

水曲柳苗木地下竞争与地上竞争的定量研究

王政权¹, 王军邦^{1,2}, 孙志虎¹, 范志强¹, 韩有志¹

(1. 东北林业大学森林资源与环境学院, 哈尔滨 150040, 2. 浙江大学农业生态研究所, 杭州 310092)

摘要:对 3 种密度进行栽培试验, 利用通径分析的方法, 研究了水曲柳地下竞争和地上竞争的关系及对总竞争的影响。结果表明, 水曲柳苗木的地下部分生物量、地上部分生物量和总生物量与营养空间有密切关系。随着苗木空间距离增加, 由生物量计算的竞争指数下降。在同一密度条件下, 地下竞争指数明显大于地上竞争指数。由于地下生长与地上生长的相互作用, 各竞争指数之间具有明显的相关性。但是地下竞争和地上竞争对总竞争的影响是不同的, 通径分析可以定量的区分地下竞争和地上竞争的相对大小。地下竞争对总竞争的直接作用范围在 0.5543~0.7426 之间, 明显大于地上竞争对总竞争的直接作用(0.2851~0.5282)。随着距离的增加, 单株苗木的生长空间加大, 地上部分的竞争作用增加, 地下部分的竞争程度减弱。但是, 地下根系的竞争在水曲柳苗木总的竞争中占有重要地位。

关键词:水曲柳; 地下竞争; 地上竞争; 通径分析

Quantitative study of below- and above-ground competitions in mandchurican ash seedlings

WANG Zheng-Quan¹, WANG Jun-Bang^{1,2}, SUN Zhi-Hu¹, FAN Zhi-Qiang¹, HAN You-Zhi¹

(1. School of Forest Resource and Environment, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. Institute of Agroecology, Zhejiang University, Hangzhou 310092, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(8): 1512~1518.

Abstract: Competition among individual trees in a stand is an important ecological and physiological feature in term of its role on the pattern of carbon allocation and productivity. Competition happens between above- and bellow-ground parts of trees for light and soil resources. Some species are stranger above-ground competitors, some others are more able with their below-ground parts. Both above- and bellow-ground competitions vary with stand densities, development stage, and the allocation of available resources to above- and below-ground spaces. Quantitative study on the contribution of below- and above-ground competitions to general competition among trees is challenging, and is much more important for understanding the pattern of carbon allocation and productivity in forest stands. To quantify the competition from above- and bellow-ground among individual plants, we conducted an experiment with seedlings of Mandchurican ash (*Fraxinus mandshurica* Rupr.). Seedlings were grown in sandboxes with three spacing (20, 30, and 40cm, respectively) for 3 years, path analysis was employed to study both

基金项目:国家重点自然科学基金资助项目(30130160); 国家重点野外科学观测实验站帽儿山站资助项目(2001CCBOO600), 国家“十五”科技攻关资助项目(2002BA515B0503)

收稿日期:2002-01-27; **修订日期:**2003-05-10

作者简介:王政权(1956~), 男, 黑龙江哈尔滨市人, 博士, 主要从事森林资源培育与森林生态研究。E-mail: wzqsily@mail.nefu.edu.cn

Foundation item: The Key Natural Science Foundation of China(No. 3013160), National Field Experiment Foundation of Maershan Station (No. 2001CCBOO600) and the National Key Project of China (No. 2002BA515B0503)

Received date:2002-01-27; **Accepted date:**2003-05-10

Biography:王政权, Ph.D., Professor, main research field: silviculture and forest ecology. E-mail: wzqsily@mail.nefu.edu.cn

relationship between below- and above-ground competitions, and their contribution to general competitions among individual seedlings.

The results show that there were close relationships between root mass, shoot mass and total mass of ash seedlings and the growing space. With wider spacing, the average increment of fine roots, coarse roots, and shoots of the seedlings was relatively higher than that with narrow spacing, and the biomass of each component was greater. As the distances among individual seedlings extended from 20cm to 30cm, and 20cm to 40cm, the fine root mass and leaf mass increased by 25.0% and 28.9%, 28.8% and 47.1%, respectively, suggesting that fine roots and leaves were sensitive to spacing.

