植物地上竞争与地下竞争研究进展

王 平[1], 王天慧[1], 周道玮[1,2,*], 张红香[1]

(1. 东北师范大学草地科学研究所植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024;
2. 吉林省生态恢复与生态系统管理重点实验室, 长春 130024)

摘要: 植物地上光竞争和地下水分与营养的竞争过程十分复杂, 并且与竞争机制密切相关。从地上和地下竞争理论、两种竞争过程的相互作用机制以及分离地上和地下竞争的研究方法和表达指标等几个方面综述和分析目前的研究状况, 以期为国内研究者在本领域进一步展开实验提供理论依据和实验设计参考。总结了与地上、地下相对竞争强度有关的优化分配理论, 地上、地下竞争随生产力梯度的变化, 资源异质性对地上、地下竞争机制的影响。介绍了地上竞争和地下竞争相互作用类型以及目前提出的两种作用机制。对常用的 3 种分离地上、地下竞争的方法: 盆分隔、间植分隔和目标植分隔法以及表达竞争强度和竞争重要性的指标和公式进行了归纳。提出未来的研究内容, 认为在开展此类研究时, 应考虑到实验植物的生理学特性、发育状况、立地生产力跨度范围以及竞争持续时间等方面因素, 并认为发展地下竞争研究、深入探讨根系间相互作用的影响因子和过程是当前的研究热点。

关键词: 竞争强度; 光竞争; 营养竞争; 水分竞争; 枝竞争; 根竞争

文章编号: 1000-0933(2007)08-3489-11 **中图分类号**: Q945.17 **文献标识码**: A

A literature review on the above- and below-ground competition

WANG Ping[1], WANG Tian-Hui[1], ZHOU Dao-Wei[1,2,*], ZHANG Hong-Xiang[1]

1 *Institute of Grassland Science, Northeast Normal University; Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Changchun* 130024, *China*

2 *Key Laboratory of Ecological Restoration and Ecosystem Management of Jilin Province, Changchun* 130024, *China*

***Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3489 ~ 3499.**

Abstract: Plants competes for both above-ground and below-ground resources. However, there are so many conflicting reports regarding the mechanisms of competition in both natural plant population and agricultural plant communities. In this paper, we reviewed some existing literatures dealing with above-and below-ground competitions, including their experimental methodologies as well as the various indices employed in the interpretation of the intensity of both above-and below-ground competitions. It is hoped that this review will serves as a further reference point in which researchers can consider the potential directions for future research in competition studies. Optimal allocation models and theories for both under above-and below-ground competitions, and the variations as well as the trade-off between above- and below-ground competitions, including the effect of heterogeneous resources on these two different spatially competitive environments were compared. Furthermore some of the experimental methodologies in the study of competition such as the divided pot technique, row technique and target technique were reviewed with particular emphasis being placed on their advantages and

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000018602); 东北师范大学自然科学青年基金资助项目(20070403)

收稿日期: 2006-07-10; **修订日期**: 2007-03-05

作者简介: 王平(972 ~), 女, 山东平原人, 博士. 主要从事生理生态学、草地农业研究.

* **通讯作者** Corresponding author. E-mail: zhoudw@nenu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Key Basic Research Development Program (No. G2000018602); Science Foundation for Young Teachers of Northeast Normal University (No. 20070403)

Received date: 2006-07-10; **Accepted date**: 2007-03-05

Biography: WANG Ping, Ph. D., mainly engaged in eco-physiology and agricultural grassland.

limitations. In conclusion we suggested that, the following factors viz. the physiological characteristics and developmental status of experimental plants, environmental productivity range and length of competition persistence, should be considered in future studies of competition. Researches on the below-ground competition, process of root interaction and influence are now booming.

Key Words: competition intensity; light competition; nutrition competition; water competition; shoot competition; root competition

自达尔文开始,竞争被认为是对所有生物体进行自然选择的一个重要动力。当植物间发生竞争时,资源的改变和植物对资源改变后产生的反应将会影响植物的个体形态、种群数量和群落结构等[1]。Clements 等人于 1929 年首次提出竞争定义并首次详细记录下植物竞争的实验研究后[2],关于植物竞争的研究由此蓬勃发展,并且至今仍方兴未艾。

虽然植物生态学家们依据自己的研究对象和环境水平阐述了各种竞争机制,但这些机制间存在很大分歧,有的甚至完全相悖[3~7]。以共用资源短缺作为竞争发生的必要条件,那么资源就成为竞争双方的中介体,其数量和分布变化即直接或间接反应竞争的发生和强度[5,7,8]。植物通常扎根于土壤,枝条伸展在空气中,这两种截然不同的介质为植物生长提供了不同的可利用资源。当资源短缺时,植物间发生地上的光竞争和/或地下的水分与矿物质营养竞争。这两种竞争过程的作用机制以及竞争能力均存在着差异,同时有研究表明,地上和地下竞争之间可能存在着正/反相互作用[5,8~11],即竞争状态下植物表现的个体形态、种群数量和群落结构等特征不仅仅是地上和地下竞争结果的简单叠加。近年来,介绍植物地上竞争和地下竞争的研究日渐增多[5~10,12~14],尤其是更多关注于以往因取样局限性而相对滞后的地下部分的研究[5~20]。这些研究结果不仅丰富了原有的竞争理论,并且从新的角度和渠道为更深入和全面的探讨竞争机制提供数据支持。

本文从地上和地下竞争理论、两种竞争过程的相互作用机制以及分离地上和地下竞争的研究方法和表达指标等几个方面综述和分析目前的研究状况,以期为国内研究者在本领域进一步展开实验提供理论依据和实验设计参考。

1 地上、地下竞争研究丰富了竞争理论

1.1 地上、地下竞争与根茎比分配

根茎比的变化,常常反映出植物为了最大化的获取资源而采取的生物量最优分配策略,也就是植物通过调节分配各器官的生物量,以保证自身能够最大化的吸收受限资源[21,22],这就是优化分配理论(Optimal Partitioning Theory)。大量的实验数据表明,在无竞争存在的情况下,有效性资源的数量和分布影响着植物各器官生物量的分配[5]。表现为当营养元素受限时,植物根茎比增大,而光资源受限时,植物根茎比减少。

