

根系间的相互作用——竞争与互利

陈 伟¹, 薛 立^{1,2 *}

(1. 华南农业大学林学院, 广州 510642; 2. 中国科学院沈阳应用生态研究所会同森林生态试验站, 沈阳 110016)

摘要: 植物根系间的相互作用分为竞争和互利两种形式, 它是决定植物群落动态变化和群落结构的重要因素。根系间的竞争包括植株个体自身根系的竞争以及个体与个体根系间(同种或异种)的竞争两方面, 前者发生在农林系统中是不可避免的并且很难调控, 后者可以分为种间植物根系的竞争和种内植物根系的竞争。还阐述了根系的竞争能力和与其密切相关的根系生长率、根组织的新陈代谢、植物的生长形式和根系的空间结构等植物特性, 同时介绍了根系对水和养分的竞争机理、形式、影响以及竞争强度计算方法。接着具体分析包括根系错位在内的各种根系互利现象和相关机理。影响根系间相互作用的限制性因子有土壤营养的异质性、大气 CO₂ 浓度、地下草食生物、根系生产力和生物量、根系结构、形态和生理调节、土壤养分的扩散性以及植物间距等。随着科技的进步和各门学科的发展, 未来根系的研究方向主要体现在结合实践优化农林系统中不同物种间的作用关系、预测根系竞争在全球气候变化下的发展规律、更新实验研究方法及手段研究作用机理等 3 个方面。

关键词: 根系; 相互作用; 竞争; 互利

Root interactions: competition and facilitation

CHEN Wei¹, XUE Li^{1,2 *} (1. College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. Huitong Experimental Station of Forest Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1243~1251.

Abstract: Interactions among plants underground include both competition and facilitation, constituting an important determinant of the dynamics and structure of plant communities. Although positive interactions (facilitation) among roots exist, resource competition underground is of paramount importance in many plant communities. Plant root competition includes inter-plant root competition and intra-plant root competition, the former is easily manipulated than the latter through management practices in agroforestry-systems. The relationship between competitive abilities of roots and plant traits such as root growth rate, tissue turnover, growth form and root architecture is explored in the paper. Species from high-resource environments exhibit high relative growth rate (RGR), whereas species from low-resource environments will compete most effectively by minimizing tissue loss (greater tissue longevity) more than by maximizing resource gain. Woody plants may have larger competitive effects than grasses, because the former reduces the light availability of grasses. A complex root architecture is only required for the acquisition of immobile resources, such as phosphate and mobile ions, notably nitrate, which can be effectively taken up by very restricted root systems. The distribution of absorbing roots determines the location of water and nutrients extraction in the soil. In addition, plants compete with each other for water and at least 20 essential mineral nutrients in two forms—depletion and contest competitions. Many factors combine to affect nutrients uptake, including root architecture, the spatial configuration of a root system, depletion zone and the interactions between nutrient and water availability, etc. The two-layer model assumes that woody and herbaceous growth forms compete for resources in the upper and lower soil layers, respectively, while woody plants have a larger proportion of roots in deeper layers, taking up significantly more soil water and nutrients.

基金项目: 中国科学院重要方向创新资助项目(KZCX3-SW-418, KZCX2-405), 广东省林业局资助项目(4400-F02084)

收稿日期: 2003-10-19; **修订日期:** 2004-03-10

作者简介: 陈伟(1980~), 男, 硕士生, 主要从事森林生态学和生态公益林研究。

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: forxue@scau.edu.cn

Foundation item: Knowledge Innovation Project of CAS (No. KZCX3-SW-418; KZCX2-405), Research Item of Forestry Bureau of Guangdong Province (4400-F02084)

Received date: 2003-10-19; **Accepted date:** 2004-03-10

Biography: CHEN Wei, Master candidate, mainly engaged in forest ecology and ecological forest.

Recent evidence suggests that roots are able to detect and avoid the presence of neighboring roots, and to segregate spatially in 'territories' and the possible mechanisms are listed afterward. Other examples of facilitation include establishment of N_2 -fixing species, oxygenation of soils, stabilization of soils and plant-microbial symbiosis.

There are various limiting factors that affect root interactions. Heterogeneity (resource-rich or resource-poor) in soil resources directly alters the dynamics of root interactions. Furthermore, it may result in spatial aggregation of competing root systems, potentially intensifying belowground competition, since roots can proliferate and make physiological changes in nutrient-rich patches. Because plants often maintain larger root systems and allocate more of their carbon to root systems under elevated atmospheric CO_2 than they do at lower CO_2 concentrations, root-root interactions can play an increasingly important role in determining competitive outcomes among individuals and plant species as global CO_2 concentration continues to rise. The limited researches that exist indicate that root herbivory directly reduces a plant's ability to absorb water and nutrients by decreasing the root surface area and the volume of soil that the root system occupies, thus leading to more intense competition for soil resource uptake to some degree. It has been shown frequently that plants are able to proliferate roots as a result of morphological changes, and to increase their nutrient uptake rate per unit root biomass or length, as a result of physiological changes. The shallow—shallow combination shows the most intense competition, followed by the combination of two deep roots, whereas the deep-shallow combination is the least plant root competition. Soil diffusion and distance among plants both tend to affect root interactions as well, it's suggested that plant root competition increases as soil diffusivity increases and the distance among plants decreases.

With advances in science and other different disciplines, future root research will focus on optimization of plant interactions in agroforestry-systems, the relationship between competition and global change, mechanisms for resource competition and upgrading research methods as well as tools.