The competition index, calculated by root mass, shoot mass and total mass, decreased as the spacing increased. The index of above- and below-ground competition decreased by 14.62% and 14.24%, respectively, as the spacing varied from 20cm to 30cm, 15.75% and 38.80% from 20cm to 40cm. At the same spacing level, below-ground competition was greater than above-ground competition, the competition index were over 30% higher with below-ground competition index in all the three spacing levels.

Significant correlation was found among below-ground, above-ground, and general competition. The below- and above-ground competitions comprised about 95% of the general competition, involving direct and indirect competitions. Coefficients of path analysis, in three spacing levels, showed that the direct influence intensity of below-ground competition on general competition was from 0.5543 to 0.7426, and correspondingly, 0.2851 to 0.5282 for the above ground competition. In all the three spacing levels, below-ground competition contributed a larger proportion to general competitions. Mean direct effect of below-ground competition was much higher than that of above-ground competition in term of their path coefficient (i. e. , 0.7405, and 0.2883, respectively). The relatively higher ratio of fine root mass to leaf mass in narrower spacing level suggested that more carbon be allocated to fine roots, this might be important to understand the intraspecific competition.

Key words:*Fraxinus mandshurica*; below-ground competition; above-ground competition; path analysis
文章编号:1000-0933(2003)08-1512-07 中图分类号:Q145,S718 文献标识码:A

林木种内种间关系主要是通过地下根系与土壤之间的物理过程、化学过程和生物过程表现出的竞争关系^[1],是林木间重要的生态学现象。竞争主要发生在相邻的树木之间,包括地上部分对光资源和地下部分对土壤资源竞争^[2,3],因此,竞争的结果导致植株C分配^[4]和生物量变化^[5],其实质上是地上竞争和地下竞争的综合反映^[6]。以往的研究主要通过林木地上指标的测定,如胸高直径或断面积等建立竞争指数模型^[3],分析林木间的竞争关系和特点。但是,有些树种对地上光资源竞争敏感,另一些树种对地下土壤资源的竞争敏感^[5],同一树种的地下竞争和地上竞争作用又随时间而改变^[6],导致竞争现象的复杂性^[7]。目前的研究表明,地下竞争与地上竞争具有重要的联系^[6,8]。对于森林,地下竞争过程在某种条件下是重要的竞争过程^[7~9],树木根系吸收养分和水分的能力直接影响C的地上和地下分配格局^[10],进而影响森林生态系统的生产力^[11]。在竞争现象的研究中区别地下竞争和地上竞争作用大小及相对重要性,对了解林木竞争过程、揭示竞争机理具有重要的理论意义^[1,12]。

鉴于地下竞争的研究有相当大的难度,目前采用地上部分指标的竞争模型忽视了地下根系竞争的作用,均不能区分地下竞争和地上竞争的影响^[7]。在控制栽培试验的基础上,如何定量地分析地下竞争、地上竞争对总竞争的影响是区分地下竞争和地上竞争的关键^[1]。水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)是我国东北地区重要的工业用材树种,水曲柳与落叶松混交可明显地提高水曲柳的生长。本研究的主要目的是通过水曲柳不同密度的栽培试验,建立地上和地下竞争指数模型,并利用通径系数(Path coefficients)定量地分析水曲柳在种内竞争过程中地下竞争和地上竞争的大小、两者之间的关系及对总竞争的贡献。

1 研究方法

1.1 栽培试验

研究地点设置在东北林业大学帽儿山实验林场尖砬沟森林培育试验站。1997 年 5 月中旬在沙池(长 20m,宽 10m,沙层厚 1m)中,分 6 个小区,栽植 1 年生的水曲柳苗木。株行距分别为 20cm×20cm(64 株)、30cm×30cm(36 株)、40cm×40cm(25 株),各重复 2 次。栽植经过缓苗期后,每天人工浇水 2 次,每 15d 在苗木茎基部施颗粒状氮磷钾复合营养肥 1 次,每个小区 500g。1999 年 9 月上旬将每株苗木编号后,测苗高,将整株苗木全部挖出,分别叶、茎、粗根、细根($\leq 2\text{mm}$)称鲜重。在每一小区中,取出 4 株苗木的各部分生物量烘干,称其叶、茎、粗根、细根的干重。然后,计算含水率,最后得到每一株苗木的各部分生物量及总生物量。