然而当存在其它植物干扰时,也就是在竞争发生的情况下,资源分配是否仍符合上述的优化分配理论却尚无定论[23]。Casper 等人的实验表明,当个体间光竞争存在时,生物量并未向植物的地上部分增加[23],这与其他一些实验得出的植物根茎比下降的结论相反[5,24,25]。产生分歧的部分原因,可能是由于实验设计中竞争光源的强度和质量不同而造成。在一些仅降低光照强度而光质(红外/远红外光)无变化的光竞争实验中,确实出现了植物根茎比的降低[24,25]。然而这类人工模拟实验造成的光竞争条件与自然光竞争条件大不相同,毕竟在天然群落中,对光的竞争是来自邻株植物的遮荫,这种荫蔽效果改变了目标植物所处光环境的红外/远红外光比率(R:FR)[25]。同样,在无竞争条件下降低红外/远红外光比率(R:FR)的实验中,植物个体的地下生物量也并未减少,但茎叶比增加[26,27]。

一些地下竞争实验证明了根茎比确实增加[8,24,28,29]。Gersani 等人认为,根生物量的增加完全是"公地悲哀"的结果,即当根系"探测"到资源被其它根系分享时,便会首先在共用空间扩展增生根系,占据资源[8]。Schenk 结合他人研究认为,根生物量是随着根系所占有土壤体积的增加而增加,却与有无竞争无关[8~20]。

另有一些研究者认,竞争条件下根重量的增加很有可能是由于植物在竞争状态下生长发育缓慢,个体较小(小个体具有较高的根茎比),而不是因资源变化引起的生物量分配调节[4,29~31]。

1.2　地上、地下竞争与环境生产力梯度

目前,关于地上和地下竞争随生产力的变化有两种截然相反的说法,一些研究者(Grime 理论)认为在资源供应水平低、生产力低下时,个体之间的竞争少,因此竞争对植物生长的影响小[32,33],当资源增加时,植物的生长得到促进,生物量积累得到提高,同时与相邻个体的地上和地下竞争也在增加[33],因此总竞争影响增加[4,6]。另一些研究者(Tilman 理论)认为植物在对土壤资源和光资源的竞争过程中存在着权衡[5,13,14,28],即随着有效资源和植被生产力的增加,个体间的竞争由根部转向枝叶[5,8,34],一些研究表明,增施肥料或者较高的地上生物量,均会减弱地下根竞争强度[7,8,35~37],而总竞争影响力并不随生产力梯度发生变化[5,7,38,39]。

Grace 认为,这两种理论之所以相互矛盾是由于未能明晰竞争强度(Intensity of competition)和竞争重要性(Importance of competition)这两个关键概念[40]。前者是指物种 B 的存在引起物种 A 的生长下降;后者是指物种 B 对物种 A 造成的竞争影响占总抑制因子(生物和非生物)对物种 A 影响的比例。Brooker 等人基于此提出了竞争强度和竞争重要性的新的计算方法[7],并重新分析了相关研究的数据,认为支持 Grime 理论的研究多在探讨竞争重要性随生产力的变化,而支持 Tilman 理论的研究则是以竞争强度为指标讨论与生产力的关系[5,8]。

1.3　地上、地下竞争与资源异质性

地上竞争和地下竞争机制的基本差异在于:地上竞争是非对称性的,而地下竞争是对称的[41,42]。也就是说,在地下竞争中,植株对营养的吸收以及竞争能力与植株本身的大小尺寸成比例,而在地上竞争中,个体较大的植株拥有超出其大小比例的营养吸收量和竞争能力。

这种竞争机制的差异对植物种群产生深远的影响。大小不对称性竞争引起种群内强烈的大小不齐性[43]。在分离地上和地下竞争的实验中,地上竞争增加 *Ipomea* 的大小不均等性,而地下竞争却没有[44]。如果繁殖与个体大小相关,那么大小非均等性将会通过选择与大个体相关的等位基因或者增加基因漂移而改变种群内等位基因的频率[42]。此外,与大个体物种相比,小个体物种在竞争中更易趋于死亡,很难产生后代,由此降低了物种间的共存和物种多样性[41,45]。

地上竞争属于非对称性竞争已得到普遍认同,然而近期的研究却对地下竞争的对称性提出质疑。在一些异质性土壤的竞争实验中,人们发现根竞争表现出了非对称性[46~48]。若较大根系能够促使植物长得更高,那么根竞争将会间接引起地上枝竞争的非对称性[3]。在高密度向日葵种群中,植株对氮素的吸收与其个体大小不成线性关系,说明种群内不同植株个体对土壤氮素的竞争属于非对称竞争。这种非对称竞争主要由于植株对氮素的吸收和利用效率不同所致[48]。假设在异质性土壤中,若根系接触和吸收富营养斑块的机会随根系大小尺寸呈非线性增加,那么将会导致非对称性根竞争,一些实验支持上述假设[46,47],而另一些则不然[6,49]。

土壤异质性对根竞争的影响因子包括:富营养斑块面积大小、植物根系尺寸、植物与斑块间的距离、斑块与其它土壤的肥力差异。有研究认为营养斑块的存在对根竞争强度无影响[6,49],但也有研究认为土壤异质性增加了根竞争强度[50,51]。

2　地上竞争和地下竞争相互作用及作用机制研究

地上竞争和地下竞争相互作用并影响植物的生长[6,9],因此影响植物地上竞争能力的一些特征可能会影响到其地下竞争能力。例如,若地下竞争能力与传向根部的碳供应能力有关,那么植物对光的竞争(获取碳)将会影响到其地下竞争能力。

2.1　地上、地下竞争相互作用类型

当植物在仅有地上竞争或仅有地下竞争条件下引起的竞争效果之和大于(或小于)植物在地上、地下竞争均存在条件下的竞争效果时,即表明地上与地下竞争之间存在相互作用。这种作用有三种类型:正向作用