Key words: roots; interactions; competition; facilitation

文章编号:1000-0933(2004)06-1243-09 中图分类号:Q945,Q948.1 文献标识码:A

相邻同种和异种个体之间产生的竞争和互利共生现象的研究是认识群落种间关系的基础。在判定竞争平衡、竞争强度和资源利用方面,地下部分的竞争作用明显重要于地上部分,从根系生态学的角度来研究这一现象,才能了解种间关系的本质^[1]。田间实验也同样表明植物根系间的互利效应在资源有限、竞争较为激烈的环境中的作用相当重要^[2]。因此,根系之间的相互作用成为研究植物个体与群体关系的主要内容,同时对农林系统中混交林、纯林以及林木-草-农作物系统的构建具有实践意义。近10a来国内外在此方面进行了大量深入的研究。

根系之间的相互作用包括竞争和互利两方面,它们可以同时影响植物生长。一些研究者认为竞争作用通常在相对贫瘠的条件下最强烈,随着外界压力(养分状况等)升高而增强,也有研究证实了相反的情况——竞争与外界压力成反比^[2,3]。竞争现象主要发生在两种情况下:当根系利用相同地域的有限资源或者个体产生对相邻植株有消极影响的化学物质(干扰性竞争或化感作用)^[4]。植物间的互利现象对植物个体有着十分重要的意义和作用,在竞争激烈且资源缺乏的环境中这种意义显得尤为突出。互利作用产生的机理包括化感作用或由植物养分需求差异导致根系在不同土壤里生长的倾向性或通过直接或间接接触调控的自我-非自我识别能力^[4,5]。

1 根系间的竞争

竞争就是两个或两个以上的个体为争夺资源而发生的相互关系。植物个体间的竞争是一种很普遍现象,它主要发生在地下,彼此相邻的植物主要是为土壤资源而竞争^[6]。根系间的竞争包括植株个体自身根系的竞争以及个体与个体根系间(同种或异种)的竞争。在农林系统中,个体间根系的竞争可以通过改变植物种类和密度等管理方式得到调控,但是植物个体自身根系的竞争是根系生长和增殖过程不可避免的结果^[7]。同时,植物个体间根系的竞争又分为种间植物根系的竞争和种内植物根系的竞争。

1.1 种间植物根系的竞争与种内植物根系的竞争

种间竞争是指两种或两种以上的物种对资源的竞争。这种竞争会影响物种当前的分布状况、群落大小和结构以及物种的生长速率^[8]。种内竞争是生态系统中最基本的现象之一,它通过植物密度的作用在植物进化过程中扮演着重要的角色,同时又依靠生长和生殖间的营养分配影响群落里植株的大小和生殖量,进而对群落大小和基因结构起作用^[9]。

1.2 根系的竞争能力及相关的植物特性

根系竞争能力的差异会影响植物对土壤资源的利用,从而决定它们在群落里的延续性和丰富度。竞争能力取决于环境,又

与植物某些特性有关,例如在养分缺乏的环境里,养分损失导致竞争能力下降与植株器官的组织密度较低有一定关系^[10]。

1.2.1 根系的生长率和根组织的新陈代谢 多种研究结果表明,资源丰富环境下的物种表现出较高的相对生长率,占据竞争优势;资源贫瘠环境里的物种更多依靠减少组织的损失(生活期长)而不是依靠获取更多资源进行有效的竞争^[11]。另一方面,生长速率过高也有不足之处,倘若新陈代谢过快造成的营养损失不能够由正常的吸收得以弥补,最终生长慢的植物根系生长会超过生长快的植物根系^[10,11]。这是由于当土壤资源减少时,生长慢的植物根系的新陈代谢降低(细根寿命增加),从而减少资源损失以提高根系吸收效率(收益和成本比率),并且这种吸收效率可以达到最大值,但同时降低生长对这些植物仍会有潜在的不利影响^[11]。所以,不同植物平衡两者的关系以更有效地竞争地下的土壤资源。和生长慢的植物相比,生长快的植物有一系列与其高生长率相适应的特征^[10]:根相对表面积(根表面积/干重,SRA)和相对根长值(根长/干重,SRL)较大,根径小,呼吸快以及氮富集量大,这些都与植物生长理论吻合。生长慢的植物不具有这些方面的功能和特征,但是其新陈代谢成本低。此外,由于它们根系一般较粗,使其在耐旱和防病虫害上比生长快的植物更胜一筹。

1.2.2 植物的生长形式 木本植物比草本更具竞争优势,因为乔木和灌木茂密的枝条会减弱草本植物的光源供给,因而乔木和灌木对草本植物的竞争影响比较明显。而草本对木本植物的竞争影响主要发生在地底下,所以这种竞争效应很难直接观察到。由于草本具有良好的根系形态,使其对水分和氮的竞争更为有利。在农林复合系统中,种植于林木带里的草丛带可以抑制农作物下面的林木侧根生长,从而会对作物的生长产生积极效应,所以选择竞争性低或者有根系互利效益的植物对探求物种复合生长模式有实践意义。

1.2.3 根系空间结构 Fitter 等研究得出,根系统的空间结构对土壤里的水分和矿物质吸收具有生态意义,Lynch 等的研究也得出同样的结论^[12,13]。许多研究模型都显示,复杂的根结构最适合吸收稳定养分如磷酸盐以及仅能被极少根系有效吸收的不稳定养分如硝酸盐^[12,14]。其中箭尾形根系(分根主要沿着根轴分布)一般出现在土壤养分供给水平低的区域;叉状形根系在养分充足时可以加快次生生根,以吸收更多的水分和矿质养料。

