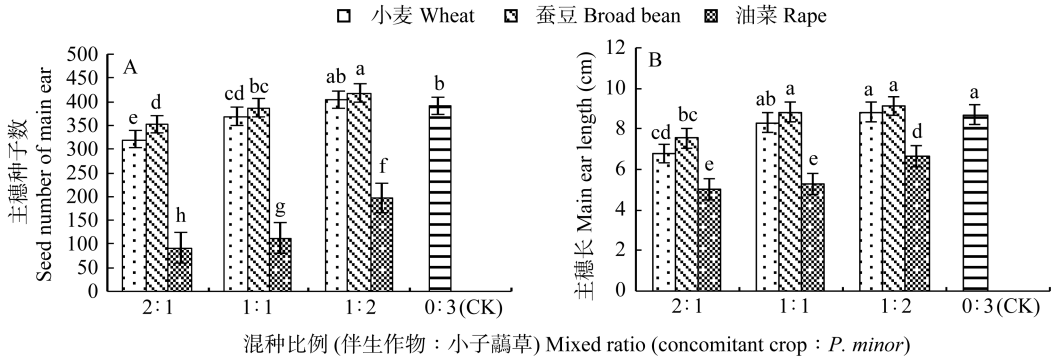


图 2　混种作物种类和种植比例对小子蘾草主穗种子数(A)和主穗长度(B)的影响

Fig. 2　Main ears seed number (A) and main ears length (B) of *Phalaris minor* Retz. planted with different crops under different mixed ratios

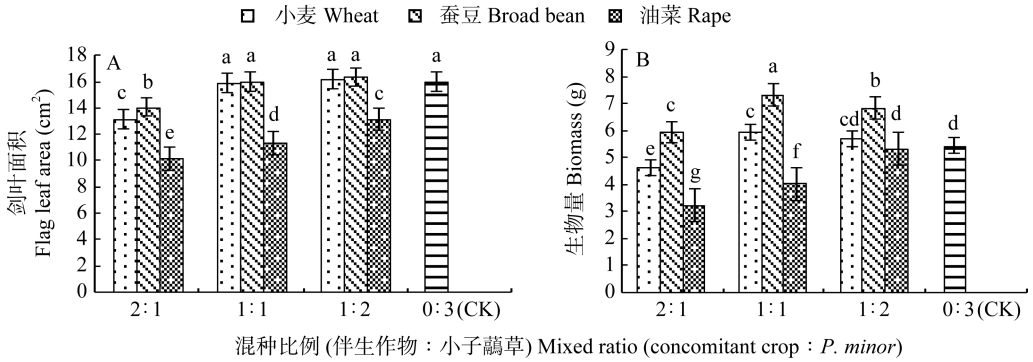


图 3　混种作物种类和种植比例对小子蘾草剑叶面积(A)和生物量(B)的影响

Fig. 3　Flag leaf area (A) and biomass (B) of of *Phalaris minor* Retz. planted with different crops under different mixed ratios

2.6　作物种类及混种比例对小子蘾草生物量的影响

单种时, 小子蘾草的生物量为 5.45 g·株$^{-1}$, 而油菜混合种群小子蘾草的生物量随其混种比例的增加而增大, 当混种比例为 2∶1 和 1∶1 时, 小子蘾草的生物量均显著小于对照; 而小麦和蚕豆混合种群, 小子蘾草的生物量则先增大, 后减小; 并在混种比例为 1∶1 时显著大于对照(图 3B)。二因素方差分析表明, 作物种类、混种比例及其二者互作对小子蘾草的生物量均存在极显著影响(P<0.001)(表 1)。