(全竞争效果大于两者独立效果之和)、负向作用 (全竞争效果小于两者独立效果之和)和无作用 (全竞争效果等于两者独立效果之和)[10]。

Clements, Weaver & Hanson 在 1929 年首次提出植物的空间竞争模式之间存在相互作用,并认为正向作用在自然界中是普遍存在的[12]。他们设计了一些实验,试图将光、水和营养等竞争因子分离开,而真正分离开这些竞争因子是 Donald 在 1958 年进行的两禾草间 (*Lolium perenne* & *Phalaris tuberosa*)的地上与地下竞争的研究[1]。Donald 发现,"竞争者"(*L. perenne*)的两种竞争模式间表现出负向作用,即无论是地上竞争还是地下竞争,均会引起 *L. perenne* 产量下降,而在地上、地下竞争同时存在的情况下,其产量却与无竞争状态相同。对于"忍耐者"(*P. tuberosa*)而言,两种竞争模式间表现出正向作用,即地上、地下独立竞争引起的产量下降之和小于在全竞争模式下的下降量。同时他还认为地下竞争比地上竞争对植物的影响大,其他一些研究也得到同样的结论[9,52,53]。然而,如何有效地比较地上和地下竞争却很困难,因为竞争植物间的距离通常很短,而且根系相互缠绕,难以完全分离这两种竞争模式[2]。

Wilson 比较了 23 个研究工作的数据,以期能以这些实验证明相互作用的普遍性,然而由于缺乏初始数据,无法比较差异的显著性,因此不能明确给出定论[2]。尽管正向作用被认为是存在于地上、下竞争间的普遍特征,Wilson 却认为正向作用在这些实验中 (大多是温室内农作物实验)很少出现,如果以竞争强度为测量指标的话,那么出现的常常是负向作用[2]。

近期的一些研究表明不同空间竞争模式间的相互作用可能比以前想的还要普遍存在。Putz & Canham (1992)发现只有在冠层未郁闭时,去除根竞争的效果才能显现出来[17]。Dillenburg 等找到了正向作用存在的直接证据,地下竞争似乎加大了光竞争强度[4]。王政权等人的实验也支持了正向作用的存在,即总竞争指数往往大于地下竞争指数和地上竞争指数之和[5]。Riegel 等发现林下物种对来自上层林光竞争的反应是以其地下竞争强度为条件的[6]。此外相互作用的类型可能会随生产力发生变化,Snaydon & Satorre 认为地上竞争和地下竞争在氮素供给水平低时不发生相互作用,而在较高氮素供应条件下发生了正向作用[7]。同样,Cahill 的研究表明未施肥处理组无相互作用,而施肥组出现了正向作用,认为地下竞争减弱了植物参与非对称性光竞争的能力[8]。

2.2 地上、地下竞争相互作用机制

针对地上、下两种竞争模式间的相互作用,Donald 提出这样一种机制,"竞争者"表现出的负向作用是其具有不断获取地上、地下有效资源能力的结果,这种结果的另一方面就是引起"忍耐者"两种空间竞争模式间产生正向作用,不仅仅是由于"忍耐者"可利用资源日益减少,还由于其利用资源的能力也在下降[1]。因此,如果"竞争者"获得了较多的光资源,就会合成更多的碳水化合物,碳水化合物转化为植物茎叶的生长并且扩展根系,因此留给"忍耐者"的是减少的光资源以及被削弱的竞争能力,这个过程恰恰描述了在群落的非对称性光资源竞争中个体大小等级优势建立的基础。初始个体大小优势因强占资源的能力而随时间的延续被逐步放大,最具代表性的就是个体大小的高度偏态分布。相反,地下竞争常常被认为是对称的[5,43]。Cahill 预测,地上、下竞争间的正向作用普遍存在于生产力受养分限制的群落中,早期的地下竞争能影响到因光竞争而形成的个体大小等级的建立[8]。

Wilson 引用"最小因子法则",提出了关于地上、地下竞争负向相互作用的机制[2]:已受到光竞争的植物很少会再受到来自土壤养份的竞争压力,这是由于遮荫处理降低了根系的扩展能力[58],减少了目标植物根系对土壤养分的吸收量,因此邻株植物竞争土壤养分所能引起的对目标植物生长造成的负面影响也会下降。反之亦然,当强烈的地下竞争引起目标植物根系对土壤养分吸收量下降时,供应给地上部分的氮量相应也会下降,随之而来的是叶片光合能力的降低,这恰恰抵消了邻株植物遮荫作用所引起的部分光竞争效果。

3 地上竞争和地下竞争研究方法

开展地上、地下竞争研究的基础和关键是能够为植物提供完全独立的地上竞争和地下竞争环境,然后在此基础上,与植物在无竞争和全竞争环境中的表现相比较,从而确定地上、下竞争强度、相对重要性以及有无

相互作用和作用方向等内容。需要考虑两种空间竞争的分隔、分隔材料以及表达指标的选择和计算等。

3.1　地上竞争和地下竞争分隔法

自 Clement 等人[2] 1929 年开始此类研究后,再经 Donald[1] 1958 年的方法改进,现今常见的分离地上、地下竞争的模式有以下几种:盆分隔法、间植分隔法和目标植物分隔法[0]。McPhee 和 Aarssen 曾详细总结和分析了上述方法的优缺点[0],后续其他研究者做了一些改进[20]。