植物根系的分布决定了土壤里水分和矿物质吸收的位置,而草本、灌木和乔木间根系分布的差异最显著。草本大多是浅根系植物,灌木是中间型,而乔木主要是深根系。草本根系由于没有次生增厚过程从而限制了纵向生长的潜能,据此可以将植物划分为不同的地下功能类型。例如,磷的吸收通常取决于根系存在的位置,并与土层深度成反比,所以浅根系对磷的吸收更具竞争力^[7]。尽管深根系和直根系对于吸收某些养分有利,但它们比浅根系和须根系更易丧失部分的根生物量和养分吸收力。

1.3 根系对土壤资源的竞争

植物根系主要竞争水分以及至少 20 余种矿质元素等土壤资源。由于资源在空间上的分布位置各异,不同的资源利用方式使植物呈现出不同的小生境类型或地理分布状况。同时资源在时间上的分布也有差别,所以不同资源利用方式在植物间又表现出时间上的差异性。

1.3.1 矿质营养 为了评估根系统的效率及其在根系相互作用中的意义,首先需要弄清楚根吸收矿质元素的过程。矿质元素的吸收主要通过以下 3 个过程来进行:集体流动——矿质养分依靠蒸腾作用提供的能量在溶液里运动的过程;扩散作用——矿质养分由高浓度区向低浓度区自然扩散;根系拦截——根系侵入到其它土壤里吸收水分和矿物质,这个过程的作用相对较弱。集体流动一般对氮,尤其是硝酸盐的吸收比较重要,而扩散对于大部分束缚在固相土壤里的矿物质,如钾、磷酸盐尤为重要,三大矿质养分(N、P、K)的吸收依靠扩散和集体流动过程的共同作用^[14]。影响矿质养分吸收的因素有根系结构与空间分布、吸收区域大小及矿质元素和水分间的相互作用等方面^[7,12]。此外,土壤湿度可以提高矿质养分的吸收,扩大诸如上层土中菌根型真菌等共生微生物的活动,而微生物引起的养分累积也可以促进矿物质的吸收。养分动力对不稳定养分的影响(例如硝酸盐)较为显著,而对阳离子(例如 NH_4^+)和磷酸盐的影响则不明显。利用矿质溶液标记,对不同牧草根轴上不同位置的矿质养分动力进行研究,结果表明其离子吸收区广泛地分布于根表面,并且幼根离子吸收速率快于老根^[15]。

1.3.2 水分 根系对水分的竞争是地下竞争的重要内容之一。但需要将水分供给状况和植物对水分的竞争区分开来,干旱地区的水分胁迫并不直接意味着根系对水分的竞争也最激烈^[14]。实际上植物个体水分供给状况取决于当地的气候和土壤条件,同时也决定于根系深度、侧根的分布以及根系间的交错情况,而实际水分利用则取决于植物的导管结构以及地上与地下部分的比例大小。

一般认为干旱地区生长的植物根/冠比值以及绝对最大根深均超过湿润地区的植物,也有研究表明后者的绝对最大根深或侧根分布面积大于前者^[16,17]。在沙漠中许多灌木分裂根轴、枝轴或形成其它的分轴吸水方式来减少侧根水流,从而最大程度提高水由根系向地上垂直运输效率,这对于沙漠植物比较有利^[18]。同时,双层研究模型认为草本和木本植物分别在上层和下层土壤中竞争资源,而最新的研究却表明,草本和木本的根系在空间分布和功能上仍然会重合,草本根系深度一般不超过 5m,而木本根系却可以同时从深层土和浅层土中吸收水分^[16,18]。

1.4 根系间的竞争形式、影响以及竞争强度计算方法

根系间通过干扰式竞争和掠夺式竞争两种形式争夺土壤资源。干扰性竞争是指植物根系直接依靠分泌对别的个体有抑制作用或表明其它竞争者存在的无毒信号等有机物而相互影响^[3]。此外当根系间发生竞争时,根系还可以直接和土壤相互作用而彼此间以间接方式联系,这种方式强调的是矿质养分的吸收速度而不是效率,被称为掠夺式竞争^[19]。

根系间的竞争可以决定邻近个体的长势,影响群落里植物的分布面积和生殖量,进而对植物的有效种群大小和群落基因结构产生影响^[9,20,21]。此外,植物地下的相互作用可以导致物种多样性降低^[21]。根系竞争对多样性的影响与环境的生产力究竟是成正比关系还是成反比关系的相关研究不多,并且支持各派观点的学者仅有有限的试验证据,所以对这个问题还没有统一的看法^[21]。

植株面对相邻个体根系竞争(种间植物根系的竞争和种内植物根系的竞争)的影响如何调节生长和生物量是一个有重要意义的课题,目前已经建立了不同的研究模型对这一领域进行探讨^[22]。建立在根系自由理想分布上或以净产出再投入为基础的生态被动选择模型预测:根系的竞争对不同个体间根系增殖或再生产的影响没有差别。Novoplansky 等建立的双层竞争模型认为:由于根空间结构的差异使得植物可以吸收不同深度的养分,所以邻近个体间的根系重合少。Gersani 和 Brown 的竞争理论模型则显示来自相邻同种个体的竞争使大豆(*Glycine max*)根系大量增殖,并认为这是植株各部分对整个植株作出的有利反应,但是 Callaway 却认为这一解释还需要综合考虑在资源贫乏的小地方根系大量增殖的生理成本^[4,22]。王政权等通过水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和落叶松(*Larix gmelinii*)两种苗木纯栽(种内竞争)和混栽(种间竞争)试验发现,混交提高了水曲柳的竞争效率,使其根生物量、细根生物量、根密度以及根长比纯栽均有较显著的增加,而混栽时落叶松的根生物量则低于纯栽^[1]。廖利平等和张彦东等对不同混交林的研究均得出类似的结论^[23,24]。总之,竞争对植物的根系分布会产生一定影响,使得竞争能力较强植物的根系分布范围较广,竞争能力弱的植物根系分布受到一定排斥。