1.2 确定竞争指数

在林木竞争研究中,用于构造竞争指数的生长指标较多,如胸径、树高、冠面积、生物量等。较大的植株在竞争中常常占有较多的资源^[9],为了分析地下竞争和地上竞争的关系,本研究采用生物量指标和 Weiner 提出的干扰指数^[2]计算地下竞争、地上竞争及总竞争。地下竞争指数(IR)、地上竞争指数(IC)和总竞争指数(IT)分别以竞争木的根系生物量(MR)、地上物量(MC)和总生物量(MT)与竞争木和对象木间的距离(D)之比表示

$$IR = \sum_{j=1}^n \frac{MR_j}{D_{ij}} \tag{1}$$

$$IC = \sum_{j=1}^n \frac{MC_j}{D_{ij}} \tag{2}$$

$$IT = \sum_{j=1}^n \frac{MT_j}{D_{ij}} \tag{3}$$

式中, i 表示第 i 株对象木, j 表示第 j 株竞争木; D_{ij} 表示对象木 i 与竞争木 j 之间的线性距离; n 表示竞争木个数,实际计算中取 8,即以对象木周围最近 8 株木为竞争木,边缘木计算时取 5,顶点上的边缘木计算时取 3。要说明的是这 3 种竞争指数是相对的,如 IR 计算的地下竞争指数除了地下竞争外,还间接地包含了地上竞争的部分信息,但是以地下竞争为主。

1.3 通径系数计算

定量研究地下竞争、地上竞争与总竞争的关系,关键是建立其关系模型。但是,根系生长与地上部分的生长具有重要的相关性,地下竞争过程与地上竞争过程不是独立的^[1],因此,不满足回归分析的假设条件。在建立生长-竞争模型时要考虑自变量因子间的相关性问题。通径分析是一种充分地考虑了自变量因子间的相关性问题的分析方法^[13]。在通径分析中,通径系数表示自变量对因变量影响大小,可以有效地表示相关的自变量分别对因变量的直接和间接影响^[14]。在本研究中,以计算出的地下竞争指数和地上竞争指数为自变量,以总竞争指数为因变量,计算它们之间的通径系数。利用通径系数可定量地分析出水曲柳地下竞争、地上竞争对总竞争的影响程度。

2 研究结果

2.1 水曲柳各部分生物量

林木间的竞争大小与个体间的空间距离(即密度)有关,密度是影响林木生长的重要因子^[15]。沙池栽培试验表明,随着密度的减小,水曲柳苗木的细根、粗根、茎和叶的生长增加,导致地下和地上生物量增加(表 1)。在 3 种密度的试验中,株行距由 20cm 扩大 0.5 倍(30cm)时,细根、粗根、茎和叶生物量组分平均增加 27.9%,其中细根和叶的生物量分别增加 25.0%和 28.9%,地上部分生物量增加(29.2%)大于地下部分(26.9%)。株行距由 20cm 扩大 1 倍(40cm)时,上述各生物量组分平均增加与株行距扩大 0.5 倍时接近(26.0%),其中细根(28.8%)和叶(47.1%)增加最明显。说明细根和叶对密度的反应比较敏感,苗木间的竞争作用影响了地下和地上部分生长。而株行距由 30cm 增加到 40cm 时,除叶生物量明显增加外,各生物量组分平均变化不明显。表明密度在一定的范围内才表现出竞争作用,影响地上部分和地下根系的生

长。超出一定空间范围,苗木间的竞争作用减弱或不存在。但是在密度降低时(株行距 40cm),各生物量组分的变异增大(表 1)。表明苗木间的竞争作用减弱的时候,个体间的生长差异显现出来。在高密度时,影响生物量分配的主要是外部因素,如养分、水分和生长空间。低密度时,外部因素成为次要因素,而个体的内部因素,如根系吸收养分和水分的能力、C 的分配格局、甚至个体遗传差异等,成为影响生物量分配的主要因素。

表 1 水曲柳苗木(4 年生)不同栽植密度的生物量干重(克/株)统计(括号内数字为标准误)

Table 1 Mean mass of Manchurian ash seedlings (4 year old) in different densities in this experiments (SD in parentheses)