盆分隔法

典型的盆分隔法就是在同一盆中垂直分离地上、地下空间,将植物安排在不同的分离空间中,实现上述 4 种空间竞争模式[1,52](图 1)。

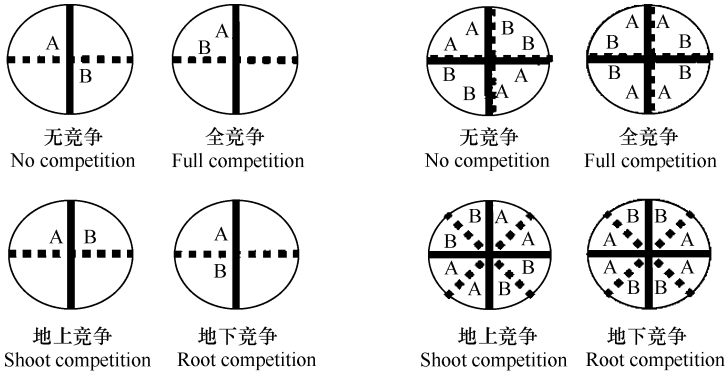

图 1　盆分隔法示意图

Fig. 1　Generalized diagram of the Divided Pot technique

虚线表示地上分隔,实线表示地下分隔;左图为 Donald[1] 设计,处理间各物种保持恒定密度,但总密度发生变化;右图为 Snaydon[4] 设计,总密度保持恒定,但处理间各组成物种密度发生变化;引自 McPhee & Aarssen[0]　The dashed line is aboveground partition and the solid line is the belowground partition; Left one is used by Donald[1], in which density of each component remains constant across treatments, while the overall density varies; The right one is used by Snaydon[4], in which the overall density is held constant, but the density of each component varies across treatments; Cited from McPhee & Aarssen[0]

此种方法占用空间少,大多是在生长箱或温室内进行。所有处理中均存在两种分隔物,如果分隔物对植物生长有不利影响的话,那么这种影响在所有处理中都是一致的。为了防止枝条逃逸而削弱地上竞争效果,一些实验使用圆筒罩在盆的上方,以保证枝条相互接触,并减少或去除侧光影响。

此设计的不足之处是狭小的土层影响了植物的根系结构并减弱其生长[59,60],迫使相邻的植物不得不争夺利用同样窄小的土壤空间和资源。而在田间条件下,不同物种可以利用不同土层的资源,从而在某种程度上避免了激烈的地下竞争。此外,除了全竞争条件,同物种的相邻个体在其它 3 种竞争条件下均处于不同程度的种内竞争,这样测量的种间竞争常常包含着种内竞争的影响结果。

Schenk 认为根生物量与根系拥有的土壤资源,即土壤体积(同质土壤)密切相关,而与有无竞争关系不大[20]。因此在研究地下竞争时,应尽可能得保证所有根系的可利用土壤体积一致(图 2),以消除土壤体积对地下竞争效果的影响[8,19,61]。图 2 所示的实验设计仅适于个体根系同等大小的种内竞争研究,否则对任何大小不等的同种或不同种植物采用此方法时,均会造成各根系土壤体积不等的状况。此外,如何将根系均等分离亦存在实际操作上的困难。但这种纠正土壤资源对地下竞争影响的思考却值得借鉴。

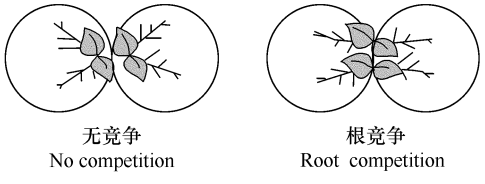

图 2　根竞争实验设计示意图

Fig. 2　Diagram of root competition created

Gersani 等人设计[61],每个根系拥有相等的土壤体积;改自 Schenk[20]　Gersani *et al*[61], in which each root system owns equal soil volume; Modified from Schenk[20]

间植分隔法

间植分隔法是将植物种植在隔离方式不同的种植行上,从而形成 4 种空间竞争模式 图 3)。间植分隔法与盆分隔法相似,均采用地上或地下垂直分隔物以形成个体间 4 种竞争模式[4,53,62~65]。

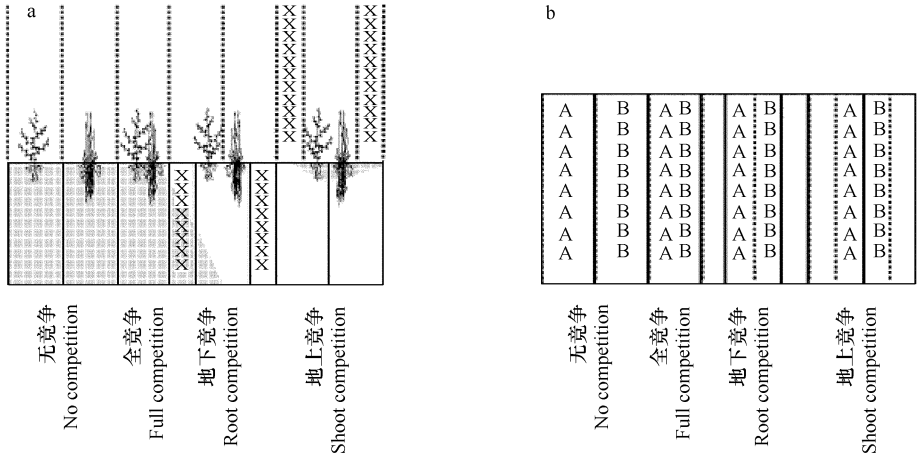

图 3 间植分隔法示意图

Fig. 3 Generalized diagram of the Row technique showing the view of all treatments

a)为侧面图,× 表示完全隔离区,b)为俯视图;引自 McPhee & Aarssen[0] (a) from the side and (b) from above; In (a), × 's indicate 'dead space' that is not used; Cited from McPhee & Aarssen[0]

间植分隔法适于多种环境,即可在生长箱、温室内进行,也可在室外进行,更适于大规模实验。此方法常应用在农作物间作和农作物-杂草关系的研究中。不会局限于花盆的狭小空间,分隔物对植物造成的影响在各个处理中也是一致的。

间植分隔法的地上分隔板起到减少侧光影响和防止枝条 "逃避" 竞争的作用,但同时也改变了光资源,提高了分隔行间的大气温度[66]。行距和株距的大小与竞争效果密切相关[62],如果行内植物过于紧密,那么种内竞争便会影响到实验结果。如果无法将种内竞争造成的影响与种间竞争影响分离开,也就无法确定实验中植物生长的变化是否是由分隔处理引起的。间植分隔法同盆分隔法一样,仅能对植物提供来自两侧的竞争,这与自然状态下的全方位竞争不同。