目前对根系竞争强度的研究主要是通过建立不同数学模型以模拟养分吸收过程。例如 Baldmin-Nye-Tinker 和 Barber-Cushman 养分吸收模型将根系看成有规则结构的空系统,根与根际周围的土壤被视作一个想象的圆柱体,而根位于该圆柱体的中央,然后以此为基础来研究养分运输和根际养分吸收过程^[7,25]。这种方法在预测农业系统中的多种养分吸收方面有一定应用价值,但它不能将根系统内部(植株个体内部)根系的竞争与根系统间(个体间)的根系竞争区分开来研究。Rubio 等在动态几何模型(SimRoot)的基础上创建了多重根系统模型,该方法可以将涉及多重根系统的影响因素包括进去,从而能够实现根系统内部与根系统间竞争的研究,其基本原理主要是通过建立以下四个参数指标来考察竞争状况^[7]。

系统间对养分(以磷为例)的竞争指数(C_{IPR})用以衡量根系统间的竞争对资源吸收的影响程度,其定义为:

$$C_{IPR} = \frac{V_{os}}{V_{as}} \times 100 \quad (1)$$

式中, V_{os} 表示目标根系统与相邻根系统间重叠的养分吸收区之大小, V_{as} 表示目标根系统的实际养分吸收区大小。

根系统间的竞争强度与内部竞争强度比例表示来自外部的邻近根系的竞争与内部竞争的相对重要性,其定义为:

$$R_{MIC} = \frac{C_{IPR}}{C_{IR}} \quad (2)$$

总竞争强度指标反映在内部竞争与外部竞争的情况下整个竞争系统的总竞争强度,其定义为:

$$C_{TR} = \frac{(V_{os} + V_{on}) + (V_{is} + V_{in})}{V_{as} + V_{an}} \quad (3)$$

式中, V_{os} 和 V_{on} 与前面定义相同, V_{on} 表示相邻根系统间(不包括目标根系统)重叠的养分吸收区之大小, V_{is} 和 V_{in} 分别表示目标根系统以及相邻根系统的各自重叠吸收区之大小, V_{an} 表示相邻根系统实际吸收区之大小。

综合考虑有邻近植株竞争与无竞争两种情况,此时植株根系统养分吸收的参数指标,通过比较单独生长的植株与有邻近植物竞争的不同条件下植物的生长状况,来反映竞争对养分吸收的影响程度,其定义为:

$$U = \frac{V_{as}}{V_{as} + (0.5V_{os})} 100 \quad (4)$$

虽然这种研究模型是目前用以研究竞争强度比较成熟的方法,但也有一定的不足。由于以上 4 个指标都是静态指标,所以只能表现出动态系统的局部时间段某一时刻的情况,同时该模型也不能完全精确地模拟出生理功能不同的植物的实际竞争情况,因而该方法也仍需要作进一步的研究加以改进和完善。

2 根系间的互利

除了竞争作用外,根系间还存在着积极的互利作用。Holzapfel 等证实同种基因型植物间的根系互利合作潜力在以匍匐茎或根进行无性繁殖的后代上表现比较突出^[5]。通过植物间对磷养分的竞争试验也表明,由于根系空间结构的差异植物可以在资源利用上互补。

据新近的研究报道,根系能够感知并通过空间错位回避邻近根系,植物体内至少存在两种不同类型的自我-非自我识别模式^[26]。例如,某些直接接触或生长空间邻近的植物(*Fragaria chiloensis*)就可以通过根系错位避免同种基因型植物的竞争,这样的根系错位对所有植物的长势均具有重要意义^[3]。在不同物种间也发现有类似的互利现象,例如水曲柳与落叶松混交可明显减轻水曲柳种内的竞争压力,而落叶松保持正常生长^[27]。石培礼等研究也发现混交林中桉木和柏木根系呈镶嵌分布且柏木根系深扎,避免了根系间的过度竞争,为充分利用不同层次土壤中的水分和养分奠定了基础,同时混交改善了营养空间和生长条件,提高了地力和生产力,增强了人工林生态系统的稳定性以及抗逆性^[28]。