株距 Distances in seedlings (cm)	总生物量 Total mass (g)	地上生物量 Above-ground mass (g)	地下生物量 Below-ground mass (g)	茎生物量 Stem mass (g)	叶生物量 Leaf mass (g)	粗根生物量 Coarse root mass (g)	细根生物量 Fine root mass (g)	样本数 Sample size
20	170.94 (86.15)	86.33 (45.65)	84.61 (28.27)	51.77 (28.21)	34.55 (20.09)	52.49 (21.73)	32.12 (12.97)	124
30	220.72 (96.17)	104.99 (37.47)	115.73 (28.71)	56.34 (24.61)	48.65 (17.14)	72.89 (19.11)	42.84 (18.33)	69
40	242.87 (112.36)	124.02 (63.15)	118.85 (54.28)	58.71 (34.65)	65.31 (37.94)	63.73 (35.58)	55.12 (21.59)	47
平均	202.36 (92.74)	104.05 (50.54)	98.31 (37.68)	55.61 (29.52)	44.63 (26.64)	60.56 (25.89)	37.74 (17.51)	240
Mean								

2.2 水曲柳地上、地下和总竞争指数

林木间的竞争结果导致生长下降和生物量的减少,通过竞争指数的大小可以反映竞争的强弱^[2,16]。根据竞争指数(公式(1),(2)和(3))计算水曲柳苗木地上、地下和总竞争指数表明,不同密度条件下地上、地下和总竞争指数具有较大的差异(表 2)。对同一竞争指数指标,随着密度的降低和空间距离的增大,竞争指数明显减小,其中株距由 20cm 增加到 30cm,地上竞争指数和地下竞争指数分别减小 14.62%和 14.24%,株距由 20cm 增加到 40cm 时,分别减小 15.75%和 38.80%。在同一密度条件下,地下竞争指数明显大于地上竞争指数,其中株距 20cm 时,地下竞争指数高于地上竞争指数 35.53%,株距 30cm 时高于 35.82%,株距 40cm 时,两者接近,地下竞争指数平均高出地上竞争指数 30%左右。但是,简单相关分析表明地下竞争和地上竞争不是独立的,它们与总竞争之间具有明显的相关性(表 3),显然是由于它们各部分生长(如生物量)之间相关的缘故^[17]。

2.3 地下竞争、地上竞争对总竞争的通径分析

在总竞争中,通过单变量的线性回归分析,由相关系数和决定系数的大小确定地下竞争或地上竞争对总竞争的影响程度,特别是决定系数能够比较准确地说明哪一部分的竞争在总竞争中所占的比例的大小。当同时考虑地下竞争和地上竞争对总竞争的共同影响时,得到的相关系数或决定系数包含地下竞争和地上竞争共同的作用(表 4)。由表 4 可以看出,在水曲柳苗木的总竞争中,平均 95%左右的竞争来自于地下竞争和地上竞争。地下竞争(或地上竞争)对总竞争的影响,既有直接作用又有间接作用^[5,6]。但是从回归分析中的决定系数不能区分地下竞争、地上竞争对总竞争的影响。

通径分析能够有效地描述变量间的直接作用和间接作用及相互关系^[18],而且可以定量的表示水曲柳

表 2 水曲柳苗木(4 年生)不同栽植密度条件下竞争指数(括号内数字为标准误)

Table 2 Competition index of Manchurian ash seedlings (4 year old) in different densities in this experiment (SD in parentheses)

株距 (cm) Distances in seedlings	地上竞争 指数 IC	地下竞争 指数 IR	总竞争 指数 IT	样本 数量 Sample size
20	8.882 (2.82)	13.778 (3.37)	44.636 (11.27)	124
30	7.583 (2.97)	11.816 (4.24)	37.941 (13.27)	69
40	7.483 (3.58)	8.431 (3.35)	27.089 (11.75)	47
平均 Mean	8.256 (3.05)	11.967 (4.33)	39.274 (13.63)	240