目标植物分隔法

与前两种方法完全不同,目标植物被另一物种植物围绕 图 4),这与自然状态极为相似,地上、地下分隔物的不同组合产生不同的空间竞争环境[1,6,7,35,36,56,67,69]。

此方法适于在田间进行,可移植目标植物和邻株植物,或向天然植被中直接移植目标植物。目标植物与邻株植物之间形成的竞争来自各个方位,而不仅是前两种方法中的两侧,这与自然竞争状态基本一致。

最大的不足之处就是,地上和地下分隔物在这四种空间设计中并不是均等出现的,因此如果分隔物影响植物生长的话[70,71],那么实验结果将会是分隔物和竞争共同作用的结果,这不利于解释竞争的作用。为了剔除分隔物的影响,McPhee 和 Aarssen 在此方法的基础上进行了扩展,处理数量增加[0]。另外,目标植物分隔法不适于根茎型植物的研究。

3.2 地上竞争和地下竞争的分隔材料

地上竞争分隔材料

所用分隔材料多种多样,盆分隔法中常采用彩色钢板[1]、布[52]、硬纸板[72]等;间植分隔法采用玻璃[73]、铁丝网[62,63]、尼龙网[74,64]、铝纸板[65]等材料;目标植物分隔法去除地上竞争一般采用锥形尼龙网罩[74]、锥形塑料罩[35,36,67]、剪去邻株植物的地上部分[68,69]、缚倒邻株植物的地上部分[6,7]等方法。

无论采用何种方式,最重要的是尽量避免分隔物对植物生长造成影响。Perera 等人却认为应避免采用地上分隔物,他们认为分隔物会重新分配入射光线,即使使用白色或可反射材料,也会改变地上环境的温度和湿度[10]。剪去邻株植物的地上部分是常用的一种去除地上竞争的方法,但有研究表明剪去邻株植物的地上部分会显著降低其地下竞争能力[15]。相比较而言,缚倒邻株植物的地上部分似乎对植物生长影响不大[6,36]。

地下竞争分隔材料

盆分隔法的地下分隔材料有钢板[1]、聚乙稀泡沫塑料板[2,72]。间植分隔法的地下分隔物有金属板[2]、胶合板[3,65,75]、塑料[4]等。目标植物分隔法排除地下竞争时常采用金属管[1,74]、塑料管[6,67]、挖沟[6,69]等方法。

这些分隔材料在某种程度上改变了根系的生长环境,从而影响到植物竞争的资源[1]。根系对土壤资源的利用不仅仅依赖于根系的吸收作用,同时与一些细菌和菌根菌的作用密切相关。近期,一些研究者使用了多孔渗水薄膜做为地下分隔材料[6,77],将整个根系用这种薄膜包裹,阻止了其它根系的进入,但水分、养份和菌根菌丝可以透过,并且得到的根系比较完整。分隔物的埋入深度也是需要考虑的一个环节,如果深度较浅,可能对阻止根竞争意义不大,尤其是在种间竞争研究时,因为不同物种的根系可能会分别利用不同深度的资源。

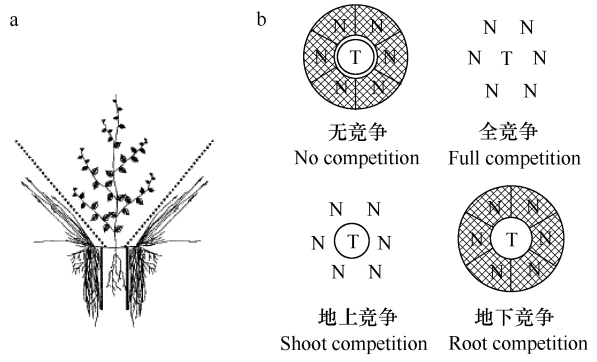

图 4　目标植物分隔法示意图

Fig. 4　Generalized diagram of the Target technique showing (a) the view from the side of a no competition´treatment and (b) the view of the four modes of competition from above

a) 为无竞争侧面图,b) 为 4 种竞争模式的俯视图;虚线表示地上分隔,实线表示地下分隔;N 代表邻株植物,T 代表目标植物。目标植株可移植到天然植被中,也可播种或移植到设计的群落中;引自 McPhee & Aarssen[0]　The dashed line is aboveground partition and the solid line is the belowground partition; Neighbour plants (N) surround the plant of interest, i. e., the target plant (T); The target plants can either be transplanted into natural vegetation or into a sown or transplanted community of defined composition, i. e., one or more species of defined density; Cited from Mcphee & Aarssen[0]

3.3　地上、地下竞争的计算方法和指标

竞争的表达指标多种多样[8],可以分别定量描述植物竞争的几个特性,如竞争强度(competition intensity)[9~81]、竞争重要性(competition importance)[7]、竞争效果(competition effects)[82,83]、竞争反应(competition response)[8,9]和竞争结果(outcome of competition)[84,85]等。在地上、地下竞争研究中,常通过计算竞争强度来比较不同竞争过程对植物生长的抑制作用,起初以个体生物量为基本指标进行计算[58]:

$$\text{总竞争强度}\ CI_T = (P_{NN} - P_{NRS}) / P_{NN}$$

$$\text{地下竞争强度}\ CI_R = (P_{NN} - P_{NR}) / P_{NN}$$

$$\text{地上竞争强度}\ CI_S = (P_{NR} - P_{NRS}) / P_{NN}$$

其中 P 是植物生物量;NN 是无竞争处理;NRS 是全竞争处理;NR 是地下竞争处理。以生物量为测量指标计算竞争强度时,未考虑到植物的初始生物量,而以相对生长速率进行计算时却可以解决个体初始大小不等的问题[6,7]:

$$\text{总竞争强度}\ CI_T = (RGR_{NN} - RGR_{NRS}) / RGR_{NN}$$

$$\text{地下竞争强度}\ CI_R = (RGR_{NN} - RGR_{NR}) / RGR_{NN}$$

$$\text{地上竞争强度}\ CI_S = (RGR_{NR} - RGR_{NRS}) / RGR_{NN}$$

其中 RGR 是相对生长速率[86],计算 RGR 时,个体初始大小由非破坏性测量指标(如高度)与生物量之间的回归方程计算得到。

观察上述两种方法在计算地上竞争强度时,均未考虑到地上竞争和地下竞争之间可能存在的相互作用,虽然这种方法减少了实验处理的数量,但有可能会增加或减少地上竞争过程中实际发生的强度,同时也无法