2.7　作物种类及混种比例与小子蘾草的竞争关系

不同混种比例下, 小麦、蚕豆和油菜的相对产量 RY 显著小于 1.0, 表明 3 种作物在混合种群中以种间竞争为主, 但小子蘾草的相对产量 RY 值随其与作物混种比例的增加而逐渐增大。其中油菜混合种群, 小子蘾草的相对产量 RY 值均小于 1.0, 表明在油菜地小子蘾草以种间竞争为主, 但在小麦混合种群, 当小麦与小子蘾草的播种比例达到 1∶1 时, 小子蘾草的 RY>1.0, 而各混种比例下与蚕豆混种, 其 RY 值均大于 1.0, 表明小子蘾草在小麦高种植比例时以种间竞争为主, 而蚕豆对小子蘾草的竞争较弱, 小子蘾草主要为种内竞争。小子蘾草与 3 种作物的混合种群中, 小子蘾草对小麦和蚕豆的竞争平衡指数(CB)均大于 0, 表明其对小麦、蚕豆具有很强的竞争能力, 但油菜在 2 倍或同等种植比例下, 其竞争能力强于小子蘾草(表 2)。

3　讨论和结论

外来物种对环境条件的适应性响应能力对其在入侵地成功入侵具有重要意义[21,26]。诸如温度、光周期、气候和其他竞争者等生态因子的异质性, 迫使入侵植物在形态、生理、生活史特征等方面发生可塑性变化[27–28]。国内目前对外来入侵植物的可塑

表 2 不同混种比例下不同作物种类与小子蘸草的相对产量与竞争平衡指数

Table 2 Relative yield and competitive balance index of crop species and *Phalaris minor* Retz. under different mixed ratios

项目 Item	植物种类 Plant species	混种比例(伴生物种：小子蘸草) Mixed ratio (crop species：*P. minor*)		
		2：1	1：1	1：2
相对产量 Relative yield	小子蘸草 *P. minor*	0.85±0.04b**	1.09±0.09a	1.04±0.06a
	小麦 Wheat	0.61±0.05a**	0.49±0.03ab**	0.38±0.03b**
竞争平衡指数 Competitive balance index	小子蘸草对小麦 *P. minor* to wheat	0.33±0.04c**	0.80±0.06b**	1.01±0.07a**
相对产量 Relative yield	小子蘸草 *P. minor*	1.09±0.02b	1.35±0.05a**	1.25±0.03a**
	蚕豆 Broad bean	0.43±0.04a**	0.36±0.05ab**	0.28±0.01b**
竞争平衡指数 Competitive balance index	小子蘸草对蚕豆 *P. minor* to broad bean	0.93±0.04 c**	1.32±0.05b**	1.50±0.06a**
相对产量 Relative yield	小子蘸草 *P. minor*	0.59±0.02c**	0.74±0.05b**	0.98±0.05a
	油菜 Rape	0.87±0.05a**	0.81±0.05ab**	0.66±0.03b**
竞争平衡指数 Competitive balance index	小子蘸草对油菜 *P. minor* to rape	–0.38±0.03c**	–0.09±0.02b*	0.39±0.03a**

“**”表示 *RY* 与 1 比较、*CB* 与 0 比较分别在 $P<0.001$ 水平差异显著；“*”表示 *CB* 与 0 比较在 $P<0.05$ 水平差异显著；同行数值后不同小写字母表示在 5%水平上差异显著。“**” shows significant difference between *RY* and 1 or *CB* and 0 at $P < 0.001$, respectively. “*” shows significant difference between *CB* and 0 at $P < 0.05$. Data within a line followed by different small letters are significantly different at 0.05 level.

性研究多集中在形态和生理可塑性上[24,27]。通过形态和生理可塑性变化，外来种在不同环境条件下对其生长、繁殖和维持等功能间进行资源分配的权衡(trade-off)，使其各功能分配达到最佳状态，进而提升种群的适合度[25,29]。本研究结果表明，不同的生长环境对小子蘸草的形态特征存在显著影响，如单生条件下，由于无其他种群的竞争压力，小子蘸草的株高小于各混生种群，但分枝数、主穗长度和剑叶面积均大于混生种群。而在油菜混合种群，由于油菜植株高大，为满足光照需求，小子蘸草通过减少其分枝数和种子数量等来提高植株的株高，使其株高显著大于其在蚕豆和小麦混合种群；而在蚕豆混合种群，由于蚕豆的种间竞争能力弱以及其固氮效应，小子蘸草通过降低株高，提高分枝数与主穗长度来增加其种子数量。另外在伴生农作物占主导优势的种群中，小子蘸草通过增加株高，降低分枝数、种子数量等形态特征的改变来取得种间竞争优势。