苗木地下竞争、地上竞争对总竞争作用程度(表 5)。通径分析显示,3 种不同密度条件,地下竞争对总竞争的直接作用范围在 0.5543~0.7426 之间,明显大于地上竞争对总竞争的直接作用(0.2851~0.5282)。这说明地下根系的竞争在水曲柳苗木总的竞争中占有重要地位。当直接作用较大时,其相对作用较小。由通径系数的变化可以看出,随着距离的增加,单株苗木的生长空间加大,地上部分直接的竞争作用增加,地下部分的直接竞争程度减弱。在苗木处于高密度(株距 20cm)生长时,地下竞争的直接作用较大(0.7426,占 79%),间接作用相对较小(0.1931,占 21%),在地上竞争中通过根系的间接竞争作用(0.5030,占 64%)明显高于直接竞争作用(0.2851,占 36%)。低密度(株距 40cm)时,地下竞争的直接(0.5543,占 63%)和间接作用(0.3325,占 37%)与地上竞争的直接(0.5282,占 61%)和间接作用(0.3385,占 39%)比较接近。说明高密度条件下,苗木之间竞争激烈,植株生长下降,低密度条件下竞争减弱,植株生长增加。如果不考虑密度因素,从平均角度来看,地下部分直接竞争作用(0.7405)也是明显大于地上部分直接竞争作用(0.2883)。通径分析和通径系数的大小,为定量地区分地下竞争和地上竞争的大小及对总竞争的影响程度提供了重要信息。

表 3 水曲柳苗木(4 年生)不同密度条件下竞争指数之间、生物量之间的相关系数

Table 3 Correlation coefficients of Manchurian ash (4 year old) among competition index,among biomass in different densities in this experiment

竞争指数 Competition index	总竞争指数 <i>IT</i>	地上竞争指数 <i>IC</i>	地下竞争指数 <i>IR</i>	生物量 Mass	总生物量 Total mass	地上生物量 Above-ground mass	地下生物量 Below-ground mass
总竞争指数 <i>IT</i>	1.0000 ⁽¹⁾			总生物量	1.0000 ⁽¹⁾		
	1.0000 ⁽²⁾			Total mass	1.0000 ⁽²⁾		
	1.0000 ⁽³⁾				1.0000 ⁽³⁾		
	1.0000 ⁽⁴⁾				1.0000 ⁽⁴⁾		
地上竞争指数	0.7881 * *	1.0000		地上生物量	0.9529 * *	1.0000	
<i>IC</i>	0.9744 * *	1.0000		Above-ground	0.8294 * *	1.0000	
	0.8667 * *	1.0000		mass	0.9630 * *	1.0000	
	0.8909 * *	1.0000			0.8742 * *	1.0000	
				地下生物量	0.8718 * *	0.6821 * *	1.0000
地下竞争指数	0.9357 * *	0.6773 * *	1.0000	Below-ground	0.8088 * *	0.7559 * *	1.0000
<i>IR</i>	0.9909 * *	0.9390 * *	1.0000	mass	0.9495 * *	0.8299 * *	1.0000
	0.8768 * *	0.6106 * *	1.0000		0.8024 * *	0.7327 * *	1.0000
	0.9751 * *	0.8136 * *	1.0000				

注:表中(1)、(2)、(3)、(4)分别表示株行距为 20cm、30cm、40cm 和平均条件下的水曲柳苗木各组分的竞争指数和各组分生物量间的相关系数 The parenthesis numbers, (1)、(2)、(3)and (4) in Table 3, are correlation coefficients among the competition index, among the biomass components of Manchurian ash seedlings in three planting distances, 20cm、30cm and 40cm, and total means respectively; * * 表示差异极显著 Shown the correlation coefficients are significant differences at $p=0.01$

表 4 不同密度条件下,水曲柳苗木(4 年生)地下竞争指数、地上竞争指数与总竞争指数之间的回归分析

Table 4 Regression models of Manchurian ash (4 year old) total competition index with both above-and belowground Competition index in different densities in this experiments

株行距 Distances in seedlings (cm)	回归方程 Regression models	R^2	$P_{(IR)}$ 值 $P_{(IR)}$ value	$P_{(IC)}$ 值 $P_{(IC)}$ value	样本数 Sample size
20	$IT=1.0926+2.1962IR+1.4980IC$	0.9335	$P_{IR}<0.0000$	$P_{IC}<0.0000$	124
30	$IT=1.6348+1.9369IR+1.7685IC$	0.9600	$P_{IR}<0.0000$	$P_{IC}<0.0000$	69
40	$IT=0.9378+2.5899IR+0.9083IC$	0.9871	$P_{IR}<0.0000$	$P_{IC}<0.0000$	47
平均距离 Mean distances	$IT=0.5947+2.3367IR+1.2979IC$	0.9651	$P_{IR}<0.0000$	$P_{IC}<0.0000$	240

表 5 不同密度条件下,水曲柳(4 年生)地下竞争、地上竞争对总竞争的通径系数

Table 5 Path coefficient analysis of Manchurian ash (4 year old) with both above- and below-ground competitions in different densities in this experiments