解决两种空间竞争过程之间是否存在相互作用的问题。因此,采用下面的公式计算地上竞争强度将更为准确:

$$CI_S = (RGR_{NN} - RGR_{NS}) / RGR_{NN}$$

其中 NS 是地上竞争处理。

当研究不同生产力梯度的竞争时,植物的生长表现同时受到竞争和资源水平的影响,为了比较竞争和资源对植物生长的相对影响程度,Brooker 等人发展出竞争重要性(importance of competition)的计算公式[7]:

$$C_{imp} = (P_{T+N} - P_{T-N}) / (MaxP_{T-N} - Y)$$

其中 P_{T+N} 和 P_{T-N} 是植物在有竞争(+N)和无竞争(-N)条件下的生长表现,$MaxP_{T-N}$ 是植物在无竞争条件下沿生产力梯度生长的最大表现值,而 Y 是 P_{T+N} 和 P_{T-N} 中的最小值。由此便可比较当资源水平不同时,总竞争、地上竞争和地下竞争对植物生长造成的影响占所有影响结果的比例,同时也可比较地上、地下竞争对植物生长的相对影响随资源水平的变化。

4 问题与展望

植物的生长总是受到无机环境因子(资源水平)和生物因子(竞争)的影响,研究环境资源水平对植物生长的影响相对简单,并且国内外研究者在某些观点上已得到共识。然而在邻株竞争存在的情况下,并因这种竞争(或干扰)而导致资源水平改变时,不同空间发生的地上、地下竞争过程对目标植物的影响机制尚未有定论,此外这两种竞争过程以及总竞争强度随生产力梯度变化的规律也存在意见相悖的观点,因此尚需在此方面展开更详细的研究。

在讨论地上、地下及总竞争强度与生产力梯度关系时,应考虑到实验植物的生理学特性,尤其是光生理特性。在混生群落中,阳性植物大多受制于光竞争,而耐阴植物却常常受到地下竞争的影响。因此针对具有不同生理特性的植物而言,同样的地上和地下竞争强度有可能对其造成的竞争效果完全不同,并由此影响到两者的相互作用类型。这是未来实验设计以及比较来自不同实验的结论时应注意考虑的一个重要因素。此外,同一物种在不同的生产力梯度上表现的地上和地下竞争间的相互作用类型也会发生改变,因此在讨论相互作用时,实验地的生产力指标跨度范围也是重要的影响因素。

幼苗对资源变化和竞争的反应比成株敏感的多,竞争时间的长短(即实验时期)也会影响到植物对地上、地下竞争反映不一。这可能是导致采用同一研究对象的多个实验结论不一致的原因之一。因此开展此类实验时应考虑实验材料的发育状况和竞争持续的时间。

地上竞争研究因实验处理易行、结果观察直观、取样全面简单等原因,常常是竞争研究的主要组成部分,地下竞争研究的相对滞后阻碍了竞争机制的发展和完善。近期的一些研究表明,地下世界开始成为人们日渐关注的领域。诸如竞争过程中根系的自我识别和自我限制[87,88]、土壤异质性对根系大小非对称性竞争的影响[46,47]、根竞争对生物多样性和群落结构的影响等[89]。根系间、根系与生物和非生物环境因子间的相互作用已成为当前的研究热点。

References:

[1] Grace J B, Tilman D. Perspectives on Plant Competition. California: Academic Press, 1990.

[2] Clements F E, Weaver J E, Hanson H C. Plant competition. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1929.

[3] Wilson J B. A review of evidence on the control of root:shoot ratio, in relation to models. Annals of Botany, 1988, 61: 433-449.

[4] Huston M. A general hypothesis of species diversity. American Naturalist, 1979, 113: 81-101.

[5] Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. New Jersey: Princeton University Press, 1988.

[6] Twolan-Strutt L, Keddy P A. Above-and below ground competition intensity in two contrasting wetland plant communities. Ecology, 1996, 77: 259-270.

[7] Peltzer D A, Wilson S D, Gerry A K. Competition intensity along a productivity gradient in a low diversity grassland. American Naturalist, 1998, 151: 465-475.

[8] Cahill J F. Effect of fertilization on the interaction between above-and below-ground competition in an old field community. Ecology, 1999, 80:

446 －480.

[9] Cahill J F. Interactions between root and shoot competition vary among species. Oikos, 2002, 99 :101 －112.

[0] McPhee C S, Aarssen L W. The separation of above- and below-ground competition in plants : A review and critique of methodology. Plant Ecology, 2001, 152 :119 －136.

[1] Donald C M. The Interaction of competition for light and for nutrients. Australian Journal of Agricultural Research, 1958, 9 :421 －435.

[2] Wilson J B. Shoot competition and root competition. Journal of Applied Ecology, 1988, 25 :279 －296.

[3] Bolger T P. Aboveground and belowground competition among pasture species. In : Proceedings of the 9th Australian Agronomy Conference. Wagga Wagga : The Australian Society of Agronomy, 1998, 282 －285.

[4] Cahill J F. Lack of relationship between below-ground competition and allocation to roots in 10 grassland species. Journal of Ecology, 2003, 91 : 532 －540.

[5] Weiner J, Wright D B, Castro S. Symmetry of below-ground competition between Kochlia scoparia individuals. Oikos, 1997, 79 :85 －91.

[6] Blair B. Effect of soil nutrient heterogeneity on the symmetry of belowground competition. Plant Ecology, 2001, 156 :199 －203.

[7] Brooker B, Kikvidze Z, Pugnaire F I, *et al*. The importance of importance. Oikos, 2005, 109 :63 －70.