这些通过错位出现于同种或不同物种种里的根系互利现象,往往使得邻近根系统间的重合程度减小,竞争强度降低,优化了自然群落里植物的整体状况。根系错位的机理之一是植物对不同养分的需求有差别,因而导致植物的根系倾向于在水分或某些矿质养分高的不同地段生长^[3];其次,从进化的观点来看,物种已经进化形成一些特性使得相互间的竞争减少或完全不存在;最后,出现在一些物种里的有选择性的根系错位,是依赖于根系间直接或间接接触调控的自我-非自我识别能力起作用或是通过释放到土壤里的化学物质(化感作用)产生影响^[3,26]。研究者认为根系的错位取决于个体的激素以及不通过直接接触就可以被相邻根系识别的电子振动信号。例如某些同种植物间存在着生理协调性,它是由植物体内自由运输的生长素和细胞分裂素等激素调控。此外在以电子振动信号识别的互利现象中,个体信号的识别是建立在个体振动信号引起的共鸣的基础上,而这样的共鸣不会出现在以非同一频率振动的根系里。化感作用是指植物(包括微生物)产生一些特定的生物物质并释放到环境中,对其它植物产生直接或间接的抑制或促进作用^[29]。通过根系的化感作用引起的互利现象在自然界中也很常见,例如木榄和秋茄混栽群落里的根系分泌物可以促进木榄胚轴的萌根,这种化感物质总体上有利于木榄的天然更新^[30]。刘秀芬等对根际区土壤和土壤溶液进行 GC 和 GC-MS 分析,鉴定出 50 多种化合物,并从中发现尚未报道过的具有很强化感作用的对-叔丁基苯甲酸,其浓度小于 50mg/L 时可以对玉米和稗草产生促进作用^[31]。陈龙池等发现杉木根系分泌物高浓度时抑制杉木幼苗的生长,低浓度时促进幼苗的生长。这种化感作用是导致连栽杉木生产力下降的一个不可忽视的因素,甚至可能是一个重要的因素。造植混交林可以提高土壤中根系的多样性,减少化感物质的分泌,从而解决杉木连栽地力衰退、生产力下降的问题,但其作用机理还需要进一步深入研究^[29]。

其它互利作用的例子还包括:深根系植物的“水梯”通常可以增强相邻植物的吸水能力和生长。另一类型的互利是提高矿物质营养的供给。一个最突出的例子就是出现在早期演替以及低氮土壤中的固氮物种,固氮植物的凋落物氮含量高,通过分解可以提高土壤中氮的水平,同时这些有机质也可以改善低层植物矿质营养和水分状况。另外还有改善土壤氧气状况、固土作用以及与植物微生物共生等互利现象。实际上,根系间的相互作用涉及到竞争和互利两方面,两者通常会随着气候变化和群落演替阶段而同时出现。

3 影响根系相互作用的限制性因子

3.1 土壤的异质化

土壤资源在时间和空间上的分布不是一成不变的,它们的空间分布形式和异质化的规模在同一个生长季节里都会发生变动。土壤资源的异质化(资源丰富或贫乏)直接改变了根系间的相互作用,使根系产生空间聚集,潜在地加剧地下竞争^[14]。此外,和植株根系统分布规模相当或者更大规模的异质化可以影响植株的相对长势,并对维持物种的多样性有一定作用。小规模矿质营养的异质化在决定植物竞争成败上比一般的土壤营养水平更为重要,而出现在根系交错地方的小规模异质化对地下相互作用的直接影响最大^[32-33]。

土壤资源对竞争强度的影响有两种观点。资源供给水平较低时,植物间的相互作用很弱,竞争对植物生长影响可以忽略不计;当资源供给水平提高时,根系间竞争强度则会加剧。原因有两点:第一,研究认为邻近地上的生物量和总竞争强度成正相关的,而植物生物量随土壤肥力的提高而增加^[34];第二,根系吸收区域的进一步扩大可能导致在肥沃土壤里也会发生激烈的竞

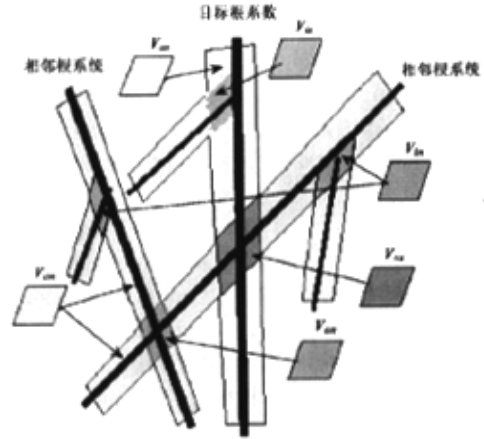


图1 根系统吸收区及内部与外部竞争形成的重叠吸收区示意图
(引自 Rubio 等, 2001)^[7]

Fig. 1 Components of depletion zone volume and overlapping volume due to competition within and between root systems (from Rubio *et al.*, 2001)^[7]

争,对水也一样。另一方面,Wilson 等却发现在氮水平最低的情况下地下竞争最强烈,随着氮水平的升高而减小^[3,35];将竞争看作环境生产力的函数进行研究,也显示出随着土壤资源水平的提高地下竞争强度随之下降^[14]。

3.2 大气 CO₂ 浓度

据预测到 2100 年大气中温室气体的增加会导致全球表面气温平均增加 1.0~3.5℃。气温升高会改变全球总的水分平衡,高纬地区冬天降雨量增加,炎热时间增长,寒冷时间缩短^[17]。CO₂ 对根系相互作用的影响主要通过改变根系形态和土壤资源(水和矿物质)的吸收速度表现出来,所以弄清楚大气 CO₂ 浓度升高与土壤资源供给及吸收间的相互作用是预测植物和生态系统对全球变化反应的一个关键环节。

大气 CO₂ 浓度升高对植物形态和生理都会产生影响,因而根系间的相互作用随着全球 CO₂ 浓度的升高对决定植物个体的最终竞争结果显得更加重要^[36]。试验显示在肥沃的土壤中,随着 CO₂ 浓度的升高,种间植物根系竞争加剧,导致竞争性强的种对竞争性弱的种的影响增大^[36]。这是由于 CO₂ 浓度升高导致某些植物根系分配的碳量多,根系发达,水分和矿质营养的吸收加快,致使部分植物处于不利的境地,例如在此条件下一年生草本和非禾本草植物根系吸收的 NO₃⁻ 大大减少^[37]。此外,CO₂ 浓度升高引起的气候变化对 C₃ 和 C₄ 植物间的竞争影响表现比较明显。研究发现 CO₂ 升高增加了北美大草原土壤湿度,对 C₄ 植物的生长比对 C₃ 植物更有利,同时又使得两者间的竞争过程更趋复杂化,因为有些证据表明 C₃ 植物从 CO₂ 浓度升高中受益比 C₄ 植物大^[38,39]。