叶片是植物光合作用的主要场所，剑叶作为光合作用产物的主要形成源之一，是光合产物输向穗部的主要供应者，对物种产量的形成更具有突出作用。在将碳水化合物转运至种子的过程中，剑叶扮演着极其重要的角色，剑叶面积的大小是衡量植株生长状况和光能利用率的重要指标[30]。本研究发现作物种类、混种比例及其二者互作对小子蘸草的剑叶面积均存在极显著影响($P<0.001$)。同等条件下，油菜地小子蘸草的剑叶面积显著小于小麦和蚕豆混合种群，是油菜种群小子蘸草的种子数量少于蚕豆和小麦的主要原因之一。另外，随着小子蘸草在混合种群中混种比例的增加，其竞争能力也逐渐增强，表现为植株种子量的增多，其剑叶面积也随之增大，满足其种子的需求。

植物竞争是生态研究的重要领域，不同的物种具有不同的竞争策略，杂草与作物构成一个相互作用的生态竞争体系，物种间竞争能力除与土壤类型、水分、肥力等非生物因子相关外，竞争物种类型和种群密度常是影响物种竞争能力的重要因素[31−33]。在植物相对竞争能力预测中，植株生物量和形态特征常作为评价植物竞争能力的重要指标[34]。本研究中，各单一和混合种群小子蘸草的初始大小与重量、各处理的土壤肥力和气候环境基本一致，因此各混合种群小子蘸草生物量的差异主要体现了伴生物种小麦、蚕豆和油菜对小子蘸草竞争能力的差异。本研究结果表明，伴生物种小麦、蚕豆和油菜对小子蘸草的竞争能力存在较大差异。其中油菜对小子蘸草的竞争作用最强，蚕豆对小子蘸草的竞争能力最弱。小子蘸草的竞争平衡指数(*CB*)随其在混合种群中混种比例的增加而增大，说明其竞争能力随其种群密度的增加而增强，结果也证实了物种的种植密度对其竞争能力存在重要影响。

入侵植物小子蘸草对云南省冬春农作物，特别是麦类作物危害严重，威胁粮食生产安全，如何对其进行有效控制是人们关注的焦点。多年来，国内学者对小子蘸草进行了大量研究，并探讨了有关除草剂对其防控效果及作用机制，但至今并不能从根本上控制其在麦田的发生与危害[18−22]。究其本质原因为小子蘸草和麦类均为禾本科植物，二者生物学特性相似，生育期重叠，导致许多防治方法在麦田不能安全有效控制该草。探索通过综合治理技术控制农田杂草，即通过种植业结构的调整和耕作制度的改变控制入侵植物小子蘸草具有重要的科学和生

产意义。本研究结果表明，经济作物油菜对小子蘞草具有很强的竞争作用，高密度条件下显著抑制小子蘞草的分枝数和种子量，另外小子蘞草与油菜形态特征差异明显，防控也较为简单。因此本研究认为目前在小子蘞草发生危害严重的地区大面积推广种植油菜具有抑制小子蘞草的效果。

综上所述，本研究结果显示入侵植物小子蘞草具有很强的表型可塑性特性，且随作物种类的改变而变化；3 种混种农作物中，油菜对小子蘞草的竞争作用最强，小子蘞草在油菜混合种群中的分枝数、主穗长、主穗种子数、剑叶面积和生物量显著小于同等条件下另外两种混合种群及其单一种群的对应值，大面积种植可抑制小子蘞草种群的扩张与暴发，而蚕豆对小子蘞草的竞争作用最弱，大面积种植将加剧小子蘞草的发生危害。