株行距(cm)		地上竞争	地下竞争	总竞争	株行距(cm)		地上竞争	地下竞争	总竞争
Distance in seedlings		IC	IR	IT	Distance in seedlings		IC	IR	IT
20	地上竞争 IC	0.2851	0.5030	0.7881	40	地上竞争 IC	0.5282	0.3385	0.8667
	地下竞争 IR	0.1931	0.7426	0.9357		地下竞争 IR	0.3225	0.5543	0.8768
30	地上竞争 IC	0.3717	0.6027	0.9744	平均	地上竞争 IC	0.2883	0.6025	0.8900
	地下竞争 IR	0.3490	0.6419	0.9909	Mean	地下竞争 IR	0.2346	0.7405	0.9751

3 讨论

3.1 竞争指数模型 本研究采用生物量指标来计算竞争指数,主要是考虑在苗期个体大小最能反映生长状态和在竞争环境中的作用。植株各部分的生长具有相关性,尤其是地下部分的生长与地上部分的生长相关性更明显^[4,8,17]。用地下根系生物量和 Weiner 干扰指数^[2]模型计算的地下竞争指数,除了主要表示地下根系间的竞争状态之外,还包括地上部分竞争的影响,计算的地上竞争指数也同样包括地下部分竞争的影响。总竞争指数包括地下和地上竞争两部分,但由表 2 看出,总竞争指数不是地下竞争指数和地上竞争指数简单相加。总竞争指数往往大于地下竞争指数和地上竞争指数之和,这种现象 Cahill 解释为地下竞争地上竞争合并的“放大作用”^[1],初步认为是由地下竞争和地上竞争的相互干扰、以及地下竞争的对称性和地上竞争的非对称性引起的。

3.2 地下竞争和地上竞争的区分 虽然生态学家早就认识到植物群落中存在着地下竞争和地上竞争问题^[5,19],但是在总的竞争中如何区分地下竞争和地上竞争的作用,始终是植物竞争研究中的难题^[1,4]。单独考虑地下竞争(或地上竞争)对总竞争的影响程度,通过一元线性回归分析很容易得到定量结果。这种方法得到的地下、地上对总竞争影响不具有可加性。因此,不能区别两者对总竞争的影响有多大,必须同时考虑地下竞争和地上竞争对总竞争的影响^[20]。以总竞争指数(IT)为因变量、地下竞争指数(IR)和地上竞争指数(IC)为自变量,建立的二元线性回归模型(表 4),如果仅从回归系数方面也不能准确地表示地下竞争(或地上竞争)对总竞争影响的大小。但是通径分析的方法能够有效地估计出地下竞争或地上竞争(IR 或 IC)对总竞争(IT)的直接影响和间接影响,这样可以比较地下竞争和地上竞争在总竞争的重要性,从而为区分地下竞争和地上竞争提供了重要参考。

3.3 通径系数的意义 通径系数的统计意义实质是自变量标准化变换后的偏回归系数,它最重要的意义是能够描述自变量对因变量影响的大小。通径系数是一个相对数,在竞争研究中表示直接竞争作用的大小^[18]。通径系数都小于相关系数,原因是在竞争关系中除了直接竞争关系外,还有间接竞争关系。通径系数之间的比较,表示两种竞争对总竞争的直接贡献率大小,并证实哪一种竞争在总竞争中占主导地位。通径系数的变化,反映直接竞争作用的变化。在不同密度竞争试验中,由通径系数变化的分析,可以定量地了解地下根系竞争和地上部分竞争的状态,因此,通径分析为植物群落的地下竞争和地上竞争提供了一条有效途径。

4 结论

4.1 苗木的生长与空间距离有密切关系。试验表明,水曲柳苗木在高密度条件下,由于竞争的作用,植株生长下降,导致各部分生物量减少。水曲柳苗木的细根生物量和叶生物量对密度反应比较敏感,表明地下和地上营养空间的大小对水曲柳苗木生长具有重要意义。

4.2 在 3 种密度的试验中,各竞争指数之间具有明显的相关性。由根系生物量计算的地下竞争指数均大于由地上生物量计算的地上竞争指数,两者相加不等于总的竞争指数。对水曲柳而言,地下根系的竞争在总竞争中占有重要地位。

4.3 通径分析参考数据 通径分析方法可以定量地区分地下竞争和地上竞争的大小。尤其是通径系数,直接地表示地下竞争或地上竞争对总竞争的作用程度。通径系数在不同密度中的变化能够反映苗木在不同生长环境中

的竞争状态,为有效地分析植物群落地下根系竞争和地上部分竞争提供了重要信息。

References :

[1] Cahill J E. Fertilization effects on interactions between above-and belowground competition in an old field. *Ecology*, 1999, **80**(2): 466~480.