3.3 地下草食性生物

相对于地面上的研究而言,微生物、真菌以及昆虫等腐食性地下草食生物的研究往往被人们忽略^[40]。有限的相关研究表明,根系的草食性生物通过减少根系表面积和根系占有的土壤空间直接减弱植物吸收水肥的能力,在一定程度上使根系对土壤资源的竞争加剧。此外,地下草食性生物潜在地影响土壤资源的水平分布和垂直分布,对根系相互作用也会施加影响^[40]。

较常见的地下互利现象是菌根,它可以促进寄主植物吸收更多的水和矿质养分,增大植物个体地下资源供给库,而寄主可以为真菌提供所需养分^[14]。植物和微生物间这种共生关系对竞争的结果会产生很大的影响。由于物种对菌根的依赖类型不同,使根系间的相互作用变得复杂。菌根真菌可以伤害非菌根植物,同样非菌根植物对菌根也会有不利影响,当大豆生长在非菌根植物刺蓐麻周围,菌根真菌侵入到大豆根系的过程就会受到抑制。另一方面,菌根的存在可以加剧植物间的竞争或使植物共同利用资源,其机制主要是通过菌根的活动扩大根系实际资源吸收区,从而使相邻植株间营养吸收区发生重合。

3.4 环境生产力和根系生物量

对根系竞争与生产力间的关系目前还没有得出明确的结论:两者有正向关系——竞争随着生产力的提高而加剧或有负向的关系或没有直接联系^[14,34,41]。其中最引人注意的就是 Tilman 与 Grime 间的争论。根据 Grime 的杂草-竞争者-胁迫适应性模型,根系竞争强度和地上竞争强度都随着环境的生产力而升高,因为生产力高的地方生物量也高^[14,42]。Tilman 的资源比率模型反映出环境的生产力对总竞争没有影响^[14,41]。但是当生产力提高时地上和根地下竞争比率增大,根系间的竞争会减弱,群落里的生产力只影响或只决定群落中主要限制性资源而不是植物对这些资源的竞争。引起这些分歧的原因可能是除了根系间的竞争,地上部分的竞争也同样影响植物的生长,所以不可能单纯地得出根系的竞争与生产力间的线性关系^[43]。

在邻近根系密度小的条件下,根系竞争强度与邻近根系的生物量成一定的比例,当邻近根系密度增大时,根系竞争强度会随之迅速加剧^[43,44]。邻近根系生物量与根系竞争强度这种密切关系说明,即使较小的生物量变动也可以引起很大的根系竞争变化。因而在生物量低的地区,小竞争强度对于处于竞争劣势的植物有着非同寻常的意义^[44]。

3.5 影响根系相互作用的形态和生理适应性

根系形态和生理适应性是其对土壤环境变化的适应能力,所以它们对植物竞争的成败起着关键作用。研究表明植物的形态变化可以引起根系增殖,生理变化会提高单位根生物量或单位根长的养分吸收率。生理适应性包括酶活性或其它生理特性引起的养分吸收率的变化。生理适应性可以提高养分吸收,而对非稳定养分(如硝酸盐)的吸收量则超过稳定养分(如铵、磷酸盐)。另外,渗透调节可以降低细胞含水量提高细胞液浓度,使植物在干旱的土壤中仍可以持续吸收养分^[14]。植物生长模式理论表明生长快的物种根系寿命短,吸收能力强。生长慢的植物具有发达且寿命较长的根系,这些根系可以在较长时间的养分胁迫里发生生长变化,以提高在不同环境下迅速吸收养分的能力^[10,11]。肥沃生境中生长快的物种根系对养分补给表现出的生理适应性要比贫瘠生境中生长慢的物种强^[45]。方位性养分补给使前者根系生物量的增加高于后者,因此肥沃环境里的物种根系更能有效吸收方位性养分补给条件下的养分;暂时性养分补给使前者根系生物量的增加低于后者,所以在暂时性养分补给条件下贫瘠环境里的物种更能有效吸收养分^[45]。

3.6 根系结构

向重力性(根系深浅度)和分根方式是根系结构的两个基本组成,根系在土壤里的空间结构和分布决定了植物获取土壤资源的多寡,所以它们对根系间的土壤资源竞争有很明显的影响^[7,14]。Rubio 等发现根系结构相同的植物混种会导致激烈的竞

争,其中,浅-浅根系间的竞争最为激烈,其次是两个深根系植物,两者根系间的重合率达到 10%。但深根系植物与浅根系植物竞争时,它们间的根系重合率比两个深根系植物减少了一半,比两浅根系少 57%^[7]。植物根系系统有很复杂的分根形式,主根主要用于植物生长期中吸收根周围的营养和水分,同时起到支撑植株的作用。主根双向和沿表面生长的生长方式可以让根系沿土壤面水平延伸,以占据更多的肥沃土壤。侧根的分布是植物地下营养面积的一个重要指标,对植物个体的长势、地下竞争以及最终的群落动态和结构都有意义,这是因为侧根分布直接影响到植株土壤资源供给的面积和实际相邻根系间的错位或重合程度。