参考文献

[1] 万方浩，郑小波，郭建英. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制[M]. 北京：科学出版社, 2005: 820
Wan F H, Zheng X B, Guo J Y. Biology and management of invasive alien species in agriculture and forestry[M]. Beijing: Science Press, 2005: 820

[2] Hawkes C V, Wren I F, Herman D J, et al. Plant invasion alters nitrogen cycling by modifying the soil nitrifying community[J]. Ecology Letters, 2005, 8(9): 976–985

[3] Traveset A, Richardson D M. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2006, 21(4): 208–216

[4] Lee C E. Evolutionary genetics of invasive species[J]. Trends Ecology and Evolution, 2002, 17(8): 386–391

[5] Agrawal A A. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species[J]. Science, 2001, 294(5541): 321–326

[6] Pan X Y, Geng Y P, Zhang W J, et al. Cover shift and morphological plasticity of invasive *Alternanthera Philoxeroides* along a riparian zone in south China[J]. Journal of Plant Ecology, 2006, 30(5): 835–843

[7] 李扬汉. 中国杂草志[M]. 北京：中国农业出版社，1998: 1297–1299
Li Y H. China weeds flora[M]. Beijing: China Agricultural Press, 1998: 1297–1299

[8] Om H, Kumar S, Dhiman S D. Biology and management of *Phalaris minor* in rice-wheat system[J]. Crop Protection, 2004, 23(12): 1157–1168

[9] Chhokar R S, Singh S, Sharma R K. Herbicides for control of isoproturon-resistant little seed canary grass (*Phalaris minor*) in wheat[J]. Crop Protection, 2008, 27(3): 719–726

[10] Cuthbertson A G S, Murchie A K. Economic spray thresholds in need of revision in northern Irish bramley orchards[J]. Biodiversity News, 2005, 32: 19

[11] Brar L S, Walia U S, Seema J. Characterization of isoproturon resistant *Phalaris minor* biotypes exposed to alternate herbicides under cropped and uncropped situations[J]. Indian Journal of Weed Science, 2002, 34: 161–164

[12] 赵国晶. 中国农田新纪录的两种禾本科杂草防除及利用[J]. 云南农业科技, 1988(1): 14
Zhao G J. Control and use of 2 new records weed in Chinese[J]. Journal of Yunnan Agricultural Science, 1988(1): 14

[13] 我国主要外来入侵种名录[EB/OL]. http://sts.mep.gov.cn/swaq/lygz/200211/t20021118_83385.htm, 2002
A list of main alien invasive species in China[EB/OL]. http://sts.mep.gov.cn/swaq/lygz/200211/t20021118_83385.htm, 2002

[14] 徐高峰，申时才，张付斗，等. 小子蘞草在云南省的地理分布、生物生态学特性及其发生特点[C]//中国植物保护学会成立 50 周年庆祝大会暨 2012 年学术年会论文集. 北京：中国农业出版社, 2012: 248–254
Xu G F, Shen S C, Zhang F D, et al. Geographic distribution, biological characteristics, ecological characteristics and occurrence characteristics of *Phalaris minor* Retz. in Yunnan Province[C]//2012 Annual Conference of China Society of Plant Protection. Beijing: China Agricultural Press, 2012: 248–254

[15] 徐高峰，张付斗，李天林，等. 奇异蘞草和小子蘞草生物学特性及其对小麦生长的影响和经济阈值研究[J]. 中国农业科学, 2010, 43(21): 4409–4417
Xu G F, Zhang F D, Li T L, et al. Biological characteristics, influence on growth to wheat and its economical threshold of *Phalaris paradoxa* L. and *Phalaris minor* Retz.[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(21): 4409–4417