[2] Weiner J. Neighborhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *Journal of Ecology*, 1984, **72**(2): 183~195.

[3] Weiner J, Wright D B, and Castro S. Symmetry of below-ground competition between *Kochia scoparia* individuals. *Oikos*, 1997, **79**(1): 85~91.

[4] Weiner J. How competition for light and nutrients affects size variability in Ipomoea Tricolor Populations. *Ecology*, 1986, **67**(5): 1425~1426.

[5] Casper B B and Jackson R B. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, **28**:545~570.

[6] Wilson J B. Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology*, 1988, **25**(2): 279~296.

[7] Aerts R R, Boot G A and van der Aert P J. The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia*, 1991, **87**(4): 551~559.

[8] Newton P F and Jolliffe P A. Aboveground modular component responses to intraspecific competition within density-stressed black spruce stands. *Can. J. For. Res.*, 1998, **28**(11): 1587~1610.

[9] Caldwell M. M. Exploiting nutrients in fertile soil microsites. In Caldwell M M and Pearcy R W ed *Exploitation of environmental heterogeneity by plant. Ecophysiological processes above- and below-ground*. New York; Academic, 1994. 325~347

[10] Burton A J, Pregitzer K S and Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern Hardwood forests. *Oecologia*, 2000, **125**(3):389~399.

[11] Law B E, Thornton P E, Irvine J, *et al* . Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages. *Global Change Biology*, 2001, **7**(5):755~777.

[12] Wang Z Q, and Zhang Y D. Study on the root interactions between Fraxinus mandshurica and Larix gemelini. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(6): 346~350.

[13] Liu L F, Mao S X and Huang Y Z. *The quantitative genetics of crop*. Beijing: Agriculture Press, 1984. 45~98.

[14] Chen Q . The application of path coefficient analysis and its in forestry test statistic analysis. *Yunnan Forestry Science and Technology*, 1996, **74**(1): 54~61.

[15] Oliver C D and Larson B C. *Forest Stand Dynamics*. McGraw-Hill, Inc. New York, 1990.

[16] Weiner J. A neighborhood model of annual-plant interference. *Ecology*, 1982, **63**(4): 1237~1241.

[17] Wang Z Q, Zhang Y J and Tan Xiufeng. Root-shoot relationships of Fraxinus mandchurica. *Journal of Forest Research*, 1999, **10**(1): 7~11.

[18] Sun S C, and Qian N B . Path analysis of morphological parameters of Convolvulus tragacuthoides population and individual biomass modeling of subshrubs. *Chinese of Applied Ecology*, 1999, **10**(2):155~158.

[19] Caldwell M M. Root development and functions, effects of physical environment. In: Gregory P J, Lake J V and Rose D A ed. *Root system competition in natural communities*. Cambridge University Press. Combridge, UK, 1987. 167~185.

[20] Wang Z Q, Wu G S, Wang J B. Applied competition index to assess intraspecific and interspecific spatial relations between Manchurian ash And Dahurian larch. *Chinese of Applied Ecology*, 2000, **11**(6): 641~645.

参考文献:

[12] 王政权, 张彦东. 水曲柳落叶松根系之间相互作用研究. *植物生态学报*, 2000, **24**(3):346~350.

[13] 刘来福, 毛盛贤, 黄远樟. 作物定量遗传学. 北京: 农业出版社, 1984. 45~98.

[14] 陈 强. 通径分析及其在林业试验统计分析中的应用. *云南林业科技*, 1996, **74**(1):54~61.

[18] 孙书存, 钱能斌. 刺旋花种群形态参数的通径分析与亚灌木个体生物量建模. *应用生态学报*, 1999, **10**(2):155~158.

[20] 王政权, 吴巩固, 王军邦. 利用竞争指数评价水曲柳落叶松种内中间关系. *应用生态学报*, 2000, **11**(6):641~645.