3.7 土壤的养分扩散特性和植物的间距

研究发现相邻植物根系间的竞争和土壤养分扩散系数成正比而与植物的间距成反比。农林系统中,草对相邻树木的竞争可能会随着两者间距的增大而减小。当相邻植物的间距从 1cm 增加到 9cm 时,试验中植物根系的竞争大大减弱(从 1cm 间距时的 16%~20%减少到 9cm 时的 1%~5%)^[7]。养分扩散系数增加可以扩大根轴周围资源吸收区的半径,致使邻近植株间的资源吸收区重合的可能性变大,导致竞争^[7]。这也说明扩散系数(De)对植株个体自身根系的竞争以及对个体间根系的竞争的影响方式差不多。当土壤扩散系数增大时相邻植株的竞争越趋激烈,但这并不意味着植物吸收的以扩散移动的养分量会减少^[7]。

4 根系研究展望

完全弄明白植物根系竞争发生的时间、机理以及生态意义需要生物学各领域与其它学科合作。虽然我们不知道根系如何对土壤环境作出反应,但还不能将根系的生理和生长反应与根系间的相互作用方式联系起来。植物根系未来研究方向主要体现在以下三个方面:根系竞争引起的根系空间错位说明,植物可以调整根系的分布状况对邻近植物做出反应^[3,4],所以应该从根系间的相互作用机理入手,来探讨种间和种内植物(混交林、纯林以及林木-草-农作物系统)的相互作用效应和栽培模式,从而为林业和农业实施可持续经营措施提供理论依据;根系竞争的重要性随着全球大气的变化而增强,所以需要加快研究绘制出能提供全球根系总生物量、细根生物量、细根表面积以及生物群落里主导植物的最大根深等信息的全球根系图。将植物划分为不同的地下功能类型和分布形式的研究也要加快,为了更准确预测大气变化在群落水平上带来的后果,同时还需要把握地上和地下竞争的相互作用关系^[4];种内和种间竞争的研究一直是生态学研究植物生长和种群动态的核心问题,但直接测量相互竞争的植物对资源的吸收和利用来定量分析资源的分享关系比较困难^[46]。所以传统的研究工具和方法需要加以改进,利用微部 X 光图像仪、辐射跟踪仪和计算机等高科技的研究仪器,进一步试验摸索建立科学的数学模型达到对根系作用机理进行动态定量研究,以提高现今植物根系研究水平和深度,从而更好地为农林业生产实践服务。

References:

- [1] Wang Z Q, Zhang Y D. Study on the root interactions between *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(3):346~350.
- [2] Pugnaire F I, Luque M T. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 2001, **93**:42~49.
- [3] Wilson S D, Tilman D. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, 1993, **74**:599~611.
- [4] Callaway R M. The detection of neighbors by plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, **17**:104~106.
- [5] Holzapfel C, Alpert P. Root cooperation in a clonal plant; connected strawberries segregate roots. *Oecologia*, 2003, **134**:72~77.
- [6] Tian S N. Advances in study of plant competition. In: Liu J G ed. *Contemporary ecology*. 1st edition. Beijing: China Science and Technology Press, 1992. 40~48.
- [7] Rubio G, Walk T, Ge Z Y, et al. Root gravitropism and below-ground competition among neighbouring plants: a modelling approach. *Annals of Botany*, 2001, **88**:929~940.
- [8] Begon M, Harper J L, Townsend C R. *Ecology: Individuals, Populations, and Communities*. Cambridge: Blackwell Science Ltd, 3rd edition, 1996.
- [9] van Kleunen M, Fischer M, Schmid B. Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant. *Oikos*, 2001, **94**:515~524.
- [10] Comas L H, Bouma T J, Eissenstat D M. Linking root traits to maximum potential growth rate among eleven mature temperate tree species. *Oecologia*, 2002, **132**:34~43.
- [11] Espeleta J F, Donovan L A. Fine root demography and morphology in response to soil resources availability among xeric and mesic sandhill tree species. *Functional Ecology*, 2002, **16**:113~121.
- [12] Fitter A H, Stickland T R. Architectural analysis of plant root systems. II. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist*, 1991, **118**:383~389.
- [13] Lynch J, van Beem J J. Growth and architecture of seedling roots of common bean genotypes. *Crop Science*, 1993, **33**:1253~1257.