[16] 徐高峰，张付斗，李天林，等. 环境因子对奇异蘞草和小子蘞草种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 31(7): 1458–1465
Xu G F, Zhang F D, Li T L, et al. Influence of environmental factors on seed germination of *Phalaris paradoxa* L. and *Phalaris minor* Retz.[J]. Acta Botanica Boreal-Occidentalia Sinica, 2011, 31(7): 1458–1465

[17] 徐高峰，申时才，张付斗，等. 两种外来入侵植物奇异蘞草和小子蘞草生物生态学特性及其防治[C]//农田杂草与防控. 第十届全国杂草科学大会论文集. 北京：中国农业出版社, 2011: 87–93
Xu G F, Shen S C, Zhang F D, et al. Biological characteristics, ecological characteristics and control technology of *Phalaris paradoxa* L. and *Phalaris minor* Retz.[C]//Farmland weeds and control technology. The Conference of the 10th National Weed Science Conference. Beijing: China Agricultural Press, 2011: 87–93

[18] Dhiman S D, Mohan D S R, Sharma H C. Studies on cultural methods of weed control in wheat[J]. Indian Journal of Agronomy, 1985, 30(1): 10–14

[19] Maryam K, Mahnaz K, Mahvash S. Systematic study of annual weed *Phalaris minor* Retz. (Poaceae) in Iran[J]. Pakistan Journal of Biological Sciences, 2007, 10(8): 1336–1342

[20] Malik R K, Singh S. Littleseed canary grass (*Phalaris minor*) resistance to isoproturon in India[J]. Weed Technology, 1995, 9(3): 419–425

[21] 宫伟娜，万方浩，谢丙炎，等. 表型可塑性与外来入侵植物

的适应性[J]. 植物保护, 2009, 35(4): 1–7
Gong W N, Wan F H, Xie B Y, et al. Phenotypic plasticity and adaptability of the invasive alien species[J]. Plant Protection, 2009, 35(4): 1–7

[22] 蒋智林, 刘万学, 万方浩, 等. 植物竞争能力测度方法及其应用评价[J]. 生态学杂志, 2008, 27(6): 985–992
Jang Z L, Liu W X, Wan F H, et al. Measurements of plant competition ability and their applications: A review[J]. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(6): 985–992

[23] De Wit C T. On competition[M]. Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekigen, 1960: 1–82

[24] Sultan S E. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth[J]. Ecology, 2001, 82: 328–343

[25] Wilson J B. Shoot competition and root competition[J]. Journal of Applied Ecology, 1988, 25(1): 279–296

[26] Sultan S E. Phenotypic plasticity and plant adaptation[J]. Acta Botanica Neerlandica, 1995, 63: 383

[27] Matesanz S, Gianoli E, Valladares F. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants[J]. Annals of the New York Academy of Sciences, 2010, 1206: 35–55

[28] 李军乔. 氮素对蓖麻克隆构型的可塑性反应[J]. 中国生态农业学报, 2006, 14(3): 61–63
Li X J. Plasticity of clonal architecture of juema in response to nitrogen element[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2006, 14(3): 61–63

[29] Cheplick G P. Life history trade-offs in *Amphibromus scabrivalvis* (*Poaceae*): Allocation to clonal growth, storage, and cleistogamous reproduction[J]. American Journal of Botany, 1995, 82(5): 621–629

[30] Baldwin I T, Schmelz E A. Constraints on an induced defense: The role of leaf area[J]. Oecologia, 1994, 97(3): 424–430

[31] Keddy P, Nielsen K, Weiher E, et al. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants[J]. Journal of Vegetation Science, 2002, 13(1): 5–16

[32] 毛瑢, 曾德慧. 农林复合系统植物竞争研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(2): 379–386
Mao R, Zeng D H. Research advances in plant competition in agroforestry system[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2009, 17(2): 379–386

[33] Watkinson A R. Density-dependence in single-species populations of plants[J]. Journal of Theoretical Biology, 1980, 83(2): 354–357

[34] Gaudent C L, Keddy P A. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits[J]. Nature, 1988, 334(6179): 242–243