[8] Gersani M, Brown J S, O'Brien E E, *et al*. Tragedy of the commons as a result of root competition. Journal of Ecology, 2001, 89 :660 －669.

[9] Maina G M, Brown J S, Gersani M. Intra-plant versus inter-plant root competition in beans : avoidance, resource matching or tragedy of them commons. Plant Ecology, 2002, 160 :235 －247.

[20] Schenk H J. Root competition : beyond resource depletion. Journal of Ecology, 2006, 94 :725 －739.

[21] Bloom A J, Chapin F S A, Mooney H A. Resource limitation in plants : an economic analogy. Annual Review of Ecology and Systematics, 1985, 16 :363 －392.

[22] Chapin F S A, Bloom A J, Field C B, *et al*. Plant responses to multiple environmental factors. Bioscience, 1987, 37 :49 －57.

[23] Casper B B, Cahill J F, Hyatt L A. Above-ground competition does not alter biomass allocated to roots in *Abutilon theophrasti*. New Phytologist, 1998, 140 :231 －238.

[24] Aerts R, Boot R G A, van der Aart P J M. The relation between above- and belowground biomass allocating patterns and competitive ability. Oecologia, 1991, 87 :551 －559.

[25] Dale M P, Causton D R. The ecophysiology of *Veromica chamaefrys*, *V. montana* and *V. officinalis* I. light quality and light quantity. Journal of Ecology, 1992, 80 :483 －492.

[26] Ballar C L, Scopel A L, S nchez R A. On the opportunity cost of the photosynthate invested in stem elongation reactions mediated by phytochrome. Oecologia, 1991, 86 :561 －567.

[27] Hoad S P, Leakey R R B. Effects of light quality on gas exchange and dry-matter partitioning in *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. Forest Ecology and Management, 1994, 70 :265 －273.

[28] Wilson S D, Tilman D. Competitive responses of eight old field plant species in four environments. Ecology, 1995, 76 :1169 －1180.

[29] Muller I, Schmid B, Weiner J. The effect of nutrient availability on biomass allocation in 27 species of herbaceous plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution, and Systematics, 2000, 3 :115 －127.

[30] Gedroc J J, McConnaughay K D M, Coleman J S. Plasticity in root/shoot partitioning : optimal, ontogenetic, or both ? Functional Ecology, 1996, 10 :44 －50.

[31] McConnaughay K D M, Coleman J S. Biomass allocation in plants : ontogeny or optimality ? A test along three resource gradients. Ecology, 1999, 80 :2581 －2593.

[32] Grime J P, Hodgson J G. Botanical contributions to contemporary ecological theory. New Phytologist, 1987, 106 :283 －295.

[33] Keddy P A. Competition. London : Chapman and Hall, 1989.

[34] Pugnaire F J, Luque M T. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. Oikos, 2001, 93 :42 －49.

[35] Wilson S D, Tilman D. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. Ecology, 1991, 72 :1050 －1065.

[36] Wilson S D, Tilman D. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. Ecology, 1993, 74 :599 －611.

[37] Putz E E, Canham C D. Mechanisms of arrested succession in shrublands, root and shoot competition between shrubs and tress seddlings. Forest Ecology and Management, 1992, 49 :267 －275.

[38] Chapin F S A, Shaver G. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field. Ecology, 1985, 66 : 564 －576.

[39] Belcher J W, Keddy P A, Twolan-Strutt L. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. Journal of Ecology, 1995, 83 :673 － 682.

[40] Grace J B. A clarification of the debate between Grime and Tilman. Functional Ecology, 1991, 5 :583 －587.

[1] Newman E I. Competition and diversity in herbaceous vegetation. Nature, 1973, 244:310 - 311.

[2] Weiner J. Asymmetric competition in plant populations. Trends in Ecology and Evolution, 1990, 5:360 - 364.

[3] Weiner J, Thomas S C. Size variability and competition in plant monocultures. Oikos, 1986, 47:211 - 222.

[4] Weiner J. How competition for light and nutrients affects size variability in *Ipomoea tricolor* populations. Ecology, 1986, 67:1425 - 1427.

[5] Zobel M. Plant species coexistence the role of historical, evolutionary and ecological factors. Oikos, 1992, 65:314 - 320.

[6] Rajaniemi T K. Evidence for size asymmetry of belowground competition. Basic and Applied Ecology, 2003, 4:239 - 247.

[7] Facelli E, Facelli J M. Soil phosphorus heterogeneity and mycorrhizal symbiosis regulate plant intra-specific competition and size distribution. Oecologia, 2002, 133:54 - 61.

[8] Yuan Z Y, Li L H, Han X G, *et al*. Effects of plant size on the nitrogen use strategy in an annual herb, *Helianthus annuus* (sunflower). Acta Botanica Sinica, 2004, 46:889 - 895.

[9] von Wettberg E J, Weiner J. Larger *Triticum aestivum* plants do not preempt nutrient-rich patches in a glasshouse experiment. Plant Ecology, 2003, 169:85 - 92.

[10] Day K J, John E A, Hutchings M J. The effects of spatially heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*. Functional Ecology, 2003, 17:454 - 463.

[11] Janeček Š, Janešková P, Lepš J. Influence of soil heterogeneity and competition on growth features of three meadow species. Flora, 2004, 199:3 - 11.

[12] Litav M, Wolovitch S. Partial separation of roots as a means of reducing the effect of competition between two grass species. Annals of Botany, 1971, 35:1163 - 1178.

[13] Martin M P L D, Snaydon R W. Root and shoot interactions between barley and field beans when intercropped. Journal of Applied Ecology, 1982, 19:263 - 272.

[14] Dillenburg L R, Whigham D F, Teramura A H, *et al*. Effects of below- and above-ground competition from the vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quinquefolia* on the growth of the tree host *Liquidambar styraciflua*. Oecologia, 1993, 93:48 - 54.

[15] Wang Z Q, Wang J B, Sun Z H, *et al*. Quantitative study of below- and above-ground competitions in mandchurican ash seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23:1512 - 1518.