- [14] Casper B B, Jackson R B. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, **28**:545~570.
- [15] Eissenstat D M, Wells C E, Wang L. Root efficiency and mineral nutrition in apple. In: Neilsen D, Fallahi B, Neilsen G, *et al* eds. *Proceedings of the Fourth International Symposium on Mineral Nutrition of Deciduous Fruit Crops. Acta Horticulturae*, 2002, **564**:165~184.
- [16] Schenk H J, Jackson R B. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground /above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 2002, **90**:480~494.
- [17] Joslin J D, Wolfe M H, Hanson P J. Effects of altered water regimes on forest root systems. *New Phytologist*, 2000, **147**:117~129.
- [18] Schenk H J. Clonal splitting in desert shrubs. *Plant Ecology*, 1999, **141**:41~52.
- [19] Nobel P S. Root distributions and seasonal production in the Northwestern Sonoran Desert for a C₃ subshrub, a C₃ bunchgrass, and a CAM leaf succulent. *American Journal of Botany*, 1997, **84**:949~955.
- [20] Aerts R. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany*, 1999, **50**:29~37.
- [21] Rajaniemi T K, Allison V J, Goldberg D E. Root competition can cause a decline in diversity with increased productivity. *Journal of Ecology*, 2003, **91**:407~416.
- [22] Gersani M, Brown J S, O'Brien E, *et al*. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 2001, **89**:660~669.
- [23] Zhang Y D, Shen Y X, Bai S B, *et al*. Effects of the mixed on root growth and distribution of *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, **37**(5):16~23.
- [24] Liao L P, Deng S J, Yu X J, *et al*. Growth, distribution and exudation of fine roots of Chinese fir trees grown in continuously cropped plantations. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(4):569~573.
- [25] Barber S A. *Soil nutrient bioavailability: A mechanistic approach*. New York: Wiley-Interscience, 1995.
- [26] Falik O, Reides P, Gersani M, *et al*. Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, 2003, **91**:525~531.
- [27] Wang Z Q, Wu G S, Wang J B. Application of competition index in assessing intraspecific and interspecific spatial relations between *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(5):641~645.
- [28] Shi P L, Zhong Z C, Li X G. A study on root system of alder and cypress mixed plantation. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, **16**(6):623~631.
- [29] Chen L C, Wang S L. Preliminary study of allelopathy of root exudates of Chinese fir. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(2):393~398.
- [30] Mo Z C, Fan H Q. Allelopathy of *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia candel*. *Guangxi Science*, 2001, **8**(1):61~62.
- [31] Liu X F, Ma R X, Yuan G L, *et al*. Study on isolation, identification and bioactivity of allelochemicals in rhizosphere. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, **16**(1):1~10.
- [32] Campbell B D, Grime J P and Mackey J M L. A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia*, 1991, **87**:532~538.
- [33] Tilman D, Pacala S. The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs R E, Schuler D, eds. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago: University of Chicago Press, 1993. 13~25.
- [34] Kadmon R. Plant competition along soil moisture gradients: a field experiment with the desert annual *Stipa capensis*. *Journal of Ecology*, 1995, **83**:253~262.
- [35] Gough L, Osenberg C W, Gross K L, *et al*. Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos*, 2000, **89**:428~439.
- [36] Arnott III J A, Kestevenholz C. Root competition and elevated CO₂: effects on seedling growth in *Linum usitatissimum* populations and *Linum-Silene cretica* mixtures. *Functional Ecology*, 1997, **11**:209~214.
- [37] Jackson R B, Reynolds H L. Nitrate and ammonium uptake for single- and mixed-species communities grown at elevated CO₂. *Oecologia*, 1996, **105**:74~80.
- [38] Owensby C E, Coyne P I, Ham J M, *et al*. Biomass accumulation in a tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and enhanced carbon dioxide. *Ecological Applications*, 1993, **3**:644~653.
- [39] Owensby C E, Ham J M, Knapp A K, *et al*. Biomass production and species composition change in a tallgrass prairie ecosystem after long-term exposure to elevated atmospheric carbon dioxide. *Global Change Biology*, 1999, **5**:497~506.
- [40] Andersen D C. Below-ground herbivory in natural communities: a review emphasizing fossorial animals. *Quarterly Review of Biology*, 1987, **62**:261~286.
- [41] Tilman D. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton: Princeton University Press, 1988.

- [42] Grime J P. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. Chichester: Wiley, 2nd Edition, 2001.
- [43] Cahill J F Jr. Interactions between root and shoot competition vary among species. *Oikos*, 2002, **99**:101~112.
- [44] Cahill J F, Casper B B. Investigating the relationship between neighbor root biomass and belowground competition: field evidence for symmetric competition belowground. *Oikos*, 2000, **90**:311~320.
- [45] Fransen B, Blijenberg J and de Kroon H. Root morphological and physiological plasticity of perennial grass species and the exploitation of spatial and temporal heterogeneous nutrient patches. *Plant and Soil*, 1999, **211**:179~189.
- [46] Wu G S, Wang Z Q. Individual tree growth competition model in mixed plantation of manchurian and dahurian larch. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(5):646~650.

参考文献:

- [1] 王政权, 张彦东. 水曲柳落叶松根系之间的相互作用研究. *植物生态学报*, 2000, **24**(3):346~350.
- [6] 田朔宁. 植物竞争研究进展. 见:刘建国主编. 当代生态学博论. 第1版. 北京:中国科学技术出版社, 1992. 40~48.
- [23] 张彦东, 沈有信, 白尚斌, 等. 混交条件下水曲柳落叶松根系的生长与分布. *林业科学*, 2001, **37**(5):16~23.
- [24] 廖利平, 邓仕坚, 于小军, 等. 不同连栽代数杉木人工林细根生长分布与营养物质分泌特征. *生态学报*, 2001, **21**(4):569~573.
- [27] 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种间空间竞争关系. *应用生态学报*, 2000, **11**(5):641~645.
- [28] 石培礼, 钟章成, 李旭光. 桉柏混交林根系的研究. *生态学报*, 1996, **16**(6):623~631.
- [29] 陈龙池, 汪思龙. 杉木根系分泌物化感作用研究. *生态学报*, 2003, **23**(2):393~398.
- [30] 莫竹承, 范航清. 木槿和秋茄的种间化感作用研究. *广西科学*, 2001, **8**(1):61~62.
- [31] 刘秀芬, 马瑞霞, 袁光林, 等. 根际区他感化学物质的分离、鉴定与生物活性的研究. *生态学报*, 1996, **16**(1):1~10.
- [46] 吴巩固, 王政权. 水曲柳落叶松人工混交林中树木个体生长的竞争效应模型. *应用生态学报*, 2000, **11**(5):646~650.