[16] Riegel G M, Miller R F, Krueger W C. The effects of aboveground and belowground competition on understory species composition in a *Pinus ponderosa* forest. Forest Science, 1995, 41:864 - 889.

[17] Snaydon R W, Satorre E H. Bivariate diagrams for plant competition data: modifications and interpretation. Journal of Applied Ecology, 1989, 26:1043 - 1057.

[18] Huante P, Rincon E, Chapin F S. Effect of changing light availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree seedlings. Oikos, 1998, 82:449 - 458.

[19] Hameed M A, Reid J B, Rowe R N. Root confinement and its effects on the water relations, growth and assimilate partitioning of tomato (*Lycopersicon esculatum* Mill). Annals of Botany, 1987, 59:685 - 692.

[20] McConnaughay K D M, Bazzaz F A. Is physical space a soil resource? Ecology, 1991, 72:94 - 103.

[21] Gersani M, Abramshy Z, Falik O. Density-dependent habitat selection in plants. Evolutionary Ecology, 1998, 12:223 - 234.

[22] Irons S M, Burnside O C. Competitive and allelopathic effects of sunflower (*Helianthus annuus*). Weed Science, 1982, 30:372 - 377.

[23] Martin M P L D, Field R J. Competition between vegetative plants of wild oat (*Avena fatua* L.) and wheat (*Triticum aestivum* L.). Weed Research, 1987, 27:119 - 124.

[24] Aggarwal P K, Garrity D P, Liboon S P, *et al*. Resource use and plant interactions in a rice-mungbean intercrop. Agronomy Journal, 1992, 84:71 - 78.

[25] Exley D M, Snaydon R W. Effects of nitrogen fertilizer and emergence date on root and shoot competition between wheat and blackgrass. Weed Research, 1992, 32:175 - 182.

[26] Brede A D, Duich J M. Plant interaction among *Poa annua*, *Poa pratensis* and *Lolium perenne* turfgrasses. Agronomy Journal, 1986, 78:179 - 184.

[27] Gerry A K, Wilson S D. The influence of initial size on the competitive responses of six plant species. Ecology, 1995, 76:272 - 279.

[28] Zobel M, Suurkask M, Rosen E, *et al*. The dynamics of species richness in an experimentally restored calcareous grassland. Journal of Vegetation Science, 1996, 7:203 - 210.

[29] Xiang Y C, Peng S L, Peng X H, *et al*. Measures of plant competition among three species of transplanted tree seedlings. Acta Phytoecologica Sinica, 2005, 29:724 - 729.

[30] Perera K K, Ayres P G, Gunasena H P M. Root growth and the relative importance of root and shoot competition in interactions between rice

(*Oryza sativa*) and *Echinochloa crus-galli*. Weed Research, 1992, 32: 67 - 76.

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

[2] King J. Competition between established and newly sown grass species. Journal of the Brithsh Grasslands Society, 1971, 26: 221 - 229.

[3] Eagles C F. Competition for light and nutrients between natural populations of *Dactylis glomerata*. Journal of Applied Ecology, 1972, 9: 141 - 151.

[4] Cook S J, Ratcliff D. Effect of fertilizer, root and shoot competition on the growth of siratro (*Macroptilium atropurpureum*) and green panic (*Panicum maximum* var. trichoglume) seedlings in a native speargrass (*Heteropogon contortus*) sward. Austrilian Journal of Agricultural Research, 1985, 36: 233 - 245.

[5] Remison S U, Snaydon R W. A comparison of root competition and shoot competition between *Dactylis glomerata* and *Holcus lanatus*. Grass and Forage Science, 1980, 35: 183 - 187.

[6] Bozsa R C, Oliver L R. Shoot and root interference of common cocklebur (*Xanthium strumarium*) and soybean (*Glycine max*). Weed Science, 1993, 41: 34 - 37.

[7] Marvel J N, Beyrouty C A, Gbur E E. Reproductive abscission and yield response of soybean to root and canopy competition. Agronomy Journal, 1993, 85: 12 - 16.

[8] Weigelt A, Jolliffe P. Indices of plant competition. Journal of Ecology, 2003, 91: 707 - 720.

[9] Grace J B. On the measurement of plant competition intensity. Ecology, 1995, 76: 305 - 308.

[10] Campbell B D, Grime J P. An experimental test of plant strategy theory. Ecology, 1992, 73: 15 - 29.

[11] Snaydon R W. Replacement or additive design for competition studies? Journal of Applied Ecology, 1991, 28: 930 - 946.

[12] de Wit C T. On competition. Verslagen Landbouwkundige Onderzoekigen, 1960, 66: 1 - 82.

[13] Keddy P A, Twolan-Strutt L, Wisheu I. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? Journal of Ecology, 1994, 82: 635 - 643.

[14] Connolly J. On the use of response models in mixture experiments. Oecologia, 1987, 72: 95 - 103.

[15] Goldberg D E. Influence of competition at the community level: an experimental version of the null models approach. Ecology, 1994, 75: 1503 - 1506.

[16] Hunt R. Plant growth analysis. London: Edward Arnold Limited, 1978.

[17] Falik O, Reides P, Gersani M, *et al*. Self/non-self discrimination in roots. Journal of Ecology, 2003, 91: 525 - 531.

[18] Falik O, Reides P, Gersani M, *et al*. Root navigation by self inhibition. Plant, Cell and Environment, 2005, 28: 562 - 569.

[19] Hierro J L, Maron J L, Callaway R M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. Journal of Ecology, 2005, 93: 5 - 15.

参考文献:

[8] 袁志友, 李凌浩, 韩兴国, 等. 向日葵种群中植株个体大小对其氮素利用策略的影响. 植物学报, 2004, 46: 889 ~ 895.

[5] 王政权, 王军邦, 孙志虎, 等. 水曲柳苗木地下竞争与地上竞争的定量研究. 生态学报, 2003, 23: 1512 ~ 1518.

[9] 向言词, 彭少麟, 彭秀花, 等. 植物竞争对 3 种移植树苗生长的影响. 植物生态学报, 2005, 29: 724 ~ 729.